

貝化石群集の内湾から外洋浅海にかけての構造変化

—北海道留萌地域の下部峠下動物群（中新世）—

天 野 和 孝

要 旨

貝化石群集の内湾から外洋浅海にかけての構造変化を知るべく、北海道留萌地域の下部峠下動物群（中新世）について種多様性と食性構造の二点から検討した。その結果、種多様性は湾奥から湾口にかけて増加し、湾口から外洋浅海にかけて減少する事が判明した。また、食性構造は内湾から外洋浅海にかけては、ほとんど変化していない。しかし、一つの食性ニッチを占める種数は、種多様性と同様に、湾口部で最も多く、より多数の種間競争が生じていると思われる。

KEY WORDS

community structure

群集構造

Miocene

中新世

Lower Togeshita fauna

下部峠下動物群

Rumoi district

留萌地域

Hokkaido

北海道

1 はじめに

海生底生動物群の化石群集構造は種多様性と食性構造の二面から解析されている (Dodd and Stanton, 1981)。しかし、一地域の海生底生動物群の化石群集構造について、種多様性と食性構造が内湾から外洋浅海にかけてどのように変化するのかを研究した例はほとんどない。Scott (1978)は北アメリカの現生貝類と第三紀の貝化石群の食性構造と種の豊富さについての先駆的な研究を行った。彼によれば、内湾から外洋への環境変化に伴って食性の構成も変化し、種の豊富さは外洋に向けて単調に増加する事を示した。しかしながら、彼は個体数を考慮した種多様性の変化および種多様性と食性構造の関係については触れていない。

化石群集の種多様性と食性構造の空間的变化を明らかにする事は、化石群集構造の進化を考える上で重要である。なぜなら、化石群集の構造進化を考える場合、同一時間面での各群集の構造と生息環境の関係を知り、その上で同一環境下での異なる時代の群集構造を比較する必要があるからである。

化石底生動物群の群集構造が内湾から外洋浅海にかけて、どのように変化するかを検討するためには次の条件が必要である。(1)群集構成種が少なく、偶然に採集される種が少ない事、(2)食性の復元ができるためには、現生種と比較できる程度、時代的に新しい群集である事、(3)内湾から外洋浅海までの環境設定が可能である地域である事、以上の3条件である。

そこで、(1)の条件を満たす北方寒流系の動物群で、(2)の条件を満たす新第三紀の動物群で、しかも(3)の条件の内湾～外洋浅海の群集が認められる動物群が上記した条件に適合していると考えた。ここでは、北海道北西部留萌地域の中新統峠下層より産出した貝化石群のうち下部峠下

動物群(Amano, 1983)を研究対象とした。

2 北海道留萌地域の地質概説

留萌地域は北海道北西部に位置し、白亜紀初期の隈根尻層、古第三紀の大和田層を基盤として新第三系が広く分布している。新第三系は下位よりユードロ層、峠下層、増毛層、留萌層、幌糠層より成る(図1, 2)。

Neogene stratigraphy in the southwestern part of the Bangainosawa-Churyu fault



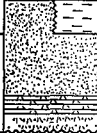
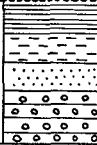
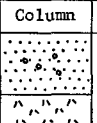


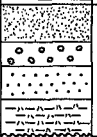
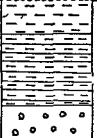
Formation name	Column	Thickness	Lithofacies
Rumoi F.		1070m	diatomaceous mudstone pumice tuff fine-grained sandstone diatomaceous mudstone
Mashike F.		100-920m	hard shale siltstone
Togeshita F.		25-205m	fine-grained sandstone tuffaceous mudstone tuffaceous medium-grained sandstone
Yudoro F.		870m	mudstone siltstone medium-grained sandstone alternation of mudstone and conglomerate

図1 北海道留萌地域の模式柱状図。

Fig 1. Geologic columnar sections in the Rumoi district, Hokkaido.

Neogene stratigraphy in the northeastern part of the Bangainosawa-Churyu fault

Formation name	Column	Thickness	Lithofacies
Horonuka F.		150-650m	granule conglomerate medium-grained sandstone pumice tuff
Rumoi F.		340-1180m	tuffaceous mudstone fine-grained sandstone
Mashike F.		0-570m	hard shale
Togeshita F.		300-570m	fine-grained sandstone conglomerate medium-grained sandstone tuffaceous siltstone
Yudoro F.		660-1360m	siltstone alternation of sandstone and mudstone conglomerate

