

海山型石灰岩に記録された石炭紀の生物礁進化

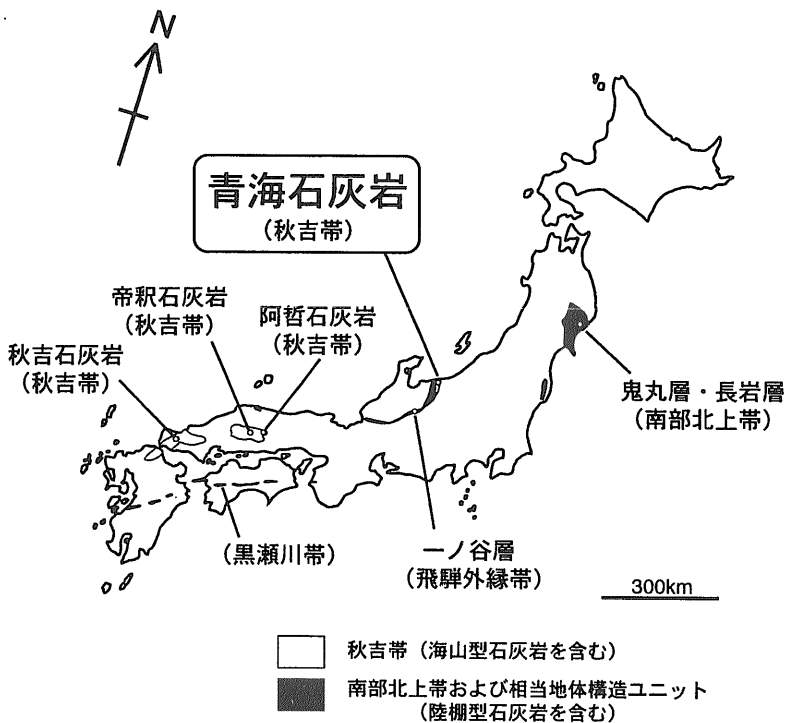
中澤 努¹⁾

1. はじめに

礁の形成は、礁を造る能力を持った生物群集が存在するかしないかに関わっている。視点をかえてみれば、礁の発達、生物の消長、すなわち生物の進化・絶滅に大きく影響されていると考えられる。つまり、礁を造礁生物が関与した堆積システムとして捉えると、堆積システム自身が生物の消長に伴い、進化し、絶滅するということになる。また礁の変遷は、地質時代の海洋環境変化の影響を少なからず受けている。言い換えれば、化石礁が当時の古地理・古海洋環境を証すカギにもなりうるので

ある。海山型石灰岩には、このような多くの情報を抱えた礁の変遷がうまく記録されている。そして海山型石灰岩が多く分布する我が国は、礁発達史解明の絶好のフィールドと言える。

本稿では、我が国に豊富に分布する古生代石灰岩の一般的な特徴を紹介し、そのなかでも世界的に例の少ない海山型石灰岩が生物進化に伴う礁の変遷を検討するうえで好材料となる点を述べる。また、海山型石灰岩の代表例として秋吉帯に属する新潟県青海石灰岩石炭系を挙げ、石炭紀の造礁生物群集の変遷と礁の発達についてその概略を述べる。最後に、カンブリア紀以降の生物礁の消長と、

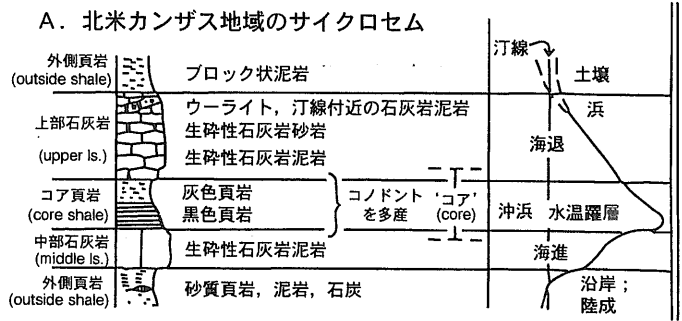


第1図

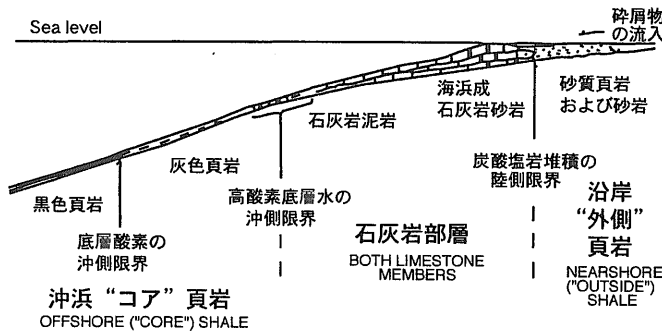
我が国における主な石炭紀石灰岩の分布。地体構造区分は磯崎・丸山(1991)、田沢(1993)による。

