生痕化石 *Chondrites* および *Zoophycos* をつくる 生物群の摂食・排せつ様式

小 竹 信 宏 *

Mode of ingestion and egestion of the *Chondrites* and
Zoophycos producers

Nobuhiro KOTAKE*

Abstract Well-preserved trace fossils, *Chondrites* and *Zoophycos* are found in the late Miocene to middle Pleistocene deep-sea deposits of Boso Peninsula, central Japan. They are the most famous and common trace fossils in the deep-sea sediments. *Chondrites* is a dendritic tunnel system. *Zoophycos* consists of an axial tunnel and helically coiled sheet-like spreite filled with numerous fecal pellets. The filling material and fecal pellets are composed of muddy material whose color is generally lighter than host sediments. Occasionally, the filling within these burrows are made up of tuffaceous material originated in the overlying volcanic ash layer. Their characteristic mode of occurrence and similarity in lithology between the filling material within burrows and the overlying bed can be interpreted that the burrow-producing animals ingested volcanic ash material on the sea-floor and subsequently excreted the fecal material into sediment beneath the sediment-water interface. This fact strongly suggests that the producers fed on the nutrient detritus accumulated on the sediment-surface under ordinary conditions. Segregation of the feeding place and excretory space may be most effective spatial utilization for the infaunal detritus-feeders such as *Chondrites* and *Zoophycos* animals inhabiting deep-sea environment. Considering the indirect evidence such as feeding and excretory behaviors, body's shape and size, and condition of life habitat, some deep-sea chiuran might be considered as their producing animal.

は じ め に

過去の生物の生活様式は、詳細な化石の産状観察および堆積学的情報といった地層からの証拠に加えて、機能形態の推論あるいは現生種から得られたデータなどを組み合わせることである程度復元される(例えば, NICHOLS, 1959a, b; GRANT, 1966; SEILACHER *et al.*, 1968 など). しかし, この方法は, 化石として保存されうる硬組織を

もつ生物に限られる. したがって, 体そのものが化石記録として保存され難い軟組織のみからなる過去の生物については, 上で述べた方法を用いて生活様式を推定することは, 当然のことながら限界がある.

底生生物のさまざまな行動は, しばしば堆積物に生痕化石として直接記録される. つまり生痕化石は底生生物の行動の記録であり, 唯一生痕化石だけがもつ特徴でもある. したがって, 生痕化石の産状や形態の詳細な観察と解析は, 軟体部のみからなる底生生物群の生活様式を知るうえで重要な手がかりを我々に与えてくれるはずである. さらにこの特徴は, 軟体部のみからなる過去の生物に限らず, 観察や飼育からは直接知ることが不可能な

1990年5月7日受付. 1990年7月16日受理.

*所 属: 千葉大学大学院自然科学研究科.

連絡先: 千葉大学理学部地学教室. Department of Earth Sciences, Faculty of Science, Chiba University, Chiba 260, Japan.

Fig. 1. Diagrammatic illustration of depth-related ichnogenera. Morphology of trace fossils tends to become complex and flat toward the deep-water conditions. 1: *Skolithos*, 2: *Arenicolites*, 3: *Diplocraterion*, 4 & 5: *Rhizocorallium*, 6: *Chondrites*, 7: *Zoophycos*, 8: *Spirorhaphis*, 9: *Helminthoida*. The drawing is modified after SEILACHER (1967).

深海底に生息する現生の内生型底生生物群の生活様式についても、多くの情報を提供すると考えられる。筆者はこのような観点から、漸深海帯に棲む内生型底生生物群の生活様式を推定し、それが漸深海という環境にどのように適応しているのかを明らかにする目的で生痕化石の研究を行ってきた。その結果、内生型泥食者の食い痕または棲み食い痕と解釈されてきた生痕のなかに、そのような解釈では、どうしても説明できない産状を示すものが存在することがわかってきた。すなわちこの事実、その生痕化石に対する従来の解釈を変える必要があることを示唆している。

本小論では、房総半島に広く露出する上部新生界のうち、漸深海帯で堆積した地層に見られる生痕化石 *Zoophycos* と *Chondrites* を取り上げ、これらの生痕化石のどのような点が従来の解釈で説明できないかをまず示す。次に、これらの産状観察をもとに、それぞれを作った底生生物の摂食・排せつ様式を推定する。そして、推定した摂食・排せつ様式を従来の見解と比較し、どのような点で見方を変える必要があるのかを述べる。さらに、現在の漸深海帯に生息する底生生物群の摂食・排せつ様式とも比較し、それらが深海底においてどのような点で有利なのか考察する。最後に、生痕化石 *Zoophycos* と *Chondrites* を形成した底生生物群が、どのような分類群に属する生物なのか、現時点でのデータをもとに推定を試みる。

