

ウミガメ上科における上腕骨の形態的多様性；  
その機能形態学的・系統学的考察

平山 廉\*

Humeral morphology of chelonioid sea-turtles;  
its functional analysis and phylogenetic implications.

Ren HIRAYAMA\*

概 要

上腕骨の形態と機能の解析により、ウミガメ上科は大きく次の4つの段階に区分できる。  
①トクソケリス段階：*Toxochelys*, *Osteopygis*, *Lophochelys*などの化石分類群によって代表される。上腕骨長軸は直線的になるが、外側突起の発達は弱く、その遠位方向への移動は限られ、骨頭との連絡が残る。長軸中央部は強くくびれ、円筒状に近い(白亜紀Albian-前期始新世)。

②ウミガメ段階：現生ウミガメ科(Cheloniidae)の他、*Eochelone*, *Syllomus*, *Allopleuron*などの化石分類群に代表される。骨頭肩部は消失する。外側突起は遠位方向に移動して骨頭より分離し、その背側面から前面には三角筋の付着部が発達し、三角形ないしV字型を呈する。長軸部は拡大・偏平化し、長軸背側部の喉頭筋・大円筋・腹側部の短烏口腕筋の付着部は拡大し深くぼみとなる。(白亜紀Albian-現世)。

③プロトステガ段階：プロトステガ科(Protostegidae)としてまとめられる白亜紀に限定された化石分類群で、*Desmatochelys*, *Rhinochelys*, *Chelosphargis*, *Protostega*, *Archelon*などが含まれる。外側突起は上腕骨の前面に限定して発達し、中央部に烏口上筋付着部と思われるへこみが生ずる(白亜紀Albian-Maastrichtian)。

④オサガメ段階：オサガメ科(Dermochelyidae)にまとめられる分類群で、現生のオサガメの他に北海道Maastrichtian産の化石分類群や第三紀の*Eoshargis*, *Psephophorus*などが含まれる。外側突起は腹側面で前後方向に直線的に伸長し、三角筋の付着部は前方に大きく突起する(白亜紀Maastrichtian-現世)。

上記のうち①の段階のグループはZANGERL(1953)のトクソケリス科(*Toxochelyidae*)に対応し、②のグループはウミガメ科に分類されてきたが、これらにはいずれも特有の共有新形質が見当たらず、多系統的な分類群と考えられ、その系統関係の解明については骨頭などの他の骨格の形態解析を含めて考察する必要がある。③のプロトステガ科には従来ウミガメ科とされたものを含むが、これは骨頭など他の特徴とも調和的であり、単系統群であると考えられる。④のオサガメ科は従来、第三系の化石分類群のみが知られていたが、

北海道Maastrichtian産の化石分類群が最古のものの一つであると確認できた。なおEnglandのAlbian-Cenomanianから産出する上腕骨などの断片的資料から、ウミガメ上科内における科段階への放散はこの時期までに成立していたと推測される。

*ABSTRACT*—Analysis of humeral morphology and function reveals the following major four grades among cheloniod sea turtles(Superfamily Chelonioidea):

①Toxochelyid Grade:represented by plesion such as *Toxochelys*,*Osteopygis* and *Lophochelys*. Humeral axis nealy straight,its lateral process weak, connecting with the caput humerus by bony ridge. Humeral shaft constricted, subcylindrical(known from Albian to early Eocene).

②Cheloniid Grade: represented by living cheloniids (Family Cheloniidae)and plesioin including *Eochelone*,*Syllomus* and *Allopleuron*. The shoulder of caput humerus completely absent. The lateral process more distally locating, separated from the caput humerus. The lateral process triangular or V shaped, with strong ridge incerted by the deltoid muscle. Humeral shaft expanded and flattened, with enlarged and deep scar for the M. latssimus dorsi, M. teres majir, and M.coracobrachialis brevis.(known from Albian to Recent).

③ Protostegid Grade: represented by Fmaily Protostegidae including *Desmatochelys*,*Rhinochelys*,*Chelosphargis*,*Protostega* and *Archelon*,all plesion restricted into Cretaceous period.The lateral process restricted onto the anterior surface of humeral shaft, with a median concavity, suggesting the supracoracoideus muscle attachment (known from Albian to Maastrichtian).

④Dermochelyid Grade: represented by Family Dermochelyidae including living *Dermochelys coriacea*, Maastrichtian unnamed plesion of Hokkaido, Tertiary *Eosphargis* and *Psephohorus*. The lateral process nearly straight and elongate in antero-posterior direction on the ventral surface of humeral shaft, with strong anterior projection inserted by the deltoid muscle(known from Maastrichtian to Recent).

Grade ① is correlated with Family Toxochelyidae of ZANGERL(1953), and grade ② has been classified into Family Cheloniidae. Both grades lack good synapomorphy, strongly suggesting their paraphyletic nature. Further analysis including cranial morphology would clarify their relationships among cheloniods.

Grade ③, Family Protostegidae,including some cheloniods hitherto classified into Family Cheloniidae,is considered monophyletic,being concordant with other character distribution such as cranial osteology. The unnamed plesion of Masstrichtian Hokkaido could be recognized as one of the oldest known dermochelyid, grade ④, hitherto kown only from Tertiary with certainty.

Fragmentary materials including diagnostic humeri collected from English Albian to Cenomanian suggest the early radiation among cheloniods at family level.

