

# 下部白亜系銚子層群から産出したシロアリ類コプロライト

伊左治鎮司

千葉県立中央博物館  
〒260-8682 千葉市中央区青葉町955-2  
E-mail: isaji@chiba-muse.or.jp

(2022年9月13日投稿；2023年1月27日改訂；1月31日受理)

**要旨** 千葉県銚子市に分布する下部白亜系銚子層群の浅海成堆積物から産出したシロアリ類のコプロライトを報告する。コプロライトは亜円筒形で、六角形の断面を持ち、長軸の大きさが1 mmを超えないことから、生痕種 *Microcarpolithes hexagonalis* Vangerow に同定される。これは日本初のシロアリ類コプロライトの報告であるとともに、下部白亜系からのアジアにおける2例目の産出記録となる。このコプロライトの存在は、乾いた木材を餌にできる乾燥適応したシロアリ類が、パレミアン期までにはユーラシア大陸に広く生息していたことを示唆する。また、前期白亜紀におこったとされるシロアリ類の進化的放散を裏付ける化石記録として重要である。

**キーワード**：コプロライト，シロアリ類，銚子層群，*Microcarpolithes hexagonalis*

シロアリ類は、ゴキブリ目シロアリ科に属する昆虫であり、その起源は中生代ジュラ紀に遡るとされる (Vršanský & Aristov, 2014; Zhao *et al.*, 2021)。シロアリ類は、下等シロアリと高等シロアリに大分される (神原, 2012)。下等シロアリは、現生のほとんどの種が木を食べており、中でもレイビシロアリ亜科シロアリ類 (Kalotermitinae) は、乾材シロアリ (drywood termites) と呼称されるように、湿った材や腐朽材には生息せず、含水率の低い乾いた木材 (気乾材) を餌にする乾燥適応的なシロアリである (神原, 2012)。これらのシロアリ類は、水がほとんどない環境において水分を効率よく再吸収できるよう、直腸内で6個の直腸腺 (rectal pad) を締め上げて、排泄物から水分を徹底的に絞り上げることを可能としている (Noirot & Noirot-Timothee, 1977; Zukowski & Su, 2020)。そのため、これらが形成する糞粒 (faecal pellets) は、他のシロアリ類に比べて極めて固く乾燥しており、直腸腺の鋳型として形成される6つの稜が際立った亜円筒形を呈することが知られている (Colin *et al.*, 2011)。アメリカカンザイシロアリ *Incisitermes minor* (Hagen, 1858) などは、建設資材や住居の木材を食害する害虫とされ、その糞粒は被害を発見する手がかりとしても利用されているほどである (神原, 2012)。同様な形状の糞粒は、ムカシシロアリ亜科シロアリ類 (Mastotermitinae) にも知られており、その食性を反映したものとされる (Colin *et al.*, 2011)。

炭質物を主成分とする固く乾いたシロアリ類の糞粒は、微生物による分解を受けにくく、堆積物中に埋積されれば化石として残りやすいと想像される。実際、シロ

アリ類のコプロライトと推定される化石は、世界各地の前期白亜紀から完新世までの地層から知られている (Colin *et al.*, 2011)。また、白亜紀中期の琥珀中に、シロアリ類の体化石と共に糞粒が包含されて産出した例もある (Zhao *et al.*, 2020)。日本では、琥珀中の昆虫化石をはじめ、多くの中生代昆虫化石が報告されているが、それらに伴ったコプロライトの産出例は知られていない (大山ほか, 2020)。

本論文は、千葉県銚子市に分布する下部白亜系銚子層群から産出したシロアリ類のコプロライトを記載し、共産化石や堆積相との関連について議論する。また、アジア地域における前期白亜紀のシロアリ類コプロライトの産出意義についても言及する。

## 地質概説

千葉県北東端の銚子半島沿岸に分布する銚子層群 (鹿間・鈴木, 1972) は、下位より海鹿島層、君ヶ浜層、犬吠埼層、西明浦層及び長崎鼻層の5層から構成される (Obata *et al.*, 1982)。基底礫岩層である海鹿島層には、本地域の基盤岩である先白亜系の愛宕山層群から供給されたチャート礫が多量に包含される。君ヶ浜層及び犬吠埼層、西明浦層では砂岩泥岩互層が卓越し、外浜から陸棚における堆積物とされる。犬吠埼層などに見られる砂岩層が卓越する層準においては、ハンモック状斜交層理などの堆積構造が発達することから、暴風卓越型の浅海成陸棚堆積物と解釈されている (Katsura *et al.*, 1984; 石垣・伊藤, 2000)。長崎鼻層は、陸棚内の盆地に堆積し

