

室戸半島層群より産出する生痕化石を用いた深海生物群集の復元
Restoration of deep-sea biotic community using trace fossils
from the Muroto-Hanto Group

北畠 京祐
Kyosuke Kitabatake

茨城大学大学院理工学研究科 地球環境科学コース
〒310-8512 茨城県水戸市文京 2 丁目 1-1
Department of Earth Science, The Graduate school of science and Engineering,
Ibaraki University
1-1 Bunkyo, Mito-shi, Ibaraki 310-8512

要旨

Since the current deep-sea ecosystem is difficult to observe directly, there are many unclear points (communities and ecology). However, for deep-sea benthic organisms, basic and important information on communities and ecology can be obtained by observing trace fossils, which are traces of their behavior. The Muroto-hanto Group is a Palaeogene accretionary complex, originally deposited in an oceanic trough of the Palaeogene. Therefore, it is an ideal object of study for the restoration of deep-sea ecosystems. Several types of trace fossils from Muroto-hanto Group have already been reported, but there are few studies of the restoration of deep-sea biotic community in consideration of trace fossil morphology and formation process. Accordingly, in this study, I summarized the present condition of trace fossils and their producers reported in previous studies and conducted a field survey to investigate the existence of unreported trace fossils. By comparing the result with the sedimentary facies, the restoration of deep-sea biotic community in consideration of bottom sediment and sedimentary environment. As a result, I discovered that there is possibility that new type of trace fossil. However, because our observation are preliminary and qualitative, more detailed analysis is strongly required to accurately identification.

Key words: 生痕化石、深海生物群集、古第三系、室戸半島層群

1. はじめに

現在の深海生態系は直接観察が困難であることから、生物群集や生態など未解明な点が多く存在する。遊泳能力のある深海生物は捕獲が可能であるため、比較的多くの種が研究されてきたが (Sogard et al., 1996; Devine et al., 2006; 小島ほか, 2007)、底生生物は表在性のもの除いて捕獲は難しいため、未解明な点が多いのが現状である。しかし、それらの行動生態を反映している生痕化石を観察することで、基礎的かつ重要な群集・生態の情報を入手することができる (小竹, 1989; 泉&乾, 2017a)。

そこで、古第三系の深海の付加体である室戸半島層群 (Katto and Taira, 1978; Taira et al., 1980) を調査地に選択し、生痕化石の観察を実施した。室戸半島層群産の生痕化石は *Protovirgularia* や *Planolites* などが代表的で、これまで個々に報告されており (Katto, 1960; Nara & Ikari, 2011)、いくつかの生痕形成生物の行動様式が推定されてきた

(Seilacher, 1967b ; Buatois & Mángano, 2011 ; Nishida et al., 2016)。しかし、生痕化石の形態や形成過程を総合した深海底生生物群集の復元は先行例が少なく、特に室戸半島層群でも例外ではない。そのため、本研究では先行研究で報告されている生痕化石と形成生物の生態復元の現況と追加調査で得られた生痕化石の新しい知見をまとめ、生痕化石産出層準の堆積相と比較検討した。その結果を総合的に考察し、底質や堆積環境を考慮した深海底生生物群集の復元(生痕化石のビジュアルモデル化)を実施した。

本稿では、作成した生痕化石のビジュアルモデル図から得られた新知見を述べると共に、教育やツーリズムへの活用法について提案する。

2. 地質概説

本研究は、高知県室戸市に分布する室戸半島層群を調査地とした。室戸半島層群は古第三紀の付加体であり、室戸半島の中央部から南部にかけて広く分布している (Katto & Taira, 1978 など) (図 1-A)。また、北部に位置するの仏像構造線から南部の安芸構造線までは白亜系の四万十帯が分布し、安芸構造線の南部には古第三系の四万十帯、新第三系の四万十帯が分布する。また、室戸半島層群は下位より大山岬層・奈半利川層・室戸層に区分されており、沿岸部において観察しやすい露頭が分布している (Nara & Ikari, 2011)。特に、室戸市の行当付近は室戸層が広く分布しており (Nara & Ikari, 2011)、今回の調査は、行当岬北部に位置する「道の駅 キラメッセ室戸」の海岸沿いの露頭で行った (図 1-B 赤枠内)。

室戸層の地質年代は、始新世上部統から漸新世下部統 (約 4700 ～ 3500 万年前) である (Katto & Taira, 1978 など)。岩相は泥岩主体であり、コンボリュートラミナの卓越した砂岩と泥岩の互層からなっている。また、多くの層がタービダイト層であり、深海底で堆積したことが明らかになっている (Nara & Ikari, 2011) (図 1-C)。

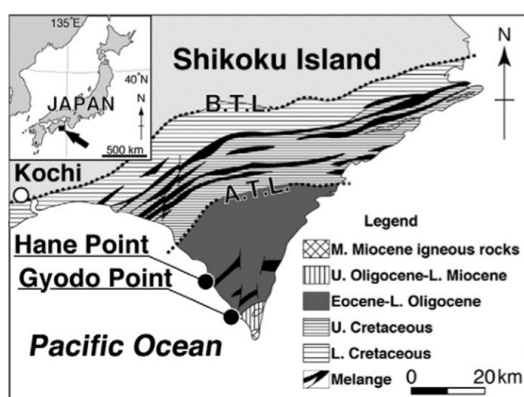


図 1-A: 室戸半島地質図 (Nara & Ikari, 2011 を改変)



