

秋吉石灰岩から産出する所属不明生物*Donezella*の産状と古生態比嘉啓一郎¹⁾・長井 孝一²⁾・杵山 哲男³⁾

(平成20年11月30日受理)

Occurrences and Paleoecology of *Donezella*:
A Problematic Organism from the Akiyoshi Limestone, Southwest JapanKeiichiro HIGA¹⁾, Koichi NAGAI²⁾, and Tetsuo SUGIYAMA³⁾

(Received November 30, 2008)

Abstract

The genus *Donezella* flourished during the Pennsylvanian/Late Carboniferous and occurs on continental shelves in low- to medium-energy mud mounds and reef mounds. Previously this genus was assigned to the green algae or other groups, but is now treated as a problematicum.

This paper deals with the occurrence of *Donezella*, in the high-energy reefal environment of the Akiyoshi Limestone, and the detailed paleoecology of this minor reef-builders. The results of this study are as follows.

1. *Donezella* occurs from the upper *Millerella yowarensis* Zone to the *Akiyoshiella ozawai* Zone (the lower-middle Pennsylvanian, Bashkirian - Moscovian Stage) in the Akiyoshi Limestone.
2. *Donezella* forms a network of fine branching tubes. These networks occurred in the reef core environment of the Akiyoshi Organic Reef Complex, not only in the back reef environment (lagoonal) as previously reported.
3. In the low energy back reef environment *Donezella*, along with other algae such as *Cuneiphyucus* and *Komia*, formed a bafflestone.
4. The Reef Core environment of the Akiyoshi Organic Reef Complex can be subdivided into the lower reef front, upper reef front, reef crest, outer reef flat, inner reef flat and back reef slope. *Donezella* has not been found in higher energy environments, namely the the reef crest, upper reef front (just in front of the reef crest) or outer reef flat. The autochthonous tubes of this genus occur in bindstone/bafflestones of lower energy environments, i.e. the lower reef front and inner reef flat.
5. Although previously known from the quieter water on continental shelves these problematic or-

¹⁾ 福岡大学大学院理学研究科地球圏科学専攻, 〒814-0180 福岡市城南区七隈8-19-1
Program of Earth System Science, Graduate School of Science, Fukuoka University, 8-19-1, Nanakuma, Jonan-ku, Fukuoka, 814-0180, Japan

²⁾ 琉球大学理学部物質地球科学科, 〒903-0213 沖縄県西原町字千原1番地
Department of Physics and Earth Sciences, Faculty of Science, University of the Ryukyus, 1 Senbaru, Nishihara, Okinawa, 903-0213, Japan

³⁾ 福岡大学理学部地球圏科学科, 〒814-0180 福岡市城南区七隈8-19-1
Department of Earth System Science, Faculty of Science, Fukuoka University, 8-19-1, Nanakuma, Jonan-ku, Fukuoka, 814-0180, Japan

ganisms were a minor reef-builder of frameworks in the relatively higher energy environments of the Akiyoshi Organic Reef Complex. It is suggested that rapid marine cementation of the tubes of *Donezella* was important for increasing the total strength of their framework.

Key words: Donezella, Akiyoshi Limestone, Akiyoshi Organic Reef Complex, paleoecology, Pennsylvanian/Upper Carboniferous, Bashkirian, Moscovian

はじめに

山口県美祢市には、ペルム紀付加体である秋吉帯(市川, 1984)の秋吉石灰岩が分布する(Fig. 1A). 秋吉帯には秋吉石灰岩のほかに青海, 帝積, 阿哲の各石灰岩が分布し, 石炭紀前期からペルム紀中期の浅海性化石群が多産することで知られている. これらの石灰岩地域は古くから古生物学的, 生層序学的研究のフィールドとして注目されてきた.

秋吉石灰岩の成因に関しては, 太田(1968)によっ

て, 生物礁複合体起源であること, 石炭紀の中頃には環礁を形成していたことが明らかにされている. 現在では, 勘米良(1983)による, 大洋底から海面に達した玄武岩海山上に生成した玄武岩海山-礁石灰岩(Fig. 2A)の上部が海溝付近で切断され, 付加された異地性岩体であるという見解が広く受け入れられており, その崩壊・付加モデルも提示されている(Sano and Kanmera, 1991a-d).

太田の研究以後, 秋吉石灰岩の堆積相解析による生物礁複合体の発達過程が盛んに研究されるようになった

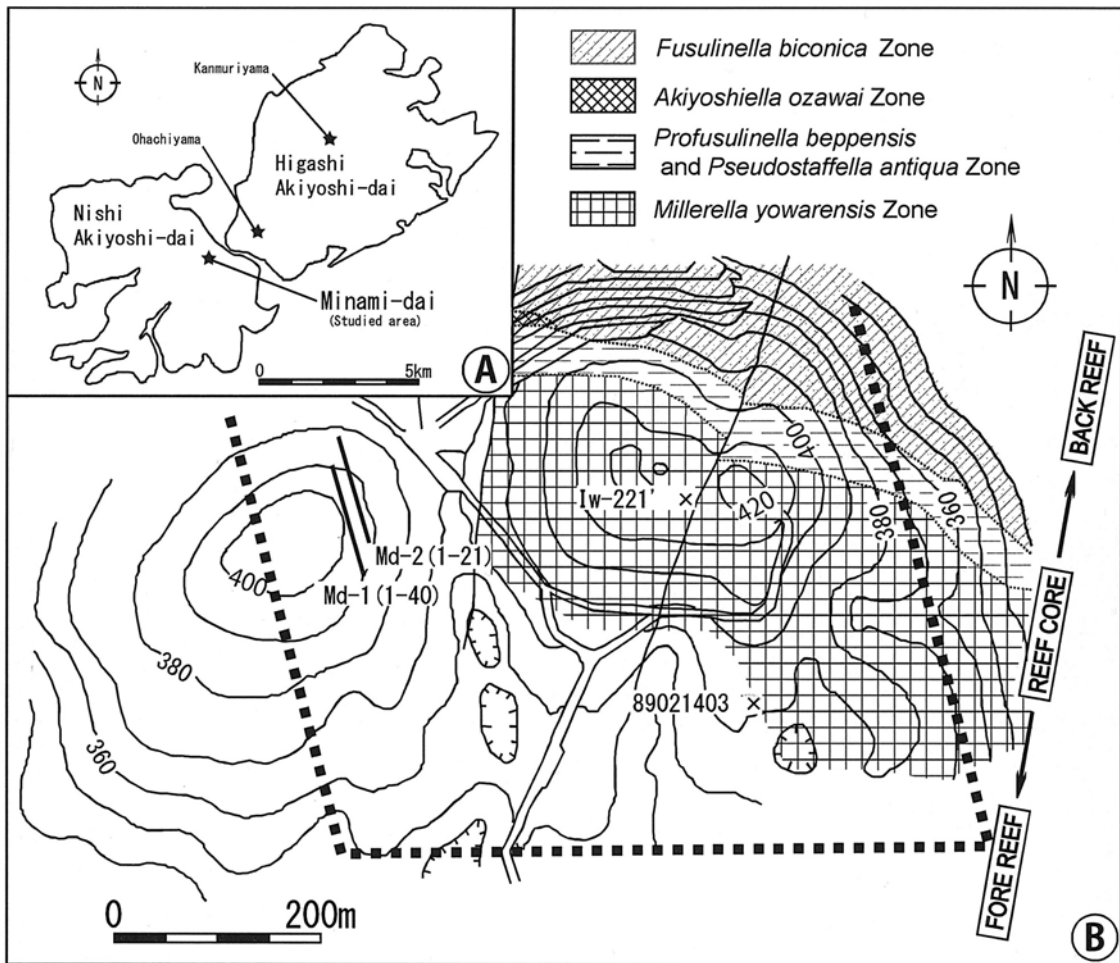


Fig. 1 A) Map showing the location of area studied on the Akiyoshi limestone plateau. B) Generalized geologic map of the Minami-dai area (modified from Sugiyama and Nagai, 1990), showing the distribution of the reef facies and localities of the samples collected samples. Black broken line shows current areas of the limestone quarry being mined.

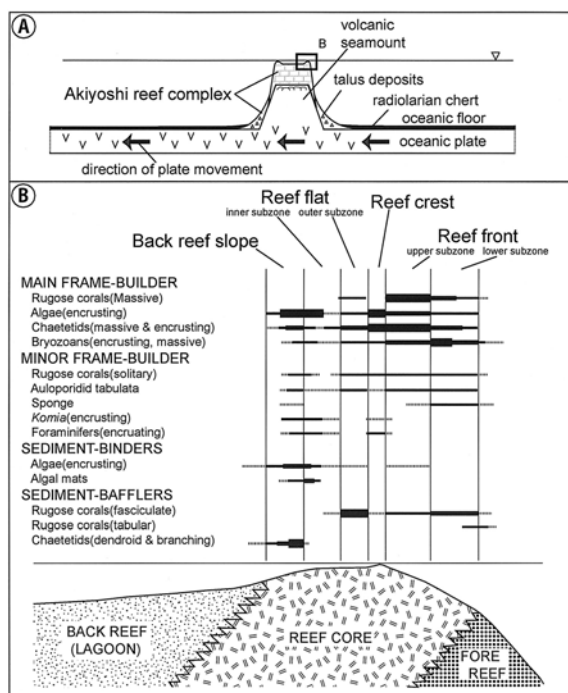


Fig. 2 A) Cross section of the oceanic plate and the Akiyoshi Organic Reef Complex (modified from Nagai *et al.*, 2007). B) Schematic profile of the environments in reef complex from the Bashkirian to the Moscovian showing the occurrences and abundance of reef-building organisms (based on Sugiyama and Nagai, 1990; Nagai, 1998).

