論説

現生種腹足類キサゴ Umbonium (Suchium) costatum および祖先種 Umbonium (Suchium) obsoletumの成長・生息場所・分布

中山健太朗*·近藤康生**

高知大学大学院総合人間自然科学研究科·**高知大学自然科学系理学部門

Growth, habitat and distribution of the extant species, *Umbonium* (*Suchium*) costatum and ancestral species, *Umbonium* (*Suchium*) obsoletum

Kentaro Nakayama* and Yasuo Kondo**

*Graduate School of Integrated Arts and Sciences, Kochi University, 5-1 Akebono-cho, Kochi City, Kochi, 780-8520, Japan (b15d6a03@ s.kochi-u.ac.jp); **Sciences Unit, Natural Sciences Cluster, Kochi University, 5-1 Akebono-cho, Kochi City, Kochi, 780-8520, Japan

Abstract. In this study, we obtained an oxygen isotope (δ^{18} O) profile for the trochid gastropod, *Umbonium* (*Suchium*) costatum and confirmed that the prominent growth lines were annual rings formed in summer as suggested by a previous study based on the population dynamics. We also compared the growth history between *U*. (*S.*) costatum and its inferred ancestral species *U*. (*S.*) obsoletum from a previous study, using the Walford plot. The specimen, *U*. (*S.*) obsoletum, analyzed in this study is identical with that analyzed in our previous report under the name, *U*. (*S.*) obsoletum arenarium. No significant difference was recognized in the rate and pattern of shell growth between the two species. However, *U*. (*S.*) costatum appears to have invaded inner-bay environments as compared to the habitat of the ancestor. The most significant difference between these two species probably lies in their latitudinal distribution, reflecting adaptation to low temperature. *U*. (*S.*) obsoletum has been reported from fossil localities of the subtropical Kakegawa Fauna, from Kyushu (31°N) to Kanto (35°N). This indicates that *U*. (*S.*) costatum adapted to a higher-latitude, colder water habitat with evolution from its ancestor.

Keywords: Umbonium costatum, Umbonium obsoletum, oxygen isotope, growth analysis

はじめに

Umbonium属の Suchium 亜属(キサゴ類)はニシキウ ズガイ科 Trochidae サラサキサゴ亜科 Umboniinae に分類 され,化石種・現生種共に日本列島およびその周辺に分 布する腹足類である.したがって,Suchium 亜属は日本 列島とその周辺で進化を繰り返してきたと考えられ(小 澤,1983),これらの化石記録からその進化史の全貌をた どることができる.

Suchium 亜属に関する研究は Makiyama (1925) 以降 数多くなされてきた(鈴木, 1934; 杉山, 1935a, b; 槇山, 1935; Shuto, 1956; 小澤・岡本, 1993). なかでも,小澤・ 岡本(1993) は Umbonium (Suchium) 亜属では初めて現 生種キサゴ類の遺伝子の塩基配列を解析するとともに, 化石種においては形質の再検討を行い,古生物学的情報 と分子系統学的情報を統合し,新たな Suchium 亜属の系 統樹を提示した(図1). この研究によって本邦の Suchium 亜属における現生種と化石種を含めた系統関係がより明 確となった.小澤らによるキサゴ類に関する一連の研究 の結果(小澤,1983;小澤・岡本,1993),キサゴ類は我 が国の新生代軟体動物のなかで,その進化史が最も詳細 に検討された分類群のひとつとなったと言える.しかし, 本稿で扱う成長を含め,絶滅種に関する古生態学的情報 はごく限られている(中山ほか,2014).中山ほか(2014) は,現生種キサゴ U.(S.) costatumの祖先とされる U.(S.) obsoletum arenarium(小澤・岡本,1993 が提唱した系統 樹の U.(S.) obsoletumに含まれる)について予察的な酸 素同位体比分析を行い,成長障害輪が夏季に形成される 年輪であることを示唆した(中山ほか,2014:図2)が, 幼貝部分のデータがなく,個体の全成長履歴を復元する には至っていない.

一方,現生種キサゴ U. (S.) costatum については,函館



U. miyagiense

図1.小澤・岡本(1993)が示したキサゴ類の系統樹の一部(小澤・岡本,1993 引用・加筆・抜粋).太字部分が本研究対象種を示す.



図2. 一般的に観察される U. (S.) obsoletum (左) および U. (S.) costatum (右)の成長障害輪. 図中の灰色矢頭は成長障害輪の位 置を示す.

湾における個体群動態の調査に基づいて, 殻表面に見ら れる成長障害輪が1年に1本, 春から夏にかけて形成さ れる年輪であることが明らかにされている(Noda, 1991: Fig. 2).

本研究では、これらの先行研究に基づき、まず、現生 種キサゴ U. (S.) costatum標本の酸素同位体比分析を行う ことによって、Noda (1991) が年輪と認定したことの 妥当性を検証した.また、化石種 U. (S.) obsoletumの予 察的な酸素同位体比分析結果(中山ほか、2014)に、幼 貝に相当する部分のデータを追加測定し、殻全体に記録 される酸素同位体比プロファイルを得た上で、予察結果 を再検討した.さらに、これらの検討結果に基づいて、 殻表面に観察される年輪から絶対成長を推定し(図2)、 小澤・岡本(1993)の系統関係に基づき、現生種キサゴ U. (S.) costatumおよびその祖先種とされる化石種 U. (S.) obsoletumの成長特性(初期成長値,成長勾配,推定最大 到達殻径)の比較を試みた.また、両種の生息場所およ び緯度分布の比較も行った.

ここで,本研究で扱った標本の学名表記について述べ ておく.本研究で分析を行ったのは,高知県安田町ウツ デ谷川の穴内層から産出した標本(KSG-kn17)で、中 山ほか(2014)がU.(S.) obsoletum arenariumとした標 本と同一個体である.中山ほか(2014)は、この標本 をMakiyama(1925)の見解に従って、U.(S.) obsoletum arenarium、すなわち、U.(S.) obsoletumの亜種として 扱った.しかし、その後、Makiyama(1925)が別の亜 種としたU.(S.) obsoletum conglomeratumおよびU.(S.) obsoletum obsoletumのホロタイプの特徴および産出状況 を併せて検討した結果、これら3亜種が示す変異は個体 変異であり、亜種とは認められないとの判断に至り、小 澤・岡本(1993)の見解と一致した.そこで、本稿では、 この分析個体の学名をU.(S.) obsoletumと表記する.

次に,本研究では,小澤・岡本(1993)の見解に従っ て, U. (S.) costatumの祖先種は U. (S.) obsoletumである ことを前提として考察を進めるが,この前提の妥当性に ついて述べる.