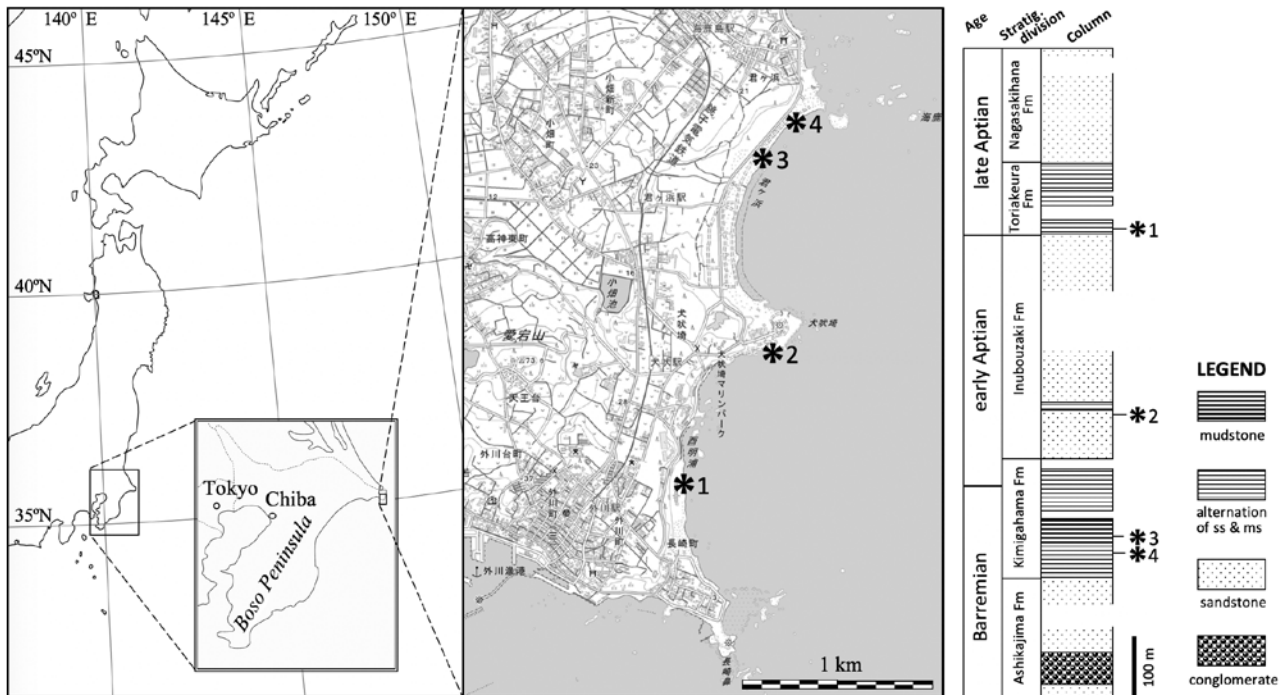


図1. 化石産出地点と産出層準. 国土地理院発行の2万5千分の1地形図を利用. 地層区分及び岩相, 地質時代はObata & Matsukawa (2009)より引用して作図.

たタービダイト相とされる (Obata & Matsukawa, 2007).

銚子層群の地質時代は, アンモノイド類化石によって議論され, 白亜系パレミアン階から下部アルビアン階を示すと考えられている (小島ほか, 1975; Obata *et al.*, 1982; Obata & Matsukawa, 2007, 2009など). さらに, 君ヶ浜層においては, 有孔虫化石および花粉化石によっても議論され, パレミアン階であることが示されている (Obata *et al.*, 1982; Legrand *et al.*, 2011). 西明浦層は, 小島ほか (1975) によって, *Chelonicer* (*Epicheloniceras*) sp. の産出により上部アプチアン階の下部と解釈された. 最上位の長崎鼻層は大型化石を産しないが, 西明浦層の分布域で転石として採集された *Douvilleceras* sp. に基づいて, アルビアン階最下部である可能性が指摘されている (Obata & Matsukawa, 2009). 近年, 中畑ほか (2016) は, レーザーアブレーション誘導結合プラズマ質量分析計 (LA-ICPMS) を用い, 長崎鼻層の砂岩がアルビアン階の碎屑性ジルコンを多数含むことを明らかにし, ウラン・鉛年代測定法によって, 本層がアルビアン階あるいはさらに若いセノマニアン階に及ぶ可能性を示した.

銚子層群は, 碎屑岩から産出する動物化石や植物化石の他にも, 琥珀を多産することでも知られており, 琥珀中に包含された昆虫化石が多数報告されている (塚田, 1992; Fujiyama, 1994; 松原, 2009; Perkovsky *et al.*, 2020).

本論文で報告するコプロライトは, 1998年から2019年までに, 千葉県銚子市君ヶ浜から西明浦にかけての海岸沿いの4地点で, 露頭より直接採集した岩石より得られた (図1). 以下に, それぞれの地点について, 化石包含層の岩相及び共産化石, 産出層準について概要を述べる.

【地点1】西明浦海岸中部 (35°41'57.0"N, 140°51'47.0"E; 図1)

泥岩が卓越する砂泥互層が干潮時に露出する. コプロライトは, 琥珀と植物の材化石を多く含む泥岩より

産出する. 本層準に含まれる植物の材化石は, 長径が数十センチメートルになる大型のものが多く, その多くにニオガイ類の穿孔が認められる. 軟体動物や棘皮動物等は稀である. 本地点は, 小島ほか (1975) の Loc. 7321 にあたり, 西明浦層の最下位に位置する (Obata & Matsukawa, 2009).

【地点2】犬吠埼南部の遊歩道脇 (35°42'23.7"N, 140°52'05.1"E; 図1)

ハンモック状斜交層理が発達する淘汰のよい中粒砂岩層が卓越する. この砂岩層中に, 葉理の発達した層厚10cmほどの炭質層が挟在され, 多量の植物化石の薄片に伴ってコプロライトが産出する. 本地点は, 小島ほか (1975) の Loc. 2619 に近く, 犬吠埼層の下部層準に相当する (Obata & Matsukawa, 2009).

【地点3】君ヶ浜海岸中部 (35°42'57.2"N, 140°52'03.2"E; 図1)

泥岩優勢な砂泥互層の露頭が小規模に露出する. 本地点では, 数ミリメートルから数センチメートル大の塊状の炭質物が密集する層準よりコプロライトが産出する. 本層準では, 棘皮動物や軟体動物等の大型化石を稀に伴う. 本地点は, 鹿間・鈴木 (1972) の Loc. 10 に近いと推定され, 君ヶ浜層の中部層準にあたり, 後述する地点4の約25m上位に位置する層準と思われる (Obata & Matsukawa, 2009).

【地点4】君ヶ浜海岸北部 (35°43'03.9"N, 140°52'10.9"E; 図1)

泥岩優勢な砂泥互層が干潮時に露出する. コプロライトは, 砂泥互層中にレンズ状に挟在されるハンモック状斜交層理を示す細粒砂岩層から産出する. 本層準では二枚貝類, 巻貝類及びアンモノイド類の貝殻片, 棘皮動物の骨格片が多数集積するほか, 魚類の耳石, サメ類の歯, 有孔虫, 介形虫なども伴って産出する. 本地点及び貝化石産出層準は, 先行研究で幾度も調査されており, 鹿間・鈴木 (1972) の Loc. 09, 小島ほか (1975)

の Loc. 7316, Kase & Maeda (1980) の Loc. 2, 及び Isaji *et al.* (2022) において研究された微小巻貝化石を包含する層準に該当し, 君ヶ浜層の基底から約 50 m 上位にあたる (Obata *et al.*, 1982).

