

博士論文審査報告書

論文題目

Phylogenetic relationships of fossil and
Recent opsariichthines (Pisces,
Cypriniformes, Cyprinidae)

化石および現生ハス類（コイ科）の系統関係

申請者

Shinya	MIYATA
宮田	真也

地球・環境資源理工学専攻 古生物学研究

2014年2月

現生コイ科魚類はおよそ 220 属 2420 種が知られており，淡水魚類の中で最も多様化したグループである．このうち約 1200 種がアジアから知られており，アジアはコイ科魚類が最も適応放散した地域といえる．コイ科魚類の中でもハス類(*opsariichthines*)は東アジアに固有なコイ科魚類の一つで，日本列島，台湾島をはじめ，中国，朝鮮半島，東南アジアの大陸側にも生息している．ハス類はオイカワ属 (*Zacco*)のほかハス属 (*Opsariichthys*)，カワムツ属 (*Nipponocypris*)，タイワンアカハラ属 (*Candidia*)，*Parazacco* 属からなる．現生のハス類については，外部形態を用いた多くの分類学的研究，分子系統学的研究，生態学的研究，系統地理学的研究が行われている．一方，古生物学的研究は進んでおらず，日本列島や中国で化石の産出報告例が僅かにあるのみであり，現生種との詳細な比較に基づく化石種の系統学的位置は明らかにされていない．さらに，産地・層準が明らかで，かつ疑いなくハス類とされる化石は大分県玖珠盆地に分布する中部更新統野上層からオイカワ属として報告されているもののみである．玖珠盆地産の魚類化石は年代が新しいこと，保存状態が良く数多く産出することから，現生種との系統分類学的研究が可能である．さらに更新統産の保存状態の良い淡水魚類化石は東アジアでも極めて稀であり，更新世における東アジアの淡水魚類相ならびに現生淡水魚類の起源を議論する上でも極めて重要である．

玖珠盆地産オイカワ属化石の報告以降，現生ハス類の分類学的研究，分子系統学的研究が進み，系統分類学の知見が大きく改められたため，分類学的再検討が必要となってきた．そこで本論では玖珠盆地産更新統産オイカワ属魚類化石の系統関係を明らかにするために以下の研究を行った．

第一章：魚類化石の古生物学的研究を行う上で現生種の骨学的研究は必須である．魚類は脊椎動物の中で最も種数が多いが，化石と比較できる精度の骨学的研究はそれほど多くはない．ハス類の骨学に関する先行研究は *Opsariichthys pachycephalus* があるほか，*O. bidens* の部分的な記載があるのみである．そのため，本章ではこれまで骨学に関する先行研究のない現生ハス類 5 属 9 種 (*Zacco platypus*, *Nipponocypris temminckii*, *N. sieboldii*, *N. koreanus*, *Candidia barbatus*, *Opsariichthys evolans*, *O. uncirostris*, *O. bidens*, *Parazacco spilurus*) の詳細な骨学的研究が行われている．これらは，各部，各方位の骨格が図示され，化石と比較できるほど精度の高いものである．骨学的研究の結果，神経頭蓋，顎骨，鰓蓋骨，眼下骨，尾部骨格など骨格の各部で種または属によって顕著な差異が表れることを明らかにしている．すなわち，外部形態で分類されていた現生種において，骨格系を精査することでも種レベルでの分類が可能であることが本研究で示された．

さらに本研究の結果で得られた骨格系の形質に加え，先行研究で知られている外部形態形質，*O. pachycephalus* の骨格系の形質を加え，分岐分析が行われている．分岐分析では，40 以上の形質が用いられている．分岐分析の結果ではハス類は初めに *Parazacco* 属とその他のハス類が分岐し，さらにその

他のハス類（ハス属＋オイカワ属＋カワムツ属＋タイワンアカハラ属）のクレードは大きく2つに分かれる。1つは横縞をもつハス属＋オイカワ属のクレードで単系統群を構成し、もう1つは明瞭な縦縞をもつグループであるカワムツ属＋タイワンアカハラ属のクレードで単系統群を構成するという結果が得られた。このことは先行研究で行われた分子系統学的結果とも整合性が高く、各種を骨学的形質によっても系統分類学的に区別することが可能であることを示している。

本章で行われた形態形質を用いたハス類の系統分類学的研究および骨学的研究の成果は、国内および東アジアで同様の分類群の化石が産出した際において極めて重要な比較資料となる。

