

原著論文

成長に伴う *Protoceratops andrewsi* 頭蓋骨の形態変化実吉玄貴^{1*}・三嶋晋平^{1*}・ヒシグジャウ ツォクトバートル²・ブーヴェイ マインバイアル²Morphological changes of *Protoceratops andrewsi* skull with ontogenetic processesMototaka SANEYOSHI^{1*}, Shinpei MISHIMA^{1*}, Khishigjav TSOGTBAATAR², and Buuvei MAINBAYAR²

Abstract: Replica skull specimens of *Protoceratops andrewsi* (Neoceratopsian, Protoceratopsidae), which stored in Okayama University of Science, are described in the study. Specimens show baby, subadult and adult, respectively. From baby to subadult, parietal and squamosal are increased to posterior side. From subadult to adult, the squamosal increased more than parietal, and the frill expands to dorsal side. The frill form of *Protoceratops andrewsi* can be characterized by these ontogenetic changes of parietal and squamosal.

I. はじめに

*Protoceratops andrewsi*は恐竜上目鳥盤目周飾頭亜目角竜下目プロトケラトプス科に分類され、中央アジアの上部白亜系より多数産出する (e.g. Granger and Gregory 1923). 標本数が豊富であり、様々な成長過程を示す (Hone et al. 2014). 特に、多様な形態を示す頭蓋骨の形態とその変化を直接比較できる恐竜上目として、これまでも研究が行われてきた。Dodson(1976)は、鼻骨頂点から頭蓋底までの長さ、頭蓋骨背側に発達するフリルの特徴から、*P. andrewsi*の性的二性に関する仮説を提唱した。また Maiorino et al.(2015)は、30体の*P. andrewsi*の頭蓋骨形態を詳細に比較し、成長過程に伴う形態の変化を明らかにした。さらに、Handa et al.(2012)は、頭蓋骨の後方に発達するフリル (frill) 形態の違いから、産出地毎に異なる形態を認められるとした。しかしこれまでの研究では、標本毎に異なる保存状態を示し、かつ複数の産出地を含むため、標本を直接比較しても、成長や地域的な形態の差異を判別しづら

いとの問題点を指摘している (Handa et al. 2012, Hone et al. 2014). そこで本論では、モンゴルゴビ砂漠中央部に位置するTugrikin Shirehから産出し、かつ複数の成長段階を示す、保存状態の良い*P. andrewsi*の頭蓋骨レプリカ標本を観察し、形態の直接比較を試みることで、成長過程にともなうフリル形態の変化とその要因を考察する。

II. 手法と標本

本研究では、JMJPE (Japan Mongolia Joint Paleontological Expedition) がモンゴル国、ゴビ砂漠中央部に位置するTugrikin Shireh (図1) より採取した*P. andrewsi*の標本 (幼体; MPC-D 100/530, 亜成体; MPC-D 100/534, 成体; MPC-D 100/531) から正確に作成されたレプリカを用いた (Watabe et al. 2010, Fastovsky et al. 2011, Hone et al. 2014). これらは、林原自然科学博物館 (2016年3月閉館) によりレプリカ製作され、2013年に岡山理科大学へ移管されたモンゴル産恐竜化石のレプリカ標本群に含ま

1. 〒700-0005 岡山県岡山市北区理大町1-1 岡山理科大学 生物地球学部生物地球学科 Faculty of Biosphere and Geosphere Science, Okayama University of Science, 1-1 Ridai-cho, Kita-ku, Okayama-shi, Okayama-ken 700-0005, Japan. * Corresponding authors

2. Institute of Paleontology and Geology, Mongolian Academy of Sciences, P.O.B: 46/650, Chingeltei district-15160, horoo-4, S.Danzan street 3/1, Ulaanbaatar, Mongolia.

