

特集

日本における軟骨魚類化石研究——現状と展望——

高桑祐司

群馬県立自然史博物館

Research on fossil Chondrichthyes in Japan: current status and future

Yuji Takakuwa

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

Abstract. The research history of fossil Chondrichthyes in Japan has started more than 100 years ago. This paper presents an overview of the studies that have been published since the 1990s, and also advocates future perspective of research subjects of fossil Chondrichthyes in Japan based on the studies.

The fossil record of Japanese chondrichthyans, which are mainly composed of elasmobranchs, is an important representative of the present Northwest Pacific region. Those from the Paleozoic (with part of the Triassic) include in limestone blocks within accretionary prisms of subduction zones in the main. They show the developmental process of elasmobranchs in the pelagic region during the Late Paleozoic and the Early Mesozoic. Those from the Mesozoic and Cenozoic are derived from normal clastic deposits. The fossil assemblages from these eras include some of few deep-sea species in the world and tooth sets from some species. These are important evidence of the chondrichthyan faunal transition of the Northwest Pacific region after the Mesozoic.

In recent years, some of the fossil records that have passed time since their initial report need to be reclassified based on new taxonomy. Morphological studies on chondrichthyan fossils using CT scan, studies with chemical analyses and other advanced technological methods are also increased. On the other hand, many foreign specimens with high research potential are housed in domestic museums. It is hoped that further research on these foreign specimens and other domestic fossils, such as tooth sets, will reveal much about the evolution of chondrichthyans and the paleoecology of extinct species.

Key words: Chondrichthyes, shark, ray, identification, tooth set, Museum, specimen, Japan

はじめに

軟骨魚類について

軟骨魚綱は、脊索動物門脊椎動物亜門顎口上綱を構成する8つの綱の1つである。軟骨魚綱（以下、軟骨魚類と表記）という名称は、内骨格が軟骨であること（一部の種類の脊椎などを除く）に由来する。そのため、現時点で古生代デボン紀を最古とする約4億年の軟骨魚類の歴史を紡ぐ化石記録のほとんどは歯化石で、骨格化石が少ない。一方、軟骨魚類は鰭を有し、水中で一生涯を過ごすことから、同じ顎口上綱に属する3綱（板皮綱、棘魚綱、硬骨魚綱）や無顎上綱の無顎綱と共に「魚類」として扱われることが多い。従来、軟骨魚類はこれらのうち板皮綱と近縁だと考えられていたが、近年では棘魚綱が軟骨魚類に近縁で、中には棘魚の仲間を軟骨魚類に含める研究も増えつつある（例：Janvier and Pradel, 2016）。

軟骨魚類内部の分類に関して、魚類学のバイブルとも言われる Nelson *et al.* (2016) は、古生代のみにも生息した基

幹的軟骨魚類（Stem Chondrichthyes）を除く軟骨魚類を全頭亜綱（Holocephali）とエウセラキ亜綱（Euselachii）に二分している。全頭亜綱はギンザメの仲間、現生する種類は1目（ギンザメ目）2上科3科6属48種（Nelson *et al.* (2016) の出版時点の種数）で、すべて海生種である。

エウセラキ亜綱は中生代で絶滅したヒュボドゥス類（Hybodontiformes）と現生種を含む板鰓類（Elasmobranchii：サメ類＋エイ類）で構成される。現生板鰓類は、サメ類9目34科106属513種、エイ類4目17科83属636種（種数はNelson *et al.* (2016) の出版時点の数）で、その多くは海生種である。なお、Nelson *et al.* (2016) では、これまで最古のサメと言われてきたクラドセラケ *Cladoselache* を基幹的軟骨魚類に含めている。また渦巻き状の下顎中央歯列を持つヘリコプリオン属 *Helicoprion* を含むエウゲネオドゥス類（Eugeneodontida）は、全頭亜綱の一部とされている（Nelson *et al.*, 2016）。

日本における軟骨魚類化石研究 ～1990年代以降を中心に～

軟骨魚類の中でもサメ類の歯化石は古くからその存在が知られ、縄文時代の遺跡からの出土例もある（後藤, 1972; 鈴木, 2018 など）。後には「天狗の爪」などの呼び名で寺社等の宝物として保管され、江戸時代には本草学の研究対象となった。

近代科学が本格導入された明治時代以降の日本産軟骨魚類化石に関する最初の研究論文は石原（1898）で、伊豆半島の下田付近に分布する新第三系からサメ類の歯4属の産出を報告した。続いて、佐川（1900）やYabe（1903）は、群馬県東部に分布する足尾帯のペルム系石灰岩からヘリコプリオン属の化石 *Helicoprion bessonowi* を報告し（図1）、その後80年近く日本最古の脊椎動物化石の地位にあった。これらを端緒とする約120年に及ぶ記録の蓄積により、日本では石炭紀以降の軟骨魚類化石が知られている（Yabumoto and Uyeno, 1994; 後藤, 2009 など）。それらのうち、1990年代初頭までの研究の概要は後藤（1972）、Yabumoto and Uyeno（1994）、Goto（1994）、Goto *et al.*（1996）等が既に論じているので、ここでは主に1990年代以降の進展について化石の地質時代ごとに概要を述べる。

軟骨魚類の歯に関する基本的な用語は、Cappetta（1987）やそれらの用語の邦文訳を整理した矢部・後藤



図1. 足尾帯（下部ペルム系）産出のヘリコプリオン属の *Helicoprion bessonowi* の下顎中央歯列（東京大学総合研究博物館標本, UMUT PV 07477, 筆者撮影）。

Fig. 1. A symphyseal tooth-whorl of *Helicoprion bessonowi* from the lower Permian (Cisuralian) limestone block of the Ashio Tectonic Belt, Gunma, Japan (UMUT PV 07477, specimen of the University Museum, the University of Tokyo).

（1999）が主に用いられ、ツノザメ目に関してはAdnet and Cappetta（2001）も参照されることが多い。また、これらで未定義のものについては、岡崎（2016）のように個々の研究で定義されたものもある。

古生代

石炭紀とペルム紀の化石記録が知られ、そのほとんどは付加体中に取り込まれた石灰岩体に由来する（後藤・大倉, 2004; 後藤, 2009; 後藤ほか, 2011 など）。先述のヘリコプリオン属は宮城県からも2例が報告されている（荒木, 1980; 後藤・高泉ほか, 2010）。

注目すべき種類の1つは、ヒュボドゥス目ロンキディオソ科のリッソドゥス属 *Lissodus* で、美濃帯の中部ペルム系赤坂石灰岩層（岐阜県）から歯化石が報告された（Yamagishi and Fujimoto, 2011）。ヨーロッパと北米におけるペルム紀の本属の化石記録は非海成層に限定されており、古海山山頂部起源の石灰岩で遠洋性堆積物である赤坂石灰岩層からの産出は、本属の地理的放散の過程をたどる上で貴重である（Yamagishi and Fujimoto, 2011）。赤坂石灰岩層からはクテナカントゥス目 *Ctenacanthiformes*、グリックマニウス属の *Glikmanius occidentalis* の報告もあり（Yamagishi and Fujimoto, 2011）、同目の化石は足尾帯からも報告がある（図2; 高乗・岡部, 2011）。これら遠洋性堆積物由来の軟骨魚類化石は、後期古生代の遠洋域での軟骨魚類の進化や放散の証拠である。

注目すべきもう1つの種類は淡水性のクセナカントゥス目（*Xenacanthiformes*）に属するオルタカントゥス属の未定種 *Orthacanthus* sp. の歯で、宮城県の千松層（上部ペルム系）から報告された（後藤ほか, 2000）。これは日本国内において付加体の様な遠洋性堆積物ではない古生界から確認された軟骨魚類化石の一つである。

中生代

三畳紀（後藤, 1975; 加藤ほか, 1995; Yamagishi, 2004; 後藤・田中ほか, 2010）とジュラ紀（後藤ほか, 1991; 高乗・群馬古生物研究会, 2011 など）のヒュボドゥス類を除けば、大部分が白亜紀から報告されている。

三畳紀では、愛媛県に分布する秩父帯の下部三畳系田穂石灰岩（田穂層）において、先述の *Lissodus* を含む7種からなる化石群が報告されている（Yamagishi, 2004; 後藤・田中ほか, 2010）。この群集はP/T境界以降の遠洋域における軟骨魚類の多様性を示す記録として注目される。

正常堆積物からの化石記録は、ヒュボドゥス目ヒュボドゥス科のヒュボドゥス属の未定種 *Hybodius* sp. の歯が宮城県の下部三畳系大沢層（加藤ほか, 1995）と京都府の中部三畳系わるいし層（後藤ほか, 1991）から、またアクロドゥス科アクロドゥス属の未定種 *Acrodus* sp. の歯が京都府の上部三畳系日置層（後藤ほか, 1991）から知られている。ジュラ紀では、ヒュボドゥス目アクロドゥス

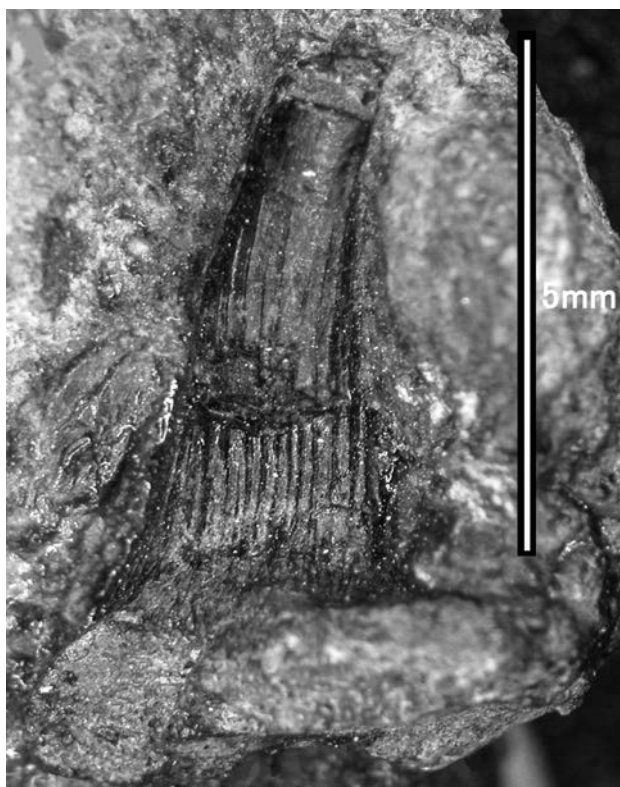


図2. 足尾帯（下部ペルム系）産出のクテナカントゥス目の未定種 *Ctenacanthiformes* gen. et sp. indet. の歯化石（群馬県立自然史博物館標本, GMNH-PV-2405）。舌側面。

Fig. 2. A tooth of *Ctenacanthiformes* gen. et sp. indet. from the lower Permian (Cisuralian) tuffaceous limestone block of the Ashio Tectonic Belt, Gunma, Japan (GMNH-PV-2405, specimen of the Gunma Museum of Natural History [GMNH]); lingual view.

