

# 博士論文概要

## 論文題目

Phylogeny of Delphinoidea and the  
diversification of crown Delphinoidea  
related with global environment changes  
(マイルカ上科の系統関係及び派生的マイル  
カ上科の多様化と古環境変動)

申請者

村上	瑞季
Mizuki	Murakami

地球・環境資源理工学専攻 古生物学研究

2012年9月

(受理申請する部科主任会開催年月を記入)

## 1. 序論

マイルカ上科は，化石種を含めると 6 科 66 属 110 種にもなり，ハクジラ類中で最も種多様性が高く汎世界的に分布する．このうち派生的マイルカ類(現存するマイルカ科，イッカク科，ネズマイルカ科と 2 つの絶滅グループ)は，ケントリオドン科を含むより基盤的なハクジラ類と入れ替わるようにして後期中新世の太平洋に出現した．したがって，後期中新世の太平洋は，動物相の一大転換期として海生哺乳類古生物学ではとりわけ注目されており，また派生的マイルカ類の進化を考える上でも非常に重要な地域である．近年系統進化を研究する上では分子系統学的方法が強力なツールとなりつつあるが，化石種を含む系統関係を考える場合，形態あるいは形態＋分子による系統解析を行う必要がある．しかしながら，東部北太平洋や東部南太平洋産のマイルカ上科化石を用いた 1980 年代の研究以降，マイルカ上科全体の形態による系統関係の議論はほとんど進んでいなかった．また，動物相の転換イベントにしても詳細は謎のままだった．

## 2. 西部北太平洋産ハクジラ類化石と新たな包括的な形態系統解析

マイルカ上科の系統関係と動物相の転換イベントが未解決のまま残されていたのは，(A)化石種の産地・種数が限られていたこと，それに伴い(B)系統解析(分岐分析)に用いられていた分類群およびその産地が偏っていたこと，(C)系統解析に多くの方法論的な問題を抱えていたことなどが要因である．つまり，動物相の転換イベントを議論するには既存のマイルカ上科の化石種は少なすぎた．また，科レベルの系統関係を解明するには，東部北太平洋・東部南太平洋産化石種および現生種のマイルカ上科は進化しすぎていた．さらに，科内の系統関係を解明するには，解析対象とする分類群数も形質数も不十分だった．加えて初期の系統解析は，解析手法やデータ・マトリクスが記載されておらず，それ以降の系統解析に用いられた形質や形質状態にも多くの誤り・定義の曖昧さなどが存在し，同一形質でも論文ごとに矛盾するものが多くあった．

マイルカ上科の系統関係と後期中新世の動物相の転換イベント解明のため，本研究では，まず日本産のマイルカ上科化石の分類学的研究を行い，それらの化石種を用いて系統解析を行うことにした．西部北太平洋域はこれまでマイルカ上科化石の研究において地理的・時代的に空白域であり，日本産の新分類群は，未解決だったマイルカ上科の系統関係を解明する鍵に成りえ，後期中新世の動物相の転換イベントの理解につながる．島弧という変動帯に位置する日本は，安定大陸地塊と比べて海成層が多くイルカ類化石を多産するので，本研究テーマに最も適した地域である．

マイルカ上科の系統関係を解明する現生・化石種双方を含む包括的なレベルでの形態系統解析を行うために，日本産化石種だけでなく現生・化石種双方の形質を網羅的に直接観察し逐一再検討を行った：すなわち世界 5 カ国 22 の博物館所

蔵の 91 種類 552 個体のマイルカ上科, 22 種類, 143 個体のハクジラ類について, 既存の 25 の形態系統解析に用いられた延べ 1000 以上の骨学的・解剖学的な形質の再定義・統合・追加を行った. 本研究において, 系統関係を解明するために観察したマイルカ上科の種数は既知種の 80% 以上にのぼり (91/110 種), そのうち系統解析には 56 種を含めた. これは, マイルカ上科の系統学的研究として世界で最も包括的なもので, マイルカ上科の 6 科すべてを含んだ系統解析も初である.

