

兵庫県丹波市の下部白亜系篠山層群産の恐竜類の 歯に関する予察的観察および丹波竜脚類の含気骨化に関する追記

三枝春生*・田中里志**・池田忠広***

Preliminary observations on the dinosaur teeth from the Lower Cretaceous
Sasayama Group in Tamba City, Hyogo Prefecture and additional notes
on the pneumaticity of the postcranial skeleton of Tamba sauropod

SAEGUSA, Haruo*, TANAKA, Satoshi** and IKEDA, Tadahiro***

Abstract

The reddish paleosol mudstone of “lower formation” of the Sasayama Group exposed at Kamitaki Quarry on the left bank of the Sasayama River in Tamba City has yielded partial skeleton of an individual of a sauropod (the Tamba sauropod), shed teeth of theropods and ornithopods, and various microvertebrate remains during three seasons of excavation (2007–2009).

The teeth of Tamba sauropod, tyrannosauroid premaxillary teeth and shed teeth of iguanodontids found from Kamitaki Quarry suggest Aptian–Albian age of the “lower formation” of the Sasayama Group because of their similarity to those known from the same interval of East Asia.

The following features of Tamba sauropod has been revealed by the additional specimens and the preparation of the skeleton: large variation of the dental size in a tooth row, unique oblique wear facet on the apex of the teeth, no pneumaticity of ribs, distinct development of pneumaticity of ilium evidenced by the internal chambers and pneumatic foramina associated with it.

Key words: Cretaceous, Iguanodontoid, Sasayama Group, pneumatization, sedimentary facies, teeth, Titanosauriform, Tyrannosauroid

1. はじめに

兵庫県丹波市山南町上滝の河床に露出する下部白亜系篠山層群より、竜脚類の骨格化石（以下丹波竜脚類と呼ぶ）が村上茂・足立洸氏により2006年に発見され、これまで同地の発掘現場（以下上滝発掘現場と呼ぶ）からは、三次にわたる発掘（2007年～2009年の冬季）により8000点近くの脊椎動物化石が産出してい

る。これら産出化石の大部分は、丹波竜脚類1個体に由来する歯、脳函、環椎、肋骨、胴椎、恥骨、腸骨、血道弓、尾椎および骨片であり、同個体の骨格の他の部分も化石含有層の未発掘部分にあると期待されている。また、この丹波竜脚類の化石に随伴して、恐竜類の歯および鱗類等の小型脊椎動物化石が産出している（三枝ほか、2008）。

2009年10月30日受付，2010年2月28日受理

* 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘6丁目 兵庫県立大学自然・環境科学研究所

Institute of Nature and Environmental Sciences, University of Hyogo Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan. E-mail: saegusa@hitohaku.jp

** 〒612-8522 京都府京都市伏見区深草藤森町1番地 京都教育大学教育学部

Faculty of Education, Kyoto University of Education, Fukakusa Fujinomori 1, Fushimi, Kyoto 612-8522, Japan.

*** 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘6丁目 兵庫県立人と自然の博物館

Museum of Nature and Human Activities, Yayoigaoka 6, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan.

2009年の初頭の冬季に行われた第三次発掘では、期待された丹波竜脚類の骨格は数点を除き産出しなかったが、恐竜の歯がこれまでの発掘で最も多く発見された。そこで本論ではこの恐竜の歯の産出状況を堆積相とともに述べ、さらにこれら恐竜の歯化石のうち割出が完了しているものの特徴とその年代学的意義を予察的に述べる。また、化石の割出の進捗により新たに判明した丹波竜脚類の骨格の含気化についても簡単に触れることにする。なお山南発掘地点の地理的な位置および地質概説は紙数の関係で省略する。これらに関しては、三枝ほか（2008）を参照されたい。

2. 化石産出層の特徴

山南発掘地点周辺にみられる堆積物は、数10cm～1 m 程度の層厚をもつ礫岩層、砂岩層、泥岩層ならびにそれらの互層で構成されている。一般には粗粒堆積物から泥岩層への上方向細粒化構造で特徴づけられることが多い。恐竜化石は、特にそのなかで層厚をもつ赤褐色～赤黄褐色の泥岩層から産出している。ここでは、化石を包含する泥岩層に着目してその特徴について述べるとともに、堆積環境について議論する。産出地点の柱状図を第1図に示す。

礫（砂礫）質河道堆積物

侵食基底面を充填する中～大礫から粗粒砂へと上方細粒化の堆積構造を示す単層が、多層累重する。また基質部が粗粒砂で支持されるマトリックス・サポート礫の特徴を示すことも多い。礫は全体的に角～亜角礫が主で、最大径が15cmを超えるものもあるなど不淘汰である。侵食基底面を充填するチャネル部分には不明瞭ながらトラフ型斜交葉理なども認められる。これらの層相は側方への岩相変化や層厚変化が著しい。調査地域で見られるこれらの礫から粗粒砂の上方向細粒化堆積相は、下位の地層を侵食しながらチャネルを充填しつつ堆積していたものが、流下エネルギーの減衰とともに堆積物の粒度が変化しながら堆積したものと考えられる。

氾濫原堆積物

調査地域の篠山層群の地層は、全体として赤褐色や赤黄褐色を呈しているのが特徴であるが、このように褐色をしめすのは主にシルトや粘土などの細粒堆積物である。化石はこれら赤褐色を呈する層厚2 m程度の泥岩層から産出している。この泥岩層からは、わずかながら炭化物片や根痕化石、さらには管状の生痕化石などが認められる。さらにこの泥岩層は角礫ブロッ

