

氏 名	さか くら のり ひこ 坂 倉 憲 彦
学位(専攻分野)	博 士 (理 学)
学 位 記 番 号	理 博 第 2549 号
学位授与の日付	平 成 14 年 5 月 23 日
学位授与の要件	学 位 規 則 第 4 条 第 1 項 該 当
研究科・専攻	理 学 研 究 科 地 球 惑 星 科 学 専 攻
学位論文題目	Taxonomy and paleoecology of Paleogene <i>Cyclocardia</i> (Bivalvia) from Japan (日本産古第三紀サイクロカーディア属二枚貝の分類と古生態)
論文調査委員	(主 査) 助教授 前 田 晴 良 教 授 増 田 富 士 雄 教 授 瀬 戸 口 烈 司

論 文 内 容 の 要 旨

“*Venericardia*”類は、白亜紀後期に出現し、古第三紀に世界中に適応放散を遂げ、現在まで生き延びている水管を持たないタイプの二枚貝である。“*Venericardia*”類は古第三紀の軟体動物化石群を特徴付ける重要な位置を占めおり、世界各地から様々な種類が記載されている。挾炭層に伴って産することから日本でも古くから研究され、Yokoyama (1890) による最初の記載以来、多くの種類が知られている。

しかしながら、日本の古第三系“*Venericardia*”は、堆積物の中から取り出して整形することが難しく、二枚貝の形態分類に重要な殻の構造や、*Venericardia* の形態を特徴付ける放射肋の細部を観察することが難しい。また、個体群の概念が取り入れられていないため、その分類体系は未だに大きく混乱している。さらに炭鉱閉山後、30年以上も研究されていないこともあり、多くの模式標本がすでに紛失してしまっている。

そこで本研究では、堆積学およびタフォノミーの視点に基づき、“*Venericardia*”を産出する古第三系について芦屋層群を中心に九州から北海道までの主要な化石産地の層序を調査した。同時に丹念に母岩から分離した多くの集団標本を観察し、タイプ標本と比較検討した。その結果、これまで“*Venericardia*”属とあいまいに一括されていた多くの種類が、北太平洋北部に現在も生息している *Cyclocardia* 属に分類されることが分かった。本論文では集団標本に基づき、これまで混乱していた分類を整理し、*Cyclocardia* 属 8 種（1 新種を含む）と *Venericardia* (*Baluchicardia*) 亜属の 1 種を記載した。

また *Cyclocardia* 属の各種は、いずれも海進期の堆積物から特徴的に産するという共通の性質を示すことが分かった。すなわち、下部漸新統芦屋層群では、*Cyclocardia subnipponica* が、海進期の堆積物の下部において波浪の影響を受けた異地生の化石層として見つかり、波浪の影響が弱まったより上部では生息状態を保った自生の状態で保存されている。このような海進期の層準は、おそらくあまり堆積速度が速くなかったと推測され、表生濾過食のこのグループにとっては生息条件の良い環境であったと考えられる。同様の産状は、芦屋層群ばかりでなく、西彼杵層群や白水層群などでも見られることが分かった。また、堆積相解析の視点から観察することによって、古第三系の種群の微妙な生態の違いを解読できることが分かった。

さらに今回、ほとんど *Cyclocardia* 属 1 種の遺骸のみが数千～数万個体以上も層理面上に密集する特殊な自生的化石密集層を見出した。これらの密集層を詳しく観察した結果、時間的に濃集して形成されたタイプ（芦屋層群）と、火山灰で生き埋めになったタイプ（日置層群）という性質の異なる化石層を識別することができた。後者は、当時の個体群が、そのまま固定されて保存された保存的化石鉱脈 (fossil-Lagerstätten) である。このような産状から、海底に同じ世代の個体が密集して生活するという *Cyclocardia* 類の古生態が推測できる。これは今後、*Cyclocardia* 類のような水管を持たない機能的に古いタイプの二枚貝が、なぜ新生代以降も世界各地で繁栄できたかという謎を解く重要な鍵となる。

論文審査の結果の要旨

本論文は、日本の古第三系から産する二枚貝：“*Venericardia*”類の再分類とその古生態の解明を目指したものである。日本の古第三系の“*Venericardia*”類は、古くから知られ、すでに19世紀末から記載されている。しかも彼らは化石層を形成して多産し、標本数に恵まれているにも関わらずその分類が非常に混乱し、その古生態も不明のまま長期間にわたって研究上取り残されているグループである。その問題の解決に正面から取り組むことが坂倉君の研究の動機であり、本論文の重要な意義のひとつとであると考えられる。

本論文で坂倉君は、日本の古第三紀の *Venericardinae* のいわゆる“*Venericardia*”とその類縁の二枚貝の分類学的実体および彼らの古生態を明らかにすることを目的に、以下の3点に的を絞って研究を行った。

