

Research Article  
原著論文

大阪湾の海底から発見されたビワコオオナマズの頭骨の化石

樽野博幸<sup>1</sup>

Fossil skulls of *Silurus biwaensis* from the sea bottom of Osaka Bay

Hiroyuki TARUNO<sup>1</sup>

**Abstract:** Many kinds of fossils including deers, wild boars, fishes, and freshwater shells have been dredged from the sea bottom of Osaka Bay off the east coast of northern Awaji Island, and their geological age are estimated to be from the Late Pliocene to Early Pleistocene, based on the molluscan biostratigraphy, the pollen analysis of the sediments including fossil shells, and the adjacent land geology.

Four excellently preserved fossil skulls of catfish from this area are identified as *Silurus biwaensis* which is endemic to Lake Biwa-Yodo River system. The result revealed that *S. biwaensis* was more widely distributed in the past time than at present, and agreed with the hypothesis of Kobayakawa and Okuyama (1994) that *S. biwaensis* is a relict species. Furthermore, it was suggested that a more detailed comparative morphological study of the skull elements (e.g. morphology of the sagittal crest and adjacency relation between the bones composing the neurocranium) is needed to clarify the phylogenetic relationships in the genus *Silurus*.

**抄録:** 淡路島北部東岸沖の大阪湾海底から、底曳き網漁に伴い、シカ類、イノシシ類、魚類、そして淡水貝類を含む、多くの種類の化石が引き上げられており、その年代は軟体動物の生層序、貝化石の母岩の花粉分析と、近接する陸地の地層の年代に基づき、後期鮮新世から前期更新世と推定される。それらの中のナマズ (*Silurus*) 属の頭骨化石4点は極めて保存状態が良く、現在、琵琶湖淀川水系に固有のビワコオオナマズ (*Silurus biwaensis*) と同定された。この発見により、ビワコオオナマズは、過去には現在より広い分布域を持っていたことが明らかとなり、現在の分布は遺存的なものであるとする説 (Kobayakawa and Okuyama, 1994) が追認された。またナマズ属の系統を明らかにするため、頭骨の各部分の形態 (例えば矢状稜の形態、神経頭蓋を構成する各骨相互の隣接関係など) について、さらに詳細な比較形態学的研究が必要であることが示唆された。

**Key words:** Central Japan; Osaka Group; Pleistocene; Pliocene; relict; *Silurus biwaensis*; skull morphology

まえがき

淡路島と本州を隔てる明石海峡と紀淡海峡付近の海底からは、瀬戸内海各地の他海域からと同様に、底引き網漁によって、多くの長鼻類やシカ類をはじめとする脊椎動物化石や貝類化石が引き上げられている。一方で、大阪湾の上記2海峡から離れた海域からも、同様の化石が発見されていることは、これまで知られていなかった。本報では、明石海峡からやや南方に離れた、淡路島北部の淡路市浦から同市仮屋および釜口にかけての沖合海底で採集された化石群の内、ナマズ (*Silurus*) 属の化石について報告する。

これまでに、この海域からは多数の淡水貝類とともに、シカ類、イノシシ類そして魚類の化石が産出している。中でもナマズ属の化石には、極めて保存良好な頭骨化石が含まれており、日本列島におけるナマズ属の歴史を明らかにするうえで重要な資料である。なお、ナマズ属以外のタクサについては、別稿で報告する予定である。

本報で報告する4点の化石の内3点は淡路市仮屋在住の相田篤人氏が採集されたもので、現在、淡路市教育委員会に寄託されている。また1点は、烏野満氏 (岸和田市) により大阪市立自然史博物館に寄贈されたもの

※大阪市立自然史博物館業績第502号 (2021年11月13日受理)  
<sup>1</sup> 大阪市立自然史博物館 〒546-0034 大阪市東住吉区長居公園1-23  
Osaka Museum of Natural History, 1-23 Nagai Park, Higashiumiyoshi-ku, Osaka 546-0034, Japan  
Corresponding author: H. Taruno (e-mail: hiroyukitaruno@gmail.com)

である。

### 日本産ナマズ属の分類と系統関係について

日本列島に生息するナマズ類は、長らく1種（マナマズ：*Silurus asotus*）とされていたが、Tomoda (1961) はイワトコナマズ（*Silurus lithophilus*）とビワコオオナマズ（*Silurus biwaensis*）を新種として記載した。そして、それら2種は琵琶湖－淀川水系に固有であり、前者は琵琶湖の岩礁地帯の、後者は広大な沖合の水域での生活に適応して、マナマズから派生したものと考えた。

Kobayakawa (1989) は、日本産だけでなく大陸産を含む17種のナマズ属を外部形態と解剖学的知見に基づいて識別し、その内12種の系統関係を形態学的研究に基づいて解析した。そして、マナマズとイワトコナマズは系統的に近いが、ビワコオオナマズはこれら2種とやや遠い関係にあり、むしろ大陸の種（*Silurus meridionalis*）に近いとした。その後、上記3種の日本産ナマズ属の頭部骨格の形態と個体発生については、Kobayakawa (1992) により比較研究されている。

小早川・奥山 (1984) は、三重県阿山郡大山田村（現在は伊賀市）の服部川河床から、日本で始めて2点のナマズ属化石を報告した。その中の中篩骨の形態は、当時知られていた日本の現生ナマズ属3種の中ではビワコオオナマズに最も近いが、頭蓋の他の部分の形態が不明なため、同種と断定することは避けられた。Kobayakawa and Okuyama (1994) は、その後に同産地の古琵琶湖層群上野層より産出したナマズ属の化石も、現生ビワコオオナマズと区別できず同種に同定されるとし、Kobayakawa (1989) が示した系統関係を考慮すると、ビワコオオナマズはマナマズから派生したのではなく、古琵琶湖層群堆積期の初期には種分化をとげていた種のレリックであろうと結論した。ミトゲノムを用いたKishimoto et al. (2021) の分子系統学的研究でも、ビワコオオナマズは中国に生息している *Silurus meridionalis* のクレードから派生したことが示されている。そして、日本産のナマズ属3種の系統関係は、Kishimoto et al. (2021) や Tabata et al. (2016) の分子系統学的研究からも裏付けられ、ビワコオオナマズが他の2種から分岐した年代は、中新世にさかのぼることが推定されている (Tabata et al., 2016)。

2018年には、鈴鹿山脈以東の河川の上流域を生息場所とするタニガワナマズ（*Silurus tomodai*）が新種記載され (Hibino and Tabata, 2018)、日本産のナマズ属は計4種となっている。なお Hibino and Tabata (2018) によれば、タニガワナマズはイワトコナマズに近縁であり、形態的にも日本産の他の2種よりイワトコナマズに似ているとされている。

### 化石産出海域と化石産出層の推定

相田標本は、兵庫県淡路市浦の沖1～2 km の大阪湾海底（海域－Ⅰ）と、それより南東に位置する淡路市仮屋から浦にかけての沖4 km の海底（海域－Ⅱ）から、そして烏野標本は同じく仮屋から淡路市釜口の沖1～4 km の海底（海域－Ⅲ）から引き揚げられたものである（図1）。これら3ヶ所の内、海域－Ⅱの水深は約60 mで、大阪湾北部では、明石海峡の潮流によって海底が浸食されている海域を除くと最も深く、海底面はわずかな起伏はあるものの比較的平坦である。海域－Ⅰは陸地に近く、海底は東へ向かって緩やかに傾斜しており、その西側は急な斜面となって島に続いている。海域－Ⅲの海底面は、海域－Ⅰと同様な陸地沿いの急斜面から、海域－Ⅱから続く深い平坦面を含む。

大阪湾で行われた音波探査（岩淵ほか, 2000）によれば、海域－Ⅱ付近の海底では、大阪層群上部亜層群に対比されるⅢ層が露出しているとされている。海域－Ⅰと海域－Ⅲは、岩淵ほか（2000）の音波探査の測線から外れており、音波探査断面は得られていない。また、どの化石産出海域付近でも、試錐調査あるいはドレッジなどによって得られた堆積物を用いた年代データは、これまで知られていない。岩淵ほか（2000）は、Ⅲ層の最上部を中世古ほか（1984）の空港島層のトガサワラ層（Ma11層）に対比しており、Ⅲ層の年代を約60万年前から20万年前としている。ただし、藤田・笠間（1982）が提唱した大阪層群上部亜層群に、Ma11層は含まれていない。海域－Ⅱ付近では海底地形図に著しい浸食地形を見出せないで、化石はⅢ層から、つまり中部更新統から由来した可能性が指摘される。



一方、収集された化石群は、近接するより浅い海域あるいは陸域に露出した地層から浸食され、流入した可能性も考えられる。この海域に近い淡路島北部の陸上では、基盤をなす領家花崗岩類を不整合に覆って、神戸層群岩屋層、上部鮮新統-下部更新統の大阪層群と、それらを覆う薄い段丘層ならびに沖積層が分布する(水野ほか, 1990)。

大阪層群はすべて淡水成層で、主として礫層・砂層・泥層あるいはそれらの互層からなり、下位の富島層と上位の仮屋層に区分される(水野ほか, 1990)。富島層下部の浅野互層には下位から釜口火山灰層、浅野Ⅰ火山灰層、浅野Ⅱ火山灰層が挟まれ、仮屋層には久留麻火山灰層が挟まれる。そして、浅野Ⅰ火山灰層と久留麻火山灰層は、それぞれ大阪地域における土生滝Ⅱ火山灰層と福田火山灰層に対比される可能性が高く、浅野Ⅱ火山灰層は大阪地域の朝代火山灰層に対比される可能性があると考えられている(水野ほか, 1990)。淡路島の大阪層群の堆積年代は他地域においてもほぼ同様であり(水野ほか, 1990; 高橋ほか, 1992)、大阪地域の大阪層群下部から最下部に対比され、年代は約130万年前~350万年前とされている(水野, 2018)。すべて半固結の堆積物であるが、砂層、礫層の一部は水酸化鉄によって硬化している。

岩屋層は上部層・中部層・下部層に3分され、下部層と中部層の一部は淡水成層で、中部層の途中から上部層は海成層である(水野ほか, 1990)。その年代はナンノ化石ならびに渦鞭毛藻化石により、始新世とされている(山本ほか, 2000)。下部層と中部層は主として砂岩・礫岩から、上部層は泥岩と砂岩からなり、その基底部にはカキ殻が密集した石灰岩が見られる。上部層からは海棲貝の化石が産出している。岩屋層では大阪層群より続成作用が進み、風化した部分を除くと固く、水酸化鉄による差別的な硬化はほとんど見られない。

化石に伴い堆積物のブロックが引き揚げられているが、多くは水酸化鉄により硬化した砂層、礫層で、水酸化鉄により硬化していない場合は半固結で、陸上の大阪層群におけるそれらと良く類似している。また貝類化石を含む泥層も、大阪層群のものと同様に半固結である。さらに、この海域から引き上げられている貝化石は、次項に挙げるようにすべて淡水棲の種類で、岩屋層から産出するような海棲貝類の化石は見つかった。

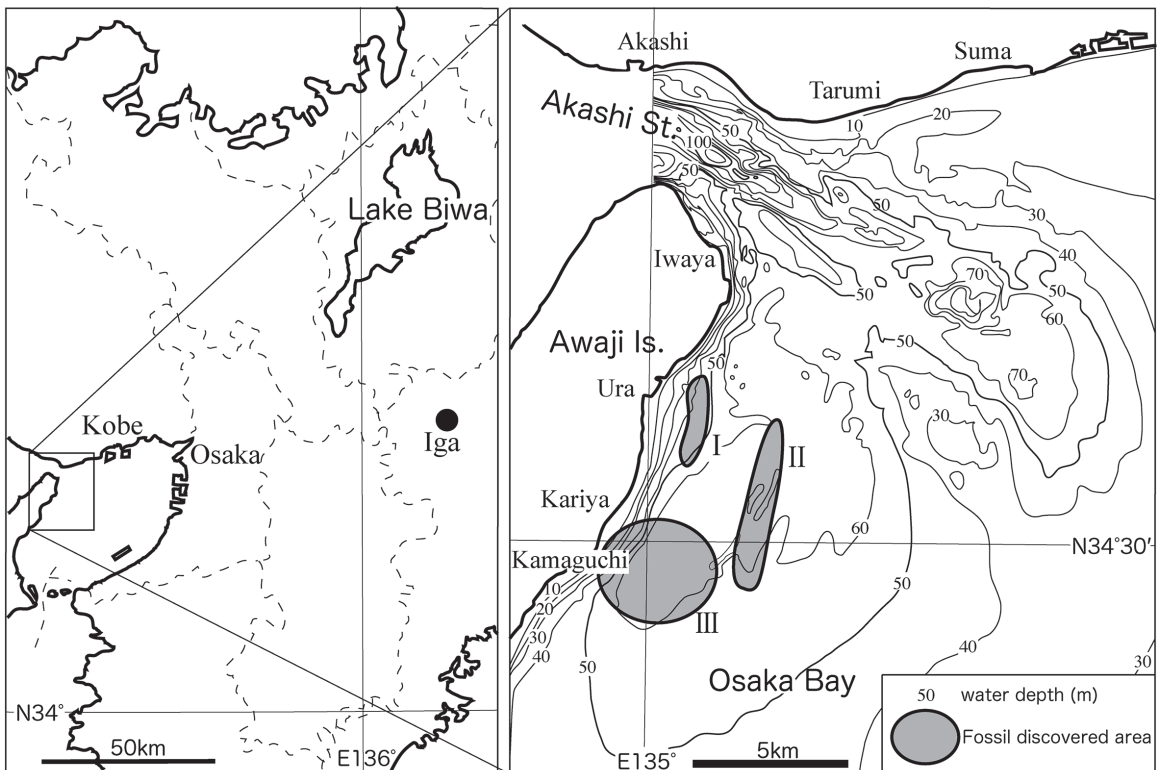


図1. 化石産出海域。Ⅰ、Ⅱ、Ⅲはそれぞれ本文中の海域-Ⅰ、-Ⅱ、-Ⅲを示す。

Fig. 1. Map of the fossil collected area. I, II, and III are sea area-I, -II, and -III respectively.