U. (S.) costatumの確実な化石記録は日本の第四系に限 られ、その最古記録は東京都多摩丘陵地域に分布する平 山層であり(馬場, 1990),鈴木(2008)による年代層 序からみて、その地質年代は約1.8 Maである. なお、 Kotaka (1973) は台湾のToukoshan 層から本種の産出を 報告しているが,標本は図示されていない.したがって, その祖先種は、約1.8 Ma以前の日本列島およびその周辺 に分布した種のいずれかであり、掛川動物群の構成種に 求めるのが妥当であると考えられる.掛川動物群の構成 種中で,形態的にU. (S.) costatumの形態に共通する特徴 を有する種は U. (S.) obsoletum に絞られる. 本種の殻表 の螺肋は明瞭であり、この特徴はU.(S.) costatumのそれ に近く、小澤・岡本(1993)の見解は妥当であると判断 できる. なお, 掛川動物群に多産し, 明瞭な螺肋を持つ U. (S.) mysticumは, 殻高が際立って高く, 殻底面に太 い肋があり, U. (S.) costatumとの形態的な違いは, U. (S.) obsoletumの場合よりも格段に大きく,祖先種の候補 とはならない. さらに, やはり掛川動物群に多産する U. (S.) suchiense, あるいはその亜種は, 繊細な螺条の特徴

から U. (S.) giganteum の系統と考えられ, U. (S.) costatum の祖先であるとは考えられない.

台湾に分布する苗栗層には掛川動物群の要素が含まれ, U. (S.) costatumの祖先種が分布した可能性はある.しか し,台湾の地層からNomura (1935)が報告したU. (S.) equistriatumは肋の特徴から祖先種候補にはなり得ない. さらに,東南アジア諸国のフィリピンの鮮新統からは Suchium亜属の産出記録はなく (Shuto, 1975),また,日 本周辺国の中国,韓国および北朝鮮における鮮新統から Suchium亜属の報告もない (例えば,立岩, 1976; Zhang et al., 2003).

なお、小澤(1983)は、日本を中心とする北西太平洋 区、インド・西太平洋区、およびニュージーランドを中 心とする南西太平洋区の化石種および現生種キサゴ類(6 亜属)の時空分布の概要を整理した。それによると、現 生および化石ともに、Umbonium (Suchium) 亜属の分布 は日本とその周辺に限られ、インド・西太平洋に分布す るのはUmbonium (Umbonium) 亜属、Umbonium (Ethalia) 亜属、およびUmbonium (Ethaliella) 亜属のみで、ニュー ジーランドにはUmbonium (Zethalia) 亜属のみが分布する ことを示した。以上のことから、U. (S.) costatumの祖先 がインド・西太平洋区や南西太平洋区にいた可能性はな い.

以上の考察から, U. (S.) costatumの祖先種は U. (S.) obsoletumであるとする小澤・岡本(1993)の見解は妥 当であり,本稿ではこの考えに基づいて考察を進める.

研究方法

本研究で分析・計測に用いた標本は, U. (S.) costatum 30個体,およびU. (S.) obsoletum 22個体,の2種,総計 52個体である(表1). U. (S.) costatumは高知県,愛知 県,東京湾,北海道(函館)の標本を用い,U. (S.) obsoletumは高知県の唐ノ浜層群穴内層および神奈川県の 中津層群神沢層,清水層から産出した標本を用いた.酸 素同位体比分析には高知県土佐湾産のU. (S.) costatum 1 個体,および唐ノ浜層群穴内層産U. (S.) obsoletum 1個 体を用いた.

酸素同位体比分析を行うにあたり,ハンディールーター (NSK社製Electer:ビットはディスク型1mmを使用)で 殻表面の外層を微細成長線に沿って5-6mmにわたって 削り,採取した.その際,内層が混入しないように留意 した.その後,高知大学海洋コア総合研究センター設置 のThermo Fisher Scientific社の安定同位体比質量分析計 MAT-253を用い,酸素同位体比測定を行った.分析の標 準試料にはNBS-19を使用した.また,各種の成長を比 較する際にはWalfordの定差図を用いた.Walfordの定差 図を作成するにあたり,本研究でのデータの取り扱いは 田中・田中(1980)に従い,成長の比較項目は小池 (1982)が用いた初期成長値(x=0;y切片),成長勾配 (回帰直線の傾き)および推定最大到達殻径(回帰直線と y=xの交点のx座標)を用いた.なお,今回はU.(S.) costatumおよびU.(S.) obsoletumの放精・放卵時期の推 定は試みていないため,孵化から最初の年輪形成までの 成長量はデータから除外した.

酸素同位体比データの解釈に際しては海水の塩分が問 題となるが, U. (S.) costatumは下部外浜に生息しており (佐藤ほか, 2009), U. (S.) obsoletum も下部外浜から内側 陸棚に生息していたと推定されている(中山ほか, 2014) ことから、酸素同位体比分析に用いた現生種・化石種標 本に与えるδ¹⁸Oの小さい水の影響は限定的であると判断 できる. このことは, U. (S.) costatumよりも浅い水深に 生息する U. (S.) giganteumの殻の酸素同位体データにも 淡水流入による深刻な影響は認められない(Nakayama et al., 2016) ことからも裏付けられる. なお、本研究で 扱う2種の生息場所の詳細は後半の項で記述する.現生 種の緯度分布については黒田ほか(1971),奥谷ほか (2000)および全国各地の博物館の収蔵標本の採集地点 情報を参考とした. また, U. (S.) obsoletum については 産出記載、図版の確認および各博物館に収蔵されている 標本を直接確認し、その産出記録を再検討した. なお、 成長縞に関する主な用語は佐藤(2001)に従った.ただ し、キサゴ類の殻表面に見られる殻縁に沿った微細な線 構造は、佐藤(2001)が定義した殻断面における微細成 長線と同等と考えられるので、本稿ではこれらも微細成 長線と呼ぶこととする.また,堆積環境(生息場所)の 区分は斎藤(1989)に従い、生息水深の推定に用いた現 生種貝類の生息水深は、黒田ほか(1971),肥後・後藤 (1993), 奥谷ほか(2000)を参考とし, それぞれが推 定した生息水深が重複する場合は、重複区間をその種の 生息水深とした.

U. (S.) costatumの酸素同位体比 プロファイルと成長履歴

今回の測定によって得られた U. (S.) costatumの酸素同 位体比プロファイルを示す (図3A). 殻形成期の前半 (分 析試料番号 nos. 1–9) に記録される δ^{18} O値は0.01–0.28‰ の間で推移するが, nos. 10–15にかけて徐々に δ^{18} O値は 低い値を記録し, no. 16で最初の極小値を記録する. そ の後, nos. 17–19にかけて高い値が記録され, nos. 20–27 で0.70– -0.32‰で推移した後, 再び値は徐々に小さく なり, no. 31で本標本の2つ目の極小値を記録した後, 再 び高い値 (分析試料番号 nos. 32, 33) が記録される. 本 研究で扱っている現生種については, 前述の通り, 生息 環境からみて河川などからの淡水の影響は無視でき, ま た, δ^{18} O値の変動のサイクルが確認できる (図3A). よっ て顕著なピークを示す極小値は夏季, 大きな値がなだら

表1.	成長解析に用いた標本一覧.	各標本の収蔵施設は次の通りである.	IGPS;東北大学総合学術博物館,	FT;愛川町郷土資料館,		
KSG;高知大学理学部地球科学教室.						

