

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 31 日現在

機関番号：16401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25400499

研究課題名(和文)化石から探る現生種貝類の起源

研究課題名(英文)Origin of modern species of mollusks as inferred from their fossils

研究代表者

近藤 康生 (Kondo, Yasuo)

高知大学・自然科学系・教授

研究者番号：90192583

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：日本沿岸海域に分布する軟体動物の現生種(トリガイ、タマキガイ、ダンベイキサゴ、キサゴ)およびそれらの祖先種4系統のペアについて比較した結果、子孫である現生種の化石記録は、(1)更新世ジェラシアンからカラブリアンにかけての寒冷化期に、(2)分布域北縁付近に現れる；(3)子孫種は温帯性であるのに対して、祖先種は亜熱帯性であり、(4)祖先種に比べて大型である；(5)子孫種は祖先種に比べて沿岸寄りに分布する、という傾向が明らかとなった。これらは、現在、日本列島南岸に分布する貝類の一部がこの気候寒冷化期に分布域北縁付近の沿岸域で種分化したことを示唆する。

研究成果の概要(英文)：Comparative analysis of the four pairs of the modern molluscan species, *Fulvia mutica*, *Glycymeris vestita*, *Umbonium (Suchium) giganteum*, *U. (S.) costatum*, and their ancestors, indicated that, each modern species appeared from Gelasian to Calabrian stages when climatic cooling occurred, near the northern limit of the distribution. Each descendant modern species is distributed in the temperate zone, while the ancestor species in the subtropical zone, and is larger than its ancestor species. In addition, each descendant species inhabits more sheltered or shallower seas. At least some of these characteristics are common. These suggest that speciation of these mollusks occurred in sheltered seas near the northern limit of distribution from the Gelasian to Calabrian stages when climatic cooling accelerated.

研究分野：古生物学

キーワード：軟体動物 進化 化石 祖先種 寒冷化

1. 研究開始当初の背景

貝類(軟体動物)は、その多様性、生息環境、化石記録の質と量、などの点からみて、現在の海洋生物相の起源を古生物学の立場から探るのに最も適した分類群のひとつと言える。しかし、現生種貝類や化石貝類の分類学研究には多くの蓄積があるものの、このような観点からの研究は十分ではなかった。

2. 研究の目的

日本列島黒潮域に分布する浅海～沿岸の現生種貝類の起源を、祖先種との比較を通して明らかにする。すなわち、現生種とその祖先種のペアを探し、形態に加え、成長や生息場所など、生態情報を比較することによって現生種の種分化の背景を推定した。さらに、微化石層序や広域テフラなど、最新の地層年代情報に基づいて、現生種化石の最古記録の年代を絞り込むことによって、種分化イベントと気候変動の関連を考察した。

3. 研究の方法

本研究では、現生種タマキガイ *Glycymeris vestita*、トリガイ *Fulvia mutica*、キサゴ *Umbonium (Suchium) costatum*、ダンベイキサゴ *Umbonium (Suchium) giganteum* の4種について、それらの祖先種との比較を行った。また、黒潮域の浅海性～沿岸性貝類の最古記録の特定を進めた。

分類学的検討のための標本調査は、高知大学理学部所蔵標本のほか、東京大学総合研究博物館、東北大学総合学術博物館、九州大学総合研究博物館、名古屋大学博物館、横浜国立大学教育人間科学部、NPO 静岡県自然史博物館ネットワーク、徳島県立博物館、愛川町郷土資料館で行った。

分類学的検討に際しては、現生貝類標本の殻皮など有機物を除去しての観察や、紫外線蛍光反応による写真撮影を行った。成長に関する情報は、成長線の観察のほか、高知大学海洋コア総合研究センターにおいて酸素同位体比分析を行った。

