

博士論文概要

論文題目

Responses of inoceramid bivalves to Cretaceous
marine environmental changes in Japan
(本邦白亜紀の海洋環境変動に対する
イノセラムス類二枚貝の応答様式)

申請者

氏名

高橋	昭紀
Akinori	Takahashi

専攻・研究指導
(課程内のみ)

環境資源及材料理工学専攻 古生物学研究

2003年12月

イノセラムス類はペルム紀に出現し，白亜紀最末期のマーストリヒチアン期後期に絶滅した海生二枚貝類の 1 科である。特に中生代ジュラ紀と白亜紀において，アンモナイト類と共に汎世界的に大繁栄した。速い形態進化と広い地理的分布を示すため，白亜紀における重要な示準化石として古くから多くの分類記載学的・生層序学的研究が行われてきた。一方，本分類群の生物学的・進化学的側面を明らかにした研究はそれらの研究に比べ著しく少ない。しかし，イノセラムス類は表生の底生性で，かつ成体の移動能力が欠如していたと推定されているため，海洋環境変動が海生軟体動物に与える影響を評価する上で非常に有効な分類群であると考えられる。

中生代白亜紀中期は最も新しく且つ最大規模の温室時代であり，温室効果は様々な地球環境システムの変化を招来した。特に温室効果に起因して，海面が現在よりも 200m も高い高海水準期となり，海洋無酸素事変（Oceanic Anoxic Event；OAE）と呼ばれるイベントが少なくとも 3 回生じた。白亜紀はこのような特殊な時代であったため，地球環境史や生命史を議論する上で，現在最も注目されている時代の一つである。近年，地球環境，特に地球温暖化に対する人々の関心は高まりつつある。地球温暖化によってもたらされる温室時代が，どのような機構や規模で生物に影響を与えるかは未知な部分が多い。このような課題を明らかにする手段として，実際に実験を行うことは不可能である。従って，過去の同様な環境にあった時代の化石記録を丹念に調査することによって生物に与える影響を評価していかなければならない。地球環境変動が生命に対して持つ意味を，古生物学的・地質学的記録を用いて考え，その理解の上に今日の環境変動を受け止める視点も必要である。そのような背景のもとで，本邦白亜紀の海洋環境変動に対するイノセラムス類の応答様式を明らかにすることは大きな意義を持つ。現在までに，白亜紀において，海生軟体動物が海洋環境変動にどのように反応したかという研究の日本からの提示は決して多くはない。しかし，白亜紀当時は地球の大半を太平洋が覆っていたため，真にグローバルな議論を行うためには，北西太平洋に位置する本邦からの多くのデータ提示が不可欠である。

そこで本論では，海洋環境変動がイノセラムス類にどのような影響を与えたかを明確にすることを目的として，以下の研究を行った。

第 1 章では，本邦白亜系産イノセラムス類の種多様性と属構成（各属に属する種の割合）の経時変動を示し，絶滅・放散率及び多様性増減率を求めた。一般に種多様性とは，‘種の豊富さ’と‘均等度’を包含する概念であるが，本研究は日本全域という広域を研究対象としているので，‘種の豊富さ’すなわち産出種数を多様性の尺度として扱った。調査の結果，以下のことが明らかとなった；(1) 本邦産イノセラムス類は上部アルビアン階より上位から産出している。種多様性は上部アルビアン階から下部カンパニアン階にかけて漸増し，上部カンパニアン階

以降，急激に減少する，(2) アンモナイト類の種多様性変動とは無相関である，(3) 高い絶滅率がアルビアン/セノマニアン階境界 (A/C 境界)，セノマニアン/チューロニアン階境界 (C/T 境界)，コニアシアン/サントニアン階境界 (C/S 境界)，下部/上部カンパニアン階境界 (LC/UC 境界) において検出された．A/C 境界と C/T 境界における絶滅率，放散率は共に 100% である．また，LC/UC 境界では，多様性増減率が著しく低い (すなわち放散率も低い)．これら 4 つの境界を挟んで属構成が大きく変化している，(4) 多様性変動は，大局的には第 2 オーダーの汎世界的海水準変動 (ユースタシー) と調和的である．

アンモナイト類の種多様性変動と無相関であるという事実は，アンモナイト類とイノセラムス類の多様性を支配する要因が異なることを意味する．両分類群は海洋中の鉛直分布，生態及び栄養段階などが異なるため，このような結果が得られたと考えられる．高い絶滅率が検出された A/C，C/T，C/S 各境界は，海洋無酸素事変 (それぞれ OAE 1 d, 2, 3 に対応) が発生した時期と近接あるいは一致しており，それらの影響を受けている可能性も考えられる．第 2 オーダーのユースタシーと多様性が似た変動パターンを示すという事実は，イノセラムス類の主要な生息域である陸棚面積の増減に起因する (種面積仮説)，ユースタシーの変化に伴って，各時代の地層の露出面積 (堆積物の体積) が変化したためである，

