

岡山県前島の古第三系前島層から産出した ミョウガガイ科が卓越する蔓脚類化石群と その進化古生態学的意義

野村 真一¹・近藤 康生²・坂倉 範彦³・山口 寿之⁴

¹ 理学部, 現所属: 京都大学大学院理学研究科地質学鉱物学教室・² 理学部

³ 京都大学理学研究科地質学鉱物学教室 COE 研究員・⁴ 千葉大学海洋バイオシステム研究センター

Scalpellid-dominated barnacle assemblages from the Paleogene Maejima Formation in Maejima Island, Okayama Prefecture, and their evolutionary paleoecological implications

Shin-ichi NOMURA¹, Yasuo KONDO², Norihiko SAKAKURA³ and Toshiyuki YAMAGUCHI⁴

¹ Faculty of Science, Present address: Department of Geology and Mineralogy, Kyoto University

² Faculty of Science

³ COE research fellow of Geology and Mineralogy, Kyoto University

⁴ Marine Biosystems Research Center, Chiba University

Abstract : Scalpellid-dominated barnacle assemblages are discovered from the Paleogene Maejima Formation in Maejima Island, Okayama Prefecture. The barnacle assemblages consist of one species belonging to the Scalpellidae and four species of the Balanomorpha. Tidal- and wave-dominated shallow marine depositional environments are inferred for the Maejima Formation. Nearly all the barnacle shells, which are composed of many shell plates, are disarticulated by water current. In addition, relative abundances of the sampled shell plates of each species are inferred to have been highly biased. Although the species compositions of the barnacle assemblages are disturbed by these taphonomic agents, the dominance of scalpellids is conspicuous quantitatively, and probably reflects the original composition. The unusual Paleogene barnacle assemblages dominated by scalpellids may document a transitional stage in the radiation within shallow marine barnacles.

キーワード: 古第三紀, 浅海, 蔓脚類, ミョウガガイ科, 前島層

はじめに

蔓脚類は筋肉の柄を持つカメノテやミョウガガイと, 筋肉の柄を持たないフジツボを含む分類群であり, 甲殻類の中でも石灰質の殻を持つため, 化石として保存されやすい特徴を持つ (池谷・山口, 1993; 山口, 1998). 蔓脚類の化石記録については, Darwin (1851) によって, ミョウガガイ科の種数が白亜紀になって最高点に達していることが明らかにされている. また, フジツボは第三紀を通して種数が拡大していることも指摘されており (Darwin, 1854), これらの説は現在でも支

持されている (Foster and Buckeridge, 1987).

これらの説に基づくと古第三紀は、第三紀を通して起きたフジツボの放散の初期にあたり、それまで拡大していたミョウガイ科の種への影響も含めて、蔓脚類の進化の中で重要な時代である。加えてニュージーランドでは、古第三紀蔓脚類のいくつかの種は、生活様式や生息場が、現生の近縁な分類群と比べて、異なっていたことが指摘されており、産出化石の種構成も新第三紀以降と大きく異なる (Buckeridge, 1983)。これは進化古生態学的な観点から見ても、古第三紀が蔓脚類の進化において重要な時代であることを示している。

日本における蔓脚類の化石記録は主として新第三紀のフジツボ化石に関して多く、それらの記載や分類とともに生物地理の時代的な変遷が議論されている (Yamaguchi, 1977a, b; 山口, 1988)。一方、古第三紀のフジツボ化石については、北海道の始新統舌辛層から産出した *Balanus cf. crenatus* と *Solidobalanus cf. hesperius* の2種 (山口, 1988) が報告されているのみである。この他にも北九州の漸新統芦屋層群 (Sakakura, 2002)、山口県の漸新統日置層群 (岡本, 1970) などから産出報告があるものの、産出する種やそれらの種構成は不明である。また、ミョウガイ科の化石については産出報告に関しても極端に少ない (三本, 1991; 福田, 1996)。

これらの蔓脚類化石の古生態は、現生種が存在する化石種の場合、現生種の生態を化石種に適用することによって明らかにされてきた (山口, 1988; 三本, 1991)。ただし、この方法は化石種も現生種と同様な環境に生息していたという仮定のもとに成り立っており、比較的時代の新しい新第三紀の化石に関しては有効である。しかし、古第三紀の蔓脚類化石には現生種が産出しないので、この方法には限界がある。このような場合には時代によって変化することがない堆積物の物理的特徴から地層の堆積環境を復元し、それに基づいて化石の産状を評価し、古生態を読み取る必要がある。

そこで筆者らは、古第三系の蔓脚類化石の報告および、その古生態の推定を目的として、近年、古第三系であることが指摘されている岡山県の前島層から産出する蔓脚類化石を対象として調査を行った。その結果、前島層から産出するフジツボ化石には、日本の第三系では初めての報告となるミョウガイ科の種が大量に含まれていることが明らかになった。

よって本論文では、まず古生態を復元する背景となる蔓脚類化石を産出する前島層の岩相解析を行い、堆積環境を推定する。前島層の古環境は、すでに山本 (2001) が上位に向かって岩礁性浅海環境から砂質浅海環境へと変化したことを議論している。今回、山本 (2001) でも未報告であった堆積構造の観察を新たに行い、それに基づいて堆積環境を再検討する。次に蔓脚類化石群の予察的な報告を行い、産出密度、産状、保存状態を記載する。そして化石群の種構成を示し、その進化古生態学的な意義について考察する。

地質概説

前島層は砂岩や礫岩を主体とした海成層であり、岡山県前島南西部に局所的に分布する (Fig. 1)。本層は先第三系花崗岩類 (沓掛ほか, 1979) を不整合に覆い、下部の礫岩から最上部のシルト岩へ上方細粒化する。上限は不明であり完全な層厚は分からないが、層厚1-7 mの堆積物が現在観察できる。走向と傾斜はおおむねN80° E, 2° Sであり、南へ緩く傾斜している (Fig. 1B)。

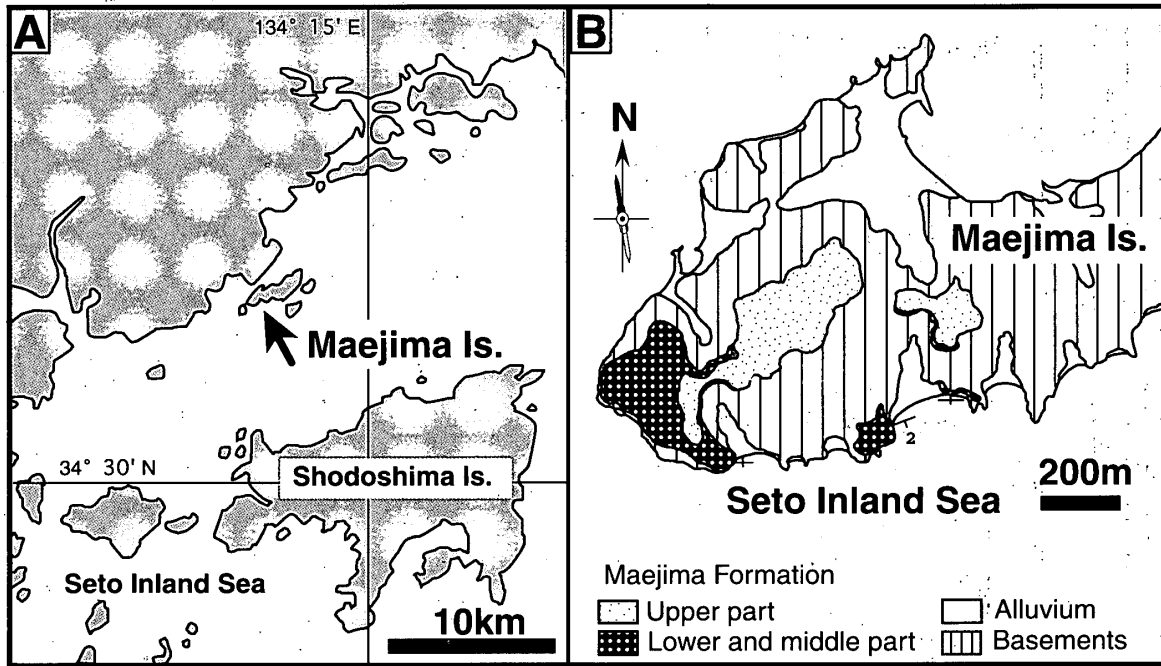


Fig. 1. Location and geologic map of the study area. A: Location of the study area (arrow). B: Geologic map of the western part of Maejima Island (modified from Yamamoto, 2001).

