

北太平洋海牛類（ヒドロダマリス亜科：Hydrodamalinae）の進化と古環境

古沢 仁

札幌市博物館活動センター

Evolution of the North Pacific Sirenia (Hydrodamalinae) and their paleoenvironment

Hitoshi Furusawa

Sapporo Museum Activity Center, Sapporo 060-0001 (hitoshi.furusawa@city.sapporo.jp)

Abstract. Since 1965, thirty-five sirenian fossils have been found in Japan. Most are classified in the subfamily Hydrodamalinae. The Hydrodamalinae includes two genera, *Dusisiren* (Early Miocene - Late Miocene) and *Hydrodamalis* (Late Miocene - Recent). *Dusisiren* was 4 to 5m in body length and had functional teeth, whereas *Hydrodamalis* attained a body length of over 7m and was edentulous. Shift of these characters in this lineage was assumed to be adaptation to cold temperatures. However, species of *Dusisiren* inhabited both sides of the North Pacific Ocean at the low stand of Late Miocene (ca 11 Ma) sea levels under extremely cool conditions. It is assumed that the loss of functional teeth and enlargement of body size took place after severe climatic cooling. These dramatic changes in the hydrodamalines suggest the possibility that environmental changes influenced marine vegetation such as seaweed and sea grass. As a result the Hydrodamalinae changed the types, methods, and amount of food that they consumed. These changes were directly connected to the enlargement of body size and loss of functional teeth.

Sirenia must feed during migration, judging from their physiological and functional abilities. Sea algae or seaweed grows abundantly in the shallower (less than 10m) waters that sunlight can penetrate. The opening and closing of seaways and straits related to fluctuations of sea level due to global climatic changes affected the availability of shallow and coastal waters indispensable in the radiation and distribution of sirenians. The migration of hydrodamalines from the eastern North Pacific to the west appears to have occurred when the shallow coastal waters were continuous along the Aleutian Islands because of the lowering of sea level associated with beginning of cooling in Middle Miocene time.

Key words: distribution, Hydrodamalinae, North Pacific realm, radiation, Sirenia

日本の海牛類化石

日本から産出した海牛類化石は、Shikama and Domning (1970) によって報告された長野県戸隠村（後期鮮新世）の肋骨1点（*Hydrodamalis* sp.）からその研究が始まった。以来、現在まで投稿中、研究中的のものも含め35例の海牛化石が確認されている。そのうち、群馬（小林, 2002）、宮城（甲能・高泉, 1992）、北海道（古沢, 2003）から発見されたHalitheriinae 4点と北九州から発見されたDugongidae（岡崎, 1984）1点を除くと、その大半は北太平洋に広く分布し、寒冷な環境に適応したHydrodamalinaeに分類されている（Table 1）。Hydrodamalinaeは、体長4~5mで機能歯を保有する前期~中期中新世の*Dusisiren*属と体長7~10mに大型化し、機能歯を消失する後期中新世~現生（1768年絶滅）の*Hydrodamalis*属に二分されており、2属を分ける2つの大きな形質変化（体躯の大型化と機能歯の消失）は寒冷化に適応したものと考えられている（Domning, 1978）。

日本最初の海牛化石である後期鮮新世の*Hydrodamalis* sp. が報告された時点において、北太平洋海牛類の系統とその

分布については比較的単純な解釈がされていた。すなわち、大西洋に広く分布したHalitheriinae, *Metaxytherium*属が、前期中新世にはパナマ海峽を経由し太平洋に進出した後、20 Maには*Dusisiren*属へと分化した。*Dusisiren*属は寒冷化に適応しながら、後期中新世には体躯を大型化し、機能歯を消失した*Hydrodamalis*属となり、ベーリング海を経由して北太平洋の西側である日本に到達した後、1768年にはベーリング海において絶滅したという説明である。しかし、その後、山形県大江町や福島県高郷村の上部中新統から*Dusisiren*属の新種*D. dewana* (Takahashi *et al.*, 1986) や*D. takasatensis* (Kobayashi *et al.*, 1995) が、また、北海道の下部鮮新統から*Hydrodamalis*属の新種*H. spissa* (Furusawa, 1988) が発見報告されたことによって、北太平洋海牛類の放散と分布の過程は一方向の単純なものではないことが認識されるようになった。特に、*Dusisiren*属はいつ、どのように北太平洋を東から西へ渡ったのか？*Dusisiren*属から*Hydrodamalis*属への移行は、いつ、どこで、どのように起こったのか？そして、同時期に北太平洋の東西に分布する*Hydrodamalis*属の異なる2種の関係などが大きな課題として取り上げら

