

## 第34回（通算第145回）化石研究会総会・学術大会講演抄録

(2016年6月11日(土)・12日(日), 早稲田大学早稲田キャンパス11号館・14号館にて開催)

シンポジウム

「カメ類の起源と進化を考える」

講演 1

### S-1 カメを作った発生プログラムの進化

倉谷 滋 (理化学研究所 倉谷形態進化研究室)

カメ類の甲は、単に外骨格が発達したものではなく、肋骨や脊柱をベースにした大規模な解剖学的再編成によって出来ている。例えば、一般的な脊椎動物では胸郭(肋骨で出来た籠)の外側にできるはずの肩甲骨が、カメ類では一見、胸郭の中に出来ている。このように、カメの骨格要素の幾つかは、形態学的同定性の決定が困難なものとなっている。このような進化を説明するには、発生過程に生じた変化を考えなければならない。そこでスッポン *Pelodiscus sinensis* 胚を用い、比較発生学的検索を行った。まず、カメ類の肋骨は、他の羊膜類のそれと同様軸部に発するが、他の動物におけるように肋骨原基が外側体壁に侵入することはない。つまり、カメ類の肋骨は軸部に留まったまま伸長するのである(この現象を axial arrest と呼ぶ)。その結果、体壁の基部が発生上内側に折れ込み、その過程で肩甲骨が胸郭の中に位置することが分かった。この過程で筋(例えば前鋸筋)の付着位置に変化は起きず、骨格の位置のシフトに追従するのみである。すなわち、構造間の相対的位置関係には、本質的变化はなく、単にカメ独特の「折れ込み」によって甲羅が出来ていることになる(「折れ込み説」= folding theory)。興味深いことに、カメの祖先的系統に位置すると目される *Odontochelys* は、発生後期過程のスッポン胚と同じ解剖学的パターンを有していたことが分かった。これは、個体発生が系統発生を繰り返していることの一例と見ることができる。カメの後期咽頭胚では、体幹の側面、軸部と体壁の境界線上を前後軸方向に伸びる高まりが現れ、これを甲稜(carapacial ridge = CR)と呼ぶ。組織学的にCRは肥厚した表皮と、その直下の間葉の凝集からなり、ニワトリ肢芽における、外胚葉性頂堤(apical ectodermal ridge = AER)を思わせる。AERは、四肢の発生において成長とパターン形成に機能するため、その類推からCR

にも同様の機能が仮定されてきた。スッポンのCRにおいては、特異的に幾つかの発生制御遺伝子が発現し、それがWntシグナリング経路のコンポーネントを成すことが分かった。実際、その中のひとつLef1の機能を阻害すると、肋骨の伸長、背甲円周の成長が抑制される。それもまた *Odontochelys* の肋骨と同様のパターンである。つまり、*Odontochelys* には、現生のカメ類の個体発生後期に生ずる「何か」が欠けており、それがCRの後期発生過程における機能であるらしい。さらに、スッポンのゲノムを解析し、発生過程におけるトランスクリプトームの変遷を、マウス、ニワトリなどと比較したところ、カメ特異的なプロファイルは、脊椎動物全てに共通する胚段階であるファイロティビックステージまで、他種とあまり変わらず、変更はその後に挿入されていることが分かった。つまり、カメの進化は、脊椎動物の基本型を維持しつつ、胚発生におけるその成立のあとに独自の変更を挿入することによってもたらされる。そのために、祖先的動物と比較したとき、反復説的效果を見ることができると考えられるのである。

講演 2

### S-2 化石記録から見えてきたカメ類の起源

平山 廉 (早稲田大学国際教養学部)

カメ類の独特な甲羅は、発生学的には背甲部分(椎骨と肋骨)と腹甲(腹肋骨と肩帯皮骨要素)が連動して形成されたものであり、肋骨遠位部の退縮を伴っている。近年、カメ類の初期進化ならびに起源に関しては重要な古生物学上の新知見があった。2008年、*Odontochelys* が中国貴州省の後期三畳紀(約2億2000万年前)より最古かつ最も原始的なカメ類として報告された。さらに2015年、ドイツの中期三畳紀(約2億4000万年前)から *Pappochelys* がより基盤的な進化段階のカメ類として記載された。2013年には、南アフリカの古生代ペルム紀中期(約2億6000万年前)から産出する小型爬虫類 *Eunotosaurus* について、三畳紀カメ類と共通して見られる胴肋骨の派生的形質などに基づいてカメ類の祖先形であるとみなす新たな見解が提

唱されている。

*Odontochelys* では板状の腹甲とそれを覆う鱗板が完成され、胴体の可動性は消失しているが、背甲の形成は不完全で大きな空隙が認められる。*Pappochelys* では、腹肋骨が胴肋骨と同期しており、腹肋骨が癒合して板状の腹甲が形成される直前の状態にあると考えられる。これら三畳紀の根幹のカメ類に見られる形質は、カメ類の甲羅形成においては腹肋骨の著しい発達が行先するという、発生学的な証拠に基づいて提唱された仮説を支持していると思われる。しかしながら *Eunotosaurus* には確実な腹肋骨は認められず、また胴椎の関節突起に水平方向の可動性が認められることから、肋間筋の消失は生じていなかったと考えられる。*Eunotosaurus* や、三畳紀の *Pappochelys*, *Odontochelys* など根幹のカメ類に共通して見られる胴肋骨が拡大、肥厚する特徴は、恐竜の曲竜類や、異節類のアリクイなど多くの四足動物にも収斂進化の結果として認められるものであり、とりわけ顕著な特化形質ではない。また *Eunotosaurus* の胴肋骨遠位部は下方に強く発達しており、三畳紀の根幹のカメ類とは明瞭に異なっている。

