

## アメリカ・ユタ州の下部白亜系シダー・マウンテン層から産出した小型動物の巣穴化石

吉田純輝\*・ケネス・カーペンター\*\*

\*北海道大学大学院理学院・\*\*コロラド大学 自然史博物館

## Burrows of small animals from the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation, Utah, USA.

Junki Yoshida\* and Kenneth Carpenter\*\*

\*Hokkaido University, Kita 8, Nishi 5, Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0808, Japan (e-mail: junkiyoshida9@gmail.com); \*\*Museum of Natural History, University of Colorado, Boulder, CO 80302, U.S.A.

---

**Abstract.** Vertebrate burrows from the Mesozoic of North America have been scarcely known. We report two different burrows (burrows A and B) produced by small animals in the Lower Cretaceous (Albian–Cenomanian) Mussentuchit Member of the Cedar Mountain Formation, Utah, USA. The burrow-bearing bed of the Mussentuchit Member consists of poorly-drained paleosols, and the burrows are infilled with light-colored carbonate probably due to a rise in a regional water table. Both burrows were found in-situ and inclined downwards. The burrow A is 60 cm long, and terminated in an expanded distal chamber, whereas the burrow B is 100 cm long and branched, with some small expanded chambers in the middle of the tunnel. Both tunnels have the width to height ratio larger than 1.3. In the burrows, the external walls lack scratch marks, but do show localized, prominent bulges in the burrow A and divots at local expansions of the tunnel in the burrow B. These are unlike those reported from Triassic and Jurassic vertebrate burrows. The estimated weight of the excavators is 3.1 g for the burrow A and 6.8–17.8 g for the burrow B based on the area of each tunnel, indicating that both tracemakers were small animals. A bulge in the burrow B was possibly left by tip of the excavator's head, as seen in the burrows of modern fossorial squamates. The discovery of a potential squamate burrow from the Cedar Mountain Formation of Utah is consistent with the oldest body fossils of skinks and snakes from the Early Cretaceous.

---

**Key Words:** burrows, Mussentuchit Member, Cedar Mountain Formation, vertebrates, squamates

### はじめに

地中生の動物は現生種・絶滅種ともに幾度となく出現してきた（例えば, Romer and Olson, 1954; Hasiotis, 2004; Varricchio *et al.*, 2007; Martin, 2009）。脊椎動物の巣穴の機能は温度調整, 捕食者からのシェルター, 繁殖・子育ての環境, そして摂食など様々であるため (Voorhies, 1975; Reichman and Smith, 1990; Meadows and Meadows, 1991; Riese *et al.*, 2011), 掘削行動の解明は, 絶滅地中生動物の古生態の理解へ繋がる。過去に地中生適応は体化石を主として議論されてきた。生物の掘削行動は走行や跳躍に比べエネルギーコストが高いため (Vleck, 1979), 地中生の動物には掘削に適した骨格がみられる (Nevo, 1979)。したがって体骨格化石を調べることで, 白亜紀のヘビ (Martill *et al.*, 2015) や上部ジュラ系モリソン層産の前肢が特殊化した哺乳類 (Luo and Wible, 2005) など過去における地中生あるいは掘削性動物の存在が示唆されてきた。しかし, 体化石のみでは絶滅動物の地中

生適応を理解するには不十分である。その理由として, (i) 体化石のみでは掘削行動の直接証拠にならないこと, (ii) 骨化石には不完全な場合があり必ずしも掘削適した部位が保存されていないこと, (iii) 掘削行動を行うにも関わらず体骨格にその適応が見られないこと, そして (iv) 体骨格のみでは巣穴の構造が類推不可能であること等が挙げられる。ただし, 巣穴化石は体化石を伴わない場合, 形成者の推定は難しい。したがって絶滅動物の地中生適応を理解するには, 体化石のみならず, 絶滅動物の行動記録である生痕化石にも注目する必要がある。

これまで北米における中生代の脊椎動物の巣穴化石は, 単弓類や主竜類が掘ったと思われる巣穴が上部三畳系チンリ層 (Chinle Formation), 下部ジュラ系ナバホ砂岩層 (Navajo Sandstone), 中部ジュラ系エントラダ砂岩層 (Entrada Sandstone), 上部ジュラ系モリソン層 (Morrison Formation) から (Hasiotis, 2004; Hasiotis *et al.*, 2004; Loope, 2006, 2008; Varricchio *et al.*, 2007; Riese *et al.*, 2011; Fischer and Hasiotis, 2018; Raisanen

and Hasiotis, 2018), 恐竜の体化石を含んだ巣穴化石が上部白亜系ワヤン層 (Wayan Formation) とブラックリーフ層 (Blackleaf Formation) から発見されているが (*Oryctodromeus*, Varricchio *et al.*, 2007; Krumenacker *et al.*, 2019), その数は極めて少ない. とりわけ白亜紀前期は四肢が短縮した祖先的なヘビ化石 (Martill *et al.*, 2015), 有鱗類の放散 (Evans, 2003) など, 地中生物相の変遷において重要な時代である. しかしながら, 北米の白亜系の地層における脊椎動物の巣穴化石の報告は白亜紀後期の恐竜のみである (Varricchio *et al.*, 2007). 北米における白亜紀前期の陸生層の露頭は少ないものの, アメリカ・ユタ州に露出する下部白亜系シダー・マウンテン層 (Cedar Mountain Formation) からは陸生脊椎動物の体化石が多く発見され, 北米の白亜紀前期の地層の代表的な地層として, 当時の陸上生態系の理解に大きく貢献してきた (Carpenter, 2006; Kirkland *et al.*, 2016).

2014年ユタ州中央部のプライス川域Price River areaにおける調査で, 下部白亜系シダー・マウンテン層最上部

のマッセンタッチット部層 (Mussentuchit Member) における獣脚類恐竜の骨化石の直下で複数の生痕化石が発見, 収集された (図1). この生痕化石は炭酸塩で充填・保存されており, シダー・マウンテン層では初の巣穴化石の報告となる. 本研究の目的はシダー・マウンテン層最上部のマッセンタッチット部層から2種類の巣穴化石 (巣穴A (CEUM81331) と巣穴B (CEUM81332)) を記載し, その巣穴の形成者を推定して, 北米の白亜紀の地中生態系の解明に貢献することにある.

## 地質概説

シダー・マウンテン層 (Cedar Mountain Formation) はユタ州中央部と北東部に露出しており, 5つの堆積層に分けられ, 下位からイエロー・キャット部層 (Yellow Cat Member), バックホーン礫岩層 (Buckhorn Conglomerate), ポイズン・ストリップ部層 (Poison Strip Member), ルビー・ランチ部層 (Ruby Ranch Member),

