

## クジラ類における摂餌機構の進化的刷新

木村敏之

群馬県立自然史博物館

## Evolution of feeding strategies in the Mysticeti

Toshiyuki Kimura

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

**Abstract.** Filter feeding is one of the most characteristic features of the extant mysticete cetaceans. Each living mysticete family has been acquired unique filter feeding strategies: i. e., the skim feeding in balaenids and neobalaenids, the mud scooping in eschrichtiids, and the engulfment feeding in balaenopterids. In this paper, the author reviews the evolution of feeding strategies in mysticetes, especially engulfment feeding.

Some “cetotheres” had already acquired a primitive engulfment feeding mechanism by the end of the Early Miocene. Apomorphic characters of the early Miocene cetotheres (a high and elongated dorsal mandibular ridge and a ventrally well-projected mandibular angle) suggest robust development of the musculature of the mandible in contrast to the weak development of the musculature in the balaenopterids. Their feeding mechanism required more active recruitment of jaw musculature than in the Balaenopteridae. During their evolutionary history, balaenopterids acquired highly elastic elements in their ventral pouch and this may have enabled passive movement of the mandible in the feeding.

Another cetothere specimens from the early Middle Miocene (*Diorocetus chichibuensis*) and early Pliocene (*Piscobalaena* sp.) show a different morphology of the lower jaw (a rounded ventral margin of the cross section in the middle part of the mandible) that suggests a feeding strategy other than engulfment feeding. Some Pliocene cetotheres (*Piscobalaena* and *Herpetocetus*) show a unique morphology of the mandible (a posteriorly well-projected mandibular angle). Although the precise feeding mechanism is unclear, by use of the mandible during feeding suggests that at least some “cetotheres” evolved a different feeding strategy and likely occupied a niche different from that of the other contemporaneous mysticetes.

**Key words:** Balaenopteridae, Cetacea, Cetotheriidae, engulfment feeding, filter feeding, mandible, Mysticeti

## はじめに

クジラ類は海洋における高次捕食者であり、多様な摂餌機構を獲得している。特にヒゲクジラ類では口中にブラシ状のクジラヒゲと呼ばれる構造を獲得し、これを用いて餌生物を水中より漉しとって摂餌する濾過摂餌 (filter feeding) と呼ばれる摂餌機構を発達させている。ヒゲクジラ類以外の哺乳類において濾過摂餌という特殊な摂餌機構を獲得したグループは、カニクイアザラシ (*Lobodon carcinophagus*) など少数の鯨脚類において機能歯を用いた濾過摂餌が認められるのみである。

Fordyce (1980, 1989, 1992) はヒゲクジラ類の進化と濾過摂餌による摂餌機構の獲得との間の密接な関連を示唆した。すなわち、始新世以降の南極周回流の成立・強化に関連した海洋環境の変化により湧昇流活動が活発化した。そしてこれによって新たに生じた湧昇域における豊富な食料源を、濾過摂餌という摂餌機構の獲得によって利用可能となったことがヒゲクジラ類の進化と密接に関連していると考えられている。

現生ヒゲクジラ類では各分類群においてそれぞれ特徴的な摂餌機構を獲得している (Berta and Sumich, 1999)。ナガスクジラ類では“のみ込み型” (engulfment feeding) と

呼ばれる摂餌機構を発達させた。のみ込み型の摂餌機構とは餌生物を含んだ海水を一度に大量に口中に含み、その後クジラヒゲの間から海水を押し出し、クジラヒゲによって漉しとられた餌生物を捕食する摂餌機構である。セミクジラ類では、わずかに開口した状態で遊泳し、クジラヒゲで餌生物を漉しとる“漉きとり型” (skim feeding) と呼ばれる摂餌機構を獲得している。そしてコククジラ類では海底の堆積物を吸い込んで底生生物を漉しとる摂餌機構 (mud scooping) が見られる。このような多様な摂餌機構はそれぞれの分類群の形態的特徴とも関連している。

現生ヒゲクジラ類では食性に関してもそれぞれの分類群ごとに特徴があり (Bannister, 2002; Barros and Clarke, 2002), このような食性はそれぞれの分類群での摂餌様式とも関連していると考えられる。具体的には、漉きとり型の摂餌機構を持つセミクジラ類では小型のオキアミ類、カイアシ類などを捕食している。またコククジラ類では底生生物を摂餌している。一方、のみ込み型の摂餌機構を持つナガスクジラ類でも餌生物は主としてオキアミ類であり、特にシロナガスクジラではほぼオキアミ類のみを摂餌している。しかしナガスクジラ類はオキアミ類の他にもカイアシ類、魚類など種によって多様な餌生物もまた摂餌する。

ヒゲクジラ類における摂餌機構の進化に関してはこれま

でいくつかの研究がある (McLeod *et al.*, 1993; Barnes *et al.*, 1995; Kimura, 2002など)。ここではこれまでの知見を概観するとともに、特にのみ込み型の摂餌機構の進化過程及びケトテリウム類における摂餌機構について考察を行う。ケトテリウム類はのみ込み型の摂餌機構を持つナガスクジラ類の祖先の系統を含むと考えられている分類群である (Fordyce and Barnes, 1994; Kimura and Ozawa, 2002など)。また、摂餌機構を考察する上では下顎骨のみならず頭蓋などの様々な部位に基づいて考察を行う必要があるが、今回はヒゲクジラ類の摂餌機構の変遷を考察する上での第一歩として特に下顎骨に注目し、ナガスクジラ類に見られるのみ込み型の摂餌機構を支える形態的特徴について概観するとともに、その成立時期について生物イベントとしての側面から考察を試みる。

