

カミナリ竜はどのように「上陸」したか (1) —竜脚類の生態復元における水棲説から 陸棲説への転換—

廣野 喜幸

1. はじめに

断続平衡説で知られる、ハーヴァード大学の進化学者・科学史家であったグールド (Stephen Jay Gould 1941–2002) が、恐竜はなぜ子どもたちに人気があるのだろうと問うた際、同僚の児童心理学者ホワイト (Sheldon Harold White 1928–2005) はこう答えたという。「大きくて、獰猛で、絶滅しているからだ。」 (グールド 1995: 125) また、広辞苑第四版 (1991 年) は、恐竜に対して、次のような語釈を与えている。「両生類・爬虫類の大型化石動物の総称。」生物学的正確さを期せば、カラス大の羽毛恐竜マイクロラプトル (*Microaptor*) など、小型中型の恐竜はあまたいるのだから、恐竜の定義に大型という属性を入れるのは誤りになる¹。にもかかわらず、こうしたミスリーディングな記述がなされるのは、恐竜には巨大というイメージが、あるいは、巨大な恐竜こそ恐竜らしい恐竜だとする願望がつきまとっているからであろう。

恐竜類は現在さらに、角とフリルをもつ角竜類 (トリケラトプスなど)、ヘルメットのような頭部の堅頭竜類 (パキケファロサウルスなど)、背に骨の板が並ぶ剣竜類 (ステゴサウルスなど)、背に厚い装甲板を発達させている鎧竜類 (アンキサウルスなど)、草食でこれといった特色のない鳥脚類 (イグアノドンなど)、二足歩行で肉食の種に代表される獣脚類 (ティラノサウルスなど) などに分けられるが (小林&土屋 2013: 40–46)、驚くべき大きさをもつ巨大恐竜はすべて竜脚類 (カミナリ竜類) に属す。つまり、いろいろなグループの恐竜の中に巨大種がいたわけではなく、巨大種は恐竜のただ一つのグループの特徴なのである²。なお、竜脚類はさらにケティオサウルス科 (Cetiosauridae) ・マ

メンチサウルス科 (Mamenchisauridae)・ディプロドクス科 (Diplosauridae)・ディクラエオサウルス科 (Dicraeosauridae)・ティタノサウルス科 (Titanosauridae) などからなるが、科レベルではどれか特定の科に巨大種が集中しているということはない。

とりわけ大きさが目立つのはスーパーサウルス (*Supersaurus*, ディプロドクス科, 北米)・サウロポセイドン (*Sauroposeidon*, ティタノサウルス形類, 北米)・マメンチサウルス (*Mamenchisaurus*, マメンチサウルス科, 中国)・アルゼンチノサウルス (*Argentinosaurus*, ティタノサウルス科, 南米) であろう (小林&土屋 2013: 150-154)。いずれも 30m 級の体長をもつ。アルゼンチノサウルスの体重は 70-100 トンと推定されている。1 個の脊椎骨が成人女性くらいある。なるほど、シロナガスクジラは体長 20-34m, 体重 80-190 トンほどであるから、最大級の恐竜が最大の動物というわけではない。しかし、もし先の推定が正しいとすると、現時点で最大の陸上動物であるアフリカゾウ 17 頭分にも匹敵する重量になり、その巨大さはやはり印象的だと言わざるを得ない。現時点の最大陸上動物をはるかに上まわる大きさをもつものが何種も存在するため、私たちはついこの巨大恐竜を恐竜の代表のように見なしてしまう。

「竜脚類は、あらゆる恐竜のなかでももっとも壮観なものであることはまちがいない。一般に受け入れている恐竜のイメージのまさに典型であり、ジュラ紀から白亜紀に生きた長いくびと尾をもつ巨大生物である。」(ノーマン 1988: 101)「恐竜の人気の秘密とは、いったいなんなのでしょう。……一つは、そのとてつもない大きさにあるのではないかと思います。」(藤子 1990: 16)「恐竜と一口にいったって、その大きさは千差万別だ。小さいものではニワトリ大、足跡だけからの推定では、ツグミほどの大きさしかなかったのではないかとと思われるものもある。……しかし、やっぱり、恐竜という以上は大きくあってほしい。でかい！ そして、怖い！ これでなくちゃうそだ。だからこそ、体長二〇メートル、三〇メートルという数値の飛びかう、ディプロドクス科のカミナリ竜は、いつの世も変わらぬ人気を保ちつづけているのだ。」(金子&長尾 1993: 32)「恐竜はその巨大さと、現在の地球にはまったく存在しない絶滅した

動物であるがゆえに、人々を魅了しつづけてきた。」(富田 1999: i) その気になれば、この手の引用はまだまだ続けることができよう。

さて、そのカミナリ竜について、現在推定されている暮らしぶりを見てみよう。

一〇〇メートル級の巨木が高さを競いあうレッドウッドの森。太陽は、遙かな森の天井からわずかに覗く程度だった。森閑とした森。まるで、深い海の底にいるようだと思った。(改行)そこへ、どやどややってくる群れがあった。(改行)全長五二メートルのサイズモサウルスを筆頭に、大型のカミナリ竜が大挙して食事に押し寄せる。(金子&長尾 1993: 152)

ブラキオサウルス……の主食は、当時の陸上を広く覆っていた巨大な針葉樹の葉であり、……大型カミナリ竜は……広範な氾濫原のような乾燥した土地を——常にそこにだけいたわけではないだろうが——群れをなしてのし歩いていた……。……多くのカミナリ竜は、おそらく群れのリーダーと思われる大型の個体を先頭に立て、二列縦隊、もしくは左右の列が互い違いに並んだ状態で歩いていた。また明らかに、オトナの群れが子供を中に囲んで守りながら歩いていた……。 (金子 1996)

サイズモサウルス(現在は、ディプロドクス属に編入)は、やはり 30m クラスの竜脚類である。水につかることもあっただろうが、基本的に陸上を集団で歩き回り巨木を食いあらす、ゾウ型生物というのが、現在の竜脚類観である。だが、今から半世紀ほど前は、そうではなかった。

竜脚類は、ふつうは水中に棲み……その意味で、竜脚類によく似た現代のなかまを探すとすれば、心に浮かんでくるのはカバである。竜脚類は、カバのように完全に地上を放棄はしなかった。彼らの四肢や足は、つねに陸上動物に見られるような構造を保持していて、地上をあるくのに用いら

れたに違いなかった。彼らは、ほぼ確かに、卵を産むために水中から抜け出した。しかし、このような遠足はやっかいなもので、竜脚類は喜んで水中へ帰ったであろうことはうなずけることである。(クルテン 1971: 113, 原著は 1968)

カミナリ竜は、すべて水中で時間の大部分を過ごしたことを化石骨格の証拠が示唆しているように思えます。……沼地を歩き渡り、危険を感じたときには、湖や川の深い方へ逃げ出したと考えるのが普通です。(小島 1977: 27-29)

このように、かつては水中生活者、カバのような生活をする動物ともっぱらみなされていた。

マンガやアニメにおいても、たとえば、『のび太の恐竜』では、アパトサウルスは静かな湖面の火口湖からいきなり姿を現し、のび太たちをびっくりさせるが、『のび太の恐竜 2006』では、丘の向こう側からアラモサウルスが歩いてくる設定に変更されている³。一般向け文章やマンガ等における、カバ型からゾウ型へのこの変化は学説の転換を反映している。生態復元に関する学説が、ある時期に水棲説から陸棲説へと転換したのである。この転換の科学史を詳らかにし、そこに潜む機序を科学哲学的に検討しようとするのが本論考の目的である。

2. 恐竜タクソンの成立 1824-1841

水棲説から陸生説への移行は、基本的に竜脚類すべてを対象としている。そこでまず竜脚類という分類単位(タクソン)の成立史を明らかにしておこう。そのためには、前史として恐竜類なる分類単位の成立を確認することから始めるのがよいだろう。

