

ヤモリと陸ガメの卵化石とその殻構造

福田 芳生*

はじめに

最近、世界各地から恐竜の卵が大量に発見され、マスコミの話題となっている。従って、卵化石と言えば恐竜以外に無いように見えるが、地味ではあるが他にも多くのものがある。例えばヤモリや陸ガメというような、脊椎動物の主要な進化史の舞台からはずれた動物たちの卵も、化石となつてかなりの数が地層中に保存されているのである。

本論では、それらの卵化石の研究史とその卵殻構造の特徴について概説することにする。

ヤモリ亜目の卵化石の地史的分布と研究史

トカゲの卵化石として現在までに認められているものは、総べてヤモリ亜目あるいはヤモリ亜目類似の硬質の卵殻を持つものに限定されている(Hirsch, 1994)。

その最古の卵化石が Kohring (1991) によって、スペイン北部の Cuenca 県にある白亜紀初期の地層より発見されている。同時代のものはモンゴルからも見つかり、Alifanov (1989) が記載している。白亜紀後期になると、北米の Montana 州や Utah 州の恐竜の卵化石と共に、ヤモリ亜目の卵殻片が見出されるようになる(Hirsch and Quinn, 1990; Hirsch and Packard, 1987)。それらのトカゲは、恐竜の孵化に失敗した卵や、死んだ幼体に群がる昆虫を捕食するために集まり、その付近に産卵したのかもしれない。

新生代に入ると、Wyoming の始新統からのものが、Hirsch ほか (1987) によって報告されている。その後、Schleich と Kaestle (1988) によるドイツの漸新統のものや、Hirsch と Harris (1989) による、ケニアの中新統初期の Legetet 層より発見された、特異な産状を示す例がある。

Legetet 層産のヤモリ亜目の卵

以下に、前記の Hirsch と Harris (1989) が記載した、Legetet 層産のヤモリ亜目の卵化石に関する興味深い報告の概略を述べる。

1968年に古生物学者のグループが、ケニアの Koru

近くにある中新世初期の Legetet 層を調査に訪れた。その際、少なくとも23個の卵を殻内に含む陸生の腹足類 *Limicolaria* 化石を発見した。そこで、Hirsch と Harris は研究用に提供された腹足類 *Limicolaria* の殻内の卵について、その保存の様子、卵殻の微細構造を知るために偏光及び走査電子顕微鏡による観察を試みた。

殻内の卵の肉眼的観察

卵化石は、殻の大きさ70mm 前後の *Limicolaria* の開口部から螺管の上端にまで分布している。それは殻の一侧が風化して石灰層が溶け去ったため、球形の卵が露出していたことから知ることができた(図1)。

陸生の腹足類 *Limicolaria* (図2) が卵性ではあっても、殻内が卵で埋め尽されているのは異常と言わねば

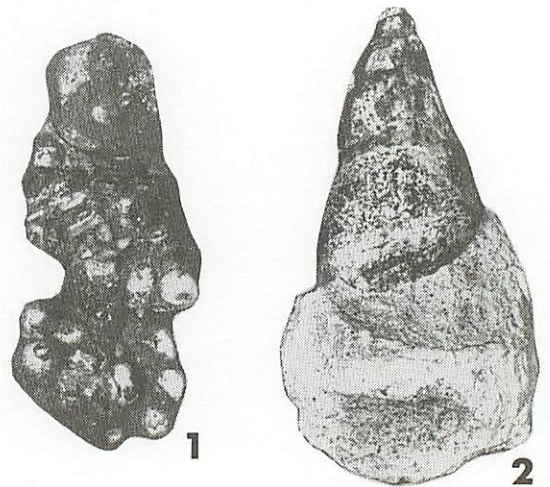


図1 中新世初期の陸生貝 *Limicolaria* の殻内に分布する卵を示す。この卵は殻構造から、*Limicolaria* の死殻内に産み付けられたヤモリ目の卵であることが分かった。

図2 完全な *Limicolaria* の化石。
図はすべて Hirsch and Harris (1989) による。

Yoshio Fukuda: Review of some reptilian rigid eggshell fossils and their shell structure.