収蔵機関の略号:GMNH, 群馬県立自然史博物館;MFM, 瑞浪市化石博物館;SMNH, 埼玉県立自然史博物館。

### のみ込み型の摂餌機構に関連した下顎骨の派生形質

のみ込み型の摂餌機構は大きく分けると、開口して餌生物へ向けて突進する、餌生物を含む海水を口中に含む、口中の海水をクジラヒゲの間から押しだして餌生物を漉しとる、漉しとられた餌を摂餌するというステップから構成される (Pivorunas, 1979)。Lambertsen *et al.* (1995) は、のみ込み型の摂餌機構における下顎骨の動きを詳細に検討し、摂餌における下顎骨の運動は関節突起を支点とした下顎骨の開閉運動のみではなく、下顎骨の前後方向を軸とした内旋・外旋運動そして関節突起を内外に移動させる運動という3つの動きの組み合わせによって実現されていることを指摘した。下顎骨は摂餌において重要な役割を担っており、その形態は摂餌機構と密接に関連していると考えられる。現生ナガスクジラ類では下顎骨においてのみ込み型の摂餌機構に強く関連する次の3つの派生形質を獲得している。

#### 筋突起

現生ヒゲクジラ類における筋突起の形態に注目すると、のみ込み型の摂餌機構を獲得したナガスクジラ類では筋突起は高く、かつ後外側に屈曲するという派生形質を獲得している (図1)。一方、のみ込み型の摂餌を行わないコククジラ類、セミクジラ類では筋突起は発達せず低いという収斂が見られる (Barnes and McLeod, 1984)。原始的なクジラ類であるムカシクジラ類では筋突起は高く発達するが後外側への屈曲はみられない (Kellogg, 1936; Gingerich and Uhen, 1996; Hulbert *et al.*, 1998)。このことからナガスクジラ類における筋突起の後外側への屈曲という形態は派生形質であると考えられる。筋突起にはヒゲクジラ類において下顎骨の挙上に関連する筋肉では最大の側頭筋が停止する (Carte and Macalister, 1868; Schulte, 1916; Lambertsen *et al.*, 1995; 図2)。のみ込み型の摂餌機構は他の現生ヒゲクジラ類における摂餌機構と比較して、複雑な下顎骨の運

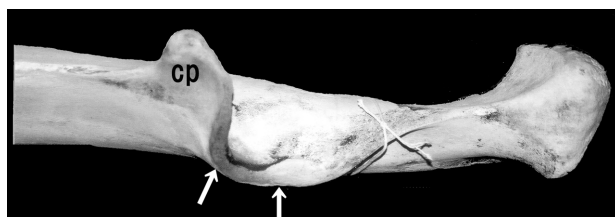


図1. ミンククジラ (*Balaenoptera acutorostrata*). 右下顎骨筋突起周辺の背側観. 矢印は内方隆起を示す. 略号:cp, 筋突起. 図の幅は約50cm.

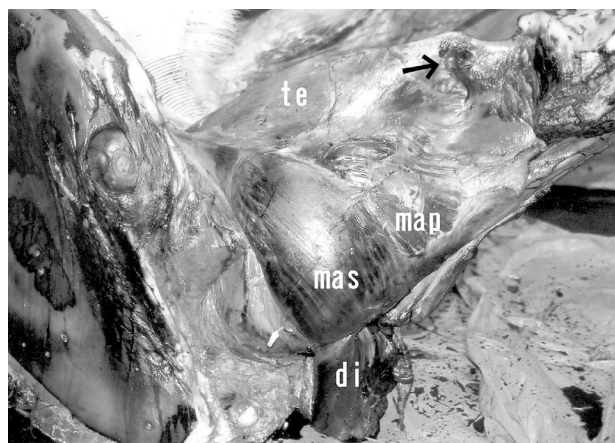


図2. ミンククジラ (*Balaenoptera acutorostrata*). 頭部左外側観. 矢印は筋突起を示す. 略号:di, 顎二腹筋; map, 咬筋深部; mas, 咬筋浅部; te, 側頭筋. 国立科学博物館において撮影. 図の縦幅は長さ約80cm.

動によって実現されている。また、前述のようにのみ込み型の摂餌機構は単純な下顎骨の開閉運動ではなく、複雑な下顎骨の運動によって実現されており、このような運動を行うためには後外側に屈曲した筋突起の形態が重要であることが指摘されている (Lambertsen *et al.*, 1995)。

#### 内方隆起

ナガスクジラ類では、種によって発達の程度は異なるものの、筋突起内面後縁から下顎切痕における水平枝背側縁付近が内側に突出し、内方隆起が発達している (Struthers, 1889; Kimura, 2002; 図1)。一方、のみ込み型の摂餌を行わないコククジラ類及びセミクジラ類では内方隆起は発達しない (Kimura, 2002)。内方隆起には Lambertsen *et al.* (1995) によれば前頭下顎支索 (frontomandibular stay) に相当する構造物が付着している。前頭下顎支索はのみ込み型の摂餌を行うナガスクジラ類に共通して発達し、のみ込み型の摂餌機構では特に下顎骨の挙上において重要な役割を担っている (Lambertsen *et al.*, 1995)。