### 材料と方法

本論文で扱ったコプロライトは, 野田・金 (2004) に準じて, ボロン法による泥質岩の分解法を用いて岩石から抽出した. 採集した岩石サンプルは, 実験室にて小片に分割したのち, ガラス容器内でテトラフェニルホウ酸ナトリウム水溶液 (0.2N NaTPB-1N NaCl) に浸し, 冷蔵庫内で保管した. 岩石の泥質部が十分軟泥化したのち,  $\phi 100, 500, 1000 \mu\text{m}$  の試験用ふるいを用いて試料を水洗選別した. コプロライトの抽出は, 選別した試料を乾燥させた後, 実体顕微鏡下で実施した. 標本の撮影は, 白金バナジウムによる蒸着の後, 走査電子顕微鏡 HITACHI S-800 を用いて行った. 標本の計測は, 長軸径 (L) と断面径 (D) について, 撮影した写真をもとに行った. 断面径 (D) は, 長軸に沿った 6 つの稜のうち, 対となる稜の間隔が大きい部分を計測した (図 3).

本論文では, Colin *et al.* (2011) と Knaust (2020) に従い, コプロライトを生痕化石タクソンとして記載した. なお, 本論文で扱ったコプロライトは, すべて千葉県立中央博物館に保管されている (標本登録記号 CBM-PI).

### 記載

生痕科 Ichnofamily Bactrylliidae Knaust, 2020

生痕属 Ichnogenus *Microcarpolithes* Vangerow, 1954

タイプ生痕種 Type ichnospecies.—*Microcarpolithes*

*hexagonalis* Vangerow, 1954; Senonian, Netherlands.

*Microcarpolithes hexagonalis* Vangerow, 1954

図 2, 3

検討標本—CBM-PI 3921–3947

記載—当該標本は基本的に黒色から黒褐色を呈し, 茶褐色から灰黒色を帯びるものもある. 外形は角張った亜円筒形で, 一方の端が細まる標本もある (図 2-3, 12, 21a, 22 など). 横断面は六角形をなし (図 2-10a), 長軸に沿って 6 つの稜が並ぶ. 稜のなす角度は変異に富み, 小さい標本 (図 2-1, 2, 4, 10a, b) では, 稜が強く張り出し, 稜と稜の間の平面が凹む傾向が見られる. 大きい標本の末端部には, 明瞭な 6 つの小丘が形成され, その位置は稜と稜の間に対応している (図 2-21b). 末端部の中央には, 小突起が形成されるものもある (図 2-2, 5, 6, 11). 表面は基本的に平坦で, 微小な凹凸が存在する. 深く大きな凹凸を持つ標本も観察されるが (図 2-15, 18), これらの凹凸は堆積物の砂の粒子が刻印された印象と思われる. 破断面には, 特別な内部構造は観察されない (図 2-4, 27). 長軸径を計測した 26 個では, 最小が 0.33 mm, 最大が 0.94 mm であり, 平均値は約 0.60 mm である (図 3). 断面径は, 最小が 0.21 mm, 最大が 0.58 mm であり,

平均値は約 0.37 mm である (図 3). 標本間で長軸径と断面径の比に大きな差は見られず, 平均して約 1.61 (最小値 1.31, 最大値 1.88) である.

備考—生痕属 *Microcarpolithes* Vangerow, 1954 は, オランダの後期白亜系セノアン階から産出した, 特徴的な六角形の断面を持つ粒状の化石を記載する際に設けられた属である. Vangerow (1954) は, これらを種子植物の果実と判断し, 所属不明の果実様化石を表す形態属 *Carpolithes* Brongniart, 1822 に似るが, はるかに小型であるとして本属を設け, 12 種を記載している. その後, Hall (1963) は, *Microcarpolithes hexagonalis* Vangerow, 1954 を模式種として, *Microcarpolithes* 属の標徴を「通常 1 mm を超えない大きさの小さな種子または一粒の種子を含む果実であり, 多様な形態を持ち, 特定の種に同定できないもの」と定義した. 一方, Knobloch (1970, 1971, 1977) は, Vangerow (1954) が記載した *M. hexagonalis* を含む *Microcarpolithes* 属 5 種について再検討し, これらが植物の種子ではなく, 昆虫のコプロライトに帰属するものと考えた. その後, 現生レイビシロアリ類の糞粒の研究による知見も加わり (Noirot & Noirot-Timothee, 1977), Kovach & Dilcher (1988) によって *Microcarpolithes* 属はシロアリ類のコプロライトであると結論づけられて以降, この見解が広く受け入れられている (Colin *et al.*, 2011; Moreau *et al.*, 2019; Knaust, 2020). Knaust (2020) は *Microcarpolithes* 属の生痕タクソンとしての定義を再検討し, *Microcarpolithes* 属の標徴を「棒状, 柱状または丸みを帯びたコプロライトであり, その断面はやや角ばり, 内部構造は均質」と再定義している.

本論文で扱った標本は, Knaust (2020) の定義した *Microcarpolithes* 属の標徴と一致し, その断面が六角形であることから, *M. hexagonalis* に同定される. 先行研究で記載された標本と比較すると, 本論文の標本は, Colin *et al.* (2011) によって図示されたフランス西部シャラント県に分布するアルビアン階—セノマニアン階から報告された *M. hexagonalis* に, 大きさ及び長軸径と断面径の比が概ね一致する (図 3; Colin *et al.*, 2011, pl. 1, figs. 4–13). 加えて, 現生のレイビシロアリ亜科及びムカシシロアリ亜科シロアリ類の糞粒とも, 大きさ及び長軸径と断面径の比の値が近い (図 3; Colin *et al.*, 2011, pl. 1, figs. 1–3).

