

古生態復元に新たな視点をもたらすカメの骨組織研究

中島保寿*

Turtle bone histology illuminate a new perspective on paleoecological reconstruction

Yasuhisa Nakajima*

Abstract

The limb bones of terrestrial vertebrates exhibit tubular diaphysis with large internal medullary cavity, whereas those of aquatic vertebrates show extraordinary dense, or alternatively spongy internal structure without large open medullary cavity. As such relationship between bone tissue and ecology is found in multiple living clades of tetrapods, it has been regarded as a key to reconstruct the paleoecology of extinct vertebrates. However, turtles generally lack large medullary cavity, even in terrestrial species. In turtle bones, the tissue is less remodeled than in other tetrapods. Such characteristics of turtle bones can be interpreted as a deadaptation to active terrestrial locomotion. Most of previous researches have emphasized these features as “hydrodynamic (or hydrostatic) advances” in the bones of aquatic tetrapods; however, further researches on a variety of factors such as bone remodeling costs, storage function of bones and phylogeny-dependent plasticity of bone internal structure are required to better understand the microanatomical evolution of bones in turtles and other vertebrates.

Key words: turtle, bone histology, paleoecology, aquatic adaptation, deadaptation

はじめに

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、および鳥類の四肢骨が、緻密骨およびその内部の骨髄もしくは気嚢を備えた「管状骨」を共有していることは、「強化」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 (Currey and Alexander 1985)。一方で、陸上四足動物から進化した二次的に水生適応した動物たちは、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 (e.g., Nakajima and Endo 2013)。カイギュウ類など一部の動物では、骨内部に髄腔が一切発達しないばかりか、緻密骨が肥厚し、明らかな浮力調節機能を持つ場合も知られている (de Buffrénil et al. 2010)。古生物学の分野では、こうした現生四足動物にみられる骨密度と生態の関係を応用し、化石動物などの水生適応度を骨内部の構造から復元する試みもなされている (e.g., Canoville and

Laurin 2010)。

骨組織は大きく分けて、長骨の骨端などにある石灰化軟骨を置換して生じる「軟骨性骨」と、骨外膜(軟骨外膜)・骨内膜上で付加する「膜性骨」に分類される。四肢骨を例にとると、成長中心を通る横断面で膜性骨の付加成長及び再構築の様子がもっともよく観察される (Nakajima and Endo 2013; Nakajima et al. 2014)。膜性骨の再構築プロセスは、破骨細胞による再吸収と骨芽細胞による再沈着の2つの作用からなり、再構築が活発に起こる場合においては、これらの作用のいずれが卓越するかによって骨密度が決定される。内分泌学的には、血中カルシウム濃度に応答して分泌される副甲状腺ホルモンやカルシトニンのほか、活性型ビタミンDや、性ホルモンであるエストロゲンなどが骨沈着と骨吸収のバランスを制御している (図1; Raisz 1999)。さらに最近では、従来肥満信号として知られていたホルモンであるレプチンが視床

2017年2月5日受付, 2017年4月5日受理

* 〒277-8564 千葉県柏市柏の葉5-1-5

5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa-shi, Chiba 277-8564 Japan

