

## 日本の中生代汽水生二枚貝化石群に関する研究の現状：天草地域の白亜系から産出する二枚貝の生息域とジュラ紀～白亜紀マガキ類の古生態について

小松俊文

熊本大学理学部地球科学科

### Present states of research in the Mesozoic brackish-water bivalve assemblages in Japan: habitats of the Cretaceous bivalves in the Amakusa area, and paleoecology of the Jurassic to Cretaceous true oyster

Toshifumi Komatsu

Department of Earth Science, Kumamoto University, Kumamoto 860-8555 (komatsu@sci.kumamoto-u.ac.jp)

**Abstract.** Several issues in the methods of reconstructing paleoecology of the Mesozoic brackish-water bivalves, the contents of the bivalve assemblages and their paleoenvironments in Japan are discussed. The brackish-water environments can be reconstructed as shallow marine environments associated with fluvial systems on the basis of facies analysis. Paleoecology of bivalve fossils is inferred from their modes of occurrence in each depositional environment.

Here, descriptions are given for two examples of paleoecologic analysis of the Mesozoic bivalve faunas: (1) Comparisons between the “mid”-Cretaceous Goshoura Group and the Upper Cretaceous Himenoura Group; both groups are characterized by brackish-water-influenced tidal flat deposits containing abundant true oyster (*Crassostrea*). Infaunal bivalves of the “mid”-Cretaceous assemblage are characterized by neomiodontids, although those of the Upper Cretaceous assemblage are represented by venerids. (2) Another example is the taxonomy and paleoecology of the Upper Jurassic to Cretaceous primitive *Crassostrea*. These oysters are ecologically similar to recent *Crassostrea*, but compared with recent species, shell sizes of the Upper Jurassic and Lower Cretaceous materials are small. Their shell structures are characterized by poorly developed chambers and chalky deposits, which suggest more archaic conditions.

**Key words:** brackish-water bivalves, *Crassostrea*, Cretaceous, facies analysis, salinity controlled assemblage, tidal flat

### はじめに

汽水生の二枚貝とは、一般的に塩分0.2～30‰の環境下で生息するものを指す。そのため、地質時代の地層におけるこれらの二枚貝化石の産出は、沿岸域の古環境変遷を復元する上で重要な指標となる（例えば、松島・大嶋, 1974；Chinzei, 1984）。日本の中生代ジュラ紀～白亜紀の地層からは、Corbiculidae（シジミガイ科）やNeomiodontidaeの仲間が豊富に産出し、特に非海成～浅海成堆積物からなる下部白亜系物部川層群相当層，“中部”白亜系の御所浦層群および御船層群、上部白亜系姫浦層群、ジュラ～白亜系の手取層群や牡鹿層群、下部ジュラ系来馬層群などで認められる（Hayami, 1961, 1965；田代, 1993, 1994）。そして、これらを含む化石群は、汽水生二枚貝化石群集あるいは化石群（brackish-water bivalve assemblage）、汽水生二枚貝フォーナ（brackish-water bivalve fauna）などと呼ばれ、汽水環境の指標として古くから用いられてきた（Yabe *et al.*, 1926；Kobayashi and Suzuki, 1939）。

しかし、これは現生二枚貝と中生代二枚貝の生息域が科

レベルで違いないと仮定した上での議論であり、時代が古くなるに連れて絶滅したグループが増加するため、実際にはこれらの生息域や古生態は不明な場合が多い。例えば、現生種では淡水や汽水生であるCorbiculidaeでもジュラ紀から白亜紀の化石種では海生と考えられる種が報告されており（Casey, 1955；Keen and Casey, 1969），一般的に“汽水生二枚貝”とされるNeomiodontidaeにも淡水～汽水生種に加えて汽水～海生種が認められる（Hayami, 1965）。このことは同一科内であっても、種が異なれば塩分に対する耐性が異なり、現生種の塩分に対する耐性や生態が必ずしも化石種に当てはまらないことを示唆している。そのため、古い時代の二枚貝を汽水生と認定する場合は、その化石を産出する地層が堆積した環境や塩分を化石以外のものを用いた手法で復元し、化石の産状を検討した上で、議論する必要があった。

ここでは、ヨーロッパや日本における汽水生二枚貝やそれらを含む化石群を識別する研究方法や、その生息域を復元する際の問題点を踏まえた上で、著者が携わっている2つの研究例を紹介する。まず、第一の研究例は、九州に分布する白亜系の御所浦層群と姫浦層群で、堆積相解析を用

いて堆積環境の復元を行い、化石の産状観察からそれらの古生態や生息環境、群集構成を復元する中で潮汐堆積物と汽水生二枚貝化石群との関係を考察したものである。次に汽水環境の指標種として重要なマガキの仲間(*Crassoatrea*)について、出現した時代や初期のグループの生態・生息域などを検討して、どの地質時代にまでさかのぼって汽水環境の指標として有効であるのかを明らかにする。

### 中生代汽水生二枚貝化石群集の復元方法とその研究史

中生代の汽水生二枚貝化石に関する分類や古生態学的な研究は、1800年代後半～1900年代前半のヨーロッパですでに報告されていることがHudson (1963a, b) で紹介されている。しかし、研究の方法論を確立し、これらの古生態や群集の復元に成功したのは、おそらくHudson (1963a) が最初である。Hudson (1963a) は、二枚貝以外の分類群も含めたジュラ紀の汽水生化石群をイギリスのGreat Estuarine Series から報告した上で、これと良く似た特徴を示す化石群を塩分規制型の群集(salinity-controlled assemblage)と呼ぶことを提唱し、この化石群に以下の特徴があることを述べている。(1) 種の多様性が低く、單一種からなる化石層が形成される。(2) サンゴ類のような狭塩性のグループを欠く。(3) 広塩性の種(近縁な現生種と比較して汽水生と予想される種や保守的殻形態(conservative form, 後述)を示す種)を含む。(4) 海成と陸成堆積物からなる地層や汽水域の堆積物から産出する。しかし、これらの条件は各々が不完全であり、ひとつだけでは汽水域の群集であったことを裏付けることができない。例えば(1)の産状でも海生種からなるトリゴニア砂岩などが普通に知られている(長尾, 1922; 小松ほか, 2003)。(2)の狭塩性のグループが産出しない原因是、塩分以外にも数多く存在する上に、タフォノミーによって化石層の種構成が変化している事が予想される。なお、Hudson (1963a, 1990) では、タフォノミーについての検討が十分にされておらず、産出化石を現地生もしくは準現地生と考え、化石層の種構成が生息時の群集構成を反映していると仮定した上で研究が進められている。(3)の保守的殻形態とは、殻に棘や強い肋などの装飾がなくシンプルで原始的な殻形態を示す種のことである。Hudson (1963a) はこれを汽水生種の特徴としたが、このような形態は淡水生種や海生種にも極普通に認められる。また、巻貝の *Pyrgulifera* 属のように明らかに汽水生であっても強い肋や棘をもつ種が知られている(Fursich and Kauffman, 1984; Fursich, 1994)。当然ながらこれも十分な条件とは言えない。(4)については、(3)の問題点と同様で、現地性や異地性を判断する化石の産状観察が十分には検討されておらず、汽水成の堆積物から産出する種が全てその堆積環境に生息していたことが前提となっている。また、当時は堆積環境の復元方法が確立されていなかったため、その精度にも問題があったといえる。そのため、Hudsonはこれらの条件を全て満たす場合に限つ

て、塩分規制型の群集という名称を用いようとした。

その後の研究は、Fürsichを中心進められ、Hudson (1963a) の再検討に加えて、殻の安定同位体比(Yin and Fürsich, 1991)、群集の多様度の変化(Fürsich and Werner, 1986)、産状や殻の保存状態の観察(Fürsich and Kirkland, 1986)、殻サイズや厚さの変化などを様々な時代や地域の化石群で検討している(Fürsich, 1981; Fürsich and Kauffman, 1984など)。Fürsich (1994) はこれらの研究の集大成を行い、群集の多様度から生息環境の塩分を復元することを試みた。またAberhan (1994) は、Fürsichの一連の研究を踏まえた上で、中生代を通じた群集構成や特徴種の変遷について議論している。

群集の多様度から生息環境の塩分を復元する Fürsich (1994) や Hudson (1990) の方法とは、“塩分規制型の群集と予想される化石群の中で、最も多様度の低いものを塩分が5‰もしくは5～9‰前後のものと仮定した上で、多様度の増加が塩分の増加または減少を反映していると解釈して、二枚貝が生息していた環境の塩分を算定する手法”である。日本でも Fürsich (1994) などの研究を応用して、群集構成や近縁種の塩分の耐性などから、二枚貝化石群の生息域の具体的な塩分が算定されている(小松・安藤, 1996; 廣瀬・近藤, 1998; 松川・中田, 1999)。

しかし、これには様々な問題があり、例えば、多様度が単に水流による死殻の運搬によって生じた混在の度合いを反映しているだけの場合が予想される上に、調査した化石群の中に5～9‰の塩分環境下で生息したものが常に含まれているとは限らない。また、生態群集の多様度がもっとも低くなる条件が塩分だけに規制されるわけではなく、現世の浅海域では塩分が増加しても多様度が上がらない場合もある。Fürsichによる一連の研究は、一部を除き酸素や炭素同位体の検討なども踏まえた上で考察しており、彼の研究地域における化石群の構成変化が塩分の影響を強く受けている点では問題がない。しかし、Fürsichの研究結果を応用して、化石群の多様度のみから当時の塩分を復元することは危険である。また、同位体を用いた検討は有効な手段であるが、日本の前期白亜紀以前の化石は、殻が置換していたり、溶解している場合が多いため、この手法を用いることは、一部の例外を除いて不可能である。

これに対して、堆積環境を復元した上で自生産状を示す種のみを用いてその生息環境を復元する方法は比較的有効である。露頭状態の良いフィールドでは、堆積構造、粒度、古流向などのデータを用いる堆積相解析から汽水域の堆積物を認識することが可能である。もちろん具体的な塩分の値を示すことは不可能だが、河川や潮汐干潟の堆積物の認定は比較的容易であるため、例えば、“河川が流入する潮汐干潟”的に汽水環境を推定でき、その上でこのような環境の堆積物から産出する自生の種を汽水生種と認定することが可能である。

