

原著論文

更新統塩原層群（栃木県）から産出した魚類化石とウグイ現生種
Tribolodon hakonensis の比較Comparison of Fossil Fish from the Pleistocene Shiobara Group (Tochigi
Prefecture) and Modern *Tribolodon hakonensis*山本将太¹⁾・相場博明²⁾・佐藤たまき¹⁾Shota YAMAMOTO¹⁾, Hiroaki AIBA²⁾ & Tamaki SATO¹⁾

Abstract. Twelve specimens of fossil fish from the lacustrine sediments of the Middle Pleistocene Miyajima Formation of Shiobara Group in Tochigi Prefecture are described in this study. Prior to their description, the extant species *Tribolodon hakonensis* is osteologically examined for a detailed morphological comparison. Our study identified seven individuals of *Tribolodon* sp. and five individuals of indeterminate cyprinids in the examined fossil specimens. *Tribolodon* dominates the known published records of fossil fish from this formation, and we attempted to estimate the pH of the Paleo-Shiobara Lake based on the data of Japanese lakes with modern *Tribolodon* population.

Key words: Cyprinidae, osteology, paleontology, Shiobara Group

はじめに

栃木県那須塩原市にある中部更新統の塩原層群宮島層は、古塩原湖の湖成堆積物からなり、保存状態の良い化石が産出することで知られている。これまでに、多種多様な植物化石と昆虫化石が報告されているが、脊椎動物化石の記載は非常に限られており、魚類化石の研究に至っては上野（1967）においてコイ科魚類のウグイが記載されたのみである（後述「地質概説」参照）。そこで、本研究では塩原層群宮島層から産出した魚類化石 12 個体の記載を行った。なお、本研究の調査対象の多くは標本ラベルの予察的同定でウグイの可能性が示されており、上野（1967）もウグイ

Tribolodon cf. *T. hakonensis* を報告していることから、化石種と現生種との形態の比較に先立ち、ウグイの現生種 *Tribolodon hakonensis* の骨学的記載を行い、骨学的情報のアップデートを行った。

また、先行研究では塩原から産出する化石を現生種の分布域と比較することで古環境の推定も行われてきた。植物化石を用いた研究例では Endo (1935)、尾上 (1989) などがあり、昆虫化石では Fujiyama (1979)、Nakano *et al.* (2018)、堀口 (2019) が挙げられる。しかし、脊椎動物化石を用いた古環境の推定は未だ行われていない。常に水中で生活する魚類は、周囲の水質等の影響を受けやすいことから、魚類化石の研究によって古塩原湖における当時の水温や pH などの水質の推定に役立つことが期待される。そのため、本研究では現生種が生息する日本の湖沼のデータに基づいて古塩原湖の pH を推定した。

化石標本の地質概説

本研究で調査した化石標本は、中部更新統塩原層群宮島層から産出した（図 1B）。塩原層群の

¹⁾ 東京学芸大学教育学部
184-8501 東京都小金井市貫井北町 4-1-1
Faculty of Education, Tokyo Gakugei University, 4-1-1
Nukui-Kita-Machi, Koganei, Tokyo 184-8501, Japan
* 佐藤たまき : tsato@u-gakugei.ac.jp

²⁾ 慶應義塾幼稚舎
〒150-0013 東京都渋谷区恵比寿 2-35-1
Keio Gijyuku Yochisha, 2-35-1 Ebisu, Shibuya,
Tokyo 150-0013, Japan

岩相層序区分や堆積環境については、郷原ほか (1952)、Akutsu (1964)、尾上 (1989)、T sujino & Maeda (1999)、Tuzino *et al.* (2009) などの先行研究がある。最近の研究では T sujino & Maeda (1999) による層序区分が支持されていることから、本研究ではこの層序区分に従った。塩原層群はカルデラ湖の湖成堆積物であり、カルデラの南側で活発な火山活動が起こり、山体が形成されると同時に大量の安山岩質溶岩が湖に流れ込むことで、三日月形のカルデラ湖になったと考えられている (尾上, 1989)。なお、Itaya *et al.* (1989) では安山岩質溶岩を用いた K-Ar 法による年代測定により、この火山活動は約 30 万年前に起こったとしている。

塩原層群宮島層から産出する化石の多くは木の葉化石であり、産出の報告は 19 世紀からなされている (Nathorst, 1888)。その後、Endo (1935) や小泉 (1940)、尾崎 (1982) によって多くの植物化石の同定がなされ、尾上 (1989) は 51 科 104 属 171 種もの植物化石を報告した。また、阿久津 (1960) および Akutsu (1964) では珪藻化石の同定が行われ、35 種が記載されている。

動物化石としては昆虫と脊椎動物が報告されている。昆虫化石については、大石 (1931)、日浦 (1966)、Fujiyama (1968, 1969, 1979, 1983) 等が報告しているほか、近年では相場 (2015) が 9 目 31 科の昆虫およびクモ目を報告した。また、カメムシ目エゾハルゼミ *Terpnosia nigricosta*、カメ

ムシ目トドキジラミ比較種 *Cacopsylla cf. abieti*、トンボ目サナエトンボ科の一種、カメムシ目マエジロカメムシ *Okeanos quelpartensis*、カメムシ亜目 *Philostephanus fulvus*、*Adomerus variegatus*、*Dinorhynchus dybowskyi*、*Lelia decempunctata* が報告されるなど、活発な研究が行われている (相場, 2019, 2020; 相場ほか, 2019; 堀口 2019; Horiguchi *et al.*, 2020; Nakano, 2018; Nakano *et al.*, 2018)。その一方で脊椎動物化石の報告は少なく、これまでにアカガエル科のシオバラガエル *Rana siobarensis*、ウグイ *Triborodon cf. hakonensis*、ネズミ科ヒメネズミ *Apodemus argenteus* 及びアカネズミ *A. speciosus* が報告されるに留まり (Shikama, 1955; 上野, 1967; 長谷川・青島, 1988)、著者らが確認できた範囲では本研究が魚類化石の記載としては 2 例目である。

材料と方法

本研究に用いた化石及び現生標本の採取地点を図 1 に、魚類化石標本の一覧を表 1 に示す。標本の所蔵機関の略称は以下のとおりである：神奈川県立生命の星・地球博物館現生魚類標本 (KPM-NI)、木の葉化石園 (SFMV)、慶應義塾幼稚舎 (KYFSI)。

魚類化石 12 個体 (2 個体はパートとカウンターパートからなる) は、栃木県那須塩原市中塩原に

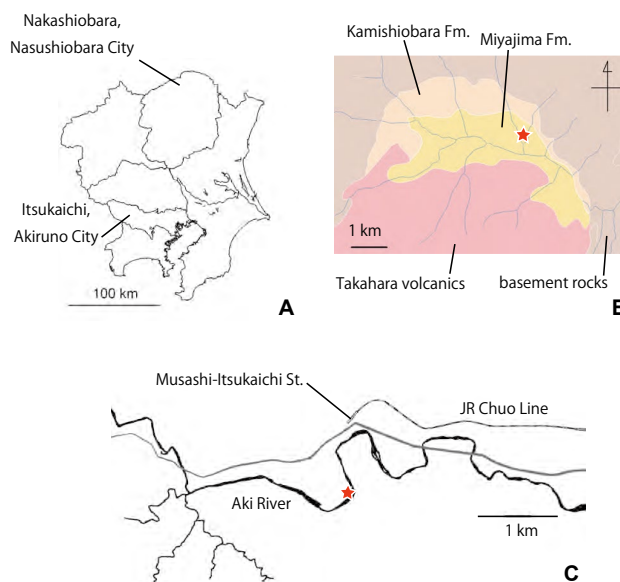


Fig. 1. (A) Regional map, (B) geological map of Shiobara (after Tuzino *et al.* 2009), and (C) Aki River in Itsukaichi area. Stars indicate localities of fossils (B) and live specimens (C) in this study.

図 1. (A) 広域図, (B) 塩原の地質図 (Tuzino *et al.* 2009), 及び (C) 五日市の秋川。星印は本研究の化石標本 (B) 及び現生標本 (C) 採取地を示す。GPS : 36° 58' 52" N, 139° 48' 24" E (塩原、木の葉化石園露頭) 及び 35° 43' 28" N, 139° 13' 39" E (五日市市、秋川の採取地)。

Table 1. List of fossil specimens in this study
表 1. 本研究で調査した化石標本のリスト

標本番号 Specimen number	本研究による同定 ID in this study
SFMV 0003a, b	<i>Tribolodon</i> sp.
SFMV 0004	<i>Tribolodon</i> sp.
SFMV 0006	<i>Tribolodon</i> sp.
SFMV 0008	<i>Tribolodon</i> sp.
SFMV 0009	<i>Tribolodon</i> sp.
KYFSI 077	<i>Tribolodon</i> sp.
KYFSI 078	<i>Tribolodon</i> sp.
SFMV 0002a, b	Cyprinidae gen. et sp. indet.
SFMV 0005	Cyprinidae gen. et sp. indet.
SFMV 0007	Cyprinidae gen. et sp. indet.
KYFSI 076	Cyprinidae gen. et sp. indet.
KYFSI 079	Cyprinidae gen. et sp. indet.

ある木の葉化石園の露頭から産出したもので、いずれも採取年月日と採取者は不明である。SFMV 2 と 3 はパートとカウンターパートの 2 点から成る。魚類化石の標本ラベルには、SFMV 2a, b がハゼ科ヨシノボリ属種不明、その他はすべてコイ科ウグイ属種不明という予察的な同定がなされていた。それぞれの標本は、一匹の魚類の全身または体の一部がシルト質の泥岩に埋まっており、顕微鏡 (Leica DMS-1000) 下で昆虫針を用いてクリーニングを行った。

化石種との比較に用いる現生種のウグイ (*T. hakonensis*) は、東京都あきる野市五日市の多摩川水系秋川において、著者の一人 (山本) らが 2019 年 5 月 29 日に釣りによって採取した 5 個体を用いた (表 2)。採取したいずれの個体も、婚姻色が確認できなかったため性別は不明である。標本のうち、標本番号 KPM-NI 58790 58791, 58792, 58793 の 4 個体を用いて透明二重染色骨格標本作製し、KPM-NI 58794 の 1 個体を用いて乾燥骨格標本作製した。透明二重染色骨格標本の基本的な作製手順は河村・細谷 (1991) に従い、具体的な手順は以下の通りである。

1. 固定 : 5 %ホルマリン溶液で標本を 7 日間固定する。
2. 水洗 : ホルマリンを抜くために流水中に 2 日間放置する。

3. 漂白 : 3 %過酸化水素水に漬け、1 日間色素を漂白する。
4. 水洗 : 過酸化水素水を抜くために流水中に 1 日間放置する。
5. 軟骨染色 : アルシアンブルー 10 ml、100 %エタノール 350 ml、氷酢酸 150 ml を混ぜ合わせて染色液を作成し、1 日間漬けて軟骨を青く染色する。
6. 脱水 : 50 %エタノール溶液に 2 日間浸漬した後、100 %エタノールに 2 時間浸漬する。
7. 透明化 : 4 %水酸化カリウム溶液に 2 日間漬け、軟組織を透明化させる。
8. 硬骨染色 : アリザリンレッドの粉末、100 %グリセリン、1 %抱水クロラル溶液の 3 つを 1 : 2 : 12 の割合で混ぜ合わせ、染色原液を作成する。次に、2 %水酸化カリウム溶液 700 ml に染色原液を少しずつ加えて染色液を作成する。このとき、染色液の色が赤紫色に変化するタイミングで染色原液を加えるのを止める。最後に、作成した染色液の中に標本を 1 日間漬け、硬骨を赤く染色する。
9. 脱色 : 3 %水酸化カリウム溶液に 1 日間浸漬し、脱色する。
10. 脱水 : 50 %エタノール溶液に 3 日間漬けた後、100 %エタノールに 2 時間浸漬する。
11. 脱脂 : 100 %キシレンに 2 時間漬け、脱脂を行う。
12. キシレン抜き : 70 %エタノール溶液に 1 日間漬け、キシレンを脱液する。
13. 浸透 : 100 %グリセリンと 100 %エタノールを 1 : 1 の割合で混ぜ、1 日間浸漬する。
14. 保存 : 100 %グリセリンに防腐剤のチモール粉末を少量加え、そこに標本を漬けて保存する。なお、博物館への標本寄贈に際して、アルコール液浸に変更した。

作製した透明骨格標本は、宮田・藪本 (2018) で用いられている骨格の分け方を参考に各部を解剖した。咽頭歯の観察に用いた乾燥骨格標本については、標本を 15 分間湯煎した後にピンセットを用いて除肉を行った。

Table 2. Standard length of the modern *Tribolodon hakonensis* specimens in this study
表 2. 本研究で調査したウグイ (現生種) 標本の標準体長