以上を総合してまとめると、*Eunotosaurus* は胴肋骨のみを著しく発達させた独自の防御体制を備えており、カメ類に見られるボディ・プランの祖先形とはなりえなかった可能性が高い。なお *Eunotosaurus* の頭骨に見られる特徴は、本タクサがカメ類をふくむ双弓類ではなく、特殊化した単弓類の一員であることを示唆している。

### 講演 3

#### S-3 化石曲頸類の多様性と海生適応

吉田将崇

(東京大学大学院理学研究科生物科学専攻/東京大学総合研究博物館)

現生カメ類(カメ目)は潜頸類(潜頸亜目)と曲頸類(曲頸類)の2つの分類群からなる。これらカメ類は高度に海生適応したウミガメ類(ウミガメ上科)や、陸生のリクガメ類(リクガメ科)、そして都市部に棲むものまでさまざまな環境に適応し、多様化している。これらの多様な現生カメ類のうち、潜頸類の13科に対して、曲頸類は3科とその多様性は低い。現生曲頸類はアメリカヨコビガメ科、アフリカヨコビガメ科、そしてマタマタ科が南半球を中心に生息している。しかしながら、化石記録からは曲頸類の分布は北東アジアを除く全世界にわたっていたこと、そして†ボトレミス科、†アラリベミス科、†ユーラクセミス科などを加えた6科の絶滅分類群があったことが分

かっている。また、最も基盤的な曲頸類としては *Proterochersis* が三畳紀から報告されているが、本当に曲頸類に含まれるかどうかは疑わしい。確実な曲頸類が出現するのはジュラ紀になってからである。さらに、ベネズエラの新第三系から知られている *Stupendemys geographicus* (アメリカヨコビガメ科)は甲長3mを超える最も大きなカメの一つだった。

絶滅した曲頸類のうち、ボトレミス科は白亜紀前期アプチアン階に現れたアメリカヨコビガメ上科のグループで、主に北アメリカ大陸と北アフリカ、スペインなどから化石記録が報告されている。ボトレミス科はK/Pg境界を越えて古第三紀始新世まで、約5000万年間にわたって生存していたことから、非常に成功したグループだったと考えられる。ボトレミス科の甲羅は形態的多様性に乏しいが、頭骨の形態はカメ類の中でも他に類を見ないほど多様性に富んでいる。中でも、ボトレミス族の広い咬合面に凹みのある口蓋形態や、タフロスフィス族の前後方向に長い頭部は非常に特徴的である。カメ類の頭骨形態は一般的に生態や食生の影響を強く受けることから、ボトレミス科の生態的多様性が示唆される。加えて、ボトレミス族やタフロスフィス族の化石記録は浅海成層や汽水の堆積物から見つかることから、海生のカメであった可能性が指摘されてきた。

カメ類の海生適応は遊泳への適応と、海水への適応に分けて考えることが出来る。早稲田大学所蔵の未報告のボトレミス族標本により、初めて分類学的位置の明らかなボトレミス族の上腕骨を観察することが可能になった。既知の *Chupacabrachelys complexus* (タフロスフィス族)や現生の *Podocnemis expansa* (アメリカヨコビガメ科)と比較することで、ウミガメ上科などに見られる遊泳適応と似た傾向がボトレミス族にも認められた。

これらのことから、化石曲頸類はこれまで考えられていた以上に多様で、様々なニッチに適応したグループであったことが明らかになってきた。

### 講演 4

#### S-4 琉球列島の更新世カメ類化石が示す大量絶滅と動物地理

高橋亮雄(岡山理科大学理学部動物学科)

トカラ海峡以南の琉球列島にはイシガメ科3種(リュウキュウヤマガメ、ミナミイシガメ、セマルハコガメ)が分布している。これらのうち、リュウキュウヤマガメは沖縄諸島にのみ分布し、近縁種の分布域が大陸南縁部に限られていることから遺存固有の状態

にあると考えられている。残りの2種は台湾や大陸に分布する同種の個体群からわずかながら形態的な分化が認められており、固有亜種として識別されている。琉球列島は、陸生動物の系統地理学的パターンにもとづく北琉球、中琉球、および南琉球に区分されており、在来のカメ類もこの区分に調和的な分布を持つ。主にこうした現生動物の分布パターンにもとづく琉球列島の古地理仮説では、前期更新世までには中琉球が孤立した一方、北琉球と南琉球はそれぞれ近隣の大陸と接続し続け、その後、中期更新世に南琉球の宮古諸島が孤立し、後期更新世に八重山諸島が孤立した、と想定されている。近年盛んに行われている現生動物を対象とした分子系統学的研究は、こうした古地理仮説に関する妥当性の検証や補強だけでなく、新たな仮説の構築において精度の高いデータを提示できる強みを持つ一方、地理的あるいは系統学的に重要な個体群の絶滅や局地的な消滅による分布の空白について評価することができないという弱点も持つ。幸運なことに琉球列島に広く発達する更新世末期の石灰質に富む堆積物には、絶滅系統を含む陸生脊椎動物の化石や骨格残骸が多く保存されており、これらの研究結果は分子データにもとづいて立てられて古地理仮説を検証する上で絶好の資料となる。

