

山形県真室川町の上部中新統野口層産のマムロガワクジラ化石と 共産するツキガイモドキ類を優占種とする化学合成化石群集

瀬戸大暉¹✉・長澤一雄¹

Lucinoma-dominated chemosynthetic fossil community associated with Mamurogawa whale bone fossils in the Noguchi Formation (Upper Miocene) of Mamurogawa Town, Yamagata Prefecture, northeastern Japan

Hiroki Seto¹✉ and Kazuo Nagasawa¹

Abstract

Chemosynthetic bivalves *Lucinoma* sp. associated with the Mamurogawa whale bone fossils occurred from the Upper Miocene Noguchi Formation in Mamurogawa Town, Yamagata Prefecture, Japan. *Lucinoma* sp. are recognized parautochthonous community, by the mode of occurrence, shell morphology, and articulation ratio of bivalve shells. *Lucinoma*-dominated chemosynthetic fossil community considered to be flourished depended on H₂S on the skulls and/or vertebrae from the Mamurogawa whale bones, based on the mode of occurrence including high articulation ratio of bivalve shells and high occupancy ratio of chemosynthetic bivalves. *Lucinoma*-dominated community recognized as the whale-fall community, its sustained by many whale bones transported to shallow sea. This study reports the first record of a fossil whale-fall community in Yamagata Prefecture.

Key words: *Lucinoma*, Mamurogawa whale bone fossils, chemosynthetic bivalves, whale-fall community

1. はじめに

山形県北部に位置する最上郡真室川町大沢の通称割山の切土法面から発見された大型鯨類化石は、マムロガワクジラ化石と呼ばれ、数十個体のクジラ類からなる流れ込みによる異地性の化石群である(川辺 2023; 長澤 2023a)。マムロガワクジラ化石の発掘調査は、1993年の第1次発掘調査と1994年の第2次発掘調査に分かれている(長澤 1999a)。また、第2次発掘調査で掘削した発掘面は、約12m × 9mの面積に達する。そして、マムロガワクジラ化石の産出層準の直上からは、多数のツキガイモドキ類化石が合弁殻で産出したことが報告されている(長澤 1996, 1999a)。長澤(2023a)は、マムロガワクジラ化石と共産したツキ

ガイモドキ類の化石群集が、産状と化石の形態から鯨骨群集である可能性を示唆した。現生のツキガイモドキ類は、体内に硫黄酸化細菌を共生する化学合成二枚貝であることが知られている(Taylor and Glover 2010; Kiel 2010)。そこで今回、山形県立博物館に収蔵されているツキガイモドキ類化石について、化石鯨骨群集の可能性が高いと考えて、貝類の形態の記載とともに検討したので報告する。

日本における鯨骨群集については、現生および化石記録でいくつか報告されている(藤岡ほか 1993; Okutani et al. 2004; Majima et al. 2005; Amano and Little 2005; Amano et al. 2007; Jenkins et al. 2018; Seki and Jenkins 2021など)。これらは、大型鯨類と

2024年2月25日受付, 2024年6月27日受理

¹ 山形県立博物館 〒990-0826 山形県山形市霞城町1-8

Yamagata Prefectural Museum, 1-8 Kajomachi, Yamagata City, Yamagata 990-0826, Japan

✉E-mail: setoh@pref.yamagata.jp

化学合成貝類が形成する鯨骨群集（化石鯨骨群集）として興味深いのが、国内における化石記録の報告が5件と限られており（Seki and Jenkins 2021）、研究途上の分野である。本報告は、これらに新たな化石鯨骨群集の記録を追加するものと考えられる。なお、本報告では、後述のように、山形県立博物館データベースに登録されている和名と分類上の *Lucinoma* 属の和名の混同を防ぐため、化石の名称を“ツキガイモドキ類”と表記する。

2. 地質概略

マムロガワクジラ化石が産出した真室川町は、山形県の出羽丘陵北東部で新庄盆地の北西縁に位置する（図1）。新庄盆地の地質は、全体として出羽丘陵から盆地中心に向かって若い堆積物が順次露出する。そして、真室川町とその周辺では、複数の褶曲が認められ、同一層準が繰り返し地表に現れている（本田ほか1999）。当地域の層序区分は、下位から草薙層、古口層、野口層、中渡層および鮭川層からなる（本田ほか1999；川辺2023）。これらの地層は、中新世から鮮新世まで一連の海成層であり、マムロガワクジラ化石の他に鱈脚類、サメ類、貝類の化石を豊富に産出することが報告されている（長澤1999b, 2001, 2002；長澤・大場2002；小笠原ほか1999；宮崎1999；矢部1999など）。

3. マムロガワクジラ化石包含層とツキガイモドキ類の産状

3.1. マムロガワクジラ化石包含層

マムロガワクジラ化石は、野口層中部から産出した（本田ほか1999）。マムロガワクジラ化石産地の詳細な層序は、本田ほか（1999）と川辺（2023）に記載されている。マムロガワクジラ化石が発見された切土法面の全体は、細粒～中粒砂岩からなり、含軽石ガラス質凝灰岩層を2層（下位から小川内IおよびII凝灰岩層）および凝灰質シルト～泥岩層を2層挟在する（本田ほか1999）。

川辺（2023）は、小川内IおよびII凝灰岩層の間の層厚約3mを、マムロガワクジラ化石を含む化石密集包含層（下位層）と細～中粒砂岩層（上位層）の2層に分けている。下位層は、小川内I凝灰岩層をトラフ状に侵食する層厚約0.4～1.5mの軽石片を含む細粒～粗粒砂岩層である（本田ほか1999；川辺2023）。上位層は、層厚約1.5～2.6mの全体に生痕化石が発達し層理が不明瞭な細～中粒砂岩層からなり、最下部にはハンモック状斜交層理が発達する。上位層に発達する生痕化石は、*Rosselia*, *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* とされる（本田ほか1999）。

野口層の堆積年代は、守屋ほか（2008a, b）などを再検討した長澤（2023a, b）によると、7.5～5.5Maとなり、上部中新統である。マムロガワクジラ化石産出層準の堆積年代は、化石層準の直下1mに挟在する小川内I凝灰岩層のFT年代から $6.5 \pm 0.6\text{Ma}$ とさ