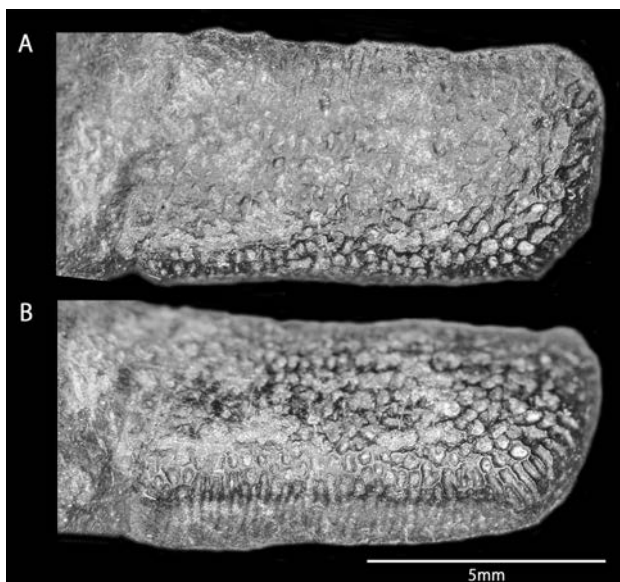


図3. 岩室層（下部ジュラ系）産出のヒュボドゥス類、アステラカントゥス属の未定種 *Asteracanthus* sp. の側歯（GMNH-PV-2406）。咬合面（A）と側面（B）。

Fig. 3. A lateral tooth of acrodontid *Asteracanthus* sp. (Hybodontiformes) from the Lower Jurassic Iwamuro Formation, Gunma, Japan (GMNH-PV-2406, specimen of GMNH); occlusal view (A) and labial view (B).

科のアステラカントゥス属の未定種 *Asteracanthus* sp. が福島県の相馬中村層群中ノ沢層（中部ジュラ系）から最初に報告された（Yabe, 1902; Cuny *et al.*, 2009）。この属は、後に宮城県の志津川層群葦の浜層（下部ジュラ系；後藤ほか, 1991）と群馬県の岩室層からも確認された（図3；高乗・群馬古生物研究会, 2011）。

前期白亜紀では、山中層群瀬林層（Barremian）のネズミザメ目4種類を含む化石群（高乗ほか, 2008）など、近年産地が増加している（小原・山田, 2005など）。和歌山県の湯浅層（Hauterivian）産出のプロトラムナ属の未定種 *Protolamna* sp. は、現時点でパンサラッサ海北部における最古のネズミザメ目の記録である（小原, 2007）。こうした前期白亜紀前半のネズミザメ目の化石記録は世界的に少なく、この仲間の多様化や地理的放散プロセスの検討において日本からの記録は重要である。またプロトラムナ属に関しては、現生ネズミザメ目13種、化石種3種における顎の大きさと歯根幅との相関関係から口の大きさを推定した研究もある（Tomita, 2011）。

前期白亜紀の化石産地ではネズミザメ目と共にヒュボドゥス類ヘテロプテュコドゥス属 *Heteroptychodus* の

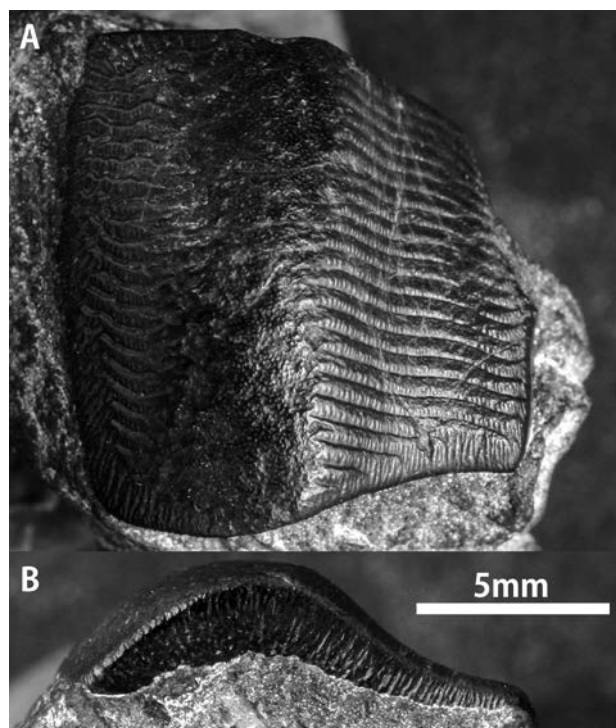


図4. アジア地域に固有のヒュボドゥス類、ヘテロプテュコドゥス属の *Heteroptychodus steinmanni* の完模式標本（東北大学自然史標本館標本, IGPS no. 37741, 筆者撮影）。咬合面（上）と唇側面（下）

Fig. 4. Holotype of hybodontiform elasmobranch, *Heteroptychodus steinmanni*; top, occlusal view and bottom, labial view (IGPS no. 37741, specimen of the Tohoku University Museum). Endemic elasmobranch genus of the Asian freshwater environment in the Early Cretaceous.

共産事例が多い。本属は、徳島県の物部川層群立川層 (Hauterivian) 産化石 (図4) を模式標本 (模式種は *H. steinmanni*) として、Yabe and Obata (1930) が新属としたもので、西南日本の下部白亜系の複数の地層からも近年報告されている (谷本・田中, 1998; 小原・山田, 2005; 高乗ほか, 2008; 岡崎, 2016)。さらにアジア各地の下部白亜系でも本属の化石が産出しており (Cappetta *et al.*, 2006; Teng *et al.*, 2019 など), 前期白亜紀のアジアに固有な淡水性軟骨魚類だといえる。

後期白亜紀では、熊本県の姫浦層群樋の島層 (Santonian) から多様な種類からなる化石群が報告され (Kitamura, 2013, 2019 など), 後期白亜紀の世界各地の白亜紀の化石群と比較された。北海道の蝦夷層群でも複数の地点で多様な板鰓類化石群が確認され, 研究が進行している (金子ほか, 2015; 高乗ほか, 2016; Kanno *et al.*, 2017; 徳丸ほか, 2017; 金子ほか, 2019 など)。それらでは深海性のキクザメ属 *Echinorhinus* が卓越する (金子ほか, 2012; Kitamura, 2013; 徳丸ほか, 2017; 高乗・唐沢ほか, 2018) (図5)。Kanno *et al.* (2017) は、オルサコドゥス科のスフェノドゥス属の未定種 *Sphenodus* sp. を環太平洋域から初めて報告し, その分布が中～高緯度に集中するとした。また、三笠層 (Cenomanian) から産出したネズミザメ目クレトドゥス属の *Cretodus semiplicatus* は、北西太平洋域における本属の初記録となった (Tomita and Kurihara, 2011)。

福島県の大葉層群では、玉山層 (late Coniacian to early Santonian) からフタバスズキリュウと共産したネズミザメ目クレトキシリナ科 (Siversson *et al.*, 2015 ではオト

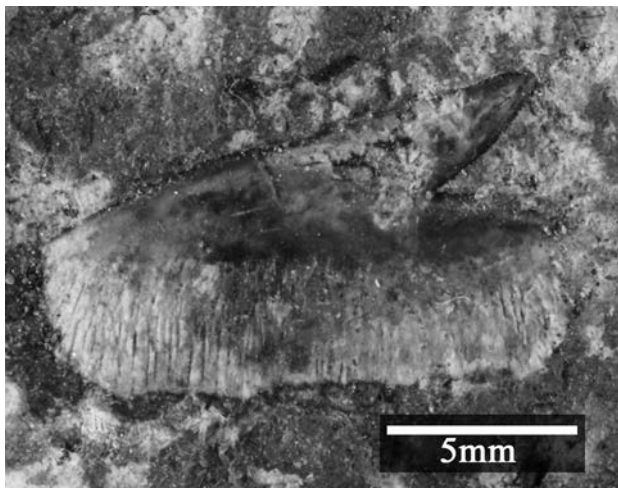


図5. 蝦夷層群から産出したキクザメ属の未定種 *Echinorhinus* sp. の歯 (GMNH-PV-3227)。本標本は太平洋北部でのキクザメ属の最古の記録である。

Fig. 5. A tooth of echinorhiniform shark, *Echinorhinus* sp. (GMNH-PV-3227) from the Turonian of Yezo Group. This fossil bramble shark marks that the oldest record of this genus in the northwestern Pacific area.

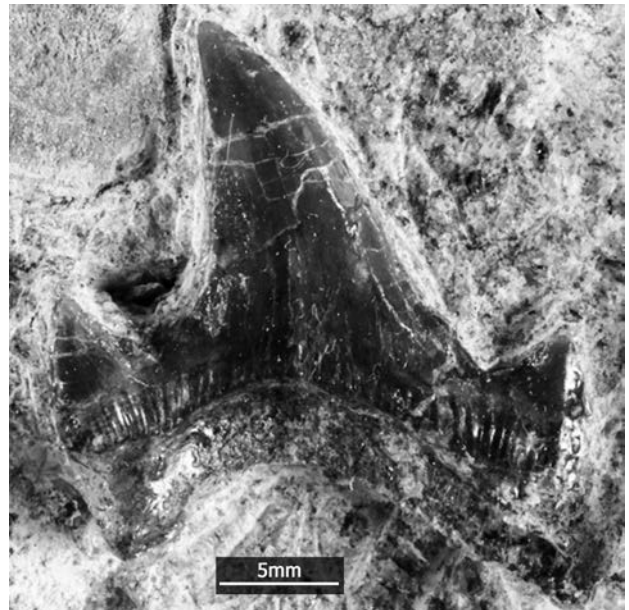


図6. 双葉層群足沢層から産出したクレトドゥス属の *Cretodus crassidens* の歯化石 (福島県立博物館標本FM-N201700018, 筆者撮影)。本標本は本種の太平洋北西部の初記録である。

Fig. 6. A lateral tooth of lamniform shark, *Cretodus crassidens*, from the Ashizawa Formation (Coniacian), Futaba Group, Fukushima, Japan (FM-N201700018, specimen of the Fukushima Prefectural Museum). This specimen marks that the first record of the species in the northwestern Pacific area.