*千葉県衛生研究所

ならない。陸生の腹足類の卵は通常、螺管の2巻き目にある尿生殖管 (urogenital tract) の部分に認められるにすぎない。

Tompa (1979) は、陸生貝の卵の大きさについて調べ、それが直径0.5~50mmの間にあることを指摘している。現生の *Limicolaria* 目の陸生貝では、石灰質の外被を伴う卵の大きさは直径1.4~6.5mmの範囲にある。卵数は8~25個で、平均的な数は15個内外である (Owen, 1965)。1個の貝の持つ卵数という点では、Legetet 層のものは、現生の *Limicolaria* に近いと言い得よう。しかし、保存されている卵のサイズは7.0~7.5×8.7~9.0mmの間にあって、Owen (1965) の数値よりもかなり大きい。

これらの事実は、Legetet 層のものが、他の動物によって、*Limicolaria* の死殻内に産み付けられた可能性の高いことを示している。

その有力な候補者として、ヤモリが挙げられる。現生のヤモリ (*Gekko gekko*) では、直径3.5~32mmの大きさの卵を産み、卵のサイズは体長に比例する (Seufer, 1985; Vitt, 1986)。現生のアフリカ産のヤモリでは、卵の大きさは直径4~12×5~13mmの間にある (Seufer, 1985)。

卵は岩の割れ目、木のほこら、時には投げ捨てられた空き缶、植物の根や砂の下にも産み付ける。ただし、現生のヤモリでは腹足類の死殻内部に産卵した例は未だ報告されていない (Vitt, 1986)。

卵殻の微細構造

現生のヤモリ亜目の代表 *Gekko gekko* の卵殻は、薄い卵殻膜 (shell membrane) の上に100 μ mほどの厚さの石灰層が形成され、最外側を繊維状の有機物からなる外被が覆う。この外被 (fibrous organic cuticle) の厚さは10 μ m内外と極めて薄い。

卵殻の石灰層は方解石からなり、稜柱状構造を示すが、その基本単位 (卵殻を構成する稜柱の集合体。通常、一定の大きさの円錐形を呈する) は形が一定せず、円錐の幅の広いものや狭いものなどが混在する。隣接する稜柱層とは互いに噛み合う、いわゆる interlocking 構造を示す。この稜柱層の嵌合部に、しばしば呼吸孔が形成される。乳頭状構造の発達は弱い。

Legetet 層の陸生腹足類 *Limicolaria* の殻内に存在していた卵の殻構造は、前記のヤモリのものに極めて近いものであった (図3~5)。

一方、陸生の腹足類の石灰化した卵殻構造に関して、Tampa (1976, 1980) による詳細な報告がある。それによれば、石灰層には稜柱状構造が認められず、卵殻の大部分を構成する中層は、顆粒状の石灰層からなり、呼吸孔も存在しないという。それは先のヤモリのもの

とは著しく異なる。

以上結論として、Legetet 層より産出した陸生腹足類 *Limicolaria* の殻内に保存されていた卵化石は、当時のヤモリ亜目とその死殻内に産卵したものであると考えることができる。

この Hirsch と Harris (1989) による中新世初期のヤモリ亜目の卵化石について、その産卵主を突き止めて行くプロセスは、大変緻密な観察と文献的な裏付けによっているだけに、大きな説得力を持っている。

