

日本の第四紀淡水魚類化石研究の現状

宮田真也

学校法人城西大学水田記念博物館大石化石ギャラリー

Current state of research on Quaternary freshwater fossil fishes in Japan

Shinya Miyata

Oishi Fossils Gallery of Mizuta Memorial Museum, Josai University Educational Corporation, 2-3-20 Hirakawa-cho, Chiyoda-ku, Tokyo 102-0093, Japan (e-mail: fossil.paleoichthyology777@gmail.com)

Abstract. Quaternary freshwater fish fossils are significant to consider the biogeographical history and evolution of Recent and Neogene freshwater fishes. In the present study, previous studies of Quaternary freshwater fish fossils from Japan are reviewed with the updated geological datum of each fossil bed.

In Japan, Pleistocene sediments (e.g. Kobiwako Group) have yielded many pharyngeal teeth of cyprinids as well as spines and bones of siluriformes, which contribute to paleobiogeographical and histological studies of these taxa, although the fossils are fragments. Fish fossils from the Miyajima Formation of Tochigi and the Nogami Formation of Oita could possibly be utilized to calibrate molecular clocks of molecular phylogenetics, because these can be identified at the species level based on the articulated and well-preserved fossil specimens.

Studies of fish bones and scales from shell mound remains of the Jomon period revealed the existence of extinct cyprinid groups of present Japan and regional extinction during the Holocene time in Japan. These studies are important to discuss the relationships between the transition of fish fauna and human activities.

Key words: fossil fishes, freshwater fishes, Holocene, Japan, Pleistocene, Quaternary

はじめに

純淡水魚は分散・種分化が陸水系の分断・接続、分布などに依存する。そのため自然分布域や魚類相、種分化は大規模移動、陸橋の形成、山地の隆起や河川争奪など地質時代のイベントも密接に関連するものと考えられる。例えば Wang and Chang (2010) はチベット高原北東部の Kunlun Pass Basin に分布する鮮新統 Qiangtang 層下部から産出するコイ科 (Cyprinidae) 魚類化石を報告した。これらの化石の中で Schizothoracini に属する *Gymnocypris* 属の化石に着目し、地形および地質学的背景や現生の Schizothoracini の分布から鮮新世に東崑崙山脈の南北で水系が接続していたことを推定した。また、現生種 *Gymnocypris eckloni* の Golmud 川集団と黄河集団の分化に鮮新世以降の東崑崙山脈の隆起が影響したと考えた。

さらに、近年、分子系統樹に基づき分岐年代を推定することで淡水魚類の分散と地史イベントの関連性について議論が活発になってきた (例えば渡辺ほか, 2006; 渡辺, 2010)。それに伴い化石記録の重要性が注目され、分子系統学においては化石記録を用いた現生種分岐年代の推定が行われている (Benton and Donoghue, 2006; Kawamura, 2014; Kappas *et al.*, 2016 など)。化石は空間軸と時間軸の情報を持つことから現生魚類の研究のみでは見えてこない進化史や魚類相の変遷を追うことが

可能である。

日本列島の現生淡水魚類相の形成に影響を及ぼしたと考えられる地史について渡辺ほか (2006) や北村 (2010) の総説がある。淡水魚類化石では中新統からの産出によるものが多くみられ (図1)、特にコイ科魚類化石の研究が最も多く、友田ほか (1975) および中島・山崎 (1992) に詳しく取りまとめられている。しかしながら、これらの化石の産出報告以降、新たな知見が加わり、特に長崎県壱岐島の長者原層から産出した標本について研究が進んでいる。例えばコイ科魚類では、Yabumoto and Sakamoto (2010) によって *Iquius nipponicus* Jordan 1919 について系統分類学的研究が行われ、*I. nipponicus* がコイ科のクセノキプリス亜科 Xenocyprinae に近縁であることが示された。また、Yabumoto (2010) はコイ科魚類の新属新種 *Ikiculter chojabaruensis* を記載し、系統分類学的解析を行ない、本種はクルター亜科 Cultrinae とクセノキプリス亜科の姉妹種としている。コイ科魚類以外では、Watanabe and Uyeno (1999) がギギ科 Bagridae のギバチ属のイキムカシギギ *Tachysurus ikiensis* (= *Pseudobagrus ikiensis*) を記載し、コウライギギ *T. fulvidraco* (= *P. fulvidraco*) に近縁であるとしている。また、Yabumoto and Uyeno (2009) によってケツギョ科 Sinipercaidae に所属するオヤニラミ属のイキムカシオヤニラミ *Coreoperca maruoi* が記載されている。

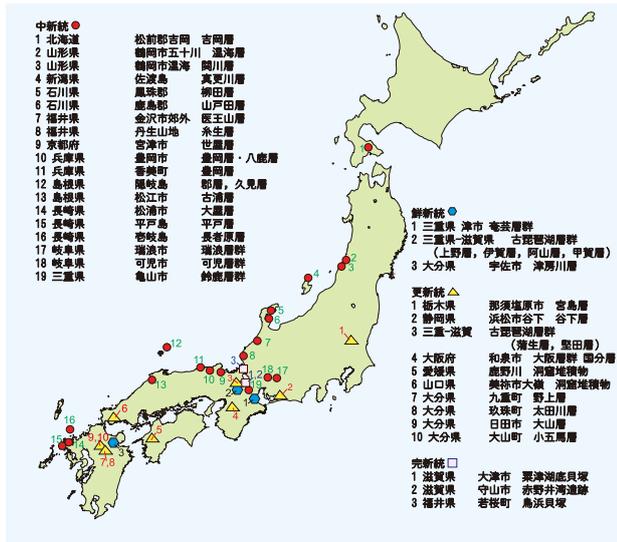


図1. 主な新生代淡水魚類化石産地 (友田ほか, 1977; 中島・山崎, 1992; 中島ほか, 1996, 2005, Nakajima *et al.*, 1998; Watanabe and Uyeno, 1999; 安野, 2000, 2003, 2008, 2011; 樽野ほか, 2005などを参考に作成).

Fig. 1. Localities of major Cenozoic freshwater fish fossils from Japan. (after Tomoda *et al.*, 1977; Nakajima and Yamasaki, 1992; Nakajima *et al.*, 1996, 2005, 1998; Watanabe and Uyeno, 1999; Yasuno, 2000, 2003, 2008, 2011; Taruno *et al.*, 2005).

長者原層以外では、安野 (2000, 2001, 2003, 2005, 2008, 2011) などによって兵庫県や京都府などの中新統からコイ科魚類の咽頭骨を中心とした淡水魚類化石が報告されている。また、岐阜県可児市からは Yabumoto and Grande (2013) によってアミア科 Amiidae アミア属の *Amia godai* が記載され、現在は北米大陸のみに生息しているアミア属が新生代のユーラシアにも生息していたことが明らかとなった。鮮新統からは特に大分県安心院盆地に分布する津房川層からコイ科魚類の咽頭歯やギギ科の化石が報告されている (中島ほか, 2001, 2018; 渡辺・北林, 2001)。また、古琵琶湖層群上野層からは Nakajima and Yue (1995) によってコイ科コイ属の *Cyprinus okuyamai* (= *Cyprinus (Mesocyprinus) okuyamai*) が咽頭骨をもとに記載された。これら鮮新世以前の淡水魚類化石の多くは現在の日本列島には生息しておらず、現生の淡水魚類相とは明らかに異なっていたことを示している。

一方、第四紀の淡水魚類化石は産出する化石が断片的なものが多いこと、現生種との間に大きな違いが認められないことからあまり注目されてこなかった (Chang and Chen, 2008)。しかしながら、東アジアにおける第四紀は、氷河性海水準変動による大陸と日本列島との分断および接続があったと推定され、それに伴い陸生生物が移動していたと考えられている。例えば、小西・吉川 (1999) は、トウヨウゾウ *Stegodon orientalis* およびナウマンゾウ *Palaeoloxodon naumanni* 産出層準の下限がそれぞれ酸素同位体ステージ (MIS) 15.5 及び 10.0 であること、日本海