また、汽水成堆積物には、自生産状を示す化石が比較的多く含まれる傾向がある。おそらく、これは不安定な汽水

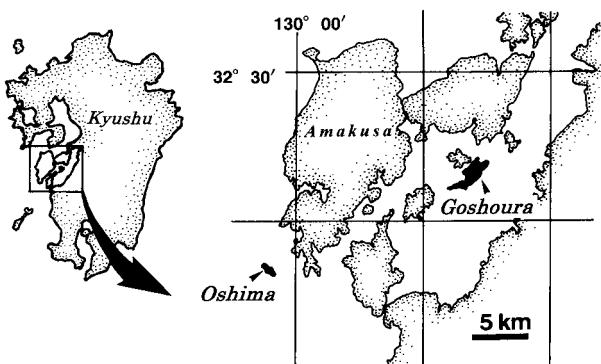


図1. 御所浦島と大島の位置図

環境の特性を反映しており、塩分や温度などの変化によって生物の斃死が頻繁に起こることや、堆積物の供給量が多いことで、自生産状が保存されやすいのが原因と思われる。さらに日本と海外の地層を比較した場合、構造運動の少ない安定な大陸縁辺部では、堆積物の供給量が少ないと、洗いだし (reworking) や選り分け (winnowing) などによって繰り返し化石が洗い出された結果、貝殻密集層が発達して自生産状が保存されない場合が多い。従って、構造運動が活発で堆積物の供給量が多い地域、すなわち日本のような変動帶のフィールドでは、自生産状に注目した研究が有効といえるだろう。

### 白亜系御所浦層群と姫浦層群における潮汐堆積物と汽水生の二枚貝化石群

天草諸島に広く分布する“中部”白亜系御所浦層群と上部白亜系姫浦層群は、陸成～海成堆積物からなり、干潟周辺の潮汐堆積物が頻繁に挟まれ、多くの二枚貝化石を産出する (図1-3; Komatsu, 1999a; 熊谷・小松, 2004)。これらの干潟周辺の堆積物は、しばしば河川成堆積物を伴い、側方で河川成の赤色泥岩に変化したり、河川の流路が干潟堆積物を削り込んでいる堆積構造が観察される (図3 A)。従って、その堆積環境は、河川が流入する汽水域の干潟周辺であったことがわかる。このような干潟周辺の堆積物には、マガキの仲間である *Crassostrea* などの二枚貝化石が豊富に含まれ、御所浦層群からは19属25種以上の二枚貝化石が産出し (Komatsu and Maeda, in prep.), 大島に分布する姫浦層群からは8属9種が報告されている (熊谷・小松, 2004)。いずれにおいても砂質や泥質の潮汐干潟や、潮汐流路などの堆積相ごとにいくつかの化石群が識別され、自生産状を示す個体を多数含むことが報告されている。ここでは Komatsu (1999a), 廣瀬 (2000), Komatsu and Maeda (in prep.), 熊谷・小松 (2004)などをもとに、御所浦層群と姫浦層群の汽水域の潮汐干潟およびその周辺で生息した二枚貝化石群の群集構成について主に科レベルで比較する。なお、御所浦層群の潮汐堆積物は下部の鳥帽子層と上部の江ノ口層、唐木崎層で堆積場が異なっており、下部の鳥帽

子層で観察される潮汐堆積物は、閉鎖的なエスチャリー中央部 (central basin) の堆積環境で発達し、上部の江ノ口層、唐木崎層は、やや開けた沿岸環境に発達したと考えられる (Komatsu, 1999a)。そこで姫浦層群と岩相が良く似ている江ノ口層や唐木崎層を中心に取り上げる。

なお、江ノ口層の年代はアンモナイト化石によって白亜紀アルビアンからセノマニアンであり (Komatsu and Maeda, in prep.), 大島の姫浦層群はイノセラムス化石によって後期白亜紀カンパニアンとされている (田代・野田, 1973)。

### 御所浦層群江ノ口層と唐木崎層

#### 1. 泥質潮汐干潟堆積物

御所浦層群における泥質潮汐干潟の堆積物は、生物搅乱の発達した砂質泥岩や泥質砂岩を主体とする。生物搅乱の少ない層では、レンズ状層理 (lenticular bedding) や波状層理 (wavy bedding) が発達し、2方向の流れを示す斜交葉理や複合流リップル (combined flow ripple), ウェーブリップルなどが見られる (図3 C-D)。

層準によって卓越する種は異なるが、二枚貝化石は *Crassostrea kawauchidensis*, *Tetoria shishijimensis*, *Tetoria matsumotoi*, *Eomiodon matsubasensis*, *Pseudasaphis japonica*, *Nemocardium kyushuensis*, *Pulsides higoensis*, *Pulsides okadai*, *Matsumotoa unisulcata* などからなり、*C. kawauchidensis*, *Tetoria* および *Pulsides* が豊富に産出する (図2, 4)。*T. shishijimensis* や *T. matsumotoi* には、層理面に対して垂直な状態で、水管の伸びる殻後部を上方に向けた姿勢を示す合弁殻が多数見られるため、これらは自生産状を示すと考えられる。*C. kawauchidensis* は層理面の上方に殻が成長し、ブーケ状または層状のコロニーを形成しているものが多く観察された。また、これらの殻表面には *Anomia foldia* の足糸痕が見られる場合も多い。生息姿勢の識別は困難であるが、*P. okadai* や *P. higoensis* が群集構成の80%以上を占める層もしばしば観察され、このような層準では合弁殻の割合も3割以上を示す。*P. japonicum* や *N. kyushuensis* なども稀に自生産状を示すが、これら套線湾入のない種、すなわち水管が発達せず生息時の埋没深度の浅い種では、水管の発達した内生種と比べて自生産状を示すことが少ない。これは堆積後の洗いだしや選り分けなどの影響を受けやすいため、自生産状が保存されにくいことが原因であろう。

#### 2. 砂質潮汐干潟および潮汐チャネル堆積物

砂質潮汐干潟の堆積物は、生物搅乱の発達した砂岩からなるが、生物搅乱の影響が比較的小ないところでは、複合流リップルや平行葉理、マッドドレイプ (mud drape) を伴うタイダルバンドルシーケンス (tidal bundle sequence) などの堆積構造が断片的に保存されている (図3 B)。潮汐干潟の堆積物を下に凸の侵食面で削りこむ斜交層理砂岩は、典型的なチャネル充填堆積物と考えられる。

二枚貝化石は *Crassostrea kawauchidensis*, *Matsumotoa japonica*, *Pterotrigonia sakurai*, *Pterotrigonia yeharai*,

