

# 絶滅したボトレミス族（カメ目：曲頸亜目：ボトレミス科）の化石記録に関するレビュー

吉田将崇\*<sup>1</sup>\*<sup>2</sup>

## A Review of the Fossil Record of Turtles of the tribe Bothremydini (Testudines: Pleurodira: Bothremydidae)

Masataka Yoshida\*<sup>1</sup>\*<sup>2</sup>

### Abstract

Family Bothremydidae is an extinct member of Pleurodiran turtles. Their fossil record is reported from Albian, Cretaceous to Eocene, Paleogene. Family Bothremydidae consists of tribe Cearachelyni, tribe Kurmademydini, tribe Taphrosphyni and tribe Bothremydini. The skull of genus *Bothremys* has a pair of pits on its triturating surface. Although the function of these peculiar pits are unknown, adaptation to dietary habit is strongly suggested. Besides the cranial morphology, the dispersion of the family Bothremydidae is very unique. In tribe Bothremydini, recent researches distinguish European oriented subtribe Foxemydina and broad spread subtribe Bothremydina. Recently, the newest member of subtribe Foxemydina has reported from outside Europe, Colombia. Subtribe Bothremydina has much more broad fossil records from North America to Arabian Peninsula. The wide spread fossil records of tribe Bothremydini shows their successful adaptation in using near shore environment, though the paleoecological aspect of them remain unknown.

Key words: morphology, phylogeny, paleogeography, Bothremydidae, Pleurodira

### はじめに

ボトレミス科はカメ類の中でも曲頸亜目に属するグループで、白亜紀アルビアン階から古第三紀始新世に生息していた、絶滅分類群である。今日の曲頸亜目の地理的分布は南半球のみに限られる (van Dijk et al. 2014) が、ボトレミス科の化石記録は北半球からも知られている。その研究史の始まりは、Leidy (1856) が北アメリカ・ニュージャージー州から発見された腹甲と縁板を、その特徴的な表面彫刻から、*Taphrosphys sulcatus* として報告したことによる。その後、北ア

リカの白亜系マーストリヒチアン階 (Gaffney et al. 2006) から産出した、ほぼ完全な頭骨と下顎が、Leidy (1865) によって現生の *Podocnemis expansa* (オオヨコクビガメ) に近縁の新属新種 *Bothremys cooki* として報告された (図1)。その後、Baur (1891) は、*B. cooki* に見られる上顎と下顎の咬合面の深い穴などの特徴から、これを独立した科に分類するべきだとし、ボトレミス科を設けた。Gaffney et al. (2006) は、既知の化石記録を網羅的にレビューして、ボトレミス科の分類学的位置とその下位分類を整理した。こ

2017年2月8日受付, 2017年4月5日受理

\*<sup>1</sup> 東京大学総合研究博物館 〒113-0033 東京都文京区本郷7-3-1

The University Museum, the University of Tokyo. 7-3-1, Hongo, Bunkyo, Tokyo 113-0033 Japan

E-mail: mstkyoshida@um.u-tokyo.ac.jp

\*<sup>2</sup> 東京大学大学院理学系研究科生物科学専攻 〒113-0033 東京都文京区本郷7-3-1

Department of Biological Sciences, Graduate School of Science, the University of Tokyo. 7-3-1, Hongo, Bunkyo, Tokyo 113-0033 Japan

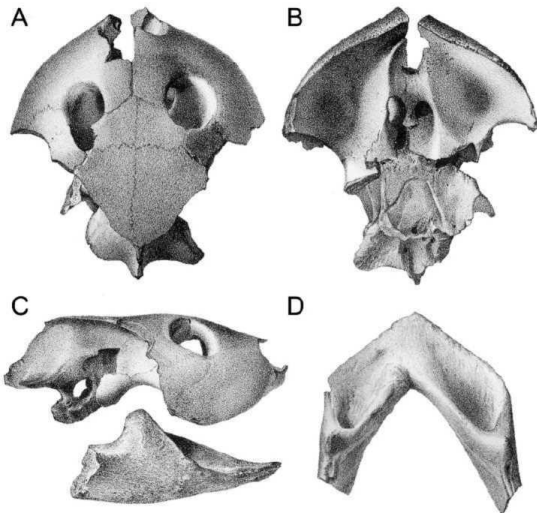


図1. *Bothremys cooki* Leidy, 1865. タイプ標本 AMNH 2521, A 背側; B 腹側; C 右側面; D 下顎背側. Leidy (1865, pl. 18) より.