このような背景のもと、琉球列島の第四紀陸成堆積物より得られているカメ類の化石と遺跡産の骨格残骸について研究を進めたところ、この島嶼群にはほんの数千年前まで、在来3種に加え、少なくともイシガメ科4種およびリクガメ科1種からなる5種が分布していたことが明らかになった。このことは、琉球列島にはかつて種数において現在の約3倍に達するカメ類が分布していたが、ここ数千年の間に一部を残して一気に絶滅したことを明瞭に示している。こうした“大量絶滅”の要因としては、人類による影響や急激な気候の変化、もしくはその両方が考えられるが、残念ながら具体的な証拠を得るに至っていない。絶滅系統の分布パターンはおおむね現在一般に流布しているこの地域の古地理仮説と調和的であるものの、例外も認められた。たとえば宮古島から知られるミヤコイシガメは、詳細な検討の結果、イシガメ属14種(狭義)のなかでも本州、四国、九州に分布する固有種ニホンイシガメおよび本州と九州の中部更新統から知られる絶滅種ヤベシガメと形態的に最も近く、北方に近縁種を持つ点で同じく宮古島諸島から知られているミヤコノロジカヤハタネズミ属などと調和的な地理的分布パターンを示した。こうした結果は、現在一般に受け入れられている古地理仮説について疑問を投げけるとともに、さらなる検証の必要性を示している。

## 講演5

### S-5 カメの進化と四肢骨の微小解剖学

中島保寿(東京大学大気海洋研究所)

四足動物の四肢骨は、陸上では体重を支え、移動運動を担う。陸生の哺乳類や爬虫類、鳥類の四肢骨が、緻密骨およびその内部の髄もしくは気嚢を備えた「管状骨」を共有していることは、「強度」と「軽量化」という2つの選択圧を受けて進化した結果と考えることができる。一方で、陸上四足動物から進出し、二次的に水生適応した動物たちは、この管状骨を失い、骨内部が緻密骨や海綿骨で満たされる傾向にある。これは、重力の制約がない水中での進化においては、強度や軽量化といった選択圧が作用しなかった結果と考えられる。

カメはその系統進化の過程で、砂漠から深海域まで様々な生活環境な生活環境に適応してきた。カメのうち多くの種は水中・陸上の両方で生活可能だが、リクガメ科などは陸上生活に、ウミガメ上科などは水中生活にそれぞれほぼ完全に適応している。

このようなカメ類の四肢骨の内部構造が、系統進化と生活環境の変化に伴いどのように変化してきたかを解明するため、現生カメ類のうち、オオニオイガメ科を除く全ての科のカメ類から四肢骨を採取し、マイクロフォーカスCTスキャナおよび骨組織薄片を使ってその骨内部構造を比較した。その結果、陸生・半水生・水生カメ類のうち、半水生カメ類の骨密度が最も高く、次いで陸生カメ類の骨密度が高かった。この結果は一見、食肉類など他の四足動物の系統と同様であった。しかし陸生カメ類の骨内部には髄腔は発達せず、二次的な再構築によって形成された海綿骨が発達しており、定性的には水生・半水生カメ類の四肢骨と区別できなかった。最古の完全な甲羅を持つカメとして知られる *Proganochelys quenstedti* (後期三畳紀) は陸生動物であったとされているが、四肢骨を解析した結果、厚い緻密骨の内部は海綿骨で占められ、髄腔は発達していなかった。一方で、カメ類ともっとも近縁とされる主竜類の系統の多くは髄腔を保持している。これらの結果から、髄腔の欠失は *P. quenstedti* と現生カメ類の共通祖先からカメ類が受け継いだ共有派生形質であると考えられる。

カメの体幹は甲羅として発達し、一切の波状運動を行うことができない。またカメ類の肩帯・腰帯はともに甲羅の内側にある。このようなボディプラン上の制約から激しい運動ができないカメ類にとって、骨の強度や重量といった要素は生存競争において大きな問題とならなかっただろう。

陸生カメ類の髄腔の欠失は、甲羅による運動の制約から、陸上にいながらにして、軽量化という選択圧から逃れたという、ひとつの「脱適応」現象として解釈できる。

## 一般講演

### 〇－１ 千葉県銚子市の鮮新統名洗層から産出したアルビレオ科の耳骨化石

村上瑞季（秀明大学・早稲田大学）  
平山 廉（早稲田大学国際教養学部）

千葉県銚子市に分布する鮮新統下部の名洗層は、多数の脊椎動物化石を含むことで良く知られている。特に鯨類化石は板鯨類化石とならび多産する分類群である。鯨類化石のうちヒゲクジラ類化石の鼓室胞については、Ohishi and Hasegawa (1994) によって群集の概要が示されているが、ハクジラ類化石については、これまで散発的な記載があったにすぎない。ただし、Murakami and Koda (2013) が記載した絶滅したマイルカ上科に属するアルビレオ科の耳周骨は特筆に値する。同科は北太平洋のみから産出し、その時点で6点しか記載されておらず、最も珍しいイルカ類の一つであった。このたび、15点に上るアルビレオ科の追加標本が名洗層より得られたので、それらの標本から得られた新知見について報告する。

