

## 生物イベントとしてのヒゲクジラ類の出現

岡崎美彦

北九州市立自然史・歴史博物館

## Appearance of mysticetes as an example of bioevent

Yoshihiko Okazaki

Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Kitakyusyu 850-0071 (okazaki@kmmh.jp)

**Abstract.** The concept of toothed mysticetes has been accepted during these decades. Toothed mysticetes do not constitute a single taxon but included in several families. There is wide variation in their morphology, such as size, progress of telescoping and tooth arrangement. But the similarity of auditory bullae of toothed mysticetes strongly suggests their close origin in phylogeny. The specimen from Oligocene Ashiya Group, Japan has many characters of the family Cetotheriidae, but has remnants of teeth. The animal had teeth at least its certain stage of ontogeny. It shows process of losing teeth in toothed mysticetes to true cetotheres. Toothed mysticetes lived in the Late Oligocene with a few exception. Appearance of mysticetes is an interesting bioevent as an example of mammalian adaptation to water, relation to paleoecology, paleogeography, paleoclimatology, and many other viewpoints.

**Key words:** Cetacea, toothed mysticetes, Oligocene, bioevents, feeding adaptation

## 最近の鯨類の古生物学上のトピックス

近年の海生哺乳類に関する研究の進展にはめざましいものがある。ここではそのうち二つの例を挙げたい。まず、鯨目の起源、すなわち他の諸目との系統学的な関係について、分子生物学の成果として新しい考え方が提出され、そのことは形態学的な研究によって確認された (Thewissen and Madar, 1999; Geisler and Uhen, 2003など)。その結果、鯨目は偶蹄目の一部から派生した一群であるという認識が一般的になった。分類上の名称としても (本論では用いないが)、鯨偶蹄目 Cetartiodactyla という taxa も提唱された。

初期に現れた鯨目の生物については、パキスタンとその周辺の始新世の標本が発見・研究され、多様な形態のものが急速に分化していたことが分かってきた (Thewissen, 1994; Thewissen and Williams, 2002ほか)。またその生態についても同位体を用いた生息環境や食餌の種類の検討が行われた (Thewissen *et al.*, 1996)。

もう一つの成果は、ヒゲクジラの出現に関することである。始新世の末にはヒゲクジラ類が出現した。最初に現れたヒゲクジラには現在のものとは違って機能的な歯が存在した。これらは「toothed mysticetes」と総称される。近年、この toothed mysticetes についての研究が進んだ。なお、toothed mysticetes の概念の形成は早い時期に行われ、すでに Abel (1913) はヒゲクジラの祖先として *Patriocetus* (現在の分類では *Squalodon* に近縁の歯クジラ類とされる)、歯クジラの祖先として *Agorophius* を挙げている。ただし分類上は両方とも Archaeoceti に含まれるとした。

ここでは、toothed mysticetes に関するこれまでの知見を整理してみたい。

## 「歯のあるヒゲクジラ」の概念の形成

1930年までの Kellogg の研究 (Kellogg, 1928a; 1928bほか) で、ヒゲクジラ類の定義については整理されている。現在の用語で言えば、ヒゲクジラのもっている共有派生形質の中で最も顕著なものは、「頭蓋において上顎骨の前頭骨に対するテレスコーピングが中央部に限られること」である。この形質を持っていて、なおかつ歯のあるものが toothed mysticetes である。

Archaeoceti の歯は、哺乳類の基本的な歯式を保っている。交換方式も陸生の哺乳類と変わらない。この点においては Archaeoceti から派生したヒゲクジラも、そして歯クジラも、当初は同様であったと考えられる。後に歯クジラでは、歯数の増加 (または減少) と同形歯化が起こった。ヒゲクジラではクジラヒゲの獲得の後に歯の機能退化が起こり、ついには (痕跡的な原基をのこして) 歯を失った。このようなストーリーは Kellogg によってすでに築き上げられていた。

