

摂餌機構からみた日本産ヒゲクジラ類化石の概要*

木村敏之**

Outline of fossil baleen whale assemblages of Japan

KIMURA, Toshiyuki**

要旨

現生のヒゲクジラ類ではそれぞれのグループごとに特徴的な摂餌様式を獲得し、それによって同所的に存在する他のヒゲクジラ類との間での棲み分け（ニッチ分化）がみられる。日本産ヒゲクジラ類化石をもとに、北西太平洋におけるヒゲクジラ類のニッチ分化に注目すると以下のように概観される。ヒゲクジラ類では前期中新世末までに断続詰め込み型摂餌を行うグループが北西太平洋に出現した。後期中新世の北西太平洋ではヒゲクジラ類において断続詰め込み型摂餌を行うケトテリウム類からナガスクジラ類への置き換わりが示唆される。また後期中新世末までには連続詰め込み型摂餌を行うグループが北西太平洋に出現し、少なくとも鮮新世において断続詰め込み、連続詰め込み及び断続吸い込み型摂餌を行うヒゲクジラ類の分布という現在と同じ生態的枠組みが成立したことが示唆される。

キーワード： ヒゲクジラ類，濾過摂餌，ニッチ分化，北西太平洋

1. はじめに

ヒゲクジラ類は口中にクジラヒゲと呼ばれる構造を獲得し、これを用いた濾過摂餌（filter feeding）を発達させている。このような摂餌機構を獲得することでヒゲクジラ類は小型のオキアミ類など海洋に豊富に存在する食料源を効率よく利用している。Fordyce (1980, 1989) は、濾過摂餌の獲得により、これらの豊富な食料源を利用することが可能になったことが、ヒゲクジラ類の出現・放散と密接に関連していることを示唆している。

現生ヒゲクジラ類では各科の分布は互いに重複する (Jefferson *et al.*, 1993)。一般に同所的に分布する生物間では異なる生態的地位の利用による棲み分け（ニッチ分化）がみられる (Schoener, 1974)。このようなニッチ分化はヒゲクジラ類でも観察されており、現生のヒゲクジラ類では餌生物に関連したニッチ分化が指摘されている (Ballance, 2002)。ところで現生のヒゲクジラ類では概ねそれぞれのグループごとに特徴的な摂餌様式の獲得がみられるが (Berta and Sumich, 1999 など)、それらの摂餌様式と主たる餌生

物との間には密接な関連が指摘されている (Nemoto, 1959)。したがって、餌生物をなかだちとして摂餌様式とニッチ分化は互いに関連しているといえる。そこで北西太平洋におけるヒゲクジラ類化石について、摂餌様式を鍵として議論を行う。

所蔵機関の略号：HMN, 庄原市立比和自然科学博物館；MFM, 瑞浪市化石博物館；SFMCV, 信州新町化石博物館；SMNH, 埼玉県立自然の博物館。

2. 現生ヒゲクジラ類の摂餌様式

現生のヒゲクジラ類では大まかに3つの摂餌様式が観察され、概ね系統ごとに特徴的な摂餌様式がみられる (Berta and Sumich, 1999)。すなわちなガスクジラ類ではのみ込み型 (engulfment feeding)、セミクジラ類では漉きとり型 (skim feeding)、そしてコクジラ類では海底の堆積物より餌生物を漉しとって摂餌する benthic suction feeding (あるいは mud scooping) である (これらの摂餌様式の詳細については Pivornas, 1979, Berta and Sumich, 1999 など)。このような特徴的な摂餌様式に関連して、それぞれのグ

2007年8月27日受付，2007年11月12日受理

* 第25回化石研究会総会で発表

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

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

ループでは特徴的な派生形質の獲得がみられる。このような形質の例として、ナガスクジラ類では腹面に発達するウネと呼ばれる蛇腹構造や ventral pouch における非常に伸縮性に富んだ組織の獲得などが挙げられる (Sokolov, 1960)。これらの特徴は、のみ込み型の摂餌において一度に大量の水塊を口に含む際、そして口中に含んだ水をクジラヒゲの間から押し出す際に貢献していることが指摘されている (Orton and Brodie, 1987)。