1) 地質調査所 環境地質部

キーワード: 造礁生物群集, 生物礁進化, 石炭紀, 海山型石灰岩, 青海石灰岩, 秋吉帯



B. 北米カンザス地域における陸棚型石灰岩堆積の一般モデル



第2図 北米のサイクロセムの一般的特徴と堆積モデル (Heckel, 1986, Fig.1を簡略化・改変)。

そのなかでの石炭紀の位置づけ、および秋吉帯海山型石灰岩における生物礁発達の特異性について検討する。

2. 我が国の古生代石灰岩

我が国の石灰岩には古生代石炭紀からペルム紀のものも多く知られている。これらのうち後に詳しく述べる石炭紀石灰岩の我が国における主な分布を第1図に示す。また我が国の古生代石灰岩は、岩相およびその堆積場において2つのタイプに大別することができる。ひとつは南部北上帯などに分布する陸棚型石灰岩であり、もうひとつは秋吉帯をはじめとする付加体中の海山型石灰岩である。

陸棚型石灰岩

陸棚型石灰岩は、主に大陸縁辺部の陸棚上に発達した石灰岩であり、他の砕屑岩相と側方および上下に漸移することで特徴づけられる。このような石灰岩は、少なからず陸源砕屑物質の混入があるため、一般的に暗灰色～黒色を呈することが多い。典型例としては、北米ミッドコンチネント地域をはじめとする石炭系から報告されたサイクロセム(例えばHeckel, 1986)のなかの石灰岩ユニットが挙げられる(第2図)。サイクロセムは陸棚上で形成された砕屑岩-石灰岩シーケンスであり、これは主に当時の海水準変動によって形成されたと考えられている。我が国にはこのようなサイクロセムはみられないが、火成弧近傍に堆積したと考えられる陸棚型石灰岩が南部北上帯、飛騨外縁帯に分布する。また、同様の石灰岩は、断片的ではあるが黒瀬川帯にも認められる(第1図)。

海山型石灰岩

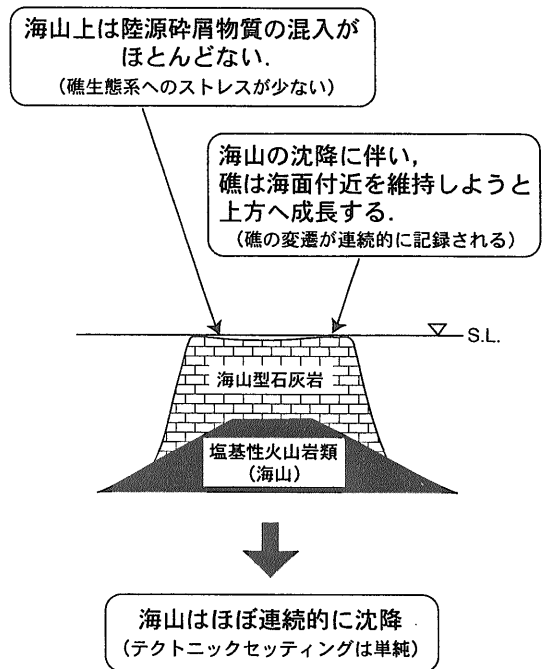
海山型石灰岩は、海洋プレート上に形成された海山の頂部に発達した石灰岩である。海山型石灰岩は付加体中に異地性のブロックとして多く含まれるが、これは海洋プレートの移動に伴い、沈み込み帯の陸側に付加したものと考えられている(Kanmera and Nishi, 1983など)。一般に、基底部に塩基性火山岩類を伴う以外は、石灰岩中に他の砕屑岩類を挟むことはなく、石灰岩はほとんどが塊状・無層理である(第3図)。これは、石灰岩の堆積場が陸域から離れた大洋中に位置しているため、風