Reg. No.	Locality	Formation			
Umbonium (Suchium) costatum (Valenciennes, 1838)					
IGPS-9671	Hakodate Bay (N=4)	living individual			
IGPS-9770	Tokyo Bay (N=3)	living individual			
KSG-kn35	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn36	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn40	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn48	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn54	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn55	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn57	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn58	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn61	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn63	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn72	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn73	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn79	Ooki beach, Tosashimizu, Kochi (drifted specimen)	living individual			
KSG-kn112	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn115	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn117	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn118	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn120	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn128	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn130	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn131	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn132	Aichi (purchased specimen)	living individual			
KSG-kn136	Aichi (purchased specimen)	living individual			
Umbonium (Suchiu	m) obsoletum Makiyama, 1925				
FT-103	Aikawamachi, Aikogun, Kanagawa	*1Kanzawa Formation, Nakatsu Group			
FT-151	Aikawamachi, Aikogun, Kanagawa (N=2)	*1Kanzawa Formation, Nakatsu Group			
FT-221	Aikawamachi, Aikogun, Kanagawa	*2Shimizu Formation, Nakatsu Group			
FT-296	Aikawamachi, Aikogun, Kanagawa	*1Kanzawa Formation, Nakatsu Group			
FT-358	Aikawamachi, Aikogun, Kanagawa	*1Kanzawa Formation, Nakatsu Group			
FT-714	Aikawamachi, Aikogun, Kanagawa	*1Kanzawa Formation, Nakatsu Group			
FT-729	Aikawamachi, Aikogun, Kanagawa	*1Kanzawa Formation, Nakatsu Group			
FT-747	Aikawamachi, Aikogun, Kanagawa	*1Kanzawa Formation, Nakatsu Group			
KSG-kn17	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	* ³ Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn18	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	*3Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn21	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	*3Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn23	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	*3Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn24	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	* ³ Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn221	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	* ³ Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn222	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	* ³ Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn223	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	* ³ Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn228	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	*'Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn229	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	*'Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn230	Utsudedanı Rıver, Yasudacho, Akigun, Kochi	* ³ Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-kn231	Utsudedanı Rıver, Yasudacho, Akigun, Kochi	* ³ Ananai Formation, Tonohama Group			
KSG-yoy038	Utsudedani River, Yasudacho, Akigun, Kochi	*'Ananai Formation, Tonohama Group			

*¹Float, on the right side of Sagami River, west of the Takada Bridge.
*²Float from the gravel yard near the Kosawa castle.
*³The fossil locality at Utsudedani along the Todani-gawa, Yasuda-cho (Locality 3 of Yamaoka *et al.*, 2013).



図3. 酸素同位体比分析によって得られた U. (S.) costatum (A) および U. (S.) obsoletum (B) の酸素同位体比プロファイル. 横軸は殻頂か らの縫合に沿った長さを示し,縦軸は 8¹⁸O 値を示す.縦軸は反転しており,上ほど高水温であることを示し,下ほど低水温であることを示 す. グラフ中の灰色部分は年輪の位置および年輪幅を示す.分析標本写真中およびグラフ中の黒点,白点および数字は粉末試料を採取した 微細成長線と年輪部分のピーク値および試料採取箇所を示す.なお,粉末試料は黒点および白点の位置から微細成長線に沿って外側に5-6 mm にわたって削り,採取した.また,各標本写真の殻頂部分の灰色領域は試料採取領域を示す.なお,試料番号 nos. 13-43 は中山ほか (2014) の測定結果であり,本稿では試料番号 nos. 1-12 の追加測定をおこなった. かに続く範囲は冬季を中心とする低水温期を示すと解釈 できる.つまり,殻に記録された酸素同位体比プロファ イルは季節性の海水温変動とみなすことができる.

U. (S.) costatumの殻に認められる成長障害輪と酸素同 位体比プロファイル変動の関係をみると、分析試料no. 16 およびno. 31 において,成長障害輪と夏季の高水温の ピークが一致していることがわかる(図3A,図4A,B). は夏季に一本形成される年輪であると結論できる. なお, この結果はNoda (1991)の研究結果とも同じである.た だし、函館のキサゴ個体群では春(4月)にも年輪を形 成する個体も少数ではあるが存在するので(Noda, 1991: Table 1)、厳密に一致するとは言えない、年輪部分で微 細成長線の間隔が密になっており殻成長の停滞が推定で きることに加え(図4A, B, 図5A),酸素同位体比プロ ファイルが高水温を記録している部分で上に鋭角な凸の 形状を呈していることから(中島, 2007), 高知県産のU. (S.) costatumは夏季に成長が停滞し、夏季を除く季節で 活発な殻成長が行われることが推定できる.



図4. 酸素同位体比分析標本の成長輪およびその拡大写真(A-D). 図中の灰色矢頭は成長輪の位置を示し,白色矢印は成長輪の幅を 示す. A, Bは U. (S.) costatumの年輪部分を示し, C, Dは U. (S.) obsoletumの年輪部分を示す.



図5. 保存の良い個体にみられる U. (S.) costatum (A:KSG-kn84) および U. (S.) obsoletum (B:KSG-yoy038)の微細成長線と成長 障害輪,写真中の点線部分は成長障害輪を示す。

U. (S.) obsoletumの酸素同位体比 プロファイルと成長履歴

図3Bに, U. (S.) obsoletumの酸素同位体比プロファイ ルを示す.中山ほか (2014) は図3Bのnos. 13–43の酸 素同位体比プロファイルを示したが,本稿ではこれらの 分析結果に幼貝部分 (図3B中のnos. 1–12)の試料を追 加分析し, 殻全体のプロファイルを明らかにした.前述 のU. (S.) costatumの場合と同様,本種の酸素同位体比プ ロファイルにも2つの極小値 (分析試料番号nos. 14, 42) が記録されていることがわかった.幼貝に相当する部分 (分析試料番号nos. 1–3) に記録されている δ^{18} Oの値 は0.23%–0.11‰の間で推移し,その後,徐々に小さ くなり,本標本の測定範囲内で最も小さい値–1.49‰ (no. 14) を記録する.この最初のピーク値の直後では, -0.03‰ (no. 16) まで大きくなり,その後,急激に -1.35‰ (no. 17) まで戻る.

その後、 δ^{18} O値は急激に大きくなり、0.57‰-1.20‰ の間で推移した後、次のピークでは-0.44‰ (no. 42)を記録する.

