

北海道の始新統幌内層より産する深海性二枚貝類への捕食穿孔率：冷湧水域とその周辺泥底域との比較

メタデータ	言語: ja 出版者: 静岡大学地球科学教室 公開日: 2016-09-23 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 延原, 尊美, 人見, 進太郎, 白鳥, 百合子 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.14945/00009815

北海道の始新統幌内層より産する深海性二枚貝類への捕食穿孔率 —冷湧水域とその周辺泥底域との比較—

延原尊美¹・人見進太郎¹・白鳥百合子¹

Predatory drill intensity on deep-sea bivalves from the Eocene Poronai Formation, Hokkaido, Japan —Comparison between the cold-seep site and its surrounding normal mud—

Takami NOBUHARA¹, Shintaro HITOMI¹ and Yuriko SHIROTORI¹

Abstract Naticid predatory drill holes on fossil bathyal bivalves were examined in the ancient cold-seep site and its surrounding mudstone of the Eocene Poronai Formation, Hokkaido, Japan. Parabolic drill holes in similar sizes were recognized on both chemosynthetic bivalves (*Conchocele bisecta* and *Hubertschenckia ezoensis*) and non-chemosynthetic ones (*Malletia poronaiica*, *Portlandia watasei*, and *Cyclocardia tokudai*). Drilling intensity (DI) on chemosynthetic bivalves (0.070 to 0.080) is higher than that on non-chemosynthetic bivalves (0.027 to 0.059). This suggests that the Eocene naticids could be active in sulfide-rich bottom in the seep site as well as its surroundings, but chi-squared tests did not support any preference on prey bivalve taxa ($\chi^2 = 9.66$; $df = 5$; $p > 0.05$). Chi-squared tests also did not support that naticid attacks were biased towards in the seep-site against non-seep surroundings ($\chi^2 = 0.43$; $df = 1$; $p > 0.05$). The naticid attacks on the chemosynthetic bivalves in the seep site were not significantly frequent over the non-chemosynthetic bivalves in the surrounding mud.

Key words: Chemosynthesis, cold seepage, Mollusca, Naticidae, predation, Eocene, Poronai, Hokkaido

はじめに

捕食-被食の関係は、攻撃と防御が互いにエスカレーションすることを通して、捕食者および被食者の進化を促してきた (Vermeij, 1977)。深海域は一般に捕食圧が低い環境とされ、捕食者によって浅海域から駆逐された旧タイプの分類群の避難所とみなされている (Oji, 1985; Bottjer & Jablonski, 1988)。この考え方はかつて、熱水噴出孔や冷湧水口に群がる化学合成群集の分布が深海にほぼ限定される現象を説明する際にも適用されていた (Callender & Powell, 1999; Sahling *et al.*, 2003)。確かに深海の化学合成群集の中にはほとんど捕食の痕跡が認められないものもある (Van Dover *et al.*, 2003)。しかしな

がら、近年になって化学合成群集における捕食の事例が以下のように次々に報告されている。

冷湧水域においては、相模湾初島沖 (水深約1000 m) でタラバガニ科十脚類によるシロウリガイ類への攻撃 (藤倉ほか, 2008) や、クダマキガイ科巻貝類によるシンカイヒバリガイ類の捕食 (Fujikura *et al.*, 2009) が確認された。熱水噴出口においては、ファンデフカ海嶺 (水深約2200 m) で5800個体以上のフネカサガイ科の殻が検討され、小型のエゾバイ科巻貝類による破壊痕がサイズ4 mm未満の個体では20%以上になることが認められた (Voight & Sigwart, 2007)。

化石湧水サイトの例としては、タマガイ科巻貝類による化学合成二枚貝類への捕食穿孔痕 (Amano, 2003a;

¹ 静岡大学教育学部地学教室, 〒422-8529 静岡市駿河区大谷836

¹ Institute of Geosciences, Faculty of Education, Shizuoka University, 836 Oya, Suruga-ku, Shizuoka 422-8529, Japan
E-mail: nobuhara.takami@shizuoka.ac.jp



Fig. 1. Fossil locality (left) and outcrop of seep carbonate (right).

Amano & Jenkins, 2007; Kiel *et al.*, 2016) や十脚類による小型巻貝類や化学合成二枚貝類への攻撃痕 (Kiel, 2006; Kiel *et al.*, 2016) 等が挙げられる。なお Amano & Jenkins (2007) による北海道の始新統幌内層での事例は、現状で認められる化石湧水サイトにおける最古の捕食穿孔痕である。また Amano & Jenkins (2007) によれば、北海道の中新統望来層のシロウリガイ類への捕食穿孔率 0.20 (Amano, 2003a) は、北海道の下部更新統からの浅海性二枚貝エゾタマキガイ *Glycymeris yessoensis* 化石に見られる穿孔率 0.10~0.17 (Amano, 2003b) に匹敵する。ただし、これらのタマガイ科による穿孔痕が認められる化学合成化石群集は、比較的浅い環境 (下部浅海帯~漸深海帯最上部) に生息していたと推定されている (Amano & Jenkins, 2007)。以上のように化学合成群集においても、捕食者の存在は決して無視できるものではなく、被食者の個体群に影響を及ぼしていた可能性がある。

