

原著論文

群馬県の中新統安中層群原市層より *Joumocetus shimizui* の
新たな標本の産出

木村敏之・長谷川善和

群馬県立自然史博物館：〒370-2345 群馬県富岡市上黒岩1674-1
(kimura@gmnh.pref.gunma.jp; hasegawa@gmnh.pref.gunma.jp)

要旨：安中層群原市層よりヒゲクジラ類が発見された。本標本は不完全な頭蓋からなり、左右の耳周骨及び左鼓室胞が保存されている。本標本は頭頂部において頭頂骨が広く露出している。上後頭骨は幅広い三角形で、その前端は鋭角的である。耳周骨の前突起は短く、左右に圧縮されて薄い。また、破損のため不明瞭だが鼻骨の大部分は眼窩前縁よりも前方の位置にとどまるとともに、鼻骨は三角形の外形であったと考えられる。これらの形態的特徴から本標本を *Joumocetus shimizui* として報告する。本標本は北村凝灰岩層 (11.79 ± 0.08 Ma [biotite]) よりやや上位、馬場凝灰岩層 (11.26 ± 0.09 Ma [biotite]/ 11.29 ± 0.12 Ma [sanidine]) よりやや下位の層準より産出した。本標本は不完全な頭蓋からなるものの *J. shimizui* の模式標本では欠損していた部位が保存されており、*J. shimizui* のより詳細な形態についての情報を得ることができる。

キーワード：ヒゲクジラ類、ケトテリウム科、*Joumocetus shimizui*、中新世、安中層群原市層、群馬県

New specimen of *Joumocetus shimizui* from the Miocene Haraichi Formation,
Annaka Group, Gunma Prefecture, Japan

KIMURA Toshiyuki and HASEGAWA Yoshikazu

Gunma Museum of Natural History: 1674-1 Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan

Abstract: A new mysticete fossil was recovered from the Haraichi Formation, Annaka Group, Gunma Prefecture, Japan. The specimen includes incomplete cranium with periotics and tympanic bulla. The specimen represents the following morphological characters and here we describe the specimen as *Joumocetus shimizui*: parietals are widely exposed at vertex, supraoccipital shield is triangular in outline with a pointed apex, anterior process of the periotic is short and compressed transversely, and, although it is unclear due to breakage, nasal is possibly located in part anterior to the level of the preorbital angle of the supraorbital process of the frontal. The horizon from which the specimen was found is stratigraphically between the Kitamura and Baba tuffs. In previous study, the geological ages of the Kitamura and the Baba tuffs was dated as 11.79 ± 0.08 Ma (biotite) and 11.26 ± 0.09 Ma (biotite)/ 11.29 ± 0.12 Ma (sanidine) respectively. This new specimen elucidates the morphology of *J. shimizui* which was not preserved in the holotype specimen of the species.

Key words: Mysticeti, Cetotheriidae, *Joumocetus shimizui*, Miocene, Haraichi Formation, Annaka Group, Gunma Prefecture, Japan

はじめに

群馬県西部に分布する中新統富岡層群・安中層群からは多くのクジラ類化石の産出が知られており(木村ほか, 2003など)、ヒゲクジラ類に注目すると安中層群原市層からは初期の狭義のケトテリウム類である *Joumocetus shimizui* が産出している(Kimura and Hasegawa, 2010)。今回報告する標本は *J. shimizui* 模式標本(GMNH-PV-2401)と同じ安中層群原市層より産出した *J. shimizui* と同一種であると考えられる化石である。今回の標本は不完全な頭蓋か

らなるが、*J. shimizui* 模式標本では破損により観察できなかった頭蓋の部位が保存されており、今回の標本によって *J. shimizui* の形態的特徴がより詳細に明らかとなる点で意義深いと考えられる。本論文ではこの標本について記載し *J. shimizui* の形態的特徴をより明確にするとともに、クジラ類の進化を考えるうえでの基礎情報の蓄積に貢献することを目的とする。なお、本論文ではケトテリウム科・狭義のケトテリウム科とは Fordyce and Marx (2013) によって定義された分類群を示す。また例えば Miller (1923) や Barnes et al. (1985)、Fordyce and Barnes (1994) などで“ケトテリウ

ム科”として扱われていた広義のケトテリウム科とされるヒゲクジラ類から狭義のケトテリウム科を除いたヒゲクジラ類を示す名称として、Kimura and Ozawa (2002) がこれらのクジラ類が単系統群を形成しない可能性を考慮して便宜的に用いた *Isanacetus*-group を用いる。

