

第40回（通算第157回）化石研究会総会・学術大会講演抄録

(2022年7月10日（日）、岡山理科大学にてオンラインで開催)

シンポジウム「足跡学 —その現在と今後の展望—」
講演 1古行動学事始め、足跡化石から見た“群れ”
の集団行動

高津翔平（岐阜県博物館）

恐竜類における社会集団や集団行動の可能性については、角竜類や鳥脚類、獣脚類、竜脚形類など多くの分類群において示唆されている（例えば Myers and Fiorillo 2009）。それらの集団形成や行動記録の根拠として、多数の骨化石や足跡化石群が示されているが、なかでも確かな根拠とされるものの多くを足跡化石記録が占めている（GarcíaOrtiz and Pérez-Lorente 2014）。恐竜類の足跡化石からは、少なくとも一部の恐竜類が社会集団を形成したという単なる可能性だけでなく、集団としての規模や組織的な行動、構成員としての多様性や協調性など、彼らの行動学的・生態学的特徴を読み取ることができる。

「群れ」とは統一された行動がみられる生物集団のことを指し、ある同一種の生物により構成されているが、まれに混群（ある動物種が他の動物種と行動をともにすること）も存在する（例えば辻 2008）。群れのように多数の個体からなる集団が起こした行動を集団行動と呼ぶが、足跡学では一般的に、同一タイプの足跡により形成された集団が残した移動痕などを示す。恐竜類の足跡化石群から、彼らの群れとしての集団やその行動を示唆する報告（例えば Fiorillo et al. 2014）が数多くある一方で、足跡学における群れとしての集団行動を定義する条件は曖昧なままであった。

足跡化石から集団行動を定義するためには、同一層理面上に複数の同タイプの行跡（trackway）が残されていることや、地形などの物理的な制約を除き、おおそ同一進行方向を示す平行な行跡（parallel trackways）が認定できることが重要である（Lockley 1989, 1991; Ostrom 1972）。また Lockley (1989) は隣接した行跡の間隔である行跡間距離（intertrackway spacing）に注目し、一定に保たれた規則的な行跡間距離、つまり調和のとれた個体同士の間隔もまた集団行動を定義する要素の1つとしている。一方で、Barco et al. (2006) は十分な個体から

なる集団が前後に広がり波状に移動した場合、足跡同士の重複や行跡間距離が不規則になることを指摘している。そのため、足跡化石を用いた集団行動の推測には集団の縦の広がりを“波”としてとらえ、考慮する必要がある。

タイ王国東北部のラオスとの国境近くに位置する恐竜足跡化石産地 Huai Dam Chum には、Khorat 層群 Khok Kruat 層（Aptian-Albian）が露出している。同産地では2000年頃に始まった採石工事により恐竜の足跡化石群が発見されていたが、その足跡分類学的な位置づけや、集団としての特徴は不明なままであった。2017年に我々が行った研究の結果、足跡の多くが *Asianopodus* isp. に分類され、基盤的な小型のオルニトミモサウルス類により残された可能性が示唆された。足跡や行跡が示す進行方向や移動速度から A と B の2つのグループに分けることができ、特にグループ A においては、一定に保たれた行跡間距離と集団としての縦の広がりを複数の波として確認できた。これは前期白亜紀のオルニトミモサウルス類が社会性のある集団を形成していたことを足跡学的に証明できた初めての研究例である。また集団を構成する個体サイズには、2つのピークが確認できた。このピーク差の要因として、集団内における雌雄差や成長段階の違い、混群などの可能性が考えられる。基盤的なオルニトミモサウルス類では多数の個体からなる集団を形成し、集団としてのたかい凝集性と複雑な社会構造を有していた可能性がある。

講演 2

足跡化石分類学の現状と課題

— 恐竜類足跡化石を例に —

築地祐太（福井県立恐竜博物館）

化石を研究する上でそれらを分類し整理することは必要不可欠だが、生物の生活の痕跡が化石化した生痕化石においてもそれは例外ではない。特に、中生代の代表的な脊椎動物である恐竜類の足跡化石は、19世紀から今日に至るまで数多くの分類学的な研究がなされてきた。本邦においても、1985年以降、恐竜類足跡化石の発見が各地で相次ぎ、いくつかの標本は分類学的