昨年、銚子市在住の山田勝彦氏から千葉県立中央博物館に、同氏が名洗層より採集した450点以上にも上る鯨類化石が寄贈された。このコレクション中には120点ほどのハクジラ類化石が含まれており、このうち12点がアルビレオ科の耳周骨と鼓室胞であった。さらに千葉県立中央博物館と茨城県自然博物館の登録標本から1点ずつ同科の耳周骨が見つかり、早稲田大学国際教養学部にて耳周骨のレプリカが1点収蔵されている。

上記の名洗層産耳周骨と既存のアルビレオ科の耳周骨は、(1) 前後に長く台形の蝸牛部、(2) 良く発達した median promontorial groove、(3) 腹側面において caudal tympanic process と蝸牛部の外側縁が大きな角度をなす、といった形質を共有している。ただし、名洗層産の耳周骨は、模式種である *Albireo whistleri* と比較すると次のような違いが認められる：median promontorial groove は内耳道からより離れ、かつ発達している；前突起が短い（蝸牛部との相対的な長さは19.8–26.1% vs 40；anterior incisure はより近位に位置する；anterointernal sulcus の消失。したがって、名洗層産耳周骨と *A. whistleri* は少なくとも種レベルで異なるタクサであると考えられる。なお名洗層産の耳周骨には、耳周骨の最大長が36mm を越え

る大型のものと、31mm 台の小型のものが含まれる。小型の耳周骨は相対的に前突起が長く、大型のものは相対的に短い。同所的な分布であることや、ハクジラ類の耳周骨の大きな雌雄差は一般的でないことから、両者の違いは個体成長に伴う変異である可能性が高い。

新たに見つかった鼓室胞と既存のアルビレオ科の鼓室胞は、(1) 非常に幅広い総胞、(2) 総胞が前外側で極端に膨らむ、といった派生的な形質を共有している。したがって、銚子市産の鼓室胞もアルビレオ科のものと考えられ、おそらく耳周骨と同一種であると思われる。

名洗層産のアルビレオ化石の産出数は、同層産のハクジラ類化石の13.8%、マイルカ下目化石の20.5%を占めている。したがって、アルビレオ科は従来考えられていたほど希少なタクサではなく、鮮新世の北西太平洋の暖温帯では普遍的な存在であったことが示唆される。名洗層からは、アルビレオ科の他に遠洋性のナガスクジラ類やアカボウクジラ類も多産している。アルビレオ科は、脊椎の形態や数から遠洋性であったとされており (e.g., Buchholtz and Schur 2004)、名洗層における組成比は形態学的研究の結果を支持しているように思われる。

### 〇－２ 束柱類の泳ぐ姿勢の骨格交連

澤村 寛・安藤達郎・新村龍也（足寄動物化石博物館）

束柱類の泳ぎ方を検討し、交連骨格の制作を進めている。

デスマスチルス（束柱目デスマスチルス科）は、長尾 (1936年、北海道大学) 以来、特異な骨学的形質の解釈の相違により、いくつかの復元交連骨格が作られてきた。それらは、陸上動物であることを前提として、すなわち、「地に立つ」姿勢で組み立てられた。一方、もう一つの科、パレオパラドキシアは水に住む動物として、鹿間、長谷川、甲能、Barnes、によって交連骨格が組まれている。長谷川の骨格は、水底に「立つ」か水底からの浮上が想定されており、泳ぐ姿勢は表現されていない。甲能、Barnes による交連骨格は、それぞれ泳ぐ姿勢ではあるものの、四肢の動かし方が異なっており、泳ぎ方についての解釈の相違が反映している。

犬塚は、先行する束柱類の復元（長尾・レベニン・鹿間・大英博物館・亀井・長谷川）を批判的に検討し、古生物復元の方法論を表しつつ、新しいデスマスチルス像を提唱した。個々の骨の特徴を引き出し、骨学的な法則に従わない謎を説明し、陸上歩行を前提とし、ヒジ・ヒザを外側に張り出す四肢の側方型を選択

して、新しいデスモスチルスの体勢を表した(1984, 『デスモスチルスの復元』)。さらに、交連骨格をつくって(1984年, 北網圏北見文化センター)デスモスチルスの復元をおこなった。

1998年開設の足寄動物化石博物館では、犬塚が提唱した「側方型」の体勢の東柱類6体を交連し、展示の中心に据えた(くわえて、科学史的展示として長尾、亀井による骨格)。中学校理科の教科書5社中2社の地球の歴史年表に同館の「犬塚復元」が掲載される(2016年版)など、犬塚説の普及に貢献した。

足寄博物館では2014年、展示パネルの東柱類説明図をすべて泳ぐ姿勢に改訂し、2015年からは、仮説的に〜モデル検証的に、交連骨格による泳ぐ姿勢の検討を開始した。その方法論は犬塚(1984)を基礎とし、これを批判的に検証して、さらに、近年公表されている分析的・組織学的研究等、および、現生哺乳類の泳ぎ方を参考にして、交連骨格を制作するものである。