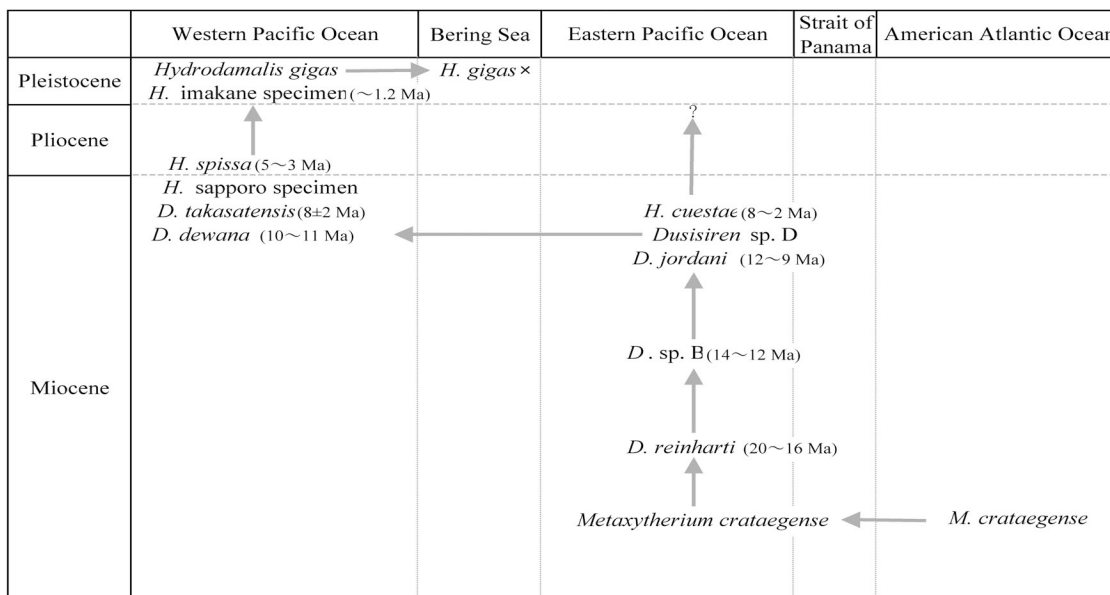


図1. Hydrodamalinaeの系統.
Fig. 1 Lineage of the subfamily hydrodamalinae.

れた (Fig. 1).

本論では、これらの諸課題を踏まえて、北太平洋海牛類の進化と古環境との関連について議論する。

以下、本論で使用する機関の略号は次の通りである。

SDSNH：サンディエゴ自然史博物館 (San Diego Society of Natural History Museum), TA：高郷村郷土資料館 (Takasato Archive), TMNH：滝川市美術自然史館 (Takikawa Museum of Natural History), UCMP：カリフォルニア大学古生物博物館 (University of California Museum of Paleontology), USNM：アメリカ自然史博物館 (United States National Museum of Natural History), YPM：山形県立博物館 (Yamagata Prefecture Museum)。

Hydrodamalinaeの放散と分布

海牛類は海生哺乳類では唯一の草食動物であり、他の海生哺乳類のように獲物を敏捷な動きで捕獲する必要がなく、また、脊椎の棘突起、横突起などの形状から推定される筋肉量からみても、長距離を短期間で移動する運動能力も持たない。さらに、ほぼ全身の骨格が産出し全長が測定されている中期中新世の *Dusisiren jordani* (UCMP 77037) が少なくとも4mを越える大型の哺乳類であることから (Domning, 1978), Hydrodamalinaeがその代謝を維持するために摂食しなければならない食糧もかなりの量になると推測され、彼らが長距離を移動する条件として、移動する経路上に摂食する海草 (藻) 類が繁茂していることが不可欠であると判断される。海草 (藻) 類は海水中を太陽光線が透過する概ね水深10m以浅の浅海、沿岸域に繁茂することから、移動の経路は水深10m以浅の連続した水域の分布を想定する必要がある。