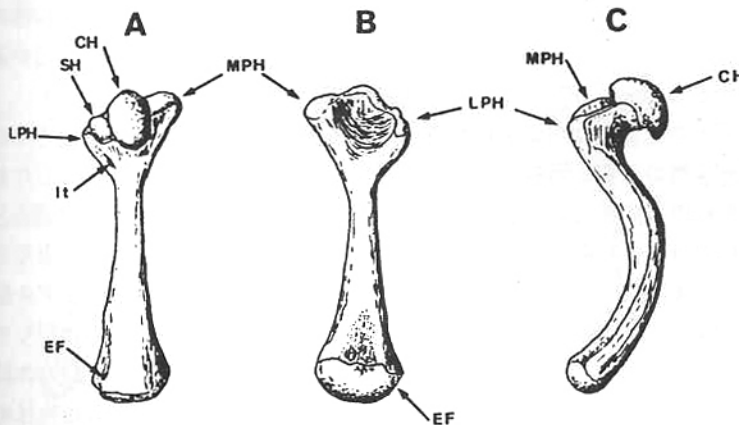
## I はじめに

ウミガメ類(上科; Superfamily Chelonioidea)は完全な鱗脚を発達させた唯一のカメ類であり、その四肢骨は、現在の12科の中でもカメの一般的な歩行様式から逸脱した、著しく特殊化した形態を示している。化石を含むウミガメ類の上腕骨を含む四肢の特徴と分類については、WIELAND(1900,1902)やZANGERL(1953)らの研究があるが、あつかわれた材料は質・量ともかなり限定されたものであり、解剖学的考察も十分ではなかった。筆者はウミガメ上科の系統進化を考察する上で、その四肢骨が頭骨に劣らず多様で重要な形態変異を示すことを確認している。本論文では、ウミガメ類の四肢骨のうち、化石資料として多産する上腕骨の形態変異について主に述べ、その機能と系統進化的意味を考察したい。なお、図中の上腕骨は比較を容易にするため、全て左の部位として示した。化石資料の右上腕骨を反転して図示した場合は\*で示してある。

## II 現生カメ類の上腕骨の一般的形態と機能

カメ類の上腕骨の一般的形態と筋肉の付着分布や機能については、WALKER(1973)によってまとめられている。イシガメ(図1;バタグル科 Family Btagauridae;リクガメ上科 Superfamily Testudinoidea;潜頸類 Cryptodira)に典型的に見られるように、水陸両棲のカメ類の上腕骨はその長軸部が背側方向に弓状をなして屈曲し、骨頭(caput humerus)は長軸とはほぼ直角に交差する。ヨコクビガメ科(Family Pelomedusidae;曲頸類 Pleurodira)やウミガメ類を除く現生カメ類では骨頭の前方に棚のような隆起(肩部; shoulder)が発達する。骨頭の両側近位にはそれぞれ内側突起(medial process of humerus)と外側突起(lateral process of humerus)がある。内側突起の近位部には烏口腕筋(coracobrachialis magnus muscle)、背側部には肩甲下筋(subscapularis m.)が付着する。外側突起は内側突起よりも近位方向への拡大が弱い

が、その近位部には烏口上筋(supracoracoideus m.)、背側部には三角筋(deltoides m.)、腹側部には胸筋(pectoralis m.)が付着する。骨頭基部の背側部には喉頭筋と大円

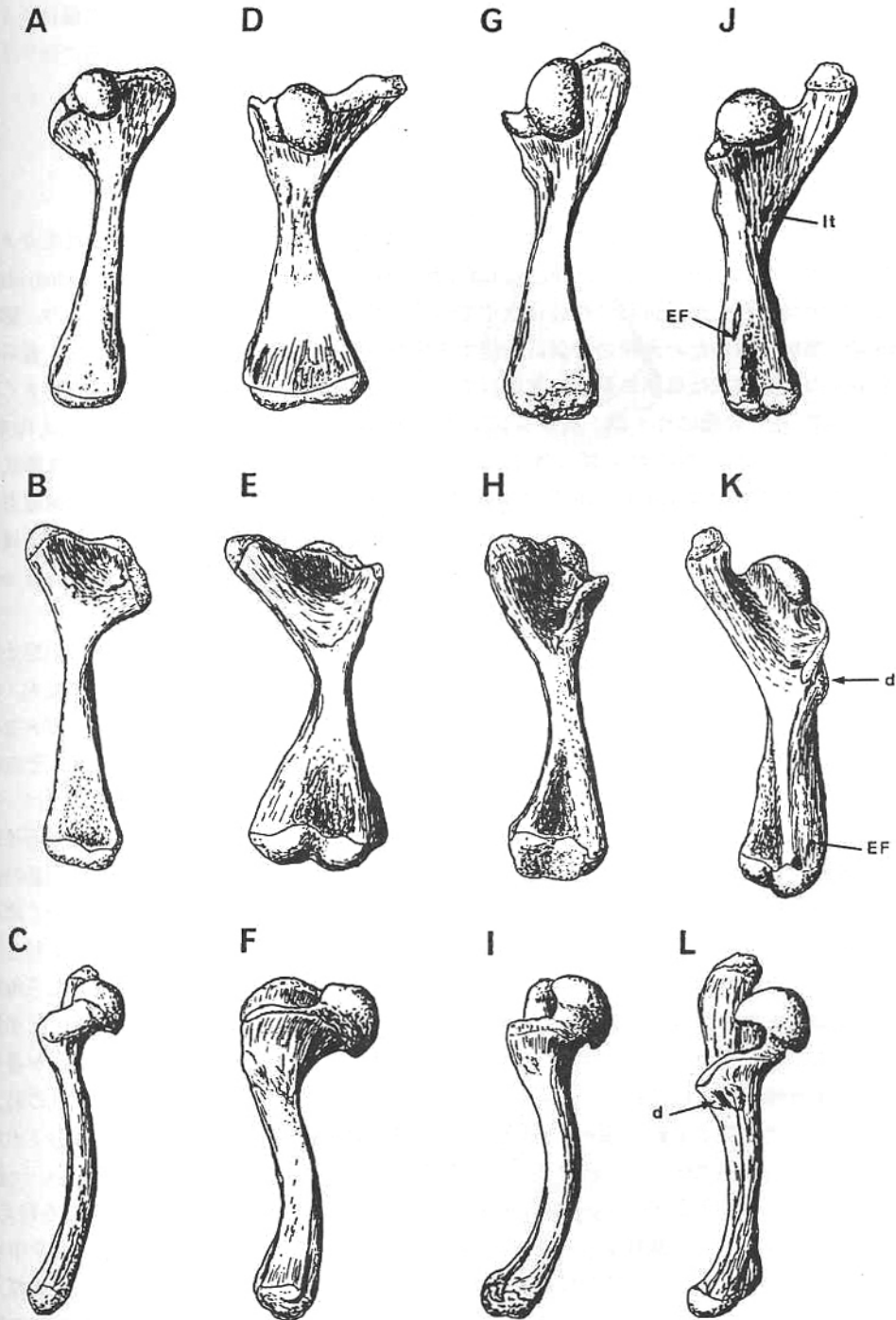


第1図 イシガメ(*Mauremys japonica*; RH108, 近位端より遠位端まで38mm長;バタグル科)の上腕骨。Aは背面観、Bは腹面観、Cは前面観。CH, 骨頭; EF, 外側上顆孔; LPH, 外側突起; lt, 喉頭筋と大円筋の付着部; MPH, 内側突起; sh, 骨頭肩部。