堆積相及び共産化石との関連—西明浦層 (図 1, 地点 1) から産出したコプロライトは, その大きさが多様であり, 小さなコプロライトほどより角張っている傾向が見られる (図 2-1, 2, 4, 10). 同様の産状は, Colin *et al.* (2011) によってフランスのアルジャンジュール・ヌイエ地方のアルビアン階より産出する *M. hexagonalis* においても報告されている. Colin *et al.* (2011) は, コプロライトのサイズと堆積物または時代との関連は認められないとしているが, アルジャンジュール・ヌイエ産の標本が, 琥珀を包含する粘土質泥岩から, 微化石抽出の手法によって得られていることは, 本報告の西明浦層の岩相と共通する点で興味深い. 西明浦層は, ハンモック状斜交層理が発達する他の層準に比べ, 堆積場が深いと推定されること

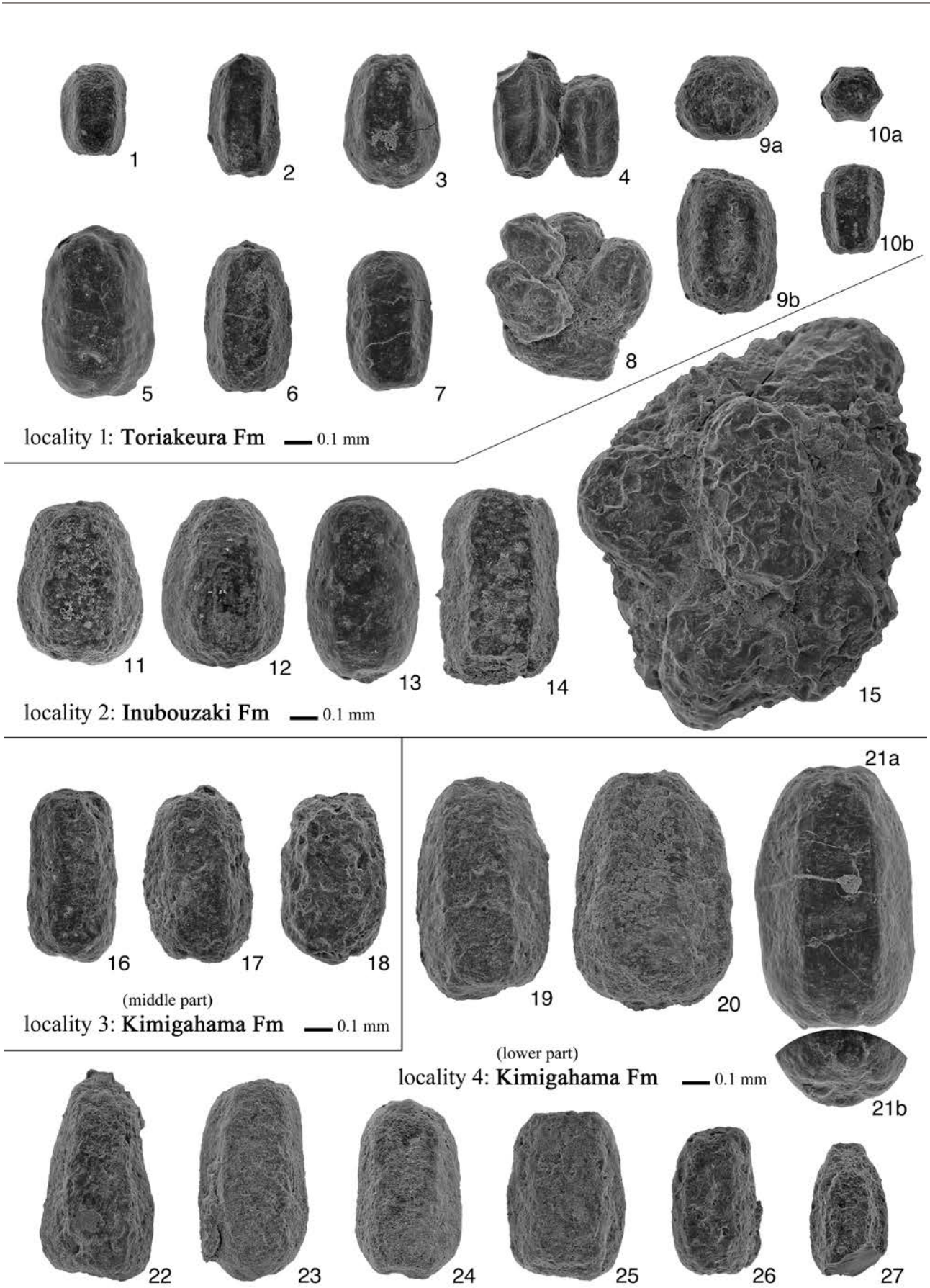


図2. 銚子層群から産出した *Microcarpolithes hexagonalis* Vangerow, 1954. 1-10 (CBM-PI 3921-3930): 西明浦層産 (図1; 地点1), 10aは10bの上面を示す. 11-15 (CBM-PI 3931-3935): 犬吠埼層産 (図1; 地点2), 16-18 (CBM-PI 3936-3938): 君ヶ浜層中部産 (図1; 地点3), 19-27 (CBM-PI 3939-3947): 君ヶ浜層下部産 (図1; 地点4), 21bは21aの下面を示す. 4, 8, 15は複数のコプロライトが集積した産状を示す.

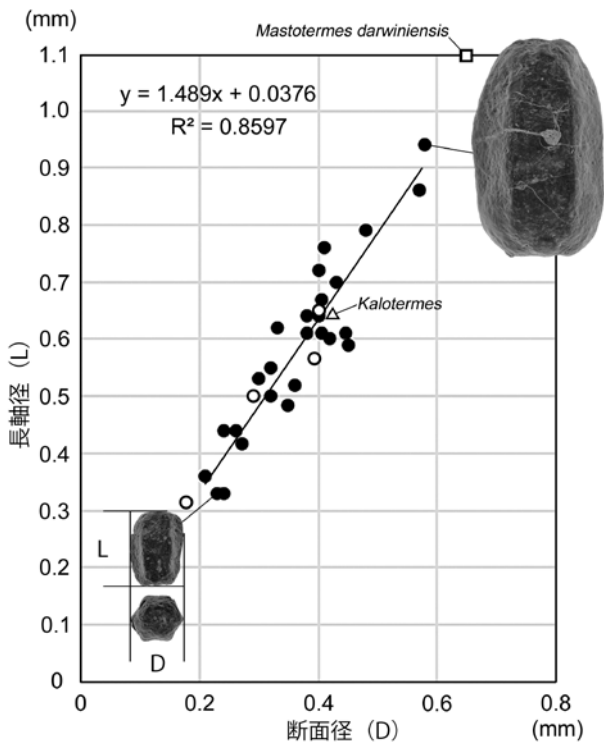


図3. 銚子層群から産出した *Microcarpolithes hexagonalis* Vangerow, 1954 の大きさ分布。銚子層群産の26標本について長軸径 (L) と断面径 (D) をプロットし (黒丸印)、回帰直線を求めた。最小標本 (左下; 図2-10) と最大標本 (右上; 図2-21) の写真を図示した。白抜き丸印は、フランス・シャラント県に分布する白亜系から産出した *M. hexagonalis* の計測値 (Colin *et al.*, 2011, pl. 1, figs. 4, 6, 8, 9 を元にして計測して引用したもの)。白抜きの三角印は、現生種 *Kaloterme* の糞粒 (Colin *et al.*, 2011, pl. 1, figs. 1)。白抜きの四角印は、現生種 *Mastotermes darwiniensis* の糞粒 (Colin *et al.*, 2011, pl. 1, figs. 3)。