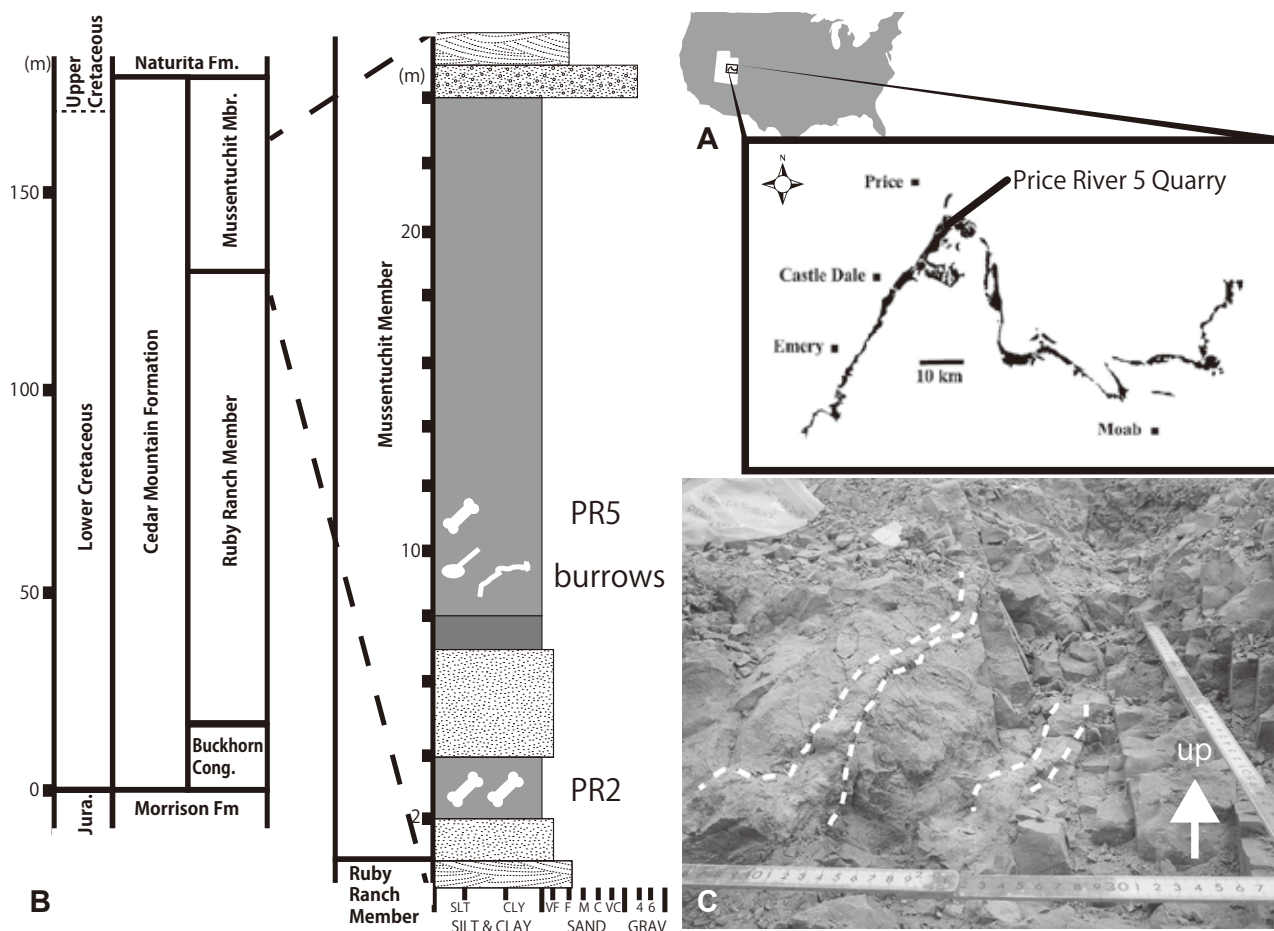


図1. ユタ州中央部の調査地域 (A), その柱状図 (B), および巣穴の産状 (C). Aの地図上黒色部はシダー・マウンテン層の露出域を示す. Cの白点線は巣穴の輪郭を示し, 写真上方向は地層上位を示す. PR2, プライス・リバー2クオリー, PR5, プライス・リバー5クオリー. Fig. 1. Map for the locality (A), the geological section of the Price River area (B), and the discovered burrows in the outcrop (C). Black area indicating the outcrop of the Cedar Mountain Formation in A. White dashed lines drawing outlines of the burrows and an arrow indicating upward in C. PR2, Price River 2 Quarry; PR5, Price River 5 Quarry.

マッセンタッチット部層 (Mussentuchit Member) で構成されている (Kirkland *et al.*, 1999). シダー・マウンテン層に代表される北米の白亜紀前期の陸生生物相は恐竜類などの体化石から理解が進んできた (Carpenter 2006; Kirkland *et al.*, 2016). 一方で、生痕化石は珍しく、鳥類の足跡化石、恐竜の骨に残された穿孔痕が報告されているが (Britt *et al.*, 2009; Lockley *et al.*, 2015), 巣穴化石の報告はない。

調査はユタ州中央部のプライス市から約20 km離れた、プライス川域 (Price River area) で行われた (図1). 調査地域にはジュラ系モリソン層と白亜系シダー・マウンテン層上部のルビー・ランチ部層とマッセンタッチット部層が露出している. この地域では竜脚類・アンキロサウルス類を含むボーンベッドやイグアノドン類恐竜化石、獣脚類恐竜化石が発見されている. 本巣穴標本はマッセンタッチット部層におけるプライス・リバー5クオリー (Price River 5 Quarry) の直下、プライス・リバー2クオリー (Price River 2 Quarry) より上位層で発見、採集された. 炭素・酸素同位体層序によるとプライス・リバー2クオリーは110 Ma以降のAlbianに堆積したと示唆された (Ludvigson *et al.*, 2010, 2015). 本巣穴化石が発見された層準は挟在する灰色スメクタイト泥岩、亜炭泥岩、シルト岩、細粒砂岩で構成され、炭酸塩ノジュールは少ない (Kirkland *et al.*, 1999; Suarez *et al.*, 2014). 一方、下位のルビー・ランチ部層は、赤灰色泥岩で炭酸塩ノジュールを多産し、マッセンタッチット部層と対照的である. しかし炭酸塩ノジュールはシダー・マウンテン層全ての部層で報告されており (Ludvigson *et al.*, 2013, 2015), マッセンタッチット部層では土壤成シデライトとして、ルビー・ランチ部層では土壤成カルサイトとして認識できる. 土壤成シデライトは本巣穴化石と共産しており、放射状に広がる繊維状カルサイトで、土壤の浅層、地下水位上で形成され (Alonso-Zarza, 2003), 湿潤な低緯度域・温暖な極域に分布する (Ludvigson *et al.*, 2013). このシデライトからAlbianのマッセンタッチット部層は保水性の高い土壤だったと考えられている (Suarez *et al.*, 2012, 2014).

## 材料と手法

アメリカ合衆国ユタ州でフィールドワークを行い、巣穴化石二つを採集した. これらはユタ州立大学先史博物館 Prehistoric Museum, Utah State University に収蔵した (CEUM81331, 81332). 採集した巣穴化石の構造 (e.g. 長さ、方向、分岐、傾斜、チャンバー幅、表面構造) などを計測・観察し、先行研究の生痕化石・現生動物の巣穴形態と比較した. 本研究では巣穴の記載用語として、垂直部分をシャフト、水平部分をトンネル、傾斜部をランプ、他部と区別可能な拡張部分をチャンバーと呼称する

(Hasiotis *et al.*, 2007a). 本巣穴の形成者の体重は、現生の巣穴形成者 (無脊椎動物、哺乳類、爬虫類、鳥類) の体重 ( $M_b$ : g) とトンネル断面積 ( $A$ :  $\text{cm}^2$ ) の回帰直線から推定した (Wu *et al.*, 2015 のデータを使用). トンネル断面積はトンネルの最小高 ( $H_{min}$ ) と最小幅 ( $W_{min}$ ) から計算した (1).

$$A = H_{min} \times W_{min} \times \pi/4 \quad (1)$$

## 記載

本巣穴化石 (CEUM81331, 81332) は明色の炭酸塩で充填されており、周囲の固い灰紫色泥岩と明確に区別できる (図1). また母岩と巣穴充填物の物理的な違いによって、巣穴化石の母岩からの剥離は良好である. 母岩-巣穴の境界には、特異な構造は見られなかった. 母岩となる泥岩は無構造で、散発的に土壤成シデライトを含んでいる. 本巣穴化石の断面から観察される巣穴充填炭酸塩の色合いはルビー・ランチ部層の土壤成カルサイトとは異なり、マッセンタッチット部層の土壤成シデライトのように暗く有色である. しかし、土壤成シデライトと異なり、本巣穴の断面は無構造で、放射状の組織は確認できなかった. 本標本2つともに螺旋構造と擦痕はない. 保存された巣穴Aの最上部は巣穴Bの最上部よりも16 cm 上位の層準にある. 本巣穴同士の距離は約20 cm で、巣穴の経路は互いに交差・迂回などなく、影響を受けているように見えない. 巣穴Aと巣穴Bは互いに異なる形態が確認できる. 巣穴Aはチャンネル1本で末端のみにチャンバーを持つ一方、巣穴Bは入口付近で分岐、垂直や斜め、水平方向のトンネル、途中で複数のチャンバーを持つ. 巣穴Bは巣穴Aよりも複雑性 (*sensu* Hasiotis *et al.*, 2007a) が高いと言える.

### 巣穴A

巣穴A (CEUM 81331; 図2, 3) は長さ76.9 cm になり、トンネルはほぼ真っ直ぐである. 本巣穴化石は単純な形態で、その末端にはチャンバーが存在している. トンネルの断面は楕円形〜D字状 (上側が曲面) で、幅は2.2–2.9 cm, 高さは1.4–1.8 cm である. 幅は高さに比べて大きい. 最上部の入口部分は垂直で、徐々に傾斜し始める. 末端のチャンバーは長さ9.5 cm, 最大高7 cm, 最大幅は6.6 cm になり、断面が準三角形である (図2, 3). チャンバー最大幅はトンネル最小幅の3倍あり、この比率は巣穴B (CEUM81332) よりも大きい (表1). チャンバーの外壁には幾つかの小さなコブが存在する (図3). チャンバー最大高/トンネル最小高の比率は5であった.

