

論 説

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 *Fulvia* sp. の殻形態と生息環境

山岡勇太・大塚祐輔・近藤康生

高知大学理学部

Shell morphology and habitat of *Fulvia* sp., a candidate for ancestral species of extant *F. mutica* (Bivalvia: Cardiidae) from the Pliocene Ananai Formation

Yuta Yamaoka*, Yusuke Otsuka and Yasuo Kondo

Faculty of Science, Kochi University, Akebono-cho 2-5-1, Kochi, 780-8520, Japan (* b14d6a02@s.kochi-u.ac.jp)

Abstract. *Fulvia* sp., a candidate species for the direct ancestor of *Fulvia mutica* (Cardiidae) that usually lives in muddy substrates of sheltered bays around Japan, was found from the Pliocene Ananai Formation in Kochi. *Fulvia* sp. has been misleadingly assigned to the extant species *F. mutica*, because both morphotypes are very similar in shell form. However, *Fulvia* sp. has a characteristic radial groove between shell surface inflations corresponding to inhalant and exhalant siphons, while it is absent in recent *F. mutica*. The average shell size of *Fulvia* sp. is about one third of that of *F. mutica*. In addition, observation of the daily growth lines in cross section indicates that the average life span of *Fulvia* sp. is much shorter than *F. mutica*. *Fulvia* sp. occurs mostly from sandy storm deposits formed in lower shoreface and inner shelf, while extant *F. mutica* usually lives in muddy substrates in embayed environments. Moreover, all the fossil records of *F. mutica* are younger than 2.8–2.0 Ma, whereas the appearance datum of *Fulvia* sp. is ascended to 3.1 Ma. *F. mutica* might have been evolved from *Fulvia* sp. and adapted to cooler climate during Late Pliocene/Early Pleistocene period acquiring larger shell-size and a new habitat in muddy sheltered bay.

Key words: Ananai Formation, *Fulvia mutica*, Pleistocene, Pliocene, shell growth, speciation

はじめに

絶滅種を含めたあらゆる生物の系統の復元は古生物学の中心課題であり, 現生種を含む系統では, 現生種の起源も含めて研究が行われることになる。多くの系統に現生種を含む軟体動物では, このような研究の結果, 現生種の起源について検討されてきた (例えば, 小高, 1983; 増田, 1983; 小澤, 1983)。特に近年では, 現生種貝類の最古記録を明らかにする試みが進みつつある。このような研究を進める過程で, 現生種 *Fulvia mutica* (Reeve, 1844) (トリガイ) の祖先種候補を, 高知県に分布する鮮新統唐ノ浜層群穴内層から発見した。穴内層産の *Fulvia* 属二枚貝標本は, これまで現生種である *F. mutica* に同定されてきた (Nomura, 1937; 甲藤・増田, 1993; Okumura and Takei, 1993)。確かに穴内層産個体の形態は *F. mutica* に非常によく似ているが, そのサイズは *F. mutica* の成貝サイズである殻長 10 cm に比べておおむね 1/3 と格段に小さい。さらに, 化石個体は概して砂質な浅海・陸棚相か

ら産出するのに対し, 現生種 *F. mutica* は主に内湾泥底に生息するなど, 非常に近縁ではあるものの別種である可能性があることに気づいた。以上のような問題意識に基づいて検討を進めた結果, 穴内層産の *Fulvia* 属化石二枚貝は現生種とは別種であり, 現生種 *F. mutica* の祖先である可能性が高いとの結論に至った。

そこで, 本論では, 穴内層産 *Fulvia* sp. の殻形態, 生息環境や成長様式について, 子孫種と考えられる *F. mutica* との比較を交えつつ詳細に検討し, 系統関係および進化について, 考察をおこなう。

産出地の層序および時代

今回, われわれが *Fulvia mutica* の祖先種候補と考える種 *Fulvia* sp. を産する露頭は, 高知県の安芸市穴内地域と安田町唐浜地域に位置しており (図1), 産出層はいずれも唐ノ浜層群穴内層 (甲藤ほか, 1953) である。

穴内層については, 近年, ボーリング調査と地磁気・

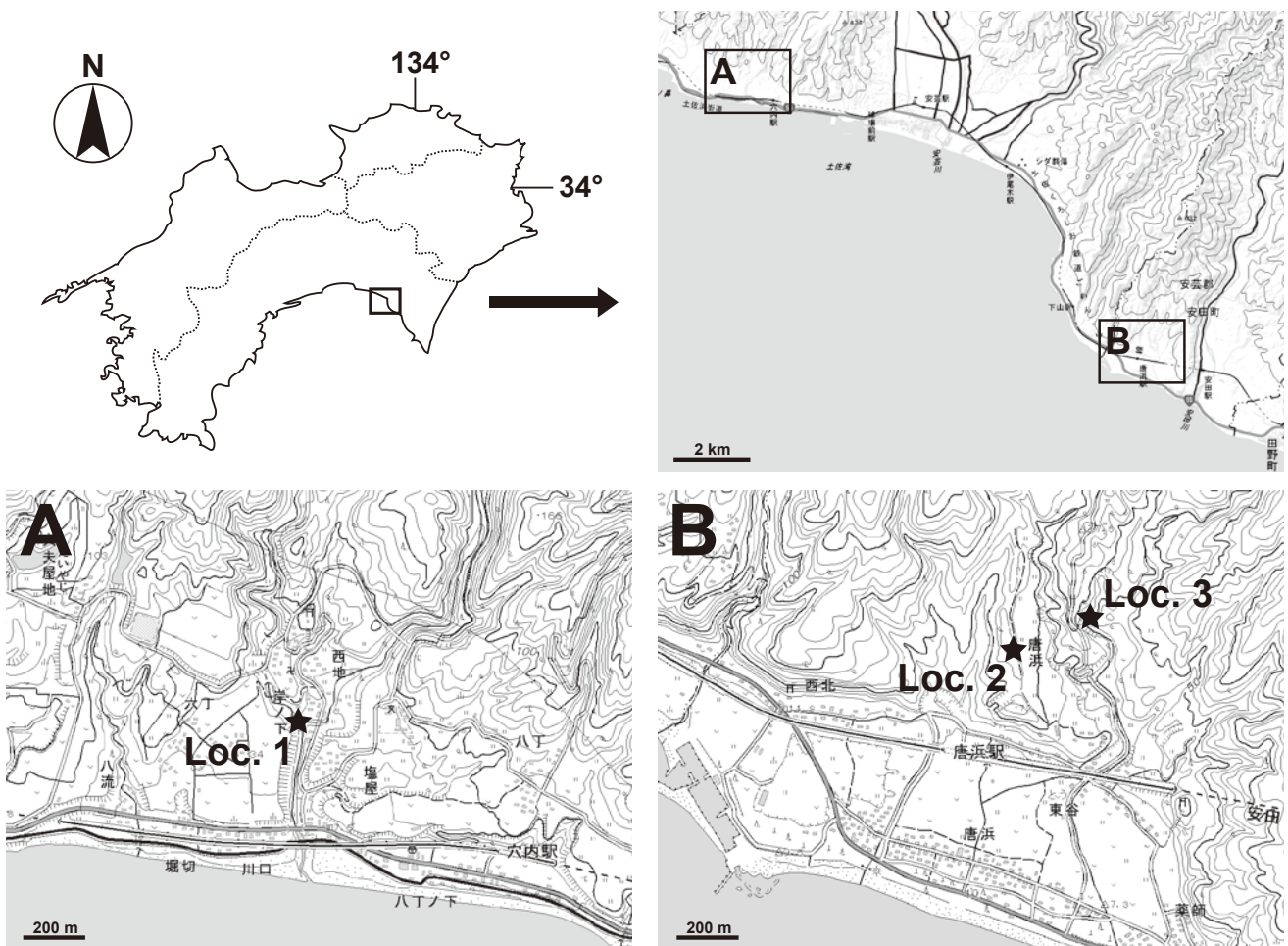


図1. 穴内層産 *Fulvia* sp. の産出地点. 国土地理院2万5千分の1地形図を使用. Loc. 1は安芸市穴内地域 (A), Loc. 2およびLoc. 3は安田町唐浜地域周辺に位置する (B).