恐竜の化石骨は、それとは気づかれぬまま、かなり以前から発掘されて

いたにちがいない。しかし、近代科学として初めて恐竜の化石骨を記載論文の形で報告したのは、イギリスの聖職者であり、オックスフォード大学の地質学講座の初代教授であったバックランド (William Buckland 1784–1856) である (Buckland 1824)。バックランドは大型爬虫類のいくつかの化石骨に対してメガロサウルス (*Megalosaurus*) と名付けた。

やはりイギリス人のマンテル夫妻 (Gideon Algernon Mantell 1790–1852, Mary Ann Mantell 1795–c.1855)⁴ は 1822 年にイグアノドン (*Iguanodon*) の歯を発見していたのだが、研究をしあげるのに時間がかかり、バックランドの後塵を拝してしまっていた (Mantell 1825)。歯は明らかに草食性動物のものであったが、当時イギリスで知られていた爬虫類はすべて肉食だったため、草食性巨大爬虫類というマンテルの想定が受け入れられなかったのである。王立外科大学附属ハンテリアン博物館のスタッチベリー (Samuel Stutchbury 1798–1859) から、中央アメリカに棲息するイグアナの歯とイグアノドンの歯が類似していること、イグアナなる爬虫類は草食性であることを教えてもらい、マンテルは確信をもってイグアナを古代の草食性巨大爬虫類として報告しえたのだった。化石研究に心を奪われた医師マンテルは、本業そっちのけで発掘に狂騒し、その後、1832 年にヒレオサウルス (*Hylaeosaurus*) を発見し、1833 年に記載している (Mantell 1833: 328)。

その後も、後日恐竜に分類されるようになる化石骨がいくつか記載されている。たとえば、外科医ライリー (Henry Riley 1797–1848) と前出のスタッチベリーが 1834 年に発掘し、1836 年に記載 (Riley and Stutchbury 1836) した、1–2.5 m 程度の大きさで二足歩行をする肉食の原始的なテコドントサウルス (*Thecodontosaurus*)。あるいは、ニュルンベルクの医師エンゲルハート (Johann Friedrich Engelhardt) が 1834 年にニュルンベルクの上部コイパー砂岩層で発見し、フォン・マイヤー (Christian Erich Hermann von Meyer 1801–1869) が報告した (Meyer 1837)、全長 9m ほどのプラテオサウルス (*Plateosaurus*)。

しかし、これらは発見された時点では、「恐竜」ではない。メガロサウルスとは「巨大トカゲ」の意味であり、バックランド自身はメガロサウルスをまさ

にトカゲの仲間と位置づけていたし、マンテルはイグアノドンをもイグアナ類似の巨大草食爬虫類とし、ヒレオサウルスをワニとトカゲの中間形態をもつ爬虫類と位置づけている。ライリーとスタッチベリーはテコドントサウルスについて爬虫類であるが既知のいずれにも相当せず、今後の研究が待たれるとし、フォン・マイヤーはプラテオサウルスを、メガロサウルスやイグアノドンに大きさが匹敵する“Saurier”（現在の恐竜・魚竜・首長竜・翼竜等を含む「両生爬虫類」）だとした。

ここで卓見を示したのがイギリスの王立外科学会教授で有能な比較解剖学であったオーウェン (Richard Owen 1804–1892) である。彼は、獣脚類メガロサウルス（体長 7–10 m）・鳥脚類イグアノドン（体長 7–9 m）・鎧竜類ヒレオサウルス（体長 6 m）の三種を綿密に研究し、これらは以下の特徴をもつ点で、既知のどの爬虫類とも異なるとして、1842年⁵に新しい分類単位として恐竜目 (Dinosauria)⁶を提唱するにいたった (Owen 1841a: 102–103)⁷。

- A1) 5つの椎骨が癒合してできた大きな仙骨
- A2) 背骨の神経弓の高さや幅と、外部に突き出ている彫刻様模様
- A3) 肋骨から背骨へかけての二重関節
- A4) 幅広い烏口骨と細長い鎖骨、ワニとトカゲの特徴を併せ持つ胸帯
- A5) 四肢骨は既知の両生爬虫類に比べると長めのプロポーシオンをもち、骨髄孔が大きめで、中手骨・中足骨・指骨・趾骨で終わっている
- A6) 既存の両生爬虫類に比べて大きい

オーウェンにおいて他と区別する上でとりわけ重要であったのは、大きさと仙骨であったようだ。

恐竜というグループがこうして確立し、恐竜学なる領域が成立すると、化石発掘と新種の記載に明け暮れるようになる。だが、それは必ずしも順調な発展というわけでもなかった。

今日では、「現生鳥類とトリケラトプス (*Triceratops*) を含むグループの最も近

い共通祖先より分岐したすべての子孫」⁸といったように、恐竜類（鳥類を含む）は系統学的に定義される。そして、こうして系統学的に定義された生物群のもつ形態の特徴は、次のB1)～B5)のようものと了解されている（カリー 1994: 72, 平山 1999: 43）。もちろん、研究実践上有用なのは形態による識別の方である。

- B1) 骨盤が腸骨・恥骨・坐骨からなり、そこを寛骨臼が貫通し、大腿骨がはまり込む構造になっている。
- B2) 仙椎が3個（以上）の骨から構成されている。
- B3) 腓骨は脛骨に比べかなり細い。足首の骨の一つである距骨が脛骨にぴったり接合している。そして、距骨の背側に顕著な突起が存在する。
- B4) 前肢は第1指・第2指・第3指が機能する。第4指と第5指は、縮小ないし退化している。
- B5) 胸骨の骨化。

現代の特徴付けはおおむね、胴体直下に四肢（とりわけ後肢）が位置する体制に関係している。これに対し、他の爬虫類は四肢が側方に張り出す構造をもつ。直立歩行を発達させ、効率的な移動能力を獲得したことが恐竜の最大の特質である。

比較すれば分かる通り、現代の特徴付けはオーウェンのそれとは同一ではない。ときに、オーウェンが直立歩行する爬虫類と恐竜を定義したとする文献がある。たとえば、平山(1994)は、「オーウェンは……三種類の巨大な化石爬虫類……に共通する特徴（たんに大きいだけでなく、陸生であり、四肢は胴体の下に真直ぐに伸びる）を認め、ギリシア語で「恐ろしいトカゲ」を意味する恐竜(Dinosauria)という言葉を作ったのである。」(24 ページ)と述べるが、上記B1)を明示していない以上、オーウェンが直立歩行性にどこまで自覚的であったかはなお検討を要する課題であるだろう。恐竜を特徴づける形態に関する理解は進まないし深化してきたと考えるべきである。つまり、オーウェンが

1841年に提唱したとはいうものの、なおしばらくのあいだは、恐竜の過不足のない形態的特徴付けは、未成熟な段階にあったとみなすのが妥当だと思われる。

3. 竜脚類タクソンの成立 1841–1878

恐竜理解が成熟するまで、ある化石が恐竜であるかどうかの識別には安定性が欠けていたと言えよう。もとより、掘り出されたのが、オーウェンの特徴付けとは関係の薄い箇所の化石骨であったとしたら、判別にはそうとうの困難を伴う。現にオーウェン自身が恐竜の化石を他の生物のそれとして記載する事態も再三生じている。たとえば、オーウェンは同じく1841年にケティオサウルスという巨大な「ワニ」を報告した(Owen 1841b)。もともとこの化石骨はバックランドが入手し、比較解剖学の泰斗キュヴィエ(Georges Leopold Chretien Frederic Dagobert Cuvier 1769–1832)によってクジラ、すなわち哺乳類と同定されたものだったが、オーウェンは爬虫類ではないかと疑い、研究に取り組んだ経緯がある。1868年、バックランドの後を襲ったフィリップス(John Phillips 1800–1874)は完全に近いケティオサウルス化石を発掘することに成功した。オックスフォード博物館でこの化石を検討する機会をフィリップスに提供された、王立鉱山学校のハクスリー(Thomas Henry Huxley 1825–1895)は、1869年の講義でケティオサウルスを恐竜と認めたのであった(Huxley 1870: 35)。フィリップス自身もケティオサウルスの報文を1871年に記載しているが(Phillips 1871)、そこでは各部位が丁寧にワニやクジラ等々と比較されてはいるものの、慎重な姿勢を崩さず、明確な結論を示してはいない⁹。

ハクスリーはケティオサウルスをイグアノドン仲間とみなしたが、後に他の研究者たちによってこれは竜脚類とみなすのが妥当であるとされるようになる。なお、ハクスリーは後になるとケティオサウルスを恐竜だとする位置づけに確信がもてなくなったようだ。

オーウェンはやはり1841年に、ハート型をした歯の化石をカルディオドン

(*Cardiodon*)として記載しているが(Owen 1941c), これもその後, 竜脚類であるとされた. ケティオサウルスとカルディオドンが最初に発見された竜脚類と言えよう(正確にはカルディオオンの方が数ヶ月先). ただし, カルディオドンはこれまで他の部分がほとんど見つかっていず, 得られる情報は限られている. 本論考の課題と関わることはない.