次に U. (S.) obsoletumの殻表面にみられる成長障害輪 と酸素同位体比プロファイル変動の関係をみると,分析 試料no. 14 およびno. 42 において,成長障害輪と夏季の 高水温のピークが一致することがわかる(図3B,図4C, D). つまり, U. (S.) obsoletumの殻表面の成長障害輪は 夏季に一本形成される年輪であると判断できる. なお, 分析化石標本はnos. 14-17の範囲にわたり,幅のある年 輪を形成する傾向を持つ(図4C). これらの酸素同位体 比プロファイルの全体的な形状はU.(S.) costatumのプロ ファイル(図3A)と類似する.本種の殻表面に見られる 成長障害輪が夏季に1本形成される年輪であることや夏 季に成長が停滞するといった成長様式は,すでに中山ほ か(2014)が指摘したが,今回の幼貝部分の追加分析に より,さらに確実となった.

ただし、両種の間で年輪の幅には違いが認められ、U. (S.) obsoletumの殻成長の前半に形成される年輪はU.(S.) costatumの年輪に比べ、幅が広がる傾向がある(図4C, 図5B). この特徴は、掛川層群大日層や唐ノ浜層群穴内 層など、特別に保存の良い個体でしか観察できない.化 石の保存状態が特に良好な唐ノ浜層群穴内層から産出す る化石標本は、26個体中24個体に幅のある年輪が確認で きた.なお、年輪の幅の違い、水温や餌の量など、年ご との生息環境の違い、あるいは各個体における成長の個 体差が反映されていると推定される.つまり、U.(S.) obsoletumの殻成長前半の成長停滞期では、停滞期であっ ても少量の付加成長が多くの個体で行われていたことが 推定できる(中山ほか、2014).また、この部分(図3B のnos.15-16)で δ^{18} O値が大きくなっているのは、夏季 における若干の水温低下を示唆する.

U. (S.) costatum およびU. (S.) obsoletumの 年輪から推定される成長特性とその比較

これまでの議論の通り,高知県産現生標本および唐ノ 浜層群穴内層産化石標本では,成長障害輪が年輪である ことが確かめられた.これら以外の標本については,酸 素同位体分析による確認はできていないが,U.(S.) costatumの分布域北限に近い函館の現生標本について, 同じ結論が得られていることから,U.(S.) costatum,U. (S.) obsoletumともに,殻表面に認められる成長障害輪は, 本稿の分析標本と同様,夏季を中心に形成される年輪で あると推定できる.以下,この考えに基づき,各地域に おけるU.(S.) costatumおよびU.(S.) obsoletumの成長比 較を行う.また,化石種U.(S.) obsoletumについて,形 成される年輪に幅がある場合は,年輪の始まりをその年 輪の殻径として計測した.

年輪形成時の殻径およびその標準偏差

U. (*S.*) costatumおよび *U.* (*S.*) obsoletumの各年輪形成 時の殻径,およびそれらの標準偏差,レンジおよび個体 数を表2に示す.

各年輪形成時での両種の殻径は,おおむね約2mm程 度の標準偏差を示すが,東京湾産 U. (S.) costatumの2年 目,中津層群産 U. (S.) obsoletumの3,4年目,および唐 ノ浜層群産 U. (S.) obsoletumの2,3年目で約3-6 mm と標 準偏差が大きい傾向がみられる.これらの殻径値のばら つきは,放精・放卵の時期の違いや異なる時期に生息し ていた個体群の混在によって生じていると推定される.

千葉県九十九里浜産のダンベイキサゴ U. (S.) giganteum は1年間に2回の生殖腺の肥大(放精・放卵)が観察さ れており(柴田, 1993; 大畑ほか, 2002),また,放精・ 放卵の時期の違いによって殻表面に現れる年輪形成のタ イミングに違いがあることも指摘されている(Nakayama et al., 2016).このような現象は U. (S.) costatum および U. (S.) obsoletumの両種にも当てはまる可能性がある.

また、本研究で用いた現生種標本の大半は海浜への打 ち上げ標本であり、同一時期に生息していた標本とは限 らない.さらに、化石標本は同一層準から産出したとし ても、その個体同士には時代差が多かれ少なかれ存在す るため、年輪の形成タイミングにも違いが生じる.以上 のようなさまざまな要因がばらつきの原因となっている と考えられるが、表2に示すとおり、標準偏差の値が、年 齢が進むとともに小さい値に収束していくという明確な 傾向が認められる.この傾向は、個体ごとの孵化時期の 違いにより成長初期には大きな殻径のばらつきが次第に 小さくなっていくことを示すと考えられ、本研究におけ る年輪認定の妥当性を示すものと考える.また、測定デー タが複数個体から得られていない殻径値は、測定個体群 の最大殻径として扱うため、これらの数値データも除外 せず採用した.

同種間における比較

U. (*S.*) costatum および *U.* (*S.*) obsoletum の酸素同位体 比分析に基づく年輪認定により作成した Walford の定差 図を図6に示す.

まず, U. (S.) costatum (現生標本) について函館湾, 東京湾, 愛知, 高知の4地点で比較する.東京湾産標本 の初期成長値は19.6 mmであり,他地域と比べて非常に 大きい(図6; A-2)のが目立つ一方で,成長勾配は0.39 であり他の地域と比べて小さい(図6; A-2).また,愛知 県産の標本は初期成長値が14.4 mmと平均以上であり, 成長勾配も最大である函館湾標本に近い値であるため, 推定最大到達殻径は現生個体では最大(34.2 mm)となっ ている.

次に, U. (S.) costatumの分布北限に近い函館産標本と, 分布南限の鹿児島に比較的近い高知県産標本を見てみ ると,両地点の初期成長値(函館:9.3 mm,高知県: 12.9 mm)は、東京湾および愛知の個体(東京湾:19.6 mm, 愛知県:14.4 mm)に比べてともに小さい.函館産個体 の成長勾配は現生個体で最大の0.60ではあるものの,初 期成長値(9.3 mm)が小さいため,推定最大到達殻径は, 初期成長値がやや大きな高知県産の個体(12.9 mm)と 同程度に留まっている(図6; A-4).今回のサンプルから 表2. 成長解析に用いた各標本の各年輪形成時の殻径の標準偏差,レンジおよび標本数.

