日本の恐竜研究はどこまできたのか?:東・東南アジアの前期白亜紀恐竜 フォーナの比較

柴田正輝*,** ·尤 海魯*** ·東 洋一*,**

*福井県立大学恐竜学研究所・**福井県立恐竜博物館・***中国科学院古脊椎動物古人類研究所

Recent advance in dinosaur research in Japan: comparison of Early Cretaceous dinosaur faunas in East and Southeast Asia

Masateru Shibata*, **, Hai-Lu You*** and Yoichi Azuma*, **

*Institute of Dinosaur Research, Fukui Prefectural University, 4-1-1 Kenjojima, Matsuoka, Eiheiji-Town, Fukui, 910-1195 Japan (sdino@ fpu.ac.jp); **Fukui Prefectural Dinosaur Museum, 51-11 Muroko, Terao, Katsuyama, Fukui, 911-8601 Japan; ***Key Laboratory of Vertebrate Evolution and Human Origins of Chinese Academy of Sciences, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Science, Beijing 100044, China

Abstract. Researches on Japanese dinosaurs make progress dramatically in these decades, since the first dinosaur discovery in the present territory of Japan was made in 1978. Currently, Japanese dinosaur fossils have been unearthed in 16 prefectures of Japan, from Hokkaido to Kagoshima. However, all named Japanese dinosaurs, seven original genus and species, are known only from three localities of the Lower Cretaceous of the Inner Zone of Southwest Japan; Kuwajima and Kitadani formations of the Tetori Group in Ishikawa and Fukui respectively, and "lower formation" of the Sasayama Group in Hyogo. Abundant dinosaur body fossil records from these sites make it possible to compare and discuss as a dinosaur assemblage, namely "Dinosaur Fauna (hereafter DF)", to other Early Cretaceous DFs in East and Southeast Asia. Comparisons of Shiramine (Kuwajima Fm.), Katsuyama (Kitadani Fm.) and Tamba-Sasayama ("lower formation") DFs to Hekou, Jehol and Mazongshan DFs from China (North China Craton) and Khorat DF from Thailand (Indosina Terrane) shows interesting results on relationships among faunal changes, paleogeography and paleoenvironment; Shiramine and Jehol DFs, in the early Early Cretaceous, shares faunal similarities under a relatively cool climate, Katsuyama DF, in the middle Early Cretaceous, became to include "southern"-type dinosaurs, such as an allosauroid and a hadrosauroid under somewhat dry and temperate climate, and Tamba-Sasayama DF, in the late Early Cretaceous, includes a neoceratposian shared with Mazongshan DF and sauropod with "peg" like teeth shared with Khorat DF under seasonal dry and temperate climate. Although more sophisticated chronological, paleogeographical, and paleoenvironmental data are needed to understand their relationships, our result implies that there were possibly several routes for dinosaur divergences in the eastern margin of Asia continent, and some taxa might have been originated in the Early Cretaceous of Asia.

Key words: Japan, dinosaur fauna, Early Cretaceous, Asia

はじめに

本邦における恐竜研究は欧米に比べると歴史が浅く, 1936年に,北海道帝国大学長尾巧教授が当時日本領だっ た樺太(現 ロシア領サハリン)で発見された恐竜をハ ドロサウルス類新属新種のNipponosaurus sacharinensis (ニッポノサウルス・サハリネンシス)として記載したこ とから始まる.2016年でちょうど80年目である.この節 目の年に,日本の恐竜化石(ここでは体化石)の発見と 研究史を通覧してみる(図1).

ニッポノサウルスの報告の後,1978年に岩手県岩泉町 の下部白亜系宮古層群で竜脚類の上腕骨"モシリュウ" が戦後の日本として初めて発見されるまで,長きに渡り 日本国内での恐竜骨化石の発見はなかった.翌年の1979 年には,熊本県御船町の上部白亜系御船層群で"ミフネ リュウ"(獣脚類)の歯化石が発見され,両者は,1990年 代初めに,日本産恐竜として戦後初めて記載された (Hasegawa, *et al.*, 1991, 1992).

1982年,石川県白峰村(現 白山市)で,福井県の中 学生により,肉食恐竜の歯が発見された(東,1989;東・ 長谷川,1989).後に"カガリュウ"と呼ばれる,この標 本の発見は,手取層群の恐竜研究の始まりとなった.同 年夏には,福井県勝山市の下部白亜系の同層群北谷層か らワニ類の歯が発見され,その後,全身骨格が発掘され る.この時の発掘調査により,恐竜の骨と疑われる骨化 石が発見されていたが,その当時の国内では判別できる

柴田正輝・尤 海魯・東 洋一

年	内容		桓太	時代	発掘調査団	場所	産地番号	記載論文·参考文献	地層
4004				A +0	70 M M E M		正心面小	Nagao (1936), 佐々(1981),	
1934	樺太(現 サハリン) ビハトロサリルス娘光見	★ A	ハトロサリルス類の顕青なと	仮州日里和		(桿人)(現:ロン)(現)	-	小玉ほか(2002)	取気信杆ノ1コノ信
1936	ニッポノサウルス・サハリネンシス	@ A	ニッポノサウルス	後期白亜紀		樺太(現:ロシア領)	-	Nagao (1936)	蝦夷層群ブイコフ層
1978	日本初の恐竜化石発見("モシリュウ")	*	竜脚類の上腕骨	前期白亜紀		岩手県岩泉町	6	Hasegawa <i>et al</i> . (1991)	宮古層群
1979	日本初の獣脚類化石発見("ミフネリュウ")	*	獣脚類の歯	後期白亜紀		熊本県御船町	24	Hasegawa <i>et al</i> . (1992)	御船層群上部層
1981	群馬県初の恐竜化石発見("サンチュウリュウ")	*	オルニトミモサウルス類の椎骨	前期白亜紀		群馬県中里村(現:神流町)	8	長谷川ほか(1984)*	山中白亜系瀬林層
1982	手取層群初の恐竜化石発見("カガリュウ")	*	獣脚類の歯	前期白亜紀		石川県白峰村(現:白山市)	10	東(1989)	手取層群桑島層
	"モシリュウ"の報告*		竜脚類の上腕骨	前期白亜紀		岩手県岩泉町	6	長谷川ほか(1982)*	宮古層群田野畑層
1984	熊本県御船町の獣脚類の歯の報告*		獣脚類の歯	後期白亜紀		熊本県御船町	24	Hasegawa and Murata	御船層群上部層
1096	短阜県初の恐亲化石祭貝("ヒサノハマリュウ")	+	金剛類の歯	後期白毒紀		短島周いわき市	7	(1904)+ Seegues and Temida (2011)	双苯网苯工业网
1300	福島県広野町で恐竜化石発見("ヒロノリュウ"	<u> </u>	电減減の困 ハドロサウルス額の歯、獣脚額の骨	12 州口亚礼			,	着ほか(1990)。	从朱后针之山后
	"フタバリュウ")	*	など	後期白亜紀		福島県広野町	7	Ohashi <i>et al.</i> (2015)	双葉層群芦沢層
	石川県白峰村(現 白山市)で発掘調査開始**			前期白亜紀	白峰村教育委員会	石川県白峰村(現:白山市)	10	白峰村教育委員会(1989), 専ほか(1995)	手取層群桑島層
1007	短島県広野町の現金化石の報告*					范自同 戊熙町	7	果はか(1995) ■ 単の(1995)	如萊爾莱華治國
1988	福岡米広野町の心宅心石の和日	-	獣明頬の歯たど	前期白西紀	短 井圓立博物館	福岡東広野町	11	支付/18/2*(1807)*	从来信仰户///信 毛取圖群北公園
1000	岐阜県荘川村で恐竜化石発見	+	自般類の歯	前期白亜紀		岐阜県荘川村(現·高山市)	15	Ohashi (2011)	手取層群大里公層
		^			福井県立博物館(現				
1989	福井県勝山市の発掘調査開始(〜継続中)	🔳 I, II		前期白亜紀	在は福井県立恐竜	福井県勝山市	11	東ほか(1995)	手取層群北谷層
					博物館)				
1990	福岡県初の恐竜化石発見と報告	*	獣脚類の歯	前期白曲紀		福岡県宮若市	22	Okazaki (1992)	関門層群千石層
	福井県の恐竜化石報告			前期白亜紀		福井県勝山市	11	東(1990)*	手取層群北谷層
	岐阜県(白川村・荘川村)の発掘調査開始		獣脚類や鳥脚類の歯	前期白亜紀	岐阜県恐竜化右字 術瑠杏団	岐阜県荘川村(現:高山市)	15	岐阜県恐竜化右字術調査団 (1992)	手取層群アマゴ谷層
1007	御刻町の現在ル石鋼木開始	-		前田内田の	御船町恐竜化石調	能士用御創四		御船町恐竜化石調査委員会	御剣國業上並屋
1991	1町加町の芯电161回運開始			削州日里紀	査委員会	18.4% (即16回)	24	(1998)	岬加倡矸工하僧
	"モシリュウ"の報告	•	竜脚類の上腕骨	前期白亜紀		岩手県岩泉町	6	Hasegawa <i>et al.</i> (1991)	宮古層群田野畑層
1992	"ミフネリュウ"の報告	•	獣脚類の歯	後期白亜紀		熊本県御船町	24	Hasegawa <i>et al.</i> (1992)	御船層群上部層
	"ワキノサウトウリュウ"の報告	•	獣脚類の歯	前期白亜紀		福岡県宮若市	22	Okazaki (1992)	関門層群千石層
1993	岐阜県の恐竜化石報告	•		前期白亜紀		岐阜県荘川村(現:高山市)	14	岐阜県恐竜化石学術調査団 (1992)	手取層群大黒谷層。 アマゴ公園
1994	徳島県初の恐竜化石発見	*	イグアノドン類の歯	前期白亜紀		徳島県勝浦町	20	両角ほか(1995)	/ 、コロ信 物部川層群立川層
100-		Â	パルカルラ杯の砂石とい	33791日王市し 後世上一一	1	*******			
1995	北海道ダ張市でノドサワルス類の発見	*	ノトサワルス類の脳囪など	皮 期白		北海迫夕張市	3	Hayakawa <i>et al.</i> (2005)	蝦夷僧群日蔭の沢層
	徳島県の恐竜化石の報告	•	イグアノドン類の歯	前期白亜紀		徳島県勝浦町	20	両角ほか(1995)	物部川層群立川層
1996	三重県初の竜脚類の発見	*	竜脚類の上腕骨や大腿骨など	前期白亜紀		三重県鳥羽市	16	三重県大型化石発掘調査団	松尾層群
		~			二番県大刑化石祭			(1997,2001) 三番県大刑化石登堀調査団	
	三重県の恐竜化石発掘調査			前期白曲紀	掘調査団	三重県鳥羽市	16	(2001)	松尾層群
	北海道夕張市のノドサウルス類の報告		ノドサウルス類の脳函など	前期白亜紀		北海道夕張市	3	Hayakawa and Carpenter	蝦夷層群日陰の沢層
1997	Japanese Dinosaurs						_	(1990)≁ ∆zuma and Tomida (1995)	
1007		•			て取りたけのたり			Azuma and Tomida (1999)	
	石川県桑島化石壁調査 (~1999)	ш	イグアノドン類の歯、獣脚類の歯や	前期白亜紀	于取川流域の 生化 木産地 (桑島化石	石川県白峰村(現:白山市)	10	石川県白峰村教育委員会	手取層群桑島層
			末節骨など		壁)産出化石調査団			(2000)	
					御所浦町恐竜化石				御武法屋群にの口屋
	熊本県御所浦町初の恐竜化石発見	*	獣脚類の歯、竜脚類の四肢骨など	後期白亜紀	グループ(高知大学)	熊本県御所浦町(現:天草市)	25	菊池ほか(1997)	一時二十二日二日 一時二十二日 一時二十二日 一時二十二日 一時二十二日 一時二十二日 一時二十二日 一時二十二日 一日 一日 一日 二十二日 二
					御所浦町恐竜化石				
1997	熊本県御所浦町化石調査**			後期白亜紀	グループ(高知大学	熊本県御所浦町(現:天草市)	25	菊池ほか(1997)	御所浦僧群江の口僧, 唐太崎岡
					地学教室)			空山间现立口时也无故能会	
1999	富山県初の恐竜化石発見	*	獣脚類の歯	前期白亜紀	當山県芯电111日詞 杳団	富山県富山市	9	當田県芯电上即10日協議去 (2000)	手取層群和佐府層
	群馬県のオルニトミモサウルス類の報告	•	椎体	前期白亜紀		群馬県中里村(現:神流町)	8	Hasegawa <i>et al.</i> (1999)	山中白亜系瀬林層
	ティラノサウルス科の歯の報告	٠	歯	前期白亜紀		福井県和泉村(現:大野市)	12	Manabe (1999)	手取層群伊月層
2000	フクイラプトル・キタダニエンシス	ΟI	四肢骨など	前期白亜紀		福井県勝山市	11	Azuma and Currie (2000)	手取層群北谷層
	北海道中川町初の恐竜化石発見	*	獣脚類の末節骨	後期白亜紀		北海道中川町	1	Murakami <i>et al.</i> (2008)	蝦夷層群オソウシナイ層
2001	三重県の竜脚類の記載	•	竜脚類の上腕骨など	前期白亜紀		三重県鳥羽市	16	冨田ほか(2001)	松尾層群
2003	フクイサウルス・テトリエンシス	ΟII	頭骨など	前期白亜紀		福井県勝山市	11	Kobayashi and Azuma (2003)	手取層群北谷層
2004	ニッポノサウルスの再記載	© A	頭骨など	後期白亜紀		樺太(現:ロシア領)	-	Suzuki <i>et al.</i> (2004)	蝦夷層群ブイコフ層
	長崎県長崎市初の恐竜化石発見	*	鳥脚類の大腿骨	後期白亜紀	1	長崎県長崎市	23	宮田ほか(2011)*	三ツ瀬層
	兵庫県洲本市初の恐竜化石発見		ハドロサウルス類の下顎など	後期白亜紀		兵庫県洲本市	18	三枝(2011)	和泉層群北阿万層
2005	タ張市のノドサウルス類の報告	•	ノドサウルス類の頭骨など	後期白亜紀		北海道夕張市	3	Hayakawa <i>et al.</i> (2005)	蝦夷層群日陰の沢層
	兵庫県洲本市の恐竜化石の報告		ハドロサウルス類の下顎など	後期白亜紀		兵庫県洲本市	18	Suzuki <i>et al.</i> (2005)*	和泉層群北阿万層
2006	兵庫県丹波市で大型恐竜化石発見	★v	竜脚類の肋骨など	前期白亜紀		兵庫県丹波市	17	篠山層群恐竜化石等発掘調	篠山層群下部層
								金 ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○ ○	
	Dinosaurs from Japan	-			丘庸県立1レ白好		-	robayashi <i>et al.</i> (2006) 篠山國群現音ル石笙楽局幅	
2007	兵庫県丹波市での発掘調査		竜脚類の頭骨の一部など	前期白亜紀	の博物館	兵庫県丹波市	17	查検証委員会(2013)	篠山層群下部層
	和歌山県湯浅町で恐竜の歯化石発見	*	獣脚類の歯	前期白亜紀		和歌山県湯浅町	19	小原(2008)	湯浅層
	福井県滕山市初の大型恐竜化石の発見など	★ IV,	竜脚類の大腿骨や小型の獣脚類の	前期白亜紀		福井県勝山市	11	Azuma and Shibata (2010)	手取層群北谷層
2009	北海道中川町の恐亲化石器生	VII	主身有俗 フェラプトル瓶の主筋骨	後期白雨紀		北海道山川町	1	Murakami at a/ (2009)	記事屋群ナンロシナイ屋
2000	10/14 定千川町の心电し口報百 出手県々兹市初の現音ルケ条目	+	、ーノノニル Rの不即可 自般 新の 坐 畳	次初口里和 後期白田印	1	10/14 足丁川町 岩毛県な 茲古	1	〒11日か(2010) 亚山日か(2010)	なる居住なノフンノイ層
	201 ホハ芯川初の心电し口光兄 短井県膳山市で自期額ル 5条目	±\/⊓	一一一根の1日 自脚箱の上語号 士昭母たど	皮加口里和 前期白田幻		ね」 ホハボリ 福井県勝山市	4	Shibata and Aruma (2015)	ハ心 信件 エバ 信 王 取 届 群 北 公 届
		× VI	┉┉┉∞∞∞・→波日、八巡月はC 獣脚粨の歯	おかりつ里和	1	1871 不137 円 中 毎 同 阜 旦 薛 彦 川 山 市	27	Minaka ata/ (2000)	, 12/131710 百店 栃浦届群
2000	1250の不性序川内リカの心电しな光光 アルバロフォサウルス・ヤマグチナルル	× ⊚ '''	副語を	次初口里和 前期白田印		18.元両示陸摩川内中 石川県白修村(羽.白山市)	10	Chashi and Barrot (2000)	212/17/17 0H 主取届群奏良属
2009	フカイティタンハーベード X ファイ ルム	© III ⊚ \\/	^{2006 円} 四時母たど	前期白垩和	1	12.11不口味(1)、(3.11日11)	10	Azuma and Shibat- (2010)	142/15年末 5月 王町国群北公園
2010	レノーノイラン・ーツハイノンス 毎日自己長自町獅之自の功会ルモ起生		ロ1水月なこ 自期類の歯	前期日里和	1	1877宋)37山川 麻旧自道王自时称26	11	Azunta anu onibata (2010) 公本,空却宣(2010)	ナ・以宿奸礼 台眉 御所浦 届 群 獅 ユ 自 屋
	此ル両示女局町御丁局の必电化有報百 出手目力 兹古の現金ルテ起生		加加 利平 大見 Vノ 困	这州口里和 後期白玉纪		此元局示女局可御士局	20 E	□ 中・丁和舌(2010) □ 平・丁和舌(2010)	呼应用 宿 任 卿 士 局 厝 力 兹 届 群 王 川 屋
2011	日 ホハボロのぶ电し 日報 日 長崎県の 現金 化石の 韶牛			後期白田和	<u> </u>	ロナホハボリ 長崎県長崎市	5 22	□ 田はか(2010) 室田ほか(2011) ≠	へ 応信 仲 平 川 宿 三 ツ 瀬 届
2011	水ッホン心电しつの取百	-	ハドロサウルス新の今良昼故	次初口里和 後期白田印	1	北海道なかわ町	23	四日はか(2011)*	— / 烟酒 蝦車國群函淵屬
2012	高いまたした。 応用 島県薩摩川内市の 戦期 都の報告	Â	・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・	後期白田紀		商用自己 (1,1,1,1) 商用自己 (1,1,1,1)	-+ 27	Tsuihii <i>et a</i> / (2013)	あるにまた日本に
2014	タンパティタニス・アミキティアエ	ωv	脳雨など	前期白亜紀		兵庫県丹波市	17	Saegusa and Ikeda (2014)	後山層群下部層
2014	能本県天草市の恐竜化石の報告		鳥脚箱の歯	後期白亜紀		能本県天草市	25	黒須ほか(2014)	御所浦層群鳥帽子層
2015	コシサウルス・カツヤマ	© V1	上額骨など	前期白蚕紀		福井県勝山市	11	Shibata and Azuma (2015)	手取層群北谷層
2016	フクイベナートル・パラドクサス	© VII	全身骨格	前期白亜紀	1	福井県勝山市	11	Azuma et al. (2016)	手取層群北谷層