恐竜学が開始されたのはイギリスだが, しばらくするとアメリカ合衆国も「参戦」するようになった. それも, 化石戦争とまで呼ばれるような激しさをもって. 1864年頃に知り合った当初は友好的に交流していたが, 1873年頃から犬猿の仲となり, お互いに敵意を公然と表明するようになったイェール大学ピーボディ自然史博物館館長マーシュ(Othniel Charles Marsh 1831–1899)とフィラデルフィア自然科学アカデミーのコープ(Edward Drinker Cope 1840–1897)が恐竜の新種記載数を競いあったのである. 二人の反目は1897年のコープの死まで四半世紀ほど続くこととなった.

最終的にマーシュは80種, コープは56種の新種を報告するにいたった. それまでアメリカ合衆国では10種ほどの恐竜しか知られていなかったが, 二人の「戦争」によって一挙に150種にまで増加することになった. とはいえ, 慣例では先に記載したものが優先権をもつため, 両者はあわただしく急いで記載する傾向があり, 無効になった属名も多く, 現在でも有効な種は30ほどにすぎない. ただでさえ難しい分類体系の解明に混乱をもたらしたとしか言えない事態もしばしば見られ, 研究倫理の観点からいかかと思われる行為も散見され, 二人の活動は功罪相半ばするものでもあった.

研究対象がこうして圧倒的に増加すると, 恐竜内での下位分類も進みはじめる. 化石戦争のさなか, カマラサウルス(*Camarasaurus*, Cope 1877b)・アトラントサウルス(*Atlantosaurus*, Marsh 1877a; 最初の命名は *Titanosaurus*, 現在は独立した属としての存在が疑問視され検討中)・アパトサウルス(*Apatosaurus*, Marsh 1877d)・ディプロドクス(*Diplodocus*, Marsh 1878)など, 後に竜脚類に分類される恐竜も次々に発見されていった. そして, 1878年にマーシュはアトラントサウルス・アパトサウルス・モロサウルス(現在はカマラサウルスに編入)・ディ

プロドクスなどをもとに、竜脚類 (Sauropoda) という分類単位を提案した (Marsh 1878).

この際、マーシュは以下のような特徴をもって竜脚類を規定した.

- C1) 前脚・後脚ともほぼ同じサイズである.
- C2) 手根骨・足根骨が目立つ.
- C3) 蹠行性(あるくとき足裏までつける)の足をもつ. それぞれの足は5指.
- C4) 尾部前方の椎骨には大きな空洞 (おそらく気腔) がある.
- C5) 神経弓は縫合線で椎体に結合している.
- C6) 仙骨は4を越えない. 仙骨は自身の横突起を支えている.
- C7) 尾部腹側のシェブロン骨は自由な関節末端をもつ.
- C8) 前部の恥骨結合.
- C9) 第三転子は未発達もしくは欠けている.
- C10) 四肢の骨には髓腔がない.

もちろん当時は発掘された化石数も少なく、情報不足という制限も大きかった. その後、竜脚類は新たな属 (表1参照) が、そして既報種のより完全な化石も陸続と発見され、事態は改善されていった.

また、その後、ドイツの双翅目の研究者ヘーニツヒ (Emil Hans Willi Hennig 1913-76) に端を発する分岐分類学が受け入れられ、ある生物群を過不足なく特徴付ける形質群、すなわち共有派生形質という概念が明確化されるにつれ、他のタクソンとも共有する共有原始形質であること、あるいはさらに下位のタクソンを特徴付ける性質とみなすべきであることが判明する等々によって、恐竜の各タクソンを特徴付ける形質の内実も変遷していった.

現時点における、竜脚類を特徴付ける形質群の一例は以下の D1) ~ D18) である (金子 1996: 102-103).

- D1) 極めて大きなからだと相対的に小さな頭蓋, 長い首と尾.

表1 竜脚類の主たる属の記載年と関連事項

1841	ケティオサウルス (<i>Cetiosaurus</i>)	Owen 1841b
1869	ケティオサウルス恐竜説	Huxley 1870
1877	カマラサウルス (<i>Camarasaurus</i>)	Cope 1877b
	アトラントサウルス (<i>Atlantosaurus</i>)	Marsh 1877a [<i>Titanosaurus</i>]*
	アパトサウルス (<i>Apatosaurus</i>)	Marsh 1877d
	ティタノサウルス (<i>Titanosaurus</i>)	Lydekker 1877
1878	竜脚類 (<i>Sauropoda</i>) という分類単位の提案	Marsh 1878
	アンフィコエリアス (<i>Amphicoelias</i>)	Cope 1878b
	ディプロドクス (<i>Diplodocus</i>)	Marsh 1878
	モロサウルス (<i>Morosaurus</i>)	Marsh 1878
		[現在はカマラサウルス]
1879	ブロントサウルス (<i>Brontosaurus</i>)	Marsh 1879 **
1882	マーシュ, ケティオサウルスを竜脚類に分類する	
1897	コープ逝去	
1899	マーシュ逝去	
1903	ブラキオサウルス (<i>Brachiosaurus</i>)	Riggs 1903
	ハプロカントサウルス (<i>Haplocanthosaurus</i>)	Hatcher 1903
1914	ディクラエオサウルス (<i>Dicraeosaurus</i>)	Janensch 1914
1922	アラモサウルス (<i>Alamosaurus</i>)	Gilmore 1922
1928	マラウィーサウルス (<i>Malawisaurus</i>)	Haughton 1928 [<i>Giganotosaurus</i>]
1929	エウヘロプス (<i>Eubelopus</i>)	Wiman 1929 [<i>Helopus</i>]
1939	オメイサウルス (<i>Omeisaurus</i>)	Young 1939
1954	マメンチサウルス (<i>Mamenchisaurus</i>)	Young 1954
1971	ネメグトサウルス (<i>Nemegtosaurus</i>)	Nowinski 1971
1972	ヴルカノドン (<i>Vulcanodon</i>)	Raath 1972
1980	サルタサウルス (<i>Saltasaurus</i>)	Bonaparte & Powell 1980
1983	シュノサウルス (<i>Shunosaurus</i>)	董 (Dong) ら 1983
1985	スーパーサウルス (<i>Supersaurus</i>)	Jensen 1985
1991	アマルガサウルス (<i>Amargasaurus</i>)	Salgado & Bonaparte 1991
1993	アルゼンチノサウルス (<i>Argentinosaurus</i>)	Bonaparte & Coria 1993
1999	ジョバリア (<i>Jobaria</i>)	Sereno <i>et al.</i> 1999
2001	ラペトサウルス (<i>Rapetosaurus</i>)	Curry Rogers & Foster 2001
2010	アビドサウルス (<i>Abydosaurus</i>)	Chure <i>et al.</i> 2010

* 現在は独立した属としての存在が疑問視され検討中, 角括弧内は記載時における属名を示す.