側の地質学的なデータを考慮し、トウヨウゾウが MIS16 (0.62 Ma)、ナウマンゾウが MIS12 (0.43 Ma) にアジア大陸から陸橋を通じて移入してきたと考察した。したがって、陸水系においても氷河性海水準変動による淡水系の分断や接続があったと考えられる (渡辺, 2010, 図3など)。そのため、淡水魚においても大陸間および島嶼間の移動の可能性があり、現在と異なった淡水魚類相を形成していた可能性は否定できない。したがって、第四紀の淡水魚類化石は新第三紀と現在の淡水魚類相形成史や進化をつなぐうえでたいへん重要である。そこで、本論では現在の日本の第四紀の淡水魚類化石の研究について産出記録とともに紹介する。なお、分類学的検討が進み、先行研究で記述されていた学名が変更された。そのため、本論ではギバチ属は Ng and Kotellat (2007)、ヨシノボリ属は Suzuki *et al.* (2016)、サクラマス群は Nakabo (2009)、コイ属、フナ属は細谷 (2013)、オイカワ属、ハス属、カワムツ属は Chen *et al.* (2008) に従い、元の論文に使用された学名は括弧に入れて表記した。また、その他の分類は中坊 (編) (2013) に従った。

日本における第四紀淡水魚類化石の研究

これまでの第四紀の淡水魚類化石の研究は分類・記載的な研究が主に行われており、友田ほか (1979) では新生代淡水魚類化石の概要が、中島・山崎 (1992) ではコイ科魚類化石の概要が取りまとめられている。しかしその後、第四紀の定義が見直され下限がジェラシアン基底 (2.58 Ma) にまで下がったこと (遠藤・奥村, 2010)、淡水魚類化石産出層の火山灰編年法や数値年代を用いた層序学的な再検討が行われていること、少なからず新しい化石産地が増えたこともあり、地質学的なデータを踏まえ、これまでの情報を改訂する必要がある。

これまでに報告された第四紀淡水魚類化石は、産出層として更新統では大分県九重町に分布する野上層、静岡県浜松市の谷下層、大阪層群、古琵琶湖層群、栃木県の塩原湖成層 (宮島層) などがある (上野ほか, 1975, 2000; 中島・山崎, 1992; 野嶋 2002, 表1および図2; 樽野ほか, 2005など)。特に野上層と宮島層の淡水魚類化石は交連骨格の化石が産出するため、東アジアの第四紀淡水魚類化石の産出層としては稀であり極めて重要である。大阪層群と谷下層からはコイ科の咽頭歯やナマズ目 Siluriformes の鱗棘などの断片的な化石が知られている。さらにアジア大陸に生息しているクセノキプリス亜科魚類や国内における自然分布域が琵琶湖と淀川水系に限られるクルター亜科の咽頭歯化石が古琵琶湖層群ほか、静岡県の谷下層や大分県の小五馬層などからも産出することから、これら第四紀淡水魚類の化石は、現生淡水魚類の分布形成史や日本列島における生息期間を議論する上で重要な手がかりとなるであろう。

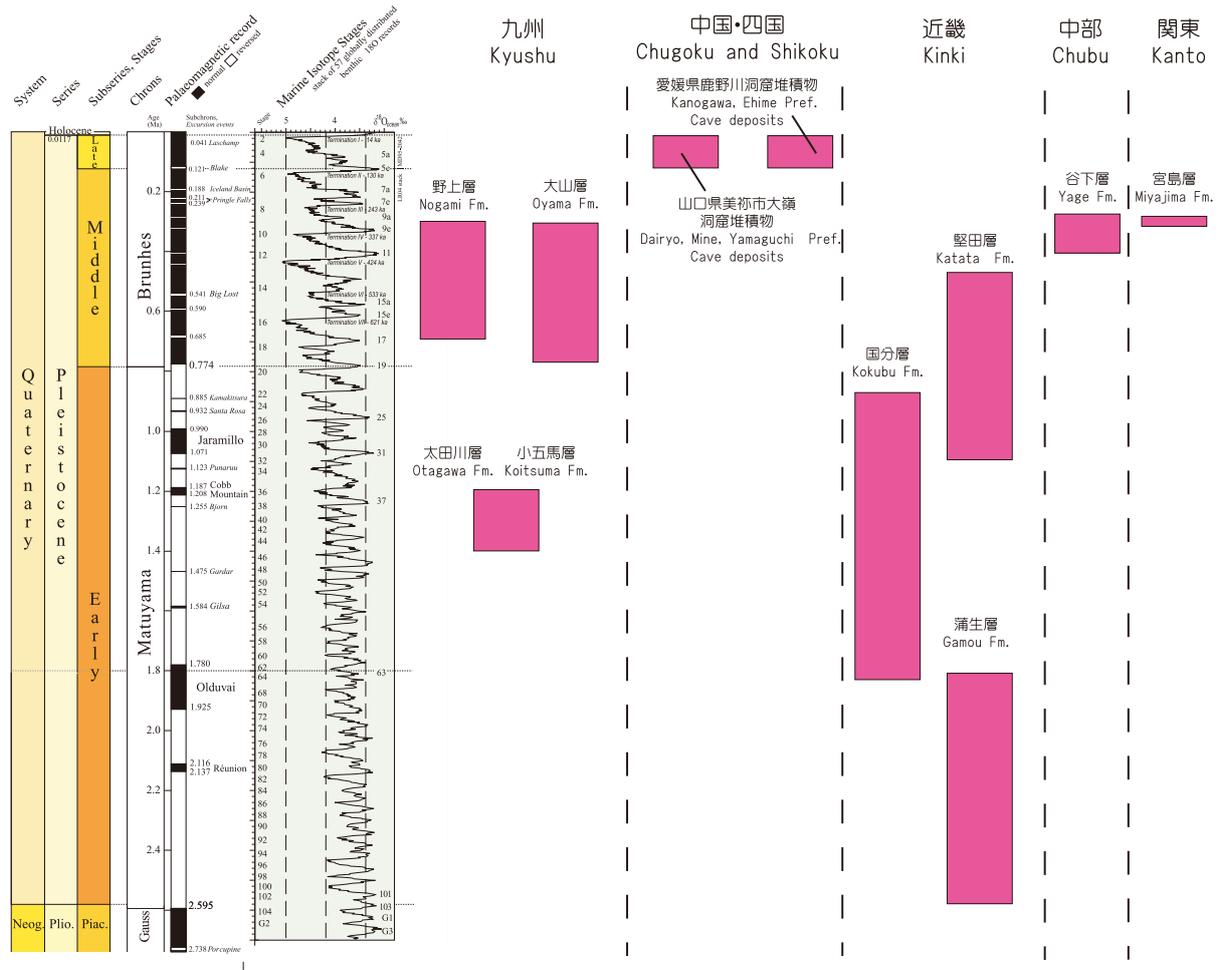


図2. 第四紀淡水魚類化石産出層の層位関係。(Gibbard and Cohen, 2016を改変)。

Fig. 2. Stratigraphic relationship of the Quaternary freshwater fish fossil derived in Japan. Modified after Gibbard and Cohen (2016).

また、後述するように完新世では縄文時代の遺跡から、国内では絶滅した淡水魚類の遺存体が出土することが明らかとなった(表2; 中島ほか, 1996; Nakajima *et al.*, 1998など)。以下に日本の第四紀淡水魚類化石の産出状況と主な研究について産出層ごとに記す。

更新世

1. 古琵琶湖層群蒲生層および堅田層

古琵琶湖層群は三重県上野盆地から滋賀県の近江盆地に分布する鮮新統～更新統で、ナマズ目魚類の鰭棘やコイ科の咽頭歯化石を中心とした淡水魚類化石を産出することで知られている(例えば、琵琶湖自然史研究会, 1983, 1986)。古琵琶湖層群のうち更新統とされる層は下位より蒲生層、草津層、堅田層、伊香立層(吉川・山崎, 1998)であり、蒲生層と堅田層から化石の産出報告がある。年代は古地磁気層序や火山灰層序などによりそれぞれ2.58～1.8 Ma, 1.3～0.47 Maとされている(吉川・山崎, 1998)