ところで、ヒゲクジラ類でみられる濾過摂餌は懸濁物摂餌 (suspension feeding) の一種である。懸濁物摂餌はヒゲクジラ類以外にも、魚類や両生類、鳥類など様々な生物において観察されている (Sanderson and Wassersug, 1993)。Sanderson and Wassersug (1990) は水生生物における懸濁物摂餌は大まかに2つの摂餌様式、即ち、詰め込み型 (ram feeding) と吸い込み型 (suction feeding) に分類されることを示した。これらの違いは、口中に餌生物を含む水塊を得る方法の違いに基づいている。詰め込み型とは生物自身が前方へ移動することで、口中に水塊を得る摂餌様式である。これに対して、吸い込み型では生物自身の移動は基本的に重要ではなく、口中の陰圧を利用して吸い込むことで餌生物を含む水塊を得る摂餌様式である。これらの摂餌様式はさらに、水塊を口中に含む行為が連続的 (continuous) であるのか断続的 (intermittent) であるのかによってそれぞれ細分される (Sanderson and Wassersug, 1990)。

これによると現生ヒゲクジラ類の摂餌様式はナガスクジラ類が断続詰め込み型、セミクジラ類が連続詰め込み型に分類される (Sanderson and Wassersug, 1990)。コククジラについては主に底生生物を堆積物ごとまきあげ、そこから餌生物を漉しとって捕食していることから (Berta and Sumich, 1999)、主となる摂餌では断続吸い込み型であると考えられる。ただし、例えばナガスクジラ科のイワシクジラでは連続詰め込み型の摂餌を行うことが報告されており (Nemoto, 1959 など)、コククジラでは断続吸い込み型以外にも連続詰め込み型、断続詰め込み型などの摂餌も観察されている (Sanderson and Wassersug, 1993)。

3. 日本産ヒゲクジラ類化石の概要と摂餌様式

1) 漸新世

機能歯を保有するヒゲクジラ類 (エティオケタス類) と機能歯を持たないヒゲクジラ類がともに報告されている (Barnes *et al.*, 1995; Okazaki, 1995 など)。エティオケタス類の摂餌様式については、現生のカニクイアザラシのような機能歯を用いた濾過摂餌の可能

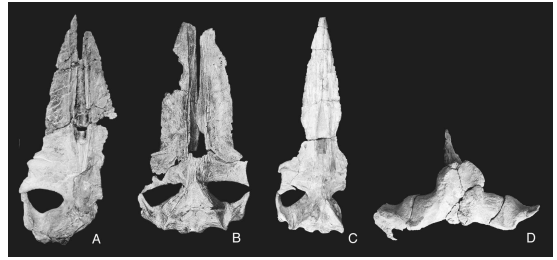


図1 下部～中部中新統産ケトテリウム類、頭蓋、背面観。
A, *Isanacetus laticephalus* (MFM28501);
B, *Parietobalaena* sp. (SMNH-VeF-62);
C, *Diorocetus chichibuensis* (SMNH-VeF-68);
D, *Pelocetus* sp. (HMN-F00003). 縮尺は任意。

性がこれまでに指摘されているが (Barnes *et al.*, 1995 など)、詳細な検討は行われていない。また、機能歯を保有しないヒゲクジラ類は芦屋層群より産出しており、Okazaki (1995) はこの標本を暫定的にケトテリウム科とした。この標本は広く平らな吻部をもつことから、クジラヒゲを用いた濾過摂餌を行っていたことが示唆されているが (Okazaki, 1995)、詳細な摂餌機構の検討はなされていない。以上のように、漸新世の北西太平洋におけるヒゲクジラ類の摂餌様式は現時点では不明な点が多い。

2) 前期～中期中新世

下部～中部中新統からは多様なケトテリウム類が産出しており、これまで少なくとも4属 (*Diorocetus*, *Isanacetus*, *Parietobalaena*, *Pelocetus*) が当時の北西太平洋に分布していたことが示唆されている (大塚・太田, 1988; 木村ほか, 1998, 2000b, 2007a; Kimura and Ozawa, 2002; 吉田ほか, 2003) (図1)。この他に大塚・太田 (1988) では備北層群産のケトテリウム類を *Aglaoetus*? sp. として報告している。また他にも属の同定は行われていないが、多くのケトテリウム類の産出が報告されている (木村ほか, 2000a; 2004 など)。これらのうち木村ほか (2000a), Kimura