成の極細粒子を除くと陸源碎屑物質の混入が全くと言ってよいほどないことによる。そのため炭酸カルシウムの純度が極めて高く、鉱物資源としての価値も高い。このような特徴をもつ海山型石灰岩が我が国の付加体中には多く含まれている。上部古生界に限っても、秋吉帯、美濃-丹波帯、秩父帯に巨大な石灰岩体の分布が知られている。たとえば秋吉帯に属する秋吉石灰岩、青海石灰岩、帝釈石灰岩、阿哲石灰岩などはその代表といえる(第1図)。海外においても、環太平洋地域の沈み込み帯には海山型と考えられる石灰岩の報告があるが、現時点ではそれらの地質学的なセッティングは不明な点が多い。

ところで、海山は海洋プレートの冷却などに伴い、それ自体ほぼ連続的に沈降している。それに対して、礁を形成する生物は海面付近を維持しようと上方へ成長するため、石灰岩はほぼ連続的に上方へ堆積することになる(第3図)。たとえば、秋吉帯の海山型石灰岩は化石により石炭紀古世からペルム紀中世の間の約1億年にわたってほぼ連続的に堆積したことが明らかになっている。つまり秋吉帯の海山型石灰岩には約1億年にわたる間の礁の変遷が同一堆積場にほぼ連続的に記録されていると考えることができる。また、前述のように、海山型石灰岩には、礁の形成を妨げる陸源碎屑物質の混入が堆積期間を通じて全くといってよいほどない。そのような観点からも、海山型石灰岩には、多くの陸棚域に比べ、継続的にストレスの少ない環境下での礁の変遷が保存されていると考えられる(第3図)。

3. 青海石灰岩 - 秋吉帯海山型石灰岩の一例 -

新潟県西部に位置する石炭-ペルム系青海石灰岩(第1図)は、典型的な海山型石灰岩の特徴を備えた巨大石灰岩体である。同時代の海山型石灰岩としては、山口県の秋吉石灰岩、岡山県の阿哲石灰岩、広島県の帝釈石灰岩などが良く知られており、これらの石灰岩や石灰岩周辺の砂岩、泥岩、チャートからなる地体構造ユニットは秋吉帯(市川, 1984)と呼ばれ、ペルム紀の付加体と考えられている。ここでは中澤(1997)を基に、秋吉帯海山型石灰岩の一例として青海石灰岩を例に挙げ、石炭紀