収蔵機関の略号は以下のとおりである：GMNH, 群馬県立自然史博物館。3DスキャンはArtec Spider (Artec Group, Luxembourg) を用いて標準的なスキャンプロトコル(グローバル位置合わせ, 外れ値除去, シャープメッシュ化)により実施した。スキャンデータはArtecStudio 12により処理したのち、GeomagicSculpt v2019.0.61にエクスポートした。

標本の記載

Cetacea Brisson, 1762

Neoceti Fordyce and Muizon, 2001

Mysticeti Gray, 1864

Cetotheriidae Brandt, 1872 *sensu* Fordyce and Marx, 2013

Joumocetus Kimura and Hasegawa, 2010

Joumocetus shimizui Kimura and Hasegawa, 2010

図2-5

標本：GMNH-PV-3456, 本標本は頭蓋の一部からなり, 左右の耳周骨及び左鼓室胞を含む。

産出地：群馬県安中市原市の碓氷川左岸(北緯36度18分50秒, 東経138度52分11秒(図1))。

産出層及び年代：安中層群原市層。本標本は北村凝灰岩層のやや上位, 馬場凝灰岩層のやや下位にあたる層準より産出した(高橋・林, 2004)。Odin et al. (1995) は両凝灰岩層の⁴⁰Ar-³⁹Ar年代を測定し, 北村凝灰岩層を 11.79 ± 0.08 Ma(黒雲母), 馬場凝灰岩層を 11.26 ± 0.09 Ma(黒雲母), 11.29 ± 0.12 Ma(サニディン)としている。

発見者：中島 一

備考：本標本は頭頂部において頭頂骨が広く露出している。上後頭骨は幅広い三角形で, その前端は鋭角的である。耳周骨の前突起は短く, 左右に圧縮されて薄い。また, 破損のため不明瞭だが鼻骨の大部分は眼窩前縁よりも前方の位置にとどまると考えられる。これらの特徴はいずれも *J. shimizui* と共通する形質である。また, 本標本では後述の個体変異と推定される形態を除き *J. shimizui* と顕著に異なる形態は見られない。これらから本標本は *J. shimizui* と判断される。

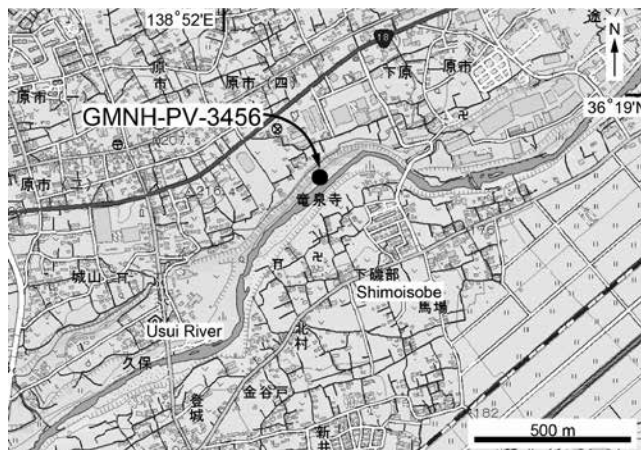


図1. GMNH-PV-3456, 産出地点位置図。国土地理院2.5 万分の1地形図「松井田」及び「富岡」を使用。

本標本は頭蓋の一部が保存されており, 吻部の大部分を欠損する。本標本は左の上顎骨(maxilla), 前頭骨(frontal), 頭頂骨(parietal), 鱗状骨(squamosal), 後頭骨(occipital)の一部からなる断片(図2)及び右鱗状骨の一部の断片(図3)からなる。この2つの断片はおおむね本来の相対的な位置関係で発見されたものの, 摩耗による欠損のため断片同士が直接接する部分は保存されていない。耳周骨(periotic)は左右ともに本来の位置に保存されている。また, 左鼓室胞(tympanic bulla)が左頭頂骨内面に密着して保存されている。頭蓋の保存前後長(上顎骨保存前端から鱗状骨窩後端までの直線長)は407 mm, 頬骨突起の位置における本来の頭蓋幅は484 mmと推定される(左半部の計測値を2倍して推定)。頭蓋全体はやや背腹方向の圧縮による変形が見られる。また, 頭蓋の腹面や頭頂部周辺などの背面では骨表面が著しく摩耗しており, 詳細な形態を観察することは困難である。

上顎骨は基部付近の一部が保存されるが, 骨表面は著しく摩耗しており, 形態は不明瞭である。頭頂部周辺には前後方向に伸びる溝状の構造が見られるが, これは前頭骨背面上に上顎骨が接する部分であると推定される。したがって, この構造から上顎骨の上行突起(ascending process of maxilla)は少なくとも前頭骨の眼窩前縁より後方の位置まで後退していたと推定される(図2)。ただし, 破損のため実際の後端がどこまで後退していたのかは不明瞭である。保存される骨表面からは中央吻部要素の強い後退を示唆する形質は見られないとともに, 前述の前頭骨上に保存される溝状の構造の位置から推定すると, 少なくとも鼻骨の大部分は眼窩前縁よりも前方に位置すると考えられる。また, 上顎骨背面には前外方―後内方の筋状の構造が確認でき, これは上顎骨が前上顎骨あるいは鼻骨と接する面を示す可能性が考えられる。仮にそうであるとする, 吻基部では