れによってポトレミス科の全体像が得られ、系統仮説にある程度のコンセンサスが得られた結果、その分類学的・形態学的研究は活発になっている。本レビューは、Gaffney et al. (2006) とそれ以降の研究を中心に、ポトレミス科、中でもポトレミス族についての研究に焦点を当てて紹介する。

### 分類学

Baur (1893) はポトレミス科が、アフリカヨコビガメ科とナンベイヨコビガメ科を併せた単系統群と姉妹群を為すと考え、その後の Hay (1908), Nopcsa (1923), Dollo (1924) からも、ポトレミス科を有効な分類群として認めていた。しかしながら、その後曲頸亜目におけるポトレミス科の分類学的位置づけは混乱の時期を迎える (Schmitt 1940; Carrington da Costa 1940, 1958; Williams 1950)。Romer (1956) による曲頸亜目の分類では、ポトレミス科は記載されず、*Bothremys* 属はアフリカヨコビガメ科に含まれて、他にはマタタ科のみが有効な分類群とされた。近年、Gaffney (1975a, 1975b), Gaffney and Zangerl (1968) がポトレミス科の再検討を行って、再び有効な分類群として再評価されるようになった。さらに、現代的な系統分類学の手法を用いた研究においても、ポトレミス科が単系統群であることが示された。すなわち、ポトレミス科を、左右方向に幅の広い前前頭骨や、他の曲頸類とは対照的に発達の弱い頬の凹み cheek emargination によって上顎骨－方形骨－頬骨関節が保持されている、など特徴的な頭骨形態を共有することによって定義された (Antunes and Broin

1988; Broin 1988; Meylan 1996; Gaffney et al. 2006)。結果的に、Baur (1891, 1893) が示した曲頸亜目の中に複数の分類群 (マタタ科、アフリカヨコビガメ科、ナンベイヨコビガメ科、ポトレミス科) を設ける考え方を、これらの系統仮説はほぼ踏襲することになった (図2)。

Antunes and Broin (1988), Lapparent de Broin and Werner (1998) はポトレミス科の中にポトレミス群、ニゲレミス群、およびタフロスフィス群の3グループがあるとした。しかしながら、ポトレミス群とニゲレミス群の化石記録は全骨格要素の形態形質が検討されたが、タフロスフィス群の化石記録はその時点では乏しく、甲羅の形態形質のみを用いた不十分なデータによるものだった。その後、*Phosphatochelys tedfordi* Gaffney and Tong 2003を始め、保存状態の良い頭骨の化石記録が報告されるようになり、状況は改善した。Gaffney et al. (2006) は Antunes and Broin (1988) のポトレミス・グループを踏襲してポトレミス族とした一方で、ニゲレミス群、タフロスフィス群を併せてタフロスフィス族とした。さらに、インド亜大陸の上部白亜系から報告された *Kurmademys kallamedensis* Gaffney et al. 2001と *Sankuchemys sethnaei* Gaffney et al. 2003を側頭切痕が発達すること、方形骨－翼状骨－底蝶形骨関節が露出することから、クルマデミス族とした。また、ブラジルの白亜紀アルビアン期の *Cearachelys placidoi* Gaffney, Campos and Hirayama 2001とモロッコの白亜紀セノマニアン期の *Galianemys* Gaffney, Tong and Meylan 2002を、頬骨が眼窩に達しないことや後耳窓 fenestra postotica が短いスリットとして開口することなどからセアラケリス族とした。Gaffney et al. (2006) は、ポトレミス族とタフロスフィス族を含む上位分類群をポトレミス下科とし、さらにポトレミス下科とセアラケリス族を含む上位分類群をポトレミス亜科とした。

