

博士論文審査報告書

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

2013年 2月

マイルカ上科は、6科70属110種を超え鯨類中で最も多様性が高い。このうち派生的マイルカ上科（マイルカ科、イッカク科、ネズマイルカ科と2つの絶滅科）は、同上科の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後期中新世の太平洋に出現したとされている。そのため、後期中新世の太平洋は、派生的マイルカ上科の進化にとって最も重要な地域である。マイルカ上科のように化石種を含む分類群の系統関係を考える場合、形態または形態＋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・東部南太平洋産の化石を用いた80年代の研究以降、マイルカ上科全体の形態系統解析は進まず、動物相の転換イベントも詳細は謎のままだった。これらが未解決のままだったのは、化石種の産地・種数が限られており、系統解析に用いられていた分類群も偏っていたこと、系統解析に再現性など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。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、日本産化石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マイルカ上科化石を多産するので、本研究テーマの遂行に最適の地域である（第1章）。

第2章では北海道中川町の下部中新統産ケントリオドン科化石を記載した。従来ケントリオドン科の頭骨は左右対称であると言われていたが、この化石には、派生的マイルカ上科と同様に頭骨に明瞭な左右非対称性が見られる。この発見により、左右非対称な頭骨を持つマイルカ上科の化石記録が、従来の中期中新世から前期中新世に遡ることが明らかとなった。

第3章では、西部北太平洋域最古（約9Ma）の新属新種のネズマイルカ科化石 *Pterophocaena nishinoi* を記載した。この発見により、同科は西部北太平洋域で従来より370万年以上早く出現していたことが明らかとなった。本種は系統解析により、最も基盤的なネズマイルカ類であることがわかった。これらの新知見は、ネズマイルカ科の東部北太平洋起源説に再考を促した。

第4章で記載した *Archaeophocaena teshioensis* と *Miophocaena nishinoi*（約6Ma）もネズマイルカ科の新属新種である。これらの頭骨は、マイルカ科とネズマイルカ科両科の形質を共有することから、ネズマイルカ科とマイルカ科との類縁関係を支持するミッシング・リンクと言える。系統解析結果はこれを支持し、両種はネズマイルカ科で2番目に基盤的な位置を占める。

第5章では中新世最後期から前期鮮新世のネズマイルカ化石3標本を記載した。これらの標本と、上記の3種や既知の北海道の鮮新統産ネズマイルカ科3種の存在から、この時代の北海道の小型ハクジラ類動物相では、ネズマイルカ科が卓越していたと考えられる。この近縁分類群での同所的な分布を可能とした要因は、生物生産量の増加かすみわけであると考えられる。

第6章では、前期鮮新世のネズマイルカ化石1標本を記載した。歯の切片による年齢査定により、この個体は現生種よりも有意に成長速度が早いこと

が示され、ネズミイルカ科に従来とは異なる成長様式が見られることが明らかとなった。また、系統解析を基にネズミイルカ科における脊椎の進化を祖先形質復元によって推定した。その結果、ネズミイルカ科の脊椎の進化は、高速遊泳に適したものから低速で小回りのきく遊泳に適したものまで、多様な進化パターンがあることが示された。

第 7 章では、北海道樺戸の世界最古（約 12.4-9Ma）のマイルカ科化石 *Stenella kabatensis* について系統解析を行った。その結果、当初分類されていた属よりはるかに基盤的な新属であることが明らかとなった。

第 8 章では、茨城県の下部鮮新統から産出したマイルカ科化石を、新属新種として記載した。本種は、西部北太平洋域の鮮新統産マイルカ科化石としては、信頼できる初めての種となる。

第 9 章では、西部北太平洋域の鮮新統初産出(世界で 7 例目)となる北海道稚内産のアルピレオ科化石を記載した。本標本の頭骨や腕の骨の形態はタイプ種よりも原始的で、少なくとも別種に属すると考えられる。

第 10 章では、西部北太平洋域では初産出となる三浦層群千畑層産(約 6Ma)のアマゾンカワイルカ上科化石を新属新種として記載した。

第 11 章では、3-10 章の結果を踏まえて後期中新世・鮮新世の西部北太平洋の小型ハクジラ類動物相について考察した結果、派生的マイルカ上科（特にネズミイルカ科）が卓越する動物相が明らかになった。これを東部北太平洋および東部南太平洋の動物相と比較すると、共通属はこれらの時代を通して 1 属しか存在しない。これが当時の動物相を正しく反映しているとするれば、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し、9Ma 以降は非常に局地性の高い小型ハクジラ類動物相が太平洋域各地に分布していたことになる。一方で、こうした動物相の違いは、太平洋域の各化石産地の緯度的な違いによる見かけ上のものであるという可能性も考えられる。