**1904年にリッグズがアパトサウルスの同物異名とし, 1970年頃以降はリッグズ説が受け入れられ, 無効名となっていたが, やはりアパトサウルスとは別だとする本格的論説 (Tschopp 2015) が発表された.

- D2) 頭蓋上方に位置する大きな鼻孔.
- D3) 極端に縮小し, 垂直方向から見たとき, 頭蓋の輪郭をなさなくなった頬骨.
- D4) 大きな方形頬骨.
- D5) 比較的小さな頭蓋内容積.
- D6) 大きな翼状骨をもつ高いアーチ状の口蓋.
- D7) 深く側腔にえぐられ, 軽量化された前仙骨.
- D8) 薄い骨板の集合で構成される神経弓・神経棘.
- D9) 12 ~ 19 個の頸椎.
- D10) 8 ~ 14 個の胸腰椎.
- D11) 垂直ではなく, 水平に近い肩甲骨.
- D12) 寛骨臼より前方で大きく広がった腸骨, 坐骨突起よりも長い恥骨突起.
- D13) 頑丈な足骨, 大腿骨頭と大転子のあいだに溝がない.
- D14) 1 ~ 2 個にまで縮小した手根骨と足根骨.
- D15) 中足骨より長い中手骨.
- D16) 手の指骨の減少が進む.
- D17) 手の第 1 指のみにあるかぎ爪.
- D18) 足の第 4 指・第 5 指の指骨の減少.

マーシュのものとはほとんど様変わりしていることが見て取れよう. 他の例は次の E1) ~ E36) になる (Fastovsky & Weishampel 2015: 163).

- E1) 前位の頸椎に特殊な層状構造が発達する.
- E2) 前肢が後肢の 60% 以上の長さになる.
- E3) 尺骨の近位が三放出形.
- E4) 橈骨の遠位が長方形.
- E5) 第 V 中足骨が第 III 中足骨の 90% 以上の長さになる.
- E6) 坐骨軸の遠位端がつぶれた形状をしている.

- E7) 大腿骨の前位結節が退縮する.
- E8) 大腿骨の軸の水平断面形状が楕円形になる.
- E9) 脛骨が大腿骨の 70%以下の長さ.
- E10) 第 III 中足骨が脛骨の 40%以下の長さ.
- E11) 第 I・第 V 中足骨の近位関節面が第 II・第 III・第 V 中足骨のそれよりも大きい.
- E12) 第 III 中足骨が第 V 中足骨の 85%以上の長さ.
- E13) 吻部が幅広く丸みを帯びる.
- E14) 外鼻孔の尾側縁が前眼窩窓の後縁よりも後ろに位置する.
- E15) 前上顎骨・上顎骨・歯骨の外側に板状の構造が発達する.
- E16) 前前頭骨の前位突起が消失する.
- E17) 前頭骨は長さよりも幅の方が広い.
- E18) 歯冠のエナメル質が襞上になっている.
- E19) 後位の歯の多くが前眼窩窓の後縁よりも後ろに位置する.
- E20) 頸椎は 12 個以上.
- E21) 頸椎の神経棘が前位に大きく傾く.
- E22) 仙椎の横突起と仙肋の複合体 sacral plate の背側面が腸骨の背側縁と同じ高さになる.
- E23) 手根骨は積木状.
- E24) 中手骨が U 字状に柱列する.
- E25) 手の指骨は近位遠位方向よりも左右方向の幅が広い.
- E26) 手の第 II ~ IV 指の指節骨が 2 個以下.
- E27) 腸骨の背側縁が強く突出する.
- E28) 大腿骨の前位結節が消失する.
- E29) 腓骨中腹の外側に筋痕がみられる.
- E30) 第 II ~ IV 指の中足骨が遠位で広がる.
- E31) 後肢の第 IV 指の指節骨が 3 個.
- E32) 後肢第 I 指末節骨が中足骨よりも長い.

- E33) 下鼻孔は前上顎骨と上顎骨から形成される。
 E34) 上顎骨の上行突起基部に前前眼窩窓が開く。
 E35) 方形頬骨と上顎骨が関節する。
 E36) 後肢の第 IV 指の指節骨が 2 個以下。

E1) ~ E12) が竜脚類, E13) ~ E32) が竜脚類の下位のタクソンであるエウサウロポータ類 (竜脚類からブリカナサウルス (*Blikanasaurus*)・ヴルカノドン (*Vulcanodon*)・コタサウルス (*Kotasaurus*) などを除いたグループ), E33) ~ E36) がエウサウロポータ類の下位のタクソンであるネオサウロポータ類 (エウサウロポータ類からマメンチサウルスなどを除いたグループ) を特徴づける形質になる。

金子 (1996) と Fastovsky and Weishampel (2015) を比べて見れば分かるとおおり、竜脚類を特徴付ける形質については広く合意が得られている段階を迎えてはいないように思われる (Upchurch and Barette (2005) も参照)。そのため、この点についてこれ以上深入りするのは避けることにしよう。ただし、各研究者によって推定された系統樹はほぼ一定している。つまり、竜脚類およびその下位タクソンの存在自体、またその巨体に関連する形質群が定義的な特徴付けの中核となっていることは疑いないが、何をもちて定義的な具体的特徴とするかに揺らぎが見られる状態にあると言えるだろう。

ちなみに、その後もマーシュは獣脚類・角竜類といったタクソンを提唱していった (表 2)。

表 2 恐竜の下位分類の成立

提唱年	タクソン名	提唱者
1877	剣竜類 (<i>Stegosauria</i>)	Marsh
1878	竜脚類 (<i>Sauropoda</i>)	Marsh
1881	獣脚類 (<i>Theropoda</i>)	Marsh
1888	鳥脚類 (<i>Ornithischia</i>)	Seeley
1890	角竜類 (<i>Ceratopsia</i>)	Marsh
1923	鎧竜類 (<i>Ankylosauria</i>)	Osborn
1945	堅頭竜類 (<i>Pachycephalosauridae</i>)	Sternberg

4. 水棲説の形成 1841–1901

オーウェンはケティオサウルスを水棲と推測していた。

巨大なケティオサウルス類，そのうちの何種かは現代のクジラに匹敵する大きさに達していたにちがいないのだが，椎骨が垂両凹構造で，長骨類が粗い海綿状組織をなし，骨髓腔の痕が何ら見られないという証拠によって，まさに水棲であり，かなりの程度でおそらくは海棲の生活習性をもっていたと推測できるかもしれない (Owen 1841a: 102).

ケティオサウルスも首長竜のポリプティコドン (*Polyptychodon*) も，……いずれの例においても，四肢骨の中心部は海綿状構造になっており，これは陸上よりも水中で暮らす習性があったことを指し示している。……背骨も四肢も，それが海棲の生活習慣をもっていたことを証明している。ケティオサウルスの驚くべき巨体ぶりと強靱さは肉食の習性をもっていたことを物語っている (Owen 1841b: 461–462).

キュヴィエはクジラとみなしたが，オーウェンは爬虫類だと見抜いてはいた。しかし，竜脚類はおろか，恐竜とすら認識していず，ワニないしワニ類の爬虫類と想定していたのである。古代のワニ類も現生ワニ類と同様な生態であったとすれば，ケティオサウルスは必然的に水棲であると結論づけられることになる。ケティオサウルスの長骨類の中心部はスカスカの粗い海綿状構造となっており，すなわち重力を支えるような緻密なしっかりした堅さをもつ構造ではなく，海棲生物のそれらと似ていることが海に棲んでいたことを裏付けるとオーウェンは考えた (ネイシュ 2010: 30–31 も参照)。しかし，これは当時の意識からするとワニが水棲であるという話であって，竜脚類水棲説にとってはあくまで前史でしかない。

1877–8 年に，コープがカマラサウルスを，そして，マーシュがティタノサ

ウルス (=アトランドサウルス)・アパトサウルス・ディプロドクスを最初に報告した際は、二人ともこれらの恐竜を陸生だとみなしていた (Cope 1877a, 1878a; Marsh 1877a, 1877b, 1877d, 1878).