浅海・沿岸域の生成・消失には海水準変動が大きく関わ

り、海水準変動は世界的な気候変動が重要な要因となっている。Haq *et al.* (1988) は顕生代における海水準変動について詳細に解析している。嵯峨山 (2000) は北海道内における新第三系の堆積相と珪藻化石を分析し、Haq *et al.* (1988) による解析結果と同様の結果を得ていることから、少なくとも北海道の新第三紀には、Haq *et al.* (1988) が推測したと同様の海水準変動が起こったことが確認されている。これによると、中期中新世は海水準の高い暖かな時期が続くが、後期中新世に入ると急速に寒冷化し、Cande and Kent (1995) の地磁気極性年代測定による数値ではおよそ11Maに海水面が極度に低下することを示している (本山・丸山, 1998)。

Hydrodamalinaeの放散と分布については海水準変動と共にそれらに大きく影響を受ける環太平洋の海峡、海路の開閉 (小笠原, 2001) を考慮しなければならない。中新世にはパナマ海峡は開いており、大西洋との往来は可能であったが、ベーリング海およびアリューシャン列島域は、気候変動あるいは海水準変動によっては北太平洋の往来を妨害した可能性がある。これらの要因を北太平洋海牛類 (Hydrodamalinae) の放散と分布に合わせて概観すると (Fig. 2), 前期~中期中新世にかけては、*Dusisiren reinharti* (UCMP39581) および *D. sp. B* (UCMP113555), *D. jordani* (CUMP77037) が北太平洋東域の温暖な低~中緯度浅海域に生息していた。後期中新世は厳しい寒冷化を招いた時期であり、海水準の低下が見られる11Maころにはアリューシャン列島周辺海域が浅海化し、海牛類の捕食物である海草 (藻) 類が繁茂する10m以浅の水域が連続したことによって *Dusisiren* 属が北太平洋を西に移動することを可能にしたと考えられ、その直後に、*D. dewana* (YPM662-749; 10-11 Ma) あるいは *D. takasatensis* (TA1-5; 8±2 Ma) が日本から産出している。その後、寒冷な環境が続くなか、大型化

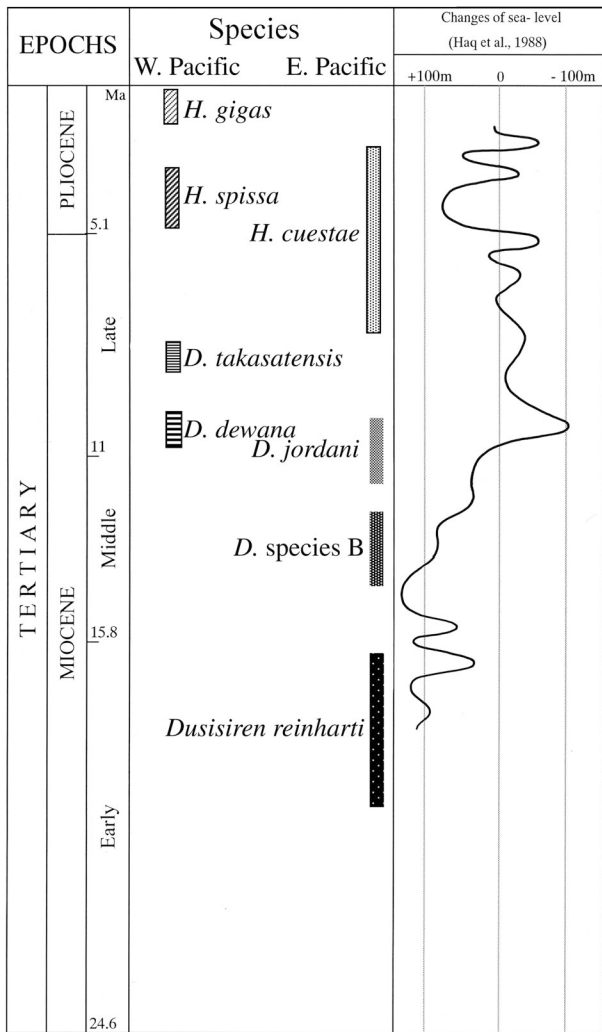


図2. 海水準変動と北太平洋海牛類の放散。
Fig. 2. Radiation of the North Pacific Sirenia with a change of sea-level.

