

原著論文

北西太平洋域のチューロニアンからキクザメ属(軟骨魚綱, キクザメ目)の初記録

高桑祐司<sup>1</sup>・唐沢與希<sup>2</sup>・石井明夫<sup>3</sup>

<sup>1</sup>群馬県立自然史博物館: 〒370-2345 群馬県富岡市上黒岩1674-1  
(takakuwa@gmnh.pref.gunma.jp)

<sup>2</sup>三笠市立博物館: 〒068-2111 北海道三笠市幾春別錦町1-212-1

<sup>3</sup>千葉県柏市在住

**要旨:** 本論文では、北西太平洋域における最古のキクザメ属化石について報告する。キクザメ属の化石 *Echinorhinus* sp. (GMNH-PV-3227) が蝦夷層群佐久層由来の石灰質ノジュールと推定されるブロックから確認された。既知の記録では日本のサントニアンから見つかった化石が最古であったが、今回アンモナイト類 *Romaniceras* (*Romaniceras*) と共産したことから、その記録がチューロニアンまで遡ることができることが明らかとなった。

**キーワード:** キクザメ科, キクザメ目, 軟骨魚綱, 白亜紀, チューロニアン, 蝦夷層群, 北海道

New fossil record of the genus *Echinorhinus* (Chondrichthyes, Echinorhiniformes) from the Turonian of northwestern Pacific area.

TAKAKUWA Yuji<sup>1</sup>, KARASAWA Tomoki<sup>2</sup> and ISHII Akio<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Gunma Museum of Natural History: 1674-1, Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan  
(takakuwa@gmnh.pref.gunma.jp)

<sup>2</sup>Mikasa City Museum: 1-212-1, Nishiki-cho, Ikushumbetsu, Mikasa, Hokkaido 068-2111, Japan

<sup>3</sup>Resident in Kashiwa City, Chiba Prefecture, Japan

**Abstract:** The oldest fossil of *Echinorhinus* in the northwestern Pacific area is described in this paper. The fossil, *Echinorhinus* sp. (GMNH-PV-3227), was found in a cobble-size rock block which is estimated that a part of a calcareous nodule of the Turonian Saku Formation, Yezo Group. The age of the hitherto known oldest fossil *Echinorhinus* in the northwestern Pacific area was recorded from the Santonian of Japan. However, the GMNH-PV-3227 specimen was accompanied by the specimen of ammonite, *Romaniceras* (*Romaniceras*) sp. The range of the subgenus of this ammonite is limited to the middle to upper Turonian. Thus, GMNH-PV-3227 marks the oldest record of this genus in the northwestern Pacific area.

**Key Words:** Bramble shark, Echinorhinidae, Echinorhiniformes, Chondrichthyes, Cretaceous, Turonian, Yezo Group, Hokkaido

はじめに

キクザメ属 *Echinorhinus* は、軟骨魚綱板鰓亜綱キクザメ目 (Echinorhiniformes; *sensu* Nelson et al., 2016) の唯一の現生属である。現生種は2種 (キクザメ *E. brucus*, コギクザメ *E. cookei*) が知られ、いずれも深海ザメの仲間として日本近海にも分布している (仲谷, 2016)。この属の最古の化石はフランスの前期白亜紀 (バランギニアン) から報告された *E. vielhus* であるが (Guinot et al., 2014)、本属の化石記録は時間的・空間的いずれも散点的な状況であり (Adnet et al., 2012)、その進化や地理的分布の拡大などの検討には化石記録の蓄積が不可欠である。

今回、北海道に分布する蝦夷層群佐久層由来と推定される石灰質ノジュールに含まれていた *Echinorhinus* の歯化石 (GMNH-PV-3227) が、北西太平洋域におけるこの属の最古の化石記録となるチューロニアンのものであることが判明したので報告する。なお、略号は以下のとおりである; GMNH-PV, 群馬県立自然史博物館古脊椎動物標本。

