

令和 6 年 6 月 17 日現在

機関番号：13201

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2020～2023

課題番号：20K04145

研究課題名（和文）どうして二枚貝が“温室地球期”の礫性環境の主役となったのか—形態学的変革の検証

研究課題名（英文）Why did rudist bivalves flourish in the reefal environments in the Cretaceous Greenhouse Earth? -Early evolution of the Hippuritidae

研究代表者

佐野 晋一（SANO, Shin-ichi）

富山大学・学術研究部都市デザイン学系・教授

研究者番号：50823259

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：ヒップリテス科厚歯二枚貝は後期白亜紀の熱帯域を代表する化石である。フィリピン・ルソン島南東部の異地性石灰岩体中に、赤道太平洋域初で、世界最古の記録となる本科を見出した。本種は、右殻に、特定の位置に、決まった順番で、計7-8本の外層の折りたたみ構造が形成されるという独特の特徴を持つ一方で、左殻には、外層に本科の基本構造を持たず、殻内面に従来カリブ海地域の数属のみに知られていた立体構造を有する、新属新種と考えられる。本科全属と、その祖先形とされるポリコニテス科数属を対象にした分岐分析の結果、本種はヒップリテス科で最も基盤的な位置に置かれ、本科の赤道太平洋域起源説と基本構造の獲得過程を議論できた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

後期白亜紀は、地球史上で唯一、二枚貝が礫性環境の主役になった時代である。ヒップリテス科は厚歯二枚貝を代表する存在で、蓋付き湯飲み型の形態を持ち、後期白亜紀の炭酸塩プラットフォームに繁栄し、この成功の理由を探る上で重要な存在である。本科は、後期白亜紀チューロニアンに、科の様々な標徴を既に獲得した状態で、地中海地域とカリブ海地域にほぼ同時に出現したとされ、その起源は謎とされてきた。本研究によって、本科がセノマニアン赤道太平洋域に起源し、本科の標徴も、祖先形となるポリコニテス科から、従来想定されていた形態を原始的段階として、段階的に獲得されたという、全く新しい初期進化史を提案することができた。

研究成果の概要（英文）：The Hippuritidae is one of the representative rudist families in the Late Cretaceous, but its origin and early evolutionary history remain uncertain. A new hippuritid from the Caramoan Peninsula, the Philippines, has a distinct multiple-fold system having seven or eight radial infoldings, which are inserted into fixed places by fixed order, in the outer shell layer along the whole commissural margin of the right valve. It uniquely combines primitive and “derived” morphological features from different lineages of this family. Cladistic analysis of the almost all of the hippuritid genera and some advanced forms of the polyconitids, the candidate ancestors for the Hippuritidae, is conducted. The Caramoan hippuritid comprises the clade with *Torreites* and *Polytorreites*, which represents the systematic position derived from the polyconitids and sister to other hippuritids. It is supposed that the Hippuritidae most likely originated in the Central Pacific area in the Cenomanian.

研究分野：古生物学

キーワード：白亜紀 赤道太平洋域 フィリピン ヒップリテス科 ポリコニテス科 厚歯二枚貝 系統分類 古生物地理

、様式 C-19、F-19-1、Z-19（共通）

## 1. 研究開始当初の背景

温暖化が著しく進んだ後期白亜紀は、熱帯域に、広大な、厚歯二枚貝を主要構成要素とした炭酸塩プラットフォームが発達し、地球史上で唯一、二枚貝が礫性環境の主役となった時代である。「どうして当時厚歯二枚貝が繁栄したのか」について、地球表層環境変動と関連させた議論はあるものの、厚歯二枚貝自体の「形態学的変革」に着目した研究はほとんどない。本研究では、後期白亜紀の厚歯二枚貝（=ヒップリテス目）を代表するヒップリテス科に着目する。ヒップリテス科は、殻の直径約 30cm あるいは長さ 1 m 超に達するものなど、厚歯二枚貝の中でも最もサイズや形態の多様性が高く、またチューロニアンでの出現以降、汎世界的に多産することから、後期白亜紀における厚歯二枚貝の“成功”の要因を考える上で最適の分類群である。本研究では、ヒップリテス科と、その祖先形とされるポリコニテス科について、白亜紀中頃に知られる主要属全ての形態学的特徴を分析し、系統関係を明らかにすることにより、「ヒップリテス科は、どの地域で、どのタクサから、どのような形態学的変革を経て、派生したのか」を議論し、“温室地球”での二枚貝の繁栄の理由を探ることを目指す。