では捕食者にとって、深海の化学合成生態系は餌資源としてどの程度の重要性をもっていたのであろうか。底生動物の生息密度が小さな深海底においては、熱水噴出孔や冷湧水口に群生する化学合成二枚貝類の大きな生物量は、餌資源として魅力的な存在であると考えられる。ただし、熱水・湧水中および被食者の生体組織中に含まれる硫化水素は捕食者の侵入や攻撃を阻んでいる (Kiel *et al.*, 2016)。Amano & Jenkins (2007) によれば、捕食穿孔痕の存在からタマガイ類は硫化水素に対する耐性を少なくとも始新世には得ていたことになるが、湧水サイトに群れる二枚貝類が周囲の泥底環境の二枚貝類に比べて頻繁に捕食されていたのかどうかは不明である。そこで本研究では、Amano & Jenkins (2007) が検討した同一産地において、湧水性石灰岩体およびその周辺の泥岩から採集した 500 個体近くの二枚貝類化石をもとに、捕食穿孔率を分類群別に明らかにした。また、湧水サイトとその周辺の泥岩との間にみられる捕食穿孔率の差について統計的にその有意性を検討した。

地質概説

本研究の調査対象は、北海道三笠市弥生藤枝町に露出する上部始新統幌内層の化石湧水サイトで、Amano & Jenkins (2007) によって化学合成二枚貝類に対する最古の捕食穿孔痕が認められた露頭である (Fig. 1)。幌内層は北海道中央部の石狩炭田地域に分布する海成層で、おもに塊状シルト岩からなり、凝灰岩層を挟む。層厚は 1600 m になる (松井, 1990)。淡水成層を主体とする石狩層群を不整合に覆い、上位は主に緑灰色砂岩からなる紅葉山層下部によって不整合に覆われる。地質年代については、有孔虫化石についての多くの研究 (Asano, 1952; 浅野, 1962; 海保, 1983, 1984; Kaiho, 1984a, b など) をもとに中期始新世~前期漸新世とされたが、Okada & Kaiho (1992) による石灰質ナノ化石層序によりその上限は漸新世にはかからないことが明らかにされている。なお底生有孔虫化石群集の時代変化をもとに、幌内層は下位より内部浅海帯 (0~20-30 m) から上部漸深海帯 (170-180~550 m) まで一回の海進を示すとされる (花方, 2003)。

幌内層は、幌内動物群と呼ばれる多数の軟体動物化石を産出する。手島 (1955, 1958) は、軟体動物化石をもとに夕張地域の幌内層を 9 つの化石帯に区分したが、調査地の群集は手島 (1955) の B 帯に対比される (Amano & Jenkins, 2007)。花方 (2003) によれば、手島 (1955) の B 帯は Kaiho (1984a, b) および海保 (1984) による底生有孔虫化石の分帯 *Bulimina schwageri* - *Haplophragmoides rugosus soyaensis* Assemblage-zone に相当し、その堆積環境は上部漸深海帯とされている。なお Amano & Jenkins (2007) は、本露頭の泥岩中から自生的に産出する軟体動物化石群集について、同属現生種の水深分布をもとに堆積環境を水深 100-400 m 付近とし、Suzuki (2000) が幌内層下部より報告した *Malletia poronaica* - *Cyclocardia tokudai* 群集 (下部浅海帯~上部漸深海帯) に類似するとした。

Table 1. Molluscan fossils from the Poronai Formation at Yayoifujieda site.

species name	seep site	apart from seep site	floatstone	total
Bivalvia				
<i>Acila (Truncacila) picturata</i> (Yokoyama)	23	63	0	86
<i>Malletia poronaica</i> (Yokoyama)*	22	17	7	46
<i>Saccella nagaoi</i> (Takeda)	4	9	0	13
<i>Portlandia watasei</i> (Kanehara)*	32	76	0	108
<i>Conchocele bisecta</i> (Conrad)*	> 74	2	15	> 91
<i>Cyclocardia tokudai</i> (Takeda)*	32	88	0	120
“ <i>Macoma</i> ” sp.	2	2	1	5
<i>Hubertschenckia ezoensis</i> (Yokoyama)*	> 9	0	0	> 9
Myidae? gen. et sp. indet.	1	1	1	3
<i>Thracia?</i> sp.	0	1	0	1
Gastropoda				
<i>Provanna?</i> sp.	0	3	1	4
<i>Orectospira wadana</i> (Yokoyama)	0	1	1	2
<i>Euspira?</i> sp.	1	1	1	3
<i>Fulgoraria antiquior</i> (Takeda)	1	0	0	1
<i>Rectiplanes?</i> sp.	0	2	0	2

Number shows number of shells. *Drill holes recognized.

