

更新世前期の大桑・万願寺動物群中の岩石穿孔性二枚貝化石群集

品田やよい*・天野和孝**

Rock-boring bivalve associations in the early
Pleistocene Omma-Manganji fauna

Yayoi Shinada* and Kazutaka Amano**

Abstract From the lower Pleistocene strata in Japan Sea borderland, the following four species of rock-boring bivalves were obtained; *Hiatella arctica* (Linnaeus), *Zirfaea subconstricta* (Yokoyama), *Penitella gabbi* (Tryon) and *Nettastomella japonica* (Yokoyama). All these species are now living around Japanese Islands. Such a high extant rate is probably due to their endolithic life style.

The *Nettastomella* and the *Penitella-Zirfaea* associations are recognized by the combination of above mentioned species. The southern limit of the *Nettastomella* association living around northern Hokkaido was situated at central Honshu in early Pleistocene. This distributional pattern and the low diversity of associations are attributed to the colder climate in those age than in the recent.

はじめに

泥岩、砂岩、石灰岩、火山岩中に機械的に、化学的に穿孔する岩石穿孔性二枚貝の生息域は、主として潮間帯付近の岩礁性海岸に限られている。その化石の産出はわが国でも不整合の認定や潮間帯を示す示相化石として用いられてきた(鮎野・松浦, 1964, 増田, 1971など)。Vermeij (1987)によれば岩石への穿孔という生活型は対捕食者戦略の適応の一つであるとされ、捕食者の増加に伴って現生岩石穿孔性二枚貝の種数は肥後・後藤(1993)のデータに基づけば、確かに北方から南方へと増加している(図1)。このような適応戦略は生息環境や種の生存期間との関係において興味深いものがあり、群集古生態学的観点から検討する必要がある。

日本海側における更新世前期の大桑・万願寺動物群(Otuka, 1939)については、化石の保存が良好で多くの研究がなされ(Kaseno and Mastuura, 1965; Ogasawara, 1977, 1986など)、

しかも、天野(1993)により当時の表面水温が推定されているため岩石穿孔性二枚貝の産出が認められれば、その生息環境、種の生存期間との関係について検討するのに適している。しかし、巢穴化石を伴った岩石穿孔性二枚貝化石の記録は、石川県大桑層からの1例(鮎野・松浦, 1964)に限られており、その群集構成については全く検討されていない。

そこで、本論文では新たに得られた更新世前期の大桑・万願寺動物群中の岩石穿孔性二枚貝化石を報告すると共に、その群集構成を明らかにし、生息環境と種の生存期間の関係について考察する。

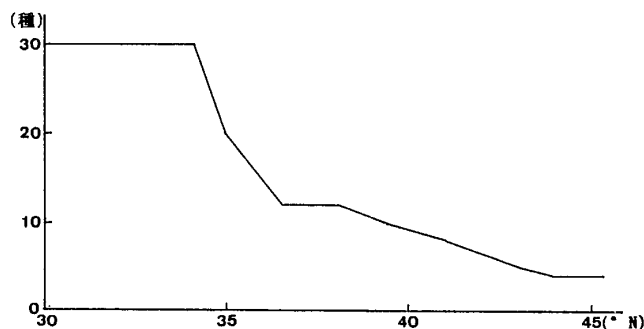


図1. 現生岩石穿孔性二枚貝の分布種数(肥後・後藤, 1993による)。

Fig. 1. Geographical diversity-gradient of the recent rock-boring bivalves (after Higo and Goto, 1993).

* 新井市立にしき養護学校 Nishiki Mentally Retard School, Arai

** 上越教育大学地学教室 Department of Geoscience, Joetsu University of Education, Joetsu
1994年11月17日受付, 1995年4月18日受理

産地および産状

今回、日本海側の下部更新統の6産地から岩石穿孔性二枚貝化石および巣穴化石の産出が認められた。すなわち、石川県金沢市の大桑層(2産地)、北海道黒松内町の瀬棚層、北海道上磯町の富川層、青森県浪岡町の大釈迦層、新潟県西山町の灰爪層の各産地である(図2)。このうち大桑層以外の地層からの化石の産出は初めての報告である。以下に各産地と産状について述べる。

瀬棚層 (Loc. 1, 図2A)

Loc. 1は、北海道黒松内町市街より約2.5km北西、添別川2km上流の河床である(図2A)。穿孔貝化石が産出した下部更新統瀬棚層は、直径1~2cmの円礫を含む灰色細粒砂岩よりなり、二枚貝化石が密集して産出する。貝化石とともに産出した径約7cmの灰白色シルト岩礫中より *Nettastomella japonica* (Yokoyama) の体化石とその巣穴化石、および *Hiatella arctica* (Linnaeus) の体化石が認められた。

富川層 (Loc. 2, 図2B)

