

鳥巣式石灰岩に産する後期ジュラ紀～白亜紀最初期の 厚歯二枚貝について（概報）

佐野晋一¹・森野善広²・Peter W. SKELTON³・三本健二⁴・野瀬一雄⁵・廣田隆吉⁶

¹福井県立恐竜博物館 福井県勝山市村岡町寺尾 51-11

²パシフィックコンサルタンツ株式会社 大阪市中央区安土町 2-3-13

³Department of Earth Sciences, Open University, Walton Hall, Milton Keynes MK7 6AA, U.K.

⁴高知県高知市みづき 1 丁目 310-8

⁵高知県高岡郡佐川町西組 1385

⁶高知県高岡郡佐川町丙 78

要　旨

鳥巣式石灰岩産二枚貝の実例をもとに、初期の厚歯二枚貝の形態的特徴の認定、厚歯二枚貝の産状や時代などについて、その概要を紹介する。現在までのところ、大分県四浦半島地域、愛媛県城川地域、高知県佐川地域および香北地域に分布する、後期ジュラ紀～白亜紀最初期の鳥巣式石灰岩から *Epidiceras speciosum*, *Epidiceras guirandi*, *Monopleura* sp. の 3 種を確認できた。厚歯二枚貝は主に石灰泥に富む岩相中に見出されるが、香北地域ではウード (oolid) 中心の岩相中に *E. speciosum* が産している。初期の厚歯二枚貝の研究は主にヨーロッパの資料を中心に進められてきたが、鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝は、厚歯二枚貝の地理的分布をテチス海東部地域にまで広げるだけでなく、属や種の時代範囲を改訂するデータを有しており、今後、厚歯二枚貝の初期進化の解明に貢献することが期待される。

キーワード：厚歯二枚貝, *Epidiceras*, *Monopleura*, 鳥巣式石灰岩, 西南日本外帯, ジュラ紀後期, 白亜紀前期

SANO, Shin-ichi, Yoshihiro MORINO, Peter W. SKELTON, Kenji MIMOTO, Kazuo NOSE and Takayoshi HIROTA (2008) Late Jurassic-earliest Cretaceous rudists from the Torinosu-type limestones in Southwest Japan — preliminary report. Mem. Fukui Pref. Dinosaur Mus. 7 : 67-81.

A synoptic guide to rudist bivalves from the Late Jurassic-earliest Cretaceous Torinosu-type limestones is provided for future research. Three taxa of early rudists, *Epidiceras speciosum*, *Epidiceras guirandi* and *Monopleura* sp. are recorded from the Torinosu-type limestones in Southwest Japan. *E. speciosum* is recognized in all four areas: the Youra area in Kyushu Island, and the Shirokawa, Sakawa and Kahoku areas in Shikoku Island, encompassing a stratigraphical range of late Kimmeridgian-early Tithonian to Tithonian-Berriasian. *E. guirandi* is found in the Tithonian-Berriasian limestone bodies in the Sakawa area, and *Monopleura* sp. from the late Kimmeridgian-early Tithonian limestone blocks in the Shirokawa area. In the Kahoku area, *E. speciosum* occurs in oolitic facies, but in other localities, the rudists occur in micritic facies. In the Youra area, *E. speciosum* co-occurs with several species of corals. The rudist records of the Torinosu-type limestones extend the biogeographic and stratigraphic distributions of each of these species, and may also contribute to understanding of the early evolutionary history of rudists.

はじめに

厚歯二枚貝 (rudist) はヒップリテス上科 (Superfamily Hippuritoidea) を構成する二枚貝の 1 グループで、巻貝や哺乳類の角、あるいは蓋付のコップに類似したものなど、特異な形態をもつことで知られる (Dechaseaux et al., 1969; Gili et al., 1995; Skelton and Smith, 2000)。厚歯二

2008 年 3 月 5 日受付、2008 年 7 月 24 日受理。

Corresponding author—Shin-ichi SANO

Fukui Prefectural Dinosaur Museum

51-11 Terao, Muroko, Katsuyama, Fukui 911-8601, Japan

E-mail : ssano*dinosaur.pref.fukui.jp

(*を半角@に変えてご入力ください)

枚貝は後期ジュラ紀から白亜紀末に炭酸塩プラットフォームに生息しており (Ross and Skelton, 1993), 熱帶・亜熱帶指標としてしばしば用いられるが (Kauffman, 1973; Hallam, 1977; Sohl, 1987), 特に白亜紀後期には六放サンゴに替わって“礁性環境”的主要構成要素となっており、サンゴから厚歯二枚貝への置き換わりと白亜紀の海洋環境条件との関連性も注目されている (例えば, Masse and Philip, 1986; Scott, 1995; Skelton, 2003b; 佐野, 2003)。

日本においても、北海道から九州まで、主として下部白亜系 (Barremian ~ Aptian) の浅海成石灰岩や碎屑岩相から厚歯二枚貝の産出が報告されている (Yehara, 1920; Yabe and Nagao, 1926; Nagao, 1933; 大久保・松島, 1959; Saito, 1964; Shikama and Tanabe, 1970; 田代・

池田, 1987; Tanaka, 1989; 横溝ほか, 1990; Sano, 1991; Tanaka et al., 1996; Iba and Sano, 2007; Ichise, 2008). 近年, 後期ジュラ紀～白亜紀最初期の厚歯二枚貝が四国の「鳥巣式石灰岩」に産することが明らかになってきた(三本ほか, 1990; 佐野ほか, 2007)が, 同時代の厚歯二枚貝は, 現在までのところ, 鳥巣式石灰岩以外からは知られていない。

西南日本外帯の鳥巣層群およびその相当層には鳥巣式石灰岩と呼ばれる後期ジュラ紀～白亜紀最初期の礁性石灰岩が含まれており(例えば Tamura, 1961; Kano et al., 2006), 時代や堆積環境から厚歯二枚貝の産出が期待される。蔵田(1941)は高知県佐川地域の鳥巣式石灰岩に産する化石として腕足類やシダリスとともに「*Hippurites*」をあげているが, その詳細は不明である。標本の図示や分類の検討がなされた報告としては佐川地域からのディセラス科(Diceratidae)の小型種(三本ほか, 1990)と, 愛媛県城川地域からの*Epidiceras speciosum* (Münster)と*Monopleura* sp.の報告(佐野ほか, 2007)にとどまる。このほか, 鳥巣式石灰岩中の二枚貝化石についてしばしば厚歯二枚貝の可能性が言及されてはいるものの(例えば, 森野, 1989; 森野ほか, 1989), 分類学的検討は十分にはなされていない。これは, 初期の厚歯二枚貝の特徴がこれまで十分に整理されておらず, そもそも厚歯二枚貝であるかどうかの判断すら難しかったことが一因と考えられる。また, 鳥巣式石灰岩の場合, 海外の例とは異なり, 石灰岩から厚歯二枚貝の個体を分離して取り出すことが一般に難しく, 同定をおこなう層困難にしているものと思われる。

近年, Skelton や Masse らによって初期の(ここでは Skelton (2003a) の Diceratid Phase を指す) 厚歯二枚貝の分類の見直しが精力的に進められており(例えば, Skelton, 1978, 1999, 2003a; Masse, 1994; Skelton and Smith, 2000; Gourrat et al., 2003), 各々の科や属の標徴や生息年代, 古生物地理などが整理されつつある。これらの成果を受けて, 鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝についても分類を検討できるようになった(佐野ほか, 2007)。鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝は, これまで十分に検討されていなかったテチス海東部地域のデータとして, 初期の厚歯二枚貝の古生物地理を考える上で注目されるだけでなく, 最初期のモノプレウラ科(Monopleuridae)の産出記録を含む(佐野ほか, 2007)など, 厚歯二枚貝の進化を考える上でも重要と考えられ, 今後の研究が期待される。

本報告では, 鳥巣式石灰岩に産する後期ジュラ紀～白亜紀最初期の厚歯二枚貝および厚歯二枚貝と誤認されていた二枚貝について, その特徴や産状, 産出する岩相などを整理することにより, 今後の初期の厚歯二枚貝研究進展の一助としたい。前期白亜紀の, 特に Aptian 後期には, 日本からも比較的多様な厚歯二枚貝が産するが, 初期の厚歯二枚貝とは同定にあたって注目すべき部位や形態的特徴が大きく異なること, また, 研究が現在も進行中であることから, これらについては別な機会に述べる。なお, 本報告で図示された鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝のうち, 採集された標本は高知大学理学部自然環境科学科(KSG)に収蔵されている。

初期の厚歯二枚貝の分類

近年, 厚歯二枚貝の分類やその時代的変遷が整理されつつあり, 新しい分類案が提案されているが(例えば, Skelton, 2003a, 2006; Pons and Vicens, 2008), その詳細については, 現在進行中の「Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N. Mollusca 6. Bivalvia」の改訂を待つ

必要がある。厚歯二枚貝の分類およびその歴史については Skelton and Smith (2000) のまとめを参照されたい。本報告での厚歯二枚貝の分類は Skelton (2003a)に基づく。

厚歯二枚貝の進化史を Skelton (2003a)に基づいて簡単に紹介する(Fig. 1)。厚歯二枚貝は左殻で固着するグループ(ディセラス科の一部とレクイエニア科(Requeniidae))と右殻で固着するグループ(ディセラス科の一部と, ディセラス科とレクイエニア科を除いた全ての厚歯二枚貝)との二つの系統に分けられ, 両者とも Oxfordian 中頃の厚歯二枚貝の出現時から白亜紀末まで存在する。右殻で固着するグループに, 上殻(左殻)に 2 本の歯を持ち, 鞘帶の内在化(invagination)と非巻貝型の形態(uncoiled form)を獲得したもの(モノプレウラ科)が現れ, 多様な形態の獲得により高エネルギーな環境への進出が可能となり, 厚歯二枚貝の発展をもたらしたと考えられる。厚歯二枚貝には科や属レベルの交代として現れる 3 回の絶滅イベントが Valanginian 中頃, Aptian 中頃, Cenomanian 末に認められており, これらを境に厚歯二枚貝の進化史を Diceratid Phase (Oxfordian 中頃～Valanginian 中頃), Caprinid Phase (Valanginian 中頃～Cenomanian 末), Hippuritid Phase (Turonian～Maastrichtian) の 3 ステージに区分できる。これらの絶滅イベントは, いわゆる海洋無酸素事変(例えば, 平野・安藤, 2006; Takashima et al., 2006)のうち Weissert OAE (Erba et al., 2004), OAE 1a, OAE 2 の時期にほぼ一致しており, その関連性が注目されている(例えば Höfeling and Scott, 2002; Skelton, 2003b; 佐野, 2003).

