

2001

# 21世紀の古生物学

日本古生物学会ミレニアムシンポジウム

日本古生物学会2001年年会(東京)

講演予稿集

日本古生物学会



Abstracts with Programs  
The 2001 Annual Meeting  
The Palaeontological Society of Japan  
(June 30-July 1, 2001, Tokyo)

日本古生物学会2001年年会  
**講演予稿集**  
2001年6月30日-7月1日  
東京

## 表紙写真の説明

*Nipponites mirabilis* Yabe, 1904

産地：北海道留萌郡小平町小平藻川支流N沢

層準：中部エゾ層群 Unit Mk

時代：白亜紀チュロニアン中期 *Inoceramus hobetsensis* 帯の下部

保管：北海道三笠市村本化石資料館, MC530715 (村本喜久雄採集, 1978)

異常巻アンモナイトのノストセラス科の1属である。1904年に矢部長克により北海道天塩産のもののが研究された。産地の詳細は明らかでないが、Matsumoto (1977)によれば小平地域のものとのことである(小平地域は旧天塩国に入る)。属名の *Nipponites* は「日本から産した化石」、種名の *mirabilis* は「奇妙な型をした」の意味。最初のうちは1標本のみであとが続かず奇形ではないかとの意見もあったが、Yabe (1904) は当初から巻き方の規則性を指摘し、スケッチしている。また、Matsumoto (1977) は九大の標本を資料として巻き方の変化を詳しく検討し、スケッチに添えて未成期と成体期にわけて異なる方向から撮影しUターンの規則性を図示している。それによれば、成長の初期は巻きのほどけた平巻きに近い螺旋状をなすが、その後、それをとりまくように向きを変えながらUターンをくりかえす。岡本 (1984) はそれらを理論的に解析し、数式化してマイクロコンピュータによって図示することに成功した。本種はまさに複雑な規則によって集成された傑作といえる。

現在、本種は北海道各地のチュロニアンから発見され、また、サハリン、カムチャッカなどからも報告されている。

この標本は殻口部に補修の跡が見られるが、ほぼ完全であり、大きさ、クリーニングの完成度等からみて超一級の標本といえる。かつて日本古生物学会が創立50周年記念に発行した絵葉書の中の *Nipponites* (野田撮影) と同一標本であり、同記念のバッジのモデルにしたのもこの標本である。

### 標本余談

なぜ *Nipponites* なのか、*Japanites* ではないのか。1904年は日露戦争の真只中で国家意識の異様に高揚した時代。当時矢部長克先生は26才の青年。その時代的背景に思いを馳せると *Nipponites* との命名もむべなるかなと一人納得がいく。因みに明治10年に命名された大分県鷲谷産の鉱物に *Japanite* がある。さらに明治27年には、Mojisovics によって宮城県・三畠系稻井層群産のアンモノイドに *Japonites* の属名が与えられ、その名は今日まで生き残って使われている。

1979年だったか、ロシアの古生物学者が三笠に来て村本氏と歓談した。その時彼がこの標本を見て譲ってほしいと希望した。村本氏はこの標本ではなく他の *Nipponites* ならばといくつかの標本を示した。しかし、どうしてもこの標本がほしいという。それを聞いた喜久雄氏の御尊父辰雄氏が「北方領土と交換ならさしあげましょう」と。

これにまつわる話はつきない。

写真と文 野田雅之 (大分市深河町5組の2)

### お詫び

本ページの上から12行目にある「未成期」は、先に配付しましたプログラムでは「未成期」と誤って印刷されております。関係各位に心からお詫び致します。(行事係)

R<学協会著作権協議会委託>

本誌からの複製許諾は、学協会著作権協議会(〒107-0052 東京都港区赤坂9-6-41, 電話 03-3475-4621, Fax 03-3403-1738)から得て下さい。

# 日本古生物学会 2001年年会・総会

国立オリンピック記念青少年総合センター（2001年6月29日～7月1日）

6月29日（金）

会長講演・ミレニアムシンポジウム・総会  
(センター棟 417室)

会長講演 [9:10～9:50]

古生代層孔虫の分類学的研究—その歴史と今後の課題— ..... 森 啓  
—休憩— [9:50～10:00]

## ミレニアムシンポジウム「21世紀の古生物学」

企画：日本古生物学会将来計画委員会

- |   |   |
|---|---|
| 1: 開催主旨 [10:00～10:15] .....               | 将来計画委員会委員長 森 啓  |
| 2: 地球史における海洋環境研究の最前線 [10:15～11:05] .....  | 座長：西 弘嗣・北里 洋・松岡 篤<br>2-1-1: パンサラサークスの古海洋学 ..... 松岡 篤・相田吉昭・佐野弘好<br>2-2-1: 古海洋学の最近の進展と古生物学 ..... 西 弘嗣<br>2-3-1: 微生物と生物進化 ..... 北里 洋                       |
| 3: 環境と生物群集—古生物学の視点から— [11:05～11:55] ..... | 座長：間嶋隆一<br>3-1-1: 海の底生動物群集の進化古生態学 ..... 近藤康生・大路樹生<br>3-2-1: 生態系保全のための古生物学 ..... 北村晃寿・松岡數充<br>3-3-1: 化学合成化石群集の研究手法と今後の研究展望：化石産状と時空分布を中心に ..... 延原尊美・間嶋隆一 |

—昼食— [11:55～12:55]

- |                                  |  |
|----------------------------------|--|
| 4: 進化古生物学の展望 [12:55～14:35] ..... | 座長：生形貴男・加瀬友喜<br>4-1-1: 分子生物地理学と古生物学 ..... 小澤智生・熊澤慶伯・遠藤一佳<br>4-2-1: 発生進化学と化石記録：形態形成遺伝子から何がわかるか ..... 遠藤一佳・森田利仁<br>4-3-1: 成長と形づくりと進化 ..... 生形貴男<br>4-4-1: 軟体動物系統分類学の展望を探る ..... 棚部一成・加瀬友喜・佐々木猛智<br>4-5-1: 無脊椎動物の機能形態学の展開 ..... 金沢謙一・川辺文久<br>4-6-1: 脊椎動物における機能形態学 ..... 犬塚則久・三枝春生 |
|----------------------------------|--|

—休憩— [14:35～14:45]

- |   |   |
|---|---|
| 5: ユーラシア東部の時空における脊椎動物進化 [14:45～15:50] ..... | 座長：真鍋 真<br>5-1-1: 環日本海の新生代硬骨魚類の多様性と進化 ..... 畑本美孝・上野輝彌<br>5-2-1: ユーラシア東部における新生代哺乳類の進化 ..... 仲谷英夫・高井正成・富田幸光<br>5-3-1: 白亜紀初頭の陸の生態系を考える ..... 真鍋 真・伊左治鎮司・松岡廣繁<br>5-4-1: 軟骨魚類の古生物学—研究の現状と課題— ..... 後藤仁敏・矢部英生 |
| 6: 21世紀の自然史教育 [15:50～16:10] .....           | 座長：森 啓<br>6-1-1: 21世紀の自然史教育—古生物学会からの提言— ..... 森 啓・矢島道子  |

—休憩— [16:10～16:20]

- |                                  |  |
|----------------------------------|--|
| 7: 21世紀の古生物学 [16:20～17:20] ..... | 座長：北里 洋<br>7-1: 社会と古生物学—特に博物館の役割に関連して— ..... 斎藤靖二<br>7-2: 古生物学と進化生物学 ..... 千葉聰<br>7-3: 21世紀の古生物学研究への夢 ..... 東條文治<br>シンポジウムの総括 ..... 将来計画委員会委員長 森 啓 |
|----------------------------------|--|

—休憩— [17:20～17:30]

## 日本古生物学会2001年総会

[17:30～18:30]

懇親会 [19:00～21:00]

総会会場隣の国際交流棟・セレブションホールで開催されます。今回は会場の都合により参加人数の増減が困難ですので、予約制になっております。別紙の様式にしたがって、予約して頂ければ幸いです。会費は一般会員5000円、学生会員3000円を予定しております。

6月30日(土)午前

## 第1会場(センター棟309号室)

## 2. 地球史における海洋環境研究の最前線(1)

2-1: パンサラテチスの古海洋学 [9:00~11:30]  
司会者: 松岡 駿・相田吉昭・佐野弘好

主旨: ジュラ紀以前の古海洋復元のための具体的な研究対象は、蓬山帯に組み込まれている古海洋性物質である。古海洋学と造山帶地質学の融合が、両学問分野の進展には不可欠であるといえる。近年、日本人研究者が活発に行ってきた国外を含む蓬山帯の研究成果を出し合い、新世紀にふさわしい日本発の国際共同研究の方向性を探りたい。

- 2-1-2: 南半球高緯度域における付加体の形成プロセス——ニューフォート中生界の放散虫研究から—— 相田吉昭  
 2-1-3: 遠洋性堆積物のP/T境界層 竹村厚司  
 2-1-4: コノドントから見た深海相P/T境界層 山北 艶  
 2-1-5: 遠洋性チャート相の生痕化石—P/T境界付近の溶存機器量推定の試み 珠賀雄一  
 2-1-6: 岩盤堆積物からみたPaleoelkhysの発達史 指田勝男  
 2-1-7: パンサラササ海における浅海性堆積物と深海性堆積物のリンク: 中部日本の美濃帯を例として 小嶋 翔・佐野弘好  
 2-1-8: 腕足類からみたペルム紀石灰岩の起源 田沢純一  
 2-1-9: 環太平洋地域の石炭—ヘルム系石灰質附加物質 佐野弘好

## 第2会場(センター棟310号室)

## 4. 進化古生物学の展望(1)

4-1: 分子生物学と古生物学 [9:00~11:30]  
司会者: 小澤智生・熊澤慶伯・遠藤一佳

主旨: 分子系統学の進展によって分子生物学地理学という新しい研究領域が誕生した。分子生物学地理学は地質学・古生物学のデータを統合しつつ、生物の系統進化、生物地理区の成立プロセスの研究に新しい息吹を与えている。本シンポジウムでは分子生物学地理学の最近の研究成果を紹介し、その将来を展望する。

- 4-1-2: 底生有孔虫の分子生物学地理: 岩礁地性底生有孔虫 *Panoglabratella opercularis* を例として……土屋正史  
 4-1-3: 分子時計と魚類進化—ゴンドワナランドの分裂と関連して……熊澤慶伯  
 4-1-4: 分子生物学地理学からみた琉球弧の形成史—ハブ類を例として……小澤智生  
 4-1-5: Anatomical distribution and its systematic significance of cephalopod head-foot types in the formation of the Ryukyu Arc 林 誠司  
 4-1-6: 分子生物学地理に基づいた貝形虫類*Ishizakella*属の分散と形態進化 山口成能

- 5-1-1: シンポジウム開催にあたって:なぜ、環日本海なのか? 佐藤陽一  
 5-1-2: 鳥取層群普含寺泥岩層の中期中新後海性魚類について 藤本英孝・上野輝彌  
 5-1-3: 日本における中新世ニシン科魚類の时空分布 須田有輔  
 5-1-4: 化石記録と分子系統に基づく東アジア産ナマズ目ギギ科魚類の起源と種分化 上野輝彌・平尾和幸  
 5-1-5: 日本産サバ科ならびにアシ科魚類化石と現生種 佐藤陽一  
 5-1-6: 日本産スズキ目魚類化石と動物地理 昆 健志  
 5-1-7: ケツギヨ科魚類の起源と種分化 藤本英孝  
 5-1-8: 第三紀のカレイ目魚類の多様性 坂本一男

## 第3会場(センター棟311号室)

## 5. ユーラシア東部の時空における脊椎動物進化(1)

5-1: 環日本海の新生代硬骨魚類の多様性と進化 [9:00~11:30]  
司会者: 藤本英孝・上野輝彌

主旨: ここ数年保存の良い多數の魚類化石標本が各地の博物館に蓄積されつつある。中でも鳥取県の中期中新世海魚類化石は、日本海のみならず西部太平洋の浅海性魚類相とその進化を考えるうえで重要な化石群である。ここからはすでに6種が記載されているが、このほかにもニシン科、サバ科など多くの化石が確認されている。また、そのなかのケツギヨ科の化石は、淡水魚類の起源を考える上でも重要な存在となりつつある。長崎県若狭からは中期中新世のコイ科やギギ科、ケツギヨ科などの淡水魚類化石が多數产出しており、現生淡水魚類の起源と進化を考える上で重要である。本シンポジウムでは、これら2つの化石群の研究を中心にそれぞれの分類群について現生種との比較に基づく古生物学的研究や現生種の分子生物学的解析も交えて、日本海を取り巻く地域の魚類の多様性と進化について検討し、今後の研究の方向性を探ろうとするものである。

- 5-1-1: シンポジウム開催にあたって:なぜ、環日本海なのか? 佐藤陽一  
 5-1-2: 鳥取層群普含寺泥岩層の中期中新後海性魚類について 藤本英孝・上野輝彌  
 5-1-3: 日本における中新世ニシン科魚類の时空分布 須田有輔  
 5-1-4: 化石記録と分子系統に基づく東アジア産ナマズ目ギギ科魚類の起源と種分化 上野輝彌・平尾和幸  
 5-1-5: 日本産サバ科ならびにアシ科魚類化石と現生種 佐藤陽一  
 5-1-6: 日本産スズキ目魚類化石と動物地理 昆 健志  
 5-1-7: ケツギヨ科魚類の起源と種分化 藤本英孝  
 5-1-8: 第三紀のカレイ目魚類の多様性 坂本一男

# 6月30日(土)午後-1

第1会場(センター棟309号室)

## 1: 地球史における海洋環境研究の最前線(2)

### 1-1: 地球史における海洋学の最近の進展と古生物学

[12:30~15:40]

司: 西 弘嗣

### 1-2: テーマ: 古海洋学の最近の進展と古生物学

[12:30~15:40]

司: 遠藤一佳・森田利仁

### 4: 進化古生物学の展望(2)

#### 4-1: 発生進化と化石記録: 形態形成遺伝子から何がわかるか

[12:30~15:40]

司: 遠藤一佳・森田利仁

### 5: ユーラシア東部の時空における脊椎動物進化(2)

[12:30~15:40]

司: 仲谷英夫・高井正成・富田幸光

## 第2会場(センター棟310号室)

### 1: 地球史における海洋環境研究の最前線(2)

#### 1-2: 海洋フランクスの古海洋への適用: セジメント・トラップの統合

[12:30~15:40]

司: 山崎 城

### 2: 表層生物の古海洋学

#### 2-2-1: 古環境変動に対する底生生物の反応

[12:30~15:40]

司: 尾田太良

### 3: 生物生産性と環境変動

#### 2-2-2: 有孔虫殻の微量元素からみた古海洋復元

[12:30~15:40]

司: 長谷川四郎

### 4: 古生物の進化

#### 4-2-1: 古生物の進化

[12:30~15:40]

司: 松岡 鶴高

### 5: 古生物の進化

#### 4-2-2: 形態学から発生遺伝学へ: 脊椎動物の類はどういうように進化したか

[12:30~15:40]

司: 倉谷 淳

### 6: 古生物の進化

#### 4-2-3: 棘皮動物のボディプラン進化への発生遺伝学的アプローチ

[12:30~15:40]

司: 三戸太郎

### 7: 古生物の進化

#### 4-2-4: 軟体動物における殻形形成機構: 発生遺伝学的アプローチ

[12:30~15:40]

司: 一予

### 8: 古生物の進化

#### 4-2-5: 発生学の進展は、古生物学をどのように変えるだろうか

[12:30~15:40]

司: 森田利仁

### 9: 古生物の進化

#### 4-2-6: 有孔虫殻の微量元素からみた古海洋復元

[12:30~15:40]

司: 篠原清志・川端聰高・北里 洋

### 10: 古生物の進化

#### 4-2-7: 堆積リズムと古海洋変動

[12:30~15:40]

司: 坂本竜彦

### 11: 古生物の進化

#### 4-2-8: サンゴからみた古海洋変動

[12:30~15:40]

司: 鈴木 淳

### 12: 古生物の進化

#### 4-2-9: 古生代の古海洋学研究最前線

[12:30~15:40]

司: 松岡 鶴高

### 13: 古生物の進化

#### 4-2-10: 物質循環と生物

[12:30~15:40]

司: 川端聰高

## 第3会場(センター棟311号室)

### 5: ユーラシア東部の時空における脊椎動物進化(2)

#### 5-1: ユーラシア東部における新生代哺乳類の進化

[12:30~15:40]

司: 仲谷英夫・高井正成・富田幸光

日本古生物学会 2001年年会プログラム

主旨: 近年の日本の古生物学者の中、台湾、タイ、インドネシア、ミャンマーなどの国際的な研究成果をみると、ユーラシア東部における昆蟲類や齧歯類など多くの分類群での比較研究が進められており、これらの成果をもとにユーラシア東部における哺乳類動物相の変遷や陸上環境変動を詳しく明らかにすることが可能になっている。

司: 近年の日本の古生物学者には年代尺度が必要だが、これらの研究を進めるためには正確な年代尺度が必要だ。従来、ユーラシア東部ではヨーロッパや北アメリカのような年代尺度は十分、確立されていなかつた。今後、年代尺度の確立のために放射年代や古地磁気層序だけでなく日本の陸上哺乳類層序の再検討やインドネシア、カザフスタンの陸上哺乳類層序と海生微化石層序の対比が可能な地域の調査も進めていく必要がある。

司: 21世紀に向けてこのような課題への日本の古生物学者の果たす役割についても考えるシンポジウムにしたい。

司: 5-2-1: 東アジアの島、日本と台湾の清新-更新世の脊椎動物化石.....高橋啓一  
司: 5-2-2: 東アジアの島、日本を中心として.....三枝春生  
司: 5-2-3: 東ユーラシア新第三紀長鼻類の古生物地理および生層.....富田幸光  
司: 5-2-4: 日本の化石から見た中新世小型哺乳類の分岐と全北区の古生物地理.....河村善一  
司: 5-2-5: ボンダウン化石哺乳類相(ミヤンマー) - 東アジア南部における始新世後半の陸生哺乳類相の解析.....鈴木武久  
司: 5-2-6: 中新世後期以降の中国北部の哺乳動物相の変遷-小型哺乳類を中心として-.....河村善一  
司: 5-2-7: 東アジアの第三紀靈長類の進化.....高井正成  
司: 5-2-8: ユーラシア東部における新第三紀大型哺乳類層序-イタイの中新世哺乳類層序に関する新知見-.....仲谷英夫

6月30日(土)午後-2  
第2会場

第2会場(センターハウス310号室)

地球史における海洋環境研究の最前線 (3)

1-3. 微生物と生物進化 [16:10~19:00]  
講師：北里 洋

主注旨：今まで、微生物は生物進化の舞台にはほとんど登場してゐない。最近の微生物学の研究は、熱水・水・氷・地下などに生息する微生物が分布することを明らかにした。分子系統樹の共通祖先に近い生物と、原生代の地殻における上古微生物の遺跡が地殻下で、多くの微生物が地殻内に生存している。微生物は初期進化によって、海洋無機環境で生き残ることから、洋縛が作られた。ところが、微生物は微生物と共生することで、微生物が解釈することができる。このように微生物の分布・系統樹における微生物の生物学的意義が明らかになる。

て確実にすることを目的とする。  
-2-3-2 有孔虫進化における微生物の役割－趣旨説明に代えて  
-2-3-3 土の微小環境と微生物：かれらは地下のどこに分布し  
ているか？  
-2-3-4 真核光合成生物の起源  
-2-3-5 微生物の進化と地球史  
-2-3-6 高温限界環境と原生生态系统－初期生態系進化の  
面向け－  
-2-3-7 10Pにおける地下生物学研究の重要性－生物進化と環境  
進化の理解への鍵－

4: 進化古生物学の展望(3)

#### 4-3: 成長と形づくりと進化 [15:30~18:00]

男形世話人

4-3-2: アンモナイトの形づくりに見られる負のフィードバック機構 岡本 隆  
 4-3-3: 二枚貝における糊帶のパターン形成と進化 生形貴男  
 4-3-4: 卷貝類の巻き方進化を支配する形態形成的な要因 森田利仁  
 4-3-5: Vicataya yokoyanaiの形態変異とその意義 東條文治

### 5. ユーラシア東部の時空における脊椎動物進化 (3)

### 5-3: 白亜紀初頭の陸の生態系を考える [15:30~18:00]

繁廣固松治治伊左尊人也

講題割りシナリオ  
7月1日(日)午前  
講題割りシナリオ  
第1会場(センター棟309号室)  
3: 環境と生物群集-古生物学の視点から(1)  
3-1: 海の底生動物群集の進化生態学 [9:00~11:30]  
世話人: 近藤康生・大路樹生

主旨: エディアカラ動物群の出現以来、化石記録の中心的存在である海の底生動物群は絶滅と進化を繰り返しながら現在に至っている。この間、物理的な地殻環境の変化、生物間の相互作用、さらには両者の相互作用によって底生群集は大きく変貌してきました。底生群集のこのよつたな長期的変遷を理解するうえで重要な概念としては、動物相全体にわたる生活様式の巨視的変遷(Ausich & Miller, 1985)、生活様式組成の変遷(Aberhan, 1994)、海底の堆積物断面における生息範囲の上層下層への拡大(Ausich & Bottjer, 1982, 1985)、生息域の拡大・変遷(Jablonski, et al., 1983)、生物種群の増大(Thayer, 1979, 1983)、捕食圧の増大(Vermeij, 1977)、化石化過程の時代的変遷(Kidwell, 1993; Allison & Briggs, 1993)などがこのシンポジウムでは、このような研究動向をふまえたうえで、底生群集の変遷をその生活様式や生息地の変遷、また捕食活動の影響特に注目しながら、これらを地球環境の変遷との関係において理解することをめざす、二枚貝類、ウミユリ類、サンゴ類など、門レベルで異なるタクサについての最新の事例研究を紹介し、議論をすすめる予定である。

- 3-1-2: 二枚貝類の進化における生息空間の拡散バタン、およびその物理的・生物的原因 ..... 近藤康生  
3-1-3: 頸生代サンゴ類の成長様式と海洋環境との相互変遷 ..... 江崎洋一  
3-1-4: Ordovician-Silurian境界における礁桂三葉虫の変遷 ..... 鈴木雄太郎  
3-1-5: 白亜紀の水管をもつ二枚貝 Goshoraka (マルスダレガイ科) の古生態 ..... 小松俊義・前田昭良  
3-1-6: 現生二枚貝・巻貝類に対する捕食現象とその古生態学的意義 ..... 佐藤武宏  
3-1-7: 貝殻の破片化現象と捕食相から見る捕食圧の地史的変遷 ..... 大路樹生

講題割りシナリオ  
7月1日(日)午後  
講題割りシナリオ  
第2会場(センター棟310号室)  
4: 進化古生物学の展望(4)

4-4: 軟体動物系統分類学の展望を擇る [9:00~11:30]  
世話人: 柳部一成・加瀬友出・佐々木謙智

主旨: 軟体動物は石灰質の殻体を持つため、無脊椎動物の中でも特に化石記録が豊富で、古くから多くの分類学的研究が行われてきた。しかし、これまでの古生物学的立場から提唱された分類体系は主として貝殻の形態に基づいて構築されたため、現生種には整合性が少なかつた。これからは、カンブリア紀の化石記録の分子系統学的解析、軟体部の成績などを取り入れながら、そこで、軟体動物の系統分類を統合的に再検討すべき状況にある。そこで、今回のシンポジウムでは、軟体動物の主要な編ごとに上記の項目に関連した最近の知見を紹介していただき、今後の研究の展望を探りたい。

- 4-4-1: 軟体動物系統分類学の展望を擇る ..... 佐々木謙智  
4-4-2: 軟体動物の分子系統学の現状 ..... 上島 动  
4-4-3: 二枚貝類系統分類研究の現状と課題 ..... 島本昌憲  
4-4-4: 二枚貝翼形亜綱の系統解釈 分子進化から形態進化まで ..... 松本政哲・遠水 格  
4-4-5: 頭足類の系統分類研究の現状と課題 ..... 堀部一成  
4-4-6: 「生きている化石」腹足類・モクレンマガイの系統分類と古生態学的意義 ..... 加藤友喜  
4-4-7: サメ類の異常歯に関する研究 -歯の進化 ..... 金子正彦・後藤仁敏  
4-4-8: 軟骨魚類の歯の構造と発生に関する研究 -歯の進化を発生から探る ..... 笹川一郎  
4-4-9: 歯と皮小歯の進化遺伝学 -軟骨魚類研究の意義 ..... 木曾 太郎

第3会場(センター棟311号室)  
5: ユーラシア東部の時空における脊椎動物進化(4)

5-4: 軟骨魚類の古生物学-研究の現状と課題 [9:00~11:30]  
世話人: 後藤仁敏・矢部英生

主旨: 日本産軟骨魚類化石の研究は、20世紀初頭の矢部長克による研究以来、長い研究の歴史がある。21世紀を迎えるにあたって、これまでの研究を総括し、今後の研究の課題と展望を明らかにしたい。

5-4-2: 日本産中・古生代軟骨魚類化石の研究の現状と課題 ..... 后藤仁敏  
5-4-3: 日本中生代～新生代軟骨魚類化石の研究の現状と課題 -特にネズミザメ類を中心として- ..... 矢部英生  
5-4-4: 中生代の板鰓類化石について-愛媛県田島石灰岩(三疊系)産の板鰓類化石を中心として- ..... 山岸 悠  
5-4-5: 新生代の板鰓類化石-七尾石灰質砂岩層のアオサメ類を中心として- ..... 水津夏麻・野村正純  
5-4-6: サメ類の全身の化石-別所層産の深海サメの化石を中心として- ..... 小池伯一・大江文雄  
5-4-7: サメ類の異常歯に関する研究 -古病理学的考察 ..... 金子正彦・後藤仁敏  
5-4-8: 軟骨魚類の歯の構造と発生に関する研究 -歯の進化 ..... 笹川一郎  
5-4-9: 歯と皮小歯の進化遺伝学 -軟骨魚類研究の意義 ..... 木曾 太郎

7月1日(日)午後一  
講題別セミナー室(第1会場、第2会場、第3会場)

## 第1会場(センター棟309号室)

## 第2会場(センター棟310号室)

## 3: 環境と生物学群集-古生物学の観点から(2)

## 3-2: 生態保全のための古生物学 [12:30~15:00]

司会人: 北村光春・松岡數光

## 4: 進化古生物学の展望(5)

司会人: 金沢謙一・川辺文久

## 6: 21世紀の自然史教育

[12:30~15:00]

司会人: 森啓・矢島道子

## 6-1: 21世紀の自然史教育-古生物学会からの提言-

主旨: 100年後から1000年後の近未来に起ころるであろう大気海洋間相互作用や太陽活動、温室効果ガス増加などを原因とする気候変動や海水準の升降、人間活動による炭素・重金属の付加、地形改変などの環境変動に伴う生態系の崩壊を監視するための基礎的情報としてその系の中に住む種がその生態系についてそこまでの生態系にどのように反応してきたかを明らかにする必要がある。その基礎情報として化石記録は重要な役割を担う。そこには生態学や気候学の研究の及ぶ時間スケールを超えた生態系の変動・変化と非生物的環境変動との記録が保存されているからである。殊に14Cや210Pbによる放射性同位体年代学の適用範囲内の最終氷期から現在までの化石記録は、古生物学者と地球化学的手法を統合することによって、数十年から数年スケールの生態系と環境変化を復元できる点で最も価値の高い記録である。そこで、本シンポジウムでは最終氷期から現在までのこのような観点で研究が進展している古生物学が果たしうる役割についてを取り、生態系保全のために古生物学が果たしうる役割について考える。

- 3-2-2: 湖沼年縞堆積物を用いた高分解能環境変動復元.....福沢仁之
- 3-2-3: 最終氷期末の気候温暖化と陸上植生の応答.....福沢仁之
- 3-2-4: 温暖化と海洋生態系.....中川 裕
- 3-2-5: 謙早湾潮止めに伴う貝類群集の変化.....北村晃寿
- 3-2-6: 水質環境の変化と植物生態系.....佐藤慎一
- 3-2-7: 過去数100年間の環境変化と生態系.....板倉 茂
- 3-2-8: 松岡數光

主旨: 機能形態学は、生物の形態進化と適応進化という古生物学がその独自性を存分に發揮できる研究領域において極めて有効である。生物は生物と環境などにおいて相互通じた適応進化を遂げてきた。とすれば、形態進化を引き起きた発生・形態形成成メカニズムの変容にも、この適応的側面との相互作用が存在したに違いない。その解釈は、生物自身がもつ形態的機能的・適応的側面にあり、地質時代に起つた形態進化では、化石に残る形態の変遷を明らかにする手がかりが残されている。機能形態学は、まさにこの形態の制約と適応的側面を明らかにし、これは、形態進化上の制約(相互通じた側面)を擇り出すことによって重要な課題となっている。生物一翼を担うことによって、生物の生活様式の変遷を明らかにすることが中心的なテーマである。化石に残る形態から機能的・適応的側面を解釈し、生活様式を復元する機能形態学は、まさにこの研究の基礎をなすものである。このシンポジウムでは、分類群の違い、研究法の違い、研究段階の違いなどをふまえて、機能形態学の研究とそこから展開する形態進化・適応進化の研究がもつ方向性と意義を考え、そこにはどのような研究法と問題点があるのかを議論する。

- 4-5-2: ニオガイ上科の固体発生と穿孔機能の進化.....伊藤泰弘
- 4-5-3: ブンブクウニ類の形態進化と適応進化.....金沢謙一
- 4-5-4: 甲殻類十脚目カニ類の鉗脚・歩脚の形態とその機能形態学的意義.....佐藤武宏
- 4-5-5: 三葉虫における呼吸領域の特定：現生節足動物からの応用.....鈴木雄太郎
- 4-5-6: *Follipecten takahashii* (Yokoyama) (*Bivalvia*: *Pectinidae*)の形態解析に基づく古生態.....中嶋 礼
- 4-5-7: 機能形態の穴を埋める化學的手法による白堊紀アンモナイト類生息深度の復元.....守屋和佳コメント.....川辺文久

6-1-1: 21世紀の自然史教育.....矢島道子  
6-1-2: 自然史教育における「知的好奇心」の功罪.....甲斐直樹  
コメント.....遠水 格

第1会場（センター棟309号室）

3: 環境と生物群集－古生物学の視点から（3）

3-3: 化学合成化石群集の研究手法と今後の研究展望－化石産

状と时空分布を中心にして【15:30～18:00】

司会人：延原尊美・間嶋隆一

主旨：化学合成生物群集は、70年代後半の東太平洋の熱水噴出口での発見以来その特異な生態が注目され、80年代～90年代にかけて現生・化石を問わず海水域や各種の還元環境にて発見・再認識が相次ぎ、数多くの報告がなされてきた。化学合成生物群集は底質や地下の物質挙動の鋭敏な指標であり、地球環境における物質循環との関連においても重要な意味をもつている。またそれらの生態系の進化・変遷の過程は特異な環境下における生物進化の一つのモデルケースとしても興味深い課題と言えども、変動帶に位置し、堆積盆の海底環境の変化が詳細に解析されている日本は、海水系、還元環境系の底生動物群集の進化をドキュメントする上でのモテル地図をフィールド観察でのメソ小シンボジウムでは大型化石群集を例とした議論が行われる。クマールに近年続々と報告されている化学合成生物群集の時空分布を化石産状とともに整理し、互いに比較する土台を形成することを目的とする。また、二枚貝全体の進化史における化学合成生態系の形成条件・背景・変遷について議論する場を設けたい。

3-3-2: 深海相から産出する化学合成化石群集とその意義……………間嶋隆一

3-3-3: 新潟県上越地域の新第三系シロウリガイ類化石の産状と分布……………天野和孝・菅野三郎

3-3-4: 前弧海盆における化学合成化石群集の分布と形状－静岡県掛川地域の新第三系を例として……………延原尊美

3-3-5: 房総半島のシロウリガイ類化石産状の例……………小笠原憲四郎

3-3-6: 二枚貝類の歴史における化学合成生き者の位置……………近藤康生

3-3-7: 北部北海道中川町の上部白亜系から産出した化学会合生物群集の古生態……………足立吉謙ほか

7月1日（日）午後－2

第2会場（センター棟310号室）

4: 進化古生物学の展望（6）

4-6: 脊椎動物における機能形態学【15:30～18:00】

司会人：犬塚則久・三枝春生

主旨：機能形態学とは生物の機能的観点からの形態学で、生態復元や適応進化では分岐法で形質を教えるのは無意味となるので系統復元にとどまることもある。形態と機能の対応は1：1ではない。形態から機能を推定するさいの困難がここにある。数理解析法では形態と機能の相関度が明確になる。古生物学における機能形態学は現生種における形態機能相関が前提となっている。頭蓋の形態や臼歯の構造からは咀嚼機構が推定され、体の骨から現生種が残存する形態機能相関は現生種に似た形態がないとされる。この近縁種と比較機能形態学に対し、全体として形が似ていても利用できる限り吸収法が採用される。形態と機能の相関はいかに検証されるか、予測した形態と機能のずれ、方法によるちがいなど、形態から機能を復元する方法論上の問題が論点となる。

4-6-2: 口唇の退化と二次口蓋の発達……………青木良輔

4-6-3: 肉食哺乳類の長骨の形態と運動行動性復元……………江木直子

4-6-4: 長鼻類の臼歯からみた咀嚼機構と食性復元……………三枝春生・松原奈緒子

4-6-5: 東洋類の頭蓋からみた咀嚼機構と食性復元……………柳 创

4-6-6: 靈長類の肢骨からみた生息環境とロコモーション……………中村真入

4-6-7: 哺乳類の骨格における比較機能形態学……………大塚則久

## 6月30日(土) [12:30~13:30] (センターホール 416号室)

### 野外巡検

## 7月2日(月) [10:00~15:00] 横浜市の上総層群から産出する 化学合成化石群集

- P-1: イノセラムスの多型現象について  
白帯系軟骨群における炭素同位体曲線とイノセラムス年代順序の統合  
P-2: 車谷川 健・長谷川 士佑・健・長谷川 健・長谷川 健・長谷川 健
- P-3: 北海道北部中川地域の下部白堊系における”ボレアル型”アンモナイト群集の初産出とその意義  
P-4: 大分県玖珠盆地苗門地域産フナ属魚類化石  
P-5: 冲縄本島の鮮新世深海貝類群集中見られる穿孔捕食痕の検討  
P-6: The systematic status of the genus *Viogenesis* Karasawa with a phylogenetic analysis within the family Grapsidae and a reevaluation of fossil records (Cristaceae: Decapoda: Brachyura)  
P-7: 石川県金沢市周辺に分布する下部更新統大桑層産ウニ化石 *Linnaea nipponica* (ムカシブンブク) の分布と古生態  
P-8: 南太平洋東南極域(タスマニア島南方海城)の中期-後期始新世放虫化石群集 (OPP Leg 189)  
P-9: タスマニア島周辺海域 (OPP Leg 189)における中期始新世から後期中期の内盤状放散放出  
P-10: 茨城県北部の中新統浅川層より産出した化石植物群  
P-11: 内盤状珪藻礁のstrataごとに形成アルゴリズムに関する予察的研究  
P-12: 古生代放虫の絶滅事件  
P-13: 水月湖牛鱗堆積物から産出した珪藻および光合成細菌化石の層序と淡水城への海水侵入に対する形態変遷  
P-14: 粗粒・細粒碎屑物による急速埋没に対する頭蓋動物ナメクジウォーブランクトンの絶滅事件  
P-15: 後期鮮新世占程造層群から産出したシダ植物の葉化石  
P-16: 神戸市西部、神戸層群多井畠層の渦巻  
P-17: 愛媛県城川地城における鳥糞層群相当層中のオリストリスから産出したジユラ紀後期アンモナイト化石  
P-18: 北海道東部白糠丘陵西翼に分布する上部白堊系-古第三系根室層群の層序および地質構成の再検討  
P-19: 岩手県白堊系宮古層群に産するウミユリ*Isocrinus*属の生息環境  
P-20: 介形虫類の観察器官-その形態と機能について  
P-21: 天草下島牛深沖で漁網に引き上げられた絶滅種トウキヨウホタテを含む貝類遺骸群  
P-22: 群馬県大川郡長尾町兼割の上部白堊系和泉層群よりモササウルス科(爬虫類有鱗目)化石の発見  
P-23: 中朝広西南部からの中・後期古生代放虫化石-その3  
P-24: 東部シンメリアン地塊群のベルム紀フズリナ群集-その古生物地理的特徴

横浜市の「海上の森」には、大規模な化学合成群集を産出する地層が露出している。この露頭は、ボーリング調査も実施され、日本で最も良く研究された化石の地層の一つである。現地では、ボーリング調査の結果と周囲の同層準の群集との対比から群集の3次元的規模を示したい。巡査分野を主にした会場と現地の議論を盛り上げて頂ければ幸いです。  
案内者: 北嶺朋美(横浜国大・環境情報科学府)・間嶋隆一(横浜国大・教育人間)  
集合場所: JR根岸線港南台駅(横浜駅から20分位)改札口  
行程: 港南台駅 10:00 集合→現地到着 10:30-化学合成群集露頭および周囲の地層観察→現地出发 14:30-港南台駅 15:00解散(全て徒歩です)  
申し込み: 資料を準備する都合がありますので、下記へ参加の旨をご連絡下さい。  
〒240-8501 横浜市保土ヶ谷区常盤台79-2 横浜国立大学環境情報学府間嶋研究室付  
電話: 045-339-3349 Fax: 045-339-3264(事務室) 北嶺のe-mail: mohiba008@ynu.ac.jp  
装備: 長靴を御準備下さい。化学合成群集の露頭では必要ありませんが、周囲の露頭観察の際、沢の奥まで入ると必要になります。いかなる天候でも担当者は当日の10:00にJR港南台駅に着いておりますが、決行するどんとお見えではありません。  
昼食: 各自御準備下さい。JR港南台駅から現場までの間にコンビニ等はあります。  
その他のお注意: 徒歩で行いますので、当日の飛び入りでも問題はありませんが、資料が足りなくなる恐れがありますので、なるべくお知らせ下さい。

参考文献:  
間嶋隆一, 2001, 浅海相から産出する化学合成化石群集とその意義, 日本古生物学会2001年会講演予稿集  
北嶺朋美・間嶋隆一・和田秀樹・加藤和浩, 2001, 横浜市の下部更新統上総層群から産出する化学合成群集の規模とその内部構造, 日本国際会議発表集, 個人講演67, p. 97.  
間嶋隆一, 1999, 日本の新生代化学合成群集の層序, 地質学論集, 第54号, p. 117-129.  
第由紀子・間嶋隆一, 1998, 外側陸棚相の冷湧水性化学合成化石群集 一下部更新統上総層群小柴層の例, 地質学雑誌, 第104卷, 第1号, p. 24-41.  
間嶋隆一・鈴山紀子・柴崎琢磨, 1995, 横浜市の上総層群から発見された現地性化学合成化石群集, 化石, 61号, p. 47-54.