たが (長井, 1979など), 生物礁を構築する造礁生物化石群の古生態学的研究は不十分であった. 秋吉生物礁複合体 (秋吉石灰岩の起源となる生物礁複合体; 杵山・長井, 1990) の形成メカニズムの解明には造礁生物化石群が構築したフレームワークを詳しく研究することが必要とされており, それらは1980年代後半になって行われるようになった. 特に南台 (Fig. 1A) には多彩な石炭紀後期初め頃の造礁生物化石群に構築された礁フレームワークが大規模に露出しており, フレームワークを形成するサンゴ類 (杵山・長井, 1990; Sugiyama and Nagai, 1994; 長井・杵山, 1995), ケーテテス類・石灰藻類 (Nagai, 1985; West *et al.*, 2001), コケムシ類 (杉村, 1997) などの古生態学的研究が報告されている.

今回, 南台においてフレームワークを構築する造礁生物化石群の古生態学的解析と石灰岩の堆積相解析を目的とした研究の過程で, 本地域に分布する reef core 相石灰岩に分類上の位置に関して多くの議論がある *Donezella* が多産することが明らかになった.

Donezella は欧米の上部石炭系下部～中部 (Bashkirian～Moscovian) の mud mounds や reef

mounds の構成者として多数の報告があり (West, 1988), かつては緑藻類という見解が一般的であったが, それ以外の分類群に含まれるという見解も多く, 現在も分類上の位置に関する論争が続いている. 近年では, 所属不明生物 (problematic organism) とする報告が多く (Riding, 1979; Della Porta *et al.*, 2002など), それらの分類学的研究よりも古生態に関する研究が詳しく行われている (Della Porta *et al.*, 2002; Choh and Kirkland., 2006). *Donezella* は主に欧米での報告例 (Table 1) において, 一般的に浅海・静水環境に生息し, 炭酸塩ビルドアップの形成に重要な役割を果たしたと考えられている.

日本では, 青海石灰岩 (Nakazawa, 2001) や秋吉石灰岩 (Mamet, 2001) から *Donezella* の産出報告があり, Nakazawa (2001) が礁湖環境で boundstone を形成することを記述しているが, 古生態について詳細な報告例はほとんどない.

本研究は, これまで *Donezella* の産出報告がなかった reef core 相石灰岩からそれらが多産することから, その古生態を記載する目的で行った. また, 調査地域である南台には back reef 相石灰岩が分布しないため, 同時代の back reef 相石灰岩が分布する御鉢山と冠山の石灰岩試料を用い, Nakazawa (2001) や他の研究事例との比較を行った. 本稿では秋吉石灰岩より産出した *Donezella* の形態的特徴, 産状, 産出した石灰岩の特徴を記載し, 秋吉生物礁複合体にみられる *Donezella* の古生態学的意義について考察する.

本稿では生物礁複合体 (organic reef complex) の術語を, Longman (1981) の定義 (浅海の高波浪エネルギー下で形成された強固な生物フレームワークと, これに成因的に付随した多くの facies からなる生物源の石灰岩帯, 形成時には明瞭な地形的突出を持つ) に従う. また秋吉生物礁複合体の礁相分帯については Sugiyama and Nagai (1994) に従う (Fig. 2B).

地質概説

1. 層序および地質構造

調査地域である南台周辺の層序と地質構造および石灰岩の堆積古環境の概要については, 既に長井 (1979), 長井・太田 (1980), 杵山・長井 (1990) などによって報告されているので, 本稿ではその概略についてのみ述べる.

杵山・長井 (1990) による調査地域の地質図を Fig. 1B に示す. この地質図は南台採石場開発初期の地形図上に描かれており, その後の開発により原地形は大きく変貌している. 地質図中に示す破線で囲まれた範

Table 1. Previously reported occurrences and depositional environments of *Donezella* limestone.

	Location	Age	Depositional environment	Occurrence	Reference
North America	Ely limestone (east Nevada & west Utah)	Morrowan-Atokan	shallow, low energy	tightly packed <i>D.</i> associated with <i>Komia</i> .	Rich(1967, 1969)
	Chapman Deep Atoka limestone (west Texas)	Atokan	shallow, low energy	<i>D.</i> bafflestone mound and flanking <i>Komia-Chaetetes</i> tracts.	Mazzullo(1981)
	Middle Magdalena (Hueco Mts. Texas)	Atokan		<i>D.</i> low-relief bank with skeletal wackestone.	Lambert(1988)
	Baird Fm. Eastern Klamath terrane (California)	Bashkirian		<i>D.</i> biostromes on carbonate banks. <i>D.</i> bafflestone	Watkins(1999)
	Wapanucka Fm. (Oklahoma)	Morrowan	open marine and shoal area near the carbonate platform margin.	<i>D.</i> -dominated bioherms. <i>D.</i> played the role of a constructor or a binder.	Cho and Kirkland(2006)
Arctic Canada and Greenland	Otto Fiord Fm. (Ellesmere Is.)	Namurian-Moscovian		<i>D.</i> bafflestone	Mamet <i>et al.</i> (1979)
		Bashkirian	cyclic evaporite-carbonate setting, multi-cyclic shallow-marine to hypersaline .	beresellid and donezellid mound is 15m thick and 350m long.	Davies and Nassichuk(1988)
	Kap jungersen Fm. (eastern North Greenland)	early Moscovian		<i>D.</i> and <i>Beresella</i> - dominated bafflestone	Mamet and Stemmerik(2000)
Ural	Southern Ural (Russia)	Bashkirian	middle ramp, low energy	<i>D.</i> buildups are associate with <i>Cuneiphycus</i> and <i>Ungdarella</i> .	Proust <i>et al.</i> (1996)
Cantabrian Mts., NW Spain (pt.)	San Emiliano Fm.	Namurian-Westphalian	very calm, clear, shallow(15m deep) conditions of normal salinity.	<i>D.</i> bafflestone mounds, 2.4-6.1m high and up to 30m wide.	Bowman(1979)
		Latest Bashkirian-Moscovian	low to moderate energy	<i>D.</i> - <i>Iberella</i> mound trapped fine sediments and bioclasts.	Racz(1984)
	San Emiliano Fm.	Moscovian	calm, clear, shallow water.	mud mound consisted of <i>D.</i> - <i>Petschoria</i> baffle/bindstone	Hencen <i>et al.</i> (1995)
		Westphalian	below wave base	<i>D.</i> dominated mound(6-12m thick) associated worm tubes and calcisponges.	Samankassou(2001)
	San Emilliano Fm., and Lois-Ciguera Fm.	Bashkirian-Moscovian	shallow water shelf(10-40m depth), moderated to high energy.		Racz(1964)
	Veldeteja Fm.	Bashkirian?	shallow, low energy.	lenticur <i>D.</i> mound, 30m thick and 200m long.	Riding(1979)
		Bashkirian-early Moscovian	shallow-open marine platform low to high energy.	<i>D.</i> bind/bafflestone mounds with algal bind/bafflestone (5-15m thick and 50-100m wide).	Eichmuller(1985)
	Picos de Europa Fm.	Bashkirian		microbial(cement) boundstone includes <i>D.</i> boundstone in slope facies.	Bahamonde <i>et al.</i> (2004)

Table 1. (continued)

	Location	Age	Depositional environment	Occurrence	Reference
Cantabrian Mts., NW Spain(pt.)	Veldeteja and Picos de Europa Fm.	Bashkirian-Moscovian	sub-wave base, shallow-water settings in the platform to deeper ones(200m depth), low to moderate energy.	Platform interior; <i>D.</i> associated with phylloid algae in mud-rich low-relief bioherms.	Della Porta <i>et al.</i> (2002, 2003)
				Platform break; <i>D.</i> boundstone with clotted peloidal micrite and fibrous cement. Upper slope; <i>D.</i> boundstone with peloidal micrite, fibrous cement and fenestellid bryozoan.	
Algeria	Bechar Basin	late Serpukhovian-Bashkirian	<i>D.</i> adapted to muddy sedimentation.	<i>D.</i> banks resulted from baffling activity.	Lemosquet and Poncet(1974), Poncet(1991)
Tarim	Kalawuyi Fm.	Bashkirian-early Moscovian	marine facies in euphotic below wave action.	<i>D.</i> bafflestone	Mamet and Zhu(2005)
South China	Huanglong Fm.	Bashkirian-Moscovian	open-lagoonal and open-shallow marine environment in a carbonate ramp setting		Zho and Flugel(1986)
	Maping limestone	Kasimovion-Gzherian?	carbonate platform edge	<i>D.</i> bafflestone associated with beresellid(<i>Beresella</i> and <i>Dvinella</i>)	Li and Mamet(1993)
Japan	Omi limestone	Bashkirian-earliest Moscovian	Lagoon(calm water) environment in a Panthalassan open-ocean seamount setting	<i>D.</i> is incorporated into microbial boundstone.	Nakazawa(2001)
	Akiyoshi limestone	Bashkirian-Moscovian		bafflestone	Mamet(2001)

