新生代の淡水生軟体動物の変遷

松岡敬二*

Faunal Change of Non-marine Molluscs in Cenozoic

Keiji Matsuoka*

淡水生軟体動物は、地理的に隔離された湖、池、沼、河川、水田などの陸水環境を生活の場としている。日本列島は、大きな湖、河川はなく陸水の占める割合は0.7%にすぎない。しかし、日本産の淡水生貝類は13科に属する約110種で、同じ島国のイギリスと比較しても豊富な種類組成となっている。これらの貝類は、大きく見ると大陸系種（南方系および北方系を含む）、固有種、移入種からなっている。大陸系種は、過去の大陸配置、水系の連続・分断、古気候などの条件下で分布域を広げ日本列島に定着したものである。固有種は、地理的に隔離された水系で種分化が起こり、誕生したものである。移入種は、本来日本には分布していない種類が人為的に運ばれて繁殖しているものである。

日本列島の淡水生軟体動物の中生代から新生代にわたっての発達史については、Suzuki (1949) の他にはまとまったものはなかった。そこで、最近の知見を加えて新生代の淡水生軟体動物の変遷について概略を述べてみることにする。

現代型の非海生貝類（汽水生貝類を含む）は、中生代三畳紀ないしジュラ紀に出現し始めるが、中生代の末に多くの生物が絶滅するように非海生貝類でも科レベル（たとえば *Trigonoididae* や *Pachycardiidae*）の絶滅がおこっている。新生代のはじめには、現在につながる多くの属が出現し、新旧の交代が起こっている。

日本の古第三系は、狭い範囲に分布が限られ、大部分は白亜系をともなっている。この時代の日本は、大陸の縁辺部に位置しており、広大な水域を有するような水系は発達しなかった。日本の始新世からの淡水貝類化石は、北九州の高島層群などから5種 (*Bellamyia* sp., *Anodonta* sp., *Cristaria* sp., *Inversidens* sp., *Unio* sp.) が知られるが、正式な分類学的研究は行われていない。汽水生貝類化石は、熱帯-亜熱帯に分布する *Faunus*, *Batissa*, *Cyrenobatissa*, *Lentidium* 属に含まれるインド-太平洋要素を含んでいる。これらを含めて、Suzuki (1941) は、大牟田非海生動物群と呼んだ。東アジア大陸の始新統からの淡水生貝類化石は、中国広西省邕寧組 (Yongning Formation) と那侏組 (Nadou Formation)、ソビエト沿海州のウグロス層 (Uglov Svita)、ザイサン盆地のツランジン層 (Tulangin Svita) などから知られている (Yen, 1943; Huang, 1964; Venus et al., 1980; Popova, 1981)。これらの淡水生貝類化石の属構成は、東アジア地域、アフリカ-中国地域に現在分布する属が主体をなし、絶滅属を含んでいる。これら

* 豊橋市自然史博物館

Toyohashi Museum of Natural History, Oiwa, Toyohashi, 441-31 Japan

のうち、ウグロス層の貝類群集には高島層群との共通属が見られる。種レベルでは、各地とも共通種は見られず、各湖盆で独自に分化した種類から成っていたと考えられる。

漸新世前期には、北海道の石狩層群、浦幌層群から日本の古第三紀を代表する淡水生貝類化石 (*Lepidodesma septemtrionale*, *Cristaria sasai*, *Unio uryuensis*, *Margaritifera perdahurica*, *Lanceolaria pisciformis*, *Hyriopsis mabutii*, *Anodonta subjapanensis*, *A. subjapanensis yokoyamai*, *Inversidens ishikariana*, *Bellamyia uryensis*, *B. mabutii*, *Cipangopaludina ishikariensis*, *C. soratiensis*, *C. jimboi*, *Semisulcospira fiscina*, *S. fiscina yokoyamai*) が知られている (Oyama et al., 1960)。これらの化石は、淡水生ないし汽水生のシジミガイ属 (*Corbicula*) などに所属する数種を伴っており、それらをまとめて石狩非海生軟体動物群と呼ぶことにする。この動物群の属構成は、現在の生物地理区ではアムール-日本亜区と中国亜区に見られるものである。中国亜区にのみ見られるチヂミドブガイ属 (*Lepidodesma*) 以外は、今の日本に生息する淡水生貝類の属と共通している。この時期のチヂミドブガイ属は、サハリンのドゥエ (Due Formation) からも報告されており (Suzuki, 1943)、中国要素が北に広がっていたことを示している。汽水生貝類では、*Geloina*, *Vittorita*, *Cyrenobatissa*, *Batissa* 属が知られており、インド-太平洋地域に見られる種類を含んでいる。一方、北九州では大辻層群などから芦屋非海生動物群 (Suzuki, 1941) の構成種である *Anodonta* sp., *A. ? sp.*, *Cristaria* sp., *Batissa mirabilis* が知られている。属構成の面からは、2つの動物群は区別できず、北海道から九州にかけての地域は同一の生物地理区内にあったように見える。現在の北海道と九州の淡水生貝類の構成種の差より小さかったかもしれない。

