

付着生物と産状からみた二枚貝 *Gervillaria* sp. の古生態： 鹿児島県獅子島の白亜系柏栗層の例

平田 正礼¹・近藤 康生¹・高須 功治¹・廣瀬 浩司²・田代 正之²・遠藤 浩³

- (1 高知大学理学部自然環境科学科 〒780-8520 高知県高知市曙町2-5-1)
(2 御所浦白亜紀資料館 〒866-0321 熊本県天草郡御所浦町4310-5)
(3 京都大学大学院理学研究科 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町)

Paleoecology of a bivalve *Gervillaria* sp. from the Cretaceous
Kashiwaguri Formation in Shishijima Island, Kagoshima Prefecture,
based on the analysis of epibionts and mode of occurrence

Masanori HIRATA¹, Yasuo KONDO¹, Koji TAKASU¹,
Koji HIROSE², Masayuki TASHIRO² and Hiroshi ENDO³

- (1 Department of Natural Environmental Science, Faculty of Science, Kochi University, Akebono-cho 2-5-1, Kochi 780-8520, Japan)
(2 Goshoura Cretaceous Museum, Goshoura-machi 4310-5, Amakusa-gun, Kumamoto 866-0321, Japan)
(3 Graduate School of Science, Kyoto University, Oiwake-cho, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan)

Abstract

Mode of occurrence, including distribution of epibionts and shell orientation, was analyzed for specimens of *Gervillaria* sp. from the Cretaceous (Cenomanian) Kashiwaguri Formation in Shishijima Island, Kagoshima Prefecture, Kyushu. Most of the specimens are articulated and embedded with their shells parallel to the bedding. The upward valves are either right or left, and no preferred orientation was recognized. The orientation is therefore considered to represent a physically stable position after death and transportation, rather than a preserved life orientation. Serpulids and bryozoans were found mostly inside the articulated specimens, suggesting colonization after death. The articulated shells acted as a shelter for such epibionts. On the other hand, larger epibionts, such as solitary corals, *Plicatula* and *Arca* were found only on the outside of right valves. The preserved life position of byssally-attached *Arca* strongly suggests preservation under rapid burial on the shells of *Gervillaria* sp. probably still living at that time. These observations suggest that the life position of *Gervillaria* sp. was reclining or only very shallowly buried with the right valve upward and exposed on the inner shelf and lower shoreface environments. This reconstruction is consistent with those inferred previously from functional morphological analysis for European specimens belonging to the same genus having similar inequivalve morphology.

Key words : *Gervillaria*, Bakevellidae, Bivalvia, Cretaceous, Cenomanian, Shishijima, Kashiwaguri Formation, Kagoshima, Goshoura Group, paleoecology

はじめに

Gervillaria は、ジュラ紀から白亜紀にかけて生息した翼形亜綱ウグイスガイ目バケベリア科に属する、左右不等殻の二枚貝属である。本属の古生態は、これまで機能形態学的手法によって復元されており、著しく不等殻の種は、ふくらみの強い左殻を下にして海底面に横たわりながら足糸により体を固定する“ねじれ横臥生活者 (twisted recliner)”と推定されている (Seilacher, 1984; Muster, 1995; Aberhan and Muster, 1997)。ただし、この推定には、直接的な証拠である産状の観察によって確かめられていないという難点があった。

本研究では、鹿児島県出水郡獅子島 (図1) に分布する御所浦層群より得られた多数の標本 (*Gervillaria* sp.) を対象として、産状、特に付着生物の観察を行い、生息姿勢および古生態の復元を試みた。

獅子島からは *Gervillaria* sp. cf. *haradae* の産出がすでに報告されている (山本・速水, 1971) が、これは本稿で *Gervillaria* sp. としている種と同じものと思われる。さらに、松田 (1985) が S-Va 層 (獅子島層) より *Phelopteria erecta* として報告した標本 (松田, 1985, 図版 1, fig.7) も本種 *Gervillaria* sp. の右殻であると考えられるので、その産出層位は獅子島層まで伸びることになる。

なお、今回の研究で用いた *Gervillaria* sp. は著者らの研究の結果、未記載種の可能性が高いことが判明している (平田ほか, 2003, 2004) が、その記載については別途公表する予定である。

層序と堆積相の概要

田代・松田 (1984) は、本層群を下位より幣串層、片側層、立石層、柏栗層、獅子島層の 5 層に区分したが、その後著者の一人、廣瀬 (2001, 2005) が立石層下部層は柏栗層、立石層上部層は幣串層と柏栗層の一部であるとし、4 層に区分した。本稿では後者の区分を用いる。なお、獅子島に分布する御所浦層群の地質時代はアンモナイトおよび二枚貝によってセノマニアン最初期 (lower Lower Cenomanian) からセノマニアン中期 (Middle Cenomanian) と推定されている (田代・松田, 1984)。