第 12 章では、マイルカ上科の系統関係を詳細に解明した。本研究では日本産化石種だけでなく 91 種類のマイルカ上科と 22 種類のその他のハクジラ類について、1000 以上の骨学・解剖学的形質の検討を行った。実際に系統解析に用いたマイルカ上科は 58 種であり、これは史上最も包括的なものである（過去最高は 23 種）。系統解析により、ケントリオドン科を除く 5 科の派生的マイルカ上科は単系統であることが初めて明らかとなった。

第 13 章では、系統解析の結果を基に古生物地理解析を行った。これにより、マイルカ上科、派生的マイルカ上科、および派生的マイルカ上科のすべての科が太平洋に起源を持つこと、派生的マイルカ上科の初期の多様化は化石記録より古く中期中新世に遡ることが示された。この章では派生的マイルカ上科の多様化の要因として挙げられる 2 つの仮説について考察した。一つ目の説は、より基盤的な小型ハクジラ類の絶滅によって空になった生態的地位を埋めるように多様化したという説である。化石記録を改めて精査すると、太平洋域ではケントリオドン科以外の基盤的な小型ハクジラ類は、従来

の知見と異なり後期中新世ではなく中期中新世の始めにはほとんど絶滅していることが明らかとなった。それらの分類群は、派生的マイルカ上科とは形態的に大きく異なり、生態学的な重複は少ないと予想される。一方で、より形態的に類似したケントリオドン科は、後期中新世初期まで派生的マイルカ上科と共存している。これらの点を考慮すると、基盤的な小型ハクジラ類の絶滅が派生的マイルカ上科の初期の多様化の要因となった可能性は低い。

2 つ目の説は、派生的マイルカ上科の多様化は、汎世界的な古環境変動により、太平洋域の生物生産量が激的に増加したことが原因であるという説である。それらの古環境変動とは、中期中新世後期の南極大陸東部の氷床の発達と周南極海流の強化、北大西洋深層流の強化、後期中新世の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と大陸域の乾燥化である。これらの古環境変動は太平洋域への栄養塩類の流入を爆発的に増加させ、結果として生物生産量を劇的に増加させた。こうしたボトム・アップ効果は、海洋生態系の上位捕食者である派生的マイルカ上科やその他の脊椎動物（海鳥、鰭脚類、マッコウクジラやアカボウクジラ類、ヒゲクジラ類）の多様性を増加させた。同時期の太平洋では、魚類・貝類・甲殻類・海草にいたるまで多様性を増している。これらの多様な栄養段階にわたる生物の多様性増加は、小型ハクジラ類の絶滅では説明不可能である。したがって、太平洋域における中期中新世から後期中新世の派生的マイルカ上科の多様化は、生物生産量の増加が主たる要因だったと結論付けられる。

以上のように、第 1 章ではマイルカ上科の系統と派生的マイルカ上科の多様化の理解を妨げている問題点を示した。第 2 章ではマイルカ上科の起源に関連する可能性がある前期中新世のケントリオドン科化石を記載した。3 章から 10 章では、日本産の後期中新世・鮮新世小型ハクジラ類化石 10 標本を記載し、6 新属 5 新種を提唱した。第 11 章では、これらをまとめ、ネズミイルカ科が卓越する特異な後期中新世・鮮新世の西部北太平洋域の小型ハクジラ類動物相を明らかにした。第 12 章では、マイルカ上科の系統関係を詳細に明らかにした。第 13 章では、マイルカ上科の古生物地理と派生的マイルカ上科の多様化の要因を明らかにした。このように本研究は、鯨類学・古脊椎動物学に広範にわたって重要な新知見をもたらした。

よって、本論文は、博士（理学）の学位を受けるに値すると判断できる。

2013 年 2 月

審査員（主査）	早稲田大学教授	理学博士	（九州大学）	平野弘道
	早稲田大学教授	理学博士	（名古屋大学）	高木秀雄
	早稲田大学准教授	博士（理学）	（早稲田大学）	太田 亨
	国立科学博物館研究主幹	博士（理学）	（京都大学）	甲能直樹
	福井県立恐竜博物館主任研究員	Ph.D	（オタゴ大学）	一島啓人