初期の厚歯二枚貝の形態の特徴

鳥巣式石灰岩の時代である Diceratid Phase には, ディセラス科, レクイエニア科, モノプレウラ科のみが存在する(Fig. 1)(Skelton, 2003a)。最近, フランスのジュラ山脈からジュラ紀後期の保存の良い標本が多数得られ, 属の整理や見直しが進められている(例えば Skelton, 1999; Gourrat et al., 2003)。厚歯二枚貝は, その祖先にあたるメガロドン類とは, 方解石稜柱層からなる外層を有する点で区別され, また厚歯二枚貝には著しい不等殻のものが存在するようになる(Skelton and Smith, 2000)(Fig. 2A)。ただし初期の厚歯二枚貝の多くは厚さ 1 mm 以下の外層しか持たないとされ, しかも保存状態により外層はしばしば失われていることもあるので注意が必要である。

初期の厚歯二枚貝の分類には, 外部形態のほか, 歯や「myophore(殻の閉殻筋付着部に認められる構造)」の形態が重要である。ディセラス科は巻いた外鞘帯を持ち, 巾貝型の形態をとる。右殻で固着する *Diceras* と *Valletia*, 左殻で固着する *Epidiceras*, *Heterodiceras*, *Plesiodiceras* があり, 多系統(polyphyletic)と考えられる(Skelton and Smith, 2000; Skelton, 2003a)。*Heterodiceras* や *Plesiodiceras* は著しい不等殻で, 上殻(右殻)が蓋状になる。多くのディセラス科(normal form: Douvillé (1887))は一般に右殻に 2 本, 左殻に 1 本の歯を有し, 右殻の後方の歯(PT)が著しく大きい(Fig. 2B, C)が, *Valletia* では右殻の 1 本の歯が消失し, 左殻に新たにもう 1 本の歯が発達するため, 左殻に 2 本, 右殻に 1 本の歯を持つようになり('inverse' form: Douvillé (1887)), 左殻では前方の歯が後方の歯に比べて著しく大きい。ディセラス科の中でも原始的な *Diceras* や *Epidiceras* では, 後方の myophore は歯の延長部ではなく, 殻の内部に独立した突起をなす(Fig. 2B, C の pm)が, これに対し, *Heterodiceras* や

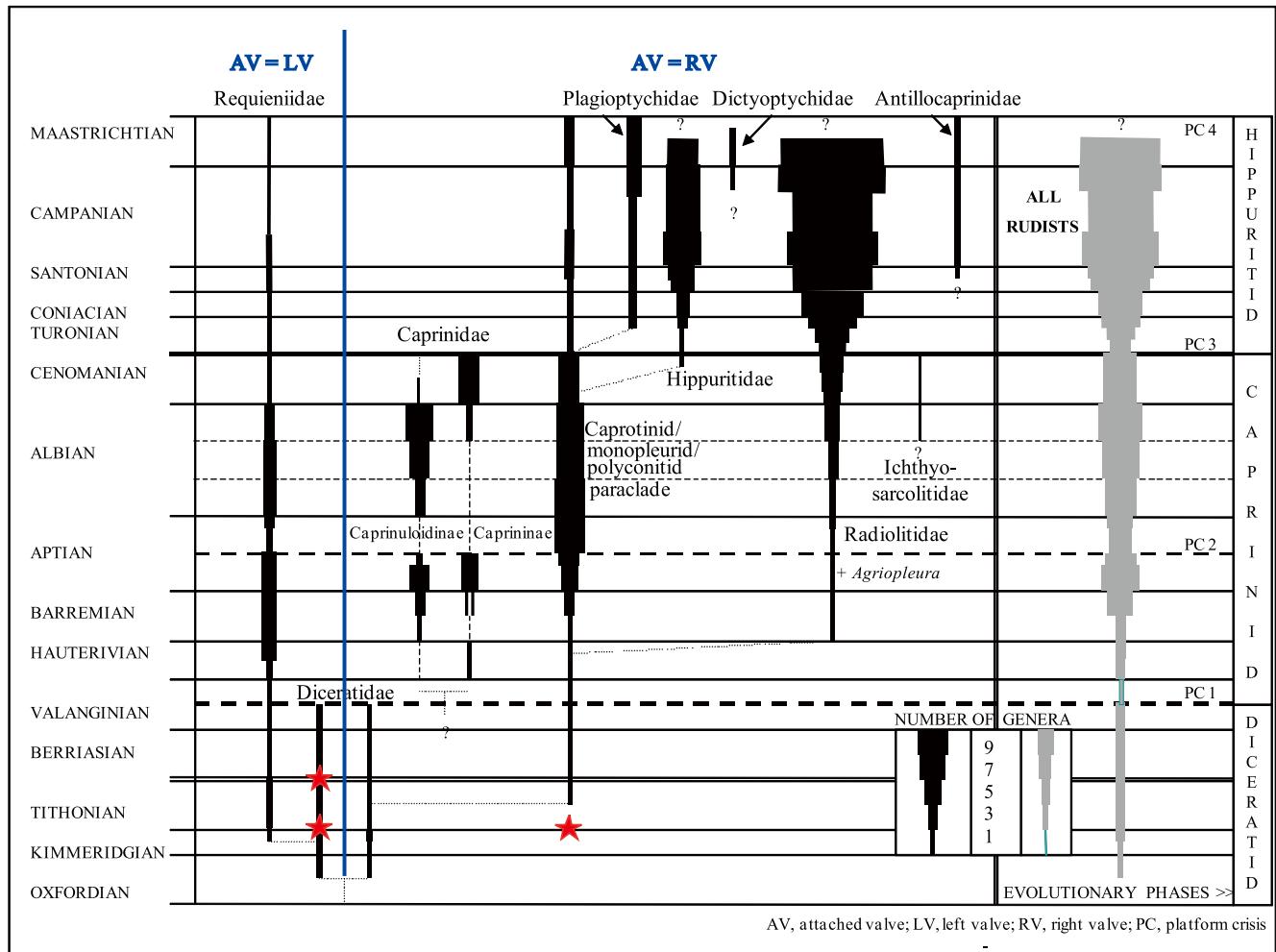


FIGURE 1. Evolutionary history of rudists (Modified from Skelton (2003a)). Stars represent systematic and chronological positions of rudists from the Torinosu-type limestones in Southwest Japan. Note that *Monopleura* sp. from the Torinosu-type limestone (the star on the right) represents the earliest occurrences of uncoiled rudists. Uncoiled rudists comprise all those attaching by the right valve, except for the primitive genera *Dicerat* and *Valletia*, which retained spirogyrally coiled growth of the valves.

Plesiodiceras, *Valletia* では myophore は歯の延長部に存在する (Fig. 3A の *Monopleura* の myophore (am, pm) 参照)。

レクイエニア科は左殻固定で巻貝型の形態をもつが、巻きがほどけずに、密に巻く点でディセラス科と区別される (Gourrat et al., 2003)。モノプレウラ科も ‘inverse form’ であるが、*Valletia* とは異なり、上殻 (左殻) の 2 本の歯はほぼ同じ大きさとなり、韌帯の内在化とともに非巻貝型の形態を持つようになる (Fig. 3A)。

鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝における内部形態の認識

鳥巣式石灰岩から厚歯二枚貝の個体を分離して取り出すことは一般に難しく、個体を運良く取り出せた場合でも、殻の内部のクリーニングは困難で、同定に重要な歯や myophore の形態を直接観察することは難しい。しかし、石灰岩柱状試料 (コア) など、二枚貝の断面だけしか観察できない試料であっても、断面上で特徴を認識することにより、ある程度の同定が可能になる場合がある (例えば、Skelton and Masse, 2000)。ここでは、鳥巣式石灰岩産ディセラス科とモノプレウラ科を例に、厚歯二枚貝の特徴が実際の標本でどのように観察されるのかを紹介する。なお、

これらの厚歯二枚貝の生物学的記載については稿を改める。

最初に高知県佐川地域産のディセラス科の小型種について紹介する。この産地では石灰岩から個体を分離できることがあり、図示した 2 点 (Fig. 2D-F と Fig. 2G-H) は三本ほか (1990) で報告されたものと同一の標本である。これらの標本は合弁個体であり、やや不等殻で、左殻がより大きい (Fig. 2D-F)。一部が内形雌型になった標本 (Fig. 2H) では、両殻の後部に円弧状の溝 (pmt) が観察できる。右殻の内形雌型では後部のほか、前部にも同様の弱い溝 (amt) が観察される (Fig. 2G)。殻が残っている標本の腹側を前後方向に壊した破断面 (Fig. 2I) では、両殻の後側に殻の内側に突き出す突起 (pm) が観察され、この突起は内形雌型の円弧状の溝に対応するものと解釈できる。フランス産 *Epidiceras sinistrum* (Deshayes) (Fig. 2A) や *Epidiceras speciosum* (Münster) (Fig. 2B, C) と比較すると、大きさは異なるものの、外形はよく類似しており、また内形雌型に観察される円弧状の溝は前方と後方の ‘myophore の突出部’ (am と pm) に対応させることができる。また、破断面 (Fig. 2I) に観察された突起は後方の ‘myophore の突出部’ に対応させることができるが、このことは断面からでも ‘myophore の突出部’ の存在を認定できること

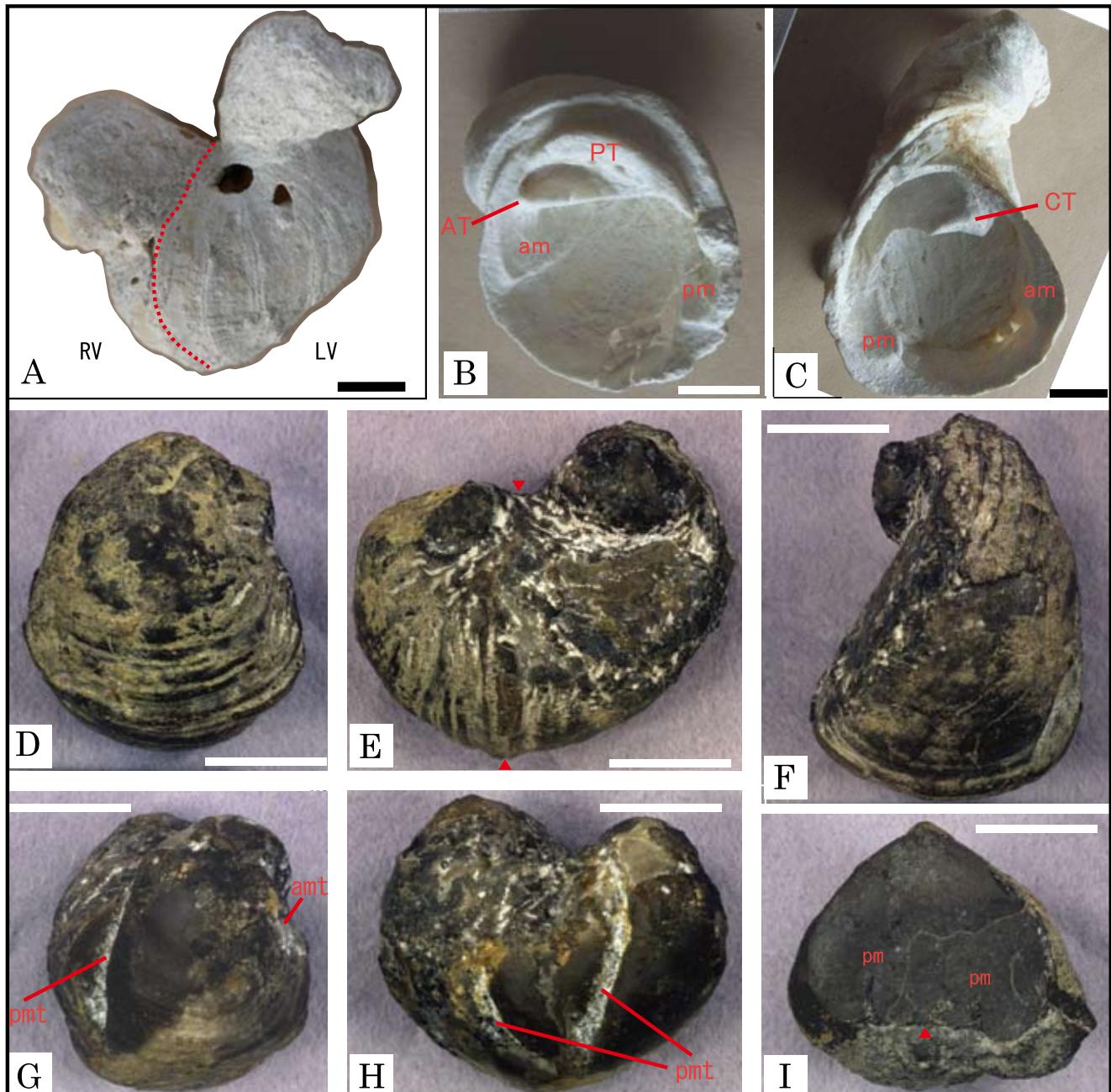


FIGURE 2. A, *Epidiceras sinistrum* (Deshayes) from the Middle Oxfordian, Meuse, France (Peter W. Skelton Collection). Bivalved specimen (right valve (RV) and left valve (LV)), anterior view. Broken line represents commissure. Note that the thin outer layer of the shell is preserved in the left valve (LV); B-C, *Epidiceras speciosum* (Münster) from the Upper Kimmeridgian, southern Jura, France (Christian Gourrat Collection). B, Right valve (#Es 20) interior. C, Left valve (#Es 13) interior. Two teeth in the right valve (anterior tooth, AT, and posterior tooth, PT), and one tooth in the left valve (central tooth, CT), as well as anterior and posterior myophores (am and pm) in each valve are identified; D-I, *Epidiceras guirandi* (de Loriol) from the Tithonian-Berriasian Torinosu-type limestone in Ennogataki, Sakawa area, Shikoku, Japan. Triangles indicate the position of commissure. D-F, Bivalved specimen (KSG-ss001, collected by Kazuo NOSE). Umbones of both valves are broken. D, Right valve exterior. E, Anterior view. F, Left valve exterior. G-H, Bivalved specimen (KSG-ss002, collected by Kazuo NOSE). Right valve and posterior part of left valve represent internal mould, showing anterior and posterior myophoral traces (amt and pmt). G, Right valve exterior. H, Posterior view. I, Bivalved specimen (KSG-ss003, provided by Kenji MIMOTO). Antero-posterior section through ventral part of both valves, showing posterior myophoral ledges (pm) in each valve. Scale bar = 2 cm.

