

平成 22 年 5 月 31 日現在

研究種目：基盤研究 (C)

研究期間：2007～2009

課題番号：19540495

研究課題名 (和文) 白亜紀前期の海生・汽水生・淡水性二枚貝多様化イベント

研究課題名 (英文) Diversification events of marine, brackish and freshwater bivalves in the Early Cretaceous

研究代表者

近藤 康生

高知大学・教育研究部自然科学系・教授

研究者番号：90192583

研究成果の概要 (和文)：日本の下部白亜系二枚貝化石群を、関連する中国の標本およびフィールドの再検討も併せて行い、その分布や変遷を解析した。 *Nippononaia* 属の検討により、淡水生二枚貝では、大陸の衝突と横ずれテクトニクスによる淡水域の移動が多様化と分布拡大の原因となっていたことが示唆された。一方、海水域の二枚貝類は、よりグローバルな環境変動を記録していることが推定される。塩分変動の激しいエスチュアリ最奥部の泥干潟では、白亜紀初期に套線が湾入するほど長い水管を持つ初期の異歯類 *Tetoria sanchuensis* が分布していたことが明らかとなった。

研究成果の概要 (英文)：Early Cretaceous bivalves were analyzed for specimens from Japan and related part of China. Marine, brackish and freshwater bivalves displayed different pattern of dispersion and diversification. Taxonomic analysis of the genus *Nippononaia* has shown that the emergence and diversification of the Early Cretaceous species are the result of corridor-like waterway formed by the displacement of lateral faults in the eastern part of the Yanze and Sino-Korea blocks. Marine bivalves, on the other hand, were influenced by global environmental changes. In contrast to these stenohaline habitats, estuaries were colonized by euryhaline bivalves. *Tetoria sanchuensis*, one of the early heterodont bivalves having long siphons, was found to have inhabited in the innermost part of estuary.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2008年度	1,300,000	390,000	1,690,000
2009年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：数物系科学

科研費の分科・細目：地球惑星科学，層位・古生物学

キーワード：二枚貝，塩分耐性，白亜紀，白亜系，日本，中国

## 1. 研究開始当初の背景

本研究計画に先立ち、代表者らは平成 16-17 年度に筆者らが助成を受けた研究（科学研究費補助金基盤研究（C）：「西南日本白亜系汽水水域二枚貝群の進化古生態と現代型動物群の起源」課題番号 16540426）により、日本の中生界汽水生貝類群集を生活様式の視点でコンパイルするとともに、新たなデータを集め、その概略を整理した（Kondo, et al., 2006）。その結果、我が国の汽水生化石貝類動物群は世界的に見ても重要な位置を占めるものであることが改めて明らかとなった。すなわち、*Eomiodon* を含む異歯類主体の汽水生貝類群集の世界最古の産出は南部北上のジュラ系ヘタンギアン菲の浜層下部にあり、同じく *Eomiodon* を含むジュラ紀・白亜紀前期型汽水生貝類群集の世界最後の産出は熊本県の御船層群のものである。このような事実から、我が国の中生界は、汽水生貝類化石群の歴史を理解する上で鍵となる地域であることが認識できた。

さらに、これら汽水生の貝類群集では、白亜紀後期以後になって世界中の海に広がった、水管を持つようになった二枚貝や、套線が湾入するほど長い水管を持つ二枚貝など、進化的に新しい二枚貝が出現した場所でもあったことが明らかとなっている。このように、汽水域は、二枚貝類の進化史を理解する上で鍵となる生息域であり、その進化古生態学的重要性が認識されつつあった。

## 2. 研究の目的

本研究の最大のターゲットは、套線が湾入するほど長い水管を持つ初期の異歯類である *Tetoria* の生息場所をできる限り詳細に確定することにある。特に、四国の秩父帯、徳島県勝浦地域の辰が谷林道沿いセクション

は、海進海退サイクルの存在や自生産状の発見など、*Tetoria* の生息地を突き止める上で好条件が揃っている最も有望なフィールドである。なお、*Tetoria* については、中国東北部の遼寧省や黒竜江省、また西部の甘肅省から報告されており、その時代や堆積相が注目されることからその実情を標本調査により確認しておく必要もある。

また、白亜紀前期の淡水生二枚貝類の中で、分類学的検討の特に不十分な *Nippononaia* については、中国の標本との比較を通して、系統や分布の変化を明らかにする。

以上のような的を絞った調査の他、我が国の西南日本の下部白亜系汽水化石群集の概要を、地体構造区分ごとに明らかにする。主な対象は、飛驒帯の手取層群石徹白亜層群、長門構造帯の豊西層群吉母層、西南日本外帯の南海層群相当、松尾層群、南勢層群とした。

## 3. 研究の方法

*Tetoria* の生息地特定に関しては、堆積相解析と海進海退サイクルの中での組成・産状解析の手法を併用して進めた。*Tetoria* や *Nippononaia* の分類学的検討に際しては、南京地質古生物学研究所での標本調査を中心に進めた。