標本番号 Specimen number	標準体長 Standard length	標本の状態 Condition
KPM-NI 58790	73 mm	透明骨格標本 transparent specimen
KPM-NI 58791	123 mm	透明骨格標本 transparent specimen
KPM-NI 58792	94 mm	透明骨格標本 transparent specimen
KPM-NI 58793	140 mm	透明骨格標本 transparent specimen
KPM-NI 58794	205 mm	乾燥骨格標本 dried skeleton

透明骨格標本および乾燥骨格標本は、実体顕微鏡 Leica DMS-1000 (Leica Microsystems 社製、東京学芸大学所蔵) を用いて観察を行った。なお、*T. hakonensis* 以外の現生のコイ科魚類の骨学情報は、簀本ほか (2008, 2010)、宮田ほか (2011, 2012)、宮田・簀本 (2018) を参考にした。

全ての化石標本および透明骨格標本は、同じデジタル顕微鏡とデジタルカメラを用いて観察および撮影を行った。それらの画像は、Leica Application Suite Ver. 4.8 (Leica Microsystems) と MediBang Paint Ver. 24.6 (株式会社 MediBang) を用いて処理した。解剖学的用語は宮田・簀本 (2018) に従い、同定する際の比較対象となる分類群は全て東アジア原産種に限った。

記 載

Tribolodon hakonensis の現生個体の骨学的記載

ウグイ (*T. hakonensis*) の骨格のうち、化石に比較的良好に保存されている 11 の領域 (1: 眼下骨、2: 顎骨、3: 鰓蓋骨、4: 懸垂骨、5: 尾鰭骨格、6: 背鰭骨格、7: 臀鰭骨格、8: ウェーバー器官、9: 上神経棘、10: 舌弓、11: 咽頭骨) の記載を以下に示す。

眼下骨 (infraorbitals)

(図 2A, B)

眼下骨は眼窩の下に位置しており、眼窩の下縁に沿って第 1 眼下骨から第 5 眼下骨までの 5

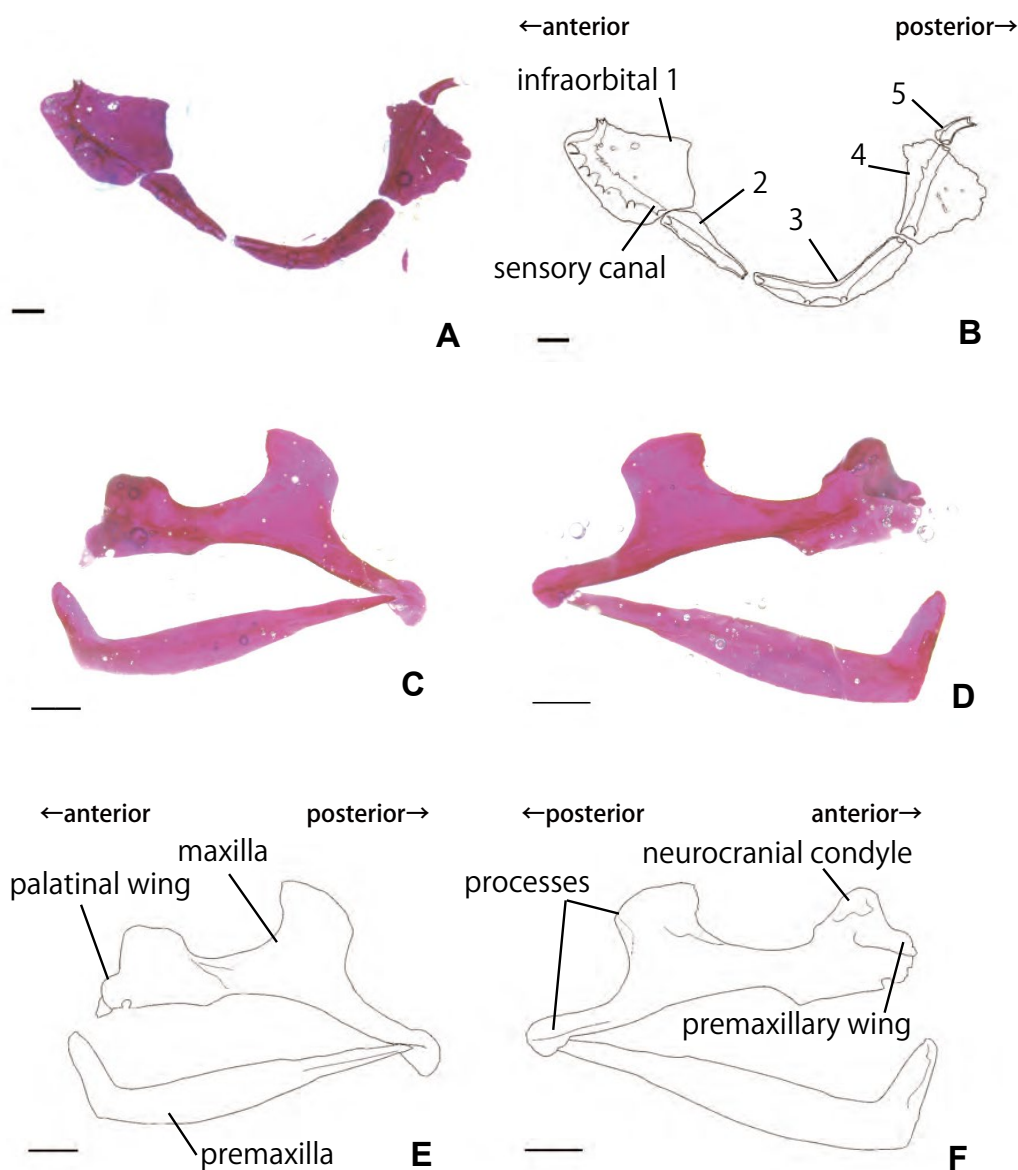


Fig. 2. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791, infraorbitals and upper jaw bones. (A) Lateral view of the left infraorbitals and (B) their interpretation. (C) Lateral and (D) medial views of the left upper jaw bones, and their sketches (E, F). Scale bar = 1 mm.

図 2. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791 の眼下骨及び上顎。 (A) 左眼下骨外側面とスケッチ (B)。 (C) 左上顎の外側面と (D) 内側面、及びそれらのスケッチ (E, F)。スケールバーは全て 1 mm。

つの骨が並んでいる。また、それぞれの骨には側線感覚管が通る細い管 (sensory canal) が存在している (図 2B)。

第1眼下骨 (別名: 涙骨 lachrymal) は五角形で幅広く、上縁が背側へ突出している。感覚管が中央よりもやや腹側を通り、骨の前後に1つずつ開口部がある。感覚管は骨の前端および終端まで伸びている。第2眼下骨は細く、前端から後端に向かうにつれて幅が狭くなる。長さは、第1眼下骨に比べてやや短い。前端近くの上縁が背側へ緩やかに突出している。感覚管は中央よりもやや腹側を通り、開口部は前後端にそれぞれ1つずつと、中央に2つ存在している。第3眼下骨は最も長く、第2眼下骨の約1.5倍である。全体的に細長く、前端では幅が狭くなる。感覚管は中央よりやや背側を通り、開口部は前後端にそれぞれ1つずつと、中央付近に2つ存在する。第4眼下骨は幅広く、前端から後端に向かって幅広となり、三角形に近い台形を呈する。後端幅は前端幅の約3倍である。長さは、第1眼下骨とほぼ同程度である。感覚管は中央よりもやや背側を通り、前後端にそれぞれ1つずつ開口部が存在する。第5眼下骨は細く棒状で、最も短い。長さは第2眼下骨の約1/2である。感覚管は中央を通り、前後端にそれぞれ1つずつ開口部が存在する。

顎骨 (jaw bones)

(図 2C-F、図 3)

顎骨は上顎および下顎に分けられる。上顎は、前上顎骨 (premaxilla)、および主上顎骨 (maxilla) の2つの骨で構成されている。下顎は、歯骨 (dentary)、角関節骨 (angular-articular)、後関節骨 (retroarticular) の3つの骨で構成されている。

前上顎骨は口縁の上縁部分に該当する骨で、上顎の前部に位置している。全体的に細く、L字型の形状をしている。前端部は背側へ突き出ており、この突起で左右の前上顎骨が癒合している。骨の中央部はやや幅広くなり、後端へ向かうにつれて細くなる。主上顎骨は上顎の後部に位置している。前端には外側に口蓋骨翼 (palatinal wing)、内側に前上顎骨翼 (premaxillary wing) の2つの突起が存在している。また、前端上部には、神経頭蓋顆 (neurocranial condyle) という丸みを帯びた突起が存在する。骨の中央および後端には、突出した翼状部 (process) が存在する。中央の翼状部は背側へ伸び、台形の形を呈する (図 2C-F)。後端の翼状部はやや丸みを帯びており、この部分で前上顎骨および下顎の歯骨と関節する。

歯骨は口縁の下縁部分に該当する骨で、下顎の先端に位置している (図 3)。先端部分の腹側がやや括れている。上縁中央には鉤状突起

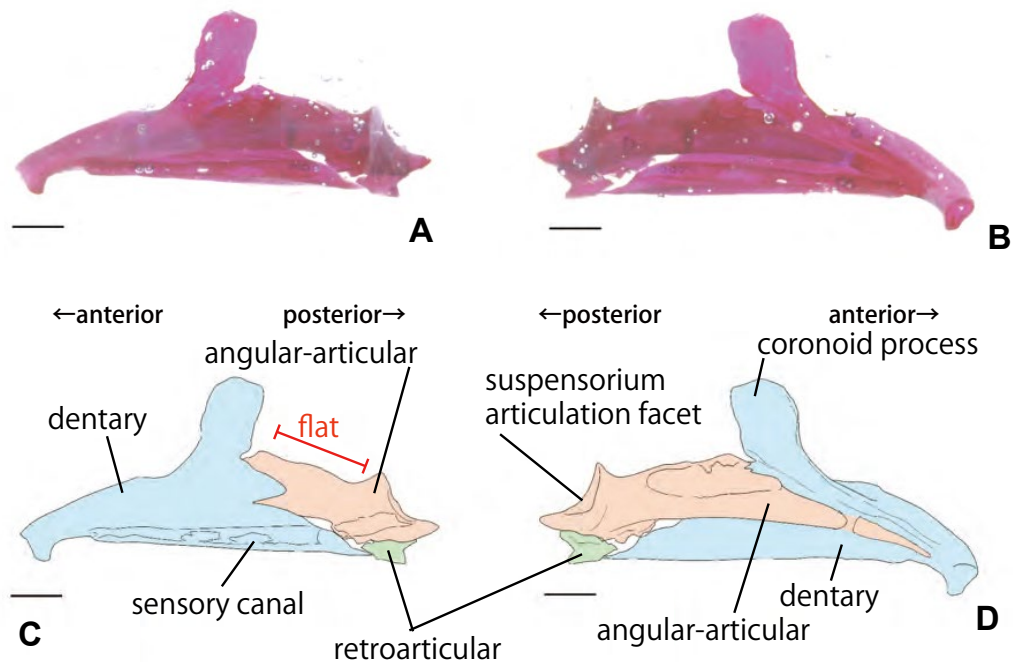


Fig. 3. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791, lower jaw bones. (A) lateral and (B) medial views of the left lower jaw bones and (C, D) their interpretation. Scale bar = 1 mm.

図 3. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791 の下顎. (A) 左下顎の外側面と (B) 内側面, およびそのスケッチ (C, D). スケールバーは全て 1 mm.