図1. 日本の恐竜体化石発見・研究の歴史. 各道県における体化石の最初および主要な発見と報告. ★:発見, ■:調査団による発掘調査開始(報告書等で調査団名等が明記されているもの), ●:論文による報告, ▲:学会発表での初報告(講演要旨を引用), ◎:新種記載論文 および再記載論文, Aおよび"I-VII":新種の発見と記載, *:学会講演要旨.

Fig. 1. History of discoveries and researches of dinosaur body fossils in Japan. First and major dinosaur body fossil discoveries and reports from each prefecture are shown. ★: first discovery, ■: the first year of the excavation by a research group, whose name was noted in reports, ●: report by a research paper, ▲: report at a conference or meeting (referred proceedings of meetings), ©: new taxonomic descriptions or redescriptions, A and I–VII: related discoveries and descriptions of new species, *: proceedings.



- 図2. 日本の恐竜体化石産地(ただし鳥類を除く). A, 中生界の分布と恐竜体化石産地, 1:北海道中川町, 2:北海道小平町, 3:北海道夕 張市, 4:北海道むかわ町, 5:岩手県久慈市, 6:岩手県岩泉町, 7:福島県広野町・いわき市, 8:群馬県神流町, 9:富山県富山市, 10: 石川県白山市, 11:福井県勝山市, 12:福井県大野市, 13:岐阜県飛騨市, 14:岐阜県白川村, 15:岐阜県高山市, 16:三重県鳥羽市, 17:兵庫県丹波市・篠山市, 18:兵庫県洲本市, 19:和歌山県湯浅町, 20:徳島県勝浦町, 21:福岡県北九州市, 22:福岡県宮若市, 23: 長崎県長崎市, 24:熊本県御船町, 25:熊本県天草市, 26:鹿児島県長島町, 27:鹿児島県薩摩川内市(福井県立恐竜博物館(2000)を 改変). 恐竜のシルエットは新種記載されたタクサの存在を示す. B, 福井県勝山市の恐竜化石発掘現場(2014年, 福井県立恐竜博物館撮 影), C, 熊本県御船町の恐竜化石発掘現場(2005年, 池上直樹氏撮影).
- Fig. 2. Dinosaur body fossil localities in Japan. A, Distribution of Mesozoic strata and dinosaur body fossil localities in Japan, 1: Nakagawa-cho, Hokkaido, 2: Obira-cho, Hokkaido, 3: Yubari-shi, Hokkaido, 4: Mukawa-cho, Hokkaido, 5: Kuji-shi, Iwate, 6: Iwaizumi-cho, Iwate, 7: Hirono-machi and Iwaki-shi, Fukushima, 8: Kanna-machi, Gunma, 9: Toyama-shi, Toyama, 10: Hakusan-shi, Ishikawa, 11: Katsuyama-shi, Fukui, 12: Ohno-shi, Fukui, 13: Hida-shi, Gifu, 14: Sirakawa-mura, Gifu, 15: Takayama-shi, Gifu, 16: Toba-shi, Mie, 17: Tamba-shi and Sasayama-shi, Hyogo, 18: Sumoto-shi, Hyogo, 19: Yuasa-cho, Wakayama, 20: Katsuura-cho, Tokushima, 21: Kitakyushu-shi, Fukuoka, 22: Miyawaka-shi, Fukuoka, 23: Nagasaki-shi, Nagasaki, 24: Mifune-machi, Kumamoto, 25: Amakusa-shi, Kumamoto, 26: Nagashima-cho, Kagoshima, 27: Satsumasendai-shi, Kagoshima. Modified from the Fukui Prefectural Dinosaur Museum (2000). Silhouettes represent described new species. B, the excavation site in Katsuyama-shi, Fukui (2014). C, the excavation site in Mifune-machi, Kumamoto (2005: courtesy of Dr. Naoki Ikegami).

だけの資料が整っていなかったため次の発見を待つこと になる.その後,1987年に獣脚類の歯などが発見され, 北谷層における恐竜の存在が確認された(東,1991).こ のほか,1980年代後半には,福島県や岐阜県でも恐竜化 石が発見されるようになる.

恐竜化石発掘調査が,自治体主導で大規模に行われる ようになったのは,1986年の石川県白峰村教育委員会の 恐竜化石調査団によるものがその端緒であろう(東,1989; 白峰村教育委員会,1989).1988年には福井県でも福井県 立博物館(現在は福井県立恐竜博物館により継続)によ り調査隊が組織され,1989年から本格的な調査が開始さ れた.

1990年代には、恐竜化石は福岡県や徳島県、三重県な

どでも新たに発見され,2000年以降は,富山県や長崎県 などからも続々と知られるようになる.このように日本 の恐竜化石の発見・研究は1990年以降盛んになってきて おり,Kobayashi et al. (2006)は、ジュラ紀〜白亜紀末 にかけての日本産恐竜化石をレビューし、分類群ごとの 検討を行った.その後も、兵庫県や和歌山県、鹿児島県 などから新たな発見が相次ぎ、現時点では恐竜の体化石 の発見地は16道県に及ぶ (図2).

この中で、比較的保存状態の良い標本に基づき、2000 年には現日本領産の恐竜としては初めての新属新種と なる、獣脚類 Fukuiraptor kitadaniensis(フクイラプト ル・キタダニエンシス)が記載され、2016年の獣脚類 Fukuivenator paradoxus(フクイベナートル・パラドク



図3. 全身骨格が復元されている日本の恐竜. A, フクイラプトル・キタダニエンシス, B, フクイラプトル・テトリエンシス, C, フクイベ ナートル・パラドクサス, D, フクイベナートルの実物化石, E, タンバティタニス・アミキティアエ(全長:15m;画像提供, 株式会社 日展).

Fig. 3. Skeletal reconstructions of Japanese dinosaurs. A, Fukuiraptor kitadaniensis, B, Fukuisaurus tetoriensis, C, Fukuivenator paradoxus. D, the original skeleton of Fukuivenator. E, Tambatitanis amicitiae (Total length: 15 m; courtesy of NITTEN CO., LTD.).

サス)まで計5新属新種が福井県勝山市の手取層群北 谷層から記載・報告されている (図3A-D; Azuma and Currie, 2000; Kobayashi and Azuma, 2003; Azuma and Shibata, 2010; Shibata and Azuma, 2015; Azuma et al., 2016). さらに石川県の手取層群桑島層から原始的な角 竜類 Albalophosaurus yamaguchiorum (アルバロフォサウ ルス・ヤマグチオルム)が、兵庫県の篠山層群下部層か ら竜脚類 Tambatitanis amicitiae (図3E; タンバティタニ ス・アミキティアエ)が報告されている (Ohashi and Barrett, 2009; Saegusa and Ikeda, 2014). 以上のように, 本邦の新種恐竜は現在7種類を数える(ただし、足跡や 卵化石を除く).また,最近では,福井県勝山市の北谷層 から各部位がかなり揃った鳥類の化石や、北海道の上部 白亜系蝦夷層群函淵層からハドロサウルス類の全身骨格 (Kobayashi et al., 2014; 櫻井ほか, 2014) が発見されて おり、鳥類を含めた日本産恐竜化石情報が累積されつつ ある.

このように、本邦の恐竜研究はここ40年で急速に進展 しているが、種を判別できるほど保存状態の良い恐竜化 石が発見されているのは、現時点で西南日本内帯の下部 白亜系に限定される(図2).特に、手取層群と篠山層群 からは、断片的な部位のものを含めて多くの恐竜体化石 が発見されており、前期白亜紀の恐竜フォーナとしてア ジアの他地域のものと比較することが可能である.東 (1991)では、まだ断片的であったが、手取層群の恐竜 化石記録に基づいて認識された「恐竜動物群」と、Dong (1992;1991年時点では印刷中)が提唱した中国大陸の 「恐竜動物群」との比較を試み、その重要性を述べた.近 年、本邦だけでなく、アジア全域においても恐竜化石記 録は格段に増加しており、恐竜フォーナとして比較する ことが可能になっている.

本論では,東・東南アジア地域において,先行研究で 報告されている前期白亜紀恐竜フォーナと本邦前期白亜 紀の恐竜フォーナの比較を試み,本邦恐竜フォーナの移 動や進化過程に関して議論する.なお,初出の恐竜フォー ナは英語表記,恐竜の学名についてはラテン語表記を併 記する.

西南日本内帯の前期白亜紀恐竜フォーナ

先に述べたように、本邦では、西南日本内帯の下部白 亜系において多くの恐竜化石が発見されており、しかも、 種が判別できるほど,保存状態が良い標本の産出は手取 層群と篠山層群に限られている (図2,3). 従って,これ ら2層群の3つの恐竜フォーナを取り上げる.なお、本 論では, 東(1991) や Azuma and Tomida (1995) が 「恐竜動物群」と呼んだ「Dinosaur fauna」を「恐竜フォー ナ」と呼ぶこととし、また、上記2つの先行研究におい て、桑島層を中心とした石徹白亜層群のフォーナを「白 峰恐竜フォーナ」,北谷層を中心とした赤岩亜層群のもの を「勝山恐竜フォーナ」と称したのに対し、 両恐竜フォー ナとも桑島層および北谷層から産出する恐竜体化石に限 定し、議論する.また、篠山層群下部層は、2006年のタ ンバティタニスの発見に伴い知られるようになった比較 的新しい恐竜化石産出層で(篠山層群恐竜化石等発掘調 査検証委員会, 2013), それら恐竜化石が丹波市および 篠山市に分布することから「丹波・篠山恐竜フォーナ (Tamba-Sasayama Dinosaur Fauna)」と呼ぶことにする. 以下, 各フォーナの特徴を簡単に述べる. また, 初出や タイトル以外で各恐竜フォーナを述べる場合、「恐竜 フォーナ」をDFと略称で表記する.