微古生物・酸素同位体層序の検討が安田町唐浜地域で行われた(岩井ほか, 2006; Kondo *et al.*, 2006; 北ほか, 2009). その結果, 最下部に扇状地性の礫層を含む, 礫の多い層があり, その上位には, 現在台湾以南に分布する *Bathytormus foveolatus* (ヤグラモシオガイ) などの温暖種を多数含む泥質砂岩を中心とする下部層, 礫がちで海産貝類の遺骸を多数含む中部層, 海進海退サイクルが明瞭で陸棚相を含む上部層が, 順に重なることが明らかとなった. さらに, 上部層の下部には, 鮮新世・更新世境界に当たるガウス正磁極期と松山逆磁極期の境界が認定されており, これまで同層で知られてきた化石産地の多くは鮮新統ピアセンジアンから更新統ジェラシアンであることが判明している(岩井ほか, 2006; 北ほか, 2009).

今回検討を行った *Fulvia* sp. の標本は, 以下の3地点から得られた(図2).

安芸市穴内の露頭 (Loc. 1) は安芸市西部の穴内川沿いに位置し, 唐浜地域の穴内層下部に対比される可能性が高いと見られるものの, 確実な堆積年代は不明である. 本地域における穴内層は穴内川に沿い海側に向かって扇

状に分布し, 六本松層及び基盤の四万十帯の白亜系を不整合に覆い, 沖積層によって不整合に被覆されている.

安田町唐浜農道沿いの露頭 (Loc. 2) は安田町唐浜駅の約300 m北東に位置し, 現在, 安田町によって化石採集場として整備されている場所 (第3地点; 近藤, 2012) にあたる. この露頭の最上位 (北西端) が, ボーリングコア ANA1 (岩井ほか, 2006) について認定されたガウス正磁極期と松山逆磁極期の境界に対比されることから, その堆積年代は約2.6 Maである. したがって, この露頭の大部分は最上部鮮新統である.

安田町唐浜ウツデ谷露頭 (Loc. 3) は, Loc. 2の数メートル東に位置し, ウツデ谷川の西側斜面に露出する. 本露頭は穴内層下部に当たり, 露頭柱状図と唐浜ボーリングコア ANA2 との対比から堆積年代が3.1 Maであると考えられており (山岡ほか, 2013), 農道沿いの露頭の下位に相当する. 唐浜地域における穴内層も, 六本松層と基盤の四万十帯の古第三系を不整合に被覆する.

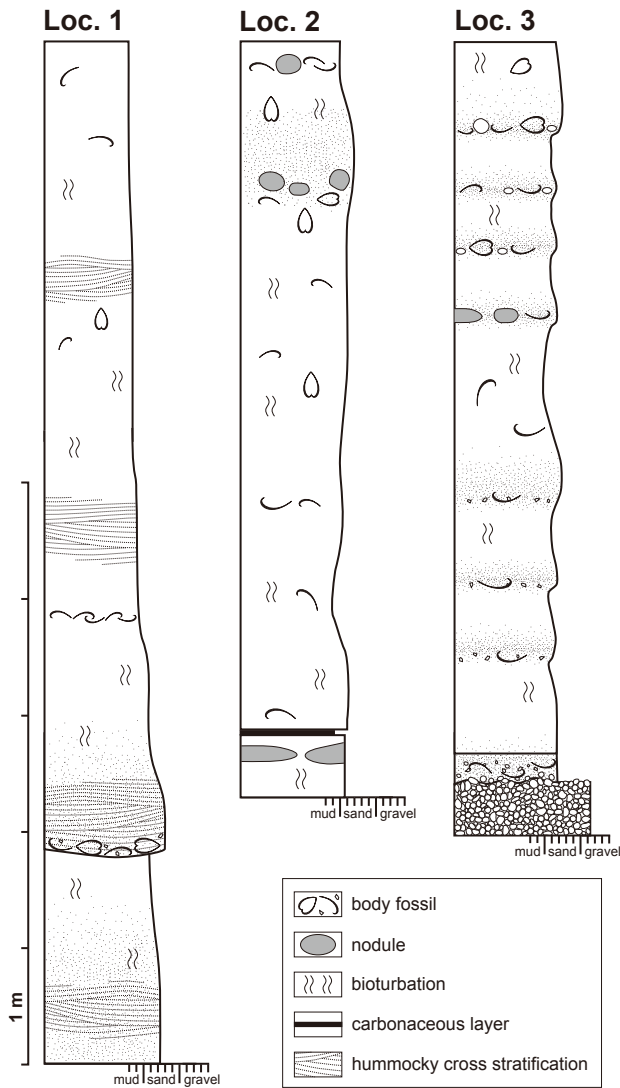


図2. 穴内層産 *Fulvia* sp. が産出した3地域の露頭柱状図.

研究手法

研究に用いた穴内層産 *Fulvia* sp. の標本は、穴内 (Loc. 1) 産49個体、唐浜農道 (Loc. 2) 産9個体、唐浜ウツダ谷川 (Loc. 3) 産5個体である。まず、本種の生息していた環境を解明するために、穴内層の各露頭において堆積相解析による堆積環境の復元を試みた。さらに産出化石群の組成を解析し、現生種二枚貝の情報をもとに生息環境を推定した。

次に、本種の殻長、殻高値を計測した後、日本近海に生息する *Fulvia* 属と殻の外形比較をおこなった。続いて、本種の成長様式を復元するため、殻断面に見られる微細成長線を観察した。*F. mutica* の貝殻は、殻頂付近の外層が薄いため幼貝期の微細成長線が記録されておらず、腹縁側に付加される外層から正確な生存日数を知ることは難しい。しかし、弾帯受は幼貝期の微細成長線を記録し、弾帯受に見られる微細成長線は日輪である可能性が高いことが知られている (田・清水, 1997)。そこで今回は、穴内層産 *Fulvia* sp. の弾帯受にみられる微細成長線を日輪と仮定し、以下の手順で個体の生存日数を調査した。

- 1) 殻を樹脂 [P-レジン (Polyester Solidifer), 硬化触媒 (メチル・エチル・ケトン・パーオキシサイド; 主剤の2.0%), 硬化促進剤 (ナフタレン酸コバルト; 主剤の0.2%)] に包埋した。
- 2) 常温で2日間放置し固化させた後、60度のオーブンで30分間アフターキュアを行った。
- 3) 固化した試料を貝殻の最大成長領域 (図3) に沿って切断し、#200-1000のやすりで研磨した。
- 4) 微細成長線を明瞭にするため、切断面を0.1規定の塩酸で10分間エッチングを行った。