## 2. 研究の目的

本研究では、ヒップリテス科の繁栄をもたらした要因をさぐるために、「最初のヒップリテス科はどのような形態をもち、他の厚歯二枚貝とどこが違うのか」を解明することを目指す。このため、本科世界最古の可能性のある、フィリピン・カラモアン半島産ヒップリテス科に着目し、ヒップリテス科のほぼ全ての属と、近年、ヒップリテス科との関連性が示唆されているポリコニテス科の派生的な属の形態学的特徴を詳細に比較・整理し、分岐分類学的手法を適用することにより、「ヒップリテス科の形態学的変革の実態、すなわち、本科の標徴がどのように獲得されてきたのか」を解明するヒントを探る。また、推定された系統関係と各タクサの時空分布データを組み合わせることにより、「ヒップリテス科が、いつ、どの地域に起源したのか」を議論する。

## 3. 研究の方法

### (1) 厚歯二枚貝産地の地質調査および時代論の検討

フィリピン・ルソン島南東部カラモアン半島およびセブ島において、厚歯二枚貝を含む石灰岩の地質情報の取得を目的とした地質調査を実施した。カラモアン半島の含厚歯二枚貝石灰岩中に「凝灰岩層」を発見し、ジルコン U-Pb 年代を測定するなど、その時代論を議論した。

### (2) カラモアン産ヒップリテス科の形態学的特徴の記載

採集標本の研磨面や薄片の観察、連続研磨面の撮影画像から構築された殻の 3 次元像などに基づき、カラモアン産ヒップリテス科の形態学的特徴や、その個体発生を明らかにした。

### (3) ヒップリテス科の他の属やポリコニテス科の派生的な属との比較・分類

標本観察や文献情報を元に、カラモアン産ヒップリテス科の形態を、ヒップリテス科およびポリコニテス科のものと比較し、カラモアン産ヒップリテス科の分類を検討した。

### (4) ヒップリテス科とポリコニテス科対象の分岐分析と古生物地理学的考察

ヒップリテス科のほぼ全ての属と、ポリコニテス科の派生的な属を網羅した分岐分析を行い、カラモアン産ヒップリテス科の系統分類学的位置づけを議論するとともに、ヒップリテス科が起源した地域や分布拡大過程について議論した。

## 4. 研究成果

(1) 2023 年 5 月に、フィリピン・ルソン島南東部カラモアン半島とセブ島において、計約 3 週間の野外調査を実施した。カラモアン半島では、ヒップリテス科厚歯二枚貝を産する礫性石灰岩体（東西約 150 m × 南北 85 m）と周囲の堆積岩層との関係（孤立した石灰岩体が火山砕屑岩層中に挟在される）、石灰岩体内の岩相や生物相（石灰泥質の岩相が中心で、岩体中には *Neithea zitteli* や *Chondrodonta*、他の厚歯二枚貝を産する）、ヒップリテス科密集層の厚さ（厚さ 50–90 cm の 1 層準のみ）や連続性（断続的な分布：水平方向に最大で約 20 m）、ヒップリテス科の産状（主に本種のみが密集した自生的産状）などについての情報を得ることができた。