した*Hydrodamalis*属が出現する。*Hydrodamalis*属の出現は、北太平洋東域では8 Maの*H. cuestae* (SDSNH22655)、西域では今のところ5 Maの*H. spissa* (TMNH0001) に代表される。北太平洋の東域には8～2Maの長期にわたって*H. cuestae* が生息したとされており (Domning and Furusawa, 1995)、この間同一種が生息したとすると、前期鮮新世においては北太平洋の東西で同属異種の*Hydrodamalis*属 (東域の*H. cuestae*、西域の*H. spissa*) が存在したことになる。これを説明するひとつの仮説としては、鮮新世以降の温暖化に伴う海面上昇によってベーリング海、アリューシャン列島の浅海域が不連続になり*Hydrodamalis*属に地理的な隔離が起こったことも考えられるが、いずれにしても、この問題解決にはさらなる資料の産出と古環境の詳細な解析が必要である。2003年8月、札幌市を流れる豊平川中流域の上部中新統から海牛類化石が産出した。この標本は、北太平洋西域としては初めての中新統産の*Hydrodamalis*属と見られることから、これらの課題を解明する重要な手がかりとなる可能性が高い。詳細な産出層準、産出年代について

は、現在調査中であり、その結果を待つて別途報告する。更新世にはいると、*Hydrodamalis*属の産出例は北太平洋の西側に集中し、北海道から8点、千葉、神奈川からはそれぞれ1点ずつの標本が発見されている (Table 1)。したがって、前期更新世には本州中部にまで*Hydrodamalis*属が分布を広げたことがわかる。後期更新世から現生にかけても、海牛の分布はベーリング海およびアリューシャン列島から北太平洋西域に限られ、北太平洋の東側からはカリフォルニア沖の海底から引き上げられた頭骨 (USNM 23211) 以外に*H. gigas*と同定される標本はない (Jones, 1967)。これらの海牛はいずれも、ステラーカイギュウ (*H. gigas*) あるいはそれに類するものとして分類されており (Table 1)、中期更新世後期にもベーリング海域から北海道、本州中部、千葉県にかけて寒冷な環境に適応した*Hydrodamalis*属が生息していたことがわかる。

北太平洋の海牛類にはまだ解決されないいくつかの問題もあるが、今後日本からの産出報告がそれらを解決に導いていくものとする。特に、これまでに北九州以外に産出例のない西日本からの海牛類の産出が大いに期待される。

Hydrodamalinaeの進化と古環境

前期始新世以来、世界中に分布した海牛類の中で、*Hydrodamalinae*は唯一寒冷な気候に生息したグループである。生息域は北太平洋域に限られ、1741年にベーリング海で生息が確認されたことがその存在を明らかにしたきっかけであった。その後、北太平洋の東域である北米から数多くの標本が発見採取される中、その系統と進化が徐々に明らかにされてきたが、寒冷な気候への適応過程についてはその時期を含め明らかになっていなかった。

体長4～5mの*Dusisiren*属から体長7～10mの*Hydrodamalis*属への顕著な変化が、もし仮にいわゆる“ベルクマンの規則”によるものであり、また海水準が低下した時期 (ca 11Ma) が最も寒冷な時期と仮定すると、その時期には北太平洋の東西域ともに相対的に小型の*Dusisiren*属が生息していることから、体躯の大型化は環境の寒冷化に同調せず、寒冷な環境の到来に対し形質の出現が大きく遅れたと解釈できる (Fig. 2)。したがって、体躯の大型化に関しては、ベルクマンの規則による寒冷環境への生理的な反応ではなく、寒冷化がもたらした何らかの環境変化を間接的に反映し、適応した結果として生じた形質であったと考えた方がより合理的である。

機能歯の消失については、温暖環境に広く生息する繊維質の水生頭花植物 (海草類) から寒冷環境に適応した柔らかい藻類 (海藻類) への食性適応が臼歯の退化と消失を招いたと考えることができる (Scheffer, 1967)。また、Domning (1978) は比較解剖学的見地から、咀嚼板についてはジュゴンのような“むしりとり型”からSteller (1899) によって観察されている“すりつぶし型”への機能変更があったことを指摘している。すなわち、寒冷化が海中の植生を海

表1. 日本産海牛類化石一覧.

