

三畳紀の恐竜型類における植物食と二足歩行の進化

久保 泰

福井県立恐竜博物館
福井県勝山市村岡町寺尾51-11

要 旨

三畳紀の恐竜型類は2000年以降に多くの新種が記載され、恐竜型類の分布域も生息年代も従来考えられていたよりもはるかに幅広いことが分かってきた。特に恐竜と最も近い姉妹群をなすと現在考えられているシレサウルス類のシレサウルスは四足歩行の植物食動物であり、肉食で二足歩行という今までの恐竜の祖先像とは大きく異なる。このため、恐竜の共通祖先の姿勢や食性がどのようなものであるかは不明確になっている。本研究では祖先状態復元の手法を用いて恐竜型類の中で植物食と四足歩行がどのように進化してきたのかを調べた。その結果、四足歩行はシレサウルスの間でのみ進化した可能性が高いことが分かった。一方で植物食への進化は恐竜型類の中では非常に起きやすく、最尤法による祖先状態推定を用いた場合は恐竜の共通祖先が植物食であった可能性は60%以上で、肉食であった可能性よりも高かった。しかしながら、恐竜の祖先の食性を決めるためにはより多くの恐竜型類の化石の発見が必要だと考えられる。

キーワード：恐竜型類, 三畳紀, 二足歩行, 四足歩行, 植物食, 肉食

KUBO, Tai (2011) Evolution of bipedality and herbivory among Triassic dinosauromorphs. Mem. Fukui Pref. Dinosaur Mus. 10 : 55-62.

Discoveries of Triassic non-dinosaur dinosauromorphs since 2000 revealed that they were more widely spread chronologically and geographically than previously thought. A member of silesaurids, the sister clade of dinosaurs, *Silesaurus* was a quadrupedal and herbivorous animal that differs considerably from the condition previously assumed for the ancestor of dinosaurs that are bipedal and carnivorous. Currently, stance and diet of the common ancestor of dinosaurs are not clear. To redeem this situation, Ancestral State Reconstruction methods were conducted to infer how quadrupedality and herbivory were evolved among dinosauromorphs. The results of analyses indicate that quadrupedal stance evolved only among silesaurids. Herbivorous diet was readily evolved from carnivorous diet among Dinosauromorpha and the ancestral state reconstruction using likelihood methods indicated that the possibility of the common ancestor of dinosaurs being herbivore is more than 60%.

はじめに

恐竜を含まない恐竜型類 (Dinosauromorpha) は、21世紀に入るまではアルゼンチンの三畳紀中期のチャナレス層のみから知られており、分布範囲が狭く生息年代も非常に短く、恐竜と入れ替わるように絶滅した分類群だと考えられていた。しかし、近年の一連の発見により恐竜型類は汎

世界的に分布し、その生息年代も三畳紀中期から三畳紀後期までであり、三畳紀後期には恐竜類とも共存していたことが分かってきた (Irmis et al., 2007a)。また、近年になって発見された、恐竜に最も近縁な姉妹群と考えられているシレサウルス類には四足歩行で植物食の仲間が含まれており、従来の恐竜の祖先が肉食で二足歩行であるという考えは確実とは言えない状況になっている (Langer et al., 2010)。そこでこの論文では、まず恐竜型類に含まれるタクサにはどのようなものがあるのかについて概説し、近年の発見によって得られた知見について述べる。その後、恐竜型類の分岐図に基づいた最節約法と最尤法による祖先状態復元を行い、二足歩行や植物食が恐竜型類の中でどのように進化したのかについての推測を行う。

2011年6月3日受付, 2011年9月3日受理.
Fukui Prefectural Dinosaur Museum
51-11, Terao, Muroko, Katsuyama, Fukui 911-8601, Japan
Phone : +81-779-88-0001, Fax : +81-779-88-8710
E-mail : t-kubo@dinosaur.pref.fukui.jp
(*を半角@に変えてご入力ください)

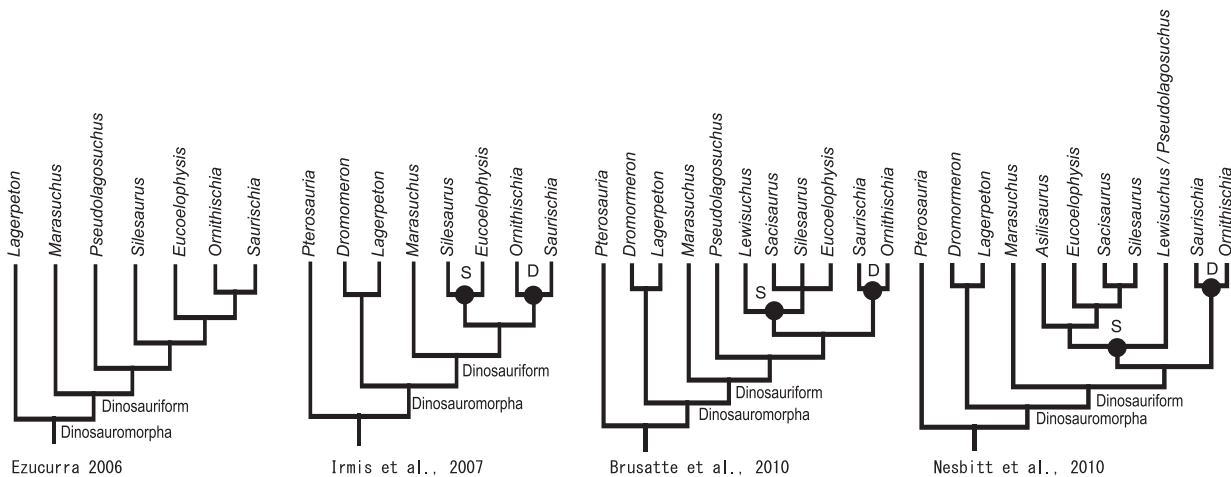


Figure 1. Cladograms of Dinosauromorpha. S represents the basal node for silesaurids and D represents that of dinosaurs.