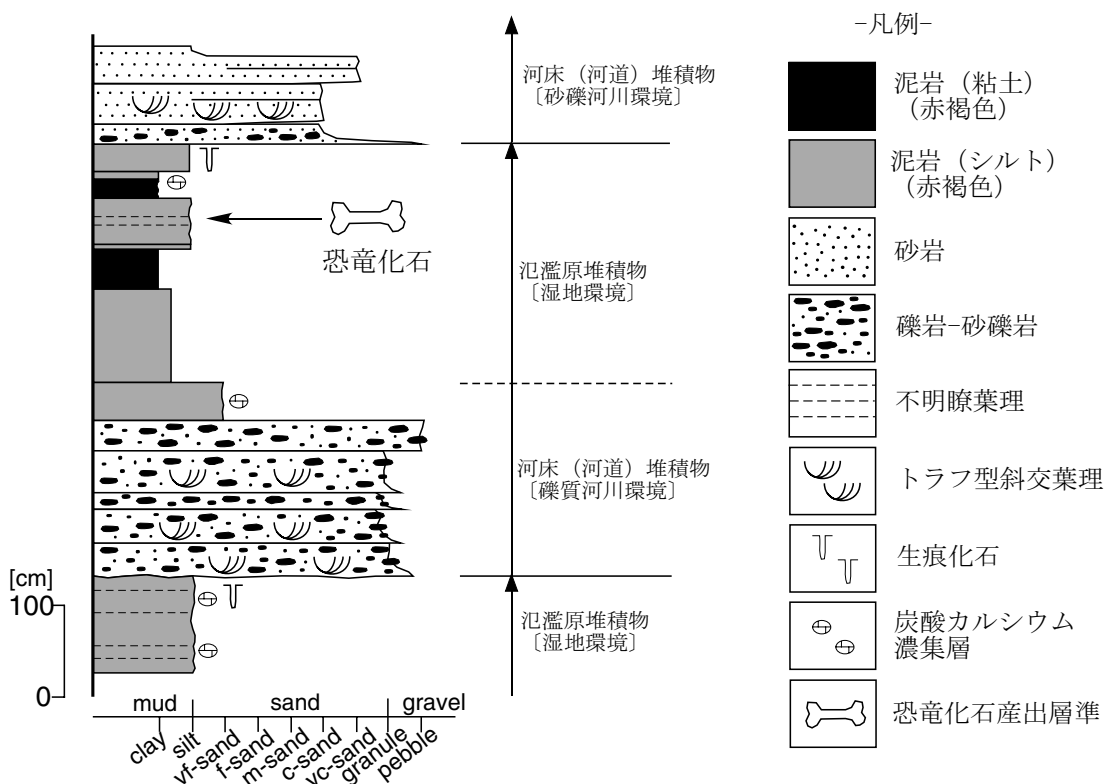


図1 化石発掘層準の堆積柱状図

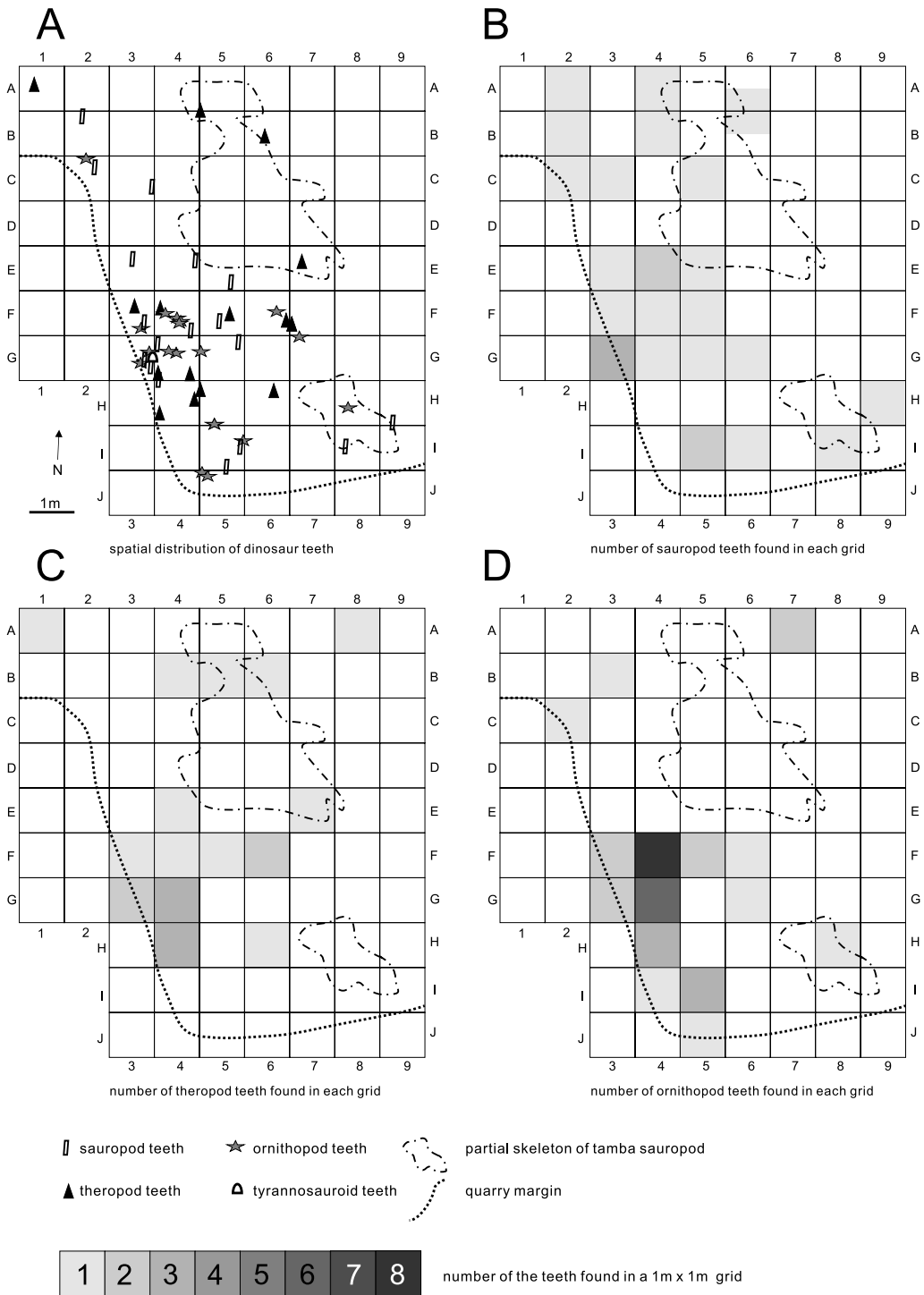


図2 上滝発掘現場における恐竜類の歯の化石の分布。A: *in situ* で発見された恐竜の歯化石の分布。B~D: 各グリッドで発見された恐竜の歯の個数 (B: 竜脚類, C: 獣脚類, D: 鳥脚類)。

ク状に割れる特徴があり、全体的にスリッケンサイド（鏡肌）など土壌が膨潤・収縮する際に作られる特徴がそのまま認められる。これらのことを総合すると、この化石産出層準の赤褐色泥岩層は古土壌（化石土壌）の特徴（Retallack, 1988, 1990）を示しているといえる。

これらの堆積物は、河川において碎屑物を運搬する流れが弱く洪水流とともに氾濫した碎屑物が自然堤防を戻ることがない氾濫原上の湿地帯や低地帯などの環境で形成されたもので、そのような氾濫原上の湿地堆積物が地質学的時間を経て土壌化を受けた堆積相と考えられる。

堆積環境の復元

篠山層群の化石産出層準の堆積環境は、堆積相の特徴から主に河川の周辺に広がる氾濫原の環境が想定できる。化石産出層準の下位には、河道堆積物としての砂礫岩層が見られるが、礫岩層は不淘汰で粗粒砂質のマトリックス・サポート礫の特徴を示す部分も見られることから、河川の流れが時折エネルギーの高い土石流の環境下におかれたとも想定できる。古土壌の形成や生痕化石の存在などを考慮すると、そのような河川の周辺にはある程度の湿地性の氾濫原が広がる環境にあったことがうかがえる。特にスリッケンサイドが顕著に発達する化石産出層準の古土壌は、vertisolと解釈することができる（Soil survey staff, 1975）。現世土壌のvertisolは、層厚のある粘土質土壌で乾燥・湿潤が明瞭に現れる環境下で形成されるため、その膨潤・収縮によりスリッケンサイドがつくられ易い。このことを考えると、この当時には雨季と乾季の季節的な変化が明瞭に交替する気候状態におかれていたことを物語っているのかもしれない。一般にvertisolは、雨季などの湿った状態下では粘性が強い土壌であるが、乾季には表面は十分に干からびて幅広い割れ目（Mukkarā）構造がつくられる（Retallack, 1990）。

3. 化石の産出状況

第一次および第二次発掘では丹波竜脚類の尾椎から腸骨、肋骨、胴椎がほぼ連続した状態で密集して発見されたが、第三次発掘ではこの密集部から2mほど離れた位置に肋骨の破片数点が産出したただけであった。何らかの要因で、埋没前に遺体の一部が分断されたらしい。一方、恐竜の歯の化石はこれまでの発掘よりも多く産出し、とくに鳥脚類の歯が多産したことが特筆される。

第一次～第三次発掘中に恐竜の歯として採取された化石は198点あり、そのうちクリーニングが終了しており分類群を確認できたものは85点である。図2-Aには、それらのうち発掘中に*in situ*で発見された化

石の位置を示した。これに対して、図2-B～Dはグリッドごとの歯化石の産出数を示した。山南発掘地点では、化石含有層から出る岩屑はグリッドごとに分別されたのち、すべて細かく割って化石が残っていないかチェックされる（三枝ほか, 2008）。こうして発見された歯の化石と*in situ*で発見されたもののグリッドごとの合計を図2-B～Dに示した。

図2からは次のような傾向が見て取れる。歯の化石の大部分は丹波竜脚類の部分骨格より西側に分布しており、特に発掘区画南西部のグリッドF4を中心とした部分に歯の化石が集中している。鳥脚類の歯は特にこの南西部に密集しているが、獣脚類の歯も丹波竜脚類の遺体の周辺よりもこの南西部により多く分布している。竜脚類の歯にも獣脚類の歯と同様の傾向がある。

クリーニングが完了した歯の化石は、まだ全採取個数の半分に満たないため、今後クリーニングの進展により上記とは異なった結論が出てくる可能性もある。しかし、クリーニング未完了の歯化石の分布も上記の南西部に集中しており、上記の歯の分布に関する観察結果が大きく修正されることはないであろう。

4. 恐竜類の歯化石

1) 竜脚類

クリーニングが完了し、存在が確認された竜脚類の歯は、現在26点あり、うち18点は第三次発掘で発掘されたものである。山南発掘地点から発見された竜脚類の歯は全て単離した歯だが、第三次発掘により竜脚類の歯の化石の点数が急増し、そのため、丹波竜脚類の歯の特徴がより明らかとなった。