	Hokkaido (Hakodate Bay)		Tokyo (Tokyo Bay)			
	Mean \pm SD (mm)	Range (mm)	n	Mean \pm SD (mm)	Range (mm)	n
2nd year	14.6 ± 1.53	12.6 - 16.3	4	22.5 ± 5.70	16.2 - 27.1	3
3rd year	18.6 ± 1.09	17.7 - 20.0	4	28.6 ± 2.57	25.7 - 30.3	3
4th year	20.2 ± 0.92	20.3 - 21.0	3	31.8 ± 1.46	30.8 - 32.8	2
5th year	21.5		1	31.6		1
6th year						
	Aichi		Kochi			
	Mean \pm SD (mm)	Range (mm)	n	Mean \pm SD (mm)	Range (mm)	n
2nd year	22.6 ± 2.10	19.2 - 25.1	10	17.2 ± 2.51	13.9 - 22.7	13
3rd year	27.4 ± 2.23	24.1 - 30.3	10	20.6 ± 2.11	16.5 - 23.1	12
4th year	30.6 ± 1.43	28.7 - 32.5	10	22.4 ± 1.91	18.9 - 25.2	12
C .1			7	22.2 ± 1.02	20.0 25.7	7
5th year	31.9 ± 1.73	29.9 - 34.3	/	23.3 ± 1.92	20.8 - 25.7	/

Umbonium (Suchium) costatum (Valenciennes, 1838)

Umbonium (Suchium) obsoletum Makiyama, 1925

	Nakatsu Group		Tonohama Group			
	Mean \pm SD (mm)	Range (mm)	n	Mean \pm SD (mm)	Range (mm)	n
2nd year	22.8 ± 3.44	13.3 - 26.0	9	19.0 ± 3.63	14.9 - 27.6	13
3rd year	27.9 ± 3.68	19.7 - 31.6	9	24.2 ± 4.34	17.9 - 30.3	10
4th year	30.6 ± 2.81	26.8 - 34.6	6	31.3 ± 1.50	28.9 - 32.9	4
5th year	31.9		1	32.3 ± 1.30	31.1 - 34.1	3
6th year				34.5		1

は、分布の北限や南限から離れた中間的な緯度で成長が 良い傾向が認められるが、このことを結論づけるにはよ り多くのサンプルの検討が必要である.

次に U. (S.) obsoletumの成長を比べてみると,初期成 長値は唐ノ浜層群産化石標本(10.7 mm)のほうが中津 層群産化石標本(16.4 mm)よりも小さい(図6; B-1, B-2).しかし,成長勾配は唐ノ浜層群産化石標本(0.71) のほうが中津層群産化石標本(0.50)よりも大きい(図 6; B-1, B-2)ため,推定最大到達殻径は,唐ノ浜層群産 化石標本(37.4 mm)が中津層群産化石標本(33.2 mm) よりも大きくなる.

祖先種 - 子孫種の分布北限における比較,および同一地 域における比較

最後に祖先種 U. (S.) obsoletum および子孫種 U. (S.) costatumの成長特性を比較する. 両種それぞれの生息域の北限(図7参照)に近い函館産 U. (S.) costatumと中津 層群産 U. (S.) obsoletumを比べると, 成長勾配に大きな 違いはなく,わずかに U. (S.) costatumの方が急勾配であ る (0.60 vs. 0.50) ものの, U. (S.) obsoletumの初期成長 値が約7 mm程度大きいため,推定最大到達殻径も U. (S.) obsoletum が 33.2 mm と, U. (S.) costatum よりも約10 mm 大きくなる (図6; A-3, B-1).

次に、同じ高知県産のU. (S.) costatum (現生標本) と U. (S.) obsoletumを比較すると、初期成長値はU. (S.) costatumの方が大きい (12.9 vs. 10.7) (図6; A-4, B-2) ものの、U. (S.) obsoletumの方が成長勾配が顕著に大き い (0.45 vs. 0.71) ために、推定最大到達殻径はU. (S.) obsoletumのほうが大きい (23.9 mm vs. 37.4 mm).

以上のように,分布北縁部で比較しても,同じ場所で 比較しても,*U*.(*S*.) obsoletumの方が*U*.(*S*.) costatumよ りも推定最大到達殻径が大きいという結果となった.た だし,唐ノ浜層群産*U*.(*S*.) obsoletumの成長勾配が大き いことを除くと,祖先種*U*.(*S*.) obsoletumと子孫種*U*.(*S*.) costatumとで,成長特性に大きな違いは認められない.

なお,初期成長値,成長勾配,推定最大到達殻径の点



図6. Walford の定差図による U. (S.) costatum (A-1, 2, 3, 4) および U. (S.) obsoletum (B-1, 2) の成長勾配の比較. 横軸はt歳時の殻径を示 し,縦軸はt+1歳時の殻径を示す. 図中の中央の黒線は成長量=0を示す. グラフ中の黒点, 白点は各年齢での平均殻径を示す.

からみて,中津層群の U. (S.) obsoletum と愛知産の U. (S.) costatum はよく似ている.

現生種 U. (S.) costatum および 化石種 U. (S.) obsoletum の生息場所

両種の生息場所を,水深,および内湾から外洋にかけ ての分布の観点から比較する.

まず水深に関して検討する. 佐藤ほか(2009)は神奈 川県藤沢市地先の相模湾において貝桁を用いて底生生物 調査をおこない,5つの分布帯を識別し,水深8m以深に ヒラモミジガイ・キサゴ帯(Astropecten latespinosus-Umbonium costatum zone)を認識した.さらに,櫻井ほ か(2001)は北海道南部の日本海に面した島牧村沿岸の 底質環境とマクロベントス群集の変化の調査を行い,U. (S.) costatumの生息分布を水深6-16mに認め,分布の中 心は約8-10mであることを明らかにした.これらの水深 は斎藤(1989)の堆積環境区分の下部外浜に相当する.

一方, U. (S.) obsoletum は唐ノ浜層群穴内層において, 生物攪拌が卓越する泥質分を含む細粒~極細粒砂層中に みられる複数の化石密集層から産出する(山岡ほか, 2013). 同化石密集層からはトドロキガイ Glycymeris *fulgurata* (生息水深:5-20m), マツヤマワスレガイ Callista chinensis (生息水深: 5-50 m), ヤグラモシオガ イ Bathytormus foveolatus (生息水深:0-20m), ヒナガ イ Dosinorbis bilunulatus (生息水深:10-50m) などの浅 海砂泥底に生息する現生種二枚貝が産出し,これらの種 は同じ化石層から産出する貝類化石の半数以上を占める (山岡ほか, 2013). また、神奈川県の中津層群神沢層お よび小沢層においては,生物攪拌を受けた砂質シルト層 から、浅海砂泥底に生息するベンケイガイ G. albolineata (生息水深: 5-20m) や C. chinensis と共に U. (S.) obsoletumが産出する(Ito, 1985; 馬場, 1992). さらに, U. (S.) obsoletumの模式産地である掛川層群では唐ノ浜 層群穴内層や中津層群小沢層・神沢層と類似した堆積相 から, G. albolineata, C. chinensis, B. foveolatusなどの 現生種二枚貝と共に本化石種が産出する. なお,本化石 種は腹足類であるため、死後、本来の生息場から運搬さ れた可能性は否定できないが、各産地の標本の多くは殻 表面の磨耗が見られないことから,長距離の運搬はなかっ たと判断される.これらの情報を考慮すると、化石種 U. (S.) obsoletumは下部外浜~内側陸棚に生息していたと考 えられる.

以上, U. (S.) costatumは下部外浜に生息し, U. (S.) obsoletumは下部外浜から内側陸棚に生息していたと推定 され, 両種の生息水深に大きな違いはなかったと推定される.