ドゥス科 Otodontidae) の *Cretalamna appendiculata* が報告された (Shimada *et al.*, 2010)。玉山層の下位の足沢層 (Coniacian) 産サメ類については数編の報告例があるが、高乗・長谷川ほか (2018) は *Cretodus crassidens* を北西太平洋域から初めて報告した (図6)。岩手県の久慈層群玉川層 (Turonian) では、近年の発掘調査で板鰓類4種が確認され, その中には双葉層群に次いで国内2例目となるスクレロリンクス科 (エイ類) が含まれる (梅津ほか, 2013; 宮田ほか, 2019)。

一方、香川県の和泉層群引田累層 (Campanian; 原ほか, 2018) と茨城県ひたちなか市的那珂湊層群磯合層 (Campanian – Maastrichtian; 加藤ほか, 2020) から, それぞれサメ類化石の新産出が報告されている。後者には K/Pg境界を生き延びた *Carcharias* cf. *gracilis* も含まれる (Adolfsson and Ward, 2014; 加藤ほか, 2020)。これらを含め, 和泉層群・那珂湊層群産サメ類は, 北西太平洋域の K/Pg境界前後の板鰓類相に関する重要な化石記録である。

新生代古第三紀

暁新世の軟骨魚類化石は未だに確認されていない。始新世のものについては岡山県の浪形層から浅海性ないしは表層性の板鰓類9属9種が報告された (田中ほか, 2006)。これらはヨーロッパ, モロッコなどの始新統の種類と共

通している（田中ほか, 2006）. 九州では、福岡県の万田層群勝立層の *Carcharodon nodai* Yabumoto, 1989の他に、土師層群（中～上部始新統）の *Carcharias teretidens*（田中・竹山, 2000）、鹿児島県獅子島の弥勒層群（中部始新統）から *Cretalamna appendiculata*（田中・宇都宮, 2007）などのネズミザメ目サメ類化石が近年報告されている。また、熊本県天草市の坂瀬川層から深海性と考えられるカグラザメ目エドアブラザメ属の *Hepranchias aff. tenuidens* が報告された（高乗ほか, 2020）.

漸新世では、上野ほか（1984）が報告した芦屋層群の板鰓類化石群（上野ほか, 1984; Yabumoto, 1987）に関して、産出種とそれらの産出層準の堆積相との関係が検討され、当時の生息環境の復元が試みられた（Tomita and Oji, 2010）. また、ネズミザメ目オトドゥス科パロトドゥス属の *Parotodus benedenii* が芦屋層群の軟骨魚類化石群に追加された（久志本・田中, 2014; 深田ほか, 2014）. さらに芦屋層群からはギンザメ類の化石も産出している（岡崎, 1991）.

芦屋層群よりも年代がやや古い佐賀県の杵島層群では、佐里砂岩層産の中～大型のネズミザメ目サメ類2種が確認（後藤, 1972）されていたが、近年、地元のアマチュア研究者から佐賀県立宇宙科学館に寄贈された標本の検討が開始され、現時点では *Parotodus* など15属が確認されている（Nakatani *et al.*, 2017; 高乗, 未公表）.

新生代新第三紀

従来、中新世の深海性の種類を含む軟骨魚類化石群は、愛知県の師崎層群など僅かな産出記録のみであった（西本・氏原, 1979; 糸魚川ほか, 1985など）. ところが、近年では深海性の軟骨魚類、特にサメ類を主とする化石群の報告が飛躍的に増えている（高乗, 2006; 高乗ほか, 2009; 高乗・鈴木, 2009; 鈴木, 2012; Suzuki, 2015; 西松ほか, 2010; 西松・氏原, 2014など）. 深海性サメ類化石群を構成する属の大部分は、ラブカ属（Goto and the Japanese Club for Fossil Shark Tooth Research, 2004）をはじめ、駿河湾など日本周辺の深海に現在も生息する属であるが、カラスザメ科の絶滅属パラエトモプテルス属 *Paraetmopterus*（高乗・鈴木, 2009）や、太平洋での現生種の分布が未確認のオンデンザメ科のフナガユメザメ属 *Centroselachus*（鈴木, 2012）、ヨロイザメ科の絶滅属種（*Squaliomicros sanadaensis* Suzuki, 2015）やオンデンザメ科オジロザメ属の絶滅種（*Scymnodalutias kazenobon* Nishimatsu *et* Ujihara, 2019）なども含まれる。他にも北部フォッサマグナ地域の長野県の別所層からはイチハラビロウドザメ *Scymnodon cf. ichiharai* とカラスザメ属の未定種 *Etmopterus* sp. の部分骨格と楯鱗が（小池ほか, 2008a, b）、同じ長野県の伊勢山層ではヨロイザメの同一個体の上下顎歯と楯鱗やツノザメ目4属の接合歯列が報告されており（鈴木, 2012）、この地域における特徴的な

化石化過程を示している。

埼玉県の神戸層（葛袋）は、以前からサメ類の歯化石の多産層として有名であったが、近年産業団地の造成が行われ、その工事に伴う学術調査によって、板鰓類11属が報告された（藤井・水原, 2015; 原田, 2015）. 現在、露頭観察は困難であるが、造成工事が出た神戸層の岩石は東松山市化石と自然の体験館が保管し、同館が一般向けの発掘体験で活用している。

エイ類では、新潟県佐渡の鶴子層（中部中新統）から現生イバラエイ *Urogymnus asperrimus* に近縁と考えられる楯鱗の密集化石が報告され（遠藤・石原, 2017）、Hatai and Noda (1972) が楯鱗の密集化石を元に新属新種として記載した *Kubikichthys raris* とイバラエイとの類似性を指摘した。

他にも、北部フォッサマグナ地域の別所層と青木層（中～上部中新統）の板鰓類化石群（高乗ほか, 2009）、富山県の音川層（上部中新統）（古見・半田ほか, 2014）と頭川層（上部鮮新統）（古見・中村ほか, 2014）の板鰓類化石群などが中部日本から報告された。能登半島、石川県の七尾石灰質砂岩層から報告された軟骨魚類化石群には、国内では稀なギンザメ類（歯板）の化石も含まれる（野村, 2000, 2002, 2005）. また、仙台市周辺に分布する竜の口層から、国内の上部中新統-下部鮮新統では初記録となるオオメジロザメ *Carcharhinus leucas* を含む8科8属12種の板鰓類が報告され、古気候との関係について議論された（仲井, 2020）.

この時代で注目すべき記録の一つは、西太平洋域で初となる沖縄でのメガマウスザメ属の未定種 *Megachasma* sp. の産出である（Tomita and Yokoyama, 2015）. 他にも Shimada *et al.* (2016a) は、ネズミザメ目オトドゥス科の絶滅属種 *Megalolamna paradoxodon* の記載において、一志層群大井層産標本（田中（2013）が *Lamnidae* gen. et sp. indet. として報告したもの）を Additional material として図示し、さらに上野・長谷川（1967）が長野県の富草層群大下条層（下部中新統）から *Otodus* sp. として報告した標本も本種に含めた。

また、矢部ほか（2004）は、ネズミザメ目オトドゥス科のメガロドン（*Carcharocles megalodon*; オオハザメの和名もある）の日本産化石の産出年代を再検討し、その生息レンジを前期中新世～鮮新世末としたが、近年公表された Boessenecker *et al.* (2019) では北東太平洋域での本種の絶滅を前期鮮新世としており、本種の絶滅プロセスについては今後さらに検討すべき課題だといえる。

新生代第四紀

茨城県の下総層群木下層（葛袋地学研究会, 2010）や愛知県の渥美層群高松層（吉川, 2001; 川瀬・西松, 2016）については、それぞれの地層（産地）から産出した板鰓類化石群が記載された。他にも各地の第四系からの新産

出として青森県の下田町（高乗, 2004）や熊本県の天草市（安藤ほか, 2014）などでサメ類の報告がある。また地層の形成年代が第四紀更新世に修正された掛川層群大日層の軟骨魚類化石群も報告された（横山ほか, 2000; 横山ほか, 2003）。

なお、田中・渡辺（2015a, 2015b, 2016）は国内の新生界から産出した軟骨魚類化石を分類群で整理し、多数図示している。また後藤ほか（2020）でも日本産サメ類化石を分類群で整理し、多数図示している。

軟骨魚類化石研究の展望

日本産軟骨魚類化石の意義

北西太平洋域の軟骨魚類化石産地を概観すると、近年ロシア・サハリンの新第三系産軟骨魚類化石の記録（Nazarkin, 2014 など）が増えつつあるとはいえ、大部分の産地は日本国内にある。つまり、日本における軟骨魚類の化石記録は、パンサラッサ海北西域ないしは北西太平洋域の化石記録を代表するものと言える。

先述のとおり、現時点の化石記録はサメ類に偏っていて、サメ類を除く軟骨魚類ではエイ類のトビエイ目 Myliobatiformes（特にトビエイ科 Myliobatidae とアカエイ科 Dasyastidae）とノコギリエイ目 Pristiformes のノコギリエイ科 Pristidae の一部の種類の記録が多く、また全頭類（ギンザメ類）においては白亜紀以降の数例の記録しかない。しかしながら、日本の各地質時代の軟骨魚類化石群を解析し、北米太平洋岸（北東太平洋域）、南米太平洋岸（南東太平洋域）、オセアニア地域（南太平洋域）など環太平洋諸地域の化石群と比較することで、パンサラッサ海域（太平洋域）における軟骨魚類群集の特徴と変遷、各分類群の地理的分布の変遷、あるいは海洋環境変動との相関等に関する議論の精度向上が期待できる。それには、今後も化石記録の蓄積とその継続的な研究が不可欠である。

