

原著論文

北西太平洋域の上部中新統（板鼻層）における  
大型サケ属化石 *Oncorhynchus rastrosus* の初記録

高桑祐司<sup>1</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

**要旨：**群馬県安中市に分布する安中層群板鼻層（上部中新統）から、サケ属の絶滅種 *Oncorhynchus rastrosus* が初めて確認された。この標本（GMNH-PV-2299）は1999年に中島一氏が採集したもので、右前上顎骨の前端部とそこに植立する大きな1本の前上顎骨歯である。前上顎骨歯は歯冠と骨質根からなり、背側から見ると三角形を呈する。縦扁した歯の断面形態は楕円形で、歯の先端は後側方を向く。そして歯と前上顎骨は直接関節している。これらの形態の特徴や大きさは北米西部の中部中新統～下部鮮新統から知られる *O. rastrosus* と概ね一致する。このことから、GMNH-PV-2299は *O. rastrosus* に同定される。

GMNH-PV-2299は板鼻層から正式報告された初の硬骨魚類で、5種類目の脊椎動物である。さらにこの標本はサケ属化石としては日本最古であると共に、北西太平洋域における *O. rastrosus* の初の確実な記録である。板鼻層からの産出によって、本種が遅くとも後期中新世までに北西太平洋域にも分布を広げていたことが確実となった。

キーワード：*Oncorhynchus rastrosus*, サケ属, 後期中新世, 板鼻層, 群馬県, 日本, 北西太平洋域

The first fossil record of giant spike-toothed salmon, *Oncorhynchus rastrosus*  
from the Northwestern Pacific region

TAKAKUWA Yuji<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Gunma Museum of Natural History: 1674-1 Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan

**Abstract:** This paper describes the first occurrence of fossil giant spike-toothed salmon, *Oncorhynchus rastrosus*, from the late Miocene Itahana Formation, Annaka, Gunma, Japan. The specimen is one premaxilla tooth with anterior portion of the premaxilla (GMNH-PV-2299). The enamel-covered crown and the osseous base of tooth make up the tooth. The tooth shows a triangular shape in dorsal view and is ventrally compressed with elliptical shape in section. The apex of the crown directs posterolaterally. The tooth and premaxilla bone are directly jointed. Thus, the specimen is identified as *Oncorhynchus rastrosus* by its morphological characteristics. GMNH-PV-2299 marks the fifth record of fossil vertebrates from the Itahana Formation.

Furthermore, *O. rastrosus* from the Itahana Formation is not only the first record of this species from the northwestern Pacific area, but also the oldest record of the genus and species in this area. This new fossil record of *O. rastrosus* indicates that geographical invasion of the species into the northwestern Pacific area had been achieved by the late Miocene, though the meaning of the gap between the oldest recorded specimens on either side of the Pacific is uncertain.

**Key Words:** *Oncorhynchus rastrosus*, Salmon, late Miocene, Itahana Formation, Gunma, Japan, Northwestern Pacific

はじめに

サケ科 Salmonidae は、ヒトによって石器時代から食糧資源として利用されており (Halfman et al., 2015)、硬骨魚類の中でもなじみ深い分類群の一つである。サケ科の最古の化石記録はカナダ・ブリティッシュ・コロンビア州とアメリカ・ワシントン州の始新統から産出した *Eosalmo driftwoodensis* (Wilson, 1977; Wilson and Li, 1999) であるが<sup>2</sup>、この種を含

めてもサケ科の化石記録は世界的に少なく (Wilson and Williams, 2010)、日本もその例外では無い。

サケ科化石の中でもサケ属 *Oncorhynchus* の大型絶滅種である *Oncorhynchus rastrosus* はよく知られている化石種の1つで、北米西部の中部中新統～下部鮮新統の複数地点から産出することが知られている (Stearley and Smith, 2016; Sankey et al., 2016)。本種の大きな特徴は、左右の前上顎骨にある巨大な前上顎骨歯で、本種記載時にはこの特徴に基

づいて剣歯状の長い犬歯を持つネコ科動物 (Sable-toothed cat) の代表属であるスミロドン *Smilodon* の属名に因んだ新属 *Smilodonichthys* が設立された (Cavender and Miller, 1972). そのため, 日本ではこの属名に因んで“剣歯ザケ”と呼ぶこともある. 近年, 群馬県安中市に分布する上部中新統である安中層群板鼻層から“剣歯ザケ” *Oncorhynchus rastrosus* が産出することが明らかとなった. 本論では板鼻層産 *O. rastrosus* を記載し, その産出意義について報告する.

### 標本の由来について (中島一コレクション)

群馬県立自然史博物館には, 中島 一氏 (群馬県安中市在住) が収集した化石コレクション (中島一コレクション) が収蔵されており, 板鼻層産“剣歯ザケ” *Oncorhynchus rastrosus* もその中の1点である. 中島 一コレクションは, 中島氏から群馬県立歴史博物館 (群馬県高崎市) の自然部門, ならびに同館自然部門所蔵標本を継承した後継館である群馬県立自然史博物館に対して複数回に分割して寄贈されているものである. このコレクションの中核は, 群馬県南西部を流れる碓氷川の河岸や河床に分布する中新統 (主に富岡層群原田篠層, 安中層群原市層・板鼻層) から中島氏が採取・剖出した化石標本である. これらの化石標本は, 貝類を主とする無脊椎動物化石をはじめ, 脊椎動物化石では爬虫類 (ウミガメ類), クジラ類を中心とした哺乳類, サメ類を中心とした魚類, および鳥類などで構成され, 中～後期中新世における北西太平洋域の海生脊椎動物相を理解するうえで重要である. 群馬県立自然史博物館ではこのコレクションの整理 (標本登録) と研究を進めており, 一部の標本については論文も公表されている (Matsuoka et al., 2001; Kurihara, 2010; Kimura and Hasegawa, 2020など).