ボスター講演者へのお願い  
ボスター講演者は以下の点に留意してボスターを作成、掲示して下さい。  
1. ポスターボードの大きさは、横90cm、縦210cmです。  
2. 掲示用の画鋲やピンは各自用意して下さい。  
3. 横本展示などに使つテープルは、部屋に備え付けの幅約180cm、奥行45cm程度のものを使用できます。テーブルの表面等を損傷すると弁償するとはなりません。重たいものを展示する場合はテーブルクロスを準備するなど対策をお願いします。1発表につき1台ずつの使用を認めます。  
4. ご質問やご要望は、国立科学博物館・富田幸光までお願いします。  
電話: 03-3332-7166, e-mail: y-tomiida@kakaku.go.jp

## 日本古生物学会 2001年年会 会場案内

日時: 2001年6月29日(金), 30日(土), 7月1日(日)

会場: 国立オリンピック記念青少年総合センター

- ・ 小田急線「参宮橋」下車、徒歩7分程度。「参宮橋」は新宿から2つ目。各駅停車しか停まりません。各駅停車は1時間に平均7~8本出ていて所要時間は3分です。
- ・ センターまでの交通図、会場の見取り図などは次ページをご参照下さい。
- ・ 講演(シンポジウム)、ポスターセッションはすべて、センター棟です。

### 第1日目(6月29日, 金)

受付: 417号室の前

ミレニアムシンポジウム: 417号室

休憩室: 416号室,

懇親会場: 国際交流棟・レセプションホール

(懇親会はご予約下さい、6月15日締め切り)

### 第2日・3日目(6月30日, 土・7月1日, 日)

受付: 310号室の前

第一会場: 309号室

第二会場: 310号室

第三会場: 311号室

ポスター: 416号室(6月30日のみ)

休憩室: 304号室

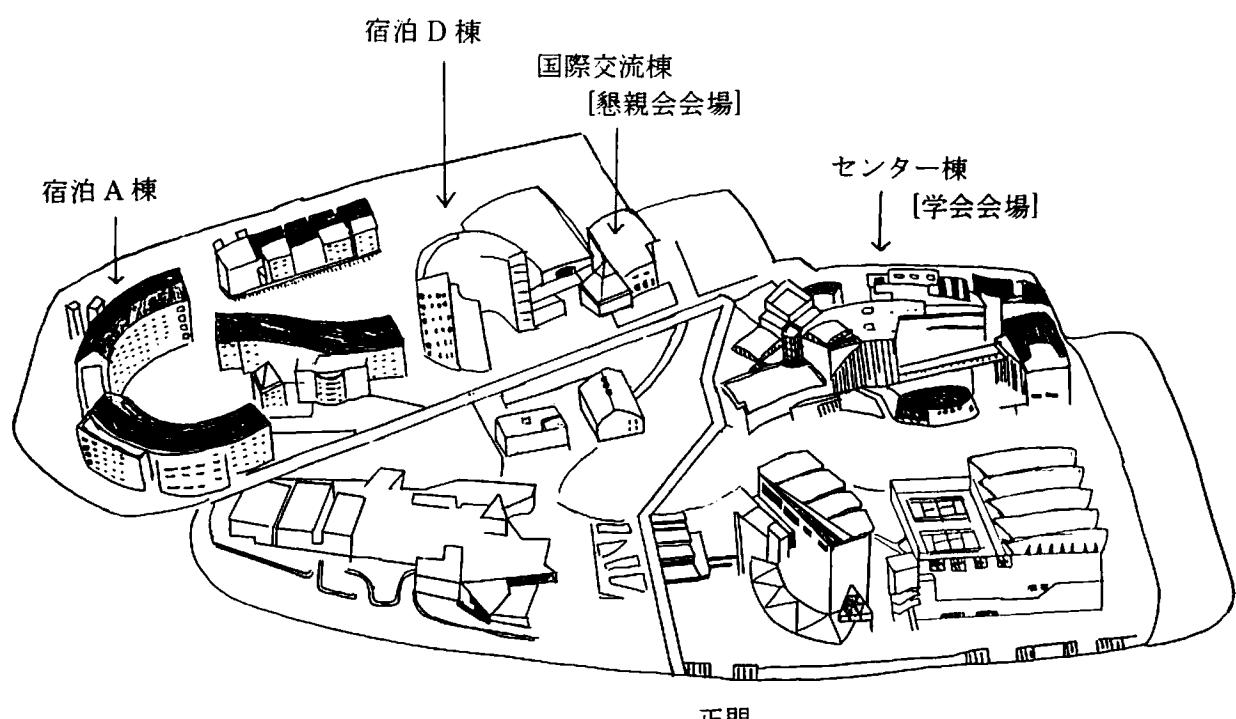
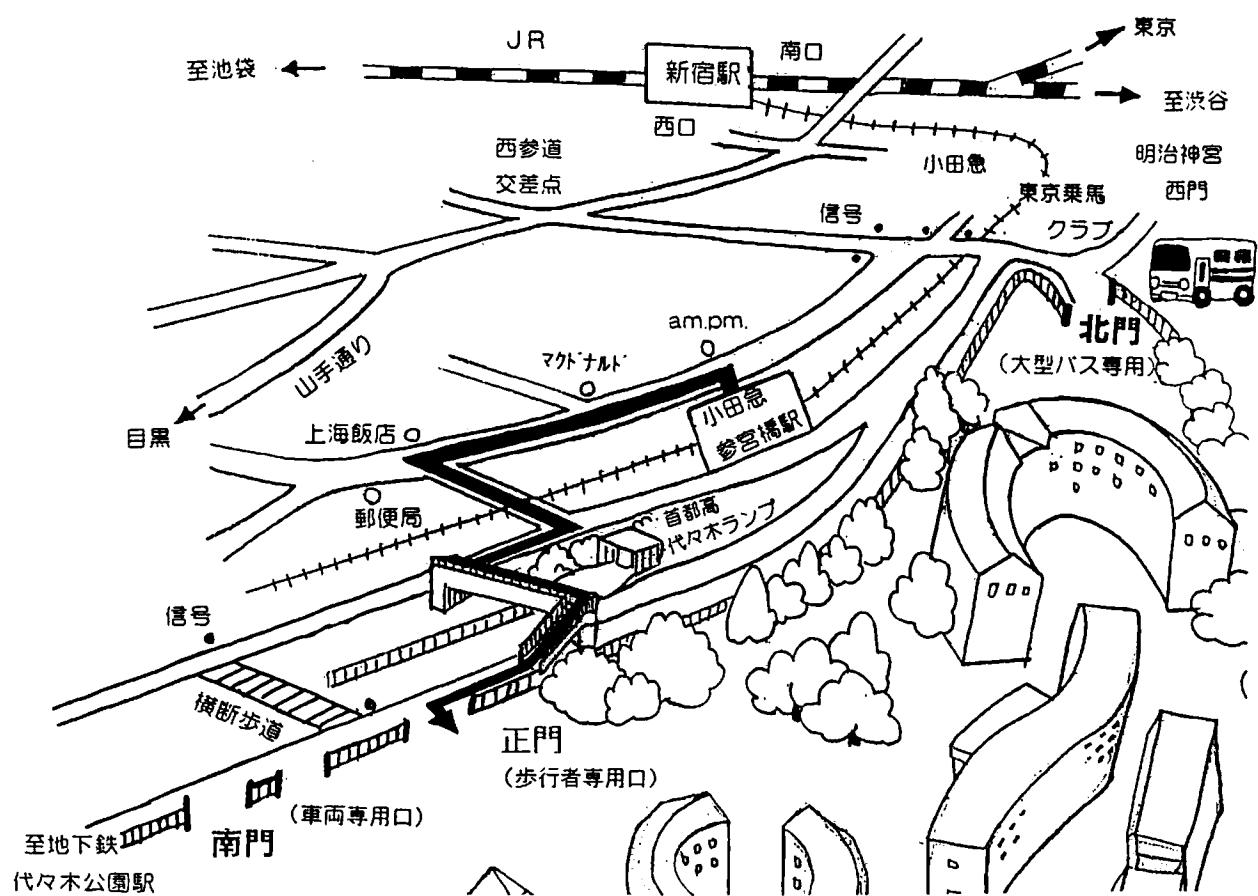
展示・物販: 306+307号室

\* 喫煙: トイレ横の喫煙室のみ。

\* 昼食は、弁当(会場販売分は個数限定)は休憩室で。  
その他の飲食は、センター棟2階の「カフェテリアふじ」(500席)、同2階  
「喫茶フレンズ」、宿泊D棟のレストラン(80席)などをご利用下さい。

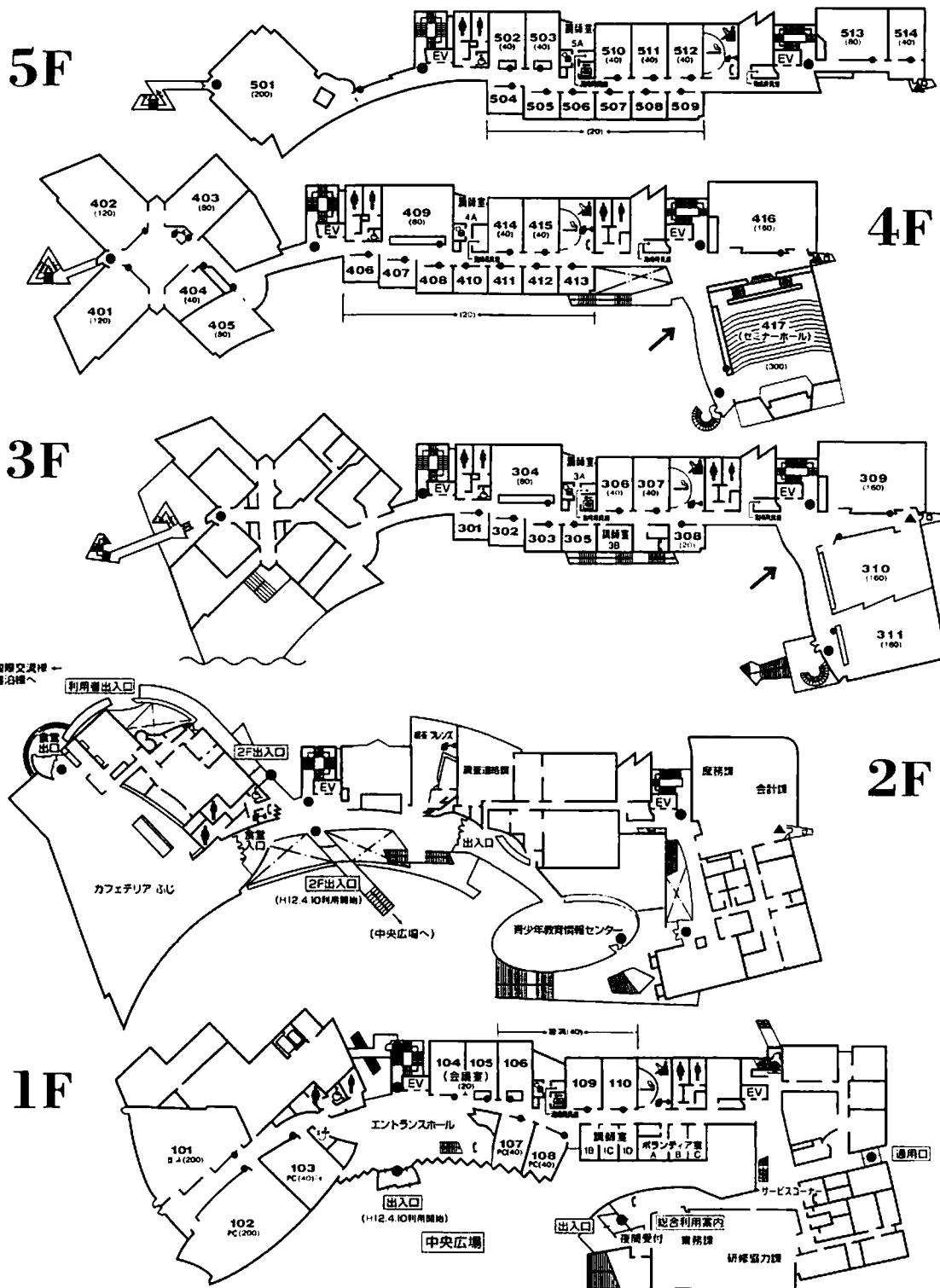
宿泊: 一般の宿泊施設は特に斡旋いたしませんが、「国立オリンピック記念青少年総合センター」の中の宿泊施設については、xii ページの案内に従ってお申し込み下さい(6月15日締め切り)。

## 会場案内図



## センター棟各階平面図

( )内数字:定員



---

## <重要>懇親会の予約のお願い

学会では懇親会を以下の通り予定していますが、今回の会場は当日の参加人数の増減に対応してもらえないため、勝手ながら当日券は50名までとさせていただき、それ以外は予め右記の要領で電子メール、FAX、又は郵便でご予約いただいた方のみとさせていただきます。お手数ですが、事前にお申し込みをいただけますようお願い申し上げます。いろいろとご不便をおかけしますが、青少年の研修施設という会場の性格をご理解いただき、ご協力の程宜しくお願ひいたします。

日時：2001年6月29日（金）

19:00～21:00

場所：国際交流棟

会費：一般5千円、学生3千円程度を予定

懇親会費は会場での学会参加申込の際に前払いでお支払いください。

---

## オリンピックセンター内の宿泊施設のご案内

学会では会場敷地内に2種類の宿泊プランを用意しました。会場外での宿泊の斡旋は行っておりませんので予めご了承下さい。会場内に宿泊をご希望の方は6月15日までに電子メール、もしくは右記の申込用紙でFAX又は郵送でお申し込み下さい。部屋数が限られておりますので、先着順とさせていただきます。なお、廉価ではありますが、青少年の教育的な宿泊施設ですので以下の点をご確認の上お申し込み下さい。

注1：A棟(安い方)は、到着時にシーツ受渡所でシーツ、枕カバーを受け取り、ご自分でベッドメイクをしていただきます。退出時に部屋の清掃（床掃除、分別して所定の場所にゴミ出しなど）をお願いします。

注2：6月29日（金）から2泊3日のプランのみでのお申し込みとなります。前後の宿泊や、1泊だけの申込みは出来ません。こちらから予約確認書をFAXか電子メールでお送りしますが、確認書受領後のキャンセルは、宿泊料全額を請求させていただきますので予めご了承下さい。

A棟（お一人様、2泊分、税込み）

シングル、トイレ、バス共用、4,600円

D棟（お一人様、2泊分、税込み）

シングル、トイレ、バス付、8,600円

宿泊料は会場での学会参加申込の際に前払いでお支払いください。

---

## 懇親会予約申込書

6月15日締めきり！

名前：

電話：

FAX：

電子メール：

申込先：〒169-0073 新宿区百人町 3-23-1 国立科学博物館・真鍋 真

電話：03-3364-7116；FAX：03-3364-7104；

懇親会申し込み用電子メール：[psj2001@cocoa.freemail.ne.jp](mailto:psj2001@cocoa.freemail.ne.jp)

---

## オリンピックセンター宿泊申込書

6月15日締めきり！

氏名：

性別：男・女

住所：(〒 )

電話：

FAX：

電子メール：

宿泊希望の棟（○印を付けてください）

第一希望：A（4600円）・D（8600円）

第二希望：A（4600円）・D（8600円）・第二希望無し

申込先：〒169-0073 新宿区百人町 3-23-1 国立科学博物館・真鍋 真

電話：03-3364-7116；FAX：03-3364-7104；

宿泊申し込み用電子メール：[psj2001@cocoa.freemail.ne.jp](mailto:psj2001@cocoa.freemail.ne.jp)

## PALEONTOLOGICAL RESEARCHへの積極投稿のお願い

2001年5月14日

日本古生物学会会員の皆様

新緑の好季節となりましたが、皆様におかれましてはお元気のことと拝察いたします。さて、Paleontological Research 編集長として、日頃古生物学の各分野でご活躍されている皆様に、同誌の編集状況や目指すべき方向をお知らせした上で、積極的なご投稿をお願いする次第です。

すでにご承知のように、Paleontological Research は 1997 年から従来の古生物学会報告紀事から誌名を変更し、副編集者に海外究者を加えて、東アジアを代表する国際誌を目指してスタートを切りました。主な改革点は、1)これまでの会員に限った投稿から、内外の非会員でも投稿を受け付けるようになつた、2)英文原稿のみとし、日本語要旨などを削除した、3)査読制をさらに徹底させ、原則的に国外研究者を含む 2 名の査読者によるレビュー制度を確立したこと、などが挙げられます。

ところで、最近になり各研究機関での外部評価、人事、日本学術振興会特別研究員採用などで、研究業績の評価にあたっては、論文の内容や数のみならず、投稿雑誌の種類を評価基準の一つとして重視するようになってきました。このような基準のひとつとして Institute for Scientific Information (ISI) 登録雑誌かどうかが挙げられています。国内の地球科学系雑誌の中では、Geochemical Journal, Island Arc, Resource Geology がすでに ISI に登録されており、他の学会誌も ISI 登録を検討中と聞いています。個人的には、論文の評価はあくまで内容で行われるべきで、雑誌の種類とは無関係であると考えます。しかし、ISI のデータベースに収録されると、インターネットを通じて全世界の研究者が容易に論文を検索することが可能となり、研究成果の迅速な伝達、ひいては学問の国際化につながるものと思われます。以上のことから、古生物学会では 2000 年 6 月の評議員会で Paleontological Research (略して PR 誌) の ISI 登録を目指すことが認められ、今年度中の申請を目指して情報収集や必要書類などを整えているところです。

しかし、ISI 登録が認められるためには、いくつかの条件をクリヤーしなければなりません。とくに、刊行が予定通り行われているか、PR掲載論文が他の ISI 登録雑誌に十分に引用され、国際的に高い評価が定着しているか、などが登録のための基準条件となります。残念ながら、過去 4 年間での PR掲載論文の ISI 雑誌への引用頻度は 15 件程度と、あまり高くありません。現在、PR 誌が ISI に登録されていないから、よい論文は他の ISI 登録誌に投稿するという姿勢が統ければ、いつまでも PR 誌のレベルは向上せず、アジアを代表する国際誌を目指すとした当初の目標は達成できません。

PR 誌の現在の投稿状況をみると、海外からの投稿は増加傾向にありますが、国内会員からの投稿は必ずしも多いとは言えません。そのため、年間の編集計画をようやくクリヤーしている状況です。今回の年会シンポジウムのように多くの研究発表がありますので、この機会にぜひ会員の皆様に質の高い論文を PR 誌に積極的にご投稿下さるよう、お願ひ申し上げます。また、お近くの同僚や大学院生、海外の非会員の研究者などにも PR 誌をご紹介いただき、投稿を働きかけていただくよう、お願ひ申しあげます。

Paleontological Research  
Co-editors

棚部一成  
〒113-0033 東京都文京区本郷 7-3-1  
東京大学大学院理学系研究科  
地球惑星科学専攻

加瀬友喜  
〒169-0073 東京都新宿区百人町 3-23-1  
国立科学博物館地学研究部

## 2001・2002年度日本古生物学会評議員選挙報告

(庶務 北里 洋)

2001年4月から5月にかけて行いました評議員選挙の結果、以下の方々が2001・2002年度評議員として当選いたしました。

安達修子、天野和孝、安藤寿男、後藤仁敏、平野弘道、池谷仙之、加瀬友喜、北里洋、小泉格、近藤康生、前田晴良、間嶋隆一、真鍋真、森啓、西弘嗣、野田浩司、岡田尚武、小笠原憲四郎、大路樹生、小澤智生、瀬戸口烈司、棚部一成、富田幸光、植村和彦、八尾昭

(計25名、ABC順)

## 行事予定

◎第151回例会は、2002年1月26日(土)、1月27日(日)に鹿児島大学理学部で開催されます。1月27日(日)午後に公開講演として「21世紀は自然史の時代－古生物学・フィールド科学からの提言－：世話人、森啓・矢島道子」(平成13年度科研費 研究成果公開発表(B))を実施致します。一般講演の申し込み締切は11月30日(金)です。

◎2002年年会・総会(2002年7月上旬開催予定)には福井県立恐竜博物館から開催申し込みがありました。また、第152回例会(2003年1月下旬開催予定)には横浜国立大学教育人間科学部から開催申し込みがありました。

◎古生物学会では、小人数で実施されるワークショップやショートコースを主催しております。学会から金銭を含む援助を行なうことができますので、企画をお持ちの方は行事係までお問い合わせ下さい。

### 個人講演・シンポジウム案の申し込み方法

個人講演の申し込みは予稿集原稿を直接行事係へ送り下さい。e-mailやファックスでの申し込みは原則として受け付けておりません。

「古生物学トピックス No. 2」刊行のご案内  
パンサラサーテチスの古海洋学  
—グローバル・フィールド・サイエンスへの招待—

松岡 篤(編), A4国際版, viii + 100 ページ, 2001 年6月発行  
1冊 1000 円(予価)(送料は別途ご請求致します)

多くの日本人研究者によって世界の造山帯の地質調査が実施され, その多くは, パンサラサーテチスの海洋環境の復元を目指したものである。各章は, 南半球のニュージーランドから, パンサラサーテチスを時計回りに, アジア, 北米へと配列され, (1)研究地域の地質学・古海洋学的位置づけ, (2)調査地域の研究のレビュー, (3)共同研究の相手側の紹介, (4)フィールドの状況, (5)これまでの活動, (6)主要な研究成果, (7)今後の方針, の7項目を盛り込むことを基本としている。本書は, 世界各地での野外地質調査に興味をもつ方々, とくに次世代を担う大学院生・学生への招待状である。(本書「はじめに」より抜粋)

=====

「特別号 No. 39」刊行のご案内  
"The Database of Japanese Fossil Type Specimens Described During  
the 20th Century"

池谷仙之・平野弘道・小笠原憲四郎(編), A4国際版, vii + 503 pp.+ CD  
2001 年6月発行, 1冊 3500 円(予価)(送料は別途ご請求致します)

20世紀に記載された日本産化石のタイプ標本のデータベース第一巻. CD-ROM が付録. 以下の20グループを収録: 石灰質ナノ化石, 涡鞭毛藻類, 放散虫, 新生代底生有孔虫, 浮遊性有孔虫, フズリナ類, 翼足類・異足類, 新生代二枚貝類, 中古生代巻貝類, 非海生貝類, カイエビ類, 蔓脚類, 十脚類, 新生代腕足類, 中古生代コケムシ類, 新生代コケムシ類, ウミユリ類, ウニ類, コノドント類, 生痕化石

=====

学会会場で販売開始予定です。7月10日から下記で申し込みを受付予定です。

申込先: 〒169-0073 新宿区百人町3-23-1 国立科学博物館内

日本古生物学会 会計係 真鍋 真

TEL: 03-3364-7116, FAX: 03-3364-7104, E-mail: manabe@kahaku.go.jp

## 日本古生物学会出版物 販売のお知らせ

日本古生物学会では、特別号や古生物学トピックスなどの学術出版物を発行しております。ご購入希望の方は、下記の会計係まで、お申し込みください。(学会の会員でない方にも販売しております。)

また、出版後5年を経過した特別号、過去の学会予稿集、日本古生物学会報告・紀事(*Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan*)のバックナンバーについては、割引販売をしております。特に、日本古生物学会報告・紀事については、在庫整理のため大幅に割引をしておりますので、どうぞこの機会をご利用ください。なお、号によっては残部が僅かにしかございませんので、注文が多い場合には、申し込み順とさせていただきます。

販売価格については、次ページからのリストを参照ください。送料は別途ご請求させていただきます。支払いは、郵便振替か銀行振込、または現金書留で、承っております。海外からの注文については、VISA カードでのみの、お取り扱いとなります。ご注文を受領してから1ヶ月以内に発送するようにしております。若干の時間の余裕を持ってお申し込みいただきたくお願い申し上げます。

ご不明な点は、会計係にご連絡ください。

注文先：〒169-0073 東京都新宿区百人町3-23-1 国立科学博物館地学研究部内  
日本古生物学会 会計係 真鍋 真  
Fax: 03-3364-7104; E-mail: manabe@kahaku.go.jp

..... 切 ..... 取 ..... 線 .....

### 申込書

ふりがな  
ご氏名 \_\_\_\_\_ (TEL) \_\_\_\_\_

(FAX) \_\_\_\_\_

ご住所 〒 \_\_\_\_\_

ご注文： 出版物名 \_\_\_\_\_ 号 \_\_\_\_\_ 冊数 \_\_\_\_\_

お支払方法： 郵便振替 銀行振込 現金書留 (何れかに X をつけてください。)

## 古生物学トピックス

□ No.1(2000) 奈良正和 編 1,000 円 ダイナミック古生態学、古環境と化石底生群集との相互関係。 95p.