E-mail: yasuhisaurus_yahoensis@hotmail.com

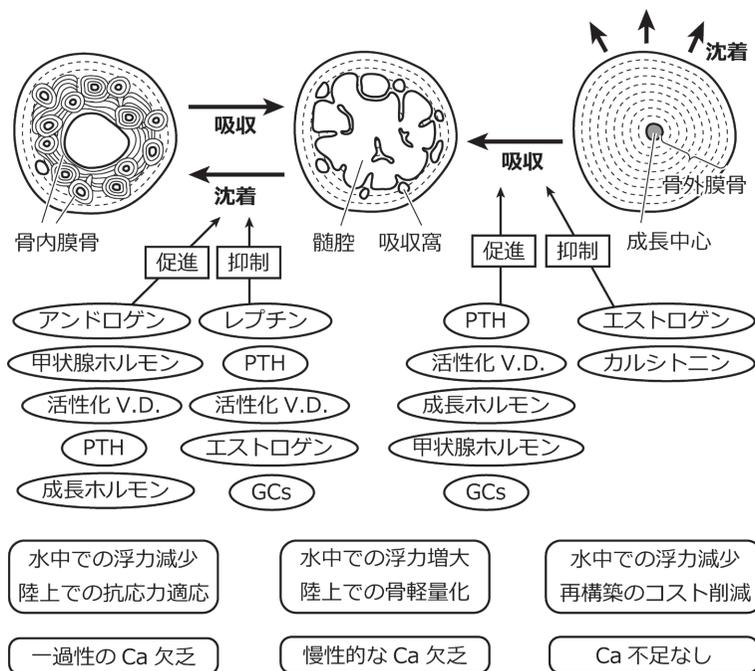


図1. 四肢動物の骨内部構造を決定づける要因の概念図。上から順に、骨断面の様々な状態の模式図およびそれらを形成する骨沈着・再構築の過程、骨沈着・骨吸収のそれぞれを促進ないし抑制するホルモン、各状態に対する生体力学的解釈、各状態に対する生理学的な解釈。ホルモンの作用は Raisz (1999) および Ducy et al. (2000) に基づく。略称：GCs, 糖質コルチコイド；PTH, 副甲状腺ホルモン；VD, ビタミンD。

下部に作用し、結果として骨沈着を抑制する働きがあることもわかってきた (Ducy et al. 2000)。これらのことから、骨密度はホルモンの分泌量や受容体の数によってある程度遺伝的に制御されていると良い (図1)。そしてそれらの内分泌学的特徴は、骨が支持しなければいけない体重や運動時に骨が受ける応力や、水中で体が受ける浮力と重力のバランスなどの機能的制約を受けて進化してきたことが予想される。ただし、そもそも再構築が活発に起こらない場合においては、一般的に骨外膜で形成される膜性骨がそもそも比較的緻密であることから、成長中心の周囲断面は自然と緻密な構造になるということにも注意されたい。骨再構築を行わないということは、機能的制約を受けた結果獲得された形質であるとは限らず、単に骨再構築にかかるコストを節約しているだけという解釈も可能なのである。さらに、骨にはカルシウムの貯蔵庫としての機能もあり、餌不足や繁殖などで慢性的ないし一時的にカルシウムが不足した場合は、力学的な制約条件とは無関係に骨吸収・再構築が進むこともある (図1)。

カメの四肢骨内部構造の制約要因

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海中生活にそれぞれほぼ完全に適応している。Nakajima et al. (2014) は、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、現生の多様なカメ類の四肢骨を対象に、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、「陸生種」、「半水生種」、および海生のウミガメ類を含む「水生種」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いことが明らかとなった (図2)。この結果のうち、半水生種が最も高い密度を持つことは、食肉類など他の四足動物における解析結果でも同様に確認できた。しかし陸生カメ類の骨内部では髓腔は発達せず、二次的な再構築によって形成された海綿骨が占めており、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。このことは、陸生脊椎動物では四肢骨の骨幹を完全に管状にしてしまうような強い機能的制約が、陸生カメ類では作用していな