常磐地域の白水層群から報告された *Anodonta subjapanensis yokoyamai* は、漸新世後期に石狩非海生動物群の一部が存続していたことを示している。

中国河北省の沙河街組 (Shahaijie Formation) と東菅組 (Dongying Formation) からは、*Tianjinospira*, *Viviparus*, *Bahaispira*, *Gangetia*, *Tulotomoides*, *Stenothyra*, *Angulyagra*, *Valvata*, *Pseudostenothyra* など腹足類を優占種とする群集が報告されており (石油化学工業勘探開発規划研究院・中国科学院南京地質古生物研究所, 1978)、日本の動物群とは大きく違った構成となっている。しかし、ボーリング資料という性格から二枚貝類のことはわからず一層違いを大きくしているのかもしれない。ソビエトのザイサン盆地からは、*Margaritifera*, *Unionia*, *Limnoscapha*, *Hyriopsis*, *Nodularia*, *Cristaria*, *Anodonta*, *Rhombuniopsis*, *Crassiana*, *Viviparus* が報告され (Venus et al., 1980)、日本と共通する属も多く含まれている。

以上古第三紀を通して見ると、気候は全体的に温暖であり、熱帯-亜熱帯環境下にあったと言えそうである。始新世には、淡水生貝類でも東南アジアから中国地域に見られる属が目立っている。このことは、アジア高原亜区からアムール-日本亜区には、東南アジアから中国要素が広く分布し、かつその中心分布域が緯度的に北に位置していたと考えられる。さらに、漸新世には、それらの要素が分布域を東西に拡大している。

新第三紀の中新世前期から中期にかけて日本および東アジアからは、淡水生貝類化石の記録が多くなってくる。九州には、古第三紀とは違った佐世保非海生動物群が出現している。この動物は、Suzuki (1941) により佐世保層群からの *Batissa procera*, *Semisulcospira* sp., *Corbicula hizenensis*, *C. matusitai*, *C. nakayamana* および野島層群からの *Bellamyia kosasana* を構成種

として定義された。しかし相浦層群と佐世保層群までは *Cuneopsis pseudobarbouri*, *Corbicula* sp., *C. hizenensis*, *Batissa procera*, *Semisulcospira* sp., *Corbicula nakayamana*, *C. matusitai* の7種にたいして、野島層群からは *Bellamyia kosasana*, *Lamprotula nagahamai*, *L. divaricata*, *L. nojimensis*, *Cuneopsis nagahamai*, *C. praeambiguus*, *Lepidodesma japonicum*, *L. uejii*, *Limnoscapha matsuuensis*, *Parreysia* sp., *Corbicula* sp. の12種と多様化している。このことから、佐世保非海生動物群は、中新世前期の佐世保非海生動物群Iと中新世中期の佐世保非海生動物群IIに分けることが可能である。中新世前期には、島根県の宍道層群古浦層や三重県の鈴鹿層群、岐阜県の可児層群惟子累層、福島県と宮城県の間境の大沢層などから淡水生貝類化石が知られ、九州から東北地方までいくつかの湖盆が発達していたことがわかる。アジア大陸には、アジア高原亜区からアムール-日本亜区にかけて淡水成の地層が知られ、共通属が多く含まれている。バイカル湖南部のタンホイ層 (Tanhoi Formation) からは、*Cipangopaludina*, *Bellamyia* (= *Sinotaia*), *Tulotomoides*, *Baicalia*, *Lithoglyphopsis*, *Liobaicalia*, *Margaritifera*, *Lamprotula*, *Baicalinaia*, *Acuticosta*, *Pseudobaphia*?, *Cuneopsis*, *Lanceolaria*, *Nodularia*, *Limnoscapha* (*Nipponihyria*, *Sinohyriopsis* を含む), *Lepidodesma*, *Cristaria*, *Anodonta*, *Sphaerium*, *Pisidium*? 属に含まれる種類が報告されている (Popova, 1981)。ジュンガル盆地の塔西河組 (Taxihe Formation) からは、*Lanceolaria*, *Acuticosta*, *Psilunio*, *Anodonta*, *Hyriopsis*, *Cristaria*, *Gyraulus*, *Radix*, *Bithynia*, *Valvata*, *Viviparus* 属に所属する12種が報告されている (新疆维吾尔自治区地層表編写組, 1981)。江蘇省北部の下草湾組 (Xiacaoan Formation) からは、*Hyriopsis*, *Pisidium*, *Cristaria*, *Sphaerium* が報告されている (黄, 1983)。この時期まで日本列島は、古地磁気の研究によりアジア大陸の東端に位置し、大陸の一部であったことが明らかにされており、広義の意味では1つの生物地理区をつくっていたと考えられる。そして、現在の中国亜区にのみ分布している属も東シベリア亜区南部まで広く分布し、かつ中心分布域も今より北に位置していたと言える。

