

底質の固さと生痕相との関係

小幡喜一*

The relation between the substrate consistency and ichnofacies

OBATA, Kiichi*

Abstract

Trace fossils include biogenic structures such as burrows, tracks, borings, coprolites and some others. The formal naming of trace fossils is provided by ICZN. Ichnotaxonomic classification is based on the morphology of trace fossil, referring to their behavioral significance.

From the view of ichnology, the substrate consistency are divided into follows. 1) soupeground is highly watery sediment and fluid, therefore almost traces are deformed out of recognition. 2) looseground (sandy sediment) and softground (muddy sediment), which are aquatic and bioturbated mostly, and related to *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos* and *Nereites* ichnofacies. 3) firmground consists of dewatered and compacted sediments, which are related to *Glossifungites* ichnofacies. 4) hardground, rockground and shellground are related to *Trypanites* ichnofacies, which are eroded by boring or etching. 5) Woodground is woody (xylic) substrate, which is related to *Teredolites* ichnofacies.

Key words : trace fossil, substrate consistency, ichnofacies

1. はじめに

古生物が生活していた痕跡が保存されたものを、生痕化石という。礫のなかや体化石に保存されたものなど、特別な場合を除けば、生痕化石は紛れもなく現地性の化石であり、古生物の生息環境である、過去の環境を示している。そのために、Seilacher (1964, 1967) 以来、生痕化石は水深・塩分濃度・底質の特徴といった環境条件を推定できるものとして、古環境との密接な関わりが注目されてきた。

ここでは生痕化石を概説し、とくに底質の状態との関係をまとめておきたい。

2. 生痕化石の分類

生痕化石には地層中にみられるものと、体化石に伴ってみられるものとがある。

生物起源の地層中の構造には様々なものがあり、成因によって、図1のように分けることができる。

地層の層理面や断面では、這い跡(移動痕)・潜み跡(休息痕)・食べ跡(摂食痕)・住まい跡(居住痕)

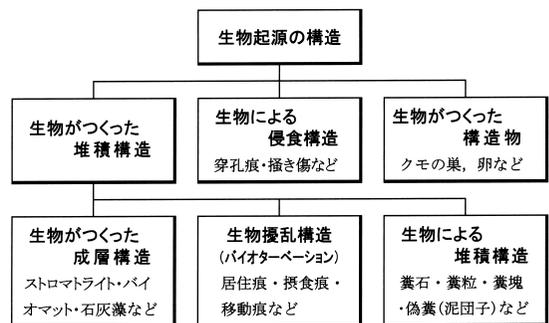


図1 地層中にみられる生物起源の構造(生痕化石)の成因による分類。Frey and Pemberton (1984)を改変。

など、動物の食べる・棲む・休む・移動するといった行動を示す構造が観察されることがある(図2)。また、堆積物中に排泄物(糞石)・卵殻、体内に含まれていた胃石などが認められることがある。

体化石の硬組織にも穿孔痕や付着痕などが保存され、古生物が生息中の共生・寄生・攻撃をうけた痕跡

2005年2月26日受付, 2005年5月22日受理

* 埼玉県立熊谷高等学校, Kumagaya Upper Secondary School, 1-9-1 Ohara, Kumagaya, Saitama 360-0812, Japan