さらに、祖先種が不明の種についても、幅広く最古記録の特定を進めた。対象としたのは、おもに松島(1984)が扱った南関東の完新世貝類群集の主要種である。

また、高知県の穴内層や室戸市岩戸地区の地層など、一部の地層については、年代層序の確立に関わる研究も実施した。

なお、年代表記については、「地質系統・年代の日本語記述ガイドライン、2013年1月改訂版」(日本地質学会HP)に従った。

4. 研究成果

(1) トドロキガイからタマキガイへの進化：トドロキガイがタマキガイの祖先種と推定されることについては、すでに報告している(伊藤・近藤, 2012; Kondo et al., 2012; 近藤ほか, 2012; 山岡・近藤, 2014)。両種を種々比較した結果、トドロキガイは、タマキガイへ進化する際に卵サイズを大型化させると共に、殻成長が鈍化するタイミングを遅らせ、さらに寿命を延ばすことで成貝サイズも大型化したことが明らかとなった。このことは、トドロキガイからタマキガイへの進化に際し、繁殖戦略がよりK戦略寄りに変更されたと解釈できる。

また、タマキガイ化石が報告されている上総層群野島層(2.0Ma)産標本が、今のところ最古のタマキガイであることを確認した。一方、トドロキガイ化石が多産している穴内層では、3.1-2.7Ma層準までトドロキガイが多産しているにもかかわらず、タマキガイは全く産出していないことから、タマキガイの出現は2.7-2.0Maの範囲に限定される。

さらに、両種の色彩パターンについても比較研究を行い、寒冷化に伴い、季節性が顕著となった環境下において、タマキガイの色彩パターンが年輪形成に併せてリセットされることも明らかとなった。

(2) トリガイの進化：穴内層の標本を検討する中で、トリガイの祖先種とみられる種 *Fulvia* sp. が発見された(近藤・大塚, 2009;

山岡ほか, 2015)。これとトリガイを成長および生息場所の点で比較した結果, トリガイに比べて*Fulvia* sp. が小型であるのは, 短命のためであることが日輪の解析から明らかとなった。また, *Fulvia* sp. の生息場所は外洋水の影響を受ける浅海であり, 内湾泥底をおもな生息場所とするトリガイとは異なっていたことも分かった。

また, 現生種トリガイの化石記録を検討した結果, 掛川層群大日層(2.0Ma)の記録が最古であることが分かった。つまり, トリガイは, 祖先種*Fulvia* sp. から進化するに際して, より高緯度の内湾に生息場所を変えると共に, 寿命を延ばして大型に成長するように変化したことが推定できた(山岡ほか, 2015)。

(3)キサゴおよびダンベイキサゴへの進化: ニシキウズガイ科腹足類の*Umbonimu*属*Suchium*亜属に含まれる, 化石種*U. (S.) suchiense suchiense*, *U. (S.) suchiense subsuchiense*を経て, 現生種ダンベイキサゴ*U. (S.) giganteum*に至る系統(以後, ダンベイキサゴ系統)および, 化石種*U. (S.) obsoletum arenarium*から現生種キサゴ*U. (S.) costatum*に至る系統(以後, キサゴ系統)の2系統については, 小澤・岡本(1993)によって, 系統が明らかにされている。

本研究の結果, ダンベイキサゴ系統では*U. (S.) s. subsuchiense*から*U. (S.) giganteum*への進化に伴って生息環境を水深のより浅い, 上部外浜から前浜へ移動させ, より栄養分の豊富な生息場へ進出したと解釈できることがわかった。

一方でキサゴ系統では, 生息水深の大きな変化は伴わない代わりに, より北方へ生息域を拡大した。これらの2系統はいずれも*U. (S.) miyagiense*から種分化したと考えられており, 種分化した後, それぞれ別の生存戦略を選択したと考えられる。ダンベイキサゴ, キサゴともに確実な最古記録はカラブリアン

(1.8Ma前後)であり, 出現時期が寒冷化期に相当すると言える。

(4) 現生種貝類の最古化石記録

本研究で最古記録の特定を進めた結果, 黒潮域の浅海性貝類の最古記録は鮮新世ピアセンジアンから更新世ジェラシアンに多いのに対して, 内湾寄りに分布する種やより浅い水深に分布する種ではより新しく, カラブリアンから中期更新世に多い傾向が明らかとなった。

例えば, 黒潮域の開放海岸外浜に生息するチョウセンハマグリ*Meretrix lamarcki*やヒナガイ*Dosinorbis bilunulatus*は, 穴内層最下部(鮮新世ピアセンジアン; 約3.1Ma)の産出が最古とみられ, 生息場所のよく似たサトウガイの最古記録はやや遅れて掛川層群大日層(更新世ジェラシアン, 2.0Ma)である。なお, 前述の通り, タマキガイやトリガイの最古記録が同じ年代であり, キサゴやダンベイキサゴの確実な最古記録の年代も近いことは注目される。