を示している、ディセラス科のうち、左殻が大きなグループで「myophore の突起が蝶番部から独立し、そのすぐ下を通る」という特徴を持つ属は *Epidiceras* のみである。また、*Plesiodiceras* のような極端な不等殻を示さないことも、*Epidiceras* という解釈と整合的である。*Epidiceras* には *E. sinistrum* や *E. speciosum* といった大型種以外に、小型種

の系統が認められているが、小型種は形態的にはほとんど変化がなく、大きさのみが異なる時系列種 *E. perversum* (G. B. Sowerby) と *E. guirandi* (de Loriol) の 2 種のみに整理されており (Skelton, 1999)、佐川産標本は、その大きさから、時代的により若い *E. guirandi* と判断される。

次に、愛媛県城川地域の *Monopleura* sp. の例を紹介す

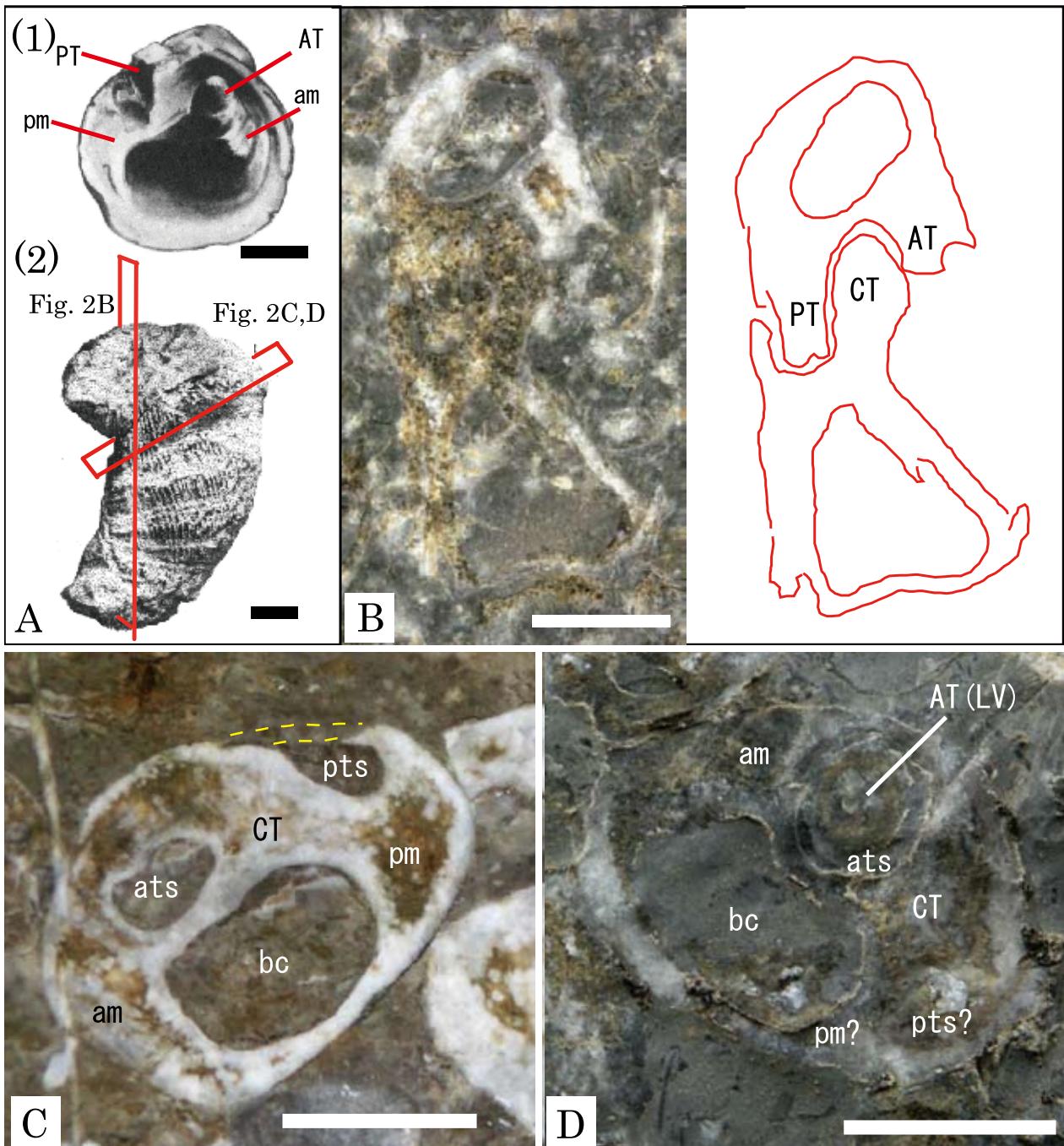


FIGURE 3. A, General morphology of *Monopleura* from the Late Barremian, Gard France (Douvillé, 1918). (1) Left valve interior of *Monopleura varians* Matheron. Two teeth (anterior tooth, AT, and posterior tooth, PT) are identified. Anterior and posterior myophores (am and pm) attach to the hinge plate. (2) *Monopleura michaillensis* Pictet and Campiche. Bivalved specimen. Supposed positions of the sections in Fig. 3B-D are shown; B-D, *Monopleura* sp. from the late Kimmeridgian–early Tithonian Torinosu-type limestone blocks in the Shirokawa area, Shikoku, Japan. B, Antero-posterior section through cardinal parts of both valves. Two subequal teeth in the left valve (anterior tooth, AT, and posterior tooth, PT), and a central tooth (CT) in the right valve are identified. C-D, Cardinal and myophoral parts of right valves. Adapical view. Thickened parts of the shells represent anterior and posterior myophores (am and pm) and central tooth (CT). C, Body cavity (bc) and two tooth sockets: anterior and posterior tooth sockets (ats and pts) are identified. Dorsal part of the shell is slightly broken. D, Anterior tooth of the left valve (LV) remains in the anterior tooth socket (ats) in the right valve. Scale bar = 1 cm.

る。異地性石灰岩岩塊の表面に、著しい不等殻を示す、小型の厚歯二枚貝の多数の断面が認められる（佐野ほか, 2007）。石灰岩から個体を取り出せないが、断面から蝶番部についての情報を得ることができた。合弁個体を前後方向に切り、かつ両殻の歯を通った断面（Fig. 3B）では、上殻にはほぼ同じ大きさを持つ2本の歯が、下殻に1本の歯が

突き出している。殻の巻く方向から、図の右側が前、左側が後ろと判断される。下殻の commissure 直下の断面（Fig. 3C）では、背側が一部破損しているものの、3か所に堆積物が詰まった灰色の部分、つまり凹部が認められる。このうち大きなものは体腔（bc）で、残り2つは歯が入るソケット（atsとpts）と解釈できる。類似した commissure にや

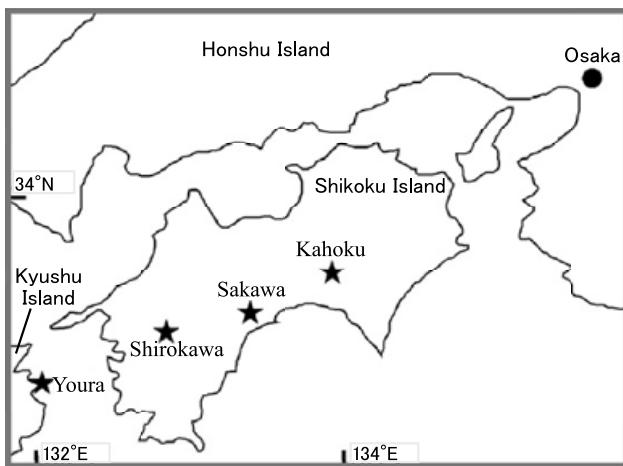


FIGURE 4. Localities of rudists from the Torinosu-type limestones in Southwest Japan.

や斜交した断面 (Fig. 3D) に、ソケット内に上殻の歯 (AT) を含むものが観察され、この推測を支持する。殻の肥厚部のうち、ソケット間の部分は歯 (CT) に相当し、その反対側の殻の両端の部分は前方と後方の myophore (am と pm) に対応するものと考えられる。従って、この厚歯二枚貝では myophore は独立せず、蝶番部の延長部に位置していることになる。上殻に 2 本のはぼ同じ大きさの歯を持つ、myophore が蝶番部の延長部に位置する、非巻貝型の外部形態を持ち、ブーケ (花束) 状の産状を示す、といった特徴は、初期の厚歯二枚貝の中では *Monopleura* に一致する (Fig. 3A)。また、どの断面にも myophore の改変や accessory cavity が認められないことは、この厚歯二枚貝が、時代的により若いモノプレウラ科の属や、より後期の他の科ではなく、原始的な *Monopleura* 属であることを示唆する。このように、個体が取り出せない場合でも、複数の断面から得られる情報を組み合わせることにより、属、場合によっては、種までの同定を行える可能性がある。

鳥巣式石灰岩の厚歯二枚貝产地

「鳥巣式石灰岩」は、主として西南日本外帯に分布する、後期中生代に形成された礁性石灰岩に対する総称である (田村, 1960)。サンゴや層孔虫などの礁性と考えられる化石を多産する、しばしば瀝青質で、暗灰色～黒色を呈するなどといった共通性が指摘されるものの、明確な定義はなされていない。高知県中部～西部に分布する、後期ジュラ紀～白亜紀最初期の鳥巣層群中にレンズ状あるいは層状の石灰岩体がよく発達するため、この名があるが、鳥巣式石灰岩自体は北海道から九州までの各地から知られており (田村, 1960)、また中期ジュラ紀から前期白亜紀までの様々な時代に形成されたものが存在している (例えば、石田, 2006; Iba and Sano, 2007)。鳥巣層群は付加体上の前弧海盆で堆積したと考えられており (Matsuoka, 1992)、ほとんどの鳥巣式石灰岩は付加した海山由来とは考えられないが、現世の類似した堆積体が見出されないことから、石灰岩の形成場については議論があり、決着がついていない (Kano, 1988; 森野, 1993; Kano and Jiju, 1995; 犀野ほか, 2005; Kano et al., 2006; Ishida et al., 2006)。なお、最近の鳥巣式石灰岩研究の進展については Kano et al. (2006) に簡潔にまとめられている。

鳥巣層群およびその相当層 (ここでは議論の都合上美良布

層を含める) の鳥巣式石灰岩から、これまでに大分県四浦半島地域、愛媛県城川地域、高知県佐川地域、高知県香北地域の 4 地域において厚歯二枚貝の产出が確認されている (Fig. 4)。以下に地域ごとに記述する。

1. 大分県四浦半島地域 (Fig. 5)

产地：佐伯市蒲戸東方海岸地域、納ヶ内海岸、山際・平群 (1987) の Loc. 5, 佐藤 (1999) の Tu202。

地層名：津井層、松岡 (1986) および Matsuoka (1992) により鳥巣層群に対比されている。

時代：ジュラ紀後期。山際・平群 (1987) は、津井層の鳥巣式石灰岩産サンゴ化石の幾つかの種類が鳥巣層群およびその相当層、福島県相馬地域の小池石灰岩と共に通することから、石灰岩の時代をジュラ紀新世～白亜紀最古世としている。津井層は泥岩から得られた放散虫化石に基づきジュラ紀新世とされており、鳥巣式石灰岩の時代もジュラ紀後期と考えられる (松岡, 1986; Matsuoka, 1992; Nishi, 1994)。