白峰恐竜フォーナ (Shiramine Dinosaur Fauna)

石川県白山市白峰地域(旧白峰村)に分布する手取層 群桑島層 (バレミアン階~アプチアン階; 酒井ほか, 2015; Matsuoka et al., 2016) から発見された8種の恐竜により 構成される(図4; 真鍋・バレット, 2000; Manabe et al., 2000;石川県白峰村教育委員会, 2000; Barrett et al., 2002; Kobayashi et al., 2006; Ohashi and Barrett, 2009; Barrett and Ohashi, 2016). 桑島層からは, "ヘラ状"の竜脚類の 歯やコエルロサウルス類の歯(真鍋・バレット,2000; Manabe et al., 2000; 石川県白峰村教育委員会, 2000; Saegusa and Tomida, 2011), イグアノドン類の歯や原始 的な鳥盤類の顎の一部が報告されている (Barrett and Ohashi, 2016). 最も保存状態の良い頭骨は, アルバロ フォサウルス (Ohashi and Barrett, 2009) で, Han et al. (2012) では、原始的な角竜類に分類されている.以 上のように、本フォーナは、"ヘラ状"の歯を持つ竜脚類、 ティラノサウルス上科、ドロマエオサウルス科やオヴィ ラプトロサウルス類などの多様な小型のコエルロサウル ス類, 原始的な角竜類がいたことで特徴づけられる.

勝山恐竜フォーナ(Katsuyama Dinosaur Fauna)

福井県勝山市に分布する手取層群北谷層(アプチアン 階以上; 酒井ほか, 2015) からは, 現在7種の恐竜体化石 が認識され、そのうち5種には学名が付けられている(図 4). 獣脚類では、上下の顎の骨の一部や、発達した前肢 の末節骨を含む四肢骨,成長段階の異なる大腿骨などが 発見されている中型のネオベナートル科フクイラプトル と、全身の70%近い骨化石が発見され、異形歯で、円錐 状の鋸歯の無い歯をもつ,小型のコエルロサウルス類フ クイベナートルがある (Azuma and Currie, 2000; Currie and Azuma, 2006; Ortega et al., 2010; Azuma et al., 2016). その他断片的ではあるが、ドロマエオサウルス 科 (Currie and Azuma, 2006) やオルニトミモサウルス 類の存在も明らかになっている(東ほか, 2013). 竜脚類 は、2007年に上腕骨を含む四肢骨を中心とした部位が発 見され、遠位の尾椎の椎体関節面が前凸・後凹型という 特徴を持つティタノサウルス形類 Fukuititan nipponensis (フクイティタン・ニッポネンシス)が報告された (Azuma and Shibata, 2010). 歯は, いわゆる"ヘラ状"であ る. 鳥脚類は最も豊富に発見され, 上顎の側方運動 (pleurokinesis) が制限されていた形態を示し、下顎には 原始的な特徴を示す Fukuisaurus tetoriensis (フクイサウ ルス・テトリエンシス)と、上顎骨や大腿骨の一部など の部位が発見され、上顎骨に前眼窩窓の痕跡を残す、ハ ドロサウルス上科 Koshisaurus katsuyama (コシサウルス・ カツヤマ)の2種が知られている(Kobayashi and Azuma, 2003; Shibata and Azuma, 2015). 以上のように、勝山 恐竜フォーナは、肉食性の中型のネオベナートル科、お よび小型の肉食性ではないコエルロサウルス類.2種の イグアノドン類、ヘラ状の歯を持つティタノサウルス形 類で特徴づけられる.

丹波・篠山恐竜フォーナ(Tamba-Sasayama Dinosaur Fauna)

兵庫県丹波市と篠山市に分布する篠山層群下部層(ア ルビアン階; Saegusa and Tomida, 2011)の数地点から 8種の恐竜類が発見されている(図4; 三枝, 2011). 頭骨 の一部や仙椎,尾椎,腰帯など多くの部位が発見され, 歯は"杭 (peg)"状の形態を示す,ティタノサウルス形 類タンバティタニスを始め,ティラノサウルス類やテリ ジノサウルス類の遊離歯,デイノニコサウルス類の連結 した前肢,イグアノドン類や新角竜類,鎧竜類の歯など も発見されている(三枝ほか, 2010; Saegusa and Tomida, 2011; 三枝, 2011; 篠山層群恐竜化石等発掘調査検証委員 会, 2013; Saegusa and Ikeda, 2014). 従って本フォーナ は,杭状の歯を持つ竜脚類や他の本邦前期白亜紀恐竜 フォーナにはいないテリジノサウルス類,新角竜類,鎧 竜類などで特徴づけられる.

柴田正輝・尤 海魯・東 洋一

△湘型			中国			日本			タイ		
	刀規杆	河口	熱河	馬鬃山	白峰	勝山	丹篠	PK	SK	PP	KK
竜盤目											
一些的年日											
	노스 비 그 海										
거니핏											
	シンフノトル科							•*			
	ネオペナートル科					•1					
	カルカロドントサウルス類										
	科不詳								•1		
スピノ	サウルス類										
	科不詳								1		
3-27				1							
	ティフノリ・ノルス上科		• 3								
	コエルロサウルス類 科不詳		•2			•1					
	コンプソグナトゥス科		•3								
マニラ	ラプトル類										
	トロオドン科		•4	•1							
	ドロマエオサウルス科		6								
	ディノニョナウルフ海 利不祥			•							
	「カウナイノナリク人科」		•3								
テリジ	ジサウ <u>ルス類</u>										
	テリジノサウルス上科		•1	•2							
	科不詳										
オルコ	ニトミモサウルス類										
	オルニトミムス科		•1	•2							
	科不詳								•1		
鲜脚	<u> 国利不詳</u>										
辛助下日					-						
电胸下日	コハイサムリフジ							• di	-		
	マアノテリリル人科							•			
	ティノロトクス領									-	
ティタ	ノサワルス形類	•2	0	•2	•	•1	•1		\bullet 1		
	ティタノサウルス類	•1									
こう	镇 科不詳										
鳥盤目											
	ヘテロドントサウルス科		•1								
装盾亜目											
私 出 工 1											
刘电	Q 创亲新 利不詳							• *			
本 出 本 3	四月 19月 19月 19月 19月 19月 19月 19月 19月 19月 19							•			
应电?	現 コントーリナックション										
	アンキロサワルス科		•1								
	ノドサウルス科	•1	•1								
	鎧竜類 科不詳										
角脚類											
角音	下目				•1						
	プシッタコサウルス科		•5								•1
	アーケオケラトプス科		•1	•2							
	新角音類 利不詳			2							
白 n+n :				•2							
							-				
			•2	•							
	ハトロサワルス上科			•4		•1					•2
	鳥脚類 科不詳		•1	•1							•1
鳥盤類 科不詳											

図4. 東・東南アジアの前期白亜紀恐竜フォーナの比較. 中国:河口, 熱河, 馬鬃山恐竜フォーナ (Dong, 1997; Dong and You, 1997; Lü, 1997; You *et al.*, 2005a, b, 2014; You and Luo, 2008; Zhou and Wang, 2010; Kurosu and Ji, 2015; Sweetman, 2015; Zhang *et al.*, 2015), 日 本:白峰, 勝山, 丹波・篠山恐竜フォーナ (真鍋・パレット, 2000; Matsuoka *et al.*, 2002; Azuma and Currie, 2000; Kobayashi and Azuma, 2003; Kobayashi *et al.*, 2006; Ohashi and Barrett, 2009; Azuma and Shibata, 2010; 三枝ほか, 2010; Shibata and Azuma, 2015; Azuma *et al.*, 2016), タイ:PK (プ・クラドゥン), SK (サオ・クア), PP (プ・パン), KK (コク・クルアト) 恐竜フォーナ (Azuma *et al.*, 2011; Buffetaut and Suteethorn, 1999, 2011; Buffetaut *et al.*, 2005, 2006; Shibata *et al.*, 2011, 2015). 表中の数字はフォーナから知られている恐 竜の種数を示す. *:プ・クラドゥン層は最下部に上部ジュラ系を含み, これらはジュラ紀末の恐竜だと考えられる.

Fig. 4. Comparison of Early Cretaceous dinosaur faunas in East and Southeastern Asia. China: Hekou, Jehol, and Mazongshan dinosaur faunas Dong, 1997; Dong and You, 1997; Lü, 1997; You *et al.*, 2005, 2014; You and Luo, 2008; Zhou and Wang, 2010; Kurosu and Ji, 2015; Sweetman, 2015; Zhang *et al.*, 2015), Japan: Shiramine, Katsuyama, and Tanba-Sasayama dinosaur faunas (Manabe and Barret,2000; Matsuoka *et al.*, 2002; Azuma and Currie, 2000; Kobayashi and Azuma, 2003; Kobayashi *et al.*, 2006; Ohashi and Barrett, 2009; Azuma and Shibata, 2010; Saegusa *et al.*, 2010; Shibata and Azuma, 2015; Azuma *et al.*, 2016), Thailand: PK (Phu Kradung), SK (Sao Khua), PP (Phu Phan), and KK (Khok Kruat) dinosaur faunas (Azuma *et al.*, 2011; Buffetaut and Suteethorn, 1999, 2011; Buffetaut *et al.*, 2006; Shibata *et al.*, 2011, 2015). Numbers in the table indicate dinosaurian species known in the fauna. *: Late Jurassic dinosaurs, since the lower part of the Phu Kradung Formation is considered as the Upper Jurassic.

東・東南アジアの前期白亜紀恐竜フォーナ

東アジア地域の前期白亜紀の恐竜フォーナとして, You et al. (2015)がまとめ,予察的に各恐竜フォーナの比較 をした河口層群(甘粛省),熱河層群(遼寧省),新民堡 層群(甘粛省)の3恐竜フォーナを取り上げる(図5). 東南アジア地域では,タイ王国東北部に分布するコラー ト層群が比較的連続的な層序が観察される中生界であり, Buffetaut et al. (2006)などにより恐竜フォーナが詳し く議論されており,新しい研究成果を含めて検討する.

地名や恐竜類の学名の中国語のカタカナ表記は,福嶋 (2011)の中国語音節表記ガイドラインに従ったが,一 部地名や人名に由来する学名は,現地発音に近い表記に した.ただし,すでに慣例化している表記については,





- 図5. 東・東南アジアの主要地体構造図(A:Metcalfe, 2013を改 変)と恐竜フォーナ(B). A, Al:アラシャンブロック, ISWJ: 西南日本内帯, OSWJ:西南日本外帯, L:ラサブロック, SG: 松潘-甘孜付加コンプレックス, Ql:泰嶺地塊, Qd:柴達木地 塊.
- Fig. 5. Tectonic framework of East and Southeast Asia (A: modified from Metcalfe, 2009) and dinosaur faunas (B), Al: Alashan Block, ISWJ: Inner zone of the southwest Japan, OSWJ: Outer zone of the southwest Japan, L: Lhasa Block, SG: Songpan Ganzi accretionary complex, Ql: Qilian Block, Qd: Qaidam Block.

この限りではない.

河口恐竜フォーナ(Hekou Dinosaur Fauna)

中国北西部、甘粛省蘭州周辺に分布する下部白亜系の 湖~河川成堆積物からなる河口層群 (Hekou Group:オー テリビアン階~アプチアン階下部)から発見された恐竜 で構成される (図4; Horton et al., 2004; You et al., 2005a).本層群からは3種の竜脚類が発見されており, そのうち2種 Daxiatitan binglingi (ダーシアティタン・ビ ンリンギ) と Huanghetitan liujiaxiaensis (ホアンヘーティ タン・リウジアシアエンシス)は同じ場所から発見され た比較的原始的なティタノサウルス形類に分類され, 1km ほど離れた現場から発見された Yongjinglong datangi (ヨンジンロン・ダータンギ)は進化的な分類群のティタ ノサウルス類だと考えられている (You et al., 2006, 2008; Li et al., 2014). いずれも断片的な部位しか発見されて いないが、ヨンジンロンではユニークな3つの形態型を 示すヘラ状の歯が知られている(Li et al., 2014). また 鎧竜類の尾椎や腸骨,装甲板などが発見されており、イ ングランドの下部白亜系から知られているノドサウルス 科の Polacanthus foxii (ポラカントゥス・フォクシィ) に 近縁な新属新種 Taohelong jinchengensis (タオヘーロン・ ジンチェンゲンシス)として報告されている (Yang et al., 2013). 河口層群で最も特徴的な恐竜は, 植物食恐竜 では最大の歯を持つ Lanzhousaurus magnidens (ランジョ ウサウルス・マグニデンス)である、歯が密集して並び、 咀嚼に適した顎を持つ、いわゆるイグアノドン類である が、個々の歯は巨大で、歯骨歯では幅が7.5 cm、高さが 14 cm に達するものもある (You et al., 2005a). 本層群 からは、獣脚類の体化石の発見はまだない.

熱河恐竜フォーナ(Jehol Dinosaur Fauna)

中国東北部,遼寧省周辺に分布する下部白亜系熱河層 群から発見された恐竜で構成される(図4; Zhou and Wang, 2010). Pan et al. (2013) は, 古生態学的観点か ら"熱河生物相"と"熱河層群"を再定義し、熱河生物 相(群)は「前期白亜紀(130 Ma~120 Ma: バレミア ン階~アプチアン階最下部)の中国東北部の火山の影響 のある環境下で生息し、かつ、主に湖成堆積物(稀に河 川堆積物)中で異常なほど良い状態で保存された動植物 のこと」とし、熱河層群は「遼寧省西部の北票(Beipiao) 盆地と卓新(Fuxin)盆地で堆積した、下位から義県層 (Yixian Formation), 九仏堂層 (Jiufotang Formation), 阜新層(Fuxin Formation)からなる地層群|とした.し たがって,熱河恐竜フォーナは,上記定義の熱河生物相 の中の恐竜フォーナ」とする.したがって、熱河DFは, 熱河層群由来の恐竜に限らないが、前期白亜紀に北中国 地塊北東部に発達した北東方向に伸長したリフト堆積盆 群に生息していた恐竜たちであり、古地理学的位置や古

環境については熱河層群と共通しているとみなすことが できる.熱河生物群中の恐竜フォーナについては、基本 的にはZhou and Wang (2010) に従い、新発見を追加す る.