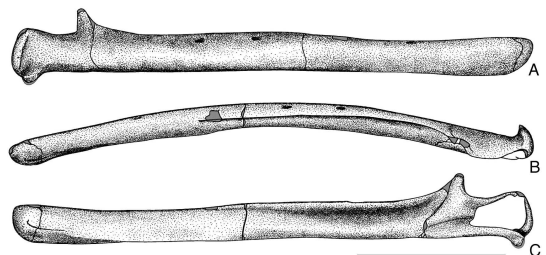


図2 岩村層群産ケトテリウム類標本、下顎骨、外面観 (A)、背面観 (B)、内面観 (C)。スケールは50cm。木村ほか (2000a) より引用。

(2002) では下部中新統岩村層群産ケトテリウム類標本(図2)の詳細な摂餌機構について検討をしている。これによると岩村層群産標本では現生のナガスクジラ類で獲得されている、のみ込み型の摂餌機構と密接に関連する派生形質を既に獲得していることから、少なくとも前期中新世末までには北西太平洋においてのみ込み型、即ち断続詰め込み型の摂餌を行うグループが出現していたことが示唆される。その一方で、Kimura (2002) は、岩村層群産標本には現生ナガスクジラ類では獲得されていない独自の派生形質の獲得もみられることを指摘した。これらの形質は岩村層群産標本が現生のナガスクジラ類に比べて、摂餌時に下顎骨を動かすために、より活発な筋肉の運動が必要となる効率の悪い原始的なのみ込み型の摂餌であったことを示唆している。

3) 後期中新世

上部中新統からはヒゲクジラ類化石の産出は比較的少ないが、北西太平洋におけるナガスクジラ類の出現(Hatai *et al.*, 1963など)とケトテリウム類の急減、及び北西太平洋におけるセミクジラ類の出現(松本, 1939; 徳永, 1939; 八木, 1939, 1943; 木村ほか, 2007b)によって特徴付けられる。

ナガスクジラ類では摂餌において、活発な筋肉の運動を必要としない摂餌機構の獲得が指摘されている(Brodie, 1977; Orton and Brodie, 1987; Lambertsen *et al.*, 1995; Bakker *et al.*, 1997; Kimura, 2002)。これは前述のように、積極的な筋肉の貢献が必要とされる下部中新統岩村層群産のケトテリウム類とは対照的である。さらに、ナガスクジラ類では下顎骨の湾曲が発達し、これにより下顎骨の長軸方向の回転において、より大きな口腔容積の変化を産み出すことができる(Lambertsen *et al.*, 1995)。このことからケトテ

リウム類に比較して、ナガスクジラ類ではより効率の良い摂餌であったことが示唆される(Kimura, 2002)。したがって、後期中新世におけるナガスクジラ類の出現とケトテリウム類の急減は、断続のみ込み型の摂餌を行うヒゲクジラ類間において、より効率の良い摂餌機構を獲得したナガスクジラ類による置き換わりを示しているのかもしれない。

セミクジラ類化石は長野県の権田累層最下部より報告されている(木村ほか, 2007b)(図3)。この標本はセミクジラ類に特徴的な背腹方向に強く湾曲した細長い吻部を獲得しており、現在のセミクジラ類と同様の連続詰め込み型の摂餌機構であったことが示唆される。

以上より後期中新世の北西太平洋では、断続のみ込み型に加え連続のみ込み型の摂餌を行うグループが新たに出現するとともに、断続のみ込み型の摂餌を行うヒゲクジラ類間での置き換わりが示唆される。

