東京学芸大学リポジトリ
Tokyo Gakugei University Repository

山中白亜系の非海生二枚貝化石の生態と群集構造

メタデータ	言語: Japanese
	出版者:
	公開日: 2011-06-15
	キーワード (Ja):
	キーワード (En):
	作成者: 小荒井,千人, 松川,正樹
	メールアドレス:
	所属:
URL	http://hdl.handle.net/2309/107961

東京学芸大学紀要　自然科学系　62: 103 - 118, 2010.

山中白亜系の非海生二枚貝化石の生態と群集構造

小荒井　千人*・松　川　正　樹**

環境科学分野

（2010年5月21日受理）

KOARAI, K. and MATSUKAWA, M.: Nonmarine bivalve community and paleoecology in the Sanchu Cretaceous, the Outer Zone of southwest Japan. Bull. Tokyo Gakugei Univ. Div. Nat. Sci., 62: 103–118. (2010)　ISSN 1880–4330

Abstract

Rich, nonmarine bivalve faunas have been reported from the Sanchu Cretaceous in Japan. They consist of species found commonly in Lower Cretaceous strata of the Outer Zone of southwest Japan. Seventeen species of bivalves are recognized in the faunas of the Sanchu Cretaceous. Based on function-morphological analysis and comparison with living bivalve ecology, the life habits of these taxa, as represented by burrowing speed and burrowing depth, are estimated. Two assemblages of bivalves, the *Costocyrena otsukai* assemblage and the *Costocyrena radiatostriata* – *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis* assemblage, are recognized in the Shiroi and Sebayashi formations, respectively. In particular, the infaunal shallow-burrower *C. otsukai* and the infaunal deep-burrower *T.* (*P.*) *sanchuensis* co-occur in outcrops of the Sanchu Cretaceous and are interpreted to have co-existed in the same environments, with each utilizing a different depth distribution in the sediment. Similarly, the infaunal shallow-burrower *C. radiatostriata* and the infaunal deep-burrower *T.* (*P.*) *sanchuensis* also co-existed at the same localities, but utilized different depth distributions in the sediment column. This evidence suggests that these bivalve taxa shared sediment-distribution space vertically, although both assemblages represent different geological ages. This relationship is also similar to that of the co-occurring infaunal shallow-burrower *Myrene* (*M.*) *tetoriensis* and infaunal deep-burrower *Tetoria* (*T.*) *yokoyamai* in the Jurassic-Cretaceous Tetori Group, of the Inner Zone of southwest Japan. Consequently, nonmarine bivalves shared environmental space vertically, even though of different localities and geological ages.

Key words: Sanchu Cretaceous, nonmarine bivalves, ecology, community

Department of Environmental Science, Tokyo Gakugei University, 4-1-1 Nukuikita-machi, Koganei-shi, Tokyo 184-8501, Japan

要旨： 山中白亜系の白井層，瀬林層下部層は非海生二枚貝化石を多産する。そこで，山中白亜系から産出した非海生二枚貝化石種について，潜行速度をStanley（1970）の方法を用いて推定し，最大潜行深度をKondo（1987）の方法を用いて推定した。さらに，白井層，瀬林層下部層から産出する二枚貝化石の群集構成を検討し，二枚貝化石群集の復元を試みた。その結果，*Isognomon sanchuensis*群集，*Costocyrena otsukai*群集，*C. radiatostriata* ― *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis*群集が認められた。また，白井層の*C. otsukai* ― *T.* (*P.*) *sanchuensis*群集と，瀬林層下部層の*C. radiatostriata* ― *T.* (*P.*) *sanchuensis*群集は，最大でも殻長の長さだけ潜行する「浅く潜る種」と，最大で殻長の約3倍潜行できる「深く潜る種」から構成される。これらの群集は浅く潜る種と深く潜る種からなる「階層構造」をなしており，これは食性が同じ非海生二枚貝化石種が同じ環境に共存するための「棲み分け」と考えられる。以上から，時代や構成種が異なっても，類似した環境であれば非海生二枚貝は同様の生活様式をもった種で同様の空間的構造をもつ群集を構成する。

＊　慶應義塾湘南藤沢中・高等部
＊＊　東京学芸大学・環境科学分野（184-8501　小金井市貫井北町 4-1-1）

1．はじめに

日本の下部白亜系には，多くの非海生二枚貝化石が含まれる。これらの二枚貝化石は，主としてcorbiculoidsからなり，汽水域に生息したもので，ジュラ紀初期に日本で出現し，白亜紀にかけて東アジア地域で発展した。これまで，中生代の非海生二枚貝化石の研究に関しては，主として系統分類学的研究が進められてきた（例えば，Yabe et al., 1926; Hayami, 1958, 1965, 1966; Ohta, 1982; Tamura, 1977, 1979）。その後，古生態学的研究が進められ，手取層群の非海生二枚貝化石の各種の生活様式や群集古生態（Matsukawa and Ido, 1993），非海生二枚貝化石の示相化石としての有効性（松川・伊藤，1995），中期白亜紀の御所浦層群の非海生貝類化石の生息環境（廣瀬・近藤，1998），手取層群の非海生軟体動物化石群集と生息域の塩分濃度（松川・中田，1999）などの研究があげられる。さらに，松川・中田（2003）により，“シジミ貝類”（corbiculoids）の適応戦略と系統進化について述べられている。この研究は，本来，“シジミ貝類”（corbiculoids）が産出する地域のそれらの古生態学的解析に基づき進められるべきで，その点に基づけば，非海生二枚貝化石を豊富に産出する西南日本外帯の白亜紀堆積盆の動物群は検討されていない。

そこで，本論文では，山中白亜系の非海生二枚貝化石

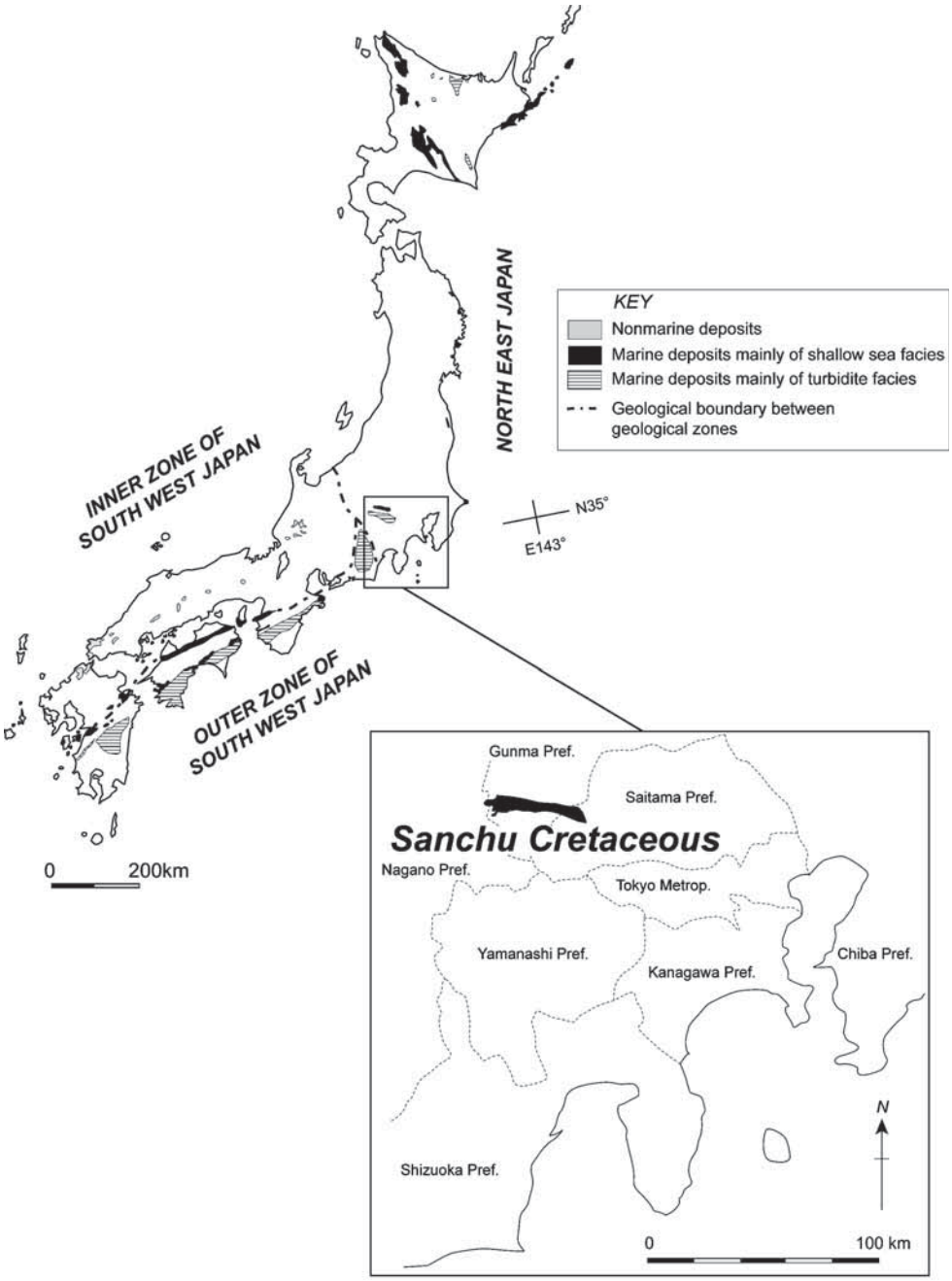


Fig. 1. Index map of the Sanchu Cretaceous.