筋(latissimus dorsi and teres major m.)が付着する。両突起の間の腹側部には短烏口腕筋(coracobrachialis brevis m.)が付着する。上腕骨の長軸部は両突起の基部で細くなり亜円筒型になるが、遠方位に向かうにつれて拡大し偏平になる。その背側部前方に上腕三頭筋(triceps brachii m.)、腹側部に下上腕筋(brachialis inferior m.)が付着する。上腕骨の遠位端は前方の橈骨顆(radial condyle)と後方のより発達した尺骨顆(ulnar condyle)に分かれ、腹側方向を向く。橈骨顆の近位部には外側上顆孔(ectepicondylar foramen)があり、橈骨神経と血管が通る。橈骨顆の前方では背側部に中間橈側伸筋(extensor radialis intermedius m.)、浅橈側伸筋(extensor radialis superficialis m.)、総指伸筋(extensor digitorum communis m.)、が、腹側部に橈骨引筋(tractor radii m.)、中間橈側伸筋、深橈側伸筋(extensor radialis profundus m.)、尺側手根伸筋(extensor carpi ulnaris m.)がそれぞれ近位方向より付着する。尺骨顆の後方では近位方向より橈側手根屈筋(flexor carpiradialis m.)、長掌筋(palmaris longus m.)、尺側手根屈筋(flexor carpi ulnaris m.)が背側腹側部に付着する他、腹側部に円回内筋(pronator teres m.)が付着する。

このような上腕骨の形態は背甲下縁と発達した腹甲上縁の間から上腕を突き出し、肘をほぼ直角に曲げた状態で水平方向に大きく振る、上下方向の可動範囲の限られたカメ類の一般的な歩行様式を反映している。これらのウミガメ類、及びスッポンモドキ *Carettochelys insculpta* (スッポンモドキ科 Family Carettochelyidae; スッポン上科 Superfamily Trionychoidea)を除くカメ類では水中での遊泳も左右の前肢と後肢を交互に動かす“犬かき”の様式である。ウミガメ類とリクガメ類を除くカメでは、前肢は後肢より短く、従って、上腕骨も大腿骨より短い。図2には曲頸類のマタマタ科(Family Chelidae)、潜頸類のカミツキガメ科(Family Chelydridae)、リクガメ科(Family Testudinidae)、それにスッポンモドキの上腕骨を示した。上腕骨長軸部の屈曲はリクガメ上科のもので非常に強い。また、カミツキガメ(*Chelydra serpentina*)の上腕骨は近位部と遠位部が拡大し、後述の化石ウミガメ類のトクソケリス段階の上腕骨との類似が見られる。カミツキガメ類では腹甲が非常に小さくなっているが、これもトクソケリス段階の化石ウミガメ類と共通した特徴であるのは興味深い。恐らく、腹甲の縮小に伴い四肢の運動様式にも変化がおきるであろう。

なお、スッポンモドキの上腕骨は内側突起が近位方向に伸長し、外側突起が遠位方向に移動する点で、ウミガメ類のものに類似するが、これはその遊泳様式の類似を反映したものである。しかし、長軸の走向が近位部前方から遠位部後方へ斜めであること、喉頭筋と大円筋の付着部が長軸の後方に位置すること、また外側上顆孔が近位部に近接する点などで他のどんなカメ類の上腕骨とも容易に区別できる。筆者は始新統のスッポンモドキ類(*Anosteira*と*Allaeochelys*)の上腕骨が現生種と同様の特異な形態であることを確認している。また、系統学的にはスッポンモドキ類はスッポン科(Family Trionychidae)の姉妹群(Sister Group)であることが確実であり、ウミガメ類との直接の類縁の可能性は考えられない(MEYLAN, 1988)。スッポン類の上腕骨では内側突起や外側突起の形態はスッポンモドキ類ほどではないが、やはり同様の特殊化を示している(MEYLAN, 1987)。ウミガメ類とは異なる重要な形質としてスッポンモドキ類の指骨には全ての可動性の間接面が保持されている。また、白亜紀Albian以来のスッポンモドキ類の化石資料の殆どは



第2図 様々な淡水棲・陸生カメ類の上腕骨。A-Cはナンベイヘビクビガメ (*Hydromeusa tectifera*; RH458, 45mm 長; マタタ科), D-Fはカミツキガメ (*Chelydra serpentina*; RH188, 64mm 長; カミツキガメ科), G-Iはムツアソウガメ (*Manouria emys*; RH68, 108mm 長; リクガメ科), J-Lはスッポンモドキ (*Carettochelys insculpta*; RH452, 78mm 長; スッポンモドキ科)。上段は背面観, 中段は腹面観, 下段は前面観。d, 三角筋の付着部; EF, 外側上顆孔; lt, 喉頭筋と大円筋の付着部。

