

ふおっしる

日本産化石カメ類研究の概要

平山 廉

早稲田大学国際教養学部

Review of fossil turtles of Japan

Ren Hirayama

School of International Liberal Studies, Waseda University, Nishiwaseda 1-7-14, Shinjuku-ku, Tokyo 169-0051, Japan
(renhirayama@waseda.jp)

はじめに

カメ類は脊椎動物の爬虫類を構成する一群であり、高緯度の寒冷な地域を除く全世界に約 90 属 280 種が現生している (Iverson, 1992; Joyce *et al.*, 2004). かつてカメ類は古生代の原始的な爬虫類である無弓類の生き残りとする見解が主流であった (Romer, 1956). これは、カメ類の頭部に側頭窓が見られないことを主な根拠にしていた。しかし、側頭窓がないこと自体は爬虫類の原始形質にすぎず、また側頭窓の二次的消失によっても獲得されうる特徴でもあり、現行の分岐分類学上はそれほど重視されない。近年は、四肢など新たな形質に加えて、遺伝子の配列や卵の構造などから、ワニ類や鳥類などの主竜類に近縁なのではないかという新たな系統仮説が提唱されている (Rieppel and DeBraga, 1998; Hedges and Poling, 1999; Kumazawa and Nishida, 1999; Hirayama, 2001).

カメ類は白亜紀以降では最も数多く発見される四足動物化石の一群であり、これまで約 200 属が有効な化石分類群として知られている。彼らの骨格が化石として保存されやすい最大の要因は、彼らが持つ独特の頑丈な甲羅にあると思われる (図 1 : Kuhn, 1964; Mlynarski, 1976).

カメ類の甲羅の外側は、表皮が平板状に堅くなった角質板である (図 1)。角質板の直下には骨質の甲板が発達しており、これが胴体部分を背中から腹側にかけてすっぽりと包み込んでいる。甲羅の前方には頭や前足を出すための、そして後方には後ろ足や尾を出すための間隙が形成されている。角質板や甲板は左右対称に多くの部分 (一般に角質板は 50 枚、甲板は 59 枚) から構成されるが、角質板と甲板の境界の多くは重なり合わないよう配置され、甲羅の強度を著しく高めている。カメは生涯を通じて成長を続けるので、甲板の境界は体サイズの拡大を可能にする縫合部として残ることが多い。角質板そのものは爪や体毛と同様のケラチンからできているので化石としては残らないが、その境界部は甲板表面に溝として保存され、化石カメ類の角質板の輪郭を知ることができる。

カメ類の甲羅では、本来は筋肉などの軟組織の下にあっ

た骨格部分と表皮に由来したと思われる甲板が一体化している。背中側の甲板は背骨や肋骨と癒合しているし、また腹側前方部分は鎖骨などの肩の骨が変型したものである。カメ類の体制全体も大きく変型しており、特に、本来は肋骨の外側にあった肩甲骨が肋骨の下側に潜り込むような位置にあることが目立つ。胴体部分の背骨や肋骨が甲羅に組み込まれて癒合しているので、胴体の可動性は一部の特殊なもの (ハコガメ類など) を除いて完全に失われている (図 1 A)。

最古のカメ類

化石で知られる最古のカメ類は、これまで中生代三畳紀の終わり頃 (約 2 億 2000 万年前) のドイツやグリーンランドで発見された *Proganochelys* であった (Gaffney, 1990) が、つい最近ドイツの三畳紀中期 (約 2 億 3000 万年前) から同様のカメ類の甲羅の一部が発見され、*Priscochelys* と命名されている (Joyce and Karl, 2006)。こうした原始的なカメ類は、同じく最初期の恐竜やワニ類、また哺乳類と共存していたのである。*Proganochelys* の骨格は、初期のカメ類が完全な陸生で植物食であり、現在のゾウガメの仲間 (Testudinidae) に類似した生態をもっていたことを物語っているが、カメ類が石灰質の卵殻で保護された卵を産むことも、乾燥した陸生環境への適応形態の一つと考えられる (Hirayama, 2001)。

Proganochelys でも甲羅の基本的な構造は現在のものと大差ないほどに完成されており、カメ類の甲羅が祖先形のより一般的な爬虫類の体制からどのように進化してきたのか、現在でも大きな謎である。カメ類の進化史は、基本的にほぼ完成された甲羅を如何に効果的に活用、もしくは変型させていくかという試行錯誤の歴史であった。初期のカメ類では、頸椎関節の可動性が小さく、頭を甲羅の中に隠すという動作ができなかった。その代わりに頭部は非常に頑丈にできており、首や尾の上にも骨板が発達していた。中生代の白亜紀 (約 1 億 4550 万年前から 6550 万年前) になると、頸椎関節の可動性が大きくなり、頭部を甲

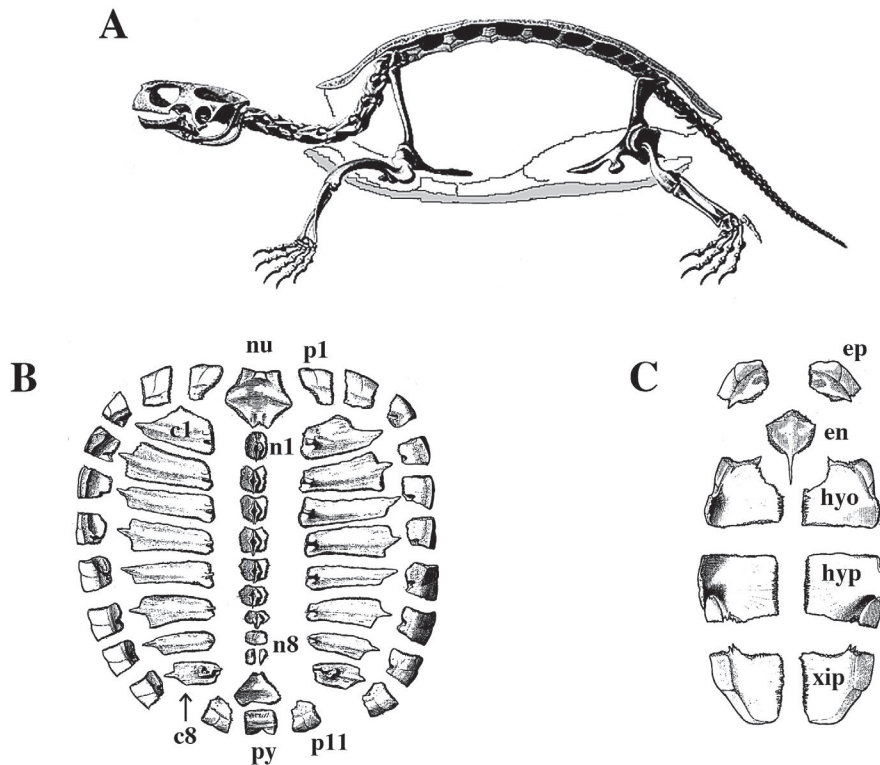


図1. ヨーロッパヌマガメ (*Emys orbicularis*, スマガメ科 Emydidae) の骨格と甲羅. A. 骨格の縦断面, B. 遊離した背甲 (腹面観), C. 遊離した腹甲 (背面観). c1. 第1肋板骨; c8. 第8肋板骨; en. 内腹甲; ep. 外腹甲; hyo. 上腹甲; hyp. 下腹甲; n1. 第1椎板骨; n8. 第8椎板骨; nu. 頸板骨; p1. 第1縁板骨; p11. 第11縁板骨; py. 尾板骨; xip. 後腹甲. Bojanus (1819) による.

Fig. 1. Skeleton and shell of *Emys orbicularis* (Emydidae). A. skeleton in median section, B. isolated carapace (ventral view), C. isolated plastron (dorsal view). c1. first costal; c8. eighth costal; en. entoplastron; ep. epiplastron; hyo. hyoplastron; hyp. hypoplastron; n1. first neural; n8. eighth neural; nu. nuchal; p1. first peripheral; p11. eleventh peripheral; py. pygal; xip. xiphiplastron. After Bojanus (1819).

羅に引っ込めることのできるカメ類が出現した。首を縦に折り曲げて頭を後方に真直ぐ引っ込めるもの（潜頸類）と、首を水平方向に折り曲げて頭を左右どちらかに引っ込めるもの（曲頸類）の2タイプがあり、前者は北半球、後者は南半球の陸上で優勢となった。また、白亜紀には、海生のウミガメ類が出現しているが、ウミガメ類には体を軽量化し、遊泳能力を高めるために、甲羅が二次的に退化・縮小しているものが珍しくない。約1500万年前になると、ハコガメ類のように甲羅の一部が蝶番となり、頭を引っ込める際に甲羅が可動になったタイプのカメ類が幾つかの系統で独立に進化してくるが、これは甲羅による防御効果を究極までに高めたものと言えよう。こうしたハコガメ型のカメ類の登場は、哺乳類や鳥類など新生代に著しく進化した捕食者に対抗する防御手段を象徴しているのかも知れない。

日本産化石カメ類の概要

本邦のカメ化石の報告は、Matsumoto (1918) によるものが最初であった。それ以来、未公表のものも含めると、31都道府県の50ヶ所を超える産地から知られている。そ