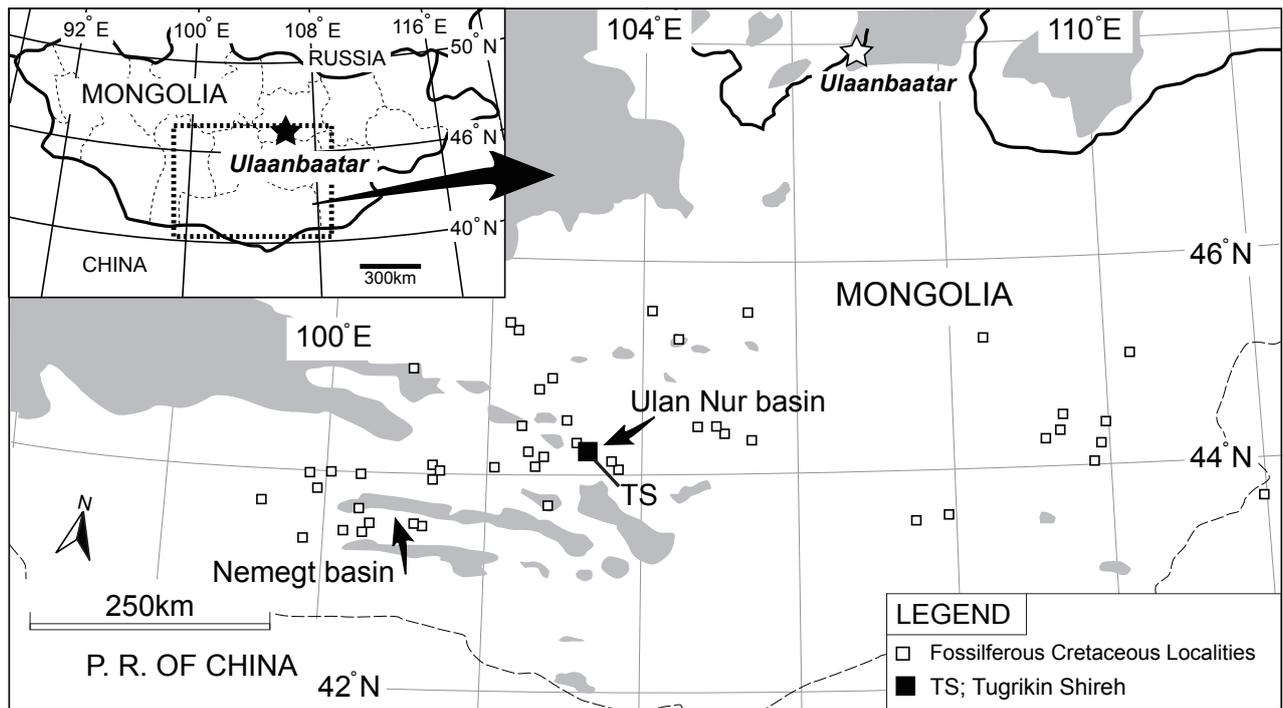


図1. モンゴルゴビ砂漠における化石産地の分布と本研究対象標本の産出地位置(Jerzykiewicz, 2000を一部改変). TS; Tugrikin Shireh.