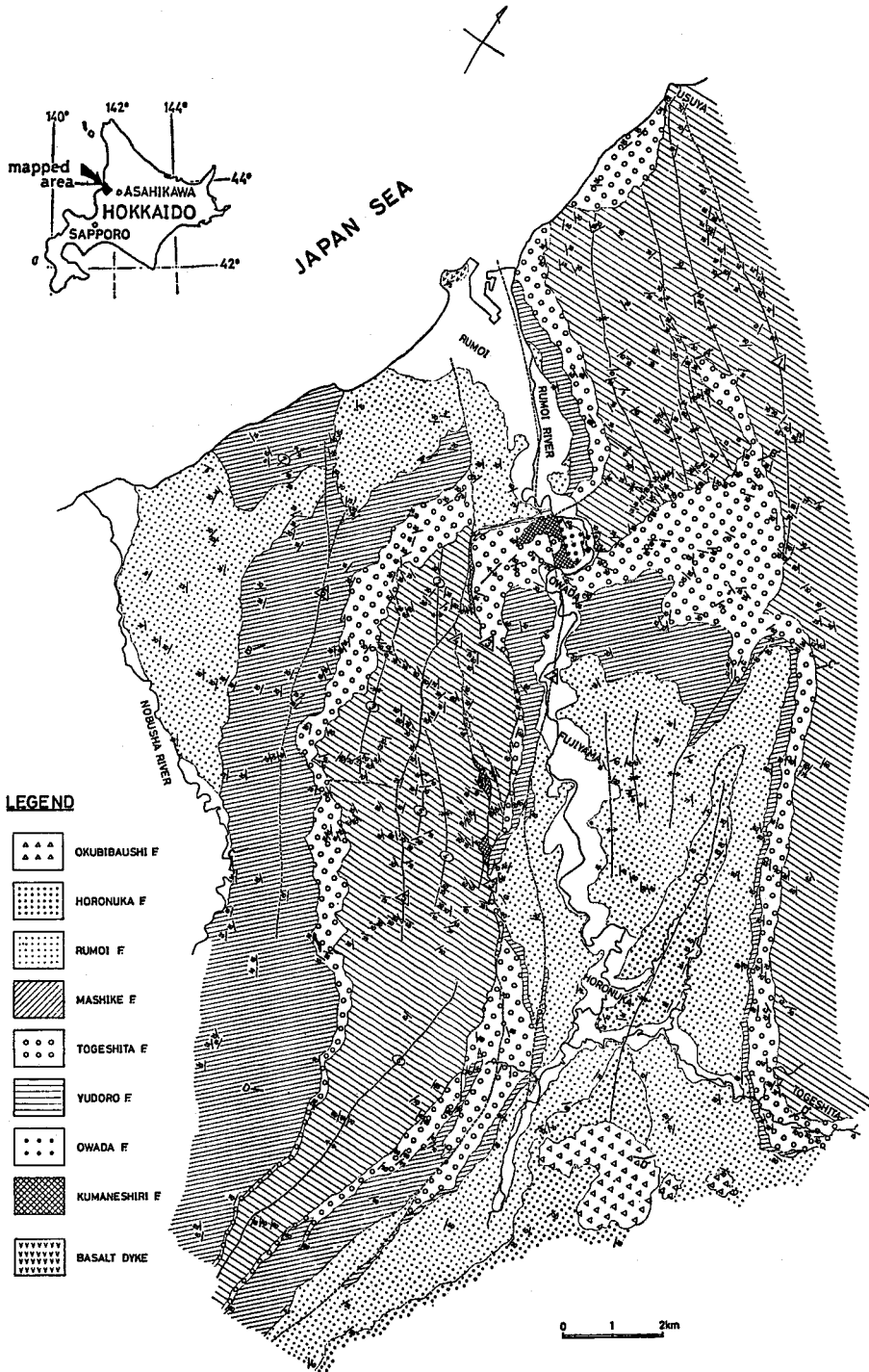


図2 北海道留萌地域の地質図。Amano (1983) を一部改訂

Fig. 2. Geological map of the Rumoi district, Hokkaido. Slightly modified from Amano (1983).

新第三系各層の岩相、層厚は本地域中央を北西-南東に走る番外の沢中流断層(図2の△)の北東、南西部で各々異なり、図1に示す通りである。また、新第三系各層の関係はユードロ層と峠下層の不整合関係を除き、他は整合、一部同時異相の関係にある。

本地域の新第三系からは貝化石を多産し、その構成種からユードロ層、峠下層、増毛層は中新世、留萌層、幌糠層は鮮新世に堆積したと考えられる。また、峠下層産の貝化石群は層準と種構成から上、下に二分され、各々上部峠下動物群、下部峠下動物群と命名されている(Amano, 1983)。

3 下部峠下動物群生息時の古地理

下部峠下動物群生息時(峠下層下部堆積時)に北海道留萌地域には南東に開いた内湾、古峠下湾(Amano, 1983)が存在した。この事は以下に述べる証拠から明らかである。

まず、峠下層と下位のユードロ層間の不整合は留萌地域北西部から北東部(下ユードロ沢上流~12線の沢上流)にかけて顕著である。特に北西部では、ユードロ層中に認められる褶曲構造と不調和に峠下層が分布し、一部に基底礫岩が発達する。また、大和田付近では峠下層が基盤の隈根尻層に直接重なり、隈根尻層の巨角礫を含む基底礫岩が発達している。こうした不整合の様子から、留萌地域北東部と北西部のユードロ層および基盤岩類は当時陸化しており、削剝を受けていたと考えられる。

次に、峠下層下部の亜炭層(図3a)、汽水性貝類の分布(図3b)、岩礁性貝類の分布(図3c)と強内湾性種 *Macoma incongrua* (v. Martens) (堀越・菊池, 1976) の分布(図3d)は峠下~大和田に至る地域に限られる。この地域は前述した顕著な不整合の認められる地域に囲まれている。

この古峠下湾が南東に開き、深度が増加している証拠としては、以下のような貝化石集団(fossil molluscan assemblage; 異地性の貝化石も含めた貝化石群)の分布が挙げられる。古峠下湾内外には *Corbicula-Crassostrea*, *Pitar-Anadara*, *Mercenaria-Clinocardium*, *Mya-Turritella* の4化石集団が認められる(Amano, 1983)。これらの構成種と近似した現生種との比較から *Corbicula-Crassostrea* 化石集団は潮間帯に、*Pitar-Anadara* 化石集団は上浅海帯(水深0~20m付近)、*Mercenaria-Clinocardium* 化石集団は中浅海帯上部(水深20~30m付近)、*Mya-Turritella* 化石集団は亜浅海帯(水深50~100m付近)に分布していたと考えられる。*Corbicula-Crassostrea*, *Pitar-Anadara*, *Mercenaria-Clinocardium* 化石集団はこの順序で北西から南東へと分布している(Amano, 1983; text-fig. 6)ので、古峠下湾は南東に開いていたと考えられる。

4 化石群集の認定

下部峠下動物群における前述した4化石集団をもとに、群集構造を解析するためには、化石群集(fossil community)を認定する必要がある。化石群集とは、化石集団のうち明らかに異地性である種を排除し、現生の生態群集に近づけた種の集合体である。