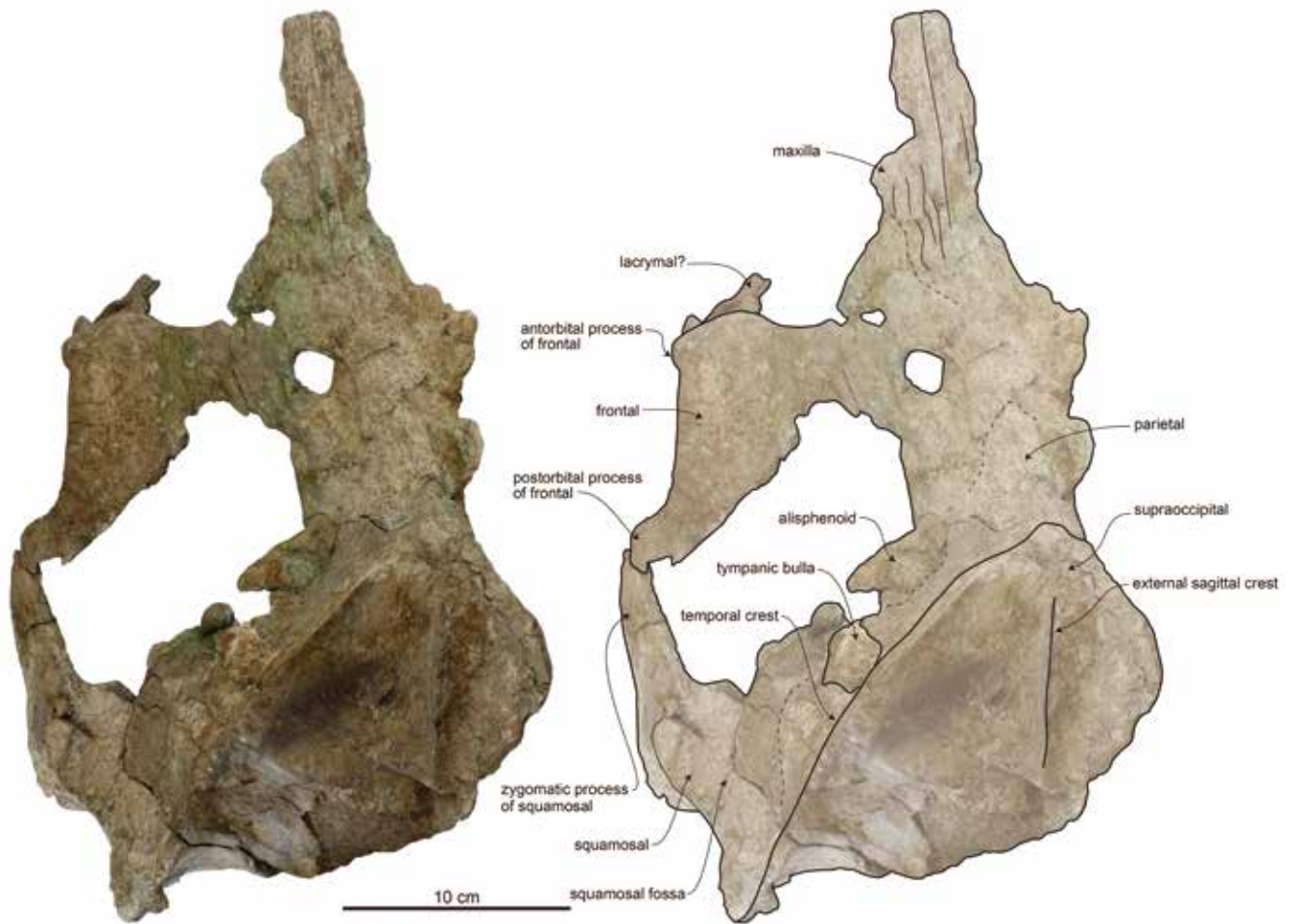


図2. GMNH-PV-3456, 頭蓋, 背面観. スケールは10 cm. 破線は不明瞭な縫合の位置を示す. 頭蓋は背腹方向の圧縮変形を受けているため上後頭骨を基準とした背面観を示す.

