

37

URBAN KUBOTA

アーバンクボタ・SEPTEMBER 1998 特集＝古琵琶湖とその生物 付図＝古琵琶湖層群の地質図(1:200,000)

株式会社クボタ



南側上空からみた琵琶湖の航空写真、写真提供：水資源開発公団琵琶湖開発総合管理所

URBAN KUBOTA 37


アーバンクボタ NO.37 SEPTEMBER 1998 株式会社クボタ

目次


特集 = 古琵琶湖とその生物

1 古琵琶湖の変遷と琵琶湖の形成	2
吉川周作 + 山崎博史	
2 植物相の変遷	12
木田千代美	
3 珪藻類の変遷	16
田中正明	
4 貝類の変遷と固有種の成立	20
松岡敬二	
5 コイ科魚類相の変遷	32
中島経夫	
6 脊椎動物化石とその起源	46
高橋啓一	


付図 = 古琵琶湖層群の地質図 (1:200,000)



写真上 = 葛籠(つづら)尾崎のやや西北西上空から西浅井町大浦方向を望む。
琵琶湖北部にみられる沈水地形。



写真中 = 志賀町北部, 比良山地上空からみた琵琶湖西岸の景観。画面中央のやや上, 内湖を抱いているのが雄松崎。その上方の山の稜線の先端は明神崎。その向こう側は安曇川のデルタで, 安曇積川の河口が見える。



写真下 = 南湖東岸の守山市上空からみた西岸の堅田丘陵・比良山地。手前は琵琶湖大橋, すぐ下方には「エリ」が見える。

写真はいずれも1983年10月。撮影: 渡部まなぶ。

発行所 = 株式会社クボタ

大阪市浪速区敷津1丁目2番42号

発行日 = 1998年9月

編集製作 = (有)アーバンクボタ編集室

図版作成 = スタジオ・ツノ

印刷 = 大日本印刷株式会社大阪工場

古琵琶湖の変遷と琵琶湖の形成

吉川周作 = 大阪市立大学理学部助教授
山崎博史 = 広島大学学校教育学部講師

座談会

古琵琶湖の変遷と琵琶湖の形成

吉川周作 = 大阪市立大学理学部助教授

山崎博史 = 広島大学学校教育学部講師

植物相の変遷

木田千代美 = 琵琶湖博物館

珪藻類の変遷

田中正明 = 四日市大学環境情報学部教授

貝類の変遷と固有種の成立

松岡敬二 = 豊橋市自然史博物館

コイ科魚類相の変遷

中島経夫 = 琵琶湖博物館

脊椎動物化石とその起源

高橋啓一 = 琵琶湖博物館

古琵琶湖層群

編集 本日は、古琵琶湖とその周辺に見られる生物の変遷などを中心にいろいろとお話を伺いたいと思います。古琵琶湖層群については、本誌の29号で東海層群と共に特集しておりますが、その後、調査・研究が進んで当時は不明だった部分も明らかにされていると聞いております。その辺の新しい知見を含めて、まず最初に古琵琶湖層群の全体的な概要からお話しただければと思います。

吉川 古琵琶湖層群といわれるのは、南は三重県の上野盆地から、北は滋賀県の近江盆地(琵琶湖を含む)にかけて、南北約50kmにおよぶ広い範囲に分布し、盆地縁辺では主として丘陵をつくり、盆地内の平野部や湖底下では地下に埋没している鮮新世～更新世の地層をいいます。年代は、約400万年前から約40万年前までにあたります。

この時代、この地域には湖があって、それは形や位置を変えながら南から北へ移動してきたのですが、その昔の湖(古琵琶湖)につもった地層と、湖周辺の沖積平野や扇状地などにつもった地層をあわせて古琵琶湖層群と呼んでいます。したがって古琵琶湖層群の場合には、そのすべてが淡水成の地層からなっていて、大阪層群のように海成の地層を挟みません。この点が古琵琶湖層群の大きな特徴の1つになっています。

古琵琶湖層群の基盤岩類

古琵琶湖層群の地質図は、今回は20万分の1スケールのもので付図として本誌にはさみこまれます。この図に見るように、古琵琶湖層群の分布する上野盆地～近江盆地の周囲には、北東側から東側にかけては伊吹山地・鈴鹿山脈・布引山地が連なり、北西側から南西側にかけては比良山地・田上山地や大和・信楽高原、そして南側には室生山塊があって、この内陸盆地を取り囲んでいます。

これらの山地や高原をつくっている地層・岩体の多くは、いうまでもなく丘陵や盆地の地下にも存在し、古琵琶湖層群は、これらの基盤岩類とは不整合の関係でその上位に重なり

ます。これらの基盤岩類について古い方から簡単に触れますと、近江盆地の南、滋賀県と三重県のほぼ県境付近を境にして、その北側は中・古生代の堆積岩からなっていて、丹波帯と呼ばれます。その南側は領家帯で、古期の花崗岩類や変成岩類が分布します。

近江盆地の周辺には、丹波帯の山地の脊梁部に花崗岩類が分布しますが、これは白亜紀～古第三紀初期に貫入したものです。比良・比叡・鈴鹿・田上などの各花崗岩体をつくっており、近江盆地南部では野洲川の北側にもこの花崗岩が顔を出しています。

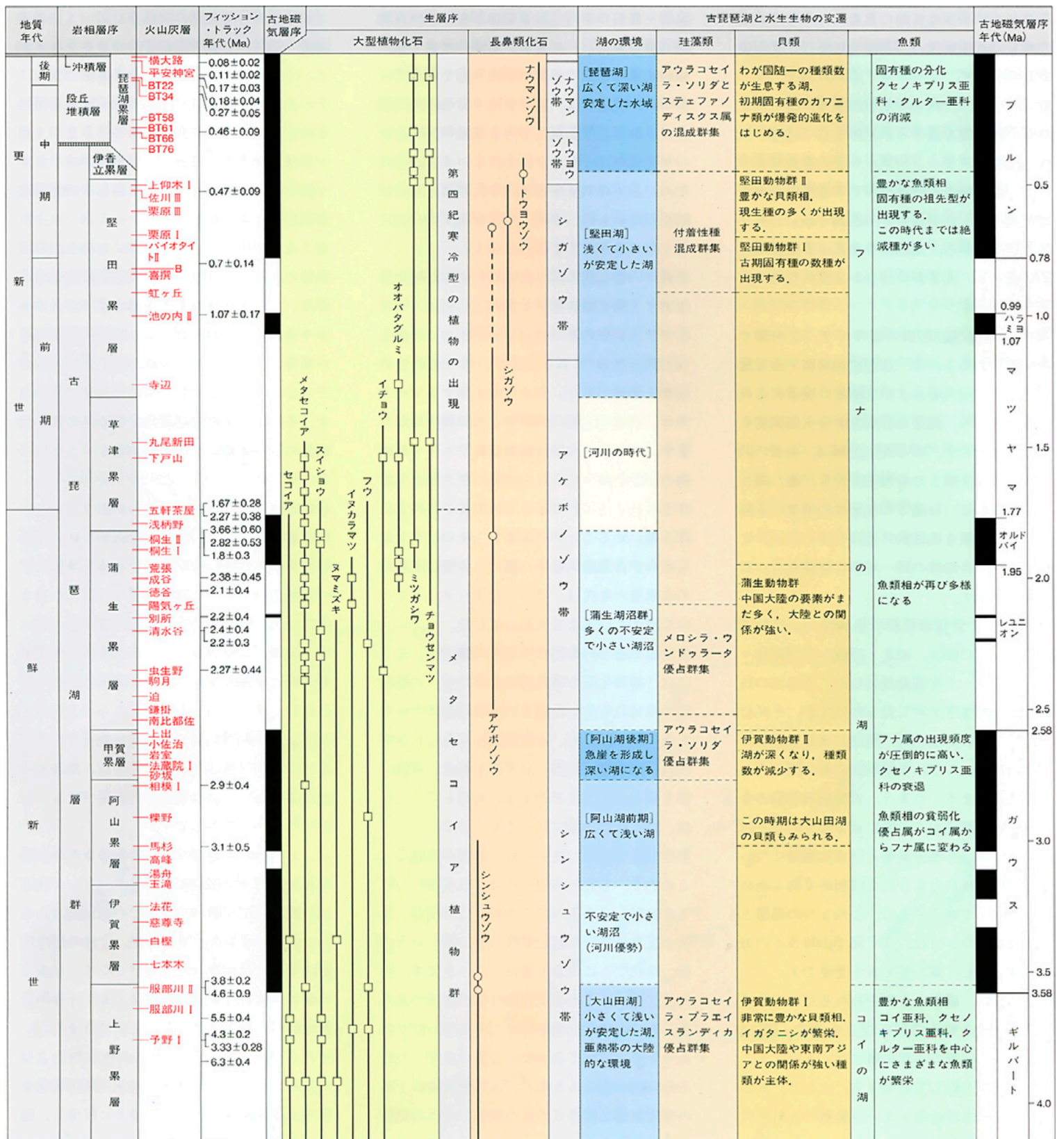
またこの時代には、湖東地域にはカルデラを伴う大規模な酸性火山活動が発生しております。それらの火山岩類や岩脈類は湖東流紋岩類と呼ばれ、鈴鹿山脈西縁では南北に長い楕円状の岩体を形成し、平野部では安土山や観音寺山など多くの小山をつくっています。琵琶湖に浮かぶ沖島も湖東流紋岩類でつくられたものです。

中新統は、新第三紀中新世に西日本に広がった古瀬戸内海の堆積物(第一瀬戸内累層群)で、各地に散在して分布し、地域ごとに異なった地層名で呼ばれています。滋賀県甲賀郡の野洲川上流の土山町からその東部に広がるのは^{あゆかわ}鮎川層群、三重県阿山郡の服部川上流の阿波地域に分布するのは阿波層群、京都府宇治田原町の奥山田にも同じ地層が分布し、これは^{つづき}綴喜層群と呼ばれます。これらの地層からは多くの海生の貝類化石が産出します(なお第一瀬戸内累層群については、本誌の28号で紹介されていますから参照してください)。

古琵琶湖層群の層序および柱状図

古琵琶湖層群は、全体の層厚は1,500m以上で、それらは主として層相の違いから、下位から上位に向かって、上野累層、伊賀累層、阿山累層、甲賀累層、蒲生累層、草津累層、堅田累層、伊香立累層に区分されます。このうち、上野累層から草津累層までは本誌29号の内容と変わりません。その上位の堅田累層と伊香立累層とが、今回、明らかになったものです。また湖底下の地層として、新たに琵琶

図1-1 - 古琵琶湖層群の層序図



琵琶湖累層を区分しています。いずれにしても各累層の分布は地質図に見るとおりで、下位の地層ほど南東側に、上位の地層ほど北西側に分布します。

地質図では、これらの累層のうち、泥がちな地層、砂や礫も混ざるが全体としては泥が主体の地層はグリーン～ブルー系の色調で示し、一方、礫や砂が主体となっている粗粒な地層は黄系・オレンジ系などの色調で示してあります。ですから、地質図を見れば各累層の層相の違いも、大まかには分かっていたかと思えます。

図1・1は古琵琶湖層群の層序です。この図で火山灰層とあるのは、古琵琶湖層群・段丘堆積物とその相当層および沖積層に挟まれる火山灰層のうち、鍵層となる主要な火山灰層を記したものです。ある火山灰層は、過去の同一時間間に堆積したものですから、離れ離れの丘陵やあるいは地下の地層中に挟まれる同一の火山灰層を広域的に追跡していけば、これにより、各地域の同一層準の地層を互いに対比できます。

図1・2は、古琵琶湖層群の柱状図および対比図です。この図は、湖北・湖西・琵琶湖底・湖南・湖東・上野盆地周辺など、各地域の代表的な岩相層序を示したのですが、それだけでなく、各地域の同一層準の地層を鍵層の火山灰層で結んで、各累層間の層序関係をも示してあります。つまり、古琵琶湖層群の全体的な層序関係がこの図に示されているわけです。このうち堅田累層と伊香立累層については、いま触れたように今回初めて明らかになったものです。それで、この2つの累層と層序関係については、すぐ後で山崎さんの方から少し詳しく話してもらう予定です。火山灰層は、鍵層として使われるだけでなく地層の年代を知るのにも役立ちます。図1・1には、火山灰層の名称の横にフィッシュントラック年代を記してあります。これは、火山灰に含まれるジルコンという鉱物の放射年代をもとに年代値を算出するもので、この欄には、この方法で得られたそれぞれの火山灰層

の年代値を示してあります。

地層・岩石の年代を知るには、もう1つ古地磁気層序も用いられます。地球の歴史では、地球磁場の逆転する時期が繰り返し起きていますが、現在では、世界各地の岩石磁気の調査から数百万年前頃までの古地磁気層序とその年代値がほぼ明らかにされています。このため、古地磁気層序とその年代値は非常に信頼性の高いものとなり、地層の国際的対比にも1つの基準として使われます。

それが一番右側に示した標準的な古地磁気層序です。例えば鮮新世と更新世の境は、マツヤマクロン中のオールドパイサブクロンの直上(約175万年前)におかれます。また更新世の前期・中期の境は、マツヤマクロンとブルンクロンの境(約78万年前)が1つの目安になります。ですから古琵琶湖層群についても堆積物の磁性を調べ、これを標準的な古地磁気層序と対比することによって各累層の年代をほぼ正確に知ることが出来ます。その結果を記したのが古地磁気層序の欄で、古琵琶湖層群の各累層の年代は、こうしたデータにもとづいて決めていることを示しました。

古地磁気層序の右側は生層序の欄です。ここには、植物化石と哺乳動物化石など、古琵琶湖の周辺に生息した陸上の生物の層序を示してあります。一方、古琵琶湖に生息した水生生物、珪藻類・貝類・コイ科魚類などが湖の移り変わりと共にどのように変遷してきたかは、水生生物の欄に示してあります。

本日は、これらの生物たちの物語が主題で、このあと、各先生方からそれぞれ生物についてのお話があるわけですが、この場合、生物の生息していた湖や平野の姿・形というのは、時代ごとに大きく変わっていきます。それで、あらかじめ古琵琶湖層群の変遷のあらましを、古地理図を中心にごく大ざっぱではありますが述べておきたいと思えます。ただ古地理図の話に入る前に、古琵琶湖層群上部の堅田累層と伊香立累層の問題、それに琵琶湖累層などについて、山崎さんから話していただくのがよいかと思えます。

堅田累層と伊香立累層

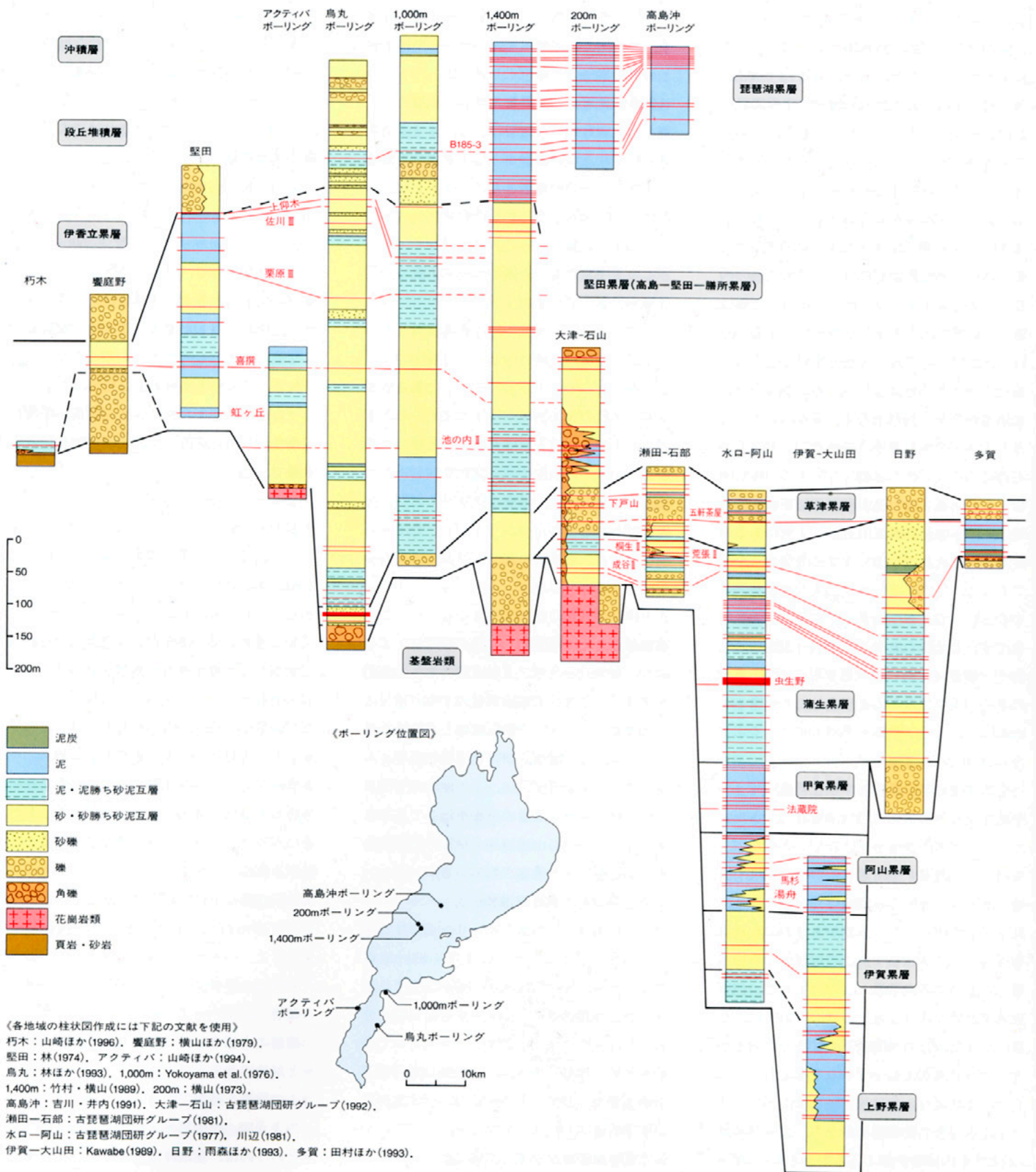
《古琵琶湖層群上部の問題点》

山崎 地質図で古琵琶湖層群の分布をみると、一番南側に最下位の上野累層が分布し、その上位の伊賀累層・阿山累層・甲賀累層はそれぞれ少しずつ北側へずれていきます。蒲生累層になると、湖南から湖東にかけて大きく広がり、その上位の草津累層もその北側に東西に広くみられます。

ところがその上位の堅田累層になると、草津累層の北側には沖積平野や琵琶湖が大きく広がり、これらに覆われて地層の様子がよく分かりません。この地域でも、地下に堅田累層が分布しているわけですが、堅田累層の地表での分布域は琵琶湖の西側にとんでしまいます。そして、従来の地質図では、堅田累層は湖西の堅田丘陵にだけ分布するものとされておりまして。

本誌の29号では、山形大学の川辺さんが、上野盆地を中心に主として古琵琶湖層群の下部の方を紹介され、上野累層から蒲生累層までの堆積盆地について詳しく述べられています。そこには、古琵琶湖層群全体の層序表も載っていますが、その表では、草津累層と堅田累層の間には間隙があり、層序関係は不明とされています。というのも、これらの上位の地層は、新しい段丘層や沖積層に被覆されているので地層の露出が限られており、地表での地質調査だけでは層序関係を証拠づけることができなかったからです。

そこで今回は、地下のデータを得るために湖岸部や湖底下で行われているボーリング調査の試料を詳しく調べ、地表での地質調査とあわせ検討しました。その結果、上述の層序関係の不明部分が分かっただけでなく、湖底下の地層も含めて古琵琶湖層群上部の全体的な層序関係を明らかにすることができました。それを図示したのが、図1・2の柱状図および対比図です。この図では、従来の堅田累層を新たに堅田累層と伊香立累層とに区分し、従来の大津・石山地域の膳所累層と饗庭野地域の高島累層の一部を堅田累層に含めています。



さらに湖底下の地層として琵琶湖累層を新称しています。以下、地域ごとにお話します。

《大津 - 石山地域の堅田累層》

従来から、湖西の堅田丘陵の地層(堅田累層)と湖南の大津 - 石山地域の地層(膳所累層)とが連続しているのか、していないのかという問題がありました。柱状図で堅田を見ますと、下の方に喜撰火山灰層がありますが、大津 - 石山の柱状図にはこの火山灰層が見つかりません。一方、大津 - 石山の柱状図では、草津累層の上位の地層中に、下の方に池の内火山灰層が挟まれますが、この火山灰層は堅田では見つかりません。このため地表の地質調査では、草津累層と堅田累層は層序的に重なることが予想されても、それを決定づける証拠がなかったわけです。

ところが、湖西の雄琴の湖岸にあるアクティブのボーリングコアを調べたところ、柱状図に見るように2枚の火山灰層がはさまれていて、上のものが喜撰火山灰層、下側にあるのが池の内火山灰層であることが分かったのです。こうして、この2枚の火山灰層が連続する地層中で上下に挟まれていることが証明され、堅田丘陵の地層と大津 - 石山地域の地層とが確実に対比でき、草津累層と堅田累層の層序関係も明らかになりました。大津 - 石山地域の地層を、堅田累層相当層として示したのが今回の地質図です。

《堅田丘陵の堅田累層と伊香立累層》

堅田丘陵に分布する古琵琶湖層群は、これまで一括して堅田累層と呼ばれていましたが、今回、この累層を堅田累層と伊香立累層に区分しました。堅田の柱状図では、その最上位に主に亞角礫からなる地層があり、これは龍華砂礫層と呼ばれます。この地層とその相当層を新たに伊香立累層と名づけました。伊香立累層を新たに区分したのは、この時期の岩相の変化が、琵琶湖湖底下の地層との関連からも1つの画期となっていると考えられるからで、これについては後で触れます。

ですから従来の堅田累層のうち、龍華砂礫層(およびその同時異相である山下互層)を除い

た部分が堅田累層になります。堅田累層と伊香立累層の境には上仰木火山灰層が挟まれます。地質図には、堅田丘陵における堅田累層と伊香立累層の分布を示しました。

《饗庭野地域の堅田累層と伊香立累層》

湖北の饗庭野地域の地層は、これまで高島累層と呼ばれ、堅田累層の上位に重なる古琵琶湖層群の最上位の地層とされてきました。しかし、堅田累層と高島累層の層序関係についての明確な証拠があったわけではなく、川辺さんの層序表でも、両累層の境は実線ではなく点線で示されています。

そこで今回、この地域の地層を再検討してみました。饗庭野地域の地層は、柱状図のような岩相になっていて、図の中ほどにある砂層中には2枚の火山灰層が挟まれます。その下の方の火山灰層は大宝寺火山灰層と呼ばれていますが、その岩相や岩石記載的性質をよく検討しますと、堅田累層に挟まれる喜撰火山灰層にあたるのが分かりました。ですから、少なくともこの砂層の部分は堅田累層相当層ということになります。

この砂層の上位には礫層が重なります。この礫層の岩相は、堅田丘陵の龍華砂礫層とよく似ています。それで、この時期におきた変動を考慮し、主として堅田累層の上位に重なる厚い礫層であるという層序関係と岩相的な類似性から、この礫層を伊香立累層相当層とみなしました。地質図には、この地域の堅田累層相当層と伊香立累層の分布を示してあります。なお大津 - 石山地域にも伊香立累層相当層が小分布すると推定されています。

《湖底下の堅田累層相当層》

湖底下や湖岸で行われたボーリングの柱状図をみますと、アクティブおよび1,400m地点では、下位に池の内火山灰層がはさまれることから、湖底下に厚い堅田累層相当層が分布しているのが分かります。アクティブでは堅田累層は基盤の花崗岩上に不整合関係で重なりますが、烏丸、1,000m、1,400m地点では草津累層の上位に重なります。草津累層は礫層が主体の非常に粗粒な地層で

すから、草津累層から堅田累層に変わる境では、岩相が礫層から砂やシルトへ、あるいは砂礫からシルトや粘土へと、粗粒な堆積物から細粒な堆積物へと変わるのが特徴で、それが堅田累層の下限と認められます。それを結び、図のような線が引けるわけです。

琵琶湖累層

北湖の湖底で行われた1,400mボーリングの柱状図を見ますと、最上位には厚い粘土層があります。この粘土層は、厚さ250mのきわめて均質な粘土で、現在の琵琶湖につながる湖が誕生したときから堆積しはじめ、それ以降、比較的安定した水域が続く中で湖底につきもり続けてきたものです。

それで、この粘土層を新たに琵琶湖累層と名付けることにしました。つまり現在の琵琶湖につながる湖に堆積した湖底堆積物が琵琶湖累層で、200mボーリングや高島沖ボーリングにみられる粘土層もこれにあたります。琵琶湖累層が堆積しはじめる年代、柱状図に見られる砂層と粘土層の境の年代は、試料中から産出する微化石や火山灰などから推定すると約41~42万年前と考えられます。

一方、堅田累層と伊香立累層の境には、前述したように上仰木火山灰層が挟まれます。この火山灰層の年代は、約50~60万年前で、これが両累層の境の年代になりそうです。したがって、場所によっては時間的なずれがありますが、大きく見れば、北湖では堅田累層相当層の上限は、砂層と粘土層の境付近にあたるだろうと思います。それで柱状図にはこの層準を破線でつなぎました。

次に、南湖の東岸で行われた烏丸でのボーリングと守山の1,000mボーリングの柱状図を見ますと、いずれの柱状図を見ても、上仰木火山灰層の層準より少し上の部分で、砂層から礫層へと変わっているのが分かります。この礫層の卓越する層準は、地表での伊香立累層と対比できそうですから、南湖の柱状図ではこの層準を破線でつなぎました。

このように、堅固累層・伊香立累層の境の時期というのは、盆地縁辺地域では一様に礫層

が堆積しはじめ、同時に盆地中心部では粘土層の堆積が始まって、現在の琵琶湖につながる湖が形成される画期的な時期にあたっています。こうした大きな変動があるために、今回、新たに堅田累層と伊香立累層を区分し、同時に琵琶湖累層を設けました。

つまり隆起域の地表部では、伊香立累層とその上位の地層(段丘堆積層および沖積層)がつもって現在にいたりますが、これと同じ時期に、沈降域の琵琶湖の湖底につもった堆積物が琵琶湖累層ということになるわけです。

古琵琶湖の変遷と琵琶湖の形成

- 古地理図を中心に -

《今回の古地理図の特徴》

吉川 いまの山崎さんのお話の中にもありましたが、古琵琶湖層群の下部については、本誌29号に川辺さんの詳しい紹介があります。そこには、古琵琶湖層群の上野累層下部から甲賀累層中部まで、各累層を中心に6枚の古地理図が載っています。ですから、是非とも同誌も一緒に見てほしいのですが、ただその古地理図と、今回の古地理図とは性格が大分違います。

もともと古地理図というのは、昔の地形や古生態を復元するものです。しかし、地層の堆積した地域は堆積物を手掛かりに復元できませんが、堆積物を供給した周辺の山地は、浸食され消失していますからデータがなく、復元が困難です。そのため新しい時代は別として、山地の地形まで描いた古地理図はほとんどなく、また誰も描きたがりません(笑)。

しかし古琵琶湖層群のように、その発達過程で、湖や山地が大きく変動していることが明らかな場合には、山地部を空白にした古地理図では、変遷の内容やイメージがどうしても片寄ってしまいます。それで本日は、敢えて山地の復元という新しい試みに挑戦した古地理図を見ていただくことにしました。

図1・3A～Eの5枚の図がその古地理図で、これは、今回の地質図をまとめてくれた橋本定樹さん(関西大学第一高校)が作成されたものです。古地形の復元の方法は、簡単にいえば

まず基盤の地形をつくります。次に堆積物と供給源との関係に特定の仮定を設定し、求められたデータによって基盤地形を修正し、山地や周辺の地形を復元していきます。ですから基盤地形が現在に近いほど、復元された地形の信頼性が高いのが特徴です。5枚の図の中では、約100万年前のD図や約30万年前のE図は復元のレベルはかなり高く、信頼できるように思います。それ以前の3枚の図は、山地の位置や方向性というレベルで、ごく大まかに見てください。

これら5枚の古地理図を並べますと、周辺の地形が大きく変化する中で、古琵琶湖がさまざまに姿・形を変えながら、南から北へと移っていく様子が分かります。以下、各古地理図を中心にお話しますが、ただ5枚の古地理図は、変遷の大筋を示すのが狙いなので、図の間隔は約80～100万年です。累層ごとにはなっていませんし、また重要な湖が抜け落ちている場合もありますので、その辺のことは話の中で補っていくつもりです。

《大山田湖とその前後の時代》

図のAは、上野累層が堆積した時期の中ごろ、約380万年前の古地理図です。約400万年前、準平原的な地形が広がるなか、現在の上野盆地とその周辺域に、東北東-西南西方向と北北西-南南東方向にいくつもの断裂が発生します。花崗岩の基盤はブロック状に小さく割れ、各ブロック間に凹凸ができて、周りよりも低くなった地域があらわれてきます。名張、花ノ木、上野市東南、伊賀-大山田の各地域がこれにあたり、これらの凹地には堆積物がつもり始めます。これが上野累層で、古琵琶湖層群の最初の地層です。

堆積が始まった当初は、まだ水域の広がりはなく、各凹地では砂礫や淘汰の悪い粘土が堆積します。やがて島ヶ原、阿山、甲賀などの周りのブロックも少し沈み込み、この地域一帯は、いくつかの小さな堆積盆地が集まる形になって、全域が堆積の場になります。そして落ち込み量の最も大きかった伊賀-大山田地域には、周囲から流れ込んだ水がたまり始

め、水域も広がって、湖が誕生します。これが「古琵琶湖」の始まりで、伊賀-大山田地域にできたので大山田湖と呼んでいます。

この湖の堆積物は大山田粘土層と呼ばれますが、これは、比較的淘汰のよい塊状・無層理の粘土層で、厚さは100m以上もあります。

このことから大山田湖では、比較的安定した水域が長期間 - 粘土層の厚さからみればおよそ20～30万年ほど続いたように考えられます。そして粘土層中には、よく連続する薄い砂層がはさまれているので、水深は浅かったものと思われる。

大山田粘土層はまた、淡水生の珪藻類・貝類・魚類の化石を豊富に産出することでもよく知られています。これらの多様な水生生物の化石類は、この湖の環境と生態系を明らかにするだけでなく、鮮新世の淡水生物とその後の変遷を知るための貴重な手掛かりを与えてくれます。

大山田粘土層の上には、一転して礫層主体の地層が重なります。これが伊賀累層で、大山田湖はこの粗粒な地層に埋積され、消えていきます。しかも見逃せないのは、この礫層には大きな特徴があって、湖東流紋岩の礫をたくさん含んでいるのです。湖東流紋岩の礫を供給できるのは、北方の湖東地域だけです。この時期には、現在の琵琶湖域とその周辺が大きく隆起し、この山塊の激しい浸食に伴って、この礫がはるばると運ばれてきたということになります。

この礫層は、島ヶ原地域では約40mと非常に厚く、この中には径30cmもある大きな礫が含まれます。それが東にいくにつれて次第に小さくなり、最も東側の伊賀-大山田地域では径2～3cm程になってしまいます。伊賀累層は阿山や甲賀地域にも分布しますが、この地域には湖東流紋岩の礫が含まれません。ですから湖東地域から運ばれる礫は、おそらく信楽のすぐ西側を通過して島ヶ原地域に達し、そこから東方に向かって進み、大山田湖を埋め立てたのでしょう。本誌29号には、川辺さんによる伊賀累層堆積初期の古地理図が載って

いますので参照してください。

《阿山湖とその前後の時代》

伊賀累層は、下位から上位になるにつれて細粒化していき、その上には厚い均質な粘土層が重なります。これが阿山累層で、図のBは阿山累層堆積期の中ごろ、約300万年前の古地理図です。

この時期には、図に見るように、現在の琵琶湖からその西方には大きな山地が出現しています。この山地は、いま述べたように伊賀累層の時代に隆起したもので、この時期にはすでに安定期に入っていたと考えられます。ただ最初にお断りしたように、この時代の山地地形は信頼性に欠けますが、いずれにしてもこの地域に、比較的大きな山塊あるいは山脈が存在していたことは間違いありません。

阿山累層は、主として塊状・無層理の厚い粘土層で、最も厚いところでは130mの層厚があり、伊賀・大山田地域、阿山地域、甲賀地域に分布します。阿山累層の上位には、甲賀

累層が重なります。この地層も、阿山累層と同様に塊状・無層理の厚い粘土層ですが、ただし堆積環境は異なっていて、深い湖底に堆積したものです。堆積した場所は甲賀地域が中心で、伊賀・大山田地域には認められません。阿山地域にも、この累層の下部しか分布しません。

阿山累層および甲賀累層の均質な粘土層を堆積したのが阿山湖で、この湖は、阿山累層の時代には、伊賀・大山田から阿山を経て甲賀地域まで大きく広がっていました。

甲賀累層の時代になると、新たな構造運動が発生し、堆積盆地の中心が北に移ります。甲賀地域が激しく落ちこんで、周辺の地域が隆起してきます。阿山地域は陸化し、大きく広がっていた湖は甲賀地域を中心とした狭い湖に変わります。同時に湖の水深は深くなり、沿岸部には断層崖が形成されます。この深い湖の湖底に堆積したのが甲賀累層の厚い粘土層で、この時期の湖は、甲賀累層を堆積した

ので甲賀湖とも呼ばれます。ただ湖としては一連のもので、ここでは、阿山湖の前期・後期として区別しておきます。

《蒲生湖沼群とその前後の時代》

甲賀累層の上には蒲生累層が重なります。古地理図Cは、蒲生累層後半期の約200万年前の時代を描いたものです。

蒲生累層は、当初は水口地域や日野地域で甲賀累層の上に引き続いて堆積しますが、やがてそのすぐ北側に、近江盆地の南縁にそって東西にのびる広い凹みが発生します。こうして、南は湖南地域から鏡山の南を通過して水口・日野地域に至り、さらに北は鈴鹿山脈西縁の多賀地域まで延びる広大な地域が堆積の場になります。この時期、南側の上野累層・阿山累層を堆積した地域はすでに陸化し、低地帯に堆積物を供給し始めています。

蒲生累層の層厚は280～400m、主として砂・シルト・粘土の互層からなりますが、全体的に粗粒なのが特徴です。大山田や阿山・甲賀

のような均質な粘土層が厚く発達しているところはなく、長期にわたる安定した水域があったとは考えられません。ただ場所によっては、厚さ数m、横への連続性も数kmほどですが粘土層がみられます。ですから、この広大な低地帯には、後背湿地や蛇行河川の跡にできる三日月湖のような水域がいろいろな場所にあったと思われます。それで、蒲生湖沼群と呼んでいます。

蒲生累層の堆積した同時代には、京都南部～奈良地域も堆積の場となり、ここには大阪層群最下部が堆積しています。ただし、湖南と京都南部を隔てる高まりがすでに形成されていて、これにより2つの広大な低地帯が結ばれることはなかったようです。

一方、琵琶湖地域の山塊は、長期の浸食によってその規模が次第に縮小してきたと考えられますが、しかし湖東地域には、流紋岩からなる大きな山体がまだ残っています。

《河川の時代》

蒲生累層の上には、引き続き草津累層が堆積します。その分布域は、全体として蒲生累層の北側に移り、北は彦根地域から南は湖南地域まで、近江盆地南縁の丘陵部から平野部の地下一帯に、一部は琵琶湖の湖底下にもみられます。ただし湖東地域の大きな山体に遮られ、蒲生累層の時代のように長大な低地帯が形成されることはありません。堆積の様相もだいぶ違っています。

草津累層は、層厚は約100m、礫層を主体とし、礫・砂・シルト・粘土の互層からなりますが、礫層には亞円礫が多く含まれ、均質な粘土層もなく、蒲生累層よりぐんと粗粒になります。安定した水域のみられないこの時期を、河川の時代と呼んでいます。

草津累層の最下部近くには、層序図にあるように五軒茶屋火山灰層が挟まれます。この層は、古地磁気ではオールドバイサブクロンの直上にあたり、古琵琶湖層群では、草津累層

の時代から第四紀更新世に入ります。蒲生累層の時代と共に、新第三紀の温暖な気候も過ぎ去ります。第四紀が訪れて、寒暖の気候変化が激しくなり、やがて京阪奈地域などでは水河性海水準変動に伴う海進・海退が繰り返されるようになります。