実際にこの toothed mysticete が報告されたのは、1966年の *Aetiocetus* (Emlong, 1966) である。ただし、*Kekenodon* (Hector, 1881) のようにこれ以前に報告された種類で、後に toothed mysticetes に含められたものもある。Emlong はこの種類 *Aetiocetus cotylalveus* を新属新種として、また新科 Aetiocetidae として記載するにあたって、これらがヒゲクジラの祖先に非常に近いものであるとしながらも Archaeoceti に含めて記述している (後に Van Valen, 1968 はこの種類をヒゲクジラに移した)。現代的な分類群の定義が形質の出現の最初に境界を置く傾向が強くなったこととも関係があるだろうが、当初の toothed mysticetes の位置づけに多少の戸惑

「toothed mysticete」の概念に含まれる科とその産出年代

Family	Late Eocene	Early Oligocene	Late Oligocene
Llanocetidae	SE Pac.-SW Atl.		
Aetiocetidae			N Pac.
Mammalodontidae			SW Pac.
Kekenodontidae			SW Pac.
Cetotheriidae (一部)			N Pac.

Fordyce and Muizon, 2001 に基いて作製

図1. 「toothed mysticete」の概念に含まれる科とその産出年代. Fordyce and Muizon, 2001に基いて作製. SE Pac.: 南東太平洋, SW Atl.: 南西大西洋, N Pac.: 北太平洋, SW Pac.: 南西太平洋.



図2. *Llanocetus denticrorenatus* Mitchell. 頭蓋腹側面(斜め写真)標本の前後長約120cm. 左が前方. 間隔を空けて二つずつの歯槽が見られる. Otago Universityで撮影. (アメリカ合衆国国立自然史博物館所蔵: USNM 183022)

いがあったことが伺われる.

なお、ここで整理のため述べておくと、最近の分類(たとえばFordyce and Barnes, 1994)ではtoothed mysticetesとは一応次の科に含まれるものをいっていると考えてよい. Llanocetidae (Mitchell, 1989: 南極半島, 始新世後期または漸新世前期), Aetiocetidae (Emlong, 1966: アメリカ西岸・北海道, 漸新世後期), Mammalodontidae (Mitchell, 1989: オーストラリア・ニュージーランド, 漸新世後期), Kekenodontidae (Mitchell, 1989: ニュージーランド, 漸新世後期). 他に、歯を失っていく過程のみられる一部の Cetotheriidae のものをこれに入れていいだろう. このように、地理的には、ほとんどの種類が太平洋域であるが、南半球と北半球では科のレベルで全く異なる. 時代的には、次に述べる *Llanocetus* を除けば漸新世後期のものである(図1).

## Toothed mysticetes の概観

### 南極半島の toothed mysticetes — 最古のヒゲクジラ

Toothed mysticetesの中で最も古い地質年代のものは、南極半島の Seymour 島の上部始新統(または下部漸新統)から産出した *Llanocetus* (Mitchell, 1989) である(図2). Seymour 島は、白亜紀から漸新世にかけての地層の見られる場所で、非常に訪れにくい場所である割には層序の研究も進んでおり、またクジラ類の他にも骨質歯鳥など重要な化石が知られているという不思議な場所である. 標本は当初歯を伴う下顎骨と脳のキャストが知られていた(Mitchell, 1989)が、後にそれと接続する下顎骨やそれと伴う上顎吻部・耳胞骨などが発掘された(Fordyce, 1992). 頭蓋長が1メートルを超える大きなもので、吻部は薄くて幅広く、このことからおそらくクジラヒゲを備えていただろう. 上下の顎にある歯は2根で、歯のサイズの2から3倍の間隔



図3. *Llanocetus denticrenatus* Mitchell. 脱落した歯. しわの多い歯冠と発達した副咬頭がある. Otago University で撮影. (USNM 183022)

