

日本産中生代昆虫化石：とくに上部三畳系美祢層群 産昆虫化石の位置づけについて

大山, 望
九州大学理学府地球惑星科学専攻：博士課程

湯川, 弘一
福井県立恐竜博物館

前田, 晴良
九州大学総合研究博物館

<https://hdl.handle.net/2324/3077401>

出版情報：BULLETIN OF THE MINE CITY MUSEUM, YAMAGUCHI PREFECTURE, JAPAN. 33, pp.1-13, 2020-03-31. 美祢市歴史民俗資料館
バージョン：
権利関係：



日本産中生代昆虫化石：とくに上部三畳系美祢層群産昆虫化石の位置づけについて

Mesozoic insect fossils of Japan: significance of the Upper Triassic insect fauna of the Mine Group, Yamaguchi Pref

大山望*・湯川弘一**・前田晴良***

Nozomu Oyama,* Hirokazu Yukawa,** Haruyoshi Maeda***

Abstract

This paper reviews occurrence of the Mesozoic insect fossils from Japan. There are twenty insect fossil localities in Japan. Among them, the Upper Triassic Momonoki Formation, Mine Group in Yamaguchi Pref. is the oldest fossil insect bearing formation in Japan, and more than 6,000 specimens extending to seven orders, ten families, thirteen genera, and eighteen species have been recovered. These specimens (Momonoki specimens) are very important because they show change after the P/T boundary. Abundant Triassic insect fauna are well known from the Madygen Formation, Kyrgyzstan, while the fossils are usually distorted by later tectonics there. On the other hand, the Momonoki specimens exhibit better preevolutionary states expect flattening by compaction.

はじめに

本邦における中生代の昆虫化石の研究は欧米諸国に比べると歴史が非常に浅く、国立科学博物館の藤山家徳が山口県の上部三畳系美祢層群から産出した昆虫化石を1973年に新種記載したのが始まりである（例えば、*Triassoblatta okafujii* Fujiyama, 1973）。その後も藤山家徳が中心となり、次々と中生代の昆虫化石を記載した（例えば Fujiyama, 1974, 1978, 1994; 川上ほか, 1994; Nishida and Hayashi, 1996）。しかし、上部ジュラ系一下部白亜系手取層群から産出した昆虫化石をまとめた藤山（2000）以降、日本国内の中生代昆虫化石を対象にした研究はほとんど途絶えていた。近年、上部白亜系久慈層群産の琥珀中に保存されたアミメカゲロウ目 *Kujiberothera teruyukii* Nakamine and Yamamoto, 2018 や上部三畳系美祢層群産の黒色頁岩中に保存されたハチ目 *Madygella humioi* Oyama and Maeda, 2020 が新たに記載されるなど、中生代の昆虫化石の研究が再び注目を集めつつある（Nakamine and Yamamoto, 2018; Oyama and

* 九州大学理学府地球惑星科学専攻博士課程, 福岡県福岡市西区元岡 744,

Graduate School of Science, Kyushu University, 744 Motooka, Nishi-ku, Fukuoka 819-0395, Japan.

** 福井県立恐竜博物館, 福井県勝山市村岡町寺尾 51-11

Fukui Prefectural Dinosaur Museum, 51-11 Terao, Muroko, Katsuyama, Fukui 911-8601, Japan.

*** 九州大学総合研究博物館, 福岡県福岡市東区箱崎 6-10-1,

The Kyushu University Museum, 6-10-1 Hakozaiki, Higashi-ku, Fukuoka 812-8581, Japan.

Maeda, 2020). そこで本稿は、デボン紀前期から始まる昆虫の進化史を簡単に振り返るとともに、日本の中生代から産出した昆虫化石記録、出版物や学会報告をレビューする。特に、上部三畳系美祢層群は記載報告が多いため、世界の三畳系化石産地と昆虫相・保存状態の観点から比較を行った。なお混乱を避けるために、分類のアップデートにより、変更されている原記載名は“(クォーテーションマーク付)”で示す。それぞれの詳細な分類については各原記載論文を参照されたい。また、和名がつけられているものは種小名の後に記述した。産地名は、現在の市町村区分に基づく形で修正した。原記載論文に示されている地名とは若干異なっている個所があることに注意されたい。

昆虫の進化史

昆虫は古生代デボン紀前期に出現し、陸域・水域・空域のすべての環境の進出に成功した最も多様な節足動物の一群であり、その種数は陸上生物の約 7 割を占める (Grimaldi and Engel, 2005)。その起源は約 5 億年前とされており (Misof et al., 2014)、現在知られている最古の化石記録はスコットランドの下部デボン系ライニーチャート (Rhynie Chert) から産出したトビムシ目の化石である (Hirst and Maulik, 1926; Engel and Grimaldi, 2004)。昆虫の進化史において、1) 翅の獲得 (石炭紀後期)、2) 昆虫相の変化 (三畳紀前期)、および 3) 被子植物との共進化 (白亜紀後期) は特に重要な事象である。本章では Rasnitsyn and Quicke (2002)、Grimaldi and Engel (2005)、Penney and Jepson (2014) に基き昆虫の進化史の概要をまとめる。昆虫が出現した当初のデボン紀前期には、トビムシ目・イシノミ目・シミ目など翅をもたない無翅昆虫が繁栄していたのに対し、石炭紀後期に翅を獲得して以降、カゲロウ目・バッタ目などの有翅昆虫が出現し、飛躍的に多様化した。すなわち、それまで地上を這い回っていた生活から、空中へと進出することで昆虫は生活範囲を大きく広げ、三畳紀に爬虫類が空域に進出してくるまで空を支配する唯一の動物として君臨することとなる。その中でも石炭紀後期に出現したパレオディクティオプテラ類 (Paleodictyoptera) は最も多様化し、古生代の昆虫類タクサの約 50% を占めた。しかし、ペルム紀末期にこれら多くの原始的な昆虫類が衰退することで昆虫相は、古生代型昆虫相から中生代型昆虫相へと大きく変化する。中でも現在最も多様性の高いグループの 1 つであるハチ目・ハエ目が三畳紀に初めて出現することは特記されるべきである。三畳紀以降これらの昆虫類の多様化とともにチョウ目 (ジュラ紀前期) などが出現し、現存する昆虫目はほとんど出そろった。三畳紀前期は、ペルム紀末期に昆虫相が大きく変化する時代であり、三畳紀後期は新たなグループが出現する「転換期」にあたる。その後、ジュラ紀を経て、白亜紀後期に入ると被子植物が多様化した。それに伴い、特にハエ目、ハチ目は虫媒介という新たなニッチを創出して種数を増やし、被子植物との共進化を遂げ現在に至っている。このような進化史を経て昆虫類は現在、陸上生物の約 7 割を占めるまでに発展を遂げた。