図 1-B: 調査地 (国土地理院・航空写真を引用)



図 1-C: 調査地 (道の駅 キラメッセ室戸の駐車場から撮影)

3. 研究手法

室戸半島層群より産出が確認されている生痕化石の種組成やその産出層準をまとめるため、先行研究の調査（2019 年 8 月 27～30 日、11 月 25～30 日）を行い、堆積環境ごとにどのような生痕化石が産出するか把握し、情報を整理した。加えて、現地で地質調査を行い、既に記載されている生痕化石を再度観察すると共に、未報告の生痕化石の存在も調査した。現地で観察した生痕化石はスケッチを取り、その形態の特徴を把握した。これらを踏まえ、生痕化石の分布と推測される生痕形成生物の生態、さらに堆積相（甲藤 & 平（1978）などを参考にして）を総合的に検討して深海生物群集をビジュアルモデル化した（生痕化石の立体構造の復元を行った）。

4. 結果

4-1 室戸半島層群より産出した生痕化石

以下に、本研究の野外調査で確認された主な生痕化石を堆積相別に記載する。

〈砂岩〉

① *Protovirgularia* (図 2)

砂岩の底面から半円～半楕円形の凸状に突出しており、層理面に対して水平方向に伸びている。凸状に突出した部分の中央は溝状に窪んでおり、その両側に山形の突起がシェブロン状に並ぶことが特徴である（Nara & Ikari, 2011）（図 2-A）。*Protovirgularia* の生痕形成生物は、先端が二裂あるいは三裂した足を持つ二枚貝の一種である原鰐類や掘足類であり、それらが堆積物中を移動することで生痕が形成される（Seilacher & Seilacher, 1994）。

今回の調査では複数種の *Protovirgularia* が確認され、保存状態が良く分類が可能であったものを以下に記載する。

図 2-A は *Protovirgularia pennatus*。中央の溝が浅くなっており、その両側にはシェブロン状構造の突起が細く密に並んでいることが特徴である。図 2-B は *Protovirgularia dichotoma*。中央には竜骨状の軸があり、その両側には短い瓦状の突起が並んでいることが特徴である。また、図 2-B の個体は砂岩側面にて確認された。図 2-C は砂岩上面で確認された *Protovirgularia* を示す。保存状態が悪いため分類は困難であるが、外縁に突起構造（図中矢印）が残っていることから、*Protovirgularia* であると考えられる。

一般的に、*Protovirgularia* は砂岩底面に見られるが、今回の調査では砂岩上面、側面にて 1 個体ずつ確認された。



図 2-A: 室戸層から産出した *Protovirgularia pennatus*



図 2-B: 室戸層から産出した *Protovirgularia dichotoma*



図 2-C: 砂岩上面で見られた *Protovirgularia isp*

② *Ophiomorpha* (図 3)

主に甲殻類の巣穴化石として報告されており、ペレットによって裏打ちされた構造が特徴的である（小幡, 2009）（図 3-A）。層理面に対して垂直方向に伸びるものと水平方向に伸びるものが存在するが、今回の調査で確認されたものは后者であった。巣穴径は約 0.5 ～

2.0 cm 程度であり、複数の小型の甲殻類によって形成されたことが類推される。また、砂岩の上面に密集して産出しており、巣穴内に周囲の砂岩と同様の構成物が充填されていることから（図 3-B）、生痕形成生物が堆積物表層付近に巣穴を形成して生息していたことが考えられる。



図 3-A: 甲殻類の巣穴化石 *Ophiomorpha*



図 3-B: *Ophiomorpha* 内の充填物

③ *Helminthorhaphe japonica* (図 4)

チューブ状の構造が蛇行する特徴的な形状の生痕化石だが、生痕形成生物は現段階では特定されていない（小幡, 2009）。しかし、砂岩底面に産出することから、堆積物内に生息するワーム状の底生生物の移動痕であると考えられている。

加えて、*Helminthorhaphe* は蛇行形状のターン部分（U 字の部分）の幅の間隔や蛇行パターン（小刻みな蛇行か緩やかな蛇行か）で分類されるが、今回産出したものは、ターン部分が狭く、蛇行が緩やかであるため、*Helminthorhaphe japonica* と同定した（図 4）。



図 4: 砂岩底面で見られた *Helminthorhaphe japonica*

④ *Thalassinoides isp* (図 5)

Thalassinoides は裏打ちのない巣穴化石で、三次元的に分岐し、網目状に広がるという特徴がある (Ekdale, 1984)。今回の調査では、主に砂岩上面部で確認された (図 5)。

生痕形成生物に関しては、諸説あるが、ワーム状の底生生物や甲殻類であると言われている (Ekdale, 1984)。

今回産出した *Thalassinoides* は保存状態が悪く、構造の把握が正確に行えなかったため、*Thalassinoides isp* として分類した。

以降は、未記載種と考えられる生痕化石や保存状態が悪く、同定が不可能であったものを記載する。



図 5: 砂岩上面に見られた *Thalassinoides*

⑤ 甲殻類の居住痕 (休憩痕)・移動痕? (図 6)