産状：本产地の石灰岩体は、塊状で径数十 cm に達するサンゴが多産する岩相を主体とするが、一部に厚歯二枚貝の密集部も認められる。最も南側に分布し、礫浜中に孤立して産する石灰岩ブロック (約 6 m × 6 m: 北に隣接する石灰岩体の一部と類似した岩相を示すが、元來の層位関係を保持しているとは考えられないため、ブロックと表現した) では、ブロック内での層理面を認定でき、また厚歯二枚貝密集層や他の岩相を詳しく観察することができる。このブロックでは、粗粒砂サイズの bioclast 密集層 (厚さ約 30 cm) から、厚歯二枚貝やサンゴを多数含む石灰泥質な岩相 (厚さ約 6 m) への変化が認められ、石灰泥質部の下部 (厚さ約 2 m) には厚歯二枚貝の合弁および離弁の個体が層状に密集する部分が存在する (Fig. 5A)。厚歯二枚貝密集部以外の部分には、サンゴの、直径約 3 mm ~ 1 cm の枝状群体や、多くは径数 cm で、まれに数十 cm に及ぶ被覆状～塊状の群体の密集部が認められる。石灰泥質部の上部 (厚さ約 4 m) にも合弁および離弁の厚歯二枚貝が散点的に、あるいは一部に密集して産するものの、層状の密集層は形成していない。この部分には、サンゴの枝状あるいは被覆状～塊状群体の密集部が側方に数十 cm またはそれ以上の長さにわたって連続する部分がしばしば認められるほか、径数十 cm に達するサンゴの塊状群体が散点的に産する。

厚歯二枚貝の殻は一部が破損しているものが多いが、合弁個体もしばしば認められ、殻の大きさは最大約 16 cm に達する (Fig. 5B)。この貝はやや不等殻と判断され、内層と明確に区分できる外層が確認でき、独立した後方の myophore の突起 (pm) が両殻に認められることから (Fig. 5B, C)、この厚歯二枚貝は *Diceras* 属か *Epidiceras* 属であると考えられる。2 属の中でこの大きさに達する種は *Epidiceras speciosum* のみであり、本石灰岩体中には少なくとも *E. speciosum* が含まれているものと判断される。

備考：本地域における合二枚貝石灰岩の存在は以前から知られていたようだが、この二枚貝化石の产出について具体的に記述された文献はこれまで存在しないものと思われる。なお、本石灰岩体を含む、津井層の鳥巣式石灰岩産サンゴや層孔虫、シダリスなどについては、山際・平群 (1987) および佐藤 (1999) でリストが示され、一部は図示されている。

2. 愛媛県城川地域 (Fig. 6)

产地：西予市城川町下相の黒瀬川河床。

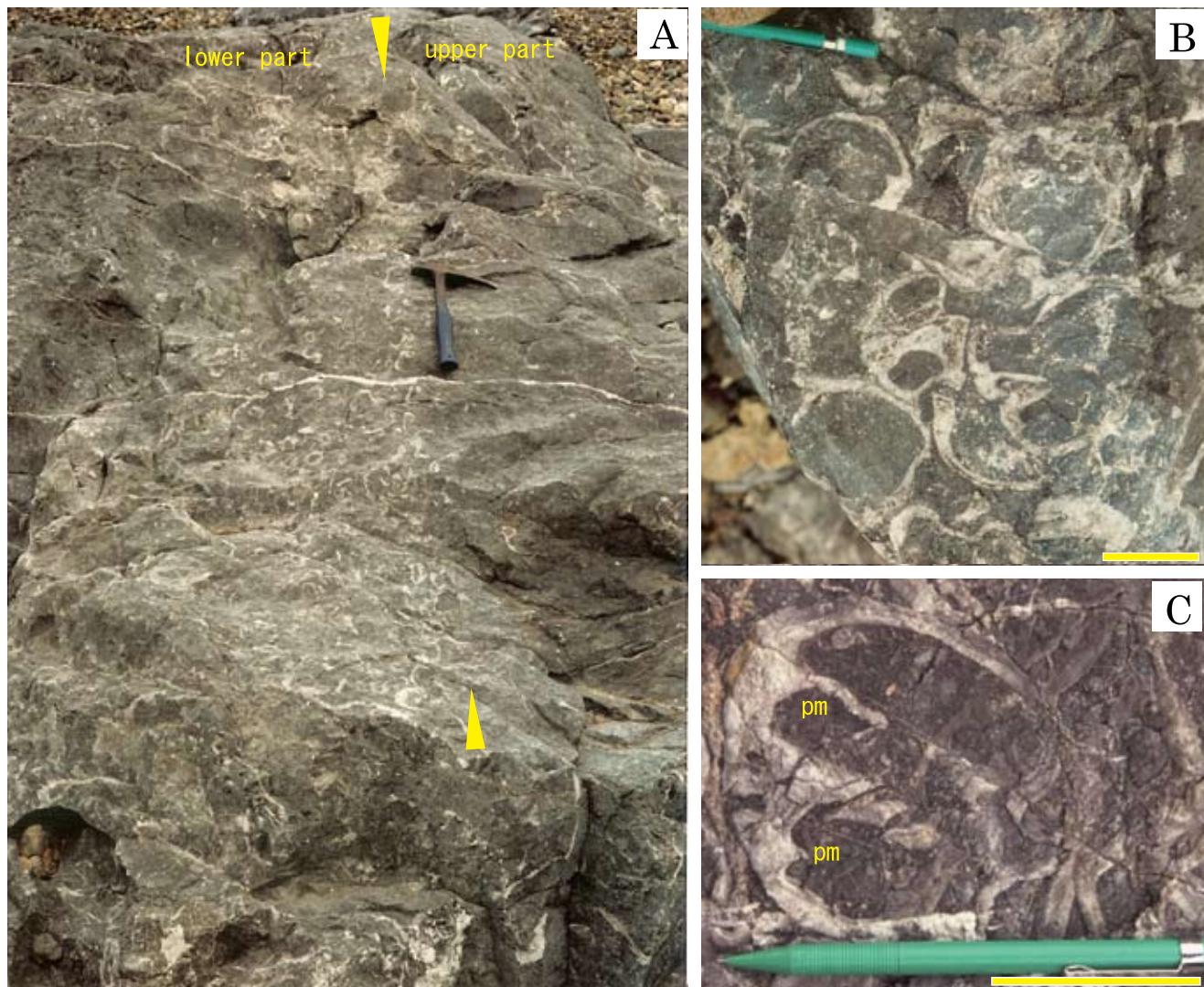


FIGURE 5. Occurrences of rudists from the Late Jurassic Torinosu-type limestone in the Youra area. A, Many rudist individuals occur in the micritic facies of a limestone block. Triangles indicate the bedding plane and also the boundary between the upper and lower parts of the micritic part of the limestone block. The length of hammer is 32 cm; B, Occurrence of several bivalved specimens of *Epidiceras speciosum*; C, *E. speciosum*. Posterior myophores (pm) of both valves are observed in section. Scale bar = 5 cm.

地層名：今井谷層群下相層最上部（武井・松岡, 2004）。今井谷層群は鳥巣層群相当で、下位の下相層と上位の中津川層に2区分される（中川ほか, 1959）。

時代：Kimmeridgian 後期～Tithonian 前期。厚歯二枚貝が産出した石灰岩は異地性岩体であるため、下相層と中津川層のアンモナイトと放散虫の年代から、石灰岩の元來の堆積年代の上限を、厚歯二枚貝 *Epidiceras speciosum* の产出年代で下限を決定した（佐野ほか, 2007）。

産状：礫岩中の異地性鳥巣式石灰岩岩塊に、commissureの直径12 cmに達する厚歯二枚貝 *E. speciosum* 数点のほか、commissureの直径1～3 cmで、お猪口や円筒状など、著しい不等殻を示す *Monopleura* sp. の多数の断面を観察することができる（Fig. 6A-D）。大型の厚歯二枚貝は、不等殻、方解石稜柱層からなる外層の存在、両殻における独立した後方の myophore の突起の存在、殻のサイズから *E. speciosum* と判断される（Fig. 6E, F）。*Monopleura* sp. の認定については既に「鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝における内部形態の認識」の章で詳述した。*Monopleura* sp. の複数個体がブーケ状をなす、自生と考えられる産状

が一部に認められる（Fig. 6B）。詳細については佐野ほか（2007）を参照されたい。

備考：本产地付近の層序や礫質岩の特徴、堆積環境や時代論などについては、武井・松岡（2004）で詳しく検討されている。

3. 高知県佐川地域 (Figs. 7, 8)

産地：高知県佐川町東組エンノガタキ（三本ほか, 1990）。大賀・井龍（2002）の一つ瀬鉱山, Ohga and Iryu (2003) の Hitotsubuchi Quarry, Kano et al. (2006) の Hitotsubuchi Eastern Quarry と同一岩体だが、Kano (1988) で検討された岩体 (= Kano et al. (2006) の Hitotsubuchi Western Quarry) とは異なる。

地層名：鳥巣層群谷地層。ここでは Kano et al. (2006) の用法に従う。

時代：Tithonian～Berriasiian。谷地層の堆積時期は Tithonian～Berriasiian とされるが (Kano et al., 2006), 石灰岩体の多くを異地性とする見解もあり（例えば、Ishida et al., 2006），石灰岩の堆積年代は石灰岩体から得

