

I)や*Puppigerus*では、外側突起の三角筋稜の遠位方向への発達弱いながらも認められるが、V字型を形成するほどではない。これら始新世のウミガメ科の上腕骨の長軸部のくびれは白亜紀のものより大きく、むしろトクソケリス段階のものに類似している。始新世のウミガメ類の指骨は不完全にしか知られていないが、*Eochelone*ではその第1指趾骨に可動する関節が残存していた可能性もある。(模式標本の観察)。

他方、漸新世のウミガメ科(その詳細な記載、属以下での分類はなされていない)、中新世-鮮新世の*Syllomus*や*Proclpochelys*属、それに現生のウミガメ科の5属6種では、いずれも外側突起の三角筋稜の発達により、突起全体がはっきりとしたV字型となる。

第三紀の*Syllomus*の外側突起はウミガメ科としては著しく遠位方向に移動し、上腕骨のほぼ中央に位置する点で特異であり(WEEMS,1974)、一見すると後述のオサガメ類のようであるが、三角筋稜が遠位方向に発達した外側突起のV字型の構造ははっきりと確認でき、これが漸新世以降のウミガメ類から派生したものであることを示している。

なお、鳥口骨はいずれの分類群でも、上腕骨より10%ほど長く、ことにタイマイやヒラタウミガメ、*Syllomus*では長大である。尺骨と橈骨はいずれも発達した内側部の粗面で強く結合する。*Eochelone*や*Puppigerus*など古第三紀のウミガメ科では脛骨の腹側に脛骨恥骨筋(M.pubi-tibialis)と内脛骨屈筋(M.flexor tibialis internus)が付着する箇所が楕円形の深い穴となっている(ZANGERL,1980)。*Syllomus*やヒラタウミガメの脛骨ではここは浅くくぼむ(ZANGERL,1980;ZANGERL,et al.,1988)。なお、ヒラタウミガメは主に大腿骨の特徴から*Syllomus*の姉妹種の可能性がある(図9・10;HIRAYAMA,準備中)。

③ プロトステガ段階(Protostegid Grade;図6)

白亜紀のウミガメ類の中には現生のどんなタイプにも当てはまらない特異な一群がある。これはプロトステガ科(Family Protostegidae)としてまとめることのできる化石分類群で、北米の*Protostega*(Coniacian~前期Campanian)や*Archelon*(後期Campanian)などの巨大なウミガメ類がその代表として広く知られている(ZANGERL,1953)。このプロトステガ段階の上腕骨では、全体の形状はウミガメ科やオサガメ科によく似るが、外側突起は極めて特異である。つまり、外側突起が遠位方向に発達する点はウミガメ段階のものと同じであるが、その拡大部は上腕骨長軸部の前面に移動・集中している。従って、背側面だけでなく腹側方向からでも外側突起上の筋肉痕はそのごく一部が見えるだけである。また、外側突起の近位部から中央部には円形ないし楕円形の浅いくぼみ(恐らく鳥口上筋の付着部)が認められる。

Cenomanian~Turonianの*Desmatochelys*の上腕骨は、プロトステガ段階のものとして非常に原始的な状態にあると考えられる(図6A-C)。*Desmatochelys*では前面から見た外側突起の形状は三角形であり、*Allopleuron*や原始的なウミガメ科に近い。外側突起中央部の円形のへこみははっきり確認できる(ZANGERL&SLOAN,1960)。*Desmatochelys*のものに似た幼体の遊離上腕骨がEnglandのGault層から産出する(図6D-F)。筆者は同層より*Desmatochelys*のものと思われる頭骨の断片を確認しており(HIRAYAMA,準備中)、上腕骨もこの属に同定した。

*Desmatochelys*より原始的な状態にあると思われる遊離上腕骨7点がやはり英国のCambridge Greensand層より確認できる(図6G-I)。これは恐らくGault層からLower Chalk層(Cenomanian)にかけて多産する*Rhinochelys*(遊離した頭骨と下顎により知ら

れるが、その四肢骨や甲羅は未確認。頭骨は*Desmatochelys*より更に原始的である；図10;HIRAYAMA,準備中)に同定できるのではないかと思う。この上腕骨はプロトステガ類特有の外側突起を備えてはいるが、骨頭が小さいこと、外側突起がより近位部にあること、また喉頭筋や大円筋の位置などの点で*Desmatochelys*より原始的と言える。

*Protostega gigas*や*Archelon*では、外側突起の長軸前面への集中のため、背腹側方向からは、突起は縦に細長くみえるだけである(図6P-U)。骨頭や外側突起は長軸部とほぼ平行になり、外側突起の遠位方向へ移動も進む。また外側上顆孔前方部の拡大が特に*Archelon*で著しく、第三紀以降のオサガメ類に類似する。*Protostega*と*Archelon*では長軸背側面の喉頭筋・大円筋や、腹側面の短烏口腕筋の付着部は浅くほぼ円形であり、いずれも長軸部の中央部近くに位置する。北米産の*Protostega*の資料は母岩が軟弱なチョークであることもあり、いずれも圧密による変形が著しく、ことにその正確な前面観は不明であるが、プロトステガ類特有の外側突起は明瞭である。北米のConiacian~下部Campanianの*Protostega*はZANGERI(1953)によれば模式種の*P. gigas*の他に*P. dixie*と*P. potens*を含むが、その相違は保存状態や固体成長によって生じたものであり、*P. gigas*の1種で十分であろう。*Protostega*と*Archelon*では巨大化が顕著であることも特筆すべき点である。*Protostega gigas*の最大の標本(AMNH1502)では上腕骨は推定で長さ45cmに達した。*Archelon*は更に巨大で模式標本(YPM3000)では上腕骨は全長65cmに達している(WIELAND,1986)。ただ、この最大の固体でも外側上顆孔の背側部は閉鎖していないので、*Archelon*は更に巨大に成長した可能性がある。なお*Archelon ischyros*の模式標本(YPM3000)は鉄骨で組み立てられており、石膏や塗料が標本を覆っているため、筆者の観察は主としてYPM1783や同じくYPM所蔵の未登録標本によっている。

また*Desmatochelys*や*Notochelone*(後述)、*Protostega*,*Archelon*では橈骨が外側方向に弓状に曲がり、更に*Protostega*や*Archelon*では橈骨の外側近位部が竜骨状の鋭角的な縁を持つという特異な形質を共有する(WIELAND,1906,1909;ZANGERL & SIOAN,1960;筆者の観察)。

北米のNiobrara Chalk累層(Coniacian-下部Campanian)から産出した小型(いずれも長さ70mm以下であるが、化石の状態から成体のものと考えられる)の遊離した上腕骨のうち、*Desmatochelys*と*Protostega*・*Archelon*の中間段階を示すと考えられるものが3点ある(図6M-O)。つまり、これらでは外側突起の形状や、喉頭筋・大円筋、短烏口腕筋の付着部の位置は*Protostega*に類似する。ただ長軸部のくびれが大きいことや、筋肉痕がより深い点は*Desmatochelys*に似ている。これらの上腕骨は、*Chelosphargis*と呼ばれる、主として甲羅から知られる小型のプロトステガ類(最大の固体でも背甲長40cmほどである)のものと考えられる(ZANGERL,1953)。