Loc. 2は、北海道上磯町市街より約5km西方の細小股沢川沿いで、流溪川との合流点より約1.5km上流の露頭である。穿孔貝化石が産出した下部更新統富川層は、細礫を含む細~中粒砂岩からなり、砂岩中に含まれる灰白色シルト岩礫中より *Nettastomella japonica* (Yokoyama) の体化石および巣穴化石が認められた。

大釈迦層 (Loc. 3, 図2C)

Loc. 3は、青森県浪岡町大釈迦川1.5km上流の道路沿いの露頭である。穿孔貝化石が産出した下部更新統大釈迦層はクロスラミナの発達した中礫の円礫を含む灰白色凝灰岩質粗粒砂岩で、砂岩層中からは二枚貝化石を多産する。層中の長径約12cmの灰白色凝灰岩質シルト岩礫中より *Nettastomella japonica* (Yokoyama)、灰白色石灰質シルト岩礫中より *Hiatella arctica* (Linnaeus) の体化石および巣穴化石が認められた。

灰爪層 (Loc. 4, 図2D)

Loc. 4は、新潟県西山町北部市野坪の露頭である。穿孔貝化石が産出した下部更新統灰爪層は黄灰色の中粒砂岩で、砂岩層中に含まれる径約

8cmの淡灰色~黄灰白色の泥岩礫中より *Nettastomella japonica* (Yokoyama) の体化石と巣穴化石、および *Hiatella arctica* (Linnaeus) の体化石が認められた。

大桑層 (Loc. 5, 図2E)

Loc. 5は、石川県金沢市南東の東荒屋町より約200m東方の県道脇の露頭である。巣穴化石は中部中新統朝ヶ屋泥岩層の上位に重なる下部更新統大桑層基底部の不整合面(鮎野・松浦, 1964)に産する。不整合面上の大桑層は最下部が層厚約10cmの褐色細粒砂岩で、径約5cmの泥岩礫、径約2cmの黒色玄武岩礫や径約2.5cmの褐色シルト岩礫を含む。この産地は鮎野・松浦(1964)のLoc. 4付近にあたる。

ここで得られた巣穴化石は、その底部のみが半球状の凹部として残され、内部に上位層の細粒砂岩が充填されている。保存が良く、ほぼ完全な形で残されている巣穴中より *Zirfaea subconstricta* (Yokoyama) の印象化石が認められた。また、ほぼ完全な形で残されている小型の巣穴は、*Barnea* の巣穴の形態に類似しているが、体化石は認められない。

大桑層 (Loc. 6, 図2E)

Loc. 6は、金沢市東荒屋町西方の浅野川支流約400m上流の道路傍の露頭である。穿孔貝およびその巣穴化石は、下部更新統大桑層により不整合に覆われる上部中新統~下部鮮新統の高窪泥岩層(鮎野・松浦, 1964)の灰色シルト岩上面に認められた。この灰色シルト岩は層厚約3mである。不整合に重なる上位の大桑層は、下位より層厚約0.4mで径5cmの円礫を含む暗灰色細粒砂岩、層厚約2.5mの暗灰色細粒砂岩からなる。この地点は、鮎野・松浦(1964)が巣穴化石を報告したLoc. 3付近にあたり、高窪泥岩層と大桑層の不整合面上に、巣穴化石の底部が半球状の凹部として認められた。巣穴化石の内部は上位に重なる大桑層の細粒砂岩によって充填されている。上部があまり侵食されていない巣穴化石より保存の良い *Penitella gabbii* (Tryon) の体化石が認められた。

