

博士学位論文

那珂湊層群および双葉層群の脊椎動物化石：
後期白亜紀の北西太平洋における高次捕食者の変遷

Vertebrate remains from the Nakaminato and Futaba Groups:
The faunal turnover of predators of Northwest Pacific Ocean
during Late Cretaceous

令和4年3月

茨城大学大学院理工学研究科
宇宙地球システム科学専攻

加藤 太一
Taichi Kato

要旨

本研究では、後期白亜紀の高次捕食者の変遷に関する理解を進めることを目的として、茨城県に分布する那珂湊層群（カンパニアン階～マーストリヒチアン階）および福島県に分布する双葉層群（コニアシアン階～サントニアン階）において新たな化石の発掘および既存標本の調査を実施し、それらの脊椎動物化石について記載を行った。その結果から、後期白亜紀の北西太平洋における高次捕食者（サメ類、首長竜類、モササウルス類、スッポン類）の多様性および共存関係、生息期間および分布などについて考察し、以下の新たな知見を得た。

< 1. サメ類について >

コニアシアン期の北西太平洋において、少なくとも 3 種の *Cretalamna* 属 (*C. aff. gertericorum* および *C. aff. deschutteri*, *C. aff. catoxodon*) が共存していた。また、サントニアン期の北西太平洋において、少なくとも 3 種の *Cretalamna* 属 (*C. cf. borealis* および *C. cf. hattini*, *C. cf. catoxodon*) が共存していた。同一の地層において 3 種類の *Cretalamna* 属が共産する事例は、足沢層および玉山層のほか、フランス北部の下部チューロニアン階からも報告されており、所属する species group がそれぞれ異なる 3 種であるという点で共通している。このことから、歯の形態の異なる複数種の *Cretalamna* 属が、異なる捕食対象や捕食様式をとることで食い分けを行っていた可能性が示唆される。

Carcharias cf. gracilis は北東大西洋において白亜紀末の大量絶滅を生き延びたサメ類だと考えられているが、これまでその産出地域はヨーロッパに限定されていた。本研究により、那珂湊層群礫合層に由来すると見られる転石から *Carcharias cf. gracilis* の産出が確認され、本種がマーストリヒチアン期の北西太平洋にも分布していたことが示された。

Squalicorax 属が、西南日本内帯の和泉層群と東北日本の那珂湊層群において共通するサメ類の要素であったことが示された。これまで那珂湊層群と和泉層群は構造的位相、堆積相、堆積サイクル、さらにアンモナイト類などの化石組成の類似が指摘されてきたが、これによってサメ類のような高次捕食者においても共通する要素があったことが判明した。

Johnlongia 属の生息レンジはこれまでアルビアン期からサントニアン階までであると考えられてきたが、*cf. Johnlongia sp.* の化石が那珂湊層群から産出したことで、本属の産出レンジが前期マーストリヒチアン期まで延長される可能性が示唆された。

このほか、那珂湊層群礫合層から断片的なサメ類歯化石（サメ区の一つ A～C）が産出した。そのため、今後も那珂湊層群の調査を継続することで、マーストリヒチアン期の北西太平洋のサメ類相についてさらに多くの情報が得られることが期待される。

< 2. 首長竜類について >

これまで、日本におけるポリコティルス科首長竜類の確かな化石記録は、上部セノマニアン階から上部チューロニアン階までであった。しかし、双葉層群足沢層からポリコティルス科首長竜類の烏口骨が産出したことで、コニアシアン期以降の北西太平洋にもポリコティルス科首長竜類が生息していたことが確認された。この化石は、日本産のポリコティルス科首長竜類としては、初めての烏口骨化石である。外縁部の後部には、側方へ大きく発達した亜三角形の突出部が備わっており、ポリコティルス科の中でも派生的なポリコティルス亜科の特徴を示す。したがって、コニアシアン期の北西太平洋に、派生的なポリコティルス類であるポリコティルス亜科が分布していたことが示唆される。

< 3. モササウルス類について >

Plotosaurus 属は、これまで北米西海岸の下部マーストリヒチアン階の上部～上部マーストリヒチアン階の下部からのみ知られていたが、那珂湊層群から本属に近似するモササウルス類の尾椎化石 2 点が産出した。これにより、後期白亜紀後期（カンパニアン期～）マーストリヒチアン期の北西太平洋にも、遊泳のために尾ヒレを高度に進化させた“*Plotosaurus* 型”モササウルス類が生息していたことが明らかになった。また、ほとんどモササウルス類は浅い外洋の海に生息していたと考えられているが、*Plotosaurus* 属は沿岸から離れた沖合環境を好んだのではないかと考えられている。したがって、モササウルス亜科のモササウルス類は、北西太平洋において大陸から離れたより深い海へ進出し、多様化したことを示している。

< 4. スッポン類について >

スッポン類は後期白亜紀においてアジアから北アメリカにかけて広く分布していたが、甲長が 50 cm を超えるような大型スッポン類の報告例は少なく、これまでにカザフスタンのサントニアン階～下部カンパニアン階、タジキスタンの下部サントニアン階、北アメリカのカンパニアン階～マーストリヒチアン階から知られているのみであった。本研究により、マーストリヒチアン前期の北西太平洋域に、最大甲長が約 60 cm に達したと推定される大型のスッポン類が生息していたことが明らかとなった。ただし、その生息環境については、河川～河口～沿岸海域のいずれであったか慎重に扱う必要がある。

Abstract

Vertebrate fossils very rarely occurred from the Nakaminato and Futaba groups are taxonomically and paleogeographically examined to advance the knowledge of the turnover of marine vertebrate predators in the Late Cretaceous. The Nakaminato Group is the Upper Cretaceous (Campanian–Maastrichtian) offshore-marine mudstone and sandstone turbidite exposed along the Pacific coast in Ibaraki Prefecture. The Futaba Group is the Upper Cretaceous (Coniacian–Santonian) fluvial to shallow-marine sandy deposits overlying the Lower Cretaceous granite and the Paleozoic deposits located about 100 km north of the Nakaminato Group in Fukushima Prefecture. The vertebrate paleobiodiversity and coexistence of marine predators (sharks, plesiosaurs, mosasaurs, and turtles) in the Northwest Pacific Ocean during the Late Cretaceous are discussed based on the analytical data of the examined specimens and the vertebrate fossil records from the other Japanese Cretaceous deposits.

1. Sharks

At least three species of *Cretalamna* (*C. aff. gertericorum*, *C. aff. deschutteri*, and *C. aff. catoxodon*), and another three species of *Cretalamna* (*C. cf. borealis*, *C. cf. hattini*, and *C. cf. catoxodon*) coexisted in the Northwest Pacific during the Coniacian and the Santonian, respectively. Their morphological difference of teeth could be evidence for multiple *Cretalamna* species to coexist by segregating their diet of preying.

Carcharias gracilis is supposed to be a shark species that survived the Cretaceous–Paleogene extinction event, but its occurrence has been limited to Europe. The present study confirms the occurrence of *Carcharias cf. gracilis* from beach gravel which appears to be derived from the Isoai Formation of the Nakaminato Group and indicates that this species was distributed in the Northwest Pacific Ocean during the Maastrichtian.

A tooth of *cf. Squalicorax sp.* occurred from the Nakaminato Group as well as the Izumi Group in southwestern Japan. The similarities between the Nakaminato and Izumi groups have been pointed out in views of their structural positions, sedimentary facies, depositional cycles, and molluscan fauna. But this study reveals that the genus *Squalicorax* was shared by the Nakaminato and Izumi groups as a large predatory shark.

The range of the genus *Johnlongia* has been considered from the Albian to the Santonian, but the occurrence of *cf. Johnlongia sp.* from the Nakaminato Group suggests that the range of this genus may extend to the early Maastrichtian.

In addition, fragmentary shark tooth fossils (Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. type A–C) occurred from the Isoai Formation of the Nakaminato Group. Therefore, it is expected that continued investigation of the Nakaminato Group will provide more information on the shark fauna in the Northwest Pacific Ocean during the Maastrichtian.

2. Plesiosaurs

The fossil records of Polycotyliidae in Japan are limited from the upper Cenomanian to the upper Turonian. However, the occurrence of a coracoid of polycotyliid from the Ashizawa Formation of the Futaba Group confirms that polycotyliid was distributed in the Northwest Pacific Ocean in the Coniacian. This specimen is the first described coracoid of a polycotyliid from Japan. Furthermore, the posterior part of the outer margin is equipped with a large, laterally developed sub-triangular projection, characteristic of the subfamily Polycotyliinae. Thus, it is suggested that a derivative polycotyliid member was distributed in the Northwest Pacific Ocean during the Coniacian.

3. Mosasaurs

The genus *Plotosaurus* has been known only from the upper lower Maastrichtian to the lower upper Maastrichtian on the west coast of North America. However, two caudal vertebrae referable to this genus occurred from the Nakaminato Group. These specimens indicate that "Plotosaurus-type" mosasaurs with highly evolved tail fins to swim more efficiently were distributed in the Northwest Pacific Ocean during the Late Cretaceous (Campanian to Maastrichtian). Most mosasaurs are thought to have inhabited shallow seas, but the genus *Plotosaurus* may have preferred an offshore environment far from the coast. Thus, it indicates that Mosasaurinae mosasaurs diversified and pioneered deeper water off the continental coast in the Northwestern Pacific Ocean, at least in early Maastrichtian.

4. Turtles

The Trionychidae was widely distributed from Asia to North America during the Late Cretaceous. But there are few reports of large trionychids with carapace lengths exceeding 50 cm, limited from the Santonian-Lower Campanian of Kazakhstan, the Lower Santonian of Tajikistan, and the Campanian-Maastrichtian of North America. This study reveals that large soft-shelled turtles, with a maximum carapace length estimated to have reached approximately 60 cm, were distributed in the northwestern Pacific coasts during the early Maastrichtian. However, it is necessary to carefully examine their habitats, whether they were in rivers, estuaries, or coastal waters.

目次

第1章 緒論	1
1-1. 後期白亜紀の海洋における環境変動.....	1
1-2. 後期白亜紀の海洋における高次捕食者.....	2
1-2-1. 魚竜類.....	2
1-2-2. 首長竜類.....	2
1-2-3. モササウルス類.....	3
1-2-4. サメ類.....	3
1-2-5. スッポン類.....	4
1-3. 日本の上部白亜系の海成層の分布と化石産出状況.....	4
1-3-1. 蝦夷層群.....	5
1-3-2. 久慈層群.....	5
1-3-3. 双葉層群.....	5
1-3-4. 那珂湊層群.....	6
1-3-5. 和泉層群.....	6
1-3-6. 御所浦層群.....	6
1-3-8. 姫浦層群.....	6
1-4. 本研究の目的.....	6
第2章 調査地域の地質.....	8
2-1. 双葉層群.....	8
2-1-1. 双葉層群の概要.....	8
2-1-2. 浅見川部層.....	9
2-1-3. 大久川部層.....	10
2-1-4. 笠松層.....	11
2-1-5. 小久川部層.....	11
2-1-6. 入間沢部層.....	12
2-2. 那珂湊層群.....	13
2-2-1. 那珂湊層群の概要.....	13
2-2-2. 平磯層.....	14
2-2-3. 磯合層	15
第3章 手法.....	16

3-1. 化石標本.....	16
3-2. 標本所蔵先に関する略号.....	16
3-3. 計測.....	16
3-4. 解剖学用語.....	16
3-4-1. 歯（サメ類）.....	16
3-4-2. 烏口骨（首長竜類）.....	17
3-4-3. 脊椎骨（モササウルス類）.....	17
3-4-4. 上腕骨（スッポン類）.....	18
3-4-5. 肋板（スッポン類）.....	18
第4章 古生物学的記載.....	19
4-1. サメ類.....	19
<i>Cretalamna</i> 属.....	19
<i>Cretalamna</i> aff. <i>gertericorum</i>	20
<i>Cretalamna</i> cf. <i>borealis</i>	22
<i>Cretalamna</i> aff. <i>deschutteri</i>	23
<i>Cretalamna</i> cf. <i>hattini</i>	25
<i>Cretalamna</i> aff. <i>catoxodon</i>	26
<i>Cretalamna</i> cf. <i>catoxodon</i>	27
<i>Squalicorax</i> 属.....	28
cf. <i>Squalicorax</i> sp.	28
<i>Carcharias</i> 属.....	29
<i>Carcharias</i> cf. <i>gracilis</i>	29
cf. <i>Carcharias</i> sp.	31
<i>Johnlongia</i> 属.....	32
cf. <i>Johnlongia</i> sp.	32
目科属種未定のサメ類.....	33
Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. A.....	33
Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. B.....	34
Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. C.....	34
4-2. 首長竜類.....	35
ポリコティルス科.....	35

Polycotylidae gen. et sp. indet.	36
科属種未定の首長竜類.....	36
Plesiosauria fam., gen. et sp. indet.	36
4-3. モササウルス類.....	38
<i>Plotosaurus</i> 属.....	38
cf. <i>Plotosaurus</i> sp.	38
4-4. カメ類.....	41
スポン科.....	41
Trionychidae gen. et sp. indet.	41
第5章 考察.....	47
5-1. <i>Cretalamna</i> 属サメ類.....	47
5-1-1. フタバズキリュウを捕食した <i>Cretalamna</i> 属は2種だった.....	47
5-1-2. 複数種の <i>Cretalamna</i> 属がおそらく食べ分けによって共存していた...	47
5-1-3. <i>Cretalamna</i> 属のそれぞれの種の生息時代.....	48
5-2. <i>Carcharias</i> 属サメ類.....	49
5-2-1. <i>C. gracilis</i> が白亜紀末期の北西太平洋にも分布していた.....	49
5-2-2. 後期白亜紀における <i>Carcharias</i> 属の生息レンジのギャップが 埋められた.....	49
5-3. <i>Squalicorax</i> 属サメ類.....	50
5-3-1. 那珂湊層群と和泉層群に共通する要素として.....	50
5-3-2. <i>Carcharias</i> 属と <i>Squalicorax</i> 属の共産.....	50
5-4. <i>Johnlongia</i> 属.....	51
5-4-1. <i>Johnlongia</i> 属の生息時代.....	51
5-5. 目科属種未定のサメ類.....	51
5-5-1. 那珂湊層群のサメ類相の多様性.....	51
5-6. ポリコティルス科首長竜類.....	52
5-6-1. 北西太平洋におけるポリコティルス科首長竜類の生息時代.....	52
5-6-2. 北西太平洋に派生的なポリコティルス類が生息していた.....	53
5-7. 科属種未定の首長竜類.....	53
5-7-1. 双葉層群における最古の首長竜類化石.....	53
5-7-2. 大久川部層最下部から産出した首長竜類の生息環境.....	53

5-7-3. Tokunaga and Shimizu (1926)で記載された“魚竜類”化石との比較...	54
5-7-4. フタバスズキリュウとともに小型種もしくは未成熟の同種個体が 共存していた.....	55
5-8. “プロトサウルス型”モササウルス類.....	55
5-8-1. 沖合環境に進出した“プロトサウルス型”モササウルス類の 古生物地理分布.....	55
5-8-2. 白亜紀末における北西太平洋域のモササウルス亜科の多様化.....	56
5-9. スッポン科カメ類.....	57
5-9-1. 最大甲長 60 cm に達した大型スッポン類が東アジアに 分布していた.....	57
第6章 総括.....	59
6-1. サメ類.....	59
6-2. 首長竜類.....	60
6-3. モササウルス類.....	61
6-4. スッポン類.....	62
謝辞.....	63
引用文献.....	64

Figures and Tables

Figure 1-1-1. Cretaceous and Paleogene chronostratigraphy, geomagnetic polarity, isotopic temperature, anoxic episodes, large igneous events, and global impacts. Generated by TimeScale Creator v. 8.0 (<https://engineering.purdue.edu/Stratigraphy/tscreator/index/index.php>). Note the isotopic temperature curves reconstructed from belemnites (blue), non-glassy (black) and glassy (green) planktonic foraminifera (Grossman and Joachimski, 2020).

Figure 1-1-2. Paleogeographical maps (Scotese, 2016). A, Maastrichtian (70 Ma); B, Early Campanian (80 Ma); C, Turonian (90 Ma).

Figure 1-1-3. Schematic phylogenetical relationships of Late Cretaceous marine reptiles modified from Fischer et al. (2016) and Madzia and Cau (2020). Reconstructions of the ichthyosaur Ophthalmosauridae from McGowan and Motani (2003), the plesiosaur Pliosauridae from Peters (2014), Polycotylidae and Elasmosauridae from Motani (2009), the mosasaur Tylosaurinae from Hartman (2015), Plioplatecarpinae from Lindgren et al. (2010), Halisaurinae from Shinmura and Konishi (2018) and Mosasaurinae from PWNZ3R-Dragon (2017). Reconstructions not at scale.

Figure 1-3-1. Upper Cretaceous strata bearing vertebrate remains in Japan. A, Stratigraphic correlation of Late Cretaceous sediments throughout the Japanese Islands modified from Ando and Takahashi (2017). B, Distribution map of Upper Cretaceous sediments modified from Masukawa and Ando (2018).

Figure 2-1-1. Map of the study areas. A, map of Japan. Note the location of B (dashed box). B, map of Ibaraki Prefecture and southern part of Fukushima Prefecture. Note the location of Figure 2-1-2 (blue box) and the location of Figure 2-2-1 (red box).

Figure 2-1-2. Geological map of Pacific coastal area of Iwaki City, Hirono Town, and Naraha Town in Fukushima Prefecture modified from Ando et al. (1995) and Kubo et al. (2002). Note the study localities (red stars): F1–F5.

Figure 2-1-3. Stratigraphic column and vertebrate fossil horizons of the Futaba Group. Columnar section modified from Ando et al. (1995).

Figure 2-1-4. Nonconformity boundary between the lowermost part of the Futaba Group and the basement-rock granite. A, Outcrop at the upstream of Asami River. B, Basement-rock granite and poorly sorted, subangular to subround conglomerate of the lowermost Asamigawa Member (“facies 2” in Ando et al., 1995).

Figure 2-1-5. Erosional boundary as ravinment surface between the Obisagawa Member and the Asamigawa Member. Locality F1 at Sakurazawa, Oriki, Hirono Town, Fukushima Prefecture. A, Outcrop of locality F1. B, Calcareous rounded pebble conglomerate of the lowermost part of the Obisagawa Member (“facies 8” in Ando et al., 1995).

Figure 2-1-6. Upper part of the Obisagawa Member. A, Outcrop at Ammonite Center, Iwaki City. B, Hummocky cross-stratified sandstone including many large-size ammonites (“facies 12” in Ando et al., 1995).

Figure 2-1-7. Locality F3 at Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture. A, Outcrop of locality F3. B, Calcareous rounded pebble conglomerate of the lowermost part of Obisagawa Member (“facies 8” in Ando et al., 1995).

Figure 2-1-8. Locality F4 at Momonokizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture. A, Outcrop of locality F4. B, Intervening rounded pebble conglomerate (“facies 9” in Ando et al., 1995).

Figure 2-1-9. Locality F5 at Yamanokami, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture. A, Outcrop of locality F5. B, Massive fine sandstone including carbonized wood micro-fragments (“facies 13” in Ando et al., 1995).

Figure 2-2-1. Geological map of Pacific coastal area of Hitachinaka City in Ibaraki Prefecture modified from Sakamoto et al. (1972), Masukawa and Ando (2018). Note the study localities (red stars): N1–N5.

Figure 2-2-2. Stratigraphic column and vertebrate fossil horizons of the Nakaminato Group. Columnar section modified from Masukawa and Ando (2018). Silhouettes are drawn based on illustrations of *Apalone* (Nakajima et al., 2017), *Squalicorax* (Shimada and Cicimurri, 2006; Dmitry Bogdanov, 2008), Odontaspidae (Welton and Farish, 1993), and *Plotosaurus* (Lindgren et al., 2007).

Figure 2-2-3. Locality N1 at Hiraiso coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. A, Outcrop of locality N1. B, Siltstone of the unit H13 of the Hiraiso Formation.

Figure 2-2-4. Locality N2 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. A, Outcrop of locality N2. B, Shark tooth occurring from the granule-pebble conglomerate of the unit Is2 of the Isoai Formation.

Figure 2-2-5. Locality N3 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. A, Outcrop of locality N3. B, Trionychid costal occurred from the sandstone of the unit Is3 of the Isoai Formation.

Figure 2-2-6. Locality N4 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. A, Outcrop of locality N4. B, Shark tooth occurred from the sandstone of the unit Is6 of the Isoai Formation.

Figure 2-2-7. Locality N6 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. A, Outcrop of locality N5. B, Shark tooth occurred from the sandstone beach pebble. Photos supplied from Teppei Sonoda.

Figure 4-1-1. Reconstructed dentitions of otodontid sharks. A, *Cretalamna bryanti* from Upper Santonian or Lower Campanian, Dallas County, Alabama, USA (modified from Ebersole and Ehret, 2018). B, *Cretalamna cf. gertericorum* from the Coniacian, Iwaki City, Fukushima, Japan. C, *Cretalamna gertericorum* from Lower Turonian, Tourtia de Bettrechies, Northern France (modified from Siversson et al., 2015). All tooth file designations are inferred.

Figure 4-1-2. Reconstructed dentitions of otodontid sharks. A, *Cretalamna hattini* from latest Santonian or earliest Campanian, Logan County, Kansas, USA (modified from Siversson et al., 2015). B, *Cretalamna cf. deschutteri* from the Coniacian, Iwaki City, Fukushima, Japan. C, *Cretalamna deschutteri* from Lower Turonian, Tourtia de Bettrechies, Northern France (modified from Siversson et al., 2015). All tooth file designations are inferred.

Figure 4-1-3. Reconstructed dentitions of otodontid sharks. A, *Cretalamna cf. catoxodon* from the Coniacian, Iwaki City, Fukushima, Japan. B, *Cretalamna catoxodon* from Middle Cenomanian, CY Creek, Western Australia (modified from Siversson et al., 2015). All tooth file designations are inferred.

Figure 4-2-1. Cladogram of Leptocleidia plesiosaur modified from Fischer et al. (2018). A, Leptocleidia. B, Polycotylidae. C, Polycotylineae. Coracoid of *Mauriciosaurus* is maybe extracted from a juvenile individual. Coracoid sketches are based on Kear and Barrett. (2011), Frey et al. (2017), Albright (2007), O'Keefe and Chiappe (2011), Sato (2005), Williston (1903), and Schmeisser (2012).

Figure 4-3-1. Cladistic relationship of *Plotosaurus* and other mosasaurs. A, Skeletal reconstruction of *Plotosaurus* reproduced from Lindgren et al. (2007) with permission of John Wiley & Sons. B–C, Cladograms of Mosasauoidea and Mosasaurinae, respectively. These cladograms are modified from Madzia and Cau (2017, 2020). D, Tail reconstructions with

hypothetical soft-tissue outlines of Mosasaurinae, reproduced from Lindgren et al. (2011) with permission of Cambridge University Press. White triangles indicate the boundaries of the pygal/intermediate caudals. Black triangles indicate the boundaries of the intermediate/terminal caudals.

Figure 4-3-2. Computed-tomography-based virtual sections of caudal vertebrae of cf. *Plotosaurus* sp., INM-4-17907 (A, B) and INM-4-15694 (C, D): Transverse (A, C), and mid-sagittal (C, D) sections. Note that the cavity-filling matrix is darker gray in color than the bone tissue in (A) and (B) whereas the opposite is noted in (C) and (D). Abbreviations: l.(r.)hap, left (right) haemal arch pedicle; r.hp, right hemapophysis; l.nap, left neural arch pedicle; l.tp, left transverse process; nf, nutrient foramen; vf, vertebral foramen. Scale bars: 10 mm.

Figure 4-3-3. Comparative dimensional changes (relative centrum length) through the vertebral column of the mosasaurines, showing a gradual decline in relative length, modified from Lindgren et al. (2011). White triangles indicate the boundaries of the pygal/ intermediate caudals. Colored triangles indicate the boundaries of the intermediate/terminal caudals.

Figure 4-4-1. INM-4-15300 (A–B, 3D images; C, virtual cross section at the growth centre; E–F, longitudinal sections), a humerus of *Amyda cartilaginea* (D, cross section at the growth centre; G–H, longitudinal sections). In CT-image sections, bones are displayed in white or light gray, cavities and matrices in black or dark gray. All scales: 10 mm.

Figure 4-4-2. INM-4-15300 (A, 3D image of the epiphysis region with nutrient foramen; B, 3D image of the epiphysis region sectioned at the plane including the nutrient canal). The white arrow indicates the nutrient canal and the gray arrow indicates the position of the growth centre.

Figure 4-4-3. Comparison of the right humerus of Trionychidae turtle and INM-4-15300. A–D, Right humerus of *Pelodiscus sinensis*; E–H, Left humerus of *Amyda cartilaginea* (horizontally-flipped image); I–L, Reconstructed image of INM-4-15300 as a right humerus of Trionychidae in dorsal (A, E, I), ventral (B, F, J) posterior (C, G, K), and anterior (D, H, L) views. All scales: 50 mm.

Figure 4-4-4. Comparison and position examination of the Trionychid remains from the Isoai Formation. A, INM uncatalogued soecimen, a possibly right 2nd costal. B, INM-4-16737, a possibly right 3rd costal. C, INM-4-16738, a possibly right 6th costal. D, INM-4-15695, a

possibly left 8th costal. Note: reconstruction of the carapace is that of *Trionyx triunguis* (extant African softshell turtle) modified from Vitek and Joyce (2015). All scales: 50 mm.

Figure 5-1-1. *Cretalamna appendiculata*-like taxa (*sensu* Ebersole and Ehret, 2018) distribution during Late Cretaceous. A, Stratigraphic correlation of *Cretalamna appendiculata*-like taxa remains. B, Distribution of *Cretalamna appendiculata*-like taxa fossil localities. Note: data compiled from Siverson et al. (2015), Ebersole and Ehret (2018), and this study. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other.

Figure 5-1-2. *Carcharias* distribution during Late Cretaceous and Paleogene. A, Stratigraphic correlation of *Carcharias* remains. B, Distribution of *Carcharias* fossil localities. Note: data compiled from Cappetta (2012), Cappetta and Corral (1999), Case and Schwimmer (1988), Siverson (1995), Adolfssen et al. (2014), and this study. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other.

Figure 5-1-3. *Johnlongia* distribution during Late Cretaceous. A, Stratigraphic correlation of *Johnlongia* remains. B, Distribution of *Johnlongia* fossil localities. Note: data compiled from Cappetta (1973), Siverson (1996), Shimada et al. (2004, 2015), Cook et al. (2008, 2013), Hamm and Cicimmuri (2011), Kaneko et al. (2019?), and this study. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other.

Figure 5-2-1. Stratigraphic correlation of plesiosaur remains from Japan. See Table 5-2-1 for each data.

Figure 5-2-2. Polycotyliidae plesiosaur distribution during Late Cretaceous. A, Stratigraphic correlation of Polycotyliidae plesiosaur remains. B, Distribution of Polycotyliidae plesiosaur fossil localities. Note: dashed lines indicate the occurrence of unindeterminable Polycotyliidae remains. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other. The data compiled from Sato and Storrs (2000), Druckenmiller and Russell (2009) and the Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org>).

Figure 5-3-1. Mosasauridae distribution during Late Cretaceous. A, Stratigraphic correlation of Mosasauridae remains. B, Distribution of Mosasauridae fossil localities. Note: dashed lines indicate the occurrence of unindeterminable remains for genus level. Stars indicate the occurrence of *Plotosaurus* remains (white, *Plotosaurus*; red, cf. *Plotosaurus*). The same numbers in (A) and (B) correspond to each other. The data compiled from Bardet et al. (2014) and the Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org>).

Figure 5-3-2. Mosasaur remains from the Upper Cretaceous strata in Japan. See Table 5-3-1 for each data. A, Stratigraphic correlation of mosasaur remains from Japan. Mosasaur silhouettes are drawn based on skeletal reconstructions of *Tylosaurus* (Hartman, 2015), *Platecarpus* (Lindgren et al., 2010), *Phosphorosaurus* (Shinmura and Konishi, 2018), *Mosasaurus* (PWNZ3R-Dragon, 2017), and *Plotosaurus* (Lindgren et al., 2007). B, Distribution of mosasaur fossil localities in Japan. Source: Map modified from Masukawa and Ando (2018).

Figure 5-4-1. Trionycidae turtle distribution during Late Cretaceous. A, Stratigraphic correlation of Trionycidae turtle remains. B, Distribution of Trionycidae turtle fossil localities. Note: dashed lines indicate the range of possible horizon. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other. The data compiled from Vitek and Joyce (2015), Georgalis and Joyce (2017), Hirayama (2006b) and the Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org>).

Table 5-2-1. Plesiosaur remains from the Upper Cretaceous in Japan. Note: Specimen data compiled from Sato et al. (2012, 2018), Sekiguchi and Sato (2020), Utsunomiya (2019), and this study. Private collections are excluded for reproducibility. Abbreviations: HMG, Hobetsu Museum (geology collection), Mukawa City, Hokkaido Prefecture; HPMHN, Museum of Nature and Human Activities, Sanda City, Hyogo Prefecture; IMCF, Iwaki Museum of Coal and Fossils, Iwaki City, Fukushima Prefecture; KGU, Kagoshima University, Kagoshima City, Kagoshima Prefecture; KPM, Kagoshima Prefecture Museum, Kagoshima City, Kagoshima Prefecture; NFL, Numata Fossils Laboratory, Numata Town, Hokkaido Prefecture; NM, Nakagawa Museum, Nakagawa City, Hokkaido Prefecture; NSM, National Museum of Nature and Science, Taito Ward, Tokyo Metropolis; OM, Obira Museum, Obira Town, Hokkaido Prefecture; SMAC, Sapporo Museum Activity Center, Sapporo City, Hokkaido Prefecture; UHR, Hokkaido University Museum, Sapporo City, Hokkaido Prefecture; UMUT, University Museum of University of Tokyo, Bunkyo Ward, Tokyo Metropolis.

Table 5-3-1. Mosasaur remains from the Upper Cretaceous in Japan. Note: Specimen data compiled from Sato et al. (2012, 2018), Konishi et al. (2015), Kurosu et al. (2015), and this study. Private collections are excluded for reproducibility. Abbreviations: GCM, Goshoura Cretaceous Museum, Amakusa City, Kumamoto Prefecture; HMC, Hidaka Mountain center, Hidaka Town, Hokkaido Prefecture; HMG, Hobetsu Museum (geology collection), Mukawa City, Hokkaido Prefecture; IMCF, Iwaki Museum of Coal and Fossils, Iwaki City, Fukushima Prefecture; INM, Ibaraki Nature Museum, Bando City, Ibaraki Prefecture; IPMM, Iwate

Prefectural Museum, Morioka City, Iwate Prefecture; KCU, Kochi University, Kochi City, Kochi Prefecture; KSNHM, Natural History Museum, Kishiwada City, Osaka Prefecture; MCM, Mikasa City Museum, Mikasa City, Hokkaido Prefecture; NFL, Numata Fossils Laboratory, Numata Town, Hokkaido Prefecture; NSM, National Museum of Nature and Science, Taito ward, Tokyo Metropolis; OMNH, Osaka Museum of Natural History, Osaka City, Osaka Prefecture; OTBE, Obira Town Board of Education, Obira Town, Hokkaido Prefecture.

Table 5-4-1. Trionychidae remains from the Upper Cretaceous in Japan. Note: Specimen data compiled from Hirayama (1998, 2006a), Hirayama et al. (2012), Kishimoto (2014), Komatsu et al. (2014), Nakajima et al. (2017), Umetsu et al. (2013), and this study. Abbreviations: FPDM, Fukui Prefectural Dinosaur Museum, Katsuyama, Fukui Prefecture; INM, Ibaraki Nature Museum, Bando City, Ibaraki Prefecture; MDM, Mifune Dinosaur Museum, Mifune, Kumamoto Prefecture; SBEI, Shiramine Board of Education, Hakusan City, Ishikawa Prefecture; OSD, Osawada River specimens (temporally restored in Waseda University, Tokyo).

第1章 緒論

本章では、まず後期白亜紀の海洋で起こった環境変動について概説する。次に、後期白亜紀の海洋における高次捕食者について紹介する。最後に、日本の上部白亜系海成層の分布と、それらにおける脊椎動物化石の産出状況について総括し、本研究の目的を述べる。

なお、本研究では、後期白亜紀の海洋に生息した高次捕食者として、那珂湊層群および双葉層群から化石が産出する“魚竜類”，首長竜類，モササウルス類，サメ類について扱うほか、汽水～河川環境での生息が想定されるスポン類についても扱うこととする。

1-1. 後期白亜紀の海洋における環境変動

白亜紀とは、地質時代における中生代最後の時代であり、約1億4500万年前から約6600万年前までの期間を指し、約1億年前を境に前期白亜紀と後期白亜紀の2つに区分される。後期白亜紀の約3400万年間はさらに6つの期に区分され、それらは古い方から、セノマニアン期、チューロニアン期、コニアシアン期、サントニアン期、カンパニアン期、マーストリヒチアン期と呼ばれている (Figure 1-1-1)。

白亜紀は概ね現在よりもはるかに温暖で、現在よりも海水面が200 m～250 mも高い高海水準期であったとされる。特に白亜紀“中期”（前期白亜紀の後期から後期白亜紀の前期にかけて）は温暖化極大期（CTM: Cretaceous thermal maximum）であったとされ、数十万年～数百万年周期で数十 m規模の海水準変動が発生していたことが示されている (e. g., Haq, 2014, Gradstein et al., 2020)。その後、後期白亜紀の末期に入ると寒冷化が始まったことが有孔虫化石の酸素同位体比の分析結果から示されている (e. g., Miller et al., 2005; Bornemann et al., 2008)。このような気候変動および大陸移動により、海域の分布は時代ごとに変化していた (Figure 1-1-2)。

また、白亜紀においては、海水中の溶存酸素量が広範囲で低下する現象である海洋無酸素事変（OAEs: Oceanic Anoxic Events）が複数回発生していたことが知られている (e. g., 平野・安藤, 2006)。後期白亜紀においてはセノマニアン中期にMCE (Mid-Cenomanian Event) が発生したほか (e. g., Cocccioni and Galeotti, 2003)、セノマニアン期からチューロニアン期にかけてOAE2 (e. g., Arthur et al., 1987; Damste and Koster, 1998)、コニアシアン期からサントニアン期にかけてOAE3 (e. g., Arthur and Schlanger, 1979; Jenkyns 1980) が発生したことが報告されている。なお、セノマニアン/チューロニアン境界では、海洋軟体動物の多様性が低下した絶滅事変がOAE2に起因して発生したと考えられており (e. g. Jarvis et al., 1988; Freymueller et al., 2019)、魚竜類の絶滅との関連も示唆されている (Fischer et al.,

2016) . これらの海洋環境の変動に加えて、白亜紀の最末期には直径約 10 km と推定される小天体が地球に衝突し、その結果として海洋生物のおよそ 75% の種が絶滅したと推計される全地球規模の大量絶滅事変が起こったことがわかっている (e. g., Alvarez et al., 1980; Jablonski and Chaloner, 1994) .

このように大きな環境変動がたびたび発生した後期白亜紀の海洋においては、生態系の高次捕食者の大規模な入れ替わりが発生したことが知られている (Figure 1-1-3; e. g., Fischer et al., 2016; Madzia and Cau, 2020) .

1-2. 後期白亜紀の海洋における高次捕食者

海洋生態系の高次捕食者は、現在ではクジラ類や鰭脚類などの海生哺乳類やサメ類などによって構成されているが、後期白亜紀の海洋においては海生爬虫類やサメ類などによって構成されていた。海生爬虫類は海中生活に適応したさまざまな爬虫類の総称であり、現在ではウミガメやウミヘビ、ウミイグアナなどが存在する。中生代においては現在よりも遙かに多様な海生爬虫類のグループが存在し、後期白亜紀には魚竜類や首長竜類、モササウルス類などが生息していた (e. g., Motani and Vermeij, 2021) .

1-2-1. 魚竜類

魚竜類 (Ichthyosauria) は、絶滅した海生爬虫類の一群で、現在のイルカ類のような流線型の体型を持ち、三日月状に発達した尾鰭の振動によって強い推進力を得ていた (Buchholtz, 2001) .

魚竜類は三畳紀から海洋進出してジュラ紀に特に繁栄したが、後期白亜紀の初め頃 (セノマニアン期末) に絶滅した (Bardet, 1992) . 魚竜類は前期白亜紀において多様性が減少し、セノマニアン期には強肉食性の捕食者であったオフタルモサウルス科プラティプテリギウス亜科 (Ophthalmosauridae, Platypterygiinae) のみが存続していたが、セノマニアン期からチューロニアン期にかけての環境変動によって絶滅したと考えられている (Fischer et al., 2016) .

1-2-2. 首長竜類

首長竜類 (Plesiosauria) は、絶滅した海生爬虫類の一群で、尾鰭は発達せず、鰭状に発達した前肢および後肢によって推進力を得ていた (e. g. Carpenter et al., 2010) . エラスモサウルス科 (Elasmosauridae) などの首の長い体型の種類が多く知られている一方で、プリオサウルス科 (Pliosauridae) およびポリコティルス科 (Polycotylidae) といった首の短い体型の系統が複数回独立に発生している (Carpenter, 1996) .

エラスモサウルス科は、非常に長い首を発達させた中型～大型（6–12 m）の首長竜類であり、アプチアン期からマーストリヒチアン期末まで生息した（e. g., Ketchum and Benson, 2010）。長い首は可動域が腹側方向へ強く制限されており、海底近くや堆積物中の小さな動物（二枚貝、巻貝、甲殻類など）を捕食する生態であったと考えられているが（e. g., Noè et al., 2017）、一部の種類は濾過食性であったと考えられている（O’Keefe et al., 2017）。

プリオサウルス科は、大きな頭部に切縁の発達した三角錐状の歯を持つ強肉食性の首長竜類で、中期ジュラ紀から中期チューロニアン期ごろまで生息した（Ketchum and Benson, 2010; Madzia, 2016）。絶滅した原因の1つとして、ポリコティルス科首長竜類あるいはモササウルス類と競合していた可能性が示唆されている（Madzia and Cau, 2020）。

ポリコティルス科は、吻部の長い頭部に曲がった細長い円錐状の歯を持つ首長竜類で、アルビアン期からマーストリヒチアン期末まで生息した（Fischer et al., 2018）。胃の内容物化石から、アンモナイト類を捕食していたことがわかっている（Sato and Tanabe, 1998）。一方で、モササウルス類の胃の内容物としてポリコティルス科の骨格が見つかることがあるため、モササウルス類に捕食されていたことがわかっている（Everhart, 2004; Einarsson et al., 2010）。

1-2-3. モササウルス類

モササウルス類（Mosasauroidae）は、絶滅した海生爬虫類の一群で、現在のオオトカゲ類あるいはヘビ類に近縁であると考えられている。原始的な種類はオオトカゲ型の体型で体をくねらせて泳いだが、進化的な種類は三日月型に発達した尾鰭の振動によって強い推進力を得ていた（e. g., Lindgren et al., 2011）。海に進出した白亜紀後期の初め頃には小型であったが、プリオサウルス類が衰退したチューロニアン期から前期カンパニアン期まではティロサウルス亜科（Tylosaurinae）が、ティロサウルス亜科が衰退した後期カンパニアン期からはモササウルス亜科（Mosasaurinae）が強肉食性の捕食者として、海洋生態系の頂点にあったと考えられている（Madzia and Cau, 2020）。

1-2-4. サメ類

サメ類（Selachimorpha or Selachii）は、シルル紀から現在にかけて生息している軟骨魚類（Chondrichthyes）の一群であり、頭部の側方に5対の鰓孔を持っていることで姉妹群のエイ類（Batoidea）と区別される。中～大型の肉食性のサメ類として、現在はメジロザメ目（Carcharhiniformes）が約290種と多く、ネズミザメ目（Lamniformes）は15種と少ないが、白亜紀にはネズミザメ目のほうが優勢であったことが化石記録から知られている（Condamine et al., 2019）。ネズミザメ目の多様性は前期白亜紀に増加して後期白亜紀の初

め頃にピークを迎え、海水温の低下とともに多様性が減少していった (Condamine et al., 2019) .

ネズミザメ目サメ類が海生爬虫類を捕食した事例として、日本の双葉層群玉山層 (サントニアン階) からエラスモサウルス科首長竜類と共産した多数の”*Cretalamna appendiculata*”の歯化石 (うち、数本は首長竜類の骨に刺さっていた) が報告されている (Shimada et al., 2010) . ”*C. appendiculata*”は、白亜紀から古第三紀にかけて世界各地の海域に生息した中型の肉食性ネズミザメ類として知られているが、タイプ標本群が実は複数属の歯化石が混じったコレクションであったため、実際には別種および別属の歯化石が分類される “くずかご分類群” となっていた. Siversson et al. (2015) により、従来 *C. appendiculata* とされてきた歯化石は細かな形態の違いに基づいて区別され、現在では *Cretalamna* 属の複数の種および別属 (*Kenolamna* 属) に細分されている.

1-2-5. スッポン類

スッポン類 (Trionychidae) は、角質の鱗板が退化したカメ類で、白亜紀前期に東アジアで進化し、白亜紀中頃の温暖期に他地域へと分布を広げたことがわかっている (菌田, 2014; 中島ほか, 2015; Nakajima et al., 2017) .

現生のスッポン類は、一般に河川や湖沼に棲息する淡水生の爬虫類であり、化石種のスッポン類においても、ウミガメ類に見られるような肥大化した涙腺の痕跡や鱗状に変化した四肢などの高度な海生適応の証拠 (Hirayama, 1998) は確認されていない. しかし、現生のナイルスッポン (*Trionyx triunguis*) とマルスッポン (*Pelochelys cantorii*) の2種は、一時的に汽水～海水域でも活動することが知られている (Taskavak et al. 1999, Corsini-Foka and Masseti, 2008; Das, 2008; Turtle Taxonomy Working Group, 2017) . そのため、化石種のスッポン類が一部の現生種と同様に河口～沿岸海域で活動した可能性は否定できない. 例えば、新生代の大型スッポン類 *Drazinderetes tethyensis* は、パキスタンの始新統の海成層から化石が産出することから海生適応していたことが示唆されている (Head et al., 1999) . ただし、*D. tethyensis* は海岸近くに生息していた個体が水流で海へ運搬された可能性も指摘されており (Georgalis and Joyce, 2017) , 海成層から産出するスッポン類化石の生息環境については、河川～河口～沿岸海域のいずれかであるか慎重に扱う必要がある.

1-3. 日本の上部白亜系の海成層の分布と化石産出状況

日本に分布する白亜系 (Figure 1-3-1) は、古ユーラシア大陸東縁の陸弧—海溝系で形成された大陸性堆積物から前弧堆積盆の河川～浅海～深海成堆積物、四万十帯に代表される

付加体などによって構成されている（安藤・高橋, 2017）．これらの白亜系において，軟体動物化石および微化石による層序対比が高い精度で行われており（e. g., Matsumoto, 1942; 木村ほか, 1993），地磁気層序とも組み合わせることで世界規模での比較がなされている（e. g., 利光ほか, 1995）．そのため，日本各地の白亜系から産出する海生爬虫類やサメ類の化石について，古生物地理学的な研究が高い精度で行うことが可能となっている（Sato et al., 2012）．ここでは，本研究で調査を行った双葉層群および那珂湊層群のほか，海生爬虫類およびサメ類化石が報告されている日本各地の上部白亜系について概説する．

1-3-1. 蝦夷層群

蝦夷層群は，北海道の中軸部からサハリンにかけて分布する白亜系アプチアン階～マーストリヒチアン階の海成層である（Takashima et al., 2004）．かつては，下位より下部蝦夷層群，中部蝦夷層群，上部蝦夷層群，函淵層群に区分されてきたが（e. g., Okada, 1983），Takashima et al. (2004) により，これらの地層は蝦夷層群に一括された．分布域が広範であることと多くの化石産地がよく調査されていることから，モササウルス類（e. g., Suzuki, 1985; Sakurai et al., 1999; Caldwell et al., 2008; Konishi et al., 2015），首長竜類（e. g., 小島ほか, 1972; Nakaya, 1989; Sato and Storrs, 2000; Sato et al., 2018），ネズミザメ目などのサメ類（e. g., Tomita and Kurihara, 2011; Kanno et al., 2017; 金子ほか, 2019）の化石が多数報告されている．

1-3-2. 久慈層群

久慈層群は，岩手県に分布する上部白亜系サントニアン階～カンパニアン階の河川成～海成層である（梅津ほか, 2013）．モササウルス類の歯化石2点が報告されているほか（川上ほか, 1985），首長竜類の化石（部位等不明）が産出したとする記録がある（照井・長浜, 1995）．ネズミザメ目サメ類としては，*Cretalamna* 属未定種，*Scapanorhynchus raphiodon* 近似種，オオワニザメ科（*Odontaspidae*）の一種が報告されている（宮田ほか, 2019）．

1-3-3. 双葉層群

双葉層群は，福島県に分布する上部白亜系コニアシアン階～サントニアン階の河川成～海成層である（安藤ほか, 1995）．モササウルス類の歯および脊椎の化石1点ずつが報告されている（川上ほか, 1985; 菜花, 1991）．首長竜類については，*Futabasaurus suzukii* の全身骨格のほか（e. g., Sato et al., 2006），多数のエラスモサウルス科首長竜類の部分的な化石が報告されている（e. g., 鈴木・長谷川, 1988）．ポリコティルス科首長竜類の可能性がある化石として，歯と脊椎1点ずつが報告されている（Sato et al., 2012）．ネズミザメ目サメ類としては，*Cretalamna* 属，*Cretoxyrhina* 属，*Scapanorhynchus* 属，*Cretodus* 属などが報告

されている（高栗ほか, 2018）。また、先述した”*Cretalamna appendiculata*”として報告された多数の歯化石が *F. suzukii* の骨格と共産しているが（Shimada et al., 2010），これらについては *C. borealis* および *C. hattini* に再分類される可能性が指摘されている（Siversson et al., 2015）。

1-3-4. 那珂湊層群

那珂湊層群は、茨城県に分布する上部白亜系カンパニアン階～マーストリヒチアン階の海成層である（Saito, 1958, 1959, 1961, 1962; Masukawa and Ando, 2018）。脊椎動物化石の報告は乏しく、これまでにネズミザメ目サメ類”*Isurus*” *nakaminatoensis* の歯化石 1 点が報告されているのみである（Saito, 1962）。

1-3-5. 和泉層群

和泉層群は、西南日本に分布する上部白亜系カンパニアン階～マーストリヒチアン階の海成層（および僅かな陸成層）である（Hashimoto et al., 2015）。モササウルス類の部分的な骨格が多数報告されている（e. g., 谷本ほか, 2004; Tanimoto, 2005）。また、エラスモサウルス科首長竜類の部分的な化石や（e. g., 佐藤勤, 1995），ポリコティルス科首長竜類の可能性のある大腿骨化石（仲谷・中谷, 2010）が報告されている。ネズミザメ目サメ類は、*Cretalamna* 属, *Cretoxyrhina* 属, *Scapanorhynchus* 属, *Odontaspis* 属などが報告されている（e. g., 原ほか, 2018）。

1-3-6. 御所浦層群

御所浦層群は、熊本県の天草諸島に分布する上部白亜系アルビアン階～セノマニアン階の河川成～海成層である（小松ほか, 2006）。エラスモサウルス科首長竜類の部分骨格化石 1 点が報告されている（宇都宮, 2019）。

1-3-8. 姫浦層群

姫浦層群は、熊本県の甕島列島に分布する上部白亜系サントニアン階～マーストリヒチアン階の河川成～海成層である（小城ほか, 2011; 小松ほか, 2014）。プリオプラテカルプス亜科モササウルス類の歯 1 点が報告されている（黒須ほか, 2015）。ネズミザメ目サメ類は、*Cretalamna* 属, *Protalamna* 属, *Squalicorax* 属, *Cretodus* 属などが報告されている（Kitamura, 2019）。

1-4. 本研究の目的

現在より遙かに温暖な高海水準期にあって、OAE などの大規模な環境変動が起こった後期白亜紀において、海洋生態系の高次捕食者の変遷を理解することは、古生物地理学およ

び進化生物学における重要なテーマの1つである。後期白亜紀の海洋における高次捕食者として、首長竜類やモササウルス類などの海生爬虫類のほか、ネズミザメ目サメ類などが知られており、しばしばそれらの胃内容物化石によって生物間相互作用に関する情報が得られている (Sato and Tanabe, 1998; Shimada et al., 2010)。近年、これらの高次捕食者の古生物地理学情報を用いて、環境変動に対する適応に加えて、高次捕食者同士における捕食／被食関係や競合関係について考慮し、それぞれの分類群の多様化と衰退に関して考察を行う試みが行われている (e. g., Madzia and Cau, 2020; Condamine, 2019)。

日本の上部白亜系の海成層は層序対比が高精度に行われており、北西太平洋域における高次捕食者の変遷を解明するにあたり、好適な地質学的背景に恵まれているといえる。しかしながら、海生爬虫類およびネズミザメ目サメ類の化石の産出数は蝦夷層群や和泉層群などに偏っており、那珂湊層群などは脊椎動物化石の産出数に乏しい現状にある。そこで本研究では、那珂湊層群および双葉層群を対象として発掘調査および既存標本の調査を実施し、脊椎動物化石の記載および分類学的な検討を行い、コニアシアン期～マーストリヒチアン期の北西太平洋域の高次捕食者の変遷について新たな知見を得て、各分類群の多様化と衰退に関して考察することを目的とする。

第2章 調査地域の地質

本章では、研究に用いた化石が産出した地点および周辺の地質（福島県に分布する双葉層群，茨城県に分布する那珂湊層群）について述べる（Figure 2-1-1）。なお，本研究で扱う化石標本の産出地について，双葉層群の化石産出地は Locality F1～F5（Figure 2-1-2），那珂湊層群の化石産出地は Locality N1～N6（Figure 2-2-1）と呼称する。

2-1. 双葉層群

2-1-1. 双葉層群の概要

双葉層群は，福島県檜葉町大坂からいわき市四倉町玉山にかけて，南北約 15 km，東西 2~3 km にわたって狭長に分布する上部白亜系である（Figure 2-1-2）。分布域の西縁では，白亜紀前期の貫入花崗岩類（126~97.4 Ma：久保・山元，1990）を不整合で覆うが，南西縁ではペルム系の高倉山層群（Yanagisawa, 1967）を斜交不整合で覆う。南縁では，二ツ箭断層（岩生・松井，1961）を境として新生界と接している。東縁では，古第三系上部始新統～下部漸新統の白水層群に微傾斜不整合によって覆われる。分布域の中部以北では，北方ほど不整合の削剥量が増大し，上位の地層から尖滅する。全層厚は最大約 350 m と見積もられている（安藤ほか，1995）。走向は NNE—SSW で，東に 10~20°傾斜する。

双葉層群は，上部白亜系であることが判明した当初，「双葉白亜紀層」として報告された（徳永，1923a, b; Tokunaga, 1926）。その後，その名称は「双葉統」（紺野，1938），「Futaba Group（双葉層群）」（Matsumoto, 1943）と改称されてきた。また，下位より「下部」・「中部」・「上部」（徳永，1923a, b）と区分されたが，これらは「足澤砂岩層」・「笠松頁岩層」・「玉山砂岩層」（紺野，1938）と改称され，さらなる改称によって現在では「足沢層」・「笠松層」・「玉山層」と呼ばれている（江口ほか，1953; 須貝ほか，1957）。双葉層群におけるこれら 3 層の地層境界は，双葉層群全体としてみられる非海成層から海成層への 3 サイクルの堆積シーケンス境界と対応している（Figure 2-1-3; 安藤ほか，1995）。

足沢層は，福島県いわき市大久町芦沢（旧地名：足沢）を模式地に「足澤砂岩層」として命名されたが（紺野，1938），須貝ほか（1957）によって「足沢層」に改称された。下位より浅見川部層，大久川部層の 2 つに区分される（斎藤，1960）。浅見川部層は，基盤の白亜紀花崗岩類を不整合で覆い，礫岩を基底とすることが多い（Figure 2-1-4）。浅見川部層と大久川部層の境界について，当初は礫岩層を挟まなくなる層準より上位を大久川部層と定義したが（斎藤，1960; Saito, 1961），現在では海進性礫岩層を伴う海成層の始まりを大久川部層の基底として再定義している（安藤ほか，1995; 久保ほか，2002）。

笠松層は、福島県いわき市大久町笠松を模式地に「笠松頁岩層」として命名されたが（紺野, 1938）, 江口ほか（1953）によって「笠松層」に改称された。下位の足沢層の塊状の泥質細粒砂岩ないし砂質シルト岩を削り込んで細粒－極粗粒砂岩（ただし、分布北部では大礫礫岩）が堆積しており、この侵食面が笠松層の基底とされる。この境界が露出しない場合は、粗粒の角張った石英粒をよく含む砂質泥岩によって笠松層を認識できる（久保ほか, 2002）。

玉山層は、いわき市四倉町玉山を模式地に「玉山砂岩層」として命名されたが（紺野, 1938）, 須貝ほか（1957）によって「玉山層」に改称された。下位の笠松層の粗粒砂岩砂質シルト岩互層を一部侵食して厚い粗粒－極粗粒砂岩が重なるが、この砂質シルト岩を挟まない厚い砂岩層の始まりを玉山層の基底とする。下部－中部（河川相）を小久川部層、上部（海成相）を入間沢部層として2分されており（久保ほか, 2002）, 斜交層理の発達した海進性の礫岩層をその堆積相の境界としている（安藤ほか, 1995）。

2-1-2. 浅見川部層

浅見川部層（模式地：福島県双葉郡広野町浅見川）は、双葉層群基底の粗粒岩層である。双葉層群の分布域の西縁に連続的に分布しており、走向はほぼ NNE－SSW、傾斜は 13°～16°E の同斜構造をなす。主に灰色の礫岩や粗粒砂岩からなる（久保ほか, 2002）。層厚変化が顕著であり、北部では厚く（浅見川で約 20 m、桜沢で約 30 m）、中～南部ではかなり薄く（大久川では約 2m）、南端部で再び厚く（屋敷前で約 30 m）堆積している（安藤ほか, 1995）。いわき市大久町与平作では本部層を欠き、基盤花崗岩を上位の久川部層の細粒砂岩がアバットする（久保ほか, 2002）。

基底は礫岩で始まる場所が多いが、北部（北迫川、上北迫川）では基盤花崗岩を砂岩が直接覆う。基底礫岩の礫種は基盤岩に由来する花崗岩が多く、その他に頁岩、硬質砂岩、角閃石、片岩、チャートなどで構成される（Figure 2-1-4）。基底礫岩の上位には、極粗粒－中粒砂岩や中礫礫岩が交互に堆積し、ときに砂質泥岩や炭質泥岩を挟む。ただし、浅見川部層の層厚が特に薄い大久川では、基底礫岩を直接上位の久川部層が覆う（久保ほか, 2002）。堆積相変化に富んでおり、主に氾濫原を伴った扇状地－網状河川相と考えられている（安藤, 1995）。しかし、分布域北部では一部に砂管に富む炭質泥岩がみられることから、ラグーンのような海成の堆積環境も想定される（久保ほか, 2002）。

本部層における動物化石の産出は乏しいが、北迫川では炭質泥岩中に管状の生痕化石がみられる（久保ほか, 2002）。かつて、本部層の礫岩から軟体動物化石が多産するとされた

が (e. g., 斎藤, 1960), この礫岩層は現在の定義では上位の大久川部層に帰属する (安藤, 1995). 植物化石としては, 新種の被子植物 (*Esgueiria futabaensis*) の花化石が報告されている (Takahashi et al., 1999a). その他に, ヒカゲノカズラ類, シダ類の孢子などが報告されている (Takahashi et al., 1999b).