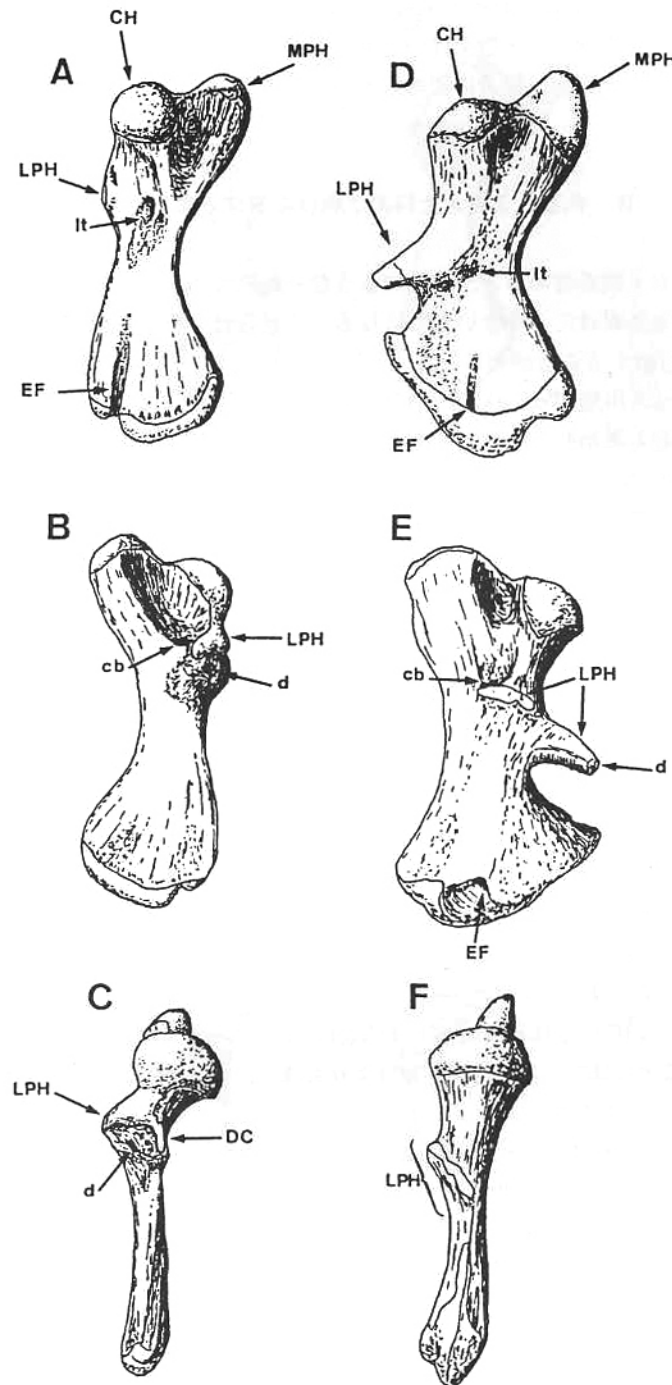
河川や湖沼などの陸生の堆積物から発見されている。このようにスッポンモドキ類はウミガメ類に部分的に収斂した遊泳様式を発達させた特異な一群であるが、形態学的にはウミガメ類とは明瞭に識別できる。

### Ⅲ 現生ウミガメ上科の上腕骨の形態と機能

現生のウミガメ類には5属6種からなるウミガメ科(Family Cheloniidae)と現生カメ類最大のオサガメ(*Demochelys coriacea*)1属1種のみのおサガメ科(Family Dermochelyidae)の2科が含まれるが、彼らの四肢は水中での遊泳のため鱗状に変形・拡大しており、卵の時期や雌が産卵のため海岸の砂浜に上陸する場合を除けば、一生を海中で過ごす。彼らの水中での遊泳様式は鳥類の羽ばたきに似ており、左右の前肢を同時に上下方向に大きく動かす点で、殆ど他のカメ類と異なる(DAVENPORT, *et al.*, 1984; RENOUS, *et al.*, 1989; WALKER, 1971)。ウミガメ類以外ではスッポンモドキだけが、このような遊泳様式を持っている(PRITCHARD, 1979, 及び私的観察)。ウミガメ類では、遊泳のための推進力の大部分が、後肢の2倍以上の長さの前肢から生じるが、上腕骨も大腿骨より20%以上は長大な長軸をもつ。DAVENPORT, *et al.*, (1984)はウミガメ類のアオウミガメ(*Chelonia mydas*)が同じ大きさの淡水性カメ類に比べ、6倍は早く泳げることを報告している。

以上のようなことから類推されることではあるが、ウミガメ上科では上腕骨の形態そのものも他のカメ類とは大きく異なる。まず、上腕骨の長軸は直線的で前後方向に拡大・偏平になる。骨頭は腹側方向に傾斜し、上腕骨の長軸と平行に近くなる。特にオサガメでは、骨頭と上腕骨の長軸は殆ど重なりあい、ほぼ同一直線上に乗る。骨頭前方の肩部(その機能的意味は不明)は消失する。内側突起は近位方向に伸長し、かつ厚みを増す。逆に、外側突起は遠位方向に下がり、骨頭から完全に分離する。内側突起と外側突起の腹側面基部の間の短烏口腕筋の付着部は深くぼみを形成する。上腕骨背側面の喉頭筋と大円筋の付着部分は長軸近くに位置し、分布が著しく拡大し、特にウミカメ科では大きく深くぼみを形成する。外側突起の背側部の三角筋の付着部が発達は顕著であるが、ウミガメ科とオサガメではその形状は大きく異なる。つまり、ウミガメ科の外側突起は、発達した三角筋の付着部(三角筋稜 *deltoid crest*)が遠位方向に伸長しているので前方から見るとV字型を呈するが、オサガメの外側突起は全体にはほぼ直線状に延び、ことに前方への突出が著しい。上腕骨軸部は全体に拡大・偏平化が著しいが、ことにオサガメでは外側上顆孔の前方が拡大し、背側部で上腕三頭筋、腹側部で橈骨引筋の付着部となる(BURNE, 1905)、オサガメでは骨端の化骨が弱く、軟骨の占める割合が多く、細部での固体変異が大きい。上腕骨以外では、肩甲骨支部(*scapular prong*)と肩峰(*acromion*)の成す角度が110度を超え、烏口骨(*coracoid*)は上腕骨より、10-40%ほど長大となる。また、前後肢ともに指骨や中手骨、手根骨、中足骨、足根骨の滑車関節は消失して平坦になり、可動性がない。ウミガメ科では尺骨と橈骨は互いに強く結合して可動性がなく、その内側部の接合面は結節状の粗面となる。

現生ウミガメ科の5属では、頭骨や甲羅の相違はかなり大きいですが、こと上腕骨に関しては、識別が困難なほど類似している。ただヒラタウミガメ(*Natator depressus*)だけは三角筋稜の発達がやや貧弱なこと、また大腿骨の両転子を連結する骨稜の発達が悪い点で原



第3図 現生ウミガメ類の上腕骨。A-Cはアカウミガメ (*Caretta caretta*; RH786, 156mm 長; ウミガメ科), D-Fはオサガメ (*Dermochelys coriacea*; D・FはVOLKER, 1913, EはWALKER, 1973にRH31(187mm 長)より加筆したもの; オサガメ科)。上段は背面観, 中段は腹面観, 下段は前面観, cb, 短烏口腕筋附着部; CH, 骨頭; d, 三角筋附着部; DC, 三角筋稜; EF, 外側上顆孔; LPH, 外側突起; It, 喉頭筋と大円筋附着部; MPH, 内側突起。



始的であると思われる(ZANGERL, *et al.*, 1988)。

このように、現生ウミガメ類ではいずれも海中で鰭脚を大きく動かすため、上腕骨に付着する筋肉の増大と移動が顕著に認められる。遊泳能力という点でオサガメはより進化したものである。