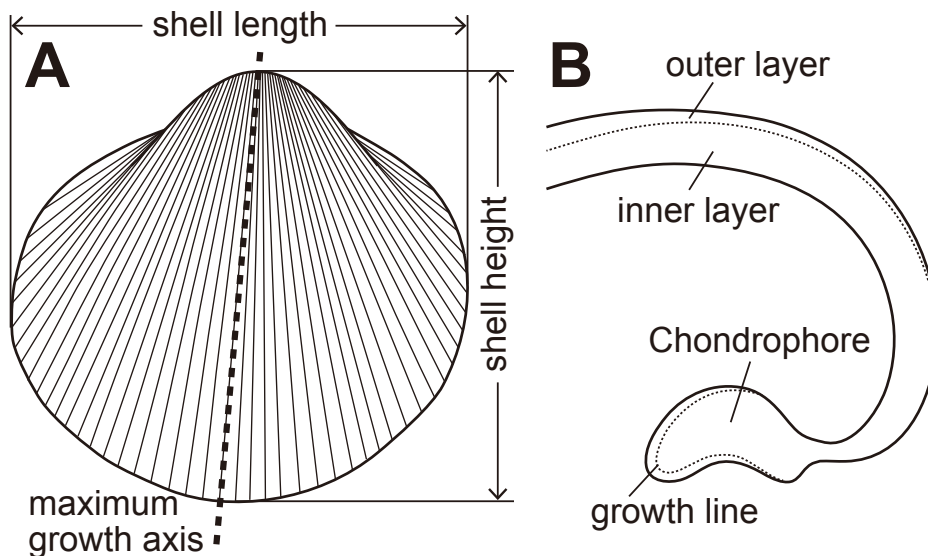


図3. 微細成長線観察時の切断面 (A) および、殻頂における縦断面の模式図 (B)。正中線に沿って殻を切断した後、弾帯受にみられる微細成長線を観察した。

- 5) 切断面に酢酸メチルを加えてアセチルセルロースフィルムを押し付け、フィルムに微細成長線を写した。
- 6) 作成したフィルムをスライドガラスに挟んで固定し、光学顕微鏡で観察した。

穴内層産 *Fulvia* sp. の産状と生息環境

安芸市穴内の穴内層下部 (Loc. 1)

産状：露頭下部にはコンクリーション化した化石密集層が存在し、その上部にハンモック状斜交層理の砂岩が1mほど重なる。最上部には、上方細粒化を示す細粒～極細粒砂の層が数メートルにわたって続く (図2)。本種は細粒砂岩層、およびシルト質極細粒砂岩層から特徴的に産出し、シルト質極細粒砂岩層では合弁個体が密集して産出することがあり、穴内層では最も密集した産状を示す (図4)。

化石群：本地域で *Fulvia* sp. と共産する種は、*Amusiopecten praesignis* (モミジツキヒ)、*Callista chinensis* (マツヤマワスレ)、*Glossaulax* sp., *Zeuxis mitralis* (ハナムシロ)、*Placamen tiara* (ハナガイ) であり、殻は多くの場合溶けている。

生息環境：穴内層産 *Fulvia* sp. と同じ層準から産出した種のうち、現生種二枚貝の生息水深 (黒田ほか, 1971; 肥後・後藤, 1993; 奥谷, 2000) に基づき、生息環境を復元した (表1; Locs. 1-3 共通)。

Loc. 1では、上方細粒化サクセッションの中に、複数のハンモック状斜交層理が観察される。このことは、堆積場が徐々に深海化しつつも、やや波浪の影響を受ける環境であったことを示唆する。また、この露頭において本種と共産する多産種のうち、*Callista chinensis* は南関東の完新世貝類群集における沿岸砂泥底群集の一員であ

り、やや外洋に面した開放的な上部浅海帯に生息することが知られている (松島, 1984)。一方、*Glycymeris rotunda* など下部浅海帯の特徴種の産出は確認されていない。これらの事実から、この露頭の堆積環境は波浪の影響下にあるやや開放的な下部外浜～内側陸棚上部であると推定される。

安芸郡安田町唐浜農道沿いの穴内層上部 (Loc. 2)

産状：露頭の下部に炭質物の薄層を挟むシルト質の極細粒砂層がみられる (図2)。露頭全体を通して生物攪拌が卓越しており、初生的な堆積構造はほとんど保存されていない。本地域では、本種の化石は密集することはなく、シルト質極細粒砂層から散点的に産出する。

化石群：共産する化石は *Amusiopecten praesignis*, *Bellucina civica* (ムツキウメ)、*Callista chinensis*, *Glycymeris rotunda* (ベニグリ)、*Venus foveolata* (ビノスガイモドキ) などである。二枚貝化石は合弁で産出する個体も多く、生息姿勢を保った貝化石が産出するなど、原地性の産状を示す個体も多い。

生息環境：Loc. 2では、物理的な堆積構造はほとんど保存されていないため、産出する化石群の組成からの復元を試みた。この露頭で本種と共産する多産種には、*Bellucina civica*, *Glycymeris rotunda*, *Venus foveolata* が含まれる。このうち、*Bellucina civica* は水深50-400mに生息する二枚貝である (黒田ほか, 1971 など)。また、*Glycymeris rotunda* と *Venus foveolata* は、内側陸棚下部から外側陸棚にかけての下部浅海帯における特徴種であることが知られている (堀越, 1987)。よってこの露頭の堆積環境は、内側陸棚下部から外側陸棚であると考えられる。

安芸郡安田町唐浜ウツデ谷川の穴内層下部 (Loc. 3)

産状：露頭の下部には、厚さ数mの淘汰の良い円～亜円礫層がみられ、その上部には数十センチメートルごとに粒度の漸移する、泥質分を含んだ細粒砂～極細粒砂層が数メートルにわたって観察される (図2)。本露頭においても生物攪拌が卓越し、斜交層理などの初成物理堆積構造はあまり残っていない。産出する化石の保存状態は極めて良好で、数十センチメートルごとにやや化石の密集度が高い層準がみられる。本露頭では、本種の産出数が他の2地点に比べ少なく、極細粒砂層から散点的に産出する。

化石群：共産する化石は *Bathytormus foveolatus*, *Callista chinensis*, *Dosinorbis bilunulatus* (ヒナガイ)、*Glycymeris fulgurata* (トドロキガイ) などである。多くの個体は離弁で産出するが、保存状態は極めて良好で磨滅がみられないことから、異地性ではあるが移動距離は短いと推定できる。

生息環境：Loc. 3でも、産出する化石群組成から復元

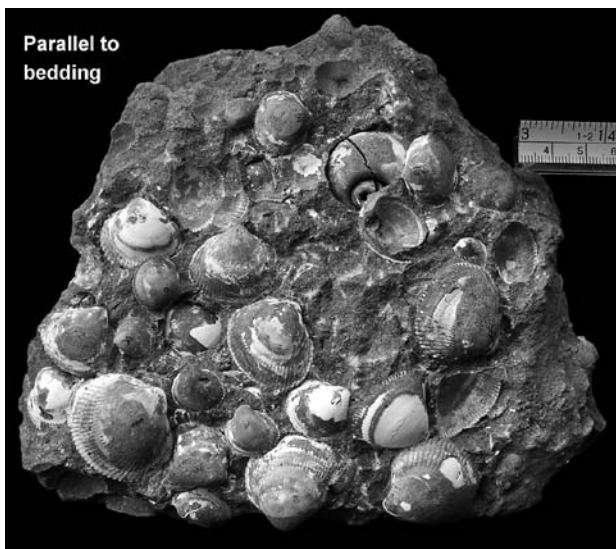


図4. 穴内地域における *Fulvia* sp. の密集産状。

表1. 各化石産地より産出する現生種貝類化石のリストと, 産出頻度および生息水深. 生息水深については, 黒田ほか (1971), 肥後・後藤 (1993), 奥谷, (2000) を引用した.