甲殻類の居住痕と見られる生痕化石は砂岩の底面部で確認され、船底形に膨らんでおり、その径は約 2 ~ 4 cm 程度であった (図 6-A)。また、生痕表面に矢印の方向に複数本のラインが見られるが、これは甲殻類が脚で堆積物を掘ったときの痕跡だと考えられる。このような甲殻類の居住痕は既に報告があり、生痕表面のラインの向きや全体形状によって分類される。居住痕の例は三葉虫が比較的多いが (Alpert, 1976; Kumar et al., 2008)、その形状は非常に多様であることから、生痕形成生物が特定されているものは少ない (本)。今回産出した居住痕は風化が目立ち、生痕形成生物の推定は困難であるが、前述した甲殻類が堆積物を掘ったときに形成されるラインが見られることや径の大きさから、オオグソクムシ (体長 10 cm 程度、体幅 3 cm 程度) などの居住痕の可能性も考えられる。

加えて、図 6-B のように層理面に対して水平方向に居住痕が伸びたように見える生痕も

産出した。生痕表面には上記と同様のラインも見られることから、甲殻類の移動痕である可能性が高い。



図 6-A: 甲殻類の住居痕と見られる生痕化石（スケールは 1 cm）



図 6-A: 甲殻類の移動痕と見られる生痕化石

⑥ 砂岩から泥岩への移動痕（螺旋型）（図 7）

砂岩から泥岩への移動痕は、直線型のものが比較的多い（図 7-A）。しかし、今回産出した生痕化石は、砂岩底面部から螺旋状に 2 回ねじれながら約 2.5 cm 泥岩に潜り込んでおり（図 7-B）、生痕表面に等間隔で縞模様が見られることも特徴である。加えて、生痕径は最上部（砂岩との結合部）は約 1.50 cm、最下部は約 1.20 cm であり、同一個体で径のサイズが異なっている。生痕径の最も小さい部分が生痕形成生物の径を反映していると考えられるため、最下部の約 1.20 cm が生痕形成生物の径であると推定できる。

生痕形成生物の推定は、生痕化石全体の形状や表面の形状、内部構造などと現生生物の行動痕を比較することが一般的である。しかし、螺旋型の痕跡を残す現生生物が特定できていないため、現段階では生痕形成生物が不明である。

螺旋型の生痕化石は既に数種が記載されているが、今回のようなソフトクリーム状の形状を示す生痕化石はカンブリア紀の地層から産出報告がある *Spiroscolex* が挙げられる (Torell, 1870; Dzik, 2005; Hofmann et al., 2012)。しかし、*Spiroscolex* は同一個体で径のサイズ変化があるということは報告されていないため、今回産出した生痕化石は未記載種の可能性もある。



図 7-A: 砂岩から泥岩への移動痕（直線型）



図 7-B: 砂岩から泥岩への移動痕（螺旋型）

⑦ 砂岩から泥岩への移動痕（分岐型）（図 8）

砂岩から泥岩にかけて 2 つに分岐している移動痕も確認された（図 8）。生痕の分岐点はブロック状になっており、分岐後は砂岩直下へ伸びている。形成過程としては、生痕形成生物が一方の移動痕を作った後、分岐点に戻り、もう一方の移動痕を作ったと考えることができる。もしくは、別の個体が一本ずつ移動痕を作った可能性も考えられる。生痕の分岐点は途中で折れてしまっているようにも見えるが、仮に上部まで続いていた場合、最初に形成された移動痕（この場合、巣穴とも言える）の入口から別の個体が侵入し、途中から分岐して移動すればこのような生痕が形成される。生痕形成生物の推定に関しては、⑤で述べたような要素が必要となるが、図 6 のように生痕表面の保存状態が悪いことから、形成生物の推定は困難である。



図 8: 砂岩から泥岩への移動痕（分岐型）

〈泥岩〉

⑧ *Phycosiphon* (図 9)

Phycosiphon はチューブ状の堆積物食性小型ベントスの移動痕であり、生痕径は約 1 mm 程度である (図 9-A) (図中矢印)。海成層であれば環境や年代を問わず、幅広く産出する生痕化石であるため、環境、年代別などにその変遷を追跡することが可能となる (北畠ほか, 2019)。また、*Phycosiphon* は枝分かれ形状は持たないが、蛇行形状や斑点形状、直線形状を示すことが多く、チューブ内の堆積物は均質で無構造である。

Phycosiphon のチューブはしばしば黒色の core として認識され、母岩より細粒な堆積物から構成されており、その周囲を mantle と呼ばれる粗粒な堆積物から構成される領域が取り囲むことで特徴づけられる (Wetzel & Bromley, 1994) (図 9-B)。core と mantle の粒度の違いは、生痕形成生物が堆積物を摂食する際に、細粒な粒子を選択的に取り込むことに起因すると考えられている (Wetzel & Bromley, 1994 ; Bednarz & McIlroy, 2009 ; Izumi, 2014a)。