囲は採掘によって失われており、地名の由来である地形図東側にあった標高421mの南台(つぐねの頭)も完全に消失している。

本研究ではフズリナ生層序帯区分を上記の論文で使用しているOta(1977)の区分に従った。調査地域には下位より順に、*Millerella yowarensis*帯、*Pseudostaffella antiqua*帯、*Profusulinella beppensis*帯、*Akiyoshiella ozawai*帯、*Fusulinella biconica*の5つの石炭系フズリナ生層序帯が、大きく逆転し南西に向かって緩く傾斜して分布している。

数本の南北性の断層と石灰岩の一部にbroken limestone(Sano and Kanmera, 1991b)が見られるものの、石灰岩の保存は概して良く、生層序帯や岩相の連続性もよい。

鉾山の開発に伴い、*M. yowarensis*帯から*P. antiqua*帯にかけて、様々な造礁生物化石群によって構築された大規模な礁フレームワークが露出した。このフレームワークを含む石灰岩の生・岩相解析を基に、後期石炭

紀初期の生物礁複合体の堆積古環境と、この地域における礁環境区分の古地理的配置を復原している(Fig. 1B: 杵山・長井, 1990; 長井, 1998)。

2. 試料採集地点

今回使用した試料の採取地点をFig.1Bに示す。便宜的に元の地形図上に示しているが、図中に示した破線は現在の採掘境界を表しており原地形は既に失われている。

890214地点は、鉾山採掘開始後の標高374mの採石ベンチ壁面である(長井・杵山, 1995)。実際の採集地点は、この原地形図上の地点(標高約385m)から表層部を約10m削剥した位置である。試料採集地点の開発前の地表部は*Millerella yowarensis*帯上部に属し、逆転した地層を削剥した関係で、試料採集地点はこれより上位の*M. yowarensis*帯上部-*Pseudostaffella antiqua*帯の境界付近に属する(長井, 1993; 長井・杵山, 1995)。Iw-221'地点も同様に、原地形図上から表層

Geological age	Fossil zone	Reef facies zones			
		Reef core		Back reef	
		Lower reef front	Inner reef flat		
Carboniferous (part)	Moscovian (pt.)			▲ △	
	Bashkirian	<i>Profusulinella beppensis</i> Z.		○ ■ □	
		<i>Pseudostaffella antiqua</i> Z.	● ○	● ○	■ □
		<i>Millerella yowarensis</i> Z.	●		
Serp. (pt.)					

Fig. 3 Stratigraphic and environmental distribution of *Donezella* in the Akiyoshi reef complex. Symbols mean localities of *Donezella* specimens. Circles = Minami-dai, squares = Kanmuriyama, triangles = Ohachiyama. Black symbols are *Donezella* bind/bafflestone, white ones are *Donezella* bioclasts.

部を削剥した位置で、*P. antiqua*帯に属する。Md-1およびMd-2では鉾山西側残壁の碎石ベンチにおいて連続的に試料を採集した。これらの碎石ベンチは、それ

ぞれ標高390m, 385mで*P. antiqua*帯に属する。

3. *Donezella*産出層準

*Donezella*は調査地域の秋吉石灰岩から、原地性を示すboundstone、および破壊され再堆積した生砕物 (bioclasts) として産する。後者は時に密集してwackestone/packstoneないしpackstone/grainstoneとして産する。Fig. 3にこれらの産出層準を示す。

南台において、*Donezella*は*Millerella yowarensis*帯上部から*Profusulinella beppensis*帯に産し、特に*Pseudostaffella antiqua*帯から多産する。*M. yowarensis*帯上部では堆積不連続面 (長井, 1993) の直下から産出する。この不連続面直下の石灰岩は著しく再結晶しており、長井 (1993) はこの再結晶石灰岩に関して、「淡水影響下で再結晶した海成石灰岩で、その後、穿孔性生物によって形成された穿孔痕を伴う」と記載している。しかし、試料を再検討した結果、それらは穿孔痕ではなく、*Donezella* boundstoneが再結晶したものであることが明らかになった (Fig.4-1)。

また、冠山と御鉢山でそれぞれ行われた研究 (山中, 2001MS; 宮里, 2007MS) の石灰岩試料を再検討した結果、冠山で*P. antiqua*帯から*P. beppensis*帯に*Donezella*の産出が確認され、御鉢山からはさらに上位の*Akiyoshiella ozawai*帯から確認された。

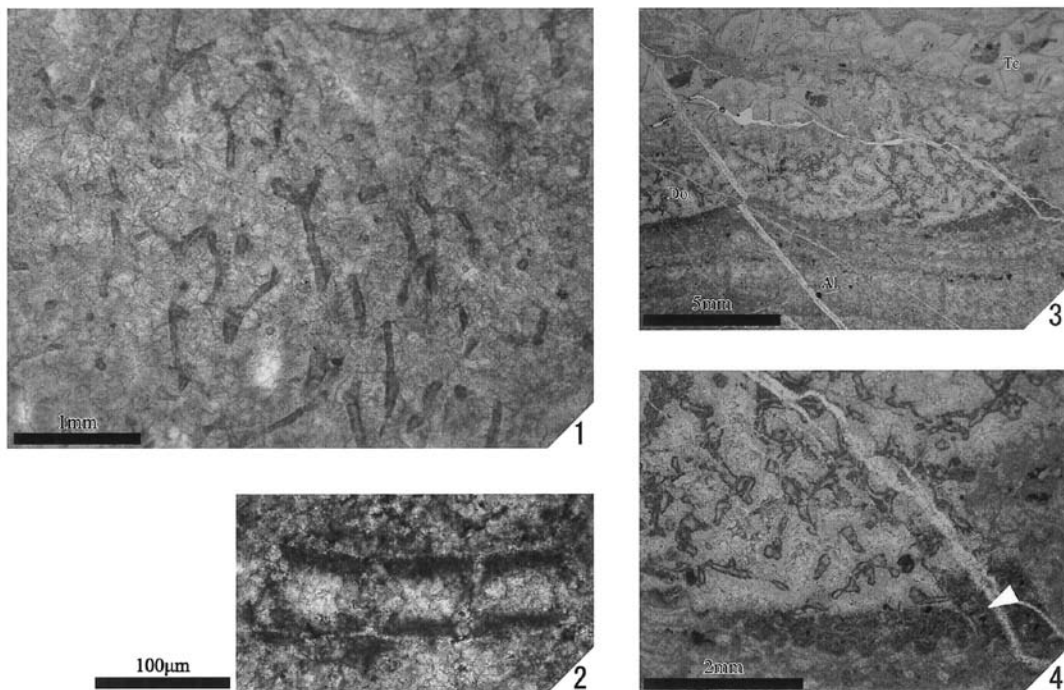


Fig. 4 1. *Donezella* limestone. Loc.89021403. 2. longitudinal section of a *Donezella* tube. Loc.Iw-221'. 3-4. *Donezella* unit of type A-1. Loc.89021403. 3. transvers section of *Donezella* (Do) and associated biota (Al; encrusting algae, Tc; tabulate corals). 4. *Donezella* associated with a carbonate-mud substrate (white arrow).

Ozawa and Kobayashi (1990) によると、南台と冠山、御鉢山で*Donezella*の産出が認められた化石帯は Bashkirian から Moscovian 下部に対比され、これまでの研究事例 (Table 1) に報告されている *Donezella* の産出層準とほぼ一致する。

Donezella

1. *Donezella*の形態

Mamet *et al.* (1987) による *Donezella* の形態復元図を Fig. 5 に示す。 *Donezella* は二股分岐する円筒形チューブ (直径70-160 μ m) からなる。またチューブの外壁 (wall) に直交する仕切り (partition, septum) によって仕切られた分節 (segments) を持つことで特徴づけられる。チューブの分岐角度は45-90°で、仕切りの部分でやや直径を減じ膨縮しているため、分節は樽型の形状を示す。円筒形チューブの外壁は透明カルサイト質の外側皮層 (outer layer) と黒色ミクライト質の内側皮層 (inner layer) の2層からなる。仕切りの中央部には1つの穴があいており、チューブを貫くように連続している (Della Porta *et al.*, 2002)。

秋吉石灰岩から産出した *Donezella* は、チューブの直径が80-150 μ m、仕切り板の間隔はチューブ直径と

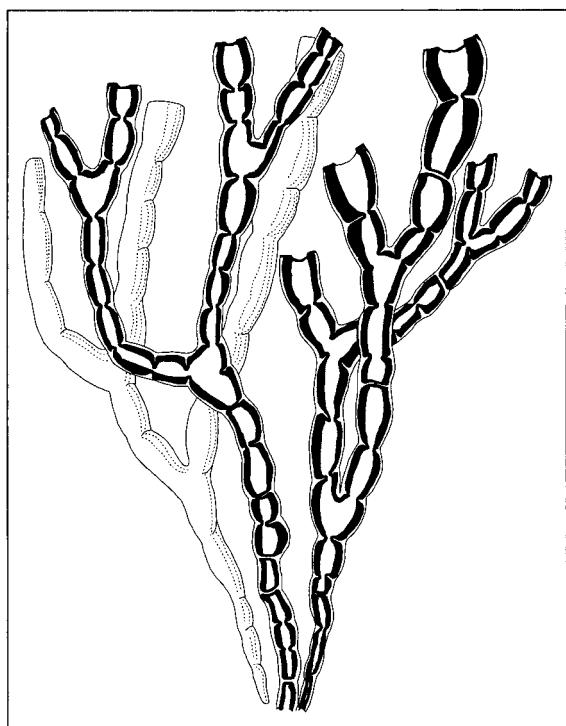


Fig. 5 Schematic reconstruction of *Donezella* (from Mamet *et al.*, 1987, fig. 16). Diameters of tubes, ranges from 70 to 160 μ m.