標本について

1 来歴

GMNH-PV-3227 を含む岩石ブロック (図1) は、筆者の一人である石井が北海道在住の知人 (本標本の採集者) か

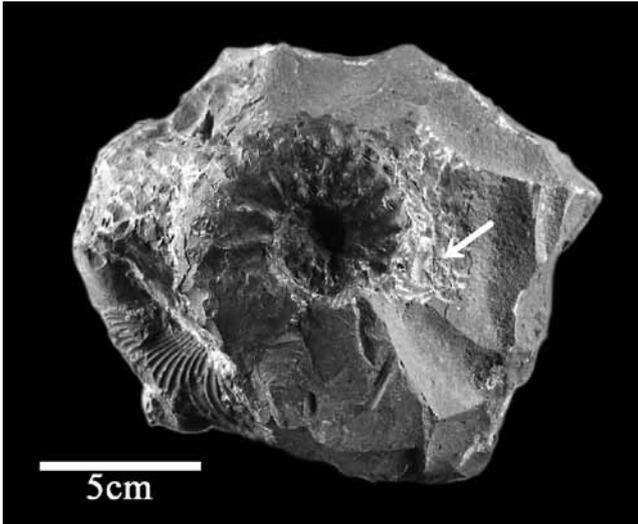


図1. *Echinorhinus* sp. (GMNH-PV-3227) を含む母岩. 矢印の先にGMNH-PV-3227がある.

Fig. 1. The rock block that contains fossil *Echinorhinus* tooth (GMNH-PV-3227). The arrow indicates the GMNH-PV-3227.

ら譲り受けたものである。その後、石井が群馬県立自然史博物館に寄贈し、今はその収蔵標本 (GMNH-PV-3227) となっている。

現在、採集者本人と連絡が取れない状況であるため、産地の詳細な位置情報や具体的な産状は不明である。しかしながら、石井が入手した際のやりとりを通じて、採集者がシューパロ川周辺を中心に採集活動を行っていたことがわかっている。このシューパロ川流域からは、GMNH-PV-3227 を含む母岩と色や岩相の類似したアンモナイト化石が産出している。これらの点から、GMNH-PV-3227 を含むブロックはシューパロ川流域付近で採集されたものである可能性が高いと推定される。

## 2 産状

現在の岩石ブロックは、石井によるプレパレーションによって、およそ  $15 \times 13 \times 11$  cm の大きさとなっているが、元々はその倍程度の大きさがあった。泥質で材の破片や炭質物を多く含み、その表面は滑らかであった。元来一つの炭酸塩ノジュールだったと推定される。植物片がやや層状に密集した部分があり、その周辺に GMNH-PV-3227 をはじめ、正常巻アンモナイト2点、異常巻アンモナイト1点などが含まれる。

## 3 層準と年代

GMNH-PV-3227 と同じ岩石ブロックに含まれていたアンモナイト3点について、撮影画像を元に唐沢が同定を実施した。その結果、螺環の一部のみからなる異常巻アンモナイトが *Eubostriyoceras* sp. に同定された。また正常巻

アンモナイト2点のうち大型で肋上に突起が発達するものは、殻表面に太い肋が発達すること、一つの肋の正中線上に明瞭な突起が1個と片側側面に4個の突起が確認できる (= 一つの肋上に合計9個の突起がある) こと、コンストラクションが認められないことから (Wright et al., 1996), *Romaniceras* (*Romaniceras*) sp. (図2) に、肋がへその縁に達する小型のものは *Mesopuzosia* sp. にそれぞれ同定された。

このアンモナイト3種の生息年代を調べると、*Eubostriyoceras* はチューロニアン～カンパニアン、*Mesopuzosia* は下部チューロニアン～上部コニアシアン、そして *Romaniceras* がチューロニアンのみとなっている (Wright et al., 1996)。*Romaniceras* は *R. (Romaniceras)* を含め *R. (Shuparoceras)*, *R. (Yubariceras)*, *R. (Obiraceras)*, *R. (Neomphaloceras)* の計5亜属が知られているが、これらの中で下部チューロニアンからの化石記録が知られるのは *R. (Shuparoceras) yagii* のみで、*R. (Romaniceras)* を含む残りの亜属の生息時代のレンジは全て中部～上部チューロニアンである (Toshimitsu and Hirano, 2000)。このことから、これらアンモナイト3種ならびに共産した GMNH-PV-3227 の年代は中部～上部チューロニアンに対比され、これらの化石は蝦夷層群佐久層 (Takashima et al., 2004) に由来している可能性が高い。