図 9-A: 泥岩中に見られる *Phycosiphon*

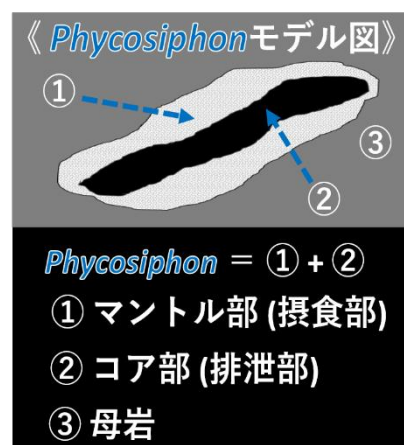


図 9-B: *Phycosiphon* モデル図

⑨ *Planolites* (図 10)

Planolites は主に泥岩中 (砂岩中에서도多少確認される) に産出するチューブ状の生痕化石である (小幡, 2009)。生痕径は約 5 ~ 8 mm 程度であり、裏打ち構造や枝分かれ形状は持たない (図 10-A) (図中矢印)。また、比較的直線形のものが多いが、今回の調査で蛇行形状のものも産出している (図 10-B)。加えて、チューブ内の充填物は上位堆積物の砂岩と同様の構成物であると見られることから、砂岩から泥岩への移動痕と考えられる。

生痕形成生物は正確には特定されていないが、チューブ状の構造や直線形、蛇行形の形状から、ワーム状の底生生物もしくは、甲殻類が形成生物と考えられる。



図 10-A: 泥岩中に見られる *Planolites*



図 10-B: 蛇行形状の *Planolites* (スケールは 1 cm)

以降は、未記載種と考えられる生痕化石や保存状態が悪く、同定が不可能であったものを記載する。

⑩ チューブ状生痕化石（密集）（図 11）

層理面に対して水平方向に伸びるチューブ状の生痕化石が、縦横 20 cm 程度の範囲内に段状に密集している様子が確認できた（図 11）。*Planolites* のように、チューブ内の充填物は上位堆積物の砂岩と同様の構成物であると見られることから、砂岩から泥岩への移動痕と考えられる。しかし、保存状態が悪く、現段階では三次元的な復元や生痕表面の構造を正確に読み取ることが困難であることから、分類はできていない。

このような段状に密集した生痕化石は、*Teichichnus* があり、層理面にほぼ平行な巣穴が

徐々に上方に変位したためにできたものである（Knaust, 2018）。しかし、*Teichichnus* は比較的規則性を持って上位方向へ段状に並ぶが、今回産出した生痕化石は段状に重なっているが、そこに規則性は見られないため、*Teichichnus* とは異なる。正確な分類を行うためには、保存状態の良いサンプルを採取し、三次元構造や表面構造を確認する必要がある。