Zoophycos と *Chondrites* の形態に関する従来の解釈

SEILACHER(1967)は、どの時代の地層においても岩相と産出する生痕化石の形態に、ある決まった組み合わせがあることを発見した。すなわち、粗粒堆積物に見られる生痕化石は縦長で形態的に単純であるのに対し、細粒堆積物に見られるそれらは平面的で複雑な形態をもつ、という組み合わせである。この事実をもとに彼は、生痕化石の形態が底生生物の摂食様式の違いに支配されると考えた(Fig. 1)。つまり、堆積時のエネルギーレベルが高く常に栄養物が海水中に多量に浮遊する環境には濾過食者が多く棲み、これらは海底侵食から身を守る必要性から堆積物中深く潜り、*Skolithos* のような縦方向に長い生痕を形成した。これとは逆に、エネルギーレベルが著しく低く栄養物が堆積物面表層部に薄く存在する環境には泥食者が多く棲む。これらは堆積物中の限られた栄養物を効率良く摂食し、*Helminthoida* や *Nereites* に代表されるような層理面に平行で複雑な形態の生痕化石を形成した。そして両者の中間的な環境では、*Rhizocorallium* のように、形成される生痕化石も形態的に両者の中間的なものが出現する、という考えである。SEILACHERの提唱したこの考えは、その後、多くの研究者に支持されてきた。

さて、本小論で取り上げる *Zoophycos* と *Chondrites* は、地層の場合タービダイト相やチョーク相から、また現在の海底では漸深海帯以深で得られたボックスコアや

Fig. 2. General morphology and terminology of *Zoophycos* (A) and *Chondrites* (B). A. AT: axial tunnel, SP: spreite, MT: marginal tube, ML: major lamella, ml: minor lamella. B. VS: vertical shaft, BT: branching tunnel.

ピストンコア試料中にしばしば見いだされる (SEILACHER, 1964, 1967; CHAMBERLAIN, 1971, 1975, 1978; EKDALE, 1977, 1978, 1980; EKDALE & BROMLEY, 1983, 1984; WETZEL, 1981, 1983, 1987; WETZEL & WERNER, 1981; SOU, 1989 など). 両者とも極めて特異な形態をもつことから, 生痕の形成過程について検討されると同時に, それらを形成した生物の行動様式も注目されてきた (RICHTER, 1927, 1931; TAUBER, 1949; SIMPSON, 1957, 1970; SEILACHER, 1967; BISCHOFF, 1968; PLÍČKA, 1968; LEWIS, 1970; OSGOOD, 1970; CHAMBERLAIN, 1971; BRADLEY, 1973; WETZEL & WERNER, 1981; FREY & BROMLEY, 1984 など).

Zoophycos の基本形態は, 層理面にほぼ垂直に伸びる一本の中心軸(axial tunnel)と, その周りを螺旋状に取り巻くシート状のスプライト(spreite)からなる (Fig. 2A). スプライトは中心軸から放射状に伸びる major lamella, および隣合う二本の major lamella を連結する

minor lamella によって構成され, さらに marginal tube によって縁どりされる (Fig. 2A). スプライト中には多数のペレット状の排せつ物が見られる場合もあり (EKDALE, 1977; WETZEL & WERNER, 1981), それらが規則的に配列することで major lamella と minor lamella が形成されているものもある (KOTAKE, 1989a). これらの事実から, *Zoophycos* をつくった生物は, 中心軸の周りの堆積物中を規則的に移動すると同時に堆積物を食べ, 摂食によって堆積物中にできる空間に排せつ物を充填することで生痕を形成したと考えられてきた (BISCHOFF, 1968; LEWIS, 1970; SIMPSON, 1970; SEILACHER, 1977; WETZEL & WERNER, 1981). しかし, *Zoophycos* として記載された生痕化石の形態は, 時代や岩相によって変異量が著しく大きいことも指摘されている (例えば, PLÍČKA, 1968, 1969; HÄNTZSCHER, 1975 など). 例えば, 中生代以前の浅海相からは, 中心軸をまったく欠いた planar タイプや, minor lamella, marginal tube, そしてペレットの見られないタイプが多く報告されている (HÄNTZSCHER, 1975). これに対して新生代以降の地層の場合, *Zoophycos* の出現は深海底堆積物に限られ (BOTTJER *et al.*, 1987), 形態も中心軸をもつタイプが卓越する. これらの点を考慮して, 上で述べた基本形態および Fig. 2 A で示した概念図は, 新生代以降に卓越するタイプのものであり, HÄNTZSCHER (1975), EKDALE (1977), および WETZEL & WERNER (1981) を参考にした.