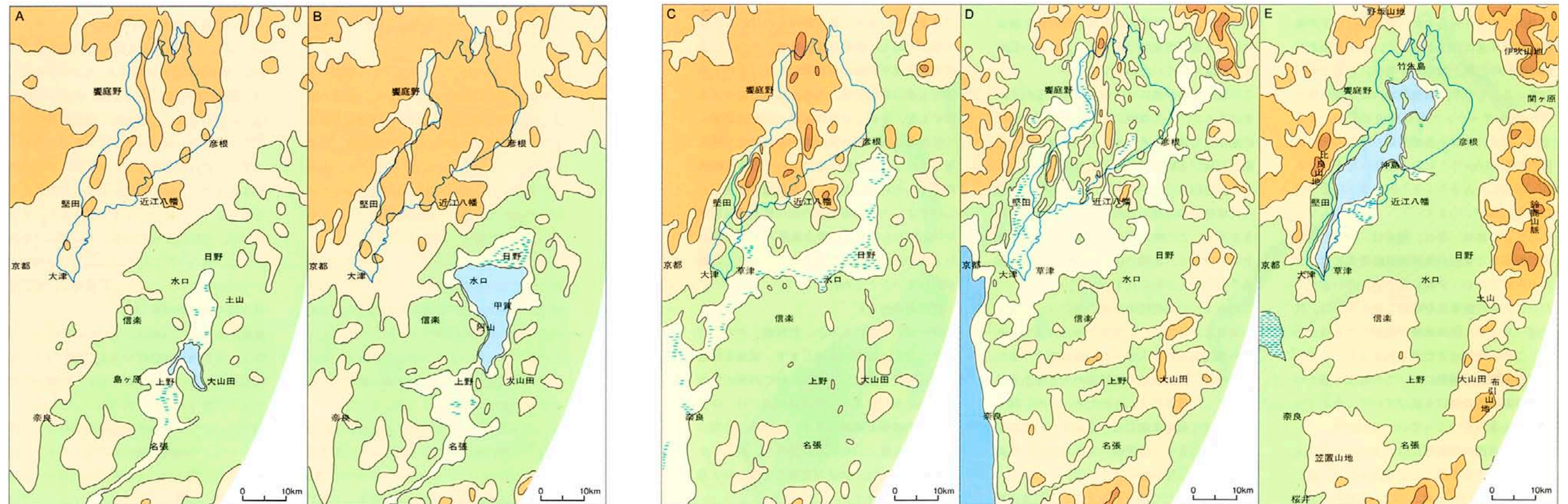
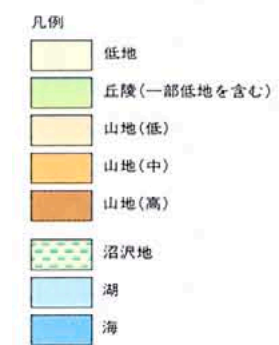
《堅田湖とその前後の時代》

草津累層の上には、堅田累層が重なります。古地理図Dは、堅田累層が堆積した時代の中頃、約100万年前の様子を描いたもので、池の内 火山灰層の層準です。この火山灰層は大阪層群のピンク火山灰層に対比されるもので、この時期、大阪層群ではMa 1の海が大きく広がり、東は宇治・奈良地域まで侵入しています。この海は古琵琶湖層群堆積域の一手前まで迫っていました。

堅田累層は、主として砂・シルト・粘土の互層からなります。さきほど山崎さんからお話しがあったように、この地層になると琵琶湖の西側にも分布が広がります。地表部では、

図1-3 古琵琶湖層群の古地理図

- A: 上野累層堆積期(約380万年前)
- B: 阿山累層堆積期(約300万年前)
- C: 蒲生累層堆積期(約200万年前)
- D: 堅田累層堆積期(約100万年前)
- E: 高位段丘形成期(約30万年前)



湖北の饗庭野地域や湖西の堅田地域、また湖南の大津 - 石山地域に露出しています。

琵琶湖の湖底下では、堅田累層相当層は、北湖の1,400mボーリング地点で層厚約500m、南湖東岸の鳥丸では層厚630mにも達しています。ただ柱状図からも分かるように、湖底下の地層は砂やシルトが主体で、安定した水域が長く続いた形跡はみられません。氾濫原のような状態で沈降と堆積を繰り返し、厚い地層を堆積したのでしょう。

琵琶湖の湖底堆積物や湖底下の基盤地形についての調査は、これまでにボーリングによるものだけでなく、マルチチャンネル反射波地震探査や琵琶湖全域にわたるユニブーム探査などが行われています。最近では、これらの調査で得られたデータをもとに、仏教大学の植村さんと榎キンキ地質センターの太井子さんが琵琶湖湖底下の基盤地形や活構造についてまとめられています。

それによりますと、湖底下の基盤地形および主要な断層は図1・4のようになっています。

この図で注目されるのは、琵琶湖湖底下の基盤地形は非常に起伏が激しく、しかも南北方向に数列の凸部と凹部とが帯状に並んで配列していることです。基盤凹地の最も深い場所は1,400mボーリング地点周辺ですが、ここでは、南北に延びる基盤凹地の東西両側に高低差600~800mほどもある基盤の高まりがあり、それらの高まりもまた凹地帯とほぼ平行に南北に延びています。

そしてこの地域一帯は、現在は、西側の西岸湖底断層系と東側の南岸湖底断層系には含まれる恰好でブロック状に落ち込んでいます。ただこれらの断層系が活動し始めるのは、後述するように堅田累層が堆積した直後からで、この時期にはまだ見られません。したがって堅田累層堆積期には、この起伏の激しい地形は湖域の外側にも延びていて、南北方向の谷や山並みをつくっていたはずで、

その後、東西の両断層には含まれた地域は元の基盤地形の姿を残したまま沈み込み、新しい堆積物に覆われます。当然、基盤の凹地帯

上では、湖底堆積物の厚さは厚くなり、その両側では、基盤の高まりにつれて堆積物は次第に薄くなります。このことは、湖底探査のデータからも明らかにされています。

古地理図Dは、このような湖底下の基盤地形と深度、ボーリング調査による堅田累層の層相と層厚、断層による地層の変位量、それに地表地質の調査結果など、そういったさまざまことを総合して、約100万年前の堅田累層堆積期の古地形を復元したものです。

この時期、上述の基盤の凹地帯には、さきの柱状図に見るようにシルト層が堆積していますが、基盤地形の深度と高低差からみて、両側の凸部帯は、地表上で約400~600mの山並みをつくって南北に延びていたと思われます。

この2つの山並みにはさまれる恰好で、凹地帯つまり堆積の場も北に延びていきますが、その伸びたところにあるのが湖北の饗庭野地域です。そしてここには、堅田累層が堆積しているのです。ですからこの時期には、古地理図に示されるように、饗庭野地域から真っ直ぐに南下し、基盤の凹地帯で琵琶湖を胴切りにし、南湖の東域に達する南北に長い低地帯が形成されていたわけです。

この低地帯の西側には、南北に連なる山並みをはさんで、その西側にもう1つの南北性の凹地が生じます。それが、堅田地域を中心に南北に延びる低地帯で、この地域に形成されるのが堅田湖です。なお、この低地帯につもった堆積物の古流向は南西向きあるいは西向きを示し、この時期には、西側の比良山地側からではなく、東側の山並みから堆積物が供給されたことが知られています。

これら2つの南北性の凹地の南には、湖南から湖東にかけて広い低地帯がみられます。その西端にあるのが大津 - 石山地域です。またこの時期、湖東地域の流紋岩の大きな山体は依然として健在です。そのため、これに隔てられて近江盆地北部には、もう1つの低地帯が形成されます。琵琶湖の北部域には、堅田累層は堆積していないようです。

一方、目を転じて南方をみますと、信楽高原

が次第に輪郭を見せ始め、また東方では鈴鹿山脈から布引山地へと続く南北性の高まりが現れ、現在の地形へと近づいてきます。

ところで堅田湖ですが、従来から、堅田丘陵に存在した堅田累層時代の湖を堅田湖と呼んでいます。ただ古地理図には湖の輪郭を示していませんが、これは、池の内 火山灰層の層準で図を描いているからで、この時期に、堅田地域に湖があったかどうか分からないからです。柱状図に見るように、この火山灰層は、南湖西岸のアクティバでは砂泥互層中に挟まれますが、堅田地域には見られません。ただし堅田丘陵の柱状図は、地表に露出している地層だけを描いていますから、その点を考慮する必要があるわけです。

堅田丘陵からは、いろいろの層準から貝類や魚類の化石が産出し、また層準によってその種類も異なります。それで、あとのお話に関係すると思いますから、ここでは、この累層を構成する部層名にだけ触れておきます。

堅田丘陵の柱状図をみますと、4つの粘土層が挟まれています、最下位のは虹ヶ丘粘土層、その上の砂層は北浜砂層、その上に喜撰火山灰層を挟むのは喜撰粘土層、その上の砂泥互層は高城互層、その上にあるのが比良園粘土層、その上は栗原互層、最上位にあって佐川 火山灰層を挟んでいるのが佐川粘土層です。これらの粘土層は、いずれも比較的均質で、それぞれ安定した湖水域に堆積したものです。とくに最上位の佐川粘土層は層厚が70m以上もあり、伊香立累層の礫層に覆われるまで、比較的長期にわたって安定した湖が続いていたと思われます。

《琵琶湖の形成》

約50~40万年前になると、琵琶湖とその周辺一帯には大きな変動が生じます。盆地を囲む山地は一段と隆起しますが、特に西側の比良・比叡山地が目立ち、盆地縁辺域では、伊香立累層の礫層が堆積します。ほぼ同じ時期に、湖底下の基盤には割れ目が発生し、新しく生まれた湖盆には、琵琶湖累層の均質な粘土層が堆積し始めます。

比良山地から琵琶湖湖底にかけては、北東走向の3本の断層 - 比叡断層、堅田断層、西岸湖底断層があって基盤を切っています。これらはみな西上がり東落ちの断層で、比叡断層は山地と丘陵を、堅田断層は丘陵と湖岸平野を区切ります。そして湖盆の西縁を画しているのが西岸湖底断層で、この東側では基盤が大きく落ち込んでいます。

堅田累層は、西側の基盤ブロックの隆起と東側の基盤ブロックの沈降に伴って大きく変位しており、さらに伊香立累層が上昇する西側山地から供給されていることから、基盤の隆起・沈降は、堅田累層堆積直後に始まったことが分かります。こうして堅田湖は消滅します。それと同時に、この地域は沈降域から一転して隆起域へと変わり、やがて浸食の場となって、丘陵表面は段丘堆積物で彩られていくこととなります。

現在の湖盆の形態は、大きくみれば図1・4に示された3つの大きな湖底断層によって形成されています。このうち、安曇川河口以南の西岸湖底断層系は規模が量も大きく、基盤地形にみられる南北方向の帯状配列を切り、古琵琶湖層群上部を大きく変位させています。野洲川沖から沖島の北東へ延びる南岸湖底断層系は、南東上がり北西落ちの断層で、この断層も基盤地形の帯状配列を切っています。そしてこの2つの断層の間では、基盤とそれを覆う古琵琶湖層群上部は、下位の地層ほど西方へ傾斜する度合いが大きく、湖底下の基盤ブロックは、西岸湖底断層に向かって西へ傾動しながら沈み込んでいます。

湖盆の北縁を画するのは姉川沖を北西に走る東岸湖底断層系です。北東上がり南西落ちの断層で、これも基盤地形を切っています。これらの3つの断層に囲まれた湖盆は、全体

として西に傾き、基盤地形の姿をとどめながら徐々に沈み込み、湖域を次第に拡大していきます。古地理図Eは約30万年前の状態です。すでにこの時期には、琵琶湖は南北に長大な湖に成長しています。この頃、周辺の丘陵部では高位段丘が形成されています。

図1・5は、琵琶湖の湖底地形の概略です。琵琶湖の湖面は標高85m、琵琶湖大橋を境に南湖と北湖に分けられますが、南湖は平均水深4mと非常に浅く、湖底も平坦です。北湖には最深部が2ヵ所あり、南のものは水深約75m以上、北の方は水深80~90mで、琵琶湖で最も深い場所になっています。いずれの最深部も西岸近くにあつて、東に緩く、西に急な湖底地形をつくり、基盤の西方への傾動沈降を反映しています。北部周辺の沈水地形の陰しさからみても、現在では、湖盆の沈降中心は北部に移っているのかもしれない。

図 1・4 - 琵琶湖湖底堆積物下の基盤等深度線図
 <植村・太井子, 1990>

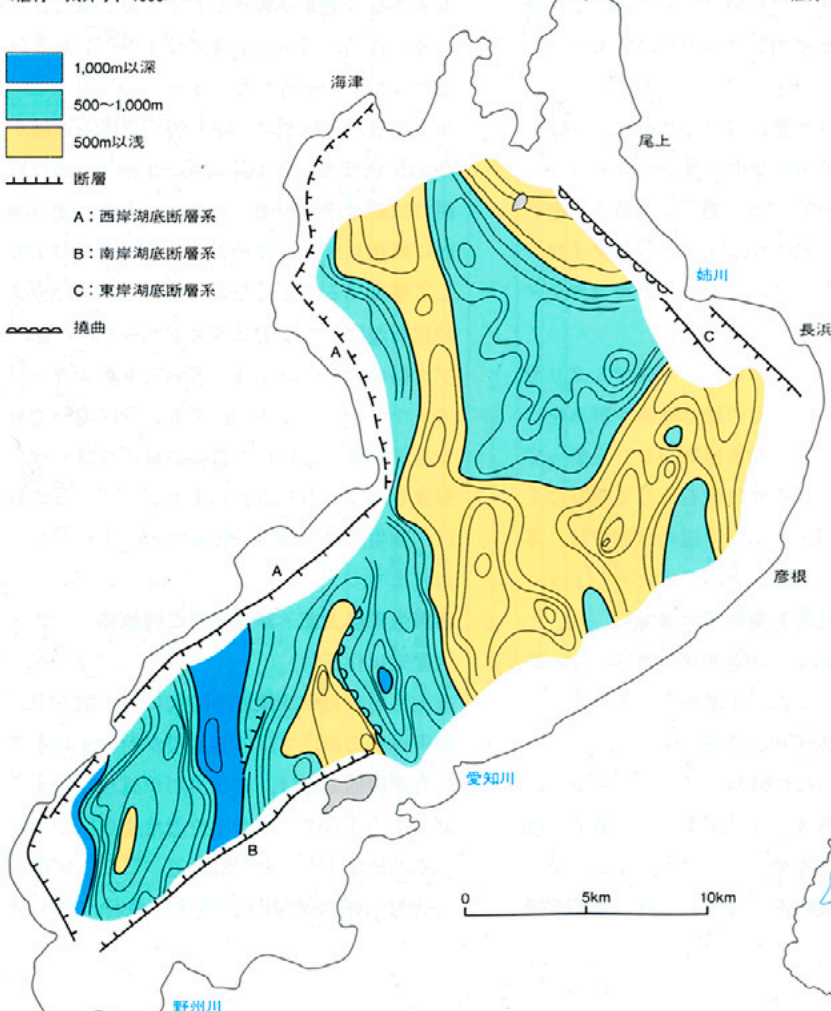
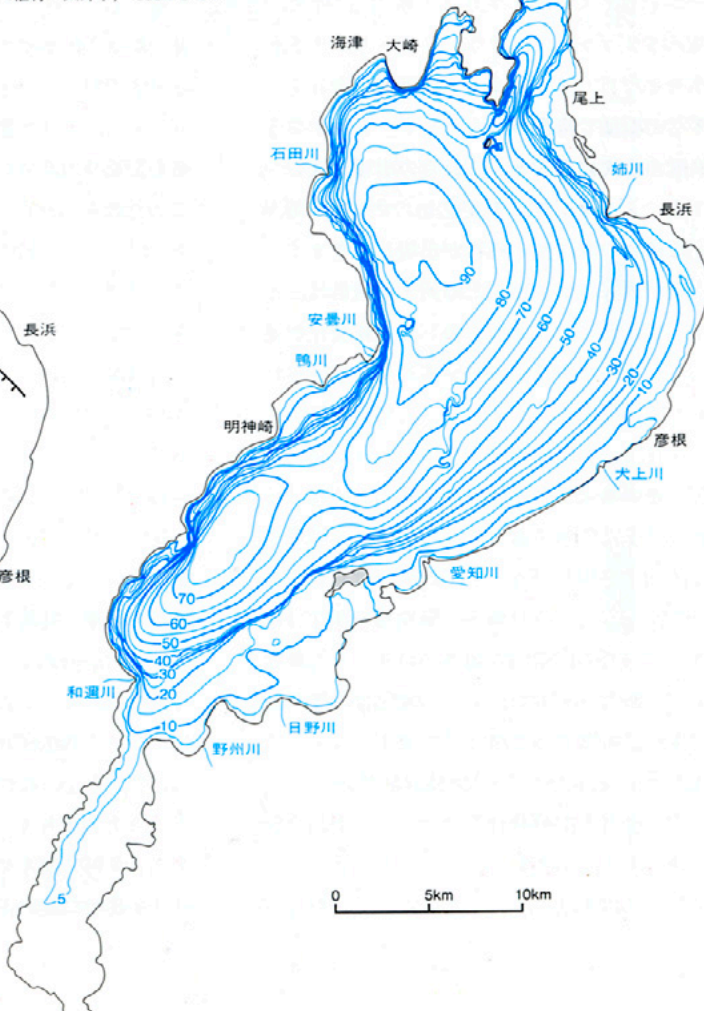


図 1・5 - 琵琶湖湖底の等深線図
 <植村・太井子, 1990による>





植物相の変遷

木田千代美 = 琵琶湖博物館

古琵琶湖層群の大型植物化石

木田 近畿地方の鮮新・更新統の大型植物化石の研究は、大阪市大におられた三木茂先生によって始められ、その基礎も先生によって築かれています。この時代の植物化石は、まだ十分に固結していない堆積物に含まれるので、石化していない果実・種・葉・枝など多く見つかります。先生は、それらを植物遺体 (remain) と呼び、1938年から1960年代にかけて膨大な数の標本を採取され、それをもとに近畿地方の鮮新・更新統の大型植物遺体層を明らかにされたわけです。

その後、古琵琶湖層群の層序の研究が進み、三木先生の調べられた植物遺体をはじめ、新たに調査された大型植物化石の層位も明らかになってきます。その結果が吉川さんの示された層序に要約されているわけです。

この層序に見るように、古琵琶湖層群の植物化石は、上野累層から蒲生累層までは、メタセコイア、スイショウ、セコイア、ヌマミズキ、イヌカラマツ、フウ、イチヨウ、オオバラモミなど、メタセコイア植物群を構成する多くの樹種で特徴づけられます。それが草津累層の時代になると、これらの樹種が減少し、ブナ、ミツガシワ、チョウセンマツなど第四紀の植物や寒冷型の植物が出現してきます。古琵琶湖層群が堆積した鮮新・更新世は、氷期・間氷期に代表される激しい気候変化が進行し、そのなかで現在の日本列島が形成されてくる時代です。ですから、古琵琶湖層群にみられる植物化石相の変化も、大きく見れば第三紀に繁栄した植物群が消滅し、それに代わって寒冷気候に耐える現在の植生を構成する植物の出現ということで特徴づけられるわけですが、ただこの場合、植物相の変化は徐々にではなく段階的に起きており、また地殻変動の激しい日本では、この変化は古地形上の変化とも関連して生じています。

図2・1は、これまでに古琵琶湖層群から産出した主要な大型植物化石について、それぞれの層位をまとめたものです。さきの層序では、スペースの関係もあってごく限られた樹種の

消長しか記していませんから、もう少し詳しく多くの主要樹種について、その消長をみたものです。ここには、絶滅種および日本からは消滅したが中国や北米の一地域には現生している種についても記してあります。以下、この図を中心に、各時代の植物相の特徴や古琵琶湖との関係、植物相の変遷などについて触れたいと思います。

上野・伊賀累層の植物相

《大山田湖時代の植物相》

まず上野累層・伊賀累層の堆積期ですが、この時代は、第三紀型の植物群要素であるクスノキ科やアカガシ亜属などの常緑広葉樹、およびヌマミズキなどの落葉樹からなる暖帯型の植物で特徴づけられます。

上野累層が堆積した中頃からは大山田湖が形成されますが、この湖の周辺には、高さ30mにもなる落葉針葉樹のスギ科メタセコイアやスイショウ、落葉広葉樹のヌマミズキやハンノキ、エゴノキなどが繁り、平野部から丘陵地にかけて照葉樹のクスノキ科の樹木やクワ科の植物が見られます。

少し小高い丘陵地帯には、高さ40m以上にも達する大型の常緑針葉樹のスギ科のセコイアやマツ科のフジマツが繁り、落葉広葉樹としてはマンサク科のフウ、ブナ科のタイワンブナ、ウルシ科のチャンチンモドキ (カナメノキ) などが繁茂しています。

大山田湖沿岸の水辺には、シキシマミクリやシキシマコウホネなどの抽水植物が群落をつくっています。同じ抽水植物のヨシも繁っていたはずですが、これは化石として残りにくく見つかっていません。岸辺の水面には、浮葉植物のヒシの葉が広がっていたでしょう。

《湖の埋積と暖帯型植物相の消滅》

やがて大山田湖は、伊賀累層の礫層によって次第に埋め立てられて氾濫原へと変わり、それに伴って水生植物は消滅します。しかしそれだけでなく、この時期には、フジマツ、チャンチンモドキ、カリヤクルミ、あるいはクスノキ科の樹木やアカガシ亜属など、第三紀に繁茂した亜熱帯～暖帯性植物の多くが揃

って消滅しています。

したがってこの時期は、湖の埋積という環境の変化だけでなく、気候の寒冷化があって、これらの暖帯型植物が一斉に消滅したと考えられます。古琵琶湖層群の植物相が大きく変化した最初の段階にあたります。

阿山・甲賀・蒲生累層下部の植物相

伊賀累層の上位には、阿山累層、甲賀累層、次いで蒲生累層が堆積します。いま述べたように、伊賀累層の時代に暖帯性樹種の一部が消滅し、常緑広葉樹の樹種はなくなりますが、阿山累層・甲賀累層・蒲生累層下部の時代にかけては多くの第三紀型の樹種が引き続いて繁茂し、暖温～温帯型の常緑針葉樹や落葉広葉樹で特徴づけられる植物相を示します。

阿山累層・甲賀累層の時代には阿山湖が形成されますが、この湖の周辺にも大山田湖の時代と同じように、メタセコイアやスイショウといった落葉針葉樹とハンノキやエゴノキなどの落葉広葉樹が繁っており、少し離れた丘陵地には、セコイアやイヌカラマツ、あるいはフウなどが生育しています。

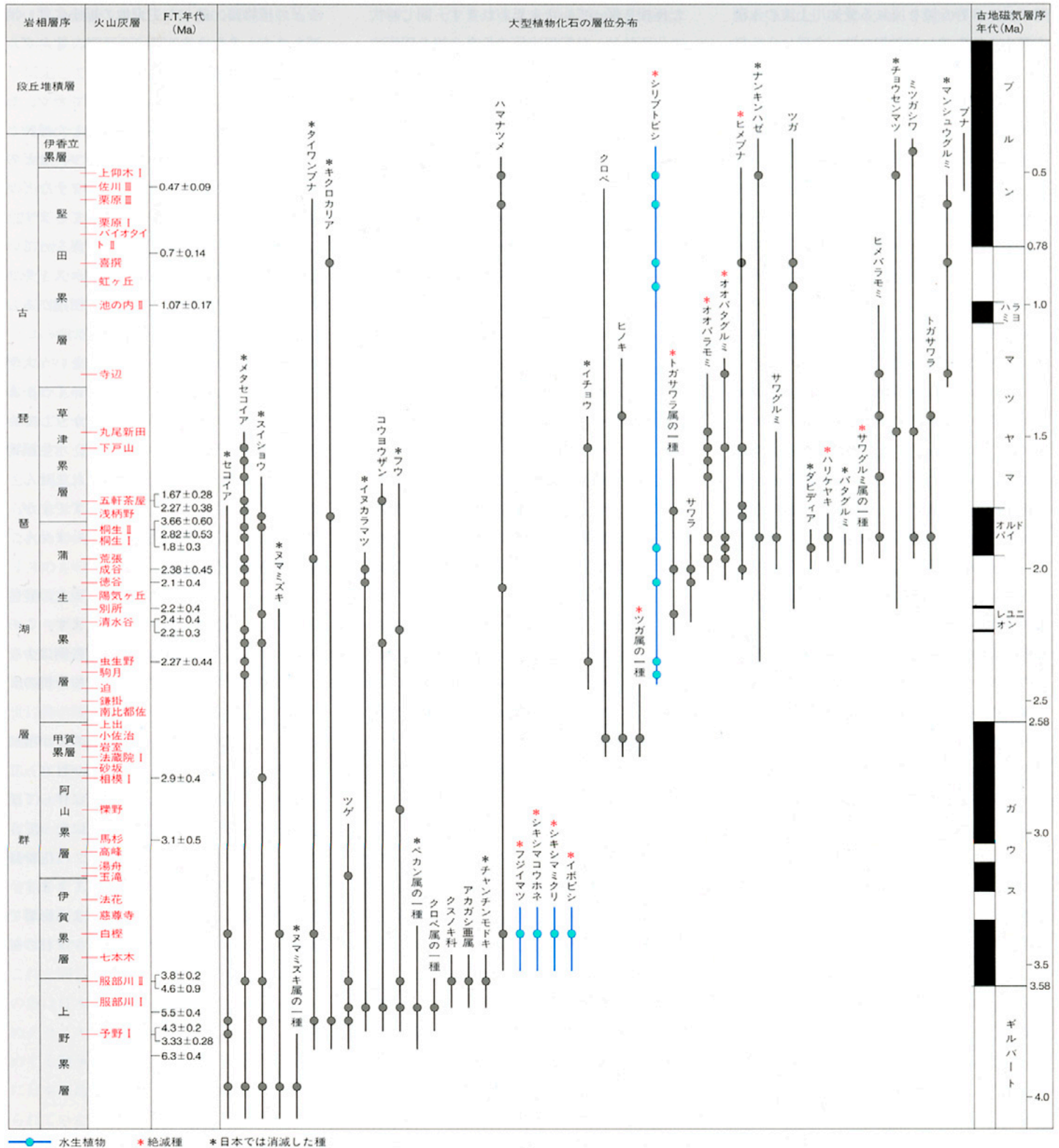
甲賀累層の堆積期になると新たな構造運動が発生して、阿山湖は深い湖に変わり、湖の周囲には断層崖が形成されます。水深の深い湖底に堆積した粘土層からは、植物化石が密集して産出することはなく、主として葉や球果の化石が散在的にでてきます。その多くは、ブナ科のクリやコナラなどの広葉樹やマツ科のトウヒ・ツガなどの針葉樹で、周辺の山地や丘陵には、これらの樹種を交えた混交林が形成されていたと思われます。こうした植相は、蒲生累層下部の時代まで続いていたと思われます。

蒲生累層上部・草津累層の植物相

《愛知川化石林》

蒲生累層から草津累層の時代には、湖東から湖南地域にかけて広い低地帯が形成されます。この沖積低地には、網状河川が流れて大小の湖沼がつくられ、氾濫原や湿地帯が広がっていたわけですが、じつは最近、ここに繁茂していた約180万年前頃の貴重な森林が化石林

図2・1 古琵琶湖層群産大型植物化石の層位分布



Miki(1938, 1941, 1948, 1950, 1952, 1955, 1956, 1957, 1958, 1961, 1970), 中沢・石田(1954), Takaya(1963), 横山・西山研グループ(1969), 林(1974), Yokoyama et al.(1977), 川辺(1981), 奥山(1981-1990), 古琵琶湖団体研究グループ(1977, 1981, 1983, 1992), 琵琶湖自然史研究会(1983, 1987), 山川(1991), 木田(1994), 塚腰(1996)のデータに基づく。

となって発見されました。

場所は、日野丘陵を流れる愛知川上流の永源寺町山土地先で、1990年の秋、台風による増水で付近の河床が浸食されてしまい、川幅約170mの河床に立木状態の化石樹が姿をあらわしたのです(写真2・1)。

河床部に露出する地層は蒲生累層最上部で、砂、シルト、粘土、有機質シルト層からなり、全体の層厚は約2.5m、6つの層準に区分されます(図2・2~3)。層相から推定される堆積環境は、河川の氾濫原から湿地へと変わってきたところで、化石樹は各層準から産出します。また化石樹だけでなく、同じ層相からはゾウの足跡化石も発見されています。

化石樹のうち直径約1.5m、高さ約1m程度の大型のものは8本あり、根の部分は最大のもので370cm、年輪数から推定される樹齢は約300~400年です。これら大型樹の周囲約10,000㎡には約130本にもおよぶ大小の化石樹がみられ、この周辺一帯に繁茂した当時の森林の様相が浮かび上がってきます。

化石林の樹種は、材の分析結果からは、針葉樹のスギ科のものが最も多く、次いで多いのが広葉樹のハンノキ属です。他の樹種はあまりみられませんから、これらの樹種が優占する森林であったのでしょう。

周囲の地層から産出する植物化石をみると、メタセコイアやスイショウの球果が非常に多く、スギ科の化石樹の大半は、これら両樹種のものと思われる。また落葉広葉樹のハンノキやエゴノキの植物化石も多く産出します。花粉化石の分析結果からは、草本類ではスゲ類やカヤツリグサをはじめ、タデやキンポウゲ、ヨシなどができます。

このように、産出化石種の多くは水辺に生育しやすい植物です。なかでもメタセコイアは氾濫原などに入ってくるパイオニア的な植物で、生長も早く、すぐに根づいて高木の林をつくるのだろうと考えられています。したがって化石林は、湿地帯のような環境が続くなかで、メタセコイア、スイショウ、ハンノキなどによる混合林が形成され、それが埋没と

生長を繰り返しながら森林を維持し、安定した極相を保っていたと思われます。同じ時代の化石林は、日野川支流の佐久良川の河床やゾウの足跡化石で知られる野洲川の河床からも発見されています。なお中国の東南部にはメタセコイアの原生林が残っています。その姿も参照してください(写真2・2)。

愛知川化石林から産出した植物化石のなかで注目されるのは、この地層からミツガシワがでてきたことです。化石林のすぐ下位の地層に挟まれる中火山灰層(桐生火山灰層に対比される)は、その古地磁気为正磁極を示し、オルドバイサブクロン中には含まれます。従来、ミツガシワの出現時期はオルドバイサブクロンの直上とされていましたが、古琵琶湖層群の場合には、その年代がいくぶん下がるように思います。

《第四紀寒冷型の植物の出現》

ただいずれにしても、蒲生累層最上部から草津累層下部にかけての時期、約200~170万年前は、古琵琶湖層群の植物相が大きく変化する段階にあたります。セコイア、スイショウ、イヌカラマツ、フウ、イチヨウなど第三紀型の多くの種は、この時期に消滅します。それに代わってミツガシワ、チョウセンマツ、ヒメバラモミなど、少し寒い気候に適応した寒冷型の植物があらわれます。同時にコナンキンハゼのような温暖型の植物も出現してきます。

こうした植物相の変化は、全体が一斉に変わるというのではなく、徐々に、いろいろな樹種ごとに、消滅や出現の時期も若干異なりながら移り変わっていき、やがては植物相を構成する樹種が全体として変わってしまうというように進行しているのが特徴です。

堅田累層の植物相

メタセコイア植物群を構成する樹種のいくつかは堅田累層下部までは遺存的に残っていますが、約110万年前頃にはそれらの樹種もすべて消滅してしまいます。この時期も、古琵琶湖層群の植物相が大きく変化する段階にあたります。これまで再度の寒冷化する気候に

生き延びてきたメタセコイア、オオバラモミなどの植物は、適した生育地の縮小に伴い消滅します。またオオバタグルミは、オニグルミへと種を交代しています。

一方では、ミツガシワ、チョウセンマツ、ヒメバラモミなど冷温~寒冷帯に適した植物と、コナンキンハゼ、シキシマハマナツメなどの暖温型の植物、それにツガ、ヒメブナなどが混じる第四紀の植物相が形成されてきます。この植物相は、現在の植物相とは異なっていますが、ただ堅田累層以降からは、スギやブナなど現在の植生でもおなじみの樹種があらわれてきます。

また堅田累層には、シリプトビシという大型のヒシが密集してでてくる層準がいくつかあります。ヒシの果実は、殻もしっかりしているので比較的残りやすいのですが、水生植物がこの1種だけというのは考えられません。ほかの水生植物の種などもあるはずですが、現在のところではまだ見つかっていません。

琵琶湖累層の植物相

約40万年前頃に堅田湖は消滅し、現在の琵琶湖に直接につながる湖が形成されます。この時代以後は、大型の植物化石の報告例は少なく、湖底ボーリング試料による花粉分析のデータにたよることになります。

それによりますと、最終氷期以後スギが増加し、さらに2万年前頃からブナ類が目立ってきています。この間、気候の寒暖に伴って植相もある程度変わり、種類が豊富になってきます。約2,000年前になると、マツの花粉類が増大する時代へと大きく変わってきます。これは農耕をはじめとした人為による影響で、森林を伐採したあとにできるアカマツ林の拡大によるものです。

珪藻類の変遷

田中正明 = 四日市大学環境情報学部教授

大山田湖の珪藻類

田中 古琵琶湖層群から見つかった微化石の大部分は淡水産の珪藻類の化石で、その種類はかなり多く、現在の琵琶湖で知られている種数と比べても遜色がないほどです。ただし種数は多いのですが、各累層中の優占種やこれに次ぐ種、あるいは比較的出現頻度の高い種となると、ある特定の10数種に限られます。それらの古琵琶湖層群を代表する珪藻類をあげると、図3・1のように17種になります。この図には、これらの珪藻類が、古琵琶湖の移り変わりの中でどのように変遷しているかも示してあります。

まず大山田湖の珪藻化石から述べますと、上野累層からでてくる珪藻化石の種類の総数は31属128種で、かなり多くの種数がでていますが、種数は多いのですが、量の多いのは特定の数種に限られます。図3・1を見ますと、上から6番目にアウラコセイラ・ブラエイスランディカという種があります。またその下には同じ仲間の種が3つ並んでいますが、大山田湖ではこの種類がおびただしく多く、上野累層からでてくる珪藻化石の90%以上がこの仲間だけで占められます。

ブラエイスランディカは、殻の直径6.9~42 μm 、長さは6.9~22 μm で、円筒形をした大型の珪藻です。殻の表面には丸い穴（点紋）が並んでいますが、この点紋の大きいのが本種の特徴です。

古琵琶湖層群からでてくる珪藻化石は付着性古琵琶湖層群の代表的な珪藻類の顕微鏡写真

のものが多いのですが、本種はプランクトン性(浮遊性)の珪藻で、この種が大量に残ったということは、大山田湖は、ある程度以上の広がり水深をもった湖で、安定した水域が長く続いたのだらうと考えられます。

本種には、イスランディカという似たタイプのプランクトン性の現生種が知られていますが、本種は絶滅種です。古琵琶湖層群では阿山累層まではでてきますが、それ以降になると出現しません。国外では、シベリアのハンカ湖の中新統からでています。また黒海の鮮新世の堆積物中からも産出し、温暖な気候を示す種類として知られています。

この種以外で比較的多くでてくるのは、メロシア・ウンドゥラータです。この種も円筒形ですが、殻表面には小さな点紋が密集して並び、円筒底部では点紋が中心部から放射状に配列します。変種として、底部の点紋がうずまき状に配列するものもあり、これはメロシア・ウンドゥラータ・ノルマニーとして区別されています。

本種は付着性の珪藻で、現在では熱帯地方に限って分布します。古琵琶湖層群からは、上野累層、阿山累層、甲賀累層、蒲生累層、堅田累層から見つかっており、ヨーロッパでは第三紀の堆積物中からこの化石種がでていますが、本種が比較的多くでてくることから、大山田湖は、かなり暖かい気候下にあったと考えられます。

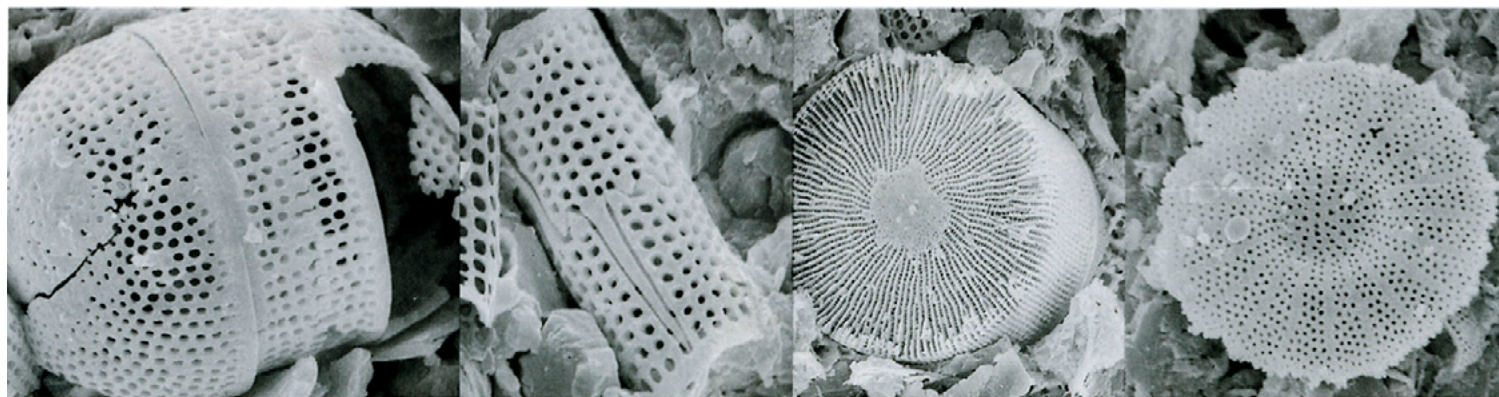
もう1つ、比較的多くでてくるものにステフ

ァノディスクス・カルコネンシス(カスミマルケイソウ)があります。この種も円筒形で、殻表面に小さな点紋があり、条線は放射状に配列します。殻の大きさがいろいろと違い、直径が60~90 μm もある大型のものをマクシマ、直径が5~15 μm の小型のものをプシラとして区別しています。