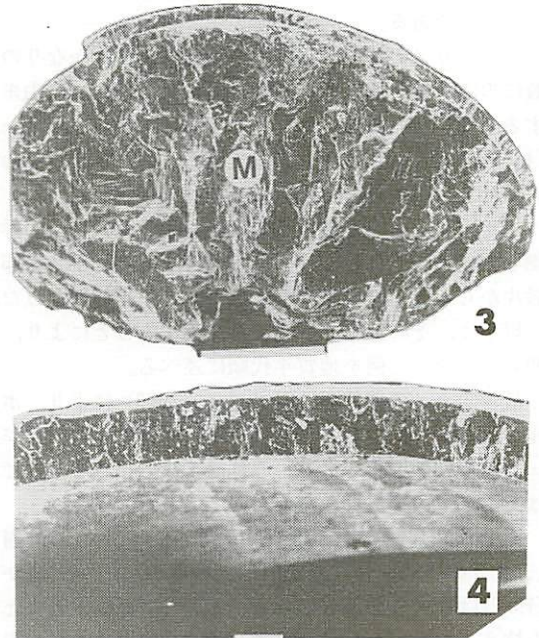


図3~4 *Limicolaria* 殻内に存在していたヤモリ目の卵殻断面の電子顕微鏡像。Mは卵殻内の二次的な充填物。

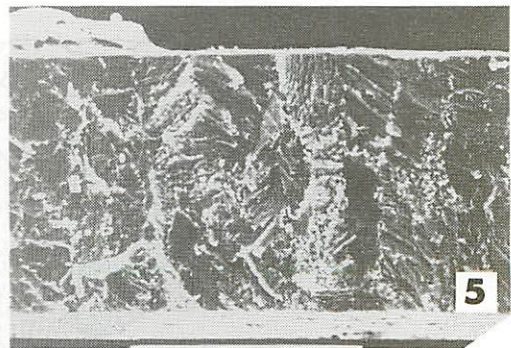


図5 卵殻断面の高倍率像。卵殻は方解石からなり、特有な interlocking 構造を伴うことから、ヤモリ目の卵と決定された。図中のスケールはいずれも100 μ mを表す。図はすべて Hirsch and Harris (1989) による。

陸ガメの卵化石の地史的分布と研究史

Agassiz は Florida 州の更新統より、ウミガメの卵化石を報告している。それが19世紀に入って発見されたものであるにもかかわらず、未だに科学的な記載がなされていない (Hirsch, 1994)。

従って、それが本当にウミガメのものであるのか極めて疑わしい。Hirsch (1983) は Nebraska 州の漸新統より、ウミガメの卵を発見し記載した。それが現在までに知られている、弾力性ウミガメ卵 (flexible sea turtle eggshell) の化石を扱った、科学的な報告の唯一のものである。

さて、カメの卵化石に関する報告は今迄にかなりの数にのぼっている。それらはいずれも、陸ガメに由来する硬質の殻を持つものである。古くは Buckman (1860), Meyer (1860) の論文がある。しかし、そのいずれも肉眼的な観察を行なったにすぎない。

近年になって、走査電子顕微鏡を用いた殻構造の詳細な記述がなされるようになった。その結果、小さな卵殻片からも多くの情報を引き出すことが可能となった。

以下に、そのような研究法を採用することにより、明らかになった例を地質年代順に述べる。

最古のカメの卵化石は Kohring (1990) により、ポルトガル中央部の Guimarota 炭鉱より発見された、ジュラ紀後期のものである。それは1枚の小さな殻片ではあるが、大変保存の良いものであった。

同様な断片的なものは Colorado 州の Morrison 層 (ジュラ紀後期) から産出しているが、Hirsch ほか (1987) はカメの卵殻らしいものとして、断定することを控えている。しかし、筆者が論文中の写真を見た限りでは、カメの卵と考えても間違い無いように思った。

白亜紀のものでは、イギリスから (Straelen, 1928; Hirsch, 1983), 日本からは (Fukuda and Obata, 1991), フランスからは Masse (1989) がある。ベルギ

ー北部の Hainin にある始新統より、Schleich ほか (1988) はカメの卵殻片を得、その微細構造を明らかにし (図6)、同地層に含まれる陸ガメ、*Testudinarius ovum* のものであることを突き止めた。

北アメリカの西部内陸部にある漸新統並びに中新統からは、かなり以前から陸ガメの卵化石が発見されている (Hay, 1908; Hirsch, 1983; Hirsch and Bray, 1988)。スペイン領 Canary Islands の最大の島 Gran Canaria にある鮮新統からは、原型を保ったピンポン玉状の陸ガメの卵が産出する (図7)。

その卵殻を調べた Hirsch and Lopez-Jurado (1987) (図8) や Rothe and Klemmer (1991) は、それがゾウガメ (*Geochelone elephantopus*) (図9) あるいはその近縁種 (*Geochelone gigantea*) のものと考えている。