多数の背骨を含む、二番目に送られてきた [資料] は、もっとずっと大きな巨大動物のものであり、私たちがいくばくかでも知る動物のうち、もっとも長く、また嵩のある、陸上歩行性の動物であると私は信じる。この爬虫類を私は……カマラサウルス・スプレムス (*Camarasaurus supremus*) の名で記載しておいた (Cope 1877a: 233, 角括弧内は引用者による補足——以下、同様)。

以上の四肢骨およびその支持物の特徴の記載から確実なのは、本種 [*Camarasaurus supremus*] が陸上を歩けたし、実際歩いていたということである (Cope 1878a: 81)。

コロラドから見つかった、こうした怪獣の一つ (*Titanosaurus montanus*) はこれまで見つかった最大の陸上動物である。大きさは想像をはるかに越える。50～60 フィートほどの体長があり、起立時の体高は少なくとも 30 フィートある。山岳部の森林の葉を食べていたことは疑いがない。葉の化石は当該生物の化石と随伴する。(Marsh 1877b: 348)

しかし、マーシュが竜脚類というタクソンを提起したあたりから、仲のよくない二人がこの点に関しては奇妙なことに順次仲良く水棲説に鞍替えしていく (ネイシュ 2010: 48–49)¹⁰。この転向は、時間的にはコープが先行した。また、コープはほぼすべての時間を水中で過ごしたと考えたのに対し、マーシュは水陸両生であったとした点に相違が見られる。

しかし、背骨に関する限り、ダコタ産の恐竜において次の規則は例外がない。

つまり、椎骨の大きさは椎骨壁の減衰にまさに正比例している。本種 [アンフィコエリアス] や他に見られるこの後者の特徴にこれ以上似ているものがないのは、深海魚のミズウオ (*Alepidosaurus* [現在の属名は *Alepisaurus*]) 等々であり、これらの獣が深水中を歩き、急勾配の岸辺で食べ漁っていたことを示唆している (Cope 1878b: 564)。

カマラサウルス属とアンフィコエリアス属の各種は、水を押し分けて、しかもときに相当な深さまで進んでいったことだろう。そこで水底を歩き、藻類を食べ漁り、ときには水岸の陸地に生えている植物も食べていたことだろう。カマラサウルスの長い前肢と長い首は、キリンのように高いところにある植物まで、あるいは水中にあるときは水面上まで口が届いたことをさらに証明しているだろう (Cope 1878c: 476)。

生活習性の点で、プロントサウルスは多少なりとも水陸両生であったし、その食べ物はおそらく水棲植物か、他の水分の多いものであっただろう。(Marsh 1883: 82)。

1884年に、マーシュは以前記載したディプロドクスの化石の特徴を包括的に記述しなおしている。このとき、外鼻孔の位置が頭骨上方に存在することを述べ、「外鼻孔の位置は水中生活を示している」(Marsh 1884: 166)とした。呼吸のために顔をすべて水面から出さずとも済むようになっていると解釈でき、水中生活への適応であろうと推測したのである。

以後、外鼻孔の位置が頭骨上方にある、あるいは、外鼻孔が大きく、顔の正面から上方までに広がっている竜脚類が多く見いだされ、水棲説の論拠の一つとなっていった。

コープの論拠をより知ることができるのが Ballou (1897) である。水中生活説の最初の復元図 (図 1) が「水陸両棲の恐竜」と題されて示されたのはこの文献である。



図1 竜脚類を水中生活者として復元した最初の図像 (Ballou 1897: 30)
2頭の竜脚類の頭部が水面より出ている。

先に記したようにコープは1897年に身罷る。それを受け、当時の流行雑誌だった *Century Magazine* はオズボーン (Henry Fairfield Osborn 1857-1935) による追悼記事を掲載した。コロンビア大学教授オズボーンは、アメリカ自然史博物館に古脊椎動物部門を設立し、のちに四半世紀にわたり館長として君臨した辣腕の研究者であり、コープの弟子筋にあたる。そして、死の数ヶ月前に、SF作家でもあった科学者・科学記事の執筆者バロウ (William Hosea Ballou 1857-1937) がコープから聞いていた話をとりまとめた文献が Ballou (1897) になる。

水陸両生の恐竜アンフィコエリアス (*Amphicoelius altus* Cope) は……水中に棲んでいたが、けっして泳ぎはせず、顔が水面上にあらうが水面下にあらうが水底を歩いていた……。水陸両棲の恐竜はまちがいなく雑食であった。届く範囲のものは、魚であらうが肉であらうが植物であらうが、手当たり次第捕まえていたことだろう。歯冠はスプーン状になっていた。歩行用の四肢をもっていた。頸椎と脊椎は中空で肺気管系とつながる気嚢をなし、適切な浮力をうみだしていた。尾椎と大腿骨は固く重く、水底につけると錨の役目を果たしていた。……全体重は3～4トンであっただろう。水から全身をあげることは決してなかつただろう。もしそうしていたら、その

構造の大量の重量的ために、体は崩壊していたことだろう。水こそが安全装置であった……(Ballow 1897: 21–22).

生物学には大きさと生物学的特徴の関係を追究するスケーリング論・アロメトリー論なる領域がある。それによれば、巨大になればなるほど、からだを支えるのに困難が伴う。ある生物種のある個体がいたとしよう。それが幾何学的相似で体長が2倍になったとする。縦横高さすべてが2倍になるのだから体積は8倍になる。水H₂Oを主たる構成成分とする生物体は基本的に比重が1であるから、体重も8倍になる。しかし、体重を支える骨や筋肉において有効なのはその断面積であり、これは4倍にしかない。したがって、幾何学的相似で体長が2倍になったときに、単位面積あたりにかかる荷重もやはり2倍になる。一般に、幾何学的相似で体長がX倍になれば、単位面積の荷重はX倍になる。しかるに、骨や筋肉が支えられる荷重には限度がある。素朴に単純計算すると、巨大カミナリ竜はこの限度を越えているはずなのである¹¹。

生物の大きさはただ記述すればよいのではなく、説明を要する特質になる。特に巨大な陸上生物に対しては、その巨大さを可能ならしめる理由を解き明かす必要が生じる。たとえば、諫山創の『進撃の巨人』には身長60m級に至る超大型「人類」が登場するが、著者はハンジ分隊長に以下のように述べさせている。「切断した3m級の生首を蹴っ飛ばした時だった 軽かったんだ 異常に 巨人の体が」「そもそも本来ならあの巨体が2本足で立ち歩くことなんてできないはずなんだ どの巨人もそう… 切断した腕はその質量にあるべき重量には到底達していなかった」(第5巻、第20話、2011)。

パーズ(Charles Sanders Peirce 1839–1914)は、科学的探求の出発点には、驚くべき事実の認定があったとしたが(たとえば、米盛 2007: 53–66)、巨大生物に対してはその巨大さを驚きの対象としなければならないのである。諫山は巨人の大きさは驚くべき事実だと認識していたからこそ、ハンジ分隊長に一言説明を加えさせたのであろう。そして、当初、首長竜のように鱗状ではなく、陸上を歩けるはずの四肢骨をもつことをもって陸上生活者とみなしていたマーシュや

コープは、カミナリ竜の巨大さは単に記載するだけで済ましてはいけない、まさに驚くべき事実だと認識するに至ったように思われる。そこには何か特別な仕掛けがあるにちがいない、それを説明しきってみせる必要があるとみなされたのであろう。

