

北海道上部白亜系蝦夷層群鹿島層の サントニアン階から産出したネコザメ目の歯化石について

金子正彦*・藤本艶彦**

The first record of fossil shark teeth of Order Heterodontiformes in Northwest Pacific region from Upper Cretaceous of Kashima Formation (Santonian), Yezo Group, Hokkaido, Japan

Masahiko Kaneko* and Tsuyahiko Fujimoto**

Abstract

We report a new discovery of Heterodontiformes shark teeth from the Upper Cretaceous of Kashima Formation (Santonian) of Hokkaido. They are identified as the anterior teeth of *Heterodontus* cf. *carerens* and *Heterodontus* sp. This discovery is the first record of anterior tooth of the genus *Heterodontus* from the Upper Cretaceous in the northwestern Pacific region. Species belonging to the genus *Heterodontus* are roughly classified into morphotype 1 and morphotype 2, with *H.* cf. *carerens* included in morphotype 2 and *H.* sp. included in morphotype 1.

Key words: Heterodontiformes, *Heterodontus* cf. *carerens*, Shark tooth, Santonian, Upper Cretaceous

1. はじめに

ネコザメ目はジュラ紀に出現し、主に遊離歯によって7属が知られる。中生代のネコザメ目はジュラ系から産出するものとしてパレオヘテロドンタス属 *Palaeoheterodontus*, パラセストラシオン属 *Paracestracion*, プロヘテロドンタス属 *Proheterodontus*, プロセストラシオン属 *Procestracion* およびセストラシオン属 *Cestracion* が知られている (Hovestadt 2018)。白亜系から産出する種としてはプロトヘテロドンタス属 *Protoheterodontus*, ネコザメ属 *Heterodontus* などが知られているが、これら7属のうちネコザメ属以外の6属は絶滅したとされている (Hovestadt 2018)。現生のネコザメ属は太平洋やインド洋沿岸の浅く温暖な水域に生息している底生習性 (後藤 1989) である。ネコザメ属の歯は非常に変化のある歯列によって特徴付けられ、成長に伴い、一生を通じて歯の形態が変化

する個体発生的異形歯性 (Ontogenetic heterodonty) を示す (金子・後藤 2008)。前歯は小さく対称で、刺して捕捉する歯であるのに対し、側歯は咬頭を備えず近遠心に伸長して大きく広い咬合面をもつ臼状ないし板状の歯で、サザエなどの貝殻を咬み砕く機能を果たしている (後藤 1989, 2012)。また、幼体〜若い個体は甲羅の無い無脊椎動物を食することから、捕獲のために間隔の密集した針状の多咬頭を必要とするが、成長に伴い咬頭数が減少する (Reif 1976)。

Reif (1976) によれば現生のネコザメ属9種は、歯列の異なる *Portusjacksoni*-type (*H. japonicus*, *H. zebra*, *H. portusjacksoni*) と、*Francisci*-type (*H. francisci*, *H. galeatus*, *H. mexicanus*, *H. omanensis*, *H. quoyi*, *H. ramalheira*) の2つのタイプに区分される。*Portusjacksoni*-type は一般に接合歯列、前歯および前側歯の一連の歯列、側歯3列と2つの後歯列を上顎および下顎に備え

2021年1月27日受付, 2021年12月20日受理

*育英館予備校, 〒347-0054 埼玉県加須市不動岡1-4-4

IKUEIKAN Preparatory School, 1-4-4 Fudoka, Kazo, Saitama Prefecture 347-0054, Japan

**兵庫県立人と自然の博物館・地域研究員, 〒575-0034 大阪府四条畷市江瀬美町19-10

Museum of Nature and Human Activities, Hyogo/Regional Researcher, 19-10 Esebi-cho, Sijyonawate, Osaka 575-0034, Japan

る。Francisci-type は一般に、接合歯列、前歯および前側歯の一連の歯列、前側歯とそれに続く一連の側歯列、顎骨接合部に向かって並ぶ一連の後歯列を上下顎に備える。これらの中で北西太平洋域にはネコザメ *Heterodontus japonicus* とシマネコザメ *H. zebra* の2種のみが生息している (Compagno 2001)。また、後述するように Hovestadt (2018) は、現生ネコザメ属に帰属する9種を含め、ネコザメ目とされるほぼ全ての化石種を再検討し、ネコザメ属に帰属するすべての種が、2つのグループ Morphotype 1 (咬頭の唇側面に明瞭な装飾を備える) および Morphotype 2 (咬頭の唇側面は滑らかで、成体では弱い装飾をそなえる可能性が指摘される) に分けられることを示した。

ところで、本邦の上部白亜系からの板鰐類化石については古くから報告されている (例えば Goto et al. 1996)。特に本邦白亜系模式層序でもある蝦夷層群では近年でも板鰐類化石の報告があり (例えば Tomita and Kurihara 2011; Kanno et al. 2017)、後期白亜紀の北太平洋地域における板鰐類相を理解する上で重要な地層である。著者らも2009年以降北海道夕張市鹿島地区のシューパロ川流域に分布する蝦夷層群鹿島層のサントニアン階中の凝灰質砂岩中の板鰐類化石の調査を行っており、蟻酸処理を行うことで、これまで多くの板鰐類の歯化石を得た。歯化石は順次分類群ごとにキクザメ目では1科1属1種 (金子ほか 2012)、メジロザメ目では2科6属12種 (金子ほか 2015) およびネズミザメ目では6科9属19種と2未定属種 (金子ほか 2019) としてこれまで9科16属32種と2未定属未定種について報告した。本研究では酸処理で得た鹿島層産のネコザメ目の概要が明瞭になったので報告する。剖出された歯化石は4点で後述のようにいずれもネコザメ属に帰属する *Heterodontus* cf. *carerens* および *H. sp.* の前歯化石に同定された。北西太平洋地域の白亜系から産出するネコザメ目化石の報告は極めて乏しく、本邦では熊本県の下部白亜系オーテリビアン階から産出した *H. sp.* の側歯 (北村 1997)、兵庫県のカンパニアン階から産出した棘化石 (谷本ほか 1996) が報告されたに過ぎない。

白亜系産出のネコザメ属の前歯化石は北西太平洋地域においてこれまでに知られておらず、本論が初めての記録となる。鹿島層産の本属の歯化石は後期白亜紀におけるネコザメ属の古生物学的地理や、その分散の過程を議論する上で重要な情報をもたらす、ネコザメ目の進化史の解明に極めて有用な情報を提供するものと期待される。