ていない。段丘層と沖積層はごく一部を除くと砂礫質の薄く未固結の地層で分布も狭く、当該の化石群の供給源になったとは考えにくい。つまり化石を含んでいるかどうかにかかわらず、この海域から引き上げられている堆積物の岩相は、大阪層群のそれに最もよく類似している。

以上に述べたように、産出海域に分布する地層の年代に加え、隣接する海域および陸域からの流入を考慮すると、本稿で報告する化石の年代は、後期鮮新世から中期更新世までの可能性がある。

### 共に産出する化石とそれらから推定される産出層の年代

表1. ナマズ化石と共に産出した貝化石を含んでいた堆積物の花粉化石組成表。(渡邊正巳氏による)

Table 1. Composition of the pollen fossils of the sediments including the shell fossils collected together with fossil *Silurus* (by M. Watanabe).

Sample No.	1612-42		2020-35		2020-40	
<i>Abies</i>	3	1.4%	3	4.4%	3	1.4%
<i>Tsuga</i>	28	13.3%	7	10.3%	10	4.7%
<i>Picea</i>	5	2.4%	2	2.9%	1	0.5%
<i>Pinus (Haploxylon)</i>	5	2.4%	1	1.5%	1	0.5%
<i>Pinus (Diploxylon)</i>	18	8.6%	1	1.5%	73	34.4%
<i>Pseudolarix</i> type					2	0.9%
<i>Sciadopitys</i>	8	3.8%	3	4.4%	4	1.9%
<i>Cryptomeria</i>	1	0.5%	4	5.9%	31	14.6%
<i>Metasequoia</i> type	2	1.0%	2	2.9%	9	4.2%
<i>Cupressaceae</i> type	2	1.0%	1	1.5%	6	2.8%
<i>Salix</i>	2	1.0%				
<i>Pterocarya-Juglans</i>	4	1.9%	1	1.5%	2	0.9%
<i>Carpinus-Ostrya</i>	11	5.2%	8	11.8%	3	1.4%
<i>Corylus</i>	1	0.5%	2	2.9%	1	0.5%
<i>Betula</i>	3	1.4%			1	0.5%
<i>Alnus</i>	11	5.2%	5	7.4%	9	4.2%
<i>Fagus</i>	3	1.4%	3	4.4%		
<i>Fagus crenata</i> type	3	1.4%	1	1.5%		
<i>Fagus japonica</i> type	6	2.9%			1	0.5%
<i>Quercus</i>	84	40.0%	19	27.9%	38	17.9%
<i>Cyclobalanopsis</i>					12	5.7%
<i>Castanea</i>	1	0.5%				
<i>Ulmus-Zelkova</i>	1	0.5%	1	1.5%		
<i>Celtis-Aphananthe</i>	2	1.0%			2	0.9%
<i>Hemiptelea</i>	1	0.5%			1	0.5%
<i>Moraceae-Urticaceae</i>	3	1.4%	4	5.9%	1	0.5%
<i>Phellodendron</i>	1	0.5%				
<i>Aesculus</i>					1	0.5%
<i>Ligustrum</i> type	1	0.5%				
<i>Typha</i>	3	1.4%	3	4.4%	3	1.4%
<i>Gramineae</i>	56	26.7%	31	45.6%	56	26.4%
<i>Cyperaceae</i>	44	21.0%	28	41.2%	12	5.7%
<i>Liliaceae</i>					1	0.5%
<i>Echinocaulon-Persicaria</i>	2	1.0%				
<i>Chenopodiaceae-Amaranthaceae</i>					1	0.5%
<i>Ranunculaceae</i>					1	0.5%
<i>Thalectrum</i>	4	1.9%	1	1.5%		
<i>Cruciferae</i>	1	0.5%				
<i>Sanguisorba</i>	3	1.4%	1	1.5%		
<i>Trapa</i>	1	0.5%				
<i>Umbelliferae</i>			2	2.9%		
<i>Nymphaeoides</i>			1	1.5%		
<i>Carduoideae</i>	3	1.4%	2	2.9%	1	0.5%
<i>Artemisia</i>	38	18.1%	15	22.1%	13	6.1%
<i>Cichorioideae</i>	2	1.0%	1	1.5%	1	0.5%
Subgenus <i>Sceptridium</i>	1	0.5%			1	0.5%
<i>Ophioglossum</i>					1	0.5%
<i>Davallia</i>	3	1.4%			1	0.5%
<i>Pteridaceae</i>	1	0.5%				
<i>Aspid.-Asple.</i>	21	10.0%	4	5.9%	11	5.2%
<i>Polypodiaceae</i>					1	0.5%
MONOLATE-TYPE-SPORE	11	5.2%	8	11.8%	13	6.1%
TRILATE-TYPE-SPORE	7	3.3%	3	4.4%	28	13.2%
Aciculate-Leave trees	72	17.5%	24	14.3%	140	39.2%
Broad-Leave trees	138	33.6%	44	26.2%	72	20.2%
Non-Arboreal	157	38.2%	85	50.6%	89	24.9%
Spore	44	10.7%	15	8.9%	56	15.7%
Total number of pollen and spore	411		168		357	
Content (grains/g)	3,675		2,315		2,554	

L: The counted number R: Percentage

これまでに、同じ海域からナマズ化石と共に産出している化石は以下の通りである。

**貝類**：ニセマツカサガイ属 (*Inversiumio* sp.), ササノハガイ属 (*Lanceolaria* sp.), イケチョウガイ属 (*Hyriopsis* sp.), ドブガイ属 (*Anodonta* sp.), カラスガイ属 (*Cristaria* sp.), シジミ属 (*Corbicula* sp.) (すべて松岡敬二氏の同定による)。

**魚類**：ビワコオオナマズ (*Silurus biwaensis*), 他に未同定のもの複数種。

**哺乳類**：イノシシ類 (Suinae), シカ類 (Cervidae)。

貝類化石の多くは半固結の砂質泥に、一部は水酸化鉄により硬化した中粒から粗粒砂に含まれている。魚類化石の内、今回記載するビワコオオナマズ以外のものの大部分は、植物化石を伴う泥質のノジュール中に含まれている。ビワコオオナマズ化石ならびに哺乳類化石に付着している堆積物は、極細粒砂まじりの泥を主体とし、細粒から粗粒砂、および粘土質の偽礫やレンズ状構造なども見られ、一部ではラミナが観察される。また、それらは水酸化鉄により硬化している場合が多い。ただし付着している堆積物の量は少ない。硬化した部分以外は、埋積していた地層から洗い出された時かその後、脱落したと思われる。

貝類は全て二枚貝類であり巻貝類は産出していない。松岡敬二氏によれば、ニセマツカサガイ属としたものは、現生の琵琶湖固有種オトコタテボシガイ (*Inversiumio reinianus*) とは異なる種であり、イケチョウガイ属、シジミ属も現生種とは別種である可能性が高いとのことである。鮮新-更新世の淡水貝類を豊富に産出する古琵琶湖層群の生層序を明らかにした Matsuoka (1987) によれば、現生の淡水貝類が産出するのは、古琵琶湖層群では堅田層から上位であるとされている。堅

田層の下限は約130万年前とされているので（吉川・山崎，1998），この海域で産出した貝化石は前期更新世の半ば以前のものということになり，海域Ⅱに露出しているとされる中部更新統に由来するのではなく，近接する陸域あるいはより浅い海域に分布する地層から浸食され，流入したものである可能性が高くなる。

大量に産出している二枚貝類の内3点をえらび，年代推定等のため，その母岩に含まれる花粉分析を行った。検出された花粉化石の種類を表1に，花粉ダイアグラムを図2に示す。なお，花粉化石の抽出・同定・解析については渡邊正巳氏（文化財調査コンサルタント株式会社）にお願いした。全ての試料からメタセコイア属（*Metasequoia*）型の花粉が検出され，資料2020-40からはイヌカラムツ属（*Pseudolarix*）型の花粉も検出された。従来の知見では，メタセコイア属型の花粉は大阪層群の Ma7 海成粘土層と Ma8 海成粘土層の間の層準より下位から（本郷，2009），イヌカラムツ属型の花粉は千里山火山灰層付近より下位から産出するとされている（Tai, 1973）。つまり，貝類化石を含んでいた堆積物は，含まれていた花粉化石から，中期更新世以前のものと推定することができる。さらに，本郷美佐緒氏の私信によれば，3点の試料の特徴として，コナラ亜属（*Quercus*）が多産しブナ属（*Fagus*）が少ない点があげられる。大阪層群でコナラ亜属が多産するのは Ma5 海成粘土層と Ma6 海成粘土層の間より下位であり，ブナ属が増加するのは Ma3 海成粘土層から上位である（本郷，2009）ことを踏まえると，これらの資料は Ma3 海成粘土層より下位の地層に由来すると考えるのが妥当であろうとのことである。

花粉化石から推定される貝類化石の堆積環境は，ガマ属（*Typha*），ヒシ属（*Trapa*），アサザ属（*Nymphoides*）といった抽水・浮葉植物の花粉化石が産出することから，河川周辺の淀みと考えられる。また古気候については，試料番号1612-42と2020-35では，コナラ亜属のほかクマシデ属（*Carpinus*）-アサダ属（*Ostrya*）など温帯に生育する種類が多く検出されるが，モミ属（*Abies*），ツガ属（*Tsuga*），トウヒ属（*Picea*），マツ属（単維管束亜属）（*Pinus* (*Haploxylon*）），ブナ属などの冷温帯～亜寒帯に生育する種類も少なからず検出され，アカガシ亜属（*Cyclobalanopsis*）などの暖温帯に生育する種類は検出されない。以上のことからこれらの試料は，冷温帯上部の気候下で堆積したと考えられる。一方，試料番号2020-40では，スギ属（*Cryptomeria*）が高率を示し，上記の2試料で多く検出された冷温帯～亜寒帯に生育する種類の検出量は少ない。そして暖温帯に生育するアカガシ亜属が検出される。以上のことから，本資料は温帯の気候下に堆積したのと考えられる。

イノシシ類は，現生のイノシシ（*Sus scrofa*）に似るが，それよりやや短い下顎骨を持ち，古琵琶湖層群上野層から報告されている下顎骨（Kawamura et al., 2009）に似た形態をもつ種である。シカ類の化石には体骨と，歯を伴う顎骨が含まれており，体格はニホンジカ（*Cervus nippon*）あるいはカズサジカ（*Cervus* (*Nipponicervus*) *kazusensis*）と同程度であるが，全体の形態が観察できる角化石が未発見のため，属・種レベルの同定はできていない。

上記の化石群はすべて海底から引き揚げられたものであり，全てが同年代のものであるとは限らない。しかし，貝類化石については，現生種が含まれていないことから，前期更新世半ば以前と推定され，貝類化石を含んでいた堆積物の花粉化石から推定される年代も，これと矛盾しない。つまり大量に採集されている貝類化石

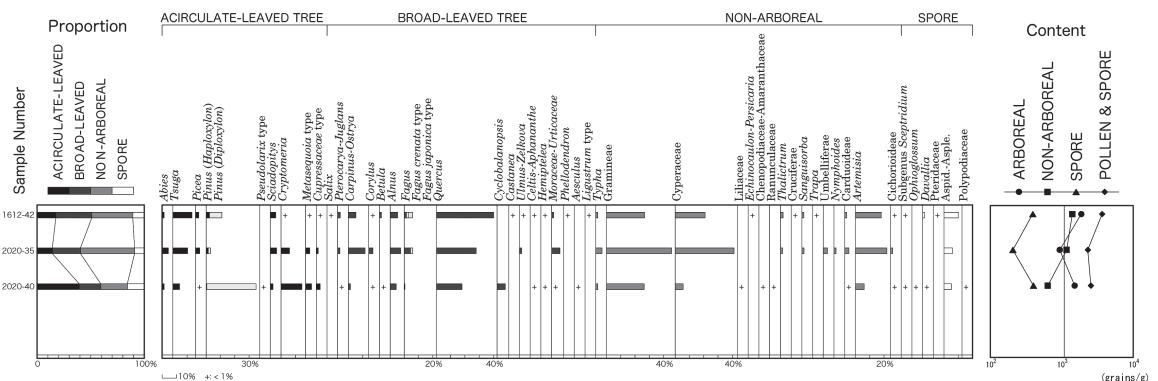


図2. ナマズ化石などと共に産出した貝化石を含んでいた堆積物の花粉ダイアグラム（渡邊正巳氏による）。

Fig. 2. Pollen diagram of the sediments including the shell fossils collected together with the fossil *Silurus*, etc (by M.Watanabe).

