化石研究会会誌　　Journal of Fossil Research, Vol. 50(1), 6-9(2017)

［特集・講演録］

化石記録から見えてきたカメ類の起源

平山　廉*

Origin of turtles based on new fossil record

Ren Hirayama*

Abstract

Recent discoveries of the Triassic stem turtles such as *Odontochelys* and *Pappochelys* seem to support an ontogenetic scenario that chelonian shell was formed as a result of association of both carapacial （dorsal vertebrae and ribs） and plastral （pectoral girdle and gastralia） elements, with prominent reduction of distal portion of dorsal ribs. Although *Eunotosaurus africanus*, a small amniote from the Permian of South Africa, has been recently proposed as ancestral to turtles, this taxon has its own uniquely derived defensive body structure, exclusively depending on dorsal ribs, not probable as an ancestral form to the turtle body plan.

Key words: turtle, origin, phylogeny, osteology, Triassic and Permian

1．はじめに

カメは，そのあまりに独特な体制故に他の有羊膜類との系統関係が議論されることが多い．カメ類に見られる甲羅は，発生学的には背甲（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うことが判明している（Kuratani et al. 2011）．また近年になってカメ類の初期進化ならびに起源に関する重要な古生物学上の新知見があった．中でも *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ことは重要であった（Li et al. 2008）．さらに，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（Shoch and Sues 2015）．また，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* をも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（Lyson et al. 2013; Bever et al. 2015, 2016; BJoyce 2015）．本論では，以上の古生物学的新知見について甲羅の形成を中心に議論する．

2．三畳紀の根幹的カメ類について

Odontochelys においては，板状の腹甲が完成している．外腹甲などいずれの骨要素も縫合でつながっているため，可動性は認められない．したがって胴体部分の可動性はすでに消失していたと考えられる（図１）．また原著論文では見落とされているが，腹甲には鱗板の存在を示す明瞭な鱗板溝が発達しており，鱗板の様式は *Proganochelys* など後のカメ類と同様である（図１）．他方，背甲の形成は不完全であり，縁板や頚板など周縁の要素は欠落している．肋板はお互いに関節しておらず，その間には大きな空隙が認められる（図２：Li et al. 2008）．また，胴椎の背面に初期の椎板と思われる板状の骨板が認められる．

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以前の状態にあると考えられる（図２：Schoch and Sues 2016）．胴椎には関節突起が残っており，胴体部分の可動性は保持されていたと考えられる（図２; Schoch and Sues 2015）．

2017年２月１日受付，2017年４月５日受理

*早稲田大学国際教養学部　〒169－8050　東京都新宿区西早稲田１－６－１
School of International Liberal Studies, Waseda University 4 F, Building 11, 1-6-1 Nishi-Waseda, Shinjuku-ku, Tokyo 169-8050 Japan
E-mail: renhirayama@gmail.com