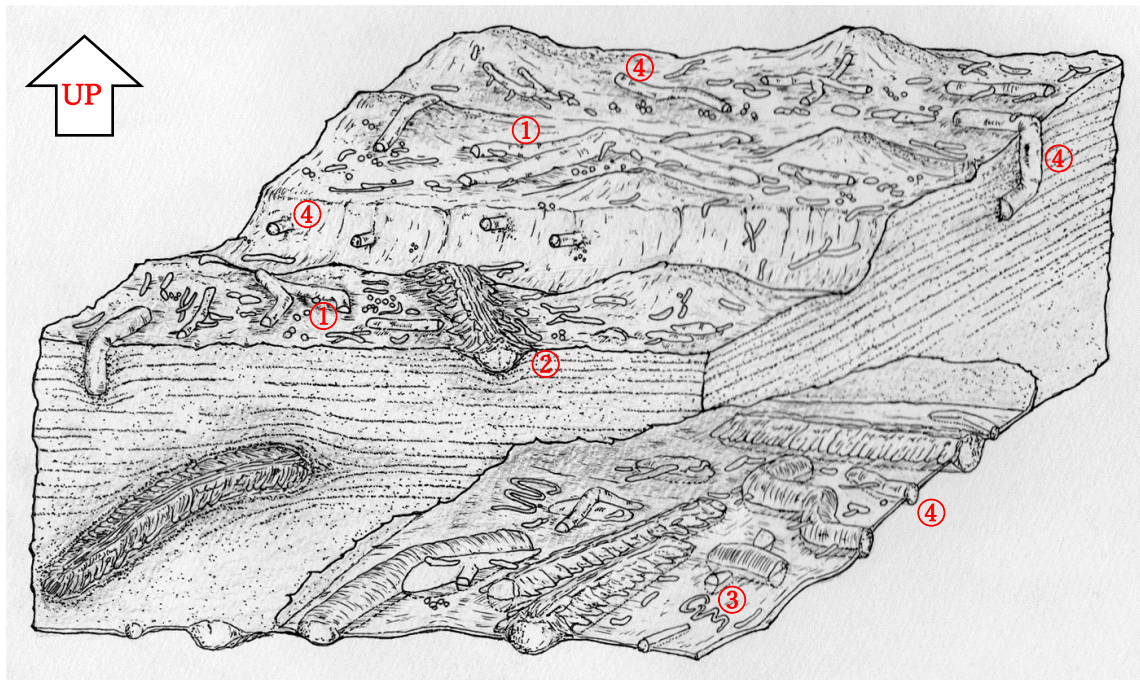
図 11: チューブ状生痕化石密集層

4-2 室戸半島層群より産出した生痕化石のビジュアルモデル図

はじめに述べたように、室戸半島層群産の生痕化石はこれまで個々に報告されており (Katto, 1960; Nara & Ikari, 2011)、いくつかの生痕形成生物の行動様式が推定されてきたが (Seilacher, 1967b ; Buatois & Mángano, 2011 ; Nishida et al., 2016)、生痕化石の形態や形成過程を総合した深海底生生物群集の復元は先行例がないため、前述した生痕化石を含め、今回の調査や既に産出報告のある生痕化石を堆積層ごと (砂岩・泥岩・砂岩-泥岩境界部) に区分して、ビジュアルモデル化した。

各ビジュアルモデル図は手前部分が割れたデザインになっており、最下部層が見えるように作成した。また、最下部は半透明になっており、点線で示した部分は底面部に露出していることを示す。

〈砂岩〉



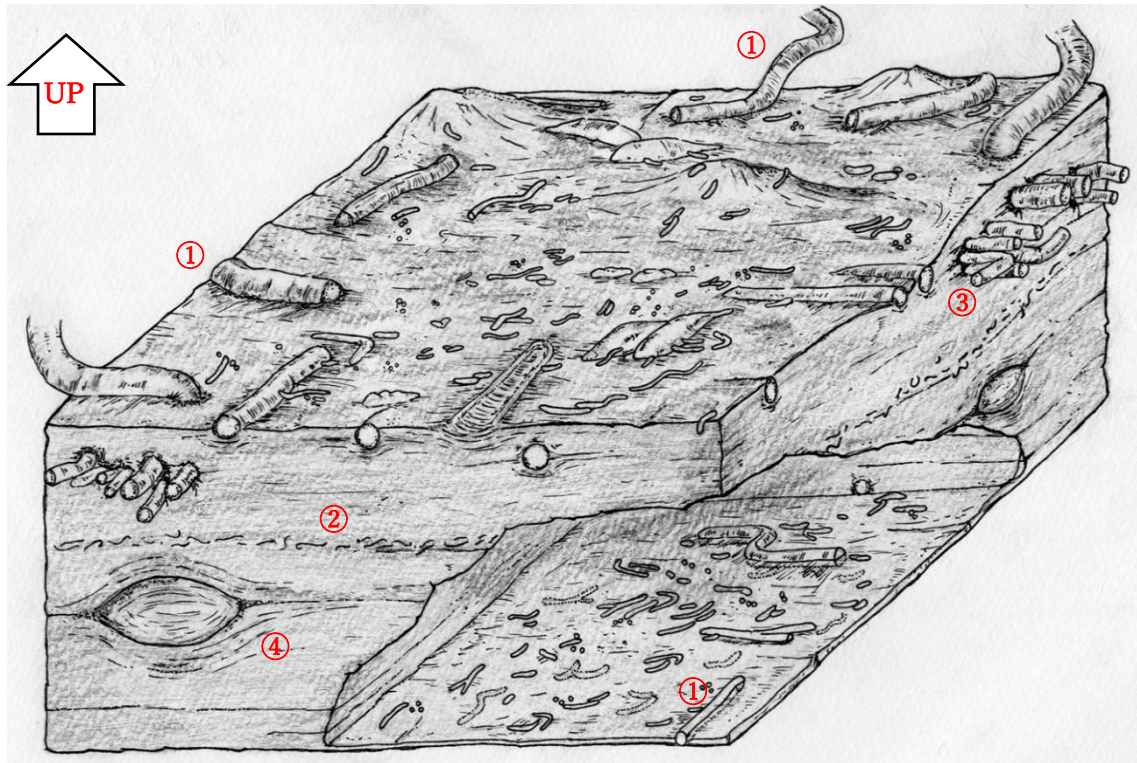
① *Thalassinoides* isp ② *Protovirgularia* (上面 : *Protovirgularia* isp, 側面: *P.dichotoma*
底面 (手前) : *P. pennatus*, (右奥) : *P.dichotoma*) ③ *Helminthorhapse japonica* ④ *Planolites*

(底面部に見られる生痕表面に縞模様が入ったチューブ状生痕化石や、上面部に見られる細かいチューブ状生痕化石は現段階では未分類)

砂岩上面には *Thalassinoides* isp や *Planolites*、*Protovirgularia* isp が見られ、未分類の細かいチューブ状生痕化石も多産したことを示している。一方、側面には *Planolites* の一部や

Protovirgularia dichotoma が確認されたことを示す。また、底面部には *Protovirgularia dichotoma* や *Protovirgularia pennatus*、*Helminthorhapha japonica* が多く、未分類であるが、縞模様のチューブ状生痕化石も多産したことを表している。