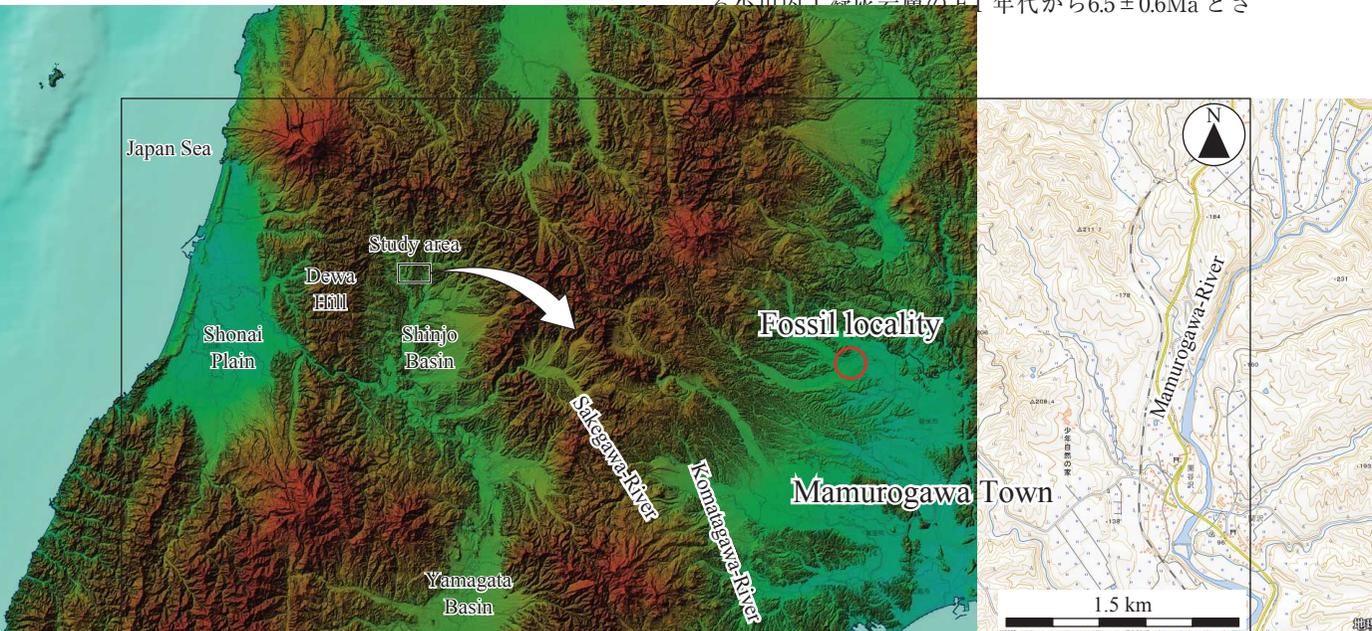


図1. 山形県中北部の地形図およびマムロガワクジラ化石およびツキガイモドキ類化石の産出地点（丸印）。基図には、国土地理院公開の電子地形図を利用した。左図では中規模の地形を強調するため、標準地図に色別標高図、傾斜量図および陰影起伏図を合成している。

野口層の古水深は、小笠原・増田（1989）によって推定されている。小笠原・増田（1989）は、東北地方の新第三系での貝類化石群集に適応できるとされる属レベルでの古水深の指標を示し、古水深を150m前後と推定した。

3.2. ツキガイモドキ類の産状

ツキガイモドキ類は、長澤（1996, 1999a）によって産状が記録され、第2次発掘調査で産出した（図2）。また、マムログワクジラ化石が密集して含まれる非常に硬質な石灰質コンクリーションが認められている（図2）。コンクリーションは、ツキガイモドキ類の分布域の1~2m北方にあり、直径1~1.5mの塊状の不規則な形状をなす。コンクリーションの内部には、詳細な同定が困難な程度に大部分が欠損した塊状のクジラ類の大型頭骨が含まれていた。

ツキガイモドキ類は、マムログワクジラ化石の大型のヒゲクジラ類の右下顎骨の直上の層理面に密集して合弁殻の接

に広がるように産出した（長澤 1996, 1999a, 2023a）。当時の産状に関する写真やスケッチ、柱状図上での層準の詳細な記録はないが、発掘時の記録と地質を総合すると、ツキガイモドキ類はマムログワクジラ化石包含層と小川内Ⅱ凝灰岩層の間の川辺（2023）の上位層に相当する層準から産出したと推定される。ツキガイモドキ類化石は、マムログワクジラ化石の左下顎骨の直上の層理面以外からは認められなかった。また、コンクリーションも塊状のもの以外産出しなかった。

3.3. ツキガイモドキ類と共産する貝類化石

マムログワクジラ化石の産地から産出した貝化石は、腹足類 *Fulgoraria* sp., *Buccinum* sp., 二枚貝類ツキガイモドキ類, *Conchocele bisecta*, *Serripes groenlandicus*, *Mya japonica* である（表1）。以後の個体数の表記、合弁殻が占める全個体数に対する割合（合弁率）および非合弁殻の個体の貝類化石に対する産出個体の割合と

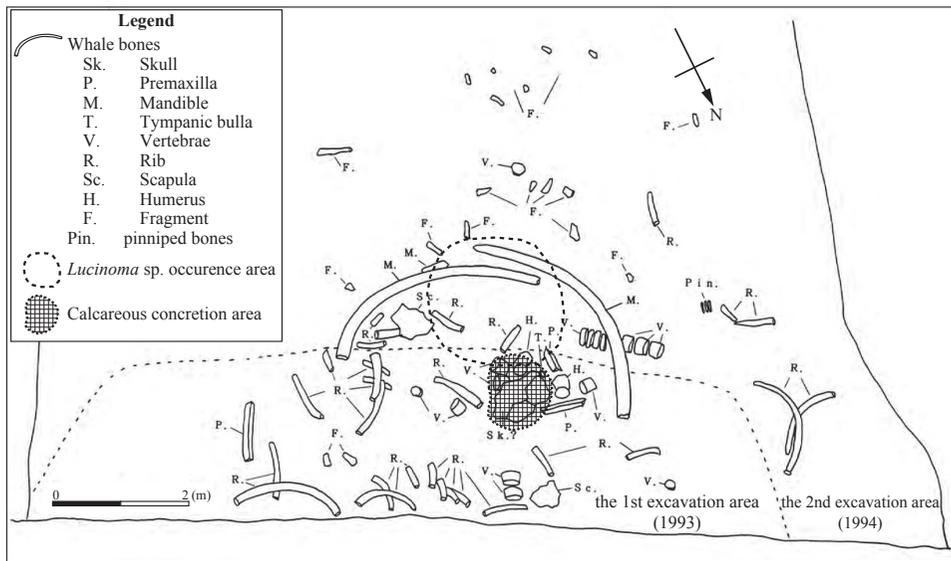


図2. マムログワクジラ化石の産状およびツキガイモドキ類化石の産出範囲を示す平面図。長澤（1996）の図2を加筆修正した。

表1. 産出化石の個体数、合弁殻個体数、離弁殻個体数、合弁率および種の生息深度。生息深度の範囲については本文参照。

Molluscan species	Number of individuals	Articulated bivalves	Disarticulated bivalves	Articulation frequency (%)	Water depth of extant species habitats
<i>Fulgoraria</i> sp.	1	-	-	-	>300 m
<i>Buccinum</i> sp.	2	-	-	-	>500 m
<i>Lucinoma</i> sp.	109	101	1.5	98.5	>200 m
<i>Conchocele bisecta</i> (Conrad)	3	8	0	100	Intertidal zone-1400 m
<i>Serripes groenlandicus</i> (Mohr)	7	0	3.5	0	10-260 m
<i>Mya japonica</i> Jay	1	1	0	100	Intertidal zone-30 m