の地質年代は、後期鮮新世から前期更新世の間と推定される。同所から引き揚げられていることや母岩の特徴が類似していることから、脊椎動物化石の由来と地質年代も貝化石と同様である可能性が高いと思われる。

## 標本と方法

### 本稿で記載する標本

9300-1, 1404-1, 1612-38: 淡路市教育委員会へ寄託。

OMNH (Osaka Museum of Natural History) -QV 1393: 大阪市立自然史博物館所蔵。

### 比較標本

ビワコオオナマズ *Silurus biwaensis* (Tomoda, 1961)

OMNH-P 48776, OMNH-P 48777, OMNH-P 48778. 採集地: 滋賀県琵琶湖。全て骨格標本。大阪市立自然史博物館所蔵。

マナマズ *S. asotus* Linnaeus, 1758

OMNH-P 2143. 採集地: 滋賀県琵琶湖。アルコール液浸標本。大阪市立自然史博物館所蔵。

OMNH-P 5088. 採集地: 長野県諏訪湖。アルコール液浸標本。大阪市立自然史博物館所蔵。

OMNH-P 17823. 採集地: 大阪府交野市。アルコール液浸標本。大阪市立自然史博物館所蔵。

OUS (Okayama University of Science) AT-1104. 採集地: 岡山市北区三野 旭川水系。骨格標本。岡山理科大学所蔵。

### 用語

ナマズ類の頭部骨格に関する名称は, Kobayakawa (1989) に従い, それらの和名は主として矢部ほか (2017) によった。ただし, Kobayakawa (1989) の *epioccipital* に代えて, 通常よく使用されている *epiotic* (上耳骨) を用いた。上後頭骨と前頭骨の正中線に沿って上方へ突出する稜は, それぞれ上後頭骨稜, 前頭骨稜と呼ばれているが (須田, 1991), ナマズ属では一連のものであり, これらを個々の名で呼ぶと記述が煩雑になる。そこでこれを Kobayakawa (1989) と同様に矢状稜と呼ぶことにする。なお頭部骨格全体を指す時は, 矢部ほか (2017) に従い, 頭骨 (skull) を用いた (図3)。

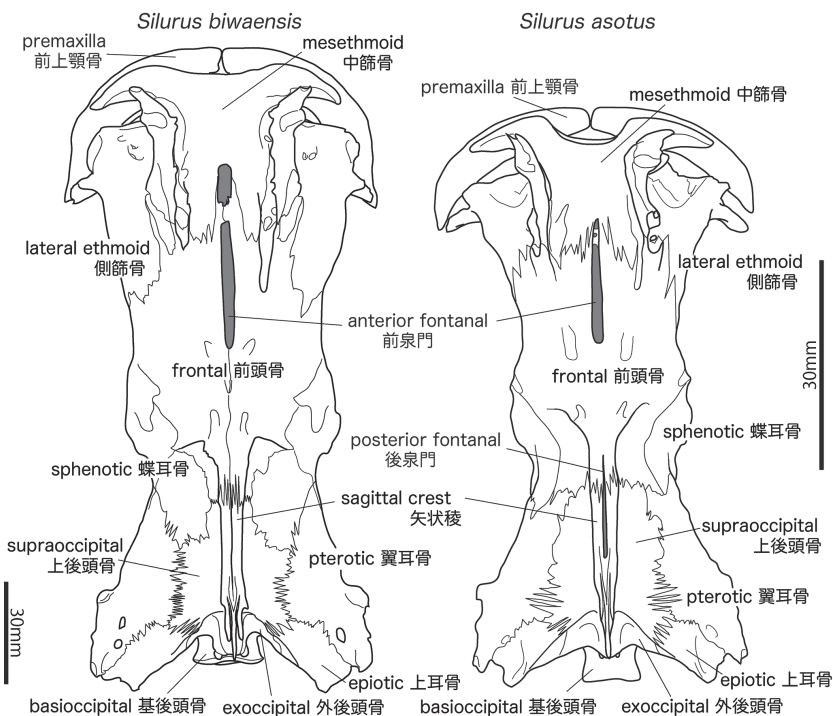


図3. 背面面観におけるビワコオオナマズとマナマズの神経頭蓋。用語はKobayakawa (1989) に従い, 一部改変。

Fig. 3. Neurocranium of *Silurus biwaensis* and *S. asotus* in dorsal view. The terminology follows those of Kobayakawa (1992), and some of them modified.



## 計測法と計測値

計測法は、Kobayakawa (1992) に従い、一部を追加した (図4)。計測値は表2に示した。

## CT撮影

マナマズのアルコール液浸標本の頭部骨格の形態を観察するために、CT像を撮影した。撮影に使用した装置は、岡山理科大学生物地球学部生物地球学科の、実験用動物X線CT装置 LCT-200 (日立製作所製)である。撮影条件は電圧：80kv、電流：0.2mA、スライス厚：320  $\mu$ mである。

## 古生物学的記載

**Siluriformes Cuvier, 1816**

**Family Siluridae Cuvier, 1816**

***Silurus* Linnaeus, 1758**

***Silurus biwaensis* (Tomoda, 1961)**

## &lt;9300-1&gt; (図版1)

頭部と第1～第7腹椎骨 (第2から第4腹椎骨は癒合)、そして肩帯の骨格からなる。神経頭蓋は末端の突起や稜が破損し、骨表面が剥がれている。しかし、ほぼ完全な形をとどめており、左右の前上顎骨、左下顎骨、左懸垂骨、左主鰓蓋骨、左右の後側頭骨・上擬鎖骨そして

第1～4腹椎骨などと共に、ほぼ生存時の関節状態を保っている。一方、前半部のみが保存されている右下顎骨は、正中中部で左下顎骨と接しているが、その接点を通る水平な横軸を中心に背腹が反転し、前後逆になっている。左前上顎骨には少数の歯が植立した状態で残されているが、他の大部分の歯は脱落し、吻部周辺に散乱している。第4腹椎骨から第7椎骨も互いに接しているが、後のものほどやや背側にずれている。

舌弓、鰓弓と上擬鎖骨 (癒合してる後側頭骨を含む) 以外の肩帯を構成する骨は、全て分離して半ば失われている。これらの骨の中では比較的大型の左胸鰭棘、左肩帯 (擬鎖骨、烏口骨、肩甲骨)、尾舌骨、左角舌骨と上舌骨は、保存されているが、本来の位置から大きく移動している。以上のような骨要素の移動・分散状態から、本標本は腹側を上に向けて水底に定着したのち腐敗が進み、鰓弓と舌弓そして肩帯の大部分の骨が分離し、尾側から頭側やや右へ向かう水流で各骨要素が移動しつつ、堆積物中に埋没したと考えられる。

歯骨前縁は前上顎骨前縁より15 mm前に突出している。背側面観における中篩骨の前縁正中部の凹みは浅く幅広く、緩やかな曲線を描く。その両端は、やや角張った変曲点を経て、中篩骨側突起前縁に移行する。矢状稜は破損が著しいが、その基部は保存されていて、前頭骨の後端から1/3付近から始まり、上後頭骨の後端付近でも幅広いことが確認される。翼耳骨の外側縁は背側へ反り返り、その内側には、翼耳骨中央から上耳骨へ続く凹みが形成されている。背側面観で、蝶耳骨は内後方へ長く伸びて、上後頭骨と接する。一方、前頭骨は翼耳骨と接しない。

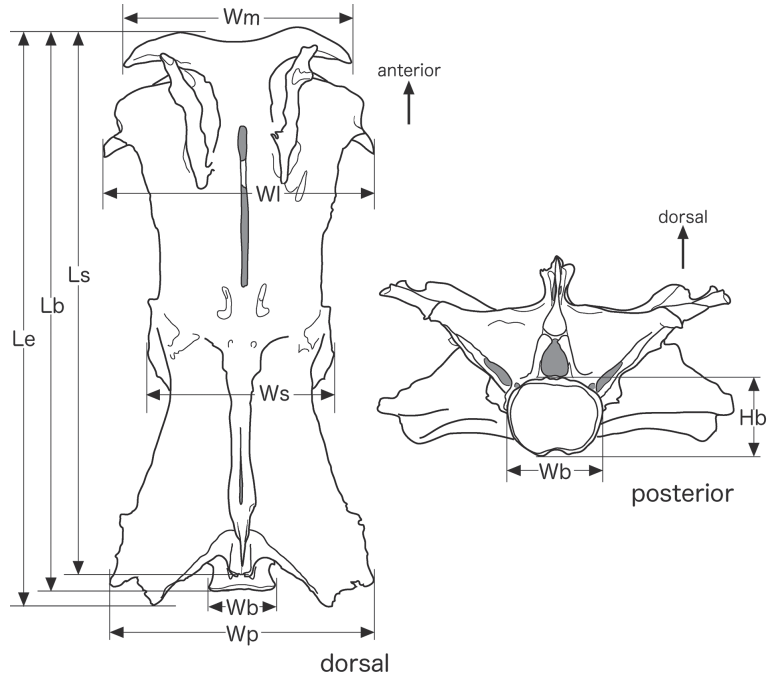


図4. ナマズ属の神経頭蓋の計測法。Kobayakawa (1992) に一部追加。

**Hb**: 基後頭骨最大高, **Lb**: 中篩骨前縁から基後頭骨後端まで, **Le**: 中篩骨前縁から上耳骨後端まで, **Ls**: 中篩骨前縁から上後頭骨後端まで, **Wb**: 基後頭骨最大幅, **Wl**: 側篩骨外側端間の最大幅, **Wm**: 中篩骨外側端間の最大幅, **Wp**: 翼耳骨外側端間の最大幅, **Ws**: 蝶耳骨外側端間の最大幅, **Hb, Wb**は基後頭骨後面に平行に測る, **Lb, Le, Ls**は矢状面に平行に測る, **Wl, Wm, Wp, Ws**は矢状面に直角に測る。

Fig. 4. Measuring method for the neurocranium of genus *Silurus*. The method follows Kobayakawa (1992) with some addition.

**Hb**: Maximum height of the basioccipital, **Lb**: Length from the anterior margin of the mesethmoid to the posterior end of the basioccipital, **Le**: Length from the anterior margin of the mesethmoid to the posterior end of the epiotic, **Ls**: Length from the anterior margin of the mesethmoid to the posterior end of the supraoccipital, **Wb**: Maximum width of the basioccipital, **Wl**: Maximum width across the lateral ends of the pterotic, **Wm**: Maximum width of the mesethmoid, **Wp**: Maximum width across the lateral ends of the ethmoid, **Ws**: Maximum width across the lateral ends of the sphenotic. **Hb and Wb** measured parallel to the posterior plane of the basioccipital. **Lb, Le, and Ls** measured parallel to the sagittal plane. **Wl, Wm, Wp, and Ws** measured at right angles to the sagittal plane.

表2. 大阪湾産ビワコオオナマズの化石と現生ビワコオオナマズならびに現生マナマズの神経頭蓋の計測値と標準体長（単位はmm）。

-：計測不可能，+：残存値，±：近似値，“×2”が付いている数値は左右いずれか半分の計測値。空白は未計測。計測位置は図4を参照。

Table 2. Measurements of the neurocranium and standard length of fossil *Silurus biwaensis* from Osaka Bay and extant *S. biwaensis* and *S. asotus* in mm.

-：Not measurable, +：More than, ±：Approximate. The measuring values with "×2" are right or left half value. Blank: not measured. For the measuring method see Fig.4.

Taxon	<i>Silurus biwaensis</i> (fossil)				<i>Silurus biwaensis</i> (extant)			<i>Silurus asotus</i> (extant)			
Specimen No.	9300-1	1404-1	1612-38	OMNH-OV 1393	OMNH-P 48776	OMNH-P 48777	OMNH-P 48778	OUS-AT1104	OMNH-P 2143	OMNH-P 5088	OMNH-P 17823
Le	150.0	148.7	—	—	153.0	184.3	185.2	83.0	—	—	—
Lb	144.0	142.0±	—	128.0	150.8	180.9	177.7	82.8	—	—	—
Ls	138.7	134.6+	—	121.3	142.3	172.9	170.5	81.7	—	—	—
Wm	58.0	49.2	—	(25.4×2)	60.3	72.0	66.8	35.7	—	—	—
Wl	72.8	(29.2×2)	—	55.5+	71.7	89.0	85.6	43.3	—	—	—
Ws	46.1	—	77.0+	39.3+	48.1	61.9	60.4	25.6	—	—	—
Wp	68.0±	(25.5×2)	—	—	68.3	81.4	78.0	39.0	—	—	—
Wb	19.0	—	30.6	15.2	18.2	21.4	23.8	8.9	—	—	—
Hb	—	—	26.4	—	15.1	19.4	—	10.5	—	—	—
Standard length	—	—	—	—	778	958	953	Ca.450	385	220	317

鋤骨歯帯の正中部は左肩帯に隠れているため、正中部での連続性など詳細な形態は確認できないが、その後縁が大きく凹むことは明らかである。左胸鰭棘の前縁には、一列に並んだ顆粒が見られる。後縁は先端部の2/5程度が観察可能で、そこでは鋸歯が見られる。

舌顎骨突起と方形骨突起は共に良く発達して連続した稜を形成し、それらの先端はやや摩滅しているが、前者は鈍角三角形に、後者は直角三角形に尖って前上方を向く。

#### <1404-1>（図版2）

舌弓、鰓弓を含む頭部と第1から第4腹椎骨まで、そして肩帯の骨格が、一部に欠損があるものの、ほぼ生息時の関節状態を保って保存されている。前上顎骨と下顎の歯は植立しているものも多いが、鋤骨歯は脱落して、付近の堆積物中に埋没している。各骨の稜や突出部は失われている場合もあるが、その破断面は比較的新鮮で、堆積物へ埋没する前のものではなく、海底で堆積物から洗い出された時から、漁網によって引き上げられた時までのものであろう。また、堆積物中での圧縮により、多くの骨にひび割れやずれ、湾曲などの変形が見られ、右懸垂骨を中心に、右下方から左上方に向かって大きく凹んでいる。このような保存状態と変形状態から、この個体は腐敗し関節や縫合が分解する前に、右側を上に向けて水底に沈み、縦偏した頭部は腹側をやや斜め上に向けるように傾いて、堆積物中に埋没したと推定される。