ポトレミス族の中でも、フォクセミス亜族 (Gaffney et al. 2006) のグループは耳小柱切痕 incisura columellae auris が開放しているという特徴を持つ。“pre-Bothremys group (前ポトレミス・グループ)” (Lapparent de Broin 2000) とフォクセミス亜族 (Gaffney et al. 2006) はほぼ同義で、イベリア半島を中心に西ヨーロッパから、*Foxemys mechinorum* Tong et al. 1998, *Foxemys irabanti* Rabi et al. 2012, *Polysternon provinciale* (Matheron 1869), *Polysternon atlanticum* Lapparent de Broin and Murelaga 1996, *Elochelys perfecta* Nopcsa 1931, *Iberocitanemys convenarum* (Laurent et al. 2002), *Tartaruscola teodorii* Perez-Garcia 2016a の化石記録が知られている (Broin 1977; Buffetaut et al. 1996;

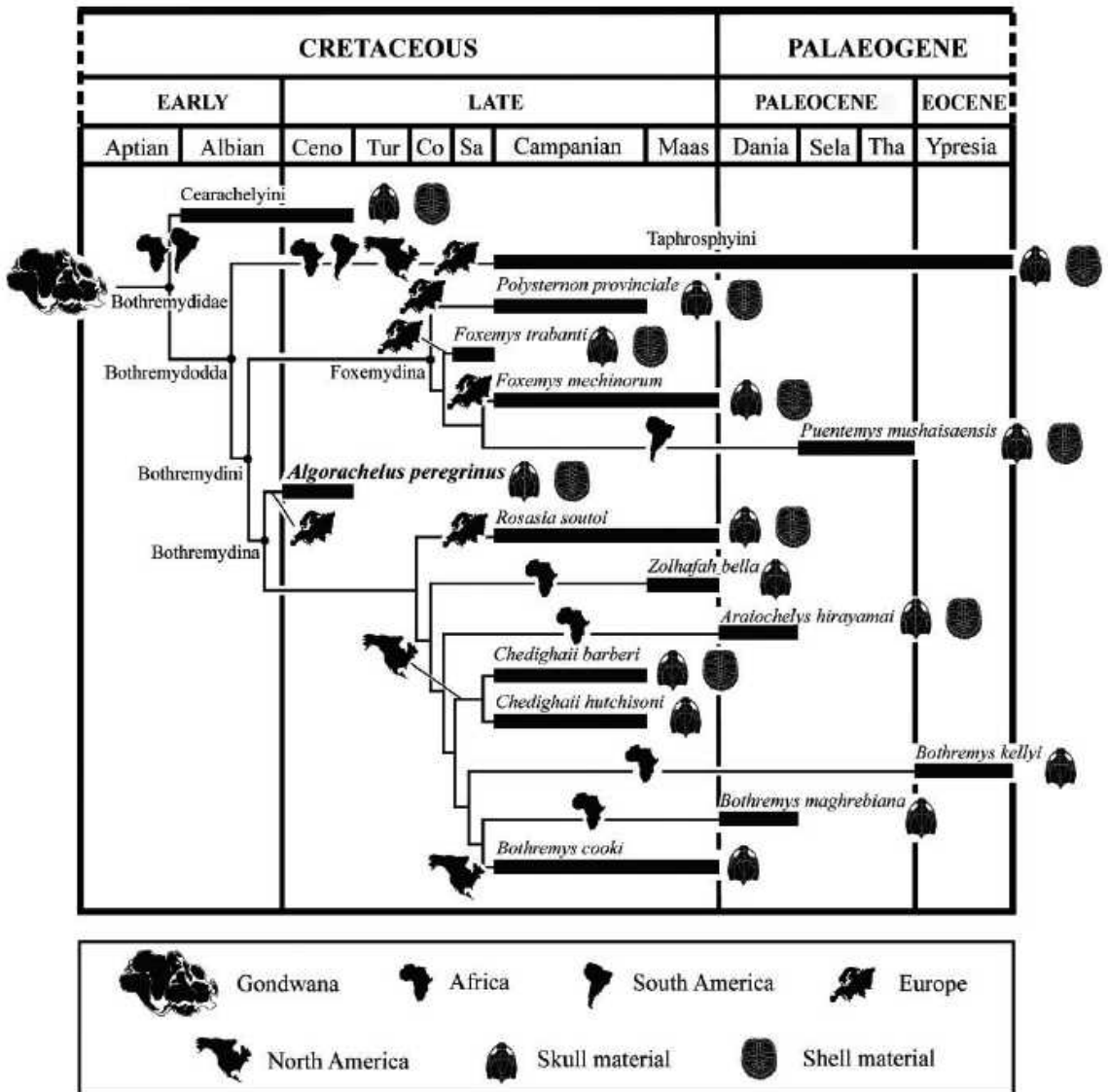


図2. ボトレミス科の分岐図. Perez-Garcia (2016b, Figure10) より.

Lapparent de Broin and Murelaga 1999; Lapparent de Broin and Werner 1998; Tong and Gaffney 2000; Perez-Garcia et al. 2012). フォクセミス亜族はヨーロッパ大陸からしか知られていなかったが、コロンビアの暁新世より報告された甲長150cmを越える *Puentemys mushaisaensis* Cadena et al. 2012は、初めての南アメリカ大陸における化石記録となった。ボトレミス族のうち、これらフォクセミス亜族をのぞいた系統がボトレミス亜族である。ボトレミス亜族は、頭骨背面で上顎骨と方形骨が関節すること (*Chedighai* 属をのぞく)、咬合面に凹みをもつこと (*Chedighai* 属をのぞく)、頸静脈後孔が完全に閉じていることな