した。二枚貝化石は、ツキガイモドキ類、*Conchocele bisecta* および *Mya japonica* がほぼ合弁個体で産出した（表1）。ツキガイモドキ類は、合弁殻が101個体、離弁殻が1.5個体で合弁率が98.5%に達した。一方、*Serripes groenlandicus* は全て離弁殻で産出した（表1）。これらの産出した二枚貝類の種において、ツキガイモドキ類と *Conchocele bisecta* は、体内に化学合成細菌（硫黄酸化細菌やメタン酸化細菌）を共生する化学合成二枚貝である（Kiel, 2010）。これらの化学合成二枚貝は、非化学合成二枚貝に対しての占有率が93.6%と優占する。また、ツキガイモドキ類の他種に対しての占有率は、85.2%と排他的に優占する。

4. 化石包含層の堆積環境

4.1. 堆積構造からの推定

マムロガワクジラ化石産出層準の堆積環境は、マムロガワクジラ化石包含層がトラフ状に下位を侵食し、上位層にハンモック状斜交層理が発達することから、暴風時波浪限界水深以浅の下部外浜～内側陸棚と推定されている（川辺 2023）。暴風型陸棚における海底地形の区分は、沿岸（汀線～外浜）、内側陸棚および外側陸棚に大別されるが（齊藤 1989）、これらは、海底に与える営力である静穏時波浪限界水深と暴風時波浪限界水深に規制される。日本周辺における陸棚域は、静穏時波浪限界水深が約20m以浅、暴風時波浪限界水深が約70m以浅とされる（齊藤 1989）。従って、暴風型陸棚では、沿岸が潮間帯～約20m、内側陸棚が約20～70m および外側陸棚が70m以深と区分される。

4.2. 貝化石からの推定

産出した貝類化石の種まで同定できたものについては、いずれも現生種であり、重複する生息深度から堆積深度を推定した。現生種の生息深度は、波部（1977）、波部・伊藤（1965）、鈴木（1979）、肥後・後藤（1993）、小笠原・増田（1989）および奥谷（2000）の深度データを使用した。それらによると生息深度は、*Serripes groenlandicus* が10m以深で、*Mya japonica* が10m以浅を示しており、他種を含めて10mで生息深度が重複した（表1）。また、小笠原・増田（1989）では、*Mya* 属の生息深度を最大で30m、*Lucinoma* 属を最大で200mと示したことから、10～200mで属レベルの生息深度が重複した（表1）。一方、小笠原・増田（1989）では、*Mya* 属と *Lucinoma* 属の深度分布が広範囲に認められているため、本報告では、種まで同定されている *Mya* 属の古水深指標を優先して用いた。よって、堆積深度は、*Serripes groenlandicus* の10m以深を上限とし、*Mya* 属の30m以浅を下限とする10～30mとなる。しかし、*Serripes*

groenlandicus は全て離弁殻で産出したことから、浅海からの流れ込みが推定される。そのため、*Mya japonica* についても流れ込みの可能性が示唆される。以上から、ツキガイモドキ類と共産する貝類化石から推定される堆積深度は *Serripes groenlandicus* の生息深度上限の10m以深となる。

今回のツキガイモドキ類化石の産出した堆積場所は、貝類化石と堆積構造から推定された堆積深度から、水深10m以深で暴風時波浪限界以浅の深度10～70mの外浜～内側陸棚と推定され、川辺（2023）が推定した堆積環境を支持する。

5. ツキガイモドキ類化石の形態

今回、第2次調査で発掘され、山形県立博物館が所蔵しているツキガイモドキ類の化石109個体中の104個体について、その貝殻形態を計測した。本報告で使用したツキガイモドキ類は、いずれも山形県立博物館データベースに *Lucinoma acutilineata* (Conrad)（小笠原ほか 1999）と登録されているが、和名の登録名が「ツキガイモドキの一種（和名不明）（ツキガイ科）」となっており、分類学上の属名と和名に混乱が見られる。また、*Lucinoma* 属は現生および化石で分類が混乱しているため、本報告では、種名までの再同定を行わない。計測にはデジタルノギス（シンワ測定株式会社製19990）を使用し、殻長（L）、殻高（H）および殻幅（W）を計測した。計測した合弁個体の一部の写真を図3に計測結果を表2に記す。なお、ほとんどの個体で殻は溶脱し、モールドとして産出したが、殻が残っている個体と区別せずに、同じ手法で計測した。

計測結果は、殻長が44.6～74.1mm、殻高が39.4～70.1mm および殻幅が21.8～43.8mmとなり、殻サイズが集中し、頻度分布が単峰形となる傾向が認められた（図4）。外形は、L/Hが1.0～1.3、H/Wが1.4～2.5となり、厚い円盤状である。モールドには、*Lucinoma* 属に特徴的な長円形の前閉殻筋痕と卵形の後閉殻筋痕が認められる（図3.2b,3.3a）。殻が残存する個体には、同心円状の間隔の広い輪板肋が認められる。また、後背部に明瞭な褶が認められる（図3）。また一部のツキガイモドキ類の殻表面には、円形の捕食痕が認められる（図3.5b）。

6. 議論

6.1. 同相的ツキガイモドキ類化石群集の認定

ツキガイモドキ類は、合弁率が98.5%と著しく高い値を示し、合弁殻の接合面が層理面に対して平行に配列して産出した（長澤 1996）。ところで、現生のツキガイモドキ類の自生的な埋没時の生息姿勢は、殻頂を