2. 地質概説および化石の産状

化石は2009および2010年9月に夕張市鹿島地区千年

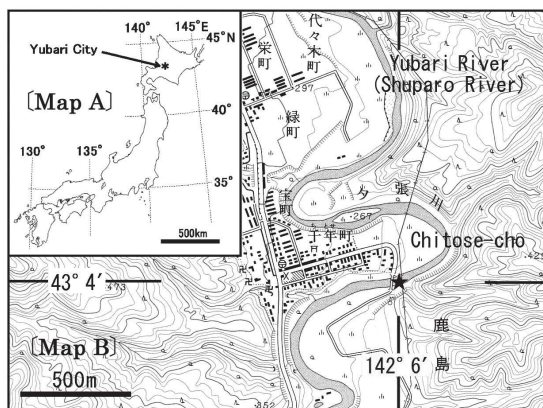


Fig. 1. The map showing the fossil locality of Order Heterodontiformes from the Kashima Formation (Upper Cretaceous, Santonian) in Yubari, Hokkaido, Japan. The map A shows the position of the Yubari City (*). And map B showing the fossil locality. [The map B: the topographical map of "Shuparo lake" scale 1 : 25000 published in 1989 by the Geospatial Information Authority of Japan.] (★: East longitude 142°6', north latitude 43°4')

鹿島層の凝灰質砂岩層から採取した化石岩塊から産出した (Fig. 1)。産地は現在、2015年に完成した夕張シューパロダムにともないダム湖に水没している。

鹿島層は本山ほか (1991) によって命名され、主に層厚1 m以下の凝灰質砂岩層もしくは凝灰岩層を頻繁に挟む、生物擾乱を強く受けた暗灰色の塊状泥岩からなる (Takashima et al 2004)。

化石の産地周辺の河床には、傾斜方向がほぼ垂直な暗灰色の泥岩層が露出し、平行葉理が発達したタービダイト性の凝灰質砂岩層が観察され、サメの歯化石は層厚約1 mの中粒砂岩層中に含まれる貝殻破片密集層から発見された。密集層の層厚は約20cmで、破片を構成するのは *Inoceramus*, *Ostrea*, *Nanonavis sachaliensis* (Schmidt) と推定される二枚貝、小型の巻貝などを主体とし、径0.2cm以下の多数の海緑石粒子を含む。また長径約2 cmから20cmの扁平な泥岩偽礫も散点的に含んでいる。*Inoceramus* の破片サイズは通常5 cm以下であるが、まれに20cm以上ある *Inoceramus amakusensis* Nagao and Matsumoto に同定される比較的大型の破片も含む。サメの歯化石は、この密集層中に散点的に含まれ、その保存は良好で、顕著な摩耗等は被っていない。

鹿島層の堆積環境は、Takashima et al. (2004) によれば、外側陸棚上部とされ、今回サメの歯化石が発見された化石密集層は、タービダイト性砂岩に巻き込まれた貝殻等が、他所より流されて堆積したもので、異地性の化石群であると考えられる。

また、鹿島層の堆積した時代は、上部チューロニア

ンからカンパニアンとされており (Takashima et al. 2004; 高嶋ほか 2018), 金子ほか (2012) により本サメの歯化石を含む岩体から *I. amakusensis* Nagao and Matsumoto が発見されたことにより, サントニアン階に対比される (利光ほか 1995)。

3. 標本の剖出方法

標本を母岩中より単体で取り出すために蟻酸処理を実施した。蟻酸は78%工業用 (三菱瓦斯化学 k. k.) を5%水溶液に希釈し, ドラフト内で使用した。処理工程については金子ほか (2015) を参考に剖出を進めた。剖出作業中に発生するガス成分は炭酸ガスが主であるが亜硫酸ガスなどの有害成分をわずかに含むため, トラップとして水槽内を通過させたのち排出させた。以下に剖出作業の手順を示す。

- ①: 母岩をハンマーで10~15cm 大に砕き, ガストラップを付けた密閉可能なポリ塩化ビニル製の容器に入れ, 5%蟻酸水溶液に約72時間浸した。
- ②: 残った母岩は水洗の後, おおよそ100g の母岩に対して2~3 ℓの水に24時間浸し, 母岩表面に残る蟻酸や生成した蟻酸カルシウムなどを抽出, 除去し, 資料Aとした。容器下部の沈殿物は, 水洗後, 双眼実体顕微鏡で歯化石の有無を確認し, 歯化石が発見された場合, ピンセットで拾い上げた後, 300 μ m メッシュの篩上に上水を捨て, 残渣は水分をエタノールで置換し, 資料Bとした。
- ③: 資料Aは, 双眼実体顕微鏡で母岩表面の歯化石の有無を確認した後, 針状エキスプローラーで化石に付着した砂岩の基質を可能な限り除去した後乾燥した。
- ④: 資料Bは乾燥後, さらに双眼実体顕微鏡を用い, 残渣に含まれる歯化石をピンセットで拾い上げた。
- ⑤: ②~④で得られた歯化石の歯根は脆いので, 強度を与える為に低粘度エポキシ樹脂を含浸させ, 72時間放置した。
- ⑥: 資料Aはエポキシ樹脂硬化後, 母岩表面に露出する化石への蟻酸による浸食を防ぐためシリコン樹脂で保護した後, 再度①~⑤の工程を, 母岩が形状をとどめなくなるまで繰り返し行った。

4. 標本の記載

板鰓類全体の分類体系については Cappetta (2012) を参考にし, ネコザメ目の分類については Hovestadt (2018) に従った。また, ネコザメの前歯の形態学的用語は Hovestadt (2018) を, 板鰓類歯化石全般の解剖学的用語は矢部・後藤 (1999) および後藤 (2006) を参考にした (Fig. 2)。なお, 本報告で記載した北

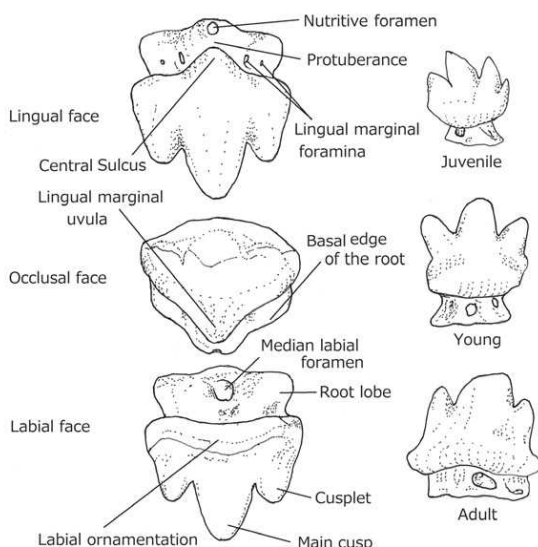


Fig. 2. Dental terminology of anterior tooth used for the morphological descriptions. The illustration traces the Text-Figure 3 of Hovestadt (2018). Not to scale.