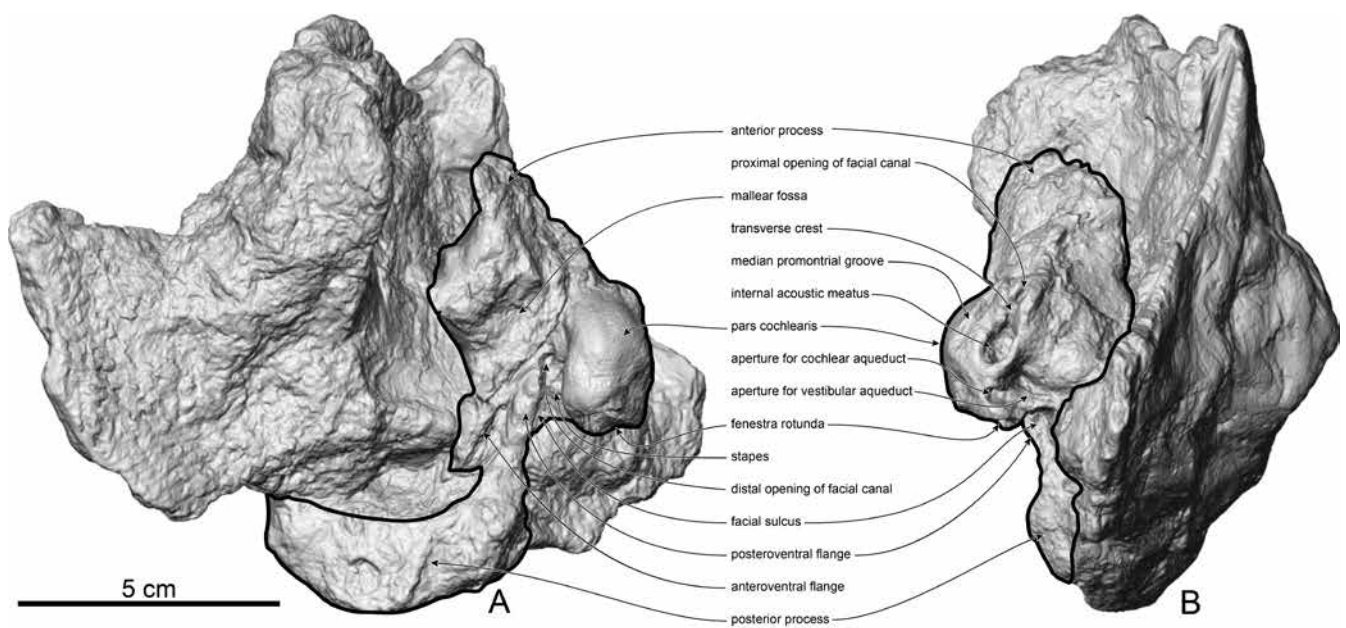


図3. GMNH-PV-3456, 右耳周骨, 3Dスキャン画像. A, 腹面観, B, 背面観. スケールは5 cm.

中央吻部要素は後方に向かって幅が狭くなり、鼻骨は三角形の外形であったことが推定される。

前頭骨は眼窩縁付近が良好に保存されている。背腹方向の圧縮による変形のため不明瞭だが、頭頂部から眼窩縁にかけての前頭骨背面は顕著な傾斜の変化は見られない。前眼窩突起 (antorbital process of frontal) 及び後眼窩突起 (postorbital process of frontal) は外方に突出し、そのため背面観で眼窩は顕著に内方に凹む (図4)。眼窩前後長は87 mmである。後眼窩突起の後端は鱗状骨の頬骨突起前端に近接する。前眼窩突起が厚い一方で後眼窩突起は薄い。ただし、これは摩耗の影響である可能性も否定できない。前頭骨の前方には涙骨 (lacrimal) あるいは上顎骨の一部と考えられる骨断片が保存されているが、破損により十分に検討出来ない。

頭頂骨は *J. shimizui* 模式標本 (GMNH-PV-2401) と同様に頭頂部において上後頭骨 (supraoccipital) と前頭骨の間に広く露出すると考えられるが、骨表面の破損のために頭頂前頭骨縫合 (frontoparietal suture) の位置は不明瞭である。頭頂骨の腹方には翼蝶形骨 (alisphenoid) が位置し、側頭面に露出する。