蒲生層からはコイ属 *Cyprinus* sp., フナ属 *Carassius* sp.,

タナゴ亜科未定種 *Acheilognathinae* gen. et sp. indet., クセノキプリス亜科未定種 *Xenocypridinae* gen. et sp. indet. の産出が認められる(中島, 1986; 中島・山崎, 1992)。一方、堅田層からはギギ科、ウグイ亜科のウグイ属 *Tribolodon* sp., クルター亜科未定種 *Cultrinae* gen. et sp. indet. およびワタカ属 *Ischikauia* sp., クセノキプリス亜科未定種 *Xenocypridinae* gen. et sp. indet., カマツカ亜科未定種 *Gobioninae* gen. et sp. indet., コイ亜科のフナ属 *Carassius* sp., ゲンゴウロブナ *Carassius cuvieri*, キンブナ “*Carassius buergeri* subsp.2” (= “*C. auratus* subsp.”), ギンブナ? “*Carassius* sp.”? (= *C. auratus gibelio* ?), コイ属絶滅種のスジバゴイ *Cyprinus stridentatus* (= *Cyprinus* (*C.*) *stridentatus*), コイ属未定種などの咽頭骨や鰭棘などが報告されている(琵琶湖自然史研究会, 1983, 1986; Nakajima and Hattori, 1992)。これらのうち、小寺(1985)は堅田層産のゲンゴロブナとされる化石をA4歯の形態やエナメロイドが薄いことからゲンゴロブナ *C. cuvieri* と同定するものの、現生ゲンゴロブナのような脈管象牙質が認められず、球間象牙質が見られることから、現

生種への移行的な形態を示していると考察した。また、Nakajima and Hattori (1992) は堅田層産のコイ属の咽頭歯と国内外の現生種と化石咽頭歯との比較を行い、A1 および A2 歯に形態学的差異が認められたことから絶滅種 *Cyprinus stridentatus* (= *Cyprinus* (C.) *stridentatus*) を記載した。

2. 大阪層群国分層

大阪層群からの淡水魚類化石の報告は樽野ほか (2005) によって、大阪府和泉市はつが野に分布する大阪層群国分層 (下部更新統) に挟在する光明寺II火山灰層の1-3m 上位からシカ類化石とともにコイ科魚類の咽頭歯およびナマズ目魚類の鱗棘の化石が報告されている。大阪層群の層序は吉川 (2012) によって取りまとめられており、光明寺II火山灰層は Jaramillo 亜正帯磁期の上限付近のテフラと位置づけられている (Torii et al., 1974)。産出する淡水魚類化石は、コイ科魚類では、クルター亜科のワタカ属、クセノキブリス亜科の *Distoechoodon* sp., ダニオ亜科 Danioninae, フナ属、コイ属、ニゴイ属の *Hemibarbus* sp. の5亜科6属の咽頭歯、およびナマズ目のギギ *Tachysurus nudiceps* (= *Pseudobagrus nudiceps*)、ギバチ属未定種 *Tachysurus* sp. (= *P.* sp.) の鱗棘である。特に2条細型のコイ属 “*Cyprinus* sp. a” の咽頭歯 A2 歯が産出しており、本種は古琵琶湖層群上野層 (鮮新統)、蒲生層下部 (下部更新統) が上限とされていたが、樽野ほか (2005) の報告により上限が1 Ma まで延びることが明らかとなった。

3. 更新世洞窟堆積物——静岡県谷下および山口美祢市大嶺と愛媛県鹿野川の洞窟堆積物——

静岡県浜松市北区谷下地域には石灰岩裂罅堆積物が分布し、谷下層 (静岡県立浜松北高等学校地学部, 1976) と呼ばれている (野嶋, 2002; 野嶋ほか, 2014)。本層は葉理が発達したシルト層が卓越する下部層および角礫ないし角礫混じりの粘土層からなる上部層に区分される。魚類化石は下部層から報告されており (上野, 1965; 友田, 1979; 野嶋, 2002), 年代は谷下層に挟在する谷下テフラの対比から MIS11 ~ MIS8.2 または 8.4 の間であり, MIS9 (347-367 ka) である可能性が高いとされている (野嶋ほか, 2014)。

魚類化石は上野 (1965) によって谷下層から産出したコイ科の咽頭歯および咽頭骨が報告されている。咽頭歯列が2列で咽頭歯が内側に7, 外側に2-3認められること、咽頭歯の切縁が鋭く尖り、狭く長い咀嚼面を持つことから、コイ科クセノキブリス亜科魚類の *Distoechoodon* sp. とされた (上野, 1965)。そのほか、基後頭骨の咽頭突起も報告しているが、いずれも現生種との比較は行われていない (上野, 1965)。

友田 (1979) は上野 (1965) の *Distoechoodon* sp. および

追加標本と現生クセノキブリス亜科4属との形態比較を行ない、追加標本で得られた咽頭骨および上野 (1965) の *Distoechoodon* sp. の咽頭突起の形態は *Distoechoodon* よりも *Xenocypris macrolepis* (= *Xenocypris argentea*) に類似することを示した。

野嶋 (2002) は、1967年から1976年にかけて静岡県立浜松北高等学校地学部による調査で得られた標本を元に、谷下層下部から産出する淡水魚類化石を報告している。この淡水魚類化石が産出する層は5層準認められ、フナ属、コイ属、*Distoechoodon* sp., ナマズ属 *Silurus* sp. が産出することが明らかとなった。

Watanabe and Uyeno (1999) は谷下層産ギバチ科魚類の上後頭骨、背鱗棘、胸鱗棘および肩帯骨格について検討し、現生のギギもしくはその祖先と同定した。このことは現在において分布が認められない鈴鹿山脈より東方にもギギが分布していたことを示している。山口美祢市大嶺および愛媛県鹿野川の後期更新世と考えられる洞窟堆積物中からもギギの鱗棘を同論文で報告しているが現生種と区別がつかないため、現生種またはその祖先種であるとしている (Watanabe and Uyeno, 1999)。

4. 栃木県塩原市塩原層群宮島層

塩原層群はいわゆる“塩原湖成層”と呼ばれ、高原火山によって形成されたカルデラ湖の堆積物である (たとえば、尾上, 1989; Tsujino and Maeda, 1999)。塩原層群は礫岩および砂岩が主体の上塩原層と葉理質泥岩主体の宮島層からなり、互いに同時異相である (Tsujino and Maeda, 1999)。山田ほか (2015) によれば、塩原層群の年代はカルデラの形成要因となった塩原大田原火砕流堆積物 (So-OT; 鈴木ほか, 2004) の噴出年代が310-330 Ka であること (河合・鈴木, 2011; 鈴木, 2012), 塩原層群に挟在する大塩沢テフラ (OST; 山田ほか, 2015) が琵琶湖高島沖のボーリングコアから得られた BT65 火山灰層



図3. 栃木県宮島層産ウグイ属化石 NSM (National Museum of Nature and Science, Tokyo) PV 6633. 上野 (1967) に使用された標本。スケールバー = 30 mm.

Fig. 3 Fossil Japanese dace (*Tribolodon* cf. *hakonensis*) from the Miyajima Formation, Tochigi, Japan. (MSN PV 6633. from Uyeno, 1967). Scale bar = 30 mm.

(吉川・井内, 1991) (278.6 ka; 長橋ほか, 2004) に対比されることから少なくとも280–310 kaの間であると考えられる。

特に宮島層は保存的化石鉱脈 (Konservat Lagerstätte) が知られ、魚類化石のほか、植物、節足動物、哺乳類、両生類が報告されている (例えば, Allison *et al.*, 2008; Tsuzino *et al.*, 2009)。このうち、上野 (1967) は宮島層から産出するコイ科魚類化石の検討を行った (図3)。咽頭歯が2列で歯式が2, 4–4, 2または2, 5–4, 2であること、口が先端にあること、鱗が小さく多いこと、背鰭鰭条数が8–9であること、臀鰭鰭条数が8–9であること、椎骨数が44–47であることからウグイ *Tribolodon cf. hakonensis* と同定した。宮島層の魚類化石の多くが本種で占められるが、近年、とちぎの化石図鑑編集委員会 (編) (2014) によってサケ科と思われる化石が掲載され、相場 (2015) によってもウグイ以外の魚類化石が産出することが明らかとなった。

5. 大山層

大分県日田市の吾々路川沿いに分布する大山層は湖成堆積物から構成されており、フィッシュントラック年代より 0.77 ± 0.24 Ma– 0.36 Maの間であると考えられる (長谷ほか, 2018; 岩内・長谷, 1989)。藪本 (2018) は大山層から産出する魚類化石について検討を行ったところ、第3眼下骨が大きく第4眼下骨も第3眼下骨に次いで大きいこと、肋骨が太いこと、臀鰭に棘条軟条が認められることなどフナ属の特徴を有し、ならびに歯骨の形態でもフナ属に類似することを明らかにした。