一方, 内湾の河口干潟に生息するハマグリ最古記録はさらに新しく, 連光寺層(更新世カラブリアン, 1.5Ma)とみられ, 同じく内湾~干潟に生息するハイガイ*Tegillarca granosa*, シオフキ*Macra veneriformis*, サルボウ*Scapharca kagoshimensis*なども同じ年代に最古記録が見つかる。

さらに内湾奥の泥底に生息するウラカガミ*Dosinella angulosa*は先志摩層(カラブリアン, 0.9Ma), イヨスダレ*Paphia undulata*は渥美層群田原層(中期更新世, 0.4Ma)であり, 最古記録はさらに新しい。

なお, 一般的に, ある地域の最古化石記録が必ずしもその種の種分化あるいはその直後と一致するわけではない。また, 本研究では, 台湾やフィリピン・インドネシアなど, 日本列島よりも南の熱帯域における化石記録の検討は十分ではない。しかし, 寒冷化を基本トレンドとする鮮新世末から更新世にかけて, 日

本列島より南で進化した種が，単に気候変動に伴う移住によってより高緯度の日本列島沿岸に分布するようになるとは考えにくく，むしろ，温帯域の中国大陸沿岸，あるいは日本列島沿岸域で種分化が起きた可能性が高い。

本研究で見いだされたこのような最古記録の年代と貝類の分布域との関連性は，分布特性の似た種に共通ないし類似の種分化メカニズムが存在したことを示唆するものであり，今後，気候変動や日本列島の沿岸地形発達史と関連づけて，現生種貝類の出現を理解できるようにになると期待される。

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 19 件)

1. 延原尊美・人見進太郎・白鳥百合子, 2016. 北海道の始新統幌内層より産する深海性二枚貝類への捕食穿孔率 - 冷湧水域とその周辺泥底域との比較 -. 静岡大学地球科学研究報告, no. 43 (印刷中). 査読無
2. 松原尚志・佐々木猛智・伊藤泰弘・天野和孝, 2016. 東京大学総合研究博物館所蔵の新生代化石貝類タイプ標本図説 18. ヌノメハマグリ属とフクレハマグリ属 (マルスダレガイ科). ちりぼたん 45 : 191-204. 査読有
3. 中尾賢一, 2016. 鳴門海峡北西部の海底から得られた貝化石とその AMS14 年代. 徳島県立博物館研究報告 26 : 9-15. 査読無
4. 山岡勇太・大塚祐輔・近藤康生, 2015. 現生種ザルガイ科二枚貝 *Fulvia mutica* (トリガイ) の祖先種, 鮮新統穴内層産 *Fulvia* sp. の殻形態と生息環境. 化石, 98 : 5-15. 査読有
5. 松原尚志・佐々木猛智・伊藤泰弘・天野和孝, 2015. 東京大学総合研究博物館所蔵の新生代化石貝類タイプ標本図説 17. フスマガイ属 (マルスダレガイ科). ちりぼたん 45 : 95-104. 査読有
6. 佐々木猛智・北村晃寿, 2015. 日本海山口県沖から採集されたフカカガミガイ. ちりぼたん 45 : 284-291. 査読有
7. 中山健太郎・山岡勇太・高月崇成・近藤康生, 2014. 高知県の鮮新統穴内層から産出したニシキウズガイ科腹足類 *Umbonium (Suchium) obsoletum arenarium* の酸素同位体比プロフィール. 高知大学学術研究報告, 63 : 199 - 204. 査読無
8. 近藤康生・松原 啓・山田悠人・山岡勇太・菊池直樹, 2014. 上部鮮新統穴内層の MIS G3-G2 層準から得られたイタヤガイ科二枚貝の絶滅種 *Amussiopecten praesignis* の酸素同位体比プロフィール. 高知大学学術研究報告, 63 : 193 - 198. 査読無
9. 松原尚志・佐々木猛智・伊藤泰弘・天野和孝, 2014. 東京大学総合研究博物館所蔵の新生代化石貝類タイプ標本図説 16. ニヨリフスマガイ属 (腹足類マルスダレガイ科). ちりぼたん 45 : 51-58. 査読有
10. 松原尚志・佐々木猛智・伊藤泰弘・天野和孝, 2014. 東京大学総合研究博物館所蔵の新生代化石貝類タイプ標本図説 15. リュウキュウアサリ亜科 (二枚貝綱 : マルスダレガイ科). ちりぼたん 45 : 1-21. 査読有
11. 松原尚志・佐々木猛智・天野和孝・伊藤泰弘, 2014. 東京大学総合研究博物館所蔵の新生代化石貝類タイプ標本図説 14. チマキボラ属 (二枚貝綱 : マルスダレガイ科). ちりぼたん 44 : 61-65. 査読有
12. 佐々木猛智・中野智之・照屋清之介, 2014. ワダツミシロアミガサのタイプ標本. ちりぼたん 45 : 71-74. 査読有
13. 佐々木猛智・石田 惣・中野智之・照屋清之介, 2014. 大阪市立自然史博物館所蔵吉良コレクション中のカサガイ類. ちりぼたん 45. 62-71. 査読有
14. 中尾賢一・三本健二, 2014. 高知県の鮮新統-更新統唐浜層群穴内層から新たに確認された貝類 (7). 徳島県立博物館研究報告 (24) : 1-9. 査読無