日本列島は、中新世前期-中期 (17-15 Ma) にアジア大陸から分かれ始める。これを境に日本列島の軟体動物群は大きな影響を受けたと推定される。列島化によって、水系の分断や安定した陸水が消失したと考えられるからである。しかし、九州地域は、佐世保非海生動物群の絶滅は、やや遅れ、中新世中期 (約14 Ma) まで存続した。先に述べた野島層群の化石の産出からである。

中新世後期には、現在のところ化石の証拠は乏しく、日本列島の淡水生貝類相の発達が悪かったように見える。一方、アジア大陸には、引き続き中国亜区に分布する属の繁栄がうかがえる。たとえば、中国内蒙古の通古尔組 (Tongg'er Formation) から *Lamprotula mongolica*, *L. elegans*, *Sulcatula tungurensis*, *Cuneopsis spocki*, *C. teilhardi*, *C. sp.* が報告されている (Otuka, 1940, 1942; Leroy, 1940)。江蘇省北部の泗洪組 (Sihong Formation) からは、*Acuticosta immutata*, *A. cf. elongata*, *Cuneopsis sturdsae*, *Psilunio sihongensis*, *Cuneopsis jiangseuensis* が報告されている (黄, 1983)。現在の中国の中部平野地域に主分布域を持っている属に含まれる種がより北の地域まで分布している。

中新世末期から鮮新世前期にかけて西南日本では、第二瀬戸内沈降帯を中心に湖沼が発達した。九州から東海地域には、碩南層群、大阪層群、古琵琶湖層群、東海層群など非常に厚い非海成層が見られる。東北日本には海が内陸に深く入り込み、広い水域を有する湖沼は発達しな

かった。そこで、西南日本を中心にこの時期の淡水生貝類について見ることにする。研究の進んでいる古琵琶湖層群では、伊賀非海生動物群 I としてまとめられている14属23種の淡水生貝類化石が知られている (Matsuoka, 1987)。構成属を見ると、中国要素が最も多く、続いて現在の日本列島からは絶滅した属が多い。また、熱帯系の属や西ヨーロッパに生息する属も含んでいる。第二瀬戸内沈降帯の湖沼は、中国大陸と同じ生物地理区に所属していたと考えられる。さらにこの時期まで、ユーラシア大陸の東西での陸水生物のなんらかの交流があったと考えられる。日本列島内でも古琵琶湖層群や東海層群の淡水生貝類化石には水系の連絡があったことを示す共通の種類も確認されている。碩南層群からカドバリタニシ属 (*Tulotomoides*) が発見されており、さらに西への水系の連絡を物語っている。

鮮新世後期には、古琵琶湖層群においては、蒲生非海生動物群が知られている。伊賀非海生動物群に比べ、アムールー日本亜区と中国亜区にかけて広く分布する東アジア要素や大陸要素が増加するが、中国要素がまだ多くを占めている。この時期は、現在の中国の平野部と緊密な生物地理的位置にあったことがわかる。中国大陸の淡水生貝化石は、雲南省の茨苳組 (Chutsing Formation) から *Idiopoma*, *Tulotomoides*, *Igapaludina*, *Bithynia*, *Margarya*, *Psilunio*, *Anodonta*? などが報告されており (Yen, 1943)、日本の古琵琶湖層群と共通属を含んでいる。山西省の河堤組 (Heidi Formation) からは、有肺類を主体とする貝類群集が報告されている (Yen, 1969)。またジンガル盆地の独山子組 (Dushanzi Formation) からは、*Valvata*, *Viviparus*, *Hydrobia*, *Bithynia*, *Limnaea*, *Gyraulus*, *Unio*, *Hyriopsis* が報告されている (新疆维吾尔自治区地域層表編写組, 1981)。

鮮新世の淡水生貝類は、ユーラシア大陸の東西にわたって共通の属が広がっていた。ヒマラヤ造山運動によってアジアの南部と北部とに障壁が生まれ、内陸部に乾燥地帯が生まれた。気候も現在に近づいていった。これによって東西の淡水生生物の交流が希薄なものとなり、分布域は分断された。また、熱帯系種は北への侵出は困難になったと思われる。