どの共有形質を持つ。ボトレミス亜族の化石記録は、北アメリカからは *B. cooki* Leidy 1865, *Chedighai hutchisoni* Gaffney et al. 2006, *C. barberi* (Schmidt 1940)、北アフリカ～アラビア半島から *Zolhafah bella* Lapparent de Broin and Werner 1998, *Rosasia soutoi* Carrington da Costa 1940, *B. kellyi* Gaffney et al. 2006, *B. arabicus* (Zalmout et al. 2005), *B. maghrebiana* Gaffney et al. 2006, *Araiochelys hirayamai* Gaffney et al. 2006, そしてイベリア半島から *Algorachelus peregrinus* Perez-Garcia 2016b が知られている。

## ボトレミスの咬合面形態

ボトレミス亜族には、*Chedighaii* 属を除いて、咬合面の上下:上顎の腹側と下顎の背側に凹みが見られる。上顎の凹みは頬骨、上顎骨、口蓋骨によって形成されていて、腹側方向に向かって円錐状の凹みが開口する。尾側で下側頭窩 *fossa temporalis inferior* に接する。頬骨は円錐状の凹みの頂点から尾側を占め、下側頭窩に沿って露出する。凹みをもつボトレミス亜族の中でも、*B. maghrebiana* では、下側頭窩に沿って咬合面上で上顎骨-口蓋骨が関節し、頬骨は下側頭窩に沿って露出しない (Gaffney et al. 2006)。下顎の凹みは、下顎枝の咬合面に、吻側に向かって開口する。下顎の凹みは腹側が歯骨、背側が鉤状骨によって形成される。上顎の凹みは腹側方向に向かって開口し、下顎の凹みは吻側方向に向かって開口するので、その長軸方向は対応しない。ボトレミス科を初めて分類群として認識した Baur (1891) は、*B. cooki* に見られる咬合面の凹みを、大きな牙の歯根を収めるための歯槽だと考えていた。Hay (1908) は“歯槽”仮説には否定的で、凹みを利用して餌生物を効率的に噛み砕くための構造だと考えた。また、Hay (1908) は凹み部分が、クチバシの角質を再生する場所であると言う仮説を考えた。Gaffney et al. (2006) は、*B. cooki* を含むボトレミス亜族に見られる凹みの機能は解明出来ないものの、滑りやすい軟体動物を捉える構造であるという推測が最もらしいとしている。カメ類の中では、他にサンドウニア科(潜頸亜目)の *Brachyopsemys tingitana* Tong and Meylan 2013にも、咬合面に凹み知られている。カメ類の咬合面形態は、系統と同時に食性への適応の影響も強く受ける (Brinkman 2009; Gaffney 1979)。*Br. Tingitana* とボトレミス亜族が、どちらもモロッコの暁新統から同所的に報告されていることは、これらのカメ類が共通して餌としていた生物の存在を示唆している。