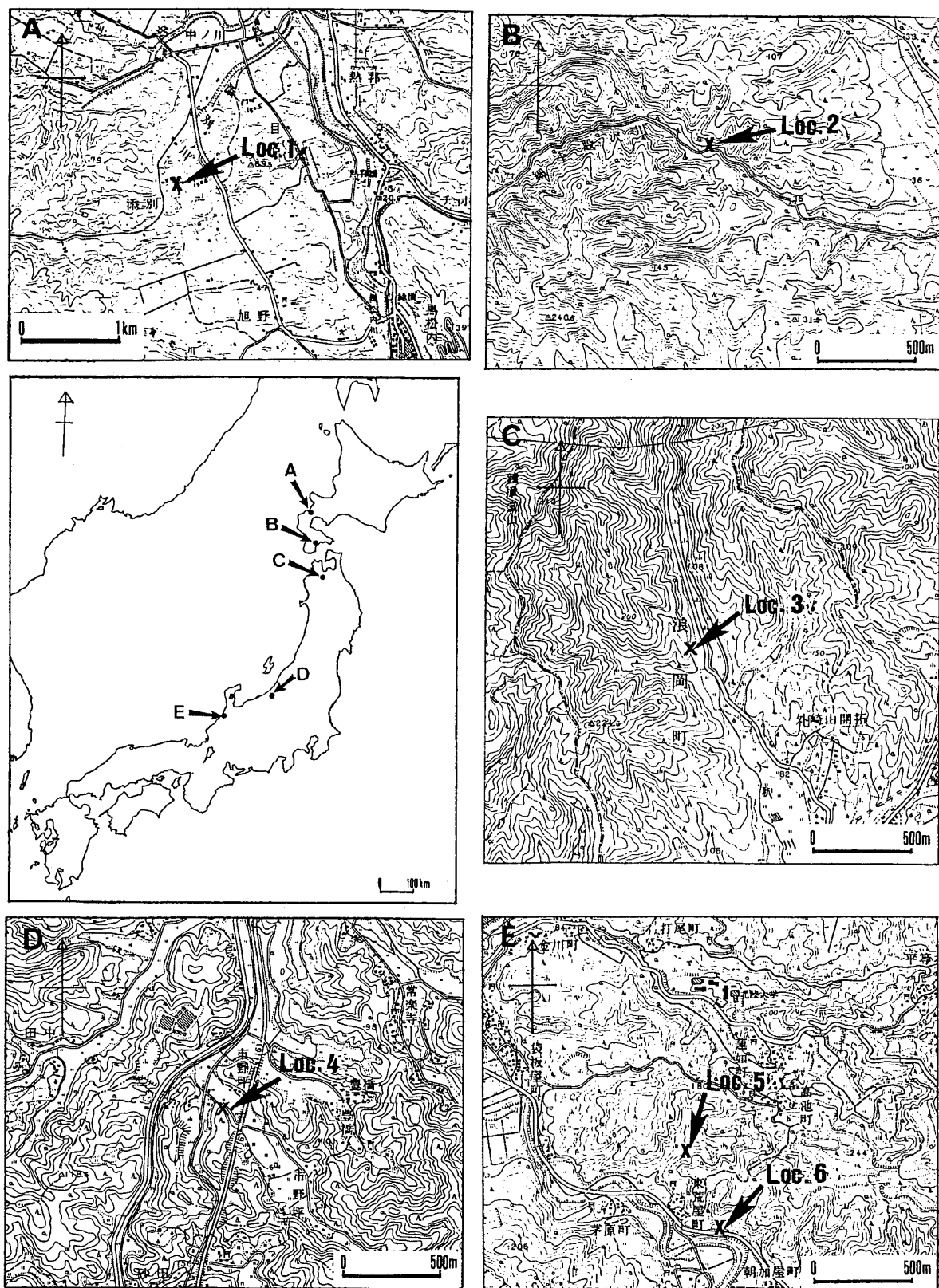


図2. 化石産地 (国土地理院発行 5 万分の 1 地形図「歌棄」および 2 万 5 千分の 1 地形図「茂辺地」, 「大釈迦」, 「西山」, 「出雲崎」および「金沢」を使用).

Fig. 2. Localities of fossil rock-boring bivalves (using the topographical maps of "Utasutsu" scale 1:50,000 and "Moheji", "Daishaka", "Nishiyama", "Izumozaki" and "Kanazawa" scale 1:25,000 published by Geographical Survey Institute of Japan).

種およびその特徴

上記6産地の下部更新統より, *Hiatella arctica* (Linnaeus), *Zirfaea subconstricta* (Yokoyama), *Penitella gabbii* (Tryon), *Nettastomella japonica* (Yokoyama) の4種の岩石穿孔性二枚貝化石を識別した. このうち *Nettastomella japonica* (Yokoyama) は, 化石として初めての報告である. 以下に各種の形態的特徴などについて述べる.

Hiatella arctica (Linnaeus) (図3の3a-4b)

殻は小型で殻長約8~9mm, 殻高約4~5mm. 横長の長方形である. 殻頂は前方に偏り, 殻頂より後腹端へ弱い陵が認められる (図3の3a). 成長脈は殻頂から殻中央付近まで明瞭であるが, 腹縁部では不明瞭になる. 絞歯は認められず, 套線は小さく分かれて断続する (図3の3b, 4b). 瀬棚層, 大沢迦層, 灰爪層から産出した.

Zirfaea subconstricta (Yokoyama) (図3の9a-d)

殻は中型で殻長約30mm, 殻高約18mmの卵型である. 前端はやや鋭角で吻状である. 殻前部と後部とは浅い中央溝で区分される. 前部には放射肋が発達するが, 後部は成長脈のみである. 殻の前腹縁は広く開き, 被板は認められない. 後背縁および後腹縁はやや開いている. 中板を欠いている. 大桑層から産出した.

Penitella gabbii (Tryon) (図3の10)

殻は大型 (殻長71.8mm), やや長い卵型で, 前縁はほぼ丸く, 後方へ細くなって後縁は丸みを帯びている. 殻後部の表面には, 成長脈および殻皮痕が明瞭に認められる. 殻前部では, 成長脈と放射肋が交差し, 交点は明瞭な鋸歯状突起となる. 放射肋は中央溝付近で消失している. 被板は前背縁中央部で盛り上がり, 前腹縁部を完全に覆っており, 殻頂嘴を越えていない.