熱河DFは、多種多様な恐竜が知られているが、特に 羽毛恐竜が特徴的である.代表的な獣脚類として,恐竜 に羽毛があることが明らかとなったコンプソグナトゥス 類 Sinosauropteryx prima (シノサウロプテリクス・プリ マ) や, ティラノサウルス上科 Yutyrannus huali (ユウ ティラヌス・ホアリ), "四つの翼を持つ"ことで知られ たドロマエオサウルス科 Microraptor gui (ミクロラプト ル・グイ),現生鳥類のような休息姿勢で発見されたトロ オドン科 Mei long (メイ・ロン) などが挙げられる (Ji and Ji, 1996; Xu and Norell, 2004; Xu et al., 2003, 2012 など). その他にもオヴィラプトロサウルス類やテリジノ サウルス上科、オルニトミムス科などの羽毛獣脚類が発 見されている (Zhou and Wang, 2010). 竜脚類は, 頭骨 を除く部分的な骨格が発見されたティタノサウルス形類 (エウヘロプス)属に類似したヘラ状の竜脚類の歯が発見 されている (Barrett and Wang, 2007; Wang et al., 2007). 鳥盤類では、ヘテロドントサウルス科の最後の生き残り であり, 原始的鳥盤類にも羽毛があったことを示した Tianyulong confuciusi (ティエンユーロン・コンフキウ シ)や、2属5種(うち4種はPsittacosaurus属)のプシッ タコサウルス科,新角竜類Liaoceratops yanzigouensis(リ アオケラトプス・イェンズーゴウエンシス),原始的な鳥 脚類 Jeholosaurus shangyuanensis (ジェホロサウルス・ シャンユエネンシス)や、中型の植物食恐竜である Jinzhousaurus yangi (ジンジョウサウルス・ヤンギ) と Bolong yixianensis (ボーロン・イーシエネンシス)のイ グアノドン類2属2種が知られている(Wu et al., 2010; Zhou and Wang, 2010 など). 鎧竜類は,小型(幼体?) のLiaoningosaurus paradoxus (リアオニンゴサウルス・ パラドクサス)しか知られていなかったが, Chuanqilong chaoyangensis (チュエンチーロン・チャオヤンゲンシス) の発見により、大型種が存在していたことが明らかになっ tz (Xu et al., 2001; Han et al., 2014).

馬鬃山恐竜フォーナ(Mazongshan Dinosaur Fauna)

中国北西部, 甘粛省馬鬃山地域に分布する下部白亜系 新民堡層群 (Xinminpu Group; アプチアン階中部~アル ビアン階)からは豊富な恐竜化石が発見されている(図 4; Dong, 1997; Dong and You, 1997; Lü, 1997; You *et al.*, 2005b, 2014; You and Luo, 2008; Kurosu and Ji, 2015; Zhang *et al.*, 2015). You *et al.* (2015) では, この地層 群が分布する地域,特に馬鬃山地域の兪井子 (Yujingzi) 盆地と公婆泉 (Gongpoquan) 盆地に分布する新民堡層 群の恐竜化石を「馬鬃山恐竜フォーナ」と呼んでおり, それに従う.

獣脚類は、ティラノサウルス上科 Xiongguanlong baimoensis (シォングアンロン・バイモーエンシス; Li et al., 2010) やトロオドン科 Sinornithoides sp. (シノルニ トイデスの一種; Zhang et al., 2015), ドロマエオサウルス 類が報告されている (Kurosu and Ji, 2015). 一方, 植物食 性の獣脚類は多く、オルニトミモサウルス類 Harpymimus (ハルピミムス) 属の仲間や中型の Beishanlong grandis (ベイシャンロン・グランディス; Makovicky et al., 2009), テリジノサウルス科 Nanshiungosaurus bohlini (ナンシウ ンゴサウルス・ボーリニ; Dong and You, 1997) や中型 の Suzhousaurus megatherioides (スージョウサウルス・メ ガテリオイデス; Li et al., 2007) などである. 竜脚類は 2属あり、いずれも頭骨以外の部位が発見された.アジ アのブラキオサウルス類として報告された Qiaowanlong kangxii (チアオワンロン・カンシィ; You and Li, 2009a) は現在, ティタノサウルス形類と考えられている (Ksepka and Norell, 2010). Gobititan shenzhouensis (ゴビティタ ン・シェンジョウエンシス)は、進化的な竜脚類の1グ ループであるティタノサウルス類に分類されている(You et al., 2003b).

鳥脚類恐竜も多様な種類が発見されている.いずれも 原始的なハドロサウルス上科で、原始的な歯と進化的な 頭骨の特徴を示す Equijubus normani (エクイジュブス・ ノルマニ; You et al., 2003a), 長く伸びた旁後頭骨突起 (paroccipital process) が特徴の進化的な Jintasaurus meniscus (ジンタサウルス・メニスクス; You and Li, 2009b), エクイジュブスに似た形態を示すが上下の顎骨 には原始的特徴が見られる Xuwulong yueluni (シューウー ロン・ユエルニ; You et al., 2011), 側方方向に伸長した 上側側頭窓を持つ Gongpoquansaurus mazongshanensis (ゴ ンポーチュエンサウルス・マーゾンシャネンシス;Lü, 1997; You et al., 2014) である. 基盤的な新角竜類では, Archaeoceratops (アーケオケラトプス) 属が2種 (Dong and Azuma, 1997; You and Dodson, 2003; You et al., 2010), 別属の Auroraceratops rugosus (アウロラケラト プス・ルゴスス; You et al., 2005b) がいた.

コラート恐竜フォーナ(Khorat Dinosaur Fauna)

コラート層群(ジュラ紀末~前期白亜紀)は、下位か らプ・クラドゥン(Phu Kradung)層、プラ・ウィハン (Phra Wihan)層、サオ・クア(Sao Khua)層、プ・パ ン(Phu Phan)層、そして最上部のコク・クルアト(Khok Kruat)層から成る(図5)。各層から発見される恐竜に ついては、Buffetaut *et al.*(2006)で包括的に述べられ ている.本論では、各層から産する恐竜化石群をそれぞ れ別の恐竜フォーナとし、近年の発見や新見地を加えて 議論する。年代は、Racey and Goodall(2009)に従う (図5B).なお、プラ・ウィハン層からは足跡化石のみし か発見されていないため、今回は取り上げていない.

1. プ・クラドゥン恐竜フォーナ (Phu Kradung Dinosaur Fauna)

コラート層群最下部プ・クラドゥン層(?後期ジュラ 紀~ベリアシアン階?)からは、学名の付いた恐竜はま だ発見されていない.しかしながら、ステゴサウルス類 の椎体(Buffetaut *et al.*, 2001)や鳥脚類の骨化石の一部 (Buffetaut *et al.*, 2006)に加え、近年発見された上部ジュ ラ系と考えられる新しい恐竜化石産地から非常に保存状 態の良い獣脚類アロサウルス上科シンラプトルに類似し た歯や頭骨、マメンチサウルス類の椎骨などが発見され ている(Buffetaut and Suteethorn, 2007; Suteethorn *et al.*, 2012; Chanthasit *et al.*, 2015).

2. サオ・クア恐竜フォーナ (Sao Khua Dinosaur Fauna) サオ・クア層 (ベリアシアン階~バレミアン階下部) からは、コラート層群の中で最も多様で、保存状態の良 い恐竜化石が発見されている.恐竜フォーナの構成要素 は、獣脚類と竜脚類で、鳥盤類は未発見である。獣脚類 では、従来はティラノサウルス類とされていたが、近年 ではアロサウルス上科で Sinraptor (シンラプトル)属に 近縁とされる Siamotyrannus isanensis (シアモティラヌ ス・イーサネンシス; Buffetaut et al., 1996; Carrano et al., 2012),発見部位は非常に限定的であるが特徴的な 歯が発見されているスピノサウルス類 Siamosaurus suteethorni (シアモサウルス・スティートルニ; Buffetaut et al., 2008), 後肢の一部が発見されたオルニトミモサ ウルス類 Kinnareemimus khonkaenensis (キンナリーミ ムス・コンケーネンシス; Buffetaut et al., 2009), コ ンプソグナトゥス類の部分骨格(Buffetaut et al., 2006) など、シアモティラヌス以外は断片的な情報である. Phuwiangosaurus sirindhornae (プゥイアンゴサウルス・ シリントーナエ)は全身骨格が発見されている竜脚類で, ティタノサウルス形類に分類される (Martin et al., 1994; Suteethorn et al., 2010). また, Suteethorn and Le Loeuff (2012)は、アジアでは初めてとなるディプロドクス類 を報告している.

3. プ・パン恐竜フォーナ (Phu Phan Dinosaur Fauna)

プ・パン層(バレミアン階〜アプチアン階)からは, 恐竜の体化石は,ほとんど発見されておらず,竜脚類の 骨の一部が発見されているのみである.

4. コク・クルアト恐竜フォーナ(Khok Kruat Dinosaur Fauna)

コク・クルアト層(アプチアン階)では、従来から多 くの種類の恐竜体化石が発見されているが、断片的なも のが多く、その詳細は不明のままであった(Buffetaut *et al.*, 2005). しかし、近年の発掘調査により恐竜フォーナ の実体が明らかになりつつある.予察的ではあるが、 Azuma *et al.* (2011) やChokchaloemwong *et al.* (2015) は、カルカロドントサウルス類の頭骨の一部や歯を報告 している.追加標本も多く得られており,種の同定が可 能と考えられる.また,ティタノサウルス形類の歯など が発見されている.鳥盤類では,Buffetaut and Suteethorm (1992)は、歯骨の一部から、角竜類 Psittacosaurus sattayaraki(プシッタコサウルス・サッタヤラキ)を報 告したが、プシッタコサウルス属であるか否かについて は議論がある(Sereno, 2000).本フォーナで最も多様な 分類群は鳥脚類である.いずれもイグアノドン類で、原 始的な Ratchasimasaurus suranareae(ラチャシマサウル ス・スラナリアエ; Shibata et al., 2011)、ハドロサウル ス上科の Siamodon nimngami(シアモドン・ニムンガミ; Buffetaut and Suteethorn, 2011)や Sirindhorna khoratensis (シリントーナ・コラーテンシス; Shibata et al., 2015) の3種が報告されている.

恐竜フォーナの比較

各恐竜フォーナを地域ごとで比較してみる(図4).ま ず、本邦においては、手取恐竜フォーナ(勝山DFと白 峰DFをまとめて)はアロサウルス上科やティタノサウ ルス形類、原始的なイグアノドン類の存在で特徴付けら れる.ただし、勝山DFと白峰DFではアロサウルス上科 やオルニトミモサウルス類の有無など、構成要素が若干 異なっている.丹波・篠山DFは手取DFとは大きく異な り、テリジノサウルス類や新角竜類が存在し、さらに、 竜脚類タンバティタニスは、タイのプィアンゴサウルス に類似した"杭状"の歯を持つ点で、手取層群から発見 される"ヘラ状"の歯を持つ種類とは異なっている.

中国では,前期白亜紀前半の河口DFは,巨大な竜脚 類(ダーシアティタンやホアンヘーティタン)で特徴付 けられ,獣脚類は見つかっていない.アジアでは初めて 発見されたノドサウルス科ポラカントゥス類や,世界最 大の歯を持つユニークな鳥脚類(ランジョウサウルス) など,他の恐竜フォーナでは知られていない種類が発見 されている.熱河DFは,アジアにおいて最も豊富な恐 竜フォーナであり,2010年時点で35種類の恐竜が知られ ている(Wu *et al.*,2010; Zhou and Wang, 2010). 獣脚 類は全てがコエルロサウルス類で,ティラノサウルス類 から鳥類まで主だったグループを網羅している.鳥盤類 では,原始的な角竜類が豊富で特にプシッタコサウルス 属が多い.馬鬃山DFは,熱河DFと類似しているが,プ シッタコサウルス属以外の4種の新角竜類や多様なハド ロサウルス上科がいた.

タイでは、プ・クラドゥングDFの上部ジュラ系の部 分からマメンチサウルス類や剣竜類が見つかっており、 中国四川省の後期ジュラ紀の「マメンチサウルス動物群」 (Dong, 1993; Wang *et al.*, 2008) と比較できる.前期白 亜紀のサオ・クアDFやコク・クルアトDFは、スピノサ ウルス類を除いて、本論で比較している東アジアの他地 化石101号

域の恐竜フォーナと類似する.

以下は,恐竜の分類群ごとに比較する(図4,6).

獣脚類:東アジア地域北方(熱河DF,馬鬃山DF)に は、中~大型肉食性の獣脚類として、ユウティラヌス (熱 河DF) やシォングアンロン(馬鬃山DF) などのティラ ノサウルス上科がいた. Brusatte and Carr (2016) によ ると、熱河DFのティラノサウルス上科はすべてプロケ ラトサウルス科に属するのに対し, 馬鬃山DFのものは より進化したティラノサウルス科に近縁であったとされ ている.また,馬鬃山DFには,前期白亜紀後半になる と,植物食の大型獣脚類である,テリジノサウルス類スー ジョウサウルス (全長6メートル) やオルニトミモサウ ルス類ベイシャンロン(全長7メートル)などが現れる. 一方、アジア大陸東縁(白峰DFや北谷DF)や南東部 (コラートDF) では、これらのような大型のコエルロサ ウルス類は知られていない(白峰DFではティラノサウ ルス上科の歯のみが発見されており、しかも小型である). これらの地域では、肉食恐竜としては、フクイラプトル (勝山DF) やシアモティラヌス (コク・クルアトDF) な どのアロサウルス類がその地位を占めている. 植物食性 の獣脚類では、オルニトミモサウルス類が勝山DFとコ ラートDFにいたが、馬鬃山DFのベイシャンロンほど大 型ではない.小型の獣脚類は、熱河DF以外では種類の

判別が出るほど保存状態の良い標本が少なく単純に比較 できない.しかし,熱河DFには,アジアの他地域にい た種類ほぼ全てがおり,当時の代表的な小型の獣脚類群 があったと言える.ただ,勝山DFのフクイベナートル のような,鋸歯の無い円錐状の歯を持つ種類はまだ知ら れていない.

竜脚類:アジア全域にティタノサウルス形類が広く分 布していたことがわかる.ただ,歯形態から考えると, プィアンゴサウルスのような杭状の歯を持つ種類は,丹 波・篠山DFとコラートDFに限定され,それ以外はいわ ゆるヘラ状の歯を持つ.

角竜類:白峰DFのアルバロフォサウルスは原始的な 角竜類である.しかし、アジア地域で特徴的なのが、原 始的な角竜類のプシッタコサウルスで、熱河DFでは5種 が知られており、また標本の数も多い.しかし、熱河DF 以外では、コラートDFのみからしか知られていないと いう、限定的な分布を示している(図6).他の原始的な 角竜類は新角竜類で、熱河DFと馬鬃山DFのアーケオケ ラトプス科は、河口DFと勝山DF以外で発見されている.

鳥脚類:多種多様な種類が全地域で発見されている. 特に馬鬃山DFでは最も多様化しており4種類いた.熱河 のジンジョウサウルスとボーロンはヨーロッパのイグア ノドン類とともに"イグアノドン上科"('Iguanodontoids')



図6. 恐竜類の系統図と各フォーナの恐竜の分類学的位置. Benton (2014) を元に Farke *et al.* (2014) と Norman (2015) を加筆し修正. 科 不詳の獣脚類では, 記入出来なかった種類もある(例, 勝山 DF のフクイベナートルなど).

Fig. 6. Simplified dinosaur phylogenetic tree and phylogenetic positions of dinosaurs of each fauna. Modified from Benton (2014), and added from Farke *et al.* (2014) and Norman (2015). Theropoda indet. and Theropoda, family indet. are not included (e.g., *Fukuivenator* of Katsuyama Dinosaur Fauna).

