

[特集・原著]

前期白亜紀における“カブトガニのポンペイ遺跡”：石川県白山市瀬戸野（下部白亜系手取層群）の *Kouphichnium* 生痕化石群の概要

松岡廣繁*・平澤 聡*・イングリ ス マシュー*・寺島容子*・楠橋 直**・長谷川善和***

A Pompeii-style event experienced by Early Cretaceous limuloids: a note on the *Kouphichnium* ichnofossil locality of the Lower Cretaceous Tetori Group in Setono, Hakusan City, Japan.

MATSUOKA, Hiroshige*, HIRASAWA, Satoshi*, INGLIS, Matthew*, TERASHIMA, Yoko*, KUSUHASHI, Nao** and HASEGAWA, Yoshikazu***

Abstract

The fossilized limuloid tracks, *Kouphichnium* isp., are reported from a Lower Cretaceous bed of Tetori Group distributed along the Tedori River in Setono, Hakusan City, Ishikawa Prefecture, central Japan. Many well preserved tracks are found on the top surface of the single black siltstone bed. There are no “under tracks” at this locality. Instead, the tracks reflect various ethological reactions of individuals, as the bedding surface treaded by crabs is covered by a 30 cm thick fine tuff layer. One morphological classification of the limuloid tracks of this locality is based on the existence of telson drag marks. The tracks with telson drag marks are usually rather indistinct, while the ones with no telson drag marks have clear footprints of the 1st to 4th walking legs and the 5th pusher. It is supposed here that the former type of tracks were left when they kept pace with the dragging telson, while the latter type is a reflection of when they were hopping. A curious track in this locality has the complete set of prints of the five appendages from the animal's right side. The left side, however, has no pusher marks, but rather many sets of scratches left by the walking legs. These sets of scratches are the same length as the complete sets of prints from the animal's right side. The track curves to the right, indicating the crab's direction of travel. Combined flow ripple marks around this track indicate that the paleocurrent forced the crab from left to right as the animal moved. This curious track shows the behavior of a horseshoe crab being affected by a lateral current, trying to catch the seafloor and not be swept away. The authors propose to use “a Pompeii-style event” to describe this locality, because of the sedimentological characteristics that preserved the crabs' “lifestyle marches” instantaneously.

Key words: Tetori Group, Early Cretaceous, limuloids, *Kouphichnium*, fossil tracks, 手取層群, カブトガニ, 生痕化石

2008年10月10日受付, 2008年12月7日受理

*京都大学大学院理学研究科地質学鉱物学教室 Department of Geology and Mineralogy, Graduate school of Science, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan

E-mail: maca@kueps.kyoto-u.ac.jp

**中国科学院古脊椎動物古人類研究所 Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Chinese Academy of Science, Beijing 100044, China

***群馬県立自然史博物館 Gunma Museum of Natural History, Gunma 370-2345, Japan

1. はじめに

本稿は2008年6月滋賀県立琵琶湖博物館を会場として開催された化石研究会シンポジウム『足跡化石の最前線—成果，研究の手法，そして課題—』において著者の一人松岡が講演した，手取層群産のカプトガニ類行跡化石についての概要である。

石川県白山市を流れる手取川上流域は，白山周辺（石川県，岐阜県および福井県）から富山県にかけて分布する上部中生界「手取層群」の模式地のひとつである（前田，1961）。この地域には国指定天然記念物の「手取川流域の珪化木産地」（いわゆる「桑島化石壁」）があり，Geyler（1877）以来さまざまな動植物化石が報告され，前期白亜紀の古生物相を示す重要な化石産出地点である（例えば Kusuhashi *et al.*, 2002；Manabe *et al.*, 2000；Matsuoka *et al.*, 2002）。

さらに松岡ほか（2001）は，手取層群動物群にカプトガニ類の行跡化石 *Kouphichnium* というユニークな生痕学的記録を加えた。発見されたのは白山市東部瀬戸野（図3）の手取川に面した露頭である。行跡化石

は汽水～浅海成の堆積物に残されており，凝灰岩層（含まれるジルコンの U-Pb 年代は約130 Ma）の被覆によって刻印された当時の状態のまま保存されていた。未だに体化石は発見されていないものの，この行跡化石は現在でも手取層群中にカプトガニ類の存在を示す唯一の証拠である。また本邦におけるカプトガニ類の行跡化石としては，佐賀県の漸新統から報告（大石ほか，1993）に次いで2例目であり，同類の国内記録をおよそ1億年もさかのぼらせるものである。

1990年代初頭に発見された当時は，露出条件の悪さから図1Aに示したものなどごく少数の行跡のみ確認可能だった。しかし2000年頃，近隣の親水公園の整備にともない2m近くも水位が低下して，観察条件が格段に向上した。水面下にあった行跡も調査可能となり，2007年夏の時点では30行跡ほども確認できた。

すべての行跡化石は1枚の凝灰岩層に被覆されたシルト岩層の同一層理面上に保存されたものである。その産状はあたかも西暦79年8月24日，突如として大噴火したベスビオ火山の火山灰に埋もれた古代ローマ都

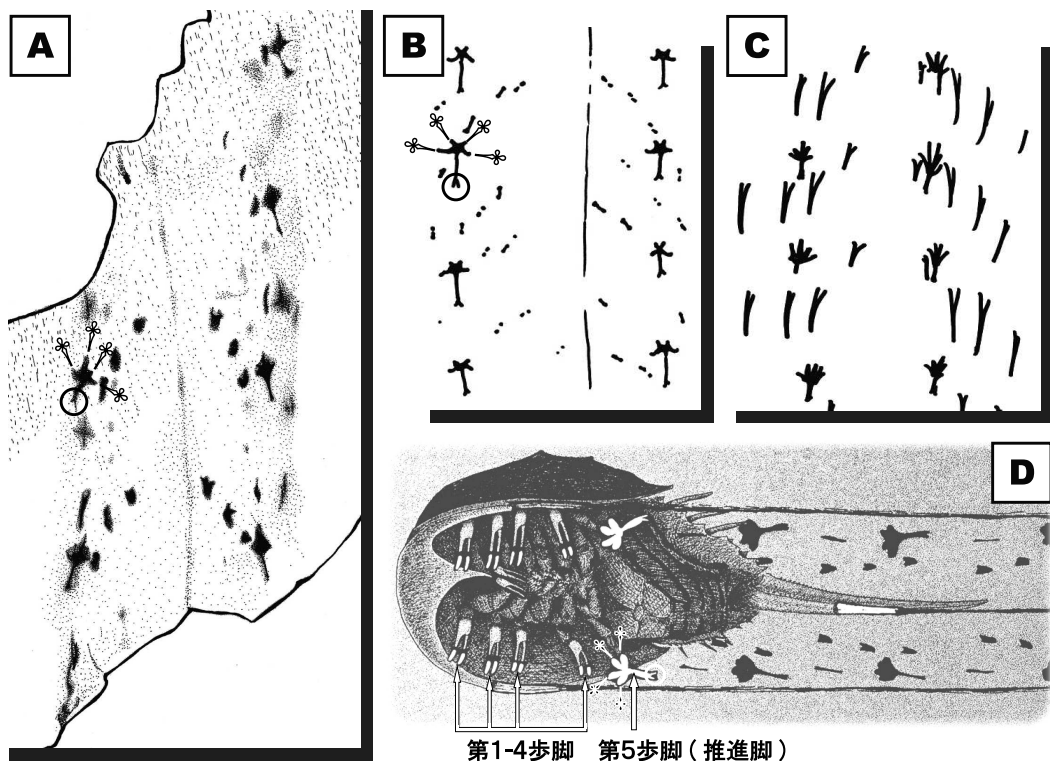


図1. *Kouphichnium* isp. の例 (A-C；進行方向はいずれも紙面上方) とその印跡動物と考えられるカプトガニ類 (D；腹側を斜めより見る)。A) 石川県白山市瀬戸野の下部白亜系手取層群産標本（群馬県立自然史博物館蔵）。B) ドイツ，ゾルンホーフェンの石板石灰岩（上部ジュラ系）産の *Kouphichnium lithographica* (Frickinger, 1994；1999より作図)。C) アメリカ，ペンシルバニア州の上部デボン系産 (Caster, 1938より作図)。D) カプトガニ類の各歩脚および尾剣と印跡との対応関係。短剣符 (†) はへら状器痕 (A, B) またはへら状器 (D) を，円で囲った部分は推進脚後方の二叉分岐痕 (A, B) および二叉分岐 (D) を示す。