厚歯二枚貝を産する石灰岩体はオリストローム層中の異地性ブロックと解釈されるため、石灰岩の時代は岩体自身から得られたデータを元に議論する必要がある。本岩体では、ヒップリテス科密集層直下に「凝灰岩層」が見出され、凝灰岩層中のジルコン U-Pb 年代測定を行った結果、 $97.7 \pm 1.2$  Ma の年代値が得られた。このほか、岩体中に共産する二枚貝化石の生息時代範囲や Sr 同位体比層序データも考え合わせると、石灰岩の時代としてセノマニアンが示唆され、本タクサはヒップリテス科最古の化石記録を示すと考えられる。

セブ島においては、Sano et al. (2014) でポリコニテス科 *Magallanesia canaliculata* が報告された石灰岩体から、小型の、派生的なポリコニテス科の未記載種の多数の標本を採集するとともに、セブ島内の 2 か所において厚歯二枚貝の新産地を見出すことができた。Rodrigo and

Schlagintweit (2022)により新産地の石灰岩体にアプチアン最後期の時代が示唆されているが、これらの岩体と *Magallanesia* を産する岩体とは岩相が著しく異なり、*Magallanesia* やポリコニテス科小型種の時代をアプチアン最後期とする見解には更なる検討が必要である。

(2)

① 右殻

本タクサは、右殻の横断面において、本科を特徴づける、3本の殻内部への殻外層の「折りたたみ構造（「靱帯」部と、殻後背—後部に発達する2本のピラー）」以外にも、複数本の追加の「折りたたみ構造」を持つという特徴（multiple fold）を持つ。石灰岩サンプルの厚歯二枚貝密集部を連続的に切断・研磨した面に観察された、合弁個体1個体を三次元像としてデジタル復元し、詳細な観察を行った。「折りたたみ構造」の、個体成長を通じた変化を検討したところ、最初期（幼生段階?）には「折りたたみ構造」を持たず、成長を通じて、1本ずつ追加されていき、最終的に7本もしくは8本で安定すること、「折りたたみ構造」の形成場所や形成順には一定のルールがあることがわかった。このことは、「折りたたみ構造」の形成がメカニカルな要因で制御されていることを示唆しているものと考えられる。

② 左殻

連続研磨面から三次元像としてデジタル復元された、合弁個体1個体の左殻部分を用いて、蝶番部+閉殻筋支持構造(myocardial system)についての詳細な観察を行った。本タクサの左殻は、1) 本科には珍しく、外側にやや膨らんだ外形を持つ、2) 右殻に発達する、外層の折りたたみ構造の全ての本数に対応した凹部を持ち、その外縁が右殻の内縁に一致する、「落とし蓋状」の外形を持つ、3) 外層が非常に薄い、もしくは存在しないため、本科の標徴の一つである、左殻外層内の「空隙構造(pores and canals system)」を持たない、4) 短刀のように著しく伸長した蝶番部+閉殻筋支持構造(myocardial system)を持つが、その基部は殻内部に発達した環状構造(yoke)や放射状構造(buttrass)によって支えられる、といった特異な特徴を持つ。

(3)

① 右殻

突出部の形状や本数などに注目すると、本タクサの multiple fold system は、形状や形成過程など、既知のどの属のものとも異なっており、新属の提唱が必要だと考えられる。さらに、本タクサが持つ、本科を特徴づける3本の「折りたたみ構造」の形態学的特徴や殻内での位置、殻サイズなどを、multiple fold の特徴を持たない属を含めて比較した結果、本タクサの形態は、multiple fold を持たない *Vaccinites* 属の最初期（チューロニアン）の種のものに類似していることが判明した。従って、本タクサの multiple fold system は、後期白亜紀後半に出現した、multiple fold system を持つ属とは独立に、本科の進化史の初期段階において獲得されたものだと考えられる。

