

原著論文

沖縄島の更新世港川人遺跡から産出したヘビ類椎骨化石

池田忠広^{1,2}・高橋亮雄³・真鍋 真⁴・長谷川善和⁵

¹兵庫県立大学自然・環境科学研究所地球科学研究部門: 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘6

²兵庫県立人と自然の博物館自然・環境評価研究部: 〒669-1546 兵庫県三田市弥生が丘6
(tikeda@hitohaku.jp)

³岡山理科大学理学部動物学科: 〒700-0005 岡山市北区理大町1-1
(takahashi@zool.ous.ac.jp)

⁴国立科学博物館標本資料センター: 〒305-0005 茨城県つくば市天久保4-1-1
(manabe@kahaku.go.jp)

⁵群馬県立自然史博物館: 〒370-2345 群馬県富岡市上黒岩1674-1
(hasegawa@gmnh.pref.gunma.jp)

要旨: 沖縄島南部港川人遺跡の後期更新世裂罅充填堆積物からは多数のヘビ椎骨化石が産出している。同化石のうち、比較的保存状態が良い7点化石について、先行研究により示されている現生蛇類の椎骨標徴をもとに、その分類学的帰属を検討した。結果、これらの化石は沖縄島在来種と多くの共通した特徴を示し、ナミヘビ科のアマミタカチホに比較される種 (*Achalinus cf. weneri*)、アオヘビ属の一種 (*Cyclophiops* sp.)、マダラヘビ属の一種 (*Dinodon* sp.)、ヒバカリ属の一種 (*Hebius* sp.)、コブラ科のヒャンに比較される種 (*Sinomicrurus cf. japonicus*)、クサリヘビ科のヤマハブ属の一種 (*Ovophis* sp.)、ハブ属の一種 (*Protobothrops* sp.) に同定された。これら結果は、更新世末期の沖縄島南部には7種のヘビ類が分布していたことを示し、同時代のヘビ類相は、属構成において現在と明らかな差異がないと考えられる。

キーワード: 沖縄島, 港川人遺跡, 後期更新世, ヘビ類椎骨化石

Snake vertebrae fossils occurred from the Minatogawa Man site, southern part of Okinawajima Island, Ryukyu Archipelago, southwestern Japan

IKEDA Tadahiro^{1,2}, TAKAHASHI Akio³, MANABE Makoto⁴ and HASEGAWA Yoshikazu⁵

¹Division of Earth Sciences, Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo: 6 chome, Yayoigaoka, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan.

²Division of Natural History, Museum of Nature and Human Activities, Hyogo: 6 chome, Yayoigaoka, Sanda, Hyogo 669-1546, Japan.

³Department of Zoology, Faculty of Science, Okayama University of Science: Ridai-cho 1-1, Kita-ku, Okayama 700-0005, Japan.

⁴Center for Collections, National Museum of Nature and Science: Amakubo 4-1-1, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan

⁵Gunma Museum of Natural History: 1674-1 Kamikuroiwa, Tomioka, Gunma 370-2345, Japan

Abstract: Abundant fossil snake vertebrae, together with a paleolithic human and other vertebrates, were collected from the Late Pleistocene fissure deposits at the Minatogawa man site, southern part of Okinawajima Island in the Ryukyu Archipelago, Japan. In the present study, we examine taxonomic allocations of seven fossil snake vertebrae in relatively good preservation state, based on vertebral features elucidated in our previous study of extant snakes from Japan and adjacent regions. As a result, these specimens share most characters but for a few exceptions with native species occurring in current Okinawajima Island, and were identified as *Achalinus cf. weneri*, *Cyclophiops* sp., *Dinodon* sp., and *Hebius* sp. of the family Colubridae, *Sinomicrurus cf. japonicus* of the family Elapidae, *Ovophis* sp. and *Protobothrops* sp. of the family Viperidae. These results indicate that seven taxa of snakes occurred in the southern part of Okinawajima Island at the end of the Pleistocene, and there is no obvious difference in the genus composition between the end of the Pleistocene and current snake faunas on the southern part of Okinawajima Island.

Key words: Okinawajima Island, Minatogawa man site, Late Pleistocene, fossil snake vertebrae

はじめに

沖縄島南部に位置する港川人遺跡は、一般に港川人と呼ばれる旧石器人類遺骸だけでなくそのほかの陸生哺乳類と爬虫類および両生類の化石を著しく豊富に産することでよく知られている（長谷川, 1980; Suzuki and Hanihara, 1982; 具志頭村教育委員会, 2002）。これまでの研究において、同遺跡から産した化石群は、沖縄島南部に現生する種に加え、同島では現在北部地域に限定的に分布する種のほか、いくつかの絶滅種（たとえば、リュウキュウジカや“リュウキュウムカシキオン”、オオヤマリクガメなど）や消滅個体群（たとえば、トゲネズミ、リュウキュウヤマガメ、ナミエガエルなど）を含み（長谷川, 1980; Nakamura and Ota, 2015; 高橋, 2017; 高橋ほか, 2018）、人類遺骸の産出層準を基点にして下位と上位で中型哺乳類化石相の構成が異なることが指摘されている（沖縄県文化振興会, 1998; 長谷川ほか, 2017）。さらに、港川人遺跡産の動物包含層は、同種の化石をおびただしい数で保存しており、これらは同時代の他地域の動物相との比較や絶滅種の古生態の解明のための直接的な知見をもたらす点で重要といえる（例えば、藤田・久保, 2016; Kawamura et al., 2016; 高橋ほか, 2018; Nakamura and Ota, 2015）。しかしながら、従来の研究では、人類と一部の分類群（カメ類やカエル類）について詳細な系統分類学的研究がなされたのみで、そのほかの動物化石については同定結果を一覧表に示すにとどまったものが多くみられる。こうした研究報告の多くは、同定結果の蓋然性を表す十分な比較や記載を欠くものが多くみられるだけでなく、明らかな誤同定も含まれており、問題を残してきた（高井・長谷川, 1971; 長谷川, 1980, Nakamura and Ota, 2015）。このようなことから近年、港川人遺跡産の化石群のうち、いくつかについては分類学的再検討がなされ、イノシシの矮小化や、森林性の鳥類が卓越していたことなど、いくつかの新たな知見が示されており、他の標本に関しても検討が進みつつある（長谷川ほか, 2017, 2018; Matsuoka and Hasegawa, 2018; 高橋ほか, 2018）。

本研究では、同遺跡から無数に産出しているにも関わらず研究例の乏しいヘビ類の椎骨化石に注目し、その分類学的帰属について検討する。港川人遺跡産のヘビ類については、これまでに複数回実施された発掘調査により約4万点の椎骨化石が産出しており、それらについて検討がなされ、ハブ、ヒメハブ、アカマタ、およびガラスヒバアなどの産出が報告されている（阿波連・野原, 2001, 野原・伊礼, 2002）。しかしながら、これらの研究では、化石の比較対

象をおそらく沖縄島で一般に見られる現生種に限定して分類・同定がなされており、絶滅種の存在や周辺地域に現生する種が沖縄島で消滅しているケースを想定していないため比較標本が十分と言えず、示された結果については慎重な検証が望まれる（阿波連・野原, 2001; 長谷川ほか, 2017）。そこで本稿では、沖縄島の在来種（3科7属7種亜種）に加え、近隣諸国・地域に生息する複数の現生ヘビ類が呈す椎骨形質情報（Ikeda, 2007）を用いて、同遺跡産のヘビ類椎骨化石について改めて同定を試みるとともに、これまでの研究で示されてきた同定結果の一部を再検証し、更新世末期の沖縄島南部におけるヘビ類相について予察的に検討する。

材料と方法

本研究で検討を行ったヘビ類の椎骨化石は1969年から1974の間に港川人遺跡で実施された発掘調査（鈴木, 1975）により得られた。この一連の発掘調査では、人骨が発見された地点を中心に幅2m (A-F, Z)、高さ1m (1-8) ほどのグリッドが設定され、採集された化石は一部を除きグリッド情報とあわせて保存されている（長谷川ほか, 2017; 高橋ほか, 2018）。この発掘で得られたヘビ類の化石は、数が膨大で整理や剖出作業が終了していないため、現状では各グリッドにおける産出数や全体数の把握に至っていない。そこで本研究では、これらの資料から保存状態のよい代表的なものを7標本選別し、それらの分類学的帰属について予察的に検討した。検討した化石はすべて遊離した椎骨で、沖縄県立博物館・美術館（OPM）に収蔵されている。当該遺跡の裂罅堆積物の年代は（18,250 ± 650 BP [TK-99] および16,600 ± 300 BP [TK-142]; Kobayashi et al., 1971, 1974）が知られていることから、今回検討した化石は更新世末期のヘビ相を反映していると考えられる。

化石および比較対象とした種の椎骨標本は、双眼実体顕微鏡下で観察・撮影され、Holman (2000) と Ikeda (2007) を参照し、それぞれが呈す分類形質を確認した。各部位および、形質・状態を表す用語は、Holman (2000), Ikeda (2007), 池田ほか (2018) 等に従った。（図1; Ikeda, 2007, fig. 3）。ヘビ類の和名は国内種に関しては日本爬虫両棲類学会の標準和名リスト、その他に関してはマティソン・千石 (2000) に従った。ヘビ類の分類体系は、近年革新的に発達する分子生物学的手法を用いた包括的な研究により大幅な改訂されているが（例えば Pyron et al., 2011, 2013）、本研究では主として骨学的形質にもとづくもの（Holman, 2000）に従

表1. 港川人遺跡産ヘビ類椎骨化石の分類結果および形質情報.

各形質の詳細についてはIkeda (2007, appendix 2) を参照.