市ポンペイを彷彿とさせる。各行跡化石の詳細な生痕学的記載は稿を改めるとして、ここではその古生物学的価値の高さや興味深い産状を記すことにする。

2. 生痕属 *Kouphichnium* とは

カプトガニ類の行跡とされる *Kouphichnium* Nopcsa, 1923 とは, Häntzschel (1975) によって以下の特徴をもつ生痕化石として定義されている: 「非常に多様かつ特異な行跡であり, 完全な場合は2種類の痕跡, すなわち, (1) 前方を向く山形に並んだ片側4個の卵形あるいは円形の穴, またはV字形をした刻印またはかき傷, および (2) 一對の掌形, 扇形または足指形その他さまざまな刻印, から構成される。また左右足印列の中央にドラッグ痕を伴うものと認められない場合がある」。冒頭で「非常に多様」であるとは困惑させられるが, 例えば要素1を欠き要素2(掌形, 扇形, 足指形や十字形など)のみが繰り返す行跡も多い。*Kouphichnium* に同定される行跡化石は, カンブリア紀から新生代の各時代, 各地域から報告されている。

Kouphichnium の形成者には, 翼竜や恐竜, 始祖鳥などさまざまな脊椎動物が考えられた歴史があり (図2), 同物異名も多い。これがカプトガニ類の行跡と結論付けたのは, Abel (1935) と Caster (1938) である。生痕学者 Abel は, ドイツ・ゾルンホーフェンの上部ジュラ系からしばしば発見される特異な行跡化

石 (図1B) の先端にカプトガニの化石 *Mesolimulus walchi* の残された標本を示して, 行跡と印跡動物との関係を証明した (Abel, 1935)。ドイツの古生物学者 Seilacher はこのような行跡を “Death March” と表現した (Seilacher *et al.*, 1985)。Death March 化石は印跡動物とその生痕とを直接対応づける証拠として, その古生物学的な意義は高く評価されている。

一方 Abel とは独立して, Caster (1938) の研究は, Willard (1935) によって『未発見の四足類』のものと考えた行跡化石を否定せんとしたものである。Willard (1935) はアメリカ・ペンシルバニア州の上部デボン系から発見された足跡化石 (図1C) に基づいて, 体化石は未発見ながら “Ichthyopoda 類の *Paramphibius*” という架空の四足類を提唱し, これを総鰭類と両生類の中間的な生き物として位置づけた。Willard (1935) のいう *Paramphibius* とは, ヒレ状の前肢と5本指の後肢を持つ動物で, *Kouphichnium* は前鰭後肢をちょんちょんとつきながら水中を進んだ際に残される生痕であるとした。さらにこの動物は陸上では主に後肢を用い, はねるように歩いたとまで推測している。これに対し Caster (1938) は, カプトガニ類の付属肢の形態と接地の様子を示し, *Kouphichnium* がカプトガニ類の行跡化石であることを解明した。

カプトガニ類では歩行に用いられる付属肢 (歩脚) は5対あるが, 前方の4対 (第1~第4歩脚) は2又の先端をもつ “カニのハサミ” 型 (ただしオスの成体では一部が雌の後背位にしがみついたためカギ爪状に特殊化) であるのに対し, 第5歩脚は「推進脚」と呼ばれ, 先端に放射状に広がる4枚の「へら状器」をとまなうことで特徴づけられる。*Kouphichnium* の記相における要素1が第1~第4歩脚の接地痕, 要素2が第5歩脚の接地痕, 中央のドラッグは尾剣によるものである (図1D)。このうち「推進脚」の足印があたかも脊椎動物のようであるため, 翼竜 (Oppel, 1862: 図2A; Winkler, 1886など), 始祖鳥などの鳥類 (Walther, 1904: 図2B; Nopcsa, 1923; Jaekel, 1929), 恐竜 (Abel, 1912など) や跳躍性の哺乳類などが形成者として挙げられてきた。しかし足印後縁が2又する (図1A, B, D) という脊椎動物は知られていない。今日では *Kouphichnium* がカプトガニ類の行跡化石であること, あるいはカプトガニ類以外の動物によって *Kouphichnium* が形成されることはないことを, 疑う者はいない状況となっている。

3. 石川県白山市瀬戸野の *Kouphichnium* 化石群

1) 地質概説・材料と調査方法

(1) 地質概説

手取層群は, 福井県, 石川県, 岐阜県および富山県

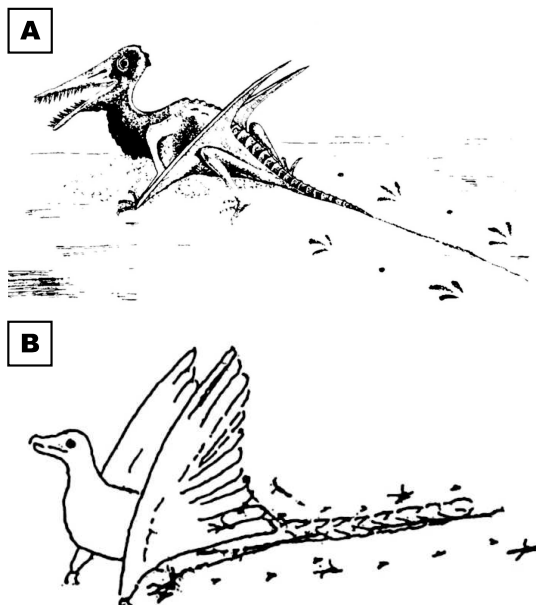


図2. かつて *Kouphichnium* の形成者とされた脊椎動物の例。
A) ランフォリクス類の翼竜 (Oppel, 1862).
B) 始祖鳥類 (Walther, 1904; Seilacher, 2007より).

に分布する（図3A）中部ジュラ～下部白亜系で、下位から海成層主体の九頭竜亜層群、海成から非海成層の石徹白亜層群および非海成層の赤岩亜層群に区分される（前田，1961）。

石川県東部の手取川上流域には石徹白亜層群と赤岩亜層群が分布する。前者は基底礫岩である五味島層（層厚50～350 m）と、それを整合に覆う泥岩優勢の桑島層（同400 m）から構成される（前田，1958；1961）。多くの動植物化石を産出していることで有名な白山市東部桑島（旧白峰村）の「桑島化石壁」（例えば Matsuoka, *et al.*, 2002）は桑島層上部の露頭である。

石川県白山市瀬戸野の手取川流域（以下、本地域とする）には、手取川第2ダムから下流の尾添川合流地点にかけて、桑島層の相当層が連続的に分布する（前田，1961；図3B, C）。本地域の地層は、泥質な岩相と、*Ostrea* sp.・*Protocyprina* sp.・*Protocyprina naumanni*などの汽水生の二枚貝類化石を産出することから、桑島層下部に対比されてきた（前田，1958）。しかし本

地域は桑島地域と断層で境され、両地域の層序的連続性を直接確認することはできない。

行跡化石を産出したのはおよそ36°17'41"N, 136°38'15"Eに位置する、砂岩シルト岩互層の露頭である。行跡化石は黒色シルト岩層の層理面に刻印され、細粒凝灰岩に被覆される（図5，6）。Kusuhashi（2006）はこの凝灰岩からジルコンを分離し、LA-ICPMS（Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry；レーザーアブレーション誘導結合プラズマ質量分析計）を用いて130±0.8 Ma（2 SE）という U-Pb 年代を得ている。これより行跡露頭は下部白亜系 Barremian 階に対比される。

