瑞浪市化石博物館研究報告 第 50 巻, 第 3 号, 75–80, 3 figs. Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, vol. 50, no. 3, 75–80, 3 figs. ©2024, Mizunami Fossil Museum Manuscript accepted on January 15, 2024; published on March 29, 2024.

パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本と共産した板鰓類化石

髙桒祐司*

*群馬県立自然史博物館 〒370-2345 群馬県富岡市上黒岩 1674-1

Elasmobranch fossils accompanied with the "Paleoparadoxiid Mizunami-Kamado specimen" from Mizunami City, central Japan

Yuji Takakuwa *

*Gunma Museum of Natural History 1674-1 Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan < takakuwa@gmnh.pref.gunma.jp >

Abstract

Total 124 elasmobranch teeth were co-occurred with "Paleoparadoxiid Mizunami-Kamado specimen". Ninety-seven specimens were identified with *Galeocerdo aduncus*, and other teeth were also identified with genera *Carcharhinus* and *Squatina*, except for one batoid tooth. Many bite marks were recognized on the left femur, middle phalanx of left hindlimb and left 14th to 15th ribs. The present paleoparadoxiid seemed to be preyed upon those sharks.

Key words: Miocene, Paleoparadoxiidae, shark teeth, Galeocerdo, Carcharhinus, Squatina, bite mark

1. はじめに

本稿では、瑞浪市釜戸町の土岐川河床で2022 年6月に発見・発掘されたパレオパラドキシア瑞浪 釜戸標本(以下瑞浪釜戸標本と記述する)と共産し た化石のうち、板鰓類の分類と産状について2023 年12月までの研究結果を第一報として報告する. なお、化石産地の位置、地質ならびに瑞浪釜戸標 本の産状に関しては、本報告書に掲載された安藤 (2024)や北川(2024)を参照していただきたい.

2. 方法

瑞浪釜戸標本の骨格化石と共産した板鰓類化 石は全て歯で, 楯鱗や背棘は確認されていない. 歯化石は, 全て瑞浪釜戸標本の骨格化石の母岩 ブロックからの剖出作業とその後の残渣の水洗で

確認されたものである.これまでに確認された歯化 石は 124 点で, うち 110 点については産出位置が 判明している(北川, 2024 の Figs. 3, 4). その多く は,骨格周辺から産出し(Fig.1),一部は骨格化石 に付着した状態で保存されている(Fig. 1B). また, エイ類のものとみられる歯1点が残渣の水洗により 産出したが,保存不良で分類を行わなかったため 本論では産出の報告のみに留める. 今回は 124 点 のうち、母岩ブロックから取り外された 120 点を観察 した. なお, 当初観察した標本には発見された順 番で No. 1~No. 124 までの仮番号を付与したが, 後述するように Galeocerdo 属のものには MFM 16502 を, Carcharhinus 属のものには MFM 16503 を, Squatina 属のものには MFM 16504 を付与し, 同一属内のものには枝番を付与し、その一部をFig. 2 に図示する. なお, 北川(2024)の Fig. 3 の産状 図に掲載されている番号はこの仮番号と対応する. また, 歯化石の他に, 瑞浪釜戸標本の一部の骨化

石の骨表面に残された並行な線状痕について(Fig. 3), 画像による観察結果をもとに検討した.

3. 結果

3.1 歯化石の同定

120 点の歯化石を観察した結果, 3 属の板鰓類が 確認された.最も多かったのはイタチザメ属 *Galeocerdo*で97点(MFM 16502-1–MFM 16502-97),次いでメジロザメ属 *Carcharhinus*が21点 (MFM 16503-1–MFM 16503-21),カスザメ属 *Squatina* は2点(MFM 16504-1, MFM 16504-2)であった.同 定にあたっては, Bass et al.(1973, 1975),糸魚川ほか (1985), Kent(1994), Voigt and Weber(2011), Cappetta(2012), Rathbone(2012), Türtscher et al.(2022) 等を参照した.



