

原著論文

下部中新統富草層群より産出したケントリオドン類化石

木村敏之¹・関谷友彦²

¹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)

²下仁田町自然史館 : 〒370-2611 甘楽郡下仁田町大字青倉158-1
(geopark@town.shimonita.lg.jp)

要旨 : 長野県の下部中新統富草層群新木田層よりケントリオドン類化石が発見された。本標本は左の耳周骨、鼓室胞、ツチ骨、キヌタ骨、アブミ骨からなる。本標本では耳周骨前突起の外形は外面観で四角形状を呈しており、マイルカ上科であると考えられる。さらに本標本はケントリオドン科を除くマイルカ上科に含まれる各科の共有派生形質を欠くことからケントリオドン科であると判断される。本標本の耳周骨前突起は丸みを帯びており前突起背面のキール状の構造 (anterior keel) を欠く。また前突起の先端はとがらず、外方隆起はやや発達するといった特徴を持ち、既知のケントリオドン科に含まれる分類群とは異なる形態的な特徴の組み合わせを持つ。本標本はケントリオドン科としては最初期の標本の一つであり、ケントリオドン科の初期進化を考察するうえでの基礎資料のひとつとなる。

キーワード : ハクジラ類, マイルカ上科, ケントリオドン科, 富草層群

Fossil kentriodontid from the lower Miocene Tomikusa Group, Nagano Prefecture, Japan

KIMURA Toshiyuki¹ and SEKIYA Tomohiko²

¹Gunma Museum of Natural History: 1674-1 Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan
(kimura@gmnh.pref.gunma.jp)

²Shimonita Town Natural History Museum: 158-1 Aokura, Shimonita, Kanra, Gunma Prefecture, 370-2611, Japan
(geopark@town.shimonita.lg.jp)

Abstract: A fossil kentriodontid has been recovered from the lower Miocene Arakida Formation, Tomikusa Group (Burdigalian: ca., 18.1-17.2 Ma), Nagano Prefecture, Japan. The specimen consists of isolated left periotic, tympanic bulla, malleus, incus, and stapes. The anterior process of the periotic represents a rectangular outline in lateral view and this suggests that the specimen belongs to the Delphinoidea. The specimen lacks the synapomorphies for the families in each Delphinoidea except Kentriodontidae (e.g., well developed parabullary ridge for Delphinidae). In comparison with previously described kentriodontid genera, the specimen represents a unique combination of the morphological characters: e.g., the anterior process of the periotic is well rounded and lacks anterior keel, the apex of the anterior process is not pointed, and the lateral process of the periotic is moderately projected laterally. The specimen described here is an early member of the kentriodontids and may expand our knowledge of the early evolution of the Kentriodontidae.

Key Words: Cetacea, Delphinoidea, Kentriodontidae, Tomikusa Group

はじめに

ケントリオドン類は中新世において汎世界的に分布していた小型のハクジラ類である (Barnes et al., 1985; Fordyce and Muizon, 2001; Marx et al., 2016など)。確実な初期の化石は下部中新統より知られており、その後、中期中新世において最も高い多様性を示すものの、現生するマイルカ上科と置き換わるように後期中新世には急速に衰退した (Ichishima

et al., 1995; Uhen, 2021)。彼らは中新世の海洋において現生するマイルカ上科のような生態的地位を占めていたと考えられており、中新世における海洋生態系を考えるうえでも重要なグループであると考えられる (Kimura and Hasegawa, 2019)。

長野県南部に分布する中新統富草層群は古くから多くの化石の産出が報告されてきた (鹿間, 1954など)。クジラ類化石に関しては、木村ほか (2020) は富草層群新木田層産

のアロデルフィス類等本を記載した。また鹿間 (1954), 田中ほか (1967), 村松・阿南町の化石保存会 (1992), 長谷川ほか (1988) などでもクジラ類化石の産出について言及されているが詳細な記載や分類学的検討は行われていない。

本論文において報告する標本は第二著者の関谷によって長野県下伊那郡阿南町での地質調査中に発見された化石である。標本は下部中新統富草層群新木田層より発見された。本論文ではこの標本について記載し、分類学的な検討をすること目的とする。

収蔵機関の略号は以下の通りである：CMM, カルバート海洋博物館；GMNH, 群馬県立自然史博物館；SNM, 下仁田町自然史館；USNM, 米国立スミソニアン自然史博物館。用語は基本的にMead and Fordyce (2009), 日本獣医解剖学会 (2000), 植草ほか (2019), Ichishima et al. (2021) にしたがう。また標本の3DスキャンはArtec Spider (Artec Group, Luxembourg)を用い、スキャンデータはArtec Studio 12あるいはArtec Studio 13によりグローバル位置合わせ、外れ値除去、シャープメッシュ化の標準的なスキャンプロトコルにより処理した。

標本の記載

Cetacea Brisson, 1762

Odontoceti Flower, 1867

Delphinida Muizon, 1984

Delphinoidea Gray, 1821

Kentriodontidae Slijper, 1936, sensu Barnes, 1978

Kentriodontidae gen. et sp. indet.