本部層から時代を推定できる化石は産出しないが, 上位の大久川部層の対比により, 前期コニアシアン期と推定される.

2-1-3. 大久川部層

大久川部層 (模式地: 福島県いわき市大久町大久川) は, 下位の足沢層に整合に重なる. 浅見川部層の東側に沿って狭長に分布しており, 走向は NNE-SSW で, 傾斜は 10° ~ 23° E の同斜構造をなす. 主に生物擾乱によって塊状になった灰色-暗灰色の泥質細粒砂岩-砂質シルト岩からなる. 層厚は北部の上北迫川で最も薄く約 60 m であり, 中部の大久川で最も厚く約 170m, 南部の桃の木沢や小久川では約 80m とやや薄くなる.

主体部では生物擾乱が著しく, ときおり平行葉理や低角の斜交葉理もしくはハンモック状斜交葉理がみられるものの, 塊状を呈することが多い (久保ほか, 2002). 本部層の最下部には軟体動物化石の密集した石灰質の中礫礫岩層がある (Figure 2-1-5). この礫岩層の上位にはハンモック状斜交層理が重なることから, この礫岩層もストーム堆積物だと考えられる (久保ほか, 2002). 中部には直径数十 cm~1 m ほどの大きなコンクリーションが多く含まれ, その中にイノセラムスの殻が見られることがある. また, 中部-上部にも貝殻密集層が存在し, それらの上部にもハンモック状斜交層理が重なることがある (Figure 2-1-6). 堆積相は全体として上方細粒化する海進性の浅海相であり, 上部外浜~下部外浜から始まり, 内側陸棚へ遷移する (安藤ほか, 1995).

本部層からは多くの動物化石が報告されており, 最下部の石灰質中礫礫岩からは二枚貝類やアンモナイト類のほか, 海生爬虫類や恐竜類, サメ類などの脊椎動物が報告されている (e. g., Tokunaga and Shimizu, 1926; Ohashi et al., 2015; 高柴ほか, 2018). 中部-上部からは, 二枚貝類や巻貝類, 掘足類, アンモナイト類などが報告されている (e. g., 安藤ほか, 1995). 中部においては特に芦沢で大型アンモナイト化石 (Matsumoto et al., 1990) を多量に産出する露頭が知られ, 化石産地立地型の博物館施設 (いわき市アンモナイトセンター) として整備されている. その他, 生痕化石としては *Ophiomorpha* (安藤ほか, 1995) のほか, むら雲状生痕や *Anchonicus*, 炭質の植物微小片 (久保ほか, 2002) もみられる.

軟体動物化石による化石帯区分 (利光, 1995) に基づき, 本部層の時代は前期あるいは中

期コニアシアン期と推定される（久保ほか, 2002）。

本研究では、広野町折木桜沢（Locality F1; Figure 2-1-5）に露出する大久川部層最下部の石灰質礫岩層から首長竜類の歯および椎体の化石（FM-N202000842, 202000844）が産出したほか、広野町萱の沢（Locality F2）およびいわき市大久町足沢（Locality F3; Figure 2-1-7）に露出する大久川部層最下部の石灰質礫岩層から多数のサメ類の歯化石が産出した（SCST-029 ほか多数）。また、いわき市大久町桃木沢（Locality F4; Figure 2-1-8）に露出する大久川部層下部に由来すると見られる転石から、ポリコティルス科首長竜類の烏口骨化石が得られており、この標本はいわき市石炭化石館に所蔵されている。

2-1-4. 笠松層

笠松層（模式地：福島県いわき市大久町笠松）は、下位の足沢層を整合に覆う。足沢層の東縁に沿って南北に狭長に分布しており、走向は NS ないし NNE-SSW で、傾斜は 12° ~ 24° の同斜構造をなす。主に斜交層理の発達したアルコース質粗粒-極粗粒砂岩と暗灰色の砂質シルト岩の互層からなる。層厚は大久川、折木川、浅見川では 100~120 m であるが、入間沢川では約 200 m と厚くなる。

基底では大久川部層の塊状の泥質細粒砂岩ないし砂質シルト岩を多少削り込むようにし、中礫を含む粗粒から極粗粒砂岩が堆積する。砂岩とシルト岩の互層は 20~25 が存在し、これらは 5~6 回の上方細粒化の第 2 次ユニットとしてまとめられ、周期的な海水準変動を反映しているとみなされる（安藤ほか, 1995）。堆積相は蛇行河川相-網状河川相から氾濫原相を示す（安藤ほか, 1995）。堆積相が繰り返し移行する過程で海水が入り込み、一時的にラグーンのような環境になったと考えられる（久保ほか, 2002）。

本層からは動物化石の産出は乏しいが、泥岩中に生物擾乱や生痕がみられる。植物化石としては、多くの花粉・孢子化石が報告されている（三木, 1972; Miki, 1977; Takahashi, 1973, 1988）。

本層からは年代を示す化石が産出しないが、下位の足沢層および上位の玉山層の化石層序によって、後期コニアシアン期の堆積物と考えられている（松本ほか, 1982）。

2-1-5. 小久川部層

小久川部層（模式地：福島県いわき市大久町小久川）は、下位の笠松層を多少侵食して重なる（久保ほか, 2002）。笠松層の東縁に沿って分布し、走向は NNE-SSW、傾斜は 12° ~ 20° E の同斜構造をなす。主に塊状でときおり斜交層理の見られる中粒-極粗粒砂岩から

なる。層厚は大久川では約 200 m, 入間沢では約 240 m, 小久川では約 185 m である。分布域の北部では層厚が薄くなり尖滅する。

基底では下位の笠松層の砂岩泥岩互層を一部侵食し、中礫を含む厚い粗粒—極粗粒砂岩として重なる。中下部は、しばしば中—大規模なトラフ型・平板型斜交層理がみられる中粒—粗粒砂岩であり、網状河川相と考えられている（安藤ほか, 1995）。しかし、浅見川においては、本部層の下部の砂岩中に直径数十 cm の球状石灰質ノジュールが多く見られ、その上位に重なる層厚 5 m ほどの細砂質シルト岩—泥質極細粒砂岩層では直径 15—20 mm の管状生痕が見られるため、本部層の下部には少なくとも一部に海成層があると考えられる（久保ほか, 2002）。上部は炭質砂質泥岩を挟み、炭質植物や琥珀を含むことや、特に最上部では直径 10—15 mm の管状生痕が見られることから、海成（ラグーン様）の堆積環境が推定される。

本部層からの動物化石の報告は多くないが（久保ほか, 2002）、昆虫を含む琥珀や竜脚類の歯化石などが産出している（太古からのメッセージ編集委員会, 1988）。植物化石としては、多くの花粉・胞子の化石が報告されているほか（三木, 1972; Miki, 1977; Takahashi, 1973, 1988）、被子植物 *Esgueiria* sp. の花化石が報告されている（Takahashi et al., 1999）。

本部層から時代を示す化石は産出しないが、下位の大久川部層および上位の入間沢川部層の化石層序によって、後期コニアシアン期の堆積物と推定されている（久保ほか, 2002）。

2-1-6. 入間沢部層

入間沢川部層（模式地：福島県いわき市大久町入間沢下流）は、下位の小久川部層に整合に重なる。小久川部層の東縁中央部付近にごく狭く分布し、走向は NS あるいは NE—SW で、傾斜は 10°~16°E の同斜構造をなす。灰色の細粒砂岩層を主体とする。層厚は大久川で 60 m 以上、入間沢で 80 m 以上であるが、古第三系の白水層群にやや斜交して不整合に覆われるため上限は不明である。

基底では斜交層理の発達した海進性の中礫礫岩薄層が発達する（安藤ほか, 1995）。その上位には低角の斜交葉理あるいはハンモック状斜交葉理の発達した細粒砂岩層が重なり、しばしば細礫—中礫礫岩薄層を挟む（久保ほか, 2002）。大久川下流で見られる本部層の上部では、やや炭質な細粒砂岩となり、炭質物や琥珀、石灰質のジュールを含むほか、石灰質ノジュールを産する。堆積相は全体として上方細粒化する海進性の浅海相であり、上部外浜～下部外浜から始まり、内側陸棚へ遷移する（安藤ほか, 1995）。

本部層の中—上部からは、サメ類、モササウルス類、首長竜類など、多くの脊椎動物化

石が産出している (Table 2-2) . 特に, 本部層中部からはエラスモサウルス科首長竜類 *Futabasaurus suzukii* の全身骨格化石が大久川で発見されており (小島ほか, 1970; Sato et al., 2006), 入間沢からも首長竜類の部分骨格が多数産出している (e. g., 鈴木・長谷川, 1988) . 軟体動物化石は, 下-上部のやや異質な細粒砂岩から産出するが, 殻の溶けた印象化石が多い.

大久川~入間沢では上限より 65 m 付近に *Inoceramus mihoensis* を産出し, 上限より 5 m 付近からは *Inoceramus (Platyceramus) amakusensis* を算出することから, 本部層は後期コニアシアン期から前期サントニアン期と推定される (小島・鈴木, 1969) .

本研究では, いわき市大久町山ノ神の大久川左岸 (Locality F5; Figure 2-1-9) に分布する入間沢部層中部の細粒砂岩から, サメ類の歯化石 (FLST-001, 002, 003, 004) が産出した.

2-2. 那珂湊層群

2-2-1. 那珂湊層群の概要

那珂湊層群は, 茨城県ひたちなか市の太平洋岸において, 南北 3~4 km, 東西数百 m にわたって極狭長に分布する上部白亜系である (Figures 2-2-1, 2-2-2) . 全体として走向は NW-SE で, 30~40°北東に傾斜する単純な同斜構造をなしている (安藤, 2006) . 全層厚は約 1900 m と推定されている (Masukawa and Ando, 2018) . 下限は多賀層群殿山層 (中新統) と断層関係にあると考えられ, 上限は海中に没するが多賀層群磯崎層 (中新統) と断層関係にあると考えられている (坂本ほか, 1972) .

那珂湊層群は, 尾崎・斎藤 (1955) および斎藤 (1956) によって上部白亜系であることが確認されるまでは, 一般には新第三系とみなされてきた (山田, 1888) . あるいは, 下部白亜系である「領石統三角貝砂岩層」とされたこともある (Shimizu, 1926) が, その根拠ははっきりしない (斎藤, 1956) . 1954 年に茨城大学の学生であった大木信雄がアンモナイト化石を発見したことにより, この地域に上部白亜系が分布することが確定的となった (斎藤, 1956; 常陽藝文, 2005) .

那珂湊層群は初期の研究において「那珂湊層」と呼称されており, 大洗層とあわせて「那珂層群」と総称された (Saito, 1958, 1959, 1961, 1962; Oyama, 1960, 1961) . 那珂湊層は下位より, 「築港部層」, 「平磯町部層」, 「磯合部層」に 3 区分された. 大洗層については 1960 年代以降に年代の見直しが進められ, 植物化石の構成種 (松尾, 1964) , 花崗岩礫の放射年代 (小野, 2000) や地質学的背景などの間接証拠により, 次第に古第三系とみなされていった (安藤, 2006) . そこで田中 (1970) は, 旧来の那珂湊層群の名称を廃し, 旧来

的那珂湊層を「那珂湊層群」と呼びあらため、その区分を下位より「築港層」, 「平磯層」, 「磯合層」と改称した。ただし、築港層は湾港整備によって現在は露出が存在せず、調査が不可能であること（安藤, 2006）, これまでに化石の産出は記録されていないことから（坂本ほか, 1972）, 本研究では取り扱わない。

2-2-2. 平磯層

平磯層（模式地：茨城県ひたちなか市平磯町）は、南側に接する中新統殿山層とは断層関係にあるため、下限は不明である（坂本ほか, 1972）。層厚は約 740 m であり、沖合性の暗灰色泥岩を主体としており、走向は NW-SE で、北東に 30~40°傾斜する同斜構造をなしている。

平磯層の下部は主にシルト岩からなり、2枚の顕著な砂岩層（厚さ 7~9 m）をはさんでいる（坂本ほか, 1972）。平磯層下部は、下位より H11~H13 の 3つのサブユニットに細分されている（Masukawa and Ando, 2018）。平磯層の上部は、砂岩・砂岩シルト岩互層・シルト岩の互層からなり、全体としてシルト岩のほうが砂岩よりも優勢で、含礫シルト岩もときどき挟まれる（坂本ほか, 1972）。平磯層上部は、下位より Hu1 および Hu2 の 2つのサブユニットに細分されている（田中, 1970）。Hu1 下部のシルト岩中に挟在する約 20cm のスランプ層中には軽石粒が散在しており、Hu2 上部には厚さ約 5 cm の灰白色細粒凝灰岩が挟在する（坂本ほか, 1972）。

堆積相は、田中（1970）によると平磯層下部が外側陸棚、平磯層上部が大陸斜面と解釈されている。一方で、Masuda and Katsura（1978）および Katsura and Masuda（1978）では、平磯層最下部（H11）を深海底、平磯層下部（H12~H13）を海底扇状地下部、平磯層上部（Hu1~Hu8）を海底扇状地中部~上部の堆積物と推定している。

化石の産出は、平磯層下部のほうが上部よりも多く、特に H13 から多様な分類群が報告されている。動物化石としては、アンモナイト類や二枚貝類などの軟体動物化石が報告されているほか、ウニ類や有孔虫類も報告されている（Saito, 1961, 1962）。植物化石としては、孢子および花粉の化石が報告されている（Oyama, 1960; Saito, 1961）。脊椎動物化石の産出は、これまでに知られていない。

平磯層中部（H12~H13）からは *Didymoceras awajiense* が産出することから、西南日本内帯の和泉層群西淡層の下部と対比されている（Morozumi, 1985; 安藤, 2006; Masukawa and Ando, 2018）。和泉層群における *D. awajiense* 帯は上部カンパニアン階上部であるとみなされるため（e. g., Shigeta et al., 2016）, 平磯層中部および上部は上部カンパニアン階の上部

であると考えられる (Masukawa and Ando, 2018) .

本研究では、平磯層ユニット H13 が露出する地点 (Locality N1; Figure 2-2-3) の泥岩の転石より、モササウルス類の尾椎化石が産出した。この転石は採取地点および岩相から、平磯層に由来する可能性が高いと推定されるが、可能性にとどめておく。

2-2-3. 磯合層

磯合層 (模式地：茨城県ひたちなか市磯崎町磯合) は、下位の平磯層に整合に重なる。上限は海中に没しており不明である。砂岩の卓越する砂岩泥岩互層もしくは厚層砂岩を主体としており、走向は NW-SE で、北東に 30~40° 傾斜する同斜構造をなしている。

磯合層は田中 (1970) により、下位より Is1 から Is8 までの 8 つのサブユニットに区分されている。Is2~Is3 下部では土石流堆積物、スランプ性褶曲、スランプブロックなどの海底地滑り堆積物を含んでおり、Is3 中部~Is4 下部では南へ 60°~80° 傾斜する層準がみられる。Is1 から Is7 に向かって粗粒堆積物が全体として減少していくような 1 つの堆積輪廻が認められ、Is8 になると粗粒堆積物が再び増加して別個の 1 輪廻の開始が認められる。

化石の産出はシルト岩中から多く見られ、特に Is6 および Is7 における比較的厚いシルト岩からは *Baculites* が多く産出している (坂本ほか, 1972) 。その他、動物化石としてはイノセラムス類やウニ類、有孔虫類の他、サメ類の歯化石が Is7 から 1 点報告されている (Saito, 1961, 1962) 。また、生痕化石が砂岩層の層面や内部にみられる (坂本ほか, 1972) 。

Is7 は "*Inoceramus kusiroensis*" の産出によって蝦夷層群函淵層の上駒部層最上部から平太郎沢部層中部までと対比され、下部マーストリヒチアン階上部~上部マーストリヒチアン階下部であるとみなされる (安藤, 2006) 。カンパニアン階/マーストリヒチアン階境界は、Hu2 から Is2 にかけての範囲に存在すると考えられている (Masukawa and Ando, 2018) 。

本研究では、磯合層ユニット Is2 (Locality N2; Figure 2-2-4) の粗粒砂岩より、サメ類の歯化石が産出した。磯合層ユニット Is3 (Locality N3; Figure 2-2-5) の粗粒砂岩および礫岩より、スッポン類の上腕骨および肋板、モササウルス類の尾椎、サメ類の歯化石が産出した。磯合層ユニット Is6 (Locality N4; Figure 2-2-6) の粗粒砂岩より、サメ類の歯化石が産出した。磯合層ユニット Is8 (Locality N5; Figure 2-2-7) に由来すると推定される礫岩より、サメ類の歯化石が産出した。

第3章 手法

本章では、研究に用いた化石標本の収蔵機関とその略号、化石標本の計測手法、各分類群の化石産出部位の解剖学用語について述べる。

3-1. 化石標本

本研究の対象となる化石は、ミュージアムパーク茨城県自然博物館、いわき市石炭・化石館の所蔵標本と、著者および協力者（鈴木千里氏および渡辺昇氏）の採取標本である。なお、渡辺昇氏の採取標本は福島県立博物館に寄贈予定であるため、福島県立博物館の標本番号を仮発行している。

ミュージアムパーク茨城県自然博物館の所蔵標本は、那珂湊層群から産出したサメ類の歯化石7点、モササウルス類の尾椎化石2点、カメ類の上腕骨化石1点および肋骨化石3点を使用した。いわき市石炭・化石館の所蔵標本は、首長竜類の烏口骨化石1点を使用した。国立科学博物館の標本は、サメ類化石1点を使用した。鈴木千里氏の採取標本は、サメ類化石32点を使用した。渡辺昇氏の採取標本は、首長竜類の歯1点および椎体1点を使用した。

3-2. 標本所蔵先に関する略号

FLST: *Futabasaurus* Locality Shark Tooth (フタバスズキリュウ産出地で採集したサメの歯)

FM: Fukushima Museum (福島県立博物館所蔵予定、渡辺昇氏採取)

IMCF: Iwaki Museum of Coal and Fossils (いわき市石炭・化石館所蔵)

INM: Ibaraki Nature Museum (ミュージアムパーク茨城県自然博物館所蔵)

NSM: National Museum of Nature and Science (国立科学博物館所蔵)

SCST: Suzuki Chisato Shark Tooth (鈴木千里氏採取のサメの歯)

3-3. 計測

本研究で使用した化石は原則として、デジタルノギス CD-15CPX (Mitutoyo Corporation) を用いて各部位の大きさを測定した。これによって計測できない大きさの標本（首長竜類の烏口骨）については、折尺を用いて大きさを測定した。

3-4. 解剖学的用語

3-4-1. 歯（サメ類）

サメ類の歯に関する用語について、久家・後藤（1980）、矢部・後藤（1999）後藤ほか（2020）に基づいた。

歯冠; crown	歯のエナメロイドに覆われ、顎から口腔側に植立する部分。
歯根; root	歯のうち、骨様組織からなり、顎の骨に結合する部分。
歯頸; neck	歯冠と歯根の移行する部分。
歯頸線; cervical line	歯頸の連続する線。
歯頸帯; cervical band	歯頸近くで歯冠の基部が膨隆する部分。
咬頭; cusp	歯冠の突出する部分。
咬頭尖; apex	咬頭の尖っている場合の、尖っている部分。
主咬頭; main cusp	咬頭が複数ある場合の、最も大きな咬頭。
副咬頭; lateral cusp	咬頭が複数ある場合の、最も大きなもの以外の咬頭。
近心副咬頭; profile cusp	近心側の副咬頭。
遠心副咬頭; distal cusp	遠心側の副咬頭。
小咬頭; cusplet	咬頭より小さな歯冠の突出部。
切縁; cutting edge	咬頭に発達することがある鋭い刃のような鋭い縁辺部。
近心縁; profile margin	近心側の切縁。
遠心縁; distal margin	遠心側の切縁。
鋸歯; serrae	切縁に備わることがあるノコギリ状の起伏。
皺; fold	歯冠に備わることがあるシワ状の起伏。皺襞。
条線; striae	歯冠に備わることがある直線的な起伏。
近心根; profile root	歯根が二叉する場合の、近心側の歯根。
遠心根; distal root	歯根が二叉する場合の、遠心側の歯根。
舌側隆起; lingual burge	歯根の舌側側に発達することがある隆起。
中心孔; central foramen	歯根の中央付近に備わることがある孔。

3-4-2. 烏口骨（首長竜類）

烏口骨; coracoid	脊椎動物の肩帯にある骨の1つ。
関節窩; glenoid	上腕骨の骨頭が関節するくぼみ。

3-4-3. 尾椎（モササウルス類）

尾椎; caudal vertebra	尾部の椎骨。
---------------------	--------

椎体; centra	椎骨を構成する円筒形の骨.
神経弓; neural arch	神経管を囲むようにして椎体の背側に関節する骨.
横突起; transverse process	椎骨から左右側方に伸びる突起.
血道弓; chevron	太い血管を囲むようにして椎骨の腹側に関節する骨.

3-4-4. 上腕骨（スッポン類）

上腕骨; humerus	前肢の骨のうち、上腕部の骨.
上腕骨頭; caput humerus	上腕骨の近位端に発達する丸みを帯びた関節面.
内側突起; profile process of humerus	上腕骨近位部の内側に発達する突起.
外側突起; lateral process of humerus	上腕骨近位部の外側に発達する突起.
外側上顆孔; ectepicondylar foramen	上腕骨遠位部の外側に備わる孔.

3-4-5. 肋板（スッポン類）

肋板; costal	骨板のうち、肋骨と板状の皮骨が癒合した骨.
彫刻; sculpturing	骨板の表面にみられる起伏.

第4章 古生物学的記載

本章では、研究に用いた化石について、サメ類、首長竜類、モササウルス類、カメ類の順に古生物学的記載を行う。なお、本研究においては、特定の分類群を定義する表徴形質の一部が化石の保存の問題などで確認できず、分類を確定できない場合には、「cf. (confer の略)」を種小名（もしくは属名）の前に付し、近似種（もしくは近似属）として表記する。また、特定の分類群を定義する表徴形質を持つが、それ以外の特徴によって区別される場合には、「aff. (affinity の略)」種小名（もしくは属名）の前に付し、類似種（もしくは類似属）として表記する。

4-1. サメ類

軟骨魚綱 Class Chondrichthyes Huxley, 1880

板鰓亜綱 Subclass Elasmobranchii Bonaparte, 1838

サメ区 Division Selachii Nelson, 2006

ネズミザメ目 Order Lamniformes Berg, 1958

オトドゥス科 Family Otodontidae Glikman, 1964

クレタラムナ属 Genus *Cretalamna* Glikman, 1958

Cretalamna borealis-group Siversson et al., 2015

特徴: *Cretalamna borealis*-group (*C. borealis*, *C. gertericum*, *C. ewelli*, *C. bryanti*) の特徴として、以下が挙げられる (Figure 4-1-1; Siversson et al., 2015)。①長い前歯が発達しており、上顎第3前歯においては主咬頭が遠心方向へ向かい、舌側へ湾曲する。②下顎前歯は強く舌側へ湾曲する。③側後歯はしばしば基底面で歯根が四角形で、小さいがよく目立つ舌側隆起を備える（ただし摩耗していることがある）。④上顎側後歯の後列の歯において近心-遠心方向への広がりは適度であり、*C. appendiculata*-group や *C. hattini*-group におけるほど近心-遠心方向へ幅広くなならない。

Cretalamna gertericum Siversson et al., 2015

特徴: *Cretalamna gertericum* の特徴として、以下が挙げられる (Figure 4-1-1C; Siversson et al., 2015)。①前歯は細長い主咬頭を備えており、基底面観において歯根が三角形である。

②上顎側後歯の後方の歯は全体が唇側方向へ屈曲している。③上顎側後歯の主咬頭は幅広く、遠心方向へ強く曲がる。④前歯の副咬頭は近心および遠心方向へ広がるように向くが、側後歯の副咬頭は比較的直立している。⑤側後歯において歯根中央部の湾入は小さく、わずかに曲がっている。

Cretalamna aff. *gertericorum*

Plates 1–5

標本: 上顎前歯: SCST-029, SCST-093; 下顎前歯: SCST-009, SCST-010, SCST-018; 上顎側後歯: SCST-079, SCST-087; 下顎側後歯: SCST-012, SCST-075.

産出地: 福島県いわき市足沢.

産出層準: 双葉層群足沢層大久川部層下部の石灰岩質円礫岩層から採取.

計測値: SCST-018: 唇側面咬頭長 17 mm, 歯牙最大高 21 mm, 主咬頭幅 8 mm, 歯根幅 16 mm, 咬頭厚 4 mm.

SCST-075: 唇側面咬頭長 12+ mm, 歯牙最大高 18+ mm, 主咬頭幅 10 mm, 歯根幅 16 mm, 咬頭厚 5 mm.

記載: 上顎第 1 前歯 (Pl. 1A–B) において、主咬頭は唇側／舌側面観で細長く、ほぼ直立している。主咬頭の切縁は隣接面観においてほぼ直線である。小さな垂三角形の副咬頭が主咬頭の両側に備わり、近心・遠心方向へ発散する。歯根は唇側／舌側面観においてほぼ対称で、両葉の先端は丸い。歯根の基底部の中央部のくぼみは中央部で広く深く V 字型にくぼむ。歯根舌側隆起はよく発達し、隣接面観において垂三角形に盛り上がる。

上顎側後歯 (Pl. 2A–B) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長く、遠心方向へかなり強く湾曲している。唇側面は凹んでいる。副咬頭は比較的大きく、比較的直立するか、近心・遠心方向へ発散する。歯根は唇側／舌側面観において非対称で、近心葉が遠心葉よりも大きい。歯根の基底部の中央部のくぼみはやや小さい。歯根舌側隆起はあまり発達しないが、底面観において小さく盛り上がる。

下顎第 1 前歯 (Pl. 3A) において、主咬頭は唇側／舌側面観では細長い三角形で、直立している。主咬頭の唇側面は平坦である。歯冠の唇側面の基部は、咬頭方向に V 字型にくぼむ。副咬頭はよく尖った三角形である。歯根の基底部の中央部のくぼみは大きく深い V 字型をしている。歯根舌側隆起は隣接面観において垂三角形である。下顎第 2 前歯 (Pl. 3B, Pl. 4A) において、ほとんどの特徴は下顎第 1 前歯と同じであるが、主咬頭は遠心方向へ曲がり、その唇側面は舌側方向へ湾曲している。

前方に位置する下顎側後歯 (Pl. 4B) において、主咬頭は唇側／舌側面観でやや細長い三角形で、遠心方向へ傾いている。主咬頭の唇側面は舌側方向へ湾曲している。副咬頭は小さな三角形で、近心副咬頭はほぼ直立しているが、遠心副咬頭は遠心方向へ傾いている。歯根の基底の中央部のへこみは比較的浅い。

後方に位置する下顎側後歯 (Pl. 5) において、主咬頭は遠心方向へ曲がっている。主咬頭の唇側面はやや膨張しており、隣接面観において唇側面と舌側面が両方見える。副咬頭はやや大きく、近心副咬頭はわずかに丸みを帯びた三角形で、遠心には2つの尖った副咬頭が備わる。

比較: 上記の *Cretalamna borealis*-group の特徴②～④を備えている。ただし、①については対応する部位（上顎第3前歯）がないために確認できない。また、上記の *Cretalamna gertericorum* の特徴については、①～⑤を備えている。ただし、前歯の主咬頭が Siversson et al. (2015) の *C. gertericorum* ほどは大きく発達していない。この特徴の違いについては、得られている前歯のサイズが小さいため、発生段階による種内変異である可能性が考えられる。そのため、ここでは *Cretalamna* aff. *gertericorum* とする。

産出した歯化石から復元される歯列を Figure 3-1-1 に示す。*C. borealis*-group の他の種と比較すると、以下の点で区別される。*C. borealis* とは、上顎および下顎の前歯の副咬頭がより尖っていることや、歯冠の真側面に皺がないことなどで区別される。*C. ewelli* とは、上顎の前歯の主咬頭がくびれて尖っていないことや、上顎の側後歯の副咬頭がくびれておらず、副咬頭が近心遠心方向へ発散することで区別される。*C. bryanti* とは、前歯の歯根があまり太くなく、歯根基底部の中央部のへこみがU字型ではないことや、前方に位置する側後歯の歯頸がV字型ではないことなどで区別される。

Cretalamna borealis (Priem, 1897)

特徴: *Cretalamna borealis* の特徴として、以下が挙げられる (Siversson et al., 2015) 。①前歯の副咬頭は比較的小さく、丸みを帯びていることが多く、近心遠心方向へ強く発散している。②多くの側後歯において主咬頭の唇側面は、舌側面と同じくらい盛り上がっている。③側後歯の主咬頭の唇側面の基底部には、大きな垂直方向の皺が備わる。④側後歯の副咬頭は大きく、多くの場合は、内側の切縁が膨らんでおり、外側の切縁が凹んでいる。⑤多くの側後歯では基底面観において、歯根は近心遠心方向に対称な方形であるが、歯根舌側隆起が小さく飛び出ている。

Cretalamna cf. borealis

Plate 6A

標本: 上顎側後歯: FLST-001.

産出地: 福島県いわき市大久川河岸.

産出層準: 双葉層群玉山層入間沢川部層中部の中粒砂岩から採取.

計測値: FLST-001: 唇側面咬頭長 11+ mm, 歯牙最大高 16+ mm, 主咬頭幅 9 mm, 歯根幅 17 mm, 咬頭厚 3 mm.

記載: 上顎側後歯 (Pl. 6A) において, 主咬頭は唇側/舌側面観において細長く, 遠心方向へかなり強く湾曲している. 主咬頭の唇側面は舌側面と同じ程度に膨らんでおり, 基底部には大きな垂直方向の皺が備わる. 遠心副咬頭は比較的大きく, 遠心方向へ向く. 近心副咬頭は保存されていないが, 遠心副咬頭は大きく, 内側の切縁が膨らんでおり, 外側の切縁はやや凹んでいる. 歯根は唇側/舌側面観においてほぼ対称である. 歯根の基底部の中央部のくぼみは広く浅い. 歯根舌側隆起は欠損があるものの, 底面観においてやや盛り上がっている.

比較: 上記の *Cretalamna borealis*-group の特徴③~④を備えているが, ①~②については対応する部位 (前歯) がないために確認できない. 上記の *Cretalamna borealis* の特徴については, ②~④を備えているが, ⑤については歯根の欠損および磨耗のために確認できない. そのため, ここでは *Cretalamna cf. borealis* とする.

C. borealis-group の他の種と比較すると, 以下の点で区別される. *C. gertericorum* とは, 上顎の側後歯において唇側面が窪んでおらず, 垂直方向の皺があることや, 副咬頭が近心遠心方向へ発散することなどで区別される. *C. ewelli* とは, 上顎の側後歯の副咬頭がくびれておらず, 副咬頭が近心遠心方向へ発散することで区別される. *C. bryanti* とは, 側後歯の副咬頭が鋭くないことや, 歯根の基底縁が波打たないことなどから区別される.

Cretalamna hattini-group Siverson et al., 2015

特徴: *Cretalamna hattini*-group (*C. hattini*, *C. deschutteri*) の特徴として, 以下が挙げられる (Figure 4-1-2: Siverson et al., 2015). ①下顎前歯は基底面観においてあまり高さがなく, 遠心近心方向に幅広く発達する. ②上顎および下顎の前歯は基底面観において歯根舌側

隆起が中央部でよく発達する。③上顎の側後歯は幅広く、基底面観において歯根舌側隆起はあまり発達しない。④上顎と下顎の前歯の隣接面観において、歯根舌側隆起は幅広くドーム状であまり突出しない。

Cretalamna deschutteri Siversson et al., 2015

特徴: *Cretalamna deschutteri* の特徴として、以下が挙げられる (Figure 4-1-2C: Siversson et al., 2015)。①上顎および下顎の前歯は顕著に大きく発達している。②上顎および下顎の側後歯の多くにおいて、主咬頭は唇舌方向に顕著に薄い。③前歯では歯根の中央部の湾入が U 字型である。④側後歯では歯根の中央部の湾入が浅くて幅広く、頂部が丸い V 字型である。

Cretalamna aff. *deschutteri*

Plates 7–11

標本: 上顎前歯: SCST-004, SCST-160; 下顎前歯: SCST-030, SCST-071, SCST-169; 上顎側後歯: SCST-032, SCST-139, SCST-140, SCST-142, SCST-170; 下顎側後歯: SCST-145.

産出地: 福島県いわき市足沢.

産出層準: 双葉層群足沢層大久川部層下部の石灰岩質円礫岩層から採取.

計測値: SCST-169: 唇側面咬頭長 17 mm, 歯牙最大高 23 mm, 主咬頭幅 10 mm, 歯根幅 17 mm, 咬頭厚 5 mm.

SCST-145: 唇側面咬頭長 10+ mm, 歯牙最大高 17+ mm, 主咬頭幅 11 mm, 歯根幅 19 mm, 咬頭厚 4 mm.

記載: 上顎第 1 前歯 (Pl. 7A) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長く、ほぼ直立している。また、主咬頭は舌唇方向に薄く、隣接面観においては舌側方向に湾曲する。小さな垂三角形の副咬頭が主咬頭の両側に備わり、近心・遠心方向へ発散する。歯根は唇側／舌側面観においてほぼ対称で、両葉の先端は丸い。歯根の基底部の中央部のくぼみは広く深く U 字型にくぼむ。歯根舌側隆起は適度に発達し、隣接面観においてドーム状に盛り上がり、基底面観において中央部で盛り上がる。上顎第 2 前歯 (Pl. 7B) において、多くの特徴は上顎第 1 前歯と似ているが、歯根は唇側／舌側面観において非対称であり、近心葉がより大きい。

上顎側後歯 (Pl. 8A–C, Pl. 9A–B) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長く、

遠心方向へ曲がっている。また、主咬頭は唇舌方向に顕著に薄く、唇側面は平坦である。副咬頭は比較的大きく三角形で、適度に近心遠心方向へ発散している。歯根は唇側／舌側面観において対称に近く、短い。歯根の基底部の中央部のくぼみは浅く広く、頂部が丸いV字型である。歯根舌側隆起はあまり発達せず、後方に位置するの側後歯では基底面観においてほとんど目立たない。

下顎第1前歯 (Pl. 10A) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長く、ほぼ直立している。また、主咬頭は隣接面観においては舌側方向に湾曲する。副咬頭は垂三角形で、近心・遠心方向へ発散する。歯根葉の先端は丸い。歯根の基底部の中央部のくぼみは広く深くU字型にくぼむ。歯根舌側隆起は適度に発達し、隣接面観においてドーム状に盛り上がり、基底面観において中央部で盛り上がる。下顎第2前歯 (Pl. 10B) において、多くの特徴は下顎第1前歯と似ているが、歯根は唇側／舌側面観において非対称であり、近心葉がより大きい。

前方に位置する下顎側後歯 (Pl. 11A) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長い三角形で、遠心方向へ傾いている。主咬頭の唇側面は舌側方向へわずかに湾曲している。副咬頭は小さな垂三角形で、近心・遠心方向へ発散する。歯根の基底部の中央部のくぼみは浅く広く、頂部が丸いV字型である。歯根舌側隆起はあまり発達せず、隣接面観においてドーム状であり突出しない。

後方に位置する下顎側後歯 (Pl. 11B) において、主咬頭は遠心方向へ傾いており、唇側面は舌側方向へ湾曲している。副咬頭は小さな尖った三角形で、近心・遠心方向へ発散する。歯根の基底部の中央部のくぼみは浅く広く、頂部が丸いV字型である。歯根舌側隆起はあまり適度に発達し、隣接面観においてドーム状に小さく突出する。

比較: 上記の *Cretalamna hattini*-group の特徴①～④を備えている。また、上記の *Cretalamna deschutteri* の特徴①～④を備えている。しかし、上顎の側後歯において副咬頭がより尖っている点で相違が認められることから、ここでは *Cretalamna* aff. *deschutteri* とする。

産出した歯化石から復元される歯列を Figure 3-1-2 に示す。*C. hattini*-group の他の種と比較すると、以下の点で区別される。*C. hattini* とは、前歯および側後歯の主咬頭がより細いことや、側後歯の主咬頭が後方へ曲がっていることで区別される。

Cretalamna hattini Siversson et al., 2015

特徴: *Cretalamna hattini* の特徴として、以下が挙げられる (Figure 4-1-2A: Siversson et al.,

2015) . ①上顎において前歯／後側歯の境界では歯の大きさの減少は見られない. ②上顎 2 番目の前歯から後側歯にかけて, 基底面から見た歯根の形態が徐々に変化する. ③上顎 2 番目の前歯の形態は, 上顎 1 番目の前歯の形態よりも, 隣接する上顎後側歯の形態にすべての面で近い. ④歯列の中に, 主咬頭が反り返っている歯はない. ⑤すべての歯において, 主咬頭の近心縁の先端 3 分の 2 は明らかに凸状である.

Cretalamna cf. hattini

Plate 6B

標本: 上顎側後歯: FLST-002.

産出地: 福島県いわき市大久川河岸.

産出層準: 双葉層群玉山層入間沢川部層中部の中粒砂岩から採取.

計測値: FLST-002: 唇側面咬頭長 12 mm, 歯牙最大高 15 mm, 主咬頭幅 9 mm, 歯根幅 16 mm, 咬頭厚 3 mm.

記載: 上顎側後歯 (Pl. 6B) において, 主咬頭は唇側／舌側面観において細長く, 遠心方向へ曲がっている. また, 主咬頭は唇舌方向に顕著に薄く, 唇側面は平坦である. 副咬頭は比較的大きく亜三角形で, 適度に近心遠心方向へ発散している. 歯根は唇側／舌側面観において対称に近く, 短い. 歯根の基底部の中央部のくぼみは浅く広く, 頂部が丸い V 字型である. 歯根舌側隆起はあまり発達せず, 基底面観においてほとんど目立たない.

比較: 上記の *Cretalamna hattini*-group の特徴③を備えており, *Cretalamna hattini* の特徴④および⑤を備えているが, その他の特徴 (①～③) は比較できる部位がないために確認できない. そのため, ここでは *Cretalamna cf. hattini* とする.

C. deschutteri とは, 側後歯の主咬頭の遠心縁が強くカーブして湾入しないこと, 副咬頭は鋭く尖っていないことで区別される.

Cretalamna catoxodon Siversson et al., 2015

特徴: *Cretalamna catoxodon* の特徴として, 以下が挙げられる (Figure 4-1-3B: Siversson et al., 2015) . ①前歯の主咬頭は真っ直ぐで細長く, わずかに (もしくは適度に) 遠心方向へ曲がる. ②上顎前歯において副咬頭の外縁は垂直に近い. ③上顎および下顎の 1 番目の前歯では, 唇側面観および舌側面観において歯根が対称であるが, 基底面観においては一方の歯根がより薄いため非対称である. ④上顎の前歯では, 基底面観において歯根舌

側隆起はほとんど目立たないが、隣接面観では顕著に発達して歯頸にオーバーハングする。⑤上顎の側後歯の多くでは、副咬頭の先端が尖っておらず、丸みを帯びている。

Cretalamna aff. *catoxodon*

Plates 12–14

標本: 上顎前歯: SCST-064, SCST-065; 下顎前歯: SCST-028; 上顎側後歯: SCST-008, SCST-084, SCST-097; 下顎側後歯: SCST-158.

産出地: 福島県いわき市大久川河岸.

産出層準: 双葉層群玉山層入間沢川部層中部の中粒砂岩から採取.

計測値: SCST-065: 唇側面咬頭長 22 mm, 歯牙最大高 28 mm, 主咬頭幅 11 mm, 歯根幅 17 mm, 咬頭厚 4 mm.

SCST-158: 唇側面咬頭長 16 mm, 歯牙最大高 20 mm, 主咬頭幅 10 mm, 歯根幅 17 mm, 咬頭厚 4 mm.

記載: 上顎前歯 (Pl. 12A–B) において、主咬頭は唇側／舌側面観において真っ直ぐで細長く、ほぼ直立しているかわずかに遠心方向へ曲がる。小さな三角形の副咬頭が主咬頭の両側に備わり、近心・遠心方向へ発散する。副咬頭の外縁は垂直に近い。歯根は唇側／舌側面観においてほぼ対称であるが、基底面観においては一方の歯根がやや薄いため非対称である。歯根の基底部の中央部のくぼみは広く深く U 字型にくぼむ。歯根舌側隆起は顕著に発達し、隣接面観において歯頸にオーバーハングしており、基底面観において中央部で盛り上がる。

上顎側後歯 (Pl. 13A–C) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長くくびれており、遠心方向へ曲がっている。前方の歯では唇側面は平坦もしくは窪んでいる。副咬頭は鈍角な（あるいは丸みを帯びた）三角形で、向きは垂直に近い。歯根は唇側／舌側面観において非対称である。歯根の基底部の中央部のくぼみは浅く広く、頂部が丸い V 字型である。歯根舌側隆起は適度に発達しており、基底面観において中央部でかすかに突出する。

下顎第 1 前歯 (Pl. 14A) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長く、ほぼ直立している。また、主咬頭は隣接面観においては舌側方向に強く湾曲する。副咬頭は小さな垂三角形で、近心・遠心方向へ発散する。歯根葉の先端は丸い。歯根の基底部の中央部のくぼみは広く深く、丸みを帯びた V 字型にくぼむ。歯根舌側隆起は顕著に発達し、隣接面観において大きく盛り上がり、基底面観において中央部で盛り上がる。

下顎側後歯 (Pl. 14B) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長く、遠心方向へ傾いている。主咬頭の唇側面は舌側方向へわずかに湾曲している。副咬頭は鈍角な三角形で、向きは垂直に近い。歯根の基底部の中央部の深く斜めに切り込んだ U 字型である。歯根舌側隆起は適度に発達し、隣接面観においてドーム状で、基底面観において中央部で小さく突出する。

比較: 上記の *Cretalamna catoxodon* の特徴①～③および⑤を備えている。ただし、④については、上顎前歯の歯根舌側隆起が基底面観で比較的目立つこと、隣接面観で歯根舌側隆起が歯冠にオーバーハングしないことにより、相違が認められる。そのため、ここでは *Cretalamna aff. catoxodon* とする。

産出した歯化石から復元される歯列を Figure 3-1-3 に示す。Siverson et al. (2015) が西オーストラリアの中部セノマニアン階から報告した *C. catoxodon* と比べると、上顎および下顎の前歯のサイズが大きく、歯根がより大きく丸い端部を持つなどの点で相違が認められる。

Cretalamna cf. catoxodon

Plate 15

標本: 上顎側後歯: FLST-003; 下顎側後歯: FLST-004.

産出地: 福島県いわき市大久川.

産出層準: 双葉層群玉山層入間沢川部層中部の中粒砂岩から採取.

計測値: FLST-003: 唇側面咬頭長 15+ mm, 歯牙最大高 22+ mm, 主咬頭幅 17 mm, 歯根幅 26+ mm, 咬頭厚 5 mm.

記載: 上顎側後歯 (Pl. 15A) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長くくびれており、遠心方向へ曲がっている。主咬頭の唇側面は平坦である。副咬頭は鈍角な鋭角な三角形で、向きは垂直に近い。歯根の基底部の中央部のくぼみは深く広く、頂部が丸い V 字型である。歯根舌側隆起は適度に発達しているが、基底面観において目立たない。

前方に位置する下顎側後歯 (Pl. 15B) において、主咬頭は唇側／舌側面観において細長く、ほぼ直立しているが、遠心方向へかすかに曲がっている。近心副咬頭が保存されており、鈍角な三角形で、向きは垂直に近い。歯根は近心根が保存されており、基底部の中央部は深く、先端の丸い V 字型である。歯根舌側隆起は顕著に発達し、隣接面観において高く目立ち、基底面観において中央部で突出する。

比較: 上記の *Cretalamna catoxodon* の特徴⑤を備えているが、①～④については対応する

部位がないために確認できない。しかし、上述した上顎および下顎の側後歯の形態は、それぞれ *C. catoxodon* のパラタイプ (Fig. 21F, 22B: Siversson et al., 2015) とよく一致する。そのため、ここでは *Cretalamna cf. catoxodon* とする。

アナコラクス科 Anacoracidae Casier, 1947

スクアリコラクス属 *Squalicorax* Whitley, 1939

特徴: *Squalicorax* の特徴として、以下が挙げられる (Cappetta, 2012)。①歯冠は三角形で、前歯では直立するが、側後歯では遠心方向へ傾く。②切縁に鋸歯が発達している。③近心縁は長く、直線的から半円状に膨らんでいるものまである。④遠心縁は短く、遠心踵がある場合には膨らんでいるが、遠心踵がない場合には窪んでいる。⑤歯根には中心溝がない。⑥歯根の基底縁は V 字型に窪む。⑦歯根の唇側面には小孔が多数ある。

cf. *Squalicorax* sp.

Plate 16A

標本: INM-4-16768, 歯冠の尖頭部分のみが保存された断片的な歯牙である。

産出層準: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is3 下部

計測値: 唇側面歯冠長 7.0+ mm, 歯冠幅 6.9+ mm, 歯冠厚 2.6+ mm

記載: 歯冠は正三角形に近いが、遠心方向へわずかに傾く。舌側面は滑らかで、正中に向かって厚みを増す。唇側面は滑らかで、ほぼ平坦である。尖頭において近・遠心縁は約 60 度で交わる。近心縁は緩やかに膨出するが、遠心縁は緩やかに湾入する。近心・遠心の切縁は明瞭で、粒状に球面をなす鋸歯を 5 mm につき 16 個程度備えている。基底面観では唇舌方向に圧縮された円弧状の断面をなす。

比較: 本標本は歯冠が遠心に傾いており、切縁に鋸歯を備えることから、白亜系から産するサメ類としてはアナコラクス科 Anacoracidae であると判断される (Cappetta, 1987; 上野・鈴木, 1995)。アナコラクス科 Anacoracidae の *Ptychocorax* 属および *Squalicorax* 属は、近心・遠心の切縁に鋸歯を備える (Cappetta, 2012) ことから本標本と類似する。本標本の遠心縁は緩やかに湾入するが、*Ptychocorax* 属の遠心縁はわずかに膨出する (Cappetta, 2012) ことから区別され、*Squalicorax* 属の遠心縁は踵を備えない場合に湾入する (Cappetta, 2012) ことから類似する。したがって、本標本は *Squalicorax* 属である可能性が高い。ただし、本標本は歯根を欠くなど部分的であるため、cf. *Squalicorax* sp. とし

ておく.

オオワニザメ科 Odontaspidae Müller and Henle, 1839

シロワニ属 *Carcharias* Rafinesque, 1810

Carcharias gracilis (Davis, 1890)

特徴: *Carcharias gracilis* の特徴として、以下が挙げられる (Davis, 1890) . ①主咬頭は細長く滑らかで基部で幅が広い. ②副咬頭はよく尖っている. ③前歯は S 字状に湾曲する一方, 側後歯はあまり湾曲せず遠位側へ傾く. ④前歯の高さは 12 mm 程度だが, 側後歯の高さは 10 mm 程度で幅は高さと同じくらいである. ⑤副咬頭は平均して主咬頭の高さの 5 分の 1 くらいである. ⑥歯根は短く, 歯冠よりも側方側へ伸びる. ⑦歯根の舌側面は盛り上がっており, 唇側面はへこんでおり, 基底面は太くへこんでいる. ⑧歯は歯列の中の位置によって形が様々であるが, 主咬頭と副咬頭の間には明瞭な間隔がある点で共通している.

Carcharias cf. *gracilis*

Plate 17A

標本: INM-4-16772, ほぼ完全に保存されている大型の歯牙. 主咬頭と 1 対の副咬頭からなる. 近心副咬頭の歯根の近心側に欠損があり, 舌側面には物理的に除去困難なマトリクスが付着している. 歯根の近心副咬頭基部から遠心副咬頭基部にかけて存在する破断部は接着し, 補強している.

