

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 10 月 21 日現在

機関番号：84501

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2015

課題番号：26870925

研究課題名(和文) 下部白亜系篠山層群産カエル類・トカゲ類化石の分類学的研究

研究課題名(英文) Taxonomic studies on fossil anurans and lizards from the Early Cretaceous Sasayama Group, Hyogo, Japan.

研究代表者

池田 忠広 (Ikeda, Tadahiro)

兵庫県立人と自然の博物館・その他部局等・研究員

研究者番号：50508455

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：兵庫県丹波市・篠山市に分布する下部白亜系篠山層群からは、カエル類、トカゲ類といった小型脊椎動物化石が多数産出している。本研究では、これら化石群の一部を対象とし、他地域の同群中生代化石種と形態学的比較を行い、その分類学的帰属について検討を行った。結果、カエル類はそれぞれ新属・新種として記載報告され、トカゲ類は、新種を含む8タイプのトカゲ類に同定された。上記の結果から、篠山層群からの一部のトカゲ類の産出は、先行研究により指摘されている中国大陸と日本の同分類群相の近縁性を支持するが、他のトカゲおよびカエル類化石は大陸の化石種とは系統的に異なり、両化石群に明瞭な類縁性が認められない。

研究成果の概要(英文)：Numerous anuran and lizard fossils have been found from the Lower Cretaceous Sasayama Group together with dinosaurs. In present study, we investigated the taxonomic assignments for two nearly complete specimens of fossil anurans and twelve cranial specimens of fossil lizards, on the basis of comparative morphological studies between these and Mesozoic or archaic taxa. As the results, two specimens of anurans were described as novel, two distinct taxa, and the lizard specimens were identified as two types of genus *Pachygenys* including a new taxon, and six types of sincomorphans. Although the discovery of genus *Pachygenys* from the Sasayama Group represents the faunal correlation of lizards between Japan and eastern Eurasia, the two anurans and other lizard fossils from the Sasayama Group did not show any evidence of their particularly close affinity to anurans and lizards from the Lower Cretaceous of the eastern Eurasia.

研究分野：古脊椎動物学

キーワード：下部白亜系 篠山層群 トカゲ カエル 新属・新種

## 1. 研究開始当初の背景

(1)カエル・トカゲ類は現在、南極大陸をのぞくすべての大陸に分布生息しており、その種多様性数も高く、それぞれ約六千を超える種が認識されている。その系統のパターンやプロセスに関する仮説の構築は、近年、現生種の分子情報を対象とした包括的な解析が進められており、目覚ましい成果が挙げられている。しかしながら、これらの分類群の系統・進化についてより深い理解を得るためには、上記のような研究だけでなく、各系統の過去を直接的に表す化石を対象とした研究が必要不可欠である。

(2)カエル・トカゲ類の初期の系統進化や多様化、また分布拡大等を探るうえで中生代の化石資料は重要であり、各地質時代・地域から化石標本が産出しているが、ジュラ紀・前期白亜紀の資料は、後期白亜紀に比べ相対的に産地や産出数が限られている。その様な中、近年アジア圏、特に中国の下部白亜系の Yixian 層及び相当層、また日本の手取層群から複数のカエル類とトカゲ類化石が報告され、各分類群について系統仮説が提唱されている。また、その中でトカゲ類化石において、両地域から産出する化石種の近縁性が指摘されており、中国と日本との間でのトカゲ類相の高い類似性が示唆されているが、未だ明瞭な結論は出されていない。

(2)兵庫県篠山市・丹波市に分布する下部白亜系篠山層群からは、近年、*Tambatitanis* に代表される恐竜類とともに、哺乳類、またカエル・トカゲ類といった小型脊椎動物化石が多数産出している。その保存状態は良好で、下部白亜系脊椎動物化石群としては世界有数のものと言え、中でもカエル・トカゲ類化石は同層産化石群衆の大部分をしめ、先行研究により複数の未記載種が含まれる可能性が指摘されている。これらを対象とした分類学的研究は、同分類群の多様性や系統・進化の過程、同時代のアジア圏における動物相の相関性の解明に寄与するものである。