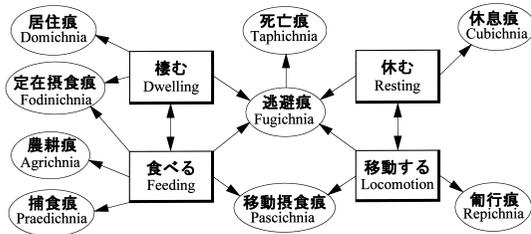


図2 動物のおもな行動様式と、生痕化石の行動学的な分類の例。Pemberton and Frey (1992) を改変。

のほか、遺骸が生活の場とされていた痕跡が観察されることがある。また、病気や怪我を示す所見がみいだされることもある。

3. 生痕化石の学名

生痕化石の学名は、古生物の行動を示すものに対してのみ、動物命名法国際審議会 (2000) が「生物の仕業が化石化したものに基づいた学名 (条1.2.1)」と規定している。また、「生痕化石タクソンに対して設立された学名は、(たとえその生痕化石を形成した、もしくは、形成したかもしれない動物に対するものであったとしても) 動物に対して設立された学名とは先取権を競わない。(条23.7.3)」として、生物とは別個に、形態種として命名することを許容している。これは、同一の生物が行動・底質の違いにより、異なった形態の生痕をつくることがあり (図3)、一方では、全く異なる生物がよく似た形態の生痕をつくるためである (図4)。

生痕化石の分類基準は、一般的な形態 (円筒状・U字型・Y字型・J字型・網状・樹枝状・螺旋状・波曲・蛇行・屈曲など)、地層面に対する方向 (平行・垂直・斜行)、充填物の形態 (メニスカス後方充填構造・環節、埋積や崩壊による充填)、壁面の構造 (裏打ちの有無とその形態、壁面に残された彫刻)、巣穴の側方あるいは鉛直方向への変位を示すスプライト構造の有無、その他の形態的特徴である。

生痕化石の種や属は、ichnospecies (isp.), ichnogenes (igen.) と表される。

4. 底質の分類と生痕化石の形態の違い

陸上競技場のトラック・湿った砂浜・泥干潟というように異なった固さの底質の上をヒトが歩いた場合、足跡はトラックには残らないが、湿った砂浜にはかなり明瞭に残る。しかし、泥干潟では足が潜ってしまい、明瞭な足跡は保存されない。さらに多量の水を含む粘土質の底質では、歩行が困難になることもある。

これと同様に、底生生物の構成や生活・行動様式は底質の状態に支配されており、生痕化石はそれを如実

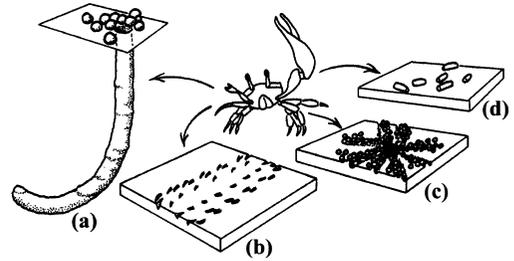


図3 シオマネキ *Uca* sp. がつくる生痕。(a)居住痕である巣穴 *Psilonichnus* isp. と開口部周囲の掘り出し痕の砂団子、(b)匍行痕である歩き跡 *Diplichnites* isp., (c)開口部周辺の移動摂食痕である食い歩き跡、放射状の不規則な溝と口器はのたらきによる小さな砂団子、(d)糞粒。Ekdale et al. (1984) から引用。

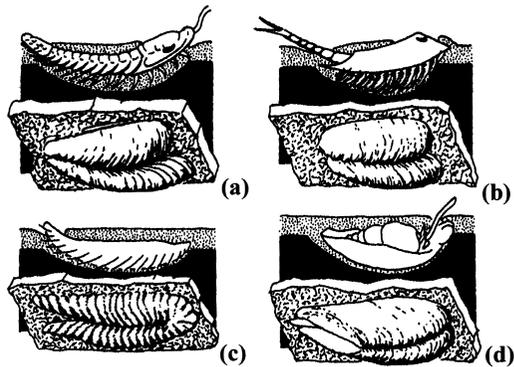


図4 類似する休息痕 *Rusophycus* isp. を同一堆積物につくる、まったく異なる4種の動物。(a)三葉虫類、(b)カプトエビ類、(c)環形動物多毛類 *Aphrodite*、(d)ムシロガイ類の巻貝。Ekdale et al. (1984) から引用。