日本の中生代昆虫化石産地

日本産の中生代昆虫化石の報告は他の動物群化石に比べて少なく、これまで 20 地域から報告されているに過ぎない (Fig. 1, Table 1)。その内訳 (未記載も含める) は、三畳系 6,000 標本以上、ジュラ系 2 標本、白亜系 800 標本以上と見積もられている (Fujiyama, 1973, 1974, 1991; 今村, 1974; 川上ほか, 1994; 藤山・藤川, 1997; 藤山, 2000)。昆虫化石の多くは、細粒岩中に

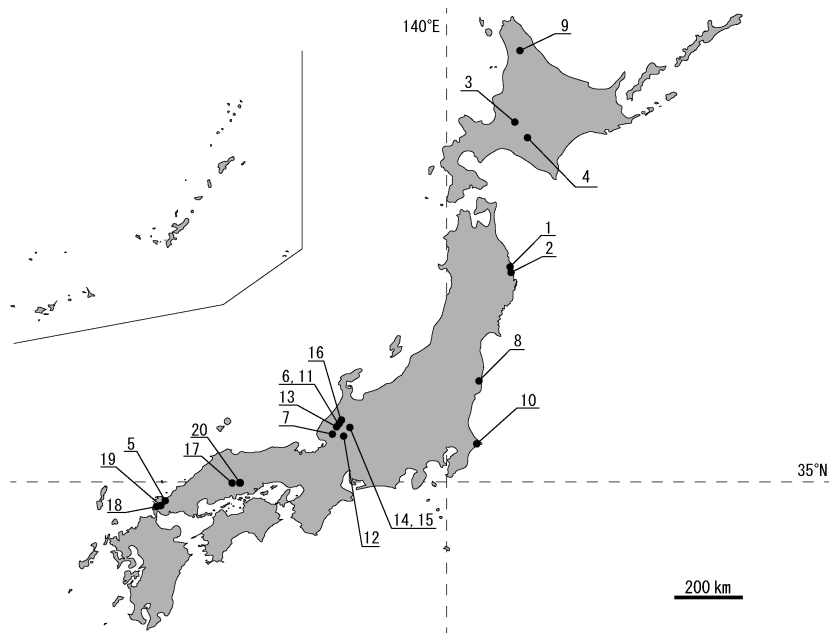


Fig. 1. Locality of the Mesozoic insect fossils in Japan (only described records).
Deale on Table 1.

No	Period	Locality	Deposit	References
1	Upper Cretaceous (Santonian)	Kokuji, Kuji City, Iwate Prefecture Ube, Kuji City, Iwate Prefecture	Tamagawa Formation, Kuji Group	川上ほか 1994; Fursov et al. 2002; Deleci's et al. 2016; Nakamine and Yamamoto 2018
2	Upper Cretaceous (Santonian)	Noda, Kunohe-gun, Iwate Prefecture	Kunitan Formation, Kuji Group	川上ほか 1994
3	Upper Cretaceous (Coniacian-Santonian)	Ashiyachisawa, Mikasa City, Hokkaido	Upper Yezo Group	横井・村本 1999
4	Upper Cretaceous (Turonian-Campanian)	Oyubari, Yubari City, Hokkaido	Yezo Group	Nishida and Hayashi 1996
5	Upper Cretaceous (Turonian)	Kiwado, Nagato City, Yamaguchi Prefecture	Houhoku Formation, Abu Group	藤山 1978a; 内藤・土井 1991; 石川県教育委員会 1978
6	Upper Cretaceous	Omichidani, Hakusan City, Ishikawa Prefecture Nakanomata, Katsuyama City, Fukui Prefecture	Omichidani Formation, Asuwa Group	藤山 1978b; 松浦 1992; 石川県教育委員会 1978
7	Upper Cretaceous	Sizuhara (Sarao), Imadate-gun, Fukui Prefecture	Asuwa Group	藤山 1978a, b; 大阪市立自然史博物館 1996
8	Upper Cretaceous	Ohisa, Iwaki City, Fukushima Prefecture	Tamayama Formation, Hutaba Group	滝沢・鈴木 1988
9	Lower Cretaceous (Aptian)	Nakagawa, Nakagawa-gun, Hokkaido	Yezo Group	Kubota et al. 2014
10	Lower Cretaceous (Aptian)	Inubouzaki, Choshi City, Chiba Prefecture	Toriakeura Formation, Choshi Group	Fujiyama 1994
11	Lower Cretaceous (Aptian)	Kitadani, Katsuyama City, Fukui Prefecture	Kitadani Formation, Tetori Group	湯川ほか 2016
12	Lower Cretaceous	Hayashidani, Ono City, Fukui Prefecture	Itsuki Formation, Tetori Group	藤山 2000; 大倉(私信)
13	Lower Cretaceous	Kowasyouzu, Fukui City, Fukui Prefecture	Kowashimizu Formation, Tetori Group	Fujiyama 1978; 藤山 2000
14	Lower Cretaceous	Okurodani, Takayama City, Gifu Prefecture	Amagodani Formation, Tetori Group	Fujiyama 1978; 藤山 2000; 大倉(私信)
15	Lower Cretaceous	Kobudani, Takayama City, Gifu Prefecture	Okurodani Formation, Tetori Group	藤山 2000; 大倉(私信)
16	Lower Cretaceous	Kuwajima, Hakusan City, Ishikawa Prefecture	Kuwajima Formation, Tetori Group	Fujiyama 1978; 藤山 2000; Szwed 2008
17	Lower Cretaceous	Yoshii, Ibara City, Okayama Prefecture	The so-called Kenseki Formation	武智 2010
18	Lower Jurassic (Plinzebachian - Toarcian)	Ishimachi, Shimonoseki City, Yamaguchi Prefecture	Nishinakayama Formation, Toyora Group	Fujiyama 1974
19	Upper Triassic	Omine, Mine City, Yamaguchi Prefecture Tsubuta, Sanyo-onoda City, Yamaguchi Prefecture	Momonoki Formation, Mine Group	Fujiyama 1973, 1991; Ueda 1991; 高橋ほか 1997; Oyama and Maeda 2020
20	Upper Triassic	Kawakami, Takahashi City, Okayama Prefecture	Mogamiyama Formation, Nariwa Group	藤山・藤川 (1997)