の地質時代は、ジュラ紀前期から更新世までの、あらゆる時代にまたがっている（図2、表1）。日本の化石爬虫類の大半は、白亜紀の地層から発見されているが、カメ類は、いずれの産地においてもその主要な構成メンバーとなっている。戦前から1970年代までは、大半の資料が新生代のものであったが、1990年代に入ると、中生代白亜紀からの報告が目立つようになった。これまで国内で確認された全てのカメ類は、潜頸類（Cryptodira）であると考えられるが、これはインドやその隣接地域を除いたアジアのジュラ紀以降のカメ類に共通した特徴である。日本国内で化石の産出が確認されている科は以下のように総計14科を数える（*は絶滅したグループ、図2）。

- *シノケリス科 (Family Sinochelyidae; 白亜紀前期)
- *シネミス科 (Family Sinemydidae; 白亜紀)
- *シンチャンケリス科 (Family Xinjiangchelyidae; 白亜紀前期)

カミツキガメ上科 (Superfamily Chelydroidea)
オオアタマガメ科 (Family Platysternidae; 新第三紀)

ウミガメ上科 (Superfamily Chelonioidae)

- * プロトステガ科 (Family Protostegidae; 白亜紀後期)
- オサガメ科 (Family Dermochelyidae; 白亜紀後期)
- ウミガメ科 (Family Cheloniidae; 古第三紀～現生)

スッポン上科 (Superfamily Trionychoidea)

- * 未記載の新科 (白亜紀前期)
- * アドクス科 (Family Adocidae; 白亜紀)
- * ナンシュンケリス科 (Family Nanshiungchelyidae; 白亜紀)
- スッポンモドキ科 (Family Carettochelyidae; 白亜紀前期～および白亜紀後期)
- スッポン科 (Family Trionychidae; 白亜紀前期～現生)

リクガメ上科 Superfamily Testudinoidea

- イシガメ科 (Family Geoemydidae; 古第三紀～現世)
- リクガメ科 (Family Testudinidae; 古第三紀～第四紀)

以上のうち、日本の白亜紀前期に知られるスッポン上科の4科は、いずれも当該グループにおける世界最古の産出例である。ちなみに、カメ目には、現生の14科に加えて、28ほどの科、もしくは科に相当する化石分類群が存在したと考えられる。したがって、本邦からはカメ類全体(42科)のちょうど3分の1に相当する科が化石として確認されていることになる。意外なことではあるが、これは化石の宝庫である中国やモンゴル全体で確認されている化石カメ類の科の総数とちょうど同数である。本邦は国土が狭いうえに、露頭条件も良くないことを考え併せると、これは驚くべき数字であると言えよう。日本人の多くが化石に関心と理解を持っていることに加え、生物の多様な豊かな環境で堆積した地層が狭い国土に集中していることを象徴しているかのようである。

日本産化石カメ類の時代別概観

日本産の化石カメ類を地質時代により、概観してみると以下ようになる。

中生代 (2億5100万年前～6550万年前)

戦前はTokunaga and Shimizu (1926)によって報告された資料(潜頸類ナンシュンケリス科?属種未定の背甲断片; 福島県の上白亜系)が唯一の中生代カメ類であったが、戦後、特に1990年代以降は報告が急増するようになった。スッポン科やオサガメ科を除くと、いずれもすでに絶滅したか、現在の日本には生息していない(スッポンモドキ科やオオアタマガメ科)グループに属している。

1. ジュラ紀 (1億996万年前～1億4550万年前)

Hasegawa *et al.* (1998)によって山口県豊田町の豊浦層群西中山層(ジュラ紀前期)からカメ化石が1点報告されている。この標本(甲長約7cm)は、頭骨や四肢の保存

されたほぼ完全な骨格であるが、化石を含むブロックが採集時点で二分割されたままの状態であり、これといった剖出作業がなされていない。骨そのものは保存されており、内型のみが観察できる状態である。キャストでも作らないと、適切な観察は出来ない状態であった。現時点では、カメ類の恐らく幼体である、としか同定できない(1998年、平山、私見)。本標本を含む地層がアンモナイトを多産する浅海成層であることは注目に値する。

未公表資料としては、岐阜県萩川村の手取層群御手洗層(ジュラ紀後期)よりカメ化石の背甲断片が採集されている(2000年、小松俊文、私信)。

2. 白亜紀 (約1億4550万年前～6550万年前)

白亜紀前期(約1億4550万年前～9960万年前)のカメ類化石は、手取層群(石川県・福井県・岐阜県および富山県に分布)や関門層群など、いずれも非海成層から産出しており、恐竜化石を発見する際の有効な手がかりともなっている。

石川県白峰村化石壁の手取層群桑島層(Neocomian)からは、スッポン上科やシンチャンケリス科の新属新種など千点を超えるカメ化石が産出する(図2、表1: 平山, 2000, 2005, 2006; Hirayama *et al.*, 2000; Isaji *et al.*, 2005)。骨格以外に卵殻化石も確認されている(Isaji *et al.*, 2006)。桑島層と同時代と考えられる大黒谷層(岐阜県萩川村)や伊月層(福井県和泉村)からも、同様のスッポン上科やシンチャンケリス科が多産する。なお、岐阜県萩川村の大黒谷層からは、原始的な潜頸類であるシノケリス科のものと思われる頭骨片も見つかっている(Hirayama, 1996)。手取層群でも最上位に位置する福井県勝山市の北谷層(BarremianもしくはAptian)からは、さらに進化したスッポン上科である*Adocus*(アドクス科)、ナンシュンケリス科やスッポン科などが産出する(平山, 2002)。これら手取層群から発見されるスッポン上科は、首を屈曲させて頭部を甲羅内部に収納できるように進化した現代型潜頸類の最古のメンバーを代表する貴重な資料である。

福岡県の関門層群千石層からは、北谷層と同様の*Adocus*を主体とする化石カメ類が採集されている(岡崎, 1990, 1992)が、詳細なデータは公表されていない。一方、中国やモンゴルなどアジア内陸部の白亜紀前期に多産するシネミス科(頸椎の可動性の限られた原始的な潜頸類)と思われるメンバーは、手取層群では稀にしか見つからない。スッポン上科の進化段階により、これら白亜紀前期のカメ類群集は、少なくとも新旧二つに分けることが可能である(平山, 2000, 2002)。白亜紀前期のカメ類の多くは遊離した甲羅であるが、シンチャンケリス科の一部のように頭骨を伴う、ほぼ完全な骨格も知られている(図3)。

白亜紀前期とは対照的に、白亜紀後期のカメ類は、北海道の蝦夷層群や双葉層群(福島県)、和泉層群(兵庫県、香川県)などの浅海成層から産出するものが大半を占めている(平山・地徳, 1994)。北海道、兵庫県、香川県の上部白亜系(約8000万年前～7000万年前)から多

表 1. 日本産化石カメ類の時空分布

Table 1. Geological and temporal distribution of fossil turtles of Japan

	九 州 ・ 四 国	本 州	北 海 道
第 四 紀	<i>Cuora miyatai</i> : 大分県津久見 (中期更新世) スッポン科属種未定 <i>Ocadia</i> sp. : 長崎県口之津 (前期更新世) <i>Mauremys</i> sp. : 沖縄県宮古島 (後期更新世) <i>Geoemyda japonica</i> : 沖縄本島・久米島・伊江島 <i>Cuora</i> sp. : 沖縄本島・久米島 <i>Manouria oyamai</i> : 沖縄・伊江島・徳之島・宮古島	<i>Cuora miyatai</i> : 栃木県葛生 (中期更新世)・山口県秋吉台 (中期更新世) <i>Mauremys yabei</i> : 栃木県葛生 (後期更新世) <i>Ocadia</i> sp. : 千葉県袖ヶ浦市 (中期更新世) <i>Ocadia</i> sp. : 兵庫県明石市沖 (前期更新世)	
新 三 紀	<i>Platysternon megaccephalum</i> <i>Pelodiscus sinensis</i> <i>Ocadia sinensis</i> <i>Chinemys cf. nigricans</i> : 大分県安心院町津房川層 (鮮新世) イシガメ科属種未定 スッポン科属種未定 : 佐賀県野島層群 (前期中新世) スッポン科属種未定 : 沖縄県大神島島尻層群 (鮮新世)	<i>Syllomus aegyptiacus</i> : 富山県 (中期・後期中新世)・埼玉県 (前期・中期中新世)・神奈川県中津層 (鮮新世)・千葉県鋸南町 (後期中新世)・群馬県富岡市 (中期中新世)・宮城県 (後期中新世) <i>Procolpochelys susensis</i> : 山口県須佐層群 (中期中新世) ウミガメ科属種未定 : 富山県八尾町 (中期中新世)・岡山県津山市 (前期中新世)・福井県越前町 (中期中新世) <i>Pelodiscus sinensis</i> : 三重県奄芸層群 (鮮新世) スッポン科属種未定 : 広島県備北層群 (前期中新世)・岡山県備北層群 (前期中新世)・岐阜県瑞浪層群 (前期中新世)・福井県越前町 (前期中新世)・長野県富草層群 (前期中新世)・富山県八尾層群 (前期中新世)・三重県大山田村 (後期鮮新世)・三重県関町 (前期中新世) <i>"Geoclemmys" yudaensis</i> : 岩手県門ノ沢層 (前期中新世) <i>Ocadia</i> sp. : 岡山県新見市 (前期中新世)・福島県いわき市 (前期中新世)・三重県大山田村 (後期鮮新世) イシガメ科属種未定 : 長野県 (中新世～鮮新世)・岐阜県可児市 (前期中新世)	スッポン科属種未定 (<i>Trionyx desmostyli</i>) : 天塩地域 (中新世?)
古 三 紀	<i>Indotestudo takasago</i> : 福岡県芦屋層群山鹿層 (後期漸新世) <i>Senryuemys kiharai</i> : 長崎県佐世保層群柚木層 (後期漸新世) イシガメ科属種未定 : 佐賀県相知層群芳ノ谷層 (前期漸新世)・佐賀県唐津層 (後期漸新世) <i>Indotestudo matuuraensis</i> スッポン科属種未定 : 長崎県佐世保層群世知原層 (後期漸新世)	スッポン科属種未定 : 福島県いわき市 (漸新世)・山口県宇部層群 (後期始新世)	イシガメ科属種未定 : 歌志内市石狩層群美唄層・夕張市石狩層群幾春別層 (中期・後期始新世) スッポン科属種未定 : 歌志内市石狩層群美唄層? (中期始新世)
白 亜 紀 後 期	<i>Mesodermochelys undulatus</i> : 香川県和泉層群 <i>Adocus</i> sp. (アドクス科) ナンシュンケリス科属種未定 スッポンモドキ科属種未定 スッポン科属種未定 <i>Tienfucheloides undatus</i> : 熊本県御船層群・御所浦層群	<i>Mesodermochelys undulatus</i> : 兵庫県和泉層群 ナンシュンケリス科属種未定 : 福島県双葉層群 スッポン科属種未定 : 兵庫県和泉層群	<i>Mesodermochelys</i> spp. : 穂別町・小平町・中川町・平取町 <i>Desmatochelys lowi</i> : 夕張市 プロトステガ科属種未定 : 中川町・小平町・苫前町・夕張市・門別町 <i>Anomalochelys angulata</i> : 穂別町
白 亜 紀 前 期	<i>Adocus</i> sp. (アドクス科) シンチャンケリス科?属種未定 スッポン科属種未定 : 福岡県関門層群 スッポン上科属種未定 : 徳島県勝浦町 (物部川層群立川累層)	スッポン科属種未定 <i>Adocus</i> sp. <i>Basilemys</i> sp. シンチャンケリス科属種未定 シネミス科 : 福井県北谷層 スッポン科?属種未定 シンチャンケリス科属種未定 スッポン上科属種未定 シネミス科 : 石川県白峰村・尾口村の桑島層と赤岩層・福井県和泉村伊月層 シンチャンケリス科属種未定 スッポン上科属種未定 シネミス科 シノケリス科 : 岐阜県荘川村大黒谷層	
ジ ュ ラ 紀		カメ類未定 : 岐阜県荘川村 (ジュラ紀後期)・山口県豊浦層群 (ジュラ紀前期)	