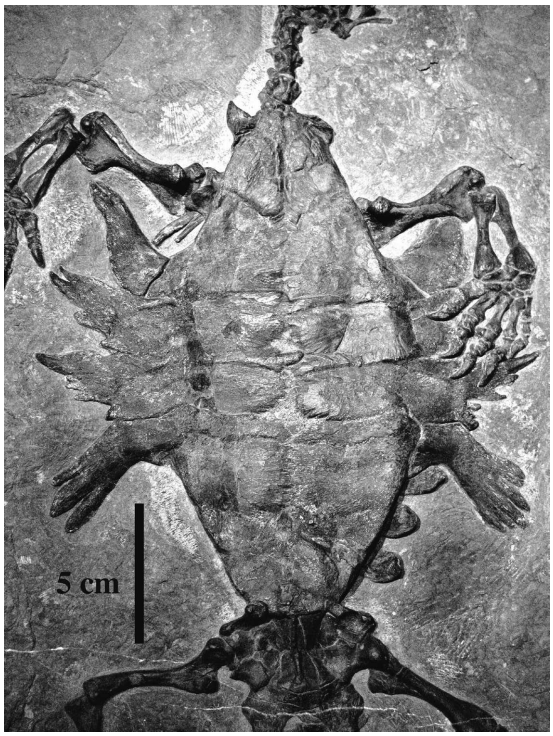

図１．*Odontochelys semitestacea* の腹甲（腹面観：IVPP V13240）．明瞭な鱗板溝が発達していることに注目．

３．*Eunotosaurus* について

Eunotosaurus africanus Seeley, 1892 は，南アフリカの古生代中期ペルム紀（約２億６千万年前）の陸成層から知られる小型爬虫類（頭胴長は最大でも20cm）であり，これまで37個体が報告されている（図３，４；Lyson et al. 2013）．本種における最大の特徴は，前後方向に木の葉状に拡がった胴肋骨である．胴椎や胴肋骨の数も10個前後と有羊膜類の中では目立って少ない．Watson（1914）は，軸骨格の類似性から本種がカメ類（目）の祖先形であることを提唱した．Cox（1969）は，模式標本などを母岩から３次元的に剖出したうえで，本種とカメ類の類似点が収斂によるものであり，直接の系統関係は認められないと主張した．さらに Lee（1993）は，頭骨の形態から本種が特殊化した単弓類の仲間であると指摘している．他方，Lyson et al.（2013）は，*Eunotosaurus* の胴肋骨の横断面がＴ字型であることなどの特徴が，*Odontochelys* や *Proganochelys* など三畳紀の根幹的カメ類との共有派生形質であるとしてカメ類の祖先形であるとみなした．Bever et al.（2015）は，*Eunotosaurus* の頭骨にもカメ類との共有派生派生形質が認められるとしている．

Lyson et al.（2013）は，*Eunotosaurus* の２標本に腹肋骨が認められるとしているが，それらは断片的な少

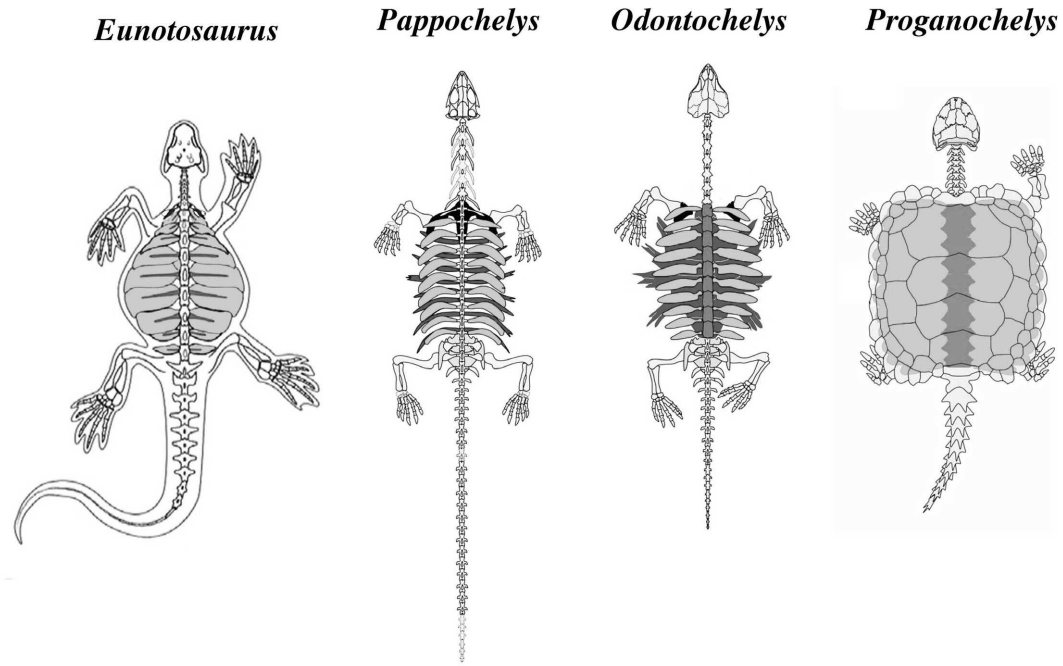

図２．三畳紀の根幹的カメ類と *Eunotosaurus* の復元骨格（背面観）．Schoch and Sues（2016）と Lyson et al.（2013）による．