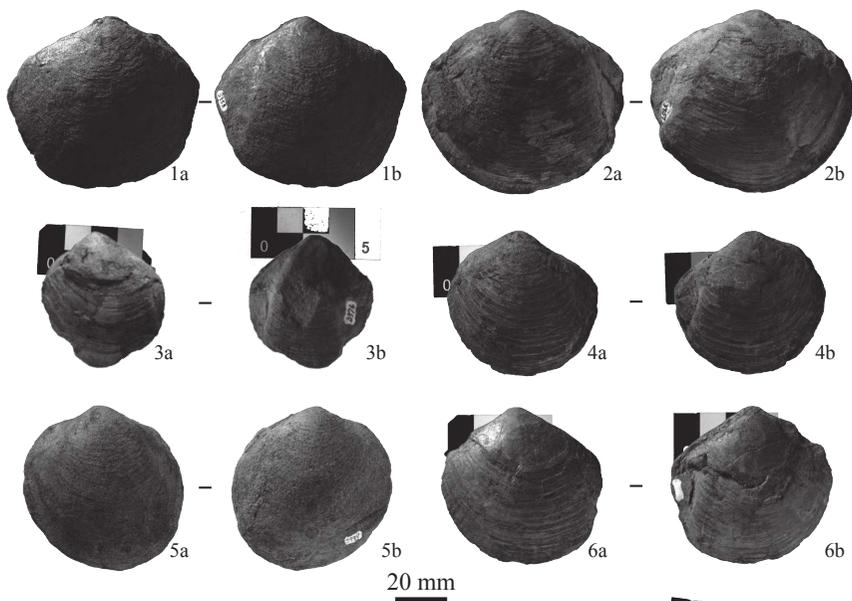


図3. 産出したツキガイモドキ類化石の写真。1, 1A002415; 2, 1A002436; 3, 1A002438; 4, 1A002438; 5, 1A002459; 6, 1A002465. 番号は山形県立博物館データベース上 (https://www.yamagata-museum.jp/collection) の Collection Number.

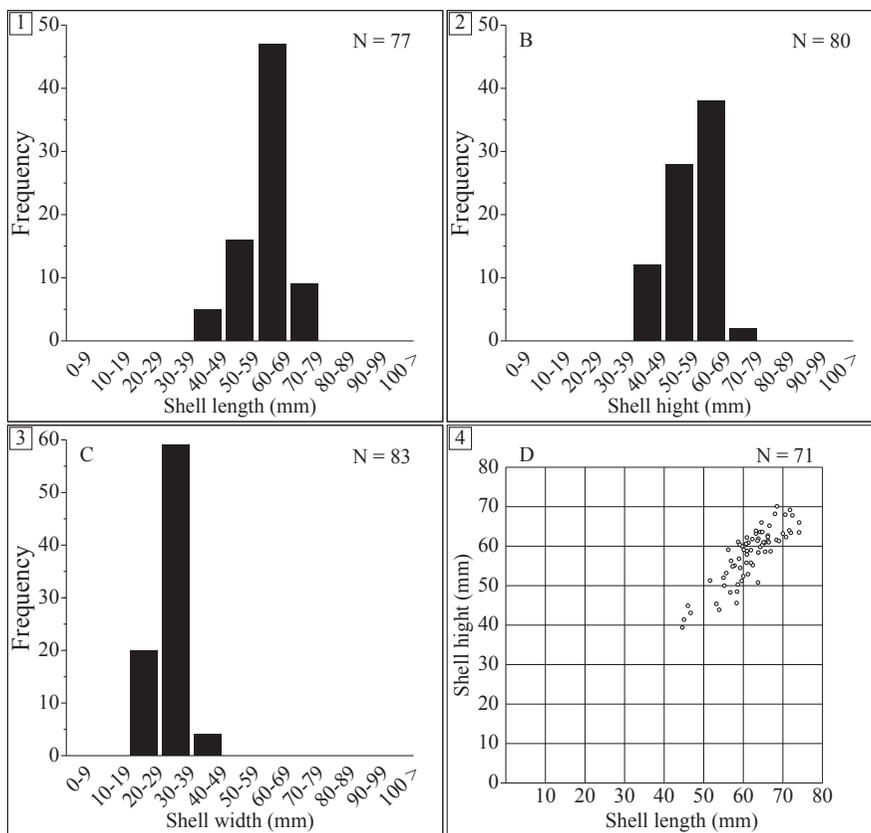


図4. ツキガイモドキ類化石の計測結果。1, 殻長の頻度分布; 2, 殻高の頻度分布; 3, 殻幅の頻度分布および4, H/L 散布図。

表2. 計測したツキガイモドキ類の一覧。Collection Number は、山形県立博物館データベース上 (<https://www.yamagata-museum.jp/collection>) の番号, Registry Number は山形県立博物館地学部門台帳上の番号, Species Number は、採集時の番号を示す。