② 左殻

(2)-(2)で述べた、1)や2)といった、外形の特徴は、後期白亜紀後半に主にカリブ海地域に栄えた *Torreites* 属に共通する。4)の特徴は、後期白亜紀後半にカリブ海地域に生息した、派生的とされるタクサ（例えば *Caribbea* 属や *Laluzia* 属）に同様の構造が観察されるほか、閉殻筋支持構造の著しい伸長は、本科の祖先とされるポリコニテス科にも類似例が認められる。従来、左殻の殻内側の形質は分類にはほとんど用いられてこなかったが、本研究の結果は、左殻の形質を本科の系統分類に利用できる可能性を示している。

(4)

① 系統解析

カラモアン産ヒップリテス科に、同科のほぼ全ての属（13属16種）と派生的なポリコニテス科3属を加えて、右殻と左殻の両方から選んだ23の形質を用いて、分岐分類学的検討を行った結果、カラモアン産ヒップリテス科は、分岐図において、本科としては特異な形質を持ち、カリブ海地域とアラビア地域に隔離的な分布を示す *Torreites* 属や、カリブ海地域に1個体のみが知られる *Polytorreites* 属と共に単系統群をなし、ポリコニテス科よりも派生的で、かつヒップリテス科の他の属に対しては基盤的な位置に来ることが判明した。（ただし、従来、科の帰属に議論があった *Praetorreites* 属はヒップリテス科ではなく、ポリコニテス科内に位置づけられる。）この結果は、カラモアン産ヒップリテス科が本科最古の化石記録を示すことと整合的であり、今後、カラモアン産ヒップリテス科の形質が本科のより原始的な形態を示す可能性を考慮に入れて、本科の進化過程を見直す必要がある。また、*Torreites* 属は、従来想定されていた、特殊化したヒップリテス科ではなく、むしろ原始的な特徴を残した、当時の「生きている化石」であった可能性が想起される。なお、現時点では、ヒップリテス科のポリコニテス科起源説に矛盾する結果は得られていない。

従来、ヒップリテス科では、科の複数の標徴を持つタクサがチューロニアンに突然出現したとされてきたが、本研究の結果は、本科の標徴となる形質の獲得過程を議論できる可能性を示唆している。従来の代表的な標徴のうち、右殻の3本の外層の「折りたたみ構造」がまず獲得され、

本科の定義として利用できるが、左殻外層内の“空隙構造 (pores and canals system)”は、本科の多くの属の共有派生形質ではあるものの、必ずしも本科を定義づける形質ではないことになる。また、カラモアン産ヒップリテス科では、左殻に、右殻の全ての「折りたたみ構造」に対応した凹部を持つが、左殻の外縁が右殻の内縁に一致するため、左殻外縁の凹部、すなわち、右殻の折りたたみ構造は殻で覆われず、海中に露出していることになる。この凹部の位置は、本科の一般的な属を特徴づける空隙構造の canals の形成場所と一致すると解釈でき、canals の先駆的形質と見なすことも可能である。これは、本科の派生的形質とされてきた空隙構造の起源を考える上で重要な示唆を与えるものである。

ところで、セノマニアンのカラモアン産ヒップリテス科の形質は、チューロニアン最初期の種ではなく、後期チューロニアンとされる *Vaccinites rousseli* のものに最も類似している。また、*Hippurites* 属と *Vaccinites* 属のチューロニアンの種には形態学的特徴の類似性が認められ、研究史的には属の同定が見直された例もある。さらに、カラモアン産ヒップリテス科の個体発生は、折りたたみ構造を持たないポリコニテス科 *Horiopleura* の段階からヒップリテス科の *Hippuritella/Hippurites* 段階、*Vaccinites* 段階を経て、本タクサへ、という変化を示すとも解釈できる。これらのことは、ヒップリテス科の初期の種の系統分類や時代論に未解決の課題があることを示唆しており、今後、カラモアン産ヒップリテス科の存在を考察に加えることで、これらの課題の解決のヒントが得られるものと期待される。なお、従来、ヒップリテス科はチューロニアンに出現したとされていたため、本科の産出に基づき、詳細な検証を行わないまま、チューロニアンという時代論が議論されている研究が多い。本研究の結果は、ヒップリテス科が既にセノマニアンには出現していたことを示しており、従来の研究における、本科のチューロニアンの化石記録はセノマニアンの可能性を念頭に、時代論を再確認する必要がある。