*Protostega copei*は北米のSenonian(Coniacian~Campanian)より産出した甲長80cmほどの中程度の大きさのプロトステガ類である(WIELAND,1909)。ZANGERL(1953)はこれを椎板骨の特徴に基づき*Archelon*に含めたが、*P. copei*の模式標本(YPM 1787)は*Protostega*や*Archelon*のいずれとも明瞭に異なる。*P. copei*はより*Chelosphargis*に近縁な原始的なプロトステガ類であり、別属に分類されるべきものである。その上腕骨は変形が著しく、詳細は不明であるが、全体のプロポーションは*Protostega*というより*Chelosphargis*に類似している。

*Protostega eaglefordensis*はZANGERL(1953)がTexas州のTuronianから報告したかなり大型のプロトステガ類であり、背甲の退縮の程度や上腕骨のプロポーションは*P. copei*に類似して原始的である。が、ZANGERL(1953)の記載は余りに簡略であり、また筆者はその模式標本(TMM924)を見ていないので、その確実な類縁関係は不明である。

また、EnglandのGault層からLower Chalk層(Cenomanian)にかけてLYDEKKER(1889b)により遊離した上腕骨に基づき*Protostega anglica*と命名された化石分類群が産出する(図6J-L)が、その骨頭や外側突起は長軸とほぼ平行になる点で、進歩的なプロトステガ類に類似する。が、喉頭筋や大円筋の付着部の位置は*Chelosphargis*より原始的であり、分岐学的に考えると*Protostega*属には含まれない(図9)。いずれにせよプロトステガ段階のウミガメ類の分化がかなり早期に進んでいたことを示唆している。

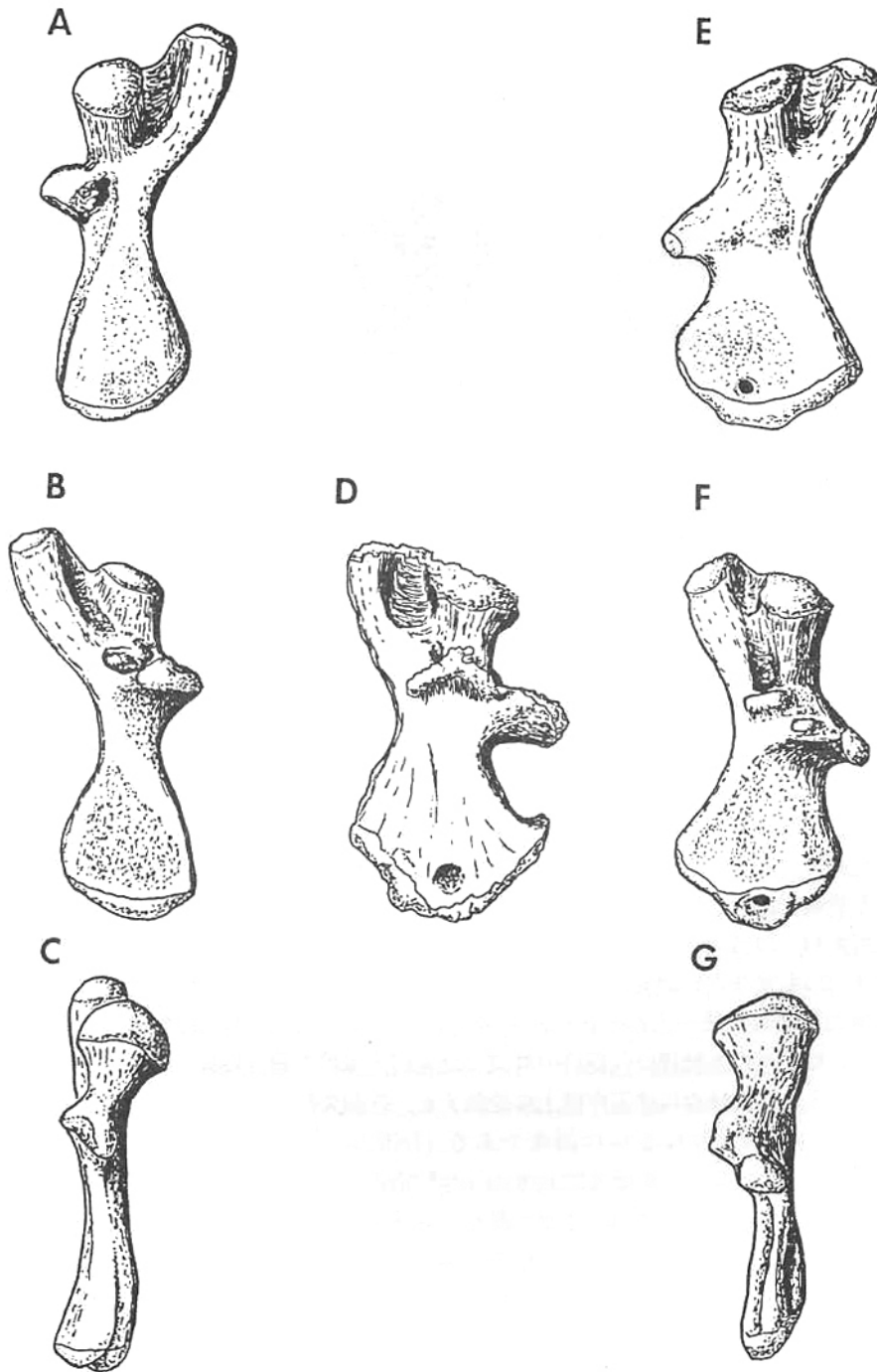
オーストラリアのAlbian産出の*Notochelone*(Gaffney, 1981)も筆者の観察では頭骨や上腕骨の形態は*Desmatochelys*に酷似しており、初期のプロトステガ類の代表であることは疑いない。プロトステガ類はこの他にも、南米のコロンビア(Albian?; GAFFNEY, 私信)やカザフ(Albian~Cenomanian; NESSOV, 1984)、ニュージーランド(CampanianないしMaastrichtian; WIFFEN, 1981)にも確認できるが、いずれも甲羅や頭骨であり、その四肢骨の情報はない。1991年8月には筆者と帝京技術科学大学卒研究生が北海道夕張市の中部エゾ層群佐久層(中部Turonian)より頭骨や頸椎、四肢骨を含む原始的なプロトステガ類の保存良好な骨格(TUTg262)を採取し、剖出を進めている。このようにプロトステガ類は白亜紀において汎世界的な分布を示しており、Albian~Campanianにかけて最も優勢で多様なウミガメ類であった。

なお、*Atlantochelys mortoni*は北米 New Jersey州のMaastrichtian(ないし下部暁新統)より産出した遊離した右上腕骨の近位部のみが知られている(ANSP9234; HAY, 1908)が、LEIDY(1865)の図版はその外側突起にプロトステガ類特有のくぼみが存在したことを明示している。推定で全長45cm前後と考えられる巨大な上腕骨であるが、形態的には*Desmatochelys*によく類似し、原始的である。いずれにせよ、プロトステガ類が少なくともMaastrichtianまでは残存したことを示唆している。

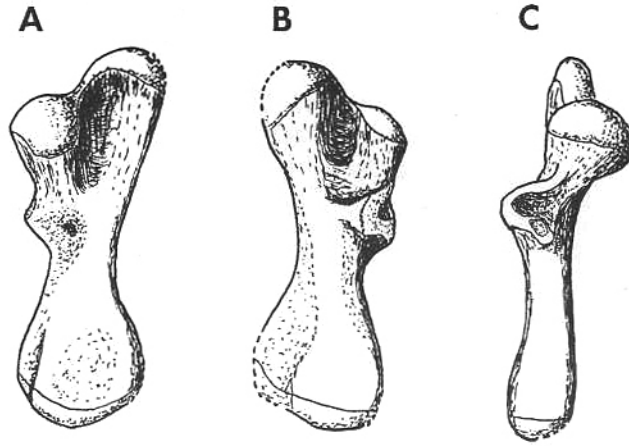
④ オサガメ段階(Dermochelyid Grade; 図3D-F, 図7)