6. 太田川層

大分県玖珠町の太田川層から中島 (1988) によって魚類化石が報告されている。中島 (1988) は化石産地の玖珠町の地質は玖珠層群の野上層としていたが、長谷・岩内 (1990) により層位関係から太田川層に対比されることが明らかとなった。さらに、長谷ほか (2002) は太田川層の火砕岩の年代を再検討した結果1.4–1.2 Maの範囲であるとした。

中島 (1988) によれば、太田川層からはクセノキプリス亜科未定種および同亜科の *Plagiognathops* sp., クセノキプリス属 *Xenocnpris* sp. コイ亜科のフナ属、コイ属の咽頭歯およびコイ属の体化石が産出する。また、コイ亜科を主体とする化石群で、フナ属が多産し、それに伴いクセノキプリス亜科魚類が随伴して産出することから、古琵琶湖層群堅田層の種構成に類似することを指摘している。

7. 小五馬層

小五馬層は大分県大山町に分布する湖成層で、泥岩および凝灰質泥岩から構成される (長谷・岩内, 1992)。小

五馬層と対比される太田川層下部に含まれる凝灰岩のフィッシュントラック年代が 1.2 ± 0.2 Ma, 1.4 ± 0.2 Ma という値が得られていることから前期更新世であると考えられる (長谷ほか, 2002)。

魚類化石は大山町野瀬部付近の大山川左岸から中島ほか (2001) によって、コイ科未定種 *Cyprinidae* gen. et sp. indet., コイ属、フナ属、コイ科ウグイ亜科未定種 *Leuciscinae* gen. et sp. indet., クルター亜科 *Anabarilius* sp., クセノキプリス亜科未定種, *Distoechodon* sp., *Xenocnpris* sp., タナゴ亜科タナゴ属 *Acheilognathus* sp. およびナマズ科未定種 *Siluridae* gen. et sp. indet. の棘が産出している。これらの中でフナ属の産出が多くみられ、163標本中139個体がフナの咽頭歯化石である。中島ほか (2001) はコイ属の咽頭歯A2歯において、咬合面溝が2条である “*Cyprinus* sp. a” (= “*Cyprinus* (*Cyprinus*) sp. a”) および3条である “*Cyprinus* sp. b” (= “*Cyprinus* (*Cyprinus*) sp. b”) が含まれるとした。“*Cyprinus* sp. a” (二条細型) は古琵琶湖層群上野層 (鮮新統) および蒲生層 (更新統) から、“*C. sp. b*” (甲賀三条型) は阿山層～甲賀層 (鮮新統) から産出が認められる (琵琶湖自然史研究会, 1994; 中島ほか, 2001)。これにより、コイ属の中には近畿から九州地方に分布域を広げ、鮮新世後期～更新世まで生息していたコイ属のグループの存在が推定される。

8. 野上層

大分県玖珠盆地は野上層からほぼ全身が保存された淡水魚類化石が産出しており (図4)、塩原層群宮島層と同様に、現生種と種レベルでの比較が可能である点で東アジアの淡水魚類化石産地として特に重要である。野上層は珪藻土主体の湖成層で (例えば、岩内・長谷, 1987)、年代は下位の万年山溶岩が0.7 Ma前後 (鎌田・村岡, 1982)、上位の鹿伏岳溶岩の年代が0.3 Ma前後の放射年代 (岩内・長谷, 1987) を示すほか、野上層の上部にテフラの白丸バンドが挟在し (岩内・長谷, 1987)、樋脇テフラに対比される (町田・新井, 2003) ことから中期更新世と考えられている。

野上層からはこれまで珪藻土やそれに挟在するリン酸塩ノジュールの中からサケ科のビワマス類似種 “*Oncorhynchus* sp.” (= “*Oncorhynchus masou* subsp.”), コイ科のニゴイとコウライニゴイの中間型 *Hemibarbus* sp. (= *Hemibarbus barbatus* × *H. labeo*), カワムツまたはカワムツ類似種 *Nipponocypris* sp. (= *Zacco cf. Z. temminckii*), タナゴ属未定種 *Acheilognathus* sp., ハゼ科ヨシノボリ属のクロヨシノボリ *Rhinogobius brunneus* とゴクラクハゼ *Rhinogobius similis* (= *R. giurinus*), ヨシノボリ属未定種 *Rhinogobius* sp. の3科5属6種が報告がされており (括弧内はYabumoto (1987) と上野ほか (2000) の学名) (上野ほか, 1975, 2000; Yabumoto, 1987; 高橋・

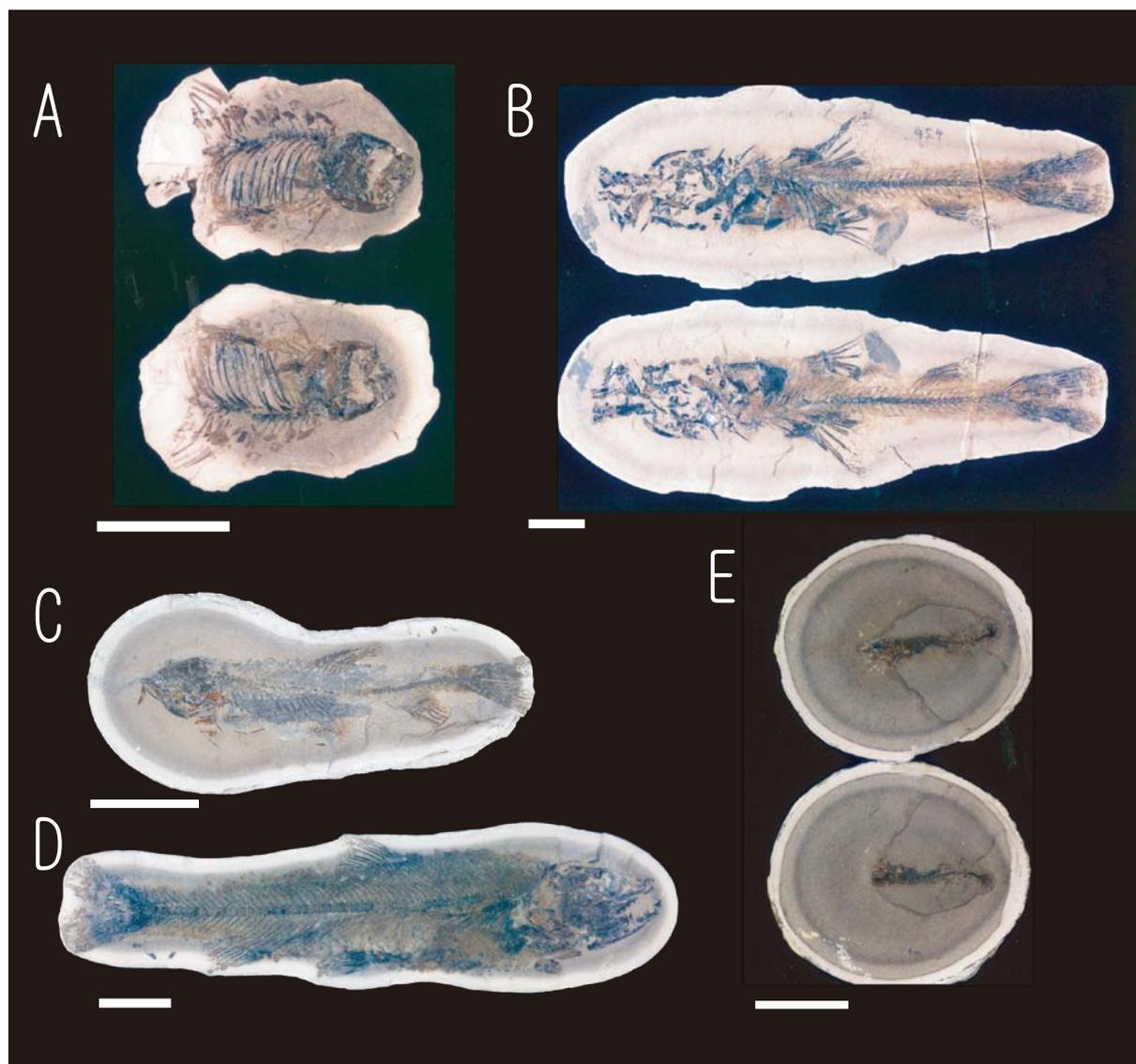


図4. 玖珠盆地産の代表的な淡水魚類化石。A, タナゴ属未定種 *Acheilognathus* sp., KMNH (Kitakyushu Museum of Natural History and Human History) VP 102, 043. B, ニゴイとコウライニゴイの中間型 *Hemibarbus* sp. (= *Hemibarbus barbatus* × *H. laevis*), KMNH VP 102, 017. C, タカヤマムカシカワムツ *Nipponocypris takayamai*, ホロタイプ, KMNH VP 102, 036. D, ビワマス類似種 “*Oncorhynchus* sp.” (= “*Oncorhynchus masou* subsp.”), KMNH VP 102, 054. E, ヨシノボリ未定種 *Rhinogobius* sp., KMNH VP 102, 085. スケールバー=30 mm. A, B, D, Eは上野ほか(2000)に使用された標本(上野輝彌博士・藪本美孝博士より提供)。CはMiyata *et al.* (2018)より引用。