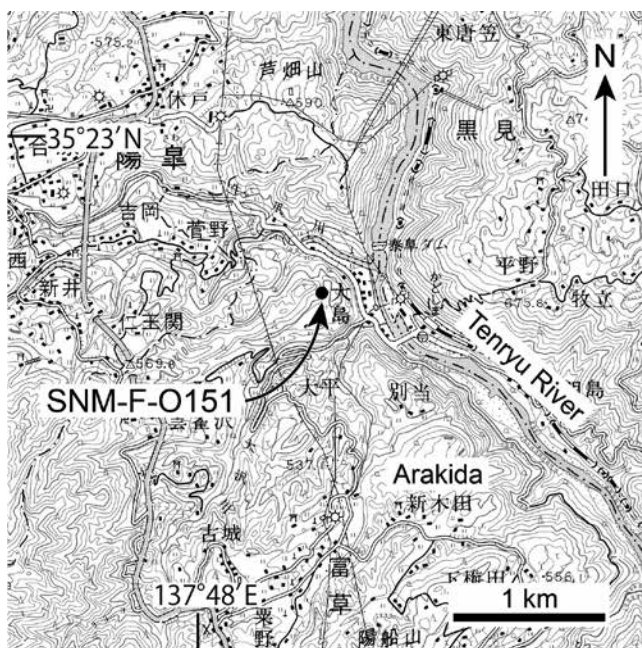


Figure 1. Locality of the specimen. The base map is from the "Tokimata" 1:50,000 topographic maps published by the Geological Information Authority of Japan.

標本:SNM-F-O151 (下仁田町自然史館所蔵), 左の耳周骨, 鼓室胞, ツチ骨, キヌタ骨, アブミ骨。

産地:長野県下伊那郡阿南町恩沢 (北緯35度22分36秒, 東経137度48分18秒) (Fig. 1)。

産出層及び年代:富草層群新木田層, 前期中新世 (約18.1~約17.2 Ma)。本標本は富草層群新木田層の基盤周縁相である恩沢相との境界付近である新木田層下部層のバミス交じりのシルト岩より産出した。酒向・星 (2014) は古地磁気層序の検討により富草層群上部層 (新木田層及びその上位にあたる粟野層) の年代を約18.1~約17.2 Maとしている。

発見者:関谷友彦

発見年月:2008年9月

耳周骨 (periotic)

左耳周骨が良好に保存されているが後突起の一部をわずかに欠損する (Fig. 2)。耳周骨の保存全長 (前突起の前端から後突起の後端) は26.9 mmである。前突起 (anterior process) の前後長は9.0 mmで、蝸牛部 (pars cochlearis) の前後長 (13.8 mm) よりも短い。外面観では前突起はほぼ四角形の外形をなす (Fig. 2D)。前突起は蝸牛部の前後軸に対してやや内方を向く。前突起の先端は丸みを帯びており、前突起基部から先端にかけての腹面観での内外幅の変化はほとんど見られない。前突起の内面・外面ともに緩やかに凸面をなす。また多くのケントリオドン類にみられるような前突起前面から背面にかけてのキール状の構造 (anterior keel) は本標本では発達しない (Fig. 2E)。前突起先端部分の腹面には前後方向に溝状の構造 (Fig. 2Bの groove) が発達する。同様の構造は *Kentriodon pernix*, *Delphinodon dividum*, *Macrokentriodon morani* などでも観察される。鉤状突起窩 (fovea epitubaria) は浅く、周囲との境界は不明瞭である。外側隆起 (lateral tuberosity) は明瞭に発達し、外方に突出する。ただし突出の程度は強くなく、腹面観で耳周骨外縁は例えば *Hadrodelphis calvertense*, *Liolithax simulans* などで見られるような明瞭なS字状の外形ではなく、ゆるやかに弯曲する (Fig. 2B)。ツチ骨頭の関節窩 (malleolar fossa) は円形で大きく、外側隆起の内側に位置する。ツチ骨頭の関節窩の後方にはキヌタ骨窩 (fossa incudis) が保存されている。前突起と後突起 (posterior process) の間の鼓室上裂孔 (epitympanic hiatus) は前部と後部に分けられる。その後部は骨表面に凹凸が見られ、鱗状骨 (squamosal) の針状突起 (spiny process) に接していた部分と考えられる (Mead and Fordyce, 2009)。