ウミガメ類の4つめのグループは現生のオサガメとこれに近縁と思われる化石分類群である。このオサガメ段階の化石資料は他のウミガメ類に比較するとかなり貧弱であるが、上腕骨については少なくとも白亜紀末まで遡ることが可能である。

北海道穂別町の函淵層群IV b層(下部Maastrichtian)より産出の化石分類群(HMG5, 7, 8)は平山・鈴木(1985)によりプロトステガ類とオサガメ類の共通の祖先に近いものとして報告されたが、当時は*Protostega*や*Archelon*の外側突起がオサガメに類似したものであると、誤って推測されていた。が、その後、上記のように、プロトステガ類の外側突起はウミガメ類の中でも特異なものであり、HMG5やオサガメ類とは非常に異なることが判明した。HMG5の上腕骨(図7A-B)では、外側突起が腹側面で前後方向にほぼ直線状に発達し、三角筋の付着部は前方に著しく突出する。HMG5と一見プロポーションの似た*Syllomus*の上腕骨とは外側突起の構造が全く異なる。この化石分類群に同定できる標本はその後、更に穂別町内の同層準より同様の上腕骨や下顎を含む数個体が産出し、詳細な



第7図 オサガメ段階（オサガメ科）の化石上腕骨。A-CはHMG5(185mm 長；北海道穂別町，西淵層群下部砂岩層，下部 Maastrichtian)，Dは*Eosphargis breineri*(270mm 長；デンマーク，Mo粘土層，下部始新統；NIELSON,1963による)，E-Gは*Psephophorus scaldii*(IRScNB Ht.R.15, 510mm 長；ベルギー，Berchem層，上部中新統)。上段は背面観，中段は腹面観，下段は前面観。



第8図 系統位置不明のウミガメ類の上腕骨。*SM B55975(88mm 長)にSM B55987(67mm 長)より加筆。いずれもEngland, Cambridge Greensand層より産出。Aは背面観, Bは腹面観, Cは前面観。

記載が進められている(HIRAYAMA&CHITOKU,準備中)。このような外側突起は、現生のオサガメに基本的に類似したものである。しかしながら、その他の点ではオサガメに見られる外側上踝孔前方部の著しい拡大などの特殊な形質は殆ど認められない。上腕骨に関して言えば、ウミガメ段階の項で述べた*Corsochelys*(=?*Neptunochelys*)やSM B55970は時代的にもより古い原始的なオサガメ類であった可能性がある。

欧米の下部始新統～上部中新統から*Eosphargis*や*Psephophorus*などの化石オサガメ類が知られ、その上腕骨の外側骨の外側上踝孔前方は現生種と同様に著しく拡大し、外側上踝孔は上腕骨長軸のほぼ正中線上に位置する。外側突起の前方への突出や、遠位方向への移動もHMG5よりはるかに顕著である。(DOLLO,1888;NIELSEN,1963;図7D-G)。従って、オサガメ類は上腕骨に関しては、前期始新世にはほぼ現在の段階に進化していたと推定できる。これらの化石オサガメ類と現生種との主要な差異は、むしろ甲羅の退縮の程度にあった。オサガメ類でも、後期のプロトステガ類と同様に巨大化する傾向が明瞭であり、化石分類群でも現生種でも最大の固体は甲長2m前後に達する(HIRAYAMA&CHITOKU,準備中)。

なお筆者は、英国のCambridge Greensand層から外側突起が背側方向に捻れ、その前方からの形状がU字型を呈する奇妙な遊離した上腕骨を計5点確認した(図8)。これはプロトステガ類の外側突起中央部のくぼみが形成される以前の段階に留まったウミガメである可能性も考えられなくはないが、むしろ全く特異なグループとして認識したほうが素直であ

る。恐らくウミガメ類の初期の分化の段階で確立された、系統的には余り成功しなかったグループを代表しているのであろう。この上腕骨に付随すると推定できる他の部位の骨格は全く知られておらず、この奇妙なウミガメ類の全体像は謎のままである。ただ、上腕骨の一般的な形質はこれが“ウミガメ段階”の水準に達した、背甲長40cm前後の動物であったことを物語っている。

V まとめ；上腕骨等の四肢骨から類推したウミガメ上科内の系統関係

以上のように、ウミガメ上科では上腕骨の進化段階によれば、大きく4つのグループに区分できる。

①トクソケリス段階(*Toxochelyid Grade*);上腕骨は大腿骨とほぼ同大ないし、短い；骨頭部は残存；長軸部は直線的；内側突起は近位後方に拡大；外側突起は遠位方向へわずかに移動・拡大；喉頭筋・大円筋・短烏口腕筋の付着部の発達は弱く、浅い
; *Toxochelys, Lophochelys, Osteopygis, Erquellinnesia* (Albian-前期始新世)

②ウミガメ段階(*Cheloniid Grade*);上腕骨は大腿骨より20%以上長い；骨頭肩部は全く消失；長軸部は直線的；内側突起は近位後方に拡大；外側突起は遠位方向に移動・拡大、骨頭より分離、三角形ないしV字型；喉頭筋・大円筋・短烏口腕筋の付着部は広く深くぼみに発達
; *SMB55970, Corsochelys* (= ? *Neptunochelys*), *Allopleuron*, 中期始新世以降のウミガメ科 (Albian-現世)

③プロステガ段階(*Protostegid Grade*);上腕骨は大腿骨より20%以上長い；骨頭肩部は全く消失；長軸部は直線的；内側突起は近位後方に拡大；外側突起は骨頭より分離、遠位方向に移動、その発達は長軸部の前面に限定；外側突起の中央部に円形ないし楕円形の浅いくぼみ（烏口上筋付着部?）が発達；喉頭筋・大円筋・短烏口腕筋の付着部は広くぼみに発達
; *Rhinochelys, Desmatochelys, Notochelone, "Protostega" anglica, Chelosphargis, "Protostega" copei, Protostega, Archelon, Atlantochelys* (Albian-Maastrichtian?)

④オサガメ段階(*Dermochelyid Grade*);上腕骨は大腿骨より20%以上長い；骨頭肩部は全く消失；長軸部は直線的；長軸部と骨頭のなす角度は180度に近い；内側突起は近位後方に拡大；外側突起は骨頭より分離、遠位方向に移動、腹側面で前後方向にはほぼ直線的に発達、三角筋の付着部は前方に著しく突出；喉頭筋・大円筋・短烏口腕筋の付着部は広くぼみに発達
; "HMG5・7・8", *Eosphargis, Psephophorus, Dermochelys* (Maastrichtian-現世)

この上腕骨によるウミガメ類の4つの区分はあくまで類型的な段階(grade)に過ぎず、分岐学的な意味での単系統群(monophyletic group)に必ずしも相当しない点に留意する必要がある。