産出層準: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is8 に由来すると推定される転石から採取.

計測値: 唇側面咬頭長 14.3 mm, 舌側面咬頭長 11.5 mm, 歯根幅 13.3 mm, 咬頭厚 6.4 mm, 歯牙最大高 19.1 mm.

記載: 主咬頭は大きく, 細長く尖っており, 遠心にやや傾く. 遠心観で咬頭はわずかに S 字を描く. 舌側面は正中に向かって厚みを増し, 基底から咬頭の 2 分の 1 付近までにかすかな皺襞が備わる. 唇側面は全体的にほぼ平坦で滑らかであるが, 基底には不規則な短い皺襞があり, 尖頭部分では正中に向かってわずかに厚みを増し, 基底中央で陥入する. 主咬頭の切縁は明瞭で鋭く, 基底まで連続して, 副咬頭切縁とつながる. 近心・遠心副咬頭は小さく扁平な三角形で, 遠心に傾く. 切縁は明瞭で鋭い. 側面観において,

わずかに舌側へ曲がる。咬頭と歯根の間には、舌側面で歯頸帯が発達する。歯根は深く二分して近心・遠心方向へ伸び、いずれの根尖も丸い。歯根舌側隆起が発達するが、栄養溝の有無は欠損のため不明である。唇側面は中央に向かって陥入する。

比較: 本標本は、主咬頭が大きく切縁は明瞭で、歯根は近心・遠心方向に二分しており、多くのネズミザメ目 Lamniformes と共通の特徴を持つ。また、主咬頭は細長く遠心面観でS字状をなすことや、1対の副咬頭を持つこと、歯頸帯を備えること、歯根舌側隆起が発達すること、歯根は深く二分して近遠心根が明瞭であること、根尖が丸いことから、オオワニザメ科 Odontaspidae に分類される (Compagno, 2001; Welton and Farish, 1993)。

白亜系から産するオオワニザメ科 Odontaspidae としては、*Carcharias* 属、*Cenocarcharias* 属、*Hispidaspis* 属、*Johnlongia* 属、*Odontaspis* 属、*Rouletia* 属、*Pueblacarcharias* 属が知られている (Cappetta, 2012; Bourdon et al., 2011)。本標本の歯牙最大高は 19.1 mm であるが、*Cenocarcharias* 属は 8 mm を超えず、*Johnlongia* 属は 7.5 mm を超えない (Cappetta, 2012) ことから区別される。また、本標本は主咬頭の舌側面にかすかな皺襞を備えているが、*Odontaspis* 属は主咬頭の舌側面は完全に滑らかである (Cappetta, 2012) ことから区別される。また、本標本の副咬頭は 1 対しかなく、扁平な三角形であり、近心・遠心副咬頭ともに遠心に傾くが、*Hispidaspis* 属は多数の副咬頭あるいは鋭い小突起を備え (Cappetta, 2012)、*Pueblacarcharias* 属は主咬頭に向かって傾く 2 対の副咬頭を備える (Bourdon et al., 2011) ことから区別される。さらに、本標本は咬頭の唇側面の基底に短い皺襞を備えるが、*Rouletia* 属の唇側面は完全に滑らかである (Vullo et al., 2007) ことから区別される。したがって、本標本は *Carcharias* 属であると判断される。

本標本は、上記の *Carcharias gracilis* の特徴①～⑧のうち、④以外を備えている。④については、Siverson (1995) によって記載された *Carcharias gracilis* の歯が高さ 16 mm 以上であるなど、個体サイズによってある程度の変異が認められる。そのため、ここでは *Carcharias cf. gracilis* とする。

なお、*Carcharias* 属のうち、咬頭の唇側面の基底に短い皺襞を備えるものは、*C. gracilis* および *C. striatula* が知られている (Cappetta and Corral, 1999; Cook et al., 2013)。本標本の歯牙最大高は 19.1 mm であるが、*C. striatula* は大きくとも 10 mm 程度である (e. g., Cook et al., 2013; Siverson, 1997) ことから区別される。*C. gracilis* の歯根の唇側面は高くなく、舌側面はよく発達して斜めであり、基底面は丸みを帯びる (Cappetta and Corral, 1999) ことなどの特徴が本標本と一致する。

cf. *Carcharias* sp.

Plate 17B

標本: INM-4-16773, 大型の歯牙であり, 主咬頭尖頭および近心・遠心副咬頭, 近心・遠心の根尖を欠く. 保存されている主咬頭は, 唇側面において尖頭側のエナメロイドの一部が剥離しており, 近心縁中央部から遠心縁基部にかけて生じた破断を接着している. 歯根舌側隆起には風化によって生じた欠損がある.

産出層準: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is3

計測値: 唇側面咬頭長 17.5+ mm, 咬頭幅 13.6+ mm, 唇側面咬頭高 21.0+ mm, 咬頭厚 5.5+ mm

記載: 主咬頭は大きく, 細長く伸び, 遠心にやや傾く. 舌側面は正中に向かって厚みを増し, 基底から咬頭の中央付近までに弱い皺襞が備わる. 唇側面はほぼ平坦で, 基底には短く明瞭な線条が備わる. 主咬頭の切縁は明瞭で鋭く, 近・遠心縁の末端に 1 対の副咬頭が備わっていた痕跡が認められる. 近心・遠心副咬頭の痕跡 (破断面) は小さく円形であり, その唇側面および近心・遠心面それぞれに短く間隔の広い線条が備わる. 咬頭と歯根の間には, 舌側面で歯頸帯が発達する. 歯根舌側隆起が発達するが, 栄養溝の有無は欠損のため不明である. 歯根は深く二叉し, 近心・遠心へ伸びる.

比較: 本標本は, 主咬頭が大きく切縁は明瞭で, 歯根は近心・遠心方向に二叉しており, 多くのネズミザメ目 Lamniformes と共通の特徴を持つ. また, 1 対の副咬頭を持ち, 咬頭の唇側面の基底に短く強い線条があるという特徴を備えるため, 白亜系から産するネズミザメ目 Lamniformes としては, 所属科不明の *Cretodus* 属, エオプトラムナ科 Eoptolamnidae の *Protolamna* 属および *Leptostyrax* 属, オオワニザメ科 Odontaspidae の *Carcharias* 属および *Cenocarcharias* 属, *Hispidaspis* 属, *Pueblocarcharias* 属と類似する (Welton and Farish, 1993; 高栗ほか, 2018; Tomita and Kurihara, 2011; Cappetta, 2012; Vullo et al., 2007). 本標本は唇側面保存咬頭長が 17.5 mm であるが, *Cenocarcharias* 属は歯牙最大高が大きくとも 11.5 mm である (Vullo et al., 2007) ことから区別される. また, *Protolamna* 属は歯牙最大高が大きくとも 20 mm であり, 咬頭の高さはその約半分である (Cappetta, 2012) ことから区別される. また, 本標本の副咬頭は 1 対のみであるが, *Hispidaspis* 属は多数の副咬頭あるいは鋭い小突起を備え (Cappetta, 2012), *Pueblocarcharias* 属は 2 対の主咬頭を備える (Bourdon et al., 2011) ことから区別される. また, *Leptostyrax* 属は主咬頭の切縁が基底で唇側へ反り返る (Cappetta, 2012) ことか

ら、本標本とは区別される。さらに、本標本の近心・遠心の副咬頭の基部は小さく円形であるが、*Cretodus* 属の副咬頭は幅の広い三角形である (Cappetta, 2012) ことから区別される。上記の検討により、本標本はオオワニザメ科 *Odontaspidae* の *Carcharias* 属である可能性が高い。ただし、本標本の保存は不完全であるため、cf. *Carcharias* sp. に留めておく。

ジョンロンギア属 *Johnlongia* Siversson 1996

特徴: *Johnlongia* 属の特徴として、以下が挙げられる (Siversson, 1996)。①前歯の主咬頭は円錐状でわずかに遠心方向へ傾く。②前歯の副咬頭は鋭く、主咬頭の近心側もしくは近心／遠心両側に備わる。③前歯の主咬頭の切縁は、未成熟個体において連続的で明瞭だが、成熟個体においてはしばしば咬頭尖から 3 分の 1 までに限られる。④前歯の歯根舌側隆起は、成熟個体において非常に大きく発達し、深い中心溝によって分割される。⑤前歯の歯根は明瞭に二叉しており、短く、近心遠心方向に潰れており、近心根がより発達している。⑥前歯の歯根の隣接面には 2～4 つの舌側縁孔 (lingual marginal foramina) が備わる。⑦側後歯は舌唇方向につぶれている。⑧主咬頭は上顎側後歯では遠心方向へ強く曲がるが、下顎側後歯では直立に近い。⑨側後歯の歯冠には、種および発生段階、歯の位置によって、垂直方向の強い皺が唇側面もしくは舌側面 (あるいはそれら両面) に備わることがある。⑩側後歯の歯冠の皺は、後方に位置する歯ほど特に唇側面においてより明瞭で、成熟個体よりも未成熟個体においてより発達している。⑪後方に位置する側後歯において歯冠は舌側方向へ曲がっており、最後方に位置する歯では唇側面が歯根の基底面と平行になる。⑫成熟個体の側後歯の歯根は明瞭に近心遠心方向に非対称であり、近心根は近心根より発達している。⑬側後歯の歯根の基底面はくぼんでおり、深く幅の広い中心溝によって分割されている。

cf. *Johnlongia* sp.

Plate 18

標本: INM-4-17929, ほぼ完全に保存されている後側歯。主咬頭と 1 対の副咬頭からなる。

産出層準: 那珂湊層群 磯合層 ユニット Is6.

計測値: 唇側面咬頭長 7 mm; 歯牙最大高 9 mm; 主咬頭幅 3 mm; 歯根幅 5 mm; 咬頭厚 2 mm.

記載: 主咬頭は大きく、細長く尖っており、遠心にやや傾く。遠心観で咬頭は S 字を描き、唇側面の基部は強く舌側方向へ湾曲している。舌側面は正中に向かって膨隆している。唇側の基底部には強い皺襞があり、主咬頭の中央に向かっていている。主咬頭の切縁は明瞭で鋭く、基底まで連続して、副咬頭切縁とつながる。近心・遠心副咬頭は小さく扁平な三角形で、遠心にやや傾く。切縁は明瞭で鋭い。歯根は二叉して近心・遠心方向へ伸び、いずれの根尖も丸い。歯根舌側隆起が強く発達し、太く深い栄養溝が二分する。

比較: 本標本は後側歯であるため、上記の *Carcharias gracilis* の特徴①～⑧のうち、①～⑥については確認できないが、⑦～⑬を備えている。そのため、ここでは cf.

Johnlongia sp.としておく。

目科属種未定のサメ類 Selachii ord., fam., gen. et sp. indet.

Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. A

Plates 16B, 19A

標本: NSM PV-5303, 歯冠がほぼ完全に保存された化石である。歯根は母岩に含まれている。INM-4-16764, 咬頭の尖頭部分のみが保存された部分化石である。

産出層準: NSM PV-5303, 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is6 下部

INM-4-16764, 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is3 下部

計測値: INM-4-16764: 唇側面咬頭長 7.8+ mm, 主咬頭幅 3.3+ mm, 咬頭厚 1.6+ mm

記載: 咬頭は細長い。舌側面は滑らかで、正中に向かって厚みを増す。唇側面は滑らかで、正中に向かってわずかに厚みを増す。尖頭において近・遠心縁は約 20 度で交わる。切縁は明瞭で鋭い。基底面観ではレンズ状の断面をなす。

比較: これらの標本は細長い咬頭であり、舌側面は正中に向かって厚みを増し、切縁は滑らかであるという特徴を備えるため、ネズミザメ目 Lamniformes (e. g., オオワニザメ科 Odontaspidae, ミツクリザメ科 Mitsukurinidae, クレトキシリナ科 Cretoxyrhinidae, オナガザメ科 Alopiidae, ネズミザメ科 Lamnidae), カグラザメ目 Hexanchiformes (e. g., オルサコダス科 Orthacodontidae), メジロザメ目 Carcharhiniformes (e. g., ドチザメ科 Triakidae) と類似する (Welton and Farish, 1993; Cappetta, 2012)。NSM PV-5303 の CH は 10 mm であり, INM-4-16764 の CH は 7.8 mm であるが、白亜紀のドチザメ科 Triakidae はいずれの属も 4 mm を超えない (Cappetta, 2012) ことから区別される。したがって、本標本はネズミザメ目 Lamniformes またはカグラザメ目 Hexanchiformes に属する可能性が高い。しかし、本標本は断片的であるため、サメ区の一様に留めておく。後述するサメ

区の一つ C (INM-4-16766, 16767) が明瞭な条線を備えるのに対して区別が容易である。また、後述するサメ区の一つ B (INM-4- 16765) と比べて、舌側面および唇側面の膨出の程度や、基底面観での断面形状が異なることから、ここではサメ区の一つ A として区別しておく。

Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. B

Plate 19B

標本: INM-4-16765, 頭だけの部分化石で、尖頭および咬頭下部から歯根を欠く。風化によって生じた亀裂により、中央で左右に二分されている。

産出層準: 那珂湊層群 磯合層 ユニット Is3 下部

計測値: 咬頭高 9.0+ mm, 咬頭幅 4.7+ mm, 咬頭厚 2.7+ mm

記載: 咬舌側面は滑らかで、正中に向かって厚みを増す。唇側面は滑らかで、ほぼ平坦である。切縁は明瞭で鋭い。基底面観で破断面は半円形をなす。

比較: 本標本は細長い咬頭であり、舌側面は正中に向かって強く厚みを増し、切縁は滑らかであるという特徴を備えるため、ネズミザメ目 Lamniformes (e. g., オオワニザメ科 Odontaspidae, ミツクリザメ科 Mitsukurinidae, クレトキシリナ科 Cretoxyrhinidae, オナガザメ科 Alopiidae, ネズミザメ科 Lamnidae), カグラザメ目 Hexanchiformes (e. g., オルサコダス科 Orthacodontidae), メジロザメ目 Carcharhiniformes (e. g., ドチザメ科 Triakidae) と類似する (Welton and Farish, 1993; Cappetta, 2012)。本標本の咬頭保存高は 9.0 mm であるが、白亜紀のドチザメ科 Triakidae はいずれの属も 4 mm を超えない (Cappetta, 2012) ことから区別される。したがって、本標本はネズミザメ目 Lamniformes またはカグラザメ目 Hexanchiformes に属する可能性が高い。しかし、本標本は断片的であるため、サメ区の一つに留めておく。後述するサメ区の一つ C (INM-4-16766, 16767) が明瞭な条線を備えるのに対して区別が容易である。また、前述したサメ区の一つ A (INM-4-16764) と比べて、舌側面および唇側面の膨出の程度や、基底面観での断面形状が異なる。そのため、ここではサメ区の一つ B として区別しておく。

Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. C

Plate 19C-D

標本: INM-4-16766, 咬頭だけの部分化石で、尖頭および咬頭下部から歯根を欠く。咬頭は剖出時に中央部で破断し、2 分されている。

産出層準: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is2 上部

計測値: 咬頭高 7.8+ mm, 咬頭幅 2.7+ mm, 咬頭厚 2.1+ mm

記載: 咬頭は細長い。舌側面は正中に向かって強く厚みを増し、歯頸側には 24 本の規則的な線条が認められる。唇側面は平坦で滑らかである。切縁は明瞭で鋭い。

標本: INM-4-16767, 咬頭の尖頭部分のみが保存された部分化石である。

産出層準: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is2 上部

計測値: 唇側面咬頭保存長 6.4 mm, 咬頭保存幅 1.9 mm, 咬頭保存厚 1.7 mm

記載: 咬頭は細長い。舌側面は強く膨出し、歯頸側には 17 本の規則的な条線が認められる。唇側面は平坦で滑らかである。切縁は明瞭で鋭い。

比較: これらの標本はいずれも細長い咬頭で、舌側面は強く膨出して歯頸側に条線があり、唇側面は平坦であるという特徴を備えるため、ネズミザメ目 Lamniformes (e.g., ミツクリザメ科 Mitsukurinidae の *Scapanorhynchus* 属), カグラザメ目 Hexanchiformes (e.g., パラオルサコダス科 Palaeospinacidae の *Paraorthacodus* 属), シネコダス目 Synechodontiformes (e.g., パラエオスピナクス科 Palaeospinacidae の *Synechodus* 属) と類似する (Cappetta, 2012)。しかし、本標本は断片的であるため、サメ区の一つに留めておく。先述したサメ区の一つ A (INM-4-16764) および B (INM-4-16765) とは、咬頭の細さや条線の有無で区別が容易である。そのため、ここではサメ区の一つ C として区別しておく。

4-2. 首長竜類

爬虫綱 Class Reptilia Linnaeus, 1758

首長竜目 Order Plesiosauria de Blainville, 1835

ポリコティルス科 Family Polycotylidae Cope, 1869

特徴: ポリコティルス科の特徴として、以下が挙げられる (Carpenter, 1996)。①大きな頭部と短い頸を持つ首長竜類である。②長い下顎結合を備えた長い吻部を持つ。③頭頂部に高い矢状稜が発達する。④上顎骨には 4~7 対の歯を備える。⑤歯は円錐形でプリオサウルス科よりは小さく、切縁を備えない。⑥翼状骨は平坦で、細長い interpterygoid vacuity があることを除いて板状である。⑦頸椎は 19~26 個である。⑧頸肋骨は単独の骨頭を持つ。⑨橈骨尺骨および脛骨腓骨は短く幅広い。

烏口骨の特徴: ポリコティルス科の烏口骨の特徴は、以下の通りである (Figure 4-2-1: Williston, 1903; O'Keefe, 2008; Albright et al., 2007) . ①左右の烏口骨は正中線に沿って接している. ②最後部が正中線かその近くにある. ③後側方に垂三角形の突起がよく発達している. ④種や成長段階によっては、正中線付近に穿孔がある.

Polycotylidae gen. et sp. indet.

Plate 20

標本: 未登録標本 (いわき市石炭・化石館所蔵), 単離した右烏口骨. 前縁部の突起の先端および後縁部の近心側は浸食風化によって欠損している.

産出地: 福島県いわき市大久町桃木沢.

産出層準: 転石より採取. 転石は発見された位置より沢の上流に分布している地層に由来したと考えられるため, 産出層準は双葉層群足沢層大久川部層下部であると推定される.

記載: 大きくて幅広い板状の烏口骨であり, 前縁部の近心側から剣状の突起が発達する. 剣状の突起の基部や上腕骨が関節する関節窩では厚みが大きい. 外側縁は凹んでいて, 後部から垂三角形の突起が側方に向かって大きく発達する. この突起の周辺に小さな突起はみられず, 滑らかである. 近心縁には, 直径 1~2 cm の円弧状の窪みがいくつかある.

比較: 上記のポリコティルス科の烏口骨の特徴①, ③, ④を備えている. 特に, 外縁部の後部から側方へ向かって発達する垂三角形の突起は, ポリコティルス科の中でもポリコティルス亜科に属する *Eopolycotylus* 属, *Polycotylus* 属, *Dolichorhynchops* 属に見られる特徴である (Figure 4-2-1) . ただし, 本標本は一部が欠損した烏口骨であることから, ポリコティルス科にとどめる.

ポリコティルス亜科のうち, *Dolichorhynchops* 属には垂三角形の突起の前縁に小さな歯状の突起が備わるが, 本標本にはみられない点で区別される. *Eopolycotylus* 属では後縁が緩やかに丸みを帯び, *Polycotylus* 属では後縁が後方へ向かって突出するが, 本標本の後縁は欠損により形態が不明であるため比較できない.

科属種未定の首長竜類 Plesiosauria fam., gen. et sp. indet.

Plate 21A-F

標本: FM-N202000842, 単離した胴椎の椎体. 破断によって上下2つに割れている.

産出地: 福島県広野町折木桜沢.

産出層準: 転石より採取。転石は発見場所に隣接する崖に露出する地層に由来したと考えられるため、産出層準は双葉層群足沢層大久川部層下部であると推定される。

記載: 亜円筒型の椎体である。神経弓が関節面で外れて失われているため、前後および左右の区別は困難である。前後の関節面はわずかに窪んでいる。腹側面には一对の栄養孔が備わる。椎体側面には横突起が発達しておらず、肋骨および血道弓との関節面がないことから、胴椎の椎体であると判断される (Brown, 1981)。

比較: 前後の関節面がわずかに窪んでいること、腹側面に一对の栄養孔があることから、首長竜類の椎体であると判断される。

Plate 21G-L

標本: INM uncatalogued specimen, 単離した胴椎の椎体。

産出地: 福島県いわき市大久町大久山の神。

産出層準: 双葉層群 玉山層 入間沢部層中部。

記載: 亜円筒型の椎体である。神経弓が関節面で外れて失われているため、前後および左右の区別は困難である。前後の関節面はわずかに窪んでいる。腹側面には一对の栄養孔が備わる。椎体側面には横突起が発達しておらず、肋骨および血道弓との関節面がないことから、胴椎の椎体であると判断される (Brown, 1981)。

比較: 前後の関節面がわずかに窪んでいること、腹側面に一对の栄養孔があることから、首長竜類の椎体であると判断される。

Plate 22A-H

標本: FM-N202000844, 単離した歯である。歯根の大部分が失われており、歯冠の先端部も欠けている。剖出による多数の亀裂があり、接着剤で固定されている。

産出地: 福島県広野町折木桜沢。

産出層準: 転石より採取。転石は発見場所に隣接する崖に露出する地層に由来したと考えられるため、産出層準は双葉層群足沢層大久川部層下部であると推定される。

記載: わずかに湾曲した円錐形の歯である。歯冠はエナメル質で覆われており、表面には条線 (apicobasal ridges) が多数発達している。条線は湾曲の外側よりも内側において数が多く、凹凸が明瞭である。条線自体の幅に対して、条線間の幅のほうが広い。条線は直線的ではなく、曲がったり、途切れたりしている。湾曲の外側が唇側面もしくは前面、内側が舌側面もしくは後面であると推定される (McCurry et al., 2019)。

比較: 条線の発達する円錐形の歯は、水生適応した爬虫類および哺乳類の多数の系統において独立に獲得されている。しかし、歯冠の横断面において、条線をなすエナメル質の歯冠表面の起伏に対して、エナメル質と象牙質の境界面が対応する起伏をなさないことで、首長竜類とそれ以外のグループを区別することができる (McCurry et al., 2019)。モササウルス類、ゴニオフォリス類 (ワニ類)、スピノサウルス類 (恐竜類)、魚竜類および原鯨類においては、エナメル質表面の起伏と対応して、エナメル質と象牙質の境界が起伏をなす (McCurry et al., 2019)。本標本は、横断面においてエナメル質と象牙質の境界は起伏をなさないことから、首長竜類の歯であると判断される (Plate 22E-F)。

4-3. モササウルス類

有鱗目 Squamata Opperl, 1811

モササウルス上科 Mosasauroidae Gervais, 1853

モササウルス科 Mosasauridae Gervais, 1853

モササウルス亜科 Mosasaurinae Gervais, 1853

モササウルス族 Mosasaurini Gervais, 1853

プロトサウルス属 *Plotosaurus* Camp, 1951

特徴: Lindgren et al. (2008) によって、以下の特徴を備える大型 (全長約 8 m) のモササウルス類と定義されている。椎体が非常に太く、ほかのモササウルス類よりも短い。尾椎において、椎体の長さは常に関節顆 (condyle) の横幅よりも小さい。肩甲骨の大きさは鳥口骨と同じか、やや大きい。大腿骨は太く、幅が広くて重い。高度な指骨過剰 (hyperphalangy) がみられ、各指の指骨数は 16 個に達する。

cf. *Plotosaurus* sp.

Plate 23A

標本: INM-4-17907, 単離した中間尾椎 (intermediate caudal vertebra; Figure 4-3-1A)。神経弓と右横突起のほとんどの部分は風化によって欠損している。椎体, 左横突起, 血道弓の基部は部分的に保存されている。

産出地: INM-4-17907 は、茨城県ひたちなか市の平磯海岸で採取された泥岩の転石中から発見された。

産出層準: 化石を含んでいた転石の岩相と産出地に露出する地層の岩相がよく一致するこ

とから、この標本は那珂湊層群平磯層（上部カンパニアン階）に由来するものと考えられる。

記載: INM-4-17907 は単離した脊椎骨であり、横突起および血道弓があることから中間尾椎と同定される。椎体は前凹後凸型 (procoelous) であり、側面から見て楔形 (wedge-shaped) である。関節顆 (condyle) と関節杯 (cotyle) の関節面は、亜円形 (かすかに亜三角形) である。椎体の側面は滑らかである。椎体の長さ (CL) は 25 mm であり、高さ (CH: 37 mm) のほうが幅 (CW: 35 mm) よりもわずかに大きい。椎体の相対長 (CL/CH) は 0.68 である。神経弓は基部のみが保存されており、椎体に癒合している。左横突起は椎体の腹側面に位置しており、背腹方向につぶれた形をしている。血道弓は椎体に癒合しており、その基部は椎体の腹面後方にやや離れて位置している。CT データの観察によると、横断面において海綿骨が大部分に分布しており、側面および腹面の表層 (~3 mm) に緻密骨が分布している。海綿骨において、骨梁組織は均一に分布しており、とても薄く、互いに密である。骨梁組織は全体的に前後方向に配列しているが、関節面の付近では不規則に配列している (Figure 4-3-2)。

比較: Russellosaurina (Tylosaurus 亜科 + Plioplatecarpus 亜科; Figure 4-3-1B) においては、血道弓が癒合せずに椎体と関節するため、本標本との比較から除外される (Polcyn and Bell, 2005)。Halisaurus 亜科と Mosasaurus 亜科においては、血道弓が椎体に癒合する (Bardet et al., 2005)。しかし、Halisaurus 亜科においては、尾椎の椎体の長さが高さよりも大きいか同等であるため (Bardet et al., 2005)、本標本との比較から除外される。したがって、本標本は Mosasaurus 亜科に分類される。

水生適応に伴う生体力学的変化の 1 つとして、Mosasaurus 亜科においては尾椎の長さが短縮する傾向がある (Lindgren et al., 2007; 2011; Figure 4-3-1D)。特に *Plotosaurus* 属の中間尾椎においては短縮が著しく、椎体の相対長がおおよそ 0.7 である (Lindgren et al., 2007)。これは現在知られているモササウルス類の尾椎の中では *Plotosaurus* 属にのみ認められる特徴であり、Mosasaurus 亜科の他のメンバー (*Dallasaurus* 属, *Clidastes* 属, *Prognathodon* 属, *Eremiasaurus* 属および *Mosasaurus* 属とは区別される (Lindgren et al., 2011, 2013; Leblanc et al., 2012; Figure 4-3-1C)。

本標本は *Plotosaurus* 属の中間尾椎 (UCMP 32778) と比較しておよそ 70% の大きさであるが (Camp, 1942)、椎体の相対長はこの属の値に非常に近い (Figure 4-3-3)。Lindgren et al. (2008) は *Plotosaurus* 属の表徴として「大型のモササウルス類である (a large-sized (~8 m) mosasaur)」ことを挙げたが、同論文で *P. bennisoni* のタイプ標本 (UCMP 32778)

の全長はおよそ 4.2 m と推定されている。したがって、本標本の大きさは *Plotosaurus* 属の個体変異の範囲に含まれる。しかし、本標本は単離した中間尾椎であるため、その分類は cf. *Plotosaurus* sp. にとどめておく。

Plate 23B

標本: INM-4-15694, 単離した末端尾椎 (terminal caudal vertebra; Figure 4-3-1A)。神経弓と血道弓の大部分は風化によって欠損している。椎体, 神経弓の基部, 血道弓の基部もしくは血道弓根 (haemal pedicle) は保存されている。

産出地: 茨城県ひたちなか市

産出層準: INM-4-15694 は那珂湊層群礫層のユニット Is3 の下部から採取された。この層準は下部マーストリヒチアン階であると推定されている (Masukawa and Ando, 2018)。

記載: INM-4-15694 は単離した脊椎骨であり, 血道弓があるが横突起がないことから末端尾椎と同定される。椎体は前凹後凸型 (procoelous) であり, 側面から見て長方形 (rectangular-shaped) である。関節顆 (condyle) と関節杯 (cotyle) の関節面は, 円形である。椎体の側面は滑らかである。椎体の長さ (CL) は 17 mm であり, 高さ (CH: 25 mm) と幅 (CW: 25 mm) は同等である。椎体の相対長 (CL/CH) は 0.68 である。神経弓は基部のみが保存されており, 椎体に癒合している。血道弓の大部分は欠損しているため, その基部が椎体に癒合していたかどうかは不明瞭である。右の血道弓骨端 (haemapophysis) あるいは血道弓根 (haemal pedicle) は椎体の腹面中央付近にあるため, 神経弓の幅は比較的狭かったと推定される。微小解剖学的特徴は INM-4-17907 と類似しており, 緻密骨は薄く, 海綿骨は均一である。また, 骨梁組織は薄く, 互いに密であり, 全体的に前後方向に配列している (Figure 4-3-2)。

比較: 本標本の椎体の長さは高さよりも短い, *Halisaurus* 亜科の尾椎においては椎体の長さが高さよりも大きいか同等であるため (Bardet et al., 2005), 比較から除外される。多くの *Russellosaurina* (例えば, *Tylosaurus* 属, *Hainosaurus* 属, *Platecarpus* 属, *Plioplatecarpus* 属) においては, 椎体の相対長がおよそ 1.0 である (Bardet et al., 2005)。ただし, Lindgren et al. (2010) は *Platecarpus* 属の尾椎において, 腹側に屈曲する部分では椎体の相対長がおよそ 0.8 にまで減少し, 末端尾椎では後方に行くに従ってその値が再び増大することを報告している (Figure 4-3-3)。しかし, *Platecarpus* 属の末端尾椎の前方は楔形であり, 本標本とは一致しない。したがって, *Platecarpus* 属を含む *Russellosaurina* は本標本との比較から除外され, 本標本は *Mosasaurus* 亜科に分類される。

派生的な *Mosasaurus* 亜科において、末端尾椎の長さは短縮している (Lindgren et al., 2007, 2011) . 前期マーストリヒチアン期の *Mosasaurus* sp. (DMNH 21006) の末端尾椎における椎体の相対長は 1.0 から 0.7 であり、相対幅は 1.15 から 0.7 である (Lindgren et al., 2011) . *Plotosaurus* 属の末端尾椎において、椎体の相対長は 0.9 から 0.6 であり、相対幅は 1.0 から 0.9 であり、関節面は円形である (Lindgren et al., 2010) . すなわち、本標本は前期マーストリヒチアン期の *Mosasaurus* sp. よりも、*Plotosaurus* 属に比較的近い形態を示している。特に、本標本は CIT 2804 (Lindgren et al., 2008: Fig. 4E-F) の末端尾椎と形態がよく一致する。

本標本は *Plotosaurus* 属の末端尾椎 (UCMP 32778) と比較しておよそ 54% の大きさであるが (Camp, 1942) , 本標本の大きさは *Plotosaurus* 属の個体変異の範囲に含まれる (Lindgren et al., 2008) . 本標本は単離した中間尾椎であるため、その分類は cf. *Plotosaurus* sp. にとどめておく。

4-4. カメ類

4-4-1. スッポン科

カメ目 Order Testudines Linnaeus, 1766

スッポン科 Trionychidae Gray, 1825

Trionychidae gen. et sp. indet.

Plate 24A

標本: INM-4-15300, 単離した右上腕骨。近位端および遠位端を欠損している。遠位端の破断面においては内部の海綿骨が溶脱して凹んでおり、堆積物が充填している (Figure 4-4-1E-F) .

産出地: 茨城県ひたちなか市

産出層準: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is3 下部から採取された。この層準は下部マーストリヒチアン階であると推定されている (Masukawa and Ando, 2018) .

記載: 骨幹が強くくびれた長骨であり、くびれをなす湾入は片側がより深く非対称である。端部の一方は平たくなりつつ拡大・湾曲し、楕円形の断面を持つ。端部のもう一方は急激に拡大しつつ厚みを増し、他方と反対側に湾曲し、三角形の断面を持つ。

緻密骨は外表面側に薄く存在する一方で、海綿骨が骨内部のほとんどを占めており、骨中央付近には大きな骨髓腔は存在しない。ただし、骨幹の破断面付近の一部には海綿

骨の分布しない空間が存在し、その一部に堆積物が充填している。膜性骨の層状構造は、S字カーブの変曲点付近で最も厚くなり、両骨端に向かって薄くなる。この位置は、骨表面に見られる栄養孔から栄養管が向かう領域と一致し（Figure 4-4-2）、栄養管の到達点付近が骨成長の中心点（骨成長点）とみられる（Digby, 1915; Payton, 1932; Lee, 1968; Gray and Gardner, 1969）。

骨の内部構造の比較: 骨内部に堆積物が充填している領域は、遠位端の破断面付近では大きく広がっているが、骨幹中心へ延長した部分に関しては細く収束している。これは多くの四足動物の骨髓腔や鳥類・翼竜類の含気腔における、骨幹部でも収束しないという特徴とは一致しない（Currey and Alexander, 1985; Currey, 2003; Steel, 2008; Nakajima and Endo, 2013; Sullivan et al., 2017）。したがって、本標本は、翼竜や鳥類などの飛翔性四足動物、走行性の恐竜類などに由来する可能性は低い。

二次的に水生適応した四足動物においては、骨髓腔が退縮し、骨内部が緻密骨もしくは海綿骨によって占められることが知られており、本標本の特徴と一致する（Houssaye, 2009; Laurin et al., 2011; Nakajima and Endo, 2013）。また、カメ類においては、陸生・水生・半水生に関わらず、大きな骨髓腔が発達しないことが知られている（Nakajima et al., 2014）。

本標本の緻密骨より内部にある海綿骨は、骨梁および骨梁間隙が層状をなす表面付近の部分と、骨梁の配列が不規則な中心付近の部分の確認できる。これらはそれぞれ、一次的に骨幹で膜性骨化によって形成された部分と、骨端部で軟骨性骨化によって形成された部分と解釈できる（Nakajima et al., 2014）。本標本の骨成長点における横断面を、Nakajima et al. (2014) による現生カメ類の長骨（上腕骨）の骨成長点を通る断面データと比較したところ、緻密骨ではなく海綿骨が主体である点、血管腔および骨梁間隙の配列が同心円層状を成す点において、スッポン科の一部やウミガメ上科などの水生カメ類とよく一致する。

骨の外部形態の比較: カンパニアン期–マーストリヒチアン期の主要な大型の水生爬虫類としては、首長竜目 Plesiosauria, モササウルス科 Mosasauridae, 正鱗亜目 Eusuchia, コリストデラ目 Choristodera, そしてカメ目 Testudines が挙げられる（Benton, 2014）。

後期白亜紀の首長竜目およびモササウルス科では、四肢骨は短縮するか平板状化しており、湾曲した骨幹を持つ長骨は肋骨や腸骨に限られるが、肋骨頭は単頭化が顕著となり、腸骨も骨端部の突起が退縮する（Romer, 1956）ため、本標本の3方向に突出する骨端部の特徴とは合致しない。正鱗亜目の長骨（肢骨・肋骨）は、いずれも骨幹から骨端

方向へ向かう拡大が本標本ほど顕著ではなく、S字状湾曲のみられる上腕骨・大腿骨についても湾曲が極めて弱い（Romer, 1956）ことから、本標本とは合致しない。コリストデラ目の長骨は、上腕骨以外では骨幹から骨端方向へ向かう拡大が本標本ほど顕著ではなく、上腕骨についても湾曲は極めて弱く骨端が扁平である（Brown, 1905）ことから、本標本とは合致しない。

平山（1992）によると、水生カメ類の上腕骨は、“長軸部が背側方向に弓状をなして屈曲し、骨頭（caput humerus）は長軸とほぼ直角に交差する。（中略）骨頭 の両側近位にはそれぞれ内側突起（medial process of humerus）と外側突起（lateral process of humerus）がある。（中略）上腕骨の長軸部は両突起の基部で細くなり垂円筒形になるが、遠方位に向かうにつれて拡大し扁平になる”とされる。本標本は、全体として骨幹（= 長軸部）が弓状をなして屈曲し、一方の末端の断面が三角形を呈し（骨頭および外側突起、内側突起の発達による）、その基部で骨幹が細くなって垂円筒形になり、もう一方の末端は再び拡大し扁平になることから、上記の水生カメ類の上腕骨の一般的な形態と特徴が一致する。骨の内部形態の比較結果と合わせると、本標本は水生カメ類の右上腕骨であり、堆積過程で近位端および遠位端を欠損したものであると判断される。

本標本が産出した那珂湊層群礫合層が海成層であることと、その大きさからはウミガメ上科の可能性がまず考えられるが、ウミガメ上科の上腕骨は骨幹が直線的で前後方向に拡大し扁平になる（平山, 1992）ことから、本標本の形態とは一致しない。したがって、本標本は、大型の非海生カメ類の右上腕骨である可能性が高いと考えられる。その場合、三角形の断面を呈する骨端が近位、もう一方が遠位と解釈される。

本標本に見られた全体的にS字を描くように湾曲する形状や、前後に著しく拡大する近位および遠位端、扁平な遠位端、骨幹に沿って遠位方向へ発達する外側突起といった特徴は、スッポン科の上腕骨において顕著であることが知られている（Meylan, 1987）。腹側における外側突起の発達具合は、現生スッポン科の中でも種によって差異がある。例えばニホンスッポン（*Pelodiscus sinensis*）の上腕骨ではあまり発達しないが、インドシナオオスッポン（*Amyda cartilaginea*）の上腕骨では、本標本と同様に顕著に発達している。

本標本では近位部、遠位部どちらにも欠損部があるが、ニホンスッポン（*Pelodiscus sinensis*）やインドシナオオスッポン（*Amyda cartilaginea*）と比較することで、欠損部の概形が推測できる（Figure 4-4-3）。近位部の破断面および形状に基づき、骨頭とその前後両側に板状に発達する外側突起および内側突起の概形を復元した。内側突起は後方へ

向かって強く発達するのに対して、外側突起は骨幹の軸に比較的平行に発達する。また外側突起は、腹側において軸に沿うように遠位方向へ続く隆起が保存されている。カメ類の上腕骨の遠位背側には、外側上顆孔と呼ばれる特徴的な溝状の構造が見られ、部位同定の根拠としてよく用いられるが (Meylan, 1987; 平山, 1992), 本標本では外側上顆孔は遠位部の欠損により確認できない。欠損部を復元した上腕骨の推定長は約 125 mm である。現生スッポン科を参考にすると、骨板の背甲長は約 45 cm, 軟骨を含めた生息時の背甲長は約 60~70 cm に達する大型のスッポンだったと推定される。

備考: 本標本は、かつて翼竜類の右肩甲骨であると誤同定されていた。その主な原因として以下の3つが挙げられる。①遠位端の破断面において海綿骨が溶脱し、その内部に堆積物が充填することで、骨の内部に大きな空洞があるかのように見える。②近位端と遠位端の欠損により、骨頭および外側突起、内側突起、外側上顆孔がいずれも欠損している。③上述の2点の結果として、翼竜類の肩甲骨に形態が類似している。

Plate 24B

標本番号: INM-4-16738, 近位および遠位部が欠損した肋板である。

産出地: 茨城県ひたちなか市

産出層準: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is3 下部から採取された。この層準は下部マーストリヒチアン階であると推定されている (Masukawa and Ando, 2018)。

計測値: 最大前後長 60 mm, 最大左右長 126 mm, 厚さ 13 mm。

記載: 前後縁はほぼ平行で、前面および後面は縫合面をなす。背側面には荒い虫食い状の表面彫刻が発達し、鱗板溝は認められない。彫刻パターンは、互いに接続する幅広で起伏のゆるい稜が網目状をなしており、小突起はみられない。腹側面には幅 33 mm の帯状の緩やかな隆起が左右方向に伸びる。

比較: 背側面に粗い虫食い状の表面彫刻があること、鱗板溝が認められないこと (Nakajima et al., 2017) から、スッポン科のカメ類であると同定した。前後端の縫合線がほぼ平行であり、腹側面には肋骨に相当する隆起が見られることから肋板であると判断できる (Figure 4-4-4C)。

アジアの白亜系のスッポン類の背甲にみられる彫刻パターンとして、Danilov et al. (2014) によると、“互いに接続する薄い稜が蜂の巣状あるいは網目状の彫刻をなすタイプ A (e.g. ‘*Trionyx riabinini*)”と、“互いに接続しない幅広の稜や小突起が彫刻をなすタイプ B (e.g. ‘*Trionyx kansaiensis*)”が報告されているが、本標本の彫刻はどちらにも該

当しない。

体サイズについて、現生スッポン科のカメ類を参考にすると、前後長が 60 mm である本標本の個体は、最大甲長が約 60 cm であったと推定され、生息時の甲長（軟骨部を含む）は約 80 cm に達するほどの大型個体であったと推定される。

Plate 25A

標本: 茨城県自然博物館未登録標本，肋板の近心側の部分。

産出地: 茨城県ひたちなか市

産出層: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is3 下部から採取された。この層準は下部マーストリヒチアン階であると推定されている（Masukawa and Ando, 2018）。

計測値: 標本最大長 34 ， 幅 77 ， 厚さ mm

記載: 本標本は、やや湾曲した扁平な骨質の板で、カメ類の背甲化石であると判断される。

背側面に粗い虫食い状の彫刻が発達している。鱗板溝が見られず、縁板との縫合面がない。腹側面に肋骨の肥厚部分が見られ、近心側で骨頭が腹側方向へ発達する。

比較: 背側面に粗い虫食い状の彫刻が発達しており、さらに鱗板溝が見られないことや縁板との縫合面がないことから、スッポン科に同定される。全体の形状から、近心側の部分的な肋板であると判断される（Figure 4-4-4A）。

Plate 25B

標本: INM-4-15695，前方および遠位部が欠損した部分的な第 8 肋板である。複製をミュージアムパーク茨城県自然博物館が所蔵しており、実物は個人蔵である。

産出地: 茨城県ひたちなか市の転石より産出した。

産出層: 化石を含んでいた転石は細礫を含む灰色の砂岩であり、円磨された直径 2~4 mm の細礫が級化する特徴がある。岩相の特徴の類似より、那珂湊層群礫合層ユニット Is3 下部に由来する可能性が高いと考えられる。

計測値: 標本最大長 34 mm， 幅 77 mm， 厚さ 10 mm

記載: 本標本は、やや湾曲した扁平な骨質の板で、カメ類の背甲化石であると判断される。

背側面に粗い虫食い状の彫刻が発達している。鱗板溝が見られず、縁板との縫合面がない。腹側面に肋骨の肥厚部分は見られない。

比較: 背側面に粗い虫食い状の彫刻が発達しており、さらに鱗板溝が見られないことや縁板との縫合面がないことから、スッポン科に同定される。全体の形状から、部分的な左

第 8 肋板であると判断される (Figure 4-4-4D) . 欠損した肋骨部分を考慮すると, 本標本の前後長は少なくとも 60 mm 以上あったと推定され, 第 8 肋板がよく発達していたことが伺える. また, 推定される背甲長は, 甲羅周縁の軟骨部まで含めると約 80 cm に達した可能性が高い.

Plate 25C

標本番号: INM-4-16737, 断片的な肋板である.

産出地: 茨城県ひたちなか市

産出層準: 那珂湊層群 礫合層 ユニット Is3 下部から採取された. この層準は下部マーストリヒチアン階であると推定されている (Masukawa and Ando, 2018) .

計測値: 標本最大長 52 mm, 標本最大厚 12 mm.

記載: 背側面には, INM-4-16738 と同様の粗い虫食い状の表面彫刻が発達し, 鱗板溝は認められない. 彫刻パターンは, 互いに接続する幅広で起伏のゆるい稜が網目状をなしており, 小突起はみられない.

比較: 背側面に粗い虫食い状の表面彫刻があること, 鱗板溝は認められないことから, スッポン科のカメ類であると同定した (Nakajima et al., 2017) . 表面彫刻のパターンが INM-4-16738 とよく似ていることから, 同一種もしくは近縁種のスッポン科である可能性が高い. 前側の肋板および近位側の椎板の境界部に接する前縁の突出部が保存されており, その形態から 右肋板の前方の近位部と判断される (Figure 4-4-4B) .

第5章 考察

本章では、先行研究および本研究で記載した化石標本から得られる情報に基づき、後期白亜紀の北西太平洋における高次捕食者（サメ類、首長竜類、モササウルス類、スッポン類）の多様性および共存関係、生息期間および分布などについて考察する。

5-1. *Cretalamna* 属サメ類

5-1-1. フタバスズキリュウを捕食した *Cretalamna* 属は2種だった

本研究で調査を実施した玉山層の露頭（Locality F5）からは、1968年にエラスモサウルス科首長竜類であるフタバスズキリュウ（*Futabasaurus suzukii*）の全身骨格化石とともに87点以上の *Cretalamna* 属の歯化石が見つかっており（小島ほか, 1970; Sato et al., 2006）、その産状から *Cretalamna* 属がエラスモサウルス科首長竜類を捕食した事例として報告されている（Shimada et al., 2010）。しかし、Shimada et al. (2010) において、これらの *Cretalamna* 属化石はいずれも“*C. appendiculata*”として記載されたが、Siversson et al., (2015) によると *C. borealis* および *C. hattini* に分類される可能性が指摘されていた。

本研究では、フタバスズキリュウ全身骨格の産出露頭から *C. borealis* および *C. hattini* に近似する種（*C. cf. borealis*, *C. cf. hattini*）の化石の産出が確認され、Siversson et al., (2015) の指摘を支持する結果が得られた。さらに、上記の2種に加えて *C. cf. catoxodon* の産出が同じ露頭から確認された。しかし、Shimada et al. (2010) の図中に *C. catoxodon* に類似する形態の歯はみられないため、*C. catoxodon* は少なくともこのフタバスズキリュウ個体の捕食に関係しなかったものと推定される。*C. catoxodon* の咬頭は *Cretalamna* 属の中でも特に細長い形状であるため、フタバスズキリュウのような大型海生爬虫類よりも、より小さな硬骨魚類などを主な捕食対象としていたと推定される。

5-1-2. 複数種の *Cretalamna* 属がおそらく食い分けによって共存していた

福島県いわき市大久町大久芦沢および広野町萱野沢に露出する双葉層群足沢層大久川部層下部（コニアシアン階）の礫岩層から、*C. aff. gertericorum* および *C. aff. deschutteri*, *C. aff. catoxodon* の3種類の *Cretalamna* 属化石が産出した。また、福島県いわき市大久町大久山ノ神に露出する双葉層群玉山層入間沢部層中部（サントニアン階）の砂岩層から、*C. cf. borealis* および *C. cf. hattini*, *C. cf. catoxodon* の3種類の *Cretalamna* 属化石が産出した。これらにより、後期白亜紀（コニアシアン期およびサントニアン期）の北西太平洋において、少なくとも3種の *Cretalamna* 属が共存していたことが明らかとなった（Figure 5-

1-1) .

これまでに3種の *Cretalamna* 属が共産する事例は、フランス北部の下部チューロニアン階からも報告されており、*C. appendiculata* および *C. gertericorum*, *C. deschutteri* が共産する (Figure 5-1-1; Siverson et al., 2015) . これら3種はそれぞれ、*C. appendiculata*-species group および *C. borealis*-species group, *C. hattini*-species group に属している. これに対して、双葉層群足沢層および玉山層から共産する3種はそれぞれ、*C. borealis*-species group および *C. hattini*-species group, そして現時点で species group が定義されていない *C. aff. catoxodon* である. フランスのチューロニアン階および日本のコニアシアン階-サントニアン階において、共産する3種の *Cretalamna* 属が所属する species group はそれぞれ異なるという点で共通している. これはすなわち、歯の形態の異なる複数種の *Cretalamna* 属が共存していたことを示し、当時の海洋において複数の *Cretalamna* 属が異なる捕食対象や捕食様式をとることで食い分けを行っていた可能性が示唆される.

5-1-3. *Cretalamna* 属のそれぞれの種の生息時代

C. gertericorum および *C. deschutteri* は、これまでにフランス北部の下部チューロニアン階から報告されているのみであった (Siverson et al., 2015) . しかし、これらに類似する種 (*C. aff. gertericorum*, *C. aff. deschutteri*) の化石が足沢層から発見されたことで、これらの2種の生息範囲がヨーロッパのみならず北東太平洋にも及んでいたこと、また、その生息時代が中期コニアシアン期まで延長されることが示唆される.

C. catoxodon は、これまでにオーストラリア西部の中部セノマニアン階から報告されているのみであった (Siverson et al., 2015) . しかし、本種に類似する種 (*C. aff. catoxodon*) が足沢層から産出し、近似する種 (*C. cf. catoxodon*) が玉山層から産出した. これにより、本種の生息範囲が東インド洋のみならず北東太平洋にも及んでいたこと、本種の生息時代が中期コニアシアン期あるいは前期サントニアン期まで延長されることが示唆される.

C. borealis は、これまでにヨーロッパ・北アメリカのカンパニアン階から報告されているのに加え、日本の双葉層群玉山層 (サントニアン階) からの産出が指摘されていた (Siverson et al., 2015) . 本研究により、同層準から近似する種 (*C. cf. borealis*) の化石が玉山層から確認された.