	Reef core		Back reef
	Lower reef front	Inner reef flat	
type A-1			
type A-2			
type A-3			
type B-1			
type B-2			

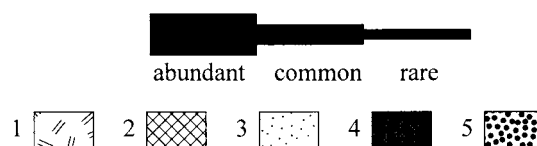


Fig. 6 Five different diagenetic altered forms of *Donezella*, their relative abundance and occurrence in the reef environments. 1. mosaic cement, 2. fibrous cement, 3. peloidal micrite, 4. micritic cement, 5. peloids.

ほぼ等しいものが多いが、間隔の広いものもみられる。仕切り板の厚さは10-20 μ m、中心部の穴の直径は5-10 μ mである。外側皮層の厚さは5-15 μ m、内側皮層は15-30 μ mである (Fig.4-2)。これらの特徴か

ら、これまでに報告された種のうちスペインのSan Emiliano層から報告された*D. lunaensis* Rácz 1964に最も類似していると考えられる。また南台の89021403地点から産した*Donezella*石灰岩は、海上露出による淡水続成の影響を受けたと考えられ著しく再結晶化しているが、チューブの外形のみが残されているため*Donezella*の樹枝状形態を確認する上で有効であった。これをMamet *et al.* (1987) やPoncet (1991) によって示された*Donezella*の形態復元図と比較し、Mamet *et al.* (1987) の復元図の妥当性を確認した。

*Donezella*はチューブが二股分岐を繰り返すことで樹枝状の集合体を形成し、チューブ間に細粒の堆積物をせき止め、チューブの周囲をセメントで覆われる。本稿ではこれら樹枝状の集合体が原地性であるとき、その内部の堆積物やセメントを含めて*Donezella*ユニットとして定義し、以下この用語を使用する。

2. 続成作用

*Donezella*ユニットは*Donezella*のチューブが二股分岐を繰り返して形成されているため、ユニット内部でチューブ間に微空間が形成されており、そこにセメント作用などの続成作用や細粒堆積物がみられる。ユニット内部の様子は続成作用や堆積物の占める割合により見た目を大きく変化させるため、続成作用のタイプに着目してユニットの分類を行った。Fig. 6に分類

したタイプの模式図とそれらの礁環境区分帯別の分布を示す。セメント物質が*Donezella*のチューブを直接縁取るように覆うものをType Aとし、続成作用によってセメントに覆われる前にミクライトやペロイドをせき止めているものをType Bとした。それらをさらに細分し5つのタイプに分類した。

Type Aのうち、チューブを繊維状セメント (fibrous cement) が縁取り、*Donezella*ユニット内の残りの空隙をモザイク状セメント (mosaic cement) が埋めているものをType A-1、チューブを繊維状セメントが縁取り、その周囲にペロイド状ミクライトなどの細粒堆積物をせき止めているものをType A-2、そしてチューブをミクライトセメント (micritic cement)、繊維状セメントの順に縁取り、その周囲に細粒堆積物をせき止めているものをType A-3とした。ユニット内を充填しているペロイド状ミクライトは、圧密を受けた形跡がなく、初生のペロイド状組織を保存していると考えられる。

Type Bはチューブの周囲にペロイド状ミクライトが堆積した後、その周囲もしくはユニット内の残りの空隙を繊維状セメントが縁取るものをType B-1とし、チューブの周囲にペロイド粒子が堆積し、その周囲もしくはユニット内の残りの空隙を繊維状セメントが縁取るものをType B-2とした。

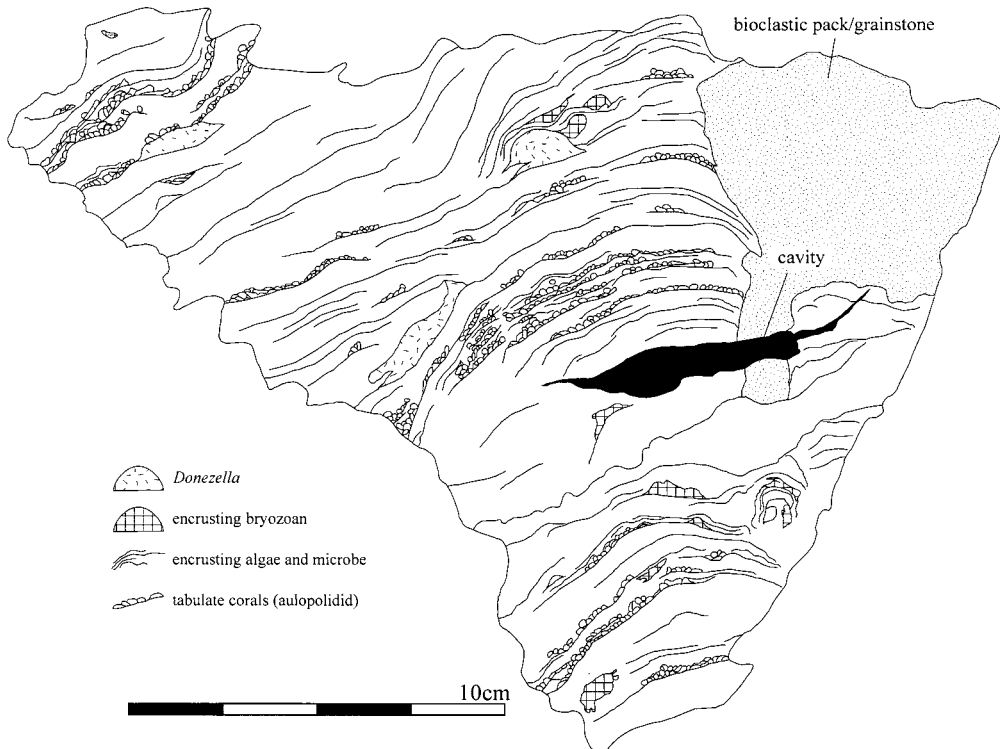


Fig. 7 Sketch showing *Donezella* occurrence in the binding reef framework from locality of 89021403.

*Donezella*産出石灰岩の産状

秋吉石灰岩より産出する*Donezella*の産状は生物礁内の堆積環境により異なる。以下に堆積環境区分別の産状の違いについて*Donezella*を含む石灰岩の岩相とあわせて詳述する。なお、boundstone (Dunham, 1962)の分類はEmbry and Klovan(1971)に従った。

1. Lower reef front垂帯

Reef front帯はreef core相の外洋側に位置し、秋吉生物礁複合体中で最も礁フレームワークの発達が良い場所である。Reef front帯はupper reef front垂帯とlower reef front垂帯に2分されている（長井, 1998）。Upper reef front垂帯のboundstoneは枝状・塊状の四放サンゴ類、塊状・不規則型のケーテテス類、被覆付着性のコケムシ類などの多様な造礁生物が構築する多彩なフレームワークが中心となる。一方で層状の藻類や微生物岩からなるbindstoneも各所で普遍的に見られる。Lower reef front垂帯はupper reef front垂帯に比べフレームワークの割合が減じ、塊状と束状の群体四放サンゴの割合が等しくなり、平板状四放サンゴが見られるようになる（長井, 1998）。

*Donezella*はupper reef front垂帯のframestone中からは産出せず、lower reef front垂帯のbindstone

(Algal microbial bindstone)中に副次的造礁生物(minor reef builder)として含まれる。層状藻類あるいは微生物岩を主要造礁生物とした厚い層状形態をもつbindstoneのスケッチをFig. 7に示す。このbindstoneには*Donezella*の他に、チューブ状被覆形態を持つ床板サンゴ(auloporidid)や被覆形態をもつコケムシ類も副次的造礁生物として含まれる。また、まれに*Donezella*ユニットの直径1-3cmの礫が、reef front帯に広く分布するウミユリ片やコケムシ片を主体とするrudstone中に産する。

*Donezella*ユニットはこれらのbindstone中にレンズ状もしくは半球状の形態で含まれる。そのサイズは幅1-5cm、厚さ0.5-2cmである。*Donezella*チューブは概して保存が悪く、いくつかのサンプルでかろうじて*Donezella*チューブが確認できた(Fig.4-3)。ユニット内部はセメントが卓越し、Type A-1のみが見られた(Fig.4-4)。多くの場合、*Donezella*ユニットは基盤となるbindstone上に直接形成されているが、まれに基盤上にわずかに堆積したlime-mudを押さえつけるようにユニットを形成している(Fig.4-4)。さらに周囲の層状藻類あるいは微生物岩に完全に被覆されてフレームワーク内に取り込まれている。しかし、*Donezella*のチューブに着目した場合、それらが基盤上に付着しているかどうかは確認できていない。

