

北海道遠別産、翼竜の頸椎

Pterosaur bone from the Upper Cretaceous of Enbetsu, Hokkaido.

地徳 力

Tsutomu Chitoku

穂別町立博物館, 北海道勇払郡穂別町

Hobetsu Museum, Hobetsu, Yufutsu, Hokkaido 054-02

(1996 年 2 月 18 日受付)

Abstract

A pterosaurian cervical vertebra from the Hakobuchi group (late Campanian, Late Cretaceous) of Enbetsu area, provide the second record of Cretaceous flying reptiles in Hokkaido. Baird & Galton (1981) reported a pterosaurian cervical vertebra, from the Merchantville Formation (early Campanian) of northern Delaware, USA. The resemblance between Enbetsu specimen and Delaware specimen is positively striking. Both bones resemble *Pteranodon* in morphology and size, and also resemble family Ornithocheiridae, rather small pterosaur. Comparison with *Pteranodon* skeletons (Eaton, 1910), Baird & Galton indicate a wingspan of about 5.8 m for the Delaware pterosaurs. Considering size variation of cervical series, indicated by Eaton, Enbetsu pterosaur has almost same wingspan.

I. はじめに

北海道に分布する白亜系, 特に化石を多産する地層のほとんどは海成層であり, 産出する化石は一部の淡水生動物および少数の陸生植物片を除き, その大部分は海生動物化石である。また, 日本国内の他の地域に比べて産出が多いとされている脊椎動物化石に関しても, 陸生のものはほとんど報告されたことがない。まれに, 新聞などの報道機関で陸生脊椎動物らしい化石の産出が報ぜられることがあるが, そのほとんどは論文として公表されたことはない。わずかに *Pteranodon* sp. (小畠ほか, 1972, p. 215, pl. 5, fig. 4: NSM-PV 15005) が報告されているのみである。その後, 木村ほか (1993) が北海道産後期白亜紀爬虫類化石の産出をまとめたが, 状況に変化はない。

小畠ほか (1972) が報告した *Pteranodon* sp. の標本は, 関節部を含む肢骨の一部とその他の骨片であるとされている。しかし, *Pteranodon* sp. と判断される理由については記されていない。この標本について Wellnhofer (1978) は *Pteranodontidae* incertae sedis とし, Wellnhofer (1991) は *Pteranodon* sp. としている。

II. 発見

この標本は遠別町の山林において岩田正敏氏 (札幌市在住) によって発見され, 1993 年 7 月 2 日に穂別町立博物館へ寄贈された。以後, この標本を (翼手竜類) 遠別標本と呼ぶ。岩田氏によれば, 発見現場は天塩山地の遠別ールベシベ沢 (Matsumoto, 1984, text-fig. 2) に示される露頭番号 (42) である。



Figure 1.
Metaplacenticerus subtilistriatum (Jimbo): from Enbestu-Rubesibe (Wen-pet-Ru-pes-pe)-zawa. X1.5.

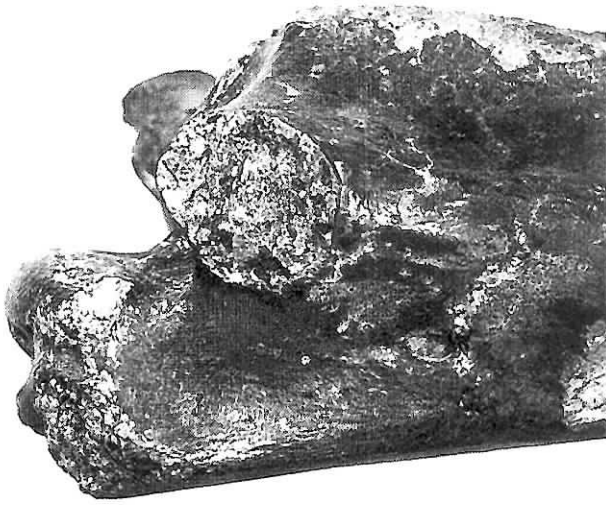


Figure 2.
Part of Enbetsu specimen: broken part is light post-zygapophysial. X2.