Fig. 4. Freshwater fish fossils from the Nogami Formation, Kusu Basin, Kyushu, Japan. A, *Acheilognathus* sp. KMNH VP 102, 043. B, *Hemibarbus* sp. (= *Hemibarbus barbatus* × *H. laevis*). KMNH VP 102, 017. C, *Nipponocypris takayamai*, Holotype, KMNH VP 102, 036. D, “*Oncorhynchus* sp.” (= “*Oncorhynchus masou* subsp.”), KMNH VP 102, 054. E, *Rhinogobius* sp., KMNH VP 102, 085. Scale bars = 30 mm. A, B, D, and E from Uyeno *et al.* (2000) (Photo by Drs. Teruya Uyeno and Yoshitaka Yabumoto). C from Miyata *et al.* (2018).

奥村, 1996), 状態の良い更新世の淡水魚類化石がこれほど多くの種を伴って産出する例はほかに見当たらない。

Yabumoto (1987) は野上層中から産出するハゼ科魚類を現生種のごクラクハゼ *R. similis* およびクロヨシノボリ *R. brunneus* に同定している。一方, サケ科は鱗相からビワマス類似種(現生種は琵琶湖の固有種), ニゴイ属化石は歯骨や鰓蓋骨の特徴からニゴイとコウライニゴイの中間形とし, 現生種とは異なることが予察的な研究から示されている(上野ほか, 2000)。また, Miyata *et al.* (2018) では上野ほか(1975, 2000)で報告されたカワムツまた

はカワムツ類似種について再検討を行い, カワムツ属の絶滅種であることを明らかにし, *Nipponocypris takayamai* として記載した。

完新世

完新世の淡水魚類として縄文時代以降の遺跡からコイ科, ドジョウ科, ナマズ目など淡水魚類の遺存体が出土することが知られている(例えば, 山崎・宮腰, 2005など)。特にコイ科魚類の成魚の咽頭歯は種ごとに特有な形態であり(中島, 2005), 1本の歯のみであっても亜科

表2. 日本における完新世の淡水魚類遺存体の産出状況. 1: 小島 (2016), 中島 (1996), 中島ほか (2005). 2: 中島ほか (1996), 岡田 (1984), 内山・伊庭 (1997). 3: 内山 (2002), Nakajima *et al.* (1998). 凡例は表1と同一.

Table 2. List of Holocene freshwater fish Remains in Japan. 1: Kojima (2016), Nakajima (1996), Nakajima *et al.* (2005). 2: Nakajima *et al.* (1996), Okada (1984), Uchiyama and Iba (1997). 3: Uchiyama (2002), Nakajima *et al.* (1998). Legend is same as Table 1.

			鳥浜貝塚 Torihamma	S.	粟津湖底遺跡 Awazu Shell	Midden	赤野井湾遺跡 Akanoiwan S.
コイ目		Cypriniformes					
	コイ科	Cyprinidae					
	コイ科未定種	Cyprinidae fam., gen. et sp. indet.	○		○		
	✦ クセノキプリス亜科	Xenocyprinidae					
	クセノキプリス亜科 未定種	Xenocyprinidae gen. et sp. indet.	○		○		
	✦	<i>Distoechodon</i> sp.			○		
	✦ クセノキプリス属未定種	<i>Xenocnpris</i> sp.	○		○		
	クルター亜科	Cultrinae					
	✦ クルター亜科未定種	Cultrinae gen. et sp. indet.	○		○		
	ワタカ	<i>Ischikauia steenackeri</i>	○		○		○
	コイ亜科	Cyprinae					
	コイ属未定種	<i>Cyprinus</i> sp.	○				
	† コイ属未記載種	" <i>Cyprinus</i> sp."					○
	コイ	<i>Cyprinus carpio</i>	○		○		○
	フナ属未定種	<i>Carassius</i> sp.	○		○		○
	ゲンゴウロウブナ	<i>Carassius cuvieri</i>			○		○
	ギンブナ	" <i>Carassius buergeri</i> subsp. 2" (= <i>C. auratus</i> subsp.)	○				
	ニゴロブナ	<i>Carassius buergeri grandoculis</i>					○
	カマツカ亜科	Gobioninae					
	カマツカ亜科	Gobioninae gen. et sp. indet.	○		○		
	ニゴイ	<i>Hemibarbus barbuis</i>	○		○		○
	コウライニゴイ	<i>Hemibarbus labeo</i>	○				
	ホンモロコ	<i>Gnathopogon caerulescens</i>			○		
	ウグイ亜科	Leuciscinae					
	ウグイ亜科未定種	Leuciscinae gen. et sp. indet.	○		○		
	ウグイ	<i>Tribolodon hakonensis</i>	○		○		○
	ダニオ亜科	Danioninae					
	ダニオ亜科未定種	Danioninae gen. et sp. indet.	○		○		
	カワムツ	<i>Nipponocypris temminckii</i> (= <i>Zacco temminckii</i>)	○		○		
	オイカワ	<i>Zacco platypus</i>			○		
	ハス属未定種	<i>Opsariichthys</i> sp.	○				
	ハス	<i>Opsariichthys uncirostris</i>	○		○		○
	タナゴ亜科	Acheilognathinae					
	タナゴ亜科未定種	Acheilognathinae gen. et sp. indet.	○		○		
ナマズ目		Siluriformes					
	ナマズ科	Siluridae					
	ナマズ属未定種	<i>Silurus</i> sp.	○		○		○
	ナマズ	<i>Silurus asotus</i>	○				
	ビワコオオナマズ	<i>Silurus biwaensis</i>			○		
	ギバチ科	Bagridae					
	ギバチ属未定種	<i>Tachysurus</i> sp. (= <i>Pseudobagrus</i> sp.)			○		○
	ギギ	<i>Tachysurus nudiceps</i> (= <i>Pseudobagrus nudiceps</i>)	○				
キュウリウオ目		Osmeriformes					
	キュウリウオ科	Osmeridae					
	アユ亜科	Plecoglossinae					
	アユ	<i>Plecoglossus altivelis</i>			○		○
ハゼ目		Gobiiformes					
	ハゼ科	Gobiidae					
	ヨシノボリ属未定種	<i>Rhinogobius</i> sp.			○		
		文献 Reference	1		2		3

レベル, 場合によっては種レベルの同定が可能な場合がある (中島, 2011). そのため, コイ科魚類の咽頭歯遺存体の分析が進み, 情報が蓄積してきた (例えば, 中島, 2011). 特に着目する研究として, 縄文時代の粟津湖底遺跡第3貝塚, 福井県鳥浜貝塚, 赤野井湾湖底遺跡から出土する淡水魚類遺存体の研究がある (表2). これらの遺跡における淡水魚類遺存体の分析からコイ科魚類の絶滅種の存在や地域絶滅が認められるようになった.

1. 赤野井湾湖底遺跡

滋賀県守山市の縄文時代早期末の赤野井湾湖底遺跡からはコイ科, ナマズ科, ギギ科, キュウリウオ科の4科6亜科9属の魚類遺存体が出土する. これらのうち, Nakajima *et al.* (1998) は赤野井湾湖底遺跡A調査区から絶滅種のジョウモンゴイ (中島, 2011) "*Cyprinus* sp." を報告している. これは咽頭歯が現生種や他の古琵琶湖層群産コイ属のそれよりも細長いこと, 前縁が丸みを帯びないこ

となどの特徴から未記載種と考え、和名はあたえているものの学名は与えていない (Nakajima *et al.*, 1998).