試料および方法

穿孔捕食痕の調査のための試料は、三笠市弥生藤枝町の湧水性石灰岩体およびその周辺の塊状シルト岩より採取した (Fig. 1)。露頭は高さ2~3 m、東西に50 m以上連続する塊状シルト岩からなる壁で、湧水性石灰岩体は露頭のほぼ西端に位置する。湧水性石灰岩体は最大長径約1.5 mの不規則な形状をしており、少なくとも5つ以上の岩体が層面にほぼ垂直な方向に3 m以上にわたって断続的に累重する (Fig. 1右)。化学合成二枚貝類であるシロウリガイ類の1種 *Hubertschenckia ezoensis* およびオウナガイ *Conchocele bisecta* は、この石灰岩体の累重する幅約2 mの範囲の石灰岩および隣接するシルト岩から多産し、しばしばレンズ状の密集層を形成するが、この範囲から離れるとほとんど産出しない。本研究では便宜的に、この幅約2 mの範囲を湧水サイト (seep site)、そこから外れた区画を非湧水サイト (non-seep site) と呼ぶ。なお、懸濁物食者や堆積物食者の二枚貝類は非湧水サイトの区画のみならず、湧水サイトの石灰岩やシルト岩からもしばしば産出する。

これらの湧水サイト、非湧水サイトからそれぞれ200個体以上の二枚貝類化石を採取し、捕食穿孔痕の有無について調査した。穿孔痕の認められた二枚貝類化石については、殻サイズ、穿孔痕の形状とサイズ (内径IBD, 外径OBD) をデジタルノギスにて計測した。穿孔痕の内径と外径については実体顕微鏡下でノギスのクチバシをあてて計測を行った。なお、穿孔痕の認められた個体はすべて合弁であったので、殻幅は両殻あわせて計測した。次に、穿孔痕の有無に関わらず露頭で20個体以上が認められた多産種に関して、捕食穿孔率 (DI: drill intensity)

を検討した。捕食穿孔率 DI は、Amano & Jenkins (2007) と同じく、Hoffmeister & Kowalewski (2001) および Kowalewski (2002) による下記の定義を用いた。

$$DI = D / (0.5 DV + AV)$$

(D, 完全穿孔された殻数; DV, 離弁殻の数; AV, 合弁殻の数)

捕食穿孔率は、湧水サイトと非湧水サイトのそれぞれで、被食二枚貝類の分類群ごとに求めた。そして分類群間あるいはサイト間で、捕食穿孔率に有意差があるかどうかについて、Microsoft Excel を用いてカイ二乗検定を行った。なお本研究で採取された試料に加えて、Amano & Jenkins (2007) による捕食穿孔痕に関するデータを合算した結果もあわせて検討した。

結果と考察

捕食穿孔痕のサイズ・形状・位置

採取した軟体動物化石のリストを Table 1 に示す。湧水サイトから201標本、非湧水サイトから266標本、出所不明の転石から27標本、合計494標本を得た。二枚貝類10種、巻貝類5種が識別されたが、捕食穿孔痕が認められたのは、*Malletia poronaica*, *Portlandia watasei*, *Cyclocardia tokudai*, *Conchocele bisecta*, および *Hubertschenckia ezoensis* の5種14個体で、いずれも本露頭における多産種である。

捕食穿孔痕の認められた5種14個体を Fig. 2 に示す。なお穿孔痕は認められなかったが、多産種のため捕食穿孔率の統計検定の対象とした *Acila picturata* もあわせて図