驚くべき事実があり、いまだ説明しきれていない場合、私たちは「ある事実が説明負債を負っている」という言い方をすることにしよう。また、ある仮説が驚くべき事実を説明できるとき、「ある仮説が説明利得を持つ」と言おう。マーシュもコープも、巨体が説明負債を負う事実であることに気づき、説明負債を解消しようと試み、アブダクションによって水中生活者仮説を形成し、説明利得を持つ状況に至ったとみなすことができるだろう。もとより、クジラというよく知られた事例があるのだから、アブダクションによるこの仮説形成はさして難しくはない。

ハンソン (Norwood Russel Hanson 1924–1967) が明確に指摘したように、いわゆる科学的事実なるものは理論負荷的である (ハンソン 1982, 1986 など)。したがって、仮説と事実の関係は、また、仮説というある一つの理論と他の理論との関係でもある。マーシュもコープも、陸上生活説とスケーリング理論の不協和に気づき、水中生活者説によって不協和という緊張状態を解消しようとしたとも言えるであろう。

こうして、19世紀末の時点で、(F1) 長骨が海綿状構造をなす、(F2) 椎骨の大きさは椎骨壁の減衰にまさに正比例している、(F3) 外鼻孔の位置が頭骨上方に位置している、(F4) 巨体であるという四つの「事実」を説明しうる仮説として、水棲説がアブダクションによって形成されたのである。

オズボーンは師のコープよりも水棲説をさらに推し進め、泳ぐ竜脚類像を提出してみせた。水棲説の骨格を固めたのはオズボーンとみなしうるため、長くまた多くなるが、引用によって彼の水棲説の概要を確認していくことにしよう。

カマラサウルスは、現在のフロリダ州セント・ジョンズ川上流部のような、すなわち、比較的底が固く、徐々に深くなり、水棲植物が繁茂し、砂質 (コ

ロラド州キャニオンシティ層)あるいは粘土質(ワイオミング州コモ層)の浅い勾配によって川堤が区切られるような生息地を好み、四足歩行で水をかきわけ進んだり、泳いだりしていたとのみ見なしうるのであろう。コープが図像(『センチュリー・マガジン』誌1887年11月号)で想像したように、アンフィコエリアスは、体の前部をもたげながら、底を歩くことができたであろう。そしてまた、軽いが長く力強い尾によって推進力を得ながら、すばやく泳げたと信じてよい。陸上を歩くたびにその重い体ゆえに激しい衝撃がひっきりなしにかかり、四肢はその衝撃に耐えられなかったであろう。これについて私たちは、四肢の全関節の周囲が軟骨であること、また、手根骨と足根骨の多くが骨化していないという積極的証拠を示すことができる。食事は水中ないしは岸辺でなされた。主として、食物を求めて、あるいは産卵のために、ときに岸辺をアリゲーターのように歩きもしたが、こうした際にはメガロサウルスに襲われる危険に身を曝すことになっただろう(Osborn 1898: 220)。

この引用では、陸上を歩ける四肢ではあるものの、(F5) 衝撃に弱い軟骨性の構造であると指摘されて、説明負債の程度がより高まっている点に注意されたい。

また、彼は歯の形態を新たな論拠として提出した。竜脚類の歯はスプーン状あるいは杭状であり、また口のわずかな部分に存在するだけであり、お世辞にも立派とは言えない。肉を噛み切ることなど到底できず、植物食であったことには、昔も今も異論がない。目につく特徴はすり減っていないことである。そこから彼は次のような結論を導き出した。

おそらく、その[ディプロドクスの]食物は、とても大きく栄養分に富んだ何種かの水草だっただろう。前の爪は植物を引っこ抜くのに使われたかもしれないし、一方、前歯はつかみとる目的のみに用いられていた。植物は咀嚼されずに一気に大量に喉越しに飲み込まれていただろう。というのも、歯に摩耗した後がないからである。巨大な動物がその巨躯を維持する

にたるだけの量を得るためには、そうした方法しか考えられない (Osborn 1899: 214)

かくして、(F6) 熊手状の歯が論点に付け加わることとなった。

さらに彼は尾の構造から、その役割について、いささか以上に大胆な説を唱えるに至ったのである。

プロポーションについて言うと、尾の前部は短く、比較的幅広く、重厚な皺を伴って広がっており、尾と仙骨・大腿骨の強力な筋肉組織の座となっている。尾の中ほどは……長く狭く縮退しており、回転する鰭の役割を果たす座となっている。尾の後部は長く、細長い円筒になっている (Osborn 1899: 205–206)。

ディプロドクスはケティオサウルス類つまり竜脚類についてこれまでとは違う新たな概念を投げかけている。つまり、ディプロドクスは水棲爬虫類としての能力を高めており、尾の役割が特殊化している。全長の半分ほどもある尾はプロペラとしての役割を大きく担っており、水中を高速で泳ぐことは可能にしている (Osborn 1899: 213)。

長い尾を回転させながら、湖等を高速で進んでいくゾウの数倍もの巨体！ 解剖学的証拠を提示しながらとはいえ、オズボーンは、いささか漫画じみた想定にまで突き進んでしまったように思われる。これについては、誰からも賛同を得なかったので、本論考でも、これ以降は検討の対象から外すことにしたい。

古生物学者の経歴をマーシュの弟子として開始し、助手が単独で論文を発表することを許さなかったマーシュのもとを離れて、アメリカ合衆国ペンシルベニア州オークランドにあるカーネギー自然史博物館に奉職したハッチャー (John Bell Hatcher 1861–1904) もまた水棲説を唱えた。ディプロドクスに関する論考で、ハッチャーはまずマーシュの指摘に追随し、(F3) 外鼻孔の位置を根

抛として挙げる (Hatcher 1901: 59–61). そして、オズボーンの指摘を発展させ、関節面に深くぼみが見られることを指摘する. 要するに、骨端同士がぴたっとつながるような構造をしていないのだ. これは厚い軟骨によって取り囲まれていたことを意味する. 陸棲の獣脚類はそうでない. だとすると、竜脚類は陸上生活をしていなかったため、そうした骨端同士のよいつながり構造を進化させ得なかったのだとみなせる. 最後に、(F6) 熊手状の歯は大量に食物をかき集めるための適応だとするオズボーン説にならう. これら3点の根拠から、「ディプロドクスは本質的に水棲動物であったという意見に傾いている」(1901: 60) ことをハッチャーは打ち明けた. こうして、(F5) 軟骨が厚い関節面といった論点がさらに明確にされることになったのである.

註

- 1 広辞苑第四版における恐竜の語釈については、阿部 (1993) および金子 (1993) を参照. ついでに記しておけば、両生類に属す恐竜類はいないので、この点でも、この語釈は誤りである. なお、現時点で最小と目されている恐竜はアンキオルニス (*Anchiornis*) で、体長 35cm ほどである (小林&土屋 2013: 155–156).
- 2 獣脚類の中にも 10m 規模のものがいたが、竜脚類の巨大種には及ばない.
- 3 マンガは藤子・F・不二雄『のび太の恐竜』(小学館, 1980) と『のび太の恐竜 2006』(小学館, 2006), アニメ映画は『ドラえもん のび太の恐竜』(1980 公開) と『ドラえもん のび太の恐竜 2006』(2006 公開). なお、アパトサウルスは同作で重要な役割を果たすティラノサウルスと同時代に生息してはいなかったという批判を受け、アラモサウルスが登場するように変更された.
- 4 マンテル夫人の生没年については、1799–1847 とする説もある.
- 5 オーウェンは 1841 年 7 月、プリマスで開かれたイギリス科学振興協会でイギリスの化石爬虫類について発表した. 実はこのとき、Dinosauria なるタクソン名はまだ提唱していない. 1842 年 4 月にこの会合の発表が報告書として出版された際、Dinosauria が付加された (トレンス 2001). 報告書自体には刊行年が 1841 年と記載されて