Cusp (咬頭; 幼体は7~5本, 若い個体で5~3本, 成体で3~1本), Labial ornamentation (成長に伴い現れる線条, 粒条などの模様), Protuberance (歯根舌側隆起), Nutritive foramen (栄養孔), Lingual marginal uvula (舌側辺縁垂), Central sulcus (舌側辺縁溝; 歯冠の舌側面下部は歯根舌側隆起を覆うように舌側に大きく膨隆して舌側辺縁垂を形成し, 歯元列次列の歯の唇側面下部を支えるがその接点に残る窪み), Root lobe (歯根葉), Lingual marginal foramen (側舌側孔), Median labial foramen (正中唇側孔)

海道夕張千年町シューパロ川河床に分布する上部白亜系蝦夷層群鹿島層のサントニアン階より産出した標本 (MCM (Mikasa City Museum)-A2238~MCM-A2241) および比較に使用した現生種 *H. japonicus* の前歯 (MCM-A2242; 530mm TL (total length), ♀, 神奈川県, 駿河湾) は三笠市立博物館に収蔵されている。また, 現生種 *H. zebra* (KPM (Kanagawa Prefectural Museum of Natural History)-NI 0058916; 870mm TL, ♂, 香港, および KPM-NI 0058942; 630mm TL, ♀, 香港) は神奈川県立生命の星・地球博物館収蔵の顎骨標本を使用した。

古生物学的記載

軟骨魚綱 Class Chondrichthyes Huxley 1880
板鰓亜綱 Subclass Elasmobranchii Bonaparte 1838
板鰓下綱 Cohort Euselachii Hay 1902
新サメ区 Subcohort Neoselachii Compagno 1977
ネコザメ目 Order Heterodontiformes Berg 1940
ネコザメ科 Family Heterodontidae Gray 1851
ネコザメ属 Genus *Heterodontus* Blainville 1816

Heterodontus cf. *carerens* Kriwet 1999

Fig. 3, A-C., Pl.1. 1a-1d, 2a-2d

標本番号：MCM-A2238～MCM-A2239（若い個体および成体の前歯）

記載：（MCM-A2238；成体の前歯）近遠心保存径1.69mm，最大保存高1.55mm，最大保存厚0.57mm。歯は剖出時に主咬頭尖頭から歯根まで左右2つに分離し，その修復痕を残す。また，舌側辺縁垂（Lingual marginal uvula；歯冠舌側下部の舌側への膨隆部），舌側辺縁溝；（Central Sulcus；Hovestadt 2018：歯舌側辺縁垂の尖頭付近の表面の窪み）の近心位の一部および歯根の近心葉は，剖出時に破損し失われその痕跡のみが認められる不完全な歯である。①歯は近遠心にはほぼ対称で，②高さより幅があり，③唇側面観では円錐，④遠心面観では“ $\angle$ ”形に折曲する。⑤歯は直立する主咬頭と1対の副咬頭からなり，⑥副咬頭は主咬頭の近遠心面の中央付近に幅広く備わる。⑦3咬頭は

ともに円錐形で先端は鋭さを欠き，⑧特に主咬頭尖頭は丸い。⑨主咬頭の舌側面は強く凸で⑩エナメロイドは滑らかである。⑪咬頭下部は中央で近心側と遠心側が鋭角に結合することで舌側に強く膨出し，尖頭付近は僅かに舌側辺縁垂を形成する。⑫主咬頭の唇側面は全体に強く凸で，⑬エナメロイドは滑らかである。⑭唇側面下部のエナメロイドは咬合面観で半円状に大きく膨らみ，⑮歯根に大きくオーバーハングする。⑯切縁はあるが弱い。⑰近心縁には中央から下部にかけて近心副咬頭が備わり，⑱遠心縁には中央付近に遠心副咬頭が備わる。⑲副咬頭のエナメロイドは近遠心両咬頭の唇舌両面ともに滑らかで，⑳切縁は弱いが明瞭。㉑歯根は低い。㉒歯根舌側隆起は良く発達し，咬頭の舌側辺縁垂を支える。㉓歯根葉は細くよく発達し，㉔基底面観でおおよそ“V”字形をなすが遠心葉のみ保存される。㉕遠心葉表面には小さな側唇側孔が点在する。㉖近遠心葉間には広いドーム状をなし，㉗歯根底面にはおおよそ10個の大きな孔が備わる。また，㉘歯根舌側隆起上の栄養孔はあるが破損し，栄養孔内部の破断面がハーフパイプ状（Pl.1. 1d）に見られ，歯根舌側隆起中央の栄養孔と基底面中央の正中唇側孔との直線的な繋がりが確認される。

比較・検討：記載で示した①～③，⑤，⑦～⑨，⑪～⑫，⑭～⑮は，ネコザメ目ネコザメ科のプロトヘテロドンタス属およびネコザメ属サメ類の接合歯を含む前歯独特の特徴（Hovestadt 2018；Guinot et al. 2013；Cappetta 2012）であり，他のサメ類の目および科に類似の特徴を合わせ備える歯はない。本標本は主咬頭の唇舌両面のエナメロイドは滑らかである特徴を持つ。プロトヘテロドンタス属の前歯は，咬頭の唇側面基部付近に不規則な線条や1～2本の咬頭上部まで伸びる明瞭な線条を備える（Hovestadt 2018；Guinot et al. 2013）ことから本標本と異なる。さらに，本標本は㉑～㉔，㉖，㉘などネコザメ属の前歯の特徴（Reif 1976；Hovestadt 2018）を備える。ネコザメ属の前歯の咬頭唇側面は，一般に滑らかで加齢とともに下部表面に皺を備えるようになる（Reif 1976）。また，白亜系から産出するネコザメ属は12種数えられ（Table 1），前歯を含めて定義された種は *H. polonicus*, *H. carerens*, *H. agassizi*, *H. paucicarinata*, *H. canaliculatus*, *H. maisierensis*, *H. lonzeensis*, *H. laevis*, *H. havreensis* の9種が知られる。これら9種は Hovestadt (2018) によって唇側面に明瞭な皺襞，粒条，線条，網条など明瞭な装飾を備える Morphotype 1 (*H. agassizi*, *H. paucicarinata*, *H. lonzeensis*, *H. havreensis*) および，滑らか，あるいは成体では弱い装飾を備える可能性が指摘されている Morphotype 2 (*H. polonicus*, *H. carerens*, *H. canaliculatus*, *H.*