前島層は従来、第一瀬戸内累層群を構成する中新統として一括されてきた地層である（例えば Itoigawa and Shibata, 1986）。しかし、最近になって第一瀬戸内累層群を構成するとされた地層の中から、次々に古第三系が見つかってきている。例えば神戸市の神戸層群田井畑層（栗田ほか, 2001）、淡路島の岩屋層（山本ほか, 2000a）や小豆島の土庄層群四海層（栗田ほか, 2000）、岡山県倉敷市の海成層（松原ほか, 2004）などが始新世から漸新世を示す微化石または軟体動物化石の産出によって、古第三系であることが明らかになっている。前島層の時代についても同様に、周囲の古第三紀軟体動物化石との対比から古第三紀（中期始新世から後期漸新世）とする見解がある（Matsubara, 2002）。また、山本ほか（2000b）は後期始新世以前を示す約 0.7077 の Sr 同位体比を得ている。加えて淡路島や小豆島の海成層では蔓脚類化石を多産する厚い貝殻石灰岩が分布しており、これは前島層にも共通している（糸魚川, 1969; 1971, 1983）。これらの研究成果に従い、本稿でも、前島層を古第三系として扱う。

前島層は岩相の変化に基づいて、下部、中部、上部の三つに分けることができる（Fig. 2）。前島層の下部は礫岩と砂岩からなり、基盤の凹部を埋積した堆積物である。基盤の起伏は非常に大きく、2 m の起伏が水平距離 5 m から数百 m の間に確認できる。基盤の凹部は地表に露出していないので、実際の起伏はそれ以上であろう。この大きな起伏のため、下部の礫岩と砂岩は岩相の側方変化が著しい。前島層の中部は、フジツボ化石を大量に含む石灰質砂礫岩層である。中部の石灰質砂礫岩層は、露出している部分で層厚が 4 m 程度あり、側方に良く連続する。前島層の上部は細粒砂岩を主体として、上方へシルト岩に変化する。上限は不明であるが、層厚は 3 m 以上である。

山本（2001）は本層を岩相に基づいて上下に二分し、下位の砂岩、礫岩を「下部礫岩砂岩部層」、上位の砂岩を「上部砂岩部層」と定義した。本稿の「中部」と「下部」を合わせたものが山本（2001）の「下部礫岩砂岩部層」に相当し、本稿の「上部」が「上部砂岩部層」にそれぞれ対応する。本稿

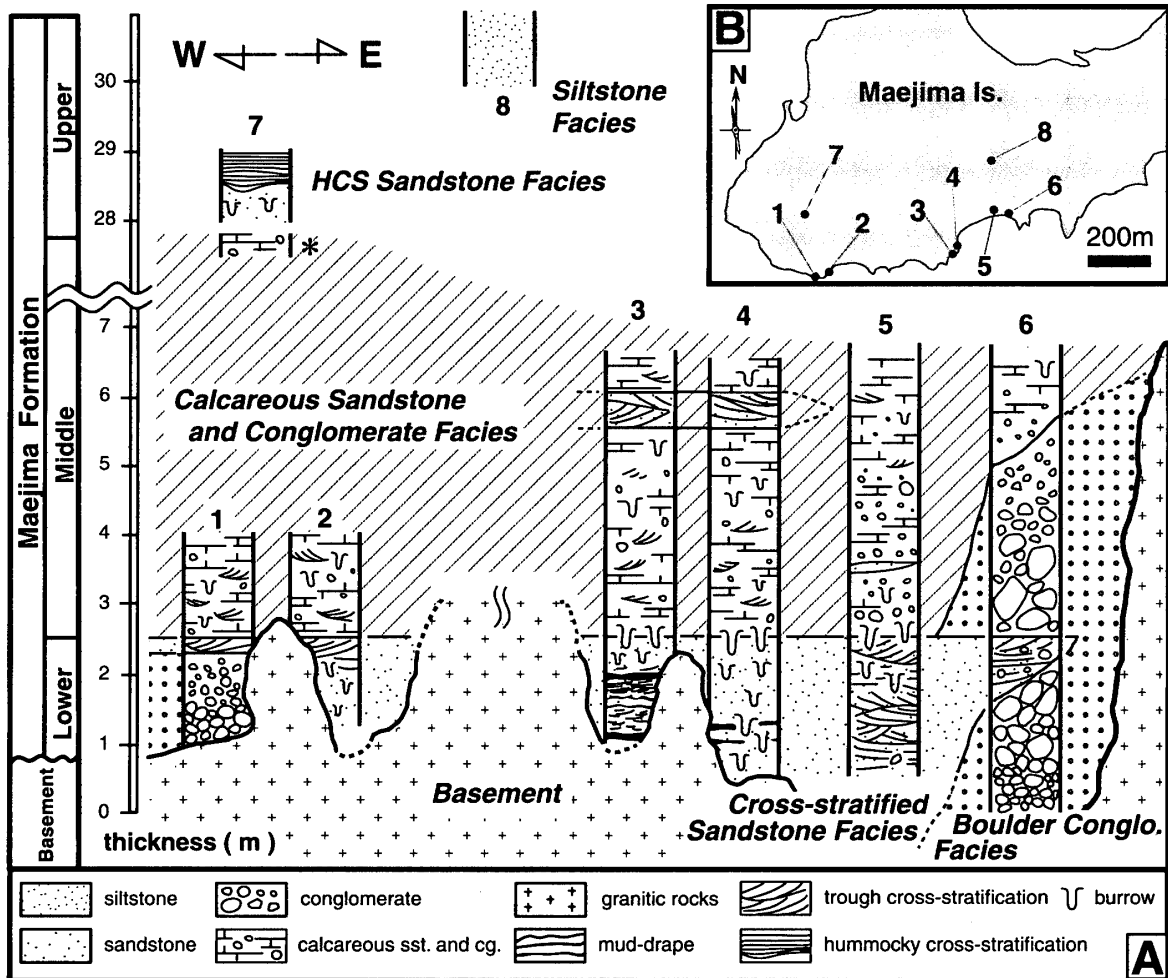


Fig. 2. Columnar sections of the Maejima Formation and locations of measured outcrops. A: Columnar sections of the Maejima Formation. Symbol * refers to the columnar section 5 in Figure 4 of Yamamoto (2001). This outcrop is not observed now. B: Locations of measured sections.

では岩相の違いに加えて側方への連続性も考慮し、山本による下部礫岩砂岩部層を細分した。

堆積相区分と堆積環境

本稿では、前島層を5つの堆積相に区分し、下位から巨礫岩相、斜交層理砂岩相、石灰質砂礫岩相、ハンモック状斜交層理砂岩相（以下HCS砂岩相）とシルト岩相を認定した（Fig. 2）。巨礫岩相と斜交層理砂岩相は前島層の下部に見られ、巨礫岩相から斜交層理砂岩相へ側方に漸移しているのが観察できる。石灰質砂礫岩相は前島層中部を、HCS砂岩相とシルト岩相は前島層上部を構成している。

これらの堆積相は、山本（2001）による岩相区分と以下のように対応する。すなわち、本稿の斜交層理砂岩相が山本（2001）の岩相Lss（成層砂岩および塊状砂岩）、以下同様に、巨礫岩相が岩相Lg1（基質支持～礫支持大礫岩）と岩相Lg2（礫支持巨礫岩）、石灰質砂礫岩相が岩相Lsc（成層石灰質細礫岩）、HCS砂岩相とシルト岩相が岩相Ums（中粒砂岩）と岩相Uss（平行層理～塊状砂岩およびシルト岩）に対応する。

本稿では、巨礫岩相は礫を主体とした岩相であることで一括しているため、山本 (2001) の岩相 Lg1 と岩相 Lg2 を区別していない。HCS 砂岩相とシルト岩相は、山本 (2001) の岩相 Ums と岩相 Uss を、岩相に着目し、砂岩主体の堆積相とシルト岩主体の堆積相とに区分したものである。なお、山本 (2001) は岩相 Ums と岩相 Uss の境界 (山本, 2001, Plate 5, figure 2) を定義しているが、筆者らの調査の結果、この境界はハンモック状斜交層理の侵食面であるため、HCS 砂岩相とシルト岩相の境界として扱っていない。また、前島層中部の石灰質砂礫岩相は、いわゆる貝殻石灰岩 (例えば糸魚川, 1969 など) に対応する。

巨礫岩相 (Boulder Conglomerate Facies)

この堆積相は大礫や巨礫を含む礫岩であり、基盤の凹部に発達する (Fig. 2)。この巨礫岩相は花崗岩類を不整合に覆い、基盤由来の礫を大量に含む。また基盤の花崗岩類中に見つかるゼノリスが礫として含まれることもある。Loc. 6 では礫の多くが長径 50 cm 程度の巨礫であり、長径が 100 cm に達する礫も含まれる。礫の円磨度は亜円礫および亜角礫が主体であるが、円礫や角礫も稀に含む。礫は明瞭な礫支持構造を示す。この礫支持構造は、上方への正級化に伴って、基質支持に変わることがある。正級化構造の他に、顕著な逆級化構造が発達し、礫の長径が 10 cm から 50 cm 程度に変化している (Loc. 6)。正級化、逆級化構造のユニット厚は、1 - 2 m 程度である (Locs. 1, 6)。基質は中粒砂から粗粒砂からなり、風化面で淡褐色である。基質の砂岩は極粗粒砂や細礫も含み、淘汰が悪い。基質部分には蔓脚類および二枚貝などの破片を含む。