標本番号	分類	形質番号																												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
OPM-FV-00245-1	<i>Achalinus</i> cf. <i>weneri</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	2	2	0	?	5	2	2	1	1	2	0	
OPM-FV-00245-2	<i>Cyclophiops</i> sp.	0	0	1	1	1	1	0	0	2	0	1	2	0	1	0	1	0	3	2	0	1	3	4	1	2	?	1	2	0
OPM-FV-00245-3	<i>Dinodon</i> sp.	0	0	1	1	1	1	0	0	3	0	1	2	0	1	1	1	0	3	2	0	1	3	3	1	1	0	1	1	0
OPM-FV-00245-4	<i>Hebius</i> sp.	0	0	1	1	1	1	0	0	2	1	0	2	2	0	1	1	0	0	2	0	1	1	5	1	2	?	1	2	0
OPM-FV-00245-5	<i>Sinomicrosaurus</i> cf. <i>japonicus</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	0	1	1	1	0	3	0	0	0	1	5	2	2	0	1	2	0
OPM-FV-00245-6	<i>Ovophis</i> sp.	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0	0	5	0	2	1	0	2	3	0	1	?	5	2	3	5	1	2	0
OPM-FV-00245-7	<i>Protobothrops</i> sp.	0	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0	0	5	3	2	1	0	1	3	?	?	1	5	1	3	5	0	2	0

う。化石の分類学的帰属は、先行研究により示されている各階級の椎骨標徴 (Szyndlar, 1984; Holman, 2000; Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016), および沖縄島に生息する現生7種亜種 (鹿児島大学理学部: ESK) の骨格標本との比較, また近隣地域に生息する現生ヘビ類の類椎骨形質情報 (Ikeda, 2007; 国内種3科12属27種亜種, 国外種6科17属27種亜種) をもとに検討した。

標本の分類学的帰属と記載

有鱗目 Order Squamata Opperl, 1811

真蛇亜目 Suborder Alethinophidia Nopcsa, 1923

ナミヘビ上科 Superfamily Colubroidea Opperl, 1811

ナミヘビ科 Family Colubroidae Opperl, 1811

タカチホヘビ属 *Achalinus* Peters, 1869

Achalinus cf. *weneri* Van Denburgh, 1912

(図2-1, 表1)

資料-OPM-FV-00245-1; 前総排出部椎骨, 1点

記載-OPM-FV-00245-1は、右旁突起 (p), 下突起 (hy) の遠位端, および左旁突起, 神経棘 (ns) 後縁部, 左椎弓突起関節面 (zfg), 左前関節突起関節面 (pra), 両後関節突起関節面 (poa), それぞれの一部を欠く。前面観において (図2-1 a), 椎弓突起 (zy) は薄くアーチ状 (domed: Ikeda, 2007:fig. 3) を呈し, 杯状窩 (ct) は円形 (rounded: Ikeda, 2007, fig. 3) で腹側突起 (cvp) を欠く。杯状窩の左右には浅いくぼみがみられ, 旁杯状窩孔 (pcf) を呈す。神経窩 (nc) の大きさは杯状窩に比べやや小さく, 前関節突起関節面 (pra) はやや背側方に伸張し, 前関節突起突出部 (prp) がわずかに発達する (barely developed: Ikeda, 2007, fig. 3)。後面観において (図2-1 b), 神経弓 (na) は扁平状で (depressed: Ikeda, 2007, fig. 3) で, 後関節突起 (po) は外後関節棘 (es) を欠く。球状顆 (cd) は円形を呈す。背面観において (図2-1 c), 椎骨は相対的に縦に長く, 前・後関節突起間の中関節隆起 (ir) は凹状で, 前関節突起関節面は長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。椎弓突起はやや凸状 (moderately convex: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。神経棘は椎弓突起後部から神経弓後部にかけて長軸方向に伸長し, 遠位部がやや肥大し浅い溝を呈す。神経弓 (na) 後縁に鈍角に浅く正中凹 (mn) が発達する。腹面観において (図2-1 d), 椎体は円筒形状で縦に長く, 杯状窩から

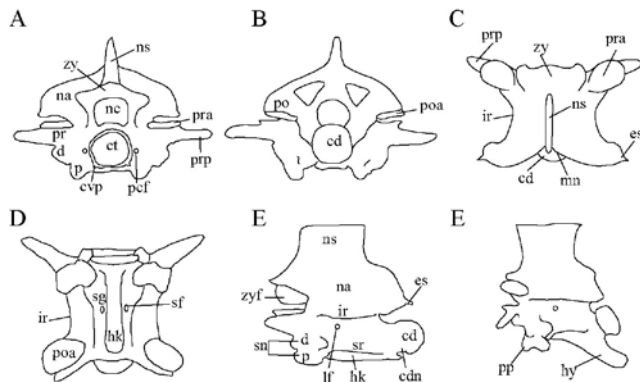


図1. ヘビ類椎骨各名称 (池田ほか[2018]を一部改変).

A: 前面, B: 後面, C: 背面, D: 腹面, E: 側面. 略語: acf, acetabular fossa 寛骨臼; cd, condyle 球状顆; cdn, condyle neck, 球状顆頸; ct, cotyle 杯状窩; cvp, cotyle ventrolateral process, 杯状窩腹側突起; d, diapophysis 横突起; es, epizygapophyseal spine 後関節棘; hk, hemal keel キール状血管隆起; hy, hypophysis 下突起; ir, interzygapophyseal ridge 中関節隆起; lf, lateral foramina 椎体外側孔; mn, median notch, 正中凹; na, neural arch 神経弓; nc, neural canal 神経窩; ns, neural spine 神経棘; p, parapophysis 旁突起; pcf, paracotylar foramen 旁杯状窩孔; po, postzygapophysis 後関節突起; poa, postzygapophyseal articular facet 後関節突起関節面; pp, parapophysis process, 旁突起突出; pr, prezygapophysis 前関節突起; pra, prezygapophyseal articular facet 前関節突起関節面; prp, prezygapophyseal accessory process 前関節突起突出部; sf, subcentral foramen 中心近窩孔; sg, subcentral groove 中心近溝; sn, synapophyses 合突起; sr, subcentral ridge 中心近隆起; zy, zygosphenon 椎弓突起; zyf, zygosphenal articular facet 椎弓突起関節面.

球状顆にかけて下突起 (hy) がみられ、その左右に浅い中心近溝 (sg) および中心近窩孔 (sf) を呈す。後関節突起関節面 (poa) は一部破損しているが、確認できる外郭線から長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) と推定される。前関節突起突出部は側方に伸張し尖形状 (pointed: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。側面観において (図2-1 e), 神経棘は中程度に高く (moderately high: Ikeda, 2007, fig. 3), 前縁は前方に湾曲し (curved forward: Ikeda, 2007, fig. 3), 後縁は直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。椎弓突起関節面 (zyf) は長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。合突起 (sn) は横突起 (d) と旁突起 (p) に区分され、関節面は同程度の大きさである。旁突起突出部 (pp) は前方に僅かに発達する (barely developed: Ikeda, 2007, fig. 3)。中関節隆起 (ir) は直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) で、その下部に明瞭な椎体外側孔 (lf) を呈す。中心近隆起 (sr) は合突起から球状顆に直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈し、球状顆頸 (cdn) がわずかに発達する。椎体下部に下突起が発達していたと考えられるが、遠位端が破損しており、その形状を判別できない。

分類所見—OPM-FV-00245-1は神経弓後縁に正中凹がみられること、極度に扁平した神経弓 (na) を示さないこと、合突起が二つの関節面に区分されること、また神経棘を呈す (メクラヘビ亜目 Suborder Scolecophidia では発達しない) ことから真蛇亜目 (Suborder Alethinophidia) に分類される (Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。また化石標本は、相対的に華奢な椎骨で、ボア類のような厚い椎弓突起ではなく、比較的薄い神経棘、旁杯状窩孔 (pcf) と椎体外側孔を呈すことからナミヘビ上科 (Superfamily Colubroidea) に分類される (Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。加えて、化石標本は、前関節突起突出部 (クサリヘビ科の多くのは、同突出部が発達しない)、中程度に高い神経棘 (コブラ科の多くは低い神経棘を呈す)、長円形の前関節突起関節面を呈すこと (クサリヘビ科では長方形を呈す) などから、ナミヘビ科 (Family Colubridae) に帰属する。本標本は下突起を持ち、その相対的な部位 (頸部もしくは胴部) を明瞭に判別することができない (Holman, 2000; Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。従って、本研究では同標本を前総排出部椎骨と表記する。さらなる詳細な分類は、Ikeda (2007) で示されている日本および近隣地域に生息するナミヘビ類の椎骨情報をもとに検討した。結果、比較種の中で、化石標本にみられるアーチ状の椎弓突起 (前面観)、長円形の椎弓突起関節面、前方に湾曲した神経棘前縁、尖形状の前関節突起突出部、直線状の中関節隆起および中心近隆起を

示す種は、奄美・沖縄諸島に分布するアマミタカチホヘビ (*Achalinus wernerii*)、東南アジアおよび周辺地域に分布するゴードントビヘビ (*Chrysopelea ornata*)、アジア地域に分布するスジオナメラ (*Elaphe taeniura taeniura*, *E. t. friesi*, *E. t. yunnanensis*)、八重山・宮古諸島に分布するサキシマバイカダ (*Lycodon ruhstrati multifasciatus*) に限られる。さらに、長円形の前関節突起関節面、やや凸状の椎弓突起、および横突起・旁突起関節面の大きさが同程度といった形質状態をもつ種はアマミタカチホヘビとゴードントビヘビに限られる。加えて、化石標本は、ナミヘビ類には稀な扁平状の神経弓 (通常アーチからドーム状) や僅かに発達した前関節突起突出部 (通常ナミヘビ類では発達する)、また肥大した神経棘遠位部など、アマミタカチホヘビにしか見られない形質状態を呈し、その他多くの特徴も同種と共通する。しかしながら、神経棘後縁や杯状窩・球状顆の形状等に違いがみられ、比較した形質状態が全て合致しないことから、本研究ではOPM-FV-00245-1をアマミタカチホに参照される種 (*Achalinus cf. wernerii*) とする。

アオヘビ属 *Cyclophiops* Boulenger, 1888

Cyclophiops sp.

