

最新版ティタノサウルス形類の起源と進化

池尻武仁

ミシガン大学古生物博物館

「また、新種のティタノサウルス類だ！」このうれしいような(悲鳴にも似た)声を、私が所属するミシガン大学のウィルソン竜脚類ラボでデスクを横に並べるマイク・デミックから月に何度も耳にする。デミックは、ティタノサウルス形類の進化上の系統関係を博士論文のテーマとして研究している。しかし、ここ2、3年、ティタノサウルス類の新種は、ほぼ毎月のように耳にし、その多様性には驚かされるばかりだ。実際、ここ1年間(2008年)に正式に記載されたものは、最低でも7種、過去3年間では20種以上になる。ほかにも発見されたばかりで発表を控えているもの、まだ化石を発掘およびクリーニング中、すぐにも発見されるのを(地中で)待っているものが多数あるはずだ。近年のこうした急発見は竜脚類研究者にとってもなかなか追いつくのが容易でなく、すべての名前を空で言える人となると、ひと握りだけだろう。2009年1月現在、ティタノサウルス形類はトータルで約80種になり、これは竜脚類全体の実に55%を占める。

ダーウィンから見た地理的分布と多様性の相関関係

ティタノサウルス形類(英語の発音では「タイタノー」に近い)の多様性は、中生代後半に起きた大陸の分裂形成の進行具合と強い関係があるように考えられる。ティタノサウルス形類は、後期ジュラ紀にブラキオサウルスなどがすでに現れていた。そして白亜紀に入ると、その種数は飛躍的に増大している。ここで注目しておきたい点は、後期ジュラ紀(約1億5000万年前)に超大陸パンゲアが2大陸(ローラシアと Gondwana)に分かれ、さらに現在の6大陸のもととなる陸地へと分裂および形成された点だ。

この大陸や陸地の変成と恐竜を含む生物の進化パターンの相関性は非常に興味深い。2009年はダーウィンの生誕200年にあたるが、その著書『種の起源』(1859年)の中で、種の地理的分布は最も重要なテーマのひとつとして論じられている。ダーウィンによると、新種はある

個体間のグループがオリジナルのグループから地理的に孤立した後に出現する可能性があると言う。これは、親グループの個体群との遺伝子的な断絶がもたらした結果、独自の進化を歩んだ結果と説明できる。こうした地理的断絶は、例えばガラパゴス諸島など大洋の孤島にすむ非常にユニークな動植物種に顕著だが、大陸内でも山や川、砂漠、植物相の形成など、さまざまな他のバリエーションとなる原因が考えられる。

ティタノサウルス形類の分布と大陸変化

ティタノサウルス形類は、アジア、南米、北米、アフリカはもとより、白亜紀に他大陸から長期間孤立していたインド、マダガスカル、オーストラリアから、多数の骨格化石が発見されているが(図参照)、特に後期白亜紀にかけてその多様性が増したようだ。こうした事実は、ティタノサウルス形類の研究が、大陸移動の 패턴を探るうえで非常に重要な情報をもたらしているのではないだろうか。一般にゾウのような大型種の体は、ネズミのような小型種と比べ、長距離移動により向いている。また、大きな体は、大量のえさを必要とするため、あちこち移動する必要にも迫られるはずだ。竜脚類のような超巨大動物は、大陸を横断するような移動を行ってもおかしくないだろう。白亜紀の時代、これほどの距離を移動できたと考えられる動物は、角竜やハドロサウルス類のような恐竜を除いてほかにほとんどいなかったと推測される。こうした独特な竜脚類における種の広範な地理的分布パターンは、白亜紀の大陸の変化の pattern を調べるうえで格好の材料だ。加えて、竜脚類は、その巨体のため、大型の骨格は丈夫で、化石として保存されやすく、発見されるチャンスも極端に多いというメリットさえある。