下顎骨は左右ともに前部が失われているが、保存されている部分から、その先端は上顎先端よりかなり前に突出していると判断される。中篩骨は正中面のやや右側で割れているが、その前縁は背側面観で緩い曲線を描いて浅く凹むことが明らかである。凹みの前縁と側突起前縁との移行部はやや角張る。矢状稜は、後端付近では基部を除き破損しているが、残存部は幅広く高く突出している。その始まりは前頭骨の後端から1/3付近で、頂部付近まで保存されている前部から中部では、頂部が左右に広がるのが観察される。翼耳骨の外側縁は背側へ強く反り返り、その内側で矢状稜との間に前頭骨の後半から神経頭蓋後端に達する凹みをつくる。背側面観で、蝶耳骨は内後方へ長く伸びて、上後頭骨と接する。一方、前頭骨は翼耳骨と接しない。鋤骨歯帯の後縁正中部は、脱落した歯群を含む堆積物に覆われていて、完全には観察できないが、深く切れ込んでいることは明らかである。また鋤骨歯帯正中部では、歯の脱落した跡の凹部が、他の部分よりまばらになる。

舌顎骨の顔面神経管の前を通る稜は前方へ向かってよく発達するが、この稜上の舌顎骨突起は稜の他の部分よりわずかに突出するのみである。この稜は方形骨突起へと連続し、後者は破損しているが残された基部からはよく突出していたと推定される。鰓条骨は左右とも14本が確認できる。

#### <1612-38>（図版3：1-3）

前頭骨の半ばまでの神経頭蓋後半部のみが保存されている標本で、極めて大型である。正中面がやや右に傾くように変形している。また後頭部は、上後頭骨と外後頭骨の縫合部で、前者が後者に対し右へ水平にず

れている。本報告中では最大の個体で、神経頭蓋上面に平行に測った前泉門後端から底後頭骨後端までの長さは120 mmあり、標準体長958 mmのOMNH-P 48777における93 mmの1.29倍に達する。また外後頭骨の最大幅は30.6 mmで、同じくOMNH-P 48777の21.4 mmに対し1.43倍の大きさである。

矢状稜は幅広くきわめて高い。上部で左右に広がるため、前頭断面は後泉門が開口する後半部ではY字形で、それがない前半部では $\pi$ 字形になる。この左右に突出した縁を、(矢状稜の)左・右上側縁と呼ぶことにする。左・右上側縁は共に、前半部では大変鋭いが、後半部ではやや鈍い。背側面観では、矢状稜の幅(左右上側縁間の幅)は前から後へ次第に狭くなるが、後端付近でやや幅広くなり、その後、急激に狭くなる。側面観では、矢状稜の上縁は前後にはほぼ平坦で、上記した後端近くのやや幅広くなる部分で、わずかに反り返って高くなる。矢状稜沿いの前頭骨後端部から上後頭骨は低く、蝶耳骨後端部から翼耳骨にかけての外側縁が高く反り返るため矢状稜の左右は深く凹む。

#### <OMNH-QV-1393> (図版3:4, 5)

神経頭蓋の大部分が保存されているが、末端の突出している部分は破損している。また、前上顎骨、顎弓、舌弓、鰓弓等の骨は失われている。

背側面観で、中篩骨前縁は緩い曲線を描いて浅く凹むことが明らかである。凹みの前縁と側突起前縁との移行部はやや角張る。鋤骨歯帯は左右が連続するが、正中後縁は明瞭にくびれる。矢状稜は前頭骨の後端から1/3付近から始まり、良く発達して高く、上部は左右に広がって、稜の前頭断面は前半部では $\pi$ 字形で、後半部ではY字形になる。矢状稜の左・右上側縁はやや破損しているが、1612-38と比較すると、より鋭い。背側面観では、稜の幅は前から後へわずかに狭くなり、後端付近で少し広がる。側面観では矢状稜の上縁は緩く波打ち、前から後へ向かいわずかに膨らんだのち逆に凹み、後端付近の幅広い部分で、わずかに高くなる。

#### 同定

ここで記載した4標本の個体サイズには変異があり、1612-38の基後頭骨最大幅はOMNH QV-1393のその約2倍である(表2)。また保存程度においても差がある。しかし、それらの違いにもかかわらず、保存されている同一部位の形態はほぼ一致しているので、全て同一種に属すると判断してよいであろう。

現生ナマズ属は、東アジアから東南アジアとヨーロッパから中央アジアの一部そして中近東に分布している(Britz and Win, 2010; Ferraris, 2007; Hibino and Tabata, 2018; Hu et al., 2004; Kobayakawa, 1989; Nguyễn et al., 2015 など)。一方、その化石の報告例は少なく、東アジアの鮮新-更新統からは、中国でのわずかな例(劉・蘇, 1962; 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所《中国脊椎动物化石手册》编写组編, 1979)を除くと、古琵琶湖群層産出のもの(小早川・奥山, 1984; Kobayakawa and Okuyama, 1994)のみが知られている。なお、Watanabe et al. (1998)により、香川県大川町の讃岐層群(中期中新世)より、最古のナマズ科化石とされるものが報告されている。この化石はナマズ属または*Pterocryptis*属に同定される可能性が指摘されているが、保存状態に限界があり、属・種の決定は困難なようである。ここでは、記載した標本の骨形態を部位ごとに、これまでに知られている現生種と比較して同定を試みる。比較は、以下に記す文献、ならびに現生マナマズとビワコオオナマズの骨格標本、そしてマナマズのCTスキャン画像に基づいて行った。

Kobayakawa (1989)は、ナマズ属とされていた19種の外部形態と、一部の種に関しては頭部骨格の詳細について比較検討し、内17種を有効名とした。さらに、その中の12種を“*glanis group*”8種と“*cochinchinensis group*”4種の2グループに区分した。その後、*S. microdorsalis*を除く“*cochinchinensis group*”とされた種と、Kobayakawa (1989)により2グループに区分されなかった5種の内の2種は*Pterocryptis*属に移され(Bornbusch, 1991)、Ferraris (2007)では、新たに*S. duanensis*(胡・藍・張, 2004)を加えてナマズ属は13種とされた。さらに、Britz and Win (2010)によって*S. burmanensis*が*Pterocryptis*属から移され、それ以降に新種記載された5種(Nguyễn et al., 2015; Hibino and Tabata, 2018; Li et al., 2019)が加わり、ナマズ属は以下の19種とされている:*Silurus aristotelis*, *S. asotus*, *S. biwaensis*, *S. burmanensis*, *S. caobangensis*, *S. dakrongensis*, *S. duanensis*, *S. glanis*, *S. grahami*, *S. langsonensis*, *S. lanzhouensis*, *S. lithophilus*, *S. longibarbatus*, *S. mento*, *S. meridionalis*, *S. microdorsalis*, *S. soldatovi*, *S. tomodai*, *S. triostegus*。これらの中で、Kobayakawa (1989)が“*cochinchinensis group*”に含めた*S. microdorsalis*は、他の研究者により*Pterocryptis*属でなく*Silurus*属とされている。Kobayakawa (1989)が示し

た頭骨の図 (Fig. 26) によれば, その中篩骨は他のナマズ属と異なり, 中篩骨の側突起基部での幅が非常に狭い *Pterocryptis* 属とよく似た形態を持つことは明らかであるが, ここでは *Silurus* 属に含めて議論する. なお以下の議論で取り上げた各部分の形質については付表1にまとめて示した.

### 1. 上顎と下顎の長さ

上顎と左下顎が, ほぼ生息時の位置関係を保った状態で保存されている9300-1では, 下顎骨の前端が前上顎骨の前端より15 mm前に位置しており, 下顎が上顎より著しく突出していたことが明らかである. また1401-1でも同様の形態が推定された. これらと類似した特徴を持つ現生のナマズ属は, ビワコオオナマズと *S. meridionalis*, そして *S. soldatovi* の3種で, 下顎が上顎より著しく長いとされており (Kobayakawa, 1989), 上記2標本と区別できない. 一方, *S. duanensis* の下顎は上顎より長い (胡・藍・張, 2004) とされているが, 原著の図1 (p. 587) を見る限りでは, その差はわずかであり, さらに, 口を閉じると背側面観で下顎の歯が見えないとも記載されている (胡・藍・張, 2004). また *S. microdorsalis* では, 下顎がわずかに長い (Kobayakawa, 1989) とされており, これら2種の形態は明らかに2標本とは異なる. なお, 他の種ではいずれも下顎は上顎より長いとされているが, 2標本との厳密な比較は困難であろう.

### 2. 背側面観での中篩骨前縁と中篩骨側突起

1612-38以外の3標本では, 背側面観で, 中篩骨前縁は緩やかに浅く凹み, 凹みの両端はやや角張った変曲点を伴って, 前外側に凸湾する中篩骨側突起前縁に続く. この特徴は, 現生ビワコオオナマズのそれと一致する. 一方, マナマズ, イワトコナマズでは中篩骨前縁の正中部はより深く湾入し, 側突起前縁との変曲点はより明瞭である (図3). タニガワナマズの中篩骨前縁の凹みは, イワトコナマズより狭く深いとされており (Hibino and Tabata, 2018), これも3標本と異なることは明白である.

Kobayakawa (1989) によれば, 背側面観での *S. mento*, *S. meridionalis* そして *S. soldatovi* の中篩骨正中部前縁は, 強く凹湾する. また *S. meridionalis* の中篩骨側突起は, 左右にも前後にも極めて幅広で, 逆に *S. lanzhouensis* の側突起は細く短い. そして, *S. microdorsalis* の中篩骨の側突起基部は極めて幅狭く, 側突起は細長いとされている. *S. glanis* と *S. triostegus* の中篩骨については, Kobayakawa (1989) では詳しい形態について触れられていないが, Ünlü et al. (2012) の Figs. 2, 3によれば, 前者の中篩骨正中部前縁の凹みは浅く幅が狭く, また後者では幅広く深い. つまりこれら7種の中篩骨の形態は, 9300-1, 1404-1そして QV-1393 と異なる. 一方, Kobayakawa (1989) は *S. aristotelis* と *S. grahami* の中篩骨正中部は緩やかに凹むとしているので, 上記3標本とは区別は困難である.

### 3. 矢状稜 (図5)

1612-38と OMNH-1393 の矢状稜は高くその上部は側方へ広がって左右の上側縁を形成し, 稜の前頭断面は前半部では  $\pi$  字形で, 後半部では Y 字形になる. 上側縁は前半では鋭く, 後半ではやや鈍い. 背側面観で, 幅 (左右の上側縁間の幅) は前から後へわずかに狭くなり, 神経頭蓋の後端付近で, やや広くなり, その後では急激に狭くなる. また側面観では, 1612-38 の矢状稜上縁はほぼ平坦で, 神経頭蓋後端付近の幅広くなる位置でやや高くなる. OMNH-1393 のそれは, 全体としてはわずかに上方に凸に曲がるが, 最後部では1612-38と同様にやや高くなる. 1612-38と OMNH-1393 では個体の大きさに大きな差があるにもかかわらず, 上記のように矢状稜の形態はほぼ一致しており, さらにこれらの形態はビワコオオナマズのそれに一致する. 1404-1 の矢状稜後半部は破損しているが, 前半部の形態は同様の特徴を備えている.

一方, マナマズの矢状稜は上部で側方へ広がらず, 全長を通じて上方ないしわずかに上側方へ高まる2本の低い稜として前後に伸びる. 2本の稜の間隔は前から後へ漸減するため, 背側面観では, 稜全体として非常に細長い V 字形を描く. また側面観では, 矢状稜の上縁は上方に緩く膨らみ後端部で高くならない. これらの形態は, 大きさの異なる比較標本4点 (内3点のアルコール液浸標本はCT画像による観察) で共通している. イワトコナマズの矢状稜については, Kobayakawa (1992) はマナマズのそれよりさらに発達が悪いと述べている. また Kobayakawa (1992) の Fig. 2 (p. 27) によれば, 矢状稜の幅はマナマズのそれと同様に後方へ漸減する.

Kobayakawa (1989) によって, 矢状稜がよく発達すると指摘されている外国産ナマズ属は, *S. soldatovi* のみである. しかし, その形態の詳細については触れられていないため, 記載した化石との比較はできない. *S. aristotelis* と *S. lanzhouensis* の矢状稜は, 上後頭骨でのみ見られるとされている. また *S. mento* では前頭骨の後