という。なお、Matsumoto (1984) は、遠別—ルベシベ沢を「Wembets-Rubeshbe」と表記しているが、神保・金沢(1899)、知里(1956)に従えば、「Wen-pet-Ru-pes-pe」となる。この露頭は Matsumoto (1984) では、函淵層群「Y」部層にあたとされている。Matsumoto (1984) は、この「Y」部層を含めた「X」から「Z」までの「部層群」は、沿岸—浅海的环境下で堆積したとしている。

岩田氏は翼竜の頸椎と同時に *Metaplacenticerat subtilistriatum* (Jimbo) (fig. 1) を採集している。このアンモナイト化石は上部白亜系の上部シャンパーニュ階 (upper Campanian) から多産し、その時代を特徴づけるものであるとされている (松本ほか, 1981; 松本, 1981 a, b; 蟹江, 1982)。

III 標 本

標本は、HMG-1052 として登録された (HMG = Hobetsu Museum registered numbers, Geological series)。以下に、その形態の概要と詳細について記す。

A. 骨の概要

標本の破断部では、1 mm に満たない骨表面組織とほとんど空洞からなる内部海綿状組織が観察される (fig. 2)。標本の外形は左右対称性を持ち、(椎) 体を基本とし神経棘基部や幾つかの突起が認められ

る。肋骨の付着する突起はない。以上の特徴から標本は翼竜類の頸椎と判断される。

B. 頸椎としての形態的特徴

- 1) 肋骨の付着する部位はない。
- 2) 前方関節杯 [anterior-cotyle] は三日月状* である。しかし、関節杯の下側の縁が欠如しているために、観察に正確さを欠く (後方関節顆 [posterior-condyle] に調和的にみえる)；後方関節顆は、浅い卵型である。左右の下側方に並ぶ小孔のために太った T 字型にもみえる。
- 3) 下方骨隆起 [hypapophysis] の付着部位は破損して観察できない。
- 4) 後方外側骨隆起 [post-exapophyses] を所持する；前方外側骨隆起 [pre-exapophyses] の付着部位は破損しているが、残存部からはその存在は認められない。
- 5) 横突起 [transverse processes] は、椎体の体幹にたいし前腹—後背方向にわずかに傾斜する。
- 6) 椎体は後方—関節骨隆起状の突起 [post-zygapophysial processes] にほぼ同じが、わずかに越えて、後方に伸びている。
- 7) この頸椎は中部系列頸椎** と考えられるが、単独で産出のため椎体同士の長さは比較できない；従って中部系列内の位置は特定できない。
- 8) 椎体の体幹は長く浅い；椎体の体幹は外側の凹部によって、特徴的なくびれ持つ。
- 9) 椎体長は 56 mm である。

IV 議 論

翼竜類の化石残存物は比較的珍しく、骨組織の繊細さのゆえに、多くが破壊され破片となっているか

*Howse (1986) による形態の記載では、前—後観において多少の凹部を所持し、同時に側面観で完全に近い半球を構成しなくても「半球状 [hemispherical]」と表現している。また、前面観で円の約 $1/3$ の部分を所持し、左右の頂点は丸い状態でも「三日月状 [crescentric]」と表現している。さらに、対象軸を上下方向にして極端に上下に扁平になった場合でも「卵型 [ovoid]」と表現している。

**Howse (1986) によれば、一般に翼竜類の頸椎は 9 個あることが認められている。頸椎系列は前部—中部—後部の三系列に分けられる。前部系列は環椎 (I) と軸椎 (II) から構成され、一般にいう後—軸椎頸椎 [post-axial vertebrae] と呼ばれる 5 つの分離した脊椎から構成される中部系列 (III ~ VII) と、背椎 [dorsal-vertebrae] と判断されることもある後部系列 (VIII と IX) は、各々特徴が異なる。