分類の再検討

化石記録の蓄積において重要な点の一つが、それらの分類学的帰属である。古魚類学研究の重要文献である *Textbook of Paleichthyology* のうち、軟骨魚類に関するものは Vol. 3（板鰓類）と Vol. 4（全頭類）である。Vol. 3A（Zangerl, 1981）では古生代板鰓類、Vol. 3B（Cappetta, 1987）で中・新生代板鰓類がそれぞれ取り上げられた。その後、2010年に Vol. 3D（Ginter *et al.*, 2010）として古生代板鰓類（歯）が、2012年に Vol. 3E（Cappetta, 2012）として中・新生代の板鰓類（歯）がそれぞれ出版された。それらのページ数を比べると、Vol. 3B（中・新生代板鰓類）は193ページであったが、同時代の歯化石のみを扱った Vol. 3E では約3倍の512ページに増しており、産地増とそれに伴う属・種数の顕著な増加を示唆している。

さらにネット社会の発達と世界各地での文献のデジタルアーカイブ化により、Vol. 3A, 3B の出版当時よりも、きわめて多くの文献が閲覧可能である。そのため、既報の標本であっても新しい分類情報に基づいた学名変更や再同定が必要となりつつある。例えばネズミザメ目化石は、すでに分類の混乱が指摘されており（Cione *et al.*, 2012; Acosta Hospitaleche *et al.*, 2013 など）、注意を要する。一方、ツノザメ目などの深海性サメ類やエイ類など小型の板鰓類は化石記録だけでなく、現生種に関する情報（新種記載を含む）も世界的に増加傾向にある。

Guinot *et al.*（2018）は、現生板鰓類の記載における歯の形態情報が十分でないため、もっと多くの情報を記載内容に盛り込むべきであると指摘した。現生種の歯では上下顎、歯列上の位置のみならず、個体、成長、性などで形態の変異幅が認められている。その結果、化石種の認識との間に大きなギャップが存在していることから、今後の板鰓類化石研究では留意すべき点だといえる。

また、板鰓類の楯鱗は、体表の位置や成長段階によって形態が変化するものも多く、かつ参照可能な文献も少ない。しかしながら別所層産標本（小池ほか, 2008a, b）のように皮膚印象や背棘と共に保存された標本は現生種の標本との比較が十分可能である。こうした標本に対しては紫外線を用いた観察（Fanti *et al.*, 2016 など）を試みることもできよう。単体で見つかった楯鱗の同定は困難であるが、新生代の種類は現生種との比較で、科ないしは属レベルでの同定ができるものもある（高乗（2006）のユメザメ属 *Centroscyrnus* など）。

ギンザメ類については、北アメリカやロシア、中央アジアの白亜系からの化石記録が多く（Johnson-Ransom *et al.*, 2018）、この仲間の北西太平洋域への進入ルートとその時期について、国内産化石と現生種との関係を併せた検討が必要である。

歯群や大型脊椎動物骨格との共産事例の検討

歯群（tooth set）とは、軟骨魚類の単一種の歯が複数まとまって見つかったもののことであり、それらの中でも単一種の一個体に由来する複数の歯化石がまとまって産出したものは Associated tooth set（以下、ATS と表記する）と呼ばれる（Shimada, 2005）。ATS に含まれる個々の歯の形態を解析して他種と比較・検討すれば、絶滅軟骨魚類の歯の形態変異に関する情報を得ることができ、その種の歯列復元の精度が向上する。さらに ATS では、脊椎や頭部などの部分骨格や体表を覆っていた楯鱗との共産事例もあり、絶滅軟骨魚類に関する生物学的情報をより多く得られる。

日本は ATS の産出が多く、その初記録は群馬県富岡市の君川層（現在の知見では安中層群原市層）から報告されたパロトドゥス属の *Parotodus benedenii*（GMNH-PV-078）のものである（後藤ほか, 1978）（図7）。標本は

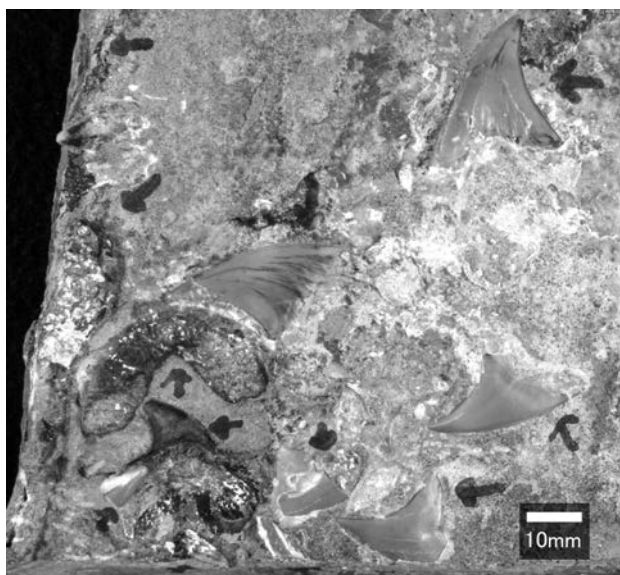


図7. 群馬県富岡市の安中層群原市層（中部中新統）産出のパロトドゥス属の *Parotodus benedenii* の歯群（GMNH-PV-031）の産状。
Fig. 7. The occurrence mode of a tooth set of lamniform (Otodontidae) shark, *Parotodus benedenii* from the middle Miocene Haraichi Formation, Annaka Group, Tomioka, Gunma, Japan (GMNH-PV-031).

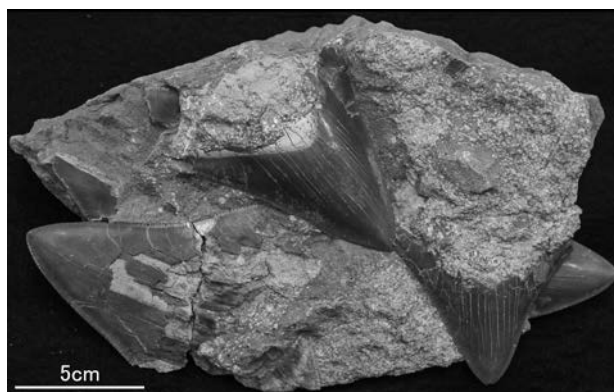


図8. 群馬県富岡市の安中層群原市層（中部中新統）産出のメガロドン *Carcharocles megalodon* の歯群（GMNH-PV-3246）の産状。
Fig. 8. The occurrence mode of a tooth set of lamniform (Otodontidae) mega-tooth shark, *Carcharocles megalodon* from the middle Miocene Haraichi Formation, Annaka Group, Annaka, Gunma, Japan (GMNH-PV-3246).

表1. 日本国内から報告されている新生代軟骨魚類の歯群（ATS：Associated tooth set），接合歯列，ならびにその他の骨格要素との共産事例。
Table 1. The list of the well-preserved chondrichthyan specimens: tooth set (Associated tooth set [ATS]), connected tooth row, with/and other skeletal elements (vertebra, cartilage fragment and dermal denticle) in the Cenozoic fossil record of Japan.

分類群	残存部位				産地・産出層	地質年代	文献等
	歯	脊椎	楯鱗	その他			
ネズミザメ目 Lamniformes							
オトドゥス科 Otodontidae							
パロトドゥス属 <i>Parotodus</i>							
<i>P. benedenii</i>	●			●	原市層・群馬県	中期中新世	後藤ほか, 1978
<i>P. benedenii</i>	●				倉見層群・静岡県	前期中新世	田中ほか, 2006
カルカロクレス属 <i>Carcharocles</i>							
<i>C. megalodon</i>	●			●	原市層・群馬県	中期中新世	後藤ほか, 1983
<i>C. megalodon</i>	●				秩父町層・埼玉県	中期中新世	上野・坂本, 1984
<i>C. megalodon</i>	●				土塩層・埼玉県	後期中新世	上野ほか, 1989
<i>C. megalodon</i>	●			●	明世層・岐阜県	前期中新世	Nishimoto <i>et al.</i> , 1992
<i>C. megalodon</i>	●				九面層・茨城県	前期中新世	國府田ほか, 2007
<i>C. megalodon</i>		●			南志見層・石川県	中～後期中新世	亀井, 1969
<i>C. megalodon</i>		●			鼠ヶ関層・山形県	中期中新世	加藤, 1973
<i>C. megalodon</i>		●			秩父町層・埼玉県	中期中新世	上野・坂本, 1984
<i>C. megalodon</i>		●			倉真層群・静岡県	前期中新世	柴ほか, 2016
ネズミザメ科 Lamnidae							
コスモポリトダス属 <i>Cosmopolitodus</i>							
<i>C. hastalis</i>	●	●			千畑層・千葉県	後期中新世	上野ほか, 1990
メジロザメ目 Carcharhiniformes							
メジロザメ科 Carcharhinidae							
メジロザメ属 <i>Carcharhinus</i>							
<i>Carcharhinus</i> sp.	●	●	●		北陸層群	中期中新世	西本ほか, 1980
<i>Carcharhinus</i> sp.	●	●	●		原田篠層・群馬県	中期中新世	高森・長谷川, 2004
カスザメ目 Squatiniformes							
カスザメ科 Squatinidae							
カスザメ属 <i>Squatina</i>							
<i>Squatina</i> sp.	●			●	明世層・岐阜県	前期中新世	後藤, 1977
ツノザメ目 Squaliformes							
ヨロイザメ科 Dalatiidae							
ヨロイザメ属 <i>Dalatias</i>							
<i>Dalatias licha</i>	●		●		伊勢山層・長野県	中期中新世	鈴木, 2012
カラスザメ科 Etmopteridae							
カラスザメ属 <i>Etmopterus</i>							
<i>Etmopterus</i> sp.		●		●	別所層・長野県	中期中新世	小池ほか, 2008b
<i>Etmopterus</i> sp.	●				伊勢山層・長野県	中期中新世	鈴木, 2012, 接合歯列
オンデンザメ科 Somniosidae							
ユメザメ属 <i>Centroscyllium</i>							
<i>Centroscyllium</i> sp.	●				伊勢山層・長野県	中期中新世	鈴木, 2012, 接合歯列
フナガユメザメ属 <i>Centroselachus</i>							
<i>Centroselachus</i> sp.	●				伊勢山層・長野県	中期中新世	鈴木, 2012, 接合歯列
イチハラビロウドザメ属 <i>Scymnodon</i>							
<i>Scymnodon ichikarai</i>		●		●	別所層・長野県	中期中新世	小池ほか, 2008a