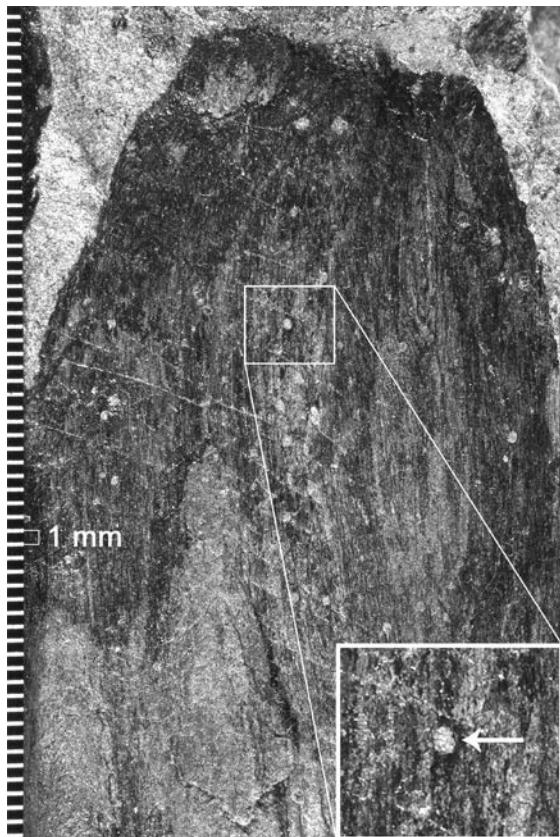


図4. 君ヶ浜層から産出した材化石 (CBM-PB 207) の外形雌型。材化石は炭化し、外皮を薄く残して母岩から剥がれている。シロアリ類の蹴り出し孔と推定される小孔を細粒砂が充填している。白い四角内は、小孔の一つを拡大したもの (矢印)。

から、より小さな糞粒も運搬されたのかもしれない。なお、*M. hexagonalis* のサイズは、糞粒を形成した個体の大きさに依存するものと考えられるが、それが同一種内のカーストによる違いか、または種の違いによるものかは判断できない。

現生のアメリカカンザイシロアリの糞粒は、食害された材木内の空洞 (食孔) に蓄えられた後、表面に開けられた小孔 (蹴り出し穴, kick-out hole) から外部へ排出される (例えば, Woodrow *et al.*, 1999)。餌及び住処となった木材は、内部の柔らかい部分が空洞となり、外皮などの硬質な部分だけが残されるため、材の表面が紙のように残されることがある (森本, 2009)。銚子層群君ヶ浜層からは植物化石が多産し、樹木の外皮が残された材化石も産出する。君ヶ浜層から産出した材化石の表面を観察したところ、直径1mm弱の小孔が多数散在することを確認した (図4)。その小孔の大きさと分布間隔 (約1-4mm) は、現生のレイビシロアリ亜科シロアリ類が形成する蹴り出し穴によく似ている。また、この材化石は、外皮が広く保存されているが、その厚みは数ミリメートルほどしか残っていない。したがって、この材化石は、シロアリ類の餌かつ住処として利用された結果、外皮を残して薄板状に分解されたものかもしれない。

なお、銚子層群におけるコプロライトの産状は、堆積物中でコプロライトが単体で遊離しているものと、複数のコプロライトが集合する場合が見られた (図2-4, 8, 15)。複数のコプロライトが集合する要因として、糞粒が木材内の食孔に密集した状態で蓄えられたまま、木材ごと海洋に運ばれて堆積した可能性がある。あるいは、図2-15の標本のように、砂の粒子による刻印を持つコプロライトが複数密集している場合には、もともと遊離していたものが堆積作用で集積したに過ぎないかもしれない。

### 考察

*Microcarpolithes hexagonalis* を形成したシロアリ類は、現生のレイビシロアリ亜科シロアリ類及びムカシシロアリ亜科シロアリ類と同様に、水分をほとんど含まない木材を摂餌して、直腸から必要な水分を絞り取ることができる乾燥適応的なシロアリ類であったことが強く示唆される (Noirot & Noirot-Timothee, 1977; Kovach & Dilcher, 1988; Colin *et al.*, 2011; Knaust, 2020)。銚子層群堆積時の陸上環境については、植物化石と花粉化石の解析から、季節的な乾燥気候の存在が示唆されている (Legrand *et al.*, 2011)。したがって、乾季には、植物の遺骸が水分をほとんど含まない乾材となり、それが乾燥適応したシロアリ類に利用されていたと推察される。このことは、現生のアメリカカンザイシロアリが北アメリカ西岸の地中海性気候下の比較的乾燥した地域を原産としていることに相対的である (森本, 2009)。

シロアリ類は、後期ジュラ紀に起源すると推定されている (Vršanský & Aristov, 2014; Zhao *et al.*, 2021)。最古の体化石の記録は、レバノンのパレミアン階の琥珀中

から報告されている (Engel *et al.*, 2007, 2011; Maksoud *et al.*, 2017). 近年, 世界各地の白亜系の琥珀産地から産出するシロアリ類化石の研究が進展し, 白亜紀はシロアリ類の重要な進化的放散が起こった時代として注目されている (例えば Engel *et al.*, 2007; Grimaldi *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2020, 2021; Jouault *et al.*, 2021 など). 一方, 乾燥し固結した炭質物から構成されるシロアリ類の糞粒は, 体化石が残されない堆積環境においても化石として保存されやすく, コプロライトの化石記録はシロアリ類の時代的及び地理的分布を把握するうえで重要である. これまで, 最古のシロアリ類のコプロライトは, 体化石より古いペリアシアン階より知られていたが (Pires & Sommer, 2009), 前期白亜紀のシロアリ類のコプロライトはヨーロッパ及び北米, 南米から報告されているに過ぎず, 汎世界的な分布を示すものではなかった (図5). さらに, 銚子層群と同時代 (バレミアン期及びその前後の時代) のコプロライトについてみると, イギリス南部 (Collinson, 1990; Batten, 1998; Francis & Harland, 2006; Sweetman & Insole, 2010) 及びフランス西部 (Colin *et al.*, 2011), カナダ東部 (Scott & Stea, 2002) に限定されていた (図5).