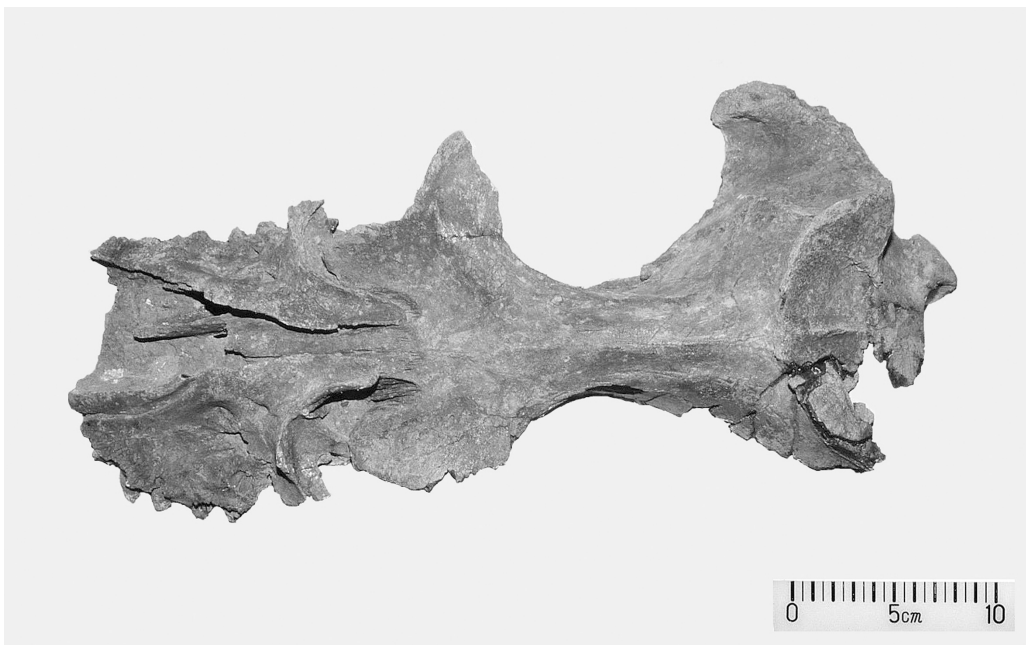


図4. *Mammalodon colliveri* Pritchard 頭蓋背側面. 左が前方. 上顎骨が正中部に近い所で前頭骨にのしあがるという、ヒゲクジラ類を特徴づける骨の配列が見られる. Otago University で撮影. (メルボルン大学地質学教室所蔵:MUG 1874)

を空けて植立していたのが歯槽から分かる。上顎類歯は上顎骨から抜け落ちているが摩耗痕がほとんどない(図3)。この生物は、クジラヒゲを用いた濾過食をしていたと考えられるが、歯はあまり機能していなかったようだ。

#### アメリカ西海岸の toothed mysticetes

北半球では、アメリカで toothed mysticetes が報告されたのは比較的早く、前に述べたように1966年にはEmlongがオレゴン州の漸新統から *Aetiocetus* の頭骨を報告している。*Aetiocetus* の上顎骨はやや幅広いが、Emlongはこの動物が小魚や甲殻類を餌としていたようだと言及し、クジラヒゲを備えていなかったと考えていたようだ(Emlong, 1966)。*Aetiocetus* の歯は単根で間隔を空けて配列している。ホロタイプには左右の第一切歯がその位置にあった他、6本の歯が周囲の堆積物中から見いだされたという。Emlongはすべてが上顎に由来するものであるとした。歯は多少平たくて

副咬頭がならんでいる。いくつかの歯はよく摩耗しているとの記述があるが、Emlong, 1966の図を見るとあまり摩耗しているようには見られない。

その後、北米のオレゴン州やワシントン州からは、toothed mysticetesのものが *Aetiocetus* や *Chonecetus* の種類として報告されている(Barnes *et al.*, 1995)。

#### ニュージーランド・オーストラリアの toothed mysticetes

南半球では、Fordyceが漸新統から多くの標本の産出を報告している。その中で *Mammalodon* (オーストラリア・Victoria: 漸新統最上部) では、かなり良く保存された頭部がある(Fordyce, 1991)。(図4) 吻部はやや扁平で、テレスコーピングは明瞭である。他と違って間隔を空けない歯が植立っていて、ひじょうによく摩耗している。下顎でも同様である(図5)。*Mammalodon* にはクジラヒゲがあったかどうか分からないが、おそらくカニクイアザラシのよう