(図3-1, 表1)

資料—OPM-FV-00245-2; 胴椎, 1点

記載—OPM-FV-00245-2は、杯状窩の上縁、および両後関節突起関節面の前縁部を欠く。前面観において (図3-1 a), 椎弓突起は薄くアーチ状 (arched: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈し、杯状窩は長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) で左腹側突起を呈す。杯状窩の左右には浅いくぼみがみられ、旁杯状窩孔を呈す。神経窩は杯状窩と同等の大きさを呈す。前関節突起関節面はやや背側方に伸張し、前関節突起突出部が発達する (developed: Ikeda, 2007, fig. 3)。後面観において (図3-1 b), 神経弓はアーチ状で (arched: Ikeda, 2007, fig. 3) で、後関節突起に外後関節棘は発達しない。球状顆は長円形を呈す。背面観において (図3-1 c), 椎骨は相対的に横に長く、前・後関節突起間の中関節隆起は凹状で、前関節突起関節面は円形 (rounded: Ikeda, 2007, fig. 3) を、椎弓突起は凸状 (convex: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。神経棘は椎弓突起後部から神経弓後部にかけて長軸方向に伸長し、その厚さは均一で薄い。神経弓後縁に鈍角に浅く正中凹が発達する。腹面観において (図3-1 d), 椎骨は台形状で、キール状血管隆起 (hk) が杯状窩から球状顆にかけて発達し剣状 (gladiate: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。その左右には浅い中心近溝がみられ中心近窩孔を呈す。後関節突起関節面は、

左右の前縁部が破損しており形状を判別し難い。前関節突起突出部は側方に伸張し尖形状を呈す。側面観において(図3-1 e), 神経棘は中程度に高く (moderately high: Ikeda, 2007, fig. 3), 前縁は直線状 (curved forward: Ikeda, 2007, fig. 3) で, 後縁は後方に湾曲する (curved caudally: Ikeda, 2007, fig. 3)。椎弓突起関節面は長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。合突起は横突起と旁突起に区分され, 関節面は同程度の大きさで, 旁突起突出部は発達しない (undeveloped: Ikeda, 2007, fig. 3)。中関節隆起は直線状

(straight: Ikeda, 2007, fig. 3) で, その下部に明瞭な椎体外側孔を呈す。中心近隆起は合突起から球状顆に直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈し, 球状顆頸がやや発達する。

分類所見—OPM-FV-00245-2はOPM-FV-00245-1の項で言及した形質に加え, 明瞭なキール状血管隆起を呈すことから真蛇亜目ナミヘビ上科に帰属する (Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。また, 化石標本は, 発達した前関節突起突出部, アー

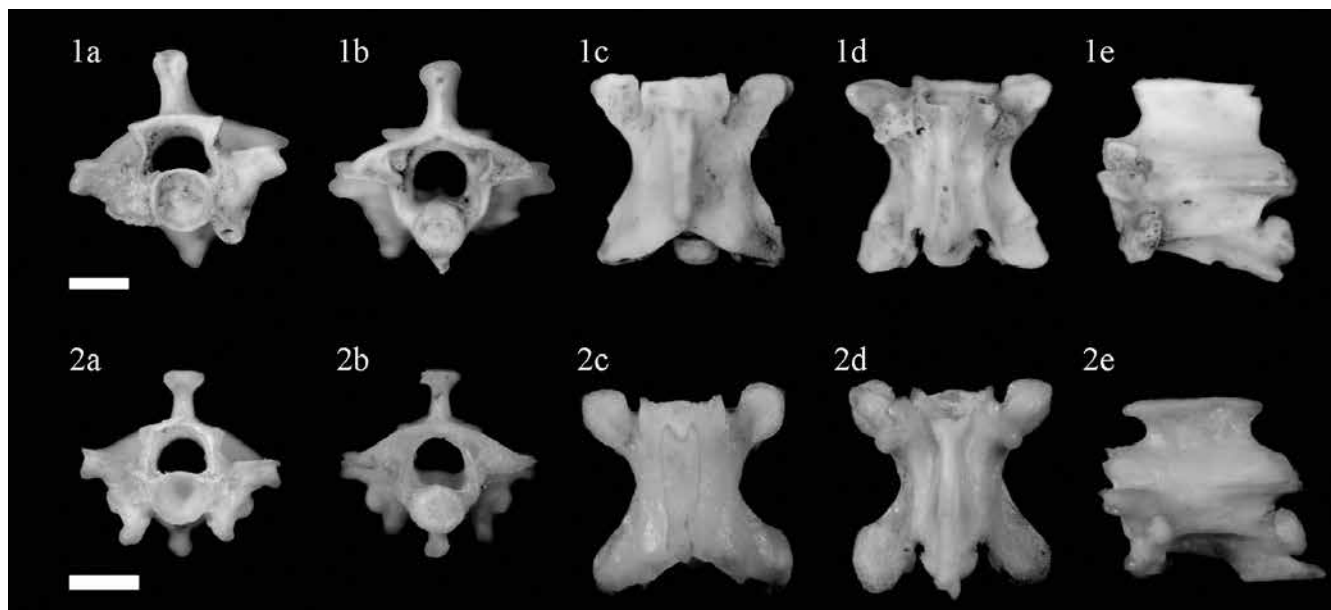


図2. アマミタカチホに比較される種 *Achalinus cf. weneri* (1) とアマミタカチホ *A. weneri* (2). 1) OPM-FV-00245-1: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. 2) ESK-6431: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. スケールバーは1mm.



図3. アオヘビ属の一種 *Cyclophiops sp.* (1) とリュウキュウアオヘビ *C. semicarinatus* (2). 1) OPM-FV-00245-2: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. 2) ESK-6443: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. スケールバーは1mm.

チ状の神経弓（クサリヘビ科とコブラ科は扁平状を呈す）、キール状血管隆起（クサリヘビ科・コブラ科は前総排出部椎骨のすべてに下突起を呈す）、中程度に高い神経棘、円形の前関節突起関節面を呈することなどから、ナミヘビ科（Family Colubroidae）に帰属する。同化石標本は、椎体腹面に明瞭なキール状血管隆起を呈すことから、胴椎と考えられる（Holman, 2000; Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016）。続いて、Ikeda（2007）で示されている日本および近隣地域に生息するナミヘビ類の椎骨情報をもとにさらなる詳細な分類学的位置づけを検討したところ、化石標本にみられる長円形の椎弓突起関節面、大きさが同程度の横突起・旁突起関節面、未発達の前突起部、尖形状の前関節突起突出部、直線状の中関節隆起および中心近隆起を示す種は、東南アジアおよび周辺地域に分布するボウシオオガシラ（*Boiga nigriceps*）、ゴールデントビヘビ（*Chrysopelea ornate*）、パラダイストビヘビ（*Chrysopelea paradise*）、奄美・沖縄諸島、小宝・宝島に分布するリュウキュウアオヘビ（*Cyclophiops semicarinatus*）、アジア地域に分布するスジオナメラ（*Elaphe t. friesi*, *E. t. taeniura*）に限られていた。また、神経棘が中程度に高く、長円形の杯状窩・球状顆を呈す種はゴードントビヘビとリュウキュウアオヘビに限られる。加えて、化石標本は、卵形の前関節突起関節面、凸状の椎弓突起（背面観）、垂直の神経棘前・後縁部、剣状のキール状血管隆起を持ち、これらの形質を持つ種は、リュウキュウアオヘビのみである。結果、OPM-FV-00245-2は、Ikeda（2007）で示されているアオヘビ属（Genus *Cyclophiops*）の特徴とおおむね合致するとともに、リュウキュウアオヘビと共通した多くの特徴を呈す。しかしながら、化石標本と同種を比較すると、前関節突起の発達程度や、神経弓や椎弓突起の形状など他の研究において種の特用に用いられている形質に差異が認められたことから（例えばHolman, 2000）、本研究では同標本をアオヘビ属の一種（*Cyclophiops* sp.）とする。

マダラヘビ属 *Dinodon* Duméril, Bibron et Duméril, 1854

Dinodon sp.