### 巣穴B

巣穴B (CEUM 81332; 図4) は長さが100 cm あり、深



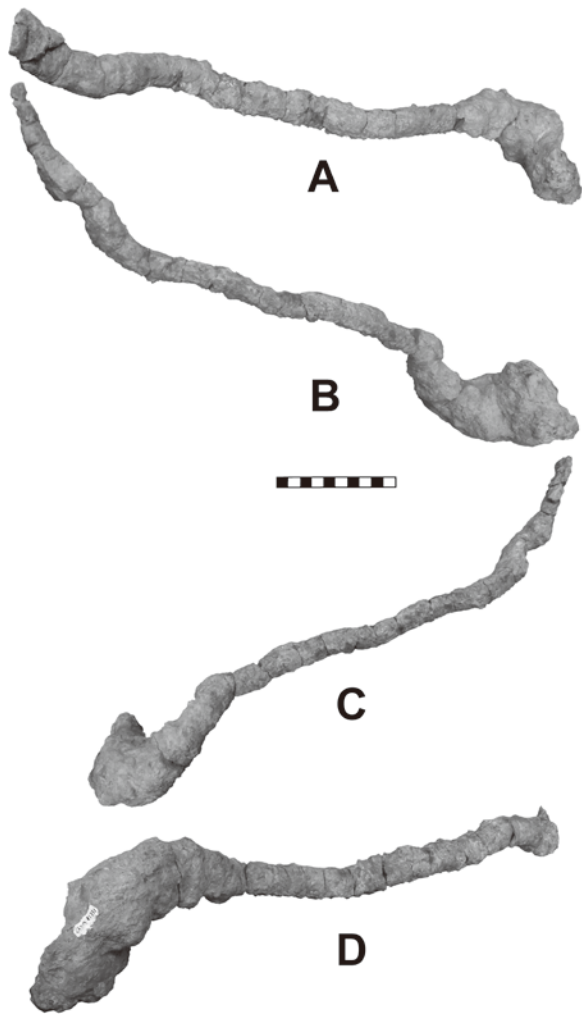


図2. 巣穴A (CEUM81331). A, 上面. B, 右側面. C, 左側面. D, 底面. トンネルは垂直面, 水平面から見てややS字状で, 終端チャンバーを伴う. スケールは10 cm.

Fig. 2. Burrow A (CEUM 81331) in top (A), right lateral (B), left lateral (C), and bottom (D) views. Note that the tunnel is slightly sigmoidal in both the vertical and horizontal planes, and ends with the terminal chamber. Scale = 10 cm.

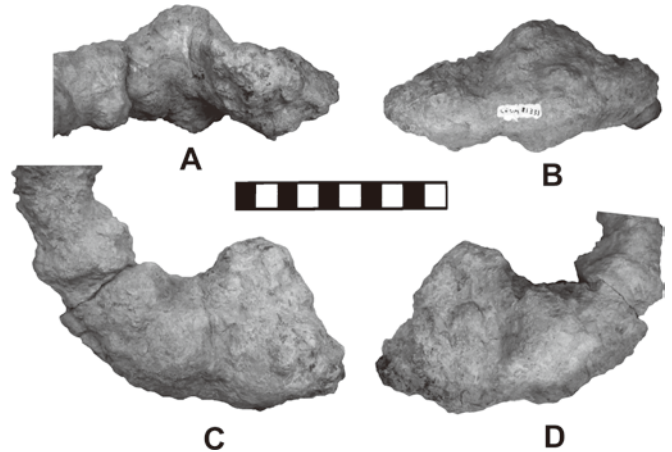


図3. 巣穴A (CEUM81331) の終端チャンバー. A, 上面. B, 底面. C, 右側面. D, 左側面. スケールは10 cm.

Fig. 3. Main portion of the terminal chamber of Burrow A (CEUM 81331) in top (A), bottom (B), right lateral (C), and left lateral (D) views. Scale = 10 cm.

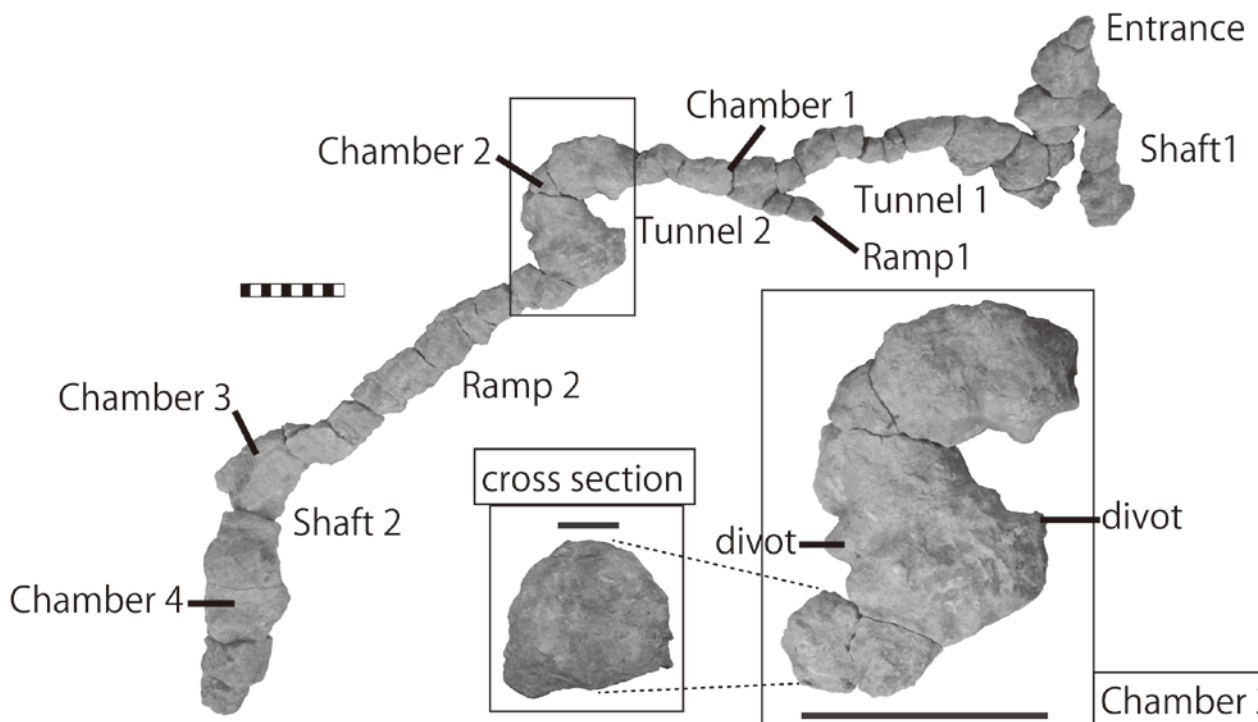


図4. 巣穴B (CEUM81332) とチャンバー2の側面およびその断面図. スケールは10 cm.

Fig. 4. Burrow B (CEUM 81332) and close-up view of its Chamber 2 in lateral view. Note that the tunnel is almost straight in top view, and that the widening chamber is on the course of the tunnel. Scale = 10 cm.