#### 下顎骨の断面形態

現生ヒゲクジラ類では特に水平枝中位部において腹側縁の断面形態に明瞭な違いがみられる (Deméré, 1986; 長澤, 1994)。のみ込み型の摂餌機構を獲得したナガスクジラ類では水平枝中位部において腹側縁に稜が発達し、断面形状

化石77号

木村敏之

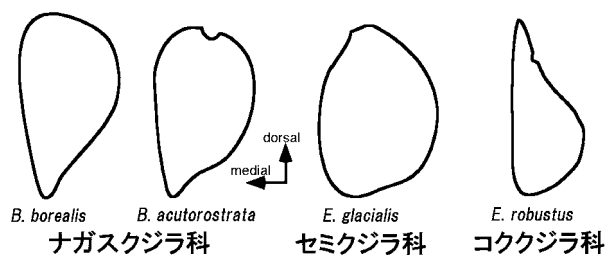


図3. 現生ヒゲクジラ類の下顎骨中位部断面形態。スケールは任意。長澤(1994)を改変。

は鋭角をなす。一方、のみ込み型の摂餌機構を獲得していないセミクジラ類、コククジラ類では水平枝腹側縁に稜は発達せず断面形状は丸みを帯びている（長澤，1994）（図3）。この水平枝中位部の腹側縁に発達する稜には顎舌骨筋が付着する（Pivorunas, 1977；Lambertsen, 1983；図4）。ナガスクジラ類では下顎の先端よりへその周辺まで腹側を覆う ventral pouch と呼ばれる伸縮性に富んだひだ状の構造が特徴的にみられる（Lambertsen, 1983）。のみ込み型の摂餌機構において口中に含んだ海水をクジラヒゲの間より外部に押し出す際、ventral pouch を構成する組織自体の弾力的な力などに加えて、ventral pouch の主に顎舌骨筋などから構成される筋肉（multiple muscle layers: Lambertsen, 1983）による働きが必要とされる（Lambertsen, 1983；Orton and

Brodie, 1987）。

以上のように現生ナガスクジラ類の下顎骨にはのみ込み型の摂餌機構と密接に関連した次の3つの派生形質が獲得されている：1）筋突起は高く、かつ後外側に屈曲する、2）内方隆起が発達する、3）水平枝中位部では腹側縁に稜が発達し、断面形態は鋭角をなす。今回はこれらの3つの派生形質を鍵として、のみ込み型の摂餌機構についての議論を行う。

### のみ込み型の摂餌機構の獲得時期

のみ込み型の摂餌機構の進化について考察するため、のみ込み型の摂餌機構に密接に関連した前述の派生形質に注目し、クジラ類における摂餌様式について考察を行う。まず原始的なクジラ類であるムカシクジラ類について *Zygorhiza kochii* を例として考察する。*Zygorhiza kochii* では、筋突起は高く発達するもののナガスクジラ類で見られるような後外側への屈曲という派生形質は獲得されていない。また、水平枝の腹側縁は丸みを帯びており、稜は発達しない。内方隆起の発達も確認できない。以上のように、*Zygorhiza kochii* では前述ののみ込み型の摂餌機構と密接に関連するいずれの派生形質も獲得されていない。