C. hattini は、これまでに北アメリカの上部サントニアン階-下部カンパニアン階から報告されているのに加え、日本の双葉層群玉山層 (サントニアン階) からの産出が指摘されていた (Siverson et al., 2015) . 本研究により、同層準から近似する種 (*C. cf. hattini*) の

化石が玉山層から確認された。

5-2. *Carcharias* 属サメ類

5-2-1. *C. gracilis* が白亜紀末期の北西太平洋にも分布していた

茨城県ひたちなか市の太平洋岸に露出する那珂湊層群礫合層ユニット Is8 に由来すると推定される転石から、*Carcharias cf. gracilis* の化石が産出した。また、礫合層ユニット Is3 下部からは *cf. Carcharias sp.* の化石が産出した。

C. gracilis のタイプ標本はスウェーデンの暁新統から *Scapanorhynchus gracilis* として記載されたが (Davis, 1890), Siverson (1995) によってオオワニザメ科の *Carcharias* 属に再分類された。近年、本種に類似する化石 (*Carcharias aff. gracilis*) がヨーロッパの上部白亜系マーストリヒチアン階からも報告されていることから (Cappetta and Corral, 1999; Adolfssen and Ward, 2014), 本種は白亜紀末の大量絶滅を生き延びた種の 1 つであると考えられている (Adolfssen and Ward, 2014)。これまでの研究では、*C. gracilis* の産出地域はヨーロッパに限定されていたが、本研究により、那珂湊層群礫合層に由来すると見られる転石から *Carcharias cf. gracilis* の産出が確認された。これにより、本種が後期白亜紀の北西太平洋にも生息していたことが示唆された (Figure 5-1-2)。

白亜紀末の大量絶滅によって生態系にどのような変化があったのか検証するためには、マーストリヒチアン階および古第三系暁新統の産出化石を比較する必要がある。この点において、那珂湊層群礫合層 (マーストリヒチアン階) から産出した *Carcharias cf. gracilis* の化石は非常に貴重な情報源である。北東太平洋と同様に北西太平洋においても *C. gracilis* が白亜紀末の大量絶滅を生き延びたのか検証するためには、暁新統のサメ類化石の調査が今後の課題である。

5-2-2. 後期白亜紀における *Carcharias* 属の生息レンジのギャップが埋められた

これまで、日本の白亜系からの *Carcharias* 属の産出記録は乏しく、下部白亜系バレミアン階 (*Carcharias sp.*; 高栗ほか, 2008) からの報告が唯一であった。そのため、那珂湊層群から産出した *Carcharias* 属歯化石は、日本の上部白亜系からの本属の産出として初記録である。これにより、北西太平洋域において後期白亜紀に存在した本属の生息レンジのギャップが埋められた。

一方で、同じオオワニザメ科に所属する *Odontaspis* 属の化石はいくつかの報告があり、これまで下部白亜系アプチアン階 (*Odontaspis sp.*; 中生代サメ化石研究グループ, 1977),

上部白亜系セノマニアン階 (*Odontaspis* sp.; 中生代サメ化石研究グループ, 1977), コニアシアン階 (*Odontaspis* sp.; 葉花, 1991; 上野・鈴木, 1995), サントニアン階~カンパニアン階 (*Odontaspis* cf. *complanate*; Yabe, 1902), カンパニアン階~マーストリヒチアン階 (*Odontaspis* (?) sp.; 西本・両角, 1979) から報告されている。ただし, 1960年代に *Carcharias* 属が *Odontaspis* 属のシノニムとされ (White, 1961; ICZN 1965), 1980年代後半になって再び両属が有効属とされた (Compagno and Follet, 1986; ICZN 1987) 経緯があるため, この時期 (1960年~1990年頃) に報告された *Odontaspis* 属化石については現在では *Carcharias* 属とされるべきものが含まれている可能性がある。上記に挙げた日本の白亜系から産出した *Odontaspis* 属の報告はいずれもこの時期になされたため, 今後再検討を行う必要がある。

5-3. *Squalicorax* 属サメ類

5-3-1. 那珂湊層群と和泉層群に共通する要素として

茨城県ひたちなか市の太平洋岸に露出する那珂湊層群礫合層ユニット Is3 から, cf. *Squalicorax* sp.の化石が産出した。

日本から産出した *Squalicorax* 属歯化石の記録は少なく, これまでに北海道の蝦夷層群 (セノマニアン階~チューロニアン階) から *Squalicorax* sp. (後藤, 1994), 福島県の双葉層群足沢層 (コニアシアン階) から *S. falcatus* (上野・鈴木, 1995), 熊本県の姫浦層群 (サントニアン階) から *Squalicorax falcatus* および *Squalicorax* sp. (Kitamura, 2019), 愛媛県の和泉層群 (上部カンパニアン階) から *Squalicorax* sp. (Uyeno et al., 1981), そして大阪府の和泉層群 (マーストリヒチアン階) から *S. cf. falcatus*, *S. cf. kaupi*, *S. cf. pristodontus* (谷本ほか, 2000, 2001) が報告されている。

本研究により, 茨城県の那珂湊層群から cf. *Squalicorax* sp.の歯化石が確認されたことで, *Squalicorax* 属が西南日本内帯の和泉層群と東北日本の那珂湊層群において共通するサメ類の要素であることが示唆された。これまで, 那珂湊層群と和泉層群においては構造的位相, 堆積相, 堆積サイクル, さらにアンモナイト類などの化石組成の類似が指摘されてきたが (e. g. 田中, 1970; 安藤, 2006), サメ類のような高次捕食者においても共通する要素が見出された。

5-3-2. *Carcharias* 属と *Squalicorax* 属の共産

那珂湊層群礫合層において, cf. *Squalicorax* sp.が *Carcharias* cf. *gracilis* および cf.

Carcharias sp.と共産することが確認された。これまで日本の上部白亜系から *Carcharias* 属と *Squalicorax* 属の共産は知られていなかったが、本研究によって、後期白亜紀の北西太平洋においてこれら 2 種類の大型の肉食性サメ類が共存していたことが示された。

Carcharias 属の現生種 *C. taurus* は主に硬骨魚類を捕食するとされ（仲谷, 2016）, 類似する形態の歯を持つ *C. gracilis* も硬骨魚類を主な捕食対象とした可能性は高い。一方で, *Squalicorax* 属は鋸歯を持つことや, 尖頭が破損した歯がみられること, モササウルス類の骨に食い込んだ歯化石が産出することなどから, 海生爬虫類などを捕食していたと考えられている（Beecker and Chamberlain, 2012）。那珂湊層群から共産した cf. *Squalicorax* sp. および *Carcharias* cf. *gracilis* は, 獲物の食べわけによって共存していた可能性が考えられる。

5-4. *Johnlongia* 属

5-4-1. *Johnlongia* 属の生息時代

茨城県ひたちなか市の太平洋岸に露出する那珂湊層群礫合層ユニット Is6 から, cf. *Johnlongia* sp.の化石が産出した。

Johnlongia 属に所属する種としては, *J. allocotodon* Siverson, 1996 と *J. parvidens* (Cappetta, 1973)の 2 種が知られている。*J. allocotodon* はオーストラリア (Siverson, 1996) およびアメリカ (Shimada et al., 2004), ロシア (Shimada et al., 2015) のセノマニアン階から報告されているほか, 北海道のサントニアン階からも報告されている (金子ほか, 2019)。*J. parvidens* は, カナダのセノマニアン階 (Cook et al., 2008), アメリカのチューロニアン階~コニアシアン階 (Wolberg, 1985; Cicimurri, 2001, 2004; Cappetta, 1973, 2012) から報告されている。さらに, *Johnlongia* 属未定種は, オーストラリアのアルビアン階 (Siverson, 1996), アメリカのコニアシアン階 (Shimada et al., 2004), ベルギーのサントニアン階 (Cappetta, 2012) から報告されている。これらをまとめると, *Johnlongia* 属の産出レンジはアルビアン階からサントニアン階までである。

本研究により, cf. *Johnlongia* sp.の化石が那珂湊層群から産出したことで, 本属の産出レンジが前期マーストリヒチアン期まで延長される可能性が示唆された (Figure 5-1-3)。

5-5. 目科属種未定のサメ類

5-5-1. 那珂湊層群のサメ類相の多様性

茨城県ひたちなか市の太平洋岸に露出する那珂湊層群礫合層から, 断片的なサメ類歯化石 5 点が産出した。これらについて, 形態的な特徴の違いからサメ区の一つ (A, B, C)

として判別した。サメ区の一つ A および B は、ネズミザメ目または カグラザメ目に属する可能性が高い。サメ区の一つ C は、ネズミザメ目またはカグラザメ目、シネコダス目である可能性が高く、*Carcharias* 属および *Squalicorax* 属のいずれとも異なる。したがって、今後も那珂湊層群の調査を継続することで、より多種類のサメ類化石が産出することが期待される。

5-6. ポリコティルス科首長竜類

5-6-1. 北西太平洋におけるポリコティルス科首長竜類の生息時代

福島県いわき市大久町大久桃木沢に露出する双葉層群足沢層大久川部層下部に由来すると推定される転石から、ポリコティルス科首長竜類の鳥口骨化石が産出した。これにより、コニアシアン期の北西太平洋にポリコティルス科首長竜類が生息していたことが明らかとなった。

これまで、日本におけるポリコティルス科首長竜類化石の産出はごく僅かしか報告されておらず、いずれも北海道に分布する蝦夷層群に限られている (Sato et al., 2018)。UMUT MV 19965 は、北海道小平町に露出する蝦夷層群 (“Middle Yezo Group”; Sato and Storrs, 2000) から産出したポリコティルス科首長竜類の部分骨格であり、産出層準は上部セノマニアン階である (佐藤, 1995; Sato and Storrs, 2000)。HMG-1079 は、北海道三笠市の幾春別川流域の転石から産出したポリコティルス科首長竜類の椎体、神経弓、神経突起、間鎖骨であり、蝦夷層群三笠層 Tc 部層あるいはその上部～下部 (上部セノマニアン階～下部チューロニアン階) に由来すると推定されている (越前谷・箕浦, 2005)。HMG-357 は、北海道小平町の小平薬川流域の転石から産出したポリコティルス科首長竜類の椎骨、鎖骨、間鎖骨、肩甲骨であり、蝦夷層群佐久層 Mm-o ユニット (中部～上部チューロニアン階) に由来すると推定されている (Sato et al., 2018)。SMAC 2872 は、北海道小平町達布上記念別沢川本流の転石から産出したポリコティルス科首長竜類の右腸骨、脛骨、指骨であり、“中部蝦夷層群” (中部チューロニアン階～下部サントニアン階) に由来すると推定されている (田原ほか, 2012)。HMG 1067 は、北海道三笠市の幾春別川の転石から産出したポリコティルス科首長竜類の歯と部分骨格であり、産出層は不明である (Sato et al., 2012)。

このほか、ポリコティルス科首長竜類の可能性のある断片的な標本が蝦夷層群や双葉層群、和泉層群から報告されている (Table 5-2-1)。HMG 355 は、北海道むかわ町穂別の蝦夷層群 (サントニアン階) から産出した部分骨格である (櫻井, 2005)。IMCF temporary number 2871 は、福島県いわき市の双葉層群玉山層 (サントニアン階) から産出した背骨で

ある (Sato et al., 2012) . IMCF temporary number 2477 は, 福島県いわき市の双葉層群足沢層 (コニアシアン階) から産出した歯である (海竜の里整備事業化石発掘調査団, 1990) . KGU uncatalogued specimen は, 香川県東かがわ市の和泉層群 (カンパニアン階) から産出した大腿骨である (中谷・仲谷, 2010) . これらについて, Sato et al. (2012) はポリコティルス科に類似する特徴を認めているものの, 化石の保存が断片的であるために所属は Polycotididae? に留めている.

これらをまとめると, 日本におけるポリコティルス科首長竜類の確かな化石記録は, これまで上部セノマニアン階から上部チューロニアン階までであった. しかし, 本研究によって, 北西太平洋においてポリコティルス科首長竜類がコニアシアン期以降にも生息していたことが確認された (Figure 5-2-1) .

5-6-2. 北西太平洋に派生的なポリコティルス類が生息していた

本研究で報告する足沢層産のポリコティルス科首長竜類の化石は, 日本産のポリコティルス科首長竜類として, はじめての烏口骨化石である. 外縁部の後部には, 側方へ大きく発達した亜三角形の突出部が備わっている (Plate 20) . これはポリコティルス科の中でも派生的なポリコティルス亜科 (Polycotylineae) に属する *Eopolycotylus* 属, *Polycotylus* 属, *Dolichorhynchops* 属に見られる特徴である (Figure 4-2-1C) . これにより, コニアシアン期の北西太平洋にも, 派生的なポリコティルス類であるポリコティルス亜科が分布していたことが示唆される.

5-7. 科属種未定の首長竜類

5-7-1. 双葉層群における最古の首長竜類化石

福島県広野町折木桜沢 (Locality F1) に露出する双葉層群足沢層大久川部層下部の石灰質礫岩層に由来すると推定される転石から, 首長竜類の歯および椎体化石が産出した. これまで双葉層群から産出した首長竜類化石の中で最も低い層準から産出したものは, 足沢層大久川部層中部から産出した歯化石であったが (佐藤, 1992) , 本標本はそれよりもさらに低い層準からの産出である.

大久川部層下部の年代は, アンモナイトやイノセラムスなどの化石によりコニアシアン中期あるいはコニアシアン前期であると推定されている (安藤ほか, 1995; 利光, 2002) . 日本においてコニアシアン階から産出した首長竜類化石は非常に数が少なく, 断片的なものばかりであるため (Table 5-2-1; 望月ほか, 2006; 越前谷, 2010) , 本標本は希少な産出情

報である。

5-7-2. 大久川部層最下部から産出した首長竜類の生息環境

桜沢に露出する大久川部層最下部の石灰質円礫岩層は安藤ほか（1995）によると海浜～上部外浜の堆積物と推定されており，これまでに恐竜類（Ohashi et al., 2015），ナンシュンケリス科カメ類（Tokunaga and Shimizu, 1926）などの陸生の脊椎動物化石が報告されている．その一方で，海生の脊椎動物化石は，*Cretalamna* 属などのサメ類（高柴ほか, 2018）のみである．そのため，本研究で報告する歯および椎体化石の首長竜類の生息環境が海であったか，それとも河川～汽水であったかは，現時点で明らかにできない．

なお，河川成層から産出した首長竜類化石は，これまでにヨーロッパ（e. g. Andrews, 1922），北米（e. g. Sato, et al., 2005; Campbell et al., 2021），中国（e. g. Gao et al., 2019; Zhang et al., 2020），オセアニア（e. g. Bartholomai 1966）のジュラ系～白亜系から報告されている．

5-7-3. Tokunaga and Shimizu (1926)で記載された“魚竜類”化石との比較

桜沢に露出する大久川部層最下部（コニアシアン階）の石灰質円礫岩層からは，Tokunaga and Shimizu (1926) によって1点の歯化石が“*Ichthyosaurus*” sp.として報告されている（Plate 22I）．この標本は条線を備える円錐形の歯で，歯冠の高さは25 mm，歯冠の基部の直径は10 mmであり，直線的で交叉しない条線が20本以上存在した．また，当初は歯根が存在したが，研究中に欠損したとされる（Tokunaga and Shimizu, 1926）．

現在の知見では，魚竜類はセノマニアン期末に絶滅したと考えられているため（e. g. Fischer et al., 2016），コニアシアン階から産出したこの標本について，分類を再検討する必要がある．しかし，この標本は東京空襲によって焼失してしまっているため（小島ほか, 1970），標本を直接検証することは不可能であり，Tokunaga and Shimizu (1926) の図および記述から検討するほかない．Bardet (1992) はこの標本はおそらくプリオサウルス科首長竜類の歯だったと推測しており，歯の形状および大きさ，条線の特徴から考えて矛盾はない（Madzia, 2016; Mccurry et al., 2019）．プリオサウルス科はチューロニアン期以降にはかなり衰退していたが（Madzia and Cau, 2020），ヨーロッパの Seaford Chalk Formation（下部コニアシアン階～中部サントニアン階）からもプリオサウルス科とみられる歯化石が報告されている（Madzia, 2016）．したがって，現在利用可能な情報に基づくと，Tokunaga and Shimizu (1926) が記載した“*Ichthyosaurus*” sp. の歯化石は，プリオサウルス科首長竜類のものだったと考えるのが最も妥当だと判断される．

本研究では、Tokunaga and Shimizu (1926) が歯化石を報告した同一層準から、新たに首長竜類の歯化石を報告した (Plate 22A-H) . この標本は条線を備える円錐形の歯で、歯冠および歯根の端部が欠損している。保存されている歯冠の高さは 16 mm, 歯冠の基部の直径は 8 mm であり、20 本程度の条線がみとめられる点では、Tokunaga and Shimizu (1926) が記載した歯化石と類似する。その一方で、条線が折れ曲がり、交叉したり途切れたりしている点で明確に異なる特徴を持つ。そのため、別種の首長竜類の歯であると考えられる。したがって、コニアシアン期の北西太平洋には、少なくとも 2 種類以上の首長竜が生息していたことが示唆される。

5-7-4. フタバズキリュウとともに小型種もしくは未成熟の同種個体が共存していた

福島県いわき市大久町大久山ノ神に露出する双葉層群玉山層入間沢部層中部 (下部サントニアン階) の砂岩層から、首長竜類の胴椎の椎体化石が産出した。同露頭において 1968 年に発見されたフタバズキリュウ (*Futabasaurus suzukii*) の全身骨格化石において胴椎はすべて揃っているため (Sato et al., 2006) , それとは明らかに別個体の首長竜類に由来すると判断される。

フタバズキリュウの胴椎は椎体の長さが 65~80 mm, 高さが 73~90 mm, 幅が 100~112 mm である (Sato et al., 2006) のに対して、本研究で報告する胴椎は椎体の長さが 36 mm, 高さが 42 mm, 幅が 61 mm であり、半分程度の大きさである。小さい理由として、フタバズキリュウよりも小型の種類であるか、もしくは同種の未成熟個体である可能性が考えられる。これにより、フタバズキリュウが生息した当時の海域には、より小型の別種の首長竜類が生息していたか、もしくは同種の首長竜の未成熟個体が共存していたことが示された。

5-8. “プロトサウルス型”モササウルス類

5-8-1. 沖合環境に進出した“プロトサウルス型”モササウルス類の古生物地理分布

茨城県ひたちなか市の太平洋岸に分布する那珂湊層群から、2 点の *Plotosaurus* 近似属の尾椎化石が産出した。INM-4-17694 は、平磯層ユニット H13 の分布する地点で採取された泥岩の転石中から産出した端部尾椎であるが、その産出層準は確定できないため、上部カンパニアン階~下部マーストリヒチアン階としておく。INM-4-17907 は、磯合層ユニット Is3 から採取された中間尾椎であり、産出層準は下部マーストリヒチアン階である (Masukawa and Ando, 2018) .

Plotosaurus 属は、これまで北米西海岸の下部マーストリヒチアン階の上部～上部マーストリヒチアン階の下部からのみ知られている (Figure 5-3-1) . そのため, Camp (1942) や Russell et al. (1967) は、この属が北米の固有種であることを示唆していた. 小島ほか (1972) は蝦夷層群から産出した尾椎化石 (NSM-PV15003) を *Plotosaurus* 属? と記載したが, Caldwell et al. (2007) はこの標本を *Russellosaurina* に再分類した. Frey et al. (2016) はチリ中央部のキリキナ層の上部マーストリヒチアンから産出した下顎骨化石 (Q.3105) を *Plotosaurus* 近似属と報告したが, Jiménez-Huidobro et al. (2019) はこの標本を *Halisaurus* sp. と再同定した. ほとんどのモササウルスは浅い外洋の海に生息しているが (Russell 1988; Bardet and Pereda Suberbiola 1996; Kiernan, 2002; Harrel Jr and Pérez-Huerta, 2015) , *Plotosaurus* 属の化石記録の分布がこのように限られていることを説明するために, Lindgren et al. (2007, 2011) は *Plotosaurus* 属が沿岸から離れた沖合環境を好んだのではないかと示唆している.

本研究では、那珂湊層群から産出した 2 点のモササウルス類の尾椎化石が *Plotosaurus* 属の尾椎と同様に極端に短いことを確認し、*Plotosaurus* 近似属として記載した. これらは、高度に特殊化した“プロトサウルス型”のモササウルス類が北西太平洋に生息していたことを示す初めての証拠である. このことは、“プロトサウルス型”モササウルス類が、これまで考えられていたよりも広い範囲に分布していたことを示唆している (e. g., Camp, 1942; Russell et al. 1967) . 那珂湊層群は海底扇状地に堆積したとする堆積相解析の結果 (Masuda and Katsura, 1978; Katsura and Masuda, 1978) は、*Plotosaurus* 属が沖合の環境に生息していたという仮説と矛盾しない. さらに、INM-4-17907 が平磯層の下部から産出されたとすれば、“プロトサウルス型”モササウルスの最古の記録はカンパニアン後期に遡ることになる.

5-8-2. 白亜紀末における北西太平洋域のモササウルス亜科の多様化

これまで日本では、50 点以上のモササウルス化石が報告されており、その多くは北海道の蝦夷層群と西南日本の和泉層群で発見されている (Figure 5-3-2; Table 5-3-1) . これまで日本の白亜系から産出したモササウルス亜科の同定可能な化石は、すべて *Mosasaurus* 属と同定されてきた. しかし、本研究で報告する 2 点の標本は、*Mosasaurus* 属ではないモササウルス亜科の化石としては、日本で初めての記録である. 蝦夷層群では、*Mosasaurus hobetsuensis* がマーストリヒチアン階最下部から記載され (鈴木, 1985) , *M. prismaticus* が上部カンパニアン階～下部マーストリヒチアン階から報告されている (櫻井, 1999) . 和泉層群では、マーストリヒチアン階から *Mosasaurus* sp. としていくつかの標本が報告されて

いる (谷本ほか, 1994, 2004; Tanimoto, 2005).

北西太平洋におけるモササウルス類の時空間的な分布パターンについて, Sato et al. (2012) は以下のようにまとめている. ①コニアシアン期～サントニアン期には, モササウルス亜科の記録はないが, ラッセルサウルス類は生息した. ②カンパニアン期には, ラッセルサウルス類が減少する一方で, モササウルス亜科が多様化した. ③マーストリヒチアン期には, ラッセルサウルス類が消滅し, モササウルス亜科がさらに多様化して分布を拡大した.

今回の標本は, モササウルス亜科のモササウルス類が, 北西太平洋の大陸から離れたより深い海へ進出し, 多様化したことを示している. これは Sato et al. (2012) のシナリオを支持する一方で, モササウルス亜科の多様化は従来考えられていたよりも進んでいたことを示している. このような多様化は, 外洋を効率的に巡航するために高度に特殊化された, やや魚竜に似た体形によって加速されたと考えられる (Motani et al., 2002). さらに, 椎体の顕著な短縮によって尾部の柔軟性が抑えられ, 安定性の向上とエネルギー効率の高い遊泳スタイルに貢献したと考えられる (Lindgren et al., 2011).

5-9. スッポン科カメ類

5-9-1. 最大甲長 60 cm に達した大型スッポン類が東アジアに分布していた

茨城県ひたちなか市の太平洋岸に分布する那珂湊層群礫合層から, スッポン科カメ類の肋板化石 4 点と上腕骨化石 1 点が産出した. これらは転石に由来した 1 点 (INM-4-15695) を除いて, すべて那珂湊層群礫合層 Is 3 下部の細礫混じり砂岩から産出した. INM-4-15695 を含んでいた転石は灰色を呈する細礫混じり砂岩で, 円磨された細礫に級化構造が見られることなどから, 他の化石と同様に礫合層 Is 3 下部に見られる砂岩の層準から産出したものと推定される. また, いずれの肋板においても, 表面の彫刻は互いに接続する幅広で起伏のゆるい稜が網目状をなしている点と, 小突起がみられない点が共通していることから, これらのスッポン類化石は同一種もしくは近縁種のスッポン類の化石である可能性が高い.

那珂湊層群から産出したスッポン類は, 最大甲長が約 60 cm に達したと推定される. 爬虫類であるカメ類の体サイズは, スッポン類に限らず, 温暖な地域ほど相対的に大型化しやすい傾向にある (Turtle Taxonomy Working Group, 2017). 本稿のスッポン類化石は, 上腕骨および部分的な肋板のみではあるが, 全球的に温暖化の進んだ白亜紀中頃のスッポン類に匹敵する体サイズだった可能性が示された.

これまで日本の白亜系から産出したスッポン科カメ類化石として、福井県の手取層群北谷層、福岡県の関門層群千石層、熊本県の御船層群および御所浦層群、兵庫県の和泉層群下灘層、鹿児島県の姫浦層群および岩手県の久慈層群玉川層から、スッポン科属種未定の化石が報告されている（平山, 1998, 2006a, 2006b, 2014; Hirayama et al., 2012; 梅津ほか, 2013; 岸本, 2014; 小松ほか, 2014; Nakajima et al., 2017）。これらの中で、那珂湊層群から産出したスッポン科カメ類は特に大型であり、日本の白亜系から産出したスッポン科として最大級といえる。

スッポン類は後期白亜紀においてアジアから北アメリカにかけて広く分布していたが（Figure 5-1-5），甲長が 50 cm を超えるような大型スッポン類の報告例は少なく，これまでにカザフスタンのサントニアン階—下部カンパニアン階から産した”*Trionyx*” *riabinini*（最大甲長 50 cm），タジキスタンの下部サントニアン階から産した”*T.*” *kansaiensis*（最大甲長 75 cm），北アメリカのカンパニアン階—マーストリヒチアン階から産した *Axestemys splendida*（最大甲長 69 cm）が知られているのみである（Vitek, 2012; Vitek and Danilov, 2010, 2014）。本研究により，マーストリヒチアン前期の北西太平洋域にも大型のスッポン類が生息していたことが明らかとなった。

第6章 総括

本研究では、後期白亜紀の高次捕食者の変遷に関する理解を進めることを目的として、茨城県に分布する那珂湊層群（カンパニアン階～マーストリヒチアン階）および福島県に分布する双葉層群（コニアシアン階～サントニアン階）において新たな化石の発掘および既存標本の調査を実施し、それらの脊椎動物化石について記載を行った。その結果から、後期白亜紀の北西太平洋における高次捕食者（サメ類、首長竜類、モササウルス類、スッポン類）の多様性および共存関係、生息期間および分布について考察し、以下の新たな発見を得た。

6-1. サメ類

コニアシアン期の北西太平洋において、少なくとも3種の *Cretalamna* 属 (*C. aff. gertericorum* および *C. aff. deschutteri*, *C. aff. catoxodon*) が共存していた。また、サントニアン期の北西太平洋において、少なくとも3種の *Cretalamna* 属 (*C. cf. borealis* および *C. cf. hattini*, *C. cf. catoxodon*) が共存していた。サントニアン期に生息した3種のうち、*C. cf. borealis* および *C. cf. hattini* の2種は大型の海生爬虫類であるフタバスズキリュウ (*Futabasaurus suzukii*) の全身骨格の周囲から歯化石が産出し (e. g. Sato et al., 2006), その一部は骨に食い込んでいた (Shimada et al., 2010) ことから、大型の海生爬虫類を捕食していたことが確実である。その一方で、*C. cf. catoxodon* については、フタバスズキリュウの全身骨格の周囲からは産出が確認されず、咬頭が *Cretalamna* 属の中でも特に細長い形状であることから、おそらく硬骨魚類などを主な捕食対象としていたと推定される。同一の地層において3種類の *Cretalamna* 属が共産する事例は、足沢層および玉山層のほか、フランス北部の下部チューロニアン階からも報告されており、所属する *species group* がそれぞれ異なる3種であるという点で共通している。これはすなわち、歯の形態の異なる複数種の *Cretalamna* 属が共存していたことを示し、当時の海洋において複数の *Cretalamna* 属が異なる捕食対象や捕食様式をとることで食い分けを行っていた可能性が示唆される。

北東大西洋において白亜紀末の大量絶滅を生き延びたサメ類だと考えられている *Carcharias cf. gracilis* が、マーストリヒチアン期の北西太平洋にも分布していた。これまでの研究では、*C. gracilis* の産出地域はヨーロッパに限定されていたが、本研究により、那珂湊層群礫合層に由来すると見られる転石から *Carcharias cf. gracilis* の産出が確認された。白亜紀末の大量絶滅によって生態系にどのような変化があったのか検証するためには、マーストリヒチアン階および古第三系暁新統の産出化石を比較する必要がある。この点にお

いて、那珂湊層群礫合層（マーストリヒチアン階）から産出した *Carcharias cf. gracilis* の化石は非常に貴重な情報源である。

切縁に鋸歯を備える歯が特徴的な *Squalicorax* 属が、西南日本内帯の和泉層群と東北日本那珂湊層群において共通するサメ類の要素であったことが示された。これまで、那珂湊層群と和泉層群においては構造的位置、堆積相、堆積サイクル、さらにアンモナイト類などの化石組成の類似が指摘されてきたが（e. g. 田中, 1970; 安藤, 2006）、サメ類のような高次捕食者においても共通する要素があったことが判明した。なお、*Squalicorax* 属は鋸歯を持つことや、尖頭が破損した歯がみられること、モササウルス類の骨に食い込んだ歯化石が産出することなどから、海生爬虫類などを捕食していたと考えられている（Beecker and Chamberlain, 2012）。一方で、先述した *Carcharias* 属については、現生種 *C. taurus* が主に硬骨魚類を捕食する（仲谷, 2016）ことから、類似する形態の歯を持つ *C. gracilis* も硬骨魚類を主な捕食対象とした可能性は高いと考えられる。マーストリヒチアン期の北西太平洋において共存していた *Squalicorax* sp. および *Carcharias cf. gracilis* は、獲物の食べわけによって共存していた可能性が考えられる。

これまで *Johnlongia* 属の生息レンジはアルビアン期からサントニアン階までであると考えられてきたが、*cf. Johnlongia* sp. の化石が那珂湊層群から産出したことで、本属の産出レンジが前期マーストリヒチアン期まで延長される可能性が示唆された。

このほか、那珂湊層群礫合層から断片的なサメ類歯化石（サメ区の一つ A~C）が産出した。そのため、今後も那珂湊層群の調査を継続することで、マーストリヒチアン期の北西太平洋のサメ類相についてさらに多くの情報が得られることが期待される。

6-2. 首長竜類

これまで、日本におけるポリコティルス科首長竜類の確かな化石記録は、上部セノマニアン階から上部チューロニアン階までであった。しかし、双葉層群足沢層からポリコティルス科首長竜類の烏口骨が産出したことで、コニアシアン期以降の北西太平洋にもポリコティルス科首長竜類が生息していたことが確認された。この化石は、日本産のポリコティルス科首長竜類としては、初めての烏口骨化石である。外縁部の後部には、側方へ大きく発達した亜三角形の突出部が備わっており、ポリコティルス科の中でも派生的なポリコティルス亜科の特徴を示す。したがって、コニアシアン期の北西太平洋に、派生的なポリコティルス類であるポリコティルス亜科が分布していたことが示唆される。

大久川部層最下部（コニアシアン階）からは、Tokunaga and Shimizu (1926) によって 1 点

の歯化石が“魚竜類” (“*Ichthyosaurus*” sp.) として報告されたが、東京空襲によって標本は焼失してしまっている（小島ほか, 1970）。現在の知見では、魚竜類はセノマニアン期末に絶滅したと考えられているため（e. g. Fischer et al., 2016），コニアシアン階から産出したこの標本について、分類を再検討する必要がある。Bardet (1992) はこの標本はおそらくプリオサウルス科首長竜類の歯だったと推測しており、歯の形状および大きさ、条線の特徴から考えて矛盾はない（Madzia, 2016; Mccurry et al., 2019）。プリオサウルス科はチューロニアン期以降にはかなり衰退していたが（Madzia and Cau, 2020），ヨーロッパの Seaford Chalk Formation（下部コニアシアン階～中部サントニアン階）からもプリオサウルス科とみられる歯化石が報告されている（Madzia, 2016）。したがって、現在利用可能な情報に基づくと、Tokunaga and Shimizu (1926) が記載した “*Ichthyosaurus*” sp. の歯化石は、プリオサウルス科首長竜類のものだったと考えるのが最も妥当だと判断される。本研究では、Tokunaga and Shimizu (1926) が歯化石を報告した同一層準から、新たに首長竜類の歯化石を報告した。この標本は条線を備える円錐形の歯であるが、条線が折れ曲がり、交叉したり途切れたりしている点で明確に異なる特徴を持つ。そのため、別種の首長竜類の歯であると考えられる。したがって、コニアシアン期の北西太平洋には、少なくとも2種類以上の首長竜が生息していたことが示唆される。

6-3. モササウルス類

Plotosaurus 属は、これまで北米西海岸の下部マーストリヒチアン階の上部～上部マーストリヒチアン階の下部からのみ知られていたが、那珂湊層群から本属に近似するモササウルス類の尾椎化石2点が産出した。これにより、後期白亜紀後期（カンパニアン期～）マーストリヒチアン期の北西太平洋にも、遊泳のために尾ヒレを高度に進化させた“*Plotosaurus* 型”モササウルス類が生息していたことが明らかになった。また、ほとんどのモササウルス類は浅い外洋の海に生息していたと考えられているが（Russell 1988; Bardet and Pereda Suberbiola 1996; Kiernan, 2002; Harrel Jr and Pérez-Huerta, 2015），*Plotosaurus* 属は沿岸から離れた沖合環境を好んだのではないかと考えられている（Lindgren et al., 2007, 2011）。したがって、モササウルス亜科のモササウルス類は、北西太平洋において大陸から離れたより深い海へ進出し、多様化したことを示している。これは Sato et al. (2012) のシナリオを支持する一方で、モササウルス亜科の多様化は従来考えられていたよりも進んでいたことを示している。

6-4. スッポン類

マーストリヒチアン前期の北西太平洋域に、最大甲長が約 60 cm に達したと推定される大型のスッポン類が生息していたことが明らかとなった。爬虫類であるカメ類の体サイズは、スッポン類に限らず、温暖な地域ほど相対的に大型化しやすい傾向にある (Turtle Taxonomy Working Group, 2017)。那珂湊層群から産出したスッポン類は、上腕骨および部分的な肋板のみではあるが、全球的に温暖化の進んだ白亜紀中頃のスッポン類に匹敵する体サイズであった。

スッポン類は後期白亜紀においてアジアから北アメリカにかけて広く分布していたが、甲長が 50 cm を超えるような大型スッポン類の報告例は少なく、これまでにカザフスタンのサントニアン階下部カンパニアン階から産した "*Trionyx*" *riabinini* (最大甲長 50 cm)、タジキスタンの下部サントニアン階から産した "*T.*" *kansaiensis* (最大甲長 75 cm)、北アメリカのカンパニアン階マーストリヒチアン階から産した *Axestemys splendida* (最大甲長 69 cm) が知られているのみであった (Vitek, 2012; Vitek and Danilov, 2010, 2014)。

現生のスッポン類は、一般に河川や湖沼に棲息する淡水生の爬虫類であり、化石種のスッポン類においても、ウミガメ類に見られるような肥大化した涙腺の痕跡や鱗状に変化した四肢などの高度な海生適応の証拠 (Hirayama, 1998) は確認されていない。しかし、現生のナイルスッポン (*Trionyx triunguis*) とマルスッポン (*Pelochelys cantorii*) の 2 種は、一時的に汽水～海水域でも活動することが知られている (Taskavak et al. 1999, Corsini-Foka and Masseti, 2008; Das, 2008; Turtle Taxonomy Working Group, 2017)。そのため、化石種のスッポン類が、一部の現生種と同様に、河口～沿岸海域で活動した可能性は否定できない。例えば、新生代の大型スッポン類 *Drazinderetes tethyensis* は、パキスタンの始新統の海成層から化石が産出することから海生適応していたことが示唆されている (Head et al., 1999)。ただし、*D. tethyensis* は海岸近くに生息していた個体が水流で海へ運搬された可能性も指摘されており (Georgalis and Joyce, 2017)、海成層から産出するスッポン類化石の生息環境については、河川～河口～沿岸海域のいずれであったか慎重に扱う必要がある。

謝辞

茨城大学理学部の安藤寿男教授には、茨城大学大学院博士後期課程において社会人大学院生として研究の機会を与えていただいた。また、本研究に関する全般において、常に丁寧かつ熱心なご指導を賜った。ここに深謝する次第である。

早稲田大学国際教養学部の平山廉教授ならびに福井県立恐竜博物館の藪田哲平博士には、カメ類化石について多くの有益な情報と助言をいただいた。また、群馬県立自然史博物館の高桑祐司博士ならびに学校法人城西大学水田記念博物館大石化石ギャラリーの宮田真也博士には、サメ類化石について多くの有益な情報と助言をいただいた。さらに、東京都市大学理学部の中島保寿准教授には、脊椎動物の骨および歯の微細構造に関して多くの有益な情報と助言をいただいた。

長谷川善和博士（群馬県立自然史博物館名誉館長）、国府田良樹博士（茨城県自然博物館名誉学芸員）、菜花智副館長（いわき市石炭・化石館）、猪瀬弘瑛博士（福島県立博物館）、歌川史哲博士（いわき市アンモナイトセンター）、鈴木千里氏（鈴木製麺）、渡辺昇氏（広野町教育委員会）には、双葉層群の露頭や化石について多くの情報をいただき、化石標本の観察や産出地域の調査などに際しても大いに便宜を図っていただいた。また、国立科学博物館の真鍋真博士、對比地孝亘博士、坂田智佐子氏には、収蔵標本の調査に際して大いに便宜を図っていただいた。

河野重範博士（栃木県立博物館）、木村由莉博士（国立科学博物館）、村上瑞季博士（秀明大学）、奥村よほ子学芸員（佐野市葛生化石館）、志関弘平氏、増川玄哉氏、新山颯大氏、大倉正敏氏、松浦良彦氏、筑紫健一氏、碓井和幸氏、そしてミュージアムパーク茨城県自然博物館の諸氏には、那珂湊層群の調査に協力をいただいた。

茨城大学の岡田誠教授、小荒井衛教授、長谷川健准教授には地質学・岩石鉱物学ゼミにおいて、有益な議論をいただいた。同大学の北出理教授には、生態学の観点からご助言をいただいた。さらに、茨城大学の地質学・岩石鉱物学ゼミの学生諸氏、東京都市大学理学部の古生物ゼミに所属する学生諸氏には、様々な活動の中で研究に関するいくつかの示唆を与えていただいた。ここに挙げた方々以外にも、本論文をまとめるにあたり、様々な方に有益な助言や議論、ご協力をいただいた。

以上の方々のご指導やご協力なくして、本論文をまとめることは決して出来なかった。この場をお借りして、厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Albright, L. B. III, Gillette, D. D. and Titus, A. L., 2007, Plesiosaurs from the Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian) Tropic Shale of southern Utah, Part 2: Polycotyliidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27, 41–58.
- Adolfsson, J. S. and Ward, D. J., 2014, Crossing the boundary: An Elasmobranch fauna from Stevns Klint, Denmark. *Palaeontology*, 57(3), 591–629.
- Alvarez, L. W., Alvarez, W., Asaro, F. and Michel, H. V., 1980, Extraterrestrial cause for the Cretaceous–Tertiary extinction. *Science*, 208, 1095–1108.
- 安藤寿男, 2006, 関東平野東端の太平洋岸に分布する銚子層群・那珂湊層群・大洗層の地質学的位置づけ. *地質学雑誌*, 112, 84–97.
- 安藤寿男, 勢司理生, 大島光春, 松丸哲也, 1995, 上部白亜系双層群の河川成～浅海成システム—堆積相と堆積シーケンス—. *地学雑誌*, 104, 284–303.
- 安藤寿男, 高橋雅紀, 2017, 白亜紀古日本陸弧 - 海溝系の復元 : 日本列島の白亜紀地質記録からの再考. *化石*, 102, 43–62.
- Andrews, C.W., 1922, Description of a new plesiosaur from the Weald Clay of Berwick (Sussex). *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 78 (3), 285–298.
- Arthur, M. A. and Schlanger, S. O., 1979, Cretaceous “oceanic anoxic events” as causal factors in development of reef-reservoired giant oil fields. *AAPG Bulletin*, 63, 870–885.
- Arthur, M. A., Schlanger, S. O. and Jenkyns, H. C., 1987, The Cenomanian-Turonian Oceanic Anoxic Event, II. Palaeoceanographic controls on organic-matter production and preservation. In Brooks, J. and Fleet, A. J., eds., *Marine Petroleum Source Rocks*. Geological Society Special Publication, 26, 401–420.
- Bardet, N., 1992, Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova*, 4(6), 649–656.
- Bardet, N., Falconnet, J., Fischer, V., Houssaye, A., Jouve, S., Pereda Suberbiola, X., Pérez-García, A., Rage, J.-C. and Vincent, P., 2014, Mesozoic marine reptile palaeobiogeography in response to drifting plates. *Gondwana Research*, 26(3–4), 869–887.
- Bardet, N. and Pereda Suberbiola, X., 1996, Las faunas de reptiles marinos del Cretácico final de Europe (margen norte del Tetis Mediterráneo). *Revista Espanola de Paleontologia*, 11, 91–99.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola, X., Iarochene, M., Bouya, B. and Amaghazaz, M., 2005, A new species of *Halisaurus* from the Late Cretaceous phosphates of Morocco, and the phylogenetical

- relationships of the Halisaurinae (Squamata: Mosasauridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143(3), 447–472.
- Becker, M. A. and Chamberlain, J. A., 2012, *Squalicorax* chips a tooth: A consequence of feeding-related behavior from the lowermost Navesink Formation (Late Cretaceous: Campanian-Maastrichtian) of Monmouth County, New Jersey, USA. *Geosciences*, 2(2), 109–129.
- Benton, M. J., 2014, *Vertebrate Palaeontology Fourth Edition*. John Wiley & Sons, Ltd (Hoboken, NJ, USA), 474 p.
- Berg, L. S., 1958, *System der Rezenten und Fossilen Fischartigen und Fische*. Hochschulbücher für Biologie, Berlin, 310 p.
- de Blainville, H. D., 1835, Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'Erpétologie et d'Amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum (national) d'Histoire Naturelle de Paris*, 4, 233–296.
- Bonaparte, C. L., 1838, Selachorum tabula alalytica, Systema Ichthyologicum. *Memoires de la ociete Neuchateloise des Sciences Naturelles*, 2, 1–16.
- Bornemann, A., Norris, R. D., Friedrich, O., Bechmann, B., Schouten, S., Sinninghe Damsté, J. S., Vogel, J., Hofmann, P. and Wagner, T., 2008, Isotopic evidence for glaciation during the Cretaceous supergreenhouse. *Science*, 319, 189–192.
- Bourdon, J., Wright, K., Lucas, S. G., Spielmann, J. A. and Pence, R., 2011, *Selachians from the Upper Cretaceous (Santonian) Hosta Tongue of the Point Lookout Sandstone, central New Mexico*. A Division of the Department of Cultural Affairs, New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque, 54 p.
- Brown, B., 1905, The osteology of *Champsosaurus* Cope. *Mémoires of the American Museum of Natural History*, 9 (1), 1–26.
- Brown, D. S., 1981, The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauria. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology series*, 35 (4), 253–347.
- Buchholtz, E. A., 2001, Swimming styles in Jurassic ichthyosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21(1), 61–73.
- Camp, C. L., 1942, California mosasaurs. *Memoirs of the University of California*, 13, 1–68.
- Camp, C. L., 1951, *Plotosaurus* a new generic name for *Kolposaurus* Camp, preoccupied. *Journal of Paleontology*, 25, 822.

- Caldwell, M. W., Konishi, T., Obata, I. and Muramoto, K., 2008, A new species of *Taniwhasaurus* (Mosasauridae, Tylosaurinae) from the upper Santonian-lower Campanian (Upper Cretaceous) of Hokkaido, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2), 339–348.
- Caldwell, M. W., Konishi, T., and Sciences, B., 2007, Taxonomic re-assignment of the first-known mosasaur specimen from Japan, and a discussion of circum-Pacific mosasaur paleobiogeography. *Comptes Rendus Palevol*, 27, 517–520.
- Campbell, J. A., Mitchell, M. T., Ryan, M. J. and Anderson, J. S., 2021, A new elasmosaurid (Sauropterygia: Plesiosauria) from the non-marine to paralic Dinosaur Park Formation of southern Alberta, Canada. *PeerJ*, 9, e10720.
- Cappetta, H., 1973, Selachians from the Carlile Shale (Turonian) of South Dakota. *Journal of Paleontology*, 47 (3), 504–514.
- Cappetta, H., 1987, *Chondrichthyes II. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 193 p.
- Cappetta, H., 2012, *Chondrichthyes: Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 512 p.
- Cappetta, H., and Corral, J. C., 1999, Upper Maastrichtian selachians from the Condado de Treviño (Basque-Cantabrian region, Iberian peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias naturales de Alava*, 14, 339–372.
- Carpenter, K., 1996, A review of short-necked plesiosaurs from the Cretaceous of the Western Interior, North America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 201, 259–287.
- Carpenter, K., Sanders, F., Reed, B., Reed, J., and Larson, P., 2010, Plesiosaur swimming as interpreted from skeletal analysis and experimental results. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 113, 1–34.
- Case, G. R., and Schwimmer, D. R., 1988, Late Cretaceous fish from the Blufftown. *Journal of Paleontology*, 62(2), 290–301.
- Casier, E., 1947, Constitution et évolution de la racine dentaire des Euselachii, II. Etude comparative des types. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 23, 1–32.
- 中生代サメ化石研究グループ, 1977, 日本産白亜紀板鰐類化石 (第一報). 瑞浪市化石博物館研究報告, 4, 119–138.
- Cicimurri, D. J., 2001, Cretaceous elasmobranchs of the Greenhorn Formation (Middle Cenomanian

- Middle Turonian) western South Dakota. *National Park Service, Proceedings of the 6th Fossil Resource Conference. Geological Resources Division Technical Report*, 27–43
- Cicimurri, D. J., 2004, Late Cretaceous chondrichthyans from the Carlile Shale (Middle Turonian to Early Coniacian) of the Black Hills region, South Dakota and Wyoming. *The Mountain Geologist*, 41, 1–16.
- Cocconi, R. and Galeotti, S., 2003, The mid-Cenomanian Event: prelude to OAE2. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 190, 427–440.
- Compagno, L. J. V. and Follett, W. I., 1986, *Carcharias Rafinesque, 1810 (Chondrichthyes, Lamniformes)*: proposed conservation by the use of the relative precedence procedure. *The Bulletin of zoological nomenclature*, 43, 89–92.
- Compagno, L. J. V., 2001, *Sharks of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Volume 2. Bullhead, mackerel and carpet sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes)*. FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, Rome, 269 p.
- Condamine, F. L., Romieu, J. and Guinot, G., 2019, Climate cooling and clade competition likely drove the decline of lamniform sharks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(41), 20584–20590.
- Cook, T. D., Wilson, M. V. H. and Murray, A. M., 2008, A middle Cenomanian euselachian assemblage from the Dunvegan Formation of northwestern Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 45(10), 1185–1197.
- Cook, T. D., Wilson, M. V. H., Murray, A. M., Plint, A. G., Newbrey, M. G. and Everhart, M. J., 2013, A high latitude euselachian assemblage from the early Turonian of Alberta, Canada. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11, 555–587.
- Cope, E. D., 1869, Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, 14, 1–252.
- Corsini-Foka, M. and Masseti, M., 2008, On the oldest record of the Nile soft-shelled turtle, *Trionyx triunguis* (Forskål, 1775), in the Eastern Aegean islands (Greece). *Zoology in the Middle East*, 43, 108–110.
- Currey, J. D., 2003, The many adaptations of bone. *Journal of Biomechanics*, 36, 1487–1495.
- Currey, J. D. and Alexander, R. M., 1985, The thickness of the walls of tubular bones. *Journal of Zoology*, 206, 453–468.

- Danilov, I. G., Hirayama, R., Sukhanov, V. B., Suzuki, S., Watabe, M. and Vitek, N. S., 2014, Cretaceous soft-shelled turtles (Trionychidae) of Mongolia: new diversity, records and a revision. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12, 799-832.
- Das, I., 2008, *Pelochelys cantorii* Gray 1864 – Asian giant softshell turtle. In Rhodin, A. G. J., Pritchard, P. C. H., van Dijk, P. P., Saumure, R. A., Buhlmann, K. A. and Iverson, J. B., eds., *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs*, (5), 011.1–011.6.
- Damste, J. S. S. and Köster, J., 1998, A euxinic southern North Atlantic Ocean during the Cenomanian/Turonian oceanic anoxic event. *Earth and Planetary Science Letters*, 158(3), 165–173.
- Davis, J. W., 1890 On the fossil fish of the Cretaceous formations of Scandinavia. *Scientific Transactions of the Royal Dublin Society*, 4, 363–434.
- Digby, K. H., 1915, The measurements of diaphyseal growth in the proximal and distal directions. *Journal of Anatomy and Physiology*, 50, 187–188.
- Bogdanov, D., 2008, *Squalicorax falcatus*, extinct shark from Late Cretaceous of Kansas. https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/d/d6/Squalicorax_falcatusDB.jpg
- Druckenmiller, P. S. and Russell, A., 2009, Earliest North American occurrence of Polycotylidae (Sauropterygia: Plesiosauria) from the Lower Cretaceous (Albian) Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Journal of Paleontology*, 83(6), 981–989.
- Ebersole, J. A., and Ehret, D. J., 2018, A new species of *Cretalamna* sensu stricto (Lamniformes, Otodontidae) from the Late Cretaceous (Santonian-Campanian) of Alabama, USA. *PeerJ*, 6, e4229.
- 越前谷宏紀, 2010, 北海道羽幌町より産出した白亜紀後期長頸竜化石. 日本古生物学会第159回例会講演予稿集, 47.
- 越前谷宏紀, 箕浦名知男, 2005, 北海道三笠地域より産出した白亜紀後期 Polycotylidae 長頸竜化石. 穂別町立博物館研究報告, (21), 1–10.
- 江口元起, 庄司力偉, 鈴木舜一, 1953, 常磐炭田における炭層堆積状態の研究 (その2) — 福島県双葉郡廣野町附近—. 地質学雑誌, 59 (12), 544–551.
- Einarsson, E., Lindgren, J., Kear, B. P. and Siverson, M., 2010, Mosasaur bite marks on a plesiosaur propodial from the Campanian (Late Cretaceous) of southern Sweden. *GFF*, 132, 123–

128.

- Everhart, M., 2004, Plesiosaurs as the food of mosasaurs; new data on the stomach contents of a *Tylosaurus proriger* (Squamata; Mosasauridae) from the Niobrara Formation of western Kansas. *The Mosasaur*, 7, 41–46.
- Fischer, V., Bardet, N., Benson, R. B. J., Arkhangelsky, M. S. and Friedman, M., 2016, Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. *Nature Communications*, 7, 10825.
- Fischer, V., Benson, R. B. J., Druckenmiller, P. S., Ketchum, H. F. and Bardet, N., 2018, The evolutionary history of polycotyloid plesiosaurians. *Royal Society Open Science*, 5(3), 172177.
- Frey, E., Mulder, E. W. A., Stinnesbeck, W., Salazar, C., and Héctor Quinzio-Sinn, L. A., 2016, A mosasaur, cf. *Plotosaurus*, from the upper Maastrichtian Quiriquina Formation in Central Chile. *Cretaceous Research*, 61, 17–25.
- Frey, E., Mulder, E. W. A., Stinnesbeck, W., Rivera-Sylva, H. E., Padilla-Gutiérrez, J. M. and González-González, A. H., 2017, A new polycotyloid plesiosaur with extensive soft tissue preservation from the early Late Cretaceous of northeast Mexico. *Boletín de La Sociedad Geológica Mexicana*, 69(1), 87–134.
- Frey, N. A., Moore, J. R. and Myers, C. E., 2019, An analysis of the impacts of Cretaceous oceanic anoxic events on global molluscan diversity dynamics. *Paleobiology*, 45(2), 280–295.
- Gao, T., Li, D. Q., Li, L. F., and Yang, J. T., 2019, The first record of freshwater plesiosaurian from the Middle Jurassic of Gansu, NW China, with its implications to the local palaeobiogeography. *Journal of Palaeogeography*, 8, 27.
- Georgalis, G. L. and Joyce, W. G., 2017, A review of the fossil record of Old World turtles of the clade Pan-Trionychidae. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 58, 115–208.
- Gervais, P., 1853, Observations relatives aux reptiles fossiles de France. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*, 36, 470–474.
- Glikman, L.S., 1958, Rates of evolution in lamnoid sharks [in Russian]. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 123, 568–571.
- Glikman, L.S., 1964, *Akuly paleogena i ih stratigrafičeskoe značenie*. Nauka, Moskva. 229 p.
- 後藤仁敏, 1994, 日本産の古生代・中生代魚類化石について. 地団研専報, 43, 1–16.
- Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M D., and Ogg, G. M., 2020, *Geologic Time Scale*. Elsevier. 1074 p.