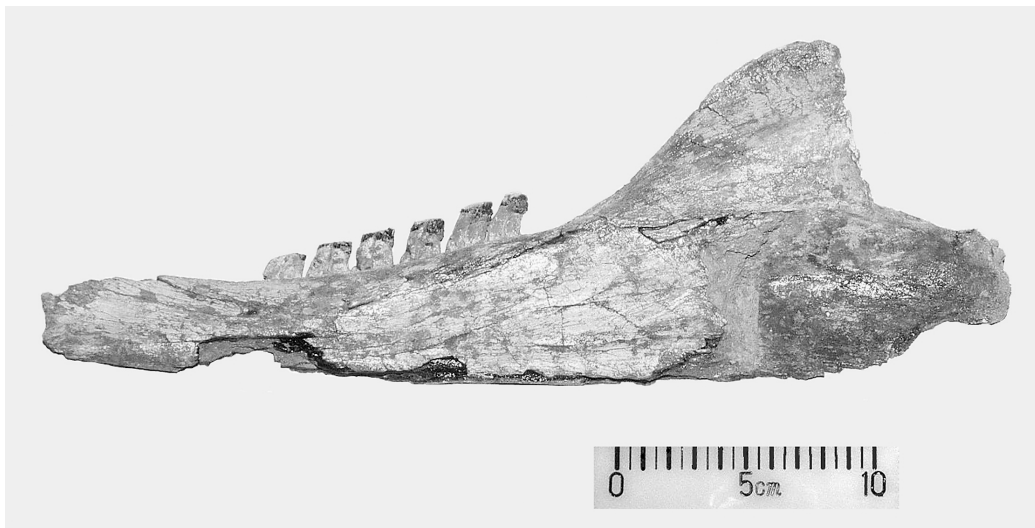


図5. *Mammalodon colliveri* Pritchard 左下顎(MUG 1874)類側面. 左が前方. 非常に強くすり減った歯列が見られる. Otago University で撮影. (MUG 1874)

な歯を用いた濾過食性の生物であったろう。

ニュージーランドでは、漸新世の鯨類の動物相は多様で、ほぼ同じ年代の地層から *Cetotherium* 類などの、歯を失ったヒゲクジラも報告されている。Fordyce (1977; 1992) は、漸新世に南極大陸を周回する海流が発生し、それによって起こった湧昇流をきっかけとして餌となるプランクトンが豊富になったことが、ヒゲクジラ類の初期の発展を促したとしている。

#### 日本の toothed mysticetes

日本の漸新世鯨類化石に関する研究はそれほど長い歴史を持っているわけではない。1988年に筆者が海生哺乳類の変遷について記した(岡崎, 1988)時点では、九州と北海道に産出例があることが分かっていたが、その進化史上の意義については十分な検討がされていなかったし、生物イベントとして環境や他の生物との相互作用については何も言及されていなかった。種類について言及している論文では、1982年に Okazaki が “*Metasqualodon*” *symmetricus* として新種記載した芦屋層群産の種類がある(図6)。この種類は、現在の知見では上部漸新統のものである。その後の研究で上顎骨に眼窩下突起に続く面があることなどから toothed mysticetes の一員であることが分かったが、ではどの属に含めるのかということについては研究が進んでいない。芦屋層群からは、これを含めていくつかの種類の toothed mysticetes が産する (Okazaki, 1995)。

北海道足寄町の上部漸新統の茂螺湾層では北米に産した属である *Aetiocetus* の他、*Ashorocetus*、*Morawanocetus* が産出した。一連の地層から歯鯨類と束柱類も産している (Barnes *et al.*, 1995)。これらのものは、足寄動物群と呼ばれ、北米西岸との関連を示唆するものである。芦屋層群の動物群が北米との関係をそれほど強く示さないことと対照的である。

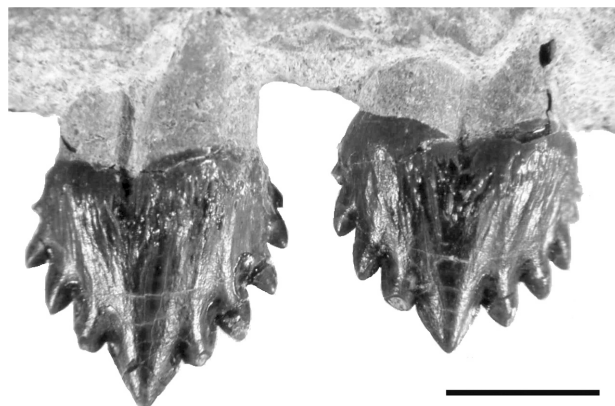


図6. “*Metasqualodon*” *symmetricus* Okazaki. 右上顎類歯列のうちの2本の歯の舌側面. 左が前方. 歯の横幅はいずれも17.6mm. スケールバーは1 cm. (北九州市立自然史・歴史博物館所蔵: KMNH000,004)