上下方向に潰され平面状になっているとされる。さらに、(複数の骨が)まとまって産出したり、(関連のある複数の骨が)関節状態で産出するのは非常にめずらしいとされている(Howse, 1986; Baird & Galton, 1981 ほか)。Howse (1986)は、それがゆえに、我々の翼竜類に関する知識は40属に満たず、多くの属は模式種一種しか含んでいず、各属(種)の本質的な関係は解決されていないことを指摘している。同時に、Howseは、翼手竜亜目の中では、頸椎が比較的共通して産出し、また、頸椎には分類学的な価値のある解剖学的情報が含まれていることを指摘した。彼は、翼竜目の頸椎を、その形態から8つのカテゴリーに分けることを提唱し、その形態的特徴を明らかにしている。その中で、白亜紀の進化的翼手竜類には、以下の二つの主要なグループがあったことを示した。

A. 長頸椎型と高神経棘型

Howseは「低神経棘を持つ細められた頸椎を持つ長頸型」と「高神経棘を持つ、相対的に短い頸椎を所持する高棘型」と表現しているが、ここでは前者を「長頸椎(一低神経棘)型」、後者を「(短頸椎一)高神経棘型」と呼ぶ。以下に両者の共通要素および各々の特徴をまとめる。

1) 長頸椎型と高神経棘型の共通要素:

- a) 三日月型の前方関節杯を所持している。
- b) 前方関節杯の下側の縁は、中央部において“縁取り [flange]”がある。
- c) その“縁取り”は下方骨隆起の基部を形成する。
- d) 卵型の後方関節顆を所持している。
- e) 後方関節顆は、後方一外側骨隆起と親密に合体している; 後方一外側骨隆起は、後方関節顆の構造の外側縁取りと一体化している。
- f) 頸椎Vの横突起は、多かれ少なかれ椎体の長軸と平行に方向付けられている; 他の頸椎の横突起は、系列中のそれらの位置によって様々に方向付けられている。

2) 長頸椎型の頸椎の特徴:

- a) 椎体幹の概形は、極端に長く、低い。
- b) 神経弓は、低い丸天井をもつ(幅広く丸まった頂点を持つ)。
- c) 神経棘は、低い峰に減少させられ、椎体の前方後方の端にしか表現されていない。
- d) 前方関節骨隆起 [pre-zygapophyses] は、相

対的に細く、角状で、互にほんのわずかしが分岐していない。

以上の特徴は、*Doratorhynchus*, *Azhdarcho*, *Titanopteryx*, *Quetzalcoatlus* に共通のもので、これを代表するものはAZHDARCHINAE Nessov, 1984である。

3) 高神経棘型の頸椎の特徴:

- a) 神経棘は、高く先細りで刃状、長い基部と細く斜切頭の上限を持つ。
- b) 神経弓は、高い丸天井を持ち、その頂点は鋭い角度を持つ。
- c) 前方および後方関節骨隆起状の突起は、相対的に短く、頑丈で分岐する。

以上の特徴は、*Pteranodon*, *Nyctosaurus*, *Ornithocheirus*, *the Delaware specimen* に共通のもので、これらを代表するものはORNITOCHEIRIDAE Seeley, 1870である。

また、Howseは、以下の事項についても指摘している: *Ornithocheirus*, *Nyctosaurus*, *Pteranodon* は、それらの中部系列頸椎の一般的整合性を共有する。それらはまた、独特な完全に癒合した環軸椎を共有し、その形態学は基本的にすべての三つの属について同じである。しかし、プテラノドン属は、中部系列頸椎が先一外側骨隆起を胚胎することで独特である。

B. デラウェア標本

Baird & Galton (1981)は、合衆国デラウェア州から産した翼竜類の頸椎および上腕骨、大腿骨、脛骨について報告した。以下、この標本(特に頸椎)をデラウェア標本と呼ぶ。

遠別標本は、デラウェア標本と属(多分種)段階で同一分類群に属すると判断される。また、Baird (私信)は「脊柱中の位置における変異を考慮しても、デラウェアのシャンパーニュ期の地層から産出した? *Pteranodon* の頸椎と大変良く類似している」と述べた。従って、両標本は、その外形からHowse (1986)が定義した最も進化した白亜紀翼竜類の(短頸椎一)高神経棘型に属する。

ところで、Baird & Galton (1981)は、デラウェア標本について「形態と大きさの点で *Pteranodon* に類似するが、オルニトケイルス科の特定の属に帰属させることはできない」とした。つまり、デラウェア標本は大きさの点を除けば *Nyctosaurus* や *Or-*

nithocheirus とともに、一つの分類群としてまとめることが可能であり、*Pteranodon* とは形態的にも大きさの点でも非常に類似するが、先-外側骨隆起を所持しない点のみで異なると判断される。