## 特別号バックナンバー販売リスト

- |   |   |
|---|---|
| □No. 15(1971) 濱田隆士 著 2,500 円★<br>Early Devonian Brachiopods from the Lesser Khingan District of Northeast China. 中国 Lesser Khingan の前期デボン紀腕足類。                      | Some Ammonites from the Campanian (Upper Cretaceous) of Northern Hokkaido. 北部北海道のカンパニアン(上部白亜系)産アンモナイト。  |
| □No. 16(1971) 菅野三郎 著 3,500 円★<br>Tertiary Molluscan Fauna from the Yakataga District and Adjacent Area of Southern Alaska. アラスカ南部 Yakataga 地方及びその近郊の第三紀貝類動物群。       | □No. 28(1985) 加瀬友喜、浅間一男 編 3,300 円★<br>Bibliography of Palaeontology in Japan, 1976-1980. 日本古生物学文献目録 1976-1980.  |
| □No. 17(1973) 大山桂 著 4,700 円★<br>Revision of Matajirō Yokoyama's Type Mollusca from the Tertiary and Quaternary of the Kanto Area. 横山又次郎博士による関東地方の第三紀および第四紀の貝化石の再検討。 | □No. 29(1986) 小高民夫 編 10,000 円★<br>Japanese Cenozoic Molluscs -Their Origin Migration. 日本の新生代貝類: その起源と移動。  |
| □No. 18(1974) 小林貞一、濱田隆士 著 3,700 円★<br>Silurian Trilobites of Japan in Comparison with Asian, Pacific and other Faunas. 日本産シルル紀三葉虫: アジア、太平洋及その他の地域の三葉虫群との比較。         | □No. 30(1988) 松本達郎 著 6,300 円★<br>A Monograph of the Puzosiidæ (Ammonoidea) from the Cretaceous of Hokkaido. 北海道白亜系産プゾシア科アンモナイト。   |
| □No. 19(1976) 田代正之 著 3,300 円★<br>Bivalve Faunas of the Cretaceous Himenoura Group in Kyushu. 九州の白亜紀姫の浦層群の二枚貝動物群。  | □No. 31(1990) 石崎国熙、森啓 編 1,900 円★<br>Bibliography of Palaeontology in Japan, 1981-1985. 日本古生物学文献目録 1981-1985.  |
| □No. 20(1977) 小林貞一、濱田隆士 著 5,500 円★<br>Devonian Trilobites of Japan in Comparison with Asian, Pacific and other Faunas. 日本産デボン紀三葉虫: アジア、太平洋及その他の地域の三葉虫群との比較。         | □No. 32(1991) 渡辺耕造 著 6,500 円★<br>Fusuline Biostratigraphy of the Upper Carboniferous and Lower Permian of Japan, with Special Reference to the Carboniferous - Permian Boundary. 日本の上部石炭系・下部二疊系のフズリナ類による生層序、特に石炭系、二疊系の境界について。 |
| □No. 21(1977) 松本達郎 編 4,400 円★<br>Mid-Cretaceous Events -Hokkaido Symposium, 1976. 白亜紀中期事変-北海道シンポジウム 1976。   | □No. 33(1991) 松本達郎 著 7,000 円★<br>The Mid-Cretaceous Ammonites of the Family Kossmaticeratidae from Japan. 日本産白亜紀中期のコスマチセラス科アンモナイト。  |
| □No. 22(1978) 勘米良龜齡、氏家宏 編 5,500 円★<br>Bibliography of Palaeontology in Japan, 1961-1975. 日本古生物学文献目録 1961-1975.  | □No. 34(1993) 猪郷久義、他 編 3,000 円★<br>Bibliography of Palaeontology in Japan, 1986-1990. 日本古生物学文献目録 1986-1990.   |
| □No. 23(1980) 小林貞一、濱田隆士 著 5,000 円★<br>Carboniferous Trilobites of Japan in Comparison with Asia, Pacific and other Faunas. 日本産石炭紀三葉虫: アジア、太平洋及その他の地域の三葉虫群との比較。      | □No. 35(1995) 松本達郎 著 5,500 円★<br>Notes on gaudrycetatid ammonites from Hokkaido and Sakhalin. 北海道およびサハリン産ゴードウリセラス科アンモナイトについて。   |
| □No. 24(1981) 猪郷久治 著 3,900 円★<br>Permian Conodont Biostratigraphy of Japan. 日本の二疊紀コノドント生層序。   | □No. 36(1996) 松丸国照 著 7,800 円★<br>Tertiary Larger Foraminifera (Foraminiferida) from the Ogasawara Islands, Japan. 小笠原諸島の第三紀大型有孔虫。   |
| □No. 25(1982) 松本達郎、田代正之 編 5,000 円★<br>Multidisciplinary Research in the Upper Cretaceous of the Monobe Area Shikoku. 四国物部地域の上部白亜系の研究。                               | □No. 37(1997) 池谷仙之、阿部勝巳、北村晃寿 編 2,500 円<br>Bibliography of Palaeontology in Japan 1991-1995. 日本古生物学文献目録 1991-1995.   |
| □No. 26(1984) 小林貞一、濱田隆士 著 5,000 円★<br>Permian Trilobites of Japan in comparison with Asian Pacific and other Faunas. 日本産二疊紀三葉虫: アジア、太平洋及その他の地域の三葉虫群との比較。            | □No. 38(1999) 野村律夫 著 3,000 円<br>Miocene Cassidulinid Foraminifera from Japan. 日本産中新世のカシデュリナ科有孔虫の研究。   |
| □No. 27(1984) 松本達郎 著 6,000 円★   |   |

販売価格に★印が付いている号は半額となります。

## 学会予稿集バックナンバー

□1998 年例会(札幌)	300 円	□ 2000 年年会(早稲田)	300 円
□ 1999 年年会(仙台)	300 円	□ 2000 年例会(富岡)	300 円
□ 1999 年例会(三田)	300 円		

## その他出版物 (長期計画委員会 1993 年報告書)

□ 古生物学研究教育の課題と展望. 日本古生物学会編. 82p. (1993), 300 円

**日本古生物学会報告・紀事 パックナンバー割引販売**  
**(Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan)**

**Old Series**

- ◆ No. 5 (1936) ..... ¥200  
 石巻付近現生貝類: 樺太白亜紀植物群: Melobesiae の分類と各属の系統関係: 土佐国安芸郡産有孔虫の新種

**New Series**

- ◆ No. 1 (1951) ..... ¥200 残部少  
 西南日本石炭紀サンゴ: 三疊紀新世二枚貝 *Palaeophorus*: 長野県古第三紀貝化石: 南満州熱河産最古の *Sequoia*: 白亜紀菊石類 *Pachydiscidae*
- ◆ No. 2 (1951) ..... ¥200 残部少  
 房総半島新生代有孔虫新属・新種: 東京都五日市岩井の *Entomonotis* 層: 京都府産 *Myophoria* 7種: 金沢市大桑層産トド化石
- ◆ No. 3 (1951) ..... ¥200 残部少  
 九州第三系 *Cyclammina*: 朝鮮第三紀植物化石: 熱河の寒武紀後期の動物群: *Nagatoella fujimotoi* と紡錐虫の研究法: 日本産 *Enghenbergia* について
- ◆ No. 4 (1951) ..... ¥200 残部少  
 金沢市茅山の化石珪藻65種: 手取統 *Xenoxylon latiporosum* の立木: 日本産上部古生代石灰藻
- ◆ No. 5 (1952) ..... ¥200 残部少  
 化石 *Glycymeris rotunda* の変異: 日本産上部古生代石灰藻: *Mansuya* と *Tsinanidae* について: 百々疊岩中の二疊紀化石
- ◆ No. 6 (1952) ..... ¥200 残部少  
 日本及朝鮮産 *Cyclina*: 長門産三疊紀エステリア類2種: 長崎県崎戸産古第三紀貝化石群
- ◆ No. 7 (1952) ..... ¥200 残部少  
 有孔虫 *Stomatorbina* と *Mississippina*: 福島県沼之内層産カマダノマメイケ: 山形県西田川炭田産中新世化石動物群: 岩手県産 *Terebratalia (?) innaiensis*: 日本より二疊紀石灰藻 *Gymnocodium* の产出
- ◆ No. 8 (1952) ..... ¥200 残部少  
 金沢兼六園のヤシ化石: 朝鮮延目層群産化石植物: 化石エステリア類: 青海石灰岩産石灰藻: 仙台付近中新統ホタテガイ
- ◆ No. 9 (1953) ..... ¥200 残部少  
 朝鮮延目層群産化石植物: 熊野層群中新世貝化石: 北海道古第三紀新陸亀: 日本産 *Palaeoneustidae* (ウニ類) の化石群
- ◆ No. 100S (1975) ..... ¥600  
 日本の古生物学研究史
- ◆ No. 101 (1976) ..... ¥600  
 バージニア州オルドビス系三葉虫の個体発生: *Dictyoche subarctios* (珪質鞭毛藻) の北太平洋体積物中の地理的並びに地質的分布: 現生サンゴ中のトリウムとプロオトアクチニウム同位体と年代測定への影響: 下部白亜系尾口層の *Dictyzomites* とその他のソテツ葉類
- ◆ No. 102 (1976) ..... ¥600  
 韓国上部中生層卯谷層産軟体動物群: 北海道産白亜紀アンモナイトの色模様
- ◆ No. 103 (1976) ..... ¥600  
 下部白亜系赤岩層の植物化石: 北海道天北産新第三系珪藻3新属: トルコ中部サインベイリ産二疊紀コケ虫化石
- ◆ No. 104 (1976) ..... ¥600  
 マレーシア北部ケランタン産上部二疊紀有孔虫化石群: 九州佩橋山層産下部白亜紀 *Ancyloceras*: 大分層群日出層産鮮新世 *Mizuhopecten*: 浜名湖周辺佐浜泥層産洪積統綠藻類クンショウモ属: 関東山地南東三つ沢産石炭紀珊瑚化石2種: 山口県秋吉台産後期更新世鹿科 *Nipponicervus* 亜属

- ◆ No. 105 (1977) ..... ¥700  
 紡錐虫 *Verbeekinidae* 科の祖先型に関する考察: 南朝鮮産頭足類 *Manchuroceras*: 白亜紀二枚貝 *Neithea* の形態と本邦産種の分類
- ◆ No. 106 (1977) ..... ¥700  
 奄美海台産 *Nummulites boninensis*: 中央チリ下部第三紀コンセプション層産花粉・孢子群集のパリロジー: 栃木県葛生付近アド山層基底疊岩中の上部二疊紀フズリナ: 熊本県美生産中期ジュラ紀アンモナイト: 静岡県山梨県瀬戸川層群の貝化石群
- ◆ No. 107 (1977) ..... ¥700  
 北東中国熱河産 *Ordosoceras* と *Polydesmidae*: 日本産化石および現生フジツボ類の分類(その1)
- ◆ No. 108 (1977) ..... ¥700  
 日本産化石および現生フジツボ類の分類(その2): チリ北部ドメイコ山地の三疊紀二枚貝と腹足類
- ◆ No. 109 (1978) ..... ¥700  
 珠角石類 *Discoactinoceras* と新科 *Discoactinoceratidae*: 後期白亜紀アンモナイト *Gaudryceras* の表現型置換: 下部白亜系赤岩層の植物化石(追加): 北海道産バスクセラス科のアンモナイト統報
- ◆ No. 110 (1978) ..... ¥700  
 奈良県大普賢岳産後期三疊紀珊瑚化石: 北海道産上部白亜紀アンモナイト *Texanitinae* 亜科: 九州姫浦層群産白亜紀二枚貝
- ◆ No. 111 (1978) ..... ¥700  
 白亜紀淡水性二枚貝 *Trigonoides paucisulcatus* の個体成長による変異: カンブリア紀後期三葉虫4種の個体発生: インド太平洋区の *Siphonofusus* 3種
- ◆ No. 112 (1978) ..... ¥700  
 房総半島木更津産更新世介形虫: 島根県樋口層群前期ジュラ紀菊石: 熊本県天草産古第三紀化石木中の *Bankia*: 北海道最上部白亜系二枚貝
- ◆ No. 113 (1979) ..... ¥700  
 福井県産前期白亜紀後期植物化石: 紀伊半島四万十帯北縁産白亜紀浅海性二枚貝: 北海道白亜系産パッキディスカス科アンモナイト
- ◆ No. 114 (1979) ..... ¥700  
 南ダコタ Deadwood 産後期カンブリア紀三葉虫の個体発生: 北海道東部産ゴードリセラス科のアンモナイト: 北海道日高層群産三疊紀こけ虫化石: 群馬県利根郡戸倉層の手取型植物化石
- ◆ No. 115 (1979) ..... ¥700  
 北九州市芦屋層群坂水層の生痕化石: ペルー西南部チャバラ地域の上部古生界産紡錐虫と珊瑚化石: 秋田県男鹿半島上部新生界の層序と介形虫
- ◆ No. 116 (1979) ..... ¥700  
 北海道天北上部新第三系声問層産珪藻: 日本産三角貝 *Pennatae tricornis*: 韓国下部慶尚層群産二枚貝化石
- ◆ No. 117 (1980) ..... ¥700  
 本邦産二疊紀層孔虫の再検討: 過去3000年間の相対的海水準変降下: 能登半島平床および宇治貝層の放射年代: 北海道東部釧路炭田浦幌層群舌辛層産 *Chlamys*
- ◆ No. 118 (1980) ..... ¥700  
 イラン中部アバデー地域の二疊紀外肛類(こけ虫類): 千葉県銚子産前期白亜紀腹足類: 白亜系八代産頭足類相
- ◆ No. 119 (1980) ..... ¥700  
 日本産初期ジュラ紀植物化石: 南部北上山地唐梅館層産ビゼ一期腕足類: 南ダコタ Deadwood 層産カンブリア紀三葉虫の個体発生: 北海道上部白亜系イノセラムス
- ◆ No. 120 (1980) ..... ¥700  
 日本産初期ジュラ紀植物化石(その1): 南部北上山地唐梅館

- 層産ビゼ一期腕足類:南ダコタ Deadwood 層産カンブリア紀三葉虫の個体発生:北海道上部白亜系産イノセラムス:愛媛県南部近永地域宇和島層群産イノセラムス化石:銚子地方産前期白亜紀産二枚貝類:日本産初期ジュラ紀植物化石(その2)
- ◆ No.121 (1981) ..... ¥700  
 珪質鞭毛藻の新属 *Crassicorbiisema* と晩新世分帶:北海道東部釧路炭田浦幌層群産シジミ科化石:久慈市沖海底砂岩中のセノマニアン軟体動物化石:北海道産コニアシアン期のアンモナイト
- ◆ No.122 (1981) ..... ¥700  
 南関東多摩および阿須山丘陵産植物化石:新潟産新第三紀緑藻綱ラシノ藻綱アクリターチ:琉球列島産介形虫 *Cytherelloidea* 属の3種:北海道東部釧路炭田音別層群大曲層産 *Clinocardium*
- ◆ No.123 (1981) ..... ¥700  
 高知県横倉山層産シルル紀珊瑚類 その1:サウス・ダコタ産上部カンブリア紀三葉虫2種の個体発生と系統発生:白亜紀異常巻アンモナイト *Pravitoceras sigmoidale*:一の谷層産 *Lithostrotion*(飛騨山地南東部福地産上部古生界珊瑚化石 その5)
- ◆ No.124 (1981) ..... ¥700  
 日本産初期ジュラ紀植物化石(その3):丹波帯産ペルム紀放散虫化石の新属:後期白亜紀異常巻アンモナイト類の初期形態
- ◆ No.125 (1982) ..... ¥700  
 現生頭足類顎器とテトラゴニテス科アンモナイト顎器の比較:日本産初期ジュラ紀植物化石(その5):日本産中新世蔓脚類 *Balanus sendaiicus*
- ◆ No.126 (1982) ..... ¥700  
 中部ジャワ、ジョクジャカルタ地方始新世ナングラン層産胞子・花粉:徳之島“魚津層”(琉球石灰岩)の放射年代:四国上部白亜系和泉層群産オウムガイ類化石(新種):四国物部地域産白亜紀ウニ化石
- ◆ No.128 (1982) ..... ¥700  
 ベレムナイトの発生:中生代アンモナイト類2種の連室細管-隔壁構造の形成と機能:北上山地上部ペルム紀系産腕足類 *Oldhamina* およびテチス地域内分布:犬山地域・郡上八幡地域の美濃帯中・古生層産ジュラ紀 *Palaeoscenidiidae* 科放散虫の2新属
- ◆ No.133 (1984) ..... ¥900  
 日本産初期ジュラ紀植物化石 その6:北海道産白亜紀オウムガイ類 VI:北上山地日頃市層産前期石炭紀(ビゼ一期)腕足類:能登半島基部河北渴ボーリングコア中花粉分析
- ◆ No.134 (1984) ..... ¥900  
 北海道産白亜紀オウムガイ類 V:阿武隈山地相馬地域真野層産ビゼ一世腕足類化石:石灰質の蓋を伴う本邦産新第三紀タマガイ類の産状:インドネシア中部ジャワ島ナングーラン層産渴毛藻シスト:帝釈断魚深水産微小紡錐虫
- ◆ No.135 (1984) ..... ¥900  
 ブリティッシュコロンビア州中期カンブリア紀 *Burgess* 頁岩産三葉虫の個体発生:瀬戸川層群石灰岩層産中・後期始新世の浮遊性有孔虫群:波照間島琉球石灰岩のウラン系列放射年代:日本産白亜紀後期 *Hemimaster* 類のウニ化石
- ◆ No.136 (1984) ..... ¥900  
 九州東部下部白亜系九州佩橋山層群産ウニ化石:北海道奔別地域チヨロニアニ上部産 *Mytiloides incertus*:北上山地中部デボン系中里層産三葉虫動物群その1:南極リュツオ・ホルム湾東岸産 *Cassidulinidae* 科の有孔虫
- ◆ No.138 (1985) ..... ¥900  
 北極海底産古第三紀早期珪質鞭毛藻とエブリア類群集:北上山地中部デボン系中里層産三葉虫動物群その2:西南日本 後期新生代層産 *Glossaulax*(ツメタガイ属)の3種の種内変異:カナダロッキー山地産中期カンブリア紀 *Corynexochid* 三葉虫2種の個体発生
- ◆ No.140 (1985) ..... ¥900 残部少  
 五城目-男鹿地域大桑万願寺動物群の二枚貝類: *Pyrophacus steinii* のシストと遊泳体:北海道のコニアシアン下部産イノセラムスの1種
- ◆ No.141 (1986) ..... ¥900  
 中生代アンモナイト類の初期殻体内部構造: *Mercenaria* mercenaria の殻の成長線の微細構造:ステラ一大海牛の直系の先祖に位置付けられる山形県上部中新統産哺乳綱海牛目の新種:上部ペルム系球磨層産 *Follicucullcus*(放散虫)
- ◆ No.142 (1986) ..... ¥900  
 東北地方古第三系野田層群港層産 *Gingo zagajanica* Samylina-とくにその外形と表皮の特長:北海道コニアシアン階上部産イノセラムスの新種:高知県佐川町周辺産下部白亜紀二枚貝:福地の下部石炭系腕足類 *Striatifera* と *Gigantoprotodus*:南部北上二疊紀アンモナイト
- ◆ No.143 (1986) ..... ¥900  
 本邦白亜系セノマニアン階産イノセラムス I:ブリティッシュコロンビア産ペルム紀紡錐虫 *Lepidolina columbiana*:日本産テンブスキアの新種:四横倉山シルル紀三葉虫群への第2追加:白亜紀異常巻アンモナイトの1種 *Neocrioceras spinigerum*
- ◆ No.144 (1986) ..... ¥900  
 日本前期白亜紀産 *Pulsidis* 属:琵琶湖湖底 200m ポーリングサンプルの花粉学 II:関東山地南西部川乗層産下部二疊系コノドント:日本産初期ジュラ紀植物化石(その7)
- ◆ No.145 (1987) ..... ¥900  
 北海道産未熟知アンモナイト *Grandicierceras*:東北日本ペルム系産腕 足類 *Poikilosakos*(オルドハミナ亜目):北海道産菊石類 *Forbesiceras*
- ◆ No.148 (1987) ..... ¥900  
 介形虫 *Cythere* 属とその種の記載:岐阜県福地地域一ノ谷層産石炭紀中期 *Adnatoceras*:青海石灰岩産前期石炭紀サンゴ化石:埼玉県小園層産中新世貝化石:中国東北地方那丹遣い哈達産三疊紀ジュラ紀放散虫化石:東北日本上部ペルム系産腕足類 *Attenuatella* 及び同属の両極性分布:北海道産北西部達布産白亜系蝦夷層群のアンモナイトのタフォノミー:内生二枚貝の潜入深度 - 現生種の観察及び殻形態との関係:日本白亜系産 *Caestocorbula* 属:秋吉石灰岩産石炭紀中期頭足類:下部白亜系銚子層群産アンモナイト *Karsteniceras* 属
- ◆ No.150 (1988) ..... ¥900  
 関東山地南部小川谷層産古生代後期有孔虫:飛騨産地一の谷層ペルム紀カイメン:日本白亜系産スフェノディスク科アンモナイト: *Propeamussium* の内肋の機能的分類学的意味:西南日本上部鮮新統産二枚貝5種の幼生古生態
- ◆ No.151 (1988) ..... ¥900  
 日本産初期ジュラ紀植物化石(その8):東京都西部五日市産上部ペルム系放散虫:西南日本犬山地域下部ジュラ系チャート層産放散虫:西日本下部ジュラ系産テチス系二枚貝類 *Posidonotis dainelli*:本邦白亜系セノマニアン階イノセラムス IV:日本チューロニア上部産 *Inoceramus tenuistriatus*
- ◆ No.153 (1989) ..... ¥900  
 北部九州日奈久層産前期白亜紀(中期アノマニアン階イノセラムス V:新潟県上越地方新第三系産 *Calyptogena pacifica*:日本白亜系産 *Corbula* 属, *Nipponicorbula* 属: *Gemmuloborsonia*, 北西ルソン鮮新-更新統の *Calatuan* 層産 *Turridae* 科(腹足類)
- ◆ No.154 (1989) ..... ¥900  
 黒瀬川帯、横倉山層産シルル紀頭足類 *Orthocerataceae*:ネバール小ヒマラヤ山脈パルパ地方タンセン地域産 *Nummulites* 及び *Assilina*:韓国白亜系産非海生二枚貝 *Picalounio* 属:北海道穂別町上部白亜系産エラスモサウルス科(鰐竜目、長頸竜亜目):北海道上部白亜系蝦夷層群産イストセラス科異常巻きアンモナイト
- ◆ No.155 (1989) ..... ¥900  
 韓国大同累層群産後期三疊紀植物化石の新種(その2):古琵琶湖層群産中期更新新前期の齧歯目ネズミ科の臼歯:隠岐島後産中期中新世初期羽状目珪藻の新種:北海道・サハリン産白亜紀セノマニアン期のイノセラムス類 I:浜名湖完新統産渴毛藻シストの分析:南部北上山地上部ペルム系登米層産ノーチロイド *Fooodiceras* 及び *Domatoceras*:小笠原諸島産陸貝、*Mandarinia* の分類と形態変異
- ◆ No.156 (1989) ..... ¥900  
 高知県土佐清水市始新世清水累層及び中新世三崎累層大

- 型有孔虫: 美濃帯八幡町産初期ペルム紀後期三疊紀コノドントの混在群集: 更新世腕足動物 *Kikaithyris hanzawai* の成長と生活様式: 南部北上山地中里層デボン紀頭足類の新種: 秋田市笠岡層産貝形虫化石群集—堆積学的側面との関連性: 北海道上部白亜系産 *Tetragonites* 属アンモナイトの分類  
◆ No.157 (1990) ..... ¥900  
珪藻殻の形態変異にもとづく進化系列: 三葉虫の新属 *Rhinophacops*: 福島県白亜系双葉層群産巨大アンモナイト: 後期白亜紀デスマセラス亞科アンモナイト類の進化: 日本産中新世ゴカクウミユリ科とその生物地理学的意義  
◆ No.158 (1990) ..... ¥900  
白亜紀アンモナイト属 *Hauericeras*: 島根県松江層産中期中新世後期有孔虫: 日本産白亜紀 *Inoceramus (Platyceramus) mantelli*: *Anadara* 属の殻形態記述のための計数: 西日本産 Miogipsinid 有孔虫の新属  
◆ No.159 (1990) ..... ¥900  
*Gigantocallista*、宮城県仙台市鮮新世竜ノ口層 *Veneridae* 科(二枚貝綱)の新属: 南部北上山地日頃市層石炭紀前期(ビゼー紀)頭足類: 西南日本産下部ジュラ系放散虫化石帶: 美濃帯産放散虫化石 *Eucyrtidium*  
◆ No.160 (1990) ..... ¥900  
岡山県中新統勝田層群産 *Vetricardium*: 北海道産パツキディスカス科のアンモナイトならび関連属種: 中部更新世 *Limopsis* 属二枚貝2種の初期生活史: 中北部日本鮮新—更新世貝類群集及びその環境との関係: 濱戸川層群産 *Trematophorate miliolids* (Fubulariidae 科)の新属  
◆ No.161 (1991) ..... ¥900  
関東山地奥秩父大ガマタ層産下部三疊系放散虫化石その2: 殼成長計数とフーリエ記述子を用いた *Anadara* 属2新種の判別: 秋吉石灰岩層群産中期石炭紀バクトリテス類: 美濃帯南条山地産前期ジュラ紀放散虫(その1): 秋吉石灰岩層群産二疊紀紡錘虫類 *Pamirina*  
◆ No.163 (1991) ..... ¥900  
秋吉石灰岩層産上部石炭系紡錘虫類: 北海道中央部カンパニアン期中層水底生有孔虫: 広島県中新統備北層群産オキナワアナジャコ: 大桑万願寺動物群産介形虫2新属  
◆ No.164 (1991) ..... ¥900  
*Lepidocyclinidae* 科(有孔虫目)の進化論的分類: 北海道白亜系チュロニアン産アカントケラス科のアンモナイト: タイ国北部 Doi Pha Phulung 地域の後期二疊紀紡錘虫群集: 北海道上部白亜系産鉢化 *Olozanites* 葉化石: 下部白亜系銚子層群産 *Stenoptens* 属新種: 秋吉石灰岩層群産 Verbeekinidae 科及び Neoschwagerinidae 科紡錘虫類の初期変遷  
◆ No.165 (1992) ..... ¥900  
三浦半島南部初声層産軟体動物化石群: 高知県鮮新統登層産 *Phanerolepida pseudotransenna*(腹足綱、リュウテンサザエ科)の種内変異と異時性: 秋吉石灰岩層群、*Parafusulina kaemizensis* 帯以降の Verbeekinidae 科及び Neoschwagerinidae 科紡錘虫類: 琉球諸島ピクノンテ属の隠性種(生きている化石力)キ  
◆ No.166 (1992) ..... ¥900  
駿河湾産 Krite 属(甲殻類、介形虫)の3種: 青海石灰岩石炭系産 *Amygdalophyllumoides*(四射サンゴ類): 北海道幾春別川流域産 *Acompsoceras* その他アカントケラス科菊石類: 北海道及びサハリン上部白亜系テトラゴニテス科アンモナイト *Pseudophyllites indra*  
◆ No.167 (1992) ..... ¥900  
琉球層群の古水深指標としての無節サンゴモ: 岐阜県金華山下部～中部三疊系産放散虫化石: 本邦中期中新世熱帯性貝類化石の縁辺相: 万田層群産中期始新世十脚甲殻類  
◆ No.168 (1992) ..... ¥900  
南部阿武隈山地、高倉山層産ペルム紀有孔虫類: タイ国南部パッタルーン付近のカオ・チック石灰岩産三疊紀放散虫: 北海道白亜系コニアシアン階産 *Inoceramus (Platyceramus) troegeri* とその系統的意義: 岐阜県中新統瑞浪層群産頭足類 *Spirulirostra*  
◆ No.171 (1993) ..... ¥1000 残部少  
タイ国北東部ロエイ郡ナディンダム村上部石炭系有孔虫: 北上

- 山地大沢層産スパー期アンモノイド *Metadagnoceras* 及び *Keyserlingites*: *Nucella* 属(腹足類)の初期進化と分布、特に日本産中新世種について  
◆ No.172 (1993) ..... ¥1000  
無縫溝珪藻の1新種 *Delphineis kamenoensis* の系統学的意義: 中國東北部及び日本内帯の下部白亜系産 *Neozamites*(ベネチテス目)化石2種: タイ国北東部ロエイ県ナムスワイターサート村産中期ペルム紀有孔虫類: 日本産後期白亜紀短尾類(十脚甲殻目): 北海道北部、礼文島の中新統メシクニ層産貝化石群  
◆ No.176 (1994) ..... ¥1000  
海生無縫溝珪藻の新属 *Koizumia* 属: 関東山地南部、五日市地域の石灰岩ブロック産石炭記有効虫: *Xestoleberis hanaii* Ishizaki(甲殻類、介形虫)の殻構造: トリゴニア科の蝶番メカニズムについての考察: 鮮新統荻久保層産 *Chlamys* 属(二枚貝)の多様性

# 会長講演

## 古生代層孔虫の分類学的研究ーその歴史と今後の課題ー

森 啓（東北大学総合学術博物館）

層孔虫は化石造礁生物としてオルドビス紀中期からデボン紀末期まで生存、繁栄した石灰質の骨格をもつ無脊椎動物である。シルル紀、デボン紀の化石礁では、量的に圧倒的にサンゴ類等他の化石を凌ぎ、当時の礁は層孔虫礁と呼ぶことができる。

層孔虫の研究は1826年、Eifelのデボン系からGoldfussが*Stromatopora concentrica*を記載したことに始まる。和名は、stroma=layer=層、porus=porous=孔、によっている。19世紀の研究の黎明期を経て、20世紀、特にその後半に記載的研究が急増し、現在までの記載種は2175に達している。この中で、1064種は旧ソビエト地域からの報告（大部分がロシア語による記載）で、全体のほぼ半数を占めている。層孔虫の研究史を顧みるとき、この状況は様々な研究上の障害を与えてきた。以下に主要な問題を要約する。

その1. まず、語学的問題は除くとしても、政治的障壁がそのまま研究推進の障壁であったことがあげられる。互いに収蔵するタイプ標本の検討の機会が極めて限られたこと、また劣悪な印刷技術背景の中で、記載されている内容が写真から読み取ることができず、自分の研究している種と似ていると思いつつ、旧ソビエトから報告された種を同定、比較の対象から除外せざるを得なかつた例が多い。また、東西の類似種との十分な比較検討なしに、新種が多く提唱されてきた。

その2. 上記の状況の中で、層孔虫の研究は種の記載がほとんどを占め、種のグローバルな古地理的分布、種の生存期間等の地域間の比較、古生態等に対する基礎的研究には、正確なデータが全体として不足していた。

しかし、筆者のゴトランド島の研究 (Mori, 1968, 1970)に限れば、種の産出は他の化石層序と密接に対応し、エストニア、オスロ地域との比較では共通種が存在すること、種構成は岩相と密接に関連すること等が明らかとなった。上記のソビエト時代の障害がとれて、ロシアとの交流が自由となった現在、種レベルでの互いの比較検討による整理が今後の課題となっている。

研究上かかってきた問題には、層孔虫の高次分類上の解釈の違い、分類上の形質に対する考え方の違い、研究手法も挙げられる。

その3. 層孔虫は、19世紀から海綿動物か、刺胞動物に属するかで意見が別れ、後者とみなす研究者が大勢を占めていた（これは記載に携わった研究者の多くは確固とした証拠をもって独自の意見を主張していたわけでは無く、Lecompt, 1956のTreatise等に示された意見を単に踏襲していた傾向が強い）。しかしながら、1960年代になってジャマイカ沖からの硬骨海綿の発見によって、層孔虫は海綿動物であるとする考えが支配的になった。これは、硬骨海綿の軟体部に観察される流出溝が、層孔虫の星形溝 (Astrorhizae) に酷似していたことに拠っている。また、個体性の不明瞭な共有骨を形成することにおいても、

硬骨海綿と層孔虫はよく似ている。しかし、層孔虫の高次分類上の位置がこれで一件落着とするには、まだ問題が残っていると筆者は考える。

星形溝と呼ばれてきた構造は、層孔虫共有骨表面並びに薄片によって骨格内部において観察される。その形態は硬骨海綿の流出溝と瓜二つのものから、中心から2、3個の溝がのびているものまで、多様である。星形溝が海綿の流出溝と考えにくいのは次の2点である。

(1) ゴトランド島産シルル紀層孔虫 *Clathrodictyon djupvikense* Mori には単純な星形溝が発達する。その溝には壁がある。もし、溝系の一部を構成する流出溝であるならば、溝は周囲から水が集まるような構造にならなければならぬ。壁の存在はこれを否定する。

(2) デボン紀層孔虫 *Stromatoporella saginata* Lecompte 並びに *Anostylostroma subcolumnare* Galloway and St. Jean に代表される多くの層孔虫において、星形溝の周辺が他の部分より骨格が密になっている種が存在する。Goreau and Goreau (1959) は、刺胞動物、六放サンゴ(群体サンゴ: *Acropora*)において、枝の中軸にあるサンゴ個体の周辺の代謝活動が周りにあるサンゴ個体より活発で、中軸個体の部分の骨格密度が高くなることを報告した。層孔虫の骨格密度の違いはこの六放サンゴの形状に酷似する。つまり、単なる流出溝の周りの骨格が他の部分より密になる必然性がない。

以上の意見は全くの少数派であるが、この意見(Mori, 1984)に対する反論はない。つまり、これまで古生代層孔虫として一括されているグループは、本当に一括しうるかという根本的問題がまだ残っているように筆者は考える。

その4. 層孔虫には星形溝が発達するものと、しないものとがあり、その有無は重要な分類形質の一つとして種の識別に用いられてきた。一般に共有骨表面が保存されていることは希で、かつ記載においては薄片での内部構造のみを示すのが一般的である。星形溝はサイズ、分布密度が種によって異なるが、分布密度が粗な場合は薄片で観察されない場合がある。一方、野外において層孔虫の共有骨表面がそのまま保存されている場合、星形溝の形状は薄片より鮮明で、より細かい記載が可能である。しかし、同種で表面が残らない場合の形状の比較は難しい。したがって、この星形溝の有無の分類形質としての判断、形状の比較には、宿命的な手法の限界が関連している。

旧ソビエト消滅以来、上述の研究上の障害はなくなり、分類の再検討が始まり、Stearns, C.W. et al. (1999) は層孔虫を海綿動物の一綱とし、7つの目に分類し、属レベル以上の再編を行った。属の記載にあたっては、シノニム属のリスト、属するおよその種数もあげてあり、今後の研究にあたって極めて重要な文献となっている。ただし、分類形質が他のグループに比較して少ない層孔虫において、2000を超える種数はいかにも多すぎ、特に、旧ソビエトの種の再検討が急務である。この整理が終わって初めて、化石層序、古地理に関するより詳細な汎世界的な研究が可能となるであろう。残念ながら、近年層孔虫研究者(特に若手研究者)が世界的に激減しており、研究上の課題以上に気掛かりな問題である。

**ミレニアムシンポジウム**  
**「21世紀の古生物学」**

シンポジウム「21世紀の古生物学」開催主旨

森 啓（将来計画委員会委員長）

19世紀後半に始まった我が国の古生物学的研究は、20世紀になって確実にその進歩を見せ、学会会員も千名を超える規模となって、新たな世紀を迎えるに至った。古生物学は原理的にも、手法的にも、地球科学的側面と、生物科学的側面を持ち、これらを両輪として発展を遂げて来た。我が国における研究の歴史を振り返ると、まず、化石を分類・記載し、その生存年代を決定することが主流にあり、明治以来長い間伝統的研究手法であった。これらの研究は、化石層序学の進展に貢献し、加えて電子顕微鏡の開発等によって、微化石の研究が飛躍的に発展し、詳細な地球史編年を可能にした。また、プレートテクトニクス理論が実証され、地球形成史、生命の進化史が、今日のように詳細に論じられるようになった背景には、各地域各地質年代の化石についての長年にわたる分類学的・化石層序学的研究の地道な蓄積がある。また、過去数十年における周辺科学の発展は、古生物学の研究動向にも大きな影響を及ぼしてきた。旧来の地質学と表裏一体となっての研究から、より生物学的視点に軸足を移した研究 (Paleobiology) に大きく変化してきた。この傾向は、学会誌の分野別論文比率や国際誌の名称、研究所の名称変更等にも表れている。さらに、古生物学と近隣研究分野との垣根が無くなり、研究対象が多様化すると共に、学際的研究、国際的共同研究も活発に行われている。このような状況の中で新たな世紀を迎えたこの時、20世紀における先達の研究を礎に、自己検証を行いつつ、学会会員の最新の成果を発表し、討論を行い、現状を認識し、それぞれの専門分野において、今後の新たな指針を示すことは、世界における古生物学研究における我が国のステータスを明らかにする上でも大きな意義があると考える。将来計画委員会としては、21世紀最初の記念すべきこのシンポジウムが若手研究者に刺激をもたらし、さらなる研究発展の端緒となることを祈念するものである。この世紀の節目において学会活動全般についても、この機会に考えてみたい。学会は、単に研究者の研究発表の場を組織するだけでなく、研究者集団として社会的責任を負っているものと考える。もちろん最先端の研究成果の公表が、社会的責任を果たすことではあるが、学会としての社会的任務は他にもあるはずである。先年、日本学術会議古生物学研究連絡委員会（速水 格委員長）が主導して、自然史学会連合を組織した。その目的は、共通の認識に立つ学協会が一つになって社会的役割を担うことであったと認識する。今回将来計画委員会では「21世紀の自然史教育」のシンポジウムを企画した。このテーマは古生物学の枠を超えており、古生物学会がまた発案者となって、自然史教育に対する提言を行い、自然史学会連合の大きな力により社会に働きかけようとするものである。我々古生物学研究者をとりまく環境は今極めて流動的な状況にある。古生物学を一つの研究分野として残していくためには、学会はもちろん、我々一人ひとりも、古生物学に対する確固とした哲学と意志表示が必要であろう。知的好奇心に根ざし、自然の真理を追求するという自然科学の命題が共通の理念である限り、古生物学のような基礎科学は、文化国家として、時の趨勢を超越して必要であることを常に訴えていかなければならない。

# **地球史における 海洋環境研究の最前線**

## 地球史における海洋環境研究の最前線

西 弘嗣（九州大・比文）・北里 洋（静岡大・理）・松岡 篤（新潟大・理）

古海洋の研究は、古生物学にとって重要な分野である。地球環境の変遷と生物多様性進化をキーワードとして、IMAGES や OD21 などの国際的な研究計画が次々と企画されている。今回のシンポジウムでは、古生代から現在までの古海洋研究の進展と新しい開拓分野である地球微生物研究の最前線を紹介し、この分野の現状と将来について議論する。