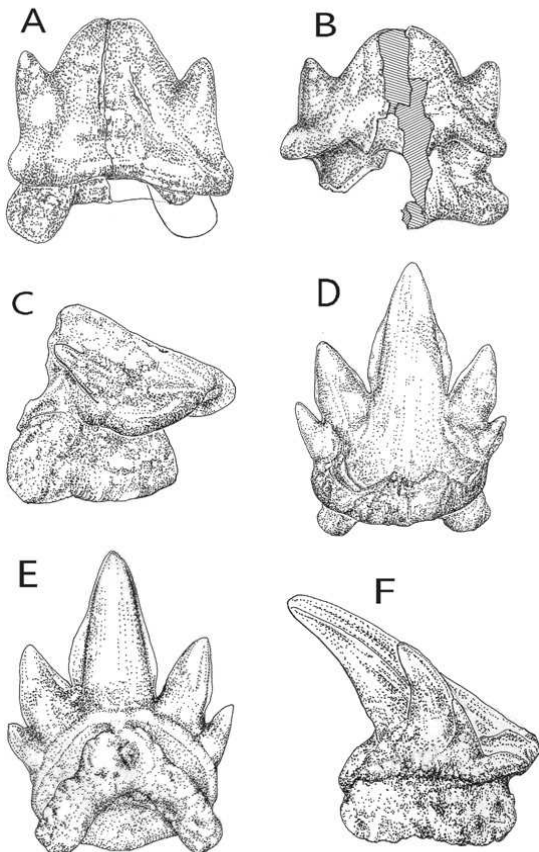


Fig. 3. *Heterodontus* fossil shark teeth from the Upper Cretaceous of Kashima Formation., A–C : *Heterodontus* cf. *carerens* (MCM-A2238), D–F : *Heterodontus* sp. (MCM-A2240) ., A, D ; labial view. B, E ; lingual view. C, F ; lateral view.

Table 1. The major species of the Genus *Heterodontus* from the Cretaceous.

Species	Locality	Age	References
<i>Heterodontus polonicus</i>	Poland	Late-Valanginian	Rees (2005)
<i>H. sp.</i>	Kumamoto, Japan	Hauterivian	Kitamura (1997)
<i>H. carerens</i>	Spain	Early-Barremian	Kriwet (1999)
	France	Aptian	Cappetta (1975)
<i>H. cf. carerens</i>	Oyubari, Japan	Santonian	This paper
<i>H. patagonicus</i>	Argentina	Cretaceous	Ameghino (1935)
<i>H. humilis</i> (as <i>Acrodus</i>)	Texas, USA	Cretaceous	Leidy (1872)
<i>H. agassizi</i> (as <i>Gomphodus</i>)	Czech	Cenomanian	Reuss (1846)
<i>H. paucicarinata</i> (as <i>Heterodontobatis</i>)	France	Cenomanian	Landemaine (1991)
<i>H. canaliculatus</i> (as <i>Acrodus</i>)	England	Cenomanian	Dixon (1850)
	Belgium, Netherlands	Turonian	Egerton (1850)
	Belgium, Netherlands	Turonian	Herman (1977)
<i>H. maisierensis</i>	Belgium, Netherlands	Late-Turonian	Herman (1977)
<i>H. lonzeensis</i>	Belgium	Coniacian-Santonian	Herman (1977)
	Texas, USA	Santonian	Meyer (1974)
	Belgium, Germany	Santonian – Campanian	Herman (1977),
<i>H. sp.</i>	Oyubari, Japan	Santonian	This paper
<i>H. sp.</i>	Hyougo, Japan	Campanian	Tanimoto et al. (1996)
<i>H. laevis</i>	England, France	Campanian	Guinot et al. (2013)
	Germany	Campanian	Albers & Weiler (1964)
	Texas, USA	Campanian	Meyer (1974)
<i>H. havreensis</i>	Belgium, Germany	Late-Campanian	Herman (1977)
<i>H. rugosus</i> (as <i>Pseudheterodontus</i>)	Kazakhstan	Cenomanian	Zhelezko & Glickman (1971)
	(as <i>Acrodus</i>) Belgium, Netherlands	Campanian – Maastrithian	Agassiz (1843)
	Belgium, Germany	Maastrithian	Albers & Weiler (1964)
	Belgium	Maastrithian	Herman (1977)

maisierensis, *H. laevis*) の2つのタイプに区別される。本標本は、副咬頭が1対であることから成体に属する個体の歯と考えられ、滑らかな唇側面を備えることは Morphotype 2 の定義 (Hovestadt 2018) に一致する。本標本の主咬頭は唇側面観から円錐状で、未発達で弱い切縁を備え、副咬頭は明瞭な切縁を備える円錐である。Morphotype 2 の中で、円錐状の咬頭を備える種に *H. polonicus*, *H. carerens*, *H. canaliculatus* がある。*H. polonicus* の咬頭の唇側面はおおよそ滑らかであるが、基底付近は網条を備えることや副咬頭は不明瞭であることから本標本と異なる。また、*H. canaliculatus* は歯幅が狭く主咬頭が高く鋭いことから本標本と異なる。*H. laevis* では副咬頭下部が幅広く、本標本と異なる。本標本は、側面観で唇側面が屈曲せず、唇側面下部も滑らかであるが、これらの特徴は *H. carerens* のみが共有する特徴で、本標本はこれと良く似る。しかしながら、本標本の歯根は破損し全体像が不明瞭であることや、*H. carerens* (Kriwet 1999) で記載された標本で歯根の詳細が示されていないことから、*H. cf. carerens* とした。

ネコザメ属未定種

Heterodontus sp.