本種はプランクトン性の珪藻で、琵琶湖および余呉湖に現生します。古琵琶湖層群からは上野累層、阿山累層、甲賀累層、蒲生累層、堅田累層から見つかっており、国外では北アメリカのオレゴン州やカリフォルニア州の中新統から産出しています。

以上が、大山田湖に見られる代表的な珪藻です。この外にも、この湖からは多くの付着性の珪藻類がでていますが、その中には、高層湿原や酸性水域の湿地などででてくる好酸性種のイチモンジケイソウ属やハネケイソウ属がかなりの割合で含まれます。したがって、大山田湖の後背地の水系や湖周辺域には、腐植性の小さな湖沼や湿地などが広がっていたものと考えられます。

それともう1つ、大山田湖のサンプルからは海産の珪藻化石や珪質鞭毛虫類の化石がかなりでてきます。そのほか海の要素としては、断片的ですがサメの歯などもです。ただし貝類や魚類は淡水産のものばかりですから、これらの海産の微化石類は、周辺の後背地に分布する阿波層群などの中新世の海成層に含まれていたものが洗い出され、再堆積したも



アウラコセイラ・ブラエイスランディカ

アウラコセイラ・ブラエグラヌラータ

メロシア・ウンドゥラータ

ステファノディスクスの一種

のと考えられています。

編集 珪藻というのは、鮮新世にいた同じ種が現在でも生存しているわけですか。

田中 1つの種が数百万年にわたって存続するというようなことはちょっと考えにくいのですが、珪藻の場合には、大山田湖のものと現生のものを比べたときに、電子顕微鏡で非常に細かい部分まで見ても質的な違いが認められないのです。ですから、1つの種として認めざるを得ない。図3・1にあげた古琵琶湖の珪藻類のうち、絶滅種はアウラコセイラ・ブラエグラグヌラータとアウラコセイラ・ブラエイスランディカの仲間だけです。そのほかの珪藻類はすべて現生しています。

阿山湖の珪藻類

《阿山湖前期の珪藻類》

吉川さんのお話では、阿山累層を堆積した阿山湖前期の湖は広くて浅く、甲賀累層を堆積した阿山湖後期の湖(甲賀湖)になると深い湖

へと変わるということでしたが、このことは珪藻化石からも裏付けられます。

阿山累層から産出する珪藻類は15属48種になりますが、このうちの67%は大山田湖からでてくる種と同じものです。優占する種類もアウラコセイラ・ブラエイスランディカの仲間です。大山田湖とよく似た群集構造です。ただし大山田湖と比べると、付着性種の割合が減り、酸性種や高層湿原を好む種は見られませんが、より古い時代の海産の珪藻類や珪質鞭毛虫類の化石類もでてきませんから、後背地の姿は変わってきているのでしょう。

《阿山湖後期の珪藻類》

それが、甲賀累層を堆積した阿山湖後期の湖になると、珪藻類には大きな変化があらわれます。甲賀累層から産出する珪藻類は19属58種になりますが、このうちの48%は阿山湖前期の湖には認められなかった種類です。大山田湖から阿山湖前期にかけて優占種であった

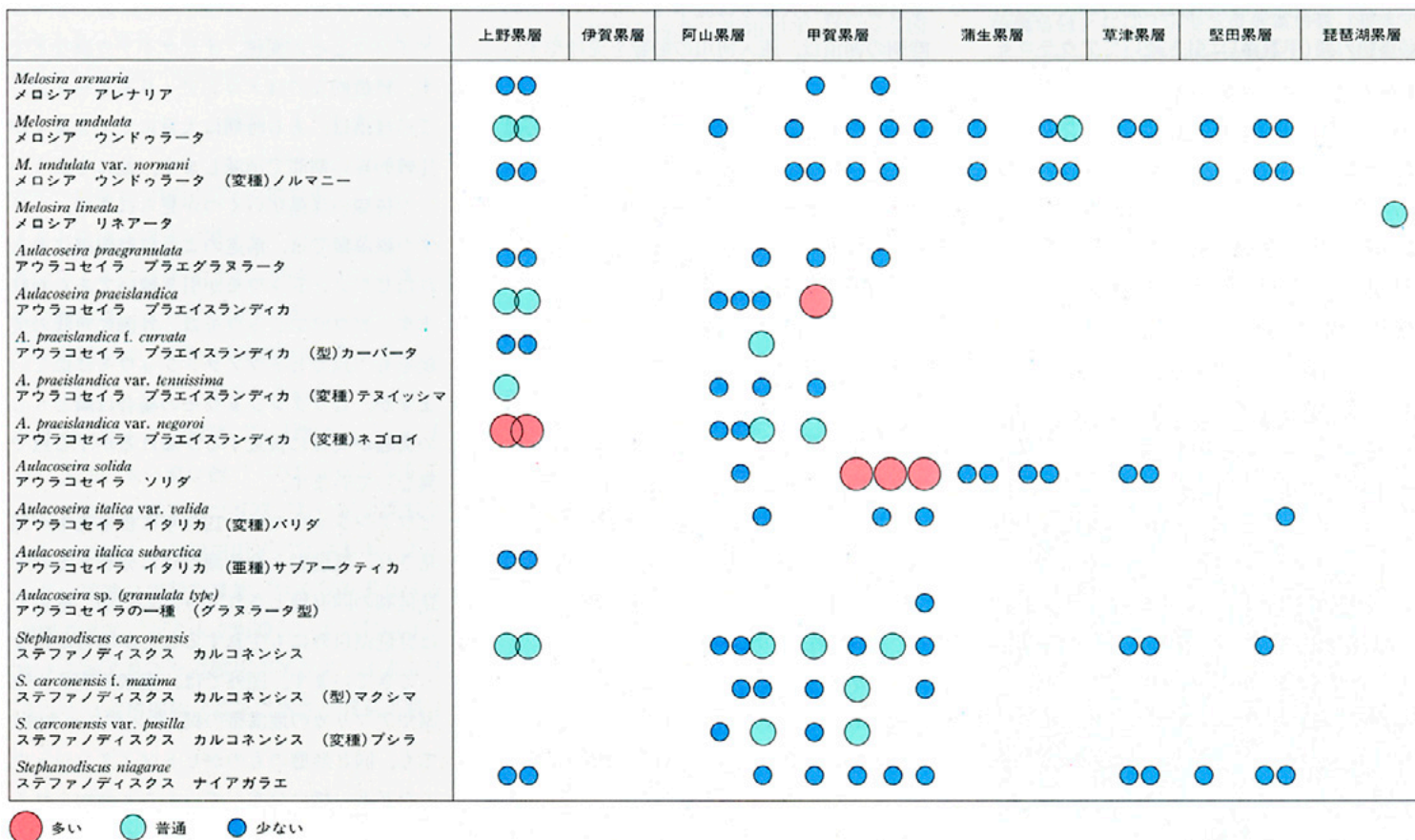
アウラコセイラ・ブラエイスランディカは姿を消し、それに代わって、新しくアウラコセイラ・ソリダがあらわれて優占種となり、その量は全体の93%を占めます。

アウラコセイラ・ソリダは、殻の直径7~9μm、長さ10~12μmの円筒形で、極棘という短い突起をもっています。点紋は小さく、殻表面にやや斜めに配列します。

本種は、最近までは、琵琶湖の北湖で大量に見られたプランクトンで、冬は沖合の表層近くで浮遊し、冬季以外は水深70~90mの湖底に沈黙して生活します。琵琶湖でも、水深の浅い南湖や内湖には見られません。したがって、本種が大量にでてくる阿山湖後期の湖というのは、低水温で、ある程度の水域の広がりがあり、水深は少なくとも50~60m以上はあったものと思われる。

また阿山湖後期にみられる珪藻類の構成をみますと、大山田湖や阿山湖前期のものとは比べ

図3・1 古琵琶湖層群における珪藻化石の代表種とその変遷



て付着性種の割合が減少し、プランクトン性種が増え、その出現頻度も高くなっています。酸性種や高層湿原を好むような種もほとんど見られませんから、流入河川もあまり発達していなかったと考えられます。

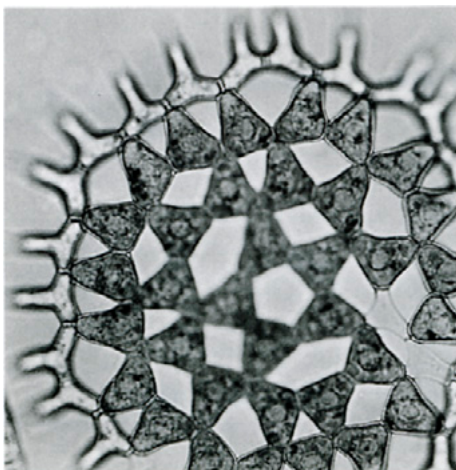
一方、この時代の気候も、前時代の温暖な気候に比べて寒冷になり、現在の琵琶湖北湖に似たような気候か、あるいはこれよりもやや寒冷であったように想像されます。いずれにしても珪藻化石から見る限り、阿山湖前期の湖から阿山湖後期の湖(甲賀湖)に移り変わっていく時期には、湖の性質が大きく変わっていることが分かります。

蒲生湖沼群の珪藻類

蒲生累層については、主として日野丘陵から産出する珪藻化石類が調べられています。日野丘陵の蒲生累層は、下位から上位に向かって布引山互層、日野粘土層、日野互層の順に重なりますが、層準によって珪藻類の様相が著しく異なります。

最下部の布引山互層からは、前の時代の阿山湖後期の湖(甲賀湖)に引き続いてアウラコセイラ・ソリダが優勢で、ほかにはホシガタケイソウ属やハリケイソウ属などのプランクトン性種が目立ちます。ですから珪藻化石からみると、この時期には、前時代の深い湖が引き続き存在すると推定されるのです。しかし後でお話ができと思いますが、貝類や魚類の化石類は沿岸帯のものばかりで、深い湖を想

ピワクンショウモの顕微鏡写真



定できるものはできません。

このように、この時期は、珪藻化石と動物化石から推定される湖の様相が一致しません。これに対する1つの解釈として、甲賀累層の堆積物が近くにあつて、その方向から流れてくる河川によって甲賀累層のアウラコセイラ・ソリダの化石が洗い出され、再堆積したと考えられています。

その上位の日野粘土層になると、アウラコセイラ・ソリダはまったく出現しないか、出現してもきわめて僅かになり、また他のプランクトン性種も殆ど見られなくなります。それに代わって付着性種のアウラコセイラ・ソリダが優勢になりますが、これも量的にはあまり多くはありません。そのほかでは、オビケイソウ属、アクナンテス属、クチビルケイソウ属などの付着性種が目立ちます。

付着性の珪藻類には、湖岸などの止水域で生活するものと、河川などの流水域で生活するものがありますが、日野粘土層からでてくる付着性種の大部分は流水性のもので、この時期の湖沼は、流入河川の影響を受けやすい環境にあつたと考えられます。

最上部の日野互層になると、珪藻類の化石は殆ど見られなくなります。おそらく河川による湖沼の埋積が進んで、珪藻類が生育できない状態になってしまったのでしょう。

堅田湖の珪藻類

堅田丘陵の堅田累層から産出する珪藻化石類は15属90種が明らかにされていますが、量的には少なく、全層準にわたって単独で優占種もしくは亜優占種となるものはありません。出現頻度が高いのは付着性種で、ステファノディスクスなどのプランクトン性の珪藻類は僅かしか見られません。こうした珪藻群集から想像される堆積環境は、河川、低湿地、あるいは数m程度の浅い湖沼です。

ところが一方では、堅田累層下部の虹ヶ丘粘土層や最上部の佐川粘土層からは、緑藻類のピワクンショウモ(後述)や原生動物のトラケロモナスなどの微化石が見つかっていて、ある広がりをもつ湖の存在が推定されます。特

に最上部の佐川粘土層からは貝類や魚類の動物化石が多く産出しますから、安定した湖のあったことは間違いないはずですが、

そうした湖があれば、動物に餌として利用される珪藻類が必ず存在するはずですが、浮遊性種にしても付着性種にしても珪藻類の化石ができません。壊れるとか溶けるとかしたのであれば、かけらや痕跡が残っているはずですが、それもほとんど認められません。ですから、何らかの別の特殊な要因があつたものと考えられますが、それは今後の検討課題として残されています。

琵琶湖の珪藻類

《琵琶湖形成期の珪藻類》

約40万年前頃に誕生した琵琶湖は、それ以降の長い年月の中で次第に湖域を拡大し、現在の琵琶湖が形成されてきます。北湖の200mボーリング調査では、コア中の珪藻化石がよく研究されていますが、それによりますと、比較的多いのはアウラコセイラ・ソリダとその変種、メロシア・リネアータ、カスミマルケイソウとその変種、オビケイソウ属などです。特徴的なのはメロシア・リネアータで、この珪藻は、ある時期に大量にでてきますが比較的短い期間で消滅します。他にもこういった種類の珪藻がいくつか見られます。

また緑藻類では、前述のように堅田湖にみられたピワクンショウモが引き続いてあらわれます。ピワクンショウモは、外側に角状の突起をもつ点でヒトヅノクンショウモに似ていますが、ピワクンショウモの場合は隣どうしの突起が交互に接近するか離れるかする点で異なります。

ピワクンショウモは、1954年に根来先生が発見され、琵琶湖と余呉湖だけに分布するので琵琶湖の固有種とされてきましたが、最近では琵琶湖以外にも生息することが明らかになってきています。国外では、南米のチチカカ湖やアフリカの地溝帯の湖(タンガニーカ湖)でも、同じ形態のものがヒトヅノクンショウモなどと一緒に分布していることが知られるようになりました。それらの分布地は、いず

れも湖の形成年代が琵琶湖と同様に非常に古いことで共通しています。

《珪藻類と固有種》

編集 淡水産の珪藻が分布を広げるときは水系にはよらないんですか。

田中 空を飛ぶのです。風速2mぐらいの模造紙がフッと飛ぶぐらいの風でも、乾燥した土で休眠中の原生動物が空中に舞い上がって飛ぶことが知られています。例えば3,000mぐらいの上空で、吹き流しのようなもので集めると実際に空を飛んでいるプランクトンが採取できるんです。日本でも大気中から降下する粉塵や降雪をビルの屋上で採取し、それを調べるとそのなかにいろいろな珪藻が含まれていることが確かめられています。

これは珪藻だけでなくミジンコぐらいまでの大きさのプランクトンは、植物でも動物でもすべてこうした広がり方ができます。ですから分布を広げるというのはそう難しいことではなく、われわれが考えている以上に容易だろうと思います。

編集 そういう広がり方であれば、珪藻の場合、固有種というのは少ないんですか。

田中 少ないです。珪藻はかなり変異してい

きますから、地域ごとに変異するものは多いんですが、その地域だけにしかない固有種というのは非常に少ない。

《琵琶湖の植物プランクトン相》

最後に琵琶湖の植物プランクトン相ですが、1960年頃までは北湖と南湖を比べても、そう大きな違いが見られなかったのですが、現在では著しく異なっています。

北湖の植物プランクトンは、1950年代頃まではジャバラケイソウ、メロシア・イタリカ、ハリケイソウ類などが優勢でしたが、1977年頃から1990年代の初めにかけては、淡水赤潮が発生するようになりました。

その原因となった原生動物のニセクスダマヒゲムシ(ウログレナ)は、当時は6月の代表種となり、図3・2に示すように年ごとに発生域を広げていきました。この時期の北湖の珪藻類は、4月にはアウラコセイラ・ソリダ、6月にはニセクスダマヒゲムシ、11月から2月にはオビケイソウが優勢となり、中栄養から富栄養型の群集構造へと変わっています。

それが1990年代に入ると、淡水赤潮の発生がぐんと少なくなり、それに代わって今度は藍藻類のミクロキスティスによるアオコが目立っ

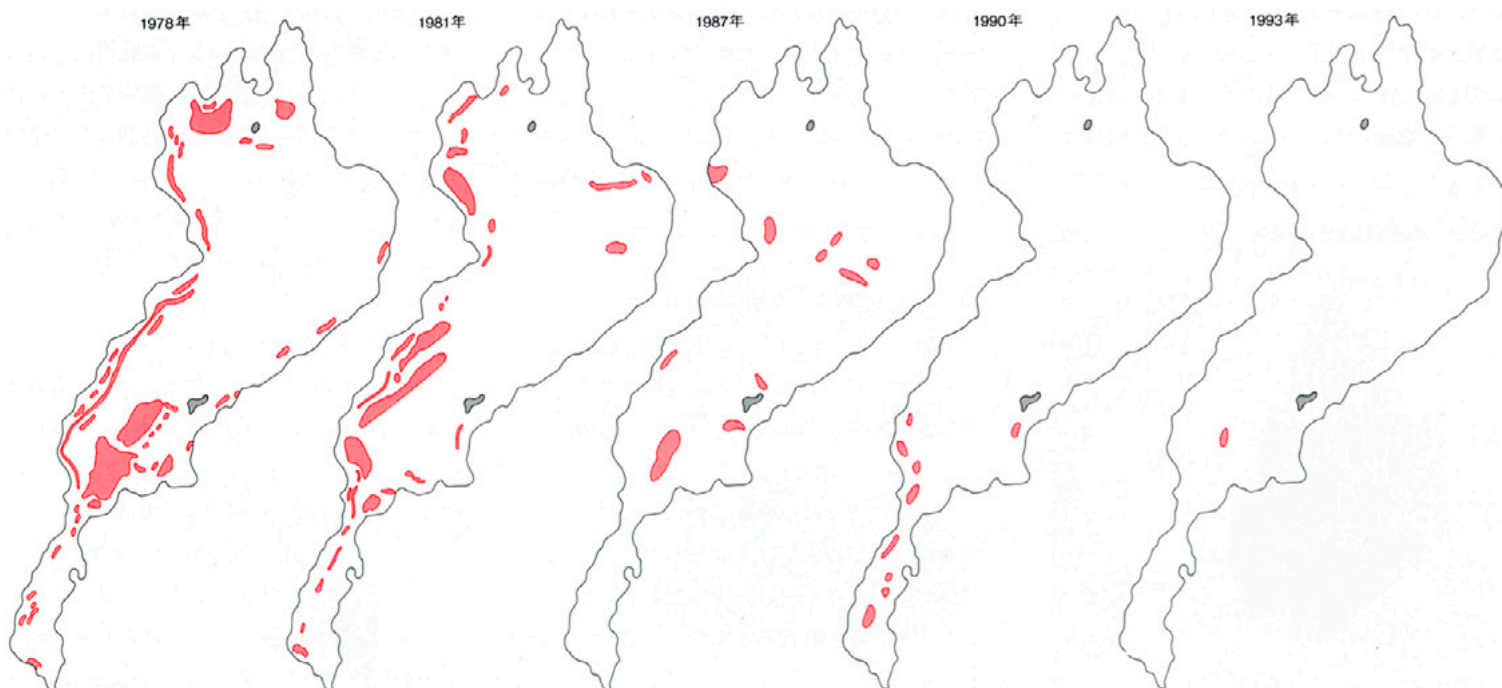
て増えてくるようになりました。いまではアウラコセイラ・ソリダの姿もほとんど見られなくなり、富栄養化が一段と進んでいることを示しています。

一方、南湖の植物プランクトンは、珪藻類ではメロシア・グラヌラータ、ホシガタケイソウ、オビケイソウ、ヒメマルケイソウの1種、緑藻類ではタマヒゲマワリ、ピワクンショウモ、ツツミモの1種などが優勢でした。

1970年代になると、ニセクスダマヒゲムシの増加傾向が目立つようになりますが、1980年代に入ると、それに代わって藍藻類の増加傾向が著しく目立ってきます。藍藻類は、以前は少なかったのですが、今ではミクロキスティスやアナベナが著しく増加し、アオコによる「水の華」が発生するようになりました。南湖の植物プランクトン相は、北湖に比べてより富栄養化した水域に多機種から構成されており、富栄養型の珪藻類・緑藻類混合型の群集および季節によっては富栄養型の藍藻類群集になっています。

図3・2 琵琶湖におけるウログレナ淡水赤潮の発生水域(1978年～1993年)

<一瀬・若林による>





貝類の変遷と固有種の成立

松岡敬二 = 豊橋市自然史博物館

古琵琶湖層群の貝類化石

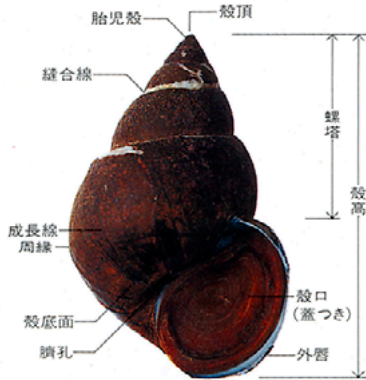
《貝殻の形態》

松岡 一般に湖や河川などにすむ淡水生の貝類というのは、海生の貝類のように目立った彫刻や美しい模様をもつものは余りありません。その殆どが黒色から濃緑色の殻をもつものばかりで、一見しただけではどの種類も同じような外観に見えてしまいます。

しかしこれらの殻の形を子細に比べてみますと、それぞれに違いがあって貝類の種をきめることができます。もちろん生きている貝類を扱う場合には、軟体部の特徴やその生態なども分類の材料として使われますが、化石の場合には軟体部は保存されていませんから、もっぱら殻の形態だけを頼りにしてその種をきめることになります。

腹足類(巻貝)では、外形、体層の大きさ、螺脈の彫刻、縫合線の強さ、周縁の形態、殻口の形、臍孔の有無などの特徴によって、種をきめます(図4・1)。タニシ科やカワニナ科の腹足類は、卵を産むのではなく、直接子供の貝を産む生殖方法(卵胎生)をとるので、親の育児嚢とよばれる器官で子供の段階まで保育します。そのため、親の殻によって子供が保護されるので、しばしば親の螺層の中から子供の殻(胎児殻)の化石が発見されます。また二枚貝では、殻の外形とふくらみ、擬主歯や側歯の数と形態、後稜の走り方、殻頂の位置と大きさ、殻表面の彫刻、筋痕の配置や形態などによって、種をきめます(図4・2)。

図4・1 - 巻貝類の殻の部位



<琵琶湖産オオタニシ>

二枚貝化石の殻は、殻が溶けたり、強く変形していることが多いので、できるだけたくさん化石標本をみて特徴をつかみます。そして分類の鍵をにぎる形態の観察は、現生の貝類の分類に近づけるように細心の注意をもって行います。

《古琵琶湖層群の貝類化石の種類》

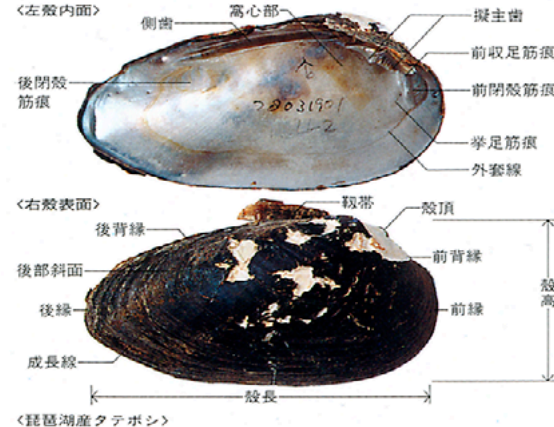
これまでに古琵琶湖層群から発見された貝類化石は、5科22属67種(亜種を含む)におよびます。このうち腹足類(巻貝)は、タニシ科、エゾマメタニシ科、カワニナ科の3科のいずれかに属し、二枚貝類は、イシガイ科およびシジミガイ科のいずれかに属します。ただし腹足類では、陸貝と思われるものも発見されています。

図4・4は、これらの貝類化石の種類と、それらの産出層準およびそれらが生きていた時代、またその種類構成が大きく変化した段階などを示したものです。以下、この図を見ていただきながら話をすすめますが、まず最初に一番下の科のレベルでの貝類について簡単に触れておきます。

タニシ科は、すでに中生代ジュラ紀には化石の記録があり、現在では世界各地に分布しますが、古琵琶湖層群では5属8種が知られていますが、このうちイガタニシ属とカタハリタニシ属は絶滅属で、この両属に含まれる現生種はいません。

エゾマメタニシ科は、タニシ科と同じく中生代ジュラ紀に出現しています。古琵琶湖層群

図4・2 - 二枚貝類の殻の部位



<琵琶湖産タテホシ>

からは、アナンデルマメタニシ属に含まれるコガシラマメタニシが知られているだけです。カワニナ科は、古第三紀始新世に出現し、主として東アジアに分布します。古琵琶湖層群からは、カワニナ属のピワカワニナ亜属に含まれる9種が知られています。

イシガイ科は、中生代三畳紀に出現し、淡水生二枚貝を代表する貝類です。古琵琶湖層群から産出する科の中では最も豊かで、14属48種が知られています。また古琵琶湖層群のシジミガイ科は、世界的に広く分布するマシジミ属に含まれる4種だけが知られています。

5つの軟体動物群集

古琵琶湖層群は、これまでのお話にあったように、約400万年という長期間にわたり、古琵琶湖という器の中にほぼ連続してつもった堆積物で、この地層は、日本の鮮新世から中期更新世の淡水成層を代表するものです。

この地層からはいろいろな種類の化石が産出しますが、そのなかでも貝類化石は、古琵琶湖層群の下部から上部にわたって最もふつうに産する大型動物化石で、それらは、古琵琶湖の経験した出来事や、周辺地域の淡水生生物との関連の歴史を探る重要な資料を私たちに提供してくれます。

図4・4は、古琵琶湖層群の分布地域の100カ所以上から貝化石を採集し、その研究結果を1つの図にまとめたものです。図の左端に火山灰層を記していますが、これは、貝化石の産出層準を、地層にはさまれる火山灰層を基準としてきめているからです。この図からは約400万年間の軟体動物群(貝類)の変遷の過程が浮かび上がってきます。

このように古琵琶湖に生息した貝類は、古い湖から新たな湖が誕生するなかで、種の絶滅とあらたな出現を繰り返し、時代によって種類が入れ替わってきているわけです。その種類構成に大きな変化のあった時期ごとに貝類化石群集をまとめると、次の5つの段階が認められます。古い方から順にいいますと、1番目は、伊賀非海生軟体動物群(伊賀動物群)です。これは、上野累層から阿山累

層下部までの時代、図の右端には矢印で の絶滅事変と記してありますが、この時期までのもので、大山田湖から阿山湖前期にかけての動物群集です。

2番目は、伊賀非海生軟体動物群（伊賀動物群）です。これは阿山累層上部から甲賀累層まで、右端矢印の の絶滅事変のあった時期までで、阿山湖が深くなったときの動物群集です。

3番目は、蒲生非海生軟体動物群（蒲生動物群）で、これは蒲生累層の時代、蒲生湖沿群の動物群集です。右端矢印の の絶滅事変までで存続します。

4番目は、堅田非海生軟体動物群（堅田動物群）で、これは堅田累層下部の虹ヶ丘粘土層から比良園粘土層まで、図4・4では一番上の緑色の帯の直下、火山灰層でいうとバイオタイトの層準までの時代です。堅田湖前半期の動物群集です。

5番目は、堅田非海生軟体動物群（堅田動物群）で、これは堅田累層上部の栗原互層から佐川粘土層の時代、堅田湖後半期の動物群集です。堅田湖から新たに琵琶湖が誕生するときにも の絶滅事変がみられ、種類構成が大きく変わっています。

古琵琶湖層群貝類の古生物地理ところで、古琵琶湖に貝類が生息し始めたのは、日本列島の原形が出来上がってからおよそ1,000万年もたった新生代鮮新世からです。鮮新世以降も、日本列島の海陸の分布や大陸との関係はたびたび変わり、気候や環境も変化し、大きな地殻変動も生じています。この間、生物たちもさまざまに反応し、その結果として現在の生物地理区と生物相が形成されました。

現在、非海生軟体動物(淡水生貝類)の生物地理区は図4・3のように区分されており、日本は、アムール川流域、朝鮮半島と共に<アムール 日本亜区>に属します。

また固有種の多い琵琶湖は、同じように固有種の豊かなシベリアのバイカル湖やアフリカのタンガニーカ湖などと並んで、独立した生

物地理区をつくっています。

では古琵琶湖層群の貝類は、それぞれの時代ごとに、生物地理的にはどのような分布をしているかということになりますが、それを明らかにするために、現生の貝類の属の分布資料を手掛かりにして、古琵琶湖層群の貝類を構成する各属の地理的分布を調べてみました。そうしますと古琵琶湖層群の貝類化石群は、8つの分布型にまとめることができます。

- (1)東アジア型 現生種がアムール - 日本亜区から中国亜区にかけて分布する属。
- (2)大陸型 現生種が北はアムール - 日本亜区から、南はインド - マレーシア亜区まで分布する属。
- (3)中国型 現生種が中国亜区に限定して分布する属で、図4・3の5bと同じ地域です。
- (4)アフリカ - 中国型 現生種がアフリカ区からインド - マレーシア亜区を経て中国亜区まで、熱帯 - 亜熱帯地域に分布する属。

(5)パラテチス型 現生種が地中海亜区を中心に分布する属。

(6)固有型 現生種が琵琶湖とその流水系に限って分布する属で、図4・3の6の琵琶湖区と同じ地域です。

(7)世界型 現生種が極地を除き世界的に分布する属。

(8)絶滅型 現生種が知られていない属。以上のうち、(1)から(6)までの地理的分布域を図4・5に示しました。

表4・1は、前述した古琵琶湖層群の5つの動物群について、8つの分布型からみたそれぞれの構成内容を示したものです。この表には現在の琵琶湖の貝類についても、同じ分布型からみた構成内容を示してあります。また図4・6は、これら各動物群の地理的な広がりを1つの図に集約し、変遷の大筋が一見してわかるようにまとめたものです。これを見ますと、古い時代ほど西に大きく広がって

図4・3 - ユーラシア・アフリカ・オーストラリアの非海生軟体動物の生物地理区 <スタロボガトフ, 1970 による>



- 1a: ヨーロッパ-シベリア亜区 1b: 東部シベリア亜区 1c: アジア高地亜区 1d: 地中海亜区
- 2: オフリッド湖区 3: 黒海-カスピ海区 4: バイカル湖区
- 5a: アムール-日本亜区 5b: 中国亜区 5c: インド-マレーシア亜区
- 6: 琵琶湖区 7: アフリカ区 8: タンガニーカ湖区 9: オーストラリア区

いたのが、時代がたつにつれて西の要素が縮小し、それに代わって中国北部とシベリア要素が増加しているのがよく分かります。

以下、各動物群ごとに、貝類群集の特徴や生息環境、それに分布型から明らかになった地理的広がりなどについて述べます。

伊賀動物群

この動物群は、14属23種からなります。上野累層から阿山累層下部にかけて存続し、5つの貝類群集から構成されています。大山田湖から阿山湖前期にかけての貝類群集です。

《イガタニシ群集など5つの貝類群集》

5つの貝類化石群集は、産出する層準や構成種に違いがあり、優占する種類を中心にまとめると、以下のようになります。

(1)イガタニシ群集

イガタニシが優占し、上野累層から産出するイシガイ科の殆どの種類と、ムカシイボカワニナやスズキヒメタニシなどの巻貝も伴っている非常に豊富な種類からなる群集です。絶滅種のイガタニシは、卵形で大型の胎児殻をもち、湖に適応した種です。これに伴随する種類は、それらの所属する現生種のすみ場所や、化石が産出する地層の岩相からみて、湖や河川の泥質な底の部分に生息していたと考えられます。上野累層を特徴づけるイガタニシ群集は、大山田湖の沿岸帯の中部から下部にかけての広い水域を占め、大いに繁栄していたものと思われます。

(2)アフリカヒメタニシ群集

この群集は、絶滅種のスズキヒメタニシによって特徴づけられます。アフリカヒメタニシ属の現生種は、アフリカや東南アジアの熱帯～亜熱帯に多くの種類が分布し、湖やクリークなどの流れの少ない砂や泥の底の部分に生息します。これらのことから、この群集が川の流入している湖の沿岸水域に生息していたこと、また大山田湖が熱帯～亜熱帯の要素をもっていたことが分かります。大山田粘土層からは、大型のスポンやワニ、それに淡水海綿が産出しますが、これらも熱帯～亜熱帯要素の一員です。

(3)オバエボシ群集

この群集は、オバエボシ属の1種が優占し、それに数種の二枚貝を伴いますが、巻貝を欠く点に特徴があります。これらの二枚貝属の現生種は、いずれも流れのある湖ないし河川に生息しているので、この群集は、大山田湖に流入する河川や河口の砂泥底にすんでいたものと推定されます。

(4)マルタニシ ドブガイ群集

マルタニシ属の1種とドブガイ属の1種によって特徴づけられる群集です。これらの化石を産出した地層は、陸上植物の葉や小枝の化石を多く含み、また堆積物の粒子も不揃いなので、ごく近いところから堆積物が供給されていたことを示しています。マルタニシ属の現生種や卵形の殻をもつドブガイ属は、水の流れのない池や沼を好むことから、この群集は、内陸にある水深1mほどの浅い池に生息していたのだらうと考えられます。

(5)サナグカタハリタニシ群集

サナグカタハリタニシが優占する群集で、イシガイ科の3種とムカシイボカワニナ、それに伊賀累層から産出するマシジミ属の1種を伴います。マシジミ属の現生種は、河川や湖の流れのある砂底を好みますから、この群集は、大山田湖から阿山湖へと移り変わる時期に、河川の周囲にできていたプールなどに生息していたと考えられます。

大山田湖とその周辺水系に生息した5つの貝類群集の生活場所を模式的に示すと、図4・7のようになります。

《亜熱帯要素を含む大陸型湖沼》

以上の5つの群集をみますと、その中の3つの群集がタニシ科の巻貝が優占する群集です。このように大山田湖の沿岸帯では、タニシの仲間が大いに繁栄していたわけで、この湖の沿岸帯には、巻貝が利用できる水生植物や藻類が豊かに繁茂していたのでしょうか。

島弧としての現在の日本では、富栄養化した一部の湖沼を除いてはタニシの仲間が優占する群集をもつ湖はみられません。しかし中国など大陸の湖沼では、タニシの仲間が優占す

るのが本来の姿で、それが生態的特徴の1つにもなっています。ですから大山田湖は、大陸型の湖であったことが分かります。

《大陸南部の貝類が繁栄》

表4・1で、伊賀動物群を構成する種の生物地理的分布型をみると、中国型は、ガマノセガイ属、クサビイシガイ属、ハコイシガイ属、チヂミドブガイ属の4属、これに含まれるのは8種で、その種数は全体の34.8%にも達しています。これは中国大陸の平野部で繁栄している仲間の多かったことを示しています。しかし種のレベルをみると、イガタニシに類似している種が雲南省の鮮新統からでているのですが、これは別種です。

次に絶滅型は3属（イガタニシ属、カタハリタニシ属、ドブガイ属）で、これは古琵琶湖層群の5つの動物群の中では最も多い属数です。東アジア型は2属（カワニナ属、イシガイ属）ですが、種数は6種で全体の26%におよびます。

また本動物群の特徴の1つは、アフリカ-中国型のアフリカヒメタニシ属と、パラテーチス型のチビイシガイ属が含まれることです。前者は熱帯～亜熱帯地域との関連性を、後者は西アジアとの関連性を示します。大陸型は2属（マルタニシ属、オバエボシ属）、世界型は1属（マシジミ属）です。

以上のように伊賀動物群は、アフリカ、西アジア、東南アジア、中国の要素からなっており、大山田湖では、ユーラシア大陸南部地域に主分布をもつ貝類が豊かに繁栄していたことを物語っています。図4・6に示されているように、古琵琶湖層群の各動物群のなかでは、西方に最も大きな広がりを見せ、北方要素の最も少ないのがこの動物群です。

伊賀動物群

この動物群は、阿山累層上部から甲賀累層にかけて産出します。湖が深くなった阿山湖に生息した貝類化石群で、伊賀動物群に比べると種数はぐんと少なく7属9種です。

《ムカシフクレドブガイ》

この時期には2つの貝類相がみられます。1

つは、大山田湖に生息していた3つの沿岸帯の群集（イガタニシ群集、オバエボシ群集、サナグカタハリタニシ群集）です。ただこれらのいずれもが、大山田湖のものに比べて種数はぐんと貧弱になっています。ですから阿山湖は、沿岸帯が余り発達していない湖であったのでしょう。

もう1つは、絶滅種のムカシフレドブガイによって特徴づけられるドブガイ群集です。これは、沿岸帯より沖合の水深の深い湖底の泥質部に生息した貝類で、随伴する貝類もあまり見られません。この時期に限って出現しているもので、伊賀動物群を代表する群集です。図4・8は、阿山湖の貝類群集の分布を模式的に示したものです。

ムカシフレドブガイは、大型でふくらみのある殻をもち、殻表面に強い褶のあるのが特徴です。このような褶は、軟らかい泥の中に沈み込むときに有利に働くとされており、産出する層相からみても、湖の深部底付近まで生息した貝類であろうと考えられます。またカワニナの仲間にもやや大型の種がみられ、現在の琵琶湖のカゴメカワニナに類似した生態をしていたように思われます。

《衰退期の伊賀動物群》

伊賀動物群の種類構成は、前述のように伊

賀動物群に比べるとぐんと貧弱になっていますが、その生物地理的な分布型でも、8つから5つに減ってしまいます。アフリカ-中国型と世界型が消滅し、中国型は1属2種に激減します。絶滅型も2属に減り、東アジア型は2属2種と少なくなっています。大陸型とパラテーチス型はそれぞれ1属ずつとなっています。このように伊賀動物群は、前時代に繁栄した伊賀動物群の衰退期の動物群にあたります。