恐竜型類に含まれるタクサ

恐竜型類 (Dinosauromorpha) はBenton (1985) によって主竜類 (Archosauria) から Erythrosuchidae, Euparkeriidae, Proterochampsidae を除いた Neoarchosauria を Suchia と共に二分する分類群であり, ornithosuchids, dinosaurs, birds を含む分類群として提唱された。分岐分析に基づいた恐竜型類の最初の定義は Sereno (1991) によってなされ, 主竜類の中でワニよりも鳥類に近縁な分類群 (Ornithodira) のうち, 翼竜よりも恐竜に近縁なものとして定義された。これは Benton (1985) の定義から ornithosuchids を除き, 恐竜以外に *Lagerpeton*, *Pseudolagosuchus*, 現在では無効名となっている *Lagosuchus* を含んだ分類群だった。Sereno (1991) の後には以下に述べるように多くの恐竜型類の新たなタクサが記載されたが, “翼竜よりも恐竜に近縁な分類群” という恐竜型類の定義に変更は加えられていない (e.g., Brusatte et al., 2010; Nesbitt et al., 2010)。

21世紀になるまで知られていた恐竜以外の恐竜型類は, 全てアルゼンチンの三疊紀中期のチャナレス層から発見されたものであり *Lagerpeton chanarensis*, *Lagosuchus talampayaensis*, *Marasuchus lilloensis*, *Lewisuchus admixtus*, *Pseudolagosuchus major* の5属である。このうち *Lagosuchus talampayaensis* は, Sereno and Arcucci (1994) で無効名とされ, また同属異種であった *Lagosuchus lilloensis* が *Marasuchus lilloensis* とされた。これらの4属以外で確実に恐竜型類と考えられているタクサは全てこの10年で新たに記載されたかあるいは再記載によって恐竜型類であると認識されたものである。恐竜型類の各タクサの概説をするには, タクサ間の系統関係を見ながら説明をした方が分かりやすいので, Nesbitt et al. (2010) の分岐図 (Fig. 1) に則り基盤的なものから派生的なものへと説明していく。

1. 基盤的な恐竜型類

Lagerpeton と *Dromomeron* は最も基盤的な恐竜型類のクレードをなす。*Lagerpeton* は三疊紀中期のチャナレス層からみつかかり, 後肢, 骨盤, 仙椎及び一部の胴椎と尾椎に基づいて記載された小型の恐竜型類である (Sereno and Arcucci, 1993)。前方を向いた胴椎の神経棘や中足骨の中で第四中足骨が最も長いなどの他の恐竜型類にはない特徴が見られ, 恐竜型類の中で最も基盤的な動物とされている (Irmis et al., 2007a)。2007年には北米の三疊紀後期 Norian のチンリー層から, 後肢の骨に基づいて *Dromomeron romeri* が記載された。*Dromomeron* は距骨の後面に隆起があることやフック状の大腿骨頭などの派生形質を *Lagerpeton* と共有し, *Lagerpeton* 以外としては初めて見つかった非恐竜形類—恐竜型類 (non-dinosauriform Dinosauromorpha) である。*Dromomeron* はおそらく *Eucoelophysis* と考えられる恐竜形類や獣脚類恐竜と共産し, Norianの北米では恐竜型類と恐竜が共存していたことを明らかにした。南米の三疊紀中期から後期の初期までのみ生息していたと考えられていた (非恐竜形類の) 恐竜型類の分布と生息域はこの発見によって大きく広がった。

Marasuchus はチャナレス層から体骨格の大部分と頭骨の一部が見つかっており小型の二足歩行の捕食者であったと考えられている。腸骨と恥骨の間の寛骨臼部分が繋がっていないことや脛骨の遠位部の後側方の張り出しなどの恐竜類との共有派生形質を有し, 恐竜類と共に恐竜形類 (Dinosauriformes) を成すとされた (Sereno and Arcucci, 1994)。*Silesaurus* が見つかるまでは最も恐竜に近い恐竜型類だと考えられていたが, 近年の分岐分析では恐竜とシレサウルス類がなすクレードの姉妹群として基盤的な恐竜形類に位置づけられている。

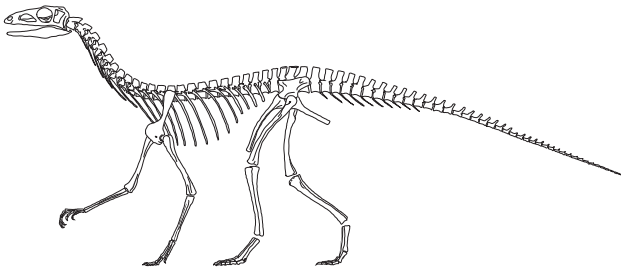


Figure 2. Restoration of complete skeleton of *Silesaurus opolensis* in quadrupedal stance (Modified from Dzik, 2003).