- Gray, J. E., 1825, A synopsis of the genera of reptiles and amphibia, with a description of some new species. *Annals of Philosophy*, 10, 193–217.
- Gray, D. J. and Gardner, E., 1969, The prenatal development of the human humerus. *The American Journal of Anatomy*, 124, 431–445.
- Grossman, E. L. and Joachimski, M. M. 2020, Oxygen Isotope Stratigraphy. In Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M D., and Ogg, G. M., *Geologic Time Scale 2020*, Elsevier, 279–307.
- Hamm, S. A., and Cicimurri D. C., 2011, Early Coniacian (Late Cretaceous) Selachian Fauna from the Basal Atco Formation, Lower Austin Group, North Central Texas. *Paludicola*, 8(3), 107–121.
- 原巧輔, 金澤芳廣, 林昭次, 佐藤たまき, 2018, 香川県さぬき市に分布する和泉層群引田累層 (カンパニアン) から産出した爬虫類・板鰓類化石. 大阪市立自然史博物館研究報告, 72, 61–79.
- Harrell, T. L. and Pérez-Huerta, A., 2015, Habitat preference of mosasaurs indicated by rare earth element (REE) content of fossils from the Upper Cretaceous marine deposits of Alabama, New Jersey, and South Dakota (USA). *Netherlands Journal of Geosciences*, 94 (1), 145–154.
- Hartman, S., 2015, *Tylosaurus peminensis*. Dr. Scott Hartman's Skeletal Drawing.com. Retrieved from: <https://www.skeletaldrawing.com/non-dinosaurs/tylosaurus>
- 長谷川善和, 国府田良樹, 渡辺俊光, 押田勝男, 滝沢晃, 鈴木千里, 1987, 福島県広野町双葉層群産恐竜類化石群. 日本古生物学会第 136 回例会講演予稿集, 4.
- Haq, B. U., 2014, Cretaceous eustasy revisited. *Global and Planetary Change*, 113, 44–58.
- Hashimoto, H., Ishida, K., Yamasaki, T., Tsujino, Y. and Kozai, T., 2015, Revised radiolarian zonation of the Upper Cretaceous Izumi inter-arc basin (SW Japan). *Revue de Micropaléontologie*, 58, 29–50.
- Head, J. J., Raza, S. M. and Gingerich, P. D., 1999, *Drazinderetes tethyensis*, a new large trionychid (Reptilia: Testudines) from the marine Eocene Drazinda Formation of the Sulaiman Range, Punjab (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology of the University of Michigan*, 30, 199–214.
- 平野弘道, 安藤寿男, 2006, 白亜紀海洋無酸素事変. 石油技術協会誌, 71(3), 305–315.
- Hirayama, R., 1998, Oldest known sea turtle. *Nature*, 392, 705–708.
- 平山 廉, 1992, ウミガメ上科における上腕骨の形態的多様性; その機能形態学的・系統学的考察. 穂別町立博物館研究報告, 8, 17–57.

- 平山 廉, 1998, 熊本県御船層群（白亜紀後期）の化石カメ類. 熊本県重要化石分布確認調査報告「御船層群の恐竜化石」, 85–99.
- 平山 廉, 2006a, 白山周辺の手取層群非海成層におけるカメ類化石による生層序学. 日本古生物学会第 155 回例会予稿集, 29.
- 平山 廉, 2006b, 日本産化石カメ類研究の概要. 化石, 80, 47–59.
- 平山 廉, 2014, 九州の白亜紀から新第三紀初頭のカメ類化石. 日本地質学会学術大会講演要旨, S1-O-3.
- Hirayama, R., Isaji, S. and Hibino, T., 2012, *Kappachelys okurai* gen. et sp. nov., a new stem soft-shelled turtle from the Early Cretaceous of Japan. In Brinkman, D. B., Holroyd, P. A. and Gardner, J. D., eds., *Morphology and Evolution of Turtles*. Springer Science+Business Media, Dordrecht., 179–185.
- Houssaye, A., 2009, “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology*, 4 (4), 325–340.
- Huxley, T. H., 1880, On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1880, 649–662.
- ICZN, 1965, Opinion 723. Repeal of the ruling given in Opinion 47 together with the stabilization of the generic names *Carcharhinus* Blainville 1816, *Carcharodon* Smith 1838 and *Odontaspis* Agassiz 1838, in their accustomed senses (Pisces). *The Bulletin of zoological nomenclature*, 22, 32–36.
- ICZN, 1987, *Carcharias* Rafinesque 1810 (Chondrichthyes, Lamniformes) conserved. *The Bulletin of zoological nomenclature*, 44 (3), 216–217.
- 岩生周一, 松井寛, 1961, 5 万分の 1 地質図幅「平・川面 (付井出)」および同説明書. 地質調査所, 103 p.
- Jablonski, D. and Chaloner, W. G., 1994, Extinctions in the fossil record [and discussion], *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 344(1307), 11–17.
- Jarvis, I., Carson, G. A., Cooper, M. K. E., Hart, M. B., Leary, P. N., Tocher, B. A., Horne, D. and Rosenfeld, A., 1988, Microfossil assemblages and the Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) Oceanic Anoxic Event. *Cretaceous Research*, 9, 3–103.
- Jiménez-Huidobro, P., Caldwell, M. W., Paparella, I. and Bullard, T. S., 2019, A new species of tylosaurine mosasaur from the upper Campanian Bearpaw Formation of Saskatchewan, Canada.

- Journal of Systematic Palaeontology*, 17(10), 849–864.
- Jenkyns, H. C., 1980, Cretaceous anoxic events: From continents to oceans. *Journal of the Geological Society*, 137, 171–188.
- 常陽藝文, 2005, 中生代白亜紀層海岸を行く. 常陽藝文, 2005年8月号, 2–3.
- 海竜の里整備事業化石発掘調査団, 1990, いわき市鶴房地内足沢層化石包有状況調査報告書. 37 p.
- 金子正彦, 藤本艶彦, 加納学, 2019, 北海道上部白亜系蝦夷層群鹿島層 (サントニアン階) から産出したネズミザメ目サメ類の歯化石について. 三笠市立博物館紀要, 22, 1–43.
- Kanno, S., Nakajima, Y., Hikida, Y. and Sato, T., 2017, *Sphenodus* (Chondrichthyes, Neoselachii) from the Upper Cretaceous in Nakagawa Town, Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, 21, 122–130.
- Katsura, Y. and Masuda, F., 1978, Sequences of structures in submarine-fan deposits in the Cretaceous Nakaminato Group, Ibaraki, Japan. *Annual Report of the Institute of Geoscience, University of Tsukuba*, 4, 26–29.
- 川上雄司, 照井一明, 長谷川善和, 大石雅之, 1985, 北上山地北東縁部, 上部白亜系久慈層群産モサウルス類歯化石. 岩手県立博物館研究報告, (3), 133–142.
- Kear, B. P. and Barrett, P. M., 2011, Reassessment of the Lower Cretaceous (Barremian) pliosauroid *Leptocleidus superstes* Andrews, 1922 and other plesiosaur remains from the nonmarine Wealden succession of southern England. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161(3), 663–691.
- Ketchum, H. F. and Benson, R. B. J., 2010, Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses. *Biological Reviews*, 85(2), 361–392.
- Kiernan, C. R., 2002, Stratigraphic distribution and habitat segregation of mosasaurs in the Upper Cretaceous of western and Central Alabama, with an historical review of Alabama mosasaur discoveries. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (1), 91–103.
- 木村敏雄, 速水格, 吉田鎮男, 1993, 日本の地質. 東京大学出版会, 368 p.
- 岸本眞五, 2014, 淡路島の和泉層群から産出する脊椎動物化石. 共生のひろば, 9, 68–72.
- Kitamura, N., 2019, Features and paleoecological significance of the shark fauna from the Upper Cretaceous Hinoshima Formation, Himenoura Group, Southwest Japan. *Paleontological Research*, 23, 110–130.

- 小松俊文, 平山 廉, 三宅優佳, 藪本美孝, 對比地孝亘, 真鍋 真, 2014, 甌島列島に分布する上部白亜系姫浦層群の層序と化石および堆積環境. 地質学雑誌, 120, S19-S39.
- 小松俊文, 筑紫健一, 前田晴良, 2006, 鹿児島県獅子島に分布する御所浦層群から産出したアンモナイトと二枚貝化石の意義. 福井県立恐竜博物館紀要, (5), 25-34.
- 紺野芳雄, 1938, 常磐炭田第六区磐城國双葉郡久之濱附近地質図, 同説明書. 地質調査所, 40 p.
- Konishi, T., Caldwell, M. W., Nishimura, T., Sakurai, K. and Tanoue, K., 2015, A new halisaurine mosasaur (Squamata: Halisaurinae) from Japan: the first record in the western Pacific realm and the first documented insights into binocular vision in mosasaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 14, 809-839.
- 小城祐樹, 小松俊文, 岩本忠剛, 高嶋礼詩, 高橋 修, 西 弘嗣, 2011, 天草上島東部に分布する上部白亜系姫浦層群の層序と詳細な地質年代. 地質学雑誌, 117, 398-416.
- 久保和也, 山元孝双, 1990, 阿武隈山地等東縁原双地域の白亜紀貫入岩類—岩石記載および K-Ar 年代—. 地質学雑誌, 96, 731-743.
- 久保和也, 柳沢幸夫, 利光誠一, 坂野靖行, 兼子尚知, 吉岡敏和, 高木哲一, 2002, 川前及び井出地域の地質 地域地質研究報告 (5 万分の 1 地質図幅). 産総研地質調査総合センター, 136 p.
- 黒須弘美, 山田良二, 廣瀬浩司, 松岡廣繁, 2015, 熊本県上天草市の上部白亜系姫浦層群桶の島層より産出したモササウルス類の歯化石. 御所浦白亜紀資料館報, 16, 1-7.
- Laurin, M., Canoville, A. and Germain, D., 2011, Bone microanatomy and lifestyle: a descriptive approach. *Comptes Rendus Palevol*, 10 (5-6), 381-402.
- Leblanc, A. R. H., Caldwell, M. W. and Bardet, N., 2012, A new mosasaurine from the Maastrichtian (Upper Cretaceous) phosphates of Morocco and its implications for mosasaurine systematics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32(1), 82-104.
- Lee, M., 1968, Natural markers in bone growth. *American Journal of Physical Anthropology*, 29, 295-310.
- Lindgren, J., Caldwell, M. W. and Jagt, J. W. M., 2008, New data on the postcranial anatomy of the California mosasaur *Plotosaurus bennisoni* (Camp, 1942) (Upper Cretaceous: Maastrichtian), and the taxonomic status of *P. tuckeri* (Camp, 1942). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(4), 1043-1054.
- Lindgren, J., Caldwell, M. W., Konishi, T. and Chiappe, L. M., 2010, Convergent evolution in

- aquatic tetrapods: Insights from an exceptional fossil mosasaur. *PLoS ONE*, 5(8), e11998.
- Lindgren, J., Jagt, J. W. M. and Caldwell M. W., 2007, A fishy mosasaur: The axial skeleton of *Plotosaurus* (Reptilia, Squamata) reassessed. *Lethaia*, 40(2), 153–160.
- Lindgren, J., Kaddumi, H. F. and Polcyn, M. J., 2013, Soft tissue preservation in a fossil marine lizard with a bilobed tail fin. *Nature Communications*, 4, 1–8.
- Lindgren, J., Polcyn M. J. and Young, B. A., 2011, Landlubbers to leviathans: evolution of swimming in mosasaurine mosasaurs. *Paleobiology*, 37(3), 445–469.
- Linnaeus, C., 1758, *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis. Tomus I.* Laurentii Salvii, Holmiae (Stockholm), 823 p.
- Linnaeus, C., 1766, *Systema naturae. Volume 1. 12th ed.* Holmia: Laurentius Salvius. 532 p.
- Madzia, D., 2016, A reappraisal of *Polyptychodon* (Plesiosauria) from the Cretaceous of England. *PeerJ*, 4, e1998.
- Madzia, D. and Cau, A., 2020, Estimating the evolutionary rates in mosasauroids and plesiosaurs: Discussion of niche occupation in Late Cretaceous seas. *PeerJ*, 8, e8941.
- Masuda, F. and Katsura, Y., 1978, Submarine-fan deposits in the Cretaceous Nakaminato Group, Ibaraki, Japan. *Annual Report of the Institute of Geoscience, University of Tsukuba*, 4, 23–25.
- Masukawa, G. and Ando, H., 2018, Late Campanian–early Maastrichtian heteromorph-dominated ammonoid assemblages of the Nakaminato Group, central Honshu, Japan: biostratigraphic and paleontological implications. *Cretaceous Research*, 91, 362–381.
- Matsumoto, T., 1942, Fundamentals in the Cretaceous stratigraphy of Japan, Part 1. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D, Geology*, 1, 129–280.
- Matsumoto, T., 1943, Fundamentals in the Cretaceous stratigraphy of Japan. Parts 2 & 3. Mem. *Faculty of Science, Kyushu University, Series D, Geology*, 2, 97–237.
- Matsumoto, T., Nemoto, M. and Suzuki, C., 1990, Gigantic ammonites from the Cretaceous Futaba Group of Fukushima Prefecture. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (157), 366–381.
- 松本達郎, 小島郁生, 田代正之, 太田喜久, 田双実, 松川正樹, 田中均, 1982, 本邦白亜系における海成・非海成層の対比. 化石, (31), 1–26.
- 松尾秀邦, 1964, 本邦産後期白亜紀植物群について. 金沢大学教養部論集, 自然科学, 1, 39–66.

- McCurry, M. R., Evans, A. R., Fitzgerald, E. M. G., McHenry, C. R., Bevitt, J. and Pyenson, N. D., 2019, The repeated evolution of dental apicobasal ridges in aquatic-feeding mammals and reptiles. *Biological Journal of the Linnean Society*, 127(2), 245–259.
- McGowan, C. and Motani, R., 2003, *Handbook of Paleoherpertology. Part 8. Ichthyopterygia*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 173 p.
- Meylan, P. A., 1987, The phylogenetic relationships of soft-shelled turtles (family Trionychidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 186, 1–101.
- 三木昭夫, 1972, 上部白亜系双双層群の化石花粉・孢子群. 地質学雑誌, 78, 241–252.
- Miki, A., 1977, Late Cretaceous pollen and spore floras of northern Japan: composition and interpretation. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series 4, Geology and mineralogy*, 17, 399–436.
- Miller, K. G., Wright, J. D. and Browning, J. V., 2005, Visions of ice sheets in a greenhouse world. *Marine Geology*, 217, 215–231.
- 宮田真也, 平山 廉, 中島保寿, 前川 優, 大倉正敏, 佐々木猛智, 2019, 岩手県久慈市の上部白亜系久慈層群玉川層より産出した板鰐類化石群の予察的検討. 化石研究会会誌, 51(2), 68–75.
- 望月直, 高木榮一, 疋田吉識, 2006, 北海道中川地域の上部白亜系から産出した長頸竜類化石. 化石, 80, 1–2.
- Morozumi, Y., 1985, Late Cretaceous (Campanian and Maastrichtian) ammonites from Awaji Island, Southwest Japan. *Bulletin of the Osaka Museum of Natural History*, 39, 1–58.
- Motani, R., 2002, Swimming speed estimation of extinct marine reptiles: energetic approach revisited. *Paleobiology*, 28(2), 251–262.
- Motani, R., 2009, The evolution of marine reptiles. *Evolution: Education and Outreach*, 2(2), 224–235.
- Motani, R. and Vermeij, G. J., 2021, Ecophysiological steps of marine adaptation in extant and extinct non-avian tetrapods. *Biological Reviews*, 96 (5), 1769–1798.
- Müller, J. and Henle, F., 1838-41, *Systematische Beschreibung der Plagiostomen*. Veit, Berlin, 204 p.
- 菜花 智, 1991, 魚類. In いわき市教育委員会・海竜の里化石発掘調査団編, いわき市鶴房地内足沢層化石包有状況調査報告書 第二報. いわき市, 12 p.
- 中島保寿, Danilov, I. G., 平山 廉, 菌田哲平, Scheyer, T. M., 2015, スッポンの起源, およ

- び「中期」白亜紀超温室地球での地理的放散. 日本地質学会第 122 回学術大会, R15-P-2.
- Nakajima, Y., Danilov, I. G., Hirayama, R., Sonoda, T. and Scheyer, T. M., 2017, Morphological and histological evidence for the oldest known softshell turtles from Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1278606.
- Nakajima, Y. and Endo, H., 2013, Comparative humeral microanatomy of terrestrial, semiaquatic, and aquatic carnivorans using micro-focus CT scan. *Mammal Study*, 38 (1), 1–8.
- Nakajima, Y., Hirayama, R. and Endo, H., 2014, Turtle humeral microanatomy and its relationship to lifestyle. *Biological Journal of the Linnean Society*, 112, 719–734.
- 中谷大輔, 仲谷英夫, 2010, 香川県東かがわ市白鳥町の上白亜系より算出したポリコテイルス科 (爬虫綱, 長頸竜目) 化石. 日本古生物学会 2010 年年会予稿集, 64.
- Nakaya, H., 1989, Upper Cretaceous Elasmosaurid (Reptilia, Plesiosauroidea) from Hobetsu, Hokkaido, northern Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, 154, 96–116.
- 仲谷一宏, 2016, サメ—海の王者たち—. ブックマン社. 248 p.
- 西本博行, 両角芳郎, 1979, 和泉山脈産の後期白亜紀 板鰐類化石. 瑞浪市化石博物館研究報告 6, 133–139.
- Nelson, J. S., 2006, *Fishes of the World Fourth Edition*. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey, 601 p.
- Noè, L. F., Taylor, M. A. and Gómez-pérez, M., 2017, An integrated approach to understanding the role of the long neck in plesiosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62(1), 137–162.
- 小島郁生, 長谷川善和, 大塚祐之, 1972, 北海道の白亜系産爬虫類化石. 国立科学博物館専報, (5), 213–223.
- 小島郁生, 長谷川善和, 鈴木直, 1970, 白亜系双葉層群より首長竜の発見. 地質学雑誌, 76, 161–164.
- 小島郁生, 鈴木直, 1969, 再び白亜系双葉層群の上限. 地質学雑誌, 75, 443–445.
- Ohashi, T., Prieto-Márquez, A., Hasegawa, Y., Koda, Y., Taketani, Y., and Nemoto, M., 2015, Hadrosauroid remains from the Coniacian (Late Cretaceous) Futaba Group, Northeastern Japan. *Bulletin of Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, 2 Series A (Natural History)*, (13), 1–6.
- Okada, H., 1983, Collision orogenesis sedimentation in Hokkaido, Japan. In Hashimoto, M. and Uyeda, S., eds., *Accretion Tectonics in the Circum-Pacific Regions*, Terra Sci. Publ., Tokyo,

91–105.

- O’Keefe, F. R., 2008, Cranial anatomy and taxonomy of *Dolichorhynchops bonneri* new combination, a polycotyloid (Sauropterygia: Plesiosauria) from the Pierre Shale of Wyoming and South Dakota. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28, 664–676.
- O’Keefe, F. R. and Chiappe, L. M., 2011, Viviparity and K-selected life history in a mesozoic marine plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia). *Science*, 333(6044), 870–873.
- O’Keefe, F. R., Otero, R. A., Soto-Acuña, S., O’gorman, J. P., Godfrey, S. J. and Chatterjee, S., 2017, Cranial anatomy of *Morturneria seymourensis* from Antarctica, and the evolution of filter feeding in plesiosaurs of the Austral Late Cretaceous. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37(4), e1347570.
- 小野晃, 2000, 大洗層の変成岩礫と花崗岩礫の供給源について. 地質学雑誌, 106, 347–352.
- Oppel, M., 1811, *Die Ordnungen, Familien, und Gattungen der Reptilien als Prodrom einer Naturgeschichte derselben*. München: Joseph Lindauer.
- Oyama, T., 1960, On the conclusion of the Oarai Flora from the Oarai Formation in Oarai, Ibaraki Prefecture, Japan. Part I. *Bulletin of the Faculty of Arts and Sciences, Ibaraki University. Natural Science*, 11, 75–105.
- Oyama, T., 1961, On the conclusion of the Oarai Flora from the Oarai Formation in Oarai, Ibaraki Prefecture, Japan. Part 2. *Bulletin of the Faculty of Arts and Sciences, Ibaraki University. Natural Science*, 12, 61–102.
- 尾崎博, 斎藤登志雄, 1955, 茨城県那珂湊海岸の白亜系について. 茨城大学文理学部紀要, 自然科学, (5), 37–49.
- Payton, C. G., 1932, The growth in length of the long bones in the madder-fed pig. *Journal of Anatomy*, 66, 414–425.
- Peters, D., 2014, An new look for *Kronosaurus*. The Pterosaur Heresies. <https://pterosaurheresies.wordpress.com/2014/03/06/an-new-look-for-kronosaurus/>
- Polcyn, M. J. and Bell Jr., G. L., 2005, *Russellosaurus coheni* n. gen., n. sp., a 92 million-year-old mosasaur from Texas (USA), and the definition of the parafamily Russellosaurina. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84(3), 321–333.
- Priem, F., 1897, Sur des dents d’élasmobranches de divers gisements Sénoniens (Villedieu, Meudon, Folx-les-Caves). *Bulletin de la Société Géologique de la France*, 25, 40–56.
- PWNZ3R-Dragon, 2017, *Mosasaurus hoffmannii* Reconstruction (UPDATED). Retrieved

from:<https://www.deviantart.com/pwnz3r-dragon/art/Mosasaurus-hoffmannii-Reconstruction-UPDATED-697456135>

- Rafinesque, C. S., 1810, *Caratteri di alcuni nuovi generi e nuove specie di animali e pinate della Sicilia, con varie osservazioni sopra i medisimi*. Per le stampe di Sanfilippo, Palermo, 105 p.
- Romer, A. S., 1956, *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press (Chicago, IL, USA), 793 p.
- Russell, D. A., 1967, Systematics and morphology of American Mosasaurs (Reptilia, Sauria). *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, (23), 1–241.
- Russell, D. A., 1988, A check list of north American marine Cretaceous vertebrates including fresh water fishes. *Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Occasional Paper*, 4, 1–57.
- 斎藤登志雄, 1960, 福島県双葉郡に分布する双葉層群の層位学的研究 (その1) . 茨城大学文理学部紀要 (自然科学) , (11), 107–113.
- 斎藤登志雄, 1956, 茨城県那珂湊市付近の第三系. 茨城大学文理学部紀要 (自然科学) , (6), 39–51.
- Saito, T., 1958, Notes on some Cretaceous fossils from the Nakaminato Formation, Nakaminato City, Ibaraki Prefecture, Japan. Part 1. *Bulletin of Faculty of Arts and Sciences, Ibaraki University, Natural Science*, 8, 83–94.
- Saito, T., 1959, Notes on some Cretaceous fossils from the Nakaminato Formation, Nakaminato City, Ibaraki Prefecture, Japan. part 2. *Bulletin of Faculty of Arts and Sciences, Ibaraki University, Natural Science*, 9, 79–85.
- Saito, T., 1961, The Upper Cretaceous System of Ibaraki and Fukushima Prefectures, Japan (Part 1). *Bulletin of the Faculty of Arts and Sciences, Ibaraki University, Natural Science*, 12, 103–144.
- Saito, T., 1962, The Upper Cretaceous System of Ibaraki and Fukushima Prefectures, Japan (Part 2). *Bulletin of the Faculty of Arts and Sciences, Ibaraki University, Natural Science*, 13, 51–88.
- 坂本亨, 田中啓策, 曾屋龍典, 野間奉二, 松野久也, 1972, 那珂湊地域の地質 地域地質研究報告 (5 万分の1 地質図幅) . 地質調査所, 94 p.
- 櫻井和彦, 1999, 北海道穂別町から産出した *Mosasaurus* (爬虫綱, モササウルス科) の一新種. 穂別町立博物館研究報告, 15, 53–66.
- 櫻井和彦, 2005, 穂別町立博物館の所蔵する脊椎動物化石. 穂別町立博物館研究報告, 21, 17–47.

- 佐藤篤, 1992, 爬虫類. In いわき市教育委員会・海竜の里化石発掘調査団, 1992, いわき市鶴房地内足沢層化石包有状況調査報告書 第三報, 25 p.
- 佐藤たまき, 1995, 北海道オピラシベ川上流から産出した長頸竜目プリオサウルス上科の化石. 日本古生物学会第 144 回例会予稿集, 76.
- Sato, T., 2005, A New Polycotyloid Plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Upper Cretaceous Bearpaw Formation in Saskatchewan, Canada. *Journal of Paleontology*, 79(5), 969–980.
- Sato, T., Eberth, D.A., Nicholls, E.L. and Manabe, M., 2005, Plesiosaurian remains from non-marine to paralic sediments. In Currie, P.J. and Koppelhus, E.B., eds., *Dinosaur Provincial Park*. Bloomington and Indianapolis: Indiana University Press, America, 249–276.
- Sato, T., Hasegawa, Y. and Manabe, M., 2006, A new elasmosaurid plesiosaur from the Upper Cretaceous of Fukushima, Japan. *Palaeontology*, 49 (3), 467–484.
- Sato, T., Hanai, T., Hayashi, S. and Nishimura, T., 2018, A Turonian Polycotyloid Plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from Obira Town, Hokkaido, and its biostratigraphic and paleoecological significance. *Paleontological Research*, 22 (3), 265–278.
- Sato, T., Konishi, T., Hirayama, R. and Caldwell, M. W., 2012, A review of the Upper Cretaceous marine reptiles from Japan. *Cretaceous Research*, 37, 319–340.
- Sato, T. and Storrs, G. W., 2000, An early polycotyloid plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Cretaceous of Hokkaido, Japan. *Journal of Paleontology*, 74 (5), 907–914.
- Sato, T. and Tanabe, K., 1998, Cretaceous plesiosaurs ate ammonites. *Nature*, 394, 629–630.
- 佐藤勤, 1995, 西南日本淡路島の上部白亜系から発見されたプレシオサウルス上科(爬虫綱, 鱗竜亜綱, 長頸竜目)化石. 人と自然, 6, 33–36.
- Schmeisser McKean, R., 2012, A new species of polycotyloid plesiosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Lower Turonian of Utah: Extending the stratigraphic range of *Dolichorhynchops*. *Cretaceous Research*, 34, 184–199.
- Scotese, C. R., 2016, *PaleoAtlas for GPlates and the PaleoData Plotter Program, PALEOMAP Project*. <http://www.earthbyte.org/paleomap-paleoatlas-for-plates/>
- 関口修司, 佐藤たまき, 2020, 北海道むかわ町穂別から産出した上部白亜系海棲爬虫類標本の層序分布の分析. むかわ町穂別博物館研究報告, 35, 11–17.
- Shigeta, Y., Izukura, M., Nishimura, T. and Tsutsumi, Y., 2016. Middle and late Campanian (Late Cretaceous) ammonoids from the Urakawa area, Hokkaido, northern Japan. *Paleontological Research*, 20, 322–366.

- Shimada, K., 2007, Skeletal and dental anatomy of lamniform shark *Cretalamna appendiculata*, from Upper Cretaceous Niobrara Chalk of Kansas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(3), 584–602.
- Shimada, K. and Cicimurri, D. J., 2006, The oldest record of the Late Cretaceous Anacoracid shark, *Squalicorax Pristodontus* (Agassiz), from the Western Interior, with comments on *Squalicorax* phylogeny. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 15, 177–184.
- Shimada, K., Ewell, K. and Everhart, M. J., 2004, The first record of the lamniform shark genus, *Johnlongia*, from the Niobrara Chalk (Upper Cretaceous), western Kansas. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 107 (3/4), 131–135.
- Shimada, K., Popv, E. V., Siverson, M., Welston, B. J. and Long, D. L., 2015, A new clade of putative plankton-feeding sharks from the Upper Cretaceous of Russia and the United States. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (5), e981335.
- Shimada, K., Tsuihiji, T., Sato, T. and Hasegawa, Y., 2010, A remarkable case of a shark-bitten elasmosaurid plesiosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(2), 592–597.
- Shimizu, S., 1926, Geotectonic map of the mezoseismal area of the Great Kwanto Earthquake. 1 : 200,000.
- 新村龍也, 小西卓哉, 2018, *Phosphorosaurus* の 3D CG による生体復元と骨格復元の制作 — 3D CG ソフトによる古脊椎動物復元の有効性と将来性—. むかわ町穂別博物館研究報告, 33, 37–44.
- Siverson, M., 1995, Revision of the Danian Cow Sharks, Sand Tiger Sharks, and Goblin Sharks (Hexanchidae, Odontaspidae, and Mitsukurinidae) from Southern Sweden. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15 (1), 1–12.
- Siverson, M., 1996, Lamniform sharks of the mid Cretaceous Alinga Formation and Beedagong Claystone, Western Australia. *Palaeontology*, 39, 813–849.
- Siverson, M., 1997, Sharks from the mid-Cretaceous Gearle Siltstone, Southern Carnarvon Basin, Western Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17 (3), 453–465.
- Siverson, M., Lindgren, J., Newbrey, M. G., Cederström, P. and Cook, T. D., 2015, Cenomanian–Campanian (Late Cretaceous) mid-palaeolatitude sharks of *Cretalamna appendiculata* type. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60 (2), 339–384.
- 藪田哲平, 2014, 日本の前期白亜紀スッポン上科カメ類の系統分類および形態学的研究. 茨城大学大学院博士学位論文.

- Steel, L., 2008, The palaeohistology of pterosaur bone: an overview. *Zitteliana*, B28, 109–125.
- 須貝貫二, 松井寛, 佐藤茂, 喜多河庸二, 佐々木実, 宮下美智夫, 河双英幸, 1957, 常磐炭田地質図ならびに説明書 日本炭田図 I. 地質調査所, 143 p.
- Sullivan, T. N., Wang, B., Espinosa, H. D. and Meyers, M. A., 2017, Extreme lightweight structures: avian feathers and bones. *Materials Today*, 20 (7), 377–391.
- 鈴木茂, 1985, 中央北海道南部の上部白亜系産モササウルス化石について. 穂別町立博物館研究報告, 2, 31–42.
- 鈴木直, 長谷川善和, 1988, 海生爬虫類化石. In いわき市教育委員会・財団法人いわき市文化教育事業団, 入間沢川首長竜化石発掘調査報告書. いわき市教育委員会, 21 p.
- 田原健太郎, 佐藤たまき, 平山廉, 2012, 北海道北西部より産出した白亜紀海生爬虫類化石. むかわ町立穂別博物館研究報告, (27), 23–33.
- 太古からのメッセージ編集委員会編, 1988, 太古からのメッセージ いわき産化石ノート. いわき地域学会図書 4, いわき地域学会出版部, いわき, 169 p.
- Takahashi, K., 1973, Spore and pollen assemblages from the Upper Cretaceous Futaba Group, northeast Japan. In Zaklinskaya, E.D., ed., "The palynology of Cenophytic". *Proceedings of the 3rd International Palynological Conference*. Publishing House "Nauka". 12–16.
- Takahashi, K., 1988, Palynology of the Upper Cretaceous Futaba Group. *Bulletin of the Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University, Natural Science*, 28, 67–183.
- Takahashi, M., Crane, P. R. and Ando, H., 1999a, *Esgueiria futabaensis* sp. nov., a new angiosperm flower from the Upper Cretaceous (lower Coniacian) of northeastern Honshu, Japan. *Paleontological Research*, 3, 81–87.
- Takahashi, M., Crane, P. R., and Ando, H., 1999b, Fossil flowers and associated plant fossils from the Kamikitaba locality (Ashizawa Formation, Futaba Group, Lower Coniacian, Upper Cretaceous) of Northeast Japan. *Journal of Plant Research*, 112, 187–206.
- 高柴祐司, 長谷川善和, 渡辺昇, 根本修行, 2018, 福島県広野町の双葉層群足沢層 (上部白亜系, コニアシアン) から産出した軟骨魚類化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, 22, 59–66.
- 高柴祐司, 佐藤和久, 木村敏之, 2008, III 山中層群の古生物学的研究. 自然史調査報告書, 4, 79–98.
- Takashima, R., Kawabe, F., Nishi, H., Moriya, K., Wani, R. and Ando, H., 2004, Geology and stratigraphy of forearc basin sediments in Hokkaido, Japan: Cretaceous environmental events on

- the north-west Pacific margin. *Cretaceous Research*, 25, 365–390.
- 田中啓策, 1970, 茨城県那珂湊海岸の上部白亜紀タービダイト層. 地質調査所月報, 21, 579–593.
- Tanimoto, M., 2005, Mosasaur remains from the Upper Cretaceous Izumi Group of southwest Japan. *Netherlands Journal of Geosciences*, 84 (3), 373–378.
- 谷本正浩, 金澤芳廣, 佐藤政裕, 2004, 香川県さぬき市多和兼割で見つかった滄竜類 *Kourisodon* sp. 地学研究, 52 (4), 221–225.
- 谷本正浩, 高田雅彦, 佐藤政裕, 1994, 大阪府貝塚市蕎原の上部白亜系和泉層群産 *Mosasaurus* sp. (爬虫綱有鱗目). 地団研専報, 43, 25–32.
- 谷本正浩, 谷 雅則, 常国喜久男, 2001, 蕎原で軟骨魚類 *Squalicorax* cf. *kaupi* および *S.* cf. *pristodontus* の発見. 地学研究, 49 (4), 219–222.
- 谷本正浩, 植野雅弘, 谷 雅則, 2000, 大阪府貝塚市蕎原の上部白亜系 Maastrichtian 和泉層群から軟骨魚類 *Squalicorax* の発見. 地学研究, 49 (1), 23–27.
- Taskavak, E., Reimann, M. J. and Polder, W. N., 1999, First record of the Nile soft-shelled Turtle, *Trionyx triunguis*, from Kos Island, Greece, with comments on its occurrence in the eastern Mediterranean. *Chelonian Conservation and Biology*, 3, 510–512.
- 照井一明, 長浜春夫, 1995, 上部白亜系久慈層群の堆積相とシーケンス. 地質学論集, 45, 238–249.
- 徳永重康, 1923a, 常磐炭田地方にて発見せる中生層. 地質学雑誌, 30, 101–114.
- 徳永重康, 1923b, 再び双双白亜層に就きて, 地質学雑誌, 30, 257–262.
- Tokunaga, S. and Shimizu, S., 1926, The Cretaceous formation of Futaba in Iwaki and its fossils. *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo. Section II, Geology, mineralogy, geography, seismology*, 1 (6), 181–212.
- Tomita, T. and Kurihara, K., 2011, First record of a large lamniform shark *Cretodus semiplicatus* in the Pacific region, from the Mikasa Formation (Lower Cenomanian), Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, 15, 181–184.
- 利光誠一, 松本達郎, 双田雅之, 西田民雄, 米谷盛壽郎, 1995, 本邦上部白亜系の大型化石—微化石層序および古地磁気層序の統合に向けて. 地質学雑誌, 101, 19–29.
- Turtle Taxonomy Working Group [Rhodin, A. G. J., J. B. Iverson, R. Bour, U. Fritz, A. Georges, H. B. Shaffer and P. P. van Dijk], 2017, Turtles of the world: annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status (8th Ed.). In Rhodin, A. G. J.,

- Iverson, J. B., van Dijk, P. P., Saumure, R. A., Buhlmann, K. A., Pritchard, P. C. H., and Mittermeier, R. A., eds., *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group. Chelonian Research Monographs. (7)* 1–292, Chelonian Research Foundation, Lunenburg.
- 梅津慶太, 藺田哲平, 平山廉, 高嶋礼詩, 2013, 岩手県に分布する白亜系宮古層群および久慈層群の浅海～非海成堆積物と後期白亜紀陸生脊椎動物群. *地質学雑誌*, 119, 82–95.
- 宇都宮聡, 2019, 鹿児島県長島町獅子島の上部白亜系御所浦層群から産出した東アジア最古のエラスモサウルス科 (爬虫綱, 長頸竜目). *大阪市立自然史博物館研究報告*, (73), 23–35.
- Uyeno, T., Miyakawa, T., Matsukawa, M., 1981, Upper Cretaceous Elasmobranchs from Matsuyama, Ehime Prefecture, Japan. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science Series C (Geology & Paleontology)*, 7, 81–86.
- 上野輝彌, 鈴木千里, 1995, 福島県いわき市上部白亜系足沢層の一露頭から採集された *Squalicorax* 等のサメの歯. *国立科学博物館専報*, 28, 59–64.
- Vitek, N., 2012, Giant fossil soft-shelled turtles of North America. *Palaeontologia Electronica*, 15 (1), 13A, 43 p
- Vitek, N. S. and Danilov, I. G., 2010, New material and a reassessment of soft-shelled turtles (Trionychidae) from the Late Cretaceous of Middle Asia and Kazakhstan. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 383–393.
- Vitek, N. and Danilov, I., 2014, Soft-shelled turtles (Trionychidae) from the Cenomanian of Uzbekistan. *Cretaceous Research*, 49, 1–12.
- Vitek, N., and Joyce, W., 2015, A review of the fossil record of New World turtles of the clade Pan-Trionychidae. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 56 (2), 185–244.
- Vullo, R., Cappetta, H. and Néraudeau, D., 2007, New sharks and rays from the Cenomanian and Turonian of Charentes, France. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52 (1), 99–116.
- Welton, B. J. and Farish, R. F., 1993, *The Collector's Guide to Fossil Shark and Rays from the Cretaceous of Texas*. Before Time Edition, Lewisville, 204 p.
- Williston, S., 1903, North American Plesiosaurs, part 1. *Field Columbian Museum Publication (Geology)*, 73 (2), 1–77.
- Whitley, G. P., 1939, Taxonomic notes on sharks and rays. *Australian Zoologist*, 9 (3), 337–262.
- Wolberg, D. L., 1985, Selachians from the Late Cretaceous (Turonian) Atarque Sandstone Member,

- Tres Hermanos Formation, Sevilleta Grant, Socorro County, New Mexico. *New Mexico Geology*, 7(1), 1–7.
- Yabe, H., 1902, Notes on some shark's teeth from the Mesozoic formation of Japan. *Journal of the Geological Society of Japan*, 9, 399–404.
- 山田皓, 1888, 20 万分の 1 地質図幅「水戸」および同説明書. 地質調査所, 42 p.
- Yanagisawa, I., 1967, Geology and paleontology of the Takakurayama-Yaguki area, Yotsukura-cho, Fukushima Prefecture. *The science reports of the Tohoku University. Second series, Geology*, 39, 63–112.
- Zhang, F., Yu, H. D., Xiong, C., Wei, Z. Y., Peng, G. Z. and Wei, X. F., 2020, New freshwater Plesiosaurian materials from the Middle Jurassic Xintiangou Formation of the Sichuan Basin, southwestern China. *Journal of Palaeogeography*, 9: 23.

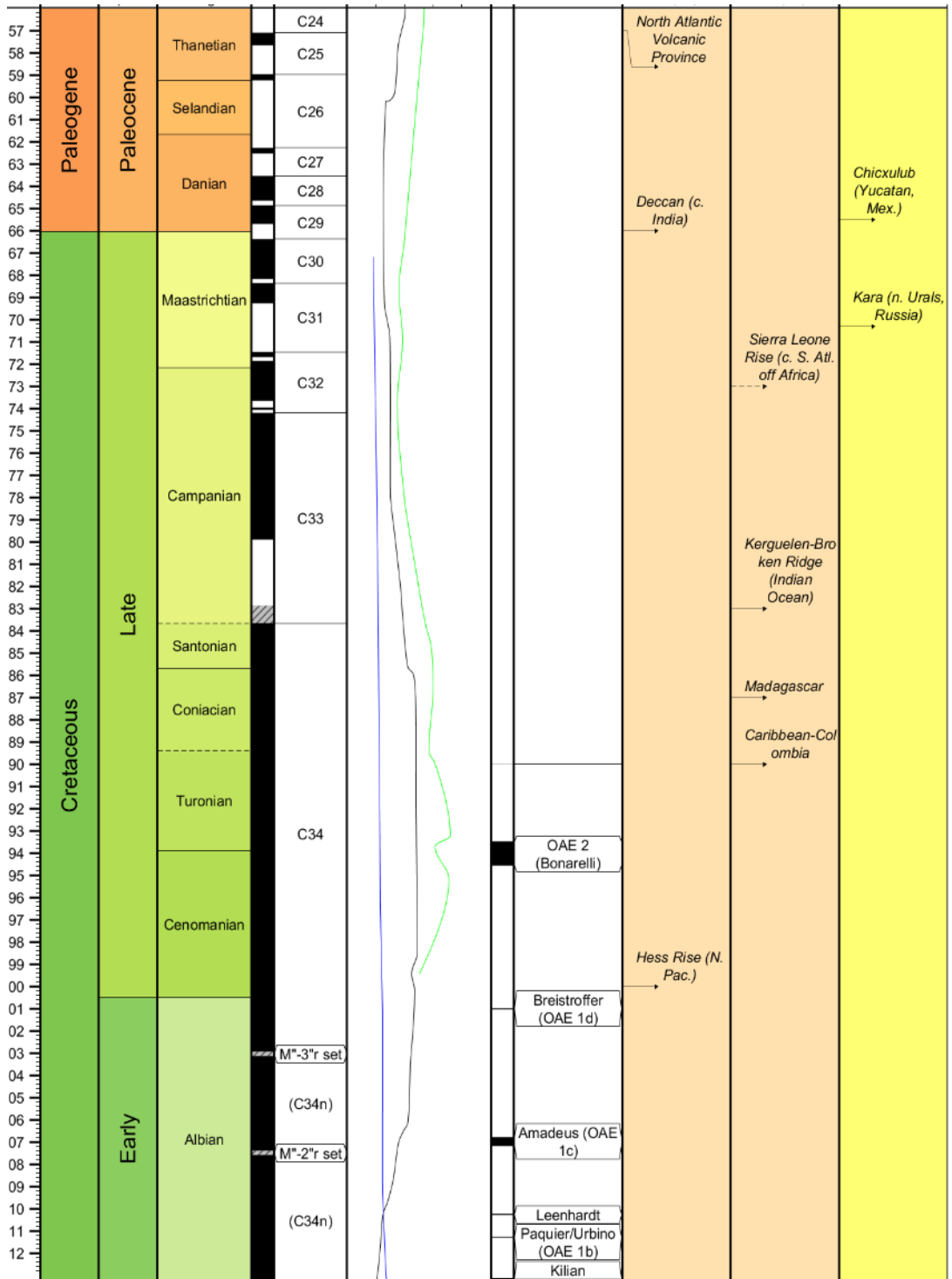
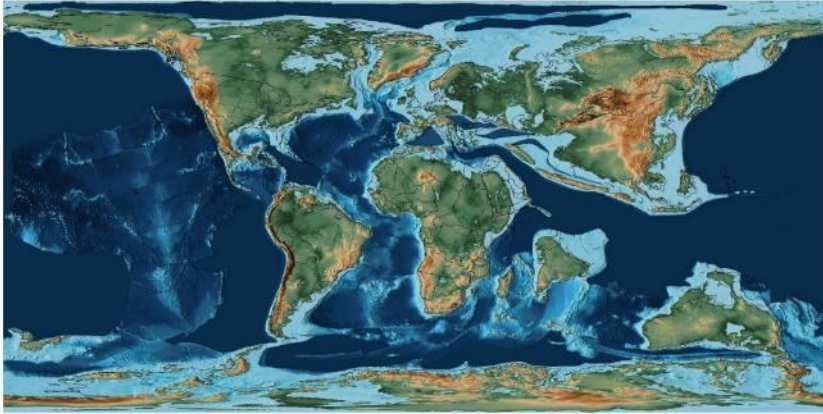
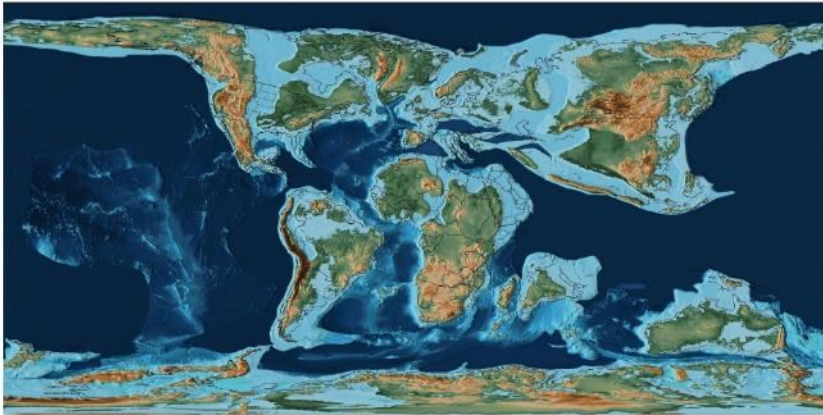


Figure 1-1-1. Cretaceous and Paleogene chronostratigraphy, geomagnetic polarity, isotopic temperature, anoxic episodes, large igneous events, and global impacts. Generated by TimeScale Creator v. 8.0 (<https://engineering.purdue.edu/Stratigraphy/tscreator/index/index.php>). Note the isotopic temperature curves reconstructed from belemnites (blue), non-glassy (black) and glassy (green) planktonic foraminifera (Grossman and Joachimski, 2020).

A



B



C

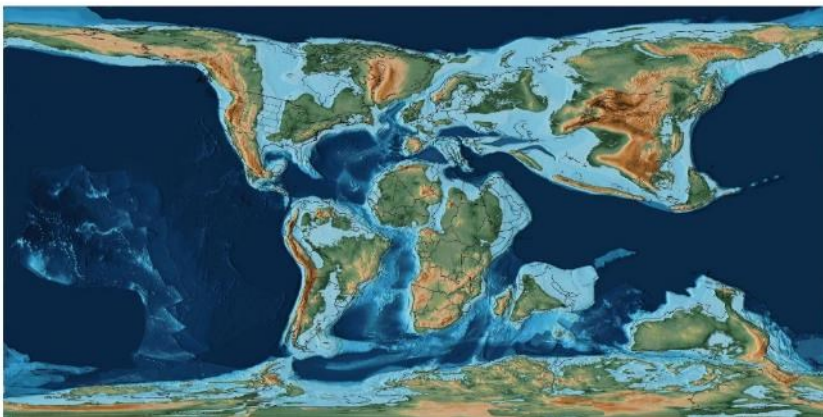


Figure 1-1-2. Paleogeographical maps (Scotese, 2016). **A**, Maastrichtian (70 Ma); **B**, Early Campanian (80 Ma); **C**, Turonian (90 Ma).

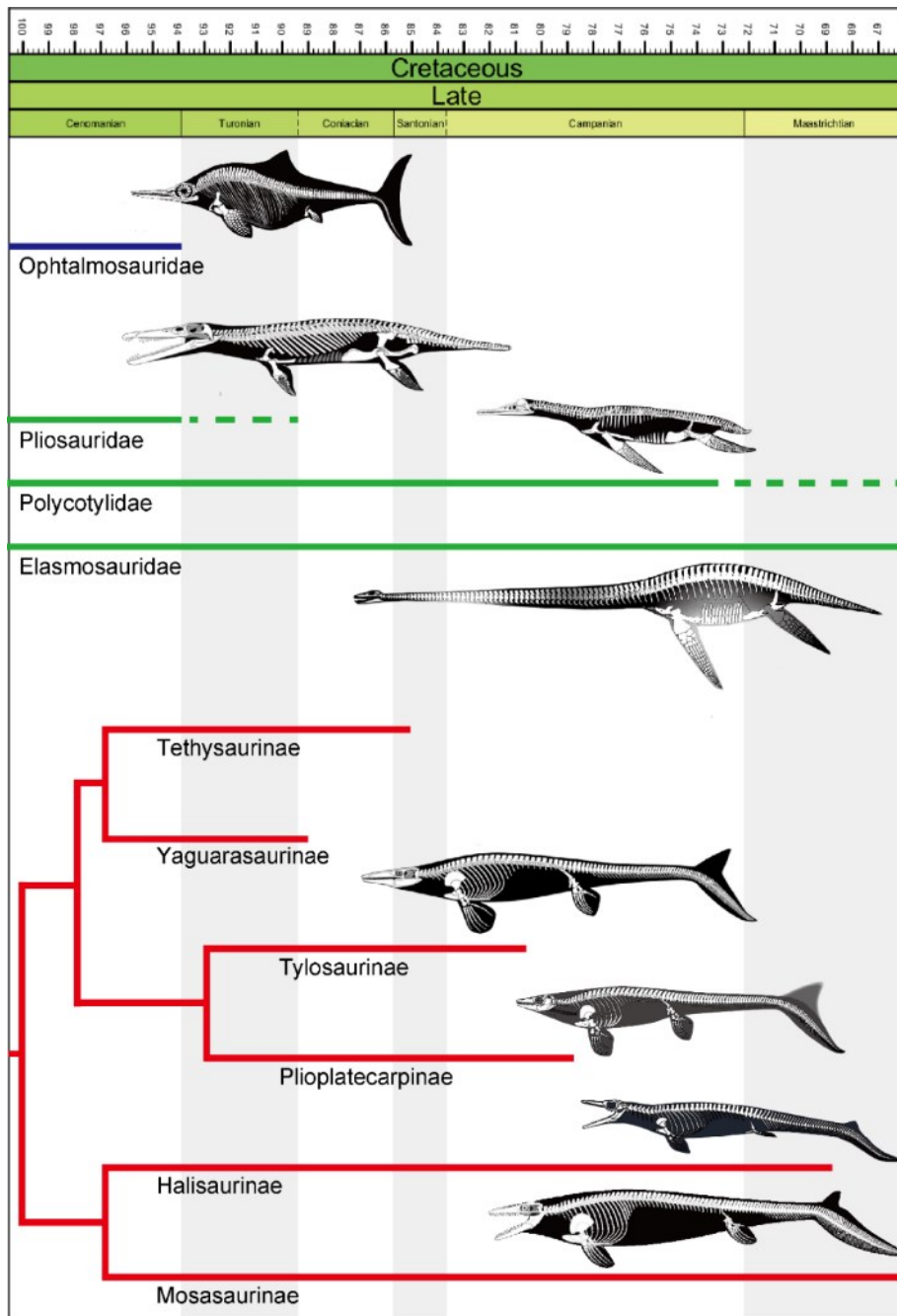


Figure 1-1-3. Schematic phylogenetical relationships of Late Cretaceous marine reptiles modified from Fischer et al. (2016) and Madzia and Cau (2020). Reconstructions of the ichthyosaur Ophthalmosauridae from McGowan and Motani (2003), the plesiosaur Pliosauridae from Peters (2014), Polycotylidae and Elasmosauridae from Motani (2009), the mosasaur Tylosaurinae from Hartman (2015), Plioplatecarpinae from Lindgren et al. (2010), Halisaurinae from Shinmura and Konishi (2018) and Mosasaurinae from PWNZ3R-Dragon (2017). Reconstructions not at scale.

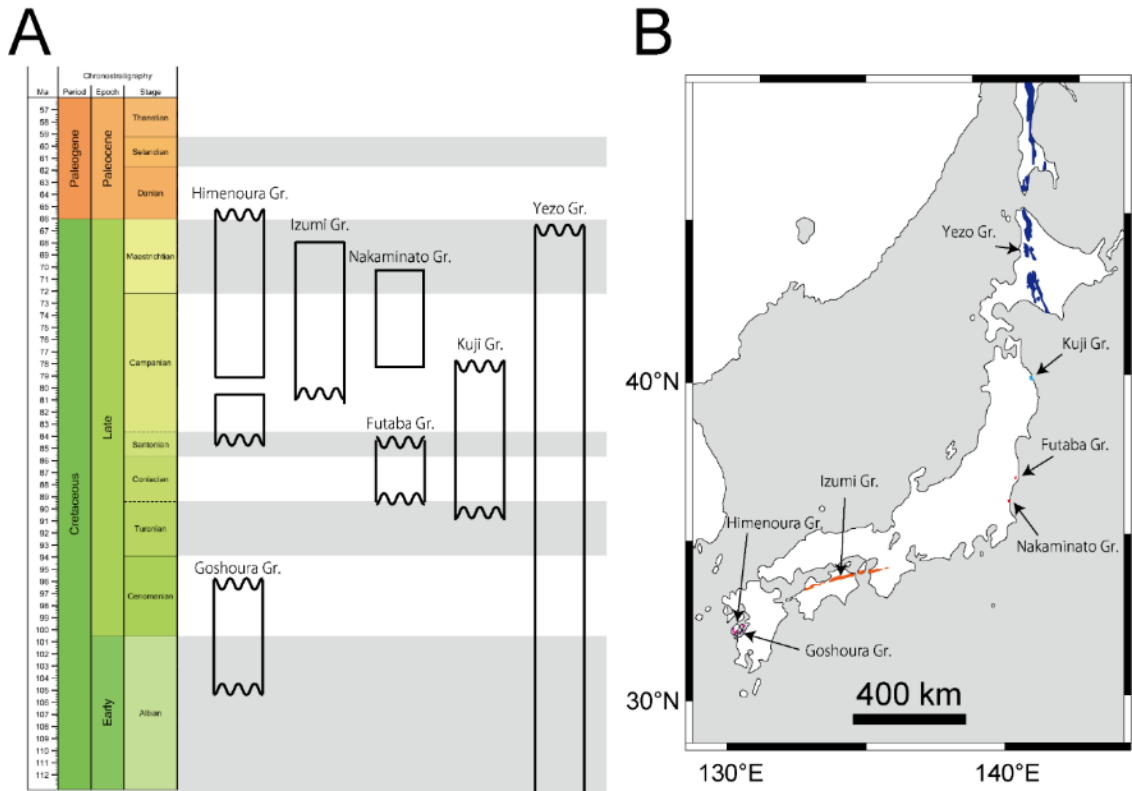


Figure 1-3-1. Upper Cretaceous strata bearing vertebrate remains in Japan. **A**, Stratigraphic correlation of Late Cretaceous sediments throughout the Japanese Islands modified from Ando and Takahashi (2017). **B**, Distribution map of Upper Cretaceous sediments modified from Masukawa and Ando (2018).