中でもトクソケリス段階の上腕骨の形質はウミガメ上科として全て原始的なものであり、

このグループ全体がZANGERL(1953)の定義したトクソケリス科Toxochelyidaeとして単系統な一群であるかどうかの検証は他の形質に求めなくてはならない。平山・鈴木(1985)はZANGERL(1953)のトクソケリス科の定義のうち、四肢骨の特徴がいずれも、ウミガメ類として原始的な旧形質であることを指摘している。FASTOVSKY(1985)は頭骨の形質のうち、特に脳函の特徴から、*Osteopygis*が*Toxochelys*や*Lophochelys*より、ウミガメ科により近縁であると指摘している。またNESSOV(1987)は、カザフスタンの上部暁新統産出の*Tasbacka*が四肢にトクソケリス的な原始的な特徴を示すにもかかわらず、頭骨が始新統の*Puppigerus*にきわめて類似していることから、これをウミガメ科に分類している。これらの研究はいずれも、ZANGERL(1953)の定義したトクソケリス科が多系統な一群であることを強く示唆している。筆者も*Toxochelys*の頭骨はウミガメ上科の中でも最も原始的であるのに対し、*Osteopygis*の頭骨は第三紀や現生のウミガメ科と基本的に差異のないことを確認した。*Lophochelys*の頭骨は*Toxochelys*と*Osteopygis*の中間的な状態にある。なお、ZANGERL(1953)の認めた*Lophochelys*の標本はいずれも幼体であり、保存もきわめて不完全である。模式種の*L. natarix*は*Ctenochelys*属に、また*L. niobrarae*と*L. ventarix*は*Toxochelys*のシノニムであると思われる。ZANGERL(1953)は*Ctenochelys*属に4種を認めているが、いずれも保存状態や成長段階による形体的差異に基づくものであり、*C. stenoporus*1種に統一すべきである。ただ命名規約上、*Lophochelys*属は*Ctenochelys*属に先行するので、*Lophochelys stenoporus*を模式種として保持できる。

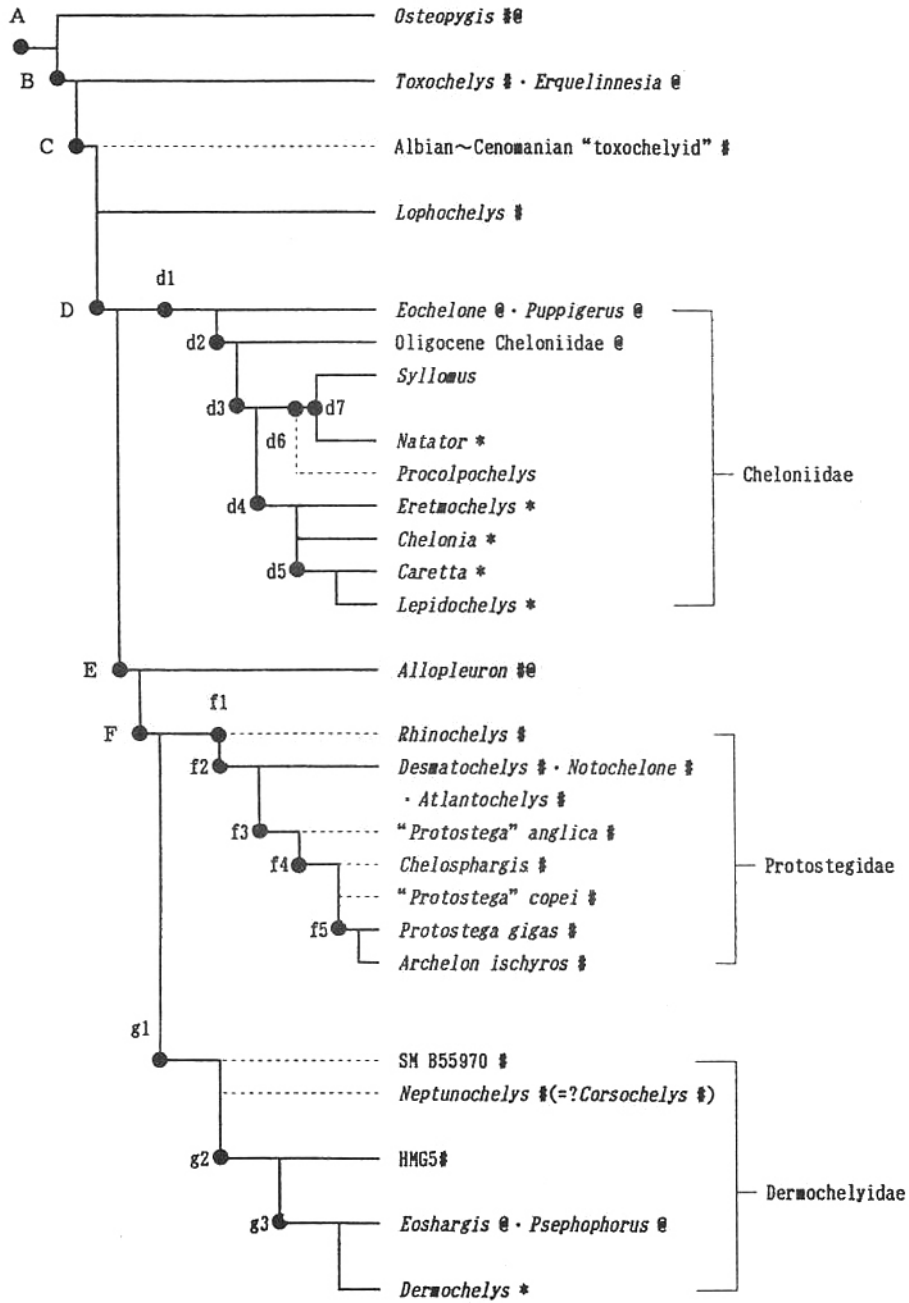
次にウミガメ段階の上腕骨をもつウミガメ類は、従来いずれもウミガメ科として扱われてきたものである。白亜紀-古第三紀の化石分類群に見られる外側突起はそのV字型の特徴の発達が弱く、プロトステガ段階やオサガメ段階を考慮すると、その単系統性は疑わしい。特に、白亜紀後期の*Allopleuron*や*Corsochelys*の頭骨や甲羅にはむしろ、プロトステガ科やオサガメ科との共有新形質ではないかと思われる特徴が認められる(HIRAYAMA, 準備中)。従って、現生のウミガメ科と確実に単系統の分類群を構成する化石分類群は始新世以降に限定される。更にFASTOVSKY(1985)やNESSOV(1987)の主張を認めるなら、“ウミガメ段階”の上腕骨はトクソケリス段階のグループから少なくとも2回、ウミガメ科では古第三紀初頭、プロトステガ科・オサガメ科の共通の祖先ではそれよりはるかに早くAlbianないしそれ以前にそれぞれ独立に獲得されたことになる。このように考えると、*Eochelone*など暁新世・始新世のウミガメ科の上腕骨に見られる原始的な形質の説明が可能である。なお、イタリアの上部白亜系(Campanian)からは*Protosphargis veronensis*が原始的なオサガメとして報告されている(CAPELLINI, 1984)。保存・剖出ともに不完全であるが、特に腹甲の類似から*Allopleuron*のシノニムではないかと思われる。*Protosphargis*では上腕骨や頭骨は未発見である。

プロトステガ段階とオサガメ段階の上腕骨はいずれも特異で、それぞれが単系統の分類群を構成することを強く示唆している。*Desmatochelys*や*Rhinochelys*は従来、原始的なウミガメ科とされてきたが、その頭骨には*Protostega*や*Archelon*との強力な共有新形質と思われる特徴が多く、上腕骨による結論と矛盾しない。プロトステガ段階とオサガメ段階の上腕骨は、それぞれトクソケリス段階に始まり“ウミガメ段階”の上腕骨を経て、進化してきたと考えることができる。いずれも、強い遊泳能力を備えており、この点でウミ