			カミツキ ガメ上科	ウミガメ上科	ス ッ ポ ン 上 科				リクガメ上科	
第四紀										
新第三紀										
古第三紀			オオアタマガメ科	ウミガメ科	プロトステガ科	オサガメ科	アドクス科	ナンシュンケリス科	スッポンモドキ科	スッポン科
白亜紀後期	シノケリス科	シネミス科	シンチャンケリス科				新科			イシガメ科
白亜紀前期										リクガメ科

図 2. 日本産化石カメ類の科レベルでの地史的分布. 表 1 に基づいて作製.

Fig. 2. Geological distribution of fossil turtles of Japan at family level based on Tab. 1.

産する *Mesodermochelys unduratus* Hirayama and Chitoku, 1996 は、世界的にも珍しい白亜紀のオサガメ類（科）として注目される（図 4：平山・鈴木，1985；平山，1992，1993；平山・地徳，1994；Hirayama and Chitoku, 1996；Hirayama, 1995, 1997, 1998；Hirayama and Hikida, 1998；平山ほか，印刷中）。また、北海道の白亜紀後期初期（約 9000 万年前）からは、プロトステガ科（ウミガメ上科）の *Desmatochelys* や、*Anomalochelys angulata* と命名された甲長 70 cm に達する特異な陸生カメ類（ナンシュンケリス科）などが発見されている（図 5：Hirayama, 1995；Hirayama *et al.*, 2001）。

熊本県の御船層群（白亜紀後期；約 9000 万年前）の非海成層からは、北谷層のものと類似したアドクス科、スッポン科、およびスッポンモドキ科などの多様な陸生カメ類が報告されている（平山，1998）。熊本県御所浦島に分布する御所浦層群からも、恐竜化石と共に同様の陸生カメ類が多産する（2004 年，廣瀬浩司・菊池直樹，私信）。

新生代（6550 万年前～現在）

新生代のカメ類化石は、陸生のイシガメ科やスッポン科、海生のウミガメ科など日本に現生しているものが多いが、リクガメ科やオオアタマガメ科など、現在の日本では見られないグループも確認されている。リクガメ上科（イシガメ科とリクガメ科）に関しては、すでに 6 属 9 種が新しい化石分類群として報告されているが、後述するように科の帰属すらも曖昧な原記載が多く、資料の再記載が待たれる。スッポン科では 5 種が *Trionyx* の化石分類群として報告されているが、いずれも属や種を特定するに足りる明確な標徴が不明であり、属種未定もしくは現生種として扱うのが妥当と考えられる（平山ほか，2005）。

1. 古第三紀（6550 万年前～2303 万年前）

九州北部（長崎県、佐賀県および福岡県）、山口県、福島県、および北海道の始新世中期から漸新世後期にかけての夾炭層から陸生カメ類が 15 点ほど知られている。その大半は、甲長 17 cm 以下の小型のリクガメ上科である。その多く（8 点）は、欧州の古第三紀に知られる *Palaeochelys* に類似したイシガメ科と思われ、肩甲板は内腹甲に達しない。これらには、Shikama (1953a, b) や Urata (1968) によって *Sinohadrianus*, *Senryuemys*, *Graptemyss*, *Palaeochelys* などの属名が与えられているが、その多くが同一の分類群にまとめられる可能性が高い。

Matsumoto (1929) によって報告された *Geoemyda takasago* や、Shikama (1956) によって報告された *Geoclemys matuuraensis* は、肥厚した腹甲や肋板骨の形態からリクガメ科と考えられ、さらに現生のインドリクガメ属 (*Indotestudo*) にきわめて近縁である可能性が高い。これらも甲長 17 cm 以下と小型のリクガメ上科である。

スッポン科は、山口県の宇部夾炭層（始新世後期）から推定甲長 60 cm ものが報告されており、古第三紀の日本産カメ類の中では飛び抜けて大型である（Chitani, 1925；千谷，1925）。古第三紀のカメ類に関しては、資料点数や記載内容などで不備な部分はあるが、リクガメ上科が小型のものばかりであることは興味深い。これが、どのような古環境に影響された結果なのか、今後の解析が待たれる。

2. 新第三紀（2303 万年前～181 万年前、但し鮮新世まで）

中新世前期から中期の日本では、マングローブ沼が発達するような温暖な気候のもとで浅海成層が堆積したが、カメ類化石の構成もこれを反映して、海生のウミガメ科、もしくは汽水域で生息したと思われる大型のスッポン科やイシガメ科が大半を占めている。

ウミガメ類では、特異な絶滅属である *Syllomus*（日本の *Kurobechelys* はシノニムとされる）が多く、頭骨を伴う

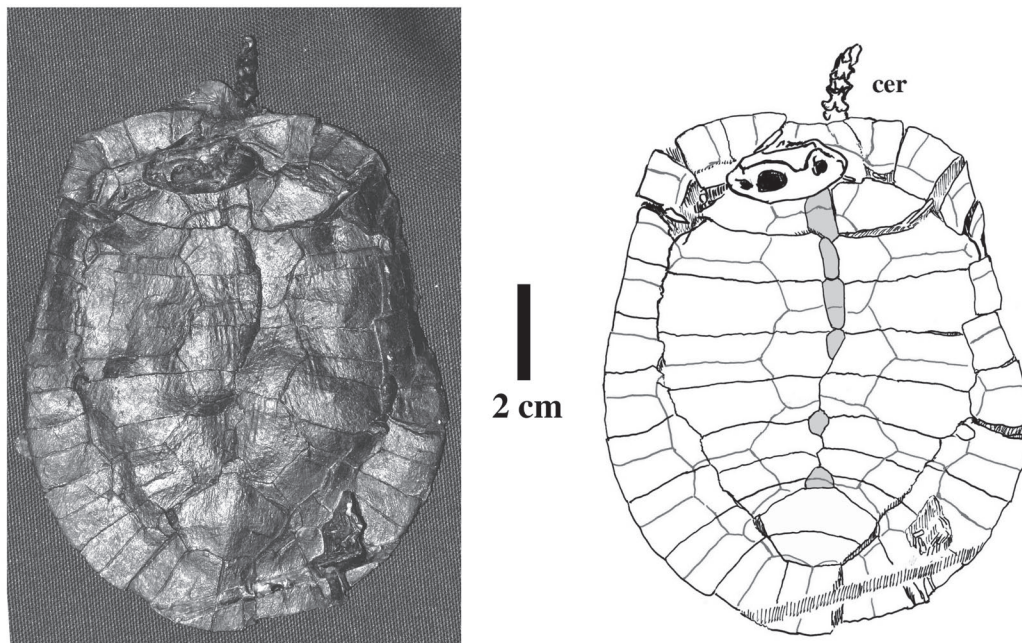


図3. 岐阜県高山市荘川コブ谷の大黒谷層（白亜紀前期）から採集されたシンチャンケリス科属種未定の完全骨格（国立科学博物館所蔵；NSM-PV 20720）の背面観。右側面を向いた頭骨と下顎が甲羅の前方に乗っかっている。スケッチ（右側）のうち、灰色部分は椎板骨を示す。太線は甲羅表面に認められる鱗板溝（鱗板の境界）を示す。cer. 頸椎（平山，2004）。

Fig. 3. A complete skeleton of gen. et sp. indet. of Xinjiangchelyidae from the Early Cretaceous Okurodani Formation of Kobu-dani locality of Shokawa, Takayama City, Gifu Prefecture, central Japan. The skull and lower jaw faced its right side on the carapace. Gray areas of sketch at right side show neural plates. Bold lines show scute sulci. cer. cervical vertebrae (Hirayama, 2004).