Table 1. List of Sirenian fossils in Japan.

		Locality	Classification	Age	References
●	1	Kitahiroshima, Hokkaido	<i>Hydrodamalis gigas</i>	L. Pleistocene	Shinohara <i>et al.</i> , 1985
●	2	Kitahiroshima, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	L. Pleistocene	Kimura <i>et al.</i> , 1983
●	3	Ichihara, Chiba	<i>Hydrodamalis gigas</i>	M. Pleistocene	Furusawa and Kohno, 1994
●	4	Kuromatsunai, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	E. Pleistocene	Furusawa and Kimura, 1995
●	5	Imakane, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	E. Pleistocene	Kuga, 1992
●	6	Kamakura, Kanagawa	<i>Hydrodamalis</i> sp.	E. Pleistocene	Taru and Matsushima, 1999
●	7	Makubetsu, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	E. Pleistocene	under study
●	8	Makubetsu, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	E. Pleistocene	under study
●	9	Makubetsu, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	E. Pleistocene	under study
●	10	Makubetsu, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	E. Pleistocene	under study
●	11	Togakushi, Nagano	<i>Hydrodamalis</i> sp.	L. Pliocene	Shikama and Domning, 1970
●	12	Kakegawa, Shizuoka	<i>Hydrodamalis</i> sp.	L. Pliocene	Shimura <i>et al.</i> , 2001
●	13	Rankoshi, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	L. Pliocene	under study
●	14	Kanasagoh, Ibaraki	Hydrodamalinae	Pliocene	Nikaido and Kikuchi, 1993
●	15	Tozawa, Yamagata	<i>Hydrodamalis</i> sp.	E. Pliocene	Nagasawa, 1998
●	16	Nagawa, Aomori	Hydrodamalinae	Pliocene	Oishi, 1988
●	17	Kanazawa, Ishikawa	<i>Hydrodamalis</i> sp.	Pliocene	Matsuura, 1992
●	18	Toyokoro, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	Pliocene	under study
●	19	Akan, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	Pliocene	under study
●	20	Akan, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	Pliocene	under study
●	21	Akan, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	Pliocene	under study
●	22	Kushiro, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	Pliocene	under study
●	23	Takikawa, Hokkaido	<i>Hydrodamalis spissa</i>	E. Pliocene	Furusawa, 1988
●	24	Takikawa, Hokkaido	<i>Hydrodamalis spissa</i>	E. Pliocene	Furusawa, 1984
●	25	Honbetsu, Hokkaido	<i>Hydrodamalis spissa</i>	E. Pliocene	Furusawa and Kimura, 1995
●	26	Numata, Hokkaido	<i>Hydrodamalis spissa</i>	E. Pliocene	Furusawa <i>et al.</i> , 1990
●	27	Sapporo, Hokkaido	<i>Hydrodamalis</i> sp.	L. Miocene	under study
○	28	Takasato, Fukushima	<i>Dusisiren takasatensis</i>	L. Miocene	Kobayashi <i>et al.</i> , 1995
○	29	Ohe, Yamagata	<i>Dusisiren dewana</i>	L. Miocene	Takahashi <i>et al.</i> , 1986
○	30	Numata, Hokkaido	<i>Dusisiren</i> sp.	L. Miocene	Furusawa, 1996
□	31	Annaka, Gunma	Halitheriinae	Miocene	Kobayashi, 2002
□	32	Taiwa, Miyazaki	Halitheriinae	L. Miocene	Kohno and Takaizumi, 1992
□	33	Tomiya, Miyazaki	Halitheriinae	L. Miocene	Kohno and Takaizumi, 1992
□	34	Syosambetsu, Hokkaido	Halitheriinae	M. Miocene	Furusawa, 2003
△	35	Kitakyushu, Fukuoka	Dugongidae	L. Oligocene	Okazaki, 1984

△ : Dugongidae, □ : Halitheriinae, ○ : Hydrodamalinae (*Dusisiren*), ● : Hydrodamalinae (*Hydrodamalis*)