他方,両種の内湾から外洋にかけての分布には若干の 違いが認められる. U. (S.) costatumは外洋に面した海岸 に分布することが多いが,海岸の地形的条件によっては, 内湾に生息するイボキサゴ U. (S.) moniliferumと同じ場 所に生息していることもある(黒住, 1995).

房総半島南部地域の海岸に打ち上がる遺骸集団をみる と,現生種 U. (S.) costatumは東京湾の湾口部に当たる館 山湾南岸の坂田での打ち上げが報告されている(馬場, 2014).著者らも千葉県館山から鋸南町保田の海岸にか けて,U. (S.) costatumの打ち上げを確認しており,東京 湾周辺以外では,紀伊水道に面する四国沿岸(徳島県鳴 門市大手海岸)や,淡路島灘地野海岸でも本種の打ち上 げを確認している.このように,U. (S.) costatumは開放 的ではあるが,黒潮の直接的な影響が及ばない内海にま で分布していることが分かる.

また、千葉県に分布する中期更新世の下総層群上泉 層では U. (S.) costatum とともに、アカガイ Scapharca broughtonii, カガミガイ Dosinorbis japonicus, ハマグリ Meretrix lusoria などの内湾を中心に生息する二枚貝化石 と共産しており (O'hara and Nemoto, 1978), 内湾, あるいは内湾に隣接した分布が推定される. さらに、 下部更新統上総層群小山田層や連光寺層では、U. (S.) costatum はカガミガイ—アサリ Ruditapes philippinarum 群集やオオノガイ Mya arenaria oonogai—カガミガイ群 集のような内湾性群集の一員として産出することが報告 されており (馬場, 2015), U. (S.) costatum が内湾に分 布していたことを示す.

これに対して, 化石種 U. (S.) obsoletum は上述したよ うに外洋水の影響下に生息する二枚貝に伴って産出し (山岡ほか, 2013),内湾性の二枚貝とは共産しない.ま た,内湾堆積物からの産出報告もない.以上のことから, 現生種 U. (S.) costatum の生息場所は大部分外洋水の影響 下にあるものの,開放的な内海,あるいは内湾にも生息 しており,祖先種と比べて,内湾側にある程度生息場を 拡大したことが推定できる.

U. (S.) costatum および U. (S.) obsoletum の緯度分布

本邦における U. (S.) costatumの現生個体の分布および U. (S.) obsoletumの産出する地層を図7A, Bにそれぞれ示 す.U. (S.) costatumは,南は九州の鹿児島から北は北海 道石狩湾まで広く分布している (e.g. 奥谷ほか, 2000). 一方で,U. (S.) obsoletumは宮崎層群 (宮崎県),唐ノ浜 層群 (高知県),掛川層群 (静岡県),中津層群 (神奈川 県)から産出報告があり (e.g. Makiyama, 1925, 1927; Shuto, 1956;馬場, 1992),その分布は西南日本を中心と する太平洋側である.なお,掛川動物群の分布北縁に当 たり,化石群に冷水系の種群の混じる久米層や日立層, および宮城県に分布するほぼ同時代である大年寺層から は本種の報告はなく (Noda et al., 1993, 1995;増田,



図7. U. (S.) costatumの生息分布およびU. (S.) obsoletumの産出記録. A: U. (S.) costatumの現在の生息分布とU. (S.) obsoletumの産出地域. B: U. (S.) obsoletumの産出地層. Bの黒点はおおよその産出層準を示し、×印は産出しない層準を示す. U. (S.) costatumの生息分布のデー タは黒田ほか(1971),奥谷ほか(2000)および全国の博物館所蔵されている標本の産地情報を参考にした. また、U. (S.) obsoletumが産 出する地層および年代は以下の文献を参考にした. 年代:宮崎層群;鳥居ほか(2000), 唐ノ浜層群;北ほか(2009), 掛川層群;柴ほか (2010),中津層群;植木(2007),久米層;岩野ほか(2004),日立層;大原ほか(2004). 産出記録:宮崎層群;Shuto(1956),Ozawa et al. (1998), 唐ノ浜層群;Makiyama(1927)・山岡ほか(2013),掛川層群;e.g. Makiyama(1927),Ozawa et al. (1998),中津層群; e.g. 小島(1955),馬場(1992),Okumura and Ueda(1998),久米層;高橋(1986),Noda et al. (1993),日立層;大原ほか(2004). なお,化石の産出記録については著者らが博物館収蔵標本を確認したものも含む.また,中津層群清水層の産出記録(標本番号:FT-221) は転石であり,神沢層から産出した標本が混在した可能性がある.F,Formation.G,Group. 1990),冷水系の貝類とは共存しなかったことがうかが える.また,秋田県や新潟県などの日本海側および北海 道に分布する同年代の地層からは大桑・万願寺動物群の 特徴種の1種である U. (S.) akitanumのみの産出となり, U. (S.) obsoletumの産出報告はない(例えば,赤松・鈴 木, 1991; 天野, 1994; 天野ほか, 2000).このように,U. (S.) obsoletumの分布北限は北緯約35°であり,北限が北 緯43°である現生種 U. (S.) costatumに比べ,緯度にして 約8°南に分布していた.

U. (S.) obsoletumが生息していた鮮新世は,現在と比較すると地球全体が温暖な気候であったが,後期鮮新世以降,徐々に地球全体は寒冷化に傾き(Lisiecki and Raymo, 2005),それに伴って,軟体動物の分布も全体として南に移動した.例えば,亜熱帯性のBathytormus foveolatusは鮮新世には現在の静岡県にまで分布していたが,現在の生息域は台湾以南の西太平洋熱帯域に縮小している(小澤ほか,1995).後期鮮新世以降の寒冷化に伴う分布域の縮小はダイミョウイモガイ Cleobula betulina やヤコウガイ Turbo marmoratus にも見られる(小澤ほか, 1995; Tomida and Ozawa, 1996).

このような全体的な傾向とは逆に,子孫種 U. (S.) costatumは,祖先種 U. (S.) obsoletumからの進化に際し, 北限域での分布を維持するに留まらず,さらに高緯度側 に分布を大きく拡大した.2.8 または2.0 Ma に生じた大 きな寒冷化イベント(Ibaraki, 1986; Iwatani et al., 2012) を考慮すると,子孫種 U. (S.) costatumが祖先種 U. (S.) obsoletumから進化した際に,温度耐性を拡大し,冷水域 にも適応したことを示唆する.また,この進化パタンは, 現生ザルガイ科二枚貝トリガイ Fluvia muticaの祖先種 Fluvia sp.からの進化様式(山岡ほか, 2015)とも共通で ある.

まとめ

本研究の結果,子孫種一祖先種の関係にあるとされる 現生種ニシキウズガイ科腹足類の U. (S.) costatumおよび 同属の化石種 U. (S.) obsoletumについて,以下のことが 明らかとなった.