2. シレサウルス類

シレサウルス類 (Silesauridae) は長い首、長い前肢、さらには *Lewisuchus* を除くとクチバシ状の歯骨、三角形の歯冠にくびれた歯根を持つ歯など、従来恐竜に近縁な動物からは予想されなかった特徴を持つ。しかし、外翼状骨の腹側面の窪み、細長い頸肋骨、長い恥骨、脛骨の遠位の後側方への稜状のでっぱり、腓骨の近位の前方の尖った張り出し、腓骨の遠位が側面からみて左右対称であること、遠位面が前後方向に伸長した短い第V中足骨、中足骨のII, III, IV指の幅がI指やV指よりも太くなることなどの派生形質を恐竜類と共有し、恐竜に最も近縁な姉妹群であると考えられている。

最初に発見されたシレサウルス類である *Lewisuchus* は、チャナレス層から発見された部分的な頭骨と前部の体骨格により記載された (Romer, 1972)。頸椎が長い等の特徴を持つが、長い間主竜類の中での分類は明らかでなかった。上顎骨には肉食の主竜類に典型的な鋭く薄い歯を持つ。 *Pseudolagosuchus* は主に後肢の化石から Arcucci (1987) によって記載された。大腿骨頭や第四転子の発達、足首の構造などから *Lagosuchus* に近縁とされ、その後の研究でも恐竜型類とされてきた (e.g., Novas, 1996)。しかし、近年のいくつかの研究 (e.g., Nesbitt et al., 2010) で *Pseudolagosuchus* と *Lewisuchus* は恐竜の姉妹群であるシレサウルス類に含まれるとされ、その分類学的な位置が明らかになりつつある。 *Lewisuchus* と *Pseudolagosuchus* については同属とする研究 (Arcucci, 1997; Nesbitt et al., 2010) と別属として扱っている研究 (Brusatte et al., 2010) があるが、二つの属で共に見つかった部位が固有派生形質を持たない脛骨のみであるため追加標本が見つからない限り、同属であるかどうかははっきりとしない。

ポーランドで発見された *Silesaurus opolensis* は保存の良い複数個体の骨格に基づいている (Dzik, 2003)。 *Silesaurus* の発見は、恐竜形類が三畳紀後期の Carnian まで生息しており、ヨーロッパにも分布していたことを示す初めての確実な証拠となった。 *Silesaurus* は二足で走ることができたという考えもあるが (Piechowski and Dzik, 2010)、後肢に対する前肢の比率が三畳紀主竜類の中でも最も長く四足歩行を主な移動様式としていたと考えられる (Fig. 2)。下顎

の先がクチバシ状になることや、歯が形態的に植物食恐竜の歯と非常に類似しており、摩耗面を持つことなどから *Silesaurus* は植物食であった可能性が高く、それまでの二足歩行で肉食という *Marasuchus* 等から推測されていた恐竜の祖先像とは全くかけはなれたものであった。

ブラジルのカトゥリッタ層群から発見された *Sacisaurus agudoensis* は歯骨 (holotype) 及び同一種のものと考えられる上顎骨、後眼窩骨、外翼状骨、椎骨、肩甲骨、腸骨、恥骨、坐骨、大腿骨、脛骨、趾骨に基づいて記載された (Ferigolo and Langer, 2006)。記載論文では *Silesaurus* との類似性が指摘されている。さらに Ferigolo and Langer (2006) は *Sacisaurus* の多くの個体では歯骨と癒合し、歯骨前方に位置する三角形の骨が鳥盤類の共有派生形質である前歯骨と相同ではないかと推測しており、歯の類似性なども含めて *Silesaurus* と *Sacisaurus* が基盤的な鳥盤類である可能性を指摘している。しかし、後の分岐分析を用いた研究ではこのような結果は得られておらず (e.g., Nesbitt et al., 2010)、これらのタクサと鳥盤類の類似は食性が近いための収斂である可能性が高い。

Sullivan and Lucas (1999) によって大腿骨と恥骨、中足骨等にもとづいて獣脚類として記載された北米チンリー層の *Eucoelophysis baldwini* は恐竜類の共有派生形質である内側に強く曲がった大腿骨頭等を持たず、むしろ大腿骨の特徴が *Silesaurus* に類似することなどから Ezcurra (2006) による再記載と分岐分析がなされ、 *Silesaurus* に近縁な恐竜形類であるとされた。その後の研究でも *Eucoelophysis* がシレサウルス類であるという結果は支持されている (Irmis et al., 2007a; Nesbitt et al., 2010)。この結果は恐竜形類が従来考えられていたように恐竜と入れ替わるようにして三畳紀中期あるいは三畳紀後期の早い時期に絶滅したわけではなく、Norianの北米で恐竜と共存していたということを示している。

2010年には Nesbitt et al. (2010) によってタンザニアの三畳紀中期の Anisian と考えられる マンダ層から、複数個体由来する体の大部分の骨を基に *Asilisaurus kongwe* が記載された。 *Asilisaurus* は、歯骨の先端が尖っていること、大腿骨遠位の内側顆と外側顆の間の窪みが大腿骨全体の三分の一以上の長さには達すること等の共有派生形質を *Silesaurus*, *Sacisaurus*, *Eucoelophysis* 等と共有し、さらに歯が歯槽と癒合していること、大腿骨頭の腹側に切れ込みがあることなどから、先述の3属と *Lewisuchus*, *Pseudolagosuchus* を合わせて Silesauridae を構成するとされた。さらに Silesauridae は恐竜類に最も近縁な姉妹群であるとされた。

シレサウルス類の歯や顎の構造は植物食あるいは雑食であったことを示唆し、また *Silesaurus* の長い前肢は四足歩行を用いていたことを示唆する。また、Silesauridae の *Asilisaurus* の発見はシレサウルス類よりも恐竜に近縁な動物が三畳紀中期には、すでに現れていたことを示している。