上後頭骨の前端は鱗状骨の頬骨突起前端付近の位置に達する。上後頭骨の前端は鋭角的であり、上後頭骨は背面観で三角形であったと推定される。本標本では模式標本 (GMNH-PV-2401) に比較して側頭稜 (temporal crest, Bisconti, 2007a,b,2010; lambdoidal crest, Deméré et al., 2005) が強く発達し、背面観で側頭稜は側頭窩にやや張り出す。模式標本 (GMNH-PV-2401) と本標本との間にみられるこのような形態的な違いは現生ヒゲクジラ類の同一種内での変異でも観察される (Kimura et al., 2018)。上後頭骨背面の中央部には外矢状稜 (external sagittal crest) が顕著に発達する。鱗状骨の頬骨突起は前外方を向く。鱗状骨窩 (squamosal fossa) は幅狭く、あまり後方には伸びない。

耳周骨は左右ともに保存されており、頭蓋より分離していない (図3, 図5)。右耳周骨においてより詳細な形態が観察可能であるため、以下は特に記さない限り右耳周骨に基づいて記載をする。前突起 (anterior process) は短く、前後長は31 mmである。前突起は内外方向に圧縮されて非常に薄い。ツチ骨窩 (malleolar fossa) は浅く、周囲との境界は不明瞭である。蝸牛殻の前後長は27 mmである。蝸牛殻は腹面観で内方への膨らみは強くない。岬角溝 (median promontrial groove) は発達する。Kimura and Hasegawa (2010) では *J. shimizui* 模式標本 (GMNH-PV-2401) において岬角溝が確認されなかった。しかし、GMNH-PV-2401では耳周骨は破損しているため本標本で観察される岬角溝の位置を

観察することが困難である。したがってここでKimura and Hasegawa (2010) での岬角溝についての記載を訂正する。前庭窓 (fenestra ovalis) にはアブミ骨 (stapes) が関節して保存され、その外方には顔面神経管外口 (distal opening of facial canal) が位置する。蝸牛後面には正円窓 (fenestra rotunda) が大きく開口する。尾側突起 (caudal tympanic process) の発達是不明瞭である。蝸牛背面では内耳道 (internal acoustic meatus *sensu* Mead and Fordyce, 2009; ただし、顔面神経管内口 [proximal opening of facial canal] を含まない) が大きく開口し、その前方には前後に細長く顔面神経管内口が開口する。両者の間は横稜 (transverse crest) が発達する。内耳道の後方には前庭水管外口 (aperture for vestibular aqueduct) 及び蝸牛小管外口 (aperture for cochlear aqueduct) が開口する。前庭水管外口は蝸牛小管外口に比較して顕著に大きく、その周囲は強く凹む。内耳道の外縁の部分は高まりを形成し、それよりも外方の部分は僅かな起伏はあるが概ね平坦な面をなす。後突起 (posterior process) 基部にはanteroventral flange及びposteroventral flangeが確認でき、腹面観において後突起上に伸びる顔面神経溝 (facial sulcus) はposteroventral flangeに覆われる。後突起は比較的短く、蝸牛殻の前後軸に対して後外方を向く。後突起の外側端は頭蓋の外面に広く露出する。右耳周骨では後突起の腹側部が摩耗により欠損しているため形態は不明瞭である。一方、左耳周骨では摩耗は見られるものの、右耳周骨の後突起に比較して良好に保存されており、後

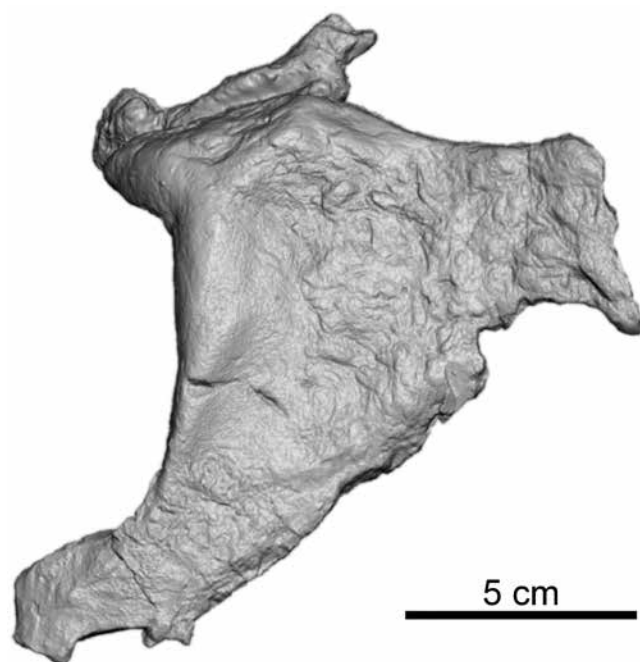


図4. GMNH-PV-3456, 前頭骨の眼窩上突起, 背面観, 3Dスキャン画像。スケールは5 cm。

突起は末端に向かって顕著に太くなることが観察される(図5)。

左鼓室胞は本来の位置より僅かに移動して、頭蓋に密着して保存されている(図2, 図5)。鼓室胞の前後長は80 mmである。S状突起(sigmoid process)における鼓室胞の幅は58 mmであるが、鼓室胞が頭蓋に密着して保存されているため正確な幅を計測することが出来ない。S状突起は鼓室胞の前後軸に対して直交して内方を向く。総苞(involutrum)は前方に向かって徐々に厚さを減じる。総苞稜(involutral ridge)は顕著に発達する。鼓室胞が頭蓋に密着しているため主稜(main ridge)は十分に観察することが出来ないが、主稜の後端は顕著に後方に突出しており鼓室胞の内面観での外形は洋なし状であると推定される。総苞稜と主稜の間は凹面をなす。