#### Toothed mysticetes の多様性と共通性

これらの toothed mysticetes は、前に述べたように一つの分類群を成すものではない。これに含まれる種類には、多様な形態が見られる。頭骨では、大きさはもちろんのこと吻部の幅やテレスコーピングの進行の程度などに大きな差異がある。歯の形態や配列でも同様で、大きな歯が間隔を空けて配列する例や、小さな痕跡的な歯があるだけのものもあるし、多数の歯が間隔を空けずに並ぶ *Mammalodon* のようなものもある。もちろんこれらに伴って、歯の摩耗の状況も多様であって、上顎歯の舌側面に咬耗が見られるものや、咬頭がほぼ水平に強く摩耗しているものもあるし、ほとんど摩耗が無いものさえある。

これに対して耳胞骨にはこれまでに筆者が見た限りでは一定の共通の形態が見られる。耳胞骨の前端が尖らずに裁切状になることや、左右の縁が平行であること、などの形態が共通である(図7)。これらの形態は、他の系統と区



図7. いくつかの「toothed mysticetes」の耳胞骨標本. 上段(芦屋層群産)左から 北九州市馬島の種類未定のもの(耳胞骨の形態の類似から toothed mysticete と推定) (KMNH 未登録所蔵)・北九州市若松区のケトテリウム類(一部修復) (KMNH 000,017). 中段(オセアニア産) 左から *Kekenodon* (ニュージーランド国立博物館所蔵: NMNZ Ma 306), 種類未定のもの(共産した歯の形態から toothed mysticete と推定) (オタゴ大学所蔵: OU 22036), *Mammalodon colliveri* (MUG 1874), 種類未定のもの(共産した歯の形態から toothed mysticete と推定) (OU 22023). 下段(南極半島産) *Llanocetus* (一部修復) (USNM 183022). スケールバーは10cm.



図8. 芦屋層群産のケトテリウム類頭蓋(斜め写真). 左が前方. 頭蓋の前後長約120cm. 非常に前方に位置する外鼻孔が特徴. 吻部の縁と下顎の背側がよく一致するカーブを描く. (KMNH 000,017)

別でき、例えば進んだ *Cetotherium* 類では前端が尖る。ただし、*Archaeoceti* には toothed mysticetes に近い形態のものがあるようだ。いずれにせよ、多くの toothed mysticetes は密接な系統的な関係のあることが推測される。

#### Toothed mysticetes が歯を失うとき

芦屋層群から *Cetotherium* 類に近い形態の良く保存された標本が産出している (Okazaki, 1995) (図8)。この標本の吻部は長く幅広く、前頭骨が頭頂部から側方にむかって緩いスロープを作ることなど、ケトテリウム類の一般的な

形態を備えている。吻部の縁に沿って腹側に溝があり、その溝は後方に向かって次第に縁から離れて口蓋面を走る。溝には特に深いところがある。これはおそらく歯槽で、歯の存在を示唆するものである (図9)。歯槽と判断する根拠は、切歯骨にあるものが3対、上顎骨に2対あって左右がほぼ対称であることなどである。下顎にも同様な溝と歯槽の組み合わせがある。

この動物には、少なくとも生涯の一時期にほとんど機能しない歯があって、toothed mysticetes が歯を失って行く過渡期に当たるものを示していると考えている。