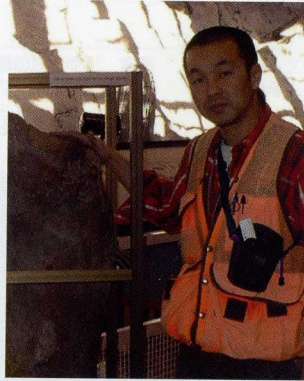
例えば、ジェフ・ウィルソン博士らの最新の研究によると、インドのジェイノサウルスとマダガスカルの未記載の種は非常によく似たユニークな頭骨を備えているそうだが、これは2つの陸地がちょうど白亜紀中ごろに分裂

したとする仮説を支持していると言える。もうひとつ例を挙げると、後期白亜紀（約7000万～1億年前）の間、竜脚類の化石は不思議なことに骨のかけらひとつ北米から見つからない。後期ジュラ紀のディプロドクスなどでなじみの深い竜脚類群と白亜紀末期のアラモサウルスとの間に、実に長い断絶の期間がある。この事実は、北米が一時期他大陸から孤立していたが（竜脚類の空白期間）、末期になって南米かヨーロッパと地続きになったために竜脚類が新たに移動してきた可能性を示しているようだ。

謎に包まれたその進化関係

この大陸分裂とティタノサウルス形類の進化との相関関係をさらに深く探するには、詳しく竜脚類の形態の特徴を研究するのが第一だ。多様性は、その種の数、小型種を含むさまざまな体の大きさ、特殊な形質（鎧のように骨化した皮膚を持つ種など）などに表れている。さて気になるこれらティタノサウルス形類の系統（進化）の関係だが、

これは、前述のマイク君の腕の見せ所、お手並み拝見といきたい。世界中に散らばっている大きな骨格を、あちこち旅して調べて回るのは容易ではない。現時点で言えることは、図に示されているように「はっきりわかっていない(!)」という点で、さらなる研究の結果を期待したい。



池尻武仁(Takehito Ikejiri)

1971年、愛知県生まれ。フォート・ヘイズ州立大学にてカマラサウルスの性差に関する研究で修士号を取得。現在ミシガン大学古生物博物館と地質科学部で竜脚類の研究に基づく博士号課程をジェフ・ウィルソン博士の下に始めている。

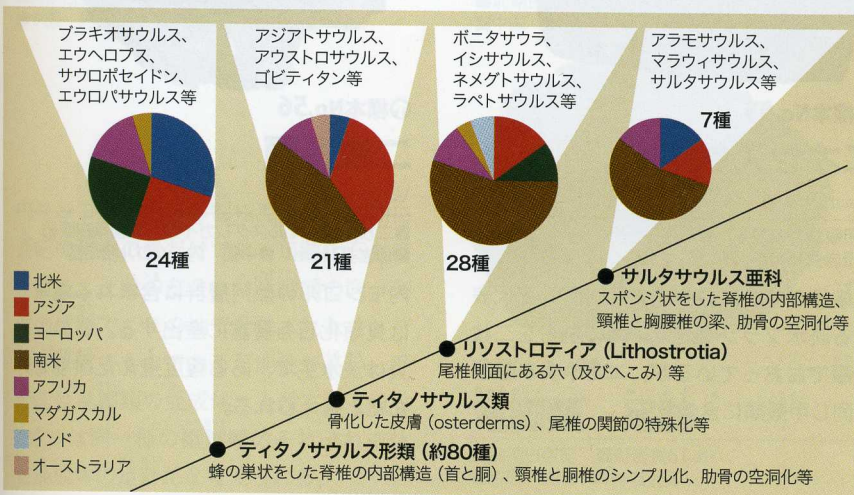


◎標本No.50

アルゼンチノサウルス

Argentinosaurus huinculensis ■ アルゼンチンのトカゲ

■ 竜盤類 ■ 竜脚類 ■ ティタノサウルス類 ■ 後期白亜紀
■ 胸椎 ■ 標本長1.6m ■ アルゼンチン ■ ネウケン州



胸椎および骨盤の大部分と大腿骨、腓骨、部分的な肋骨のみから知られる。これらの大きさから推定した体重は100 t 近くにも達すると言われ、史上最大の陸生動物のひとつに数えられる。全長などは今なお不明であるが、30mには達すると思われる。その胸椎や仙椎は、あらゆる恐竜の中で最大である。アルゼンチノサウルスの胸椎の関節には、巨体を支えるためか独特の頑丈な構造が見られた。