柏栗層は獅子島東岸の柏栗付近を中心に海岸線とほぼ平行に、背斜構造をなして分布する。本層の層厚は約 250m であり、全般に砂岩優勢な砂岩シルト岩互層であるが、本稿で扱う *Gervillaria* sp. が確認されたのは柏栗層の中でも細粒砂～極細粒砂岩相のみである (図 2)。この岩相からはストーム堆積物とみられるレンズ状化石密集層が散見されるものの、

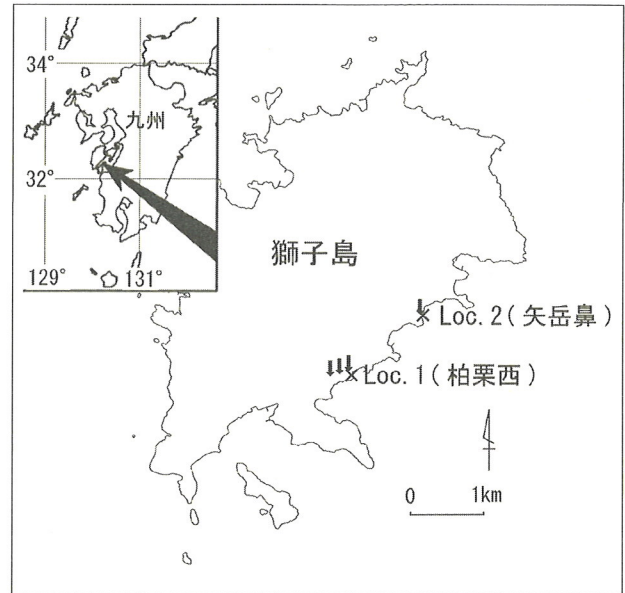


図 1. 獅子島における *Gervillaria* sp. の産出地。

×: 本研究での産出確認地点 矢印: 山本・速水, 1974 における産地 (3231, 3232, 3311, 3312)