この堆積相は基盤の急斜面に沿って厚く発達し、斜面から離れるに従い斜交層理砂岩相へ変化する (Loc. 6; Fig. 2)。基盤急斜面の縁に位置する Loc. 6 では下限は不明であるものの、巨礫岩相の層厚が 6 m 以上に達する。また長径 50 cm を超える巨礫は基盤の急斜面付近に堆積している。この場所では、巨礫岩相が厚く発達するため、その上限が前島層中部に達している。

この堆積相は前島層が分布する東西の縁の部分に分布している (Loc. 1, 6; Fig. 2)。この堆積相は、斜交層理砂岩相に覆われるが、Loc. 6 では基盤との境界が露出していないため両者の関係は不明である。この堆積相は斜交層理砂岩相の下位にだけでなく、その上位にも分布することがある (Loc. 6)。斜交層理砂岩相の上位に分布する部分は石灰質砂礫岩相に覆われる。この堆積相と他の堆積相との境界は浸食面である。

この堆積相の層厚は、基盤を覆う部分では約 1 m であり、斜交層理砂岩相の上位に分布する部分では約 2 m である。ただし、この堆積相は基盤に対して著しくアバットしている (Fig. 2) ため、層厚は基盤に向かって急激に薄くなる。また層厚は基盤から離れた方向にも薄くなる傾向がある (Loc. 6)。

解釈：この堆積相は堆積構造や層理が見られず塊状であることから、少なくとも露出している範囲では一連の堆積作用で堆積したことが分かる。また、この堆積相は基質が少ない礫支持構造を示し、正級化構造と逆級化構造が観察される。このような特徴は堆積物重力流の中でも土石流による堆積物の特徴と一致しており、級化構造が良く発達していることは巨礫岩相が水中の土石流によって堆積していることを示している (Nemec and Steel, 1984)。

斜交層理砂岩相 (Cross-stratified Sandstone Facies)

この堆積相は、細粒砂から粗粒砂を主体とする砂岩からなる。また、砂岩層中に細礫や中礫を含むことがある。上位に向かって粗粒化しており、粗粒砂や細礫に富むようになる。トラフ型斜交層理が発達し、そのセット厚は一般に30–50 cmで、幅は100–200 cm程度である (Loc. 5, Fig. 3.1)。また、セット厚が5–10 cm程度のトラフ型斜交層理が卓越する部分もあり、この部分にはマッドドレープ (mud drape) が挟まれている (Loc. 3, Fig. 3.2)。このマッドドレープは厚さ1–3 cmであり、砂岩層と互層する。この砂岩層は数 cm から25 cmの厚さで、内部には斜交層理の他にリップルが見られる。これらの堆積構造は *Ophiomorpha* などの巣穴化石によって乱されていることが多く、初生的な堆積構造が完全に乱されていることもある。この巣穴化石の直径は数 cmで、長さは最大50 cmである。この堆積相は蔓脚類やコケムシの破片がしばしば含まれている。また *Isognomon* などの表生二枚貝や腕足類がレンズ状の化石層を形成していることがある。その大きさは厚さが最大10 cmで、幅は30 cmである (Loc. 6)。

斜交層理砂岩相は、基盤の凹部を埋積した前島層の下部に見られる (Fig. 2)。その層厚は2 m以上であるが、下限が露出していないため全体像は不明である。斜交層理砂岩相は、側方へ巨礫岩層に変化する。巨礫岩層が基盤の急斜面に沿って見られるのに対して、斜交層理砂岩相は基盤の凹部の中央に発達する傾向がある (Fig. 2)。斜交層理砂岩相と巨礫岩相の境界は指交関係にあり、斜交層理砂岩相が巨礫岩相の内部へ伸長して側方へ尖滅しているのが観察できる (Locs. 5, 6)。この指交部では、斜交層理砂岩相が、巨礫岩相の礫を取りこんでいることがある (Loc. 6, Fig. 3.3)。また、斜交層理砂岩層が巨礫岩相に覆われている場合、その境界は浸食面であることが多い。基盤岩の凸部では、巨礫岩相が発達しないため、斜交層理砂岩相が基盤を直接覆うこともある (Locs. 2, 3, Fig. 2)。この部分の斜交層理砂岩相は、基盤の花崗岩由来の角礫を含んでいることがある。

斜交層理砂岩相は、上位の石灰質砂礫岩相に覆われ、その境界は明瞭な浸食面である。この浸食面は側方へ広く追跡できる (Fig. 2)。この境界面の直下では、たくさんの巣穴化石が石灰質砂礫岩相から斜交層理砂岩相へ伸びている (Locs. 4, 5)。これらの巣穴の内部は石灰質砂礫岩相の細礫や生物遺骸片で満たされている。また、石灰質砂礫岩相直下の斜交層理砂岩相は、上方に生物遺骸片や細礫が増加する傾向がある。

解釈：この堆積相はトラフ型斜交層理の発達によって特徴づけられ、それは一方向の水流の存在を示す。また、このような砂岩層がマッドドレープと互層することから、水流の発生と停滞が起きていたことが分かる。以上のような一方向の水流とその発生および停滞が繰り返す状況は、潮汐作用による堆積で説明できる。潮汐作用によって潮汐流の発生と停滞が繰り返し起こることは良く知られている。このような潮汐流の特徴と堆積構造から復元した水流条件は良く似ているため、この堆積相は潮汐流によって形成された可能性がある。ただし、潮汐堆積物を特徴づけるヘリンボーン斜交層理などの堆積構造 (Nio and Yang, 1991) は今のところ見つかっていない。

石灰質砂礫岩相 (Calcareous Sandstone and Conglomerate Facies)

この堆積相は石灰質な砂岩、礫岩からなり、生物遺骸片を多量に含んでいる。生物遺骸片のほとんどはフジツボなどの蔓脚類化石である。これらの蔓脚類化石は、もともと1つの殻として結合し