(2) 材料と調査方法

手取川第2ダム下流の貫入岩が露出している地点から、第三系があらわれる手取川と尾添川との合流点までを、連続層序とみなし柱状図を作成した（図3C，4）。

Kouphichnium が保存されている露頭の連続性はよ

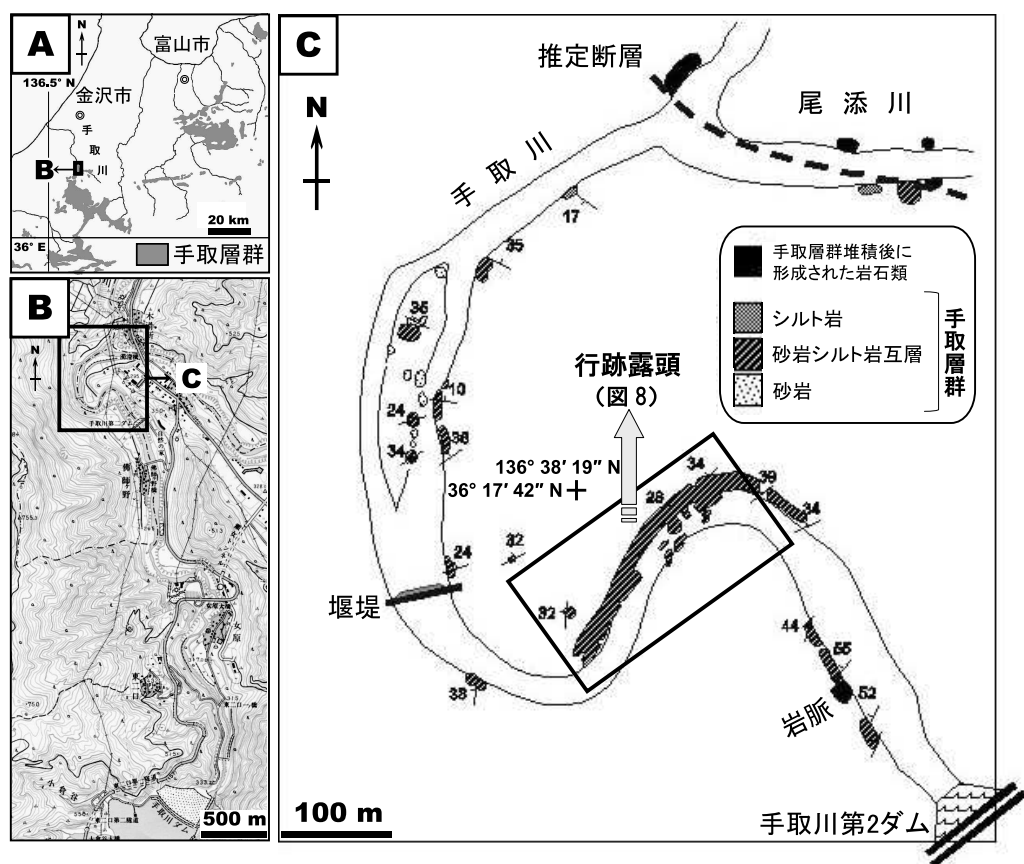


図3. 石川県白山市瀬戸野の *Kouphichnium* 露頭の位置。A) 手取層群の主要分布域。B) 瀬戸野地域の位置図。国土地理院発行 2万5000分の1地形図「市原」の一部を使用。C) 行跡露頭周辺のルートマップ。

く、手取川右岸に約200 m以上にわたり追跡できる（図5，7）。ここでは便宜的に層理面の観察できる場所を、西からArea 1～4に区分する（図7）。Area 4は手取川の水位低下で近年露出した露頭である。カプトガニ類の行跡化石 *Kouphichnium* は、黒色シルト岩層の層理面に約30行跡ほど露出する（図7）。行跡の形態は多様で、すべての要素がそろった“完璧な”ものもあるが、要素に欠落のあるもの、あるいは逆に複数要素の重複した行跡も認められる（図9）。

野外では行跡の連続性や進行方向、個々の足印の大きさおよび形態の差異に着目して観察を行い、行跡とその分布を透明なビニールシートにトレースした。特徴的な行跡はGC社製の歯科用ゴム質弾性印象材EXAFINE（パテタイプ）で型取りをし、室内で石膏レプリカを作成した（京都大学地質学鉱物学教室蔵）。行跡分布図（図7）の作製にあたっては、2002年頃に松岡と長谷川がシリコンを用いて型取りした行跡のレジン製レプリカ（群馬県立自然史博物館蔵）と

照合し、その後河川侵食され現在は欠如した部分も補完した。

2) 本地域の地質学的特徴

(1) 調査ルートの岩相

本地域の手取層群は、手取川下流ほど上位層が露出する。露頭には小断層も多く認められるが、東西性の走向と北に傾斜する地質構造は安定しており（図3C）、一連整合であると考えられる。全体の層厚は270 mとみられ、下部、中部および上部に区分できる。

下部（柱状図の0～30 m）：

柱状図の基底より20 mまでは、礫岩層をはさむ砂岩とシルト岩の互層である。礫岩層の層厚は10～200 cmで、細～中礫サイズ（最大礫径3 cm）の垂角礫からなり、逆級化構造をなすこともある（図4A）。また基底部は下位の砂岩を削り込むことも多い。砂岩層にはウェーブリップルやトラフ型斜交層理が発達する。シルト岩は黒色で炭質物に富む。シルト岩層や砂

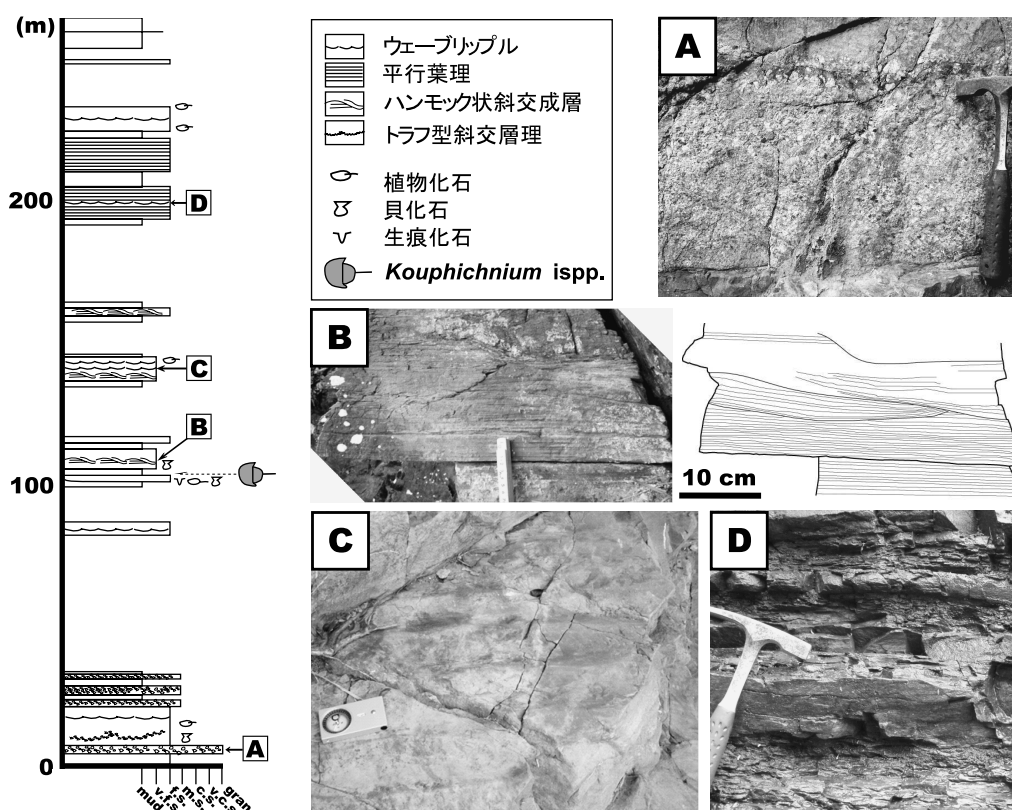


図4. 調査地域の柱状図および岩相。A) 逆級化構造を示す礫岩層。B) 低角なハンモック状斜交層理。C) ウェーブリップルの発達する砂岩層（層理面を斜め上方よりみる）。D) 本地点の手取層群の「上部」に特徴的な砂岩シルト岩互層。砂岩薄層にはウェーブリップルが見られる。

岩層から、汽水生二枚貝であるテトリシジミ *Myrene tetoriensis* を産出する。これが層厚約15 cm の貝殻密集層を形成する層準もある。

柱状図の20～30 m の間は含礫中粒砂岩とシルト岩の互層である。前者の層厚は50～200 cm に対し、後者のそれは10～50 cm 程度である。砂岩中には細～中礫サイズの角礫～亜円礫が含まれる。

中部（柱状図の85～160 m）：

シルト質な細粒砂岩を主体とし、一部層準では砂岩シルト岩互層となる。砂岩層にはウェブリップルやハンモック状斜交層理が発達する。ただしハンモック状斜交層理は、低角である場合が多く、しばしば認定が困難である。

Kouphichnium などの行跡化石の産出層準は本部に含まれる。行跡化石はすべて、凝灰岩層に被覆された黒色の極細粒砂～シルト岩層の上面に残されている（図3 C, 4, 5）。この黒色極細粒砂～シルト岩層の付近については次節を設けて詳述する。行跡層準の下位および上位から汽水生軟体動物化石を産する。