Species	Frequency (+ < ++ < +++)			Water depth of the habitat		
	Loc. 1	Loc. 2	Loc. 3	Kuroda <i>et al.</i> , 1971	Higo & Goto, 1993	Okutani, 2000
<i>Bathytormus foveolatus</i>			+++	undescribed	0 - 20 m	undescribed
<i>Bellucina civica</i>		++		50 - 400 m	50 - 400 m	50 - 400 m
<i>Callista chinensis</i>	++	+	+++	0 - 50 m	0 - 150 m	5 - 50 m
<i>Clementia vatheleti</i>	+	++	+	0 - 20 m	0 - 140 m	undescribed
<i>Cryptopecten vesiculosus</i>		+		50 - 600 m	50 - 600 m	50 - 200 m
<i>Ctenoides lischkei</i>			+	0 - 100 m	0 - 100 m	0 - 100 m
<i>Cycladicama cumingii</i>	+	+		10 - 150 m	10 - 175 m	10 - 50 m
<i>Dosinorbis bilunulatus</i>		++	+++	10 - 50 m	10 - 50 m	10 - 50 m
<i>Glycymeris albolineata</i>			++	5 - 20 m	0 - 50 m	3 - 20 m
<i>Glycymeris fulgurata</i>		+	+++	5 - 20 m	3 - 30 m	undescribed
<i>Glycymeris rotunda</i>		+++	+	30 - 300 m	30 - 300 m	20 - 300 m
<i>Limopsis tajimae</i>		+		10 - 790 m	100 - 800 m	100 - 800 m
<i>Lucinoma annulatum</i>			+	10 - 200 m	10 - 200 m	25 - 670 m
<i>Lutraria maxima</i>			+	0 - 10 m	0 - 10 m	0 - 10 m
<i>Meretrix lamarcki</i>			+	0 - 20 m	0 - 20 m	0 - 20 m
<i>Oblimopa multistriata</i>		+++		10 - 60 m	10 - 400 m	10 - 400 m
<i>Paphia schnelliana</i>		+++		10 - 100 m	10 - 161 m	10 - 100 m
<i>Panopea japonica</i>		+		10 - 50 m	0 - 30 m	0 - 30 m
<i>Phacosoma troscheli</i>			+	10 - 30 m	10 - 30 m	10 - 30 m
<i>Pharaonella sieboldii</i>			+	0 - 20 m	0 - 20 m	0 - 20 m
<i>Placamen tiara</i>	++	+	+	10 - 50 m	10 - 120 m	10 - 50 m
<i>Solecurtus divaricatus</i>			+	0 - 10 m	0 - 135 m	0 - 20 m
<i>Venus foveolata</i>		++		50 - 300 m	30 - 200 m	undescribed
<i>Veremolpa micra</i>	+			0 - 50 m	0 - 20 m	0 - 20 m

した. *Fulvia* sp. と共産する多産種は, *Bathytormus foveolatus*, *Callista chinensis*, *Dosinorbis bilunulatus*, *Glycymeris fulgurata* などである. これらの種は同層準内の総産出個体数の5割を占めており (山岡ほか, 2013), その生息環境は外洋水の影響が大きな浅海砂泥底である. これらの事実と, 堆積物がとりわけ泥質である点を考慮すると, 堆積環境は開放的な内側陸棚上部であると推定される. また, この層準では開放的な環境に生息する種 (*Callista chinensis*, *Dosinorbis bilunulatus* など) が最も多い割合で産出することから, 本種の産出する層準の中では最も外洋に面した環境であったと考えられる.

以上の3.1–2.6 Ma にわたる3地点での検討結果から, 本種は外洋に面した開放的な砂泥底を中心に生息していたことが結論できる.

穴内層産 *Fulvia* sp. の殻形態

穴内層産の化石種 (以下, 本種) の殻形は卵形で良く膨らむ一方, 殻は薄く脆い. 殻表には40–50本の弱い放

射肋がみられ, 殻前縁部に顆粒は認められない. 殻長はほとんどの個体が30 mm に満たず, 大きいものでも50 mm 前後である. また, 殻後縁の入水管と出水管が突出すると考えられる部分に顕著な溝がみられる (図5–1–B 矢印). 本種の外形, 放射肋の特徴などの表面装飾は *Fulvia mutica* の幼貝の特徴と非常に似ており, 殻長・殻幅比においては両種間にほとんど差異はみられない (図6). また, *F. mutica* の放射肋数は40–50本程度であり (黒田ほか, 1971), 本種の放射肋数もほぼその範囲内に収まる. 両種の殻に認められる明らかな相違点は, 殻後縁部の溝の有無のみである. 本種では顕著な溝が確認できるが, *F. mutica* では, 成貝, 幼貝ともにほとんど確認できない (図7).

日本沿岸に分布するその他の類似種として *Fulvia australis* (ボタンガイ), および *F. aperta* (エマイボタン) がある. *F. australis* は殻サイズや外観上の特徴が本種とよく似ているが, 殻の膨らみがより強い傾向がある. 放射肋数は本種の範囲と重複する. 色彩が単調な *F. mutica* に比べてまだら状の色彩が明らかなことのほか, 殻前縁