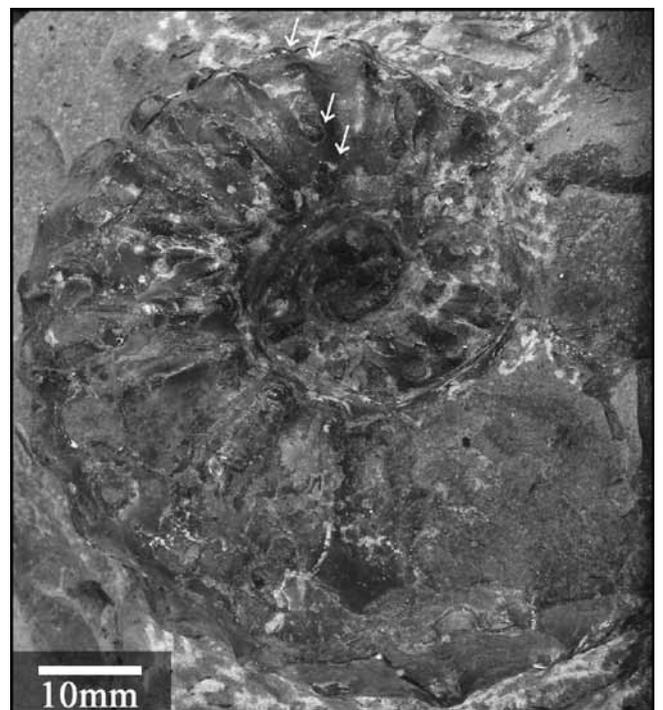


図2. GMNH-PV-3227 と共産したアンモナイト *Romaniceras* (*Romaniceras*) sp. この亜属の生息レンジは中部～上部チューロニアンである。矢印は片側側面に発達する4つの突起を示す。

Fig. 2. *Romaniceras* (*Romaniceras*) sp., the ammonite specimen with *Echinorhinus* sp. (GMNH-PV-3227). The range of this subgenus is the middle to upper Turonian. The arrows indicate four protuberances which are developed on each rib in unilateral side of *R. (Romaniceras)*.

### 標本の記載

標本記載にあたり、板鰓類の分類や日本語名称については Cappetta (2012), Nelson et al. (2016), 仲谷 (2016) を、また板鰓類の歯の形態等に関する用語については、矢部・後藤 (1999) を参考とした。

#### SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Class Chondrichthyes Huxley, 1880 軟骨魚綱

Subclass Elasmobranchii Bonaparte, 1838 板鰓亜綱

Division Selachii Nelson, 2006 サメ区

Superorder Squalomorphi Compagno, 1973 ツノザメ上目

Order Echinorhiniformes Buen, 1926 キクザメ目

Family Echinorhinidae Gill, 1862 キクザメ科

Genus *Echinorhinus* Blainville, 1816 キクザメ属

*Echinorhinus* sp. キクザメ属の一種  
(GMNH-PV-3227; 図 3)

**記載:** GMNH-PV-3227 は母岩表面に唇側面が露出している。歯の最大幅 14.9mm, 歯の最大高 8.1mm, 歯冠高 4.9mm. 歯冠の大部分を占める咬頭の中程を欠くが、歯の外型は概ね把握できる。歯は近遠心方向に長く、その高さより長さの方が大きい。