(図4-1, 表1)。

資料—OPM-FV-00245-3；胴椎，1点

記載—OPM-FV-00245-3は、杯状窩の上縁の一部、および両前・後関節突起関節面の一部を欠く。前面観において（図4-1 a）、椎弓突起はやや厚くアーチ状（arched: Ikeda, 2007, fig. 3）を呈し、杯状窩は長円形（oval: Ikeda, 2007, fig. 3）で腹側突起を欠く。杯状窩の左右には浅いくぼみがみられ、

旁杯状窩孔を持つ。神経窩は杯状窩と比べて小さい。前関節突起の関節面はやや背側方に伸張し、前関節突起突出部が発達する（developed: Ikeda, 2007, fig. 3）。後面観において（図4-1 b）、神経弓はドーム状で（domed: Ikeda, 2007, fig. 3）で、後関節突起に外後関節棘は発達しない。球状顆は長円形を呈す。背面観において（図4-1 c）、椎骨は縦幅・横幅がほぼ同一サイズであり、前・後関節突起間の中関節隆起は凹状を呈す。前関節突起関節面は一部破損がみられるが、確認できる外郭線から円形もしくは長円形（rounded or oval: Ikeda, 2007, fig. 3）と推定される。椎弓突起はやや凸状（moderately convex: Ikeda, 2007, fig. 3）を呈す。神経棘は椎弓突起後部から神経弓後部にかけて長軸方向に伸張し、その厚さは均一で薄い。神経弓後縁に鋭角に正中凹が発達する。腹面観において（図4-1 d）、椎体は台形状で、キール状血管隆起が、杯状窩から球状顆にかけて発達しへら状（spatulate: Ikeda, 2007, fig. 3）を呈す。その左右には浅い中心近溝がみられ中心近窩孔を呈す。後関節突起関節面の一部に破損がみられるが、確認できる外郭線から円形（rounded: Ikeda, 2007, fig. 3）と推定される。前関節突起突出部は側方に伸張し葉状（foliated: Ikeda, 2007, fig. 3）を呈す。側面観において（図4-1 e）、神経棘は中程度に高く（moderately high: Ikeda, 2007, fig. 3）、前縁は直線状（curved forward: Ikeda, 2007, fig. 3）で、後縁は後方に湾曲する（curved caudally: Ikeda, 2007, fig. 3）。椎弓突起関節面は長円形（oval: Ikeda, 2007, fig. 3）を呈す。合突起は横突起と旁突起に区分され、関節面は同程度の大きさで、旁突起突出部は発達しない（undeveloped: Ikeda, 2007, fig. 3）。中関節隆起は凸状（convex: Ikeda, 2007, fig. 3）で、その下部に明瞭な椎体外側孔を呈す。中心近隆起は合突起から球状顆に直線状（straight: Ikeda, 2007, fig. 3）を呈し、球状顆顆がわずかに発達する。

分類所見—OPM-FV-00245-3はOPM-FV-00245-2と同様の理由から、真蛇亜目ナミヘビ上科に分類される（Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016）。また、化石標本は、発達した前関節突起突出部、ドーム状の神経弓、キール状血管隆起、中程度に高い神経棘、円形の前関節突起関節面を呈することなどから、ナミヘビ科（Family Colubroidae）に帰属する（Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016）。また、化石標本は、椎体腹面に明瞭なキール状血管隆起を呈すことから、胴椎に区分される（Holman, 2000; Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016）。続いて、Ikeda（2007）で示されている日本および近隣地域に生息するナミヘビ類のうち、胴部椎骨にキール状血管隆起を持つ種を比較対象として、化石標本の詳細な分類について分

類を検討したところ、同標本にみられる長円形の椎弓突起関節面、未発達の前突起部、後方に湾曲した神経棘突出部、中程度に高い神経棘、へら状のキール状血管隆起を持つ種は、八重山・宮古諸島に分布するサキシママダラ (*Dinodon rufozonatum walli*)、奄美・沖縄諸島に分布するアカマタ (*Dinodon semicarinatum*)、東アジア地域に分布するフタモンナメラ (*Elaphe bimaculata*)、アジア地域に分布するスジオナメラ (*Elaphe t. friesi*, *E. t. yunnanensis*) に限られる。また、椎弓突起がやや凸状、葉状の前関節突起突出部、凸状の中関節隆起を持つ種はサキシママダラとアカマタに限られる。加えて、化石標本は、発達した前関節突起突出部、アーチ状の椎弓突起、卵形の後関節突起突出部を呈し、このような形質を持つ種は、アカマタのみである。以上より、OPM-FV-00245-3はIkeda (2007) で示されているマダラヘビ属 (Genus *Dinodon*) の特徴とおおむね合致するとともに、アカマタと共通した特徴を多く持つといえる。しかしながら、化石標本と同種を比較すると、神経弓の形状等、種の特定に用いられている形質に差異が認められたことから (例えばHolman, 2000)、本研究では当該標本をマダラヘビ属の一種 (*Dinodon* sp.) とする。

ヒバカリ属 *Hebius* Thompson, 1913

Hebius sp.

(図5-1, 表1)

資料—OPM-FV-00245-4; 前総排出部椎骨, 1点

記載—OPM-FV-00245-4は、神経棘の前・中位遠位端、両前・

後関節突起関節面、左旁突起突出部、それぞれの一部を欠く。前面観において (図5-1 a), 椎弓突起は薄く扁平状 (depressed: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈し、杯状窩は長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) で腹側突起を欠く。杯状窩の左右には浅いくぼみがみられ、旁杯状窩孔を持つ。神経窩は杯状窩に比べやや大きく、前関節突起関節面は水平に伸張し、前関節突起突出部が発達する (developed: Ikeda, 2007, fig. 3)。後面観において (図5-1 b), 神経弓はアーチ状で (arched: Ikeda, 2007, fig. 3) で、後関節突起は外後関節棘を欠く。球状顆は長円形を呈す。背面観において (図5-1 c), 椎骨は相対的に縦に長く、前・後関節突起間の中関節隆起は凹状を呈す。前関節突起関節面は一部破損しているが、確認できる外郭線から卵形 (ovoid: Ikeda, 2007, fig. 3) と推定される。椎弓突起はやや凸状 (moderately convex: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。神経棘は椎弓突起後部から神経弓後部にかけて長軸方向に伸長し、その厚さは均一で薄い。神経弓後縁に鋭角に深く正中凹が発達する。腹面観において (図5-1 d), 椎体は円筒形状で縦に長く、杯状窩から球状顆にかけて下突起がみられ、その左右に浅い中心近溝および中心近窩孔を持つ。後関節突起関節面は一部破損しており、確認できる外郭線からも形状を推定するのは困難である。前関節突起突出部は前側方に伸張し尖形状 (pointed: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。側面観において (図5-1 e), 神経棘は中程度に高く (moderately high: Ikeda, 2007, fig. 3)、前縁は直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) で、後縁は後方に湾曲 (curved caudally: Ikeda, 2007, fig. 3) する。椎弓突起関節面は長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。合突

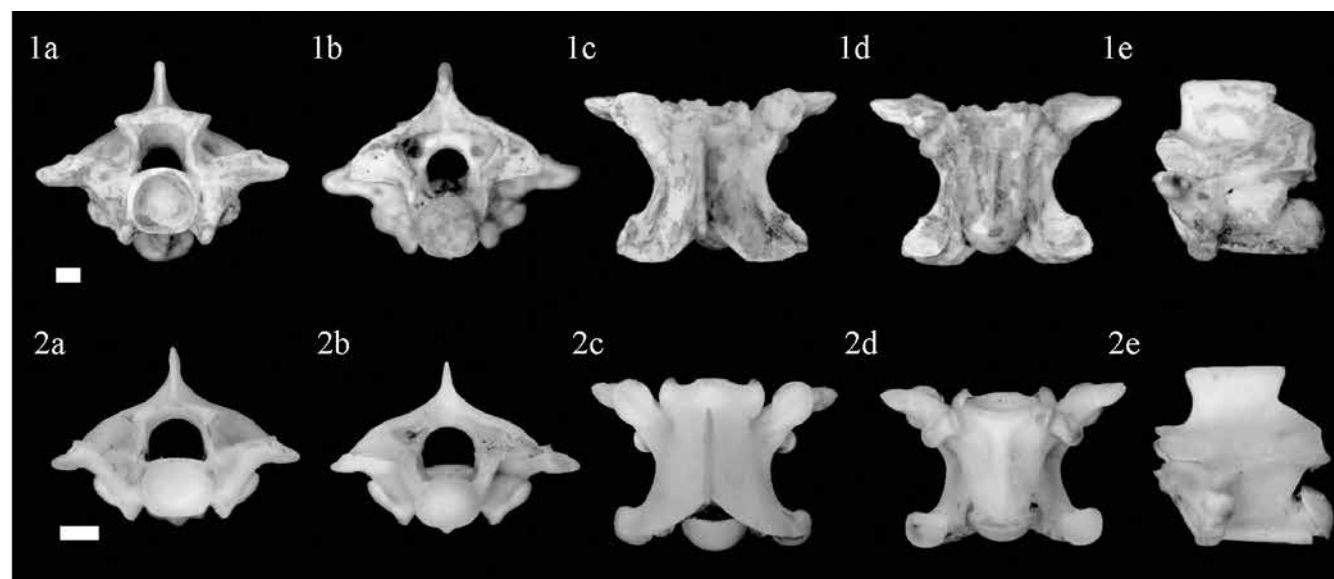


図4. マダラヘビ属の一種 *Dinodon* sp. (1) とアカマタ *D. semicarinatum* (2). 1) OPM-FV-00245-3: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. 2) ESK-6448: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. スケールバーは1mm.