### ③ 古生物地理学上の意義

本研究により、世界最古となる、ヒップリテス科の化石記録が赤道太平洋域に存在することが明らかとなった。本研究の分岐分類学的検討にも一部の属を用いたが、ヒップリテス科との系統関係が示唆されるポリコニテス科の、派生的な属の全てが、前期白亜紀末のアルビアンに、太平洋域で繁栄していたことを考え合わせると、ヒップリテス科は、後期白亜紀初頭（セノマニアン）に、赤道太平洋域において起源したものと考えられる。その後、本科は、テチス海沿いに地中海地域にまで分布を広げるとともに、ポリコニテス科の多様性の中心地だった海域の一部が、当時赤道太平洋域に存在したカリブ海プレートの移動に伴って、カリブ海地域に運ばれ、後期白亜紀後半に、ヒップリテス科のカリブ海地域独自要素の多様化をもたらしたという、ヒップリテス科の進化史に関する、全く新しい仮説を提案することができた。

### <引用文献>

- ① Rodrigo J. and Schlagintweit F. 2022. The Lower Cretaceous Tuburan Limestone of Cebu Island, Philippines: Microfacies, micropalaeontology, biostratigraphy, and palaeogeographic perspectives. *Carnets de Geologie*, 22 (14): 661-679.
- ② Sano et al. 2014. The evolution of canaliculate rudists in the light of a new canaliculate polyconitid rudist from the Albian of the Central Pacific. *Palaeontology*, 57 (5), 951-962.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 3件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Rao, Xin, Peter W. Skelton, Shin-ichi Sano, Bin Wan	4. 巻 32
2. 論文標題 Taxonomy and paleobiogeographic implication of <i>Glabrobournonia</i> Morris and Skelton (Hippuritida, Radiolitidae) from the Late Cretaceous Yigeziya Formation, southwestern Tarim Basin	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Palaeoworld	6. 最初と最後の頁 136-147
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.palwor.2022.05.003	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Aftabuzzaman, Md., Kazuki Yomogida, Shota Suzuki, Hideko Takayanagi, Akimasa Ishigaki, Shiki Machida, Yoshihiro Asahara, Koshi Yamamoto, Naoto Hirano, Shin-Ichi Sano, Shun Chiyonobu, Davide Bassi, Yasufumi Iryu	4. 巻 30
2. 論文標題 Multi-approach characterization of shallow-water carbonates off Minamitorishima and their depositional settings/history	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Island Arc	6. 最初と最後の頁 e12400
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/iar.12400	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Yamanaka Motoyoshi, Sano Shin-ichi, Al Zaabi Hamad Bu Alrougha, Fujioka Hiroshi, Iryu Yasufumi	4. 巻 7
2. 論文標題 Visualization of the morphology and mode of occurrence of Cenomanian rudists within a drillcore by X-ray CT scanning and 3D modeling	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Progress in Earth and Planetary Science	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1186/s40645-020-00359-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計13件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 5件）