### 産地の地質学的・古生物学的情報

#### 産地の地質

本論で報告する“剣歯ザケ” *Oncorhynchus rastrosus* の標本 (GMNH-PV-2299 / GMNH-PV: 群馬県立自然史博物館古脊椎動物化石コレクション; Paleo Vertebrate Collection, Gunma Museum of Natural History) は, 1999 (平成11) 年4月12日に安中市下磯部の碓氷川右岸で中島一氏が採取したものであり (図1), 2006 (平成18) 年度に中島氏から寄贈された. GMNH-PV-2299の産地には, 板鼻層下部に特徴的な砂岩・砂質シルト岩の互層が露出している (高橋・林, 2004). 本標本を含む母岩は, 中粒砂の基質中に粗粒砂, 砂質シルト岩～細粒砂岩のパッチ, 炭質物などを含む淘汰

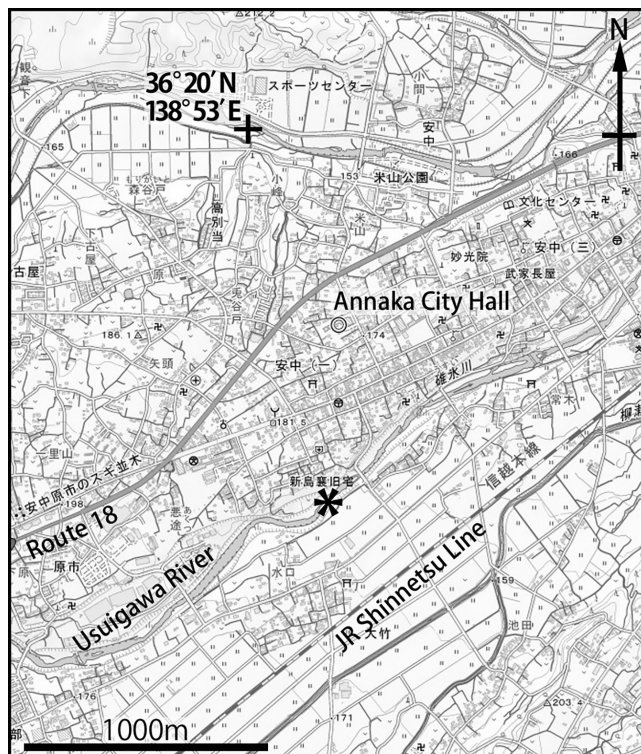


図1. 板鼻層産 *Oncorhynchus rastrosus* 化石 (GMNH-PV-2299) の産地 (\*). 国土地理院の電子地形図 (タイル) のベースマップに産地の位置と一部地名の英文表記を加筆.

Fig. 1. The locality of fossil giant spike-toothed salmon *Oncorhynchus rastrosus* (GMNH-PV-2299). The map added the locality mark (\*), some place names and some symbols to the Geospatial Information Authority of Japan's digital topographic map (tile) base map.

の悪い砂岩から構成されている. また, 化石を産出した河岸にある露頭の一部にはタービダイト堆積物が挟在する. このタービダイト堆積物では, 偽礫として数10cm～1m大の砂岩や砂質シルト岩のブロックが様々な方向を向いて泥質の基質中に点在しており, 類似した堆積物は, 隣接する富岡市や高崎市の板鼻層下部でも確認されている (筆者の観察による).

年代に関しては, 整合関係で板鼻層の下位に位置する原市層上部の馬場凝灰岩で<sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Arによる年代測定が実施されており, 11.26±0.09Ma (黒雲母), 11.29±0.12Ma (サニディン) という年代値が得られている (Odin et al., 1995). さらに高橋・林 (2004) では, 板鼻層が高い堆積速度で形成されたものと推定していることから (fig.13 in 高橋・林, 2004), 板鼻層は11.0～10.5Maに堆積したと考えられる. このことから, GMNH-PV-2299が産出した板鼻層下部の年代は約11Ma (early Tortonian) だと判断される.

#### 堆積環境と共産化石

板鼻層下部の堆積環境は, 底生有孔虫化石の分析結果から漸深海帯だと推定される (金子・野村, 1998). また,

GMNH-PV-2299が産出した露頭からはクモヒトデ類のキタクシノハクモヒトデ *Ophiura sarsii sarsii* が報告されており、その現生種も漸深海帯以深に分布している (Ishida et al., 2004). 一方、同じ露頭の一部に浅海性の底生有孔虫化石の多産層準の存在も指摘されており、この部分は陸棚上で堆積した堆積物 (浅海性種の遺骸を含む) がタービダイトで大陸斜面の海底谷に沿って流下したものであると推定されている (金子・野村, 1998). 底生有孔虫で認められた浅海性種と漸深海帯以深に分布する深海性種の混在は介形虫類および二枚貝類化石でも認められる (Kurihara, 2010; Tanaka and Hasegawa, 2013).

なお、標本寄贈の際にGMNH-PV-2299に添付されていた中島氏による手書きラベルには「ヒトデ類」化石のそばから産出したと記述されているが、これはヒトデ類ではなくクモヒトデ類であることが確認されている。その他、化石産地付近の無脊椎動物化石としては、先述の有孔虫類 (金子・野村, 1998)、介形虫類 (Tanaka and Hasegawa, 2013)、二枚貝類 (Kurihara, 2010) のほかに甲殻類 (加藤, 2001) の報告がある。脊椎動物化石に関しては後述の考察の中で議論する。

### 標本の記載

標本の記載にあたって、分類体系についてはNelson et al. (2016) を用いた。また、*Oncorhynchus rastrosus* の前上顎骨 (premaxilla) ならびに前上顎骨歯 (premaxilla tooth) の形態に関する用語については、先行研究 (Cavender and Miller, 1972; Stearley and Smith, 2016; Sankey et al., 2016) を参考として、筆者が適宜日本語に訳して使用した。計測部位についてはSankey et al. (2016) を参考にした (図2)。

なお、本種の前上顎骨歯に関して、従来は咬頭尖が前上顎骨から腹側に向いていた (下向き) と考えられていたが (Cavender and Miller, 1972)、近年発見された標本の研究により、咬頭尖は概ね側方に向いていた (外向き) と考えられていることから (Cleason et al., 2016)、本論では新しい復元に基づいて記載する。