一般に竜脚類では、同一歯列内において遠心の歯は近心の歯より小さいが、丹波竜脚類ではこの大小の差が特に大きかったらしい。山南発掘地点で発見された26点の竜脚類の歯は大きさにおいてかなり変異があり、これらが複数個体に由来している可能性がある。しかし、これらのうち形成途中から萌出直前および直後の状態にある6点の歯は同一個体に属すると考えられる（図3）。これらは埋没以前の損傷が見られないことから、動物の死後に歯槽から脱落したのち長距離移動することなく埋没したものと推定され、さらに丹波竜脚類一個体に由来する部分骨格に交じって発見されたことから、この部分骨格と同一個体に由来すると考えられる。そうだとするなら、この6点には最大および最小の歯が含まれるので、丹波竜脚類一個体内における最大の歯（おそらく前顎歯）と最小の歯（おそらく最遠心の歯）の大きさの差は、これまで報告されている竜脚類の歯の中では最も大きいということになる（表1）。

表 1 竜脚類の同一歯列内における最小と最大の歯の大きさの比率。

	歯冠高 (最小/最大)	歯冠幅 (最小/最大)	データソース
Tamba sauropod	0.29	0.30	original
<i>Camarasaurus lentus</i>	0.32	—	Gilmore (1925)
<i>Brachiosaurus brancai</i>	0.49	0.53	Janensch (1935–36)
<i>Omeisaurus maoianus</i>	0.19	0.43	Tang <i>et al.</i> (2001)
<i>Omeisaurus tianfuensis</i>	0.33	0.42	He <i>et al.</i> (1988)
<i>Shunosaurus lii</i>	0.14	0.31	Zhang (1988)
<i>Mamenchisaurus youngi</i>	0.32	0.39	Ouyang and Ye (2002)
<i>Nemegtosaurus mongoliensis</i>	0.65	0.60	Wilson (2005)

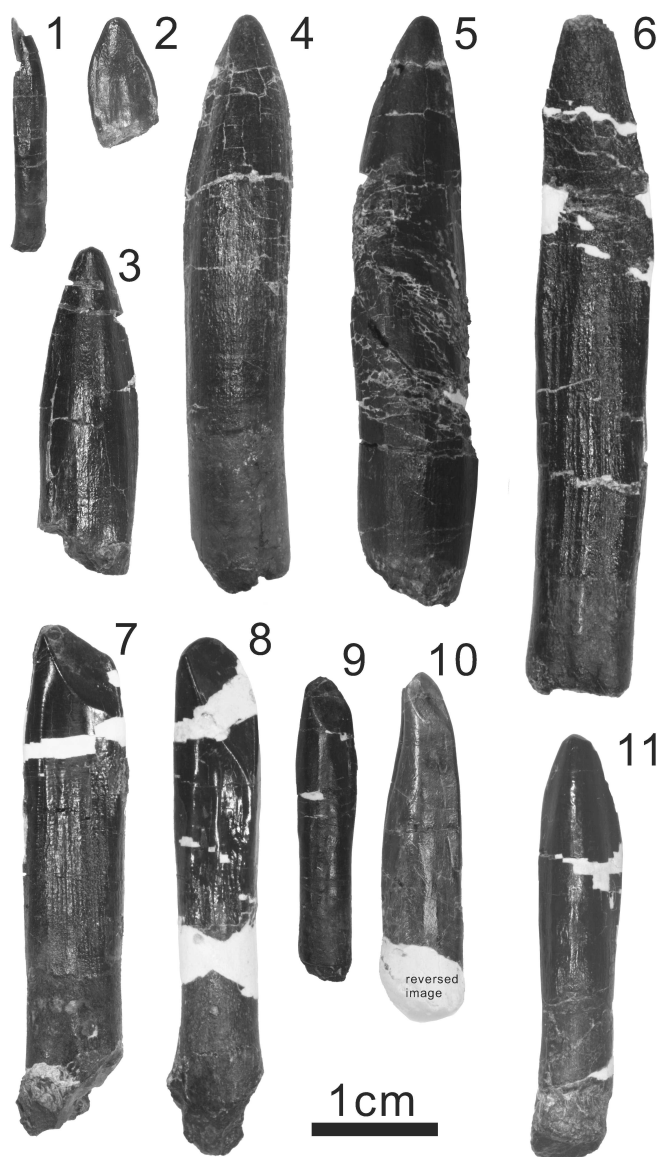


図 3 丹波竜脚類の歯。

1～6：萌出前から萌出直後の歯。

7～11：使用中の歯。

1：090206-IS-26, 頬側面,

2：090122-IS-38, 舌側面,

3：090125-IS-10, 頬側面,

4：090221-IS-13, 頬側面,

5：080222-IS-107, 頬側面,

6：090227-IS-02, 舌側面,

7：090128-IS-30, 舌側,

8：080224-IS-14, 舌側,

9：090211-IS-15, 頬側面,

10：090204-IS-24, 舌側面,

11：070225-43, 頬側面。

同一個体由来と推定される上記6点に、咬耗が進んでいるが歯冠の保存状態の良い3点の歯を加えた9点の歯には以下の特徴が見られる。歯冠の高さの中ほどで歯冠は近遠心方向にやや膨らみ、そこから歯冠先端に向け、鋸歯を欠くが明瞭な近心および遠心のカリナ(carina)が互いの間隔を狭めながら伸び、歯冠先端で終わる。この区間の水平断面は頬側面が強く凸、舌側面にかすかに凸のD型を呈する。一方、歯冠中ほどの高さから歯頸部に近づくにつれ、近心および遠心のカリナは互いにほぼ平行に走るようになり、さらに歯頸に近づくときカリナは消える。歯頸部近くの歯冠および歯根の水平断面は楕円～円形になり、そこから根尖まで歯の径は変化しない。歯冠舌側面には咬頭歯頸方向に延びる微かな稜がある。頬側面には咬頭歯頸に延びる明瞭な溝はない。

歯冠高を最大歯冠近遠心径で割った比率は、上記計9点の歯の間では約5から3.3の間で変化するが、上述の形態的な特徴は共有されており、9点すべてが同一個体由来ではないとしても、同一種、つまり丹波竜脚類のものであることは間違いないだろう。丹波竜脚類の歯は比較的歯冠高があり、ティタノサウリア類(Titanosauria)のそれに近い、ティタノサウルス形類(Titanosauriformes)の中ではどちらかと言えば派生した形態を示す一方、歯冠中ほどの高さの水平断面がD型で、近遠心のカリナが明瞭である点では比較的原始的である。

歯冠の形態だけでなく、咬耗面の形状も独特である。山南発掘地点から発見された竜脚類の歯のうち11点には歯冠の頬舌軸に高角度で交わる平坦で縁が明瞭な咬耗面がある。この咬耗面には、エナメル質と象牙質の境界に強い段差が見られない。この11点のうち、9点では、「歯冠の頬側面は舌側面よりも強く凸である」というルールを適用して頬舌の判定が可能であった。この9点のうち4点で舌側、残り5点で頬側面上に咬耗面があり、さらにこれら9点の歯のうち1点を除く8点で、歯冠の歯冠歯頸軸に対してだけでなく、近遠心軸に対しても咬耗面は低角度で交わる。

上記の咬耗面の他に、萌出直後と見られる3点の歯には咬頭近くのカリナ上に弱い咬耗面が見られた。この咬耗面には、エナメル質と象牙質の間に強い段差がみられ、食物との摩擦で形成されたものと考えられる。萌出直後と見られる3点のうち最も咬耗が進んだものの1点では、このカリナ上の咬耗面に加え上記の、頬舌、歯冠歯頸、近遠心の3軸に対して交わる平坦な咬耗面も見られた。

丹波竜脚類の前上顎および上顎歯の舌側および歯骨歯の頬側面に見られる咬耗面は、ティタノサウルス形類に広く見られる咬合様式、つまり前顎および上顎歯

の舌側面に対して、歯骨歯の頬側面が接触する咬合様式(Janensch, 1935-1936; Calvo, 1994)により形成されたと解釈できる。しかし、丹波竜脚類の咬耗面は、頬舌軸と咬頭歯頸軸のみでなく近遠心軸とも斜交し、かつ非常に平坦である点が独特である。おそらくこれは、前上顎および上顎歯に対して、歯骨歯が若干近心ないしは遠心に少しずれた形で舌側から接触することにより形成されたのだろう。タイの下部白亜系(Aptian)、Khok Kruat層産のNemegtosauridとされた歯の咬耗面は(Buffetaut and Suteethorn, 2004)、丹波竜脚類のそれに類似している。