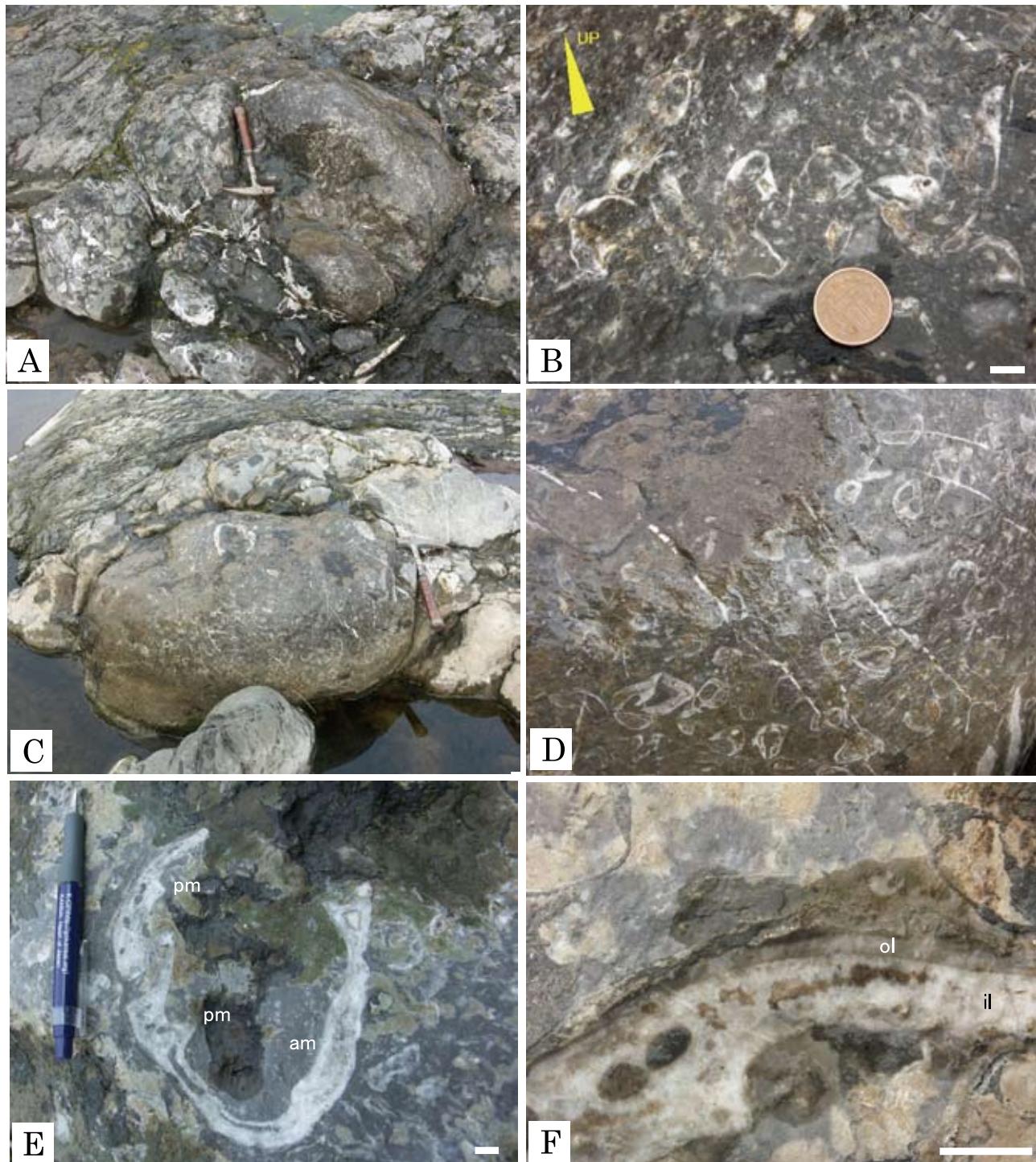


FIGURE 6. Occurrences of rudists from the late Kimmeridgian–early Tithonian Torinosu-type limestone blocks in the Shirokawa area. A, Micritic limestone block with individuals of *Monopleura* sp.; B, small bouquet of *Monopleura* sp. in the limestone block of Fig. 6A. Arrow indicates upward direction; C, Another micritic limestone block with *Epidiceras speciosum* and *Monopleura* sp.; D, Occurrence of *Monopleura* sp. (enlarged image of Fig. 6C); E, A large individual of *E. speciosum* (enlarged image of Fig. 6C). Anterior and posterior myophores (am and pm) are observed; F, Shell structure of *E. speciosum* (enlarged image of Fig. 6E). Outer and inner layers of the shell (ol and il) are identified in section. The length of hammer is 33 cm. Scale bar = 1 cm.

られた情報に基づいて議論することが望ましい。白石ほか(2005)により鳥巣層群およびその相当層の鳥巣式石灰岩の多くが Tithonian ~ Berriasiian であることが指摘されているほか、エンノガタキの石灰岩体に隣接する岩体 (Kano et al. (2006) の Hitotsubuchi Western Quarry) は石灰

岩直下の泥灰岩から得られた石灰質ナンノ化石に基づき Tithonian 最後期か Berriasiian 最初期とされており (Aita and Okada, 1986), エンノガタキの石灰岩体についてもほぼ同様の堆積年代の可能性がある。

産状：厚歯二枚貝標本は石灰石鉱山稼行時に採集され

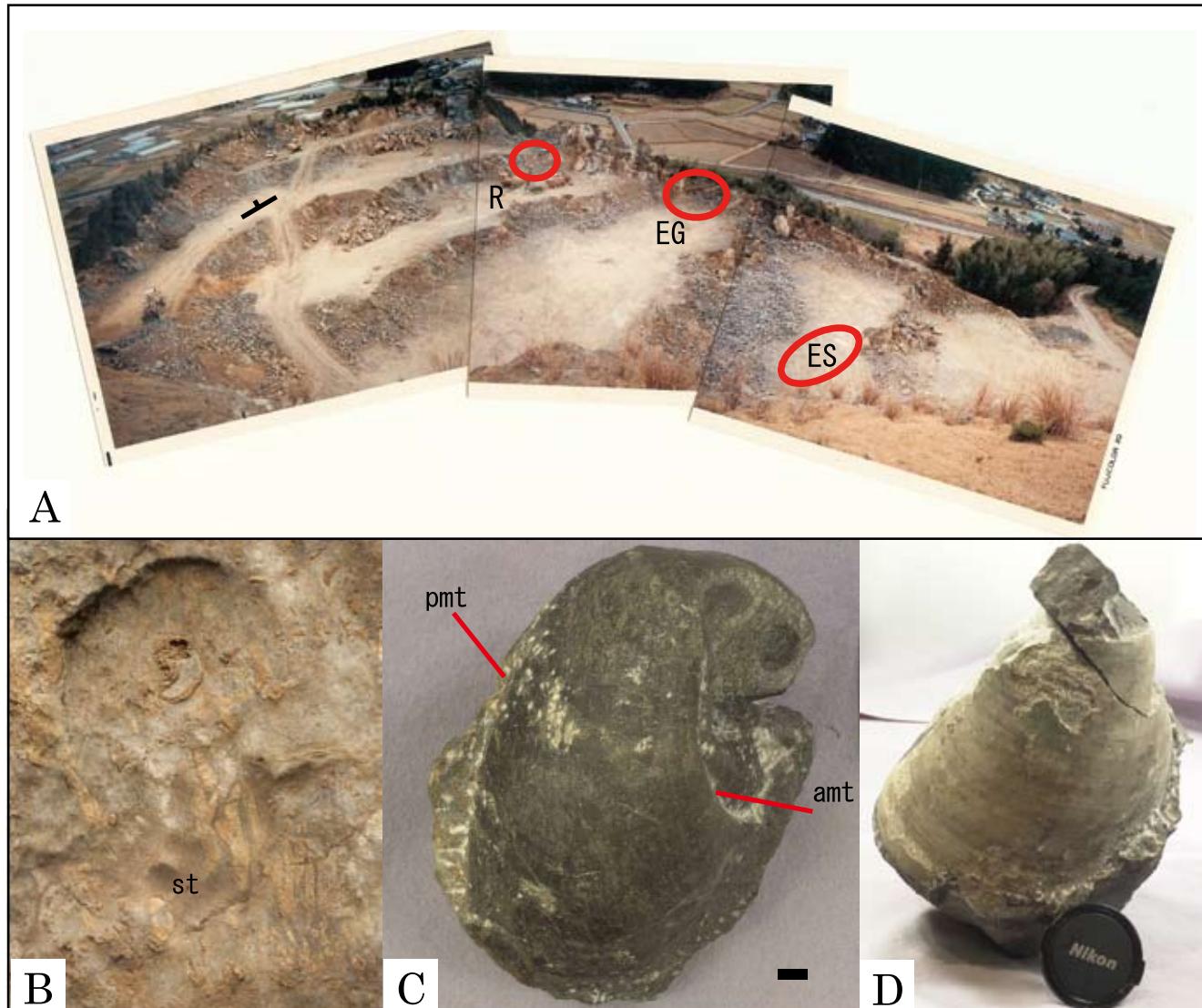


FIGURE 7. A, Hitotsubuchi eastern quarry of the Tithonian-Berriasian Torinosu-type Limestone in Ennogataki, Sakawa area in 1989 (photo by Kenji MIMOTO) . View from Northwest to Southeast. Localities of *Epidiceras guirandi* (EG) and a possible rudist (R) (Fig. 7B) are shown. Locality of *Epidiceras speciosum* is shown as ES, but its horizon was several metres below the horizontal plane labelled ES in this photograph. Limestone generally dips north; B, Occurrence of a possible rudist in the middle part (R) of the limestone body. Note that colonies of stromatoporoid (st) occur near a possible rudist individual; C-D, *E. speciosum* from the Torinosu-type limestone in the Hitotsubuchi eastern quarry. C, Right valve exterior (KSG-ss004, collected by Kazuo NOSE) . Umbo is broken. Anterior and posterior myophoral traces (amt and pmt) are identified. Scale bar = 1 cm. D, Left valve exterior (KSG-ss005, collected by Yoshihiro MORINO) . Umbo is broken. Commissural diameter more than 20 cm. The width of lens cap is 6.4 cm.

ており、採石の進行によって露頭は失われてしまい、かつ採石終了後に石切場自体が土砂で埋められたため、産出層準を現認することができない。採石当時の写真から、commissure の直径が 10 cm を超す大型の *Epidiceras speciosum* は石灰岩体最下部の石灰泥質で緑藻に富む部分から、commissure の直径が約 5 cm の *Epidiceras guirandi* は石灰岩体の中部から得られたものと判断される (Fig. 7A)。このほか、石灰岩体中部の別層準において、上方に伸長する、太い枝状をなす層孔虫群体に隣接して、厚歯二枚貝とみられる二枚貝が産する例も観察された (Fig. 7B)。どの層準でも厚歯二枚貝が密集した産状は認められない。この岩体では、クリーニングにより、厚歯二枚貝を個体として取り出せることがある。*E. guirandi* の認定については、既に「鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝にお

ける内部形態の認識」の章で詳述した。大型の厚歯二枚貝は、大きさ、一部に外層が残存していること、*E. guirandi* に類似した、巻きがほどけた外部形態を示すこと、外層が失われ、内層の外表面が露出した標本において、独立した前・後方の myophore の突起の存在を示す、円弧状の、粗粒な方解石からなる部分 (amt, pmt : クリーニングにより現在は溝状をなす) が確認できる場合があることから、*E. speciosum* と判断される (Fig. 7C)。なお、commissure の直径が 20 cm を超える非常に大型の個体も得られている (Fig. 7D)。

備考：三本ほか (1990) で報告した小型のディセラス科は、標本の再検討の結果 *E. guirandi* であることがわかった。また、三本ほか (1990, p. 107) で言及した「森野が発見した佐川の鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝」、および田

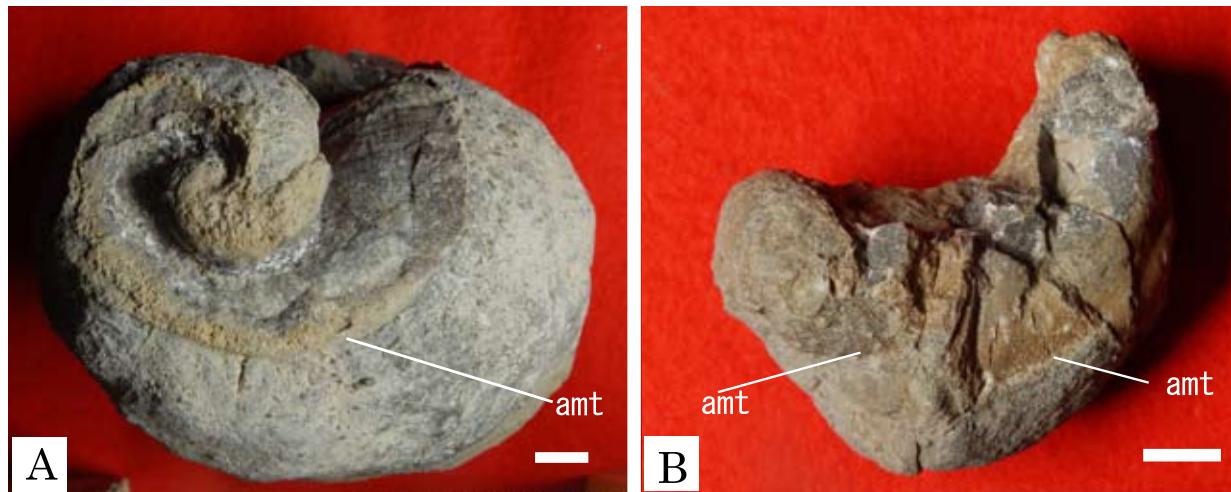


FIGURE 8. Rudists from the Torinosu-type limestone in Kooku, Sakawa area. A, Right valve of *Epidiceras speciosum* (KSG-ss007, collected by Takayoshi HIROTA). Internal mould showing anterior myophoral trace (amt); B, Bivalved specimen of *Epidiceras guirandi* (KSG-ss008, collected by Takayoshi HIROTA). Anterior view. Internal mould showing anterior myophoral trace (amt) in both valves. Scale bar = 1 cm.

