

# 博士論文概要

## 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

2013年11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、オイカワ属 (*Zacco*)とその近縁分類群 - すなわちハス類 (*opsariichthines*)は東アジアに固有なコイ科魚類の一つであり、日本列島を中心に中国、台湾、朝鮮半島、東南アジアに生息している。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。

現生種に関する多くの先行研究がある一方、古生物学的研究はあまり進んでおらず、日本列島や中国で産出報告例が僅かにあるのみで、現生種との詳細な比較に基づく系統的位置は明らかにされていないのが現状である。さらに、産地・層準が明らかでかつ、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だけである。玖珠盆地産の魚類化石は年代が新しいこと、保存状態がよく数多く産出していることから、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、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が報告された 1970 年代には、日本列島に生息するオイカワ属はオイカワ *Zacco platypus* とカワムツ *Zacco temminckii* のみが知られていた。その後、カワムツの中に臀鰭鰭条数や色が異なるグループの存在が明らかとなり、新たにヌママツ *Zacco sieboldii* が認められ、日本のオイカワ属は 3 種類となった。さらに朝鮮半島で *Zacco koreanus* が新種記載された。また、分子系統学的研究からオイカワはハス属 (*Opsariichthys*) に近縁であることと、これまでオイカワ属に含まれていたカワムツ、ヌママツ、*Zacco koreanus* はオイカワ属 (*Zacco*) よりも台湾に固有なタイワンアカハラ属 (*Candidia*) や中国とベトナムに分布する *Parazacco* に近縁であることが明らかとなった。その結果、カワムツ、ヌママツ、*Zacco koreanus* から構成されるカワムツ属 (*Nipponocypris*) が設立されるなど、ハス類を巡る系統分類学的知見が大きく変更された。

このような状況から、これまでオイカワ属として記載、報告された玖珠盆地産魚類の化石は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。ハス類における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。そこで第一章では、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. uncistrostris*, *O. bidens*, *Parazacco spilurus*) の詳細な骨学的研究を行った。さらに、本研究結果で得られた骨格系の形質に加え、先行研究で知られる外部形態形質、*O. pachycephalus* の骨格系の形質を加え、それらをもとに分岐分析を行った。分岐分析では、40 以上の形質を用い、外群には分子系統学的研究によってハス類の姉妹群の可能性が示唆されているヒナモロコ属 2 種 (*Aphyocypris chinensis*, *A. normalis*) を用いた。

骨学的研究の結果、神経頭蓋、顎骨、鰓蓋骨、眼下骨、尾部骨格に特に顕著な種または属による差異が表れることが明らかとなった。たとえば、カワムツ *Nipponocypris temminckii*、ヌママツ *N. sieboldii*, *N. koreanus* は下顎の感覚管の形態、臀鰭近担鰭骨数尾部骨格、前頭骨の形態が著しく異なることが明らかとなった。すなわち、外部形態で分類されていた現生種において、骨格系を精査する事でも種レベルでの分類が可能であることを本研究で明らかに示した。

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（ハス属+オイカワ属+カワムツ属+タイワンアカハラ属）が分岐し、さらにハス属+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。一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する。もう一つは明瞭な縦縞を持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。したがって、*Parazacco* 属はハス類の中でも最も基盤的で、最も初期の段階で分岐したことを示している。形態形質を用いた系統分類学的結果は概ね先行研究の分子系統学的研究によって得られた分岐の順序と整合する。

横縞グループのクレードではオイカワと *O. evolans* のクレードと *O. evolans* 除くハス類（*O. uncistrostris*, *O. bidens*, *O. pachycephalus*）に分岐する。すなわちハス属が側系統群を構成し、分子系統学的研究結果とは異なる。このことは *O. evolans* が、他のハス属よりも、オイカワ属との多くの共有派生形質を有するため、分子系統学的研究の結果とは異なったものと解釈できる。