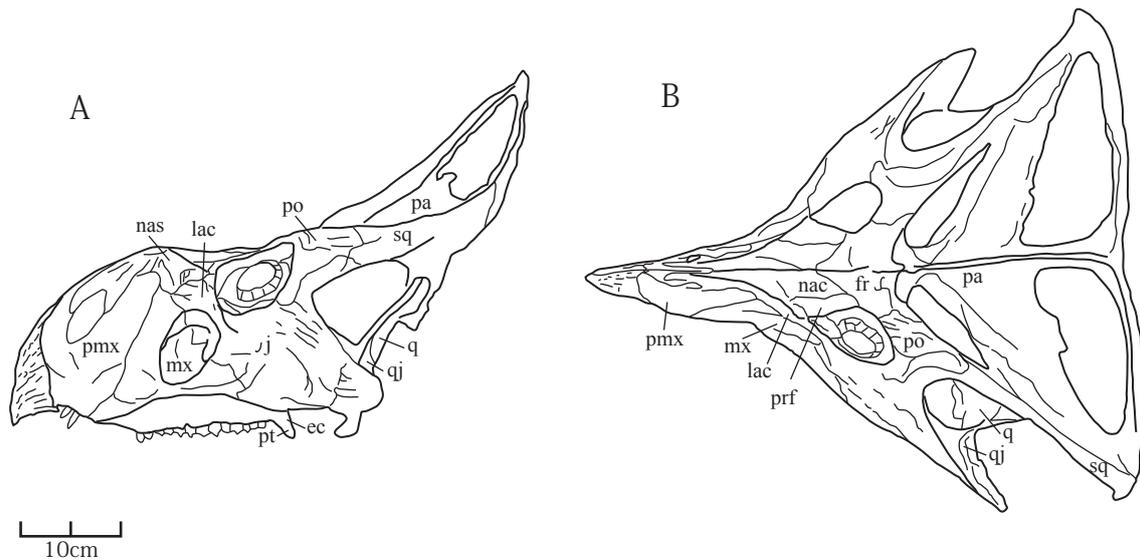


図2. *Protoceratops andrewsi*頭蓋骨の解剖学的特徴(Granger and Gregory, 1923を一部改変). A; 左側面, B; 背側面. ec; ectopterygoid, fr; frontal(前頭骨), lac; lacrimal(涙骨), mx; maxilla(上顎骨), nac; external naris(外鼻孔), nas; nasals(鼻骨), pa; parietal(頭頂骨), po; postorbital(後眼窩骨), pmx; premaxilla(前上顎骨), pt; pterygoid(翼状骨), prf; prefrontal(前頭前骨), q; quadrate(方形骨), qj; quadratojugal, sq; squamosal(鱗状骨).

れている。

標本の産出地であるTugrikin Shirehには、上部白亜系Djadokhta層が広く分布する(Watabe et al. 2010, Saneyoshi et al. 2011)。Djadokhta層は主に淘汰の良い砂岩層から構成され、砂丘の堆積環境が復元されている(Fastovsky et al. 1997, Saneyoshi et al. 2011)。本研究の対象標本もTugrikin Shirehに分布する風成層

より産出した(Watabe et al. 2010)。

*P. andrewsi*のフリル(frill)は、頭頂骨(Parietal)と鱗状骨(Squamosal)から構成される(Granger and Gregory 1923, 図2)。本研究では、これらを中心に形態観察と計測を行った。計測にはノギスを用い、Dodson(1976)およびForster et al.(1993)により示された角竜下目頭蓋骨の計測方法に基づいた(図

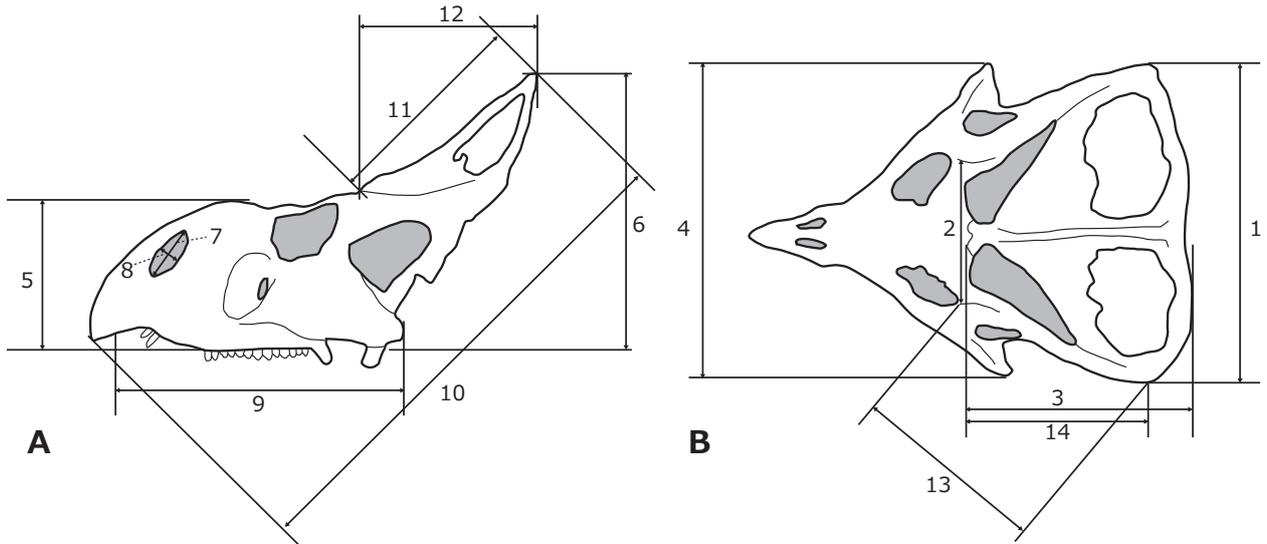


図3. 本研究における計測部位. Dodson(1976)およびForster et al.(1993)の計測方法を参考にした. A; 左側面, B; 背側面. 1; フリル幅, 2; 眼窩後部幅, 3; フリル長, 4; 頬骨幅, 5; 鼻骨高, 6; フリル高, 7; 外鼻孔長, 8; 外鼻孔幅, 9; 頭蓋底長, 10; 全頭長, 11; 頭頂骨長, 12; 頭頂骨部長, 13; 鱗状骨長, 14; 鱗状骨部長.