柱状図の120～130 m の層準は手取川左岸の護岸擁壁から突出するように露出した、砂岩優勢な砂岩シルト岩互層部である。砂岩の単層厚は数10～150 cm、シルト岩層で10～数10 cm である。砂岩層にはハンモック状斜交層理（図4 B）からウェブリップル（図4 C, クレスト方向 NNE-SSW）をへて、植物片に富む平行葉理と連続的に変化し、最上部は黒色のシルト岩層に覆われる一連の堆積構造が見られる。

上部（柱状図の190～270 m）：

本地域の手取川下流部に露出する、砂岩層とシルト岩層の細互層である（図4 D）。黒色シルト岩は淘汰不良である。砂岩薄層にはウェブリップルが保存されたものもある。このような細互層に、層厚1 m をこえる砂岩層が挟在される場合もある。このような厚い砂岩層では、塊状の層準と平行葉理の発達する層準が脈動するように漸移していく特徴的な堆積構造が認められる。示相化石は産出しない。

(2) *Kouphichnium* 産出層準の地質学的特徴

Kouphichnium 行跡層準の約2 m 下位に、侵食に強くテラス状に露出する層厚約150 cm の極細～細粒砂岩層が存在する（図5）。この砂岩層は下位の極細粒砂岩～シルト岩を削りこむ。基底部にはトラフ型斜交葉理が発達し、細～中礫サイズ（最大礫径5 cm）の角～円礫を含む。砂岩層中部は塊状で、*Myrene tetoriensis* や植物片を層状に挟在する。*M. tetoriensis* の多くは小型の個体で、一般に離弁であるが、合弁個



図5. 行跡層準の露頭写真。黒色シルト岩と中～極細粒砂岩の互層が主体である。白矢印は行跡層準を示す。Area 1～4については図7を参照。

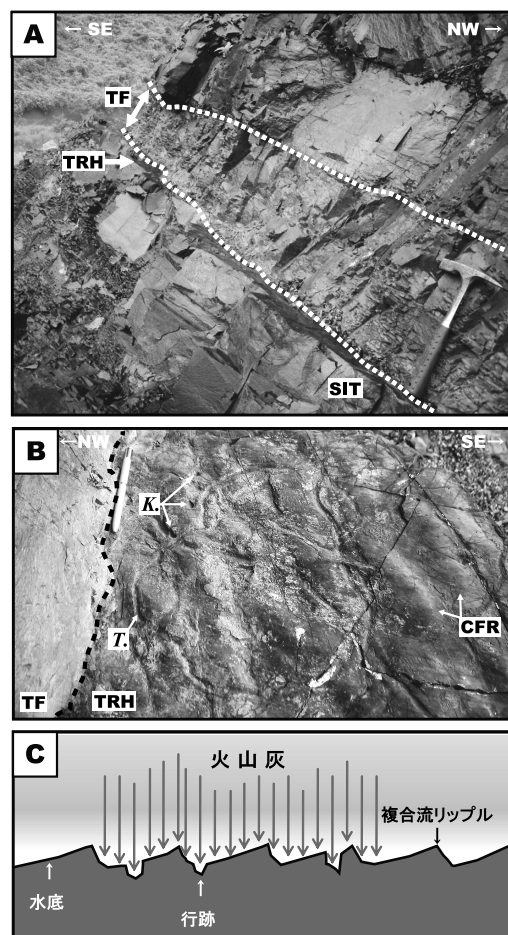


図6. 行跡層準および凝灰岩層の露頭写真 (A, 図7のArea 2 露頭の一部)、行跡層準の生痕化石と複合流リップル (B, 層理面を斜め上方よりみる) および堆積時の様子を示した模式図 (C)。略号：CFR；複合流リップル、K.；カブトガニ類の足印化石 *Kouphichnium*, SIT；シルト岩層、T.；巻貝類の這い跡痕 *Taphrohelminthopsis* isp., TF；凝灰岩層、TRH；行跡層準。

体もわずかにみられる。砂岩層上部には平行葉理、また最上部には複合流リップルないしウェブリップルが発達し、そのクレスト方向はN10°Eを示す。上部からは巣穴型の生痕化石 *Ophiomorpha* isp. や保存不良の植物化石を産する。

Kouphichnium isp. の保存された層準は、この砂岩層を覆う層厚約2 mの極細粒砂岩～黑色シルト岩の上位層理面である。この層準にはカプトガニ類だけではなく、巻貝の這い跡状の生痕化石 *Taphrhelminthopsis* isp. も明瞭に残されている（図6 B, 8 A）。また行跡面には、ほぼNS方向のクレストをもつ複合流リップルがみられる（図8 A）。黑色シルト岩は植物片や有

機物に富む。

生痕化石層準は、層厚約30 cmの明灰色細粒凝灰岩層に被覆される。本層は塊状無層理であり、切片では脱水構造もみられる。薄片を鏡観察すると、火山ガラスや白雲母が認められ、やや有機物に富むものの碎屑物粒子をほとんど含まない。また *Kouphichnium* のポイント状で深い足印でも、凝灰岩の粒子は行跡層準のシルト岩の碎屑物とは混合しない。