Table 1. List of the Mesozoic insect fossil in Japan.

押し潰された印象として保存されているが、それ以外にも白亜紀の琥珀や鉱化した果実中に遺骸が立体的に保存されたものまでさまざまである（例えば、Fujiyama, 1994; Nishida and Hayashi, 1996; Nakamine and Yamamoto, 2018）。しかし、これまで記載報告されているものは一部に過ぎない。東アジアにおける中生代の昆虫化石記録は、昆虫の進化史を理解するうえで重要なピースである。例えば、本邦で昆虫化石の産出数が最も多い上部三畳系美祢層群は P/T 境界大量絶滅後の昆虫相「転換期」の様子を示しており、次に多い上部白亜系久慈層群の琥珀中の昆虫化石は顕花植物が出現した当時の昆虫相を表している。本章では日本産の中生代昆虫化石産地を時代ごとにこれまでの記載報告を簡単にまとめる。

1. 三畳系 (Triassic: Fig. 1, Table 1, 19 – 20)

日本最古の昆虫化石記録は、山口県に分布する上部三畳系美祢層群 (Fujiyama, 1973, 1991; Ueda, 1991; 高橋ほか, 1997; Oyama and Maeda, 2020; Fig. 1, 19) および岡山県の上部三畳系成羽層群 (藤山・藤川, 1997; Fig. 1, 20) からのものである。美祢層群平原層および桃ノ木層からは多種多様な昆虫化石が豊富に産出する (大山・脇田, 2018; 後述)。岡山県に分布する同時代の成羽層群最上山層から報告されている昆虫化石は 6 標本であり、そのうち 4 標本がコウチュウ目の上翅, 2 標本がコウチュウ目の胸部背板である (藤山・藤川, 1997)。この産地周辺には成羽層群最上山層が分布しており (正岡・鈴木, 2015), 著者らが再調査した結果、その産出層準は最上山層 (ノーリアン統より上部) であることが明らかとなった。しかし、この露頭は既にコンクリートで被覆されており岩相の確認や追加標本は見込めない一方、その周辺ではいくつか露頭を確認したため今後の調査で追加標本が期待される。昆虫化石を分類する際、形態的特徴を多く保持しているのが翅化石であるが、成羽層群に多いコウチュウ目の上翅 (Elytra) 化石では、属や種の同定はおろか科の同定も困難な場合が多い (例えば、Fujiyama, 1978; 藤山, 2000)。そのため記載論文では具体的な属種までは議論していない。ただし、ナガヒラタムシ亜目のように上翅の形態学的特徴からある程度分類群を絞り込めるグループも存在する (例えば、Fujiyama, 1973)。

2. ジュラ系 (Jurassic: Fig. 1, Table 1, 18)

ジュラ系昆虫化石産地は非常に少なく、山口県の豊浦層群西中山層下部 (トアルシアン階下部) から産出したゴキブリ目 *Nipponoblatta suzugaminae* Fujiyama, 1974 のみが新属新種報告されている (Fujiyama, 1974; Fig. 1, 18)。 *Nipponoblatta* 属は現在、 *N. deformis* Lin, 1986 (中国ジュラ系産) と *N. acerba* Ren, 1995 (中国白亜系産) と *N. suzugaminae* Fujiyama, 1974 の合計 3 種を含む (Fujiyama, 1974; Lin, 1986; Ren, 1995)。大陸では多くの昆虫化石が陸成相 (河川堆積物) から産出する中、 *N. suzugaminae* Fujiyama, 1974 は海成の西中山層から産出しており、アンモノイド類や魚類化石と共産する (Fujiyama, 1974; 今村, 1974)。Fujiyama (1974) は、西中山層が陸からそれほど遠くなかったことをその理由に挙げている。彼の推定は、Yamada and Ohno (2005) や前田・大山 (2019) で紹介された従来とは異なる古地理復元とむしろ整合で、今後さらに議論してゆく必要がある。

3. 白亜系 (Cretaceous: Fig. 1, Table 1, 1 – 17)

下部白亜系では、岡山県の硯石層相当層 (武智, 2010; Fig. 1, 17), 福井県, 岐阜県, 石川県に分布する手取層群 (Fujiyama, 1978; 藤山, 2000; 湯川, 2016; 大倉, 私信; Fig. 1, 11-16), 千葉県銚子層群 (塚田, 1992; Fujiyama, 1994; 松原, 2009; Fig. 1, 10), 北海道の蝦夷層群 (Kubota et al., 2014; Fig. 1, 9) から昆虫化石が報告されている。上部白亜系は、福