次に初期のヒゲクジラ類に注目すると、最も初期のヒゲクジラ類である上部始新統あるいは下部漸新統産の

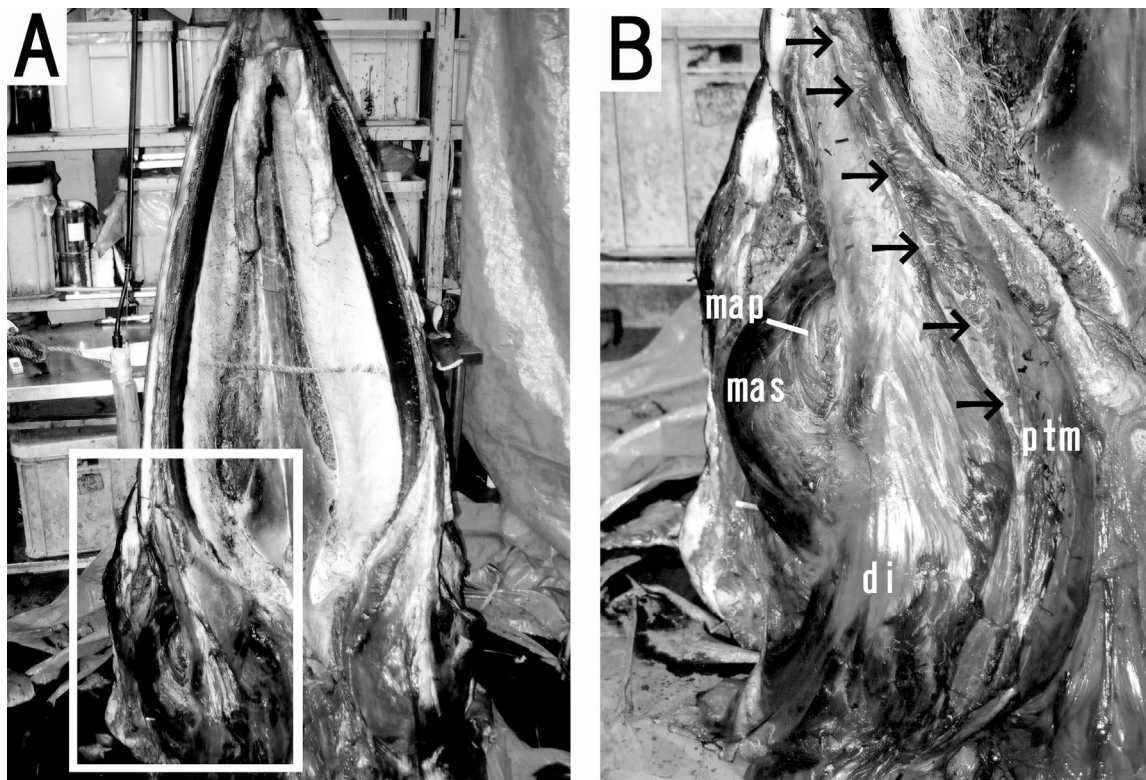


図4. ミンククジラ (*Balaenoptera acutorostrata*)。A, 頭部腹面観、口腔底部分は除去、四角部分をBにて拡大。B, Aにおける四角部分の拡大図。矢印は顎舌骨筋を示す。略号：di, 顎二腹筋；map, 咬筋深部；mas, 咬筋浅部；ptm, 内側翼突筋。国立科学博物館において撮影。Aの頭部の高さは約190cm。

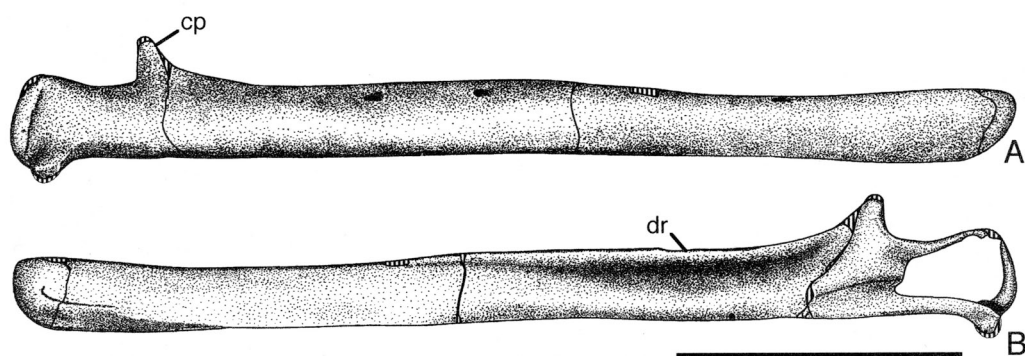


図5. 岩村層群産ケトテリウム類(MFM18124). 右下顎骨. A, 外側観. B, 内側観. スケールは50cm. 縦線部は破損部を示す. 木村ほか(2000)より引用. 略号: cp, 筋突起; dr, 背側隆起.

*Llanocetus denticrenatus* は機能歯を持つヒゲクジラ類である。*L. denticrenatus* はカニクイアザランなど同様の機能歯を用いた濾過摂餌を行っていたことが示唆されている(Mitchell, 1989)。また同じく機能歯を持つヒゲクジラ類であるエティオケタス類に注目すると、上部漸新統産 *Chonecetus goedertorum* の下顎骨では下顎結合が発達していない(Barnes *et al.*, 1995)。現生ヒゲクジラ類ではクジラヒゲを用いた濾過摂餌を行う上で、下顎結合が発達しないという派生形質を獲得している。Barnes *et al.* (1995) は *C. goedertorum* が同様の形態を持つことから、濾過摂餌への適応を示唆すると指摘している。しかし、この標本でも筋突起の後外側への屈曲は見られず、ムカシクジラ類と同様の形態を示しており、のみ込み型の摂餌機構に特徴的な派生形質は獲得していない。Barnes *et al.* (1995) ではエティオケタス類の摂餌様式について、*L. denticrenatus* と同様に機能歯を用いた濾過摂餌であったことを示唆している。

一方、機能歯を持たないヒゲクジラ類では、Sanders and Barnes (2002) により報告された上部漸新統産 *Eomysticetus whitmorei* は機能歯を持たないヒゲクジラ類としては最初期の標本の一つである。この標本では水平枝の腹側縁は丸みを帯びており、これはムカシクジラ類など同様の祖先的形質と考えられる。また、筋突起は高く、かつ筋突起基部は前後に幅広いというムカシクジラ類に類似した形態を呈している。しかしその一方で筋突起上部は後外側に屈曲するという派生形質を獲得している(Sanders and Barnes, 2002)。この標本に見られる派生形質の組み合わせは、少なくとものみ込み型の摂餌機構を行っていたとは考えられないものの、機能歯を失った最初期のヒゲクジラ類において、のみ込み型の摂餌を行うヒゲクジラ類と同様の筋突起の派生形質が獲得されている点で、クジラヒゲのみを用いた摂餌機構の進化を考察する上で興味深い。

このように漸新世では機能歯を保持しているヒゲクジラ類に加え、クジラヒゲのみによって摂餌を行うヒゲクジラ類の出現など、ヒゲクジラ類において大きな変化が見られる。海洋環境に注目すると、始新世以降、タスマニア海峡、ドレー

ク海峡の成立による南極周回流の成立・強化によって急激な寒冷化が引き起こされた(小笠原, 2001)。このような大規模な海洋環境の変化に起因して湧昇流活動が活発化し、濾過摂餌を行うヒゲクジラ類が利用できる豊富な新しい食料源の出現したと考えられている(Fordyce 1980, 1989, 1992)。