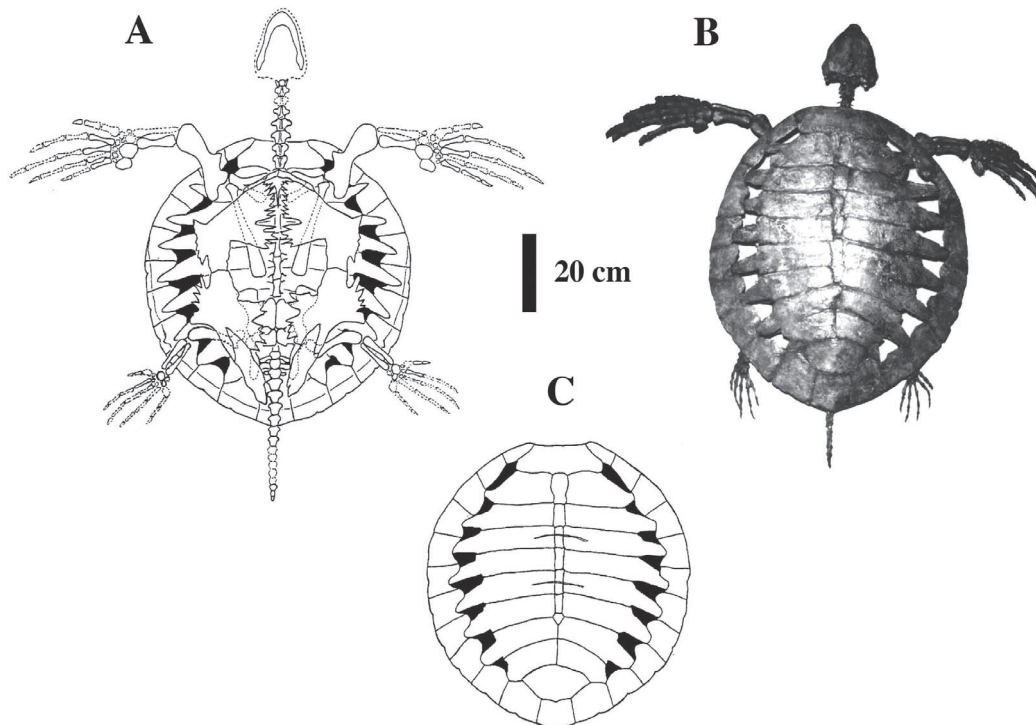


図4. *Mesodermochelys undulatus* Hirayama and Chitoku, 1996. 北海道穂別町の函淵層群（白亜紀後期 Maastrichtian）より産出した資料に基づく。A. 全身復元骨格（腹面観），B. 復元組み立て骨格（背面観：穂別町立博物館の展示による），C. 背甲（背面観）。A と B は Hirayama and Chitoku (1996) による。

Fig. 4. *Mesodermochelys undulatus* Hirayama and Chitoku, 1996 from the Hakobuchi Group (Late Cretaceous, Maastrichtian) of Hobetsu-cho, Hokkaido Prefecture. A. reconstruction of skeleton (ventral view), B. reconstructed skeleton exhibited at the Hobetsu Museum (dorsal view), C. carapace (dorsal view). A and B after Hirayama and Chitoku (1996).

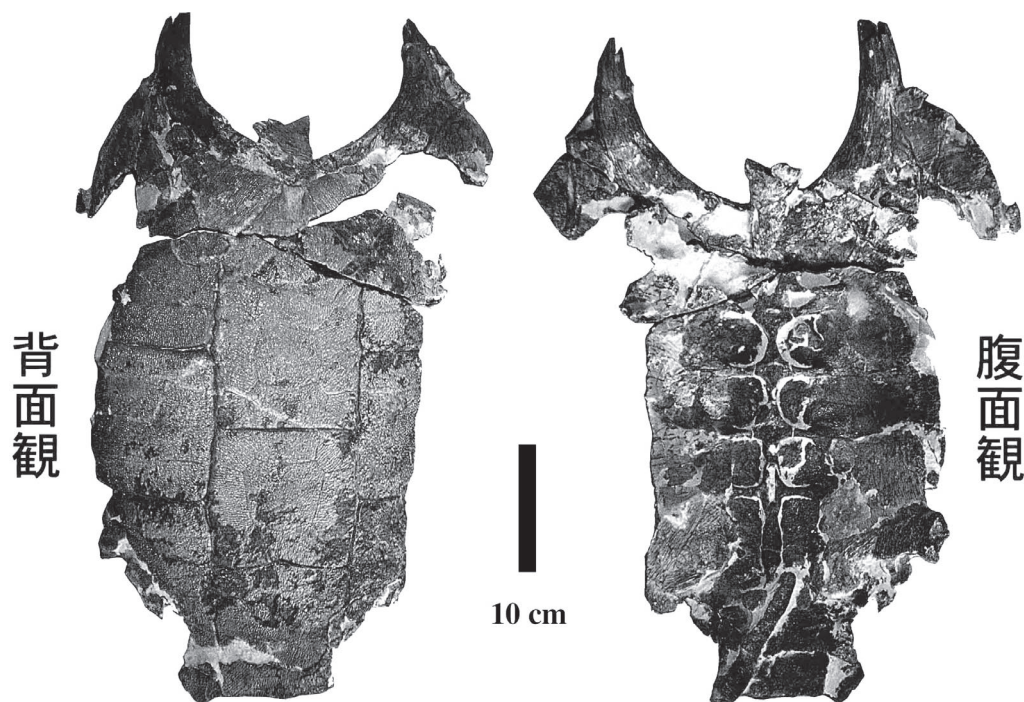


図 5. *Anomalochelys angulata* Hirayama, Sakurai, Chitoku, Kawakami and Kito, 2001 の完模式標本 HMG 1056 (穂別町立博物館所蔵)。北海道穂別町トサノ沢の蝦夷層群 (白亜紀後期 Cenomanian) より産出。

Fig. 5. *Anomalochelys angulata* Hirayama, Sakurai, Chitoku, Kawakami and Kito, 2001 (Holotype, HMG 1056, from the Yezo Group (Late Cretaceous, Cenomanian) of Tosanosawa, Hobetsu-cho, Hokkaido Prefecture.

保存良好な資料も知られている (Shikama, 1956; 藤井・森, 1964; 坂本, 1983; 長谷川ほか, 1991; 長谷川ほか, 2005)。この他, *Procolpochelys* のような別のタイプのウミガメ科も知られる (Shikama and Suyama, 1976; 平山ほか, 1997)。

中新統前期のスッポン科は, 推定甲長が最大 90 cm に達する大型のものであり, 10 ケ所を超える産地が知られている (図 6)。その多くが, 汽水性ないし浅海性の堆積物から発見されており, 当時のいわゆる瀬戸内中新統に発達していたマングローブ沼など汽水域での生態の可能性が十分に考えられる。東南アジアに現生する大型スッポン類 *Pelochelys* は, 汽水ないし浅海域でも生息するとの報告があり, 本邦産の化石分類群との関連が想定される。しかし, 化石資料のほとんどは背甲であり, 大きさ以外に分類学的に重要な特徴が見い出せないため, 属種を特定するに至っていない (平山・田口, 1994; 平山・金子, 1994; 平山, 2003; 平山ほか, 2005)。福井県の中新統下部から発見された頸椎には, *Pelochelys* との強い系統関係を示唆する派生形質は確認できなかった (平山, 2003)。

イシガメ科では, 甲長 35 cm から 40 cm 近くに達する, *Ocadia* 属の絶滅種と思われるものが, 岡山県新見市や福島県いわき市の浅海成層から報告されている (図 7; 平山ほか, 1982, 1983; 長谷川ほか, 2002)。さらに, 同様の大型イシガメ類の甲羅が, 鹿児島県種子島の中新統中部 (茎永層群河内累層) から採集されている (2003 年, 大木公彦・

高橋亮雄, 私信)。なお, 佐賀県小佐々町に分布する下部中新統野島層群の非海成層からは, 頭骨の保存された大型イシガメ科やスッポン科などを多産しており, 今後の研究の進展が待たれる (1992 年, 加藤敬史, 私信; 2006 年, 河野重範, 私信)。

大分県安心院盆地に分布する鮮新統津房川層からは, オオアタマガメ *Platysternon megacephalum* (オオアタマガメ科), ニホンスッポン *Pelodiscus sinensis* (スッポン科), およびイシガメ科のハナガメ *Ocadia sinensis* (遊離した甲羅 60 点) とカントクサガメ *Chinemys* cf. *nigricans* など, 現在の中国南部に現生するカメ類群集が大量に発見され, 東アジア南方の動物群が, 当時の日本まで北上していたことを強く示唆するものとして注目されている (平山, 2001)。特に, オオアタマガメは, これが世界でも初の化石記録である。

3. 第四紀 (但し, 更新世以降, 181 万年前～現在)