な記載がされている。

足跡化石を含む生痕化石に対して与えられる学名のことを「生痕化石タクソン」と言う。生痕化石タクソンは形態種であり、分類においてそれを形成した生物種との関係は問題にされない。また、生痕化石タクソンとして提唱された学名は科・属・種いずれかの階級群名として扱われる。このように、足跡化石を分類し命名する基本的なルールは設けられている。一方で、膨大な数の記載論文と生痕化石タクソンの命名によって、いくつかの諸問題も生じてきた。本発表では恐竜類足跡化石の分類学における現状と課題について紹介する。

一つ目の問題点としては、多くの記載において足跡化石の輪郭描画が定性的な評価に基づいて行われていたことである。同じ足跡化石であっても研究者によって輪郭描画が異なることがあったほか、保存状態の悪い足跡化石が記載されたことや、そもそも足跡としては疑わしい窪みが記載されている例などがあった。これらの問題に関しては、2000年代から3次元データを用いる手法が推奨され始めたおかげで、より客観的な輪郭描画が得られるようになってきた。2017年には、足跡化石の記載における3次元データの使用についての国際プロトコルが32名の足跡研究者により提案され、3次元データの収集と普及のために論文の出版に合わせて無料で公開することが求められている。また、分類における足跡化石の保存状態の条件などについても、いくつかの提言がなされている。このように、かつてのような問題は大きく改善されつつある。

別の問題点としては、無数の生痕化石タクソンが乱立して記載されたことによる分類学上の混乱が挙げられる。この問題は19世紀から20世紀の間はほとんど注目されることがなかったが、近年いくつかの系統群に関する生痕化石タクソンの再検討や整理が行われており、以前に比べ分類学上の混乱は解消されつつある。例えば、非鳥類型獣脚類の足跡化石に対して命名された生痕化石タクソンの多くが、最も代表的な属階級群である *Grallator*, *Anchisauripus*, *Eubrontes*, あるいはそれらが属する科階級群の *Grallatoridae*, *Anchisauripodidae*, *Eubrontidae* のシノニムとして扱われている。一方で、属階級群である *Asianopodus* には、科階級群レベルで上記3分類群のいずれにも該当する特徴を有しているという問題が残されている。また、鳥脚類の生痕化石タクソンである *Caririchnium* 属と *Amblydactylus* 属が同種あるいは別種とする意見が両立している問題や、印跡動物の分類の違いに基づいて分類されてしまった足跡化石も存在している。このように、恐竜類足跡化石における分類学上の混乱は未解決の部分も多い。

今回は恐竜類足跡化石を例に、足跡化石の分類における諸問題について紹介した。今後の足跡化石の分類学的な研究において、前述の3次元データを用いた客観的な形態観察手法や、計測値を用いた多変量解析および主成分分析といった定量的な評価を用いることが必要と言える。また、このようにして得られた足跡化石のデータが広く公開され、多くの研究者が標本へアクセスしやすい環境を整備していくことも望まれる。さらに、足跡化石と印跡動物の関係については、機能形態学や動物行動学としての議論で触れるにとどめ、分類学では混同しないようにすることが求められる。

講演3

足跡化石研究40年。

その中から見えてきたこと

石垣 忍 (岡山理科大学恐竜学博物館)

本発表では、足跡化石研究史を、1980年代の「足跡学のルネサンス」以前と以降に分けて概観したうえで、足跡学の発展と共に40年間研究を行ってきた発表者から見た課題と今後の展望を述べる。