〈泥岩〉

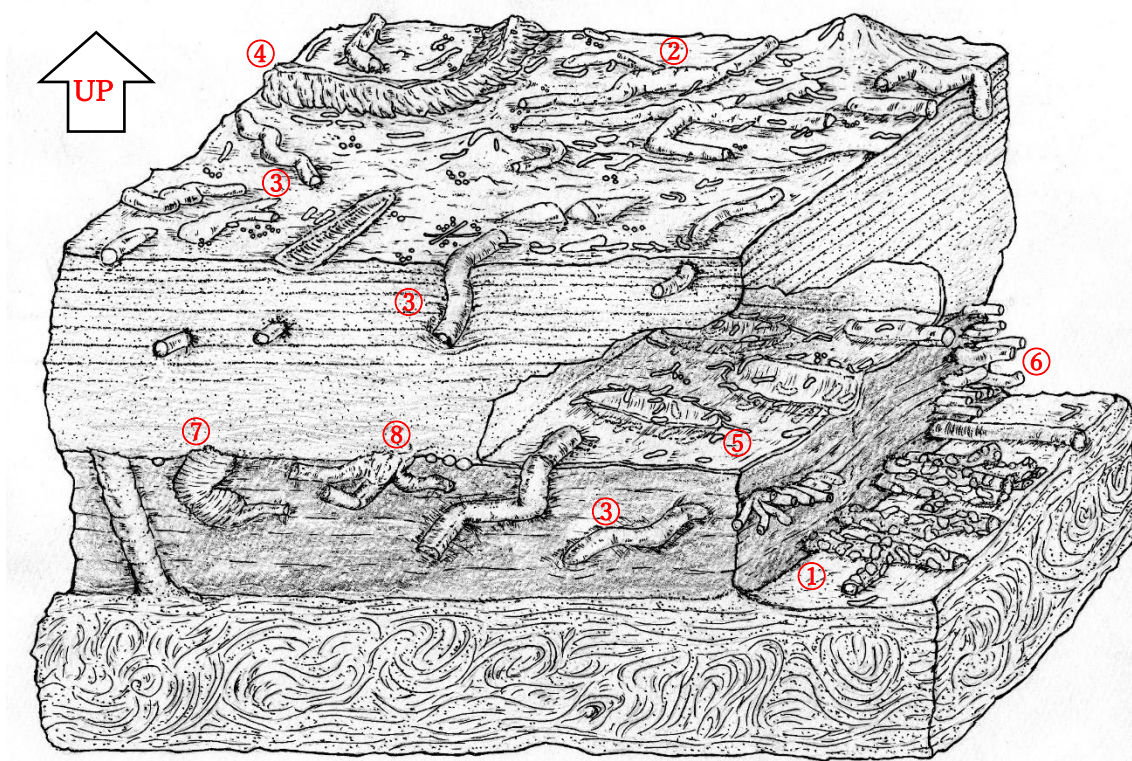


① *Planolites* ② *Phycosiphon* ③ チューブ状生痕化石（密集）④ ノジュール

（上面部（手前）に見られる半円状にくぼんだ生痕化石は砂岩でも一部産出した（砂岩-泥岩境界部モデル図参照）が、現段階では未分類である。このような生痕化石は、一般的には底生生物の移動痕であることが多いが（*Muensteria* など）、現在作業分類中である。）

泥岩は砂岩に比べて多様度が低く見えるが、未分類の細かいチューブ状生痕化石が多産したことが示されている。泥岩上面では *Planolites* が比較的多く、さらに *Planolites* の中で一部が浮いているものがあるが、これは上位の砂岩から移動してきていることを示している。一方、側面には *Phycosiphon* の断面やチューブ状生痕化石密集部、ノジュールが見られ、底面部は径の小さい *Planolites* の産出が目立ったことを表している。

〈砂岩-泥岩境界部〉



①*Ophiomorpha* ②*Thalassinoides* ③*Planolites* ④*Protovirgularia* ⑤甲殻類の居住痕 ⑥チューブ状生痕化石（密集） ⑦螺旋型移動痕 ⑧分岐型移動痕

砂岩部上面は前述した〈砂岩〉と概ね同じだが、底面に甲殻類の居住痕が見られたことを追加した。また、居住痕の周囲には微小な生痕化石が多く集まっていること示している。一方、砂岩泥岩境界部は螺旋型・分岐型・直線型の砂岩から泥岩への移動痕の産出があったことが示されており、右側面には *Ophiomorpha* が見られたことも示している。一方、最下部のコンボリユーラミナの発達した砂岩では、生痕化石が確認されなかったことを表している。

5. 考察

定性的ではあるが、砂岩と泥岩を比較すると、泥岩から産出した生痕化石相は単調であり、多様度が低くなっていることが分かる。生痕化石の多様度の制約には、一般的には競争種の存在・酸素量の増減・エサ量の増減が挙げられるが (Rodríguez-Tovar et al., 2009; Wetzel & Uchman, 2012)、室戸層は堆積環境が深海であるため、エサ量の増減による制約と考えることがふさわしい。タービダイトによって深海に砂が供給されると、砂には比較的多くの有機物が含まれているため (Izumi et al., 2018b)、底生生物にとってエサ量が増加することになる。その結果、砂供給後に底生生物の多様度が増加したことで、生痕化石の多様度も高くな