(coronoid process) が、上縁に対してほぼ垂直に突出している。歯骨の先端付近の上縁は直線的で、鉤状突起の基部付近ではやや腹側へ落ち込む。後端の内側は凹んでおり、そこに角関節骨の前部が収まっている。感覚管が中央よりやや腹側を通り、前後端および中央付近に開口部が見られる。角関節骨は細長い三角形を呈し、前端に向かうにつれて幅が狭くなる。上縁は突出せずに平坦であるため (図 3C)、下顎全体を観察した際には歯骨の鉤状突起だけが背側に突出して見える。前部は歯骨後端の凹みに挿入されている (図 3D)。後端上部には懸垂骨関節面 (suspensorial articulation facet) があり、ここで懸垂骨の方骨と関節している。また、後端下部では後関節骨と関節している。感覚管は後部の腹側を通り、前後端に開口部が存在する。後関節骨は三角形の形を呈し、後端が内側へ湾入している。上縁で角関節骨の下縁と関節する。

鰓蓋骨 (opercular bones)

(図 4A, B)

鰓蓋骨は鰓を覆っている骨を指し、主鰓蓋骨 (opercle)、下鰓蓋骨 (subopercle)、前鰓蓋骨 (preopercle)、間鰓蓋骨 (interopercle) の 4 つで構成されている。

主鰓蓋骨は最も幅広く、台形を呈する薄い板状の骨である。背側縁および後縁はほぼ同じ長さであり、どちらも内側に緩く湾入している (図 4B)。下縁はほぼ直線である。前縁上部は前方へ突出している。また、前縁上部では、懸垂骨の舌顎骨と関節する。下鰓蓋骨は鰓蓋骨の中でも最も内側に位置しており、主鰓蓋骨の下端内側に存在する。三角形を呈し、前端は幅広く、後端に向かうにつれて幅が狭くなり、後端は尖っている。下縁は丸みを帯びて湾曲している。

前鰓蓋骨はブーメランのような折れ曲がった三日月形を呈し、感覚管が上部では中央を通り、下部では中央よりやや腹側を通っている。開口部は腹側に向かって開いている。間鰓蓋骨は前鰓蓋骨の下端内側に位置し、三角形を呈する。長さは、下鰓蓋骨とほぼ同じである。前端が尖り、後端に向かうにつれて幅が広がる。後端幅は、下鰓蓋骨の前端幅の約 1.5 倍である。

懸垂骨 (suspensorium)

(図 4A, C)

懸垂骨は鰓蓋骨の前方に位置しており、口蓋骨 (autopalatine)、内翼状骨 (endopterygoid)、外翼状骨 (ectopterygoid)、後翼状骨 (metapterygoid)、方骨 (quadrate)、接続骨 (symplectic)、舌顎骨

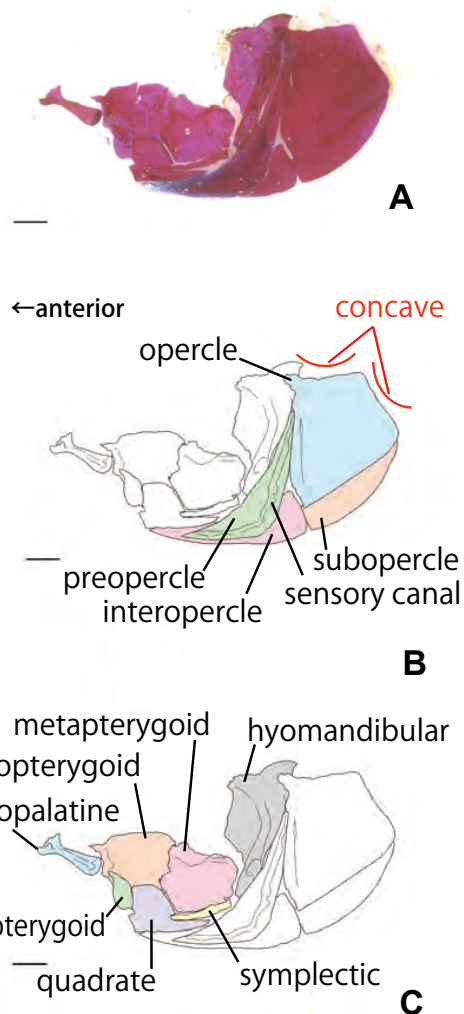


Fig. 4. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791, opercular bones and suspensorium. (A) lateral view of the left opercular bones and suspensorium, and (B, D) their interpretation. Scale bar = 2 mm.

図 4. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791 の鰓蓋骨と懸垂骨. (A) 左側の鰓蓋骨と懸垂骨の外側面 (A) と、それぞれのスケッチ (B, C). スケールバーはいずれも 2 mm.

(hyomandibular) の 7 つで構成されている。

口蓋骨は最も先端に位置する小さな骨であり、骨の中央部分は幅が狭くなっている。前端は三方向に分かれて突出しており、外側の突出部で前上顎骨の先端部分と関節する。また、後端で内翼状骨と関節する。内翼状骨は板状で幅広く、前縁で口蓋骨に関節する。下縁には外翼状骨と方骨が接し、後縁には後翼状骨が接している。全体的に薄い骨であるが、前縁にある口蓋骨との関節面のみ厚くなっている。外翼状骨は薄い板状の骨で、内翼状骨の下部に位置している。骨の中央が最も幅広く、前端に向かうにしたがって細くなり、先端

は腹側に向かって曲がる。後翼状骨は五角形を呈する薄い板状の骨であり、中央部が外側に向かってやや膨らんでいる (図 4C)。前縁および上縁は緩やかに湾入しており、下縁は腹側に大きく突出している。大きさは、内翼状骨と同程度である。

方骨は扇形を呈する丸みを帯びた骨で、下縁後端は後方へ鋭く突出している。また、下縁前端にある突出した下顎関節面で、下顎の角関節骨と関節する。内側には細い凹みが存在し、そこに接続骨の前部が収まる。接続骨は細長くやや扁平な棒状の骨で、前部は方骨の凹みに挿入されている。わずかに背側に反り返っている。また、前端から後端に向かうにつれてわずかに幅が広くなる。舌顎骨は懸垂骨の後端に位置する骨である。中央より上は幅広く四角形を呈し、中央より下は急激に幅が狭まり、棒状となっている。上縁の後端部分で主鰓蓋骨と関節し、懸垂骨と鰓蓋骨を結びつけている。

尾鰭骨格 (caudal fin skeleton)

(図 5A, B)

尾鰭骨格は、尾鰭椎前椎体 (preural centrum)、上尾骨 (epural)、側尾棒骨 (pleurostyle)、下尾骨 (hypural)、準下尾骨 (parhypural) の 5 種類の骨から構成される。

尾鰭椎前椎体の内、最も後方にある尾鰭椎前第 1 椎体 (first preural centrum) は、第 1 尾鰭椎 (first ural vertebra) と癒合し、尾鰭椎前第 1 椎体 + 尾鰭第 1 椎体 (以下 $pu1+u1$ と呼称) を形成している。 $pu1+u1$ からは、尾鰭椎前第 1 椎体神経棘 (neural spine of preural centrum 1: 以下 $npu1$ と呼称) が背側に突出している。 $npu1$ の形は扁平で幅広く、先端は尖っている。上尾骨は棒状で細長く、 $npu1$ の後方に位置する骨である。なお、上尾骨は $npu1$ の基部の付近まで伸びている (図 5B)。側尾棒骨は上尾骨の後方に位置し、 $pu1+u1$ に癒合する左右 1 対の骨である。やや扁平で細長い形状をしており、上尾骨の上端付近まで伸びている。上部は第 2 尾神経骨という細い棒状の骨に左右から挟まれる。

下尾骨は尾鰭骨格の後端に位置する骨であり、第 1 下尾骨から第 6 下尾骨まで、合計 6 つ存在している (図 5B)。第 1 下尾骨は後端に向かうにつれて幅が広くなり、後端の幅は 6 つの下尾骨の中で最大である。第 2 下尾骨は幅が一定で、長さは第 1 下尾骨と同程度である。また、基部で $pu1+u1$ に癒合している。第 3 下尾骨は $pu1+u1$ に関節しており、後端に向かうにつれてわずかに幅広となる。長さは第 2 下尾骨と同程度である。第 4 下尾骨、第 5 下尾骨、第 6 下尾骨は側尾棒

骨の後方に位置している。これら 3 つの内、第 6 下尾骨が最も短く、第 4 下尾骨の長さの約 1/2 である。準下尾骨は第 1 下尾骨の前方に位置する、扁平で細長い骨である。骨の幅は変化せず、一定である。なお、準下尾骨の基部は、第 1 下尾骨の基部と癒合している。

背鰭骨格 (dorsal fin skeleton)

(図 5C, D)

背鰭骨格は、鰭を支持する担鰭骨 (pterygiophore) および鰭条から成る。また、担鰭骨には、近担鰭骨 (proximal pterygiophore)、遠担鰭骨 (distal pterygiophore)、間担鰭骨 (median pterygiophore) の 3 種類が存在している。

Tribolodon hakonensis の全ての鰭 (尾鰭、背鰭、臀鰭、腹鰭、胸鰭) の鰭条は、柔軟性に富んだ軟条である。背鰭の鰭条は 10 本存在し、前方の 3 本が不分岐軟条で、後方の 7 本が分岐軟条である。また、第 1 鰭条は他の 9 本の鰭条と比べて短く、棘のような形である。

近担鰭骨は担鰭骨の中で最も大きく 10 本存在し、骨の前後に翼が発達している。長さは、第 1 近担鰭骨が最長で、後方に向かうにつれて次第に短くなる。また、第 1 近担鰭骨の前翼は深く湾入しており (図 5D)、湾入は骨の約 1/2 の長さまで達する。遠担鰭骨は短く小さな骨であり、骨の後端で鰭条の基部と接している。前端および後端は丸みを帯びている。間担鰭骨は、遠担鰭骨と同様に短く小さな骨であり、第 4 近担鰭骨より後方にのみ存在している。また、後端の間担鰭骨の腹側には、背鰭終端骨 (stay) という四角形の板状の骨が関節している。

臀鰭骨格 (anal fin skeleton)

(図 5E, F)

臀鰭骨格は背鰭骨格と同様に、近担鰭骨、遠担鰭骨、間担鰭骨の 3 種類の担鰭骨と鰭条から構成されている。臀鰭の鰭条は 10 本もしくは 11 本存在し (KPM-NI 58791 のみ 10 本)、前方の 3 本が不分岐軟条で、後方の 7 本もしくは 8 本が分岐軟条である。

近担鰭骨は担鰭骨の中で最も大きく、9 本もしくは 10 本存在し (KPM-NI 58790 のみ 10 本)、骨の前後に翼が発達している。長さは、第 1 近担鰭骨が最長で、後方に向かうにつれて次第に短くなる。また、第 1 近担鰭骨の前翼の中央付近に湾入 (図 5F) が確認できる。遠担鰭骨は短く小さな骨であり、骨の後端で鰭条の基部と接している。前端および後端は丸みを帯びている。間担鰭骨は、長方形を呈する粒状の骨であり、第 4

近担鰭骨より後方にのみ存在している。また、後端の間担鰭骨の背側には、臀鰭終端骨 (stay) という四角形の骨が関節している。

ウェーバー器官 (Weberian apparatus)
(図 6A, B)

ウェーバー器官とは、骨鰾上目の魚類に存在する、特殊化した椎骨から成る構造であり、結骨 (claustrum)、舟状骨 (scaphium)、挿入骨 (intercalarium)、三脚骨 (tripus) で構成される。

結骨は、第2上神経棘の下方に位置しており、4種類の骨片の中で最も背側に存在する。舟状骨

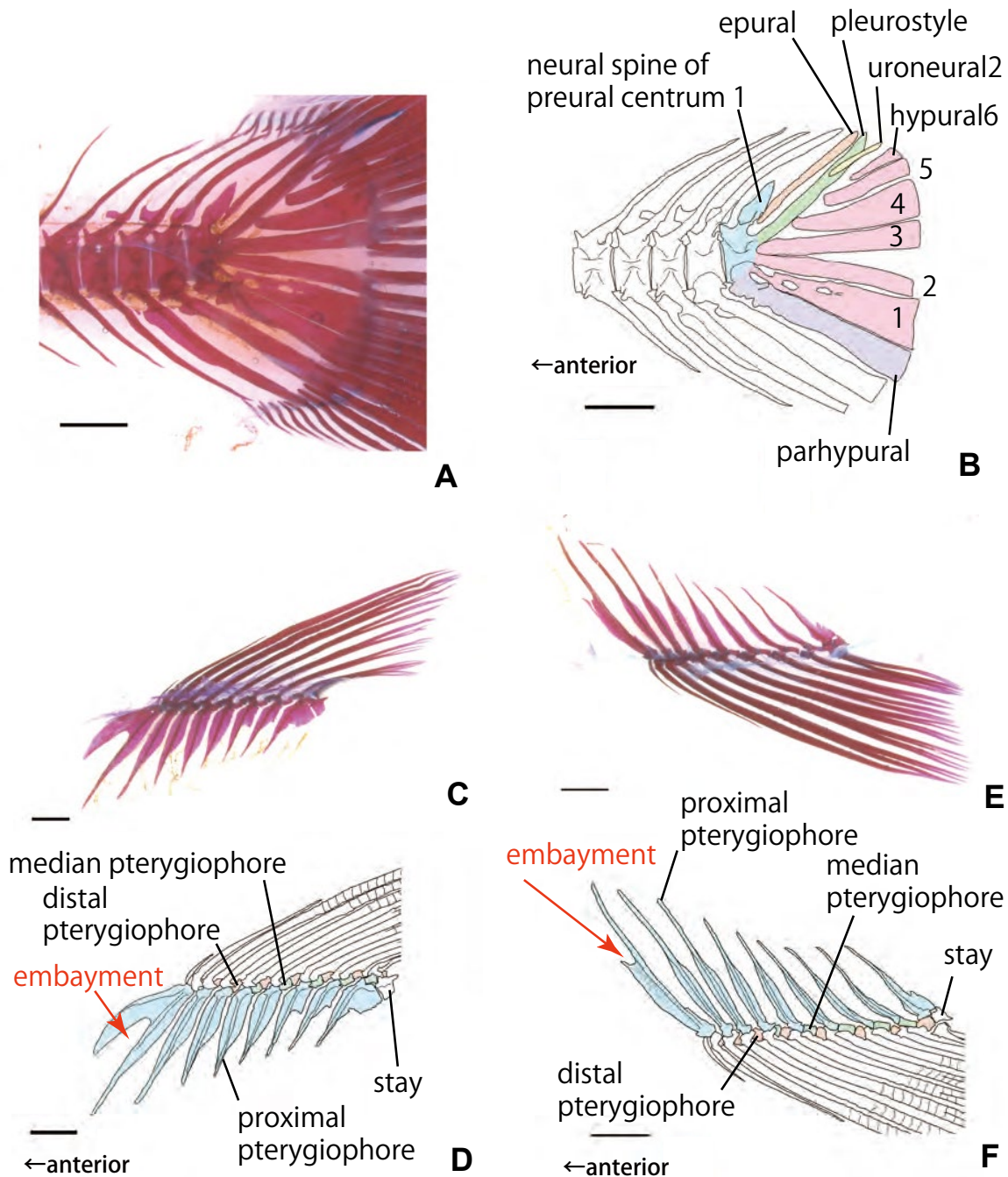


Fig. 5. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791, caudal, dorsal, and anal fin skeleton. (A) left lateral view of the caudal fin and (B) interpretation, asterisk indicating fused first preural centrum and first caudal vertebra. (C) left lateral view of the dorsal fin and (D) interpretation. (E) left lateral view of the anal fin and (F) interpretation. Scale bar = 2 mm.