ティタノサウルス形類でこれまで報告されている咬耗面の形状は実に多様である。ティタノサウリア類では舌側または頬側面上に発達する頬舌軸と高角度で交わる咬耗面(Calvo, 1994; Salgado and Calvo, 1997; Wilson and Sereno, 1998; Upchurch and Barrett, 2000; Curry Rogers and Forster, 2004)が一般的だが、ティタノサウルス類に同定されたブラジル産の竜脚類の歯には、レップパッキサウルス科の*Nigersaurus*(Sereno and Wilson, 2005)と同じく、一本の歯において頬側面と舌側面両方に咬耗面が発達している(Kellner, 1996)。一方、*Nemegtosaurus*では、上記ティタノサウリア類で一般的な咬耗面に加え、カリナ上に弱い咬耗面が発達する(Nowinski, 1971; Upchurch and Barrett, 2000; Wilson, 2005)。基盤的なティタノサウルス形類である*Brachiosaurus*では、このカリナ上のV字型の咬耗面がさらに発達しており、歯冠先端に見られる亜三角形の平坦な咬耗面と共存している(Janensch, 1935-1936; Upchurch and Barrett, 2000)。丹波竜脚類に見られる独特の咬耗面はこうした*Brachiosaurus*に見られる状態からV字形の咬耗面が退化することにより派生したように思える。しかし、*Brachiosaurus*よりは派生的なティタノサウルス形類である*Euhelopus*では、カリナ上に発達するV字形の咬耗面だけが発達し、歯冠先端に見られる亜三角形の平坦な咬耗面はない(Upchurch and Barrett, 2000; Wilson and Upchurch, 2009)。ティタノサウルス形類における歯の形態と機能は想像以上に複雑であり、その解明には丹波竜脚類などさらに多くの新資料の発見および既存標本のより詳しい記載が必要である。

2) 鳥脚類

山南発掘地点からはこれまで35点のイグアノドン上科(sensu Norman, 2002)鳥脚類の歯が産出しており、うち30点は第三次発掘で発見されたものである。35点のうち20点は歯根が吸収され脱落した上顎歯(maxillary tooth)である。これらは強く咬耗しているため歯冠本来の大きさは不明であるが、残存部分の

近遠心幅は7~11mmある。エナメル質で覆われた頬側には primary ridge が強く突出するが subsidiary ridge を有するものは5点のみである。舌側に同一歯族の交換歯 (replacement tooth) との接触で生じた吸収面が冠根方向に延び、これに並行して隣接する歯族の歯との接触面が近心舌側および遠心舌側に発達する。そのため、咬合面観は頬舌につぶれた五芒星形を呈する。また、咬耗面はその中央がわずかにくぼむ以外は平坦であり、近遠心二つの面に分割されていない。

基盤的真鳥脚類 (basal Euornithopoda) では、上顎歯の咬耗面は咬耗段階に対応して単一または二分される (Galton, 1983; Weishampel *et al.*, 2003; Norman *et al.*, 2004)。こうした咬耗面の特徴は、基盤的イグアノドン上科 (basal Iguanodontidae) の機能歯および脱落歯にも見られるが (Norman, 1986; Weishampel and Bjork, 1989; Hasegawa *et al.*, 1995), 上記20点の脱落した上顎歯には単一の咬耗面しかみられない。以上のような接触面および咬耗

面の形状はハドロサウルス上科 (sensu Godefroit *et al.*, 1998) など派生的なイグアノドン上科のそれらに類似し、デンタルバッテリー上には連続した平たい咬耗面が発達していたことが示唆される。

上記のような派生した咬耗面をもつデンタルバッテリーでは、一つの歯族あたり2つ以上の機能歯 (functional tooth) が同時にあり、連続した咬耗面を作っている (Honer *et al.*, 2004)。最も若い歯列の機能歯はその舌側にエナメル質を残しているが、古いほうの歯列に属する機能歯は咬耗によりエナメル質をすでに失っている (Lull and Wright, 1942, Fig. 12)。このため、歯根が吸収されて脱落した歯骨歯には必然的にエナメル質はなく、歯本来の表面を残す部分は歯根の頬側面の一部分だけとなる。こうした状態の歯骨歯の脱落歯2点が山南発掘地点から発見されており、これらは上記20点の上顎歯と同じ分類群に属すると考えられる。山南発掘地点からは、吸収を強く受けた象牙質だけからなる不定形の鳥脚類の歯の破片も5点産出しているが、これらも歯骨歯であろう。この不定形の破片を同じ分類群と考えても、産出点数は上顎歯に強く偏っている。この偏りは、歯骨歯の脱落歯はエナメル質を失った象牙質だけからなる破片であるために上顎歯よりも保存されにくいために生じたのであろう。

上記20点の咬耗した上顎歯の他に大きさ4~7mmの脱落した上顎歯が4点ある。これらのうちの少なくとも1点は primary ridge の突出が弱く、明瞭な subsidiary ridge をもつなど、大きさだけでなく形態的にも異なるので、上記20点の上顎歯とは別の分類群であるかもしれない。

以上の咬耗した脱落歯のほかに未咬耗の状態で脱落した歯が3点ある。うち一点は歯冠の歯頸側半分が吸収によって失われた歯骨歯であり、primary ridge に加え subsidiary ridge が2本発達している。残り2点は、歯冠の近心ないし遠心半分が、接触面ないしは吸収痕の発達により失われている。残存する歯冠の残存部分は、歯列の最近心ないしは最遠心に位置する歯骨歯に類似する。残存する歯冠表面には subsidiary ridge を欠くが、この位置にある歯骨歯は基盤的イグアノドン上科でも subsidiary ridge を欠くことがあるので (Norman, 1986, Fig. 21; Lu, 1997) 矛盾しない。

強く咬耗し、歯冠の大部分が失われている脱落歯の分類群を特定するのは一般に困難である。しかし、山南発掘地点からこれまで産出している鳥脚類の歯の化石のうち、小型の上顎歯および異常な吸収状態を示す3点の歯を除くと、残りのものには共通した特徴があり、これらは全てが同一種に属すると考えられる。こ

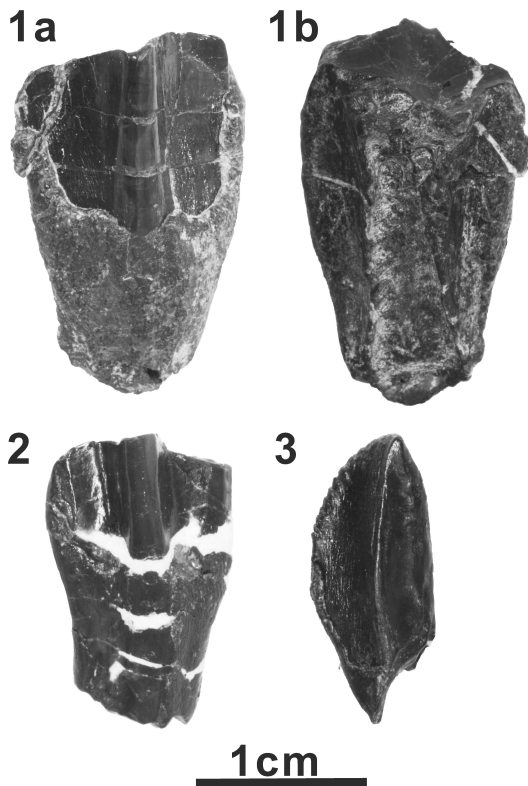


図4 上滝発掘現場産出のイグアノドン類の歯。

1. subsidiary ridge を欠く上顎歯 (a: 舌側面, b. 頬側面)。
2. subsidiary ridge が発達した上顎歯, 舌側面。
3. 未咬耗の下顎歯, 歯冠半分 (写真の右側) の表面が吸収されている。

れを丹波イグアノドン類 (Tamba iguanodontoid) と呼ぶことにすると、丹波イグアノドン類には以下の特徴があることになる：1) 強い primary ridge をもち、大部分の歯で subsidiary ridge を欠く、2) 咬耗面は単一の平坦面であり、歯列はデンタルバッテリーを構成し、一つの歯族あたり2つ以上の機能歯 (functional tooth) を同時にもっていたと推定される。

ハドロサウルス上科と下記の基盤的イグアノドン上科鳥脚類の上顎歯類側面には subsidiary ridge がない：*Eolambia caroljonesa*, *Probactrosaurus gobiensis*, *Probactrosaurus mazongshanensis*, *Protohadros byrdi*, *Shuangmiaosaurus gilmorei* (Barrett *et al.*, 2009; Sues and Averianov, 2009)。しかし、丹波イグアノドン類では、上顎歯類側面に subsidiary ridge が時折発達するので、これらよりも上顎歯類側面の形態に関してはやや原始的である。丹波イグアノドン類の歯は、頻繁に subsidiary ridge を欠く *Altirhinus* (Norman, 1998; Barrett *et al.*, 2009) の上顎歯と同等ないしそれよりやや派生した状態にあるのだろう。