を形成している(Norman, 2015). 予察的検討によると, 北谷DFのフクイサウルスも,この"イグアノドン上科" に属すると考えられる(図6).河口DFの鳥脚類は,ラ ンジョウサウルスを除いて,比較的進化的なグループで あるハドロサウルス形類(ハドロサウルス上科を含む) に分類される(Norman, 2015; Shibata *et al.*, 2015). た だし,東南部のコラートDFに鳥脚類が出現するのは,コ ク・クルアトDF(アプチアン期)になってからで,3属 のハドロサウルス上科が発見されており,ハドロサウル ス上科がアジア地域でも広域に拡散し多様化していたこ とがわかる(図6).

前期白亜紀の古地理と環境

古地理

本論で取り上げている下部白亜系の古地理学的研究に ついては、いずれについても未だ議論があり統一した見 解は得られていない.ここでは、Philippe *et al.* (2014) と Amiot *et al.* (2015)で示された東・東南アジア古地理 図を元に、Blakey (2006)を参考にして、復元をおこ なった (図7).ただし、中国西部に関しては、中国国内 での最新の研究 (Song *et al.*, 2012, 2013; Liu *et al.*, 2015) を参考にした.

1. 手取層群·篠山層群

日本海拡大以前、後期三畳紀以降は、日本列島はアジ ア大陸の東縁に位置し、弧-海溝系の一部を形成してい た(図7;磯崎ほか,2011,2016).西南日本の白亜系堆積 盆は,当時の沈み込み帯に関係して形成された堆積盆で, 火山弧に対する相対的位置の違いが、各堆積盆の堆積相 および化石相に反映されている(磯崎ほか,2016). 飛騨 帯と飛騨外縁帯を覆う手取層群は、当時の日本の主要部 (中央構造線付近)とは離れた北中国地塊中の北方で堆積 した (Kozai et al., 2005; 磯崎ほか, 2011など). 椚座ほ か(2002)では、手取層群(石徹白亜層群)の砕屑粒子 の供給源を南北中国地塊の衝突帯の広い範囲に見出し, また手取盆地の南側に, 付加作用により成長した形成さ れた大山脈(美濃帯)からも堆積物が供給されたとして いる. 松川ほか (2007) によると, 岐阜県飛騨-古川地 域に分布する手取層群稲越層(オーテリビアン階~バレ ミアン階)に海生軟体動物化石が発見され、その二枚貝 化石群が同時期の中国黒竜江省の化石群と共通し、西南 日本外帯のそれとは異なることから、北東方向に開けた 湾が発達していたことを示した. Hirooka et al. (2002) は、手取層群の恐竜化石包含層の古地磁気学的研究によ り,桑島層や北谷層の堆積時,手取地域が北緯40度付近 に位置していたことを示した. 上記の先行研究を考慮す ると,手取盆地はユーラシア大陸東縁に発達した造山帯 (大山脈)の西側の背弧(あるいは弧内)堆積盆で,西側 も山脈で境された北緯40度付近の北東側に開けていた平



図7. 東・東南アジアの前期白亜紀の古地理図と恐竜フォーナ (Amiot et al. (2015), Blakey (2006) を修正). K:コラートDF, H: 河口DF, J:熱河DF, M:馬鬃山DF, Te:手取DF, TS:丹波・篠山DF.

Fig. 7. The Early Cretaceous paleogeography and dinosaur fauna in East and Southeastern Asia (modified from Amiot *et al.* [2015] and Blakey [2006]). K: Khorat DF, H: Hekou DF, J: Jehol DF, M: Mazongshan DF, Te: Tetori DF, TS: Tamba-Sasayama DF.

野だったと考えられる (図7; Philippe *et al.*, 2014; Amiot *et al.*, 2015).

桑島層は、Okazaki and Isaji (2008) によると、下部 は汽水環境下にあったが、大部分は河川が支配的な三角 州の堆積物だとされ、層相変化は下部から上部へと三角 州の前進過程を示しており、最終的には網状河川とその 周囲に氾濫原が広がる海岸平野の三角州であった、とし ている.一方、北谷層は三日月湖を伴う蛇行河川の堆積 物である(矢部・柴田,2011; Suzuki *et al.*,2015).以上 のようなことから、桑島層はより河口に近い海岸平野で、 北谷層はより内陸に入った環境で堆積したと推察される.

篠山層群は、ペルム紀付加コンプレックスの超丹波帯 を覆う陸成層で、丹波帯や超丹波帯由来の岩石を含む(吉 川、1993). 篠山層群の堆積盆地では、下部層から上部 層にかけて、堆積盆が縮小し、かつ、後背地の火山活動 が活発化したことがわかっている.また、手取層群が堆 積した飛驒帯から離れた、やや南方の堆積盆地で堆積し たものと考えられ、韓国の慶尚堆積盆地と水域が繋がっ ていた可能性がある(Lee, 2008).

一方の西南日本外帯の下部白亜系陸成層は,西南日本 内帯より南方に位置していた前弧堆積盆で堆積したもの であると考えられ,温暖湿潤気候域に分布していた裸子 植物の珪化木化石 Shimakuroxylonの存在から,西南日本 外帯が低緯度にあった可能性が指摘されている (Philippe et al., 2014;田沢,2004;山北・大藤, 2000 など).

2. 中国下部白亜系

前期白亜紀初め頃の北中国地塊の北部および北東部は, 古太平洋プレートの沈み込みやモンゴルーオホーツク海 の閉鎖、燕山造山運動などによる伸張運動を被ってお り, 燕山から大興安嶺 (Great Xing'an Range) の西部に かけて大地溝帯が発達し、北東から東部にかけては、現 在のチベット高原のような広範囲に渡る高地(北中国東 部高地:East North China Highland) であったと考えら れている (Liu et al., 2015). 恐竜化石を産する北中国東 部地域の下部白亜系は,この高地の河川や湖で堆積した ものである. 前期白亜紀の北中国東部高地には小規模な リフト堆積盆が多数存在していた(Liu et al., 2015). そ の堆積盆の一つ(特に北票・阜新盆地)にたまった湖成 堆積物が熱河層群である.熱河層群は、河北省・遼寧省・ 内モンゴル自治区にまたがるが、主要な分布域は遼寧省 西部にある (Pan et al., 2013). 熱河層群下部の義県層で は,火山砕屑岩が卓越することから,周辺に活発な火山 活動が存在していた湖で堆積したものと考えられる(Liu et al., 2015など). 堆積場の古緯度は北緯42度付近であっ tz (Amiot et al., 2015).

一方、中国北部の中西部は、古生代に衝突した小規模 な地質構造体で構成されている(図5; Metcalfe, 2013). 北中国地塊の西部にあたる,本論で扱う甘粛省周辺は, 大きく2つのブロックに分けられ、河口層群は泰嶺ブロッ ク(Qilian Block)の甘粛省蘭州-民和盆地(Lanzhou-Minfe Basin)に堆積した河川~湖成堆積物で(Horton et al., 2004; Chen et al., 2013; Song et al., 2013), 新民堡 層群はアラシャンブロック(Alashan Block)の兪井子-公婆泉盆地(Yujingzi-Gonpoquan Basin)の河川~湖成 堆積物である(図5; Tang, et al., 2001). 両ブロックは後 期デボン紀には衝突していたが、アラシャンブロックが 北中国地塊に衝突した時期は明確ではない (Song et al., 2013). ただし, Sun et al. (2006) によると, これら西 部のブロック群は白亜紀以前には互いに付加しており, 白亜紀以降,南北中国地塊に対し,20度時計回りに回転 した.また、古地磁気学的研究から河口層群は北緯31度 付近,新民保層群は北緯35度付近で堆積したと考えられ る (Yang et al., 2002; Amiot et al., 2015). このように本 論で取り上げている甘粛省の下部白亜系は, 異なったブ ロック上の堆積盆地で堆積したと考えられる(図7).

3. コラート層群

コラート層群は、タイ王国およびラオス、カンボジア にかけて広く分布する後期三畳紀~前期白亜紀のコラー ト堆積盆(インドシナ地塊)で堆積した河川成堆積物で ある(Racey, 2009).コラート盆地は、インドシナ地塊 がペルム紀~三畳紀にかけて南中国地塊に衝突に伴って 形成された前陸堆積盆地で、ジュラ紀には上昇し、下部 ~中部ジュラ系を欠く(Racey, 2009).南中国-インド シナ地塊は紅河断層(Red River Fault)で境されるが、 前期白亜紀前半のサオ・クア層からプ・パン層堆積時に かけて、インドシナ地塊がこの断層帯に沿って950km南 方に移動したと考えられており、これらの層の堆積時に 南中国地塊の中生界の主要な堆積盆地である四川盆地と 近接していたと考えられている(Charusiri *et al.*, 2006). コラート層群最上部のコク・クルアト層堆積時は北緯16 度付近に位置していた(Charusiri *et al.*, 2006).

古環境

Amiot et al. (2015) は, 東・東南アジアの前期白亜紀 の脊椎動物化石の骨や歯に含まれるアパタイトによる酸 素・炭素同位体比により、各堆積盆地の古環境の復元を 試みた(図7).彼らによると、当時の東・東南アジア地 域は"天然バリア"(ここでは山系)によって幾つかの堆 積盆地に分けられ、熱帯・亜熱帯から冷温帯、湿潤から 乾燥まで、異なる気候帯がモザイク状に存在するような 環境であったとしている. この気候区分は, Kimura (1987)が示した前期白亜紀の植物地理区と合致する(図 8). しかしながら,近年,手取層群最上部の北谷層から 領石型の熱帯・亜熱帯気候下で生育する Brachyphyllum が 発見されている (Yabe and Kubota, 2004; 矢部・柴田, 2011). 矢部・柴田 (2011) では, Brachyphyllumの産出 と炭酸塩ノジュールの存在をあわせて考えると、この地 域に温暖化や乾燥化したことを示す可能性があるとして いる.これに対し、下位の桑島層からは、このような 温暖化や乾燥化を示すような証拠は発見されていない. 従って、手取地域で桑島層堆積時から北谷層堆積時に かけて気候変化が生じていたことが示唆される(矢 部・柴田, 2011). 篠山層群で下部層に赤褐色泥岩・砂 岩が卓越することや上部層に乾燥した気候を好む種類 (Cheirolepidiaceae など)が多いことなどから,乾燥化し ていたことが指摘されている(吉川, 1993;山田, 2009).

河口層群が堆積した蘭州盆地は,Amiot et al. (2015) では示されておらず気候帯は不明であるが,新民堡層群 が堆積した兪井子・公婆泉盆地よりは南部に位置してい たことから,暖温~亜熱帯であったと考えられる.また, Suarez et al. (2014)によるランジョウサウルスの歯の 同位体比値から,半乾燥~半湿潤気候と推定している. 新民堡層群は,図8では暖温帯で乾燥気候であったとさ れ,Tang et al. (2001)の堆積学的研究では,下位から 上位に乾燥~湿潤気候へと変化したと考えられている. 熱河層群は,内陸の高地に位置しており,冷温帯の半乾 燥気候であったと考えられている (Zhou et al., 2003; Amiot et al., 2015).

一方,東南アジア地域に位置するコラート層群は,熱帯~亜熱帯の湿潤な気候に区分されている(図8; Amiot et al., 2015).しかし,Meesook(2000)は,コラート層群が下位から上位へ半乾燥~湿潤気候,そして前期白亜紀終わりには乾燥気候へと移行したと考えた.また,



図8. 東・東南アジアの前期白亜紀の古地理図・古気候区・植物相 (Amiot *et al.* (2015)の古地理図および古気候区をもとに, Kimura (1987)の植物相の分布を加えた).

Fig. 8. The Early Cretaceous paleogeography, paleoclimate and flora in East and Southeastern Asia. Modified from Amiot *et al.* (2015) and added floral data from Kimura (1987).

Hasegawa *et al.* (2010, 2012) によると, 亜熱帯高圧帯 が前期白亜紀から中頃にかけて北緯40度付近から北緯20 度付近へ南下し, コク・クルアト層堆積時に乾燥化が進 行し, その後コラート盆地が砂漠化したことを示した.

議論:恐竜フォーナと古地理と環境から見る 本邦の前期白亜紀恐竜フォーナの変遷

これまで,現時点で得られる恐竜化石記録に基づき, 東・東南アジアの前期白亜紀恐竜フォーナの比較をおこ ない,さらに各フォーナの古地理および古環境をレビュー してきた.ここでは,本邦前期白亜紀の恐竜フォーナに ついて,特に中型の肉食性獣脚類,イグアノドン類,新 角竜類,竜脚類に焦点をあて,さらに,近年報告された 韓国下部白亜系の恐竜も念頭に置いて恐竜フォーナの変 遷について議論する.

河口DFは,ヨーロッパ型のポラカントゥス類や原始 的で大型の鳥脚類など,アジアの他地域では発見されて いないタクサを含み,非常に特異な恐竜から構成される. 古地理から見ても,他の東・東南アジアの恐竜フォーナ とは隔絶されていた可能性が高く,本邦の恐竜フォーナ と直接の関係があった可能性は低い.

一方,熱河DFは、多様な恐竜類から構成され,前期 白亜紀の恐竜フォーナについて多くの情報を提供する. しかしながら,現在のチベット高原のような高地で,か つ火山活動が活発な地域と考えられ,やや寒冷な環境下 で生息していた恐竜である.前期白亜紀の,"一般的"と いうよりは"特殊"な恐竜フォーナであった可能性があ る.発見されている恐竜の種類は限定的であるが、白峰 DFは、熱河DFと比較的類似していると言える. さらに 両地域の動物相で共通する点が, ワニ類を欠き, 代わり に多様なコリストデラ類が存在していたことである (Matsumoto and Evans, 2010). 前期白亜紀の東アジアで のコリストデラ類の分布は, Kimura (1987) による植物 相の分布で示された北方系の手取型植物群と一致するこ とから、これら2地域にみられる恐竜類は、他地域と比 べ、比較的寒冷な気候下で生息していた種類と考えられ る. また, 興味深いことに, Brusatte and Carr (2016) は、熱河DFのティラノサウルス類は、ヨーロッパのタ クサと供にプロトケラトサウルス類という単系統群を形 成するが、馬鬃山DFのティラノサウルス類はこれに属 さない進化した種類であることを示した.このことは, 熱河DFがヨーロッパとの強い関連性があったことを示 唆する.

これに対し、勝山DFには熱河DFには見られない、中型の肉食性獣脚類ネオベナートル類が存在している.これは、同じサイズの肉食恐竜ではティラノサウルス類が優勢であった熱河層群とは大きく異なる.勝山DFに存在するネオベナートル科を含むアロサウルス上科は、アジア東南部のコラートDFにも含まれている.つまり、比較的寒冷なアジア北部にいたティラノサウルス類は、本邦では白峰DFに認められ、一方アロサウルス類は、南方から勝山DFに加わったと考えられる.