### 3. 日本の後期中新世・鮮新世ハクジラ類化石

日本産の後期中新世・鮮新世小型ハクジラ類化石 14 標本を検討し, 6 新属 5 新種を記載した. たとえば, *Pterophocaena nishinoi* は, ネズミイルカ科の新属新種で, ネズミイルカ科が西部北太平洋域で従来よりも少なくとも 450 万年以上早く出現していたことを示した. *Archaeophocaena nishinoi* と *Miophocaena nishinoi* は, 一見マイルカ科に似た形態を持つが, ネズミイルカ科の 2 新属 2 新種である. さらに, *Eodelphis kabatensis* は世界最古のマイルカ科化石であり, 当初分類されていた *Stenella* 属よりずっと基盤的な新属であることが分かった. その他の標本も新種を設立するには足りないが, 未知の分類群と考えられることと, 当時の動物相を考慮するためそれぞれ分類学的検討を行った. その結果, 上記の種を含めた 14 標本中 8 標本がネズミイルカ科, 3 標本がマイルカ科, 2 種がマイルカ上科の姉妹群であるアマゾンカワイルカ科に属する. これらの結果と従来の化石記録をあわせることで, ネズミイルカが卓越する後期中新世・鮮新世の西部北太平洋域のマイルカ上科動物相が明らかになった.

56 種のマイルカ上科を含む包括的な形態系統解析は, マイルカ上科が単一のグループであることを示した. また, ケントリオドン科を除くマイルカ上科の残りの 5 科は, ケントリオドン科に別々の起源を持つのではなく, 単一起源を持つ. さらに, マイルカ上科の中ではマイルカ科とネズミイルカ科が単系統のグループを形成する. 新種記載した 3 種のネズミイルカ, *Pterophocaena nishinoi*・*Archaeophocaena nishinoi*・*Miophocaena nishinoi* は, 既知のどのネズミイルカ類よりも基盤的で, ネズミイルカ科とマイルカ科をつなぐミッシング・リンクと言える. この 2 つの科内の関係も, 種レベルの関係が明らかとなった. さらに, ハクジラ類全体の樹形も既存の結果より分子系統の結果と整合性が高かった.

### 4. 派生的マイルカ上科の多様性増加と汎世界的古環境変動

分類学的検討と系統解析の結果, 派生的マイルカ上科は後期中新世に太平洋で急速に多様性を拡大させ, その当時 (9Ma 頃) すでに太平洋の東・西で地域固有性があることが示唆された. つまり太平洋の東西で共通種はおろか共通属すら見つからない. これは化石記録が一番豊富なネズミイルカ科でも明瞭である. すなわち, 日本産西部北太平洋産のネズミイルカ科化石種は東部北太平洋や東部南太平洋には見られない基盤的なグループが主流を占めていた. 基盤的なマイル

カ上科であるケントリオドン科は、太平洋では 9Ma を境に絶滅しているが、西部北太平洋では、絶滅の時期はそれよりさらに 200~300 万年ほどさかのぼる。西部北太平洋域に基盤的なネズミイルカ類の産出が集中しているのは、同地域のケントリオドン科が占めていたニッチの空白を置換するかたちで進化してきたという可能性が考えられる。しかしながら、後期中新世の太平洋域で適応放散を果たしたのは派生的なマイルカ上科類だけでなく、水鳥やセイウチの仲間、ナガスクジラ類、コマッコウクジラ類、深海に潜って摂餌するマッコウクジラやアカボウクジラの仲間がいる。したがって、これらの動物相の一大転換は、ニッチの空白置換だけでは説明しきれない。おそらく、マイルカ上科の多様化を含めた動物相の一大転換には、期を同じくする汎世界的な古環境変動が深く関わっている。すなわち、南極大陸東部の氷床の発達とそれに伴う周南極海流の強化、さらにそれにとともなう北大西洋深層流の強化が、太平洋域への栄養塩類の流入を劇的に増加させた。また、ヒマラヤ山脈の上昇とそれに伴う東南アジアへのモンスーンの発達、大陸域の乾燥化もまた、太平洋域への栄養塩類の流入を劇的に増加させた。これらの栄養塩類供給の増量は、太平洋域の生物生産量を爆発的に増加させた。これによりボトム・アップ効果は、海洋生態系の上位捕食者であるマイルカ上科やその他の脊椎動物の進化を大きくうながしたはずである。

しかしながら、マイルカ上科の現生属は鮮新世まで出現しない。したがって、現代型のマイルカ上科動物相の成立には、これとは異なる要因が作用したと考えられる。これは温暖化により、高緯度に位置するベーリング海峡やドレーク海峡を通じて、小型ハクジラ類の放散が容易になったことと、メッシニアン危機により地中海の生物相が空白になったことといった古環境変動が可能性として考えられる。