Fig. 3, D-F., Pl.1, 3a-3e, 4a-4b

標本番号：MCM-A2240～MCM-A2241（幼体の前歯）
 記 載：(MCM-A2240；幼体の前歯) 近遠心径 1.38mm, 歯の最大高1.78mm, 歯の最大厚1.25mm.
 ①歯は唇側面観で歯幅より高さがある。②僅か遠心に傾向するが、③近遠心にほぼ対称である。④歯は5咬頭よりなり、⑤細長く直立する主咬頭と⑥2対の副咬頭を放射状に備える。⑦5咬頭は強く分岐するが咬頭基底で広く結合している。⑧5咬頭の舌側面は強く凸で⑨エナメロイドは滑らかである。⑩咬頭下部中央は近心側と遠心側がおおよそ80度の鋭角に結合することで舌側に強く膨出し、舌側辺縁垂を形成する。⑪主咬頭の唇側面は側面観では全体に平坦で、⑫遠心面観からは“∠”形に折曲する。⑬歯冠唇側面は緩やかに凸で、⑭エナメロイドは滑らかな上部と“W”形の明瞭な境界で分離し、下部は唇側に盛り上がる。⑮境界から辺縁部の表面は全体に緩やかな線条や粒条などの装飾を備える。⑯歯冠基底の辺縁部のエナメロイドは半円状に大きく膨らみ、⑰歯根に強くオーバーハングする。⑱歯根底面観で唇舌のエナメロイドは繋がることで、歯頸は環をなす。⑲切縁は鋭く近心咬頭基底から遠心基底まで明瞭に備わる。⑳切縁は幅広く、㉑近遠心両縁の中央付近から下部で最も幅広い。また、㉒咬合面観で咬頭尖の切縁は“v”字形に備わる。㉓第1副咬頭は近遠心両咬頭ともに、細長く主咬頭のおお

よそ1/2の高さで、②④近心副咬頭が直立し近心に向くのに対し、②⑤遠心副咬頭の基部は遠心に向くが中央付近から徐々に屈曲し咬頭上方に傾向する。②⑥第2副咬頭は近遠心両咬頭ともに、細長く主咬頭のおおよそ1/4の高さで、②⑦近心副咬頭は近心に向くが中央付近から徐々に屈曲し、咬頭上方に傾向する。②⑧遠心副咬頭の基部は遠心に向くが中央付近で徐々に屈曲し、咬頭上方に傾向する。②⑨第1副咬頭の切縁は、主咬頭同様に鋭く幅広く、近遠心両縁の中央付近で最も幅広い。②⑩第2副咬頭の切縁は明瞭であるが咬頭尖の切縁は不明瞭。③①歯根は低く、③②基底面観で全体に鋭い“V”字形で、③③近遠心根の間は広いドーム状をなす。③④歯根は膨隆する小さな歯根舌側隆起を備え、③⑤その尖頭中央に大きな栄養孔を備える。③⑥歯根葉は細いがよく発達し、③⑦舌側面観で歯冠唇側の歯頸を越えて伸び、唇側面観で歯根葉尖頭付近が見える。③⑧遠心葉は近心葉より僅かに太く短い。③⑨歯根は半溝段階で、③⑩歯根葉の舌側および唇側基底孔が良く発達し、③⑪基底面には小孔を備える。

比較・検討：本標本は記載で示した④、⑥～⑨、⑪～⑬などの特徴をもつ。概形はテンジクザメ目 *Orectolobiformes* コモリザメ科に属する *Plicatoscyllium* 属 (Case et al. 2019)、テンジクザメ属 *Delpitoscyllium* (Noubhani & Cappetta 1997)、コモリザメ属 *Ginglymostoma* (Noubhani & Cappetta 1997) の歯や、ネコザメ目ネコザメ科のプロヘテロドンタス属 *Proheterodontus* (Underwood & Ward 2004) およびネコザメ属 *Heterodontus* (Reif 1976) の前歯に類似する。しかし、テンジクザメ目に属するサメ類の歯は、咬頭唇側面上部や中央付近に皺襞や不規則な線条などを特徴的に備えることから本標本とは異なる。さらに本標本は、①～③、⑤、⑩、②③～④などプロヘテロドンタス属 (Dalinkevicius 1935; Case & Cappetta 1997; Case et al. 2001; Underwood & Ward 2004; Cappetta 2012; Hovestadt 2018) やネコザメ属 (Guinot et al. 2013; Cappetta 2012; Hovestadt 2018) の前歯の特徴を備える。しかしながら、プロヘテロドンタス属の唇側面下部のエナメロイドは滑らかであるのに対し、本標本は⑮歯冠唇側面下部は線条、粒条などの装飾を備え、⑮滑らかな上部とは異なる明瞭な“W”形の境界を備えることからプロヘテロドンタス属ではなく、本種はネコザメ属に同定され、Morphotype 1 (Hovestadt 2018) の定義に一致する。Reif (1976, Fig. 25) によれば、ネコザメ属の幼体の前歯は7～5咬頭で唇側面下部の辺縁部は唇側に凸、若い個体では5～3咬頭に減少し辺縁部は湾入しはじめ、成体では3～1咬頭に更に減少し辺縁部は凹となるなど年齢とともに徐々に変化する。本種は①～⑮、②③～④に加え、⑮歯冠唇側面基底の辺縁部の

エナメロイドは、半円状に大きく膨らみ⑮歯根に強くオーバーハングすること、⑮歯根底面観で唇舌のエナメロイドは繋がり歯頸は環をなすことなどから幼体の前歯に同定される。また、白亜系から産出するネコザメ属で前歯の唇側面下部に装飾を備える Morphotype 1に含まれる種は *H. paucicarinata*, *H. lonzeensis*, *H. havreensis* の4種であるが、本標本の⑭～⑮の特徴を備える種がないことから未記載の可能性が考えられる。しかしながら、本種は今後成長に伴い形態を変化させていく幼体の歯であること、既知の4種に幼体の歯は示されていないことなどから、本論ではネコザメ属未定種 *Heterodontus* sp. の幼体の前歯までの同定にとどめる。

5. 考察

5.1：後期白亜紀の北太平洋地域におけるネコザメ属の産出の意義

北海道上部白亜系蝦夷層群鹿島層 (サントニアン階) から採取した砂岩に蟻酸処理を施すことで、ネコザメ目に属するサメ歯化石4標本を剖出した。4標本はいずれもネコザメ科ネコザメ属 *Heterodontus* に帰属し、2標本は *H. cf. carerens* の若い個体および成体の前歯に、2標本は *H. sp.* の幼体の前歯に同定された。ネコザメ属の前歯化石は、北西太平洋域の上部白亜系からは本論が初めての産出記録となる。