公式に残る恐竜足跡化石の最初の発見記録は1802年で、米国 Connecticut Valley の農場での三疊紀足跡化石の発見である。イギリスの Mantell 夫妻による *Iguanodon* の歯の発見より20年前のことである。その後、Connecticut では Hitchcock が精力的に収集と記載を進め1858年に *Ichthyology of New England* を発表している。イギリス南東部の Wealden では1846年に *Iguanodon* による印跡とされた鳥脚類の足跡化石が発見され、1862年頃まで発見が相次いだ。この時期、ヨーロッパ大陸では1834年にドイツ南部の三疊紀前期の Buntsandstein から *Chiroterium* が相次いで発見され、以後ペルム紀から三疊紀にかけての様々な足跡化石の研究が蓄積された。

その後20世紀前半にかけて北米でもヨーロッパとその植民地でも脊椎動物の骨化石の発見が相次ぎ、急速に研究が進む一方、足跡化石の研究は非常に緩やかであった。この間の特筆すべきことは、1930-40年代の Bird (アメリカ自然史博物館) による Colorado と Texas での恐竜足跡化石の発見である。特に後者は AMNH の展示と National Geographic で広く一般に紹介された。また Lull は Hitchcock の研究をふまえて Connecticut Valley の足跡化石を記載した (*Triassic Life of the Connecticut Valley*, 1915, 1953)。出版物では Abel が1935年に *Vorzeitliche Lebensspuren* を出版した。二次大戦後、欧米に加えてアフリカや中国、オーストラリアなど各地で脊椎動物の足跡化石が

発見された。出版物は Haubold によって *Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium* (1971), *Die fossilen Saurierfahrten* (1974) と *Saurierfahrten* (1984), Ellenberger によって南アフリカの三疊紀足跡化石のモノグラフ二巻が出版された (1972, 1974)。

1960年代末から1970年代にかけて、Ostrom による *Deinonychus* の研究を契機として恐竜の見方が大きく変わったのを契機に、恐竜の姿勢・運動・社会の記録としての足跡化石に注目が集まり、研究者も増え、新たな発見が相次ぐようになった。恐竜のルネサンスに伴う足跡化石のルネサンスの始まりである。そこで求められたのは研究手法の確立や用語の整理であった。1986年5月に New Mexico の Albuquerque で First International Symposium on dinosaur Tracks and Traces が開催され、Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Paleoichnology (1987) と *Dinosaur Tracks and Traces* (1989) と、Lockley らによる教科書的な本3巻が出版されたことは大きな意義があり、多くの研究者が世界各地で足跡化石の研究に取り組み始めた。北米西部はもとより、中国、韓国、スペイン、ポルトガル、イタリア、スイス、ボリビア、アルゼンチン、ブラジル、モロッコ、レソト、モンゴル、オーストラリアなどで特に研究が進んだ。この間の研究で特筆すべきことは、翼竜の地上での歩行とディノニコサウルス類の二指性を足跡化石が証明したことである。

現在、足跡関係では4年ごとに行われる *Ichnia* と2年ごとに行われる International Conference of Continental Ichnology を中心に学术交流が進む。出版物では *Dinosaur Tracks –The Next Steps–* (2016) で今後の足跡学の展望が議論された。発表者としては今後のブレイクスルーは、今まで見落とされていた小さな足跡化石や、膨大すぎて敬遠されていた広い地層面上の大量の足跡化石に取り組むことにあると考えている。

一般公演

水一堆積物境界における実験生痕学的手法の開発：カプトガニを用いた水底足跡化石の再現の例

海野 奏 (富山大学)

中島保寿 (東京都市大学)

生痕化石は、足跡や巣穴、這い跡といった様々な古生物の生命活動による痕跡が化石化したものである。生痕化石の研究では、現生生物の行動や形態、そして

生痕そのものの観察を行うことで、生痕化石の解釈に役立てることがある。生痕化石と対応する現生生物の生痕 (現生生痕) の研究では、型取りによって形態を記録することが多い。陸上における現生生痕の型取り法では、水と練和した液状の石膏を足跡などに流し込む手法が代表的である。また近年は、陸上脊椎動物の足跡などの3次元構造を非破壊的に取得するために、レーザースキャンやCTスキャン、フォトグラメトリといった記録方法も用いられている。一方で水中では、石膏を用いた巣穴の型取りのほか、水中で硬化する特殊な樹脂の流し込みによって、海底の巣穴の型取りを行った例がある。また、人工的な水中の堆積環境で形成された動物の足跡について、水を排出した上で二次元的な形状を記録した研究もある。しかし、水中の底質表面に形成される足跡や這い跡など、比較的平面的な現生生痕を、水中にある状態のまま3次元の形態を保存する方法については確立されていない。