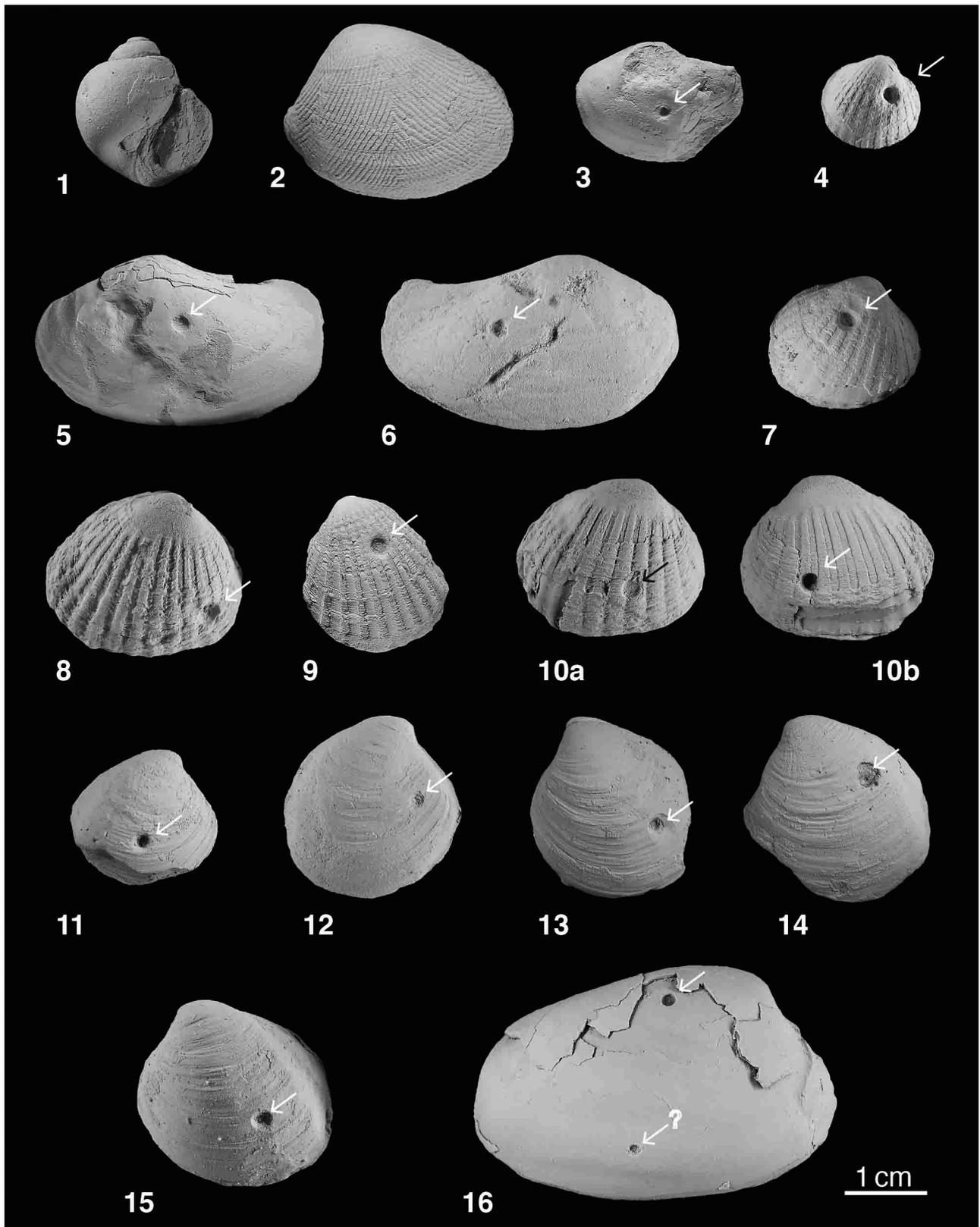


Fig. 2. Predator gastropod (1) and bivalve species studied on drilling intensity (2–16). 1: *Euspira?* sp. 2: *Acila (Truncacila) picturata* (Yokoyama). 3: *Malletia poronaica* (Yokoayama). 4, 7–10: *Cyclocardia tokudai* (Takeda). 5, 6: *Portlandia watasei* (Kanehara). 11–15: *Conchocele bisecta* (Conrad). 16: *Hubertschenckia ezoensis* (Yokoyama). 1–10: from non-seep site (mudstone apart from seep carbonates). 11–16: from the seep-site (seep carbonates and their neighboring mudstone). White arrow: complete drill hole. Black arrow: incomplete drill hole. White arrow with a question mark: questionable drill hole not confirmed to be parabolic.

Table 2. Measurements of drilled specimens.

species	Fig.	site	valve	length (mm)	height (mm)	width (mm)	IBD	OBD	IBD/OBD	completeness
<i>Malletia poronaica</i> (Yokoyama)	2-3	non-seep	left	20.07	14.63	9.67	1.48	1.94	0.76	complete*
<i>Portlandia watasei</i> (Kanehara)	2-5	non-seep	left	34.26	20.32	13.4	1.82	2.01	0.91	complete*
	2-6	non-seep	right	35.69	20.68	13.47	1.51	1.80	0.84	complete*
<i>Cyclocardia tokudai</i> (Takeda)	2-4	non-seep	right	12.05	11.35	7.77	1.57	2.11	0.74	complete
	2-7	non-seep	right	19.18	16.9	11.97	1.76	2.63	0.67	complete
	2-8	non-seep	right	28.35	19.83	14.72	2.37	3.03	0.78	complete
	2-9	non-seep	left	<17.17	18.25	9.83	1.61	2.51	0.64	complete
	2-10a	non-seep	left	23.89	20.33	14.59	1.42	2.41	0.59	complete
	2-10b		right					2.37		incomplete
<i>Conchocele bisecta</i> (Conrad)	2-11	seep	right	18.02	17.45	11.22	1.27	2.43	0.52	complete
	2-12	seep	right	21.29	21.61	13.42	1.55	1.90	0.82	complete
	2-13	seep	left	18.94	22.02	12.65	1.35	2.12	0.64	complete
	2-14	seep	left	22.93	23.75	14.59	1.52	2.01	0.76	complete
	2-15	seep	left	23.38	23.55	16.69	1.59	2.20	0.72	complete
<i>Hubertschenckia ezoensis</i> (Yokoyama)	2-16	seep	right	45.14+	29.38	22.45	1.63	2.05	0.80	complete*

All specimens are closed valves. IBD: inner borehole diameter. OBD: outer borehole diameter. *drill hole recognized on inner mold

示した。穿孔痕に関するデータ（被食者二枚貝類の種、穿孔された殻の左右の別および殻のサイズ、穿孔痕の内径IBDと外径OBDおよび両者の比）をTable 2に示す。

認められた捕食穿孔痕はいずれもパラボラ型の円形の窪みであり、殻がほとんど溶けて内形雌型になっていても、穿孔痕の外径と内径の差が認められる。Table 2にはそれらも含めて、内径と外径の計測値を掲載してある。殻外表面が保存された標本で計測した穿孔痕は、外径1.90~3.03 mm、内径/外径比0.52~0.82で、Amano & Jenkins (2007) の値（外径2.2~3.0 mm: 内径/外径比0.52~0.70）とほぼ同じ値となった。なお内径のみとなっている穿孔痕についても、外形およびサイズについて差は認められず、被食者5種の間で特に穿孔痕に差異は認められなかった。