## ボトレミス科の放散

ボトレミス科の最も古い産出記録は、*C. placidoi* で、ブラジルの白亜紀アルビアンのものである。同じセアラケリス族の *Galianemys* 属は、アフリカ大陸の白亜紀セノマニアンのもので、セアラケリス族は大西洋の両岸に分布していた。タフロスフィス族とボトレミス族も、同様に近い系統のものが大西洋の両岸から報告されている。また、このように化石記録が大西洋の両岸、テチス海で隔てられていた北アフリカから報告されていることは、ボトレミス族がある程度海水に適応し、海洋ルートで放散に利用していたことを示唆している。ボトレミス族の化石カメ類は、その化石記録が浅海や、汽水の堆積物から発見されることから、彼ら

が海生のカメ類であった可能性が指摘されている (Ferreira et al. 2015)。北アメリカ大陸・テキサス州から *Chupacabrachelys complexus* (タフロスフィス族) を報告した Lehman and Wick (2010) は、ボトレミス科の化石記録が北アメリカ大陸、ヨーロッパ大陸、そしてアフリカ大陸の全ての地域において低緯度の温暖な環境のものであると考えられることを指摘した。また、Rabi et al. (2010) は、フォクセミス亜族がヨーロッパ大陸に留まったのに対して、ボトレミス亜族が、北アメリカから浅海の海岸線に沿って、ヨーロッパと北アフリカへ、複数回にわたって放散したとする仮説を提出した。これに対して、コロンビアの暁新世から報告された *P. mushaisaensis* は初めてのヨーロッパ外産のフォクセミス亜族である (Cadena et al. 2012)。このように、化石記録からは、ボトレミス亜族とフォクセミス亜族がそれぞれ独立に、おそらく複数回にわたって大西洋の両側に放散したことは明らかである。しかしながら、本来淡水棲であったと思われるボトレミス族のカメ類が、なぜ浅海を超えて放散することが出来たのか、という古生態の問題を解明するような研究が待たれる。

## 謝辞

本原稿の編集をして頂いた小幡喜一化石研究会会誌編集委員長、シンポジウム発起人の平山廉教授(早稲田大学)、ならびに本講演に参加して頂いた方々に感謝の意を表す。また、本原稿を査読して頂いた平山廉教授(早稲田大学)、高橋亮雄准教授(岡山理科大学)にも深く御礼申し上げる。

## 文献

- Antunes MT, Broin F de (1988) Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremyidae). Ciências da Terra 9, 153-200 (フランス語)
- Baur G (1891) Notes on some little known American fossil tortoises. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 43, 411-430
- Baur G (1893) Notes on the classification and taxonomy of the Testudinata. Proceedings of the American Philosophical Society 31, 210-225.
- Brinkman DB (2009) A Sea Turtle Skull (Cheloniidae: Carettini) From the Lower Miocene Nye Formation of Oregon, USA. Paludicola 7, 39-46
- Broin F de (1977) Contribution à l'étude des chéloniens: chéloniens continentaux du Crétacé et du Tertiaire de France (Contribution to the study of turtles;