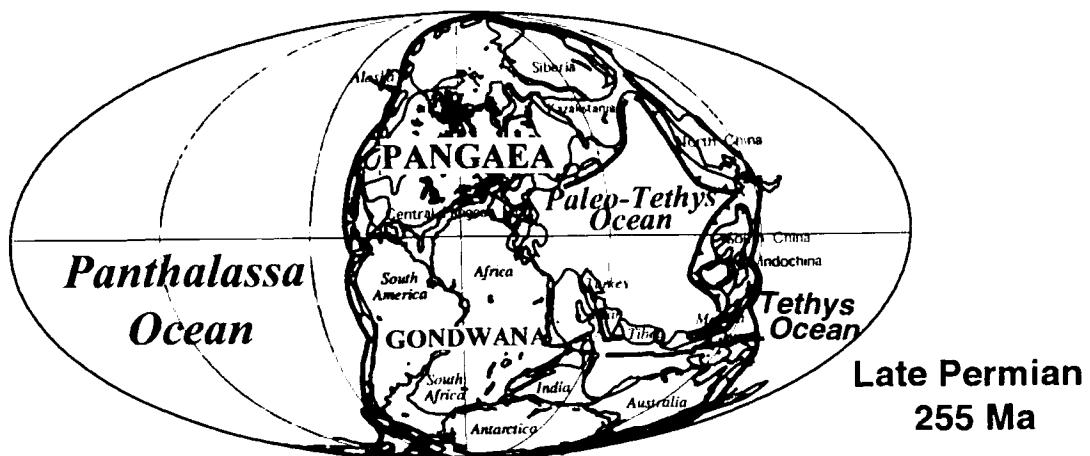
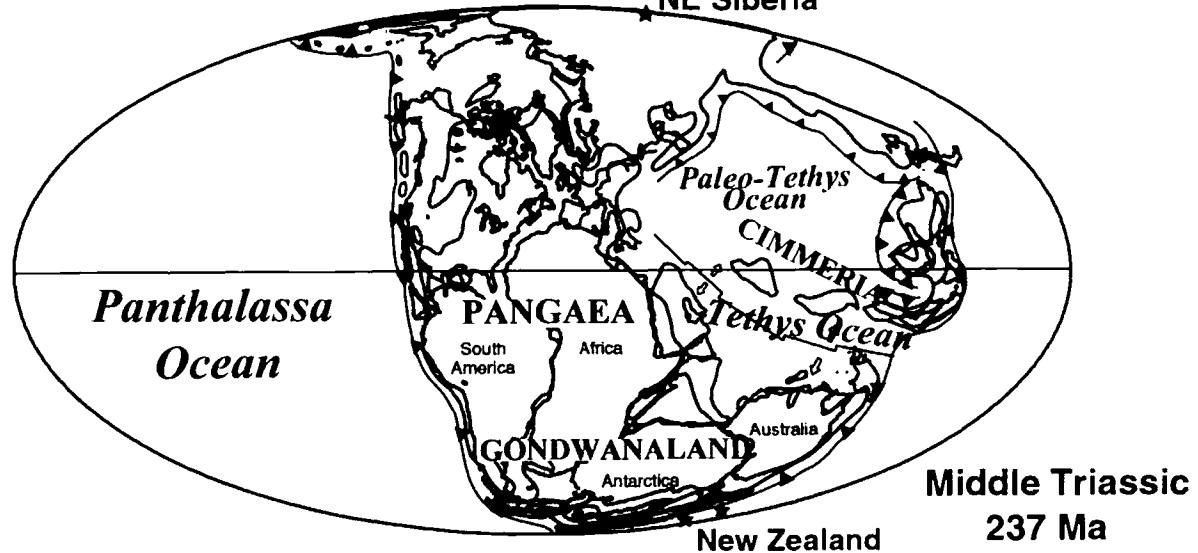
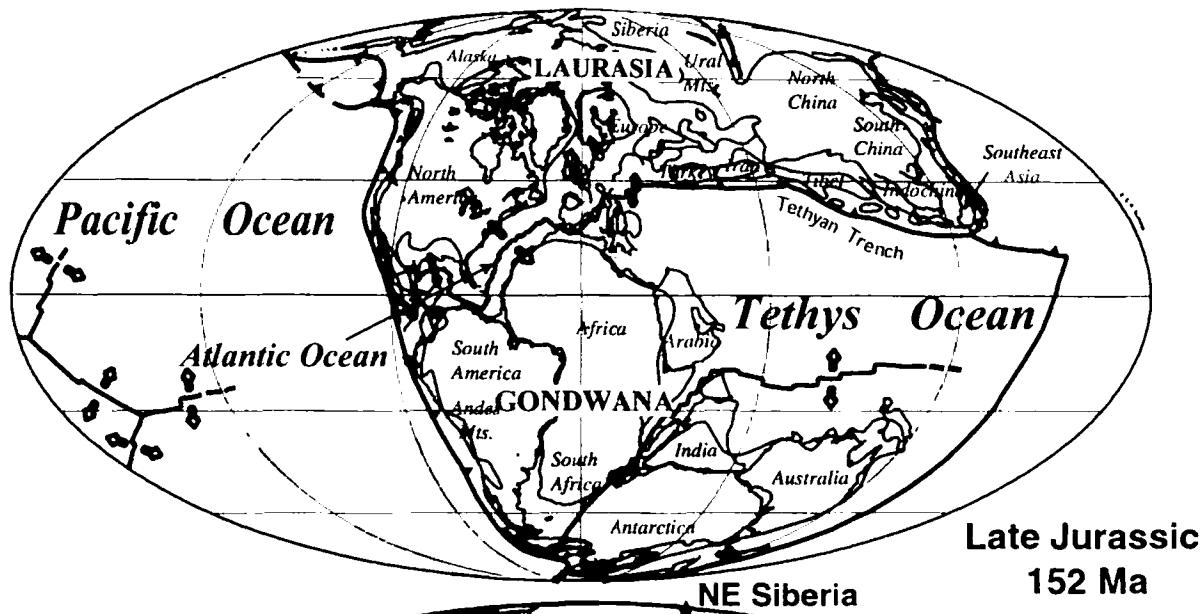
最初のシンポジウムでは、古生代の「放散虫オーシャン」を取り上げる。2 億年（ジュラ紀以前）以前のプレートは海洋底には存在しないので、その当時の環境を知るには付加体の堆積物を研究するしかない。付加された海山上の堆積物は当時のパンサラサ海やテチス海の表層の環境を記録し、海山周辺の遠洋性堆積物は底層環境の情報をもっている。両者をあわせることによって、当時の海洋環境の立体的な復元が可能となる。また、古生代／中生代の境界（P/T 境界）は、「史上最大の生物絶滅事件」として注目をあびている。この事件に関しては、「ブリュームの冬」のシナリオが有力であるが、隕石衝突説も棄却されていない。

次のシンポジウムでは、現代型の「シリカー炭酸塩オーシャン」の実像を総括する。中生代になると、円石藻（後期三疊紀頃に出現）、浮遊性有孔虫（後期ジュラ紀）、珪藻（後期白亜紀）、翼足類（後期白亜紀）などの浮遊性生物が次々と出現する。すなわち、現代型の生態系や物質循環は中生代後期に形成され、現在まで続いている。この海洋システムでは、寒冷期には“珪藻の海”，温暖期は“円石藻の海”へとスイッチされる。その各々で海洋底への炭素輸送の効率が異なり、温暖化を制御する鍵となっている。

最後のシンポジウムでは、バクテリアと生物あるいは環境との共生進化の視点について現状を紹介し、新しく立ち上がったこの研究分野の方向について議論する。また、先カンブリア紀のシアノバクテリア・藻類を主体とする「バクテリアオーシャン」を考察するには、現在の海洋・地下圈・熱水噴出孔などのバクテリアの研究は必要不可欠である。特に、地殻内に広く分布するバクテリアは、地球の初期生命進化を理解する鍵であるとも言われており、2003 年から始まる IODP では、「地殻内生命圈」が主要な研究の柱の一つとなっている。また、バクテリアと生物の共生関係も生物進化にとって重要である。とくに、P/T 境界や海洋酸素無酸素事件などの無酸素環境が広がる時期のサバイバル手段として共生細菌は重要な役割を果たしているにちがいない。

3 つのシンポジウムを通してわかるように、過去の地球の海洋環境や物質循環は、現在とは大きく異なっている。海生生物は、その時々の環境に適応し、また、環境を改変しながら進化を遂げている。現在、海洋環境の研究には、酸素・炭素同位体比などの地球化学的な指標がきわめて有効であると言われている。しかし、生物群集、とくに原生生物群集の変化も、環境変遷をモニターする際のすぐれた指標となっていることも忘れてはならない。温暖化が進行した地球環境の将来予測を担うなど、21 世紀においても古生物学が担う役割はきわめて大きいのである。

# パンサラサーテチスの古海洋学



Scotese, C.R., Paleomap project

## パンサラサ - テチスの古海洋学

松岡 雄（新潟大・理）・相田吉昭（宇都宮大・農）・佐野弘好（九大・理）

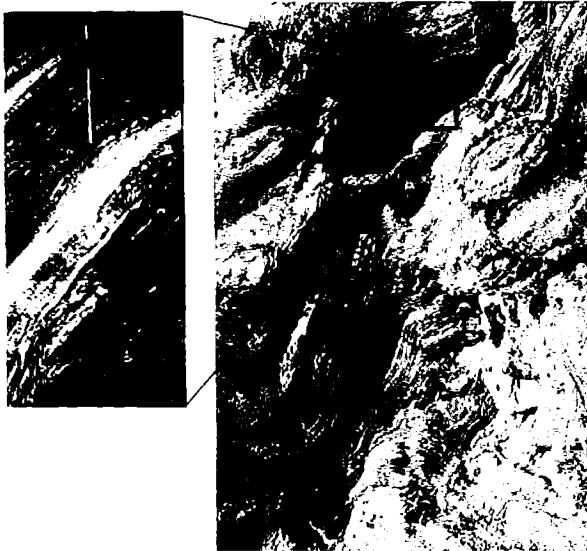
3 億年前から 2 億年前の地球表面は超大陸パンゲアと超大洋サンサラサ - テチスからなっていた。海の堆積物は沈み込む海洋プレートとともに、大部分は地球内部に拘束されてしまう。過去の海洋環境を知るために情報は、沈み込みを免れて付加体の中に閉じこめられている遠洋性堆積物に求め以外にはない。2 億年より古い遠洋性堆積物は、すべて陸域の造山帯の中にある。

近年、日本人研究者は活発に海外の造山帯の地質調査を実施している。そのいくつかは、古海洋学を中心課題にすべきものである。それぞれの研究プロジェクトには既存の目的があるが、そのなかで「パンサラサ - テチスの古海洋学」という課題にテーマを絞つてプログラムを組んだ。このセッションは以下の 8 つの講演から構成されている。なお、次のセッション（古海洋学の最近の進展と古生物学）の最後には、関連する話題として、「古生代～中生代の古海洋学最前線」松岡 雄（新潟大学・理）が組まれている。

- (1) 南半球高緯度域における付加体の形成プロセス  
-ニュージーランド中生界の放散虫研究から-  
相田吉昭（宇都宮大・農）
- (2) 遠洋性堆積物の P/T 境界層  
竹村厚司（兵庫教育大・学校教育）
- (3) コノドントからみた深海相 P/T 境界層  
山北 謙（宮崎大・教育文化）
- (4) 遠洋性チャート相の生痕化石 - P/T 境界付近の溶存酸素量推定の試み -  
角和喜隆（東大・総合文化）
- (5) 珊瑚礁からみた Paleotethys の発達史  
指山勝男（筑波大・地質科学系）
- (6) パンサラサ海における淡海性堆積物と深海性堆積物のリンク：  
中部日本の淡海帯を例として  
小嶋 賀（岐阜大・工）・佐野弘好（九大・理）
- (7) 腕足類からみたペルム紀石灰岩の起源  
山本純一（新潟大・理）
- (8) 東太平洋地域の石炭 - ペルム系石灰質付加物質  
佐野弘好（九大・理）

このセッションの講演で発表されるように、日本で開発された研究手法が、海外でも威力を發揮していることがわかる。放散虫生層序の枠組みは、ほとんどが日本の研究からもたらされたものである。また、付加体の研究についても、地層の見方から、形成過程の解釈にいたるまで、日本での研究をとおして培われたものが多い。このような“日本開発型”的研究が、近年の国際共同研究の特徴であり、先方の研究者の協力を借りて活発に展開されている。

多くの日本人研究者が海外での調査に携わっていることはいえ、広大な地球全体からみれば、調査域の空間的な広がりはそれほど大きくない。南米や南極大陸のような、中・古生代の古海洋学との関連では、ほとんど未調査の大陸さえある。われわれにとつて未知の地域は、情報の希薄な地域もある。そのような地域から新たなデータが蓄積されれば、パンサラサ - テチスの古海洋学にとつても、新展開がもたらされる可能性が高い。新世紀にふさわしい国際共同研究の方向性を探つていただきたい。このセッションでの内容に關連する印刷物として、古生物学トピックス No. 2 「パンサラサ - テチスの古海洋学 - グローバル・フィールド・サイエンスへの招待」が発刊されている。海外での野外観察のようすが紹介されているので、ぜひお読みいただきたい。



ニュージーランド・オーストラリア地域、Arrow Rocks における三疊紀前期の Unit 3(黒色チャート・灰色チャート) / Unit 4(赤紫色・赤色チャート層) 境界

## 南半球高緯度域における付加体の形成プロセス —ニュージーランド中生界の放散虫研究から— 相田吉昭（宇都宮大・農・地質）

### 緑色珪質泥岩 (green argillite)

ニュージーランドで通常 green argillite と呼ばれる緑色珪質泥岩は、放散虫チャートなどの大西洋底堆積物を載せた海洋プレートが陸との境界である収束帯に近づいてきて、砂・泥質岩におおわれて沈み込む前の、半远洋性の環境下で堆積したものと考えられる。従つて、緑色珪質泥岩の年代はプレートが海溝に到着したときの年代を示す重要な時間スケールを与える。

ワイババテーンの北部や南部では、緑色珪質泥岩は層状チャート層と砂・泥質岩との間に、断層などで欠如のない限り普遍的に認められる。それに対してトーレステーンでは、ワイババテーンで見られるような緑色珪質泥岩層は発達していない。南島に分布するマイタイテーンやケーブルステーンでは、緑色珪質泥岩層はしばしば認められる。緑色珪質泥岩中には黒色のリン酸塩ノジュールが挟まれており、保存良好な放散虫化石を产出する。

ワイババテーン北端のファンガロア地域では、Mahinepu 半島や Kairawaru Bay, Arrow Rocks, Stephenson 島、Piapia Bay などで緑色珪質泥岩が認められる。とりわけ Mahinepu 半島の緑色珪質泥岩中には多数のリン酸塩ノジュールを胚胎し、年代は珪質岩基底部が三疊紀中期 (Anisian) を示し、上部は三疊紀後期 (Carnian) である。泥岩自体にも放散虫は含まれているが、リン酸塩ノジュールから産する放散虫化石は極めて保存良好で種数も豊富である。これらの放散虫群集は、從来北半球や低緯度地域から報告されている群集とは構成が異なり、大型で殻が厚く pyriform を持つ放散虫である鉢属 *Glomeropyle* を多数含んでいる (Aita and Bragin, 1999)。

*Glomeropyle* 属放散虫はニュージーランド・シベリ亞東部の三疊紀中部からのみ知られており、ヨーロッパや日本、北米、東南アジアなどからは全く見つかっていないことから、当時の高緯度の両極海域に生息していたグループであると考えられる。*Glomeropyle* 属放散虫種は Arrow Rocks の Unit 6 からも産出する。南島のケーブルステーンの Bull Creek では、緑色珪質泥岩中のリン酸塩ノジュールから Mahinepu 半島とほぼ類似した放散虫群集を産し *Glomeropyle* 属放散虫種も多数含んでいる事から、(ほぼ同海域で堆積したこと) が推察される。ワイババテーン南部のオーケランド地域では、Kawakawa Bay や Waimeke 島などに緑色珪質泥岩が発達する。北部の三疊紀の珪質泥岩とは異なり、リン酸塩ノジュールはほとんど見えない。泥岩自体に放散虫化石を多数含み、年代はジュラ紀中期から後期を示す。これらの放散虫群集は大型から中型サイズで、分厚い殻を持つ *Srichocapsula* 属、*Obeacapsula* 属、*Spongocapsula* 属の未記載種を多数含むシユラ紀中後期の高緯度型群集で特徴づけられる (Aita and Spoth, 1992)。これらの Kawakawa Bay 群集は、トーレステーンから全く見つかって居らず、またニュージーランドのオーケランド周辺以外では報告が無いことから、南極周辺の付加体の分布する地域で今後発見される可能性がある。

ニュージーランドのワイババテーンに関する調査では、三疊紀中期からジュラ紀後期にかけてゴンドワナ大陸の東縁に海洋プレートが近づいてきて、緑色珪質泥岩がパンサラサ海の南半球高緯度海域で堆積して、その後付加体が形成されたことを示す。トーレステーンからは未だに高緯度型群集を示す緑色珪質泥岩が見つからない事から、ワイババテーンの堆積域とは元来異なる場所で付加体が形成された可能性がある。

A process of making the accretion complexes of the New Zealand Mesozoic terranes in the southern high latitude.  
AITA Yoshiaki (Utsunomiya University)

古生代末から中生代を通じて、ニュージーランド域がパンサラサ海の南半球高緯度帯に位置していたことは、様々なゴンドワナ大陸の復元から知られている。ニュージーランドの北島および南島には玄武岩・樹木チャート・緑色珪質泥岩・砂岩・泥岩などの中・古生代の付加複合コンプレックスが広く分布している。漁者を中心とした研究グループは 1987 年以来、ニュージーランドの中・古生界テーンの地質調査を継続して実施しており、各テーンの岩相・微化石・地質構造を明らかにしてきた。その研究過程において、ワイババテーンのジュラ紀付加コンプレックス中の層状チャートからテチス型の放散虫群集を産するのに対し、その上位の緑色珪質泥岩からは非テチス型の高緯度海域に固有な放散虫群集を产出することを報告した (Aita and Spoth, 1992)。それ以降、ニュージーランドの中生界テーンの研究は進展し、三疊紀中期からジュラ紀後期に至る年代を示す高緯度型放散虫群集は各地で発見されるようになってきた (Aita and Bragin, 1999; Aita et al., 2000)。本講演では、ニュージーランドの全体のテーンとトーレステーンの中生代の付加体を構成する層状チャートと緑色珪質泥岩の時空分布や岩相そして高緯度型放散虫群集の特性から明らかになった新たな見解について紹介する。

### チャート

ワイババテーンとトーレステーン共に放散虫を大量に含んだ遠洋性の層状放散虫チャートが多く認められる。北島の北部に分布するワイババテーンでは、北部のファンガロア地域とペイオブアイランズ地域ではチャート層の年代はベルム紀である。ファンガロア地域の Arrow Rocks における P/T 境界層の上下の層序断面においても、赤色／灰赤色／黒色／赤色チャートが認められる。Arrow Rocks の P/T 境界層については、次の竹村および山北による講演で詳細が述べられる。Arrow Rocks の Unit 4 の特徴赤色チャートは数 mm の放散虫岩と数 cm の赤茶色の放散虫を含まない珪質泥岩との互層である。

ファンガレイからオーケランド周辺のワイババテーン南部では、チャート層は三疊紀後期からジュラ紀前期の年代を示す。Kawakawa Bay の赤色放散虫チャートからは、*Pantarellium cf. hindense*, *Cinctiliformis pilimis*, *Cinctiliformis cf. aristotelia*などのチチス型の放散虫を産する。

トーレステーンはワイババテーンと同様に玄武岩・チャート・赤色泥岩などの遠洋性堆積物の放散虫年う泥質岩・砂岩互層の岩相で特徴づけられる。赤色チャートなどの遠洋性堆積物の放散虫年代は Red Rocks のベルム紀後期から Rimutaka Hills の三疊紀後期 (middle Norian), Eketahuna のジュラ紀中期 (middle Bajocian) などと東方へ向かって (太平洋へ向かって) 年代層性が若くなる。トーレステーンのチャート層から産する放散虫群集は、北半球の他の地域から報告されている同年代のものと類似する群集組成を示している。

また Sugiyama (1997) はペルム紀型の *Albaillellaria* である *Follicucullus* 属が、Spathian まで生き残っているとしている。しかし Spathian 以前の三量紀前期の放散虫化石の報告は、Kozur et al. (1996) 及び指田ほか (1998) による、共に Dienerian の、トルコ及びタイの石灰岩からのものがあるのみである。これらは中生代の最古の放散虫の報告として重要なが、共に放散虫化石の種数も少なく保存状態もさほど良くない。このように、中生代最初期の三量紀前期放散虫群集についてはまだ報告が全くない時代もあり、遠洋性堆積物による研究が待たれるところである。

ニューシーランド北島北部に分布するワイババテーンは中生代の付加体であり、その北部はペルム紀から三量紀の玄武岩、石灰岩、チャート、珪質泥岩などからなる。そのうちテーン最北部のファンガロア地域は最も化石年代の豊富な地域であり、石灰岩やチャートからペルム紀のフズリナや放散虫化石が、珪質泥岩とそれに含まれるリン酸塩ノジユールからは三量紀の放散虫化石が報告されている (Takemura et al., 1998 など)。特に東部のマニファ平島のリン酸塩ノジユールからは、極めて保存の良い三量紀の高緯度型放散虫群集が産出している (Aita and Bragin, 1999; 相田、本シンポジウム講演)。ファンガロア地域の Marble Bay 沖の小島、Arrow Rocks には、ペルム紀中期から三量紀中期に至る連続に近い遠洋性植物が見出された (Takemura et al., 1998)。この層序は上位より以下の 8 つの岩相ユニットに区分されている。  
 Unit 8: 層状緑色珪質泥岩、ガラス質凝灰岩を挟む、Unit 7: 栗色・緑色珪質泥岩互層、  
 Unit 6: 層状栗色珪質泥岩 (一部に炭酸マンガン層を挟む)、Unit 5: 層状赤色珪質泥岩、  
 Unit 4: 層状赤色チャート、Unit 3: 灰色チャート・黒色泥岩互層、Unit 2: 層状および塊状チャート、Unit 1: 石灰岩層を挟む玄武岩類  
 このうち Unit 1 の石灰岩レンズからはペルム紀中～後期放散虫が、Unit 2 の赤色チャートからはペルム紀後期の放散虫が報告されている。また Unit 6 及び 7 の珪質泥岩からは三量紀中期 Anisian の放散虫が、そして Unit 6 の炭酸マンガン層から極めて保存の良い Anisian の放散虫化石群集が産出している。この三量紀の群集は Aita and Bragin (1999) が記載した *Glomeropyle* 属を含み、パンサラッサ海の南半球高緯度地域の群集であると考えられる。  
 Unit 3 ~ 5 は三量紀前期に当るが、現在までに保存良好な放散虫化石は得られていない。2000 年の Arrow Rocks の調査では、新たに三量紀下部のチャート層が見つかった。これらに加え、周辺地域のチャート・珪質泥岩層も含めて、詳細に放散虫化石の探索を行う必要がある。

## 遠洋性堆積物の P/T 境界層 竹村厚司 (兵庫教育大・学校教育)

ペルム紀／三量紀境界 (P/T 境界) では海洋生物の大規模な絶滅が起こったことが知られているが、プランクトンである放散虫類についても極めて大きな群集変化・絶滅があつたと考えられている。近年、日本のいくつかの地点からチャートなどの深海堆積物による P/T 境界層が見出され、この時期に大きな海洋環境の変化があつたことを指摘されている。最近では海外の付加体堆積物中にも P/T 境界層が発見されてきた。特にニュージーランド北島の Arrow Rocks では日本のそれとは異なる岩相の境界層が見出されている。本講演では、P/T 境界を挟むニューシーランド北島ワイババテーンのファンガロア地域の海洋底層序や放散虫化石について紹介する。Arrow Rocks のコノドント化石による詳細な年代やパンサラッサ全体での岩相の比較については、次の山北が紹介する予定である。

ペルム紀の放散虫化石は、主に左右対称で円錐形の殻を持つ *Albaillellaria* によって特徴付けられるが、ペルム紀後期ではこの他に、球形で内部骨格が連結する *Entactinaria* や放射状の腕を持つ *Latentifistulidea* のグループが多い。Albaillellaria では 1 本の ventral wing が特徴的な *Albaillella* 属や、胴体に pore が並ぶ *Nealbaillella* 属が産出する (桑原・八尾, 1998)。近年、從来用いられてきたペルム系上部の放散虫分帶の逆転が明らかになり、*Nealbaillella optima* 帯が古生代最後の放散虫帶となっている (Kuwahara et al., 1998)。

一方、三量紀中期には上記の *Albaillellaria* や *Latentifistulidea* などの古生代型放散虫は全く含まれず、中生代以後に特徴的な *Nassellaria* が分化し、数多く含まれようになる。この放散虫群集の変化は、後期古生代以後の放散虫類の変遷史を通じて、最大の急激な変化であると思われる。ところが三量紀前期の放散虫化石については、日本の各地でも岩相が珪質粘土岩 (砥石) や黒色炭質粘土岩になることから、報告は極めて少ないとされる。

三量紀前期でも最後期の Spathian からは、Sashida (1983) を始めとしていくつかの報告がある。Spathian の群集には *Parentactinia* や *Archaeosermis*などの *Enactinaria* が特徴的に含まれ、その上部には *Hoznadia* や *Zevius*, *Poulpus*などの *Nassellaria* が産出する。

## コノドントからみた深海相P/T境界層・ 山北 鑑（宮崎大・教育文化）

1980年代後半より、わが国のシラ紀付加コンプレックス中から、深海堆積物からなるベルム／三疊系境界（P/T境界）近傍のセクションがいくつか報告され、生層序や堆積学・地球化学などの面から多様な研究が行われてきた。これらの研究は、従来浅海域での堆積物中心に行われてきたP/T境界変動の研究に新たな視点を提供するものであり、この深海相P/T境界の決定は必須の要件だが、特に三叠紀前期のそれに廻る。この深海相P/T境界研究において、精度のよい時代の決定は非常に重要な要件だが、特に日本では、その多くをコノドント化石によって決定されている。深海相から産する示準化石は、放散虫とコノドントくらいが、放散虫の下部三疊系生層は未確立であるし、そもそもSmithian以前についてはほとんど産出報告すらない。特に日本の深海相P/T境界層の場合、その上下の二疊系の大部分および中～上部三疊系が放散虫チャートからなるのと異なり、P/T境界付近から下部三疊系にかけては、珪質粘土岩・珪質粘土岩からなり、放散虫遺骸生産量の極端な低下を示しております。放散虫化石はほとんど産しない。

1993年4月の日本地質学会では、「遠洋性堆積物中のP/T境界の研究」をテーマとする討論会が開かれ、そこで演者も「コノドントからみたP/T境界」と題する講演を行った。その時点では、日本の深海相P/T境界層序の概要是明らかになっていたとはいえ、その時代論については不明確な点もいくつか残されていた。その後、この問題に関しては特に最近になって大きな進展があつたと同時に、海外からも日本のものと比較しうる連続性のよいP/T境界層の層序は、下位から、上部ベルム系チャート、最上部ベルム系灰岩・黒色珪質粘土岩、下部三疊系（Smithian）灰岩・珪質粘土岩となることがわかっていたが、從来化石によって時代が直接確認されていないなった黒色炭質粘土岩層からコノドントが見つかり、その上層・下層の時代がほぼ確定した。下層の時代については、兔原セクションにおいて *Hindodus parvus*が発見されたことにより、辰前期三疊紀Griesbachianであることが確定した（Yamakita et al., 1999）。その下層の灰岩・珪質粘土岩は、ベルム紀後期を示す *Nereongolella changxingensis*, *Ng. subcarinata*を産するので、P/T境界は両者の境界の層間にあることが確認された。一方、黑色粘土岩が上層の灰岩・珪質粘土岩に移化する部分が観察されるのは、天神セクションのみであるが、ここではその最も上部から *Neopatodus waageni*, *Polyvillopus costatus*などが見られ、前期Smithianに及ぶことが明らかになつた（山北・門田, 2001）。以上のことから、この兎原と天神丸の両セクションで日本の深海相P/T境界層を代表させられるなら、從来の知見と合わせて、各岩相境界の時代がすべて確定できることになる。ただし、Dienertianは黒色炭質粘土岩層の中層を占めると考えられるが、その時代の化石は未だ確認されていない。また、このことは上記の93年の講演でも指摘したことであるが、三疊系チャートの下位のSmithianの珪質粘土岩層（いわゆる砾石層）とこれらP/T境界層が完全に連続する層類は、やはり未確認のままである。このことは、SmithianとDienertianの間の層間に付加時ににおける主要なテカルマ面が形成されており、場合によってはP/T境界あるいは黒色炭質粘土岩層よりも構造的には重要な役割を果たしたとした可能性を示している。Smithianの珪質粘土岩層と岩相的には類似するにもかかわらず、なぜ両者の間が切れててしまうのか、あるいは両者の間にまったく異なる岩相が存在するのか、今後の調査として残されている。

次に国外では、ニュージーランド北島Whangaroa地域の小島、Arrow RocksにおけるP/T境界層の発見

(Takemura et al., 1998) がある（このセクションにおける岩相の詳細は、本シンポジウムの竹村による講演を参照されたい）。日本のP/T境界層がPanthalassa中央部の低緯度域で堆積したと考えられるのにに対し、このセクションは、Gondwanan近傍の南半球中～高緯度域での堆積物と考えられる（本シンポジウムの相田による講演を参照）。演者は、このArrow rocksの調査に1998年より参画してコノドント生層序の検討を行い、その結果は学会発表などで公表してきた（山北ほか, 1999; Yamakita et al., 2000）。ここでは、上部DienertianからSmithianにかけての連続した3つのコノドント化石帶（*Ns. cristagalli*带～*Ns. waageni*带）が確認され、Salt RangeやKashmir

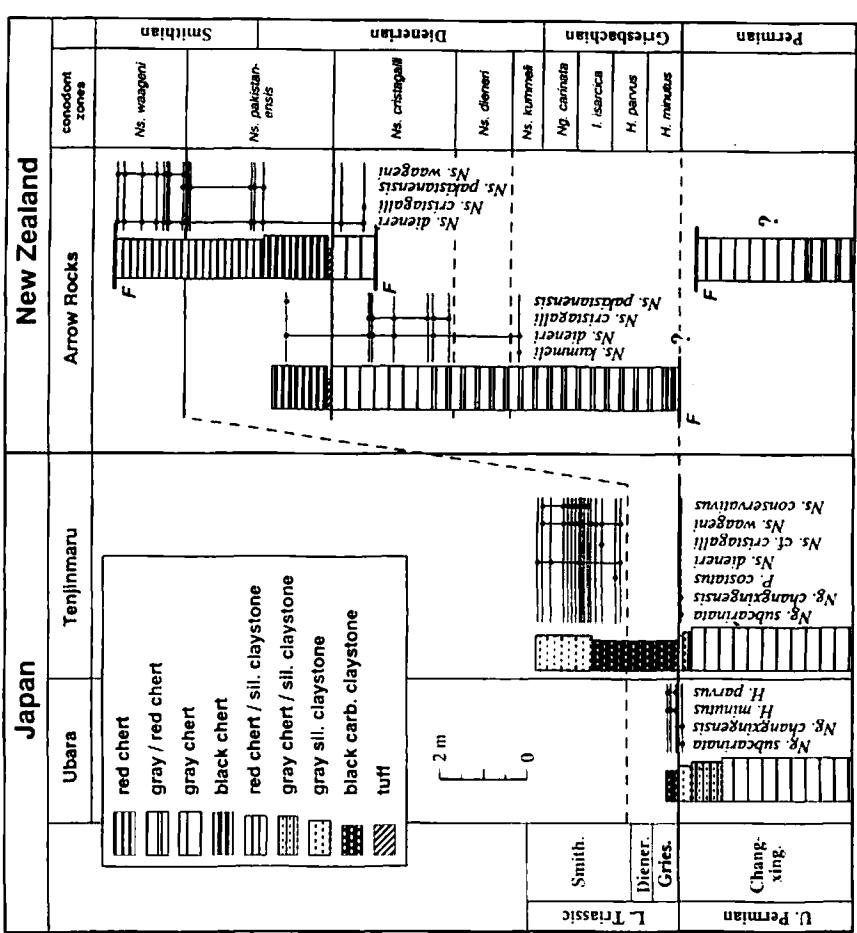


Fig. 1. Lithologic column and occurrence of conodonts of P/T boundary strata of deep-sea facies in Japan and New Zealand.

などのGondwanan縁辺域の浅海層での産出状況と、よーい一致を示す。さらに上位側では、Smithianの大部（おそらく上部Smithianも）は断層により欠如するが、最上部Smithian～最下部Anisian (*Chiosella immorensis*带) 以降の地層が続く。2000年の調査では、それまで断層によって断たれて確認できなかつた *Ns. cristagalli*带より下位の部分が、同島の別の部分で発見され、*Ns. summichrasti* (最下部Dienertian) が確認された。これより下位にも3mほど地層が陥り、Griesbachianまで及ぶ可能性は大きい。現在のことろ、P/T境界そのものは未確認であり、確実な最上部ベルム系を示す化石も未発見であるが、今後の調査に期待がもてる。

これらの研究をとおして、日本とニュージーランド、すなわちともとの堆積域いえはPanthalassa中央部の低緯度域とGondwanan近傍の南半球中～高緯度域について、深海相P/T境界層を比較すると、同時代の岩相に大きな相違があることが明らかになつてきた (Fig. 1)。ニュージーランドでは、日本のP/T境界層の下部三疊系を特徴ける灰色炭質粘土岩層・黒色炭質粘土岩層は見られず、ほとんどチャートからなつておらず、放散虫遺骸の生産が途絶えていない。今後、P/T境界変動の実相を明らかにする上で、このような地域的差異について、他の海域、たとえば北半球高緯度域の状況など、さらにデータを蓄積する必要があろう。

\* Conodonts and Permian/Triassic boundary in deep-sea facies.

\*\* Satoshi Yamakita (Fac. Education and Culture, Miyazaki Univ.)