更新世の古琵琶湖層群では、新しく堅田非海生動物群が出現する。構成種は、現生種が多くなり、今の琵琶湖に見られる固有種や固有種以外の種類も含まれている。更新世中期までは、西南日本には中国要素も残存した。しかし、現在までに琵琶湖以外では絶滅した。中国大陸では、河南省の山門組 (Sanmen Formation) からは、*Solenia*, *Anodonta*, *Cristaria*, *Hyriopsis*, *Lepidodesma*, *Nodularia*, *Cuneopsis*, *Lamprotula*, *Corbicula*, *Radix* に所属する種類が報告され (Leroy, 1940)、現在の中国亜区に繁栄している現生種が大半を占めるようになった。この時期に中国大陸の淡水貝類相も成立したと言える。日本列島の淡水生貝類は、基本的には更新世中期に成立したとみなせる。

更新世後期には、北方系の大陸系種が加わったと推定される。こうして、日本列島の淡水生貝類相は形成され、淡水生物地理区アムールー日本亜区に属することになった。琵琶湖のように、更新世から存続している水域では湖内や流下水系で種分化が進行している。

ま と め

これまでの日本の新生代の非海生軟体動物群は、始新世から中新世前期の動物群と第四紀の動物群の2つに分けられ、中新世後期と鮮新世の動物群は両者の移行段階を示すものと考えられていた (Suzuki, 1949)。

今回、東アジアの非海生軟体動物群の時空分布より、日本列島における非海生軟体動物群は、次の6つの段階を経て現在に到達していると考えた。

- ①始新世の軟体動物群.
- ②漸新世の軟体動物群.
- ③中新世前期—中期の軟体動物群.
- ④中新世末期—鮮新世の軟体動物群.
- ⑤更新世前期—中期の軟体動物群.
- ⑥更新世後期の軟体動物群.

参 考 文 献

- 新疆维吾尔自治区区域地層表編写組 (1981), 西北地区区域地層表, 新疆维吾尔自治区分冊, 地質出版社, 北京.
- Huang, B. (1964), The first collections of lamellibranchia genus *Cuneopsis* and other unionids from Tertiary deposits in eastern Siberia. Stratigraphy and paleontology. Mesozoic and Cenozoic deposits, eastern Siberia and Far East. *Academia Nauka, USSR*, 272-279 (in Russian).
- 黄 宝玉 (1983), 江苏北部下草湾地区中新世非海相瓣鳃类. 古生物学报, **22** (2), 123-128.
- 石油化学工業部石油勘探開發规划研究所・中国科学院南京地質古生物研究所 (1978), 渤海沿岸地区早第三紀腹足類. 科学出版社, 北京.
- Leroy, P. (1940), The Late-Cenozoic unionids of China. *Bull. Geol. Soc. China*, **19**, 393-453.
- Matsuoka, K. (1987), Malacofaunal succession in Pliocene to Pleistocene non-marine sediments in the Omi and Ueno basins, central Japan. *Jour. Earth Sci., Nagoya Univ.*, **35**(1), 23-115.
- Otuka, Y. (1940), A new locality of the Sanmenian Formation in central Shansi, north China. *Jap. Jour. Geol. Geogr.*, **17**, 83-89.
- (1942), Some new Unionidae from north China and southern Mongolia. *Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **18**, 479-483.
- Oyama, K., Mizuno, A. and Sakamoto, T. (1960), Illustrated handbook of Japanese Paleogene molluscs. *Geol. Surv. Japan*.
- Popova, S. (1981), Cenozoic continental malacofauna from south Siberia and its neighboring territory. *Nauka, Moscow*, 3-188 (in Russian).
- Suzuki, K. (1941), The Palaeogene corbiculids of northwestern Kyūshū. *Jour. Fac. Sci., Imp. Univ. Tokyo, Sec. II*, **6**, 39-62.
- 鈴木好一 (1943), 東亜産現生化石貝類の研究. 第1輯, 第2篇 チヂミドブガイ属. 資源科学研究所地質鉱物学部業績, no. 19, 75-90.
- Suzuki, K. (1949), Development of the fossil non-marine molluscan faunas in eastern Asia. *Jap. Jour. Geol. Geogr.*, **21**, 91-133.
- Venus, B. G., Verzilin, N. N., Kyncep-Romashkina, H. P., Mironenko, O. A., Tolstikova, H. B., Stalikova, V. P., Stankevech, E. S., Shevileva, N. S., and Cheikvadze, V. M. (1980), Paleolimnology of Zaysan. *Nauka, Leningrad* (in Russian).