蒲生動物群

蒲生動物群の時代になると、貝類の種類は一変します。蒲生動物群は、蒲生累層から産出する貝類化石群で、蒲生湖沼群の時代に生息した14属17種からなります。伊賀動物群と共通する種はなく、この時期に新しく出現した種だけで構成されています。

《浅い水域の4つの貝類群集》

蒲生動物群には、4つの貝類群集が認められますが、いずれも浅い水域に棲むものばかりです。図4・9に、この時期の貝類群集の分布モデルを示します。

(1)カワニナ群集

ガモウカワニナが優占する群集で、マルタニシ属の1種とオバエボシ属の1種を伴います。ガモウカワニナを産出する堆積物の特徴や、

他の貝類の現生種の生態から、この群集は湖の沿岸帯上部を占めていたと考えられます。

(2)プティコリンクス群集

蒲生累層から最もよく産出する貝類群集で、ニッポンプティコリンクスが優占し、他にカワニナ属、オバエボシ属、イシガイ属、コビワコドブガイ属、ドブガイ属を伴います。プティコリンクス属の現生種は中国の湖や河川の砂底に生息し、他の貝類の生態からも、この群集は、湖の沿岸帯の中部を中心に生活していたものと考えられます。

(3)クサビイシガイ ササノハガイ群集

中粒から細粒の砂層から産出する群集です。ガモウクサビイシガイとガモウササノハが優占し、他に数種の二枚貝を伴います。クサビイシガイ属は、中国の平野部の湖や河川に多くの種が生息し、その中でもガモウクサビイシガイに似た現生種は、河川や湖の流れのある場所にみられます。またササノハガイ属の現生種も流れのある環境を好みます。これらから、この群集は主として河口付近の流れのある水域に生息していたと推定できます。

(4)コビワコカタバリタニシ群集

絶滅種のコビワコカタバリタニシによって特徴づけられ、湖の初期の時代を代表する群集です。コビワコカタバリタニシは、その殻の

図4・7 - 大山田湖の貝類群集の分布

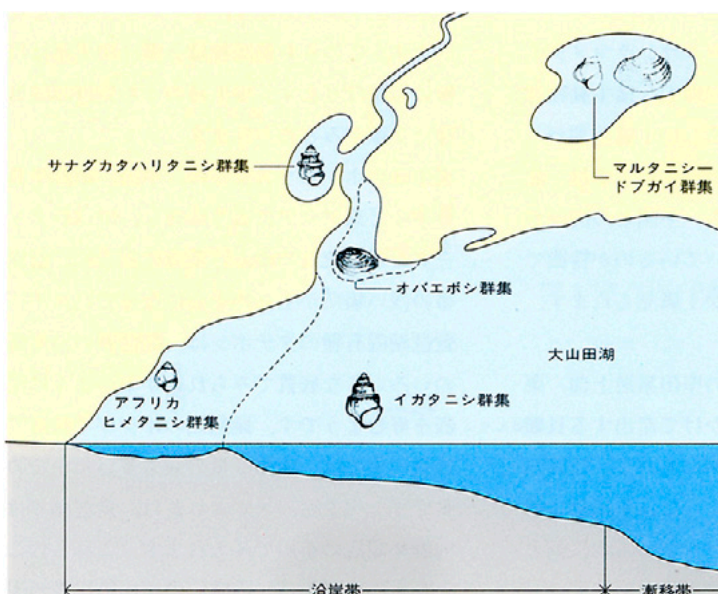
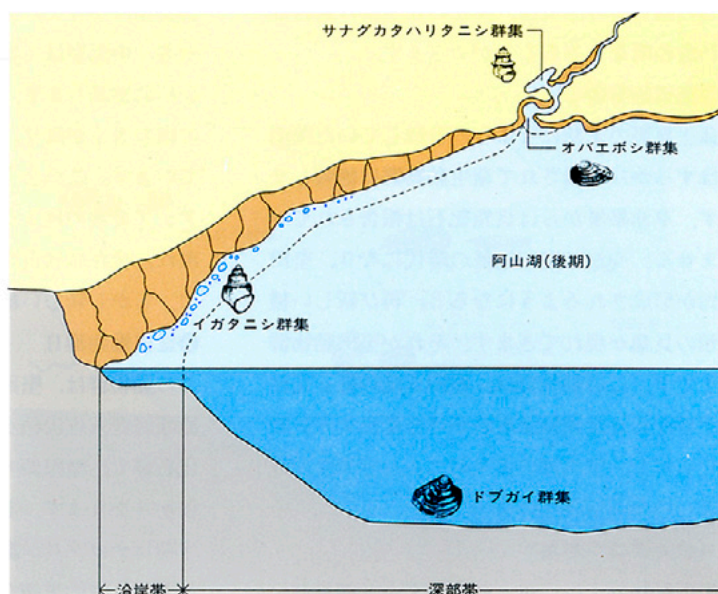


図4・8 - 阿山湖(後期)の貝類群集の分布



特徴ある形態からサナグカタハリタニシの子孫と考えられ、祖先種のように川の周囲のプールやクリークを好んだ種類と考えられます。他に数種の二枚貝類を伴います。

《主力は中国型と東アジア型》

蒲生動物群を構成する14属の生物地理的分布型をみますと、中国型はクサビシガイ属、チヂミドブガイ属、オオイシガイ属、プティコリンクス属、カワムラガイ属の5属、次いで東アジア型がカワニナ属、オバエボシ属、ササノハガイ属の3属、大陸型もマルタニシ属、イシガイ属、ドブガイ属の3属です。ただし中国型と東アジア型に含まれる種数は、本動物群の64.7%も占めており、中国大陸とのつながりの強さを示しています。同時に東アジア型の増加しているのが大きな特徴で、現在の日本の所属している生物地理区の状態に近づいている様子がうかがわれます。

伊賀動物群の時期まで存続したパラテーチス型は消滅しました。絶滅型としては、コピワコドブガイ属が新たに加わっています。

また固有型に含まれるドブガイ属の1種、ムカシオグラヌマガイが初めて現れます。この貝の系統は、次の堅田累層の時代にはキセンドブガイへ、さらに堅田累層の時代にはオグラヌマガイへとつながり、この貝が琵琶湖の固有種となって生きています。ですからこの固有型の出現は、現在の琵琶湖の動物群形成の萌芽とみることができます。

堅田動物群

蒲生累層の末期になると、分散していた湖沼はすっかり埋積されて蒲生動物群は絶滅します。草津累層からは貝類化石は報告されません。やがて堅田累層の時代になり、堅田湖が形成されるようになると、再び新しい種類の貝類が現れてきます。それが堅田動物群

です。この動物群は、堅田丘陵の虹ヶ丘粘土層から比良園粘土層にかけて産出する貝類化石群で、堅田湖の前半期にあたります。9属12種からなっています。

《ナガタニシ群集》

堅田動物群は、単一のナガタニシ群集によ

って代表されます。この群集は、琵琶湖固有種のナガタニシが優占し、巻貝ではコガシラマメタニシとトゲカワニナを伴い、また7種類の二枚貝を伴います。この二枚貝のなかには、琵琶湖固有種のセタイシガイとタテボシが含まれます。このように、古琵琶湖層群を通して初めて確かな現生種が加わっているのがこの動物群の大きな特徴です。

ナガタニシは、琵琶湖にだけ分布し、礫・砂・泥などの底質に棲み、沿岸帯の2～10mの水底にみられます。コガシラマメタニシは日本では絶滅していますが、中国では湖沼やクリークの水生植物の繁る水域に多く生息しています。またセタイシガイとタテボシは、琵琶湖の沿岸帯でふつうにみられます。これらからナガタニシ群集は、水生植物の繁茂する浅い湖に生息していたと考えられます。また群集を構成するそれぞれの個体数は、上位の地層になるほど、つまり時間が経過するにつれて次第に増えてきます。このことから、堅田湖前半期の湖が、徐々に安定した水域に変わっていることがわかります。

《北アジア要素の侵入》

堅田動物群を構成する9属の分布型をみると、大陸型と東アジア型が3属づつで最も多く、この両属で全体の66.6%の種数を占めています。次いで固有型が2属に増え、種数は16.8%になっています。

一方、中国型は1属1種（コガシラマメタニシ）に激滅します。その内容も、蒲生動物群の属の多くが減び、別に新しい1属が加わっています。このように堅田動物群では、北アジア要素の侵入が目立ち、中国との関連が薄れ、現在の状況に近づいているのが特徴です。しかし新しい絶滅型が1属見られます。

堅田動物群

この動物群は、堅田丘陵の堅田累層上部、栗原互層から佐川粘土層にかけて産出する貝類化石群で、堅田湖の後半期にあたり、12属23種からなります。前述のように、堅田湖の前半期はナガタニシ群集だけが認められ、湖としては比較的単調な環境であったのですが、

湖の後半期になると種類数が倍増し、貝類群集も増えてきます。堅田動物群は、種類の多様化と現生種の飛躍的な増加によって、堅田動物群と区別されます。

《現生種の多い沿岸帯の3つの貝類群集》

堅田動物群では、ナガタニシ群集だけでなく新たに3つの貝類群集がみられます。いずれも沿岸帯の群集です。図4・10に堅田湖後半期の貝類群集の分布モデルを示しました。

(1)カラスガイ - ササノハガイ群集

カラスガイ属の1種とトンガリササノハが優占し、他に巻貝類ではカワニナ属の1種、二枚貝類ではタテボシ、コピワコドブガイ属の1種、イケチョウガイ、ホンカラスガイがみられます。このうち2種が絶滅種、5種が現生種です。現生種のうち琵琶湖固有種はイケチョウガイで、沿岸帯に生息しています。この群集は、堅田湖でも流れのある上部から中部の沿岸帯を占めていたと思われる。

(2)ホンカラスガイ - タテボシ群集

主として栗原互層から佐川粘土層下部にかけて産出する貝類化石です。ホンカラスガイとタテボシが優占し、亜優占種としてオオタニシがみられます。他に巻貝類ではナガタニシとナカムラカワニナ、二枚貝類ではオバエボシ、マツカサガイ、セタイシガイ、オトコタテボシ、イシガイ、ササノハガイ、キセンドブガイ、マルドブガイ、イケチョウガイを伴います。このうち絶滅種は2種、現生種は11種にものぼります。現生種のうち琵琶湖固有種は7種がみとめられます。

現生種のホンカラスガイは、中国、朝鮮半島、日本など東アジアに広く分布し、川・湖・クリークなどの流れのゆるい環境にみられ、沿岸帯の浅い場所が生活の中心になっています。琵琶湖固有種のタテボシは、琵琶湖の沿岸帯のいろいろな底質で見られますが、とくに泥底を好むようです。琵琶湖のイシガイ科の二枚貝の中では、水揚げ量の最も多いのがこの貝です。現生種のオオタニシは、琵琶湖では内湖や周辺の小川で見られます。これらのことからこの群集は、内湾的環境の沿岸帯の泥

底を中心に生息していたと考えられます。

(3)オオタニシ - タテボシ群集

佐川粘土層の中部から上部にかけて産出する貝類化石群で、オオタニシとタテボシの2種が優占します。堅田累層のなかでは最も種類が豊富な群集で、巻貝類は4種、二枚貝類は18種からなっています。

巻貝類は、オオタニシ、ナガタニシ、ナカムラカワニナ、ハベカワニナの4種。二枚貝類は、オバエボシ、マツカサガイ、セタイシガイ、オトコタテボシ、タテボシ、イシガイ、ササノハガイ、キセンドブガイ、オグラヌマガイ、タガイ、マルドブガイ、コピワコドブガイ属の1種、イケチョウガイ、ホンカラスガイ、カラスガイ属の1種、マシジミ、セタシジミ、マシジミ属の1種の計18種です。これらのうち、3種が絶滅種で他は現生種、琵琶湖固有種は11種にもなります。この群集は、現在の琵琶湖の沿岸帯の貝類群集と非常によく似た内容になっています。

《中国型の消滅と固有型の増加》

堅田動物群を構成する12属の分布型をみると、大陸型が4属（オオタニシ属、イシガイ属、ドブガイ属、カラスガイ属）、東アジア型が3属（カワニナ属、オバエボシ属、ササノハガイ属）で、両者で7属を占めています。

種数においても本動物群の65.2%が両型に含まれます。中国型は、堅田動物群になるとついに見られなくなります。

それに対して、固有型がさらに1属加わって3属（ナガタニシ属、イケチョウガイ属、ドブガイ属のオグラヌマガイ属）に増えています。このように、堅田動物群にみられた傾向がさらに強まり、現在の状況へと一段と近づいているのが分かります。また、伊賀動物群以後は見られなかった世界型のマシジミ属が再び現れて、その種類数も3種のほります。この点でも現在の状況に近づいています。

琵琶湖の貝類相

《古代湖としての琵琶湖》

約40万年前になると、吉川さんのお話にあったように琵琶湖周辺には大きな変動が起こります。堅田湖は消滅し、現在の琵琶湖に直接つながる湖が誕生し、琵琶湖累層が堆積はじめます。その後さらに、北部域の沈降にともなって湖域が拡大し、現在みるような琵琶湖がつくられてきます。この間、琵琶湖の水域は非常な長期間にわたり安定した状態が続く、その結果、現在の琵琶湖には貝類を含め非常に豊かな水生生物が棲んでいます。しかも、ただ生物の種類が豊かであるというだけ

でなく、この湖には、他の水系ではみられない特有の生物が豊富に生息します。

一般に湖の寿命というのは多くの場合、数千年から数万年のオーダーです。ただ世界の湖には数十万年を超える寿命のものがいくつかあり、これらは古代湖（ancient lake）と呼ばれます。古代湖に共通する特徴は、周囲の水系に比べて生息する生物の種類数が多く、しかもそれぞれの湖には特有な種類（固有種）が豊かに含まれていることです。

したがってこれらの湖、例えば、琵琶湖、バイカル湖、オフリッド湖、タンガニーカ湖などには、図4・3で見たように淡水生物の独立した生物地理区が設定されることになるわけですが。古代湖には、上記の湖のほかアフリカのマラウィ湖、ミャンマーのインレイ湖、南米のチチカカ湖などがあります。これらの古代湖については、多くの固有種を含む独自の生態系の解明や、生物多様性の維持という今日的課題からも注目されているところです。

《琵琶湖の貝類》

琵琶湖の貝類については、すでに江戸時代の文化元年(1804)に、近江膳所の本多侯の医員であった渡辺奎輔が「淡海魚譜」を著しています。最初の科学論文では、大正3年(1914)に、滋賀県水産試験場の技師であった村上秀

図 4・9 - 蒲生湖沼群の貝類群集分布

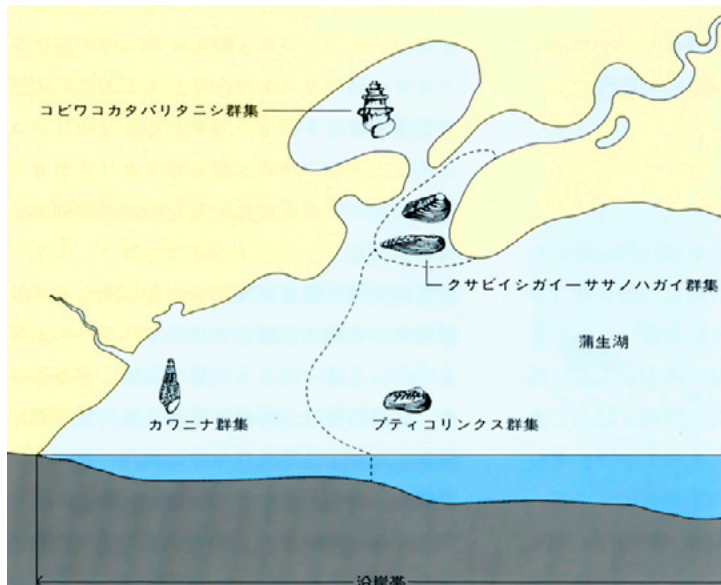
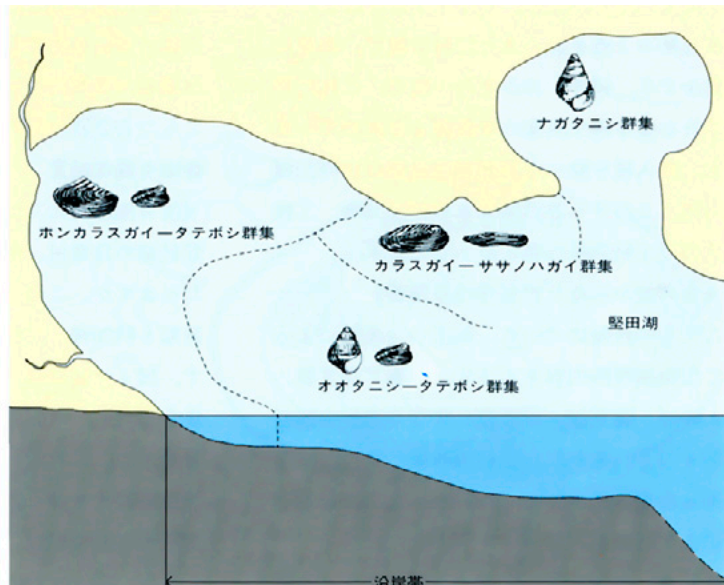


図 4・10 - 堅田湖の貝類群集の分布



二郎による「琵琶湖産貝類」があります。これは、漁業の基本調査のために貝類をしらべたもので、10属22種の貝類が記載され、貝類の分布図(図4・11)も描かれています。この図は、現在のように湖岸の改変や干拓、湖底の浚渫などが行われる以前の状況を示しており、非常に参考になります。

また大正5年(1916)には、インド博物館長であったイギリス人のトーマス・アナンデルによる「極東旅行での動物学的成果 - 琵琶湖の貝類」が出版されます。ここには、琵琶湖の深部底に生息する貝類群集について詳しく報告されています。その後、現在まで多くの研究者によって論文が公表され、貝類の種類内容についても明らかになってきました。

琵琶湖は、広く深い水域をもつ北湖と狭く浅い水域の南湖とからなり、そこには、湾・内湖・浜・岩礁などの複雑な湖岸地形がみられます。また湖底にも、湖底段丘・湖棚・湖底谷・水没島などいろいろな地形がみられ、1つの湖のなかに、じつに様々で多様な環境を含んでいます。こうした環境は、堅田湖の消滅後の約40万年の間につくられてきたものですが、その多彩な環境に応じて琵琶湖には豊かな種類の貝類がみられます。

琵琶湖の貝類は、現在ではほとんど採集できなくなった数種類(例えばヒダリマキモノアラガイ、カタハガイ、カワネジガイなど)や移入種の3種を含めると12科57種で、非常に豊かです。図4・12がその一瞥で、これだけで日本産非海生貝類の半数近くを占めています。移入種を除いた琵琶湖の貝類は10科23属54種、このうち巻貝類は6科13属35種、二枚貝類は4科10属19種となっています。

《分布型からみた琵琶湖の貝類相》

これらの種類について、前述の分布型によって生物地理的内容をみますと、東アジア型、大陸型、固有型、世界型、アフリカ-中国型の4つと、それに古琵琶湖層群の時代にはなかった北極型が新しく加わり、5つの分布型により構成されています(表4・1)。

最も多いのは東アジア型の7属(カワニナ属、

マメタニシ属、ヒメモノアラガイ属、ヒダリマキモノアラガイ属、カワコザラ属、オバエボシ属、ササノハガイ属)と、大陸型の4属(マルタニシ属、イシガイ属、ドブガイ属、カラスガイ属)で、両者で11属、種数では全体の72.2%を占めます。

次いで多いのは固有型で、これは堅田動物群

にさらに1属加わって4属(ナガタニシ属、オウミガイ亜属、イケチョウガイ属、オグラヌマガイ亜属)に増えています。また世界型も堅田動物群から3属も増え、4属(マシジミ属、モノアラガイ属、ヒラマキガイ属、ヒラマキガイモドキ属)になっています。

さらに古琵琶湖の動物群では見られなかったアジア北部に分布の中心域をもつグループ、北極型が新たに3属(ミズシタダミ属、マメシジミ属、ドブシジミ属)加わります。そしてアフリカ-中国型のアフリカヒメタニシ属が再び出現しています。ヒメタニシは、各地の遺跡から産出が知られていませんので、ごく最近になって日本列島に入った種である可能性が高いと考えられます。

以上のような分布型から、現在の琵琶湖の貝類相は、堅田動物群を土台として、それに北極型とアフリカ-中国型が加わり、さらに湖内で生まれた種が付加され、形成されていることが分かります。北極型は、中期更新世末以降に繰り返し訪れた氷期に侵入し、それが残っているのでしょうか。固有型の増加は、湖環境の長期の安定性と環境の多様性によってもたらされたものです。

固有種の成立

《固有種出現の3つの段階》

琵琶湖の貝類は、前述のように10科54種にわたりますが、このうち固有種は10科30種(巻貝類6科20種、二枚貝類4科10種)を占めます。図4・12には、固有種に属するものには赤丸を付し、それぞれの出現時期も記してありますが、これだけでは不十分なので、その出現の様子を少し詳しくみてみます。

琵琶湖の固有種は、堅田累層の時代から出現します。図4・13は、堅田累層のどの層準か

ら固有種が出現するかを調べたもので、図に見るように固有種の出現時期には3つの段階が認められます。

第1段階は、堅田累層最下部の虹ヶ丘粘土層から産出するもので、タニシ科のナガタニシ、イシガイ科のセタイシガイとタテボシです。この3種が最も古い時期に出現します。

第2段階は、堅田累層上部の栗原互層から佐川粘土層の時期に出現するグループで、カワニナ科のハベカワニナ、イシガイ科のオトコタテボシ、ササノハガイ、イケチョウガイ、マルドブガイ、オグラヌマガイ、それにシジミガイ科のセタシジミの合計7種です。

つまり、現在の琵琶湖の沿岸帯に生息するイシガイ科の二枚貝類とタニシ科の巻貝類については、この段階で固有種がすべて出現しているのです(ついでに付け加えますと、琵琶湖のイシガイ科の二枚貝類は、ニセマツカサガイの1種を除き、他のすべてが堅田湖に生息した種からなっています。現在の琵琶湖の沿岸帯に生息する貝類群集は、堅田湖のものが引き続いているわけです)。

第3段階は、堅田湖が消滅した後の新しく琵琶湖が形成されてくる時代、琵琶湖累層の時代に出現するものです。つまり、約40万年前以降に加わった一番新しいグループです。

この時期にはカワニナ科ではピワカワニナ亜属で15種という多様な種が出現しています。そのほかモノアラガイ科のオウミガイ、ヒラマキガイ科のカドヒラマキガイ、それに北極型要素を含む3種(ミズシタダミ科のピワコミズシタダミ、マメシジミ科のカワムラマメシジミとピワコドブシジミ)の合計20種が出現します。

琵琶湖の固有種を種類別にみると最も多いのはカワニナ科の16種ですが、このうちの15種までがいま述べたように第3段階に出現します。この15種は、約40万年前以降に琵琶湖に侵入したか、あるいはすでに湖内に棲んでいた種から分化し、新たに種の形成が行われたかのどちらかです。ボーリングコアや堅田累層から発見されたカワニナ類の種から考える

と、湖内分化が有力のように思われます。

《古期固有種と初期固有種》

固有という用語には、初期固有(neoendemic)と古期固有(paleoendemic)という2つの内容の異なる要素が含まれます。初期固有種というのは、新しい時代(現代に近い)に種の形成が行われたものを指しており、地史的にみた場合、琵琶湖の固有種では、第3段階のグループが初期固有種にあたります。

一方、古期固有種というのは、古い過去の時代に広く分布していた種が、今日では、ある限定された地域だけに生息するものを指します。ですから、遺存固有種(epibiotic)とも呼ばれます。琵琶湖の固有種では、第1・第2段階の堅田動物群から出現した両グループがこれに相当し、固有種の3分の1にあたる10種がこれに含まれます。

例えば第1段階のものでは、セタイシガイについて見ますと、この貝は、西の方では明石市の大阪層群明石累層(前期更新世)から類似の化石が報告されています。また東の方では濃尾平野地下の海部累層(中期更新世)からこの化石が産出しています。このように前期更新世から中期更新世にかけては、セタイシガイは琵琶湖の東西に広く分布していたのですが、それが今日では、琵琶湖だけにしか分布しないのです。つまりセタイシガイは、遺存固有種ということです。この貝は、中国大陸に生息したグループから分化したものと考えられています。

また、第2段階の例としてイケチョウガイを見ますと、この貝の最も古い記録は、日本では明石市の大阪層群(前期更新世)産出のものです。中期更新世になると、京都市の大阪層群と静岡県掛川市の小笠層群から産出しており、さらに完新世になると大阪市の沖積層から産出しています。

以上の資料から推定しますと、この貝は、前期更新世の頃、西方から瀬戸内地域に分布を広げ、中期更新世になると東海地方へ東進しますが、後期更新世には現在の琵琶湖とその流下水系に分布を縮小したと考えられます。

図4-11 - 琵琶湖の主要貝類漁場図

<村上秀二郎「琵琶湖産貝類」1914による(一部を着色)>



注1：凡例でメンカラスカビは本誌ではホンカラスガイ、イシガイはタテホシである。またタニにはナガタニおよびオオタニシ、シジミにはセクシジミおよびマンシジミが含まれる。凡例を収めるカイの図はイケチョウガイ。
 注2：水深の単位は尋(1尋は6尺=1.818m)。

図 4・12 - 琵琶湖とその流下水系の貝類

	科名	属名	種名と出現時期	
腹足類	タニシ科	アフリカヒメタニシ属	ヒメタニシ <i>Bellamyia quadrata</i>	●
		マルタニシ属	オオタニシ <i>Cipangopaludina japonica</i> マルタニシ <i>C. chinensis</i>	● ●
		ナガタニシ属	ナガタニシ <i>Heterogen longispira</i>	①
	エソマメタニシ科	マメタニシ属	マメタニシ <i>Parafossarulus manchouricus</i>	●
	カワニナ科	カワニナ属	ヤマトカワニナ <i>Semisulcospira (Bivamelania) niponica</i>	●
			モリカワニナ <i>S. (B.) morii</i>	●
			カゴメカワニナ <i>S. (B.) reticulata</i>	●
			タテヒダカワニナ <i>S. (B.) decipiens</i>	●
			イボカワニナ <i>S. (B.) multigranosa</i>	●
			ヤマグチカワニナ <i>S. (B.) habei yamaguchi</i>	●
			ハベカワニナ <i>S. (B.) habei</i>	●
			ナカセコカワニナ <i>S. (B.) nakasekoae</i>	●
			ナンゴウカワニナ <i>S. (B.) fluvialis</i>	●
			シライシカワニナ <i>S. (B.) shiraiishiensis</i>	●
			タケシマカワニナ <i>S. (B.) takeshimensis</i>	●
			オオウラカワニナ <i>S. (B.) aurensis</i>	●
			ホソマキカワニナ <i>S. (B.) arenicola</i>	●
			フトマキカワニナ <i>S. (B.) dilatata</i>	●
クロカワニナ <i>S. (B.) fuscata</i>	●			
タテジフカワニナ <i>S. (B.) rugosa</i>	●			
チリメンカワニナ <i>S. (Semisulcospira) reiniana</i>	●			
カワニナ <i>S. (S.) libertina</i>	●			
クロダカワニナ <i>S. (S.) kurodai</i>	●			
ミズシタダミ科	ミズシタダミ属	ビワコミズシタダミ <i>Valvata (Cincinna) japonica biwaensis</i>	●	
モノアラガイ科	ヒメモノアラガイ属	ヒメモノアラガイ <i>Austropepleca oitula</i>	●	
	モノアラガイ属	モノアラガイ <i>Radix auricularia</i>	●	
		オウミガイ <i>R. (Bivakoa) onychia</i> コシダカヒメモノアラガイ <i>Fossaria truncatula</i>	● ※	
ヒラマキガイ科	ヒダリマキモノアラガイ属	カワネジガイ <i>Camploceras hirasei</i> ヒダリマキモノアラガイ <i>C. (Culmenella) prushadi</i>	● ●	
	カワコザラ属	カワコザラガイ <i>Pettanocyclus nipponica</i> スジイリカワコザラガイ <i>P. japonica</i>	● ●	
	ヒラマキガイ属	カドヒラマキガイ <i>Gyraulus perstriatulus</i> ヒラマキミズマイマイ <i>G. convexisculus</i>	● ●	
	ヒラマキガイモドキ属	ヒラマキガイモドキ <i>Segmentina hemisphaerula</i>	●	
サカマキガイ科	サカマキガイ属	サカマキガイ <i>Physa acuta</i>	※	
イガイ科	カワヒバリガイ属	カワヒバリガイ <i>Limnoperna fortunei</i>	※	
二枚貝類	イシガイ科	オバエボシ属	オバエボシ <i>Inversidens brandti</i>	●
			マツカサガイ <i>I. japonensis</i>	●
			ニセマツカサガイ <i>I. yanagawaensis</i>	●
			オトコタテボシ <i>I. reinianus</i> セタイシガイ <i>I. hirasei</i>	● ①
		イシガイ属	イシガイ <i>Unio (Nodularia) douglasiae</i> タテボシ <i>U. (N.) biwaensis</i>	① ①
		ササノハガイ属	ササノハガイ <i>Lanceolaria oxyrhyncha</i>	②
	イケチョウガイ属	イケチョウガイ <i>Limnoscapha (Nipponihyria) schlegelii</i>	②	
	ドブガイ属	マルドブガイ <i>Anodonta (Sinanodonta) calipygos</i>	●	
		タガイ <i>A. (S.) japonica</i>	●	
		オグラヌマガイ <i>A. (Oguranodonta) ogurae</i>	●	
カラスガイ属	ホンカラスガイ <i>Cristaria plicata</i>	①		
シジミガイ科	マシジミ属	マシジミ <i>Corbicula leana</i> セタシジミ <i>C. sandai</i>	● ②	
マメシジミ科	マメシジミ属	カワムラムメシジミ <i>Pisidium kawamurai</i> ミズウミマメシジミ <i>P. lacustre</i>	● ●	
	ドブシジミ属	ビワコドブシジミ <i>Sphaerium japonicum biwaensis</i>	●	
カワシシジミ科	カタハガイ属	カタハガイ <i>Pseudodon (Obolus) ominensis</i>	●	

(固有種) ① 古期固有1グループ(堅田動物群Ⅰ)に出現 (在来種) ① 堅田動物群Ⅰに出現 (移入種) ※ 移入種
 ② 古期固有2グループ(堅田動物群Ⅱ)に出現 ② 堅田動物群Ⅱに出現
 ● 初期固有(琵琶湖累層の時代に出現) ● 琵琶湖累層の時代に出現

そして現在は、絶滅の危機にさらされています。この過程は、遺存固有種が辿る典型的なコースともいえるものです。このグループも、おそらく種の起源は大陸にあるのでしょう。これからは、中国大陸の現生種や化石種とあわせて検討していくことが重要になってきていると思います。

第3段階の初期固有種は、琵琶湖の固有種の3分の2にあたる20種がこれに含まれます。その中の代表は何といても、15種という多様な固有種を出現させているカワニナ類です。このカワニナ類の出現については、堅田湖に生息していた古期固有種を祖先にして多数が種分化を起こしたのか、あるいは一部は大陸からの再度の分散・拡散によって新しく湖に加わったものなのか、その辺の問題はまだ解明されていません。しかし、種の爆発的な多様化の様子からは、堅田湖に生息した古期固有種の八ベカワニナなどから種分化したようにも思えます。

軟体動物群の4つの絶滅期

最後に、古琵琶湖層群でみられる非海生軟体動物群(淡水生貝類群)の絶滅期の問題に簡単に触れておきます。これまで述べてきましたように古琵琶湖層群の貝類群には、5つの動物群が順次出現しています。この場合、琵琶湖累層まで含めると、古い動物群が絶滅し、新しい動物群が現れて、動物群の交替する時期が4つみられます。それらの絶滅期は、さきに触れましたように図4・4に、第1～第4の絶滅事変として矢印で示しました。

古琵琶湖での最初の事変は、伊賀動物群から伊賀動物群へと交替する時期にみられます。このときには、両者の種類組成が完全に入れ替わるのではなく、古い動物群が大きく衰退し、新しい動物群はわずかな種類しか誕生していませんが、その境の時期は、阿山累層下部にはさまれる高峰火山灰層の層準にあたっています。

吉川さんの示した層序(図1・1)で古地磁気層序をみますと、この層準はガウスクロン(ガウス正磁極期)の中に現れる逆帯磁の時期に

あたります。花粉化石の資料からは、この時期は温暖な気候が続かなかで、それを断ち切るかのように寒冷な気候がはさまれることが知られており、この気候の寒冷化とともに動物群の交替が生じているわけです。

湖や川のように、浅く、閉ざされた水域を生活の場としている淡水生貝類にとっては、気候変化に伴う環境の変容は、非常に強い影響を及ぼします。ですからこの事変は、ローカルな点では、前述したように阿山湖そのものの水深が深くなり、沿岸帯が縮小するという時期に生じているわけですが、グローバルな面から見ると、気候の寒冷化という大きな変化を背景として、この事変が起きていることが分かります。

第2の絶滅は、甲賀累層と蒲生累層の境界で生じます。このときには、熱帯～亜帯要素をふくむ伊賀動物群がすべて絶滅し、新しい種類からなる蒲生動物群に交替したもので、これは、古琵琶湖層群でみられる一級クラスの絶滅です。古地磁気層序をみますと、この時期は、ガウスクロン（ガウス正磁極期）からマツヤマクロン（松山逆磁極期）への境界にあたっており、この地磁気の転換期にも、氷河の発達など世界的に気候の寒冷化の傾向が

あらわれています。

ヒマラヤ南麓のシワリク層は、大型哺乳動物化石を多産することで有名ですが、この古地磁気の転換期には、動物相が顕著に変化していることが報告されています。ですから、同じ時期に生じた古琵琶湖における動物相の交替も、やはりグローバルな事件を背景に起こっていることが分かります。

第3番目の絶滅は、蒲生累層の上部で発生しています。ただしこの事変では、第1・第2の絶滅期とは違って、絶滅の同時性はみられません。蒲生累層の湖沼群は、蒲生累層末期になると粗粒堆積物によって徐々に埋め立てられていきますが、そのときに湖に生息しにくくなった種から順番に絶滅していったものと思われる。

蒲生の湖を埋め立てた粗粒堆積物は、堆積物の内容から、東方の鈴鹿山脈側から供給されたと推定されています。その後、草津累層の時代には湖はみられませんから、この時期の絶滅の主因は、ローカルな地殻変動にあったと考えられます。ただこの時期もまた、鮮新世末期から前期更新世へと移り変わる頃にあたっており、寒冷化がこの絶滅に追い打ちをかけていたのでしょう。

第4番目の絶滅は、堅田累層と伊香立累層との境界で生じています。堅田動物群は、現在の琵琶湖の沿岸帯に生息する貝類に非常によく似た内容ですが、完全に一致しているわけではありません。堅田動物群の貝類のうち6種類が存続せず、またこの動物群が減んだあとは、新しい種類が加わった別の動物群が生まれているからです。

この時期の絶滅と新しい種類の出現は、堅田湖の消滅と新しい琵琶湖の誕生にともなって発生したもので、その主因は、従来から「六甲変動の最盛期」と呼ばれている地殻変動です。湖底下の基盤に大きな割れ目が発生し、新しく生まれた湖盆の成長とともに湖は発展し、湖に多様な環境をつくりだします。この変動の上に、グローバルな氷期・間氷期の気候変化が加わり、さらにそれに伴う大陸と日本列島との離合の繰り返しのなかで、琵琶湖を中心とした水系では現在の貝類相が形成されます。古琵琶湖の貝類は、絶滅と新しい種の進出、それに湖内での種分化が組み合わさって形成されてきたといえましょう。

図 4-13 - 琵琶湖貝類の固有種の出現時期



5 コイ科魚類相の変遷

中島経夫 = 琵琶湖博物館

世界の一次淡水魚

《一次淡水魚》

中島 淡水魚というのは、もちろん湖や河川にすむ魚のことですが、これらの魚には、産卵のために海から川へのぼってくるサケや、その逆に産卵のために川から海へくだっていくウナギも含まれます。またスズキやボラのように一時的に淡水の中に入ってくる魚も淡水魚です。このように、一生の生活のなかで一度でも淡水の中に入ることがあれば、それは淡水魚として扱われます。そうした淡水魚の中で、コイやフナ、ドジョウやナマズのよう、一生を淡水の中だけですごすものを一次淡水魚といいます。

一次淡水魚は、淡水の中を移動するだけですから、現在や過去の淡水系のつながりや陸地の続き具合が反映されます。また陸地が続いていても、その間に高く険しい山地があったり、乾燥した砂漠地帯が広がって淡水系がつながっていなければ、一次淡水魚は移動できません。

もし、こうした障壁で隔てられた地域に、共通する種や近縁の仲間が分布していれば、かつては、これらの地域間にも淡水系のつながりがあったことがわかります。このように、一次淡水魚の分布は、古地理や地史と密接に関係し、それを明らかにする有力な材料にもなっているわけです。