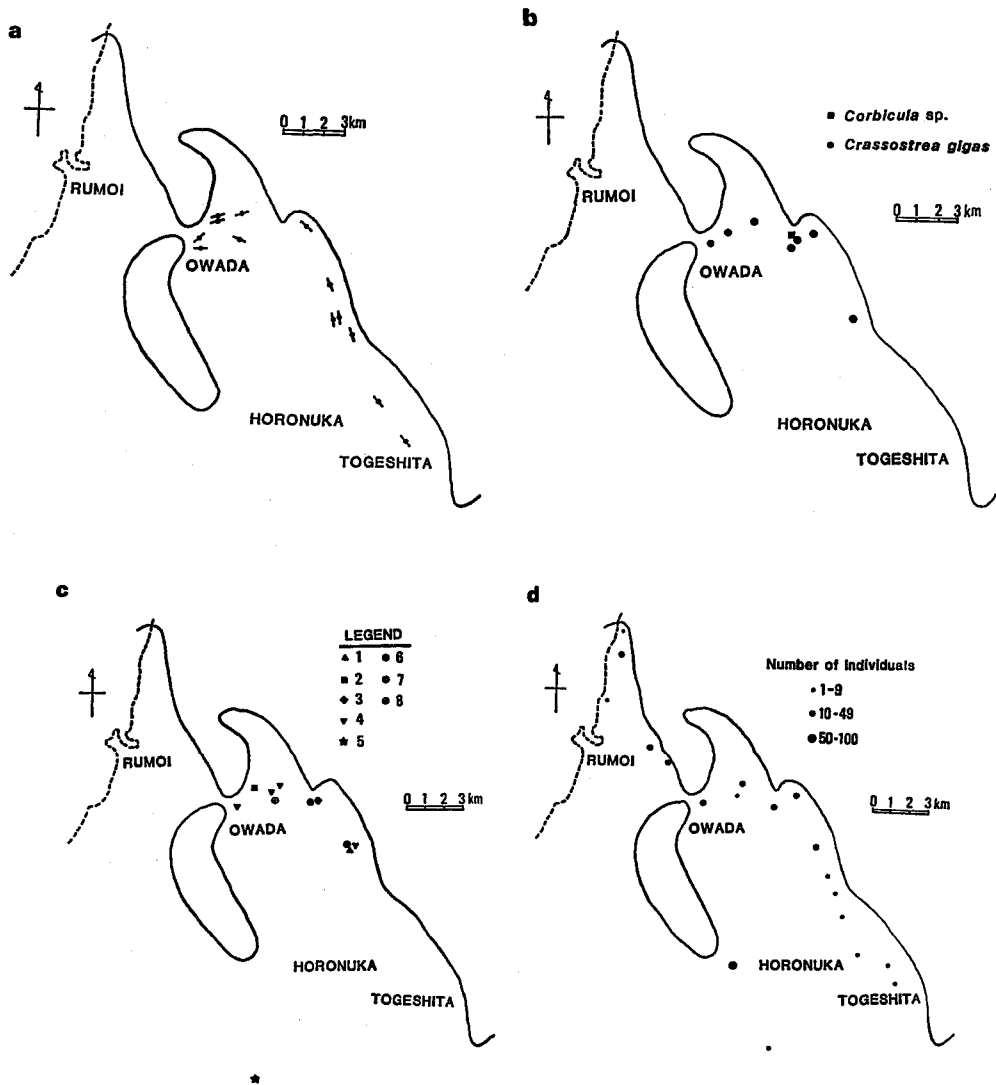


図3 古峠下湾の存在を支持する証拠; a. 亜炭層の分布; b. 汽水性貝類の分布; c. 岩礁性貝類の分布, 1. *Tectura* sp., 2. *Gibbula* sp., 3. *Homalopoma* sp., 4. *Searlesia* sp., 5. *Nucella* sp., 6. *Trapezium cheonbugensis*, 7. *Lithophaga chikubetsuensis*, 8. *Mytilus coruscus*; d. *Macoma incongrua* の分布。
 Fig. 3. Some evidences showing the existence of the Paleo-Togeshita Bay; a. Distribution of lignite beds; b. Distribution of brackish mollusks; c. Distribution of rocky shore mollusks; d. Distribution of *Macoma incongrua*.

化石群集の認定方法としては、まず次の3つの条件の産地を除外した。(1)現生生態からして明らかに異地性であると考えられる種を含む産地, (2)1種が総個体数の95%以上を占める産地, (3)総個体数が30個体以下の産地。そして、優占種(個体数が各産地の1, 2位を占める種)と種の組合せに注目して化石群集を認定した。

ここで、上記の産地を除外した理由を述べる。まず、(1)明らかに異地性と思われる種を含む産地は、前述した化石群集の定義からして不適當である。明らかな異地性種とは化石集団中に主要構成種の生態と異った生態を持つ種が含まれる場合を言う。下部峠下動物群については砂底、泥底に生息する種を主要構成要素とする *Corbicula-Crassostrea*, *Pitar-Anadara* 化石集

表1 *Corbicula* 群集の種構成
Table 1. Composition of *Corbicula* community

<i>Anadara watanabei</i> (Kanehara)	3
<i>Corbicula</i> sp.	105

*number shows individuals

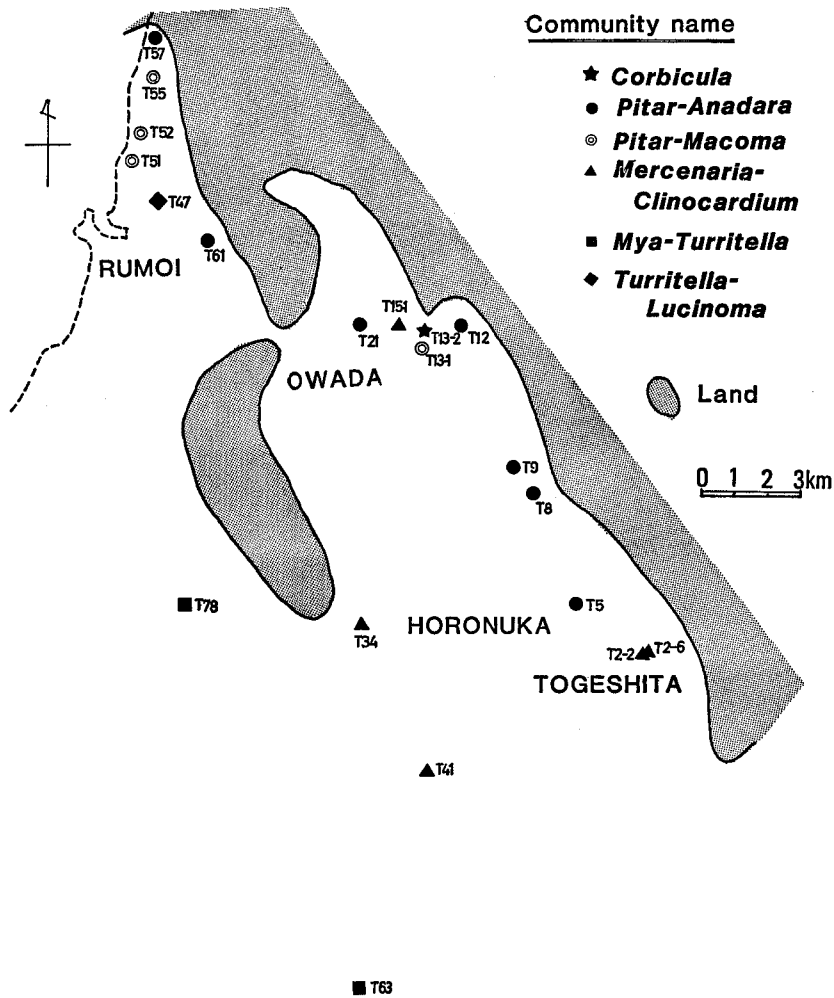


図4 下部峠下動物群の群集分布。

Fig. 4. Distribution of communities of the Lower Togeshita fauna.