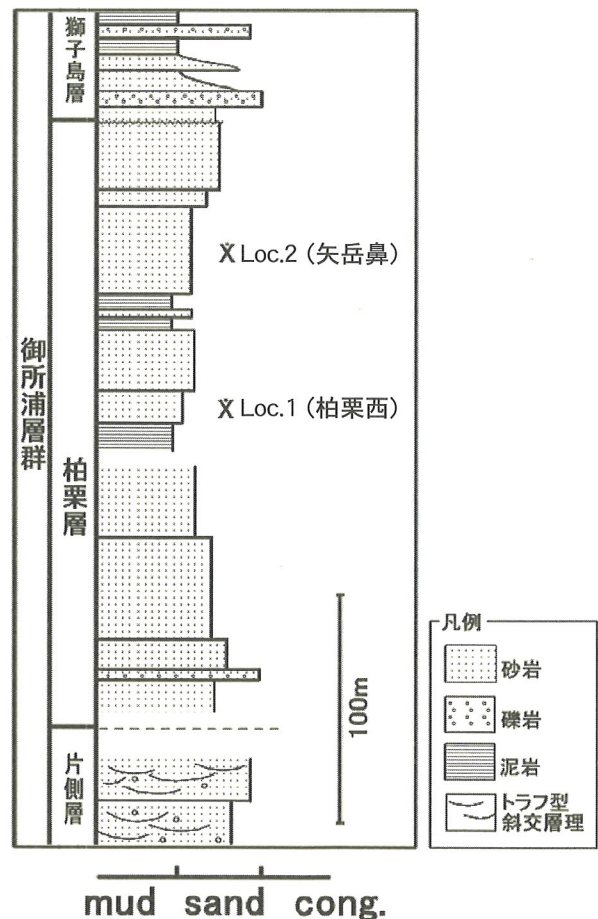


図 2. 柏栗層の総合柱状図および *Gervillaria* sp. の産出層序。

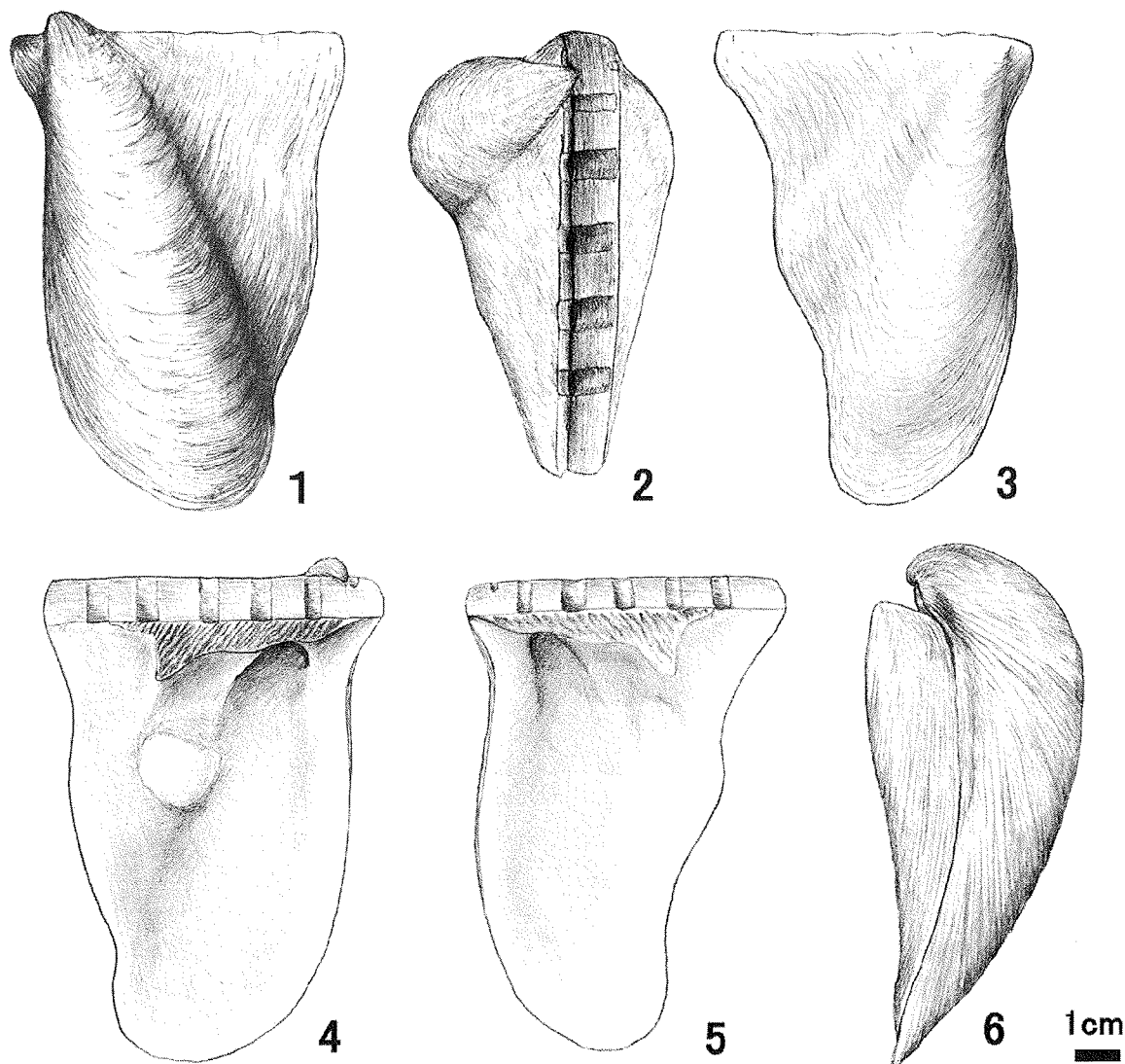


図 3. *Gervillaria* sp. の復元図.

1: 左殻外形 2: 背縁部外形 3: 右殻外形 4: 左殻内形 5: 右殻内形 6: 前縁部外形

全体的に生物攪拌を強く受けた均質な砂岩層が発達していることから下部外浜から陸棚にかけての堆積物であると推定される。

地層中での向きと付着生物

多くの標本は、蝶番はつながっているものの殻は閉じきっておらず、やや開いている。本種は現生 *Isognomon* 属のように複数の靱帯窩をもち、個々の靱帯が大きい。また左右殻の靱帯面同士のなす角度が小さく、左殻の殻頂が突出しているという構造上(図 3)、死後閉殻筋が完全に弛緩しても殻は完全には開かない。このことから、やや開いている個体は死後、閉殻筋が弛緩した後、または軟体部が失われた後、靱帯が破損し殻が分離するまでの間の状態を示すものであり、化石化の段階としては、通常の一

枚貝における殻が開いた状態 (butterflied) に相当する産状とみなすことができる。

Loc.1 (柏栗西) では、本種の産出層位では時折ハンモック状斜交層理が見られ、その基底に貝化石がストームのラグとして含まれる。また、生物攪拌を受けた淘汰の良い極細粒砂岩中にも貝化石が散在する(図 4)。これらの特徴により、静穏時波浪作用限界より深い暴風時波浪限界よりは浅い、内側陸棚に位置していたと考えられる。 *Pterotrignia* (*Pterotrignia*) *pustulosa*, *Pachythaerus nagaoui*, *Turritella* sp. などが散在または密集しており、この 3 種の合計が産出化石個体数の 9 割近くを占める。 *Gervillaria* sp. はストームのラグには見られず、極細粒砂岩中だけにまばらに見つかる。 *Gervillaria* sp. の産出頻度は個体数にして全体の 1% 程度である