議論

本標本は破損を受けた不完全な頭蓋の一部ではあるものの *J. shimizui* の模式標本(GMNH-PV-2401)では欠損等により観察できない部位についての情報を得ることができる。そこで *J. shimizui* の系統的な位置づけを改めて検討するため従来のマトリックスに今回の標本によって明らかとなっ

た形質情報を加えて系統解析を行った。解析にはMarx et al. (2017) をもとにしたTanaka et al. (2018) のマトリックスを用いた。今回の標本の情報を加えることで *J. shimizui* については新たに45の形質についてコーディングを行うことができた。*J. shimizui* の形質コーディングは以下の通りである：

```
1011201011 1201111310 0?0101---- -----?10
010?201200 000??00100 010000-020 000100-011
?1211?0-01 100??00100 10000?0?00 010101????
?????????? ?????????? ???0100100 1002100012
0200040001 1001010001 11?0010120 ?1?110?11
1101?0???0 10?-1?1?30 0????????? ???????011
00?1?????? ?????????? ?????????? ??
```

系統解析はTanaka et al. (2018) と同様にTNT1.5 (Goloboff and Catalano, 2016) を用い、Traditional searchにおいて1000回の試行によって最節約系統樹をもとめた。その結果、310の最節約系統樹が得られた。図6に得られた最節約系統樹の多数決合意樹(50% majority-rule consensus tree)を示す。

J. shimizui はMarx et al. (2017) 及びTanaka et al. (2018) の結果と同様に祖先的な狭義のケトテリウム類であることが示唆された。またこの結果はKimura and Hasegawa (2010) ととも一致する。今回の解析において狭義のケトテリウム科か