Amano & Jenkins (2007) は、タマガイ科巻貝類による穿孔痕はパラボラ型で特徴づけられること (Kitchel et al., 1981; Kabat, 1990)、本露頭でのタマガイ科巻貝類は *Euspira?* sp. のみであることから、*Conchocele bisecta* および *Hubertschenckia ezoensis* の捕食者を *Euspira?* sp. とした。本研究で認められたその他の二枚貝類に対する捕食穿孔痕も同様に *Euspira?* sp. (Fig. 2-1) によるものと考えられる。

穿孔捕食痕が認められた14個体のうち、貫通せず不成功に終わった穿孔が認められたのは *Cyclocardia tokudai* 1個体のみ (Fig. 2-10a) で、その個体も2度目の穿孔で捕食されている (Fig. 2-10b)。このため穿孔に対する殻の防御能力は穿孔痕が認められた5種ともに弱いものと判断できる。

穿孔された殻の左右の別は、母集団の数自体多くはないがどの種においても左右ほぼ同比率であり、選択性は認められなかった (Table 2)。穿孔位置は、殻幅が比較的小さくフラットな形状の原鰓類二枚貝類 (*Malletia*

poronaica, *Portlandia watasei*) に関しては、3つとも殻中央よりやや後側にある (Figs. 2-3, 5, 6)。一方、殻の膨らみの強い *Cyclocardia tokudai* や *Conchocele bisecta* では穿孔位置は殻中央部付近を中心に前後、背腹方向に分散している (Figs. 2-4, 7~15)。なお *C. tokudai* の1個体のみ、腹縁に近い位置に穿孔されていた (Fig. 2-8)。Amano (2003a) や Amano & Jenkins (2007) の分析では、*C. bisecta* への穿孔痕は殻の中央より背側にかけて集中しているが、今回はこれと異なる結果となった。なお *Hubertschenckia ezoensis* については今回捕食痕が認められたのは1個体のみであるが、その位置は後背側で Amano (2003a) や Amano & Jenkins (2007) による先行研究の結果と一致している。

捕食穿孔率

おおむね20個体以上が露頭において確認できる多産種について、分類群ごとに捕食穿孔率 (DI) を求めた (Table 3)。本表には、本研究で採取された試料に加えて Amano & Jenkins (2007) によるデータ (*Conchocele bisecta*, AV 42, DV 3, D 4; *Hubertschenckia ezoensis*, AV 24, DV 2, D 2) も合算した結果も並べて示した。サンプルサイズ (殻数) については分類群間で差がある。とくに *H. ezoensis* については石灰岩から単離採取した個体が少なかったが、Amano & Jenkins (2007) のデータも合算すれば各分類群のサンプルサイズは25~135個体になる。合算前後の捕食穿孔率のずれは、*C. bisecta* で0.008の減、*H. ezoensis* で0.038の増である。

湧水サイトにおいては、化学合成二枚貝類である *C. bisecta* および *H. ezoensis* にも捕食穿孔痕が認められた。Amano & Jenkins (2007) のデータを合算した捕食穿孔率は、*C. bisecta* が0.078、*H. ezoensis* が0.080とほぼ同程度の値を示した。これらの値は、Amano (2003a) が

Table 3. Drilling intensity on common bivalve species.

Data of this study	seep site					non-seep site					total				
species	AV	DV	D	DI	Exp.D	AV	DV	D	DI	Exp.D	AV	DV	D	DI	Exp.D
<i>Acila (Truncacila) picturata</i> (Yokoyama)	23	0	0	0.000	0.738	60	3	0	0.000	2.050	83	3	0	0.000	2.770
<i>Malletia poronaica</i> (Yokoyama)	20	2	0	0.000	0.674	17	0	1	0.059	0.567	37	2	1	0.026	1.246
<i>Portlandia watasei</i> (Kanehara)	30	2	0	0.000	0.995	71	5	2	0.027	2.450	101	7	2	0.019	3.426
<i>Conchocele bisecta</i> (Conrad)	69	5	5	0.070	2.294	2	0	0	0.000	0.067	71	5	5	0.068	2.410
<i>Cyclocardia tokudai</i> (Takeda)	32	0	0	0.000	1.027	84	4	5	0.058	2.867	116	4	5	0.042	3.869
<i>Hubertschenckia ezoensis</i> (Yokoyama)	8	1	1	0.118	0.273	0	0	0	-	0.000	8	1	1	0.118	0.279
total	182	10	6	0.032		234	12	8	0.033		416	22	14	0.033	

Total data with Amano & Jenkins (2007)*1	seep site					non-seep site					total				
species	AV	DV	D	DI	Exp.D	AV	DV	D	DI	Exp.D	AV	DV	D	DI	Exp.D
<i>Acila (Truncacila) picturata</i> (Yokoyama)	23	0	0	0.000	1.024	60	3	0	0.000	2.025	83	3	0	0.000	3.277
<i>Malletia poronaica</i> (Yokoyama)	20	2	0	0.000	0.935	17	0	1	0.059	0.560	37	2	1	0.022	1.473
<i>Portlandia watasei</i> (Kanehara)	30	2	0	0.000	1.381	71	5	2	0.027	2.420	101	7	2	0.019	4.052
<i>Conchocele bisecta</i> (Conrad)	111	8	9	0.078	5.121	5	0	0	0.000	0.165	116	8	9	0.068	4.653
<i>Cyclocardia tokudai</i> (Takeda)	32	0	0	0.000	1.425	84	4	5	0.058	2.831	116	4	5	0.060	4.576
<i>Hubertschenckia ezoensis</i> (Yokoyama)	24	2	2	0.080	1.113	0	0	0	-	0.000	24	2	2	0.080	0.969
total	240	14	11	0.045		237	12	8	0.033		477	26	19	0.039	