表1. 巣穴B (CEUM81332) のチャンパー幅の計測結果  
Table 1. Measurements of chambers of Burrow B (CEUM81332)

|                                | Chamber 1 | Chamber 2 | Chamber 3 | Chamber 4 |
|--------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Max. width (cm)                | 5.3       | 6.2       | 5         | 7.5       |
| Max. width / Tunnel min. width | 2         | 2.3       | 1.85      | 2.78      |

さ37 cm, 主に北西へ伸びている。トンネル断面は楕円形で、高さは2.0–2.2 cm, 幅は2.7–7.5 cmと様々である。したがってトンネル幅は高さの1.35–3.75倍になる。トンネル高は最小値と最大値の差が小さく、ほぼ一定で、部分によらずトンネル幅より小さいという点で巣穴A (CEUM81331) とは対照的である。巣穴Bは分岐が見られ、様々な方向にチャンネルが伸びて、チャンパーも複数存在する(表1)。巣穴の入口部分は垂直に伸びており、深さ14.6 cmになる。最上部の入口断面は楕円形で、幅は最小1.4 cm, 最大1.8 cm, 断面積は4.24 cm<sup>2</sup>である。入口部分は下に行くと幅広くなり、最小2.5 cm最大4.7 cmになる。入口部分からは垂直と準水平方向へ2つのチャンネル(図4, Tunnel 1, Shaft 1)が分岐している。この垂直方向のシャフト1の断面は底面が平たく、上面が狭く、高さ2.1 cm, 幅2.9 cmの三角形となっている。この垂直方向のシャフト1をさらに下がると、少し傾斜角度が緩くなり、断面が準四角形になっていく。巣穴Bのトンネル1以先は水平方向に大きく広がり、小さな削られた跡(ディボット)と進行方向の変更を伴う3つのチャンパーによって、4つのチャンネル(トンネル2つ, ランプ1つ, シャフト1つ)に分別できる。チャンパーのディボットは互いに幅がほとんど同じであることから形成過程も同様であると考えられる(図4, divot)。最初のトンネルはやや傾斜し、長さ23 cm, 幅2.7 cmになる。第一チャンパーは4.5 cm幅で、ここから第一トンネルとほぼ同じ水平方向へ走る第二トンネル(図4, Tunnel 2)とその逆方向へ走る幅2.7 cmの短い斜道(図4, Ramp 1)の二つが伸びている。第二トンネルは長さ5 cmで、やや上向きに伸びている。第二チャンパーは入口部分の底部と同じ高さであり、側面から見るとS字状になっている。続く第二ランプは水平面から18°下へ傾いて伸びており、長さ25 cm, 巣穴Bのトンネル部分として最長である(図4, Ramp 2)。第三チャンパーは幅5.7 cm, 入口から25 cm下位で、巣穴A (CEUM81331) のチャンパーと同じ深さにある。第二シャフト(図4, Shaft 2)は最後のチャンネルで、最大幅3.4 cm, 長さ2–3 cmで、巣穴Bでは最短チャンネルである。最後に第四チャンパーは長さ19 cm, 最大幅7.5 cmになるが、最終端の幅は3.4 cmである。巣穴Bの底面は平らだが、チャンパーとの接続付近では断面が五角形や準円形になる。

### 体重推定

式(1)より巣穴AとBの断面積は各々2.4 cm<sup>2</sup>, 4.2 cm<sup>2</sup>となった。これらの値と回帰直線( $\log_{10}M_b = 1.377 \log_{10}A - 0.03287$ ,  $R^2 = 0.91$ )から推定される、巣穴A形成者の推定体重は3.1 g, 巣穴B形成者の推定体重は6.8 gとなった(図5)。さらに巣穴Bの形成者を爬虫類と仮定し(後述の議論参照), 爬虫類のみの回帰直線( $\log_{10}M_b = 1.296 \log_{10}A + 0.437$ ,  $R^2 = 0.98$ )から推定すると、巣穴B形成者の推定体重は17.8 gとなった(図5)。

## 議論

### 非動物成構造の可能性

堆積岩には、物理的・化学的過程で巣穴化石に類似の構造が現れることがあり、生痕化石として誤同定を引き起こしてしまうことがある。ここでは根痕root traceと脱水管痕fluid-escape pipeの2つの可能性を検討し、本標本が巣穴化石であることを示す。

根痕はライゾリス(rhizolith)あるいはライゾハロ(rhizohalo)と呼ばれる石灰質コンクリーションとして保存されることがあり(Kraus and Hasiotis, 2006), 筒状, 分岐, 末端方向における径の縮小などの形態で特徴づけられる(Riese *et al.*, 2011)。根痕とは異なり, 巣穴A (CEUM81331) は分岐がなく, 終端で拡大しており, 巣穴Bでも末端方向に径が増大している。したがって本標本が根痕である可能性は極めて低い。

脱水管痕は密な粒子の液状化によって引き起こされ(Lowe, 1975), ユタ州ではジュラ系エントラーダ層(Entrada Formation), カーマル層(Carmel Formation), ペイジ層(Page Formation), ナバホ層(Navajo Formation)で確認されている(Netoff and Shroba, 2001; Netoff, 2002; Huuse *et al.*, 2005; Hasiotis *et al.*, 2007b)。脱水管痕は一般に垂直あるいは準垂直に走り, 筒状の形態で記録され(Riese *et al.*, 2011), 直径は5–7,500 cmと多様である(Netoff, 2002; Hasiotis *et al.*, 2007b)。その垂直構造は本巣穴標本と異なり, 脱水管痕である可能性は強く否定される。

本巣穴化石が炭酸塩として保存されていることから, 本巣穴は地下水面の上昇により, 炭酸塩で充填されて生痕化石として保存された可能性が高い(Gastaldo and Rolerson, 2008)。これは本巣穴が産出したマッセンタット部層が保水性の高い古土壌であったことと整合的

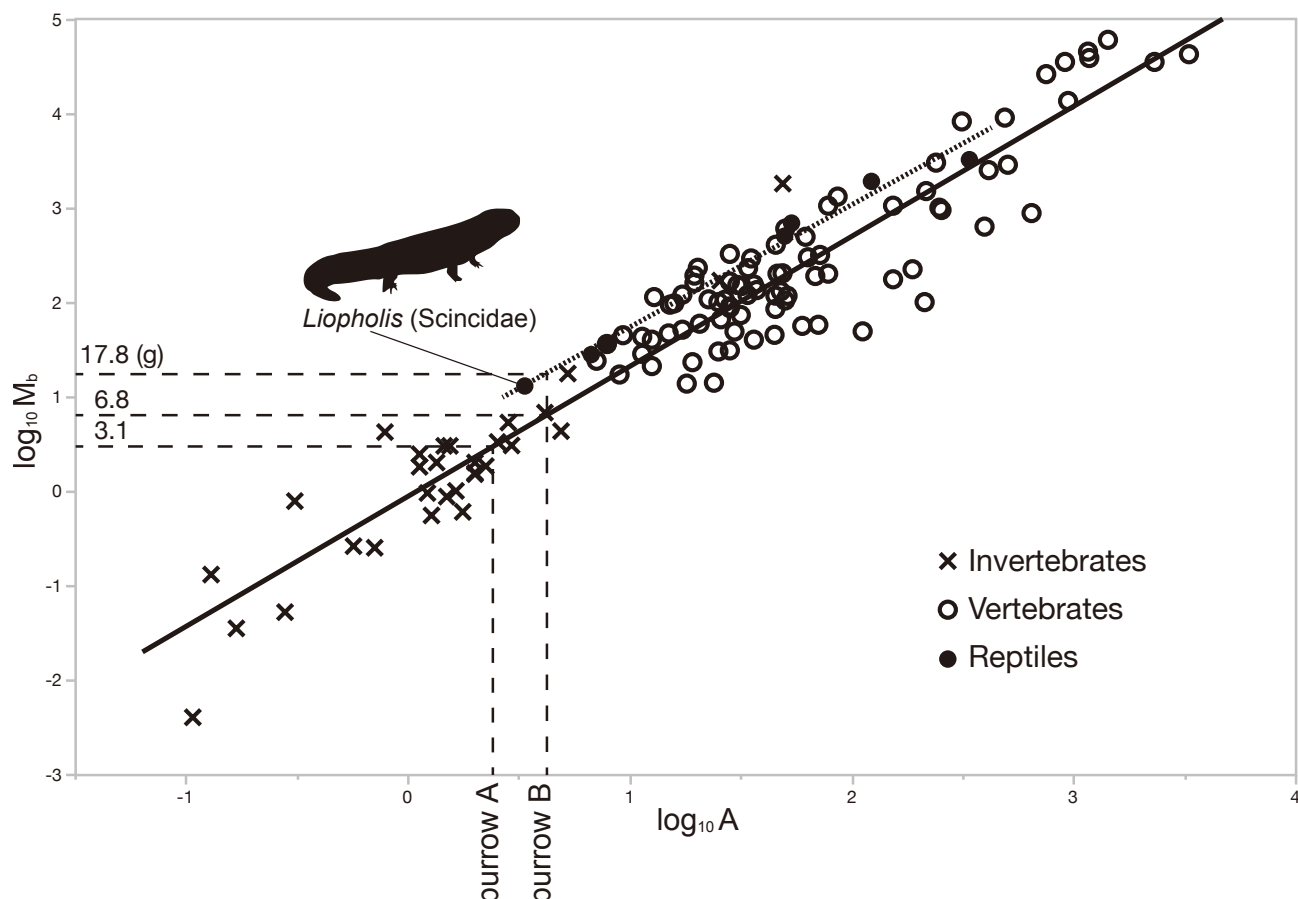


図5. 巣穴A (CEUM81331) と巣穴B (CEUM81332) を現生陸棲動物の巣穴断面積と形成者体重のグラフにプロットした図 (Wu *et al.*, 2015 を改変). ×は無脊椎動物, ○は脊椎動物, ●は爬虫類. 太線は全データの回帰直線 ( $\log_{10}M_b = 1.377 \log_{10}A - 0.03287$ ,  $R^2 = 0.91$ ). 点線は爬虫類のみのデータの回帰直線 ( $\log_{10}M_b = 1.296 \log_{10}A + 0.437$ ,  $R^2 = 0.98$ ).