中型の植物食恐竜であるイグアノドン類では,熱河DF と勝山DFは、ヨーロッパ型の"イグアノドン上科"が 存在していたことで共通する.しかし、勝山DFには、よ り進化したハドロサウルス上科も共存していた.興味深 い事に、当時のアジア大陸南部のコラートDFでは、ア プチアン期になって初めて鳥脚類が出現し、しかも多様 なハドロサウルス上科が存在していた.さらにほぼ同時 期かやや若い時代の馬鬃山地域でも多様な種類の原始的 なハドロサウルス上科がいた.これら前期白亜紀のハド ロサウルス上科の記録は、アジア地域に限られることか ら、同グループは前期白亜紀の東・東南アジアで誕生し、 拡散したと考えることができる (You *et al.*, 2003; Shibata and Azuma, 2015; Shibata *et al.*, 2015).

角竜類は非常に興味深い分布をしている.特に、プシッ タコサウルスは、熱河DFで最も多様な種類の一つであ る.同属の分布は、当時のアジア大陸北部に限定されて いるが、ほぼ同緯度の手取DFで全く発見されていない (Sereno, 2010).断片的な記録がタイから知られている ものの、同定には議論がある(Sereno, 2010).したがっ て、両堆積盆地の間には、プシッタコサウルスのような 小型の植物食恐竜が移動できない地理的障壁、あるいは 餌となる植物相に違いがあった可能性が想起される.ま た、プシッタコサウルス以外の原始的な新角竜類も、 +手取DFからは発見されていない(白峰DFには科不詳 の角竜類がいるが).本邦では,前期白亜紀後半にな り,丹波・篠山DFにおいて原始的な新角竜類が存在す るようになる.一方,韓国では,下部白亜系タンド層 (Tando Formation)から原始的な角竜類 Koreaceratops hwaseongensis (コリアケラトプス・ファソンゲンシス) が報告され,アーケオケラトプスより進化的であったこ とが示されている(Lee et al., 2011).タンド層はアルビ アン階であることから,馬鬃山DFの多様な新角竜類を 考慮すると,新角竜類は,アプチアン期以降にアジア大 陸中央部から東縁に移動してきた可能性が高い.

大型植物食恐竜の竜脚類では、ヘラ状の歯を持つティ タノサウルス形類が主流であったアジア地域に、前期白 亜紀後半になり杭状の歯を持つ種類が現れる.コラート DFでは、杭状の歯のプィアンゴサウルスのみが知られて いる.本邦おいても、白峰DFと北谷DF(オーテリビア ン期~アプチアン期)には存在しないが、より温暖にな り乾燥していた気候下の丹波・篠山DF(アルビアン期) で杭状の歯の竜脚類タンバティタニスが出現する.

以上をまとめると,本邦の前期白亜紀の恐竜フォーナ と, アジア地域の恐竜フォーナとの関係は次のような仮 説が提示できる.まず,前期白亜紀前半(白峰DF),手 取盆地には、寒冷な気候下にある熱河DFと類似する生 態系があった。そして、前期白亜紀中頃になり(勝山 DF), 乾季を伴う温暖な気候へと移行するにつれ, 南方 系(植物群の表現を借りるならば)の恐竜フォーナとの 共通性が認められるようになる. この傾向は, アロサウ ルス類のフクイラプトルや, コシサウルスのような典型 的なハドロサウルス上科の産出に代表される. その一方 で、熱河DFとの共通要素として、ヨーロッパ型の鳥脚 類である"イグアノドン上科"に属するフクイサウルス の存在がある.やがて前期白亜紀後半(丹波・篠山DF) になると、本邦でも乾燥した気候が卓越し始め、半湿潤 ~乾燥気候下で繁栄していた新角竜類(馬鬃山DF)や, プィアンゴサウルスのように杭状の歯を持つ竜脚類(コ ラートDF)が共通して認められるようになる.

このような恐竜フォーナの変化は、白峰DFから勝山 DF,丹波・篠山DFへと、温暖化・乾燥化が進行すると いう気候の変化と大いに関係していると考えられる.

結論

本論では、本邦で発見されている前期白亜紀の恐竜類 について、先行研究をもとに各恐竜フォーナを認識し、 "前期白亜紀"という大きな時間的枠組みで捉えて、アジ ア地域の恐竜フォーナと古地理、古環境をあわせて比較 した.その結果、本邦の前期白亜紀の恐竜フォーナには、 分類群および気候の変化によって、北方と南方からの異 なる移動経路の存在や前期白亜紀の初め中頃にかけて ヨーロッパと共通の恐竜フォーナからアジアでの進化的 な種類が出現した可能性が示された.今後,さらに詳細 な恐竜類のアジア地域での進化過程を考えるためには, 高解像度の時系列における古地理学的,古気候・古環境 学的地球化学的研究を加え,さらに哺乳類化石など他の 脊椎動物化石記録を含めた,前期白亜紀の脊椎動物相全 体の変化や植物相の変遷を考慮した包括的な研究が必要 である.

謝辞

本論は2016年1月に京都大学で開催された日本古生物 学会第165回例会のシンポジウム(1)「白亜紀の層序学・ 古生物学の進展と環境変動」において講演した内容を, 関連する情報を補填してまとめたものである.本稿の執 筆に際し、群馬県立自然史博物館の高桑祐司氏には東日 本の恐竜産地についてご教授いただき、福井県立恐竜博 物館の関谷 透氏には中国語の日本語表記について, 佐 野晋一氏にはアジア地域の下部白亜系やテクトニクスに ついて,ご助言やご議論いただいた.御船町恐竜博物館 の池上氏には御船町の発掘現場写真を,株式会社 日展 にはタンバティタニスの全身骨格写真をご提供いただい た. また,兵庫県立人と自然の博物館の三枝氏にはタン バティタニスの写真使用についてご協力いただいた. こ こに厚く、御礼申し上げる.また、本研究の一部は、福 井県の「平成27年度県民参加による県立大学地域貢献研 究推進事業」の補助を受けて行われた.

文献

- Amiot, R., Wang, X., Zhou, Z., Wang, X., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Fluteau, F., Ding, Z., Kusuhashi, N. and Mo, J., 2015. Environment and ecology of East Asian dinosaurs during the Early Cretaceous inferred from stable oxygen and carbon isotopes in apatite. *Journal* of Asian Earth Sciences, 98, 358–370.
- 東 洋一,1989.日本初の組織的恐竜化石発掘 その経緯と意義. 採集と飼育,51,528-531.
- 東 洋一,1990.手取層群産の恐竜化石とその産出層準の意義.日 本地質学会学術大会講演要旨,97,149.
- 東 洋一,1991.手取層群からの白亜紀前期の恐竜動物群―手取 層群産恐竜化石の研究(1)―.三浦 静教授退官記念論文集, 55–69.
- Azuma, Y., and Currie, P., 2000. A new carnosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Japan. *Canadian Journal* of Earth Sciences, **37**, 1735–1753.
- 東 洋一・董 枝明・カリー フィリップ・濱田隆士・川越光洋・ 宮川利弘・中島正志・冨田幸光, 1995. 手取層群の恐竜. 158p., 福井県立博物館.
- 東 洋一・長谷川善和, 1989. b: 脊椎動物化石. 白峰村教育委員 会編, 手取川流域の珪化木産地保存対策調査報告書, 26–32. 白 峰村教育委員会.
- Azuma, Y., Jintasakul, P., Shibata, M., Hanta, R. and Thasod, Y., 2011. New carcharodontosaurian theropod materials from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation in northeastern Thailand. *World Conference on Paleontology and Stratigraphy: To Hornor His Majesty*

the King's 84th Anniversary, 5.

- Azuma, Y. and Tomida, Y., 1995. Early Cretaceous dinosaur fauna of the Tetori Group in Japan, In Sun, A. and Wang, Y. eds., Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, 125–131. China Ocean Press Beijing.
- Azuma, Y. and Shibata, M., 2010. Fukuititan nipponensis, a new titanosauriform sauropod from the Early Cretaceous Tetori Group of Fukui Prefecture, Japan. Acta Geologica Sinica (English Edition), 84, 454–462.
- 東 洋一・柴田正輝・久保 泰・関谷 透, 2013. 手取層群北谷 層から発見されたオルニトミモサウルス類について. 日本古生物 学会2013年年会講演予稿集, 12.
- Azuma, Y., Xu, X., Shibata, M., Kawabe, S., Miyata, K. and Imai, T., 2016. A bizarre theropod from the Early Cretaceous of Japan highlighting mosaic evolution among coelurosaurians. *Scientific Reports*, 6, 20478. doi:10.1038/srep20478
- Barrett, P., Hasegawa, Y., Manabe, M., Isaji, S. and Matsuoka, H., 2002. Sauropod dinosaurs from the Lower Cretaceous of eastern Asia: Taxonomic and biogeographical implications. *Palaeontology*, 45, 1197–1217. doi:10.1111/1475-4983.0028
- Barrett, P. and Ohashi, T., 2016. Ornithischian dinosaur material from the Kuwajima Formation (Tetori Group: Lower Cretaceous) of Ishikawa Prefecture, Japan. *Historical Biology*, 28, 279–287.
- Barrett, P. and Wang, X., 2007. Basal titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) teeth from the Lower Cretaceous Yixian Formation of Liaoning Province, China. *Palaeoworld*, 16, 265–271.

Benton, M., 2014. Vertebrate palaeontology. 468p., John Wiley & Sons.

Blakey, R., 2006. Global paleogeographic views of earth history—late Precambrian to Recent. http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/globaltext2. html. Accessed April 11, 2010.

- Brusatte, S. and Carr, T., 2016. The phylogeny and evolutionary history of tyrannosauroid dinosaurs. *Scientific Reports*, **6**, 20252.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1992. A new species of the ornischian dinosaur *Psittacosaurus* from the Early Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*, 35, 801–812.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V. and Tong, H., 1996. The earliest known tyrannosaur from the Lower Cretaceous of Thailand. *Nature*, **381**, 689–691.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **150**, 13–23. doi:10.1016/S0031-0182(99)00004-8
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 2007. A sinraptorid theropod (Dinosauria: Saurischia) from the Phu Kradung Formation of northeastern Thailand. *Bulletin de La Société Géologique de France*, 178, 497–502.
- Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 2011. A new iguanodontian dinosaur from the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous, Aptian) of northeastern Thailand. *Annales de Paleontologie*, **97**, 51–62.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Khansubha, S., Tong, H. and Wongko, K., 2005. The dinosaur fauna from the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous) of Thailand. *The Inthernational Conference on Geology, Geotechnology and Mineral Resources of Indosina (GEOINDO 2005)*, 575–581.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V. and Tong, H., 2006. Dinosaur assemblages from Thailand: a comparison with Chinese faunas. *Papers from the 2005 Heyuan International Dinosaur Symposium*, 19–37.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V. and Tong, H., 2009. An early 'ostrich dinosaur' (Theropoda: Ornithomimosauria) from the Early Cretaceous Sao Khua Formation of NE Thailand. *Geological Society, London, Special Publications*, **315**, 229–243.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H. and Amiot, R., 2008. An Early Cretaceous spinosaurid theropod from southern China. *Geological Magazine*, 145, 745–748.

- Carrano, M., Benson, R. and Sampson, S., 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, **10**, 211–300.
- Chanthasit, P., Suteethorn, S. and Suteethorn, V., 2015. Dinosaur assemblage from Phu Noi fossil site in Kalasin Province, northeastern Thailand. *Program and Abstracts; the 2nd International Symposium on Asian Dinosaurs in Thailand 2015, 23.*
- Charusiri, P., Imsamut, S., Zhuang, Z., Ampaiwan, T. and Xu, X., 2006. Paleomagnetism of the earliest Cretaceous to early late Cretaceous sandstones, Khorat Group, Northeast Thailand: implications for tectonic plate movement of the Indochina block. *Gondwana Research*, 9, 310–325.
- Chen, J., Liu, Y., Kuang, H., Liu, Y., Peng, N., Xu, H., Dong, C., Liu, H., Xue, P. and Xu, J., 2013. Sedimentary characteristics and their basin analysis significance of the Lower Cretaceous Hekou Group in Zhongpu area of Lanzhou-Minhe Basin, Gansu Province. *Journal* of *Palaeogeography*, 15, 155–168.
- Chokchaloemwong, D., Azuma, Y., Shibata, M. and Jintasakul, P., 2015. The Carcharodontosaurid teeth from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation of Nakhon Ratchasima, Thailand. *Program* and Abstract; the 2nd International Symposium on Asian Dinosaurs in Thailand 2015. 35.
- Currie, P. and Azuma, Y., 2006. New specimens, including a growth series, of *Fukuiraptor* (Dinosauria, Theropoda) from the Lower Cretaceous Kitadani Quarry of Japan. *Journal of Paleontological Society of Korea*, **22**, 173.
- 董 枝明・長谷川善和・東 洋一, 1990. 恐竜時代一日本と中国一. 65p.,福井県立博物館.
- Dong, Z., 1992. *Dinosaurian Faunas of China*, 188p., China Ocean Press.
- Dong, Z., 1993. Early Cretaceous dinosaur faunas in China: an introduction. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30, 2096–2100.
- Dong, Z., 1997. Sino-Japanese Silk Road Dinosaur Expedition, 114p., China Ocean Press, Beijing.
- Dong, Z. and Azuma, Y., 1997. On a primitive neoceratopsian from the Early Cretaceous of China. In Dong, Z. M. ed., Sino-Japanese Silk Road Dinosaur Expedition, 68–89. China Ocean Press, Beijing.
- Dong, Z. and You, H., 1997. A new segnosaur from Mazongshan area, Gansu Province, China. In Dong, Z. M. ed., Sino-Japanese Silk Road Dinosaur Expedition, 90–95. China Ocean Press, Beijing.
- Farke, A., Maxwell, W., Cifelli, R. and Wedel, M., 2014. A ceratopsian dinosaur from the lower cretaceous of Western North America, and the biogeography of Neoceratopsia. *PLoS One*, 9. doi:10.1371/journal.pone.0112055
- Föllmi, K., 2012. Early Cretaceous life, climate and anoxia. *Cretaceous Research*, 35, 230–257.
- 福井県立恐竜博物館, 2000. 福井県立恐竜博物館展示解説書. 208p., 福井県立恐竜博物館.
- 福嶋亮太, 2011. 中国語音節表記ガイドライン [平凡社版]. http:// cn.heibonsha.co.jp/. Accessed March 15, 2016.
- 岐阜県恐竜化石学術調査団, 1992. 岐阜県白川村大白川上流地域 の手取層群(予報). 岐阜県博物館調査研究報告, 13, 1-8.
- Han, F., Barrett, P., Butler, R. and Xu, X., 2012. Postcranial anatomy of *Jeholosaurus shangyuanensis* (Dinosauria, Ornithischia) from the Lower Cretaceous Yixian Formation of China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **32**, 1370–1395.
- Han, F., Zheng, W., Hu, D., Xu, X. and Barrett, P., 2014. A New Basal Ankylosaurid (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of Liaoning Province, China. *PloS One*, 9, e104551.
- Hasegawa, H., Imsamut, S., Charusiri, P., Tada, R., Horiuchi, Y. and Hisada, K., 2010. "Thailand was a desert"during the mid-Cretaceous: Equatorward shift of the subtropical high-pressure belt indicated by eolian deposits (Phu Thok Formation) in the Khorat Basin, northeastern Thailand. *Island Arc*, **19**, 605–621.