そこで本研究ではまず、水中で形成された足跡や這い跡といった垂直方向に浅い構造からなる現生生痕の水中での型取り手法の確立を目標に、従来陸上の生痕や水底の巣穴に対して用いられてきた手法の応用可能性を検証するための実験と、上記の条件により適した新たな手法の開発を目的とした実験を行い、それらの結果について比較検討を行った。

本研究では水生生物の中でも生痕を構成する要素が特徴的であるカプトガニ類に注目し、実験動物としてアメリカカプトガニの幼生 (全長約5 cm) を使用した。また、実験に使用した底質は、工業用の珪砂をあらかじめふるい分け、粗粒砂 (0.5~1.0 mm) と極細粒砂 (0.063~0.125 mm) の2種類を用意した。そして型取り法の比較として、従来の手法である海底の巣穴を型取るために使用した樹脂と液状石膏を用意した。また、新たな手法として、粉末石膏を降下させる手法を採用し、界面活性剤を加える場合と加えない場合の2種類の合計4つの手法で実験を行った。

4つの手法のうち、カプトガニの足跡を最も詳細に記録できたのは、底質を極細粒砂とし、粉末石膏と界面活性剤を組み合わせた手法だった。この手法は従来の手法に比べて型取り剤の投入時の影響をかなり抑えることができたことと、粉末石膏のみの場合に水面で凝集していた粉末が、界面活性剤によって表面張力を失い、水中を粉末一粒の状態で沈降できたことにより、生痕本来の状態で記録できたと考えられる。このように、飼育環境下ではあるが、水生生物の移動痕の記録に初めて成功した。本研究で開発した手法は、カプトガニ以外の表在性底生生物の現生生痕にも応用可能であると期待される。

硬骨魚類条鰭類ガノイン鱗のガノイン形成 一中・古生代のなごり

笹川一郎 (新潟市西区)

魚類での硬組織の進化を探る時、歯と並び鱗は最も重要な器官である。近年、ゲノム解析の発展で、硬組織形成に関わる遺伝子の分子進化と形態形成との関係を探る研究が進んでいる。今回、硬骨魚類条鰭類のガノイン鱗のガノイン層の形成について紹介する。

硬骨魚類では、基幹硬骨魚類から分化した肉鰭類でコズミン鱗が、条鰭類でガノイン鱗がそれぞれ生じた。現生条鰭類でガノイン鱗を持つのは「生きている化石」のポリプテルス目 Polypteriformes とガー目 Lepisosteiformes だけである。ポリプテルスのガノイン鱗はガノイン、象牙質層、骨板層の3層からなるが、ガーはガノインと細管構造を持つ骨板層の2層である。鱗の表面は高石灰化層で覆われ、コズミン鱗ではエナメル質、ガノイン鱗ではガノインである。鱗ガノインは完成形態が極めてエナメル質に似ているので、従来エナメル質とされてきた。しかし、近年の遺伝子解析の結果、条鰭類にはアメロゲン遺伝子 (AMEL) がいないことがわかった。主要基質タンパクが異なるので、両者は基幹硬骨魚類の段階で分化した別な組織とされる。すなわち、祖先型エナメル質は基幹硬骨魚類で現れ、ガノインは基幹条鰭類で、エナメル質は基幹肉鰭類でそれぞれ出現したと考えられる。肉鰭類のエナメル質は歯では両生類、爬虫類と引き継がれ、哺乳類で大きく発展した。一方、条鰭類のガノインは鱗・歯とも進化の途中で消滅し、歯ではカラーエナメロイドが取って代わった。