歯冠は透明感のある褐色を呈し、薄い。歯冠の大部分は大きな三角形を呈した咬頭で、その遠心側にある遠心踵とは遠心切痕で接する。歯冠近心縁はわずかにカーブするがほぼ直線状である。咬頭に付加小咬頭 (additional cusplet) は存在しない。咬頭は遠心に大きく傾くが、咬頭尖は歯の遠心端に達しない。歯の切縁はカミソリ状で、鋸歯は無い。遠心踵の上縁は歯の遠心端に向かって緩やかに傾く。歯冠唇側面の根側縁の中央部には背腹方向に延びる小隆起が複数発達している。歯根は褐色ないしは黄白色である。四角形ないしは逆台形を呈し、唇舌方向にわずかに波打つ。表面には背腹方向に伸びる条線が多数存在する。

**比較・同定:** GMNH-PV-3227 に見られる形態、すなわち薄い歯が近遠心方向に長く、かつ付加小咬頭を伴わない三角形の咬頭を持つ形態は、大部分のほとんどの白亜系産 *Echinorhinus* の歯が有する特徴と一致する。現生 *Echinorhinus* の成体の歯の歯冠には複数の付加小咬頭を伴うことが多いが、その幼体の歯冠は付加小咬頭を伴わない (Pfeil, 1983)。既知の白亜系産 *Echinorhinus* で歯に付加小咬頭を伴うのはオーストラリアのマーストリヒチアン産の *E. eyrensis* (Pledge, 1992) のみである。

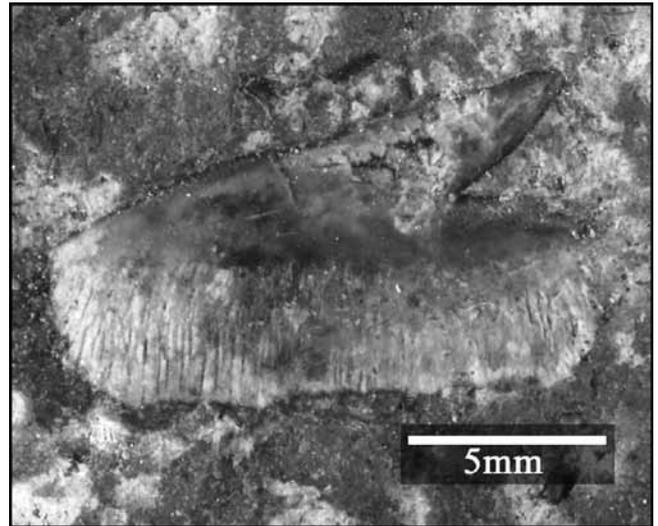


図 3. キクザメ属の一種 *Echinorhinus* sp. の歯化石 (GMNH-PV-3227). 唇側観。

Fig. 3. *Echinorhinus* sp. (GMNH-PV-3227); a tooth of bramble shark, labial view.

GMNH-PV-3227 は、歯の高さよりその長さの方が大きいことから側面に同定される。GMNH-PV-3227 の歯の最大幅は、熊本県のサントニアン (姫浦層群) 産 *E. wadanohanaensis* (15.2 ~ 21.3mm; Kitamura, 2013) や北海道のサントニアン (蝦夷層群鹿島層) 産 *E. sp.* (17.6mm; 金子ほか, 2012) より小さく、先述の *E. eyrensis* (13.8mm; Pledge, 1992) よりやや大きい。また、アルゼンチンとチリのマーストリヒチアンから報告 (Bogan et al., 2017) された *E. maremagnum* と比較すると、ホロタイプに指定されているアルゼンチン産の後方側歯 (15mm; Bogan et al. (2017) の fig. 2. A, B) よりはわずかに小さいが、歯列上の位置が GMNH-PV-3227 と近いと考えられるチリ産側歯 (11.4mm; Bogan et al. (2017) の fig. 3. A, B) よりは大きい。*Echinorhinus* の同一個体の歯列で考えると、チリ産側歯の方が近心に位置するため、後方側歯より歯冠幅が広くなるので、2 地点の標本に、成長段階の違いや時代差、地域差のような何らかの個体差があると考えられる。一方、フランスのバラングニアン産 *E. vielhus* (1.7 ~ 2.7mm; Guinot et al., 2014)、同じくフランスのオーテリビアン産 *E. sp.* (5.5 ~ 8.8mm; Adnet et al., 2012)、オーストラリアのアルビアン産 *E. australis* (6mm; Chapman, 1909)、アンゴラの上部カンパニアン~下部マーストリヒチアン産 *E. lapaoui* (7mm; Antunes and Cappetta, 2002) はいずれも 10mm に満たず、GMNH-PV-3227 の方が明らかに大きい。