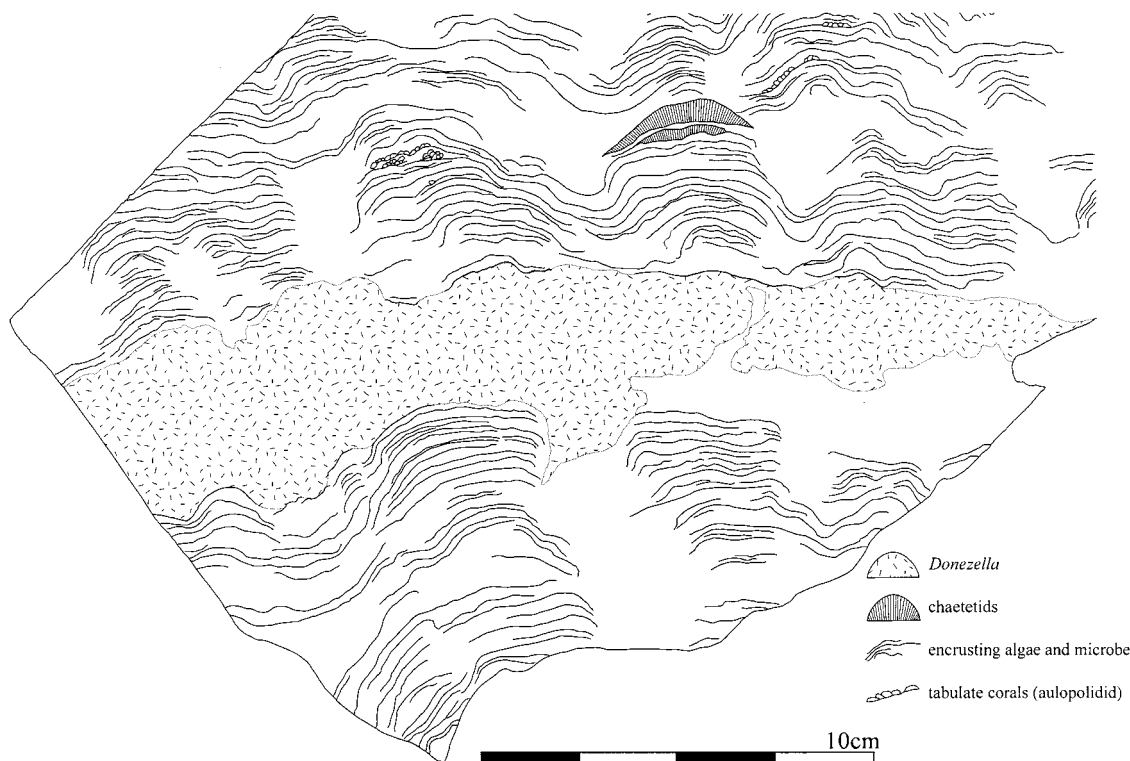


Fig. 8 Sketch showing *Donezella* occurrence in a vertical slab in the binding reef framework from locality of Iw-221'.

Donezella ユニットの周囲の boundstone と面 で接して いるが、 実際には *Donezella* のチューブが接する点があると考えられ、 三次元的な構造のユニットから一つの接点を見出すのは極めて困難なためであると考えられる。 さらにユニットの基盤への付着点の一つなのか複数なのかということも明らかではない。

2. Inner reef flat 垂帯

Reef flat 帯 は reef core 相 の reef crest 帯 と back reef slope 帯 間の平坦部であったと考えられる部分に相当する (長井, 1998)。 本帯は outer reef flat 垂帯 と inner reef flat 垂帯 に 2 分されている (長井, 1998)。 outer reef flat 垂帯 は 群体四放サンゴを主とする boundstone と ウードを含む packstone/grainstone で特徴づけられ、 水循環の良い環境と考えられる。 Inner reef flat 垂帯 は 層状藻類や微生物岩を主体とする boundstone と 様々な構成粒子からなる wackestone/packstone で特徴づけられ、 outer reef flat 垂帯 に比べて水循環の悪い環境であったと考えられる (長井, 1998)。

Donezella は outer reef flat 垂帯 からは見つからず、 inner reef flat 垂帯 を特徴づける microbial chaetetid bindstone や algal microbial bindstone/bafflestone を主体とする boundstone 中から多産

した。 ここでは *Donezella* ユニットは 層状藻類、 微生物岩やケーテテス類などの固着性生物とともに boundstone を形成し、 ユニットのサイズは数 cm から数 m と多様である。 これらの boundstone は Flügel (2004) で区分された LLH 型 (laterally linked hemispheroid type)、 もしくは SH 型 (stacked hemispheroid type) のストロマトライトに類似した構造を呈す。 これは南台の Iw-221' 地点 (Fig.1B) の石灰岩に典型的な例が見られる。 この地点で採集した石灰岩の研磨石板スケッチを Fig. 8 に示す。 この boundstone 中に産出した *Donezella* は、 層状藻類あるいは微生物岩を基盤としてユニットを形成し、 厚い層状形態を示す。 この研磨石板に保存されている *Donezella* ユニットは幅約 20cm、 厚さ約 5 cm であり、 この地点では水平方向に延長部が存在していたものと考えられる。 また、 野外観察において、 Md1-38 地点付近で厚さ 1.5m 以上の boundstone を形成しているのを確認した。

Inner reef flat 垂帯 の *Donezella* ユニットにはすべてのタイプの続成作用が見られるが、 Type A-2 および B-1 が最も豊富で、 Type B-2 は最も少ない (Fig. 6)。 Type A-2 と A-3、 B-1 の続成作用タイプは、 ときに混在し見分けがつきにくい場合があり、 *Donezella* チューブの観察も困難になる (Fig.9-1)。 Type A-1 は単独

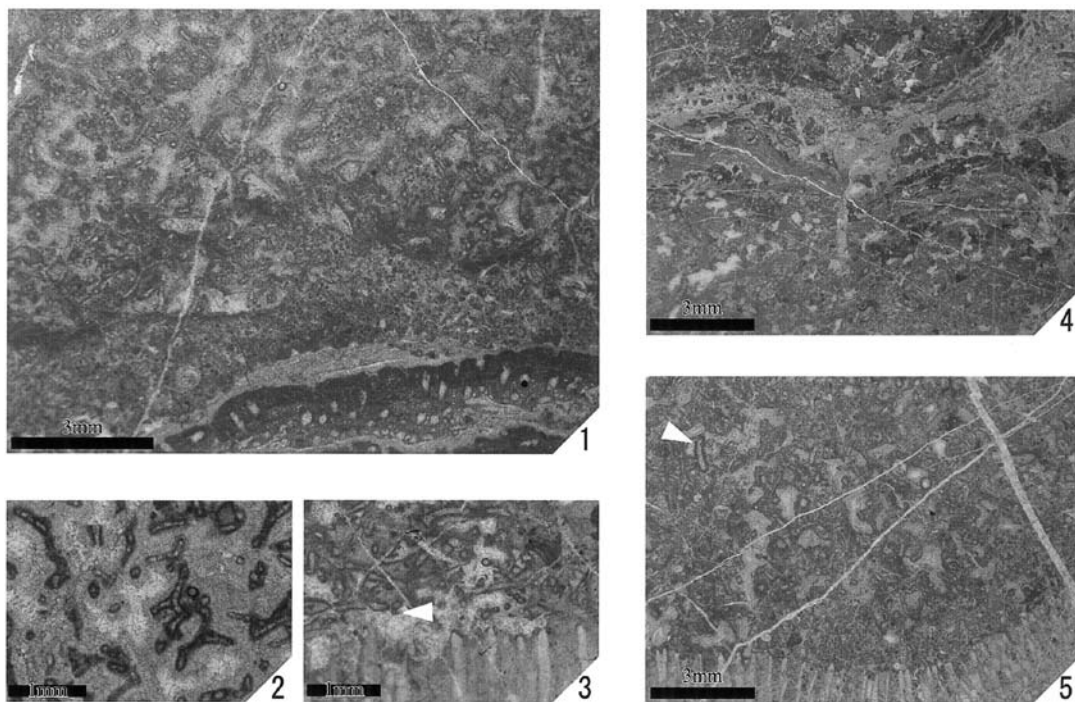


Fig. 9 1. Type A-2,3 *Donezella*, Loc.Iw-221'. 2. Type A-1 *Donezella*, Loc.Md1-30. 3. Type A-3 *Donezella*, Loc. Md1-32-2. 4. Type B-1,2 *Donezella*, Loc.Md2-7-3. 5. Type B-1,2 *Donezella*, Loc.Md1-37. The white arrow shows burrow.

でみられることが多く (Fig.9-2), 他のセメントタイプがみられる岩相よりも, より海水循環の良い環境で形成されたと考えられる. 本垂帯の *Donezella* ユニットの境界が必ずしも明瞭ではない. ユニットの基盤となる boundstone 上に数 mm から 1 cm の厚さでペロイド状ミクライトが多く見られ, その上位に *Donezella* のチューブが見られるようになる (Fig.9-1). ユニットの境界が明瞭な例ではケーテテス類を基盤とするものがある (Fig.9-3, 5). ここではチューブがケーテテス類の上位を這うような形態を示すものが見られるが (Fig.9-3), これらがケーテテス類に固着しているかどうかは確認できない. また, ユニットの上部は層状藻類や微生物岩に覆われることが多い (Fig.9-4).