図 5. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791 の尾鰭・背鰭・臀鰭骨格. (A) 尾鰭骨格の左側面及びスケッチ (B), アステリクスは尾鰭椎前第1椎体+尾鰭第1椎体. (C) 背鰭骨格の左側面及びスケッチ (D). (E) 臀鰭骨格の左側面及びスケッチ (F). スケールバーはいずれも 2 mm.

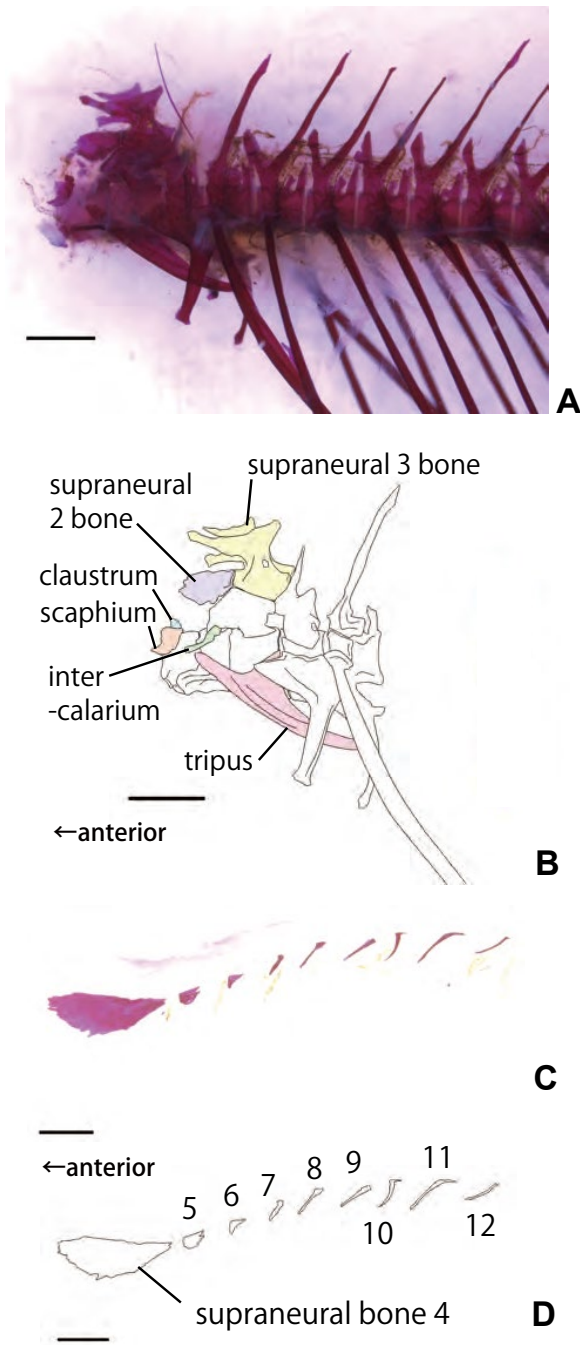


Fig. 6. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791, Weberian apparatus and supraneural bones. (A) Left lateral view of the Weberian apparatus and (B) interpretation. (C) Left lateral view of the supraneural bones and (D) interpretation. Scale bar = 2 mm.

図 6. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791 のウェーバー器官及び上神経棘. (A) ウェーバー器官左側面とスケッチ (B), 及び上神経棘左側面 (C) とスケッチ (D). スケールバーはいずれも 2 mm.

は、結骨の下方に位置する四角形の骨である。挿入骨は、舟状骨の後方に位置する細く短い棒状の骨である。三脚骨は、4つの骨の中で最も大きい三角形の骨であり、後方へ伸びる突起は腹側に膨らむように緩やかにカーブしている。第2上神経

棘は楕円形で平坦である。また、第3上神経棘は背側へ伸びており、上端が前方と後方へ突出している逆三角形を呈する (図 6B)。

上神経棘 (supraneural bones)

(図 6)

上神経棘は、背鰭骨格の前方に存在する複数の小さな骨である。ウェーバー器官を構成する第2、第3上神経棘を除き、8もしくは9本存在する (KPM-NI 58792 のみ 8 本)。それぞれの骨は、各椎骨から伸びる神経棘の間に挟まるように位置している。最も前方のもの (第4上神経棘) は板状で楕円形を呈する。また、第5、第6上神経棘の2つは粒状となり、それより後方のものは棒状となる。

舌弓 (hyoid arch)

(図 7)

舌弓は舌を支持する骨であり、左右の間鰓蓋骨の間に位置している。上位下舌骨 (upper hypohyal)、下位下舌骨 (lower hypohyal)、前角舌骨 (anterior ceratohyal)、後角舌骨 (posterior ceratohyal)、間舌骨 (interhyal)、鰓条骨 (branchiostegal)、尾舌骨 (urohyal) の7種類の骨で構成されている。

上位下舌骨は舌弓の先端に位置する骨であり、腹側面で下位下舌骨と関節する。形状は後端がやや膨らんだ楕円形で、大きさは下位下舌骨よりもやや小さい。下位下舌骨は、上位下舌骨と同じく舌弓の先端に位置する三角形の骨であり、後端で後角舌骨と関節する。前角舌骨は下位下舌骨の後方に位置する骨であり、中央が括れた長方形を呈する。また、後端幅は前端幅の約2である。内面に第1、第2鰓条骨の基部が関節する。後角舌骨は台形を呈する骨であり、前端で前角下骨と関節する。長さは、前角舌骨の約1/2である。また、後端の一部がわずかに凹んでおり、そこに間舌骨が関節する。間舌骨は舌弓の中で最も小さく、短い棒状の骨である。上端に比べて下端はやや尖っている。また、下端で後角舌骨と関節する。鰓条骨は左右に3対存在するアーチ状の骨である (図 7A–D)。第1、第2鰓条骨は、基部で前角舌骨と関節し、第3鰓条骨は基部で後角舌骨と関節する。また、第1鰓条骨は他の2本に比べて前半部分の幅が狭い。

尾舌骨は、左右の舌弓の間に位置する骨である。前端は二又に分かれており (図 7F, I)、背側から見るとU字型をしている。下縁に沿って左右にフランジが発達し、フランジの後端は尖っている。また、前端から後端に向かうにつれて幅広となる翼状部が背側に発達している (dorsal

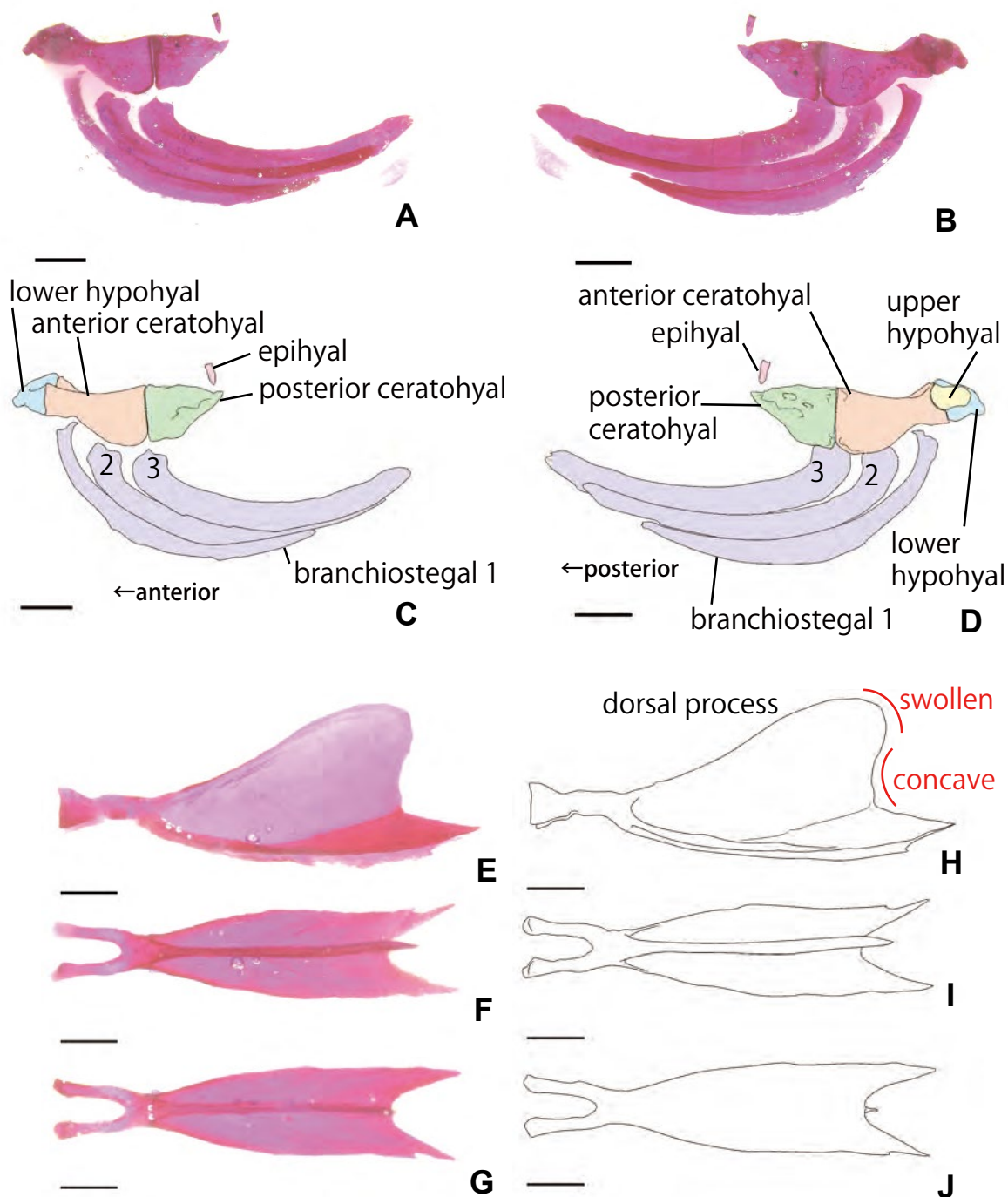


Fig. 7. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791, hyoid arch. (A) left lateral and (B) medial views of the left hyoid arch, and (C, D) their interpretation. (E) left lateral, (F) dorsal, and (G) ventral views of urohyal, and (H-J) their interpretation. Scale bar = 2 mm (A-D) and 1 mm (E-J).

図 7. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791 の舌弓. (A) 左側の舌弓の外側面, (B) 内側面, 及びスケッチ (C, D). (E) 尾舌骨の左側面, (F) 背側面, (G) 腹側面, 及びそのスケッチ (H, I, J). スケールバーは 2 mm (A-D) 及び 1 mm (E-J).

process、図 7E, H)。翼状部の後縁は、上部で丸みを帯びて膨らんだ後、下部では緩やかに湾入する。

咽頭骨 (pharyngeal)

(図 8)

咽頭骨とは、5 対ある鰓弓のうち最も後方の第

5 鰓弓が特殊化したものであり、咽頭骨の後面には咽頭歯という複数の歯が並んでいる。咽頭骨は三日月状で、下端は内側へ向かって約 90 度の角度でカーブしている。咽頭歯は 2 列確認でき、内列に 5 本もしくは 4 本、外列に 2 本並んでいる。また、外列の咽頭歯は内列のものと比べて短く細

い。咽頭歯の形は円柱状であり、先端は尖っている。また、内列の咽頭歯の中には、先端が鉤爪のように内側へ曲がるものも存在する。

現生個体と東アジア原産種の骨学的特徴の比較

記載した現生種のウグイ (*Tribolodon hakonensis*) の骨学的情報を、東アジア原産の現生コイ科魚類のうち全身骨格の骨学的記載がなされている5種 (*Hemiculter leucisculus* [藪本ほか, 2008]、*Xenocypris argentea* [藪本ほか, 2010]、*Zacco platypus* [宮田ほか, 2011]、*Candidia barbatus* [宮田ほか, 2012]、*Nipponocypris temminckii* [宮田・藪本, 2018]) と比較し、ウグイと他のコイ科魚類5種との間に違いが見られた骨学的特徴を表3にまとめた。なお、表にまとめた骨学的特徴は、観察した全ての標本 (KPM-NI 58790–58793) に共通して確認できたものである。

化石標本の記載

条鰭綱 Class **Actinopterygii** Klein 1885

コイ目 Order **Cypriniformes** Bleeker 1859

コイ科 Family **Cyprinidae** Rafinesque 1815

ウグイ亜科 Subfamily **Leuciscinae** Bonaparte 1835

ウグイ属 Genus ***Tribolodon*** Sauvage 1883

ウグイ属 種不明 ***Tribolodon* sp.**

(図 9–11)

記載標本 : SFMV 3a, b (パートとカウンターパート), SFMV 4, SFMV 6, SFMV 8, SFMV 9, KYFSI 77, KYFSI 78.