黄褐色シルト岩のコンクリーションに含まれ、数本の歯を除いて母岩中に埋包されていて、歯の周囲に鉛色を呈した細かい楕円化石が散らばる。また、後藤ほか (1983) は、群馬県の吉井層 (現在の知見では安中層群原市層) からメガロドン (*C. megalodon*) のATSを報告した。灰色シルト岩中に埋包された状態で歯冠のみが保存されており、その周囲に軟骨と思われる破片が散らばる (図8)。その他に骨格等を伴ったATSとして報告されたものは、メガロドン (Nishimoto *et al.*, 1992)、メジロザメ属 *Carcharhinus* (西本ほか, 1980; 高乗・長谷川, 2004)、カスザメ属 *Squatina* (後藤, 1977) などがある (表1)。

日本産ATSのうち、3標本では剖出した歯化石のキャストを用いて歯列が復元されている。埼玉県土塩層 (上部中新統) と茨城県九面層 (下部中新統) のメガロドンの2例 (上野ほか, 1989; 國府田ほか, 2007) と千葉県千畑層 (上部中新統) のハスタリスザメ *Cosmopolitodus hastalis* (上野ほか, 1990; 本属を現生ホホジロザメ属 *Carcharodon* の亜属とする研究もある) である。メガロドン2例のうち、土塩層産標本は、産出した73本の歯 (1個体由来の歯の数としては世界最多) を元に歯列が復元された (上野ほか, 1989)。メガロドンとしては、最も揃った歯列復元で、埼玉県立自然の博物館に展示されている。九面層産標本では、43本の歯を元に復元されたが、産出層の年代 (16.4~16.2 Ma) によりATSとしては世界最古のメガロドンである (國府田ほか, 2007)。

これらATSに似た産出様式として、大型海生脊椎動物の骨格と軟骨魚類の歯との共産があり、Shimada (2005) の Semiassociated tooth set に相当する。例えば福島県の双葉層群玉山層産のエラスモサウルス類フタバズキリュウ *Futabasaurus suzukii* の全身骨格と共産したネズミザメ目オトドゥス科の *Cretalamna appendiculata* の多数の歯は、サメ類の狂乱索餌 (feeding frenzy) によるものである可能性が指摘された (Shimada *et al.*, 2010)。新生代でも東柱類パレオパラドキシア *Palaeoparadoxia tabatai* の胸椎とイタチザメ属 *Galeocерdo* の歯との共産事例 (北川ほか, 2013) やツノザメ科メガスカルス属 *Megasqualus* の多数の歯のクジラ類の骨格周辺からの産出事例 (野村ほか, 1991) などがある。これらは、それぞれの地域・地質時代ごとに存在した食物網 (Food web) における捕食-被食関係やタフオノミーの直接証拠として重要である。

国内で所蔵されている外国産標本について

1990年代以降、国内に自然科学系の博物館・科学館が多数設置された。その結果、多くの外国産魚類化石が各館に収蔵・展示され、中には研究によって新種記載された標本もある (Yabumoto, 2008 など)。

軟骨魚類化石では、神奈川県立生命の星・地球博物館所蔵の G. R. Case コレクション (松島ほか, 1992; 松島ほか, 1994) が、国内の軟骨魚類化石標本を研究する際

の参照標本として活用されている。その他には、アメリカの石炭系化石 (*Falcatus* など)、ドイツのペルム系化石 (*Orthacanthus* など)、ブラジルの下部白亜系化石 (*Jansan* など)、アメリカやレバノンの上部白亜系化石、モロッコの白亜系化石 (*Schizorhiza* など) などが国内博物館に所蔵されており、今後の分類をはじめとする各種の研究が期待される。

大型海生脊椎動物の骨格化石と軟骨魚類の複数の歯の共産事例も外国産標本で確認されている。その事例の一つが、ペルーのピスコ層 (上部中新統) 産ナガスクジラ類全身骨格とハスタリスザメ *C. hastalis* の歯である (高乗, 2014)。同一部位の歯が重複しているため、歯は同一種の複数個体由来している。歯冠に新鮮な破断面を持つ歯の存在とナガスクジラ類の骨表面にある多数の噛み跡 (図9; 高乗・高橋, 2016) などから、サメたちの採餌行動の結果として歯が集積したものと推定される。

一方、海外ではノジュールなどの中に三次元的に保存された軟骨魚類化石に対するX線CT等を用いた頭蓋等の形態観察が主流となりつつある。本稿冒頭で紹介した棘魚類と軟骨魚類との系統関係に関する研究 (Janvier and Pradel, 2016) やヘリコプリオン属の顎復元と分類に関する研究 (Tapanila *et al.*, 2013) も、こうした観察方法を用いて、モールドとなった脳頭蓋や母岩との分離が困難な骨格を観察している。日本の白亜系や新生界産軟骨魚類化石の歯群では、石灰質ノジュール中に保存されているものも多い。国内産・外国産に関わらず、三次元的に良好に保存された軟骨魚類化石標本があれば、こうした新しい観察方法の導入を検討すべきである。その他には、国内研究者を中心として実施された海外調査で得られた標本や調査の一環として海外で産出した標本を扱った事例 (Yamagishi, 2009; Shimada *et al.*, 2016b など) もある。

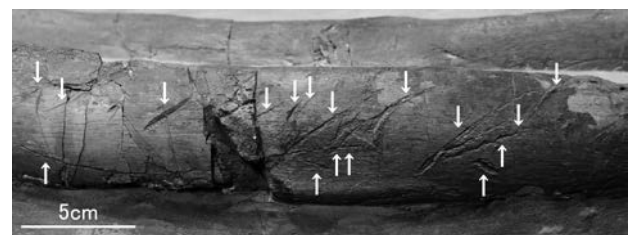


図9. ペルーのピスコ層 (上部中新統) 産出のナガスクジラ類全身骨格 (GMNH-PV-159) の肋骨に残されたハスタリスザメ *Cosmopolitodus hastalis* による複数のバイトマーク (矢印)。

Fig. 9. Multiple bite marks of *Cosmopolitodus hastalis*, on a left rib of the balaenopterid whale skeleton (GMNH-PV-159). The skeleton with shark teeth excavated from the upper Miocene Pisco Formation, Peru.

年代測定や古環境解析での活用

海外では、板鰓類の歯化石の歯冠を構成するエナメロイド中のストロンチウム同位体を年代測定用試料として用いた研究がある (Harrell Jr. *et al.*, 2016). 板鰓類の歯化石のストロンチウム同位体組成の測定については、国内での検討事例 (藤巻・今野, 1995; 豊島ほか, 2008) もあるが、ほとんど実施されていない。その理由として、日本では正常堆積物中の火山灰層やその他の火成岩類・火砕堆積物を用いて高精度な絶対年代値が測定しやすいことや微化石生層序による年代推定が有効であることが多いことなどが挙げられる。

また、軟骨魚類化石を地球化学的試料として分析した研究も散見され、最近では古第三紀始新世の温室期の北極海が汽水環境であった証拠として、カナダの Eureka Sound 層産のオオワニザメ科 (Odontaspidae) 歯化石のエナメロイドから抽出・測定された酸素同位体が用いられた (Kim *et al.*, 2014). 他にも Martin *et al.* (2015) は板鰓類化石のエナメロイド中のカルシウム同位体を測定し、食物連鎖における栄養段階を検討し、メガロドンの栄養段階が現生ホホジロザメよりわずかに高かったことが示されている。

終わりに

本稿では、主に1990年代以降における日本の軟骨魚類化石研究の概要を紹介すると共に、今後の研究に関する展望について述べた。様々な脊椎動物化石の中で、軟骨魚類化石、特にサメ類の歯は手にする機会も多く、一般の人々にとっても身近で魅力のある存在であるが、同時に研究素材としての高いポテンシャルも有している。

そうした軟骨魚類化石に関する研究成果の積み重ねは、4億年に渡る多様な進化を遂げ、今も繁栄する軟骨魚類の歴史を紐解くことに他ならない。軟骨魚類の進化の詳細な可視化によって、軟骨魚類を含む脊椎動物の進化に関する新知見をもたらすことが期待される。

謝辞

本稿は日本古生物学会2017年年会のシンポジウム「魚類化石研究の現状と可能性」での筆者講演の内容に加筆修正を加えたものである。同シンポジウム世話人の藪本美孝博士をはじめとする演者諸氏、シンポジウム参加者や会場スタッフの方々に謝意を表したい。高嶋礼詩氏、根本潤氏 (東北大学自然史標本館)、佐々木猛智博士 (東京大学総合研究博物館)、相田優氏 (福島県立博物館) には所蔵標本の画像使用について便宜を図っていただいた。また、Hollis Butts氏には英文要旨を校閲していただいた。

筆者のこれまでの軟骨魚類化石研究では、上野輝彌博

士、後藤仁敏博士、島田賢舟博士、鈴木秀史博士などの国内外の魚類化石研究者、田中彰博士、石原元博士、篠原現人博士などの現生魚類研究者、標本閲覧の便宜を図っていただいた国内外の博物館の方々、所属先である群馬県立自然史博物館の長谷川善和名誉館長など職員諸氏、そして茨城大学の安藤寿男博士らによるご指導やご協力をいただいている。また紙数の都合で個々のお名前は省略させていただいたが、多くのアマチュア収集家・団体の方々から標本や情報の提供など様々なご協力を頂戴している。こうした協力こそが、軟骨魚類化石研究の重要な推進力の一つである。ここで感謝を述べると共に、今後の協力もお願いしたい。なお、本稿は仲谷一宏博士と富田武照博士による査読、そして「化石」編集委員会の守屋和佳博士 (前編集長)、上松佐知子博士 (現編集長) ならびに編集委員諸氏の助言により、大幅に改善された。ここに記して御礼を申し上げる。