第四紀の化石カメ類の多くは, 石灰岩台地に形成された裂罅 (フィッシャー) を充填する堆積物の中から特徴的に発見されてきた (Shikama, 1949; Shikama and Okafuji, 1964; 長谷川・大田, 1980; Hasegawa, 1981)。これらの多くは, イシガメ類の中でも陸生傾向の強いハコガメの絶滅種 (*Cuora miyatai*) であることは注目される (図 8, 9)。一方で, 河川性の堆積物からも, 甲長 30 cm を超えるハナガメ属 (*Ocadia*) の新種を中心とした群集が発見されるようになった (図 10; 平山ほか, 2006; Hirayama *et al.*, in press; 2005 年,

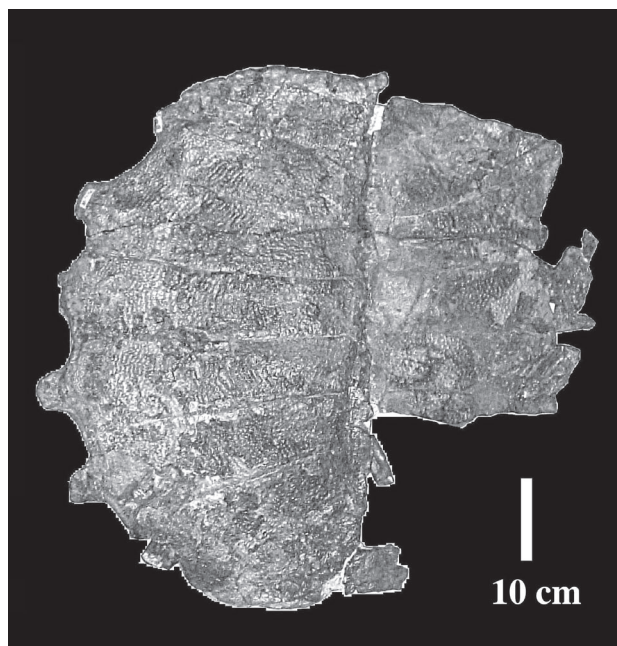


図6. 中新統大型スッポン科属種未定の背甲（背面観）。*Trionyx ishiharaensis* Miura and Uyama, 1987 の完模式標本（比和町立自然科学博物館所蔵）。広島県君田村石原の神野瀬川右岸の備北層群下部（前期中新世）より産出。

Fig. 6. Carapace (dorsal view) of a large trionychid turtle (gen. et sp., indet.) from the Early Miocene Bihoku Group of Ishihara, Kimita-mura, Hiroshima Prefecture. Holotype of *Trionyx ishiharaensis* Miura and Uyama, 1987 (stored at the Hiba Natural Science Museum).

長谷川善和, 私信)。兵庫県明石市沖の大阪層群（前期更新世）から採集された標本は、推定甲長が少なくとも 38 cm にも達する非常に大型の個体である（平山・井上, 1981）。また、Otsuka (1969) が長崎県加津佐町の口之津層群加津佐層（前期更新世）より *Clemmys* sp. として報告したイシガメ科の左上腹甲（GK. M 1177）は推定甲長 30 cm に達しており、形態的にも *Ocadia* 属の大型種と考えて差し支えないであろう（2003 年, 平山, 私見）。ヤベイシガメ *Mauremys yabei* (Shikama, 1949) は、後述するように、栃木県葛生町の裂罅堆積物から最初に報告されたが、最近になって千葉県袖ヶ浦市の清川層から *Ocadia* 属の大型種と共産した（図 11: 岡崎ほか, 2004; 平山ほか, 2006）。ヤベイシガメも、日本に固有の絶滅種と考えられる。なお、長崎県加津佐町の口之津層群加津佐層（前期更新世）から採集された化石カメ類の中には、断片的ながら、ハコガメ属（*Cuora*）や小型のヤマガメ類（亜科; Geoemydinae）と思われる資料もあり、日本本土における第四紀イシガメ類の多様性が相当に高かったことを強く示唆している（2004 年, 高橋亮雄, 私信）。

更新世でありながら、日本の固有種が目立つことは、第四紀の日本列島が地理的に大陸から隔離され続けていたことを示唆するものとして注目される。また、これらイシガメ類の現生の近縁種は、むしろ亜熱帯性の気候下で生息していること、また同時期に存在した属の総数が少な

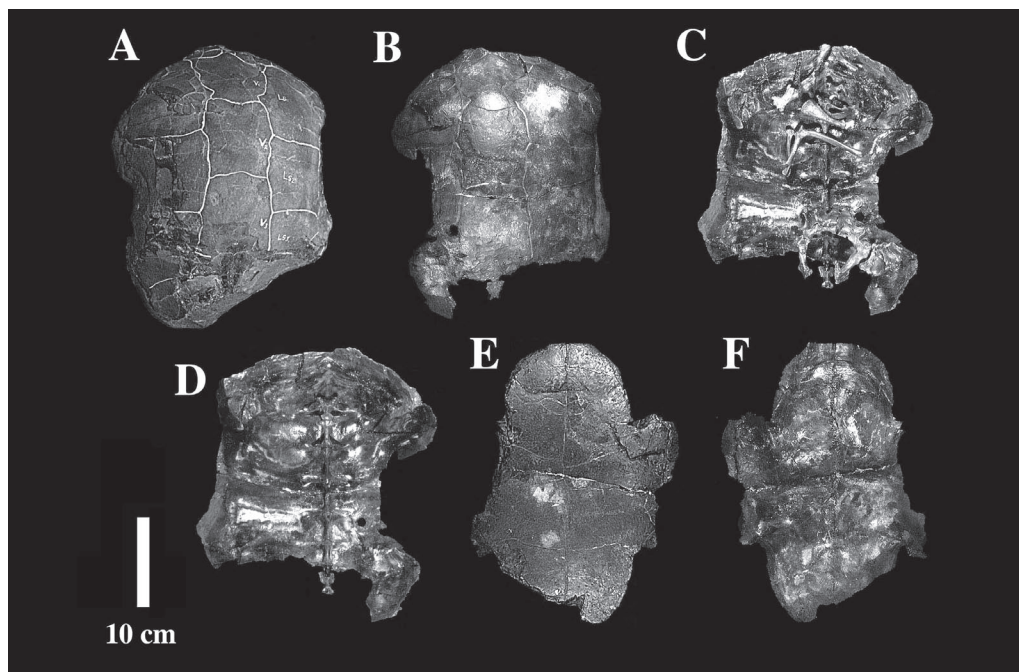


図7. 岡山県新見市久原の備北層群下部砂岩層（前期中新世）産 *Ocadia* sp.（柴田晃氏所蔵；模型は京都大学所蔵）。A. 酢酸で剖出以前の背甲（背面観）。B. 酸処理後の背甲（背面観）。C. 背甲内部の頸椎や四肢骨の産状。D. 背甲（腹面観）。E. 腹甲（腹面観）。F. 腹甲（背面観）。

Fig. 7. *Ocadia* sp. from the Lower Sand Formation of the Bihoku Group (Early Miocene) of Kubara, Niimi City, Okayama Prefecture. Private collection of Mr. A. Shibata; its cast is housed at Kyoto University. A. Carapace before preparation (dorsal view), B. Carapace after acid preparation (dorsal view), C. occurrence of cervicals and limb bones inside the carapace, D. carapace (dorsal view), E. plastron (ventral view), F. plastron (dorsal view).

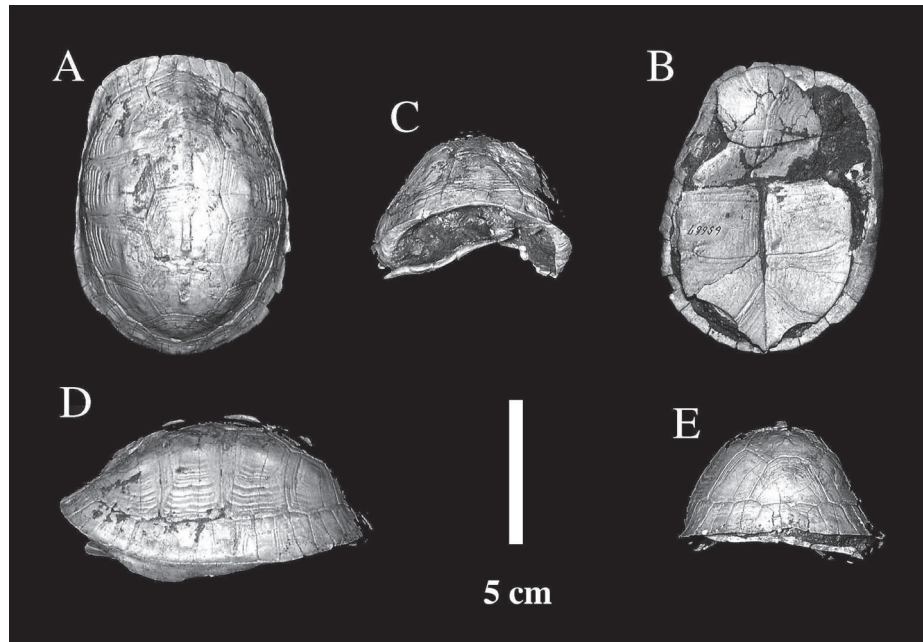


図8. ミヤタハコガメ *Cuora miyatai* (Shikama, 1949) の完模式標本（東北大学所蔵；IGPS Reg. 65667）の甲羅。栃木県葛生町宮田採石場の中部葛生層“*Cyclemys* bed”（更新世中期）より産出。A. 背面観，B. 前面観，C. 腹面観，D. 左側面観，E. 後面観。

Fig. 8. Shell of *Cuora miyatai* (Shikama, 1949). Holotype (IGPS Reg. 65667 stored at Tohoku University) from the *Cyclemys* bed (Middle Pleistocene) of the Middle Kuzuu Formation of the Miyata Quarry at Kuzuu-cho, Tochigi Prefecture. A. dorsal view, B. anterior view, C. ventral view, D. left lateral view, E. posterior view.