ガーの鱗ガノインの発生は基質形成期と成熟期に分けられる。基質形成期では、高円柱状となった Inner ganoine epithelium (IGE) がガノイン基質を最初は骨質上に分泌する。ガノイン結晶 (ガノインリボン) は表面にほぼ垂直に配列し、束となって小柱様構造を作る。免疫電顕では、ガノイン基質に明瞭な SCPP 5 陽性反応がある。成熟期では、結晶が成長し、密になる。一方、脱灰するとガノイン基質は消失し、分解・吸収されたと考えられる。SCPP 5 の反応もガノインスペースでは消失する。鱗ガノインの発生も肉鰭類、両生類のエナメル質ときわめて類似している。条鰭類ガーの SCPP 5 は AMEL とよく似た機能を持ち、ガノイン結晶の配列と成長を制御していることが示唆される。SCPP 5 の反応はガノイン層直下の骨板にも認められ、これはガノイン層の成熟後も残る。ガノイン層直下の骨板は他の骨部に比べ石灰化度がやや高いので、SCPP 5 は骨板表層の石灰化にも関与している可

能性がある。また、鱗ガノインはエナメル質とは異なり、外界に露出せず、間欠的に重層して形成されるので、これにはまた特有な機構、たとえば、表面のガノイン膜での何らかの連結・接着機能、があると思われる。

条鰭魚類では SCPP 遺伝子が歯のエナメロイド、カラーガノイン形成にも鱗と同様にかかわっている。ガノイン鱗は退化消滅したが、その一部は変化し歯として残った (outside-in 説)。

Sasagawa et al. (2016) J Exp Zool (Mol Dev Evol) 326B, 193-209.

Kawasaki et al. (2021) iScience 24, 102023, Jan 22, 2021

鯨類における髓下葉の形成を伴う歯根分岐の可能性

小寺 稜 (鶴見大学歯学部)

哺乳類の多根歯における歯根形成過程には、歯冠象牙質から連続した石灰化と、歯冠象牙質とは独立した島状の象牙質 (髓下葉) の形成を歯根分岐部に伴う石灰化様式の、2パターンがあることがこれまでに知られている。この髓下葉は、多根歯における髓室床象牙質の石灰化の遅れを補う機能があると考えられているが、歯胚発生過程で髓下葉の形成があるか否か確認されている種は限定的であり、いまだその形成機序は完全には明らかになっていない。現生鯨類には、痕跡的な歯胚のみ、形成がみられるヒゲクジラ類と、全ての歯が単純な円錐状の同形歯性、もしくはイッカクやオウギハクジラ類のような著しい特殊化のみられる歯を持ったハクジラ類がいるが、いずれも多根歯はみられない。一方で、祖先的な化石種において、一般的な陸棲哺乳類の歯式がそろう、臼歯部においては多根歯を保持していたことがしられる。化石鯨類の多根歯は、どのような歯根形成様式であったのであろうか。小型ハクジラ類であるスナメリに、3根性の異常歯が見つかった。その歯の歯根形成過程はどのようであったのか、特に髓下葉の形成に着目し、走査型電子顕微鏡およびマイクロCTを用い形態観察をおこなった。観察の結果、歯髓腔および髓室角は単一であり、複数の歯胚による二次的な癒合もしくは癒着ではなく、単一の歯胚が発生過程で歯根分岐したことが明らかとなった。外表面の観察から、遠心部の2根は根尖孔が繋がった不完全な分岐である一方、近心根は根尖孔ならびに根管が完全に独立し、遠心の2根との分岐部には髓下葉の内側部が結合した根間稜様の突出が観察された。マイクロCTによる断層撮影により、この近心根

と遠心根の根分岐点の両側に、髓室床象牙質の歯髓腔への高まりが観察された。これらの形質から、スナメリに見られた多根歯は歯根分岐過程において、髓下葉の形成を伴ったことが示唆された。