Fig. 5. Burrow cross-sectional area and body mass of producer in modern terrestrial animals with burrow A (CEUM81331) and burrow B (CEUM81332). Invertebrates (cross), vertebrates (open circle), and reptiles (solid circle) are included. The regression lines represent slopes for all data (solid line,  $\log_{10}M_b = 1.377 \log_{10}A - 0.03287$ ,  $R^2 = 0.91$ ), and for only reptiles (dashed line,  $\log_{10}M_b = 1.296 \log_{10}A + 0.437$ ,  $R^2 = 0.98$ ).

である (Suarez *et al.*, 2012, 2014).

#### 形成者推定

巣穴A (CEUM81331) と巣穴B (CEUM81332) は異なる構造形態だが、共通していくつかの形成者候補種を除外できる。まず両巣穴には、壁を塗り固めた泥が存在せず、斜めに掘られている。したがって、垂直に掘られ、壁際に泥薄層を伴うザリガニの巣穴と考えられている生痕種 *Camborygma* とは異なる (Wroblewski, 2008)。両巣穴の楕円断面も *Camborygma*、現生ザリガニの巣穴と肺魚の巣穴にはない (e.g. Miller, 2001; Hasiotis *et al.*, 2007a)。ミミズトカゲ類 (Amphisbeania) の巣穴は極めて複雑で、多方向のトンネルから成る三次元的網状構造を作るが (Hembree and Hasiotis, 2006; Riese, 2011), 巣穴A (CEUM81331) と巣穴B (CEUM81332) にはその構造はない。以上の巣穴化石は中生代の地層から幅広く報告されているが、本巣穴化石とは形態的に異なる。

巣穴A (CEUM81331) は1本の傾斜したトンネル

に終端のチャンバーが存在する点で、Mioceneの生痕属 *Katarrhedrites* (Hembree and Hasiotis, 2008) と *Katbergia* (Gastardo and Rolerson, 2008) に類似している。*Katarrhedrites* と *Katbergia* は形態的な類似性からシノニムの議論が存在するが (Knaust, 2012), それぞれ異なる生痕形成者が提案されており, *Katarrhedrites atesphatichnus* は中型哺乳類, *Katarrhedrites atyphichnus* は爬虫類あるいは小型哺乳類 (Hembree and Hasiotis, 2008), *Katbergia carltonichnus* はスナモグリ科甲殻類 (Callianasidae) が形成者と考えられている (Gastardo and Rolerson, 2008)。生痕属 *Katarrhedrites* は10–50°に傾斜した準水平トンネル、開放的入口、広がった終端チャンバーで標徴される (Hembree and Hasiotis, 2008)。巣穴Aは *Katarrhedrites* に形態的に類似した点も多いが, *Katarrhedrites* 属の2種とはサイズが明らかに異なっている。巣穴A (トンネル幅22–29 mm) は, *K. atesphatichnus* (600–700 mm幅) より小さく, *K. atyphichnus* (2–5 mm幅) より大きい (Hembree and Hasiotis, 2008)。一方, *Katbergia*



*carltonichnus*は長く、筒状でトンネル壁にラインがなく、非分岐で、11–35°で傾斜し、真っ直ぐあるいはやや蛇行、全体的にS字状で、トンネル壁は1対の擦痕を伴い、約2–3 cmの筒状のトンネルが終端で4–6 cmまで拡がって形成されたチャンバーで特徴づけられる (Gastardo and Rolerson, 2008). しかし、巣穴Aのトンネル表面は滑らかで、哺乳類や甲殻類の巣穴にしばしば見られるような擦痕がなかった。これは *Katbergia carltonichnus* の特徴と一致しない。同時に、巣穴Aが掘削に特化した付属器官などで掘られた可能性を支持しない。巣穴Aの単一の、非分岐で真っ直ぐなトンネル、終端に単一のチャンバーといった特徴の組み合わせは、四足動物が形成したと考えられている巣穴化石 (Storm *et al.*, 2010; Krapovickas *et al.*, 2013) に類似しているが、同定可能な共通の特徴はない。四足動物以外では、これらの特徴は単生ワスプ、サソリ、クモに見られる (Hasiotis, 2003; Hembree *et al.*, 2012; Hembree, 2013; Mikuš and Uchman, 2013; Hils and Hembree, 2015). 単生ワスプはトンネル終端にチャンバーを作り、そこで蛹化するため、その巣穴内部や付近には蛹化石が見られる (Hasiotis, 2003). しかし、単生ワスプの巣穴には、巣穴Aのように60 cmに及ぶ長いトンネル、トンネル進行方向と終端チャンバーの長軸方向が垂直となる構造は見られない。加えて、巣穴Aの周りには、蛹の化石は見つからなかった。現生大型サソリが掘る巣穴は形成者の平たい体型を反映して、極めてトンネル断面が扁平で幅広く、トンネル横縦比も2以上で (Hembree, 2013, 2014), 巣穴Aのトンネル横縦比1.6よりもはるかに大きい。大型クモ類 (e.g. タランチュラ類 Theraphosidae) はチャンバー断面が円形で、巣穴Aの準三角形のチャンバー断面とは異なる (M'rabet *et al.*, 2007; Mikuš and Uchman, 2013; Hembree, 2017). したがって、形成者を決定可能な特徴は巣穴Aにはなかった。巣穴の形態・サイズによる分類学上の特定は困難ではあるが、巣穴A形成者は掘削に特化した付属器官をもたない小型の動物である可能性は高い。

巣穴B (CEUM81332) に見られる三角形の膨らみ (ディボット) はおそらく掘削者の頭の痕跡で、同様の形態は地中生のトカゲ科 (Scincidae) タテスジマブヤ (*Mabuya multifasciata*) の巣穴 (Catena and Hembree, 2014), 地中生ヘビのナイルスボア *Eryx colubrinus* の巣穴でも見られる (Hembree and Hasiotis, 2007). トカゲ科は頭部と体部の横うねりによって周辺の堆積物を押しのけて巣穴を拡張する (Catena and Hembree, 2014). そのためかトンネルの横縦比がトカゲ科ではおよそ1.5で (Catena and Hembree, 2014), クロイグアナ (*Ctenosaura similis*) でも約1.6と通路が幅広くなっていることを示す (Burger and Gochfeld, 1991). 巣穴Bでもトンネルの横縦比は1.35–3.75と幅広い。巣穴Bの高い横縦比は垂直なシャフトにも見られることから、上下方向の圧密によ

る変形ではなく、巣穴B本来の特徴と考えられる。したがって、擦痕がなかった結果と併せて、巣穴Bは動物の頭部や体全体のくねり運動による掘削で形成された可能性が高い。これは巣穴Bのトンネル高の最大・最小値の差が小さい (0.2 cm) のに対して、トンネル幅はこの差が大きい (4.8 cm) こととも整合的である。巣穴Bで見られるようなトンネル途中で拡張されたチャンバーは、方向転換を行う場所としてトカゲ科 (Wu *et al.*, 2015), サソリ類 (Hembree *et al.*, 2012; Hembree, 2013), ヤスデ類 (Hembree, 2009) の巣穴でも見られる。またトカゲ科は巣穴の途中で、体を横に曲げC字状になり、吻先と尾先を巣穴入口に向けて休息することがある (Wu *et al.*, 2015). 事実、巣穴Bでもチャンバー1, 2, 4の幅はトンネル最小幅の2.0–2.8倍広く、掘削者が巣穴で体を曲げることや、方向転換することは不可能ではない。現生のトカゲ科の巣穴は比較的真っ直ぐで、水平面から15–30°傾斜し、平らあるいは凸型の上底面で構成される (Hasiotis and Bourke, 2006; Catena and Hembree, 2014). 巣穴Bの断面積は4.2 cm<sup>2</sup>, そこから推定される巣穴B形成者の体重は陸棲生物の巣穴データ全てを用いた回帰直線では6.8 g, 爬虫類の巣穴データのみを用いた回帰直線では17.8 gで、デザートスキング (*Liopholis inornata*) の巣穴断面積3.8 cm<sup>2</sup>, 形成者体重12.9 gと近似しており (Wu *et al.*, 2015), 巣穴Bがトカゲ科の巣穴であるという推定はサイズの観点からも矛盾しない (図5)。