3. その他の恐竜型類の可能性のあるタクサ

上記のタクサ以外にもより断片的な化石による恐竜型類の可能性のあるタクサがヨーロッパから知られている。*Saltopus elginensis* はスコットランドの三疊紀後期、動物相からは後期 Carnian から前期 Norian にかけてと考えられる地層から産出し、長い後肢、二足歩行や3本の機能指を持つことなどから獣脚類とされていた。しかし、Rauhut and Hungerbühler (2000) は、これらの特徴は恐竜形類の共有派生形質であって獣脚類の共有派生形質ではないこと、*Saltopus* には仙椎が二つしかなく仙椎の肋骨も繊細であり、確実に恐竜とは断定できないことから、*Saltopus* を恐竜形類の *nomen dubium* とした。最近発表された Benton and Walker (2011) は、CT スキャン等を用いて今までの研究者には得られていなかったデータを用いて *Saltopus* の再記載を行っている。彼らの研究によると、*Saltopus* は固有派生形質を持たないが、他のどの種にも見られない形質の組み合わせを持つため、有効な属と種であるとしている。彼らは *Saltopus* が恐竜形類 (Dinosauriformes) に含まれるとし、恐竜形類の共有派生形質としては大腿骨の小転子や転子稜、くびれた仙肋骨、棒状のまっすぐな恥骨をあげている。その一方で *Saltopus* は恐竜の共有派生形質は持たないとしている。彼らは Brusatte et al. (2010) と Irmis et al. (2007) のデータマトリックスに *Saltopus* を付け加えて分岐分析を行った結果、Brusatte et al. (2010) のデータマトリックスを使うと *Saltopus* は *Pseudolagosuchus* と他のシレサウルス類の間に入り、Irmis et al. (2007) のデータマトリックスを使った場合は、*Marasuchus* とクレードを成し(それぞれの論文の元の分岐図に関しては Fig.1 参照)、どちらの結果も *Saltopus* が基盤的な恐竜形類 (Dinosauriformes) であるという結果を支持するとした。この結果が正しいならば、*Silesaurus* 以外にも基盤的な恐竜形類が三疊紀後期にヨーロッパにも広く分布していたことになる。

Fraser et al. (2002) はイングランドの三疊紀後期の裂窩堆積物から産出した化石を恐竜形類とし *Agnostiphys cromhallensis* と名付けた。*Agnostiphys* は断片的な化石に基づいており、分岐分析も行われていないが、貫通した寛骨臼や、長い三角筋稜などの恐竜の共有派生形質を持ち、*Herrerasaurus* よりも恐竜に近縁とされている (Fraser et al., 2002)。Fraser et al. (2002) は *Herrerasaurus* を恐竜形類とし恐竜に含んでいないために *Agnostiphys* も恐竜形類とされているが、近年の分岐分析では *Herrerasaurus* は恐竜に含まれている (e.g., Brusatte et al., 2010; Nesbitt et al., 2010) ことを考えると *Agnostiphys* も恐竜である可能性が高い。

4. 分岐図の比較

上述のように、恐竜型類の多くはこの10年ほどで発見されたため、恐竜型類に注目した分岐分析を行った研究はそれほど多くは無い。現在までに出版された主な恐竜型類の分岐図は Fig.1 にまとめた4つと Nesbitt (2011) である。

これらの研究間の相違点はそれほど多くない。また Nesbitt (2011) の樹形は Nesbitt et al. (2010) と全く同じであるために省略した。まず、恐竜型類に最も近縁な姉妹群としては翼竜類があり、最も基盤的な恐竜型類 (Dinosauromorpha) としては *Lagerpeton* と *Dromomeron* からなる単系統群がある。次に最も基盤的な恐竜形類 (Dinosauriformes) として *Marasuchus* がいる。ここまでの関係についてはどの分岐分析も共通である。恐竜類に最も近縁な姉妹群はシレサウルス類だと考えられているが、Ezucurra (2006) では他の研究で単系統のシレサウルス類をなすタクサ (*Pseudolagosuchus*, *Silesaurus*, *Eucoelophysis*) が単系統群をなさず側系統群になっている。一方、Irmis et al. (2007a) は *Silesaurus* と *Eucoelophysis* しか分岐分析に含めておらず、この二属が単系統群をなすとしている。また Brusatte et al. (2010) では *Pseudolagosuchus* を恐竜類とシレサウルス類からなる単系統群と最も近縁なタクサであるとしており、*Lewisuchus*, *Sacisaurus*, *Silesaurus*, *Eucoelophysis* は単系統のシレサウルス類に入るとしている。Nesbitt et al. (2010) はシレサウルス類を *Pseudolagosuchus* + *Lewisuchus*, *Sacisaurus*, *Silesaurus*, *Eucoelophysis* からなる単系統群としている (Fig. 2)。もっとも、Ezucurra (2006) や Irmis et al. (2007a) の時点では、まだシレサウルス類について現在ほどには良く分かっていなかった。最近の二つの分岐分析の相違点は *Pseudolagosuchus* がシレサウルス類に含まれるかどうかであるが、この問題については *Lewisuchus* と *Pseudolagosuchus* が同じ動物であるかどうかが異なってしまうため、追加標本が得られないと解決されないと考えられる。

恐竜型類における植物食と二足歩行の進化

シレサウルス類が発見されるまでは、食性が植物食、あるいは姿勢が四足歩行と考えられる恐竜型類は存在しなかったため、恐竜の祖先は肉食で二足歩行であると考えられていた。しかし、恐竜に最も近縁なシレサウルス類に含まれるタクサが、このような従来の推測と全く異なり植物食で四足歩行だったと考えられる動物であるため、恐竜の祖先像を推定することは極めて難しくなった (Langer et al., 2010)。そこで本研究では、恐竜型類の中で二足歩行や食性がどのように進化したのかについて祖先状態復元の手法により推定した。

1. 手法

現在までに知られている恐竜型類9属と翼竜類および恐竜類の中の鳥盤目と竜盤目の竜脚形類と獣脚類の祖先についてその食性と二足歩行なのか四足歩行なのかについて調べた (Table 1)。翼竜については *Scleromochlus*、鳥盤目については *Eocursor*、竜脚類については *Panphagia*、獣脚類については *Eodromaeus*、の食性と姿勢を祖先状態として扱った (Benton, 1999; Butler et al., 2007; Martinez et al., 2011)。絶滅生物の食性については大きく肉食と植物食に二分した。これは食物として動物由来と植物由来のどち

Table 1. Diet and stance of taxa used in ancestral state reconstructions.