島県の大葉層群（滝沢・鈴木，1988；Fig. 1, 8），福井県と石川県に分布する足羽層群（藤山，1978a, b；石川県教育委員会，1978；松浦，1992；大阪市立自然史博物館，1996；Fig. 1, 6-7），山口県の阿武層群（藤山，1978a, 1988；石川県教育委員会，1978；松浦，1992；Fig. 1, 5），北海道の蝦夷層群（Nishida and Hayashi, 1996；横井・村本，1999；Fig. 1, 3 - 4），岩手県の久慈層群（川上ほか，1994；Fursov et al., 2002；Delclòs et al., 2016；Nakamine and Yamamoto, 2018；Fig. 1 - 2, 1）から昆虫化石が報告されている．白亜紀前期から後期にかけての昆虫相は，植物との共進化により現代に近い昆虫相へ変化することで注目される（Grimaldi and Engel, 2005）．

（１）下部白亜系

下部白亜系手取層群から産出した昆虫化石は主に Fujiyama (1978), 藤山 (2000) により, バッタ目 *Nipponohagla kaga* Fujiyama, 1978, カメムシ目 *Nipponoridium matsuo* Fujiyama, (1978), アミメカゲロウ目 *Kagapsychops aranus* Fujiyama, (1978), コウチュウ目 18 標本が記載同定された．中でも日本固有の新属新種として記載されたバッタ目 *Nipponohagla kaga* Fujiyama, 1978 は, 同じ母岩中に前翅と後翅が保存されている貴重な標本である．カメムシ目の後翅として記載された “*Fulgoridium? matsuo* Fujiyama, 1978” は, のちに定義された新属 *Nipponoridium* に移された (Szwedo, 2008)．アミメカゲロウ目 “*Kagapsychops aranea* Fujiyama, 1978” は Makarkin (2018) がラテン語の誤表記を指摘し, 種名が *Kagapsychops aranus* Fujiyama, (1978) に修正された．

藤山 (2000) によると, 福井県大野市林谷から昆虫化石が産出した例があるが, 標本が入手できなかったため具体的な記載はない．しかし, 大倉 (私信) によるとその産出層準は同層群伊月層であることがわかっている．また, 藤山 (2000) による岐阜県高山市大黒谷産の標本の由来はアマゴ谷層, コブ谷産の標本の由来は大黒谷層であるという (大倉, 私信)．また Fujiyama (1978) で報告された福井県福井市小和 (こわ) 清水 (しょうず) 産の標本は, 当初手取層群九頭竜亜層群のものであると考えられていたが, 山田ほか (2008) は同地域に分布する地層を小和 (こわ) 清水 (しみず) 層として定義した．Sano (2017) は小和 (こわ) 清水 (しみず) 層を前期白亜紀に対比している．湯川ほか (2016) は同層群北谷層 (アプチアン階) からゴキブリ目 (3 標本), コウチュウ目 (4 標本), 昆虫類と思われる体節 (2 標本), 所属不明の昆虫類の翅化石 (7 標本) の合計 16 標本を報告した．特にゴキブリ目の標本は翅脈が明瞭に確認できるので今後詳細な同定が期待される (湯川ほか, 2016)．武智 (2010) は, 岡山県の下部白亜系硯石層相当層から大きさ約 2 cm のゴキブリ目の翅化石を写真で紹介しているが, 具体的な記載はない (武智, 2010)．

下部白亜系の琥珀中に保存された昆虫化石は, 千葉県銚子層群西明浦層 (アプチアン階) (塚田, 1992; Fujiyama, 1994; 松原, 2009) と北海道の下部蝦夷層群 (アプチアン階) (Kubota et al., 2014) から産出している．Fujiyama (1994) は, 塚田 (1992) が報告した銚子層群西明浦層の琥珀中のハチ目化石 2 種を *Chosia yamadai* Fujiyama, 1994, *Cretapria tsukadai* Fujiyama, 1994 として新属新種記載した．松原 (2009) は西明浦層からコウチュウ目, カメムシ目などを報告した．銚子層群の琥珀は, 世界の白亜系を見渡した中でも時代が非常に古いことから注目される (Fujiyama, 1994)．一方, Kubota et al. (2014), 北海道下部蝦夷層群 (アプチアン階) 中の琥珀はノジュール中に含まれ, 詳細な記載はないものの, ハエ目・ハチ目などの昆虫化石やダニ類, 花粉などが共産する (Kubota et al., 2014)．

(2) 上部白亜系

滝沢ほか (1988) は、福島県の上部白亜系双葉層群から昆虫化石を報告した。分類学的な記載はないが、昆虫化石は不純物が多く含まれた琥珀中に保存されており、ハチ目、チャタテムシ目、カメムシ目、バッタ目が含まれている (滝沢ほか, 1988)。藤山 (1978b), 石川県教育委員会 (1978), および松浦 (1992) は、石川県白山市と福井県勝山市にまたがって分布する上部白亜系足羽層群大道谷層からコウチュウ目、トビゲラ目、カメムシ目などの昆虫化石を報告した。写真や詳細な分類や産地の記載はないが、福井県池田町志津原 (皿尾) に分布する同層からコウチュウ目化石が報告されている (藤山, 1978a)。藤山 (1978a, 1988), 石川県教育委員会 (1978) および内藤・土井 (1991) は、山口県長門市に分布する上部白亜系阿武層群豊北層から昆虫化石を報告しているが、詳細な写真や産地の情報は記されていない。藤山 (1978a, 1988) と石川県教育委員会 (1978) によるとここからは多数のカゲロウ目の幼虫・カメムシ目・コウチュウ目 (ナガヒラタムシ類) とゴキブリ目 1 標本が産出している。また、野原政典は同層準からトンボ目の幼虫を採集した。藤山 (1978a) と石川県教育委員会 (1978) では青海層群としているが、尾崎ほか (2006) で豊北層と再定義されているため、本稿では豊北層とした。