一方、一つの歯族あたり2つ以上の機能歯 (functional tooth) を同時にもつという上記2) の特徴は、ハドロサウルス上科のデンタルバッテリーの構造と機能 (Lull and Wright, 1942; Honer *et al.*, 2004) から、脱落歯の形状を予想し、それを丹波イグアノドン類の脱落歯と比べて推定したものである。鳥脚類の強く咬耗した脱落歯の形状を詳細に記載・比較した研究は、Hasegawa *et al.* (1995) 以外になく、今後脱落歯の形状と歯列の特徴との対応関係を実際の標本の観察を通じて実証して行く必要がある。しかし、ここでは、機能歯の個数の予想が正しいとして論議を進める。一つの歯族あたり2つ以上の機能歯 (functional tooth) を同時にもつイグアノドン上科鳥脚類は、後期白亜紀のハドロサウルス上科とそれに近縁な *Protohadros* および前期白亜紀 (Barremian, Aptian) の *Probactrosaurus* が知られている (Norman, 2002; Prietor-Marquez *et al.*, 2006; Sues and Averianov, 2009)。強い primary ridge という特徴を含めて考えると、丹波イグアノドン類は *Probactrosaurus* に類似ないしはそれよりもやや原始的な歯をもつイグアノドン上科鳥脚類と推測できる。

3) ティラノサウルス類

第三次発掘ではティラノサウルス上科の前顎歯 (premaxillary teeth) が2点発見された。うち1点は歯冠の咬頭側半分を欠くが、もう1点の標本の歯冠は、その先端が咬頭側面に発達する咬耗面の発達により失われている他は完全であり、保存部位の歯冠高は14.4mm ある。両者の歯冠水平断面はティラノサウル

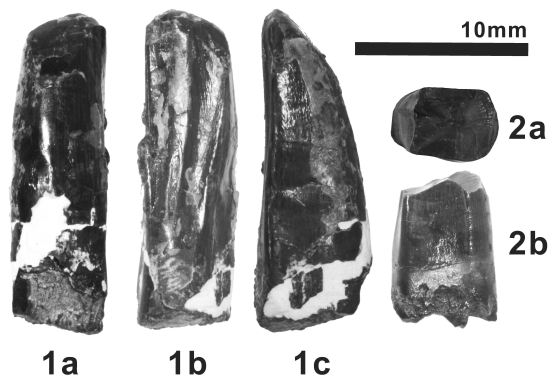


図5 上滝発掘現場産出のティラノサウルス類の前顎歯。

1. 090228-IS-02 (a: 頬側面, b. 舌側面, c. 側面)。

2. 090301-IS-23 (a: 咬合面観, b. 側面)。

ス上科に特有なD字型をしている。歯冠の頬舌径約 (6.6mm) は近遠心径 (5.4mm) よりも大きい、両者の差は小さい。平坦な舌側面の中央には咬頭歯類方向に延びる稜が走る。カリナは鋸歯を欠いており、歯頸近くで近遠心のカリナが互いに接近している。以上の2点の歯で代表されている獣脚類を以下丹波ティラノサウルス類 (Tamba tyrannosauroid) と呼ぶことにする。

上部ジュラ系および下部白亜系より産出する初期のティラノサウルス上科獣脚類のうち、*Guanlong* (Xu *et al.*, 2006a), *Aviatyrannis* (Zinke, 1998; Rauhut, 2000, 2003), *Eotyrannus* (Hutt *et al.*, 2001, Naish *et al.*, 2001), および *Dilong* (Xu *et al.*, 2004) には前顎歯が知られている。いずれもカリナに鋸歯を持つが、舌側面中央には咬頭歯類方向に延びる稜がなく、手取層群産ティラノサウルス上科の前顎歯 (Manabe, 1999) も同様の特徴を示す。これに対して、後期白亜紀のアジア、および北米産出のティラノサウルス上科の前顎歯 (Currie *et al.*, 1990; Lehman and Carpenter, 1990; Carr *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2009), 中国甘粛省の下部白亜系 (Albian/Aptian) 産の *Xiongguanlong* (Li *et al.*, 2009) および韓国の下部白亜系, Hasandong 層から産出したティラノサウルス上科の前顎歯破片 (Lee, 2008) は丹波市産のティラノサウルス上科の前顎歯と同様に、舌側面中央の咬頭歯類方向に延びる稜をもっている。Li *et al.* (2009) はこの舌側面中央の稜を *Xiongguanlong* と後期白亜紀のティラノサウルス上科の共有派生形質とした。

ポルトガル, Guimarota の上部ジュラ系産の *Aviatyrannis* に同定されている前顎歯の舌側面にも咬頭歯類方向に延びる稜がある (Zinke, 1998; Rauhut, 2000, 2003)。Li *et al.* (2009) はこの歯について言及していないが、歯全体のプロポーションが白

亜紀のティラノサウルス上科の前顎歯のそれと異なっており、しかも *Aviatyrannis* の骨格と直接随伴して産出していないので、Li *et al.* (2009) を反駁する材料としては不十分なものである。この *Aviatyrannis* のものとされた前顎歯を除けば、丹波ティラノサウルス類と舌側面中央の稜を相同なものとして比較できる分類群は *Xiongguanlong* と後期白亜紀のティラノサウルス上科のみである。したがって、丹波ティラノサウルス類はこれらと同じ単系統群に属する可能性が高い。

後期白亜紀のティラノサウルス科の前顎歯にはカリナに鋸歯を欠くものがあるが、そうした前顎歯およびそれと随伴して産出した部分骨格を一つの種を代表するものと考え、それに対して *Aublysodon molnaris* (Paul, 1988), *Aublysodon cf. mirandus* (Molnar and Carpenter, 1989; Lehman and Carpenter, 1990), *Aublysodon mirandus* (Currie *et al.*, 1990), *Stygivenator molnari* (Olshevsky, 1995) といった種名が与えられてきた。しかし、これらを *T. rex* の幼体とする説もあり (Carr and Williamson, 2004)、鋸歯を欠く前顎歯の分類学的な位置づけに関しては異論が多い。一方、石川県白山市の桑島層産の単離した前顎歯 (Kobayashi *et al.*, 2006) を除くと、前期白亜紀以前のティラノサウルス上科のうち、鋸歯を欠くティラノサウルス上科の前顎歯は、*Xiongguanlong* と丹波ティラノサウルス類のみであるが、*Xiongguanlong* では成体の骨格を伴っている。成体が鋸歯を欠く前顎歯をもつティラノサウルス上科の種は少なくとも一つは存在するので、丹波ティラノサウルス類の前顎歯が成体のものである可能性がある。

公表されている *T. rex* の前顎歯の計測値によると (Smith, 2005; Smith *et al.*, 2005; Samman *et al.*, 2005)、前顎歯歯冠の頬舌幅は近遠心幅の約1.4~1.9倍、平均では約1.5倍ある。丹波ティラノサウルス類では、前顎歯歯冠の頬舌幅は近遠心幅の約1.2倍と小さく、むしろ Manabe (1999) で報告された手取層群産ティラノサウルス類の比率に近い。他の獣脚類では頬舌径は一般により小さいので、丹波ティラノサウルス類の頬舌径と近遠心径の比は原始的なのかもしれない。

以上から、丹波ティラノサウルス類の前顎歯は *Xiongguanlong* と後期白亜紀のティラノサウルス上科の両者を含む単系統群に属し、その中でも比較的原始的な種、おそらく成体の前顎歯であると、かなり暫定的ではあるが、結論できる。

上記2点の丹波ティラノサウルス類の前顎歯以外に、剖出済みの山南発掘地点産出の獣脚類の側歯 (lateral tooth) が24点ある。後期白亜紀のティラノサウルス類の成獣の側歯は他の獣脚類に比べて頬舌径

が著しく大きく、容易に区別できるが (Currie *et al.*, 2003; Samman *et al.*, 2005; Smith, 2005)、山南発掘地点から産出している獣脚類の側歯には目立って頬舌径が大きいものはない。しかし、初期のティラノサウルス上科の側歯の頬舌径は他の獣脚類と大きな差がなく (Currie *et al.*, 2003; Li *et al.*, 2009)、山南発掘地点産出の獣脚類の側歯のなかに丹波ティラノサウルス類が混じっている可能性は否定できない。初期ティラノサウルス上科の側歯に関する比較形態学的な検討はまだ不十分であり、現状では山南発掘地点から産出している獣脚類の中から初期のティラノサウルス上科の側歯を選別することは難しい。