起は横突起と旁突起に区分され、関節面は同程度の大きさである。旁突起突出部は前方にわずかに発達する (barely developed: Ikeda, 2007, fig. 3)。中関節隆起は直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) で、その下部に椎体外側孔を持つ。中心近隆起は合突起から球状顆に直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈し、球状顆頸がわずかに発達する。下突起は円形 (rounded: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。

分類所見—OPM-FV-00245-4はOPM-FV-00245-1と同じ理由から、真蛇亜目ナミヘビ上科に分類される (Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。また、化石標本は、発達した前関節突起突出部、アーチ状の神経弓、中程度に高い神経棘、卵形の前関節突起関節面をもつことなどから、ナミヘビ科 (Family Colubroidae) に帰属する (Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。同化石標本は、椎体腹面に下突起を持つことから、OPM-FV-00245-1と同様、前総排出部椎骨と考えられる (Holman, 2000; Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。さらなる詳細な分類学的帰属は、Ikeda (2007) で示されている日本および近隣地域に生息するナミヘビ類の椎骨情報をもとに検討した。その結果、化石標本が持つ大きさが同程度の横突起と旁突起の関節面、後方に湾曲した神経棘後縁、尖形状の前関節突起突出部、直線状の中関節隆起および中心近隆起といった特徴がみられる種は、奄美・沖縄諸島に分布するアマミタカチホヘビ (*Achalinus wernerii*)、ガラスヒバア (*Hebius pryeri*)、東南アジアおよび周辺地域に分布するボウシオオガシラ (*Boiga nigriceps*)、ゴールドントピヘビ (*Chrysopelea ornate*)、パラダイストピヘビ (*Chrysopelea paradise*)、日本本土および周辺の島に分布するアオダイショウ (*Elaphe climacophora*)、およびアジア地域に分布するスジオナメラ (*Elaphe t. friesi*, *E. t. taeniura*) のみである。また、下突起や前方に僅かに発達した旁突起突出部を呈す種はアマミタカチホヘビとガラスヒバアに限られる。加えて、化石標本は、アーチ状の神経弓、発達した前関節突起突出部、卵形の下突起遠位部、長円形の杯状窩・球状顆等、ガラスヒバアと共通する特徴を呈す。以上のようにOPM-FV-00245-4に認められる特徴はIkeda (2007) で示されているヒバカリ属 (Genus *Hebius*: Ikeda [2007]では *Amphiesma*属の特徴として記載しているが、同論文中で検討した種はGuo et al. [2014]で全て *Hebius*属とされた。) の特徴と合致し、なかでもガラスヒバアと共有される。しかしながら、化石標本と同種を比較すると椎弓突起の形状など種の特定に用いられている形質に差異が認められたことから (例えばHolman, 2000)、本研究では同標本をヒバカリ属の一種 (*Hebius* sp.) とする。

コブラ科 Elapidae Boie, 1827

ワモンベニヘビ属 *Sinomicrurus* Slowinski, Boundy et
Lawson, 2001

Sinomicrurus cf. *japonicas* (Günther, 1868)

(図6-1, 表1)

資料—OPM-FV-00245-5; 前総排出部椎骨, 1点

記載—OPM-FV-00245-5は、神経棘の後位遠位端、両前・後関節突起関節面、それぞれの一部が欠損している。前面観において (図6-1 a), 椎弓突起は薄くアーチ状 (arched: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈し、杯状窩は円形 (rounded: Ikeda, 2007, fig. 3) で腹側突起が発達する。杯状窩の左右には浅いくぼみが見られ、旁杯状窩孔を持つ。神経窩は杯状窩に比べやや小さく、前関節突起関節面はやや背側方に伸張し、前関節突起突出部が発達する (developed: Ikeda, 2007, fig. 3)。後面観において (図6-1 b), 神経弓は扁平状 (depressed: Ikeda, 2007, fig. 3) で、後関節突起は外後関節棘を欠く。球状顆は円形を呈す。背面観において (図6-1 c), 椎骨は縦幅・横幅がほぼ同一サイズであり、前・後関節突起間の中関節隆起は凹状を呈す。前関節突起関節面は一部破損しているが、確認できる外郭線から円形 (rounded: Ikeda, 2007, fig. 3) と推定される。椎弓突起はやや凸状 (moderately convex: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。厚さが均一の神経棘が椎弓突起後部から神経弓後部にかけて発達する。神経弓の後縁に鋭角に浅く正中凹が発達する。腹面観において (図6-1 d), 椎体は台形状で、杯状窩から球状顆にかけて下突起がみられ、その左右に浅い中心近溝および中心近窩孔を持つ。後関節突起関節面は一部破損しているが、確認できる外郭線から円形 (rounded: Ikeda, 2007, fig. 3) と推定される。前関節突起突出部は側方に伸張し尖形状 (pointed: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。側面観において (図6-1 e), 神経棘は僅かに発達 (barely developed: Ikeda, 2007, fig. 3) し、前縁と後縁はともに直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。椎弓突起関節面は長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。合突起は横突起と旁突起に区分され、関節面は同程度の大きさである。旁突起突出部は発達しない (undeveloped: Ikeda, 2007, fig. 3)。中関節隆起は直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) で、その下部に椎体外側孔を持つ。中心近隆起は合突起から球状顆に直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈し、球状顆頸は発達しない。側偏した下突起を持つ、その遠位は円形 (rounded: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。

分類所見—OPM-FV-00245-5は、OPM-FV-00245-1およびOPM-FV-00245-4と同様の理由から、真蛇亜目ナミヘビ上科に分類される (Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016). また、化石標本は、発達した前関節突起突出部、扁平状の神経弓、相対的に低い神経棘、側偏した下突起、直線状の中心近隆起、長円形の椎弓突起関節面を持つことから、コブラ科 (Family Elapidae) に帰属する (Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016). さらに詳細な分類を、Ikeda (2007) で示されている日本および近隣地域に生息するコブラ類の椎骨情報をもとに検討したところ、化石標本は東南アジアおよび周辺

地域に分布するアマガサヘビ類 (*Bungarus candidus*, *B. fasciatus*: Ikeda [2007], fig. 8 A) やモノクルコブラ (*Naja kaouthia*), 南西諸島沿岸および周辺海域に分布するエラブウミヘビ (*Laticauda semifasciata*) とは形態や大きさが明らかに異なり、これら大型のコブラ類に帰属しないことは明白である. また同標本は、Ikeda (2007) で示されているワモンベニヘビ属 (Genus *Sinomicrurus*) の特徴を全て持ち、またほぼ全ての椎骨形質が奄美諸島に分布するハイおよび沖縄諸島に分布するヒャン (*Sinomicrurus japonicus boettgeri*と*S. j. japonicus*) と共通する. しかしながら、下

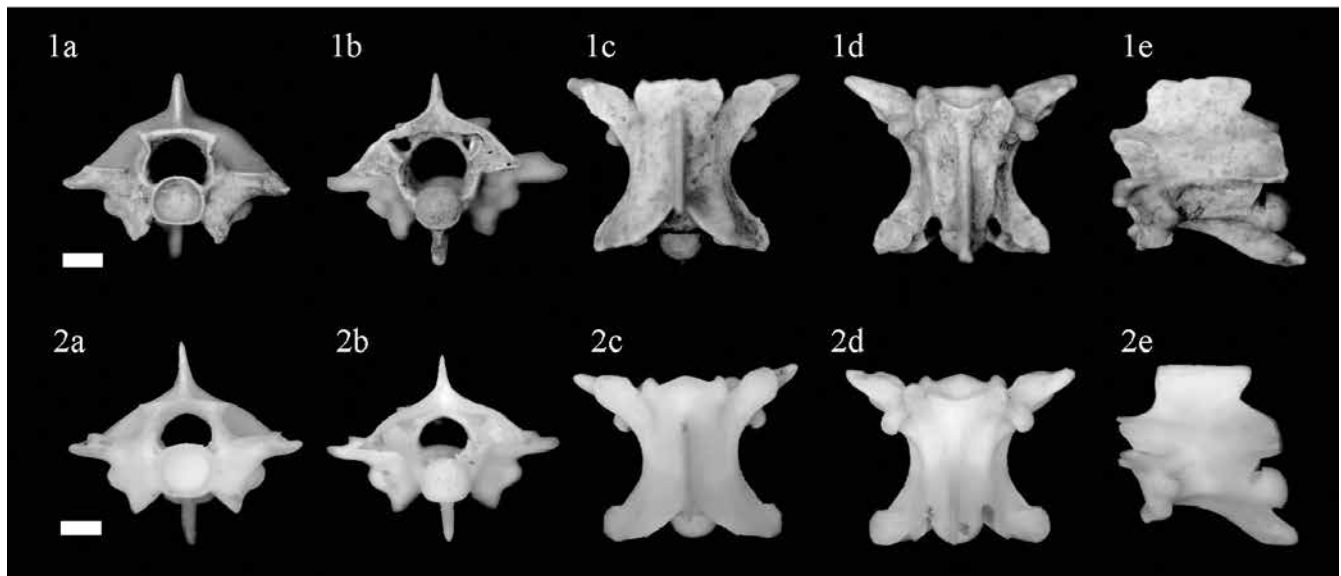


図5. ヒバカリ属の一種*Hebius* sp. (1) とガラスヒバア*H. pryeri* (2). 1) OPM-FV-00245-4: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. 2) ESK-6435: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. スケールバーは1mm.

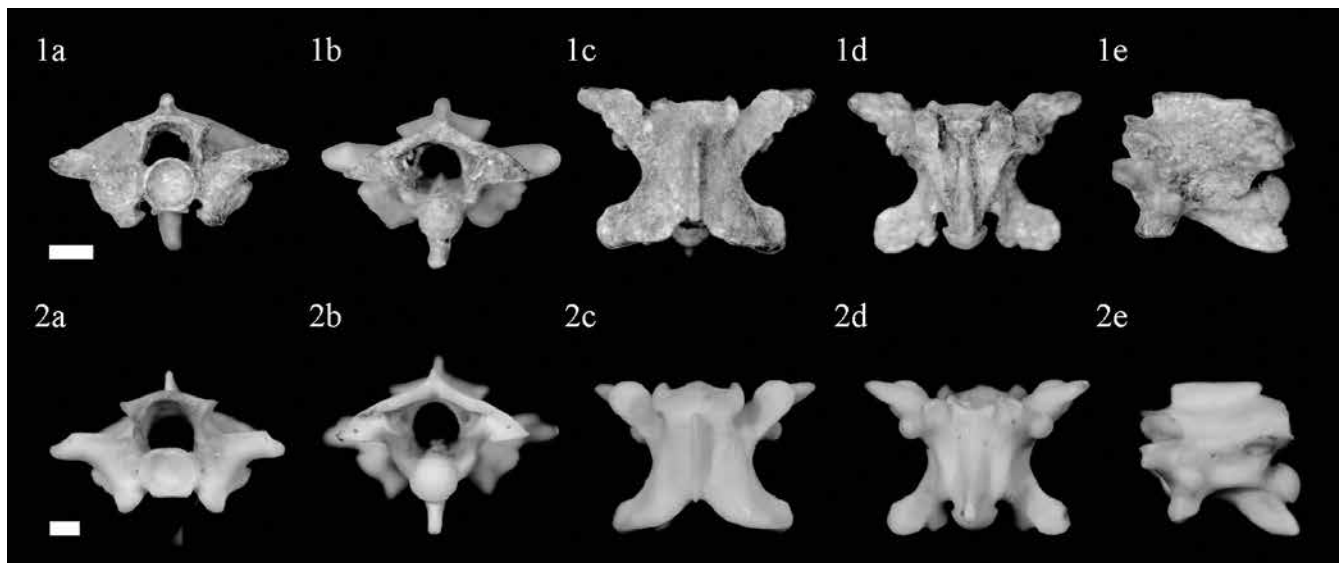


図6. ヒャンに比較される種*Sinomicrurus* cf. *japonicus* (1) とヒャン*S. j. japonicus* (2). 1) OPM-FV-00245-5: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. 2) ESK-6555: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. スケールバーは1mm.