また、Barid & Galton (1981) は、デラウェア標本とカンサス標本(複数: Santonian, Niobrara Fm., Kansas, USA)とを比較して、デラウェア標本は立体的に保存されているのに対し、カンサス標本群は、ほとんどレリーフ状に圧縮されていることに注目した。そして、Eaton (1910) が示した *Pteranodon ingens* の頸椎の復元図に疑問を投げかけている。それがゆえに、デラウェア標本はプテラノドン科ではなくオルニトケイルス科に属させられている。なん

とならば、プテラノドン科はプテラノドン属を模式属としているが、プテラノドン属の特徴については疑義が生じているからである。また、Howse (1986) は、ケンブリッジ・グリーンサンド (Cenomanian, England) 産の頸椎 (*Ornithocheirus Seeley*) と Eaton (1910) の復元を比較し、Barid & Galton が示した疑義を支持している。

すなわち、立体的に保存されている二つの標本(デラウェア標本と遠別標本) は ORNITHOCHEIRIDAE (*Nyctosaurus* と *Ornithocheirus*) に大きさが異なるのみで形態学的に一致する。一方、大きさも形態もほとんど一致する *Pteranodon* とは、先-外側骨隆起を持たないことのみで形態学的に異なる。そして

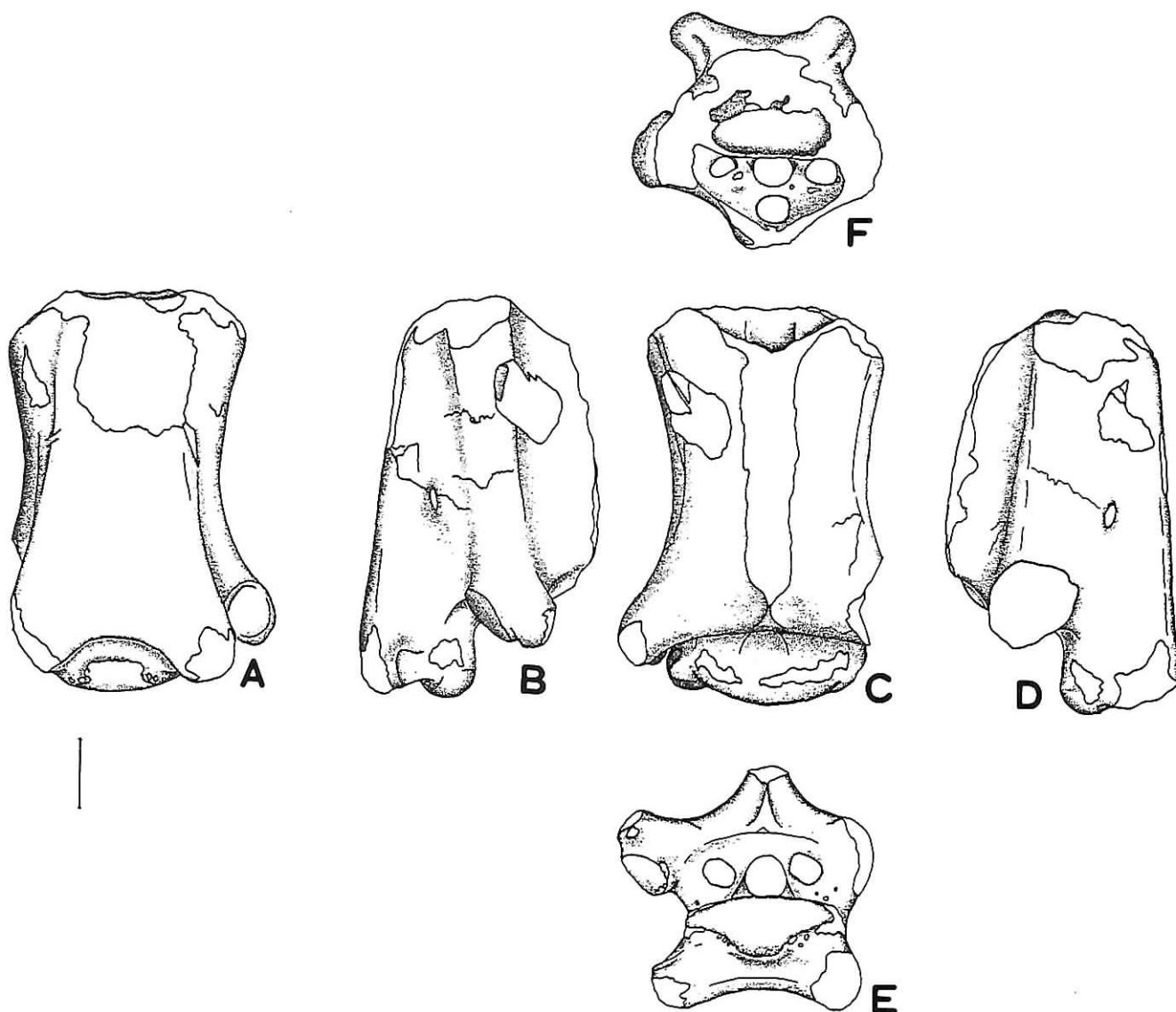


Figure 3.

Enbetsu specimen (cervical vertebra: HMG-1052) in A: ventral, B: left lateral, C: dorsal, D: right lateral, E: posterior, F: anterior views. scale 1cm.

Pteranodon は、ほとんど平面状の標本から復元されている。

従って、Eaton (1910)の復元による頸椎の形態には疑問が残ることになる。この点の解決は、デラウェア標本が遠別標本に対応する翼竜の全身あるいは少なくとも頭部の標本が発見されるか、カンサス地域において *Pteranodon* とされた翼竜の立体的に保存された（あるいは立体的に復元可能なほど保存の良い）標本が発見されるのを待つことになる。

V 遠別翼竜の大きさ

A. 翼竜類の大きさ