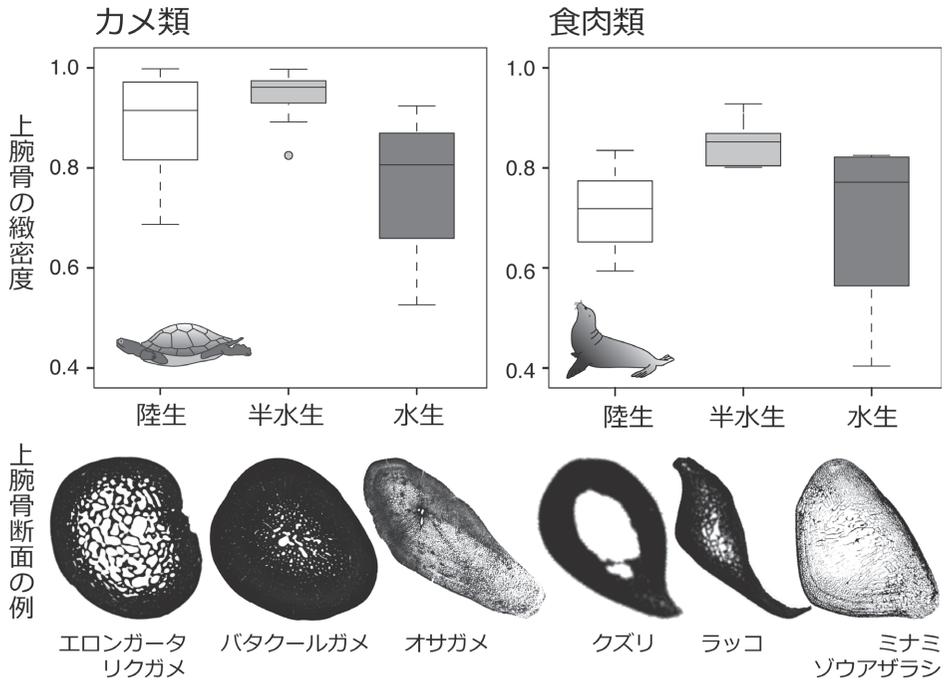


図2. カメ類と食肉類における上腕骨緻密度と生態との関係を示す箱ひげ図、およびマイクロCTで撮像した上腕骨幹断面の例。骨緻密度は骨幹断面の総面積のうち骨組織の占める割合を表す。食肉類においては陸生種よりも半水生種の方が有意に高い緻密度を示す一方、カメ類では水生種が半水生種よりも有意に低い緻密度を示す（いずれもマン-ホイットニーのU検定で $p < 0.01$ ）。図の下端（黒色部分が骨組織）に示すように、陸生種に管状骨が発達しないのはカメ類の特徴である。

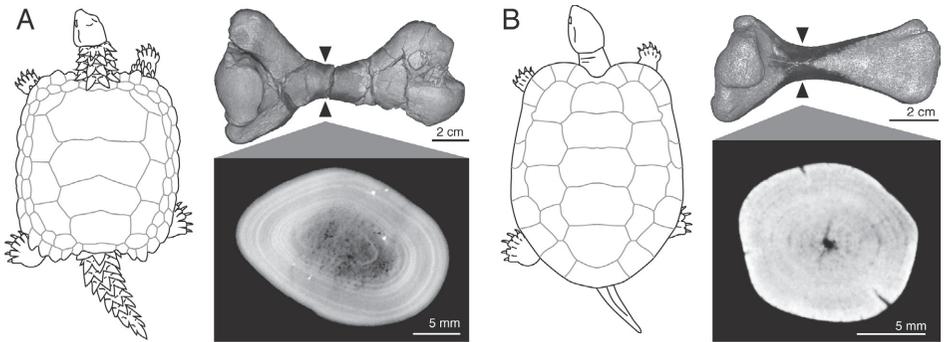


図3. 最古の陸生カメ類と言われる三畳紀のカメ *Proganochelys quenstedti* (A) と、白亜紀まで存続した基礎的カメ類である *Mongolochelys efremovi* (B) の形態復元図（各左）、上腕骨全体の半透明化CT画像（各右上）、およびCT断面画像（各右下）。断面では緻密組織は白く表示される。*Proganochelys* の骨幹内部には黒色斑点（骨梁間隙）を示す海綿骨が発達するが、*Mongolochelys* の骨幹部には海綿骨が全く発達しない。

ということを示している。したがって、陸生カメ類の髓腔の欠失は、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。

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 (Scheyer and Sander 2007)。CT スキャンと薄片検鏡によって *Proganochelys* の四肢骨を内部構造観察した結果、厚い緻密骨の内部は海綿骨で占められ、髓腔は発達していなかった (Nakajima 2011, 2013; 図3)。一方で、カメともっとも近縁とされる主竜類の系統の多くは髓腔を保持し

ている (Padian et al. 2008). これらの結果から、髓腔の欠失は *Proganochelys* 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とみなして良いと考えられる。一方で、*Mongolochelys efremovi* (後期白亜紀) は *Proganochelys* と同様に非海生の大型種であるが、*Proganochelys* の生息した年代よりも 1 億年以上後まで存続した基盤的なカメ類で、甲羅の形状から水生適応していたとする意見もある (Rozhddestvensky, 1969). 興味深いことに、*Mongolochelys* では上腕骨の骨幹断面はほぼ完全に緻密な状態が保たれており、現生のカミツキガメ科など、半水生カメ類にみられるような特徴を示していた (Nakajima 2011, 2013; 図 3). *Mongolochelys* の古生態はあくまで未解明であり、水生適応説は甲羅の形状のみに基づく推論に過ぎないが、基盤のカメ類における骨密度の変化パターンはこれらの古生態情報と調和的であるといえる。

骨甲板のもつ生態情報

骨甲板、すなわち背甲・腹甲を構成する板状骨は、内層と外層の緻密骨の間に、海綿質の板間層が挟まれた構造を持つ。四肢だけではなく、骨甲板の組織学的特徴もまた、カメの生態を反映していると考えられる研究者もいる。Scheyer and Sander (2007) は、陸生カメ類と水生カメ類の骨組織を比較し、水生カメ類においては陸生カメ類と比較して骨甲板の緻密骨は薄く、逆に内部の海綿骨が厚く発達するとした (ここで定義