の古生態を検討するため，二枚貝各種の生活様式，群集の構成と構造を解析する。山中白亜系は，非海生二枚貝化石を含む西南日本外帯地域の代表的な堆積盆地である。同地域の非海生二枚貝化石に関する研究は，記載分類学的研究（Yabe et al., 1926; Hayami, 1965, 1966），非海生二枚貝の化石層序学的研究と堆積環境学的研究（例えば，Matsukawa, 1983）があるが，これまで非海生二枚貝化石の生活様式や群集古生態については検討されていない。

2．山中白亜系の層序と産出化石

山中白亜系は，埼玉県秩父郡小鹿野町から西北西方向に，群馬県多野郡神流町(旧中里村)，上野村を経て長野県南佐久郡佐久穂町にかけて帯状に分布する（Fig. 1）。下位より，細粒な礫岩，砂岩，泥岩からなる白井層，泥質砂岩からなる石堂層，灰白色砂岩層からなる瀬林層下部層，砂岩泥岩互層と最上部の礫岩からなる瀬林層上部層，黒色頁岩からなる三山層に岩相層序区分される（松川，1977, 1979; Matsukawa, 1983; 松川・冨島，2009）（Fig. 2）。特に，石堂層と瀬林層上部層からアンモナイトを産出

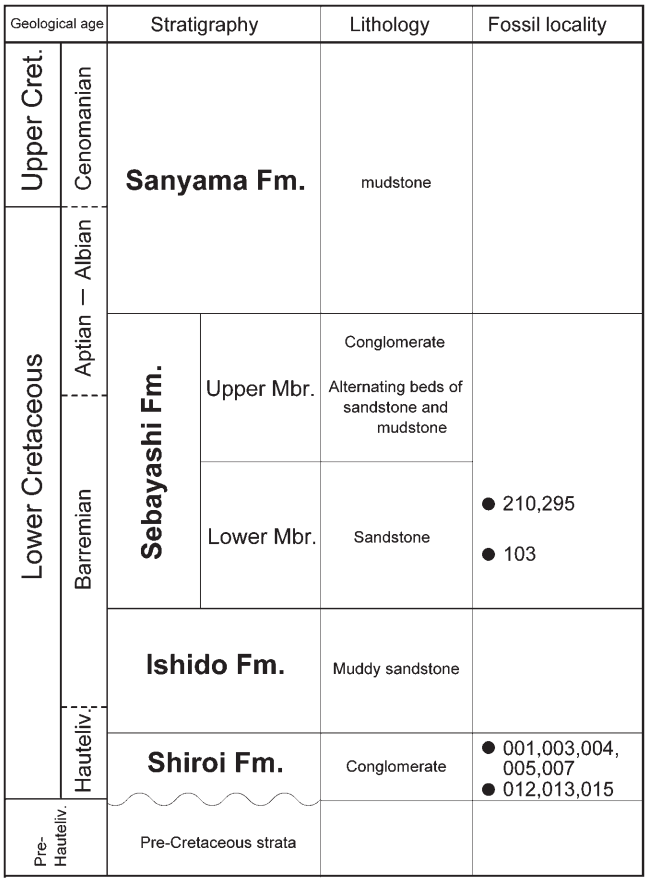


Fig. 2. Generalized columnar section of the Sanchu Cretaceous with the location of nonmarine moluscan fossils (Cited from Matsukawa and Tomishima, 2009).

し，西欧の標準層序との比較から石堂層はHauterivianからBarremianに，瀬林層上部層はBarremianからAptian上部が示される（松川・冨島，2009）。従って，HauterivianからBarremianを示すアンモナイトを産する石堂層より下位に位置する白井層は上部Hauterivianに，石堂層とBarremianから上部Aptianのアンモナイトを産する瀬林層上部層に挟まれる瀬林層下部層は下部Barremianに対比される（松川・冨島，2009）。

岩相と生物相の特徴により，Matsukawa（1983）は，山中白亜系が海進・海退を受けた堆積相であることを示した。そして，松川・伊藤（1995）は堆積相を解析し，これらの4層に3回の海進－海退サイクルを認めた。また，非海生二枚貝化石を産出する各層の層準の堆積環境は，白井層は内湾やエスチュアリーで，瀬林層下部層は河川の影響を受けた三角州のいずれも汽水域であると解釈されている（Ito and Matsukawa, 1997）。本研究では，白井層の8層準から，瀬林層下部層の7層準から化石を採集し，15種の非海生二枚貝を識別した（Fig. 3, Table 1）。特に，瀬林層下部層の210のA－E層は，A層で*Isognomon sanchuensis*のみが，B層からE層では*Hayamina matsukawai*, *Tetoria* (*Paracorbicula*) *sanchuensis*, *Costocyrena radiatostriata*が卓越して産出し，海生の*Panopea* (*Myopsis*) *plicata*がB層から，Ostreidae gen. et sp. indet. がB層とC層から，Arcticidae gen. et sp. indet. がD層から産出する。Ito and Matsukawa（1997）によれば，下位のA層から上位のE層にかけて，河川の影響を受けた三角州の環境で，さらに上位の恐竜の足跡が産出する層は陸上環境を示すので，海退相である。これは，海生と考えられる*Isognomon sanchuensis*と*Panopea* (*Myopsis*) *plicata*が下位層準に，海生から汽水と考えられるOstreidae gen. et sp. indet.が中位層準に含まれ，A層からE層への群集が海生から汽水への環境を示すと解釈できることと調和的である（Figs. 4 and 5）。

3．生活様式の考察

二枚貝は，底質中に潜り水管を水中に出して生活するInfauna（内生）と称する生活様式をもつものと，底質上に貝殻を出したり，岩礁に貝殻を固着して生活するEpifauna（表生）と称するものに区分される。内生の生活様式をもつ二枚貝は，水流などにより底質から洗い出されると再び潜行する。汽水域では，潮の干満や上流からの水流などにより底質が削剥され，潜っていた二枚貝は洗い出されることがある（西條・奥田，1996）。そして，洗い出された後，内生の二枚貝は再び潜行する。従って，汽水域に生息する内生の二枚貝は，素早く潜るなど洗い

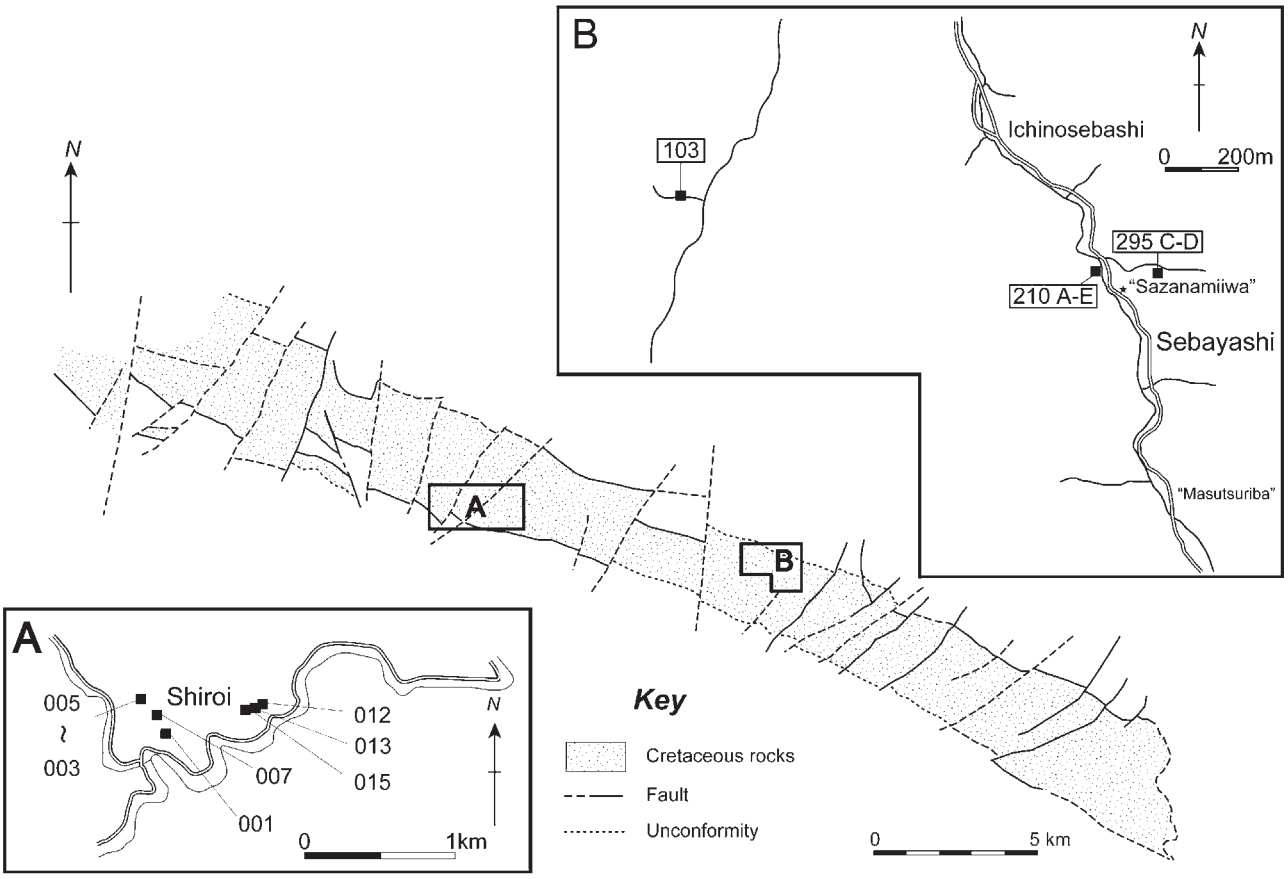
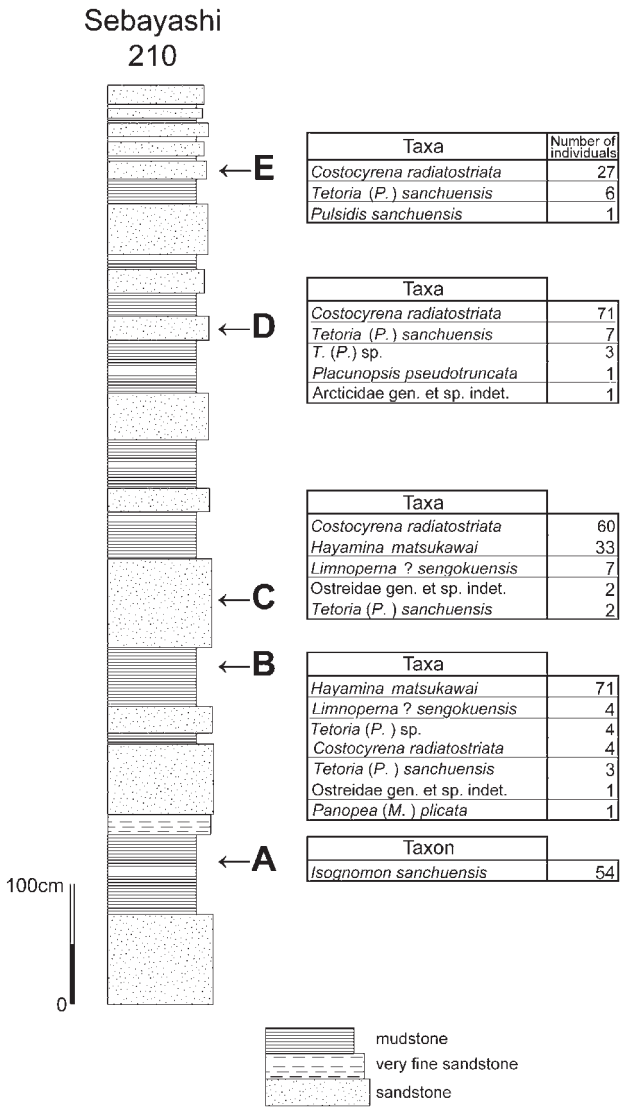


Fig. 3. Map showing the nonmarine molluscan fossil localities. The prefix SA of the locality number is omitted. The Shiroi Formation: 001, 003, 004, 005, 007, 012, 013,015 in A, and the Sebayashi Formation : 210, 295, 103 in B.