ケトテリウム類は後期漸新世から後期鮮新世まで分布した絶滅ヒゲクジラ類である。ケトテリウム類は機能歯を持たず現生ヒゲクジラ類の各科で獲得された派生形質を欠くヒゲクジラ類として認識されており、同科は側系統群であることが多くの研究者によって指摘されている(Barnes *et al.*, 1985; McLeod *et al.*, 1993; Fordyce and Barnes, 1994; Kimura and Ozawa, 2002など)。“ケトテリウム科”の分類学的な問題は残るものの、同科はナガスクジラ科の祖先の系統を含むと考えられており(Fordyce and Barnes, 1994; Kimura and Ozawa, 2002など)、のみ込み型の摂餌機構を考察する上では非常に重要な分類群である。木村ほか(2000), Kimura (2002) では下部中新統岩村層群遠山累層産及び瑞浪層群明世累層産ケトテリウム類標本(MFM18124: 図5, MFM18125) (以下、下部中新統産標本とする)の下顎骨に基づいて摂餌機構の考察を行った。下部中新統産標本では筋突起は高く発達し、かつ後外側に屈曲する。また下顎切痕の位置の水平枝背側縁が内側に突出して内方隆起が発達する。さらに水平枝中部では腹側縁に稜が発達し、断面形態は鋭角をなすという特徴を持つ。このように下部中新統産標本では前述ののみ込み型の摂餌機構に密接に関連する派生形質をいずれも獲得している。このことから木村ほか(2000), Kimura (2002) ではこれらの標本がのみ込み型の摂餌機構をすでに獲得していたことを示唆した。以上より、のみ込み型の摂餌機構は少なくとも前期中新世末までにはケトテリウム類において獲得されていたことが示唆される。

### のみ込み型の摂餌機構の効率化

Kimura (2002) では下部中新統産標本におけるのみ込み



図6. Pisco累層産*Piscobalaena* sp. (GMNH-PV-166). 左下顎骨内面観。下顎角後端付近は一部破損している。スケールは10cm.

型の摂餌機構について詳細に検討し、次の2つの下部中新統産標本に独自にみられる派生形質の獲得により下部中新統産標本は摂餌において現生ナガスクジラ類に比較して、より積極的な筋肉の貢献を必要とする効率の悪い摂餌機構であったことを指摘した。

まず第一の派生形質は、下顎角の腹側への強い突出である(図5)。下顎角には様々な筋肉が停止しており、下顎角の腹側への突出により、それらの筋肉の停止位置が腹側へ移動する。このことは、これらの筋肉のモーメントアームが増大することを意味する。したがって、下顎角の腹側への突出は下顎骨の開閉運動において、より強力な筋肉の貢献が必要とされていたことを示唆している。

第二の派生形質は背側稜の強い発達とそれに伴う水平枝内面における陥凹の発達である(図5)。現生クジラ類では顎舌骨筋の分布は水平枝中位部腹側縁に限られる(Pivorunas, 1977; Lambertsen, 1983; Schulte, 1916; Reidenberg and Laitman, 1994)。しかしながら偶蹄類では顎舌骨筋は前部、後部の2部分に分かれており、水平枝内面上部より顎舌骨筋後部が起始する(Getty, 1975; Sisson, 1975; Nickel et al., 1986)。クジラ類と偶蹄類の近縁性は強く支持されており(Van Valen, 1966; Shimamura et al., 1997など)、下部中新統産標本ではこのような祖先的状态を示している可能性が考えられ、下部中新統産標本に見られる形態は顎舌骨筋の強い発達を示す可能性がある。ただしこのような構造はムカシクジラ類では保持されておらず、この形態の系統的な分布は不明である。顎舌骨筋はmultiple muscle layersを構成する最も主要な筋肉である。

ところで、現生ナガスクジラ類では摂餌の際に筋肉の貢献が最小限に抑えられるような効率の良い摂餌機構を獲得している。このような摂餌機構は主に遊泳速度の変化による水圧の変化とそれに伴うventral pouchの働きによって実現されている(Brodie, 1977; Orton and Brodie, 1987; Lambertsen et al., 1995; Bakker et al., 1997)。前述のようにventral pouchとは下顎骨先端付近からへそ周辺の腹面を覆うひだ状の構造であり、ナガスクジラ類において特徴的に発達する(Lambertsen, 1983)。またventral pouchにはナガスクジラ類

に固有の非常に伸縮性に富む組織が発達する(Solokov, 1960)。

具体的にナガスクジラ類の摂餌機構についてみると、まず開口時では、ventral pouchを構成する主に顎舌骨筋などからなるmultiple muscle layersによりventral pouchの腹面のカーブを変化させることで腹面における水流の速度変化を引き起こし、これによって下顎骨の開口方向への圧力が生じることが指摘されている(Lambertsen et al., 1995)。さらにLambertsen et al. (1995)は、開口時における下顎骨の前後方向を軸とした外旋運動はventral pouchが下顎骨のやや外側よりに付着することにより、開口時にventral pouchに加わる水圧によって自動的に引き起こされると指摘している。

次に下顎骨を挙上し口中の海水をクジラヒゲより押し出す際には、遊泳速度を減少することでventral pouchにおける水圧の負荷が減少し、その結果ventral pouchを構成する伸縮性に富む組織に蓄えられていた反発力により下顎骨の挙上方向への力が生じる(Orton and Brodie, 1987)。また、遊泳速度を減少させることで前頭下顎支索に加わっていた開口方向への圧力に抗する反発力が解放され、これによって下顎骨の挙上方向への力が生じることが指摘されている(Lambertsen et al., 1995)。ただし、最終的にクジラヒゲの間より海水を押し出す段階ではventral pouchを構成する筋肉(multiple muscle layers)の貢献がある程度必要とされる(Lambertsen, 1983; Orton and Brodie, 1987)。