Collection Number	Registry Number	Articulated Disarticulated	Length (mm)	Height (mm)	Width (mm)	H/L	H/W	Species Number
1Af002410	1970430	Articulated	61.3	60.9	30.6	1.0	2.0	3950
1Af002411	1970431	Articulated	60.4	60.3	36.6	1.0	1.6	3951
1Af002412	1970432	Articulated	61.9	55.8	27.4	0.9	2.0	3952
1Af002413	1970433	Articulated	64.3	63.6	33.6	1.0	1.9	3953
1Af002414	1970434	Articulated	65.1	61.0	34.8	0.9	1.8	3954
1Af002415	1970435	Articulated	70.8	62.3	36.9	0.9	1.7	3955
1Af002416	1970436	Articulated	66.2	62.7	36.1	0.9	1.7	3956
1Af002417	1970437	Articulated	74.1	66.0	39.3	0.9	1.7	3957
1Af002418	1970438	Articulated	70.0	63.2	37.9	0.9	1.7	3958
1Af002419	1970439	Articulated	74.1	63.5	35.5	0.9	1.8	3959
1Af002420	1970440	Articulated	63.6	61.4	30.1	1.0	2.0	3960
1Af002421	1970441	Articulated	61.9	59.0	35.0	1.0	1.7	3961
1Af002422	1970442	Articulated	64.8	60.3	32.2	0.9	1.9	3962
1Af002423	1970443	Articulated	64.8	63.6	39.8	1.0	1.6	3963
1Af002424	1970444	Articulated	66.4	61.0	34.1	0.9	1.8	3964
1Af002425	1970445	Articulated	71.8	69.2	37.7	1.0	1.8	3965
1Af002426	1970446	Articulated	60.9	62.2	32.8	1.0	1.9	3966
1Af002427	1970447	Articulated	62.4	55.2	33.9	0.9	1.6	3967
1Af002428	1970448	Articulated	56.9	56.3	29.5	1.0	1.9	3968
1Af002429	1970449	Articulated	59.2	54.5	30.3	0.9	1.8	3969
1Af002430	1970450	Articulated	69.0	61.3	39.7	0.9	1.5	3970
1Af002431	1970451	Articulated	53.2	45.4	25.4	0.9	1.8	3971
1Af002432	1970452	Articulated	55.2	50.0	-	0.9	-	3972
1Af002433	1970453	Articulated	64.6	66.0	38.4	1.0	1.7	3973
1Af002434	1970454	Articulated	59.5	-	29.5	-	-	3974
1Af002435	1970455	Articulated	-	47.6	27.4	-	1.7	3975
1Af002436	1970456	Articulated	-	50.4	-	-	-	3976
1Af002437	1970457	Articulated	44.6	39.4	24.2	0.9	1.6	3977
1Af002438	1970458	Articulated	55.7	53.2	29.6	1.0	1.8	3978
1Af002439	1970459	Articulated	58.6	50.3	27.8	0.9	1.8	3979
1Af002440	1970460	Articulated	48.3	-	23.4	-	-	3980
1Af002441	1970461	Articulated	61.4	-	32.1	-	-	3981
1Af002442	1970462	Articulated	56.2	59.1	30.1	1.1	2.0	3982
1Af002443	1970463	Articulated	-	56.4	32.8	-	1.7	3983
1Af002444	1970464	Articulated	-	-	-	-	-	3984
1Af002446	1970466	Articulated	58.3	45.6	28.8	0.8	1.6	3986
1Af002447	1970467	Articulated	72.4	67.8	33.8	0.9	2.0	3987
1Af002448	1970468	Articulated	66.2	62.4	35.9	0.9	1.7	3988
1Af002449	1970469	Articulated	-	58.6	28.9	-	2.0	3989
1Af002450	1970470	Articulated	46.7	43.1	21.8	0.9	2.0	3990
1Af002454	1970474	Articulated	-	64.3	37.6	-	1.7	3994
1Af002455	1970475	Articulated	63.2	63.9	32.6	1.0	2.0	3995
1Af002456	1970476	Articulated	59.1	60.4	33.5	1.0	1.8	3996
1Af002458	1970478	Articulated	66.2	61.4	32.1	0.9	1.9	3998
1Af002459	1970479	Articulated	59.7	60.0	33.2	1.0	1.8	3999
1Af002460	1970480	Articulated	58.7	61.1	30.1	1.0	2.0	4000
1Af002461	1970481	Articulated	-	68.8	36.2	-	1.9	4001
1Af002462	1970482	Articulated	59.6	51.2	32.9	0.9	1.6	4002
1Af002463	1970483	Articulated	60.7	60.6	23.9	1.0	2.5	4003
1Af002464	1970484	Articulated	-	46.6	24.3	-	1.9	4004
1Af002465	1970485	Articulated	60.1	59.1	29.5	1.0	2.0	4005
1Af002466	1970486	Articulated	55.0	52.0	26.9	0.9	1.9	4006

1Af002467	1970487	Articulated	-	56.3	30.1	-	1.9	4007
1Af002468	1970488	Articulated	-	-	-	-	-	4008
1Af002469	1970489	Articulated	53.9	43.9	29.3	0.8	1.5	4009
1Af002470	1970490	Articulated	71.6	64.0	38.3	0.9	1.7	4010
1Af002471	1970491	Articulated	63.8	58.4	34.9	0.9	1.7	4011
1Af002472	1970492	Articulated	58.4	48.5	-	0.8	-	4012
1Af002473	1970493	Articulated	65.4	60.9	31.6	0.9	1.9	4013
1Af002474	1970494	Articulated	58.9	56.8	33.8	1.0	1.7	4014
1Af002475	1970495	Articulated	56.7	48.3	27.3	0.9	1.8	4015
1Af002476	1970496	Disarticulated	63.7	60.7	-	1.0	-	4016
1Af002478	1970498	Articulated	-	-	-	-	-	4018
1Af002479	1970499	Articulated	-	45.1	24.5	-	1.8	4019
1Af002480	1970500	Articulated	57.3	54.9	32.6	1.0	1.7	4020
1Af002481	1970501	Articulated	-	-	30.3	-	-	4021
1Af002482	1970502	Articulated	-	-	37.9	-	-	4022
1Af002483	1970503	Articulated	68.6	-	-	-	-	4023
1Af002484	1970504	Articulated	66.9	58.7	33.1	0.9	1.8	4024
1Af002485	1970505	Articulated	-	-	-	-	-	4025
1Af002486	1970506	Articulated	-	-	-	-	-	4026
1Af002487	1970507	Articulated	-	-	-	-	-	4027
1Af002488	1970508	Articulated	-	-	26.0	-	-	4028
1Af002490	1970510	Articulated	60.9	57.9	37.4	1.0	1.5	4030
1Af002491	1970511	Articulated	64.0	-	31.7	-	-	4031
1Af002492	1970512	Articulated	-	-	-	-	-	4032
1Af002493	1970513	Articulated	68.0	68.2	33.3	1.0	2.0	4033
1Af002494	1970514	Articulated	68.4	61.6	43.8	0.9	1.4	4034
1Af002495	1970515	Articulated	-	-	-	-	-	4035
1Af002496	1970516	Articulated	-	-	-	-	-	4036
1Af002497	1970517	Articulated	62.3	61.8	35.1	1.0	1.8	4037
1Af002498	1970518	Articulated	68.5	70.1	-	1.0	-	4038
1Af002499	1970519	Articulated	70.6	68.0	36.7	1.0	1.9	4039
1Af002501	1970521	Articulated	60.8	55.8	29.6	0.9	1.9	4041
1Af002502	1970522	Articulated	63.8	61.9	34.8	1.0	1.8	4042
1Af002503	1970523	Articulated	51.6	51.3	28.9	1.0	1.8	4043
1Af002504	1970524	Articulated	57.8	55.1	25.6	1.0	2.2	4044
1Af002506	1970526	Articulated	-	-	25.3	-	-	4046
1Af002508	1970528	Articulated	60.9	58.8	31.6	1.0	1.9	4048
1Af002509	1970529	Articulated	65.8	-	30.4	-	-	4049
1Af002510	1970530	Articulated	66.6	65.2	36.4	1.0	1.8	4050
1Af002511	1970531	Articulated	64.3	59.8	31.2	0.9	1.9	4051
1Af002512	1970532	Articulated	71.0	-	-	-	-	4052
1Af002513	1970533	Articulated	63.7	50.8	28.2	0.8	1.8	4053
1Af002514	1970534	Articulated	67.6	-	36.1	-	-	4054
1Af002516	1970536	Articulated	-	-	-	-	-	4056
1Af002517	1970537	Disarticulated	-	-	-	-	-	4057
1Af002518	1970538	Articulated	-	53.6	26.5	-	2.0	4058
1Af002519	1970539	Articulated	65.5	58.6	30.9	0.9	1.9	4059
1Af002520	1970540	Articulated	60.0	52.4	29.5	0.9	1.8	4060
1Af002521	1970541	Articulated	-	54.3	30.2	-	1.8	4061
1Af002522	1970542	Articulated	46.0	44.9	-	1.0	-	4062
1Af002523	1970543	Disarticulated	-	-	-	-	-	4063
1Af002524	1970544	Articulated	45.0	41.4	-	0.9	-	4064