部の灰色珪質粘土岩との漸移帶付近で suboxic な層準がある。三畳紀古世 Smithian：灰色珪質粘土岩を主とし、初期は anoxic であるが、後期ではほぼ suboxic である。三畳紀古世 Spathian：灰色珪質粘土岩を主とし、一部に黒色炭質粘土岩、チャートを伴う。生痕が発達するが葉理の発達する層準もあり、suboxic から oxic と言える。三畳紀中世 Anisian：灰色・黒色・緑色・赤色等の層状チャートからなり、一部に葉理は保存されているが生痕が普遍的に見られ、suboxic から oxic である。大山地域では Ladinian 以降赤色チャートが卓越する。以上のようにペルム紀新世からは anoxic となるが、その後長期の変動を示しながら次第により oxic となっていく。

&lt;考察&gt;

#### 1. チャート、珪質岩粘土岩の色調と酸素レベル

赤色チャートは鉄の酸化状態を考えれば oxic として良いだろうが、黄鉄鉱を伴う灰色・黒色チャートでも生痕は発達し、必ずしも anoxic を示さない。

#### 2. 「結果としての」 anoxia と「純粋な」 anoxia

anoxic な環境については、anoxia vs high productivity という古典的問題がある。P/T 境界付近のチャート相では「純粋な」 anoxia と有機物が大量に堆積した「結果としての」 anoxic の両者がある。

#### 3. チャート相の特殊性

ii は浅海堆積物の例を参考にしたが、ペルム紀、三畳紀のチャート相のは堆積速度や生息していた底生生物の相違など浅海のものとは異なる可能性があり、ii の数値による両者の直接対比は難しく独自のスケールが必要であろう。

#### 4. 酸素レベル以外の制限因子

ii 決定の際関わる問題として、massive の扱い、食料の多寡（異常環境）、大量絶滅の影響などの問題が考えられる。

#### 5. チャートの酸素レベル判定の困難さ

放散虫チャートでは一般に生痕が消失が多いことが多い。これは再結晶、cementation などにより生痕が消失した可能性がある。

#### 6. 底生生物の大洋底への侵出史

頭生代における底生生物の多様性の増大や tiering の時代変遷については、ジユラ紀中世以前の大洋洋底堆積物は付加帶に残されているので放散虫チャートを検討することにより新たな知見が得られる可能性があるが、5 で述べたよう

&lt;チャートにおける生痕確認の困難さ&gt;

ペルム紀新世 Changhsingian：灰色チャートとその上位の灰色珪質粘土岩からなり、ほとんど anoxic。三畳紀古世 Griesbachian-Dienonian-early Smithian：主として黒色炭質粘土岩からなり、下部では葉理が発達 anoxic が卓越するが、上

## 遠洋性チャート相の生痕化石 - P/T 境界付近の溶存酸素量推定の試み - 角和善隆（東京大・総合文化）

ペルム紀、三畳紀 (P/T) 境界での生物大量絶滅の原因の一つとして、無酸素事件説が唱えられて久しい。從来地球化学的検討がなされてきたが、統成作用、岩相依存などの問題があつた。一方、底生生物の生活の痕跡である生痕はより直接的に海洋底の酸素レベルを反映するとされるが、深海に堆積した放散虫チャートの生痕の報告例はジュラ紀以前では世界的に非常にまれである。しかし「無酸素」と考えられていた美濃・丹波帯の三畳紀古世のチャート相に生痕が発達することは既に報告した(Kakuwa, 1996)。その後、より系統的に試料の採取を行い、生痕に基づく P/T 境界付近でのパンサラサ海底における酸素レベルの時代変化について検討した結果と問題点を報告する。

&lt;研究方法&gt;

採取した試料は堆積面に垂直な方向に切断後、研磨面とフッ酸腐食面を肉眼と実体顕微鏡で観察した。またデジタルカメラの映像を画像解析ソフトで正確補正すると、見葉理に見えたものが burrow であることが判明し、この手法が生痕の認定に有効であることが判った。これらの方法で観察を行い、Droser and Boijer (1986) による flash card を用い ichnofabric indeces (ii) を分類した。

&lt;試料採取地&gt;

以下の 3 セクションでは連続サンプリングを行って観察した。秩父累帯北帯 天神丸 : Changhsingian-Smithian (山北, 1987; 山北・門田, 2001)、美濃帯荒原 : Changhsingian-Griesbachian (Yamakita et al., 1999)、丹波帯竜ヶ岳 : Smithian?-Spathian? その他以下のセクションではスポーツサンプリングで検討した。美濃帯大山 : 桃太郎神社 Mt ; Smithian-Spathian (八尾・桑原, 1997)、勝山 M : Anisian (Sugiyama, 1997)、鵜沼 Unl ; Late Anisian-Ladinian (八尾・桑原, 1997)、美濃帯金華山 B : Spathian (Sugiyama, 1992)、美濃帯根尾 N C : Changhsingian-Griesbachian ? (Kuwahara et al., 1998)、丹波帯(保津峡) : Anisian (Isozaki and Matsuda, 1980)、足尾帯葛生大釜 : Spathian (前田ほか, 2000)、秩父累帯南帯神ノ瀬 : Griesbachian?-Anisian (Nishizono, 1998)。

&lt;結果&gt;

ペルム紀新世 Changhsingian：灰色チャートとその上位の灰色珪質粘土岩からなり、ほとんど anoxic。三畳紀古世 Griesbachian-Dienonian-early Smithian：主として黒色炭質粘土岩からなり、下部では葉理が発達 anoxic が卓越するが、上

## 珪質堆積物からみた Paleotethys の発達史 指出勝男（筑波大学地球科学系）

Paleotethys は古生代デボン紀後期から中生代三叠紀にかけて存在したとされる海洋で、当時の堆積物が現在の中国南部、中国南部、ミャンマー東部、ラオス北西部、タイ国、あるいはマレーシア半島の主に山岳地帯に露出している。これらの堆積物は基本的に远洋性のチャート、玄武岩を伴う海上石灰岩、半远洋性～陸海溝系セッティングで形成された火山岩類や各種堆積岩類、また高～低圧変成岩類等様々な岩石から構成されている。演者は文部省科学研究費の支援を受け、1990年からタイ国、半島部マレーシアを中心に Paleotethys で堆積した堆積岩類、とともに含成散虫岩の堆積岩の堆積物をもとに、Paleotethys の発達史について概観する。

一般に、中・古生代のチャートやそれに伴う珪質頁岩等は粗粒な陸源性碎屑粒子をほとんど含まず、大部分が放散虫や海綿骨片からなる。これらが堆積した場所は陸域から離れた远洋域が考えられる。従つて、チャートの存在は远洋・深海性の堆積盆を伴う比較的大きな海洋の存在を意味することになる。

現在の東南アジアは單一の地質ではなく、いくつかの大陸や島弧の破片、またそれらを境する断層帶・縫合帯からなっているという考え方が多く、これまでに受け入れられている。このうち、大陸片の多くは Gondwana 大陸に起源をもち、それらは異なる時期に Gondwana 大陸から分離・北上し、最終的にアジア大陸に衝突・融合したものとされている。これまでに公表されているいくつかの文献によれば（例えば、Metcalfe, 1998）、Gondwana 大陸から分離・北上する大陸片（スリバー）の形態・運動様式・時期等から 3 つの逆説的な海洋の誕生と閉塞が読み取れる。すなわち、Paleotethys、Mesotethys、および Cenotethys である。Gondwana 大陸からの大陸片の分離・北上、アジア大陸への衝突、そしてそれとのテールズ海の誕生と閉塞といふ一連の地質学的プロセスにより、東南アジアは段階的に形成されたのである。

Paleotethys はデボン紀前期に、南北球に存在した Gondwana 大陸から分離・北上した地質体である Cathaysia 大陸群（揚子大陸や Indochina 大陸等）と Gondwana 大陸の間に存在した海洋がその起源と考えることができる。その西方延長はおそらく北米大陸を主体とする Laurentia 大陸と Gondwana 大陸の間に存在した海域にまで達するものと考えられる。これまでにデボン紀後期の含成散虫岩は中国南部、中国南部、タイ国北部・北東部、半島部マレーシアの Bentong-Raub Suture Zone に沿う地域から報告されている。いずれもほとんどが放散虫チャートから成る。

タイ国北東部では珪質頁岩質な珪質頁岩からも産する。石炭紀初期の含成散虫岩も上述の東南アジア各地域に露出する。この時代の含成散虫岩には燧灰岩の薄層が挟まれるという特長がある。Paleotethys における石炭紀中期～後期の含成散虫岩の堆積はきわめて少なかつたとさえられる。これは世界的な傾向であるが、この時期には珪質殻をもつプラントンの生育には好ましくない環境が世界的に卓越したるものと思われる。

石炭紀後期からベルム紀初期にかけて Gondwana 大陸の北縁部が分離をはじめ、

Cimmerian 大陸と呼ばれる東西（西北西～東南東）に漫长な大陸が形成される。この大陸はベルム紀から三叠紀にかけて北上し、最終的には Cathaysia 大陸群と衝突・融合する。すなわち、Paleotethys の伝統的履歴はこの 2 つの大陸の移動・融合の歴史に他ならない。石炭紀後期～ベルム紀初期には Gondwana 大陸北縁には厚い大陸性氷河が存在したこと多くの地質学的証拠から推定されている。またこの頃からベルム紀中期にかけて Cathaysia 大陸縁辺部には厚いプラットフォーム状の炭酸塩岩が堆積し、その中には暖海性とされる豊富な有孔虫やサンゴ等底棲化石動物群が含まれている。一方 Cimmerian 大陸“北方”陸棚には非暖海性の有孔虫動物群を含む炭酸塩岩の存在が知られている。ベルム紀を通して遠洋性のチャートの堆積を主体とする堆積盆とプラットフォーム型の炭酸塩岩の堆積が際立つてくる。ベルム紀後期になると、Cimmerian 大陸はさらに北上し、二部はすでに Cathaysia 大陸と衝突はじめる。この頃には Paleotethys 内各地で堆積盆の地城性が顕著になつてくる。タイ国北部にみられるように、ベルム紀後期から P/T（ベルム紀／三叠紀）境界を挟み、三叠紀中期まで放散虫チャートの堆積が続くようない海域、またタイ国東部にみられるように、P/T 境界直前まではチャートの堆積が繼續するが P/T 境界直後に一気に浅海化するような堆積盆も存在する。

三叠紀に入ると両大陸はさらに接近し、Paleotethys は益々狭くなる。一部には衝突に伴う付加体も形成されるようになる。しかしながら、中国南部、タイ国北部、半島部マレーシア北西部の各地でみられるように、ヘルム紀に引き続き三叠紀中期（Ladinian）までの厚い放散虫チャートが堆積する堆積盆も依然として存在している。これらの放散虫チャートに含まれる放散虫は Panthalassa やヨーロッパテースの放散虫とほとんど同様な群集からなり、ベルム紀～三叠紀にかけて Paleotethys を挟み、これらの海域はつながついたものと考えられる。Sashida et al. (2000) は、半島部マレーシアからタイ国西部～北西部にかけて分布している三叠紀中期の浅海性の碎屑岩・石灰岩から远洋性のチャートに至る水平方向に連続した岩相順序を伴う地層群は、おそらく Cimmerian 大陸陸棚上に形成されたものであると述べた。演者が現在得ている Paleotethys の含成散虫岩の最も新しい年代は三叠紀中期（Ladinian）であり、この時期がおそらく遠・深海域の堆積盆を伴う Paleotethys 最後の年代であり、この時期以降、Paleotethys は閉塞したものと考えられる。ただし、タイ国北部には炭酸塩岩層を主体とし、ターピタイトを伴う Lampang 層群や、タイ国北西部にみられる三叠紀中期の放散虫チャートの上位に重なる石灰岩の存在から Paleotethys の閉塞後も、両大陸“陸棚”上には比較的深海部を伴う広い地城が存在したものと思われる。

從来タイ国では Indochina 大陸と Shan-Thai 大陸 (Cimmerian 大陸の一部) の衝突地帯が Nan-Utralit および Sra Kaeo-Chanthaburi Suture と書かれて来た (Bunopas, 1981 等)。これに対して、Ueno (1999) は Nan-Utralit Suture は Nan back-arc basin の収束に伴う suture であり、Paleotethys の堆積物は Inthanon 带に分布し、Cimmerian 大陸と Cathaysia 大陸の衝突地帯はタイ国とミャンマーの山地に沿つてのびる Mae Yuan 断層にすべきであるとの見解を示している。

ロストーンが挟まれる。木曾川右岸のドロストーンはレンズ状のものがほとんどであるが、左岸には層状のドロストーンが新鮮に挟まれる。珪質粘土岩は、見かけの厚さ50m程度であるが、層理面に平行な断層やタイトな褶曲構造が隨所に見られるので、実際の厚さはこれよりかなり薄いものと推定される。ドロストーンは、褶曲で何度も繰り返し露出するが、1層だけで全ての出現を説明することは難しく、おそらく数層準に挟まれたのであろう。ドロストーンの厚さは5~50cmで、側方に厚さが変化することもあるが、褶曲の軸部などを除けば一定の厚さで連続する。本幕頭では、少なくとも30mは一定の厚さで側方に連続することが確認できる。ドロストーン中には数mm間隔の平行葉理がよく発達する。綫下では数10ミクロン程度の大さきのドロマイトの自形~半自形の粒子が密集成しているのが観察される。葉理構造は、これらドロマイトの間に不定形の不透明虹物(有機物?)の集合体からなる薄層が挟まれることにより形成されている。さらに、ドロマイトの粒度の違いによる弱い葉理構造も認められる。

### 三疊紀チャート中の碎屑岩岩

美濃帯の放散虫層共扶チャートには、一般に陸源性粗粒碎屑粒子は含まれない。しかし、美濃帯南部(尾崎・雨池地域、飛水岐阜地域)に分布する三疊紀チャート中にはしばしば碎屑岩層が挟まれる(小嶋ほか、1999)。碎屑粒子の大きさは砂~細礫程度のものが多く、その種類はチャート・珪質頁岩・塩基性ないし中性火山岩・安質した火山ガラス・多結晶石英・ドロストーン・海綿石群鏡物・ルートーサイト・アバタイト・放散虫・コノドントなどである。これら碎屑粒子の起源を満足する单一の後背地を想定することは難しいが、海山や海台はその有力な候補である。上下のチャート層中の放散虫から推定される碎屑岩層の年代は、三疊紀中世後期~新世前明にわたり、この間に粗粒碎屑物が何度も深海域へ流入したことなどがわかる。飛水岐阜地域では、Anisian後期~Ladinian前期のチャートに碎屑岩層が挟まれ、碎屑粒子として含まれるコノドントの年代はベルム紀までさかのばる。また、ベルム紀の放散虫(*Follicularia* sp.)が碎屑粒子として含まれることが幾下で確認できる場合もある。同様の特徴を持つた地層は、美濃帯の北方延長と考えられている極東ロシアのサマルカンドでも見つかっている(Kojima et al., 1997)。

### 論 護

以上のように、美濃帯のベルム紀~三疊紀の深海成チャート中には、しばしば、浅海域からもたらされたと推定される炭酸塩岩等からなる地層が挟まれる。その年代は、ある特定の範囲に限定されるわけではなく、ベルム紀古後期~三疊紀新世前期の幅をもつ。空間分布も、美濃帯に限られたわけではなく、例えば三疊紀チャート中の碎屑岩層は極東ロシアにも分布する。従って、ベルム紀~三疊紀のサンサラサ海において、浅海域から深海への碎屑物の供給はかなり普遍的に行われていたものと考えられる。碎屑物供給のメカニズムは不明であるが、三疊紀チャート中の碎屑岩層には、級化層理などチャートに特徴的な堆積構造が見られ、泥濁流によって運搬された可能性が高い。

上記の堆積物は、全ての時代の深海成チャートの中に対応するわけではない。この意味で、浅海域から深海への碎屑物の運搬は間欠的に起こっている。それがどのようないベントによるもののがはわからないが、可能性として、炭酸塩岩体の成長による斜面の不安定化と崩壊、海水準変動による海山等の構造、地殻あるいはそれに伴う津波、さらには強烈の衝突に至るまで、様々な要因が考えられる。飛水岐阜地域では厚さ約13mのチャートに14層の碎屑岩層が挟まれている。このような再来周期の検討を含め、今後上記のような堆積物に関する生層序学的・堆積学的・地球化学的検討をすめることにより、碎屑物の供給イベントを限定することができ、さらにはサンサラサ海の海洋環境の変動に何らかの制約を与えることができる可能性がある。

### バンサラサ海における浅海性堆積物と深海性堆積物のリンク：

中部日本の美濃帯を例として

小鶴 智 (岐阜大・工)・佐野弘好 (九大院・理)

はじめに 現在の海洋底はジュラ紀以降に形成されたものなので、三疊紀以前の海洋環境を推定するには、付加体中に保存された往時の海洋性堆積物を検討するのがもっと重要な研究方法である。読者らは、日本の代表的なジュラ紀付加体である中部日本の美濃帯を研究対象として、ベルム紀~三疊紀のバンサラサ海の海洋環境を検討している。美濃帯の岩石は、主としてベルム紀の石灰岩、玄武岩類、ペルム紀~ジュラ紀古世の放散虫チャート、ジュラ紀中世~新世の碎屑岩層からなる。これらの岩石のうち、石灰岩は玄武岩類からなる海山等の頂部に堆積したものとの考えられる。しかし、それら堆積物の層序学的・堆積学的研究は独立して行われることが多く、両者の関連を議論した例はほとんどない。本講演では、美濃帯の海洋性堆積岩石のうち、浅海域と深海域をリンクする上で鍵となる岩石の特徴を紹介し、それから推定される、あるいは、将来解明される可能性のある、海洋環境について議論する。

ベルム紀チャート中の碎屑性石灰岩およびドロストーン  
岐阜県根尾村東部の根尾東谷川沿いには、Sano (1988)が別谷谷層とした緑色岩・チャート・ドロストーンが分布する。上部初産層の下部は赤色層状チャートからなり、その時代はベルム紀古世中期~後期である。このチャートには厚さ数10cm~1mの層状あるいはレンズ状の碎屑性石灰岩およびドロストーンが挟まれる。これら炭酸塩岩層は葉理構造を持ち、周囲のチャートと明瞭な境界で境される。石灰岩は、角張った石灰岩片以外に、ウミユリ、石灰藻、鉢錐虫などの化石片を含む。

岐阜県郡上八幡南方、浅橋付近の長良川沿いには、厚さ25mほどのベルム紀中世~新世の層状チャートが分布する。チャート中には厚さ數cm~10cm程度のドロストーンが何層も挟まれる。ドロストーンには主として2つのタイプ(タイプA、Bとする)が認められる。タイプAは厚さ數cmの層状のドロストーンで、周辺のチャートとの境界は明瞭である。径0.02~0.2mmの半自形あるいは円磨された(?)ドロマイトから成り、粒径の違いによる葉理構造が顕著である。タイプBは厚さ數cmの層状あるいはレンズ状のドロストーンで、上下のチャートとは不規則・不明瞭な境界をもち、漸移する。径0.1~0.3mmの自形性の強い、累進構造の著しく発達したドロマイトからなる。以上のような特徴から、タイプAは浅海域からもたらされたドロマイトが再堆積して形成された碎屑性ドロストーン、タイプBはチャート堆積後二次的に形成されたドロマイトからなるドロストーンであると考えられる。

岐阜県郡上八幡南西、相生付近の龜尾鳥川沿いには、厚さ20mほどのベルム紀中世(?)の層状チャートが分布する。チャート中には厚さ數cm~數十cm程度の石灰岩が10層ほど挟まれる。そのうちの1層は、厚さ約1.3mで、周囲のチャートとは明瞭な境界で境される。石灰岩岩片、ミニユリ片、塩基性火山岩片などからなり、わずかではあるがごく細粒の塩基性火山碎屑性岩の基質を持ち、碎屑性石灰岩であると考えられる。

### 三疊紀古世の珪質粘土岩中の碎屑性(?)ドロストーン

愛知(大山市)・岐阜(各務原市)県境を流れる木曾川沿いには三疊紀古世~ジュラ紀のチャート・碎屑岩シーケンスの好露頭が見られる(Yao et al., 1980)。木シーケンスの最下部を構成する珪質粘土岩にはド

## 腕足類からみたベルム紀石灰岩の起源

田沢純一（新潟大・理）

わが国のベルム紀石灰岩のなかで、美濃帯（広義）のジュラ紀メランジュ中にブロックとして含まれものは、ベルム紀当時のバンサラッサ赤道域で礁－海山複合体として形成されたものである。同様のベルム紀石灰岩は美濃帯以外にもロシア極東地域、北アメリカ西部などに分布するが、これらはベルム紀のバンサラッサ赤道付近における生物群、古地理、古環境を検討するうえでの貴重な資料である。しかし、現状ではそれらの検討は不十分であり、総合的研究もほとんどがされていない。今後、大きな発展が期待されるテーマである。

美濃帯では、ジュラ紀付加体メランジュ中のベルム紀石灰岩ブロックから腕足類が产出する。郡上八幡地域から前期～中期ベルム紀の、岐阜県舟生川村日面地城と柄木県鳴生地城から中期ベルム紀の、また美濃赤坂地城から中期～後期ベルム紀の腕足類フォーナが記載されている。

①八幡地域のベルム紀腕足類フォーナの全容は明らかではないが、前期～中期ベルム紀のテチス型腕足類 *Enteletes* が記載されている (Shen and Tazawa, 1998)。②日面地域の中期ベルム紀腕足類フォーナ (Tazawa and Shen, 1997) は、テチス型の *Enteletes*, *Compressoprodicus*, *Eolytonia* とバンサラッサ型の *Glyptosteges*, *Cenorhynchia*, *Lepidospirifer* が混在するテチス型一バンサラッサ型混合フォーナである。③鳴生地城の中期ベルム紀腕足類フォーナは、テチス型の *Enteletes*, *Meekella*, *Orthothelina* を含むが (Hayasaka, 1933)、フォーナ全体の構成要素についてはまだよくわかっていない。④赤坂地城の中期～後期ベルム紀腕足類フォーナ (Hayasaka, 1932; Tazawa et al., 1998; Shen et al., 1999) も、テチス型の *Leptodus*, *Peltichia* とバンサラッサ型の *Coscinophora* を含む、テチス型一バンサラッサ型混合フォーナである。

以上、美濃帯のベルム紀腕足類フォーナは、テチス型とバンサラッサ型の腕足類を含むが、ボレアル型またはゴンドワナ型の腕足類を完全に欠くことが注目される。

従来美濃帯のベルム紀石灰岩－綠色岩ブロックについては、綠色岩（玄武岩）の古地磁気学的研究 (Hattori and Hirooka, 1977, 1979)、石灰岩の堆積学的研究 (Sano, 1988; Sano and Kanmera, 1996) および石灰岩に含まれる紡錘虫 (Ishii et al., 1985; Ozawa, 1987)、腕足類 (Tazawa, 1991, 1998) の古生物地理的研究により、バンサラッサの赤道付近、北緯または南緯 3～4° の海域で形成された礁－海山複合体に由来するといわれてきた。とくに Ozawa (1987) は美濃帯と北アメリカ西部の Calaveras Terrane, San Juan Terrane とのベルム紀紡錘虫フォーナの類似を重視し、美濃帯の礁－海山群をバ

サンサラッサ赤道付近中央部に置いた。平 (1990) もほぼ同じ位置に美濃帯の“赤道海山群誕生域”を想定している。ベルム紀腕足類の検討結果からも美濃帯のベルム紀古地理について同様の結果が得られている (田沢, 1997a, 1997b)。なお、このバンサラッサ中央部赤道付近に想定されるベルム紀動物区に対して、最近 Tazawa (1998) は “Tropical Panthalassan Zone” (バンサラッサ熱帯区) と名付けた (Fig. 1)。

これまで多くの研究では、美濃帯のベルム紀石灰岩に含まれるフォーナはボレアル型あるいはゴンドワナ型といった冷水域の要素を欠く、いわゆる “テチス型” であるとされてきた。しかし、本来のテチス型フォーナととの違いについてはほとんど認識されていなかった（明らかにされてこなかった）ように思われる。演者は典型的なテチス型フォーナは南中国に産出するものであると捉えている。バンサラッサ型腕足類とした *Glyptosteges*, *Cenorhynchia*, *Lepidospirifer*, *Coscinophora* は南中国からは産出報告がなく、いずれも美濃帯以外には北アメリカ西部から産出する属である。今後、ベルム紀腕足類資料をより詳しく検討することにより、さらに多くのバンサラッサ型腕足類を識別する必要がある。また、他の分類群においてもバンサラッサ型を特定できるのかどうか、検討する必要がある。



Fig. 1. Middle Permian reconstruction of Japan (adapted from Ziegler et al., 1996). Black areas are continental shelf, reef seamount complex and plateau. A narrow elongate area in the east of Sino-Korea is a trench. AF: Africa, AN: Antarctica, AR: Arabia, AU: Australia, E: Eurasia, G: Greenland, IC: Indochina, IN: India, L: Lhasa, M: Mongolia, NA: North America, Q: Qiangtang, SA: South America, SK: Siberia, SJ: Sibumasu, SK: Sibumasu, SK: Siberia, Y: Yangtze.

すでに指摘されており、世界的な傾向である可能性もあわせて指摘する。

#### 佐野弘好（九大・地球惑星）

#### 海水準変動解説の試み

はじめに

本講演では、白浜紀～上新紀パンサラッサ海での(1)造礁微生物群の変遷、(2)海水準変動解説に関する最近の成果を紹介する。併せて、我が国の秋吉帯と美濃帯、プリティッシュコロニア州中部の Cache Creek Complex と、環太平洋地域の代表的付加体に含まれる石炭ベルム系石炭岩体である、どちらも堆積性火山岩類の上位に重なる浅海成石炭岩で構成され、海山被覆型炭酸塩堆積物とみなされている。秋吉帯、美濃帯、Cache Creek Complex の石炭岩体はそれぞれ、下部炭酸塩系中部～中部ベルム系上部、下部ベルム系上部～中部ベルム系上部、中部石炭系下部～下部ベルム系下部に対比されている。

#### 造礁微生物群の変遷

秋吉帯石炭岩群は、サンゴ・ケーティス・コケムシからなる礁性石炭岩で特徴づけられる生物礁複合体として復元されている。この礁性石炭岩は詳細に研究され、石炭紀古世から中世にかけて、現在のサンゴ礁に匹敵する複雑な礁生態系が構築されていたことが知られている。つまり、世界的にみて石炭紀がデボン紀～古生代の大崩壊滅からの礁生態系回復が不十分であった時代であるにもかかわらず、秋吉海山上では早くも石炭紀古世に礁生態系が回復し、礁性石炭岩が形成されることになる。それは、おそらく秋吉海山が石炭紀古世当時、礁生態系回復に適した環境を備えた低緯度海域にあつたためであろうと考えられている。

ところが礁生態系が早期に回復したと思われる秋吉海山上においても、サンゴなどの大型礁性生物が構築する礁性石炭岩は中部石炭岩（モスコビアン階）以上では姿を消す、ではモスコビアン階以降のパンサラッサ海の海山上で炭酸塩堆積物を形成した生物は何であったのか？という素朴な疑問が生じる。

検討の結果、美濃帯・秋吉帯・Cache Creek Complex では、それぞれ下部ベルム系上部～中部ベルム系下部、上部石炭系～下部ベルム系、下部ベルム系～中部に、シアノバクテリア・固着性有孔虫を中心とする礁性石炭質マイクロープが優勢に確実に確実化したこと明らかになった。なかでもシアノバクテリアは、上部石炭系からベルム系に向かって増加し、多様な形態をもつようになる。石炭質マイクロープは、その被覆・連結能によりて小規模ながら多様な生物構築構造を造るとともににも海底同時セメントを伴って礁性堆積物に比較される炭酸塩堆積物を形成した。現在のところ、少なくとも石炭紀新世からベルム紀古世にかけて、被覆性石炭質マイクロープがパンサラッサ海の浅海成炭酸塩堆積物の主要な形成層であつたと考えている。つまり、パンサラッサ海ではモスコビアン階を境にして、主要炭酸塩形成生物が大きく交代したのではないか。この時期の石炭質マイクロープの主要炭酸塩形成生物としての重要性は、チヌ海陸棚型炭酸塩堆積物において

#### 環太平洋地域の石炭ベルム系石炭質付加物質

海水準変動解説の試み

海山被覆型炭酸塩堆積物は、ローカルなテクトニズムの影響が少ない公海域の堆積物であるため、そこから汎世界的海水準変動が容易に抽出できる可能性が高い。しかし、層理面が不明確であることと変形が強いことから、海山被覆型炭酸塩堆積物そのものから直接的に海水準変動を解説した研究例は皆無に等しい。そこで海山被覆型炭酸塩堆積物中の洞窟充填堆積物に注目して、海水準変動を解説する試みを始めた。美濃帯ベルム系石炭岩に三疊紀コドント混合群集を産する石炭角礫岩が産することは、以前からられていた。最近この角礫岩は、海水準低下によつてベルム系石炭岩体中に形成された海中洞窟を充填した堆積物とみなされている。美濃帯ベルム系石炭岩の場合、ベルム紀新世後半から三疊紀古世中期の世界的低海水準期が最も明著な海中洞窟形成の時期と考えられている。ただし三疊紀コドント混合群集の組成からは、ベルム・三疊紀境界期以降にも海中洞窟形成・洞窟充填が繰り返し行われたと考えるほうがよきそつである。

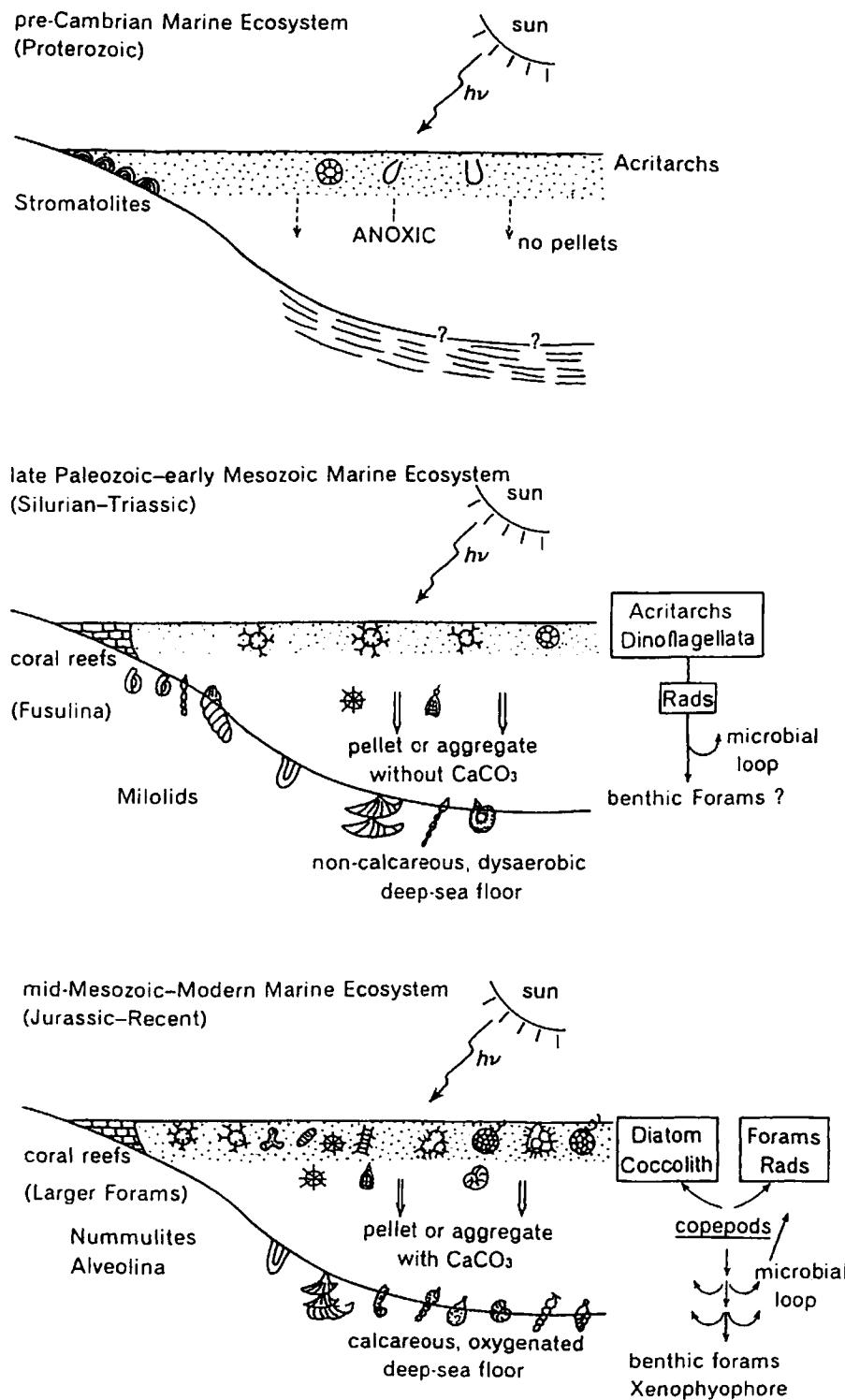
もしも美濃帯での事例が世界的海水準変動を反映したものであれば、パンサラッサ海域の他の海山被覆型炭酸塩堆積物中にも同様な洞窟充填堆積物の产出が期待できる。最近 Cache Creek Complex の中部石炭系石灰岩中に見出された石炭角礫岩がそれにある。この石炭角礫岩は、下部トリアス系（スパンアン階）～中部トリアス系（ティニアン階）の要素を主とし、少數の中部ベルム系・上部トリニアス系の要素を含むコドント尾台群集が報告されている。岩相・組織等は美濃帯のそれにきわめて類似する。

環太平洋地域の付加体に含まれる海山被覆型炭酸塩岩体で、現在このような洞窟充填堆積物が認定されたのは、美濃帯 Cache Creek Complex の 2 例にすぎない。しかしこれらの 2 例におけるコドント混合群集は共通して、ベルム紀新世後期～三疊紀古世前期の要素を欠く。この時期に海水準が世界的に低下した結果、浅海領域での炭酸塩の堆積が行われなかつた（あるいは完全に溶解した）と考えざるをえない。

パンサラッサ海の海山頂部で形成された洞窟充填堆積物の堆積岩石学的・古生物学的研究は未だである。事例研究の数も少ない。堆積過程においてベルム・三疊紀境界期を経験しなかつた秋吉石炭岩群及びその相当層にこの種の洞窟充填堆積物が見出されたならば、それはどの時期の海水準低下を反映しているのか？おわりに