一方 *Chondrites* は, システムの中心から放射状に, かつ層理面にほぼ水平に伸びるトンネルからなる (Fig. 2B). トンネルは規則的に枝分かれし, その内部は一般に上位の地層を構成する堆積物と同じ物質によって充填される (RICHTER, 1927, 1931; SIMPSON, 1957; OSGOOD, 1970; EKDALE & BROMLEY, 1983). また, 同じシステム内では, トンネルどうしが切り合ったり重なり合ったりすることはまれである. このような特徴から, 多くの研究者は *Chondrites* をつくった生物は海底面下の堆積物を食べ, 排せつは海底面上に行い, 形成者の死後, 空洞になったトンネル内に上位の堆積物が落ち込むことで生痕が形成された, と考えてきた (RICHTER, 1927, 1931; SIMPSON, 1957; OSGOOD, 1970; EKDALE, 1977, 1978; EKDALE & BROMLEY, 1983, 1984). その一方, *Chondrites* を形成した生物は濾過食者で, 排せつ物はトンネル内に充填したという考え (TAUBER, 1949) もある. しかし, 規則的に分岐したトンネル構造を排せつの目的だけでつくるとは考え難い (例えば, SIMPSON, 1957; OSGOOD, 1970) という理由から, 現在のところこの考えは一般に

受け入れられていない。

このように *Chondrites* と *Zoophycos* は、ともに内生型泥食者の食い痕または棲み食い痕と解釈されてきた。WETZEL & WERNER(1981)は *Zoophycos* を作った生物の場合で海底面下最大 1 m の深さまで、また FREY & BROMLEY(1984)によれば *Chondrites* の形成者はそれ以上の深さにまで潜って堆積物を食べ、生痕を形成したと推定している。さらに、*Zoophycos* のスプライトが複雑な平面的形態をとること、一つの *Chondrites* を構成するトンネルどうしがお互いに重なり合わない状態で規則的に分岐することは、個々の生痕化石を形成した生物が、与えられた空間を摂食のために最も効率良く利用した結果であると解釈されてきた(RICHTER, 1927, 1931; SIMPSON, 1957; SEILACHER, 1967, 1977; OSGOOD, 1970)。

房総半島の新第三系に見られる *Zoophycos* と *Chondrites*

房総半島に分布する後期中新世以後の海成層は、半島部の基盤をなす嶺岡帯の北側に三浦・上総・下総層群が、そして南側には石堂・千倉・豊房層群が分布する。*Chondrites*(Plate I E, F, G)は下総層群を除く各地層の泥岩中に見られるが、多く含まれる層準は限られる。これに対して *Zoophycos*(Plate I A-D)は、三浦・石堂・千倉層群といった水深 2000~3000 m の中~下部漸深海帯に堆積した(中尾ほか, 1986; 北里, 1986; 小竹, 1988)泥岩中に、しかもかなり限られた層準に見いだされる。以上のことをふまえ、生痕の保存状況が良く、しかも多数の個体を検討することが可能な上総層群大田代層と千倉層群白間津層で詳細な産状観察を行った(Fig. 3)。

房総半島に見られる *Zoophycos* と *Chondrites* の形態は、上で述べた基本形態と一致する。*Zoophycos* のスプライトはペレットの配列によりラメラ構造が形成される(Plate I-B)。スプライトの直径はシステムの下部ほど大きくなり(Plate I-A)、最大では 1 m 以上に達する。スプライトの直径の増大に伴って、そこに含まれるペレットのサイズもそれぞれ増大する。その最大サイズは、2 mm×1 mm 程度であり、初期に形成されたスプライト内のその 10 倍以上にもなる。また中心軸径は、同一システム内であればどこでも同じであるが、サイズの大きなペレットをもつシステムのものほど大きくなり、その最大値は 15~16 mm 前後である。これらの事実は、この生痕化石が形成者の成長に伴ってつくられたものであり、しかもその過程を記録していると理解された

(KOTAKE, 1989a)。

Chondrites は、トンネルのサイズから小型と大型のタイプに大別できる。小型の *Chondrites* は、径 1 mm 以下のトンネルからなり、その内部はほとんど無構造の均質な物質で充填される(Plate I-E, D)。一方、大型の *Chondrites* は、径 10~20 mm のトンネルからなり、無数のペレットがそれを埋めている(Plate I-G)。ペレットのサイズは、*Zoophycos* のそれとほぼ同じかやや大型であるが、*Zoophycos* の場合と異なり同一システム内であれば、ほぼ同じである。