Table 1. List of nonmarine molluscan fossils from the Shiroi and Sebayashi formations, the Sanchu Cretcaeous.

Taxa	Shiroi Formation	Sebayashi Formation
Limnoperna ? *sengokuensis* Hase		210B,210C
Isognomon sanchuensis (Yabe and Nagao)		210A
Placunopsis pseudotruncata (Yabe and Nagao)	012,007,004	210D
Ostreidae gen. et sp. indet.		210B,210C
Nippononaia ryosekiana (Suzuki)		295C
Protocardia ibukii Nakazawa and Murata	012,004,001	
Leptpsolen sp.	013,007,005,001	
Arcticidae gen. et sp. indet.		210D
Hayamina naumanni (Neumayr)	012,004	
Hayamina matsukawai Tashiro and Kozai		295C,210B,210C
Tetoria (*Paracorbicula*) *sanchuensis* (Yabe and Nagao)	012,005	295C,210B,210C,210D,210E
Tetoria (*Paracorbicula*) sp.		210B,210D
Costocyrena otsukai (Yabe and Nagao)	015,013,012,007,005,004,003,001	
Costocyrena radiatostriata Yabe and Nagao		295D,210B,210C,210D,210E
Isodomella shiroiensis (Yabe and Nagao)	013,007,005,004,003,001,	
Pulsidis sanchuensis Kozai		210E
Panopea (*Myopsis*) *plicata* (Sowerby)		210B



Taxa	Number of individuals
Costocyrena radiatostriata	27
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	6
Pulsidis sanchuensis	1

Taxa	
Costocyrena radiatostriata	71
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	7
T. (*P.*) sp.	3
Placunopsis pseudotruncata	1
Arcticidae gen. et sp. indet.	1

Taxa	
Costocyrena radiatostriata	60
Hayamina matsukawai	33
Limnoperna ? sengokuensis	7
Ostreidae gen. et sp. indet.	2
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	2

Taxa	
Hayamina matsukawai	71
Limnoperna ? sengokuensis	4
Tetoria (*P.*) sp.	4
Costocyrena radiatostriata	4
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	3
Ostreidae gen. et sp. indet.	1
Panopea (*M.*) *plicata*	1

Taxon	
Isognomon sanchuensis	54

Fig. 4. Stratigraphic occurrence of molluscan species and their individual numbers from the Sebayashi Formation at loc. 210, Sebayashi, the Sanchu Cretaceous.

出しに適応するための能力が必要となる。そこで，山中白亜系から産出する汽水域に生息する二枚貝類の潜行能力を潜行速度と潜行深度の２つの指標を用いて考察する。

（1）潜行速度を推定する方法

二枚貝の潜行速度は，殻の形態と表面装飾に依存する（Stanley, 1970）。Stanley（1970）は，二枚貝の形態を二つの殻の殻高（H）と殻幅（W）の比（H/W）と殻長（L）と殻高（H）の比（L/H）で表した。二枚貝の形態は，H/Wの値が低くL/Hの値が高いほど筒状の形態を，H/Wの値が高くL/Wの値が低いほど円盤状の形態を，L/HとH/Wの両方の値が高いと楯状の形態を呈し，L/HとH/Wの両方の値が低いと球状の形態を呈す。

そして，L/Hの値とH/Wの値が共に高い，細長い形態をもつ二枚貝ほど潜行速度が速く，さらに，表面装飾の弱いもの程潜行速度が速いことを示す。逆に，L/Hの値とH/Wの値が共に小さい，球状の形態をもつ二枚貝は，潜行するとき底質から抵抗を受けやすく，潜行速度が遅いことを示した（Stanley, 1970）。潜行速度が速い（Rapid）と潜行速度が遅い（Non–rapid）の定義は, Stanley（1970）により二枚貝の質量の三乗根と潜行に要する時間の比で示されるB.R.I.（Burrowing Rate Index）の値が0.6以上のものを潜行速度が速い二枚貝（Rapid burrower），それ未満のものを潜行速度が遅い二枚貝（Non–rapid burrower）としたされた（Fig. 6）。なお，潜行に要する時間とは，二枚貝が潜行するときに自らの殻長の長さ分だけ潜行するのに要する時間である。そこで，Stanley（1970）を参考に，山中白亜系から産出した非海生二枚貝化石の各種の潜行速度を推定した。ただし，推定の対象とした種は，地層中での変形を受けていない保存状態の良好な個体を

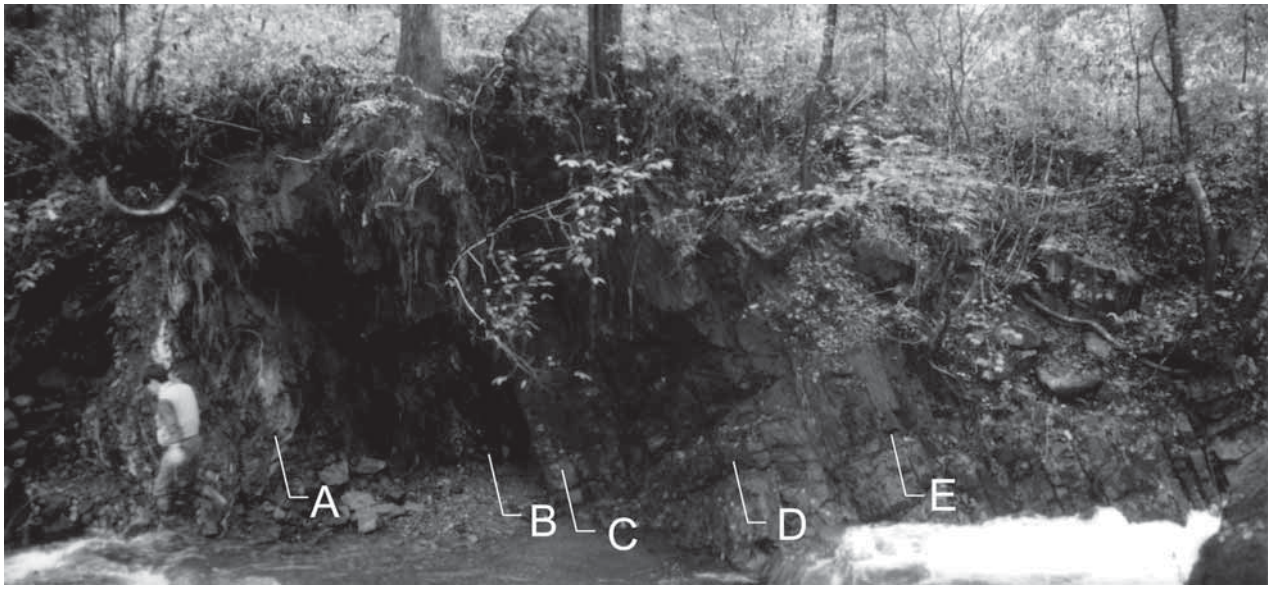


Fig. 5. Outcrops bearing molluscan fossils at loc. 210, Sebayashi, the Sanchu Cretaceous. A-E show levels of occurrence.

対象とした。

（2）潜行深度を推定する方法

底質中に潜り水管を水中にさらして生活する内生の二枚貝には，水管の長さに応じた内部構造（套線湾入）が観察される。この套線湾入は表生の二枚貝には見られない。Stanley（1970）は，套線湾入の発達の程度により，表生，内生で浅く潜る二枚貝，内生で深く潜る二枚貝に3区分した。この方法では，おおよその潜行深度の推定は可能であるが，各種二枚貝の絶対的な潜行深度を見積もることは不可能である。Kondo（1987）は，現生の二枚貝種の套線湾入の深さ（S）と殻長（L）の比（Pallial Sinus Index ; P.S.I.），食性と最大潜行深度の関係を示した（Fig. 6）。P.S.I.は，殻の末端から套線までの長さ（S）と殻長（L）との比で求める。そのため，套線湾入がない種についても求めることが可能である。そして，種々の現生二枚貝種のP.S.I.と最大潜行深度の関係をグラフ上に示すと，食性による分布域の相違が示される。つまり，P.S.I.と食性に基づき，潜行深度をグラフから見積もることが可能となる。このグラフから見積もることができる潜行深度は，最大の深度で殻長（L）に対する相対値で求められる。すなわち，対象となる二枚貝の最大潜行可能深度を殻長（L）の何倍の値として読みとることができる。この方法を用いて，山中白亜系から産出した非海生二枚貝化石各種の最大潜行深度を見積もった。P.S.I.は同種でも個体変異が認められるため，P.S.I.値の最大値と最小値を求め，個体数が6以上の種については95％信頼区間の値を求めた。

また，化石種の食性は化石自身から推定することは不可能である。Rhoads and Young（1970）は，現世の海生二枚貝の分布と底質との関係から食性と底質の粒度組成には密接な関係があり，泥が多い底質の場合は堆積物食者が多く，砂が多い底質の場合は濾過食者が多く生息することを示した。この結果に基づけば，地層に含まれる二枚貝化石種が現地性と判断される場合，化石産出層の含泥率からその層に含まれる二枚貝化石種の食性を推定