## 2. 研究の目的

(1)本研究においては、下部白亜系篠山層群産カエル類化石2標本(全身骨格標本)およびトカゲ類化石12標本(上顎骨4、下顎骨の一部および歯骨8)を対象に、他地域の同群中生代化石種との詳細な比較検討を行い、それぞれの系統学的位置を解明する。

(2)上記の研究結果をもとに、これまで幾人かの研究者により言及されている白亜紀前期における中国と日本のカエル及びトカゲ類相の近縁性について具体的に評価し、改めて背景や過程に関する仮説の構築を行う。

## 3. 研究の方法

(1)本研究では、検討対象とする化石資料の

系統分類学的を明らかにするためには、検討化石資料、また比較対象となる中生代化石種及び原始的な現生種の骨学的形態形質情報を収集する必要がある。各比較種の記載文献から同情報を収集するとともに、主として双眼実体顕微鏡、USBマイクロスコープによる観察・写真撮影、またSEM(走査型電子顕微鏡)を用いた微細構造の観察・撮影、加えてMicro CT Scanner(TOSCANER-32300 μhd)を用いた内部構造や観察や3Dモデルの構築等により、可能な限り各標本の形態形質情報に収集につとめた。

(2)上記の手法により得られた本研究検討化石標本、また他の中生代化石種及び原始的な現生種の形態形質情報を統合し、先行研究により示されている系統解析法を参照、また適時改訂を行い、各化石標本の系統・分類学的位置を検討した。

## 4. 研究成果

(1)下部白亜系篠山層群からはカエル類化石が無数に産出している。その多くが椎骨、腸骨、脛腓骨といった遊離骨であるが、体骨格が密集した標本が十数点確認されており、そのうち二標本に関しては体骨格成分がほぼ完全な状態で保存されていた。本研究ではこれら二標本を対象に、その系統・分類学的位置を検討した。第一に、カエル類は成長の過程で各骨格部位の形質に変化が認められるため、他の成体固体と判断される化石種や現生種との比較に先立って、検討化石標本の成長段階を明確にする必要があった。これを踏まえ、検討化石二標本の各大腿骨近位端のCTイメージ(図1)、また外部形態を確認したところ、軟骨部が化骨し凸状を示すことから、何れの標本も成体であることが明らかになった(幼体・亜成体では切根状もしくは凹状)。

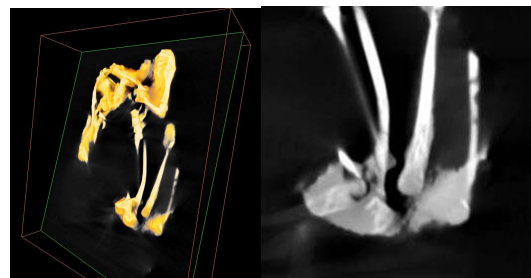


図1 化石標本の3Dモデル(右)とCTイメージ(左)

第二に、両標本は両凹型の椎骨、また遊離した肋骨を呈することから、比較的原始的なカエル類であることが明になった(現生種の9割以上が属するカエル亜目の種には前記の特徴が見られない)。また両標本間において、仙前椎および仙椎横突起の向きや、尾柱近位端の横突起の有無、また腸骨の背方稜の有無等について形態的差異が認められたため、それぞれ異なる分類群に帰属することが予想された。

第三に、他の中生代化石種 (*Prosalirus*, *Notobatrachus*, *Vieraella*, *Eodiscoglossus*, *Liobatrachus* 等) や原始的な現生種 (*Ascaphus*, *Leiopelma*, *Bambina*, *Discoglossus*, *Pellobates*, *Pipa* 等) と比較したところ、両化石標本はそれぞれ独自の特徴 (固有派生形質) は呈さないが、各部位における複数の形質において比較対象とした他のカエル類と差異が認められた。また、さらに中生代のカエル類の系統関係を扱った最近の研究にある分類群-形質表をベースに系統解析を行なったところ、両標本は姉妹群関係をなさない一方で、現生のムカシガエル類や中国の下部白亜系から報告されている *Liobatrachus* 類に比べ、より派生的な位置にあることが示された。