4) 鮮新世

鮮新統からはナガスクジラ類・セミクジラ類が多く産出するとともに(フカガワクジラ発掘調査団編, 1982; いわき市教育委員会, 1989; Oishi and Hasegawa, 1995a, bなど)、コククジラ類の産出も報告されている(Ichishima *et al.*, 2006)。コククジラ類の産出により、少なくとも鮮新世の北西太平洋において断続詰め込み型、連続詰め込み型及び断続吸い込み型のヒゲクジラ類が分布するという現在と同じ生態的な枠組みが成立したことが示唆される。またケトテリウム類では *Herpetocetus* 属が卓越して産出している(長谷川ほか, 1985; 大石, 1987; Oishi and Hasegawa, 1995a, b)。ただしケトテリウム類は鮮新世末までには絶滅する。

ところで、この時代の日本産ケトテリウム類におい



図3 権田累層産セミクジラ類, *Eubalaena shinshuensis* (SFMCV-0024)、頭蓋。A, 背面観; B, 側面観。スケールは1 m。木村ほか(2007b)より引用。

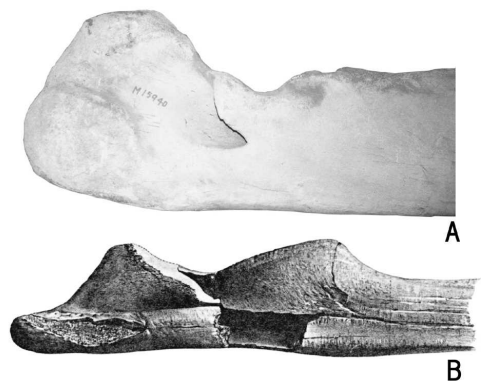


図4 コククジラ及び狭義のケトテリウム類 (*Herpetocetus*) の下顎骨、内面観。A, *Eschrichtium robustus*; B, *Herpetocetus scaldiensis* (Van Beneden, 1882より引用)。縮尺は任意。

て卓越する *Herpetocetus* 属は、下顎角が非常に強く後方に突出するという特徴的な派生形質を獲得しており (図 4 B), Bouetel (2005) ではこのような特徴は狭義のケトテリウム類に共通する派生形質であることを指摘している。このような狭義のケトテリウム類の特徴とされる形態は下顎角周辺に付着する筋の発達及び筋長の増大とともに、それらのモーメントアームの増大を示唆している。したがってこのような特徴は、狭義のケトテリウム類では積極的な下顎骨の上下運動を行っていたことを示唆していると考えられる。現生のヒゲクジラ類では、主に断続吸い込み型摂餌を行うコククジラにおいて、突出の程度は異なるが下顎角が関節突起よりも後方に突出するという類似の形態がみられる (図 4 A)。またクジラ類以外の懸濁物摂餌を行う脊椎動物における類似の形態としては、連続吸い込み型摂餌を行うカモ類において関節後突起 (retroarticular process) が強く発達するという特徴がみられる (Zweers, 1974; Sanderson and Wassersug, 1993)。カモ類では舌の前後方向の動きに加え、素早く連続して口を開閉することで餌生物を含む水塊を口中に得ており、この開閉運動において関節後突起は重要な役割を担っている (Olson and Feduccia, 1980; Sanderson and Wassersug, 1993)。狭義のケトテリウム類で示唆された積極的な下顎骨の運動は、このような吸い込み型の摂餌における運動と関連しているのかもしれない。これらのことから、今後の詳細な検討が必要ではあるが、下顎角の突出は吸い込み型の摂餌機構との関連が示唆される。したがって鮮新世における狭義のケトテリウム類の絶滅とコククジラ類の出現は、吸い込み型の摂餌機構を行うヒゲクジラ類における置き換わりを示している可能性がある。

以上のように摂餌機構を鍵として北西太平洋におけるヒゲクジラ類化石動物相について概観すると、少なくとも前期中新世末までには断続詰め込み型摂餌のグループが出現し、後期中新世には連続詰め込み型摂餌及び断続詰め込み型摂餌の両方がみられる。また後期中新世では断続詰め込み型摂餌のヒゲクジラ類間での置き換わりが示唆される。さらに鮮新世において、現在と同じヒゲクジラ類の生態的な枠組みが成立していたことが示唆されるとともに、鮮新世では類似した吸い込み型の摂餌を行うヒゲクジラ類間での置き換わりが示唆される。