この凝灰岩層より上位にはシルト質な細粒砂岩が厚く堆積し、しばしばハンモック状斜交層理が発達する（図4 B）。

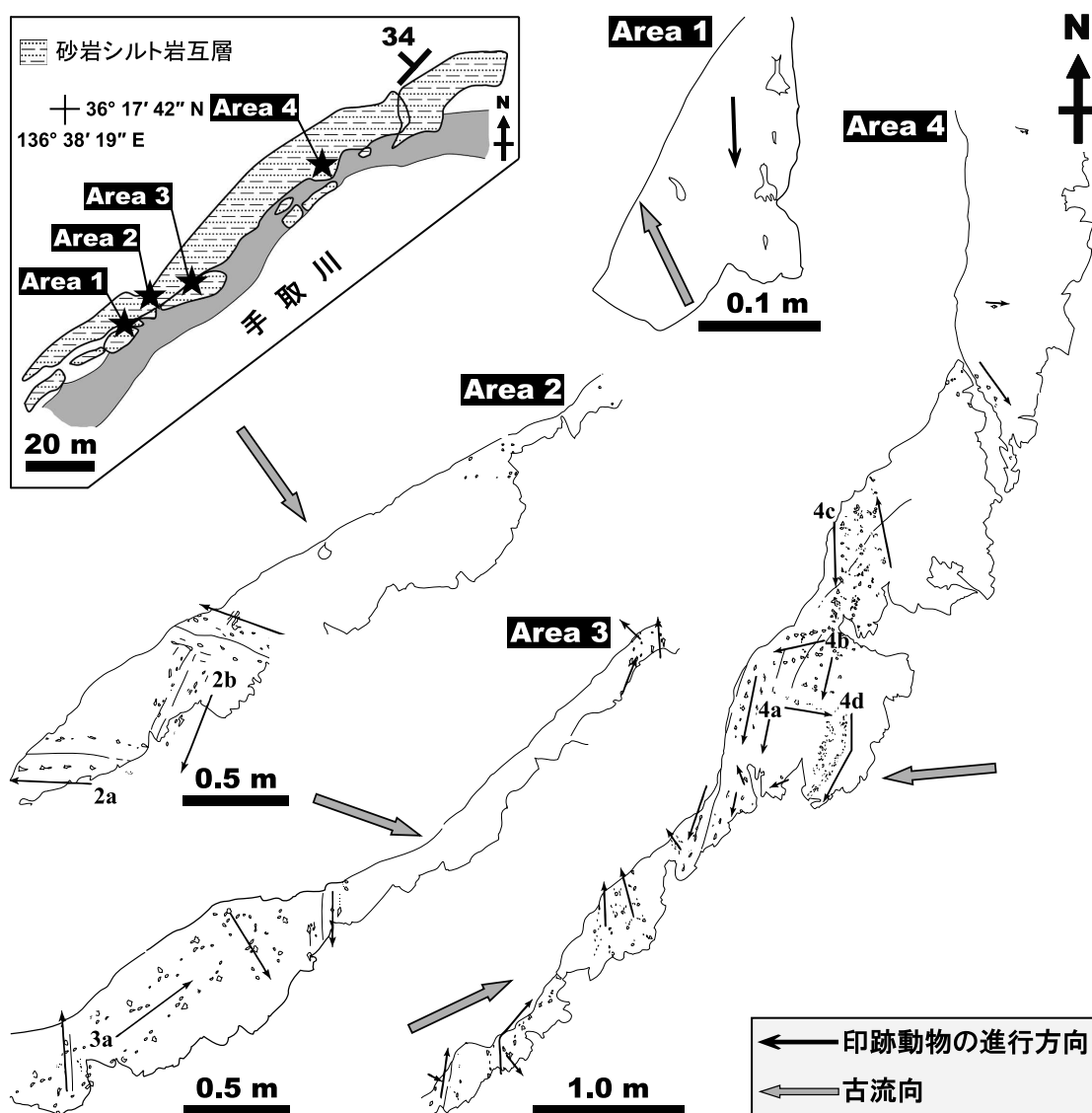


図7. 行跡分布図。同一層理面上に約30行跡が露出する。番号を付した行跡は図9を参照。

(3) 堆積環境の復元

「下部」の岩相は土石流堆積物とみられる礫岩と汽水生貝化石を産出する砂岩およびシルト岩で特徴付けられる。おそらく当時の海岸には山地が近接し、汽水域に礫質な土石流堆積物がなだれ込むような環境であったと推定される。「中部」は汽水生貝化石やハンモック状斜交層理の発達した砂岩層で特徴付けられる。また、シルト岩は黒色で有機物を多く含む。このことから内湾の汽水域から下部外浜の堆積環境が示唆される。「上部」の堆積物や堆積構造からは、平均暴浪時波浪作用限界水深に近い内側陸棚が考えられる。特徴的な堆積構造を示す厚い砂岩層は、ハイパーピクナル流堆積物である可能性がある。以上から本地域に露出する手取層群は、沿岸域（下部）、沿岸域～下部外浜（中部）および内側陸棚（上部）と、全体として一連の海進を示す堆積物と考えられる。

カプトガニ行跡層準直下から汽水生二枚貝 *Myrene tetoriensis* が産出するが、これらの多くは離弁かつ殻サイズがそろっている点と、産出層準の堆積構造から異地性と判断される。カプトガニ生息当時の環境については、下位の砂岩層中に *Ophiomorpha* isp. があり、海成の堆積環境を示唆する。ただし汽水生二枚貝類の化石が異地性で散在的ながら行跡層準より上位からも発見されることがあり、汽水域から遠く離れてはいなかったと考えられる。

また、*Kouphichnium* 層準には複合流リップルが発達する。この複合流リップルの1方向成分（古流向）は地点によって異なり、Area 2とArea 3では北西から南東へ向かう流れを、Area 4では逆に東から西方向への流れを示す（図7）。汽水の影響が強い沿岸域ではほぼ対向する古流向とは、潮汐の2方向流、つまり上げ潮下げ潮の影響によるものと考えられるが、この点は今後の検討課題とする。

複合流リップルから推定される古流向が東西性であることと、南北方向に卓越するクレストをもつウェーブリップルから、当時の湾口は西方ないし北西、あるいは東方ないし南東にあったと考えられる。浜田（2004MS）のウェーブリップルの形態による古流向解析では、本地域の地層は南東方向に開いた湾で形成されたと考えられている。

3) *Kouphichnium* 行跡化石群について

(1) 形態的特徴

本地域の *Kouphichnium* 群には以下のような形態的特徴がある。

行跡の大きさ

行跡のサイズについて、保存状態の良いものを図

10 左図のように計測した。行跡幅15 cm 程度のものを主体とするが、最小の行跡では10 cm 余、最大では約20 cm と変異が認められる。

尾剣痕の有無に逆相関する足印の明瞭度

本地域の *Kouphichnium* は多様な行跡様式を示すものの、左右両足印列中央にドラッグ痕（尾剣痕）があるもの（例えば図8B）と、ないもの（図8C）の2タイプに大別できる。保存良好な17行跡中、前者は9行跡、後者は8行跡である。

そしてドラッグ痕をもつ行跡化石は、一般に不明瞭な外形を示す大型の足印（推進脚痕）のみ残されている場合が多い。これは前後に伸長した十字形あるいは菱形をなす（図8B、9の2b）。また足印列の外側にも、これと平行する引っかかり傷状の跡（頭胸部の外縁）が残されているものもある（図9の2b）。

対照的に尾剣痕のない行跡化石の足印外形は明瞭であり、推進脚痕（へら状器の刻印された足印）がはっきりとした熊手形・掌形・鳥趾状である（図8C、9の4b～4c）。一部にへら状器痕のみの足印も存在する。また、ハの字状に配列する第1～第4歩脚痕も、「はさみ形」や「鉤爪形」として明瞭に残されていることが多い。このタイプでは足印列の外側に頭胸部痕が残されているものはない。

以上のように行跡化石群集は2種類のパターンに分けられる。しかし、図9の4aのようにドラッグ痕を途中から欠き、それとともに推進脚痕が前後方向に短縮するという、両タイプの要素を有する行跡もある。

特異な足印列パターンの例

図9の4d（図12A参照）はドラッグ痕をもたないタイプであるが、他の行跡とは異なり足印配列が左右非対称で、ゆるやかにカーブする足印列をもつという特異な行跡パターンを示す。進行方向に対し右側の足印列には推進脚痕と第1～4歩脚痕が認められるのに対し、左側足印列には推進脚痕がなく、第1～4歩脚痕のみ認められる。さらに左右の足印列を比較すると、右足印列の第1～4歩脚痕数が多いことも大きな特徴である。

(2) 考察と古生痕学的意義

印跡動物の体サイズの推定

ゾルンホーフェンの行跡化石を見ると、化石カプトガニ類の頭胸部の最大幅は行跡幅の約1.35倍となっている。ここから瀬戸野の頭胸部の痕跡がある行跡からカプトガニ類の体サイズを復元すると、頭胸部の最大幅は平均的な個体でおよそ20 cm、最大個体はおよそ27 cm と概算される。一般にカプトガニ類成体の全長