- U. (S.) costatumの殻表面にみられる成長障害輪は夏季に1本形成される年輪であることが確認された.また,本種と同様,祖先種U. (S.) obsoletumの酸素同位体比プロファイルが得られ,殻表面の成長障害輪は夏季に1本形成される年輪であることが分かった.
- 両種の殻表面に観察される年輪から絶対成長を推定し、 成長特性を比較したところ、両種の成長特性に大きな 違いは見られなかった。
- U. (S.) costatumは,開放海岸沖に生息していたことが 推定される祖先種 U. (S.) obsoletumに対して,より内 湾側の湾口部付近,あるいは一部内湾にまで生息して

おり,進化に際してより内湾側へ生息場所を拡大した.

 U. (S.) costatumの現生個体群は、祖先種 U. (S.) obsoletumの分布北限である南関東に比べて約8°高緯度 の北海道南部の日本海側にまで分布している. 鮮新世 末以降の寒冷化傾向を考慮すると、U. (S.) costatumは U. (S.) obsoletumから進化する際に、緯度8°分を上回 る規模で温度耐性を拡大して冷水に適応した.

謝辞

本稿を投稿するにあたり、「化石」編集委員長である佐 藤たまき氏(東京学芸大学教育学部),査読者である佐藤 慎一氏(静岡大学理学部),中島 礼氏(産業技術総合研 究所)には適切な助言をいただき、原稿が大きく改善し た. 収蔵標本の閲覧に際し, 横山謙二氏(NPO法人静岡 県自然史博物館ネットワーク),藤田 祐氏 (愛川町郷土 資料館),前田晴良氏(九州大学総合研究博物館),佐々 木猛智氏 (東京大学総合研究博物館), 根本 潤氏 (東北 大学総合学術博物館兼務教職員), 生形貴男氏(京都大学 大学院理学研究科)にはお世話になった.また,山岡勇 太氏(高知大学大学院),奈良正和氏(高知大学理学部), 延原尊美氏(静岡大学教育学部)には有益なご助言をい ただいた.本研究には文部科学省科学研究費助成事業(科 学研究費補助金,課題番号25400490;代表者:近藤康生) および高知大学学長裁量経費(拠点プロジェクト,掘削 コア科学による地球環境システム変動研究拠点;代表者: 池原 実)の支援を受けた.以上の皆様,ならびに関係 当局に心から御礼申し上げます.

文献

- 赤松守雄・鈴木明彦, 1991. 北海道における Umbonium akitanum の時空分布について.日本古生物学会年会講演予稿集, 32.
- 天野和孝, 1994. 新潟県松之山町の鮮新統産貝化石群と古環境. 地 学雑誌, 103, 653–673.
- 天野和孝・鈴木政憲・佐藤時幸,2000. 鮮新世中期における暖流 の日本海への流入:秋田県太平山周辺の天徳寺層産軟体動物群. 地質学雑誌,106,299-306.
- 馬場勝良, 1990. 関東地方南部, 上総層群の貝化石群. 445p., 慶 應義塾幼稚舎, 東京.
- 馬場勝良, 1992. 神奈川県北部中津層群の貝化石群. 瑞浪市化石 博物館研究報告, 19, 529-541.
- 馬場勝良, 2014. 房総半島南部地域の海岸に見られる打ち上げ貝類. 岐阜聖徳学園大学紀要 教育学部編, 53, 201-216.
- 馬場勝良,2015.関東平野西縁部の下部更新統上総層群の貝化石 群集と環境変動――地学の野外実習教材開発の基礎として――. 岐阜聖徳学園大学紀要 教育学部編,54,65-87.
- 肥後俊一・後藤芳央, 1993. 日本及び周辺地域産軟体動物総目録. 693p., エル貝類出版局, 八尾.
- Ibaraki, M., 1986. Neogene planktonic foraminiferal biostratigraphy of the Kakegawa area on the Pacific coast of central Japan. *Reports* of Faculty of Science, Shizuoka University, **20**, 39–173.
- Ito, M., 1985. The Nakatsu Group: A Plio-Pleistocene transgressive nearshore to slope sequence embracing multiple slump scars in

southeastern margin of the Kanto Mountains, central Honshu, Japan. Journal of Geological Society of Japan. 91, 213-232.

- 岩野英樹・檀原 徹・吉岡 哲,2004. 金砂郷古生物群フィッショ ン・トラック年代測定結果. ミュージアムパーク茨城県自然博物 館モノグラフ 第1号,茨城県新第三紀金砂郷古生物群,195-209.
- Iwatani, H., Irizuki, T. and Hayashi, H., 2012. Global cooling in marine climates and local tectonic events in Southwest Japan at the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 350-352, 1–18.
- 北 重太・池原 実・岩井雅夫・近藤康生,2009. 穴内層ボーリ ングコアの安定同位体分析に基づく後期鮮新世の環境変動.地球 惑星連合大会2009, L132-P001.
- 小池裕子, 1982. 日本海北陸地域産ハマグリ類の貝殻成長分析. 第 四紀研究, 21, 273–282.
- 小島伸夫, 1955. 中津累層に含まれる貝化石群について. 地質学 雑誌, 61, 449-456.
- Kotaka, T., 1973. Faunal analysis of the Upper Miaoli Group in the Tunghsiao Area, Miaoli Province, Formosa, China. Science Report, Tohoku University, 2nd series, Geology, special volume, 6, 81–96.
- 黒田徳米・波部忠重・大山 桂, 1971. 相模湾産貝類. 741p., 丸 善株式会社, 東京.
- 黒住耐二,1995. 干潟と砂浜における貝類の分布と生活.大沢雅 彦・大原 隆,生物一地球環境の科学,南関東の自然誌,41-54. 朝倉書店,東京.
- Lisiecki, L. E. and Raymo, M. E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic δ^{18} O records. *Paleoceanography*, **20**, PA1003.
- Makiyama, J., 1925. The evolution of Umbonium. Japanese Journal of Geology and Geography, 3, 119-130.
- Makiyama, J., 1927. Molluscan fauna of the lower part of the Kakegawa Series in the Province of Totomi, Japan. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University, Series B*, **3**, 1–147.
- 槇山次郎, 1935. キサゴ科の形態発達史. ヴィナス, 5, 241-255. 増田孝一郎, 1990. 宮城県産動物化石. 文部省・特定研究 宮城 県における地域自然の基礎的研究, 86-165.
- 中島 礼, 2007. タカハシホタテっていったいどんな生物?. 化 石, (81), 90–98.
- 中山健太朗・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ァイル. 高 知大学学術研究報告,63,199-204.
- Nakayama, K., Kondo, Y. and Sato, T., 2016. Shell growth of *Umbonium (Suchium) giganteum* (Gastropoda: Trochidae) in Sagami Bay based on oxygen isotope profiles. *Venus*, **74**, 71–78.
- Noda, T., 1991. Shell growth of the sand snail, Umbonium costatum (Kiener) in Hakodate Bay. Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University, 42, 115–125.
- Noda, H., Kikuchi, Y. and Nikaido, A., 1993. Molluscan fossils from the Pliocene Kume Formation in Ibaraki Prefecture, northeastern Kanto, Japan. Science Reports of the Institute of Geoscience, University of Tsukuba, section B, Geological Science, 14, 115–204.
- Noda, H., Watanabe, R. and Kikuchi, Y., 1995. Pliocene marine molluscan fauna from the Hitachi Formation in the northeastern part of Ibaraki Prefecture, Japan. *Science Reports of the Institute* of Geoscience, University of Tsukuba, section B, Geological Science, 16, 39–93.
- Nomura, S., 1935. Catalogue of the Tertiary and Quaternary Mollusca from the Island of Taiwan (Formosa) in the Institute of Geology and Palaeontology, Tohoku Imperial University, Sendai, Japan: Part 2, Scaphopoda and Gastropoda. *Science Report, Tohoku Imperial University, 2nd series, Geology*, 18, 228–241.
- O'hara, S. and Nemoto, N., 1978. Molluscan fossils from the Kamiizumi formation (s.l.). *Journal of the College of Arts and Science, Chiba University*, B-11, 59–89.

