

## The evolution of the ornithischian eggshell: State of the art and perspectives

**Miguel Moreno-Azanza** (Nueva de Lisbon University)

**José M. Gasca** (Museo Olsacher)

**Jose I. Canudo** (Zaragoza University)

**Blanca Baulúz Lázaro** (Zaragoza University)

**Octávio Mateus** (Zaragoza University)

Ornithischian dinosaurs were an important component of the Mesozoic fauna. Their bones and tracks are commonly found in Jurassic and Cretaceous outcrops, and more rarely in the Upper Triassic. They are particularly ubiquitous in certain temporal ranges and geographical areas, such as the Early Cretaceous of Europe and the Late Cretaceous of North America and Asia. In contrast, the paleological record of ornithischian dinosaurs is almost unknown, and *in ovo* embryos are currently known of only a single clade of these dinosaurs, the hadrosaurs.

Reports of non hadrosaurian ornithischian eggshells have been made and subsequently refuted. The first and most famous case is the revision of the *Orodromeus makelai* embryos, which were described as the first well-preserved *in ovo* dinosaur embryos of the fossil record, and were subsequently reinterpreted as embryos of the theropod dinosaur *Troodon formosus*. Another putative ornithischian *in ovo* embryo, formerly attributed to a neoceratopsian dinosaur, was recently reassigned to an enantiornithine bird.

Curiously, egg or eggshells of stegosaurs and ankylosaurids are unknown. For non-ankylosaurid ankylosaurs, *Cairanoolithus* has been recently suggested to be laid by the nodosaurid *Struthiosaurus*, but the evidence is circumstantial and based on the combined presence of ootaxa and taxa in the same stratigraphic levels. Most robust is the claim that *Protoceratopsidovum* eggs where laid by *Protoceratops* has been accepted since the 1990s, although it has been challenged by several authors. It is interesting to note that this association between *Protoceratopsidovum* and *Protoceratops* may be the origin of previous misinterpretations: *Protoceratopsidovum* eggshells display prismatic morphotype –multilayered eggshells with smooth transitions between the mammillary and prismatic layers– as do both *Troodon formosus* eggshells and the above mentioned enantiornithine egg.

Despite of this lack of direct evidence, several eggshells

putatively attributed to hadrosaurs– commonly classified in the parataxonomic oofamily Spheroolithidae– have being reported from the Early Cretaceous and even Jurassic of Laurasia, pre-dating the rise of true hadrosaurs and suggesting that the hadrosaur eggshell architecture was shared, at least, by hadrosauriformes, expanding considerably the taxonomic affinities of Spheroolithidae. Detailed study of the crystallography of Spheroolithidae eggshells reveals a conservative architecture, that remained almost invariant at least since the beginning of the Cretaceous.

Mapping of egg characters in a skeletal based phylogeny of dinosaurs allows establishing the phylogenetic bracket of non hadrosauriform ornithischians eggshells, allowing predicting the most parsimonious egg morphology for basal ornithischians. Both basal sauropodomorph eggshells and the most basal theropod eggshells are single layered, suggesting single layered eggs for basal saurischians. The presence of single layered eggshell in derived ornithischians suggests that is the primitive condition for the dinosaurian eggshell. Nevertheless, recent evidence of double zoned/layered eggshells of ornithopod dinosaurs suggest a more complex scenario, where primitive double layered eggshell for basal ornithischians independently evolved into the single layered eggshell of hadrosaurs. The evolution of egg shape follows a similar scenario. Both basal theropods and sauropodomorphs laid nearly spherical eggs, therefore the elongated and asymmetrical eggs were acquired later during the theropod and possibly ceratopsian evolution.

These preliminary results show that although the discovery of new specimens surely will provide new valuable information in the evolution of ornithischian eggshell, detailed analysis of the currently available specimens form a phylogenetic perspective can still improve our knowledge of this key episode of dinosaur evolution.