Taxa	Diet	Stance	Source	Remarks
Pterosauria	Insectivore?	Bipedal	Benton 1999	Based on <i>Scleromochlus</i> .
<i>Dromomeron</i>	?	?	Irmis et al., 2007	Skull and forelimb elements were not found.
<i>Lagerpeton</i>	?	?	Sereno and Arcucci 1993	Skull and forelimb elements were not found.
<i>Marasuchus</i>	Carnivore	Bipedal	Sereno and Arcucci 1994	Referred specimen retain cranial elemtns.
<i>Lewisuchus</i>	Carnivore	?	Romer 1972	Distal forelimb is missing.
<i>Pseudolagosuchus</i>	?	?	Arcucci 1987	Skull and forelimb elements were not found.
<i>Asilisaurus</i>	Herbivore	?	Nesbitt et al., 2010	Forelimb elements incomplete.
<i>Eucoelophysis</i>	?	?	Ezcurra 2006	Skull and forelimb elements were not found.
<i>Sacisaurus</i>	Herbivore	?	Ferigolo and Langer 2007	Limb elements incomplete.
<i>Silesaurus</i>	Herbivore	Quadrupedal	Dzik 2003	
Ornithischia	Herbivore	Bipedal	Butler et al., 2007	Based on <i>Eocursor</i> .
Sauropoda	Herbivore?	Bipedal	Martinez and Alcober 2008	Based on <i>Panphagia</i> .
Theropoda	Carnivore	Bipedal	Martinez et al., 2010	Based on <i>Eodromaeus</i> .

らを多く摂取していそうかという基準によった。*Scleromochlus* は虫食とされているため肉食とし、*Panphagia* については雑食とされているが子孫の古竜脚類に類似する歯を持つこともあって植物食とした (Benton, 1999; Martinez and Alcober, 2009). クマやイノシシなどの現生生物でも完全な肉食や植物食ではない動物が多いように、三畳紀の恐竜についても古竜脚類や原始的な鳥盤類のレソトサウルス等は植物質以外のものも食べる雑食であったと考えられている (Barrett, 2000). この説は現在では広く受け入れられている。この説に従うならば完全な植物食の恐竜は三畳紀にはほとんどいなかったことになり、本研究での“植物食”はある程度は動物由来の食物を摂取するがエネルギーの大半を植物質から得る食性ととらえた方が正確である。

肉食か植物食かはおそらく食物全体に占める植物質と動物質の割合として定量的に測ることができるだろう。そのように定量的な値として表すことのできる変数を本研究のように定性的なカテゴリカルな変数で表すことについては常に批判が起きる。現在広く用いられている古生物の食性を推定する方法としては、1) 歯のマクロな形態によるもの、2) 微細な摂食痕(マイクロウェア)によるもの、3) 同位体組成の分析、の3つがあるが、どれも絶滅生物が食べた動物由来と植物由来の割合を定量的に割り出せるものではない。また、三畳紀の生物についてはマイクロウェアの研究例はGoswami et al. (2005) のみであり、同位体を用いた食性の研究は全くない。食性を定量的に表す手法を古生物に導入するには、多種類の現生生物の胃内容物を調べて動物由来と植物由来の定量的な割合をはかり(ただし Barrett (2000) はこの手法について懐疑的)、その上でこの割合と相関関係を示し、かつ化石として保存される指標を見つけて用いる必要がある。今後のこの分野の研究が進み、そのような手法が確立されれば、本研究のような祖先状態推定の研究も定量的な値を用いることができるようになるだろう。

本研究の祖先状態推定には Mesquite v. 2.72 (Maddison and Maddison, 2009) を用いた。Nesbitt et al. (2010) の分岐図に基づき、最節約法と最尤法の両方の手法による祖先状態復元を行った。最尤法には分岐図中の全ての枝の長さを1と仮定した場合と、Nesbitt et al. (2010) のデータ

マトリックスについて Deltran を仮定して解析し、三つの最節約的な系統図の各枝での形質変化数の平均を枝の長さとした場合の二通りを行った。Nesbitt et al. (2010) のデータマトリックスには *Scleromochlus*, *Pisanosaurus*, *Panphagia*, *Herrerasaurus* は含まれていなかったため、翼竜、鳥盤目、竜脚類、獣脚類までの枝の長さはこれらのタクサの最も基盤的なノードまでの形質の変化数とした。

最節約法による祖先状態復元は分岐図内での形質の変化 ($0 \rightarrow 1$, $1 \rightarrow 0$) の回数が最も少なくなるようにという基準に基づいて各ノードでの形質の状態を推定する手法である。タクサの形質状態が不明な場合、最節約法ではもっとも変化が少なくなるように形質状態がわかっていないタクサの形質を推定する。