#### IV 化石ウミガメ上科の上腕骨の形態と推定される機能

化石のウミガメ類を含めると、上記のような一般的なカメ類と現生ウミガメ類の上腕骨の間に見られる差異はごく小さいものになる。これらは、その形態により大きく4つの段階(grade)に区分することができる。

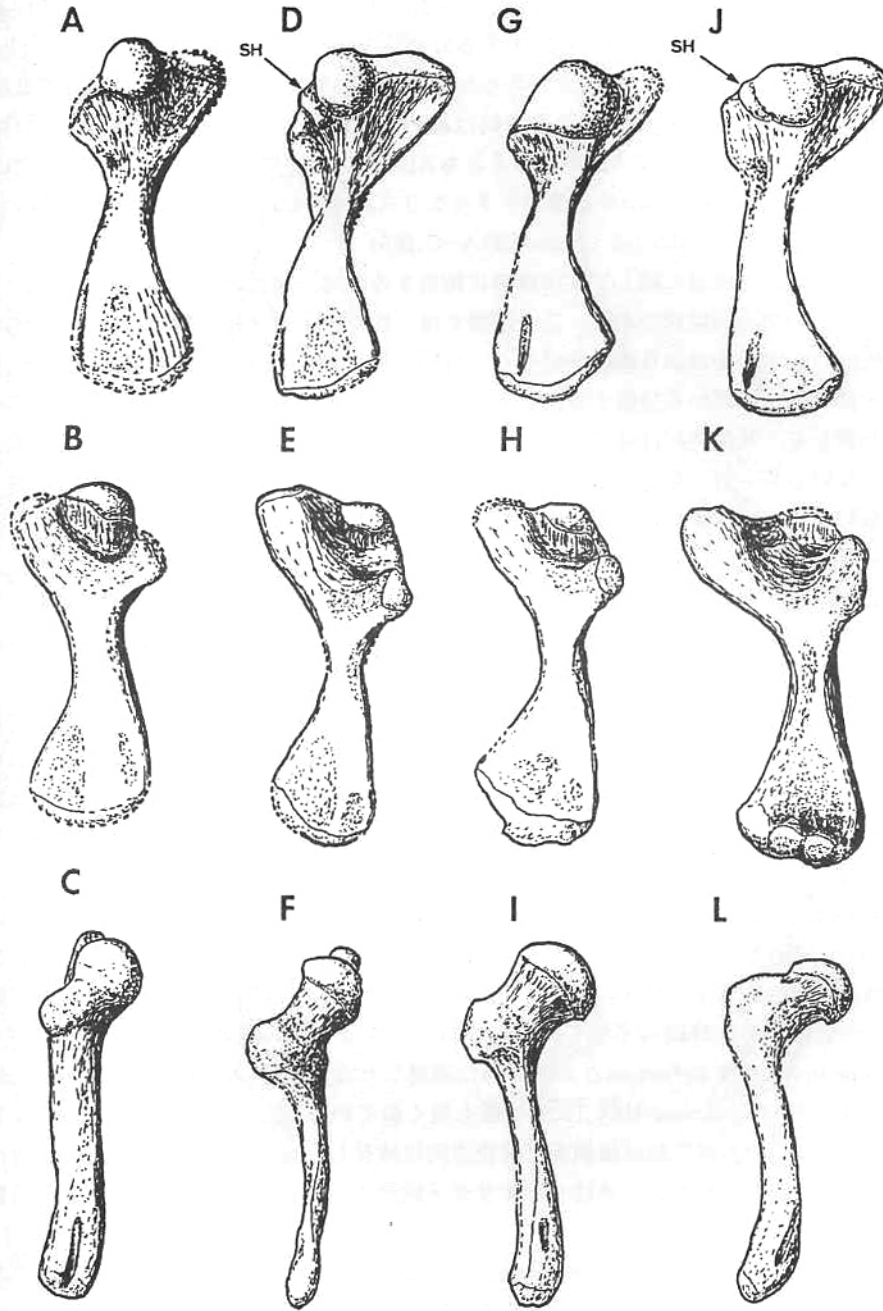
##### ① トクソケリス段階(Toxochelyid Grade; 図4)

まず第一の最も原始的な段階として、北米の上部白亜系～古第三系の浅海成層などに他産する、いわゆるトクソケリス科(Family Toxochelyidae; ZANGERL, 1953, 1971)があげられる。彼らの四肢骨はウミガメ類としては極めて原始的であり、*Toxochelys* (北米のConiacian～Campanian; 図4D-F)や*Osteopygis* (北米のMaastrichtian～暁新統; Weems, 1988; 図4J-L)で知られている限りでは、前後肢ともに第一指趾と第二指趾は鈎爪を備え、指骨は可動の関節面を持ち、機能的には歩行能力を維持しており、鰭の形成に参加していない(WIELAND, 1902; ZANGERL, 1953, 1971)。完全な鰭脚は*Toxochelys latiremis*でのみ知られているが、体部に比較すると小さく、筆者の試算では現生のウミガメ科の半分以下の比率の面積しかなく、現生スッポン類(スッポン科; Family Trionychidae)と大差ない。両属の上腕骨は、骨頭と長軸部の成す角度が直角に近く、骨頭の前方に肩部を持つこと、また外側突起の遠位方向への発達弱い点で、カミツキガメ類のものと大差ない。ただ、化石資料の保存状態の差異を考慮すると、骨頭と長軸部の交差する角度の正確な決定は困難な場合が多い。短烏口腕筋や喉頭筋の筋肉痕は発達が弱く、分布は狭く浅いが、上腕骨の長軸部は弓状ではなく、ほとんどまっすぐであり、また内側突起の近位方向・後方への拡大が顕著な点は、現生のウミガメ類と共有した新形質とみなせる。上腕骨は、*Toxochelys*や*Erquelinnesia*(西欧の上部暁新統～下部始新統)では大腿骨より10%ほど長い、*Osteopygis*ではヌマガメ類と同様に、大腿骨が上腕骨よりも長く、より原始的と言える(WIELAND, 1904; ZANGERL, 1953, 1971)。