Donezella ユニットの内部には小型有孔虫類や細粒の bioclasts を伴う以外には, その他の骨格性要素がほとんど含まれない. また, ユニットの内部の細粒堆積物充填部分中に環形類により形成されたと思われる棲管跡 (burrowing tube) が観察されることがあり, 部分的に内生の生物によって攪乱されたことを示して

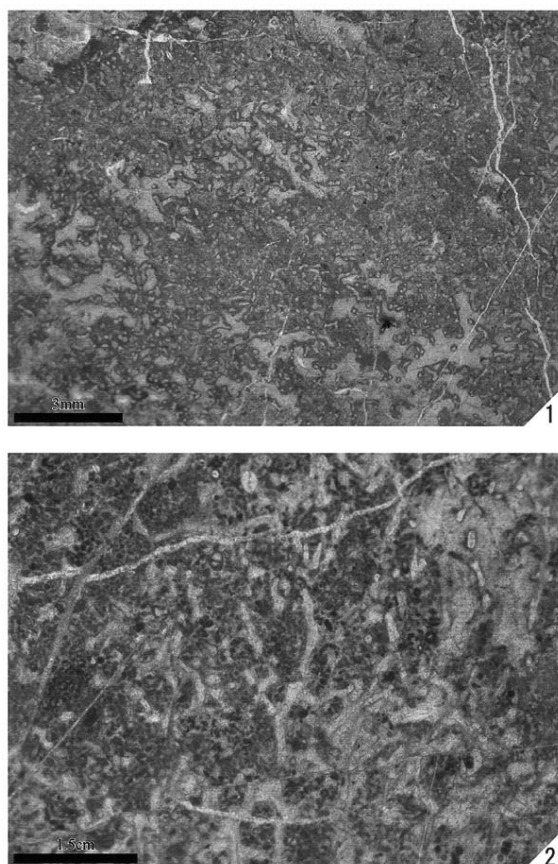


Fig.10 1-2. Type B-2 *Donezella*; 1. Loc. A-21. (Ohachiyama) 2. Loc. Ka-269. (kanmuriyama)

いる (Fig.9-5). この棲管の直径は数 mm 程度で, 粘着質物質で覆われたと思われる明瞭な内壁をもち, 空間内部はセメントで埋められている. これらは Type A-2 のミクライトやペロイド状ミクライトの部分でまれに観察される.

Inner reef flat 垂帯では破片化した *Donezella* チューブを含む wackestone/packstone も多産する. この wackestone/packstone は *Donezella* 片のほか, 有孔虫やウミユリ片, コケムシ片などの細~中粒の bioclasts が様々な割合で含まれる.

3. Back reef (Lagoon) 帯

Back reef 帯は reef core 相の back reef slope 帯に続く生物礁複合体の内側部分の静水環境域である (長井, 1998). 本帯はフズリナや dasycladacean, beresellid algae, phylloid algae, ungdarellacean algae の破片を含む wackestone/packstone の分布で特徴づけられる. この wackestone/packstone は *Donezella* チューブやフズリナ, ウミユリ, コケムシの破片を含む. 御鉢山 (Fig.1A) に分布する back reef 相石灰岩からは, 枝状形態をもつ *Komia* や *Cuneiphyucus* に特徴付けられる bafflestone とそれらの破片からなる wackestone/packstone の分布が認められる. 特に *Cuneiphyucus* を伴う bafflestone は, 御鉢山地域で豊富に産出する.

Donezella ユニットの内部には *Donezella* チューブによってせき止められた直径 200-300 μ m のペロイド粒子が卓越し, Type B-1 および B-2 の続成作用がみられる (Fig.10-1, 2). ペロイド粒子以外には小型有孔虫が含まれるが, 他の bioclasts はほとんどみられない. また, Type A-3 のような繊維状セメントに直接縁取られるチューブも認められるがごく稀である.

本帯は薄片レベルでの観察しか行っていないため, *Donezella* ユニットの外形やサイズの詳細について不明な点が多いが, 冠山 (Fig. 1A; 山中, 2001MS) の採集試料において, ユニットが集中して産出する例が観察されているため, おそらく一定規模 (幅 10cm-数 m) の *Donezella* ユニットを形成していたものと考えられる. 従って, *Donezella* は本帯に豊富に産する *Cuneiphyucus* や *Komia* とともに bafflestone mound を形成していた可能性が高い.

考 察

1. 生物礁内の *Donezella* の分布と産状および古生態学的意義

今回の研究結果から, 秋吉石灰岩にみられる *Donezella* の生物礁複合体における分布と産状には以

下の特徴がある。

- 1) 波当たりの最も強いreef crest帯からは産しない。また、枝状サンゴがboundstoneを構築するouter reef flat帯からも産しない。
- 2) reef front帯では、upper reef front帯を代表する枝状・塊状群体四放サンゴ類、塊状・不規則網目状ケータテス類、層状付着性コケムシ類などの構築するframestone中からは産出しない。Lower reef front帯にみられる層状藻類や微生物岩の造るbindstoneの層間には数cmサイズでレンズ状もしくはドーム状のユニットを形成する。
- 3) Inner reef flat帯ではストロマトライト様のbindstone中に層状のユニット（厚さ5cm、幅20cm以上）を形成し、ときに厚さ1.5mのboundstoneを形成する。
- 4) Back reef (lagoon) 帯では*Cuneiphyucus*や*Komia*を伴って幅10cm-数mのマウンドを形成したと考えられる。

上記のような分布や産状の特徴は、これまで*Donezella*の産出報告の少なかった秋吉生物礁複合体中でも、それらが副次的な造礁生物の役割を果たしていたことを示す。*Donezella*はreef crest帯とその周辺からは産出しないものの、lower reef front帯やinner reef flat帯から産出する。これは高エネルギーの外洋に面した環境でも、主要な造礁生物の形成するフレームワーク周辺部のやや海水循環エネルギーが減じる環境では、付随的にboundstoneの形成に貢献していたことを示唆する。特に外洋の海山頂部に発達した生物礁のreef core相石灰岩から*Donezella*の産出が認められたことは、それらがこれまで低エネルギー環境支持者と考えられていたことに疑問を提示するであろう。しかしながら、lower reef front帯やinner reef flat帯では、圧密作用を免れたペロイド状粒子が卓越するwackestone/packstoneがboundstone間のポケット状の環境で堆積したと考えられ、*Donezella*も海水循環エネルギーが低下するポケット状の環境で生息していた可能性が指摘できる。また、今回*Donezella*の産出が認められなかったouter reef flat帯やback reef slope帯も、同様のポケット状の環境を形成しやすいと考えられるため、*Donezella*が生息していた可能性がある。

*Donezella*ユニットのサイズに着目した場合、lower reef front帯では他の副次的造礁生物同様に数cmサイズ、inner reef flat帯では数cmから数m、back reef帯では10cmから数mのユニットを形成するというように、それぞれの堆積環境区分帯でサイズの変化が認められる。これは主に波の営力など、ユニットの成長を規定する環境要因の違いを反映した結果で

あると考えられる。これに関連して秋吉生物礁複合体では、造礁生物が堆積環境区分帯で成長形態を変化させる例が知られている（長井, 1985; 杵山・長井, 1990; West *et al.*, 2001）。しかしながら、*Donezella*の場合、チューブの集合体がユニットを形成するため、ユニットがドーム状やレンズ状、層状など比較的類似した形態を呈しやすい。そのため、環境区分帯によってユニットの形態に変化があったとは考え難い。

*Donezella*ユニットの続成作用については、Fig. 6に示すように環境ごとに卓越するタイプが異なる。礁前面のreef front相からback reef相にかけてセメントの割合が減じ、細粒堆積物の割合が増加することは、ユニットのサイズと同様に、環境ごとの海水循環エネルギーを反映していると考えられる。

しかし、微小なチューブから構成される*Donezella*が、lower reef front帯のような高い波浪エネルギーにさらされる可能性の高い場所で、ユニットを形成するための十分な強度を持っていたとは考えにくい。Inner reef flat帯では細粒堆積物がせき止められる前に、チューブを縁取る繊維状セメントがみられることから、ユニット内で急速にセメント作用が起こったことを示唆する。すなわち、生物礁環境ではチューブを繊維状セメントが縁取るType Aの続成作用が卓越し、これらのセメントがユニットの強度を増加させていたものと考えられる。これらのセメント作用について、Mamet (1991)は*Donezella*の生息時、チューブは粘着質の軟体部に覆われていることを示唆し、Della Porta *et al.* (2002)はその軟体部が腐敗するときにユニット内に嫌氣的な環境が形成されてセメント作用が急速に進行する可能性を論じている。またDavis and Nassichuk (1988)は、*Donezella*チューブを縁取る繊維状セメントがsynsedimentary cementであると報告している。しかし、*Donezella*ユニットのセメント作用について詳しく研究された例はほとんどなく、セメント作用の時期や要因にはより詳しい検討が必要である。

2. 他の研究事例との比較

これまでの、特に欧米の研究事例は、主に陸棚域における低エネルギー環境のマウンド内に見出される*Donezella*の報告である。Table 1にそれらをまとめ、産出が報告された地層の堆積環境を示す。これらの研究事例では、*Donezella*が基盤あるいは堆積物上に付着する能力を有していた可能性や、また*Donezella*がバイオハームを構築した可能性について議論されてきた。*Donezella*チューブの基盤への付着については、本属を最初に記載したMaslov (1929)が形態復元作業を通して、これらが細粒堆積物に根を張るように付