1. 発表者名 Ito, Ayaka, Shin-ichi Sano, Yasuhiro Iba, Peter W. Skelton, Yolanda M. Aguilar, Roberto S.P. De Ocampo, Tomoki Kase
2. 発表標題 A new hippuritid rudist bivalve from the Caramoan Peninsula, the Philippines, sheds new light on the evolutionary history of the Hippuritidae
3. 学会等名 World Congress of Malacology 2022 (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Ito, Ayaka, Shin-ichi Sano, Yasuhiro Iba, Peter W. Skelton, Yolanda M. Aguilar, Roberto S.P. De Ocampo, Tomoki Kase
2. 発表標題 An enigmatic new taxon from the Philippines suggests that the rudist family Hippuritidae originated in the Pacific Realm
3. 学会等名 11th International Cretaceous Symposium (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 伊藤綾花・佐野晋一・竹田裕介・伊庭靖弘
2. 発表標題 赤道太平洋域産ヒップリテス科厚歯二枚貝の左殻内部形態とその進化史上の意義
3. 学会等名 日本古生物学会第172回例会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 伊藤綾花・佐野晋一・伊庭靖弘・P. W. Skelton・Y. M. Aguilar・R. De Ocampo・加瀬友喜
2. 発表標題 赤道太平洋域からの新たなヒップリテス科厚歯二枚貝とその起源
3. 学会等名 日本古生物学会 2021 年年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 大林 瑛・島口 天・杉沢典孝・佐野晋一
2. 発表標題 青森県尻屋地域産後期三畳紀メガロドン科二枚貝の分類再検討
3. 学会等名 日本古生物学会 2021 年年会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 伊藤綾花・佐野晋一・伊庭靖弘
2. 発表標題 赤道太平洋 域産ヒップリテス科厚歯二枚貝のオクラのような「折 りたたみ構造」の形成過程
3. 学会等名 日本古生物学会第 171 回例会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 久保見 幸・佐野晋一・村上みなみ・大田敬豊・長田 充弘・山本鋼志・大藤 茂
2. 発表標題 碎屑性ジルコン年代分布からみる東北日本蝦夷堆積盆の後背地
3. 学会等名 JpGU-AGU Joint Meeting 2020: Virtual (国際学会)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Aftabuzzaman Md, K. Yomogida, S. Suzuki, H. Takayanagi, A. Ishigaki, S. Machida, Y. Asahara, K. Yamamoto, N. Hirano, S. Sano, S. Chiyonobu, D. Bassi and Y. Iryu
2. 発表標題 Shallow-water carbonates off Minamitorishima and their depositional settings/history
3. 学会等名 日本サンゴ礁学会第23回大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 ITO, Ayaka, Shin-ichi SANO, Yasuhiro IBA, Yusuke TAKEDA, Peter W. SKELTON, Yolanda M. AGUILAR, Roberto S. P. de OCAMPO and Tomoki KASE
2. 発表標題 An enigmatic new taxon from Central Pacific highlights mosaic evolution among the family Hippuritidae (Bivalvia)
3. 学会等名 2nd Asian Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 SANO, Shin-ichi, Yasuhiro IBA, Aya KUBOTA, Tin Tin LATT, Saw Mu Tha Lay PAW and Thura OO
2. 発表標題 Mid-Cretaceous rudists in the northern part of Myanmar and their paleobiogeographic significance
3. 学会等名 2nd Asian Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 佐野晋一・リノ ヴァランタン・平岡美侑・堀 利栄
2. 発表標題 愛媛県西予市三瓶町蔵貴に分布する鳥巢式石灰岩からエピディセラス科厚歯二枚貝密集層の発見
3. 学会等名 日本古生物学会 第173回例会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 伊藤綾花・佐野晋一・伊庭靖弘
2. 発表標題 赤道太平洋域産ヒップリテス科厚歯二枚貝とその進化史上の意義
3. 学会等名 日本古生物学会 第173回例会
4. 発表年 2024年



1. 発表者名 佐野晋一
2. 発表標題 太平洋域の化石記録から見たルディスト（厚歯二枚貝）の系統分類と古生物地理の新展開
3. 学会等名 日本古生物学会2024年年会 シンポジウム
4. 発表年 2024年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 日本古生物学会編	4. 発行年 2023年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 790
3. 書名 古生物学の百科事典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	伊庭 靖弘  (IBA Yasuhiro)  (80610451)	北海道大学・理学研究院・准教授   (10101)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関		
英国	Open University		
フィリピン	University of Philippines		