マメンキサウルスから見た 竜脚類の進化パターン

池尻武仁

ミシガン大学古生物博物館

マメンキサウルスの特徴

本博「砂漠の奇跡」の目玉のひとつであるマメンキサウルスとディプロドクスの骨格を比較していただきたい。両者とも極端に長い首と尻尾、二つに枝分かれした頸椎と胸腰椎の神経棘（上部の突起）、ビーム状の血管弓（尾椎にぶら下がっている骨）、鉛筆状の細い歯などを備えている。比較的スリムだが巨大な体、竜脚類の中でも多数の首の骨（15～19個）が見つられる。こうした形態は、同じく展示されているカマラサウルスやティタノサウルス類とはっきり異なる。こうした形態の違いを基に、1990年に、竜脚類の世界的権威であるジョン＝マッキントッシュ博士は、マメンキサウルスが原始的なディプロドクス科に属するという仮説を提唱した。博士は、この論文の中で初めて竜脚類を体系的に研究した先駆者だ。竜脚類の化石は世界中から見つかるが、それら一つひとつ調べて回るのは容易ではない。このグループの進化関係を探るとなると、世界中を旅して回る必要がある。マッキントッシュ博士の竜脚類に関する博識ぶりは、今でも世界中の研究者から尊敬のまなざしで見られる。その博識と鑑識眼の鋭さは、プロントサウルスが実はアパトサウルスと同属だという研究を広く一般に認めさせた点にもよく現れている。

しかし、興味深いことにこのマメンキサウルスが原始的なディプロドクス類だというアイデアは、ここ数年の竜脚類の進化系統研究に決して支持されているわけではない。

マメンキサウルスは、「ディプロドクス類」と、カマラサウルスやティタノサウルス類を含む「マクロナリア類」という2大竜脚類グループが枝分かれする前に派生していた原始的な恐竜のグループだという見解が広く認められている。この新しいマメンキサウルスに関する竜脚類進化上の位置は、どのように提案されたのだろうか？

分岐学がもたらした 竜脚類進化研究の醍醐味

1950年代にドイツの動物および昆虫学者ヴィリ・ヘニッヒが考案した「分岐分類学」という手法は、何千何万種という虫の進化関係を系統立てて研究するうえで非常に効果的で、昆虫以外の動植物種にも広く研究者から使われることになった。その洗練された手法もさることながら、多数の種間同士の進化系統関係が、木の枝分かれのイメージのごとく一目瞭然に把握することができる。恐竜研究にもこの手法が80年代半ばから使われ始めたが、竜脚類の系統関係が体系的に研究され出したのは、90年代の半ばを過ぎたころからだった。ミシガン大学古生物博物館のウィルソン博士の2002年の論文では、27の代表的な竜脚類の属を250もの形態に基づき分析している。理論上、組み合わせとして何万パターンもの系統図があるわけだが、その中から最もむだの少ない、論理的に見