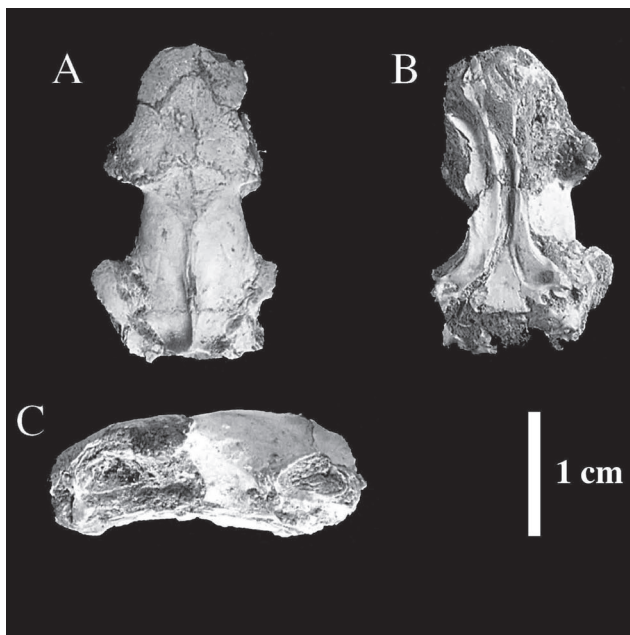


図9. ミヤタハコガメ *Cuora miyatai* (Shikama, 1949) の完模式標本（東北大学所蔵；IGPS Reg. 65667）の頭骨。栃木県葛生町宮田採石場の中部葛生層“*Cyclemys* bed”（更新世中期）より産出。A. 背面観，B. 腹面観，C. 左側面観。

Fig. 9. Skull of *Cuora miyatai* (Shikama, 1949). Holotype (IGPS Reg. 65667 stored at Tohoku University) from the *Cyclemys* bed (Middle Pleistocene) of the Miyata Quarry at Kuzuu-cho, Tochigi Prefecture. A. dorsal view, B. ventral view, C. left lateral view.

くとも3ないし4あり，現在の台湾に匹敵する多様性が認められることから，第四紀の日本列島における寒冷化は，最終氷期に至るまで顕著でなかった可能性を考慮する必要があるだろう（奥田ほか，2006）。

琉球列島のカメ類群集についても，近年著しい新知見が得られている（2004年，高橋亮雄，私信）。特に，原始的なリクガメ科である *Manouria* 属の絶滅種の報告は，琉球列島における動物相の成立を考察する上で重要である（Takahashi *et al.*, 2003）。

これまで日本国内から新種もしくは新属新種として報告された化石カメ類（すべて潜頸類）は，最新のオオヤマムツアシガメ *Manouria oyamai* Takahashi, *et al.*, 2003 を加えて，4属20種にのぼっているが，おそらく分類学的に有効と考えられるタクサは以下の2属8種にすぎない。

Anomalochelys angulata Hirayama, Sakurai, Chitoku, Kawakami and Kito, 2001：スッポン上科ナンシュンケリス科。

Mesodermochelys undulatus Hirayama and Chitoku, 1996：ウミガメ上科オサガメ科。

Indotestudo matuuraensis (Shikama, 1956)：リクガメ上科リクガメ科。

Indotestudo takasago (Matsumoto, 1929)：リクガメ上科リクガメ科。

Procolopchelys susensis Shikama and Suyama, 1976：ウミガメ上科ウミガメ科。

Mauremys yabei (Shikama, 1949)：リクガメ上科イシガメ科。

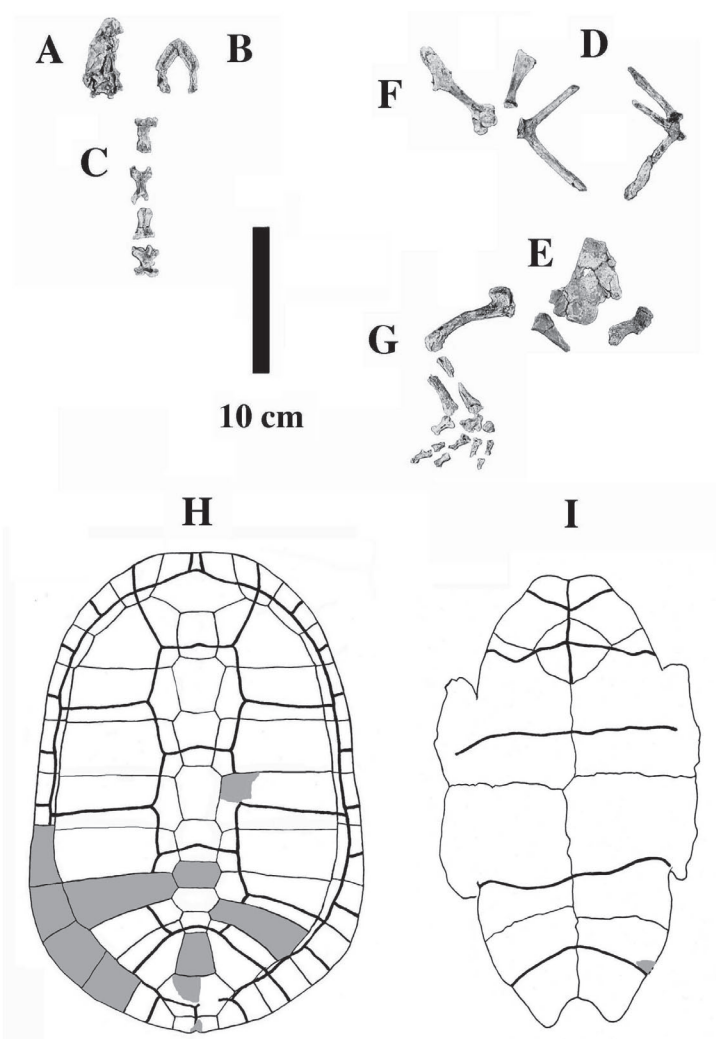


図 10. 千葉県袖ヶ浦市吉野田の中部更新統清川層より産出したハナガメ *Ocadia* sp. (CBM-PV 686) の骨格. A. 頭骨 (背面観), B. 下顎 (背面観), C. 頸椎 (腹面観), D. 肩帯 (背面観, 後面観), E. 腰帯 (背面観), F. 左上腕骨 (背面観), G. 左後肢 (後面観), H. 背甲復元図 (背面観), I. 腹甲復元図 (腹面観) (Hirayama *et al*, in press).

Fig. 10. Skeleton of *Ocadia* sp. (CBM-PV 686) from the Kiyokawa Formation (Middle Pleistocene) at Yoshinoda, Sodegaura, Chiba Prefecture. A. skull (dorsal view), B. lower jaw (dorsal view), C. cervical vertebrae (ventral view), D. pectoral girdle (dorsal and posterior views), E. pelvic girdle (dorsal view), F. left humerus (dorsal view), G. left hind limb (posterior view), H. reconstruction of carapace (dorsal view), I. reconstruction of plastron (ventral view) (Hirayama *et al*, in press).

Cuora miyatai (Shikama, 1949): リクガメ上科イシガメ科.
Manouria oyamai Takahashi, Otsuka and Hirayama, 2003: リクガメ上科リクガメ科

国内で記録されたカメ類が 14 科に達する (図 1) ことを考慮するといかにも種数が少ないが, これは国内の資料がまだ断片的なものが多く, 種もしくは属レベルでの比較が困難である場合が多いことを反映している. 断片的な資料に基づいたり, 不完全な剖出状態のままで安易に新しい分類群を提唱することは, 分類学的な混乱をもたらすのみでなく, 過去の生物地理や古環境の解釈に悪影響をおよぼすリスクも大きい. 多様性は著しいが, 大きな形態的差異が主として頭骨に表出するイシガメ科やスッポン科の場合, 甲羅の特徴に基づいて新分類群を提唱することは現生

種の多様性を総合的に理解したうえで行うべきことをあらためて強調したい.