その他、エチオピアの Afar にある鮮新世人類の遺跡からも発見されている (Hirsch, 1983)。このエチオピアの例もゾウガメの一種とみなされており、当時の猿人の食物として利用されたものかもしれない。

日本の研究例

最後に、日本の陸ガメの卵化石に関する唯一の研究例について述べよう。それは Fukuda and Obata (1991) による、北海道留萌郡の上部白亜系 (Conician 階) より産出した卵を対象としたものである。

卵化石は直径28.5mmの球形で、全体に濃褐色をしている。表面に顆粒状及び網目状の構造が観察される。断面では、その表層近くを厚さ0.5mmほどの灰白色の薄層がリング状に走る。その下層の部分はすべて方解石の結晶によって埋め尽される。

この卵殻の一部を切断して、前記の灰白色の薄層部分を微細構造、鉱物学的な性状について検討した。その結果、卵化石の最外層を構成する褐色部は、鉄分を

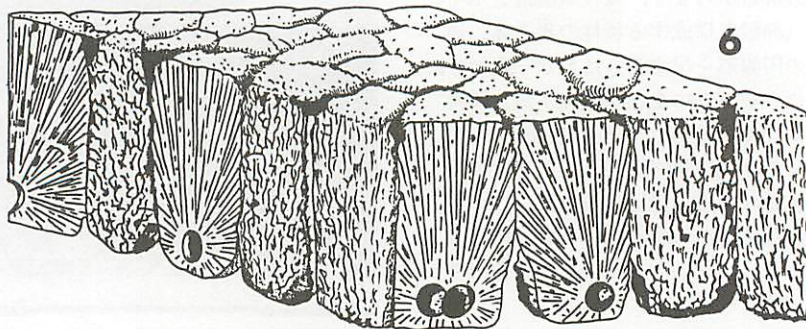


図6 ベルギーの Hainin にある始新統の岩山から産出した卵殻。その微細構造を調べることによって、当時の陸ガメの卵であることが分かった。殻の厚さは約100 μ m である。