上部白亜系の中で立体的に保存された昆虫化石の報告があるのは、北海道の蝦夷層群と岩手県の久慈層群である。前者からは夕張市 (Nishida and Hayashi, 1996) と三笠市 (横井・村本, 1999) で昆虫化石が報告されている。これらの中で Nishida and Hayashi (1996) は、鈣化した果実 (裸子植物) 中に保存されたコウチュウ目の幼虫を報告した。この化石記録は、昆虫類が被子植物よりも前に裸子植物を利用していただ直接的な証拠として注目される。横井・村本 (1999) は、ノジュール中に立体的に保存されたコウチュウ目化石を報告した。彼らによるとこのコウチュウ目化石は頭部・両上翅、脚の一部が保存されており、これらがコニアシアン階を示す *Damesites sugata*, *Inoseramus (Inoceramus) uwajimaensis*, *Scaphites sp.* などと共産している。岩手県の上部白亜系久慈層群玉川層および国丹層 (サントニアン階) からは数多くの昆虫化石を含む琥珀が産出しており、川上ほか (1994) によると 800 標本以上の「虫入りコハク」が確認されている。川上ほか (1994) は、主に 1984 年から 1985 年までに採集された 23 標本 (7 目 10 科; シロアリ目・ゴキブリ目・原直翅目・チャタテムシ目・カメムシ目・コウチュウ目・ハエ目) を報告している。各目についての分類学的記載はないが、本層群からの昆虫化石の重要性を指摘している。その後 Fursov et al. (2002) は、ハチ目 “*Palaeomyr japonicum* Fursov et al., 2002” (クジムカシホソハネコバチ) の 1 種を新種として記載した。本種は Gibson et al. (2007) で新属 *Archaeromma* に移された。Delclòs et al. (2016) でカマキリ目 (Mantodea) として同定されていた標本 (Delclòs et al., 2016, p. 93) は、Nakamine and Yamamoto (2018) によって再検討され、アミメカゲロウ目の新属新種 *Kujiberothera teruyukii* Nakamine and Yamamoto, 2018 として報告された。

美祢層群産昆虫化石

山口県西部に分布する上部三畳系美祢層群からは、これまでに 14 目 (コウチュウ目, ゴキブリ目, カメムシ目, バッタ目, ハチ目, トンボ目など) にまたがる 6,000 点以上の昆虫化石が発見されている (前田・大山, 2019)。本章では美祢層群産の昆虫化石既存種および再定義された種をまとめ (Table 2), 最後に美祢層群の昆虫相と保存状態についても他地域の三畳系昆虫化

石産地と比較を行った。美祢層群の地質概要については前田・大山 (2019), 詳細な昆虫化石産地は高橋ほか (1997) を参照されたい。

これまで記載された美祢層群産の昆虫化石のうち、これまでに記載されたのは、7 目 10 科 13 属 18 種である (Fujiyama, 1973, 1991; Ueda, 1991; Oyama and Maeda, 2020; Table 2). 美祢層群産の昆虫化石を最初に記載した論文は、Fujiyama (1973) である。本論文で記載された 4 目 13 種は、山口県美祢市大嶺町の大嶺無煙炭鉱と櫛ヶ谷 (はげがたに) 無煙炭鉱から産出した。これらは日本産三畳紀昆虫化石の代表種として世界に広く認められている (例えば Rasnitsyn and Quicke, 2002; Grimaldi and Engel, 2005). また, “*Minesedes elegans* Fujiyama, 1973” と “*Ominea reticulata* Fujiyama, 1973” はパラプレコプテラ目 (Palaplecoptera) の一員として記載された。後に Aristov et al. (2009) は両者をそれぞれ *Shurabia* 属と *Geinitzia* 属の種に同定しなおし, さらに両者ともにギリオブラッタ目 (Grylloblattid) に移した。さらにそ

Taxon "Original designation"	Reference
Blattodea	
Archimylacridae	<i>Sardyoblattina kimurai</i> Fujiyama, 1973 Fujiyama 1973
Mesoblattinidae	<i>Triassoblatta bella</i> Fujiyama, 1973 <i>T. okafujii</i> Fujiyama, 1973 <i>T. rotundipenna</i> Fujiyama, 1973 <i>T. tenuicubiti</i> Fujiyama, 1973 <i>Pedinoblatta ishidaei</i> Fujiyama, 1973 <i>Samaroblatta fronda</i> Fujiyama, 1973 Fujiyama 1973 Fujiyama 1973 Fujiyama 1973 Fujiyama 1973 Fujiyama 1973 Fujiyama 1973
Reculida ("Paraplecoptera")	
Geinitziidae	<i>Geinitzia reticulata</i> Fujiyama, (1973) "Ominea reticulata" Fujiyama, 1973 <i>Shurabia elegans</i> Fujiyama, (1973) "Minesedes elegans" Fujiyama, 1973 Fujiyama 1973; Aristov et al., 2009; Aristov, 2015 Fujiyama 1973; Aristov et al., 2009; Aristov, 2015
Hemiptera	
Ipsviciidae	<i>Ipsvicioides minimus</i> Fujiyama, 1973 Fujiyama 1973
Coleoptera	
Taldycupedidae	<i>Clathropenna rugosa</i> Fujiyama, 1973 Fujiyama 1973
Ademosynidae	<i>Ademosynoides japonicus</i> Fujiyama, 1973 Fujiyama 1973
Tenebrionidae	<i>Menephronidaes minensis</i> Fujiyama, 1973 Fujiyama 1973
Odonta	
Cyclothemistidae	<i>Pseudotriassothemis nipponensis</i> Fujiyama, (1991) "Triassothemis nipponensis" Fujiyama, 1991 <i>P. minensis</i> Fujiyama, (1991) "Triassothemis minensis" Fujiyama, 1991 <i>P. okafujii</i> Fujiyama, (1991) "Triassoneura okafujii" Fujiyama, 1991 Fujiyama, 1991; Bechly, 1997 Fujiyama, 1991; Bechly, 1997 Fujiyama, 1991; Bechly, 1997
Mecoptera	
Worcestobiidae	<i>Worcestobia haradai</i> Ueda, (1991) "Orthophlebia haradai" Ueda, 1991 Ueda, 1991; Soszyńska-Maj et al., 2017
Hymenoptera	
Xyelidae	<i>Madygella humioi</i> Oyama and Maeda, 2020 Oyama and Maeda, 2020

Table 2. List of the named insect fossils from the Upper Triassic Mine Group.