明瞭な縦縞グループは、カワムツ属とタイワンアカハラ属に分岐し、カワムツ属はさらにヌمامツとカワムツ+*N. koreanus* に分岐する結果が得られた。このことは、分子系統学的研究結果とも整合性が高く、さらに明瞭な縦縞を持つ種は骨学的形質を用いることによっても区別することが可能であることを示した。

第一章で行ったような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な分類群の化石が産出した際に極めて重要な比較資料となる。

## 第二章

第二章では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た。

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 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、珠盆地産ハス類の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ノッチがあること、尾鰭椎体前第 2, 3 神経棘翼状部が発達する点では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の化石であり、絶滅種であることを示した。

現生カワムツ属にはカワムツ *Nipponocypris temminckii*, ヌمامツ *N. sieboldii*, *N. koreanus* がいる。第一章で行った分岐分析の結果も踏まえると珠盆地産カワムツ属未記載種はカワムツに極めて近縁であることが明らかとなった。したがって、このことから *N. koreanus* とカワムツ *N. temminckii* の分岐は中期更新世よりも前で、カワムツの出現は更新世に近い可能性があることが考えられる。

化石が産出した野上層が堆積した年代は挟在するテフラと上下の火山岩の年代から約 70~30 万年前で中期更新世の堆積物であることが先行研究によって明らかにされている。野上層堆積時は酸素同位体ステージ 16, 12 の時期に重なっている。酸素同位体ステージ 16 と 12 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い間繋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が、珠盆地産の化石種の系統分類学的研究の結果を踏まえると、カワムツの祖先が中期更新世における陸橋形成時に朝鮮半島と日本列島とにまたがって分布していた可能性が示唆され、現在の分布域はそれを反映しているものと考えられる。

### 第三章

第三章では第一章および二章を総括し、さらに今後の課題について提示した。

本研究では第一章で、これまで行われていなかった現生ハス類の詳細な骨学的研究を行った。また、形態形質を用いた系統分類学的研究を行い、現生種の形態に基づく系統関係を明らかにした。第二章では大分県中部更新統野上層産ハス類の化石はオイカワ属ではなく、カワムツ属であることを明らかにし、さらに未記載種（絶滅種）であることを示した。この未記載種の詳細な記載と第一章の結果に絶滅種を加えて分岐分析を行い、系統分類学的、古生物地理学的検討を行った。

中部更新統野上層には、カワムツ属の未記載種の他にコイ科のニゴイ属とヤリタナゴ属、サケ科のビワマス類似種、ハゼ科のヨシノボリ属とゴクラクハゼ属の化石が報告されており、これらもまた東アジアの淡水魚類の起源を議論する上で重要である。しかしながら、これらの魚類化石については現生種との骨学的比較に基づく系統分類学的研究は行われていない。本研究ではハス類の化石種に近縁な現生種の詳細な骨学的研究を行い、現生種の系統学的関係を明らかにし、その結果に化石種を加え、化石種の系統学的位置を明らかにした。さらに本研究の結果からその起源や分布についても考察した。これら琉球盆地産の残りの魚類化石についても同様の研究を行えば、東アジアの淡水魚類の起源と進化について多くの知見を得られるものと期待される。魚類化石の系統分類学的位置を明らかにし、時代を決定することは、現在盛んに行われている分子系統学的研究に確かな時間軸を与えるものであり、魚類の系統分類学的研究に大きく貢献するものと考えられる。

## 早稲田大学 博士（理学） 学位申請 研究業績書

氏名 宮田 真也 印

(2014年 2月 現在)