巣穴断面積による体重推定値は両形成者とも小型の形成者であることと、巣穴Bの形成者が巣穴Aの形成者よりも大きい可能性を支持している。現生生物の同種でも成長段階や環境によって異なるサイズや構造の巣穴を形成することはあるものの (e.g. サバクイグアナ *Dipsosaurus*, Norris, 1953), 本巣穴標本同士の構造形態と形成者推定体重の差異は大きく、形成者の種の違いを反映している可能性が高い。

まとめると、巣穴Aは小型動物によって形成されたと考えられる。巣穴Bの形態は擦痕の欠如、ディボットや独立していないチャンバー、緩やかな傾斜、比較的真っ直ぐな巣穴が現生トカゲ科の巣穴に非常に類似している。

### 白亜紀中期の地中動物相

本研究で得られた巣穴2標本はシダー・マウンテン層マッセンタッチット部層における巣穴形成動物として小型動物2種の存在を示唆した。本標本2つの保存する巣穴最上部の位置は16 cm異なり、互いに巣穴経路への影響は見られない。巣穴A (CEUM81331) と巣穴B (CEUM81332) の形成タイミング、同・異時性は不明である。本研究の巣穴標本は、体化石では分からなかった、同層における地中生動物の初報告になる。また巣穴Aは形成者に関する詳細な推定は困難であったが、巣穴Bは現生トカゲ科の巣穴に類似していることが見出され

た。現生トカゲ科タテジマブヤ *Mabuya multifasciata* の巣穴は、最長14日間の飼育実験下では、土壌中の湿度が高ければ、複雑性の高い巣穴を作ることが示されており (Catena and Hembree, 2014)、複雑な巣穴Bの構造と湿潤なマッセンタッチット部層の古環境とは整合的である。

巣穴Bのような幾つかの分岐、ディボットや独立していないチャンバーを持った巣穴化石は少なくとも中生代の地層では確認されていない。多くのトカゲ科は短縮した四肢をもち、地中生活に適応し、現生有鱗類の中でももっとも繁栄したグループの1つである (Zug *et al.*, 2001)。北米最古のトカゲ上科 (Scincoidea) の確かな体化石記録は上部ジュラ系モリソン層産の *Paramacellodus* で、*Paramacellodidae* は下部白亜系 (Aptian-Albian) アントラーズ層 (Antlers Formation) とクローバリー層 (Cloverly Formation) でも発見されているが (Nydam, 2013)、これらの体化石は部分的で、これらの種の掘削機能は不明である。本研究によるトカゲ科に類似した巣穴Bの発見はトカゲ上科の化石記録と整合的である。

巣穴には温度調整、捕食者からのシェルター、摂食、繁殖などの機能があり、これらのうち複数の機能を兼ねることも多い。巣穴A (CEUM81331) は、分岐などの複雑な構造はほとんど見られない点で、冬眠や夏眠を行う現生動物の巣穴に類似しており、一時的な使用目的だったと考察される。しかしながら、マッセンタッチット部層堆積時の湿潤な気候、保水性の高い土壌であった古環境を鑑みると、巣穴Aが巣穴形成者の環境に対するシェルターとは考え難い。したがって巣穴Aは捕食者からのシェルターとして単独で利用したか、繁殖や子育てなどの短期間の使用目的だった可能性が考えられる。哺乳類では、定常的に使用される巣穴は一時的に使用される巣穴よりも出入り口の多さや分岐の多さ等の複雑性が高いが (Vleck, 1981; Reichman and Smith, 1990; Groenewald *et al.*, 2001)、クモでは巣穴Aのような単純で、終端チャンバーのみを持つトンネルも定常的に使用される (e.g. *Geolycosa*, Marshall, 1995)。したがって、巣穴Aがその形成者に一時的か定常的に使用されたかは不明である。また、グリーンイグアナ *Iguana iguana* の巣穴には、複数のチャンバーが存在し、各メス個体の個室になっているが (Rand and Dugan, 1983)、巣穴Aには単一のチャンバーしかないため、巣穴Aの形成種が群生であった可能性は低い。加えて、巣穴Aの単一の入口、非分岐、真っ直ぐなトンネルといった単純性も、巣穴A形成者が単生であった可能性を支持する (Hasiotis, 2003)。巣穴B (CEUM81332) も古環境と巣穴の複雑性から、冬眠・夏眠用といった機能はやはり考え難い。群生のグリーンイグアナ *Iguana iguana* では各チャンバーが各メス個体の個室になっているが (Rand and Dugan, 1983)、巣穴Bには個別チャンバーはない。また、群生の巣穴形成者 (e.g. グリーンイグアナ, Rand and Dugan, 1983) は、巣穴に複

数の出入り口を設けているのに対し (Kinlaw, 1999)、巣穴Bの入口は一つである。したがって、巣穴Bの形成種は群生ではなく、単生であった可能性が高い (Hasiotis, 2003)。また、多くの肉食・雑食性哺乳類が一時的な用途で巣穴を形成する場合、巣穴は短く、単純で、巣穴入口のすぐ近くで単一の終端チャンバーが作られる一方で、地中生の哺乳類・爬虫類では、巣穴は長く、複雑な構造になる (Rand and Dugan, 1983; Butler, 1995)。巣穴Bは長いトンネル (100 cm長) に入口から離れた複数のチャンバーで構成された、複雑な構造の巣穴を形成する。したがって、巣穴Bは一時的ではなく、定常的に利用されていたと推察される。よって、単一の出入口、長いトンネル、入口から離れた複数の非個別チャンバーを持つ巣穴Bは、初期のトカゲ形類と推察される有鱗類が地中生で単生であったことを示唆している。

掘削性を判断できないものの、シダー・マウンテン層からは有鱗類や哺乳類の部分的な骨化石が発見されており、これらの動物は本研究で推定された形成者と整合的である (Cifelli, 1999; Nydam, 2002; Nydam and Cifelli, 2002)。シダー・マウンテン層では恐竜類などの大型陸生生物の体化石 (Carpenter, 2006; Kirkland *et al.*, 2016) と鳥類の足跡化石 (Lockley *et al.*, 2015) なども発見されており、小型な巣穴形成者の捕食者だった可能性がある。シダー・マウンテン層は体化石のみならず、巣穴化石などの生痕化石によっても北米の白亜紀前期の陸上生物相を保存している。

サイズは異なるが、本研究の巣穴Aのような、下斜めにまっすぐ掘られたトンネルに単一の終端チャンバーが存在する構造は、アメリカ・コロラド州に露出するMioceneのパウニー・クリーク層 (Pawnee Creek Formation) 産の *Katarrhedorites* に類似するが (Hembree and Hasiotis, 2008)、北米の中生代陸成層からは報告されていない。巣穴Bのようなトカゲ科の巣穴に類似した巣穴化石も、これまでに報告されたことはない。本巣穴化石2標本は、チンリ層、下部ジュラ系ナバホ砂岩層、中部ジュラ系エントラーダ砂岩層、上部ジュラ系モリソン層、上部白亜系ワヤン層、上部白亜系ブラックリーフ層から産出している脊椎動物のものと考えられている巣穴化石とは、形態が一致しない (Hasiotis, 2004; Hasiotis *et al.*, 2004; Loope, 2006; Varricchio *et al.*, 2007; Loope, 2008; Riese *et al.*, 2011; Raisanen and Hasiotis, 2018; Fischer and Hasiotis, 2018; Krumenacker *et al.*, 2019)。本研究の巣穴化石は、北米の中生代の化石記録として未知の形態であり、地中動物相に新しい掘削方法・形成種が出現したことを示唆している。



## まとめ

本研究は北米の白亜系陸成層から初めて小型脊椎動物の巣穴化石を報告した。またシダー・マウンテン層からは初めての巣穴化石の報告となった。また、トカゲ科の巣穴に類似した巣穴化石として本研究が初めての報告になる。この発見は有鱗類の体化石記録とも整合的であった。今後も生痕化石研究の増加によって過去の地中生態系の変遷が解明されると期待される。

## 謝辞

本稿を掲載するにあたり、「化石」編集委員長である上松佐知子氏（筑波大学）、査読者である匿名査読者1名と久保泰氏（東京大学総合研究博物館）より適切な助言を頂き、原稿が大きく改善された。ユタ州におけるフィールド調査は土地管理局 Bureau of Land Management の許可・協力 (ID. UT-Ex-04-006) で行われた。小林快次氏（北海道大学総合博物館）、石田裕也氏にはフィールドワークでご助力頂いた。本研究は北海道大学フロンティア奨学金の助成を受け行われた。

## 文献

Alonso-Zarza, A. M., 2003. Palaeoenvironmental significance of palustrine carbonates and calcrites in the geological record. *Earth-Science Reviews*, **60**, 261–298.