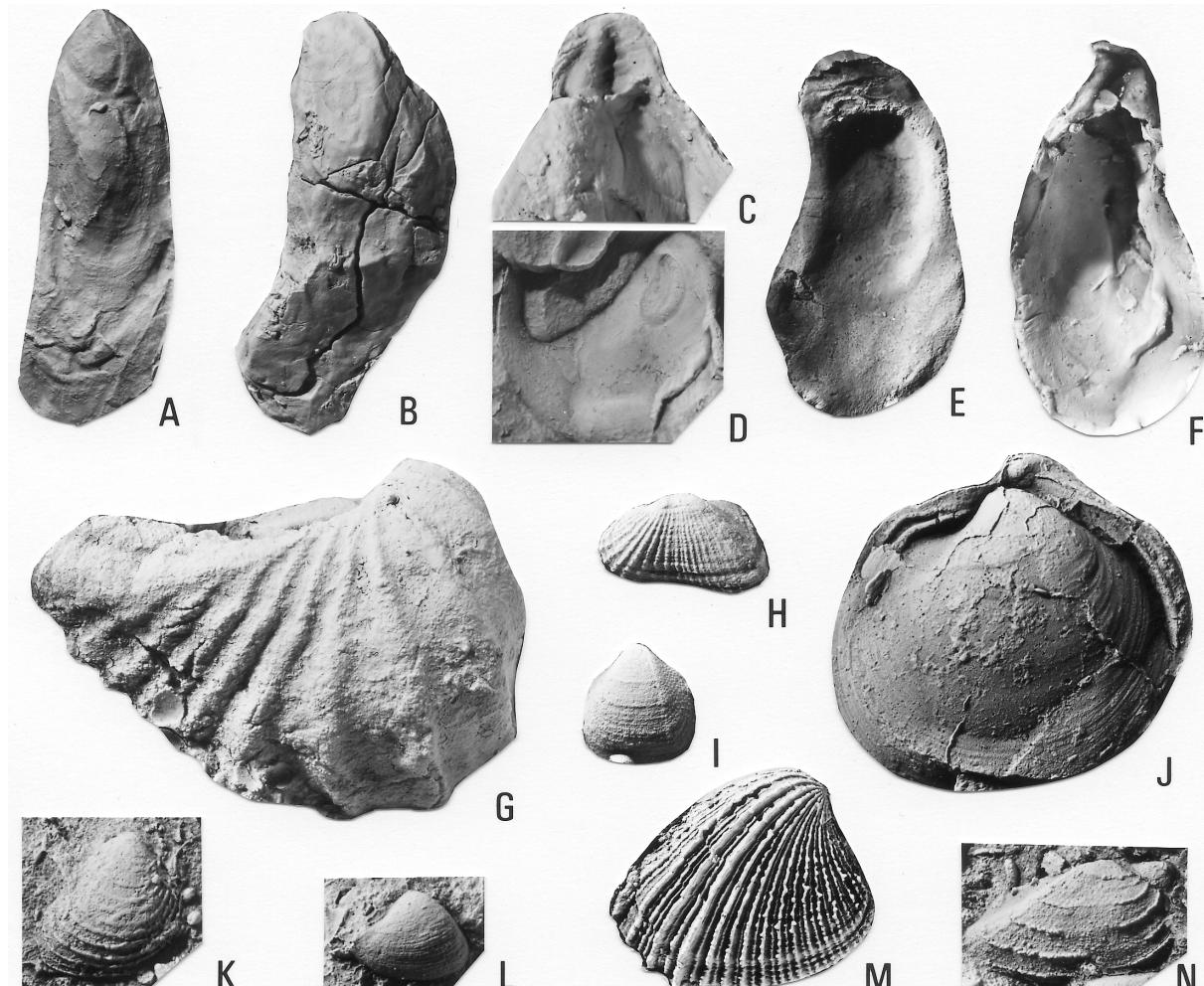


図2. 汽水生二枚貝化石. A-D; 手取層群牛丸層下部. 岐阜県荘川村牛丸 (Komatsu et al., 2002, Loc. 01). E-N; 御所浦層群江ノ口層上部. 御所浦島本郷 (Komatsu and Maeda, in prep., Loc. 2808). A-D; *Crassostrea tetoriensis* Komatsu and Chinzei, x 1.0. E-F; *Crassostrea kawauchidensis* Tamura, x 1.0. G; *Pterotrigonia sakakurai*, (Yehara), x 1.0. H; *Matsumotoa unisulcata* Amano, x 1.5. I; *Nemocardium kyushuensis* Tamura, x 1.0. J; *Tetoria shishijimensis* Amano, x 1.3. K; *Eomiodon matsubasensis* Tamura, x 1.5. L; *Pulsidus higoensis* (Matsumoto), x 1.5. M; *Pseudasaphis japonica* Matsumoto, x 1.4. N; *Costocyrena mifunensis* Tamura, x 1.4.

*Pterotrigonia amakusensis*, *Integricardium seikaianum*などが含まれ、比較的大型になる種が多い。このうち *C. kawauchidensis* は、泥質潮汐干潟と同様にコロニーが多数観察され、*P. sakakurai*, *P. yeharai*, *I. seikaianum* は、自生産状を示す個体が頻繁に観察される。これらの自生個体は潮汐流路堆積物や砂質潮汐干潟堆積物の最上部の生物搅乱を受けた砂岩から産出する。なお、廣瀬（2002）は、これらの堆積物から *P. sakakurai* や *Myopholas* sp. の自生産状を報告し、*Myopholas* sp. が形成する生痕化石についても詳しく述べている。

#### 牛深市大島に分布する姫浦層群

##### 1. 泥質潮汐干潟堆積物

姫浦層群の泥質潮汐干潟堆積物は、生物搅乱の発達した砂質泥岩や泥質砂岩を主体とする（図5）。初成的にはレンズ状層理や波状層理が発達し、2方向の流れを示す斜交葉理や複合流リップルなどを含む。

二枚貝化石の産出量は決して多くはないものの、*Crassostrea* sp., *Mesochione trigonalis*, *Corbula ushibukensis*, *Corbula pyriforma*, *Leptosolen japonica* などが産出する。*M. trigonalis* は自生産状の個体が限られた層準で産出し（図5）、*Crassostrea* sp. にはコロニーを形成する個体が多数認められる。*C. ushibukensis* は自生産状を示さないものの、合弁個体が多く観察され、その産出がこれらの堆積物に限られている。なお、*M. trigonalis* の産出は、大島の姫浦層群よりやや上位層が露出する天草下島の軍ヶ浦周辺で顕著であり、*Crassostrea* sp. などと共に自生産状を示す個体が多数観察される（図3F）。

##### 2. 砂質潮汐干潟や潮汐チャネル

潮汐干潟の堆積物は生物搅乱の発達した砂岩からなるが、初成的には複合流リップルや平行葉理、マッドドレイブを伴うタイダルバンドルシーケンスなどを伴う（図3E）。タイダルバンドルシーケンスをともなう砂岩層は、一般的に

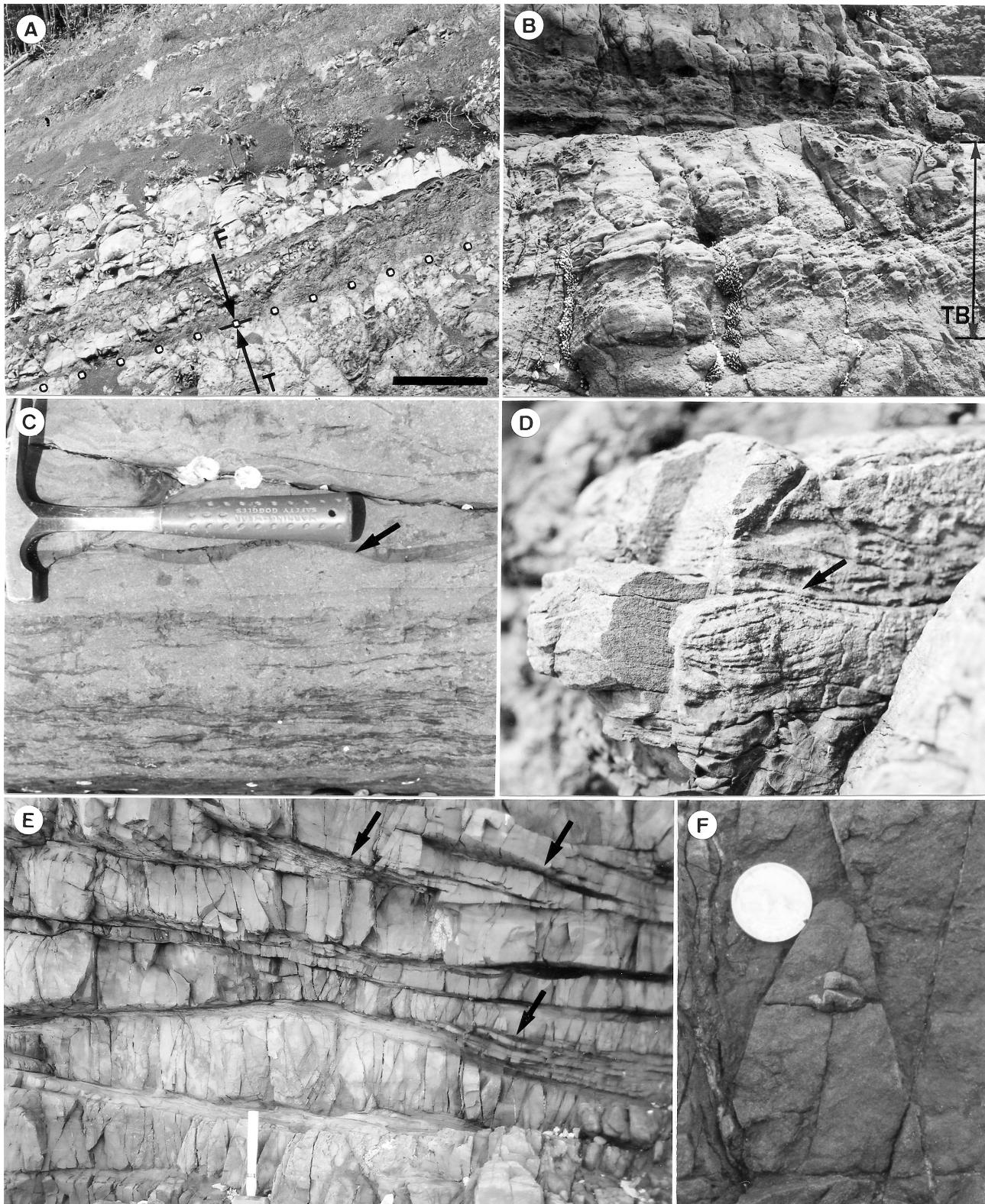


図3. A. 御所浦島元浦における御所浦層群江ノ口層の潮汐干潟堆積物(T)とそれを覆う唐木崎層の河川成堆積物(F). 河川成堆積物は赤色泥岩とチャネル充填の砂岩層からなる. スケールバーは1 m. B. 御所浦島京泊西海岸における御所浦層群江ノ口層の砂岩層. タイダルバンドルシーケンス(TB)をともなう潮下帯の砂洲堆積物を形成する. タイダルバンドルの層厚は約1.7 m. C. 御所浦島ノサバ崎東方における御所浦層群唐木崎層の潮汐干潟堆積物. フレーザー層理中にカレントリップルや複合流リップル(矢印)が見られる. D. 御所浦島雁ノ鼻西方における御所浦層群江ノ口層の潮汐干潟堆積物中のウェーブリップル葉理(厚さ約1 cm). シェブロン構造(矢印)が見られる. E. 大島港南方における姫浦層群で観察されたマッドドレイプ(矢印)をともなうタイダルバンドルシーケンス. 潮下帯の砂洲堆積物を形成する. ハンマーの長さは約30cm. F. 姫浦層群の潮汐干潟堆積物中で自生産状を示す *Mesochione trigonalis* Tashiro. 合弁殻の後背部が層理面の上方に向いている.