海山被覆型炭酸塩岩は、全球的な海水準変動や生物進化を解く重要な問題を含んでいる。上記の 2 つはその一例にすぎない。岩相順序や年代などの基本的データーの蓄積と同時に、地質学・古生物学・地化学生態学的研究が必要で、その成果は世界に発信できる内容を備えたものになると思われる。

# 古海洋学の最近の進展と古生物学



海洋生物生態系の時代的変遷。

上：バクテリアオーシャン，中：放散虫オーシャン，下：シリカー炭酸塩オーシャン

## 古海洋学の最近の進展と古生物学

西 弘嗣（九州大・比文）

近年、古海洋の研究分野では IMAGES や OD21などの国際的な研究計画が次々と企画されている。2001年9月には International Conference on Paleooceanography VII が札幌で開催される予定で、日本の古海洋研究の成果をアピールする絶好の機会として期待されている。今回のシンポジウムでは、めざましい進展を遂げている古海洋研究の現状を以下の5つに焦点をあて紹介する。

## 1. (古)生物学的手法によるアプローチ

(古)生物学的手法によるアプローチでは、生物群集から古環境を推定する場合、変換関数、因子分析などの手法が使われる。この場合、生物の群集変化と環境因子との関係が明瞭であることが前提条件となる。最近ではセジメント・トラップ装置により両者の関係が検討されている。この装置を用いた多くの研究から、表層生物の生産量・季節変動と温度・栄養塩が密接に関連している(山崎：海洋フラックスの古海洋への適用)。また、トラップによる成果と海底のコア試料の分析結果を比較することで、堆積物中で失われる情報が明らかとなり、コア試料を取り扱う際の問題点も明確にされた(尾田：表層生物の古海洋学)。さらに、表層で生産された沈降粒子が海底の生態系に及ぼす影響も評価できるようになつた(長谷川：古環境変動に対する底生生物の反応)。

古海洋研究は外洋だけが対象ではない。有明海の問題にみられるように、内湾や沿岸域における生物生産性、赤潮などに関する問題は、漁業のような人間活動に深刻な影響を与える(松岡鶴光：生物生産性と環境変動)。これら沿岸地域における研究の社会に対する貢献度はきわめて大きく、古海洋研究の重要な分野の一つといえる。

## 2. 地球化学的手法によるアプローチ

第四紀までの試料は化石の保存が良いので、地球化学的な手法が古海洋の研究に使用できる。これらの試料では、酸素・炭素同位体比、アルケノン、微量元素(Cd, Ba, Mg)などの測定から、過去の水温、塩分濃度、栄養塩の変化が推定できる(豊島はか：有孔虫殻の微量元素からみた古海洋復元)。また、有機物の炭素同位体比測定やバイオマーカー分析なども海洋環境の復元に威力を發揮しつつある。しかし、これらの手法の多くは第四紀以前になると、精度や信頼性に問題を生じることも指摘されている。

## 3. 高精度解釈の必要性

表層から運搬されるフラックス粒子は、ミランコビッチサイクルやダンスガード・エシュガーサイ

クルなど、地球規模の環境変動に影響されて変化する。これらの変動の周期性は、堆積物の中に記録される(坂本：堆積リズムと古海洋変動)。最近の研究では、数百～数千年オーダーの時間分解精度で環境変動を認識することが要求される。これは温暖化問題などに対応して、近未来予測ができる精度を求めるところに起因する。この点からみると、サンゴは最も重要な対象かもしれない。この生物も水温変化などの変動にあわせて編成(成長線)をつくるが、その時間分解精度は年単位に及ぶ。赤道地域のサンゴでは、各成長線ごとの酸素・炭素同位体比を測定し、エルニーニョの変動パターンなどが解析されている(鈴木：サンゴからみた古海洋変動)。

## 5. 地球史における古海洋研究

原始海洋が 37～38 億年に形成されて以来、海洋は生物の生活場として、また物質の循環場として最も重要な役割を果たしてきた。しかし、既に北里ら(1998)が指摘したように、過去の地球の海洋生態系や物質循環は大きくなっていた。すなわち、先カンブリア紀にはバクテリア(有機物)オーシャン、古生代は放散虫(シリカ)オーシャン、中生代からは黒色泥岩や放散虫チャートから構成される(シリカ炭酸塩)オーシャンがそれぞれ存在した。さらに、現在型の「シリカ一炭酸塩オーシャン」には、寒冷期の「珪藻の海」と温暖期の「円石藻の海」があり、気候変動にあわせてスイッチされている。

このうち、外洋表層に石灰質の殻をつくるような生物が存在しない先カンブリア紀や古生代では、生物源炭酸塩は陸棚や海山の上など、浅海地域でのみの形成されていたに違いない。実際、この時代の附加体には远洋性の石灰岩はみられず、海洋底堆積物は黒色泥岩や放散虫チャートから構成されていたであろう(松岡 篓：古生代～中生代の古海洋学研究最前線)。このことは、生物生態系も海洋環境に大きな影響を与えることを意味しており、それを解明することも古生物研究の重要な役割の一つである。

地球史における海洋環境を変化させる原因は、一つは太陽エネルギーの量であるが、地球内部のアレートやアリューム活動も大きな役割を果たしている。火山活動による二酸化炭素の増加、ヒマラヤ山脈の形成などの大陸衝突事件、大陸の分裂や海路の形成などが、地球の大気循環システムや海流系の変化などに大きな影響を及ぼしてきた(川嶋：物質循環と生物)。最終的に、地球史 46 億年における古气候・古海洋モデルを構築するためには、今回の統一シンポジウムのように、中～古生代の研究者やバクテリアの研究者を含めた分野との共同研究を行う必要がある。

古海洋の研究分野はますます多様になり、総合科学としての侧面がさらに強くなってきた。しかし、環境変遷をモニターする際、生物群集の変化が有効な指標となる点は重要である。地球環境の未来を予測し、環境問題に対して提言するなど、21世紀に古生物学が社会に対して貢献しなければならない課題は多いといえる。

## 海洋フックスの古海洋への適用：セジメント・トラップの総括

山崎 誠（東北大院・地質）

環境変動のメカニズムを解明するために、海洋コアを用いた富解後度での古環境解析が進められている。より高い解像度で堆積物の記録を読みとるために、海洋環境の変化に応じた海洋フックスの挙動（質の変化・量の増減）、さらにそれらが堆積物へと記録される過程を明確にする必要がある。

セジメント・トラップは沈降粒子束（海洋フックス）を直接的に捕集することができる。これから、沈降過程にある珪質・石灰質の海洋プランクトンを観測するのに有効な手段である。海の短時間のうちに海底へと到達する、サイズの小さい円石藻は動物プランクトンの糞粒に包まれてすみやかに海底へと到達すると考えられている。一方、放散虫や浮遊性有孔虫など殻サイズの大きいもの(>150 μm)は基本的に個々の粒子が独立して沈降すると考えられ、それらの沈降速度は沈降実験によって確かめられている。浮遊性有孔虫の沈降速度は主に設の重さと針状突起の有無によって規制され、約150~1300 m/dayと推測されている。

浮遊性有孔虫に関して、セジメント・トラップが開発された初期には、それらは生態（特にライフサイクル）について明らかにするための手法として用いられた。その後、時系列に連続採集可能なセジメント・トラップの開発によって外洋域における長期間の観測が可能になり、1980年代に入ると各種の量と海洋環境因子と比較がおこなわれ、生態研究に関する多くの成果をあげた（図1）。たとえば、*Globigerina bulloides*は湧昇が発生する時期に急速に増加し、それに続いて *Neogloboquadrina dutertrei*が増加することが明らかとなり、北東太平洋では *Neogloboquadrina pachyderma*（左巻き）が1年のうち春季のアルミング時にのみ卓越することがわかつてきた。

一方で海洋フックスがセジメント・トラップの直上の海洋表層からの沈降に加えて側方からも輸送されることが明らかになってきた。Honjo *et al.* (1982)は大陸縁辺では碎屑粒子が側方へと輸送されることを明らかにした。微化石についても例外ではないものの、アメリカ東岸では大陸棚の内側から沖合へと移動することが報告されており、東シナ海では陸棚内部の堆積物中の微化石が大陸斜面から沖合へと到達することと異なる結果と同様に側方への移動が確認されている。

このように現在までに世界の海洋において化石として残りうる海洋プランクトンの挙動が明らかになりつつある。今後さらに高精度な古環境解析のためにには1年間程度のフックス

の季節変動の観測にとどまらず、北東太平洋のSt. PAPAに代表される5~10年以上の長期的な観測をおこなうことによって、ENSOサイクルなどの長い時間スケールでの全球規模の環境変化に対する海洋プランクトンの応答の解明が必要とされる。また、海域ごとの海水の流動や地形の相違による堆積物形成のメカニズムを明らかにするために、沿岸域・外洋域のモデル海域を設定したうえで沈降粒子の詳細な観測をおこなうことが求められる。

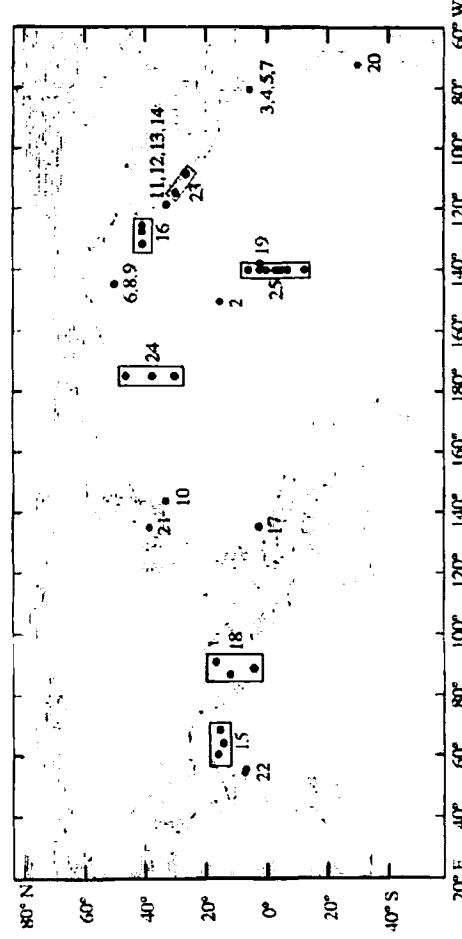


図1 浮遊性有孔虫に関する太平洋およびインド洋におけるセジメント・トラップ実験（西・尾田, 2000）。浮遊性有孔虫のフックスを明記しているセジメント・トラップ実験を一例として記した。1: Berger and Souter (1967), 2: Thunell and Ionjo (1981), 3: Thunell *et al.* (1983), 4: Curry *et al.* (1983), 5: Thunell and Reynolds (1983), 6: Reynolds and Thunell (1992), 7: Bé *et al.* (1985), 8: Thunell and Honjo (1987), 9: Sautter and Thunell (1989), 10: 尾田 (1989), 11: Sautter and Thunell (1991a), 12: Sautter and Thunell (1991b), 13: Sautter and Sancta (1992), 14: Thunell and Sautter (1992), 15: Curry *et al.* (1992), 16: Ortiz and Mix (1992), 17: 田中(はか) (1994), 18: Gupta *et al.* (1997), 19: Ortiz and Mix (1997), 20: Marchant *et al.* (1998), 21: Park and Shin (1998), 22: Ivanova *et al.* (1999), 23: Thunell *et al.* (1999), 24: Iguchi *et al.* (1999), 25: Russel and Spero (2000)。

表層生物の古海洋学  
尾田太良（東北大、理学研究科）

浮遊性有孔虫の気候変動の古海洋学指標として使うことにも影響し、この分類群の種の概念の再評価や從来の種の細分を含む分類体系の再検討が必要と考えられる。また、変換閾数の手法の問題としては、生物の分布は元来地理的に分化しており、その適応範囲に限界がある。したがって、各海域に適用できる変換閾数は、それぞれの海域における分布を明らかにする必要があり、それをもとに確立する事ができる。今回、これらの分類学的問題や日本周辺の黒潮・親潮海域で確立した変換閾数に基づいて、最終氷期最寒期以降の黒潮の変動について述べる。



図 1. 5 因子の代表的浮遊性有孔虫種群

新第三紀の時代を浮遊性有孔虫化石の地理的分布と進化の立場からみると、中新世後期に南極氷床がほぼ現在の規模に達し、この時期に明瞭な群集の地域による分化がはじまっている。現在の浮遊性有孔虫の地理的分布をみると、熱帯・亜熱帯・遷移帯・亜寒帯・寒帯の 5 带が、西岸海流の影響に東西方向でその分布は非対称となるが、緯度にはほぼ平行に、しかも南北両半球に対称にに分布している。これは表層水温の分布と良く一致していることから、浮遊性有孔虫の分布を規制している第一義的な要因は水温である。地域群集の成立の時代である新第三紀の代表的な属として、古第三紀にはみられない *Neogloboquadrina* が挙げられる。この属に含まれる亜寒帯・寒帯に主にに分布する *N. pachyderma* は、水温指標としてその巻き方向の変化が氷期-間氷期などの相対的な寒暖の周期性を認識するのに利用されてきている。その後、1970 年代に地質時代の特定の時期における地球表面の状態を復元しようという CLIMAP 計画が実施され、この研究を推進する原動力のひとつになつたのは Imbrie and Kipp(1971)の変換閾数がある。これは現生生物の分布とそれを規制する環境因子との間の回帰から得られた回帰式であり、化石の群集データを代入することにより古環境因子（例えば古水温）が具体的な数値として求められるようになり、この方法は石灰質ナノプランクトンや放散虫・珪藻にも適用されてきている。さらに、群集解析が行われた同一試料からの有孔虫の殻を地球化学的手法を用いて測定し当時の海洋環境の推定を可能にし、表裏一体として古海洋学に寄与してきている。

上記に述べた一連の流れのなかで、問題点として *Neogloboquadrina pachyderma* を含む *Neogloboquadrina* 属の分類に関して、必ずしも研究者間で一致していないことが挙げられる。最近、浮遊性有孔虫の DNA 解析では DNA 配列の量的な違いを尺度として集団内と集団間の変異差より「遺伝的な種」が認識されており、その結果、従来「種内変異」とされてきたものは複数の「遺伝的な種」を含む可能性が高いことを示唆している。例えば、*Neogloboquadrina pachyderma* の右巻きと左巻きの種内変異と考えられていた形態種が複合遺伝子型からなることが指摘されている。ひとつの形態種に別個の個体群が生じる事は、

## 古環境変動に対する底生生物の反応

長谷川四郎（熊本大・理・地球科学）

海洋底における溶存酸素量の低下は先カンブリア紀以来たびたび生じたと考えられ、それのが生物群の大規模絶滅と爆発的進化に強く関わっていることが指摘されている。また地の海無酸素事変（OAE）はスーパーパリュームに起因する温室時代の現象であり、また地球規模の炭素循環の変動との関連からも注目されており、今後展開されるODPにおいても重要な課題の一つには数えられるOAEの直後の原因として、温暖化によって表層で大繁殖した植物プランクトンと底生植物の集積と、大量の陸源有機物が海洋に供給されたことの2点が有力視されている。いずれも有機物の起源は海洋の表層ないし直上の水に生じた現象であり、そこにも、観察される記録は深海底の堆積物表層ないし直上の水に生じた現象である。そこで、環境変化に対する底生生物がもつとも強い影響を被つたと考えられる。海洋における溶存酸素の低下あるいは無酸素について最近の議論について紹介する。ここでは、まずは海洋における貧酸素環境について総括したうえで、とくに地形その他の環境条件が理解しやすい第4紀を例に検討する。

日本海の第四紀コアには広域にわたって追跡できる暗色層が確認されており、上位層からTL-1, TL-2...と呼ばれている。秋田沖と松前海台付近のコアにおける有孔虫群集の特徴を以下に示す。

TL-1：層厚約5cm、10-9ka。浮遊性種に富む。底生群集は*S. stainforthia* loebliiと*B. pacifica*が卓越する。直上に再結晶を示す個体が多い。

TL-2：厚約30cm、15-22ka。浮遊性種に富む。底生群集は主部では無化石。最上部で*S. loeblii*、中部の1層準で*Rutherfordoides rotundatus*、その直下で*S. loeblii*、最下部で*B. pacifica*が卓越する。

東地中海の第四紀コア中のsapropels

地中海の第四紀堆積物に居住するsapropelsは上位からS1, S2...と呼ばれている。ODP Leg 160で東地中海の3地点で採取された試料に含まれるsapropelsの有孔虫群集について特徴を検討した。

S-1, S-10, S-12:

浮遊性種：*Globigerinoides rubens*が優占（現在と同様）。底生群集：消滅。

S-3～S-7:

浮遊性種：*Neogloboquadrina incompta*が優占。底生群集：消滅。

以上、西海域において、暗色層は特徴が一定ではなく、成因に多様性のあることが示唆される。そこで、その成因を追究するため、海洋における貧酸素化やそれと有孔虫との関連性について検討する。

海洋における貧酸素ないし無酸素

貧酸素化は沿岸域（沼沢地、潟など）から深海底に至る海域で生じる。海洋に過飽和な表層水を起原とする深層水の流入と、浮遊ないし無酸素化は季節的あるいはさらには長期で間歇的に生じることもある。その反面、一旦形成された暗色層が生物擾乱の活性化によって酸化されることもある。

は沈降する有機物の分解による消費の収支バランスで決定される。そして、底層水の溶存酸素量は、起源となる通り込み海域から離れるにつれ、深層循環の速度が遅いほど、そして表層での生物生産が増すほどに、あるいは陸原有機物の増加によって減少する。堆積物中の溶存酸素は、底生生物による堆積物の擾乱と波浪・潮流などによる底質の搅拌により、堆積物直上の酸素を含む水が間隙水として供給されるのと、堆積物中の有機物が分解する際に消費されることとの収支バランスで決定される。酸素が供給されない深度では、有機物は分解されずに保存される。

### 海洋底の貧酸素化に対する底生有孔虫の反応

底生有孔虫は堆積物中の微小生息環境（鉛直分布）によって区分される。

〔例〕epifauna（表層1cm）、shallow infauna（0-2cm）、intermediate infauna（1-4cm）、deep infauna（極大が4cm以深の内生種）の4区分（Corliss, 1991）。この区分による種群は堆積物中の酸素量に適応していると考えられ、加えて、各種群には共通する形態的特徴があると考えられてきた（Bernhard, 1986）。また、底層の酸素量に応じた各種群の鉛直分布モデルをもとに、溶存酸素指数（海保, 1989; Kaiho, 1991, 1994）も提案された。しかし、これらの種群は、実際にはわずかな観察例を根拠にし、殻形態の類似性からの推定によりまとめられており、恣意的要素が強いとされる。また、観察例の多くが1地点における短期の結果であり、実際の微小生息環境は季節により変化する例もある（Jorissen, 2000）。そのうえで、Jorissenは鉛直分布を規制する要因として、底層水の酸化状態、利用する食物、競争と補食、および生物擾乱の4つの因子をあげ、その相互作用の結果として4つの分布型を示している。

Type A: 1~0.5cmにピーク。epifaunaとshallow infaunaに相当。底層水の酸化状態と食性（新鮮な植物デトリス）を反映。opportunistic.

Type B: 明瞭なピークなしに、表層から数cmに多産；shallow infaunaに相当；浅海域の粗粒堆積物中に見られる。底層水の酸化状態を反映。

Type C: 表層下に1つないし複数のピーク；intermediate infaunaとdeep infaunaに相当。競争と補食を忌避。

Type D: 表層部と表層下にピーク。以上の結果として、次のような有孔虫の応答が考えられる。

底層水に十分な酸素があつても堆積物の酸化層より下位は還元的であり、Types A, C, Dの底生有孔虫が生息する。

有機物に富む暗色層が形成されるのは、底層水の溶存酸素が著しく減少して、底生生物の活動が極度に弱まる場合である。その場合、酸化層は薄くなり、Type Aの種群は減少するしかし、opportunisticな種群は増加する可能性もあり、Types C, Dとの区別を明確にする必要がある。

現在の海洋では、酸素極小層にあたる水深（とくに湧昇が活発な海域）と、シルで閉ざされた海盆で深層水の循環が悪い場合に暗色層が形成される。

底層が無酸素になり、底生有孔虫の活動が完全に停止した場合に堆積物に葉理構造が保存される。

無酸素化は季節的あるいはさらには長期で間歇的に生じることもある。その反面、一旦形成された暗色層が生物擾乱の活性化によって酸化されることもある。

氣変化は、東シナ海における水質環境、特に栄養塩類の挙動を反映した結果である。柱状試料は東シナ海中央部 (St.11; 31° 44' 54" N, 126° 00' 00" E; 水深 76m)、同北部域の大村湾 (9700M6; 32° 59' 34" N, 129° 53' 34" E; 水深 18.5m)、同北部域の対馬・三根湾 (TM; 34° 27' 30" N, 129° 17' 40" E; 水深 8.5m) で採取した。それぞれの柱状試料の堆積年代は  $^{14}\text{C}$  年代測定及びそれから得た平均堆積速度による。St.11 コアでは約 8,300 年前 (以下すべて既知の  $^{14}\text{C}$  年代に基づく推定年代) からシスト個体数が急増し、約 7,200 年前では温暖性種が増加した。9700M6 コアでは約 9,000 年前から増加し、約 8,300 年前以降に個体数が急増した。温暖性種も約 8,300 年前から増加した。TM コアでも約 9,000 年前にシストが産しており、個体数の増加は約 8,000 年前からであった。これらの結果から大村湾と対馬では海水の侵入は約 9,000 年前であったことが判明した。またいずれの地点でも 8,300~8,000 年前にシスト個体数が増加していることから、この時期に東シナ海での漸的な環境変化があった。それは対馬暖流の発達である。海綿毛藻シスト群集変化に残された对馬暖流成立の時期は黒潮が東シナ海に再流入した時期にほぼ一致している。

分析したその他のコア採取地点は現在の海洋環境が著しく異なっており、また堆積メカニズムもそれそれに異なる。従ってこれらコアの堆積速度も著しく異なる。St.11 コアは陸源性堆積物の供給域から 200km 以上離れた位置にあるため、平均堆積速度は 0.21mm/年であった。TM コアは小規模ながら三根川河口近くに位置することから平均堆積速度はデルタフロント通過前で 2mm/年、通過後で 4mm/年であった。9700M6 は強勁噴糞内湾であるが、ここには大規模な河川の流れはない。平均堆積速度は 0.8mm/年であった。しかしながらこれらの試料で約 8,000 年前にそろって海綿毛藻シスト現存量が増加する事は単に堆積場だけの変化ではなく、対馬暖流の出現をはじめとする東シナ海全域の海洋環境変化に原因があると考えられる。その背景として、1. 完新世前半では長江や黄河流域では降水量が少なく、乾燥していたため灌木を交えた草原植物が発達していた。2. その後のアジアモンスーンの成立 (これは生起した年代から推察して黑潮が東シナ海へ再流入した変化と軸を一にすると思われる) によって、長江や黄河流域で降水量が増加し、それ以前の草原から森林転生への変化に伴つて、土壤の発達が促進されるとともに、東シナ海への河川流入量が増大した。3. その結果として、長江や黄河からより多くの栄養塩類が貯備や東シナ海に供給されるようになつた。すなわち東シナ海の富栄養化が促進され、対馬暖流によって栄養塩に富んだ海水が東シナ海北部から日本海へと供給されるようになった。

現在のような生物生産性が豊かな一すなわち栄養塩に富んだ東シナ海は 8,300~8,000 年前に成立したといえる。

## 生物生産性と環境変動

松岡數充 (長崎大・水産・沿岸環境学)

堆積物中に現存している微化石群集は微小生物生存時の生産量とその後の化石化過程の総和である。さらに、その生物の生活史に見れる全ての細胞が化石化されるのでないことも自明である。この様な制約があるにもかかわらず、これまでの多くの研究事例では微化石群集の変化から環境変化を論じてきた。しかし、それは現象論的な観察を指摘しているだけで、生態学的な考察が十分でないことが多い。環境変化が微化石群集にどのような影響を与えたのかを生態的に説明することが重要であろう。

海綿毛藻は原生物で、食物連鎖の視点からは独立栄養種群と從属栄養種群に大別できる。独立栄養種群は N.P.などの栄養塩と光エネルギーに依拠する一次生産者であり、從属栄養種群はバクテリアや他のミクロプランクトンを餌とする二次消費者である。最近では独立栄養種であっても、光エネルギーが欠乏する環境では他の微小生物を捕捉する種群の存在が知られ、混合栄養種群とされる。いすれにしても沿岸海域においては海綿毛藻は浮遊植物と同様に、食物連鎖網では基礎部に位置していることから、それらの種群や個体数の変動はより直接的に光や栄養塩を主とする水質環境に左右される。海綿毛藻の一部は、海水中の栄養塩の減少や水温の低下など不適切な環境下においては有性生殖によって休眠細胞 (シスト) を形成する。シストは壁をもたらず、運動性を欠いてるので形成直後から沈降し、海底で数ヶ月を過ごす。シストは外因の物理・化学的作用に対して抵抗性を備えたスポーツボレニン類似の細胞壁で保護されている。そのため、堆積物中でも長期間の悪環境に耐える事が可能である。また、発芽後のシストや発芽能力を失ったシストは堆積物中に保存される。

黄海と東シナ海において現海洋環境下に存在する海綿毛藻シスト群集特性を把握するために、48 地点で堆積植物試料を採取・分析した。その結果、東シナ海では海綿毛藻シスト現存量は少なく ( $0 \sim 5,000\text{cells}/\text{g}$ )、独立栄養種シストと從属栄養種シストがほぼ同様の相対頻度で产出した。黄海では海綿毛藻シスト現存量は多く ( $500 \sim 50,000\text{cells}/\text{g}$ )、独立栄養種シストが優占し、從属栄養種シストは少なかった。これは大局的にみてシルトが卓越する海綿毛藻シストの高い現存量とが一致しているとともに、高いクロロフィル濃度海域とも一致している。

長江河口域はクロロフィル濃度が高いにもかかわらず、シスト現存量の低いことは、堆積物供給量が著しく大きいことによって単位面積あたりのシストが希釈されいることの反映であろう。植物プランクトンの生産量と単位面積あたりの現存量が一致しない例である。

東シナ海およびその周辺海域で採取した柱状試料に残された元新世以降の海綿毛藻シスト群

## 有孔虫殻の微量元素からみた古海洋復元

豊福高志<sup>1</sup>・川崎聰高<sup>2</sup>・北里 洋<sup>1)</sup>

(1)千葉大、2)産業技術総合研究所、東北大、3)静岡大)

現在の古海洋学、特に第四紀の水期・間氷期における気候変動の研究では、高分解能なコアを用いた定量的な古環境の復元が重要なテーマとされている。そのため過去の水温、塩分、栄養塩量といった、重要であるが堆積物中には直接の痕跡が残らない物理化学量を復元するための指標(=proxy)が多く、多くの研究者によつて開発されている。そうした指標の中で、有孔虫類の殻に含まれる微量元素の組成を利用して古環境指標は、分析装置の発達を背景にこの10年間で急速に進歩し、古環境を復元するための有力な道具となつていている。これは有孔虫殻を構成するカルサイトの物質的側面に注目し、その化学組成から環境を復元するものであり、有孔虫殻という記録媒体から、化学組成のかたちで記録された過去の環境情報を読みとろうとする方法といえよう。本発表ではその基本的な原理と実際の応用例について紹介する。

有孔虫類は海洋に生息する原生動物で、そのうち石灰質有孔虫と呼ばれる種類は炭酸カルシウムを主成分とする殻を持つ。有孔虫は海水に溶解しているカルシウムと炭酸イオンとともに海水中に溶解しているその他の元素を沈着する。このとき、カルシウムや炭酸イオンとともに海水中に沈着しているその他の元素を微量成分として殻中に取り込む。これらの微量元素の取り込み量は、殻を沈着する時の周囲の海水中の化学組成と、物理的環境(水温、圧力など)によって、いわばそれらの要因を反映とした関係式のかたちできまる。すなわち、有孔虫の殻に含まれる微量元素を精密に測定し、その値をその関係式に代入すれば、殻が沈着したときの海水中の化学組成や物理的環境を復元することが出来る。有孔虫殻の微量元素を使った指標は、大きく3つに分類できる。第一は、生物生産によって制限される元素を使った指標で、栄養塩量などと密接に関連して海水中に溶存量が変化する元素を使ったものである。リン酸の指標として使われる Cd/Ca 比はこの例である。海水中に含まれるカドミウム(Cd)量は溶存しているリン酸量と強い正の相関関係がある。このため、有孔虫殻の Cd/Ca 比から過去の Cd 量を求め、そこから海水のリン酸量を復元することができます。第二は、海洋における元素の溶存量が海域によらずほぼ一定で、有孔虫殻に取り込まれるときの水温や水深などの物理環境によって取り込まれる量が変化する元素を使った指標である。Mg/Ca 比がその例で、水温の指標となつている。マグネシウム(Mg)は海水中に1.2%含まれており、その濃度は水塊によらずほぼ一定で、有孔虫が殻を沈着するとき、水温が高いほど多くの Mg が殻中に取り込まれ、その関係はほぼ一次式で近似できる。そのため、有孔虫殻の Mg/Ca を測定し、関係式に代入すれば殻が沈着したときの水温を復元することができます。第三は、化学的な環境によって溶存量が変化する元素を用いた指標である。たとえばバナジウム(V)は水塊中の酸化還元状態によって海水中の溶存量が変化し、酸化的な環境では溶存量が増加し、還元的な環境では溶存量が減る。そのため、有孔虫殻の V/Ca を測定し、殻が沈着したときの海水中の V の溶存量を復元し、そこから過去の溶存酸素量を導く方法が提案さ

れている。以上3種類のいずれの場合でも、目的とする元素について、海水中の濃度と有孔虫殻に取り込まれる量の関係を精密に見積もることが重要であるが、この両者の間関係式は有孔虫種によって大きく異なる。そのため古環境の復元を行う為には、測定に用いようとする有孔虫種について、海水から殻への元素の取り込みの関係を明らかにする必要がある。

有孔虫殻の微量元素を用いた環境指標は、定量的な古環境情報を作り出すために、しかし、有孔虫という生物が生産した殻を材料として用いるために、ついに生物学的な問題がつきまとつ。有孔虫は数カ月以上、場合によつては数年かけて成長をつづけるため、その間に経験した全ての情報が、一つの殻に含まれている。そのため、複数の殻をひとまとめて元素組成を測定する現在の手法では、各々の個体の持つ履歴が全て平均化された情報になつてしまう。このように一つの殻に纏められた様々な情報を最大限に読みとるために、それぞれのチエンバーを別々に測定し、成長速度や生息深度、生育期間などの生態情報とあわせて考察することが重要である。これを行なうことができれば、その有孔虫が生存期間における環境の季節変化などの復元も可能となり、大きなブレーカスルーとなることは疑いない。測定技術の面からは最近のマイクロサンプリングや、極微量測定の技術はこのような分析を実現させるために、あと一歩のところまで来ている。むしろ、問題は情報の記録を担っている有孔虫の生態に関する知見の不足にある。今後、現場観測や飼育実験などによる、生態情報の補完が強く期待される。

のモンステンを引き起こす。その結果、水蒸気が地中海に運ばれ、東地中海での蒸発の乾燥に対する比率の変化を生み出す。この変化は水塊構造の安定化によって深層水形成を妨げ、中層水塊の特性をも変化させる。通常深層水中に溶存している栄養塩は表層水中に残存し、生物生産を誘発する。気候変化は深層水の形成度合いを決め、それは物理的な水塊の鉛直構造、特性を変え、表層水での生物生産過程に反映する。表層生物生産による有機炭素の沈積と還元的な環境での有機炭素の保存は、同時に sapropels の形成・堆積に関与する。

海底堆積物コア、陸上堆積岩等に認められる、準周期的な変動パターンを堆積リズムと呼ぶ。堆積リズムには、縦状堆積物のように季節または年オーダーの気候・海洋変動に起因するものから、数万～数十万年の地球軌道要素変動に起因するものまで、様々な時間スケールの変動がある。堆積リズムは、葉理層や生物擾乱層などの岩相・堆積構造の変動などのようなり視覚的に認識されるものもあるれば、一見すると無構造な海底堆積物コアの、ガソマ線密度、帯磁率、分光反射能特性、X 線 CT 値など物理性値の変動、鉱物組成・化学組成などの変動、微化石出現頻度や群集組成など古生物記録の変動など、個々の計測値の変化やその組み合わせで識別されるものもある。堆積リズムを様々な角度から解析し、過去の気候・海洋変動を解読することができるが、そのためには、連続的な試料の確保、定量性の高い、分解能の高いデータの解析が必要である。

堆積リズムの解析には、第一に、堆積リズムを生み出す形成機構の解明が不可欠である。なぜならば、海洋表層で起こる現象、沈降粒子の特性、海底表層での現象、初期統成過程など、まだまだ不明確な現象も多く、多くの場合は、地層の形成機構を確からしい仮定のもとで解釈し、過去の気候・海洋変動を復元していくからである。第二に、年代モデルの正確さも、解析に制約を与える。第三に、堆積リズムの視覚的な認定に加え、より定量的なデータを計測し、スペクトル解析などを手法を用いて周期特性や周波数変調などの厳密な議論を必要とする。

20世紀後半の、国際深海掘削計画 (Ocean Drilling Program : ODP) や第四紀古海洋学では、掘削された海底堆積物コアに対し、cm オーダーでの物理特性値の測定や、分割試料の各種の分析が行われてきた。これらの努力は、数万～数十万年周期の地球軌道要素変動（ミランコビッチサイクル）を駆動力とした海洋表層生物生産や深層水循環などの海洋変動、気温や大気循環などの解明に大きく寄与した。また、グリーンランド氷床コアで発見された数百～数千年周期のタンスガード・エシュガーサイクルの認定にも大きな貢献をした。例として、ODP Leg 160 航海で掘削された、東地中海の更新世以降の海底堆積物コアに認められる、sapropels の堆積リズムを紹介する。sapropels とは、更新世の石灰質軟泥に堆積する、暗色～暗灰色の有機炭素に富む層である (Higen et al., 1991; Lourens et al., 1996; 坂本・小泉, 1997; Emeis and Sakamoto, 2000)。この暗色層の堆積は、2 万年周期の気候歳差変動によるアフリカモンステン変動に駆動されると考えられている (Rossignol-strick, 1983)。歳差運動の極小の時期、北半球は強い夏の入射光を受け、アジア・アフリカの強い夏