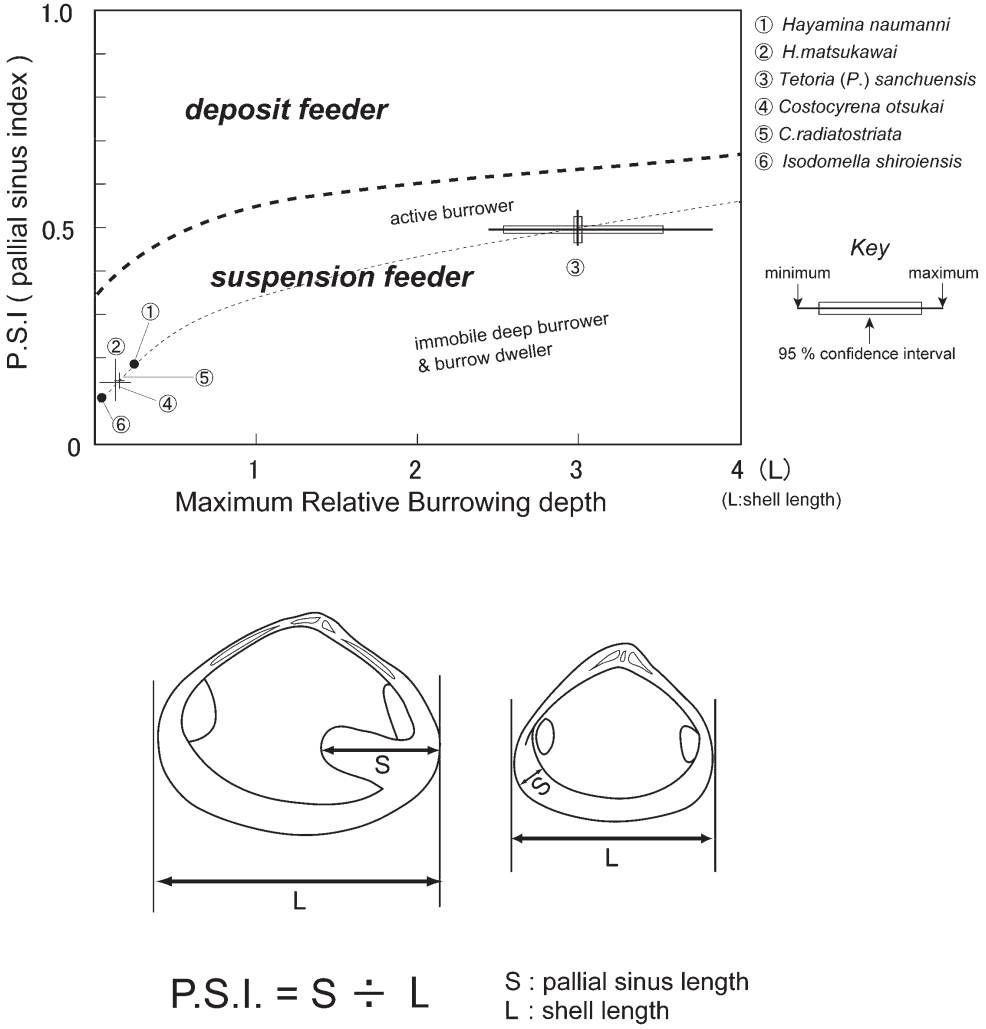


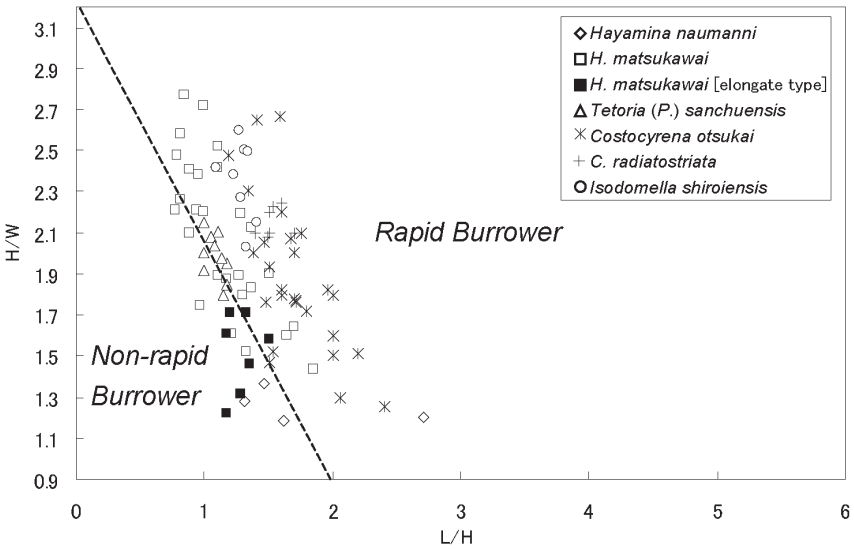
Fig. 6. Relation between pallial sinus index and maximum relative burrowing length of six species of nonmarine mollusks from the Sanchu Cretaceous based on Kondo (1987) (above), and measurement of pallial sinus length (below).

することができる。Matsukawa and Ido（1993）は手取層群産の二枚貝化石種の食性を，化石が含まれる岩石の含泥率と産出頻度との関係から推定した。その結果，二枚貝化石種の産出頻度は，含泥率75%以上の層で産種頻度が高く，含泥率65%以下の層で産出頻度が低いグループ（Type Ⅰ），含泥率75%以上の層で産種頻度が低く，含泥率65%以下の層で産出頻度が高いグループ（Type Ⅱ），Type ⅠとⅡの中間の産出頻度のグループ（Type Ⅲ）に区分されることを示した。そして，例えば，*Tetoria* (*T.*) *yokoyamai*は，含泥率が低い層からの産出頻度が高いType Ⅱに区分されることから，含泥率が低い底質に生息していたとし，濾過食者であると推定した。本研究では，山中白亜系から産出する*Tetoria*属の*T.* (*P.*) *sanchuensis*も，手取層群から産出する*T.* (*T.*) *yokoyamai*と同様に濾過食者でactive burrowerであるとし，最大潜行深度を推定した。また，*H. naumanni*，*H. matsukawai*，*Isodomella shiroiensis*，*Costocyrena otsukai*，*C. radiatostriata*，については，現世の非海生二枚貝種は濾過食者であることから同様に濾過食者で，active burrowerであるとして最大潜行深度を推定した。

4．山中白亜系から産出した二枚貝化石の潜行速度と潜行深度の推定

山中白亜系から産出した二枚貝化石6種について潜行速度と潜行深度を考察した。その結果，潜行速度は，*Hayamina matsukawai*に分類される標本のうち縦長の個体のみが，Stanley（1970）が示した潜行速度が遅い範囲に位置し，それ以外の種は全て潜行速度が速い範囲に位置する（Figs. 7 and 8）。この結果は，これらの二枚貝は底質から洗い出された場合，素早く再潜行する能力を持つことを示す。このことから，白井層と瀬林層下部層の汽水環境に潜行速度が速い二枚貝が生息したことを示し，これは頻繁に生じる洗い出しに対応するためと考えられる。

一方，潜行深度は，最大潜行深度が殻長（1L）未満の5種と，殻長の約3倍潜ることができる1種の2グループが認められた。前者は，*H. naumanni*，*H. matsukawai*，*C. otsukai*，*C. radiatostriata*，*I. shiroiensis*で，後者は*T.* (*P.*) *sanchuensis*である。ただし，殻長（L）はそれぞれの平均値を用いた。

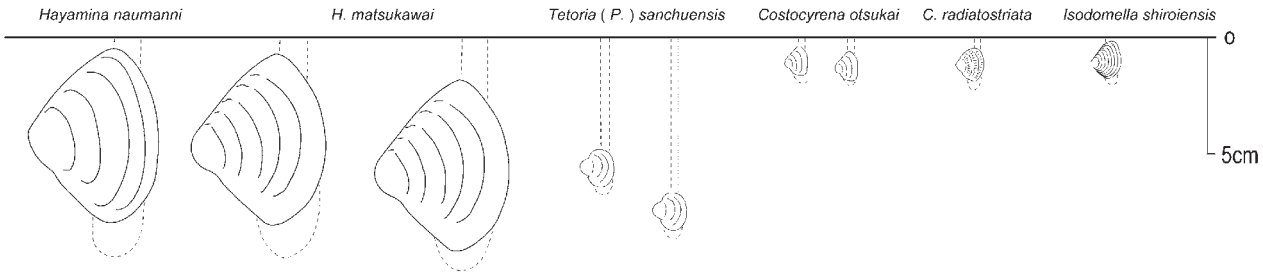


	B. R. I.	
Very rapid	≧ 6	***Rapid burrower***
Rapid	2 -5	
Moderately rapid	0.6 - 1	
Slow	0.1 - 0.5	***Non - rapid burrower***
Very slow	≦ 0.09	

B.R.I. (Burrowing Rate Index)

$$B.R.I. = (\sqrt[3]{Mass\ [g]} \div Burrowing\ time) \times 100$$

Fig. 7. Relation of burrowing rate to gross shell shape and shell ornamentation of seven species of nonmarine mollusks from the Sanchu Cretaceous based on Stanley (1970)(above), and burrowing rate index (below).



	burrowing rate	pallial sinus	life habit	burrowing depth	P.S.I.	L (mm) average	maximum burrowing depth	maximum burrowing depth (mm)
Hayamina naumanni	rapid	−	infauna	shallow	0.2	58.2	0.3L	17.5
H. matsukawai	rapid	−	infauna	shallow	0.1−0.2	64.8	0.1−0.3L	6.4−19.4
Tetoria (P.) sanchuensis	rapid	○	infauna	deep	0.46−0.50	18.1	2.5−3.7L	45.1−66.0
Costocyrena otsukai	rapid	−	infauna	shallow	0.13−0.16	14.1	0.2−0.3L	2.8−4.2
C. radiatostriata	rapid	−	infauna	shallow	0.15	15.9	0.2L	3.2
Isodomella shiroiensis	rapid	−	infauna	shallow	0.11	17.5	0.1L	1.8

Fig. 8. Maximum burrowing depth and burrowing rate of six species of nonmarine mollusks from the Sanchu Cretaceous.

５．群集の区分

Matsukawa and Ido（1993）は化石群集の種間関係を，①随伴性の高い（随伴性が強い）組み合わせ，②一方の個体数が多ければ他方は少ない（随伴性が弱い）組み合わせ，③互いに全く随伴しない組み合わせ（随伴性がない）の，３つの組み合わせに区分した。そして，各種間の随伴性の強さを基に化石群集を認識した。そして，各種間の随伴性の強さを客観的に評価，判断するため，Morishita（1959）の種間随伴性係数Ｒδを用い，この係数の値が0≦Ｒδのとき随伴性が高く，－1＜Ｒδ＜0のとき随伴性は弱く，Ｒδ＝－1のとき随伴性は全くないと判断した。この手法を用いて山中白亜系から産出した非海生二枚貝化石種の随伴性について検討し，群集構成を把握し群集を区分する。

各層準の産出個体数（Table 2）から求めたＲδの値（Table 3）をもとに，随伴性を，「高い」，「普通」，「弱い」の３段階に分けた（Fig. 9）。①随伴性が高いものは２種間での随伴の頻度が高く，２種の産出頻度が共に高いもの，②随伴性が普通のものは，２種の間の随伴の頻度が高く，２種の産出頻度が共に高くないもの，③随伴性が低いものは２種の随伴性の頻度が低く，２種の産出頻度

Table 2. Abundance of individual taxa in 17 containing bivalves from the Shiroi and Sebayashi formations, the Sanchu Cretaceous. Numbers in the table show individual numbers.

	Shiroi Formation								Sebayashi Formation						
Taxa \ Horizon	015	013	012	007	005	004	003	001	295D	295C	210A	210B	210C	210D	210E
Limnoperna ? sengokuensis												4	7		
Isognomon sanchuensis											54				
Placunopsis pseudotruncata			1	2		4								1	
Ostreidae gen. et sp. indet.												1	2		
Nippononaia ryosekiana										4					
Protocardia ibukii			3			1		1							
Leptosolen sp.		1		1	1			1							
Arcticidae gen. et sp. indet.														1	
Hayamina naumanni			1			2									
H. matsukawai										4		71	33		
Tetoria (P.) sanchuensis			1		2					6		3	2	7	6
T. (P.) sp.												4		3	
Costocyrena otsukai	6	40	75	72	158	60	11	72							
C. radiatostriata									26			4	60	71	27
Isodomella shiroiensis		3		10	8	31	25	1							
Pulsidis sanchuensis															1
Panopea (M.) plicata												1			

Table 3. Morihita's (1959) index for degree of interspecific overlap in occurrence among 17 species from 15 samples.