《骨鰾上目魚類》

生物の分類単位は、ご存じのように下位のものから順に、種、属、科、目、綱、門、界になっていて、必要に応じて、上、亜などの接頭語（上目、亜目、上科、亜科など）をつけてこれを補います。ですから、単にコイといえば、これは、日本やユーラシア大陸に広く分布する *Cyprinus carpio* という種の和名になりますが、コイ類とかコイの仲間という場合には、コイ亜属、コイ属、コイ亜科、コイ科、コイ目など、いろいろな段階のグループがあるので、そのどれを指すのか分かりません。それで、これからの話の中では、必ずコイの語尾に分類単位をつけて誤解の生じない

ようにします。

現在、世界に生息する一次淡水魚の大部分は骨鰾上目という大きなグループに含まれますが、その中でも大きな勢力を占めているのがコイ目、ナマズ目、カラシン目です。

表5・1は、骨鰾上目の分類とコイ目に含まれる科を示したものです。骨鰾上目は、アノトフィジ系とオトフィジ系に分かれますが、カラシン目、ナマズ目、コイ目はみな後者に属します。オトフィジ (Otophysi) というのは、内耳と鰾につながりがあるという意味で、この仲間の魚類はすべて、内耳と鰾を連結する一連の小骨、ウェーベル器官をもっているのが特徴です。ウェーベル器官は、頭骨に近い部分の脊椎骨と肋骨が変形したもので、鰾を共鳴装置としてそこでとらえた小さな振動をすぐに内耳に伝える役目をします (図5・1)。この装置のおかげで、音には非常に敏感です。オトフィジ系の魚類は、ナマズ目魚類の一部を除き、ほとんどが一次淡水魚です。

アノトフィジ系のネズミギス目には、深海生のネズミギスや亜熱帯にすむ汽水生のサバヒー、あるいはアフリカの淡水にすむものなどがいますが、種類は多くありません。形態学的な特徴や警告物質をもつことから、同じ分類群にまとめられており、オトフィジ系より古いタイプと考えられています。

表5・2は各大陸における淡水生の骨鰾上目魚類の分布で、コイ目については科のレベルでの分布も記してあります。このうち、カラシン目、ナマズ目、コイ目カトストムス科、コイ目ドジョウ科、コイ目コイ科については、その分布の概略を図5・2に示しました。

カラシン目魚類は、ピラニアやネオンテトラなどの熱帯魚を含むグループで、その分布域は、南アメリカ大陸とアフリカ大陸に限られます。ナマズ目魚類は、分布の中心が南アメリカ大陸で、北アメリカ、ユーラシア、アフリカ大陸にも分布します。これに対して、コイ目魚類の分布域は、ユーラシア大陸やアフリカ大陸、北アメリカ大陸です。淡水生の骨鰾上目魚類には、オーストラリア大陸に分布

するものはみられません。

骨鰾上目魚類の4目のうち、現在、世界の淡水魚の大部分を占めているのがコイ目です。このグループには、カトストムス(サッカー)科、ドジョウ科、ホマロデブルス科、キリノカエルズ科、コイ科が含まれます。日本にはコイ科とドジョウ科が分布します。

《コイ科魚類》

これらの5科のうち、群を抜いて大きいのがコイ科魚類で、さきの図のようにオーストラリア大陸と南アメリカ大陸を除くすべての大陸(ユーラシア、北アメリカ、アフリカの各大陸とその周辺の島々)に分布します。その種類数も、1つの科としては200属、3,000種とじつに多く、新生代の新第三紀に入って爆発的に繁栄したのがこのグループです。

このように、コイ科魚類の分布域は世界にまたがり、またその種類数が非常に多いためにこの魚類を総括的に研究するのが難しく、コイ科魚類全体の系統発生は、まだよく分かっておりません。したがって現状では、亜科の分類も人によって違いがあるわけですが、この点は仕方のないことだと思います。

一方、古琵琶湖に堆積した地層から産出する魚類の化石は、骨格が分かるものはほとんどなく、産出するのは小さな歯の化石ばかりです。ところが幸いなことに、コイ科魚類の歯の形態には独特の特徴があって、1本の歯の化石からだけでも、どのグループかを見分けられます。しかもそれだけでなく、コイ科魚類にみられる歯の形態分化は、この魚類の系統発生を明らかにする重要な手掛かりになることが分かってきました。それで次に、この魚類の歯の形態やその形態分化についてお話し、そのあとで、古琵琶湖の魚類相について述べたいと思います。

コイ科魚類の咽頭歯と亜科の分類

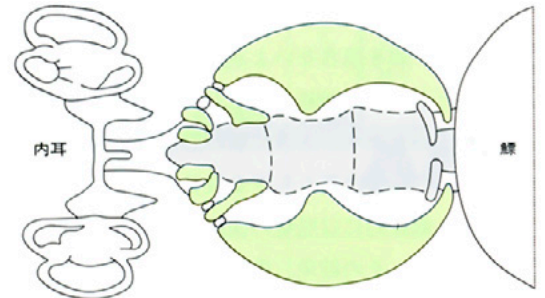
《コイ目魚類の咽頭歯》

コイ目魚類の特徴は、口に歯をもたず、^{かくさい}角鰾^{こつ}骨^{えら}という鰾を支える骨格のうち、その5番目のものが頑丈になって咽頭骨^{いんとうこつ}に変わり、その咽頭骨の上に歯がはえていることです。この

表 5・1 - 骨鰾上目の分類(Fink&Fink, 1981)とコイ目の科の分類

骨鰾上目 Superorder Ostariophysi	アノトフィジ Series Anotophysi	ネズミギス目 Order Gonorynchiformes
	オトフィジ Series Otophysi	カラシフィジ Subseries Chraciphsyi カラシン目 Order Chraciformes ナマズ目 Order Siluriformes ナマズ亜目 Suborder Siluroidei デンキウナギ亜目 Suborder Gymnotoidei
キブリニフィジ Subseries Cypriniphysi カトストムス科 Catostomidae ドジョウ科 Cobitidae ホマロプテルス科 Homalopteridae ギリノカエルス科 Gyrynocheilidae コイ目 Order Cypriniformes コイ科 Cyprinidae		

図 5・1 - ウェーベル器官



ウェーベル器官(うすい緑色の一連の骨格)を背面から見た図、後端は鰾に、前端は内耳の内リンパ管に接続し、鰾の振動を内耳に伝える役目をする。グレーに塗色した部分は脊椎骨。

表 5・2 - 各大陸における淡水生の骨鰾上目魚類の分布

分類群	北米 新北區	南米 新熱帯區	アフリカ エチオピア區	ユーラシア 旧北區 東洋區	オーストラリア オーストラリア區
ネズミギス目	—	—	●	—	—
カラシン目	—	●	●	—	—
ナマズ目 デンキウナギ亜目	●	●	●	●	●
コイ目	●	●	●	●	●
カトストムス科	●	—	—	●	—
ドジョウ科	—	—	—	●	●
ホマロプテルス科	—	—	—	—	●
ギリノカエルス科	—	—	—	—	●
コイ科	●	—	●	●	●

○分布している — 分布していない
注：淡水生のネズミギス目魚類は、クネリア、フラクトレムスなどがアフリカ大陸だけに分布する

表5・2付図<動物地理区>

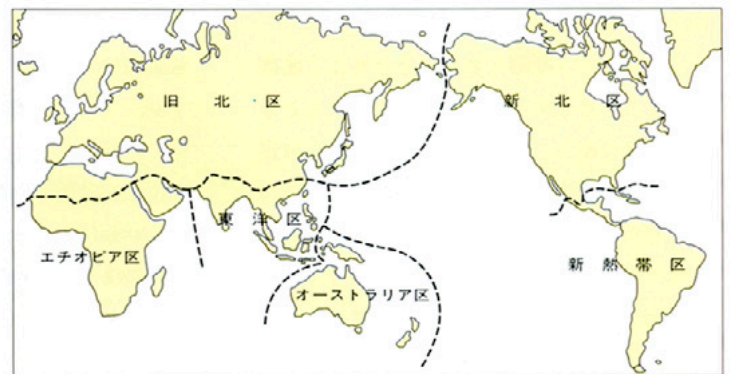
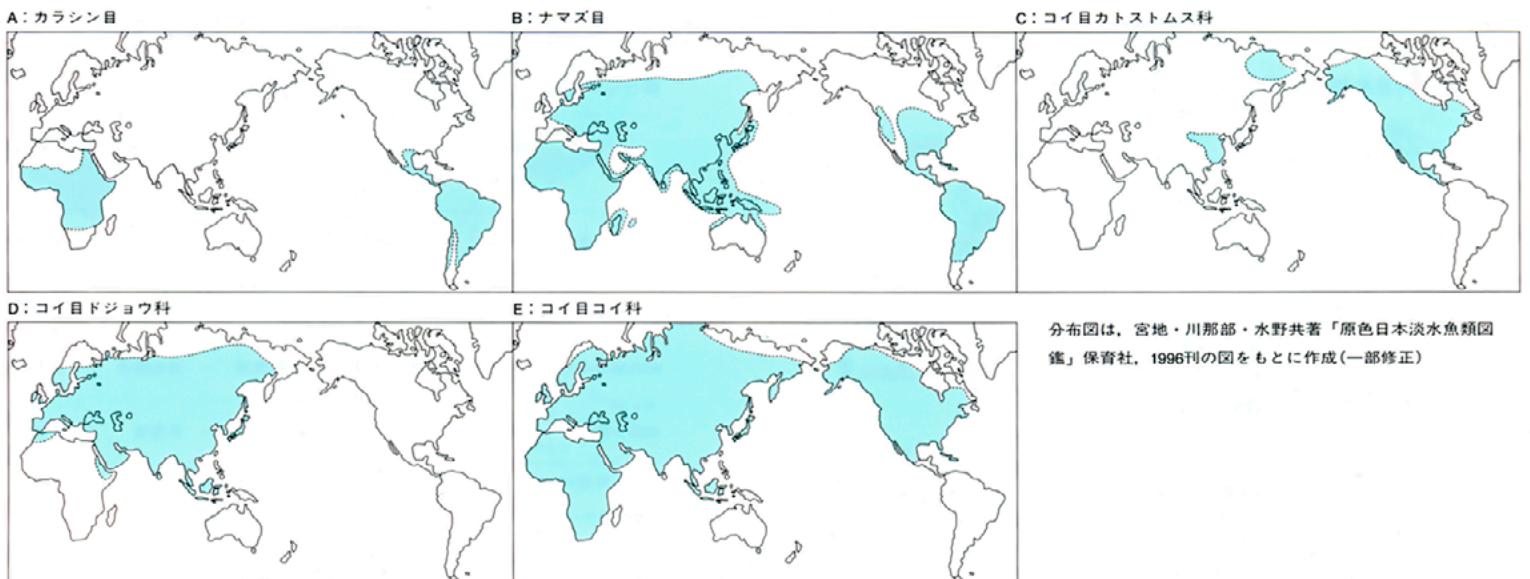


図 5・2 - 各大陸における主要な骨鰾上目魚類の分布図



分布図は、宮地・川那部・水野共著「原色日本淡水魚類図鑑」保育社、1996刊の図をもとに作成(一部修正)

歯のことを^{いはとうし}咽頭歯と呼んでいます(図5・3)。一般に脊椎動物の進化の中では、口の縁に沿った歯は、餌を逃さないようにその出口をふさごうとして、ほかのものよりも次第に大きくなっていきます。さらに顎の筋肉の発達などによって、歯は餌をちぎる役目をもつようになり、最終的には咀嚼の機能を具えるようになります。その結果、歯の生える部分は上下の顎の部分だけになったわけです。

これに対しコイ目魚類では、口の中や顎の部分には、歯は一切ありません。その代わりに、喉の奥、咽頭に歯があって、これがよく発達しています。歯が喉の奥にしかないのでは餌を捕るのに不利ですが、しかしコイ目魚類は、顎のメカニズムを巧みに進化させて、この不利をカバーしています。

コイやキンギョが餌を食べるときをよく観察しますと、かれらは、口を開けて閉じるときに、上顎を前方に突き出します。同時に口蓋を上へ引きあげて口を閉じ、口の中を陰圧にして餌を吸い込みます。いちど口の中に餌を入れてしまえば、すぐさま喉の奥に送り込み、咽頭歯で餌をちぎって食べます。コイ目魚類のなかでこの機構を最もよく発達させ、哺乳類の歯にも劣らないすぐれた咽頭歯で、餌をすったり、つぶしたりして食べるのがコイ科魚類です。

《コイ科魚類と他の脊椎動物の歯系の比較》
表5・3は、コイ科魚類と他の脊椎動物の歯

系を比べたものです。この表にあるように、普通の下等脊椎動物の歯系は、歯の本数が多し多歯性で、歯の形態も単純(単純歯性)で、個々の歯も同じ形(同形歯性)をしています。これに対してコイ科魚類は、歯の本数が少ない貧歯性です。そして歯の本数が少なくなった代わりに、歯系は単純な形態から複雑な形態(複雑歯性)に変わり、いろいろな餌の種類に適応できるようになっています。

コイ目魚類でも、カストムス科やドジョウ科の咽頭歯系は、多歯性・単純歯性・同形歯性で、同じ形をした多数の歯が1列に並んでいるだけですが、コイ科魚類の咽頭歯系は、いま述べたように貧歯性で、副列をもつ複雑歯性になっています。コイ目魚類のなかでも格段に進んでいるわけです。

複雑歯性の歯系では歯の動きが複雑になりますが、コイ科魚類の咽頭骨は、どの骨とも関節で結びつかずに、周りにある発達した筋肉系によって支えられています。つまり咽頭骨は、いわば宙ぶりの状態になっているわけで、それによりきわめて複雑な動きができる仕組みになっています。咽頭歯は、もちろん咽頭骨についていますから、餌にあわせてさまざまに動くことができます。

さらにコイ科魚類のなかでも、コイの歯系はもう1つ進んでいます。同じコイ科魚類でもタナゴの場合には、個々の歯はほぼ同じ形をした同形歯性ですが、コイの場合には、個々

の歯の機能が分化し、位置によって歯の形が異なる異形歯性になっています。このように発達した歯系をもっているのが、コイ科魚類の特徴です。

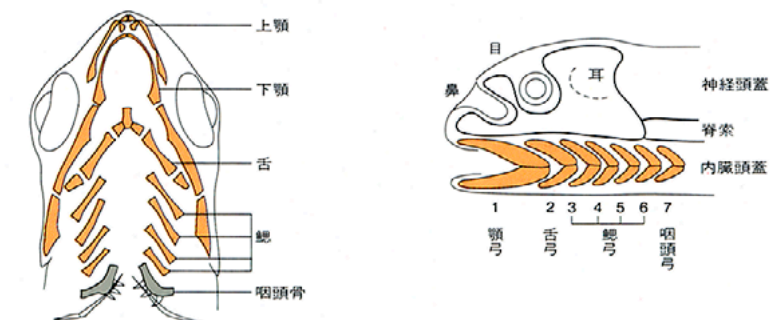
《咬合の仕方》

コイ科魚類の咽頭歯は、左右の咽頭骨上に並んでいるわけですが、餌を食べる場合、左右に並んでいる咽頭歯どうしが互いに咬み合うのではないのです。咽頭歯の直上は頭骨の後部にあたりますが、この位置、つまり基底後頭骨の腹面中央部には、角質板をもった咀嚼突起がそなわっています(図5・4)。

左右の咽頭歯は、この直上にある角質板と向かい合っていて、餌の性質に応じていろいろな動き方をします。餌は、咀嚼突起と左右の咽頭歯の動きによって、砕かれ、こすりつけられて咀嚼されます。歯が上を向き、臼の役目をする咀嚼板が下向きなのは奇妙に思えるかもしれませんが、場所が喉の奥ですからかえって都合がよいわけで、咽頭歯であるがために可能になった巧みな仕組みです。

コイ科魚類の歯の形態は、こうした咬合の仕方と関連して、食性の違いや環境の変化に対応して、グループごとにさまざまな方向に発展しました。さらに個々の歯の形態・歯冠の姿・咬合面の微細な模様も多彩になり、それぞれに特徴がみられます。古琵琶湖層群から産出する1本の小さな咽頭歯からも、その歯がどの仲間のものか分かるのはこうした事情

図5・3 - コイ目魚類の鰓弓の骨格(角鰓骨)と咽頭骨



左：ニゴイ稚魚の頭部骨格(腹面からみた図)。茶色が骨格で、グレー色が咽頭骨。咽頭骨が鰓弓の骨格であることがわかる。右：脊椎動物の頭蓋骨を示す模式図。頭蓋骨は、上半部の脳を保護する神経頭蓋と、下半部の消化管(口や喉の部分)をおおう内臓頭蓋(茶色)からなっている。内臓頭蓋の1は顎骨、2は舌骨、3-6は鰓骨、7が喉頭骨である。コイ科魚類の咽頭骨は、咽頭骨の下半部である名鰓骨が変形したもので、上半部はなくなっている。

表5・3 - コイ科魚類と他の脊椎動物の歯系の比較

	哺乳類 ヒト	コイ科魚類		ドジョウ科 ドジョウ	爬虫類 ワニ
交換の頻度	貧歯性	> 多歯性	- 多歯性	- 多歯性	- 多歯性
形態の複雑さ	複雑歯性	> 複雑歯性	> 複雑歯性	> 単純歯性	- 単純歯性
歯の機能分化	異形歯性	> 異形歯性	> 同形歯性	- 同形歯性	- 同形歯性
歯の本数	貧歯性	< 貧歯性	- 貧歯性	> 多歯性	> 多歯性

注：不等号の開いている方が、その歯性の程度が進んでいる。

があるからです。

《咽頭歯の歯式と歯種》

コイ科魚類では、咽頭歯の配列の仕方や個々の歯の形態・歯冠の姿・咬合面の模様などが分類の重要な基準になります。その咽頭歯の配列(歯列)は、左右のそれぞれが1列から3列、ときには4列も並んでいます。一番内側の列に最も多くの歯が並びますが、最も多いもので7本です。

左右の列とも、一番内側の列をA列、さらに外側に向かって順番にB列、C列と呼びます(図5・5)。A列は主列、他は副列とも呼ばれます。このような咽頭歯系の配列の仕方は、歯式として示されます。例えば、コイの歯式は1, 1, 3-3, 1, 1として示されますが、これは、片側のA列に3歯、B列とC列にそれぞれ1歯もつという意味です。歯式の左辺は左側、右辺は右側の咽頭歯系です。

ウグイの歯式は2, 4-5, 2です。この式は、左側のA列は4歯、右側のA列は5歯という左右非対称な咽頭歯系であること、B列は左右ともに2歯づつなこと、C列がないことを示しているわけです。

個々の歯(歯種)については、各列の前方から順番に、1, 2, 3.....と番号をつけて区別します。例えばA1歯といえば、A列の最前方の歯ということになるわけです(図5・5)。ただし、コイ科魚類を含めて魚の歯系は多生歯性(表5・3)で、一生の間に何百回も歯が交換されます。ですから正確に言えば、その位置で生え換わる歯の全体(これを歯族といいます)を指すことになります。

《咽頭歯の個体発生と系統発生》

上述の歯式で示される咽頭歯系は、もちろん成魚のものなので、成魚歯系とも呼ばれます。では、コイ科魚類の場合、成魚歯系は、発育のどの時期にできるかというと、仔魚 稚魚 成魚という発育段階の中で、仔魚から稚魚になるときに成魚歯系が完成します。

それ以前の仔魚期には、仔魚歯系と呼ばれる咽頭歯系をもっていますが、これは、成魚歯系とは全く異なったもので、複数の歯列が互

い違いに並んでいる歯系です。この仔魚歯系は、コイ科魚類のどんな種にあっても、つまり成魚歯系の歯式がさまざまに違っていてもほとんど変異がありません。

ですからコイ科魚類では、同じ仔魚歯系をもとにして、仔魚期の終わりから稚魚期の初め頃にかけて繰り返し行われる歯の交換の過程で、種に特有の成魚歯系ができあがり、種の個体発生がみられるわけです。

じつは、この点に着目したロシアの魚類学者のパスネツォフは、9種のコイ科魚類とドジョウ科魚類について、咽頭歯の個体発生を詳しく観察し、その結果、種に特有な形の咽頭歯ができあがるときの変化の様相には、系統発生が現われている可能性があるとして報告しております。

その後、鶴見大学の小寺春人さんが、複雑な歯冠形態をもつコイを対象にして、個体発生における咽頭歯の形態変化を詳しく観察しております(1982)。この研究では、「コイの咽頭歯は、円錐歯から始まって、コイ科魚類がもつ一般的な形態へと変わり、その後、コイに特異で、しかも各歯ごとの特徴を具えた歯へ分化する。この過程で、交換によって変わっていく各歯は、交換される前の歯の形態を一部に残しながら新しい要素を加えて変形す

る。その変形の順序は、類縁関係の遠いものから近縁のものへという順序に対応する」としています。こうして、コイ科魚類の個体発生における咽頭歯の形態変化の研究が、この魚類の系統発生を知る重要な手掛かりになることが明らかになったわけです。

《咽頭歯の形態分化と亜科の分類》

そこで私は、改めてコイ科魚類のさまざまなグループについて、個体発生にみられる咽頭歯の形態変化を詳しく観察しました。この間、日本列島では滅んでいながら中国大陸には現生するコイ科魚類のグループについても、中国の研究者と共同して研究しました。

その結果、コイ科魚類の咽頭歯の形態分化の各段階と、それぞれの段階に含まれる亜科のグループなど、多くのことが明らかになってきました。それでここでは、仔稚魚から成魚にいたる咽頭歯の形態と亜科のグループについて、咽頭歯の写真を中心にまとめてみました。それが、36~37ページの「コイ科魚類咽頭歯の形態分化と亜科の分類」です。この図は、コイ科魚類のさまざまなグループの系統関係を暗示しているように思われます。

図5・4 - コイの咽頭骨と頭蓋骨の位置関係

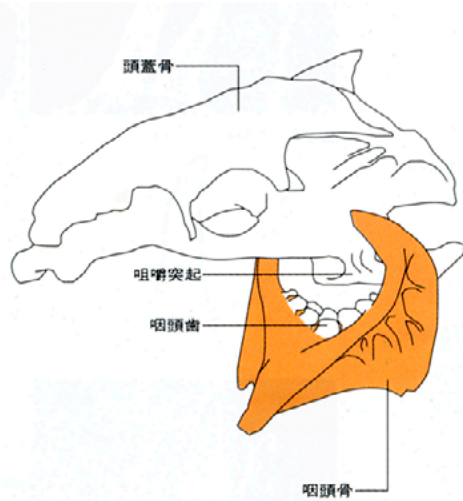
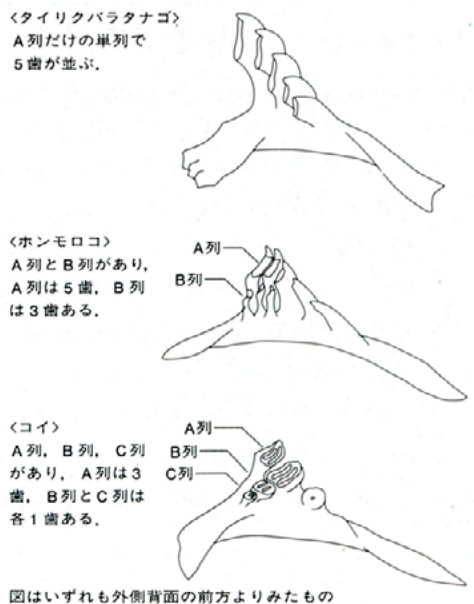


図5・5 - コイ科魚類咽頭歯系の歯列



目で見る コイ科魚類咽頭歯の形態分化と亜科の分類

コイ科魚類の咽頭歯は、はじめ単純な円錐歯から何回もの交換を繰り返し、種に特有な形態に変わる。ここではアオウオ (*Mylopharyngodon piceus*) の咽頭歯の発生を軸にして、さまざまなコイ科魚類の咽頭歯を、その発生順序にしたがって配列してみた。図で点線の外側は成魚の咽頭歯、内側は仔稚魚の咽頭歯で、青色の矢印で発生に伴う形態変化を示し、さまざまなコイ科魚類の咽頭歯がアオウオの発生段階のどこかで分岐し、それぞれの成魚の歯にかわっていく様子を示した。

アオウオの咽頭歯は、最下段の図のように、単純な円錐歯から、コイ科段階 ウグイ段階 モロコ段階をへて、アオウオの成魚の咽頭歯に変わる。各段階の咽頭歯の基本的な形態の特徴は、図A～Gようになる。

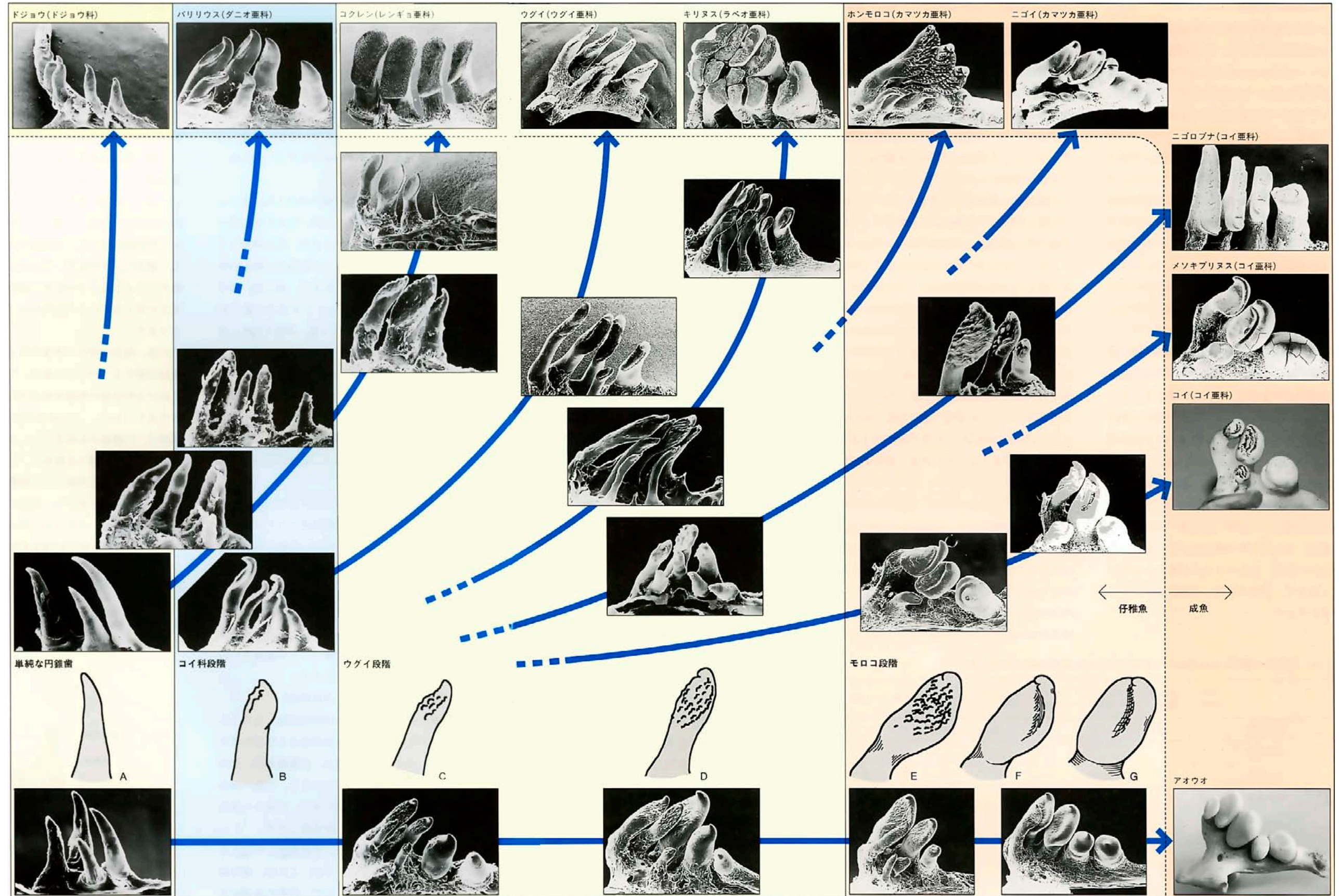
最初の単純な円錐歯は、ドジョウの仔稚魚の咽頭歯の形態とも同じで、この形態はコイ目に共通している。コイ科魚類のどの咽頭歯も、この単純な円錐歯から始まる。

コイ科段階になると、歯冠尖頭部に歯鉤が発達し、その基部に咬合面が形成される(図B)。咬合面は、縁に小突起をそなえた細い溝状の形態をなしている。この段階からは、ダニオ亜科やバルブス亜科の咽頭歯が分岐する。

ウグイ段階になると、歯冠歯頸部にねじれが生じる。ねじれの度合いはさまざま、それに伴って咬合面の広さや凹み、溝の形態なども多彩になり、多くの類型が生まれる。この段階からはレンギョ亜科、ラベオ亜科、ウグイ亜科、タナゴ亜科、クルタ 亜科、クセノキプリス亜科などさまざまなグループの咽頭歯が分岐する。

そのさまざまな分岐の1つであるモロコ段階は、咬合面が大きく広がり、鋭い前縁と鈍い後縁が特徴となっている(図E、F)。この段階では、ホンモロコ・ニゴイなどのカマツカ亜科、ニゴロブナ・メソキプリヌス・コイなどのコイ亜科が分岐する。コイ型咽頭歯では、臼歯状の形態となり、咬合面に1条から数条の咬合面溝が走るのが特徴で、アオウオではその溝もなくなり、滑らかな咬合面となる。

以上のようにコイ科魚類の各咽頭歯型は、各段階の中でそれぞれに特殊化し、また各段階の咽頭歯は、必ず前段階の基本的な形を経て、そこに達している。この図は小寺(1992)、Nakajima(1979,1984,1987,1990)、Nakajima and Yue(1989,1995)、Yue and Nakajima(1995)をもとに、一部写真を補って作成した(中島)。



大山田湖の魚類相

《コイ属の優占する豊かな魚類相》

さきほど松岡さんから、大山田湖の貝類相はイガタニシを中心に豊かであったというお話がありましたが、魚類も同じで、古琵琶湖のなかで魚類の化石の数が最も多く、また種類も一番多いのが大山田湖です。

その魚類相は、もちろんコイ科魚類が主体ですが、そのほかでは、ピワコオオナマズにきわめて近いナマズ科魚類と小型のギギ科魚類、それに大型のスズキ科魚類も見つかっています。このような生態系の上位を占める魚食性の大型魚類は、もともと個体数も少なく、通常は化石として見つかりにくいのです。それが結構見つかっていますから、湖全体の生産量はかなり大きかったと思われる。

表5・4は、古琵琶湖層群および奄芸層群（東海層群）楠原累層から産出したコイ科魚類咽頭歯化石の一覧です。この表に見るように、大山田湖(上野累層)のコイ科魚類の中で圧倒的に多いのがコイ亜科です。そのコイ亜科では、フナ属は少なくしてコイ属が優占し、大山田湖の魚類の大半がコイ属で占められます。次いで多いのがクセノキプリス亜科です。そのあとはカマツカ亜科、クルター亜科、ウグイ亜科、タナゴ亜科の順になっています。この亜科の数は、現在の日本に分布する亜科の数と同じで、魚類の種類も非常に豊かなことが分かります。

《2 mの大型魚を含む数種のコイ属が生息》

ただコイ科魚類が多いといっても、化石として見つかるのは咽頭歯だけです。属あるいは亜科のレベルまでは分かって、種の同定までにはなかなか至りません。しかしコイ属の場合には、特定の歯の咬合面の模様の特徴があって、その模様の違いから、種は同定できないにしても種類の違うコイ属がいたということは分かります。

コイ属魚類の咽頭歯は、さきに図5・5に示した通りですが、さらに個々の歯をみるとA2歯の咬合面の模様の特徴があって、現生のコイでは、咬合面に3条の溝が刻まれています（図5・7の右下）。それが、大山田湖から産するコイ属のものは、A2歯の咬合面の溝が1条とか2条のものが大部分で、そのほか3条とか4条のものもでてきます。

図5・6は、大山田粘土層から産出したコイ属魚類の化石A2歯の外形と咬合面の溝を示したものです。これらは、溝の条数と外形の丸み(内外径/前後径比)から、図に記してあるように、伊賀1条型から伊賀4条型まで5つの型に分けられます。

ただA2歯の咬合面の溝は、コイの成長に伴って溝の数が増えます。小寺さんの研究では、現生のコイの場合、体長11cmまでは1条、22cmまでは2条、それ以後は3条、約50cmの個体で4条のものがあったとされています。

大山田湖のものは、1条や2条のものは推定体長が30cmから1 mぐらい、なかには2 mと

も推定される非常に大型の咽頭歯がいくつもあります。また大山田湖から産する3条や4条のものは、すべて個体が小さく、大きな個体がありませんから、溝数は通常の成魚のものです。ですから、大山田湖のコイ属にみられる溝数の違いは、成長に伴う種内変異というようなものではなく、種の違いを示しているわけで、この湖には、数種のコイ属が生息していたことが分かります。

このように大山田湖の環境は、コイ属にとってきわめて快適であったようで、数種類のコイ属が大いに繁栄していたわけです。この繁栄を支えたのは、コイ属の好餌であるイガタニシなどの巻貝類が大山田湖には豊富に生息していたからです。

《メソキプリヌス亜属》

ところで、コイ [*Cyprinus carpio*] という種はヨーロッパから日本まで分布しますが、ただ1種いるだけです。この種は、前述のようにA2歯の咬合面の溝が3条です。大山田湖に生息した溝が1条の伊賀1条型：オクヤマゴイ [*Cyprinus (Mesocyprinus) okuyamai*] は、この湖を最後にして、それ以降は日本列島からは姿を消してしまいます。

ところが、中国の南部、雲南省や広西にある大小の構造湖には、湖ごとに種の異なったコイ属がいて全部で18種のコイ属が現生しています。そのなかに、A2歯の咬合面の溝が1条のものが4種もいるのです。

これらは、溝が1条であるという特徴からメソキプリヌス亜属と呼ばれ、コイ亜属とは別の亜属に分けられます（図5・7）。ですから、大山田湖に生息していた溝が1条の伊賀1条型は、コイ亜属ではなく、メソキプリヌス亜属に含まれます。つまり大山田湖に生息した伊賀1条型の仲間が、中国大陸の南部には遺存的に現生しているということです。ただ中国に現生するメソキプリヌス亜属は、約20cmほどの小型の魚です。大山田湖のものは1 mを超える大型の魚で、種も違います。

では、古琵琶湖の時代より前の時代はどうだったかということ、雲南省でも日本列島でも、

表 5・4 - 古琵琶湖層群と奄芸層群から産出したコイ科魚類咽頭歯化石の一覧

		ウグイ 亜科	クルター 亜科	クセノキプ リス亜科	タナゴ 亜科	カマツカ 亜科	コイ亜科(コイ属 フナ属)
古琵琶湖 層群	堅田累層	1	3	4		3	53 (11 42)
	草津累層						
	蒲生累層			1	1		13 (5 8)
	甲賀累層						18 (1 17)
	阿山累層			3			18 (3 15)
	伊賀累層						1 (1)
	上野累層	12	15	101	4	29	485 (421 64)
奄芸層群	楠原累層			1			8 (7 1)

中新世の地層からメソキプリヌス亜属とコイ亜属の化石が見つかっています。2つの亜属は、すでに中新世には分かれていたわけです。《クセノキプリス亜科》

大山田湖では、コイ亜科に次いで多いのがクセノキプリス亜科です。この魚は、日本人には余り知られていませんが、現在の中国大陸では大いに繁栄しているグループで、中国の人々にとってはおなじみの淡水魚です。

古琵琶湖では、コイ亜科、クルター亜科と並んで中心的な位置を占めますが、じつはこれら3つのグループは、中新世の日本を代表する淡水魚でもあって、東アジアの淡水魚の生い立ちや変遷を知るには欠かせない、重要な要素になっています（その辺の事情は、最後にまとめてお話しします）。

クセノキプリス亜科魚類は、体が薄く、背びれには泳ぐときに水切りの役目をする棘があります。口は下に開くものが多く、下顎の縁は角質化（上皮のタンパク質が硬くなることで爪はその1例）し、非常に鋭くなっているのが特徴です。この下顎で、岩や泥の表面を削り、付着藻類や水生植物を主に食べます。川や湖の広い水系にすみ、浅底生の生活をおくる沿岸帯の魚です（図5・8）。現生のクセノキプリス亜科には4属ありますが、大山田湖からは、そのうちの2属がみられます。

《クルター亜科》

この魚類も、前述のように古琵琶湖だけでなく、東アジアの淡水魚のなかで重要な位置を

占めます。現在の日本では、琵琶湖の固有種のワタカだけがこのグループに入りますが、中国では、クセノキプリスのグループと同様に大いに繁栄しています。

クルター亜科魚類は、体が薄く、背びれには棘があり、尻びれの条数が多く、そのつけねが長いのが特徴です。口は一般に上向きで、小魚やエビなどの甲殻類を主に食べている遊泳性の魚です。中国に現生するクルター亜科魚類には、山間部の溪流や高山の湖にすむものと、平原部の大きな湖や河川にすむものがありますが、後者の方がクルター亜科の特徴が顕著です。また繁栄しているのも後者の方です（図5・9）。