の後, Aristov (2015) は, この 2 種が属するギンティジダエ科 (Gintiziidae) 全体が絶滅目レクリダ目 (Reculida) に含まれると解釈した. Fujiyama (1973) の原記載とは現在の所属が大きく異なっていることからわかるように, レクリダ目 (Reculida) は分類学的に様々な解釈が存在するため今後の議論の動向に注目する必要がある. これらの昆虫化石産地であった炭鉱は 1970 年 7 月に閉山しており, 追加標本は見込めない状況にある (高橋ほか, 1997; 大嶺炭田回顧録編集委員, 2000).

一方で 1988 年から 1990 年までに行われた国道 435 号線の道路工事の際に約 6,000 点の昆虫化石が産出し, これまでに 3 目 3 科 3 属 5 種が記載報告された (Fujiyama, 1991; Ueda, 1991; 高橋ほか, 1997; Oyama and Maeda, 2020). しかし, 国道 435 号線の道路開発の際に発見された露頭も現在ではコンクリートで埋められてしまい, これ以上の追加標本は見込めない. 現在, 著者らはタフオノミーの観点から産状観察が可能な昆虫化石を含む新露頭を探索中である.

昆虫化石相と保存状態

三畳系昆虫化石は, 中国 (約 800 標本; Zheng et al., 2018), 南アフリカ (約 7,740 標本; Grimaldi and Engel, 2005), フランス (約 5,000 標本; Grimaldi and Engel, 2005), アメリカ (アリゾナ州), オーストラリア, ドイツなど世界各地から産出している. 中でもキルギス共和国の Madygen Formation からは約 20,000 標本, 20 目 100 科を超える報告がある.

上部三畳系美祢層群桃ノ木層の昆虫相をキルギス共和国, ベトナム, 中国, ドイツ, アルゼンチンなどの昆虫相と, 比較するといくつかの共通属が存在する. その中でも美祢層群から記載された 10 属中 4 属が共通するオーストラリアのイプスウィッチ (Ipswich) の昆虫相と最も類似していると考えられた (Fujiyama, 1973). また, 両産地の植物相も類似していることから, 当初はローレンシア大陸の昆虫相というよりも Gondwana 大陸の昆虫相に近いのではないかと考えられた (Fujiyama, 1973). 近年, Rasnitsyn A. P. をはじめとしたロシア科学アカデミーの研究者によりローレンシア大陸の昆虫化石相が次第に明らかになりつつある (例えば, Shcherbakov et al., 1995; Jell, 2004; Prokin et al., 2013; Kopylov, 2014; Zheng et al., 2018). また, 美祢層群産の昆虫化石についても再記載や追加報告がなされ, 美祢層群の昆虫相も見直されつつある. 特に三畳紀に出現したばかりのハチ目に注目すると, ローレンシア大陸の昆虫相, 特にキルギス共和国 (Madygen Formation) との共通属が多く含まれていることが新たに分かった (Oyama and Maeda, 2020; 著者らの未公開データ). これらのことから, 美祢層群昆虫相の類似性についてはさらに詳細に比較する必要がある. それと同時に, 「三畳紀後期の昆虫相は比較的単純で同じような種類が汎世界的に分布していたのではないか?」という作業仮設も検証してゆく必要がある. さらに, 環境指標となりうる植物相の比較や花粉分析により P/T 境界後 (; 回復期) の東アジアにおける昆虫相を検討する必要がある.

キルギス共和国のマディゲン層 (Madygen Formation) は, 三畳紀後期の昆虫化石の化石鉱脈 (fossil Lagerstätten) として世界から注目されている (Shcherbakov, 2008). 特に三畳紀に登場したばかりのハチ目とハエ目が数多く含まれていることは注目される (Rasnitsyn, 1969; Kopylov, 2014; Shcherbakov et al., 1995). しかし, これらマディゲン層中の昆虫化石の多くは, 後の構造運動により形が歪んでおり (distortion), オリジナルの形態を復元するために歪みの補正式が提案されるほどである (例えば, Kopylov, 2014; Yan et al., 2017). 一方で美祢層

群桃ノ木層からも三畳紀に出現したばかりのハチ目とハエ目が産出している（高橋ほか，1997；Oyama and Maeda, 2020）. 桃ノ木層産の化石は圧密で扁平に押し潰されているが，構造変動による歪みはほとんどない（Oyama and Maeda, 2020）. また翅だけでなく，ほぼ完全な個体も含まれる（高橋ほか，1997；Maeda and Oyama, 2020）. このように美祢層群の昆虫化石は今後，分類学的研究やアジアの昆虫化石史を検討するうえで世界的に重要なピースとなると思われる.

謝 辞

本稿を執筆する機会を与えてくださった高橋文雄氏（美祢市歴史民俗資料館館長），原稿作成にあたりご助言をいただいた Vladimir Makarkin 博士（Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences:Vladivostok, Russia）と山本周平博士（フィールド博物館:米国・シカゴ），鈴木茂之教授（岡山大学理学部），大倉正敏氏，野原政典氏，並びにお世話になった九州大学理学部，地球惑星博物館・古環境学分野の方々に感謝申し上げます. また，文献調査の際，美祢市化石館に収蔵されている高橋英太郎文庫を利用させていただいた. 本研究は日本学術振興会特別研究員奨励費（研究課題番号：19J20625）の一部を使用した.