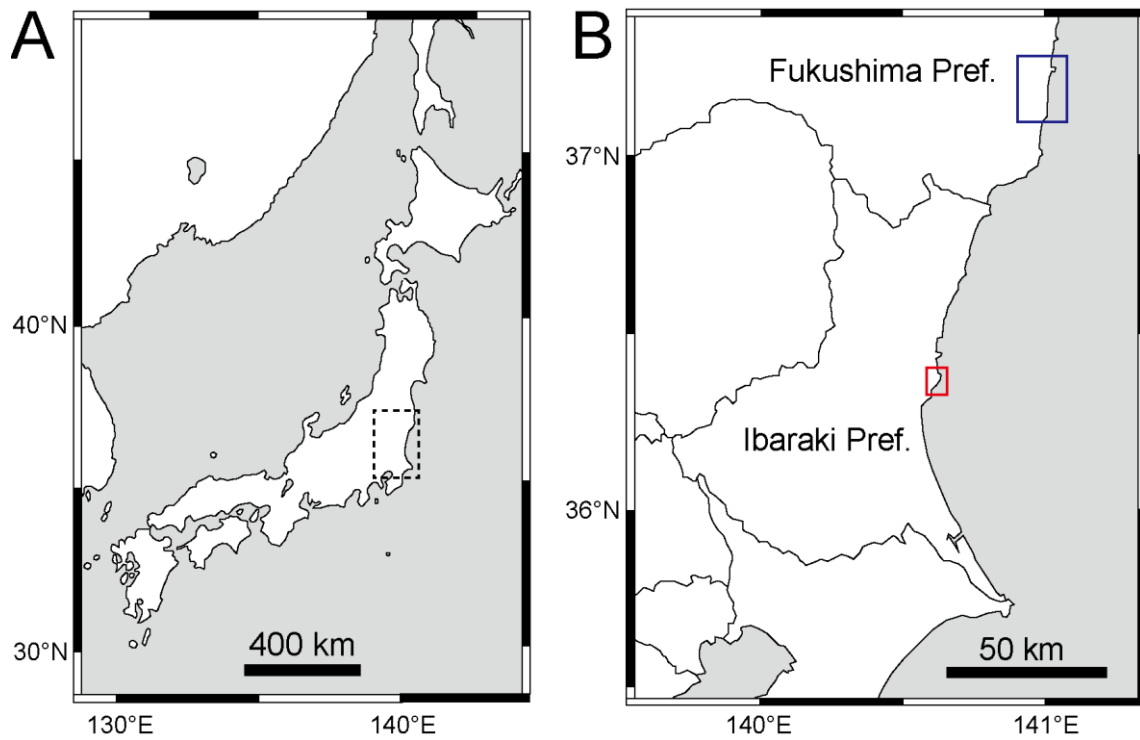


Figure 2-1-1. Map of the study areas. **A**, map of Japan. Note the location of B (dashed box). **B**, map of Ibaraki Prefecture and southern part of Fukushima Prefecture. Note the location of Figure 2-1-2 (blue box) and the location of Figure 2-2-1 (red box).

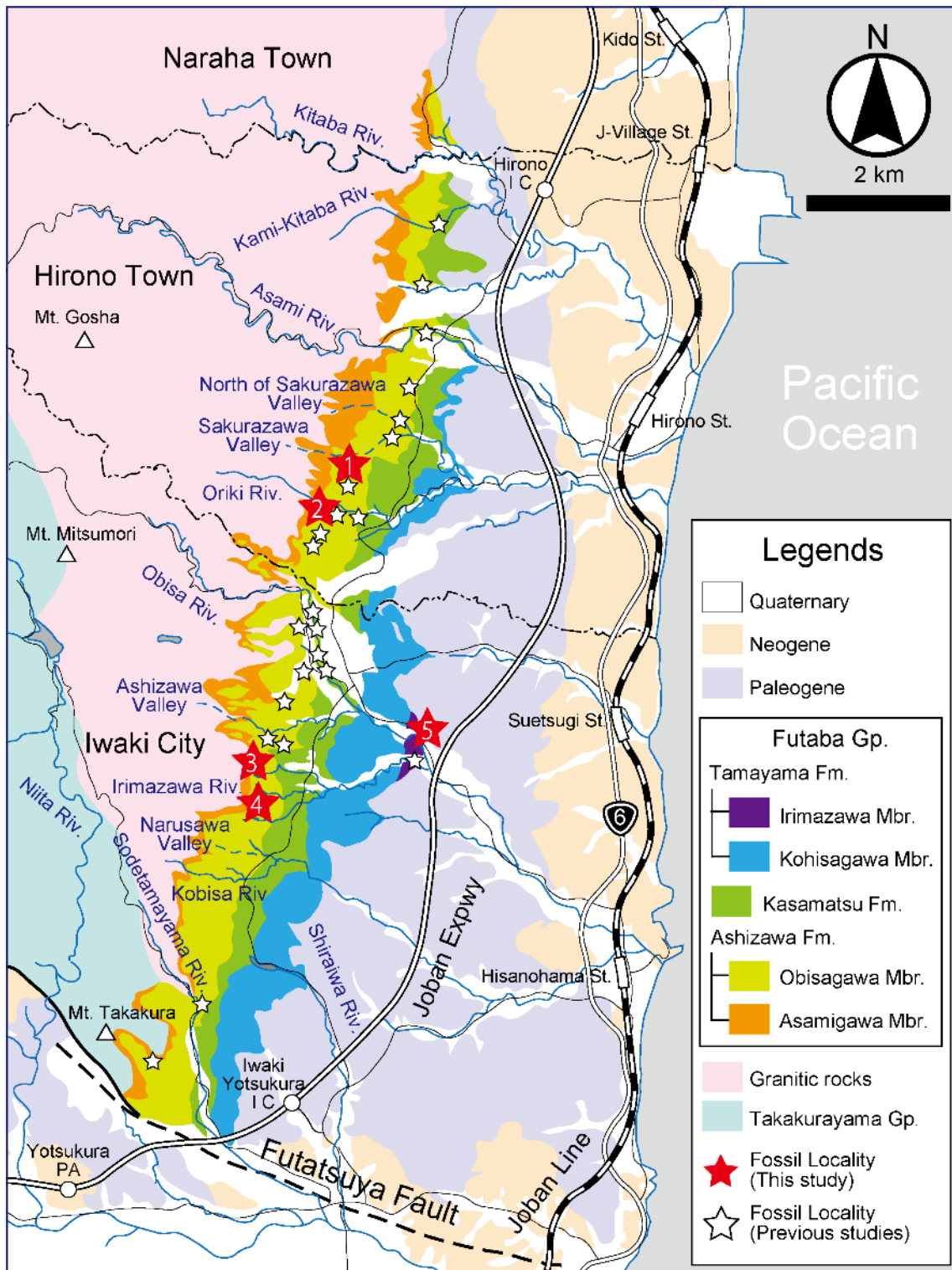


Figure 2-1-2. Geological map of Pacific coastal area of Iwaki City, Hirono Town, and Naraha Town in Fukushima Prefecture modified from Ando et al. (1995) and Kubo et al. (2002). Note the study localities (red stars): F1–F5.

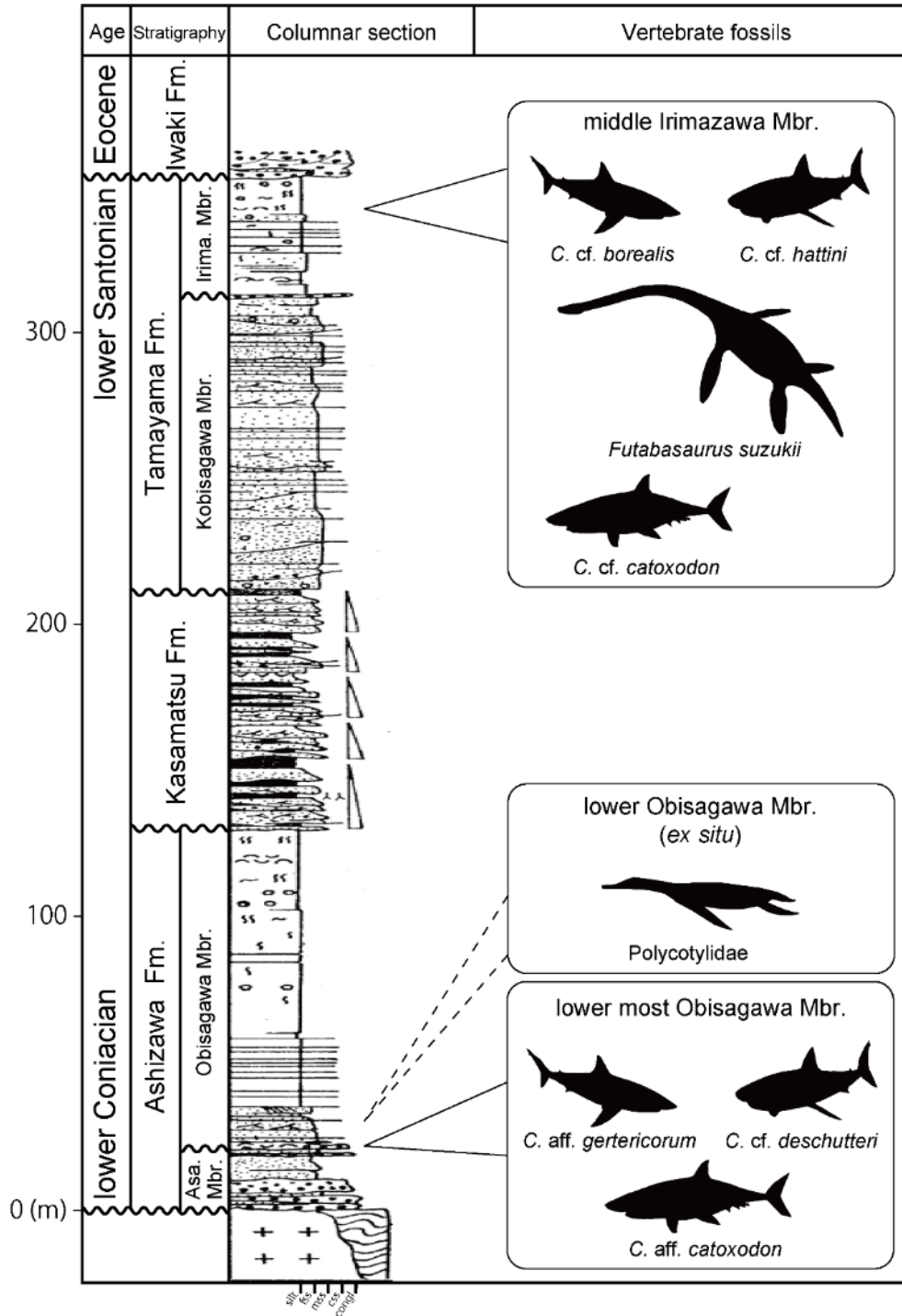


Figure 2-1-3. Stratigraphic column and vertebrate fossil horizons of the Futaba Group. Columnar section modified from Ando et al. (1995).



Figure 2-1-4. Nonconformity boundary between the lowermost part of the Futaba Group and the basement-rock granite. **A,** Outcrop at the upstream of Asami River. **B,** Basement-rock granite and poorly sorted, subangular to subround conglomerate of the lowermost Asamigawa Member (“facies 2” in Ando et al., 1995).



Figure 2-1-5. Erosional boundary as ravinment surface between the Obisagawa Member and the Asamigawa Member. Locality F1 at Sakurazawa, Oriki, Hirono Town, Fukushima Prefecture. **A,** Outcrop of locality F1. **B,** Calcareous rounded pebble conglomerate of the lowermost part of the Obisagawa Member (“facies 8” in Ando et al., 1995).



Figure 2-1-6. Upper part of the Obisagawa Member. **A**, Outcrop at Ammonite Center, Iwaki City. **B**, Hummocky cross-stafied sandstone including many large-size ammonites (“facies 12” in Ando et al., 1995).

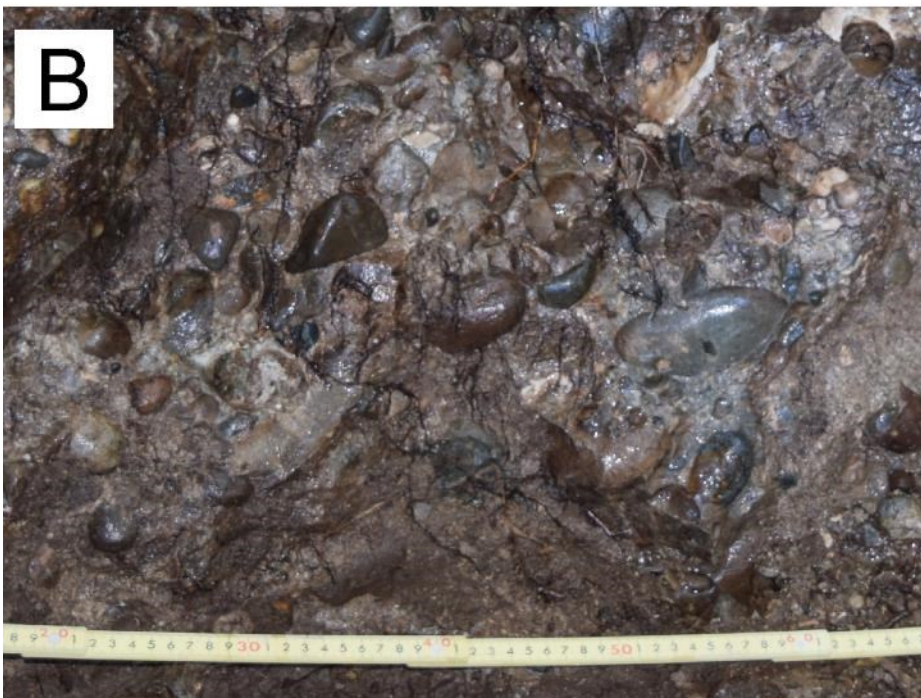


Figure 2-1-7. Locality F3 at Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture. **A,** Outcrop of locality F3. **B,** Calcareous rounded pebble conglomerate of the lowermost part of Obisagawa Member (“facies 8” in Ando et al., 1995).



Figure 2-1-8. Locality F4 at Momonokizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture. **A,** Outcrop of locality F4. **B,** Intervening rounded pebble conglomerate (“facies 9” in Ando et al., 1995).



Figure 2-1-9. Locality F5 at Yamanokami, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture. **A,** Outcrop of locality F5. **B,** Massive fine sandstone including carbonized wood micro-fragments (“facies 13” in Ando et al., 1995).

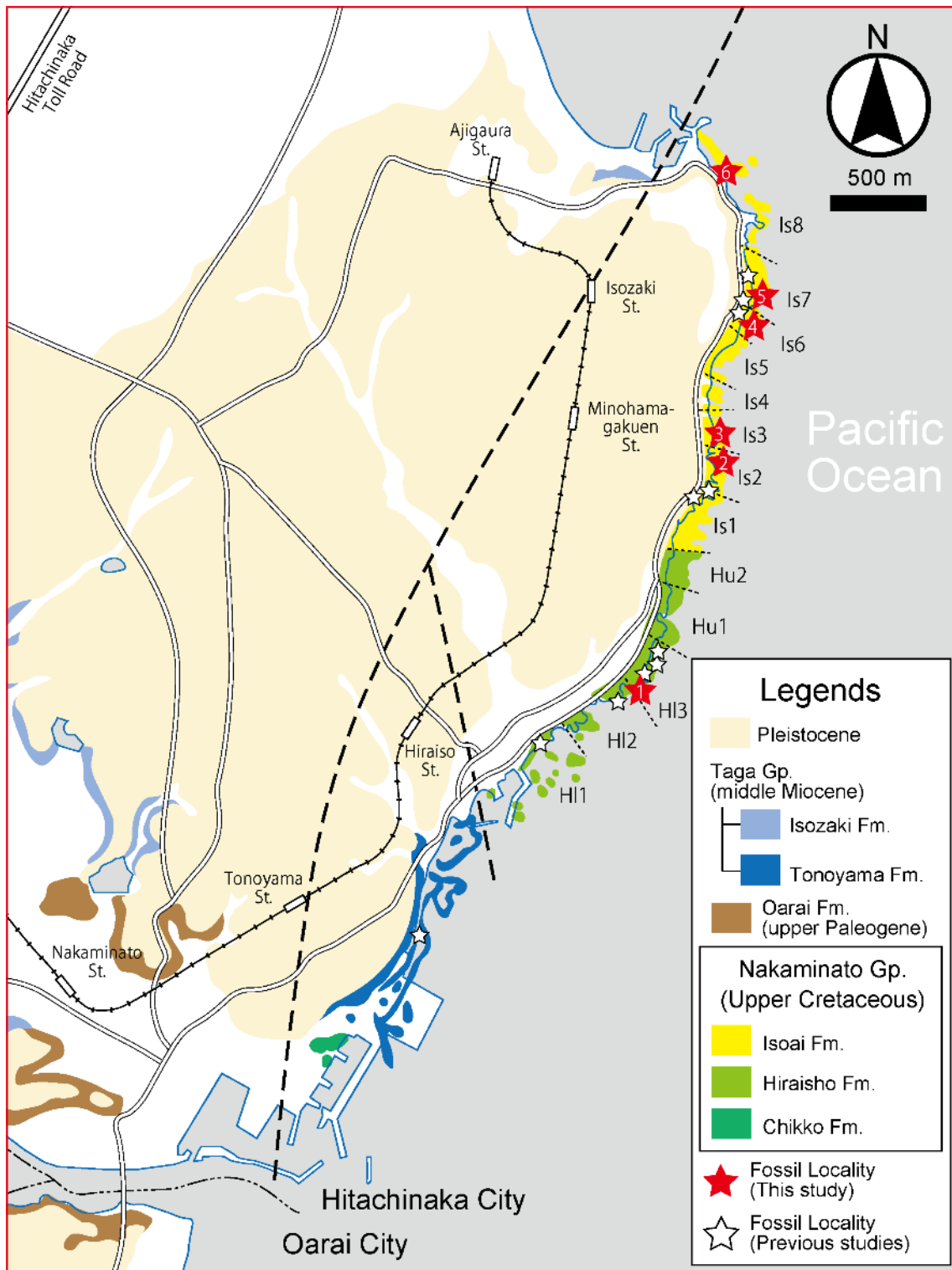


Figure 2-2-1. Geological map of Pacific coastal area of Hitachinaka City in Ibaraki Prefecture modified from Sakamoto et al. (1972), Masukawa and Ando (2018). Note the study localities (red stars): N1–N5.

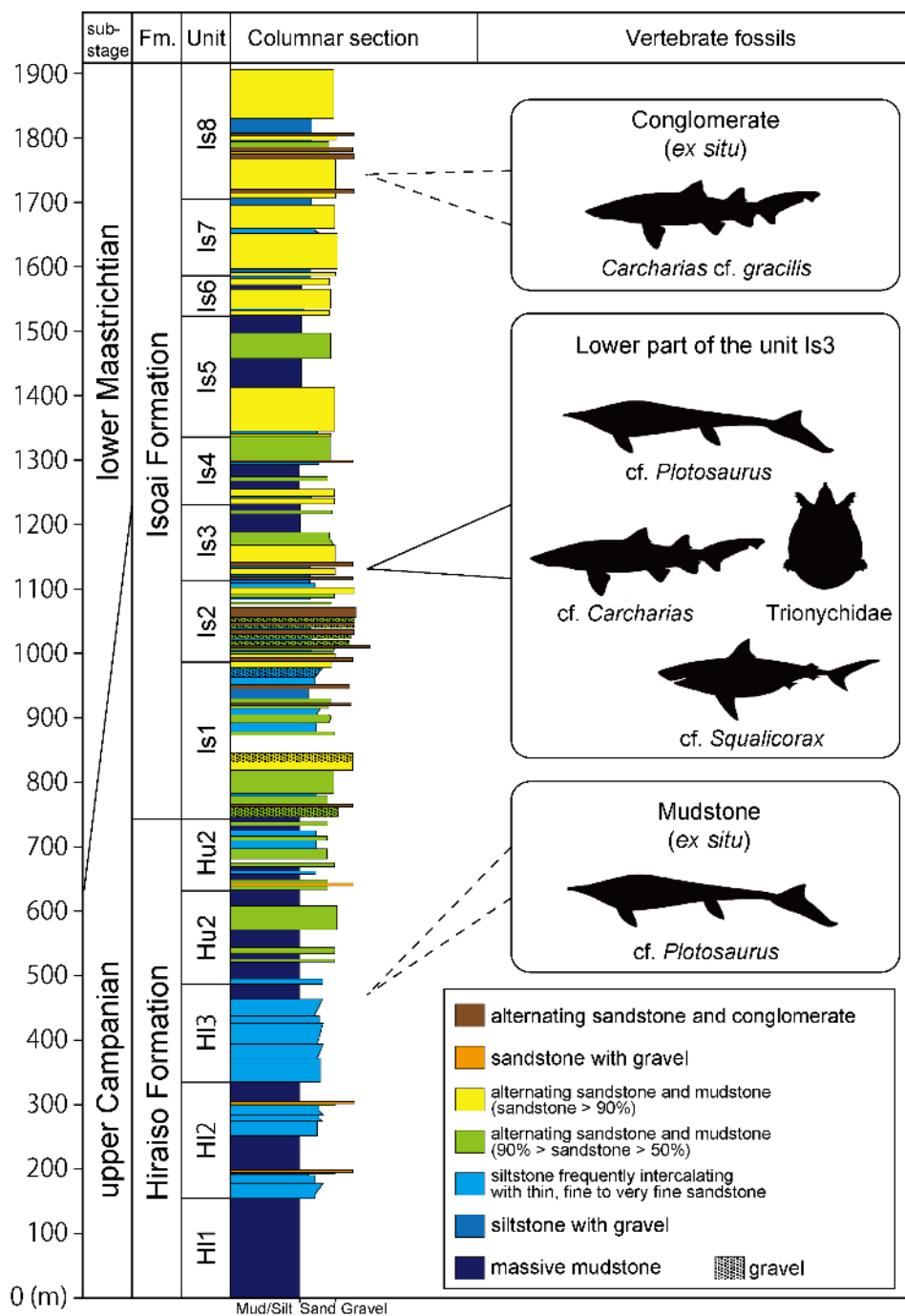


Figure 2-2-2. Stratigraphic column and vertebrate fossil horizons of the Nakaminato Group.

Columnar section modified from Masukawa and Ando (2018). Silhouettes are drawn based on illustrations of *Apalone* (Nakajima et al., 2017), *Squalicorax* (Shimada and Cicimurri, 2006;

Dmitry Bogdanov, 2008), Odontaspidae (Welton and Farish, 1993), and *Plotosaurus* (Lindgren et al., 2007)



Figure 2-2-3. Locality N1 at Hiraíso coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. **A,** Outcrop of locality N1. **B.,** Siltstone of the unit H13 of the Hiraíso Formation.

A



Figure 2-2-4. Locality N2 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. **A,** Outcrop of locality N2. **B.,** Shark tooth occurring from the granule-pebble conglomerate of the unit Is2 of the Isoai Formation.

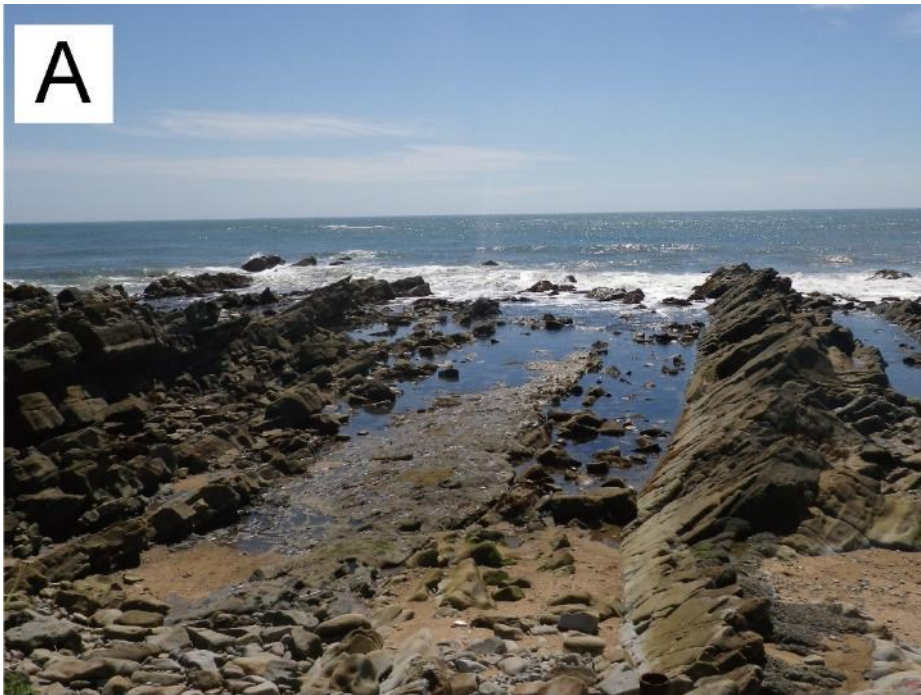


Figure 2-2-5. Locality N3 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. **A,** Outcrop of locality N3. **B.,** Trionychid costal occurred from the sandstone of the unit Is3 of the Isoai Formation.



Figure 2-2-6. Locality N4 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. **A,** Outcrop of locality N4. **B.,** Shark tooth occurred from the sandstone of the unit Is6 of the Isoai Formation.



Figure 2-2-7. Locality N6 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture. **A,** Outcrop of locality N5. **B.,** Shark tooth occurred from the sandstone beach pebble. Photos supplied from Teppei Sonoda.

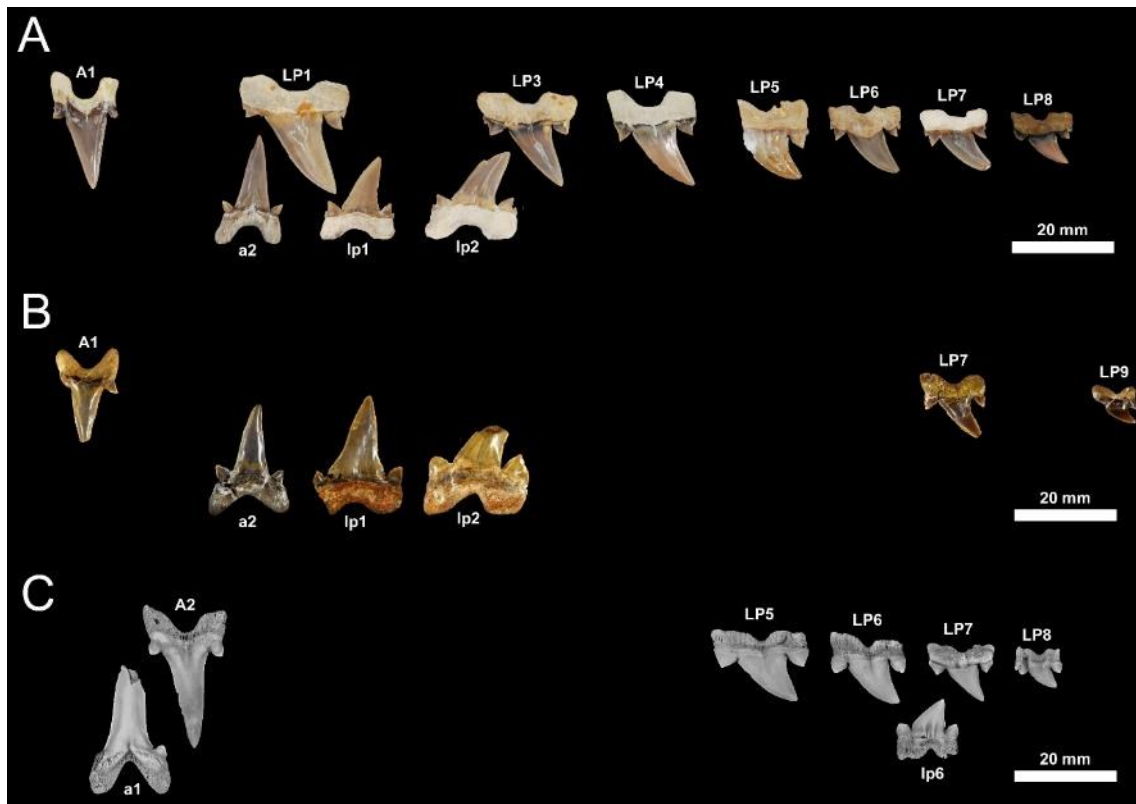


Figure 4-1-1. Reconstructed dentitions of otodontid sharks. **A**, *Cretalamna bryanti* from Upper Santonian or Lower Campanian, Dallas County, Alabama, USA (modified from Ebersole and Ehret, 2018). **B**, *Cretalamna* cf. *gertericorum* from the Coniacian, Iwaki City, Fukushima, Japan. **C**, *Cretalamna gertericorum* from Lower Turonian, Tourtia de Bettrechies, Northern France (modified from Siversson et al., 2015). All tooth file designations are inferred.

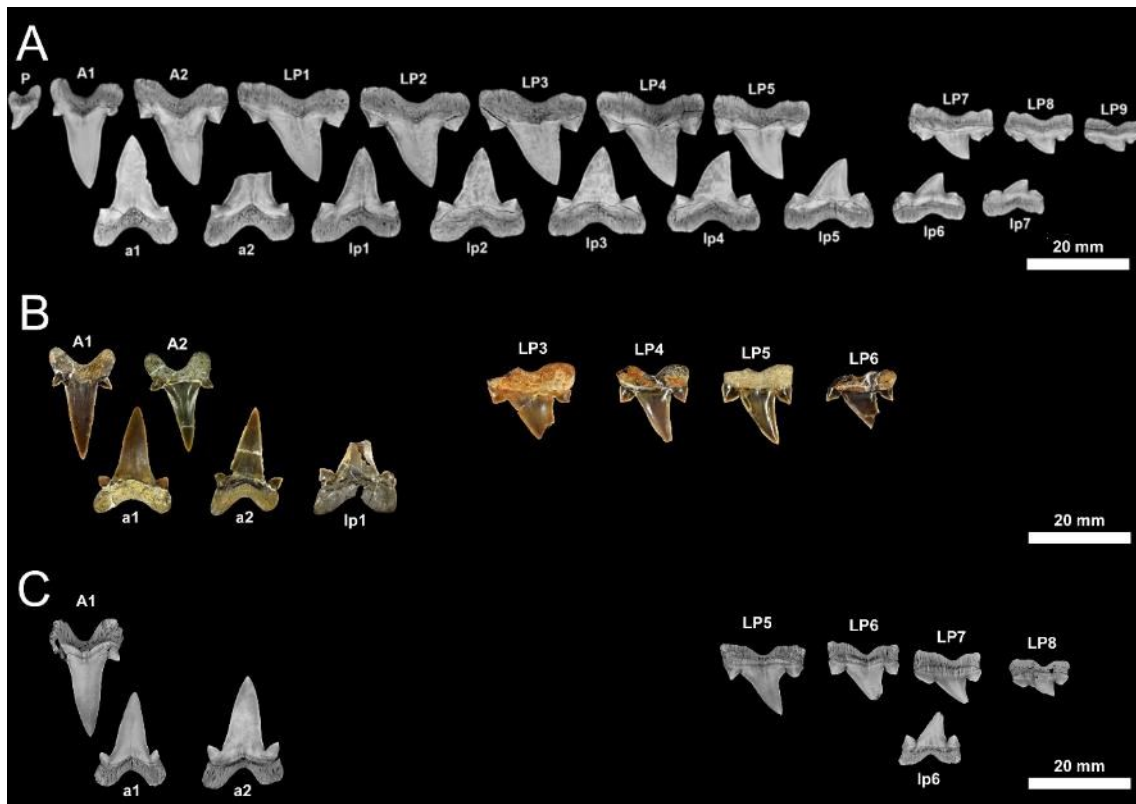


Figure 4-1-2. Reconstructed dentitions of otodontid sharks. **A**, *Cretalamna hattini* from latest Santonian or earliest Campanian, Logan County, Kansas, USA (modified from Siverson et al., 2015). **B**, *Cretalamna* cf. *deschutteri* from the Coniacian, Iwaki City, Fukushima, Japan. **C**, *Cretalamna deschutteri* from Lower Turonian, Tourtia de Bettrechies, Northern France (modified from Siverson et al., 2015). All tooth file designations are inferred.

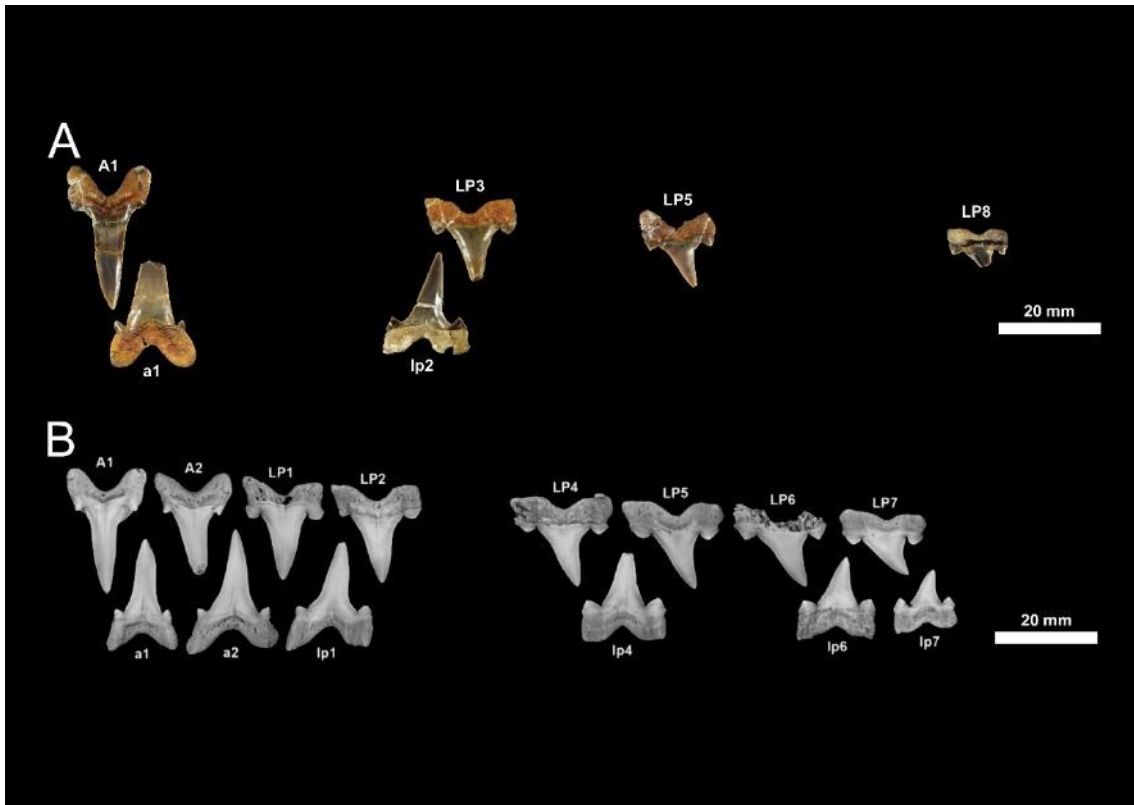


Figure 4-1-3. Reconstructed dentitions of otodontid sharks. **A**, *Cretalamna* cf. *catoxodon* from the Coniacian, Iwaki City, Fukushima, Japan. **B**, *Cretalamna catoxodon* from Middle Cenomanian, CY Creek, Western Australia (modified from Siversson et al., 2015). All tooth file designations are inferred.

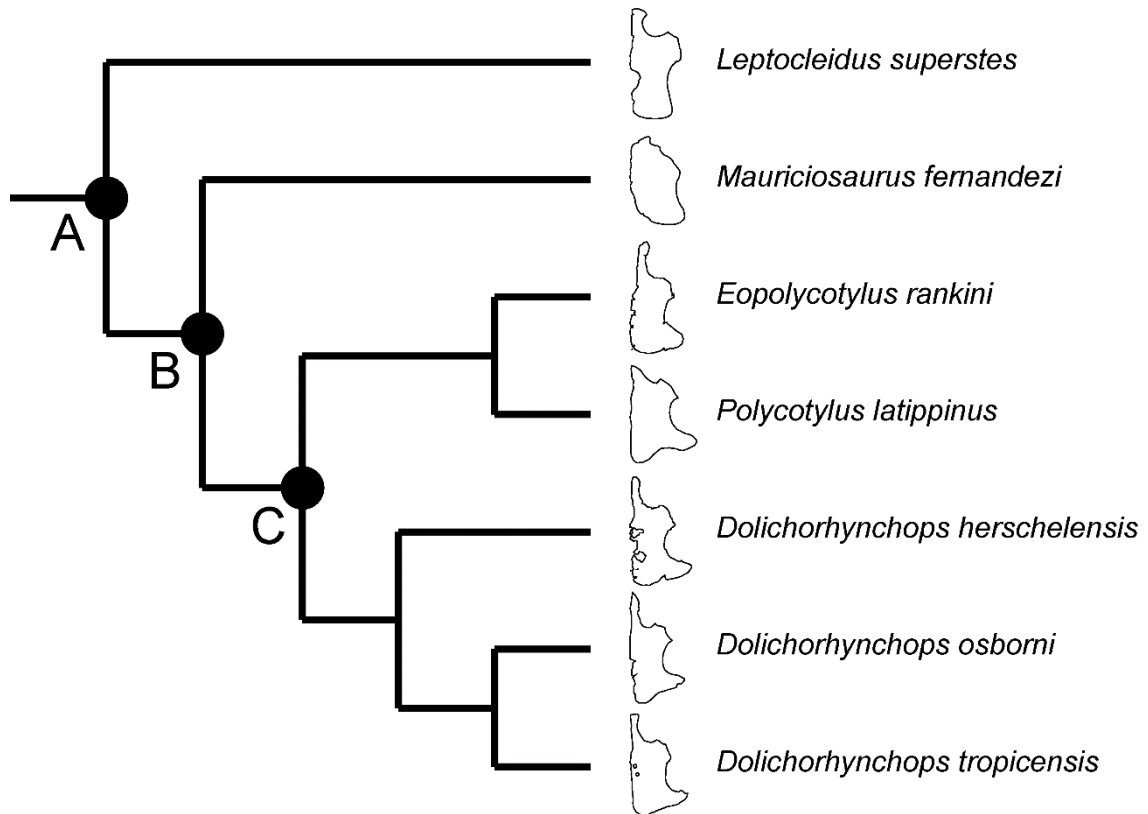


Figure 4-2-1. Cladogram of Leptocleidia plesiosaur modified from Fischer et al. (2018). **A**, Leptocleidia. **B**, Polycotylidae. **C**, Polycotylineae. Coracoid of *Mauriciosaurus* is maybe extracted from a juvenile individual. Coracoid sketches are based on Kear and Barrett. (2011), Frey et al. (2017), Albright (2007), O’Keefe and Chiappe (2011), Sato (2005), Williston (1903), and Schmeisser (2012).

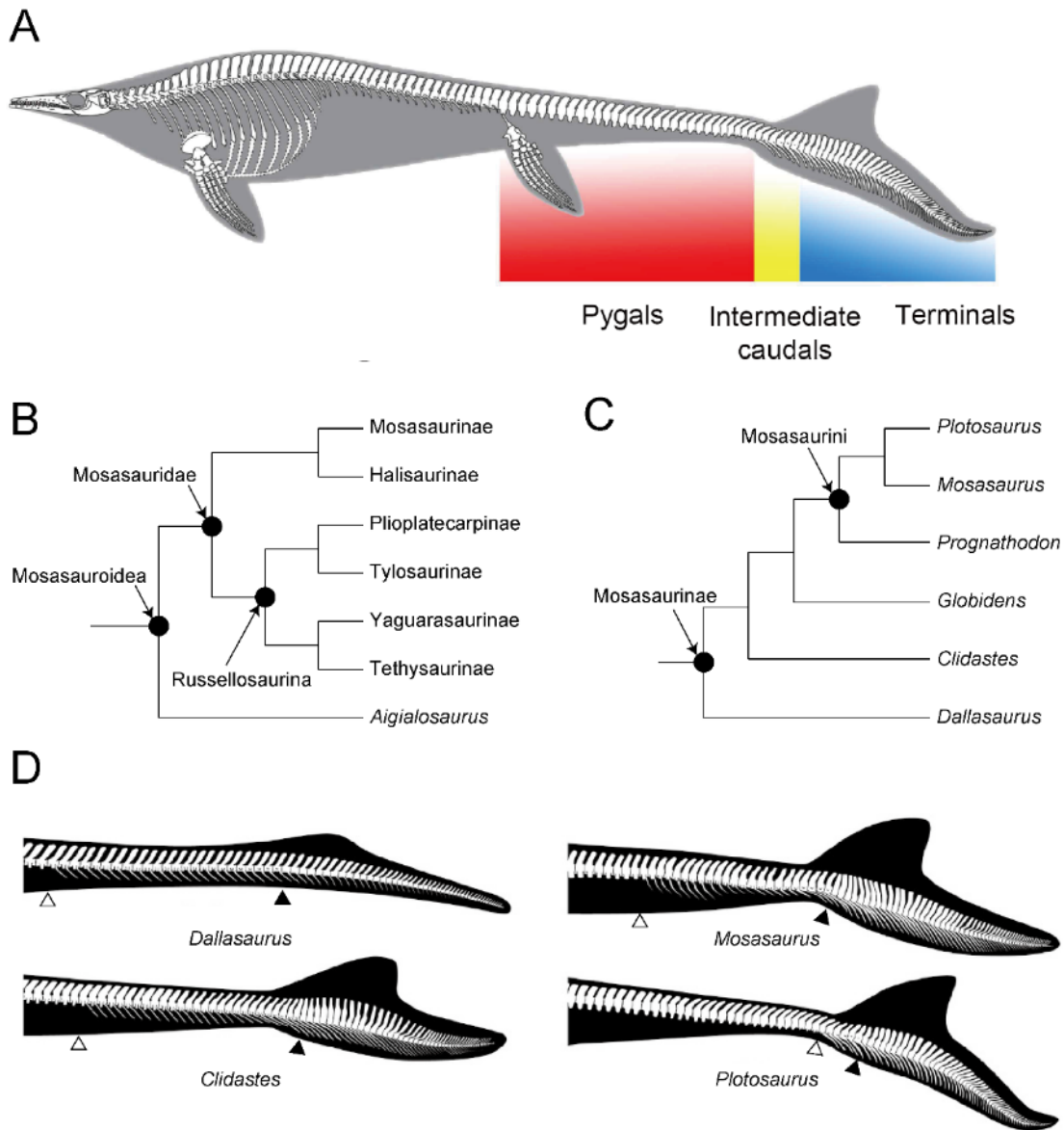


Figure 4-3-1. Cladistic relationship of *Plotosaurus* and other mosasaurs. **A**, Skeletal reconstruction of *Plotosaurus* reproduced from Lindgren et al. (2007) with permission of John Wiley & Sons. **B–C**, Cladograms of Mosasauroidae and Mosasaurinae, respectively. These cladograms are modified from Madzia and Cau (2017, 2020). **D**, Tail reconstructions with hypothetical soft-tissue outlines of Mosasaurinae, reproduced from Lindgren et al. (2011) with permission of Cambridge University Press. White triangles indicate the boundaries of the pygal/intermediate caudals. Black triangles indicate the boundaries of the intermediate/terminal caudals.

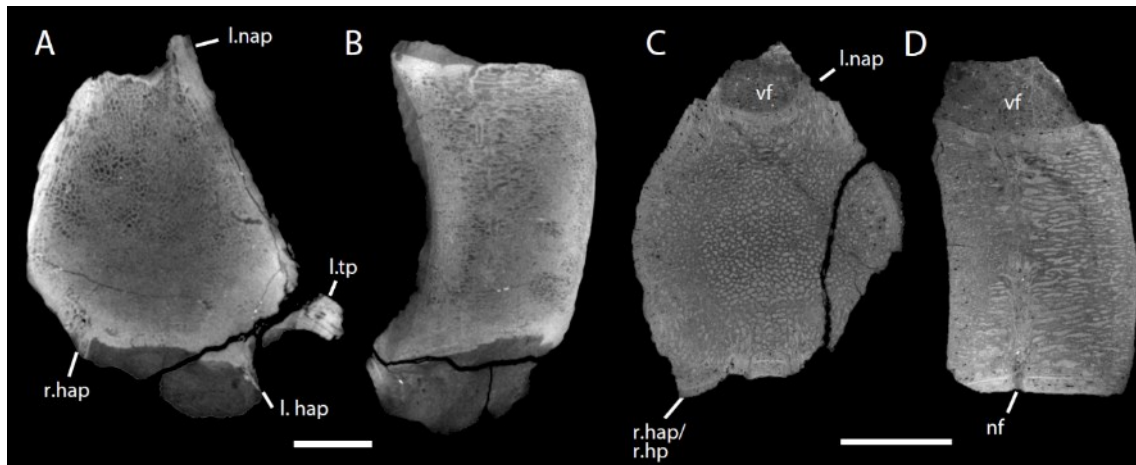


Figure 4-3-2. Computed-tomography-based virtual sections of caudal vertebrae of cf. *Plotosaurus* sp., INM-4-17907 (**A**, **B**) and INM-4-15694 (**C**, **D**): Transverse (**A**, **C**), and mid-sagittal (**C**, **D**) sections. Note that the cavity-filling matrix is darker gray in color than the bone tissue in (**A**) and (**B**) whereas the opposite is noted in (**C**) and (**D**). Abbreviations: **l.(r.)hap**, left (right) haemal arch pedicle; **r.hp**, right hemapophysis; **l.nap**, left neural arch pedicle; **l.tp**, left transverse process; **nf**, nutrient foramen; **vf**, vertebral foramen. Scale bars: 10 mm.

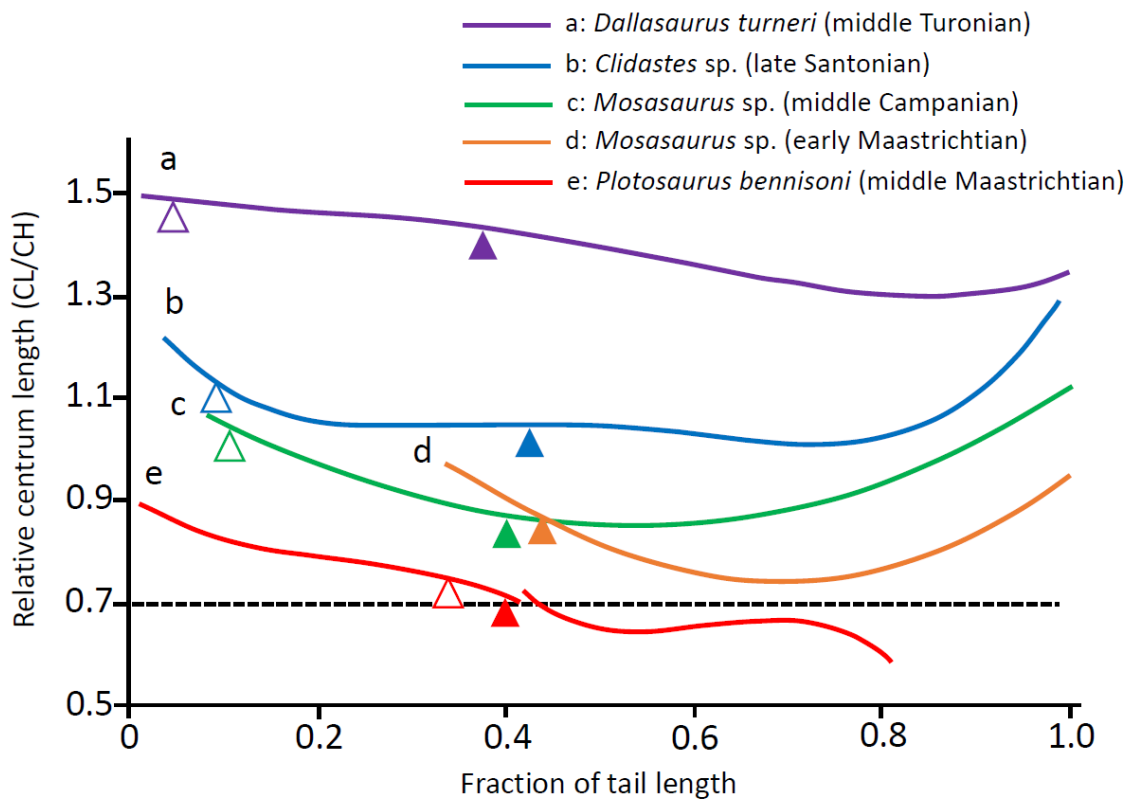


Figure 4-3-3. Comparative dimensional changes (relative centrum length) through the vertebral column of the mosasaurines, showing a gradual decline in relative length, modified from Lindgren et al. (2011). White triangles indicate the boundaries of the pygal/ intermediate caudals. Colored triangles indicate the boundaries of the intermediate/terminal caudals.