《大陸型の淡水環境》

以上のように、大山田湖のコイ科魚類相を亜科のレベルで見ますと、現在の日本列島のものよりも、中新世の日本や現在の中国大陸のものに似ています。

大山田湖の時代は、東方の伊勢湾周辺の地域には東海湖が形成されています。表5・4に亀ヶ層群（東海層群）の楠原累層のコイ科魚類化石を示してありますが、楠原累層は三重県の津市付近、布引山地の東側に分布する地層で、大山田湖とほぼ同じ時代に、大きな東海湖の西端に堆積したものです。

その魚類相は、表にみるようにコイ亜科魚類が優占し、フナ属よりもコイ属の多い点でも大山田湖と変わりません。さらにそのコイ属の1つは、大山田湖にすんでいたものと同一

種（伊賀2条丸型）です。またクセノキプリス亜科魚類の化石も見つかっています。

このように当時の東海湖には、大山田湖と同じコイ科の魚類がすんでおり、その構成比率も殆ど変わらないことから、大山田湖とほぼ同じような環境にあったと思われます。もちろん、この時代には布引山地などは存在しませんから、両水系は密接につながっていたはずで、おそらく2つの湖は、ゆったりとした大陸型の河川で結ばれていたのでしょう。

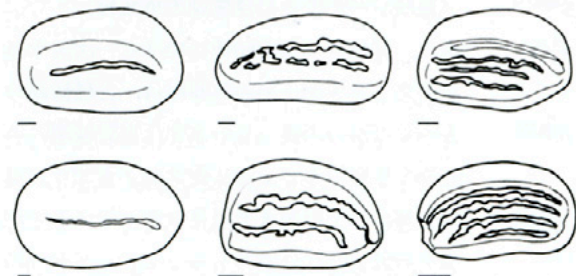
その東海湖の姿は、さきの古地理図では図の範囲外にあるために示されていませんが、大山田湖の環境は、以上のような大きな淡水環境の一部として成り立っていたはずで、この湖には、さきに述べた魚種以外にも、1mを超えと思われる魚食性のウグイス亜科魚類や小型～中型のフナ属、あるいは沿岸帯にすむカマツカ亜科魚類やタナゴ亜科魚類など、じつに多くの魚種がみられます。こうした豊かな魚類相は、上述の大きな水系を背景にして生まれ得たのだらうと思います。

阿山湖～蒲生湖沼群の魚類相

大山田湖が消滅し、阿山湖の時代になると魚類相が一変します。化石の数がぐんと少なくなるだけでなく、でてくるのはコイ亜科とクセノキプリス亜科だけで、魚類相が非常に単純になってしまいます。

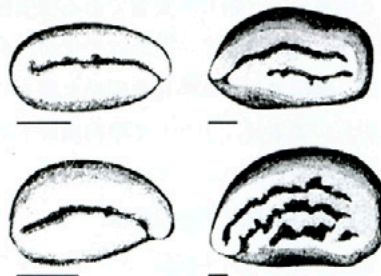
そのコイ亜科では、コイ属に代わってフナ属が優占するようになり、コイ亜科の90%がフナ属に変わってしまいます。さきほど阿山湖

図5・6 - 大山田粘土層産のコイ属魚類の化石A 2 歯



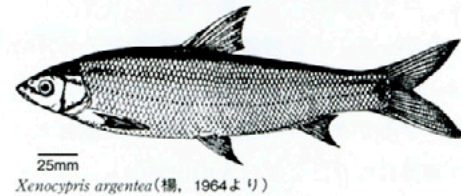
左(上下とも)：伊賀1条型(オクヤマゴイ)
中央上：伊賀2条細型 中央下：伊賀2条丸型
右上：伊賀3条型 右下：伊賀4条型
スケール：1mm

図5・7 - 現生するコイ属魚類のA 2 歯



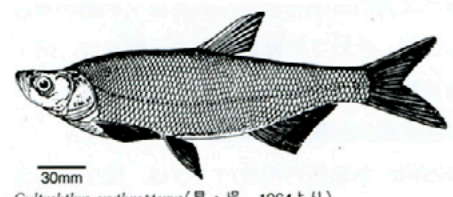
左2つがメソキプリヌス亜属、右下がコイ。
左上：Cyprinus (Mesocyprinus) multifaeniata
左下：C. (M.) micristius faxiansis
右上：C. (L.) acuticlarialis
右下：C. (C.) carpio
スケール：1mm

図5・8 - クセノキプリス亜科魚類の1種



25mm
Xenocypris argentea(橋, 1964より)

図5・9 - クルター亜科魚類の1種



30mm
Cultrichthys erythropterus(易・吳, 1964より)

後期の湖は、沿岸帯の発達が悪く、水深の深い湖であったというお話がありました。普通フナは沿岸帯に生息しますが、今の琵琶湖には沖合にもフナが生活しています。それに似た感じで、阿山湖後期の湖でも沖合性のフナが多くなったという印象を受けます。

コイ属の方も、メソキプリヌス亜属はすでに見られませんが、A2歯の咬合面の溝が2条とか3条のものが、僅かにでてくるだけです。ですから率直に言って、大山田湖にいたあの多くの魚たちは、一体どこへ行ってしまったのでしょうか(笑)、という感じです。大山田湖から阿山湖へと移り変わる時代に、古琵琶湖の環境は大きく変わってしまったのです。蒲生湖沼群の時代になると、化石の数はもっと少なくなります。ただ種類数は、阿山湖の時代より増えて、前時代の単純さからは抜け出しています。コイ亜科ではフナ属の優占が続きますが、コイ属が回復してきて、フナ属の割合が減っています。また河川や沿岸帯にすむ浅底性魚類のタナゴ亜科が回復し、同じく浅底性魚類のクセノキプリヌス亜科の姿も見られます。古琵琶湖の環境は、この時代にも大きく変わったように思われます。

堅田湖の魚類相

《大山田湖に次ぐ豊かな魚類相》

堅田湖の時代になると、魚類相は再び豊かになります。コイ科魚類では、多い方から順にいいますと、コイ亜科、クセノキプリヌス亜科、クルター亜科、カマツカ亜科、ウグイ亜科がみられ、亜科の数では大山田湖と変わりません。コイ亜科は、フナ属が優占します。

したがって、古琵琶湖のコイ科魚類というのは、亜科レベルでみる限り、優占順はコイ亜科、クセノキプリヌス亜科、クルター亜科という順番になり、これは大山田湖から一貫して変わりません。コイ亜科では、コイ属が優占するのは大山田湖だけで、あとはフナ属が優占します。そのフナ属の優占する割合は、阿山湖後期の湖で非常に高くなっています。

《現生種の出現と絶滅種》

堅田湖の魚類相の特徴の1つは、現生種が出

現することです。コイ属では、A2歯の溝が3条で、その外形からも現生種と同定されるものが初めてできます。この化石は、堅田累層上部の佐川粘土層、つまり古琵琶湖層群の最上部から発見されたものです。その一方では、溝の走行が異なるもう1つの種類、ストリデンタータスゴイと名付けられた絶滅種も見つかっています。

フナ属では、現生種のギンブナとキンブナ系の亜種、そして堅田累層上部の佐川粘土層からは、琵琶湖の固有種のゲンゴロウブナの1歩手前のものが見つかっています。これについてはすぐ後で述べます。

クセノキプリヌス亜科は、見つかる化石は少ないのですが、種までは分かりません。日本列島からは、堅田湖に生息したのを最後に絶滅したと思われていたのですが、つい最近になって、琵琶湖の粟津貝塚遺跡からこの魚の咽頭歯が発見されました(後述)。

クルター亜科では、堅田累層中部の比良園粘土層からはワタカ属と思われる絶滅種、堅田累層上部の佐川粘土層からは、琵琶湖固有種のワタカと同一種と思われるものと、現生種とは別種の絶滅種とが見つかっています。おそらく、堅田湖が後半の安定した湖へと移っていく中でワタカ属のいろいろな種が分化し、さらにその1種が琵琶湖の固有種となって現在につながっているのでしょう。カマツカ亜科とウグイ亜科では、絶滅種と思われるものが見つかっているだけです。

このように堅田湖では、古い要素と考えられる絶滅種と、新しい要素である現生種とがいくつも発見されているわけですが、古い要素は、堅田累層中部の比良園粘土層までに多く、新しい要素は、主として堅田累層上部の佐川粘土層から見つかっています。

《ゲンゴロウブナの祖先種》

さきほど触れたように、佐川粘土層からはゲンゴロウブナの1歩手前のものが見つかっています。小寺さんの研究によると、現生のゲンゴロウブナの咽頭歯は、一番外側の硬いエメライド層(哺乳類の歯のエナメル質に相当

する)が非常に薄いという特徴があるのですが、堅田累層からでてくるフナ属の咽頭歯にはこの特徴を具えるものがあり、これは、ゲンゴロウブナと同定してもおかしくないほどのものです。ところが、切片をつくって詳しく調べてみますと、少し違ってきます。

現生のゲンゴロウブナの場合、歯の主体をつくる象牙質は特殊な構造をしていて、3つの異なる領域からできています。1つは中央の血管が埋まっている部分で、脈管象牙質と呼ばれます。2つ目はその外側の部分で、ここには石灰化が悪く、粒々が集まってきた球間象牙質と呼ばれる薄い層があります。3つ目は一番外側で、これは普通の象牙質でできています。

では、堅田累層からでてくるものはどうかと見ると、下部の喜撰粘土層からでてくる咽頭歯は、中央の狭い部分に石灰化の悪い球間象牙質があって、その外側はすべて普通の象牙質でできています。それが、上部の佐川粘土層からでてくる咽頭歯になると、球間象牙質の領域が中央部から外側にかけてぐんと拡大はしているんですが、まだ血管の埋まっている脈管象牙質の部分はできていないのです。ですから、ゲンゴロウブナの直接の祖先は、間違いなく堅田湖で誕生し、最後の佐川粘土層の時期には、ゲンゴロウブナになる1歩手前の段階にあったが、まだ完全には現生のゲンゴロウブナにはなっていない。このように考えられるわけです。

琵琶湖の形成と固有種の成立

《亜科レベルでみた琵琶湖の魚類相》

現在、琵琶湖には約60種にのぼる一次淡水魚が生息しますが、その魚類相は、古琵琶湖のものとはだいぶ違ってきます。古琵琶湖の中心的な魚類の1つであったクセノキプリヌス亜科魚類は、堅田湖までは見つかっていますが、現在の琵琶湖では消滅しました。もう1つの中心的な魚類であったクルター亜科魚類も、堅田湖までは数種いましたが、琵琶湖ではワタカ1種がいるだけです。

ですから今の琵琶湖は、フナ属の優占するコ

イ亜科だけが中心の魚類相に変わっているわけです。もちろん、コイ亜科のほかにも、ダニオ亜科（オイカワ、ハス、カワムツなど）、タナゴ亜科、ウグイ亜科、カマツカ亜科（カマツカ、ニゴイ、ホンモロコなど）に属する多くの種類がみられます。

ただし種類は非常に豊富なのですが、フナ属の圧倒的多数のなかではいずれの魚類も余り目立ちません。仮に、いまの琵琶湖のコイ科魚類相が化石となって残ることを考えると、そこで見つかるのはフナ属を中心としたコイ亜科魚類の化石がほとんどで、他のものは僅かにでてくるだけか、あるいは見つからないかもしれません。

《琵琶湖の固有種とその生態的地位》

琵琶湖の魚類相のもう1つの特徴は、いうまでもなく固有種の多いことです。ここでは、それらの固有種が出現した背景について触れたいと思います。

表5・5は琵琶湖の魚類の固有種で、それぞれの魚の生息場所と主な餌、近縁種などが示してあります。この表に見るように固有種の多くのは、沖合や岩礁といった琵琶湖特有の環境を生息場所として利用しています。吉川さんのお話にありましたように、琵琶湖は、約40万年前頃から始まった周辺山地の激しい隆起と琵琶湖北部域の沈降によって誕生します。その後、長期にわたって安定した水域が続く中で、現在見るような広大で、深い沖合がつくられ、また沈水地形による岩礁部や岩石湖岸などが形成されてきます。

大きく広がった沖合では、年間を通じて植物プランクトンの生産は非常に高く、したがって、これを利用する動物プランクトンも増大します。さらにこれらの浮遊生物を利用する底生動物も豊かになります。一方、付着藻類の生える岩礁部は、魚類に餌とすみ場所を提供します。沿岸の多くの場所には、従来のように、魚類の産卵場所となる水生植物帯が広がっています。

こうして魚類にとっては、種々様々な大量の餌に恵まれた豊かな環境が目の前に現れます。

この新しく出現した環境に速やかに反応し、餌の種類やすみ場所を選択し、自らの生活を新しい環境に適応させて主要な生態的地位を占めたのが琵琶湖の固有種です。

コイ科魚類では、その代表的なものがゲンゴロウブナです。このフナは、主食を植物プランクトンに変えてしまい、産卵のとき以外は沿岸には寄りつきません。いつも群れをつくり、餌の濃い場所を求めて北湖一帯の沖合の表層を動き回っています。小魚の方で代表的なのはホンモロコで、この魚も、いつも沖合を遊泳し、動物プランクトンの中でも、もっぱらミジンコ類を好んで食べています。

同じ小魚でも、沖合の水深5～10mの浅い砂泥底にすんで、動物プランクトンを食べるのがスゴモロコです。ニゴロブナは、沖合の底層近くでやはり動物プランクトンを食べています。これらの魚は、冬になると沖合の深みに移動します。

生活の場を北湖の岩礁地帯に限定し、そこで底生の小動物を食べているのがアブラヒガイです。ピワヒガイの方は、少し流れのある礫底にすんで、底生の小動物を主食にしています。これらの岩礁地帯や岩石湖岸には、コイ科以外では、イワトコナマズやウツセミカジカも生活の場所を見出しています。

北湖の広い沖合では、四季を通じてプランクトンが豊かなので、これを捕食するのはコイ科の魚だけではありません。コアユやヨシノボリ、固有種のイサザといった小型の魚がいます。なかでも沖合に残って動物プランクトンを食べるコアユの大群は大きな勢力になりますが、今度は、これらの小魚を専門に食べる大型の魚類がみられます。ハス・ピワマス・ピワコオオナマズといった魚食性の魚類で、これらも固有種です。このように琵琶湖の沖合では、食物連鎖の主要な魚類が固有種によって占められます。

ところでこれらの魚類には、さきの表に示したように近縁種があつて、それらは、琵琶湖の沿岸や琵琶湖以外の水系にすんでいます。ただコイ科魚類の中では、ワタカとハスは近縁種がみられませんが、これは、近縁種が現在の日本列島には分布しないというだけで、大陸には広く分布しています。前述したようにワタカ属は、堅田湖には数種類がおりました。またハスの方は、大陸のものよりも琵琶湖のハスに近いものが福井県の三方五湖にすんでいます。ワタカもハスも、遺存固有種とみなせます。

表 5・5 - 琵琶湖の魚類の固有種

種類	生息場所	主な餌	近縁種	
サケ科	ピワマス	沖合いの深層	コアユ、イサザ、ヨシノボリ	アマゴ
	ホンモロコ	沖合いの浅底	動物プランクトン	タモロコ
	スゴモロコ	沖合いの浅底	動物プランクトン	コウライモロコ
	ピワヒガイ	岩礁—砂礫沿岸	底生動物	カワヒガイ
	アラブヒガイ	岩礁—岩石沿岸	底生動物	カワヒガイ
	コイ科	ハス	沖合いの中表層	コアユ、ヨシノボリ
ワタカ		水草帯、沖合いの浅底	水草	—
ニゴロブナ		沖合いの浅底	動物プランクトン	ギンブナ
ゲンゴロウブナ		沖合いの中表層	植物プランクトン	ギンブナ
ナマズ科		イワトコナマズ	岩礁沿岸	底生動物
	ピワコオオナマズ	岩礁沿岸、沖合いの中表層	コアユ、フナ	ナマズ
ハゼ科	イサザ	沖合いの湖段斜面	動物プランクトン	ウキゴリ
カジカ科	ウツセミカジカ	岩礁—岩石湖岸	底生動物	カジカ

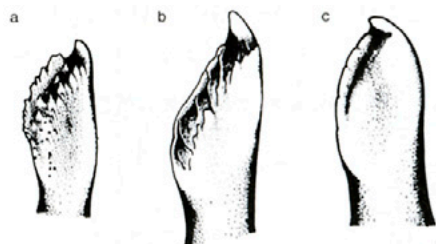
《ホンモロコとタモロコ》

では、近縁種と固有種とはどういう関係にあるのか。固有種というのは、どういう経緯によって新しい種として誕生するのか。その辺りのことを、ホンモロコとタモロコを例にして述べてみます。

一般にホンモロコは、西日本に広く分布する近縁種のタモロコから琵琶湖で分化したとされますが、その経緯は簡単ではありません。タモロコは、もちろん琵琶湖にもすんでいます。生息場所は沿岸や内湖で、主に底生生物を食べ、ずんぐりとした体形をしています。ホンモロコは、前述のように沖合で生活し、ミジンコ類を主食とします。頭部は小さく細長い体形で、浮遊生物を食べやすいように上向きの口をもっています(図5・11)。

図5・10は、タモロコ属の咽頭歯を比べたもので、右が琵琶湖産のタモロコ、中央が岐阜県産のタモロコ、左が琵琶湖産のホンモロコです。ホンモロコの咽頭歯は、咬合面に小突起列が並び、ミジンコ類を食べるのに適しています。では、タモロコの咽頭歯はどうかというと、岐阜県産のものは咬合面にも小突起がみられホンモロコに似ていますが、琵琶湖

図5・10 - タモロコ属の咽頭歯の比較



a 琵琶湖産のホンモロコ b 岐阜県産のタモロコ
c 琵琶湖産のタモロコ

図5・11 - ホンモロコ(上)とタモロコ(下)



写真提供：琵琶湖博物館

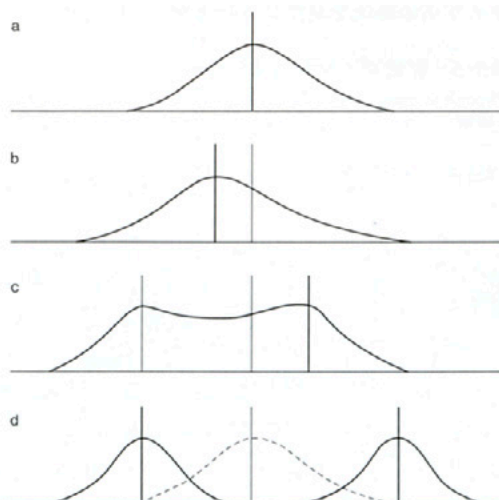
産のものは咬合面が滑らかで、かなり形態が違ってきます。

このことは、タモロコの咬合面は、細部の形態となると少しづつ違っていて、琵琶湖産の滑らかな形態のものから、岐阜県産の小突起の萌芽的な形態のものまで、いろいろな段階があることを示します。ただし、その形態の違いは、タモロコがもっている変異の範囲内に収まっているわけです。ところが、この変異の範囲をこえて小突起列を発達させたものがあらわれます。それが、ホンモロコの咽頭歯であったわけです。

ホンモロコが分化する以前の時代、琵琶湖の前身である堅田湖には、咬合面の小突起がよく発達したことから、余り発達していないものまで、ホンモロコの祖先種にあたるタモロコがいたはずで、その祖先種にみられる歯の変異は連続的であったと思われる。

それが、琵琶湖の誕生に伴って動物プランクトンの豊かな新しい環境が出現すると、堅田湖にいた祖先種のなかで、小突起がよく発達した歯をもつ個体群は、新しい環境に有利な小突起をさらに著しく発達させる方向へと自然淘汰がはたらきます。

図5・12 - 日本産タモロコ属の種分化



軸の左がホンモロコ寄りの変異、右がタモロコ寄りの変異を示す。
a 堅田湖の佐川粘土層堆積前の時代
b 堅田湖の佐川粘土層の時代。ホンモロコ化の傾向があらわれる。
c 琵琶湖初期の時代。変異に分離が起こる。
d 現在の琵琶湖。中間型が淘汰されている。点線は琵琶湖水系以外の地域で、変異の分離が起こっていない。

一方、祖先種のなかで、小突起が余り発達していない歯をもち、湖の沖合を利用しようとしない個体群は、沿岸部での底生生活への適応力を増すために、歯を小突起をなくす方向へと自然淘汰がはたらきます。

また祖先種のなかの両者の中間型は、新しい環境(沖合)でも、従来の環境(沿岸)でも、不利となり、やがて淘汰されてしまいます。この結果、祖先種にみられた歯の形態における変異の連続性はなくなります。それぞれの方向に変異した両端の個体群だけが残ることになりますが、この両者の生活場所は全く異なり、産卵の時期や場所も次第にずれ、そのため交配の可能性をなくし、生殖的にも隔離されていきます。こうしてホンモロコは、新しい種となって分化します。図5・12は、この分化の過程を模式的に示したものです。

ところで琵琶湖以外の水域では、タモロコの歯は、ホンモロコと琵琶湖産タモロコとの中間型を示します。このことは、ほかの水域でも琵琶湖と同じような環境が出現すれば、ホンモロコが分化する可能性のあることを意味します。それと同時に、すでにホンモロコが分化した後では、琵琶湖にすむタモロコは、他の水系にすむタモロコとは質的に違っているともしえるのです。

粟津貝塚のコイ科魚類咽頭歯

さきほども一寸触れましたが、ごく最近、クセノキプリス亜科魚類の咽頭歯が縄文時代中期の粟津貝塚から発見されました。日本列島では古琵琶湖を最後に絶滅したと考えられていたこの魚類が、約6,000年前の琵琶湖に生息していたことが明らかになったわけで、この魚類の絶滅には、人間の影響が加味されている可能性が高くなりました。

粟津遺跡は、瀬田川の河口近くの水面下2～3mほどの湖底にある遺跡です。縄文早期から中期のもので、この遺跡の第3貝塚からは貝類、魚類、獣類、植物の遺体が数多く出土します。魚類遺体には、コイ科、ナマズ科、ギギ科、アユ科が含まれますが、コイ科魚類の咽頭歯の遺体も大量に出てきます。

湖底から取り上げて保存してある貝塚の地層の1%を調査しただけで、600個以上にもおよぶ大量の咽頭歯が発見されました。これらを同定してみると、表5・6に示すようにクセノキプリス亜科魚類の咽頭歯が5個でてきたのです。またクルター亜科魚類でも、ワタカ以外の種はすべて絶滅したと考えられていたにもかかわらず、属種不明の咽頭歯が2個でてきました。ワタカの咽頭歯も非常に多く87個も含まれておりました。

出土した咽頭歯の中ではフナ属が圧倒的に多く431個にもなります。それに対してホンモロコの咽頭歯は僅かに1個だけです。ホンモロコが1個しか出てないのはおかしいと思われるかも知れませんが、こういう小魚は、咽頭歯ごと食べてしまうので残らないのだと思います。琵琶湖で一番美味といわれるこの魚を、縄文人が食べなかったとはどうい考えられませんか(笑)。

これらの大量の咽頭歯に混じてクセノキプリスのものもでてきますから、縄文人がこれを捕食していたことは間違いありません。クセノキプリス類やクルター類は、大陸的なゆったりと流れる河川や浅くて広い湖に適した魚類です。ところが日本列島では、中期更新世以降の変動によって山地の隆起が激しく、地形は急峻になって河川は急流となり、また広くて浅い淡水湖もなくなってしまいます。

このような環境はクセノキプリス亜科魚類には適しません。それに加えて更新世の日本列島には、この魚類にとっての非常に強力な競争相手であるアユが生息します。クセノキプリス亜科魚類は、角質化した口縁で付着藻類をはぎ取るという特殊な食性をもちますが、これと同じ食性をもっているのがアユで、この魚は日本の急峻な河川を好みます。そのためクセノキプリス亜科魚類は、アユとの餌をめぐる競争に負けてしまい、古琵琶湖を最後に日本列島からは姿を消してしまったと考えられていたわけです。

ところが前述のように、この魚類は約6,000年前の琵琶湖には間違いなく生息し、しかも

人間がこれを捕らえていたことが分かったのです。クセノキプリス亜科魚類は有史時代まで生息していて、この仲間の完全な消滅には人間活動が影響したことは間違いありません。このほか最近では、縄文時代早期の赤野井遺跡から絶滅種のコイ属が見つかっています。琵琶湖の周囲に人々が住みつき、湖辺の環境に影響を与えるなかで、予想以上に多くの魚たちが絶滅していったように思われます。

東アジアにおけるコイ科魚類相の変遷
クセノキプリス亜科魚類やクルター亜科魚類は、現在、中国大陸では百近くの種に分かれ、数十の属が分布して大いに繁栄しています。日本では、かつては古琵琶湖で繁栄していたこれらの魚類が、現在の淡水環境には適さずに大きく衰退し、ごく僅かな種が遺存的に生息していたところに人間活動によって消滅し、今ではクルター亜科のワタカ1種が琵琶湖に分布しているにすぎません。

この現象だけを見ると、日本では大陸と陸続きであった頃にこれらの魚類が繁栄しているので、その発祥の地も大陸にあるかのように思われます。しかし事實は違ひまして、これらの魚類が発祥したのは、大陸ではなく日本なのです。それで最後に、少し時代を遡り、東アジア全体のなかでコイ科魚類相の変遷について簡単に触れておきます。

《古第三紀のコイ科魚類相》

図5・13は、東アジアにおける新生代のコイ科魚類の化石産地で、古第三紀、中新世、鮮新・更新世に分けて、日本と中国の化石産地を記してあります。古第三紀は、古い方から暁新世・始新世・漸新世に時代区分されますが、図が示すように日本列島の古第三系からは、コイ科魚類の明確な証拠は見つかっていません。それに対して中国では、三水盆地や渤海湾沿岸地方の古第三系から、バルブス亜科、コイ亜科、カマツカ亜科、ウグイ亜科などのコイ科魚類が産出しています。

なお最も古いコイ科魚類の化石は、これまではヨーロッパの始新統から産出したウグイ亜科とされていたのですが、最近、この同定に

疑問がだされ、この化石はコイ科ではないとされました。そのため、中国の三水盆地や湖南省の始新統の化石が最も古いコイ科魚類の化石となりました。三水盆地のものは、まだ同定が不十分な状態ですが、バルブス亜科やコイ亜科様の魚類、湖南省のものは同定が確かで、これはカマツカ亜科です。

ただ古第三紀のコイ科魚類相は、東アジア、北アジア、東南アジア、ヨーロッパとも大きな違いがなく、この時代には、ウグイ亜科、ダニオ亜科、バルブス亜科、ラベオ亜科、カマツカ亜科、コイ亜科を中心にした魚類が生息していました。そしてこの中には、クルター亜科、クセノキプリス亜科のグループが見られないのが大きな特徴です。

《新第三紀型魚類相の誕生とその背景》

それが新第三紀中新世に入ると、東アジアではコイ科魚類相に大きな変化があらわれます。さきの図に見るように、中新世になると日本では、南は九州から北は北海道まで、主として日本海側でコイ科魚類の化石産地がみられます。これらの大部分は前期中新世に集中しているのですが、その代表は、岐阜県の可児層群や瑞浪層群、長崎県壱岐の長者原珪藻土層から産出する化石群集です。

可児層群からは大量の咽頭歯化石が見つっていますが、その9割近くがクセノキプリス

表5・6 - 粟津第3貝塚のコイ科魚類咽頭歯

種	類	数
ダニオ亜科		
オйкаワ	<i>Zacco platypus</i>	5
ハス	<i>Opsarichthys uncirostris</i>	2
カワムツ	<i>Zacco temmincki</i>	4
タナゴ亜科		
ヤリタナゴ属	<i>Acheilognathus</i> sp.	1
ウグイ亜科		
ウグイ	<i>Tribolodon hakonensis</i>	20
クルター亜科		
ワタカ	<i>Ischikania steenackeri</i>	87
属種不明	Cultrinae, gen. et sp. indet.	2
カマツカ亜科		
ニゴイ	<i>Hemibarbus barbus</i>	20
ホンモロコ	<i>Gnathopogon caeruleus</i>	1
コイ亜科		
フナ属	<i>Carassius</i> sp.	431
コイ	<i>Cyprinus carpio</i>	91
クセノキプリス亜科		
ディステーコドン属	<i>Distochodon</i> sp.	4
クセノキプリス属	<i>Xenocypris</i> sp.	1

亜科のもので占められ、魚体化石も見ついています。そのほかでは、中国の山旺で見つかるコイ亜科のルキプリヌス属がこれに続き、コイ属、タナゴ亜科、ウグイ亜科、クルター亜科、カマツカ亜科が含まれます。

瑞浪層群からは、クセノキプリス亜科とクルター亜科の化石が発見され、長崎県壱岐島からはクセノキプリス亜科、クルター亜科、タナゴ亜科、コイ亜科が見つっています。そのほか同じ下部中新統では、山形県の五十川累層と京都府宮津市の世屋累層から、また中部中新統では山形県の関川累層から、上部中新統では長崎県の平戸からクセノキプリス亜科の化石がでています。

このように日本列島では、前期中新世になると、古第三紀には世界のどの地域にも見られなかったクセノキプリス亜科やクルター亜科、さらにタナゴ亜科などが、突然にしかも爆発的に出現するのです。

では中国ではどうかといいますと、中部中新統のコイ科魚類は山東省山旺盆地の化石群集に代表されるのですが、その魚類相は、ダニオ亜科、パルプス亜科、ウグイ亜科、カマツカ亜科、コイ亜科魚類を中心としたもので、古第三紀型魚類相の延長上にあって、クセノ

キプリス亜科やクルター亜科などの姿は見られません。この時代に、中国と日本で共通する魚類は、コイ亜科、カマツカ亜科などで、とくにコイ亜科のルキプリヌス属は、大陸と日本列島に広く分布していました。このことは、両地域の淡水系が密接につながっていたことを語っています。

このように、現在の東アジア(中国)の魚類相を特徴づけているクセノキプリス亜科やクルター亜科魚類は、前期中新世に、中国ではなく日本で、突然に爆発的に出現しております。では、こうした新しい亜科を成立させるような、淡水魚類の大規模な分化はどのような背景があつて生じたのか。この問題を考えるとき、まずこうした分化が可能となる必要条件の1つとして、非常に広い湖の存在が想定されます。広大な淡水域がなければ、大規模な分化はとうてい起こり得ないからです。

東アジアでは、中新世に大陸縁辺部で発生した大きな地史的事件として、日本海の形成があります。日本海の形成には、いくつかのモデルが提案されていますが、当時の日本列島の古位置は、古地磁気データにもとづいて復元されています(図5・14)。それによれば、前期中新世の日本列島は、フォッサマグ

ナを境に西南日本と東北日本に分かれていて、それらが大陸の縁に沿ってほぼ直線状に位置していたと考えられています。つまり日本海は、当初は、大陸縁辺の地溝帯(リフトバレー)として発生し、それが次第に開裂するかたちで日本列島が大陸から離れ、その間に大規模な海進を受けて形成されていきます。そして中期中新世には、日本列島はほぼ現在の位置にあったとされています。

図5・14は、日本列島がまだ大陸縁辺に位置し、そこに地溝帯が発生した当時の古地理に、中新世のコイ科魚類の化石産地をプロットしたものです。日本海の形成に密接に関連しているといわれる日本列島の日本海側の下部中新統のなかには、地溝に伴って形成された堆積盆に、河川あるいは湖沼性の堆積物がつもっていることが知られています。これらの堆積物は、コイ科魚類の化石産地とも場所や時期が一致しています。

このことから、クセノキプリス亜科やクルター亜科の突然の大規模な分化の条件となる広大な淡水域は、この地溝帯の発生に伴って、日本海域に形成されたと推定されます。図には、その淡水域をいくつかの長大な湖として示しました。この湖を仮に“古日本海湖”と

図5・13 東アジアにおける新生代コイ科魚類化石産地

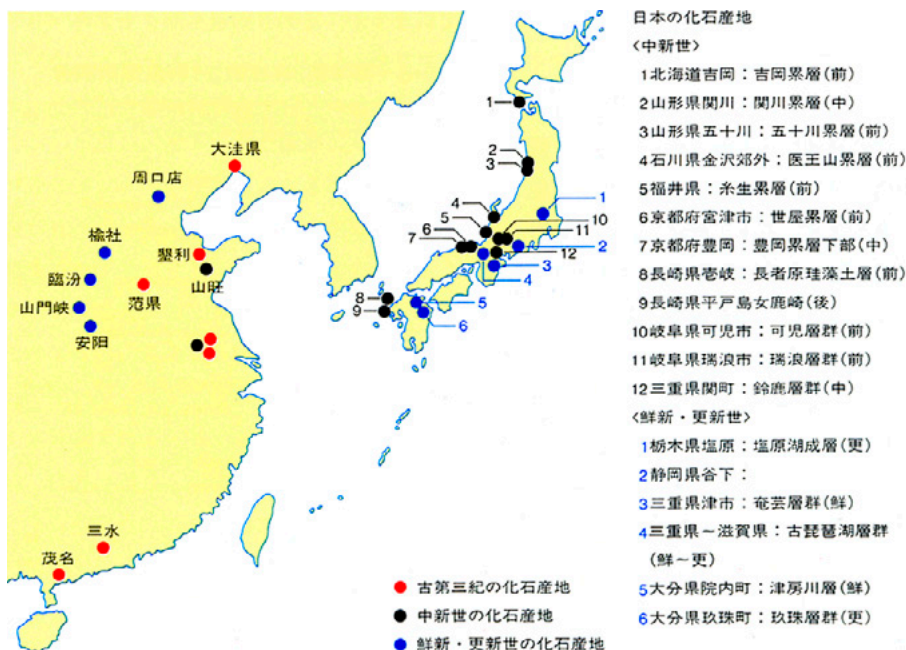
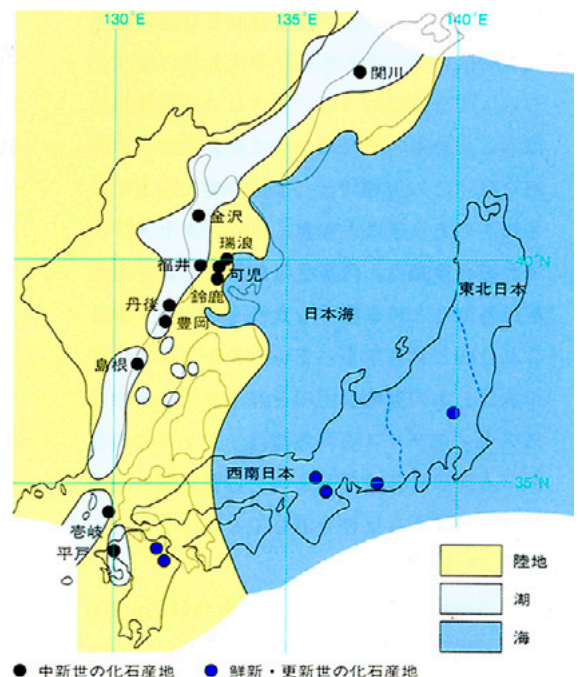


図5・14 前期中新世の古地理とコイ科魚類化石産地



呼ぶとすれば、この湖の誕生を背景として新第三紀型の新しい魚類相が出現したのです。

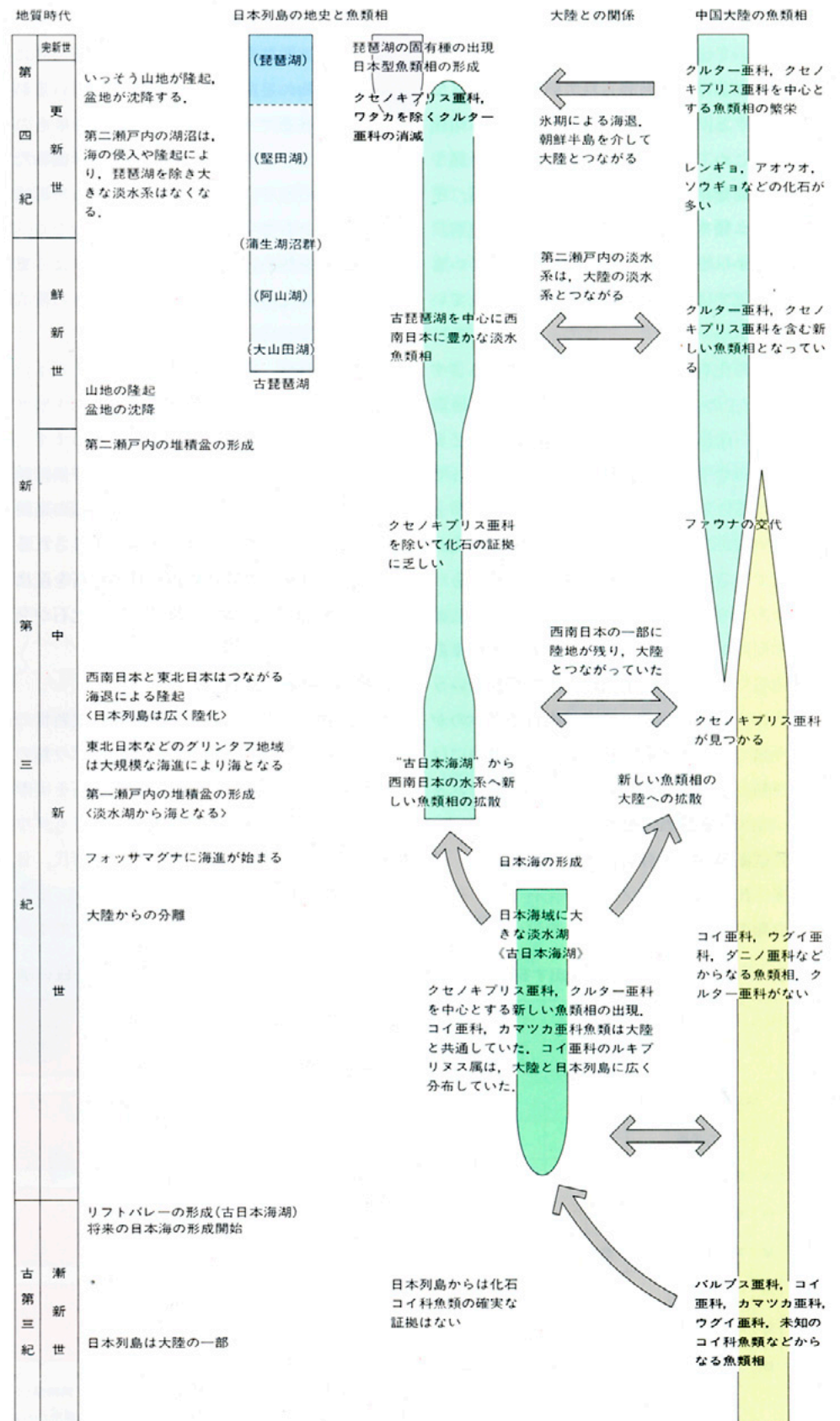
この古日本海湖の淡水は、第一瀬戸内の堆積盆として形成された可見盆地や瑞浪盆地の初期の湖ともつながっていました。こうして中部日本の小さな盆地に、新しい魚類相出現の動かぬ証拠を残すことになったわけです。