ガメ類の最高段階にあると考えられる、*Protostega*や*Archelon*の上腕骨の外形がオサガメ類に類似することから、プロトステガ類がオサガメ類の祖先型であると考えられていた(WIELAND,1900; ZANGERL,1953)が、特に外側突起の形状を考慮すると、このような類似は収斂の結果であると思われる。ちなみにプロトステガ類の頭骨は彼らが非常に硬い、殻のある動物を捕食するのに強く適応していたことを示唆している(HIRAYAMA, 準備中。)彼らの強い遊泳力を考慮すると、その主要な食物は遠洋性・浮遊性のアンモナイト類などを含んでいた可能性が高い。これはプロトステガ類が一時期は極めて優勢であったにもかかわらず、白亜紀末に衰退し絶滅したことの適切な理由づけになりうる。これとは全く逆に、現生のオサガメはクラゲを主食にしており(HENDRICKSON,1980),その頭骨や骨格全体の化骨の貧弱さはこの食性を強く反映している。甲羅の退縮の程度から判断すると、その特殊な食性は漸新世以降の*Psephophorus*で確立したかも知れない。

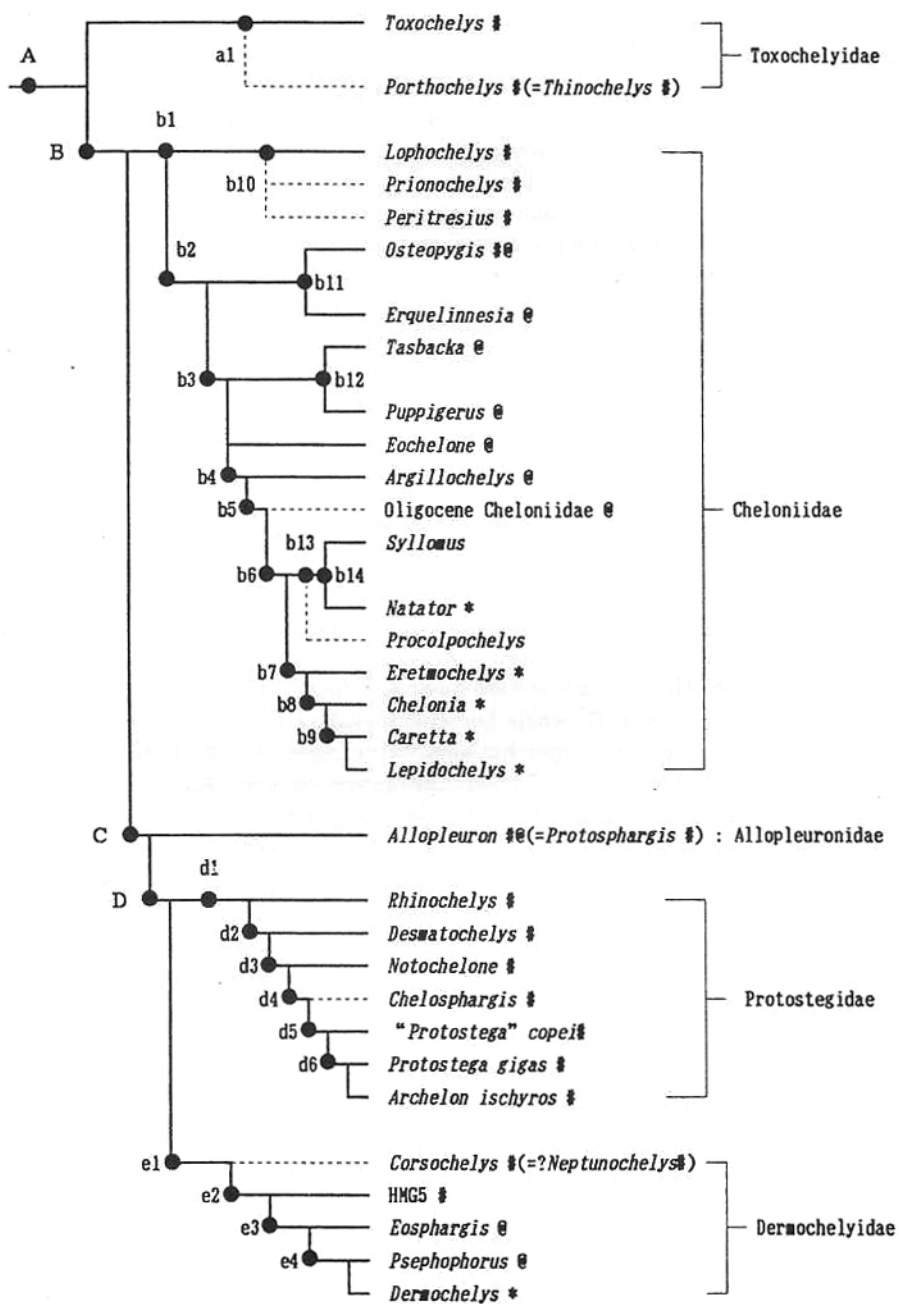
このように、ウミガメ類の上腕骨はその遊泳能力を反映した四つの段階に区分できるが、その単系統性はプロトステガ類とオサガメ類においてのみ支持できる(図9)。トクソケリス段階やウミガメ段階のウミガメ類の系統関係については、頭骨など他の部位の特徴を考慮・解析する必要がある。図9では“トクソケリス段階”のウミガメ類が最も原始的なものとして並列的に並び、また“ウミガメ段階”として扱ったSM B55970や*Corsochelys*(=?*Neptunocheltes*)が分類学的にはオサガメ科に含まれる可能性を示した。また*Allopleuron*はプロトステガ類やオサガメ類により近縁な独立した科である可能性がある。いずれにせよ、“ウミガメ段階”、“トクソケリス段階”のいずれも単系統群に分類することはできない。図10に参考までに頭骨や甲羅などを含めウミガメ類の系統を総合的に、つまり新形質獲得における収斂や形質の逆行(character reversal)がなるべく少なくなるように解析した結果を図示した(HIRAYAMA, 準備中)。図9と10の比較からウミガメ類における四肢骨の形態が系統関係の解析にかなりの程度で有効であることが示唆できる。ただ、図10では“トクソケリス段階”や“ウミガメ段階”の多系統性がより明確になっている。前者の段階の*Lophochelys*や*Osteopygis*・*Erquelinnesia*はウミガメ科の原始的なものとして表現されている。つまり、図10では現生の“ウミガメ段階”の鱗脚が“トクソケリス段階”の原始的なウミガメ類から、ウミガメ科、及び*Allopleuron*・プロトステガ科・オサガメ科の共通の祖先でそれぞれ独立して獲得されたことを明示している。つまり、現生のウミガメ科とオサガメに共通して見られる高度に発達した鱗脚は収斂の結果であるということになる。なお、WEEMS(1988)は*Allopleuron*や*Desmatochelys*を甲羅の形質からオサガメ類に近縁であるとしているが、頭骨や四脚骨の形態が考慮されておらず、論拠が不十分である。GAFFNEY&MEYLAN(1988)は頭骨の形質を重視して、より蓋然性の高いウミガメ類の大まかな系統関係を示しているが、その論拠の多くは筆者の未公表資料に依拠したものである。