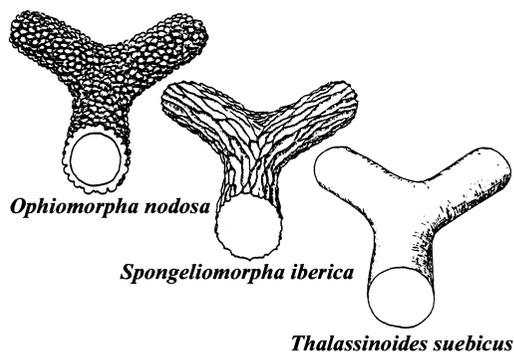


図5 同一の甲殻類の居住痕 (巣穴) を表す3種の生痕化石。*Ophiomorpha nodosa* は泥団子の裏打ちで補強された壁をもち、崩れやすい砂の緩質基層中に構築されたことを示す。*Spongiomorpha iberica* は壁面に掻き傷である条線の彫刻をもち、固く締まった締質基層につくられたことを示す。*Thalassinoides suevicus* は壁面が滑らかであり、柔らかだがかなり粘着性の高い軟質基層の泥中につくられたものであろう。Ekdale et al. (1984) から引用。

に反映している (図5)。底質の固さは、以下のように分類されている (Ekdale *et al.*, 1984; Bromley *et al.*, 1984; Ekdale, 1985; Bromley, 1996)。

1) 流動基層 Soupground 多量の水を含んだ粘土で、粒子どうしがほとんど接触しない、いわゆる泥沼の状態にある底質。本基層は湖沼や潟、深海底などの波浪エネルギーが極度に低いところにみられる。

本基層中での動物の移動は、容易に基質を掻き分けて、遊泳のようにして行われる。定住性生物の粘液や有機質により保持された棲管がみられ、下位の締まった堆積物中の内在性生物の巣穴から伸びたチムニーchimney (煙突状に伸びた中空、円筒形の構造物) がみられることもある。本基層中に形成された生痕は続成作用の過程で、原形をとどめぬまでに激しく変形される。

2) 軟質基層 Softground 水分を多く含んだ未固結堆積物で、粒子どうしが接触する状態にある底質。多くの水底にみられる。

Goldring (1995) は本基層を、泥質の Softground (軟質基層) と砂礫質の Looseground (緩質基層) とに細分している。

本基層中での動物の移動は圧入によるか、前方を掘削し、その碎屑物で後方を充填する方法による。巣穴は圧入か掘削のいずれかによってつくられ、永く使われるものは泥の裏打ちで補強されている。生物擾乱

(生物攪乱作用) bioturbation が最も盛んである。

3) 締質基層 Firmground 脱水と圧密がすすみ締まった状態にある底質。本基層は埋没した底質が離水および侵食によって現れたもの。軟質の表層の下位に潜在締質基層としてみられることがある。

本基層中での動物の移動は制限される。掘削あるいは穿孔により形成された巣穴には、泥の裏打ちを必要とせず、掻き傷が残されていることがある。

4) 硬質基層 Hardground 膠結作用がすすみ、完全に固結した底質。岩礁などの侵食域にみられる。

火山岩類・碎屑岩類を岩石質基層 Rockground (Ekdale *et al.*, 1984)、炭酸塩岩を Hardground というように細分することもある。また、Dodd and Stanton (1990) は貝殻や骨格など、生物の硬組織に対して貝殻基層 Shellground という用語を提唱している。

本基層内での生物の移動は困難。巣穴は穿孔と溶食により形成される。

5) 木質基層 Woodground 泥炭層・材化石など植物質により構成される底質。

本基層は海水中では軟体動物二枚貝類のフナクイムシ属 *Teredo*、甲殻類等脚目のククイムシ属 *Limnoria* など、陸上ではククイムシ科 Scolytidae の甲虫などの特殊な生態をもつ生物の穿孔によって、巣穴が形成される。