以上の結果から、両標本は単模式の二新属・二新種 (図2: *Hyogobatrachus wadai* gen. et sp. nov., 図3: *Tambatrachus kawazu* gen. et sp. nov.) として記載報告された。このことから、篠山層群のカエル類相は少なくとも二つの分類群から構成され、また両種は、手取層群よりカエル類 (*Anura* sp.) として報告されている標本とも形態的に異なることから、日本の前期白亜紀カエル類相は少なくとも三つの異なる分類群から構成されることが明らかになった。

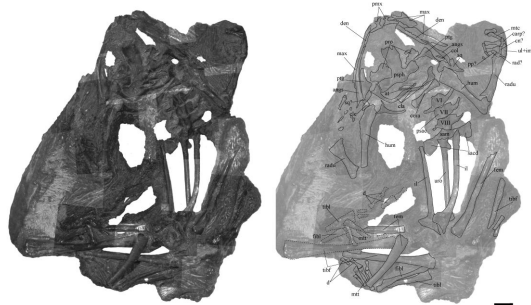


図2 *Hyogobatrachus wadai* gen. et sp. nov. の腹面観 バー=2mm

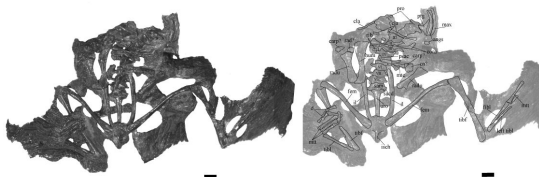


図3 *Tambatrachus kawazu* gen. et sp. nov. の腹面観 バー=2mm

(2) 下部白亜系篠山層群からはトカゲ類の上顎骨、歯骨、椎骨、大腿骨、骨盤といった遊離骨化石が複数産出している。本研究においては、これらの内、比較的先行研究の例が多く複数の分類形質を保持する、上顎骨4標本および歯骨8標本 (1標本は歯骨を含む下顎骨の一部) を対象とし、その分類学的位置の検討をおこなった。

検討した上顎骨4標本は形態的違いから少なくとも3つの分類群に区分される。内2標本については、極端に少ない歯列や歯の先端がスプーン状等を呈すことから、同層から報告

されている *Pachygenys adachii* (下記を参照) と特徴を共有する。しかしながら、同種は下顎骨の一部しか報告されておらず、それと前記した上顎骨との正確な関係性が判然としないため、*Pachygenys* sp. に留める。他の2標本は、側生歯を呈し、歯の先端が単頭状であること、歯交換孔が歯の基部にみられることなどから、トカゲ下目 (Scincomorpha) に帰属すると考えられる。内1標本 (図4A) は歯根の歯冠の特徴を考慮すると、中期ジュラ紀~前期白亜紀にかけて世界中の地域から産出している *Paramacellodidae* 類と近縁的と考えられるが、種類を特定する上で重要な形質となる歯冠内側面の稜や溝がSEMでの観察においても見られないことから、その分類学的帰属を明らかにすることは困難であった。しかしながら、歯冠・歯根の形状はトカゲ下目 (Scincomorpha) のタイプBとして報告されている歯骨標本のそれと類似する。また他1点 (図4B) は、Facial processの垂直方向への発達弱く、側生歯の歯根が短く鈍く尖った歯を呈す。このような特徴は比較対象とした既知の種には見られないことから、同標本は未記載種である可能性が高い。上記の結果から、現段階において、上顎骨は *Pachygenys* sp. とトカゲ下目の2タイプに区分される。

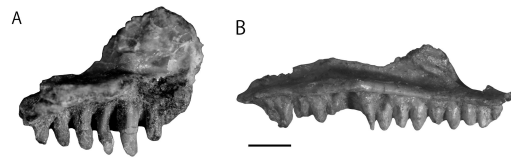


図4 トカゲ下目と考えられる上顎骨 バー=2mm

検討した歯骨及び下顎骨の一部8標本の内、1点 (図5A) は、歯列が歯骨の前位に限り、その数も9本と非常に特徴的な形質を呈す。このようなトカゲ類は、中国の下部白亜系Yixian層相当層より1属1種 (*Pachygenys thlastesa*) のみ報告されており、前記のような特徴から、本標本は *Pachygenys* 属に帰属する。また歯冠の形状において、同標本は *P. thlastesa* と異なる形態を示すことから、新種 (*P. adachii* sp. nov.) として記載報告された。また、他の1標本 (図5B) に関しても、歯列が前位に偏るといった特徴を持つことから同属に帰属すると考えられるが、歯列の数が異なること、また前記した種と比較すると相対的に華奢であることなどから、同標本は、既知の同属種とは異なる種、または同属種の幼体の可能性がある。現段階では、*Pachygenys* sp. に留める。