Chondrites 中のペレットや充填物および *Zoophycos* のスプライトに含まれるペレットは、一般に周囲の堆積物に比べて色調的にやや明るく、さらに淘汰が非常に良い泥質物からなる(Plate I-C, F)。このようなペレット内には、保存の良い浮遊性有孔虫化石および底生有孔虫化石がしばしば見られる。ところがまれに、ペレットや充填物が白色あるいはピンク色の細粒火山灰だけでできている *Chondrites* と *Zoophycos* が見られる(Plate I-B, D, E, G)。または、泥質のペレット内にスコリアの粒を含むものも見られる(KOTAKE, 1989a)。このような *Chondrites* と *Zoophycos* の直上には、ペレットや充填物をつくる火山灰と同じ特徴を示す火山灰層が必ず存在する。しかし、火山灰層直下の泥岩中に見られるそれらすべてが火山灰でできたペレットや充填物をもつとは限らない。火山灰でできたペレットをもつ *Zoophycos* は、中心軸の上端が火山灰層中に存在する場合に限られる(Fig. 4)。しかし、この中心軸の内部にはペレットや火山灰はまったく見られない。一方、火山灰や火山灰のペレットが詰まる *Chondrites* の場合は、火山灰層の直下 3~40 cm の範囲に限って見られる(小竹, 1989b)。しかし、火山灰層と火山灰の詰まったトンネル(branching tunnel)を結ぶ垂直軸(vertical shaft)は不思議と見あたらないことが多い。たとえ軸が存在する場合でも、その内部が火山灰や火山灰起源の物質でできたペレットで充填されることはない。また、いずれの場合も、生痕の周囲の堆積物に火山灰はまったく存在しない。このように、*Zoophycos* と *Chondrites* は、産状や生痕内の充填物の特徴が極めて良く一致する。

さて、上で述べた *Zoophycos* と *Chondrites* の産状形態、充填物の特徴には、従来の解釈ではどうしても説明できない点がある。それは、(1)*Chondrites* のトンネル内は、周囲の堆積物に比べ色彩的に明るい堆積物によって充填されること、(2)*Zoophycos* の中心軸内にペレットはまったく見られず、*Chondrites* では明瞭な垂直軸すら見られないこと、(3)火山灰でできたペレットをもつス

Fig. 3. Columner sections of the middle part of the Otadai and the lower part of the Shiramazu Formations. (A') K : Kurotaki Formation, KT : Katsuura F., NA : Namihana F., O : Ohara F., OT : Otadai F., U : Umegase F., KU : Kokumoto F., KA : Kakinokidai F., C : Chyonan F., KS : Kasamori F. (B') SH : Shirahama F., SZ : Shiramazu F., MR : Mera F., MA : Minami-asai F., HT : Hata F., KN : Kanamari F. (Legend) 1 & 4 : sandstone, 2 : mudstone, 3 : volcanic ash bed, 5 : trace-fossils dominant horizon.

Fig. 4. Schematic drawing of the relationship between four types of mode of occurrence of *Zoophycos* and a volcanic ash bed. Spreiten filled with the fecal pellets of volcanic ash origin is restricted to the systems whose axial tunnel reaches the overlying volcanic ash bed such as A and D.

プライトおよび火山灰が充填したトンネル周囲の堆積物中に、火山灰がまったく見られないこと、の3点である。つまり、もし従来の研究者(例えば, SIMPSON, 1970; WETZEL & WERNER, 1981 など)の言うように、形成者がスプライトやトンネルが存在する層準の堆積物を摂食したのならば、(3)の事実はまったく説明できない。また、トンネル内の火山灰が形成者の死後に充填されたとすれば、火山灰の詰まった垂直軸が必ず見られるはずであり、(2)の事実も説明できない。更に、トンネル内の充填物が上位の堆積物起源であるとするならば、なぜ色調的に明るくなるのか不明であり、(1)が説明できない。このような矛盾点は、いままでの解釈、特に生痕形成者の摂食・排せつ様式に関する解釈が誤っていた可能性があることを示唆している。次に、これらの特徴を矛盾なく説明できるように、これらの生痕化石をつくった底生生物群の摂食・排せつ様式について改めて考えてみる。

Zoophycos と *Chondrites* を作る生物の摂食・排せつ様式

KOTAKE(1989a)は、上で述べた *Zoophycos* の産状、形態そして生痕内のペレットおよび充填物の特徴をもとに、この生痕化石をつくった生物の摂食・排せつ様式について検討し、従来と異なる見解を示した。すなわち、

Fig. 5. Inferred spatial utilization of the *Zoophycos* and *Chondrites* producing animals. (adapted from KOTAKE, 1989a).