蝸牛部は腹面観及び内面観でいずれも丸みを帯びた外形

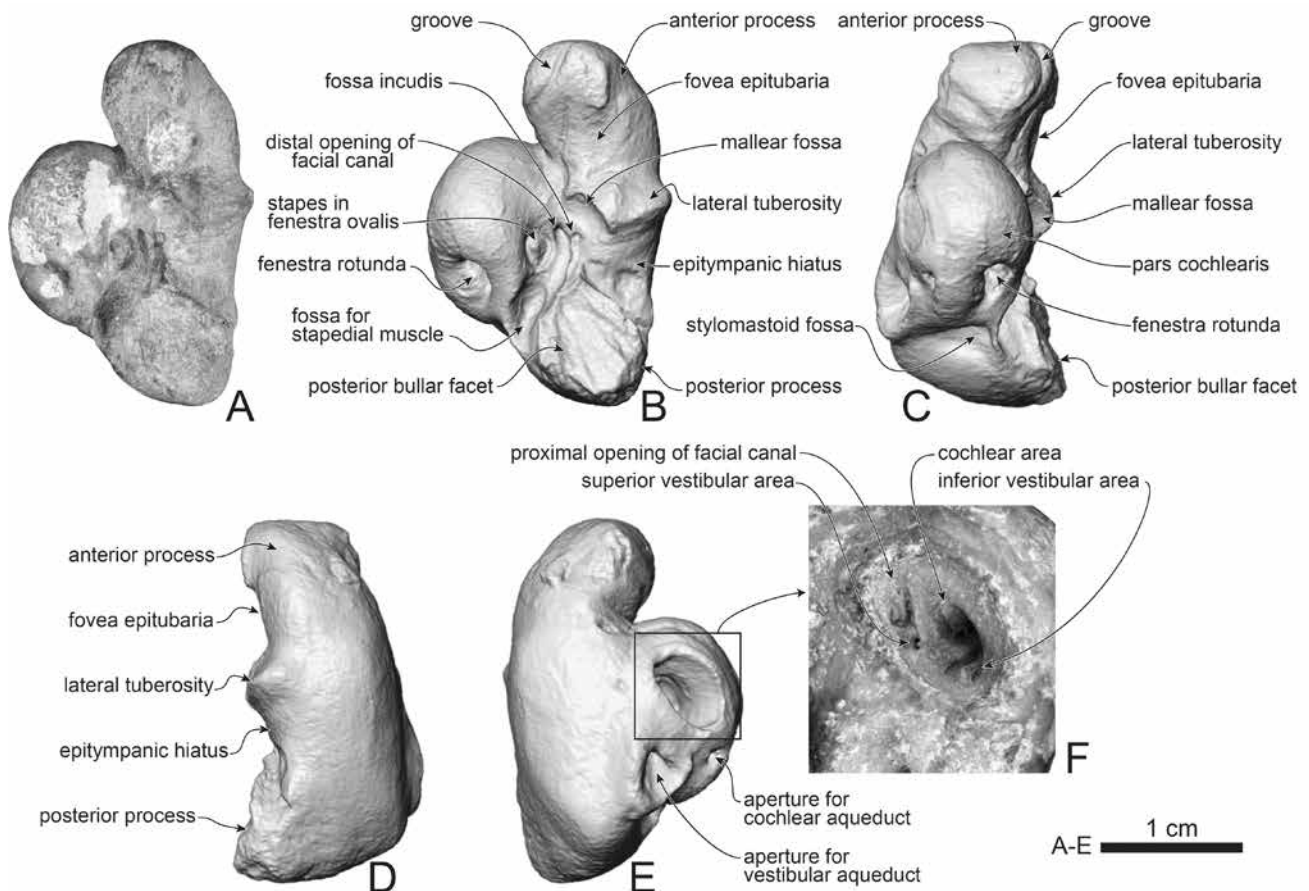


Figure 2. Kentriodontidae gen. et sp. indet., SNM-F-O151, left periotic. A, ventral view. B-E, 3D models in B, ventral, C, medial, D, lateral and E, dorsal views. F, fundus of internal acoustic meatus.

を呈する。このような蝸牛部の内面観の外形は、蝸牛部の内耳道周囲が背側に伸長しているため内面観で蝸牛部の背側縁が背側に凸の湾曲を呈していることによる (Fig. 2C)。このような形態は例えば *Wimahl chinookensis*, *D. dividum* や多くの *Kentriodon* 属で見られるような、蝸牛部の内面観での背側縁がほぼ平坦の外形である形態とは異なる。蝸牛部の後面には蝸牛窓 (fenestra rotunda) が開口する。蝸牛窓の背側には蝸牛小管外口 (aperture for cochlear aqueduct) が開口する。前庭水管外口 (aperture for vestibular aqueduct) は蝸牛小管外口の外側に位置する。前庭水管外口は蝸牛小管外口よりも顕著に大きい。また前庭水管外口の周囲はわずかに背側に突出する。背面観で内耳道 (internal acoustic meatus) は楕円形を呈する。内耳道底では顔面神経管入口 (proximal opening of facial canal)、蝸牛野 (cochlear area)、下前庭野 (area cribrosa media)、上前庭野 (superior vestibular area) (一島ほか, 2020; Ichishima et al., 2021) が確認できる。顔面神経管入口は楕円形で、前方に溝状には伸びない。また顔面神経管入口は蝸牛野よりも小さい。内耳道の前外方にあたる前突起基部には小孔が発達する (Fig. 2E)。 *Kentriodon nakajimai* (GMNH-PV-1010) でも同様の位置にやや不明瞭だが小孔が観察されるが、この構造の詳細につ

いては不明である。蝸牛部の腹面では卵円窓 (fenestra ovalis) が開口し、アブミ骨 (stapes) が関節した状態で保存されている。卵円窓の外側には顔面神経管外口 (distal opening of facial canal) が開口し、顔面神経溝 (facial sulcus) が幅狭く後方に伸びる。その後方ではアブミ骨筋窩 (fossa for stapedial muscle) が前後に長く発達する。蝸牛部の後面と後突起基部の間には浅い凹みが見られ、これは茎乳突窩 (stylomastoid fossa) と考えられる。同様の構造は現生するマイルカ上科では発達しないものの、 *K. pernix*, *D. dividum*, *M. morani* など多くのケントリオドン類でも確認できる。

後突起は短く、腹方を向く。後突起基部の背面には背側結節 (dorsal tuberosity) が顕著に発達する。鼓室胞との関節面 (posterior bullar facet) は一部に破損がみられるが、おおむね円形である。鼓室胞の後突起との関節面は浅い凹凸が発達する。

鼓室胞 (tympanic bulla)

左鼓室胞が保存されているが、外唇 (outer lip) は欠損している (Fig. 3)。また鼓室胞前端部で破損が見られるため、本来の外形は不明である。鼓室胞の保存前後長は 27.5+ mm である。腹面観では鼓室胞内縁は中央部分がわ