着成長することを図示した。しかしながら、Poncet (1991) はこのことについて、これまで*Donezella*の付着成長を証明した研究例はないことを述べているが、彼も基盤もしくは堆積物上に付着する*Donezella*の形態復元図を示している。秋吉石灰岩から産する*Donezella*は、本研究においてチューブの付着部分を直接観察することはできなかったものの、ユニットが含まれるboundstoneの産状は、それらが基盤上に固着することを示している。

*Donezella*によるバイオハーム構築の可能性については、*Donezella* mound内の*Donezella*チューブの占める体積的割合が5-10%でしかないことから、むしろセメント作用やlime-mudの集積がマウンドの構築に重要な役割を果たしているという報告もある(Riding, 1979)。しかし、Table 1に示すように、*Donezella*が比較的大規模なバイオハームの主要な構築者であると報告している研究事例は多くみられる。また、それらの堆積古環境は、浅海・低エネルギー環境と限定的に考えられているが(Rich, 1967; Riding, 1979; Bowman, 1979; Mazzullo, 1981など)、実際には半深海(Proust *et al.*, 1996; Della Porta *et al.*, 2002)や、高エネルギー環境(Racz, 1964; Eichmuller, 1985)からの報告もあり、これらは*Donezella*が多様な環境に適応できたことを示唆する。いずれにしても石炭紀後期初め頃の炭酸塩堆積場において、*Donezella*が重要な生物岩構成要素の一つである(West, 1988)にも関わらず、各炭酸塩堆積場における堆積環境ごとに*Donezella*ユニットのサイズや続成作用の違い、他の造礁生物との関係について記載された研究事例は少ない。これはDella Porta *et al.* (2002)が指摘しているように、それぞれの研究事例が限られた露頭条件の下で報告されたものであり、1つの炭酸塩堆積場全体を通して*Donezella*の産状を検討した研究が少ないことに関係していると考えられる。秋吉石灰岩においては、堆積環境区分帯ごとにユニットの産状に明瞭な違いが認められることは、秋吉石灰岩が高エネルギー環境下の大洋型生物礁起源で、内部に多様な環境の違いを伴っていたことに起因すると考えられる。

長井(1998)は、石炭紀後期初め頃の秋吉生物礁複合体にみられる明瞭な分帯構造が、現世の大洋型生物礁と極めて類似の構造を持つことを指摘し、生物礁は造礁生物が波浪に適応して構築した構造物である以上、同じ環境で形成された生物礁が同じ構造をもつことは必然であることを論じている。秋吉生物礁複合体で強固なフレームワークを構築している造礁化石群は、同時代に大陸縁辺の陸棚域にも分布していたにも関わらず、それら地域では強固なフレームワークを形

成しない(Copper, 1988)。長井(1998)はデボン紀後期の大量絶滅イベント以降、陸棚域の化石群が礁を構築することを抑制された要因(気候の寒冷化など)が、大洋域に限り作用していないためであると推定し、この時代の秋吉生物礁複合体の特異性を論じている。

秋吉石灰岩に産出した*Donezella*と陸棚域での研究事例を比較すると、造礁生物が構築した明瞭な分帯構造の有無こそが、堆積環境区分帯ごとに*Donezella*の産状の違いを生み出す要因となっており、改めて秋吉生物礁複合体の特異性を支持する1つの例が明らかになったと考えられる。

まとめ

1. 秋吉石灰岩石炭系の*Millerella yowarensis*帯上部～*Akiyoshiella ozawai*帯(Bashkirian-Moscovian下部)中に、これまで報告の少なかった所属不明生物*Donezella*が多く含まれることを確認した。
2. *Donezella*は分岐したチューブからなる枝状分岐構造を形成し、この時代の秋吉生物礁複合体を構築するboundstone中に副次的造礁生物として産することを明らかにした。
3. 調査地域のlower reef front垂帯とinner reef flat垂帯では主に層状藻類と微生物岩の造るbindstone中にレンズ状、ドーム状、層状などの形状で含まれる。さらに、東秋吉台の同時代のback reef帯では*Donezella*単独、あるいは他の藻類(*Cuneiphyucus*)と共にbafflestoneを形成する。
4. 続成作用のタイプにより*Donezella*ユニットは、2つに大別できる。セメント物質が*Donezella*のチューブを直接覆うものをType A、チューブの周囲に細粒堆積物が堆積した後にセメント化するものをType Bとして区分した。ユニットType Aはlower reef front垂帯とinner reef flat垂帯に多く産出し、Type Bはback reef帯に多産する。
5. 上記の特徴は、*Donezella*が秋吉生物礁複合体中で副次的な造礁生物の役割を果たしているが、波浪に対する強度を持っていたとは言い難く、比較的低エネルギー環境に生息していたことを示している。また、*Donezella*ユニット内の急速なセメント作用が脆弱な*Donezella*のチューブに強度を与えていた可能性が高いと考えられる。
6. 欧米の研究事例と比較した場合、秋吉石灰岩中の*Donezella*はbindstone中で他の造礁生物に付着成長しており、生物礁複合体内の環境によりその産状を変化させている。秋吉生物礁では、造礁生物が波浪抵抗能力を発揮して明瞭な環境区分帯を形成してお

り, そのことが*Donezella*の多様な産状もたらした要因である。

謝 辞

本研究を進めるにあたり, 野外調査や試料採集に際し住友大阪セメント(株)秋芳鉱山および秋芳町立秋吉科学博物館には多大な便宜を計っていただいた。福岡大学理学部の上野勝美助教授と杉原薫博士には石灰岩の堆積相について有益なご助言を頂いた。カンザス州立大学のR. West教授には, 本稿の査読をしていただき, 有益なご助言をいただいた。ここに記して以上の方々に感謝の意を表す。

引用文献

- Bahamonde, J. R., Kenter, J. A. M., Della Porta, G., Keim, L., Immenhauser, A. and Reijmer, J. J. G., 2004, Lithofacies and depositional processes on a high, steep-margined Carboniferous (Bashkirian-Moscovian) carbonate platform slope, Sierra del Cuera, NW Spain. *Sediment. Geol.*, 166, 145-156.
- Bowman, M. B. J., 1979, The depositional environments of a limestone unit from the San Emiliano Formation (Namurian, Westphalian), Cantabrian Mts., NW Spain. *Sediment. Geol.*, 24, 25-43
- Choh, S. J. and Kirkland, B., 2006, Sedimentologic role of microproblematica *Donezella* in a lower Pennsylvanian *Donezella*-siliceous sponge-dominated carbonate buildup, frontal Ouachita thrust belt, Oklahoma, U.S.A. *Jour. Sediment. Res.*, 76, 152-161.
- Copper, P., 1988, Ecological succession in Phanerozoic reef ecosystem: Is it real? *Palaios*, 3, 136-152.
- Davis, G. R., and Nassichuk, W. W., 1989, Upper Carboniferous tubular algal boundstone reefs in the Otto Fiord Formation, Canadian Arctic Archipelago., *In* Geldsetzer, H. H., James, N. P., and Tebutt, G.E. eds., *Reefs: Canada and Adjacent Areas.*, *Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol.*, 13, 649-657.
- Della Porta, G., Kenter, J. A. M. and Bahamonde, J. R., 2002, Microfacies and paleoenvironment of *Donezella* accumulations across an Upper Carboniferous high-rising carbonate platform (Asturia, NW Spain) . *Facies*, 46, 149-168.
- Della Porta, G., Kenter, J. A. M., Bahamonde, J. R., Immenhauser, A. and Villa, E., 2003, Microbial boundstone dominated carbonate slope (Upper Carboniferous, N Spain): Microfacies, lithofacies distribution and stratal geometry. *Facies*, 49, 175-207.
- Dunham, R. J., 1962, Classification of carbonate rocks according to depositional texture. *Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 1, 108-121.
- Eichmuller, K., 1985, Die Valdeteja Formation: Aufbau und Geschichte einer oberkarbonischen Karbonatplattform (Kantabrisches Gebirge, Nordspanien). *Facies*, 13, 45-154
- Embry, A. F. and Klovan, J. E., 1971, A Late Devonian reef tract on northeastern Banks Islands, Northwest Territories. *Canad. Petrol. Geol. Bull.*, 19, 730-781.
- Flügel, E., 2004, *Microfacies of Carbonate Rocks*. Springer-Verlag, 976pp.
- Hensen, C., Dingle, P. S. and Schäfer, P., 1995, Primary and diagenetic mud mound genesis in the San Emiliano Formation of the Carmenes syncline (Wstphalian B/C, Cantabrian Mts., N Spain). *Facies*, 32, 31-36.
- 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」, 開文堂, 223-238.
- 勘米良亀齡, 1983, 西日本上部古生界の堆積構造過程に関する一問題. 日本地質学会西日本支部第100回例会記念シンポジウム論文集, 67-76.
- Lambert, L. L., and Robert, J. S. Jr., 1988, Carbonate facies and stratigraphic framework of Middle Magdalena (Middle Pennsylvanian), Hueco Mountains, West Texas [Abstr.]. *AAPG Bull.*, 72, p.101.
- Lemosquet, Y. and Poncet, J., 1974, Présence de *Donezella lunaensis* Racz 1964 (Codiaceae) dans les séries namuro-bachkiriennes du versant méridional de l'anticlinal de la Chebket Mennouna (bassin de Béchar, Sahara Sud-Oranais). *Rev. Micropaléont.*, 17, 33-37.
- Li, C. and Mamet, B., 1993, Late Carboniferous and Early Permian algal microflora (Liuzhou, South China). *Bull. Canad. Petrol. Geol.*, 41, 70-78.
- Mamet, B., 1991, Carboniferous calcareous algae. *In* Riding, R. ed., *Calcareous algae and stromatolites*, Springer-Verlag, 370-441.
- Mamet, B., 2001, Carboniferous marine algae, lower part of Akiyoshi Limestone Group, Japan. *Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol.*, 19, 482-528.
- Mamet, B., Nassichuk, W. and Roux, A., 1979, Algues et stratigraphie du Paléozoïque supérieur de l'Arctique Canadian. *Bull. Cent. Rech. Expr.-Prod. Elf-Aquitaine*, 3, 669-683.
- Mamet, B., Roux, A. and Nassichuk, W., 1987, Algues carbonifères et permienne de l'Arctique canadien. *Bull. Canad. Petrol. Geol.*, 342, 1-143.
- Mamet, B. and Stemmerik, L., 2000, Carboniferous algal microflora, Kap Jungersen and Foldedal Formations, Holm Land and Amstrup Land,