突起遠位端や正中凹形状など僅かな差異がみられ、比較した形質状態が全て合致しないことから、本研究では OPM-FV-00245-5 をヒャンに参照される種 (*Sinomicrurus cf. japonicus*) とする。

クサリヘビ科 Viperidae Laurenti, 1768

ヤマハブ属 *Ovophis* Burger in Hoge et Romano-Hoge, 1981

Ovophis sp.

(図7-1, 表1)

資料—OPM-FV-00245-6; 前総排出部椎骨, 1点

記載—OPM-FV-00245-6は、左合突起、右旁突起突出部、下突起遠位端、前・後関節突起関節面の一部が破損している。前面観において(図7-1 a)、椎弓突起はやや扁平状(depressed: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈し、杯状窩は円形(rounded: Ikeda, 2007, fig. 3)で腹側突起を欠く。杯状窩の左右には浅いくぼみがみられ、明瞭な旁杯状窩孔を呈す。神経窩は杯状窩に比べ小さく、前関節突起関節面は背側方に伸張し、前関節突起突出部は発達しない(undeveloped: Ikeda, 2007, fig. 3)。後面観において(図7-1 b)、神経弓は扁平状(depressed: Ikeda, 2007, fig. 3)で、後関節突起は外後関節棘を欠く。球状顆は円形を呈す。背面観において(図7-1 c)、椎骨は相対的に横に大きく、前・後関節突起間の中関節隆起は凹状を呈す。前関節突起関節面は長方形(rectangular: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈す。椎弓突起は凹状(concave: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈す。神経棘が椎弓突起後部から神経弓後部にかけて発達し、その厚さは均一で薄い。神経弓後縁鈍角に浅く正中凹が発達する。腹面観において(図7-1 d)、椎体は台形状で、杯状窩から球状顆にかけて下突起がみられ、その左右に浅い中心近溝および中心近窩孔を持つ。後関節突起関節面は長方形(rectangular: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈す。側面観において(図7-1 e)、神経棘は非常に高く(high: Ikeda, 2007, fig. 3)、前縁は直線状(straight: Ikeda, 2007, fig. 3)、後方に湾曲(curved caudally: Ikeda, 2007, fig. 3)する。椎弓突起関節面は長円形(oval: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈す。合突起は横突起と旁突起に区分され、関節面はそれぞれ同程度の大きさを呈す。旁突起突出部は下方に発達する(developed, downward: Ikeda, 2007, fig. 3)。中関節隆起は直線状(straight: Ikeda, 2007, fig. 3)で、その下部に椎体外側孔を持つ。中心近隆起は合突起から球状顆に直線状(straight: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈し、球状顆頸は発達しない。下突起の縁遠端は破損しており、その形状を判別できない。

分類所見—OPM-FV-00245-6は、OPM-FV-00245-1, OPM-FV-00245-4, およびOPM-FV-00245-5と同様の理由から、真蛇亜目ナミヘビ上科に分類される(Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。また、化石標本は、杯状窩幅の三分の一以上の厚みを持ち、扁平状の神経弓、発達した旁突起突出部、長方形の前・後関節突起関節面、直線状の中関節隆起を持ち、また前関節突起突出部が未発達であることから、クサリヘビ科(Family Viperidae)に帰属する(Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016)。さらなる詳細な分類学的位置づけについて、Ikeda (2007)で示されている日本および近隣地域に生息するクサリヘビ類の椎骨情報をもとに検討したところ、化石標本は相対的に高い神経棘や、椎体に対し小さな杯状窩など、Ikeda (2007)で示されているヤマハブ属(Genus *Ovophis*)の特徴を呈し、ほぼ全ての形質において奄美・沖縄諸島に分布するヒメハブ(*O. okinavensis*)と共通した特徴を示す。しかしながら、化石標本の椎弓突起が凹状(背面観)を呈すのに対し、ヒメハブのそれはやや凸状と大きく異なる形質状態を呈すことから、本研究では同標本をヤマハブ属の一種(*Ovophis* sp.)と同定するに留めておく。

ハブ属 *Protobothrops* Hoge et Romano-Hoge, 1983

Protobothrops sp.

(図8-1, 表1)

資料—OPM-FV-00245-7; 前総排出部椎骨, 1点

記載—OPM-FV-00245-7は、神経棘の前・後位、左前・後関節突起関節面の一部が破損している。前面観において(図8-1 a)、椎弓突起は凹状(concave: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈し、杯状窩は長円形(oval: Ikeda, 2007, fig. 3)で腹側突起を欠く。杯状窩の左右には浅いくぼみがみられ、旁杯状窩孔を呈す。神経窩は杯状窩に比べ小さく、前関節突起関節面は背側方に伸張し、前関節突起突出部は発達しない(undeveloped: Ikeda, 2007, fig. 3)。後面観において(図8-1 b)、神経弓は扁平状で(depressed: Ikeda, 2007, fig. 3)で、後関節突起は外後関節棘を欠く。球状顆は長円形を呈す。背面観において(図8-1 c)、椎骨は相対的に横に大きく、前・後関節突起間の中関節隆起は緩やかな凹状を呈す。前関節突起関節面は長方形(rectangular: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈す。椎弓突起は凹状(concave: Ikeda, 2007, fig. 3)を呈す。神経棘が椎弓突起後部から神経弓後部にかけて発達し、その厚さは均一で薄い。神経弓後縁に鈍角に浅い正中凹がみられる。腹面観において(図8-1 d)、椎体は台形状で、杯状窩から球状顆にかけて下突起がみられ、その左右に中心近窩孔を持つ。後関節突起関節面は長方形(rectangular:

Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。側面観において (図8-1 e), 神経棘は高く (high: Ikeda, 2007, fig. 3), 前縁・後縁ともに破損しているため形状を判別できない。椎弓突起関節面は長円形 (oval: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。合突起は横突起と旁突起に区分され, 関節面は同程度の大きさである。旁突起突出部は斜め下方に発達する (developed, obliquely

downward: Ikeda, 2007, fig. 3)。中関節隆起は直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) で, その下部に椎体外側孔を呈す。中心近隆起は合突起から球状顆に直線状 (straight: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈し, 球状顆頭は発達しない。下突起遠位部は円形 (rounded: Ikeda, 2007, fig. 3) を呈す。

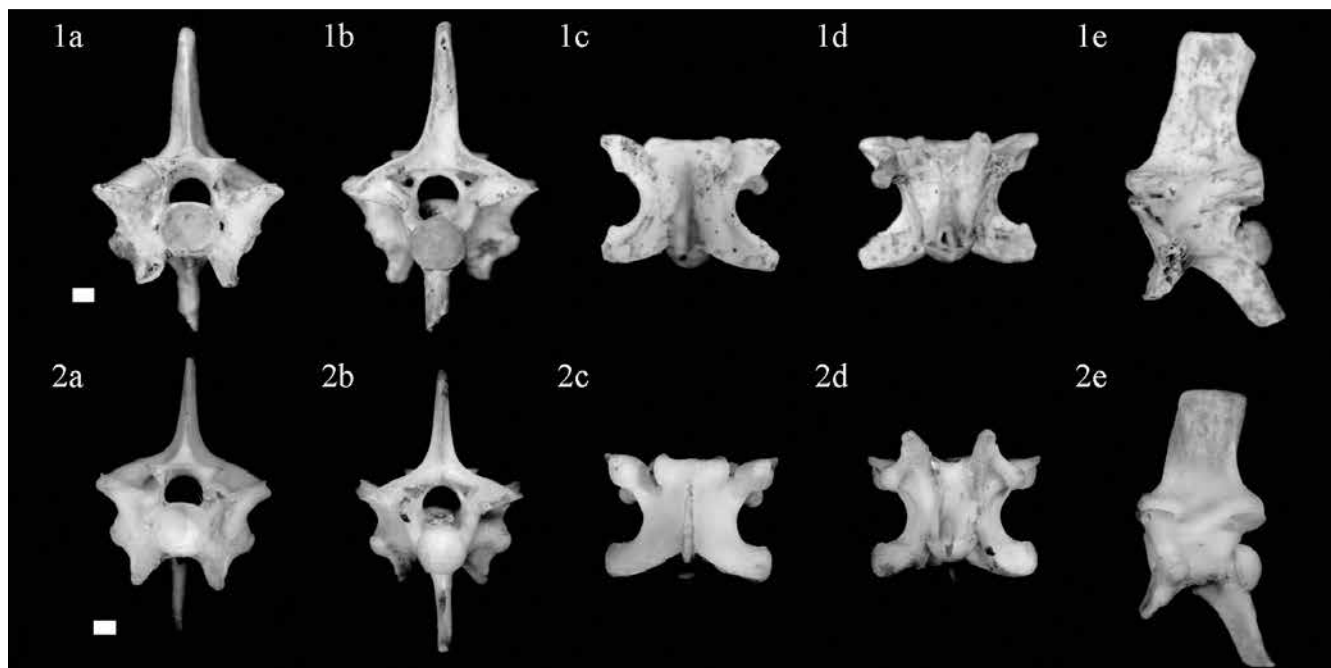


図7. ヤマハブ属の一種 *Ovophis* sp. (1) とヒメハブ *O. okinavensis* (2). 1) OPM-FV-00245-6: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. 2) ESK-6431: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. スケールバーは1mm.