代（1992, p.7）に記述のある「径40センチものトンガリボウシの二枚貝（厚歯二枚貝）」はFigure 7Dに示した*E. speciosum*の左殻の標本を指す。

なお、佐川地域小奥の、同じく鳥巣層群谷地層に属する石灰岩体からも*E. speciosum*と*E. guirandi*が採集されている（Fig. 8）。標本のほとんどの部分が内形雌型の状態で発見されており、露頭においては化石であるかどうかの判別がしばしば困難であるが、卷いた外部形態のほかに、myophoreの突起に対応する殻の残存部や溝（例えばFig. 8Aおよび8Bのamt）を確認できることがある。この産地の石灰岩体の研究はほとんど行われていないが、厚歯二枚貝の产出層準や岩相等を確認できる可能性があり、今後、調査を進める必要がある。

4. 高知県香北地域（Fig. 9）

产地：高知県香美市香北町白石府内、白石橋付近の河床の石灰岩岩塊（Fig. 9A）。森野ほか（1989）のLoc. BF-15

地層名：美良布層（？）。厚歯二枚貝は河床の異地性石灰岩岩塊中に発見された。森野ほか（1989）はこれらの異地性鳥巣式石灰岩岩塊の存在に基づいて、この周辺に美良布層が分布するとしたが、香西らは美良布層の主分布域から離れており、また地層の連続も途切れることから、美良布層の分布を認めていない（香西ら, 2004, 2006; Kozai et al., 2006）。

時代：石灰岩が由來した地層に議論があるが、美良布層に由來したとすれば、模式地において石灰岩が発達するBerriasianの可能性がある（香西ら, 2004, 2006; Kozai et al., 2006）。また、*Epidiceras speciosum*の产出に基づけば、この種の生息年代（Skelton, 1999, 2003a）であるKimmeridgian後期～Valanginian前期が示唆される。

産状：大きさ数mでウエイド（ooid）に富む石灰岩岩塊中に厚歯二枚貝の破片が密集する部分が認められる（Fig. 9B）。岩塊表面の大部分が藻類で覆われており、層理面を認定できないが、岩塊内の数か所で厚歯二枚貝の密集部を確認できるため、岩塊全体が厚歯二枚貝の密集した岩相であると考えられる（Fig. 9A）。一部には厚歯二枚貝の合弁個体も認められ、ネリネアを伴う。二枚貝は不等殻、大きさ、一部の個体に内層とは明確に区別できる外層が認められること、独立した後方のmyophoreの突起が確認で

きることから、*E. speciosum*と判断される（Fig. 9C）。

備考：美良布層は森野ほか（1989）により提唱され、元来は南海層群萩野層の下位層（pre-Aptianの白亜系）と考えられたが、香西ほか（2004）によりジュラ紀～白亜紀境界をまたぐことが明らかとなった。時代的に鳥巣層群とはほぼ同時期になることから、最近の鳥巣式石灰岩の研究では鳥巣層群のものと一括して議論されることが多い（例えば、Kano et al., 2006）。しかし、香西・石田（2000）は、香北地域において、美良布層を黒瀬川帯に帰属させ、より南に分布する三宝山帶鳥巣層群とは異なる地層として位置づけており、また、模式地付近の美良布層においては、佐川地域の鳥巣層群には認められない、碎屑岩～石灰岩の堆積サイクルが複数回認定され、非海生二枚貝化石も产出するなど（森野, 1993；香西ほか, 2004, 2006；Kozai et al., 2006）、佐川地域の鳥巣層群とは異なる堆積環境が示唆される。従つて、美良布層は鳥巣層群の周縁相として位置づけられるのか、あるいは、鳥巣層群より陸側に位置する別堆積盆の堆積物と解釈すべきなのか、さらに検討する必要があろう。いずれにしても、本地域における*E. speciosum*を含む石灰岩岩塊の発見から、この付近もしくは上流に美良布層、もしくは美良布層とは異なる鳥巣層群相当層の分布が示唆され、今後の地質調査で解決すべき課題と考えられる。

5. 鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝のまとめ

鳥巣式石灰岩に、*Epidiceras speciosum*, *Epidiceras guirandi*, *Monopleura* sp. の3種の厚歯二枚貝が見い出された。*E. speciosum*は全ての地域から、*E. guirandi*は佐川地域から、*Monopleura* sp. は城川地域から産している。

厚歯二枚貝は、鳥巣層群を上下に2区分した場合（Kano et al., 2006）の、上部と下部の両方の層から产出している。佐川地域では上部層（谷地層）の大規模な石灰岩体中に產し、時代は Tithonian～Berriasian とされるのに対し、城川地域では下部層（下相層）に含まれる異地性石灰岩岩塊中に產し、この石灰岩の生成年代は Kimmeridgian 後期～Tithonian 前期と推定されている。

厚歯二枚貝は、一般に石灰泥に富む岩相に産することが多いが、香北地域ではウエイド密集層に産している。また、厚歯二枚貝が密集する産状を示す場合（四浦半島、城川、香北地域）もあれば、散在する場合もある（佐川地域）。

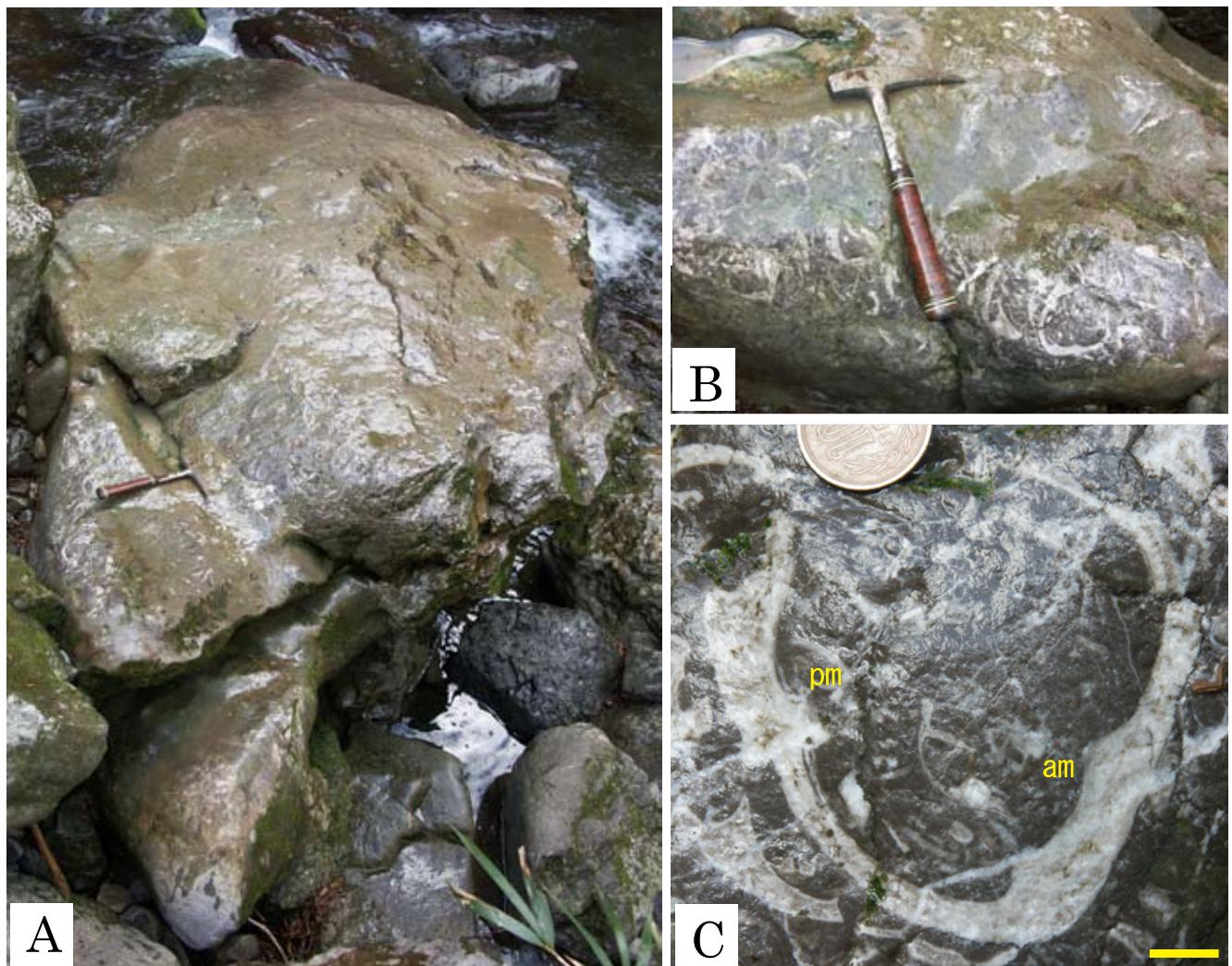


FIGURE 9. Occurrences of rudists from the Torinosu-type limestone blocks in the Kahoku area. A, Oolitic limestone block containing many rudist fragments with nerineacean gastropods. The length of hammer is 33 cm; B, Occurrence of several specimens of *Epidiceras speciosum*; C, *E. speciosum*. Anterior and posterior myophores (am and pm) are identified in section. Scale bar = 1 cm.

特に四浦半島地域においては様々なサンゴや層孔虫と厚歯二枚貝が同所的に産しており、他地域の鳥巣式石灰岩のサンゴや層孔虫に富む岩相やその周辺相からも厚歯二枚貝が産出する可能性が考えられる。いずれにしても、現時点では産出例が少ないため、厚歯二枚貝の産状や産出する岩相などを一般化して検討することは難しく、今後さらにデータを増やす必要がある。

鳥巣式石灰岩に産する 厚歯二枚貝とは認定されない大型二枚貝の例

鳥巣式石灰岩に産する大型二枚貝について、厚歯二枚貝である可能性がこれまでにも指摘されてきた。例えば、高知県香北地域十字谷の美良布層中の鳥巣式石灰岩と福島県相馬地域の上部ジュラ系小池石灰岩から厚歯二枚貝に類似した化石の産出が報告されている（森野ほか, 1989；森野, 1992）。厚歯二枚貝の殻は元来方解石稜柱層の外層とアラレ石の内層からなり（Skelton and Smith, 2000），断面であっても外層と内層由来の部分を区別することができる。香北地域十字谷（森野ほか 1989 の Loc. BF-11）に、ネリネア類とともに二枚貝が密集する石灰岩の存在が知

られる（Fig. 10A）。十字谷の二枚貝には、厚歯二枚貝を特徴づける、方解石稜柱層の外層、巻貝型の外部形態、突出した歯や myophoreなどの特徴を確認できず、厚歯二枚貝ではない可能性が高い。この二枚貝の同定については更なる検討が必要である。一方、森野（1989）で言及した小池石灰岩産大型二枚貝は殻が厚い方解石稜柱層のみからなり（Fig. 10B）、内層が認められることや、ラディオリテス科（Radiolitidae）などの厚い外層を持つ厚歯二枚貝は Barremianにならないと出現しないこと（Fig. 1）を考慮すると、厚歯二枚貝とは考えられない。巨大な方解石稜柱層に特徴づけられる貝殻構造を持つ、大型で厚殻の二枚貝であることから、ヨーロッパのテチス地域の“ディセラス科石灰岩”に広く産するハボウキガイ科（Pinnidae）の *Trichites* であると考えられる。このように、厚歯二枚貝であるかどうかは、石灰岩中に含まれる厚殻の二枚貝というだけでなく、殻構造、歯や myophoreなどの特徴を把握した上で判断すべきである。