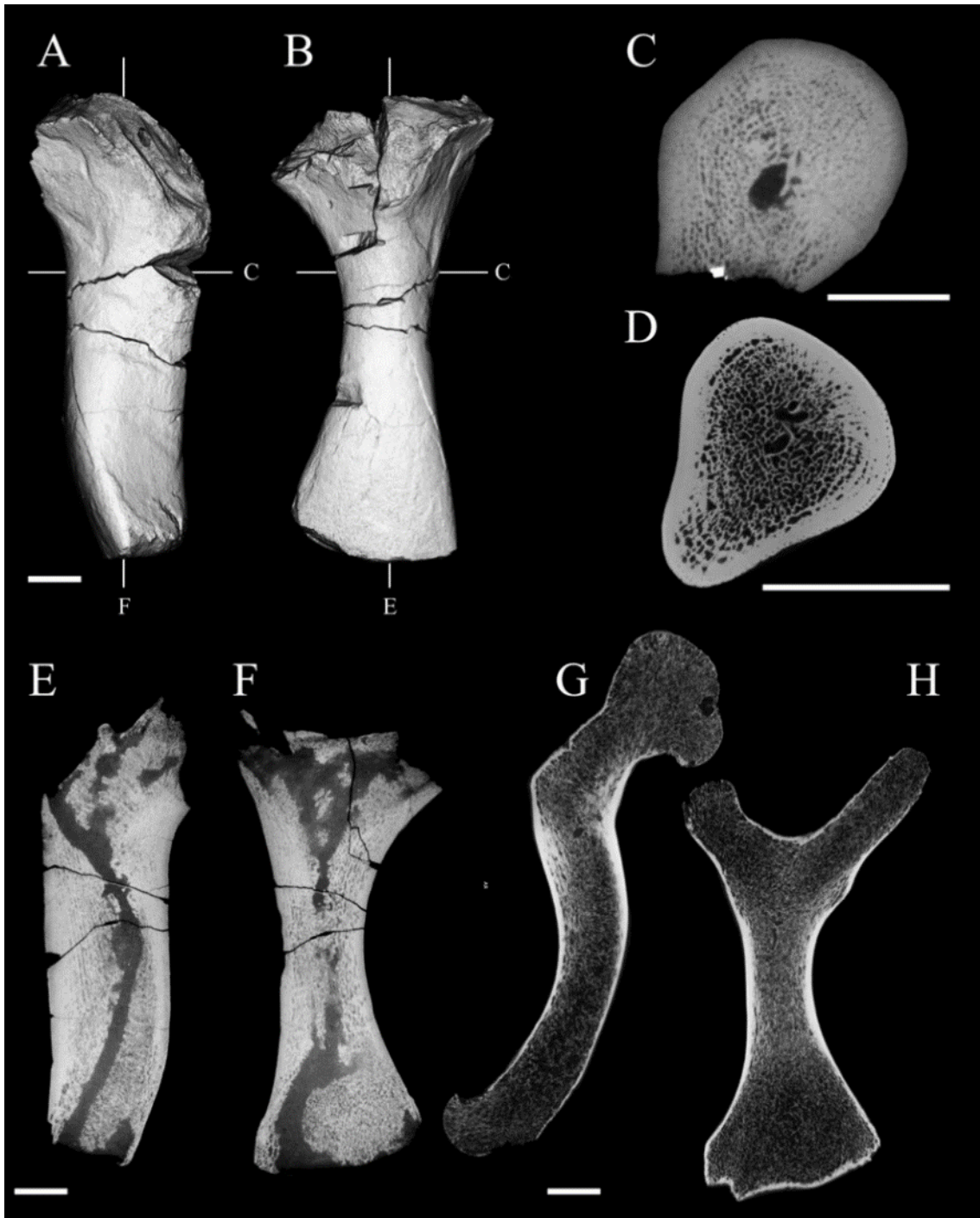


Figure 4-4-1. INM-4-15300 (A–B, 3D images; C, virtual cross section at the growth centre; E–F, longitudinal sections), a humerus of *Amyda cartilaginea* (D, cross section at the growth centre; G–H, longitudinal sections). In CT-image sections, bones are displayed in white or light gray, cavities and matrices in black or dark gray. All scales: 10 mm.

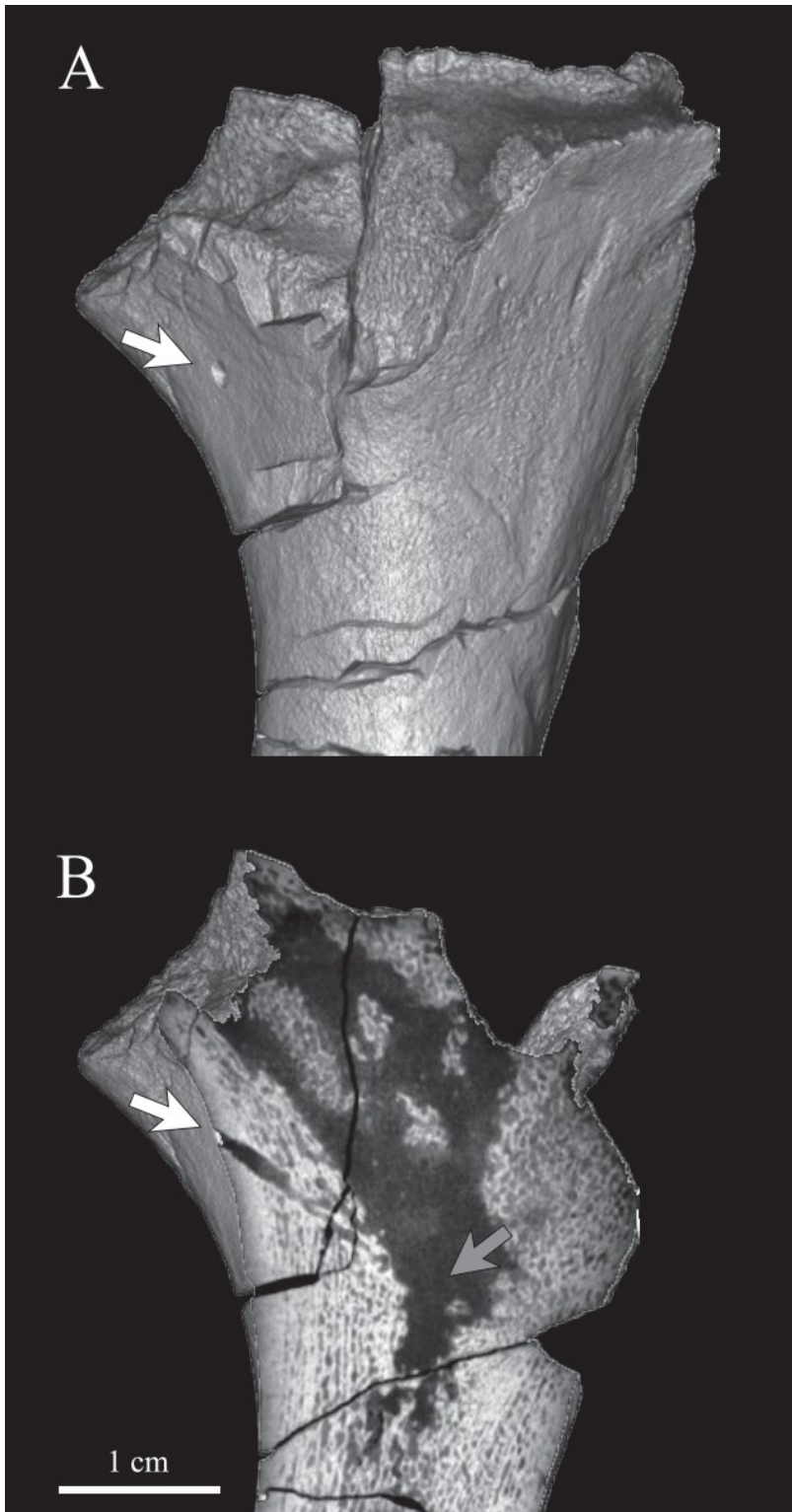


Figure 4-4-2. INM-4-15300 (**A**, 3D image of the epiphysis region with nutrient foramen; **B**, 3D image of the epiphysis region sectioned at the plane including the nutrient canal). The white arrow indicates the nutrient canal and the gray arrow indicates the position of the growth centre.

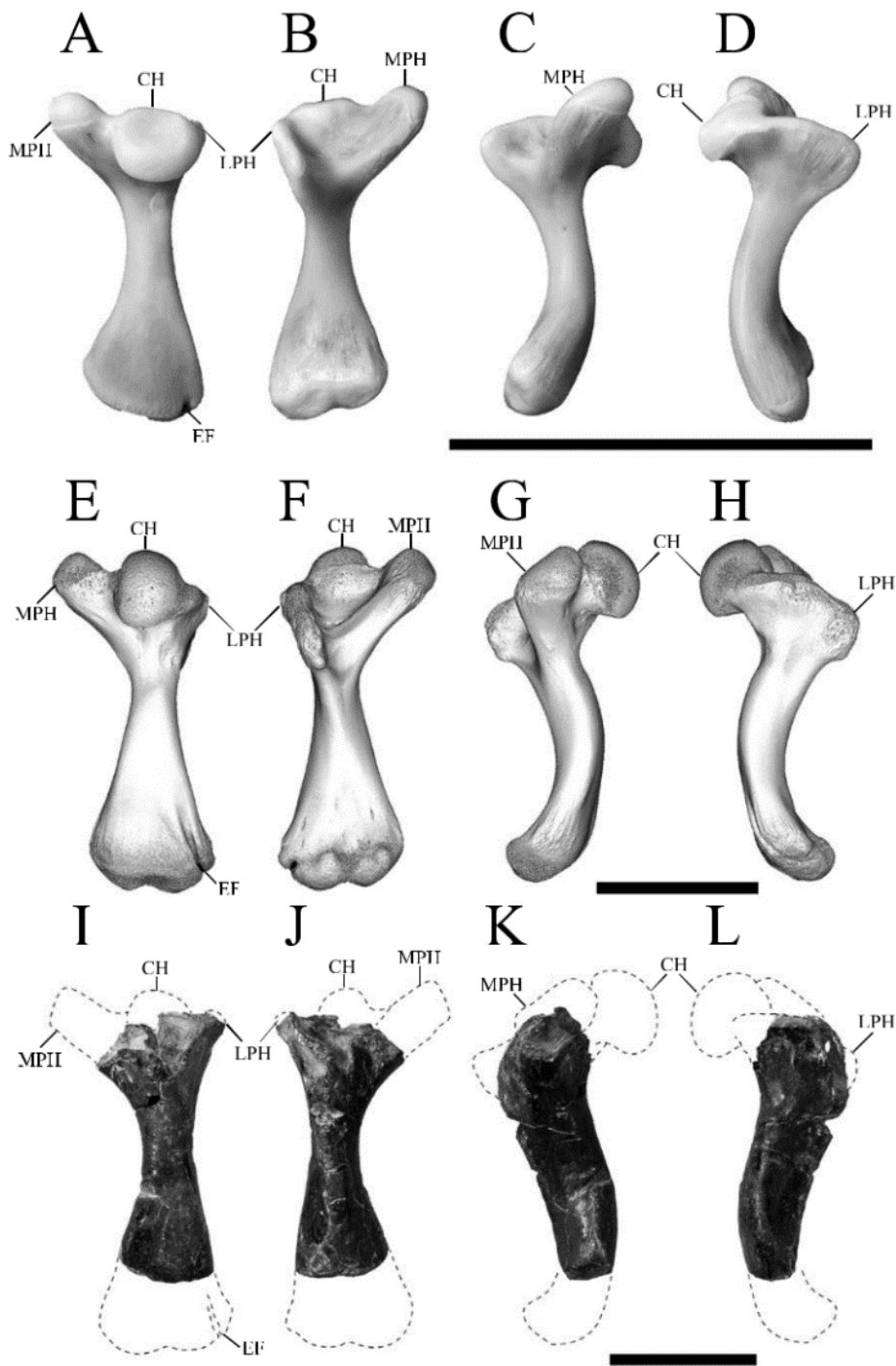


Figure 4-4-3. Comparison of the right humerus of Trionychidae turtle and INM-4-15300. **A–D**, Right humerus of *Pelodiscus sinensis*; **E–H**, Left humerus of *Amyda cartilaginea* (horizontally-flipped image); **I–L**, Reconstructed image of INM-4-15300 as a right humerus of Trionychidae in dorsal (A, E, I), ventral (B, F, J) posterior (C, G, K), and anterior (D, H, L) views. All scales: 50 mm.

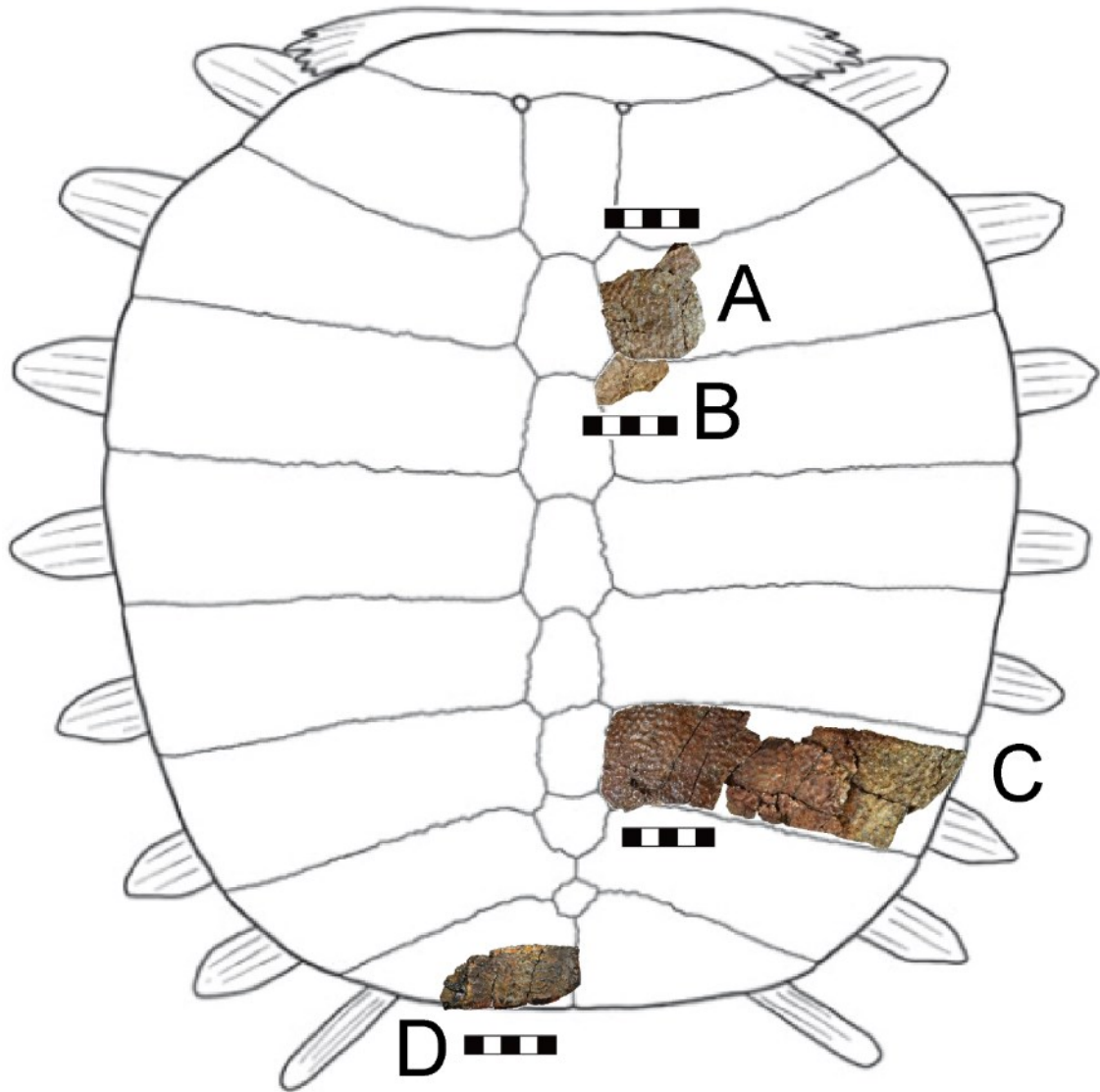
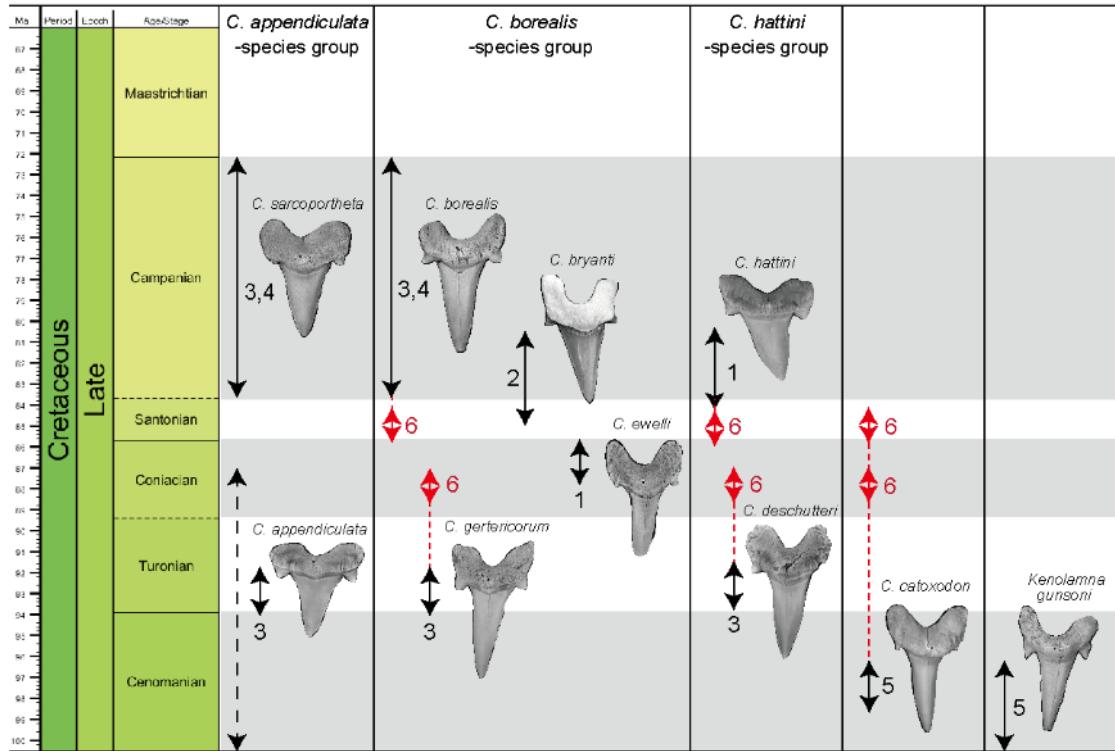


Figure 4-4-4. Comparison and position examination of the Trionychid remains from the Isoai Formation. **A**, INM uncatalogued soecimen, a possibly right 2nd costal. **B**, INM-4-16737, a possibly right 3rd costal. **C**, INM-4-16738, a possibly right 6th costal. **D**, INM-4-15695, a possibly left 8th costal. Note: reconstruction of the carapace is that of *Trionyx triunguis* (extant African softshell turtle) modified from Vitek and Joyce (2015). All scales: 50 mm.

A



B

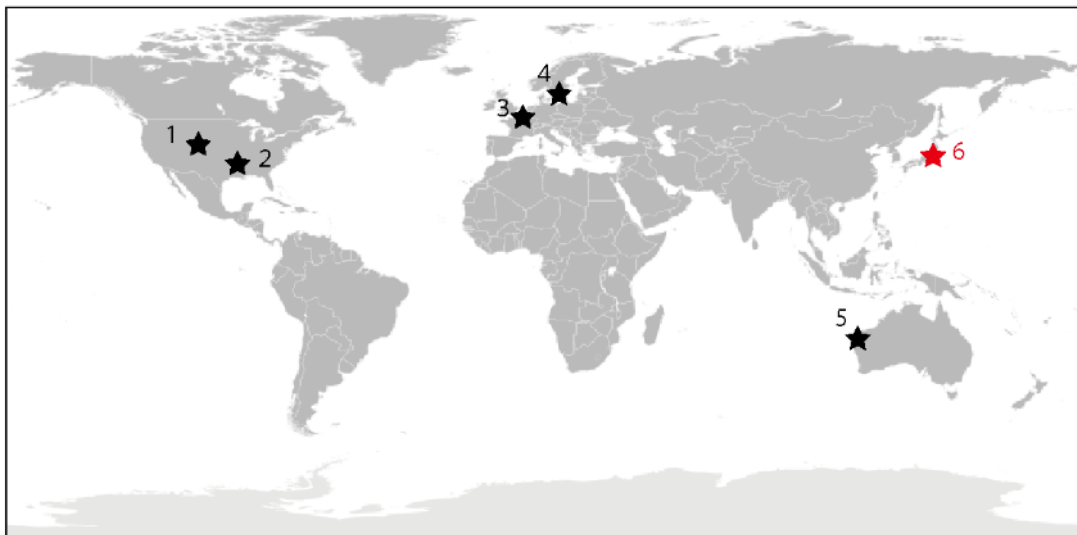
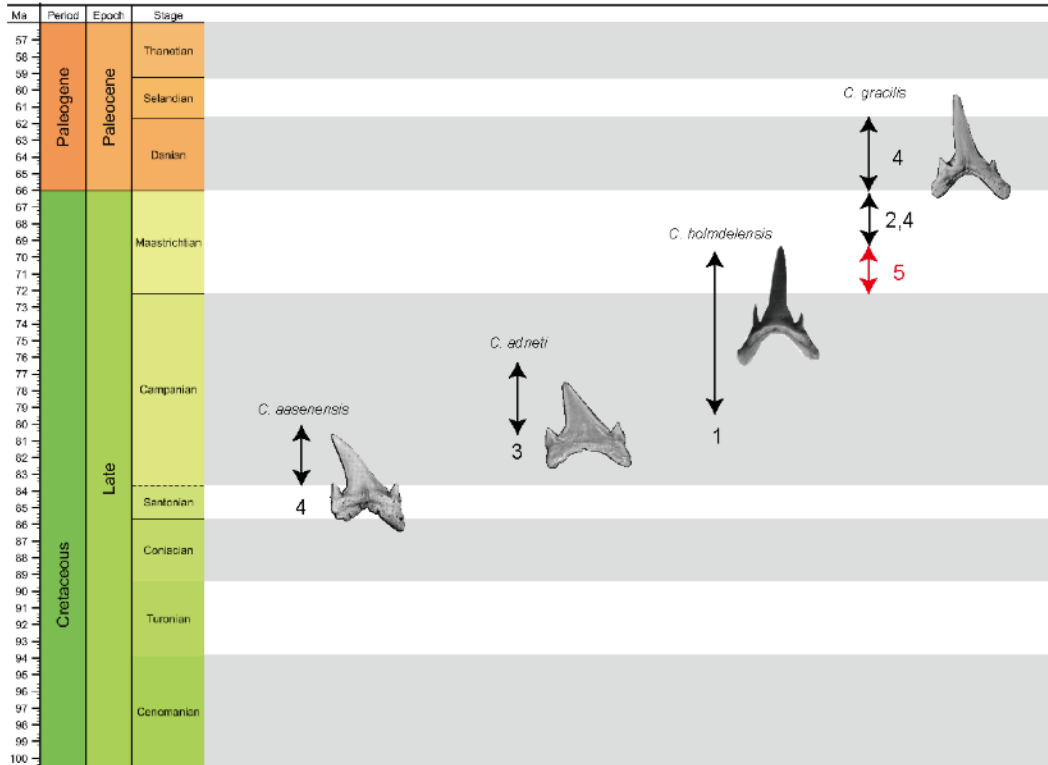


Figure 5-1-1. *Cretalamna appendiculata*-like taxa (*sensu* Ebersole and Ehret, 2018) distribution during Late Cretaceous. **A**, Stratigraphic correlation of *Cretalamna appendiculata*-like taxa remains. **B**, Distribution of *Cretalamna appendiculata*-like taxa fossil localities. Note: data compiled from Siverson et al. (2015), Ebersole and Ehret (2018), and this study. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other.

A



B

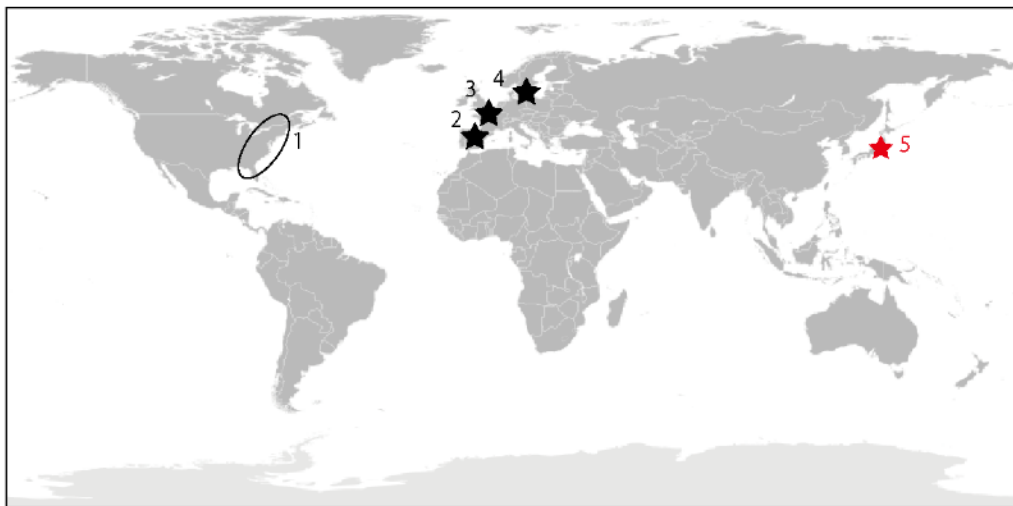


Figure 5-1-2. *Carcharias* distribution during Late Cretaceous and Paleogene. **A**, Stratigraphic correlation of *Carcharias* remains. **B**, Distribution of *Carcharias* fossil localities. Note: data compiled from Cappetta (2012), Cappetta and Corral (1999), Case and Schwimmer (1988), Siverson (1995), Adolfssen et al. (2014), and this study. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other.

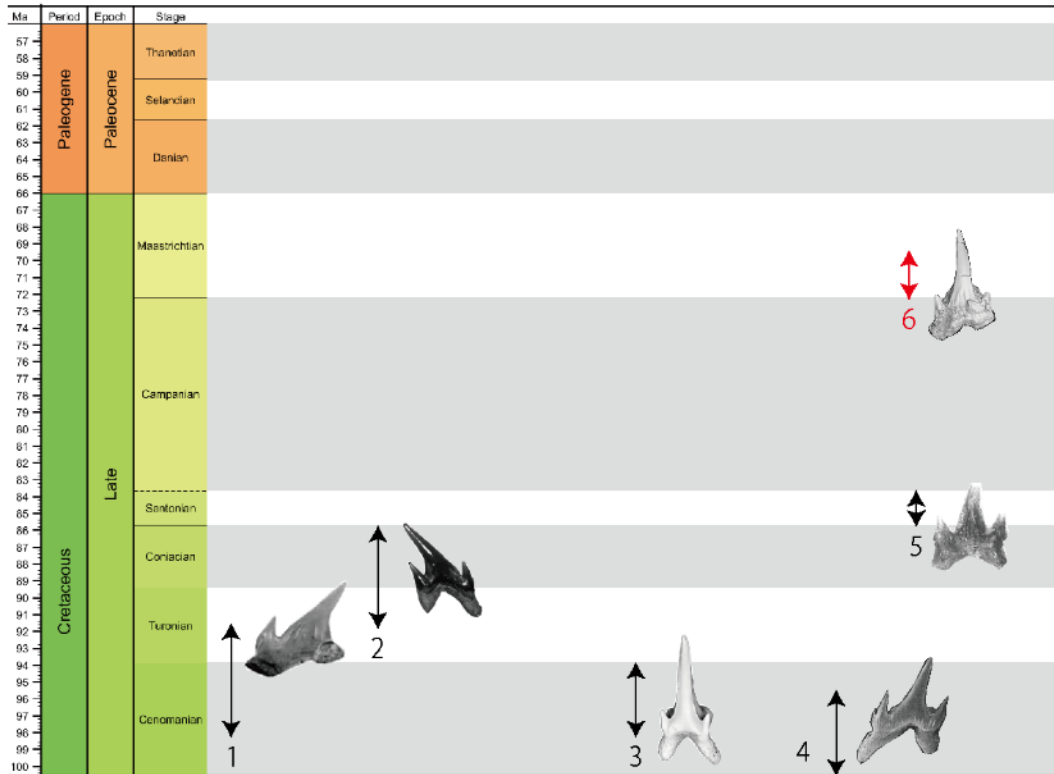
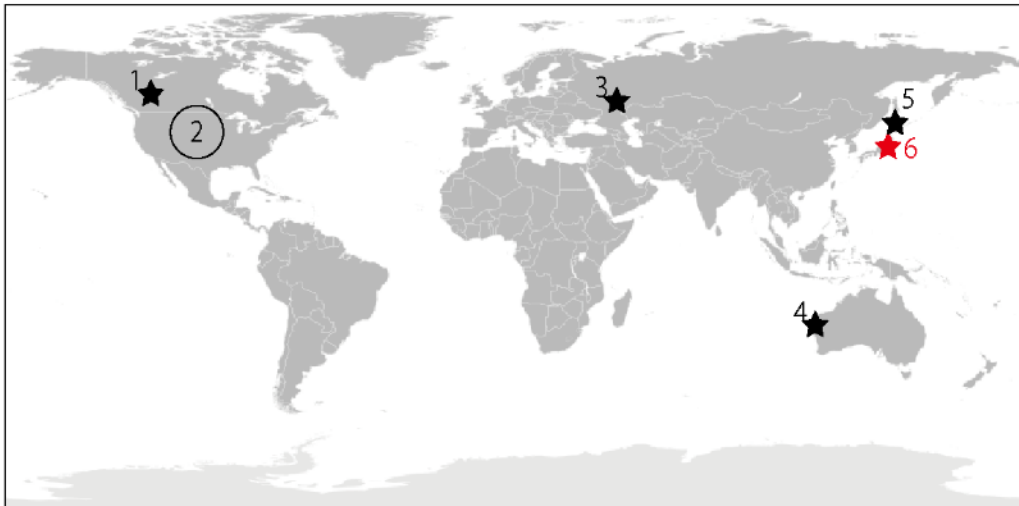
A**B**

Figure 5-1-3. *Johnlongia* distribution during Late Cretaceous. **A**, Stratigraphic correlation of *Johnlongia* remains. **B**, Distribution of *Johnlongia* fossil localities. Note: data compiled from Cappetta (1973), Siverson (1996), Shimada et al. (2004, 2015), Cook et al. (2008, 2013), Hamm and Cicimuri (2011), Kaneko et al. (2019?), and this study. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other.

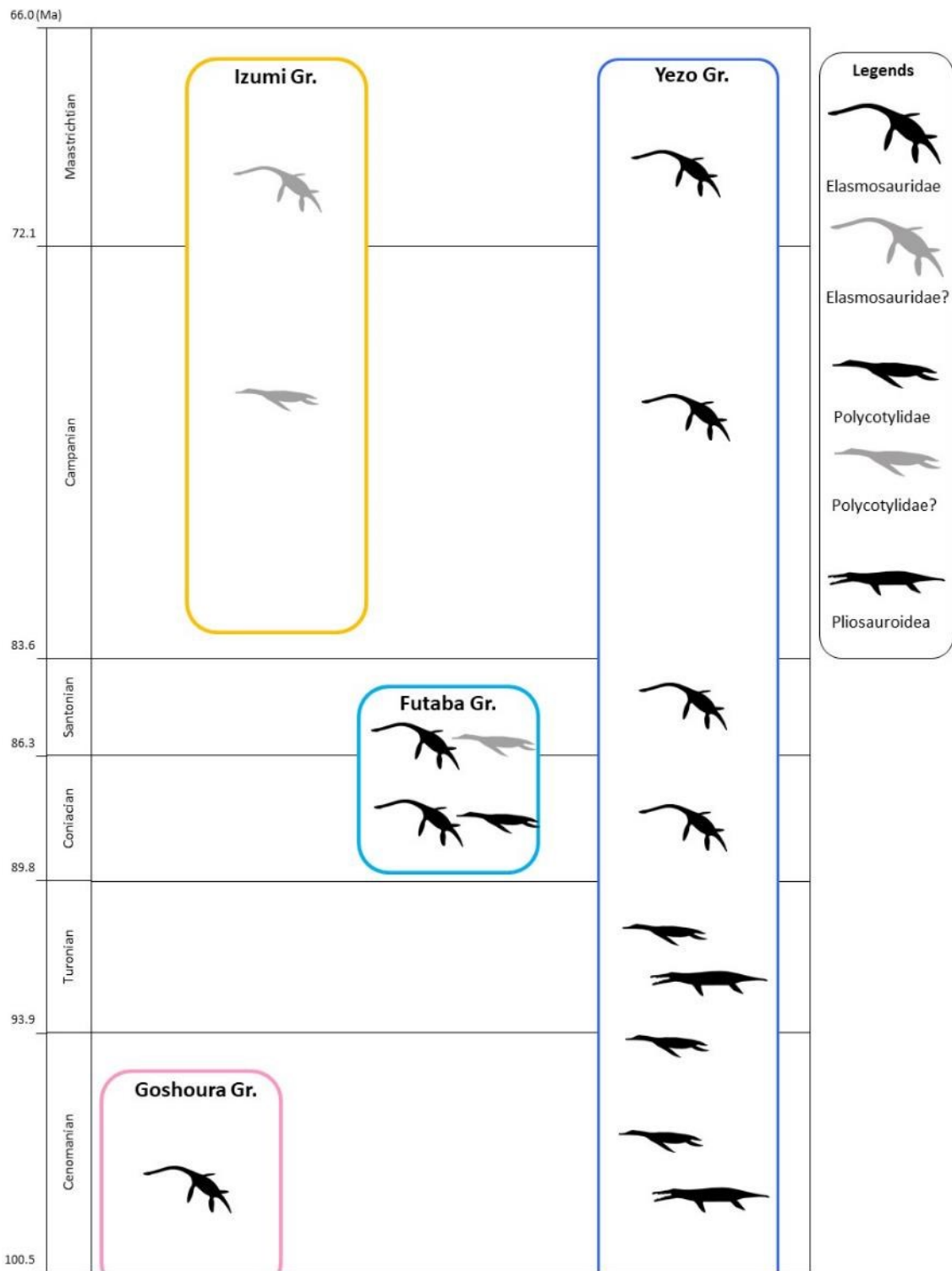


Figure 5-2-1. Stratigraphic correlation of plesiosaur remains from Japan. See Table 5-2-1 for each data.

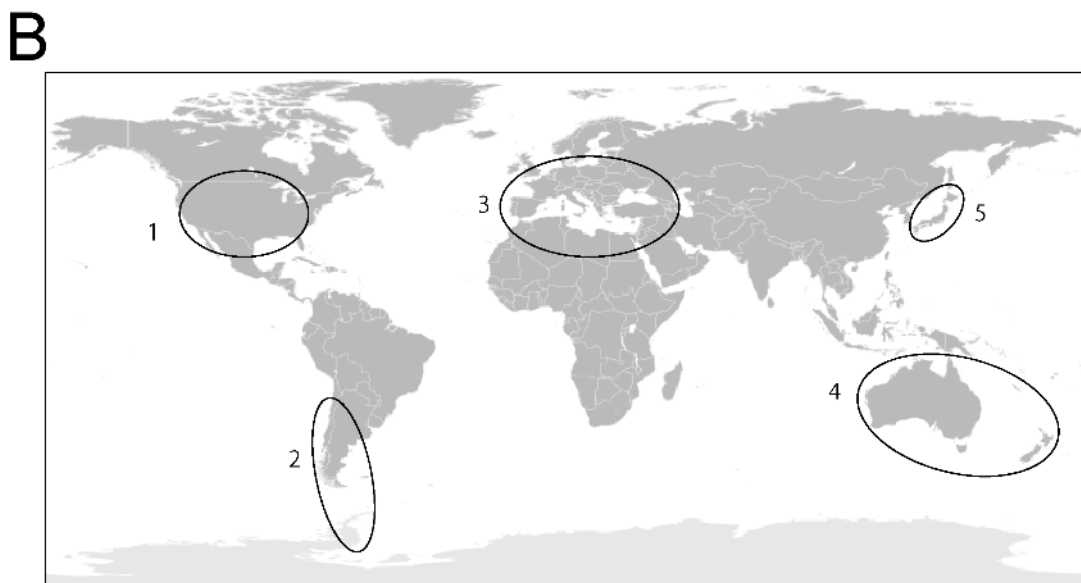
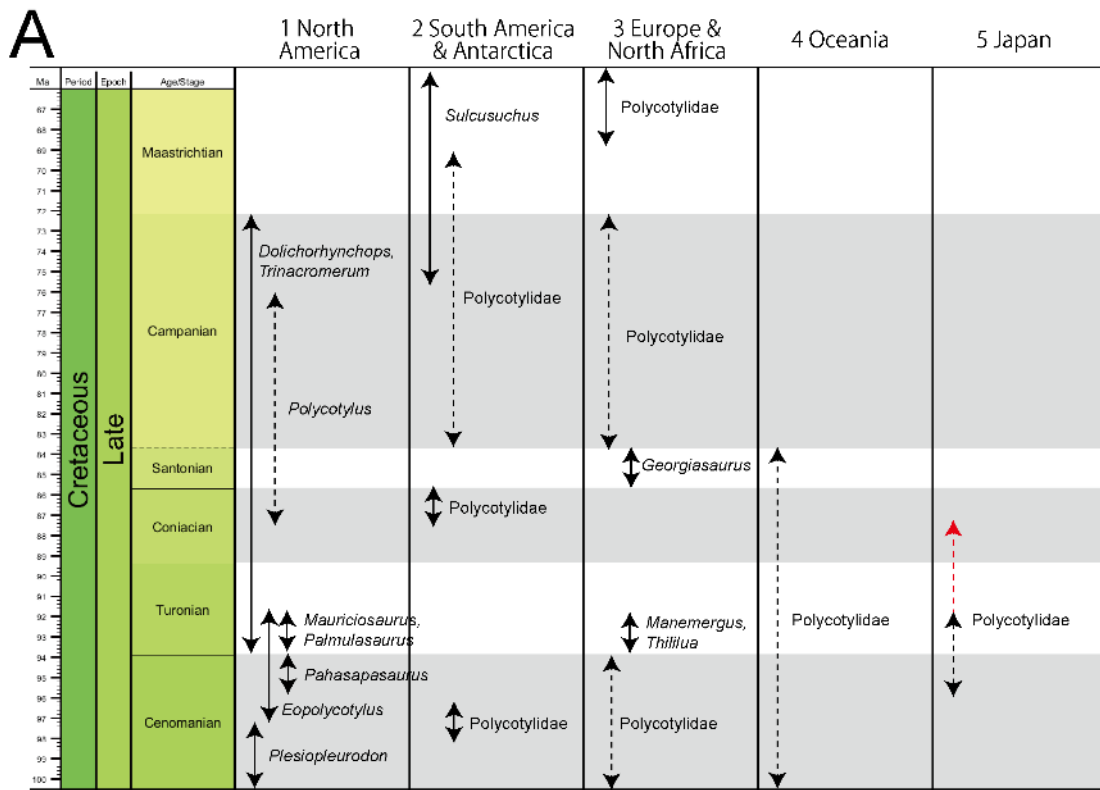


Figure 5-2-2. Polycotylidae plesiosaur distribution during Late Cretaceous. **A**, Stratigraphic correlation of Polycotylidae plesiosaur remains. **B**, Distribution of Polycotylidae plesiosaur fossil localities. Note: dashed lines indicate the occurrence of unidentifiable Polycotylidae remains. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other. The data compiled from Sato and Storrs (2000), Druckenmiller and Russell (2009) and the Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org>).

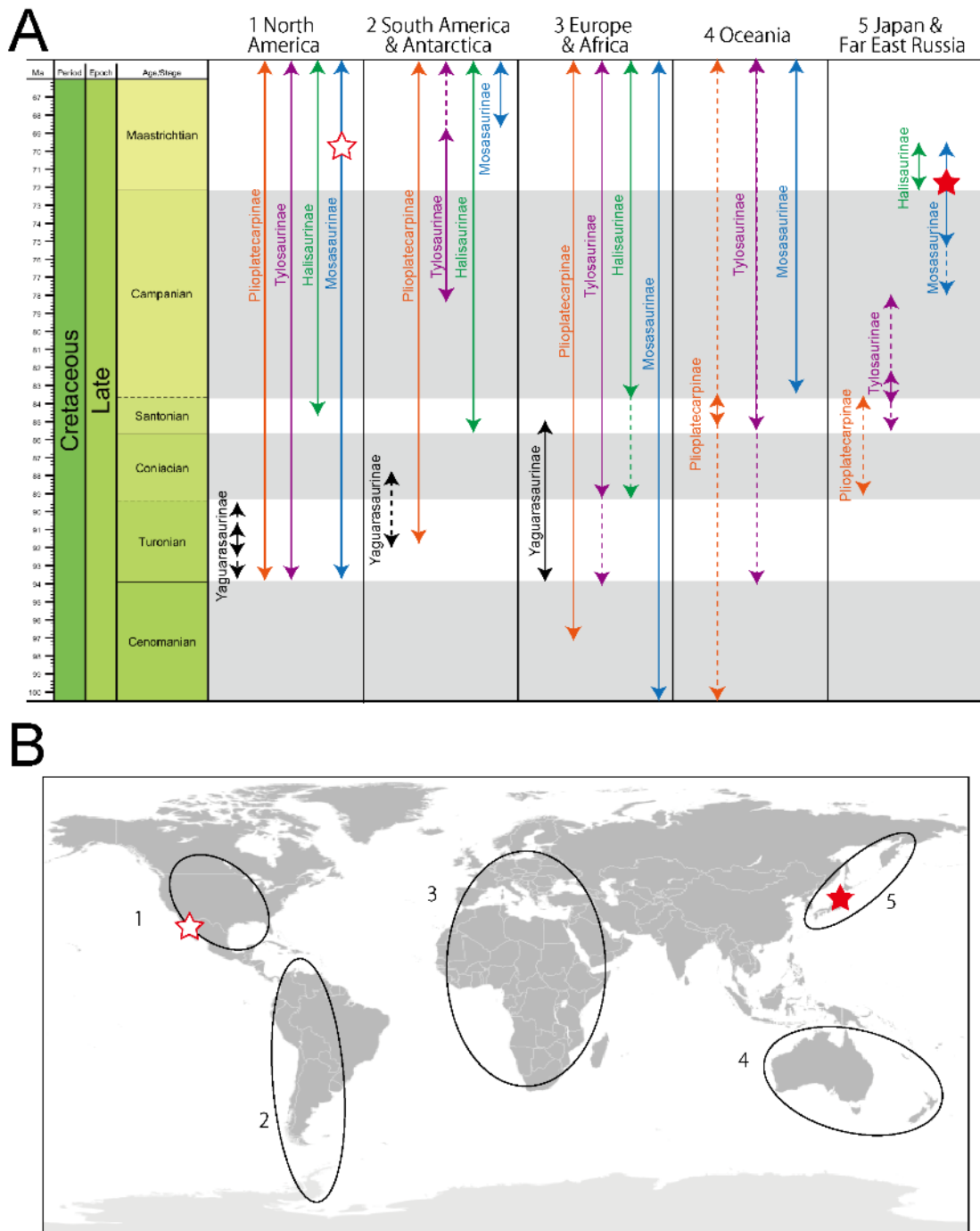


Figure 5-3-1. Mosasauridae distribution during Late Cretaceous. **A**, Stratigraphic correlation of Mosasauridae remains. **B**, Distribution of Mosasauridae fossil localities. Note: dashed lines indicate the occurrence of undeterminable remains for genus level. Stars indicate the occurrence of *Plotosaurus* remains (white, *Plotosaurus*; red, cf. *Plotosaurus*). The same numbers in (A) and (B) correspond to each other. The data compiled from Bardet et al. (2014) and the Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org>).

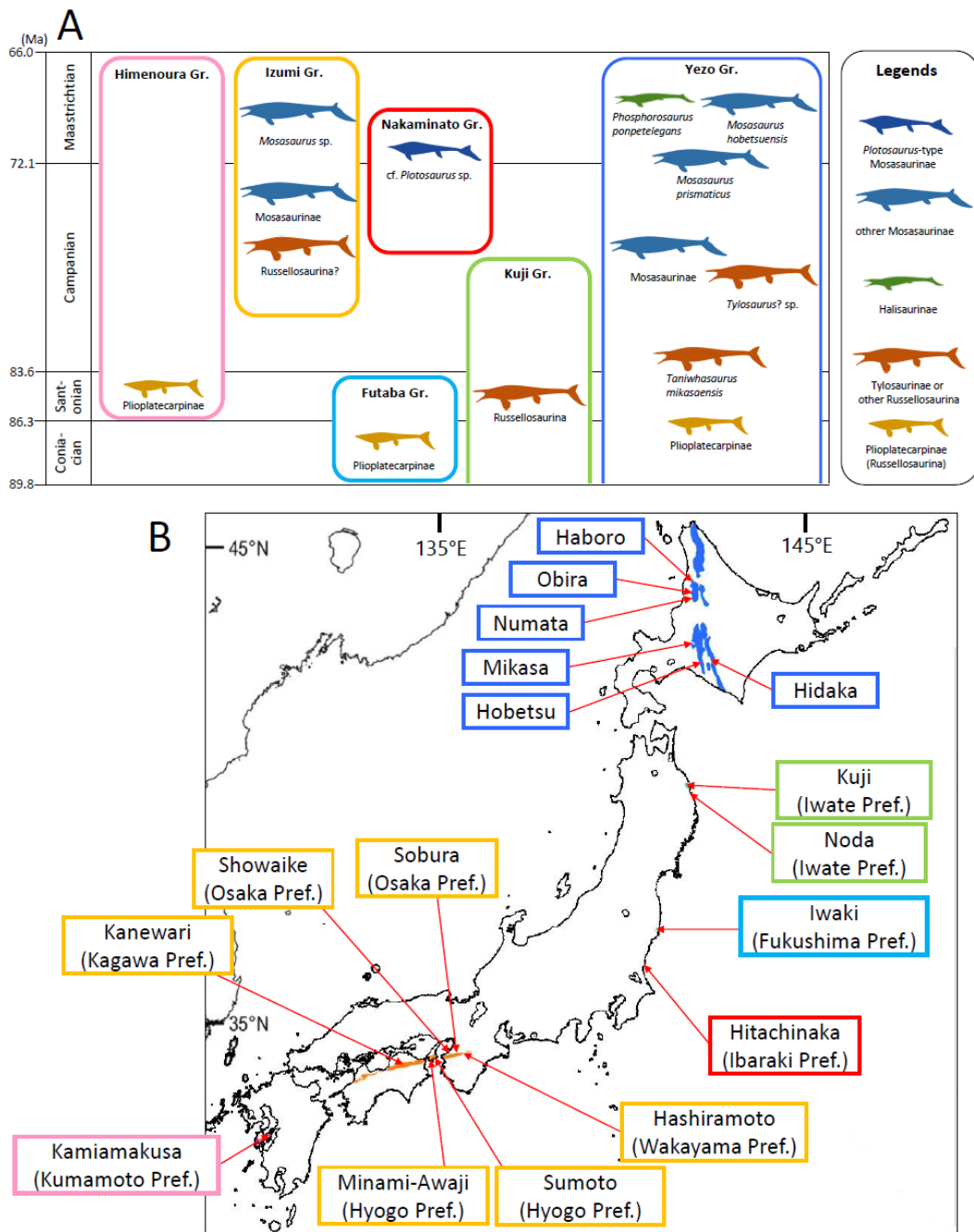


Figure 5-3-2. Mosasaur remains from the Upper Cretaceous strata in Japan. See Table 5-3-1 for each data. **A**, Stratigraphic correlation of mosasaur remains from Japan. Mosasaur silhouettes are drawn based on skeletal reconstructions of *Tylosaurus* (Hartman, 2015), *Platecarpus* (Lindgren et al., 2010), *Phosphorosaurus* (Shinmura and Konishi, 2018), *Mosasaurus* (PWNZ3R-Dragon, 2017), and *Plotosaurus* (Lindgren et al., 2007). **B**, Distribution of mosasaur fossil localities in Japan. Source: Map modified from Masukawa and Ando (2018)

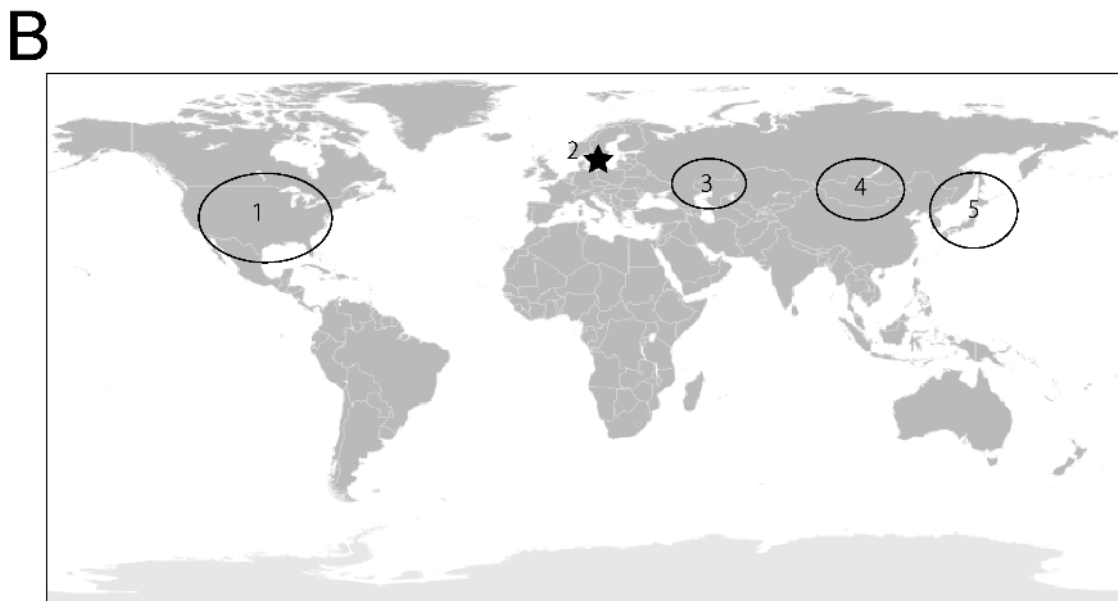
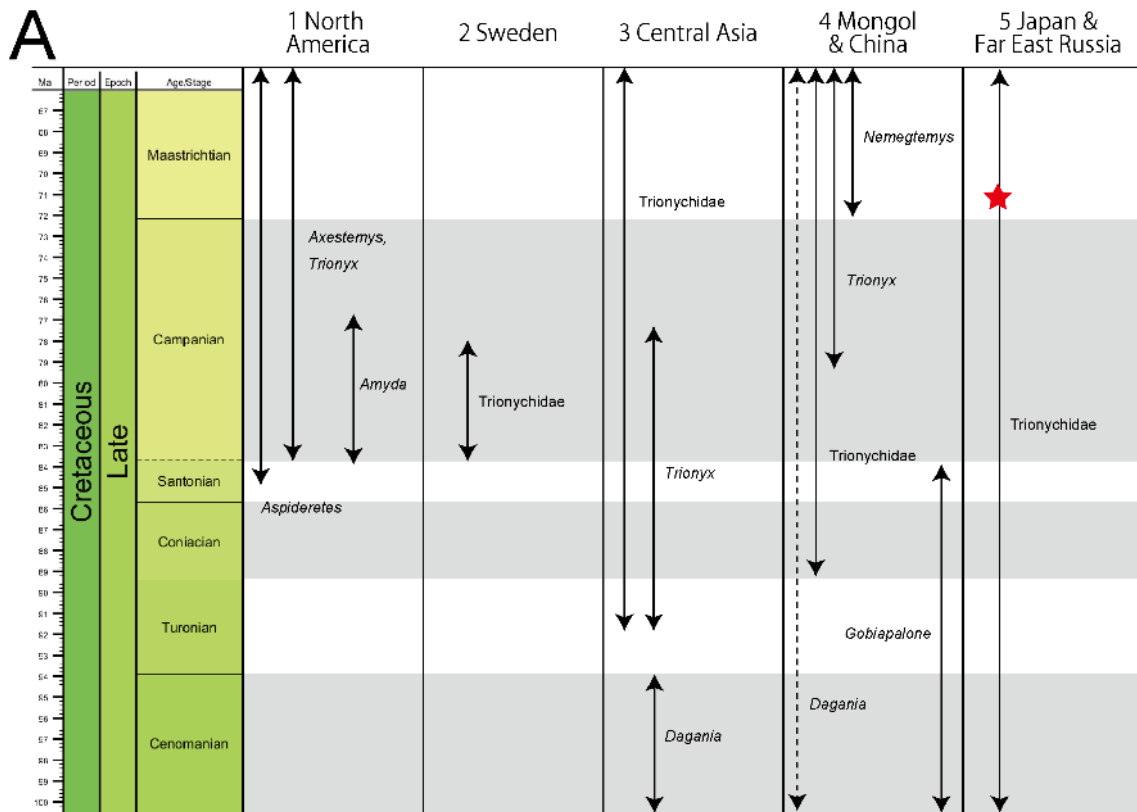


Figure 5-4-1. Trionychidae turtle distribution during Late Cretaceous. **A**, Stratigraphic correlation of Trionychidae turtle remains. **B**, Distribution of Trionychidae turtle fossil localities. Note: dashed lines indicate the range of possible horizon. The same numbers in (A) and (B) correspond to each other. The data compiled from Vitek and Joyce (2015), Georgalis and Joyce (2017), Hirayama (2006b) and the Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org>).