- continental turtles of the Cretaceous and Tertiary of France). *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Serie C Géologie* 38, 1-366 (フランス語)
- Broin F de (1988) Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana au Crétacé et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Studia Salmanticensia, Studia Palaeocheloniologica* 2, 103-142 (フランス語)
- Buffetaut E, Costa G, Le Loeuff J, Martin M, Rage J-C, Valentin X, Tong H (1996) An Early Campanian vertebrate fauna from the Villeveyrac Basin (Hérault, southern France). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte* 1996, 1-16
- Cadena E, Bloch J, Jaramillo C (2012) New Bothremydid Turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of Northeastern Colombia. *Journal of Paleontology* 88, 688-698
- Carrington da Costa J (1940) Um novo quelônio fóssil. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 21, 107-125 (ポルトガル語)
- Carrington da Costa J (1958) Novos metatipos para o género *Rosasia* (Testudinata, Pelomedusidae). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 42, 5-30 (ポルトガル語)
- Dollo L (1924) *Bantuchelys*, genre nouveau de tortues découvert dans le Paléocène du Congo. *Bulletin de la Classe des Sciences, Academie Royale de Belgique* 10-12, 613-635 (フランス語)
- Ferreira G, Rincón A, Solórzano A, Langer M (2015) The last marine pelomedusoids (Testudines: Pleurodira): a new species of *Bairdemys* and the paleoecology of Stereogenyina. *PeerJ* 3, e1063
- Gaffney ES (1975a) A revision of the side-necked turtle *Taphrosphys sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey. *American Museum Novitates* 2571, 1-24
- Gaffney ES (1975b) A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 155, 389-436
- Gaffney ES (1979) Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 164, 1-376
- Gaffney ES, Chatterjee S, Rudra DK (2001) *Kurmademys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of India. *American Museum Novitates* 3321, 1-16
- Gaffney ES, de Almeida Campos D, Hirayama R (2001) *Cearachelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Early Cretaceous of Brazil. *American Museum Novitates* 3319, 1-20
- Gaffney ES, Sahni A, Schleich H, Singh SD, Srivastava R (2003) *Sankuchemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of India. *American Museum Novitates* 3405, 1-10
- Gaffney ES, Tong H (2003) *Phosphatochelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Paleocene of Morocco. In L.G. Flynn (editor), *Vertebrate fossils and their context: contributions in honor of Richard H. Tedford*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 279, 644-659
- Gaffney ES, Tong H, Meylan PA (2002) *Galianemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Morocco. *American Museum Novitates* 3379, 1-20
- Gaffney ES, Tong H, Meylan PA (2006) Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 300, 1-700
- Gaffney ES, and Zangerl R (1968) A revision of the chelonian genus *Bothremys* (Pleurodira: Pelomedusidae). *Fieldiana Geology* 16, 193-239
- Hay OP (1908) The fossil turtles of North America. *Carnegie Institution of Washington Publication* 75, 1-568
- Hirayama R, Tong H (2003) *Osteopygis* (Testudines: Cheloniidae) from the Lower Tertiary of the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco. *Palaeontology* 46, 845-856
- Lapparent de Broin F de (2000) African chelonians from the Jurassic to the present: phases of development and preliminary catalogue of the fossil record. *Palaeontologia Africana* 36, 43-82
- Lapparent de Broin F de, Murelaga X (1996) Une nouvelle faune de chéloniens dans le Crétacé Supérieur européen. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Série IIA (Sciences de la Terre et des planètes)* 323, 729-735 (フランス語)
- Lapparent de Broin F de, Murelaga X (1999) Turtles from Upper Cretaceous of Lano (Iberian Peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14, 135-212
- Lapparent de Broin F de, Werner C (1998) New Late Cretaceous turtles from the Western Desert, Egypt. *Annales de Paléontologie* 84, 131-214
- Laurent Y, Tong H and Claude J (2002) New side-necked turtle (Pleurodira: Bothremydidae) from