15. 高月崇成・近藤康生・山岡勇太, 2013. 絶滅種が優占する鮮新世の貝類群集：唐の浜層群穴内層の *Fulvia - Eufistulana* 群集, 高知大学学術研究報告, 62: 41-47. 査読無
16. 山岡勇太・近藤康生・高月崇成・中山健太郎, 2013. 高知県安田町に分布する鮮新統穴内層最下部の亜熱帯的な外浜・陸棚混合貝化石群, 高知大学学術研究報告, 62: 25-32. 査読無
17. 松原尚志・佐々木猛智・伊藤泰弘・天野和孝, 2013. 東京大学総合研究博物館所蔵の新生代化石貝類タイプ標本図説 13. キヌタレガイ科. ちりばたん 43: 44-57. 査読有
18. 松原尚志・佐々木猛智・伊藤泰弘・天野和孝, 2013. 東京大学総合研究博物館所蔵の新生代化石貝類タイプ標本図説 12. ムカシウラシマ属(腹足類トウカムリガイ科). ちりばたん 42: 106-114. 査読有
19. 早川 淳・脇 司・佐々木猛智・川村知彦, 2013. 腹足類の稚貝の種判別：相模湾長井の潮下帯における研究例. ちりばたん 42: 80-100. 査読有

[学会発表](計 18 件)

1. 延原尊美. オオシラスナガイおよびその類似種のタイプ標本の検討. 日本貝類学会平成 28 年度大会研究発表(東邦大学習志野キャンパス), 2016 年 4 月 17 日, 口頭発表.
2. 近藤康生・田中宏典・矢生晋介・山岡勇太・中山健太郎・廣田隆吉. イタヤガイの微細共縁状ラメラは日輪か? 日本古生物学会第 165 回例会, 京都大学(京都府京都市), 口頭発表 C12, 2016 年 1 月 30 日.
3. 菊池直樹・伊左治鎮司・近藤康生. 上総層群万田野層(中部更新統)からの現生種オオハネガイ *Acesta goliath* の最古記録. 日本古生物学会第 165 回例会, 京都大学(京都府京都市), ポスター発表 P33, 2016 年 1 月 30 日.
4. 延原尊美・土井佑太. 二枚貝の潜没行動における足の形態と底質適応との関係. 日本古生物学会第 165 回例会(京都大学理学部), 日本古生物学会第 165 回例会, p. 38 (C11). 口頭発表. 2016 年 1 月 30 日.
5. 中山健太郎・近藤康生. 日本産ニシキウスガイ科腹足類 *Umbonium* 属における現生種の出現に伴う生態変化. 日本古生物学会 2015 年年会, 産業技術総合研究所(茨城県つくば市), ポスター発表 P27, 2015 年 6 月 26-28 日.
6. 山岡勇太・近藤康生. 鮮新世-更新世境界前後の寒冷化に伴う貝類群集の変遷: 高知県安田町唐浜地域の穴内層の例. 日本古生物学会 2015 年年会, 産業技術総合研究所(茨城県つくば市), ポスター発表 P28, 2015 年 6 月 26-28 日.
7. 山岡勇太・萩野恭子・岩井雅夫・近藤康生・菊池直樹. 室戸半島岩戸地域の新第三紀貝類化石群とその石灰質ナノ化石年代. 日本古生物学会第 164 回例会, 豊橋市自然史博物館(愛知県豊橋市), ポスター発表 P39. 2015 年 1 月 31 日(土).
8. 中山健太郎・近藤康生. 更新世ニシキウスガイ科腹足類 *Umbonium* 属の顆粒と酸素同位体比から推定される水温との関係. 日本古生物学会第 164 回例会, 豊橋市自然史博物館(愛知県豊橋市), ポスター発表 P26. 2015 年 1 月 31 日(土).
9. 菊池直樹・近藤康生. 兵庫県北部北但層群村岡層(中期中新世)から産出するオオハネガイ類について. 日本古生物学会第 164 回例会, 豊橋市自然史博物館(愛知県豊橋市), ポスター発表 P27. 2015 年 1 月 31 日(土).
10. 延原尊美・鈴木勇亮・芳賀拓真. ミノシラスナガイの分類学的再検討. 日本古生物学会第 164 回例会(豊橋市自然史博物館), 2015 年 2 月 1 日, 口頭発表.
11. 山岡勇太・近藤康生. 鮮新世後期における黒潮の強い影響を示す貝化石群: 高知県