前出の 2 つの要因が複合した結果，という 3 つの可能性を示唆する．今後，各時代の地層の露出面積を概算することにより，これらの可能性を検討していかなければならない．また，LC/UC 境界における急激な多様性の減少はユースタシーだけでは説明がつかない．この原因は，イノセラムス類の主要な産出地域である北海道蝦夷層群に記録された急激な相対的海水準の低下にあると考えられる．

第 2 章では，北海道蝦夷前弧海盆の C/T 境界で生じた環境擾乱に対するイノセラムス類の応答様式について論じた．加えて，詳細な報告がなされている北米西部内陸地域におけるイノセラムス類の応答様式についてもレビューした．

C/T 境界では，貧 (無) 酸素水塊が全海洋規模で拡大し，有機物の濃集した黒色頁岩層が汎世界的に堆積した事変 (海洋無酸素事変: OAE2) が生じた．その影響で海生動物の 33 - 53% が種レベルで絶滅したとされている．第 1 章で明らかにされたように，本邦において，C/T 境界を挟んでイノセラムス類の多様性はほとんど低下していないが，同境界における種レベルの絶滅率は 100% である．換言すると，後期セノマニアン期のイノセラムス類は C/T 境界までには全てが絶滅し，前期チューロニアン期の種と入れ替わったことになる．また C/T 境界後には，(1) 矮小化，(2) サイズの種間変異の著しい減少，(3) 汎世界的分布種の卓越，といった現象が認められる．矮小化は，C/T 境界直後の蝦夷前弧海盆において貧栄養環境が広がったことを示唆する．これは，イノセラムス類の餌となる主要な一次生産者の渦鞭毛藻類や石灰質ナノプランクトンが，北西ヨーロッパ地域の

C/T 境界付近で個体数、種数を大きく減らしている事実からも支持される。また、多様性の減少を伴わない形態の種間変異の減少（本研究におけるサイズの種間変異の減少）は、強い環境的ストレス下における選択的絶滅があったことを意味する。

以上の結果と過去の研究を勘案すると、次のような絶滅・回復過程に関するシナリオが想定される。蝦夷前弧海盆の C/T 境界時において、イノセラムス類は貧酸素環境に代表される大きな環境擾乱の影響を強く受け、後期セノマニアン期に棲息していた種は全て絶滅した。その結果、蝦夷前弧海盆ではニッチが空き、そこに汎世界的分布を示す種がいくつか移入してきた。しかし、貧栄養環境が広がっていたため、移入してきた種は小型種に限定された。中期チューロニアン期頃までには貧栄養環境が改善されてきたので、中期チューロニアン期には比較的大型の種が出現するようになった。

第 3 章では、これまでの議論を概観・総括し、さらに今後の課題について議論した。前 2 章で明らかにされたとおり、イノセラムス類は海水準、溶存酸素量、栄養環境などの環境諸要素の変動に鋭敏に反応し、化石記録からもそれらの反応が読み取れることがわかった。同時に、貧酸素環境において大きな絶滅があった場合や貧栄養環境の影響で矮小化が生じた場合にも、地質学的時間から考えるとその回復が極めて早いことも示唆された。白亜紀におけるイノセラムス類の大繁栄は、極めて早いその回復能力に由来するところが大きいであろう。

本研究では、多様性の尺度として産出種数を用いた。しかし、イノセラムス類の分類には種々の問題が指摘されており、種内・種間変異の大きさは時代・分類群毎に大きくばらついている。従って、真の「形態の」多様性を認識するためには、形態空間(morphospace)上の分布域の広がりを多様性の尺度とすることが、本来の目的に最も適合しているであろう。今後、形態空間上の分布域の経時変化を明らかにする必要がある。

以上のように、第 1 章では既出版の多数の文献を精査し、イノセラムス類の種多様性変動や種の交替に関する様相を明らかにした。第 2 章では層序学的、生物統計学的手法を用いて、強い環境ストレス下におけるイノセラムス類の応答様式を明らかにした。第 3 章では前 2 章の結果をまとめた上で、今後の課題について議論した。本研究は、表生の底生性であるイノセラムス類二枚貝をケーススタディとして、海洋の多様な環境変動に対する海生軟体動物の反応の普遍的様相を明らかにしたいという一貫した意図にもとづいて書かれたものである。本研究の結果は、古生物学的・古環境科学的に先駆的なデータと考察・示唆を提供するとともに、先述したとおり、地球環境問題という今日的課題にも充分貢献し得るものである。