21世紀の堆積リズムの研究では、以下の二点が重要となる。第一に、ODP や第四紀古海洋学のような高分解能の研究手法を、さらに古い時代の堆積物リズムに適用し、これまで明らかにされていない高い時間分解能の地球表層環境変動の解明することである。たとえば、両極に氷河がなく、緯度方向の温度分配が少ない白亜紀中期（1億 2500 万年前～8000 万年前）には、ミランコビッチサイクルやダンスガード・エシュガーサイクルのような変動が存在したか、あるいは、もつと別の変動が存在するか、を解明することは重要な研究課題である。現在、岡田（北大）他のプロジェクトでは、フランス南部の白亜紀のアプチアン・アルビアン境界に認められる、Goguel (OAE1a), Kilian, Paquier (OAE1b), Leenhard と呼ばれる 4 層準の黒色頁岩層の陸上連続コア試料を第四紀古海洋学のような高分解能解析し、海洋無酸素事象 (OAE) の実態と、その変動メカニズムを解明しようと試みている。

第二に、海底コアなどを mm オーダーや micron オーダーで連續的に解析する研究手法や計測技術の開発が必要となる。海底堆積物中に含まれる有機炭素や鉄・マンガンなどの化学元素の量は、地球環境の状態を復元するのに重要な役割を果たしている。生物の殻に含まれる Cd 元素は、過去の栄養塩の量を推定するのに使用され、Mg は水温の指標、Sr も大陸地殻の浸食量、Ba は有機物フランクスを見積もるのに利用されている。人類活動と関連性の強い、數十年～数百年オーダーの地球表層環境変動の解明のために、「高分解能・非破壊・全自动地殻コアロガー」の開発し、mm オーダーや micron オーダーの連續的元素マッピングを試みようとしている。連続的かつ定量的な計測値は、統計解析やスペクトル解析することによって、変動の周期性や振幅変調などのような、より厳密な議論を可能とする。この観点からは、物性や化学生組成などの情報とも比較検討可能な、古生物情報を同程度の空間分解能で計測・分析する研究手段の開発が必要とされるであろう。

20世紀後半の、国際深海掘削計画 (Ocean Drilling Program : ODP) や第四紀古海洋学では、掘削された海底堆積物コアに対し、cm オーダーでの物理特性値の測定や、分割試料の各種の分析が行われてきた。これらの努力は、数万～数十万年周期の地球軌道要素変動（ミランコビッチサイクル）を駆動力とした海洋表層生物生産や深層水循環などの海洋変動、気温や大気循環などの解明に大きく寄与した。また、グリーンランド氷床コアで発見された数百～数千年周期のタンスガード・エシュガーサイクルの認定にも大きな貢献をした。例として、ODP Leg 160 航海で掘削された、東地中海の更新世以降の海底堆積物コアに認められる、sapropels の堆積リズムを紹介する。sapropels とは、更新世の石灰質軟泥に堆積する、暗色～暗灰色の有機炭素に富む層である (Higen et al., 1991; Lourens et al., 1996; 坂本・小泉, 1997; Emeis and Sakamoto, 2000)。この暗色層の堆積は、2 万年周期の気候歳差変動によるアフリカモンステン変動に駆動されると考えられている (Rossignol-strick, 1983)。歳差運動の極小の時期、北半球は強い夏の入射光を受け、アジア・アフリカの強い夏

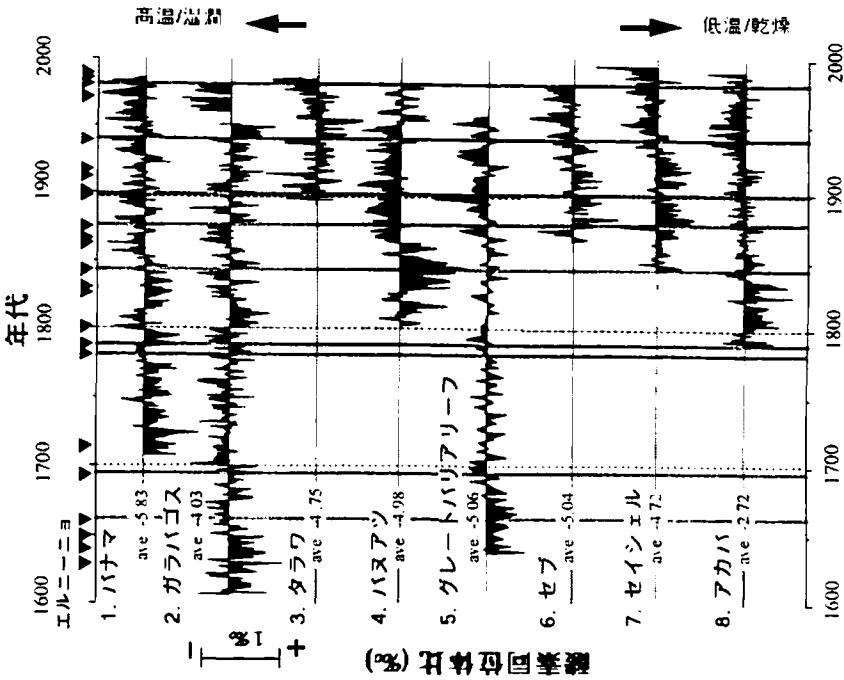
変化があつたかどうかを検討することが可能となる。

$\text{Sr/Ca}$  比 温度計 降水量や湧昇による海水の同位体組成の変化が大きい海域ではサンゴ年輪ではサンゴ骨格を用いた表面電離質量分析法(TIMS)により測定されるサンゴ骨格中の  $\text{Sr/Ca}$  比である。骨格の  $\text{Sr/Ca}$  比は、塩分への依存性が極めて小さく、ほぼ水温のみに依存する指標と考えられている。骨格の  $\text{Sr/Ca}$  比温度計の推定精度は  $\pm 0.3^\circ\text{C}$ (2σ)とされている。

サンゴ骨格の酸素同位体比は水温と塩分(厳密には海水の酸素同位体組成)の双方に依存し、 $\text{Sr/Ca}$  比は水温のみに依存するので、骨格の  $\text{Sr/Ca}$  比から水温を推定し、骨格の酸素同位体比の変動から温度による変化分を差し引けば、その残差として海水の同位体比組成の変化あるいは塩分の変化を知ることができる。これは、サンゴ骨格から水温の変動とともに塩分の変動を抽出することができる重要なアイデアである(McCulloch et al., 1994)。 $\text{Sr/Ca}$  比と酸素同位体比温度計を組み合わせることにより、水温と塩分の変動を分離して推定することができます。今後、この手法を他の地域に展開することにより、エルニーニョ・南方振動現象やモンスーン変動、あるいは地球温暖化による海水温の上昇の様子などをより正確に復元していくことが可能になるであろう。

ここで、 $\delta^{18}\text{O}_{\text{C}}$  と  $\delta^{18}\text{O}_{\text{W}}$  はそれぞれ炭酸量と海水の酸素同位体比である。試料の同位体比を表すために、標準質の同位体比との差分偏差を用いる表記法が用いられる。サンゴ骨格の酸素同位体比は、無機合成されたあらわれ石や有孔虫・貝類のあらわれ石殻よりも、 $25^\circ\text{C}$ において  $3.4 \sim 3.7\text{‰}$ ほど低い値を示している。このような平衡からスレの存在については、生物的影響(vital effect)と呼ばれ、いくつかの生物群に認められる。

エルニーニョ変動とサンゴ記録 地球の全球平均気温は過去 100 年間で  $0.6^\circ\text{C}$  増加し、平均海面は 18 cm 上昇したといわれている。このように 100 年スケールの気候変化が、人為的な温暖化現象の一環であるのか、あるいは自然の長期的な変動現象であるかを、短期間の観測データから判断することは難しい。船舶による水温観測データは 1850 年代まで遡るもの、精度の高いものは最近の 50 年間ほどどの商船航路上の一部に限られる。それ以前は、南方振動指数(SOI)が有用であるが、算出に必要な陸上の気圧観測も 1880 年代以前は記録がない。19 世紀以前の海洋環境、特にエルニーニョサイクルを知るために、サンゴという気候プロキシシによるしらないのである。太平洋とインド洋から得られている主要なサンゴの酸素同位体比記録を図に示した。ガラバゴス諸島から得られたサンゴ記録は 1607 年まで遡ることができた。骨格の酸素同位体比は原理的に表層水温と、海水の酸素同位体組成、すなわち塩分の変化の双方の影響を受けているが、骨格の酸素同位体比記録のみからは両者の区別がつかない。しかし、熱帯域で卓越するエルニーニョ・南方振動現象は、高温多雨と低温小雨とが繰り返す特徴を有しており、水温上昇と塩分低下が未分離の状態でもエルニーニョのシグナルとして骨格の酸素同位体比は有用である。今後、熱帯太平洋域の多くの地点からサンゴ年輪を用いて、過去の水温と塩分の変化を復元できならば、大気と海洋を含めた気候システムのモードについて、これまでの水温と塩分の変化を検討することができる。



図、太平洋における長尺サンゴ試料の酸素同位体比の経年変化。一般的に、酸素同位体比の負の方向へのシフトは水温上升／降水の増加を表していると考えられる。強いエルニーニョが発生した期間をハッチで示した。

## 古生代～中生代の古海洋学研究最前線

松岡 篤（新潟大・理）

古生代～中生代の古海洋学は、放散虫化石を抜きにしては語れない。それは、放散虫が当時の海城で化石をもつともえた生物だったからである。時間の枠組みを与える生物地理的研究、空間の枠組みを与える古海洋学には、最も重要な研究課題といえる。このことをまず強調したうえで、放散虫の生層序的研究・古生物地理学的研究にはあまり深入りせず、以下の3点について話題を提供したい。それらは、珪質堆積物の堆積学的研究、現生放散虫の研究、珪質堆積物の物質科学的研究である。いずれも、演者が最近とくに興味をもっていることがある。

### 珪質堆積物の堆積学的研究

珪質堆積物の堆積学的研究は、ミランコビッチサイクルに比較されると考えられている。このように、ある種の層状チャートの形成には、惑星・地球の運動が関係しているとみなされている。最近、フィリピン・北バラワン地塊の地質調査で、明瞭な“平行ラミナ”をもつ層状チャートがかなり頻繁に見られることが明らかになった。この“ラミナ”には親離性があり、明瞭な層状チャートのなかに、一桁小さな層状チャートがあるといった状況である。異なる周期性をもつ何らかの環境変動が重複して、このような堆積構造が形成されるのであろうと予想している。それは、地軸の傾きの変化と離心率の変化といった、ミランコビッチサイクルの組を表しているのかもしれない。そういう意味で日本のチャートを見直してみると、“ストライプチャート”とか“ラミナチャート”と呼ばれている内部堆積構造をもつチャートがすでに知られていることわかる。しかし、日本の層状チャートの“ラミナ”には、明瞭な剥離性は見られないようである。パンサラサーティスの古海洋学的な位置によって、周期性を伴う環境変動に対する堆積作用の応答の違いを表現しているのかもしれない。ただ、一般に日本のチャートは、後の統成作用により堆積構造が消し去られてしまっている場合が多い。太平洋のコアにみられる大洋底の珪質岩や島弧ではない地域に分布する珪質堆積岩の堆積構造を比較検討することが重要である。

### 現生放散虫の研究

放散虫は現在も生きているので、さまざまな環境変化に応答してどのような姿形態の変化が起ころのかを実験的に求めることができるのである。このような古海洋学に直接貢献できる実験にはまだ成功していないが、生物としての放散虫の理解が深まれば、古海洋学への応用の道が広がることは確かである。(ほぼ)10年間日本で現生放散虫の研究を続けてきて、温度や塩分濃度に対する生理耐性、藻類などとの共生関係、捕食行動など多くの新知見が得られている。しかしながら、多様度の高い動物群の中の特定の種について、少しづつデータが蓄積されているのが現状で、わからぬことが多いという状況は10年前と変わらない。現生放散虫の研究を重視するのは、この分野を21世紀のフロンティアのひとつと位置づけているからである。研究のアプローチとしては、細胞生物学、生態学、遺伝学、進化学など、生物学を構成するほんどの分野が含まれる。分子生物学的な検討も未開拓の分野であり、これから発展が期待される。分子時計の検証や進化理論の再構築など夢のある研究テーマと直結している。

具体的な研究成果として、共生現象に触れておこう。最近、放散虫の共生藻の観察に、蛍光顕微鏡および共焦点レーザ顕微鏡を利用している。その結果、共生する藻類の種類には種特異性があり、同所的に生息する放散虫の近縁種は、異なる藻類と共生関係を結んでいることが明らかになりつつある。放散虫の種多様性が高いことに一因は、多様な共生関係をもつこと関係あるのかもしれない。放散虫の進化は、共生生物抜きには語れない可能性がある。

**珪質堆積物の物質科学的研究**

これまでの、珪質堆積物の化学分析は、試料全体を粉末にして分析する方法が一般的であった。しかし、この方法では、起源の異なる要素の平均値のような値が得られるだけで、地殻の平均組成の検討には役立つとしても、古海洋の信号を捉えるには限界があった。これからは、微小領域をピントで測定できる分析機器を利用して、構成要素ごとの分析値が利用できるようになると期待される。たとえば、放散虫の殻そのものの成分が精度良く求めれば、放散虫が生息していたさまざまな深度の海水の情報が得られる可能性がある。また、珪質堆積物の酸素同位体の研究は、炭酸塩に比べるとかなり遅れている。技術的な問題がネックとなっていたが、レーザを用いて珪酸の酸素とケイ素の結合を切る手法が開発され、多量の試料を系統的に測定する道が開けてきた。珪質堆積物についての酸素同位体層序が確立すると、放散虫生層序とは独立に地層対比が可能となり、放散虫の古生物地理区を越えて地層の同時性を検証できるようになる。これから、取り組むべき研究課題である。

素リザバーの中特に大きく、わずかに変化しても大気圈に存在する炭素量を大きく変動させてしまうからである。これまで海洋深層大循環の変動や中層と深層の海水の化学組成の違いで人気中の二酸化炭素の変動を説明しようと試みられてきたが、これらは基本的に海洋リザバー内で炭素の分布を変更することで二酸化炭素の変動を解釈しようとするものである。この時間範囲では海水準は変化するものの海盆の形状はほとんど一定である。

地球表面は太陽のエネルギー（核融合）と地球内部からのエネルギー（核分裂）が干渉しあう場で、これらのエネルギーによつて物質循環がひきおこされる。単位時間、単位面積あたりのエネルギーを比べると、前者は後者の数千倍の大きさなので、現代の地球環境問題に関連した現象は前者のエネルギーによって駆動されるシステムに依存することになる。しかししながら、タイムレンジングが長くなると、地球内部のエネルギーによって引き起こされる海盆の形状の変化等が地球表面環境に影響を与える。

気候および地球表面環境変動は、地球表面のエネルギーおよび物質循環と関連している。しかもも海洋が熱および物質の大きなリザバーなので、気候変動に呼応した海洋物質循環は地球環境問題の中でも最重要課題の一つと考えられる。

第四紀代の5億7000万年間に、気候は半絶対化あるいは温暖化したのではなく、温帯気候と寒冷気候が交互に4回ずつ訪れた(Frakes et al., 1992)。洪世代初めに超大陸ゴンドワナが経験しながらも生物の多様性は擴して拡大してきた。新生代初めに超大陸ゴンドワナが分裂し、次の超大陸パンゲアは古生代から中生代にかけて分裂し、現在にいたっている。

このような地球環境はこれまで地球表面のみを対象として説明されることが多かった。しかし、近年スーパーブリュームの活動という地球深部のダイナミクスが解明されたにつれて、地球表面と深部とが互いに影響していることも明らかになつてきている(丸山ほか, 1993)。そこで、地球表面に関する環境研究も地球全体のエネルギー輸送、生物活動を含む物質循環という観点から研究する段階に入つてきたと考えられる。

地球表面環境の変動は人間の物質循環の変動を伴うことが多い。ここでは、観点を変えて時間スケールとリザバーの関係から整理した(川嶋, 1998)。地球表面のリザバーと元素の滞留時間という観点から地球表面の環境変動は、5つに大きく分類される：(1) 人間活動の影響を強く受ける $10^9$  -  $10^7$  年以下の変動、(2)  $10^7$  -  $10^5$  年変動の卓越する氷期・間氷期のくり返しに伴う変動、(3) プレート運動の影響を受ける $10^6$  -  $10^7$  年オーダーの変動、(4)  $10^8$  年以上の長期間の変動、そして、(5) 地球外物質の影響による変動となる。

地質学的時間のこの200年間は、完新世のいわばバックグラウンドに相当する地球表層環境が人類の活動により乱されている時代である。現代の地球環境問題は人間に由来する環境危機を意味しており、生物相の変化が進行している。

氷期・間氷期の繰り返しが卓越した第四紀は高緯度域での気温変動と海水準変動で特徴づけられる。これに伴い、人気中の二酸化炭素は約300 - <200ppmの範囲で大きく変動してきた。これを説明するため、海洋リザバーの変動が注目された。それは地球表面の炭

# 微生物と生物活性



## 微生物と生物進化

司話人：北里 洋（静岡大・理・生物地質環境科学）

今まで、微生物（バクテリアや多くの原生生物）は、生物進化の舞台上にほとんど登場してこなかった。これは微小であるために発見されにくいことと、硬組織を持つていないことから化石として残りにくいと考えられていましたからである。しかし、多細胞生物が卓越する最近5.5億年前の約35億年間の生命史のドキュメンテーションには、微生物の理解が必要不可欠である。

生命は、高熱で無酸素の極限環境で生まれたと考えられている。最近の微生物学の研究は、熱水・水・地下などの極限環境に多くの微生物が分布していることを明らかにした。極限環境に生息する微生物は、分子系統樹の深いところに位置する種類が多いことから、原生代の地球上における生物の初期進化を見ているのではないかと見なされるようになってしまった。初期進化は、ただ、有機物質から複製機能を持つ原始生命体が誕生することを理解するだけではなく、原始細胞同士の外部共生や内部共生を通じて、細胞内器官が導入され、複雑化する過程も重要である。しかし、何が、そのきっかけを与えていたのでしょうか？また、どのようなメカニズムで、どこで起つるのだろうか？

微生物は初期進化だけでなくその後の生命史を考える上で最も重要な、たとえば、植物の上陸に伴って土壤が形成され、土壤微生物が栄養塩を育む。これが海を豊かにし、海洋生物の進化を促したのは、古生代前半である。また、海洋無機素環境の創出に伴う大量絶滅イベント直後の地層からは微生物が作った礁や多量の微生物バイオマーカーが見つかっており、一時的に微生物が地球生物圏の主役となつたことを示唆している。さらに、無酸素環境下で、原生生物は微生物と共生して生き残ることが提案されており、多くの生物が微生物とともに相関を持ちながら進化してきたことが考えられる。このような流れの中で、微生物が地球史・生命史のなかでどのような役割を果たしているのかを理解することが必要である。

について議論することを目的とする。新しいインフラストラクチャーであるIODPと地下生物圈研究との有機的な結合についても紹介し、これから研究のランドマークとしたい。

今後は、MargulisとSaganによるMicrocosmos(1997)の挿絵である。彼らは、微生物によりわけ注意を払って生命史について議論している。それでも、0.7Ba以降、微生物は舞台から消えている。本当なのだろうか？



本シンポジウムは、現在の地球における微生物の分布・系統と役割を理解するところから始め、微生物と他の生物との相関を明らかにする中から、生物進化における微生物の役割に

# 有孔虫進化における微生物の役割 ---趣旨説明に代えて---

北里 洋 (静岡大・理・生物地球環境科学)

## I. Prologue: 進化のバタン

生物の系統樹は、初期細胞進化過程を除くと、一本の幹から枝が広がるdendriticな分岐図として描かれる。一方、微生物（バクテリアや原生生物）の遺伝構造がわかつて、網状の進化のバタンが想定されるようになつてきた (Doolittle, 1998)。これは、生物進化の過程で遺伝情報の水平伝達が頻繁に起こつていることを意味する。では、どのようなとき、どのようなメカニズムで遺伝情報の水平伝達が起こるのだろうか？ 有孔虫を例に、微生物との関わりが有孔虫を進化させる仮説について述べることにする。

## II. 問題提起：有孔虫進化の2つの謎

1) 有孔虫は多系統らしい：核のリボソームをコードする領域の塩基配列の基づいて有孔虫類の分子系統樹を描くと、形態で区別された系統群が入れ子になる。たとえば、砂質有孔虫は、石灰質有孔虫と入り交じった系統になる。すなわち、有孔虫は polyphyletic origin であることを示唆する。では、どのようにして形質転換が起こるのだろうか？  
2) 浮遊性有孔虫はどうにして浮くようになったのか？：浮遊性有孔虫は、底生有孔虫の一部の分類群が、浮遊生活を送るようになつたものと考えられる。しかし、どのようにして浮遊するようになったのだろうか？ 従来は、*Rosalina bulboides* のように、繁殖期に球形の floating chamber を作つて浮くようになつたことから始まつたと考えていた。しかし、繁殖期に海洋表層で遊走子を放出する行為は、DNA むき出しの遊走子が紫外線で損傷を受ける欠点を持つ。実際、浮遊性有孔虫は繁殖時に沈降して、深いところで遊走子を放出する。浮遊生活へ転換するに当つて他に合理的なメカニズムはないのだろうか？

## III. 原生生物は微生物と共生することがある

1) *Amoeba proteus* の例 (Jeon, 1991) : Jeon は、放置したシャーレ内のアーベバ細胞にバクテリアが多量に侵入しているにもかかわらず、アーベバが生きていることを発見した。このアーベバは、バクテリアからある種のタンパクを得ていることを見つけ、共生関係にあることを証明した。原生生物細胞へのバクテリアの共生は、アーベバだけではなく、ノウリムシ、綿毛虫などにもみることができる。原生生物に共生するアーベバは、貧酸素、あるいは無酸素に適応した種類であることから、貧酸素、無酸素条件で共生が起こることを示唆する。  
2) 有孔虫にも微生物の細胞内共生が起こっている：

(a) 大型有孔虫類：ケイソウ、渦鞭毛藻などの单細胞藻類が共生していることが知られている。藻類は有孔虫の細胞内で光合成によってデンブンを生産し、宿主に提供している。  
(b) 細胞内に見られる bacteriomorph (Bernhard 2000) : TEM で観察すると、*Cassidulinabiora*, *Buliminella tenuata* の細胞内にバクテリアが存在する。食胞内でないことから、共生している可能性が指摘される。

- (c) *Ammonia beccarii* の例 (原田、2001MS) : 浜名湖の開墾された浅海に分布する *Ammonia beccarii* は、硫化水素が湧く夏季でも生存している。細胞をつぶして、細胞内のバクテリアを FISH 法で光らせると、糸状の真性細菌がみえる。  
(d) 浮遊性有孔虫の浮力剤 fibrillar bodies も共生微生物？：浮遊性有孔虫 *Pulleniatina obliculoculata* の浮力剤となつてゐる fibrillar bodies は、それぞの纖維体内外に DNA があつた (West, 1995)。このことから、浮遊性有孔虫の浮力剤は、バクテリア共生によつて生まれる可能性がある。

- 3) どのような環境で共生が起るのか？  
(a) oligotrophic ocean : 大型有孔虫類は、栄養分が枯渇して生物生産性が低い熱帯の海洋環境に適応して分布するために、ケイソウや渦鞭毛藻などの单細胞藻類を共生させると説明されている。

- (b) redox potential discontinuity (R.P.D.) : 海洋の酸化還元境界付近で、原生生物と微生物の共生が頻繁に起つているらしい。微酸素の Santa Barbara 海盆では、原生生物細胞へのバクテリアの内部共生がみられる。一方、多細胞生物へは、外部共生である (Bernhard, 2000)。一方、堆積物中の酸化還元境界付近では、*Ammonia beccarii* 細胞内に糸状菌や古細菌が共存する (原田、2001MS) ことが発見されている。有孔虫とバクテリアが共生関係にあるかどうかはこれから検討課題であるが、少なくとも共存していることは確かである。

土の微小環境と微生物：かれらは地下のどこに分布しているか？  
服部 勉（アチック・ラボ）

微生物は地球上にいち早く出現した生物で、40億年近い長い歴史をもつている。しかし微生物、とくに細菌は非常に小さく、その分布、生態にはマクロ生物からは予想しがたい間隔の研究者たちは、微生物が小さく肉眼で観察できない点だけに注目し、顕微鏡で拡大すれば、その結果、新しい混乱がうまれ、生命的の自然発生論議が一世紀以上もついた。その後、無菌操作と純粹培養法の確立によって、微生物科学が誕生し、発展してきた自然環境中の細菌を解明する上で、今日つきの三課題が重要な意味をもつている。すなわち（1）微小環境とそこにある細菌との相互関係、（2）自然の場にすむ細菌の90%以上が実験室で培養できない問題、そして（3）それぞれの場に存在する種の多様性とその維持機制である。

本報告では、土の微小環境と細菌との関係の研究をつうじて浮かびあがった「多様な細菌すむ鉱物粒子」について紹介するとともに、自然環境におけるこれら鉱物粒子の分布の問題および細菌化石存在の可能性について考えたい。

1. 土の生物の生活空間としての孔隙系と土の微細構造  
土は固、液、気の三相からなる。孔隙系は、液、気の二相からなり、生物の生活空間とついている。土の微生物にとって最も重要な空間は径数百マイクロメートル以下の孔隙である。これらの孔隙をささえるのは、大小の凝聚体からなる土の微構造である。土の主成分粘土、シルト、砂、それに腐植で、最小の凝聚体は土のミクロ粒団とよばれる。ミクロ粒団シルト（または砂）と粘土、腐植が強く凝集し、水中でも崩壊しない。大きさは径十マイクロメートルから数百マイクロメートルである。内部の孔隙は、径が數マイクロメートル以下である。ミクロ粒団はさらに互いに凝集し、より大きなミクロ粒団をつぎとくる。しかし集力が弱く、水中では崩壊しミクロ粒団となる傾向がある。マクロ粒団の形成で新たにでき孔隙、つまりミクロ粒団間の孔隙は、径十マイクロメートル以上となる。

筆者らはかつて、微細構造中の大小の孔隙にどのように微生物が分布するかを、土の水分散によつて調べた。その結果、カビや原生動物（微小原生動物を除く）は、ミクロ粒団外部より大きな孔隙に存在していた。細菌と微小原生動物はミクロ粒団の外部と内部の両方に存していた。土に水分や栄養物を補給すると、ミクロ粒団外部の孔隙では、細菌が激しく活動増殖した後、原生動物に捕食された。乾燥によつても死滅する傾向を示した。一方ミクロ粒内の孔隙では、水分や栄養物の補給による細菌の増殖はわずかで、原生動物の捕食から守られた。また乾燥による死滅も微少であった。以上の事実から細菌の生活空間は、(i) 化学活動に営み個体数を激しく変化させるミクロ粒団外部の「より大きい孔隙」と (ii) 化学活動も個体数も余り変動せず、多様な細菌が安定して存在する粒団内部の「より小さい孔隙」

に分化していると結論した。

2. ミクロ粒団内の細菌は主に鉱物粒子に存在していた (Mineral microcosm particle : MMP)  
最近、ミクロ粒団から粘土、腐植をとりさり、残った鉱物粒子（シリトまたは砂）を破壊（細菌の存在を調査した）。その結果一個あたり、顕微鏡法で約十万、平板法で数十から数千の細菌の存在が認められた。平板から分離した細菌の系統的位置はハルク土壤の細菌と同程度の様性を示した。また特定の細菌が繁殖して優勢となる傾向はなかつた。多様な細菌をふくむ鉱粒子を鉱物ミクロコスム粒子 : MMP とよぶことにする。

さきに考察したミクロ粒団内部細菌の行動特性から、MMP 内細菌の行動を推定すると、MMP 内部細菌は化学活動をせず、分裂もしないが、偶然一部の細菌が分離してMMP 外に放出される。放出された細菌は、外部が好適であれば活動し増殖する状態に移行し MMP 外に放出される。元素は Si が主体で、Al は散発的に多い部分があられ、Ca、K、Na はまれに認められた。

3. MMP 内細菌は鉱物微小結晶、粒子に包まれ、細胞質は珪化状態にあると思われる。  
MMP またはその破壊の SEM 像からは、内部には、微小結晶、微小粒子が集積していた。元素は Si が主体で、Ti、Fe、Au の微粒子も局部的にみられた。MMP やその破壊断片の超薄切片の TEM 像でみると細菌の大きさは、やや小さ目のものか微小なものまであり、いずれも鉱物の微小粒子、微小結晶の團まれていた。細胞質は超微細に包まれ、ある種の珪化状態（化石の珪化状態と区別するため「生きた珪化状態」とよんでく）であると思われる。こうした細胞を培養すると、超微細粉が溶け消失しつつ、分裂がはまると思われる。

MMP の光学顕微鏡および SEM 観察によると粒子周辺から Si を中心とした鉱物粒子集合体が排出されていると思われる像がみられた。細菌細胞表面の物理場は、鉱物質の沈着結晶成長の核が非常にできやすい特性をもつと考えられる。

4. MMP が広域に拡散し、地下、湖底、海底に堆積する可能性。

MMP は塵として空中を拡散でき、また埋没して地底深く分布するものと考えられる。

事実、河川岸に河川を経由して川岸、湖底、海底にまで運ばれ堆積するものと考えられる。

細菌は死後、珪化相の転移によって化石となり残存することが考えられる。これらの問題についても、具体的な解明が期待される。

\* Soil microenvironment and microbes : How do they distribute in the subsurface ?