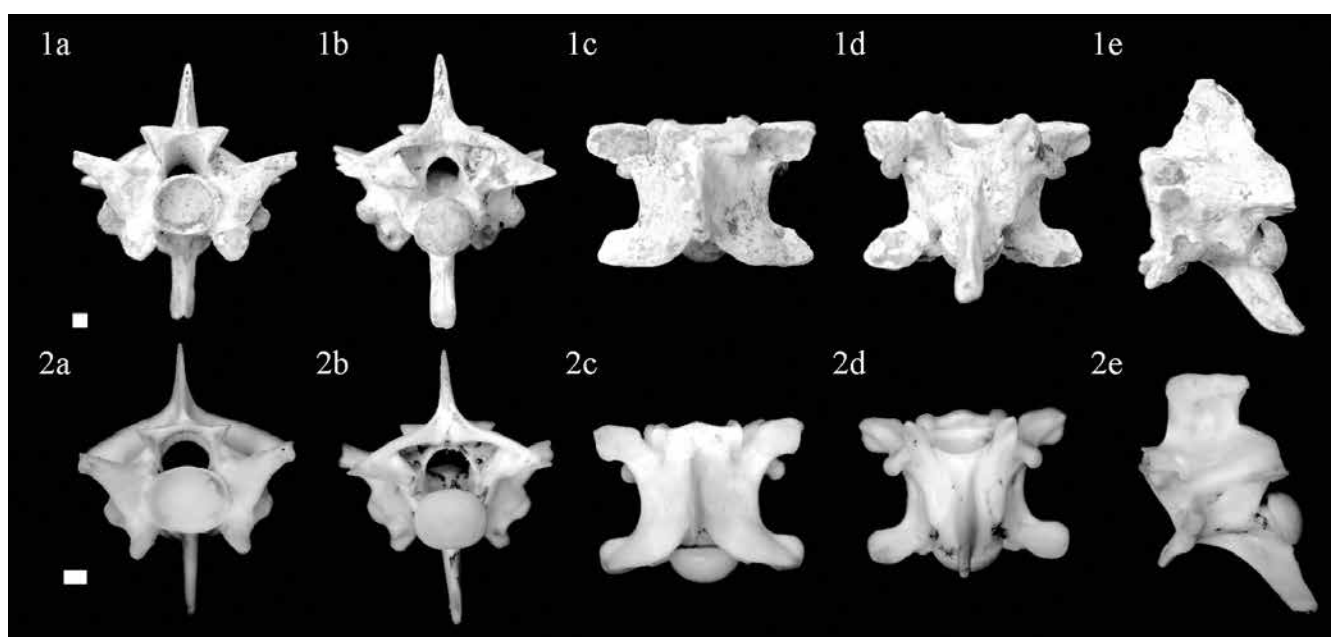


図8. ハブ属の一種 *Protobothrops* sp. (1) とハブ *P. flavoviridis* (2). 1) OPM-FV-00245-7: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. 2) ESK-6431: a, 前面観; b, 後面観; c, 背面観; d, 腹面観; e, 側面観. スケールバーは1mm.

分類所見—OPM-FV-00245-7は、OPM-FV-00245-6と同様の理由から、真蛇亜目ナミヘビ上科クサリヘビ科に分類される (Ikeda, 2007; Ikeda et al., 2016). 属レベル以下の分類学的位置づけは、Ikeda (2007) で示されている日本および近隣地域に生息するクサリヘビ類の椎骨情報をもとに検討した。化石標本は、前関節突起が発達せず、円形の下突起遠位部、大きさが同程度の横突起と旁突起の関節面、斜め下方に発達した旁突起突出部、長円形の杯状窩・球状顆、直線状の中心近隆起を持っている。このような特徴を持つ種は、奄美・沖縄諸島に分布するハブ (*Protobothrops flavoviridis*) と小宝・宝島に分布するトカラハブ (*P. tokarensis*) に限られる。加えて、化石標本は、高い神経棘や未発達の前近溝をハブと排他的に共有している。以上より、化石標本はIkeda (2007) で示されているハブ属 (Genus *Protobothrops*) の特徴をおおむね持ち、ハブと共通した多くの特徴を呈す。しかしながら、破損により神経棘の形状を確認できないことや、種同定に用いられる椎弓突起の形状に明らかな違い (前面および背面観において化石標本が凹状であるのに対し、現生標本はアーチ状および適度な凸状である) が認められることから、本研究では同標本をハブ属の一種 (*Protobothrops* sp.) とする。

結果と考察

本研究で検討した港川人遺跡産のヘビ類の椎骨化石7点は、それぞれナミヘビ科のアマミタカチホに比較される種 (*Achalinus* cf. *wernerii*)、アオヘビ属の一種 (*Cyclophiops* sp.)、マダラヘビ属の一種 (*Dinodon* sp.)、ヒバカリ属の一種 (*Hebius* sp.)、コブラ科のヒャンに比較される種 (*Sinomicrurus* cf. *japonicus*)、クサリヘビ科のヤマハブ属の一種 (*Ovophis* sp.)、およびハブ属の一種 (*Protobothrops* sp.) に同定された。阿波連・野原 (2001) および野原・伊礼 (2002) は、港川人遺跡から産出したヘビ類椎骨化石を検討し (前者が約8000点、後者が約31000点)、ハブ、ヒメハブ、ハブ属の一種、アカマタ、ガラスヒバア、ヒバカリ属 (ユウダ属) の一種、その他同定不明のヘビ類を報告している。改めて、それらの報告における同定結果の蓋然性を評価すると、それらの研究で比較対象としている現生種はハブ、ヒメハブ、アカマタ、ガラスヒバアに限られており、分類根拠としてそれぞれの種が示す特徴を幾つか記しているが、属や種を特定する上で十分とは言えない (本稿分類所見を参照)。例えば、両研究において、アカマタの椎骨は下突起がないと記載されているが、これは多くのナミヘビ類の胴部椎骨に一般にみられる特徴で、属や種の同

定に有用ではない。こうしたことから、両研究における椎骨化石の同定結果は蓋然性に乏しく、他の在来種や近隣地域の現生種も比較対象とし、その分類の再検討が必要である。そこで本稿では予察的に両研究で図示されている5標本 (阿波連・野原, 2001, plate 2 1-4; 野原・伊礼, 2002, 図版1 1-5) について、図情報からその分類学的帰属の再検討を試みた。その結果、確認できた形質情報は十分とはいえないが、それぞれハブ属の一種、ヤマハブ属の一種、ハブ属の一種、ヘビ類の一種、そしてハブ属の一種と考えられる (分類の根拠に関しては詳細を記さないが、本稿の分類所見を参考のこと)。

現在の沖縄島には、外来種 (ブラーミニメクラヘビを含む: 太田, 2017) を除きアカマタ、アマミタカチホ、リュウキュウアオヘビ、ガラスヒバア、ハイ (ヒャンの亜種)、ハブ、ヒメハブの計7種亜種の在来種が生息している。本研究で検討した全ての化石は、Ikeda (2007) で示されているこれら在来種の椎骨形質と高い類似性を示す一方で、分類所見で記したようにそれぞれに幾分かの違いがみられる。これらの差異は、種内や雌雄間、また個体変異の可能性はあるが、これらの在来種またヘビ類全体においても、その変異について詳細な検討がなされていない。したがって、現状ではそれらの差異が各変異幅に収まるものなのか評価できないため、化石標本の分類を属や参照される種にとどめる。以上のことから、現段階においては、更新世末期の沖縄島南部には7種のヘビ類が分布しており、同時代のヘビ類相は、属構成において現在と明らかな差異がないと考えられる (図9)。しかしながら、本研究では、少なくとも数千点以上ある化石資料のうち極々一部を検討したに過ぎない。近年、幾人かの研究者により、同遺跡産脊椎動物化石に関し再検討が進められ、その分類や裂罅堆積物中の各グリッドにおける動物群の構成や変遷、当時の環境などが議論されている (長谷川ほか, 2017, 2018; Matsuoka and Hasegawa, 2018; 高橋ほか, 2018)。例えば、高橋ほか (2018) は、同遺跡産の淡水性および陸生カメ類化石を包括的に検討しており、それらの化石から未記載の絶滅種を含む4種を検出している。その結果は、現在同島に生息しないセマルハコガメ属の一種が更新世末期の沖縄島南部に優先して分布しており、また当時のカメ類相は現在とは異なり、比較的多様な淡水・陸生カメ類が生息していたことを示している。故に、ヘビ類化石においても、複数の絶滅種が含まれている可能性があり、港川人遺跡ならびに更新世末期の沖縄島のヘビ類相に関し、より正確な理解を得るためには、本稿を皮切りに資料を改めて整理するとともに、前述した各変異も考慮した現生種の分類指標を明らかにし、可能な



図 9. 沖縄島に現生するヘビ類 (牧, 1978) と本研究で港川人遺跡から発掘されたヘビ類化石。1) アマミタカチホに比較される種 *Achalinus* cf. *weneri*; 1') アマミタカチホ *A. weneri* (牧[1978]に同種の図がないためタカチホヘビ *A. spinalis* を参考図として引用); 2) アオヘビ属の一種 *Cyclophiops* sp.; 2') リュウキュウアオヘビ *C. semicarinatus*; 3) マダラヘビ属の一種 *Dinodon* sp.; 3') アカマタ *D. semicarinatum*; 4) ヒバカリ属の一種 *Hebius* sp.; 4') ガラスヒバア *H. pryeri*; 5) ヒャンに比較される種 *Sinomicrurus* cf. *japonicus*; 5') ヒャン *S. j. japonicus*; 6) ヤマハブ属の一種 *Ovophis* sp.; 6') ヒメハブ *O. okinavensis*; 7) ハブ属の一種 *Protobothrops* sp.; 7') ハブ *P. flavoviridis*. スケールバーは1mm.