一方、この時期は、さきに触れたように大陸と日本列島の淡水系は密接につながっていましたから、古日本海湖で生まれた新しい魚類相は、次第に大陸へと拡散していきます。この結果、大陸でも魚類相の交代がおこり、古い魚類相から新第三紀型の新しい魚類相へと移り変わっていきます。

中国の鮮新・更新統の主要な化石産地は、鮮新統の山西省榆社盆地、鮮新・更新統の周口店、更新統の湖南省三門峡などですが、榆社盆地からはクセノキプリス亜科、クルター亜科が産出し、新しい魚類相に変わっていることが確認されています。その後、中国ではレンギョなどの化石が多くなり、現在ではクルター亜科、クセノキプリス亜科を中心とした魚類相が繁栄します。日本については、古琵琶湖を中心にさきにお話した通りです。

図5・15は、以上に述べた東アジアにおける魚類相の変遷を1つの全体像としてまとめてみたもので、変遷の大略はこの図から読み取っていただけるかと思えます。

図5・15 - 東アジアにおけるコイ科魚類相の変遷



脊椎動物化石とその起源

高橋啓一 = 琵琶湖博物館

古琵琶湖層群の脊椎動物化石

高橋 古琵琶湖層群から産出する脊椎動物化石については、岡崎美彦さんや松岡長一郎さんなどによってまとめられています。それによりますと、古琵琶湖層群からは、ゾウ類化石をはじめ、シカ類、ウシ類、イノシシ類などの偶蹄類化石、ネズミ類の齧歯類化石、それにワニ類やスッポン類などの爬虫類化石、そのほかヘビウといった鳥類化石が出ています。最近ではウサギ類の化石も発見されています。

これらの化石を産出層準別にまとめてみますと表6・1のようになります。古琵琶湖層群の場合、産出する化石は量的にはそれほど多くないのですが、同一地域から時代を追って産出すること、また古琵琶湖層群は層序がよく調べられているので産出する化石の時代が確定できること、こうした点から化石のもつ意味あいもより高いものになっています。

日本列島から産出する鮮新～更新世の脊椎動物化石ではゾウ類が最も多く、産地数でいうと全体の約80%を占めます。次いで多いのがシカ類でこれが約20%ほどです。この中にはゾウ類とともに産出しているものも含まれます。他の種類は数%にすぎません(図6・1)。古琵琶湖層群の場合も同じような傾向で、最も多く出てくるのはゾウ類の化石です。そのゾウ類の化石では、産出するのは臼歯の化石

が圧倒的に多く、切歯(牙)や体の骨の化石はわずかしか出ていません。

古琵琶湖層群の場合、歯や骨の化石以外にも脊椎動物の足跡化石がたくさん出ているのも大きな特徴です。これは、約400万年もの長期にわたって水域や湿地が続き、動物たちが集まったり、足跡が残りやすかった環境があったからですが、ただそれだけでなく、足跡化石を熱心に研究している人々によって滋賀県足跡化石研究会がつけられ、その研究会の活動に負うところが大きいのです。

足跡化石は、古琵琶湖層群の下位から上位まで、礫層あるいは深い湖の環境を示す層準を除けば、どこからでも発見されています。その足跡のほとんどは、ゾウ類および偶蹄類のもので、なかには鳥類やワニ類の足跡も見られます。さらに足跡化石で注目されるのは、ゾウ類や偶蹄類の歯や骨の化石を産出しない場合でも、多くの層準で足跡化石が発見されていることです。

ゾウ化石の分帯

いま述べたように、日本の鮮新～更新世の地層から産出する脊椎動物化石ではゾウ類のものが圧倒的に多く、この時代の化石を実際に知ろうとすると、どの産地にいってもゾウ類の化石にお目にかかります。この時代、日本列島における哺乳類の主人公の座は、まさにゾウ類によって占められていたわけですが、

じつはそれだけに止まらず、日本の場合、非常に特徴的なのは、時代ごとにゾウの種類が入れ代わっていることです。

古琵琶湖層群とその上位の段丘堆積層の時代からは5種類のゾウ化石が産出します。古琵琶湖層群から産出するのは、古い方から順にいいますと、シンシュウゾウ、アケボノゾウ、シガゾウ、トウヨウゾウの4種類、そして新しい段丘堆積層の時代からは、よく知られているようにナウマンゾウが出てきます。しかもそれぞれの種類が、時代ごとに入れ代わりながら出現しています。

出現するゾウの種類が時代ごとに異なることが明らかになれば、今度は逆に、産出したゾウ化石の種類によって、地層や時代を区分できます。これを分帯といっていますが、日本のゾウ化石の分帯は古くから研究が進められていて、1960年代には一定程度のものであがっていました。ただこのときには、全国的にみて時代的なバラツキがあり、ゾウの種類についても問題が残されていました。

それが最近になって、各地で古地磁気調べられ、また広域火山灰の対比が進んで、近畿・新潟・東海・房総の地層が火山灰層によってつながれ、各地の層序が見直されてきました。この間、ゾウの種類についても見直があり、現在では、日本の多くの地域のゾウ化石の産出時代が、その種類ごとに一致してき

表6・1 - 古琵琶湖層群から産出する脊椎動物化石一覧

地質時代	地層区分	ゾウ類	シカ類	ウシ類	イノシシ類	ウサギ類	ネズミ類	トリ類	ワニ類	カメ類
更新世	段丘堆積層	●								
	伊香立累層									
	古琵琶湖									
琵琶湖	草津累層	●	●				●			
	蒲生累層	●	●						●	●
鮮新世	湖								●	●
	阿山累層				●					
	伊賀累層	●								
	上野累層	●	●			●		●	●	●

図6・1 - 鮮新～更新統の哺乳動物化石および足跡化石の種類別比率

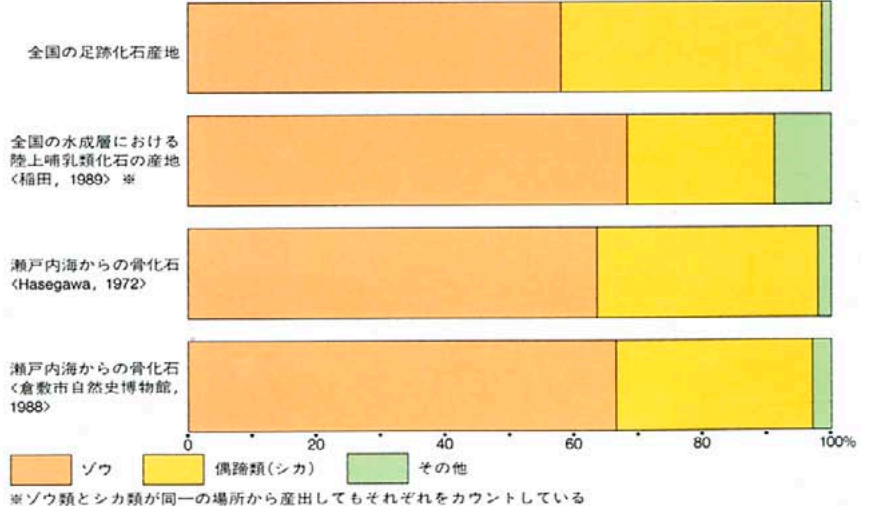


図 6・2 - 日本の鮮新～更新統から産出するゾウ類化石とその産出層準

<小西・吉川原図を一部修正>

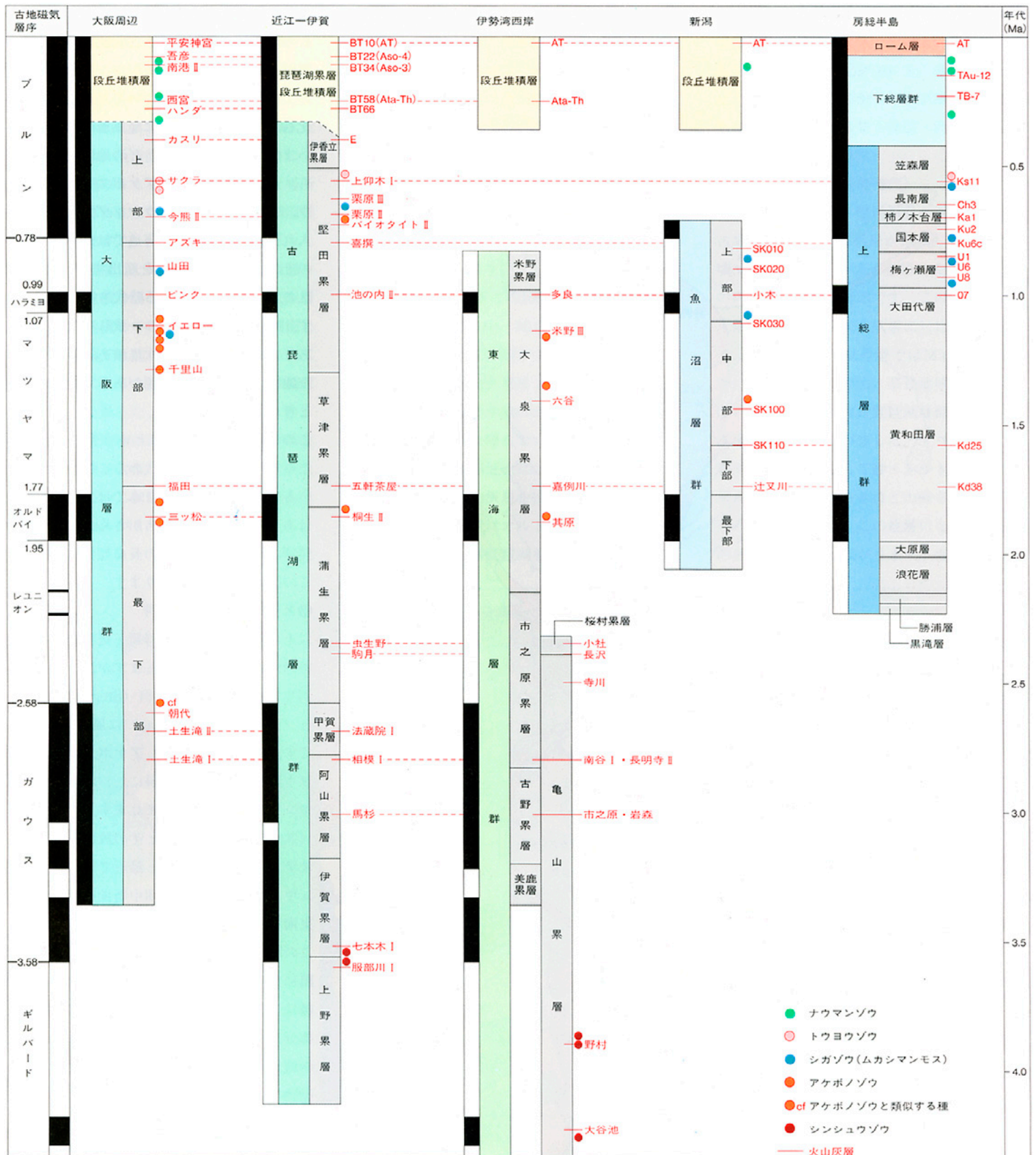


図 6・3 - ステゴドン科の放散経路

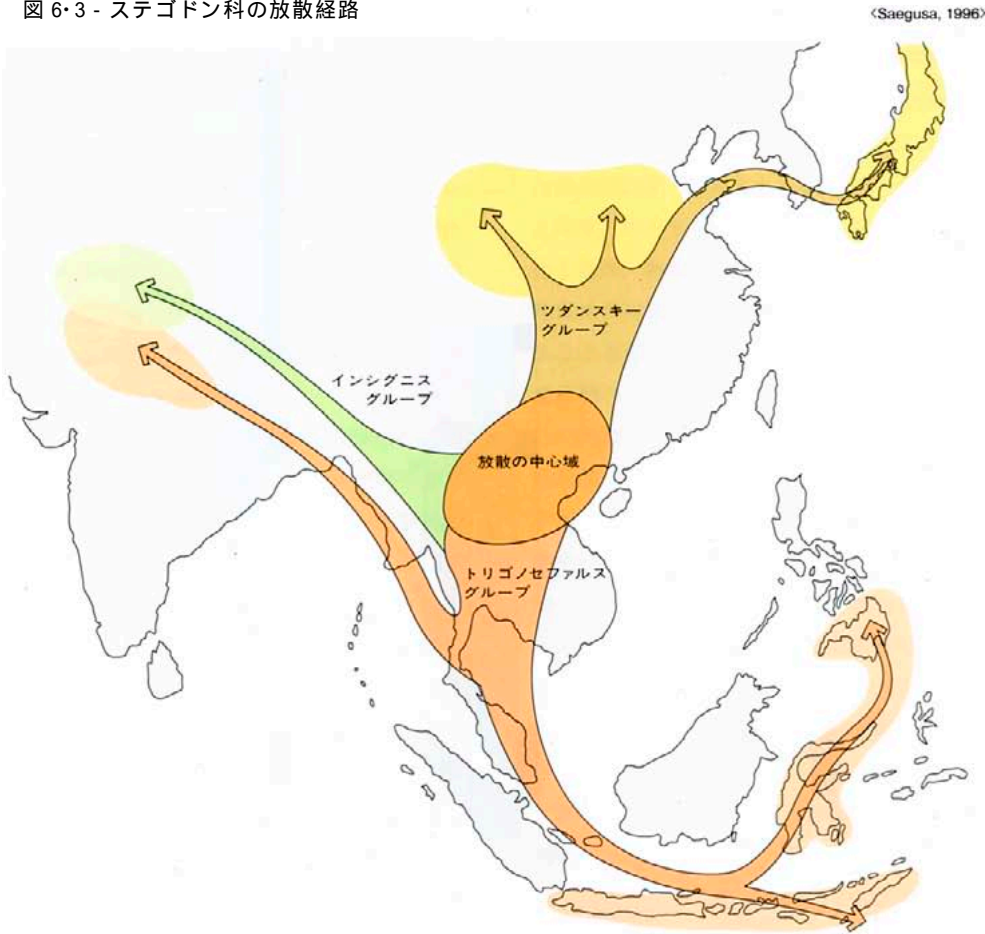
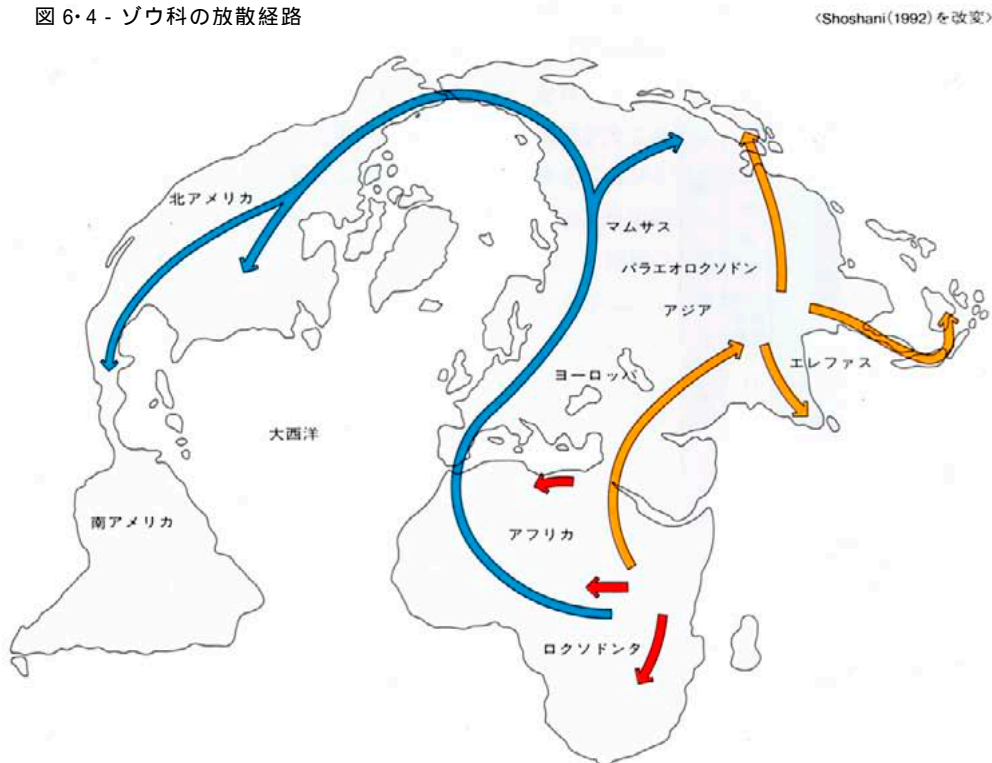


図 6・4 - ゾウ科の放散経路



ました．それを示したのが図 6・2 です．
この図では，大阪層群・古琵琶湖層群・東海層群・魚沼層群・上総層群が，広域火山灰層および古地磁気にもとづいて対比され，ゾウ化石は，その種類ごとに産出層準が示されています．そうしますと，どの地域でも下位から，シンシュウゾウ，アケボノゾウ，シガゾウ，トウヨウゾウ，ナウマンゾウという順で入れ代わっており（北海道ではナウマンゾウの上位にマンモスゾウを産出する），それぞれのゾウ化石を産出する時代も一致しています．もちろん産出時代の一致してない化石もありますが，これは二次堆積あるいは産出した地層の時代決定に問題がある可能性が高いと考えられます．

このように，約400万年という長い期間にわたって規則正しく入れ代わることが分かっている脊椎動物化石は，日本ではゾウ類以外にはありません．さきに吉川さんの示された古琵琶湖層群の層序の中の長鼻類化石の欄は，この図にもとづいております．

ステゴドン科とゾウ科

以上のように，日本の鮮新～更新統からは5種類のゾウ化石が産出しますが，これらは大別すると，ステゴドン科（Stegodontidae）とゾウ科（Elephantidae）に属するゾウ類です．シンシュウゾウ，アケボノゾウ，トウヨウゾウはステゴドン科に，シガゾウとナウマンゾウはゾウ科に含まれます．

《ステゴドン科の起源とその放散》

ステゴドン科の起源は，最近ではゴンホテリウム類にあって，前期中新世後期の初めに東南アジアで生まれたと考えられています．この科は，ステゴドン属とステゴロフォドン属に分けられます．ステゴドン属はおよそ20種ほどに分けられますが，ごく一部を除き大部分はインド大陸以東のアジアの鮮新～更新統から発見されており，この時代の重要な動物相の一員となっています．その生存年代は，約500万年前頃から完新世の4,000年前までですが，多くの種類は約70万年前までに絶滅してしまいました（三枝，1990）．

ステゴドン属は、鮮新世の初めに中国南部で3つの主要なグループに分かれ、そこから四方に放散していったと考えられています。すなわち西部に向かったインシグニスグループ、西部と南部に向かったトリゴノセファルスグループ、北部に向かったツダンスキーグループです(図6・3)。日本のシンシュウゾウとアケボノゾウはツダンスキーグループに、トウヨウゾウはトリゴノセファルスグループに属します(Saegusa, 1996b)。

《ゾウ科の起源とその放散》

ゾウ科は、アフリカゾウやアジアゾウに代表される現代型のゾウです。以前には、ゾウ科の起源は、臼歯の構造や地理的分布からステゴドンに求められたことがありましたが、アフリカのゾウ化石の研究が進むにつれ、ゾウ科の起源がアフリカのゴンフォテリウム科にあることが確かめられてきました。

ゾウ亜科を代表するロクソドンタ属、エレファス属、パラエオロクソドン属、マムサス属はアフリカで生まれ、そこから各大陸に放散しました(図6・4)。

ロクソドンタ属はアフリカを出ることはなく、アフリカゾウへと進化します。エレファス属は、アジア大陸の南部を經由し、中国大陸を北上するグループと南下して東南アジアに分布するグループとに分かれます。

パラエオロクソドン属も、エレファス属と同様にアジア大陸の南部を經由しますが、ここからは中国大陸を北上するグループと西行してアラビア半島からヨーロッパに分布するグループとに分かれます。日本のナウマンゾウは、パラエオロクソドン属に含まれます。マムサス属は、アフリカ大陸の北部を通過してユーラシア大陸の北部を經由し、ベーリング海峡を渡り北アメリカ大陸に達します。日本のシガゾウはマムサス属に含まれます。

《ステゴドン科とゾウ科の違い》

ステゴドン科とゾウ科の見分け方は、それぞれのグループの典型的なものを比べると比較的容易に識別できます。化石として出てくるのは臼歯が多いのですが、この臼歯には大き

な違いが見られます。

ステゴドンの学名Stegodon(ラテン語)は、ギリシャ語の屋根型の歯という意味に由来しており、その名がしめすように、臼歯の咬合面に発達する稜が屋根型になっているのが特徴です。一方、ゾウ科に属する現生のゾウの臼歯は、咬板と呼ばれる板状のものが前後に合わさった状態で見られます。臼歯の高さは、ステゴドン科に比べゾウ科の方が高いのが一般的です(図6・5)。

頭骨は、どちらの科も新しいタイプほど前後に短縮しているのですが、それと同時に、頭骨が背腹に伸びています。その伸び方が2つの科では違って、ステゴドン科は頬骨弓(頬にある骨)より下側がよく伸びているのですが、ゾウ科は上側がよく伸びています。また切歯(牙)のねじれも、ステゴドン科は先に向かって外側にねじれていきますが、ゾウ科は逆に内側に向かってねじれます。

古琵琶湖層群のゾウ化石

古琵琶湖層群と段丘堆積層の時代からは、前述のように5種類のゾウ化石が産出します。図6・6は、古琵琶湖層群の脊椎動物化石および足跡化石の産出場所を示したもので、赤色の番号は脊椎動物化石、青色の番号は足跡化石が見つかったところです。これらの化石の種類と部位、産出層準などは、表6・2および表6・3(56ページ・表)のリストにまとめてあります。図の番号のうち、 から②までが

ゾウ化石の産出地点です。これらの図や表を参考にしていただきながら、古琵琶湖層群のゾウ化石について紹介します。

《シンシュウゾウ(*Stegodon shinshuensis*)》
シンシュウゾウはステゴドン科に属します。模式標本は、長野県上水内郡中条村角倉から発見されたもので、下部鮮新統の^{しがらみ}柵累層市ノ瀬砂岩相から産出します。標本は、左右の上顎第3大臼歯のついた頭骨片です。

以前は、古琵琶湖層群の下部から産出する大型のステゴドンは、エレファントイデスゾウとされ、また同じ時代に日本の各地から産出する大型のステゴドン類には、クリフティゾウ、ボンビフロンズゾウ、インシグニスゾウがあるとされていました。近年になって、これらはすべてシンシュウゾウとして一括されることになりました。

これには研究史的な事情がありまして、日本の鮮新世の哺乳類化石の研究が始められた当時は、研究の進んでいたインドやミャンマーの標本に同定するしかなく、そのためにこの地域から産出するいろいろな種と比較されてきたわけです。それが近年になって、ようやく中国のゾウ化石と同定できるようになりました。

その結果、日本の鮮新世から産出する大型のステゴドン類は、中国東部から産出するツダンスキーゾウ(*Stegodon zdanskyi*)あるいはコウガゾウ(*Stegodon huanghoensis*)と

図6・5 - ステゴドン科とゾウ科の臼歯

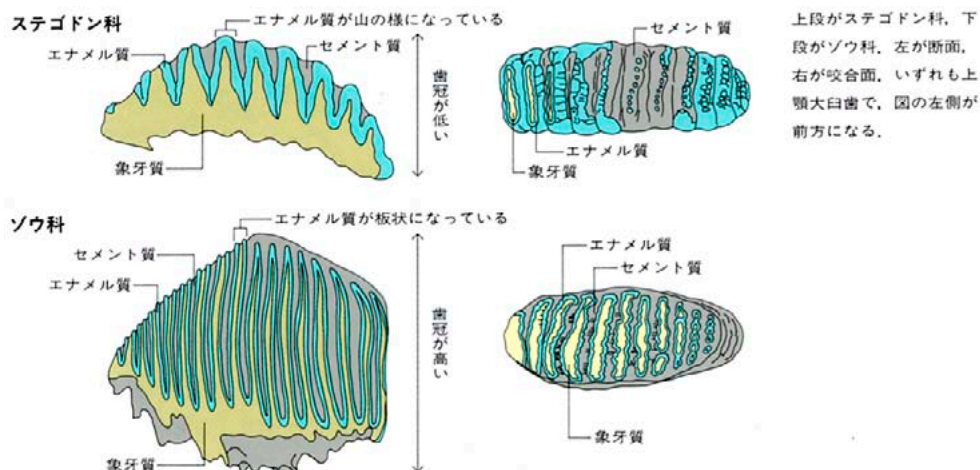
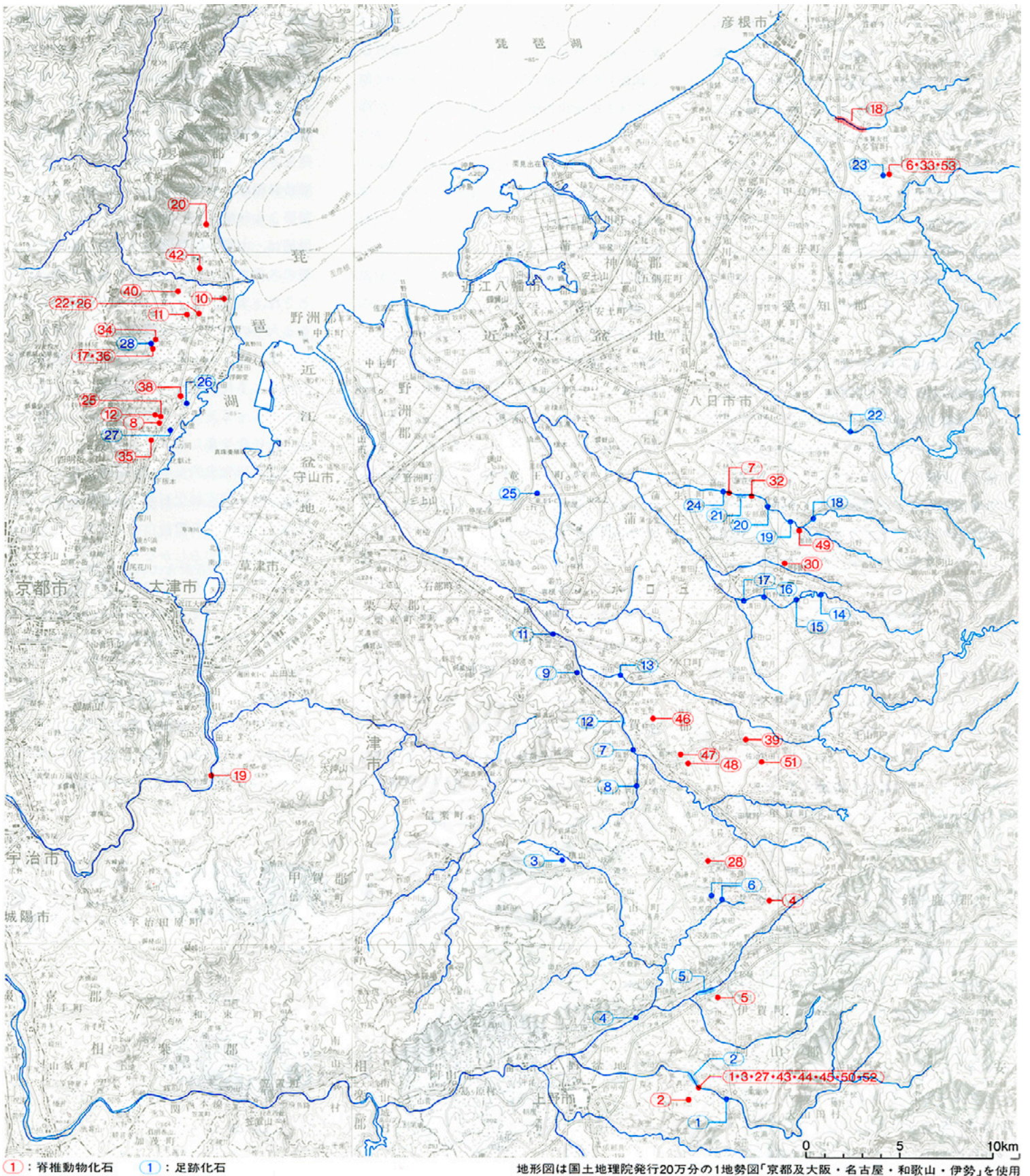


図 6-6 - 古琵琶湖層群の脊椎動物化石および足跡化石の産出場所（化石の種類・部位・産出層準などは56ページ～表 に記載）



呼ばれている種に近縁または同一種であると考えられるようになり、それでシンシュウゾウとして一括されるようになったわけです。ただ私自身は、小西省吾さんとの下顎骨に関する共同研究から、シンシュウゾウはツダンスキーゾウと形態的には類似するが別種であると考えています。

日本におけるシンシュウゾウの産出年代は、約400万年前から300万年前までで、産地は宮城県から長崎県までにわたります。産出する化石はほとんどが臼歯で、ややまとまった全身の化石は、東京都多摩郡五日市町産と三重県安芸郡河芸町産のものだけです。このため全身骨格の特徴は、まだ十分に検討されていません。

中国で発見されたコウガゾウは、肩の高さが約3.8mもあります。日本産のシンシュウゾウも、産出する臼歯の大きさや足跡化石の大きさから考えると、コウガゾウと同じ程度の大きさだったろうと思います。中国産コウガゾウの全身骨格は、琵琶湖博物館に展示されています。現在、私は大分県宇佐郡安心院町でシンシュウゾウと考えられる骨格化石の発掘を続けておりますが、この発掘が終了すれば日本では全身の骨格が最もそろった標本となり、全身骨格の研究もより進むだろうと期待しています。

古琵琶湖層群からは、上野累層および伊賀累層から臼歯、切歯、上腕骨の一部などが産出しています。切歯や上腕骨は形態的に同定されたものではなく、産出層準から判断されたものです。臼歯化石は、上顎第3大臼歯と右下顎第3大臼歯の2点あり、どちらも大型の臼歯です。図の ~ がシンシュウゾウを産出した場所です。

《アケボノゾウ (*Stegodon aurorae*)

後期鮮新世から前期更新世にかけては、ステゴドン類の1種であるアケボノゾウの化石が産出します。アケボノゾウの臼歯の特徴は、ステゴドン類のなかでは小型で、高い歯冠をもち、第3大臼歯で11~13稜と稜数の多いことです。

こうした特徴をもった臼歯化石は、1930年代までに、ショウドゾウ、カントウゾウ、スギヤマゾウ、アカシゾウ、タキカワゾウなどと呼ばれていましたが、近年、樽野博幸さんにより、これらはショウドゾウとされたものの一部を除き、他はすべて同一種であるとされました。現在では、命名規約上優先権のあるアケボノゾウとしてまとめられています。

アケボノゾウの模式標本は、石川県戸山産といわれている上顎臼歯ですが、正確な産出場所と層準は不明です。ある程度まとまった全身の骨格は、埼玉県狭山市、兵庫県神戸市および明石市などから産出しています。古琵琶湖層群では、図の の地点、滋賀県犬上郡多賀町の蒲生累層からほぼ1個体分の骨格が産出しています。

それらの復元から得られた肩の高さは約1.6~2mで、日本産のゾウの中では最も小型です。ただ切歯は、体の小さいわりには太く長いものをもっていました。アケボノゾウの分布は、岩手県から産出している1例を除くと関東と新潟を結ぶ線より西側に多く、一番西の産地は長崎県になっています。

アケボノゾウと大陸の種との関係は、三枝春生さんの頭骨の形態にもとづく研究から、ツダンスキーゾウとの系統関係が深いと考えられています。ただ系統関係は深いのですが、大陸にはアケボノゾウと同様な種が報告されておりません。これらのことから、アケボノゾウは、日本の中でシンシュウゾウから進化した日本固有のゾウと考えられています。

古琵琶湖層群からは、前述の多賀町のほかでは、日野町の蒲生累層からの上顎臼歯と大津市産の上顎臼歯とが知られています(図の)。大津市産のものは、大津市北部を流れる大正寺川に沿う崖のすそで発見されています。崖をつくっているのは堅田累層栗原互層で、化石は栗原 火山灰の下部14mにあり、地層の堆積年代は約70万年前です。

アケボノゾウの産出年代が約70万年前というのは非常に新しく、さきの図6・2を見ても分かるように、他の産出層準とは飛び離れて

います。このような年代を示す標本は、他の地域でもみられますが、いずれも保存が不良であったり、浅海あるいは河川性の堆積物に含まれているようで、大津市産を含め、これらの化石は二次堆積の可能性が大きいと思われます。したがってアケボノゾウの産出年代は、約250万年前から100万年前とするのが妥当であろうと考えられます。

《シガゾウ (*Mammuthus shigensis*)

シガゾウは、ゾウ科マムサス属に含まれます。ゾウ科の中では、日本に最初に現れたのがこの種類です。この化石を産出する時代は、前期更新世から中期更新世で、年代でいうと約100万年前から50万年前の期間です。

マムサス属のゾウは、日本では大別して新・旧の2つのグループが見られます。新しい方は、北海道で発見されるプリミゲニウスゾウ=マンモスゾウ (*Mammuthus primigenius*) で産出時代は後期更新世です。古い方は、ヨーロッパでいう *M.meridionalis* *M.armeniacus* 系列に属すると思われるグループで、これがシガゾウにあたります。

この後者のグループは、従来、日本では多様な名称が使われていて、著しく混乱していました。その原因としては、研究が進むにつれて属名や種名が変更されてきたこと、臼歯の個体変異を十分に考えずに、わずかな形態の変異によって亜種に分けたことなどがあげられます。ただこのグループは、大きくは2つのタイプに分けられるという点では、共通した考え方が成立していました。

すなわち、一方のタイプは、ムカシマンモスと呼ばれた房総半島産のもので代表される種です。他のタイプは、シガゾウと呼ばれた近畿地方産のもので代表される種です。しかしこれら2種にしても、時代的にも形態的にもはっきりと分けることができません。それで現時点では、同一種としておくのがよいと考え、ここでは、シガゾウの名でまとめています。シガゾウの化石は、北は北海道から南は沖縄県まで広い範囲から産出しています。

古琵琶湖層群からは、シガゾウの完模式標本

となった滋賀郡志賀町産のものをはじめ、いくつもの標本が天津市の堅田丘陵から産出しています(図の)。なお、多賀町の芹川からも産出したことが報告されていますが、私は、この標本は形態的にみてナウマンゾウに属すると考えており、図にもそのように記してあります(後述)。

《トウヨウゾウ(Stegodon orientalis)》トウヨウゾウはステゴドン類に属します。この化石を産出する時代は中期更新世の中頃で、年代では約50万年前から40万年前です。産出時代が短いわりには多くの化石が見つかっていて、北は宮城県から南は宮崎県まで広い範囲に分布します。とくに備讃瀬戸の海底からは多くの臼歯化石が産出します。トウヨウゾウは、中国の南部、四川省の重慶近くの洞窟から発見された不完全な臼歯片を模式標本とし、これに与えられた種名です。前期更新世後半から中期更新世の時期、中国南部の動物群にはステゴドン-パンダ動物群(万県動物群)と呼ばれる哺乳動物相が見られ

るのですが、中国のトウヨウゾウは、この動物群を特徴づける種といわれています。三枝さんの最近の研究によりますと、トウヨウゾウはトリゴノセファルスグループに属します。このグループの頭骨の特徴は、幅広い前頭部と眼窩の後ろから下へ延びる眼窩側頭稜の傾斜が強く、この稜の腹側に涙滴状のくぼみをつくることです。このグループには、図6・3に見るように西に行ったものと南下したものとが見られました。また樽野さんは、日本産のトウヨウゾウは、中国の万県産のものと比較して、第3乳臼歯および第3大臼歯で稜数が明らかに少ないことを見出し、中国産のものとは別亜種あるいは別種である可能性を指摘しています。日本で産出するトウヨウゾウは、日本に生息した他のステゴドン類(シンシュウゾウとアケボノゾウ)と比較すると、臼歯の大きさ、エナメル質の厚さ、稜数、歯冠高指数などでシンシュウゾウとアケボノゾウの中間的な値を示します。なおトウヨウゾウは、まとまった体