AV, articulated valve; DV, disarticulated valve; D, valve with completely drilled holes. DI (drilling intensity) = $D / (0.5 DV + AV)$. Exp.D = Expected value of D.

*1 including data of *Conchocele* and *Hubertschenckia* by Amano & Jenkins (2007)

北海道の中新統望来層から報告したシロウリガイ類 *Calymene pacifica* に対する捕食穿孔率0.208 (合弁殻151および離弁殻16のうち, 完全穿孔された殻数33) には及ばないものの, 同産地より報告された *C. bisecta* に対する捕食穿孔率0.093 (合弁殻43のうち, 完全穿孔された殻数4) に近い. なお, Amano (2006) は北日本各地の中新統~現世の14産地において北方系浅海種 *Glycymeris yessoensis* に対する捕食穿孔率を示したが, その値は0.04 ($n = 100$) ~ 0.61 ($n = 252$) であり, 今回の値はこの浅海性種に対する捕食穿孔率の範囲内にある.

一方, 非湧水サイトでは, *Acila picturata* を除き, 通常の酸化的泥底環境に生息する二枚貝類の全多産種に捕食穿孔痕は認められた. 捕食穿孔率は0.027~0.058となり, 化学合成二枚貝類に比べ小さな値となった. 単純に捕食穿孔率の絶対値のみを比較すると, 湧水場に生息する化学合成二枚貝類の方がより頻繁に捕食されているように見える.

そこで, 分類群の間に見られる捕食穿孔率の差の有意性について, 帰無仮説を「二枚貝類が捕食される頻度は分類群に関わりなく一定」としてカイ二乗検定を行った. 湧水サイト, 非湧水サイト, それらの合計, それぞれについて合計個体数をもとに平均穿孔率を求め, それらの平均穿孔率にその分類群の総個体数をかけた値を穿孔殻数についての期待値 (Exp.D: Expected drilled valve) とした (Table 3). そして実際に認められた穿孔殻数Dと期待値との差異が生じる確率を検定した (Table 4).

Table 4. Chi-squared test on drilling intensity among taxa.

Data of this study	χ^2	df	p
seep site	8.56	5	0.128
non-seep site	4.12	4	0.390
total	8.39	5	0.136

Total data with Amano & Jenkins (2007)	χ^2	df	p
seep site	8.41	5	0.135
non-seep site	4.27	4	0.371
total	9.66	5	0.085

湧水サイトからは, 化学合成二枚貝類も懸濁物食・堆積物食二枚貝類も産出する. 帰無仮説が正しいとしたときに実測された穿孔殻数の頻度分布が得られる確率 p は0.128 ($\chi^2 = 8.56, df = 5$) となった. なお, Amano & Jenkins (2007) のデータを合算した場合もあまり差異はない ($\chi^2 = 8.41, df = 5, p = 0.135$). 一方, 非湧水サイトからは化学合成二枚貝類はごくまれにしか得られないため, 懸濁物食・堆積物食二枚貝類の種間で穿孔率に差があるかどうかの検証となるが, 検定結果は $\chi^2 = 4.12, df = 4, p = 0.390$ となった. なお湧水サイトと非湧水サイトを合計した結果は, $\chi^2 = 8.39, df = 5, p = 0.136$ (Amano & Jenkins (2007) のデータも合算した場合は, $\chi^2 = 9.66, df = 5, p = 0.085$) となった.

以上のように有意水準0.05では, 「分類群の間で捕食穿孔率の差異が生じない」とした帰無仮説は, 湧水サイト, 非湧水サイト, それらの合計のいずれの場合においても

棄却されなかった。つまり、「被食者間で捕食穿孔率に有意な差がある」とする対立仮説を支持することはできなかった。

では、二枚貝類の分類群に対する捕食嗜好性が無視できるとした場合、湧水サイトと非湧水サイトの間で捕食穿孔率に有意な差が認められるだろうか？なお双方のサイトともに母集団の殻数は200前後であり、大きな偏りはない。各サイトにおける平均穿孔率（そのサイトにおける捕食穿孔痕の認められる殻の総数を二枚貝類の標本総数で割った値）は、湧水サイト 0.032 (Amano & Jenkins (2007) のデータを合算した場合は、0.045) に対して、非湧水サイト 0.033 である。帰無仮説を「二枚貝類が捕食される頻度は、湧水サイトと非湧水サイトの間で均等である」としてカイ二乗検定を行った結果を Table 5 に示す。本研究の試料のみの場合は、 $\chi^2 = 0.0050$, $df = 1$, $p = 0.94$, Amano & Jenkins (2007) のデータを合算した場合は、 $\chi^2 = 0.43$, $df = 1$, $p = 0.51$ となり、いずれも帰無仮説は有意水準 0.05 で棄却されなかった。

Table 5. Chi-squared test on drilling intensity between seep and non-seep sites.