先述のように、北西太平洋地域において、白亜系から産出するネコザメ目化石に関する報告は乏しく、熊本県八代 (オーテリビアン階) から *H. sp.* の側歯 (北村 1997) が1点と、兵庫県 (カンパニアン階) から *H. sp.* の背鰭棘 (谷本ほか 1996) が1点報告されたに過ぎない。そのため、北西太平洋域は白亜系から産出するネコザメ目の世界的な分布について、化石記録がほぼ空白域となっていた。本研究では、北海道上部白亜系蝦夷層群鹿島層のサントニアン階からネコザメ属の産出が明らかになったことで、ネコザメ属がサントニアン期の北西太平洋域にも分布域を広げていたことが明瞭になった。本論でサントニアン期の北西太平洋域でネコザメ属の生息が初めて確認されたことは、本属の放散経路を考察する上で極めて重要であり、ネコザメ目ネコザメ属の現生までの生存戦略、現生のネコザメ属に見られる歯列の異なる2つのタイプの分岐年代、化石種の絶滅の時期などを議論するうえで重要な基礎資料となる。

5.2：*H. carerens* の産出年代と古生物地理

鹿島層から産出したネコザメ属の *H. carerens* に着目すると、本種のレンジの下限はスペインのパレミアン階 (Kriwet 1999) で、上限はフランスのアプチアン階 (Cappetta 1975) である。今回 *H. cf. carerens* が

日本のサントニアン階からの産出がみとめられたことから *H. carerens* のレンジの上限はサントニアン階まで上がる可能性がある。同種であれば北西太平洋地域ではじめての発見となる。また、*H. cf. carerens* は Hovestadt (2018) の定義する Morphotype 2 に含まれるが、北西太平洋域のサントニアン階における同タイプのネコザメ属の産出が本研究で初の報告となる。このことはサントニアン期に同タイプのネコザメ属が北西太平洋域に分布を広げていたことを示す。また、現在の北西太平洋域に同タイプに含まれる種は生息していないが、今後、サントニアン階～新生界の化石記録も検討することにより、北西太平洋域における Morphotype 2 のネコザメ属の変遷が明らかになるであろう。

5.3 : ネコザメ属未定種と現生ネコザメ属の前歯形態から見た類縁関係

H. sp. MCM-A2240 では、ほぼ完全に保存された標本で、歯冠唇側面下部は滑らかな上部とは異なり“W”形に盛り上がる境界を備え、境界下部辺縁部の表面には孔や線状の装飾を備えることから Hovestadt (2018) の定義する Morphotype 1 に含まれることは明瞭である。北西太平洋域には現在、ネコザメ *H. japonicus* とシマネコザメ *H. zebra* の2種が生息し、ともに Morphotype 1 に含まれる。そこで、本研究では、本種と *H. japonicus* (530mm TL) および *H. zebra*, (630mm TL, 870mm TL) の前歯を比較した。結果、*H. japonicus* は幼体～若い個体のため5咬頭を備え、その形態は本標本に良く似るが唇側面下部の装飾との境界は緩やかで漸移的である (Pl. 1, 5a) のに対し、*H. zebra* は2標本ともに成体のため3咬頭でその外形は異なるが、前歯の歯冠唇側面下部は滑らかな上部とは異なり“W”形で線状に盛り上がる境界を備える (Pl. 1, 6a)。この特徴は、630mm TL と 870mm TL の標本に顕著な違いはなく、本種 (MCM-A2240) の歯冠唇側面下部の境界に類似する。したがって、鹿島層産の標本と現生種との前歯が類縁関係にある可能性が示唆される。ところで、Morphotype 1 では全長 430~450 mm の *H. zebra*, 600mm の *H. japonicus* で2番目の尖頭を失うとされている (Hovestadt 2018; Reif 1976) が本研究ではそれ以下の幼体個体の観察はできていない。以上の点を踏まえると、白亜紀以降の Morphotype 1 の前歯をもつネコザメ属の時空分布と変遷を議論するためには幼体も含めた現生ネコザメおよび新生界から産出する歯化石も含めた比較検討を行うことが今後の課題である。

6. まとめ

北海道上部白亜系蝦夷層群鹿島層のサントニアン階

から、ネコザメ科に属する歯化石の4点を記載した。歯化石はいずれも前歯で、ネコザメ属の *H. cf. carerens*, および *H. sp.* の1科1属2種に同定された。上部白亜系から産出したネコザメ属歯化石は北西太平洋地域で2例目となるが、前歯化石としては初めての産出である。

本報告により *H. cf. carerens* が日本のサントニアン階から産出が認められたことで *H. carerens* の産出レンジの上限はサントニアン階まで上がる可能性が示された。本種の形態は *H. carerens* と等しく、Morphotype 2 に相当しサントニアン期の北西太平洋地域に、Morphotype 2 に含まれる本種が生息していたことが明瞭になった。現在、北西太平洋域に同タイプに含まれるネコザメ属は生息しておらず、*H. carerens* の生息レンジの時空分布や地理的分散の過程、絶滅に至る経路を考察する上でも重要な基礎資料となる。一方、北西太平洋域には Morphotype 1 とされる現生種 *H. japonicus* および *H. zebra* が生息しているが、今回報告した歯化石のうち、*H. sp.* はこれら2種と歯の唇側面下部が類似しており、歯形態に類縁関係がある可能性が示唆される。

本報告は後期白亜紀のネコザメ属の地理的分散の過程と放散経路、種の絶滅に至る経路を議論する上で重要な基礎データとなるものであり、ネコザメ目の進化史の解明に極めて有用な情報を提供するものである。今後、様々な地層の蟻酸処理を行うことで、これまで知られていなかった微小な板鰓類化石を剖出することにつながり、後期白亜紀の北西太平洋地域における板鰓類化石群の知見が蓄積していくものと期待される。