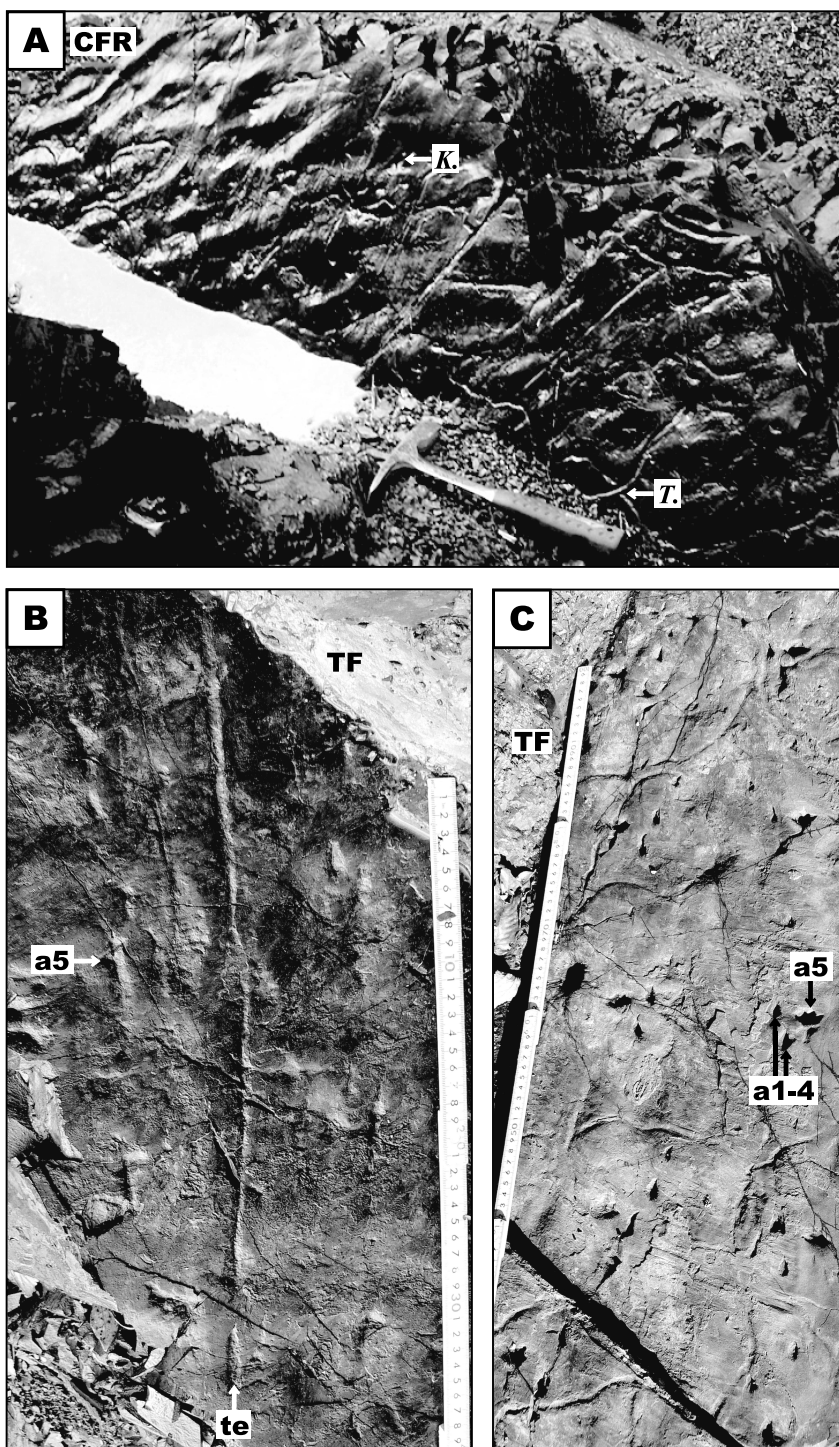


図8. 行跡層準および *Kouphichnium* ispp.の写真。いずれも層理面の上方より撮影したもの。A) 行跡層準。カプトガニ類の行跡 *Kouphichnium* (K.), 巻貝の這い跡 *Taphrhelminthopsis* isp. (T.) および複合流リップル (CFR) が認められる。B) 尾剣痕をともなう行跡の例 (行跡2a; 図7のArea2参照)。C) 尾剣痕を欠く行跡の例 (行跡3a; 図7のArea3参照)。B, Cとも進行方向は紙面上方である。BおよびCの略号: a1-4; 第1~4歩脚痕, a5; 第5歩脚痕, te; 尾剣痕, TF; 凝灰岩層。

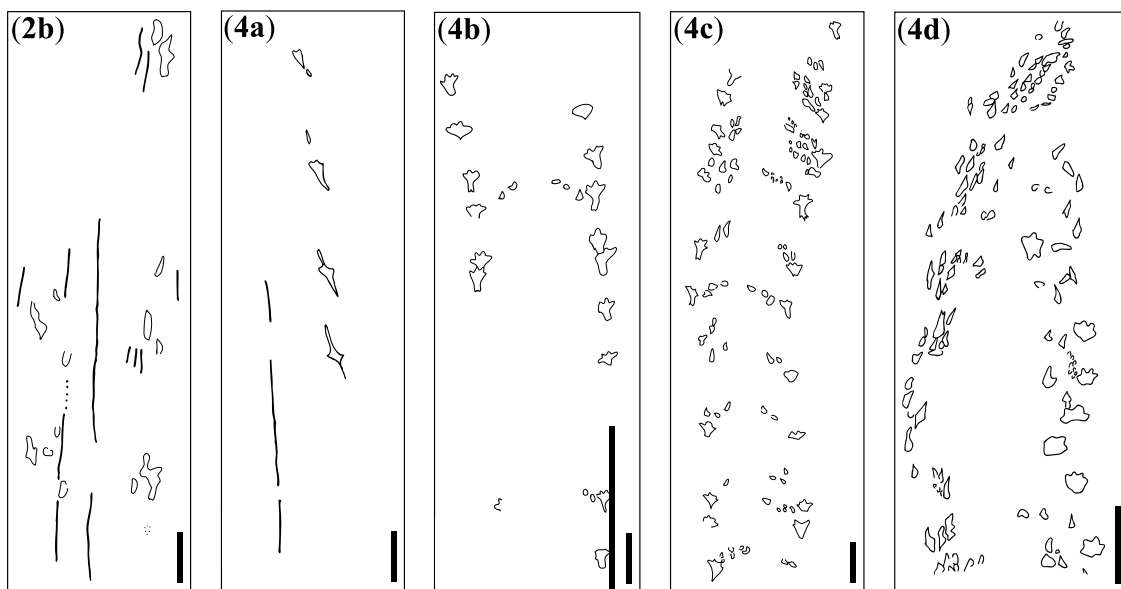


図9. 瀬戸野の *Kouphichnium* isp. が示す多様な行跡パターンの例。行跡番号は図7に対応する。いずれも紙面上方が進行方向である。スケールバーは5 cm。

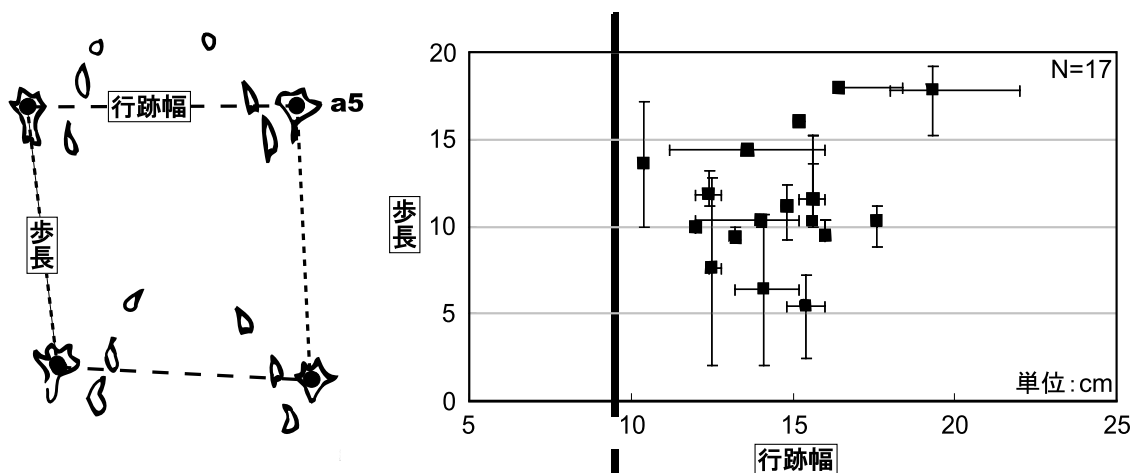


図10. 行跡サイズの歩長と行跡幅 (左) と、その分布を示すグラフ (右)。

は頭胸部最大幅の2倍程度である。したがって、当時、全長60 cm という現生種の最大個体に匹敵するような大型カブトガニ類が存在したことを示す。

凝灰岩層に“瞬時にバック”された行動の記録

先述したように行跡化石は、直上の細粒凝灰岩層の被覆により保存されている。つまり行跡層準は火山灰の急速埋積により、削剥される前の水底の“ある一瞬”を記録したものといえる。

このような堆積・化石化システムで形成された行跡化石産地は世界的にも稀有である。行動の記録という点では、ゾルンホーフエンの石板石灰岩に残されたいわゆる“Death March”（たとえば Seilacher, 2007）の例もあるが、これは今まさに死を迎えた断末魔の記録である。一方、瀬戸野の行跡化石はいわば“lifestyle marches”とでもいうべきものであり、生きていたカブトガニ類の行動そのものの記録と考えられる。本地域における特異な産状と多様なパターン

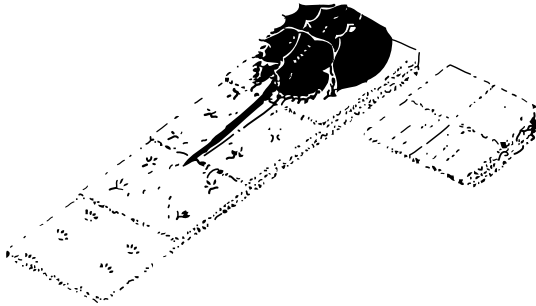


図11. Golding and Seilacher (1971) による「アンダートラック under track」の概念図。同一行跡でも堆積物表面と内部では異なる行跡が残されうること示す。

は、従来の行跡形態の解釈にも再考を求めることになる。

図7や図9のように、本地域の *Kouphichnium* は非常に多様な行跡パターンを示す。このような行跡様式の多様性は他の化石産地でも認められる。Golding and Seilacher (1971) は、「アンダートラック under track」という概念からその解釈を試みた。それによると、カプトガニ類が体をひきずりながら移動すると足印を自身の体で破壊してしまう。このため堆積物表面には不明瞭な印跡が残される。しかしその下層では、深部に刻印された足印が自身に「上書き」されないため明瞭に保存される。すなわち、印跡面の削剥の程度によって同一行跡でも異なったパターンが現れることになり、行跡の形態的多様性をうまく説明できる(図11)。