- 大原 隆・菅谷政司・根本修行,2004.多賀層群の層位学的意義 と日立層の貝化石.ミュージアムパーク茨城県自然史博物館,茨 城県自然史博物館第3次総合調査報告書――阿武隈山地・県北部 海岸を中心とした県北東部地域の自然――,37-67.
- 大畑 聡・柴田輝和・清水利厚・田辺 伸・石田 修, 2002. ダ ンベイキサゴの産卵と初期発生について [短報]. 千葉県水産研 究センター研究報告, (1), 45-47.
- Okumura, K. and Ueda, T., 1998. Molluscan fossils from the Upper Pliocene Nakatsu Formation in the middle part of Sagami River, Kanagawa Prefecture, Japan. Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, 25, 53–87.
- 奥谷喬司(編), 2000. 日本近海産貝類図鑑. 1173p., 東海大学出版会, 東京.
- 小澤智生, 1983. キサゴ類の起源と移動. 小高民生・小笠原憲四 郎, 日本産新生代貝類の起源と移動, 47-51. 起源と移動総研事 務局, 仙台.
- 小澤智生・岡本健児, 1993. 古生物学的ならびに分子系統学的ア プローチの統合による系統進化学の新しい展開――腹足類キサゴ 類を例として――. 月刊地球, 15, 589-595.
- 小澤智生・井上恵介・冨田 進・田中貴也・延原尊美, 1995.日本の新第三紀暖流系軟体動物群の概要. 化石, (58), 20-27.
- Ozawa, T., Tanaka, T. and Tomida, S., 1998. Pliocene to early Pleistocene warm water molluscan fauna from the Kakegawa Group, central Japan. *Nagoya University Furukawa Museum, Special Report*, 7, 1–206.
- 斎藤文紀, 1989. 陸棚堆積物の区分と暴風型陸棚における堆積相. 地学雑誌, 98, 350-365.
- 櫻井泉・林浩之・桑原久実,2001. 北海道島牧村沿岸のバカ ガイ漁場における底質環境とマクロベントス群集.日本水産学会 誌,67,687-695.
- 佐藤慎一, 2001. 絶対成長. 池谷仙之・棚部一成, 古生物の科学3 古生物の生活史, 46–72. 朝倉書店, 東京.
- 佐藤武宏・利波之徳・山本章太郎,2009.藤沢市地先の相模湾に おけるダンベイキサゴの分布と成長について.神奈川県立博物館 研究報告(自然科学),(38),95–106.
- 柴 正博・大石 徹・高原寛和・横山謙二・坂本和子・長谷川裕 美・村上千里・有働文雄, 2010. 掛川層群下部層の火山灰層. 海・ 人・自然(東海大学博物館研究報告),(10), 17-50.
- 柴田輝和, 1993. 九十九里海域におけるダンベイキサゴの産卵期. 日本水産学会誌, 59, 1309–1312.
- Shuto, T., 1956. Umboniinae from the Miyazaki Group (Palaeontological study of the Tertiary Miyazaki Group-1). Japanese Journal of Geology and Geography, 27, 47–66.
- Shuto, T., 1975. Preliminary correlation of the Neogene molluscan faunas in southeast Asia. *Geology and Paleontology of Southeast Asia*, **15**, 289–301.
- 杉山敏郎, 1935a. 本邦産現世及び化石種 Umboniumの貝殻の変異 及び其の進化に就いて(其の1). 地質学雑誌, 42, 404–430.
- 杉山敏郎, 1935b. 本邦産現世及び化石種 Umboniumの貝殻の変異 及び其の進化に就いて(其の2). 地質学雑誌, 42, 449-482.
- 鈴木好一, 1934. Umboniumの進化に関する二, 三の新事實. 地質 学雑誌, 41, 67-81.
- 鈴木毅彦,2008. 多摩地域の上総層群.日本地質学会,日本地方 地質誌 関東地方,292-299,朝倉書店,東京.
- 高橋宏和,1986. 茨城県常陸太田地域の鮮新統久米層産貝化石群 集.瑞浪市化石博物館専報,(6),91-103.
- 田中邦三・田中種雄, 1980. 千葉県沿岸のクロアワビの年令と成 長について. 日本海区水産研究報告, (31), 115–127.
- Tomida, S. and Ozawa, T., 1996. Occurrence of *Turbo (Lunatica)* species (Gastropoda : Turbinidae) in the upper Neogene of Japan and their implications for Neogene marine climates. *Tertiary Research*, **17**, 65–71.
- 立岩 巌,1976.朝鮮-日本列島地帯地質構造論考——朝鮮地質調 查研究史——. 598p.,東京大学出版会,東京.
- 鳥井真之・尾田太良・板谷徹丸, 2000. 宮崎層群に挟在する凝灰

岩層とそのK-Ar年代.火山,45,131-148.

- 植木岳雪,2007. 関東平野南西縁,鮮新~更新統中津層群の古地 磁気層序.日本第四紀学会講演要旨集,(37),66-67.
- 山岡勇太・近藤康生・高月崇成・中山健太朗,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・陸棚混合化 石群.高知大学学術研究報告,62,25–32.
- 山岡勇太・大塚祐輔・近藤康生, 2015. 現生ザルガイ科二枚貝 Fulvia mutica(トリガイ)の祖先種,鮮新統穴内層産 Fluvia sp.の殻形 態と生息環境. 化石, (98), 5–15.
- Zhang, Y., Lan, X., Tang, H. and Li, J., 2003. Tertiary biostratigraphy of China. *In* Zhang, W., Chen, P. and Palmer, A. R., *eds.*, *Biostratigraphy of China*, 525–576. Science press, Beijing.

(2016年8月15日受付, 2017年6月5日受理)