2. 粟津湖底遺跡第3貝塚

滋賀県大津市の粟津湖底遺跡第3貝塚(縄文時代中期前葉)からはキュウリウオ科 *Osmeridae*, コイ科 *Cyprinidae*, ギギ科 *Bagridae*, ナマズ科 *Siluridae*, ハゼ科 *Gobiidae* など5科9亜科16属の魚類遺存体の出土が認められた(岡田, 1984; 伊庭, 1996; 中島ほか, 1996; 内山・伊庭, 1997). これらのうち、中島ほか(1996)は本遺跡から出土したコイ科魚類の咽頭歯を検討し、クセノキプリス亜科のクセノキプリス属 *Xenocnpris* と *Distoichodon* 属を報告した。さらに中島(1997)は同遺跡からクルター亜科未定種(琵琶湖, 淀川水系固有種のワタカ *Ischikauia steenackeri* ではない)が含まれることを報告した。

3. 福井県鳥浜貝塚

縄文時代前期の福井県鳥浜貝塚からはコイ科, ギギ科, ナマズ科など3科4亜科10属の淡水魚類遺存体が出土している(中島, 1996; 中島ほか, 2005; 小島, 2016). 中島ほか(2005)は216点のコイ科魚類の咽頭歯を検討し、それらの中にクセノキプリス亜科, クルター亜科のワタカおよびダニオ亜科のハス *Opsariichthys uncirostris* を含むことを示した。このことから、ハスが三方湖にも自然分布していたこと、縄文時代にはクセノキプリス属魚類が琵琶湖と琵琶湖以外にも生息していたこと、琵琶湖および淀川水系の固有であるクルター亜科のワタカが三方湖にも生息していたことが明らかとなった。

鳥浜貝塚および粟津湖底遺跡貝塚の研究から、更新世末までに日本では絶滅していたと考えられていたクセノキプリス亜科やワタカ以外のクルター亜科魚類が完新世まで生息していたことが明らかとなった。

まとめと今後の課題

以上のように更新統では宮島層, 古琵琶湖層群, 大阪層群, 玖珠盆地の第四系の湖成層, 谷下層, 山口県美祢および愛媛県狩野川の洞窟堆積物から淡水魚類化石が報告されているが、その多くはコイ科の咽頭骨やナマズ目の鱗棘に基づく研究である(表1)。しかし、断片的な化石でも先述のように小寺(1985)はフナ属の咽頭歯化石を組織学的な研究から進化学的な考察を行っており、他のコイ科魚類の咽頭歯においても同様な組織学的研究が期待できるものと考えられる。また、Nakajima and Hattori (1992), Watanabe and Uyeno (1999) などのように部分的な骨のみからでも絶滅種の識別や古生物地理学的な研究が可能であることに着目すると、これらの化石標本と現生種との詳細な比較検討を行うことは重要である。また、研究例の多い古琵琶湖層群では、鮮新統にあたる阿

山層からはナマズ目の頭部化石が、甲賀層からは魚類の頭部を含む化石が報告されている(『記録しておきたい滋賀県の地形・地質』編集委員会(編), 2011) ことから、更新統の堅田層や蒲生層からも阿山層や甲賀層と同様に骨格化石の産出が期待できるであろう。

野上層や宮島層からは交連骨格化石の産出が認められるため、属または種レベルでの同定が可能であり、さらに野上層からはコイ科のほかサケ科やハゼ科が産出することが知られている(上野ほか, 1975, 2000)。また、栃木県の宮島層からはウグイス亜科の化石を中心に交連状態の骨格化石の産出も知られている。しかし、これらの化石の産出報告以降、魚類の形態学的・分子系統学的研究が大幅に進展し、現生種の分類学的再編が行われたことから、これら魚類化石の比較形態学的研究に基づく分類学的再検討が必要となった。たとえば、2000年以降、カワムツとそれらに近縁な分類群の整理及び新種記載が行われたことからコイ科ハス類に含まれる野上層産カワムツ類似種とされた標本について再検討が必要になったため、Miyata *et al.* (2018) は野上層産カワムツ類似種とされた標本について国内外のハス類と比較し、系統分類学的研究を行った。野上層産の他の魚類化石についても現在同様に再検討を進めている。

完新統では、琵琶湖周辺や三方湖の遺跡の貝塚中からのコイ科魚類の咽頭歯の研究から、絶滅種の存在や地域絶滅が生じたことが明らかとなった(中島ほか, 1996, 2005; Nakajima *et al.*, 1996 など)。貝塚の魚類遺存体は部分骨や鱗といった断片的な標本であるため、亜科や属まで同定可能なコイ科魚類の咽頭歯を中心とした分析が主である。しかし、中島らの研究を皮切りに全国の遺跡から出土する淡水魚類遺存体についても、現生種と比較検討することにより、絶滅種もしくは地域絶滅の検出、先史時代以降の魚類相の復元や人類の活動と淡水魚類相の変遷を議論することも可能であろう。

また、遺跡からの魚類遺存体もふくめ、魚類化石の分類学的な研究を行うためには、現生種の骨学的なデータが必要となる。コイ科の咽頭歯においてはNakajima (2018) によってモノグラフが出版されている。しかしながらコイ科の咽頭骨以外のデータ、即ちコイ科およびそれ以外の淡水魚類の骨格のデータは十分とは言えないのが現状である。そのため、野上層や塩原層群宮島層から産出するような種レベルで分類可能な状態の良い魚類化石が研究機関で保管されていたとしても、現生種との詳細な比較が殆どされていない。これらの課題は淡水魚類化石に限らず魚類化石研究全般に共通するものである。したがって、関連分類群における現生種の骨学的な情報を蓄積しつつ化石種との比較や系統分類学的研究を進めていく必要がある。

謝辞

本論は2017年日本古生物学会第2017年年会・総会におけるシンポジウム「魚類化石研究の現状と可能性」にて「日本産第四紀淡水魚類の現状と課題」として講演を行った内容を若干の情報を追加してまとめたものである。本研究に当たり、国立科学博物館の上野輝彌博士および北九州市立自然史・歴史博物館の籾本美孝博士からは終始丁寧にご指導をいただき、写真などの資料も提供していただいた。特に籾本美孝博士からは本稿を執筆する機会をいただき、粗稿をご校閲いただいた。国立科学博物館の真鍋真博士、甲能直樹博士、木村由莉博士、坂田智佐子氏からは標本閲覧の際便宜を図っていただいた。また、木村由莉博士には英文要旨をご校閲いただいた。大分県在住の北林栄一氏からは玖珠盆地の地質についてご助言いただき、文献などの資料を提供していただいた。首都大学東京の鈴木毅彦博士および匿名査読者の方々には丁寧な査読と貴重なご意見を承り、粗稿が大幅に改善された。また、鈴木毅彦博士からは塩原層群の文献を提供いただいた。早稲田大学の守屋和佳博士からは編集の労をとっていただいた。また、本研究の一部は学生時代から取り組んでいたものであり、早稲田大学の平野弘道教授および同研究室の諸学兄からは常に目を配っていただいていた。なお、本研究の一部は国立科学博物館の魚類化石標本の整理活動も伴い、その際にコレクションビルディングフェロシップ(CFB)による助成を受けた。以上の方々および機関に心より深謝申し上げる。

文献

相場博明, 2015. 塩原木の葉石ガイドブック——実習・同定の手引きと植物・昆虫化石図鑑——. 108p., 丸善プラネット, 東京.

Allison, P. A., Maeda, H., Tuzino, T. and Maeda, Y., 2008. Exceptional preservation and taphofacies within Pleistocene lacustrine sediments of Shiobara, Japan. *Palaios*, **23**, 260–266.

Benton, M. J. and Donoghue, P. C., 2006. Paleontological evidence to date the tree of life. *Molecular Biology and Evolution*, **24**, 26–53.

琵琶湖自然史研究会, 1983. 大津市仰木町の堅田累層産化石群集. 瑞浪市化石博物館研究報告, (10), 117–142.

琵琶湖自然史研究会, 1986. 琵琶湖南西岸の古琵琶湖層群の淡水生化石群集. 瑞浪市化石博物館研究報告, (13), 57–103.

琵琶湖自然史研究会, 1994. 琵琶湖の自然史, 340p., 八坂書房, 東京.

Chang, M. M. and Chen, G., 2008. Fossil Cypriniformes from China and its adjacent areas and their palaeobiogeographical implications. In Cavin, L., Longbottom, A. and Richter, M. eds., *Fishes and the Break-up of Pangaea. Geological Society Special Publications*, **295**, 337–350. The Geological Society, London.

Chen, I. S., Wu, J. H. and Hsu, C. H., 2008. The taxonomy and phylogeny of *Candidia* (Teleostei: Cyprinidae) from Taiwan, with description of a new species and comments on a new genus. *The Raffles Bulletin of Zoology*, **19**, 203–214.