Taxa		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Limnoperna ? sengokuensis	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Isognomon sanchuensis	2	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Placunopsis pseudotruncata	3	-1.0000	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ostreidae gen. et sp. indet.	4	-0.8788	-1.0000	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Nippononaia ryosekiana	5	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Protocardia ibukii	6	-1.0000	-1.0000	1.8000	-1.0000	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Leptosolen sp.	7	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Arcticidae gen. et sp. indet.	8	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hayamina naumanni	9	-1.0000	-1.0000	-0.3750	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-	-
H. matsukawai	10	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-0.9649	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-	-	-	-	-	-	-	-
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	11	-0.9504	-1.0000	-1.0000	-0.9545	-0.7273	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-0.8110	-	-	-	-	-	-	-
T. (*P.*) sp.	12	-0.5152	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-0.2500	-0.2500	-	-	-	-	-	-
Costocyrena otsukai	13	-1.0000	-1.0000	-0.6699	-1.0000	-1.0000	-0.8071	-0.2187	-1.0000	-0.8131	-1.0000	-0.9545	-1.0000	-	-	-	-	-
C. radiatostriata	14	-0.9956	-1.0000	-0.9621	-0.5879	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-0.6970	-1.0000	-0.9925	-0.4579	-0.9050	-1.0000	-	-	-	-
Isodomella shiroiensis	15	-1.0000	-1.0000	0.6338	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-0.3980	-1.0000	-	-	-
Pulsidis sanchuensis	16	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-0.9818	-1.0000	-	-
Panopea (*M.*) *plicata*	17	-0.6364	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-0.3772	-0.8636	-0.6364	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-1.0000	-

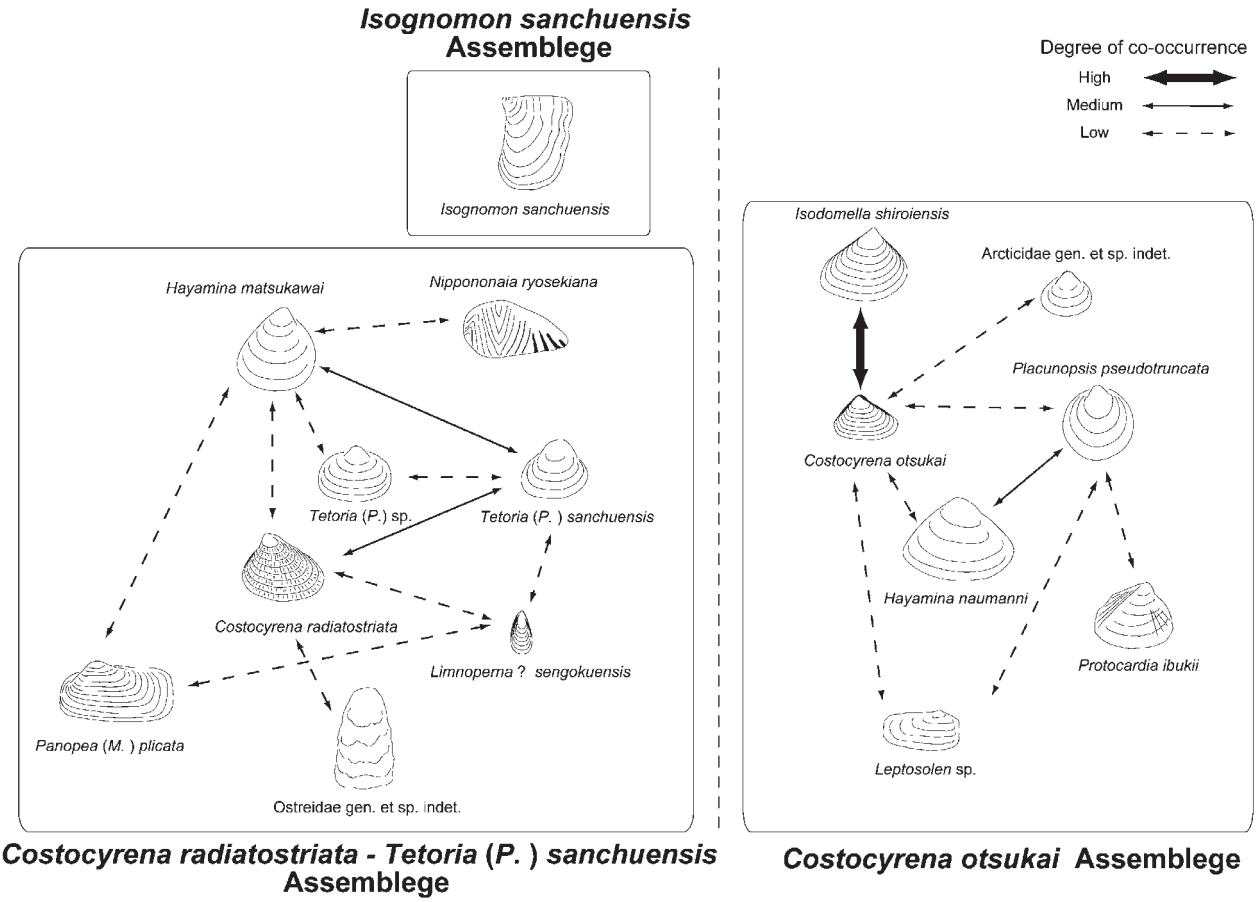


Fig. 9. Degree of interspecific overlap in occurrence of 17 species based on Morishita's (1959) index.

が共に高くないものとした。その結果，随伴性の高いものは*Costocyrena otsukai*と*Isodomella shiroiensis*の１組であった.随伴性が普通のものは*Placunopsis pseudotruncata*と*Hayamina naumanni*, *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis*と*Hayamina matsukawai*，*T.* (*P.*) *sanchuensis*と*C. radiatostriata*の３組で，随伴性が弱いものは15組が認められた。また，*Isognomon sanchuensis*は随伴性が全くないものとして認められた。従って，これらの種の随伴性と産出頻度から，山中白亜系の非海生二枚貝化石種には３つの群集が認められる。１つは，*Isognomon sanchuensis*１種のみからなる*Isognomon sanchuensis*群集，２つ目は*C. radiatostriata*と*T.* (*P.*) *sanchuensis*が卓越する*Costocyrena radiatostriata* − *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis*群集で，もう１つは*C. otsuka*iが卓越する*Costocyrena otsukai* 群集である。*Costocyrena radiatostriata* − *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis*群集には卓越する*C. radiatostriata*と*T.* (*P.*) *sanchuensis*の他に，*Hayamina matsukawai*と*Nippononaia ryosekiana*が含まれる。瀬林層下部層の295 − Cから，*H. matsukawai*と*N. ryosekiana*を同じ層準から産出した（Fig. 10）。

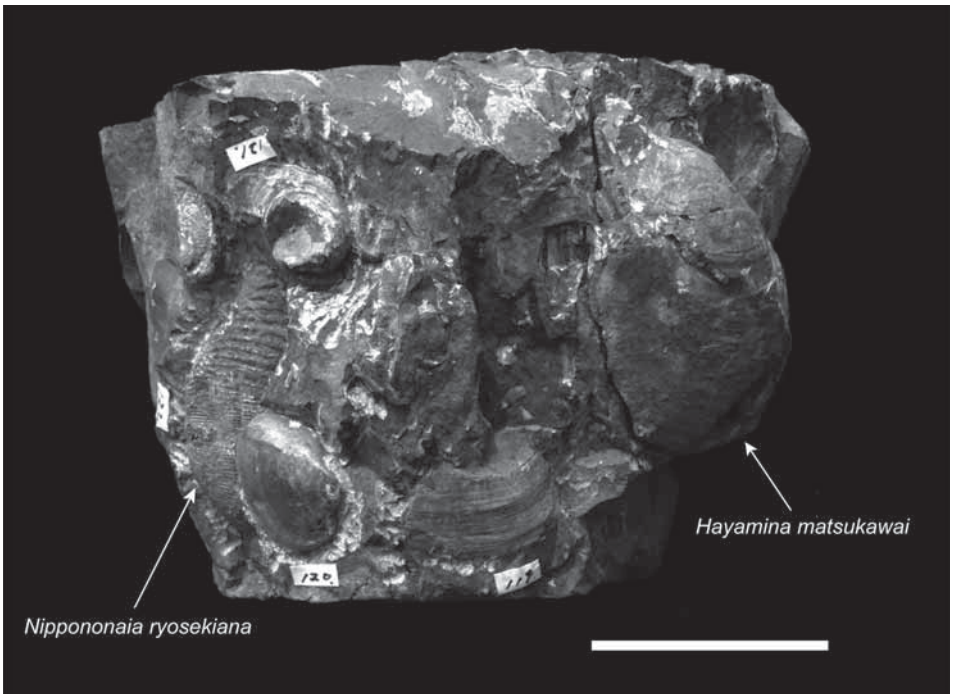


Fig. 10. Occurrence of *Costocyrena radiatostriata* — *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis* Assemblage (Scale bar shows 4 cm.).