図5 A, *Pachygenys adachii* sp. nov. B, *Pachygenys* sp. バー=2mm

他6標本は、側生歯、発達した Subdental

shelf、歯根基部の発達する歯交換孔、Meckel's canal を呈し、Intramandibular septum がみられないことなどから、何れの標本もトカゲ下目 (Scincomorpha) に属すると考えられる。内5標本に関しては、先行研究によってA~Dの4タイプに区分されており、タイプA(図5)は神経孔の数や、前位歯列が後部に反り返る特徴などから、手取層群より報告されている *Sakurasaurus shokawaensis*、タイプB~Dは歯根や歯冠の特徴を考慮すると、上顎骨の項で記述した *Paramacellodidae* 類と近縁的と考えられ、またBタイプ(図6)は歯冠の形状から *Paramacellodus*、Cタイプ(図7)は *Saurillus* と類似することが指摘されていた。これらに加え、新たに検討した1標本は上記にタイプとは異なる歯冠および歯骨形状を示すことから新たなタイプ(E:図9)であり、他の化石種との類似性については、B~Dと同様の事がいえる。これらの標本について、改めてSEMやCTデータをもとに上記の示唆について検討したところ、タイプAは、歯冠形状や、歯列に対するSubdental shelfの大きさ等において、*Sakurasaurus* と明瞭な差異が認められた。タイプB~Eについては、歯冠および歯骨形状において、*Paramacellodus* も含めた他の *Paramacellodidae* 類と比較を行ったが、現段階において形質が明瞭に合致する種は認められない。また、近年中国 Yixian 層・相当層より報告されている *Yabeinosaurus*、*Dalinghosaurus*、*Mimobeckiesisaurus* 等、および2015年に手取層群より報告された、*Kuroyuriella*、*Asagaolacerta*、*Hakuseps*、そして未同定の三つの形態型とも比較を行ったが、検討資料はこれらとも異なる形態的特徴を示す。これら Scincomorpha に属する資料は断片的であるため、その系統学的位置を検討するのは困難であるが、既知の化石・現生種とは形態的特徴が異なり、将来的に新たな属・種として報告される可能性が高い。しかしながら、これら歯骨等の遊離骨を対象とし、その分類学的帰属を明確にするためには、比較対象となる化石・現生種に関し、個々の遊離骨における標徴を整理する必要があるが、まだ実現に至っていない。



図5 トカゲ下目 タイプA バー=2mm



図6 トカゲ下目 タイプB バー=2mm

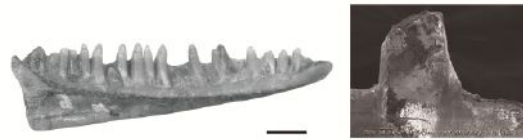


図6 トカゲ下目 タイプC バー=2mm

以上の結果から、下部白亜系篠山層群産トカゲ類相は、少なくとも、*Pachygenys* が2タイプ、トカゲ下目(Scincomorpha)が6タイプ、計8タイプのトカゲ類から構成されることが明らかになった。同層からの *Pachygenys* 類の産出は中国と日本間で共通する分類群が初めて報告された例であり、両地域のトカゲ類相の近縁性を示唆するものである。一方で、トカゲ下目に同定される複数のタイプは、中国より報告されている化石種とは異なり、両地域のトカゲ類相の構成は、一部共通するものの、その多くは異なることが明らかになった。また、堆積年代は篠山層群に比べやや古いが、大陸に比べ地理的には非常に近いと考えられる手取層群からは近年複数のトカゲ類相が報告されているが、その構成は篠山層群とは明確に異なる。