保存良好なウミガメ類は特に北米のConiacian以降に多産するが、前述のように、EnglandのGault層やCambridge Greensand層(Albian中期～後期)より産出した遊離上腕骨の中には、明確なオサガメ段階を除く全てのタイプが認められた。従って上腕骨に関する限り、ウミガメ上科の基本的な段階はAlbianには全て出現していたと推定できる。トクソケリス段階のウミガメ類の甲羅(大きな頸鱗中期や小さな腹甲)や上腕骨の類似から、ウミガメ類



第9図(前頁) 上腕骨, 及びその他の四肢骨に基づくウミガメ類(上科)の系統関係を示す分岐図。破線は不完全な資料に基づく不確かな系統関係をしめす。#は白亜紀の化石分類群, @は古第三紀の化石分類群, *は現生ウミガメ類を示す。アルファベットは各分岐における共有新形質を示す。

A: coracoid as long as humerus; humerus with nearly straight shaft, and lateral process distal to caput humerus (GAFFNEY & MEYLAN, 1988); ulna and radius tightly contact at distal end; third to fifth digits elongate, without movable articulation; carpal and tarsal elements flattened, with restricted joint surfaces (GAFFNEY & MEYLAN, 1988). B: humerus longer than femur. C: reduction of shoulder of caput humerus. D: coracoid much longer than humerus; humerus much longer than femur; shoulder of caput humerus completely lost; lateral process of humerus with more distal and ventral expansion, separated from caput humerus (ZANGERL, 1953); the scar on humeral shaft for the *M. latissimus dorsi* and *M. teres major* enlarged and deeper; first and second digits without movable articulation. E: angle between scapular prong and acromion wider than 110° . F: femoral trochanters connected by proximal bony ridge. dl: lateral process of humerus with distal expansion of the deltoid crest; tibia with deep ventral pit for the *M. pubotibialis* and *M. flexor tibialis internus* (ZANGERL, 1980). d2: scapular angle wider than 110° ; huge coracoid; lateral process of humerus V shaped, with strong deltoid crest; humeral shaft expanding and flattened (ZANGERL, 1953). d3: ventral pit of tibia for the *M. pubotibialis* and *M. flexor tibialis internus* shallow concavity. d4: femoral trochanters connected by proximal bony ridge (WALKER, 1973). d5: scapular angle about 90° , coracoid short (character reversal). d6: femur with high trochanter major. d7: femur with the hemispherical caput femoris and the wider trochanter major; dorsal and distal ends of femur much wider and massive. f1: lateral process of humerus restricted onto the anterior surface of the shaft, with a median concavity, possibly for the *M. supracoracoideus*. f2: caput humerus large; the lateral process and the scar for *M. latissimus dorsi* & *M. teres major* of humerus more distal to the caput humerus; radius arched toward lateral. f3: whole humerus including caput humerus nearly straight; lateral process paralleling the humeral axis, with more distal location; the scar for *M. coracobrachialis brevis* separated from the intertubercular fossa, exposed on the humeral shaft; radius flattened, with lateral margin keeled. f4: the scar for the *M. latissimus dorsi* and *M. teres major* exposed on the middle of humeral shaft. f5: the scar for the *M. latissimus dorsi*, *M. teres major* and *M. coracobrachialis brevis* shallow on humeral shaft; ectepicondylar region of humerus widened. g1: axis of lateral process of humerus nearly straight from ventral view. g2: lateral process elongate, with long anterior projection. g3: whole humerus including caput humerus nearly straight (WIELAND, 1900); lateral process located on the middle of humerus, with longer anterior projection (DOLLO, 1888); ectepicondylar region widened, ectepicondylar foramen exposed on the middle of distal portion of humerus (DOLLO, 1888); the scar for the *M. coracobrachialis brevis* separated from the intertubercular fossa.



第10図(前頁) 頭骨・甲羅・四肢骨に基づくウミガメ上科の系統関係を示す分岐図。遊離した上腕骨などの断片的資料によって知られる化石分類群は除外した。破線は不完全な資料による不確かな系統関係を示す。#は白亜紀の化石分類群、@は古第三紀の化石分類群、*は現生のウミガメ類を示す。アルファベットは各分岐における共有新形質を示す。各属に固有の新形質(autoapomorphy)は省略した。

A; loss of the foramen praepalatinum; incipient secondary palate involving palatines; vomer and palatine contact anterior to the apertura narium interna; coracoid as long as humerus; humerus as long as femur, with nearly straight shaft, and lateral process distal to caput humerus (GAFFNEY & MEYLAN, 1988); ulna and radius tightly contact at distal end; third to fifth digits elongate, without movable articulation; carpal and tarsal elements flattened, with restricted joint surfaces (GAFFNEY & MEYLAN, 1988). B: loss of nasal; secondary palate involving vomer; foramen palatinum posterius reduced; posterior portion of sella turcica not concealed by overhanging dorsum sellae (GAFFNEY & MEYLAN, 1988); lateral trabeculae of rostrum basisphenoidale fused and partially or completely obliterate sella turcica (Gaffney & Meylan, 1988); foramina anterius canalis carotici interni lie close together and are separated by a thin bar of bone (GAFFNEY & MEYLAN, 1988). C: skull high, with laterally directed orbits; medial process of jugal absent, the contact between jugal and pterygoid or palatine lost; scapular angle wider than 110° ; humerus much longer than femur, with more distal location and expansion of lateral process; first and second digits without movable articulation; hyo-hypoplastral contact reduced by very large central and peripheroplastral fontanelles (GAFFNEY & MEYLAN, 1988). D: reduction of secondary palate; loss of foramen palatinum posterius enclosed; femoral trochanters fused by basal bony ridge; neural plates nearly rectangular shape; bridge region of hyo-hypoplastra elongate. a1, nuchal plate short in antero posterior direction, with cervical scute as wide as the first vertebral (ZANGERL, 1953). b1, foramen stapedio temporale concealed by parieto-squamosal contact from dorsal aspect; canalis caroticus lateralis larger in diameter than canalis caroticus internus (GAFFNEY & MEYLAN, 1988). b2, presence of scute sulci indicating three pairs (prefrontal, supraorbital and parietal) and one median (frontal) cranial scutes; loss of foramen palatinum posterius; foramen caroticum laterale much larger than canalis carotici interni and medial branch of canalis caroticus internus (GAFFNEY & MEYLAN, 1988); base of basisphenoid very short, extensively emarginated from behind. b3, skull high with laterally directed orbits; humerus much longer than femur; lateral process of humerus with more distal and ventral expansion involving incipient development of deltoid crest; tibia with ventral pit for the M. pubotibialis & M. flexor tibialis internus (ZANGERL, 1980); nuchal plate with ventral knob. b4, high symphyseal ridge on dentary visible from lateral aspect; larger and longer hyo-hypoplastra. b5, scapular angle wider than 110° ; huge coracoid; lateral process of humerus V-shaped, with strong deltoid crest; humeral shaft expanding and flattened; first and second digits without movable articulation (ZANGERL, 1953). b6, foramen caroticum laterale confluent with canalis cavernosum, much posterior to the foramen anterius canalis carotici interni; ventral pit of tibia for the M. pubotibialis & M. flexor tibialis internus shallow. b7, anterior process of surangular into dentary; femoral trochanters connected by basal bony ridge. b8, anterior portion of rostrum basisphenoidale elongate, with high lateral wall. b9, two pairs of prefrontal scutes (ZANGERL, 1958); symphyseal ridge on dentary absent, or nearly absent; scapular angle about 90° , coracoid short (character reversal); five pairs of costal scutes (ZANGERL, 1958); twelve pairs of peripheral plates and marginal scutes (ZANGERL, 1958); hyo-hypoplastra short and small (character reversal). b10, neural plate equally sided (ZANGERL, 1953; BAIRD, 1964); keeled epithelial elements between neurals (ZANGERL, 1953; BAIRD, 1964). b11, a median small cranial scute enclosed by frontal and parietal ones; extensive secondary palate with longer vomerine pillar than in any other turtle (ZANGERL, 1971); processus