ったと考えられる。しかし、現段階では、生痕化石の多様度を示すデータは得られていないため、今後の研究では、多様度の差を数値データ化し、定量的な議論を行う必要がある。

一方、砂岩底面部や砂岩-泥岩境界部では、未記載種の可能性がある生痕化石を複数種発見した。特に形状が特徴的である、「甲殻類の居住痕」と「螺旋型移動痕」は未記載種の可能性が高く、正確に記載するためには内部構造などを把握した上で、形成過程を考察する必要がある。そのため、今後の研究では両生痕化石共に CT スキャンを行い、内部構造や母岩中に埋もれている裏面を観察し、他種との形態の違いを解析する予定である。また、形成生物の推定を行うため、上記の形態解析結果と合わせて、現生生物の行動についての文献調査や飼育実験・観察を実施する。

今回の研究で得られた知見は、未解明な深海底生生物の生態を推定することに繋がり、将来的には海底資源採取時の環境影響評価にも活用されることが期待される。天然資源に乏しい日本は、現在も海底資源採取の計画を立てているが、その実行には直接観察が困難な深海底生生物への影響評価が必要である。このことから、深海底生生物の実態の把握は重要であり、生痕化石から得られた知見は、その解明の一翼を担うと筆者は考えている。

最後に、今回得られた知見の教育、ツーリズムへの活用法について提案する。教育面においては、主に野外実習を通じた深海生態学と古生態学の教育材料として活用することが可能である。小山ほか（2011）より、野外実習は、生徒の学習意欲を高めるということが実証されており、実際に露頭観察などを行うことによって、知識の定着度が上昇すると考えられる。野外調査にて比較的容易に発見できる生痕化石を用いて、その形成過程や形成生物について考察することで、前述した通り、未解明な点が多い深海底生生物について関心を高めることができる。特に、本研究の調査で発見した甲殻類の居住痕や螺旋型移動痕は、形態がユニークであることから、関心を集める好材料となることが期待され、上記で述べたような生痕形成過程や形成生物について考察するといった学習テーマになり得ると考えられる。さらに、室戸半島に分布する深海堆積物の露頭は海岸沿いに広域にわたって露出していることから、時間経過ごとの生痕化石相の変化や形態の変化を追跡することが可能であり、環境変化と底生生物の生態の関係性について考察する学習に繋がると言える。

一方、ツーリズム面に関しては、生痕化石のビジュアルモデル図が活用できると考える。現在の室戸ジオパークの観光ガイドには、既に生痕化石の情報が紹介されているが、個々に掲載されており、どのような生痕化石が存在しているのか一目でわかるものが見られない。そこで、本研究の成果である、生痕化石ビジュアルモデル図を利用することで、室戸で見ら

れる生痕化石が一目でわかることに加え、インパクトもあることから、印象にも残りやすくなると考えられる。

6. 今後の展望

前述した、砂岩と泥岩における多様度の差を定量化するため、画像解析ソフトを用いて、単位面積当たりの生痕化石の多様度を求める。また、未記載種の記載を行うため、CT スキャンを実施して三次元モデルを作成し、形態観察を行う。さらに、生痕形成生物の推定を行う上で、現生生物の観察が最も重要であるため、深海水族館等で観察を行う予定である。

上記を踏まえ、結果で記載したビジュアルモデル図は産出した生痕化石をコンボジットしたものであるため、各生痕化石の形成生物を可能な限り推定し、最終的には生痕形成生物を記載したビジュアルモデル図を制作することを目標とする。

・謝辞

本研究を実施するに当たって、室戸世界ユネスコジオパークから助成いただいた「2019 年度 学術研究助成金」を使用いたしました。ここに深く感謝申し上げます。また、本研究を進めるに当たり、千葉大学教育学部 泉賢太郎特任助教授には野外調査時の案内や、生痕化石に関する知見を提供していただきました。また、東邦大学理学部生命圏環境科学科 大越健嗣教授には、現生の底生生物の生態について多くのご助言をいただきました。以上の方々に厚くお礼を申し上げます。

・参考文献

〈室戸内の研究〉

Kattou, J., 1960b. Some molluscan fossils and problematica from the Shimanto terrain of Shikoku, Japan. Research Report of the Kochi University. Natural Science, 9, 107-115.

Kattou, J., Taira, A., 1978. Lithofacies and sedimentary environments of Muroto-Hanto Group. Chishitsu Nwes, 287, 21-31.

Nara, M., Ikari, Y., 2011. “Deep-sea bivalvian highways”: An ethological interpretation of branched *Protovirgularia* of the Paleogene Muroto-Hanto Group, southwestern Japan. Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology, 305, 250-255.

Taira, A., Tashiro, M., Okamura, M., Katto, J., 1980. The geology of the shimanto belt in Kochi

Prefecture, Shukoku, Japan. In: Taira, A., Tashiro, M. (Eds.), *Geology and Paleontology of the Shimanto Belt: Selected Papers Honouring Professor J. Katto*. Kochi, pp, 319-389 (in Japanese).