日本産爬虫類（ニホンヤモリ: *Gekko japonicus*) の歯と骨性結合の構造

鈴木久仁博（日大松戸歯・口科研）
松野昌展（日大松戸歯・解剖学）
宇都宮忠彦（日大松戸歯・病理学）

〈目的〉身近な日本産爬虫類であるニホンヤモリの頭蓋と歯の観察から得られた形態学的な特徴、併せて骨性結合の様式を他のトカゲ類と比較して紹介する。

〈材料および方法〉野外で採取されたニホンヤモリ (*Gekko japonicus*) の10%ホルマリン固定標本をもちいた。Photogrammetryによる外部形態の立体像と μ CTによる三次元像から頭蓋の構造を精査した。歯および歯周組織は組織切片の顕微鏡観察（光顕およびSEM）をおこなった。比較標本にはグリーンイグアナ (*Iguana iguana*) を用いた。

〈結果と考察〉頭蓋は哺乳類に比して多くの骨で構成され、頭蓋上部と顎の連結や顎関節の構成は大きく異なっていた。涙骨や後眼窩骨の欠如などトカゲ類のなかでも特徴が見られた。上顎と下顎では歯数が異なり（其々30対以上と20対以上）円錐状で咬頭先端が2つに分かれる同形歯が植立していた。上顎は前顎骨と上顎骨に分離され前顎骨には4対の切歯にはさまれた正中歯が存在した。正中歯には代生歯胚が確認され内外エナメル上皮、エナメル髓、歯乳頭が判別できた。象牙芽細胞は長楕円の大型の核を持つ長い円柱細胞であり、薄い象牙前質を経て直線的に分枝の少ない象牙細管を伸ばしていた。エナメル象牙境直下に明瞭な外套象牙質が確認された。歯髓側に破歯細胞による吸収窩を持つ歯も確認された。内エナメル上皮細胞は長円柱の細胞であり、エナメル質は小柱構造を持たなかった。歯は頰側で癒合する側生の骨性結合で植立していた。象牙質と顎骨との境界は不明瞭であり境界部では細胞性の象牙質になっていた。介在するとされる歯足骨については境界が不明瞭な状態で顎骨に移行していた。グリーンイグアナの歯足骨は大型細胞を多く含む軟骨様組織として発達することを報告したが（田川・鈴木, 2004）、ニホンヤモリでは特徴的な組織構造を発現していない。歯足骨の存在様式や形成過程の多様性が示唆された。

改造現象や骨単位を欠く特異的組織であるセメント質の理解にはその先駆的構造とされている歯足骨の解

剖学的検索が必要であり、研究の成果がヒトの歯を系統発生的な見地から考察する一助となるものと期待される。（動物実験承認番号：EC98-20, EC01-20, EC03-22, EC05-15）

ヒトのセメント質吸収における硬度の違いと 矯正治療における歯根吸収の差は核因子カ パBリガンド（RANKL）に関連する可能性

三島弘幸（鶴見大・歯・歯科理工）
山口 大（銀座矯正歯科）

ヒト上顎小白歯のセメント質では個体変異により硬度に違いがあり、さらに硬度差がCa/P比に関連があることが報告されている（Yamaguchi et al. 2016; Yao-Umezawa et al. 2017）。本研究の目的は矯正治療による歯根吸収（Orthodontic Root Resorption: ORR）にセメント質の硬度差や無機質量の含有差が関連しているかを解析することである。合わせてORRに歯根膜細胞やセメント芽細胞のRANKLが関与している可能性を追求することである。矯正治療で便宜抜去された上顎小白歯を用いた。上顎小白歯50本の試料において、ビッカース硬さで硬度の異なる3グループ（硬度が高いグループ、中間のグループ、硬度が低いグループ）を分類した（Yamaguchi et al. 2016）。本研究では硬さの異なるグループの代表的3例を用いて解析した。本研究は日本大学松戸歯学部倫理委員会の審査を受け、承認されたものである（EC-15-001）。SEM、SEM-EDS分析及び高分解能X線CT装置（ μ CT）や顕微ラマン分光法を用いて、歯頸部、歯根中央部、根尖部に区分して解析した。