GMNH-PV-3227 の歯の切縁には、*E. australis* (Chapman, 1909) や *E. maremagnum* (Bogan et al., 2017) で報告されている小鋸歯やそれに類する構造が無く、他の多くの白亜系産 *Echinorhinus* と同じ様にカミソリ状である。また GMNH-

PV-3227では歯冠唇側面の根側縁の中央部に小隆起が発達している。同じ部位で見られるこれに類似した特徴としてはフランスのオーテリビアン産 *E. sp.* (Adnet et al., 2012; 歯冠根側縁が波打つ) や同じ蝦夷層群のサントニアン産 *E. sp.* (金子ほか, 2012; よく発達した皺が存在) がある。以上の比較から, GMNH-PV-3227の形態は *E. wadanohanaensis* (Kitamura, 2013) と北海道のサントニアン産 *E. sp.* (金子ほか, 2012) に類似し, それらに次いでオーテリビアン産 *E. sp.* (Adnet et al., 2012) が類似している。しかしながら歯の舌側面が観察できない点も考えると, ここではGMNH-PV-3227の同定を *Echinorhinus sp.* にとどめておく。

### 北西太平洋域の白亜系産 *Echinorhinus* の化石記録とその意義

日本を含む北西太平洋域の白亜系における *Echinorhinus* の化石記録は, 熊本県の姫浦層群産の *E. wadanohanaensis* (Kitamura, 2013) と北海道の蝦夷層群鹿島層産の *E. sp.* (金子ほか, 2012) の後期白亜紀サントニアンのものでこれまでの最古の記録であった。近年, 蝦夷層群の羽幌川層 (コニアシアン; 高桑ほか, 2016) と大曲層 (コニアシアン~サントニアン; 徳丸ほか, 2017) でも産出が確認されたものの, 正式な論文は公表されていない。今回, 蝦夷層群からチューロニアン産 *E. sp.* (GMNH-PV-3227) の産出が確認された。これにより, *Echinorhinus* が遅くともチューロニアンまでに現在の北西太平洋域まで地理的分布を広げていたことが確実となった。一方, オーストラリアではアルビアン産の *E. australis* が報告されている (Chapman, 1909)。この *E. australis* を除く前期白亜紀, つまり現時点で最初期の *Echinorhinus* の化石記録は, 今のヨーロッパ地域に集中している。よって, もし今のヨーロッパ地域を地理的分散の中心として, *Echinorhinus* がテチス海東部の北側と南側の両方で同程度の速さで分布を広げていたならば, この属の北西太平洋域への到達は実際にはもっと古い時期まで遡るかもしれない。

*Echinorhinus* には, 先述したように前期白亜紀のバラングニアンから現在に至る生息記録がある。これは白亜紀において最大級の絶滅事変 (Sepkoski, 1989; 守屋ほか, 2008) もしくは地球史上最大の炭素循環の擾乱イベントの一つ (Takashima et al., 2011) とされるセノマニアン/チューロニアン境界の OAE2 (Arthur et al., 1987; Schlanger et al., 1987; Arthur et al., 1990 など) だけでなく, 白亜紀末の K/Pg 境界の大量絶滅事変 (Alroy, 2008) も生き延びたことを意味する。よって, その化石記録は海洋の中深層や漸深海帯

の食物網で高次消費者に位置する *Echinorhinus* のような軟骨魚類における絶滅危機への生存戦略を知る手がかりにもなりうる。この記録の充実化のためには, 今後も博物館をはじめとする研究機関において標本を蓄積していくことが重要である。