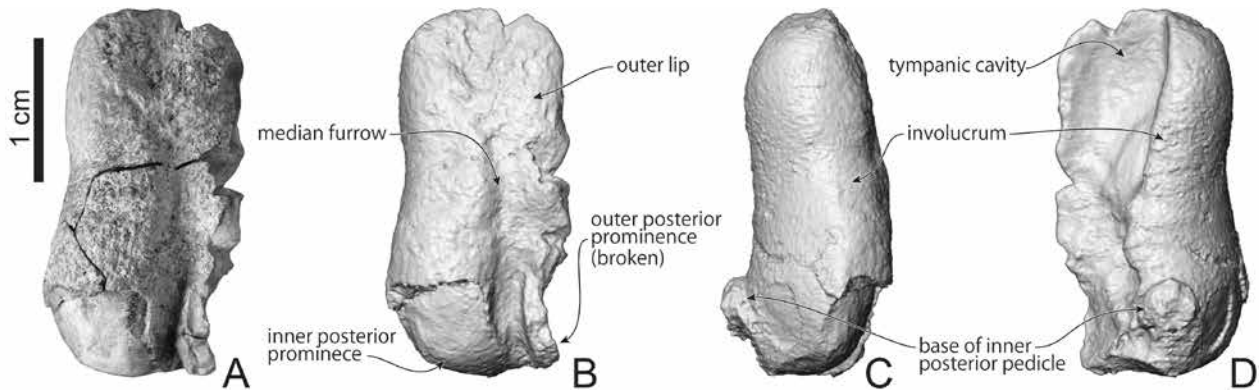


Figure 3. Kentriodontidae gen. et sp. indet., SNM-F-O151, left tympanic bulla. A, ventral view. B-D, 3D models in B, ventral, C, medial, and D, dorsal views.

ずかに湾曲し、前部及び後部がわずかに内方に膨らむ外形をしている。内側後隆起 (inner posterior prominence) は破損がみられるが、鼓室胞内部の堆積物による鋳型が保存されており (Fig. 3A)、そのおおよその形状を推定することができる。外側後隆起 (outer posterior prominence) は一部を除き欠損している。破損のため不明瞭ではあるが、保存される外側後隆起の基部付近の湾曲程度から、本標本では内側後隆起の後端は外側後隆起の後端に対して顕著に前方に位置するというマイルカ科に特徴的な形態 (Murakami et al., 2014) ではなかったと推定される。外側後隆起と内側後隆起との間には深い隆起間切痕 (interprominential notch) が発達する。中央溝 (median furrow) は後部で深く、前方に向かって浅くなるが、少なくとも鼓室胞の中央よりも前方まで伸びる。内面観で総苞 (involucrum) の厚さは前後方向であまり変化しない (Fig. 3C)。

耳小骨 (auditory ossicles)

ツチ骨 (malleus) は耳周骨のツチ骨頭の関節窩 (malleolar fossa) に関節し、さらにツチ骨とキヌタ骨 (incus) も関節した状態で発見された (Fig. 4)。ツチ骨はツチ骨頭 (head of malleus) が保存されている。キヌタ骨では短脚 (crus breve) は破損がみられ、基部のみが保存されている。アブミ骨 (stapes) はアブミ骨底 (base of stapes) が耳周骨の卵円窓にはまった状態で保存されている。

議論

セントリオドン科は Slijper (1936) においてマイルカ科の亜科 (セントリオドン亜科) として設立された。その後、Barnes (1978) はマイルカ上科に含まれる科 (セントリオドン科) として再定義し、Barnes (1985) ではセントリオドン科はカンフォロフォス亜科 (Kampholophinae)、セントリオドン亜科 (Kentriodontinae)、ロフォセタス亜科 (Lophocetinae)、ピサノデルフィス亜科 (Pithanodelphinae)

の4亜科を含むとした。しかし、セントリオドン科内の亜科やセントリオドン科の単系統性についてはこれまでも多くの議論がなされており、Peredo et al. (2018) は従来セントリオドン科としてまとめられてきたハクジラ類 [Kentriodontidae Slijper (1936) sensu Barnes (1978)] が彼らの系統解析において単系統群を形成しないことから、セントリオドン科を *Kentriodon* 属とそれに近縁な種のみからなる単系統群として再定義した。その一方で Guo and Kohno (2021) は Peredo et al. (2018) とは異なるマトリックスを用いて系統解析を行い、従来のセントリオドン科が単系統群をなすという結果を得たことから、Peredo et al. (2018) で定義された分類を棄却し、従来のセントリオドン科を単系統群として再定義している。このようにセントリオドン科の単系統性およびセントリオドン内の系統については議論の余地が残されている。しかしそれらについての詳細な議論は本論文の目的を超えるためここではセントリオドン科について従来用いられてきた Barnes (1978) によって定義されたグループとして扱う。

本標本では耳周骨前突起の外形は外面観で四角形であり、これはマイルカ上科に特徴的にみられる形態である (Kasuya, 1973; Muizon, 1988; Fordyce, 1994; Kazar and Hampe 2014)。ただし、本標本ではマイルカ科で典型的に見られるような外方に発達した胞傍稜 (parabullary ridge) は獲得されていない。また前述のように破損のため不明瞭ではあるが、本標本では鼓室胞の内側後隆起の後端は外側後隆起

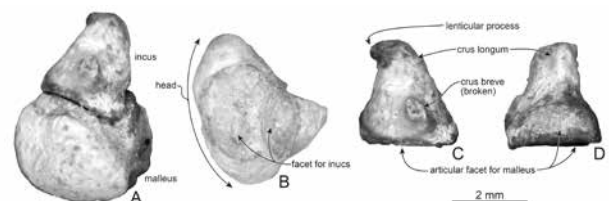


Figure 4. Kentriodontidae gen. et sp. indet., SNM-F-O151, left malleus and incus. A, malleus and incus in lateral view. B, malleus in posterior view. Incus in dorsolateral (C) and ventral (D) views. Scale bar equals 1 cm.