まとめ

これまで日本から産出した化石カメ類の産出状況や分類を総括し, その進化学的, 古生物地理学的意義を議論した. 日本産のカメ類は, 現生種に至るまで全て潜頸類と考えられ, 14 科が確認される. 手取層群など, 本邦の下部白亜系非海成層から発見される資料は, スッポン上科など世界最古の現代型潜頸類を代表しており, 彼らの起源や初期進化を解明するうえで, きわめて貴重なものである. 北海道の蝦夷累層群など上部白亜系の浅海成層では,

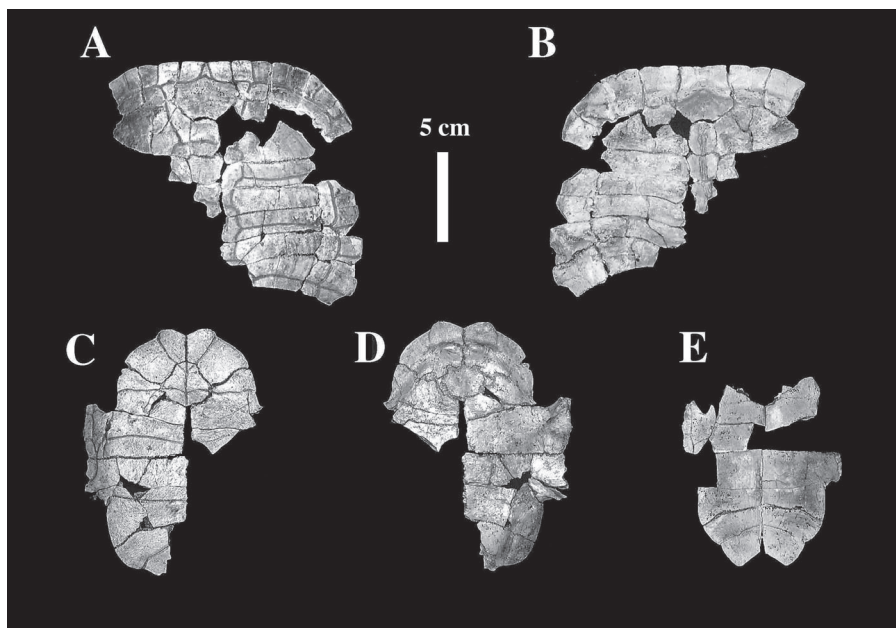


図 11. ヤベシガメ *Mauremys yabei* (Shikama, 1949). 栃木県葛生町岡田採石場の上部葛生層 *Clemmys* bed (更新世中期) より産出。A - D. 完模式標本 (東北大学所蔵; IGPS Reg. 65678)。A. 背甲背面観, B. 背甲腹面観, C. 腹甲腹面観, D. 腹甲背面観。E. 副模式標本, 腹甲腹面観。

Fig. 11. *Mauremys yabei* (Shikama, 1949) from the *Clemmys* bed (Middle Peistocene) of the Upper Kuzuu Formation of the Okada Quarry at Kuzuu-cho, Tochigi Prefecture. A-D. Holotype (IGPS Reg. 65678 stored at Tohoku University). A. carapace (dorsal view), B. carapace (ventral view), C. plastron (ventral view), D. plastron (dorsal view). E. Paratype, plastron (ventral view).

Mesodermochelys など、海外の中生代ではきわめて希少なオサガメ類 (科) が卓越しており、世界的にも特異なウミガメ類 (上科) の構成であったことが特筆される。新生代、特に第四紀の陸生カメ類の研究は、日本列島の陸上動物相や古環境の変遷を解明するうえで大いに貢献することが期待される。

謝辞

本論をまとめるにあたり以下の方々に特にお世話になった。大塚裕之博士 (鹿児島大学名誉教授) には原稿に目を通していただき、助言をいただいた。阿部利春 (穂別町), 赤木三郎 (鳥取大学名誉教授), 赤松守雄 (北海道開拓記念館), 東洋一 (福井県立恐竜博物館), 地徳力 (旭川市), 江田伸司 (倉敷市立自然史博物館), 藤井明 (高松市), 古沢仁 (札幌市博物館活動センター), 長谷川善和 (群馬県立自然史博物館), 服部義幸 (札幌市), 早川浩司 (故人), 日比野剛 (白峰村化石調査センター), 疋田吉識 (中川町自然誌博物館), 廣瀬浩司 (御所浦白亜紀資料館), 池上直樹 (御船町立恐竜博物館), 井上繁廣 (神戸市), 伊左治鎮司 (千葉県立中央博物館), 亀井節夫 (京都大学名誉教授), 亀崎直樹 (日本ウミガメ協議会), 金子一夫 (富山西高校), 兼子尚知 (産業総合研究所), 笠巻袈裟男 (穂別町), 加藤敬史 (倉敷芸術科学大学), 河野重範 (島根大学), 川下由太郎 (故人), 菊池直樹 (高知大学), 岸本真

五 (姫路市), 北林栄一 (玖珠町立玖珠中学校), 北村直司 (熊本市立熊本博物館), 小林快次 (北海道大学), 小松俊文 (熊本大学), 甲能直樹 (国立科学博物館), 真鍋真 (国立科学博物館), 松岡廣繁 (京都大学), 松浦信臣 (金沢市), 森啓 (東北大学), 村本喜久雄 (故人), 名取真人 (岡山理科大学), 小笠原裕 (美唄市), 岡崎浩子 (千葉県立中央博物館), 岡崎美彦 (北九州市立自然史・歴史博物館), 奥本正樹 (三方第一小学校), 奥村好次 (瑞浪市化石博物館), 大木公彦 (鹿児島大学), 大倉正敏 (江南市), 作本達也 (石川県自然資料整備室), 三枝春生 (兵庫県立人と自然の博物館), 桜井和彦 (穂別町立博物館), 佐々木和久 (久慈琥珀博物館), 柴田憩 (岐阜市), 柴田晃 (高梁市), 清水克己 (岐阜市), 下島志津夫 (高山市), 添田雄二 (北海道開拓記念館), 隅田実 (東京都杉並区), 鈴木茂 (林原自然史博物館), 田口栄次 (新見市), 高桑祐司 (群馬県立自然史博物館), 高橋亮雄 (琉球大学), 高橋啓一 (滋賀県立琵琶湖博物館), 高橋達也 (旭川市), 田村実 (熊本大学名誉教授), 樽創 (神奈川県立生命の星・地球博物館), 利光誠一 (産業総合研究所), 鶴飼宏明 (御所浦白亜紀資料館), 山口一男 (白峰村望岳苑), 山口ミキ子 (白峰村), 安野敏勝 (福井県教育研究所) の諸氏には、標本閲覧や野外調査の便宜を図っていただいた。E. S. Gaffney (American Museum of Natural History, New York), I. G. Danilov (Zoological Institute, Russian Academy of Science, St. Petersburg, Russia) W. Joyce (Yale University, New Haven), P. A. Meylan

(Eckerd College, St. Petersburg), J. F. Parham (Museum of Palaeontology, University of California, Berkeley), 高橋亮雄ならびに安川雄一郎 (琉球大学) の諸氏には, カメ類の分類に関して有益な助言をいただいた。以上の方々はこの場を借りて厚く御礼申し上げる次第である。