SFMV 3a, b は 83 mm の胴体部分で、いずれの標本でも頭部の大部分と尾鰭が欠損している。SFMV 3a では、背鰭、臀鰭、下顎の歯骨が保存されている。SFMV 4 は、頭部の後半から尾鰭骨格の直前までの 60 mm の胴体部分で、尾鰭は完全に欠損している。主鰓蓋骨などの頭部の骨と、背鰭、臀鰭、咽頭骨が保存されている。SFMV 6 は、頭部の後半から尾鰭骨格までが残る 90 mm の胴体部分である。背鰭、臀鰭、腹鰭が保存されており、尾鰭に関しては基部のみ保存されている。SFMV 8 は、133 mm の全身が保存されており、背鰭、尾鰭、咽頭骨が確認できるが、臀鰭は完全に欠損している。SFMV 9 は、頭部の背側半分

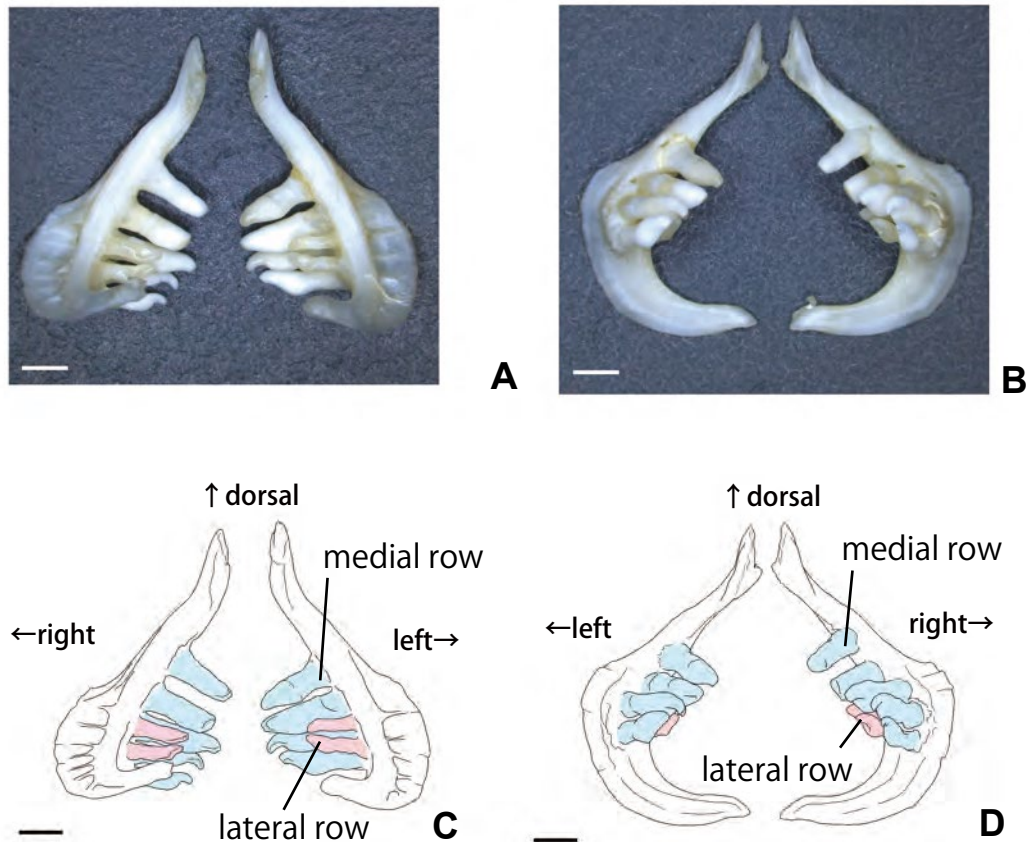


Fig. 8. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58791, pharyngeals. (A) anterior and (B) posterior views and (C, D) their interpretation. Scale bar = 1 mm.

図 8. *Tribolodon hakonensis* KPM-NI 58794 の咽頭骨. (A) 前面, (B) 後面, 及びそれらのスケッチ (C, D). スケールバーは全て 1 mm.

Table 3. Osteological characters of extant *Tribolodon hakonensis*

表 3. ウグイ（現生種）の骨学的特徴

部位 element	骨学的特徴 osteological characteristics
眼下骨 infraorbital	・第3眼下骨の幅が狭い. ・第4眼下骨が三角形に近い台形を呈する. ・第5眼下骨が短く棒状である.
顎骨 jaw bones	・主上顎骨の中央の翼状部が台形. ・角関節骨の上縁が平坦. ・歯骨の鉤状突起が背側にほぼ垂直に突出する.
鰓蓋骨 opercular bones	・主鰓蓋骨の背側縁と後縁の長さが同じで, どちらも内側に緩やかに湾入する.
懸垂骨 suspensorium	・後翼状骨の前縁が湾入し, かつ下縁が腹側へ大きく突出している.
尾鰭骨格 caudal fin skeleton	・上尾骨が棒状で細長く, かつ尾鰭椎前第1椎体神経棘の基部付近まで伸びる.
背鰭骨格 dorsal fin skeleton	・第1鰭条が棘状である. ・第1近担鰭骨の前翼が深く湾入し, 湾入が骨の約1/2の長さに達する.
臀鰭骨格 anal fin skeleton	・近担鰭骨が9もしくは10本で, 第1近担鰭骨の前翼が湾入する.
ウェーバー器官 Weberian ossicles	・背側に向かって伸びる第3上神経棘の上端が, 前後に突き出た逆三角形を呈する.
上神経棘 supernural bones	・第2, 3上神経棘の後方に8もしくは9本存在する. ・第4上神経棘は板状かつ楕円形で, 第5, 6上神経棘は粒状で, それより後方のものは棒状となる.
舌弓 hyoid arch	・尾舌骨の先端がU字型で, 左右のフランジの後端は尖り, 翼状部の後縁は上部では膨出して下部では湾入する.
咽頭骨 pharyngeal bone	・咽頭歯が2列並んでおり, 内列に4もしくは5本, 外列に2本存在する.

および尾鰭が欠損した 142 mm の胴体部分で、背鰭、臀鰭が確認できるが、損傷や欠損が見られる。また、頭部には咽頭骨が保存されている。KYFSI 77 は、頭部の先端が欠損している 76 mm の胴体部分で、背鰭、臀鰭、尾鰭および咽頭骨が保存されている。また、胴体下部に鱗が 1 枚確認できる。KYFSI 78 は、下顎の歯骨および咽頭骨が残る 62 mm の胴体部分で、背鰭、臀鰭は完全に欠損し、腹鰭、胸鰭のみが保存されている。なお、上記の 8 つの標本全てに細い肉間骨が保存されている。

これら 8 つの標本には、以下のようなコイ科の形態学的特徴（上野, 1967）が確認できる。(1) 細くてひげ状の肉間骨が発達する、(2) 背鰭の真下に腹鰭が存在する、(3) 背鰭が 1 基のみ存在する、(4) 鱗が円鱗である、(5) 咽頭歯が生えた咽頭骨が存在する、(6) 顎骨に歯が存在しない。標本ごとの 6 つの特徴の有無については表 4 にまとめた。これらの形態学的特徴から、上記の 8 標本はコイ科であると同定した。

また、コイ科に見られる咽頭歯の形状は分類に用いることが可能である（Chu, 1935）とされており、5 つの標本（SFMV 4、8、9、KYFSI 77、

78）に保存されている咽頭歯の情報を表 5 にまとめ、スケッチを図 10 に示した。これら 5 つ標本の咽頭歯の歯列数および本数がウグイ属のものと同じ（小林・前田, 1962）し、本研究で観察した KPM-NI 58794 の特徴とも一致している。SFMV 3a, b については、歯骨の鉤状突起がほぼ垂直に突出する点、角関節骨の上縁が平坦である点が KPM-NI 58791 と一致しており、かつ鰭条が全て軟条である点（上野, 1967）から、ウグイ属であると同定した（図 11A, F）。SFMV 6 については、尾鰭骨格の上尾骨が棒状で npu1 の基部付近まで伸びる点、頭部の主鰓蓋骨の上縁と後縁がほぼ同じ長さで、かつ内側へ湾入する点、背鰭の第 1 近担鰭骨の前翼が深く湾入する点、臀鰭の近担鰭骨が 9 本である点が KPM-NI 58791 と一致し、椎骨の数が 44 個である点もウグイ属の範囲（上野, 1967）に当てはまることから、ウグイ属であると同定した（図 11B, C, D, G, H）。

現在の日本に生息しているウグイ属は、ウグイ（*T. hakonensis*）、マルタウグイ（*T. brandtii*）、ジュウサンウグイ（*T. brandtii brandtii*）、エゾウグイ（*T. sachalinensis*）、ウケクチウグイ（*T.*

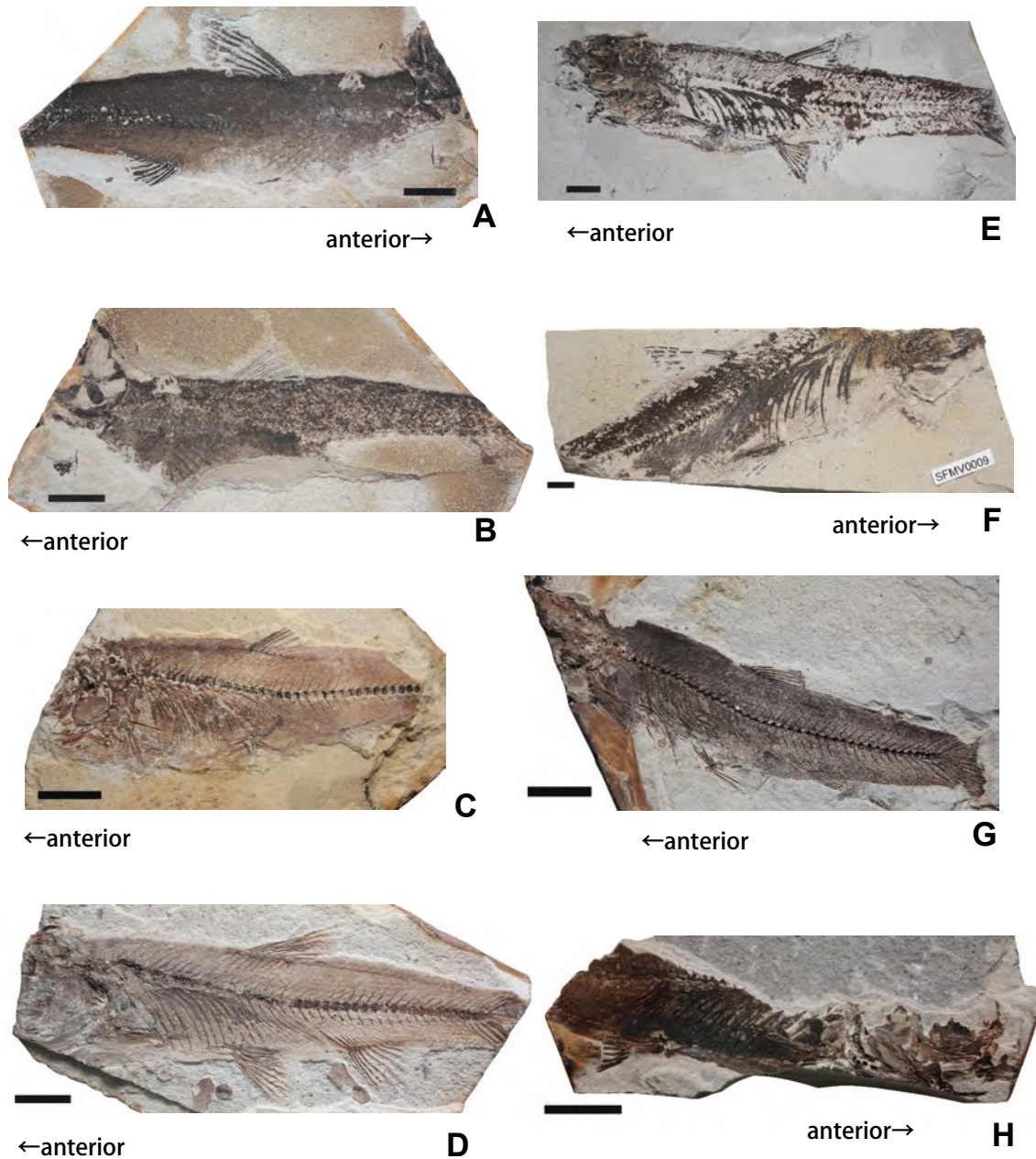


Fig. 9. Fossil specimens of *Tribolodon* sp. (A) SFMV 0003a, (B) SFMV 0003b, (C) SFMV 0004, (D) SFMV 0006, (E) SFMV 0008, (F) SFMV 0009, (G) KYFSI 077, (H) KYFSI 078. Scale bars = 10 mm.