*Lophochelys* (北米のConiacian～Campanian, 英国のCampanian; HIRAYAMA, 準備中)の四肢骨は断片的にしか知られていないが、上腕骨の形態は*Toxochelys*に似ており、大腿骨よりわずかに長い(図4G-I)。*Lophochelys*では、骨頭前方の肩部は骨頭に連続的に続くので、目立たない。肩部を含む骨頭関節面が全体として非常に大きいことは、他のウミガメ類に見られぬ特質とみなせる。これらの化石ウミガメ類では、遊泳能力は現生のスッポン類の水準であり、可動関節部と強力な爪の残る第1・第2指により、水底を歩き回る習性を保持していたように思われる。烏口骨は*Toxochelys*や*Lophochelys*では上腕骨とほぼ同じ長さであり、*Erquelinnesia*では上腕骨より20%ほど短い。尺骨と橈骨の接合面には結節状の粗面の発達が認められるが、現生ウミガメ類ほど顕著ではない。

この他、EnglandのGault層(中・上部Albian)やCambridge Greensand層(上部Albian)からは、カメ類の遊離した四肢骨を産出するが、この中には明かにこのトクソケリス段階





第4図 トクソケリス段階の化石ウミガメ類の上腕骨。A・Bは\*BM(NH)R22(95mm 長;England, Gault層, 中・上部 Albian), Cは\*BM(NH)R23(68mm 長;England,Gault層), D-Fは*Toxochelys moorevillensis*(FMNHP27403,140mm 長;米国 Alabama州,Selma層, 下部 Campanian;トクソケリス科), G-Hは*Lophochelys stenoporus*(FMNH P27352,135mm 長;米国 Alabama州,Selma層;ウミガメ科), J-Lは*Osteopygis emarginatus*(J・LはYPM778 [170mm 長], KはYPM783 [141mm 長];米国 New Jersey州, 下部暁新統;ウミガメ科)。上段は背面観, 中段は腹面観, 下段は前面観。sh, 骨頭肩部。

の上腕骨4点が認められた(図4A-C)。“*Lytoloma cantabrigiense*”として知られる *Osteopygis* に似た下顎が同層から産出するので(LYDEKKER, 1889a, b), これらの上腕骨も *Osteopygis* に近い系統の分類群であるかも知れない。骨頭肩部の発達は顕著ではない。いずれにせよ, これらEngland産の資料は極めて断片的ではあるが, 上腕骨に関しては最も原始的な段階のウミガメ類が少なくともAlbianには出現していたことを示している。始新世初期の *Erquelinnesia* を最後にトクソケリス段階のウミガメ類は姿を消す。

② ウミガメ段階(Cheloniid Grade; 図3A-C, 図5)

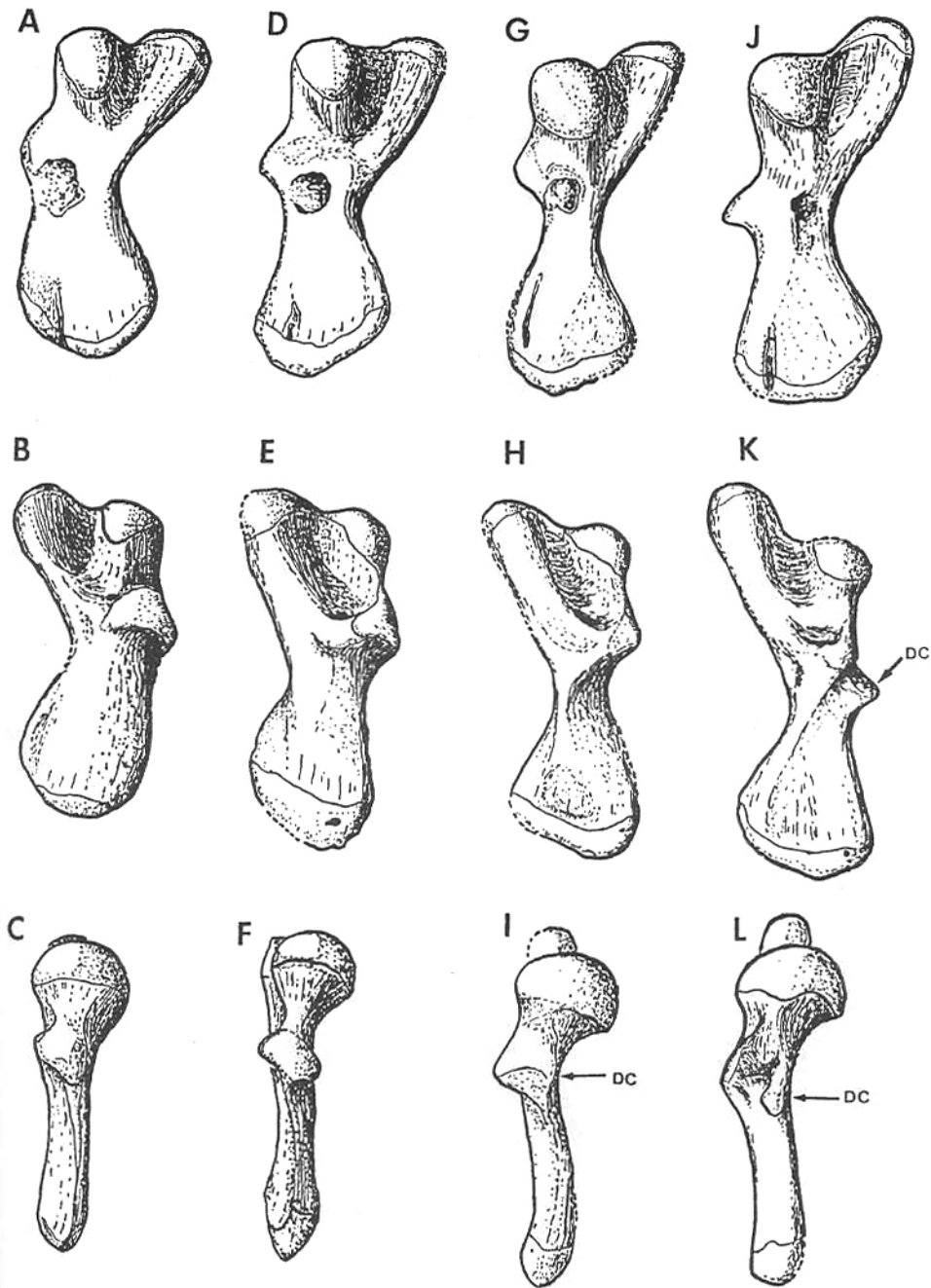
ウミガメ類の上腕骨に関して次の段階に相当するのは, 現世のウミガメ科とこれに似た上腕骨をもつ化石分類群である。この段階では, 現世ウミガメ科と同様に, 上腕骨の骨頭と長軸部の成す角度はより直線的になり, 骨頭肩部は全く消失し, 外側突起は遠位方向に移動・拡大し, 骨頭から分離する。ことに, 背側部前面の三角筋の付着部の遠位方向への発達が著しく, 外側突起は遠位方向の腹側面から前方が三角筋の付着部としてえぐれ, 三角形(ないしV字型)を呈する。長軸背側部の喉頭筋と大円筋の付着部は発達して深くぼみを形成する。腹側面近位部では短烏口腕筋の付着部が外側突起の遠位端基部に大きく深くぼみを作る。第1・第2指骨に残っていた可動な関節面は消失する。