HGでのビッカース硬さは26.18であり、SEM-EDS分析ではCaの含有量は25.38 wt%（平均）であった。有細胞セメント質が認められ、石灰化が高い成長線が観察された。MGではビッカース硬さが18.63であり、Caの含有量は23.81 wt%（平均）であった。SGではビッカース硬さが12.54であり、Caは24.49 wt%（平均）であった。有細胞セメント質が広く認められ、その範囲はHGより広がった。元素マッピング像において、SGでは微量元素のC、O、Mgは広く分布し、その密度はHGと比較してやや密度が大きかった。組織無機質密度TMD値ではHGはMGやSGよりも優位に高かった。顕微ラマン分光法の結果では、MGとSGではHGより有機質の含有量が多かった。歯列矯正治療により、歯根膜細胞とセメント芽細胞が歯列矯正の歯の移動中に歯根吸収で役割を果たすRANKLを発現する。

同量のRANKL発現にもかかわらず、硬いセメン

ト質の歯は、柔らかいセメント質の歯よりも根の吸収が少ない可能性がある。硬いセメント質がORRに対する最後の防御となる。矯正力によって引き起こされる歯周組織細胞のRANKLがセメント質を吸収する破歯細胞に働きかけ、破歯細胞がセメント質の硬度とCaとMgの密度の違いあるいは有機質含有量の差異などに相応して、ORRを引き起こす可能性があることが示唆された。

鮮新統古琵琶湖層群上野層から産出した ナマズ属頭蓋骨（北田標本）について

大江文雄（奈良文化財研究所客員研究員）
田畑諒一（滋賀県立琵琶湖博物館）
北田 稔（伊賀盆地化石研究会）
谷本正浩（きしわだ自然資料館専門員）

本発表にて取り扱うナマズ属魚類化石（以下、北田標本）は伊賀市真泥の服部川の河床に露出する鮮新統古琵琶湖層群上野層の塊状シルト岩のイガタニシ殻集積層から発表者の北田により2017年に発見された。層準は服部川Ⅱ火山灰層（3.5 Ma～3.6 Ma；里口, 2015）直下50cmに位置し、本体はややコンクリート化した板状泥質シルト岩（横24.3cm, 縦17.3cm）中に頭蓋骨腹面並びに内臓骨が現出し、反対面は複数のイガタニシの殻で全面覆われた状態を示している。

北田標本の種同定は、日本列島に生息する4種のナマズ属魚類（ナマズ *Silurus asotus*, イワトコナマズ *S. lithophilus*, ビワコオオナマズ *S. biwaensis*, タニガワナマズ *S. tomodai*）の頭部骨格標本と比較し、友田（1962）、小早川（1992）が示したナマズ、イワトコナマズ、ビワコオオナマズの種間での形質差異に照らし合わせて検討を行った。北田標本産出地からは小早川・奥山（1984）が *Silurus* sp. とする頭部骨片化石が、更に上流部（下部層準）では Kobayakawa & Okuyama（1994a；1994b）がビワコオオナマズと同定した頭部骨片化石が報告されている。今回の北田標本は頭蓋骨全体の構成を残していることから、先行研究の化石種を補完する性格をもつものである。一方で、鋤歯骨板（Vomerine tooth plate）、側篩骨（Lateral ethmoid）、歯骨（Dentary）、下咽頭骨（Inferior pharyngeal）、舌顎骨（Hyomandibular）等において、現生のビワコオオナマズとは異なる形質が確認された。そのため、本標本の個体は、現生のビワコオオナマズの祖先種或いは同系統の絶滅種の頭蓋骨である可能性があり、これまでの産出化石にも更なる知見を与えうるものである。