第二章：第二章では玖珠盆地産ハス類の化石（これまでオイカワ属と分類されてきた）について詳細な記載を行い、第一章で得られた現生種の骨学的研究結果をもとに系統分類学的検討を行っている。その結果、頭頂骨の側線管の長さが頭頂幅の半分以上あるが互いにつながらないこと、背鰭骨格とウェーベル氏器官との間の上神経棘数が8つであること、背鰭の最初の3つの軟条が不分岐で分節しないこと、主鰓蓋骨後縁部が凹むこと、第4眼下骨の後部上縁がL字状であること、椎骨数が42－44であることなどの組み合わせから、玖珠盆地産のハス類化石はカワムツ属に属することが明らかとなった。さらに前頭骨の側縁部に弱い張り出しがある点、尾鰭椎前第2, 3椎体神経棘翼状部が発達する点でカワムツ属の全ての種と異なることから、カワムツ属の未記載種であることが明らかとなった。すなわち、東アジア最古のカワムツ属化石であり、絶滅種であることを示唆した。この結果からカワムツ属は遅くとも中期更新世の東アジアに生息していたことが示された。さらに、第一章で行った分岐分析の結果に本未記載種を当てはめた結果、カワムツ *N. temminckii* に極めて近縁であることが判明した。このことは *N. koreanus* とカワムツ *N. temminckii* の分岐が中期更新世または、それよりも前であることを示し、この化石によってカワムツと *N. koreanus* の分岐年代に制約が与えられた。このことは、古生物学的研究のみならず、コイ科の分子系統学的研究における分子時計に制約を与える上で大きな貢献をもたらす。

第三章：第三章では第一章および第二章で得られた結果を元に古生物地理学的検討を行った。また、最後に、まとめと今後の課題を提示している。

本研究で用いた化石が産出した野上層の年代は約70～30万年前で中期更新世である。この時期は低海水準期で、朝鮮半島と九州との間に陸橋が形成された可能性があり、日本列島と周辺の大陸部とが長期間つながっていた可能性が地質・古生物学的データから推定されている。すなわち陸橋の形成に伴い淡水系も日本列島と大陸とが接続されていた可能性が考えられている。

現生カワムツは西南日本及び朝鮮半島南部に生息している。第二章で行った玖珠盆地産の化石種の系統分類学的研究の結果を踏まえ古生物地理学的検討を行った結果、カワムツの祖先は中期更新世の陸橋形成時に朝鮮半島と日

本列島に分布域を広げた可能性があることを示唆している。

また、中部更新統野上層からはカワムツ属の未記載種の他にサケ科、ハゼ科、その他のコイ科魚類の化石が報告されており、これらも東アジアの淡水魚類の起源を議論する上で重要である。しかし、これらの魚類化石についても現生種との系統分類学的研究が行われていない。これら珍珠盆地産の他の淡水魚類化石についても本研究同様の研究を積み重ねることにより、東アジアの淡水魚類の起源と進化について多くの知見が得られるものと期待される。さらに、魚類化石の系統分類学的位置を明らかにし、分岐した年代に時間軸を与えることは、現在盛んに行われている分子系統学的研究の分子時計に確かな制約を与え、魚類の進化学的研究に大きく貢献することを述べている。

以上を要約すると第一章では現生ハス類の骨格系の形質を化石と比較できる精度で詳細に記載・図示し、現生ハス類の形態ベースの系統関係を初めて明らかにした。第二章では第一章を元に珍珠盆地産オイカワ属化石についても記載・系統分類学的検討を行い、珍珠盆地産オイカワ属化石はカワムツ属未記載種であるとし、カワムツ属は遅くとも中期更新世には東アジアに生息していたことを初めて明らかにした。また、化石種と現生種の系統関係からカワムツと *N. koreanus* の分岐年代に制約を与えた。第三章では前二章の結果を踏まえ現生カワムツの分布形成史が中期更新世以降の海水準変動と密接に関連する可能性があることを示唆した。また、今後の課題について議論し、珍珠盆地産魚類化石の古生物学的な意義、および魚類の分子系統学における魚類化石の重要性について述べられている。

本研究は第四紀の東アジアにおける淡水魚類古生物学の基盤となるデータを提示し、それに加え地質学的な知見も踏まえた考察・示唆を提供している。さらに先述のように分子系統学の分野にも大きく寄与し、魚類進化史の研究に貢献する。すなわちこれら地質・古生物学、魚類学および分子系統学など他分野の学問間をつなげる懸け橋としても極めて重要である。

したがって、本論文は博士（理学）の学位論文に値するものと判断できる。

2014年2月

審査員

(主査) 早稲田大学准教授 博士（理学）（早稲田大学） 太田 亨
早稲田大学教授 理学博士（名古屋大学） 高木秀雄
早稲田大学教授 工学博士（早稲田大学） 小笠原義秀
早稲田大学教授 博士（理学）（鹿児島大学） 平山 廉
北九州市立自然史・歴史博物館学芸員

博士（理学）（九州大学） 藪本美孝
国立科学博物館名誉研究員 Ph.D.（ミシガン大学） 上野輝彌