最尤法による祖先状態復元は、ある枝の長さの間に形質が変化する ($0 \rightarrow 1$, $1 \rightarrow 0$) 割合が系統図中で一定だと仮定し、この割合を様々に変化させて、各タクサが既知の形質状態に至る可能性を計算する。この計算を繰り返して、可能性が最も大きくなる割合を決定する。その上で、その割合で形質が変化した場合に各ノードで形質が1である可能性と0である可能性を計算するという手法である (Pagel, 1999)。最尤法では形質が不明のタクサは存在しないのと同じように扱われ、その分だけ形質が分かっているタクサまでの枝の長さが長くなったものとして計算される。Mesquiteで行える最尤法の設定には3種類があって、 $0 \rightarrow 1$, $1 \rightarrow 0$ への変化の割合が二つとも同じであると仮定するものと、それぞれについて異なる値を仮定するものがある。さらに $0 \rightarrow 1$, $1 \rightarrow 0$ への変化の割合が異なると仮定した場合には分岐図の最も基盤的なノードで形質状態が1である可能性と0である可能性を50%ずつとするものと、 $0 \rightarrow 1$, $1 \rightarrow 0$ への変化の割合の比率と同じにするという手法がある。本研究では $0 \rightarrow 1$, $1 \rightarrow 0$ への変化の割合は異なり、最も基盤的なノードでは形質状態が1である可能性と0である可能性は $0 \rightarrow 1$, $1 \rightarrow 0$ への変化の割合の比率と同じであるとの仮定のもとで計算を行った (Maddison and Maddison, 2009)。

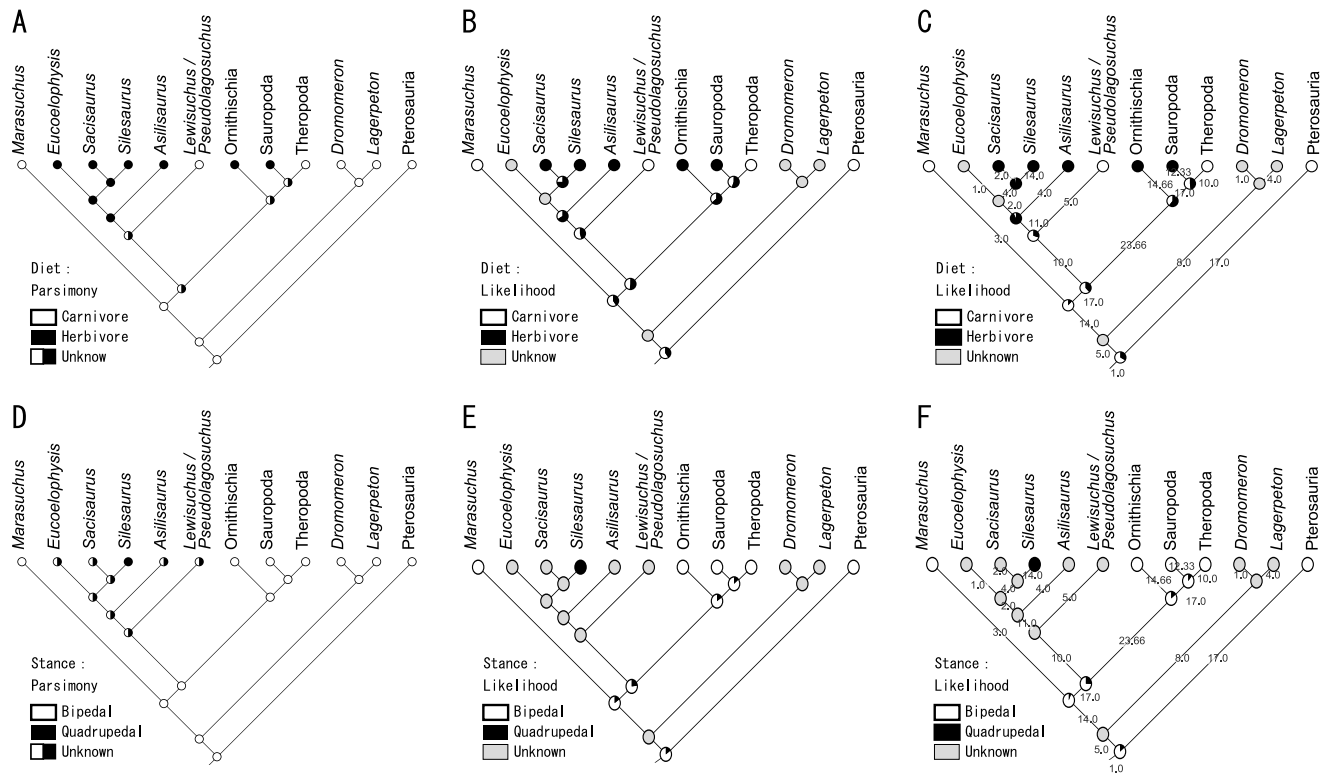


Figure 3. Results of Ancestral State Reconstructions based on the cladogram of Nesbitt et al. (2010). In the cladograms showing result of likelihood reconstructions, supports for two states are shown in black and white in each node as the manner of pie chart. A, Reconstructed diet among dinosauriforms based on parsimony reconstruction method. B, Reconstructed diet of dinosauriforms based on likelihood reconstruction method with all branch length assumed as 1.0. C, Reconstructed diet of dinosauriforms based on likelihood reconstruction method. Number of character states changed in each branch is used as the branch length and shown on each branch. D, Reconstructed stance among dinosauriforms based on parsimony reconstruction method. E, Reconstructed stance of dinosauriforms based on likelihood reconstruction method with all branch length assumed as 1.0. F, Reconstructed stance of dinosauriforms based on likelihood reconstruction method. Number of character states changed in each branch is used as the branch length and shown on each branch.