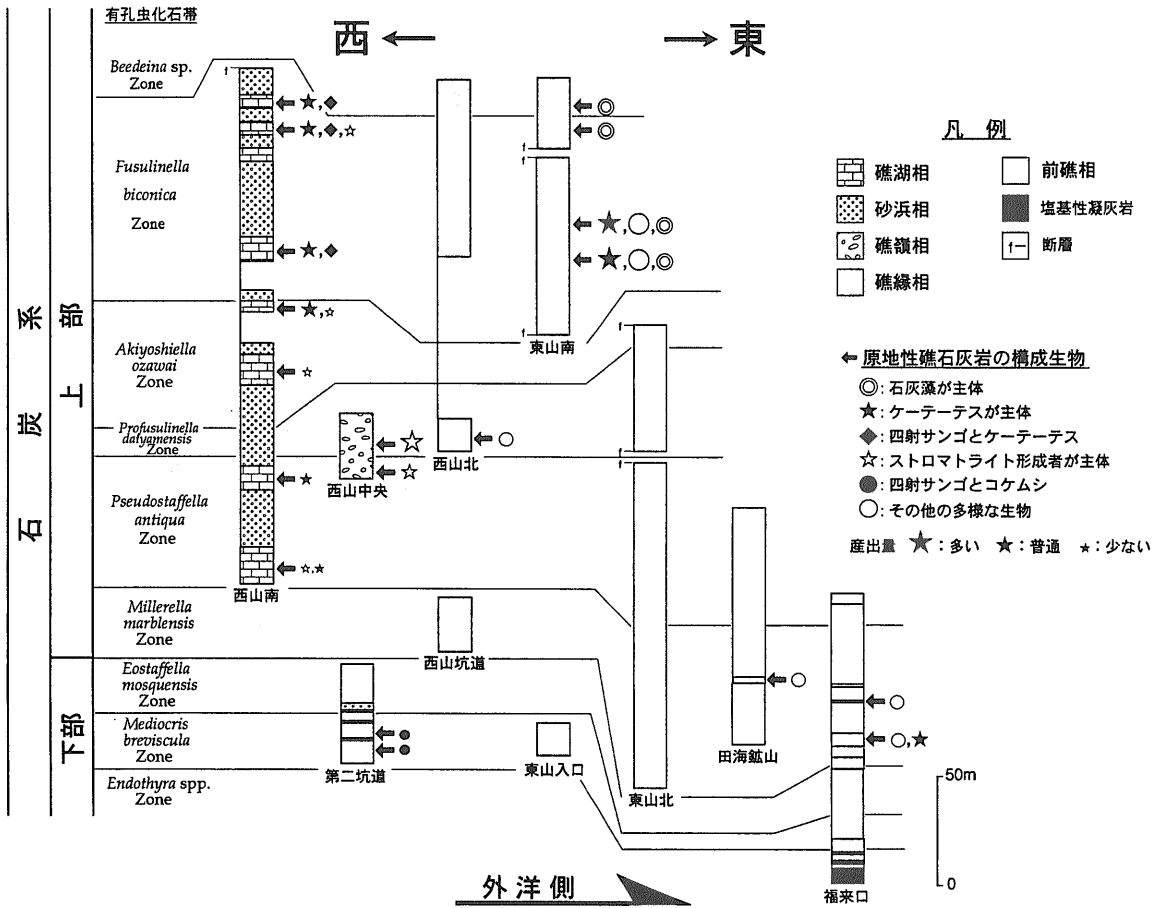
第3図 海山型石灰岩の一般的特徴。

の礁の変遷について紹介する。

青海石灰岩の層序と堆積相

青海石灰岩をはじめとする海山型石灰岩は、一般に無層理である。したがって、野外において層序および地質構造を認識することは難しい。そのため、これらの石灰岩では化石層序の研究がさかんに行われてきた。なかでもフズリナ類を主とする有孔虫類は、産出頻度、時間分解能とも高く、時間面の設定には有効である。中澤(1997)では、青海石灰岩の石炭系を *Endothyra* spp. 帯 ~ *Beedeina* sp. 帯にわたる9化石帯に分帯した(第4図)。

青海石灰岩の堆積相は、それぞれの化石帯において変化に富んでいる。大局的には東部に級化層理とチャートの挟在で特徴づけられる石灰岩が分布する。その西側には粗粒な生物遺骸片からなる石灰岩と原地性礁石灰岩、さらに西側には淘汰が良く円磨度が高い砂質堆積物や石灰泥堆積物が分布している。このような堆積相の特徴および分布様式は、現世の礁複合体(Longman, 1981)に比較できるものであり、これらに基づくと、青海石灰岩には東から前礁 (fore reef)、礁縁 (reef front)、礁嶺 (reef crest)、砂浜 (sand shoal)、礁湖 (lagoon)



第4図 青海石灰岩石炭系の柱状図。堆積相と原地性礁石灰岩の分布を示す。





の順に配列した礁複合体を復元することができる(第4図)。

造礁生物群集の変遷

青海石灰岩には様々な堆積物中に原地性礁石灰岩 (boundstone) が分布している。原地性礁石灰岩とは、造礁生物が生息状態を保ったまま堆積物中に埋積され、岩石化した石灰岩である。礁は、主に造礁生物の骨格で形成されたフレームワークという緻密で堅牢な構造体を中心に発達するが、原地性礁石灰岩を詳細に観察することにより、地質時代におけるフレームワークを形成した生物を知ることができる。第4図には、青海石灰岩石炭系の原地性礁石灰岩を構成する主要な造礁生物を層準毎にプロットしてある。この図から分かるように、主要な造礁生物は時代とともに変化している。すなわち古いものから順に、

- 1) 四射サンゴ-コケムシ
(石炭紀古世後期: Visean ~ Serpukhovian)
 - 2) ストロマトライト形成者
(石炭紀新世最前期: Bashkirian)
 - 3) ケーテーテス
(石炭紀新世前期: Early Moscovian)
 - 4) 石灰藻
(石炭紀新世前期: Late Moscovian)
- という変遷が認められる(第4, 5図)。

このうち1)は樹状の四射サンゴとそれを薄く被覆する塊状のコケムシからなる。ただし、この時代の四射サンゴは、群体サンゴであっても産出密度はあまり高くないため、フレームワーク形成者ではなく、それらはあくまで堆積物のせき止め役 (baffle) にすぎなかったと考えられる。またウミユリや葉状のコケムシが生物遺骸片として多産することもこの時代の特徴のひとつである。しかしこれらもそ