引用文献

- Acosta Hospitaleche, C., Griffin, M., Asensio, M., Cione, A. L. and Tambussi, C., 2013. Middle Cenozoic penguin remains from the Patagonian Cordillera. *Andean Geology*, **40**, 490–503.
- Adolfsson, J. S. and Ward, D. J., 2014. Crossing the Boundary: an elasmobranch fauna from Stevns Klint, Denmark. *Palaeontology*, **57**, 591–629.
- Adnet, S. and Cappetta, H., 2001. A palaeontological and phylogenetical analysis of squaliform sharks (Chondrichthyes: Squaliformes) based on dental characters. *Lethaia*, **34**, 234–248.
- 安藤佑介・河野重範・中谷大輔・鶴飼宏明・廣瀬浩司・黒須弘美, 2014. 天草市の更新統小申層から板鰓類化石 *Carcharhinus plumbeus* (Nardo, 1827) の新産出。御所浦白亜紀資料館報, (15), 1–4.
- 荒木英夫, 1980. 宮城県気仙沼市より軟骨魚類ヘリコプリオン属化石の発見。地質学雑誌, **86**, 135–137.
- Boessenecker, R. W., Ehret, D. J., Long, D. J., Churchill, M., Martin, E. and Boessenecker, S., 2019. The Early Pliocene extinction of the mega-toothed shark *Otodus megalodon*: a view from the eastern North Pacific. *PeerJ*, **7**: e6088 <https://doi.org/10.7717/peerj.6088>
- Cappetta, H., 1987. *Handbook of Paleichthyology Volume 3B, Chondrichthyes II, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. 193p. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Cappetta, H., 2012. *Handbook of Paleichthyology Volume 3E, Chondrichthyes, Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth*. 512p. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Cappetta, H., Buffetaut, E., Cuny, G. and Suteethorn, V., 2006. A new Elasmobranch assemblage from the Lower Cretaceous of Thailand. *Palaeontology*, **49**, 547–555.
- Cione, A. L., Cabrera, D. A. and Barla, M. J., 2012. Oldest record of the Great White Shark (Lamnidae, Carcharodon; Miocene) in the Southern Atlantic. *Geobios*, **45**, 167–172.
- Cuny, G., Srisuk, P., Khamha, S., Suteethorn, V. and Tong, H., 2009. A new elasmobranch fauna from the Middle Jurassic of southern Thailand. In Buffetaut, E., Cuny, G., Le Loeuff, J. and Suteethorn, V. eds., *Late Palaeozoic and Mesozoic Ecosystems in SE Asia, The Geological Society, Special Publications*, **315**, 97–113.
- 遠藤満久・石原元, 2017. 佐渡市中山トンネル周辺の鶴子層産の板鰓類化石と古環境について。調査研究報告書 佐渡の自然史,

- (5), 37–46.
- Fanti, F., Minelli, D., Larocca Conte, G. and Miyashita, T., 2016. An exceptionally preserved Eocene shark and the rise of modern predator-prey interactions in the coral reef food web. *Zoological Letters*, **2**, 9, DOI 10.1186/s40851-016-0045-4
- 藤井孝二・水原 猛, 2015. 埼玉県東松山市葛袋の神戸層から産出した板鰐類化石. 埼玉県東松山市葛袋地区化石調査報告書, 33–73, 東松山市教育委員会.
- 藤巻宏和・今野直美, 1995. 鮫の歯に記録された情報の解読—一歯の化石のSr同位体組成を求めるための化学処理—. 月刊地球, **17**, 273–275.
- 深田佳作・亀谷 敦・高乗祐司・藤井孝二, 2014. 山口県下関市彦島西山地域の漸新統芦屋層群産出の *Parotodus benedeni* の歯化石について. 山口県立山口博物館研究報告, (40), 9–20.
- 古見 浩・半田直人・溝口愛美・伊藤 剛・佐藤友哉・吉野恒平・阿部洋祐・村澤早苗・竹之内 耕, 2014. 富山県八尾地域の上中新統音川層から産出した板鰐類化石. 糸魚川市博物館研究報告, (3), 33–42.
- 古見 浩・中村行雄・太田知幸・茨木洋介, 2014. 富山県氷見市の頭川層 (鮮新統—下部更新統) から産出したサメの歯化石. 糸魚川市博物館研究報告, (3), 26–32.
- Ginter, M., Hampe, O. and Duffin, C., 2010. *Handbook of Paleichthyology Volume 3D, Chondrichthyes, Paleozoic Elasmobranchii: Teeth*. 168p. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- 後藤仁敏, 1972. 日本産の化石軟骨魚類についての一総括. 地質学雑誌, **78**, 585–600.
- 後藤仁敏, 1975. 本邦のペルム系および三畳系からの魚類化石群の発見: 栃木県葛生町唐沢より産出したサメ類の皮歯および魚類の歯について. 地球科学, **29**, 72–74.
- 後藤仁敏, 1977. 瑞浪層群より産出した板鰐類骨格化石について. 瑞浪市化石博物館研究報告, (4), 25–30.
- Goto, M., 1994. Palaeozoic and early Mesozoic fish faunas of the Japanese Islands. *Island Arc*, **3**, 247–254.
- 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・茨木洋介・渡辺幸雄・大倉正敏・平田泰祥・佐藤毅一, 2011. 日本産の石炭紀軟骨魚類の歯化石4標本について. 日本古生物学会例会講演予稿集, 14.
- 後藤仁敏・兼子尚知・鈴木雄太郎・大倉正敏, 2000. 本邦古生界からのクセナカントゥス目サメ類歯化石の発見. 地質学雑誌, **106**, 737–742.
- 後藤仁敏・小林二雄・大沢澄可, 1978. 群馬県富岡市から発見されたアオザメ属の歯化石について (予報). 地質学雑誌, **84**, 271–272.
- 後藤仁敏・小林二雄・大沢澄可, 1983. 群馬県安中市の吉井層 (中新世中期) から発見された化石巨大鮫 *Carcharodon megalodon* の歯群について (予報). 地質学雑誌, **89**, 597–598.
- 後藤仁敏・久家直之・蜂矢喜一郎, 1991. 日本産中生代のヒボドゥス上科板鰐類3属の歯化石について. 地質学雑誌, **97**, 743–750.
- 後藤仁敏・大倉正敏, 2004. 岐阜県上宝村福地の石炭系およびペルム系から産出した軟骨魚類の歯化石. 地球科学, **58**, 215–228.
- Goto, M. and the Japanese Club for Fossil Shark Tooth Research, 2004. Tooth remains of chlamydoselachian sharks from Japan and their phylogeny and paleoecology. *Earth Science (Chikyu Kagaku)*, **58**, 361–374.
- 後藤仁敏・高泉幸浩・庄子裕・荒木英夫・永広昌之, 2010. 宮城県気仙沼市の黒沢層 (ペルム紀) から発見されたヘリコプリオン *Helicoprion* の正中歯列化石について. 日本古生物学会例会講演予稿集, 21.
- 後藤仁敏・田中猛・金子正彦・鈴木秀史・高乗祐司・サメの歯化石研究会, 2020. サメの歯化石の調べ方 (地学ハンドブックシリーズ27). 95p. 地学団体研究会, 東京.
- 後藤仁敏・田中 猛・宇都宮聡, 2010. 愛媛県西予市の田穂層 (三畳紀前期) 産の板鰐類リソドゥスの歯化石. 地球科学, **64**, 111–116.
- Goto, M., Uyeno, T. and Yabumoto, Y., 1996. Summary of Mesozoic elasmobranch remains from Japan. *Mesozoic Fishes*, **1**, 73–82, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Guinot, G., Adnet, S., Shimada, K., Underwood, C. J., Siverson, M., Ward, D. J., Kriwet, J. and Cappetta, H., 2018. On the need of providing tooth morphology in descriptions of extant elasmobranch species. *Zootaxa*, **4461**, 118–126.
- 原 巧輔・金澤芳廣・林 昭次・佐藤たまき, 2018. 香川県さぬき市に分布する和泉層群引田累層 (カンパニアン) から産出した爬虫類・板鰐類化石. 大阪市立自然史博物館研究報告, (72), 61–79.
- 原田吉樹, 2015. 葛袋の神戸層から産出した中新世深海性サメ類 (ツノザメ上目) 化石. 東松山市教育委員会, 埼玉県東松山市葛袋地区化石調査報告書, 74–81. 東松山市教育委員会.
- Harrell, Jr., T. L., Perez-Huerta, A., Phillips, G., 2016. Strontium isotope age-dating of fossil shark tooth enameloid from the Upper Cretaceous Strata of Alabama and Mississippi, USA. *Cretaceous Research*, **62**, 1–12.
- Hatai, K. and Noda, H., 1972. A Problematica from the Mizuho-to of Niigata Prefecture. *Transactions and Proceedings of Palaeontological Society of Japan, New Series*, (86), 319–324.
- 石原初太郎, 1898. 伊豆半島第三紀層論. 地質学雑誌, **5**, 273–286.
- 糸魚川淳二・西本博行・柄沢宏明・奥村好次, 1985. 瑞浪層群の化石3. サメ・エイ類 (板鰐類). 瑞浪市化石博物館専報, (5), 89p.
- Janvier, P. and Pradel, A., 2016. Elasmobranchs and their extinct relatives: Diversity, Relationships, and adaptations through time. In Shadwick, R. E., Farrell, A. P. and Brauner, C.J. eds., *Physiology of Elasmobranch Fishes, Structure and Interaction with Environment*, 1–17. Academic Press, Amsterdam.
- Johnson-Ransom, E. D., Popov, E. V., Demere, T. A. and Shimada, K., 2018. The Late Cretaceous chimaeroid fish, *Ischyodus bifurcatus* Case (Chondrichthyes: Holocephali), from California, USA, and its paleobiogeographical significance. *Paleontological Research*, **22**, 364–372.
- 亀井節夫, 1969. 能登半島の上中新統よりサメ脊椎骨化石の産出 (予報). 化石研究会会誌, (2), 20–23.
- 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) から産出した北西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鹿島層 (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. and Sato, T., 2017. *Sphenodus* (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Upper Cretaceous in Nakagawa Town, Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **21**, 122–130.
- 加藤太一・宮田真也・河野重範・奥村よほ子・高野朋子・園田哲平・大倉正敏・高乗祐司・安藤寿男, 2020. 茨城県ひたちなか市の上部白亜系那珂湊層群から産出したサメの歯化石. 化石研究会会誌, **53**, 18–28.
- 加藤敏史・長谷川清史・石橋 毅, 1995. 南部北上山地大沢層 (下部三畳系) よりヒボドゥス属板鰐類の発見. 地質学雑誌, **101**, 466–469.
- 加藤達也, 1973. 第2章 温見町の地質. 温見町, 温見町の自然, 温見町史別冊, 37–106. 温見町.
- 川瀬基弘・西松弘喜, 2016. 中部更新統渥美層群豊橋層高松シルト質砂岩部層の板鰐類化石一名古屋周辺地域の古生物から見た古環境—. 瑞浪市化石博物館研究報告, (42), 47–61.
- Kim, S. L., Eberle, J. J., Bell, D. M., Fox, D. and Padilla, A., 2014.