以上をまとめると、現生ナガスクジラ類における筋肉の貢献が必要最小限となるような効率の良い摂餌機構は次の要因により実現されている：1) ventral pouchにおける非常に伸縮性に富む組織の獲得、2) multiple muscle layersの獲得、3) 前頭下顎支索の獲得。下部中新統産標本ではこれらのうち、multiple muscle layersは水平枝中位部腹側縁における稜の発達により、前頭下顎支索は内方隆起の発達により、それぞれ既に獲得していたことが示唆される。したがって、下部中新統産標本ではventral pouchを構成する非常に伸縮性に富む組織が未発達であったためナガスクジラ類に比較して、より積極的な筋肉の貢献を必要とする効率の悪い摂餌を行っていたことが示唆される。

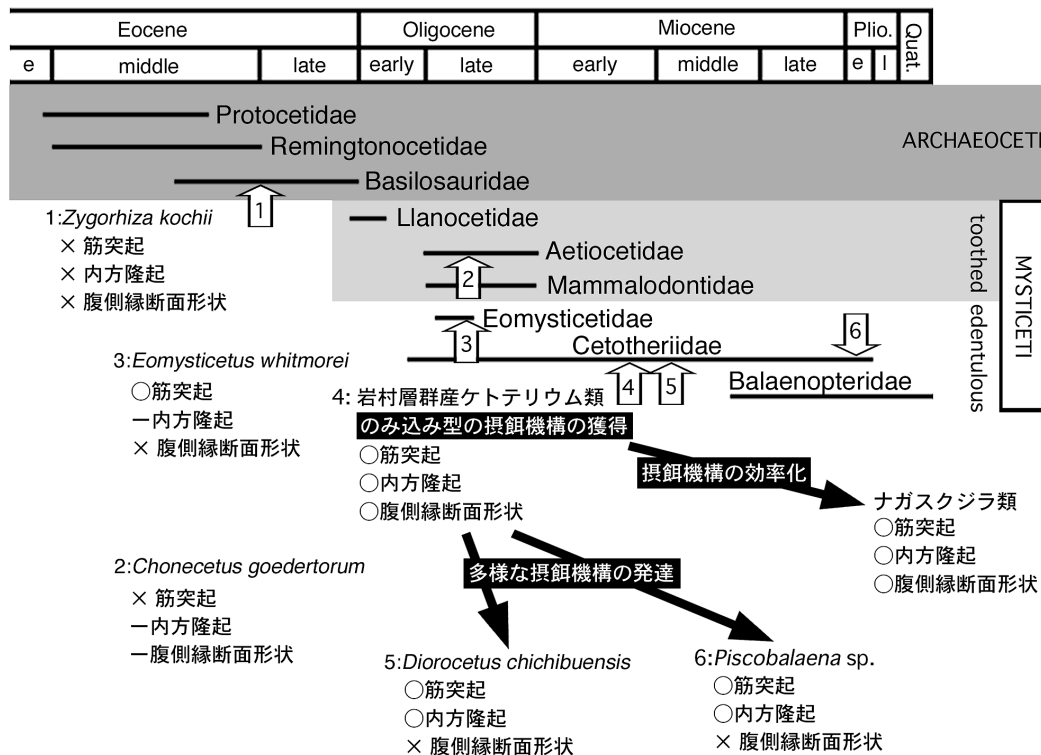


図7. 主なムカシクジラ類及びヒゲクジラ類の時代分布とのみ込み型の摂餌機構の変遷。図中の黒矢印は摂餌機構の変遷を示すものであり、系統関係を示すものではない。“○”、“×”および“—”はそれぞれ本文中で言及したのみ込み型の摂餌機構に密接に関連する派生形質について獲得の有無および不明であることを示す。矢印の番号は種名に付記されている番号に対応。各分類群の時代分布はFordyce and Bames (1994)に加筆。

ところで、摂餌機構の効率に関しては、口腔容積の大きさという点からも考察が可能であろう。のみ込み型の摂餌機構では、餌生物を含む海水を口中に含む際に口腔容積が大きいほど一度に大量の海水を口中に含むことができる。Lambertsen *et al.* (1995) は下顎骨の湾曲の程度が強いほど下顎骨の前後方向を軸とした外旋運動によって、より大きな口腔容積の増大がみられることを指摘した。また、Deméré (1986) は下顎骨の外側への湾曲程度と頭蓋の吻部幅に正の相関が見られることを指摘している。しかし、下部中新統産標本では下顎骨の湾曲の程度は現生ナガスクジラ類に比較して明らかに弱い。この点からも下部中新統産標本が現生ナガスクジラ類に比較して効率の悪い摂餌機構であったということが出来る。

### ケトテリウム類における摂餌機構

“ケトテリウム科”は後期漸新世から後期鮮新世において世界中に広く分布し、特に中新世において最も多くの属が報告されている。前述のように同科はナガスクジラ類の祖先の系統を含むと考えられている側系統群であり、分類学的な再検討の必要はあるものの、のみ込み型の摂餌機構の進化について考察する上で重要である。そこでケトテリウム類の最も多様化した中期中新世及びナガスクジラ類などの現生科と同時代的に分布していたと考えられる前期鮮