### 謝辞

本報告の執筆にあたり, 三笠市立博物館の加納学館長には助言をいただいた。また徳丸沙耶夏氏 (現所属, 北海道大学大学院) には *Echinorhinus* の化石記録について助言をいただいた。また, 本論文は宮田真也博士 (城西大学水田記念博物館大石化石ギャラリー) の査読により改善された。以上の方々に御礼を申し上げる。

### 引用文献

- Adnet, S., Guinot, G., Cappetta, H. and Welcomme, J.-L. (2012): Oldest evidence of bramble sharks (Elasmobranchii, Echinorhinidae) in the Lower Cretaceous of southeast France and evolutionary history of orbitostylic sharks. *Cretaceous Research*, 35 (2012): 81-87.
- Alroy, J. (2008): Dynamics of origination and extinction in the marine fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, suppl. 1, 11536-11542.
- Antunes, M.T. and Cappetta, H. (2002): Sélaciens du Crétacé (Albien-Maastrichtien) d'Angola. *Palaeontographica, Abteilung A*, 264: 85-146.
- Arthur, M. A., Brumsack, H. J., Jenkyns, H. C. and Schlanger, S. O. (1990): Stratigraphy, geochemistry, and paleoceanography of organic carbon-rich Cretaceous sequences. In Ginsburg, R. N. and Beaudoin, B. (eds.) *Cretaceous resources, events, and rhythms*, Kluwer Academy, Norwell, Massachusetts, p.75-119.
- Arthur, M. A., Schlanger, S. O. and Jenkyns, H. C. (1987): The Cenomanian-Turonian oceanic anoxic event, II. Palaeoceanographic controls on organic-matter production and preservation. In Brooks, J. and Fleet, A. J. (eds.) *Marine petroleum source rocks*, *Geol. Soc. Spec. Publ.*, 26: 401-420.
- Blainville, de, H. M. D. (1816): Prodrome d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. *Bulletin de la Société Philomatique de Paris*, 8: 105-112, 121-124.
- Bogan, S., Agnolin, F. L., Otero, R. A., Egli, F. B., Suarez, M. E., Soto-Acuna, S. and Novas, F. E. (2017): A new species of the genus *Echinorhinus* (Chondrichthyes, Echinorhiniformes) from the upper cretaceous of southern South America (Argentina-Chile). *Cretaceous Research*, 78 (2017): 89-94.
- Bonaparte, C. L. (1838): Selachorum tabula analytica. *Nuovi Annali della Scienze Naturali Bologna*, 1 (2): 195-214.
- Buen, de, F. (1926): Catalogo ictiologico del Mediterraneo Español y de Marruecos, recopilando lo publicado sobre peces de las costas mediterraneas y proximas del Atlantico (Mar de España). *Resultados de las amafias Realizadas por Acuerdos Internacionales. Instituto Español de Oceanografía*, 2: 1-221.
- Cappetta, H. (2012): Chondrichthyes·Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. In Schultze, G.-P. (ed.) *Handbook of Paleichthyology*, 3E: 512pp.
- Chapman, F. (1909): On the occurrence of the selachian genus *Corax* in the Lower Cretaceous of Queensland. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 21: 452-453.
- Compagno, L.J.V. (1973): Interrelationships of living elasmobranchs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 53 (Suppl. 1): 15-61.
- Ebert, D.A., Fowler, S. and Compagno, L. (2013): *Sharks of the World A Fully Illustrated Guides*. Wild Nature Press, Plymouth, 528pp.
- Gill, T. N. (1862): Analytical synopsis of the order of Squali, and revision of the nomenclature of the genera. *Annals of the Lyceum of Natural History of New York*, 7: 367-408.
- Guinot, G., Cappetta, H. and Adnet, S. (2014): A rare elasmobranch