文献

- Bojanus, L. H., 1819. *Anatome Testudinis europaeae*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, facsimile reprints in herpetology, (reprinted in 1970) 25. vi + 178 p.
- Chitani, Y., 1925. On a new fossil *Trionyx* from Yamaguchi Prefecture. *Journal of Geological Society of Japan*, **32**, 28-33.
- 千谷好之助, 1925. 山口市宇部市新川産亀化石について, 地学雑誌, **37**, 276-284.
- 藤井昭二・森群平, 1964. 富山県明日産の中新世海亀について. 富山県地学地理学論集, **4**, 95-97.
- Gaffney, E. S., 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **194**, 1-263.
- Hasegawa, Y., 1981. Pleistocene hinged terrapin from the Tsukumi limestone quarry, Oita-ken, Japan. *Scientific Reports of Yokohama National University, Section II*, **28**, 19-23.
- 長谷川善和・平山廉・木村敏之・高桑祐司・中島一・群馬古生物研究会, 2005. 群馬県の富岡層群 (中部中新統) 産ウミガメ化石 *Syllomus* の骨格復原. 群馬県立自然史博物館研究報告, **9**, 29-64.
- 長谷川善和・平山廉・橋本一雄, 2002. 福島県いわき市平薄磯の中新統高久層群から産出したカメ類. 群馬県立自然史博物館研究報告, **6**, 53-58.
- 長谷川善和・小泉明裕・松島義章・今永勇・平田大二, 1991. 鮮新統中津層の古生物. 神奈川県立博物館調査研究報告, 自然科学, **6**, 1-94.
- Hasegawa, Y., Manabe, M. and Hirano, H., 1998. A turtle from the Early Jurassic Toyora Group, Yamaguchi, Japan. *Memoirs of National Science Museum*, **32**, 67-72.
- 長谷川善和・大田正道, 1980. 山口県美祢市片山大理石採石場産更新世陸亀化石. 横浜国立大学理科紀要 第二類, **27**, 47-52.
- Hedges, S. B. and Poling, L. L., 1999. A molecular phylogeny of reptiles. *Science*, **283**, 998-1001.
- 平山廉, 1992. 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. 穂別町立博物館研究報告, **8**, 17-57.
- 平山廉, 1993. 兵庫県淡路島の和泉層群より発見された原始的オサガメ科 (ウミガメ上科; カメ目). 日本古生物学会第 1993 年年会講演予稿集, 116.
- Hirayama, R., 1995. Phylogenetic systematics of chelonoid sea turtles. *The Island Arc*, **3**, 270-284.
- Hirayama, R. 1996. Fossil land turtles from the Early Cretaceous of Central Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16** (Supplement to 3), 41A.
- Hirayama, R., 1997. Distribution and diversity of Cretaceous chelonoids. In Callaway, J. M. and Nicholls, E. L. eds., *Ancient Marine Reptiles*, 225-241. Academic Press, San Diego.
- 平山廉, 1998. 熊本県御船層群 (白亜紀後期) の化石カメ類. 熊本県重要化石分布確認調査報告, 「御船層群の恐竜化石」, 85-99. 御船町教育委員会.
- Hirayama, R., 1998. Oldest known sea turtle. *Nature*, **392**, 705-708.
- 平山廉, 2000. 白峰村桑島化石壁の手取層群桑島層 (白亜紀前期) より産出したカメ化石. 松岡廣繁 (編), 石川県白峰村桑島化石壁の古生物 - 下部白亜系手取層群桑島層の化石群, 75-92. 石川県白峰村教育委員会.
- Hirayama, R., 2001. Origin and evolution of turtles. *Journal of Morphology*, **248**, 241.
- 平山廉, 2001. 大分県安心院町の津房川層 (鮮新統) より産出した化石カメ類. 滋賀県立琵琶湖博物館紀要, **18**, 79-96.
- 平山廉, 2002. 福井県勝山市の手取層群北谷層産出のカメ化石 (予報). 福井県立恐竜博物館紀要, **1**, 29-40.
- 平山廉, 2003. 福井県鮎川海岸の中新統より発見された大型スッポン類の頸椎について. 日本古生物学会 2003 年年会講演予稿集, 34.
- 平山廉, 2004. カメ類化石. 荘川村教育委員会 (編集), 白亜紀の荘川村—その研究と復元 Part 3, 31-37.
- 平山廉, 2005. 石川県白山市旧白峰村の白亜紀前期手取層群産陸生カメ類に関する新知見. 桑島化石壁の動物化石調査報告書, 12-20. 白山市教育委員会.
- 平山廉, 2006. 白山周辺の手取層群非海成層におけるカメ類化石による生層序学. 日本古生物学会第 155 回例会講演予稿集, 29.
- Hirayama, R., Brinkman, D. B. and Danilov, I. G., 2000. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology*, **7**, 181-198.
- 平山廉・地徳力, 1994. 日本の白亜紀海成層産出の化石カメ類. 地団研専報, **43**, 17-24.
- Hirayama, R. and Chitoku, T., 1996. Family Dermochelyidae (Superfamily Chelonioidae) from the Upper Cretaceous of North Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **184**, 597-622.
- 平山廉・江田伸司・名取真人. 2005. 岡山県勝央町の中新統勝田層群より発見されたスッポン科カメ類の大腿骨. 倉敷市立自然史博物館研究報告, **20**, 1-5.
- 平山廉・藤井明・高橋啓一, 2006. 香川県高松市塩江町の白亜紀後期和泉層群より産出したオサガメ科化石. 化石, (80), 16-19.
- 平山廉・後藤道治・森作三恵子, 1997. 富山県八尾町井栗谷から産出したウミガメ化石. 富山市科学文化センター研究報告, **20**, 1-6.
- Hirayama, R. and Hikida, Y., 1998. *Mesodermochelys* (Testudines; Chelonioidae; Dermochelyidae) from the Late Cretaceous of Nakagawa-cho, Hokkaido, North Japan. *Bulletin of the Nakagawa Museum of Natural History*, **1**, 69-76.
- 平山廉・井上繁広, 1981. 明石沖の海底より産出した化石カメ類について. 日本地質学会第 88 年学術大会講演要旨, 278.
- 平山廉・金子一夫, 1994. 富山県黒瀬谷層 (新第三系中新統初期) より産出の巨大スッポン (スッポン科; スッポン上科; 潜頸類; カメ目). 日本古生物学会第 143 回例会講演予稿集, 51.
- 平山廉・兼子尚知・岡崎浩子, 2006. 更新統下総層群清川層より産出した化石カメ類. 第四紀研究 **45**, 179-187.
- Hirayama, R., Kaneko, N. and Okazaki, H., in press. *Ocadia nipponica*, a new species of aquatic turtle (Testudines. Testudinoidea. Geoemydidae) from the Middle Pleistocene] of Chiba Prefecture, central Japan. *Paleontological Research*, **11**.
- Hirayama, R., Sakurai, K., Chitoku, T., Kawakami, G., and Kito, N., 2001. *Anomalochelys angulata*, an unusual land turtle of Family Nanshiungchelyidae (Superfamily Trionychoidea; Order Testudines) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, North Japan. *Russian Journal of Herpetology*, **8**, 127-138.
- 平山廉・柴田晃・赤木三郎・亀井節夫, 1983. 岡山県新見市の中新統備北層群産のカメ化石. 地質学雑誌, **89**, 239-241.
- 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.
- 平山廉・田口栄次, 1994. 岡山県新見市の中新統備北層群より発見の巨大スッポン化石とその古環境学的意義. 地質学雑誌, **100**, 316-318.
- 平山廉・田口栄次・岡崎美彦, 1982. 岡山県新見市の中新統備北層群より発見された汽水棲カメ類の第 2 個体. 瑞浪市化石博物館研究報告, **9**, 111-116.
- Isaji, S., Matsushita, A. and Hirayama, R., 2006. Chelonian eggshell fossils from the Lower Cretaceous Kuwajima Formation of the Tetori Group, of Central Japan. *Palaeontological Research*, **10**, 27-36.
- Isaji, S., Okazaki, H., Hirayama, R., Matsuoaka, H., Barrett, P. M., Tsubamoto, T., Yamaguchi, M., Yamaguchi, I. and Sakumoto,

- T., 2005. Depositional environments and taphonomy of the bone-bearing beds of the Lower Cretaceous Kuwajima Formation, Tetori Group, Japan. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History, Series A (Natural History)*, **3**, 123-133.
- Iverson, J. B., 1992. *A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World*. 363 p., Privately Printed, Richmond, Indiana.
- Joyce, W. G. and Karl, H.-V., 2006. The world's oldest known turtle fact versus fiction. *Fossil Turtle Research*, **1**, 104-111.
- Joyce, W. G., Parham, J. F. and Gauthier, J. A., 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified. *Journal of Paleontology*, **78**, 989-1013.
- Kuhn, O., 1964. *Fossilium Catalogus. 1. Animalia, Pars 107, Testudines*. 299 p., Junk, The Hague.
- Kumazawa, Y. and Nishida, M., 1999. Complete mitochondrial DNA sequences of the green turtle and blue-tailed mole skink. statistical evidence for archosaurian affinity of turtles. *Molecular Biology and Evolution*, **16**, 784-792.
- Matsumoto, H., 1918. On a new fossil *Trionyx* from Hokkaido. *Science Reports of Tohoku Imperial University, 2nd series (Geology)*, **3**, 57-60.
- Matsumoto, H., 1929. On a new fossil land-turtle from the Eocene of Kyushu. *Science Reports of Tohoku Imperial University, 2nd Series (Geology)*, **13**, 17-22.
- Mlynarski, M. 1976. Testudines. In Kuhn, O, ed., *Handbuch der Paläoherpetologie, Part 7*. 130 p., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- 岡崎浩子・兼子尚知・平山廉・伊左治鎮司ほか5名, 2004. 陸生脊椎動物化石を産出する氾濫原堆積物—更新統下総層群清川層の例. 第四紀研究, **43**, 359-366.
- 岡崎美彦, 1990. 関門層群の白亜紀カメ化石. 日本古生物学会 1990 年年会, 講演予稿集, 78.
- 岡崎美彦, 1992. 山田緑地の白亜紀カメ化石. 山田緑地の自然, 29-33.
- 奥田昌明・百原 新・平山廉・岡崎浩子・兼子尚知, 2006. 下総層群清川層堆積期間 (MIS 7) の古気候状態—花粉ほか代理指標からの考察. 第四紀研究, **45**, 217-234.
- Otsuka, H., 1969. Pleistocene vertebrate fauna from the Kuchinotsu Group of west Kyushu (Parts III-V). *Reports of Faculty of Science, Kagoshima University, Earth Science and Biology*, **2**, 53-84.
- Rieppel, O. and DeBraga, M., 1998. Turtles as diapsid reptiles. *Nature*, **384**, 453-455.
- Romer, A. S., 1956. *Osteology of the Reptiles*. 772 p., University of Chicago Press, Chicago.
- 坂本治, 1983. 秩父盆地の中新統産出のウミガメ化石. 埼玉県立自然史博物館研究報告, **1**, 1-10.
- Shikama, T., 1949. The Kuzuu ossuaries, geological and palaeontological studies of the limestone fissure deposits in Kuzuu, Totigi Prefecture. *Science Repots of Tohoku University, 2nd Series (Geology)*, **23**, 1-201, pls.1-32.
- Shikama, T., 1953a. *Senryuemys kiharai*, gen. & sp. nov., a new terrapin from the Oligo-Miocene of North Kyushu. *Scientific Reports of Yokohama National University, Section II*, **2**, 1-9.
- Shikama, T., 1953b. On a new land turtle from Paleogene of Hokkaido. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **9**, 19-26.
- Shikama, T., 1956. Miocene Chelonia of Japan. *Science Reports of Yokohama National University, Section II*, **5**, 35-62.
- Shikama, T. and Okafuji, G., 1964. On a new *Cyclemys* from Akiyoshi, Japan. *Science Reports of Yokohama National University, Section II*, **11**, 59-67.
- Shikama, T. and Suyama, Y., 1976. Fossil Chelonia from the Miocene marine formation in Susa, Yamaguchi Prefecture. *Bulletin of Yamaguchi Prefectural Yamaguchi Museum*, **4**, 1-13.
- Takahashi, A., Otsuka, H. and Hirayama, R., 2003. A new speceis of the genus *Manouria* (Testudines: Testudinidae) from the Upper Pleistocene of the Ryukyu Islands, Japan. *Paleontological Research*, **7**, 195-217.
- Tokunaga, S. and Shimizu, S., 1926. The Cretaceous formation of Futaba in Iwaki and its fossils. *Journal of Faculty of Science, Imperial University of Tokyo, Section II*, **1**, 181-212.
- Urata, H., 1968. Fossil land turtles from the Karatsu coal-field, Saga Prefecture, Kyushu, Japan. *Reports of Earth Science, Department of General Education, Kyushu University*, **15**, 19-44.