## 鳥盤類恐竜の卵殻の進化：最新の研究と展望

**ミゲル・モレノ＝アザンザ** (ヌエバ・デ・リスボン大学)

**ホセ・M・ガスカ** (ザバラ市オルサチエル博物館)

**ホセ・I・カナド** (サラゴサ大学)

**ブランカ・バウルス・ラザロ** (サラゴサ大学)

**オクタヴィオ・マテウス** (サラゴサ大学)

鳥盤類恐竜は中生代動物相における重要な構成要素であった。鳥盤類の骨や足跡の化石はジュラ紀や白亜紀の地層から良く見つかり、まれに後期三畳紀の地層からも見つかる。鳥盤類の化石は前期白亜紀のヨーロッパ、および後期白亜紀の北アメリカとアジアといったように、ある時代と地域にとりわけ集中している。これとは対照的に、鳥盤類の卵化石の記録はほとんどなく、卵の中の胚の化石については、現在のところハドロサウルス類でしか確認されていない。

ハドロサウルス類以外の鳥盤類のものとしてされる卵殻化石はこれまでも報告があるが、そのたびに反証されてきた。最初でかつ最も有名な例は、良好に保存された初の胚化石として知られるオロドロメウス・マケライの胚化石であるが、これは後に獣脚類恐竜のトロオドン・フォルモススの胚であると再解釈された。また他の例では、以前はネオケラトプス類（角竜のグループ）のものと考えられていた胚化石が、最近の研究で鳥類のエナンテオルニス類のものとしてされた。

興味深いことに、剣竜やアンキロサウルス科の恐竜では、卵はおろか卵殻さえも確認されていない。アンキロサウルス科以外の鎧竜のものとしては、ノドサウルス科のストルティオサウルスのものとされたカイラノウーリタス（卵属）があるが、これは地層の同じ層準から卵と骨の化石が産出したという状況証拠のみに基づいている。最も強力に主張された説は、卵属プロトケラトプシドヴムはプロトケラトプス（ネオケラトプス類）のものだという説で、複数の研究者から獣脚類の卵であると異議が唱えられているものの、1990年代以降広まっている。興味深いことに、このプロトケラトプシドヴムとプロトケラトプスの関係が、他の誤った解釈の原因となった可能性がある。プロトケラトプシドヴムの卵殻は、トロオドン・フォルモススやエナンテオルニス類のものと同じように、角柱形状型に属する、複数の層からなる卵殻であり、乳頭層（第一層）と角柱層（第二層）の間は漸移する。

直接の証拠はないものの、スフェロウーリス科に分類され、ハドロサウルス類のものとして推定される卵殻化石が、ローラシア大陸の前期白亜紀、さらにはジュラ紀の地層から報告されている。これらの時代はハドロサウルス類の出現よりも前であることから、ハドロサウルス類タイプの卵殻構造は、少なくともより原始的なハドロサウルス形類にも共通しており、スフェロウーリス卵科は恐竜のより広い分類群に対応することが示唆される。また、スフェロウーリス卵科の結晶構造を詳細に研究したところ、白亜紀初頭以降はほとんど変化が認められず、保守的な構造であることがわかった。

骨格に基づく恐竜の系統樹上に、卵の形質を反映させることで、原始的な鳥盤類の卵の形質を分岐分析による最節約的な手法で推定することができる。ハドロサウルス形類以外の原始的な鳥盤類は、系統関係上、原始的な竜盤類恐竜とハドロサウルス類の間に挟み込まれるからである。原始的な竜脚類と最も原始的な獣脚類の卵殻は共に単一の層からなり、初期の竜盤類は単一層の卵を産んだようだ。一方で派生的な鳥盤類の卵も単一層の卵殻であるため、これが恐竜の卵殻の構造では最も原始的な状態であると思われた。しかし近年では、鳥脚類にも二層構造の卵殻が見つかったことから、原始的な鳥盤類は本来二層構造の卵殻を持ち、ハドロサウルス類への進化過程で単一層へと独自に進化したという複雑なシナリオが提唱された。卵の形状も同じような過程をたどったようだ。原始的な獣脚類と竜脚類は球形に近い卵を産んだが、長形で非対称な形をした卵は、獣脚類と、そして恐らく角竜の進化において独立に獲得されたようである。

これらの予察的な結果が示唆することは、新しい標本の発見が鳥盤類の卵殻の進化について有用な情報を提供する一方で、すでに収集されている標本を系統的観点で詳細に分析すれば、恐竜の進化における重要な出来事の理解が進むということである。