限り多くの化石資料についてその分類学的帰属を明らかにする必要があると考える。

謝辞

港川人遺跡の発掘・調査において、故・大山盛保氏、故・喜舎場朝敬氏、大山盛弘氏、大山盛稔氏、大山盛正氏、久手堅憲清氏 (OK運輸合資会社、那覇市) には、多大なご支援をいただいた。化石標本の登録においては、宇佐美賢氏 (沖縄県立博物館・美術館) にご協力をいただいた。太田英利氏・生野賢司氏 (兵庫県立大学/兵庫県立人と自然の博物館) には、本稿で取り上げたヘビ化石の分類所見について議論して頂いた。また、査読者である仲谷英夫氏 (鹿児島大学) から適切なコメントを頂き、本稿を改善することができた。全ての方々に厚くお礼申し上げる。本研究は兵庫県立大学自然・環境科学研究所・部局特殊化推進費の助成を受けて実施された。

引用文献

- 阿波連本尚・野原朝秀 (2001): 沖縄県具志川村港川フィッシャー産のヘビ化石について。自然環境教育コース編集発行。野原朝秀教授退官記念論文集, 琉球大学教育学部, p. 1-35.
- Boie, F. (1827). Bemerkungen über Merrem's Versuch eines Systems der Amphibien, 1. Lieferung: Ophidier. *Isis van Oken*, 20: 508-566.
- Boulenger, G. (1888): An account of the Reptilia obtained in Burma, north of Tenasserim, by M. L. Fea, of the Genova Civic Museum. *Annali del*

- Museo Civico di Storia Naturale di Genova (Series 2)*, 6: 593-604.
- Duméril, A. M. C., Bibron, G. and Duméril, A. H. A. (1854): *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome septième. Deuxième partie, Comprenant l'histoire des serpents non venimeux.* Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, p. 781-1536.
- 藤田祐樹・久保 (尾崎) 麦野 (2016): リュウキュウジカ研究における近年の成果と課題。沖縄県立博物館・美術館, 博物館紀要, (9): 7-11.
- Günther, A. (1868): Sixth account of new species of snakes in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, 4 (1): 413-429.
- Guo, P., Zhu, F., Liu, Q., Zhang, L., Li, J. X., Huang, Y. Y. and Pyron, R. A. (2014): A taxonomic revision of the Asian keelback snakes, genus *Amphiesma* (Serpentes: Colubridae: Natricinae), with description of a new species. *Zootaxa*, 3873: 425-440.
- 具志頭村教育委員会 (2002): 港川フィッシャー遺跡。具志頭村文化財調査報告書第5集, 具志頭村教育委員会, 141pp.
- 長谷川善和 (1980): 琉球列島の後期更新世～完新世の脊椎動物。第四紀研究, 18 (4): 263-267.
- 長谷川善和・鎮西清高・野原朝秀・池谷仙之・和田秀樹・大山盛弘 (2017): 沖縄の更新世港川人遺跡の地形と地質。群馬県立自然史博物館研究報告, (21): 7-18.
- 長谷川善和・姉崎智子・大山盛弘・松岡廣繁・知念幸子 (2018): 沖縄の更新世港川人遺跡の地形と地質。群馬県立自然史博物館研究報告, (22): 23-49.
- Hoge, A. R. and Romano-Hoge, S. A. L. (1981): Poisonous snakes of the world. I. Checklist of the pitvipers: Viperioidea, Viperidae, Crotalinae. *Memórias do Instituto Butantan*, 42/43: 179-309.
- Hoge, A. R. and Romano-Hoge, S. A. L. (1983): Notes on micro and ultrastructure of "Oberhautschen" in Viperioidea. *Memórias do Instituto Butantan*, 44/ 45: 81-118.
- Holman, J. A. (2000): *The Fossil Snakes of North America: Origin, Evolution, Distribution, Paleocology.* Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 376pp.
- Ikedo, T. (2007): A comparative morphological study of the vertebrae of snakes occurring in Japan and adjacent regions. *Current Herpetology*, 26: 13-34.
- Ikedo, T., Otsuka, H. and Ota, H. (2016): Early Pleistocene fossil snakes (Reptilia: Squamata) from Okinawajima Island in the Ryukyu Archipelago, southwestern Japan. *Herpetological Monographs*, 30:

- 143–156.
- 池田忠広・北林栄一・加藤敬史(2018): 大分県安心院町の鮮新統津房川層より産出したカエル・ヘビ類化石. 琵琶湖博物館研究調査報告, (31): 28–14.
- Kawamura, A., Chang, C-H. and Kawamura, Y. (2016): Middle Pleistocene to Holocene mammal faunas of the Ryukyu Islands and Taiwan: An updated review incorporating results of recent research. *Quaternary International*, 397: 117–135.
- Kobayashi, H., Matsui, Y. and Suzuki, H. (1971): University of Tokyo radiocarbon measurements IV. *Radiocarbon*, 13: 97–102.
- Kobayashi, H., Hirose, T., Sugino, M. and Watanabe, N. (1974): University of Tokyo radiocarbon measurements V. *Radiocarbon*, 16: 381–387.
- クリス・マティソン・千石正一(2000): ヘビ大図鑑. 緑書房, 大阪, 191pp.
- Laurenti, J. N. (1768): Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum. J.T. Trattner, Vienna, 214 pp.
- 牧茂市朗(1978): 日本蛇類図説. 第一書房, 東京, 248pp.
- Matsuoka, H. and Hasegawa, Y. (2018): Birds around the Minatogawa Man: the Late Pleistocene avian fossil assemblage of the Minatogawa Fissure, southern part of Okinawa Island, Central Ryukyu Islands, Japan. *Bulletin of the Gunma Museum of Natural History*, (22): 1–21.
- Nakamura, Y. and Ota, H. (2015): Late Pleistocene-Holocene amphibians from Okinawajima Island in the Ryukyu Archipelago, Japan: Reconfirmed faunal endemicity and the Holocene range collapse of forest-dwelling species. *Palaeontologia Electronica*, 18.1.1A: 1–26.
- 野原朝秀・伊礼信也(2002): 港川フィッシャー遺跡の動物遺骸. 港川フィッシャー遺跡—重要遺跡確認調査報告—, 具志頭村教育委員会, p. 29–87.
- Nopcsa, F. B. (1923): *Eidosaurus* und *Pachyophis*, Zwei neue Neocom-Reptilien. *Palaeontographica*, 65: 97–154
- 沖縄県文化振興会(1998): 港川人と旧石器時代の沖縄. 沖縄県史ビジュアル版2考古1. 沖縄県教育委員会, 那覇, 55pp.
- 太田英利 (2017): 薩南諸島の外来種問題: 爬虫類・両生類の視点から. 鹿児島大学生物多様性研究会(編)奄美群島の外来生物. 南方新社, 鹿児島, p. 189–205.
- Opell, M. (1811): Die ordnungen familien und gattungen der reptilien als prodrom einer naturgeschichte derselben. Joseph Lindauer, München, 86pp., pls.12.
- Peters, W. (1869): Über neue Gattungen und neue oder weniger bekannte Arten von Amphibien (*Eremias*, *Dicrodon*, *Euprepes*, *Lygosoma*, *Typhlops*, *Eryx*, *Rhynchonyx*, *Elapomorphus*, *Achalinus*, *Coronella*, *Dromicus*, *Xenopholis*, *Anoplodipsas*, *Spilotes*, *Tropidonotus*). *Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1869*, (5): 432–447.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., Colli, G. R., Montes de Oca, A. N., Vitt, L. J., Kuczynski, C. A. and Wiens, J. J. (2011): The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58: 329–342.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. and Wiens, J. J. (2013): A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 93. Doi: <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-13-93>
- Slowinski, J. B., Boundy, J. and Lawson, R. (2001): The phylogenetic relationships of Asian coral snakes (Elapidae: Calliophis and Maticora) based on morphological and molecular characters. *Herpetologica*, 57 (2): 233–245.
- 鈴木 尚(1975): 沖縄に於ける洪積世人類の発見. 人類学雑誌, 83 (2): 113–124.
- Suzuki, H. and Hanihara, K. (1982): The Minatogawa Man. *Bull. of the University Museum. The University of Tokyo*, (19): 208 p., pls.11.
- Szyndlar, Z. (1984): Fossil snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 28: 3–156.
- 高井冬二・長谷川善和(1971): 琉球諸島の脊椎動物化石について. 九州海域の地質学的諸問題, 日本地質学会. p. 107–109.
- 高橋亮雄(2017): 琉球列島の第四紀陸生および淡水生カメ類相とその動物地理学的意義. 化石研究会誌, 50 (1): 10–21.
- 高橋亮雄・池田忠広・真鍋真・長谷川善和(2018): 沖縄島の更新世港川人遺跡から発見された淡水生および陸生カメ類化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, (22): 59–66.
- Thompson, J. C. (1913): Contributions to the Anatomy of the Ophidia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1913: 414–425.
- Van Denburgh, J. (1912): Concerning certain species of reptiles and amphibians from China, Japan, the Loo Choo Islands, and Formosa. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 3: 187–258.