2. 結果

食性: 最節約法では恐竜とシレサウルス類がなす単系統群よりも基盤的なものは全て肉食性、一方で恐竜とシレサウルス類がなす単系統群の中のノードは *Asilisaurus* と *Eucoelophysis* の共通祖先よりも派生的なノードは全て植物食で、一方それより基盤的なノードと恐竜類の中に含まれるノードは全て肉食とも植物食とも言えないという結果となった (Fig. 3A). 全てのノード間の枝の長さを1.0と仮定した最尤法による分析では、肉食から植物食に変わる割合を植物食から肉食に変わる割合で割った値 (Bias) が1.225で、どのノードでも植物食である確立が40%を超えていた。特に恐竜とシレサウルスからなる単系統群内のノードでは植物食である可能性の方が高く、恐竜の共通祖先では植物食であった可能性が64%であった (Fig. 3B)。枝の長さに形質の変化数を採用した場合は肉食から植物食に変わる割合を植物食から肉食に変わる割合で割った値は1.056、恐竜形類の共通祖先では植物食である可能性が12%程度だが、恐竜とシレサウルス類の共通祖先では38%、恐竜の共

通祖先では60%だった (Fig. 3C)。

姿勢: 最節約法ではシレサウルス類の中のノードは二足歩行とも四足歩行とも言えないという結果となったが (Fig. 3D), シレサウルス類以外のノードは全て二足歩行であると推測された。全てのノード間の枝の長さを1.0と仮定した最尤法による分析では、二足歩行から四足歩行に変わる割合を四足歩行から二足歩行に変わる割合で割った値 (Bias) が0.200で、四足歩行への変化は二足歩行への変化に比べて起きにくいとの結果が出た。どのノードでも四足歩行である確立が15%程度で恐竜とシレサウルスの共通祖先のノードでのみ少し高く23%であった (Fig. 3E)。枝の長さに形質の変化数を採用した場合は二足歩行から四足歩行に変わる割合を四足歩行から二足歩行に変わる割合で割った値は0.202、恐竜とシレサウルス類の共通祖先で四足歩行の可能性が25%、他のノードでは17%以下だった (Fig. 3F)。

3. 考察

恐竜型類内における姿勢の進化については、四足歩行をしていたと考えられるシレサウルス類が発見されたとはいえ、シレサウルス類内で四肢がほぼ完全な形で発見されているのが *Silesaurus* だけであり、二足歩行であったのか四足歩行であったのか明確に分かる恐竜型類はあまり多くない (Table 1)。祖先状態復元の結果を見ると、四足歩行への進化はシレサウルス類の中でのみ起き、シレサウルス類以外の基盤的な恐竜型類では二足歩行から四足歩行への変化は起きなかった可能性が高い。四足歩行は恐竜では複数回進化したと考えられているが、これは体の大型化などのその他の恐竜型類における四足歩行の進化とは異なる要因があったと考えられる。

恐竜型類の中での植物食への進化はシレサウルス類に限らず初期の恐竜の中でも竜脚形類と鳥盤類で起きている。また、従来は歯だけから鳥盤類とされてきた三畳紀の多くの歯の化石がワニに近い系統の主竜類であることが分かったことや (Irmis et al., 2007b)、シレサウルス類の歯が植物食恐竜の歯に似ていたように、基盤的な鳥盤類と似た歯を獲得し植物食への適応を遂げることは主竜類では頻繁に起きていたようである。それを反映するかのよう今回の分析でも恐竜型類の中では植物食が広く見られ、恐竜の祖先等が植物食である可能性が肉食であった可能性にくらべて決して低くはないことが明らかとなった。

主竜類の歴史を見てみると肉食から植物食への進化という例は数多くある。一方で植物食から肉食への進化は Zanno and Mackovicky (2010) など歯の無いオビラプトロサウルス類や鳥類の中で起きた可能性があるとされているが、歯がある主竜類で確実に植物食から肉食に進化した例というのは知られていない。このため、三畳紀以降の恐竜類やワニに近縁な主竜類なども含むより大きな分類群で最尤法を試みた場合は、植物食から肉食への進化が起きる割合はより低く見積られる可能性が高く、恐竜の共通祖先が植物食であった可能性はより低くできる可能性が高い。またシレサウルス類でも最も基盤的な *Lewisuchus* が肉食であることや、基盤的な竜脚形類である *Panphagia* が肉食と植物食のそれぞれに適した歯を持つことなどを考え合わせると、シレサウルス類の中で、また恐竜類の中でそれぞれ肉食から植物食への進化が起きているように見うけられる。ただ、今回の結果を考慮すれば恐竜の祖先は動物質の食物に完全に依存する強肉食性ではなく、ある程度の植物質もとる生物であった可能性は高い。とはいえ恐竜類の共通祖先が主に植物質に依存する植物食であったと考えるには、より多くの化石証拠が必要である。

まとめ

恐竜型類は、長いあいだ三畳紀中期の南米にのみ生息していた分類群で恐竜類と入れ替わるようにして絶滅したと考えられていた。しかし、この10年ほどの間の新種記載や再記載によって三畳紀中期から後期にかけて凡世界的に分布していたことが分かった。特に四足歩行で植物食のシレ

サウルス類の発見は恐竜型類の生態も従来考えられていたよりも多様であることを明らかにした。

恐竜型類の中での二足歩行と植物食の進化を調べるために行った祖先状態復元では四足歩行への進化はおそらくシレサウルス類の中でのみ起きたこと、一方で植物食は恐竜型類の中で複数回進化しており、恐竜類の祖先も植物食であった可能性があることが示された。歯を持つ主竜類の中で植物食から肉食への確実な進化の例というものは知られていないが、今回の結果をふまえると恐竜類の祖先は完全に動物質の食物に依存する強肉食性ではなく、ある程度は植物質の食物もとる生物であった可能性は高い。ただ、恐竜類の祖先が主に植物に依存する植物食であったのかを調べるためには、より多くのシレサウルス類よりも恐竜に近縁な動物の化石の発見が必要である。シレサウルスの発見は、恐竜型類に対して抱いていた我々の通念を簡単にくつがえした。既知の恐竜型類の種数は多くなく、今後も新たな発見で恐竜型類に対する我々の見方は大きく変わる可能性がある。