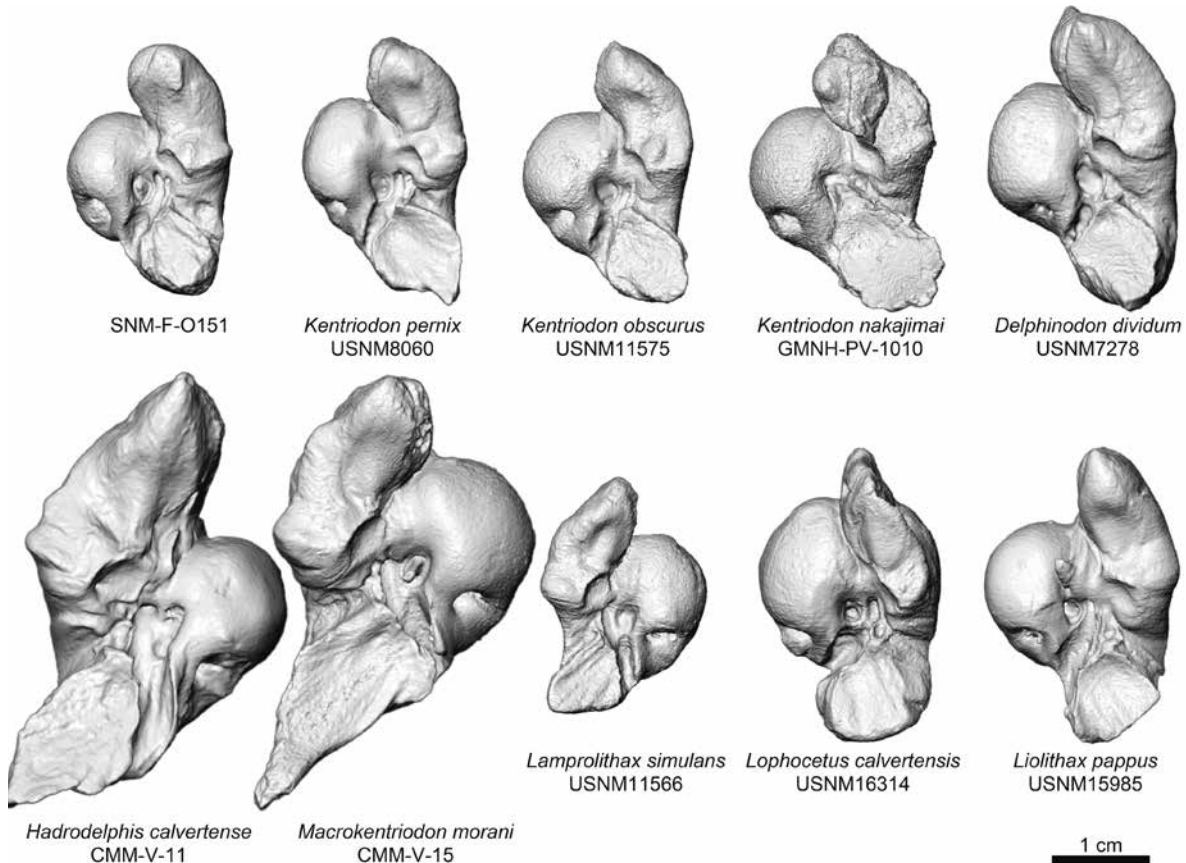


Figure 5. Periotic of kentriodontids in ventral view (3D models). Scale bar equals 1 cm.

の後端に対して明瞭に前方に位置するというマイルカ科の共有派生形質 (Murakami et al., 2014) も獲得していないと考えられる。また本標本は現生のネズミイルカ科で見られるような平坦な耳周骨後突起の関節面を持たず (Kasuya, 1973), 蝸牛部の幅に対して耳周骨体の幅が狭いという特徴も観察されない (木村・石原, 2018)。さらに本標本では蝸牛部は背腹方向に平坦で、前庭水管外口の外側にあたる耳周骨背面は背側方向へ突出するというイッカク科に特徴的な形態 (Lambert and Gigase, 2007) は見られない。また本標本では前庭水管外口は蝸牛小管外口よりも顕著に大きく、アルビレオ科とは明瞭に区別される。それに加え本標本の耳周骨前突起はアルビレオ科に比較すると長く、また蝸牛部は腹面観で四角形ではない点でもアルビレオ科とは異なる。オドベノケトプス科は耳周骨では非常に大きな前庭水管外口を獲得しており、鼓室胞は内面観で総苞がS字状の外形を呈している (Muizon and Domning, 2002)。これらの形態は本標本では獲得されておらず、オドベノケトプス科とは区別される。また本標本ではGuo and Kohno (2021) でケントリオドン科の表徴形質として示された形質の組み合わせに含まれている蝸牛部の外腹側部が最も凸面をなすという形態もみられる。以上より、本標本はケントリオドン科であると考えられる。

次にケントリオドン科のうち本標本と比較可能な部位が保存されている属との比較を行う。本標本の耳周骨では前突起は全体に丸みを帯びており、前突起の先端はとがらない。このような形態が本来の形態であるのか、それとも二次的な摩耗によるのかについては議論が必要であるものの、本標本ではツチ骨は耳周骨にあるツチ骨頭の関節窩に関節した状態で発見され、アブミ骨もツチ骨に接した状態で産出した。またキヌタ骨は卵円窓に関節した状態で保存されている。このような本標本の産状は、本標本が死後から比較的短い期間で堆積物中に埋没したことを示唆しており、本標本の前突起にみられる丸みを帯びた形態は死後の摩耗による二次的な影響によるのではなく本来の形態であると考えられる。