海底面に向け、海底面から深く潜り、海底面に対して垂直に生息する (Stanley 1970)。しかし、本産地のツキガイモドキ類の産状は、本来の生息姿勢とは異なっている。そこで、ツキガイモドキ類の姿勢については、次のように考察される。ツキガイモドキ類が産出した上位層には、明確に堆積物重力流による堆積構造が認められない。しかし、最下部にハンモック状斜交層理が発達することは、海底面に達する一定の波浪の営力があったことを示唆する。さらに、*Serripes groenlandicus* がいずれも離弁殻で産出したことや、海底面から深く潜り生息する *Mya japonica* が合弁殻で1個体のみ産出したことは、暴風時の波浪による死殻の集積や生貝を洗掘し、再移動する程度の営力があったことを示唆する。従って、ツキガイモドキ類は、波浪により海底面から洗掘され、一定の物理的かく乱を受け、生息姿勢が再配列したと推定される。

一方、第2次発掘時の発掘面積である約108m²の範囲のうち、ツキガイモドキ類が産出したのは、ヒゲクジラ類の左下顎骨の直上のみである (図2)。また、ツキガイモドキ類は高い合弁率を示し、殻が溶脱しているが、破片化や著しい摩耗などの堆積物重力流によって流れ込んだ証拠は見られない。

これらより、ツキガイモドキ類は、マムロガワクジラ化石堆積後に生息した自生的群集が暴風時に洗掘されたが、生息域からは大きく移動しなかった同相的群集 (鎮西・近藤 1995) であると推定される。

6.2. 化石鯨骨群集の認定

鯨骨には、豊富に脂質が含まれていることが知られ、脂質が分解されることで硫化水素が発生する (Smith and Baco 2003; 天野 2006)。一般に有機物が硫酸還元によって分解される式は、次の様になる (式1: Cochran et al. 2022)



海底に露出する鯨骨表面には、好気環境下で脂質の分解で生じた硫化水素を利用する硫黄酸化細菌が繁殖し、鯨骨内部には、嫌気環境下で硫酸イオンを還元する硫黄還元細菌が繁殖することが知られている (Smith and Baco 2003; 天野 2006)。現生の鯨骨群集の観察では、カリフォルニア沖で発見されたナガスクジラ類の例で、シロウリガイの仲間 (*Vesicomya cf. gigas*) が鯨骨の周辺、特に脊椎周囲の20cm以内の全28m²の範囲に400~800個体が生息すると推定されている (Bennett et al. 1994)。また、現生での鯨骨に繁殖する細菌マットの範囲で、鯨骨から生成可能な硫化水素の割合を推定した結果は、脊椎や頭蓋骨が最も硫化水素を生成すると推定されている (Treude et al. 2009)。現生での鯨骨群集の観察結

果は、マムロガワクジラ化石と共産したツキガイモドキ類の分布と概ね整合的である。

また、式1の硫化水素と共に生成される、 HCO_3^- は間隙水中のカルシウムイオンなどと結合し、自生的な石灰質コンクリーションを形成することが知られている (式2: Cochran et al. 2022)



これらの石灰質コンクリーションの形成は、マムロガワクジラ化石の頭蓋骨や脊椎を含む硬質な石灰質コンクリーションが産出したこととも整合的である。

ツキガイモドキ類の占有率は85.2%と排他的に優占する。さらに、化学合成二枚貝 (ツキガイモドキ類および *Conchocele bisecta*) は、非化学合成二枚貝に対しての占有率が93.6%と顕著に優占する。従って、100個体以上の多数の化学合成二枚貝が排他的かつ半自生的に産出したことは、この場所がこれらの化学合成二枚貝を養うのに十分な硫化水素を供給していたことを示唆する。

以上から、マムロガワクジラ化石と共産したツキガイモドキ類は、浅海から運搬されたヒゲクジラ類の頭蓋骨や脊椎に含まれた豊富な脂質が嫌気環境下で硫酸還元によって生成された硫化水素に依存した化石鯨骨群集であったと推定される。そして、生息域から大きく移動していないが、洗掘によって再配列された同相的群集であったと推定される。

7. ツキガイモドキ類から成る化石鯨骨群集の形成過程

マムロガワクジラ化石とツキガイモドキ類化石群集の形成過程を考察する。なお、以後の記述では化石化以前のクジラ類をマムロガワクジラ群と表記する。マムロガワクジラ群の運搬・堆積過程は、川辺 (2023) によって示され、海岸等に集積した鯨骨類が水中土石流によって移動・堆積したと推定されている。一方、マムロガワクジラ化石は、複数種類の大きさの異なる個体の異なる部位の骨が混合して産するが、10個以上の脊椎骨が連続して産すること、およびサメ類の歯化石が共産することから、軟組織の一部が残存していた可能性が示唆されている (長澤 2023a)。ここでは、マムロガワクジラ群の運搬前の状態については川辺 (2023) と長澤 (2023a) の両方の推定を採用し、化石鯨骨群集の形成過程のイメージを図5に示す。

マムロガワクジラ群は、化石産地よりも浅海域で死亡したと推定され、腐肉食者や分解者によって骨以外の軟組織が部分的に消費された。そして、暴風時などの営力によって、軟組織が残存したまま堆積深度まで水中土石流によって運搬された。この時、マムロガワクジラ群は、速やかに堆積物中に埋積されたため、大