新世のケトテリウム類それぞれ1標本について摂餌機構の考察を行い、ケトテリウム類における摂餌機構の多様性について予想的に議論する。

木村ほか (2000) では埼玉県の中部中新統秩父町層群奈倉層より産出した *Diorocetus chichibuensis* (SMNH-VeF-19: 吉田ほか, 2003) の下顎骨の検討から摂餌機構の考察を行った。本標本では筋突起は高く、かつ後外側に屈曲する。しかし内方隆起は発達するが、その程度は弱い。また水平枝腹側縁は全長にわたって丸みを帯びており、のみ込み型の摂餌機構における特徴的な派生形質の組み合わせを持っていない。したがって秩父町層群産標本はのみ込み型の摂餌機構ではなかったことが示唆される。本標本はすでにのみ込み型の摂餌機構を獲得していた下部中新統産標本と時代的にそれほど離れておらず、前期中新世末から中期中新世初頭におけるケトテリウム類の摂餌機構の多様性を考察する上でも興味深い。

次にペルーの下部鮮新統 Pisco 累層産 *Piscobalaena* sp. (GMNH-PV-166) について考察を行う。本標本の筋突起は高く、かつ後外側に屈曲する。また内方隆起は明瞭に発達する。しかし、水平枝中位部の腹側縁は丸みを帯びており、明らかにのみ込み型の摂餌機構を持つヒゲクジラ類とは異なる形態を示す。さらに本標本では、下顎角が後方へ突出するという特徴的な形態を示している (図6)。突出の程度に違いはあるものの、類似の形態は同じくケトテリウム

類である *Herpetocetus* 属でも観察される (Van Beneden, 1872). このような下顎骨の形態がどのような摂餌機構に関連したものであるのか現時点では不明であるが、少なくとも現生のいずれのヒゲクジラ類とも異なる形態であることから、独自の摂餌機構を獲得していた可能性が高い。現生ヒゲクジラ類ではそれぞれのグループで特徴的な摂餌機構を発達させ、独自の生態的地位を占めている。本標本で示唆されるように、前期鮮新世においてケトテリウム類の一部の系統では独自の摂餌機構を獲得することで他のヒゲクジラ類とは異なった独自の生態的地位を占めていた可能性がある。

ヒゲクジラ類は濾過摂餌という特徴的な摂餌機構を獲得することによって独自の生態的地位を占めてきた。特に、のみ込み型の摂餌機構に密接に関連した派生形質に注目してその進化を概観すると (図7), のみ込み型の摂餌機構はケトテリウム類において少なくとも後期漸新世以降前期中新世末までの短い期間に獲得されていたことが示唆される。この機能歯を失ったヒゲクジラ類の出現からののみ込み型の摂餌機構が確立された時期は、前述のように急激な寒冷化と湧昇流活動の活発化など海洋環境の大きな変化が引き起こされた時期に一致している。ただし、その摂餌機構は現生ナガスクジラ類と比較して、摂餌の際に積極的な筋肉の貢献を必要とする原始的なものであったことが示唆される。その後ナガスクジラ類の系統では非常に伸縮性に富んだ組織を ventral pouch に獲得することによって効率の良い摂餌機構を実現したと考えられる。また、中部中新統産及び下部鮮新統産ケトテリウム類の摂餌機構の考察から、ケトテリウム類内にはのみ込み型以外の摂餌機構も存在していたことが示唆される。このようなケトテリウム類に見られる多様な摂餌機構について詳細を明らかにすることで、生物イベントとしてのヒゲクジラ類の進化の実像がより明らかとなるであろう。

## 謝辞

本稿はシンポジウム「生物イベントとしての哺乳類の海生適応」の講演内容に基づいている。シンポジウム世話人の岡崎美彦氏、甲能直樹氏には本稿を発表する機会を与えていただいた。国立科学博物館の山田格氏には同氏によって行われた解剖に参加させていただくとともに、写真使用の許可を頂いた。San Diego State University の Annalisa Berta 氏には有益なコメントを頂いた。2名の匿名の査読者には建設的な御指摘を頂いた。以上の方々に深く感謝する。