表1. 図3に示した計測部位に基づく各標本の計測結果.

計測部位*	幼体 (baby)	亜成体 (subadult)	成体 (adult)
フリル幅 (1)	26.70**	284.44	547.85
眼窩後部幅 (2)	24.25	87.31	157.00
フリル長 (3)	16.85	159.63	245.69
頬骨幅 (4)	32.15	237.19	432.34
鼻骨高 (5)	10.20	107.30	191.56
フリル高 (6)	21.50	174.15	369.95
外鼻孔長 (7)	2.55	28.94	70.60
外鼻孔幅 (8)	1.85	10.50	27.65
頭蓋底長 (9)	29.15	111.27	367.02
全頭長 (10)	48.26	295.80	576.78
頭頂骨長 (11)	16.17	148.03	184.99
頭頂骨部長 (12)	16.17	159.95	242.18
鱗状骨長 (13)	15.94	122.10	222.82
鱗状骨部長 (14)	15.94	152.64	293.96

* 計測部位に示したカッコ内の数字は図. 3に対応する.

** 計測数値は全てmm.

3).

Abbreviations: MPC, Mongolian Paleontological Center (Institute of Paleontology and Geology, Mongolian Academy of Sciences; IPG, from 2015).

III. 形態記載

本研究では, 頭蓋骨後部に発達し, 頭頂骨と鱗

状骨から構成されるフリルを記載する. 幼体標本において, フリルは頭蓋骨後部から尾側に向けて直線状を示す(図4A・B). 一方, 亜成体標本では, 頭頂骨と鱗状骨ともに頭蓋骨後方へ伸長するものの, フリル全体が頭蓋骨外側へ広がり扇状の形態を示す(図4C・D). さらに成体標本において, 鱗状骨がより外側へ拡大し, 頭頂骨と鱗状骨の間に大きな凹みを形成する. これにより, 両者の形状を明瞭に区