方法論としては、犬塚が四肢骨の形質から「歩行可能性」を作業仮説(犬塚の前提)としたのたいして、足寄では椎骨の形質から「泳ぐこと」を前提とした。前位胸椎の短い棘突起は有蹄類の原則からはずれ、陸上歩行の困難さを推測したことが主要因である。

潜る生態を想定し、水面泳ぎではなく、「水中泳ぎ」の姿勢を選択した。近年の分析的・組織学的成果を要因とする。

四肢の動かし方は、左右交互型(イヌカキ型)ではなく、左右対称〜並行型(ヒラオヨギ型)を採用している。カバ(旭山動物園)、ゾウ(サンディエゴ動物園)、および、ビーバー(各種映像)の泳ぐ姿が要因である。

骨学的公理との整合性、筋学的検証、泳法に関する考察など課題は多いが、それらを骨格交連によって立体的に示し、東柱類の真の姿を解明する材料としたい。

ど東アジアから見つかった脊椎動物化石であり、哺乳類だけで130点以上が含まれている。なかには、動物骨を含有する未処理の堆積物や未報告資料も見つかり、演者らは多角的なアプローチから直良コレクションの古生物学的調査を開始した。直良コレクションの大半を占める第四紀陸生哺乳類化石は、豊川油田(秋田県)、葛生採石場(栃木県)、嵩山鉱山(愛知県)、瀬戸内海、秋芳洞(山口県)、松ヶ枝洞窟(福岡県)、琉球列島の石灰岩裂罅(沖縄県)など中期更新世〜完新世の産地から見つかったもので、ナウマンゾウ(*Palaeoloxodon naumanni*)やシカ属の数種類(*Cervus* spp.)、イノシシ(*Sus scrofa*)といった中・大型哺乳類の化石標本が多い。ヒグマ(*Ursus arctos*)やタヌキ(*Nyctereutes procyonoides*)など食肉目も何種類か確認されたが、未同定の標本も含まれている。未処理の堆積物および石灰岩のトラバーチンは葛生採石場と松ヶ枝洞窟から採取されたもので、堆積物中に小型の反芻類や齧歯目、食虫目などの化石を確認した。葛生採石場や松ヶ枝洞窟から見つかっている更新世の哺乳類化石群集は、カズサジカ(*Cervus kazusensis*)やニホンムカシハタネズミ(*Microtus epiraticipoides*)、ニホンモグラジネズミ(*Anourosorex japonicus*)のような絶滅種を含むのが特徴である。また、ジャコウジカ属の一種(*Moschus* sp.)など大陸の哺乳類相と関係する化石種が両産地から見つかっているが、これら絶滅種が直良コレクションに含まれているか確認すべきである。また、現生種においても現存集団と比較した場合にサイズの変異が認められており、種内で小進化(年代的な形態変化)が起きている可能性もある。このように、日本の更新世哺乳類相とその進化史についてはまだ議論の余地があるため、本講演では直良コレクションのうち第四紀陸生哺乳類化石に焦点を当てて、その概要と今後の研究方針について報告する。

---

### 0-3 早稲田大学直良信夫コレクションの第四紀陸生哺乳類化石(予報)

西岡佑一郎(早稲田大・高等研)  
平山 廉(早稲田大・国際教養)  
吉田将崇(東京大)  
武川 愛(東京大)  
高井正成(京都市大・霊長研)  
昆 彭生(早稲田大・本庄考古資料館)

---

早稲田大学本庄考古資料館には直良信夫(1902-1985年)が収集に関わった化石コレクションが収蔵されている。直良コレクションの多くは、日本や台湾な

---

### 0-4 兜岩層の昆虫化石 一下仁田町自然史館所蔵の化石標本から得られた新知見一

田中敏明(東海化石研究会)  
真野勝友(下仁田自然学校)

---

群馬県下仁田町立自然史館には寄贈された多くの標本が収蔵されている。そのうち故茂木伊一氏の兜岩層産昆虫化石について、これまで得られた新知見を交えて報告する。

兜岩層は群馬県西南部に主に分布する後期中新世〜鮮新世の火砕岩類からなる本宿層の上部層の一部を構

成する層厚30~80mの湖成層である。

兜岩層は、日本では有数の昆虫化石の産地として知られているが、これまでに報告された兜岩産昆虫化石は少ない。八木(1931)は、32種の植物化石とともに横山桐郎氏同定の昆虫4種を報告した。奥水(1982)は、10目28科13属116種の昆虫化石を兜岩層で採集したと報告し、そのうち48種を写真で示したが、種レベルまで同定できた標本はない。田中(2016)は、奥水が報告した昆虫化石を再調査し、兜岩層の昆虫化石の中に温帯南部から亜熱帯に分布すると考えられる種が含まれ、植物化石相から推定される兜岩層堆積時の気候(冷温帯下部)より暖かい気候であった可能性があることを指摘した。