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）
査読付き 論文	<p>○<b>宮田真也</b>・藪本美孝・平野弘道, 2011. コイ科魚類オイカワ <i>Zacco platypus</i> (Temminck and Schlegel, 1846) の骨学的研究. 北九州市立自然史・歴史博物館研究報告, A 類, (9), 137-155.</p> <p>○<b>宮田真也</b>・藪本美孝・平野弘道, 2012. コイ科魚類タイワンアカハラ <i>Candidia barbatus</i> (Regan, 1908) の骨学的研究. 北九州市立自然史・歴史博物館研究報告, A 類, (10), 101-121.</p>
学会発表	<p>○<b>宮田真也</b>・藪本美孝・平野弘道, 2010. 日本産コイ科魚類オイカワ、カワムツ、ヌマムツの骨学的研究. 日本魚類学会 2010 年会, 三重文化会館, 津, 2010 年 9 月 23 日 (木) ~9 月 26 日 (日), 55p (ポスター)</p> <p>○<b>宮田真也</b>・藪本美孝・平野弘道, 2011. コイ科魚類オイカワ属とその近縁種に関する骨学的研究. 日本魚類学会 2011 年会, 弘前大学文京町キャンパス, 弘前市, 2011 年 9 月 29 日 (木) -10 月 2 日 (日), 53p. (ポスター)</p> <p>○<b>宮田真也</b>・藪本美孝・平野弘道, 2012. 大分県中部更新統野上層産コイ科オイカワ属魚類化石の再検討. 第 161 回日本古生物学会例会, 群馬県富岡市生涯学習センター, 2012 年 1 月 20 日 (金) ~1 月 22 日 (日), 57p. (ポスター)</p> <p><b>宮田真也</b>・藪本美孝・中島保寿・佐々木孟智・伊藤泰弘・平野弘道, 2012. 北海道産上部白亜系からのクロッソグナス目魚類 <i>Apsopelix miyazakii</i> の第 2 標本とその意義. 2012 年日本古生物学会年会, 名古屋大学, 2012 年 6 月 29 日 (金) ~ 7 月 1 日 (日), 55p. (ポスター)</p> <p>○<b>Shinya Miyata</b>, Yoshitaka Yabumoto, and Hiromichi Hirano, 2013. Revision of a cyprinid fish, <i>Zacco</i> cf. <i>Zacco temminckii</i> from the Middle Pleistocene Nogami Formation, Kusu Basin, Oita Prefecture, Kyusyu, Japan. 9th Indo-Pacific Fish Conference 24- 28 June 2013, Okinawa, Japan. Naha, Okinawa, 24-28 June 2013, 198p. (poster)</p> <p>○<b>Shinya Miyata</b>, Yoshitaka Yabumoto, and Hiromichi Hirano, 2013. Comparative study of the Pleistocene cyprinid fish of the genus <i>Zacco</i> from the Nogami Formation in Oita Prefecture, Japan and allied Recent taxa. Symposium on Systematics and Diversity of Fishes, National Museum of Nature and Science, Tokyo, July 6, 2013. P- 15. (poster)</p>

## 早稲田大学 博士（理学） 学位申請 研究業績書

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）
<p>その他 記事・報告</p> <p>書籍監修</p>	<p>早稲田大学坪内逍遥博士記念演劇博物館（編），2013，「新耽奇会展—奇想天外コレクション」出品目録．早稲田大学坪内逍遥博士記念演劇博物館，pp. 31（分担執筆）</p> <p><b>宮田真也</b>，2011，G 班 常陸台地の第四系下総層群の層序と堆積システムの時空変化．日本地質学会 News，14，(11)，19-20</p> <p><b>宮田真也</b>，2011，石油技術協会特別見学会に参加して．石油技術協会誌，76，(6)，570.</p> <p>中島 光治・宇都宮 正志・<b>宮田真也</b>，2010，堆積学スクール OTB2010「未固結変形構造と脱水構造」（2010年8月，千葉）参加報告．堆積学研究，69，(2)，99 - 103.</p> <p><b>宮田真也</b>，2009，石油技術協会特別見学会に参加して．石油技術協会誌，74，(6)，582-583.</p> <p><b>宮田真也</b> 2008，箱根火山巡検に参加して．日本地質学会 News，11，(6)，12.</p> <p>洋泉社，2013，地球と人類の46億年史：地球創生から生命の進化、文明の誕生、そして現代まで．洋泉社 MOOK，pp135．（部分監修）</p>