四川省のマメンキサウルスの骨格

ディプロドクスの骨格

合っている系統樹を研究者が選択する。この計算の過程には、コンピューターを基にした特別のプログラムを用いることもでき、非常に能率的だ。

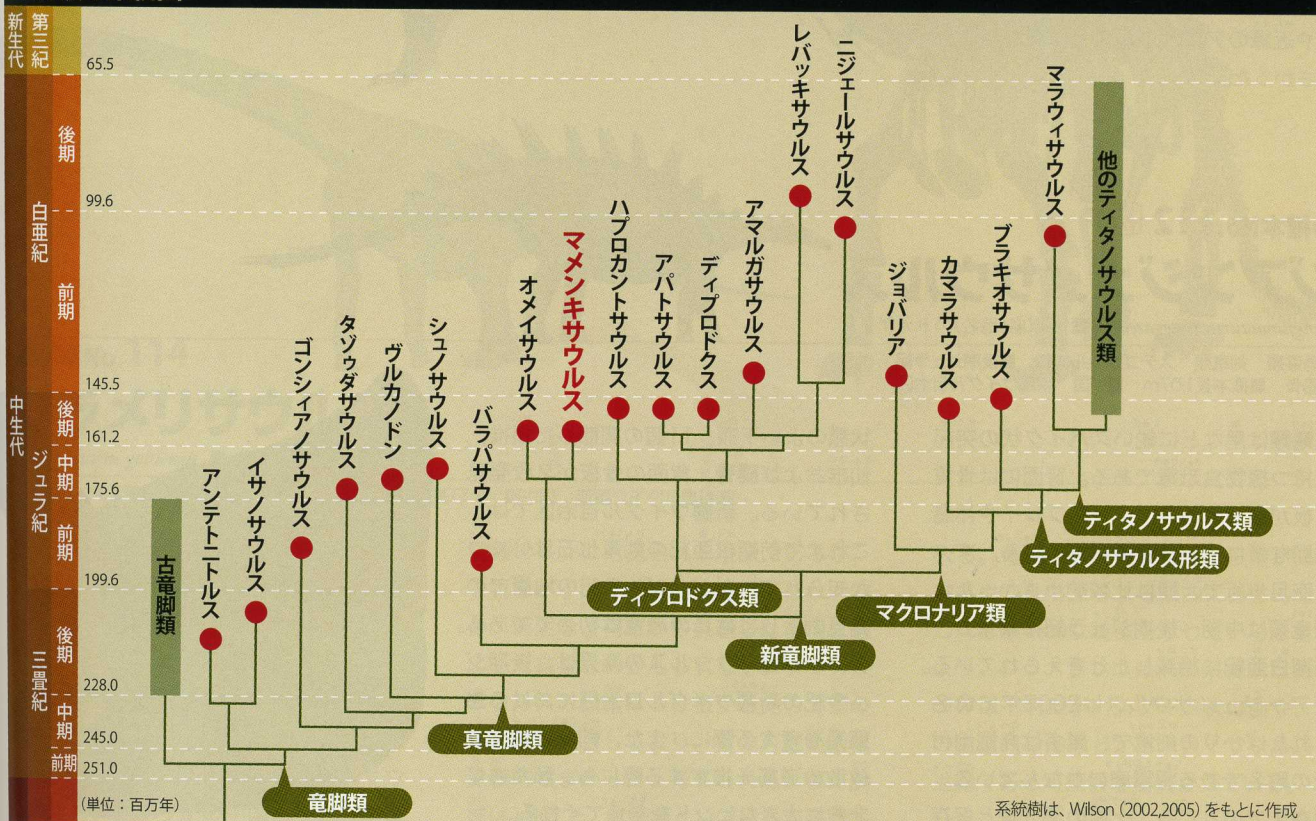
ここで是非触れておきたい点が二つある。まず、この手法は、研究者同士の考えの違いを容易に、客観的に比較できる。例えば、先に述べたマメンキサウルスの進化上の位置が研究者によってどう違うのか一似ているのかという問いかけだ。研究者の経験や主観などを基に「マメンキサウルスはオメイサウルスと近縁だ」という仮説は、なかなか他の研究者にしてみると(いい意味での)批判や検討はしにくい。第二に、分岐学によって提案された系統図は、「最終的な結論や真実ではない」という点だ。あくまでひとつの仮説にすぎず、(非常に)限られた情報を基にしている。恐竜は基本的に骨格が完全に見つかることは少なく、頭骨の見つかっていない竜脚類の種が大半を占めている点を考慮していただきたい。そのため、新たな骨格の発見や新種の登場と共に、研究者が随時、新情報をアップデートすることができる。当然、研究者によって意見の違いも出てきて興味深い。要するに、マッキントッシュ博士のマメンキサウルスに関するアイデアは決して色あせるものではない。博士のアイデアを基に、後の研究者が新たに色づけを施していく。ここに古生物学はもとよりサイエンスの醍醐味が現れている。逆に言