本標本でみられる耳周骨前突起の丸みを帯びた形態はケントリオドン科としては例外的である。大半の比較可能なケントリオドン類では腹面観で前突起先端部は尖り、前突起は前方に向かって幅を減少させる外形を呈しており、本標本の前突起のように前後方向での幅変化が少なく緩やかに膨らんで全体的に丸みを帯びた形態を示さない (Fig. 5)。D. dividumでは前突起の先端は尖っているものの、腹面観で前突起の全体的な外形は前方に向かって直線的に幅を減少させるのではなく、本標本と類似した外形を呈している。

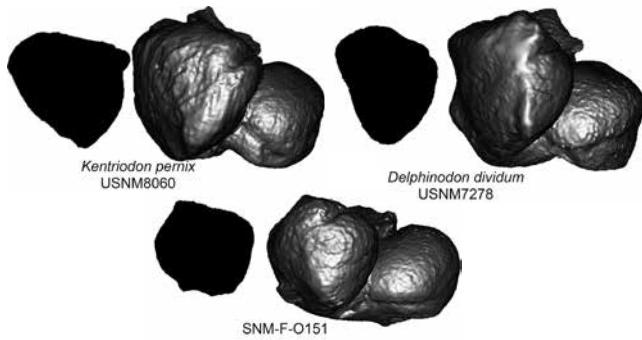


Figure 6. Periotic of kentriodontids in anterior view (3D models) and cross sectional view of anterior process.

ただし、前面観では前突起の外面はわずかに凹面をなしており、本標本でみられるような前突起全体が緩やかに凸面をなす形態とは異なる (Figs. 5, 6). *Kentriodon hoepfneri*でも腹面観で前突起先端部は丸み帯びた外形を呈しているが、前突起の背面には前後方向のキール状の構造が見られることから本標本とは異なる (Kazar and Hampe, 2014).

ケントリオドン科内では外側隆起の発達程度は様々な形態が見られる。本標本では明瞭に外方へ突出するが、*Atocetus inquensis*, *Atocetus nasalis*, *Belonodelphis peruanus*, *Hadrodelfhis calvertense*, *Heterodelfhis leiodontus*, *K. nakajimai*, *Lamrolithax simulans*, *M. morani*, *Kentriodon fuschsii*, *Sophianacetus commenticius*では本標本に比較してさらに顕著な外方への突出が見られる。その一方で*D. dividum*, *Kentriodon sugawarai*, *Liolithax pappus*, *Lophocetus calvertensis*, *W. chinookensis*では外側隆起の外方への発達は非常に弱い。このような形態の客観的な判断基準を厳密に設定することは困難ではあるが、*K. pernix*, *Kentriodon obscurus*, *K. hoepfneri*, *Lamprolithax annectens*, *Liolithax kernensis*では本標本と類似の形態が見られる。

また本標本では内耳道は楕円形である。一方で*H. calvertense*, *M. morani*など多くのケントリオドン類では顔面神経管入口が溝状に前方に伸びることで、内耳道は涙滴状の外形を呈しており、本標本とは明瞭に異なる。ただしBarnes and Mitchell (1984) は*K. obscurus*の多数の個体を報告する中で顔面神経管入口が前方へ溝状に伸長する程度およびそれに関連して内耳道の外形が涙滴形となる形態については個体変異が見られることを指摘している (ただし内耳道の外形が円形でなく楕円形であるという形質は*K. obscurus*の表徴形質としている)。

以上のように本標本は既知のケントリオドン科とはいずれも異なる形態的な特徴の組み合わせを持っている。しかし、本標本は耳周骨・鼓室胞及び耳小骨のみからなることに加え、Barnes and Mitchell (1984) では耳周骨では顕著な個体変異が見られることが指摘されていることから、現時

点では本標本の系統的な位置づけについての詳細な議論を行うことは困難である。したがってここでは本標本をケントリオドン科の未定種として報告するにとどめる。

これまで日本からはいくらかの下部中新統産のケントリオドン類の産出が知られている。大石ほか (1999) は岩手県二戸市の門ノ沢層尻子内シルト岩部層と一戸町女鹿の末ノ松山層中より発見された尻子内シルト岩部層由来と考えられる石灰質ノジュールより産出したそれぞれ1標本をケントリオドン科として報告した。このうち前者はGuo and Kohno (2021) によって*K. sugawarai*として記載された標本であり、前述のように耳周骨の前突起及び外側隆起の形態は本標本とは明瞭に異なる。また鼓室胞でも本標本では中央溝は前後方向に直線的に発達するのに対して、*K. sugawarai*では中央溝は腹面観で屈曲した形態をしており、本標本とは異なる。Okazaki (1976) は瑞浪層群より産出したハクジラ類化石について報告し、その後Barnes and Mitchell (1984) はOkazaki (1976) において*Eurhinodelphis* sp. Bとして報告された標本 (MFM18165) をaff. *Delphinodon dividum*とした。またOkazaki (1976) ではMFM18165以外にも1標本のハクジラ類 (MFM18168) の耳周骨を*Eurhinodelphis* sp. Aとして頭蓋とともに記載している。これらの2標本の耳周骨前突起は全体的に丸みを帯びた形態を呈しており本標本と類似した形態を示す。したがって本標本との今後の詳細な比較検討が待たれる (Fig. 7)。他には鹿間 (1975) では一志層群産の*Kentriodon* sp.について短く言及しており、長谷川ほか (1988) では瑞浪層群、一志層群、富草層群産のケントリオドン類についてリスト中に示しているが、これらの標本の詳細についてはいずれも言及されていない。なお本標本が発見されたのは2008年であり、長谷川ほか (1988) で富草層群産として示したケントリオドン類とは