引用文献

- Hibino Y, Tabata R (2018) Zootaxa 4459 (3), 507-524
小早川みどり・奥山茂美（1984）, 瑞浪市化石博物館
研究報告 11, 107-110
Kobayakawa M (1989) Journal of Ichthyology 36 (2),
155-186
Kobayakawa M (1992) Japanese Journal of Ichthyology
39 (1), 25-36
Kobayakawa M, Okuyama S (1994a) Japan J Ichthyol
40 (4), 500-503; (1994b) Arch Hydrobiol Beith Ergebn
Limnol 44, 425-432
里口保文（2015）地質学雑誌 121 (4), 125-139
Tomoda Y (1961) Memoirs of the College of Science,
University of Kyoto, Series B 28 (3) Art 5 (Biology)
友田淑郎（1962）魚類学雑誌 8 (5/6), 126-146

竜脚類の姿勢とロコモーションの復元

犬塚則久（古脊椎動物研究所）

竜脚類は恐竜のなかでも最大級の大型動物として知られている。昔から多様な姿勢で復元され、体肢の向き、頸の形や角度、尾の上げ下げなどが異なる。また、巨体と関連して、生体復元の肉づきの量や生息地にも異説があった。すでに下方型の体肢やスリムな体つき、尾は曳きずらず、水生動物ではない点は定説となっているが、脊柱の姿勢や歩容、頸と尾の長い理由については議論がある。

類縁が現存しない絶滅古生物の復元では、その種類が属するあらゆる現生分類群で形態と機能や生態との法則を見いだし、化石に適用する必要がある。恐竜は明らかに脊椎動物なので、魚類から哺乳類までの現生5綱を比較対象とする。ここでは、最長の恐竜として知られるディプロドクスを例に、比較解剖学、生体力学、足跡学に運動学的観点を加えて考察を試みる。

動物の体の概観は生息地と、そこでの運動様式で決まる。魚は水中を泳ぎ、獣は地上を歩き、鳥は空を飛ぶ。遊泳は脊柱、歩行は肢骨、飛行は前肢骨をおもに使う。二次的に生息地を変えた動物の形態は系統よりも類似の運動様式に収斂する。したがって最も大きな運動器がおもな運動様式を示唆している。

恐竜は本来二足性のため哺乳類より早く下方型体肢を獲得し、大型化できた。陸生動物は大型化するほど形の制約も大きくなる。前後肢で支えられる四足性哺乳類の脊柱は生体力学的にみて両もち梁なので、食肉類でも長鼻類でも大きいものほど窩臼長で示される体幹は相対的に短い。最大のゾウより10倍も大きい竜脚類ではさらに短かったはずである。

四足性動物の歩容は、同側の手と足のどちらが先に接地するかにより、前方交差型と後方交差型に分けられる。ゾウを初めとして大半の哺乳類は後方交差型なのに対し、霊長類は前方交差型である。体重を支える手と足の比率はゾウが 58:42 なのに対し、ディプロドクスは 22:78 で、足底面積とも符合する。この点からみて多くの竜脚類は前方交差型であったことがわかる。

生体力学的にみると頸は胴体から伸びた片持ち梁である。ウマの項靱帯は前位胸椎の長い棘突起から起こり、頸椎から離れて走り、重い頭の項稜に停止する。弾性線維に富むため重い頭を高く保ち、必要なときだけ頭を下げ、脱力すれば元に戻る。いっぽう竜脚類の頸椎は異常に長く先細りで、頭は小さい。仙椎の棘突

起が最も高く、胸腰椎の棘突起は先が二分して間に太い靱帯を通していたらしい。本来あった棘上靱帯が項靱帯化したものとみえる。ウマとは違って椎骨に密着しているの、長い頸椎をふくむ脊柱自体を弾性体としていたとみられる。

したがって竜脚類の体形と歩容は次のように推定できる。二次的四足性の竜脚類は前肢が短く、後肢の方が重いため、腰の位置が最も高く、前に伸ばした頸と宙に浮かせた尾でバランスをとっていた。二足性や樹上性の動物と同様、体の後方に重心があり、前方交差型で歩いたはずである。重心が支持三角形より前に出なくては前進できないので、竜脚類は長い首のモーメントが不可欠の歩行器官だった動物と考えられる。