## 4. 研究成果

### (1) 淡水生二枚貝

① 白亜紀前期淡水生二枚貝 *Nippononaia* 属とその変遷のテクトニクス背景

*Nippononaia* 属はアジアを代表する白亜紀淡水生貝類であるが、これらには別属を含め、異なる 3 種群が認められる。模式種 *N. ryosekiana* を含む系統はバレミアンに限定され、分布も日本周辺のみと狭い。一方で、*N. tetoriensis* 系統は環北極海的分布を示し、白亜紀初期～中期と層位分布のレンジが長

い。揚子地塊系統は、初期 Trigonoididae 科を伴い、揚子地塊に白亜紀初期に分布する。

中国産標本の検討の結果、*N. ryosekiana* 系統以外はそれぞれ別属であることが確認できた。これらの発展は白亜紀初期に始まり、揚子地塊で揚子地塊系統が発展し、ブレラ地塊では *N. tetoriensis* 系統が発展した。バレミアン頃になると揚子地塊系統が消滅し、横ずれテクトニクスにより地塊群間の回廊的水域が形成され、揚子地塊から Trigonoididae 科が中朝地塊へ進出し、*Nippononaia* 属を生み出し、そして、ブレラ地塊限定の *N. tetoriensis* 系統が揚子地塊まで広がり、いわゆる T-P-N フォーナを形成した。このように白亜紀前期の東アジアの淡水生貝類相はテクトニクスの産物であると言える。

②白亜紀前期汽水生二枚貝フォーナ：化石産地調査結果（調査値のみ下に示す）



調査対象白亜紀汽水生貝類化石産地

(2) 汽水生二枚貝

①中国産 '*Tetoria*' の分類学的検討

南京地質古生物学研究所で標本調査の結果、中国甘肅省玉門の恵回堡層群から報告されていた "*Tetoria cf. yokoyamai*" (登録番号 25389-25392) には、長く湾曲した側歯が

なく、套線湾入も誤認されたものであり、存在しないこと、また殻の全体的な形状からも *Tetoria* ではなく、*Sphaerioides?* の誤同定であることが判明した。また、この標本の母岩も、*Tetoria yokoyamai* が含まれる手取層群の黒色粘土岩とは岩相が異なり、明灰色シルト岩であった。今後は、中国・遼寧省の Shaihai 層および黒竜江省の Chengzihe 層から報告 (Peiji, 2003) されている *Tetoria yokoyamai* の標本を観察し、同定を確認する必要がある。

② *Tetoria* の古生態と生息地：徳島県上勝町辰ヶ谷セクションにおける解析

調査地である徳島県上勝町の辰ヶ谷林道沿いには物部川層群下部羽ノ浦層上部 (バレミアン) に当たる下部白亜系が露出している。*Tetoria sanchuensis* は Yabe et al. (1926) により *Corbicula (Veloritina?) sanchuensis* として記載された種で、套線が深く湾入し長い水管を持っていた初期の異歯類として、その進化古生態が注目される。

*T. sanchuensis* の自生産状が確認できた露頭は杉山南方の辰ヶ谷林道に位置する。層厚は約 10 m あり、下位より順に、上方細粒化を示す円礫混じり砂岩の河川堆積物、シート状砂岩泥岩互層からなる氾濫原堆積物、褐炭層を含む湿地堆積物、レンズ状層理、汽水生貝類を産するエスチュアリの堆積物、と重なり、再び褐炭層を含む湿地堆積物へと変化する。堆積相と化石産状の詳細な観察の結果、*T. sanchuensis* の生息環境はエスチュアリの中でも、より湾奥部または陸域に近い環境である泥質干潟から、その周辺の砂質干潟であり、広範囲の底質に分布すること、またその中で優占的に産出するのはエスチュアリ最奥部の泥干潟であること、が明らかとなった。

### (3) 海生二枚貝類の多様化

本研究では、海生二枚貝について特別な調査は行っていないが、これまでの関連研究の成果から、白亜紀前期を中心として多様化の歴史について概略を述べる。世界的に見ると、ジュラ紀から白亜紀最初期にかけては、二枚貝類はそれほど大きな変化を見せた時期ではなかった。一方、白亜紀前期以後では、アプチアンに新たな科の出現が集中しており、特に、現生種では海浜に生息する種が多い Donacidae や現生種では外浜の生息者が多い Mactridae が出現していることは注目される (Kondo and Sano, 2009)。アプチアンは、海洋底の拡大速度が異常に大きくなった時期であり、大陸の分裂が進行した時期である。このような生息地の分散は、海水域での多様化を促す要因であると言える。二枚貝類の餌となるプランクトンの多様化の時期については、正確な年代は特定されていないが、白亜紀中頃と想定されており、おおむね一致する。アプチアンにおける多数の科の出現は、このような海洋生物の多様化を促すような、グローバルな環境変化が原因となっている可能性が指摘できる。