図 9. ウグイ属 (種不明) の化石標本. (A) SFMV 0003a, (B) SFMV 0003b, (C) SFMV 0004, (D) SFMV 0006, (E) SFMV 0008, (F) SFMV 0009, (G) KYFSI 077, (H) KYFSI 078. スケールバーは全て 10 mm.

nakamurai) の 5 種であり、これらの種の同定には椎骨の数、鱗の数、頭部の側線感覚管の形状と開口部の数、および婚姻色を用いるとされている (天野・酒井 2014)。これらのうち、大型のマルタウグイ (*T. brandtii*) およびジュウサンウグイ (*T. brandtii brandtii*) は椎骨の数が 45 個以上であることから (天野・酒井, 2014)、SFMV 6 は上記の 2 種以外であるといえる。また、エゾウグイ (*T. sachalinensis*) では臀鰭鰭条の後縁が湾入せず、ウケクチウグイ (*T. nakamurai*) では下顎が

上顎よりも突き出るといった形態学的特徴が報告されている (中坊, 2013)。SFMV 6 では臀鰭鰭条の後縁は湾入していることから (図 11D)、エゾウグイ (*T. sachalinensis*) 以外の種であり、SFMV 8 では下顎が上顎よりも突出していないため (図 11E)、ウケクチウグイ (*T. nakamurai*) 以外の種であるといえる。その他の標本に関しては、種を同定するための形態学的特徴が見られないため、属までしか同定できない。

Table 4. List of character states in the eight fossil specimens of *Tribolodon* sp. (based on Uyeno, 1967)

表 4. 種不明のウグイ属 *Tribolodon* sp. 標本で確認できるコイ科の形態学的特徴（上野, 1967 に基づく）

標本番号 Specimen number	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
SFMV 0003a	○	×	×	×	×	○
SFMV 0003b	○	×	×	×	×	×
SFMV 0004	○	○	×	×	○	×
SFMV 0006	○	○	○	×	×	×
SFMV 0008	○	○	○	×	○	○
SFMV 0009	○	○	×	×	○	×
KYFSI 077	○	○	○	○	○	×
KYFSI 078	○	×	×	×	○	×

(1) Narrow intermuscular bones, (2) pelvic fin right beneath the dorsal fin, (3) only one dorsal fin, (4) cycloid scales, (5) toothed pharyngeal bones, (6) edentulous jaw bones. Circle: confirmed; cross: not confirmed due to preservation.

(1) 細くてひげ状の肉間骨が発達する, (2) 背鰭の真下に腹鰭が存在する, (3) 背鰭が1基のみ存在する, (4) 鱗が円鱗である, (5) 咽頭歯が生えた咽頭骨が存在する, (6) 顎骨に歯が存在しない. ○は確認できるもの, ×は部位の欠損により確認できないもの.

Table 5. Number of tooth rows and number of teeth in the pharyngeals of *Tribolodon* sp. specimens

表 5. 種不明のウグイ属 *Tribolodon* sp. 標本における咽頭歯列の数および咽頭歯の本数のリスト

標本番号 Specimen number	咽頭歯列 # of tooth rows	内列歯数 # of teeth in inner row	外列歯数 # of teeth in outer row
SFMV 0004	2列	4本	2本
SFMV 0008	2列	4本	2本
SFMV 0009	2列	5本	2本
KYFSI 077	2列	4本	2本
KYFSI 078	2列	4本	2本

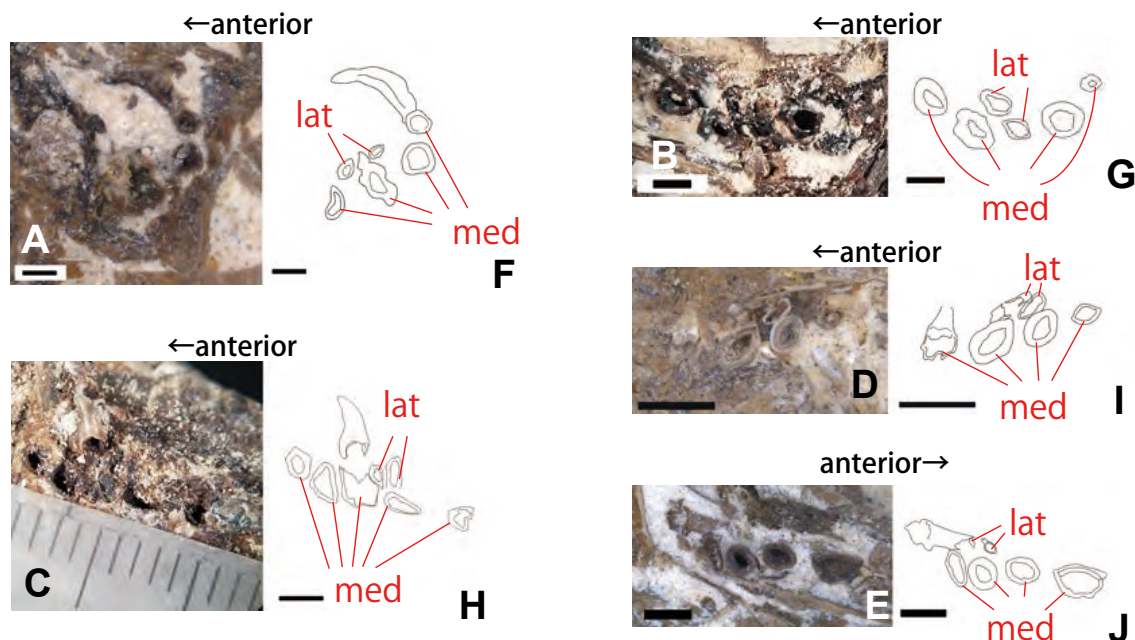


Fig. 10. Pharyngeals of fossil specimens of *Tribolodon* sp. Images [(A) SFMV 0004, (B) SFMV 0008, (C) SFMV 0009, (D) KYFSI 077, (E) KYFSI 078] and interpretation (F to J). Scale bar = 0.5 mm (A), 1 mm (B, D, E), 2 mm (C).

図 10. ウグイ属（種不明）化石標本の咽頭歯の画像 [(A) SFMV 0004, (B) SFMV 0008, (C) SFMV 0009, (D) KYFSI 077, (E) KYFSI 078] とスケッチ (F-J). スケールバーは (A) が 0.5 mm, (B)・(D)・(E) が 1 mm, (C) が 2 mm. SFMV 0008, (F) SFMV 0009, (G) KYFSI 077, (H) KYFSI 078. スケールバーは全て 10 mm.

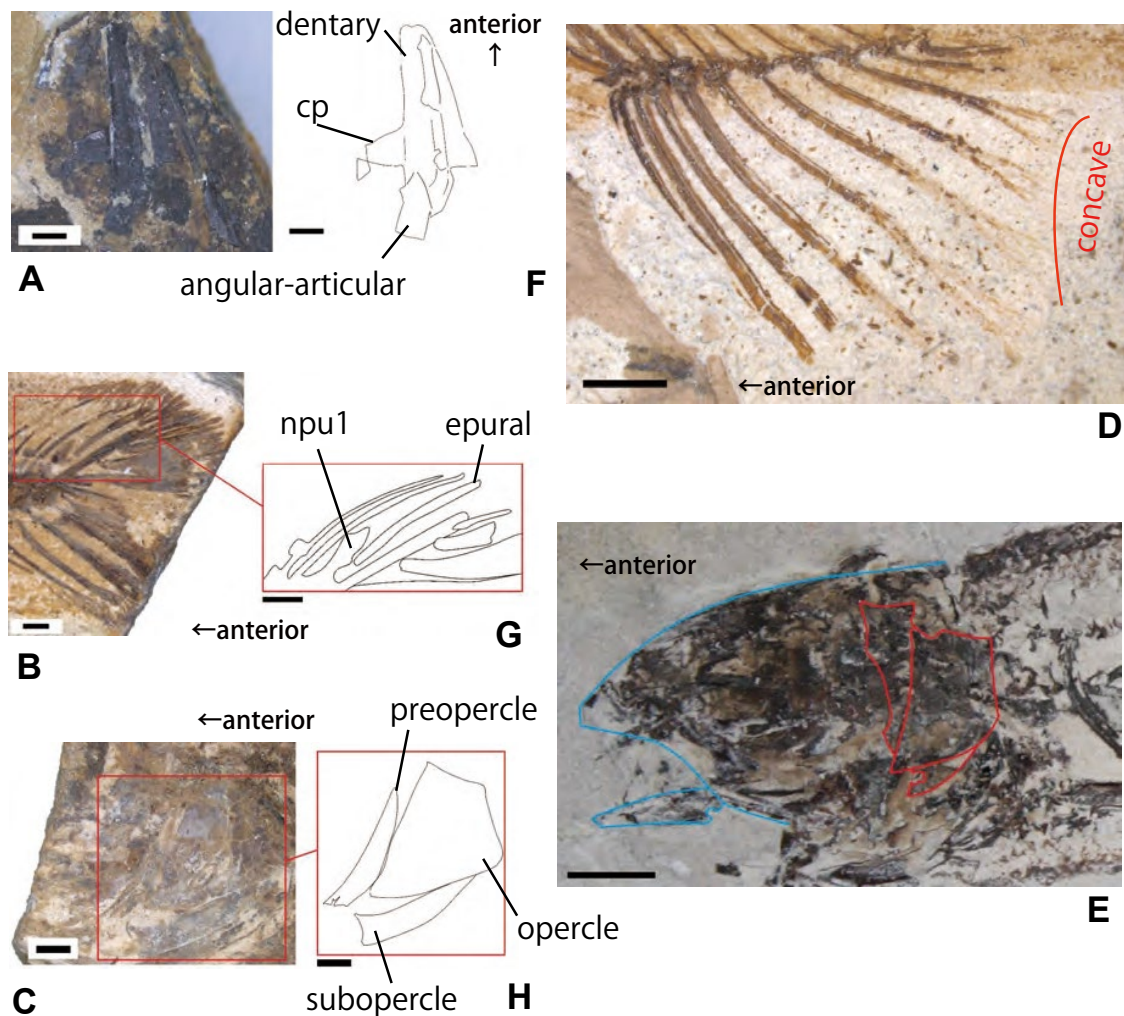


Fig. 11. Fossil specimens of *Tribolodon* sp. Images [(A) lower jaw of SFMV 0003a, (B) caudal skeleton, (C) opercular bones, (D) pelvic fin of SFMV0006, (E) head of SFMV0008 (red and blue lines indicating the outlines of opercular bones and jaws)] and interpretation (F to H). Abbreviations: cp = coronoid process, npu1 = neural spine of 1st preural centrum. Scale bar = 1 mm (A, B), 2 mm (C, D), 10 mm (E).

図 11. ウグイ属 (種不明) の化石標本の画像[(A) SFMV 0003a の下顎, SFMV0006 の (B) 尾鰭骨格, (C) 鰓蓋骨, (D) 臀鰭, (E) SFMV0008 の頭部 (赤線は鰓蓋骨, 青線は上顎と下顎の輪郭を示す)] とスケッチ (F-H). 略称: cp, coronoid process; npu1, neural spine of 1st preural centrum. スケールバーは (A) (B) が 1 mm, (C) (D) が 2 mm, (E) が 10 mm.

コイ科 属・種不明 *Cyprinidae* gen. et sp. indet.
(図 12)

記載標本: SFMV 2a, b (パートとカウンターパート), SFMV 5, SFMV 7, KYFSI 76, KYFSI 79.