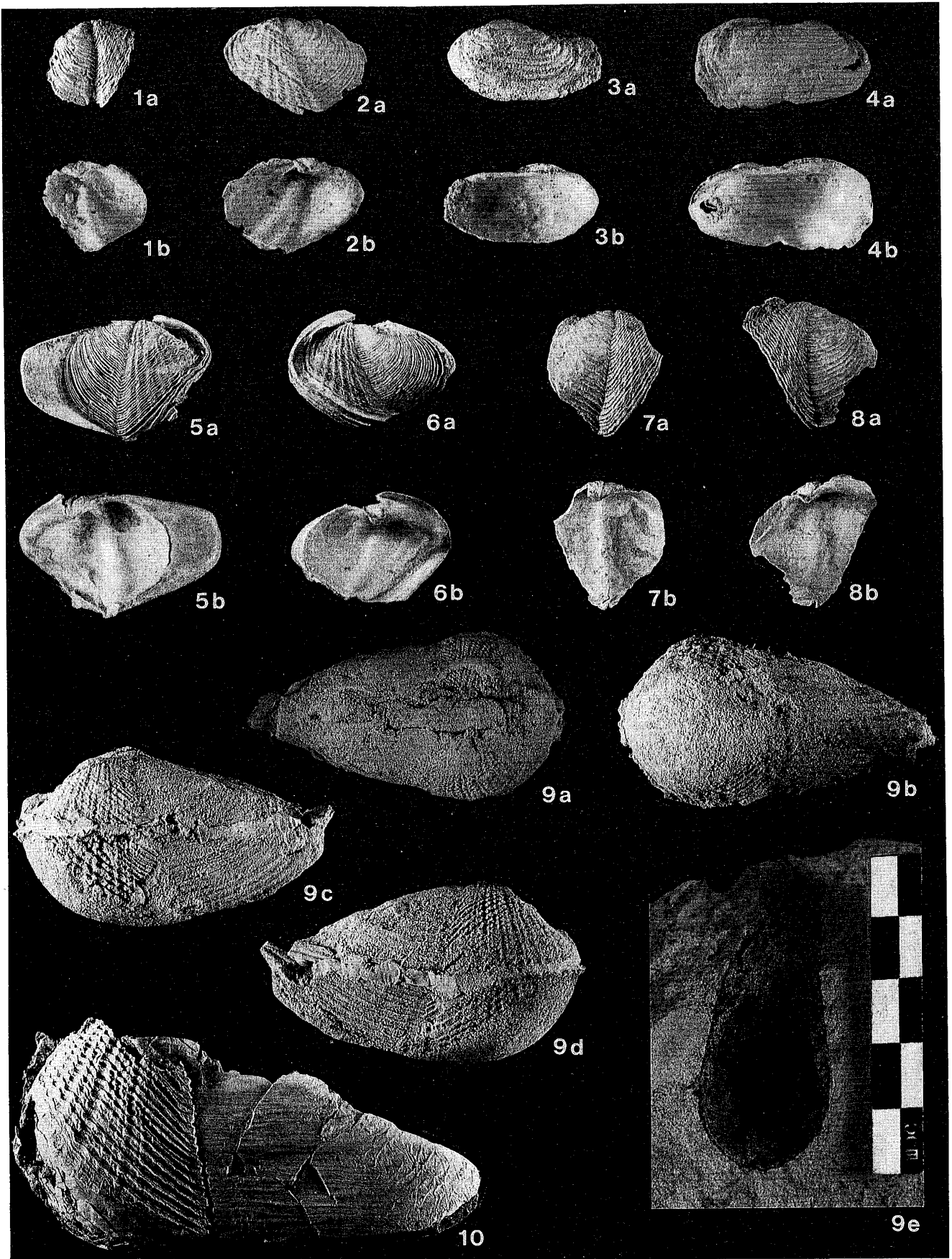
日本産カモメガイの学名には, 従来 *Penitella kamakurensis* (Yokoyama) が当てられてきた (例えば, 波部, 1977など). しかし, *Penitella kamakurensis* の模式標本は5mmに満たない幼貝であり, 放射肋が中央溝付近で消失し, 前背縁が長く, 前背縁部の殻表への反転部分が殻表に密着していないなどの特徴をもつ. こうした特徴は,

Penitella gabbii (Tryon) の特徴と一致し, Kennedy (1989) により示唆されているように *Penitella kamakurensis* は *P. gabbii* のシノニムであると考えられる.