	χ^2	df	p
Data of this study	0.0050	1	0.94
Total data with Amano & Jenkins (2007)	0.43	1	0.51

以上のように、今回の調査では、化学合成二枚貝類の捕食穿孔率は、他の二枚貝類に比べて高い値を示すものの、タマガイ科巻貝類が餌としてそれらの分類群に強い嗜好性をもっていただことを示すことはできなかった。また、湧水サイトに群れる二枚貝類の群集を餌場として集中的に利用していたとする証拠も見いだすことはできなかった。ただし、湧水サイトの化学合成二枚貝類に対する捕食穿孔率は周囲の二枚貝類に対して高く、少なくとも当時のタマガイ科巻貝類には硫化水素にある程度の耐性があり湧水サイトは周囲の環境に比べて侵入し難い環境ではなかったことはいえる。

結論

北海道の始新統幌内層の化石冷湧水サイトおよびその周辺から多産する二枚貝類について、タマガイ科巻貝類によると推定される捕食穿孔痕の調査を行った。湧水サイトおよび非湧水サイトの双方についてそれぞれ200個体以上を検討した結果、化学合成二枚貝類 *Conchocele bisecta* や *Hubertschenckia ezoensis* だけでなく、周辺の非湧水サイトのシルト岩中から産する二枚貝類にも捕食穿孔痕を認定することができた。捕食穿孔率を分類群およびサイト別に求めた結果、湧水サイトの化学合成二枚貝類の捕食穿孔率 (0.070~0.080) は、他の二枚貝類 (0.000~0.059) よりも高い値となった。このことから、当時のタマガイ科巻貝類にとって湧水サイトは侵入し難い環境ではなかったといえる。ただしカイ二乗検定 (有意水準 0.05) では、タマガイ科巻貝類が化学合成二枚貝類を

他の分類群よりも好んで捕食したことも、湧水サイトを非湧水サイトよりも餌場として利用したことも支持されなかった。

今後の課題

捕食者の存在が化学合成生物群集に与えた影響は古くから注目されている (例えば Callender & Powell, 1999)。Amano & Jenkins (2007) は、日本の中新統から産出するシロウリガイ類にはタマガイ科巻貝類による捕食穿孔痕がしばしば見出されるのに対し、日本周辺の現生シロウリガイ類群集にはタマガイ科による穿孔痕がほとんど見出されていない事実に言及し、これに対する説明として、現生のシロウリガイ類群集のほとんどが水深 1000 m に分布するのに対し、中新世のそれらのシロウリガイ類群集の生息場がタマガイ類の分布する陸棚斜面上部であったことをあげた。しかしながら、現在のシロウリガイ類が中新世に比較してより深海域を中心に分布する理由が、タマガイ類の捕食圧による浅海域からの駆逐であったのかどうかは定かではない。熱水・湧水環境のみならず、一般に深海域における捕食圧に関する基礎データは現生・化石ともに浅海域に比べて乏しい状況にある (Amano & Jenkins, 2007)。今後、現生も含めてさまざまな時代の漸深海帯における捕食穿孔頻度についての基礎データを蓄積していくことが望まれる。

謝辞

本研究は、著者の一人である人見の卒業研究をもとに延原がデータを捕追し、新たに統計的検定を行ったものである。人見の卒業研究を通して、静岡大学教育学部地学教室の小山真人教授および楠賢司技術職員には議論をいただいた。静岡大学理学部地球科学教室の北村晃寿教授ならびに佐藤慎一教授には原稿を査読していただき、重要なご指摘を賜った。本研究で使用した標本の採集・調査および室内作業においては、JSPS 科研費 (課題番号 18340165, 23540548, 25400499) の一部を使用した。ここに感謝の意を表す。

引用文献

- Amano K. (2003a), Predatory gastropod drill holes in Upper Miocene cold seep bivalves, Hokkaido, Japan. *The Veliger*, **46**, 90–96.
- Amano K. (2003b), Naticid predation on the early Pleistocene species of *Glycymeris* in the Omma-Manganji fauna. *Saito Ho-on Kai Museum Research Bulletin*, **69**, 1–12.
- Amano K. (2006), Temporal pattern of naticid predation on *Glycymeris yessoensis* (Sowerby) during the Late Cenozoic in Japan. *Palaios*, **21**, 369–375.
- Amano K. & Jenkins R. G. (2007), Eocene drill holes in cold-seep bivalves of Hokkaido, northern Japan. *Marine Ecology*, **28**, 108–114.
- Asano K. (1952), Paleogene foraminifera from Ishikari and