### 古生物学的記載

#### SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

硬骨魚綱Osteichthyes Huxley, 1880

条鱗亜綱Actinopterygii Klein, 1885

正真骨区Euteleostei Rosen, 1973

原棘鱗上目Protacanthopterygii Greenwood et al., 1966

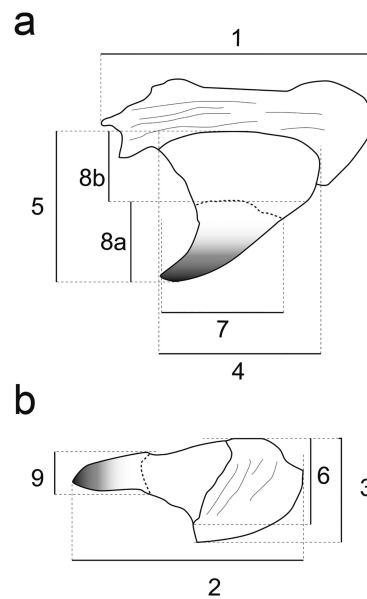


図2. 標本の計測部位. a.背側面観, b.前面観; 1. 標本の最大保存長, 2. 標本の最大保存幅, 3. 標本の最大保存厚, 4. 前上顎骨歯の前後長, 5. 前上顎骨歯の高さ, 6. 前上顎骨歯の最大保存厚, 7. 歯冠の前後長, 8a.歯冠高, 8b.骨質根の高さ, 9. 歯冠の最大保存厚 (作成協力: 宮田真也博士).

Fig. 2. Measurement positions of GMNH-PV-2299. a. Line drawing in Dorsal view, and b. Line drawing in Anterior view; 1. Greatest length of GMNH-PV-2299, 2. Greatest width of GMNH-PV-2299, 3. Greatest thickness of GMNH-PV-2299, 4. Length of the tooth (osseous base), 5. Height of the tooth (crown and osseous base), 6. Greatest thickness of the tooth (osseous base), 7. Length of the tooth crown, 8a. Height of the tooth crown, 8b. Height of the osseous base and 9. Greatest thickness of the tooth crown. Courtesy of Dr. Shinya Miyata.

サケ目Salmoniformes Bleeker, 1859

サケ科Salmonidae Cuvier, 1816

サケ亜科Salmoninae Cuvier, 1816

サケ属*Oncorhynchus* Suckley, 1861

*Oncorhynchus rastrosus* (Cavender et Miller, 1972)

(図3, 表1)

研究標本: GMNH-PV-2299

採集者: 中島一 (Mr. Hajime Nakajima)

化石産地: 群馬県安中市下磯部, 碓氷川右岸.

産出層準: 安中層群, 板鼻層の下部 (lower part of the Itahana Formation, Annaka Group)

地質年代: 後期中新世, 約11Ma (early Tortonian, late Miocene)

標本記載: 標本は、前上顎骨 (おそらく右) の前端部とそこに植立する1本の大きな前上顎骨歯である。保存されている前上顎骨の長さは少なくとも46.5mmである。腹側面が母岩中に埋包されているため、背面観、前面観、後面観、外側面観が観察される。表1には本標本に関する計測値を示す。以下、前上顎骨歯と前上顎骨に分けて記述する。