謝辞

この論文を書くにあたり、ワシントン大学の Sterling Nesbitt 博士には Nesbitt et al. (2010) で使用したデータマトリクスの Nex ファイルをいただいた。東京大学総合博物館の久保麦野博士には文献収集や統計的手法の習得に協力をいただいた。査読者である早稲田大学の平山 廉教授と国立科学博物館の對比地亘博士には原稿を改善するための有益な助言をいただいた。また、福井県立恐竜博物館の方々には有形無形の御助力を賜った。以上の方々に心から感謝申し上げます。

引用文献

- Arcucci, A. B. 1987. Un nuevo Lagosuchidae (Thecodontia–Pseudosuchia) de la Fauna de los Chañares (Edad Reptil Chañarense, Triásico medio), La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 24: 89–94.
- Arcucci, A. B. 1997. Dinosauromorpha; pp. 179–184 in P. J. Currie and K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, San Diego.
- Barrett P. M. 2000. Prosauropod dinosaur and iguanas: speculations on the diets of extinct reptiles; pp. 42–78 in H.-D. Sues (ed.), *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Benton, M. J. 1985. Classification and phylogeny of diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society* 84: 97–164.
- Benton, M. J. 1999. *Scleromochlus taylori* and the origin of dinosaurs and pterosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 354: 1423–1446.
- Benton, M. J., and A. D. Walker. 2011. *Saltops*, a dinosauriform from the Upper Triassic of Scotland. *Earth and*

- Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh 101 : 285–299.
- Brusatte, S. L., S. J. Nesbitt, R. B. Irmis, R. J. Butler, M. J. Benton and M. A. Norell. 2010. The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews* 101 : 68–100.
- Butler, R. J., R. M. H. Smith and D. B. Norman. 2007. A primitive ornithischian dinosaur from the Late Triassic of South Africa, and the early evolution and diversification of Ornithischia. *Proceedings of the Royal Society B* 274 : 2041–2046.
- Dzik, J. 2003. A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the Early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 : 556–574.
- Ezcurra, M. D. 2006. A review of the systematic position of the dinosauriform archosaur *Eucoelophysis baldwini* from the Upper Triassic of New Mexico, USA. *Geodiversitas* 28 : 649–684.
- Fraser, N. C., K. Padian, G. M. Walkden and A. L. M. Davis. 2002. Basal dinosauriform remains from Britain and the diagnosis of the Dinosauria. *Palaeontology* 45 : 78–95.
- Ferigolo, J., and M. C. Langer. 2006. A late Triassic dinosauriform from south Brazil and the origin of the ornithischian predeontary bone. *Historical Biology* 19 : 23–33.
- Goswami, A., J. J. Flynn, L. Ranivoharimanana and A. Wyss. 2005. Dental microwear in Triassic amniota : implications for paleoecology and masticatory mechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25 : 320–329.
- Irmis, R. B., S. J. Nesbitt, K. Padian, N. D. Smith, A. H. Turner, D. Woody and A. Downs. 2007a. A Late Triassic dinosauriform assemblage from New Mexico and the rise of dinosaurs. *Science* 317 : 358–361.
- Irmis, R. B., W. G. Parker, S. J. Nesbitt and J. Liu. 2007b. Early ornithischian dinosaurs : the Triassic record. *Historical Biology* 19 : 3–22.
- Langer, M.C., M. D. Ezcurra, J. S. Bittencourt and F. E. Novas. 2010. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* 85 : 55–110.
- Martinez, R. N., and O. A. Alcober. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria : Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE* 4 : 1–12.
- Martinez, R. N., P. C. Sereno, O. A. Alcober, C. E. Colombi, P. R. Renne, I. P. Montañez and B. S. Currie. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in Southwestern Pangea. *Science* 331 : 206–210.
- Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 2009. Mesquite : a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72 <http://mesquiteproject.org>
- Nesbitt, S.J., C. A. Sidor, R. B. Irmis, K. D. Angielczyk, M. H. S. Roger and L. A. Tsuji. 2010. Ecologically distinct dinosaurian sister group show early diversification of Ornithodira. *Nature* 464 : 95–98.
- Novas, F. E. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16 : 723–741.
- Pagel, M. 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology*. 48 : 612–622.
- Piechowski R., and J. Dzik. 2010. The axial skeleton of *Silesaurus opolensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 : 1127–41.
- Rauhut, O. W. M. and A. Hungerbühler. 2000. A review of European Triassic theropods. *Gaia* 15 : 75–88.
- Romer, A. S. 1972. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIV. *Lewisuchus admixtus* a further thecodont from the Chañares Bed. *Breviora* 390 : 1–13.
- Sereno, P. C. 1991. Basal archosaurs : phylogenetic relationships and functional implications. *Memoir of the Society of Vertebrate Paleontology* 2 : 1–53.
- Sereno, P. C., and A. B. Arcucci. 1993. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina : *Lagerpeton chanarensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 : 385–399.
- Sereno, P. C., and A. B. Arcucci. 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina : *Marasuchus lilloensis*, gen. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14 : 53–73.
- Sullivan, R., M. and S. G. Lucas. 1999. *Eucoelophysis baldwini*, a new theropod dinosaur from the Upper Triassic of New Mexico, and the status of the original types of *Coelophysis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19 : 81–90.
- Zanno, L. E., and Makovicky, P. J. 2010. Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 : 232–237.