- 1) 二枚貝を含む地層の記載
- 2) 地層中での二枚貝の保存のされ方：すなわちタフォノミーの検討
- 3) 当該二枚貝の分類の再検討および再記載

最初にこの論文の中核を占める第3の点について審査した。分類の再検討を行うべき必然性としては、従来このグループの記載が、断片的かつクリーニング処理が十分でない標本群に基づいていたため、分類学的に非常な混乱があったことが挙げられる。しかもタイプ標本が紛失している種類もある。このような悪条件の中で、坂倉君は自身で収集・クリーニングした標本群をもとに、従来知られている標本、文献上での記載との比較・照合を行った。

その結果、従来記載されていた多くの種類が *Venericardia* 属ではなく、*Cyclocardia* 属に帰属することを明らかにした。そして *Cyclocardia takedai*, *C. expansa*, *C. tokudai*, *C. subnipponica*, *C. sakitoensis* n. sp., *C. tokunaigai*, *C. pacifera*, *C. laxata*, および *Venericardia* (*Baluchicardia*) *mandaica* の2属9種にまとめられることを明らかにした。特に、従来 *Venericardia compressa*, *V. elliptica*, *V. (Cyclocardja) yokoyamai*, *V. (Cyclocardia) takedai*, *Cyclocardia poronaiensis* とされていたものは *C. takedai* (Honda, 1980) にまとめられること; *Cyclocardia tokudai* (Takeda), *Cyclocardia expansa* (Takeda), *Cyclocardja takedai* (Honda) が、殻の長さ高さの比および放射肋の数を軸にとった散布図上においてはっきりと区別されることを明らかにしたことは、有効な分類基準を提示した点で高く評価される。一方、従来 *C. subnipponica* と一括されていたグループの中に、個体変異の幅を考慮しても明らかに区別されることが考えられるグループが存在することから、新種：*C. sakitoensis* として独立させ、原記載をおこなった。

一方、第1の点については、九州の芦屋層群をはじめとして、福島の水戸層群や北海道の幌内層群など全国5カ所の主要な古第三系の“*Venericardia*”の産地について、詳細な層序観察をおこない、あわせてシークエンス層序学の視点に基づく堆積学的な検討をおこなった。その結果、数多くの新知見が得られたが、層序学上の新知見の詳細については別の機会に譲り、おもに化石の産状に関する部分を中心にまとめている。このように、1人の研究者の同じ視点・基準で日本全体の古第三系の堆積物を眺めた研究例はほとんどない。

第2の点については、最も露頭の条件がよい芦屋層群を中心に据え、地層の堆積環境と、化石の地層内での保存のされ方(taphonomy)を詳しく記載し、比較した。漸新世の芦屋層群においては、海進・海退サイクルがしばしばみられるが、一つのサイクルを6つの相に分けて検討し、潮汐や波浪の影響下において発達する堆積体の沖側への前進とともに形成されたことを明らかにした。この成果は、すでに印刷中である(副論文参照)。

さらに、芦屋層群での調査にもとづいて6つの化石群集をみとめることができることを明らかにした。そして、これらが異地性の高いものから、現地性で、生息時の姿勢をとる個体を含む群集へと変遷してゆくことから、遺骸群集の変遷は、地層の下部から上部へ向かっての潮汐や波浪の影響の減少と調和的であることを明らかにした。

一方、*Cyclocardia subnipponica* が大量に産出する事例について、2つのタイプの化石密集層が区別できることを明らかにしている。第一のものは、海縁石をともしない恐らく堆積物の供給が少ない中で長期間にわたって現地性の化石群集が形成されたと考えられる事例であると解釈した。第二のものは、火山灰などのような突発的堆積物に覆われている貝殻層であり、この場合殻の内部が空隙のまま残っていること、特定の殻サイズの個体からなることなどから過去の海底における群集が瞬間凍結像として保存された可能性が高い。このタイプの産状からは、二枚貝が生きていた当時の集団を直接復元することが

できる。すなわち、この第二のタイプの発見によって、同じ世代の個体が数千～数万個体以上も海底面に密集して生活していたという生活様式を具体的な証拠を挙げて推定することが可能となった。

本論文は、日本では従来保存が悪いとされてきた古第三紀の二枚貝に精力的に取り組み、保存のよいサンプルを見だし検討することによって日本の古第三系の *Venericardinae*、とりわけ *Cyclocardia* 類の分類の混乱を収集することに成功した。さらに、全国の新第三系の地層を丹念に歩き、その層序と堆積学的な研究を深めた。そして、堆積学的検討から独立に得た環境情報と、遺骸群集の変遷の調和的なことを具体的に示して見せた。

本論文は、以上のようなオリジナルな点を数多く含み、力作である。特に古生態学の分野に新しい知見をもたらすものと高く評価される。論文調査委員会では、申請論文について慎重に検討を重ねた結果、博士（理学）の学位取得のための条件を十分に満たす内容を持つものであると判定した。論文内容とそれに関連した口頭試問をおこなった結果、合格と認めた。