		北米	ロシア	造礁生物群集	骨組みをつくる生物 (constructor)	被覆する生物 (binder)	堆積物をせき止める生物 (baffler)
石炭紀	新世	Desmoines.	Moscovian	 石灰藻群集	?	シアノバクテリア	石灰藻 ウミユリ コケムシ
		Atokan		 ケーターテス群集	ケーターテス 四射サンゴ	ケーターテス 固着性有孔虫 シアノバクテリア コケムシ など	石灰藻 ウミユリ コケムシ 四射サンゴ 石灰海綿 など
		Morrow.		 ストロマトライト形成者群集	ストロマトライト形成者 四射サンゴ	ケーターテス 固着性有孔虫 シアノバクテリア コケムシ など	ウミユリ コケムシ 四射サンゴ など
	古世	Chester. Meramec.	Serp. Utkirov. Visean	 ウミユリーコケムシ — 四射サンゴ群集	—	コケムシ	ウミユリ コケムシ 四射サンゴ

第5図 青海石灰岩石炭系における造礁生物群集の変遷。

れ自体堅牢な骨格を形成する生物ではなく、フレームワーク形成者とは言いがたい。堆積物をせき止める役割か、あるいは死後その膨大な遺骸片を堆積物として供給した堆積物供給者 (sediment-producer) としての役割が大きかったものと思われる。

2) のストロマトライト形成者とは、格子状の骨格をもつ分類群不明の生物である。一般に言うストロマトライトを形成する、シアノバクテリアとは異なる。この生物は層状の成長形態を持ち、固着性有孔虫やシアノバクテリアを主とする他生物と互層しながらストロマトライト様構造を形成する。これらは露頭面で数m以上の拡がりを持つこともあり、明らかに堅牢なフレームワークを形成したと考えられる。

3) のケーターテスは硬骨海綿に属する生物である。床板を持つチューブを束ねたような群体をつくるが、様々な成長形態をとることが可能であり、多様な堆積環境下に適応することができた (Miller and West, 1997 ; 中澤, 1998 など)。特に礁縁では、ケーターテスは層状の大規模な群体を形成していることから、ケーターテスもフレームワークを造る能力を十分備えていたと考えられる。またケー

ターテスが繁栄した時代は、四射サンゴ、コケムシ、石灰藻、シアノバクテリア、固着性有孔虫など、ケーターテス以外にもさまざまな造礁生物がフレームワーク形成に関与していることが特徴である。

4) の石灰藻とは、主に円柱状の *Hikorocodium* および葉状の *phyllloid algae* を指す。これらの石灰藻は原地性、異地性の区別が難しいが、原形を留めた破壊されていない遺骸が密集することがあり、原地性あるいはそれに近いものであることが推測される。しかしこれらもあくまで堆積物のせき止めの役割をしたにすぎず、フレームワークを形成したとは考えられない。この時代の石灰岩は露頭が少ないという問題点も指摘できるが、石灰藻以外の明瞭な造礁生物は現時点で確認できておらず、今後のさらなる調査が待たれる。

以上、1) ~ 4) の変遷は、青海石灰岩という単一の礁システムの中の多様な環境下で確認できることから、各堆積場の局所的な要因のみが変遷の原因とは考えられない。また、この変遷ではそれぞれの群集の継続時間が数~10数m.y.に及ぶ。従って、これらの変遷は造礁生物の進化に伴うものと考えられることができる。