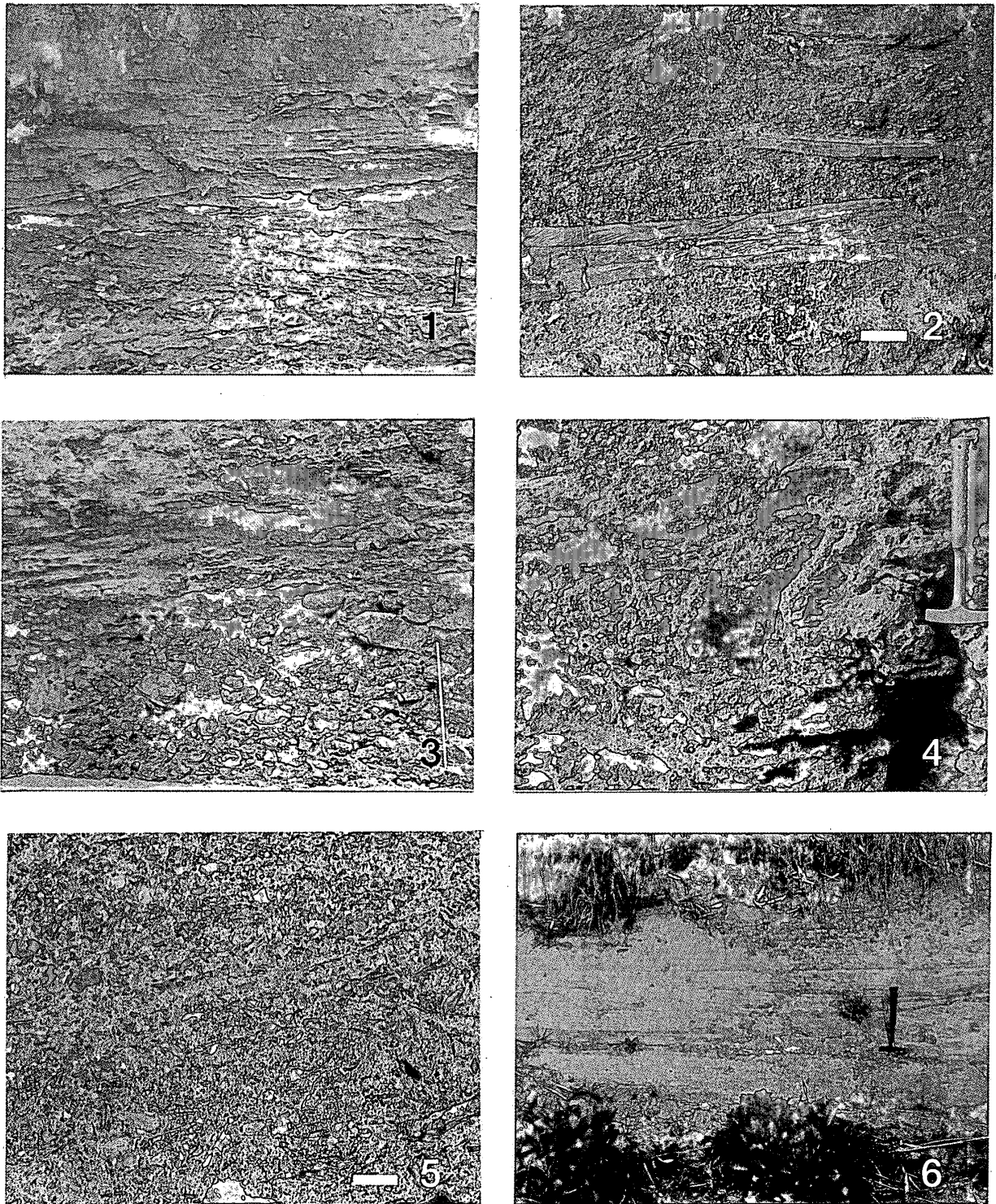


Fig. 3. Lithofacies of the Maejima Formation. (3.1) Trough cross-stratification in the Cross-stratified Sandstone Facies at Loc. 5. Hammer is 30 cm long. (3.2) Mud drape in the Cross-stratified Sandstone Facies at Loc. 3. Thin sandstone bed alternates with thin mudstone bed (mud drape), and has ripple. Scale is 2 cm long. (3.3) Boundary of the Boulder Conglomerate Facies and the Cross-stratified Sandstone Facies at Loc. 6. The Cross-stratified Sandstone Facies overlies the boulder conglomerate erosionally and rips up gravel of the boulder conglomerate. Scale is 1 m long. (3.4) Cross-stratification in the Calcareous Sandstone and Conglomerate Facies, at Loc. 2. The cross-stratification is bioturbated by many burrows. Hammer is 30 cm long. (3.5) Polished vertical profile of the Calcareous Sandstone and Conglomerate Facies. Valves and fragments of the fossil barnacles are arranged around lamina. Scale is 1 cm. (3.6) Hummocky Cross-stratified Sandstone Facies, at Loc. 7. Hammer is 30 cm long.

ていた複数の殻板が離れ離れになっており、1枚の殻板として単離した状態で産する。基質は粗粒砂から細礫であり、極細粒砂やシルトなどの細粒堆積物はほとんど含まれていない。基質の砂礫中には、中礫や大礫が含まれており、不明瞭な平行層理を示すことがある (Loc. 5)。この堆積相を構成する砂礫は極端にアルコース質であり、基盤から由来したことを窺わせる。中礫や大礫も基盤由来の花崗岩類である。

この石灰質砂礫岩相には、斜交層理が見られることがある (Fig. 3.4)。斜交層理のセット境界は一般的に不明瞭であるが、セット厚はおおよそ 30 - 50 cm であることが多い。斜交層理のラミナに沿って、蔓脚類の破片が配列しているのがしばしば認められる (Fig. 3.5)。この堆積相には砂岩レンズがしばしば挟まれており、その厚さは 10 cm、幅 10 cm 程度である。この砂岩レンズの内部には明瞭なフォアセットラミナが発達する (Locs. 2, 5)。これらの堆積構造は、直径 2 - 5 cm の巣穴化石によって頻繁に切られている (Fig. 3.4)。

この石灰質砂礫岩相は前島層中部に厚く発達し、側方に広く追跡できる (Fig. 2)。その層厚は海岸部で確認できるだけで、10 m に達する。現在、その露頭がないために上限は不明であるが、山本 (2001) で報告された内陸部に露出するものを地質図学的につなげると、層厚はおおよそ 26 m と見積もられる。下位の巨礫岩相や斜交層理砂岩層との境界は、明瞭ではほぼ平坦な浸食面であり、前島層の分布域 (東西 1 km) にわたって追跡できる (Fig. 2)。基盤の凸部では、この堆積相が直接、基盤の花崗岩類を覆う (Loc. 2; Fig. 2)。また、この堆積相の上方は HCS 砂岩相に覆われるが、その境界は観察できていない。

この堆積相からは、蔓脚類化石の他に、コケムシ、ウニ、二枚貝などの化石が産出する。それらの多くは数 mm から数十 mm に破碎され、さらに磨滅している。また、二枚貝 *Isognomon* の離弁殻が、本堆積相の基底部において層理面に平行に密集していることがある (Locs. 1, 2, 4)。

解釈：この堆積相中の斜交層理と、レンズ状砂岩層に見られるフォアセットラミナは、この堆積相が水流によって形成されていることを示している。レンズ状砂岩層のように浸食を受けた痕跡が多く見られるため、堆積当時水流による浸食が頻繁に起きていたことが考えられる。この堆積相が細粒粒子を欠き、粗粒粒子や数 mm 以上の生物遺骸片からなるのは、水流による淘汰が起きた結果と解釈される。これらのことはこの堆積相が水流の営力の大きな環境で堆積したことを示している。

この堆積相は生物遺骸片に富むことが特徴であり、現在の海底にも類似する堆積物が報告されている。Fallow ほか (1984) は現在のスコットランド、オークニー諸島沖の水深 0 から 100 m までの浅海から、ゴカイの棲管やフジツボ、コケムシ、二枚貝起源の生物遺骸片を含む砂礫からなる堆積物を記載している。この堆積物はオークニー諸島の海峡部のような狭い水路での激しい潮流や、ストーム時の波浪によって沿岸から沖合いまでの生物が移動、集積されて形成されたものとされている。

また波部 (1969) も同様に鳴門海峡において、激しい潮流によって海峡の岩礁に生息するフジツボや二枚貝が破碎され、さらにそれらが 3 から 4 km 離れた貝殻礫底に集積していることを報告している。このように、激しい潮流やストーム時の波浪の影響が生物遺骸片に富む堆積物を形成していると解釈されている。前島層の石灰質砂礫岩相もこれらの堆積物と、生物遺骸片や粒度が類似し

ており、さらに水流の営力が大きいことから同様な形成様式が推定される。

HCS（ハンモック状斜交層理）砂岩相（Hummocky Cross-stratified Sandstone Facies）およびシルト岩相（Siltstone Facies）

HCS 砂岩相は細粒砂岩からなり、ハンモック状斜交層理によって特徴づけられる（Fig. 3.6）。この堆積相は前島層の上部を占めるが、その上限下限ともに不明である（Fig. 2）。そのため正確な層厚は分からないが、少なくとも 1 m 以上はある。この堆積相の HCS はセット厚が 0.2 – 0.5 m、幅が約 3 m で、上下のセットがしばしば癒着している。HCS の他に平行層理が稀に見られる。この堆積相は全体的に HCS が発達しているが、生物攪拌を受けた層厚 0.5 m 程度の層を時折挟む。生物攪拌を受けた部分には、巢穴化石 *Ophiomorpha*（直径 2 – 3 cm）が見られる。この堆積相からも蔓脚類の破片や二枚貝が稀に産出する。

HCS 砂岩層の上位にはシルト岩層が分布しているが、その境界は観察できない（Fig. 2）。このシルト岩相が前島層最上部を占める。この堆積相は砂質なシルト岩からなり、淡灰色を帯びる。また、強く生物攪拌を受けているため、初生的な堆積構造は保存されていない。シルト岩相の上限は不明であるが、現在露出している部分はおよそ 1 m である。

解釈：これらの堆積相は他の堆積相に比べて細粒であり、HCS の発達によって特徴づけられる。HCS 砂岩相は海成層であり、生痕化石 *Ophiomorpha* と上位にシルト岩が分布している。これらの特徴は、一般に浅海域の下部外浜や内側陸棚で見つかる HCS（増田, 1988; 斎藤, 1989）に典型的であることから、HCS 砂岩相は浅海の下部外浜や内側陸棚で形成された暴風時の波浪堆積物であると推定される。

この堆積相と下位の堆積相との関係は不明であるものの、地質図学的には石灰質砂礫岩相の上位に重なるものと推定される。山本（2001）はこの関係について、岩相 Ums（本稿の HCS 砂岩相）が岩相 Lsc（本稿の石灰質砂礫岩相）を整合的に覆うことを露頭で確認しているため、本稿ではこの結果に従う。

堆積環境

本論文では前島層を層序学的に下部、中部、上部に区分した。前島層下部は、土石流堆積物である巨礫岩相の上位に、一方向の水流によって形成された斜交層理砂岩相が重なる。ただし巨礫岩相は斜交層理砂岩相へと側方に変化することもある。これは土石流の届かなかった基盤のくぼ地では、水流による堆積が起こっていたことを示す。側方に変化する巨礫岩相と斜交層理砂岩相の境界は浸食面であり、境界直上の斜交層理砂岩相には巨礫岩相の礫がとりこまれている。