Cohen, K. M. and Gibbard, P. L., 2016. Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years v.2016a. *Subcommission on Quaternary Stratigraphy, International*

Commission on Stratigraphy: Cambridge. <http://www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale> (Accessed online September 15, 2018).

遠藤邦彦・奥村晃史, 2010. 第四紀の新たな定義：その経緯と意義についての解説. *第四紀研究*, **49**, 69–77.

長谷義隆・檀原 徹・北林栄一, 2002. 大分県玖珠盆地, 太田川層の火砕岩のフィッシュン・トラック年代. 熊本大学理学部紀要(地球科学), **17**, 65–72.

長谷義隆・檀原 徹・北林栄一, 2018. 足跡化石産出の大山層の年代測定について. 日田市博物館, 大山層化石発掘調査報告書, 33–38.

長谷義隆・岩内明子, 1990. 大分県玖珠盆地北部の上部新生界——その1 層序——. 熊本大学教養部紀要自然科学編, (25), 87–112.

細谷和海, 2013. コイ科Cyprinidae. 中坊徹次, 日本産魚類検索全種の同定第三版, 308–327, 1813–1819. 東海大学出版会, 東京.

伊庭 功, 1996. 滋賀県粟津湖底遺跡第3貝塚. 季刊考古学, **55**, 76–80.

岩内明子・長谷義隆, 1987. 中・北部九州後期新生代の植生と古環境：その3玖珠盆地南部(下部・中部更新統). *地質学雑誌*, **93**, 469–489.

岩内明子・長谷義隆, 1989. 中・北部九州後期新生代の植生と古環境：その4大山・杖立地域(下部更新統). *地質学雑誌*, **95**, 63–75.

鎌田浩毅・村岡洋文, 1982. 大分県中部の火山岩類のK-Ar年代. 地質調査所月報, **33**, 561–567.

Kappas, I., Vittas, S., Pantzartzi, C. N., Drosopoulou, E. and Scouras, Z. G., 2016. A time-calibrated mitogenome phylogeny of catfish (Teleostei: Siluriformes). *PloS one*, **11** (12), e0166988.

Kawamura, K., Ueda, T., Arai, R. and Smith, C., 2014. Phylogenetic relationships of bitterling fishes (Teleostei: Cypriniformes: Acheilognathinae), inferred from mitochondrial cytochrome b sequences. *Zoological Science*, **31**, 321–329.

河合貴之・鈴木毅彦, 2011. 栃木・福島に分布する塩原大田原テフラの層位と層相に基づく噴出過程の復元. 日本地質学会第118年学術大会・日本鉱物科学会2011年年会合同学術大会講演要旨集, 58.

『記録しておきたい滋賀県の地形・地質』編集委員会(編), 2011. 記録しておきたい滋賀県の地形・地質. 琵琶湖博物館研究調査報告, (26), 1–221.

北村晃寿, 2010. 日本列島の成立と古環境. 渡辺勝敏・高橋洋, 淡水魚類地理の自然史, 13–28. 北海道大学出版会.

小寺春人, 1985. ゲンゴロウブナの種の出現に関する古生物学的資料. *地球科学*, **39**, 272–281.

小島秀彰, 2016. 鳥浜貝塚. 154p., 同成社.

小西省吾・吉川周作, 1999. トウヨウゾウ・ナウマンゾウの日本列島への移入時期と陸橋形成. *地球科学*, **53**, 125–134.

町田 洋・新井房夫, 2003. 新編——火山灰アトラス——日本列島とその周辺. 336p., 東京大学出版会, 東京.

Miyata, S., Yabumoto, Y. and Hirano, H., 2018. *Nipponocypris takayamai*, a new species of cyprinid fish from the Nogami Formation (Middle Pleistocene) in the southern part of the Kusu Basin, Oita, Japan. *Paleontological Research*, **22**, 218–238.

長橋良隆・吉川周作・宮川ひろ・内山 高・井内美郎, 2004. 近畿地方および八ヶ岳山麓における過去43万年間の広域テフラの層序と編年——EDS分析による火山ガラス片の主要成分化学組成——. *第四紀研究*, **43**, 15–35.

Nakabo, T., 2009. Zoogeography of Taiwanese Fishes. *Korean Journal of Ichthyology*, **21**, 311–321.

中坊徹次編, 2013. 日本産魚類検索全種の検索第三版. 2428p., 東海大学出版会, 秦野.

中島経夫, 1988. 大分県玖珠層群産コイ科魚類化石. 瑞浪市化石博物館研究報告, **14**, 103–112.

中島経夫, 1996. 鳥浜貝塚遺跡から出土した魚類遺体. 鳥浜貝塚研究, **2**, 41–46.