表2 *Pitar-Anadara* 群集の種構成
Table 2. Composition of *Pitar-Anadara* community

Species name	Localities	5	8	9	12	21	57	61
<i>Crepidula jimboana</i> Yokoyama				1				
<i>Cryptonatica janthostoma</i> (Deshayes)							1	
<i>Neverita</i> cf. <i>didyma</i> (Röding)		1						
<i>Boreotrophon</i> cf. <i>beringi</i> Dall				1				
<i>Nassarius kannoi</i> Amano						8		
<i>Olivella koishii</i> Nomura						12		
<i>Anadara hokkaidoensis</i> Noda		136	11	39	62	36	14	7
<i>Glycymeris idensis</i> Kanno					2			
<i>Mizuhopecten togeshitensis</i> Akiyama		1						
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg)					8			
<i>Felaniella usta</i> (Gould)					1			
<i>Clinocardium decoratum</i> (Grewingk)				2			1	
<i>C.</i> cf. <i>nuttallii</i> (Conrad)		1						
<i>Pitar hokkaidoensis</i> Nomura		32	51	82	164	73	32	6
<i>Dosinia owadaensis</i> Amano		1		1			3	2
<i>D. kaneharai rumoiensis</i> Amano							13	1
<i>Mercenaria yiizukai</i> (Kanehara)		1		6				
<i>M. protostimpsoni</i> Amano				3				
<i>Protothaca nodai</i> Amano			2		17			
<i>Spisula</i> sp.								1
<i>Peronidia protovenulosa</i> (Nomura)							1	
<i>Macoma incongrua</i> (v. Martens)		7	2		15	9	1	17
<i>M.</i> cf. <i>calcareo</i> (Gmelin)					7			
<i>Mya cuneiformis</i> (Böhm)				1				
<i>Cryptomya busoensis</i> Yokoyama					4			

*number shows individuals

表3 *Pitar-Macoma* 群集の種構成
Table 3. Composition of *Pitar-Macoma* community

Species name	Localities	13-1	51	52	55
<i>Turritella</i> sp.		1			
<i>Cryptonatica janthostoma</i> (Deshayes)			1		
<i>Anadara hokkaidoensis</i> Noda					2
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg)		4			
<i>Lucinoma acutilineata</i> (Conrad)					4
" <i>Dinocardium</i> " <i>shiobarense</i> (Yokoyama)					1
<i>Pitar hokkaidoensis</i> Nomura		37	23	84	30
<i>Dosinia owadaensis</i> Amano				2	
<i>D. kaneharai rumoiensis</i> Amano			2		3
<i>Mercenaria yiizukai</i> (Kanehara)		2	1	3	16
<i>M. protostimpsoni</i> Amano				1	
<i>Protothaca nodai</i> Amano		7			
<i>Spisula voyi onnechiuria</i> (Otuka)				2	
<i>Macoma incongrua</i> (v. Martens)		22	1		26
<i>M.</i> cf. <i>calcareo</i> (Gmelin)				27	
<i>Mya cuneiformis</i> (Böhm)		1			4
<i>Cryptomya busoensis</i> Yokoyama			3		

*number shows individuals

表4 *Mercenaria-Clinocardium* 群集の構成Table 4. Composition of *Mercenaria-Clinocardium* community

Species name	Localities				
	2-2	2-6	15-1	34	41
<i>Cryptonatica janthostoma</i> (Deshayes)	3			15	
<i>Boreotrophon</i> cf. <i>beringi</i> Dall				1	
<i>Neptunea modesta</i> (Kuroda)	2				
<i>Cylichna</i> cf. <i>shibatae</i> Hirayama				2	
<i>Ennucula haboroensis</i> Kanno and Matsuno				1	
<i>Yoldia notabilis</i> Yokoyama				1	
<i>Anadara hokkaidoensis</i> Noda	3	9	1		
<i>Mizuhopecten togeshitensis</i> Akiyama	1				
<i>Lucinoma acutilineata</i> (Conrad)			1	1	2
" <i>Dinocardium</i> " <i>shiobarensis</i> (Yokoyama)					1
<i>Clinocardium decoratum</i> (Grewingk)	29	115	4	9	4
<i>C.</i> cf. <i>nuttallii</i> (Conrad)	9				
<i>Serripes groenlandicus</i> (Bruguère)	1				
<i>Pitar hokkaidoensis</i> Nomura	1		4		
<i>Dosinia owadaensis</i> Amano			3		
<i>D. kanearai rumoiensis</i> Amano	1			3	
<i>Mercenaria yiizukai</i> (Kanehara)	17	31	14	14	49
<i>M. protostimpsoni</i> Amano	2				
<i>Spisula ezodensata</i> (Kubota)	4				
<i>S.</i> sp.			1		6
<i>S. voyi onnechiuria</i> (Otuka)	12			22	
<i>Peronidia protovenulosa</i> (Nomura)	12	1			
<i>Macoma incongrua</i> (v. Martens)	8	1		53	2
<i>Solen krusenstierni</i> Schrenck	2			4	
<i>Siliqua</i> cf. <i>alta</i> (Broderip and Sowerby)	6				
<i>Mya cuneiformis</i> (Böhm)	1		4	19	
<i>Panope japonica</i> (A. Adams)	2			55	
<i>Thracia pertrapezoidea</i> Nomura	1			1	

*number shows individuals

団中に *Homalopoma* sp., *Searlesia* sp., *Mytilus coruscus* Gould, *Lithophaga chikubetsuensis* Kanno and Matsuno 等岩礁性種を産出する産地が挙げられる。