- 安田町大野地域の穴内層産*Glycymeris* - *Scapharca-Amusiopecten*化石群. 日本地質学会大121年学術大会R16-P-5. 鹿児島大学 (鹿児島県鹿児島市). 2014年9月13日(土).
12. 中山健太郎・近藤康生. 更新世ニシキウズガイ科腹足類*Umbonium*属の殻成長. 日本古生物学会第2014年年会, 九州大学(福岡県福岡市), ポスター発表P19, 2014年6月28日.
13. 佐々木猛智・近藤康生・照屋清之介. 鮮新統唐ノ浜層群穴内層から発見されたカサガイ類: 特にアオガイ属の化石記録と現生種との比較. 日本古生物学会第2014年年会, 九州大学(福岡県福岡市), 口頭発表C02, 2014年6月28日.
14. 菊池直樹・近藤康生. 房総半島三浦層群千畑層から産出するオオハネガイ類. 日本古生物学会第163回例会, 兵庫県立人と自然の博物館(兵庫県三田市), ポスター発表P19, 2014年1月25日.
15. 山岡勇太・近藤康生. 現生種二枚貝トドロキガイからタマキガイへの進化: 両種の成長様式に着目して. 日本古生物学会第163回例会, 兵庫県立人と自然の博物館(兵庫県三田市), ポスター発表P22, 2014年1月25日.
16. 近藤康生・山岡勇太. トドロキガイはタマキガイの祖先種: 土佐湾および穴内層産標本の色彩パタンの解析. 日本古生物学会2013年年会, 熊本大学(熊本県熊本市), ポスター発表P09, 2013年6月29日.
17. 高月崇成・近藤康生. 筒をつくる二枚貝コヅツガイ*Eufistulana grandis*の分布特性: 鮮新統穴内層における古生態学的検討. 日本古生物学会2013年年会講演予稿集, 熊本大学(熊本県熊本市), ポスター発表P10, 2013年6月29日.
18. 佐々木猛智・伊藤泰弘. 系統分類学を効率化する. 日本古生物学会標本データベース.

第2013年年会予稿集, 熊本大学(熊本県熊本市), ポスター発表C13, 2013年6月29日.

〔図書〕(計0件)

〔その他〕
ホームページ等

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

延原 尊美 (NOBUHARA TAKAMI)
静岡大学・教育学部・教授
研究者番号: 30262843

松原 尚志 (MATSUBARA TAKASHI)
北海道教育大学・教育学部・准教授
研究者番号: 30311484

佐々木 猛智 (SASAKI TAKENORI)
東京大学・総合研究博物館・准教授
研究者番号: 70313195

栗原 行人 (KURIHARA YUKITO)
三重大学・教育学部・准教授
研究者番号: 10446578

中尾 賢一 (NAKAO KENICHI)
徳島県立博物館・上席学芸員
研究者番号: 40372221

菊池 直樹 (KIKUCHI NAOKI)
兵庫県立人と自然の博物館・研究員
研究者番号: 60748101