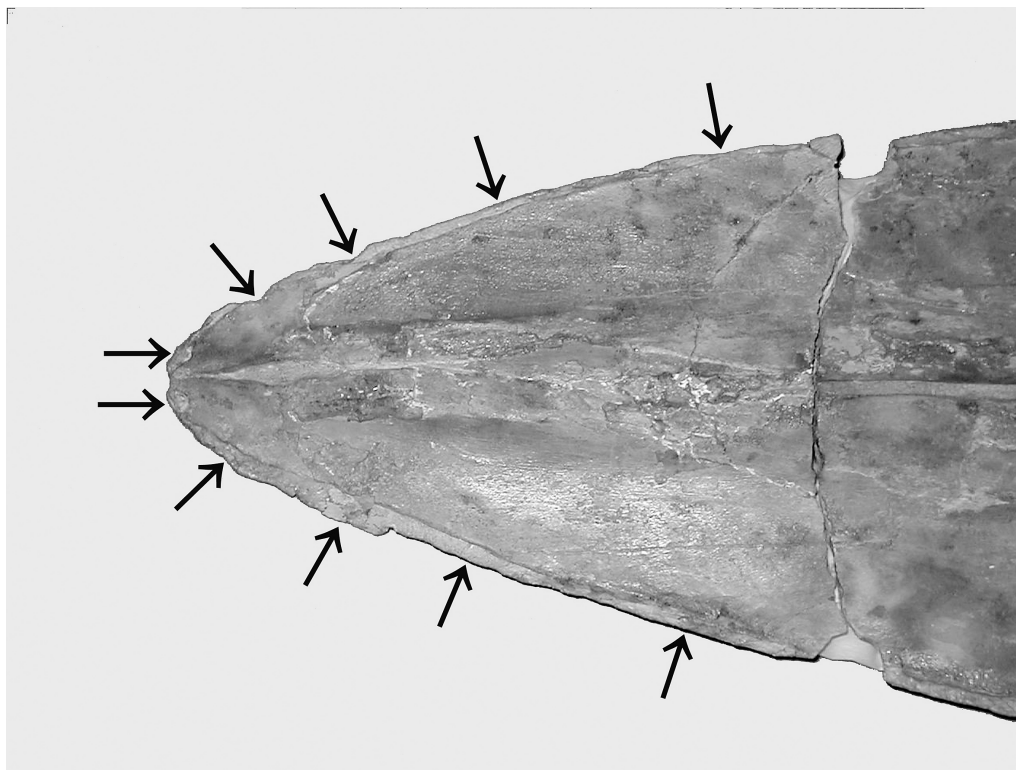


図9. 芦屋層群産のケトテリウム類頭蓋前方の腹側面. 左が前方. 先端から破断しているところまでの最大前後長約30cm. 腹側の縁に沿って溝があり, その一部は歯槽(矢印)となっていたと考えられる. (KMNH 000,017)

### 生物イベントとしてのヒゲクジラの進化

太平洋域の各地方にみられる上に述べたtoothed mysticetesに関する知識は互いの年代の特定が詳細になるにつれて整合的になってきたように見える. 南極半島のものを除くとtoothed mysticetesの出現は太平洋周辺のどの地域でも漸新世後期にみられる. 南北両半球では異なる種類が生息したが, 同じようなニッチェを占めていたようだ. Cetotherium類の出現はその後急速に温暖化が進む中で, かなり速やかに起こっている. 例えば足寄動物群ではtoothed mysticetesを産するが, 少し時代の遅れる芦屋動物群では前述のように初期のCetotherium類を伴っている.

濾過食を行う, 真のヒゲクジラ類の出現は, 系統的に重要なだけでなく, 哺乳類の水生適応の一段階として, その過程は非常に興味深い生物イベントである. その理解には, 地形や気候などの環境の変化や, 他の動物群との生態学的な関連を含め, さらに正確な年代論に立脚した総合的な視点が要求される.

ここでは, ヒゲクジラの出現にかかわる最近の知見を整理したが, 多くの他の海生脊椎動物でもその進化過程の研究が進んできている. とくに日本では, 鯨類だけではなく海生哺乳類の多くのタクサがいろいろな地質年代の地層から多数報告があり, これらについての研究の歴史も長い. また, 近年古生物学だけではなく他の分野からの議論も得られるようになってきている. 古脊椎動物学の第二の世紀

を迎えた今, 海生脊椎動物とそれに関連する地史の総合的な理解が可能になってきていると考える.