数の骨格にすぎず，四肢骨など他の要素を誤認している可能性が否定できない．他方，模式標本も含めて大半の標本には腹肋骨と思われる骨要素がまったく見当たらない（図３，４）．*Eunotosaurus* では，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，Lyson et al.（2013, 2016）が主張するような肋間筋の消失は生じていなかったと考えられる（Cox 1969）．模式標本においても，胴椎が左右の可動性を保持していたことが明らかである（図３）．

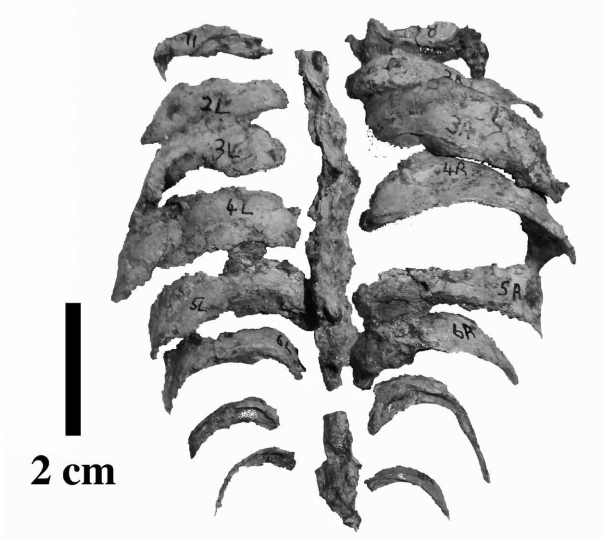

図３．*Eunotosaurus africanus* の模式標本（BMNH R1968：背面観）．胴椎と左右８対の胴肋骨が保存されている．腹肋骨と思われる骨要素は見当たらない．

４．議論と考察

Odontochelys や *Pappochelys* など三畳紀の根幹的カメ類に見られる形質は，カメ類の甲羅形成において腹肋骨の著しい発達が先行するという，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（Nagashima et al. 2009）．ただし，*Pappochelys* が本当にカメ類であるかどうかはまだ評価が定まっておらず，今後の慎重な検証が必要であろう．

Eunotosaurus や，三畳紀の *Pappochelys*, *Odontochelys* など根幹的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（Jenkins 1970）．また *Eunotosaurus* の胴肋骨遠位部は下方に強く発達しており，また前後で重なり合う部分が認められるなど，三畳紀の根幹的カメ類とは明瞭に異なっている．