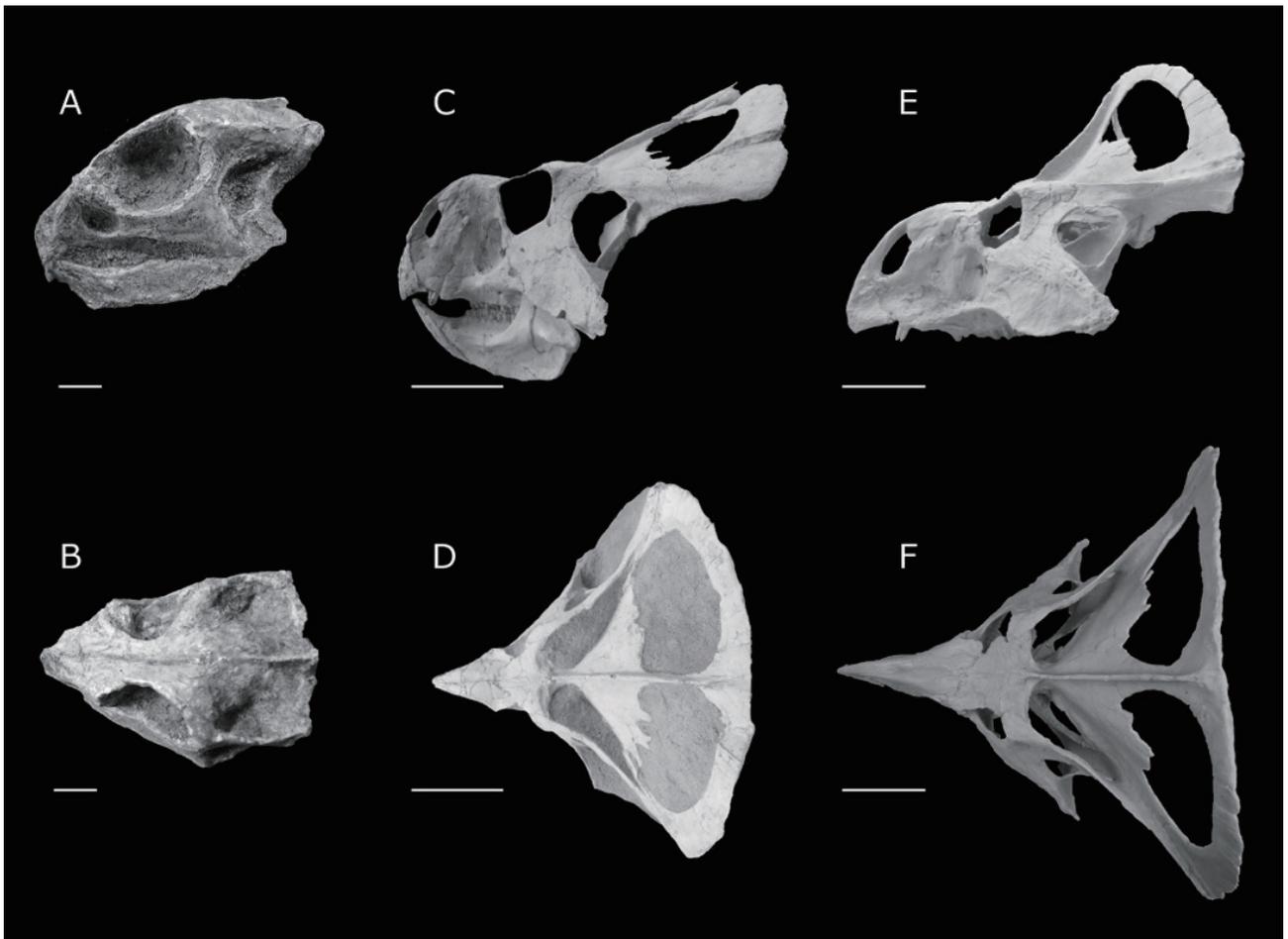


図4. 観察した*Protoceratops andrewsi*のレプリカ標本. A; 幼体左側面・B; 幼体背側面(MPC-D 100/530), C; 亜成体左側面・D亜成体背側面(MPC-D 100/534), E; 成体左側面・F; 成体背側面(MPC-D 100/531). スケールはA・B; 1 cm, C・D; 5 cm, E・F; 10cmを示す.

分できる(図4E・F).

計測結果を表1に示した. 頭頂骨長は, 幼体16.17mm, 亜成体148.03mm, 成体184.90mmを示し, 幼体を1とした場合の比は, 幼体1:亜成体9.15:成体11.4となる. 鱗状骨長は, 幼体15.94mm, 亜成体122.10mm, 成体222.82mmを示し, 幼体を1とした比は, 幼体1:亜成体7.65:成体13.97となる. 両者を比較すると, 頭頂骨および鱗状骨とも, 幼体から亜成体にかけて大きく伸長する. 頭頂骨は幼体と亜成体間で9倍以上の伸長を示すのに対し, 鱗状骨は8倍弱にとどまる. また, 亜成体から成体にかけて, 鱗状骨が頭頂骨よりも伸長していることが分かる. このことから, 幼体から亜成体にかけて, 頭頂骨と鱗状骨の伸長が極めて高く, 亜成体から成体にかけて, 頭頂骨より鱗状骨の伸長が大きいことがわかる. さらに, フリルの伸長

および形態変化の影響を最も受けるのはフリル高および全頭長である. フリル高は幼体を1とした比で, 幼体1:亜成体:8.1:成体17.2, 全頭長は幼体を1とした比で, 幼体1:亜成体6.12:成体11.95となる. この結果から, 特に亜成体から成体の間で, 頭頂骨および鱗状骨の伸長率の差異は, 頭蓋骨後部の尾側への伸長よりもフリル高の高さを増すことに寄与していることを示す.