参考文献

- Aristov, D. S., Wappler, T., and Rasnitsyn, A. P. (2009): New and Little-Known Grylloblattids of the Family Geintiziidae (Insecta: Grylloblattida) from the Triassic and Jurassic of Europe, Asia, and South Africa. *Paleontological Journal*, 43, 4, 59-65.
- Aristov, D. S. (2015): New Gryllones (Insecta) from the Permian of Russia. *Paleontological Journal*, 49, 12, 1310-1333.
- Bechly, G. (1997): New fossil Odonata from the Upper Triassic of Italy, with a redescription of *Italophebia gervastti*, and a reclassification of Triassic dragonflies. *Rivista del Museo Civico di Scienze Naturali "Enrico Caffi"*, 19, 31-70.
- Delclòs, X., Peñalver, E., Arillo, A., Engel, M. S., Nel, A. Azar, D., and Ross, A. (2016): New mantises (Insecta: Mantodea) in Cretaceous ambers from Lebanon, Spain, and Myanmar. *Cretaceous Research*, 60, 91-108.
- Engel, M. S., and Grimaldi, D. A. (2004): New light shed on the oldest insect. *Nature*, 427, 6975, 627.
- Fujiyama, I. (1973): Mesozoic Insect Fauna of East Asia Part 1. Introduction and Upper Triassic Faunas. *Bulletin of the National Science Museum Tokyo*, 16, 331-386.
- Fujiyama, I. (1974): A Liassic Cockroach from Toyora, Japan. *Bulletin of the National Science Museum Tokyo*, 14, 311-314.
- Fujiyama, I. (1978): Some fossil insect from the Tetori Group (Upper Jurassic-Lower Cretaceous), Japan. *Bulletin of the National Science Museum Tokyo, Series C*

(Geology and Paleontology), 4, 181-192.

- 藤山家徳 (1978a) : 三疊紀昆虫化石 1. 日本化石集, 54, 4p.
- 藤山家徳 (1978b) : 白亜紀の昆虫たち. 自然科学と博物館, 45, 4, 156-162.
- 藤山家徳 (1988) : 山口県の昆虫化石. 山口県の昆虫. 山口県立山口博物館, 2-4.
- Fujiyama, I. (1991): Late Triassic Insect from Mine, Yamaguchi, Japan, Part 1. Odonata. Bulletin of the National Science Museum Tokyo, Series C (Geology and Paleontology), 17, 49-56.
- Fujiyama, I. (1994): Two parasitic wasps from Aptian (Lower Cretaceous) Choshi Amber, Chiba, Japan. Natural History Research, 3, 1, 1-5.
- 藤山家徳・藤川浩一 (1997) : 後期三疊紀成羽層群より産出した昆虫化石の記録. 美祢市歴史民俗資料館調査研究報告, 13, 29-31.
- 藤山家徳 (2000) : 手取層群の昆虫化石. 石川県白峰村桑島化石壁の古生物, 石川県白峰村教育委員会, 42-45.
- Fursov, V., Shirota, Y., Nomiya, T., and Yamagishi, K. (2002): New fossil Mymarommatid species *Palaeomyar japonicum* sp. nov. (Hymenoptera: Mymarommatidae), Discovered in Cretaceous amber from Japan. Entomological Science, 5, 51-54.
- Gibson, G. P. A., Read, J. and Huber, T. (2007): Diversity, classification and higher relationships of Mymarommatoidae (Hymenoptera). Journal of Hymenoptera Research, 51-146.
- Grimaldi, D., and Engel, M. S. (2005): Evolution of the Insects. Cambridge University Press, New York, USA, p. 755.
- 石川県教育委員会 (1978) : 手取川流域の手取統珪化木産地調査報告書. 110-115.
- Hirst, S., and Maulik, S. (1926): On some arthropod remains from the Rhynie chert (Old Red Sandstone). Geological Magazine, 63, 69-71.
- 今村外治 (1974) : 山口県石町豊浦層群西中山層 (下部ジュラ系) よりゴキブリ化石の発見とその意義. 鈴峰女子短期大研究集報 (自然科学), 18, 7-12.
- Jell, P. A. (2004): The fossil insect of Australia. Memories of the Queensland Museum, 50, 124p.
- 川上雄司・佐々木和久・上山菊太郎・藤山家徳 (1994) : 岩手県の久慈コハクより再発見された白亜紀後期昆虫化石. 岩手県立博物館研究報告書, 12, 9-15.
- Kopylov, D. S. (2014): New sawflies of the subfamily Madygellinae (Hymenoptera, Xyelidae) from the Middle-Upper Triassic of Kyrgyzstan. Paleontological Journal, 48, 610-620.
- Kubota, A., Iba, Y., Hikida, Y., and Yi, K. (2014): Micro-organisms in amber the Aptian (Cretaceous) of Yezo Group, northern Japan. Earth History of Asia-II, 70-71.
- Lin, Q. B. (1986): Early Mesozoic fossil insects from South China. Palaeontologia Sinica, Series B, 170, 1-112.