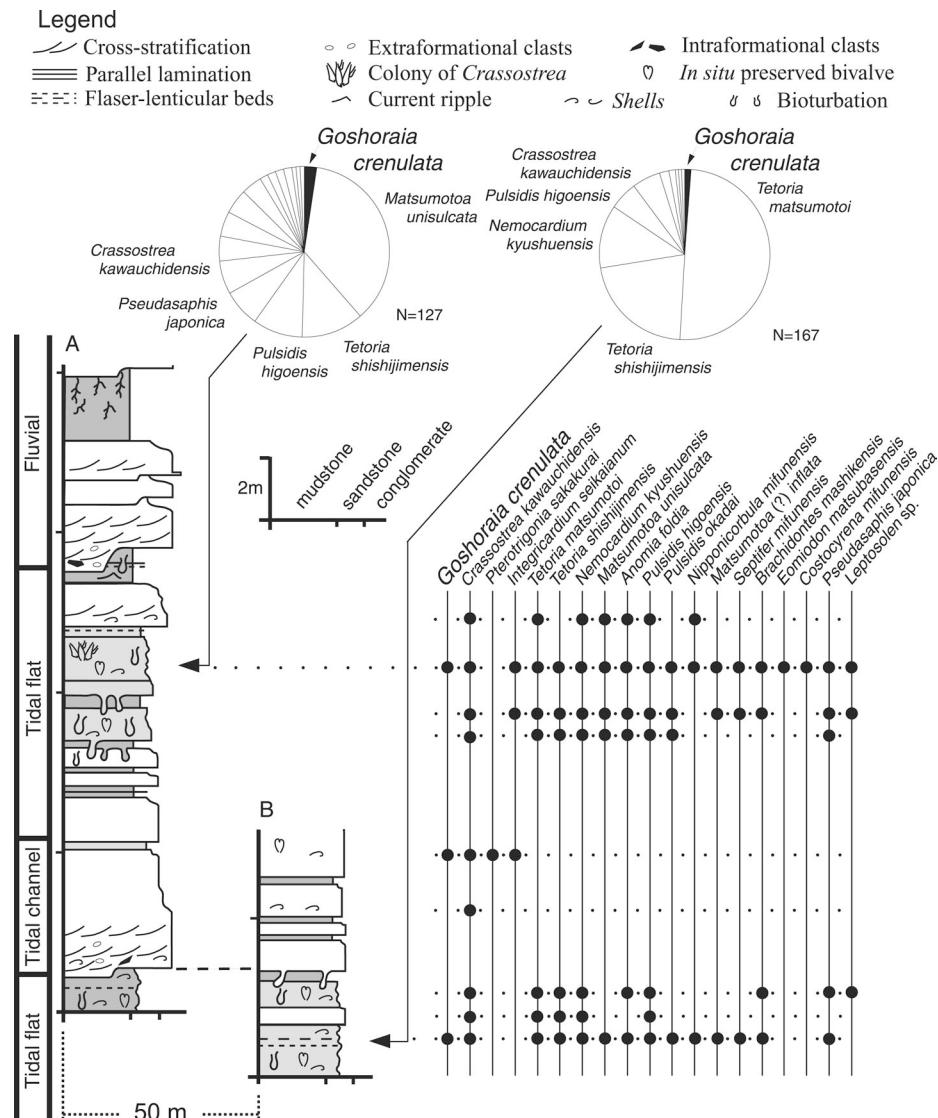


図4. 御所浦島本郷の南海岸付近における御所浦層群江ノ口層の潮汐堆積物を示す柱状図と化石産出層準ならびに産出化石の構成 (Komatsu and Maeda, in prep. Locs. 2802–2805, 2808). 柱状図A (Loc. 2808) は柱状図B (Loc. 2802–2805) の東約70m付近。

潮下帯で砂洲を形成する (Boersma and Terwindt, 1981; Elliott and Gardiner, 1981). 調査地域内のこのような砂岩層の上面は、しばしば上に凸状の形態を示す場合があり、おそらく潮下帯の砂洲表面の高まりを表すと考えられる。これらの砂洲堆積物の上部や潮汐干潟堆積物を削り込む流路堆積物の上部は、塊状であるか生物攪乱が発達する場合が多い。また、チャネルの侵食面上には、離弁殻や破片殻の *Crassostrea* sp. がラグ堆積物として含まれる。

二枚貝化石は *Crassostrea* sp. の産出が特徴的で、高さが 1 m 近いブーケ状のコロニーが多数観察される (図 6 A)。コロニーの基底部は離弁のカキ殻が基礎になっている場合が多い。利光ほか (1990) は天草下島や鹿児島県甑島に分布する姫浦層群から大島と非常に良く似た産状を示すカキ礁化石を報告している。

### 汽水二枚貝化石群の比較

上部白亜系の姫浦層群と“中部”白亜系の御所浦層群の汽水成潮汐堆積物に含まれる二枚貝について、科レベルで比較するとその構成に大きな違いが認められる (図 7)。最も顕著な点は、化石群の構成でマルスダレガイ科 (Veneridae) が占める割合である。

マルスダレガイ科はアサリやハマグリなどを含む分類群で、現世の汽水域や浅海域では非常に多くの種が認められており、しばしば二枚貝群集の優占種に挙げられる。この科に属する二枚貝の出現は前期白亜紀であり (Keen, 1969), 日本の下部白亜系アプチアン階からも *Resatrix japonica* や *Goshoraiia minor* などが産出している (田代, 1993, 1994)。しかし、前期白亜紀は種数や産出量が少なく、例えば *Goshoraiia minor* は、外浜堆積物に含まれる二枚貝の群集構成のうち数パーセントを占めるにすぎない (小松, 2002)。

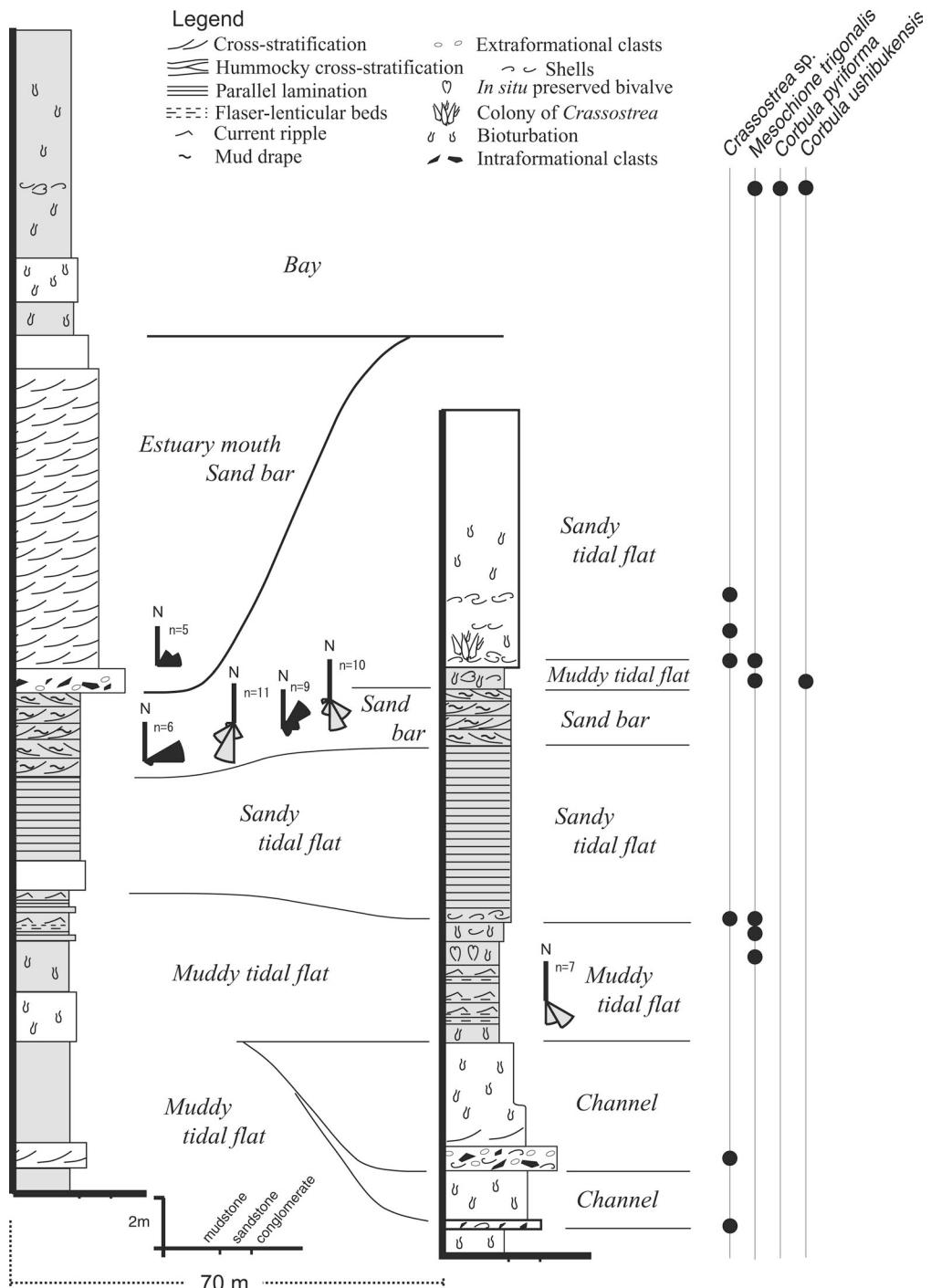


図5. 大島港南方における姫浦層群の潮汐堆積物を示す柱状図と化石産出層準(熊谷・小松, 2004のLoc. 0306). ローズダイアグラムは斜交層理の前置面から得られた砂洲の成長方向を示し、東～北東方向(黒)と南方向(灰色)に発達する2種類が認められる。

“中部”白亜系御所浦層群でも *Goshoraiacrenulata* が潮汐干潟から陸棚環境まで非常に幅広い環境の堆積物から産出するが産出量は決して多くはない(小松, 2002)。これに対して上部白亜系の姫浦層群では、マルスダレガイ科に属する *Loxo japonica* が外浜堆積物で特徴的に見られ、泥質な潮汐干潟堆積物からは、*Mesochione trigonalis* が群集構成の70%以上を占める(熊谷・小松, 2004)。すなわち、マルスダレガイ科の二枚貝は、前期白亜紀に出現した後、後期白亜

紀に種数が増加し、同時に外浜や潮汐干潟などの浅海域における二枚貝化石群の特徴的な種になったことが伺える。

一方で絶滅種に注目した場合、ジュラ紀～“中期”白亜紀に優占的であった *Neomiodontidae* に属する種が、姫浦層群では全く産出しない特徴がある。御所浦層群で見られる *Eomiodon matsubasensis* や *Costocyrena mifunensis*, *Pseudasaphis japonica* は、この科としては日本から産出する最後のグループになる。*Pulsides* 属や *Corbula* 属はクチベニガイ科に属