しかし本地域の行跡化石は、以下の考察からアンダートラックとは考えられない。まず凝灰岩は塊状で碎屑物粒子に乏しく、降下火山灰であったことを示す。圧密を受けた後の現在でもその層厚は30 cmもあり、カプトガニ類がこれを踏み抜くなどありえない。なにより、印跡面のシルト岩中に凝灰岩粒子の混入は認められない。これは行跡形成時にわずかな火山灰も(薄層すらも)存在しなかった証拠である。

さらに比較的狭い範囲に、ドラッグ痕をもつ行跡とまたない行跡とが多数共産する点(図7)も、アンダートラックを支持しない。両タイプとも行跡幅に大きな違いは認められず(図10 右図)、ともにほぼ同サイズの形成者の行跡である。すなわち、削剥量に有意な差が生じるとは考えられないごく狭い範囲に、ほぼ同大の動物によって形成された30もの行跡化石の形態的多様性は、動物の行動の多様性そのものを反映したものとといえるのである。中には図9の4a行跡のように、途中からドラッグ痕が認められなくなり、かつ推進脚痕も前後方向に短縮するものすら存在する。このような短い1行跡でもパターンの変化が認められる

ことは、削剥の差ではなく行動様式の変化と考えるのが妥当であることを端的に物語っている。

カプトガニ類の行動様式と行跡化石

上述したように、本地域の行跡化石は全てアンダートラックではなく、行跡形態の違いは、そのまま歩行様式の違いを反映するものである。

ドラッグ痕をもつタイプは、低い体勢で尾剣や体をひきずり歩脚で海底を踏みしめながら、歩行したものと考えられる。この場合、歩脚は底質を深く踏み込み、引き抜く際には表層部をかき分けるように破壊するので、足印は不明瞭になり小さな第1～4歩脚痕も残りにくい。また推進脚痕は前後に長いものとなる。尾剣痕は歩脚や頭胸部で消されにくいいため、堆積物表面に残されう。頭胸部の痕跡が残る場合も多い。

一方、ドラッグ痕を欠くタイプの歩行様式は尾剣や体を浮かせ、歩行というよりは跳躍または遊泳するように移動したものと考えられる。このときはへら状器を最大限に開いて、推進脚で海底を蹴るように移動したと考えられる。時には推進脚の、人でいえばつま先に相当するへら状器の部分しか接地しないような状況もあった。このような足印はイギリスの中部ジュラ系砂岩層からも報告されており、カプトガニ類が歩行から遊泳に移行した際に形成されたものと解釈されている(Romano and Whyte, 2003)。

生息環境を反映した特異な行動の記録

図9の4d(図12A参照)の左右非対称な行跡は、右足印列の推進脚が一步進む間に、左足印列の第1～第4歩脚はセットで複数回海底面に接地したことを示すと考えられる。

類似した行跡化石がやはり前出の中部ジュラ系砂岩層から報告されていて、行跡化石を残したカプトガニ類が水流の影響を受けつつ歩行したものと解釈されている(Romano and Whyte, 2003)。しかしイギリスの例では行跡化石を産出する砂岩層の古流向を測定できないため、水流との関連性を示せなかった。

一方、本地域の行跡層準には複合流リップルが保存されており、この行跡の地点では東から西への古流向をよみとれる。行跡の進行方向は、大局的には北から南であるが徐々に進行方向右側(西方)に向くようになる。古流向とこのカプトガニの進路変更は調和的で、進行方向に対しほぼ直交する流れを体の左側面から受けながら歩行したことを示唆する。つまり、カプトガニ類は南へ直進しようとしたが、左(東)側から水流を受けたため体の左側が浮いてしまった。そのため右側の推進脚で「踏ん張り」つつ、左側の第1～4歩脚で何度も「水底をつかもう」としたものの、結局

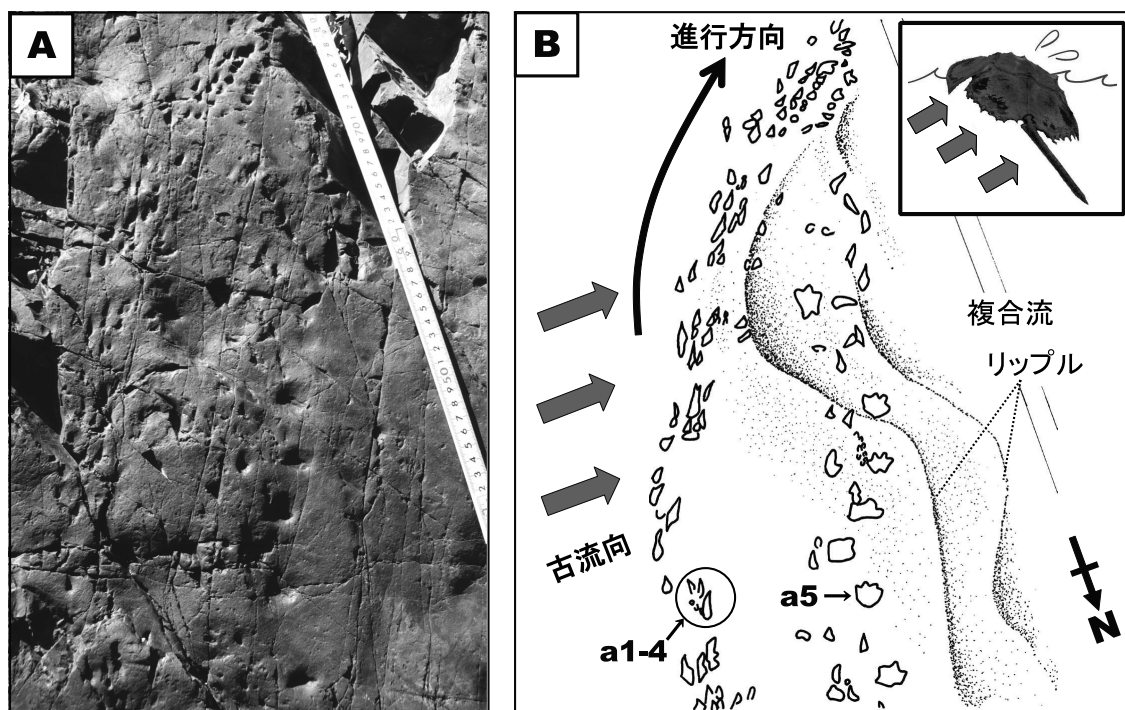


図12. 特異な行跡の例。A) 左右非対称で進行方向右にカーブする行跡。B) 行跡パターンおよび堆積構造との関連から推定されるカプトガニ類の行動様式。略号は図8を参照。

押し流された様子が見て取れる (図12B)。

このように地質時代の動物の「行動」が復元できるのは、凝灰岩によって行跡のみならずベッドフォームまでも「瞬時にパック」されたという、本露頭特有の保存様式だからこそ可能なことである。水流 (生息環境) とカプトガニ類 (印跡動物) の行動のドラマさえも見せてくれるという意味で、本地域は世界的にも貴重なフィールドである。著者らはこの露頭をローマ時代のポンペイ遺跡の様であると思う。ただしポンペイで有名な、住民の体そのものが火山灰で包まれたような化石は未発見である。凝灰岩中に必ず存在するはずであり、発見が待ち遠しい。

4. おわりに：瀬戸野行跡露頭から、古行跡学への若干の提言

水流にあおられ、「少々焦っていた」であろうカプトガニ類個体の「心理状態」まで読み取れるような行跡化石産地は、世界的に見ても稀有である。繰り返すが、行跡層準はあたかも「ポンペイ遺跡」のように、突発的に供給された火山灰によって保存されたものであり、ある一瞬の水底の状態そのものを示しているのである。

Golding and Seilacher (1971) による「アンダート

ラック」の概念は、多くの化石産地で行跡化石の形態的多様性を説明できる、極めて重要な概念である。これはその後恐竜はじめ脊椎動物の足跡化石研究にも導入され、独自の発展を遂げた。

しかしながら、瀬戸野の行跡化石とその保存システムは、「それだけではない」ことを強く訴える。もし、この多様なパターンを示す行跡化石群集が火山灰で保存されていないような他の産地や層準で発見されたならば、アンダートラックと判断されたかもしれない。

ここから著者らは、「アンダートラック」とされてきた他産地の行跡化石の中にも行動の特性を記録した場合もあるのではないかと、思わざるを得ない。今後堆積学的な再検討が必要であろう。アンダートラックは極めて有用かつ重要な概念であるが、それですべて説明しようとするならば、「生物の行動の記録を読み取る」という古行跡学の本来の目的とメリットを損なってしまうことにもなりかねない。