されている陸生・水生種は、Nakajima et al. (2014) における陸生・水生・半水生種とは必ずしも一致しない)。彼らは、*Proganochelys* の骨甲板には厚い緻密骨が発達することなどから、同属が陸上生活に適応していたと結論付けており、この結果は四肢の形態に基づく推定結果 (Joyce and Gauthier 2004) とも整合的であった。ただし、淡水カメ類の中で特に高度に水生適応したスッポン上科 (スッポンモドキ科およびスッポン科) のカメ類では、骨甲板の緻密骨は極めて厚く発達し、海綿骨はほとんど発達しないことがわかってきている (図 4) (Nakajima et al. 2017). スッポン上科のカメ類、特にスッポン科は底生生活を行うことが多く、彼らの重い骨甲板が、マナティーの肋骨などと同様に浮力調節の効果をもたらす場合もあると考えられる。特に分厚い外層では、真皮中で規則的に配列したコラーゲン繊維を骨化することにより、緻密でしかも強靱な組織を形成している (Scheyer et al. 2007). 我が国の下部白亜系 (?Barremian-Aptian) から発見されるスッポン科化石は、この科としては世界最古の化石記録の一つであるが、そのうち一点の上腹甲骨には、現生スッポン科に見られる結節状の皮骨の盛り上がり (callosity) はなく、原始的な、薄くなめらかな骨甲板を保持していた (Nakajima et al. 2017). このことは、日本産の初期のスッポン科の骨組織が、底生生活に適応した状態になるまでの過渡期にあった可能性を示している。

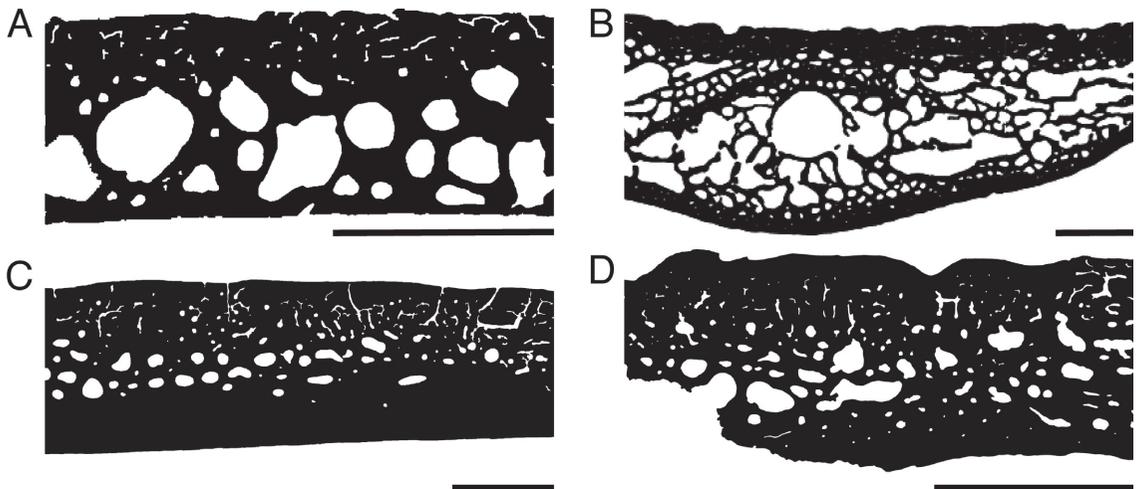


図 4. 化石 (A, B, D) および現生 (C) カメ類の骨甲板 (肋板) の組織断面。黒色部分が骨組織を示し、図版上が外面、図版下が内面である。中期中新世のインガメ科 *Clemmydopsis turnauensis* (A) および Bajocian-Bathonian (中期ジュラ紀) の基盤的なカメ類 *Heckerochelys romani* (B) の骨甲板は、典型的な半水生-水生カメ類の特徴である、緻密度の低い組織を示す。一方、スッポンモドキ科 *Carettochelys insculpta* (C) および Barremian-Aptian (前期白亜紀) の属種不明スッポン科 (C) は、水生カメ類ながら極めて緻密な組織を示す。図版は Scheyer (2007), Scheyer et al. (2014), および Nakajima et al. (2017) より描き起こした。スケールバーは 2 mm。