近年, 中国内モンゴル地区に分布する霍林河層 (Huolinhe Formation) の下部夾炭層 (バレミアン階上部-アプティアン階下部) から, アジア地域で初となる前期白亜紀のシロアリ類のコプロライトが報告されている (Dong *et al.*, 2022). それゆえ, 本報告で扱った銚子層群の *M.*

*hexagonalis* は, アジア地域で2例目の前期白亜紀のシロアリ類コプロライトとなる. これらの化石記録により, バレミアン期までには, シロアリ類が少なくともユーラシア大陸の広範囲に分布していたことが示され, シロアリ類の進化的放散が前期白亜紀におこったとされる推定を支持する化石記録として重要である.

## 謝辞

本研究は, ボロン法を用いて得られる微化石について, 大倉正敏氏 (故人; 江南市) と情報交換する過程で始められました. 山田勝彦氏 (銚子市) には, シロアリ類コプロライトを含む岩石を寄贈していただきました. 銚子ジオパーク推進協議会には, 現地調査及び収蔵標本の観察の便宜を図っていただきました. また匿名の査読者2名から有益なご助言をいただきました. これらの方々に感謝申し上げます. 本研究には, 公益財団法人藤原ナチュラルヒストリー振興財団2021年度 (第30回) 学術研究助成金の一部を使用しました.

## 引用文献

- Batten, D. J. 1998. Palaeoenvironmental implications of plant, insect and other organic-walled microfossils in the Weald Clay Formation (Lower Cretaceous) of southern England. *Cretac. Res.* 19: 279–315.  
 Brongniart, A. 1822. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles en général, et sur ceux des terrains de sédiment supérieur en

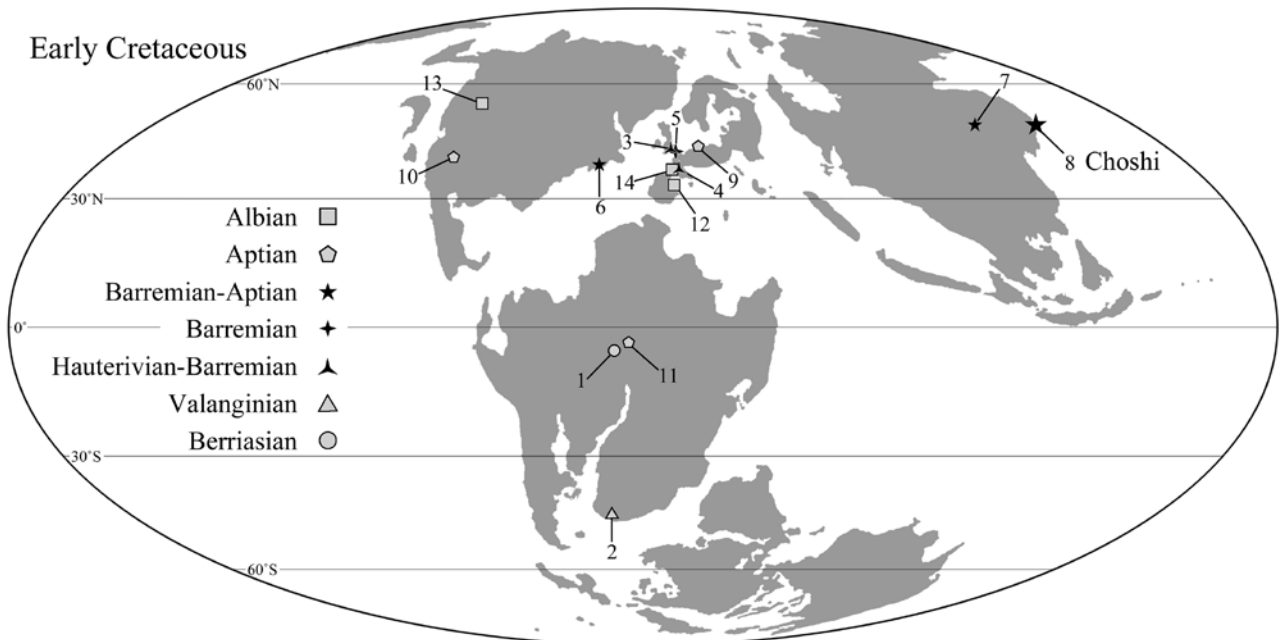


図5. 前期白亜紀のシロアリ類コプロライトの産出地点. Scotese (2014, Map 28, Barremian, 127.5 Ma) を元に大陸配置図を作成し, Colin *et al.* (2011, p. 136) と Dong *et al.* (2022) の産出地データを重ねて作製した. それぞれの産出地の引用元は以下の通りである. 1, Berriasian of Araripe Basin, Brazil (Pires & Sommer, 2009); 2, Valanginian of South Africa, Sundays River Fm (Dale & McMillan, 2002; McMillan, 2003a, 2003b); 3, Hauterivian-Barremian of the Weald Clay, U.K. (Collinson, 1990; Batten, 1998); 4, Hauterivian-Barremian of Angeac, Charente, SW France (Colin *et al.*, 2011); 5, Barremian of Isle of Wight, U.K., Wessex Fm (Francis & Harland, 2006; Sweetman & Insole, 2010); 6, Barremian-Aptian of the East coast of Nova Scotia, Canada, Chaswood Fm (Scott & Stea, 2002); 7, Barremian-Aptian of eastern Inner Mongolia, Northeast China, Huolinhe Fm (Dong *et al.*, 2022); 8, Barremian-Aptian of Japan, Choshi Group (this study); 9, Aptian of Sauerland, Germany (Huckreide, 1982); 10, Aptian of Utah, U.S.A., Cedar Mountain Fm (Dayvault & Hatch, 2005); 11, Aptian of Potiguar Basin, Brazil, Alagamar Fm (Colin *et al.*, 2011); 12, Lower Albian of NW Spain, Escucha Fm (Colin *et al.*, 2011); 13, Albian of Alberta, Canada, Moosebar Fm. (McLean & Wall, 1981); 14, Uppermost Albian of Charente-Maritime, SW France (Néraudeau *et al.*, 2002; Colin *et al.*, 2011).