[前上顎骨歯]前上顎骨歯は遠心側の黒く光沢を帯びる歯冠

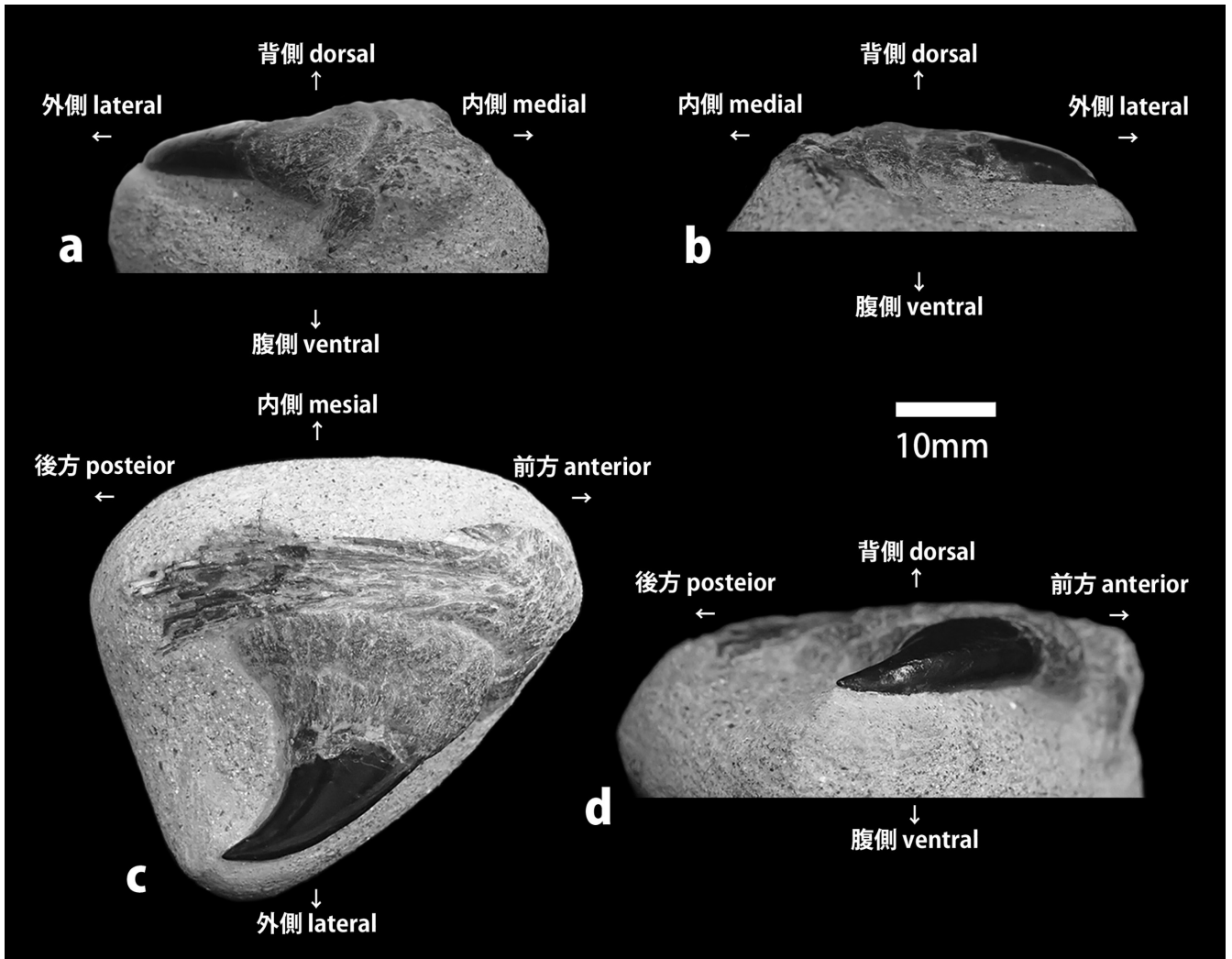


図3. 群馬県安中市に分布する安中層群板鼻層（上部中新統）から産出した大型サケ属化石 *Oncorhynchus rastrosus* (GMNH-PV-2299). a. 前面観, b. 後面観, c. 背側面観, d. 外側面観.

Fig. 3. Fossil giant spike-toothed salmon, *Oncorhynchus rastrosus* (GMNH-PV-2299), from the late Miocene Itahana Formation, Annaka, Gunma, central Japan. a. Anterior view, b. Posterior view c. Dorsal view and d. Lateral view.

(crown or enameled portion of the tooth) と近心側の骨質根 (osseous base) からなる。背面観では歯は三角形に近似し、同様に同じく三角形を呈する歯冠の高さは歯全体の高さの半分ほどである。咬頭尖は比較的尖り、後方に傾く。また、歯冠の基部と骨質根の境界は明瞭で無い部分もある。骨質根は背面観では台形を呈するが、近心縁では基部の僅か上部で最も幅が広い。骨質根の冠側の約1/2の部分は歯冠の延長された平坦な部分であるが、骨質根の根側1/2の部分では徐々に膨らみ、骨質根の基部で最大となる。

歯は背腹方向に縦扁しており、前面観・後面観では二辺が長い二等辺三角形に近似し、歯の断面形態は前後に長い楕円形である。歯の厚さは、歯冠の咬頭尖から骨質根の冠側約1/2の部分付近まで徐々に厚くなるが、そこから骨質根の基部に向かう部分では、それまでの部分よりも厚みの増え方が増す。歯冠の前縁には傷のようなものが認められ

るが、これらがこの個体の生存時に付いたもの（表面装飾もしくは生息時にできた傷）であるものなのか、死後の化石化の過程、あるいは剖出作業時に付いたものであるのかは特定できない。

**[前上顎骨]** 前端から前上顎骨歯が植立する部分よりやや後方の部分まで保存されているが、後端は堆積時に欠如しており、骨表面も削剥され、内部組織が露出している。背面観では、骨は後方に向かって矢状面から離れるようにわずかにゆるく曲がる。また、前端内側に膨隆部がある。一方、前端外側に小突起を形成する。前面から見ると、この小突起は斜め下向きに延びる。

#### 備考

GMNH-PV-2299に見られる形態的特徴のうち、歯冠と骨質根で構成される歯の構造と歯の基本形態、硬骨性の前上顎骨に1本の大きな歯が直接関節する植立様式は、北米西

表1. 板鼻層産*Oncorhynchus rastrosus* (GMNH-PV-2299) の計測値. 1～9の計測部位は図2のとおり.

Table 1. Measurements of *Oncorhynchus rastrosus* from the Itahana Formation (GMNH-PV-2299). Fig. 2 shows each measurement position.

計測部位 Measurement position	計測値 Measurement (mm)	Sankey et al(2016)の 計測部位 Measurement position in Sankey et al. (2016)
標本の最大保存長 1 Greatest length of the GMNH-PV-2299	46.5	
標本の最大保存幅 2 Greatest width of the GMNH-PV-2299	35.5	
標本の最大保存厚 3 Greatest thickness of the GMNH-PV-2299	13.3	
前上顎骨歯の前後長 4 Length of the tooth (osseous base)	25.9	=fig.9.A
前上顎骨歯の高さ(幅) 5 Height of the tooth (crown and osseous base)	25.7	=fig.9.C
前上顎骨歯の最大保存厚 6 Greatest thickness of the tooth (osseous base)	9.51	+ =fig.9.E
歯冠の前後長 7 Length of the tooth crown	18.2	=fig.9.B
歯冠の高さ(幅) 8 a Height of the tooth crown	14.3	=fig.9.C-fig.9.D
骨質根の高さ(幅) 8 b Height of the osseous base	11.4	=fig.9.D
歯冠の最大保存厚 9 Greatest thickness of the tooth crown	6.05	+ =fig.9.F

部の中部中新統～下部鮮新統から化石記録が知られる *Oncorhynchus rastrosus*に見られる形態的特徴 (Cavender and Miller, 1972; Stearley and Smith, 2016; Sankey et al., 2016) とほぼ一致する。また、アメリカ産標本の中には本標本と近い大きさを有する歯も知られている (例えば147673 in Sankey et al., 2016)。以上のことからGMNH-PV-2299を*Oncorhynchus rastrosus*に同定する。なお、Cavender and Miller (1972) では歯冠 (enamel portion of the tooth) のうち、咬頭尖から歯冠中程までの色素が沈着した部分をpigmented portionとしたが、GMNH-PV-2299の両者の境界部ではその区別は明瞭ではない。