いたため、文献に記された年と1年の違いがでてくる。

6 ギリシャ語の *δεινος* (*deinos*, 「恐ろしい」) と *σαυρος* (*sauros*, 「トカゲ」) に由来する。 *sauros* に「竜」を対応させる習慣——厳密に言えば誤訳のおそれのある——の嚆矢は、東京大学地質学講座の教授をつとめた小藤文次郎 (1856–1935) の『地球発育史』(1891) である。彼は *Ichthyosaurus* を魚竜, *Plesiosaurus* を蛇竜 (現在の首長竜/長頸竜/蛇頸竜, 正規な分類単位としては鱗竜類) と訳した。「恐竜」の初出は、初めて化石記載論文を執筆した日本人である、東京大学古生物学講座教授横山又次郎 (1860–1942) による『化石学教科書 (中巻)』(1895) になる。蜥蜴という原義をいかした「恐蜥類」「恐蜴類」なる訳語も提唱されたが、これは淘汰されていった (笹沢 2013: 15)。

7 ついでに記しておく、テコドントサウルスとプラテオサウルスは、初期の恐竜の性質をもつ原竜脚類 (= 古竜脚類) である。イメージしやすくするために、獣脚類等々、どのような恐竜かも示してきたが、1841年の段階では、獣脚類等の概念は存在しないことに注意されたい。恐竜目の提唱以前には、本稿で問題としている竜脚類はまだ見つかっていないことも確認できるだろう。なお、翼竜概念は1834年 (Kaup 1834) に、魚竜・首長竜概念は1835年 (Blainville 1835) に提唱されている。

8 現生鳥類は獣脚類 (から進化した生物) の具体例であり、トリケラトプスは鳥盤類のそれである。具体例はこれ以外でもよく、たとえば、「スズメ (*Passer*) とトリケラトプス (*Triceratops*) を含むグループの最も近い共通祖先より分岐したすべての子孫」もまっとうな定義となる。

9 フィリップスは *Cetiosaurus* ではなく、*Ceteosaurus* と表記する。

10 クームズはこの転向の理由を、ケティオサウルスに対するオーウェンの水棲説から二人が影響を受けたためだとした (Coombs 1975: 3)。ネイシュはクームズのこの説に対して、疑義を呈している (ネイシュ 2010: 48–49)。確かにクームズ説は今のところ単なる思いつきにすぎず、それを支える証拠は見いだされていない。

11 ただし、明確に数式によって定式化される形でこの分野が発達するのは、20年ほどあとのことになる。1917年のダーシー・トムソン (Sir D'Arcy Wentworth Thompson 1860–1948) の『生物のかたち』(On Growth and Form 1917, 柳田らによる邦訳の出版は1973年) によって幕をあげ、ジュリアン・ハクスリー (Sir Julian Sorell Huxley

1887–1975) やテシエ (Georges Teissier 1900–1972) が 1920 年代に発展させ、その後、シュミット＝ニールセン (Knut Schmidt-Nielsen 1915–2007) らが体系化していった。

文献

阿部勝巳 (1993) 『ワイングラスかたむけ顕微鏡—古生物学者のひとりごと』国際書院。

Ballou, W.H. (1897) Strange Creatures of the Past: Giant Saurians of the Reptilian Age. *Century Magazine* 55(1): 15–23.

Blainville, H.M.D.de (1835) Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'Erpétologie et d'Amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum d'Histoire Naturelle* 4: 233–296.

Bonaparte, J.F. and J.E. Powell (1980) A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves). *Memoires de la Societe Geologique de France, Nouvelle Serie* 139: 19–28.

Bonaparte, J. and R. Coria (1993) Un nuevo y gigantesco sauropodo titanosaurio de la Formacion Rio Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquen, Argentina (in Spanish). *Ameghiniana* 30(3): 271–282.

Buckland, William (1824) Notice on the *Megalosaurus* or great Fossil Lizard of Stonesfield. *Transactions of the Geological Society of London* S2(1): 390–396.

Chure, D., B.B. Britt, J.A. Whitlock and J.A. Wilson (2010) First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. *Naturwissenschaften* 97(4): 379–391.

Coombs, Walter P. Jr. (1975) Sauropod habits and habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 17: 1–33.

Cope, E.D. (1877a) On the Vertebrata of the Dakota Epoch of Colorado. *Proceedings of the American Philosophical Society* 17: 233–247.

- (1877b) On a gigantic saurian from the Dakota Epoch of Colorado. *Palaeontological Bulletin* 25: 5–10.
- (1878a) On the saurians recently discovered in the Dakota Beds of Colorado. *The American Naturalist* 12(2): 71–85.
- (1878b) A new species of *Amphicoelias*. *The American Naturalist* 12(8): 563–564.
- (1878c) On the saurians of the Dakota Cretaceous of Colorado. *Nature* 18: 476.
- カリー, フィリップ (1994) 『恐竜ルネサンス』小島都夫訳, 講談社現代新書 [著者の英文原稿を翻訳したもので, 原著は存在しない].
- Curry Rogers, K. and C.A. Forster (2001) The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature* 412: 530–534.
- クルテン, ビョルン (1971) 『恐竜の時代』小島郁生訳, 平凡社. Björn Kurten (1968) *The Age of Dinosaur*. London: George Weidenfeld and Nicolson Ltd.
- 董枝明・周世武・張奕宏 (1983) 四川盆地侏羅紀恐龍化石, 『中國古生物志: 新丙種』第 23 卷: 1–136. [Dong, Z., S. Zhou and Y. Zhang (1983) Dinosaurs from the Jurassic of Sichuan. *Palaeontologica Sinica*, New Series C 162(23): 1–136.]
- Fastovsky, David E. & David B. Weishampel (2015) 『恐竜学入門—かたち・生態・絶滅』真鍋真・藤原慎一・松本涼子訳, 東京化学同人. Fastovsky, David E. & David B. Weishampel (2012) *Dinosaurs: A Concise Natural History* (2nd ed.). Cambridge University Press.
- 藤子・F・不二雄 (1990) 『藤子・F・不二雄 恐竜ゼミナール』小学館.
- Gilmore, C.W. (1922) A new sauropod dinosaur from the Ojo Alamo Formation of New Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 72(14): 1–9.
- ゲールド, スティーブン・ジェイ (1995) 『がんばれカミナリ竜』廣野喜幸・石橋百枝・松本文雄訳, 早川書房. Stephen Jay Gould (1991) *Bully for Brontosaurus: Reflections on Natural History*, W.W. Norton & Company.
- ハンソン, ノーウッド・ラッセル (1982) 『知覚と発見—科学的探究の論理』(上・下) 野家啓一・渡辺博訳, 紀伊國屋書店. Norwood Russell Hanson (1969) *Perception and Discovery: An Introduction to Scientific Inquiry*. Freeman, Cooper & Co.

- (1986) 『科学的発見のパターン』村上陽一郎訳, 講談社 (講談社学術文庫)
 = (1971) 『科学理論はいかにして生まれるか—事実から原理へ』村上陽一郎訳, 講談社. Norwood Russell Hanson (1958) *Patterns of Discovery: An Inquiry into the Conceptual Foundations of Science*. Cambridge University Press.
- Hatcher, J.B. (1901) *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum* 1: 1–63.
- (1903) Osteology of *Haplocanthosaurus*, with description of a new species, and remarks on the probable habits of the Sauropoda and the age and origin of the *Atlantosaurus* Beds. *Memoirs of the Carnegie Museum* 2(1): 1–72
- Hughton, S.H. (1928) On some reptilian remains from the Dinosaur Beds of Nyasaland. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 16: 67–75.
- 平山廉 (1999) 『最新恐竜学』平凡社新書.
- Huxley, T.H. (1870) On the classification of the Dinosauria with observations on the Dinosauria of the Trias. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 26: 32–51.
- Janensch, W. (1914) Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguruschichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu aufgeführten Arten von Sauropoden. *Archiv für Biontologie* 3(1): 81–110.
- Jensen, J.A. (1985) Three new sauropod dinosaurs from the Upper Jurassic of Colorado. *Great Basin Naturalist* 45: 697–709.
- 金子隆一 (1993) 『新恐竜伝説—最古恐竜エオラプトルから恐竜人類まで, 恐竜学の最先端!』早川書房 = (1997) 増補改訂版, ハヤカワ文庫.
- [編] (1996) 『最新恐竜事典—分類・生態・謎・情報収集—』朝日新聞社.
- ・長尾衣里子 (1993) 『「恐竜」大ロマン 99 の謎』二見書房.
- Kaup, J. (1834) Versuch einer Eintheilung der Säugethiere in 6 Stämme und der Amphibien in 6 Ordnungen. *Isis von Oken* 1834: 311–324.
- 小林快次 [監修]・土屋健 (2013) 『大人のための「恐竜学」』祥伝社.
- Lydekker, R. (1877) Notices of new and other Vertebrata from Indian Tertiary and Secondary rocks. *Records of the Geological Survey of India* 10(1): 30–43.