謝辞

化石研究会総会・学術大会シンポジウムにお招きくださり、発表の機会を与えて頂いた化石研究会の方々に厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Bakker, M.A.G. de, Kastelein, R.A. and Dubbeldam, J. L. (1997) Histology of the grooved ventral pouch of the minke whale, *Balaenoptera acutorostrata*, with special reference to the occurrence of lamellated corpuscles. *Canadian Journal of Zoology* **75**, 563-567.
- Ballance, L.T. (2002) Cetacean ecology. In: Perrin, W. F., Wursig, B. and Theewissen, J.G.M. (eds) *Encyclopedia of marine mammals*, pp. 208-214. Academic Press, San Diego.
- Barnes, L.G., Kimura, M., Furusawa, H. and Sawamura, H. (1995) Classification and distribution of Oligocene Aetiocetidae (Mammalia; Cetacea; Mysticeti) from western North America and Japan. *The Island Arc* **3**, 392-431.
- Berta, A. and Sumich J.L. (1999) *Marine mammals: Evolutionary biology*. Academic Press, San Diego, 494 pp.
- Bouetel, V. (2005) Phylogenetic implications of skull structure and feeding behavior in balaenopterids (Cetacea, Mysticeti). *Journal of Mammalogy* **86**, 139-146.
- Brodie, P.F. (1977) Form, function, and energetics of Cetacea: a discussion. In: Harrison R.J. (ed) *Functional Anatomy of Marine Mammals*, Vol. 3, pp. 45-58, Academic Press, San Diego.
- Fordyce, R.E. (1980) Whale evolution and Oligocene Southern Ocean environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **31**, 319-336.
- Fordyce, R.E. (1989) Origins and evolution of Antarctic marine mammals. In: Crame, J.A. (ed) *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*, Special Publications of the Geological Society of London, **47**, 269-281.
- フカガワクジラ発掘調査団編 (1982) 深川産クジラ化石発掘調査報告書. 深川市教育委員会, 深川市, 132頁.
- 長谷川善和・野刘家宏・佐藤二郎・大石雅之 (1985) Part III. 前沢町生母産鯨類化石第1標本. 岩手県立博物館研究報告 **3**, 143-162.
- Hatai, K., Hayasaka, S. and Masuda K. (1963) Some fossil tympanics from the mizuho period of northern Japan. *Saito Ho-on Kai Museum of Natural History Reserch Bulletin* **32**, 5-17.
- Ichishima, H., Sato, E., Sagayama, T. and Kimura, M. (2006) The oldest record of Eschrichtiidae (Cetacea: Mysticeti) from the Late Pliocene, Hokkaido, Japan. *Journal of Paleontology* **80**, 367-379.
- いわき市教育委員会 (1989) いわき市四倉町産出鯨類