- 前田晴良・大山望 (2019) : 山口県西部に分布する三畳系美祢層群とジュラ系豊浦層群の層序と化石群. 日本地質学雑誌, 125, 8, 585-594.
- Makarkin, V. N. 2018. Re-description of *Grammopsychops lebedevi* Martynova, 1954 (Neuroptera: Psychopsidae) with notes on the Late Cretaceous psychopsoids. *Zootaxa*, 4524, 581-594.
- 松原徳弘 (2009) : 白亜系銚子層群産の琥珀および内包物の概要. 地学研究, 57, 4, 199-206.
- 正岡祐人・鈴木茂之 (2015) : 岡山県川上町地頭地域における上部三畳系成羽層群地頭層の層相解析. 岡山大学地球科学研究報告, 22, 1, 31-39.
- 松浦信臣 (1992) : 昆虫化石. 白山—自然と文化—, 白山市総合学術書編集委員会編, 北國新聞社, 121—123.
- Misof, B., Liu, S., et al. (2014) : Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346, 6210, 763-767.
- 内藤源太郎・土井英治 (1991) : 黄波戸産上部白亜系の化石植物. 美祢市歴史民俗資料館調査研究報告, 7, p. 12.
- Nakamine, H., and Yamamoto, S. (2018) : A new genus and species of thorny lacewing from the Upper Cretaceous Kuji amber, northeastern Japan (Neuroptera, Rhachiberothidae). *ZooKeys*, 802, 109-120.
- Nishida, H., and Hayashi, N. (1996) : Cretaceous Coleoptera lava fed on a female fructification of extinct Gymnosperm. *Journal of Plant Research*. 109, 327-330.
- 大嶺炭田回顧録編集委員 (2000) : 大嶺炭田回顧録むえんたん. 美祢市教育委員会発行, p. 156.
- 大阪市立自然史博物館 (1996) : 昆虫の化石. 大阪自然史博物館第23回特別展「昆虫の化石」解説書, 7-30.
- 大山望・脇田浩二 (2018) : 美祢市歴史民俗資料館所蔵の美祢層群昆虫化石のデータベース構築. 美祢市歴史民俗資料館調査研究報告, 32, 1-6.
- Oyama, N., and Maeda, H. (2020) : *Madygella humioi* sp. nov. from the Upper Triassic Mine Group, southwest Japan: the oldest record of sawfly (Hymenoptera: Symphyta) in East Asia. *Paleontological Research*, 24, 1, 64-71.
- 尾崎正紀・今岡照喜・井川寿之 (2006) : 仙崎地域の地質. 地域地質研究報告 (5 万分の 1 地質図幅), 産業技術総合研究所地質調査総合センター, p. 128.
- Penney, D., and Jepson, J. E. (2014) : Fossil insect, an introduction to palaeoentomology. Siri Scientific Press, Manchester, UK, p. 222.
- Prokin, A. A., Makarov, K. V., Ponomarenko, A. G., and Bashkuev, A. S. (2013) : New beetle larvae (Coleoptera: Coptoclavidae, Caraboidea Polyphaga) from the Upper Triassic of Germany. *Russian Entomological Journal*, 22, 4, 259-274.
- Rasnitsyn, A. P., and Quicke, D. L. J. (2002) History of insect. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 517p.
- Rasnitsyn, A. P. (1969) : Proiskhozhdenie i ehvolyustsiya nizshikh pereponchatokrylykh (The origin and evolution of the lower Hymenoptera).

- Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Akademii Nauk SSSR, 123, p. 196. (in Russian)
- Ren, D. (1995): Insecta. Faunae and stratigraphy of Jurassic-Cretaceous in Beijing and the adjacent areas, 47-121. (in Chinese with English summary)
- Sano, S. (2017): Vertebrate diversity of the Early Cretaceous Tetori Biota from Japan, the state of the art. Memoir of the Fukui Prefectural Dinosaur Museum, 16, 1-15.
- Shcherbakov, D. E. (2008): Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov I. Alavesia, 113-124.
- Shcherbakov, D. E., Lukashevich E. D., and Blagoderov, V. A. (1995): Triassic Diptera and initial radiation of the order. An International Journal of Dipterological Research, 76-112.
- Soszyńska-Maj, W., Krzemiński, W., Kopec, K., and Coram, R. A. (2017): Worcestobiidae - a new Triassic family of Mecoptera, based on species removed from the family Orthophlebiidae. Earth and Environmental Science Transaction of Royal Society of Edinburgh, 107, 145-149.
- Szwedo, J. (2008): Distributional and palaeoecological pattern of the Lower Cretaceous Mimarachnidae (Hemiptera: Fulgoromorpha). Entomologia generalis, 31, 3, 231-242.
- 高橋文雄・石田英夫・野原政典・土井英二・谷口俊司 (1997): 中生代三疊紀後期美祢層群産の昆虫化石について. 美祢市歴史民俗資料館調査研究報告, 13, 1-27.
- 武智泰史 (2010): 岡山県の化石について - 化石でたどる岡山県の地史 -. 地質ニュース, 666, 48-52.
- 滝沢晃・鈴木千里 (1988): こはくの中の虫化石. 太古からのメッセージ, いわき産化石ノート, いわき地域学會出版部, 64-73.
- Tillyard, R. J. (1933): The Panorpid complex in the British Rhaetic and Lias. Fossil Insects, British Museum Natural History, 3, 1-79.
- 塚田潤 (1992): ヤドリバチの仲間の化石種について. 月間むし, 260, 34-35.
- Ueda, K. (1991): A Triassic fossil of scorpion fly from Mine, Japan. Kitakyushu Museum National History, 10, 99-103.
- 山田敏弘・守嶋輝・松本みどり (2008): 福井県足羽川地域に分布する上部ジュラ～下部白亜系手取層群の層序. 福井県立恐竜博物館紀要, 7, 83-89.
- Yamada, T. and Ohno, T. (2005): Revision of the stratigraphy of the Toyora and Toyonishi Groups in the Ouchi-Kikugawa area, Yamaguchi Prefecture, west Japan. Journal of the Geological Society of Japan, 7, 389-403.
- Yan, E. V., Beutel, R. G., and Ponomarenko, A. G., (2017): Adenisynidae (Insecta: Coleoptera): A new concept for a coleopteran key taxon and its phylogenetic affinities to the extant suborder. Palaeontologia Electronica, 20, 2, 31A, 1-22.

- 横井隆幸・村本喜久雄 (1999) : 三笠市の上部蝦夷層群から発見された昆虫化石について. 地学研究, 47, 4, 229-231.
- 湯川弘一・野田芳和・東洋一 (2016) : 下部白亜系北谷層から発見された昆虫化石 (予報). 日本古生物学会 2016 年年会講演予稿集, P13, 14.
- Zheng, D., Chang, S., Wang, H., Fang, Y., Wang, J., Feng, C., Xie, G., Jarzembowski, E. A., Zhang, H., and Wang, B. (2018): Middle-Late Triassic insect radiation revealed by diverse fossils and isotopic ages from the China. *Science Advance*, 4, 1-7.