下仁田自然史館に所蔵されている故茂木伊一氏が採集した昆虫化石には多くの種類が含まれるがまだリスト作成の段階であり、これまでの調査で確認できた注目値する昆虫化石2種について発表する。一種目はホソカミキリ属の一種 *Distenia* sp. である。体長25.5mm、触角残存部の長さ26.0mm。触角が大腮の基部近くについていることから、ホソカミキリ科と同定できる。体が細長く、触角の長さが体長を越えること(本標本の触角は先端が欠けているが、体長より長い)、触角の第一節が太いこと、前胸背板の側面に突起をもつこと、上翅端が外側から丸められて刺状になることから、現生種のホソカミキリ *Distenia gracilis* の近縁種と考えられる。ホソカミキリ科の化石はこれまで世界で一例の報告もなく貴重な標本である。もう一種はビワハゴロモ科の *Lycorma* 属の近縁種である。前翅長残存部27.0mm。前翅に異なる特徴をもつ二つの部分、基部側の革質部と先端側の膜質部がみられることから半翅目の一種であることがわかる。さらに脈相から *Lycorma* 属の近縁種と同定できる。前翅長は欠損部を加えると約30mm、開長は70mmを超えると推定され、日本産の現生半翅目と比べるとかなり大型である。現生 *Lycorma* 属には4種が含まれ、台湾、中国南部、インドシナ、バングラデシュなど亜熱帯から熱帯に分布している。

兜岩層から採集された植物化石を調べると、ほとんどは現在の兜岩山付近に分布する種類の近縁種や兜岩山よりも標高の高いところでみられる種類の近縁種が産出している。一方、現生種が台湾や中国南部にみられるフウの一種やスイセイジュの一種(イベスイセイジュ)が出ている。これについて尾崎(1987)やOzaki(1991)は、冷温帯の種に該当するとした。しかし、兜岩産昆虫化石からみると現生の近縁種や同属種と比べて大型の昆虫化石や、熱帯から亜熱帯に分布するオオシロアリ類の化石、そして今回確認された *Lycorma* 属の近縁種が産出している。これらの昆虫化

石からは短期間であっても兜岩層堆積時の気候が現在よりも温暖であったことを示す証拠となる可能性がある。

---

## 0-5 安定同位体比から推定される白亜紀二枚貝イノセラムス類の生態

高橋昭紀(早大理工学研究所)

鶴田 卓(OYORM(株))

坂井三郎(JAMSTEC)

---

イノセラムス科二枚貝類は、ペルム紀に出現したとされ、後期白亜紀に爆発的に繁栄した。種のレンジが短く、多くの種が短い期間に適応放散と絶滅を起こすため、後期白亜紀の重要な示準化石として、国内・国際対比に頻繁に利用されている。記載・分類学的研究は1940年頃から盛んに行われているが、イノセラムス類の生物学的側面は未だ不明な点が多く、生態はほとんどわかっていない。本研究では、そのほとんど不明なイノセラムス類の生態を明らかにするため、微細成長線の間隔と各種成長モデル曲線とを比較し、また安定同位体比を測定した。イノセラムス類の生態を明らかにすることによって、示準化石として極めて重要な本分類群を、より信頼性高く、かつ明確に効率よく国内・国際対比に活用する一助となることが期待される。

イノセラムス類の殻本体の部分自体には、微細成長線は観察されない。しかし、2~3mm長の韌帯受には微細成長線が観察されることを世界で初めて明らかにした。従って、その部分を用いて、各種成長モデル曲線の比較と安定同位体比の測定を行った。

まず、各種成長モデル曲線とイノセラムス類の成長線間隔の適合度を算出した結果、全てが統計的におよそ97~99%以上の信頼度で適合した。このことから、成長線は年輪である可能性が強く示唆された。

化石から同位体比を測るので、続成変質を評価する必要がある。続成の評価ではレーザーラマン分光分析を行った。その結果、同位体比を測定した全ての個体において、殻本体にはアラゴナイトが広く残存し、韌帯受部分にはカルサイトのみが分布していた。加えて、アラゴナイトとカルサイトの鉱物作り分けが明瞭になされていた。これらの結果に鑑みて、測定した個体には続成変質はないと考えるのが妥当である。

続成変質の影響がないため、韌帯受にみられる成長線の炭素・酸素安定同位体比を測定した。塩分濃度の影響は排除できないが、一般的には酸素同位体比が軽い方へシフトすると暖かい海水中で殻が形成されたと考えられ、重い方へシフトすると寒い海水中で形成さ

れたと推定される。これは、温かい海水中で炭酸カルシウムが形成されると、 $\delta^{18}\text{O}$  に比べて軽い  $\delta^{16}\text{O}$  が選択的に殻に多く取り込まれるからである。成長線部分が軽い酸素同位体比と大体一致する *Sphenoceramus naumannii* が1個体だけ発見され、これは一生涯海底に底生様式で棲息していたと考えられる。上述したように、成長線が年輪であるという推測と、同位体比が軽い部分とおおよそ一致するという結果を勘案すると、本種は夏輪を形成していたと推定される。それとは別に、成長後期に向かって成長線の酸素同位体比が軽い方へシフトしていく *S. naumannii* が2個体見出された。これらの個体は、擬浮遊性の生活様式をとっていたと推測され、成長と共に寒い地方から比較的暖かい蝦夷層群の堆積場に流入してきたと考えられる。もう1個体、特異な同位体比変動をみせる *S. naumannii* が存在し、これは成長途中まで擬浮遊性で、成長後期になって海底に落ちたのではないかと推測できる変動をみせるが、あくまで推測の域を出ない。