## 早稲田大学 博士 (理学) 学位申請 研究業績書

氏名 村上 瑞季



(2012年 7月23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)
論文	<p>○<u>Murakami M.</u>, C. Shimada, Y. Hikida Y, and H. Hirano. 2012. Two new extinct basal phocoenids (Cetacea, Odontoceti, Delphinoidea), from the upper Miocene Koetoi Formation of Japan and their phylogenetic significances. <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i> 32:1172-1185.</p> <p>○<u>Murakami M.</u>, C. Shimada, Y. Hikida Y, and H. Hirano. 2012. A new basal porpoise, <i>Pterophocaena nishinoi</i> (Cetacea, Odontoceti, Delphinoidea), from the upper Miocene of Japan and its phylogenetic relationships. <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i> 32:1157-1171.</p> <p>○<u>Murakami M.</u>, R. Hirayama, Y. Hikida, and H. Hirano. 2008. A Theropod dinosaur (Saurischia: Maniraptora) from the Upper Cretaceous Yezo Group of Hokkaido, Northern Japan. <i>Paleontological Research</i> 12:421-425.</p>
学会講演	<p>○<u>村上瑞季</u>・平山 廉, 2012, 北太平洋初産出のラプラタカワイルカ化石. 日本古生物学会2012年年会, P11, 名古屋.</p> <p>○<u>村上瑞季</u>, 2012, 北海道産小型ネズミイルカ科化石と r 戦略仮説. 第 161 回日本古生物学会例会, P32, 群馬.</p> <p>○<u>Murakami M.</u>, Y. Soeda, Y. Hikida, and H. Hirano. 2009. Revision of the Late Miocene Delphinid (Cetacea: Delphinoidea), "<i>Stenella</i>" <i>kabatensis</i> from Hokkaido, Japan. <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i>, 29, supplement paper abstract 153A, Bristol, UK.</p> <p>○<u>村上瑞季</u>・添田雄二・疋田吉識・平野弘道, 2009, 北海道の中新統上部産イルカ化石 "<i>Stenella</i>" <i>kabatensis</i> Horikawa, 1977 (Cetacea: Delphinoidea) の分類学的再検討. 第 158 回日本古生物学会例会, P45, 沖縄.</p> <p>○<u>Murakami M.</u> 2008. The Most Primitive Porpoise (Cetacea: Delphinoidea) From the Upper Miocene Wakkanai Formation, Hokkaido, Japan. <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i>, 28, supplement paper abstract 119A, Cleveland, USA.</p> <p>○<u>村上瑞季</u>・嶋田智恵子・疋田吉識・平野弘道, 2008, 北海道天塩中川地域の最上部中新統声間層より産出したイルカ化石 (鯨目: マイルカ科) とその系統学的意義. 第 19 回日本セトロジー研究発表大会, O5, 金沢.</p> <p>○<u>Murakami M.</u>, C. Shimada, Y. Hikida, and H. Hirano. 2008. A New Primitive Porpoise (Cetacea, Phocoenidae) from the Upper Miocene Wakkanai Formation, Hokkaido, Japan. 5th Conference on Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water, pp48-49, Tokyo, Japan.</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）
その他	<p>○<u>村上瑞季</u>・嶋田智恵子・疋田吉識・平野弘道，2008，北海道中川町の上部中新統稚内層および声問層より産出したマイルカ上科化石とそれらの系統学的位置. 第157回日本古生物学会例会，D07，宇都宮.</p> <p>○<u>Murakami M.</u>, C. Shimada, and Y. Hikida. 2007. Some Delphinoids (Mammalia: Cetacea) from the upper Miocene through the upper Pliocene of Hokkaido, Northern Japan], <i>Journal of Vertebrate Paleontology</i>, 27, supplement paper abstract, 122A, Austin, USA.</p> <p>○<u>村上瑞季</u>・平山 廉・疋田吉識，2006，北海道中川町の上白亜系から産出したテリジノサウルス科の恐竜化石（竜盤目：獣脚亜目）. 第155回日本古生物学会例会，一般講演11，京都。（講演）</p> <p>○<u>村上瑞季</u>，2008，5th Conference on Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water（第5回国際四足動物の2次的水生適応シンポジウム）参加報告. 日本地質学会 News 11:22-23.（報告）</p>