trochlearis oticum very large and strong. b12, extensive secondary palate with long vomerine pillar (NESSOV,1987). b13, femur with high trochanter major. b14, labial serrations on upper and lower jaw; femur with hemispherical caput femoris and wider trochanter major; dorsal and distal ends of femur much wider and massive; external surface of shell pitted. d1, large nasals, reaching onto frontals, and medially separating prefrontals (character reversal); cranial scute sulci indicating three pairs (prefrontal, supraorbital and parietal) and one median (frontal) scutes; posterior process of jugal reaching to quadrate, excluding quadratojugal from ventral margin of the fenestra subtemporalis; posterior portion of vomer reduced, palatines medially meeting; contact between pterygoid and quadrate extensive, pterygoid reaching onto the condylus mandibularis of quadrate; foramen posterius canalis carotici interni exposed on pterygoid from ventral aspect; dentary without lingual ridge; lateral process of humerus restricted onto anterior surface of the shaft, with a median concavity. d2, lingual ridges of maxillae high, visible from lateral aspect; contact between maxilla and palatine reduced, palatine largely exposed onto the fossa temporalis inferior; processus trochlearis oticum with strong anterior shelf; coracoid huge, longer than scapula; elongate, caput humerus large; the lateral process and the scar for *M.latissimus dorsi* & *M.teres major* of humerus with more distal location; radius arched toward lateral. d3, nasals reduced; frontals excluded by orbital margin by prefrontal-postorbital meeting; central and peripheroplastral fontanelles reduced (character reversal). d4, whole humerus including caput humerus nearly straight; axis of lateral process of humerus paralleling humeral shaft; scar for *M.latissimus dorsi*, *M.teres major* and *M.coracobrachialis brevis* on middle of humeral shaft; entoplastron T-shaped, with large lateral wings; hyo-hypoplastra large with numerous processes radiating from the centre in a stellate pattern (ZANGERL,1953). d5, loss of nasal; skull triangular from dorsal aspect, with pointed and downturned premaxillary beak (WIELAND,1909; ZANGERL,1953); dentary with medial portion of triturating surface higher than labial ridge; loss of epiplastra (ZANGERL,1953); T-shaped entoplastron with large anterolateral extensions; loss of scute sulci (and epidermal scutes) on skull and shell. d6, parieto-squamosal contact; premaxillary beak strong, antorbital portion of skull expanding anteriorly; loss of the pterygoideus externus; pterygoid narrow and elongate anteriorly; muscle scar on humerus shallower; ectepicondylar region of humerus expanding; lateral margin of radius keeled; nuchal with ventral knob (ZANGERL,1953); pleural plate highly reduced, rudimentary (ZANGERL,1953). e1, loss of scute sulci (and epidermal scutes) on shell. e2, anterior projection of surangular into dentary (HIRAYAMA & CHITOKU, in preparation); lateral process elongate and straight in antero-posterior direction on humerus, with strong anterior projection for the *M.deltoideus*; lateral process of ischium rudimentary (HIRAYAMA & CHITOKU, in preparation); nuchal plate with ventral knob (HIRAYAMA & CHITOKU, in preparation). e3, prefrontal-postorbital meeting, elimination of frontal from orbital margin (GAFFNEY, 1979); premaxilla and maxilla forming ventrally projecting "tooth" and adjacent notch on labial ridge; sagittal foramen formed between premaxilla and vomer; quadratojugal small and placed ventrally beneath a posterior extension of the jugal (GAFFNEY,1979); jugal reaching onto squamosal (GAFFNEY,1979); basisphenoid large and lying beneath significant portions of pterygoids (GAFFNEY,1979); humerus with prominent lateral process about the midway along the length (NIELSEN,1963); ectepicondylar region of humerus expanding, locating the ectepicondylar foramen on the middle (NIELSEN,1963); pleural plates rudimentary (NIELSEN,1963; pers. obs.); hyo-hypoplastra narrow, with huge central fontanelle (NIELSEN,1963). e4, carapacial mosaic of epithelial ossifications (DOLLO,1888).

の祖先は現在のカミツキガメ類に近縁であった可能性がある。実際、筆者は中国新疆省の下部白亜系より産出したカメ類の中に明らかにカミツキガメ類であると思われる頭骨を確認しており、原始的なカミツキガメ類に類似した化石カメ類はモンゴルや中央アジアの白亜系(Aptian以降)や古第三系に多産し、トクソケリス科として報告されている(*Sinemys*(=?*Hangiemys*), *Macrobaean*, *Kirgizemys*, *Anatolemys*; NESSOV, 1984)が、その頭骨や四肢骨の詳細は不明であり、類縁関係を確立することができない。筆者が観察したモンゴル産の*Hangiemys*(Albian)では指骨の全てに可動の関節があり、少なくとも図9のウミガメ上科に含めることはできないものであった。また*Sinemys*や*Hangiemys*は明らかに陸生の堆積物より産出していることも見逃すことのできない事実である。ただ、当時のカメ類の生物地理から見て、Albian以前のウミガメ類の最初期の進化はユーラシア大陸の南方、当時のテーチス海域で起きたと考えるのが妥当であろう。またウミガメ類の上腕骨の形態変異は、特に上部白亜系には現在よりはるかに大きく多様であったことも明かである。このことは現生のウミガメ類の適応放散が極めて限定されたものであることを強く示唆しているように思う。

今後は、頭骨や甲羅、その他の四肢骨を考慮し、ウミガメ上科内の系統関係や機能進化の詳細を解明していきたい。なお、北海道の上部白亜系(Turonian-Maastrichtian)の浅海成層から産出するウミガメ類の化石資料は母岩が硬く、剖出に時間がかかるという難点はあるが、保存は良好であり、将来の大きな貢献が期待できる。

VI 謝 辞

亀井節夫京都大学名誉教授には本研究を通じて御指導していただいた。Eugene S. GAFFNEY博士(AMNH), R.ZANGERL博士(Hajii Hollow)にはウミガメ上科の系統関係について有益な助言をいただいた。標本の調査にあたり、地徳力氏(穂別町立博物館)、叶祥奎教授(中国科学院古脊椎動物与古人類研究所)、Eugene S.GAFFNEY博士、Nicholas HOTTON III 博士(USNM)、John BOLT博士(FMNH)、John H.OSTROM博士(YPM)、Hans-Peter SCHULTZE博士(KU)、David S.BERMAN博士(CM)、David C.PARRIS博士(NJSM)、P.SARTNER博士(IRScNB)、Cyril A.WALKER博士(BM(NH))、A.W.F.MEIJER氏(NHMM)、Mike DARLING博士(SM)、Carla KISHINAMI女史(BPBM)に御世話になった。平野弘道教授・浅井明人博士(早稲田大学)、蟹江康光博士(横須賀市立博物館)には北海道上部白亜系の層序について御教示していただいた。青木良輔氏(横須賀市)にはウミガメ類について示唆をいただき、また原稿に目を通していただいた。以上の方々に厚く御礼申し上げる次第である。

VII 参考文献

- BAIRD.D.(1964) A fossil sea-turtle from New Jersey.*Investigation* 1:1-26.
 BURNE.B.A.(1905) Notes on the muscular and visceral anatomy of the leathery turtle (*Dermochelys coriacea*). *Proc. Zool.Soc.London* 1905:291-324
 CAPELLINI.G.(1884) Il Chelonio Veronense (*Protosphargis veronensis*, (Cap.))