今後の展望

鳥巣式石灰岩の分布は北海道から九州までの各地から

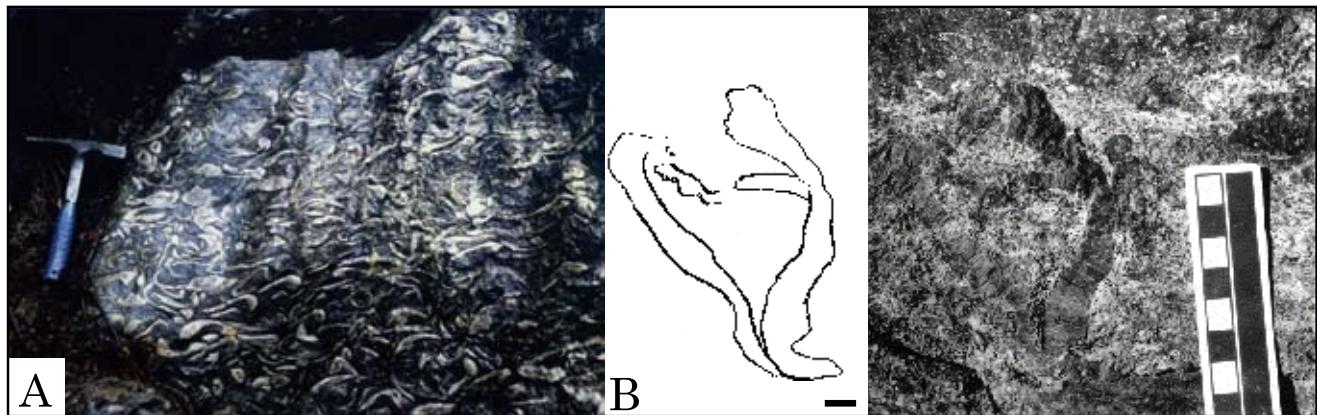


FIGURE 10. Non-rudist bivalves from the Torinosu-type limestones. A, Bivalve from the Berriasian Torinosu-type limestone of the Birafu Formation in Jujidani, Kahoku area. Absence of calcite prismatic outer layer of the shell indicates this thick-shelled bivalve is not a rudist. The length of hammer is 32 cm; B, *Trichites* sp. from the Kimmeridgian-Tithonian Koike Limestone of the Soma-Nakamura Group in Fukushima Prefecture, Northeast Japan. A large and strikingly thick-shelled bivalve with a distinctive shell microstructure of large fibrous calcite prisms. Its shell structure, composed of thick calcite prismatic layer alone, does not correspond to that of a rudist. Scale bar = 1 cm.

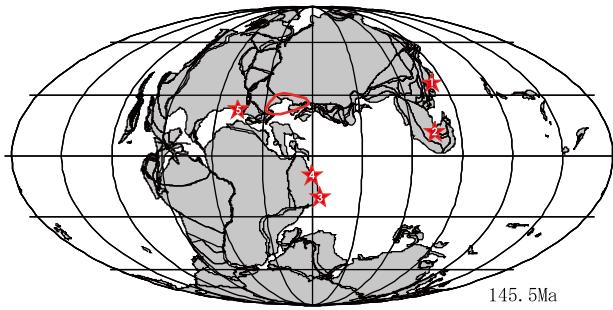


FIGURE 11. Distribution of rudists in the Diceratid Phase sense Skelton (2003a). Circle indicates rudist distributional area in the Mediterranean Tethys (Yanin, 1989). Stars represent rudist localities outside the Mediterranean Tethys: 1, Southwest Japan (Mimoto et al., 1990; Sano et al., 2007; this study); 2, Bau Limestone in Sarawak, Malaysia (Lau, 1973; Skelton, 1985); 3, northern Oman (Hudson and Chatton, 1959; Skelton, 2003a); 4, Southwest Iran (Hudson and Chatton, 1959; Wynn Jones, 2006); 5, Nova Scotia Shelf, Canada (Eliuk, 1998). Plate Tectonic Reconstruction created by the Ocean Drilling Stratigraphic Network (www.odsn.de).

知られているものの、ジュラ紀後期～白亜紀最初期の鳥巣式石灰岩からの厚歯二枚貝の産出は、現在までのところ、これまで述べた九州東部から四国中央部に限られている。赤石山地や秩父山地などの、時代が異なる鳥巣式石灰岩からも厚歯二枚貝の産出の報告がある（大久保・松島, 1959；秩父地質研究グループ, 1966）ほか、鳥巣式石灰岩と同様に石灰泥質の岩相を主体とする、北海道の Aptian 後期の *Orbitolina* 石灰岩にも厚歯二枚貝が多産する（Sano, 1995；佐野, 2000；Iba and Sano, 2007）ことから、厚歯二枚貝は鳥巣式石灰岩中に普遍的に産出する可能性があり、今後、厚歯二枚貝の産出を念頭に入れた調査の実施が求められる。

一方、福島県相馬地域の相馬中村層群中ノ沢層小池石灰岩はジュラ紀後期（Kimmeridgian ~ Tithonian）の炭酸塩プラットフォームとして復元されており（例えば森野, 1992；植松, 1997；木山・井龍, 1998），時代的にも岩相的にも厚歯二枚貝が産出してよいはずだが、著者の一人森野が厚歯二枚貝の産出を念頭においていた調査を実施しているにもかかわらず、現在のところ厚歯二枚貝は見いだせて

いない。厚歯二枚貝の産出の有無は、石灰岩形成当時の古地理や堆積環境、厚歯二枚貝の生息環境などの変化に関する可能性が予期され、今後データを増やして検討する価値がある。また、鳥巣式石灰岩の堆積モデルには議論があるが（例えば Kano et al., 2006），厚歯二枚貝の産出する岩相を鍵にして、海外の炭酸塩プラットフォームと、鳥巣式石灰岩とを比較することが可能になるかもしれない。

初期の厚歯二枚貝の化石記録はこれまで主に地中海周辺のテチス海域から得られていたが（Yanin, 1989；Skelton, 1999），近年オマーンやイラン、マレーシア、さらにはカナダ北東部ノバスコシア沖から、厚歯二枚貝もしくは厚歯二枚貝らしき貝の産出が報告されるようになり（Hudson and Chatton, 1959；Lau, 1973；Skelton, 1985, 2003a；Eliuk, 1998；Wynn Jones, 2006）。厚歯二枚貝の初期進化を考える上で、ヨーロッパ以外の地域の記録が注目され始めている（Fig. 11）。鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝の中でも、*Epidiceras guirandi* は従来ヨーロッパの Kimmeridgian 後期のみから知られていた種であるが、今回の発見により、より若い時代にまで生息年代範囲が延びることになる。また Valanginian 以前の *Monopleura* の記録は、これまでウクライナ・クリミア地域からの Tithonian の *M. criminica* と Berriasian の *M. taurica* に限られており（Yanin, 1975；Skelton, 1985），城川産 *Monopleura* sp. は世界最古の記録となる（佐野ほか, 2007）。*M. criminica* と *M. taurica* は *Monopleura* の中でも小型であるが、より古い城川産 *Monopleura* sp. には Barremian の *M. varians* などに匹敵する大きさ（例えば Douvillé (1918)）を有する個体もあり、*Monopleura* は小型種からスタートしたという推測はなりたなくなる。このように、鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝は、初期の厚歯二枚貝が当時既にテチス海東部地域にまで分布を広げていたことを示すばかりでなく、初期の厚歯二枚貝の進化を考える上で新情報を追加できる可能性もあり、今後は鳥巣層群およびその相当層のもののみならず、ジュラ紀中期の鳥巣式石灰岩についても、厚歯二枚貝やその祖先であるメガロドン類の産出や分類学的研究が期待される。

謝 辞

鳥巣式石灰岩産厚歯二枚貝研究にあたっては、田代正之

氏、前田晴良氏、近藤康生氏、溝渕富弘氏に温かい励ましや御支援をいただいた。蒲原隆夫氏には採集標本を提供していただいた。香西 武氏、松岡 篤氏、狩野彰宏氏、井龍康文氏、白石史人氏、武井雅彦氏には調査地域の鳥巣式石灰岩の岩相や生物相、時代論などについて御教示いただいた。査読者である糸魚川淳二氏、鎮西清高氏には原稿を丁寧に査読していただき、本稿は著しく改善された。加納学氏、新川直子氏、菊池直樹氏には化石の採集や保管に関して、R. Höfling 氏、箕浦名知男氏、伊庭靖弘氏、柿崎喜宏氏には文献収集にあたって御協力いただいた。以上の方々に心より感謝申し上げる。

引用文献

- Aita, Y. and H. Okada. 1986. Radiolarians and calcareous nannofossils from the uppermost Jurassic and Lower Cretaceous strata of Japan and Tethyan regions. *Micropaleontology* 32 : 97-128.
- 秩父地質研究グループ. 1966. 秩父演習林付近の地質 — 梢本より上流地域について—. 演習林 16 : 73-85.
- Dechaseaux, C., L. R. Cox, A. H. Coogan and B. F. Perkins. 1969. Superfamily Hippuritacea Gray, 1848 : pp. N749-817 in R. C. Moore (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, Bivalvia, 2. University of Kansas, Lawrence, Kansas and Geological Society of America.
- Douvillé, H. 1887. Sur quelques formes peu connues de la famille des chamidés. *Bulletin de la Société géologique de France* (3) 15 : 756-802, pls. 28-31.
- Douvillé, H. 1918. Le Barrémien supérieur de Brouzet. partie III : Les rudistes. *Mémoires de la Société géologique de France* 52 : 19 pp., 4 pls.
- Eliuk, L. S. 1998. Big bivalves, algae and the nutrient poisoning of reefs : a tabulation with examples from the Devonian and Jurassic of Canada; pp. 157-184 in P. A. Johnston and J. W. Haggart (eds.) , Bivalves: An Eon of Evolution; University of Calgary Press.
- Erba, E., A. Bartolini and R. L. Larson. 2004. Valanginian Weissert oceanic anoxic event. *Geology* 32 : 149-152
- Gili, E., J.-P. Masse and P. W. Skelton. 1995. Rudists as gregarious sediment-dwellers, not reef-builders, on Cretaceous carbonate platforms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 118 : 245-267.
- Gourrat, C., J.-P. Masse and P. W. Skelton. 2003. *Hypelasma salevensis* (FAVRE, 1913) from the Upper Kimmeridgian of the French Jura, and the origin of the rudist Family Requieniidae. *Geologia Croatica* 56 : 139-148.
- Hallam, A. 1977. Jurassic Bivalve Biogeography. *Paleobiology* 3 : 58-73.
- 平野弘道・安藤寿男. 2006. 白亜紀海洋無酸素事変. 石油技術協会誌 71 : 305-315.
- Höfling, R., and R. W. Scott. 2002. Early to Mid-Cretaceous Buildups ; pp. 521-548 in W. Kiessling, E. Flügel and J. Golonka (eds.) , Phanerozoic Reef Patterns. SEPM Special Publication 72.
- Hudson, R. G. S., and M. Chatton. 1959. The Musandam Limestone (Jurassic to Lower Cretaceous) of Oman, Arabia. *Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient* 7 : 69-93.
- Iba, Y., and S. Sano. 2007. Mid-Cretaceous step-wise demise of the carbonate platform biota in the Northwest Pacific and establishment of the North Pacific biotic province. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245 : 462-482.
- Ichise, M. 2008. Stratigraphy of Lower Cretaceous System in the Jikkoku Pass Area, Western Kanto Mountains, Japan. *Earth Evolution Sciences, University of Tsukuba* 2 : 39-65.
- Ishida, K., T. Kozai and F. Hirsch. 2006. The Jurassic System in SW Japan: review of recent research. *Progress in Natural Science* 16, Special Issue : 108-118.
- 石田直人. 2006. 秩父累帯南帯に分布する含鳥ノ巣式石灰岩層の堆積過程：熊本県球磨川中流域に分布する上部ジュラ系巖瀬層の事例. 熊本大学理学部紀要(地球科学) 18 : 69-87.
- Kano, A. 1988. Facies and depositional conditions of a carbonate mound (Tithonian-Berriasian, SW-Japan) . *Facies* 18 : 27-48.
- 狩野彰宏・IODP Expedition 307 乗船研究員. 2005. 深海サンゴ礁：その普遍的分布と地質学的意義. 地質学雑誌 111 : 571-580.
- Kano, A. and K. Jiju. 1995. The Upper Jurassic-Lower Cretaceous carbonate-terrigenous succession and the development of a carbonate mound in western Shikoku, Japan. *Sedimentary Geology* 99 : 165-178.
- Kano, A., Y. Kakizaki, F. Shiraishi, T. Kawai and J. Matsuoka. 2006. Uppermost Jurassic limestone mounds and the recent tufa deposits in southern Shikoku Province. ISC 2006 Field Excursion Guidebook FE-B08 : 13 p.
- Kauffman, E. G. 1973. Cretaceous Bivalvia ; pp. 353-383 in A. Hallam (ed.), Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier, Amsterdam.
- 木山 修・井龍康文. 1998. 上部ジュラ系小池石灰岩の堆積過程. 堆積学研究 47 : 17-31.
- 香西 武・石田啓祐. 2000. 高知県中部、土佐山田地域に分布する南海層群の層序及び物部川層群との対比. 鳴門教育大学研究紀要、自然科学編 15 : 13-25.
- 香西 武・石田啓祐・近藤康生. 2004. 四国中央部黒瀬川帯美良布層の放散虫年代と二枚貝群集. 大阪微化石研究会誌 特別号 13 : 149-165.
- Kozai, T., K. Ishida and Y. Kondo. 2006. Radiolarians, bivalves and the J/K boundary in the Birafu Formation, southern Kurosegawa Belt, Central Shikoku, SW Japan. *Geosciences Journal* 10 : 217-235.
- 香西 武・石田啓祐・近藤康生. 2006. 高知県土佐山田・美良布地域の白亜系とジュラ系白亜系境界. 地質学雑誌 112 Supplement : S89-S99.
- 蔵田延男. 1941. 斗賀野盆地四近の地質學的研究－鳥巣統の層序學的考察を主題として－（其の2）. 地質学雑誌 48 : 1-16.
- Lau, J. W. E. 1973. The rediscovery of rudist with its associated fauna in the Bau Limestone and its paleobiogeographic significance in circumglobal correlation and plate tectonic studies. *Malaysia Geological Survey Annual Report for 1973* : 188-197.
- Masse, J.-P. 1994. L'évolution des Requieniidae (Rudistes) du Crétacé inférieur : Caractères, signification fonctionnelle adaptative et relations avec les modifications des paléoenvironnements. *Geobios* 27 : 321-333.