翼竜目は嘴竜亜目 [RHAMPHORHYNCHOIDEA] と翼手竜亜目 [PTERODACTYLOIDEA] の二つに大きく分けられることは多くの研究者が支持している。系統的に見れば嘴竜亜目については後期三畳紀のカラス大の大きさから後期ジュラ紀の人間大に大化する

傾向が見られ、翼手竜亜目については後期ジュラ紀の人間大から後期白亜紀の10数mにも達する巨大化傾向が見られる。

一般に爬虫類は条件が整えばほとんど際限なく大きくなると考えられ、骨格の大きさ自体は分類上大きな意味を持たないと考えられているが、翼竜に関しては飛行という運動にかかわる航空力学的な制約があり、同一種内での大きさに関する極端なバラツキは考えにくい。例えば、*Pteranodon*、*Quetzalcoatlus* などについては、模型を作成して飛行実験がおこなわれている (Bramwell & Whitfield, 1974 ほか)。この2点で、大きさに関する考察は欠くことができないといえる。

B. 遠別翼竜の大きさ

Baird & Galton (1981) は、Eaton (1910) の *P. ingens* (YPM 1175) および Miller (1972) の *P. lon-*



Figure 4.

Enbetsu specimen (cervical vertebra: HMG-1052) in A: ventral, B: left lateral, C: dorsal, D: right lateral, E: posterior, F: anterior views. natural size.

giceps Marsh (SMM 11402) に基づき、デラウェア標本の頸椎の大きさからデラウェア標本の翼竜の翼長を約 5.8 m と計算している。一方、Eaton (1910) の *P. ingens* の頸椎列から、頸椎の最大長は 83 mm、最小長は 61 mm であるから、頸椎 III~VII の内で最大長と最小長の比をとると 1 : 1.36 となる。デラウェア標本の椎体長は 67 (mm)、遠別標本の椎体長は 56 (mm) であるからその比は 1 : 1.20 となり Eaton (1910) の *P. ingens* の頸椎 III~VII の比の範囲に収まる。従って、遠別標本については、その翼開長を Baird & Galton (1981) が算出した翼長約 5.8 (m) を採用しても矛盾はない。