えば、答えが初めからすべてわかるようなテーマでは、研究者としての興味は非常に薄いということになる。

最新竜脚類系統図から見たマメンキサウルス

さて、ウィルソン博士の論文によると、竜脚類の系統図は、大きく3つのグループに枝分かれしている(図参照)。原始的な竜脚類、そこから二つに大きく枝分かれした(ティタノサウルス類を含む)マクロナリア類とディプロドクス類だ。この系統図は、竜脚類の進化パターンの流れをつかむのに適している。大まかに見ると、初期の竜脚類は四足歩行への過渡期状態と言え、前脚の形態の変化が著しい。それが終わるころ、マメンキサウルスのように体の非常に大きく首の長いものが現れた。その巨体を維持するためだろうか、歯は小型だが非常に特殊だ。脊椎には独特の発達した梁状の形態が現れ、上部の長い突起は二つに大きく枝分かれしているものもある(巨体を支える筋肉をサポートしていたようだ)。より先進的な真竜脚類になると、脊椎の構造は一見シンプルだが、骨の空洞化(蜂の巣状の内部空洞)が著しく発達し、脊椎の軽量化と強度を同時に目指していたようだ。こうした進化の流れを、本博で展示されている竜脚類で是非観察していただきたい。

竜脚類の系統図



恐竜 2009 砂漠の奇跡!!

Dinosaur Expo 2009 The Miracle of Deserts



Dinosaur Expo 2009 Official Catalogue

Dinosaur in the Gobi

Protoceratops andrewsi
Oviraptor philoceratops
Gigantoraptor elrianensis
Caudipteryx dongi
Conchoraptor gracilis
Ingenia yanshini
Chirosstenotes pergacilis
Velociraptor mongoliensis
Epidendrosaurus ninchengensis
Hadorosauridae
Pinacosaurus grangeri
Xinghesaurus sp.
Huabeisaurus allocotus
Archaeornithomimus asiaticus
Sinornithomimus dongi
Deinocheirus mirificus

Dinosaur in Japan

Titanosauriformes
Tyrannosauridae
Iguanodontia
Dromaeosauridae
Hypsilophodontidae
Nipponosaurus sachalinensis
Titanosauridae

Dinosaur in the Dzungaria

Yinlong downsi
Guanlong wucuii
Mamenchisaurus sp.
Sinraptor dongi
Klamellisaurus gobiensis
Monolophosaurus jiangi
Bellusaurus sui
Jiangjunosaurus junggarensis

Dinosaur in the Sahara

Afrosenator abakensis
Carcharodontosaurus saharicus
Deltadromeus agilis
Bahariasaurus sp.
Argentinosaurus huinculensis
Giganotosaurus carolinii
Baryonyx walkeri
Suchomimus sp.
Spinosaurus sp.
Ouranosaurus nigeriensis
Titanosauridae
Rebacchisaurus garasbee
Sigilmassasaurus sp.
Paralititan stromeri
Spinosaurus aegyptiacus
Theropoda

Dinosaur in the Badland

Struthiomimus sp.
Falcarius utahensis
Nothronychus mckinleyi
Erlansaurus bellamanus
Eshanosaurus deguchiiianus
Therizinosaurus cheloniformis
Therizinosauridae
Tianzhenosaurus hui
Mymoorapelta mayi
Gastonia burgei
Pawpawsaurus campbelli
Saichania chulsanensis
Denversaurus schlessmani
Ankylosaurus magniventris
Animantax ramaljonosi
Edmontonia sp.
Dilong paradoxus
Alectrosaurus sp.
Alioramus remotus
Tarbosaurus bataar
Triceratops horridus
Gorgosaurus librabus
Albertosaurus sarcophagus
Tyrannosaurus rex
Daspletosaurus torosus
Nanotyrannus lancensis
Dracorex hogwartsia
Pachycephalosaurus wyomingensis
Hadorosauridae