5. 剖出により明らかになった丹波竜脚類の骨格の特徴

三枝ほか (2008) は、丹波竜脚類の胸肋骨には含気骨化が見られるとした。しかし、剖出が進展した結果、気孔 (pneumatic foramen) とされたものは、肋骨体へではなく、肋骨結節内に向かって広がる、孔というよりも深い窩であった。肋骨結節を深くえぐり込むという点では、*Venenosaurus* (Tidwell *et al.*, 2001) および *Tastavinsaurus* (Canudo *et al.*, 2008) で報告されている肋骨近位端の深い窩に類似するが、窩が肋骨結節の遠位に開くという点で異なる。第一仙肋骨と考えられる腸骨に接して産出した肋骨の結節にも同様の窩があるが、これは結節の背側を貫通しており、仙椎に連続していたと思われる。次に述べるように、腸骨は一部含気骨化しており、それと接する仙椎も同じく含気骨化していたのであろう。

竜脚類の椎骨および肋骨に関しては、気孔が多くの標本で見られ、その含気骨化が確かめられている (Wilson and Sereno, 1998; Wedel, 2003, 2005, 2009)。しかし、腸骨に関してはこれまで、骨内部に蜂巢状の空隙が確認された例はあるが、気孔は報告が

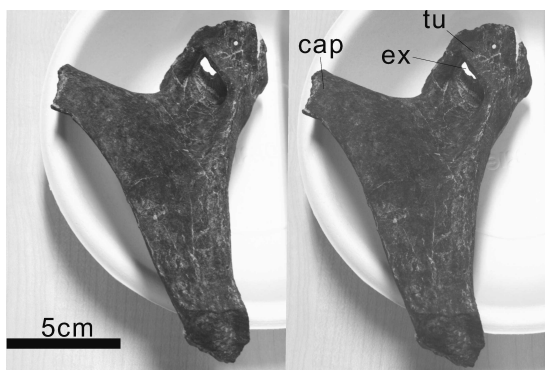


図6 丹波竜脚類の第一仙肋骨近位端の後面、ステレオ写真。
cap: 肋骨頭、ex: 窩、tu: 結節。結節を穿つ窩と、肋骨体断面に含気腔が見られないことに注意。

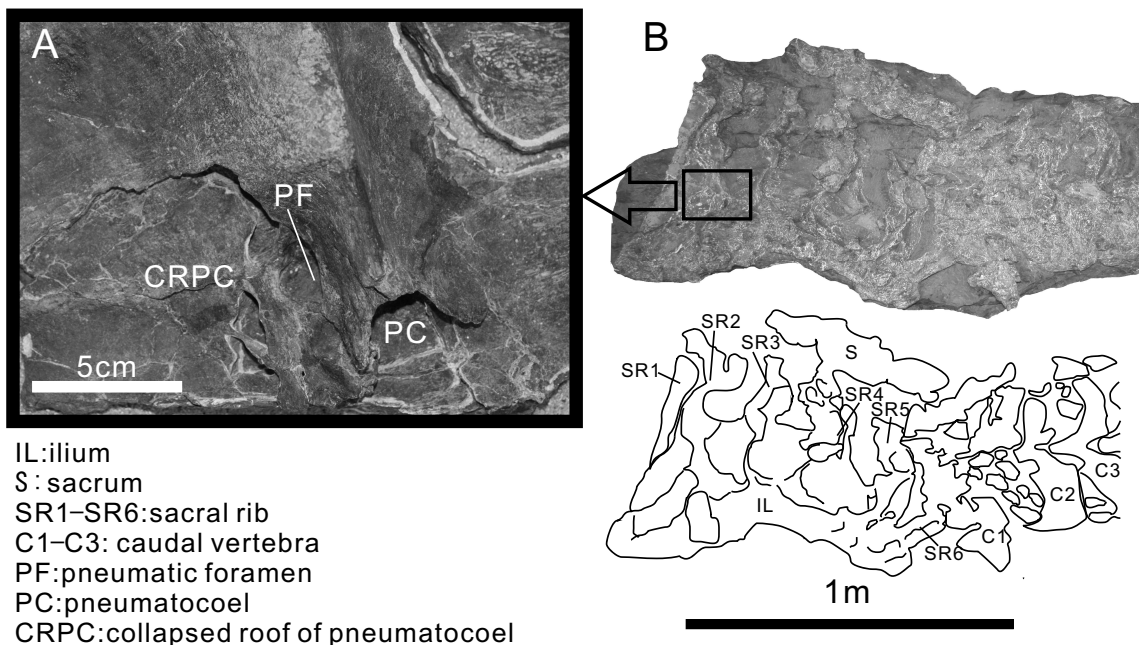


図7 A: 丹波竜脚類の腸骨に見られる気孔 (pneumatic foramen) と含気腔 (pneumatocoel)。B: 同竜脚類の腸骨内側面と第1～第3尾椎。

なかった (Sanz, *et al.*, 1999; Martínez *et al.*, 2004; Xu *et al.*, 2006b; Wilson and Upchurch, 2009)。丹波竜脚類には右腸骨が保存されており、その内側面には仙肋骨と接する隆起が4つ確認できる。これらのうち最も頭方の隆起の内部は空洞となっており、この空洞につながる長径3cm、短径1.5cmの孔が内側へ開口している。この孔は大きさから見て栄養孔ではなく気孔と考えられる。これは竜脚類の腸骨において気孔とそれに続く含気腔 (pneumatocoel) がそろって発見された初めて事例である。

6. 議論

1) 産状について

山南発掘現場における化石産出層の堆積相の解析から、丹波竜脚類を含有する赤褐色～赤黄褐色の泥岩層は土壌化を受けた氾濫原上の湿地堆積物であることが明らかとなった。このような環境では強い流水による遺体の運搬は考えにくく、丹波竜脚類の部分骨格はほぼ現地性のものと考えられる。山南発掘現場より産出する丹波竜脚類以外の恐竜の化石は獣脚類および鳥脚類の脱落歯のみであり、他の骨格要素は発見されていない。第三次発掘により、発掘区画南西部のグリッドF4を中心とした部分に歯の化石が集中していることが判明した。鳥脚類の歯で特にこの傾向が強いが、獣脚類および丹波竜脚類の歯にも同様の傾向があり、丹波竜脚類の遺体の周辺よりもこの南西部により多く分

布している。このように恐竜の歯だけを集積させる何らかの機序を見つけなければならないが、上述のように強い水流による篩別は考えにくい。一見均質に見える泥岩層の中にはごく弱い水流や、微地形などの痕跡があるかもしれない。堆積相の微細な差異に今後注目して発掘を進めるべきだろう。

2) 恐竜の歯化石と地層の年代について

第三次発掘により、恐竜の歯化石の点数が増加したことにより、山南発掘地点から発見されている鳥脚類および獣脚類の脱落歯の分類学的位置づけがより明確になった。第三次発掘ではティラノサウルス類の前顎歯が発見され、これは *Xiongguanlong* と後期白亜紀のティラノサウルス上科の両者を含む単系統群に属し、その中でも比較的原始的な種のおそらく成体のものであると推定された (丹波ティラノサウルス類)。一方、鳥脚類脱落歯の大部分は、*Probactrosaurus* に類似ないしはそれよりもやや原始的な歯をもつイグアノドン上科鳥脚類と考えられる (丹波イグアノドン類)。 *Probactrosaurus* および *Xiongguanlong* は東アジアの Aptian～Albian の地層からこれまで発見されている。また、丹波竜脚類の歯と形態、咬耗面の形状両面で類似しているものは、タイの Khok Kruat 層 (Aptian) より産出した竜脚類の歯のみである (Buffetaut and Suteethorn, 2004)。したがって、恐竜の化石を指標とするなら、篠山層群下部層の時代は Aptian または Albian と考えるのが妥当である。一