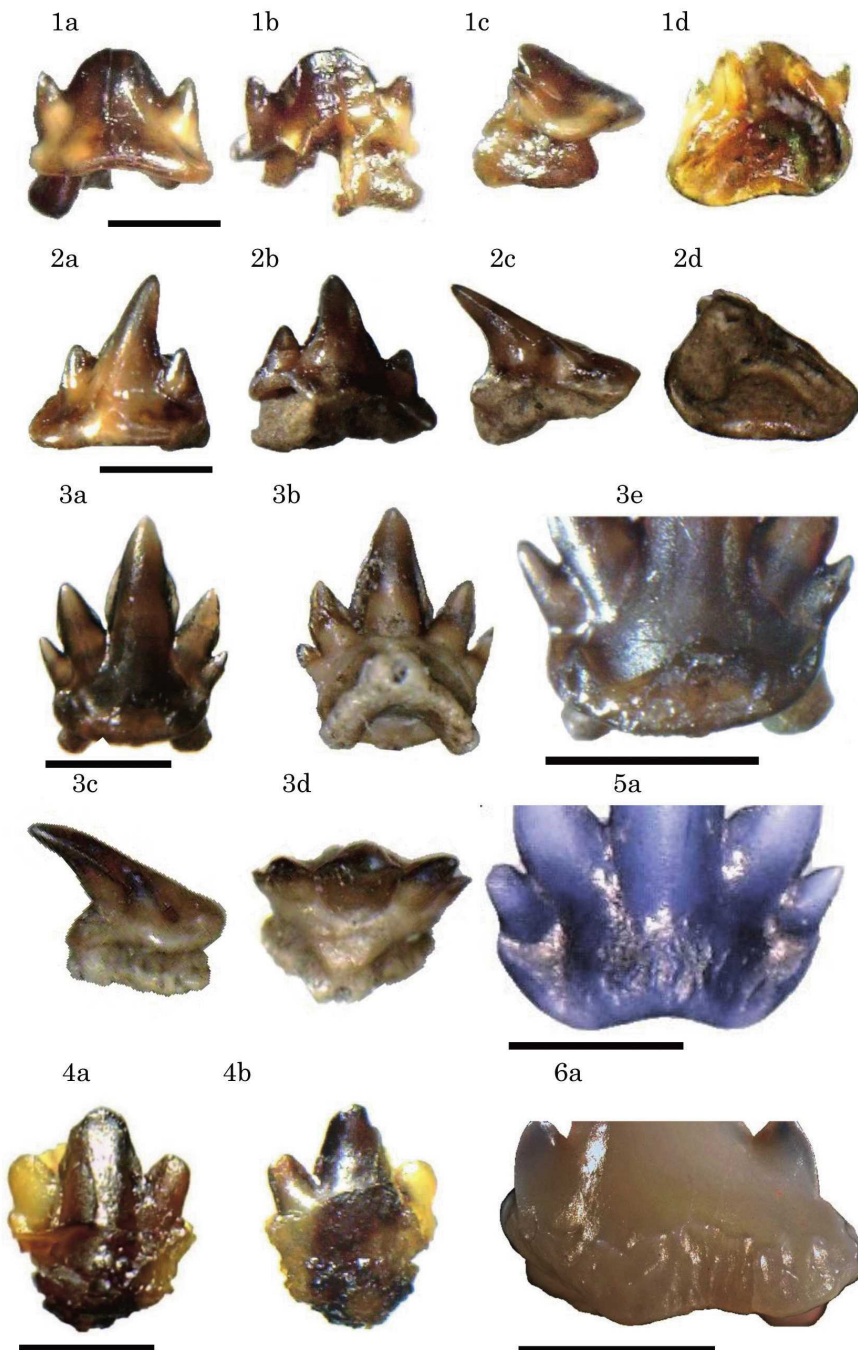
謝辞

本報告をまとめるにあたり、鶴見大学名誉教授・後藤仁敏博士、オランダの D. C. Hovestadt 博士ならびにアメリカ合衆国・ミシシッピ自然科学博物館・故 G. R. Case 博士には、氏の著書とともに貴重なご意見を戴いた。大阪市立自然史博物館・谷本正浩氏ならびに東京海洋大・三井翔太氏には、文献の入手に協力いただいた。神奈川県生命の星・地球博物館・瀬能宏博博士、小田原市在住の田中猛氏には現生の比較標本について様々な便宜を図っていただいた。川越市在住の木下了彦氏には標本撮影に協力いただいた。また、三笠市立博物館・加納学館長、化石研究会会誌編集委員長・小幡喜一氏ならびに匿名の査読者御二方には御指導と多くの御指摘を戴き、本稿は大きく改善された。以上の方々に深謝申し上げます。

引用文献

- Agassiz L (1843) Recherches sur les poissons fossiles, 15th and 16th livraisons (March 1843). Jent and Gassmann, Soleure (text) and H. Nicolet, Neuchâtel (planches). 3, [i]-[iv], 157-390
- Albers H, Weiler W (1964) Eine Fischfauna aus der oberen Kreide von Aachen und neuere Funde von Fischresten aus dem Maestricht des angrenzenden belgisch-holländischen Raumes. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 120, 1-33
- Ameghino F (1935) Descripción de nuevas especies de Selacios Terciario-cretáceos de Patagonia. Obras Completas y Correspondencia Científica de Florentino Ameghino 19, 619-648
- Cappetta H (1975) Sélaciens et Holocéphale du Gargasien de la région de Gargas (Vaucluse). Géologie méditerranéenne 2 (3), 115-134
- Cappetta H (2012) Chondrichthyes. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: teeth; in H.-P. Schultze (ed.), Handbook of Paleichthyology, Volume 3E. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 512p
- Case GR & Cappetta H (1997) A new selachian fauna from the Late Maastrichtian of Texas (Upper Cretaceous/Navarro Group; Kemp Formation). Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A: Geologie und Paläontologie 34, 131-189
- Case GR, Cook TD, Kightlinger T, Borodin PD, (2019) Middle Campanian Euselachian Diversity of the Southern Region of the Atlantic Coastal Plain of North America. Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology 7, 69-82
- Case GR, Schwimmer DR, Borodin PD, Leggett JJ, (2001) A new selachian fauna from the Eutaw Formation (Upper Cretaceous/Early to Middle Santonian) of Chattahoochee County, Georgia. Palaeontographica, Abt. A 261 (4-6), 83-102
- Compagno LJV (2001) FAO Species Catalogue. Vol 2: Sharks of the world, Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species Catalogue for Fishery Purposes (1, 2), 1-250
- Dalinkевичius JA (1935) On the fossil fishes of the Lithuanian Chalk. I. Selachii. Mémoires de la Faculté des Sciences de l'Université de Vytautas le Grand 9, 243-305
- Dixon F (1850) The Geology and Fossils of the Tertiary and Cretaceous Formation of Sussex. London, 469p
- Egerton PG (1850) Description of Fishes In: Dixon F. (ed.), The Geology and fossils of the tertiary and cretaceous formation of Sussex. London, 422p
- 後藤仁敏 (1989) ネコザメ・特集・原始ザメ. 採集と飼育 51 (2), 64-67
- 後藤仁敏 (2006) 歯の計測と写生. 簡明 歯の解剖学 (補訂), 三好作一郎編著, 医歯薬出版, 131-138
- 後藤仁敏 (2009) 歯化石からみた板鰐類の進化. 月刊海洋 号外52, 87-99
- 後藤仁敏 (2012) 板鰐類進化における歯の適応. 鶴見大学紀要 49 (3), 65-86
- Goto, M., Uyeno, T. and Yabumoto, Y. (1996) Summary of Mesozoic elasmobranch remains from Japan. In, Arratia, G. and Viohl, G. eds., Mesozoic Fishes-Systematics and Paleocology. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 73-82
- Guinot G, Underwood CJ, Cappetta H, Ward DJ, (2013) Sharks (Elasmobranchii: Euselachii) from the Late Cretaceous of France and the UK. Journal of Systematic Palaeontology 11 (6), 589-671
- Herman J (1977) Les Sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie intercontinentale. Mémoires pour servir à l'explication des Cartes géologiques et minières de la Belgique 15, 1-401
- 本山 功・藤原 治・海保邦夫・室田 隆 (1991) 北海道大夕張地域の白亜系の層序と石灰岩質微化石年代. 地質学雑誌 97, 507-527
- Hovestadt DC, (2018) Reassessment and revision of the fossil Heterodontidae (Chondrichthyes: Neoselachii) based on tooth morphology of extant taxa. Palaeontos 30, 1-120
- 金子正彦・後藤仁敏 (2008) 板鰐類にみられる歯の異常について. 月刊海洋 40 (7), 416-425
- 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
- 金子正彦・藤本艶彦・加納 学 (2015) 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メジロザメ目サメ類の歯化石について. 三笠市立博物館紀要 18, 27-49
- 金子正彦・藤本艶彦・加納 学 (2019) 北海道上部白亜系蝦夷層群 (サントニアン階) から産出したネズミザメ目サメ類の歯化石について. 三笠市立博物館紀要 22, 1-43
- Kanno S, Nakajima Y, Hikida Y, Sato T (2017) Sphenodus (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Upper