次に、(2)ある1種が総個体数の95%以上占めている場合が *Corbicula* sp., *Pitar hokkaidoensis* Nomura, *Clinocardium decoratum* (Grewingk) を優占種とする産地に認められる。*Corbicula* が生貝として非常に卓越する例は水野ほか (1968) 等により報告されている。しかし、*Pitar*, *Clinocardium* が生貝として非常に卓越する場合は現生では認められない。

最後に、(3)総個体数30個体以下の産地を除く事については、30個体以下では新たに加わる種が優占種となる可能性がある (首藤・白石, 1971) ためである。

以上を考慮し、卓越種に注目すると、下部峠下動物群について次の6群集が認められる。すなわち、*Corbicula* 群集 (Loc. no. T13-2; 図4), *Pitar-Anadara* 群集 (Loc. nos. T5, 8, 9, 12, 21, 57, 61), *Pitar-Macoma* 群集 (Loc. nos. T13-1, 52, 55), *Mercenaria-Clinocardium* 群集

表5 *Mya-Turritella* 群集の種構成Table 5. Composition of *Mya-Turritella* community

Species name	Localities	
	63	78
<i>Turritella fortilirata</i> Sowerby		17
<i>T. sp.</i>	1	
<i>Scaphander sp.</i>	1	
<i>Lucinoma acutilineata</i> (Conrad)	5	
<i>Clinocardium decoratum</i> (Grewingk)	5	
<i>C. ponchibaense</i> Amano	1	
<i>C. cf. ciliatum</i> (Fabricius)		3
<i>Macoma cf. calcarea</i> (Gmelin)	18	6
<i>Mya cuneiformis</i> (Böhm)	22	1
<i>Panomya simotomensis</i> Otuka	1	6
<i>Periploma pulchella</i> Hatai and Nisiyama	1	

*number shows individuals

表6 *Turritella-Lucinoma* 群集の種構成Table 6. Composition of *Turritella-Lucinoma* community

<i>Turritella fortilirata</i> Sowerby	30
<i>Lucinoma acutilineata</i> (Conrad)	4

*number shows individuals.

(Loc. nos. T2-2, 2-6, 15-1, 34, 41), *Mya-Turritella* 群集 (Loc. nos. T63, 78), *Turritella-Lucinoma* 群集 (Loc. no. T47) である。

Corbicula 群集は *Corbicula sp.* が卓越し, *Anadara watanabei* を随伴する (表1)。

Pitar-Anadara 群集は *Pitar hokkaidoensis*, *Anadara hokkaidoensis* が卓越し, *Macoma incongrua*, *Dosinia owadaensis* を随伴する (表2)。

Pitar-Macoma 群集は *Pitar-Anadara* 群集に類似し, *Pitar hokkaidoensis*, *Macoma incongrua*, *M. cf. calcarea* を卓越種とし, *Anadara* は伴わないか, ごく少数伴う (表3)。

Mercenaria-Clinocardium 群集は *Mercenaria yiizukai*, *Clinocardium decoratum* が優占し, *Spisula voyi onnechiuria*, *S. sp.*, *Macoma incongrua*, *Anadara hokkaidoensis*, *Lucinoma acutilineata*, *Mya cuneiformis*, *Peronidia protovenulosa*, *Solen krusensterni*, *Panope japonica* 等多くの種を随伴する (表4)。

Mya-Turritella 群集は *Turritella fortilirata* または *Mya cuneiformis* が卓越し, *Macoma cf. calcarea*, *Panomya simotomensis* を随伴する (表5)。

Turritella-Lucinoma 群集は *Turritella fortilirata* が卓越し, *Lucinoma acutilineata* を伴う (表6)。

以上の群集を古地理図に示すと図4のように分布し, *Corbicula* 群集は古峠下湾の湾奥, *Pitar-Anadara*, *Pitar-Macoma* は古峠下湾と西方の入江の湾奥から湾央, *Mercenaria-Clinocardium* 群集は古峠下湾の湾口に, *Mya-Turritella*, *Turritella-Lucinoma* 群集は湾外の外洋

浅海に生息していた事が判る。

5 貝化石群集の群集構造

復元された古地理に基づき、内湾～外洋における貝化石群集の種多様性と食性構造の変化を検討するために解析を行なった。個体の重要度は個体数を用い、二枚貝の場合、殻頂が残っている個体は片殻であっても1個体とし、また巻貝の場合、殻口または殻頂に残っている個体を1個体とした。採集方法は母岩が硬質なため、産地毎に可能な限り多くの種を採集する事とした。各産地の露頭面積はほぼ一定しており、特定の種に注目せず採集を行ったため、おおよそその群集構造の変化傾向を解析する事は十分可能であると思われる。その結果得られたリスト(表1～6)に基づき、多様性の各要素、優占度、種の豊富さ、均等度を求め、また食性構造については Hoffman and Szubzda (1976) のニッチ区分を一部改め、各ニッチに含まれる種数を調べた。

種多様性の各要素の指数、求め方は、次の通りである。優占度については McNaughton の優占度指数 ($D = \frac{n_1 + n_2}{N}$; n_1, n_2 は第1, 2番目に個体数の多い種の個体数, N は総個体数), 種の豊富さについては Margalef の指数 ($R = \frac{S-1}{\log N}$; S は総種数), 種多様度については異った大きさのサンプルを比較するのに便利な Shannon-Weaver 関数 ($H' = -\sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$; P_i は第 i 番目の種の個体数が総個体数に対して占める割合) をビット単位で、均等度は Pielou の均等度指数 ($J' = \frac{H'}{\log_2 S}$) を用いた。

食性構造解析について、Hoffman and Szubzda (1976) は貝類群集の食性-底質-可動性ニッチ (trophic-substrate-mobility niches) をエピファウナ (epifauna), インファウナ (infauna) と動的な (vagile) 動物, 固着性 (sessil) 動物および浮遊物食者 (suspension feeders), 堆積物食者 (deposit feeders), 擦食者 (browsers), 肉食・腐肉食者 (carnivores, scavengers) の組合せから16の基本的ニッチ (Hutchinson, 1957) に区分した。下部峠下動物群について、以上の基本的ニッチのうち動的インファウナを更に浅所潜入性, 深所潜入性に二分し, 套線湾入の