## 議論

### *Oncorhynchus rastrosus*の特徴とGMNH-PV-2299の発達段階

*O. rastrosus*はサケ属の大型絶滅種で、最大体長2.3mに達したと推定されている (Stearley and Smith, 2016)。本種はアメリカ・オレゴン州の上部中新統デシューツ層 (Deschute Fm., late Tortonian) 産標本を正基準標本、カリフォルニア州の下部鮮新統メーレン層 (Mehren Fm., early Zanclean) 産標本を副基準標本に用いて、サケ科の新属新種*Smilodonichthys*

*rastrosus*として記載された (Cavender and Miller, 1972; Sankey et al., 2016)。その後、Stearley and Smith (1993) が本種をサケ属と見なしてからは、サケ属の絶滅種として扱われることが多いが、サケ属の一亜属*Oncorhynchus* (*Smilodonichthys*) とする論文もある (例えば、Smith et al., 2007; Crête-Lafrenière et al., 2012)。本種は多くの鰓耙を持つことや化石産出層の堆積環境から、海洋プランクトン食性だと推定されており、さらに淡水成層での産出も知られていることから遡河性も獲得していたと推定される (Cavender and Miller, 1972; Stearley and Smith, 2016; Sankey et al., 2016)。

本種の特徴である巨大な前上顎骨歯に関しては、海成層産の標本では歯全体の大きさに対して歯冠が大きく、一方の淡水成層から産出した標本では歯全体の大きさに対して歯冠が小さくなる傾向がある (Sankey et al., 2016)。これは現生のサケ属と同様に*O. rastrosus*では海洋性から遡河性 (淡水性) に移行するときに体制の変化が生じ、特に前上顎骨歯の骨質根の発達 (大型化) は顕著で、これにより前上顎骨歯が頭骨に固定されると考えられる (Sankey et al., 2016)。また、歯冠の咬頭尖が海成層産標本で尖るのに対して、淡水成層産標本では丸みを帯びる傾向がある (Sankey et al., 2016)。こうした標本の産状や現生種の生態に基づいて、巨大な前上顎骨歯は、産卵時のオス同士の闘いや川の砂礫底に産卵床を掘削する際に用いられたと推定されている (Sankey et al., 2016)。

GMNH-PV-2299の前上顎骨歯の大きさをSankey et al. (2016) のtable 2で示されたアメリカ産標本と比べると、海成層産標本の領域にプロットされる (図4)。また、GMNH-PV-2299の前上顎骨歯の歯冠の咬頭尖はSankey et al. (2016) のfig. 13で図示された淡水成層産標本と比較して顕著に尖っており、骨質根も発達していない。以上の点、ならびにGMNH-PV-2299が産出した板鼻層の下部が海成層であることから、GMNH-PV-2299は海洋性の段階にあった個体に由来するもので、遡河した成熟した個体の一部が周囲の河川環境から海に流入してきたものとは考えにくい。

## 本邦におけるサケ科の化石記録

日本国内におけるサケ科Salmonidaeの化石記録の一覧を表2に示す。第四系では大分県の中部更新統である野上層 (Chibanian) からピワマス類似の一亜種"*Oncorhynchus* sp." (= "*O. masou* subsp.") (表2の8; 上野ほか, 2000) と栃木県の中部更新統である塩原層群宮島層 (Chibanian) のサケ科未定種Salmonidae gen. et sp. indet. (表2の9; とちぎの化石図鑑編集委員会 (編), 2014) のほか、北海道の下部更新統タウシュベツ層 (Gelasian) からサケ属の一種*Onchorhynchus*

sp.とサケ属の一種? ?*Oncorhynchus* sp. (表2の7;近藤ほか, 1971;大江, 1982;宮田・乙幡, 2019) が知られている.

新第三系では,北海道の上部鮮新統である陸志別層(Piacenzian)からサケ属未定種*Oncorhynchus* sp.の頭骨(表2の6;上野, 1992)が報告されている. また,秋田県能代市の女川層(表2の1), および岩手県紫波町の猪去沢層(表2の4)と山形県上山市の泥部層(表2の5)などの中新統からサケ科未定種が報告されているが(佐藤, 1970;大江, 1982), 詳細な記載や図示がなされていない.

*O. rastrosus*に関しては,本論のほか宮城県 of 青麻層(Tortonian)から報告があるものの(表2の3;甲能ほか, 1997), これは青麻層産脊椎動物化石に基づいたローカルフォーナのリストに挙げられた種名のみである. その他に,富山県の音川層(中新統~鮮新統)からの産出情報もあるが,こちらは公表(学会発表を含む)が無いため,リストに含めなかった. したがって,GMNH-PV-2299は,本邦における*O. rastrosus*の確実な初報告であり,かつ北西太平洋域における本種の最古の記録でもある. これにより,北西太平洋域におけるサケ属の生息期間は,陸志別層産標本(上野ほか, 1992)が最古であった従来の約3Maから約11Maまで遡る.

生物地理学的意義

*O. rastrosus*とサケ属現生種との系統関係については,骨学的形質に基づいて*O. rastrosus*とベニザケ*O. nerka*が一つのクレードを形成し,この2種からなるクレードとカラフトマス*O. gorbuscha*がその上位クレードを形成,さらに*O.*

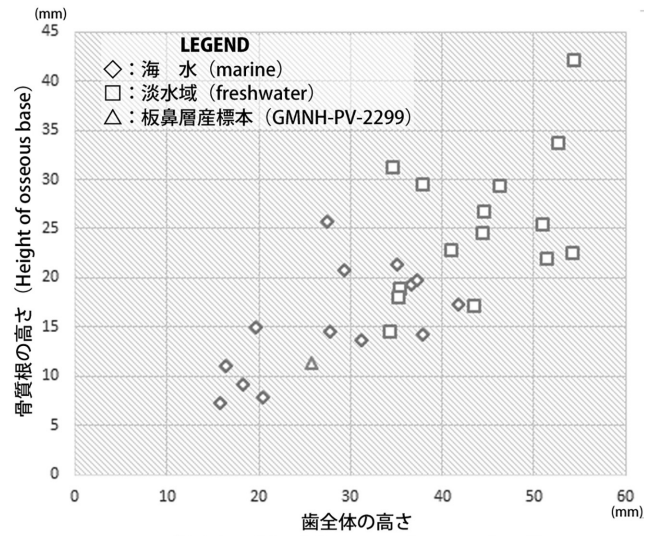


図4. *Oncorhynchus rastrosus*の前上顎骨歯の大きさの比較(海成層産標本と淡水成層産標本). x軸は歯全体の高さ(図2の5), y軸は骨質根の高さ(図2の8b). Sankey et al. (2016)のtable 2のアメリカ産標本の計測値に板鼻層産標本(GMNH-PV-2299)の計測値を追加した. 重複領域はあるが,淡水成層産標本で骨質根が大きい(発達する)傾向が見られる. GMNH-PV-2299は,海成層産標本の領域にプロットされる.