一方, カモメガイには伊藤 (1994) により形態的に不連続な2タイプ (P-type, R-type) が存在し, その出現頻度は生息する岩石の硬さによって異なることが報告されている. すなわち, 主として泥岩などから産出するP-type, 硬質な泥岩, 安山岩, 玄武岩などから産出するR-typeである. 伊藤 (1994) が記載していない形態的特徴も加え, 両者を比較すると, P-typeはR-typeに比べ, 殻の概形がやや長く前背縁が長い. また, P-typeでは被板が完全に閉じ, 殻頂嘴を越えることはほとんどないが, R-typeでは被板が殻頂嘴を越え, 前腹縁部では完全に閉じず間隙を生ずる. 殻表前部では, 両種とも放射肋が明瞭に認められ, 中央溝に隣接するが, P-typeの放射肋は中央溝付近で消失するのに対し, R-typeの放射肋は中央溝付近で浅く密になる. また, P-typeの中板は外形が四角形で表面は平滑であるのに対し (図4の1-3), R-typeの中板はP-typeに比べやや大型でほぼ円形, 表面にわずかな凹凸や褶が認められる (図4の4, 5). このような形態的特徴からP-typeは *Penitella gabbii* に同定され, R-typeは伊藤 (1994) が述べているように新種の可能性もある. 大桑層より産出した標本は, 中央溝付近の放射肋が消失していること, 被板が前腹縁部を完全に覆い, 殻頂嘴を越えていないという特徴から *Penitella gabbii* (Tryon) に同定される.

Nettastomella japonica (Yokoyama) (図3の1a, 2a-b, 5a-8b)

殻は小型で殻長4.7~12.0mm, 殻高4.6~8.0mmである. 殻の外形は変異に富むが, 概して幼貝は逆三角形に近く成貝はおよそ卵型である. 殻表は前後部に明瞭に分かれ, 前半部には鋸歯状彫刻, 後半部は板状輪肋が発達している. 成貝右殻の後端は左殻よりも伸び出ている個体が認められる (図3の5a-b). 成貝の前背縁は板状輪肋が重なり, 殻表へ反り返る (図3の5a-6b). 幼貝の殻は成貝に比べて薄く, 右殻後端の伸び出た部



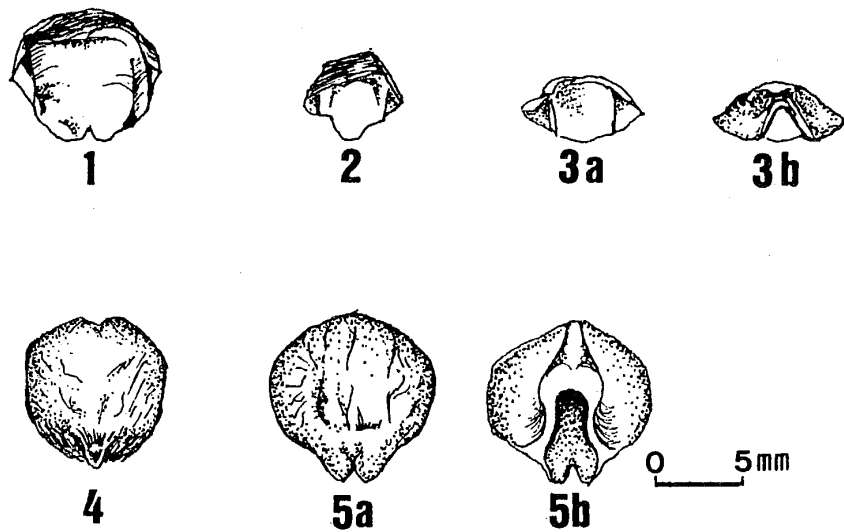


図4. *Penitella* 属 2 種の中板の比較.

Fig. 4. Comparison of mesoplax between two species of *Penitella*. 1-3. *Penitella gabbii* (Tryon). 1, 2, 3a, outside of mesoplax, 3b, inside of mesoplax, 4-5. *Penitella* sp. (n. sp. ?), 4, 5a, outside of mesoplax, 5b, inside of mesoplax.

分, および前背縁の殻表への反転部分は認められない (図3の1a-2b, 7a-b). また, 本種には殻頂下の棒状突起は無い. 本種は瀬棚層, 富川層, 大釈迦層, 灰爪層から産出した.

以上述べた4種はすべて現生種であり, *Hiatella arctica* は但馬沖以北の日本海, 北海道, 千島, ベーリング海, *Zirfaea subconstricta* は, 北海道から男鹿半島以南の日本海, 四国, 九州, 台湾, 東南アジア, *Penitella gabbii* は, 北海道南部から男鹿半島以南の日本海, 四国, 九州, *Nettastomella japonica* は, 北海道以南から九州までと比較的広い範囲に生息している (波部, 1977; 肥後・後藤, 1993). 岩石穿孔性二枚貝化石に現生種が多いことは, 中新世の瑞浪層群中の岩石穿孔性二枚貝についても言え, 瑞浪層群より認められた約570種の軟体動物化石のうち現生種が20種であるのに対し, 岩石穿孔性二枚貝は認められた5種のうち2種が現生種である (糸魚

川, 1990). このように, 岩石穿孔性二枚貝化石群中に現生種が多い理由の一つには, Vermeij (1987) が指摘したように, 岩石への穿孔が有効な対捕食者戦略であったことが挙げられる.