表7 下部峠下動物群に認められる食性ニッチ

Table 7. Trophic niches recognized in the Lower Togeshita fauna

-
1. 浮遊物食者 (Suspension feeders)
 - I エピファウナ, 動的 (Epifauna, vagile)
 - II エピファウナ, 固着性 (Epifauna, sessile)
 - III インファウナ, 動的, 浅所潜入性 (Infauna, vagile, shallow burrower)
 - IV インファウナ, 動的, 深所潜入性 (Infauna, vagile, deep burrower)
 2. 堆積物食者 (Deposit feeders)
 - V インファウナ, 動的, 浅所潜入性 (Infauna, vagile, shallow burrower)
 - VI インファウナ, 動的, 深所潜入性 (Infauna, vagile, deep burrower)
 3. 肉食者, 腐肉食者 (Carnivores, Scavengers)
 - VII エピファウナ, 動的 (Epifauna, vagile)
 - VIII インファウナ, 動的, 深所潜入性 (Infauna, vagile, deep burrower)
-

ない Lucinidae 以外の二枚貝と *Turritella* 属を前者に, Naticidae, Olividae 等の巻貝を後者に含めた。下部峠下動物群では, このうち擦食者および固着性インファウナを欠き, 群集構成種は表 7 のような 8 つの現実的ニッチ (Hutchinson, 1957) に区分される。各群集の各産地毎に上記の 8 つのニッチに含まれる種数を求め, また, 各産地毎の食物に関する種間競争の度合を知るため, その指数 (C) として $C=S-U_n$ (S は総種数, U_n は使用されているニッチの数) を用いて求めた。その結果は表 8 に示すとおりである。

まず, 内湾から外洋浅海にかけての貝化石群集の種多様性について, 優占度, 種の豊富さ, 均等度および種多様度の各要素から検討した。下部峠下動物群の 20 産地についての計算結果は表 9 に示す通りである。この計算結果を H'-D', H'-R, H'-J' のグラフにプロットすると図 5a-c のようになる。

図 5a-c から判るように下部峠下動物群の 6 群集の種多様性は次の 3 パターンに大別される。まず, 湾奥の *Corbicula*, 外洋浅海の *Turritella-Lucinoma* 群集は優占度が高く, 種数は少なく, 均等度も低い, 種多様度の低い群集である。逆に, 湾口部の *Mercenaria-Clinocardium* 群集は優占度が低く, 種数は多く, 均等度も比較的高く, 種多様度の高い群集である。湾中央の *Pitar-Anadara*, *Pitar-Macoma*, 外洋の *Mya-Turritella* 群集では, その均等度は *Mercenaria-*

表 8 下部峠下動物群の各群集の食性ニッチ構成および種間競争指数。食性ニッチ区分は表 7 の区分に基く。表中のアラビア数字は種数を示す。

Table 8. Composition of the trophic niche and interspecific competition index in each communities of the Lower Togeshita fauna. The trophic niches in each communities are classified as shown in Table 7. Arabic figures in the list show the number of species.

Community name	Loc.	Niche type								C
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
<i>Corbicula</i>	T13-2	0	0	2	0	0	0	0	0	1
<i>Pitar-Anadara</i>	T5	1	0	2	3	0	1	0	1	3
	T8	0	0	1	2	0	1	0	0	1
	T9	0	1	2	5	0	1	1	0	6
	T12	0	1	3	2	1	1	0	0	3
	T21	0	0	1	1	0	1	1	1	0
	T57	0	0	2	3	0	2	0	0	4
	T61	0	0	1	4	0	1	0	0	3
<i>Pitar-Macoma</i>	T13-1	0	1	1	4	0	1	0	0	3
	T51	0	0	1	3	0	1	0	1	2
	T52	0	0	0	5	0	1	0	0	4
	T55	0	0	2	4	0	2	0	0	5
<i>Mercenaria-Clinocardium</i>	T2-2	1	0	4	11	0	2	1	1	14
	T2-6	0	0	2	1	0	2	0	0	2
	T15-1	0	0	2	5	0	1	0	0	5
	T34	0	0	1	7	1	3	2	1	9
	T41	0	0	2	2	0	2	0	0	3
<i>Mya-Turritella</i>	T63	0	0	3	3	0	2	1	0	5
	T78	0	0	2	2	0	1	0	0	2
<i>Turritella-Lucinoma</i>	T47	0	0	1	0	0	1	0	0	0

表9 下部峠下動物群各群集の種多様性

Table 9. Species diversity in each communities of the Lower Togeshita fauna

Community name	Loc.	H'	D	R	J'
<i>Corbicula</i>	T13-2	0.18	1.00	0.49	0.18
<i>Pitar-Anadara</i>	T5	1.14	0.93	3.10	0.38
	T8	1.02	0.94	1.65	0.51
	T9	1.78	0.85	4.18	0.54
	T12	1.76	0.83	2.87	0.59
	T21	1.79	0.79	1.87	0.77
	T57	2.01	0.70	3.85	0.67
	T61	1.95	0.71	3.27	0.75
<i>Pitar-Macoma</i>	T13-1	1.88	0.80	3.21	0.67
	T51	1.38	0.84	3.35	0.53
	T52	1.23	0.93	2.41	0.48
	T55	2.28	0.65	3.62	0.76
<i>Mercenaria-Clinocardium</i>	T2-2	3.61	0.39	9.19	0.83
	T2-6	1.12	0.93	1.82	0.48
	T15-1	2.44	0.56	4.65	0.81
	T34	2.92	0.53	6.08	0.75
	T41	1.33	0.89	2.77	0.52
<i>Mya-Turritella</i>	T63	2.21	0.73	4.60	0.70
	T78	1.86	0.70	2.63	0.80
<i>Turritella-Lucinoma</i>	T47	0.52	1.00	0.65	0.52

Clinocardium 群集とほぼ等しいが、優占度、種数、種多様度は *Corbicula*, *Turritella-Lucinoma* 群集と *Mercenaria-Clinocardium* 群集との中間的な値を示す。

古峠下湾および西方の入江における内湾から外洋浅海にかけての種多様性の変化は、湾奥から湾口へと増加し、湾口から外洋へと減少する傾向が認められる。この結果は Scott (1978) が示したように種の多様性が内湾から外洋にかけて単調に増加するという結果と異なっている。種の多様性は種の豊富さと均等度の二要因から成る (木元, 1976) が、湾口部と湾奥および外洋浅海の群集の均等度には大差がない。一方、湾口部では湾奥と外洋に比べ種数が多い。従って湾口部で種の多様性が高い事は種の豊富さに帰因している事が判る。