- Mantell, Gideon (1825) Notice on the *Iguanodon*, a Newly Discovered Fossil Reptile, from the Sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. *Philosophical Transactions of Royal Society of London* 115: 179–186.
- (1833) *The Geology of the South-East of England*. London: Longman, Rees, Orme, Brown, Green, & Longman.
- Marsh, Othniel Charles (1877a) Notice of a new and gigantic dinosaur, Titanosaurus. *The American Journal of Science and Arts*; Series 3, 14(79): 87–88.
- (1877b) Introduction and succession of vertebrate life in America. Vicepresident's address before American Association for the Advancement of Science, 1877. *The American Journal of Science and Arts*; Series 3, 14(83): 337–378.
- (1877c) A new order of extinct Reptilia (Stegosauria) from the Jurassic of the Rocky Mountains. *The American Journal of Science and Arts*; Series 3, 14(84): 513–514.
- (1877d) Notice of new dinosaurian reptiles from the Jurassic formation. *The American Journal of Science and Arts*; Series 3, 14(84): 514–516.
- (1878) Principal characters of American Jurassic dinosaurs; Part I. *The American Journal of Science and Arts*; Series 3, 16(95): 411–416.
- (1879) Notice of New Jurassic Reptiles. *The American Journal of Science and Arts*; Series 3, 18(108): 501–505.
- (1881) Principal characters of American Jurassic dinosaurs; Part V. *The American Journal of Science and Arts*; Series 3, 21(125): 417–423.
- (1882) Classification of the Dinosauria. *American Journal of Science*; Series 3, 23(133): 81–86.
- (1883) Principal characters of American Jurassic dinosaurs; Part VI, Restoration of Brontosaurus. *American Journal of Science*; Series 3, 26(152): 81–85.
- (1884) Principal characters of American Jurassic dinosaurs; Part VII, On the Diplodocidae, a new family of the Sauropoda. *American Journal of Science*; Series 3, 27(158): 161–167.

- (1890) Additional characters of the Ceratopsidae, with notice of new Cretaceous dinosaurs. *American Journal of Science*; Series 3, 39(233): 418–426.
- Meyer, H. von (1837) Mitteilung an Prof. Bronn (*Plateosaurus engelhardti*). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie* 1837: 316.
- ネイシュ, ダレン (2010) 『世界恐竜発見史—恐竜像の変遷そして最前線—』伊藤恵夫 [日本語版監修]・春日清秀訳, ネコ・パブリッシング. Darren Naish (2009) *The Great Dinosaur Discoveries*. University of California Press.
- ノーマン, デイビッド (1988) 『動物大百科別巻 恐竜』平凡社. David Norman (1985) *The Illustrated Encyclopedia of Dinosaurs*. London: Salamander Books Ltd.
- Nowinski, A. (1971) *Nemegtosaurus mongoliensis* n. gen., n. sp. (Sauropoda) from the uppermost Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 25: 57–81.
- 小島郁生『新版 恐竜の話』出光書店, 1977年.
- Osborn, H.F. (1898) Additional Characters of the Great Herbivorous Dinosaur *Camarasaurus*. *Bulletin of American Museum Natural History* x: 219–233.
- (1899) A Skelton of *Diplodocus*. *Memoirs the American Museum of Natural History* 1(Part V): 191–214.
- (1923) Two Lower Cretaceous dinosaurs of Mongolia. *American Museum Novitates* 95: 1–10.
- Owen, R. (1841a) Report on British fossil reptiles; Part II. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 11th meeting: 60–204.
- (1841b) A description of a portion of the skeleton of the *Cetiosaurus*, a gigantic extinct saurian reptile occurring in the oolitic formations of different portions of England. *Proceedings of the Geological Society of London* 3: 457–462.
- (1841c) *Odontography*; Part II. Hippolyte Baillière.
- Phillips, J. (1871) *Geology of Oxford and the Valley of the Thames*. Oxford: Clarendon Press.
- Raath, Michael A. (1972) Fossil vertebrate studies in Rhodesia: a new dinosaur (Reptilia, Saurischia) from near the Triassic-Jurassic boundary. *Arnoldia* 5: 1–2, 4.
- Riggs, E.S. (1903) *Brachiosaurus altithorax*, the largest known dinosaur. *American Journal*

of Science; Series 4, 15(88): 299–306.

- Riley, H. and S. Stutchbury (1836) A description of various fossil remains of three distinct saurian animals discovered in the autumn of 1834, in the Magnesian Conglomerate on Durdham Down, near Bristol. *Proceedings of the Geological Society of London* 2: 397–399.
- Salgado, L. and J.F. Bonaparte (1991) Un nuevo sauropodo Dicraeosauridae, *Amargosaurus cazau* gen. et sp. nov., de la Provincia del Neuquen, Argentina (in Spanish). *Ameghiniana* 28(3–4): 333–346.
- 笹沢教一 (2013) 「サウルスを竜と訳した人」, 『ジオルジユ』 2013 年前期号, 15 ページ.
- Seeley, H.G. (1888) On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London* 43: 165–171.
- Sereno, P.C., A.L. Beck, D.B. Dutheil, H.C.E. Larsson, G.H. Lyon, B. Moussa, R.W. Sadleir, C.A. Sidor, D.J. Varricchio, G.P. Wilson and J.A. Wilson (1999) Cretaceous Sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution Among Dinosaurs. *Science* 286 (5443): 1342–1347.
- Sternberg, M. (1945) Pachycephalosauridae proposed for dome-headed dinosaurs, *Stegoceras lambei*, n. sp., *Journal of Paleontology* 19(5): 534–538.
- 富田幸光 (1999) 『カラー 恐竜たちの地球』 岩波書店.
- トレンス (2005) 「個人的な利害と古生物学：リチャード・オーウェンと恐竜の創案」, 『恐竜大百科事典』 小島郁生 [監訳], 朝倉書店, 143–157 ページ.
- Hugh Torrens (1997) Politics and Paleontology: Richard Owen and the Invention of Dinosaurs. In: J.O. Farlow and M.K. Brett-Surman (eds.) *The Complete Dinosaur*. Bloomington: Indiana University Press, pp. 175–190.
- Tschopp, E., O. Mateus and R.B.J. Benson (2015) A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ*. 3: 857.
- Upchurch, Paul and Paul M. Barrett (2005) Phylogenetic and Taxic Perspectives on Sauropod Diversity. In: Kristina A. Curry Rogers and Jeffrey A. Wilson (eds.) *The Sauro-*

pods: Evolution and Paleobiology. University of California Press, pp. 104–124.

Wiman, C. (1929) Die Kreide-Dinosaurier aus Shantung [The Cretaceous dinosaurs from Shantung]. *Palaeontologia Sinica*; Series C 6(1): 1–67.

米盛裕二 (2007) 『アブダクション—仮説と発見の論理』 勁草書房.

Young, C.C. (1939) On a new Sauropoda, with notes on other fragmentary reptiles from Szechuan. *Bulletin of the Geological Society of China* 19: 279–315.

——— (1954) On a new Sauropod from Yiping, Szechuan, China. *Sinica* III (4): 481–514.