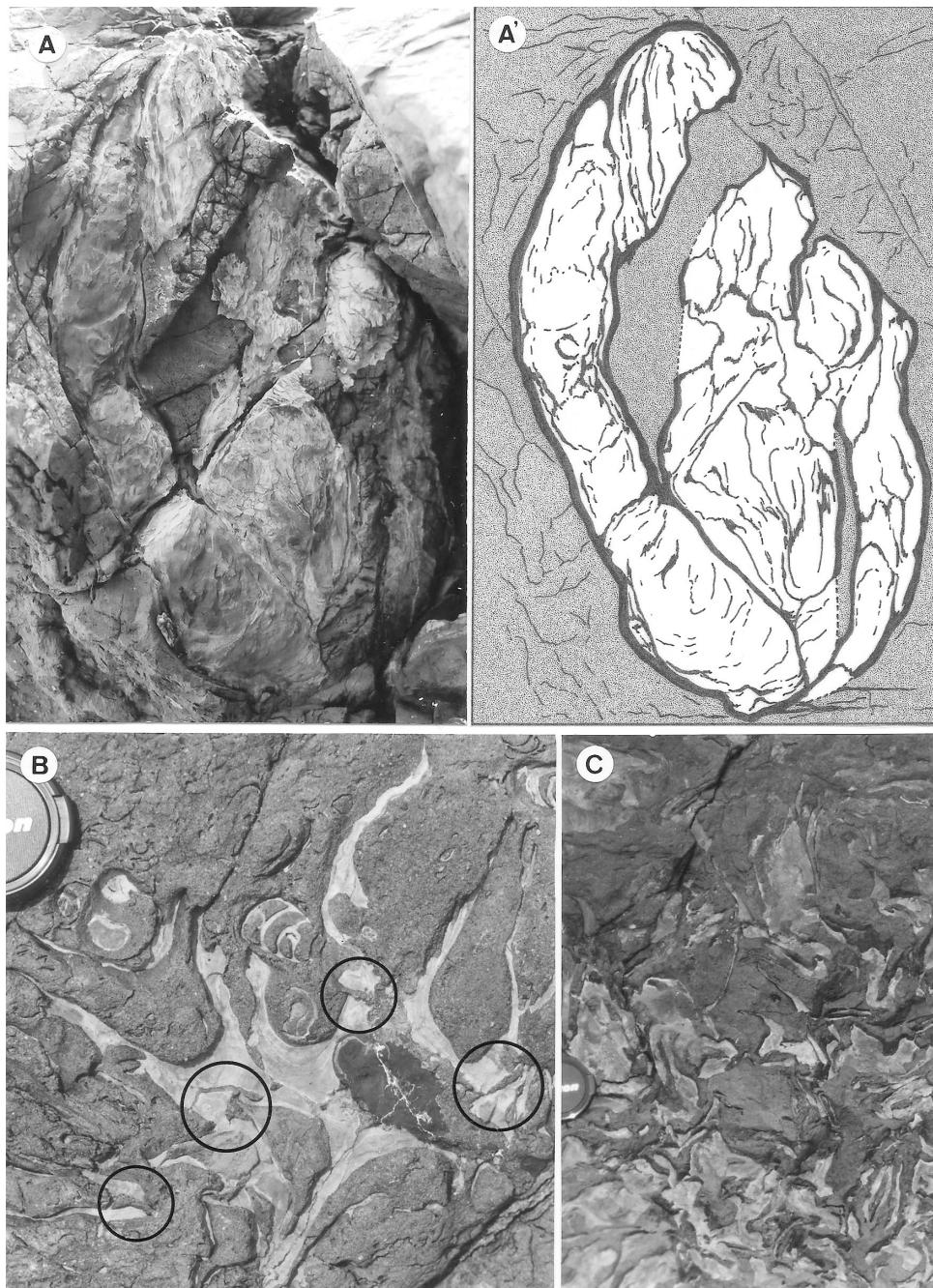


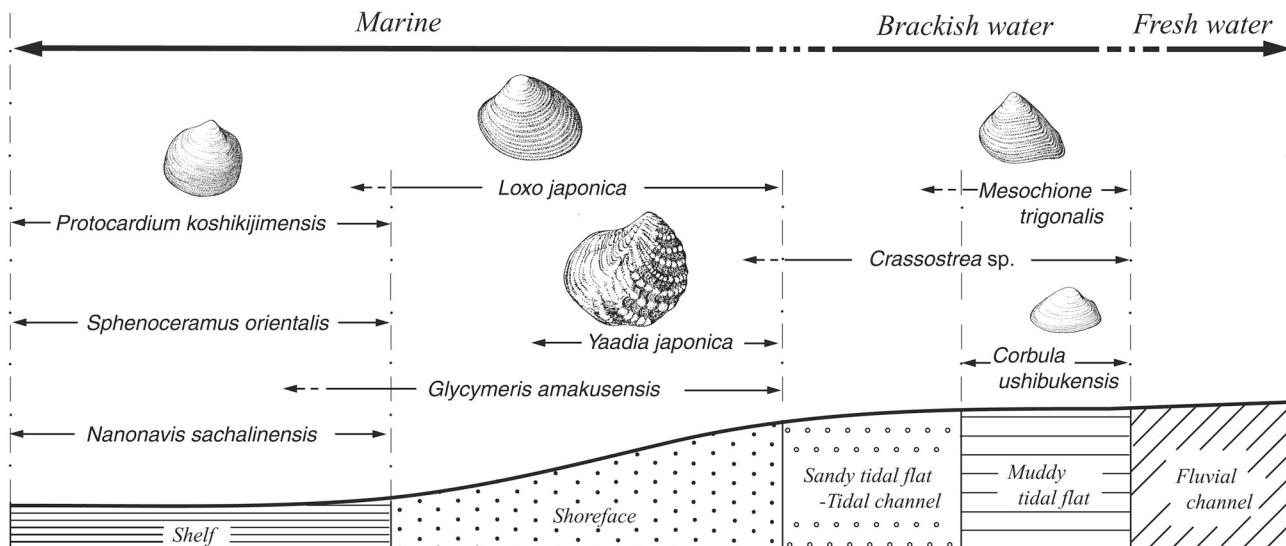
図6. *Crassostrea*のコロニーを示す産状写真とそのスケッチ。層理面に垂直な断面写真。A. 大島港南方における姫浦層群で観察された *Crassostrea* sp. コロニーの高さは約90cm。A'. Aのスケッチ。複数の個体が上方に向かって成長している。B. 御所浦島ノサバ崎東方における御所浦層群唐木崎層の *C. kawauchidensis* Tamuraのコロニー。マル印は合弁殻の蝶番部を示す。C. 御所浦島ノサバ崎東方における御所浦層群唐木崎層の *C. kawauchidensis* Tamuraのカキ礁。合弁殻が上方に向かって成長している。

し、この科の現生種は汽水域の内湾や干潟から豊富に産出するが、陸棚あるいはそれ以深の沖合いまで生息する種も多い。汽水生二枚貝として代表的な *Crassostrea* 属については後述するが、“中期”白亜紀と後期白亜紀で生息域はほとんど変わっていない。

このような汽水生二枚貝類を含む浅海生動物の属や科レベルでの出現や絶滅の様式、概略的な群集構成の変化については、Aberhan (1994) や田代 (1994) などすでに報告

されている。特に Aberhan (1994) は、おおまかな生息環境ごとに二枚貝や巻貝、腕足類などの特徴種の生活様式や食性の時代的な変化傾向を示した。その上で Aberhan は、これらの底生動物の生活様式が三畳紀後期から白亜紀を通じて大きな変化を示さなかった事を述べている。しかし、本論で注目したマルスダレガイ科については扱っておらず、検証すべき分類群や環境などが必ずしも網羅されていないなどの問題があるため（例えば、炭酸塩プラットフォーム

## Upper Cretaceous Himenoura Group



## "Mid"-Cretaceous Goshoura Group

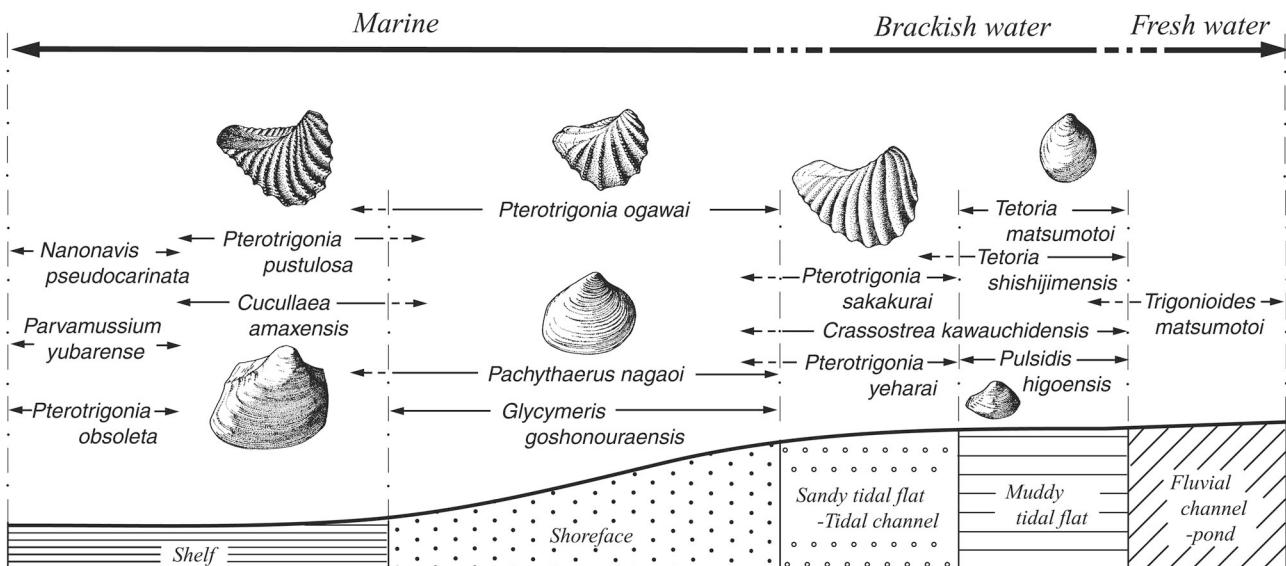


図7. 御所浦島の御所浦層群と大島の姫浦層群で復元された二枚貝化石の生息環境. 小松(2002), 熊谷・小松(2004), Komatsu and Maeda (in prep.)に基づく.