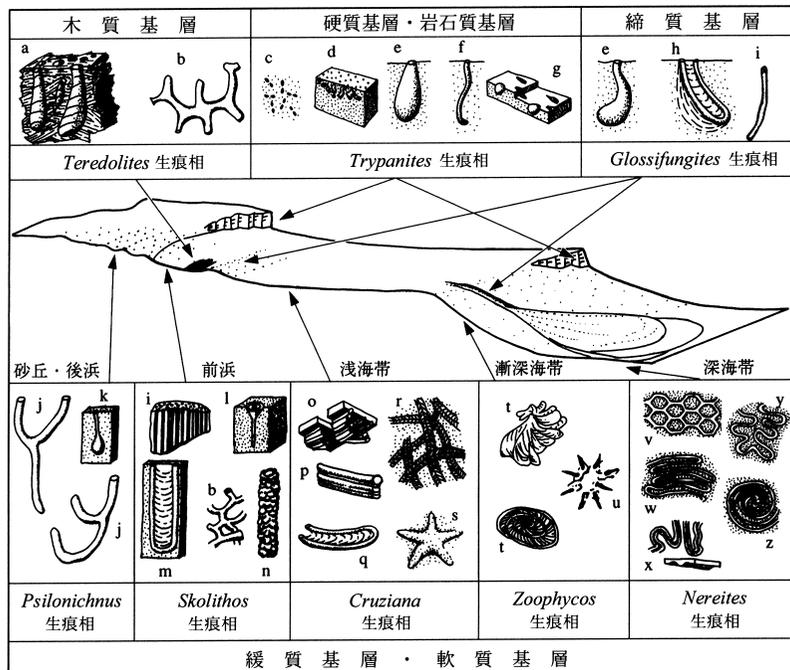


図6 生痕相を構成するおもな生痕化石と、底質の状態、海洋環境との対応を示すモデル。
 a : Teredolites,
 b : Thalassinoides,
 c : Caulostrepis,
 d : Entobia,
 e : Gastrochaenolites,
 f : Trypanites,
 g : Rogerella,
 h : Glossifungites,
 i : Skolithos,
 j : Ptilonichnus,
 k : Macanopsis,
 l : Monocraterion,
 m : Diplocraterion,
 n : Ophiomorpha,
 o : Phycodes,
 p : Teichichnus,
 q : Rhizocorallium,
 r : Cruziana,
 s : Asteriacites,
 t : Zoophycos,
 u : Lorenzina,
 v : Paleodictyon,
 w : Helminthoida,
 x : Taphrhelminthopsis,
 y : Cosmorhaphe,
 z : Spirothaphe.
 Frey and Pemberton (1984), Pemberton and Frey (1992) から編図。

表1 生痕化石相と底質の種類などの環境との関連. Bromley (1996) を改変.

Woodground 木質基層	Rockground 岩石質基層	Firmground 締質基層		Loose- and softground 緩質基層(砂質) 軟質基層(泥質)		Sedimentology/environment 堆積環境		
		Marine 海洋	Freshwater 淡水	Freshwater 淡水	Marine 海洋	Energy エネルギー	Bathmetry 深度	Grainsize 粒度
Teredolites テレドオリテス	Trypanites Entobia エントビア		Scoyenia スコイエニア		<i>Psilonichnus</i> プシロニクス		Backshore 後浜	Sand 砂
				<i>Rusophycos</i> ? スコイエニア	<i>Skolithos</i> スコリトス	High 高	Beach 海浜	Sand 砂
	Gnathichnus グナチクス		<i>Arenicolites</i> ? アレニコリテス?	<i>Arenicolites</i> アレニコリテス	Evevt 暴浪	Shelf 陸棚	Sand, silt 砂・シルト	
			<i>Fuersichnus</i> ? フエルシクス?	<i>Cruziana</i> クルツィアナ	Medium 中	Lagoon/shelf 潟・陸棚	Sand, silt 砂・シルト	
			<i>Mermia</i> メルミア	<i>Nreites</i> ネレイテス	Evevt 混濁流	Slope to abyssal	Sand, mud 砂・泥	
				<i>Zoophicos</i> ズーフィコス	Low 低	陸棚斜面 ~深海底	Mud 泥	