Fig. 1. パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本に伴って産出した板鰓類化石の産状. A, 左後肢第4基節骨周辺から産出した板鰓類化石の産状. B, 第1 尾椎関節面に付随した Galeocerdo aduncus.

イタチザメ属化石の歯冠は三角形を呈し,主咬頭 の遠心側に切痕が発達し,この切痕の遠心側に複 数の遠心副咬頭を備えた遠心踵が発達する(Figs. 2A-2H).主咬頭の近・遠心側には鋸歯が存在する. 歯根は二股に分岐し,「へ」の字型を呈し,ほとんど の歯では頬舌方向の厚さに比べて近遠心方向の幅 が顕著に大きい.

なお, MFM 16502-67 (No. 83), MFM 16502-68 (No. 84), MFM 16502-83 (No. 101), MFM 16502-84(No. 102)は、イタチザメ属の前歯の形態に似る が,全て小型で近心端と遠心端の幅はいずれも1 cm に満たない.また、歯根の唇舌方向に厚みがあ る. MFM 16502-67と MFM 16502-68 の形態は共に 歯根に対する主咬頭がなす角度が大きく, イタチザ メ属の前歯に似る. 主咬頭の近心縁はわずかに波 打ち, 鋸歯の無い切縁が発達するが, 遠心縁には 細かい鋸歯がある. その遠心側に切痕があり, さら にその遠心側に大きな遠心副咬頭が並ぶ(Figs. 2E, 2F). MFM 16502-83 は, MFM 16502-84 より全体の 大きさがわずかに大きいが, 主咬頭の頂部を欠き, 保存が悪い(Fig. 2G). ただし, MFM 16502-83 と同 様に主咬頭の近心縁と遠心副咬頭の鋸歯の大きさ が異なる. MFM 16502-84 は, 主咬頭の近心縁が緩 やかに湾曲し, 鋸歯が存在するが, 遠心縁に鋸歯 は無い. 切痕は弱く, その遠心側にやや大きな遠心 副咬頭が並ぶ(Fig. 2H).

今回, 瑞浪釜戸標本化石と共産したイタチザメ属 化石は,前歯や近心側歯の主咬頭が中程度の大き さであることや顕著な切痕があること、ならびにその 産出層の年代から判断して Galeocerdo aduncus Agassiz に同定される. なお, 現生イタチザメ G. cuvier の歯は、一般的なメジロザメ類と同じく歯列全体 で見ると遠心に向かって歯の大きさが小さくなるとと もに、歯冠の主咬頭の傾きも小さくなり、歯冠が寝る. 検討した標本中には,こうした遠心側に位置する歯 冠が寝ている側歯の歯も複数確認された. その一 方で, 接合歯以外の歯種に関しては, 現生イタチザ メの場合,上・下顎の同位置の歯では上下顎での 歯の形態的差異がほとんど見られず,同属の絶滅 種 G. aduncus でも同様だった可能性が高いと考え られる.したがって、大部分の歯の歯種同定につい ては詳細な比較検討が必要である.

メジロザメ属化石については、上顎歯と判断でき る標本(MFM 16503-1, MFM 16503-3, MFM 16503-5, MFM 16503-7, MFM 16503-10, MFM 16503-13, MFM 16503-15, MFM 16503-16, MFM 16503-18, MFM 16503-19, MFM 16503-21)について形態を比 較したところ、糸魚川ほか(1985)においてメジロザメ 属の未定種 *Carcharhinus* sp. 1 とされたものと類似 する標本が複数確認された(Fig. 2I). この種類は, 現生メジロザメ属の中でも C. albimarginatus, C. plumbeus, C. falciformis に類似することが指摘され ている(古見ほか, 2014). ただし, MFM 16503-7 (No. 46)だけはそれらと異なり,現生種の Carcharhinus leucas に似ることから本論では Carcharhinus cf. leucas と同定する(Fig. 2J). なお,下顎歯に ついては,歯種同定ならびに種間の歯の形態の類 似性から種までの同定が困難であるため, Carcharhinus spp. に留める(Fig. 2K).