- scoperto nel Cretaceo superiore in Valpollicella. *Reale Accad. dei Lincei, Mem. d. Cl. di Sci. mat. e nat. Rome*, 18:1-36.
- DAVENPORT J.S. A. MUNKS & P.J. OXFORD (1984) A comparison of the swimming of marine and freshwater turtles. *Proc. R. Soc. London, B* 220:447-475.
- DOLLO L. (1888) Premiere note sur les Cheloniens oligocenes et neogenes de la Belgique. *Bull. Mus. Roy. Hist. nat. Belg.*, 5:59-96.
- FASTOVSKY D.E. (1985) A skull of the Cretaceous chelonoid turtles *Osteopygis* and the classification. *Investigation* 3:1-28.
- GAFFNEY E.S. (1979) Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 164:65-375.
- (1981) A review of the fossil turtles of Australia. *Amer. Mus. Nov.*, 2720:1-38.
- & P.A. MEYLAN (1988) A phylogeny of turtles. In M.J. BENTON (ed.), *The phylogeny and classification of Tetrapods, vol. 1, Amphibians, reptiles, birds*, pp. 157-219. Oxford: Clarendon Press.
- HAY O.P. (1908) The fossil turtles of North America. *Carnegie Inst. Washington Publ.*, 75:1-568.
- HENDRICKSON J.R. (1980) The ecological strategies of sea turtles. *Amer. Zool.*, 20:597-608.
- 平山 廉・鈴木 茂 (1985) 北海道穂別町の函淵層群産白亜紀ウミガメ化石について (予報). 穂別町立博物館研究報告, 2:17-30.
- HIRAYAMA R. Phylogenetic systematics of chelonoid sea-turtles. (準備中)
- & T. CHITOKU. A new dermochelyid sea turtle from Maastrichtian of Hokkaido, North Japan (準備中).
- LEIDY J. (1865) Memoir on the extinct reptiles of the Cretaceous formations of the United States. *Smithsonian Inst. Contrib. Knoel.* 14(6): 1-165.
- LYDEKKER R. (1889a) On remains of Eocene and Mesozoic Chelonia and a tooth of ?*Ornithopsis*. *Quart. J. geol. Soc. London*, 45: 227-246.
- (1889b) *Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Nat. Hist.) . Pt. III, The order Chelonia.* 239pp.
- MEYLAN P. (1987) The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (Family Trionychidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 186:1-101.
- (1988) *Peltochelys* DOLLO and the relationships among the genera of the Carettochelyidae (Testudines: Reptilia). *Herpetologica* 44(4):440-450.
- NESSOV L.A. (1984) Data on late Mesozoic turtles from the USSR. *Stud. Geol. Salmanticensia*, Spl. vol. 1:215-223.
- (1987) The Paleogene sea turtles of Southern Kazakhstan and the phylogenetic relationships between Toxochelyidae and the Cheloniidae. *Paleont. Jour.* 1987(4):73-84.

- NIELSEN.E.(1963) On the post-cranial skeleton of *Eosphargis breineri* NIELSEN. *Meddel.Dansk geol.Forening*, 15:281-313.
- PRICHARD.P.C.H.(1979) *Encyclopedia of turtles*. T.F.H.Publ., Inc., Neptune, New Jersey.895p.
- RENOUS.S.J.LESCURE.J.-P.GASC & V.BELS(1989) Intervention des membres dans le locomotion et le creusement du nid chez la tortue luth(*Dermochelys coriacea*)(VANDELLI,1961). *Amphibia-Reptilia* 10:355-369.
- VOLKER.H.(1913)Uber das Stamm-,Gliedmassen-, und Hauskelet von *Dermochelys coriacea* L. *Zool.jahrb., Anat.bd.* 33:431-552.
- WALKER.W.F., JR.(1971) Swimming in sea turtles of the family Cheloniidae. *Copeia* 1971:229-233.
- (1973) The locomotor apparatus of testudines. In:GANS.C.& T.S.PARSONS(ed), *Biology of Reptilia*. vol.4:1-100.
- WEEMS.R.E.(1974) Middle Miocene sea turtle (*Syllomus, Procolpochelys, Psephophorus*) from the Calvert Formation. *J.Paleontol.* 48:278-313.
- (1988) Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat Formation, with a discusiion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny. *Proc. Biol.Soc. Washington*, 101(1):109-145.
- WIELAND.G.R.(1986) *Archelon ischyros*: a new gigantic cryptodiran testudinate from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota. *Amer.J.Sci.*, (4), 2:399-415.
- (1900) Some obsevation on certain well marked stages in the evolution of the testudinate humerus. *Amer.J.Sci.*, (4), 9:413-414.
- (1902) Notes on the Cretaceous turtle *Toxochelys* and *Archelon*, with a classification of the marine Testudinata. *Amer.J.Sci.*, (4), 14:95-108.
- (1904) Structure of the Upper Cretaceous turtles of New Jersey: *Adocus*, *Osteopygis* and *Propleura*. *Amer.J.Sci.*, (4), 17:112-132.
- (1906) The osteology of *Protostega*. *Mem.Carnegie Mus.*, 2(7):279-298.
- (1909) Revision of the Protostegidae. *Amer.J.Sci.*, (4), 27:101-130.
- WIFFEN.J.(1981) The first Late Cretaceous turtles from New Zealand. *New Zealand J.Geol.Geophys.*, 24:293-299.
- WILLISTON.S.W.(1894) A new turtle from the Benton Cretaceous. *Kansas Univ. Quart.*, 3:5-18.
- (1898) *Desmatochelys lowii*. *Univ.Geol.Surv.Kansas.* \$,pt.6:353-368.
- ZANGERL.R.(1953) The vertebrate fauna of the Selma formation of Alabama. pt.III:The turtle of the family Protostegidae. pt.IV:The turtles of the family Toxochelyidae. *Fieldiana:Geol.Mem.*, 3:57-277.
- (1958) Die oligozanen Meerschildkroten von Glarus. *Schweiz.Palaontol. Abh.*, Ser.Zool. 73:1-56.
- (1960) The vertebrate fauna of the Selma formation of Alabama. pt.V:An

- advanced cheloniid sea turtle. *Fieldiana:Geol.Mem.* , 3:281-312.
- (1971) Two toxochelyid sea turtles from the Landenian Sands of the Erquelinnes(Hainaut) , of Belgium. *Mem.Inst.Roy.Sci.Nat.Beig.* , 169:1-32.
- (1980) Patterns of phylogenetic differentiation in the toxochelyid and cheloniid sea turtles. *Amer.Zool.* , 20:585-596.
- ,L.P.HENDRICKSON & J.R.HENDRICKSON(1988) A redescription of the Australian flatback sea turtle, *Natator depressus*. *Bishop Mus.Bull.Zool.* , 1:1-69.
- & R.E.SLOAN(1960) A new specimen of *Desmatochelys lowii* WILLISTON; a primitive sea turtle from the Cretaceous of South Dakota. *Fieldiana: Geol.* , 14:7-40.