### (4) 考察

白亜紀前期において、海水域、汽水域、淡水域を、二枚貝類の生息域として比較すると、それぞれで、多様化時期および多様化のメカニズムには明確な違いが認められる。淡水生二枚貝では、同じ大陸内では水系変化の制約上、分布の拡散が起こりにくいため、大陸の衝突と横ずれテクトニクスによる淡水域の移動が多様化と分布拡大の原因となっている。一方、海水域では、分布の拡大が容易であることを反映して、大陸の分裂に伴う多様化や、プランクトンの多様化による餌の増大など、

よりグローバルな環境変動を記録していると推定される。海水生二枚と淡水生二枚貝の分布特性は、ともに狭塩性を特徴とする。

一方、両者の漸移部にあたる汽水域の動物群の変化については、別の要因を考える必要がある。まず、海水域におけるプランクトンの多様化が1次消費者である二枚貝類の餌の増大につながっているのと同様、汽水域では、陸上植物の生産性の増大がその流入域である汽水域の餌の増加につながっていて、その多様化を促すという可能性が指摘できる。白亜紀初期に汽水生動物群の中に大型の腹足類が出現したり、二枚貝の中にも大型の種が出現したりしたのは、陸上植物の生産量増大で説明できるかもしれない。

また、汽水域の中では、環境的に安定な大規模な汽水域と、より不安定なエスチュアリは、進化史上、異なる役割を果たしているように見える。鮮新世の東ヨーロッパにおける非海成貝類群や、古生代末ペルム紀の南米に記録されている特異な汽水生貝類フォーナ (Runnegar & Newell, 1971) では、海水域が閉ざされて汽水域または淡水域となり、海水生の貝類が汽水域または淡水域に適応し、新たな分類群を生じたことがわかっている。大規模な汽水湖は、大陸の集合や横ずれテクトニクスによって生じやすいことから、これらのテクトニクス背景は、淡水域の場合と同様に、進化の要因として作用してきたとも言える。ただし、東ヨーロッパの鮮新統や南米のペルム系の例では、これらの特異な汽水生動物群は、生息地である汽水域の消滅とともに絶滅している。このことは、これらの動物群が低塩分環境には適応していたものの、必ずしも塩分変動に対して耐性を持っていたわけではないことを示す。

これに対して、塩分の変動がつきまとうエ

スチュアリの動物群では、塩分の変動に耐性を持つことが必要条件となるため、環境の変化によっては海水域へ戻ったり、海水域でさらに多様化したりする可能性がある。この意味で、エスチュアリの動物群は、海水域で絶滅をもたらすような状況下で避難所の役割を果たしたり、グローバルな環境変化の下で新たに発展する動物群の祖先となったりするなど、進化という舞台の控え室のような役割を果たしている、と考えることができる。白亜紀中期から後期にかけて、Veneridae, Mactridae, Tellinidaeなどで、海水域で長い水管を持つ異歯類が多くなったのは、このような汽水生動物群に特徴的な進化パターンとして理解できる。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計4件)

- ① Kondo, Y. and Sano, S., 2009.  
Origination of extant heteroconch families: Ecological and environmental patterns in post-Paleozoic bivalve diversification. Paleontological Research, 13: 1-6. (査読有り)

[学会発表] (計14件)

- ① 箭野敬典・近藤康生・奈良正和・高橋健一・井上紀子・菊池直樹・香西 武, 2009.  
徳島県上勝町の白亜紀前期エスチュアリ奥部黒色泥岩から産する *Tetoria sanchuensis* の自生産状. 日本地質学会第116年学術大会 2009年9月6日, 岡山大学.
- ② 香西 武・近藤康生・石田啓祐, 2009.  
白亜紀前期アジア大陸南～東縁に特徴的な汽水性二枚貝フォーナ. 日本古生物学会第158回例会. 2009年1月31日, 沖縄県

立博物館.

- ③ 近藤康生・佐野晋一, 2008. 現存科の出現から見た古生代末以後の二枚貝類の多様化. 日本地質学会第115年大会, 2008年9月21日, 秋田大学.
- ④ 近藤康生・佐野晋一, 2007. 古生代末以後の二枚貝類の変遷: 海水組成と栄養条件による規制と生息場の変化. 日本古生物学会第2007年年会. 2007年6月29日, 大阪市立大学.

#### 6. 研究組織

##### (1) 研究代表者

近藤 康生 (KONDO YASUO)  
高知大学・教育研究部自然科学系・教授  
研究者番号: 90192583

##### (2) 研究分担者

香西 武 (KOZAI TAKESHI)  
鳴門教育大学・学校教育学部・教授  
研究者番号: 50314886

##### (3) 研究協力者

菊池 直樹 (KIKUCHI NAOKI)