- Masse, J.-P., and J. Philip. 1986. L'évolution des rudistes au regard des principaux événements géologiques du Crétacé. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine* 10 : 437-456.
- 松岡 篤. 1986. 大分県津久見地域の秩父累帯南帶の中生層. 大阪微化石研究会誌 特別号7「放散虫および含放散虫地帯研究の最近の進歩」: 219-223.
- Matsuoka, A. 1992. Jurassic-Early Cretaceous tectonic evolution of the Southern Chichibu terrane, Southwest Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 96 : 71-88.
- 三本健二・森野善広・野瀬一雄. 1990. 鳥ノ巣石灰岩から の厚歯二枚貝 diceratid の発見. 地学研究 39 : 107-110.
- 森野善広. 1989. 福島県相馬地域の小池石灰岩におけるネリネアの産状. 日本ペントス研究会誌 37 : 83-90.
- 森野善広. 1992. 上部ジュラ系小池石灰岩の堆積環境. 堆積学研究会報 37 : 122-124.
- 森野善広. 1993. 高知県物部地域の下部白亜系鳥巣式石灰岩の生成環境. 地質学雑誌 99 : 173-183.
- 森野善広・香西 武・和田 貴・田代正之. 1989. 高知県物部地域の鳥巣式石灰岩を含む下部白亜系美良布層について. 高知大学学術研究報告 自然科学 38 : 73-89.
- Nagao, T. 1933. A new variety of *Toucasia carinata* (Math.) from the Lower Cretaceous of Japan. *Journal of Faculty of Sciences, Hokkaido Imperial University, Series 4, 2* : 163-167.
- 中川衷三・須鎗和巳・市川浩一郎・石井健一・山下 昇. 1959. 黒瀬川構造帯周辺の地質(四国秩父累帯の研究 IV). 徳島大学芸紀要(自然科学) 9 : 33-58.
- Nishi, T. 1994. Geology and tectonics of the Sambosan Terrane in eastern Kyushu, Southwest Japan: Stratigraphy, sedimentological features and depositional setting of the Shakumasan Group. *Journal of the Geological Society of Japan* 100 : 199-215.
- 大賀博道・井龍康文. 2002. 高知県佐川町一つ瀬鉱山でみられる鳥巣石灰岩. 日本古生物学会例会講演予稿集 151 : 57.
- Ohga, H., and Y. Iryu. 2003. Facies analysis of Tithonian-Berriasian limestone in Torinosu area, Kochi Prefecture, Japan. *Berichte des Institutes für Geologie und Paläontologie der Karl-Franzens-Universität Graz/Austria* 7 (B. Hubmann, W. E. Piller, M. Rasser and C. Latal (eds.), 9th International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera. August 3-7, 2003, Graz) : 77.
- 大久保雅弘・松島信幸. 1959. 赤石山地の厚歯二枚貝(1新種). 地球科学 42 : 1-4.
- Pons, J. M., and E. Vicens. 2008. The structure of the outer shell layer in radiolitid rudists, a morphoconstructional approach. *Lethaia* 41 : 219-234.
- Ross, D. J., and P. W. Skelton. 1993. Rudist formations of the Cretaceous: a palaeoecological, sedimentological and stratigraphic review: pp. 73-91 in P. Wright (ed.), *Sedimentology Review* 1.
- Saito, Y. 1964. A rudistid from the Cretaceous deposits of Ryoseki, Kochi Prefecture, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan* 56 : 317-321.
- Sano, S. 1991. Discovery of a coral-rudist buildup in the Miyako Group, northeast Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan* 162 : 794-800.
- Sano, S. 1995. Lithofacies and biofacies of Early Cretaceous rudist-bearing carbonate sediments in northeastern Japan. *Sedimentary Geology* 99 : 179-189.
- 佐野晋一. 2000. 見えない"礁"を推定する—北海道中央部下部白亜系石灰岩を例として—. 月刊地球号外 29 : 45-59.
- 佐野晋一. 2003. 白亜紀海洋無酸素事変と炭酸塩プラットフォームの"溺死". 化石 74 : 20-26.
- 佐野晋一・ピーター W. スケルトン・武井雅彦・松岡 篤. 2007. 愛媛県城川地域の上部ジュラ系今井谷層群下相層中の鳥巣式石灰岩岩塊より厚歯二枚貝の発見. 地質学雑誌 113 : 500-503.
- 佐藤裕一郎. 1999. 大分県に分布するジュラ紀鳥巣式石灰岩中の化石. 大分地質学会誌特別号「西南日本石灰岩についてのシンポジウム」5 : 15-33.
- Scott, R. W. 1995. Global environmental controls on Cretaceous reefal ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 119 : 187-199.
- Shikama, T., and K. Tanabe. 1970. Late Cretaceous *Rudistes* from Uwajima, Ehime Prefecture, Shikoku, Japan. *Science Reports of the Yokohama National University, Section II, Biological and geological sciences* 17 : 49-58.
- 白石史人・早坂康隆・高橋嘉夫・谷水雅治・石川剛志・松岡淳・村山雅史・狩野彰宏. 2005. 高知県仁淀村に分布する鳥巣石灰岩のストロンチウム同位体年代. 地質学雑誌 111 : 610-623.
- Skelton, P. W. 1978. The evolution of functional design in rudists (Hippuritaceae) and its taxonomic implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* 284 : 305-318.
- Skelton, P. W. 1985. Preadaptation and evolutionary innovation in rudist bivalves. *Special Papers in Palaeontology* 33 : 159-173.
- Skelton, P. W. 1999. Synoptic guide to Kimmeridgian rudists for the Kelheim field visit: pp. 83-89 in R. Höfling and T. Steuber (eds.), Fifth International Congress on rudists. Abstracts and Field Trip Guides. Erlanger geologische Abhandlungen 3.
- Skelton, P. W. 2003a. Rudist evolution and extinction - a North African perspective: pp. 215-227 in E. Gili, H. Negra and P. W. Skelton (eds.), North African Cretaceous carbonate platform systems. NATO Science Series, IV. Earth and Environmental Sciences 28. Kluwer Academic Publishers.
- Skelton, P. W. 2003b. Changing climate and biota—the marine record: pp. 163-184 in P. W. Skelton (ed.), *The Cretaceous World*. Cambridge University Press.
- Skelton, P. W. 2006. Proposals for a revised classification of rudist bivalves. *Organisms Diversity & Evolution* 6, Electronic Supplement 16 (<http://www.senckenberg.de/odes/06-16.htm>), Part 1 : 71.
- Skelton, P. W., and J.-P. Masse. 2000. Synoptic guide to Lower Cretaceous rudist bivalves of Arabia: pp. 85-95 in R. W. Scott and A. Alsharhan (eds.), SEPM Special Volume, Middle East Models of Jurassic/Cretaceous Carbonate Systems 69.
- Skelton, P. W., and A. B. Smith. 2000. A preliminary phylogeny for rudist bivalves: shifting clades from grades: pp. 97-127 in E. M. Harper, J. D. Taylor

- and J. A. Crame (eds.), *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Special Publication Geological Society (London) 177.
- Sohl, N. 1987. *Creataceous gastropods : contrasts between Tethys and the temperate provinces*. Journal of Paleontology 61 : 1085-1111.
- Takashima, R., H. Nishi, B. Huber and M. Leckie. 2006. Greenhouse world and the Mesozoic ocean. Oceanography 19 : 82-92.
- 武井雅彦・松岡 篤. 2004. 愛媛県城川地域に分布する上部ジュラ系今井谷層群下相層中の含大型化石泥質岩岩塊. 地質学雑誌 110 : 146-157.
- 田村 実. 1960. 鳥巣層群及び類似層の層位学的研究. 熊本大学教育学部紀要 8 特別号 : 1-40.
- Tamura, M. 1961. The Torinosu Series and fossils therein. Japan Journal of Geology and Geography 32 : 219-252.
- Tanaka, H. 1989. Mesozoic formations and their molluscan faunas in the Haidateyama area, Oita Prefecture, Southwest Japan. Journal of Hiroshima University, Series C, 9 : 1-45.
- Tanaka, H., T. Miyamoto, M. Tashiro, T. Takahashi. 1996. Bivalve fauna from the Pre-Sotoizumi Group developed to the North of Mt. Haidate, Oita Prefecture, Kyushu. Memoirs of the Faculty of Education, Kumamoto University. Natural Science 45 : 11-52.
- 田代正之. 1992. 「化石図鑑」日本の中生代白亜紀二枚貝. viii+307pp. (オンライン版 : http://scl.cc.kochi-u.ac.jp/~ykondo/c_bivalves.html)
- 田代正之・池田昌久. 1987. 熊本県八代山地の下部白亜系. 高知大学学術研究報告 自然科学 36 : 71-91.
- 植松英行. 1997. 福島県相馬中村地域の鳥ノ巣型石灰岩の有孔虫と堆積環境. 「平成8年深田研究助成」研究報告: 225-234.
- Wynn Jones, R. 2006. *Applied Palaeontology*. 434 pp. Cambridge University Press. Cambridge.
- Yabe, H., and S. Nagao. 1926. *Praecaprotina*, nov. gen. from the Lower Cretaceous of Japan. Science Reports of the Tohoku Imperial University, Second Series, 9 : 21-24.
- 山際延夫・平郡秀一郎. 1987. 大分県津久見地域四浦半島に分布する津井層産出の珊瑚化石について. 大阪教育大學紀要 第3部門 36 : 27-37.
- Yanin, B. T. 1975. The first find of the genus *Monopleura* (Rudista) in the Tithonian of the Crimea. Paleontological Journal 9 : 291-295.
- Yanin, B. T. 1989. The Jurassic and Cretaceous rudists : stratigraphical and geographical distribution. 214 pp. 16 pls. Nauka. Moskva. (in Russian).
- Yehara, S. 1920. A Pachyodont Lamellibranch from the Cretaceous Deposits of Miyako in Rikuchu. Journal of the Geological Society of Japan 27 : 39-44.
- 横溝宏佳・佐藤裕一郎・野田雅之. 1990. 大分県三重町南部の下部白亜系産化石 (II). 大分大学教育学部研究紀要 12 : 295-311.