前島層中部は石灰質砂礫岩相の分布に特徴づけられる。石灰質砂礫岩相は前島層下部の堆積によって形成された平坦面上に分布しており、側方への連続性が良い。石灰質砂礫岩相は、斜交層理砂岩相同様、水流によって形成されたことを示す斜交層理の発達が顕著である。加えて、石灰質砂礫岩相に挟まれて分布する斜交層理砂岩相やフォアセットラミナが発達する砂岩レンズは、石灰質砂礫岩相の堆積時に、斜交層理砂岩相の堆積と浸食が起きていたことを示していると考えられる。

前島層上部は、下部、中部と異なり細粒砂を主体とする HCS 砂岩相とシルト岩相が分布している。

HCS 砂岩相は下部外浜,あるいは内側陸棚で堆積した暴風時の波浪堆積物と推定される。

これらをまとめると,前島層は深海のような静穏な堆積場ではなく,おそらく波浪や潮流の影響を受ける浅海で堆積した地層である。また,前島層は下部から上部までおおむね上方細粒化の傾向を示していることから,全体的には,上位に向かって低エネルギー環境へと遷移したことが分かる。ただし,急激な水深の変化を示す証拠はなく,前島層下部から上部まで水流による影響を受ける水深の範囲で堆積した地層である。

蔓脚類化石群

前島層からは蔓脚類化石が大量に産出する。蔓脚類化石は前島層中部の石灰質砂礫岩相から大量に見つかる他,前島層下部の巨礫岩相と斜交層理砂岩相からも産出する。また,上部のHCS砂岩相からも稀に見つかることがある。

前島層の大部分の蔓脚類化石は殻を構成する複数の殻板が分離しており,一枚の殻板として単離した状態で断片的に産出する。

現在までに見つかっている蔓脚類化石は,ミョウガガイ科の種とフジツボ類4種である (Fig. 4)。ミョウガガイ科の化石 (Fig. 4, 1a-b) は,日本の第三系では初めての産出となる。フジツボ類は,亜目以下の分類学的な位置が不明なフジツボ sp. 1 とフジツボ sp. 2 の2種と,同様に上科以下が不明であるフジツボ上科の2種が見つかっている。これらの蔓脚類化石は地層中に混在した状態で見つかる。

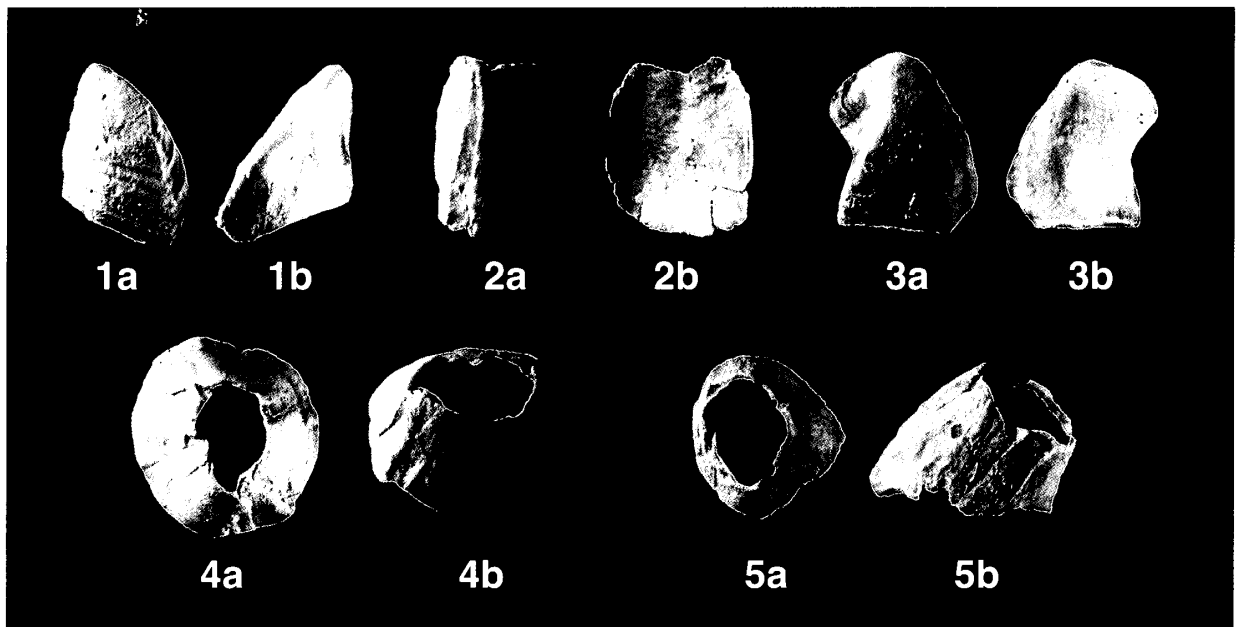


Fig. 4. Fossil barnacles from the Paleogene Maejima Formation. (1) Scalpellidae gen. et sp. indet. (KSG-SN01, 02) from Loc. 5; 1a-b, exterior and interior of scutum, $\times 1.44$. (2) Balanomorpha fam. et gen. indet., sp. 1 (KSG-SN03) from Loc. 1; 2a-b, exterior and interior of shell plate, $\times 10.8$. (3) Balanomorpha fam. et gen. indet., sp. 2 (KSG-SN04) from Loc. 1; 3a-b, exterior and interior of shell plate, $\times 11.44$. (4) Balanomorpha Balanoidea fam. et gen. indet., sp. 3 (KSG-SN05) from Loc. 4; 4a-b, shell wall, $\times 10.8$. (5) Balanomorpha Balanoidea fam. et gen. indet., sp. 4 (KSG-SN06) from Loc. 4; 5a-b, shell wall, $\times 11.44$.

蔓脚類化石の記載

本稿で記載した全ての標本は高知大学理学部に保管してある。

Thoracica 完胸超目

Cirripedia 蔓脚亜綱

Pedunculata 有柄目

Lepadomorpha エボシガイ亜目

Scalpellidae gen. et sp. indet. ミヨウガガイ科の一種

(Fig. 4, 1a-b)

標本：楯板 (KSG-SN01,02)

記載：楯板は三角形で全体的に背板側へ少し曲がり、外側に向けて膨らむ。左右の殻板は対称である。閉塞縁と基底縁は鋭角をなしている。背側縁と基底縁は鈍角をなしており、切り取られている。閉塞縁は広く弓状；背側縁は内側へわずかにへこむ；基底縁は外側へわずかに膨らむ；殻頂は殻の上側の先端にある；外側の閉塞縁側にある頂殻隆起は弱い不明瞭である；閉塞縁と背側縁付近で鈍角に屈曲する成長線がある；内側は背側縁の殻頂に溝がある。内側には閉殻筋痕があり、広くへこむ。閉殻筋痕の中央部は弱く隆起する；殻頂付近、背側縁、閉塞縁はかなり厚い。

備考：鈍角に屈曲する成長線、内側の閉殻筋痕が広いことからフジツボ亜目と区別され、左右の楯板の形が対称であることからハナカゴ亜目とも区別される。頂殻隆起がないか、それが閉塞縁側にあることからブラキレパドモルファ亜目とも区別できる。同様にエボシガイ亜目の他の科 (Newman et al., 1969) とともに以下の点で異なる。石灰質の殻を持つことから *Heteralepadidae*, *Koleolepadidae*, *Malacolepadidae*, *Cyprilepadidae* と区別される。さらに殻頂が殻の上側の先端にあることから *Palalepadidae*, *Lepadidae*, *Oxyanaspidae*, *Poecilasmataidae* とともに区別される。また、閉殻筋痕があることから *Iblidae* でもない。また、*Stramentidae* の産出は白亜紀に限られる。

Sessilia 無柄目

Balanomorpha fam. et gen. indet., sp. 1 フジツボ sp. 1

(Fig. 4, 2a-b)

標本：周殻を構成する殻板 (KSG-SN03)

記載：周殻を構成する殻板はほぼ四角形であり、重厚に石灰化され、外側に向けて膨らむ。主壁は台形であり、広く平坦な3つの縦走肋がある。主壁は壁管を持たず、塊状である。外側には基底縁に対して鋭角に傾斜する成長線がある；内側には Sheath がある。Sheath は基底縁から上側までの長さの半分まで広がっており、強く突出する成長線がある。内側は Sheath を除いて表面が平滑であり、縦走肋はない；主壁の両側に翼部がある殻板と、主壁の片側にのみ翼部を持つ殻板がある。片側にのみ翼部を持つ殻板は左右対称な対をなす。翼部は主壁とほぼ同じ幅を持つ。