## 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.
- Bannister, J. L., 2002. Baleen Whales. In Perrin, W. F., Würsig, B. and Thewissen, J. G. M., eds., *Encyclopedia of Marine Mammals*, 62-72. Academic Press, New York.
- Barnes, L. G., Domning, D. P. and Ray, C. E. 1985. Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science*, **1**, 15-53.
- 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.
- Barnes, L. G. and McLeod, S. A., 1984. The fossil record and phyletic relationships of gray whales. In Jones, M., Swartz, S. and Leatherwood, S., eds., *The Gray Whale: *Eschrichtius robustus**, 3-32. Academic Press, New York.
- Barros, N. B. and Clarke, M. R. 2002. Diet. In Perrin, W. F., Würsig, B. and Thewissen, J. G. M., eds., *Encyclopedia of Marine Mammals*, 323-327. Academic Press, New York.
- Berta, A. and Sumich, J. L., 1999. *Marine mammals: Evolutionary Biology*. 494 p., Academic Press, New York.
- Brodie, P. F., 1977. Form, function, and energetics of Cetacea: a discussion. In Harrison, R. J., ed., *Functional Anatomy of Marine Mammals*, **3**, 45-58. Academic Press, New York.
- Carte, A. and MacAlister, A., 1868. On the anatomy of *Balaenoptera rostrata*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **158**, 201-261.
- Demere, T. A., 1986. The fossil whale, *Balaenoptera davidsonii* (Cope 1872), with a review of other Neogene species of *Balaenoptera* (Cetacea: Mysticeti). *Marine Mammal Science*, **2**, 277-298.
- Fordyce, R. E., 1980. Whale evolution and Oligocene Southern Ocean environments. *Palaeogeography, Palaeclimatology, 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.
- Fordyce, R. E., 1992. Cetacean evolution and Eocene/Oligocene environments. In Prothero, D. R. and Berggren, W. A., eds., *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*, 368-381. Princeton University Press, Oxford.
- Fordyce, R. E. and Barnes, L. G., 1994. The evolutionary history of whales and dolphins. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **22**, 419-455.
- Getty, R., 1975. Myology. In Rosenbaum, C. E., Ghoshal, N. G. and Hillmann, D., eds., *Sisson and Grossman's The Anatomy of the Domestic Animals*, 791-860. W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Gingerich, P. D. and Uhen, M. D., 1996. *Ancalocetus simonsi*, a new dorudontine archaeocete (Mammalia, Cetacea) from the early Late Eocene of Wadi Hiton, Egypt. *Contributions from the Museum of Paleontology, the University of Michigan*, **29**, 359-401.
- Hulbert, R. C., Petkewich, R. M., Bishop, G. A., Bukry, D. and Aleshire, D. P., 1998. A new Middle Eocene protocetid whale (Mammalia: Cetacea: Archaeoceti) and associated biota from Georgia. *Journal of Paleontology*, **72**, 907-927.
- Kellogg, R., 1936. A review of the Archaeoceti. *Carnegie Institution of Washington Publication*, (482), 1-366.
- Kimura, T. 2002. Feeding strategy of an Early Miocene cetother from the Toyama and Akeyo Formations, central Japan. *Paleontological Research*, **6**, 179-189.
- 木村敏之・奥村好次・岩村町教育委員会, 2000. 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.
- Kimura, T. and Ozawa, T. 2002. A new cetother (Cetacea: Mysticeti) from the early Miocene of Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**, 684-702.
- Lambertsen, R. H., 1983. Internal mechanism of rorqual feeding. *Journal of Mammalogy*, **64**, 76-88.
- 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.
- McLeod, S. A., Whitmore, F. C., Jr. and Barnes, L. G., 1993. Evolutionary relationships and classification. In Burns, J. J., Montague, J. J. and

- Cowles, C. J., eds., *The Bowhead Whale. Society for Marine Mammalogy, Special Publication* (2), 45-70.
- Mitchell, E. D., 1989. A New Cetacean from the Late Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 2219-2235.
- 長澤一雄, 1994. ヒゲ鯨類における下顎骨の形態. 地団研専報, (43), 129-140.
- Nickel, R., Schummer, A., Seiferle, E., Frewein, J., Wilkens, H. and Wille, K. -H., 1986. *The Anatomy of the Domestic Animals. Volume 1: The Locomotor System of the Domestic Mammals*. 516p., Verlag Paul Parey, Berlin.
- 小笠原憲四郎, 2001. 本邦新生代貝類群集変遷の古海洋環境的背景. 生物科学, **53**, 185-191.
- Orton, L. S. and Brodie, P. F., 1987. Engulfing mechanics of fin whales. *Canadian Journal of Zoology*, **65**, 2898-2907.
- Pivorunas, A., 1977. The fibrocartilage skeleton and related structure of the ventral pouch of balaenopterid whales. *Journal of Morphology*, **151**, 299-314.
- Pivorunas, A., 1979. The feeding mechanisms of baleen whales. *American Scientist*, **67**, 432-440.
- Reidenberg, J. S. and Laitman, J. T., 1994. Anatomy of the hyoid apparatus in Odontoceti (toothed whales): Specializations of their skeleton and musculature compared those of terrestrial mammals. *The Anatomical Record*, **240**, 598-624.
- Sanders, A. E. and Barnes, L. G., 2002. Paleontology of the Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations of South Carolina, 3: Eomysticetidae, a new family of mysticetes. *Smithonian Contribution to Paleobiology*, **93**, 313-356.
- Schulte, H. W., 1916. The sei whale (*Balaenoptera borealis* Lesson). Anatomy of a foetus of *Balaenoptera borealis*. *Monographs of the Pacific Cetacea. Memoirs of the American Museum of Natural History, New Series*, **1**, 389-502.
- Shimamura, M., Yasue, H., Ohshima, K., Abe, H., Kato, H., Kishiro, T., Goto, M., Munechika, I. and Okada, N. 1997. Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even toed ungulates. *Nature*, **388**, 666-670.
- Sisson, S., 1975. Myology. In Rosenbaum, C. E., Ghoshal, N. G. and Hillmann, D. eds., *Sisson and Grossman's the Anatomy of the Domestic Animals*, 376-453. W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- Solokov, V. E. 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.
- Struthers, J., 1889. On some points in the anatomy of a *Megaptera longimana*. Part IV. *Journal of Anatomy and Physiology*, **23**, 308-335, 358-373.
- Van Beneden, P. J., 1872. Les Baleines fossiles d'Anvers. *Bulletins de l'Académie Royale Science de Belgique, serie 2*, **34**, 6-20.
- Van Valen, L., 1966. Deltatheridia, a new order of mammals. Bulletin of the *American Museum of Natural History*, **132**, 1-126.
- 吉田健一・木村敏之・長谷川善和, 2003. 埼玉県の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.

(2004年10月4日受付, 2004年12月28日受理)