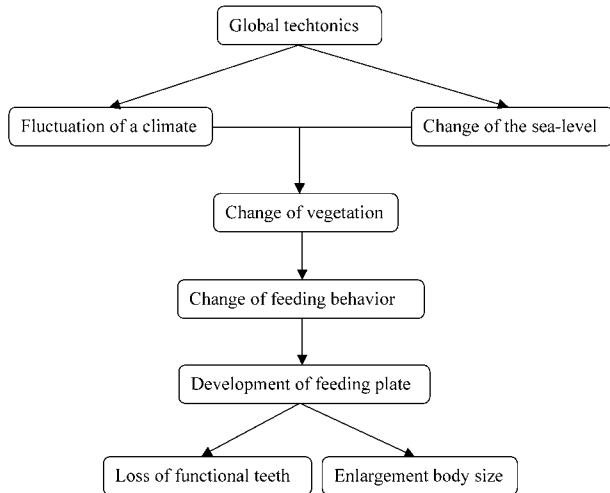


図3. 体躯の大型化と機能歯の消失の要因。

Fig. 3. Factors of enlargement of body and loss of functional teeth in hydrodamalinae.

草類から海藻類へと変化させ、連鎖的に海牛類の摂食物、摂食方法、摂食量などの変化を生み、その結果、体躯の大型化へとつながったと考えることができる (Fig. 3)。

いずれにしても *Dusisiren* 属から *Hydrodamalis* 属への変化がいつ、どこで発生したのかについての議論は、前項で触れた札幌から産出した海牛化石の詳細な産出年代と古環境の分析結果を待って改めて行いたい。

謝辞

本研究をまとめるきっかけとなった北九州市立自然史・歴史博物館におけるシンポジウム開催に労をとられた関係諸機関、諸氏並び丁寧なご助言をいただいた査読者、編集者に心からお礼申し上げる。

文献

- Cande, S. C. and Kent, D. V., 1995. Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the Late Cretaceous and Cenozoic, *Journal of Geophysical Research*, **100**, 6093-6095.
- Domning, D. P., 1978. Sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *University of California Publication in Geological Sciences*, **118**, 1-176.
- Domning, D. P. and Furusawa, H., 1995. Summary of taxa and distribution of Sirenia in the North Pacific Ocean. *The Island Arc*, **3**, 506-512.
- Furusawa, H., 1988. A new species of Hydrodamaline sirenia from Hokkaido, Japan. *Takikawa Museum of Art and Natural History*, (1), 1-76.
- 古沢 仁, 1984. 空知川河床の下部鮮新統より海牛類 (幼体) の肋骨発見. *地質学雑誌*, **90**, 345-347.
- 古沢 仁, 1996. 北海道・沼田町の上部中新統から発見された新たな海牛類化石. *化石*, (60), 1-11.
- 古沢 仁, 2003. 海牛目ジュゴン (Sirenia: Dugongidae) における絶滅した2亜科 (Halitheriinae と Hydrodamalinae) の系統と進化. 鹿児島大学大学院理工学研究科学学位論文.
- 古沢 仁・木村方一, 1995. 北海道・本別町 (前期鮮新世) と黒松内町 (前期更新世) から産出した海牛類化石. *地球科学*, **49**, 298-301.
- 古沢 仁・甲能直樹, 1994. 房総半島の中部更新統万田野層から産出したステラーカイギュウ (*Hydrodamalis gigas*). *化石*, (56), 26-32.