備考：殻板が著しく破片化しており、磨滅されているため、殻板の完全な特徴は不明である。殻

板と殻板の連結部分に翼部が発達していることから、フジツボ亜目の種であると識別できる。この特徴より本種はエボシガイ亜目やブラキレパドモルファ亜目の種と区別される。また、左右対称な殻板があることからハナカゴ亜目とも区別される。

周殻を構成する殻板のうち、主壁の両側に翼部を持つものは峰板あるいは嘴板にあたる。また片側に翼部を持つ殻板は側板あるいは峰側板にあたる。しかし、殻板が連結したままの完全な周殻がないため、これらの殻板がどの部位であるかを定めることはできない。

Balanomorpha fam. et gen. indet., sp. 2 フジツボ sp. 2

(Fig. 4, 3a-b)

標本：側板または峰側板 (区別不可) (KSG-SN04)

記載：側板または峰側板の主壁は角がすべて鋭角である三角形であり、外側に向けて膨らむ。主壁は壁管を持たず、塊状である。左右の殻板は対称である。峰側の縁と基底縁の角は切り取られている；基底縁は中央部が弱くへこみ、嘴板側で突縁となる；外側には基底縁に合わせて屈曲する明瞭な成長線があり、弱い縦走肋がある；内側は中央部がへこんでおり、峰板側の縁は厚くなる；殻の片側に翼部があり、輻部はない。翼部は基底縁の3分の1の幅を持つ。

備考：この種は殻板と殻板の連結部分に翼部が発達していることから、フジツボ亜目の種であると識別できる。この特徴は、本種をエボシガイ亜目やブラキレパドモルファ亜目の種と明らかに区別する。また、左右対称な殻板があることからハナカゴ亜目とも区別される。側板または殻板は通常、主壁の幅の広さや外形をもとにするが、この種では殻板が連結したままの完全な周殻がなく、側板と峰側板の主壁の違いが不明瞭であるため識別できない。

Balanomorpha Balanoidea fam. et gen. indet., sp. 3 フジツボ sp. 3

(Fig. 4, 4a-b)

標本：周殻 (KSG-SN05)

記載：周殻は円錐形であり、開口部は比較的広く、1枚の峰板、対の峰側板、対の側板、1枚の嘴板と殻底の合計7枚の殻板からなる。主壁は壁管を持たず、台形。外側に弱く膨らむ；外側には成長線がなく、弱い縦走肋がある；側板と峰側板の片側と嘴板の両側には輻部がある。輻部は狭く、基底に向かって不明瞭になり、輻部の頂部は殻底とほぼ平行である。輻部には殻底と平行な成長線がある。

備考：本種は殻板の部位の種類とその配列様式からフジツボ上科の種であることが明らかである。

Balanomorpha Balanoidea fam. et gen. indet., sp. 4 フジツボ sp. 4

(Fig. 4, 5a-b)

標本：周殻 (KSG-SN06)

記載：周殻は円柱状であり、開口部は比較的広く、1枚の峰板、対の峰側板、対の側板、1枚の嘴板と殻底の合計7枚の殻板からなる。主壁は三角形；側板と峰側板の片側と嘴板の両側には輻部

がある。輻部は明瞭であり、輻部の頂部は殻底に対して緩く傾斜している。輻部には殻底と平行な成長線がある。

備考:本種は殻板の部位の種類とその配列様式からフジツボ上科の種であることが明らかである。本種は殻表面の磨滅が著しいため、壁管の有無と表面彫刻は分からない。

産出密度の求め方

蔓脚類化石の産出密度を野外で求めた。方法は、層理面に垂直な断面 100 cm²の範囲において、0.5 cm以上の蔓脚類化石の殻板を、破片も含めて数えた、この作業を1つの堆積相で16箇所行った。産出密度は、この結果を合計して1600 cm²あたりの殻板数として示した。また岩相の側方変化が激しいため、1つの堆積相が地理的に数百mほど離れている露頭でも分布している場合は、その露頭ごとに産出密度を求めた。

種構成は産出密度を数えた殻板の中で、種の識別可能な殻板の総数に対する種ごとの割合として示した。種構成はミョウガガイ科の種、フジツボ sp. 1, フジツボ sp. 2の他、フジツボ sp. 3とフジツボ sp. 4を合わせたフジツボ上科の4種類を対象とした。これらの種は殻板の表面彫刻や外形で区別している。ミョウガガイ科の種は楯板で種を識別して数えており、フジツボ sp. 1は周殻を構成する殻板から種を識別している。ただしこの種では数えている殻板の種類は不明である。フジツボ sp. 2は周殻を構成する側版または峰側板で種を識別して産出数を求めている。フジツボ上科の種はフジツボ sp. 1と同様に周殻を構成する殻板を数えており、殻板の種類は不明なまま行っている。

産出密度

蔓脚類化石は前島層中部の石灰質砂礫岩相、および下部の斜交層理砂岩相や巨礫岩相から大量に産出する。これらのうち、蔓脚類化石の産出が最も多いのは石灰質砂礫岩相であり、淘汰の良い砂礫基質中に蔓脚類の殻が密集している。蔓脚類化石の産出密度は、この石灰質砂礫岩相に向って下位の斜交層理砂岩相から急激に増加する。

フジツボ化石を最も多く含む石灰質砂礫岩相では、層理面に垂直な断面 1600 cm²の範囲で 510 - 549 個の殻板が見つかる (Locs. 1, 5)。この産出密度は、同様な範囲で 61 - 193 個程度しか含まない斜交層理砂岩相や巨礫岩相に比べて (Locs. 4, 5)、極端に高い。一方、石灰質砂礫岩層を覆う上部の HCS 砂岩相では、蔓脚類化石が稀にしか見つからない。

産状

蔓脚類化石の産出密度が最も高い石灰質砂礫岩相では、蔓脚類化石の殻板が層理面に対して凸部を上方や下方に向けているものが多く、これらは斜交層理に沿って並んでいる (Fig. 3.5)。蔓脚類の殻板は二枚貝や、コケムシとともに細礫や中礫の密集する部分に多く含まれている。

同様にトラフ型斜交層理の発達で特徴づけられる斜交層理砂岩相でも、蔓脚類化石の殻板は斜交層理に沿って配列している。また、蔓脚類化石はこの堆積相で最も粗い極粗粒砂や、二枚貝やコケムシなどの生物遺骸片とともに密集する。ただし、斜交層理があまり発達していない部分では蔓脚

類化石の産出密度は低く、場所によっては稀である。このように、蔓脚類化石は斜交層理の発達する堆積相において、比較的粗い粒子や、他の生物遺骸片とともに密集する傾向があり、この状況は石灰質砂礫岩相で典型的に観察される。

一方、巨礫岩相での産状は石灰質砂礫岩層の場合とは異なる。巨礫岩相では、単離した殻板が基質の中粒砂岩から見つかり、殻板の配列に明確な規則性は見られない。

保存状態

前島層の蔓脚類化石は、一枚の殻板として単離した状態で断片的に産出するが、これは蔓脚類の殻が複数の殻板から構成されていることに起因する (Fig. 5)。この保存状態は、堆積相の違いや蔓脚類の種類に関わらず共通しており、ミョウガイ科の種とフジツボ化石の双方で認められる。特にフジツボ化石の殻では、蓋の役割をする蓋板に比べて強く結合した周殻でさえ、分離せず見つかることはほとんどない。ただし例外的にフジツボ上科のフジツボ sp. 3 とフジツボ sp. 4 では、周殻が連結したままの個体が、それぞれ1個体ずつ見つかった。

単離した殻板の多くは、強い破片化を受けている。破片化により、10 - 30 mm 程度の大きさの殻板は数 mm にまで破碎されている。比較的保存の良い殻板でも、殻板同士のつなぎ目に発達する輻部や翼部が欠損しており、殻板の部位が分からなくなっている。

また単離した殻板は強い破片化に加えて磨滅も強く受けている。産出する殻板のほぼ全てにおいて、凸部が磨滅している。磨滅作用は膨らんでいる殻板の外側で顕著であり、その表面彫刻が完全に削り取られ、成長線による隆起さえも観察できないことがある。また、殻板にはコケムシやゴカイの棲管による被覆がしばしば観察される。これらの被覆は、殻板の外側だけでなく、内側にも見つかる。

このような保存状態は、蔓脚類化石の殻が、水流による運搬によって物理的に破壊された結果であると推定される。これは、蔓脚類化石が水流によって堆積した石灰質砂礫岩相や斜交層理砂岩相に密集していること、斜交層理に沿って殻が配列していることから支持される。

また、蔓脚類化石の殻の内側に認められる生物の付着は、蔓脚類化石の死後、殻が海底面上に露出していたことを示すものである。海底面上での露出は蔓脚類化石の殻を、常に水流の影響下にあ

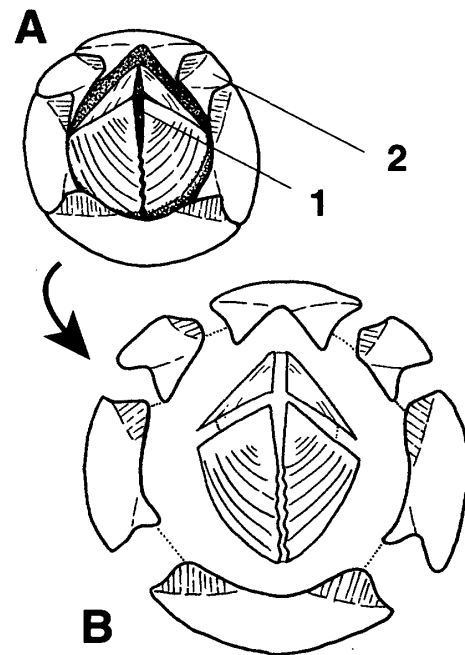


Fig. 5. Structure of the shells of living Balanomorph barnacle (*Chirona (Striatobalanus) tenuis*). A: Articulated shell. 1. Opercular valves. 2. Shell wall. B: Shell plates and opercular valves (disarticulated shell). The shell of the barnacles consists of shell plates. The fossil barnacle shows variable modes of occurrence because the shells may be disarticulated into many shell plates after death.