表 1. 付着生物のある *Gervillaria* sp. の標本リスト

標 本	産 出 状 態	付 着 生 物
KSG.MH001a	合弁・殻はやや開いている	右殻内面にウズマキゴカイ
KSG.MH003	合弁・殻はやや開いている	右殻外面に <i>Plicatula</i> sp. 合弁
KSG.MH004a	合弁・殻は閉じている	左殻外面にウズマキゴカイ
KSG.MH005	離弁・左殻	左殻外面にウズマキゴカイ
KSG.MH006	合弁・殻は閉じている	右殻外面に単体サンゴ 2 個体
KSG.MH009	合弁・殻はやや開いている. 切断研磨標本	小型二枚貝(カキ?) が右殻外面に数個体, 内面に 1~2 個体
KSG.MH016	離弁・左殻	左殻内面にゴカイの棲管
KSG.MH018	離弁・左殻	左殻内面に二枚貝(カキ?)
KSG.MH019	合弁・殻は閉じている	右殻外面に単体サンゴ 2 個体
KSG.MH026	離弁・左殻	左殻内面にゴカイの棲管, ウズマキゴカイ
KSG.MH027	合弁・殻は開いている	両殻内面にウズマキゴカイ
KSG.MH029	合弁・殻は開いている	両殻内面にコケムシ, ウズマキゴカイ
KSG.MH030	合弁・殻は閉じている	右殻外面に <i>Plicatula</i> sp. 合弁, <i>Arca (Eonavicula) tashiroi</i> 合弁, および <i>Plicatula</i> sp., 表面に単体サンゴ 1 個体

が, 層位間隔約 5 m, 層理面上の約 15m 四方の範囲に合弁個体が 11 個体, 離弁殻が 6 個見られた。ただし, それぞれの個体が接触するほど密集した産状は見つかっていない。合弁個体の層理面に対する向きの内訳は, 層理面に対し水平で右殻が上になっているものが 4 個体, 左殻が上になっているものが 5 個体, 層理面に対し斜めになっているものが 2 個体であった。また, 離弁個体の多くは左殻で, 殻表を上に向けたうつ伏せの状態で産出した。

Loc.2 (矢岳鼻) では, *Pterotriconia (Pterotriconia) pustulosa*, *Turritella* sp., *Pachythaerus nagaoui* などの含まれる癒着型ハンモック状斜交層理基底部の化石密集層も見られるが, その中に本種は見られず, その下位に当たる, ゴカイの棲管が散在する生物攪拌を受けた細粒砂岩中に, 部分的に集中して本種が合弁で産出する (図 5)。本種の産出層位では, 本種の他に *P. (P.) pustulosa*, *Turritella* sp., *Goshoraia crenulata*, *Pachythaerus nagaoui*, *Cucullaea (Idonearca) amaxensis* などが見られ, *P. (P.) pustulosa* が全産出個体数の約 6 割を占める。Loc.2 も Loc.1 とほぼ同様の堆積構造が見られることから内側陸棚であると判断される。本種が集中している場所では, 層位間隔 30cm, 奥行き 30cm, 幅 100cm の範囲内に合弁個体が 6 個体見られ, 層理面に対し平行で平坦な右殻が上になっているものが 2 個体, 左殻が上になっているものが 3 個体, 層理面に対し斜めになっているものが 1 個体見られた。集中しているとはいっても, それぞれの個体は接触しておらず, 15~40cm 程度離れている。また, この産地の個体はいずれも殻が閉じていた。

矢岳鼻で見られるような, 複数個体が集まって産

出する様子は転石中でもしばしば確認でき, 個体どうしがより接近した産状も見られるが, 個体どうしが接触するには至らず, いずれも個体の向きに規則性はない。なお, いずれの産地でも幼殻は見つかっておらず, 唯一, 転石より殻長 5 cm 程度のものが得られたのみである。

両地点での観察結果は, 岩相に若干の違いが見られるものの, 多くの個体が合弁であり, 合弁個体の殻の向きが層理面に平行になっているものが多い点で, ほぼ同じである。しかし, 左右どちらに倒れているかはおおよそ半々であった。これは左右非対称の殻を持つ本種の生息時の状態を保持したものはあり得ず, 死後海底面に横たわった物理的に安定な姿勢を示すものと考えられる。