このような種多様性の内湾から外洋浅海にかけての変化は次のように説明できる。まず、湾奥で汽水性の *Corbicula* 群集の種多様性が低い理由については、汽水域では物理環境が生物に対して抑圧的であるため種類が少なく、反対に食物は豊富なため特定種の個体数が多くなる (Odum, 1971) からである。一方、湾口部の *Mercenaria-Clinocardium* 群集で種多様性が高く、前述したように種数が多い理由は沿岸水と沖合水の生態学的推移帯における際縁効果 (edge effect) により説明できる。際縁効果とは種数と個体群密度が隣接する群集よりも生態学的推移帯で高くなっている現象を言い (Odum, 1971), 内湾湾口部の現生底生動物についてはこの効果が認められている (堀越・菊池, 1976; 林・浜中, 1979)。

次に、内湾から外洋浅海にかけての食性構造について検討する。表8に各食性ニッチに含まれる種数と種間競争の指数(C)を示す。この表から判断される事は内湾湾奥から外洋浅海にか

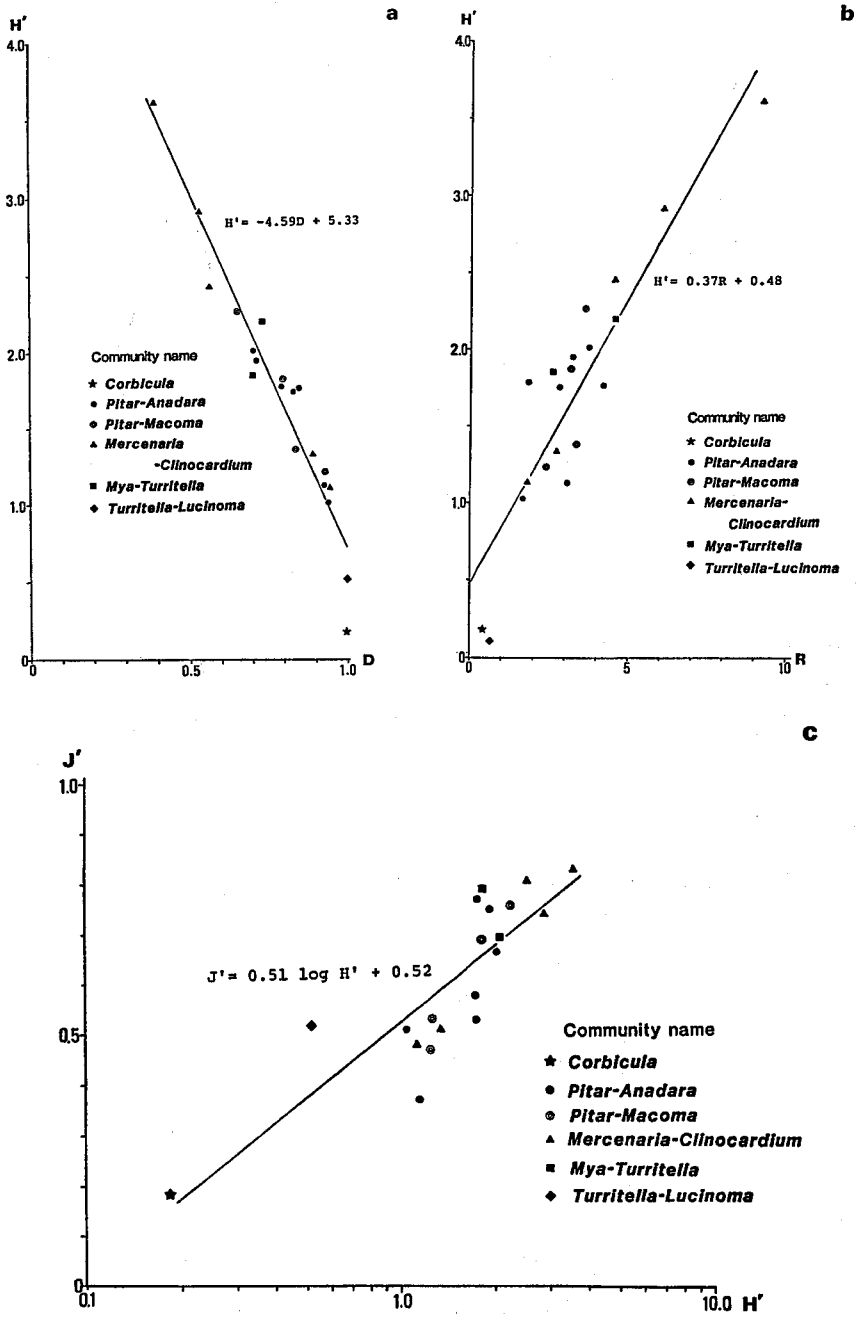


図5 下部峠下動物群の各群集の種多様性；a. H'-D 図；b. H'-R 図；c. H'-J' 図。
 Fig. 5. Species diversity in each communities of the Lower Togeshita fauna；
 a. H'-D diagram；b. H'-R diagram；c. H'-J' diagram.

けて食性構造に著しい差異が認められないという事である。すなわち、各群集とも、インファウナの浮遊物食者(表7, 8のⅢ, Ⅳ)を必ず含み、*Corbicula* 群集以外はインファウナの堆積物食者(表7, 8のⅥ)を含んでいる。また、エピファウナの浮遊物食者(表7, 8のⅠ, Ⅱ)は湾奥の *Pitar-Anadara*, *Pitar-Macoma* 群集, 湾口部の *Mercenaria-Clinocardium* 群集にのみ認められる。肉食者, 腐肉食者(表7, 8のⅦ, Ⅷ)の種数は少ないが, *Corbicula*, *Turritella-Lucinoma* 群集以外の群集で認められる。

一方、各群集毎のC値の平均値(\bar{C})を見た場合、図6に示すように種多様性の傾向と同様に、湾奥から湾口にかけて増加し、外洋浅海へと減少する傾向を示す。この事は湾口部の群集では他の群集に比べ、同一の食性ニッチにより多数の種が存在する事を意味し、二種が同一ニッチに永続的には共存できないとする Gause の原理から、本群集は他の群集に比べ、より多数の種間競争が生じていると予想される。