VI ま と め

- 1) この遠別産標本を「(翼手竜類) 遠別標本」と呼び、この標本から仮想的に復元される翼竜を「遠別翼竜」と呼ぶ。
- 2) 遠別標本とデラウェア標本は、属(多分に種)段階で同一分類群に属する。
- 3) 遠別標本とデラウェア標本は、ORNITHOCHEIRIDAE Seeley 1870 に属し、*Pteranodon* Marsh 1876 の頸椎に形態と大きさの点で類似する。
- 4) 遠別標本から復元される遠別翼竜の翼開長は約 5.8 m であり、*Pteranodon* 属と比較してほぼ同じか若干ちいさめの大きさである。ほかの ORNITHOCHEIRIDAE である *Nyctosaurus* や *Ornithocheirus* に比較すると、はるかに大きい。

岩田正敏氏は標本の重要性に気付き、穂別町立博物館に寄贈すると同時に発見・採集時の正確な情報を提供して下された。平山 廉(帝京平成大学)講師、Dr. Peter Wellnhofer (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie) は遠別標本および翼竜研究について適切な助言を下された。Dr. Donald Baird (The Carnegie Museum of Natural History) は、親切な手紙とともにデラウェア標本のレプリカを送付して下された。以上の方々 に記してお礼申し上げます。

引用文献

Baird, D. & Galton, P. M., 1981, Pterosaur Bones from the Upper Cretaceous of Delaware. *Jour. Vert. Palaeont.*, 1: 67-71.
 Bramwell, C. D. & Whitfield, G. R., 1974, Bio-mechanics of *Pteranodon*. *Phil. Trans. R. Soc.*

London, B. 267: 503-581.

知里真志保, 1956, 地名アイヌ語辞典(復刻版). 北海道出版企画センター, 札幌市, 169 p. +1 pl.
 Eaton, C. F., 1910, Osteology of *Pteranodon*., *Mem. Connecticut Acad. Arts Sci.*, 2: 1-38, pls. 1-31.
 Howse, S. C. B., 1986, On the cervical vertebrae of the Pterodactyloidea (Reptilia, Archosauria). *Zool. Jour. Linn. Soc.*, 88: 307-328.
 神保小虎・金沢庄三郎, 1899, アイヌ語会話字典(復刻版). 北海道出版企画センター, 札幌市, 278 p.
 蟹江康光, 1982, 北海道浦河地方における *Metaplacenticer- as subtilidriatum* (白亜紀アンモナイト) の産出層準. 横須賀市博物館研究報告, [29]: 5-8.
 木村方一・鈴木 茂・山下 茂, 1993, 北海道沼田町の上白亜系からモササウルス類と長頸竜化石の発見. 穂別町立博物館研究報告, [9]: 29-36, pl. 1, 2.
 小畠郁生・長谷川善和・大塚祐之, 1972, 北海道の白亜系産爬虫類化石. 国立科博専報, [5]: 213-222, pl. 1.
 松本達郎・高柳洋吉・米谷盛壽郎, 1981, *Metaplacenticer- as subtilistriatum* 帯及びその上下から採集した微化石資料. *Cretaceous*, [4]: 37-38.
 松本達郎, 1981 a, *Metaplacenticer- as subtilistriatum* 帯(上部白亜系)について. 地質学会第 88 年学術大会演旨: 171.
 松本達郎, 1981 b, *Metaplacenticer- as subtilistriatum* 帯について. *Cretaceous*, [4]: 33-36.
 Matsumoto, T., 1984, Some ammonites from the Campanian (Upper Cretaceous) of northern Hokkaido, part I. Ammonites from the Upper Campanian of the Teshio Mountains. *Spec. Pap., Palaeont. Soc. Japan*, [27]: 5-32, 9 pls.
 Miller, H. W., 1972, A skull of *Pteranodon* (*Longice- pia*) *longiceps* Marsh associated with wing and body bones. *Trans. Kansas Acad. Sci.*, 74: 20-33.
 Wellnhofer, P., 1978, Pterosauria. In *Encyclopedia of Paleoherpptology. Part 19.*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 82 p.
 Wellnhofer, P., 1991, *The illustrated encyclopaedia of pterosaurs*. Salamander book, London, 137 p.