- Hasegawa, H., Tada, R., Jiang, X., Suganuma, Y., Imsamut, S., Charusiri, P., Ichinnorov, N. and Khand, Y., 2012. Drastic shrinking of the Hadley circulation during the mid-Cretaceous Supergreenhouse. *Climate of the Past*, 8, 1323–1337.
- 長谷川善和・加瀬友喜・中島秀一, 1984. 山中地溝帯より産出し た大型脊椎動物化石. 日本地質学会第91年学術大会講演要旨, 219.
- 長谷川善和・花井哲郎・加瀬友喜,1982. 岩手県岩泉町茂師より 産出した白亜紀前期の脊椎動物化石. 日本古生物学会1982年年 会講演予稿集.
- Hasegawa, Y., Manabe, M., Hanai, T., Kase, T. and Oji, T., 1991. A diplodocid dinosaur from the Early Cretaceous Miyako Group of Japan. Bulletin of the National Science Museum, Series C, 17, 1–9.
- Hasegawa, Y., Manabe, M., Kase, T., Nakajima, S. and Takakuwa, Y., 1999. An ornithomimid vertebra from the Early Cretaceous Sebayashi Formation, Sanchu Terrane, Gunma Prefecture, Japan. Bulletin of Gunma Museum of Natural History, 3, 1–6.
- Hasegawa, Y. and Murata, M., 1984. First record of carnivorous dinosaur from the Upper Cretaceous of Kyusyu, Japan. 日本古生物学会1984年年会講演予稿集.
- Hasegawa, Y., Murata, M., Wasada, K. and Manabe, M., 1992. The first carnosaur (Saurischia; Theropoda) from Japan: a tooth from the Cenomanian Mifune Group of Kyushu. *Scientific Reports of the Yokohama National University, Section II*, **39**, 41–49.
- 長谷川善和・渡辺俊光・押田勝男・滝沢 晃・国府田良樹, 1987. 福島県広野町双葉層群産恐竜化石群.日本古生物学会第136回例 会講演予稿集, 4.
- Hayakawa, H. and Carpenter, K., 1996. First occurrence of nodosaurid ankylosaurs in Asia. 日本古生物学会1996年年会予稿集, 98.
- Hayakawa, H., Manabe, M. and Carpenter, K., 2005. Nodosaurid ankylosaur from the Cenomanian of Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**, 240–245.
- 平山 廉・小林快次・薗田哲平・佐々木和久,2010, 岩手県久慈 市の上部白亜系久慈層群玉川層より発見された陸生脊椎動物群 (予報). 化石研究会会誌,42,74-82.
- Hirooka, K., Kato, M., Morisada, T. and Azuma, Y., 2002. Paleomagunetic study on the dinosaur-bearing strata of the Tetori Group, central Japan. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, 1, 54–62.
- Horton, B. K., Dupont-Nivet, G., Zhou, J., Waanders, G., Butler, R. and Wang, J., 2004. Mesozoic-Cenozoic evolution of the Xining-Minhe and Dangchang basins, northeastern Tibetan Plateau: Magnetostratigraphic and biostratigraphic results. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, **109**, B04402.
- 石川県白峰村教育委員会,2000. 松岡廣繁編,石川県白峰村桑島 化石壁の古生物一下部白亜系手取層群桑島層の化石群一.278p. 石川県白峰村教育委員会.
- 磯崎行雄・丸山茂徳・中間隆晃・山本伸次・柳井修一,2011.活 動的大陸縁の肥大と縮小の歴史―日本列島形成史アップデイト―. 地学雑誌,120,65-99.
- 磯崎行雄・中畑浩基・堤 之恭, 2016. 東アジア東縁白亜紀弧 海溝系における陸源砕屑物供給パタン.日本古生物学会第165回 例会講演予稿集, 25
- Ji, Q. and Ji, S., 1996. On the discovery of the earliest fossil bird in China (*Sinosauropteryx* gen. nov.) and the origin of birds. *Chinese Geology*, 233, 1–4.
- 菊池直樹・広瀬浩司・東 洋一・近藤康夫・田代正之, 1997. 御 所浦層群からの恐竜化石の発見. 嶋村 清編, 御所浦の地質, 116-118. 御所浦町全島博物館構想推進協議会.
- Kimura, T., 1987. Recent knowledge of Jurassic and Early Cretaceous floras in Japan and phytogeography of this time in East Asia. *Bulletin of Tokyo Gakugei University, Section IV*, **39**, 87–115.
- Kobayashi, Y. and Azuma, Y., 2003. A new iguanodontian (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of Fukui Prefecture, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23,

166–175.

- Kobayashi, Y., Manabe, M., Ikegami, N., Tomida, Y. and Hayakawa,
 H., 2006. Dinosaurs from Japan. In Lü, J., Kobayashi, Y., Huang,
 D. and Lee, Y., eds., Papers from the 2005 Heyuan International Dinosaur Symposium, 87–102. Geological Publishing House.
- 小玉一人・前田晴良・重田康成・加瀬友喜・竹内 徹, 2002. ロ シア・サハリン州南部ナイバ川(内淵川)流域に分布する白亜系 上部の化石層序と古地磁気層序. 地質学雑誌, **108**, 366–384.
- Kozai, T., Ishida, K., Hirsch, F., Park, S. and Chang, K., 2005. Early Cretaceous non-marine mollusc faunas of Japan and Korea. *Cretaceous Research*, 26, 97–112.
- Ksepka, D. and. Norell, M., 2010. The illusory evidence for Asian Brachiosauridae: new material of Erketu ellisoni and a phylogenetic reappraisal of basal Titanosauriformes. *American Museum Novitates*, 1–27.
- 椚座圭太郎・後藤 篤・横山一己,2002. 手取層群のテクトニク スと堆積場の解明.石川県白山自然保護センター「手取川流域中 生代手取層群調査報告書」,89–102.
- 黒須弘美・菊池直樹・廣瀬浩司,2014. 熊本県天草市御所浦町の 下部白亜系御所浦層群烏帽子層より産出した鳥脚類の歯化石.御 所浦白亜紀資料館報,15,5-7.
- Kurosu, M. and Ji, Q., 2015. The New Dromaeosaurid Dinosaur from the Early Cretaceous of Jiquan Area, Gansu Province, China. The 2nd International Symposium on Asian Dinosaurs in Thailand; Program and Abstracts, 75.
- Lee, Y., 2008. Paleogeographic reconstructions of the East Asia continental margin during the middle to late Mesozoic. *Island Arc*, 17, 458–470.
- Lee, Y., Ryan, M. and Kobayashi, Y., 2011. The first ceratopsian dinosaur from South Korea. *Naturwissenschaften*, **98**, 39–49.
- Li, D., Norell, M., Gao, K. Smith, N. and Makovicky, P., 2010. A longirostrine tyrannosauroid from the Early Cretaceous of China. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 183–190.
- Li, D., Peng, C., You, H., Lamanna, M., Harris, J., Lacovara, K. and Zhang, J., 2007. A large therizinosauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Cretaceous of northwestern China. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, **81**, 539–549.
- Li, L., Li, D., You, H. and Dodson, P., 2014. A New Titanosaurian Sauropod from the Hekou Group (Lower Cretaceous) of the Lanzhou-Minhe Basin, Gansu Province, China. *PloS One*, **9**, e85979.
- Liu, Y., Kuang, H., Peng, N., Xu, H., Zhang, P., Wang, N., An, W., Wang, Y., Liu, M. and Hu, X., 2015. Mesozoic basins and associated palaeogeographic evolution in North China. *Journal of Palaeogeography*, 4, 189–202.
- Lü, J. 1997. A new Iguanodontidae (*Probactrosaurus mazongshanensis* sp. nov.) from Mazongshan area, Gansu Province, China. In Dong, Z. M. ed., Sino-Japanese Silk Road Dinosaur Expedition, 27–47. China Ocean Press, Beijing.
- Makovicky, P., Li, D., Gao, K., Lewin, M., Erickson, G. and Norell, M., 2009. A giant ornithomimosaur from the Early Cretaceous of China. *Proceedings of the Royal Society Series B*, 277, 191–198.
- Manabe, M., 1999. The Early Evolution of the Tyrannosauridae in Asia. *Journal of Paleontology*, **73**, 1176–1178.
- 真鍋 真・バレット ポール,2000.手取層群桑島層の恐竜化石. 松岡廣繁編,石川県白峰村桑島化石壁の古生物一下部白亜系手取 層群桑島層の化石群一,93-98.石川県白峰村教育委員会.
- Manabe, M., Barrett, P. and Isaji, S., 2000. Palaeontology: A refugium for relicts? *Nature*, **404**, 953.
- Martin, V., Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 1994. A new genus of sauropod dinosaur from the Sao Khua Formation (Late Jurassic or Early Cretaceous) of northeastern Thailand. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences. Série 2. Sciences de La Terre et Des Planètes*, **319**, 1085–1092.

- 松川正樹・福井真木子・小荒井千人・浅倉 努・青野宏美,2007. 手取層群で確認された三番目の海進相一岐阜県飛騨市古川町周辺 に分布する手取層群に基づいて.地質学雑誌,113,417-437.
- Matsumoto, R. and Evans, S., 2010. Choristoderes and the freshwater assemblages of Laurasia. *Journal of Iberian Geology*, 36, 275–296.
- Matsuoka, H., Kusuhashi, N. and Corfe, I., 2016. A new Early Cretaceous tritylodontid (Synapsida, Cynodontia, Mammaliamorpha) from the Kuwajima Formation (Tetori Group) of central Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1112289.
- Matsuoka, H., Kusuhashi, N., Takada, T. and Setoguchi, T., 2002. A clue to the Neocomian vertebrate fauna: initial results from the Kuwajima "Kaseki-kabe" (Tetori Group) in Shiramine, Ishikawa, central Japan. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy*, 9, 33–45.
- Meesook, A., 2000. Cretaceous environments of northeastern Thailand. In Okada, H. and Mateer, N., eds., Cretaceous Environments of Asia, 207–223. Elsevier, Amsterdam.
- Metcalfe, I., 2013. Gondwana dispersion and Asian accretion: tectonic and palaeogeographic evolution of eastern Tethys. *Journal of Asian Earth Sciences*, **66**, 1–33.
- 三重県大型化石発掘調査団, 1997. 志摩半島の下部白亜系松尾層 群からの恐竜化石. 地質学雑誌, 103, IX-X.
- 三重県大型化石発掘調査団,2001.鳥羽の恐竜化石:三重県鳥羽 市産恐竜化石調査研究報告書.78p.,三重県立博物館.
- 御船町恐竜化石調査委員会, 1998. 熊本県重要化石分布確認調査 報告一御船層群の恐竜化石一, 99p. 御船町教育委員会.
- Miyake, Y., Aramaki, M., Komatsu, T., Manabe, M., Hirayama, R., Tsuihiji, T., Ohashi, T., Yabumoto, Y., Ikegami, N. and Kondo, K., 2009. Vertebrate fossil remains from the Upper Cretaceous Campanian to Maastrichtian Himenoura Group in the Koshikijima Islands, Kagoshima, Kyushu, Japan. Abstracts and Post-Symposium Field Excursion Guide Book, 4th International Symposium of the International Geoscience Programme Project no, 507, 70–71.
- 宮田和周・池上直樹・東 洋一・柴田正輝・久保 泰・桝谷達夫・ 山本 厚・樋口一成・高木美穂子,2011.上部白亜系三ツ瀬層 (長崎県長崎市)の脊椎動物化石とその層序学的意義.日本古生 物学会2011年年会講演予稿集,45.
- 両角芳郎・亀井節夫・田代正之,1995. 徳島県勝浦町の下部白亜 系立川層から産出した恐竜類化石. 徳島県立博物館研究報告, 1-9.
- Murakami, M., Hirayama, R., Hikida, Y. and Hirano, H., 2008. A theropod dinosaur (Saurischia: Maniraptora) from the Upper Cretaceous Yezo Group of Hokkaido, Northern Japan. *Paleontological Research*, **12**, 421–425.
- Nagao, T., 1936. Nipponosaurus sachalinensis: a new genus and species of trachodont dinosaur from Japanese Saghalien. Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University, Series 4, Geology and Mineralogy, 3, 185–220.
- Norman, D., 2015. On the history, osteology, and systematic position of the Wealden (Hastings group) dinosaur *Hypselospinus fittoni* (Iguanodontia: Styracosterna). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **173**, 92–189.
- 小原正顕,2008. 和歌山県湯浅町の下部白亜系湯浅層から産出した獣脚類化石. 和歌山県立自然博物館館報,26,67-72.
- Ohashi, T., 2011. An Ornithischian Dinosaur Tooth from the Lower Cretaceous Okurodani Formation (Tetori Group), Japan. *Paleontological Research*, **15**, 185–188.
- Ohashi, T. and Barrett, P., 2009. A new ornithischian dinosaur from the Lower Cretaceous Kuwajima Formation of Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 748–757.
- Ohashi, T., Prieto-Márquez, A., Hasegawa, Y., Koda, Y., Taketani, Y. and Nemoto, M., 2015. Hadrosauroid remains from the Coniacian (Late Cretaceous) Futaba Group, Northeastern Japan. Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History, Series A, 13, 1–6.
- Okazaki, H. and Isaji, S., 2008. Comparative study of sedimentary

processes forming bone-bearing beds between the Early Cretaceous Kuwajima Formation, Centarl Japan, and Wonthaggi formation, Australia. *Natural History Research*, **10**, 1–8.