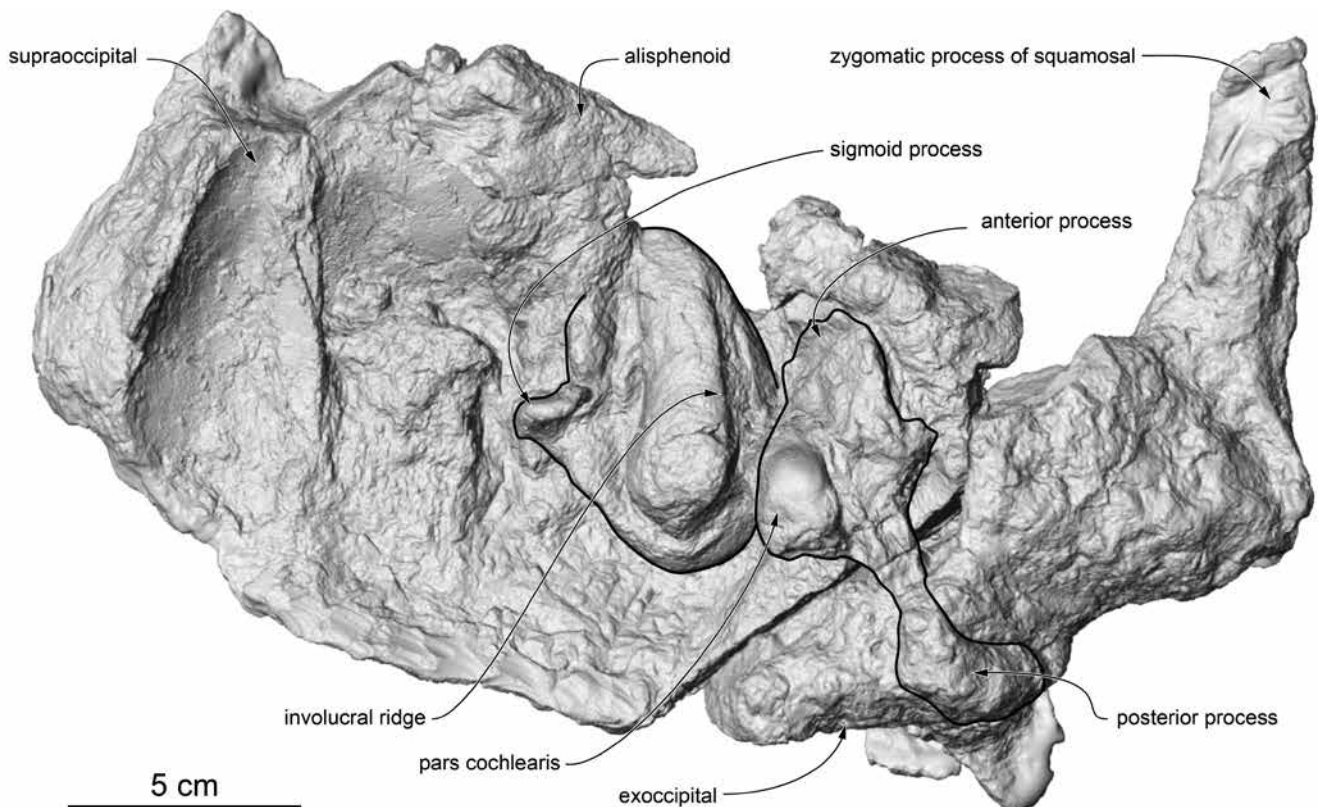


図5. GMNH-PV-3456, 頭蓋(左耳周骨及び鼓室胞が保存される), 腹面観, 3Dスキャン画像。スケールは5 cm。



図6. 系統解析によって得られた最節約系統樹の多数決合意樹 (50% majority-rule consensus tree). Tree length = 1269, CI = 0.284, RI = 0.738. ノードに付記されている数字は最節約系統樹でそのノードが支持される割合を示す。ただし100%の場合は数字を記していない。

らなるクレードは以下の形質により支持される：頭頂骨の前外側部が前頭骨の眼窩上突起上に至る (chr.88)，後面観で鱗状骨の関節後突起の外形は放物線状である (chr.120)，耳周骨及び鼓室胞の後突起腹面における顔面神経管溝 (facial sulcus) は少なくとも一部が posteroventral flange に覆われる (chr.182)，鼓室胞のS状突起は前面観で外側に屈曲しない (chr.197)。

Isanacetus-group については、今回の解析でも側系統群であり、ナガスクジラ上科及びケトテリウム科の祖先を含むことが示唆された。ただし、Tanaka et al. (2018) では狭義のケトテリウム科及び *Thinocetus arthritus*+*Diorocetus hiatus* からなるクレードとナガスクジラ類及び *Uranocetus gramensis*+*Pelocetus calvertensis* からなるクレードが姉妹群を形成し、さらにこのクレードは *Isanacetus laticephalus* など一部の *Isanacetus-group* からなるクレードとクラスタすることが示唆されている。しかし、今回の解析ではナガスクジラ類及び *U. gramensis*+*P. calvertensis* からなるクレードは一部の *Isanacetus-group* からなるクレードと姉妹群を形成することが示唆された。これは今回明らかとなった初期のケトテリウム科である *J. shimizui* の情報を加えたことに起因した、推定される形質分布の変化によるものと考えられる。この系統関係は得られたすべての最節約系統樹でみられ、今回の解析では以下の形質によってこのクレードが支持されている：耳周骨のピラミッド状突起 (pyramidal process) は発達しない (chr.153)，鼓室胞の posterior pedicle は鼓室胞後端より明瞭に前方に位置する (chr.213)，前位腰椎の横突起は水平方向に伸びる (chr.245)。

今回の解析でも *Isanacetus-group* は、ナガスクジラ上科およびケトテリウム科の共通祖先を含み、さらにナガスクジラ上科・ケトテリウム科それぞれを生み出した系統の基幹群であることが示唆された。*Isanacetus-group* に含まれるヒゲクジラ類の系統的な位置づけについては、今後の議論が必要であるが本論文の目的を超えることからここでは議論を差し控える。

前述のように本標本の年代は、産出した層準が上位及び下位にあたる凝灰岩層によって明確に規定されており、ケトテリウム科としては最初期の化石記録となる。他の最初期のケトテリウム科としては Marx et al. (2017) がペルーのピスコ層より産出した *Tiucetus rosae* を記載しているが、その年代は不明瞭な点も残され 17.8 - 9.0 Ma (Serravallian or early Tortonian) とされている。いずれにしても、ケトテリウム科の進化を考えるうえで初期のケトテリウム科の情報は重要であり、今回の標本は初期のケトテリウム科である *J. shimizui* の従来知られていなかった形態的情報を得るこ

とができる点で重要である。今後、より詳細な初期のケトテリウム科あるいは *Isanacetus-group* の情報が蓄積されていくことで、ケトテリウム科や現生ヒゲクジラ類 (特にナガスクジラ上科) への進化の実像がより明らかとなっていくであろう。