造礁生物群集の変遷と堆積相の多様性

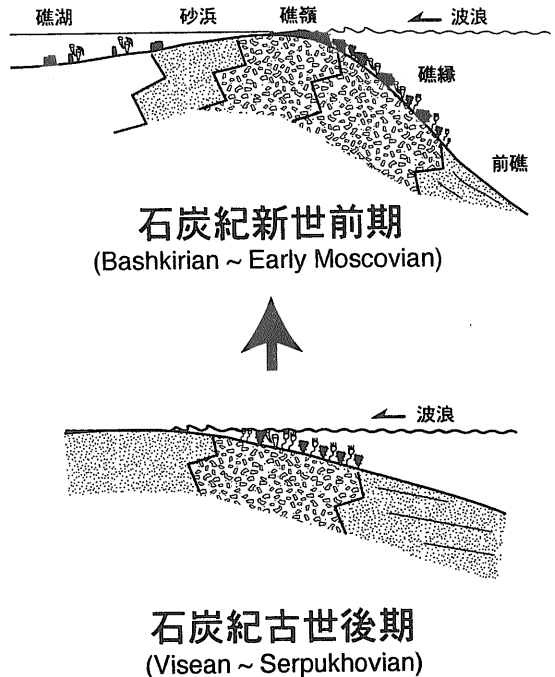
堆積相の多様性をみると、ストロマトライト形成者やケーテテスが繁栄する時代(石炭紀新世前期: Bashkirian ~ Early Moscovian)は前礁相、礁縁相、礁嶺相、砂浜相、礁湖相の各相が確認でき、現世の礁複合体に匹敵するほどの多様性をみせているが、それ以前の時代(石炭紀古世)では礁湖相などが認められず、礁は単純な構成となっている(第6図)。これはストロマトライト形成者やケーテテスが堅牢なフレームワークを造り出す能力を有しており、それらの出現によって初めて複雑な内部構造を持つ礁複合体を形成する条件が整ったためと考えることができる。

4. カンブリア紀以降の生物礁進化の中での石炭紀の位置づけ

カンブリア紀以降の生物礁進化

地球上の生物は地質時代に何回かの大量絶滅を経験している(Raup and Sepkoski, 1982など)。礁も生物が形成していることから、礁自体も他の生物同様、幾度かの大量絶滅を経験している(Newell, 1972; Copper, 1988など)。第7図は、カンブリア紀以降の礁の発達を表したCopper(1988)の図である。カンブリア紀以降、礁は絶滅と繁栄を6回繰り返したと考えられている。大量絶滅によって礁生態系は一旦リセットされるが、その後徐々に回復し、30-100m.y.に及ぶ長い時間をかけて新たな礁生態系として繁栄の時期を迎える。その変遷の過程は、先駆群集(pioneer community)から極相群集(climax community)に至る生態遷移(ecological succession)と同様の性格をもつが、数千年単位で行われる生態遷移に対し、このような長期間に及ぶ礁生態系の変遷をCopper(1988)はerathemic successionと呼んでいる。

また、カンブリア紀以降、絶滅期を挟んだそれぞれの時代において、礁を形成する生物は異なる。例えば、現世ではサンゴが礁を形成しているが、地質時代においては層孔虫や石灰藻、石灰海綿、あるいは二枚貝(厚歯二枚貝)までもが礁を形成した時代が知られている(第7図)。地質時代を振り返ってみると、礁自身も進化変遷を遂げていることがわかる。



第6図 青海石灰岩石炭系における礁の発達。

従来の考えに基づく石炭紀の位置づけ

それではカンブリア紀以降の生物礁進化の過程において、石炭紀はどのような位置づけにあるのだろうか。それはデボン紀後期の大量絶滅に続く、礁生態系回復・再構築の時代といえる。地質時代に起こった数回の大量絶滅の中でも、デボン紀後期の大量絶滅イベントは、特に造礁生物に大きなダメージを与えたことが明らかになっている(McLaren, 1982など)。この時期に、それまで礁を形成していた生物(特に層孔虫やサンゴ)の大部分が絶滅し、礁生態系はほぼ完全にリセットされることになった。つまり、このイベントに続く石炭紀は、ほとんど無の状態からの礁生態系の回復段階として位置づけられている。ここで問題となるのは、一般に欧米の研究者の間では、石炭紀はあくまで回復の時期であり、礁の発達は十分でないと考えられている点である(Copper, 1988; West, 1988など)。ただしこの考えは、あくまで欧米を中心とした陸棚型石灰岩の観察のみから生まれたものであるということが指摘できる。