IV. 考察

本研究において観察した3標本から, *P. andrewsi*の成長に伴うフリルの形態変化を考察する. 今回の計測結果において, 頭頂骨と鱗状骨ともに, 幼体から亜成体にかけて大きく伸長し, 亜成体から成体にかけて鱗状骨の伸長率が高くなることがわかる. このことから成長に伴うフリル形態の形成過程を明ら

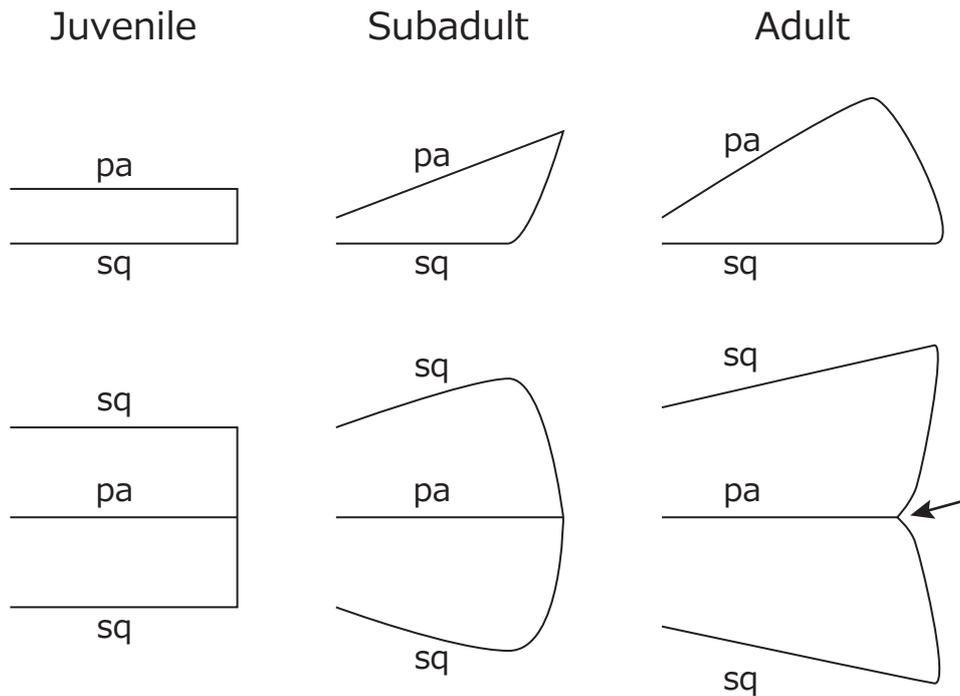


図5. 本研究において観察した標本におけるフリルの形態変化概念図。上部の3標本は左側面、下部の3標本は背側面を示す。幼体から亜成体にかけてフリル全体が尾側へ拡大する。亜成体から成体にかけて頭頂骨よりも鱗状骨が伸長し、フリルの尾側に窪みが生じる(黒矢印)。また、頭頂骨がより背側へ高さを増す。pa; parietal(頭頂骨), sq; squamosal(鱗状骨)。

かにできる。すなわち、幼体から亜成体にかけて、頭頂骨が頭蓋骨後部へ伸長することで、フリル全体が拡大し、亜成体から成体にかけて鱗状骨が伸長することで、フリル外縁の拡大が起こる。これに伴いフリル頂面における扇状の変形といった形態変化を引き起こす(図5)。さらに、成長過程の後期において、鱗状骨の伸長率が高くなることで、フリル全体が尾側よりも背側へ伸長と拡大を示すことに寄与する(図5)。この結果は、頭蓋骨全体よりもフリル高が大きくなるといった計測結果にも示されている。*P. andrewsi*のフリルは、Hone et al.(2014)により、異性への性的アピールに使用されていたと考えられている。これらのことから、本研究によって示された頭頂骨と鱗状骨の伸長差によるフリル形態の変化は、成体期にフリルを背側へ高さを増し、頭蓋骨前面からフリル全体を見えやすくするという形態へと移行させることと矛盾しない。なお本研究で示されたフリル形態の変化は、観察対象とした3標本のみから明らかにされたものである。今後標本数を増やすとともに、Handa et al.(2012)により明らかに

された、地域間の形態的な違いを考慮したフリル形態の変化を検討する必要がある。また、骨組織学的検討を加えることで、*P. andrewsi*の成長過程と形態変化の関係を、より明確に示すことができるだろう。