謝辞

中島一氏にはこれまでも多くの同氏が発見された化石標本を寄贈いただいております。今回報告する標本についても同氏が採集し当館にご寄贈いただいた。大阪市立自然史博物館の田中嘉寛氏には系統解析についてのご助言をいただいた。秀明大学の村上瑞季氏には査読者として有益なご指摘をいただいた。群馬県立自然史博物館の高桑祐司氏には研究を進めるうえで貴重なご助言をいただいた。記してお礼申し上げる。本研究はJSPS科研費18K01110の助成を受けたものである。

引用文献

- Barnes, L. G., Domning, D. P. and Ray, C. E. (1985): Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science*, 1:15-53.
- Bisconti, M. (2007a): Taxonomic revision and phylogenetic relationships of the rorqual-like mysticete from the Pliocene of Mount Pulgnasco, northern Italy (Mammalia, Cetacea, Mysticeti). *Palaeontographia Italica*, 91:85-108.
- Bisconti, M. (2007b): A new basal balaenopterid whale from the Pliocene of northern Italy. *Palaeontology*, 5:1103-1122.
- Bisconti, M. (2010): New description of "*Megaptera*" *hubachi* Dath, 1983 based on the holotype skeleton held in the Museum für Naturkunde, Berlin. *Quaderni del Museo di Storia Naturale di Livorno*, 23:37-68.
- Brandt, J. F. (1872) Über eine neue Classification der Bartenwale (Balaenoidea) mit Berücksichtigung der untergegangenen Gattungen derselben. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Petersbourg*, 17:113-124.
- Brisson, A. D. (1762) Regnum animale in classes IX: distributum, sive Synopsis methocica sistens generalem animalium distributionem in classes IX, & duarum primarum classium, quadrupedum scilicet & cetaceorum, particularem divisionem in ordines, sectiones, genera & species. Lugdum Batarorum, apud. Theodorum Haak, Leiden, Holland, 296 pp.
- Deméré, T. A., Berta, A. and McGowen, M. R. (2005): The taxonomic and evolutionary history of modern balaenopteroid mysticetes. *Journal of Mammalian Evolution*, 12:99-143.
- Fordyce, R. E. and Barnes, L. G. (1994): The evolutionary history of whales and dolphins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 22:419-455.
- Fordyce, R. E. and Marx, F. G. (2013): The pygmy right whale *Caperea marginata*: the last of the cetotheres. *Proceedings of the Royal Society B*, 280:20122645.
- Fordyce, R. E. and Muizon, C. de. (2001) Evolutionary history of the cetaceans: a review. In Mazin, J. -M. and Buffrénil, V. de (eds) Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany, p.69-233.
- Goloboff, P. A. and Catalano, S. A. (2016): TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32:221-238.
- Gray, J. E. (1864): On the Cetacea which have been observed in the seas surrounding the British Islands. *Proceedings of the Zoological Society of London for the year 1864*:82-85.
- Kimura, T. and Hasegawa, Y. (2010): A new baleen whale (Mysticeti: Cetotheriidae) from the earliest late Miocene of Japan and a reconsideration of the phylogeny of cetotheres. *Journal of Vertebrate*

- Paleontology*, 30:577-591.
- Kimura, T. and Hasegawa, Y. (2018): A new species of the genus *Eschrichtius* (Cetacea: Mysticeti) from the early Pleistocene of Japan. *Paleontological Research*, 22:1-19.
- 木村敏之・長谷川善和・高桑祐司 (2003): 中島コレクション (クジラ類) の概要について. 群馬県立自然史博物館研究報告, (7):19-33.
- Kimura, T. and Ozawa, T. (2002): A new cetothere (Cetacea: Mysticeti) from the early Miocene of Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22:684-702.
- Marx, F. G., Lambert, O. and Muizon, C. de. (2017): A new Miocene baleen whale from Peru deciphers the dawn of cetotheriids. *Royal Society Open Science*, 4: 170560.
- Miller, G. S. J. (1923): The telescoping of the cetacean skull. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 76:1-70.
- Odin, G. S., Takahashi, M. and Costa, M. (1997): $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology of biostratigraphically controlled Miocene tuffs from central Japan: comparison with Italy and age of the Serravallian-Tortonian boundary. *Chemical Geology including Isotope Geoscience*, 125:105-121.
- 高橋雅紀・林広樹 (2004): 群馬県富岡地域に分布する中新統の地質と複合年代層序. 地質学雑誌, 110:175-194.
- Tanaka, Y., Ando, T. and Sawamura, H. (2018): A new species of Middle Miocene baleen whale from the Nupinai Group, Hikitagawa Formation of Hokkaido, Japan. *PeerJ*, 6:e4934.