

首長竜のいた時代

佐藤たまき*

When plesiosaurs lived

SATO, Tamaki*

要旨

首長竜は中生代を代表する海生爬虫類であり、その化石は世界の様々な地域の三畳紀最後期から白亜紀末にかけての地層から見つかっており、非海成層からも少数ながら報告がある。ほぼ同時代に生息した恐竜とは頭骨や四肢の形状、系統学的な位置づけ、生殖形態などにおいて異なっていた。首長竜の起源は三畳紀のピストサウルス類と呼ばれる鱗竜類にあると考えられているが、様々な首長竜の系統関係については統一した見解が得られておらず、しばらくは議論が続くことが予想される。

キーワード： 首長竜, 中生代, 爬虫類

1. はじめに

本稿は、2011年10月29日に大阪市立自然史博物館において開催された化石研究会例会における同タイトルの講演内容に加筆・修正を加えたものである。

首長竜は中生代の化石爬虫類で、日本でもフタバズキリュウなどの化石が発見されており、外国でもネッシーのモデルになるなど、おなじみの動物である。分類群としての名称は Plesiosauria であり、「首長竜」「長頸竜」「蛇頸竜」などの和訳・漢訳があるが、いずれも同じ生物を示している。なお、「プレシオサウルス」という片仮名表記では一般名称としての首長竜と *Plesiosaurus* 属とを区別できないことに注意されたい。また、その名の示す通りに首の長い種類が有名であるが、首の短い種類もあり、Plesiosauria という学名にも首が長いという意味はない。

中生代には魚竜、モササウルス類、ウミガメ類、海ワニ類などの様々な海生爬虫類が繁栄したことが知られているが、三畳紀最後期から白亜紀末までの化石記録を持つ首長竜はその中でも最も長い生息期間を持つ生物の一つである。三畳紀には様々な海生爬虫類が登場したが、後期までに多くが絶滅した。生き残った首長竜はジュラ紀前期から繁栄し、同じく三畳紀から生

き残っていた魚竜が絶滅した白亜紀中期以降も海の大型脊椎動物相の主要な構成要素であり、地理的な分布域も南北の高緯度地方を含むなど、非常に広がったことが分かっている。また、一般に「海生爬虫類」として紹介される首長竜であるが、実は非海成堆積物からも少数ながら報告されている (Dong, 1980など)。日本でも北海道や福島の前白亜系を中心に数多く発見されており、保存状態が悪くて分類が難しい標本が大部分を占めるものの、化石の産出層準の年代の解像度が高いため、首長竜の層序・生物地理学的な分布の研究に重要なデータを提供している (Sato *et al.*, 2012)。

2. 恐竜との違い

首長竜が生息していたのは三畳紀後期から白亜紀末までの期間であり、これは陸で恐竜が繁栄した時期とほぼ重なる。しかし、同じ時代に暮らしていた爬虫類でも両者は様々な点で異なっている。ここでは骨学的な特徴と系統的な関係に注目して違いを見てみよう。

恐竜と首長竜の骨格を比較すると、主要な違いは頭骨と四肢の構造に見られる。まず頭骨では、恐竜類は基本的に双弓類型と呼ばれる頭骨 (眼窩の後方で上下

2012年2月29日受付, 2012年5月23日受理

* 〒184-8501 東京都小金井市貫井北町4-1-1 東京学芸大学教育学部

Faculty of Education, Tokyo Gakugei University, 4-1-1 Nukui-Kita-Machi, Koganei City, Tokyo 184-8501, Japan

E-mail: tsato@u-gakugei.ac.jp

二つの側頭窓がある)を持っているのに対し、首長竜の頭骨は眼窩後方の上だけに側頭窓がある広弓類型と呼ばれる形状を持つ。余談になるが、著者はティラノサウルスなどの獣脚類恐竜の頭骨をしみじみ眺めるたびに、穴や凸凹の多さに感心する。例えばティラノサウルスの頭骨を横から見ると、眼窩と上下二つの側頭窓に加えて外鼻孔も大きく、眼窩の前にも前眼窩窓があいている。そのため、恐竜に詳しくない人にティラノサウルスの頭骨を横から見せて、数々の孔のどれが眼窩であるのか当てさせてみると間違える人が多い。これに対し、首長竜の頭骨には眼窩と上側頭窓と小さな外鼻孔しかないで、目の位置も間違えようがない。

四肢に関しては、恐竜は陸を踏みしめて歩く足を持ち、特に二足歩行をする恐竜では前肢と後肢の違いがはっきり表れる。これに対し、首長竜の四肢は泳ぐために鱗状に変化している上に、前肢と後肢の形状は非常に似ている。実際、首長竜の上腕骨と大腿骨は完全であれば比較的容易に区別できるものの、肘から先・膝からは専門家でもほとんど区別できない。また、個々の骨の形状も恐竜や人間の手足の骨とは全く異なり指骨の数も増えているため、骨格を見せられても膝や足首の位置が直観的にわかりにくい。この他、肩甲骨や烏口骨、恥骨や坐骨といった骨が腹側で板状に広がっており、恐竜の肩帯や腰帯の骨と位置や形状が違うために対応がつきにくい。

首長竜と恐竜の系統学的な違いを理解するには、爬虫類の主要な系統関係を理解する必要がある。有羊膜類は鳥を含む爬虫類の系統と哺乳類に至る系統に二分されるが、前者の系統は更に二分され、鳥類とワニに代表される主竜類を含む系統である主竜形類と、トカゲやヘビを代表とする鱗竜類を含む系統である鱗竜形類に分けられる。恐竜類が主竜類に含まれることは数々の系統解析などで示されているのに対し、首長竜を含む鱗竜類はカメ類を姉妹群として持ち鱗竜形類に含まれると考えられてきたが (e.g., Rieppel and Reisz, 1999; Li *et al.*, 2008), 三畳紀の他の海生爬虫類と近縁であるとする解析結果 (e.g., Li *et al.*, 2011) やカメ類が主竜類である可能性も示されている (例えば平山, 2006) ことから、首長竜と他の爬虫類との系統関係については確実なことは言えないというのが現状である。