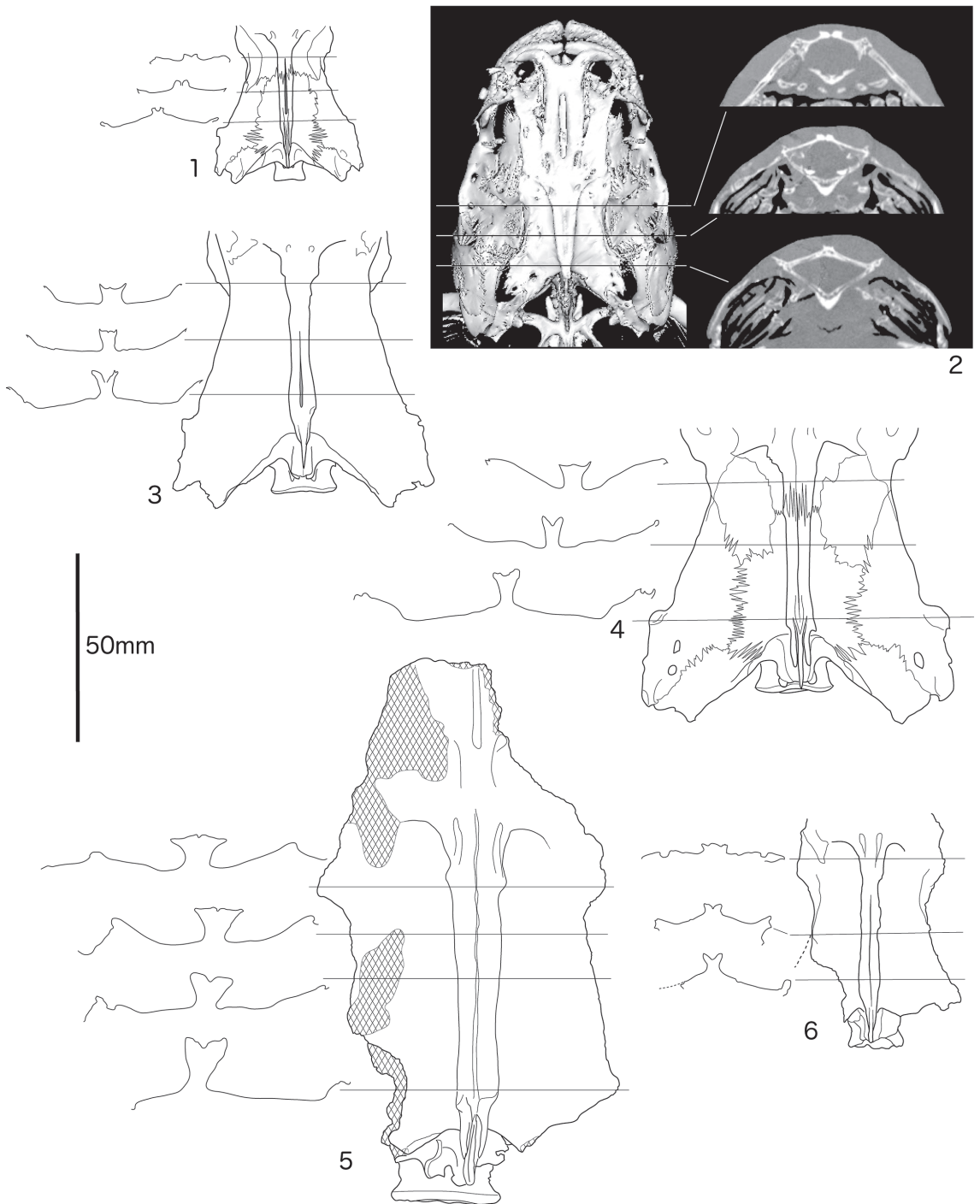


図5. ピワコオオナマズとマナマズの矢状稜の背側面観と前頭断面の比較。

1: *S. asotus* (現生: OUS-AT1104), 2: *S. asotus* (現生: OMNH-P 2143: CT像), 3: *S. biwaensis* (現生: OMNH-P 48776), 4: *S. biwaensis* (現生: OMNH-P 48777), 5: *S. biwaensis* (化石: 1612-38), 6: *S. biwaensis* (化石: OMNH-QV 1393)。

Fig. 5. Comparison between the dorsal view and the frontal sections of the sagittal crests of *Silurus biwaensis* and those of *S. asotus*.

1: *S. asotus* (extant: OUS-AT1104), 2: *S. asotus* (extant: OMNH-P 2143: CT image), 3: *S. biwaensis* (extant: OMNH-P 48776), 4: *S. biwaensis* (extant: OMNH-P 48777), 5: *S. biwaensis* (fossil: 1612-38), 6: *S. biwaensis* (fossil: OMNH-QV 1393)。

端から始まり、幅広いが突出しないとされている。*S. meridionalis*の矢状稜は、ビワコオオナマズに似て途中で幅広になるが、幅広になる位置は上後頭骨の前端に近く、1612-38やOMNH-QV-1393のような上後頭骨の後端に近い位置ではない。*S. grahami*については本文での記述はないが、掲載された図 (p. 165: Fig. 19) によれば、その矢状稜の幅は前から後へ漸減し、上後頭骨の後端近くで再度広がっており、上記2標本の形態と類似している。ただし、矢状稜の始まりが前頭骨の後端近くである点は、前頭骨後端から1/3付近から始まる2標本と異なる。Kobayakawa (1989) に触れられていない *S. glanis* と *S. triostegus* の矢状稜は、Ünlü et al. (2012) の図 (p. 122: Fig. 3) によれば、共に前から後ろへ向かってその幅が漸減する。*S. microdorsalis* の矢状稜は極めて発達が悪く、上後頭骨の後部のみに限られるとされている。つまり、詳細が不明な *S. soldatovi* 以外の外国産8種の矢状稜は、上記2標本のそれとは異なる形態をもつ。

#### 4. 神経頭蓋後半部における背側筋付着部の凹みとそれを作る後頭部の稜

9300-1を除く3標本では、翼耳骨外縁は上外方に高く反り返り、高く発達した矢状稜との間にはよく凹む。この特徴はビワコオオナマズに見られるものと共通で、深い凹みは背側筋の付着部を形成しており、マナマズやイワトコナマズではそれほど著しく凹まない (Kobayakawa, 1992)。

外国産の種では、*S. grahami* と *S. lanzhouensis* の上後頭骨と上耳骨の後端が高くなって凹みを形成し、*S. microdorsalis* では神経頭蓋上面は完全に平らである (Kobayakawa, 1989)。このことから、いずれも3標本やビワコオオナマズと異なることが明らかである。しかし他の外国産の種の詳細な形態は不明である。

#### 5. 神経頭蓋後半部における各骨の隣接関係 (図2)

背側面で、ビワコオオナマズの神経頭蓋では蝶耳骨と上後頭骨が縫合で接しているが、マナマズとイワトコナマズでは接しておらず、その間に後方へ長く伸びた前頭骨が挟まり、それが翼耳骨に接している。逆にビワコオオナマズでは、蝶耳骨が後内側へ伸びて上後頭骨と接し、前頭骨は翼耳骨に接しない。Kobayakawa (1992) は、本文ではこの特徴について触れていないが、Fig. 1-Fig. 3 (p. 26, 27) では、その差が明らかである。4標本の内、9300-1と1404-1では、ビワコオオナマズ同様に蝶耳骨と上後頭骨が直接接するのが確認されるが (Plate 1, 2)、1612-38とOMNH-QV 1393では縫合線を確認することができていない。

タニガワナマズと外国産の種については、この形質に触れた例は見られないが、Kobayakawa (1989) と Ünlü et al., (2012) が示した図によれば、*S. aristotelis* と *S. grahami* では、ビワコオオナマズと同様に、背側面観で蝶耳骨と上後頭骨が接しており、*S. glanis*, *S. mento*, *S. meridionalis*, *S. microdorsalis*, *S. triostegus* では接しないことが読み取れる。

#### 6. 鋤骨歯帯

4標本の中で、鋤骨歯帯の形態が完全に明らかなのはOMNH-QV 1393のみで、左右ひと続きであるが後縁は正中部で深く切れ込んでいる。9300-1と1404-1では、共に正中部が他の骨に隠れていて観察できない。しかし、観察可能な範囲では、OMNH-QV 1393と似た形態を持つか、正中部でわずかに分離していると推定される。

Kobayakawa (1989) は、マナマズの鋤骨歯帯の形態には、①緩やかに曲がり連続的、②連続的で後縁に前向きに鋭いノッチが有る、③ごくわずかに分離している、の3タイプがあり、タイプ①が圧倒的に多いと述べており、イワトコナマズでは上記のタイプ③で、ビワコオオナマズはタイプ②であるとしている。また、タニガワナマズの鋤骨歯帯は分離タイプであるが、上記のタイプ②も少数見られるとされている (Hibino and Tabata, 2018)。筆者の観察した現生オオナマズ3個体は、OMNH-P 48778と48779が、Kobayakawa (1989) のタイプ②であるが、それらのくびれの程度には差がある。そしてOMNH-P 48777は、正中部でわずかに分離しており、ビワコオオナマズでもタイプ③が見られること示している。つまり日本産の現生個体においては、鋤骨歯帯が緩やかに曲がり連続的であればマナマズと言えるが、一連であるが正中部にくびれがある、または二分するという形態の場合には、種の識別はできないことになり、ここで記載した化石についても同様である。外国産の種では、*S. langsonensis*, *S. longibaratus*, *S. meridionalis* の3種の鋤骨歯帯は連続的である (Kobayakawa, 1989; Nguyễn et al., 2015; Li et al., 2019)。そのため、3点の化石はこれらの種に同定できないことは明らかである。一方、*S. aristotelis*, *S. grahami*, *S. mento* そして *S. microdorsalis* の鋤骨歯帯は、二分してその間隔が広く (Kobayakawa, 1989)、*S. duanensis* のそれについては原記載では二分するとしか触れられていないが、添付された図2 (p. 587) では左右の歯帯の間隔が広いことが確認されるので、3点の化石はこれら5種にも同定できない。

い。 *S. granis*, *S. langsonensis*, *S. soldatovi*, *S. triostegus* の4種では、鋤骨歯帯は連続的だが、後縁に角張ったまたは鋭いノッチがある、あるいはごく狭い隙間でを挟んで二分しているとされているので (Kobayakawa, 1989), 3点の化石ならびにピワコオオナマズと区別できない。そして、*S. burmanensis* と *S. dakrongensis* については、2分するとは記載されていないため (Britz and Win, 2010; Nguyễn et al., 2015), 3点の化石とは比較検討できない。

## 7. 舌顎骨突起

Kobayakawa (1992) は、ピワコオオナマズの舌顎骨突起は、マナマズやイワトコナマズのそれらより、良く発達すると述べている。9300-1では、この稜は顔面神経管の外端の前で鈍角三角形となって前上方に突出しているが、1404-1では、稜は発達するものの三角形に突出することではなく、2標本で明らかに発達程度に差が見られた。一方、筆者が観察したピワコオオナマズとマナマズの現生標本では、このような三角形の突出は見られず、両種間での明瞭な差は見いだせなかった。つまり舌顎骨突起の発達程度には種内での変異が大きく、この部分のみでの種の同定は困難であると考ええる。

## 8. 方形骨突起

Kobayakawa (1992) は、ピワコオオナマズでは方形骨突起も舌顎骨突起と同様に、マナマズやイワトコナマズのそれらより、良く発達すると述べている。筆者の観察では、マナマズの方形骨突起は先端が鈍角の三角形であるのに対し、現生ピワコオオナマズのそれでは直角ないし鋭角の三角形であり、違いが見られた。記載した4標本の内この部分が保存されているのは9300-1のみで、直角に尖る鋭い突起を形成しており、ピワコオオナマズのそれに近いと言える。しかし外国産ナマズ属に関しては、Kobayakawa (1989) が、*S. glanis* では方形骨の突起は見られず、*S. meridionalis* では三角形の突起が発達すると述べているのみで、十分な比較はできなかった。

## 9. 胸鰭棘

ピワコオオナマズでは、胸鰭棘の前縁には顆粒が配列しており、一方、日本産の他の3種では、胸鰭棘の前縁には鋸歯が発達して (Kobayakawa, 1989; Hibino and Tabata, 2018), これらの間には明瞭な違いが見られる。9300-1では左胸鰭棘が保存されており、その前縁には顆粒が一行に並んでいる。つまり同標本の胸鰭棘前縁の特徴は、ピワコオオナマズのそれに一致する。一方、9300-1の左胸鰭棘の後縁は先端部の約2/5が観察され、そこに鋭い鋸歯が認められる。ピワコオオナマズの胸鰭棘の後縁の形態について、Kobayakawa (1989) は触れていないが、Tomoda (1961) は、雄では強い鋸歯が、雌では弱い鋸歯が発達し、この形態はマナマズのそれと同じであると述べているので、胸鰭棘後縁の形態はこれら2種の間では、識別性質にならない。なお、筆者が観察した OMNH-P 48777 と OMNH-P 48778 の胸鰭棘後縁では、棘の中ほどから先端部で鋸歯が発達しており、観察できる範囲では9300-1の胸鰭棘の後縁の形態もこれらに一致する。

外国産の現生種と比較すると、*S. duanensis* (胡・藍・張, 2004) はピワコオオナマズと同様に、前縁に顆粒が発達し後縁には鋸歯のある胸鰭棘を持つ。また、Kobayakawa (1989) によれば、*S. grahami*, *S. lanzhouensis*, *S. mento* そして *S. meridionalis* の4種は、ピワコオオナマズと同様に前縁に顆粒の発達した胸鰭棘を持つ。しかし、*S. lanzhouensis*, *S. mento* そして *S. meridionalis* の3種の胸鰭棘の後縁の形態については、詳細が不明なため9300-1との比較はできない。そして、*S. grahami* の雄の胸鰭棘の後縁では弱い鋸歯が見られ、雌のそれは完全に平滑である (Kobayakawa, 1989) とされているので、9300-1の胸鰭棘が *S. grahami* のそれと同じ形態を持つかどうかの判断はできない。

これらに対し、*S. aristotelis* の胸鰭棘前縁では鋸歯が発達し、*S. microdorsalis* では前縁に弱い鋸歯が発達する。*S. soldatovi* ではわずかに顆粒が見られ、*S. glanis* と *S. triostegus* では滑らかであるとされ (Kobayakawa, 1989), 9300-1とは異なる。また、ベトナムから3種を新種として報告した Nguyễn et al. (2015) は、*S. langsonensis* では鋸歯が発達する、*S. caobangnensis* では基部の前縁に弱い鋸歯が見られる、*S. dakrongensis* では平滑であると述べており、これら3種でもやはり9300-1の胸鰭棘とは異なる。さらに、2019年に新種記載された *S. longibaratus* の胸鰭棘前縁も平滑であるとされている (Li et al., 2019)。よって9300-1は、上にあげた *S. aristotelis* 以下の9種とは区別されるであろう。なお、*S. burmanensis* の胸鰭棘については、後背縁に鋸歯が発達するとのみ記載されており (Britz and Win, 2010) 前縁の状態が不明のため、9300-1とは比較できない。