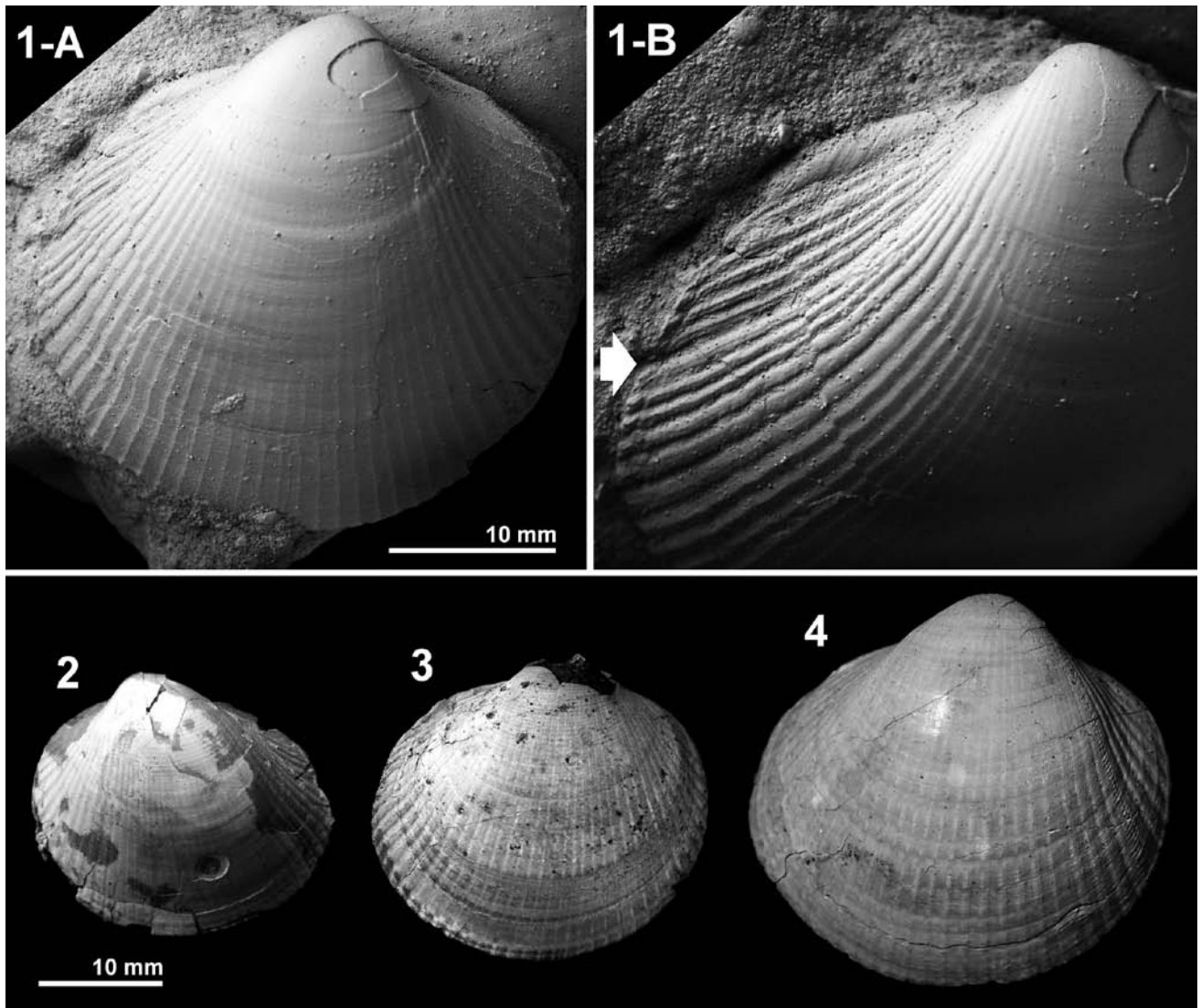


図5. 穴内層産 *Fulvia* sp. の標本写真. 1-A, 1-B: KSG-yoy043, 右殻, 穴内 (Loc. 1) 産. 2: KSG-yoy045, 合弁標本の左殻, 唐浜 (Loc. 2) 産. 3: KSG-yoy044, 右殻, 唐浜 (Loc. 3) 産. 4: KSG-yoy046, 右殻, 唐浜 (Loc. 3) 産. スケールバー = 10 mm

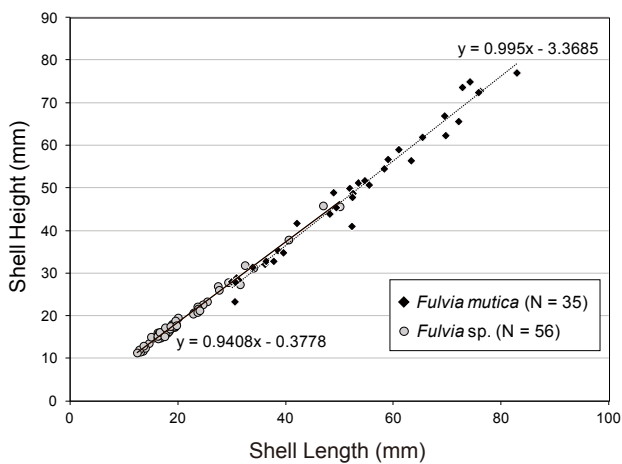


図6. *Fulvia mutica* と穴内層産 *Fulvia* sp. の殻長・殻高比の比較. 両種の殻高・殻幅は幼貝, 成貝ともに一定の比を示す.

付近に細かな粒状の突起がみられることで, 本種と区別できる. 一方, *F. aperta* は, 殻の後縁部がつまみ出したように突出し, 後縁の開口部も大きい. さらに, 放射肋数が35-38本と明らかに本種よりも少なく, 殻前縁部に *F. australis* の場合と同様に顕著な顆粒が分布するほか, *F. aperta* には水管部の溝が確認できない (図7) ので, 本種との区別は容易である.

これらのほかにも *Fulvia* 属の現生種は, 日本からオーストラリアにかけての西太平洋沿岸やインドからアフリカにかけてのインド洋一帯, 紅海などに分布しており, 熱帯域を中心に分布する分類群であることがわかる. 例えば, フィリピンからオーストラリアにかけては *F. aperta*, *F. australis* の他に, *F. boholensis*, *F. laevigata*, *F. tenuicostata* などが報告されている (Lamprell and Whitehead, 1992; Poorten, 2009). また紅海からは *F.*

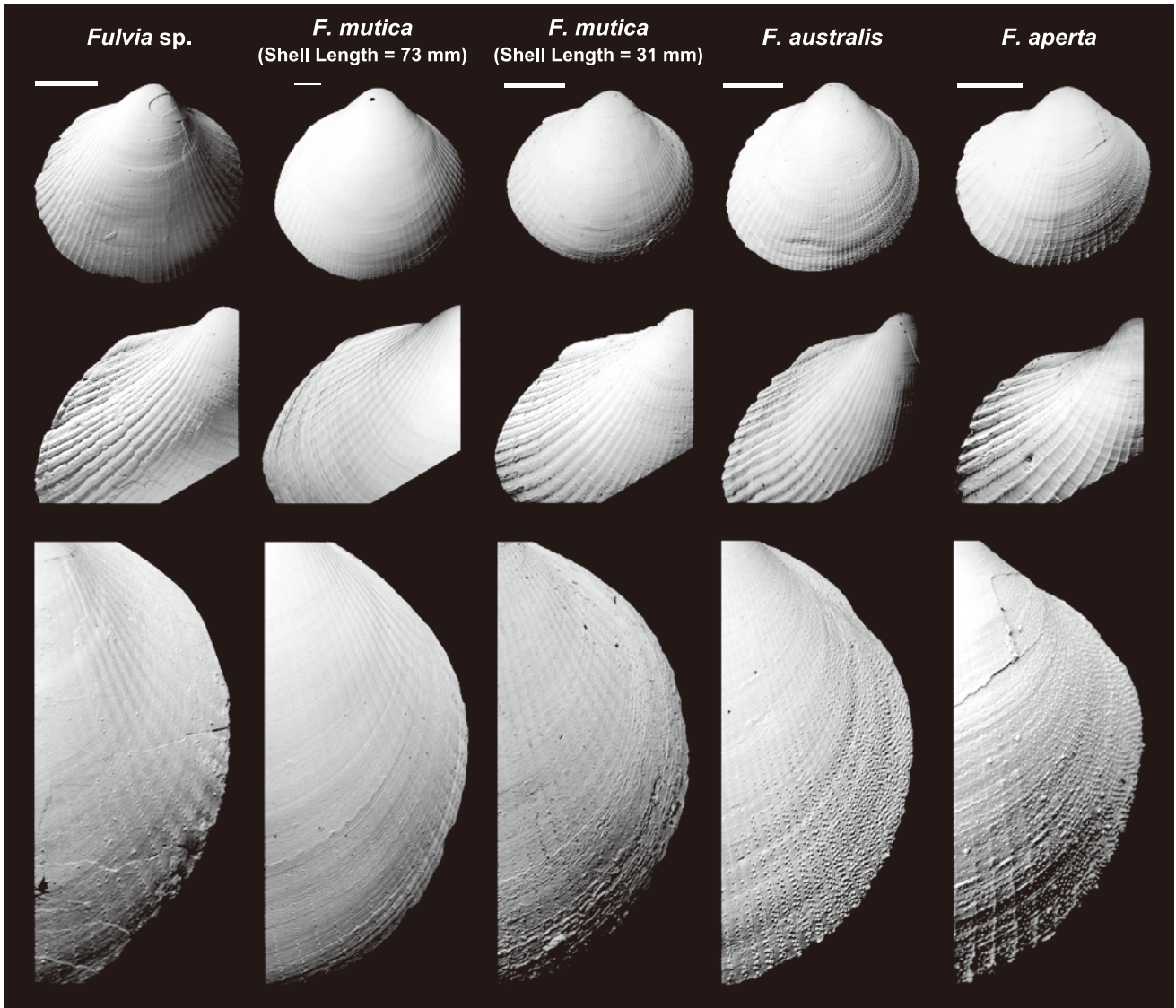


図7. 日本近海に生息する *Fulvia* と穴内層産 *Fulvia* sp. の殻形態の比較. *Fulvia* sp. の殻後縁部には、明瞭な溝が確認できる. また、*F. australis*、*F. aperta* には殻前縁に顆粒がみられるのに対し、*Fulvia* sp. には顆粒は確認できない. スケールバー = 10 mm

australis, *F. papyracea* が報告されている (Oliver, 1992). 例えばフィリピンに生息する *F. boholensis* や、*F. laevigata*、紅海に生息する *F. papyracea* は、成貝の殻サイズや殻形態が本種とよく似る. われわれが *F. mutica* の祖先種と考える *Fulvia* sp. の分類学的位置づけに関しては、今後さらなる検討が必要であると考えられるため、本稿では命名は控える.