Fig.4. Premaxillary tooth size comparison of *Oncorhynchus rastrosus* between marine habitat and freshwater habitat The x axis indicates the height of tooth (crown and osseous base; no.5 in Fig.2), and the y axis indicates the height of osseous base (no. 8b in Fig. 2). The measurements of the Itahana Formation (GMNH-PV-2299) are added to the set of American specimen measurements in table 2 of Sankey et al. (2016). The specimens of freshwater habitat show that they had large sized (developed) osseous base, though there are some overlapping areas. GMNH-PV-2299 is plotted in the area of marine habitat specimens.

表2. 日本におけるサケ科の化石記録.

Table 2. The fossil records of Salmonidae in Japan.

	TAXONOMY	GEOLOGICAL UNIT	AGE	LOCALITY	REFERENCES
1	Salmonidae gen. et sp. indet.	Onnagawa Fm.	ca. 12.3-6.7Ma middle-late Miocene (Serravallian-Messinian)	Noshiro City, Akita Prefecture	Sato (1970), Ohe (1982) (text only, without any figures)
2	<i>Oncorhynchus rastrosus</i>	lower part of the Itahana Formation, Annaka G.	ca. 11Ma late Miocene (Tortonian)	Annaka City, Gunma Prefecture	this report
3	<i>Oncorhynchus rastrosus</i>	upper part of the Aoso Fm.	ca. 10.0-8.9Ma late Miocene (Tortonian)	Taiwa Town, Miyagi Prefecture	<i>Smilodonichthyes rastrosus</i> in Kohno et al., 1997 (list only, without any figures)
4	Salmonidae gen. et sp. indet.	Isarizawa Fm.	late Miocene	Shiwa Town, Iwate Prefecture	Sato (1970), Ohe (1982) (text only, without any figures)
5	Salmonidae gen. et sp. indet.	Dorobu Fm.	late Miocene?	Kaminoyama City, Yamagata Prefecture	Sato (1970), Ohe (1982) (text only, without any figures)
6	<i>Oncorhynchus</i> sp.	Rikushibetsu Fm.	ca. 3.0Ma; late Pliocene (Piacenzian)	Shibetsu Town (Nemuro Shibetsu), Hokkaido	Uyeno (1992)
7	<i>Oncorhynchus</i> sp. ? <i>Oncorhynchus</i> sp.	Taushubetsu Fm.	ca. 2.15-2.12 Ma early Pleistocene (Gelasian)	Kamishihoro Town, Hokkaido	Kondo et al. (1971) Ohe (1982) Miyata and Oppata (2019)
8	<i>Oncorhynchus</i> sp. (= <i>Oncorhynchus masou</i> subsp.)	lower part of the Nogami Fm.	ca. 0.7-0.3Ma; middle Pleistocene (Chibanian)	Kokonoe Town, Oita Prefecture	Uyeno et al., 2000
9	Salmonidae gen. et sp. indet.	Miyajima Fm., Shiobara G.	ca. 0.3Ma; middle Pleistocene (Chibanian)	Nasushiobara City, Tochigi Prefecture	Tochigi's Fossil Picture Book Editing Committee(eds.)(2014)

*rastronus*・ベニザケ・カラフトマスを含むクレードがサケの *keta*とその一つ上のクレードを形成するものとされている (Stearley and Smith, 1993). この現生3種を含むクレードは、Hikita (1962) がType Aとしたグループに相当する。サケ属の現生種に基づいた分子系統解析では、先行研究ごとに分岐パターンに若干の相違はあるものの、Type A グループに関してはその単系統性が概ね認められている (例えば Crête-Lafrenière et al., 2012; Gong et al., 2017など)。また、習性と生活史に基づくサケ属現生種の系統解析においても、Type A グループに属する3種は1つのクレードを形成することが知られている (Esteve and McLennan, 2007)。

これらの結果から、*O. rastronus*は、サケ属の中でもベニザケ・カラフトマス・サケの現生3種が構成するType A (*sensu* Hikita, 1962) のグループの絶滅種、もしくはこのグループに極めて近縁な絶滅種である可能性が高い。そのため、Crête-Lafrenière et al (2012) では、Type A グループからなるクレードと、その外群であるサクラマス*O. masou*などを含むクレードとの分岐年代の下限制約として*O. rastronus*の最古の化石記録を用いている。従来の*O. rastronus*の化石記録は、北東太平洋域 (北米大陸西部) に限定されていたが (Stearley and Smith, 2016), 本研究によって日本列島でも化石が確認されたことにより、本種の地理的分布が北西太平洋域 (日本周辺海域) にも広がっていたことが明らかとなった。

ここで、両地域における生息期間に着目すると、北東太平洋域における本種の生息期間は、中期中新世最末期 (middle Clarendonian in NALMA (North American Land Mammal Age: 北米陸生哺乳類生層序) [Serravallian to early Tortonian]) ~前期鮮新世 (Hemphillian in NALMA [early Zanclean]) である (Stearley and Smith, 2016; Sankey et al., 2016)。一方、北西太平洋域に含まれる板鼻層下部の年代が約11Ma (early Tortonian) であるため、北東太平洋域における本種の初出は、現時点では北西太平洋域のそれに比べて少なくとも約1Ma古い。ただし、この北太平洋を挟んで隔てられた両地域間の初出の時間差が本種の真の地理的分散プロセスに対応したものであるかを検証するには北西太平洋域の化石記録は僅少であり、今後も本種の化石記録の蓄積を継続することが重要である。