６．二枚貝化石の生活様式に基づく環境変遷の考察

山中白亜系瀬林層の模式地（210）では保存状態が良好な二枚貝化石を多産する（Figs. 4 and 5）。この地点の層序は堆積相解析により，河川の影響を受けた三角州であると解釈されている（Ito and Matsukawa, 1997）。層準Aは黒色泥岩からなり，海生の*Isognomon sanchuensis*のみを産出する。この層準では*I. sanchuensis*の合弁率（Ar）が0.84，左右両殻共存率（Cv）が0.98で高い値を示す（Table 4）。合弁率と左右両殻共存率の値が共に高いことは，左右の殻の分離の程度が低いことを意味する（下山，1989）。このことから，*I. sanchuensis*は現地性の程度が高いことを示す。また，現生の*Isognomon*類はコロニーをなして生息する。この層準に含まれる*I. sanchuensis*の各個体の貝殻は層理面と平行に多数がまとまって産出する（Fig. 11）。これは当時のコロニーの形態をほぼ保ったまま埋没したことを示していると推測される。

層準Bより上位の層準は河川流路の堆積相を示す（松川・伊藤，1995）。また，層準B，C，D，Eから産出する二枚貝化石の合弁率は，層準Bでは*P.* (*M.*) *plicata*が1.00，*H. matsukawai*が0.39，*T.* (*P.*) *sanchuensis*と*C. radiatostriata*が0.00，*T.* (*P.*) sp.が0.25，層準Cでは，*H. matsukawai*が0.10，*T.* (*P.*) *sanchuensis*が1.00，*C. radiatostriata*が0.00，層準DではArcticidae gen. et sp. indet.が1.00，*T.* (*P.*) *sanchuensis*が0.28，*C. radiatostriata*と*T.* (*P.*) sp.が0.00，層準Eでは，*T.* (*P.*) *sanchuensis*が0.33，*C. radiatostriata*が0.00，を示した。また，左右両殻共存率は，層準Bでは*H. matsukawai*が0.94，*T.* (*P.*) *sanchuensis*が0.50，*T.* (*P.*) sp.が0.67，*C. radiatostriata*と*P.* (*M.*) *plicata*が1.00，層準Cでは，*H. matsukawai*が0.90，*T.* (*P.*) *sanchuensis*が1.00，*C. radiatostriata*が0.88，層準Dでは，Arcticidae gen. et sp. indet.が1.00，*T.* (*P.*) *sanchuensis*が0.80，*T.* (*P.*) sp.が0.50，*C. radiatostriata*が0.87，層準Eでは，*T.* (*P.*) *sanchuensis*が1.00，*C. radiatostriata*が0.80，を示した。以上の結果から，層準Bから産出する海生の*P.* (*M.*) *plicata*と層準Dから産出するArcticidae gen. et sp. indet.は高い合弁率（1.00）と左右両殻共存率（1.00）を示す。一方，非海生二枚貝類は，合弁率が0.00－0.39と低い値を示し，左右両殻共存率が0.50－1.00と高い値を示す。このような二枚貝化石の低い合弁率の値と高い左右両殻共存率は，河川による一方向の流れにより運ばれた特徴を示す（松川ほか，1993）。従って，層準B，C，D，Eに含まれる非海生二枚貝化石は，大水などにより上流の汽水域から三角州のような海水域に流されてきたものと考えられる（松川・伊藤，1995; Ito and Matsukawa, 1997）。特に，層準C，D，Eでは*C. radiatostriata*の密集層が観察される（Figs. 12 and 13）。現世では，非海生二枚貝が急激に塩分濃度の異なる環境に移された場合，適応できずに斃死し，しばしば，遺骸が密集することが知られている（例えば，小島，1978）。層準C，D，Eの*C. radiatostriata*の密集層は，このような環境で密集層が形成されたものと思われる。また，層準Bは非海生二枚貝と共に，海生の*Panopea* (*M.*) *plicata*が合弁で産出する。現生の*Panopea*類は，最大で殻長の約４倍潜行することが知られている（Kondo, 1987）。層準Bから産出した*P.* (*M.*) *plicata*の殻長（L）は

Table 4. Stratigraphic occurrence of molluscan species and their individual numbers, individual numbers of left (L) and right (R) valves, co-jointed valves (Co), existence index of left and right valves (Cv) and articulation rate of shells (Ar) from the Sebayashi Formation at loc. 210, Sebayashi, the Sanchu Cretaceous.

Taxa [210E]	Number of individuals	L	R	Co	Cv	Ar
Costocyrena radiatostriata	27	15	12	0	0.80	0.00
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	6	2	2	2	1.00	0.33
Pulsidis sanchuensis	1	-	-	-	-	-
Taxa [210D]						
Costocyrena radiatostriata	71	33	38	0	0.87	0.00
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	7	3	2	2	0.80	0.28
T. (*P.*) sp.	3	1	2	0	0.50	0.00
Placunopsis pseudotruncata	1	-	-	-	-	-
Arcticidae gen. et sp. indet.	1	0	0	1	1.00	1.00
Taxa [210C]						
Costocyrena radiatostriata	60	32	28	0	0.88	0.00
Hayamina matsukawai	33	16	14	3	0.90	0.10
Limnoperna ? *sengokuensis*	7	-	-	-	-	-
Ostreidae gen. et sp. indet.	2	-	-	-	-	-
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	2	0	0	2	1.00	1.00
Taxa [210B]						
Hayamina matsukawai	71	23	20	28	0.94	0.39
Limnoperna ? *sengokuensis*	4	-	-	-	-	-
T. (*P.*) sp.	4	2	1	1	0.67	0.25
Costocyrena radiatostriata	4	2	2	0	1.00	0.00
Tetoria (*P.*) *sanchuensis*	3	2	1	0	0.50	0.00
Ostreidae gen. et sp. indet.	1	-	-	-	-	-
Panopea (*M.*) *plicata*	1	0	0	1	1.00	1.00
Taxon [210A]						
Isognomon sanchuensis	54	5	4	45	0.98	0.84

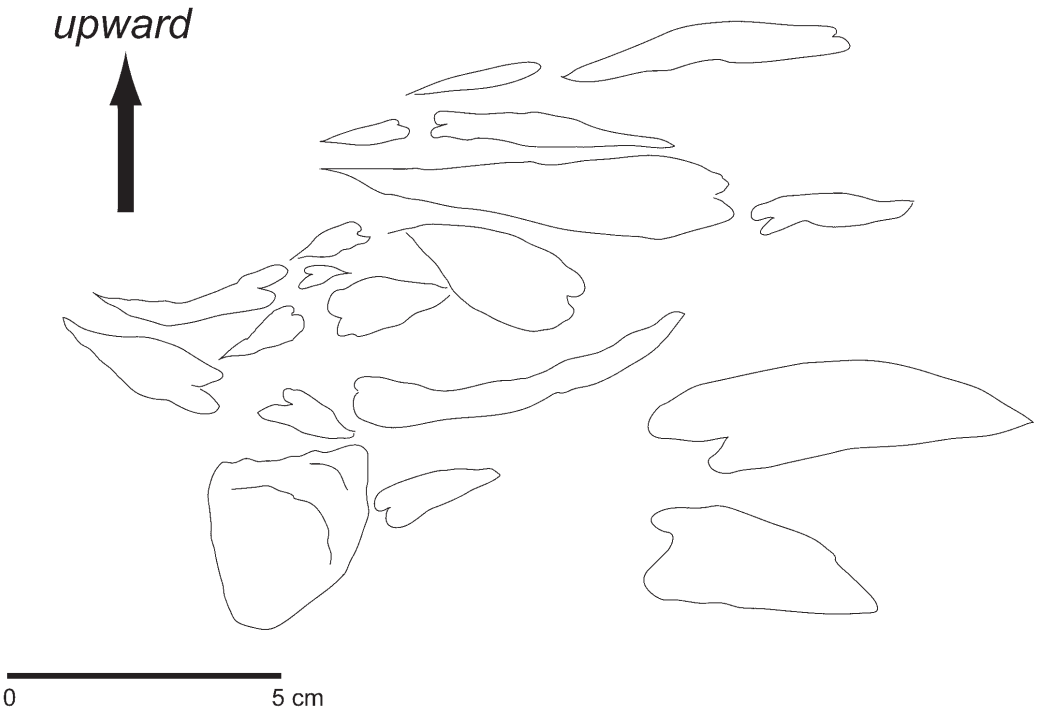


Fig. 11. Occurrence of *Isognomon sanchuensis* from the level A at loc. 210, Sebayashi, the Sanchu Cretaceous.

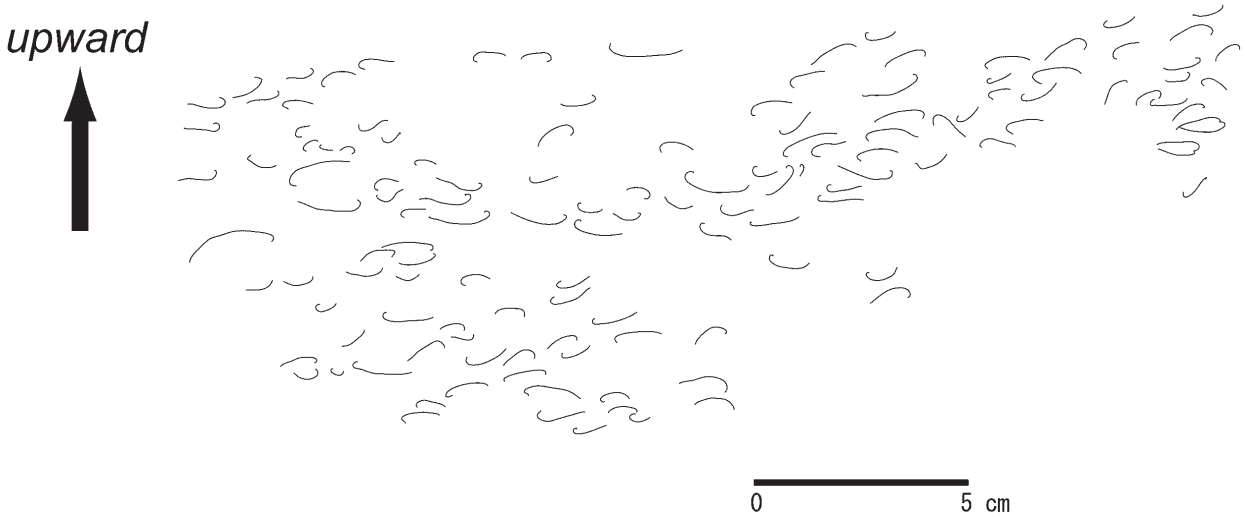


Fig. 12. Occurrence of *Costocyrena radiatostriata* from the level E at loc. 210, Sebayashi, the Sanchu Cretaceous.

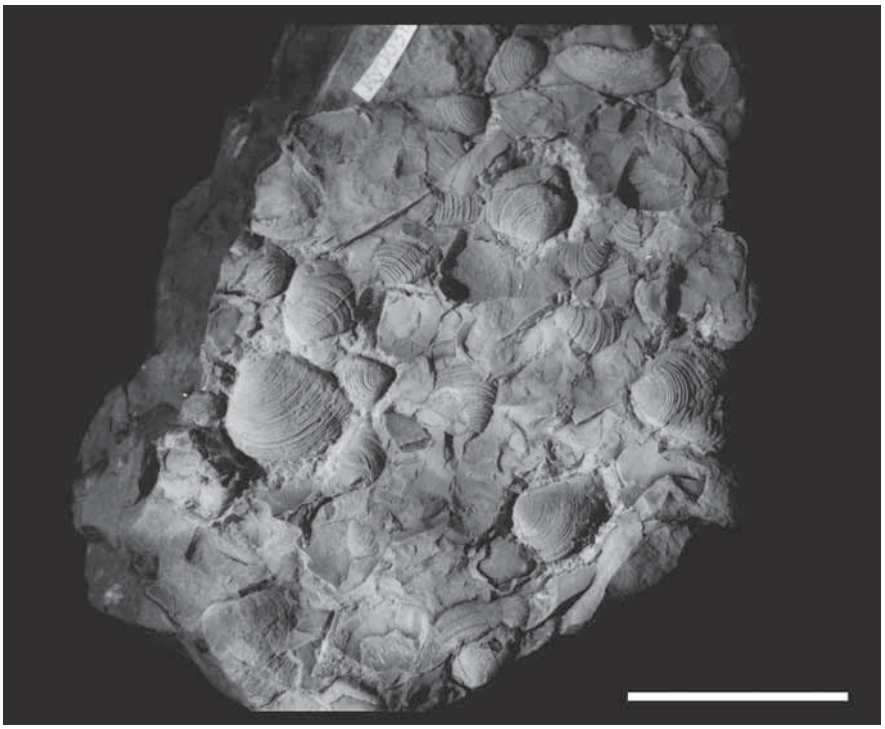


Fig. 13. Occurrence of *Costocyrena radiatostriata* at loc. 103, Sebayashi, the Sanchu Cretaceous (Scale bar shows 4 cm.).