これまで複数の研究で現生種 *F. mutica* として扱われてきたことからわかるとおり、現時点で *Fulvia* sp. に最も殻形態が類似する種は *F. mutica* であり、両者が系統的に非常に近縁であることは疑いが無い. 最も大きな違いは殻のサイズで、現生の *F. mutica* の殻長は本種をはるかに上回り、最大で 10 cm にも達する. その違いの原因を調べるため、殻断面の弾帯受に記録された日輪をカウントして殻サイズと生きた日数を比較し、両種の成長速度や

寿命に差が認められるのか、検証を行った (図8).

穴内層産 *Fulvia* sp. の殻断面に見られる微細成長線の計測結果と、田・清水 (1997) が報告した東京湾の *F. mutica* の計測結果を図9に示す. 本種弾帯受の微細成長線をカウントした結果、平均サイズの本種にみられる微細成長線の本数は 100 本前後であり、大型個体 (殻高 45 mm) においても 160 本程しか微細成長線が記録されていなかった. これに比べ、*F. mutica* に記録されている微細成長線は、多いもので 600 本を超える. 現生の *F. mutica* は一年で殻長が 8 cm 前後まで成長し、寿命は 2、3 年で、10 cm 前後まで成長を続ける (田・清水, 1997). 本種が *F. mutica* と同様に弾帯受に微細成長線が日に 1 本形成されるのであれば、本種の寿命は極めて短く、半年に満たなかったことが推定される. もし逆に、微細成長線の形成周期が異なるとすれば、本種と *F. mutica* とは殻形成の様式やタ

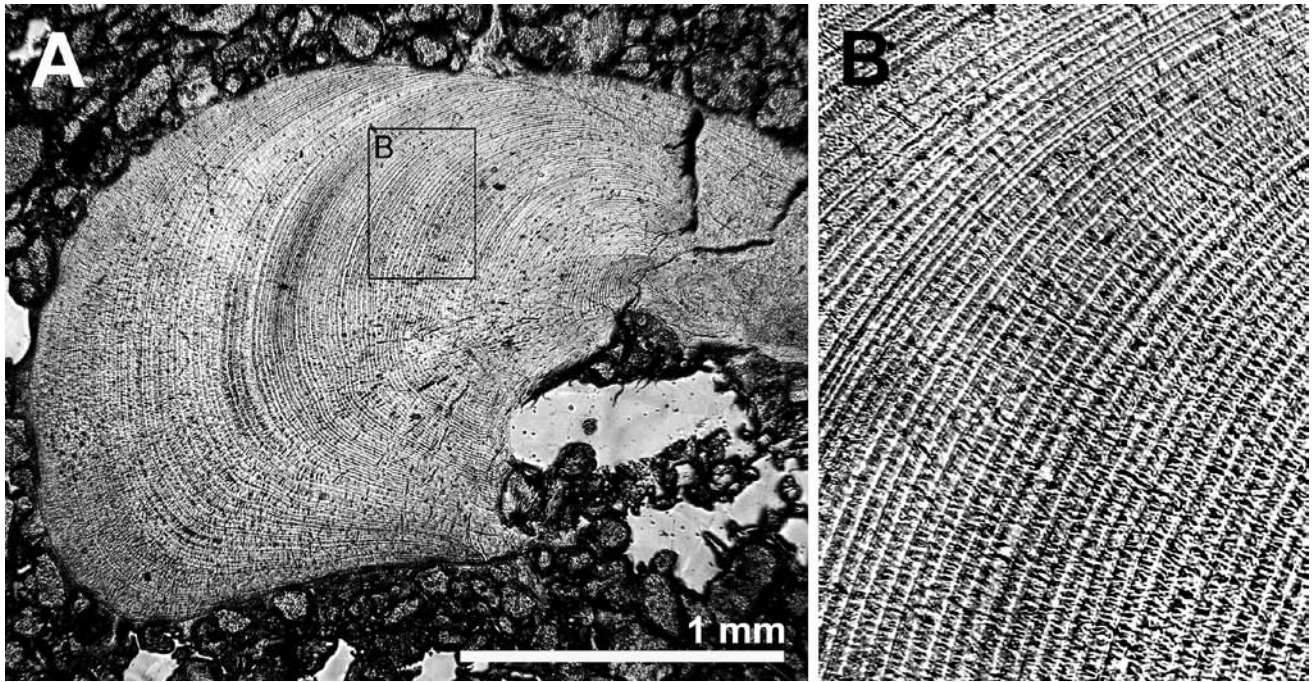


図8. 観察された弾帯受の光学顕微鏡写真 (A) とその拡大 (B). 使用した標本は唐浜 (Loc. 3) 産の標本 (KSG-6787). スケールバー = 1 mm.

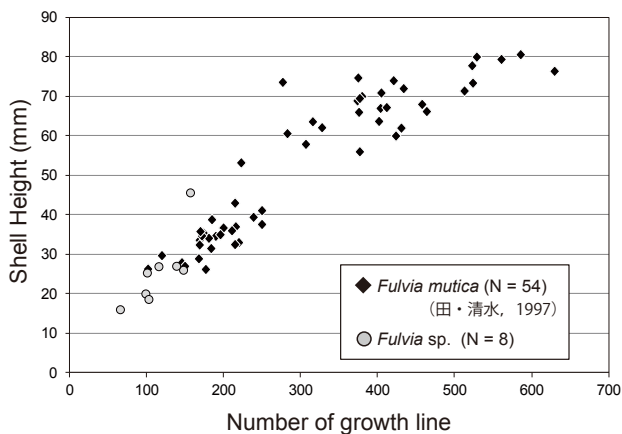


図9. *Fulvia mutica* と *Fulvia sp.* の弾帯受にみられる微細成長線数の比較. *Fulvia mutica* については田・清水 (1997) の結果を引用した.

イメージが違っていたことになる.

穴内層産 *Fulvia sp.* が *F. mutica* と同一種であり, 検討した個体が偶然短命であった可能性もないとは言えない. しかしながら, 我々の調査では, 検討試料産出地点を含め幅広い時代と堆積環境から産出する多数の個体において, 現生種 *F. mutica* の成貝に比べ格段に小さな個体しか産出しないこと, さらに, 現生種 *F. mutica* の幼貝の化石だけが産出する事例はこれまで報告されていないことから, この可能性は低いと考えた.

以上のことから, 穴内層産 *Fulvia sp.* は *F. mutica* と形態的に区別できる別種であると考えられる. *Fulvia sp.* の

サイズが *F. mutica* に比べて小さいことの一因は, 前者の寿命が短かったためではないかと推定される.

化石記録と分岐年代

我々が *Fulvia mutica* の祖先種と考える穴内層産 *Fulvia sp.* は, 唐ノ浜層群穴内層以外からも産出している.