### 板鼻層の脊椎動物化石相

安中層群板鼻層からは、これまでに複数種の硬骨魚類の耳石、クジラ類など複数の分類群に属する産脊椎動物化石の産出が確認されている。それらの中で図示を伴って報告されているものは、食肉目セイウチ科 (通称“ヨシイセイ

ウチ”, 清水ほか, 1980; 宮崎・堀川, 1985), カイギュウ目ハリテリウム亜科 (小林, 2002), 大型ネズミザメ類「メガロドン」の歯化石 (高桑, 2005) とウミガメ類の頭頂部片 (図版3 (pl.3) -1 in 高桑・長谷川, 2004) であるが、ウミガメ類については図示のみである。GMNH-PV-2299は、図示のある報告としては板鼻層では5例目の脊椎動物化石であるが、板鼻層産脊椎動物化石相に陸域環境との関係性が強いサケ科魚類が加わったことは、板鼻層の生物相や海洋環境を検討していく上で重要である。なお、その他の板鼻層産脊椎動物化石については今後研究を進め、報告予定である。

### 謝辞

最初にGMNH-PV-2299を採集・剖出し、この標本をはじめとするコレクションを群馬県立自然史博物館に寄贈してくださった中島一氏に感謝申し上げます。また、本論執筆にあたっては、長谷川善和名誉館長をはじめとするこれまでの博物館職員の方々に様々な形で激励していただいた。査読者の宮田真也博士 (城西大学・大石記念化石ギャラリー)、ならびに担当編集委員の木村敏之博士からの助言と協力により、本論文は大幅に改善することができた。大石雅之博士 (元岩手県立博物館)、長澤一雄博士 (元山形県立博物館) には国内のサケ科化石産出層に関する情報についてご教示いただいた。ここに記して、これらの方々に厚く御礼を申し上げます。

### 引用文献

- Bleeker, P. E. (1859) : Enumeratio Specierum Piscium hucusque in Archipelago Indico observatarum, adjectis habitationibus citationibusque, ubi descriptiones earum recentiores reperiuntur, nec non speciebus Musei Bleekeriani Bengalensibus, Japonicis, Capensibus, Tasmanicis. *Verhandelingen der Natuurkundige Vereeniging in Nederlandsch Indië*, 6: 1-276.
- Cavender T. M., and R. R. Miller (1972) : *Smilodonichthys rastronus*: a new Pliocene salmonid fish from western United States. *Eugene, Oregon, University of Oregon, Museum of Natural History Bulletin*, 18: 1-44.
- Claeson, K. M., Davis, E. B., Sidlauskas, Z. and Andrews, J. (2016) : The Sabertooth salmon, *Oncorhynchus rastronus*, Gets a Facelift. *Society of Vertebrate Paleontology*, October 2016, Abstracts of Papers, 76th Annual Meeting, p.117
- Crête-Lafrenière, A., Weir, L. K., and Bernatchez, L. (2012) : Framing the Salmonidae Family Phylogenetic Portrait: A More Complete Picture from Increased Taxon Sampling. *PLoS ONE*, 7 (10): e46662. doi:10.1371/journal.pone.0046662
- Cuvier, G. (1816) : Le Règne Animal distribué d'après son organisation pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée. Les reptiles, les poissons, les mollusques et les annélides. Edition 1. v. 2: i-xviii + 1-532, [Pls. 9-10, in v. 4]. [Published before Dec. 1816]
- Eiting, T. P. and Smith, G. R. (2007) : Miocene salmon (*Oncorhynchus*) from Western North America: Gill Raker evolution correlated with plankton productivity in the Eastern Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 249(3-4): 412-424.
- Esteve, M. and McLennan, D. A. (2007) : The Phylogeny of *Oncorhynchus*