が含まれていない), これらについては今後も検討を要する。

### ジュラ紀～白亜紀の *Crassostrea* 属の分類とその生態

現生の *Crassostrea* 属（マガキの仲間）は汽水生の二枚貝で、泥質干潟上ではブーケ状のコロニーを形成する（図6）。そのため、このような自生産状を示す *Crassostrea* が産出した場合は、汽水域の干潟を示す環境の指標として重要になる。しかし、その一方で殻形態の変異が大きいため、化石では種のみならず属レベルの識別も困難な場合があり、*Crassostrea* 属を含む Ostreidae（イタボガキ科）の分

類は混乱している。特にこの属が出現したジュラ紀後期～白亜紀前期のグループでは、その混乱ぶりは著しい。加えて *Crassostrea* 属がいつごろから汽水域に適応し、現生種に近い生態をとっていたのかは必ずしも明らかではない。

*Crassostrea* 属の初期の種は、主に白亜紀の地層から報告されている（Stenzel, 1971）。しかし、Hudson and Palmer (1976) によって検討されたイギリスの上部ジュラ系から産出する *Praexogyra hebridica* は、チョーク層の構造やコロニーの産状は確認できないものの、*Crassostrea* 属と殻形態が良く似ており、*Crassostrea* 属を含む Ostreidae（イタボガキ科）に特徴的なチャンバー（chamber）が殻断面で無数に

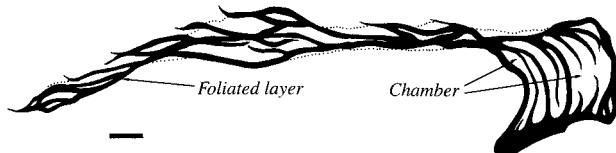


図8. *Crassostrea gigas* (Thunberg) の殻断面のスケッチ(現生標本)。葉状層 (Foliated layer) で仕切られた多くのチャンバー (Chamber) が観察される。スケールは1cm。

発達している。Komatsu *et al.* (2002) では、岐阜県荘川村の手取層群牛丸層産のカキ化石が、殻の形態・構造、産状や生息域の面で現生の *Crassostrea* 属とほとんど同じであることを述べ、明らかな *Crassostrea* 属の初期の種として *C. tectoriensis* と命名した。しかし、Komatsu *et al.* (2002) では、その产出年代を上位の御洗層が中部ジュラ系であることを根拠に中期ジュラ紀より古いとしたが、最近、御洗層の年代がアンモナイト化石によって最後期ジュラ紀か最前期白亜紀である可能性が指摘されたため(佐藤ほか, 2003), 牛丸層の年代はジュラ紀か新しくても最前期白亜紀と考えられる。ただし、*C. tectoriensis* を採集した層準は、御手洗層から500m以上も下位の層準であるため、*C. tectoriensis* の生息年代は白亜紀ではなくジュラ紀の可能性が高いだろう。

日本の白亜紀における *Crassostrea* 属には、複数の種があることが予想される。和歌山県の湯浅層や有田層、日本各地の物部川層群相当層などの下部白亜系から産出するカキ殻や *Ostrea* sp. の殻形態は明らかに *Crassostrea* 属の特徴を示し (田中ほか, 1984; 田代, 1993; Komatsu, 1999b), 熊本県から鹿児島県に分布する“中部”白亜系御所浦層群や御船層群からは *Crassostrea kawauchidensis* が報告されている (Tamura, 1977)。上部白亜系では九州西部の姫浦層群 (利光ほか, 1990) や四国から大阪に分布する和泉層群、北海道の函淵層群や蝦夷層群 (安藤ほか, 2003) からも礁を形成するカキ化石の報告があり、これらの多くも *Crassostrea* 属と考えられている。しかし、*C. kawauchidensis* 以外の *Crassostrea* 属については分類学的に記載が行われていないのが現状である。なお、山口県の吉母層 (上部ジュラ系もしくは下部白亜系) から報告された *Crassostrea yoshimoensis* は、チャンバー (chamber) の発達が著しく悪く、いくつつかの形態的な特徴は *Crassostrea* 属の定義から外れているため、再検討を要するだろう。

ここでは手取層群牛丸層の *C. tectoriensis* と“中部”白亜系御所浦層群の *C. kawauchidensis*、熊本県牛深市大島の上部白亜系姫浦層群から産出する *Crassostrea* 属について、殻形態と殻構造の観察から分類学的に検討し、産状観察や堆積相解析からその古生態や生息環境について検討する。なお、*Crassostrea* 属の形態や殻構造、生態に関する名称や記述は Stenzel (1971), Hudson and Palmer (1976) や 鎮西 (1982)に基づいており、手取層群牛丸層産の標本は Komatsu *et al.* (2002) の記載をもとに紹介する。

## 殻形態

*Crassostrea* 属の外形は変化に富み、一般的にやや屈曲したへら状から棒状を示す (図2 A-D)。殻サイズは様々で、*Crassostrea gigas* では殻高が 1 m に達するものもある。殻表面の腹縁部付近では、ひだ状の構造 (plication) が認められる種が多いが、このひだの発達具合にも個体差がある。分類上重要な形態的形質は主に殻の内側にあり、蝶番の形態、三ヶ月型の筋痕が殻後方やや腹側に位置すること、殻縁辺部に発達するカキの仲間に特徴的なコマータ (chomata) と呼ばれる刻み模様がない点、殻頂下洞 (umbonal cavity) が深いこと、殻サイズに対して小さい固着面などが重要である。ここで紹介する3種類のカキ化石では、これらの特徴が全て確認され、形態的には *Crassostrea* 属であることに間違いはない。しかし、牛丸層産の殻サイズについては、*C. gigas* をはじめとする大型のマガキ類と比べて最大でも殻高10cm以下と小さい特徴がある。また、これらの3種の殻表面に、ひだ状の構造はほとんど見られない。

## 殻構造

*Crassostrea* 属の殻構造は内層、外層ともに葉状層 (foliated layer) とチョーク層 (chalky deposit) が主体である。殻の外層表面は薄いプリズム構造 (prismatic layer) からなるが、殻表面が磨耗あるいは溶解によって保存されにくいため、化石だけではなく現生種でもこの構造が失われている場合が多い。現生の *Crassostrea* 属では殻全体にわたって葉状層からなる“しきり”が発達し、チャンバー (chamber) と呼ばれる小部屋状の構造が認められる (図8)。チャンバーの内側は一般的にチョーク層によって充填されるが、充填率が低く空隙の場合もある。カキの仲間に Spondylidae (ウミギクガイ科) にもチャンバーは認められるが (Malchus, 1998), チャンバーが殻全体にわたって形成され、チョーク層で充填される特徴は、*Ostrea* や *Crassostrea* などに独特的な構造である。

御所浦層群や姫浦層群の個体では、チャンバーは殻全体に渡って極めて良く発達しており、その内部はチョーク層で充填されている (図9)。牛丸層産の *C. tectoriensis* でもチョーク層で充填されているチャンバーが観察されるが、チャンバーの発達がやや悪く、その程度にも個体差が認められる。また、*Crassostrea* 属では一般的に殻が厚いが、*C. tectoriensis* でチャンバーの発達が悪い部分では殻が極めて薄く、その厚さはチャンバーが発達する部分の 1/4 程度である。

## 古生態

*Crassostrea* 属は生態についても特殊である。一般的に汽水環境で生息し、他の表生種と同様に岩礁などに固着して生活するほか、泥干潟上でブーケ状あるいは層状のコロニーを形成する場合が知られている (Stenzel, 1971)。コロニーは通常、数世代の個体で形成され、先代の殻を基盤として次の世代以降のカキが集合着生して上方や側方に成長