- 古沢 仁・沼田化石研究会, 1990. 雨竜郡沼田町におけるタキカワカイギュウの発見とその意義. *地球科学*, **44**, 224-228.
- Hag, B. U., Hardenbol, J. and Vail, P. R., 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycle of sea-level change. In Wilgus, C. K., Hastings, B. S., Kendall, G. C. St. C., Posamentier, H., Ross, C. A. and Van Wagonar, J. C., eds.: *Sealevel - changes: an integrated approach*. *Society of Economic Paleontologist and Mineralogists Special Publication*, (42), 71-108.
- Jones, R. E., 1967. A *Hydrodamalis* skull fragment from Monterey Bay, California. *Journal of Mammalogy*, **48**, 143-144.
- 木村方一・外崎徳二・赤松守雄・北川芳男・吉田充夫・亀井節夫, 1983. 北海道石狩平野・野幌丘陵からの前期-中期更新世哺乳類動物化石群の発見. *地球科学*, **37**, 162-177.
- 小林昭二, 2002. 群馬県安中市の板鼻層 (中期中新世後期~後期中新世前期) 産のハリテリウム亜科の海牛目化石. *地球科学*, **56**, 179-190.
- Kobayashi, S., Horikawa, H. and Miyazaki, S., 1995. A new species of sirenia (Mammalia; Hydrodamalinae) from the Shiotsubo Formation in Takasato, Aizu, Fukushima Prefecture, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**, 815-829.
- 甲能直樹・高泉幸浩, 1992. 北西太平洋からはじめてのハリテリウム亜科の海牛 (Sirenia: Dugongidae) の産出. *化石*, (53), 1-6.
- 久家直之, 1992. ピリカカイギュウ化石. 美利河産海牛化石発掘調査報告書. 北海道今金町教育委員会, 81-132.
- 松浦信臣, 1992. 石川の化石. 156p., 北國新聞社, 金沢.
- 本山 功・丸山俊明, 1998. 中・高緯度北西太平洋地域における新第三紀珪藻・放射虫化石年代尺度: 地磁気極性年代尺度CK92およびCK95への適合. *地質学雑誌*, **104**, 171-183.
- 長澤一雄, 1998. 山形県戸沢村における海牛化石の発見. 山形県戸沢村産海牛化石調査報告書, 1-8.
- 二階堂章信・菊池芳文, 1993. 茨城県金砂郷村の鮮新世久米層産海牛類化石について. 日本古生物学会1993年年会予稿集.
- 大石雅之, 1988. 青森県剣吉産海生哺乳類化石 (略報). 日本産海生哺乳類化石の研究, 6-8.
- 岡崎美彦, 1984. 芦屋層群から海牛化石の産出. 北九州市立自然史博物館研究報告, (5), 189-195, pl. 9.
- 小笠原憲四郎, 2001. 本邦新生代貝類群集変遷の古海洋環境の背景. *生物科学*, **53**, 185-191.
- 嵯峨山積, 2000. 北海道の新生界中部中新統~鮮新統層序と堆積盆の動き. 北海道立地質研究所報告, (71), 59-102.
- Scheffer, V. B., 1967. Marine mammals and the history of Bering Strait. In Hopkins, D. M. ed., *The Bering Land Bridge*, 350-363, Stanford University Press.
- Shikama, T. and Domning, D.P., 1970. Pliocene sirenia in Japan. *Transactions and Proceedings Palaeontological Society of Japan (New Series)*, (80), 390-396.
- 新村龍也・柴 正博・横山謙二・北村孔志, 2001. 掛川市上西郷における掛川層群産鯨目化石発掘調査の成果-海生哺乳類-, 「海・人・自然」, 東海大博研報, (3), 91-99.
- 篠原 暁・木村方一・古沢 仁, 1985. 北海道石狩平野の野幌丘陵から発見されたステラー海牛について. 地団研専報, (30), 97-117.
- Steller, G. W., 1899. The beasts of the sea. In Jordan, D. S. et al. eds, *The furseals and fur-seal islands of the North Pacific Ocean. Part III. Special papers relating to the fur seal and to the natural history of the Pribilof Islands*. 179-218. U. S. Govt. Printing Office, Washington, D. C.
- translation of Steller, G. W., 1751. De bestiis marinis. *Novi Commentarii Academiæ Scientiarum Petropolitanae*, **2**, 289-398.
- 樽 創・松島義章, 1999. 上総層群野島層今泉砂礫岩部層から産出した海牛類化石. 神奈川県自然誌資料, (20), 7-17.
- Takahashi, S., Domning, D. P. and Saito, T., 1986. *Dusisiren dewana*, n. sp. (Mammalia: Sirenia), a new ancestor of Steller's sea cow from the Upper Miocene of Yamagata Prefecture, northeastern Japan. *Transactions and Proceedings Palaeontological Society of Japan (New Series)*, (141), 296-321.

(2004年9月31日受付, 2004年12月27日受理)