図は Schleich ほか (1988) による卵殻構造のシェーマ。

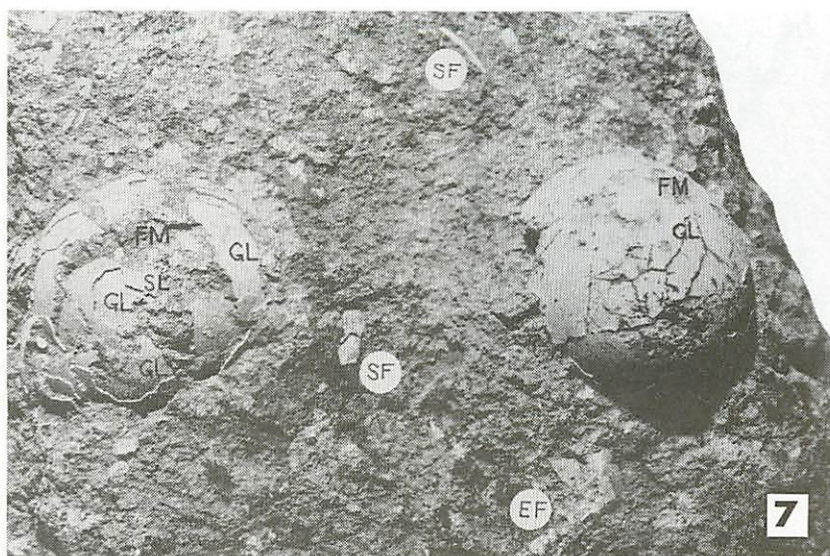


図7 スペイン領グラン・カナリア島の鮮新統より産出したゾウガメの卵化石。大きさは直径6cm 近くある。

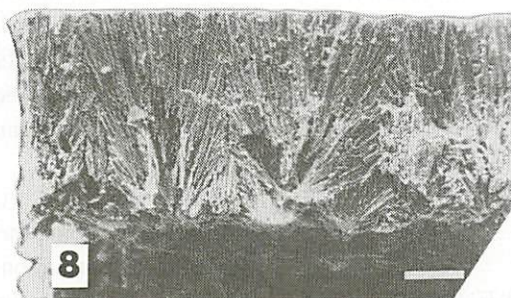


図8 卵殻断面の電子顕微鏡像。スケールは100 μ m。図はすべて Hirsch and Lopez-Jurado (1987) による。

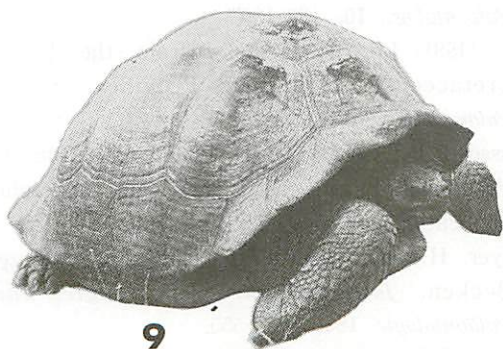


図9 ゾウガメの全身像
(写真は藤原氏の好意による)。

含んだ不規則な方解石からなることが分かった。その下側に高さ500 μ m, 幅250 μ m ほどの長方形をした卵殻の基本単位 (shell units) が並ぶ (図10)。

各々の基本単位は、直径2 μ m 前後の方解石の針状結晶の束からなる。それらは基本単位の底部近くにある石灰化の中心 (core) から放射状に伸張している。呼吸孔は認められない。以上のような事実は、Hirsch (1983, 1987)による陸ガメの卵殻と一緻している。その事から Fukuda and Obata (1991) は、北海道の上部白亜系産の卵化石を陸ガメのものと判断した (Hirsch も私信で、Fukuda and Obata (1991) の見解を支持している)。

カメの卵殻では、その基本単位を構成する石灰質の稜柱が、アラレ石からなることが大きな特徴となっている。化石種ではエチオピアや Gran Canaria の鮮新統産のものに於て、卵殻の一部にアラレ石が認められるにすぎない (Hirsch, 1983; Hirsch and Lopez-Jurado, 1987; Rothe and Klemmer, 1991)。

それ以前のカメ類の卵殻では、いかに保存の良好な例でも、すべて方解石からなっている (Hirsch,

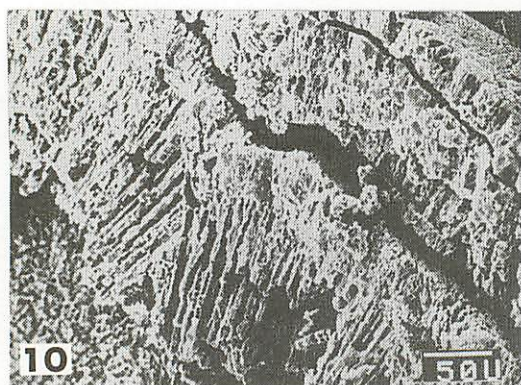


図10 北海道の後期白亜系より産出した陸ガメの卵。
写真は卵殻断面の電子顕微鏡像。Fukuda and
Obata (1991) による。

1994)。北海道のものも無論その例外ではなく、アラレ石から方解石に変わったものの、卵殻の基本的な構造を維持していた例と考えることができる。

そして、ヤモリ亜目では interlocking 構造を伴う緻密な卵殻構成単位を持つことから、明瞭な呼吸孔(respiratory pore)を持つことが必要なのであろう。一方、カメの卵殻構成単位は隙間の多い稜柱束からなり、各単位ごとの結び付きも緩やかで、その間隙を利用して胚のガス交換が可能のため、呼吸孔の形成を見なかったと考えられる。

終りに

ヤモリ亜目並びに陸ガメの卵化石について、一部筆者の研究例を含めて記した。最近、北海道の上部白亜系から、ピンポン玉状の卵化石が産出したという話を耳にしたことがある。それも恐らく陸ガメ由来の卵であろう。当時、北海道の陸地には恐竜と巨大な陸ガメが共存していたのかもしれない。このように卵化石は、多くの学問的なロマンを内蔵していて、興味が尽きない。

文 献

Alifanov, V.R. (1989) The oldest gecko (Lacertilia, Geckonidae) from the lower Cretaceous of Mongolia. *Paleontological Journal*, 23, 128-131.
Buckman, J. (1860) Fossil reptilian eggs from the Great Oolite of Cirencester. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 16, 107-110.
Fukuda, Y. and Obata, I. (1991) Upper Cretaceous egg from Hokkaido, *Bulletin of the National Science Museum, series C*, 17, 113-118.
Hay, O.P. (1908) The fossil turtles of North America. *Carnegie Institution of Washington*,

Publication, 75, 1-568.