上述した野外における事実は、*Zoophycos* を形成した生物が海底面に堆積した火山灰を食べ、火山灰でできた排せつ物を海底面下数十 cm の堆積物中に排せつしたことを明瞭に示したものである。言い換えれば、海底面が火山灰で覆われていない状況では、中心軸内に棲むこの生物は海底面上に薄く溜ったデトリタスを食べ、排せつは堆積物中で行っていた、という考えである(Fig. 5)。前にも述べたように、*Zoophycos* と *Chondrites* とでは、産状や生痕内の充填物の特徴が極めて良く一致する。この事実は、*Chondrites* を形成した生物もまた *Zoophycos* をつくった生物とほぼ同様の摂食・排せつ様式をとっていたことを強く示唆するものである。

このような摂食・排せつ様式をもつ底生生物は実際に知られている。例えば、深海性二枚貝の *Abra longical-lus* は海底面上の堆積物を入水管(inhalant siphon)で吸い取り、出水管(exhalant siphon)を通して海底面下に排せつ物を詰めていることが飼育実験によって確認されている(WIKANDER, 1980)。また、ベンガル湾や日本海溝で撮影された海底写真(OHTA, 1984)には、海底面上に開口した棲穴から体を海底面上に露出させ、そこに薄く溜ったデトリタスを摂食する深海性ユムシの姿が生々しく写し出されている。それらの一部は、海底面上に排せつ物を出していないことから、堆積物中に排せつ物を充填している可能性がある(OHTA, 1984)。一方、水深1000~3000 m という深海底では、大型の底生生物が利用できる栄養物は海底表層数 mm にしか存在しないことが一般に知られている(THIEL, 1975)。この事実、*Zoophycos* や *Chondrites* をつくった生物が海底面下1 m または、それ以深にある堆積物を摂食していたという従来の考えを否定的にみなければならないことを示唆している。

以上のことは、*Zoophycos* と *Chondrites* の産状や生痕内のペレットおよび充填物の特徴をもとに、ここで推定した形成生物の摂食・排せつ様式を支持するものと言える。すなわち、*Zoophycos* と *Chondrites* は従来考えられてきたような摂食の痕や棲み食い痕ではなく、むしろ、排せつ場の痕跡とみるべきであろう。

さて、*Zoophycos* や *Chondrites* をつくった生物は、なぜ摂食と排せつの場を区別していたのだろうか。深海底の堆積物は、栄養物が濃集する表層部のごく薄い酸化層を除けば、そのほとんどは還元的環境である。この事実、堆積物中の硫化水素といった物質を栄養源とする特殊な生物群を別とすれば、通常の摂食または消化様式しかもたない底生生物にとって、海底面下の堆積物は栄養源として利用価値のないことを意味している。また、NEWELL(1965)は、自分の排せつしたフンをバクテリアによって短時間のうちに分解させ、生産される有機物を再利用している干潟に棲む巻貝 *Hydrobia ulvae* を報告している。この巻貝がとる摂食戦略は、海水中に酸素が十分に存在する浅海ならでは戦略といえる。しかし、海水中の溶存酸素量が著しく低い深海底の場合、海底面上に排せつされたフンが短時間で分解され、再利用できるほどに有機物量を回復させることは到底不可能であろう。以上のことを考慮すると、*Zoophycos* や *Chondrites* を作った生物は、栄養物の濃集する海底面上のデトリタスを摂食し、海底面下の堆積物中に排せつすることによって排せつ物を食べることが避けられ、可能な限り効率

良くエネルギーが得られるようになっているように思える。これは、水流のほとんどない環境に棲む定住型デトリタス食者であるこれらの生物にとって、最も効果的な戦略の一つと考えられる。しかしながらその一方では、このような摂食・排せつ様式を取るがゆえに、海底面が火山灰で覆われてしまうといったアクシデントが起きた場合、栄養のまったく無い火山灰を食べなければならない。

ALLEN & SANDERS(1966)は、深海性二枚貝 *Abra profundorum* (Smith)が海底面上のデトリタスを摂食し、直腸内にペレットを貯蔵し、それを共生しているバクテリアに分解させることで、栄養を得ていることを指摘している。限られた、しかも乏しい栄養源しか利用することができない深海底に生息する *Chondrites* や *Zoophycos* をつくった生物も、もしかすると *A. profundorum* 同様の摂食戦略をとっている可能性もあり、今後検討する価値がある。