〈室戸外の研究〉

Alpert, S. P., Trilobite and Star-like Trace Fossils from the White-Inyo Mountains, California.
Journal of Paleontology, 50, 226-239

小幡喜一, 2009. 生痕化石分類学入門. *地球科学*, 63, 377-382.

Bednarz, M., McIlroy, D., 2009. Three-dimensional reconstruction of “phycosifoniform” burrows :
Implications for identification of trace fossils in core. *Palaeontologica Electronica* 12, 13A.

Buatois, L.A., Mángano, M.G., 2011. *Ichnology : Organism-Substrate Interactions in Space and Time*.
Cambridge University Press, Cambridge, 366 p.

Davine, J. A., Baker, K.D., 2006. Deep-Sea fishes qualify as endangered. *Nature*, 439, 29.

Dizk, J., 2005. Behavioral and anatomical unity of the earliest burrowing animals and the cause of the
“Cambrian explosion”. *Paleobiology*, 31, 503-521.

Ekdale, A. A., 1984. Bromley RG, and Pemberton SG *Ichnology ; the use of trace fossil in
sedimentology and stratigraphy*. *SEPM Short Course*, 15, 317p.

Hofmann, B., Mángano, M.G., Elicki, O., Shinaq, R., 2012. Paleoeologic and Biostratigraphic
Significance of Trace Fossils from Shallow to Marginal-Mrine Environments from the Middle
Cambrian (Stage 5) of Jordan. *Journal of Paleontology*, 86, 931-955.

Izumi, K., 2014a. Utility of geochemical analysis of trace fossils : Case studies using *Phycosiphon*
incertum from the Lower Jurassic shallow-marine (Higashinagano Formation, southwest Japan)
and Pliocene deep-marine deposits (Shiramazu Formation, central Japan) . *Ichnos*, 21, 62-72.

Izumi, K., Endo, K., Kemp, D. B., Inui, M., 2018b. Oceanic redox conditions through the late
Pliensbachian to early Toarcian on the northwestern Pansalassa margin: Insight from pyrite and
geochemical data. *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 493, 1-10.

泉賢太郎, 乾睦子, 2017a. 上総層群飯室層から産出する生痕化石: 記載および野外実習材料
としての検討. *国士舘大学 理工学部紀要*, 10, 39-46.

小竹信弘, 1989. 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オノミー.
日本ベントス学会誌, 35-36, 53-60.

- 小島茂明, 足立健郎, 児玉安見, 2007. 日本海における深海生物相形成と海洋環境変動: 深海性底魚を例として. 化石, 82, 67-71.
- 小山真人, 村越真, 上西智紀, 2011. ジオパークのガイド養成 課程における大地の成り立ちの理解とその価値への気づき. 静岡大学教育実践総合センター紀要, 19, 11-18.
- 北畠京祐, 泉賢太郎, 大越健嗣, 2019. 山口県下関市の下部ジュラ系豊浦層群西中山層から産出する生痕化石 *Phycosiphon* の層位変化. 豊田ホテルの里ミュージアム研究報告書, 11, 37-44.
- Knaust, D., 2018. The ichnogenus *Teichichnus* Seilacher, 1955. Earth-Science reviews, 177, 386-403.
- Kumar, S., Pandey, S. K., 2008. Discovery of trilobite trace fossils from the Nagaur Sandstone, the Marwar Supergroup, Dulmera area, Bikaner District, Rajasthan. Current Science, 94, 1081-1085.
- Nishida, N., Kazaoka, O., Izumi, K., Suganuma, Y., Okada, M., Yoshida, T., Ogitsu, I., Nakazato, H., Kameyama, S., Kagawa, A., Morisaki, M., Nirei, H., 2016. Sedimentary processes and depositional environments of a continuous marine succession across the Lower-Middle Pleistocene boundary : The Kokumoto Formation, Kazusa Group, central Japan. Quaternary International , 397, 3-15.
- 小幡喜一, 2009. 生痕化石分類学入門. 地球科学, 63, 377-382.
- Rodríguez-Tovar, F.J., Uchman, A., Martín-Algarra, A., 2009. Oceanic Anoxic Event at the Cenomanian-Turonian boundary interval (OAE-2) : ichnological approach from the Betic Cordillera, southern Spain. Lethaia, 42, 407-417.
- Seilacher, A., 1967b. Bathymetry of trace fossils. Marine Geology 5, 413-428.
- Seilacher, A., Seilacher, E., 1994. Bivalvian trace fossils: a lesson from actuopaleontology. Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 169, 5-15.
- Sogard, S. M., Olla, B. L., 1996. Food deprivation affects vertical distribution and activity of a marine fish in a thermal gradient: potential energy-conserving mechanisms. Marine Ecology Progress Series, 133, 43-55.
- Wetzel, A., Bromley, R.G., 1994. *Phycosiphon* incertum revisited : *Anconichnus horizontalis* is junior subjective synonym. Journal of Paleontology 68, 1396-1402.
- Wetzel, A., Uchman, A., 2012. Hemipelagic and pelagic basin plains. In : Knaust, D., Bromley, R.G. (Eds.) , Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments, Developments in Sedimentology, 64, pp. 673-702.