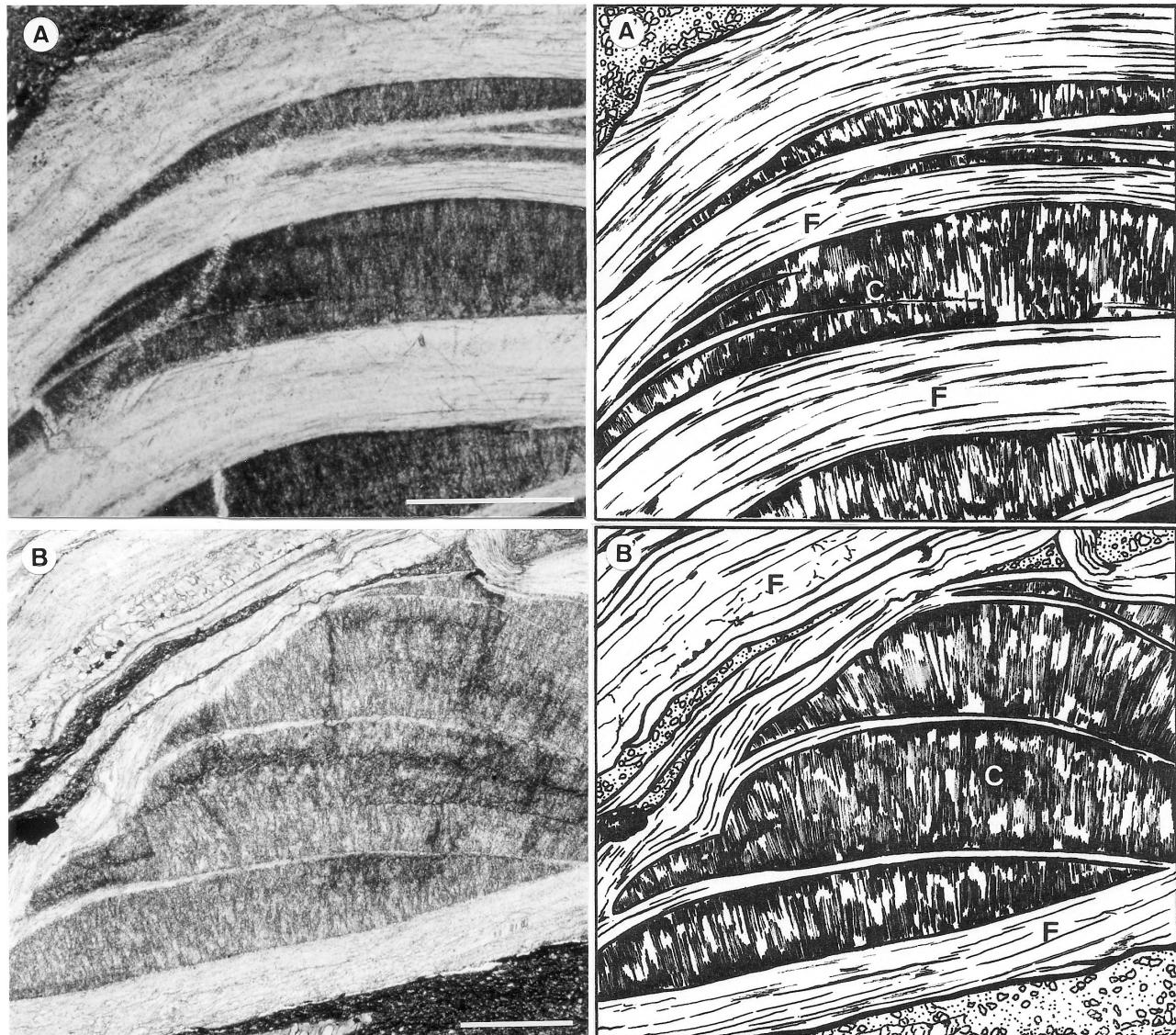


図9. *Crassostrea*の殻構造を示す薄片写真とそのスケッチ。成長方向に平行な殻断面。C, チョーク層(Chalky deposit); F, 葉状層(Foliated layer)。スケールバーは1 mm。A, A'; C: *C. kawauchidensis* Tamura, 御所浦層群江ノ口層, 御所浦島本郷。B, B'; C: *tetoriensis* Komatsu and Chinzei (NSMPM14805, 国立科学博物館), 手取層群牛丸層, 岐阜県荘川村牛丸。

した結果、コロニーは逆円錐形になる（図6）。すなわち、軟らかい底質上で局地的に岩礁地帯と同様な基盤をカキ自身が形成している。このような生態は、本来なら岩礁に固着するカキでは生息が不可能な泥底環境に進出する上で重要な生態的戦略である（鎮西, 1982）。また、チャンバーやチョーク層に空隙が多いため殻全体の密度が小さいことが、表生種である *Crassostrea* 属を泥底に埋没させない働きをしている（Chinzei, 1995）。

牛丸層産の *C. tetoriensis* では、2~3世代が連なるブーケ状のコロニーが認められる。第一世代は貝殻片や貝殻密集層上で集合着生し、2~3世代目が斜め上方に伸びているのが観察される。これらのコロニーは河川成堆積物の直上に重なる淘汰の良い黒色シルト岩からCorbiculidae（シジミガイ科）に属する自生の *Tetoria yokoyamai*とともに産出する。このシルト岩の多くは、比較的静穏な環境下で浮遊

状態の泥が沈降して形成されたと考えられ、平行葉理や斜交葉理からなるターピタイトの薄層や *Thalassinoides* isp.などの生痕化石、パイライトの濃集層などが観察される上面に、河川成堆積物を伴うことから汽水環境であるエスチャリーの閉鎖的な内湾成堆積物（central basin deposits）と考えられている（Komatsu et al., 2002）。したがって、*C. tetoriensis* は、汽水環境下でコロニーを形成する点では、現生の *Crassostrea* 属と同じである。

御所浦層群産の *C. kawauchidensis* や姫浦層群の *Crassostrea* sp. は、高さ1 m以上の巨大なコロニーを形成する。江ノ口層最上部の *C. kawauchidensis* は、潮汐干潟の堆積物から産出するが（Komatsu, 1999a），この堆積物は側方で河川成堆積物や潮下帶の砂洲、流路などの堆積物に変化している。また御所浦層群下部の鳥帽子層の堆積システムはエスチャリーであり（Komatsu, 1999a），このエスチャ

リ一内側に発達する干潟や内湾の堆積物からも *C. kawauchidensis* が産出する。

姫浦層群の *Crassostrea* sp. のコロニーについては、利光ほか（1990）や熊谷・小松（2004）で報告されており、御所浦層群と同様に高さ 1 m 以上のコロニーが頻繁に観察される。熊谷・小松（2004）は堆積相解析を用いて、自生産状のコロニーを含む地層が潮下帶付近の砂質潮汐干潟堆積物であることを報告している。また、安藤ほか（2003）は、北海道に分布する蝦夷層群三笠層の *Crassostrea* や、*Crassostrea* と近縁なグループである *Konbostrea* について産状観察をおこない、自生産状を示すカキ礁が砂質～泥質の潮汐干潟堆積物から産出することを示している。したがって、これら 3 種類の *Crassostrea* 属の古生態は、汽水環境であるエスチャリーや潮汐干潟に生息し、コロニーを形成する点では現生種と同じである。

#### *Crassostrea* 属の今後の研究に関わる問題点

今回扱った“中期”～後期白亜紀の *Crassostrea* 属の 2 種は、殻の形態や殻構造、古生態の面で現生の *Crassostrea* 属と非常に良く似ており、汽水域の環境指標種として有効であることが確認された。また、*Crassostrea* 属が出現した初期の種である後期ジュラ紀の *C. tetoriensis* でも古生態や生息域は現生の *Crassostrea* 属とほぼ同じである（Komatsu et al., 2002）。しかし、*C. tetoriensis* の殻サイズやチャンバーの発達具合、これらに影響される殻の厚さなどは、若干の違いが認められる（図 9）。

前期白亜紀の種については、今回、取り上げなかつたが、和歌山県に分布する物部川層群相当層の湯浅層や熊本県の川口層からも、明らかに *Crassostrea* 属に含まれる種がコロニーを形成して産出しており、これを含む湯浅層の堆積環境は、汽水域の干潟と考えられている（Maejima, 1984）。加えて、これらの殻サイズは、10cm 以下と小さく、チャンバーの発達が悪いなどの傾向が認められ、後期ジュラ紀の *C. tetoriensis* と良く似た特徴を示す。

一方、*C. kawauchidensis* や姫浦層群の *Crassostrea* sp. などの“中期”～後期白亜紀の種は、古生態だけでなく殻の形態や殻構造も現生の *Crassostrea* 属、その中でも特に *Crassostrea gigas* と非常に良く似ている。すなわち、汽水環境下に生息してコロニーを形成する生態的な特徴は、ジュラ紀後期や白亜紀前期の種でもすでに認められるが、現生種と同様のチャンバーの発達や 1m 以上に大型化する特徴は、“中期”白亜紀以降に見られる。これらの結果は初期の *Crassostrea* 属がまず汽水環境に進出し、その後、より現生種に近い殻構造や形態を備えた種が生じた可能性を示唆するだろう。

しかし、前期～中期ジュラ紀の *Ostreidae*（イタボガキ科）については、十分な調査が進んでおらず、より原始的な特徴を示す *Crassostrea* 属や現生の *Crassostrea* 属と非常に良く似た種が見つかる可能性も高い（鎮西, 1982）。日本のジュラ紀の種についても、東北地方や来馬層群などで *Ostreidae*

や“カキ”化石の産出報告があるが（Hayami, 1975），詳しく調査されていないのが現状である。今後、*Crassostrea* 属の起源を考える上で、ジュラ紀のカキ化石を検討する必要があるだろう。

Fürsich (1994) は主にヨーロッパと北アメリカ各地の標本を用いて中生代の塩分規制型の底生化石群集 (salinity-controlled benthic association) の構成を塩分ごとに示しており、塩分が 5～18% である中鹹水 (mesohaline) の領域では、大規模な礁やパッチ状のリーフを形成するカキが特徴的に産出することを述べている。さらにこれらのカキ群集 (oyster association) は、中期ジュラ紀～前期白亜紀の *Praexogyra* 属と“中期”～後期白亜紀の *Crassostrea* 属で代表されることを示している。*Praexogyra* 属が中期ジュラ紀～前期白亜紀で特徴的とした根拠は、主にイギリスやポルトガルなどのヨーロッパのデータに基づいている。しかし、先に述べたように日本の上部ジュラ系からは、*Crassostrea* 属の産出がすでに知られており、カキのコロニーも多数確認されている（ただし、現時点では日本からの *Praexogyra* 属の産出はない）。*Praexogyra* 属と *Crassostrea* 属の系統関係については、必ずしも明らかにはされていないため（Hudson and Palmer, 1976），今後の研究が必要であるが、カキ群集の時代的な構成変化には、大きな地域差が生じているかもしれない。

#### あとがき

日本の中生代における汽水生二枚貝化石の古生態や群集学的な研究をおこなうまでの問題点や手法について具体的な研究例を挙げた。しかし、ここで示した研究例を他の地域や分類群に適用する場合、多くの問題が生じる。例えば堆積相解析を用いた古環境の復元は、露頭状態に大きく左右されるため適用できる地域は限られている。自生産状に注目する場合も足糸付着型の表生種については評価が困難である。また、群集構成の変化は、気候帶や気候変動などにも大きく左右されるため、広域的なデータの検討も必要である。

これまでの研究はある地域内で限定された地層の化石群や産状の報告、生息域の復元を目的とした内容が中心となり、時代あるいは地域間の比較については、議論の焦点が主にその共通点や普遍性を見いだすことにおかれている場合が多かった。しかし、長い地質時代を通じて二枚貝の生態史などを考える場合、群集構成の違いや変化をもっと重視すべきだろう。地域間の違いについても同様である。日本のジュラ紀から白亜紀の汽水生二枚貝化石は産出量が多く、階レベルで様々な時代の地層から産出するため、北西太平洋地域のデータとして世界的に重要である。今後も多様な視点からの研究の発展が望まれる。