付着生物の観察

露頭で観察した個体では確認できなかったが, 転石からの採集により, 殻に単体サンゴ, *Plicatula* sp., ウズマキゴカイなどの生物が付着している標本が 12 個体得られた (表 1)。その付着部位は, 両殻の全体にわたるが, 付着生物と付着部位には一定の関係が見られた。すなわち, 殻の閉じた合弁個体の右殻外面には 1cm ほどの大きさの単体サンゴ, *Plicatula* sp. や *Arca (Eonavicula) tashiroi* が見つかるのに対して, 殻の開いている個体や離弁標本の両殻内面にはより小型の固着生物であるウズマキゴカイやコケムシと, やや大きなゴカイの棲管が見られる (図 6)。

また, 殻の開いている個体を殻頂から腹縁に向かって切断し研磨したところ, 殻の表面に複数のカキの仲間と思われる二枚貝が付着していることが確認

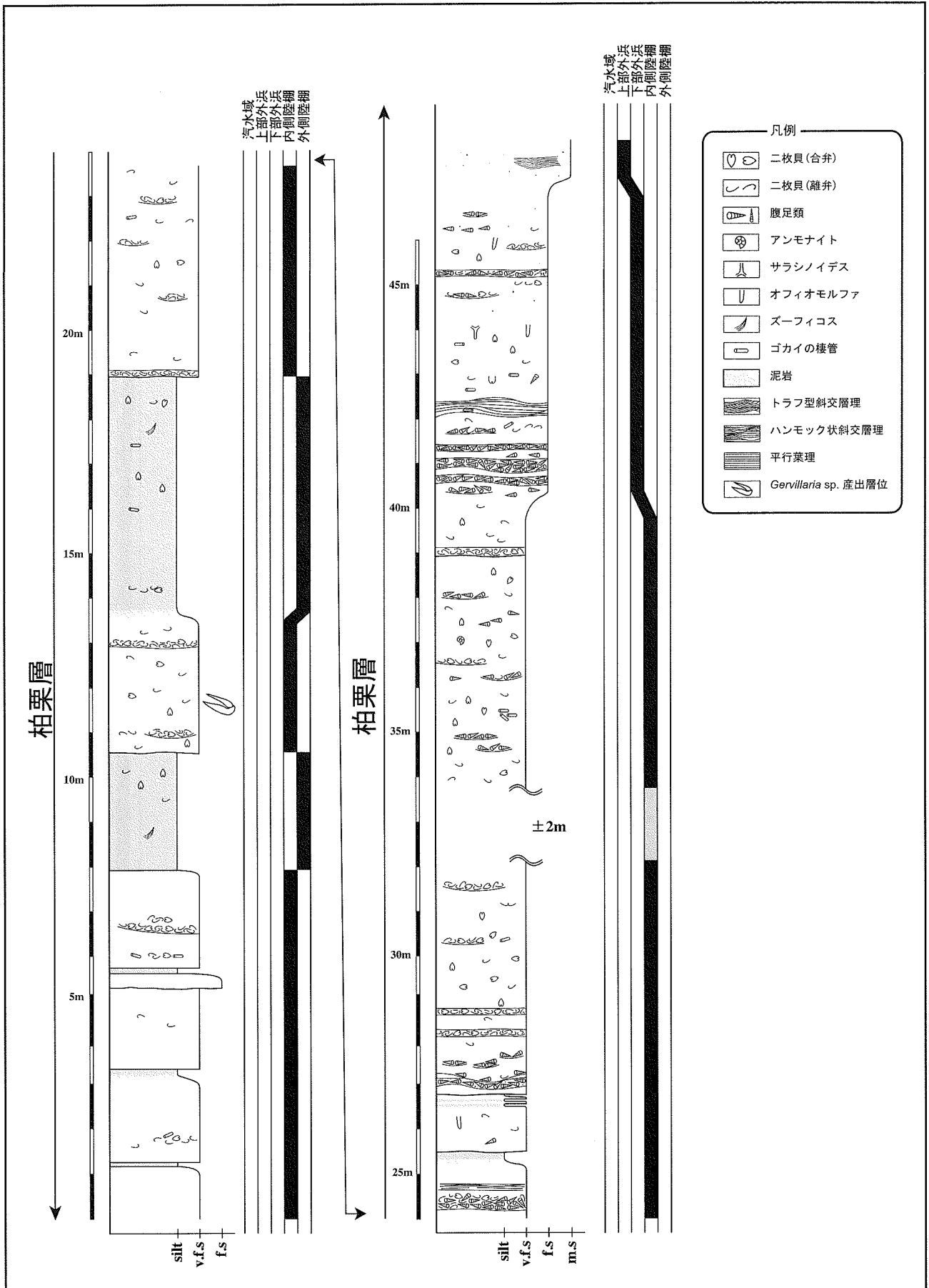


図 4. 柏栗西における柱状図.