謝辞

本論は、2015年度岡山理大学生物地球学部生物地球学科卒業研究(三嶋晋平)を基に執筆された。本研究に際し、大阪大学総合学術博物館の半田直人博士には、研究標本に関してご助言を頂いた。また、モンゴル科学アカデミー古生物学地質学研究所および岡山理科大学生物地球学部生物地球学科のスタッフ・学生には、野外および室内にて様々なご協力を頂戴した。また岡山理科大学生物地球学科の石垣忍教授および岡山理科大学動物学科の高崎浩幸教授の査読により、本稿は改善された。皆様へ深くお礼申し上げます。本研究は、日本学術研究会科学研究費補助金(No. 15K21541)および平成28年度岡山理科大学プロジェクト研究推進事業(恐竜研究拠点形成、代表;石垣忍)を一部使用しました。

引用文献

- Dodson, P. (1976). Quantitative aspects of relative growth and sexual dimorphism in *Protoceratops*. *Journal of Paleontology* 50: 929-940.
- Fastovsky, D.E., Badamgarav, D., Ishimoto, D., Watabe, M., Weishampel, D.B. (1997). The Paleoenvironments of Tugrikin Shireh (Gobi Desert, Mongolia) and aspects of the Taphonomy and Paleocology of *Protoceratops* (Dinosaurian: Ornithischia). *Palaios* 12: 59-70.
- Fastovsky, D.E., Weishampel, D.B., Watabe, M., Barsbold, R., Tsogtbaatar, Kh. (2011). A nest of *Protoceratops andrewsi* (Dinosauria, Ornithischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 85: 1035-1041.
- Forster, C.A., Sereno, P.C., Evens, T.W., Rowe, T. (1993). A Complete skull of *Chasmosaurus Mariscalensis* (Dinosauria: Ceratopsidae) from the aguja formation (Late Campanian) of west texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (2): 161-170.
- Granger, W. and Gregory, W.K. (1923). *Protoceratops andrewsi*, a preceratopsia dinosaur from Mongolia. *American Museum Novitates* 72: 1-9.
- Handa, N., Watabe, M., Tsogtbaatar, Kh. (2012). New specimens of *Protoceratops* (Dinosauria: Neoceratopsia) from the Upper Cretaceous in Udyn Sayr, Southern Gobi Area, Mongolia. *Paleontological Research* 16 (3): 179-198.
- Hone, D. W., Farke, A.A., Watabe, M., Suzuki, S. and Tsogtbaatar, Kh. (2014). A new mass mortality of juvenile *Protoceratops* and size-segregated aggregation behavior in juvenile non-avian dinosaurs. *Plos one* 9 (11): 1-26.
- Jerzykiewicz, T. (2000). Lithostratigraphy and sedimentary settings of the Cretaceous dinosaur beds of Mongolia. *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*, in Benton, M. J., Shishkin, M. A., Unwin, D. M. and Kurochkin, E. N. eds. p. 279-296. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maiorino, L., Farke, A.A., Kotsakis, T., Piras, P. (2015). Males resemble females: Re-evaluating sexual dimorphism in *Protoceratops andrewsi* (Neoceratopsia, Protoceratopsidae). *Plos one* 10 (5): 1-22.
- Saneyoshi, M., Watabe, M., Suzuki, S., Tsogtbaatar, Kh. (2011). Trace fossils on dinosaur bone from Upper Cretaceous eolian deposits in Mongolia: Taphonomic interpretation of paleoecosystems in ancient desert environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 311: 38-47.
- Watabe, M., Tsogtbaatar, Kh., Suzuki, S., Saneyoshi, M. (2010). Geology of dinosaur fossil-bearing localities (Jurassic and Cretaceous, Mesozoic) in the Gobi desert: results of the HMNS-MPC Joint Paleontological Expedition. *Hayashibara Museum Natural Science Research Bulletin* 3: 41-118.

要旨

岡山理科大学が保管する*Protoceratops andrewsi* (Neoceratopsian, Protoceratopsidae) の幼体、亜成体、成体を示す3標本の頭蓋骨レプリカを用いて形態の記載と計測を行った。頭頂骨と鱗状骨の伸長は、幼体から亜成体にかけて大きい。一方、亜成体から成体にかけて鱗状骨の伸長が大きい。これは、幼体から亜成体までフリル縁辺の形態が直線状に尾側へ伸長する一方、亜成体以降はフリル縁辺が曲線へと変化しフリル高が増すことと一致する。プロトケラトプスのフリル形態は、成長に伴う各部位の変化によって特徴付けられる。

(2017年1月6日受理)