## 10. 鰓条骨数

1404-1では、左右ともに14本の鰓条骨が数えられた。現生種の中では、*S. aristotelis*が13、*S. microdorsalis*が12–13、*S. burmanensis*が13で、1404-1はこれらの種とは区別される。ビワコオオナマズの鰓条骨は14-16本とされており、*S. asotus*, *S. glanis*, *S. grahami*, *S. lanzhouensis*, *S. lithophilus*, *S. mento*, *S. meridionalis*, *S. soldatovi*, *S. triostegus*でも14本は変異の範囲内にあるので、これら10種と1404-1とは識別できない。その他の6種では、原記載で触れられていないので、1404-1とは比較できない。

以上に述べたように、本稿で報告した4点の化石の形態は、これまでに知られている現生ナマズ属の種と比較すると、ビワコオオナマズに一致し、他の種とは、異なる点が見られることから、ビワコオオナマズに同定するのが妥当である。

## 考察と結論

### 1. ビワコオオナマズが遺存種であること

現在、ビワコオオナマズは琵琶湖とそこから流出する淀川水系にのみ生息している（前畑・長田，1994；など）。しかしその化石記録は、伊賀市大山田の服部川河床に露出する、古琵琶湖層群上野層の約360万年前とされる地層から発見された、断片的なもののみであった（Kobayakawa and Okuyama, 1994）。淡路島沖の大阪湾海底のごく狭い海域で、鮮新世後期～更新世前期のものと推定される4個体分のよく保存された頭骨化石が発見されたことは、当時この地域にも、ビワコオオナマズが普遍的に分布していたことを示しているだろう。一方で、現在日本に生息するマナマズなどビワコオオナマズ以外のナマズ属の化石は、完新世の考古遺跡からのものを除くと未報告である。今回の発見は、Kobayakawa and Okuyama (1994) による、ビワコオオナマズはマナマズから派生したものではないという結論を支持するものであろう。なお、Hibino and Tabata (2018) および Kishimoto et al. (2021) によって示されたナマズ属の分子系統でも、マナマズとイワトコナマズそしてタニガワナマズは互いに近縁であり、ビワコオオナマズは、これらから派生したものではないと結論されている。また、Tabata et al. (2016) は、マナマズとイワトコナマズが、ビワコオオナマズと分岐した年代は1300万年前と推定している。Kobayakawa and Okuyama (1994) が報告した化石の年代から、ビワコオオナマズは、鮮新世またはそれ以前に形態的に分化した種のレリックと考えられる。今後より広い地域と古い年代の、ビワコオオナマズをはじめとするナマズ属の化石記録が期待される。また、マナマズがいつ日本列島に生息域を広げたのかについても、日本列島とユーラシア大陸との陸地接続の時期を解明する手がかりのひとつとして、議論する必要がある。

### 2. 矢状稜の形態と神経頭蓋後半部での各骨の隣接関係の分類学的、系統学的意義

矢状稜の形態について、Kobayakawa (1992) はビワコオオナマズが他の2種に比べて良く発達しているとのみ述べているが、その形態の詳細については触れていない。本稿ではその背側面観と前頭断面の形態について詳しく記載すると共に、同定の項で、発達程度の違いに留まらない形態的な差が現生ビワコオオナマズとマナマズの矢状稜に見られることを指摘した。そして文献に基づき、外国産の種にも、少なくとも背側面観では両種それぞれに似た矢状稜を持つものが見られることを示した。

また、これまで議論されていなかった、神経頭蓋後半部背側面を構成する前頭骨、上後頭骨、蝶耳骨そして翼耳骨の隣接関係についても、現生ビワコオオナマズとマナマズに違いが見られ、やはり外国産のナマズ属でも両種とそれぞれ同じタイプのものが見られることを示した。

このような形質を加味すれば、Kobayakawa (1989) の系統図 (p. 181: Fig. 39) は、修正される可能性があるだろう。例えば、*S. grahami*の矢状稜の背側面観は、その始まりの位置がやや異なるものの、ビワコオオナマズのものとよく似ている。また、前頭骨、上後頭骨、蝶耳骨そして翼耳骨の隣接関係についても、*S. grahami*のそれは、現生ビワコオオナマズと共通している。Kobayakawa (1989) の系統図では、ビワコオオナマズは*S. grahami*より*S. meridionalis*に近縁であるとされているが、上記の2形質では*S. meridionalis*はビワコオオナマズと異なっている。なお、ビワコオオナマズと同じ上記4骨の隣接関係を持つ、*S. aristotelis*と*S. grahami*は、Kishimoto et al. (2021) による分子系統樹には含まれていない。



化石を含むナマズ属の系統を明らかにするには、化石資料の収集に努めると共に、現生種の頭骨を中心とする骨格の詳細な形態の記載と比較・検討が必要であろう。また、より多くの現生種を対象とした分子系統学的研究も欠かせないであろう。

### 3. 本海域で産出する化石群の意義と今後の課題

ビワコオオナマズなどの脊椎動物化石と共に淡路島沖の海底から得られた貝化石の年代は、現生種を含まないことと、その母岩から得られた花粉化石の種類、そして近接する陸地の地質に基づき、前期更新世から後期鮮新世と推定された。脊椎動物化石の年代も、同様である可能性が高いであろう。長鼻類化石の変遷からは、後期鮮新世から前期更新世は、日本列島が大陸から孤立し、現在見られるような、固有度の高い哺乳動物相が形成される始まりとなった時代と考えられる（樽野, 2010）。しかし、これまでに知られているこの時代の脊椎動物化石は、種類数・量ともに、大阪層群だけでなく日本列島全体を見ても多くはない。後期鮮新世から前期更新世の脊椎動物相に関する知見をふやし、動物相固有化の過程をあきらかにする上で、今回のような海域での発見も重要なものと位置づけられるだろう。そのため、ビワコオオナマズ以外の脊椎動物化石についても記載分類を進めると共に、それらの年代をより詳細に決定することが今後の課題である。

### 謝辞

貴重な化石を公的機関へ寄託あるいは寄贈された相田篤人氏と烏野満氏、ならびに本稿執筆のきっかけを作っていただいた、淡路地方史研究会会長海部伸雄氏に厚くお礼申し上げる。また寄託標本を管理されている、淡路市教育委員会の伊藤宏幸氏（前文化財活用等担当部長）をはじめとする職員の方々には、研究について多くの便宜を図っていただいた。豊橋市自然史博物館の松岡敬二前館長には、貝化石を同定して頂き、化石の年代について貴重なご意見を頂いた。本郷美佐緒氏には、検出された花粉化石から推定される年代に付いて、貴重なご意見を頂いた。以上の方々にも感謝申し上げます。

比較標本については以下の方々のお世話になった。琵琶湖博物館の金尾滋史主任学芸員には骨格標本作製のためにビワコオオナマズを寄贈頂いた。岡山理科大学生物地球学部の高橋亮雄教授にはマナマズの骨格標本を貸与していただいた。同大学の林昭次講師と平松太一氏、野田昌裕氏にはマナマズのCT撮影をして頂いた。大阪市立自然史博物館動物研究室の松井彰子学芸員にはマナマズ標本の観察を許可いただいた。また同博物館の波戸岡清峰元学芸員には用語に関してご教示いただいた。田中嘉寛学芸員には、ビワコオオナマズ化石の研究の許可を頂くと共に、原稿について助言頂き、abstractを校閲していただいた。

2名の査読者には、丁寧な査読とそれを踏まえた修正案を提案して頂き、本稿は大きく改善された。記してお礼申し上げます。

### 引用文献

- Bornbusch, A. H. 1991. Redescription and reclassification of the Silurid catfish *Apodoglanis furnessi* Fowler (Siluriformes: Siluridae), with diagnoses of three intrafamilial silurid subgroups. *Copeia* 1991 (4): 1070-1084.
- Britz, R. and Win, T. 2010. Redescription of *Silurus burmanensis* Thant 1967: a *Silurus* not a *Pterocryptis* (Teleostei: Siluriformes: Siluridae). *Zootaxa* 2647: 61-68.
- 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所《中国脊椎动物化石手册》编写组編 1979. 中国脊椎动物化石手册（增订订版）。科学出版社，北京，665pp.
- Cuvier, G. 1816. Le Règne Animal Distribué d'après son Organisation pour Servir de Base à l'Histoire Naturelle des Animaux et d'Introduction à l'Anatomie Comparée. Tome 2. Les Reptiles, les Poissons, les Mollusques et les Annélides, Deterville, Paris, xviii + 532 p. [pls. 9-10, in vol. 4]
- Ferraris, Jr. C. J. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa* 1418: 1-628.
- Hibino, Y. and Tabata, R. 2018. Description of a new catfish, *Silurus tomodai* (Siluriformes: Siluridae) from central Japan. *Zootaxa* 4459 (3) : 507-524.

- 本郷美佐緒 2009. 大阪堆積盆地における中部更新統の花粉生層序と古環境変遷. 地質学雑誌 115 (2) : 64-79.
- 胡 岳友・蓝 家湖・张 春光 (Hu W. Y., Lan J. H. and Zhang C. G.) 2004. 广西鲇属一新种及其性状讨论 (鲇形目, 鲇科). 动物分类学报 29 (3) : 586-590.
- 藤田和夫・笠間太郎 1982. 大阪西北部地域の地質. 地域地質研究報告 (5万分の1地質図幅), 地質調査所, 112pp.
- 岩淵 洋・西川 公・野田直樹・雪松隆夫・田賀 傑・宮野正実・酒井建治・深沢 満 2000. 反射法音波探査に基づく大阪湾の基盤と活構造. 水路部研究報告 (36) : 1-23.
- Kawamura, Y., Matsushashi, Y., Nakagawa, R. and Taruno, H. 2009. Occurrence of a suid mandible from the Pliocene Ueno Formation, Mie Prefecture, central Japan. Bulletin of Osaka Museum of Natural History (63) : 15-23.
- Kishimoto, Y., Okuyama, H., and Takahashi, J. 2021. Complete mitochondrial DNA sequence of the Japanese endemic catfish *Silurus biwaensis* (Siluriformes: Siluridae) from Lake Biwa. Mitochondrial DNA Part B 6 (9) : 2482-2483.
- Kobayakawa, M. 1989. Systematic revision of the catfish genus *Silurus*, with description of a new species from Thailand and Burma. Japanese Journal of Ichthyology 36 (2) : 155-186.
- Kobayakawa, M. 1992. Comparative morphology and development of bony elements in the head region in three species of Japanese catfishes (*Silurus*: Siluridae; Siluriformes). Japanese Journal of Ichthyology 39 (1) : 25-36.
- 小早川みどり・奥山茂美 1984. 古琵琶湖層群伊賀油日累層産のナマズ属魚類の化石について. 瑞浪化石博物館研究報告 (11) : 107-110, pl. 30.
- Kobayakawa, M. and Okuyama, S. 1994. Fossils of *Silurus biwaensis* (Siluridae) from the Ueno Formation, ancient Lake Biwa, Japan. Japanese Journal of Ichthyology 40 (4) : 500-503.
- 刘 宪亭・苏 德造 (Liu H. T. and Su T. T.) 1962. 山西榆社盆地上新世魚類. 古脊椎动物与古人类 6 (1) : 1-24.
- Li, J., Li, X. H., Zhang, G., and He, Y. J. 2019. A diminutive new species of *Silurus* (Teleostei: Siluridae) from Guangxi, southern China. Ichthyological Exploration of Freshwaters IEF-1100: 1-8.
- Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae Sive Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tomus I. Editio decima, reformata, Holmiae, ii + 824 p.
- 前畑政善・長田智生 1994. 宇治川で採集されたピワコオオナマズ稚魚. 琵琶湖文化館研究紀要 (12) : 19-20.
- Matsuoka, K. 1987. Malacofaunal succession in Pliocene to Pleistocene non-marine sediments in the Omi and Ueno Basins, central Japan. Journal of Earth Science, Nagoya University 35 (1) : 23-115.
- 水野清秀・服部 仁・寒川 旭・高橋 浩 1990. 明石地域の地質. 地域地質研究報告 (5万分の1地質図幅), 地質調査所, 90pp.
- 水野清秀 2018. 鮮新-更新世堆積盆地の形成史研究とその中での広域テフラの役割. 第四紀研究 57 (3) : 85-95.
- 中世古幸次郎・竹村恵二・西脇二一・中川要之助・吉谷正和・山内守明 1984. 大阪湾泉州沖海底地盤の層序. 中世古幸次郎編, 関西空港地盤地質調査報告書, 災害科学研究所, pp. 279-282.
- Nguyễn V. H., Vũ T. H. N. and Nguyễn T. D. P. 2015. Mô tả ba loài cá mới thuộc giống *Silurus* Linnaeus, 1758, (Siluridae, Siluriformes) được phát hiện ở các tỉnh phía bắc Việt Nam. Journal of Science and Development 13 (1) : 65-74.
- 須田有輔 1991. 日本産マアジ *Trachurus japonicus* の骨格系. 北九州市立自然史博物館研究報告 (10) : 53-89.
- Tabata, R., Kakioka, R., Tominaga, K., Komiya, T. and Watanabe, K. 2016. Phylogeny and historical demography of endemic fishes in Lake Biwa: the ancient lake as a promoter of evolution and diversification of freshwater fishes in western Japan. Ecology and Evolution 6 (8) : 2601-2623.
- Tai, A. 1973. A study on the pollen stratigraphy of the Osaka Group, Pliocene-Pleistocene deposits in the Osaka Basin. Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of Geology and Mineralogy 39 (2) : 123-165.
- 高橋 浩・寒川 旭・水野清秀・服部 仁 1992. 洲本地域の地質. 地域地質研究報告 (5万分の1地質図幅), 地質調査所, 107pp.
- 樽野博幸 2010. 哺乳類化石の変遷から見た日本列島と大陸間の陸橋の形成時期. 第四紀研究 49 (5) : 309-314.