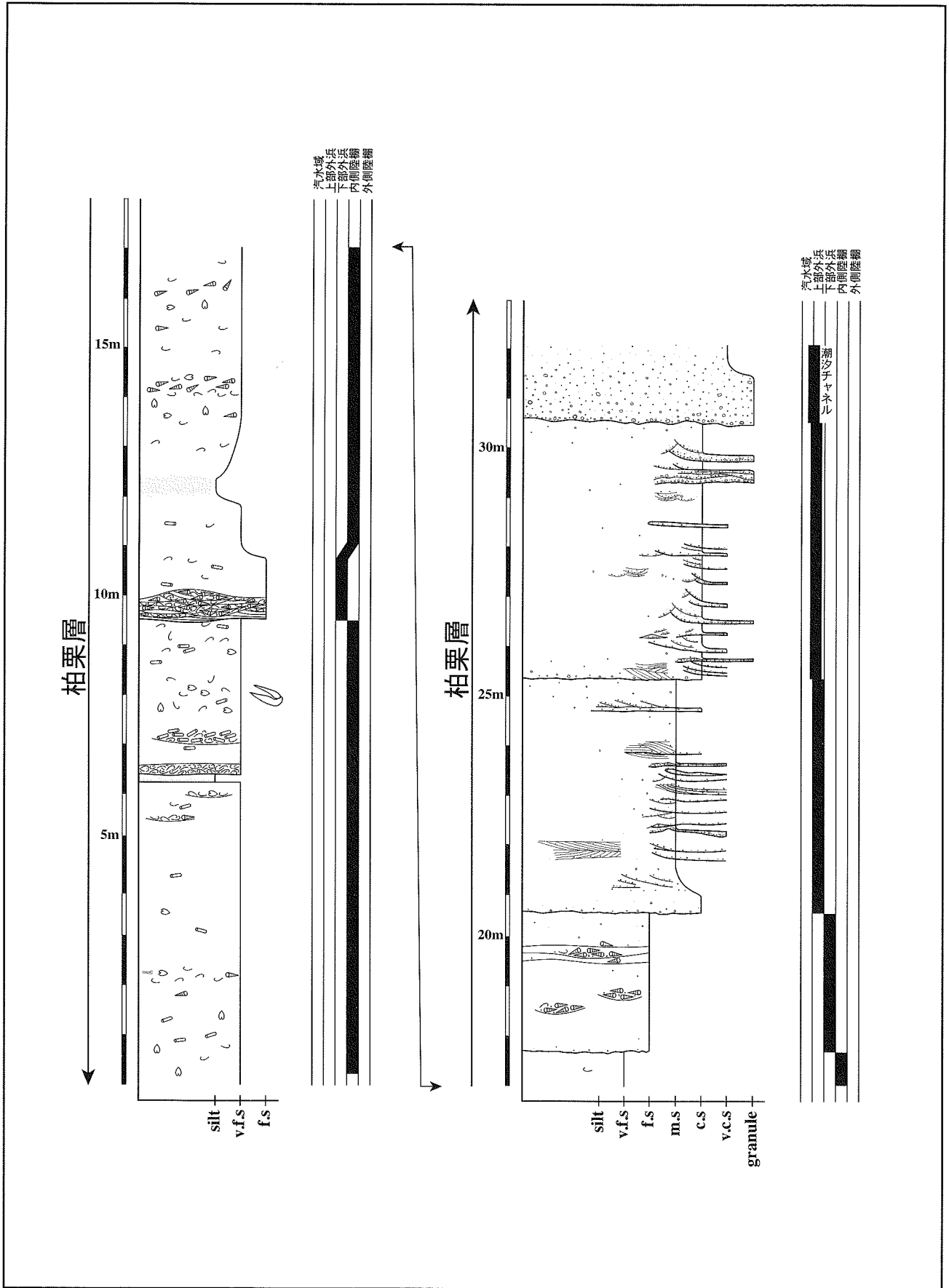


図 5. 矢岳鼻における柱状図. (凡例は図 4 と同じ.)