Zoophycos および *Chondrites* を形成した生物の分類上の位置

上述したように、生痕化石 *Chondrites* と *Zoophycos* は、従来考えられてきたような内生型底生生物の棲み食い痕あるいは食い痕ではなく、形成者が摂食の場と排せつの場を明瞭に区別したことで形成された排せつの痕と考えられる。このことは、両生痕化石をつくった生物が内在型泥食者であろうという従来の解釈を大きく変えると同時に、形成者そのものの分類上の位置をも再検討する必要があることを示している。

現時点における *Zoophycos* および大型の *Chondrites* をつくる生物像は、上述したような摂食・排せつ様式もち、水深2000 m 以深の深海底にも棲息し、化石として残りうる硬組織をもたず、自在に伸縮できる体をもつ、というものである。さらに、生痕化石の大きさから推定される生物体のそれを考慮した場合、これらの条件を満たす底生生物として、深海性ユムシ類(echiura)の一部が考えられる。BERGER *et al.*(1979)は東太平洋の水深4167 m の海底で採取したボックスコアサンプルから深海性ユムシ(cf. *Torbenwolffi galatheae*)を得た。このユムシの体内には、1 mm×2 mm 程度のペレットがぎっしり詰まっており、*Zoophycos* と大型の *Chondrites* に見られるペレットの特徴と一致する。しかしながら小型の *Chondrites* の場合、充填物としてペレットが見られないこと、トンネルサイズが径1 mm 程度と著しく小さいことから判断して、ユムシ類の可能性は低く、別の動物群を考えたいほうが良さそうである。

生痕化石からの情報も限りがあり、また現在の深海性ユムシ類の生態学的研究が余り進んでいない現在、属あるいは種レベルといったより精度の高いレベルでの推定は困難であり、今後に期待するしかない。ただ、生痕化石から推定した生痕形成者の摂食・排せつ様式から判断すると、従来の研究者が考えていたような、多毛類(SIMPSON, 1970)や星口動物(WETZEL & WERNER, 1981)の可能性は低いと考えられる。ましてBRADLEY(1973)が指摘するような濾過食者であるウミエラ類の一種(Umbellula)ということは有り得ないと考えられる。

お わ り に

本小論では、生痕化石 *Zoophycos* と *Chondrites* を取り上げ、それらを形成した底生生物の摂食・排せつ様式を論ずるとともに、それらをつくった生物の分類上の位置についてもふれた。これらの結論はあくまでも房総半島の上部新生界に見られる *Chondrites* と *Zoophycos* の検討から得られたものである。したがって、ここでの解釈の精度を高め、より普遍性のある結論を得るためにも、今後より多くの時代や地域の化石との詳細な比較検討が必要であろう。

現在のところ、*Chondrites* のトンネル構造や *Zoophycos* のスプライトの内部構造に見られる規則性が、形成生物の具体的にどのような運動によって形成されたのか、さらには、なぜそのような形態と内部構造を排せつのためにつくる必然性があったのか、まったくわかっていない。これらの生痕化石の形態のもつ意味を理解するためにも、また生痕を形成した生物の正確な分類上の位置を知るためにも、今後これらの疑問を解決することが必要である。

謝 辞

研究を進めるにあたり、東京大学理学部速水 格教授、棚部一成助教授、阿部勝巳博士、大路樹生博士ならびに京都大学理学部鎮西清高教授、東京大学海洋研究所太田 秀教授には、機会あるごとに討論していただき、有益な御助言を賜った。また、宇都宮大学教育学部松居誠一郎博士には、深海性二枚貝 *Abra* 属の摂食・排せつ様式について教えていただき、文献を紹介していただいた。千葉大学理学部山口寿之助教授、東京大学理学部棚部一成助教授には原稿を読んでいただいた。以上の方々には心から感謝する次第である。研究費の一部は文部省科学研究費補助金(奨励研究 A: 課題番号 01740461)の一部を使用した。