- Tomoda, Y. 1961. Two new catfishes of the genus *Parasilurus* found in Lake Biwa-ko. *Memoirs of the College of Science, University of Kyoto. Series B* 28 (3) : 347-354.
- Ünlü, E., Değer, D. and Çiçek, T. 2012. Comparison of morphological and anatomical characters in two catfish species, *Silurus triostegus* Heckel, 1843 and *Silurus glanis* L., 1758 (Siluridae, Siluriformes) . *North-Western Journal of Zoology* 8 (1) : 119-124.
- Watanabe, K., Ueno, T. and Mori, S. 1998. Fossil record of a silurid catfish from the Middle Miocene Sanuki Group of Ohkawa, Kagawa Prefecture, Japan. *Ichthyological Research* 45 (4) : 341-345.
- 矢部 衛・桑村哲生・都木靖彰編著 2017. 魚類学. 恒星社厚生閣, 東京, 388p.
- 山本裕雄・栗田裕司・松原尚志 2000. 兵庫県淡路島北部の第三系岩屋層から産出した始新世石灰質ナンノ・渦鞭毛藻化石とその意義. *地質学雑誌* 106 (5) : 379-382.
- 吉川周作・山崎博史 1998. 古琵琶湖の変遷と琵琶湖の形成. *アーバンクボタ* (37) : 2-11.

### 図版の説明

#### 図版1 (1A: 写真, 1B: 線画)

大阪湾の海底から得られたビワコオオナマズ *Silurus biwaensis* (Tomoda) の化石.

1-2 : 頭骨と肩帯および椎骨の一部 (9300-1).

1 : 背側面観, 2 : 腹側面観.

#### Plate 1 (1A: Photo, 1B: Line art)

Fossil *Silurus biwaensis* (Tomoda) from the sea bottom of Osaka bay.

1-2: Skull, shoulder girdle, and vertebrae (9300-1).

1: Dorsal view, 2: Ventral view.

#### 図版2 (2A: 写真, 2B: 線画)

大阪湾の海底から得られたビワコオオナマズ *Silurus biwaensis* (Tomoda) の化石.

1-4 : 頭骨と肩帯および椎骨の一部 (1401-1).

1 : 背側面観, 2 : 左側面観, 3 : 腹側面観, 4 : 右側面観.

#### Plate 2 (2A: Photo, 2B: Line art)

Fossil *Silurus biwaensis* (Tomoda) from the sea bottom of Osaka bay.

1-4: Skull, shoulder girdle, and vertebrae (1401-1).

1: Dorsal view, 2: Left lateral view, 3: Ventral view, 4: Right lateral view.

#### 図版3 (3A: 写真, 3B: 線画)

大阪湾の海底から得られたビワコオオナマズ *Silurus biwaensis* (Tomoda) の化石.

1-3 : 神経頭蓋 (1612-38).

1 : 腹側面観, 2 : 背側面観, 3 : 後面観.

4-5 : 神経頭蓋 (OMNH-QV 1393) .

4 : 背側面観, 5 : 腹側面観.

#### Plate 3 (3A: Photo, 3B: Line art)

Fossil *Silurus biwaensis* (Tomoda) from the sea bottom of Osaka bay.

1-3: Neurocranium (1612-38).

1: Ventral view, 2: Dorsal view, 3: Posterior view.

4-5: Neurocranium (OMNH-QV 1393).

4: Dorsal view, 5: Ventral view.

#### 【図版で用いた骨の名称などの和訳 (アルファベット順)】

abdominal vertebra : 腹椎, angular : 角骨, anterior fontanel : 前泉門, basioccipital : 基後頭骨, branchiostegal : 鰓条骨, ceratohyal : 角舌骨, cleithrum : 擬鎖骨, dentary : 齒骨, epihyal : 上舌骨, epiotic : 上耳骨, exoccipital : 外後頭骨, foramen magnum : 大後頭孔, frontal : 前頭骨, hyomandibular : 舌顎骨, hypohyal : 下舌骨, interopercle : 間鰓蓋骨, lateral ethmoid : 側篩骨, mandible sensory canal foramina (foramen) : 下顎管孔, maxilla : 上顎骨, mesethmoid : 中篩骨, metapterigoid : 後翼狀骨, opercle : 主鰓蓋骨, orbitosphenoid : 眼窩蝶形骨, palatine : 口蓋骨, parasphenoid : 副蝶形骨, pectoral spine : 胸鰭棘, premaxilla : 前上顎骨, preopercle : 前鰓蓋骨, prevomer : 前鋤骨, prootic : 前耳骨, posttemporal+supracleithrum : 癒合した後側頭骨と上擬鎖骨, pterotic : 翼耳骨, quadrate : 方形骨, sagittal crest : 矢状稜, sphenotic : 蝶耳骨, supraoccipital : 上後頭骨, tripodes : tripus (トリパス) の複数形, urohyal : 尾舌骨.