方、篠山層群下部層の基底部に近い凝灰岩のフィッシュントラック年代は 139 ± 9 Ma, 136 ± 16 Maを示しており(松浦・吉川, 1992), 化石の示す年代よりも古い。同様の問題が、韓国下部白亜系 Hasandong Formation にもある。この地層からはこれまで、*Probactrosaurus gobiensis* に最も類似するとされた non-hadrosaurian iguanodontoids の上顎歯破片(Lee and Lee, 2007) および舌側面中央に咬頭歯頸方向に延びる稜をもつティラノサウルス上科の前顎歯破片(Lee, 2008) が産出している。このように、イグアノドン上科とティラノサウルス上科に関しては、篠山層群下部から産出したものは手取層群のそれら(Hasegawa *et al.*, 1995; Manabe, 1999; Kobayashi and Azuma, 2003) よりもむしろ、Hasandong Formation から産出したものに類似している。しかし、後者の年代に関しては、生層序学・放射年代の手法により Hauterivian から Albian までの様々な年代が推定されており(Lee, 2003), 年代学的には未解決な問題が多いと言わざるを得ない。したがって、篠山層群下部層の生層序学的年代および放射年代は日本のみならず、韓国など東アジアの白亜系の年代学との対比を考える上でも重要でありその解明がまつれる。

7. まとめ

- 1) 丹波市山南町上滝の山南発掘地点より発掘中の丹波竜脚類の部分骨格およびそれに随伴する恐竜類の歯は土壌化を受けた氾濫原上の湿地堆積物中より産出した。丹波竜脚類の部分骨格の南西に恐竜類の歯が集まっている場所があった。
- 2) 山南発掘地点からはイグアノドン上科鳥脚類の脱落歯とティラノサウルス上科の前顎歯が産出し、前者は *Probactrosaurus* に *Xiongguanlong* と歯の進化段階が類似している。また、丹波竜脚類の歯の形態と咬耗面の形状はタイの Khok Kruat 層(Aptian)より産出した竜脚類の歯に類似する。これらは Aptian~Albian の地層からこれまで発見されていることから、恐竜の化石からは篠山層群下部層の時代は同じく Aptian または Albian と考えられる。
- 3) 丹波竜脚類に関して、歯の標本数が増加したことにより、同一歯列内において歯の大きさに大きな変異のあること、独特の咬耗面をもつことが明らかとなった。また、肋骨には気孔が見られないが、腸骨には明瞭な気孔があり、含気骨化が認められる。

謝辞

第一〜二次発掘に引き続き第三次発掘においても、発掘の原動力となっていたいただいた多数のボランティアの方々、そして財源面を含め、発掘の諸条件の整備に

尽力していただいた行政諸機関関係者、地元自治会、博物館職員および博物館研究員の方々の協力により、本論文でその一部を紹介した新たな資料を入手することが可能となった。また、文献入手については高井正成博士(京都大学)、仲谷英夫博士(鹿児島大学)、渡部真人博士(林原自然科学博物館)、平山廉博士(早稲田大学)に大変お世話になった。2名の査読者には適切なお意見とご教示をいただいた。以上の方々に厚く御礼申し上げる。本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金(20340145)によって実施された。

引用文献

- Barrett, P. M., Butler, R. J., Wang, X.-L. and Xu, X. (2009) Cranial anatomy of the iguanodontoid ornithomimid *Jinzhouosaurus yangi* from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China. *Acta Palaeontologica Polonica* **54**, 35-48.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V. (2004) Comparative odontology of sauropod dinosaurs from Thailand. *Revue de Paléobiologie, Genève*, vol. spécial **9**, 151-159.
- Calvo, J. O. (1994) Jaw mechanics in sauropod dinosaurs. *Gaia* **10**, 183-193.
- Canudo, J. I., Royo-Torres, R. and Cuenca-Bescós, G. (2008) A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**, 712-731.
- Carr, T. D. and Williamson, T. E. (2004) Diversity of late Maastrichtian Tyrannosauridae (Dinosauria: Theropoda) from western North America. *Zoological Journal of the Linnean Society* **142**, 479-523.
- Carr, T. D., Williamson, T. E. and Schwimmer, D. R. (2005) A new genus and species of tyrannosauroid from the Late Cretaceous (Middle Campanian) Demopolis Formation of Alabama. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**, 119-143.
- Currie, P. J., Rigby, J. and Sloan, R. (1990) Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. In: Carpenter, K. and Currie, P. (eds) *Dinosaur Systematics. Approaches and Perspectives*, pp.107-125, Cambridge University Press, Cambridge.
- Currie, P. J., Hurum, J. H. and Sabath, K. (2003) Skull structure and evolution in tyrannosaurid dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* **48** (2), 227-234.
- Curry Rogers, K. and Forster, C. A. (2004) The skull of *Rapetosaurus krausei* (Sauropoda: Titanosauria) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**, 121-144.

- Galton, P. M. (1983) The cranial anatomy of *Dryosaurus*, a hypsilophodontid dinosaur from the Upper Jurassic of North America and East Africa, with a review of hypsilophodontids from the Upper Jurassic of North America. *Geologica et Palaeontologica* **17**, 207-243.
- Gilmore, C. W. (1925) A nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*, a saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Uta. *Memoirs of the Carnegie Museum* **10**, 347-384.
- Godefroit, P., Dong, Z.-M., Bultynck, P., Li, H. and Feng, L. (1998) Sino-Belgian Cooperative Program. Cretaceous Dinosaurs and Mammals from Inner Mongolia: 1) New *Bactrosaurus* (Dinosauria: Hadrosauridae) material from Iren Dabasu (Inner Mongolia, P.R. China). *Bulletin de L'institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique Sciences de la Terre* **68**, supplement, 1-70.
- Hasegawa, Y., Manabe, M., Isaji, S., Ohkura, M., Shibata, I. and Yamaguchi, I. (1995) Terminally resorbed iguanodontid teeth from the Neocomian Tetori Group, Ishikawa and Gifu Prefecture, Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Ser C*, **21**, 35-49.
- He, X., Li, K. and Cai, K. (1988) *The Middle Jurassic Dinosaurian Fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan, Vol. 4, The sauropod dinosaurs (2), Omeisaurus tianfuensis*. Sichuan Scientific and Technological Publishing House, Chengdu, 143 pp.
- Horner, J. R.; Weishampel, D. B. and Forster, C. A. (2004) Hadrosauridae. In: Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H. (eds) *The Dinosauria*. 2nd ed., pp.438-463, University of California Press, Berkeley.
- Hutt, S., Naish, D., Martill, D. M., Barker, M. J. and Newberry, P. (2001) A preliminary account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Early Cretaceous) of southern England. *Cretaceous Research* **22**, 227-242.
- Janensch, W. (1935-36) Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica* (Supplement 7) Reihe 1, Teil 2 147-248, 4 pls.
- Kellner, A.W.A. (1996) Remarks on Brazilian dinosaurs. *Memoirs of the Queensland Museum* **39**, 611-626.
- Kobayashi, Y. and Azuma, Y. (2003) A new iguanodontian (Dinosauria; Ornithomimidae), from the lower Cretaceous Kitadani Formation of Fukui Prefecture, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**, 166-175.
- Kobayashi, Y., Manabe, M., Ikegami, N., Tomida, Y. and Hayakawa, H. (2006) Dinosaurs from Japan. In: Lü, J., Kobayashi, Y., Huang, D. and Lee, Y. (eds) *Papers from the 2005 Heyuan International Dinosaur Symposium*, pp.87-102, Geological Publishing House, Beijing.
- Lee, Y.-N. (2003) Dinosaur bones and eggs in South Korea. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum* **2**, 113-121.
- Lee, Y.-N. (2008) The first tyrannosauroid tooth from Korea. *Geosciences Journal* **12**, 19-24.
- Lee, Y.-N. and Lee, H.-J. (2007) The first ornithomimid tooth in Korea. *Journal of the Paleontological Society of Korea* **23**, 213-225 (in Korean with English abstract).
- Lehman, T. M. and Carpenter, K. (1990) A partial skeleton of the tyrannosaurid dinosaur *Aublysodon* from the Upper Cretaceous of New Mexico. *Journal of Paleontology* **64**, 1026-1032.
- Li, D.-Q., Norell, M.A., Gao, K.-Q., Smith, N.D. and Makovicky, P. J. (2009) A longirostrine tyrannosauroid from the Early Cretaceous of China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* doi: 10.1098/rspb.2009.0249
- Lu, J. (1997) A new iguanodontidae (*Probactrosaurus mazongshanensis*, sp. nov.) from Mazongshan area, Gansu Province, China.. In: Dong, Z. (ed) *Sino-Japanese Silk Road Dinosaur Expedition*, pp.27-47, China Ocean Press, Beijing.
- Lull, R. S. and Wright, N. E. (1942) *Hadrosaurian Dinosaurs of North America*. Geological Society of America Special Paper 40, Geological Society of America, 225 pp.
- Manabe, M. (1999) The early evolution of the Tyrannosauridae in Asia. *Journal of Paleontology* **73**, 1176-1178.
- Martínez, R. D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. and Lamanna, M. C. (2004) An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**, 107-120.
- 松浦浩久・吉川敏之 (1992) 兵庫県東部に分布する前期白亜紀篠山層群の放射年代. 地質学雑誌 **98**, 635-643.