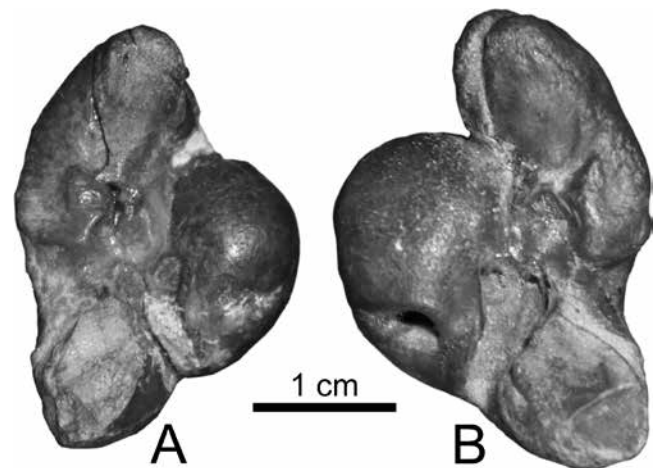


Figure 7. Periotic of A, *Eurhinodelphis* sp. A of Okazaki (1976) (MFM18168) and B, aff. *Delphinodon dividum* (= *Eurhinodelphis* sp. B of Okazaki, 1976) (MFM18165) in ventral view.

別の標本である。

前述のように、ケントリオドン科は中新世において繁栄して汎世界的な分布をしていたことが知られ、最初期の化石記録は下部中新統から知られている (Marx et al., 2016; Uhen, 2021など)。本標本の産出年代も前期中新世 (約18.1~約17.2 Ma) であり、ケントリオドン科としては初期の標本と言える。また本標本は前述の他の日本の下部中新統産の標本とともに少なくとも前期中新世には北西太平洋にもケントリオドン科が分布していたことを示している。さらに既知の下部中新統産のケントリオドン科の化石記録を合わせて検討するとケントリオドン科は前期中新世に出現して急速に分布を拡大し、遅くとも前期中新世末までには汎世界的な分布を獲得していたことを示唆する根拠となる標本のひとつである。このように本標本はケントリオドン科としては初期の化石記録であり、ケントリオドン科の初期進化を考えるうえでの基礎情報をもたらしている。

謝辞

本研究を進めるにあたり米国立スミソニアン自然史博物館のDavid J. Bohaska氏、Nicholas D. Pyenson氏、カルバート海洋博物館のStephen J. Godfrey氏、瑞浪市化石博物館の柄澤宏明氏、安藤佑介氏には標本の観察においてご便宜を願っていただいた。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栞祐司氏には貴重なご助言をいただいた。また、本標本は著者のひとりである関谷より信州大学の地質調査実習の一環で発見されたもので、地表踏査においては古川真理江氏、白金秀那氏、安井伸介氏には多大なるご支援をいただき、関谷の指導教官である吉田孝紀氏には地質調査の際に貴重なご助言をいただいた。記してお礼申し上げる。本研究の一部はJSPS科研費18K01110の助成を受けたものである。