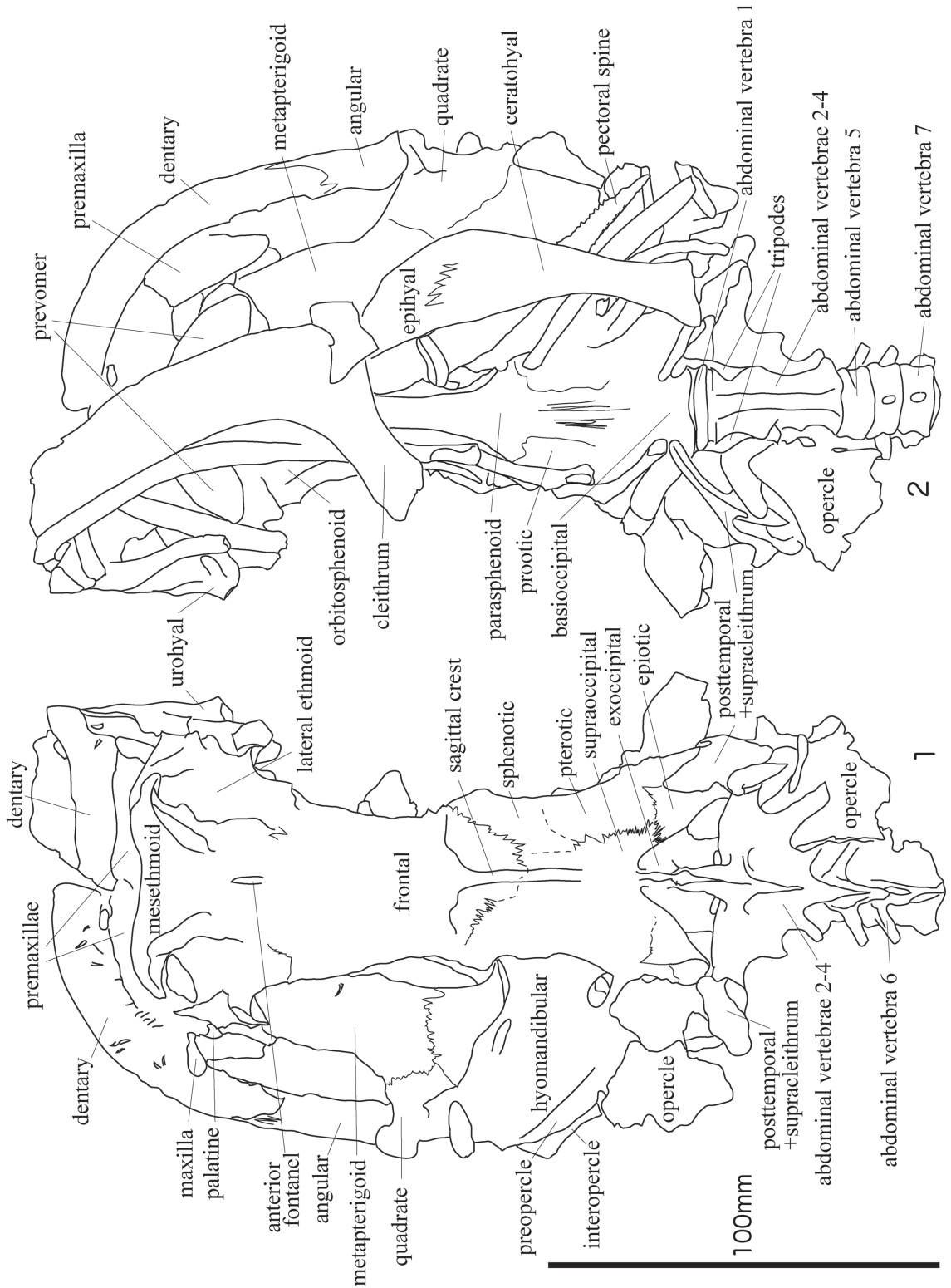


Plate 1A

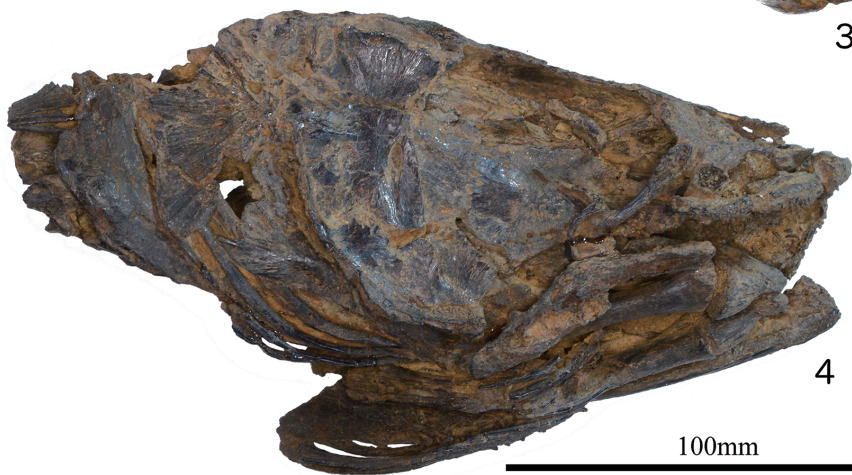




Plate 1B



## Plate 2A



100mm

Plate 2B

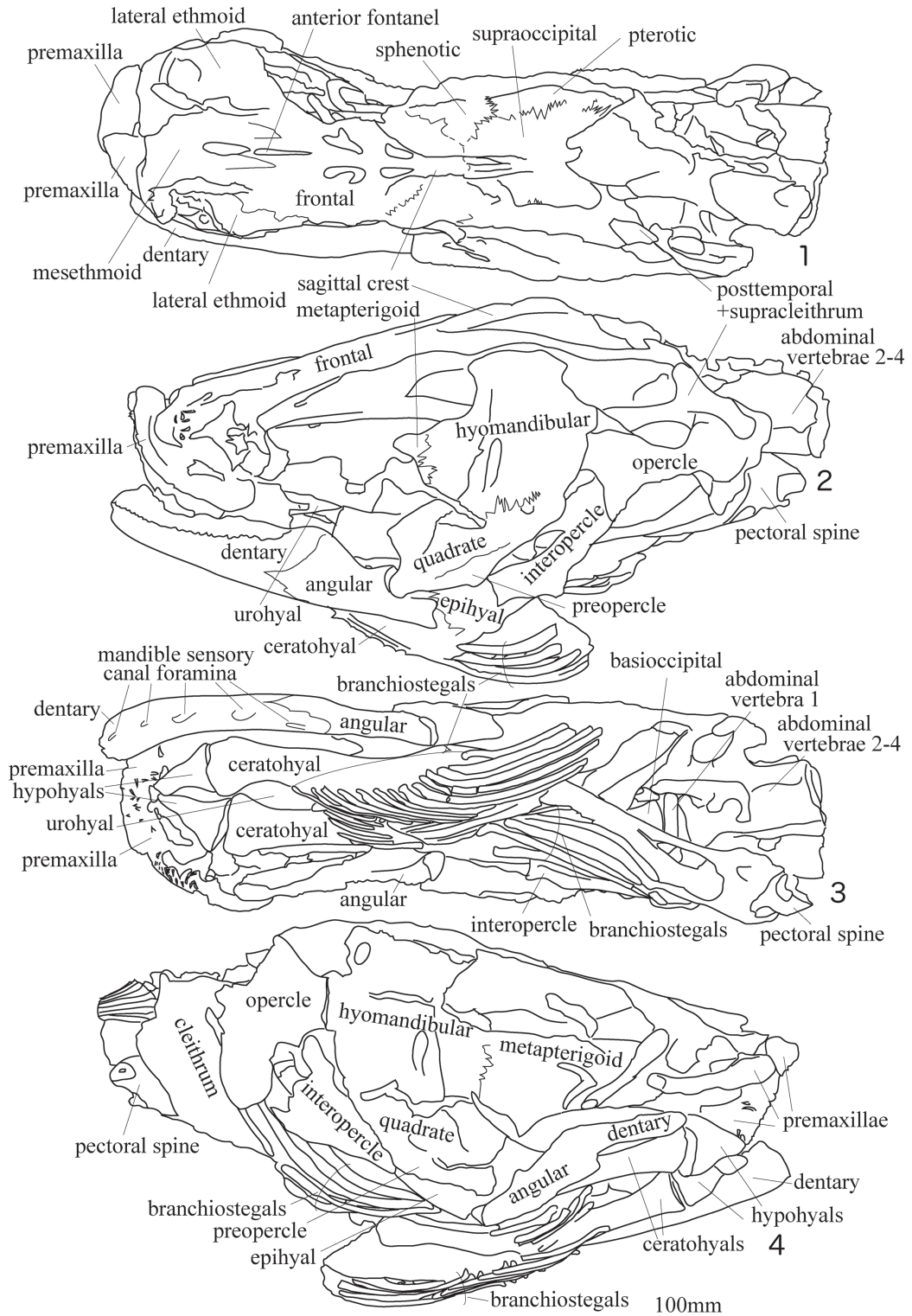


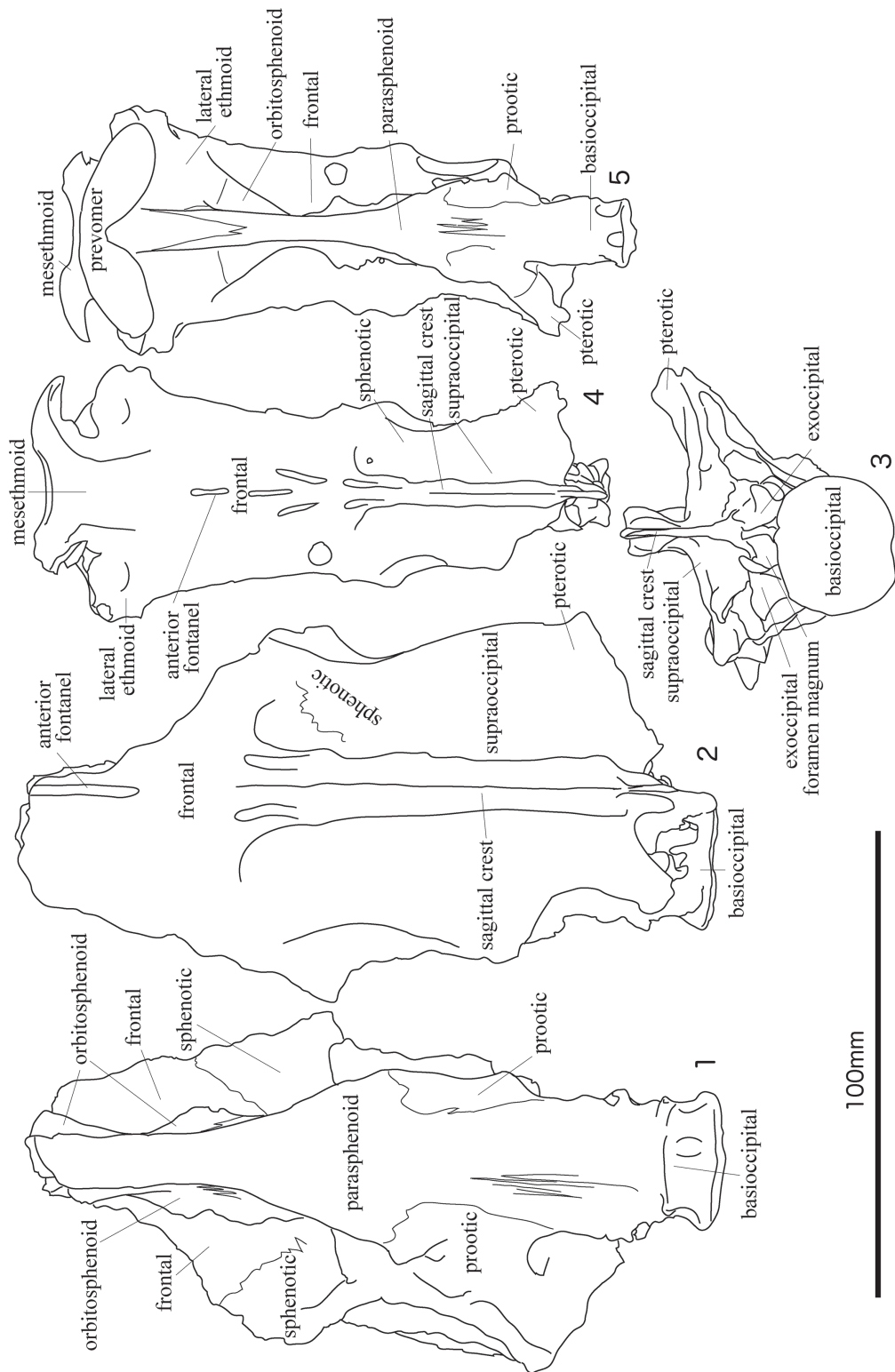


Plate 3A





Plate 3B



付表1. 記載した化石と現生のナマズ属各種における頭部の骨要素と胸鰭棘の形質の比較表。現生種欄の [ ] 内は、原著者（右端欄）の見解でなく、本稿著者の見解を示す。それぞれの種の形質の内、記載した化石と一致するものは薄緑色で、異なるものは黄色で示した。  
Appendix 1. Morphological differences in the some skeletal elements of the skull and the pectoral spine between the reported fossil specimens and the extant species of *Silurus*. The descriptions in [ ] are not by the original authors, but by the author of this article. Morphological characters identified with those of the described fossils are colored with light green. Different ones are colored with yellow.

	Comparison of length between the upper jaw and the lower jaw	Dorsal view of the mesethmoid	Sagittal crest	Rising part and depression on the posterior half of the neurocranium	Relationship between sphenotic and supraoccipital	Vomerine tooth band	Hyomandibular process	Quadrate process	Pectoral spine	Number of branchiostegals	Literature
Registration numbers of the reported fossil specimens	9300-1	Depression of the antero-median margin rather weak, forming gentle curve.	Superior part broken, basal part preserved and thick over the entire length.	Lateral ridge of periotics are prominent superolaterally.	Contact with each other.	At the median part, continuous with the deep notch on the posterior margin or discontinuous with narrow gap.	Forming a well developed ridge in front of the facial canal accompanied with oblique-angled protrusion.	Forming a well developed ridge accompanied with acute apex.	Anterior margin granulated. At least lateral two-fifths of posterior margin serrated.	Not preserved	
	1401-1	Probably, lower jaw is prominently longer.	Anterior part approximately same as 1612-38 and OMNH QV-1393, and posterior part broken.	Deep depression between the sagittal crest and the lateral ridge of periotics which are prominent superolaterally.	Contact with each other.	At the median part, continuous with the deep notch on the posterior margin or discontinuous with narrow gap.	Forming a well developed ridge in front of the facial canal. On the ridge no process.	Forming a well developed ridge accompanied with acute-angled protrusion.	Not preserved.	14	
	1612-38	Not preserved	Originating from posterior part of the frontal, becomes thicker near the posterior end of the supraoccipital, then thinner posteriorly. Vertically elevated on the posterior part of the neurocranium, and superior part prominent superolaterally.	Deep depression between the prominent sagittal crest and the lateral ridge of periotics which are prominent superolaterally.	Sutures inviable.	Not preserved.	Not preserved.	Not preserved.	Not preserved.	Not preserved	This paper.
	OMNH QV-1393	Depression of the antero-median margin rather weak, forming gentle curve.	Originating from posterior one-third of the frontal, becomes thicker near the posterior end of the supraoccipital, then thinner posteriorly. Vertically elevated on the posterior part of the neurocranium, and superior part prominent superolaterally.	Deep depression between the prominent sagittal crest and the lateral ridge of periotics which are prominent superolaterally.	Sutures inviable.	Continuous with deep notch on the posterior margin.	Not preserved.	Not preserved.	Not preserved.	Not preserved	
<i>S. aristoides</i>	Lower jaw is longer.	Anterior margin curved gently, antero-median indentation not remarkable	Confined to posterior part of supraoccipital, (becomes narrower posteriorly).		[Contact with each other.]	Widely separated into a pair of patches.	Well developed as a small pterygoid process.		Anterior margin strongly serrated.	13	Kobayakawa (1989)
<i>S. asotus</i>	Lower jaw is longer.	Anteromedian margin indented narrowly and deeply.	Broad but not prominent, rising from posterior part of frontal, becomes narrower posteriorly.	Shallow depression between the low sagittal crest and the lateral ridge of the periotics	[Not contact with each other.]	Type 1: gently curved continuous band. Type 2: continuous band with sharp angled notch on its posterior margin. Type 3: band of very narrowly separated patches. Most of specimen represent type 1.	Forming a ridge, but poorly developed [with variation].	[Forming a ridge with oblique-angled protrusion.]	Anterior margin strongly serrated. Posterior margin serrated weakly in female, strongly in male (by Tomoda, 1961).	13-16	Kobayakawa (1989) Kobayakawa (1992)
<i>S. biwaensis</i>	Lower jaw is prominently longer.	Depression of the antero-median margin rather weak, forming gentle curve.	Originating from posterior one-third of the frontal, becomes thicker near the posterior end of the supraoccipital, then thinner posteriorly. Vertically elevated on the posterior part of the neurocranium [, and superior part prominent superolaterally].	Deep depression between the prominent sagittal crest and the lateral ridge of periotics.	[Contact with each other.]	One continuous band with sharply indented posterior margin. [In some cases, very narrowly separated patches]	Forming a well developed ridge [with variation].	Well developed ridge. [Accompanied with acute-angled protrusion.]	Anterior margin granulated. Posterior margin serrated weakly in female, strongly in male (by Tomoda, 1961).	14-16	Kobayakawa (1989) Kobayakawa (1992)
<i>S. humanensis</i>	Lower jaw is longer.					Two separated patches.			Posterodorsal margin serrated.	13	Britz & W'n (2010)
<i>S. caubangensis</i>	Lower jaw is longer.								Medial part of the anterior margin weakly serrated, posterior margin slightly slippery.		Nguyen et al. (2015)
<i>S. dakrongensis</i>	Lower jaw is longer.					Teeth on the cane lead bone in two rows.			Small, stick-shaped, smooth fire and aft, without serrations.		Nguyen et al. (2015)
<i>S. daumensis</i>	Lower jaw is [slightly] longer.					Two separated patches [with rather wide gap].			Anterior margin coarse, and posterior margin clearly serrated.		Hu et al. (2004)

付表1. 続き,  
Appendix 1. Co

<i>S. glanis</i>	Lower jaw is longer.	Anteromedian margin indented posteriorly. [narrowly and shallowly]	Wide and low, elevated from the posterior half of the frontal, [and becomes narrower posteriorly.]	Posterior end of the supraoccipital and the epiotic elevated and forming depression.	[Not contact with each other.]	Broad and continuous, posterior margin of it angularly indented.	Small bump.	Not exist.	Anterior margin smooth, and posterior margin serrated.	Kobayakawa (1989) Uchii et al. (2012)
<i>S. grahami</i>	Lower jaw is longer.	Anteromedian margin indented very weakly, and forming a gentle curve posteriorly.]	[Originating from posterior end of the frontal, becomes thicker on the posterior part of the supraoccipital, then thinner posteriorly.]		[Contact with each other.]	Two widely separated patches.	Small process.		Anterior margin granulated in a single row; posterior margin weakly serrated in males but completely smooth in females.	Kobayakawa (1989)
<i>S. langsonensis</i>	Lower jaw is longer.					On the canine leaf bone there are small teeth, arranged in a row.			Anterior margin serrated.	Nguyen et al. (2015)
<i>S. lanchowensis</i>	Lower jaw is longer.	Lateral process short and weak.	Rising from supraoccipital and not well developed.	Posterior end of the supraoccipital and the epiotic elevated and forming depression.		Two closely separated patches.			Anterior margin granulated in a single row.	Kobayakawa (1989)
<i>S. lithophilus</i>	Lower jaw is longer.	Anteromedian margin indented deeply.	Broad but not prominent, rising from middle of frontal, [become narrower posteriorly.]	Sallow depression between the low, sigtinal crest and the lateral ridge of the pterotics.	[Not contact with each other.]	Two closely separated patches.	Forming a ridge, but poorly developed.	Poorly developed.	Anterior margin strongly serrated.	Kobayakawa (1989) Kobayakawa (1992)
<i>S. longibarbarus</i>	Lower jaw is longer.					One continuous band.			Anterior edge smooth and posterior margin with 3-5 serrations.	Li et al. (2019)
<i>S. memo</i>	Lower jaw is longer.	Anteromedian margin indented remarkably.	Broad but not prominent, beginning from the posterior end of the frontal. [Becomes thicker on the middle of the supraoccipital, then thinner posteriorly.]		[Not contact with each other.]	Two separated patches.	Not exist. A small edge of bump formed in front of facial canal.		Anterior margin granulated in a single row.	Kobayakawa (1989)
<i>S. meridionalis</i>	Lower jaw is remarkably longer.	Anteromedian margin remarkably broad, [and indented deeply]. Its lateral projections well developed.	Rising from the posterior half of the frontal. [Becomes thicker on the anterior part of the supraoccipital, then thinner posteriorly.]		[Not contact with each other.]	One broad continuous band of which posterior margin gently concaved	Forming a sharp edge.	A triangular process developed.	Anterior margin granulated.	Kobayakawa (1989)
<i>S. microdonalis</i>	Lower jaw is slightly longer.	Narrowed at the base of the lateral process, and lateral process remarkably long and slender.	Confined in the posterior part of the supraoccipital.	Skull roof completely flattened.	[Not contact with each other.]	Two widely separated patches.			Short. Anterior margin weakly serrated, and posterior margin completely smooth in female, serrated in male.	Kobayakawa (1989)
<i>S. soldadovi</i>	Lower jaw is prominently longer.	Remarkably broad, [lateral] process stout. [Anteromedian margin remarkably indented]	Prominent crest rising on the posterior part of the skull.			Broad non-separated patch with its posterior margin sharply notched.			Very weak. Anterior margin slightly granulated.	Kobayakawa (1989)
<i>S. tomadai</i>	Lower jaw is longer.	Anteromedian margin indented deeper and narrower than <i>S. lithophilus</i>				Typically as two lenticular patches that may touch medially or remain completely separate; otherwise, vomerine-tooth band continuous with large posterior notch medially.			Anterior and posterior margins distinctly serrated.	Hhino & Tabata (2018)
<i>S. tristegus</i>	Lower jaw is longer.	Wide with well developed lateral process. [Anteromedian margin indented widely and deeply.]	[Rising from middle of the frontal, and becomes thinner posteriorly.]		[Not contact with each other.]	Two separated patches with a small break or continuous with an acute posterior notch.			Anterior margin smooth and posterior margin serrated.	Uchii et al. (2012), Kobayakawa (1989)