化石群集と古環境

日本海側の下部更新統6産地より採集された岩石穿孔性二枚貝化石群について検討した結果, *Penitella-Zirfaea*, *Nettastomella* の2群集が認められた (表1).

Penitella-Zirfaea 群集は, 大桑層基底の泥岩, シルト岩中より認められ, *Penitella gabbii* と *Zirfaea subconstricta* よりなる. また, 化石群集とともに認められた多くの巣穴化石の形態は, 泥岩, シルト岩中に穿孔された現生の *Barnea* (*Anchomasa*) *manilensis* の巣穴の形態に酷似している. 本種に種構成の類似した現生の *Barnea* 群集 (品田, 1994 MS, 表1) は, 北海道より

←図3. 大桑・万願寺動物群中の岩石穿孔性二枚貝化石.

← Fig. 3. Fossil rock-boring bivalves in the Omma-Manganji fauna. 1, 2, 5, 6, 7, 8. *Nettastomella japonica* (Yokoyama). 1. x3, Loc.4, JUE no. 15505, 2. x3, 5, Loc.3, JUE no. 15506, 5-6. x2, 5, Loc.1, JUE nos. 15508-1, 2, 7-8. x2.5, Loc.2, JUE nos.15509-1, 2. 3-4. *Hiatella arctica* (Linnaeus), x3, Loc.3, JUE nos. 15507-1, 2. 9. *Zirfaea subconstricta* (Yokoyama), x1.5, Loc.5, JUE no.15510. 10. *Penitella gabbii* (Tryon), x1, Loc. 6, JUE no. 15511.

表1. 現生および化石の岩石穿孔性二枚貝群集の種構成.

Table 1. Species composition of recent and fossil rock-boring bivalve associations.

群集名	化石群集		現生群集											
	<u>Nettastomella</u>	PZ*	N*		<u>Barnea</u>									
産地 (地層名)	北海道 上磯町 (瀬棚層)	北海道 黒松内町 (富川層)	青森県 浪岡町 (大釈迦層)	新潟県 西山町 (灰爪層)	石川県 金沢市 (大桑層)	北海道 稚内市	北海道 望来	青森県 七里長浜	秋田県 男鹿市 湯ノ尻	山形県 温海町 鼠ヶ関	新潟県 上越市 虫生岩戸	新潟県 柏崎市 椎谷	新潟県 柏崎市 笠島	新潟県 能生町 能生
穿孔対象の 岩相	シル ト 岩	シル ト 岩	凝灰質 シル ト 岩	泥 岩	泥 岩	シ ル ト 岩	シ ル ト 岩	シ ル ト 岩	泥 岩	シ ル ト 岩	泥 岩	泥 岩	泥 岩	泥 岩
種名														
<u>Nettastomella japonica</u> (Yokoyama)	●	●	●	●		●	●							●
<u>Hiatella arctica</u> (Linnaeus)	●		●	●		●	●							
<u>Adula falcatoides</u> Habe						●	●							
<u>Adula californiensis schmidtii</u> (Schrenck)								●						
<u>Penitella gabbii</u> (Tryon)					●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<u>Zirfaea subconstricta</u> (Yokoyama)					●									
<u>Barnea (Anchomasa) manilensis</u> (Philippi)								●	●	●	●	●	●	●
<u>Petricolirus aequistriatus</u> (Sowerby)								●						●
<u>Phlyctiderma japonicum</u> (Pilsbry)									●					
<u>Irus (Irus) mitis</u> (Deshayes)									●					
<u>Petricola divergens</u> (Gmelin)														●

PZ*. Penitella-Zirfaea N*. Nettastomella ● 25~ 個体 ● 5~24個体 ● 2~4 個体 ● 1 個体

南方の日本海沿岸地域の潮間帯から水深 8 m 付近まで広く認められるが、現生群集では *Petricolirus aequistriatus* (Sowerby), *Irus (Irus) mitis* (Deshayes), *Petricola divergens* (Gmelin) などの現在太平洋側で銚子以南にのみ認められる暖流系岩石穿孔性二枚貝種を含む点で異なる。

Nettastomella 群集は、瀬棚層のシルト岩礫、富川層のシルト岩礫、大釈迦層の凝灰質シルト岩礫、および下部更新統灰爪層中の泥岩礫中に認められた。この群集は *Nettastomella japonica* を卓越種とし、*Hiatella arctica* を伴う。現生の *Nettastomella* 群集 (品田, 1994 MS) とは、穿