- assemblage from the Valanginian (Lower Cretaceous) of southern France. *Cretaceous Research*, 48 (2014): 54-84.
- Huxley, T. H. (1880): On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London*. 1880: 649-662.
- 金子正彦・藤本艶彦・加納 学 (2012): 北海道上部白亜系蝦夷層群(サントニアン階)から産出した、北太平洋地域で初産出となるキクザメ目サメ類*Echinorhinus*属の歯化石について. 三笠市立博物館紀要, (16): 1-8.
- Kitamura, N. (2013): Description of a New Species of the Family Echinorhinidae (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from the Upper Cretaceous Himenoura Group in Kumamoto Prefecture, Southwestern Japan. *Paleontological Research*, 17 (2): 189-195.
- 守屋和佳・長谷川卓・鳴瀬貴洋・瀬尾草兵・根本俊文・鈴木崇章・森本このみ (2008): 白亜紀中期・セノマニアン/チューロニアン境界の絶滅事変時における有孔虫化石群組成の超高解像度解析. 地学雑誌, 117 (5): 878-888.
- 仲谷一宏 (2016): サメー海の王者たち—改訂版. ブックマン社, 東京, 248pp.
- Nelson, J. S. (2006): *Fishes of the World*. Fourth Edition. John Wiley & Sons, Hoboken, 624pp.
- Nelson, J. S., Grande, T. C. and Wilson, M. V. H. (2016): *Fishes of the World*, Fifth edition. John Wiley & Sons, Hoboken, 707pp.
- Pfeil, F. H. (1983): Zahnmorphologische Untersuchungen an rezenten und fossilen Haien der rdnungen Chlamydoselachiformes und Echinorhiniformes. *PalaeoIchthyologica*, 1: 1-315.
- Pledge, N. S. (1992): Fossil shark teeth dredged from the Great Australian Bight. Bureau of Mineral Resources. *Journal of Australian Geology and Geophysics*, 13:15-18.
- Schlanger, S. O., Arthur, M. A., Jenkyns, H. C. and Scholle, P. A. (1987): The Cenomanian-Turonian oceanic anoxic event, I. Stratigraphy and distribution of organic carbon-rich beds and the marine  $\delta^{13}\text{C}$  excursion. In Brooks, J. and Fleet, A. J. (eds.) *Marine petroleum source rocks*. Geol. Soc. Spec. Publ., 26: 371-399.
- Sepkoski, J. J. (1989): Periodicity in extinction and the problem of catastrophism in the history of life. *Journal of Geological Society of London*, 146: 7-19.
- 高栞祐司・加納 学・森木和則・早野久光 (2016): 北海道・南芦別地域から産出した白亜紀板鰐類化石群. 日本古生物学会第165回例会講演予稿集, p. 23.
- Takashima, R., Kawabe, K., Nishi, H., Moriya, K., Wani, R. and Ando, H. (2004): Geology and stratigraphy of forearc basin sediments in Hokkaido, Japan: Cretaceous environmental events on the north-west Pacific margin. *Cretaceous Research*, 25 (3): 365-390.
- Takashima, R., Nishi, H., Yamanaka, T., Tomosugi, T., Fernando, A. G., Tanabe, K., Moriya, K., Kawabe, F. and Hayashi, K. (2011): Prevailing oxic environments in the Pacific Ocean during the mid-Cretaceous Oceanic Anoxic Event 2. *Nature Communications*, 2: 234, DOI: 10.1038/ncomms1233.
- 徳丸沙耶夏・中島保寿・疋田吉織・佐藤たまき (2017): 北海道中川町産出上部白亜系産出のサメ化石*Echinorhinus priscus*と*Cretodus borodini*. 日本古生物学会2017年年会講演予稿集, p. 45.
- Toshimitsu, S. and Hirano, H. (2000): Database of the Cretaceous ammonoids in Japan--stratigraphic distribution and bibliography--. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, 51 (11): 559-613.
- Wright, J. K., Callomon, J. H. and Howarth, M. K. (1996): Cretaceous Ammonoidea. In Kaesler, R. L. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4* (revised). GSA and University of Kansas Press, Lawrence, 362pp.
- 矢部英生・後藤仁敏 (1999): 板鰐類の歯に関する用語. 化石研究会誌, 32 (1): 14-20.