- Okazaki, Y., 1992. A New Genus and Species of Carnivorous Dinosaur from the Lower Cretaceous Kwanmon Group, Northern Kyushu. Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History, 11, 87–90.
- Ortega, F., Escaso, F. and Sanz, J., 2010. A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature*, **467**, 203–206.
- Pan, Y., Sha, J., Zhou, Z. and Fürsich, F., 2013. The Jehol Biota: Definition and distribution of exceptionally preserved relicts of a continental Early Cretaceous ecosystem. *Cretaceous Research*, 44, 30–38.
- Philippe, M., Boura, A., Oh, C. and Pons, D., 2014. *Shimakuroxylon* a new homoxylous Mesozoic wood genus from Asia, with palaeogeographical and palaeoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **204**, 18–26.
- Racey, A., 2009. Mesozoic red bed sequences from SE Asia and the significance of the Khorat Group of NE Thailand. *In* Buffetaut, E., Cuny, G. Le Loeuff, J. and Suteethorn, V., eds., Late Plalaeozoic and Mesozoic Ecosystems in SE Asia. The Geological Society, London, Special Publications, **315**, 41–67.
- Racey, A. and Goodall, J., 2009. Palynology and stratigraphy of the Mesozoic Khorat Group red bed sequences from Thailand. *In* Buffetaut, E., Cuny, G. Le Loeuff, J. and Suteethorn, V., *eds., Late Plalaeozoic and Mesozoic Ecosystems in SE Asia.* The Geological Society, London, Special Publications, **315**, 69–83.
- 三枝春生,2011. 兵庫の恐竜: 篠山層群の白亜紀前期脊椎動物群 とその意義.温泉科学,61,222-226.
- Saegusa, H. and Ikeda, T., 2014. A new titanosauriform sauropod (Dinosauria: Saurischia) from the Lower Cretaceous of Hyogo, Japan. *Zootaxa*, 3848, 1–66.
- 三枝春生・田中里志・池田忠広,2010. 兵庫県丹波市の下部白亜 系篠山層群産の恐竜類の歯に関する予察的観察および丹波竜脚類 の含気骨化に関する追記(特集 日本の陸生脊椎動物化石産出 層). 化石研究会会誌,42,52-65.
- Saegusa, H. and Tomida, Y., 2011. Titanosauriform teeth from the Cretaceous of Japan. Anais Da Academia Brasileira de Ciências, 83, 247–265.
- 酒井佑輔・薗田哲平・堤 之恭・楠橋 直・堀江憲路・松岡 篤, 2015. 石川県白峰地域における手取層群赤岩亜層群の凝灰岩か ら得られたジルコンのU-Pb年代. 日本古生物学会2015年年会講 演予稿集, 49.
- 櫻井和彦・西村智弘・小林快次,2014. 穂別産恐竜化石 調査記 録(1)発見〜第一次発掘. むかわ町立穂別博物館研究報告,1-28.
- 佐々保雄, 1981. 北海道と樺太との地学的関連. 北海道地理. 1981, 1-7.
- 篠山層群恐竜化石等発掘調査検証委員会,2013. 篠山層群恐竜化 石等発掘調査 評価と提言 報告書,56p., 篠山層群恐竜化石等 発掘調査検証委員会.
- Sereno, P., 2000. The fossil record, systematics and evolution of pachycephalosaurs and ceratopsians from Asia. In Benton, M., Shushkin, M., Unwin, D. and Kurochkin, E., eds., The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia, 480–516. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sereno, P., 2010. Taxonomy, cranial morphology, and relationships of parrot-beaked dinosaurs (Ceratopsia: Psittacosaurus). In Ryan, M., Chinnery-Allgeier, B. and Eberth, D., eds., New Perspectives on Horned Dinosaurs: The Royal Tyrrell Museum Ceratopsian Symposium, 21–58. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis.
- Shibata, M. and Azuma, Y., 2015. New basal hadrosauroid (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous Kitadani Formation, Fukui, central Japan. *Zootaxa*, **3914**, 421–440.
- Shibata, M., Jintasakul, P. and Azuma, Y., 2011. A new iguanodontian

dinosaur from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation, Nakhon Ratchasima in northeastern Thailand. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*, **85**, 969–976.

- Shibata, M., Jintasakul, P., Azuma, Y. and You, H., 2015. A New Basal Hadrosauroid Dinosaur from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation in Nakhon Ratchasima Province, Northeastern Thailand. *PloS One*, **10**, e0145904.
- 白峰村教育委員会, 1989. 手取川流域の珪化木産地 保存対策調 查報告書, 48p., 白峰村教育委員会.
- Song, S., Niu, Y., Su, L. and Xia, X., 2013. Tectonics of the North Qilian orogen, NW China. *Gondwana Research*, **23**, 1378–1401.
- Song, S., Su, L., Li, X., Niu, Y. and Zhang, L., 2012. Grenville-age orogenesis in the Qaidam-Qilian block: The link between South China and Tarim. *Precambrian Research*, 220–221, 9–22.
- Suarez, C., Trieschmann, B., Suarez, M., You, H. and Li, D., 2014. Mean annual precipitation and composition interpreted from vertebrate bioapatite and bulk organic carbon form the Early Cretaceous Hekou Group, Gansu Province, China. 2014 GSA Annual Meeting in Vancouver, British Columbia, Paper No. 251–11.
- Sun, Z., Yang, Z., Pei, J., Yang, T. and Wang, X., 2006. New Early Cretaceous paleomagnetic data from volcanic and red beds of the eastern Qaidam Block and its implications for tectonics of Central Asia. *Earth and Planetary Science Letters*, 243, 268–281.
- Suteethorn, S. and Le Loeff, J., 2012. The first Diplodocid from the Early Cretaceous of Southeast Asia. 10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. ¡Fundamental!, 20, 249.
- Suteethorn, S., Le Loeuff, J., Buffetaut, E. and Suteethorn, V., 2010. Description of topotypes of *Phuwiangosaurus sirindhornae*, a sauropod from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of Thailand, and their phylogenetic implications. *Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie-Abhandlungen*, 256, 109–121.
- Suteethorn, S., Le Loeuff, J., Buffetaut, E., Suteethorn, V. and Wongko, K., 2012. First Evidence of a Mamenchisaurid Dinosaur from the Upper Jurassic-Lower Cretaceous Phu Kradung Formation of Thailand. Acta Palaeontologica Polonica, 58, 459–469.
- Suzuki, D., Saegusa, H. and Furutani, H., 2005. Newly found hadrosaur fossil co-producing broadleaf fossils from Sumoto, west central Japan, *Journal of Vertebrate Paleontology, Abstracts of Papers*, 25, 120A.
- Suzuki, D., Weishampel, D. and Minoura, N., 2004. Nipponosaurus sachalinensis (Dinosauria; Ornithopoda): anatomy and systematic position within Hadrosauridae. Journal of Vertebrate Paleontology, 24, 145–164.
- Suzuki, S., Shibata, M., Azuma, Y., Yukawa, H., Sekiya, T. and Masaoka, Y., 2015. Sedimentary environment of dinosaur fossil bearing successions of the Lower Cretaceous Kitadani Formation, Tetori Group, Katsuyama City, Fukui, Japan. *Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum*, 14, 1–9.
- Sweetman, S., 2015. A comparison of Barremian-early Aptian vertebrate assemblages from the Jehol Group, north-he value of microvertebrate studies in adverse preservational settings. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 1–19.
- Tang, F., Luo, Z., Zhou, Z., You, H., Georgi, J., Tang, Z. and Wang, X., 2001. Biostratigraphy and palaeoenvironment of the dinosaurbearing sediments in Lower Cretaceous of Mazongshan area, Gansu Province, China. *Cretaceous Research*, 22, 115–129.
- 谷本正浩・宇都宮 聡, 2010. 鹿児島県の獅子島で見つかった恐 竜化石. 地学研究, 58, 225–228.
- 田沢純一,2004.飛騨外緑帯の古生代~中生代テクトニクスに関 する従来の研究と今後の課題.地質学雑誌,110,567-579.
- 冨田幸光・桂 嘉志浩・東 洋一・亀井節夫,2001.鳥羽市産恐 竜化石の記載と分類,鳥羽の恐竜化石 三重県鳥羽市産恐竜化石 調査研究報告書.13-32.三重県立博物館.
- 富山県恐竜足跡化石協議会, 2000. 富山県恐竜足跡化石調査報告

書(増補版)―富山県東部の山麓で発見された恐竜足跡化石の調 査記録―. 30p., 富山県恐竜足跡化石協議会.

- Tsuihiji, T., Komatsu, T., Manabe, M., Miyake, Y., Aramaki, M. and Sekiguchi, H., 2013. Theropod Tooth from the Upper Cretaceous Himenoura Group in the Koshikijima Islands, Southwestern Japan. *Paleontological. Research*, **17**, 16–39.
- Wang, Q., Liang, B., Kan, Z., Li, K., Zhu, B. and Ji, X., 2008. Paleoenvironmental Reconstruction of Mesozoic Dinosaur Faunas in Sichuan Basin, 189p., Geological Publishing House, Beijing.
- Wang, X., You, H., Meng, Q., Gao, C., Cheng, X. and Liu, I., 2007. Dongbeititan dongi, the first sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning Province, China. Acta Geologica Sinica (English Edition), 81, 911–916.
- Wu, W., Godefroit, P. and Hu, D., 2010. Bolong yixianensis gen. et sp. nov.: A new iguanodontoid dinosaur from the Yixian Formation of Western Liaoning, China. Geology and Resources, 19, 127–133.
- Xu, X. and Norell, M., 2004. A new troodontid dinosaur from China with avian-like sleeping posture. *Nature*, **431**, 838–841.
- Xu, X., Wang, X. and You, H., 2001. A juvenile ankylosaur from China. *Naturwissenschaften*, 88, 297–300.
- Xu, X., Wang, K., Zhang, K., Ma, Q., Xing, L., Sullivan, C., Hu, D., Cheng, S. and Wang, S., 2012. A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China. *Nature*, 484, 92–95.
- Xu, X., Zhou, Z., Wang, X., Kuang, X., Zhang, F. and Du, X., 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature*, **421**, 335–340.
- Yabe, A. and Kubota, K., 2004. Brachyphyllum obesum, newly discovered thermophilic conifer branch from the Lower Cretaceous Kitadani Formation of the Tetori Group, Central Japan. Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum, 3, 23–29.
- 矢部 淳・柴田正輝,2011. 手取層群北谷層(下部白亜系)から 産出した針葉樹枝条化石 Brachyphyllumの産状と古生態. 福井県 立恐竜博物館紀要,10,77-88.
- 山田敏弘,2009. ジュラ紀中期~白亜紀前期の日本における植物 相の変遷(第8回日本植物分類学会奨励賞受賞記念論文).分類: bunrui:日本植物分類学会誌,9,115-121.
- 山北 聡・大藤 茂,2000. 白亜紀左横すべり断層系としての中 央構造線-黒瀬川断層系による日本列島先白亜紀地質体の再配列 過程の復元(古領家帯と黒瀬川帯の構成要素と改変過程). 地質 学論集,56,23-38.
- Yang, J., You, H., Li, D. and Kong, D., 2013. First discovery of polacanthine ankylosaur dinosaur in Asia. *Vertebrata PalAsiatica*, 51, 265–277.
- Yang, T., Yang, Z., Sun, Z. and Lin, A., 2002. New Early Cretaceous paleomagnetic results from Qilian orogenic belt and its tectonic implications. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 45, 565–576.
- 吉川敏之,1993. 兵庫県篠山地域の下部白亜系篠山層群の層序と 構造. 地質学雑誌,99,29-38.
- You, H. and Dodson, P., 2003. Redescription of neoceratopsian dinosaur Archaeoceratops and early evolution of Neoceratopsia. Acta Palaeontologica Polonica, 48, 261–272.
- You, H., Ji, Q. and Li, D., 2005a. *Lanzhousaurus magnidens* gen. et sp. nov. from Gansu Province, China: the largest-toothed herbivorous dinosaur in the world. *Geological Bulletin of China*, 24, 785–794.
- You, H. and Li, D., 2009a. The first well-preserved Early Cretaceous brachiosaurid dinosaur in Asia. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20091278.
- You, H. and Li, D., 2009b. A new basal hadrosauriform dinosaur (Ornithischia: Iguanodontia) from the Early Cretaceous of northwestern China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 46, 949–957.
- You, H., Li, D. and Dodson, P., 2014. Gongpoquansaurus mazongshanensis (Lü, 1997) comb. nov. (Ornithischia: Hadrosauroidea) from the Early Cretaceous of Gansu Province,

Northwestern China. In Eberth, D. and Evans, D., eds., Hadrosaurs, 73–76. Indiana University Press, Bloomington.

- You, H., Li, D., Ji, Q., Lamanna, M. and Dodson, P., 2005b. On a new genus ceratopsian dinosaur from the Early Cretaceous of Gansu Province, China. Acta Geologica Sinica, 79, 593–597.
- You, H., Li, D. and Liu, W., 2011. A new hadrosauriform dinosaur from the Early Cretaceous of Gansu Province, China. Acta Geologica Sinica (English Edition), 85, 51–57.
- You, H., Li, D., Zhou, L. and Ji, Q., 2006. *Huanghetitan liujiaxiaensis*, a new sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Hekou Group of Lanzhou Basin, Gansu Province, China. *Geological Review*, 52, 668–674.
- You, H., Li, D., Zhou, L. and Ji, Q., 2008. *Daxiatitan binglingi*: a giant sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of China. *Gansu Geology*, **17**, 1–10.
- You, H. and Luo, Z., 2008. Dinosaurs from the Lower Cretaceous Gongpoquan Basin in Jiuquan Area, Gansu Province, China. Acta Geologica Sinica, 82, 139–144. (In Chinese with English abstract)
- You, H., Luo, Z., Shubin, N., Witmer, L., Tang, Z. and Tang, F., 2003a. The earliest-known duck-billed dinosaur from deposits of late Early Cretaceous age in northwest China and hadrosaur evolution. *Cretaceous Research*, 24, 347–355.
- You, H., Suarez, M. and Suarez, C., 2015. Dinosaur faunal turnovers

in the Early Cretaceous of Northern China. Society of Vertebrate Paleontology, October 2015, Abstracts of papers, 75th Annual Meeting, 243.

- You, H., Tang, F. and Luo, Z., 2003b. A new basal titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of China. Acta Geologica Sinica (English Edition), 77, 424–429.
- You, H., Tanoue, K. and Dodson, P., 2010. A new species of Archaeoceratops (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Early Cretaceous of the Mazongshan area, northwestern China. In Ryan, M., Chinnery-Allgeier, B. and Eberth, D., eds., New Perspectives on Horned Dinosaurs: The Royal Tyrrell Museum Ceratopsian Symposium, 59–67. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis.
- Zhang, Q., You, H. and Li, D., 2015. Dinosaurs from late Early Cretaceous in the Mazongshan area, Gansu Province. *Geological Bulletin of China*, 35, 890–897.
- Zhou, Z., Barrett, P. and Hilton, J., 2003. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature*, **421**, 807–814.
- Zhou, Z. and Wang, Y., 2010. Vertebrate diversity of the Jehol Biota as compared with other lagerstätten. *Science China Earth Sciences*, 53, 1894–1907.

(2016年5月6日受付, 2016年11月12日受理)