Shuto (1960) は殻形態の特徴などから, 宮崎層群高鍋層より産出した *Fulvia* 属二枚貝を *F. mutica* であろうと推定しているが, やはりサイズが小さいことを併記している. 報告されている標本 (GK-L 4767) は保存状態が悪いため殻後縁部の溝は確認できないが, 殻長は大きいもので 30 mm 前後であり, 穴内層から産出する本種のサイズとほぼ一致することからも同じ種であると判断できる.

また, Noda (1971) は沖縄の更新統仲尾次層より *Fulvia* 属の一種 (*Fulvia sp.*; no. 86767) を報告している. 仲尾次層の堆積年代は 1.45–1.65 Ma であり (山本ほか, 2003), こちらの個体も殻長 30 mm 前後と小型で, 穴内層産のものと同種である可能性が高い.

掛川層群土方層 (結縁寺地域) では, 殻が小型で殻の後縁部に溝がある本種の個体が確認されている (延原, 私信).

以上のように, 穴内層産 *Fulvia sp.* は, 更新統の宮崎層群高鍋層, 掛川層群土方層, 琉球層群仲尾次層からも産出していると考えられる. これらはすべて掛川動物群の時空分布に重なる.

一方で, *F. mutica* は, 日本沿岸の上部更新統および完新統には多数の化石記録が知られている。例えば, 南関東の完新統 (松島, 1984 など), 下総層群などの上部更新統 (青木・馬場, 1971 など) の内湾泥底相からは本種が普遍的に産出する。上総層群では, 産出は限定的となるが, 万田野層や長沼層 (0.6 Ma), 連光寺層 (1.5–1.6 Ma), 平山層 (1.7 Ma) から報告がある (馬場, 1990)。

さらに, 静岡県に分布する掛川層群大日層 (約 2.0 Ma) からも産出が報告されており (柴ほか, 2012), 標本を直接確認したところ, 実際のサイズも *Fulvia* sp. よりやや大きく水管部の溝も認められないことから, この同定は適切であると判断できる。このことから少なくとも更新世ジェラシアンにすでに現生種 *F. mutica* は出現していたことは確実である。

一方, 関東以北での図示された産出記録のうち, 最も古いものは, 秋田県五城目地域の笹岡層袖の沢砂岩からの産出 (Matsui, 1985) である。この産出層準はテフラ Dy-3 の直下であるが, このテフラを含む層準が佐藤ほか (1999) が設定した石灰質ナノプランクトン基準面 12 (1.73 Ma) に当たることから, この産出記録はこの年代値となる。

図示はされていないが, 新潟県中越北西部に分布する魚沼層群最下部の山屋層, 中部の灰下層, および上部の岩田層から *F. mutica* が報告されている (安井, 1988 など)。山屋層下部に挟まれるテフラ SK130 のフィッシュントラック年代が 2.8 Ma である (村松, 1983) ことから, *F. mutica* の最古記録はこの年代値までさかのぼる可能性がある。

なお, 鮮新世初期 (5–4 Ma) の堆積物である長野県北信地域の鮮新統^{しがらみ}柵層からの産出種として, *F. mutica* がリストされている (田中, 1973) が, 図示はされていない。その後, 同層 (後に荻久保層と猿丸層に層序区分された) では, 繰り返し詳細な調査が行われているにもかかわらず, *F. mutica* のみならず, *Fulvia* 属の産出報告もなされていない (天野・唐沢, 1993; 長森, 1998)。よって柵層での産出記録の評価は本稿では保留する。

以上をまとめると, 現時点でわれわれが確認できた現生種 *F. mutica* の確実な最古記録は掛川層群大日層 (2.0 Ma) であり, 魚沼層群山屋層の記録を含めると 2.8 Ma 付近にまでさかのぼる可能性がある。

一方, *F. mutica* を含まない内湾泥底堆積物としては, 竜の口層 (5.3–5.1 Ma), 荻久保層 (約 5–4 Ma), 猿丸層 (約 3–2 Ma) 等があるほか, 西南日本では掛川層群大日層よりも新しい更新統ジェラシアンからカラブリアンにも産出していない。例えば, 1.4–1.1 Ma の都野津層 M4 粘土層 (岡本・網本, 1997; Okamoto, 1998), 1.76–1.45 Ma の加津佐層 (中尾, 2006), 1.0–0.6 Ma の北有馬層 (中尾, 2007) から内湾的な化石群集が報告されているが, *F. mutica* は含まれていない。これらの産出状況から,

F. mutica は, 現在北海道から九州にかけて分布しているが, 出現当時の更新世ジェラシアンからカラブリアンにかけては東海から関東付近にかけて分布しており, 九州付近には分布していなかった可能性がある。

考察

以上の結果および議論から, 穴内層産 *Fulvia* sp. は *Fulvia mutica* と形態的に区別可能であり, その生息場所も異なることが明らかとなった。さらに, 現生種 *F. mutica* の最古の化石記録年代は 2.8–2.0 Ma であるのに対し, *Fulvia* sp. の最古の記録は鮮新統穴内層 (3.1 Ma) であるので, 両種の産出順序は *Fulvia* sp. が *F. mutica* の祖先種であるという推定に矛盾しない。

そこで次に, *Fulvia* sp. から *F. mutica* が進化したという本稿の論旨が正しいとした場合, その進化のパターンや背景について導かれる結論について考察する。

まず, 時空分布について述べる。*Fulvia* sp. の分布は, 情報が限られてはいるが, 前述の通りほぼ掛川動物群に重なる。これに対して, *F. mutica* は 2.8–2.0 Ma に現れ, 現在は日本沿岸に広く分布することから, 掛川動物群よりも分布を大きく北に伸ばしたことがわかる。しかも, 2.8, あるいは 2.0 Ma 以後, 寒冷化が大きく進行したことが知られている (Ibaraki, 1986; Iwatani *et al.*, 2012) ので, *F. mutica* の分布の北への拡大は, 低水温に対する適応を伴っていたことが推定できる。

次に, 殻サイズについて注目すると, 穴内層から産出する *Fulvia* の化石はすべて現生の *F. mutica* の成貝サイズより明らかに小さい。先述のように, *F. mutica* は 2–3 年で殻長 10 cm 前後まで成長を続けるが, それに比べ本種は殻長が 15 mm から大きい個体でも 50 mm 程度である。このことから, 本種は *F. mutica* への進化の過程において殻サイズの大型化を果たしたと考えられる。大型化の要因については, 穴内層産 *Fulvia* sp. の微細成長線の形成周期が確定しないため断定はできない。ただし, もし微細成長線の形成周期が *F. mutica* と同じであるとすれば, 両者の殻サイズの差は生存日数の差を反映しているのではないかと考えられる。

また, 進化に伴って生息地も変化していたことが推定できる。穴内層産 *Fulvia* sp. は外洋に面した開放的な砂泥底を好んで生息していたと考えられる。これに対し現生種 *F. mutica* は, 多くの個体群が閉鎖的な内湾の泥底に多く生息する (松島, 1984)。後者は, 開放的な相模湾の水深 60 m に分布する例も知られている (黒田ほか, 1971) が, 密集した産出は内湾海域に限られており, 分布の中心は内湾である。したがって, *F. mutica* と本種の生息環境は, 一部で重複するものの, その分布の中心は異なる。*F. mutica* は進化の過程で沿岸水域へ生息場の中心が移動したと考えられる。

以上の議論から、現生種 *F. mutica* は、祖先種である *Fulvia* sp. から進化した際、鮮新世末期から更新世にかけての寒冷化に適応して分布を北に拡大させつつ、生息場所を外洋から内湾に移動させたこと、また、個体の寿命を延ばすことによって殻サイズを大型化させたことが推定できる。