- 化石発掘調査報告書。いわき市教育委員会, 33頁。
- Jefferson, T.A., Leatherwood, S. and Webber, M.A. (1993) *FAO species identification guide. Marine mammals of the world*. FAO, Rome, 320 pp.
- 木村敏之・坂本 治・長谷川善和 (1998) 秩父盆地の中部中新統秩父町層群より産出したケトテリウム類化石。埼玉県立自然史博物館研究報告 **16**, 1-13.
- 木村敏之・奥村好次・岩村町教育委員会 (2000a) 岐阜県の中新統岩村層群より産出したヒゲ鯨類化石とその摂餌機構。瑞浪市化石博物館研究報告 **27**, 1-12.
- 木村敏之・坂本 治・長谷川善和 (2000b) 秩父市大野原の中部中新統秩父町層群奈倉層よりケトテリウム類化石の産出。埼玉県立自然史博物館研究報告 **18**, 15-29.
- Kimura, T. (2002) Feeding strategy of an Early Miocene cetothere from the Toyama and Akeyo Formations, central Japan. *Paleontological Research* **6**, 179-189.
- Kimura, T. and Ozawa, T. (2002) A new cetothere (Cetacea: Mysticeti) from the Early Miocene of Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* **22**, 684-702.
- 木村敏之・長谷川善和・日向 潤 (2004) 長野県東筑摩郡四賀村の中部中新統別所層よりヒゲクジラ類化石の産出。群馬県立自然史博物館研究報告 **8**, 89-92.
- 木村敏之・長谷川善和・大澤 仁・山岡隆信・古川義雄・上田隆人・木吉智美・杉原正美・作田雅志 (2007a) 広島県庄原市の中部中新統備北層群より産出したケトテリウム類化石。比和科学博物館研究報告 **48**, 1-10.
- 木村敏之・成田 健・藤田 敬・長谷川善和 (2007b) 長野県上水内郡信州新町の権田累層 (上部中新統～下部鮮新統) 産セミクジラ属 (*Eubalaena*) の一新種。群馬県立自然史博物館研究報告 **11**, 15-27.
- Lambertsen, R., Ulrich, N. and Straley, J. (1995) Frontomandibular stay of Balaenopteridae: A mechanism for momentum recapture during feeding. *Journal of Mammalogy* **76**, 877-899.
- 松本 史 (1939) 上水内郡津和村産鯨骨化石に就いて。信濃教育 **682**, 43-55.
- Nemoto, T. (1959) Food of baleen whales with reference to whale movements. *Scientific Report of the Whale Research Institute* **14**, 144-290.
- Okazaki, Y. (1995) A new type of primitive baleen whale (Cetacea; Mysticeti) from Kyusyu, Japan. *The Island Arc* **3**, 432-435.
- 大石雅之 (1987) 岩手県一関市及び西磐井郡平泉町の鮮新統から産出した鯨類・鱈脚類化石。岩手県立博物館研究報告 **5**, 85-98.
- Oishi, M. and Hasegawa, Y. (1995a) Diversity of Pliocene mysticetes from eastern Japan. *The Island Arc* **3**, 436-452.
- Oishi, M. and Hasegawa, Y. (1995b) A list of fossil cetaceans in Japan. *The Island Arc* **3**, 493-505.
- Olson, S.L. and Feduccia, A. (1980) Relationships and evolution of flamingos (Aves: Phoenicopteridae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **316**, 1-73.
- Orton, L.S. and Brodie, P.F. (1987) Engulfing mechanics of fin whales. *Canadian Journal of Zoology* **65**, 2898-2907.
- 大塚裕之・太田泰弘 (1988) 広島県庄原市地域の中新世備北層群産鯨類化石。日本産海棲哺乳類化石の研究, 昭和62年度文部省科学研究補助金, 総合研究 (A), 69-74.
- Pivorunas, A. (1979) The feeding mechanisms of baleen whales. *American Scientist* **67**, 432-440.
- Sanderson, S.L. and Wassersug, R.J. (1990) Suspension-feeding vertebrates. *Scientific American* **262**, 96-101.
- Sanderson, S.L. and Wassersug, R.J. (1993) Convergent and alternative designs for vertebrate suspension feeding. In: Hanken, J. and Hall, B.K. (eds) *The skull*, Vol. 3, pp. 37-112, University of Chicago Press, Chicago.
- Schoener, T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**, 27-39.
- Sokolov, W. (1960) Some similarities and dissimilarities in the structure of the skin among the members of the suborders Odontoceti and Mysticoceti (Cetacea). *Nature* **185**, 745-747.
- 徳永重康 (1939) 長野県内に発見せる鯨化石。地質学雑誌 **46**, 199-200.
- Van Beneden, P.-J. (1882) Description des ossements fossiles des environs d'Anvers. Troisième partie. Cétacés, gères *Megaptera*, *Balaenoptera*, *Burtonopsis*, et *Erpetocetus*. *Annales du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique* **7**, 1-90.
- 八木貞助 (1939) 上水内郡津和村産鯨骨化石。長野県史蹟名勝天然記念物調査報告 **20**, 203-207.
- 八木貞助 (1943) 更埴地質誌。信濃毎日新聞社出版部, 289頁。
- 吉田健一・木村敏之・長谷川善和 (2003) 埼玉県中部中新統秩父町層群奈倉層産ケトテリウム類の一新種。埼玉県立自然史博物館研究報告 **20**・**21**, 1-10.
- Zweers, G.A. (1974) Structure, movement, and myography of the feeding apparatus of the mallard (*Anas platyrhynchos* L.) a study in functional anatomy. *Netherlands Journal of Zoology* **24**, 323-467.