白亜紀におけるこのウミガメ段階の上腕骨の確認できる化石分類群の絶対数は意外に少ない。その中では, *Allopleuron* (ベルギー・オランダのMaastrichtian)が最も保存が良く, 頭骨を含めほぼ完全な骨格が複数産出しているが, 上腕骨を含め詳細な記載はなされていなかった。*Allopleuron*の上腕骨は現生のウミガメ科のものに良く類似するが, 外側突起の三角筋稜の発達は認められない(図5D-F)。*Allopleuron*は前後の鱗脚が完全な保存状態で産出している恐らく唯一の化石分類群であるが, その発達状態は橈骨や尺骨の形状を含め現生のウミガメ科に極めて良く類似する。が, その大腿骨の両転子が分離する点は原始的な状態である。

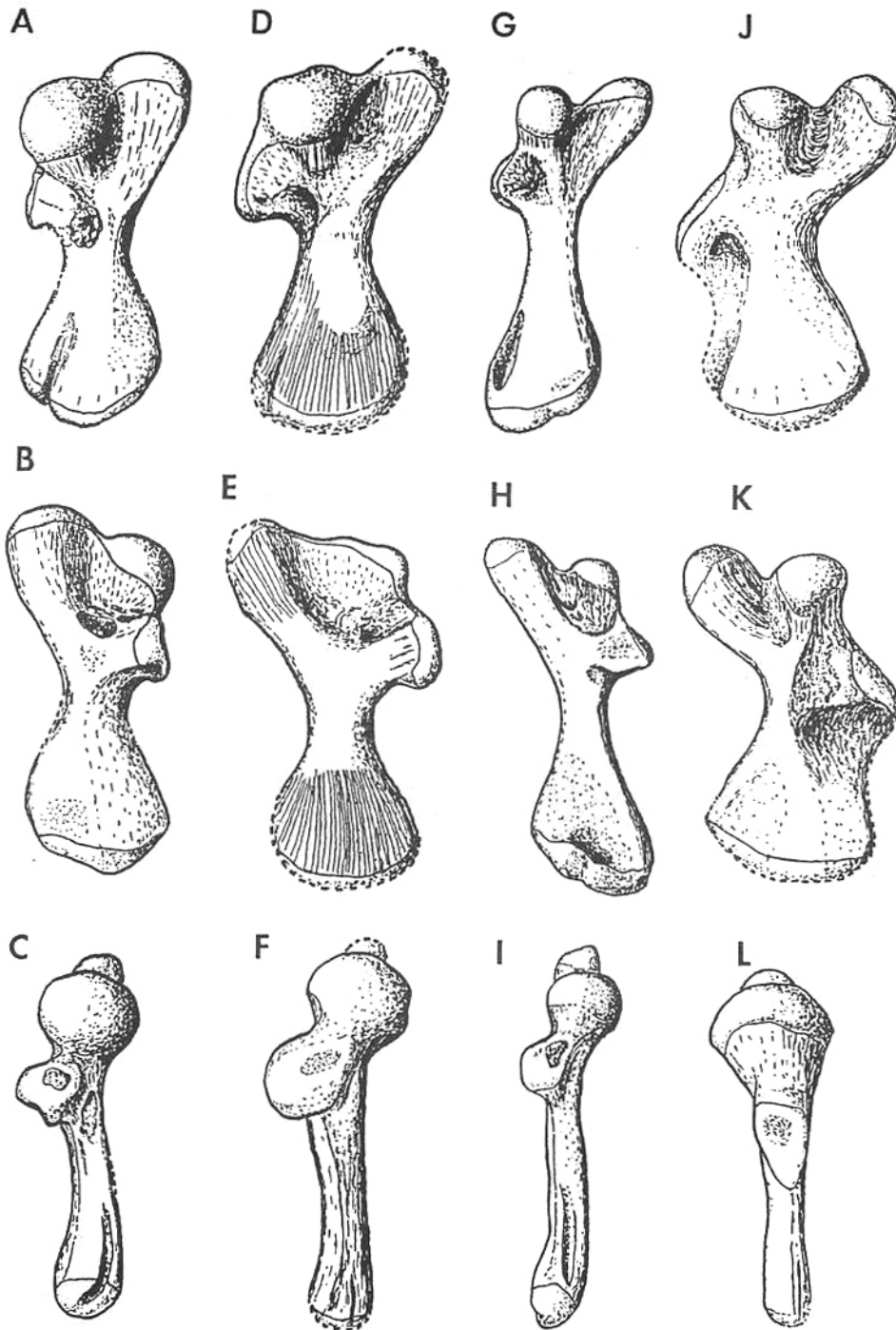
北米Campanianの *Corsochelys* は頭骨の一部を含め骨格の大部分が知られている(Zangerl, 1960)が, その上腕骨(FMNH PR249, 224mm長)の外側突起は比較的近位部にあり, 恐らく原始的なウミガメ段階のものである。残念なことに *Corsochelys* の上腕骨外側突起は保存が悪く, 詳細は不明である。プロポーシオンから見ると, *Corsochelys* の上腕骨は *Neptunochelys tuberosa* と命名された遊離した右上腕骨(ANSP8461, 253mm長; 米国, Mississippi州, Coniacian; Hay, 1908)に最も良く似ている。LEIDY(1865)の図版によると, *Neptunochelys* の外側突起は腹側面で前後方向に伸長し, また三角筋の付着部は前方にやや突出する傾向が認められ, 後述するオサガメ段階の上腕骨の原始的なものである可能性がある。