---

## 0-6 硬骨魚類ガ어의ガノイン鱗ガノイン層にあるエナメルタンパク類似タンパク

笹川一郎 (日本歯科大学新潟生命歯学部)

Outside-in 説によれば歯と鱗は起源が同じであり、魚類における歯と鱗の比較は脊椎動物の歯の起源を探るとき重要である。中生代型条鰭類の形態を多く残すとされる現生硬骨魚類スポットドガ어의顎歯は表層にエナメル質をもつ。このエナメル質有機基質は哺乳類エナメルタンパクの主要成分であるアメロゲニンの抗体に陽性反応を示し、エナメルタンパク類似タンパクの存在が示唆される。しかし、質量が大きく異なるため、このタンパクをアメロゲニンの範疇に入れることはできない [1]。また、現生のスポットドガ어はガノイン鱗を持ち、その表面を覆うガノイン層は形態的特徴によりエナメル質相当とされている [2]。しかし、その基質タンパクはよくわかっていなかった。一方、同じく基幹の条鰭類でも多鰭類のポリプテルスでは、顎歯のエナメル質と鱗のガノイン層は共に哺乳類エナメルタンパク由来の抗体に陽性反応を示し、基質タンパクを共有している可能性が示唆されている [3, 4]。今回はスポットドガ어의鱗の形成期ガノイン層を、哺乳類アメロゲニンの抗体を用いて免疫染色を行い、光顕と電顕で観察した。鱗ガノイン層はいくつかの抗体に陽性反応を示し、これは顎歯エナメル質での結果 [1, 5] とほぼ同様であった。さらに、ウエスタンブロットでも顎歯エナメル質基質タンパクと

ほぼ同様な質量を示した [6]。これより、スポットドガ어의鱗ガノイン層には哺乳類アメロゲニンに似たエビトープを有するエナメルタンパク様タンパクがあり、このタンパクは顎歯エナメル質基質タンパクと同じか、きわめて類似していることが示唆される。しかし、このガノイン層タンパクはやはり質量が大きく異なるためアメロゲニンには含められない、と考えられる。

免疫染色の反応は形成期のガノイン基質全体にわたり強く表れる。免疫電顕法によると、反応は初期結晶の周囲に存在する基質に局在するよう見える。これから、このタンパクはガノイン層の構造形成と結晶形成制御に関与していることが示唆される。さらに、結晶成長が進んだ成熟期ガノイン層ではこのタンパクは消失するので、消失により結晶成長を促すことが想定される。このことから、鱗ガノイン層のエナメルタンパク様タンパクはアメロゲニンと極めてよく似た機能を担っていると考えられる。

- [1] Sasagawa, I *et al.* (2014) *Connect Tissue Res*, **55**, 225. [2] Sire, J.-Y. (1994) *Anat Rec*, **240**, 189. [3] Zylberberg, L. *et al.* (1997) *Anat Rec*, **249**, 86. [4] Sasagawa, I. *et al.* (2012) *Cell Tissue Res*, **347**, 369. [5] Ishiyama, M. *et al.* (1999) *Arch Histol Cytol*, **62**, 191. [6] Sasagawa, I. *et al.* (2016) *J Exp Zool (Mol Dev Evol)*, in press.

---

## 0-7 歯エナメル質の炭素・酸素同位体比に基づく古生態復元

鶴野 光 (農研機構・気候変動)

化学的性質は同じであるが、質量がわずかに異なる同位体は、さまざまな化学物理反応を通して同位体比が変化する。生物体内では、生息環境と生物の代謝活動により同位体比が変化し、あらゆる組織内にその変化が反映される。したがって、化石として保存されやすい骨や歯から生存時の同位体比を知ることができれば、その動物の生態や生息環境を議論することが可能である。哺乳類化石の歯エナメル質の炭素および酸素同位体比の分析は、すでに広く行われており、炭素同位体比は食性を反映し、酸素同位体比は生息地の水環境や気温と相関関係があることが明らかとなっている。最近、中生代の古脊椎動物にも同位体分析が応用され、古生態の推測が行われるようになった。本発表では、中生代試料を対象とした同位体による古生態復元の研究例を紹介するとともに、モロッコ産のモササウルスを材料に実際の歯エナメル質の同位体比分析の前処理法や分析方法について紹介する。

## O-8 ヒトの未咬耗の正中歯におけるエナメル質の組織構造と元素組成に関する進化的考察

高橋正志 (元日本歯科大学新潟短期大学)  
後藤真一 (元日本歯科大学新潟生命歯学部)

ヒトの未咬耗の正中歯におけるエナメル質の組織構造と元素組成について検討した。抜去後ただちに10%中性ホルマリンで固定した正中歯を使用した。切縁の中央部を通る唇舌側方向の研磨標本を作製し、偏光顕微鏡で観察した。同一標本の、エナメル質表面にほぼ平行な再研磨面を作製し、HClで腐蝕後、S-800型走査電顕(日立)で観察した。他の研磨標本を、NaOClで脱有機して、歯髄腔側から象牙質の形成面の形態を走査電顕で観察した。無処理の同様な唇舌側方向の研磨標本の、切縁部エナメル質の深層・中層・表層の元素の重量比率を、JXA-8900型EPMA(日本電子)で定量分析した。