- Molnar, R. E. and Carpenter, K. (1989) The Jordan theropod (Maastrichtian, Montana, U.S.A.) referred to the genus *Aublysodon*. *Geobios* **22**, 445-454.
- Naish, D., Hutt, S. and Martill, M. (2001) Saurischian dinosaurs 2 : theropods. In : Martill, D. M. and Naish, D. (eds) *Dinosaurs of the Isle of Wight*, pp.242-309, The Palaeontological Association, London.
- Norman, D. B. (1986) On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia : Ornithopoda). *Bulletin de L'institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique Sciences de la Terre* **56**, 281-372.
- Norman, D. B. (1998) On Asian ornithopods (Dinosauria : Ornithischia). 3. A new species of iguanodontid dinosaur. *Zoological Journal of the Linnean Society* **122** (1-2), 291-348.
- Norman, D. B. (2002) On Asian ornithopods (Dinosauria : Ornithischia). 4. *Probactrosaurus* Rozhdestvensky, 1966. *Zoological Journal of the Linnean Society* **136**, 113-144.
- Norman, D. B., Sues, H.-D., Witmer, L. M. and Coria, R. A. (2004). Basal Ornithopoda. In : Weishampel, D. B., Dodson, P. and Osmólska, H. (eds) *The Dinosauria. 2nd ed.*, pp.393-412, University of California Press, Berkeley.
- Nowinski, A. (1971) *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* **25**, 57-81.
- Olshevsky, G. (1995) ティラノサウルス科の起源と進化 Part 1. *Gakken Mook 恐竜学最前線* **9**, 92-119.
- Ouyang, H. and Ye, Y. (2002) *The First Mamenchisaurian Skeleton with Complete Skull : Mamenchisaurus youngi*. Sichuan Science and Technology Press, Chengdu, 111pp+20 plates. (in Chinese with English summary).
- Paul, G. S. (1988) *Predatory dinosaurs of the world : a complete illustrated guide*. Simon and Schuster, New York, 464 pp.
- Prieto-Marquez, A., Gaete, R., Rivas, G., Galobart, A. and Boada, M. (2006) Hadrosauroid dinosaurs from the Late Cretaceous of Spain : *Pararhabdodon isonensis* revisited and *Koutalisaurus kohlerorum*, gen. et sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* **26**, 929-943.
- Rauhut, O. W. M. (2000) The dinosaur fauna from the Guimarota mine. In : Martin, T. and Krebs, B. (eds) *Guimarota-A Jurassic Ecosystem*, pp.75-82, Pfeil, München.
- Rauhut, O. W. M. (2003) A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology* **46**, 903-910.
- Retallack, G. J. (1988) Field recognition of paleosols. *Geological Society of America Special Paper* **216**, 1-20.
- Retallack, G. J. (1990) *Soils of the Past : An Introduction to paleopedology*. Unwin Hyman Inc., London, 520 pp.
- 三枝春生・田中里志・池田忠広・松原尚志・古谷 裕・半田久美子 (2008) 下部白亜系篠山層群からの竜脚類およびその他脊椎動物化石の産出. 化石研究会会誌 **41**, 2-12.
- Salgado, L. and Calvo, J. O. (1997) Evolution of the titanosaurid sauropods II : the cranial evidence. *Ameghiniana* **34**, 33-48.
- Samman, T., Powell, G. L., Currie, P. J. and Hills, L. V. (2005) Morphometry of the teeth of western North American tyrannosaurids and its applicability to quantitative classification. *Acta Palaeontologica Polonica* **50**, 757-776.
- Sanz, J. L., Powell, J. E., LeLoeuff, J., Martínez, R. and Pereda Suberbiola, X. (1999) Sauropod remains from the Upper Cretaceous of Laño (northcentral Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* **14**, (Número Especial 1), 235-255.
- Sereno, P. C. and Wilson, J. A. (2005) Structure and evolution of a sauropod tooth battery. In : Curry Rogers, K. A. and Wilson, J. A. (eds) *The Sauropods : Evolution and Paleobiology*, pp.157-177, University of California Press, Berkeley.
- Smith, J. B. (2005) Heterodonty in *Tyrannosaurus rex* : implications for the taxonomic and systematic utility of theropod dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25**, 865-887.
- Smith, J. B., Vann, D. R. and Dodson, P. (2005) Dental morphology and variation in theropod dinosaurs : Implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The Anatomical Record Part A : Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* **285A**, 699-736.
- Sues, H.-D. and Averianov, A. (2009) A new basal hadrosauroid dinosaur from the Late Cretaceous of Uzbekistan and the early radiation of duck-billed dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B* doi : 10.1098/rspb.2009.0229
- Tang, F., Jin, X., Kang, X. and Zhang, G. (2001) *Omeisaurus maoianus : A complete sauropoda from Jingyan, Sichuan*. China Ocean Press, Beijing, 128

- pp.
- Tidwell V., Carpenter, K. and Meyer, S. (2001) New titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. In : Tanke, D. and Carpenter, K. (eds), *Mesozoic Vertebrate Life*, pp. 139-165, Indiana University Press, Bloomington, Indiana.
- Upchurch, P. and Barrett, P.M. (2000) The evolution of sauropod feeding mechanics. In : Sues, H.-D. (ed) *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates, perspectives from the fossil record*, pp.79-122, Cambridge University Press, Cambridge.
- Wedel, M. J. (2003) The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**, 344-357.
- Wedel, M. J. (2005) Postcranial skeletal pneumaticity in sauropods and its implications for mass estimates. In : Curry Rogers, K. A. and Wilson, J. A. (eds) *The Sauropods : Evolution and Paleobiology*, pp.201-228, University of California Press, Berkeley.
- Wedel, M. J. (2009) Evidence for Bird-Like Air Sacs in Saurischian Dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology* **311A**, 1-18.
- Weishampel, D. B. and Bjork, P. R., (1989) The first indisputable remains of *Iguanodon* (Ornithischia : Ornithopoda) from North America : *Iguanodon lakotaensis*. sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* **9**, 56-66.
- Weishampel, D. B., Jianu, C.-M., Csiki, Z. and Norman, D. B. (2003) Osteology and phylogeny of *Zalmoxes* (n. g.), an unusual Euornithopod dinosaur from the latest Cretaceous of Romania. *Journal of Systematic Palaeontology* **1**, 65-123.
- Wilson, J. A. (2005) Redescription of the Mongolian sauropod *Nemegtosaurus mongoliensis* Nowinski (Dinosauria : Saurischia) and comments on Late Cretaceous sauropod diversity. *Journal of Systematic Palaeontology* **3**, 283-318.
- Wilson, J. A. and Sereno, P. C. (1998) Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* **5**, 1-68.
- Wilson, J. A. and Upchurch, P. (2009) Redescription and reassessment of the phylogenetic affinities of *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria : Sauropoda) from the Early Cretaceous of China. *Journal of Systematic Palaeontology* **7**, 199-239.
- Xu X., Clark, J. M., Forster, C. A., Norell, M. A., Erickson, G. M., Eberth, D. A., Jia, C. and Zhao, Q. (2006a) A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature* **439**, 715-718.
- Xu, X., Norell, M. A., Kuang, X., Wang, X., Zhao, Q. and Jia, C. (2004) Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids. *Nature* **431**, 680-684.
- Xu, X., Zhang, X., Tan, Q., Zhao, X. and Tan, L. (2006 b) A new titanosaurian sauropod from Late Cretaceous of Nei Mongol, China. *Acta Geologica Sinica* **80**(1), 20-26.
- Zhang, Y. (1988) *The Middle Jurassic dinosaur fauna from Dashanpu, Zigong, Sichuan : Volume I, sauropod dinosaur (I) : Shunosaurus*. Sichuan Publishing House of Science and Technology, Chengdu, China, 89 pp.
- Zinke, J. (1998) Small theropod teeth from the Upper Jurassic coal mine of Guimarota (Portugal). *Paläontologische Zeitschrift* **72**, 179-189.