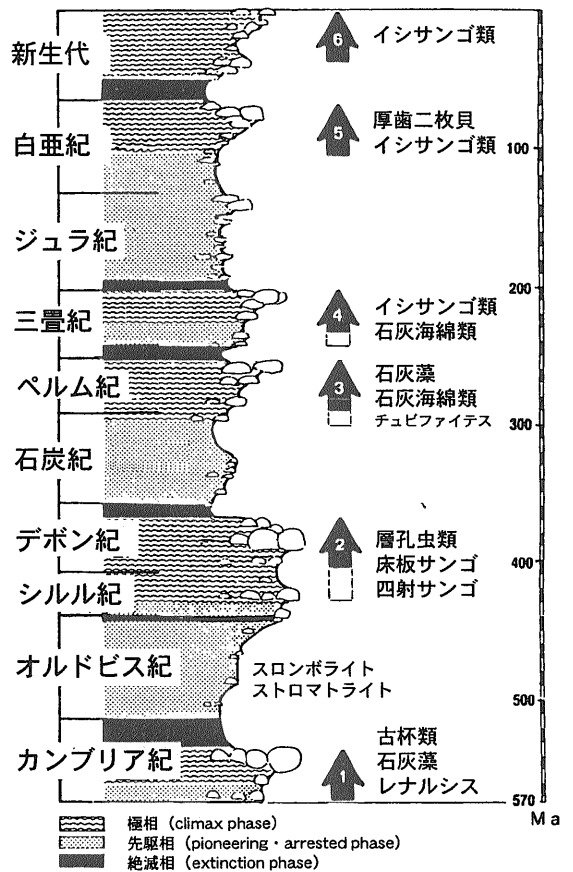
5. 秋吉帯海山型石灰岩にみられる生物礁進化の特徴

青海石灰岩におけるerathemic succession

ここで、先に述べた青海石灰岩石炭系の造礁生物群集の変遷を改めて考えてみたい。青海石灰岩では、石炭紀古世にまずウミユリやコケムシ、四射サンゴが繁栄した。これらは堆積物をせき止める役割あるいは堆積物供給者としての役割が強かった。すなわちこれらは典型的な先駆群集の要素と考えることができる。その後石炭紀中世になり、フレームワークを形成することができるストロマトライト形成者やケーテテスを中心とした群集が繁栄した。これらの群集の繁栄に伴い礁の堆積相は多様化し、礁複合体に匹敵する堆積システムが出来上がった。すなわち、ストロマトライト形成者やケーテテスをはじめとする群集は極相群集と考えることができる。このように青海石灰岩石炭系にみられる造礁生物の変遷は、先駆群集から極相群集への変遷と解釈することができる。ただし前述のように、この変遷は礁システムの様々な環境下において認められるものであり、さらにその時間オーダーから判断しても、生態遷移ではなく生物進化に起因したものである。つまり一般の生態遷移が他地域からの生物の侵入によって行われるのに対し、青海石灰岩にみられる造礁生物の変遷は、デボン紀後期大量絶滅以降の生物進化による新たな造礁生物の出現によって行われたものと解釈できる。すなわち青海石灰岩の礁の変遷は、Copper (1988) のerathemic successionに相当すると考えてよい。

秋吉帯海山型石灰岩にみられる石炭紀生物礁の特異性

前述のように石炭紀はあくまでデボン紀後期大量絶滅以降の礁生態系の回復の時期であり、一般的に礁の発達が十分でない時期と考えられている。しかし青海石灰岩での観察によると、遅くとも石炭紀中世には礁複合体と考えられる堅牢なフレームワークと多様な堆積相が存在している。同様の特徴は秋吉石灰岩でも認められている(太田, 1968; 長井, 1978など)。すなわちこれらの特徴は秋吉帯の海山型石灰岩におおむね普遍的な事柄とみなすことができ、それらの石灰岩が堆積した海



第7図 顕生代における礁の消長 (Copper, 1988, Fig. 4 を一部改変)。

域では、なんらかの理由により他地域に比べ礁生態系の回復が早かったと考えられる(長井, 1995)。

礁生態系早期回復の理由と今後の課題

従来の石炭紀の解釈は、欧米を中心とした陸棚型石灰岩の観察から導いたものである。そのため、秋吉帯海山型石灰岩にみられる礁生態系早期回復の理由として、海山は陸源碎屑物質の混入がなく、礁の形成にとってストレスの少ない環境であるから、という解釈がまず最初に思いつく。しかし、それだけでは陸棚域で礁が認められないことの説明にはならない。なぜなら、現世を含めて地質時代には、陸棚域においても、熱帯で陸源碎屑物質流入の少ない箇所であれば礁の発達がしばしば認められるからである。すなわち、陸源物質の混入の有

無から、海山だけが礁生態系を早く回復させたとは考えられないのである。

おそらくこの問題は、秋吉帯の海山が存在した海域の古地理・古海洋環境に関連しているのであろう。たとえば、町山(1997)はペルム紀の生物礁進化について、Hallock and Schlager(1986)やWood(1993)に示されたような栄養塩モデルからの説明を試みている。すなわち火山活動やリフト活動、あるいは湧昇流の発達などによる栄養塩量の変化にともない、それに適応した造礁生物が出現・繁栄するという考えである。この仮説は今後検証を要する点を多く含んでいるが、地質時代の礁生態系の変遷および地域的差異を考えるうえで、たいへん興味深い試案といえる。