- (Euteleostei: Salmonidae) Based on Behavioral and Life History Characters. *Copeia*, 2007 (3) : 520-533.
- Gong, L., Liu, L. Q., Guo, B. Y., Ye, Y. Y., and Lü, Z. M. (2017) : The complete mitochondrial genome of *Oncorhynchus masou formosanus* (Salmoniformes: Salmonidae) and phylogenetic studies of Salmoninae. *Conservation Genetics Resources*, 9: 281-284.
- Greenwood, P. H., Rosen, D. E., Weitzman, S. H. Y. and Myers, G. S. (1966) : Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *American Museum of Natural History, Bulletin*, 131: 339-456.
- Halfman, C. M., Potter, B. A., McKinney, H. J., Finney, B. P., Rodrigues, A. Y., Yang, D. Y. and Kemp, B. M. (2015) : Early human use of anadromous salmon in North America at 11,500 y ago. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 12344-12348.
- Hikita, T. (1962) : Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny. *Scientific Reports of the Hokkaido Salmon Hatchery*, 17: 1-97.
- Hilgen, F., L. Lourens, and J. Van Dam (2012) : The Neogene Period. In Gradstein, F. et al. (eds.) *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, Amsterdam, p.923-978.
- 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, London*, 43:649-662.
- Ishida, Y., Takakuwa, Y. and Kamimura, H. (2004) : *Ophiura sarsii sarsii* (Echinodermata, Ophiuroidea) from the latest Middle Miocene to earliest Late Miocene Itahana Formation, Gunma Prefecture, central Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, (8) : 21-26.
- 金子 稔・野村正弘(1998) : 群馬県富岡・安中地域の原市層・板鼻層最下部の有孔虫化石と古環境. 群馬県立自然史博物館研究報告, (2) : 57-66.
- 加藤久佳(2001) : 富岡層群より産する十脚甲殻類化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, (5) : 9-18.
- Kimura, T. and Hasegawa, Y. (2020) : *Norisdolphis annakaensis*, A new Miocene delphinid from Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40 : e1762628., doi: 10.1080/02724634.2020.1762628
- Klein, E. F. (1885) : Beiträge zur Bildung des Schs Sch der Knochenfische, 2. *Jahreshefte Vereins Vaterländischer Naturkunde in Württemberg*, 43: 205-300.
- 近堂祐弘・木村方一・近藤鎌三・田中 実(1971) : 十勝平野. 地質ニュース, (203) : 15-24.
- 小林昭二(2002) : 群馬県安中市の板鼻層(中期中新世後期~後期中新世前期)産のハリテリウム亜科の海牛目化石. 地球科学, 56(3) : 179-190.
- 甲能直樹・上野輝彌・加藤久佳・佐々木隆(1997) : 仙台北部の上部中新統青麻層の古脊椎動物相. 日本古生物学会1997年年会講演予稿集, p.61.
- Kurihara, Y. (2010) : Middle and Late Miocene marine Bivalvia from the northern Kanto Region, central Japan. *National Museum of Nature and Science Monograph*, (41), 87p.
- Matsuoka, H., Nakajima, H., Takakuwa, Y. and Hasegawa, Y. (2001) : Preliminary note on the Miocene flightless swan from the Haraichi Formation, Tomioka Group of Annaka. Gunma. Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, (5) : 1-8.
- 宮田真也(2019) : 日本の第四紀淡水魚類化石研究の現状. 化石(日本古生物学会和文誌), (105) : 9-20.
- 宮田真也・乙幡康之(2019) : 更新統タウシュベツ層から産出した淡水魚類化石の予察的検討. ひがし大雪自然館研究報告, (6) : 1 - 4.
- 宮崎重雄・堀川秀夫(1985) : 群馬県多野郡吉井町の中期中新統産セイウチ科動物化石(Odobenidae cf. *Neotherium*)について. 地団研専報, (30) : 75-90.
- Nelson, J. S., Grande, T. C. and Wilson, M. V. H. (2016) : Fishes of the World, Fifth edition. John Wiley & Sons, Hoboken, 707pp.
- Odin, G. S., Takahashi, M. and Cosca, M. (1995) : <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar geochronology of biostratigraphically controlled Miocene tuffs from central Japan: Comparison with Italy and age of the Serravallian-Tortonian. *Chemical Geology*, 125: 105-121.
- 大江文雄(1982) : 日本産サケ科魚類の化石について. 淡水魚増刊, ヤマメ・アマゴ特集, p.148-154.
- Rosen, D. E. (1973) : Interrelationships of higher euteleosteans. In Greenwood, P. H. et al. (eds.) *Interrelationships of Fishes. Zoological Journal of the Linnean Society*, 53 (Suppl. 1) : 397-513.
- Sankey, J., Biewer, J., Basuga, J., Palacios, F., Wagner, H. and Garber, D. (2016) : The giant, spike-toothed salmon, *Oncorhynchus rastrosus* and the "Proto-Tuolumne River" (early Pliocene) of Central California. *PaleoBios*, 33:1-16.
- 佐藤二郎(1970) : 本邦産の2・3の新生代魚類について(演旨). 地質学雑誌, 76 : 95.
- 清水恵三郎・宮崎重雄・久保誠二(1980) : 群馬県多野郡吉井町から Odobenidae(セイウチ科)化石の発見. 地球科学, 34 : 215-217.
- Smith, G. R., Montgomery, D. R., Peterson, N. P. and Crowley, B. (2007) : Spawning sockeye salmon fossils in Pleistocene lake beds of Skokomish Valley, Washington. *Quaternary Research*, 68 (2007) : 227-238.
- Stearley, R. F. and Smith, G. R. (1993) : Phylogeny of the Pacific trouts and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae. *Transactions of the American Fisheries Society*, 122: 1-33.
- Stearley, R. F. (2016) : No.1 Salmonid fishes from Mio-Pliocene lake sediments in the Western Snake River Plain and the Great Basin. In *Fishes of the Mio-Pliocene Western Snake River Plain and Vicinity. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, (204) : 1-43.
- Suckley, G. (1861) : Notices of certain new species of North American Salmonidae, chiefly in the collection of the N. W. Boundary Commission, in charge of Archibald Campbell, Esq., Commissioner of the United States, collected by Doctor C. B. R. Kennerly, naturalist to the commission. *Annals of the Lyceum of Natural History of New York*, 7 (art. 30) : 306-313.
- 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, 110:175-191.
- 高桑祐司(2005) : 群馬県南西部に分布する富岡層群(中新統)産出の *Carcharodon megalodon* (軟骨魚綱, ネズミザメ科). 群馬県立自然史博物館研究報告, (9) : 73-85.
- 高桑祐司・長谷川善和(2004) : 中島コレクションの概要について(II)ークジラ類を除く脊椎動物化石ー. 群馬県立自然史博物館研究報告, (8) : 123-130.
- Tanaka, G. and Hasegawa, Y. (2013) : Miocene ostracods from the Itahana Formation in the Tomioka district, Gunma Prefecture, central Japan: Paleoenvironmental significance and systematics. *Paleontological Research*, 17(2) : 138-172.
- とちぎの化石図鑑編集委員会(編, 2014) : とちぎの化石図鑑. 224p., 随想舎, 栃木.
- 上野輝彌(1992) : 北海道東部の標津町伊茶仁沖で採集されたサケ科魚類の化石. しべつの自然歴史文化(標津町ポー川史跡自然公園紀要), (1) : 1-6.
- 上野輝彌・籾本美孝・北林栄一・青木建論・富田幸光(2000) : 玖珠盆地(大分県)中期更新世湖成層の古魚類学的調査. 国立科学博物館専門報告, 32 : 55-75.
- Wilson, M. V. H. (1977) : Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia. *Royal Ontario Museum, Life Sciences Contributions*, 113: 1-61.
- Wilson, M. V. H., and G. Q. Li. (1999) : Osteology and systematic position of the Eocene salmonid *Eosalmo driftwoodensis* Wilson from western North America. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 125: 279-311.
- Wilson, M. V. H., and R. R. G. Williams. (2010) : Salmoniform fishes: key fossils, supertree, and possible morphological synapomorphies. In Nelson, J. S., Schultz, H. -P. and Wilson, M. V. H. (eds.) *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts*. München, Germany, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, p.379-409.