筆者はEnglandのCambridge Greensand層から産出した資料中に明らかにこのウミガメ段階のもの(SM B55970; 図5A-C)を1点だけ確認しており, 後期Albianにはこの段階のウミガメ類が出現していたことを示している。SM B55970では外側突起は *Neptunochelys* と同様に前後方向に伸長する傾向があり, やはりオサガメ類との類縁の可能性が考えられる。その外側上顆孔の前方はやや拡大しており, 後述するプロトステガ類やオサガメ類の進歩的なものに奇妙に類似する。

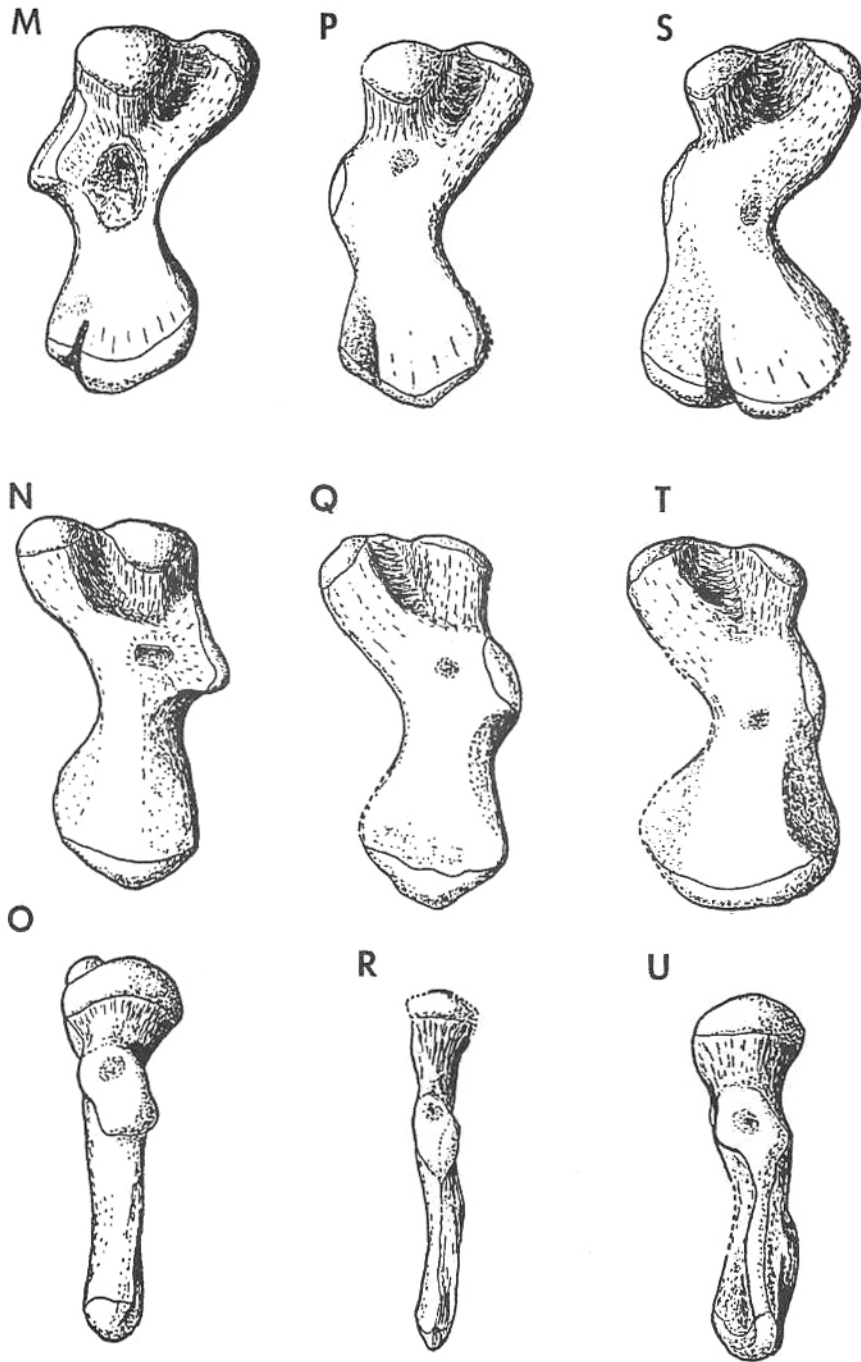
ウミガメ段階の上腕骨を持つウミガメ科は中期始新世以降優勢となり, 以後, オサガメ科を除く全てのウミガメ類がこれに属する。欧州の始新統に多産する *Eochelone* (図5G-



第5図 ウミガメ段階の化石ウミガメ類の上腕骨。A-Cは・SM B55970(157mm 長;England, Cambridge Greensand層, 上部 Albian;オサガメ科?), D-Fは*Allopleuron hoffmanni*(・NHMM9016, 290mm 長;オランダ, Maastricht Chalk層, 上部Maastrichtian;アロプリュウロン科), G-Hは*Eochelone brabantica*(・IRScNB Ht.R.1, 141mm 長;ベルギー, Brussels層, 中部始新統;ウミガメ科), J-Lは*Syllumus aegyptiacus*(J.Lは・USNM24878 [83mm 長;米国 Maryland州, Calbert層, 下部中新統], Kは・USNM357168 [103mm 長;米国 North Carolina州, Yorktown層, 下部鮮新統];ウミガメ科), 上段は背面観, 中段は腹面観, 下段は前面観, DC;三角筋稜。



第6図 プロトステガ段階(プロトステガ科)の上腕骨. A-Cは*Desmatochelys lowi*(FMNH PR 385, 173mm 長; 米国 South Dakota州, Carlile層, 上部 Turonian), D-Fは*Desmatochelys* sp.? (BM(NH)R2917, 48mm 長; England, Gault層), G-Iは*Rhinochelys pulchriceps* ? (\*BM(NH) 35175, 94mm 長; 英国 Cambridge Greensand層), J-Lは "*Protostega*" *anglica* (\*SM B55988, 約105mm 長; 英国 Cambridge Greensand層), M-Oは*Chelosphargis advena* ? (AMNH1975, 64mm 長; 米国



Kansas州, Niobrara Chalk層, Coniacian-下部Campanian), P-Rは*Protostega gigas*(\*FMNH P27482, 204mm 長; 米国 Alabama州, Selma層), S-Uは*Archelon ischyros*(\*YPM未登録標本 [580mm 長] にYPM1783 [530mm 長] より加筆; いずれも米国 South Dakota州, Pierre Shale層, 上部Campanian)。上段は背面観, 中段は腹面観, 下段は前面観。