#### 謝辞

本研究を進めるにあたり、白亜系の地質や化石群につい

て京都大学の前田晴良助教授、坂倉範彦博士、御所浦白亜紀資料館の田代正之博士、廣瀬浩司学芸員、元熊本大学の岩崎泰穎博士、御船町恐竜博物館の池上直樹学芸員には有益な御助言を頂き、大阪学院大学の鎮西清高教授には主にカキの分類や古生態についてご指導を賜り、その上初稿を読んで頂いた。また、堆積環境については、京都大学在学時に増田富士雄教授に極めて適切な御意見、御指導を頂いた。御所浦島での調査では、御所浦町教育委員会や御所浦白亜紀資料館の方々とホテル島田の島田義昌・ユキエ夫妻に大変お世話になった。査読者の茨城大学の安藤寿男助教授と東北大学の佐藤慎一博士には、建設的なご指摘を頂いた。以上の方々にこの場を借りて心からお礼を申し上げます。

## 文献

- Aberhan, M., 1994. Guild-structure and evolution of Mesozoic benthic shelf communities. *Palaios*, **9**, 516-545.
- 安藤寿男・橋本聰子・横山芳春, 2003. 北海道中部蝦夷層群三笠層におけるカキ化石密集層（前～中期チューロニアン）のタフォノミーと古生態学的意義。三笠市立博物館紀要, (7), 1-17.
- Boersma, J. R. and Terwindt, J. H. J., 1981. Berms on an intertidal shoal: shape and internal structure. In Nio, S. D., Shuttenhelm, R. T. E. and Van Weering, Tj. C. E., eds., *Holocene Marine Sedimentation in the North Sea Basin. Special Publication of the International Association of Sedimentologists*, **5**, 39-49.
- Casey, R., 1955. The Neomiodontidae, a new family of the Arcticacea (Pelecypoda). *Proceeding of the Malacological Society of London*, **31**, 208-222.
- 鎮西清高, 1982. カキの古生態学(1)。化石, (31), 27-34.
- Chinzei, K., 1984. Paleoecology of shallow sea molluscan faunas in the Neogene deposits of Northeast Honshu, Japan. *Geobios, Mém. Special*, **8**, 135-143.
- Chinzei, K., 1995. Adaptive significance of the lightweight shell structure in soft bottom oysters. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläoentologie, Abhandlungen*, **195**, 217-227.
- Elliott, T. and Gardiner, A. R., 1981. Ripple, megaripple and sandwave bedforms in the macrotidal Loughor Estuary, South Wales, U.K. In Nio, S. D., Shuttenhelm, R. T. E. and Van Weering, Tj. C. E., eds., *Holocene Marine Sedimentation in the North Sea Basin. Special Publication of the International Association of Sedimentologists*, **5**, 51-64.
- Fürsich, F. T., 1981. Salinity-controlled benthic associations from the Upper Jurassic of Portugal. *Lethaia*, **14**, 203-223.
- Fürsich, F. T., 1994. Palaeoecology and evolution of Mesozoic salinity-controlled benthic macroinvertebrate associations. *Lethaia*, **26**, 327-346.
- Fürsich, F. T. and Kauffman, E. G., 1984. Palaeoecology of marginal marine sedimentary cycles in the Albian Bear River Formation of southwestern Wyoming. *Palaeontology*, **27**, 501-536.
- Fürsich, F. T. and Kirkland, J. I., 1986. Biostratinomy and paleoecology of a Cretaceous brackish lagoon. *Palaios*, **1**, 543-560.
- Fürsich, F. T. and Werner, W., 1986. Benthic associations and their environmental significance in the Lusitanian Basin (Upper Jurassic, Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläoentologie, Abhandlungen*, **172**, 271-329.
- Hayami, I., 1961. On the Jurassic Pelecypod faunas in Japan. Journal of the Faculty of Science, *University of Tokyo*, **13**, 243-343.
- Hayami, I., 1965. Lower Cretaceous Marine Pelecypods of Japan, Part 2. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University*, **17**, 73-150.
- Hayami, I., 1975. A systematic survey of the Mesozoic Bivalvia from Japan. *Bulletin of the University Museum, the University of Tokyo*, **10**, 1-228.
- 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, **47**, 71-84.
- 廣瀬浩司, 2000. 熊本県御所浦島の花岡山で見られる白亜紀後期の貝類群集と堆積相。御所浦白亜紀資料館報, **1**, 15-21.
- 廣瀬浩司, 2002. 白亜紀中頃の御所浦層群産ウミタケガイモドキ超科 *Myopholas* の生息域と古生態について。御所浦白亜紀資料館報, **3**, 29-34.
- Hudson, J. D., 1963a. The recognition of salinity-controlled mollusc assemblages in the Great Estuarine Series (Middle Jurassic) of the Inner Hebrides. *Palaeontology*, **6**, 318-326.
- Hudson, J. D., 1963b. The ecology and stratigraphical distribution of the invertebrate fauna of the Great Estuarine Series. *Palaeontology*, **6**, 327-348.
- Hudson, J. D., 1990. Salinity from faunal analysis and geochemistry. In Briggs, D. E. G. and Crowther, P. R., eds., *Palaeobiology*, 406-408. Blackwell Science, Oxford.
- Hudson, J. D. and Palmer, T. J., 1976. A euryhaline oyster from the middle Jurassic and the origin of the true oysters. *Palaeontology*, **19**, 79-93.
- Keen, M. and Casey, R., 1969. Corbiculidae. In Moore, R. C. and Teichert, C., eds., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Mollusca 6, Part N, 2 of 3*, 664-670. Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- Keen, M., 1969. Veneracea. In Moore, R. C. and Teichert, C., eds., *Treatise on Invertebrate paleontology, Mollusca 6, Part N, 2 of 3*, 670-690. Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- Kobayashi, T. and Suzuki, K., 1939. The brackish Wealden fauna of the Yoshimo beds in Prov. Nagato. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **14**, 213-224.
- Komatsu, T., 1999a. Sedimentology and sequence stratigraphy of a tide- and wave-dominated coastal succession: the Cretaceous Goshoura Group, Kyushu, southwest Japan. *Cretaceous Research*, **20**, 327-342.
- Komatsu, T., 1999b. Depositional environments and bivalve fossil assemblages of the Lower Cretaceous Arida Formation, southwest Japan. *Journal of the Geological Society of Japan*, **105**, 643-650.
- 小松俊文, 2002. 水管をもつ白亜紀の二枚貝化石 *Goshoria* の古生態。平成12年度深田研究助成, 9-22。財團法人深田地質研究所。
- 小松俊文・安藤寿男, 1996. 静岡県西部下部白亜系伊平層の層序と堆積環境。地学雑誌, **105**, 67-76.
- Komatsu, T., Chinzei, K., Zakhira, M. S. and Matsuoka, H., 2002. Jurassic soft-bottom oyster *Crassostrea* from Japan. *Palaeontology*, **45**, 1037-1048.
- Komatsu, T. and Maeda, H., Stratigraphy and fossil bivalve assemblages of the mid-Cretaceous Goshoura Group, southwest Japan (in preparation).
- 小松俊文・西宮義昭・石田啓祐, 2003. 徳島県化石同好会, 化石, (73), 61-63.
- 熊谷太郎・小松俊文, 2004. 熊本県牛深市大島に分布する姫浦層群の堆積環境と二枚貝化石群。化石, (76), 63-75.
- Maejima, W., 1984. Fining-upward sequences in the early Cretaceous braided-fluvial deposits, western Kii Peninsula, Southwest Japan. *Journal of the Geological Society of Japan*, **89**, 645-660.
- Malchus, N., 1998. Multiple parallel evolution and phylogenetic significance of shell chambers and chomata in the Ostreoida (Bivalvia). In Johnston, P. A. and Haggart, J. W., eds., *Bivalves: an Eon of Evolution*, 393-407. University of Calgary Press, Calgary.
- 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.
- 松島義章・大嶋和雄, 1974. 繩文海進期における内湾の軟体動物群集。第四紀研究, **13**, 135-159.
- 長尾 巧, 1922. 天草の地質略報 (一)。地質学雑誌, **34**, 41-56.
- 佐藤 正・蜂矢喜一郎・水野吉昭, 2003. 岐阜県荘川村手取層群から産出したジュラ紀末期～白亜紀初期アンモナイト。瑞浪市化石博物館研究報告, **30**, 151-165.
- Stenzel, H. B., 1971. Oysters. In Moore, R. C. and Teichert, C., eds.,

- Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 6, Part N, 3 of 3*, 953-122. Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- Tamura, M., 1977. Cenomanian bivalves from the Mifune Group, Japan, Part 2. *Memoir of the Faculty of Education, Kumamoto University*, **26**, 107-144.
- 田中 均・香西 武・田代正之, 1984. 高知県物部村日比原川流域の下部白亜系の層序. 高知大学学術研究報告(自然科学), **32**, 1-9.
- 田代正之, 1993. 日本の白亜紀二枚貝相, Part 1: 秩父帯・“領家帯”の白亜紀二枚貝相について. 高知大学学術研究報告(自然科学), **42**, 105-155.
- 田代正之, 1994. 日本の白亜紀二枚貝相, Part 2: 四万十帯, 飛騨・三郡帯, 東北・北海道の白亜系. 高知大学学術研究報告(自然科学), **43**, 1-42.
- 田代正之・野田雅之, 1973. 九州のいわゆる姫浦層群の地質時代. 地質学雑誌, **79**, 465-480.
- 利光誠一・加納 学・田代正之, 1990. 姫浦層群上部亜層群の化石カキ礁. 化石, (49), 1-12.
- Yabe, H., Nagao, T. and Shimizu, S., 1926. Cretaceous mollusca from the Sanchu graben in the Kwanto mountainland, Japan. *Science Reports of the Tohoku Imperial University*, **7**, 111-124.
- Yin, J. and Fürsich, F. T., 1991. An endemic brackish water faunule from the Middle Jurassic of southern Qinghai province, China. *Palaontologische Zeitschrift*, **65**, 105-117.

(2004年3月15日受付, 2004年6月20日受理)