(3)本研究によって、篠山層群のカエル・トカゲ類は、それぞれ2分類群と8分類群から構成されることが明らかになった。国内においては、同層よりやや時代が古いと考えられている手取層群より、僅かなカエル類と多種多様なトカゲ類が報告されているが、その構成は篠山層群と大きく異なる。また、先行研究によって、中国と日本の動物相の近縁性が示唆されており、篠山層群産のトカゲ類、*Pachygenys* 類の産出は、上記の仮説を支持するものである。しかしながら、同層産のカエル類や他のトカゲ類化石は、大陸の化石種とは明らかに異なり、カエル・トカゲ類の構成において、一部については共通性が見られるものの、その多くは異なると考えられる。篠山層群堆積時、日本は大陸の縁辺部であり、中国(Yixian層及び相当層)、日本(手取層群、篠山層群)、それぞれの堆積場は地理的には近いといえ、その環境は異なると考えられる。少なくとも、カエル類・トカゲ類においては、それぞれの環境に即した独自の分類群から構成されていたと考えられる。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計3件)

Ikeda, T., Ota, H. and Saegusa, H., A new fossil lizard from the Lower Cretaceous Sasayama Group of Hyogo prefecture, western Honshu, Japan, *Journal of Vertebrate Paleontology*, a peer reviewed article, Vol. 35(1), 2015, e885032 DOI:

10.1080/02724634.2014.885032

Kohei T., Zelenitsky, D. K., Saegusa, H., Ikeda, T., DeBuhr, C. L., Therrien, F., Dinosaur eggshell assemblage from Japan reveals unknown diversity of small theropods, *Cretaceous Research*, a peer reviewed article, 57, 2015, 350-363  
DOI:10.1016/j.cretres.2015.06.002.

Ikeda T., Ota, H., Matsui, M., New fossil anurans from the Lower Cretaceous Sasayama Group of Hyogo Prefecture, Western Honshu, Japan, *Cretaceous Research*, a peer reviewed article, 61, 2016, 108-123  
DOI: 10.1016/j.cretres.2015.12.024.

[学会発表](計5件)

Ikeda, T., Saegusa, H. and Handa, K., The Vertebrate fossil assemblages from the Lower Cretaceous Sasayama Group, Hyogo, Prefecture, Western Honshu, Japan, *Mid-Mesozoic, The Age of Dinosaur in Transition*, Fruta, Colorado, USA, 2014.

池田忠広, 日本の爬虫両生類相の成立ち ~化石研究の現状と課題~, 日本古生物学会第164回例会シンポジウム「日本の陸水生物相の起源を探る」, 豊橋市自然史博物館, 愛知県, 2015.

Tanaka, K., Zelenitsky, S., Saegusa, H., Ikeda, T., Debuhr, C. L., Therrien, F., A diverse fossil eggshell assemblage from the Lower Cretaceous Sasayama Group in the Hyogo Prefecture of Japan reveals the presence of previously unknown small theropods. 75th Annual Meeting, Society of Vertebrate Paleontology, Hyatt Regency Dallas, USA, 2015.

Ikeda, T., Ota, H., Saegusa, H., and Handa, K. Fossil Anurans and Lizards Found from the Lower Cretaceous Sasayama Group of Hyogo Prefecture, Western Honshu, Japan. The 2nd International symposium on Asian Dinosaurs in Thailand, Bangkok, Thailand, 2015.

池田忠広・太田英利・松井正文・三枝春生・半田久美子, 兵庫県の下部白亜系篠山層群から発見されたカエル類化石について. 日本爬虫両棲類学会54回年会, 東邦

大学, 千葉県, 2015.

[その他]

ホームページ等

<http://www.hitohaku.jp/research/h-research/kaseki-20150204news.html>

<http://www.hitohaku.jp/research/h-research/kaseki-20160203.html>

アウトリーチ活動

兵庫県立人と自然の博物館, 一般セミナー「恐竜時代のトカゲ」, 「恐竜時代のカエル」等下記 URL を参照

<http://www.hitohaku.jp/researchers/iked.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

池田 忠広 (IKEDA, Tadahiro)

兵庫県立人と自然の博物館 研究員

研究者番号: 50508455