ここで、下部峠下動物群の各群集と、その出現時期について見ると、中期中新世以降にしか認められない *Pitar-Anadara* 群集を例外として、種多様性の相対的に低い *Corbicula*, *Mya-Turritella* 群集は古第三紀から知られ (Honda, 1981; 根本・大原, 1979), 一方、種多様性の相対的に高い *Mercenaria-Clinocardium* 群集は中期中新世初期の築別動物群 (Kanno and Matsuno, 1960) に初めて出現する。この事は種多様性の高い群集程、時代的に新しく、前述した種間競争が種多様性に比例するという結論を支持している。

6 おわりに

貝化石群集の内湾から外洋浅海にかけ、種多様性と食性構造の変化を検討すべく、北海道留萌地域の下部峠下動物群(中新世)を例として解析を行ない、次の事が明らかとなった。

(1) 貝化石群集の種多様性は湾奥から湾口部にかけて増加し、外洋浅海で多少減少する。これは Scott (1978) の示した結論と異なる。

(2) 貝化石群集の食性構造は内湾から外洋にかけ著しい変化を示さない。が、一つの食性ニッチを占める種数は湾奥から湾口部にかけて増加し、外洋浅海で減少している。

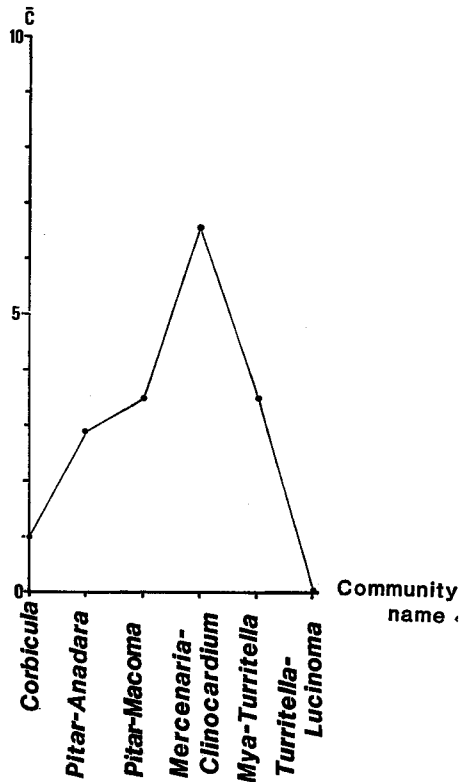


図6 下部峠下動物群の各群集の種間競争指数の平均値

Fig. 6. Average value of the interspecific competition index (\bar{C}) in each communities of the Lower Togeshita fauna.

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、卒業研究以来これまで終始御指導頂いた上越教育大学菅野三郎教授に深く感謝の意を表す。また、筑波大学地球科学系野田浩司教授には留萌地域の層序、貝化石群集について御討論頂いた。筑波大学地球科学系増田富士雄博士には粗稿の校閲ならびに有益な御教示を頂いた。筑波大学地球科学系間島隆一博士、筑波大学附属駒場高等学校の高橋宏和氏から有益な御助言を頂いた。記して御礼を申し上げる。

引用文献

- Amano, K., 1983: Paleontological study of the Miocene Togeshita molluscan fauna in the Rumoi district, Hokkaido. *Sci. Rep., Inst. Geosci., Univ. Tsukuba, Sec. B.*, 4, 1-72.
- Dodd, J. R. and Stanton, R. J., 1981: *Paleoecology, concepts and applications*. 559pp. John Wiley & Sons, New York.
- 林 勇夫・浜中雄一, 1979: 若狭湾西部海域(丹後海)の底生動物群集一とくに多毛類群集における群集構造の特徴一, 京都府立海洋センター研究報告, (3), 38-65.
- Hoffman, A. and Szubzda, B., 1976: Paleoecology of some molluscan assemblages from the Badenian (Miocene) marine sandy facies of Poland. *Paleogeogr., Pleoclimatol., Paleocol.*, 20, 307-332.
- Honda, Y., 1981: Corbiculid Mollusca from the Urahoro Group, Kushiro coal field, Eastern Hokkaido. *Trans. Proc., Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, (121), 14-28.
- 堀越増興・菊池泰二, 1976: ベントス. 元田茂編, 海藻・ベントス(海洋科学基礎講座5), 151-437. 東海大出版会, 東京.
- Hutchinson, G. E., 1957: Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22, 415-427.
- Kanno, S. and Matsuno, K., 1960: Molluscan fauna from the Chikubetsu Formation, Hokkaido, Japan. *Jour., Geol. Soc. Japan*, 66, 35-45.
- 木元新作, 1976: 動物群集研究法 I 一多様性と種類組成一(生態学研究法講座14). 192 pp. 共立出版, 東京.
- 水野篤行・角靖夫・鈴木尉元, 1968: 宍道湖の堆積環境と底棲動物群集についての子察的研究. 地調報告, (214), 1-26.
- 根本修行・大原 隆, 1979: 常盤炭田双葉地区の浅貝層の化石(福島県双葉郡広野町七曲付近の産状). 千葉大教養部研究報告, B-12, 45-60.
- Odum, E. P., 1971: *Fundamentals of ecology (3rd ed.)*. 574 pp. Saunders, Philadelphia.
- Scott, R. W., 1978: Approaches to trophic analysis of paleo-communities. *Lethaia*, 10, 1-14.
- 首藤次男・白石成美, 1971: 岩屋地区の芦屋層群の貝化石群集一群集古生態学への試み一. 九大理研報, 10, 253-270.

Change of community structure of molluscan fossils from bay to shallow open sea

—Lower Togeshita fauna (Miocene) in the Rumoi
district, Hokkaido—

Kazutaka AMANO

ABSTRACT

In order to elucidate the structural change of the fossil molluscan communities from the bay to the shallow open sea, the Lower Togeshita fauna (Miocene) in the Rumoi district, Hokkaido was examined from the view points of the species diversity and the trophic structure.

As the result of the examination on the Lower Togeshita fauna, the following two conclusions were obtained: (1) The species diversity increases from the bay head to the bay mouth while it slightly decreases to the open sea therefrom. The highest species diversity of the bay mouth community attributes to an edge effect in the ecotone between the nearshore and off-shore water zones: (2) The trophic structure of the fossil molluscan communities does not change from the bay to the open sea. However, the number of species included in one trophic niche increases from the bay head to the bay mouth and decreases to the open sea therefrom.