文 献

- ALLEN, J. A. and SANDERS, H. L., 1966 : Adaptation to abyssal life as shown by the bivalve *Abra profundorum* (Smith). *Deep Sea Res.*, **13**, 1175-1184.
- BERGER, W. H., EKDALE, A. A. and BRYANT, P. P., 1979 : Selective preservation of burrows in deep-sea carbonates. *Mar. Geol.*, **32**, 205-230.
- BISCHOFF, B., 1968 : *Zoophycos*, a polychaete annelid, Eocene of Greece. *Jour. Paleont.*, **42**, 1439-1443.
- BOTTJER, D. J., DROSER, M. L. and JABLONSKI, D., 1987 : Bathymetric trends in the history of trace fossils. In BOTTJER, D. J., ed. : *New concept in the use of biogenic sedimentary structures for paleoenvironmental interpretation*. 57-65, SEPM. Pacific Section, Los Angeles, USA.
- BRADLEY, J., 1973 : *Zoophycos* and *Umbellula* (Pennatulacea) : Their synthesis and identity. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Paleocool.*, **13**, 103-128.
- CHAMBERLAIN, C. K., 1971 : Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma. *Jour. Paleont.*, **45**, 212-246.
- , 1975 : Trace fossils in DSDP cores of the Pacific. *Jour. Paleont.*, **49**, 1074-1096.
- , 1978 : Recognition of trace fossils in cores. In BASAN, P. B., ed. : *Trace fossil concepts*, 119-166, SEPM Short Course, no. 5.
- EKDALE, A. A., 1977 : Abyssal trace fossils in worldwide Deep Sea Drilling Project cores. In CRIMES, T. P. and HARPER, J. C., eds. : *Trace fossils 2*, 163-182, Seel House Press, Liverpool.
- , 1978 : Trace fossils in Leg 42A cores. *Init. Rep. Deep Sea Drill. Proj.*, **42**, 821-827.
- , 1980 : Trace fossils in Deep Sea Drilling Project Leg 58 cores. *Init. Rep. Deep Sea Drill. Proj.*, **58**, 601-605.
- and BROMLEY, R. G., 1983 : Trace fossils and ichnofabric in the Kjølbys Garrrd Marl, uppermost Cretaceous, Denmark. *Bull. Geol. Soc. Denmark*, **31**, 107-119.
- and ———, 1984 : Composite ichnology of shelf-sea and deep-sea chalk. *Jour. Paleont.*, **58**, 322-332.
- FREY, W. R. and BROMLEY, R. G., 1984 : Ichnology of American chalks : the Selma Group (Upper Cretaceous), western Alabama. *Canad. Jour. Earth Sci.*, **22**, 801-828.
- GRANT, R. E., 1966 : Spine arrangement and life habits of the productoid brachiopod *Waagenoconcha*. *Jour. Paleont.*, **44**, 1063-1069.
- HÄNTZSCHEL, W., 1975 : Trace fossils and problematica. In TEICHART, C., ed. : *Treaties on Invertebrate Paleontology, part W, Miscellanea* : 3-269, Univ. Kansas Press and Geol. Soc. America.
- 北里 洋, 1986 : 南部フォッサマグナ地域における古地理の変遷. 月刊地球, **8**, 605-611.
- 小竹信宏, 1988 : 房総半島南端地域の高成上部新生界. 地質雑, **94**, 187-206.
- KOTAKE, N., 1989a : Paleocology of the *Zoophycos* producers. *Lethaia*, **22**, 327-341.
- 小竹信宏, 1989b : 房総半島に分布する漸深海帯堆積物に見られる生痕化石のタフォノミー. 日本ベントス研究会誌, **35/36**, 53-60.
- LEWIS, D. W., 1970 : The New Zealand *Zoophycos*. *New Zea-*