カスザメ属化石 2 点のうち, MFM 16504-1 (No. 108) はほぼ完全で(Fig. 2L), MFM 16504-2 (No. 122)は 主咬頭の先端と歯根の一部を欠く. 三角形ないしは 三日月形の比較的平坦な歯根を有し, 歯冠はその唇 側に沿って発達している. 歯冠を唇側から見ると, 切 縁を伴う主咬頭が歯根から上に延び, 近・遠心側方 向に延びたエナメロイドが歯根の唇側縁を覆う. また, 歯根側にもエナメロイドが伸び, エプロンを形成して いる. こうした形態的特徴から, 2 点はカスザメ属 Squatina に同定されるが, 遊離した単独の歯化石の 分類は困難であることから, カスザメ属の未定種 Squatina sp. に留める. 2 点の大きさと歯根の形態差 は, 歯列の位置に関係しているかもしれない.

3.2 骨表面に残された線状痕

骨格化石の剖出作業の段階で, 左大腿骨, 左後肢 第二中節骨, 左第 14 肋骨, 左第 15 肋骨, の骨表面 に明瞭な線状痕が確認された(Fig. 3). 他にも明瞭, 不明瞭に関わらず線状痕が確認された骨があるが, 本論ではこれらのうち 4 点(左大腿骨, 左後肢第二中 節骨, 左第 14 肋骨, 左第 15 肋骨)について検討す る. 左大腿骨には後面の転子間稜の一部に, この稜 の伸びる方向に対してほぼ直行する短い線状痕が 10 本ほどあり, それぞれの線状痕の伸びる方向はほ ぼ並行であった(Fig. 3A). 左後肢第二中節骨には, 前端付近に他の骨の線条痕に比べると明瞭かつ比 較的太く深い線状痕(Fig. 3B の矢印)と 10 本ほどの 直行する短い線条痕が確認された(Fig. 3B). これら の線条痕の伸びる方向はほぼ平行であった.

左第 14 肋骨では内側面の中ほどに比較的長め の線状痕が多数確認された(Fig. 3C).これらの線 状痕は骨体の長軸と斜交して伸び,線状痕同士は ほぼ並行であり,溝は浅い.左第 15 肋骨でも骨体 の中ほどから遠位端の内側面に複数の線状痕が確 認される(Fig. 3D).骨体の中ほどでは,線状痕がほ ぼ並行に数本認められる.一方,遠位端付近では 複数方向に延びる線状痕が斜交している(Fig. 3D).



Fig. 2. 産出した板鰓類化石の一部. A-H, Galeocerdo aduncus Agassiz. A, MFM 16502-37 (No. 41). B, MFM 16502-50 (No. 61); C, MFM 16502-20 (No. 23); D, MFM 16502-39 (No. 45); E, MFM 16502-67 (No. 83), 下顎(?)接合歯; F, MFM 16502-68 (No. 84), 下顎(?)接合歯; G, MFM 16502-83 (No. 101); 上顎接合歯. H, MFM 16502-84 (No. 102), 上顎接合歯. I, Carcharhinus cf. leucas, MFM 16503-7 (No. 46), 上顎歯. J, Carcharhinus sp., 上顎歯. K, Carcharhinus sp., MFM 16503-9, 下顎歯. L, Squatina sp., MFM 16504-1 (No. 108). カッコ内の番号は北川(2024)の Fig. 3 に対応する. 歯種の判明した標本については, 上顎, 下顎の向きに図示した. 歯種不明な標本は歯根を下にして図示した. スケールは, 1 cm を示す.



Fig. 3. A, 左大腿骨につけられた咬合痕. B, 左後肢第二中節骨につけられた咬合痕. C, 左第 14 肋骨と内面につけられた咬合痕の拡大. D, 左第 15 肋骨と内面につけられた咬合痕の 拡大. 表記の無いスケールは, 1 cm を示す.