Britt, B. B., Eberth, D. A., Scheetz, R. D., Greenhalgh, B. W. and Stadtman, K. L., 2009. Taphonomy of debris-flow hosted dinosaur bonebeds at Dalton Wells, Utah (Lower Cretaceous, Cedar Mountain Formation, USA). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **280**, 1–22.

Burger, J. and Gochfeld, M., 1991. Burrow site selection by black iguana (*Ctenosaura similis*) at Palo Verde, Costa Rica. *Journal of Herpetology*, **25**, 430–435.

Butler, D. R., 1995. *Zoogeomorphology: animals as geomorphic agents*. 232p., Cambridge University Press, Cambridge.

Carpenter, K., 2006. Assessing dinosaur faunal turnover in the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous) of eastern Utah, USA. In Barrett, P. B. and Evans, S. E., eds., *Ninth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota*. London: The Natural History Museum, 21–25.

Catena, A. M. and Hembree, D. I., 2014. Biogenic Structures of Burrowing Skinks: Neoichnology of *Mabuya multifasciata* (Squamata: Scincidae). In Hembree, D. I., Platt, B. F. and Smith, J. J., eds., *Experimental Approaches to Understanding Fossil Organisms: Lessons from the Living*, 343–369. Springer, Netherlands.

Cifelli, R. L., 1999. Therian teeth of unusual design from the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) Cedar Mountain Formation of Utah. *Journal of Mammalian Evolution*, **6**, 247–270.

Evans, S. E., 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Reviews*, **78**, 513–551.

Fischer, S. J. and Hasiotis, S. T., 2018. Ichnofossil assemblages and palaeosols of the Upper Triassic Chinle Formation, south-eastern Utah (USA): Implications for depositional controls and palaeoclimate. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, **88**,

127–162.

Gastaldo, R. A. and Rolerson, M. W., 2008. *Katbergia* gen. nov., a new trace fossil from Upper Permian and Lower Triassic rocks of the Karoo Basin: implications for palaeoenvironmental conditions at the P/Tr extinction event. *Palaeontology*, **51**, 215–229.

Groenewald, G. H., Welman, J. and MacEachern, J. A., 2001. Vertebrate burrow complexes from the Early Triassic *Cynognathus* Zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. *Palaaios*, **16**, 148–160.

Hasiotis, S. T., 2003. Complex ichnofossils of solitary and social soil organisms: understanding their evolution and roles in terrestrial paleoecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **192**, 259–320.

Hasiotis, S. T., 2004. Reconnaissance of Upper Jurassic Morrison Formation ichnofossils, Rocky Mountain Region, USA: paleoenvironmental, stratigraphic, and paleoclimatic significance of terrestrial and freshwater ichnocoenoses. *Sedimentary Geology*, **167**, 177–268.

Hasiotis, S. T. and Bourke, M. C., 2006. Continental trace fossils and museum exhibits: displaying organism behaviour frozen in time. *The Geological Curator*, **8**, 211–226.

Hasiotis, S. T., Odier, G., Rasmussen, D. and McCormick, T., 2007a. Preliminary report on new vertebrate burrow localities in the Lower Jurassic Navajo Sandstone, Moab area, southeastern Utah: architectural and surficial burrow morphologies indicative of mammals or therapsids, and social behavior. *Geological Society of America, North-Central–South-Central Section Meeting, Lawrence, Kansas*, **39**, 74.

Hasiotis, S. T., Platt, B. F., Hembree, D. I. and Everhart, M. J., 2007b. The trace-fossil record of vertebrates. In Miller, W. III., ed., *Trace Fossils*, 196–218. Elsevier, Amsterdam.

Hasiotis, S. T., Wellner, R. W., Martin, A. J. and Demko, T. M., 2004. Vertebrate burrows from Triassic and Jurassic continental deposits of North America and Antarctica: their paleoenvironmental and paleoecological significance. *Ichnos*, **11**, 103–124.

Hembree, D. I., 2009. Neoichnology of burrowing millipedes: Linking modern burrow morphology, organism behavior, and sediment properties to interpret continental ichnofossils. *Palaaios*, **24**, 425–439.

Hembree, D. I., 2013. Neoichnology of the whip scorpion *Mastigoproctus giganteus*: complex burrows of predatory terrestrial arthropods. *Palaaios*, **28**, 141–162.

Hembree, D. I., 2014. Large complex burrows of terrestrial invertebrates: neoichnology of *Pandinus imperator* (Scorpiones: Scorpionidae). In Hembree, D. I., Platt, B. F. and Smith, J. J., eds., *Experimental Approaches to Understanding Fossil Organisms: Lessons from the Living*, 229–263. Springer, Netherlands.

Hembree, D. I., 2017. Neoichnology of tarantulas (Araneae: Theraphosidae): criteria for recognizing spider burrows in the fossil record. *Palaeontologia Electronica*, **20**, 1–30.

Hembree, D. I. and Hasiotis, S. T., 2006. The identification and interpretation of reptile ichnofossils in paleosols through modern studies. *Journal of Sedimentary Research*, **76**, 575–588.

Hembree, D. I. and Hasiotis, S. T., 2007. Biogenic structures produced by sand-swimming snakes: a modern analog for interpreting continental ichnofossils. *Journal of Sedimentary Research*, **77**, 389–397.

Hembree, D. I. and Hasiotis, S. T., 2008. Miocene vertebrate and invertebrate burrows defining compound paleosols in the Pawnee Creek Formation, Colorado, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **270**, 349–365.

Hembree, D. I., Johnson, L. M. and Tenwalde, R. W., 2012. Neoichnology of the desert scorpion *Hadrurus arizonensis*: burrows to biogenic cross lamination. *Palaeontologia Electronica*, **15**, 34.