- land Jour. Geol. Geophys., **13**, 295-315.
- NEWELL, R. C., 1965 : The role of detritus in the nutrition of two marine deposit-feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **144**, 25-45.
- 中尾誠二・小竹信宏・新妻信明, 1986 : 房総半島南部石堂地域の地質. 静岡大地球科学研報, **12**, 209-238.
- NICHOLS, D., 1959a : Changes in the Chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms. *Philos. Trans. Roy. Soc. London. B*, **242**, 347-437.
- , 1959b : Mode of life and taxonomy in irregular sea-urchins. *System. Assoc.*, **3**, 61-80.
- OHTA, S., 1984 : Star-shaped feeding traces produced by echinuran worms on the deep-sea floor of the Bay of Bengal. *Deep Sea Res.*, **31**, 1415-1432.
- OSGOOD, R. G., 1970 : Trace fossils of the Cincinnati Area. *Paleontogr. Americana*, **6**, 281-444.
- PLIČKA, M., 1968 : Zoophycos and a proposed classification of sabellid worms. *Jour. Paleont.*, **42**, 836-849.
- , 1969 : Methods for the study of "Zoophycos" and similar fossils. *New Zealand Jour. Geol. Geophys.*, **12**, 551-573.
- RICHTER, R., 1927 : Die fossilen Fährten und Bauten der Würmer, ein Ueberblick über ihre biologischen Grundformen und deren biologische Bedeutung. *Palaont. Z.*, **9**, 193-235.
- , 1931 : Tierwelt und Umwelt in Hunsrückschiefer ; zur Entstehung eines schwarzen Schammsteins. *Senckenbergiana*, **13**, 299-342.
- SEILACHER, A., 1964 : Biogenic sedimentary structures. In IMBRIE, J. and NEWELL, N., eds. : *Approaches to Paleocology*, 296-316, John Wiley and Sons, New York.
- , 1967 : Bathymetry of trace fossils. *Mar. Geol.*, **5**, 413-428.
- , 1977 : Pattern analysis of *Paleodictyon* and related trace fossils. In CRIMES, T. P. and HARPER, J. C., eds. : *Trace fossils 2*, 289-334.
- , DROZDEWSKI, G. and HAUDE, R., 1968 : Form and function of the stem in a pseudoplanktonic crinoid (*Seirocrinus*). *Palaeontology*, **11**, 275-282.
- SIMPSON, S., 1957 : On the trace-fossil *Chondrites*. *Geol. Soc. London, Quart. Jour.*, **112**, 475-499.
- , 1970 : Notes on Zoophycos and Spirophyton. In CRIMES, T. P. and HARPER, J. C., eds. : *Trace fossils. Geol. Jour., Spec. Issue*, 505-514.
- SOU, W., 1989 : Description of piston core samples of KH86-5 Cruise. In TAIRA, A., ed. : *Preliminary report of the Hakuho Maru Cruise KH86-5*, 103-160, Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo.
- TAUBER, A. F., 1949 : Paläobiologische analyse von *Chondrites furcatus* Sternberg. *Jahrb. Geol. Bundesanst. Wien*, **92**, 141-154.
- THIEL, H., 1975 : The size structure of the deep-sea benthos. *Inter. Revue, Gesamten Hydrobiol.*, **60**, 575-606.
- WETZEL, A., 1981 : Ökologische und stratigraphische Bedeutung biogener Gefüge in quartären Sedimenten NW-afrikanischen Kontinentalrand. "Meteor" *Forsch.-Ergebnisse, C*, **34**, 1-47.
- , 1983 : Biologic structures in modern slope to deep-sea sediments in the Sulu Sea Basin (Philippines). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **32**, 185-212.
- , 1987 : Ichnofabric in Eocene to Maestrichtian sediments from Deep Sea Drilling Project site 605, off the New Jersey coast. *Init. Rep. Deep Sea Drill. Proj.*, **92**, 825-835.
- and WERNER, F., 1981 : Morphology and ecological significance of Zoophycos in deep-sea sediments off NW Africa. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **32**, 185-212.
- WIKANDER, P. B., 1980 : Biometry and behaviour in *Abra nitida* (Muller) and *A. longicallus* (Scacchi) (Bivalvia, Tellinacea). *Sarsia*, **65**, 255-268.

(要 旨)

小竹信宏, 1990 : 生痕化石 *Chondrites* および *Zoophycos* をつくる生物群の摂食・排せつ様式. 地質雑, **96**, 859-868. (KOTAKE, N., 1990 : Mode of ingestion and egestion of the *Chondrites* and *Zoophycos* producers. *Jour. Geol. Soc. Japan*, **96**, 859-868.)

房総半島に分布する上部新生界のうち, 漸深海帯中・下部で堆積した地層群には *Chondrites* と *Zoophycos* といった生痕化石がしばしば見られる. 従来これらの生痕化石は, 内生型泥食者の食い痕, または棲み食い痕と考えられてきた. しかし, 産状観察および生痕内充填物の検討から, これらの形成者は海底面上のデトリタスを食べ, 海底面下数十 cm の堆積物中に排せつするという摂食・排せつ様式が推定された. 大型底生生物の利用できる栄養物が海底面付近に限って存在する深海底の場合, このように摂食と排せつの場を区別することは, 効率良くエネルギーを得るという点で有利であり, 合理的な空間利用といえよう. このような摂食・排せつ様式, 推定される体サイズ, そして棲息する環境などから判断すると, *Chondrites* および *Zoophycos* の形成者は, 深海性ユムシ類の可能性が高い.

Explanation of Plate

Plate I

Field and polished slab photographs of *Zoophycos* and *Chondrites*. A : Cross-sectional view of nearly complete *Zoophycos*, Shiramazu Formation. B : Plan view of the spreite filled with numerous fecal pellets which are made of white-colored volcanic ash, Shiramazu Formation. C & D : Close-up view of cross-sectioned spreiten filled with fecal pellets composed of muddy material (C) and white colored volcanic ash (D). E : Plan view of the branching tunnels of *Chondrites*. White arrow indicates the center of a small *Chondrites* system. Ea = branching tunnel of giant *Chondrites*. Otadai Formation. F : Plan view of *Chondrites* (giant form) filled with densely-packed fecal pellets. Shiramazu Formation. The pencil is 13 cm long. G : Branching tunnels of *Chondrites* (small form) filled with white-colored volcanic ash. Oblique surface, Otadai Formation. Scale bars = 1 cm.