正中歯の歯冠形態は、切歯型、切歯結節型、犬歯型、円錐型、栓状型などに分類でき、変異がみられた。正中歯では、歯頸部エナメル質のシュレーゲルの条紋の不明瞭な領域が上顎中切歯よりも広く、エナメル象牙境が波状を呈していた。新産線のような特に石灰化度の低い成長線はみられず、矮小正中歯の方が上顎中切歯よりもエナメル質が厚かった。正中歯の中層エナメル質の小柱断面の形態は丸みのある四角形で、上顎中切歯にきわめて類似していたが、多孔質で、小柱断面の形態の歪みの強い領域が点在していた。象牙質の形成面の形態は上顎乳中切歯よりも代生歯に類似していた。Pの含有率は、正中歯が最低で、犬歯、小臼歯、大臼歯の順に高くなったが、Caの含有率は、正中歯では犬歯よりも高かった。正中歯のMgの含有率は最低で、Naの含有率は犬歯よりも高く、小臼歯、大臼歯とほぼ同程度であった。

正中歯は、象牙質の形成面と、エナメル小柱の小柱鞘の特徴、およびエナメル質に新産線がみられない点から、乳歯列に属するのではなく、永久歯列に属すると考えられる。正中歯の中層エナメル質の小柱断面の形態およびエナメル象牙境が波状を呈する点から、上顎中切歯を形成する歯胚の一部が完全分離して、不十分な成長空隙において正中歯を形成したと推察される。正中歯のリン酸カルシウム結晶の含有率は最低であるが、犬歯よりもCaがリン酸カルシウム結晶以外の形で多量に存在すると考えられる。現代人における正中歯の出現は、みかけ上は復古現象であるが、これも退化現象の1つの型と考えたい。

## P-1 日本の前期白亜紀 スッポン上科 カメ類とその初期進化

藪田哲平 (福井県立恐竜博物館)  
平山 廉 (早稲田大学国際教養学部)

スッポン上科は爬虫綱カメ目を構成する一群で、現生するスッポン科およびスッポンモドキ科のほか、白亜紀にはアドクス科とナンシュンケリス科を加えた4科があり、中央アジアから東アジアにかけて、またスッポンモドキ科をのぞく3科は北米にも広く分布していた(Hirayama *et al.*, 2000; Hutchison, 2000)。日本では各地の上部白亜系はもとより、世界的に産出例の乏しい下部白亜系からの産出も知られている(Hirayama *et al.*, 2000; Sonoda *et al.*, 2015)。特に石川県白山市と福井県勝山市に分布する手取層群(下位より桑島層、赤岩層および北谷層)は、スッポン上科を含む多くのカメ化石を産出する。

福井県勝山市の北谷層からはこれまでに600点を越すスッポン上科カメ類の化石が発見されており、スッポン科、アドクス科、およびナンシュンケリス科など後期白亜紀と共通する多様で生態学的にも特殊化の進んだ分類群で構成される。アドクス科の中には、*Adocus* 属とは異なる属種未定の甲羅も識別されており、本科における属レベルでの多様化が進んでいたことが伺える。

石川県白山市の赤岩層からは、発見点数こそ少ないが、原始的なスッポン類(*Trionychia*)である*Kappachelys okurai*が報告されている(Hirayama *et al.*, 2014)。*K. okurai*は甲羅表面に粗い虫食い状の彫刻が発達し、鱗板溝が消失する点において、スッポン科と共通した派生的形質を持つ。しかし、スッポン科では消失する縁板が存在し、肋板との縫合を示す構造も残されている。このことから*K. okurai*はより原始的なスッポン上科から、おそらくより水生傾向の強いスッポン科のカメ類へと進化する中間段階の形態を示していると考えられる。

白山市の桑島層(桑島化石壁)からは、400点を越すスッポン上科カメ類の化石が発見されており、形態によって属種未定AとBの2タイプに識別できる。属種未定Aの頸椎は椎体関節面が後凹型で、甲羅表面には細かいピット状の彫刻が発達する。表面彫刻はアドクス科の*Adocus* 属や*Ferganemys* 属に類似するが、肋骨頭の退縮や平坦な肋板腹側面といった本科の共有派生形質を欠く。さらにアドクス科やナンシュンケリス科に比べて左右幅の大きな椎鱗を持つ。属種未定Bは、さざ波状の粗い表面彫刻と細かく蛇行した



鱗板溝により識別され、椎鱗の左右幅は属種未定 A よりも大きい。系統解析の結果からは、属種未定 A と B が既知のいずれの科にも属さず、本上科における基盤的な位置を占めることが示唆された。

以上、手取層群から発見されるスッポン上科カメ類は、各累層によって科ないし属レベルで構成が異なっており、産出層準が上位であるほど進化段階が進んで

いる傾向が明瞭である。これらのことは、スッポン上科が桑島層堆積当時（オーテリビアンもしくはバレミアン初期）から北谷層堆積当時（アプチアン）にかけての約1,500～2,000万年の間に、形態学的な多様化と生態学的な特殊化を段階的に遂げたことを示唆すると考えられる。