- the Upper Maastrichtian of the Petites- Pyrénées (Haute-Garonne, France). *Cretaceous Research* 23, 465-471
- Lehman T, Wick S (2010) *Chupacabrachelys complexus*, n. gen. n. sp. (Testudines: Bothremydidae), from the Aguja Formation (Campanian) of West Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 709-1725
- Leidy J (1856) Notices of remains of extinct turtles of New Jersey, collected by Prof. Cook, of the State Geological Survey, under the direction of Dr. W. Kitchell. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 8, 303-304
- Leidy J (1865) Memoir on the extinct reptiles of the Cretaceous formations of the United States. *Smithsonian Contributions to Knowledge* 14, 1-135
- Matheron P (1869) Notice sur les reptiles fossils des dépôts fluvio-lacustres créacés du bassin à lignite de Fuveau. Extrait des Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Belles-Lettres et Arts de Marseille, 1-39 (フランス語)
- Meylan PA (1996) Skeletal morphology and relationships of the Early Cretaceous sidenecked turtle, *Araripemys barretoii* (Testudines: Pelomedusoides: Araripemydidae), from the Santana Formation of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, 20-33
- Nopcsa F (1923) Die Familien der Reptilien. *Fortschritte der Geologie und Palaeontologie* 2, 1-210 (ドイツ語)
- Nopcsa F (1931) Sur des nouveaux restes de tortues du Danien du Midi de la France. *Bulletin de la Société géologique de France Ser. 5. 1*, 223-236 (フランス語)
- Pérez-García A, Ortega F and Murelaga X (2012) A new genus of Bothremydidae (Chelonii, Pleurodira) in the Cretaceous of Southwestern Europe. *Geobios* 45, 219-229
- Pérez-García A (2016a) A new turtle confirms the presence of Bothremydidae (Pleurodira) in the Cenozoic of Europe and expands the biostratigraphic range of Foxemydina. *Naturwissenschaften* 103, 50
- Pérez-García A (2016b) A new turtle taxon (Podocnemidoidea, Bothremydidae) reveals the oldest known dispersal event of the crown Pleurodira from Gondwana to Laurasia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1-23, DOI: 10.1080/14772019.2016.1228549.
- Rabi M, Tong H, Botfalvai G (2012) A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. *Geological Magazine* 149, 662-674
- Romer AS (1956) *Osteology of the reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772p
- Schmidt KP (1940) A new turtle of the genus *Podocnemis* from the cretaceous of Arkansas. *Field Museum of Natural History. Geological series* 8, 1-12.
- Tong H, Gaffney ES, Buffetaut E (1998) *Foxemys*, a new side-necked turtle (Bothremydidae: Pelomedusoides) from the Late Cretaceous of France. *American Museum Novitates* 3251, 1-19
- Tong H, Gaffney ES (2000) Description of the skull of *Polysternon provinciale* (Matheron, 1869), a side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Villeveyrac, France. *Oryctos* 3, 9-18
- Tong H, Meylan P (2013) Morphology and Relationships of *Brachyopsemys tingitana* gen. et sp. nov. from the Early Paleocene of Morocco and Recognition of the New Eucryptodiran Turtle Family: Sandowniidae. In: Brinkman DB, et al. (Eds.), *Morphology and Evolution of Turtles, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Science + Business Media, Dordrecht 13, 187-212
- van Dijk P, Iverson J, Rhodin A, Shaffer H, Bour R (2014) *Turtles of the world: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution with maps, and conservation status*. *Chelonian Research Monographs* 5, 329-479
- Williams EE (1950) Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 94, 505-562
- Zalmout IS, Mustafa HA, Wilson JA (2005) *Karkaemys arabicus*, a new side-necked turtle. (Pleurodira, Bothremydidae) from the Upper Cretaceous Wadi Umm Ghudran Formation of Karak, Jordan. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 31, 155-177