古行跡学はまた、あくまでも「影」を見ているのであって、「実体」の復元に観察者の主観や誤解が入る危険に注意しなければならない。Kouphichnium はまさにその典型のような生痕属であり、空想的産物も含め様々な脊椎動物の行跡とされた研究史をもつ。これでは真の形成者カプトガニ類にとっても無念であろう

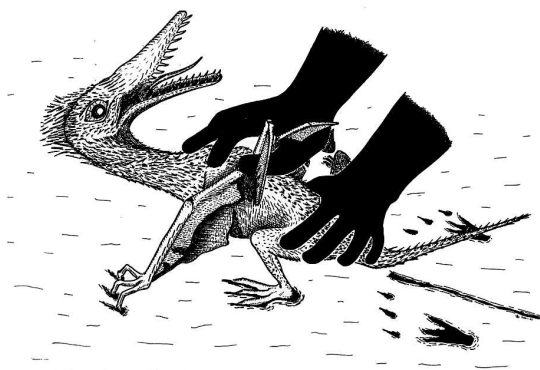


図13.「痛い痛いイタイッ!」古生物学者の先入観が、古生物の“生存権”を奪っているかもしれません。自戒しましょう。

し、そのように行動することを押し付けられた動物たちにとっては、迷惑この上ないどころかその存在が否定されたとも言える事態である(図13)。化石の研究者は、化石となった生物が喜ぶよう、化石とこれを保存する地層の情報を正しく読む責務があることを痛感するものである。

5. まとめ

1) 石川県白山市瀬戸野の手取層群(下部白亜系)には、多数のカプトガニ類の行跡化石(*Kouphichnium* 生痕属)を保存する層準が存在する。その堆積の場は、おおそ南東方向に開口した湾であり、汽水域が隣接する浅海底で、潮流の影響を受ける環境であったと考えられる。

2) すべての行跡化石は凝灰岩層直下の1層理面上に保存されたもので、カプトガニ類の多様な行動パターンそのものの記録である。もし火山灰でバックされたものでなければ、この多様な行跡パターンは「アンダートラック」と判断されたとおもわれる。

3) 本地域の行跡化石には、水流の影響で体勢を崩しつつも歩行し続けたと解釈できるものもある。古流向とカプトガニ類の行跡形態の関連を示したのは本報告が初である。

4) *Kouphichnium* 生痕属の行跡化石には、様々な脊椎動物が印跡動物として考えられてきた。その「間違いの歴史」は言い換えれば、候補に仕立てられた動物本体にとって、ありもしない行動を強いられた歴史である。化石の研究者が化石生物をゆがめることのないよう、古行跡・古生物学者の責務は重い。

謝辞

調査地域のカプトガニ類行跡化石の研究を開始できたのは、中村明男氏(元尾口村教育長)と山口一男氏

(石川県立白山麓民俗資料館館長)のご協力あってのことでした。京都大学大学院理学研究科地質学鉱物学教室の各位、とくにフィールドでの討論を通じて貴重なご意見を下さった増田富士雄教授(現同志社大学)、成瀬 元博士(現千葉大学准教授)、佐藤智之博士および野村真一博士ら、また古生物学的意義について有益な議論をリードして下さいだった前田晴良准教授と田中源吾研究員らのご教唆なくては、調査地域の地質学的理解は進みませんでした。惣路紀通氏はじめ笠岡市立カプトガニ博物館の皆様には、現生カプトガニの生態について諸情報をご教示いただきました。現地調査にあたっては民宿与次エ門(白山市東二口)の皆様には本当にお世話になりました。以上の方々に深甚の謝意を表します。最後になりましたが、表題の行跡化石について化石研究会例会・シンポジウムでの紹介の場を下さいました、神谷英利化石研究会会長・高橋啓一同事務局長始め化石研究会の各位に感謝いたします。

引用文献

- Abel, O. (1912) *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*. Schweizerbart, Stuttgart, 780 pp.
- Abel, O. (1935) *Vorzeitliche Lebensspuren*. Gustav Fischer, Jena, 644 pp.
- Caster, K. E. (1938) A restudy of the tracks of *Paramphibius*. *Journal of Paleontology* **12**, 3-60, 1-13 pl.
- Frickhinger, K. A. (1994; 1999) *Die Fossilien von Solnhofen*, **1+2**, Quelle & Meyer Verlag GmbH & Co. (フリックヒンガー著/小島郁生監訳、舟木嘉浩・舟木秋子訳「ゾルンホーフェン化石図譜I+II」朝倉書店)。
- Geyler, H. T. (1877) Ueber fossile pflanzen aus der Juraformation Japans. *Palaeontographica* **24**, 221-232, pls. 30-34.
- Golding, R. and Seilacher, A. (1971) Limulid undertracks and their sediment. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **137**, 422-442.
- 浜田典子 (2004 MS) 石川県尾口村の手取川上流に見られる手取層群桑島層下部の堆積環境、京都大学理学部地質学鉱物学教室卒業論文。
- Häntzschel, W. (1975) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W, Miscellanea, Supplement 1, Trace Fossils and Problematica, 2nd Edition*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence, 269 pp.
- Jaekel, O. (1929) Die Spur eines neuen Urrvogel (*Protornis bavarica*) und deren Bedeutung für die Urgeschichte der Vögel. *Paläontologie, Zeitschr.*

- 11, 201-238, figs. 20, 7 pls.
- Kusuhashi, N. (2006) *Multituberculate mammals from the Lower Cretaceous Kuwajima Formation (Tetori Group), central Japan, and the Shahai and Fuxin Formations, northeastern China and evolutionary history of multituberculates*. Doctoral Thesis. Kyoto University.
- Kusuhashi, N., Matsuoka, H., Kamiya, H. and Setoguchi, T. (2002) Stratigraphy of the late Mesozoic Tetori Group in the Hakusan Region, central Japan: an overview. *Memoires of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy* **59**, 9-31.
- Manabe, M., Barrett, P. M. and Isaji, S. (2000) A refugium for relicts?. *Nature* **404**, 953.
- 前田四郎 (1958) 白山地域の手取層群の層序と構造 (その1 層序). 地質学雑誌 **64**, 583-594.
- 前田四郎 (1961) 手取層群の地史学的研究. 千葉大学文学部紀要 **3**, 369-426.
- 松岡廣繁・長谷川善和・小泉明裕・中村明男・山口一男 (2001) 石川県尾口村瀬戸野の手取層群桑島層から発見されたカブトガニ類の行跡化石. 日本古生物学会第150回例会予稿集, 60.
- Matsuoka, H., Kusuhashi, N., Takada, T. and Setoguchi, T. (2002) A clue to the Neocomian vertebrate fauna: initial results from the Kuwajima "Kaseki-kabe" (Tetori Group) in Shiramine, Ishikawa, central Japan. *Memoires of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy* **59**, 33-45, 8 pls.
- Nopcsa, F. B. (1923) Die Familien der Reptilien. *Fortschr. Geologie und Paläontologie* **2**, 210 pp., 6 pls.
- 大石博之・松隈明彦・相原安津夫 (1993) 佐賀県武雄市の斬新統より産出したカブトガニの足跡化石. 九州大学理学部研究報告 (地球惑星) **18**, 73-84.
- Oppel, A. (1862) Ueber Fährten im lithographischen Schiefer (Ichnites lithographicus). *Museum des Königlich Bayerischen Staates, Palaeontologische, Mittheilungen* **2**, **1**, 121-125, pl. 39.
- Romano, M. and Whyte, M. A. (2003) The first record of Xiphosurid (arthropod) trackways from the Saltwick formation, middle Jurassic of the Cleveland basin, Yorkshire. *Palaeontology* **46**, 257-269.
- Seilacher, A. (2007) *Trace Fossil Analysis*. Springer-Verlag, Berlin, 226 pp.
- Seilacher, A., Reif, W.-E. and Westphal, F. (1985) Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* **311**, 5-23.
- Walther, J. (1904) Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke, bionomisch betrachtet. *Festschrift der Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Gena*, **1**, 81 pp., 1 pl.
- Willard, B. (1935) Chemung tracks and trails from Pennsylvania. *Journal of Paleontology* **9**, 43-56.
- Winkler, T. V. (1886) Histoire de l'Ichnologie. Étude ichnologique sur les empreintes de pas d'animaux fossiles. *Arch. Muséum-Tyler, sér. 2*, **2**, 241-440, pls. 8-19.