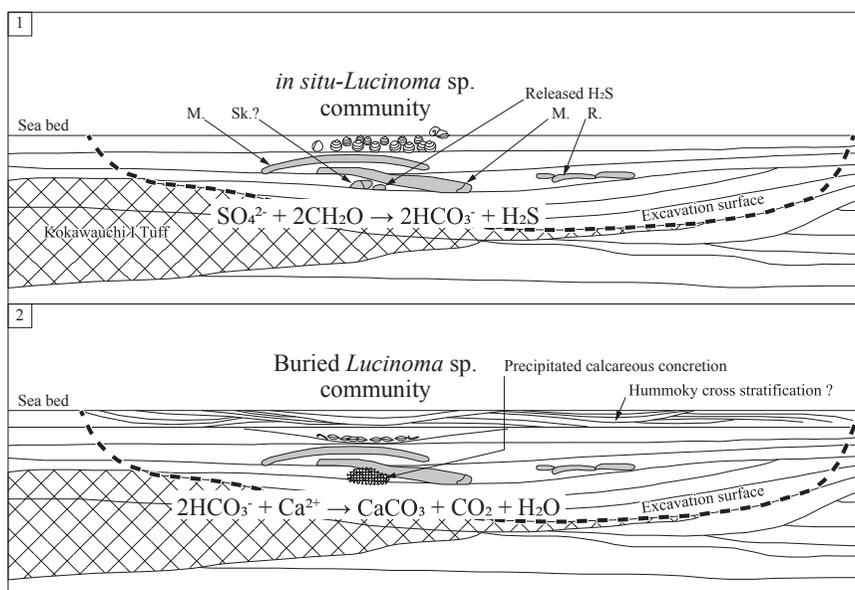


図5. ツキガイモドキ類からなる化石鯨骨群集の形成過程イメージ図。発掘断面図は川辺 (2023) の図6 (2) を加筆修正した。図中の記号の意味は図2に同じ。1. マムロガワクジラ群の堆積後に成立した現地性のツキガイモドキ類からなる化石群集および有機物分解による硫化水素の発生化学式。2. ツキガイモドキ類が埋積された過程および硫化水素に伴って発生した炭酸水素イオンから石灰質コンクリーションの形成化学式。

型ベントスの分解者による分解が阻害されたと推定される。その後、残っていた軟組織や骨に豊富に含まれる脂質が硫酸還元細菌によって分解されて硫化水素が発生し、間隙水を通じて海底面直下まで供給された。これを基にして、化学合成二枚貝であるツキガイモドキ類や *Conchocele bisecta* が密集して生息する鯨骨群集が形成された (図5.1)。また、一部のツキガイモドキ類は、鯨骨群集の形成時点で海底面に殻表面を露出しており、肉食性巻貝に襲われていた。その後、暴風等の強い営力によって鯨骨群集の貝類は、生息姿勢が乱される程度に洗掘を受け、浅海から運搬された *Serripes groenlandicus* や *Mya japonica* と共に堆積物中に埋積され保存されたと推定される。また、硫化水素の発生に伴って生成される炭酸水素イオンは、間隙水中のカルシウムイオンと結合し、石灰質コンクリーションが形成されたと推定される (図5.2)。

8. まとめ

本報告では、1994年に行われたマムロガワクジラ化石の第2次発掘調査の際に産出したツキガイモドキ類の化石について化石鯨骨群集の可能性を検討した。その結果、ツキガイモドキ類は、共産する貝類化石および産状から外浜～内側陸棚に生息し、洗掘によって生息姿勢を乱された同相の群集であると推定された。そして、ツキガイモドキ類化石は、浅海から流れ込んできたマムロガワクジラ群の骨から生産された硫化水素

に依存して生息した化石鯨骨群集であると結論付けた。化石鯨骨群集としては、山形県からは初報告となり、日本で6例目となる。今後も化学合成貝類化石と鯨類化石との関係に注目して調査すれば、本例のような鯨骨群集が発見される可能性がさらに高くなると考えられる。

謝辞

本報告を作成する当たり、横浜国立大学間嶋隆一名誉教授 (現放送大学客員教授) には、ツキガイモドキ類化石の分類および化学合成化石群集の基本的な理論についてご助言をいただきました。山形大学川辺孝幸名誉教授には、マムロガワクジラ化石の堆積過程とテフラについてご教示いただきました。化石研究会誌編集委員長である小幡喜一氏および中井 均氏および宇都宮正志氏からは、適切にご指摘をいただき、原稿が大きく改善されました。ここに深く感謝を申し上げます。

文献

- Amano K, Little TSC (2005) Miocene whale-fall community from Hokkaido, northern Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 215, 345-356.
- Amano K, Little TSC, Inoue K (2007) A new Miocene whale-fall community from Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 247, 236-242.