謝辞

徳島県立博物館の中尾賢一氏、および東京大学総合研究博物館の佐々木猛智氏には、本稿の査読に際し貴重なご意見をいただいた。また、本誌編集委員長の前田晴良氏にも有益なご助言をいただき、本稿を改善することができた。また、静岡大学教育学部の延原尊美氏からは、*Fulvia* sp. の化石記録に関する貴重な情報を提供していただいた。九州大学理学研究院の佐野弘好氏、九州大学総合研究博物館の松隈明彦氏（当時）、前田晴良氏には所蔵標本の閲覧に際しお世話になった。NPO 静岡県自然史博物館ネットワークの横山謙二氏には、静岡県自然学習資料センターの所蔵標本を閲覧させていただいた。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22540477, 25400490；代表者：近藤康生）および高知大学学長裁量経費（研究拠点プロジェクト、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、および関係当局に心より御礼申し上げます。

文献

天野和孝・唐沢 茂, 1993. 長野県北部に分布する鮮新統荻久保層の貝化石群と古環境. 地学雑誌, **102**, 572-582.
 青木直昭・馬場勝良, 1971. 木更津-市原地域の瀬又, 上泉および成田層の貝化石群とその産出層準. 地質学雑誌, **77**, 137-151.
 馬場勝良, 1990. 関東地方南部, 上総層群の貝化石群. 445p., 慶応義塾幼稚舎, 東京.
 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.
 堀越増興, 1987. 日本周辺の海洋生物. 永田 豊・佐藤任弘（編）, 日本列島をめぐる海, 126-211, 岩波書店, 東京.
 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.
 岩井雅夫・近藤康生・菊池直樹・尾田太良, 2006. 鮮新統唐の浜層群の層序と化石. 地質学雑誌, **112** (補遺), 27-40.
 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.
 甲藤次郎・増田孝一郎, 1993. “安芸の喰はず貝”の伝説で名高い唐ノ浜層群の貝化石. 佐川地質館展示解説特集, **1**, 51p.
 甲藤次郎・中村 純・高柳洋吉, 1953. 唐ノ浜層群の層序と微古生物学的考察. 高知大学学術研究報告, **2**, 1-15.
 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. 地球惑星科学連合大会2009, L132-P001.

近藤康生, 2012. 高知の貝化石は面白いー安田町唐の浜での観察ガイド. 鈴木堯士・吉倉紳一（編）, 最新・高知の地質, 大地が動く物語, 147-160, 南の風社, 高知.
 Kondo, Y., Iwai, M. and Kodama, K., 2006. Muroto Project: Scientific Drilling of the late Pliocene forearc basin deposit on the west coast of Muroto Peninsula, Shikoku, Japan. *Scientific Drilling*, **3**, 42-43.
 小高民夫, 1983. 日本産“*Turritella*”および二, 三の属の起源と移動経路についての考察. 小高民夫・小笠原憲四郎（編）, 日本新生代貝類の起源と移動, 19-29, 起源と移動総研事務局, 仙台.
 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.
 Lamprell, K. and Whitehead, T., 1992. *Bivalves of Australia. Volume 1*. 182p., Crawford House Press, Bathurst, NSW.
 増田孝一郎, 1983. 日本産新生代Pectinidaeの起源と移動. 小高民夫・小笠原憲四郎（編）, 日本新生代貝類の起源と移動, 1-12, 起源と移動総研事務局, 仙台.
 Matsui, S., 1985. Recurrent molluscan associations of the Omma-Manganji fauna in the Gojome-Oga area, northeast Honshu : Part 2. Systematic notes on bivalve species. *Transactions and proceedings of the Palaeontological Society of Japan. New series*, (140), 225-239.
 村松敏雄, 1983. 魚沼層群のフィッシュン・トラック年代. 地団研専報, (26), 魚沼層群, 63-66.
 松島義章, 1984. 日本列島における後氷期の浅海性貝類群集. 神奈川県立博物館研究報告, (15), 37-109.
 長森英明, 1998. 長野県北信地域に分布する鮮新統の軟体動物化石群集と古環境. 地球科学, **52**, 5-25.
 中尾賢一, 2006. 長崎県島原半島に分布する下部更新統加津佐層の貝化石相. 第四紀研究, **45**, 113-121.
 中尾賢一, 2007. 長崎県島原半島に分布する更新統北有馬層の堆積相と貝化石相. 第四紀研究, **46**, 341-354.
 Noda, H., 1971. New anadardid and associated molluscan fauna from the Haneji Formation, Okinawa-jima, Ryukyu Island. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan. New series*, (81), 27-51.
 Nomura, S., 1937. The molluscan fauna from the Pliocene of Tosa. *Japanese Journal of Geology and Geography*, **14**, 67-90.
 Okamoto, K., 1998. Early Pleistocene mollusca from the west-San-In Area and Japan Sea off the area in Southwest Japan. In: Nishimura, S. and Tsuchi, R. (eds.), *Sixth International Congress on Pacific Neogene Stratigraphy and IGCP355, Proceedings*, 67-79.
 岡本和夫・網本真由美, 1997. 島根県温泉津町郡野津累層M4粘土層（更新世）からの貝類化石. 日本古生物学会1997年年会講演予稿集（京都）, 149p.
 Okumura, K. and Takei, T., 1993. Molluscan assemblage from the Late Pliocene Ananai Formation, Kochi Prefecture, Southwest Japan. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, (20), 133-183.
 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.
 Oliver, P.G., 1992. *Bivalve Seashells of the Red Sea*. 330p., National Museum of Wales, Cardiff.
 小澤智生, 1983. キサゴ類の起源と移動. 小高民夫・小笠原憲四郎（編）, 日本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.
 Poorten, J.J. Ter, 2009. The Cardiidae of the Panglao Marine Biodiversity Project 2004 and the Panglao 2005 Deep Sea Cruise with descriptions of four new species (Bivalvia). *Vita Malacologica*, **8**, 9-96.
 Reeve, L.A. 1844. Monograph of the genus *Cardium*. Reeve, L. A., ed., *Conchologia Iconica*, **2**, 1-22, Reeve Brothers, London.
 佐藤時幸, 亀尾浩司, 三田 勲, 1999. 石灰質ナンノ化石による後期新生代地質年代の決定精度とテフラ層序. 地球科学, **53**, 265-274.
 柴 正博・石川知美・横山謙二・田辺 積, 2012. 「田辺 積氏化石コレクション」にみられる鮮新-更新統掛川層群産軟体動物化石群集と化石密集層の形成要因. 東海自然誌, (5), 1-29.

Shuto, T., 1960. Cardiids from the Miyazaki Group. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (37), 209-222.

田中邦雄, 1973. 北部フォッサ・マグナ地域の軟体動物群の時代的変遷について. 信州大学教養部紀要. 第二部自然科学, **7**, 35-47.

田 永軍・清水 誠, 1997. トリガイの貝殻における成長パターンと年齢査定. 日本水産学会誌, **63**, 585-593.

山本和幸・井龍康文・中川 洋・佐藤時幸・松田博貴, 2003. 沖繩本島, 本部半島基部に分布する上部新生界層序の再検討. 第四

紀研究, **42**, 279-294.

山岡勇太・近藤康生・高月崇成・中山健太郎, 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・陸棚混合貝化石群. 高知大学学術研究報告, **62**, 25-32.

安井 賢, 1988. 新潟県中越北西部に分布する魚沼層群の軟体動物化石群と古環境. 地質学雑誌, **94**, 243-256.

(2014年10月20日受付, 2015年4月10日受理)