- Evidence from shark teeth for a brackish Arctic Ocean in the Eocene greenhouse. *Geology*, **42**, 695–698.
- 北川博道・坂本 治・長谷川善和, 2013. 埼玉県産出のパレオパラドキシア化石について. 埼玉県立自然の博物館研究報告, (7), 15–22.
- 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**, 189–195.
- Kitamura, N., 2019. Features and paleoecological significance of the shark fauna from the Upper Cretaceous Hinoshima Formation, Himenoura Group, Southwest Japan. *Paleontological Research*, **23**, 110–130.
- 國府田良樹・小池 渉・安藤寿男・上野輝彌・碓井和幸, 2007. 茨城県北茨城市の中新統高久層群九面層の炭酸塩コンクリーションより産出した *Carcharodon megalodon* 歯群. 化石, (81), 1–2.
- 小池伯一・大江文雄・成田 健, 2008a. 長野県安曇野市の中新統別所累層産イチハラビロウダザメの皮小歯化石. 信州新町化石博物館研究報告, (11), 1–13.
- 小池伯一・大江文雄・成田 健, 2008b. 長野県安曇野市の中新統別所累層産カラスザメ属の皮小歯化石. 信州新町化石博物館研究報告, (11), 15–18.
- 久志本鉄平・田中 猛, 2014. 芦屋層群 (漸新統) から産出した *Parotodus benedeni* (板鰐類) の歯化石. 豊田ホタルの里ミュージアム研究報告書, (6), 1–3.
- 葛袋地学研究会, 2010. 茨城県阿見町の化石 その巻 サメ・エイ. 葛袋地学研究会研究報告, (5), 1–42.
- Martin, J. E., Tacail, T., Adnet, S., Girard, C. and Balter, V., 2015. Calcium isotopes reveal the trophic position of extant and fossil elasmobranchs. *Chemical Biology*, **415**, 118–125.
- 松島義章・平田大二・星野憲三, 1992. Gerald Ramon Case 軟骨魚類化石標本目録 第1集 古生代軟骨魚類化石. 神奈川県立博物館自然部門資料目録, (6), 4–106.
- 松島義章・板橋義美・平田大二, 1994. Gerald Ramon Case 軟骨魚類化石標本目録 第2集 中生代・新生代軟骨魚類化石. 神奈川県立博物館自然部門資料目録, (7), 6–126.
- 宮田真也・平山 廉・中島保寿・前川 優・大倉正敏・佐々木猛智, 2019. 岩手県久慈市の上部白亜系久慈層群玉川層より産出した板鰐類化石群の予察的検討. 化石研究会会誌, **51**, 68–75.
- 仲井大智, 2020. 宮城県仙台市に分布する竜の口層 (上部中新統下部鮮新統) から産出した板鰐類化石群集. 東北大学総合学術博物館紀要, (19), 7–20.
- Nakatani, D., Fudouji, Y. and Ward, D. J., 2017. The first record of the genus of *Parotodus* (Lamniformes: Otodontidae) from the Kishima Group in Saga Prefecture, Japan. Abstracts with Programs, The 2017 Annual Meeting, The Palaeontological Society of Japan, 45.
- Nazarkin, M. V., 2014. Gill rakers of basking sharks (Lamniformes: Cetorhinidae) from the Tertiary of Sakhalin Island, Russia. *Zoosystematica Rossica*, **23**, 269–275.
- Nelson, J. D., Grande, T. C. and Wilson, M. V. H., 2016. *Fishes of the World, Fifth edition*. 752p., Wiley, Hoboken.
- 西松弘喜・氏原 温, 2014. 富山県の中新統八尾層群の深海性板鰐類相. 日本古生物学会年会講演予稿集, 20.
- Nishimatsu, K. and Ujihara, A., 2019. A new deep-sea shark *Scymnodalatis kazenobon* (Squaliformes, Somniosidae) from the Miocene Yatsuo Group in Central Japan. *Paleontological Research*, **23**, 23–28.
- 西松弘喜・氏家 温・市原 俊・安藤佑介, 2010. 三重県伊賀市に分布する中新統阿波層群の板鰐類相. 日本古生物学会年会講演予稿集, 64.
- Nishimoto, H., Okumura, Y. and Karasawa, H., 1992. Dermal scales of *Carcharocles megalodon* (Agassiz) from the Miocene Mizunami Group, central Japan - Studies on dermal scales of some elasmobranchian fossils from Japan. Part 1 -. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, (19), 269–272.
- 西本博行・立松正衛・沢田弘司, 1980. 北陸層群産板鰐類頭蓋骨化石. 瑞浪市化石博物館研究報告, (7), 113–116.
- 西本博行・氏原 温, 1979. 中新世師崎層群の板鰐類化石群集. 瑞浪市化石博物館研究報告, (6), 53–64.
- 野村正純, 2000. 中期中新統七尾石灰質砂岩層から産出したギンザメ属の下顎歯化石について. 七尾市少年科学館研究報告書, (4), 25–42.
- 野村正純, 2002. 中期中新統七尾石灰質砂岩層産のサメの歯化石について. 七尾市少年科学館研究報告書, (6), 1–56.
- 野村正純, 2005. 中期中新統七尾石灰質砂岩層産のエイ類化石について. 七尾市少年科学館研究報告書, (9), 1–28.
- 野村正純・畑中 恣・西本博行・柄沢宏明・七尾野尻湖友の会, 1991. 能登半島の中部中新統七尾石灰質砂岩層産の *Megasqualus serriculus* (Jordan and Hannibal) の顎歯群. 瑞浪市化石博物館研究報告, (18), 33–45.
- 小原正顕, 2007. 和歌山県広川町の下部白亜系湯浅層から産出した *Protolamna* (日本最古のネズミザメ目) の歯化石. 和歌山県立自然博物館館報, (25), 39–42.
- 小原正顕・山田正司, 2005. 和歌山県有田地方の下部白亜系より産出した板鰐類化石. 和歌山県立自然博物館館報, (23), 45–52.
- 岡崎美彦, 1991. 北九州芦屋層群 (漸新統) 産ギンザメ類の歯化石. 北九州市自然史博物館研究報告, (10), 105–107.
- 岡崎美彦, 2016. 関門層群からの淡水性板鰐類 *Heteroptychodus* の産出. 北九州市立自然史・歴史博物館研究報告, A類 (自然史), (14), 1–7.
- 佐川榮次郎, 1900. 日本及ロシアに出でし最古魚類遺歯. 地学雑誌, **12**, 26–29.
- 柴 正博・関口巧真・小川育男, 2016. 静岡県菊川市に分布する倉真層群より産出した *Carcharocles megalodon* の椎体化石. 海・人・自然 (東海大学博物館研究報告), (13), 1–14.
- Shimada, K., 2005. Types of tooth sets in the fossil record of sharks, and comments on reconstructing dentitions of extinct sharks. *Journal of Fossil Research*, **38**, 141–145.
- Shimada, K., Chandler, R. E., Lam, O. L. T., Tanaka, T. and Ward, D. J., 2016a. A new elusive otodontid shark (Lamniformes: Otodontidae) from the lower Miocene, and comments on the Taxonomy of otodontid genera, including the ‘megatoothed’ clade. *Historical Biology*, **29**, 704–714.
- Shimada, K., Egi, N., Tsubamoto, T., Maung-Maung, Thauung-Htike, Zin-Maung-Maung-Thein, Nishioka, Y., Sonoda, T. and Takai, M., 2016b. The extinct river shark *Glyphis pagoda* from the Miocene of Myanmar and a review of the fossil record of the genus *Glyphis* (Carcharhiniformes: Carcharhinidae). *Zootaxa*, **4161**, 237–251.
- Shimada, K., Tsuihiji, T., Sato, T. and Hasegawa, Y., 2010. A remarkable case of a shark-bitten elasmosaurid plesiosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 592–597.
- Siverson, M., Lindgren, J., Newbrey, M. G., Cederström, P. and Cook, T. D., 2015. Cenomanian-Campanian (Late Cretaceous) mid-palaeolatitude sharks of *Cretalamna appendiculata* type. *Acta Palaeontologica Polonica*, **60**, 339–384.
- 鈴木秀史, 2012. 長野県上田市の中部中新統から産出した深海性サメ類化石群集. 地球科学, **66**, 47–61.
- Suzuki, H., 2015. A new genus of the Family Dalatiidae (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Miocene of Japan. *Journal of Fossil Research*, **47**, 41–47.
- 鈴木素行, 2018. ムカシオオホホジロザメの考古学—サメ歯化石と、サメ歯製垂飾、サメ歯構造垂飾の成立について—. 筑波大学先史学・考古学研究, (29), 1–26.
- 高栗祐司, 2004. 青森県上北郡下田町錦ヶ丘の中部更新統産メジロザメ属の歯化石. 青森県下田町教育委員会, 下田町錦ヶ丘産出のニホンジカ化石調査報告書, 45–47. 青森県下田町教育委員会.
- 高栗祐司, 2006. 中部日本群馬県南西部の中新統産出の深海性サメ類化石群とその生物地理学的意義. 化石, (81), 24–44.
- 高栗祐司, 2014. 南米ペルー, ピスコ層 (後期中新世) 産ナガスクジラ類全身骨格化石の周辺からのサメ類 (“イスルス”・ハスタ