Table 5-2-1. Plesiosaur remains from the Upper Cretaceous in Japan. Note: Specimen data compiled from Sato et al. (2012, 2018), Sekiguchi and Sato (2020), Utsunomiya (2019), and this study. Private collections are excluded for reproducibility. **Abbreviations:** **HMG**, Hobetsu Museum (geology collection), Mukawa City, Hokkaido Prefecture; **HPMHN**, Museum of Nature and Human Activities, Sanda City, Hyogo Prefecture; **IMCF**, Iwaki Museum of Coal and Fossils, Iwaki City, Fukushima Prefecture; **KGU**, Kagoshima University, Kagoshima City, Kagoshima Prefecture; **KPM**, Kagoshima Prefecture Museum, Kagoshima City, Kagoshima Prefecture; **NFL**, Numata Fossils Laboratory, Numata Town, Hokkaido Prefecture; **NM**, Nakagawa Museum, Nakagawa City, Hokkaido Prefecture; **NSM**, National Museum of Nature and Science, Taito Ward, Tokyo Metropolis; **OM**, Obira Museum, Obira Town, Hokkaido Prefecture; **SMAC**, Sapporo Museum Activity Center, Sapporo City, Hokkaido Prefecture; **UHR**, Hokkaido University Museum, Sapporo City, Hokkaido Prefecture; **UMUT**, University Museum of University of Tokyo, Bunkyo Ward, Tokyo Metropolis.

Geological unit	Stage	Identification	Specimen number	Locality		
Yezo Gr.	Maastrichtian	Elasmosauridae indet.	NMV 2	Nakagawa, Hokkaido		
	Campanian	Elasmosauridae indet.	HMG 1	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Elasmosauridae indet.	NSMPV 15004	Urakawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	NFL 34	Numata, Hokkaido		
		Santonian	Elasmosauridae indet.	OM 1	Obira, Hokkaido	
	Coniacian	Elasmosauridae indet.	NMV 1	Nakagawa, Hokkaido		
	Turonian-Santonian	Polycotyliidae indet.	SMAC 2872	Obira, Hokkaido		
	Turonian	Pliosauroidea indet.	UHR 33108	Haboro, Hokkaido		
		Polycotyliidae indet.	HMG 357	Obira, Hokkaido		
	Cenomanian-Turonian	Polycotyliidae indet.	HMG 1079	Mikasa, Hokkaido		
	Cenomanian	Polycotyliidae indet.	UMUT MV 19965	Obira, Hokkaido		
		Pliosauroidea indet.	NSM PV15006	Mikasa, Hokkaido		
	Unknown	Elasmosauridae indet.	HMG 4	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Elasmosauridae?	HMG 352	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Elasmosauridae?	HMG 354	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Elasmosauridae?	HMG 1194	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Elasmosauridae?	UHR 33109	Haboro, Hokkaido		
		Polycotyliidae indet.	HMG 1067	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Polycotyliidae?	HMG 355	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	UHR 32184	Yubari, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 3	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 350	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 351	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 353	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 358	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 1187	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 1188	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 1189	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
		Plesiosauria indet.	HMG 1190	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido		
	Plesiosauria indet.	HMG 1192	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido			
	Kuji Gr.	Santonian	Plesiosauria indet.	Specimen(s?) mentioned in Terui and Nagahama (1995)	Iwate	
	Futaba Gr.	Santonian	<i>Futabasaurus suzukii</i>	NSM PV15025 (type)	Iwaki, Fukushima	
			Elasmosauridae indet.	IMNHP 400.002, 003, 004	Iwaki, Fukushima	
Elasmosauridae indet.			IMNHP 400.008, 012	Iwaki, Fukushima		
Elasmosauridae indet.			IMNHP 400.011	Iwaki, Fukushima		
Elasmosauridae indet.			Specimen in Tokunaga and Shimizu (1926)	Iwaki, Fukushima		
Coniacian		Polycotyliidae?	IMCF temporary number 2871	Iwaki, Fukushima		
		Elasmosauridae indet.	IMCF temporary number 2482	Iwaki, Fukushima		
		Polycotyliidae	IMCF uncatalogued specimen	Iwaki, Fukushima		
		Polycotyliidae?	IMCF temporary number 2477	Iwaki, Fukushima		
		Izumi Gr.	Maastrichtian	Elasmosauridae?	HPMHN D1-5386	Minami-Awaji, Awaji Island, Hyogo
			Campanian	Polycotyliidae?	KGU uncatalogued specimen	Higashu-Kagawa, Kagawa
Goshoura Gr.	Cenomanian	Elasmosauridae indet.	SU01 (Nagashima Town specimen deposited in KPM)	Shishi Island, Nagashima, Kagoshima		

Table 5-3-1. Mosasaur remains from the Upper Cretaceous in Japan. Note: Specimen data compiled from Sato et al. (2012, 2018), Konishi et al. (2015), Kurosu et al. (2015), and this study. Private collections are excluded for reproducibility. **Abbreviations:** **GCM**, Goshoura Cretaceous Museum, Amakusa City, Kumamoto Prefecture; **HMC**, Hidaka Mountain center, Hidaka Town, Hokkaido Prefecture; **HMG**, Hobetsu Museum (geology collection), Mukawa City, Hokkaido Prefecture; **IMCF**, Iwaki Museum of Coal and Fossils, Iwaki City, Fukushima Prefecture; **INM**, Ibaraki Nature Museum, Bando City, Ibaraki Prefecture; **IPMM**, Iwate Prefectural Museum, Morioka City, Iwate Prefecture; **KCU**, Kochi University, Kochi City, Kochi Prefecture; **KSNHM**, Natural History Museum, Kishiwada City, Osaka Prefecture; **MCM**, Mikasa City Museum, Mikasa City, Hokkaido Prefecture; **NFL**, Numata Fossils Laboratory, Numata Town, Hokkaido Prefecture; **NSM**, National Museum of Nature and Science, Taito ward, Tokyo Metropolis; **OMNH**, Osaka Museum of Natural History, Osaka City, Osaka Prefecture; **OTBE**, Obira Town Board of Education, Obira Town, Hokkaido Prefecture.

Geological unit	Stage	Identification	Specimen number	Locality
Yezo Gr.	Maastrichtian	<i>Phosphorosaurus ponpetelegans</i>	HMG 1528 (Holotype)	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
		<i>Mosasaurus hobetsuensis</i>	HMG 12 (Holotype)	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
		Mosasaurinae gen. et sp. indet.	HMG 10	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
	Campanian-Maastrichtian	<i>Mosasaurus prismaticus</i>	HMG 1065 (Holotype)	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
		Mosasaurinae gen. et sp. indet.	HMG 1077	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
		Mosasauridae gen. et sp. indet.	HMG 1076	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
	Campanian	<i>Tylosaurus?</i> sp.	HMG 371	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
		Mosasaurinae gen. et sp. indet.	NFL 33	Numata, Hokkaido
		Mosasauroidae gen. et sp. indet.	OTBE Obr-3609	Obira, Hokkaido
	Santonian-Campanian	<i>Taniwhasaurus mikasaensis</i>	MCM.M0009 (Holotype)	Mikasa, Hokkaido
		<i>Taniwhasaurus mikasaensis</i>	MCM.A1008 and M10	Mikasa, Hokkaido
		<i>Taniwhasaurus mikasaensis</i>	MCM.A600	Haboro, Hokkaido
	Santonian	Mosasauridae gen. et sp. indet.	HMG 370	Monbetsu, Hidaka, Hokkaido
	Coniacian-Santonian	Russellosaurina gen. et sp. indet.	NSM-PV15003	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
		Plioplatecarpinae gen. et sp. indet.	HMG 11	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
	Coniacian-Maastrichtian (Unknown)	Mosasauridae gen. et sp. indet.	HMG 1075	Hobetsu, Mukawa, Hokkaido
		Mosasauridae gen. et sp. indet.	HMC uncatalogued specimen	Hidaka, Hokkaido
Kuji Gr.	Santonian	Mosasauridae gen. et sp. indet.	HMC uncatalogued specimen	Hidaka, Hokkaido
		Russellosaurina gen. et sp. indet.	IPMM 30881	Kuji, Iwate
Futaba Gr.	Santonian	Mosasauridae gen. et sp. indet.	IPMM 40041	Noda, Iwate
		Mosasauridae gen. et sp. indet.	NSM-PV22125	Iwaki, Fukushima
Nakaminato Gr.	Coniacian	Plioplatecarpinae gen. et sp. indet.	IMCF uncatalogued specimen	Iwaki, Fukushima
	Campanian-Maastrichtian	cf. <i>Plotosaurus</i> sp.	INM-4-15694	Hitachinaka, Ibaraki
Izumi Gr.	Maastrichtian	<i>Mosasaurus</i> sp.	INM-4-17907	Hitachinaka, Ibaraki
		<i>Mosasaurus</i> sp.	KSNHM-F6-10~23	Sobura, Kaizuka, Osaka
		Mosasauridae gen. et sp. indet.	KSNHM-F6-5~9, 480	Sobura, Kaizuka, Osaka
		Mosasaurinae gen. et sp. indet.	KSNHM-F6-3	Showaike, Sennan, Osaka
		Mosasaurinae gen. et sp. indet.	OMNH MV-0066	Hashiramoto, Wakayama
	Campanian	Mosasauridae gen. et sp. indet.	KCU uncatalogued specimen	Sumoto, Hyogo
		Mosasaurinae gen. et sp. indet.	KSNHM-F6-2	Kanewari, Sanuki, Kagawa
		Russellosaurina?	OMNH MV-0076	Minami-awaji, Hyogo
Himenoura Gr.	Santonian	Plioplatecarpinae gen. et sp. indet.	GCM-VP 348	Kamiamakusa, Kumamoto

Table 5-4-1. Trionychidae remains from the Upper Cretaceous in Japan. Note: Specimen data compiled from Hirayama (1998, 2006a), Hirayama et al. (2012), Kishimoto (2014), Komatsu et al. (2014), Nakajima et al. (2017), Umetsu et al. (2013), and this study. **Abbreviations:** **FPDM**, Fukui Prefectural Dinosaur Museum, Katsuyama, Fukui Prefecture; **INM**, Ibaraki Nature Museum, Bando City, Ibaraki Prefecture; **MDM**, Mifune Dinosaur Museum, Mifune, Kumamoto Prefecture; **SBEI**, Shiramine Board of Education, Hakusan City, Ishikawa Prefecture; **OSD**, Osawada River specimens (temporally restored in Waseda University, Tokyo).

Geological unit	Stage	Identification	Specimen number	Locality	
Kuji Gr.	Turonian	Trionychidae gen. et sp. indet.	OSD 112	Kuji, Iwate	
Nakaminato Gr	Maastrichtian	Trionychidae gen. et sp. indet.	INM-4-15300	Nakaminato, Ibaraki	
			INM-4-15698	Nakaminato, Ibaraki	
			INM-4-16737	Nakaminato, Ibaraki	
			INM-4-16738	Nakaminato, Ibaraki	
			Uncatalogued specimen	Nakaminato, Ibaraki	
Tedorii Gr.	Barremian–Aptian	Trionychidae gen. et sp. indet.	FPDM-V0127	Katsuyama, Fukui	
			FPDM-V1836	Katsuyama, Fukui	
			FPDM-V2371	Katsuyama, Fukui	
			FPDM-V2761	Katsuyama, Fukui	
			FPDM-V6370	Katsuyama, Fukui	
			FPDM-V9487	Katsuyama, Fukui	
	Early Cretaceous	Trionychidae gen. et sp. indet.	SBEI 1708	Hakusan, Ishikawa	
			SBEI 529	Hakusan, Ishikawa	
	Izumi Gr.	Maastrichtian	Trionychidae gen. et sp. indet.	Uncatalogued specimen	Minamiawaji, Hyogo
	Kanmon Gr.	Early Cretaceous	Trionychidae gen. et sp. indet.	Uncatalogued specimen	Miyawaka, Fukuoka
Mifune Gr.	Cenomanian–Turonian	Trionychidae gen. et sp. indet.	MDM 1042	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1043	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1044	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1045	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1046	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1047	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1048	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1049	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1050	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1051	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1059	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1098	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1225	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1267	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1312	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1323	Mifune, Kumamoto	
			MDM 1325	Mifune, Kumamoto	
MDM 1332	Mifune, Kumamoto				
MDM 1333	Mifune, Kumamoto				
MDM 1335	Mifune, Kumamoto				
Goshoura Gr.	Albian	Trionychidae gen. et sp. indet.	Uncatalogued specimen	Amakusa, Kumamoto	
Himenoura Gr.	Campanian	Trionychidae gen. et sp. indet.	Uncatalogued specimen	Koshikijima Island, Kumamoto	

Plate 1

Teeth of *Cretalamna* aff. *gertericorum*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-029: left upper anterior tooth

in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

B, SCST-093: right upper anterior tooth

in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

Scales: 10 mm.



Plate 2

Teeth of *Cretalamna* aff. *gertericorum*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-079: right upper lateroposterior tooth
in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

B, SCST-087: right upper lateroposterior tooth (posteriorly situated)
in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

Scales: 10 mm.

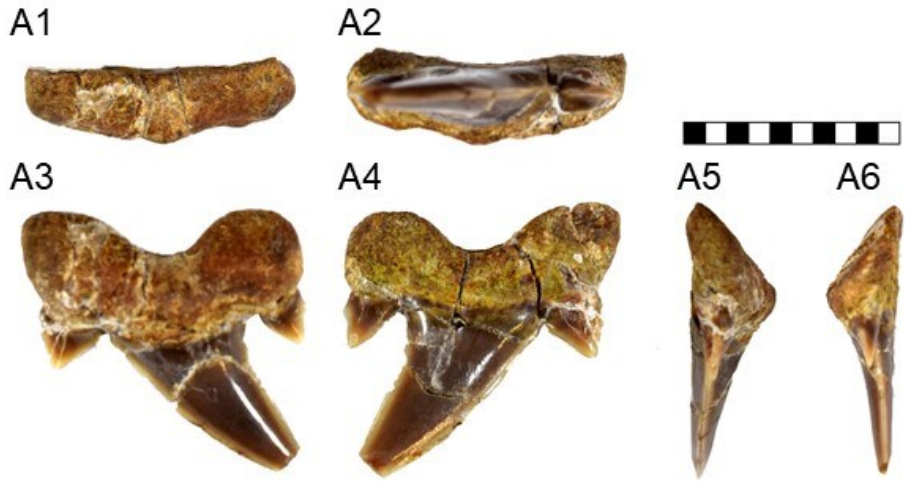


Plate 3

Teeth of *Cretalamna* aff. *gertericorum*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-010: right lower anterior tooth

in lingual (A1), labial (A2), profile (A3–A4), basal (A5), and oral (A6) views.

B, SCST-009: left lower anterior tooth

in lingual (B1), labial (B2), profile (B3–B4), basal (B5), and oral (B6) views.

Scales: 10 mm.



Plate 4

Teeth of *Cretalamna* aff. *gertericorum*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-018: left lower anterior tooth

in lingual (A1), labial (A2), profile (A3–A4), basal (A5), and oral (A6) views.

B, SCST-012: left lower lateroposterior tooth (anteriorly situated)

in lingual (B1), labial (B2), profile (B3–B4), basal (B5), and oral (B6) views.

Scales: 10 mm.

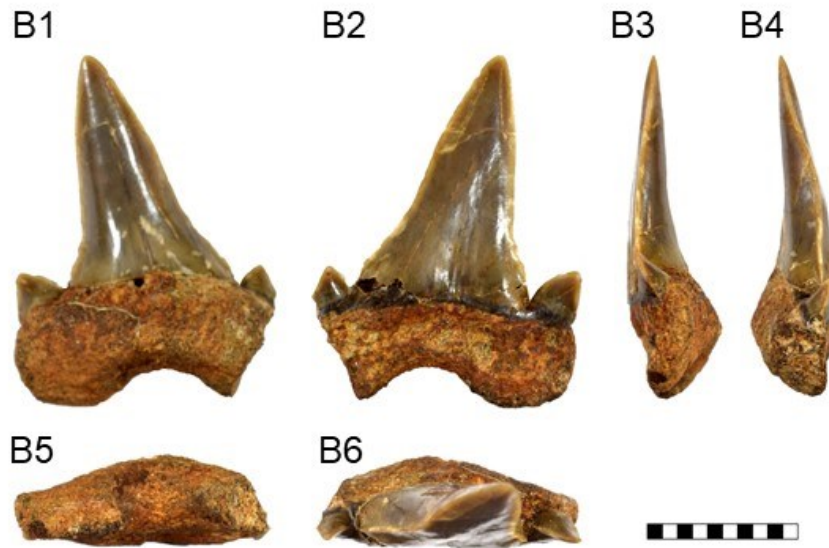


Plate 5

Tooth of *Cretalamna* aff. *gertericorum*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

SCST-075: left lower lateroposterior tooth

in lingual (1), labial (2), profile (3–4), basal (5), and oral (6) views.

Scale: 10 mm.



Plate 6

Teeth of *Cretalamna cf. borealis*

from the Tamayama Formation (lower Santonian)

at the locality F5, Yamanokami, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, FLST-001: left upper lateroposterior tooth

in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

Teeth of *Cretalamna cf. hattini*

from the Tamayama Formation (lower Santonian)

at the locality F5, Yamanokami, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

B, FLST-002: left upper lateroposterior tooth

in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

Scales: 10 mm.

A1



A2



A3



A4



A5



A6



B1



B2



B3



B4



B5



B6



Plate 7

Teeth of *Cretalamna* aff. *deschutteri*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F2 (A), Kayanosawa, Hirono Town, Fukushima Prefecture
and F3 (B), Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-160: left upper anterior tooth

in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

B, SCST-004: left upper anterior tooth

in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

Scales: 10 mm.

A1



A2



A3



A4



A5



A6



B1



B2



B3



B4



B5



B6



Plate 8

Teeth of *Cretalamna* aff. *deschutteri*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F2 (A), Kayanosawa, Hirono Town, Fukushima Prefecture
and F3 (B–C), Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-170: right upper lateroposterior tooth

in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

B, SCST-032: right upper lateroposterior tooth

in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

C, SCST-139: right upper lateroposterior tooth

in basal (C1), oral (C2), lingual (C3), labial (C4), and profile (C5–C6) views.

Scales: 10 mm.

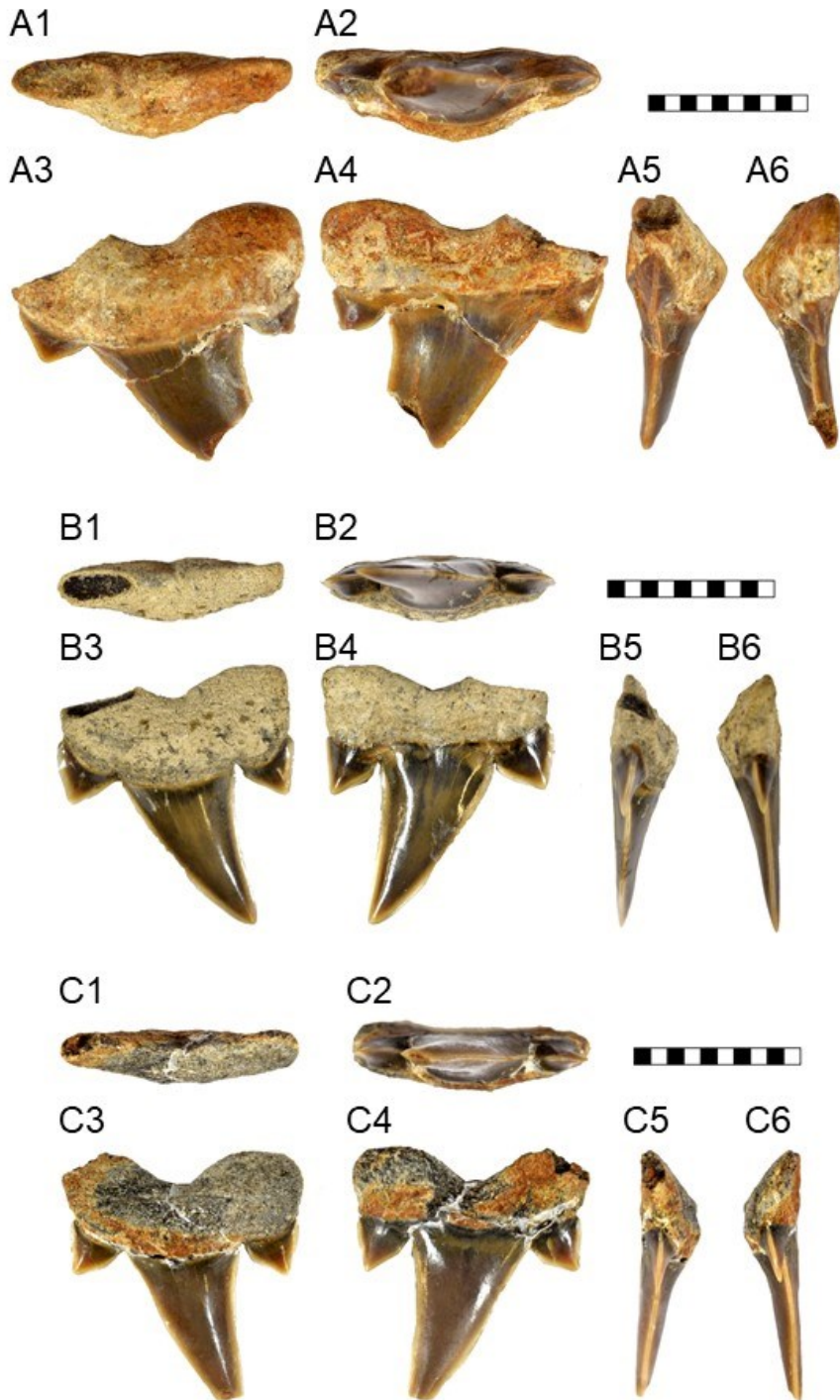


Plate 9

Teeth of *Cretalamna* aff. *deschutteri*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-142: right upper lateroposterior tooth
in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

B, SCST-140: left upper lateroposterior tooth
in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

Scales: 10 mm.

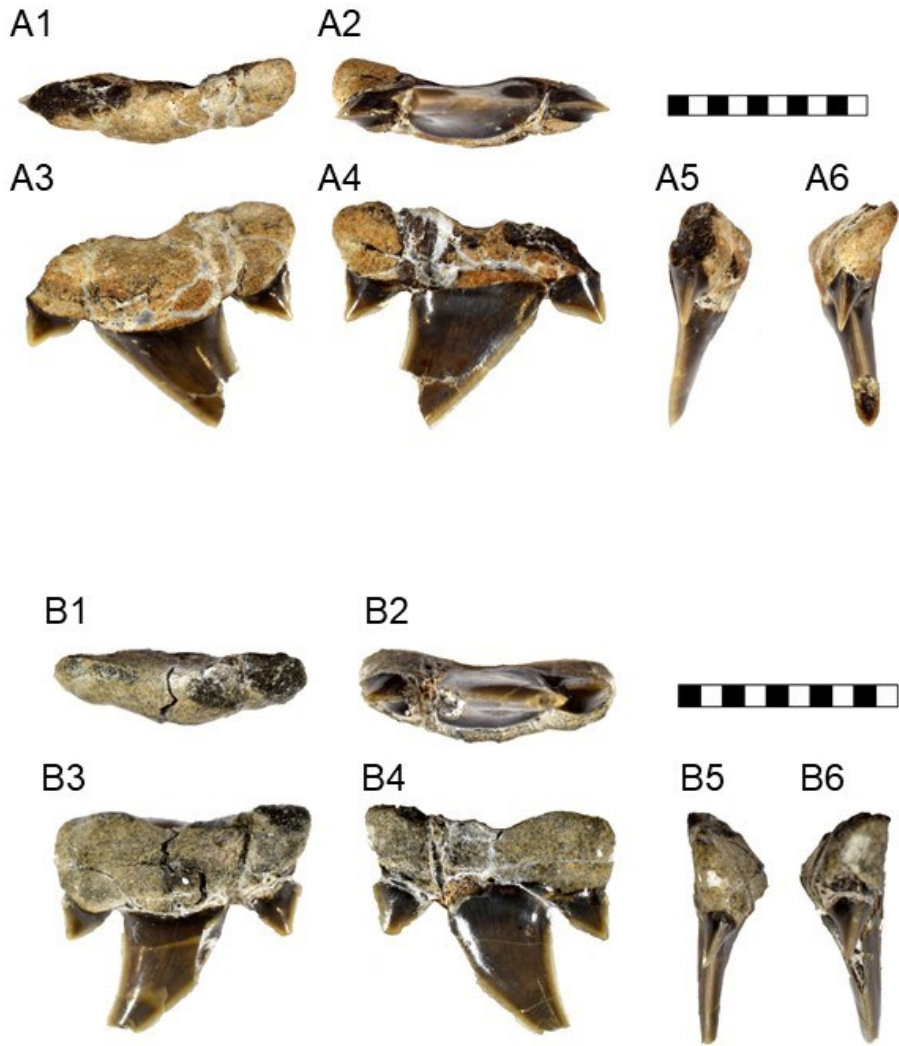


Plate 10

Teeth of *Cretalamna* aff. *deschutteri*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-030: right lower anterior tooth

in lingual (A1), labial (A2), profile (A3–A4), basal (A5), and oral (A6) views.

B, SCST-071: left lower anterior tooth

in lingual (B1), labial (B2), profile (B3–B4), basal (B5), and oral (B6) views.

Scales: 10 mm.



Plate 11

Teeth of *Cretalamna* aff. *deschutteri*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F2 (A), Kayanosawa, Hirono Town, Fukushima Prefecture
and F3 (B), Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-169: left lower anterior tooth

in lingual (A1), labial (A2), profile (A3–A4), basal (A5), and oral (A6) views.

B, SCST-145: left lower lateroposterior tooth

in lingual (B1), labial (B2), profile (B3–B4), basal (B5), and oral (B6) views.

Scales: 10 mm.



Plate 12

Teeth of *Cretalamna* aff. *catoxodon*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-065: right upper anterior tooth

in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

B, SCST-064: left upper anterior tooth

in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

Scales: 10 mm.



Plate 13

Teeth of *Cretalamna* aff. *catoxodon*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-008: left upper lateroposterior tooth

in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

B, SCST-084: right upper lateroposterior tooth

in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

C, SCST-097: left upper lateroposterior tooth (posteroprly situated)

in basal (C1), oral (C2), lingual (C3), labial (C4), and profile (C5–C6) views.

Scales: 10 mm.

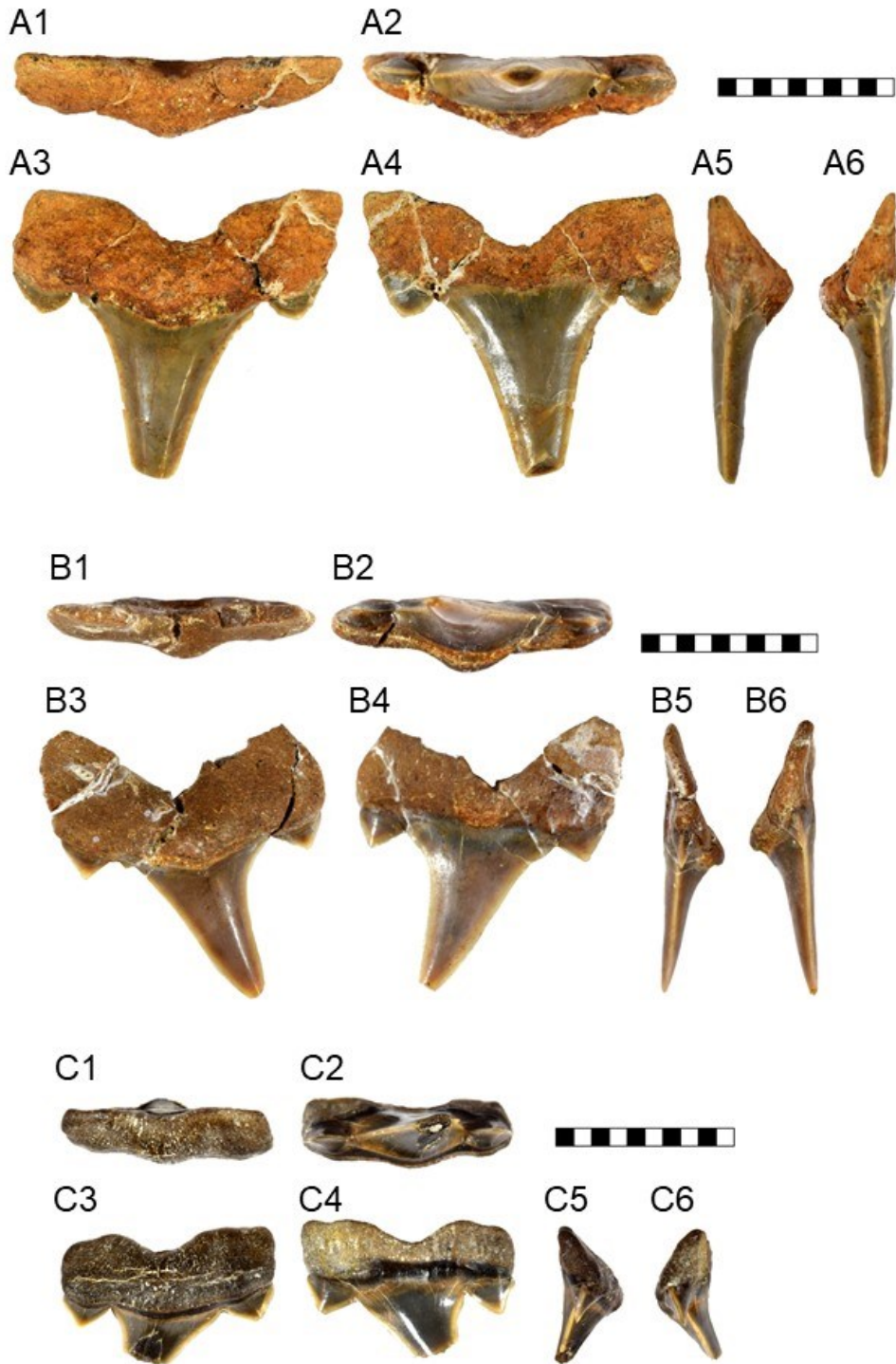


Plate 14

Teeth of *Cretalamna* aff. *catoxodon*

from the Ashizawa Formation (middle Coniacian)

at the locality F3, Ashizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, SCST-028: right lower anterior tooth

in lingual (A1), labial (A2), profile (A3–A4), basal (A5), and oral (A6) views.

B, SCST-158: left lower lateroposterior tooth

in lingual (B1), labial (B2), profile (B3–B4), basal (B5), and oral (B6) views.

Scales: 10 mm.



Plate 15

Teeth of *Cretalamna* cf. *catoxodon*

from the Tamayama Formation (lower Santonian)

at the locality F5, Yamanokami, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

A, FLST-003: left upper lateroposterior tooth

in basal (A1), oral (A2), lingual (A3), labial (A4), and profile (A5–A6) views.

B, FLST-004: left lower lateroposterior tooth

in basal (B1), oral (B2), lingual (B3), labial (B4), and profile (B5–B6) views.

Scales: 10 mm.

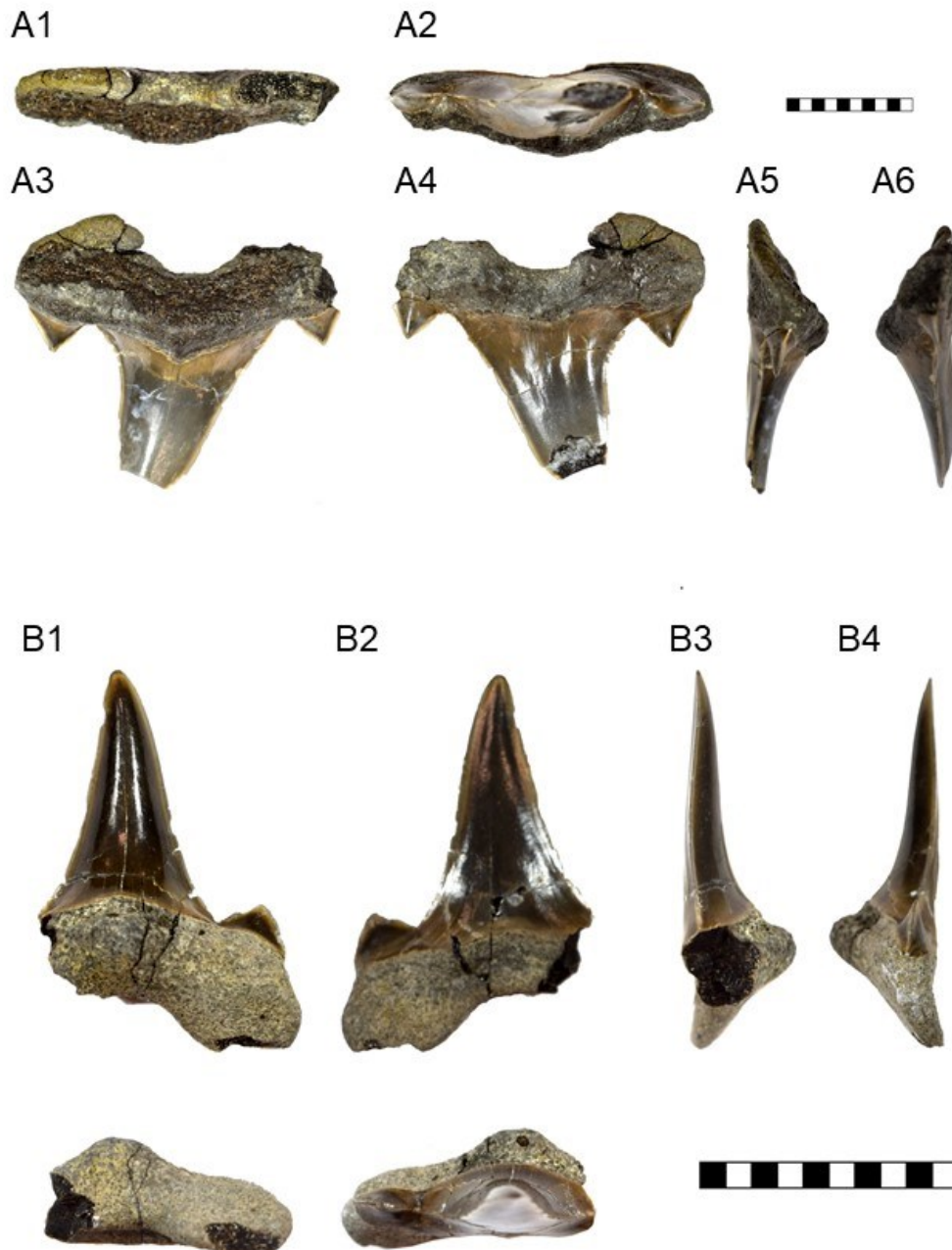


Plate 16

Tooth of cf. *Squalicorax* sp.

from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)

at the locality N3, Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

A, INM-4-16768: fragmentary cusp

in lingual (A1), labial (A2), profile (A3–A4), basal (A5), and oral (A6) views.

Tooth of Selachii ord., fam., gen. et sp. indet.

from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)

at the locality N5, Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

B, NSM PV-5303: tooth (the root is included in matrix)

in lingual (B1), labial (B2), and profile (B3) views.

Scales: 10 mm.

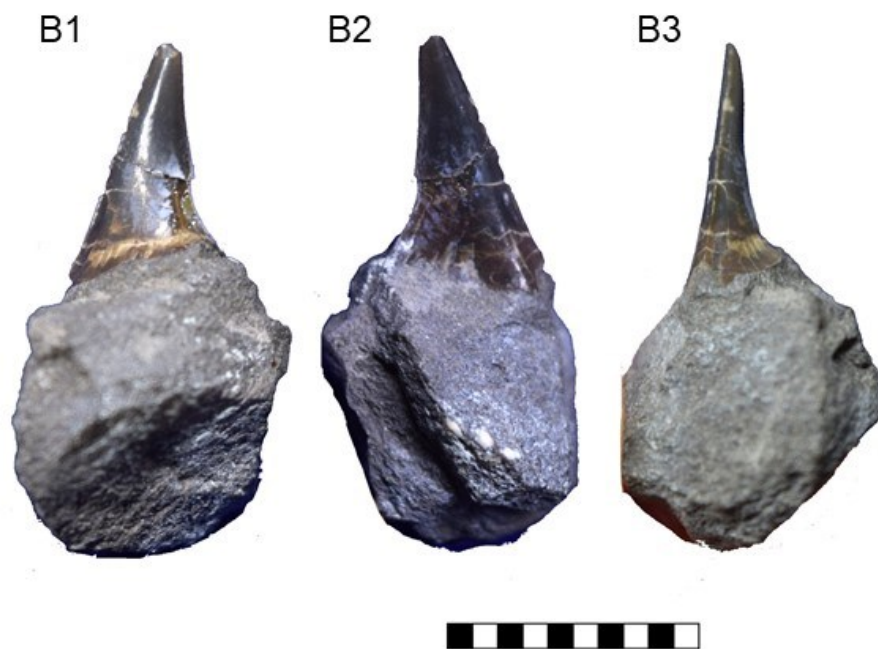


Plate 17

Tooth of *Carcharias cf. gracilis*

from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)

at the locality N6, Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

A, INM-4-16772: left upper lateroposterior tooth

in lingual (A1), labial (A2), profile (A3–A4), basal (A5), and oral (A6) views.

Tooth of *cf. Carcharias sp.*

from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)

at the locality N3, Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

B, INM-4-16773: right lower lateroposterior tooth (anteriorly situated)

in lingual (B1), labial (B2), profile (B3–B4), basal (B5), and oral (B6) views.

Scales: 10 mm.

A1



A2



A3



A4



A5



A6



B1



B2



B3



A4



B5



B6



Plate 18

Tooth of cf. *Johnlongia* sp.

from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)

at the locality N4, Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

INM-4-17929: left lower lateroposterior tooth

in lingual (1), lingual-profile (2), and profile (3) views;

in basal (4), oral (5), labial (6), lingual (7), and profile (8-9) views.

Scales: 5 mm.

1



2



3

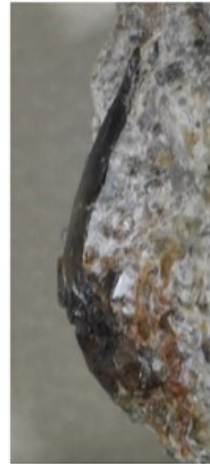


Plate 19

Tooth of Selachii ord., fam., gen. et sp. indet.
from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)
at the locality N2 at Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. A

INM-4-16764: fragmentary cusp
in lingual (A1), labial (A2), profile (A3–A4), basal (A5), and oral (A6) views.

Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. B

INM-4-16765: fragmentary cusp
in lingual (B1), labial (B2), profile (B3–A4), basal (B5), and oral (B6) views.

Selachii ord., fam., gen. et sp. indet. C

INM-4-16766: fragmentary cusp
in lingual (C1), labial (C2), and profile (C3–C4) views.

INM-4-16767: fragmentary cusp
in lingual (D1), labial (D2), and profile (D3–D4) views.

Scales: 10 mm (A–B), 5 mm (C–D).

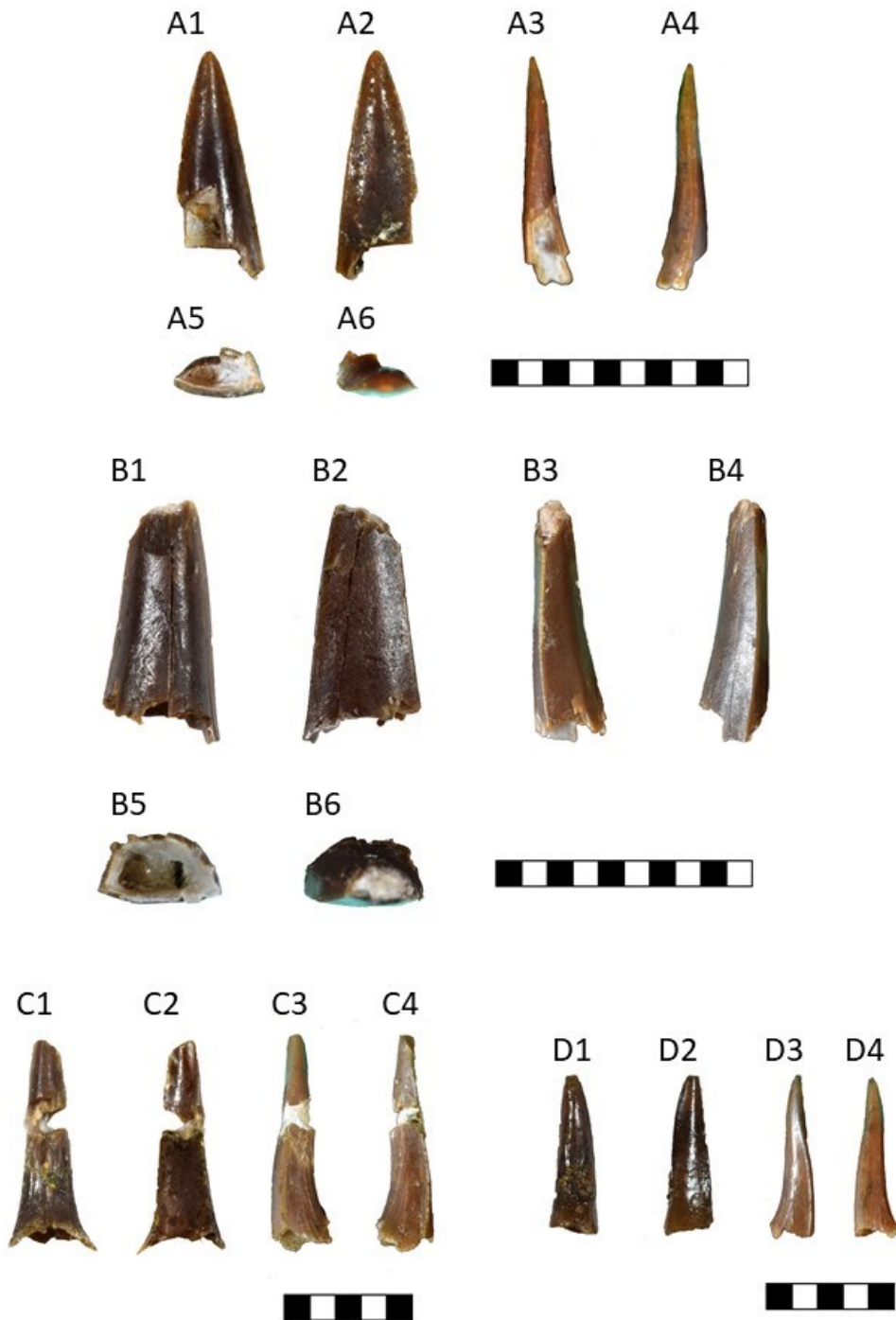


Plate 20

Coracoid of Polycotylinae gen. et sp. indet.

from the Ashizawa Formation (Middle Coniacian)

at the locality F4, Momonokizawa, Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture.

uncataloged specimen in IMCF: right coracoid in dorsal view.

Scales: 10 cm.



Plate 21

Vertebrae of Plesiosauria fam., gen. et sp. indet.
from the Futaba Group.

FM-N202000842, a vertebra from the lowermost Obisagawa Member (Coniacian) at the locality F1, Oriki, Hirono Town, Fukushima, Japan in anterior or posterior (A–B), right or left (C–D), dorsal (E), and ventral (F) views.

INM uncatalogued specimen, a vertebra from the middle Irimazawa member (Santonian) at the locality F5, Yamanokami, Iwaki City, Fukushima, Japan in anterior or posterior (G–H), right or left (I–J), dorsal (K), and ventral (L) views.

Scales: 20 mm.

A



C



E



B



D



F



G



I



K



H



J



L

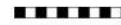


Plate 22

Teeth of Pesiosauria fam., gen. et sp. indet.
from the Futaba Group.

FM-N202000844, a tooth from the lowermost Obisagawa member at the locality F1 at Oriki, Hirono Town, Fukushima, Japan in labial (A–B), lateral (C–D), and lingual (H) views. Scale bar: 10 mm (A–D). Virtual cross sections are shown in transverse (E–F) and longitudinal (G) views.

I: Lost specimen referred as “*Ichthyosaurus*” sp. in Tokunaga and Shimizu (1926).

Scales: 10 mm (A–D).

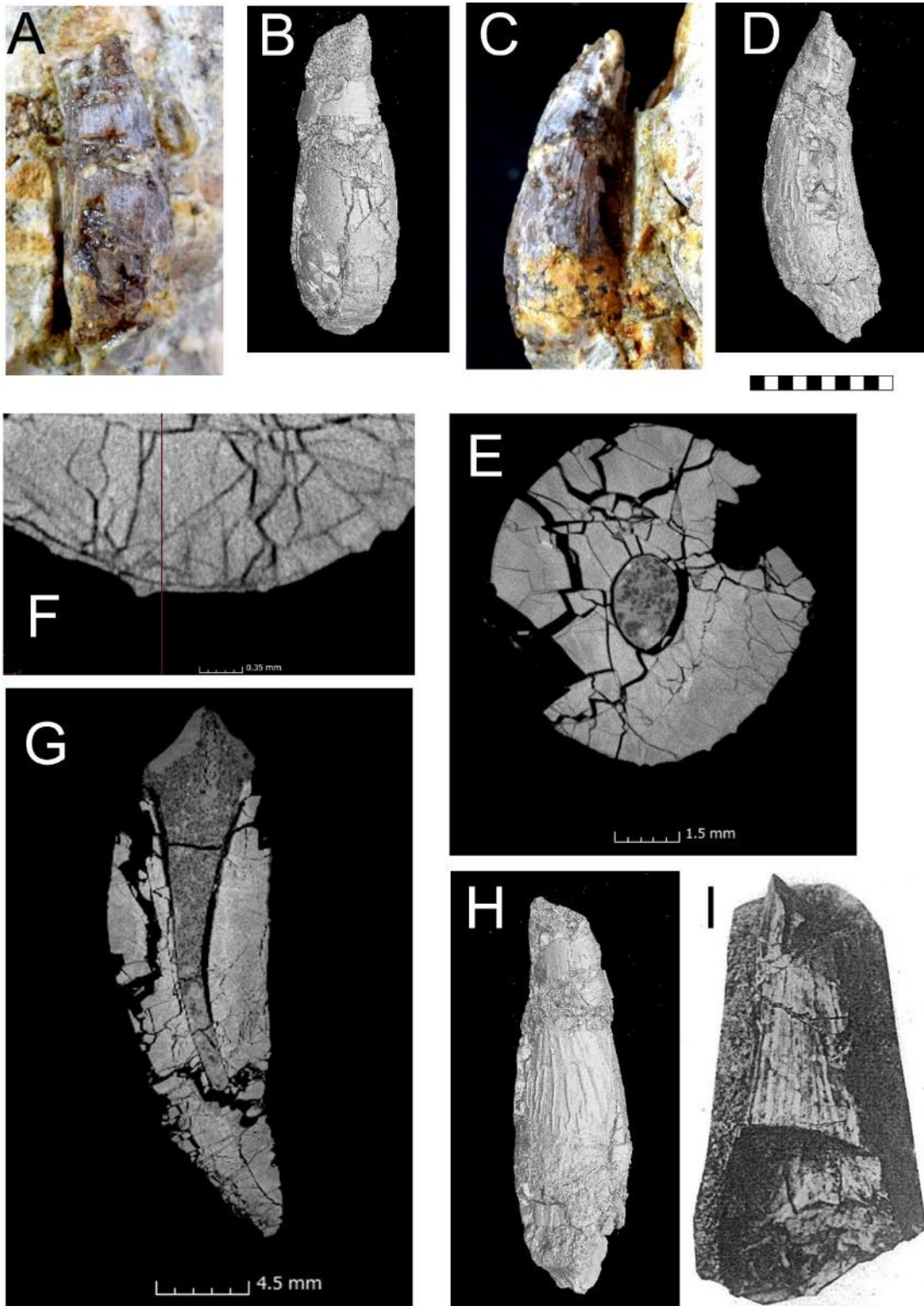


Plate 23

Caudal vertebra of cf. *Plotosaurus* sp.

from the Hiraiso Formation (upper Campanian–lower Maastrichtian)
at the locality N1, Hiraiso coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

INM-4-17907: intermediate caudal vertebra

in anterior (A1), posterior (A2), left lateral (A3), ventral (A4), and dorsal (A5) views.

Caudal vertebra of cf. *Plotosaurus* sp.

from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)
at the locality N3, Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

INM-4-15694: terminal caudal vertebra

in anterior (B1), posterior (B2), left lateral (B3), right lateral (A4),
ventral (A5), and dorsal (A5) views.

Scales: 5 cm (A), 3cm (B).

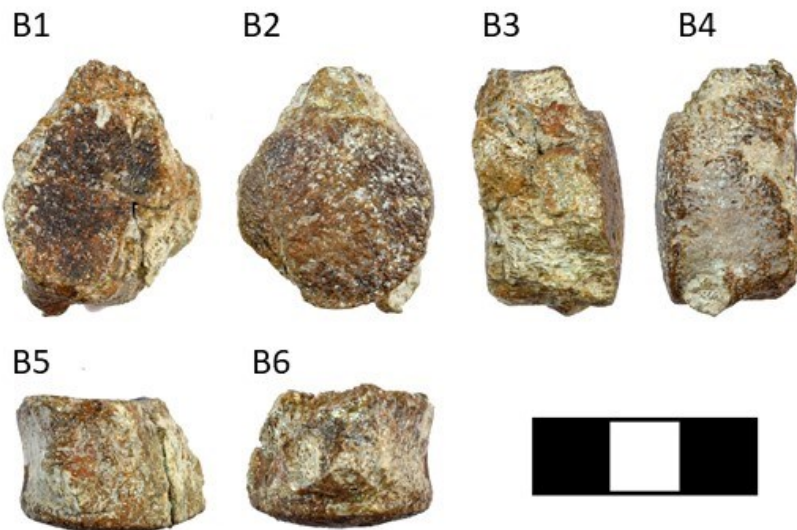


Plate 24

Trionychidae gen. et sp. indet.

from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)

at the locality N3, Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

INM-4-15300: right humerus

in dorsal (A1), ventral (A2), anterior (A3), posterior (A4), distal (A5), and proximal (A6) views.

INM-4-16738: fragmentary costal

in dorsal (B1) and ventral (B2) views.

Scales: 5 cm.



Plate 25

Trionychidae gen. et sp. indet.

from the Isoai Formation (lower Maastrichtian)

at the locality N3, Isozaki coast, Hitachinaka City, Ibaraki Prefecture.

Uncataloged specimen in INM: fragmentary costal
in dorsal (A1), ventral (A2), mesial (A3), and anterior or posterior (A4–A5) views.

Private specimen (a replica, INM-4-15695, stored in INM): fragmentary costal
in dorsal (B1) and ventral (B2) views.

INM-4-16737: fragmentary costal
in dorsal (C1) and ventral (C2) views.

Scales: 5 cm.