5. 生痕相

Seilacher (1967) は古環境と密接な関わりをもつ生痕群集に注目し、その代表的な生痕化石属の名称をとって6つの生痕相をもうけた。このうち *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos* および *Nereites* 生痕相は、ともに海域の軟質基層の生痕化石群集で、おもに深度による波浪エネルギーの違いを反映している (Bromley *et al.*, 1984)。 *Glossifungites* 生痕相は侵食面にあらわれた安定基層の生痕化石群集、 *Scoyenia* 生痕層は陸成の赤色岩層の生痕化石群集に関連づけられている。

Frey and Seilacher (1980) は硬質基層の生痕化石群集として *Trypanites* 生痕相を、Bromley *et al.* (1984) は木質基層の生痕化石群集として *Teredolites* 生痕相を提唱した。さらに、現生の後浜における生痕群集として *Psilonichnus* 生痕相 (Frey and Pemberton, 1987)、暴浪堆積物中の日和見生痕化石相として *Arenicolites* 生痕相 (Bromley and Asgaard, 1991)、その他が提唱されている (図6, 表1)。

謝辞

本論は2004年8月8日の地学団体研究会川越総会、シンポジウムⅢ「生物による穿孔痕」における講演内容をまとめたものである。同総会準備委員会にはシンポの開催にご尽力いただいた。生痕研究会のメンバーには、常にご助言・ご討論をいただいている。また、化石研究会会誌編集委員会には、生痕化石特集号を発行する機会を与えていただいた。なお、査読者の大森昌衛・金光男両会員によるご指摘は、本稿の改善におおいに役立った。ここに厚く御礼申し上げる。

引用文献

Bromley, R. G. (1996) *Trace fossils, Biology, Taphonomy and Applications*. Chapman & Hall, London, 361pp.

Bromley, R. G. and Asgaard, U. (1991) Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia* **24**, 153-163.

Bromley, R. G., Pemberton, S. G. and Rahmani, R. A. (1984) A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology* **58**, 488-498.

Dodd, J. R. and Stanton, R. J. (1990) *Paleoecology concepts and applications*. John Wiley & Sons, New York, 520pp.

動物命名法国際審議会 (2000) 国際動物命名規約第4版日本語版。日本動物分類学関連学会連合。133pp.

Ekdale, A. A. (1985) Paleocology of the marine endobenthos. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* **50**, 63-81.

Ekdale, A. A., Bromley, R. G., and Pemberton, S. G. (1984) Ichnology: the use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy. *SEPM Short Course* **15**, 317p.

Frey, R. W. and Pemberton, S. G. (1984) Trace fossil facies models. In: Walker, R. G. (ed.) *Facies models, 2nd edn.*, Geoscience Canada Reprint Series1, 189-207.

Frey, R. W. and Pemberton, S. G. (1987) The *Psilonichnus* ichnocoenose and its relationship to adjacent marine and nonmarine ichnocoenoses along the Georgia coast. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* **35**, 333-357.

Frey, R. W. and Seilacher, A. (1980) Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia* **13**, 183-207.

Goldring, R. (1995) Organisms and the substrate: response and effect. In: Bosence, D. W. J. and Allison, P. A. (eds.) *Marine Paleoenvironmental Analysis from Fossils*, Geological Society, London, Special Publications **83**, 151-180.

- Pemberton, S. G., MacEachern, J.A. and Frey, R. W. (1992) Trace fossil facies models: environmental and allostratigraphic significance. In: Walker, R. G. and James, N. P. (eds.) *Facies models, response to sea level change*, Geological Association of Canada, Geotext 1, 47-72.
- Seilacher, A. (1964) Biogenic Sedimentary structures. In: Imbrie, J. and Newell, N. (eds.) *Approaches to Paleocology*, pp. 296-316. Wiley, New York.
- Seilacher, A. (1967) Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology* **5**, 413-428.