- Kushiro coal-field, Hokkaido. *Short Papers, Institute of Geology and Paleontology, Tohoku University*, **4**, 23–46.
- 浅野 清 (1962), 有孔虫化石群からみた日本の古第三系. 東北大学理学部地質学古生物学教室研究邦文報告, **57**, 1–32.
- Bottjer D. J. & Jablonski D. (1988), Paleoenvironmental pattern in the evolution of post-Paleozoic benthic marine invertebrates. *Palaios*, **3**, 540–560.
- Callender W. R. & Powell E. N. (1999), Why did ancient chemosynthetic seep and vent assemblages occur in shallower water than they do today? *International Journal of Earth Sciences*, **88**, 377–391.
- Fujikura K., Sasaki T., Yamanaka T. & Yoshida T. (2009), Turrid whelk, *Phymorhynchus buccinoides* feeds on *Bathymodiolus* mussels at a seep site in Sagami Bay, Japan. *Plankton and Benthos Research*, **4**, 23–30.
- 藤倉克則・山中寿朗・喜多村 実 (2008), 2-2 深海生態系 —光合成と化学合成—. 潜水調査船が観た深海生物 (藤倉克則・奥谷喬司・丸山 正編著), 東海大学出版会, 秦野市, 30–35.
- 花方 聡 (2003), 有孔虫化石からみた始新統幌内層および漸新統紅葉山層の地史 (再検討). 石油技術協会誌, **68**, 259–270.
- Hoffmeister A. P. & Kowalewski M. (2001), Spatial and environmental variation in the fossil record of drilling predation: a case study from the Miocene of central Europe. *Palaios*, **16**, 566–579.
- Kabat A. R. (1990), Predatory ecology of naticid gastropods with a review of shell boring predation. *Malacologia*, **32**, 155–193.
- 海保邦夫 (1983), 浮遊性有孔虫による北海道の古第三系の地質年代—堆積問題と海水準変動との関係. 化石, **34**, 41–49.
- 海保邦夫 (1984), 北海道中央部夕張地域の第三系の層序. 地質学雑誌, **90**, 815–829.
- Kaiho K. (1984a), Paleogene foraminifera from Hokkaido, Japan. Part 1, lithostratigraphy including description of new species. *The Science Reports of the Tohoku University. 2nd series, Geology*, **54**, 95–139.
- Kaiho K. (1984b), Paleogene foraminifera from Hokkaido, Japan. Part 2, correlation of the Paleogene System in Hokkaido and systematic paleontology. *The Science Reports of the Tohoku University. 2nd series, Geology*, **55**, 1–175.
- Kiel S. (2006), New records and species of mollusks from Tertiary cold-seep carbonates in Washington State, USA. *Journal of Paleontology*, **80**, 121–137.
- Kiel S., Amano K. & Jenkins R. G. (2016), Predation scar frequencies in chemosymbiotic bivalves at an Oligocene seep deposit and their potential relation to inferred sulfide tolerances. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **453**, 139–145.
- Kitchell J. A., Boggs C. H., Kitchell J. F. & Rice J. A. (1981), Prey selection by naticid gastropods: experimental tests and application to the fossil record. *Paleobiology*, **7**, 533–552.
- Kowalewski M. (2002), The fossil record of predation: an overview of analytical methods. In: Kelley P. H., & Kowalewski, M. (eds.), *The Fossil Record of Predation. Paleontological Papers*, **8**, 3–42.
- 松井 愈 (1990), 3.3 北海道中央部. 日本の地質1北海道地方 (加藤 誠・勝井義雄・北川芳男・松井 愈, 編), 共立出版株式会社, 東京, 49–56.
- Oji T. (1985), Early Cretaceous *Isocrinus* from north Japan. *Palaeontology*, **28**, 629–642.
- Okada H. & Kaiho K. (1992), Paleogene calcareous nannofossils from Hokkaido, Japan. In: Ishizaki, K. & Saito, T. (eds.), *Centenary of Japanese Micropaleontology*, Terra Scientific Publishing Company, Tokyo, 461–471.
- Sahling H., Galkin S. V., Salyuk A., Greinert J., Foerstel H., Piepenburg D. & Suess E. (2003), Depth-related structure and ecological significance of cold-seep communities —a case study from the Sea of Okhotsk. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **50**, 1391–1409.
- Suzuki A. (2000), An Eocene cold-water molluscan assemblage from the Poronai Formation in the Mikasa area, central Hokkaido, northern Japan. *Earth Science*, **54**, 363–368.
- 手島 淳 (1955) 幌内層の研究 (その1) —特に幌内層中の大型化石の量的扱いによる分帯について. 地質学雑誌, **61**, 73–86.
- 手島 淳 (1958) 幌内層の研究 (その2) —幌内層化石の東西方向の性状, および東方同層欠如部の推定. 地質学雑誌, **64**, 45–50.
- Van Dover C. L., Aharon P., Bernhard J. M., Caylor E., Doerries M., Flickinger W., Gilhooly W., Goffredie S. K., Knicka K. E., Mackod S. A., Rapoport S., Raulfsa E. C., Ruppelf C., Salerno J. L., Seitzg R. D., Sen Gupta B. K., Shanki T., Turnipseeda M. & Vrijenhoek R. C. (2003), Blake Ridge methane seeps: characterization of a soft-sediment, chemosynthetically based ecosystem. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **50**, 281–300.
- Vermeij G. J. (1977), The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, **3**, 245–258.
- Voight J. R. & Sigwart J. D. (2007), Scarred limpets at hydrothermal vents: evidence of predation by deep-sea whelks. *Marine Biology*, **152**, 129–133.