4. 考察

検討した 120 点のうち, イタチザメ属は絶滅種 Galeocerdo aduncus に, メジロザメ属の上顎歯は Carcharhinus cf. leucas と糸魚川ほか(1985)の Carcharhinus sp. 1 に, 下顎歯は Carcharhinus spp.に, そしてカスザメ属は Squatina sp.に同定さ れる. これらのうち, イタチザメ属については前述 のように歯種同定が困難であるものの, 検討した *G. aduncus* 歯化石 97 点のうち 4 点 (MFM 16502-67, MFM 16502-68, MFM 16502-83, MFM 16502-84)については, その形態的特徴から接合歯であ る可能性が高い. 接合歯は現生イタチザメでは成 長段階によって形態が変化することが知られ (Türtscher et al., 2022), またその有無についても 個体差がある.

MFM 16502-68 の方が MFM 16502-67 よりもわず かに大きいが, MFM 16502-67 の主咬頭の先端が 尖っているのに対し(Fig. 2E), MFM 16502-68 では 丸みを帯びており(Fig. 2F), かなり使用していた可 能性が示唆される. これら 2 点については, 現生標 本との比較が不十分であるが, 下顎接合歯の可能 性がある. そして, MFM 16502-67 と MFM 16502-68 の 2 点は同一部位の歯と考えられることから, 標本 中には少なくとも 2 個体分の *G. aduncus* の歯化石 が存在している可能性が高い. 一方, MFM 16508-83 と MFM 16502-84 は, 現生イタチザメの上顎接合 歯 (Rathbone, 2012) に似ており, これらは上顎接合 歯である可能性が高い.

メジロザメ属については, C. cf. leucas と C. sp. 1 の 少なくとも各 1 個体が,カスザメ属については S. sp. の少なくとも 1 個体が瑞浪釜戸標本の遺骸に関与し ていたと考えられ,後述する咬合痕や現生のイタチ ザメ属の生態から(仲谷,2016), G. aduncus 2 個体は 瑞浪釜戸標本の死肉を捕食した可能性がある.

北川(2024)の Fig. 3 と Fig. 4 には,パレオパラド キシア瑞浪釜戸標本の産状図に主な歯化石の産出 位置が示されている.板鰓類の歯化石は,前半身 では骨の配列が乱れている体の右側に集中してお り,咬合痕の分布や左後肢の産状から左後肢の一 部や左下腹部,体の右側が海中にむき出しになっ ていた可能性がある.

左大腿骨, 左後肢第二中節骨および左第 15 肋 骨に認められた細い線状痕は, 複数の線状痕がほ ぼ並行に配列していることから, 板鰓類によってつ けられた咬合痕である可能性が高い. これらの生痕 化石は *Linichnus bromleyi* とされる生痕種 (Muniz et al., 2020; Godfrey and Lowry, 2021)に同定される. 第 14 肋骨のものは検討したが, 他の咬合痕に比べ 溝が浅く滑らかであるという違いが見られる. 筆者の 知る限り, このような生痕化石は報告がないため, 咬 合痕かどうかも含め今後の詳細な検討が必要であ る. また, 板鰓類の捕食にも関わらず, 骨格各部位 の大きな乱れは少ない. もし, 生息時または海中に 体が露出していた時に板鰓類に捕食された場合は Shimada et al. (2010)のように骨格の各部位が破損 し, 本来の位置から大きく移動しているはずである.

したがって、瑞浪釜戸標本は死後海底に漂着し、埋 積する過程で板鰓類によって捕食され、北川(2024) が示すように捕食により左後肢の各骨は本来の位 置から移動・散在した可能性がある.また、瑞浪釜 戸標本のように、大型脊椎動物が複数種の板鰓類 によって捕食された例は珍しいと思われる.本デー タは今後,パレオパラドキシアに対する板鰓類の捕 食などの研究に寄与できると考えられる.