引用文献

- Barnes, L. G. (1978) : A review of *Lophocetus* and *Liolithax* and their relationships to the delphinoid family Kentriodontidae (Cetacea : Odontoceti). *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin*, 28:1-35.
- Barnes, L. G., Domming, D. P. and Ray, C. E. (1985) : Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science*, 1 : 15-53.
- Barnes, L. G. and Mitchell, E. (1984) : *Kentriodon obscurus* (Kellogg, 1931), A fossil dolphin (Mammalia : Kentriodontidae) from the Miocene Sharktooth hill bonebed in California. *Natural History Museum of Los Angeles County Contribution in Science*, (353) : 1-23.
- Brisson, A. D. (1762) : Regnum animale in classes IX: distributum, sive Synopsis methoica sistens generalem animalium distributionem in classes IX, & duarum primarum classium, quadrupedum scilicet & cetaceorum, particularem divisionem in ordines, sectiones, genera & species. Lugdum Batarorum, apud. TheodorumHaak, Leiden, 296pp.
- Flower, W. H. (1867) : Description of the skeleton of *Inia geoffrensis* and of the skull of *Pontoporia blainvillei*, with remarks on the systematic position of these animals in the order Cetacea. *Transactions of the Zoological Society of London*, 6 : 87-116.
- Fordyce, R. E. (1994) : *Waipatia maerewhenua*, new genus and new species (Waipatiidae, new family), an archaic Late Oligocene dolphin (Cetacea : Odontoceti : Platanistoidea) from New Zealand. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History*, (29) : 147-176.
- Fordyce, R. E. and Muizon, C. de. (2001) : Evolutionary history of the cetaceans: a review. In Mazin, J. -M. and Buffr enil, V. de (eds) *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, M nchen, Germany, p.169-233.
- Gray, J. E. (1821) : On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository*, 15 : 296-310.
- Guo, Z. and Kohno, N. (2021) : A new kentriodontid (Cetacea : Odontoceti) from the early to middle Miocene of the western North Pacific and a revision of kentriodontid phylogeny. *PeerJ*, 9 : e10945.
- 長谷川善和・岡崎美彦・久家直之・甲能直樹(1988) : 哺乳動物化石による富草・瑞浪・一志層群の対比について。日本産海生哺乳類化石の研究 文部省科学研究補助金(昭和62年度)総合研究, : 15-17.
- 一島啓人・阿部壮一郎・澤村 寛(2020) : 鯨類の耳周骨における"単孔"の正体。日本古生物学会第169回例会予稿集, : 61.
- Ichishima, H., Barnes, L. G., Fordyce, R. E., Kimura, M. and Bohaska, D. J. (1995) : A review of kentriodontine dolphins (Cetacea; Delphinoidea; Kentriodontidae) : Systematics and biogeography. *The Island Arc*, 3 : 486-492.
- Ichishima, H., Kawabe, S. and Sawamura, H. (2021) : The so-called foramen singulare in cetacean periotics is actually the superior vestibular area. *The Anatomical Record*, 2021; 1- 8. DOI : 10.1002/ar.24585.
- Kasuya, T. (1973) : Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone. *The Scientific Reports of the Whales Research Institute*, (25) : 1-103.
- Kaz r, E. and Hampe, O. (2014) : A new species of *Kentriodon* (Mammalia, Odontoceti, Delphinoidea) from the middle/late Miocene of Gro  Pampau (Schleswig-Holstein, North Germany). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 : 1216-1230.
- Kimura, T. and Hasegawa, Y. (2019) : A new species of *Kentriodon* (Cetacea, Odontoceti, Kentriodontidae) from the Miocene of Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39 : e1566739. DOI : 10.1080/02724634.2019.1566739.
- 木村敏之・長谷川善和・小泉明裕(2020) : 長野県の下部中新統富草層群新木田層よりアロデルフィス類化石の産出。群馬県立自然史博物館研究報告, (24) : 15-23.
- 木村敏之・石原克彦(2018) : 千葉県銚子市長崎鼻よりネズミイルカ類耳周骨化石の産出。群馬県立自然史博物館研究報告, (22) : 73-77.
- Lambert, O. and Gigase, P. (2007) : A monodontid cetacean from the Early Pliocene of the North Sea. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*, 77 : 197-210.
- Marx, F. G., Lambert, O. and Uhen, M. D. (2016) : *Cetacean Paleobiology*. John Wiley and Sons, Chichester, U.K., 319pp.
- Mead, J. G. and Fordyce, R. E. (2009) : The therian skull: a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian contributions to zoology*, (627) : 1-248.
- Muizon, C. de. (1984) : Les vert br s fossiles de la Formation Pisco (Perou) II : Les Odontoc tes (Cetacea, Mammalia) du Plioc ne inf rieur de Sud-Sacaco. *Institut Francais d'Etudes Andines, Editions Recherche sur les Civilisations, M moire*, (50) : 1-188.
- Muizon, C. de. (1988) : Les relations phylog n tiques des Delphinida (Cetacea, Mammalia). *Annales de Pal ontologie*, 74 : 159-227.
- Muizon, C. de. and Domning, D. P. (2002) : The anatomy of *Odobenocetops* (Delphinoidea, Mammalia), the walrus-like dolphin from the Pliocene of Peru and its palaeobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 134 : 423-452.

- Muizon, C. de., Domning, D. P. and Ketten, D. R. (2002) : *Odobenocetops peruvianus*, the Walrus-convergent delphinoid (Mammalia : Cetacea) from the Early Pliocene of Peru. *Smithsonian contribution to paleobiology*, (93) : 223-261.
- Murakami, M., Shimada, C., Hikida, Y., Soeda, Y. and Hirano, H. (2014) : *Eodelphis kabatensis*, a new name for the oldest true dolphin *Stenella kabatensis* Horikawa, 1977 (Cetacea, Odontoceti, Delphinidae), from the upper Miocene of Japan, and the phylogeny and paleobiogeography of Delphinoidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34 (3) : 491-511.
- 村松 武・阿南町の化石保存会(1992) : 長野県南部, 富草層群の恩沢相. 飯田市美術博物館研究紀要, (3) : 155-170.
- 日本獣医解剖学会編(2000) : 獣医解剖・組織・発生学用語. 日本中央競馬会, 1644pp.
- 大石雅之・長谷川善和・柳沢幸夫・松原尚志・菊池人見・小守一男・川守田浩(1999) : 岩手県二戸市および一戸町から産出した中新世ケントリオドン科歯鯨類化石. 日本古生物学会1999年年会予稿集, : 33.
- Okazaki, Y. (1976) : Miocene long-snouted porpoises from the Mizunami Group, central Japan. *Bulletin of Mizunami Fossil Museum*, (3) : 25-39.
- Peredo, C. M., Uhen, M. D. and Nelson, M. D. (2018) : A new kentriodontid (Cetacea : Odontoceti) from the early Miocene Astoria Formation and a revision of the stem delphinidan family Kentriodontidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38 : e1411357. DOI : 10.1080/02724634.2017.1411357
- 酒向和希・星 博幸(2014) : 本州中部, 中新統富草層群の古地磁気とテクトニックな意義. 地質学雑誌, 120:255-271.
- 鹿間時夫(1954) : 長野県南部の第三紀層富草層群について. 横浜国立大学紀要 secII, (3) : 71-108.
- Slijper, E. J. (1936) : Die Cetaceen, Vergleichend-Anatomisch und Systematisch. M. Nijhoff, Amsterdam, The Netherlands, 590 pp.
- 田中邦雄・清水清人・宮沢 謙・神村 透・平栗 武・中島克広編(1967) : 阿南町の化石. 長野県下伊那郡阿南町教育委員会, 237pp.
- 植草康浩・一島啓人・伊藤春香・植田啓一(2019) : 鯨類の骨学. 緑書房, 151pp.
- Uhen, M. D. (2021) : Cetacea. Paleobiology Database. Available at paleobiodb.org/classic?user=Guest&action=displayPage&page=OSA_9_Cetacea. Accessed July 1, 2021