- 天野和孝 (2006) 現生および化石鯨骨群集—軟体動物を中心として—. 化石 80, 5-16.
- Bennett BA, Smith CR, Glaser B, Maybaum HL (1994) Faunal community structure of a chemoautotrophic assemblage on whale bones in the deep northeast Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 108, 205-233
- 鎮西清高・近藤康生 (1995) 化石の産状記載と化石群集の認定. 鎮西清高編, 新生代化石底生動物群集カタログ, 平成5・6年度科学研究費補助金 総合研究 (A) 化石底生動物群の群集構造: その安定性と変革成果報告書, 2-3
- Cochran JK, Landman NH, Jakubowicz M, Brezina J, Naujokaityte J, Rashkova A, Grab MP, Larson NL (2022) 1. Geochemistry of Cold Hydrocarbon Seeps: An Overview. In Kaim et al. (eds) *Ancient Hydrocarbon Seeps, Topics in Geobiology* 53. Springer Nature, Switzerland, 3-45.
- 藤岡換太郎・和田秀樹・岡野 肇 (1993) 鳥島海山の鯨骨に群がる深海生物群集—しんかい6500による新しい発見—. 地学雑誌 102, 507-517.
- 波部忠重 (1977) 日本産軟体動物分類学 二枚貝綱/掘足綱. 図鑑の北隆館, 東京, 372p.
- 波部忠重・伊藤 潔 (1965) 原色世界貝類図鑑 (I) 北太平洋編. 保育社, 大阪, 176p.
- 肥後俊一・後藤芳央 (1993) 日本及び周辺海域産軟体動物総目録. エル貝類出版, 八尾, 693p.
- 本田康夫・川辺孝幸・沼野達明・長澤一雄・大場 總 (1999) 山形県真室川地域と鯨化石産地の地質と層序. 山形県立博物館編, 山形県真室川町産鯨類化石調査報告書. 53-68.
- Jenkins RG, Kaim A, Amano K, Skurai K, Matsubara K (2018) A new Miocene whale-fall community dominated by the bathymodiolin mussel *Adipicola* from the Hobetsu area, Hokkaido, Japan. *Paleontological Research* 22, 105-111.
- 川辺孝幸 (2023) マムロガワクジラ化石の堆積環境について. 山形応用地質 (43), 2-7.
- Kiel S (2010) 8. The Fossil Record of Vent and Seep Mollusks. In: Kiel S (ed) *The Vent and Seep Biota Aspects from Microbes and Ecosystems*. Springer Dordrecht, Heidelberg London, 255-277.
- Majima R, Nobuhara T, Kitazaki T (2005) Review of fossil chemosynthetic assemblages in Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 227, 86-123.
- 宮崎重雄 (1999) 山形県真室川町下部鮮新統産鰐脚類化石について. 山形県立博物館編, 山形県真室川町産鯨類化石調査報告書. 163-170.
- 守屋俊治・檀原 徹・岩野英樹・山下 透・中嶋 健・鎮西清高 (2008a) 山形県新庄盆地の鮮新統のフィッシュン・トラック年代. 地質学雑誌 114, 1-15.
- 守屋俊治・鎮西清高・中嶋 健・檀原 徹 (2008b) 山形県新庄盆地西縁部の鮮新世古地理の変遷—出羽丘陵の隆起時期と隆起過程. 地質学雑誌 114, 389-404.
- 長澤一雄 (1996) 山形県真室川町の大形鯨類化石—1994年の第2次発掘調査—. 山形県立博物館研究報告 (18), 33-48.
- 長澤一雄 (1999a) 山形県真室川町における鯨類化石の発掘調査. 山形県立博物館編, 山形県真室川町産鯨類化石調査報告書. 1-10.
- 長澤一雄 (1999b) 山形県真室川町の鮮新統野口層から産出した鯨類化石. 山形県立博物館編, 山形県真室川町産鯨類化石調査報告書. 11-52.
- 長澤一雄 (2001) 山形県の地質と鯨類化石の概要. 日本海セトロジー研究 11, 41-47.
- 長澤一雄 (2002) 山形県真室川町の上部中新統古口層から産出したシャチ類の下顎骨. 山形県立博物館編, 山形県真室川町産マッコウクジラ類化石調査報告書, 45-54.
- 長澤一雄 (2023a) 山形県真室川町産のマムロガワクジラ化石と新庄盆地の地質年代. 山形応用地質 (43), 8-18.
- 長澤一雄 (2023b) 山形県新庄盆地の地質年代の変遷と妥当性の検討. 山形県立博物館研究報告 41, 6-16.
- 長澤一雄・大場 總 (2002) 山形県真室川町の上部中新統から産出したマッコウクジラ類の歯化石. 山形県立博物館編, 山形県真室川町産マッコウクジラ類化石調査報告書, 25-44.
- 小笠原憲四郎・増田孝一郎 (1989) 東北地方新第三系貝類化石の古水深指標とその適用. 地質学論集 (32), 217-227.
- 小笠原憲四郎・長澤一雄・大場 總 (1999) 山形県真室川地域新第三系の貝類化石と古環境. 山形県立博物館編, 山形県真室川町産鯨類化石調査報告書. 107-122.
- 奥谷喬司 (2000) 日本近海産貝類図鑑. 東海大学出版会, 東京, 1173p.
- Okutani T, Fujiwara Y, Fujioka K, Miyake H, Kawato M (2004) A mass aggregation of the mussel *Adipicola pacifica* (Bivalvia: Mytilidae) on submerged whale bones. *Venus* 63, 61-64.
- 齊藤文紀 (1989) 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, 164-179.
- Seki A, Jenkins RG (2021) Pleistocene shallow-water whale-fall community from the Omma Formation in central Japan. *Paleontological Research* 25, 191-200.
- Smith CR, Baco AR (2003) Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 41, 311-354.
- Stanley SM (1970) Relation of shell form to life habits of the Bivalvia (Mollusca). *Geological Society of America* 125, 1-296.
- 鈴木庄一郎 (1979) 山形県海産無脊椎動物. たまきび会. 山形, 370p.
- Taylor JD, Glover ED (2010) 5. Chemosymbiotic Bivalves. In: Kiel S (ed) *The Vent and Seep Biota Aspects from Microbes and Ecosystems*. Springer Dordrecht, Heidelberg London, 107-135.
- Treude T, Smith CR, Wenzhöfer F, Carney E, Bernardino AF, Hannides AK, Krüger M, Boetius A (2009) Biogeochemistry of a deep-sea whale fall: sulfate reduction, sulfide efflux and methanogenesis. *Marine Ecology Progress Series* 382, 1-21.
- 矢部英生 (1999) 山形県最上郡真室川町大沢の野口層(鮮新統)から産出した板鰐類化石. 山形県立博物館編, 山形県真室川町産鯨類化石調査報告書. 171-186.

瀬戸大暉・長澤一雄 (2024) 山形県真室川町の上部中新統野口層産のマムログワクジラ化石と共産するツキガイモドキ類を優占種とする化学合成化石群集. *化石研究会誌* 57, 26-36

Hiroki Seto, Kazuo Nagasawa (2024) *Lucinoma*-dominated chemosynthetic fossil community associated with Mamurogawa whale bone fossils in the Noguchi Formation (Upper Miocene) of Mamurogawa Town, Yamagata Prefecture, northeastern Japan. *Journal of Fossil Research* 57, 26-36

要旨

山形県真室川町に分布する上部中新統野口層から産出したマムログワクジラ化石群の直上の層準からは、多数の化学合成二枚貝ツキガイモドキ類 (*Lucinoma* sp.) が産出した。これらは、マムログワクジラ化石群の上位で殻接合面が層理面にほぼ水平に密集した産状を示した。ツキガイモドキ類は、109個体を計測し、合弁率が98.5%に達する。また、占有率は85.2%と他種に対して排他的に優占し、非化学合成二枚貝に対して93.6%と顕著に優占する。ツキガイモドキ類の殻サイズを計測した。その結果、殻サイズが集中し、頻度分布が単峰形となる傾向が見られた。以上の化石の産状、合弁率および貝殻形態から、ツキガイモドキ類は、生息域から大きく移動しなかったが洗堀によって再配列された同相的群集と推定された。これらの状況は、この場所が化学合成二枚貝群集を涵養しうるのに十分な硫化水素を供給していたことを示唆する。以上から、マムログワクジラ化石と共産したツキガイモドキ類は、浅海から運搬されたマムログワクジラ化石群の頭蓋骨や脊椎に含まれた豊富な脂質から生成された硫化水素に依存した化石鯨骨群集であったと推定される。