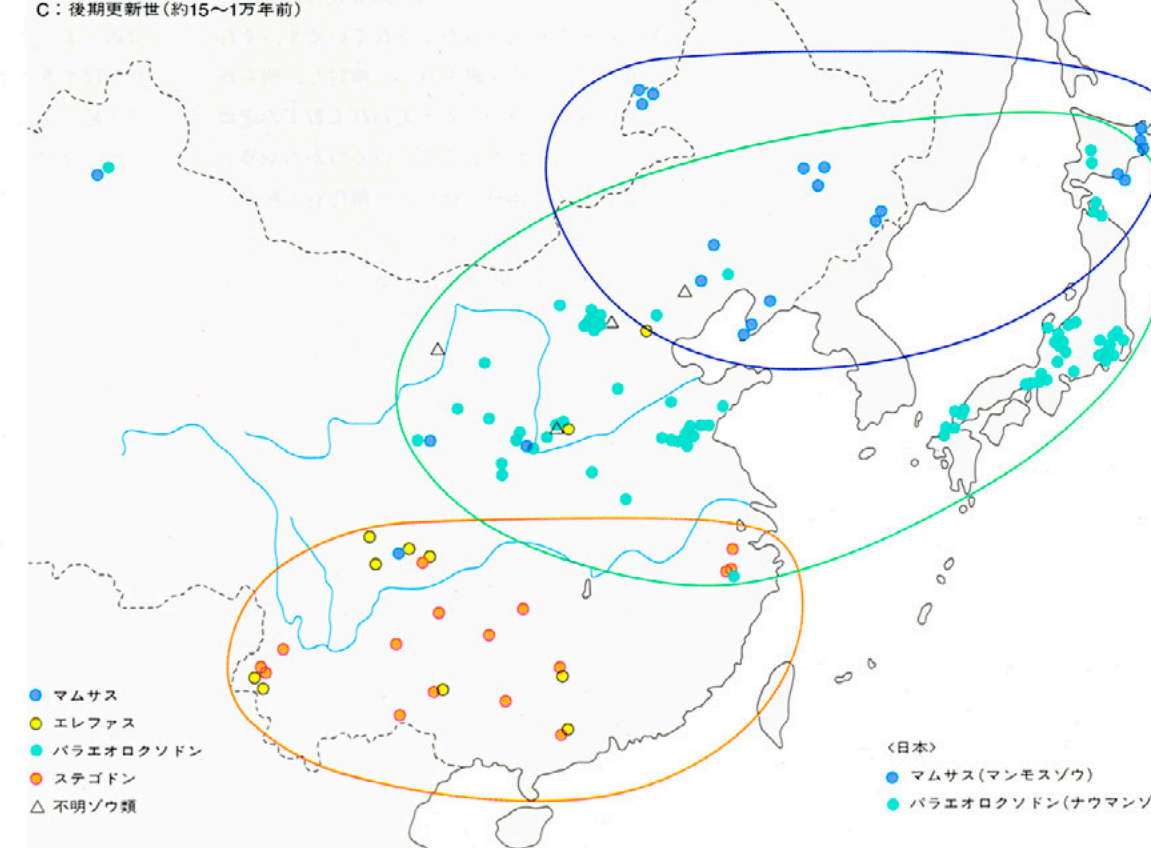
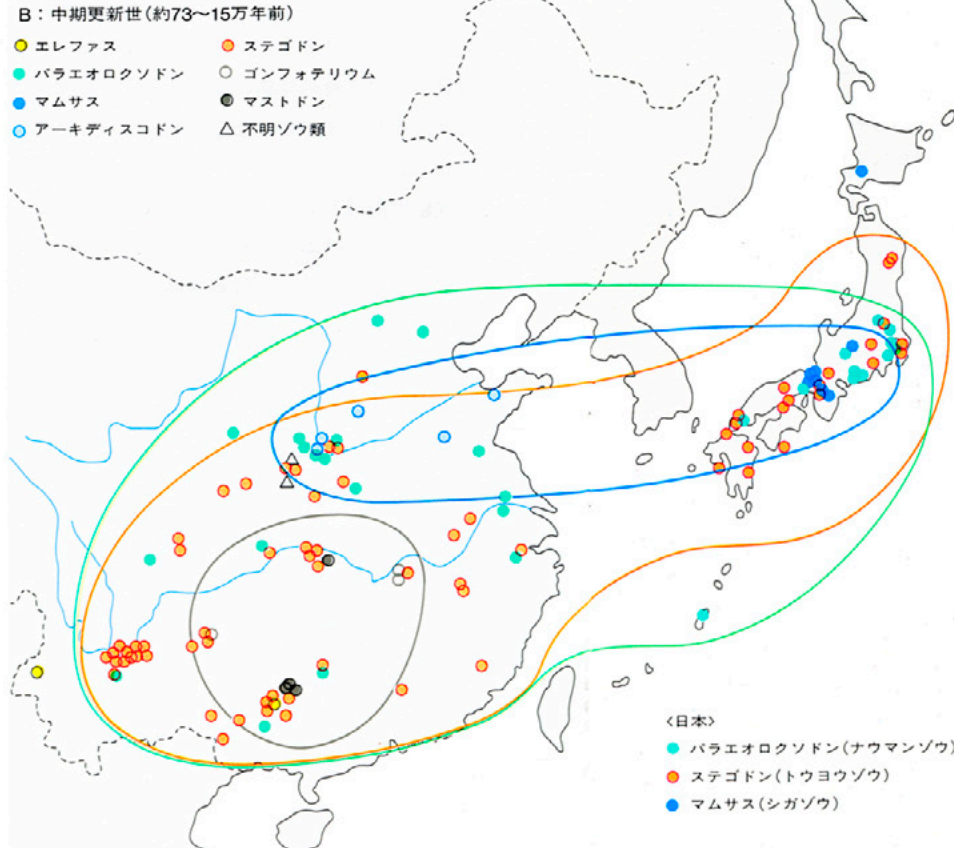
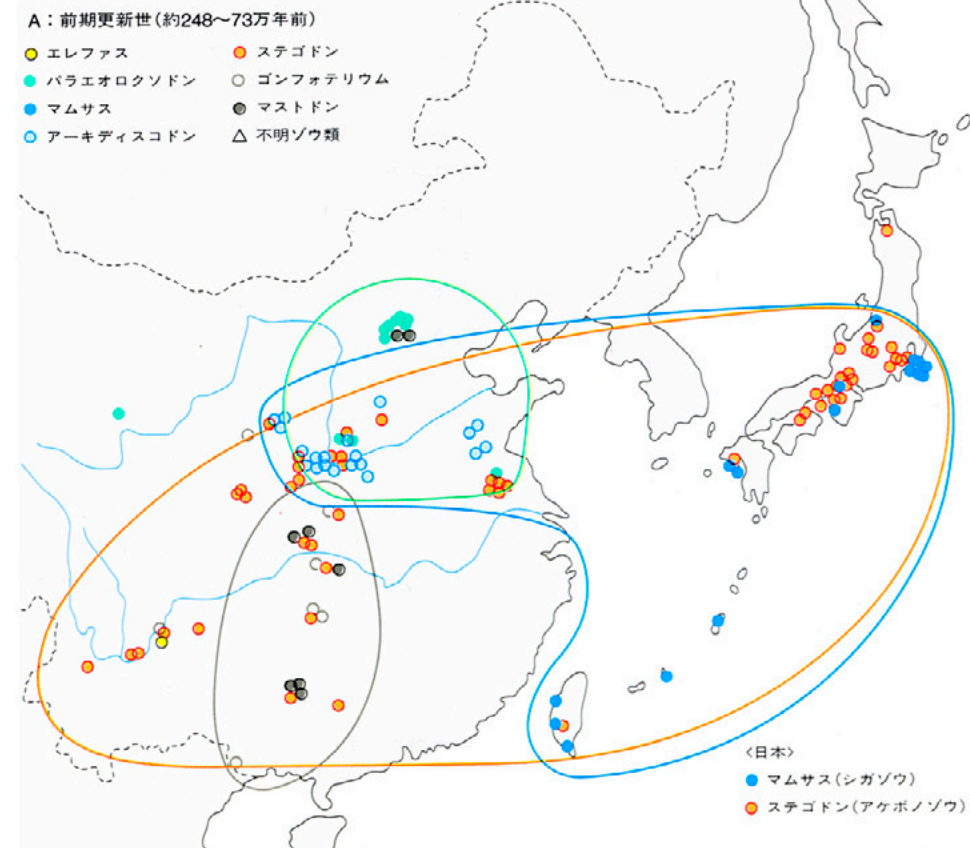
の化石が発見されていないので、体全体の復元は行われていません。古琵琶湖層群では、天津市の堅田層から産出したもので、江戸時代(1804)に発見された標本があります(図の)。この標本は、付近を開墾していた農民によって発見されたもので、当時は“竜骨”と考えられていました。その後、明治になって、ドイツの地質学者・古生物学者のエドムント・ナウマンが、他のいくつかの標本と一緒にこの標本をドイツの古生物学雑誌で紹介しております。ただ、そのときには、これをインシグニスゾウとしています。この標本は、第4乳臼歯と第1大臼歯のついた上・下顎骨、切歯、それに大腿骨や脛骨などからなっています。《ナウマンゾウ(Palaeoloxodon naumanni)》ナウマンゾウは、ゾウ科パラエオロクソドン属に含まれます。産出年代は、中期更新世から後期更新世で、約30万年前から3万年前頃までです。日本産ゾウ化石のなかでは最も豊富に産出する種類で、北海道から宮崎県まで

分布し、約200ヵ所から産出しています。保存のよい頭骨標本や数体のまとまった体の標本が産出しているため、他のゾウ類と違って体の形態がよく分かっています。肩の高さは約2~2.7mで、アジアゾウと同じくらいかそれよりもやや小型です。全身骨格を展示している博物館も少なくありません。琵琶湖の周辺域では、多賀町を流れる芹川の河床から約2kmの範囲で13個の標本が発見され(図の)、また瀬田川の河床からも1個の標本が発見されています(図の)。これらは、いずれも本来の堆積場所から洗い出された二次堆積なので、その産出年代はわかりません。しかし全国的にみて古琵琶湖層群の時代より新しいことは明らかです。古琵琶湖層群の哺乳動物化石の起源《中国ゾウ化石の基礎資料の作成》古琵琶湖層群の哺乳動物化石の起源といいますが、これは、日本の鮮新~更新統の哺乳動物化石の起源とほぼ同じ意味になりますが、これを探るには、中国大陸の動物化石の実態

をどうしても知る必要があります。この場合、中国大陸には種々様々な動物化石が見られますが、日本の動物化石では、ゾウ類化石を除くと種類や時代が揃って分かっているものは全くありません。ですから、日本の哺乳動物化石の起源を探るには、ゾウ類化石が最もよい指標になります。一方、中国のゾウ化石の分布については、マンモスゾウを除けば、従来、周・張(1974)による分布図があるだけですが、これは、科あるいは亜科のレベルで記され、時代が無視されているので比較のしようがありません。そこで、古琵琶湖層群の時代の中国のゾウ化石の実態を知るために、データベースづくりから取り掛かることにしました。まず中国の文献の調査から始めて、産地ごとのデータベースを作成していったわけです。この場合、分類や層序についての混乱を避けるために、使用した文献は1980年以降のものを中心にしましたが、それ以前のもので、まとまった報告がなされているものや著名な産地に

ついては、これを加えました。これまでに、データベースが作られた産地は240ヵ所に及びます。この作成のためには、中国の関連する文献を一つ一つ根気強く読み取る作業が欠かせませんが、この仕事はすべて、共同研究者である琵琶湖博物館の生津恵子さんがなし遂げてくれました。こうしてデータベースができたので、今度はそれに基づいて、時代ごとのゾウ化石の分布図をつくってみました。その際、中国のほとんどの文献では、前期更新世・中期更新世・後期更新世という大まかな時代区分しか行っておりません。それで止むなく、この時代区分に従って分布図を作成し、あわせて日本のゾウ化石との対応をみました。なお中国における時代区分は、前期更新世は約248~73万年前、中期更新世は約73~15万年前、後期更新世は約15~1万年前で、現在日本で使われている年代とは、いくぶん異なっているところがあります。

図6-7-中国大陸における更新世のゾウ類化石分布図 <生津・高橋原図>



《中国の文献によるゾウ類化石の分布図》

図6・7 A～Cが、中国の文献に基づいて作成した更新世における中国大陸のゾウ類化石の分布図です。以下、簡単にコメントします。

() 前期更新世(約248～73万年前)

図Aが前期更新世のゾウ化石の分布です。南部にゴンフォテリウム類とマストドン類が分布し、それより広い範囲に大型と小型のステゴドン類が分布します。それらの北側にパラエオロクソドン類あるいは“アーキディスコドン類”が分布しています。ここでいう“アーキディスコドン類”の化石は、多くの場合、mammoth属の古いタイプの化石をさしているようです。日本でいうとシガゾウやそれより古いタイプのゾウに相当するものです。

() 中期更新世(約73～15万年前)

図Bが中期更新世のゾウ化石の分布です。前の時代に引き続いて、南部にゴンフォテリウム類とマストドン類が分布し、それより広い範囲にステゴドン類が分布しますが、この時代になると、南西部にエレファス類の侵入がみられます。これらの北部には、パラエオロクソドン類と“アーキディスコドン類”が分布しています。

() 後期更新世(約15～1万年前)

図Cが後期更新世のゾウ化石の分布です。南部ではゴンフォテリウム類とマストドン類は消滅し、ステゴドン類とエレファス類だけが分布します。中部にはパラエオロクソドン類が、北部にはmammoth属が分布するという単純な構成に変わっています。

() 分布図の成果と限界

以上の結果をまとめてみますと、中国南部には、種類は異なるものの絶えずステゴドン類が分布し、中期更新世以降になってエレファス属が西から侵入してきたことがうかがえます。一方、北部での分布は、パラエオロクソドン類と“アーキディスコドン類”などが中心になっていたことが分かりました。

後期更新世では、北部にマンモスゾウが分布し、その南側にパラエオロクソドン属が分布しますが、この様子は、図に示されているよ

うに、中国大陸と日本では、その分布状態が非常によく一致しています。

中期更新世では、中国大陸と日本では、パラエオロクソドン、ステゴドン、mammoth(あるいはアーキディスコドン)の各属の分布状況は一致はしているのですが、後期更新世のような明瞭さは見られません。この点は、前期更新世についても同様です。

この不明瞭さの理由は、図Aや図Bでは時代区分がおおまかで、中国でも日本でも、異なる時期に生息したゾウ類が同一の図に重なっているからです。図Cの場合には、期間も短く、種類も単純なために、中国大陸と日本の分布の一致している状態が明瞭にあらわれているわけです。

《中国の人類遺跡に伴うゾウ化石》

そこで今度は、上述の問題点を解決するために、中国において、時代がより詳細に調べられている人類遺跡に注目し、これらの遺跡に伴って産出するゾウ化石について調べてみることにしました。

幸いなことに、人類遺跡に関係したゾウ類化石については、Xue and Zhang(1991)に比較的詳細な時代区分がなされています。それで私たちはこの文献を詳しく検討し、明らかに年代的な誤りがあると思われる若干の産地についてはこれを訂正し、いくつかの地層名を追加して、遺跡に伴うゾウ類化石の種類とその産出年代をまとめました。

その結果、中国南部では、絶えずステゴドン類が分布していた点は、さきの分布図と同じなのですが、北部の場合には、時代によっていろいろな種が入れ代わっていることが明らかになってきました。

《中国北部のゾウ化石と日本のゾウ化石帯》

この時代、日本のゾウ類化石は、これまでお話ししてきたように種類も時代もよく分かっています。それで、人類遺跡に伴うゾウ化石から明らかになった中国北部のゾウ類化石の変遷を、日本のそれと比較する図をつくってみました。それが図6・8です。

その結果、図に見るように、日本で分帯され

ているマンモスゾウ帯・ナウマンゾウ帯・トウヨウゾウ帯の各ゾーンについては、中国大陸にも同じ種類のゾウが分布していることが明らかになりました。

しかし前期更新世のシガゾウ帯では、中国大陸ではパラエオロクソドン属が分布し、mammoth属は見られません。それで、このパラエオロクソドンとされている河北省、陝西省、山西省産の標本を実際に観察させてもらいました。そうしますと、これらのうち、河北省産の標本はパラエオロクソドン属の臼歯、陝西省産と山西省産のものはmammoth属の特徴をもった臼歯でした。このことから、少なくとも、この時代の中国大陸北部には、日本と同じようにmammoth属が生息していたことが確認できました。

またその前の時代、日本のアケボノゾウ帯では、中国北部にも日本にもステゴドン類が生息しますが、中国北部のものは日本のアケボノゾウとは別の種類で、従来いわれているように、アケボノゾウが日本固有のゾウであることは確かなようです。

以上のような研究で、中国大陸のゾウ化石の分布とその変遷の大筋が、いまようやく分かりかけてきました。ただし、これらは主として文献によるもので、種の同定あるいは産出時代に疑問の残るものが多いのも事実です。現在、それらの標本については、実際に中国を訪れ、関係者の好意によって順次調べ直しているところです。

しかし少なくとも、日本の時代区分でいう前期更新世(約177～78万年前)以降、日本と緯度が同じ地帯にいた中国大陸のゾウ類は、日本の同じ時代のゾウ類とよく一致していることが明らかになりました。このことは、古琵琶湖層群の脊椎動物化石あるいは日本のこの時代の動物相が、中国の中央部から東部の動物相と深く関係していることを示しています。これらの動物のうち、当時の日本の森林環境に適応できるものが中心になって、黄海から東シナ海にできた陸橋を通して、繰り返し日本に渡ってきたと考えられます。

図 6・8 - 中国の人類遺跡から産出するゾウ類化石と日本のゾウ化石帯との対比

<生津・高橋原図>

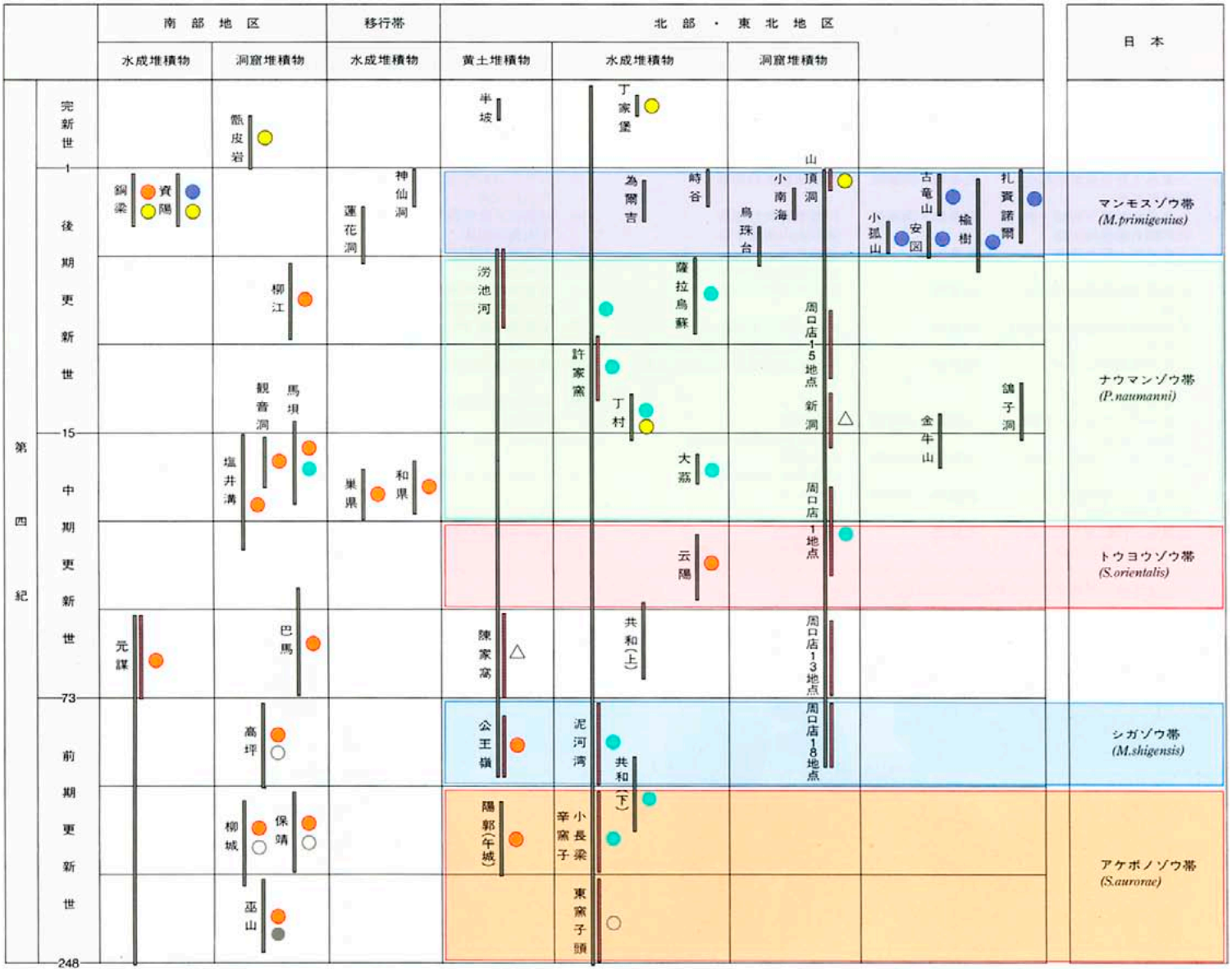


図6-8凡例

- マムサス
- エレファス
- バラエオロクソドン
- ステゴドン
- ゴンフォテリウム
- マストドン
- △ 不明ゾウ類



<東北地区>

- 1 古竜山
 - 2 扎賚諾爾
 - 3 小孤山
 - 4 安園
 - 5 榆樹
- <北部地区>
- 6 山頂洞
 - 7 薩拉烏蘇
 - 8 許家窯
 - 9 丁村
 - 10 新洞
 - 11 大荔
 - 12 周口店1地点
 - 13 云陽
 - 14 陳家窩
 - 15 公王嶺
 - 16 泥河灣
 - 17 共和
 - 18 陽郭

<移行帯>

- 19 和巢
 - 20 巢巢
- <南部地区>
- 21 資陽
 - 22 銅梁
 - 23 柳江
 - 24 馬垵
 - 25 觀音洞
 - 26 塩井溝
 - 27 巴馬
 - 28 元謀
 - 29 高坪
 - 30 保靖
 - 31 柳城
 - 32 巫山

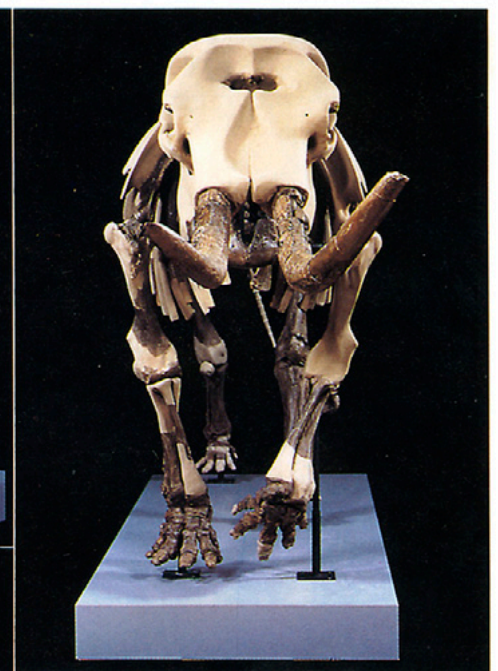
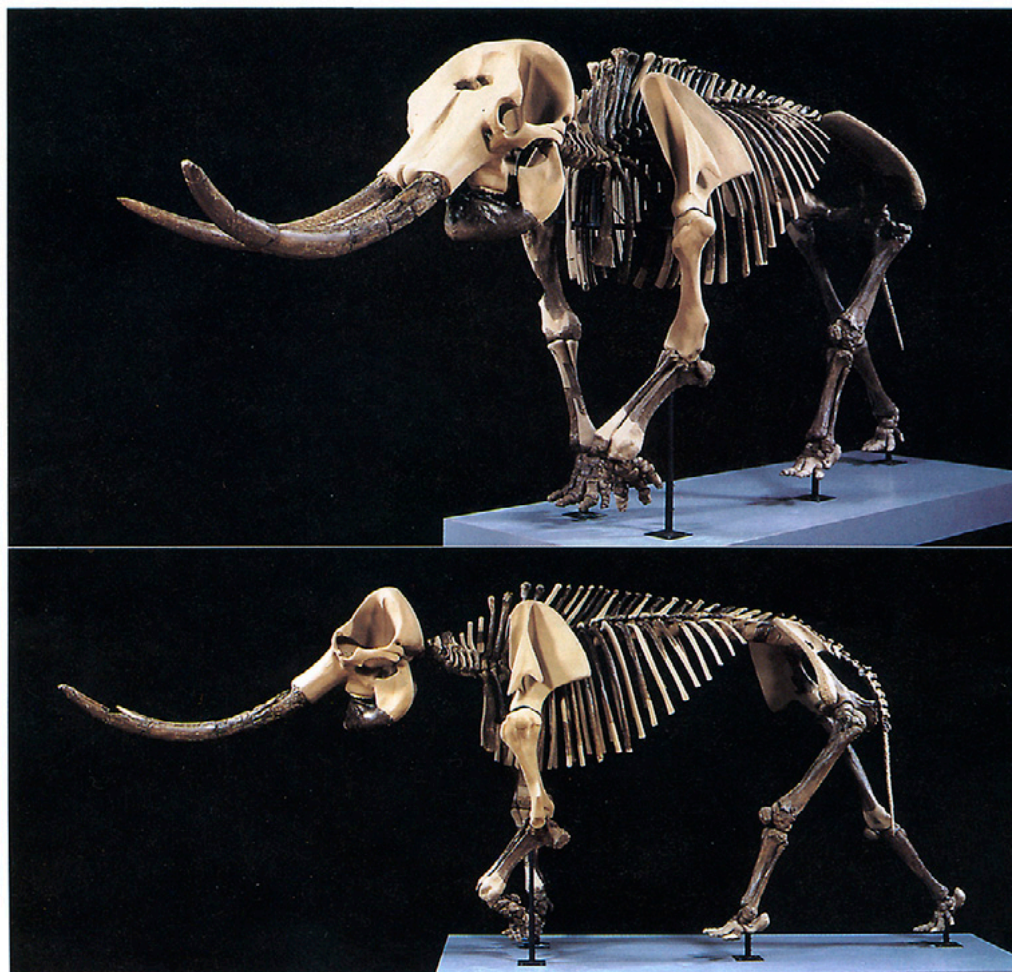
表 6・2 - 古琵琶湖層群の足跡化石リスト

<滋賀県足跡化石研究会提供>

番号	産出地	種類	層準
1	三重県大山田村平田地域の服部川河床	長鼻類・偶蹄類・ワニ類	上野累層中村部層 鳳凰寺I火山灰層準
2	三重県大山田村畑地域の服部川河床	長鼻類・偶蹄類・ツル類	上野累層中村部層～伊賀累層 炊村部層七本木I火山灰層間
3	三重県阿山町新田・丸柱・滋賀県信楽町北新田	長鼻類・偶蹄類	上野累層
4	三重県上野市佐那具町の柘植川河床	長鼻類・偶蹄類	伊賀累層炊村部層
5	三重県伊賀町下柘植～西之沢間の柘植川河床	長鼻類・偶蹄類	伊賀累層炊村部層 愛田火山灰層下位
6	三重県阿山町東湯舟	長鼻類	伊賀累層 上友田火山灰層準付近
7	滋賀県甲南町深川の柚川河床	長鼻類	阿山累層甲南部層
8	滋賀県甲南町野尻の浅野川河床	長鼻類	阿山累層甲南部層 相模火山灰層?の約25m下位
9	滋賀県甲西町らいら	長鼻類	甲賀累層上部または蒲生累層下部
10	滋賀県水口町岩坂		
11	滋賀県甲西町吉永～朝国の野洲川河床	長鼻類・偶蹄類	甲賀累層 上出I火山灰層の上位
12	滋賀県水口町柚中の柚川河床	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層 内貫火山灰層付近
13	滋賀県水口町宇田・北内貫の野洲川河床	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層 虫生野火山灰層の上位
14	滋賀県日野町西大路、日野川ダム上流の河床	長鼻類	蒲生累層 虫生野火山灰層の上位

注：10は産出地点不明などのため図6・6には記入していない

番号	産出地	種類	層準
15	滋賀県日野町小井口、日野川ダム下流の河床	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層 虫生野火山灰層の上位
16	滋賀県日野町木津大橋下流の日野川河床	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層中部
17	滋賀県日野町別所の日野川河床	長鼻類?	蒲生累層中部
18	滋賀県日野町中之郷の佐久良川河床	長鼻類	蒲生累層中～上部
19	滋賀県日野町西佐久良の佐久良川河床	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層 徳谷火山灰層の上下位
20	滋賀県日野町中在寺の佐久良川河床	長鼻類・偶蹄類・トリ類?	蒲生累層 原火山灰層の上位
21	滋賀県日野町蓮華寺～野出の佐久良川河床	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層 桐生II火山灰層の約10m上位
22	滋賀県永源寺町山上の愛知川河床	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層 桐生II火山灰層の上位
23	滋賀県多賀町四手	長鼻類・偶蹄類?	蒲生累層四手部層 桐生II～五軒茶屋火山灰層間
24	滋賀県蒲生町綺田の佐久良川河床	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層 五軒茶屋火山灰層の下位
25	滋賀県竜王町、名神竜王IC	長鼻類・偶蹄類	蒲生累層豊田互層
26	滋賀県大津市雄琴	長鼻類	堅田累層 栗原I火山灰層の2～14m下位
27	滋賀県大津市苗鹿	長鼻類・偶蹄類	堅田累層喜撰火山灰層の下位
28	滋賀県大津市伊香立南庄町	長鼻類・偶蹄類・鳥類(ツルの仲間)	堅田累層 上仰木火山灰層準付近



写真一滋賀県大上郡多賀町四手の蒲生累層から産出したアケボノゾウの復元骨格

写真提供：多賀町教育委員会

表6-3 - 古琵琶湖層群の脊椎動物化石リスト

番号	産出地	部位	層準
【哺乳類】			
●長鼻類			
〈シンシュウゾウ〉			
1	三重県大山田村 服部川河床	右下顎第3大白歯	上野累層中村部層 服部川I・II火山灰層間
2	三重県大山田村 真泥ダム	左下顎第3大白歯	伊賀累層炊村部層 七本木I火山灰層の下位
〈産出層準からシンシュウゾウと推定されるもの〉			
3	三重県大山田村 服部川河床	右上腕骨骨頭、乳白歯片	上野累層中村部層 服部川I・II火山灰層間
4	三重県伊賀町 小杉奥谷	切歯	伊賀累層柘植部層 湯舟火山灰層の15m下位
5	三重県伊賀町 大字御代字山の下	切歯の一部	伊賀累層柘植部層
〈アケボノゾウ〉			
6	滋賀県多賀町四手	ほぼ1個体	蒲生累層四手部層 桐生II火山灰層の上位
7	滋賀県日野町野出 佐久良川河床	上顎白歯	蒲生累層 桐生II火山灰層の上
8	滋賀県大津市千野町	左上顎第3大白歯	堅田累層栗原五層 栗原II火山灰層の14m下位
〈産出層準からアケボノゾウと推定されるもの〉			
9	滋賀県日野町蓮華寺	右脛骨	蒲生累層
〈シガゾウ〉			
10	滋賀県志賀町小野 西ノ尾	左下顎第2大白歯 (模式標本)	堅田累層栗原五層
11	滋賀県大津市真野 佐川後山	左第3大白歯、下顎骨	堅田累層栗原五層 栗原II・III火山灰層間
12	滋賀県大津市 仰木町宮城台	右上顎第3大白歯	堅田累層栗原五層 栗原II・III火山灰層間
13	滋賀県大津市真野町	右上顎第3大白歯	不明(堅田累層?)
14	滋賀県志賀町 和途川河床	下顎第4小白歯または 第1大白歯	不明(堅田累層?)
15	滋賀県大津市坂本町	右下顎第3大白歯	不明(堅田累層?)
16	産出地不明 (堅田中学校標本)	左下顎第2または第3 大白歯	不明(堅田累層?)
〈トウヨウゾウ〉			
17	滋賀県大津市伊香立 南庄町	左右上下顎骨など	堅田累層 上仰木火山灰層直上
〈ノウマンゾウ〉			
18	滋賀県多賀町久徳 芥川河床	白歯(久徳第1~第13 標本)	不明
19	滋賀県大津市石山 南郷町	左上顎白歯	不明
〈種類不明の長鼻類〉			
20	滋賀県志賀町和途	上腕骨	不明(堅田累層?)
21	滋賀県野洲町鏡山?	白歯	
22	滋賀県大津市清和町	切歯の一部	堅田累層 栗原I火山灰層の下位
23	滋賀県大津市真野	切歯の一部	不明(堅田累層?)
●偶蹄類			
〈カズサシカ〉			
24	滋賀県大津市陽明町	左角と前頭骨	堅田累層比良園粘土層 栗原I火山灰層の下位45m
25	滋賀県大津市仰木町	左角の一部	堅田累層栗原五層 栗原I火山灰層中
26	滋賀県大津市清和町	右角	堅田累層栗原五層下部
〈種類不明のシカ類〉			
27	三重県大山田村 服部川河床	下顎骨片、歯、指骨	伊賀累層下部
28	滋賀県甲南町上馬杉	基節骨片	阿山累層 上馬杉火山灰層準付近

番号	産出地	部位	層準
〈種類不明のシカ類(続き)〉			
29	滋賀県日野町西大路	左大腿骨近位端、骨片	蒲生累層 原火山灰層の下
30	滋賀県日野町河原 北山	四肢骨、椎骨など	蒲生累層 原火山灰層の約11m下位
31	滋賀県日野町鳥居平 新田	左下顎骨、前臼歯など	蒲生累層 原火山灰層付近
32	滋賀県日野町 佐久良川河床	右肩甲骨、左右後肢骨 の一部	蒲生累層 桐生II火山灰層直上
33	滋賀県多賀町四手	角など(10標本)	蒲生累層四手部層 桐生II火山灰層下位~五軒 茶屋火山灰層下位
34	滋賀県大津市伊香立 南庄町	中節骨	堅田累層 佐川III火山灰層の直下
35	滋賀県大津市日吉台	右下顎骨片	堅田累層佐川粘土層
36	滋賀県大津市伊香立 南庄町	左大腿骨、骨片	堅田累層 上仰木火山灰層の上位
37	滋賀県大津市真野 家田町	腰椎3点	堅田累層
38	滋賀県大津市仰木町	歯(歯種不明)	堅田累層
〈イノシシ類〉			
39	滋賀県甲賀町小佐治	環椎	甲賀累層佐治川部層 小佐治火山灰層の数m下位
〈ウシ類〉			
40	滋賀県大津市下龍華	上顎第4小白歯、第1、 第2大白歯	堅田累層佐川粘土層 佐川I・大谷火山灰層間
41	滋賀県大津市雄琴町	左上顎、右下顎、白 歯	不明(古琵琶湖層群?)
●齧歯類			
〈ヒメネズミ〉			
42	滋賀県志賀町栗原	上顎第1大白歯	堅田累層比良園粘土層 バイオタイトII火山灰層の 下位15~20m
●ウサギ類			
〈ウサギ科〉			
43	三重県大山田村 服部川河床	上顎頰歯、頭蓋骨片	上野累層中村部層 服部川I・II火山灰層間
【鳥類】			
〈ヘビウ〉			
44	三重県大山田村 服部川河床	右上腕骨	上野累層中村部層 服部川I・II火山灰層間
【爬虫類】			
●ワニ類			
45	三重県大山田村 服部川河床	歯	上野累層中村部層 服部川I・II火山灰層間
46	滋賀県甲南町 希望ヶ丘	歯	甲賀累層佐治川部層 砂坂火山灰層
47	滋賀県甲南町寺庄	歯	甲賀累層佐治川部層 砂坂火山灰層
48	滋賀県甲南町隠岐	歯	甲賀累層佐治川部層 砂坂火山灰層
49	滋賀県日野町鳥居平 新田	歯	蒲生累層 原火山灰層の上位
●カメ類			
〈スッポン類〉			
50	三重県大山田村 服部川河床	頭骨、大腿骨など	上野累層中村部層 服部川I・II火山灰層間
51	滋賀県甲賀町 佐治新田	背甲、腹甲、骨格の一 部	甲賀累層
〈種類不明のカメ類〉			
52	三重県大山田村 服部川河床	大腿骨など	上野累層中村部層 服部川I・II火山灰層間
53	滋賀県多賀町四手	腹甲	蒲生累層四手部層

注：9、13、14、15、16、21、23、24、29、31、37、41、は、産出地点不明などのため図6-6には記入していない