SFMV 2a, b は上下方向に圧縮されている 35 mm の胴体部分で、2a では体の背側が、2b では腹側が保存されており、背鰭と臀鰭は観察できない。また、2a には主鰓蓋骨および顎骨が確認できる。SFMV 5 は、頭部の先端が欠損した 110 mm の胴体部分で、頭部には前鰓蓋骨らしき骨が確認できるものの、全体的に損傷が激しくその他の骨の同定が不可能である。SFMV 7 は、背鰭と臀鰭の一部が残る 70 mm の胴体部分で、頭部と尾部は

完全に欠損している。KYFSI 76 は、尾部が欠損した 45 mm の胴体部分で、背鰭と臀鰭の一部が保存されている。また、頭部の先端に、上顎の主上顎骨と下顎の歯骨と思われる骨が確認できる。KYFSI 79 は、頭部と尾部が完全に欠損した 35 mm の胴体部分で、背鰭、臀鰭、腹鰭の一部が保存されている。また、背鰭前方に上神経棘が 6 本確認できる。なお、上記の 6 つの標本全てに細い肉間骨が保存されている。

SFMV 5, SFMV 7, KYFSI 76, KYFSI 79 の 4 つの標本には、コイ科の 4 つの形態学的特徴 [1: 細くてひげ状の肉間骨が発達する、2: 背鰭の真下に腹鰭が存在する、3: 鱗が円鱗である、4: 顎骨に歯が存在しない: 上野 1967] が確認できる。ただし、咽頭骨および咽頭歯は保存されていない。

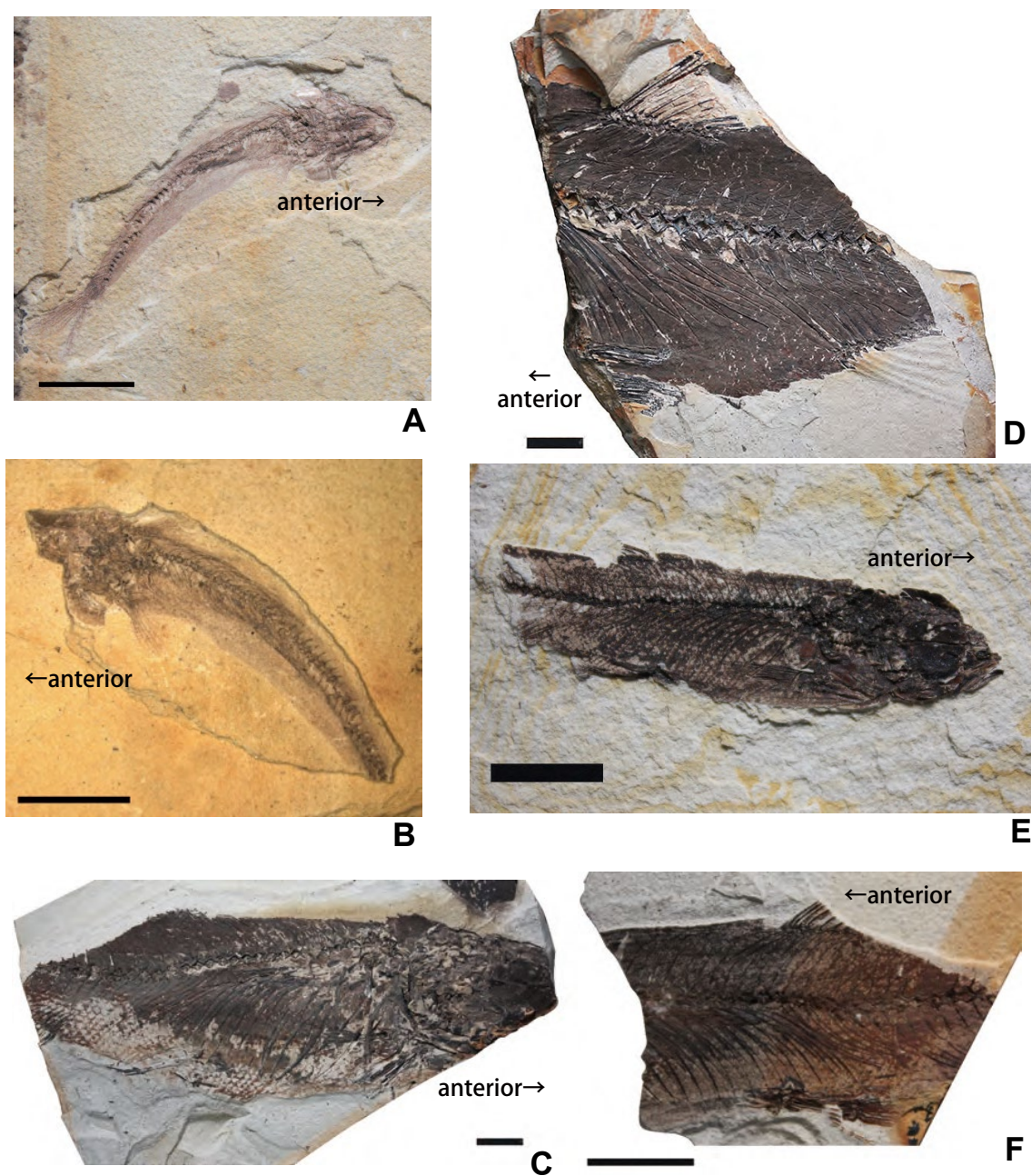


Fig. 12. Fossil specimens of Cyprinidae gen. et sp. indet. (A) SFMV 0002a, (B) SFMV 0002b, (C) SFMV 0005, (D) SFMV 0007, (E) KYFSI 076, (F) KYFSI 079. Scale bar = 10 mm.

図 12. コイ科属種不明の化石標本. (A) SFMV 0002a, (B) SFMV 0002b, (C) SFMV 0005, (D) SFMV 0007, (E) KYFSI 076, (F) KYFSI 079. スケールバーは全て 10 mm.

標本ごとの 4 つの特徴の有無については表 6 にまとめた。これらの形態学的特徴から、上記の 4 標本はコイ科であると同定したが、咽頭骨や角関節骨等の属を同定する上で有用な骨が保存されていないため、属および種までは同定できない。

SFMV 0002a, b は、元のラベルにおいて *Rhinogobius* sp. (ハゼ科ヨシノボリ属、種不明) とされていた標本である。ヨシノボリ属の形態学的特徴 (Yabumoto, 1987; Suzuki *et al.*, 2017; Huang *et al.*, 2016) は以下のとおりである。(1) 第 1 背鰭と第 2 背鰭が存在する、(2) 腹鰭が胸鰭の下に

位置する、(3) 体は櫛鱗で覆われている、(4) 下尾骨が一部癒合している、(5) 歯骨および前上顎骨に小さな円錐形の歯がある、(7) 椎骨は 25 から 29 個存在する。SFMV 2a, b では、腹鰭が胸鰭より後方に位置している点、顎骨に歯が存在しない点、椎骨が少なくとも 44 個存在する点が確認でき、このことから標本はヨシノボリ属ではないといえる。また、上記の標本の特徴に加え、主鰓蓋骨が台形を呈する点、鰭条が全て軟条である点から、ハゼ科ではなくコイ科であると同定した。ただし、背鰭および臀鰭が観察できないため、

Table 6. List of character states in the four fossil specimens of Cyprinidae gen. et sp. indet. (based on Uyeno, 1967)

表 6. コイ科属種不明 Cyprinidae gen. et sp. indet. 4 標本における、コイ科の形態学的特徴のリスト (上野, 1967 に基づく)

標本番号 Specimen number	(1)	(2)	(3)	(4)
SFMV 0005	○	×	○	×
SFMV 0007	○	○	×	×
KYFSI 076	○	○	○	○
KYFSI 079	○	○	×	×

(1) Narrow intermuscular bones, (2) pelvic fin right beneath the dorsal fin, (3) cycloid scales, (4) edentulous jaw bones.

Circle: confirmed; cross: not confirmed due to preservation.

(1) 細くてひげ状の肉間骨が発達する, (2) 背鰭の真下に腹鰭が存在する, (3) 鱗が円鱗である, (4) 顎骨に歯が存在しない. ○は確認できるもの, ×は部位の欠損により確認できないもの.

近担鰭骨や鰭条の本数といった属を同定する上で有用な情報を得ることができず、かつ咽頭骨や角関節骨等の骨も保存されていないため、属および種を同定することはできない。

6 つの標本のうち、SFMV 5、SFMV 7、KYFSI 76、KYFSI 79 においては、背鰭の近担鰭骨が 8 本確認でき、この特徴は *T. hakonensis* (KPM-NI 58791)、および他の東アジア産コイ科魚類 [*H. leucisculus* (籾本ほか, 2008)、*X. argentea* (籾本ほか, 2010)、*Z. platypus* (宮田ほか, 2011)、*C. barbatus* (宮田ほか, 2012)、*N. temminckii* (宮田・籾本, 2018)] と一致している。また、KYFSI 79 では背鰭の前方に複数の上神経棘が保存されており、それらの形状は *T. hakonensis* (KPM-NI 58791) のものと類似しているが、第 4 上神経棘は欠損しているため形状は分からない。

考 察

古塩原湖の水質については、Akutsu (1964) が珪藻化石を現生種のものと比較し、湖の pH は中性から弱アルカリ性であったと推測した。また Tsujino & Maeda (1999) は、宮島層に珪藻質泥岩の葉理が発達し、かつ生痕化石などの底生生物が生息していた痕跡が見られない点から、湖の深層は貧酸素環境もしくは毒性の環境であったとしている。一方、Nakano (2018) では、コウチュウ目のヒラタドロムシの幼虫化石を記載し、現生のヒラタドロムシの生態から、当時の湖の水質は β - 中腐性 (少し汚い水) であったと結論付けた。

本研究では、現生種のウグイの生態から古塩原湖における pH を推定した。なお、ウグイ属は日本国内において北海道から九州まで広く分布していることから (細谷ほか, 2015)、植物化石や昆

虫化石に基づく先行研究 (前述「はじめに」参照) のように古気温を見積もることはしなかった。

研究で用いた魚類化石 12 個体のうち、7 個体がコイ科ウグイ属 (種不明)、5 個体がコイ科属種不明であり、後者の 5 個体についてもウグイ属の形態と比較して明確な違いを示すものは見られなかった。また、上野 (1967) において記載された 9 個体の魚類化石は全てウグイ *Tribolodon* cf. *hakonensis* と同定されており、本研究と上野 (1967) の結果を合わせて考慮すると、魚類化石 21 個体中 16 個体がウグイ属もしくはウグイ属に非常に似た魚類である。現在、ウグイを産する湖にはウグイ以外の魚類も多く生息しており、例えば河口湖ではウグイを含む 14 種 (平林・吉田, 1998) の淡水魚類が確認されている。このことから、ウグイが寡占する古塩原湖は特殊な環境だったのではないかと考え、現生のウグイの生息環境を調査した。

湖沼に生息するウグイの中でも、青森県むつ市の宇曽利山湖というカルデラ湖に生息するウグイ (*T. hakonensis*) は、湖水の pH が 3.0–4.0 を示す強酸性条件下で生息していることが知られている (田中, 1984)。宇曽利山湖は、湖岸に存在する噴気孔から排出される pH 2.6–3.6 の水が湖へ流入することで強酸性を示し (田中, 1984)、生息しているウグイは鰓の細胞が特殊化していることで酸性条件下に適応しており (広瀬・金子, 2003)、この湖はウグイ以外の魚類は生息できない環境となっている。また、アルカリ性条件下への適応については、ウグイ属が生息する湖の中でも、pH に関する定期的な調査が行われている富士五湖と琵琶湖のデータ (山梨県大気水質保全課, 2016; 環境省, 2009) から推測した。その結果、富士五湖および琵琶湖において計測された湖水の pH の最大値は、富士五湖では 2016 年に河口湖で計測された 9.2、琵琶湖では山田港沖で計測された 10.0 であった。ただし、琵琶湖の面積は広大であるため、山田港沖の pH が 10.0 であったとしても琵琶湖全体の pH は必ずしも 10.0 の値を示しているわけではない。そこで、琵琶湖全体の pH を推定するために、年度ごとに各計測地点で記録された pH の最大値を平均して算出した結果、琵琶湖全体の pH は 2005 年の 9.1 という値が最大であり、河口湖で計測された 9.2 という値にはわずかに及ばなかった。このことからウグイ属の生息可能な pH の範囲は、3.0–9.2 程度であると考えられる。

現生のウグイの生息環境から、古塩原湖の湖水の pH は 3.0–9.2 の範囲にあると推測できるものの、より詳細な水質を明らかにするために、宇

曾利山湖の動物相と古塩原湖の化石動物相における水生昆虫を目レベルで比較した。古塩原湖の堆積物である宮島層からは、トンボ目、カゲロウ目、カワゲラ目、トビゲラ目、ハエ目（ガガンボ科）、コウチュウ目（ヒラタドロムシ科）の6目が産出している（相場, 2015; Hayashi & Aiba, 2016）。一方、現在の宇曾利山湖にはトンボ目、ハエ目（ユスリカ科）、カメムシ目（ミズムシ科）の3目が生息している程度であり（田中, 1984）、水生昆虫の多様性に大きな違いが見られた。このことから、水生昆虫に関しては現在の宇曾利山湖よりも当時の古塩原湖の方が多様化しており、カルデラ湖であったとしても宇曾利山湖のような強酸性の水が流れ込む過酷な環境ではなかったことが推察できる。