55 ㎜なので，最大で深さ約220㎜まで潜行することができたと考えられる。一方，共産する非海生二枚貝化石の合弁率は，*H. matsukawai* が0.39，*T.* (*P.*) sp. が0.25，*T.* (*P.*) *sanchuensis* と *C. radiatostriata* が0.00と低く，左右両殻共存率は，*H. matsukawai* が0.94，*T.* (*P.*) *sanchuensis* が0.50，*T.* (*P.*) sp. が0.67，*C. radiatostriata* が1.00と高い値を示す。この低い合弁率と高い左右両殻共存率は，河川のような一方向の流れにより貝殻が運搬された可能性が高いことを示す（松川ほか，1993）。層準Bでは *P.* (*M.*) *plicata* が合弁で，層理面に対してほぼ垂直に埋没し，生息時の状態を示す。一方，共産の *H. matsukawai*, *T.* (*P.*) *sanchuensis*, *T.* (*P.*) sp.，*C. radiatostriata* の現地性の程度は低い。これは，水底の削剥が *P.* (*M.*) *plicata* の生息位置まで及ぶことが無かったことと *H. matsukawai*, *T.* (*P.*) *sanchuensis*, *T.* (*P.*) sp.，*C. radiatostriata* の殻が運搬されて堆積したことを示す。瀬林層の模式地（210）における環境変化は，堆積相解析により瀬林層下部層が海退を示すこと（松川・伊藤，1995; Ito and Matsukawa, 1997）と調和的である。

7．群集古生態の考察

白井層の *C. otsukai* 群集と瀬林層下部層の *C. radiatostriata* − *T.* (*P.*) *sanchuensis* 群集について，各種の最大潜行深度を基に群集の構造を考察する。

山中白亜系の *C. otsukai* 群集は，浅く潜る種（*C. otsukai*, *Isodomella shiroiensis*）と深く潜る種（*T.* (*P.*) *sanchuensis*）により構成される。また，*C. radiatostriata* − *T.* (*P.*) *sanchuensis* 群集は，浅く潜る種（*C. radiatostriata*, *H. matsukawai*）と，深く潜る種（*T.* (*P.*) *sanchuensis*）により構成される。いずれの群集も浅く潜る種と深く潜る種により構成される。

C. otsukai 群集を含む白井層の層準では，浅く潜る *C. otsukai* が多産し，深く潜る *T.* (*P.*) *sanchuensis* の産出数は少ない（Fig. 14）。両種の現地生の程度は高く共に濾過食者と推定される．これは，水底付近に多数が占有する *C. otsukai* に混じり，*T.* (*P.*) *sanchuensis* は *C. otsukai* が潜ることができない底質中まで潜り，そこから水管を出し，採餌したことを示すと解釈される（Fig. 15）。また，

C. radiatostriata – *T.* (*P.*) *sanchuensis* 群集を含む瀬林層下部層の層準でも，浅く潜る *C. radiatostriata* が多産し，深く潜る *T.* (*P.*) *sanchuensis* の産出数は少ない（Fig. 16）。この *C. radiatostriata* – *T.* (*P.*) *sanchuensis* 群集も，浅く潜る種と深く潜る種により構成され，*C. otsukai* 群集と同様

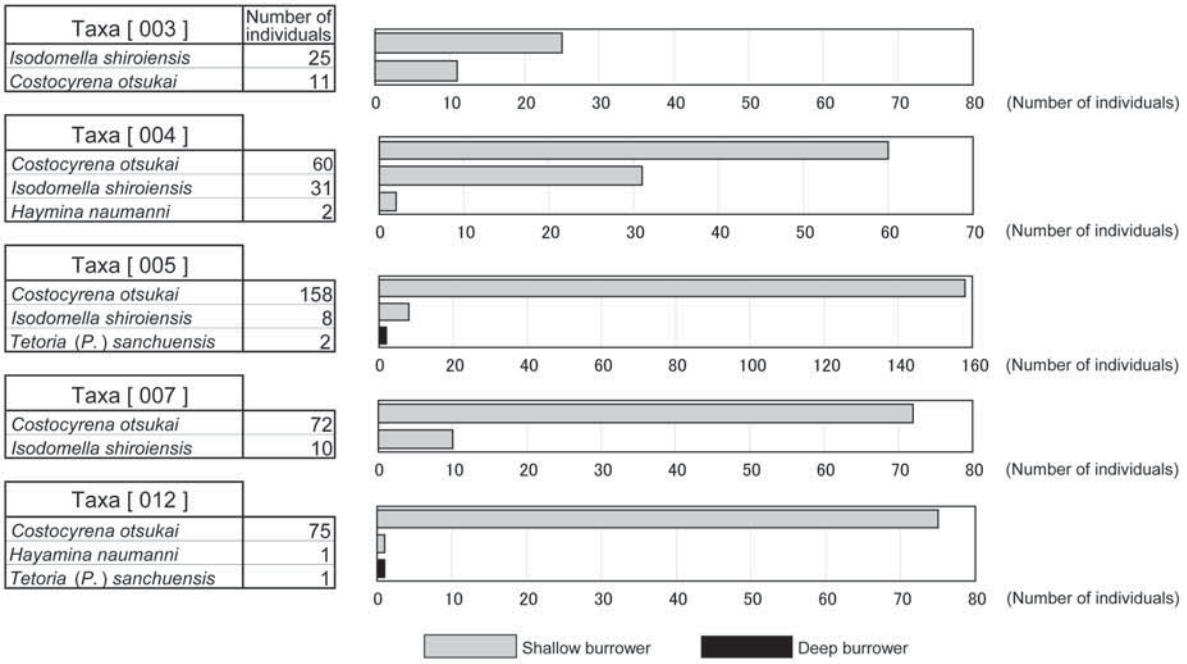


Fig. 14. Comparison of individual numbers of nonmarine molluscan fossils of the Shiroi Formation between shallow burrower and deep burrower.

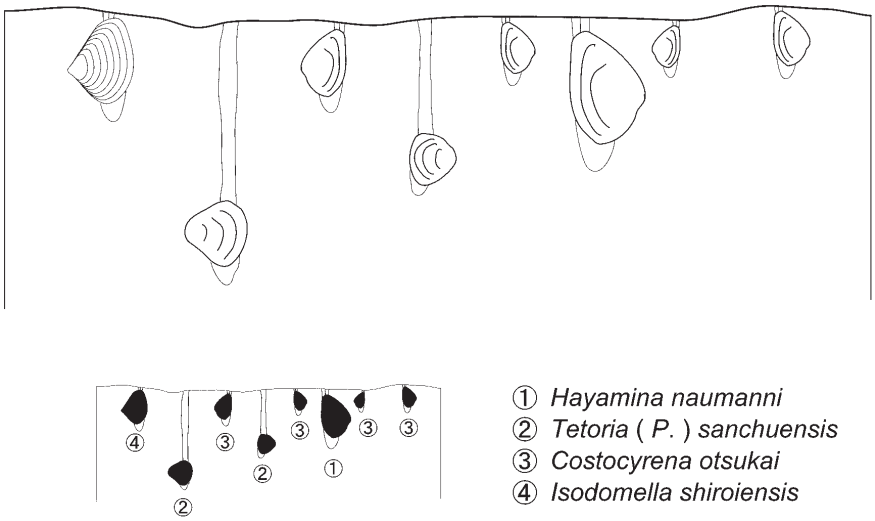


Fig. 15. A reconstruction of the molluscan paleocommunity of the Shiroi Formation, the Sanchu Cretaceous.

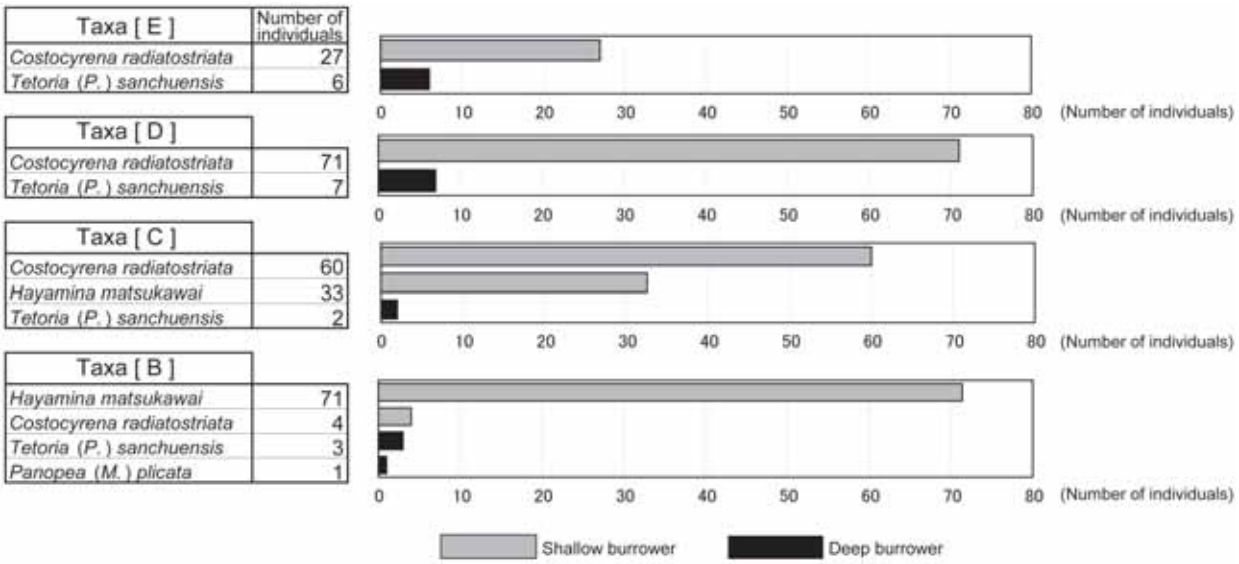


Fig. 16. Comparison of individual numbers of nonmarine molluscan fossils of the Sebayashi Formation between shallow burrower and deep burrower.