- eastern North Greenland. In Stemmerik, L. ed., Palynology and deposition in the Wandel Sea Basin, eastern North Greenland. *Geol. Greenland Surv. Bull.*, 187, 79-101.
- Mamet, B. and Zhu, Z., 2005, Carboniferous and Permian algal microflora, Tarim Basin (China). *Geologica Belgica*, 8 (1-2), 3-13
- Maslov, V. P., 1929, Some microscopical algae of the Carboniferous limestones of the Donetz Basin (in Russian with English summary). *Akad. Nauk SSSR, Vsesoyuznii geologo-razvedochnii*, 48 (10), 1519-1542.
- Mazzullo, S. J., 1981, Facies and Burial diagenesis of a carbonate reservoir: Chapman Deep (Atokan) Field, Delaware Basin, Texas. *AAPG Bull.*, 65, 850-865.
- 宮里奈央, 2007MS. 秋吉石灰岩層群下部層(石炭系)中にみられる黒色礫岩について. 琉球大学理学部物質地球科学科地学系卒業論文, 19pp.
- 長井孝一, 1979, 秋吉石灰岩層群下部層中にみられる礁性石灰岩について. *地球*, 1 (9), 661-667.
- Nagai, K., 1985, Reef-forming algal chaetetid boundstone found in the Akiyoshi limestone Group, southwest Japan: (Reconstruction of the "Akiyoshi Organic Reef" — I). *Bull. Akiyoshi-dai Mus. Nat. Hist.*, 20, 1-15.
- 長井孝一, 1993, 秋吉石灰岩層群中の堆積不連続構造と化石カルスト. *洞窟学雑*, 18, 42-55.
- 長井孝一, 1998, 石炭紀秋吉生物礁複合体の形成過程. 石炭紀生物礁複合体の形成メカニズムと時代遷移過程の解明, 平成8-9年度科学研究費補助金成果報告書. 琉球大学, 5-43.
- 長井孝一・太田正道, 1980, 山口県秋吉台南台地域の地質. その1: 層序および地質構造. *九大教養地学研報*, 21, 7-15.
- Nagai, K., Kido, E. and Sugiyama, T., 2007, Late Palaeozoic oceanic reef complex, Akiyoshi limestone, Japan. In Álvaro, J. J., Vennin, E., Munnecke, A., Boulvain, F., Vachard, D. and Aretz, M. eds., *Facies from Palaeozoic reefs and bioaccumulations. Musée d'histoire Naturelle de Paris*, 257-259.
- 長井孝一・杵山哲男, 1995, 円盤状四放サンゴ群体を利用した秋吉生物礁複合体礁前面斜面の傾斜角の復元. *九大理研報 (地球惑星)*, 19 (1), 11-27.
- Nakazawa, T., 2001, Carboniferous reef succession of the Panthalassan open-ocean setting: example from Omi Limestone, Central Japan. *Facies*, 44, 183-210.
- 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. *秋吉台科博館報*, 5, 1-44.
- Ota, M., 1977, Geological studies of Akiyoshi, Part 1: General geology of Akiyoshi Limestone Group. *Bull. Akiyoshi-dai Mus. Nat. Hist.*, 12, 1-33.
- Ozawa, T. and Kobayashi, F., 1990, Carboniferous to Permian Akiyoshi limestone Group. *4th International Symposium on Benthic Foraminifera, Guidebook for Field Trip No.4, Akiyoshi*, 31pp.
- Poncet, J., 1991, Les *Donezella* (algues vertes calcaires) du Carbonifère moyen du bassin de Béchar (Sahara Algérien) - Dynamique de peuplement et paléocologie. *Rev. Micropaléont.*, 34, 351-359.
- Proust, J.-N., Vennin, E., Vachard, D., Boisseau, T., Chuvashov, B., Ivanova, R., Masse, P. and Maslo, A., 1996, Sedimentological and biostratigraphical analysis of the Bashkirian stratotype (southern Urals, Russia). *Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine*, 20, 2, 341-365.
- Rácz, L., 1964, Carboniferous calcareous algae and their associations in the San Emiliano and Lois-Ciguera Formations (Prov. León, NW Spain). *Leidse Geol. Meded.*, 31, 1-112.
- Rácz, L., 1965, Late Paleozoic calcareous algae in the Pisuega basin (N. Palencia Spain). *Leidse Geol. Meded.*, 31, 241-260.
- Rácz, L., 1984, *Iberiaella*, a new fossil alga from the middle Carboniferous of NW Spain. *Geol. Mijnb.*, 63, 333-336.
- Rich, M., 1967, *Donezella* and *Dvinella*, widespread algae in Lower and Middle Pennsylvanian rocks in East-Central Nevada and West-Central Utah. *Jour. Paleont.*, 41, 973-980.
- Rich, M., 1969, Petrographic analysis of Atokan carbonate rocks in Central and Southern Great Basin. *AAPG Bull.*, 53, 340-366.
- Riding, R., 1979, *Donezella* bioherms in the Carboniferous of the southern Cantabrian Mountains, Spain. *Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf Aquitaine*, 3, 787-794.
- Samankassou, E., 2001, Internal structure and depositional environment of Late Carboniferous mounds from the San Emiliano Formation, Carmenes Syncline, Cantabrian Mountains, Northern Spain. *Sediment. Geol.*, 145, 235-252.
- Sano, H. and Kanmera, K., 1991a, Collapse of ancient reef complex — What happened during collision of Akiyoshi reef complex? — Geological setting and age of Akiyoshi terrane rocks on western Akiyoshi-dai plateau. *Jour. Geol. Soc. Japan*, 97 (2), 113-133.
- Sano, H. and Kanmera, K., 1991b, Collapse of ancient reef complex — What happened during collision of Akiyoshi reef complex? — Broken limestone as collapse products. *Jour. Geol. Soc. Japan*, 97 (3), 217-229.
- Sano, H. and Kanmera, K., 1991c, Collapse of ancient reef complex — What happened during collision

- of Akiyoshi reef complex ? – Limestone breccias, redeposited limestone debris and mudstone injections. *Jour. Geol. Soc. Japan*, 97 (4), 297-309.
- Sano, H. and Kanmera, K., 1991d, Collapse of ancient reef complex – What happened during collision of Akiyoshi reef complex ? – Sequence of collisional collapse and generation of collapse products. *Jour. Geol. Soc. Japan*, 97(8), 631-644.
- 杉村昭弘, 1997, 秋吉石灰岩層群中にみられるフレームワークを形成したこけ虫類について. 坂上澄夫教授退官記念論文集, 53-62.
- 杵山哲男・長井孝一, 1990, 秋吉石灰岩層群産Auloporoid Coralsの成長形態について. 秋吉生物礁複合体における造礁生物群の古生態学的研究 I. 秋吉台科博館報, 25, 7-25.
- Sugiyama, T. and Nagai, K., 1994, Reef facies and paleoecology of reef-building corals in the lower part of the Akiyoshi limestone Group (Carboniferous), Southwest Japan. *Cour. Foesch.-Inst. Senckenberg*, 172, 231-240.
- Watkins, R., 1999, Upper paleozoic bioherms in island-arc Carbonates of the eastern Klamath Terrane, California. *Paleontol. Res.*, 3 (3), 151-161.
- West, R. R., 1988, Temporal change in Carboniferous reef mound communities. *Palaios*, 3, 152-169.
- West, R. R., Nagai, K. and Sugiyama T., 2001, Chaetetid substrates in the Akiyoshi Organic Reef Complex, Akiyoshi-dai, Japan. *Bull. Tohoku Univ. Museum*, 1, 134-143.
- 山中貴子, 2001MS, 東秋吉台冠山地域の秋吉石灰岩の地質と石灰岩の堆積古環境. 琉球大学理学部物質地球科学科地学系卒業論文, 13pp.
- Zhou, Z. and Flügel, E., 1986, Carbonate ramp deposition: Middle to Upper Carboniferous microfacies of eastern Anhui and southern Jiangsu, China. *Facies*, 14, 201-234.