- Cretaceous in Nakagawa Town, Hokkaido, Japan. Paleontological Research 21, 122-130
- 北村直司 (1997) 熊本県の白亜紀から産出した魚類化石. 熊本市立熊本博物館館報 9, 29-47
- Kriwet J. (1999) Neoselachier (Pisces, Elasmobranchii) aus der Unterkreide (unteres Barremium) von Galve und Alcaine (Spanien, Provinz Teruel). Palaeo Ichthyologica 9, 113-142
- Landemaine O (1991) Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur du sud-ouest de la France. Quelques apports à la systématique des élasmodontes. Société Amicale des Géologues Amateurs 1, 1-45
- Leidy J (1872) On some remains of Cretaceous fishes. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 24, 162-163
- Meyer RE (1974) Late Cretaceous elasmobranchs from the Mississippi and East Texas embayments of the Gulf Coastal Plain. Unpublished Ph.D. thesis, University of Texas at Arlington, 419p
- Noubhani A, Cappetta H (1997) Les Orectolobiformes, Carcharhiniformes et Myliobatiformes (Elasmobranchii, Neoselachii) des Bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien basal). Systématique, biostratigraphie, évolution et dynamique des faunes. Palaeo Ichthyologica 8, 1-327
- Rees J (2005) Neoselachian shark and ray teeth from the Valanginian, lower Cretaceous, of Wawal, central Poland. Palaeontology 48 (2), 209-221
- Reif WE (1976) Morphogenesis, pattern formation and function of the dentition of *Heterodontus* (Selachii). Zoomorphologie 83 (1), 1-47
- Reuss AE (1846) Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Mit Abbildungen der neuen oder weniger bekannten Arten. Abtheilung 2, Stuttgart (Schweizerbart), 148p
- 谷本正浩・後藤仁敏・金沢芳廣 (1996) 兵庫県西淡町の和泉層群 (上部白亜系) から発見されたネコザメ属の背鰭棘について. 日本古生物学会1996年年会講演予稿集, 91
- Takashima R, Kawabe F, Nishi H, Moriya K, Wani R, Aodo H (2004) Geology and stratigraphy of forearc basin sediments in Hokkaido, Japan: Cretaceous environmental events on the north-west pacific margin. Cretaceous Research 25, 365-390
- 高嶋礼誌・佐野晋一・林 圭一 (2018) 蝦夷層群下部～中部に記録された白亜紀中頃の温暖化と古環境変動. 地質学雑誌 124, 381-398
- 利光誠一・松本達郎・野田雅之・西田民雄・米谷盛寿郎 (1995) 本邦上部白亜系的大型化石 微化石層序および古地磁気層序の統合に向けて. 地質学雑誌 101, 19-29
- Tomita T, Kurihara K (2011) First record of a large Lamniform shark *Cretodus semiplicatus* in the Pacific region, from the Mikasa Formation (Lower Cenomanian), Hokkaido, Japan. Paleontological Research 15, 181-184
- Underwood CJ, Ward DJ (2004) Neoselachian Sharks and rays from the British Bathonian (Middle Jurassic). Palaeontology 47 (3), 447-501
- 矢部英生・後藤仁敏 (1999) 板鰐類の歯に関する用語. 化石研究会会誌 32, 14-20
- Zhelezko VI, Glikman LS (1971) The Cenomanian deposits of Western Kazakhstan and some cretaceous "Sclerophageous" sharks. (translated by J.P. Biddle). Problemy geologii zapadnogo Kazakhstana Alma-Ata, Izd. Nauka, 179-188



Expansion of Plate 1

The genus *Heterodontus* fossil shark teeth from the Upper Cretaceous of Kashima Formation (Santonian) of Hokkaido.

1 : *Heterodontus* cf. *carerens* ; anterior tooth (adult ; MCM-A2238) . a : labial view, b : lingual view, c : lateral view, d : basal view.
 2 : *Heterodontus* cf. *carerens* ; anterior tooth (young~adult ; MCM-A2239) . a : labial view, b : lingual view, c : lateral view, d : basal view.

3 : *Heterodontus* sp. ; anterior tooth (juvenile ; MCM-A2240) . a : labial view, b : lingual view, c : lateral view, d : occlusal view, e : expansion of part of the labial basal.

4 : *Heterodontus* sp. ; anterior tooth (juvenile ; MCM-A2241) . a : labial view, b : lingual view, c : lateral view

5 : *Heterodontus japonicus* ; anterior tooth (juvenile~young ; MCM-A2242) . a : expansion of part of the labial basal.

6 : *Heterodontuszebura* ; anterior tooth (adult ; KPM-NI-58942) . a : expansion of part of the labial basal.

all scale bars 1 mm.