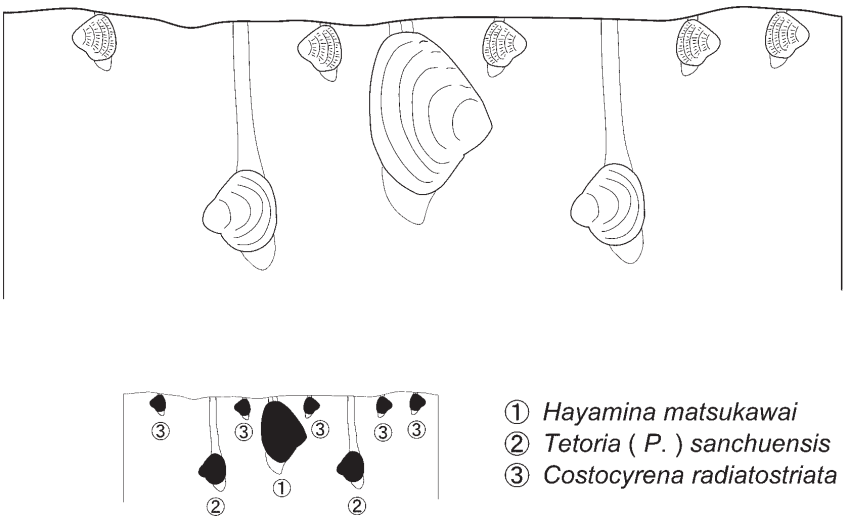


Fig. 17. A reconstruction of the molluscan paleocommunity of the Sebayashi Formation, the Sanchu Cretaceous.

に階層構造を形成していたと考えられる（Fig. 17）。従って，山中白亜系では，時代の異なる非海生二枚貝化石群集は，構成種が異なっていても生活空間の利用の仕方は同様であったことが示される。

８．山中白亜系と手取層群の非海生二枚貝の生態と群集古生態の比較

西南日本内帯の手取層群は，ジュラ系－白亜系で，非海生二枚貝化石を多産する。Matsukawa and Ido（1993）は，手取層群から産出する非海生二枚貝を套線湾入の形状と化石を産出する層の含泥率を基に各種の潜行深度を推定し，*Plicatounio*（*Plicatounio*）*naktongensis*，*P.* (*P.*) *multiplicatus*, *Unio*? *ogamigoensis, Unio* sp.，*Nagdongia soni, Nagdongia* sp., *Nippononaia tetoriensis*，*Trigonioides*（*Wakinoa* ）*tetoriensis, Pseudohyria*? sp.,“*Batissa*” *antiqua*, *Myrene*（*Mesocorbicula*）*tetoriensis*，*Sphaerium* sp. を浅く潜る種として，*Tetoria*（*Tetoria*）*yokoyamai* を深く潜る種として識別した。これは，山中白亜系と同様に，手取層群から産出する非海生二枚貝が浅く潜る種と深く潜る種の２つに区分されることを示す。

また，Matsukawa and Ido（1993）は，産出した非海生二枚貝化石種を Morishita（1959）の種間随伴性係数を用いて，Ostreidae gen. et sp. indet. － *Myrene*（*Mesocorbicula*）*tetoriensis* 群集，*Myrene* (*M.*) *tetoriensis* 群集，*Tetoria*（*Tetoria*）*yokoyamai* 群集，*Sphaerium* sp. 群集，*Plicatounio*（*Plicatounio*）*naktongensis* － *Trigonioides*（*Wakinoa*）*tetoriensis* 群集の５つの群集に区分した。特に，*Tetoria* (*T.*) *yokoyamai*

群集は，深く潜る種（*T.* (*T.*) *yokoyamai*）と，浅く潜る種（"*Batissa*" *antiqua*，*Myrene* (*M.*) *tetoriensis*）から構成され，*Myrene* (*M.*) *tetoriensisis* 群集は，浅く潜る種（*M.* (*M.*) *tetoriensis*）と，深く潜る種（*T.* (*T.*) *yokoyamai*）で構成され，*Sphaerium* sp. 群集は，浅く潜る種（*Sphaerium* sp.，"*Batissa*" *antiqua*，*M.* (*M.*) *tetoriensis*）と，深く潜る種（*T.* (*T.*) *yokoyamai*）で構成されるので，手取層群のこれら３つの群集は，浅く潜る種と深く潜る種から群集が構成されていることを示す。一方，山中白亜系の *Costocyrena radiatostriata* − *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis* 群集は，浅く潜り多産する *Costocyrena radiatostriata* と，深く潜り産出数が少ない *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis* から構成される。このことから，手取層群の *Myrene* (*M.*) *tetoriensis* 群集，*Tetoria* (*T.*) *yokoyamai* 群集，*Sphaerium* sp. 群集と，山中白亜系の *Costocyrena radiatostriata* − *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis* 群集は，浅く潜る種と深く潜る種で構成されるので，共に，潜る深さにより生活空間を分ける階層構造をなすことが示される。従って，手取層群と山中白亜系の非海生二枚貝化石群集は，群集の構成種が異なっても生活空間の利用方法は同様であると解釈される。

９．結　論

本研究では，山中白亜系から産出した非海生二枚貝化石の生活様式と群集構成を推定した。また，それに基づき群集古生態を考察した。

(1) 白井層と瀬林層下部層から15種の非海生二枚貝化石を識別した。

(2) 各地域から産出した化石の種の随伴性をもとに群集を区分し，*Isognomon sanchuensis* 群集，*Costocyrena otsukai* 群集，*C. radiatostriata* − *Tetoria* (*P.*) *sanchuensis* 群集とした。

(3) *C. otsukai* – *T.* (*P.*) *sanchuensis* 群集と *C. radiatostriata* – *T.* (*P.*) *sanchuensis* 群集は，共に，「浅く潜る種」と「深く潜る種」からなり，これらの群集が垂直的に異なる位置で生息していた種により構成され，時代が異なっていても空間的には「階層構造」をなしていたと解釈される。

謝　辞

本研究を進めるに当たり，小畠郁生博士（国立科学博物館名誉館員）と西田尚央博士（産業技術総合研究所　地質調査総合センター）には，粗稿を読んでいただき数々の貴重なご意見をいただいた。佐藤和久氏（神流町恐竜センター）には，調査中の便宜を図っていただいた。東京学芸大学松川研究室の皆様，広尾地学研究会の皆様からは，数々の貴重なご意見をいただいた。これらの方々に，この場を借りて心より厚く御礼申し上げる。

引用文献

Hayami, I., 1958. A review of the so-called Liassic "cyrenoids" in Japan. Japanese Journal of Geology and Geography 29, 11–27.

Hayami, I., 1965. Lower Cretaceous marine pelecypods of Japan. Memoirs of Faculty of Science, Kyushu University 17, 73–150.

Hayami, I., 1966. Lower Cretaceous marine pelecypods of Japan. Memoirs of Faculty of Science, Kyushu University 17, 151–249.

廣瀬浩司・近藤康生，1998. 中期白亜紀の汽水生貝類群の古生態―御所浦層群における貝類群集の種組成と多様度―. 高知大学学術研究報告　自然科学47，71–91.

Ito, M. and Matsukawa, M., 1997. Diachronous evolution of third-order depositional sequences in the Early Cretaceous forearc basins:shallow marine and paralic successions in the Sanchu and Choshi Basins, Japan. Memoirs of Geological Society of Japan 48, 60–75.

Kondo, Y., 1987. Burrowing depth of infaunal bivalves - observation of living species and its relation to shell morphology. Transaction and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, NS 148, 306–323.

小島英二，1978. ヤマトシジミの環境変化 (塩分量) に伴う影響について―Ⅳ（塩分の変化に伴うへい死について）千葉県内水面水産試験場試験調査報告 2，38–42.

松川正樹，1977. 山中"地溝帯"白亜系の東域の地質. 地質学雑誌83，115–126.

松川正樹，1979. 山中"地溝帯"の白井層に関する問題点. 地質学雑誌85，1–9.

Matsukawa, M., 1983. Stratigraphy and sedimentary environments of the Sanchu Cretaceous, Japan. Memoirs of Ehime University 9, 131–178.

Matsukawa, M. and Ido, K., 1993. Nonmarine molluscan communities and paleoecology in the Jurassic – Cretaceous Tetori Group, Japan. Cretaceous Research 14, 365–381.

松川正樹・樋口素子・山本哲也・井戸和彦，1993. 河川域の貝殻遺骸集団の情報ロス―松山市郊外国近川水系の淡水貝群集と遺骸貝殻集団の比較を基にして―. 地質学雑誌99，643–657.

松川正樹・伊藤　慎，1995. 非海生二枚貝化石の生層序学的分解能の評価―日本の下部白亜系を例として―. 地質学雑誌101，42–53.

松川正樹・中田恒介，1999. 手取層群の分布域中央部の層序と堆積環境の変遷―非海生軟体動物化石群集に基づいて―. 地

質学雑誌105，817−835.

松川正樹・中田恒介，2003．シジミ貝類（corbiculoids）の適応戦略と系統進化：日本の中生代化石に基づいて．東京学芸大学紀要自然科学55，161−189.

松川正樹・冨島耕太郎，2009．山中白亜系の層序と堆積環境に関するMatsukawa (1983)以後の研究の評価．東京学芸大学紀要自然科学61，119−144.

Morishita, M., 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. Memoirs of Faculty of Science, Kyushu University, E (Biology) 3, 65−80.

Ohta, Y., 1982. Some Lower Cretaceous Corbiculidae and Neomiodontidae (Bivalvia) from Japan. Bulletin of the Fukuoka University of Education 31, Ⅲ, 103−134.

Rhoads, D. C. and Young, D. K., 1970. The influence of deposit − feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. Journal of Marine Research 28, 150−178.

西條八束・奥田節夫 編著，1996.「河川感潮域」，名古屋大学出版会，248 pp.

下山正一，1989．化石貝殻群集の初期情報と再構成．ベントス37，11−34.

Stanley, S., 1970. Relation of shell form to life habits on the bivalvia (Mollusca). Geological Society of America Memoir 125, 296 pp.

Tamura, M., 1977. Cenomanian bivalves from the Mifune Group, Japan, Part 2. Memoir of Faculty of Education, Kumamoto University 26, 107−144.

Tamura, M., 1979. Cenomanian bivalves from the Mifune Group, Japan, Part 3. Memoir of Faculty of Education, Kumamoto University 28, 59−74.

Yabe, H., Nagao, T. and Shimizu, S., 1926. Cretaceous mollusca from the Sanchu Graben in the Kwanto Mountainland, Japan. Science Report of Tohoku Imperial University, 2nd (ser. 9), 33−76.