過去の研究では、塩原層群から産出した珪藻に含まれる *Fragilaria construens*（中性を好む種）、*Epithemia turgida*（アルカリ性を好む種）の生態から、古塩原湖の水質は中性～アルカリ性であるとしている（Akutsu, 1964）。Akutsu (1964) で述べられている日本国内の両種の生息地を基に文献を用いて調査した結果、中性を好む *F. construens* は長野県の本栖湖において最も低い pH の環境に生息しており、1984 年に pH 5.5 を記録している（山本ほか, 2004）。アルカリ性を好む *E. turgida* は、富士五湖および琵琶湖に生息していることから、計測されている生息可能な pH の最大値は、河口湖において 2016 年に記録された 9.2 である（山梨県大気水質保全課, 2016）。これら 2 種の珪藻の生息環境を踏まえ、ウグイの生息可能な pH の範囲（3.0：宇曾利山湖の最低値～9.2：河口湖の最高値）と、塩原層群宮島層と強酸性の湖である宇曾利山湖の水生昆虫の多様性の差を考慮すると、当時の古塩原湖の pH は 5.5–9.2 程度であったと考えられる。

結 論

本研究では、現生のコイ科ウグイ属魚類であるウグイ（*T. hakonensis*）の骨学的記載を行った後、現生種の骨学的情報を基に栃木県那須塩原市の塩原層群宮島層から産出した魚類化石 12 個体の記載を行い、咽頭歯の本数、尾鰭骨格の上尾骨の形状、下顎の歯骨の形状などの特徴を用いて、7 個体をコイ科ウグイ属（種不明）、5 個体をコイ科属種不明と同定した。

現生のウグイ属が生息する環境を基に古塩原湖における湖水の pH を推定したところ、pH は 3.0–9.2 であったと考えられる。これは、Akutsu (1964) で中性及びアルカリ性の水を好む珪藻 2

種の化石が報告された結果とも矛盾しない。なお、Akutsu (1964) で報告された珪藻 2 種の生息環境も考慮した場合、pH は 5.5–9.2 であったと推測できる。今後ウグイ属魚類の骨学的研究が進展すれば正確な化石の種レベルの同定が可能になり、現生個体の生息環境に基づく推定から古塩原湖の pH などの水質の推定が可能となるかもしれない。

謝 辞

本研究で用いた化石標本をご提供くださった木の葉化石園と慶應義塾高等学校の松本直記教諭にお礼申し上げます。また、骨格標本用のウグイの採取においては、秋川漁業協同組合の漁師の皆様より魚の採取方法について丁寧にご指導いただき、深謝申し上げます。

引用文献

- 相場博明, 2015. 塩原木の葉石ガイドブッカー実習・同定の手引きと植物・昆虫図鑑一. 106pp. 丸善プラネット. 東京.
- 相場博明, 2019. 栃木県塩原層群から産出のマエジロカメムシ化石. 月刊むし, (581): 38–40.
- 相場博明, 2020. 栃木県塩原層群から新たに発見されたカメムシ亜目化石 4 種. 月刊むし, (587): 28–33.
- 相場博明・加藤太一・二橋 亮, 2019. 栃木県塩原層群から産出のサナエトンボ科化石. 月刊むし, (575): 23–26.
- 阿久津 純, 1960. 塩原層群, 宮島層の含珪藻薄層理泥岩について. The Science Reports of Tohoku University, Series 2, 4: 544–554.
- Akutsu, J., 1964. The geology and paleontology of Shiobara and its vicinity, Tochigi Prefecture. The Science Reports of Tohoku University, Series 2, 35: 212–293.
- 天野翔太・酒井治己, 2014. 降海性コイ科魚類ウグイ属マルタ 2 型の形態的分化と地理的分布. Journal of National Fisheries University, 63(1): 17–32.
- Chu, Y. T., 1935. Comparative studies on the scales and the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids, with particular reference to taxonomy and evolution. Biological Bulletin of St. John's University, 2: 81–221.
- Endo, S., 1935. A Pleistocene flora of Japan as an indicator of climatic condition. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, 42: 658–674.
- Fujiyama, I., 1968. A Pleistocene fossil papilio from Shiobara, Japan. Bulletin of the Natural Science Museum of Tokyo, 11: 85–95.
- Fujiyama, I., 1969. A Miocene cicada from Nasu, with an additional record of a Pleistocene cicada from Shiobara, Japan. Bulletin of the Natural Science Museum of Tokyo, Series C, 12: 863–874.

- Fujiyama, I., 1979. Some late Cenozoic cicadas from Japan. *Bulletin of the Natural Science Museum of Tokyo, Series C*, **5**: 139–152.
- Fujiyama, I., 1983. A pleistocene nymphalid butterfly from Shiobara, Japan. *Bulletin of the Natural Science Museum of Tokyo, Series C*, **9**: 122–128.
- 郷原保真・井尻正二・市原 実・陶山国男・生越 忠・桑野幸夫・藤田至則・松井 健・湊 正雄・歌代 勤, 1952. 塩原湖成層の団体研究. *地球科学*, **8**: 31–39.
- 長谷川善和・青島陸治, 1988. 塩原湖成層産のネズミ類化石 2 種. *栃木県立博物館紀要*, **5**: 1–5.
- Hayashi, M. & H. Aiba, 2016. A Fossil Record of *Malacopsephenoides japonicus* (Coleoptera, Psephenidae) from the Middle Pleistocene Shiobara Group in Shiobara, Tochigi Prefecture, Japan. *Elytra, New Series*, **6**: 301–302.
- 平林公男・吉田雅彦, 1998. 河口湖における魚類相の変遷とそれをとりまく環境. *陸水学雑誌*, **59**: 341–351.
- 広瀬茂久・金子豊二, 2003. 恐山ウグイの酸性適応機構. *エネルギー・資源*, **24**: 221–225.
- 日浦 勇, 1966. 栃木県塩原化石湖から発見されたカメムシの化石 2 種. *大阪自然科学博研究報告*, **19**: 39–45.
- 堀口藍花, 2019. 栃木県那須塩原市にある木の葉化石園から産出した昆虫化石. *東京学芸大学教育学部卒業論文*.
- Horiguchi, A., H. Aiba, Y. Takahashi, H. Inoue & T. Sato, 2020. First fossil record of a jumping plant-louse (Insecta, Hemiptera, Psyllioidea) from Japan. *Paläontologische Zeitschrift (PalZ)*, **94**: 455–461.
- 細谷和海・藤田朝彦・武内啓明・川瀬成吾, 2015. 日本の淡水魚. 528pp. 山と溪谷社. 東京.
- Huang, S. P., I. S. Chen & T. Shao, 2016. A new species of *Rhinogobius* (Teleostei: Gobiidae) from Zhejiang Province, China. *Ichthyological Research*, **63**: 470–479.
- Itaya, T., T. Okada, T. Onoe & N. Isshiki, 1989. K-Ar ages of the Middle Pleistocene Takahara Volcano, central Japan, and argon release processes in cooling lava. *Mass Spectrometry*, **37**: 365–374.
- 環境省, 2009. 水生生物の保全に係る水質環境基準の類型指定について 第3次答申. <https://www.env.go.jp/council/toshin>. (2020年2月4日閲覧)
- 河村功一・細谷和海, 1991. 改良二重染色法による魚類透明骨格標本の作製. *養殖研究所研究報告*, **20**: 11–18.
- 小林久雄・前田 孟, 1962. 日本産ウグイ亜科とコイ亜科魚類の咽頭骨と咽頭歯について. *動物学雑誌*, **71**: 307–312.
- 小泉源一, 1940. 塩原更新世植物叢. *植物分類及植物地理*, **9**(1): 1–27.
- 宮田真也・藪本美孝, 2018. コイ科魚類カワムツ *Nipponocypris temminckii* の骨学的研究. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A, Natural History*, **16**: 5–30.
- 宮田真也・藪本美孝・平野弘道, 2011. コイ科魚類オイカワ *Zacco platypus* (Temminck and Schlegel, 1846) の骨学的研究. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A, Natural History*, **9**: 137–155.
- 宮田真也・藪本美孝・平野弘道, 2012. コイ科魚類タイワンアカハラ *Candidia barbatus* (REGAN, 1908) の骨学的研究. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A, Natural History*, **10**: 101–121.
- 中坊徹次, 2013. 日本産魚類検索全種の同定. 第三版. 2530pp. 東海大学出版会. 秦野.
- Nakano, E., 2018. Insect fossils from Nasushiobara City, Tochigi Prefecture. *東京学芸大学教育学部卒業論文*.
- Nakano, E., Takahashi, Y., Aiba, H. and Sato, T. 2018. Cicada fossil from Nasushiobara City, Tochigi Prefecture. *Bulletin of Tokyo Gakugei University, Division of Natural Sciences*, **70**: 55–61.
- Nathorst, A. G., 1888. Zur fossilen flora Japan. *Palaeontologische Abhandlungen*, **4**: 197–250.
- 大石三郎, 1931. 塩原化石湖産昆虫の一新種 (雑報). *地質学雑誌*, **38**: 91–92.
- 尾上 亨, 1989. 栃木県塩原産更新世植物群に関する研究 (1). *地質調査所報告*, (269): 1–207.
- 尾崎公彦, 1982. 植物化石による古環境の推定. *採集と飼育*, **44**: 91–94.
- Shikama, T., 1955. Note on an occurrence of fossil *Rana* from Siobara Tochigi Prefecture. *Science Report of the Yokohama National University, Section II*, **4**: 35–40.
- Suzuki, T., K. Shibukawa & M. Aizawa, 2017. *Rhinogobius mizunoi*, A new species of freshwater goby (Teleostei: Gobiidae) from Japan. *Bulletin of the Kanagawa Prefectural Museum, Natural Science*, (46): 79–95.
- 田中正明, 1984. 宇曽利山湖 (恐山湖) の陸生生物学的調査. *水処理技術*, **25**: 415–422.
- Tsujino, T. & H. Maeda, 1999. Stratigraphy and taphonomic features of diatomaceous shale of the Pleistocene Shiobara Group, in Tochigi, Japan. *Bulletin of the National Science Museum of Tokyo, Series C*, **25**: 73–104.
- Tuzino, T., H. Maeda & M. Maeda, 2009. Taphonomic processes in diatomaceous laminites of the Pleistocene Shiobara Group (caldera-fill, lacustrine), Northeastern Japan. *Paleontological Research*, **13**: 213–229.
- 上野輝弥, 1967. 栃木県塩原産コイ科魚類の化石について. *資源科学研究所彙報*, **69**: 131–134.
- Yabumoto, Y., 1987. Pleistocene gobiid fishes of the genus *Rhinogobius* from Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History*, **7**: 111–119.
- 藪本美孝・坂本陽子・劉 煥章, 2008. コイ科魚類 *Hemiculter leucisculus* の骨学的研究. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A, Natural History*, **6**: 33–48.
- 藪本美孝・坂本陽子・劉 煥章, 2010. コイ科魚類 *Xenocypris argentea* の骨学的研究. *Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, Series A, Natural History*, **8**: 69–86.
- 山本雅道・戸田任重・林 秀剛, 2004. 木崎湖の定期観測 (1981 – 2001) の結果 (1). *信州大学山地水環境教育研究センター研究報告*, **3**: 85–121.

山梨県大気水質保全課, 2016. 平成 28 年度富士五湖水質
補足調査結果. [https://www.pref.yamanashi.jp/taiki-sui/
sokutei.html](https://www.pref.yamanashi.jp/taiki-sui/sokutei.html). (2020 年 2 月 4 日閲覧)

摘 要

山本将太・相場博明・佐藤たまき, 2021. 更新統塩原層群（栃木県）から産出した魚類化石とウグイ現生種 *Tribolodon hakonensis* の比較. 神奈川県立博物館研究報告（自然科学）, (50): 1–20. [Yamamoto, S., H. Aiba & T. Sato, 2021. Comparison of fossil fish from the Pleistocene Shiobara Group (Tochigi Prefecture) and modern *Tribolodon hakonensis*. *Bull. Kanagawa Pref. Mus. (Nat. Sci)*, (50): 1–20.]

栃木県の塩原層群宮島層（中部更新統）湖成層から産出した魚類化石 12 個体を記載・同定した。これに先立ち、現生種のウグイ *Tribolodon hakonensis* の骨学的記載を行い、化石の同定に必要な形態学的な特徴を確認した。その結果、化石標本の 7 個体をコイ科ウグイ属種不明、5 個体をコイ科属種不明と同定した。本研究の成果を含め、塩原層群の魚類化石で属レベルまで同定された標本はウグイがほとんどを占める。このことから、ウグイの現生種が生息する日本の湖沼のデータに基づいて古塩原湖の pH の推定を試みた。