- particulier. Mém. Mus. Natl. Hist. Nat. 8: 203–240.
- Colin, J.-P., D. Néraudeau, A. Nel & V. Perrichot. 2011. Termite coprolites (Insecta: Isoptera) from the Cretaceous of western France: A palaeoecological insight. *Rev. de Micropaleontol.* 54: 129–139.
- Collinson, M. E. 1990. Plant evolution and ecology during the Early Cretaceous diversification. *Adv. Bot. Res.* 17: 1–98.
- Dale, D. C. & I. K. McMillan. 2002. When the South Atlantic broke open, 25. *Earthyear: the Essential Environmental Guide*, Johannesburg 25: 77.
- Dayvault, D. & H. S. Hatch. 2005. Cycads from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous rocks of southeastern Utah. *Rocks Miner.* 80: 412–439.
- Dong, C., G. Shi, Z. Wang & D. Huang. 2022. Termite coprolites (Blattodea: Isoptera) from the Early Cretaceous of eastern Inner Mongolia, Northeast China. *Palaeoentomology* 5: 6–19.
- Engel, M. S., D. A. Grimaldi & K. Krishna. 2007. Primitive termites from the Early Cretaceous of Asia (Isoptera). *Stuttgarter Beitr. Naturk. Serie B* 371: 1–32.
- Engel, M. S., A. Nel, D. Azar, C. Soriano, P. Tafforeau, D. Néraudeau, J.-P. Colin & V. Perrichot. 2011. New, primitive termites (Isoptera) from Early Cretaceous ambers of France and Lebanon. *Palaeodiversity* 4: 39–49.
- Francis, J. E. & B. M. Harland. 2006. Termite boring in Early Cretaceous fossil wood, Isle of Wight, UK. *Cretac. Res.* 27: 773–777.
- Fujiyama, I. 1994. Two parasitic wasps from Aptian (Lower Cretaceous) Choshi Amber, Chiba, Japan. *Nat. Hist. Res.* 3(1): 1–5.
- Grimaldi, D. A., M. S. Engel & K. Krishna. 2008. The species of Isoptera (Insecta) from the Early Cretaceous Crato Formation: a revision. *Am. Mus. Novit.* 3626: 1–30.
- Hagen, H. 1858. *Monographie der termiten*. Part 2. *Linnaean Ent.* 12: 1–342.
- Hall, J. W. 1963. Megaspores and other fossils in the Dakota Formation (Cenomanian) of Iowa (U.S.A.). *Pollen et Spores* 5: 425–443.
- Huckreide, R. 1982. Die unterkretazische Karsthöhlen-Füllung von Nehden im Sauerland. I. Geologische, paläozoologische und paläobotanische Befunde und Datierung. *Geol. Palaeontol.* 16: 183–242.
- Isaji, S., T. Haga & K. Kashiwagi. 2022. Early Cretaceous small-sized gastropods from the shallow marine deposits of the Kimigahama Formation, Choshi Group, Japan. *Paleontol. Res.* 26: 31–54.
- 石垣朝子・伊藤 慎. 2000. ハンモック状ベッドフォームのサイズ分布: 千葉県北東部, 下部白亜系銚子層群を例として. *地質雑* 106(7): 472–481.
- Jouault, C., F. Legendre, P. Grandcolas & A. Nel. 2021. Revising dating estimates and the antiquity of eusociality in termites using the fossilized birth-death process. *Syst. Entomol.* 46: 592–610.
- 神原広平. 2012. シロアリの生活と水. 蚕糸・昆虫バイオテック 81: 11–13.
- Kase, T. & H. Maeda. 1980. Early Cretaceous gastropoda from the Choshi District, Chiba Prefecture, central Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, N.S. 118: 291–324.
- Katsura, Y., F. Masuda & I. Obata. 1984. Storm-dominated shelf sea from the Lower Cretaceous Choshi Group, Japan. *Annu. Rep. Inst. Geosci., Univ. Tsukuba* 10: 92–95.
- Knaust, D. 2020. Invertebrate coprolites and cololites revised. *Pap. Palaeontol.* 6: 385–423.
- Knobloch, E. 1970. Ermöglicht die Paläokarologie Aussagen zur Genese und Biostratigraphie der jungen Flyschsedimente? *Mitt. Bayer. Staatssamm. Paläontol. Hist. Geol.* 10: 297–308.
- Knobloch, E. 1971. Fossile Früchte und Samen aus der Flyschzone der mährischen Karpathen. *Sbornik Geologických Ved: Paleontologie* 13: 7–43.
- Knobloch, E. 1977. Paläokarologische Charakteristik der Flyschzone der mährischen Karpaten. *Sbornik Geologických Ved: Paleontologie* 19: 79–137.
- Kovach, W. L. & D. L. Dilcher. 1988. Megaspores and other dispersed plant remains from the Dakota Formation (Cenomanian) of Kansas, USA. *Palynology* 12: 89–119.
- Legrand, J., D. Pons, H. Nishida & T. Yamada. 2011. Barremian palynofloras from the Ashikajima and Kimigahama formations (Choshi Group, Outer Zone of south-west Japan). *Geodiversity* 33: 87–135.
- Maksoud, S., D. Azar, B. Granier & R. Gêze. 2017. New data on the age of the Lower Cretaceous amber outcrops of Lebanon. *Palaeoworld* 26: 331–338.
- 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.
- McLean, R. J. & J. H. Wall. 1981. The Early Cretaceous Moosebar Sea in Alberta. *Bull. Can. Pet. Geol.* 29: 334–377.
- McMillan, I. K. 2003a. The foraminifera of the Late Valanginian to Hauterivian (Early Cretaceous) Sundays River Formation of the Algoa, Eastern Cape Province, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.* 106: 1–274.
- McMillan, I. K. 2003b. Foraminiferally defined biostratigraphic episodes and sedimentation pattern of the Cretaceous drift succession (Early Barremian to Late Maastrichtian) in seven basins on the South African and southern Namibian continental margin. *S. Afr. J. Sci.* 99: 537–576.