5. 謝辞

瑞浪市化石博物館友の会の小林伸明氏には, 残渣から板鰓類化石を抽出していただいた.本稿を 執筆するにあたり,横浜国立大学名誉教授,群馬 県立自然史博物館名誉館長の長谷川善和博士に は査読を通じて有益なコメントをいただいた. 以上の方々に厚くお礼申し上げます.

以上の力々に厚くわれ甲し上りまり

6. 引用文献

- 安藤佑介・楓 達也・合田隆久・水野利之. 2024. パレ オパラドキシア瑞浪釜戸標本の発見・発掘・剖出の 記録. 瑞浪市化石博物館研究報告 50(3): 1–12. DOI: 10.50897/bmfm.50.3_1
- Bass, A. J., J. D. D'Aubrey, and N. Kistnasamy. 1973. Sharks of the east coast of southern Africa. I. The genus *Carcharhinus* (Carcharhinidae). Oceanographic Research Institute Investigational Report (33): 168 pp.
- Bass, A. J., J. D. D'Aubrey, and N. Kistnasamy. 1975. Sharks of the east coast of southern Africa. III. The families Carcharhinidae (excluding *Mustelus* and *Carcharhinus*) and Sphyrnidae. Oceanographic Research Institute Investigational Report (38): 100 pp.
- Cappetta, H. 2012. Handbook of Paleoichthyology Vol. 3E Chondrichthyes Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. Munchen. 512 pp.
- 古見 浩・半田直人・溝口愛美・伊藤 剛・佐藤友 哉・吉野恒平・阿部洋祐・村澤早苗・竹之内 耕. 2014. 富山県八尾地域の上部中新統音川層から 産出した板鰓類化石. 糸魚川市博物館研究報告 3:33-42.
- Godfrey, S. J., and A. J. Lowry. 2021. The ichnospecies *Linichnus bromleyi* on a Miocene baleenwhale radius preserving multiple shark bite-shake traces suggests scavenging. Carnets Geol., Madrid 21(17): 391–398.
- 糸魚川淳二・西本博行・柄沢宏明・奥村好次. 1985.
 瑞浪層群の化石 3. サメ・エイ類(板鰓類). 瑞浪
 市化石博物館専報 3: 1–89, 38 pls.
- Kent, B. W. 1994. Fossil sharks of the Chesapeake Bay Region. Egan Rees & Boyer, Inc. Maryland. 146 pp.

北川博道. 2024. パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本 の産状と骨格. 瑞浪市化石博物館研究報告 50(3): 29-42.

DOI: 10.50897/bmfm.50.3_29

Muniz, F., Z. Belaustegui, A. Toscano, S. Ramirez-Cruzado, and J. A. Gamez Vintaned. 2020. New ichnospecies of *Linichnus* Jacobsen & Bromley, 2009. Ichnos 27: 344–351.

DOI: 10.1080/10420940.2020.1744585

- 仲谷一宏. 2016. サメー海の王者たち一改訂版. ブッ クマン社. 東京. 248 p.
- Rathbone, J. T. 2012. Pictorial Guide to Shark Teeth: Comparative Study Guide of Extant Shark Teeth. DomoAji Publications. Florida. 161 p.

Shimada, K., T. Tsuihiji, T. Sato, and Y. Hasegawa. 2010. A remarkable case of a shark-bitten elasmosaurid plesiosaur. Journal of Vertebrate Paleontology 30(2): 592– 597.

DOI: 10.1080/02724631003621920

- Türtscher J., R. L. Jambura, F. A. López-Romero, R. Kindlimann, K. Sato, T. Tomita, and J. Kriwet. 2022. Heterodonty and ontogenetic shift dynamics in the dentition of the tiger shark *Galeocerdo cuvier* (Chondrichthyes, Galeocerdidae). Journal of Anatomy 241: 372–392. DOI: 10.1111/joa.13668
- Voigt, M., and D. Weber. 2011. Field Guide for Sharks of the Genus *Carcharhinus*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. Munchen. 151 pp.