- リス：軟骨魚綱ネズミザメ科)の密集した産出。群馬県立自然史博物館研究報告, (18), 77–86.
- 高乗祐司・群馬古生物研究会, 2011. 群馬県沼田市の岩室層(下部ジュラ系)からアクロドゥス科サメ類の新産出。群馬県立自然史博物館研究報告, (15), 147–152.
- 高乗祐司・長谷川善和, 2004. 中島コレクションの概要について(II)。群馬県立自然史博物館研究報告, (8), 123–130.
- 高乗祐司・長谷川善和・渡辺昇・根本修行, 2018. 福島県広野町の双葉層群足沢層(上部白亜系, コニアシアン)から産出した軟骨魚類化石。群馬県立自然史博物館研究報告, (22), 59–66.
- 高乗祐司・廣瀬浩司・黒須弘美, 2020. 熊本県天草市に分布する坂瀬川層(始新統)からのエドアブラザメ属化石の初産出。群馬県立自然史博物館研究報告, (24), 25–30.
- 高乗祐司・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鰓類化石群。日本古生物学会例会講演予稿集, 23.
- 高乗祐司・唐沢與希・石井明夫, 2018. 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。群馬県立自然史博物館研究報告, (22), 67–71.
- 高乗祐司・小池伯一・成田 健, 2009. 長野県の中部中新統別所累層および青木累層から産出した板鰓類化石。信州新町化石博物館研究報告, (13), 7–18.
- 高乗祐司・岡部 勇, 2011. 群馬県桐生市の足尾帯のペルム系からクテナカントゥス科サメ類の新産出。群馬県立自然史博物館研究報告, (15), 153–159.
- 高乗祐司・佐藤和久・木村敏之・久保田克博, 2008. 山中層群の古生物学的研究。群馬県立自然史博物館自然史調査報告書, (5), 99–116.
- 高乗祐司・鈴木秀史, 2009. 日本における深海性サメ類化石研究の現状。月刊海洋号外, (52), 73–86.
- 高乗祐司・高橋千紘, 2016. ペルー産ナガスクジラ類化石に見られるサメ類のバイオマーク。化石研究会誌, 48, 44.
- 田中 猛, 2013. 下部中新統一志層群より産出する板鰓類化石について。地学研究, 61, 93–116.
- 田中 猛・藤田義朝・森 信敏, 2006. 岡山県井原市より産出したサメの歯化石とその生層序学的意義。瑞浪市化石博物館研究報告, (33), 103–109.
- 田中 猛・早川周作・伊藤 隆, 2006. 静岡県周智郡森町の下部中新統, 倉真層群より産出したサメの歯化石。地学研究, 55, 215–222.
- 田中 猛・竹山 勇, 2000. 古第三系始新統, 土師層群より産出したサメの歯化石。地学研究, 48, 211–214.
- 田中 猛・宇都宮聡, 2007. 古第三系始新統, 弥勒層群より産出したサメの歯化石。地学研究, 56, 39–41.
- 田中 猛・渡辺幸雄, 2015a. 日本の新生界から産出した軟骨魚類化石について I。地学研究, 62, 143–157.
- 田中 猛・渡辺幸雄, 2015b. 日本の新生界から産出した軟骨魚類化石について II。地学研究, 62, 213–224.
- 田中 猛・渡辺幸雄, 2016. 日本の新生界から産出した軟骨魚類化石について III。地学研究, 64, 21–32.
- 谷本正浩・田中省吾, 1998. 三重県鳥羽市安楽島の下部白亜系松尾層群で見つかった軟骨魚類 *Heteroptychodus* sp. 地学研究, 47, 37–40.
- Tapanila, L., Pruitt, J., Pradel, A., Wilga, C. D., Ramsay, J. B., Schlader, R. and Didier, D. A., 2013. Jaws for a spiral-tooth whorl: CT images reveal novel adaptation and phylogeny in fossil *Helicoprion*. *Biology Letters*, 9, 20130057, <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0057>
- Teng, Y. H., Sone, M., Hirayama, R., Yoshida, M., Komatsu, T., Khamha, S. and Cuny, G., 2019. First Cretaceous fish fauna from Malaysia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1573735, DOI: 10.1080/02724634.2019.1573735
- 徳丸沙耶夏・中島保寿・疋田吉識・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*. 日本古生物学会年会講演予稿集, 45.
- Tomita, T., 2011. Mouth-size Estimation of a Primitive lamniform Shark, *Protolamna*: Low Trophic Position in Lamniform Shark Origin. *Paleontological Research*, 15, 68–76.
- Tomita, T. and Oji, T., 2010. Habitat reconstruction of Oligocene elasmobranchs from Yamaga Formation, Ashiya Group, western Japan. *Paleontological Research*, 14, 69–80.
- Tomita, T. and 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.
- Tomita, T. and Yokoyama, K., 2015. The First Cenozoic record of a fossil megamouth shark (Lamniformes, Megachasmidae) from Asia. *Paleontological Research*, 19, 204–207.
- 豊島孝作・高畑直人・白井厚太郎・北島宏輝・天川裕史・佐野有司, 2008. NanoSIMSによるサメの歯のストロンチウム同位体比分析。2008年度日本地球化学会第55回年会講演要旨集, 2P50 22-P01.
- 上野輝彌・長谷川善和, 1967. サメの歯。田中邦雄編, 阿南町の化石, 112–117. 長野県阿南町教育委員会.
- 上野輝彌・坂本 治, 1984. 秩父盆地中新統産出のホホジロザメ属化石とその意義。埼玉県立自然史博物館研究報告, (2), 47–65.
- 上野輝彌・坂本 治・関根浩史, 1989. 埼玉県川本町中新統産出カルカロドン・メガロドンの同一個体に属する歯群。埼玉県立自然史博物館研究報告, (7), 73–85.
- 上野輝彌・近藤康生・井上浩吉, 1990. 千葉県鋸南町鮮新統千畑層から産したネズミザメ科イヌルス・ハスタリス *Isurus hastalis* (Agassiz) の同一個体の歯群および脊椎骨群化石。千葉県立中央博物館自然誌研究報告, (1), 15–20.
- 上野輝彌・藪本美孝・久家直之, 1984. 芦屋層群の魚類化石 1. 北九州市藍島・貝島産出の後期漸新世板鰓魚類相。北九州市立自然史博物館研究報告, (5), 135–142.
- 梅津慶太・平山 廉・藺田哲平・高嶋礼詩, 2013. 岩手県に分布する白亜系宮古層群および久慈層群の浅海～非海成堆積物と後期白亜紀陸生脊椎動物群。地質学雑誌, 119, supplement, 82–95.
- 矢部英生・後藤仁敏, 1999. 板鰓類の歯に関する用語。化石研究会誌, 32, 14–20.
- 矢部英生・後藤仁敏・兼子尚知, 2004. *Carcharocles megalodon* (ネズミザメ目: オトドゥス科) の産出時代: 地層からの層序学的記録の再検討。化石, (75), 7–15.
- Yabe, H., 1902. Notes on some Shark's teeth from the Mesozoic Formation of Japan. *Journal of the Geological Society of Japan*, 9, 399–404.
- Yabe, H., 1903. On a *Fusulina*-limestone with *Helicoprion* in Japan. *Journal of the Geological Society of Japan*, 10, 1–13.
- Yabe, H. and Obata, T., 1930. On Some Fossil Fishes from the Cretaceous of Japan. *Japanese Journal of Geology and Geography*, 8, 1–7.
- Yabumoto, Y., 1987. Oligocene Lamnid sharks of the genus *Carcharodon* from Kitakyushu, Japan. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History*, (6), 239–264.
- Yabumoto, Y., 1989. A new Eocene lamnoid shark, *Carcharodon nodai*, from Omuta in northern Kyushu, Japan. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History*, (9), 111–116.
- Yabumoto, Y., 2008. A new Mesozoic coelacanth from Brazil (Sarcopterygii, Actinistia). *Paleontological Research*, 12, 329–343.
- Yabumoto, Y. and Uyeno, T., 1994. Late Mesozoic and Cenozoic fish faunas of Japan. *Island Arc*, 3, 255–269.
- Yamagishi, H., 2004. Elasmobranch remains from the Taho Limestone (Lower-Middle Triassic) of Ehime Prefecture, Southwest Japan. In Arratia G. and Tintori, A. eds., *Mesozoic Fishes*, 3, 565–574, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Yamagishi, H., 2009. Chondrichthyans. In Shigeta, Y., Zakharov, Y. D., Maeda, R. and Popov, A. M. eds., *The Lower Triassic System in the Abrek Bay area, South Primorye, Russia. National Museum Nature and Science Monograph*, (38), 197–202.
- Yamagishi, H. and Fujimoto, T., 2011. Chondrichthyan Remains from the Akasaka Limestone Formation (Middle Permian) of Gifu

- Prefecture, Central Japan. *Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum (Nat. Sci.)*, (40), 1-6.
- 横山謙二・後藤仁敏・柴 正博, 2000. 掛川層群大日累層から産出した板鰓類化石. 海・人・自然 (東海大学博物館研究報告), (2), 37-52.
- 横山謙二・柴 正博・藤田和美・木下洋一, 2003. 掛川層群大日累層からの *Parotodus benedeni* (板鰓類) 歯化石の発見. 海・人・自然 (東海大学博物館研究報告), (5), 31-35.
- 吉川博章, 2001. 渥美層群 (中期更新世) から産出したウシバナトビエイ属歯化石. 豊橋市自然史博物館研究報告, (11), 27-30.
- Zangerl, R., 1981. *Handbook of Paleichthyology Volume 3A*,

Chondrichthyes I, Paleozoic Elasmobranchii. 115p. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

追記：本論校正中の2021年2月23日，上野輝彌博士（元国立科学博物館）が逝去された。ここに記し，衷心より哀悼の意を表する次第である。

(2018年10月24日受付，2021年1月20日受理)