- Moreau, J.-D., V. Trincal, A. Nel, R. Simon-Coinçon, V. Sallé, M. Le Couls, D. Néraudeau & V. Fernandez. 2019. Hidden termite coprolites revealed by Synchrotron microtomography inside Eocene–Oligocene filled wood-borings from the Malzieu Basin, Lozère, southern France. *Lethaia* 53: 106–117.
- 森本 桂. 2009. アメリカカンザイシロアリの生態と防除法. *木材保存 (Wood Preservation)* 35(2): 44–51.
- 中畑浩基・磯崎行雄・堤 之恭・岩本直哉. 2016. 関東南部の浅海成白亜系の碎屑性ジルコン年代スペクトル—後背地表層地殻の更新に伴う前弧域砂岩組成変化—. *地学雑誌* 125(3): 353–380.
- Néraudeau, D., V. Perrichot, J. Dejax, E. Masure, A. Nel, P. Marc, P. Moreau, F. Guillocheau, & T. Guyot. 2002. Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable): Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* 35: 233–240.
- 野田芳和・金 幸生. 2004. ボロン法による恐竜卵化石のクリーニング. *福井県立恐竜博物館紀要* 3: 39–46.
- Noirot, C. & C. Noirot-Timotheé. 1977. Fine structure of the rectum in termites (Isoptera): A comparative study. *Tissue Cell* 9: 693–710.
- 小島郁夫・萩原茂雄・神子茂男. 1975. 白亜系銚子層群の時代. *国立科博研報 Ser. C (地質)* 1: 17–36.
- Obata, I., S. Maiya, Y. Inoue & M. Matsukawa. 1982. Integrated mega and micro-fossil biostratigraphy of the Lower Cretaceous Choshi Group, Japan. *Bull. Natl. Sci. Mus., Ser. C* 8: 145–179.
- Obata, I. & M. Matsukawa. 2007. Barremian–Aptian (Early Cretaceous) ammonoids from the Choshi Group, Honshu (Japan). *Cretac. Res.* 28: 363–391.
- Obata, I. & M. Matsukawa. 2009. Supplementary description of the ammonoids from the Barremian to the Albian of the Choshi Peninsula, Japan. *Cretac. Res.* 30: 253–269.
- 大山 望・湯川弘一・前田晴良. 2020. 日本産中生代昆虫化石: とくに上部三畳系美祿層群産昆虫化石の位置づけについて. *美祿市歴史民俗資料館研究報告* 33: 1–13.
- Perkovsky, E. E., K. V. Martynova, T. Mita, M. Olmi, Y. Zheng, P. Müller, Q. Zhang, F. Gantier & V. Perrichot. 2020. A golden age for ectoparasitoids of Embiidea: Cretaceous Sclerogibbidae (Hymenoptera, Chrysididae) from Kachin (Myanmar), Charentes (France) and Choshi (Japan) ambers. *Gondwana Res.* 87: 1–22.
- Pires, E. F. & M. G. Sommer. 2009. Plant-arthropod interaction in the Early Cretaceous (Berriasian) of the Araripe Basin, Brazil. *J. S. Am. Earth Sci.* 27: 50–59.
- Scotese, C. R. 2014. Atlas of Early Cretaceous Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, volume 2, The Cretaceous, Maps 23-31, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.
- Scott, A. C. & R. Stea. 2002. Forest sweep across the Mid-Cretaceous landscape of Nova Scotia. *Geoscientist* 12, 4.
- 鹿間時夫・鈴木茂樹. 1972. 千葉県銚子半島の地質—白亜系を中心として—. *横浜国立大学理科紀要 第二類 生物学・地学* (19): 133–157.
- Sweetman, S. C. & A. N. Insole. 2010. The plant debris beds of the Early Cretaceous (Barremian) Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England: their genesis and palaeontological significance. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 292: 409–424.
- 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.
- Vangerow, E. F. 1954. Megasporen und andere pflanzlich Mikrofossilien aus den Aachen Kreide. *Palaeontographica (B)* 96: 24–38.
- Vršanský, P. & D. Aristov. 2014. Termites (Isoptera) from the Jurassic/Cretaceous boundary: Evidence for the longevity of their earliest genera. *Eur. J. Entomol.* 111: 137–141.
- Woodrow R., J. Grace & J. Yates. 1999. Hawaii's Termites: An Identification Guide, (HI): 6 p. Household and Structural Pests, University of Hawaii, Honolulu.
- Zhao, Z., C. Shih, T. Gao & D. Ren. 2021. Termite communities and their early evolution and ecology trapped in Cretaceous Amber. *Cretac. Res.* 117: 1–11.
- Zhao, Z., X. Yin, C. Shih, T. Gao & D. Ren. 2020. Termite colonies from mid-Cretaceous Myanmar demonstrate their early eusocial lifestyle in damp wood. *Natl. Sci. Rev.* 7: 381–390.
- Zukowski, J. & N.-Y. Su. 2020. A comparison of morphology among four termite species with different moisture requirements. *Insects*, 11: 262. doi: 10.3390/insects11050262

**Termite coprolites (Insecta: Isoptera) from  
the Lower Cretaceous Choshi Group, Central  
Japan**

Shinji Isaji

Natural History Museum and Institute, Chiba  
955-2 Aoba-cho, Chuo-ku, Chiba 260-8682, Japan  
E-mail: isaji@chiba-muse.or.jp

This paper describes termite coprolites from the shallow marine deposits of the Lower Cretaceous Choshi Group in Chiba Prefecture, Central Japan. These coprolites are small, less than 1 mm, having a characteristic subcylindrical shape with hexagonal cross-section and are assigned to ichnospecies *Microcarpolithes hexagonalis* Vangerow. This is the first report of termite coprolites from Japan and also the second record from the Lower Cretaceous deposits in East Asia. This occurrence indicates that the drywood termites are distributed widely in the Eurasian continent by Barremian and supports the idea that an important evolutionary radiation of termites occurred during the Early Cretaceous.