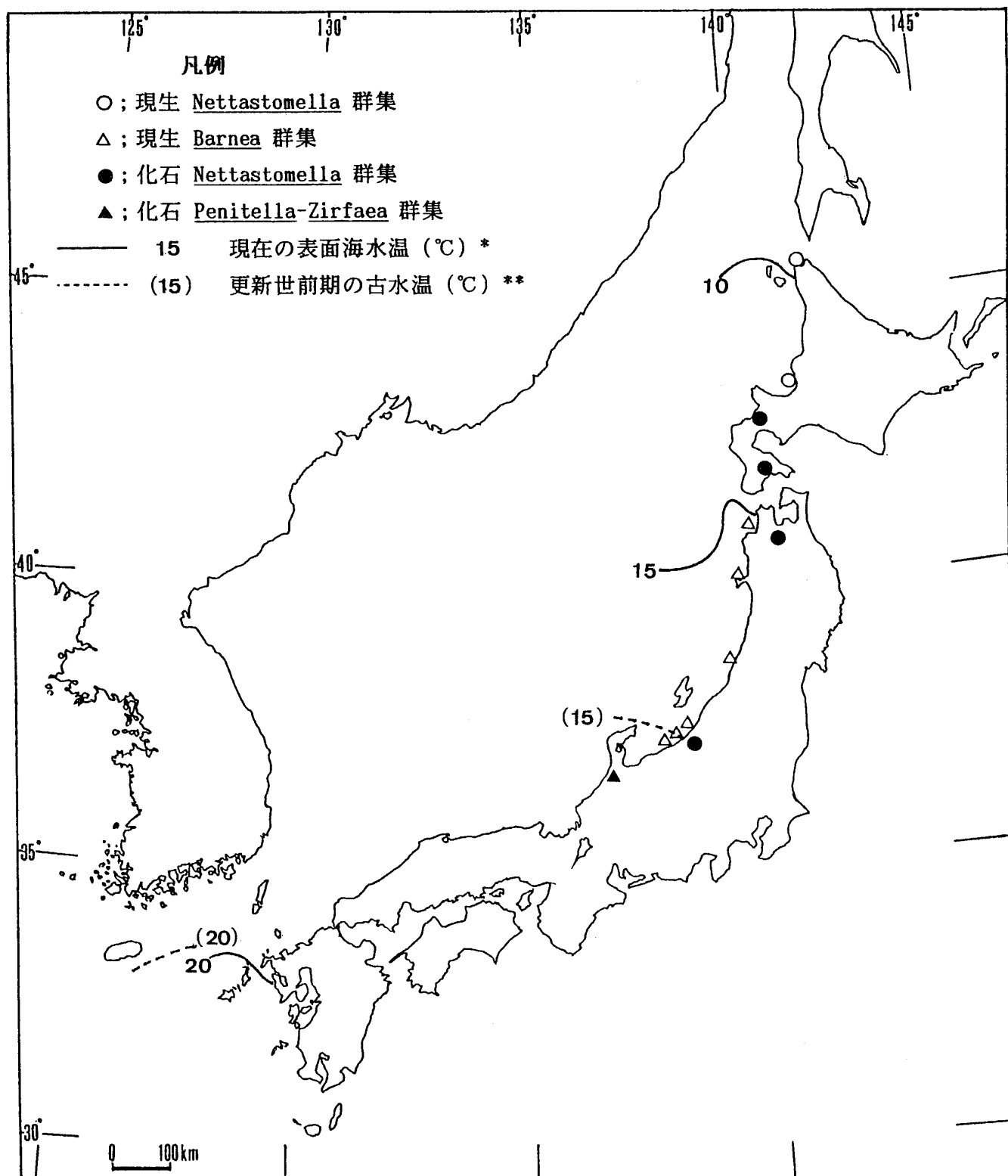


図 5. 日本海側での現生岩石穿孔性二枚貝群集および更新世前期の岩石穿孔性二枚貝化石群集の分布. *海上保安庁水路部 (1975) による年平均水温 **天野 (1993)

Fig. 5. Distribution of the recent and the early Pleistocene rock-boring bivalve associations in the Japan Sea side. *Annual mean temperature by Marine Safty Agency (1975) **Amano (1993)

孔対象の岩相がシルト岩であること、卓越種が *N. japonica* で、*H. arctica* を伴うことの2点で類似している。一方、*Adula falcatoides* Habe, *Penitella gabbii* (Tryon), *Zirfaea subconstricta* (Yokoyama), *Petricola divergens* (Gmelin) を伴わない点などで異なる。

化石岩石穿孔性二枚貝群集の分布について検討すると、新潟県の灰爪層以北に *Nettastomella* 群集が分布し、それ以南の石川県大桑層では *Penitella-Zirfaea* 群集が認められる (図5)。一方現生の *Nettastomella* 群集は北海道稚内および望来で認められ、*Penitella-Zirfaea* 群集に類似した *Barnea* 群集は青森県七里長浜以南に分布している。