- Hils, J. M. and Hembree, D. I., 2015. Neoichnology of the burrowing spiders *Gorgyrella inermis* (Mygalomorphae: Idiopidae) and *Hogna lenta* (Araneomorphae: Lycosidae). *Palaeontologia Electronica*, **18**, 1–62.
- Husse, M., Shouder, S. J., Netoff, D. I. and Cartwright, J., 2005. Giant sandstone pipes record basin-scale liquefaction of buried dune sands in the Middle Jurassic of SE Utah. *Terra Nova*, **17**, 80–85.
- Kinlaw, A. L., 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments*, **41**, 127–145.
- Kirkland, J. I., Cifelli, R. L., Britt, B. B., Burge, D. L., DeCourten, F. L., Eaton, J. G., Parrish, J. M. and Gillette, D. D., 1999. Distribution of vertebrate faunas in the Cedar Mountain Formation, east-central Utah. In Gillette, D. D., ed., *Vertebrate paleontology in Utah*, 201–217. Utah Geological Survey Miscellaneous Publications.
- Kirkland, J. I., Suarez, M., Suarez, C. and Hunt-Foster, R., 2016. The Lower Cretaceous in east-central Utah – the Cedar Mountain Formation and its bounding strata. *Geology of the Intermountain West*, **3**, 101–228.
- Knaust, D., 2012. Trace-fossil systematics. In Knaust, D. and Bromley, R. G., eds., *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments, Developments in Sedimentology*, **64**, 79–101. Elsevier.
- Krapovickas, V., Mancuso, A. C., Marsicano, C. A., Domnanovich, N. S. and Schultz, C. L., 2013. Large tetrapod burrows from the Middle Triassic of Argentina: a behavioural adaptation to seasonal semi-arid climate? *Lethaia*, **46**, 154–169.
- Kraus, M. J. and Hasiotis, S. T., 2006. Significance of different modes of rhizolith preservation to interpreting paleoenvironmental and paleohydrologic settings: examples from Paleogene paleosols, Bighorn Basin, Wyoming, USA. *Journal of Sedimentary Research*, **76**, 633–646.
- Krumenacker, L. J., Varricchio, D. J., Wilson, J. P., Martin, A. and Ferguson, A., 2019. Taphonomy of and new burrows from *Oryctodromeus cubicularis*, a burrowing neornithischian dinosaur, from the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) of Idaho and Montana, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **530**, 300–311.
- Luo, Z. X. and Wible, J. R., 2005. A Late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification. *Science*, **308**, 103–107.
- Lockley, M. G., Buckley, L. G., Foster, J. R., Kirkland, J. I. and DeBlieux, D. D., 2015. First report of bird tracks (*Aquatilavipes*) from the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), eastern Utah. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **420**, 150–162.
- Loope, D. B., 2006. Burrows dug by large vertebrates into rain-moistened Middle Jurassic sand dunes. *The Journal of Geology*, **114**, 753–762.
- Loope, D. B., 2008. Life beneath the surfaces of active Jurassic dunes: burrows from the Entrada Sandstone of south-central Utah. *Palaios*, **23**, 411–419.
- Lowe, D.R., 1975. Water escape structures in coarse-grained sediments. *Sedimentology*, **22**, 157–204.
- Ludvigson, G. A., González, L. A., Fowle, D. A., Roberts, J. A., Driese, S. G., Villarreal, M. A., Smith, J. J. and Suarez, M. B., 2013. Paleoclimatic applications and modern process studies of pedogenic siderite. In Driese, S. G. and Nordt, L. C., eds., *New Frontiers in Paleopedology and Terrestrial Paleoclimatology*, **104**, 79–87. SEPM (Society for Sedimentary Geology), Tulsa.
- Ludvigson, G. A., Joeckel, R. M., Gonzalez, L. A., Gulbranson, E. L., Rasbury, E. T., Hunt, G. J., Kirkland, J. I. and Madsen, S., 2010. Correlation of Aptian-Albian carbon isotope excursions in continental strata of the Cretaceous foreland basin, eastern Utah, USA. *Journal of Sedimentary Research*, **80**, 955–974.
- Ludvigson, G. A., Joeckel, R. M., Murphy, L. R., Stockli, D. F., Gonzalez, L. A., Suarez, C. A., Kirkland, J. I. and Al-Suwaidi, A., 2015. The emerging terrestrial record of Aptian-Albian global change. *Cretaceous Research*, **56**, 1–24.
- Marshall, S. D., 1995. Natural history, activity patterns, and relocation rates of a burrowing wolf spider: *Geolycosa xera archboldi* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, **23**, 65–70.
- Martill, D. M., Tischlinger, H. and Longrich, N. R., 2015. A four-legged snake from the Early Cretaceous of Gondwana. *Science*, **349**, 416–419.
- Martin, A. J., 2009. Dinosaur burrows in the Otway Group (Albian) of Victoria, Australia, and their relation to Cretaceous polar environments. *Cretaceous Research*, **30**, 1223–1237.
- Meadows, P. S. and Meadows, A., 1991. *Environmental impact of burrowing animals and animal burrows*. 368p., The Zoological Society of London by Clarendon Press, Oxford.
- Mikuš, P. and Uchman, A., 2013. Beetle burrows with a terminal chamber: a contribution to the knowledge of the trace fossil *Macanopsis* in continental sediments. *Palaios*, **28**, 403–413.
- Miller, W. III., 2001. *Thalassinoides-Phycodes* compound burrow systems in Paleocene deep-water limestone, Southern Alps of Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **170**, 149–156.
- M'rabet, S. M., Hénaut, Y., Sepúlveda, A., Rojo, R., Calmé, S. and Geissen, V., 2007. Soil preference and burrow structure of an endangered tarantula, *Brachypelma vagans* (Mygalomorphae: Theraphosidae). *Journal of Natural History*, **41**, 1025–1033.
- Netoff, D., 2002. Seismogenically induced fluidization of Jurassic erg sands, south-central Utah. *Sedimentology*, **49**, 65–80.
- Netoff, D. I. and Shroba, R. R., 2001. Conical sandstone landforms cored with clastic pipes in Glen Canyon National Recreation Area, southeastern Utah. *Geomorphology*, **39**, 99–110.
- Nevo, E., 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 269–308.
- Norris, K. S., 1953. The ecology of the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. *Ecology*, **34**, 265–287.
- Nydam, R. L., 2002. Lizards of the Mussentuchit Local Fauna (Albian–Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 645–660.
- Nydam, R. L., 2013. Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **93**, 535–565.
- Nydam, R. L. and Cifelli, R. L., 2002. A new teiid lizard from the Cedar Mountain Formation (Albian–Cenomanian boundary) of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 276–285.
- Rand, A. S. and Dugan, B., 1983. Structure of complex iguana nests. *Copeia*, **1983**, 705–711.
- Raisanen, D. C. and Hasiotis, S. T., 2018. New ichnotaxa of vertebrate burrows from the salt wash member, Upper Jurassic Morrison Formation, south-eastern Utah (USA). *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, **88**, 181–202.
- Reichman, O. J. and Smith, S. C., 1990. Burrows and burrowing behavior by mammals. *Current Mammalogy*, **2**, 197–244.
- Riese, D., 2011. Synapsid Burrows in the Lower Jurassic Navajo Sandstone, Utah. Master's Thesis. 203p., University of Kansas, Lawrence Kansas.
- Riese, D. J., Hasiotis, S. T. and Odier, G. P., 2011. Synapsid burrows and associated trace fossils in the Lower Jurassic Navajo Sandstone, southeastern Utah, USA, indicates a diverse community living in a wet desert ecosystem. *Journal of Sedimentary Research*, **81**, 299–325.
- Romer, A. S. and Olson E. C., 1954. Aestivation in Permian lungfish. *Breviora. Museum of Comparative Zoology*, **30**, 1–8.
- Storm, L., Needle, M. D., Smith, C. J., Fillmore, D. L., Szajna,

- M., Simpson, E. L. and Lucas, S. G., 2010. Large vertebrate burrow from the Upper Mississippian Mauch Chunk Formation, eastern Pennsylvania, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **298**, 341–347.
- Suarez, C. A., González, L. A., Ludvigson, G. A., Cifelli, R. L. and Tremain, E., 2012. Water utilization of the Cretaceous Mussentuchit Member local vertebrate fauna, Cedar Mountain Formation, Utah, USA: using oxygen isotopic composition of phosphate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **313**, 78–92.
- Suarez, C. A., Gonzalez, L. A., Ludvigson, G. A., Kirkland, J. I., Cifelli, R. L. and Kohn, M. J., 2014. Multi-taxa isotopic investigation of paleohydrology in the Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation, Eastern Utah, USA: deciphering effects of the Nevadaplano Plateau on regional climate. *Journal of Sedimentary Research*, **84**, 975–987.
- Varricchio, D. J., Martin, A. J. and Katsura, Y., 2007. First trace and body fossil evidence of a burrowing, denning dinosaur. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, **274**, 1361–1368.
- Vleck, D., 1979. The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiological Zoology*, **52**, 122–136.
- Vleck, D., 1981. Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae*. *Oecologia*, **49**, 391–396.
- Voorhies, M. R., 1975. A new genus and species of fossil kangaroo rat and its burrow. *Journal of Mammalogy*, **56**, 160–176.
- Wroblewski, A. F. J., 2008. Paleoenvironmental significance of Cretaceous and Paleocene *Psilonichnus* in southern Wyoming. *Palaios*, **23**, 370–379.
- Wu, N. C., Alton, L. A., Clemente, C. J., Kearney, M. R. and White, C. R., 2015. Morphology and burrowing energetics of semi-fossorial skinks (*Liopholis* spp.). *Journal of Experimental Biology*, **218**, 2416–2426.
- Zug, G. R., Vitt L. J. and Caldwell J. P., 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles, 2nd edition*. 644p., Academic Press, London.
- 吉田純輝は研究計画の立案と野外調査，原稿作成を担当，ケネス・カーペンターは計画立案，野外調査，原稿作成を担当した。
- (2020年4月2日受付，2020年5月10日受理)