結論

陸生脊椎動物の肢骨は一般に髓腔を伴う管状の構造を持ち、水生脊椎動物の肢骨は骨内部が緻密化するか、骨全体が海綿質化する傾向にある。このような骨組織と生態との関係は現生脊椎動物の複数系統に共通して認められることから、完全に絶滅した化石脊椎動物の生態復元にも応用可能と考えられてきた。しかしカメの骨は顕著な髓腔を持たず、陸生種の四肢骨でも管状構造にはならない。またカメには、緻密骨の再構築の程度など、一般的な四足動物とは異なる点が多く見受けられる。これらの特徴は、カメが陸上で活発な移動運動を行えないことに関連した「脱適応」と解釈できる。これまで、水生適応に伴う骨内部構造の変化は、「常に（静）水力学的に有利」であるかのように解釈されがちであった。しかし骨内部の構造進化を正しく理解するには、骨内部構造の再構築に関わるコストや、骨の物質貯蔵組織としてのはたらき、系統による骨構造の可塑性の違いなど、運動機能以外の様々な要因が影響していることも考慮するべきである。

謝辞

本論は化石研究会第34回総会・学術大会にて催されたシンポジウム「カメ類の起源と進化を考える」において筆者が口頭発表した内容をまとめ、より詳細な研究背景および最近の研究動向の総説を加えたものである。同シンポジウムにご招待くださった平山廉氏および化石研究会会長の三島弘幸氏に格別の謝意を表す。本論をまとめるにあたっては、特集編集委員の平山廉氏、化石研究会会誌編集委員長の小幡喜一氏にご高配を賜った。また査読者である高橋亮雄氏、平山廉氏には大変有用なコメントを頂いた。以上の方々に深く御礼申し上げる。

文献

de Buffrénil V, Canoville A, D'Anastasio R, Domning DP (2010) Evolution of Sirenian Pachyosteosclerosis, a model case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. *Journal of Mammalian Evolution* 17, 101-120

Canoville A, Laurin M (2010) Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on palaeobiological inferences. *Biological Journal of the Linnean Society* 100, 384-406

Currey JD, Alexander McN (1985) The thickness of the walls of tubular bones. *Journal of Zoology* 206, 453-468

Ducy P, Amling M, Takeda S, Priemel M, Schilling AF, Beil FT, Shen J, Vinson C, Rueger JM, Karsenty G

(2000) Leptin inhibits bone formation through a hypothalamic relay: a central control of bone mass. *Cell* 100, 197-207

- Joyce WG, Gauthier JA (2004) Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271, 1-5
- Nakajima Y (2011) Osteosclerosis in the limb bones of terrestrial and aquatic turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31, Program and Abstracts of 71st Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, 165A
- Nakajima Y (2013) Evolution of the internal limb bone structure in tetrapods associated with secondary aquatic adaptation and its application for the paleoecological reconstruction of fossil tetrapods, with special reference to testudines. PhD thesis, The University of Tokyo, 1-174
- Nakajima Y, Endo H (2013) Comparative humeral microanatomy of terrestrial, semiaquatic, and aquatic carnivorans using micro-focus CT scan. *Mammal Study* 38, 1-8
- Nakajima Y, Hirayama R, Endo H (2014) Turtle humeral microanatomy and its relationship to lifestyle. *Biological Journal of Linnean Society* 113, 719-734
- Nakajima Y, Danilov IG, Hirayama R, Sonoda T, Scheyer TM (2017) Morphological and histological evidence for the oldest known softshell turtles from Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37, e1278606. doi: 10.1080/02724634.2017.1278606
- Padian K, Horner JR, de Ricqlès A (2008) Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 555-571
- Raisz (1999) Physiology and pathophysiology of bone remodeling. *Clinical Chemistry* 45, 1353-1358
- Rozhdestvensky AK (1969), Na Poiski Dinosavrov v Gobi (To Search for Dinosaurs in Gobi), Nauka, Moscow: in Russian
- Scheyer TM (2007) Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron): implications for turtle systematics, functional morphology and turtle origins. PhD thesis, University of Bonn, pp.1-343
- Scheyer TM, Sander PM (2007) Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. *Proceedings of Royal Society B* 274, 1885-1893
- Scheyer TM, Danilov IG, Sukhanov VB, Syromyatnikova

EV (2014) The shell bone histology of fossil and extant marine turtles revisited. *Biological Journal of Linnean Society* 113, 701-718
Scheyer TM, Sander PM, Joyce WG, Böhme W, Witzel

U (2007) A plywood structure in the shell of fossil and living soft-shelled turtles (Trionychidae) and its evolutionary implications. *Organisms, Diversity & Evolution* 7, 136-144