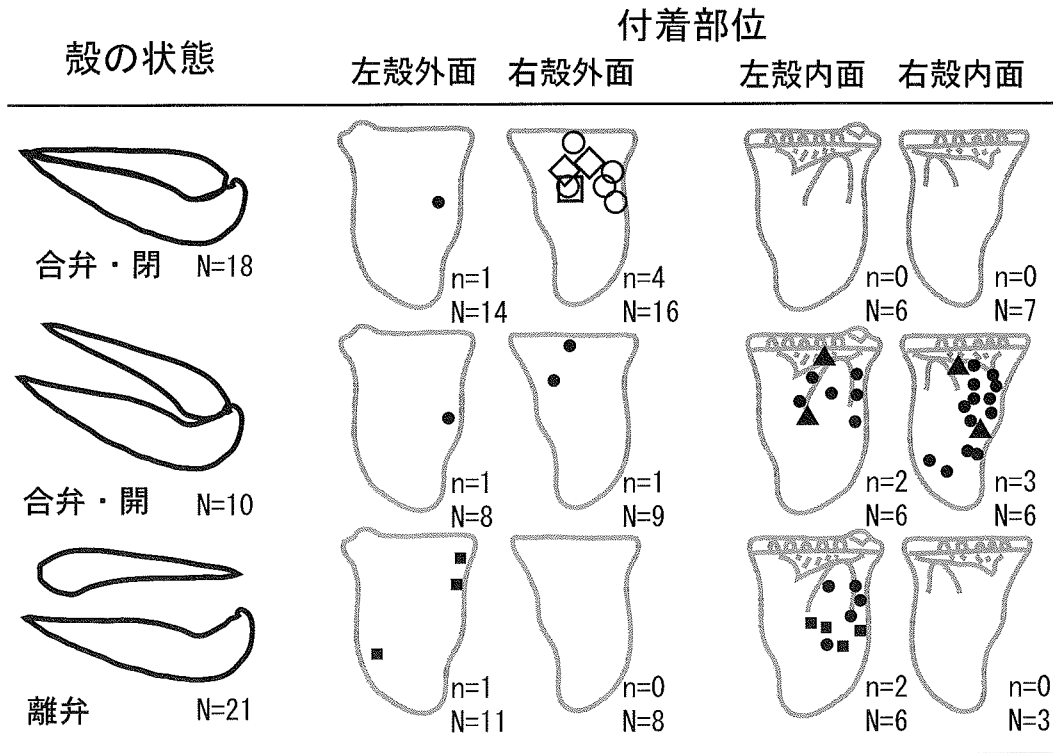


図 6. *Gervillaria* sp. に見られる付着生物.

N: 観察標本数, n: 付着生物の見られた個体の数
 ○単体サンゴ, □*Arca (Eonavicula) tashiroi*, ◇*Plicatula* sp.,
 ●ウズマキゴカイ, ■ゴカイの棲管, ▲コケムシ

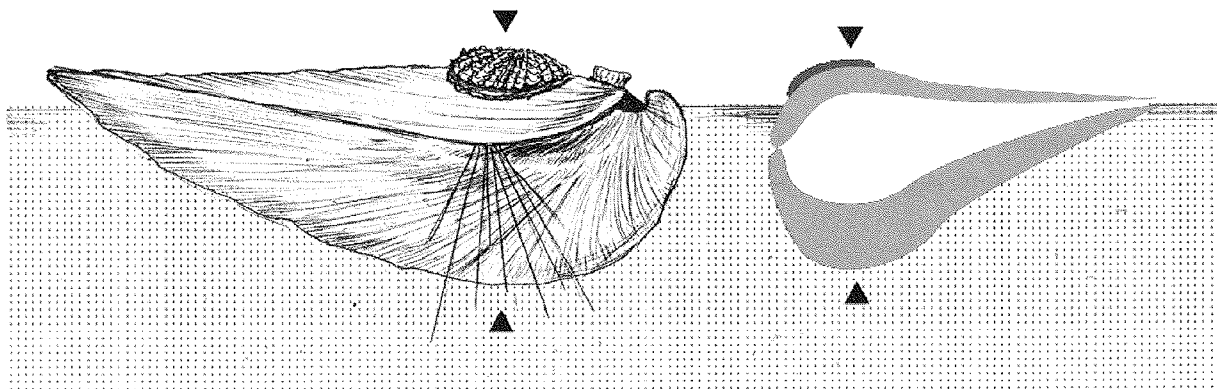


図 7. *Gervillaria* sp. の生息姿勢復元.

足糸を用いた“ねじれ横臥生活者”として復元. 右は前後方向の殻断面.

できた. その大きさはいずれも 7 mm 程度と小型である. 付着は右殻外面に多く (4~5 個体), 両殻内面には少ない (1~2 個体).