なお、先ほどの首長竜の頭骨の形状を示す「広弓類」という言葉が出てきたが、この言葉は20世紀の中頃までは同様の頭骨を持つ他の爬虫類 (魚竜類など) も含む分類群の名称として用いられていたこともあったが、最近では分類群の名称として使われることはほとんどなく、頭骨の形状を示す言葉として使われること

が多いようである。なお、最近では双弓類型の頭骨から一番下の「弓」が失われて首長竜の広弓類型の頭骨が生じたと考えられている。

この他、恐竜類が殻つきの卵を産む卵生であるのに対し、首長竜は胎生であったという違いもある。海生爬虫類の胎生は実は珍しくなく、魚竜類やモササウルス類でも体内に子供を含む化石がある上に、首長竜より古い時代の鱗竜類ケイチョウサウルス *Keichousaurus* でも妊娠した状態の化石が見つかっている (Cheng *et al.*, 2004)。また、首長竜の骨格の構造では上陸して動き回るのが無理そうであることから、首長竜は胎生であろうとはみなされていたが、証拠が見つからなかった。しかし、アメリカで産出した妊娠した首長竜化石の研究 (O'Keefe and Chiappe, 2011) によって、ついに首長竜が胎生であることが示され、一度に少数の大きな子供を産むという、現在のクジラ類などに見られる生殖戦略を取る動物であったことも示唆されている。

3. 首長竜の起源と系統関係

先に述べた通り、首長竜は鱗竜類というグループに属するが、鱗竜類にはこの他ケイチョウサウルスを含むバキプレウロサウルス類、ノトサウルス類、板歯類 (プラコドン類) などが含まれる (Rieppel, 2000など)。首長竜とそれ以外の鱗竜類との大きな違いは、生息した年代と水生適応の度合いにある。首長竜以外の鱗竜類の化石は三畳紀に限られているが、現在知られている最古の首長竜は三畳紀最後期から見つかっており、その後のジュラ紀・白亜紀に繁栄した。また、三畳紀の鱗竜類もある程度の水生適応を果たしていたことが骨格から伺われるものの、首長竜ほど徹底した鱗型の手足を発達させたものは、首長竜とその近縁のピストサウルス類と呼ばれるグループにしか見られない。また、首長竜の化石が汎世界的に分布していて非海成層からも見つかっているのに対し、三畳紀の鱗竜類の化石の産出がテチス海沿岸と北米西部の海成層に限られていることも対照的である。なお、近年の研究で保存状態のよいピストサウルス類の化石が見つかり、三畳紀の鱗竜類から首長竜が現れる過程についての理解が深まりつつある (Cheng *et al.*, 2006; Sato *et al.*, 2010など)。

1980年代から中生代の爬虫類の系統解析が行われるようになったが、首長竜全体を対象にした系統解析が出版されるようになったのは2001年以降である。しかし、主要なグループ (科レベル) 間の系統関係についてはまだ議論が多い。従来の分類・系統解析で用いられてきた様々な形質に加え、最近では脳函の詳細な形態形質もわかる標本も記載されるなどしていることか

ら、新しい情報を加えて今後も議論が続くことと考えられる。

謝辞

講演にご招待下さいました化石研究会の皆様にお礼申し上げます。

引用文献

- Cheng, Y.-n., Wu, X.-c. and Ji, Q. (2004) Triassic marine reptiles gave birth to live young. *Nature* **432**, 383-386.
- Cheng, Y.-n., Sato, T., Wu, X.-c. and Li, C. (2006) First complete plesiosauroid from the Triassic of China. *Journal of Vertebrate Paleontology* **26**, 501-504.
- Dong, Z.-m. (1980) A new plesiosauroidea from the Lias of Sichuan Basin. *Vertebrata Palasiatica* **18**, 191-197 (in Chinese with English summary).
- 平山廉 (2006) 日本産化石カメ類研究の概要. *化石* **80**, 47-59.
- Li, C., Wu, X.-c., Rieppel, O., Wang, L.-t. and Zhao, L.-j. (2008) An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. *Nature* **456**, 497-501.
- Li, C., Rieppel, O., Wu, X.-c., Zhao, L.-j., and Wang, L.-t. (2011) A new Triassic marine reptile from southwestern China. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**, 303-312.
- O'Keefe, F. R. and Chiappe, L. M. (2011) Viviparity and K-Selected Life History in a Mesozoic Marine Plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia). *Science* **333**, 870-873.
- Rieppel, O. (2000) Sauropterygia I: Placodontia, Pachypleurosauria, Nothosauroida, Pistosauroida. In: Wellnhofer, P. (ed) *Encyclopedia of Paleoherpetology* Part 12, pp. 1-134. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen.
- Rieppel, O. and Reisz, R. R. (1999) The Origin and Early Evolution of Turtles. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**, 1-22.
- Sato, T., Cheng, Y.-n., Wu, X.-c. and Li, C. (2010) Osteology of *Yunguisaurus* Cheng *et al.*, 2006 (Reptilia; Sauropterygia), a Triassic plesiosauroid from China. *Paleontological Research* **14**, 179-195.
- Sato T., Konishi, T., Hirayama, R., and Caldwell, M. W. (2012) Cretaceous marine reptiles of Japan. *Cretaceous Research* **37**, 319-340.