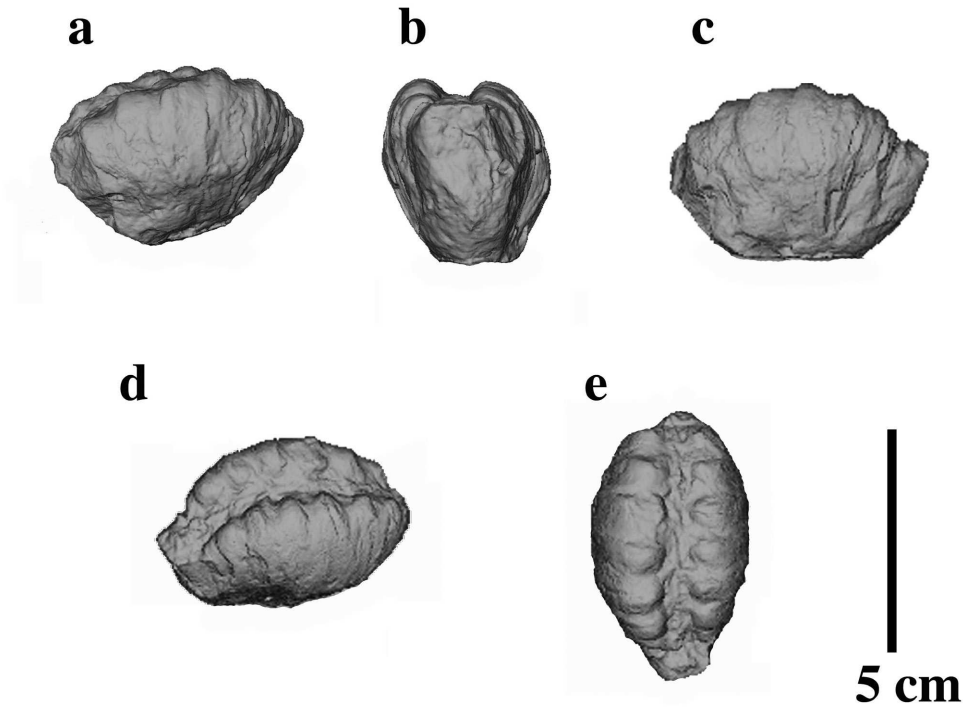

図４．*Eunotosaurus africanus* の胴体部分の３D 画像（BMNH R4054）．a：左側面観，b：前面観，c：右側面観，d：左斜め背面観，e：背面観．胴肋骨遠位部が下方に著しく伸長していることに注目．

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．

謝辞

S. Chapman 氏（BMNH），Li Chun 博士（IVPP）および Wu Xiaochun 博士（the Canadian Museum of Nature in Ottawa）には化石資料の閲覧にあたり大変お世話になった．薗田哲平博士（福井県立恐竜博物館）には化石資料の閲覧を手伝っていただいた．倉谷　滋博士（理化学研究所），太田英利博士（兵庫県立教育大学），および Igor Danilov 博士（Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences）にはカメ類の起源に関して貴重なコメントをいただいた．中島保寿博士（東京大学）には *Eunotosaurus* の画像処理をしていただいた．以上の方々に厚く御礼を申し上げる次第である．

文献

Bever GS, Lyson TR, Field DJ, Bhullar B-AS (2015) Evolutionary origin of the turtle skull. Nature 525, 239-242

Bever GS, Lyson TR, Field DJ, Bhullar B-AS (2016) The amniote temporal roof and the diapsid origin of the turtle skull. Zoology 119, 471-473

Cox CB (1969) The problematic Permian reptile Eunotosaurus. Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology 18, 165-196

Jenkins Jr FA (1970) Anatomy and function of expanded ribs in certain edentates and primates. Journal of Mammalogy 51, 288-301

Joyce W (2015) The origin of turtles: a paleontological perspective. Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution 00B, 1-13

Kuratani S, Kuraku S, and Nagashima H (2011) Evolutionary developmental perspective for the origin of the turtles: the folding theory for the shell based on the developmental nature of the carapacial ridge. Evolution and Development 13, 1-14

Lee MSY (1993) The origin of the turtle body plan: bridging a famous morphological gap. Science 261, 1716-1720

Li C, Wu X, Rieppel O, Wang L and Zhao L (2008) An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. Nature 456, 497-501

Lyson TR, Bever GS, Scheyer TM, Hsiang AY, Gauthier JA (2013) Evolutionary origin of the turtle shell. Current Biology 23, 1113-1119

Lyson TR, Rubidge BS, Scheyer TM, Queiroz K de Schachner ER, Smith RMH, Botha-Brink J and Bever GS (2016) Fossorial origin of the turtle shell. Current Biology 26, 1887-1894

Nagashima H, Sugahara F, and Takechi M (2009) Evolution of the turtle body plan by the folding and creation of new muscle connections. Science 325, 193-196

Schoch RR, Sues H-D (2015) A new stem-turtle from the Middle Triassic of Germany and the evolution of the turtle body plan. Nature 523, 584-587

Schoch RR and Sues H-D (2016) The diapsid origin of turtles. Zoology 119, 159-161

Watson DMS (1914) *Eunotosaurus africanus* Seeley, and the ancestry of the Chelonia. Proceedings of the Zoological Society of London 1914, 1011-1020