殻の開いている個体は明らかに死後埋没したものであり, 付着生物の見られる部位は咬合面や外套膜に覆われていたはずの部位など, 貝の生存中には付着不可能な部位にわたっている. したがって, ウズマキゴカイとコケムシが付着したのは確実に死後で

あると判断され, 死後, 海底面に横たわった *Gervillaria* の殻が, 付着生物の棲家となったことを示す. また, 殻の表面に *Plicatula* sp. や単体サンゴのようなセメントによる固着者だけでなく, 足糸固着性の *Arca (Eonavicula) tashiroi* も殻頂を上にした生息時の姿勢を維持していることから, 生きたまま埋没した可能性がある. 付着先の個体の殻が閉じていることは, 付着先の *Gervillaria* sp. もまた, 埋没

時まで生きていた可能性が高い。

また, *Plicatula* sp. や *Arca (Eonavicula) tashiroi*, また単体サンゴの付着した部位は, 殻本体の殻頂周辺から後翼の中央あたりまでの範囲であり, 右殻がほぼ完全に露出していたことも示唆される。逆に左殻表面には同様の付着生物が見られず, 殻の開いた標本にウズマキゴカイが見られるのみであることは, 生存時に左殻が露出していなかったことを示しているのかもしれない。

殻が溶けている標本が多いので穿孔生物の分布実態は把握しづらいが, 穿孔性多毛類 *Polydora* の坑道が左殻の後翼部に認められる標本も見つかっている。なお, 左殻は生息時に下側になると推定しており, 穿孔生物の存在はこの復元と矛盾するようにも見えるが, 殻縁から穿孔されたものであるので矛盾するわけではない。

まとめ

獅子島柏栗層産の多くの *Gervillaria* sp. が示す, 地層面と平行な姿勢は, 死後運搬されたあとの物理的に安定な姿勢であり, 生息時の姿勢がそのまま残されたものではない。しかし, 単体サンゴと *Plicatula* sp. が右殻に限って見つかることから, 右殻を海底面上に露出させて, 砂泥底に生活していたことが推定できる(図7)。この推定は, 従来, *Gervillaria* 属の機能形態学的検討から得られているねじれ横臥生活者という結論と一致する。

引用文献

- Aberhan, M. and Muster, H. (1997) : Palaeobiology of early Jurassic Bakevellid bivalves from western Canada. *Palaeontology*, 40, 799-815.
- 平田正礼・近藤康生・廣瀬浩司・田代正之・遠藤 浩 (2003) : 鹿児島県獅子島の上部白亜系御所浦層群より産出したバケベリア科二枚貝 *Gervillaria* sp. の殻形態, 生息姿勢と生息場所. 日本古生物学会2003年年会予講集, 47.
- 平田正礼・近藤康生・廣瀬浩司・田代正之・遠藤 浩 (2004) : 本邦白亜系より産するバケベリア科二枚貝 *Gervillaria* 属の殻形態と生息姿勢に関する新発見. 日本古生物学会第153回例会予講集, 28.
- 廣瀬浩司 (2001) : 白亜紀中頃の御所浦層群から産出する2タイプの *Nipponitrigonia* の生息環境と殻形態. 御所浦白亜紀資料館, (2), 1-5, pls.1-2.
- 廣瀬浩司 (2005) : 白亜系御所浦層群から産出する *Pterotrigonia (Pterotrigonia) yeharai* の生息環境. 御所浦白亜紀資料館, (6), 1-5, pls.1-2.
- 松田智子 (1985) : 鹿児島県獅子島の白亜系御所浦層群の二枚貝化石層序. 化石, 39, 1-15.
- Muster, H. (1995) : Taxonomy und Paläobiogeographie der Bakevelliidae (Bivalvia). *Beringeria*, 14, 3-161.
- Seilacher, A. (1984) : Constructional morphology of bivalves: Evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. *Palaeontology*, 27, 207-237.
- 田代正之・松田智子 (1984) : 鹿児島県獅子島の御所浦層群の地質と層序. 高知大学学術研究報告, 自然科学, 33, 1-15.
- 山本信一・速水 格 (1971) : 鹿児島県獅子島の白亜系. 九州大学理学部研究報告(地質), 11, 35-44.

(平成16年11月24日受理)

图版 3

図版 3

1. 柏栗西 (Loc.1) 露頭
極細粒砂岩中に本種や *Pterotrignia (Pterotrignia) pustulosa*, *Pachythaerus nagaoi*, *Turritella* sp. などが散在している。スケールは約 1 m.
2. 柏栗西 (Loc.1) における *Gervillaria* sp. の産状
殻は溶解し、内部は堆積物によって充填されている。
3. 矢岳鼻 (Loc.2) における *Gervillaria* sp. の産状
左殻。スケールは 13cm.
4. 右殻内面に付着したウズマキゴカイ
KSG. MH001a 標本。
5. 左殻内面に付着したコケムシ及びウズマキゴカイ
KSG. MH029 標本。咬歯面をコケムシが覆っており、死殻への付着である。
6. 右殻外面に見られる付着生物
上：単体サンゴ。KSG. MH006 標本。
下：*Plicatula* sp., *Arca (Eonavicula) tashiroi*, 単体サンゴ。KSG. MH030 標本。

※ 標本はいずれも高知大学理学部所蔵