Hirsch, K.F. (1983) Contemporary and fossil chelonian eggshells. *Copeia*, 2, 382-397.
— (1994) The Fossil Record of Vertebrate Eggs. In Donovan, S.K. ed., *The Palaeobiology of Trace Fossils*, John Wiley & Sons Press, pp. 269-294.
— and Lopez - Jurado, L.F. (1987) Pliocene chelonian fossil eggs from Gran Canaria, Canary Islands. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7, 96-99.
— and Packard, M.J. (1987) Review of fossil eggs and their shell structure. *Scanning Microscopy*, 1, 383-400.
—, Robert, G.Y. and Harley, J.A. (1987) Eggshell Fragments from the Jurassic Morrison formation of Colorado. *Dinosaur Triangle Paleontological Field Trip*, 1987, 79-84.
— and Broy, E.S. (1988) Spheroidal eggs avian and chelonian—from the Miocene and Oligocene of the western interior. *Hunteria*, 1, 1-8.
— and Harris, J. (1989) Fossil eggs from the Lower Miocene Legetet Formation of Koru, Kenya: snail or lizard?. *Historical Biology*, 3, 61-78.
— and Quinn, B. (1990) Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10, 491-511.
Kohring, R. (1990) Upper Jurassic chelonian eggshell fragments from the Guimarota Mine (central Portugal). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10, 128-130.
— (1991) Lizard eggshells from the Lower Cretaceous of Cuenca Province, Spain. *Palaeontology*, 34, 237-240.
Masse, P.J.-L. (1989) A chelonian egg from the Vraconian of south east France, paleogeographic implications. *Geobios*, 22, 523-530.
Meyer, H. von, (1860) *Trionyx Eier in Mainzer Becken. Jahrbuch für Mineralogie und Paläontologie*, 1860, 554-555.
Owen, D.F. (1965) A population study of an equatorial land snail, *Limicolaria martensiana* (Achatinidae). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 144, 361-382.
Rothe, P. and Klemmer, K. (1991) Fossil eggs of terrestrial tortoises (Family Testudinidae) from Pliocene calcarenites Fuerteventura (Canary

- Islands, Spain). *Senckenbergiana Lethaea*, 71, 307-317.
- Seufer, H. (1985) *Geckos*, pp. 1-112, Minden, Albrecht Philler Verlag.
- Schleich, H.H. and Kaestle, W. (1988) Reptile Eggshells SEM Atlas. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- , — and Groessens-van Dyck, M.-Cl. (1988) Paläogene Eischalenreste von Hainin (Belgien). *Paläontologische Zeitschrift*, 62, 133-146.
- Straelen, B. (1928) Les Oeufs reptiles fossiles, *Palaeobiologica*, 1, 295-312.
- Tompa, A. (1976) A comparative study of the ultrastructure and mineralogy of calcified land snail eggs (Pulmonata: Stylommatophora). *Journal of Morphology*, 150, 861-888.
- (1979) Oviparity, egg retention and ovoviviparity in pulmonates. *Journal of Molluscan Studies*, 45, 155-160.
- (1980) Studies on the reproductive biology of gastropods: Part III. Calcium provision and the evolution of terrestrial eggs among gastropods. *Journal of Conchology*, 30, 145-154.
- Vitt, I. (1986) Reproductive tracts of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia*, 1986(3), 773-786.

Abstract

This paper provides review of the present status of the fossil eggshell record, limited on the reptilian eggs of Gekko and Chelonia. In addition, I point out several problems encountered in studying the microstructure of the fossil eggshell.