### 謝辞

この文を記すにあたって, 国立科学博物館の甲能直樹・神奈川県立生命の星・地球博物館の樽 創の両氏には多くの助言をいただいた. ニューゼaland, Otago UniversityのE. R. Fordyce博士には, いくつかの標本の写真の掲載を快く許可された. また, 多くのシンポジウム参加者などの方から励ましと助言をいただいた. ここに深謝の意を表す.

### 文献

- Abel, O., 1913. Die Vorfahren der Bartenwale. *Denkschrift der kaiserliche Akademie der Wissenschaften, mathematischer und naturwissenschaftlicher Klasse, Wien*, **90**, 155-224, pls. 1- 12.
- 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** (for 1994), 392- 431.
- Emlong, D., 1966. A new archaic cetacean from the Oligocene of northwest Oregon. *Bulletin of the Museum of Natural History University of Oregon*, (3), 1- 50.
- Fordyce, R. E., 1977. The Development of the Circum- Antarctic Current and the Evolution of the Mysticeti (Mammalia: Cetacea). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **21**, 265- 271.
- Fordyce, R. E., 1991. A new look at the fossil vertebrate record of New Zealand. In Rich, P. V. et al., eds., *Vertebrate palaeontology of*

- Australasia*, 1191- 1316. Pioneer Design Studio and Monash University, Melbourne.
- Fordyce, R. E., 1992. Cetacean Evolution and Eocene/Oligocene Environments. In Prothero, D. and Gerggren, W., eds, *Eocene- Oligocene climatic and biotic evolution*, 368- 381. Princeton University Press.
- Fordyce, R. E. and Barnes, L. G., 1994. The Evolutionary History of Whales and Dorphins. *Annual Review of Earth Sciences*, **22**, 419- 455.
- Fordyce, R. E. and de Muizon, C., 2001. Evolutionary history of cetaceans: a review. In Mazin, J.-M. and de Buffreni, V., eds., *Secondary Adaptations of Tetrapods to Life in Water*, 169- 233. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Geisler, J. H. and Uhen, M. D., 2003. Morphological support for a close relationship between hippos and whales. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 991-996.
- Hector, J., 1881. Notes on New Zealand Cetacea, recent and fossil. *Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute (Proceedings of Wellington Philosophical Society)*, **13**, 434- 436, pl. 18.
- Kellogg, R., 1928a. The History of Whales- their Adaptation to Life in the Water. *Quarterly Review of Biology*, **3**, 29- 76.
- Kellogg, R., 1928b. The History of Whales- their Adaptation to Life in the Water (Concluded). *Quarterly Review of Biology*, **3**, 174- 208.
- 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.
- Okazaki, Y., 1982. A Lower Miocene squalodontid from the Ashiya Group, Kyushu, Japan. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History* (4), 107- 112, pls. 6- 7.
- 岡崎美彦, 1988. 新第三紀海生哺乳動物群の変遷. IGCP-246・日本古生物学会1987年年会シンポジウム(静岡) 特集号・新第三紀における生物の進化・変遷とそれに関するイベント. 71- 76. 大阪市立自然史博物館.
- Okazaki, Y., 1995. A new type of the primitive baleen whale (Cetacea: Mysticeti) from Kyushu, Japan. *The Island Arc*, **3** (for 1994), 432- 435.
- Thewissen, J. G. M., 1994. Phylogenetic Aspects of Cetacean Origins: A Morphological Perspective. *Journal of Mammalian Evolution*, **2**, 157- 184.
- Thewissen, J. G. M. and Madar, S. I., 1999. Ankle Morphology of the Earliest Cetaceans and its Implications for the Phylogenetic Relations among Ungulates. *Systematic Biology*, **48**, 21- 30.
- Thewissen, J. G. M., Roe, L. J., O'Neil, J. R., Hussain, S. T., Sahni, S. and Bajpai, S., 1996. Evolution of cetacean osmoregulation. *Nature*, **381**, 79- 380.
- Thewissen, J. G. M. and Williams, E. M., 2002. The Early Radiations of Cetacea (Mammalia): Evolutionary Pattern and Developmental Correlations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 73- 90.
- Van Valen, L., 1968. Monophyly or Diphyly in the Origin of Whales. *Evolution*, (22), 37- 41.

(2004年9月28日受付, 2005年1月7日受理)