すなわち、化石の *Nettastomella* 群集、*Penitella-Zirfaea* 群集の分布域は重複せず、*Nettastomella* 群集の方が *Penitella-Zirfaea* 群集よりも北方に分布し、この傾向は現生群集にもあてはまる。また、更新世前期における両群集の分布の境界は現在よりも南方に位置し、更新世前期の日本海の表面水温は現在の表面水温よりも低かったことが予想される。天野 (1993) によれば、更新世前期の上部浅海帯砂底の貝化石集団から求めた表面平均海水温が現在よりも0.5~3℃低かったことが推定されており、化石の *Nettastomella* 群集が現在よりもより南方まで分布していたことと一致している。さらに、当時は日本海へ流入する暖流の影響が小さかった (天野, 1993) ため、化石の *Nettastomella* 群集が現生の *Nettastomella* 群集に比べ、暖流系種を含まず、種数が少なかったと考えられる。

おわりに

大桑・万願寺動物群中の岩石穿孔性二枚貝化石の種構成と分布について、現生の岩石穿孔性二枚貝と比較・検討した結果、以下のことが明らかになった。

(1) 下部更新統6産地より4種の岩石穿孔性二枚貝化石 *Hiatella arctica* (Linnaeus), *Zirfaea subconstricta* (Yokoyama), *Penitella gabbii* (Tryon), *Nettastomella japonica* (Yokoyama) およびそれらの巣穴化石を認め識別した。4種はいず

れも現生種であり、*Nettastomella japonica* は化石として初めての報告である。

(2) 識別された岩石穿孔性二枚貝化石群中には、*Nettastomella* 群集、*Penitella-Zirfaea* 群集が認められた。このうち化石の *Nettastomella* 群集は現生の *Nettastomella* 群集に類似し、寒冷な海況を示す。

(3) 化石群集の分布は、更新世前期の日本海の表面平均海水温が現在よりも低かったことにより説明できる。

謝 辞

本論文をまとめるにあたり、粗稿を校閲していただいた筑波大学地球科学系の野田浩司教授に厚くお礼申し上げる。また、有益なご助言をいただいた増田孝一郎宮城教育大学名誉教授、大森昌衛麻布大学名誉教授にお礼申し上げる。上越教育大学大学院の本間和敬氏には潜水調査にご御協力いただいた。上越教育大学地学教室の渡邊隆教授、新潟県立巻高等学校の寺崎紘一教諭には、有益なご助言をいただいた。記してお礼申し上げる。

文 献

- 天野和孝, 1993: 北方貝化石集団による古水温推定の試み—更新世前期の大桑・万願寺動物群を例として—。化石, (55), 34-48.
- 波部忠重, 1977: 日本産軟体動物分類学 二枚貝綱/掘足綱。372pp., 北隆館, 東京.
- 肥後俊一・後藤芳央, 1993: 日本及び周辺地域産軟体動物総目録。693pp., エル貝類出版局, 八尾市.
- 伊藤泰弘, 1994: 穿孔性二枚貝カモメガイの形態変異と岩石の硬さとの関係。日本ベントス学会誌, (47), 23-36.
- 糸魚川淳二, 1990: 海生軟体動物化石の時空分布と系統—日本の中新世を中心に—, 瑞浪市化石博物館専報, (7), 83-99.
- 海上保安庁水路部, 1975: 海洋環境図 I 外洋編・北西太平洋。財団法人日本水路協会.
- 糸野義夫・松浦信臣, 1964: 金沢市周辺の大桑層 (鮮新統) 基底に見られる不整合と穿孔貝生痕, 地質雑, 70 (831), 565-571.
- Kaseno, Y. and Mastuura, N., 1965: Pliocene shells from the Omma Formation around the Kanazawa City, Japan. *Sci. Rep. Kanazawa Univ.*, 10(1), 27-62.

- Kennedy, G. L., 1989: Status of *Penitella gabbii* (Tryon, 1863) in the eastern and western Pacific, and description of the previously misidentified eastern Pacific species (Bivalvia: Pholadidae). *Veliger*, **32**(2), 313-319
- 増田孝一郎, 1971: 火山岩類に穿孔する二枚貝について, *地学研究*, (22), 371-375.
- Ogasawara K., 1977: Paleontological analysis of Omma fauna from Toyama-Ishikawa area, Hokuriku Province, Japan. *Sci. Rep., Tohoku Univ.*, **47** (2), 43-156.
- , 1986: Note on the origin and migration of the Omma-Manganji Fauna, Japan. *Palaeont. Soc. Japan, Spec. Pap.*, (29), 227-244.
- Otuka, Y., 1939: Mollusca from the Cainozoic System of eastern Aomori Prefecture, Japan. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **44**(544), 23-31.
- 品田やよい, 1994 MS: 日本海沿岸地域における化石および現生の岩石穿孔性二枚貝の分布と群集構成. 上越教育大修論, 129pp.
- Vermeij, G. J., 1987: *Evolution and escalation; an ecological history of life*. 527pp., Princeton Univ. Press, Princeton, Newjersey.