中島経夫, 1997. 粟津遺跡のコイ科魚類遺体と古琵琶湖層群. 化

- 石研究会誌, **30**, 13–15.
- 中島経夫, 2005. 多様な形はどのようにできあがるか——コイ科魚類の咽頭歯——, 松浦啓一, 魚の形, 69–113, 東海大出版会.
- 中島経夫, 2011. コイ科魚類咽頭歯遺存体から見える先史時代の漁撈と稲作との関係に関する一考察 (I. 水田の中の“自然”). 国立歴史民俗博物館研究報告, **162**, 49–63.
- Nakajima, T., 2018. Comparative studies on the pharyngeal teeth of cyprinids. 166p. Tokai University Press, Hadano.
- Nakajima, T. and Hattori, N., 1992. A new species of the cyprinid fish, *Cyprinus (Cyprinus) stridentatus*, from the Pleistocene Katata Formation of the Kobiwako Group in Otsu City, Shiga Prefecture, central Japan. *Earth Science (Chikyu Kagaku)*, **46**, 235–240.
- 中島経夫・廣田大輔・瀧 弘明・北林栄一, 2018. 大分県安心院盆地の鮮新統津房川層から産出した咽頭骨・咽頭歯化石. 琵琶湖博物館研究調査報告, (31), 18–27.
- 中島経夫・甲斐朋子・辻 美穂・鈴木恭子, 2005. 鳥浜貝塚貝層の定量分析についての予察的報告. 鳥浜貝塚研究, (4/5), 1–8.
- 中島経夫・北林栄一, 2001. 大分県安心院町の鮮新統津房川層から産出したコイ科魚類咽頭歯化石. 琵琶湖博物館研究調査報告, (18), 57–65.
- 中島経夫・松岡敬二・北林栄一, 2001. 大分県大山町の鮮新—更新統小五馬層産のコイ科魚類咽頭歯化石. 地球科学, **55**, 3–10.
- Nakajima, T., Tainaka, Y., Uchiyama, J. and Kido, Y., 1998. Pharyngeal tooth remains of the genus *Cyprinus*, including an extinct species, from the Akanoi Bay Ruins. *Copeia*, 1998 (4), 1050–1053.
- 中島経夫・内山純蔵・伊庭 功, 1996. 縄文時代遺跡(滋賀県栗津湖底遺跡第3貝塚)から出土したコイ科のクセノキプリス亜科魚類咽頭歯遺体. 地球科学, **50**, 419–421.
- 中島経夫・山崎博史, 1992. 東アジアの化石コイ科魚類の時空分布と古地理学的重要性. 瑞浪市化石博物館研究報告, **19**, 543–557.
- Nakajima, T. and Yue, P., 1995. A new species of the fossil cyprinid fish, *Cyprinus (Mesocyprinus) okuyamai*, from the Pliocene Ueno Formation of the Kobiwako Group in the Ueno Basin, Mie Prefecture, central Japan. *Earth Science (Chikyu Kagaku)*, **49**, 221–226.
- Ng, H. H. and Kottelat, M., 2007. The identity of *Tachysurus sinensis* La Cepède, 1803, with the designation of a neotype (Teleostei: Bagridae) and notes on the identity of *T. fulvidraco* (Richardson, 1845). *Electronic Journal of Ichthyology*, **2**, 35–45.
- 野嶋宏二, 2002. 更新世谷下石灰岩裂罅堆積物(静岡県引佐町)の脊椎動物化石. 静岡大学地球科学研究報告, **29**, 1–11.
- 野嶋宏二・青島 晃・増田耕一・糸魚川淳二, 2014. 静岡県中部更新統下部谷下層の地質年代と古植生. 福井県立恐竜博物館紀要, (13), 37–45.
- 尾上 亨, 1989. 栃木県塩原産更新世植物群による古環境解析. 地質調査所報告, (269), 1–207.
- 岡田文雄, 1984. 動物遺体. 滋賀県教育委員会・(財)滋賀県文化財保護協会, 栗津湖底遺跡第3貝塚, 141–143, 滋賀県教育委員会・(財)滋賀県文化財保護協会.
- 静岡県立浜松北高等学校地学部, 1976. 浜松周辺の洪積層の研究. 静岡地学, **31**, 1–7.
- 鈴木毅彦, 2012. 北関東・東北地方南部のテフロクロロジー: 現状と展望. 第四紀研究, **51**, 65–78.
- 鈴木毅彦・藤原 治・檀原徹, 2004. 東北南部, 会津地域周辺における中期更新世テフラの層序と編年. 地学雑誌, **113**, 38–61.
- Suzuki, T., Shibukawa, K., Senou, H. and Chen, I. S., 2016. Redescription of *Rhinogobius similis* Gill 1859 (Gobiidae: Gobionellinae), the type species of the genus *Rhinogobius* Gill 1859, with designation of the neotype. *Ichthyological Research*, **63**, 227–238.
- 高橋聡子・奥村 清, 1996. 大分県玖珠盆地野上層産魚類化石. 地学研究, **45**, 199–208.
- 樽野博幸・石井陽子・塚腰 実・宮下牧三, 2005. 大阪府和泉市はつが野の大阪層群から産出した前期更新世のシカ類と淡水魚類. 大阪市立自然史博物館研究報告, **59**, 61–71.
- とちぎの化石図鑑編集委員会(編), 2014. とちぎの化石図鑑. 224p., 随想舎, 栃木.
- 友田淑郎, 1979. 東海・近畿地方におけるゼノキプリス亜科魚類の発見について. 国立科学博物館専門報告, **5**, 93–101.
- 友田淑郎・小寺春人・中島経夫・安野敏勝, 1977. 日本の新生代淡水魚類相. 地質学論集, (14), 221–243.
- Torii, M., Yoshikawa, S. and Itihara, M., 1974. Paleomagnetism on the water-laid volcanic ash layers in the Osaka Group, Sennan and Senpoku Hills, Southwestern Japan. *Rock Magnetism and Paleogeophys*, **2**, 34–37.
- Tsujino, T. and Maeda, H., 1999. Stratigraphy and taphonomic features of diatomaceous shale of the Pleistocene Shiobara Group, in Tochigi, Japan. *Bulletin of the National Science Museum. Series C, Geology & Paleontology*, **25**, 73–104.
- Tuzino, T., Maeda, H. and Maeda, Y., 2009. Taphonomic processes in diatomaceous laminites of the Pleistocene Shiobara Group (caldera-fill, lacustrine), Northeastern Japan. *Paleontological Research*, **13**, 213–229.
- 内山純蔵, 2002. 低湿地立地の遺跡にみる縄文時代本州西部地域の生業活動—縄文時代早期末から中期初頭における若狭湾沿岸と琵琶湖周辺地域の動物考古学的考察. 169p. 総合研究大学院大学博士論文.
- 内山純蔵・伊庭 功, 1997. 魚類. 滋賀県教育委員会・(財)滋賀県文化財保護協会, 栗津湖底遺跡第3貝塚, 326–337. 滋賀県教育委員会・(財)滋賀県文化財保護協会.
- 上野輝弥, 1965. 静岡県産鯉科魚類の化石と“化石種”の問題. 動物分類学会誌, **1**, 27–29.
- 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.
- 上野輝弥・木村清朗・長谷川善和. 1975. 大分県玖珠盆地産新生代後期淡水魚類化石. 国立科学博物館専報, **8**, 57–65.
- 上野輝弥・藪本美孝・北林栄一・青木建論・富田幸光, 2000. 玖珠盆地(大分県)中期更新世湖成層の古魚類学的調査. 国立科学博物館専門報告, **32**, 55–75.
- 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. Series A, Natural history*, **7**, 111–119.
- Yabumoto, Y., 2010. *Ikickulter chojabaruensis*, a new genus and species of cyprinid fish from the Miocene of Iki Island, Nagasaki, Japan. *Paleontological Research*, **14**, 277–292.
- 藪本美孝, 2018. 魚類化石. 日田市博物館, 大山層化石発掘調査報告書, 57.
- Yabumoto, Y. and Grande, L., 2013. A new Miocene amiid fish, *Amia godai* from Kani, Gifu, Central Japan. *Paleontological Research*, **17**, 113–126.
- Yabumoto, Y. and Sakamoto, Y., 2010. Revision of *Iquius nipponicus* Jordan 1919 (Teleostei: Cyprinidae) from the Miocene of Iki Island, Nagasaki, Japan and its phylogenetic position. *Ichthyological Research*, **57**, 286–297.
- Yabumoto, Y. and Uyeno, T., 2000. *Inabaperca taniurai*, a new genus and species of Miocene percoid fish from Tottori Prefecture, Japan. *Bulletin of the National Science Museum. Series C, Geology & Paleontology*, **26**, 93–106.
- 山田真嵩・鈴木毅彦・井内美郎, 2015. テフロクロロジーによる栃木県北部中部更新統塩原層群の堆積年代の検討. 日本第四紀学会講演要旨集, **45**, 10.
- 山崎 健・宮腰健司, 2005. 朝日遺跡出土の魚類遺存体. 愛知県埋蔵文化財センター研究紀要, (6), 34–45.
- 安野敏勝, 1983. 中新統可児層群および鮮新・更新統古琵琶湖層群産のクラー亜科魚類の咽頭歯化石. 化石研究会会誌, **16**, 41–46.
- 安野敏勝, 2000. 島根県隠岐島後の中新統より発見された淡水魚類化石(予報). 福井市自然史博物館研究報告, **47**, 1–13.
- 安野敏勝, 2003. 近畿北西部および九州北西部の下部中新統から

- 産出したコイ科魚類の咽頭歯化石とその意義. 福井市自然史博物館研究報告, (5), 1-8.
- 安野敏勝, 2005. 兵庫県豊岡市竹野海岸から産出した前期中新世化石群集. 福井市自然史博物館研究報告, (52), 43-65.
- 安野敏勝, 2008. 京都府北部の中新統から産出したコイ科魚類咽頭歯化石. 日本海域研究, **39**, 91-94.
- 安野敏勝, 2011. 兵庫県豊岡市北部の下部中新統から産出したコイ科および所属不明の魚類化石. 福井市自然史博物館研究報告, (58), 21-28.
- 吉川周作, 2012. 大阪堆積盆地第四系の層序学的研究. 第四紀研究, **51**, 1-19.
- 吉川周作・井内美郎, 1991. 琵琶湖高島沖ボーリングコアの火山灰層序. 地球科学, **45**, 81-100.
- 吉川周作・山崎博史, 1998. 古琵琶湖の変遷と琵琶湖の形成. アーバンクボタ, **37**, 2-11.
- Wang, N. and Chang, M. M., 2010. Pliocene cyprinids (Cypriniformes, Teleostei) from Kunlun Pass Basin, northeastern Tibetan Plateau and their bearings on development of water system and uplift of the area. *Science China Earth Sciences*, **53**, 485-500.
- 渡辺勝敏, 2010. 新生代淡水魚類化石から見る日本列島の淡水魚類相の変遷. 渡辺勝敏・高橋 洋, 淡水魚類地理の自然史, 185-202. 北海道大学出版会.
- 渡辺勝敏・北林栄一, 2001. 大分県安心院盆地の鮮新統津房川層から産出したギギ科化石. 琵琶湖博物館研究調査報告, (18), 66-71.
- 渡辺勝敏, 高橋 洋, 北村晃寿, 横山良太, 北川忠生, 武島弘彦, 佐藤俊平, 山本祥一郎, 竹花佑介, 向井貴彦, 大原健一, 井口恵一朗, 2006. 日本産淡水魚類の分布域形成史: 系統地理的アプローチとその展望. 魚類学雑誌, **53**, 1-38.
- Watanabe, K. and Uyeno, T., 1999. Fossil bagrid catfishes from Japan and their zoogeography, with description of a new species, *Pseudobagrus ikiensis*. *Ichthyological Research*, **46**, 397-412.
- 宮田真也は, 研究計画の立案と論文の執筆に関するすべての項目を担当した.

(2018年10月5日受付, 2019年1月16日受理)