る状態にさらさせるため、殻の分離や磨滅を促した可能性がある。

殻板組成の偏り

今回採集した蔓脚類化石では1つの種の個体を構成する全ての部位の殻板が見つまっているわけではなく、殻板の組成が偏った産出を示す (Fig. 4)。そのため種の識別は限られた殻板の特徴から行っている。ミョウガガイ科の種は楯板と呼ばれる殻板しか見つかっておらず、ミョウガガイ科の種に通常見られる背板や峰板といった楯板とはほぼ同程度の大きさや強度を持つ他の種類の殻板は見つかっていない。

フジツボ化石では、周りを取り囲む周殻に比べて脆い蓋板の部分が見つかっていないことが全ての種に共通する。フジツボ sp. 1は周殻を構成する殻板が見つまっているが、蓋板の部分は見つかっていない。またフジツボ sp. 2は周殻を構成する殻板のうちの側板あるいは峰側板しか見つかっていない。フジツボ上科のフジツボ sp. 3とフジツボ sp. 4では、例外的に殻板が連結したままの完全な周殻が見つまっているが、蓋板は見つかっていない。

偏りの原因：これら蔓脚類化石に見られる殻板の偏りには2つの要因が想定される。一つは殻板が地層に保存されていないために起こる偏りであり、化石として保存されるまでに受ける選択的保存である。これは蔓脚類化石が水流によって運搬される過程において、粒度の淘汰と同様に殻板が分別されることで起こると考えられる。例えば二枚貝では水流によって左右の殻が、分別されることが知られている (Martine-Kaye, 1951; 下山, 1989)。さらに脊椎動物では、骨の部位の密度によって化石として保存される可能性が異なることが知られている (Behrensmeier, 1975)。蔓脚類化石は、水流の影響下で化石化していることから、水流によって形態の異なる部位が分別されている可能性がある。さらに非常に強い破片化や磨滅を受けていることから、物理的な耐久性の違いにより、殻板の選択的な消失も起きていると考えるべきであろう。

もう一つは採集者が種を識別する殻板にのみ着目していることで起こる偏りである。これは採集者が種の識別をする際に、特定の部位で行っていることが原因となる。例えばミョウガガイ科の楯板はフジツボ化石の殻板とは異なり、ミョウガガイ科の種を容易に区別できるため、本稿では楯板のみに注目して本種を識別した。そのため楯板以外の殻板は地層中に保存されていても認識されていない可能性がある。

殻板の偏りを生じさせる原因は、殻板が地層に保存されていないために起きているのか、あるいは採集者が種を識別する殻板にのみ着目しているために起きているのかを判断することは難しい。この偏りの原因を理解するには、殻板がすべてそろっている完全な種をもとに、その種の殻を構成する全ての殻板が地層中に含まれているかどうかを定量的に確認しなければならない。

種構成

種構成は地理的に数百 m 離れた3ヶ所の露頭に分布する石灰質砂礫岩相で求めた (Locs. 1, 4, 5)。石灰質砂礫岩相は垂直断面 1600 cm²あたりに500個以上の蔓脚類化石を含む。そのうち種の識別が可能だった殻板は70個程度であった。これは1つの露頭に分布する石灰質砂礫岩相での産出密度の約1割半にあたる (Fig. 6)。

各露頭での種構成には変化が見られたが、ミョウガイ科の種はすべての露頭で1番目か2番目に多く見つかると最大で47%に達する (Loc. 5, Fig. 6). また、すべての露頭での割合を合計した場合の種構成ではミョウガイ科の種が37%を占めており、他の種と比べて最も割合が大きい。フジツボ sp. 1は合計した割合では26%を占めており、1露頭では最大で41%に達する (Loc. 1). 同様にフジツボ sp. 2では、合計した割合で24%、1露頭で最大34%であった (Loc. 5). フジツボ上科のフジツボ sp. 3とフジツボ sp. 4は、合計の割合では13%程度で他の種に比べて少ない。これらの種は露頭によって割合の変化が大きく、数%から32%まで変化する。

議 論

ミョウガイ科の多産とその進化古生態学的意義

今回求めた、蔓脚類化石の種構成 (Fig. 6) は種によって割合が異なる。しかし種構成を求める際に数える対象とした殻板の種類や枚数が種によって異なっていることから、種ごとにその割合の大きさを比較することは難しい。

例えば、ミョウガイ科の種では、1個体に2枚ある楯板を用いており、フジツボ sp. 1は1個体に普通6枚ある周殻をもとに産出数を数えている。種によって数えることができる殻板の枚数の違いは、産出数にも反映される。よって今回得られた化石群に占める種の割合は、殻板の数の違いによって、実際の状態からゆがめられているはずである。

そこで、化石群の種構成を正確に評価するためには、数えた産出数を補正する必要がある。ただし今回、種構成は1枚1枚の殻板の種類に着目せず数えており、さらに限られた殻板から種を識別しており、すべての殻板の枚数が不明であるため、種ごとに割合を比較することは難しい。

しかし、ミョウガイ科の種とフジツボ類との比較を考えた場合、ミョウガイ科がフジツボ類に比べて多く産出していることは間違いない。それは識別可能な蔓脚類化石において、露頭全体を合計した割合では約40%を占めており、1つの露頭では最大で約50%にも達する (Loc. 5) からである (Fig. 6)。また、ミョウガイ科の種は1個体に2枚ある殻板で産出数が数えられているのに対し、フジツボ類の数えている周殻の殻板が通常4-8枚あるため、フジツボ化石に対してミョウガイ科の種の方が相対的に産出数が少なく見積もられていることになる。これはミョウガイ

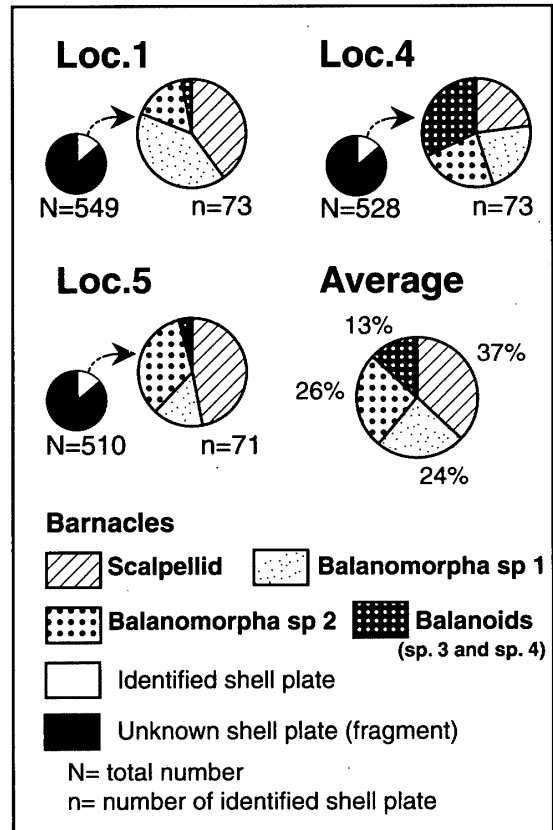


Fig. 6. Fossil barnacle composition in the Calcareous Sandstone and Conglomerate Facies. Total number (N) is the sum of unknown and identified shell plates of the fossil barnacles. Species composition of the three localities is based on the number of identified shell plates (n). Average is calculated based on the sum of the number of occurrence at the three localities.