今回報告した造礁生物は、礁生態系全体からみるとごく一面にすぎない。今後は、より詳細に造礁生物群集を記載するとともに、複数の生物によるフレームワーク形成への相互作用を検討する必要があると考えている。そして、それらの造礁生物群集中心とした礁システムを世界各地の石灰岩にみられる礁システムと時空的に比較検討することにより、秋吉帯海山型石灰岩の観察が、後期古生代における古地理あるいは古海洋環境を探るうえで極めて重要なデータになると予想される。

謝辞：本稿をまとめるにあたって、福岡大学理学部上野勝美助教授および地質調査所環境地質部環境地質研究室遠藤秀典室長には貴重な助言を頂くとともに、粗稿を校閲していただいた。電気化学工業株式会社青海鉱山および明星セメント株式会社田海鉱山には、調査に際して特別に入山の許可をいただいた。記して感謝する次第である。

文 献

Copper, P. (1988) : Ecological succession in Phanerozoic reef ecosystems : Is it real? *Palaios*, 3, p.136-151.

- Hallock, P. and Schlager, W. (1986) : Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. *Palaios*, 1, p.389-398.
- Heckel, P. H. (1986) : Sea-level curve for Pennsylvanian eustatic marine transgressive-regressive depositional cycles along mid-continent outcrop belt, North America. *Geology*, 14, p.330-334.
- 市川浩一郎(1984) : 東アジアの基盤構造の発達. 藤田和夫編「アジアの変動帯」海文堂, p.223-238.
- 磯崎行雄・丸山茂徳(1991) : 日本におけるプレート造山論の歴史と日本列島の新しい地体構造区分. *地学雑*, 100, p.697-761.
- Kanmera, K. and Nishi, H. (1983) : Accreted oceanic reef complex in southwest Japan. In Hashimoto, M. and Uyeda, S. eds., *Accretion tectonics in the Circum-Pacific regions*. TERRAPUB, Tokyo, p.195-206.
- Longman, M. W. (1981) : A process approach to recognizing facies of reef complexes. *SEPM Spec. pub.*, 30, p.9-40.
- 町山栄章(1997) : 南部北上帯のペルム紀造礁生物の変遷. 川村信人ほか編「加藤誠教授退官記念論文集」, p.41-50.
- McLaren, D. J. (1982) : Frasnian-Famennian extinctions. *Geological Society of America Special Paper*, 190, p.477-484.
- Miller, K. B. and West, R. R. (1997) : Growth-interruption surfaces within chaetetic skeletons: Records of physical disturbance and depositional dynamics. *Lethaia*, 29, p.289-299.
- 長井孝一(1978) : 秋吉台龍護峰地域の礁性石灰岩の岩相と生相. *秋吉台科博報*, 13, p.15-34.
- 長井孝一(1995) : 後期古生代礁複合体の発達過程. *日本地質学会第102年学術大会講演要旨*, p.37.
- 中澤 努(1997) : 青海石灰岩層群石灰岩の堆積環境と造礁生物. *地質雑*, 103, p.849-868.
- 中澤 努(1998) : 石炭紀ケーテス類の成長形態と礁生態系の中での位置づけ—青海石灰岩における観察例—. *日本地質学会第105年学術大会講演要旨*, p.369.
- Newell, N. D. (1972) : The evolution of reefs. *Scientific American*, 226, p.54-65.
- 太田正道(1968) : 地向斜型生物礁複合体としての秋吉石灰岩層群. *秋吉台科博報*, 5, p.1-44.
- Raup, D. M. and Sepkoski, J.J., Jr. (1982) : Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, 215, p.1501-1503.
- 田沢純一(1993) : 古生物地理からみた日本列島の先新第三紀テクトニクス. *地質雑*, 99, p.525-543.
- West, R. R. (1988) : Temporal changes in Carboniferous reef mound communities. *Palaios*, 3, p.152-169.
- Wood, R. (1993) : Nutrients, predation and the history of reef-building. *Palaios*, 8, p.526-543.

NAKAZAWA Tsutomu (1999) : Carboniferous reef evolution in seamount-type limestones.

< 受付 : 1999年10月1日 >