科の卓越を支持するものである。したがって古第三系前島層における蔓脚類化石群において、ミョウガイ科の種が特徴種であることは明らかである。

今回、前島層から見つかったミョウガイ科の種が卓越する蔓脚類化石群は、日本において他に報告はなく、特徴的な蔓脚類化石群である。日本におけるミョウガイ科の産出は、高知県の更新統平野層からカメノテ化石の報告があるものの、その産出量はフジツボ類に比べて極端に少ない(三本, 1991; 私信)。また、北海道の白亜系蝦夷累層群からもミョウガイ科の種が見つかったが、産出は極めて稀である(福田, 1996; 浜田・糸魚川, 1983, p. 66)。

さらに、ミョウガイ科の種が卓越する蔓脚類化石群が古第三系から産出したことは蔓脚類の進化を生態的な側面から考える上でも重要である。山口(1994)は、深海の熱水噴出孔(ベント)に見つかる原始的な蔓脚類の起源について、その化石記録や古生態をもとに、中生代後期から新生代初めに生じたフジツボ類の適応放散により、原始的な分類群が進化した分類群によって浅海のニッチから追い出され、ベントに用意された避難場所に逃げ込んだと解釈している。この説は、現生のフジツボ類の多くの種が浅海および潮間帯に分布しているのに対して、より祖先的なミョウガイ科の種がそれよりも深い、浅海から深海(深度数百 m から数千 m)までに分布が集中していること(Foster, 1987)と矛盾しない。このことを考えると、今回見つかったミョウガイ科の種が卓越する蔓脚類化石群は、古第三紀ではフジツボ類の放散がその途上にあり、その分、浅海のニッチから追い出されていない祖先的なミョウガイ科の種が繁栄していた可能性を示している。

謝 辞

高知大学理学部の地球史環境科学講座、および京都大学大学院理学研究科の地質学鉱物学教室のスタッフの皆様には、さまざまなご教示をいただいた。三本健二氏には、高知県平野層から産出したカメノテ化石について有益な情報をいただいた。岡山大学理学部附属臨海実験所の方々には調査にあたって宿泊の便宜を計っていただきお世話になった。高知大学の藤井隆志、遠藤 浩、宮地 鼓の皆様には野外調査の際に議論頂き、助言を賜った。以上の方々に心から御礼申し上げる。

参考文献

- Behrensmeyer, S. K. : The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard*, 146pp., 473-578 (1975).
- Buckeridge, J. S. : Fossil barnacles (Cirripedia: Thoracica) of New Zealand and Australia. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, 50, 151pp. (1983).
- Darwin, C. : *A monograph on the fossil Lepadidae; or Pedunculated Cirripedes of Great Britain*. Palaeontographical Society, 88pp., 5pls., London (1851).
- Darwin, C. : *A monograph on the fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain*. Palaeontographical Society, 44pp., 2pls., London (1854).

- Fallow, G. E., Allen, N. H. and Akpan, E. B. : Bioclastic carbonate sedimentation on a high-latitude, tide-dominated shelf: northeast Orkney Islands, Scotland. *Journal of Sedimentary Petrology*, **54**, 373-393 (1984).
- Foster, B. A. : Barnacle ecology and adaptation. In Southward, A. J. (ed.), *Barnacle Biology*, 113-133. Balkema, Rotterdam (1987).
- Foster, B. A. and Buckeridge, J. S. : Barnacle paleontology. In Southward, A. J. (ed.), *Barnacle Biology*, 43-61. Balkema, Rotterdam (1987).
- 福田芳生 : 12. 甲殻類 (蔓脚目). 福田芳生 (編), 古生態図集・海の無脊椎動物, 343-363, 川島書店 (1996).
- 波部忠重 : 貝殻の生体群集と遺骸群集. 化石, **17**, 2-5 (1969).
- 浜田隆士・糸魚川淳二 : 自然観察シリーズ 17 (地学編) 日本の化石, 166pp., 小学館 (1983).
- 池谷仙之・山口寿之 : 進化古生物学入門—甲殻類の進化を追う. UP BIOLOGY, **93**, 148p, 東京大学出版会 (1993).
- 糸魚川淳二 : 瀬戸内東部地域中新統の貝化石群集. 化石, **17**, 50-55 (1969).
- 糸魚川淳二 : 中国地方頭部の中新世貝類化石群 (予報). 化石, **22**, 29-36 (1971).
- 糸魚川淳二 : 瀬戸内海東部沿岸地域中新世軟体動物群集. 瑞浪市化石博物館研究報告, **10**, 29-39 (1983).
- Itoigawa, J. and Shibata, H. : Molluscan fauna of the Setouchi Miocene Series, southwest Japan. *Paleontological Society of Japan, Special Papers*, **29**, 149-159, pls. 16, 17 (1986).
- 栗田裕司・松原尚志・山本裕雄 : 香川県小豆島の第三系土庄層群四海層の渦鞭毛藻化石年代 (始新世) とその意義. 日本古生物学会第 149 回例会予稿集, 57 (2000).
- 栗田裕司・松尾裕司・松原尚志 : 神戸市西部, 神戸層群田井畑層の渦鞭毛藻化石年代 (始新世) とその意義. 日本古生物学会 2001 年年会講演予稿集, 184 (2001).
- 沓掛俊夫・端山好和・本間弘次・正岡邦夫・宮川邦彦・仲井 豊・山田哲夫・吉田 勝 : 小豆島および讃岐東部の領家帯. 地質学論集, **17**, 47-67 (1979).
- Martin-Kaye, P. : Sorting of lamellibranch valves on beaches in Trinidad, B. W. I. *Geological Magazine*, **88**, 432-434 (1951).
- 増田富士雄 : ダイナミック地層学—古東京湾域の堆積相解析から (1). 応用地質, **29**(4), 312-321 (1988).
- Matsubara, T. : Molluscan fauna of the "Miocene" Maéjima Formation in Maéjima Island, Okayama Prefecture, southwest Japan. *Paleontological Research*, **6**(2), 127-145 (2002).
- 松原尚志・平松 力・鈴木茂之・田中 元 : 岡山県倉敷市における海成古第三系の発見とその意義. 日本古生物学会第 154 回年会講演予稿集, 94 (2004).
- 三本健二 : 高知県西南部の更新世蔓脚類化石. 化石, **51**, 15-23 (1991).
- Nemec, W. and Steel, R. : Alluvial and coastal conglomerates: their significant features and some comments on gravelly mass flow deposits. In Koster, E. H. and Steel, R. J. (eds.), *Sedimentology of Gravels and Conglomerates*, Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir **10**, 1-31 (1984).

- Newman, W. A., Zullo, V. A. and Withers, T. H. : Cirripedia. In R. C. Moore (ed.), : *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part R, Arthropoda 4, I, : R206-295, Geological Society of America, Inc. and University of Kansas (1969).
- Nio, S. D. and Yang, C. S. : Diagnostic attributes of clastic tidal deposits: a review. In Smith, D. G., Reinson, G. E., Zaitlin, B. A. and Rahamani, R. A. (eds.), *Clastic tidal sedimentology*, **16**, 3-28 (1991).
- 岡本和夫 : 山口県豊浦郡豊北町特牛港付近の第三系—とくに日置層群の貝化石群集と堆積環境—。地質学雑誌, **76**(5), 235-216 (1970).
- Sakakura, N. : Taphonomy of the bivalve assemblages in the upper part of the Paleogene Ashiya Group, southwestern Japan. *Paleontological Research*, **6**(1), 101-120 (2002).
- 斎藤文紀 : 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**(3), 350-365 (1989).
- 下山正一 : 化石貝殻集団の初期情報と再構成。日本ベントス研究会誌, **37**, 11-34 (1989).
- Yamaguchi, T. : Taxonomic studies on some fossil and recent Japanese Balanoidea (Part 1). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **107**, 135-160 (1977a).
- Yamaguchi, T. : Taxonomic studies on some fossil and recent Japanese Balanoidea (Part 2). *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, **108**, 161-201 (1977b).
- 山口寿之 : 日本のフジツボ類の時空分布。化石, **44**, 1-11 (1988).
- 山口寿之 : 深海の熱水噴出孔の生物とそこに棲む「生きている化石」蔓脚類。化石, **56**, 37-41 (1994)
- 山口寿之 : 節足動物門(Phylum Arthropoda). 速水 格・森 啓(編), 古生物の科学1, 古生物の総説・分類, 169-171, 朝倉書店 (1998).
- 山本裕雄・栗田裕司・松原尚志 : 兵庫県淡路島北部の第三系岩屋層から産出した始新世石灰質ナンノ・渦鞭毛藻化石とその意義。地質学雑誌, **106**(5), 379-382 (2000a).
- 山本裕雄・次重克敏・松原尚志・加々美寛雄 : 化石炭酸塩のストロンチウム同位体比からみた西部瀬戸内区第三系の年代。日本古生物学会第149回例会予稿集, 56 (2000b).
- 山本裕雄 : 岡山県牛窓町前島に分布する第三系の浅海古環境。人と自然, **12**, 13-30 (2001).

平成16年(2004)11月30日受理

平成16年(2004)12月31日発行