.. Tutomu Hattori (Attic Lab)

## 真核光合成生物の起源 加藤 哲也（東京農大）

### 1. 葉緑体の起源と細胞共生

真核光合成生物の細胞では、核、葉緑体、ミトコンドリアなどが分化している。このような細胞で光合成反応は、光の吸収から酸素発生や二酸化炭素の同化まですべて葉緑体内で行われる。また、葉緑体は独自の DNA やリボソームをもち、光合成系の酵素タンパクや tRNA、rRNAなどを合成しており、また、そのタンパク合成は原核生物のそれを阻害する薬剤で阻害される。これらの知見は葉緑体が原核光合成生物に由来することを示唆するもので、葉緑体とラン藻細胞（原核生物）との類似性を示す知見が蓄積するにつれ、葉緑体がラン藻の共生によって成立したとする考え方（共生起源説）が支持されるようになった。

真核光合成生物は、光合成の光捕捉に chlorophyll b を用いる a/b 植物（褐藻や珪藻など）、carotenoid と chlorophyll c を用いる a/c 植物（褐藻や珪藻など）、フィコビリジン色素を用いるフィコビリノン植物（紅藻）の三つの群に大別され、この分類は生物学的な特性を反映するところが塩基配列の知見からも示されている。一方、a/b 植物や a/c 植物の葉緑体は別の原核光合成生物の共生に由来するのか、それとも紅藻の進化したものかについては問題が多い。chlorophyll b をもつ原核藻 Prochloron が発見されたとき、a/b 植物の葉緑体の起源生物であることが想定され、検証がおこなわれたが、得られた知見は否定的であった。

一方、a/c 植物の葉緑体の起源は不明なところが多い。a/b 植物やフィコビリノン植物の葉緑体の場合、細胞質とのあいだの境界膜は二枚であるのにに対して、a/c 植物の多くは三枚かそれ以上であり、渦鞭毛藻の場合には 6 枚にも達する。クリプト藻などでは葉緑体が小胞体という膜に包まれ、この膜の内側（葉緑体の外側）に DNA をもつ構造体（nucleomorph）が付着しており、その塩基配列はクリプト藻の核のものとは類似性が低く、紅藻に近いことが明らかにされ、クリプト藻の葉緑体は紅藻かそれに近い真核生物が共生してできたもので、それともともとモリウム核が nucleomorph として残っていると見ることができる。そして、現在のところ、従来 a/c 植物と呼ばれてきた生物群の葉緑体の起源は原核生物の共生ではなく、紅藻とか绿藻のような真核の光合成生物の二次的な共生によって成立したと考え

る方に傾いているようである。実際、渦鞭毛藻などでは、細胞の構造は相互に似通っているのに、葉緑体の類似の低い例が沢山あるが、これは宿主が受け入れた共生者の多様性を反映したもので、一方、光合成器官が類似しているにもかかわらず細胞構造に類縁性が見られないような例（例えば、鞭毛虫 Euglena と绿藻 Chlorella）もこのような細胞共生の宿主の差異ということでもっとも無理のなく説明される。細胞共生を通して他の生物の遺伝情報を機取りするような手続きを生物進化の王道として認めることにはじめ抵抗を感じていた生物学者も、今日では異種生物の共生が生物の多様性を生み出す原動力になったことは認めざを得なくなってきた。

### 2. 共生成立の条件をさぐる

以上、葉緑体の系統進化をたどつてみたが、最初にラン藻を共生者として受け入れ真核生物を生み出すことになった宿主の属性については無視してきた。原核生物の生育を抑制するような薬剤(chloramphenicol, rifampicin など)で阻害されないようなタンパク合成系をもつ非光合成生物という像が浮かんでくるが、詳細は原生動物の塩基配列などの情報をまつことになりそうである。これとは別に、現在も共生を繰り返している生物があり、共生のプロセスを解析するのに優れた系であると思われる所以、ここに紹介する。種々の海産無脊椎動物（サンゴ、二枚貝、クラゲ、イソギンチャクなどなど）の体内に共生藻として住み着いている渦鞭毛藻 symbionium は、宿主と共生して生活する以外に遊離状態でも光合成的に増殖することができる。上で見てきた細胞共生と異なって symbionium の宿主との関係は細胞外共生で、宿主は那細胞の状態では symbionium をもつていてない。Symbionium と共生する系統の二枚貝やクラゲはその発生の過程で symbionium をとりこむことが必要で、symbionium と共生しなければ成熟個体となることはできない。発生過程の幼生が外界から摂取するプランクトンのなかで、宿主に特異的な symbionium だけを消化せずに選び出して共生させるまでのプロセスは共生の成立の初期過程について有効な情報を提供すると思われる。

分子系統からみた微生物の進化と地球史  
山本 啓之（聖マリアンナ医大・医）

微生物は太古から現在に至るまで地球上に残した痕跡は少なく、進化系統が不明確な生物群とされた。遺伝子解読の技術が格段に進歩した 1980 年代から 1990 年代にかけて、リボソームを構成する RNA (ribosomal RNA; rRNA) の塩基配列を比較して生物系統の類縁性を推定する方法論が確立され、一つの遺伝子を基準にして細胞生物に至る系統樹が作成された。分子系統として進化を考えるという視点は、化石証拠が乏しい微生物の進化を論じることも可能にした。

現在、原核生物では 16S rRNA が、真核生物では 18S rRNA が分子進化系統の基準として広く使われている。ひとつの遺伝子の塩基配列から決定された系統が生物進化の序列を反映しているか、という疑問はある。化石証拠に乏しい微生物の進化と地球史の関係はどこまで明確にされているかを以下に示してみたい。

およそ 46 億年前に地球は誕生したが、その頃の地球はマグマの海に覆われていた。冷却されるとともにには今と同じような海が広がり、最初の生物が海底で繁殖を始めたと考えられる。最も古い生命活動は 38 億年前の堆積岩のなかに残された炭素の同位体比率から予測されている。35 億年から 32 億年前の堆積岩からは微化石が発見されている。この微化石は、推定される環境と 16S rRNA 遺伝子の進化系統樹から、火山活動から潤沢に供給される水素や硫黄などをエネルギー源とする好熱性の化学合成無機栄養細菌と考えられる。生物のエネルギー獲得の基本様式である化学合成、有機物分解、光合成は、最初の系統群である好熱性細菌において基本モジュールが出現している。

生物のエネルギー代謝で最後に出現したのが光合成である。太陽光を必要とする光合細菌が繁栄するためには、海洋の表層や浅海域で安全に生息できる条件が必要である。古代初期の隕石の爆撃と激しい火山活動に伴う大気の擾乱や不安定な地球表面の環境は、光合細菌が繁栄するには不適な条件である。やがて太陽光を安定して獲得できる環境が出現すると、光合細菌が繁栄を始めたであろう。生態系では様々な無機物を利用する化學合成として光合細菌が生産者としての地位を確立し、群衆を形成したであらう。

進化系統樹に示される最初の好熱性光合細菌は光エネルギーを獲得する機能だけを持つ。彼らは幾つかの光合成装置を作り出したが、そのなかで機能が少しだけ異なる二種類の光合モジュールを得た光合細菌シノバクテリア cyanobacteria が高い工

ネルギーを獲得できる酸素発生型光合成を生み出し、27 億年前頃から地球上で繁栄してストロマトライト化石と酸化鉄の堆積層を地球上に残した。

酸素を放出するシアノバクテリアが進めた惑星改造は、生物進化と生態系の基本構造に大きな転換をもたらした。分子状酸素が増加したことと有機物を無機物にまで分解して高率にエネルギーを獲得する好気性細菌が優占種として台頭してきた。分子状酸素による酸化反応はエネルギー代謝だけでなく、嫌気条件では効率が低くい生合成の反応系も革新した。これにより単位時間あたりのエネルギー产生と増殖速度は増加し、地球生態系の生物量は飛躍的に増大したと考えられる。また巨大なストロマトライト化石の存在は、光合成による一次生産の高さを示唆しており、これにつながる生物群集の活発な増殖を十分に支えられたと考えられる。また酸素型大気ににより増殖速度と生物量が増大したことにより、生物進化の実験回数は増大したと考えられる。これにより新しく生まれた生物種は、オゾン層の確立により地球表面にまで拡大した生息環境を活動の場所として占有したであろう。分子化石の分析から、現在の真核生物と同様のステロイドを含有する細胞膜成分を持つ祖先型真核細胞がすでに 27 億年前に出現したと推定されている。纖毛などの複雑な細胞構造を持つ单細胞原生動物の出現は 10 から 12 億年前と推定されている。現生の原生動物のうち系統の古いグループは酸素呼吸の細胞内小器官であるミトコンドリアを持たないところから、初期に出現した真核生物は嫌気性生物と考えられている。このミトコンドリアは、好気性細菌が嫌気性の真核生物の細胞内に共生し、進化の歴史の中で小器官へと姿を変えたものである。現生の真核生物が誕生するまでは数種の原核生物が互いに細胞内共生 (Endosymbiotic Evolution) を繰り返し、複雑な構造を生み出した。やがて真核生物は多細胞生物といいう複雑な体構造を持つことに成功する。微生物からは、多細胞生物の体表面や消化管を生息場所として利用する共生あるいは寄生性の種類が出現する。

地球生態系は、過去において大陸の離合集散や氷河期などの環境変化、幾多の生物大量絶滅をともなう環境破壊を経てきた。地球史に刻まれた様々な出来事が微生物の生態や進化にどの程度の影響を与えたかを確かめることはまだ困難である。しかし、熱水において繁栄を始めた細菌が多様な機能と生態を持つ種へと進化を遂げ、現在では地球表面の至る所に微生物が生息するという事実は、微生物が複雑な地球生態系の主役として働いてきたこと示している。

## 高温極限環境と原始共生系——初期生態系進化の理解に向 けて

加藤憲二（静岡大・理）

その結果、群集構成は単純化すると考えられる。そして極限状態では単細胞の微生物のみが生態系を構成するようになる。このような生態系が私たちの身近に存在する。それは温泉がつくりだしている。温度が60℃から70℃、中性で、硫化水素が数 ppm 存在し、かつ酸素濃度が1 ppm 前後で水が流れているような環境がしばしば日本の温泉では見つけられる（たとえば長野県上高地の中ノ湯や、秋田県の蟹湯温泉など）。そこには鳥の羽毛のような白い硫黄の結晶が流れに沿って芝のように形成されている。硫黄芝と呼ばれているものである（Maki 1991）。この硫黄芝をつくり出しているのが高熱性の硫黄酸化細菌である。私たちは遺伝子解析の結果、地理的に大きく隔たつたふたつの温泉に優占するバクテリアは遺伝的に近く、そしてこれが系統樹のもつとも深い、古細菌とバクテリアが枝別れする根つこのあたりに位置付けられることを提案した（Yamamoto et al. 1998）。

このようなバクテリアの分布は当然日本国内にとどまらない。陸上ではアイスランドと北米のイエローストーン国立公園から類似性の高いバクテリアが報告されている。そしてそれぞれの地域の中で見だされる高温性の硫黄酸化細菌の遺伝的差異は三つの地域間を越えることはないことがわかり始めた。ただ、日本の温泉群のものとイエローストーンとを比較すると、原始共生系の構成は大いに異なる。その様子をらん縫との競争関係で紹介する。

私たちは高温で酸素濃度が低いという原始的な地球環境のモデル下にあるこの微生物群集を原始共生系と名付けて研究を始めているが、ここにはもうひとつ重要な役者が登場する。ウイルスである（Chiura et al. submitted）。ただしウイルスに関する私たちのグループだけが今のところこの存在を見いただしている。海底熱水噴出孔とも比較しながら、硫黄芝をモデルとした原始共生系の紹介から、初期生態系について考察する。

さらに最近、海底掘削実験から地下100mあたりでは、1cm<sup>3</sup>あたり10<sup>10</sup>個。地下1000mにいたっても100万のバクテリアがいると考えられ始めている（Perkes et al. 1994）。これらの数を積算していくと地球上には10<sup>28~30</sup>の膨大な数のバクテリアが存在することになる（Whitman et al. 1998）。炭素量に換算しても地球上の全植物に匹敵するとも考えられている。それでもう一つ、バクテリアの生態系の中での位置、つまり溶存態有機物の取り込みにより微生物ループの起点となりうる水圈で大多数を占める從属栄養バクテリア、光合成能を有するシアノバクテリア、化学合成により生態系を支えうるもの、の存在を考えあわせると地球上のあらゆる生態系の根幹をバクテリアがなしていることがわかる。

### 原始共生系

否、それは考えが転倒している。そもそも地球上に現れた生態系とはバクテリアだから成る生態系であった。バクテリアを含まない生態系など考えられないのである。

生態系は、環境条件が厳しくなるに連れてそれを構成する生物群には制限がかかり、

IODPにおける地下生物圏研究の重要性  
・生物進化と環境進化の理解への鍵  
平 利彦（東大・海洋研）

20世紀において国際深海掘削計画は、プレートテクトニクスの創始を始め、固体地球科学の発展に大きな貢献を成した。また地層の記録の解読によって地球環境の変遷の理解に多大なる進歩をもたらした。さらにメタンハイドレート層や地下微生物圏の検証は、我々の地下世界像を変えつつある。

それでは、21世紀の地球科学はどうなものとなるであろうか。今、深海掘削などの成果によって新しい地球観が形成されつつある。それは、「地球内部と地球表層の現象は、我々が考えていたよりは、はるかに密接な関係にあり、その相互作用は長期から短期の様々な時間スケールで起こっている。」ということである。

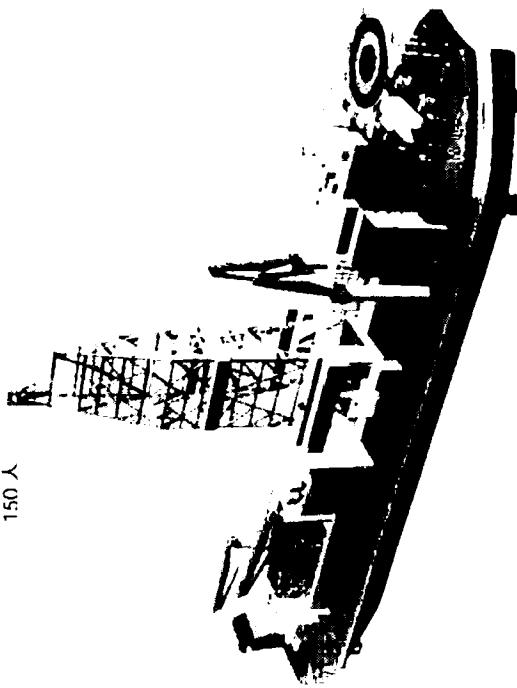
このような地球観をさらに進歩させ、新しい地球科学の体系として構築し、人類の知的財産として未来へと継承してゆくために、今求められることは、未知の領域への探査であろう。10年以上前にアリゾナ州バイオスフェア計画が進められた。閉鎖系温室の中で地球を再現し、いわゆる自己平衡型社会の設計に役立てようとした。この計画は空気中の二酸化炭素濃度のコントロールが不能に陥り失敗した。その原因として地中の微生物の働きを正確に見積もることができなかつたためと聞いている。計画は失敗であったが、多くの教訓を残した。すなわち我々は地下世界が、表層に何をしているのかが知らないのである。つい10年前まで、生態学者の多くは、地下数kmに微生物が生息しているとは考えもしなかった（今でも信じない人が多く居る）。地下には人知の及ばない未知の世界があり、それが表層世界と深く関わっているに違いないのである。地下世界に何がある、それが地球と生物の進化でどのような役割を果してきたのか？まったく新しい命題に我々は直面している。地球表層と地下世界との関係は、酸化-還元境界の変遷（地球を大きく酸化圏と還元圏と分けられることが可能である）とその境界での物質変化とその近傍での細胞の進化として捉えることが可能である。

国際深海掘削計画では、ここ10年以上にわたって地下微生物圏の実態解明に向けて着実な研究の進展を計ってきた。それは、当初の極めて単純な微生物の存在数を数える段階から、微生物と地下の環境そして微生物の生態や物質循環との関係へと進んでいく。しかし、この分野はまだ始まつばかりであり、ほとんどが未踏の領域と言つてよい。

我が国で建設が始まるうとしているOD21掘削船は、まさに新しい地球生命科学の構築へ向けた力強いステップであり、さらなる研究環境の整備と人材の育成に向けて大いなる努力が必要となる。

IODP（統合国際深海掘削計画）で使用が予定されているOD21ライザー掘削船の完成予想図

	概略主要寸法	掘削能力
全長	約 210.0 m	最大稼働水深 ライザ-掘削時 4,000 m (但し、第1段階は 2,500 m)
垂線間長	192.0 m	
幅 (型)	38.0 m	ライザ-レス掘削時 7,000 m ドリルストリーム長 12,000 m
深さ (型)	16.2 m	
喫水 (計画最大)	9.2 m	(但し、第1段階は 10,000 m)
総トン数	約 57,500 ton	
乗組員	150 人	



資料提供：海洋科学技術センター

# **環境と生物群集**

## **—古生物学の視点から**

# 環境と生物群集 －古生物学の視点から－

座長：間嶋隆一（横浜国大・教育人間）

生物群集は環境に敏感に反応する。生物群集のこうした特性は環境解析の重要な手段として利用されている。このような生物の特性から、「地球環境問題」が呼ばれている今日、地球環境と生物群集の関わりを解明することは、極めて重要な科学的課題である。こうした課題の内、長期的視野に立って環境と生物群集の関わりを解明できるのは、過去の生物群集の変遷を化石を使って直接取り扱うことのできる古生物学だけである。本シンポジウム「環境と生物群集」では、このような問題意識の中で、特に重要な3つのテーマに絞って議論が進められる。

1. まず、海洋底生生物を扱った「海の底生動物群集の進化古生態学」では、化石記録の中心的存在である海の底生動物群と物理的な地球環境の変化との対応や生物間の相互作用を取り扱う。この際重要な概念として1)動物相全体にわたる生活様式の巨視的変遷、2)生活様式組成の変遷、3)海底の堆積物断面における生息範囲の上層下層への拡大、4)生息域の拡大・変遷、5)生物攪拌の増大、6)捕食圧の増大、7)化石化過程の時代的変遷などがあげられている。こうした概念の元に、底生生物群集の時代的変遷を地球環境の変遷との関係において議論され、より理解が深まることが期待される。

2. 次に、「生態系保全のための古生物」では、最も精度の良い地史的な環境復元が可能な最終氷期から現在までの様子を化石記録を用いて解析し、近未来に起こるであろう気候変動や海水準の升降、人間活動による栄養塩・重金属の付加、地形改変などの環境変動に伴う生態系の崩壊などを予測する基礎資料としての化石記録が重要な役割を果たすことが強調される。「環境問題」が呼ばれている今日的な意味において、また古生物学の今後の発展方向を探る上で、非常に重要な議論が展開されることが期待される。

3. 最後に、「化学合成化石群集の研究手法と今後の研究展望」では、地下からの湧水に依存し、光合成生物群集とは独立して生息している化学合成生物群集と地球環境変動との関わりを化石記録から復元する手法について議論される。変動帯に位置し、堆積盆の海底環境の変化が詳細に解析されている日本は、湧水系、還元環境系の底生動物群集の生態・進化をドキュメントする上でのモデル地域の一つと言うことができ、また化石の化学合成群集も豊富に産出することから絶好の研究対象となっている。近年続々と報告されている化学合成生物群集の時空分布を化石産状とともに整理し、互いに比較することで、化学合成生態系の形成条件・形成の背景・時間的変遷などについて議論が深まることが期待される。

# 海の底生動物群集の進化古生態学

司会者：近藤康生（高知大・理）・大路樹生（東京大・理）

講演 1. 近藤康生（高知大・理）：二枚貝類の進化における生息空間の拡散パターン、およびその物理的・生物的要因

講演 2. 江崎洋一（大阪市大・理）：頭生代サンゴ類の成長様式と海洋環境との相互変遷

講演 3. 鈴木雄太郎（国立科博）：Ordovician-Silurian 境界域における礁棲三葉虫の変遷

講演 4. 小松俊文（京大・総合博）・前田晴良（京大・理）：白亜紀の水管をもつ二枚貝 *Goshoraiia*（マルスダレガイ科）の古生態

講演 5. 佐藤武宏（神奈川県博）：現生二枚貝・巻貝類に対する捕食現象とその古生態学的意義

講演 6. 大路樹生（東京大・理）：貝殻の破片化現象と捕食痕から見る捕食圧の地史的変遷

総合討論

は、白亜紀前期にはじめて陸棚に現れた、長い水管を備えた懸濁物食者であり、その分類と古生態の理解は、進化古生態学的に重要な意味を持つ。

他方、多量の生物遺骸を骨格として形成される礁環境では、それ自体がさまざまの礁環境を作り出すことができるため、砂泥底環境に比べ早くからそこに多様で複雑な生物群集を生み出してきた。この代表的要素がサンゴ類である。このシンボジウムでは、四射サンゴ、床板サンゴ、六射サンゴ、それそれに成長様式を比較することによって、それぞれの地史的変遷が理解できることが、頭生代全般にわたり総括的に論じられる（講演 2）。また、これらサンゴ類の長期的な進化傾向をたどることによつて、礁性群集の時代的変遷パターンもこれまで以上に鮮明になろう。

古生代の海の無脊椎動物群集を理解する上で欠かせない重要なタクサが三葉虫類である。このシンボジウムでは、オルドビス紀からシルル紀にかけての礁性環境における三葉虫群集の変遷を扱った事例研究が報告される（講演 3）。また、オルドビス紀末の絶滅を引き起こした事変との関係についても議論される。

以上のような、多様な生态环境と時代、またさまざまな分類群を対象とした研究の紹介に加え、このシンボジウムでは、海の底生群集の進化において重要な内的要因と考えられる捕食について特に注目したい。Vermeij の一連の研究の結果、中生代後期に真骨魚類や甲殻類の十脚類など、硬い殻を壊す能力を持つ捕食動物が増加したために、被食動物の側にも捕食をのがれるような選択が働き、さらに堅固な殻形態が進化したという考えが広く認められるようになった。これまで、捕食圧の時代的変遷は、腹足類による捕食痕の有無、捕食された腹足類の復徳痕やウミユリ類・クモヒトデ類の再生腕の出現頻度など、直接的な証拠によって評価されてきたことが多い。これに加え、最近新たに、貝殻の破片化現象からも捕食圧の時代的変遷を読み取ることができることがわかつてきた（講演 6）。従来、貝殻の破片化は、主として波浪などの物理的原因によるものと考えられてきた傾向が強い。しかし、捕食活動が活発化はじめたばかりの白亜紀前期やそれ以前の化石層には貝殻の破片がほとんど見つからないことが明らかとなる。化石層形成に關わる物理的營力には、時代的に変遷する要素は少ないから、この現象は、捕食者の活動を表すものと考えなくてはならない。

また、捕食活動の地史的変遷や群集の進化に果たす役割を理解する上で、現在の底生群集における捕食活動の実態についての理解も欠かせない。化石記録から捕食活動を正確に解釈し、底生群集の時代的変遷をその生活様式・成長様式や生態地の変遷、また捕食活動の影響に特に注目しながら、これらを生物圏の基盤をなす地球環境の変遷との関係において理解することをめざす。特に、底生群集の進化に果たす物理的環境（気候変動、海水準変動、その他）および生物的環境（捕食者の増加、など）、それへの役割の評価について議論を深めるなどをこのシンボジウムのねらいとしている。また、進化の舞台である海の底生環境のなかで対照的な性格を持つ浅海の砂泥底環境と礁性環境についての比較を行ながら論議を進めたい。

## 海の底生動物群集の進化古生態学：シンボジウムの趣旨

1. 近藤康生：二枚貝類の進化における生息空間の拡散パターン、およびその物理的・生物学的要因
2. 江崎洋一：頭生代サンゴ類の成長様式と海洋環境との相互変遷
3. 鈴木達太郎：Ordovician-Silurian 境界域における礁棲三葉虫の変遷
4. 小松俊文・前田博良：白亜紀の水管をもつ二枚貝 *Goshoraria* (マルスダレガイ科) の古生態
5. 佐藤武宏：現生二枚貝・巻貝類に対する捕食現象とその古生態学的意義
6. 大路樹生：貝殻の破片化現象と捕食痕から見る捕食圧の地史的変遷

動物群集の中で、化石記録特に豊富な陸棚砂泥底の動物群集の古生態は、その変化を地層と化石とという具体的な証據によって、長期間にわたりほぼ連続的に検証することができるために、多くの研究がなされてきた。陸棚の底生環境において、動物群集が時代とともに沿岸域から深海域へと生態場を次第に移した現象は早くから気づかれていたが、このことを初めて明瞭な形で示したのは Jablonski et al. (1983) であった。地層の形成過程を理解する重要な視点としてシーケンス層序学が広く認識されるようになると、化石を含む地層の形成環境についての理解もすすみ、陸棚に限らず、外浜や前浜などさらには沿岸の海域に対象を広げたり、砂泥底環境を堆積のダイナミクスから細分することにより、生息地のより具体的な特徴づけが可能となつた。

このシンボジウムでは、これらの成果を基礎として新たに復元された二枚貝類群集の生態環境の長期的な変遷が紹介される（講演 1）。この研究の結果、これまでとは逆に、白亜紀以後、陸棚の砂泥底から外浜や前浜など、物理的擾乱の頭痛な生息場への生息地の拡大が明らかとなつた。このように、底生動物群集の生息場が、次第に高い精度で明らかとなるにしたがって、底生動物群集の生息場の変遷が、物理的に安定であり、栄養分にも富む生息場と考えられる陸棚の砂泥底を中心に、そこから新たな生息場が拡散するパターンとして理解できるようになった。

さらに、このような底生群集の進化の中で重要な位置を占めるタクサについての最新の事例研究が報告される（講演 4）。白亜紀のマルスダイレイガイ科二枚貝 *Goshoraria*

## 二枚貝類の進化における生息空間の拡散パターン、およびその物理的・生物的要因

近藤康生（高知大・理）

近年、シーケンス層序学の進展によって、地層の形成と保存の基本的な仕組みが明らかとなってきたことにより、また、古生物学の分野でタフォノミーの研究が進展したことにより、古生物の生息地がこれまで以上に具体的に復元できるようになってきた。特に、ほとんどが生息地の範囲内で保存される底生動物の化石では、このような成果がそのまま利用できる。このような背景のもとに、高知大学ではここ数年間、中生代・新生代の日本各地の陸棚一海浜システムを含む地層群をフィールドとして、堆積相と二枚貝化石群集の組成・産状を分析し、相互に比較検討する作業を続けてきた。ちなみに、二枚貝類を研究対象としたのは、二枚貝類は生活様式が多様であり、日本に広く分布する中生代・新生界で最も多様な堆積物に多産し、生物進化の時間的・空間的バタンを描き出すのに格好の素材だからである。

これまでの研究では、頭生代の底生動物群集の分布を巨視的にみたとき、沿岸域に新たなタクサが出現するのにともなって、既存のタクサが次第に沖合へと生息地を移すというバタンが広く認められてきた (Jablonski et al., 1983)。しかし研究の結果、これとは逆のバタンも浮上がってきた。すなわち、中生代以後、二枚貝類は陸棚泥底から外浜へ、さらに前浜へと、生息地を次第に拡大してきたことが明らかとなりつつある (Kondo, et al., 1999; 近藤, ほか, 印刷中)。さらに、従来から指摘されてきた底生動物の海底空間の立體的利用の進展 (Ausich & Bottjer, 1982) を併せ考えることによつて、頭生代における底生動物群にみられる進化の空間的バタンは、生息地の水平的、および垂直的拡散として理解できるようになつた。すなわち、物理的に安定であり、また逆に物理的に過度な深海へ、また逆に立體的にみても、表層、あるいは表層直下を中心とした分布から、より安定な深層での埋没生活、あるいは逆に表層での游泳生活へと、海底空間での分布が上下に拡散した、と理解することができます (近藤, ほか, 印刷中)。

このような生息地の拡散をもたらした原因は何であろうか。まず背景となる現象としては生息地そのものの変動を考える必要がある。たとえば、新生代になって、外洋や前浜にもぐる異歫目二枚貝が繁栄した背景には、新生代を通じて進行した寒冷化に伴つて温帯域が拡大し海浜環境そのものが拡大したことがあろう (物理環境の変化にともなう進化)。さらに、より自明な例としては、木材穿孔性の二枚貝の出現は、手頃な堅さの組織を持つ植物が出現してはじめて可能となつたことが挙げられよう。また、化学穿孔を行なう二枚貝類は、三疊紀からジュラ紀にかけて礁環境が拡大し、穿孔基質が簡単に得られるようになつたことを背景として多様化した (これらはいわば進化上の「タフオノミック・フィードバック」)。このように、物理環境の変化、あるいは他の生物の進化を背景とした物理環境の変化とともにあって進化が加速するのは明らかであろう。しかし、これまでたびたび進化の要因として強調されてきた捕食活動の変化も、生息

地の変化と無関係ではない。これまで、捕食されにくく堅固な殻をもつタクサの増加、捕食者に見つかりにくく生息の増加、捕食者から逃れやすい游泳能力の進化、などの現象が、捕食活動増大の証據として種々論じられてきた (Vermeij, 1977, 遠水 1990)。また、Vermeij (1983) は、腹足類が捕食に対しても堅固な殻形態を発達させたものに対して、二枚貝類はむしろ捕食者から逃げる堅固な殻形態傾向があることを指摘している。これまでの研究によつて明らかとなつてきた二枚貝類の「生息地の拡散」とは、捕食者のいない場所へ「逃げた」ことを意味する。捕食による選択は捕食者の多い場所に強く作用し、結果的に捕食者の少ない場所、たとえば物理的に過酷で、それまで生物の生存にあまり適さなかつた場所に生息地が拡大していくいたことは非常に考えやすい。さらに、捕食者は少ないが過酷な物理環境も同時に大きさ選択として影響し、進化がさらに促進されたものと考えられる。こうして新たに開拓された生息場にもやがては捕食者が侵入し、さらに新たな生息地が開拓されることになる。このように、陸棚や内湾の砂泥底において捕食圧が増大したことによつて、この（捕食者さえ少なければ）理想的な生息環境から、より過酷な生息環境へと棲息地が拡散したことなどが説明できる。

絶滅や進化など、生物圏の変化を結果としてもたらした根本的原因は、もとをたどればすべて外因としての地球環境の物理的な変化であろう。しかし、この原因と結果のあいだには、生物活動の直接的影響（捕食など）、あるいは生物活動がもたらす物理環境の変化などの間接的影響、が介在する。特に、捕食圧の変化は、より直接的・短期的な効果をもたらすために、化石記録の変化パターンを非常にうまく説明できることになるのであろう。

気候変動、あるいは海水準変動のような物理的・地理的環境の変化であれ、捕食圧の増大のような生物群集の内的変化であれ、生物進化の基本単位である個体群に方向性のある選択をもたらす変化は、進化を引き起こす。特に、個体群にかかる選択が、地理的分布の変化だけでなく、生態的な意味での生息地の変化を伴う場合に、底質、水質、餌、その他環境条件が運動して変化するため、進化はいつそ効率的に進行するものと考えられる。実際、海の無脊椎動物に限らず、大進化は生息地の顕著な変化を伴つているように入れる。

このように、生息地の変化は、形態の変化などならんで、生物進化の中核的な現象である。生物の形態変化と生息地の変化パターンが理解できるといふことは、生物の進化を、まるで「見てきたようになるとわかる」ということでもある。われわれ古生物学研究者にとって幸いなことに、水域の底生環境ではその直接的な証拠が地層と化石の記録に残されている。また、タフオノミーモデルをさらに改善していくけば、水域以外の、通常の化石記録が期待できない生息環境についても、産出パターンの総合的解釈に基づいて生息地についての仮説を検討・改善することは十分可能である。こうしてわれわれは、地層・化石記録の解説精度を上げるために成功しただけ、生物進化の重要な側面である生息空間の拡大の過程をより具体的に知ることができるようにになり、進化に対するより具体的な視覚的イメージを得ることができる。

板り、石炭紀後期以降真世の一途をたどる、形態が単純な長期生存グループ（連絡束状群）と、有孔セリオイド塊状群（管状群）はペルム紀後期まで生き延びるが、最後までに絶滅した。このように、デボン紀では多様な成長様式や内部構成が認められ、形態的な可塑性がきわめて高かった。

#### 4) 六射サンゴ：

【成長様式】個体内のそれぞれ 6 つの領域で、周期内に形成される隔壁で特徴づけられる、成長形態の多様化には、骨格構成（塊状か多孔質か）、個体間の結合性や成長速度の変化が密接に関係している。無性生殖には、出芽や隕能分化の促進に役立つている。サンゴは、最初下部カンブリア系に初めて産出し、その後、礁の形成や礁群集の発展・維持に深く関わってきた。本発表では、四射サンゴ、床板サンゴ、六射サンゴを取り上げ、サンゴに共通の成長様式、各々のグループで独自の成長様式、成長様式を述べる。最後に、成長様式と生息環境の変遷が相互にどのような関係にあったのかを紹介する。

1) サンゴの成長様式：サンゴは主として固着性で、四射・床板サンゴは方解石、六射サンゴはアラレ石骨格を有する。単体型と群体型に大別され（床板サンゴは群体型のみ）、単体型サンゴは有性生殖によって増殖し、成長様式は、骨格がどのように付加的に成長するのかによって決定される。一方群体は、同一の機能と構造を有する構成単位（モジュール）が、無性生殖（出芽や分裂など）を通じて繰り返し形成されることによって成長し、その様式は、モジュール同士がどのような相互関係で、どのように配列するのかによって決定される。

2) 四射サンゴ：

【成長様式】塊状骨格から成り、個体表面の外皮の存在や、個体内の 4 ヶ所で連続的に形成される隔壁の発達が特徴的である。単体型サンゴの場合、逆円錐形が基本であるが、固着する底質（主として軟底質）や水流条件の違いによって、多様な成長形態（コマ型、円盤型など）や横断面での輪郭（円型、扁平型、三角形など）を呈する。群体の場合、塊状型や單列束状型など、限られた成長型しか認められないが、サンゴ群体間の相互関係には、セリオイド型、虫枝型、無殻型（アフロイド型、タムナスティリオイド型など）と比較的多様な構成が認められる。しかし、約 3 分の 2 の属が単体型サンゴであり、群体の場合でも、非連結束状群（モジュール）が多く、個体間の結合が進んだ種族は多くない。各モジュールは、空間を化すしも効率的に利用するよう配列していない。

【発展様式】オルドビス紀からデボン紀の四射サンゴでは、輪構造は未発達で、刺状隔壁や有孔状隔壁などの特殊な隔壁構造を有する種類も少なくない。デボン紀中期に最も属数が多くなったが、成長様式は必ずしも多様化せず、四射サンゴは礁の主要な伴組み形成者にならない。しかしデボン紀には、軟底質上を自ら移動できる、小型で円錐状の群体サンゴ（*Comberophyllum* や *Baryphyllum* など）が出現している。デボン紀後期の絶滅事変によって属数が激減し、その後、成長様式に大きな変化は生じなかった。但し、石炭紀以降に輪構造を発達させたグループが増加する。ペルム紀には、輪状型やタムナスティリオイド型など、多様な個体間の構成様式を備えた *Waagenophyllidae* 科がテヌス域内で適応放散する。束状群型やセリオイド型の中には、個体間に連絡構造を発達させたグループ（*Parawenizetella* など）も認められる。

3) 床板サンゴ：

【成長様式】主として塊状骨格から成り、床板の発達が顕著であるが隔壁の発達は遅い。隔壁が先進する場合でも、隔壁配列の左右対称性や長短 2 級の隔壁の存在は認められない。各サンゴ群体は四射サンゴに比べ概して小形である。オルドビス紀後期以降化石記録として多産するが、その時期に既に、塊状、單列束状、鎖状、網状、多列分岐型など、変化に富む成長型が認められる。網状型や分岐型の中には、別個体の骨格表面を被覆するグループも少なくない。サンゴ群体間の相互関係には、樹枝型、非連結、連結束状型、無孔・有孔セリオイド型、無孔・有孔共同骨格型などが存在し、四射サンゴで一般的な、個体間の統合化が進んだと共に多様な成長様式が認められる。

【発展様式】オルドビス紀からシルル紀では、鎖状型や、現生造礁性六射サンゴで一般的な、個体間の統合化が進んだと共に骨格型が占める比率が高い。デボン紀中期に多様化のピークに達したが、その後のサンゴには、個体間の多様な連結構造（壁孔や連結管など）が発達している。形態的な可塑性に富む多列分岐型サンゴ（*Thamnopora* など）も増加している。*Proctenodictyon* など、自らが移動能力を有するサンゴも出現している。床板サンゴ（とくにセリオイド型や無孔共同骨格型）は、デボン紀後期の絶滅事変で大きな影響を受ける。

## 頭生代サンゴ類の成長様式と海洋環境との相互変遷

江崎洋一（大阪市大・理）

科博：鈴木雄太郎

各群集の種“多様性”は  $A \gg D \geq C > B$  となる。A、C、D 群集はそれぞれ種レベルで全く異なり、B 群集には A、D 群集でも確認できる種が数種ずつ存在する。さらに Ord-Sil 境界後の D 群集には、長命の属や種、他地域からの流入属が多く含まれているという特徴がある。

そこでも関わらず一見類似する形態を持つものが数多く知られている。科の数や種数は後期カンブリア紀に最高となるが、形態の多様性の点では後期オルドビス紀に最高になると言っている。ではこの種“多様性”と形態“多様性”的なのはどのような現象に起因するのであらうか？

オルドビス紀からの種“多様性”的減少は、各古大陸の集合過程により地域性が薄れていったと説明できる。一方、後期オルドビス紀にむけての形態“多様性”的增加の大きな要因の一つとして、オルドビス紀以降の固着性動物（珊瑚、コケムシ、ウミユリなど）の台頭が考えられる。これらの生物は、自身の成長により周囲の環境を作りかえる事ができる。つまり、生物的因子が強い環境が出現、発達し、それらの多様な環境が三葉虫の形態“多様性”的な増加を引き起こしたと考えられる。特に、“礁”はその生物的環境の最もたるものである。

そこで、“礁”と三葉虫の形態“多様性”的関係をより明らかにするために、スウェーデンの Boda Limestone に注目した。この石灰岩は、Ord-Sil 境界を含む礁性の炭酸塩堆積体である。底生生物の化石を普遍的に含み、急激な岩相変化がないセクションは現在知られている限り、Boda Limestone 以外見当たらない。そのため、Ord-Sil 境界域での豊富な底生生物化石に基づく群集の変遷を初めて検討できる機会を得られる事になった。この Boda Limestone からは、時代が異なる 4 三葉虫群集が識別できた。これらを便宜的に A、B、C、D 群集とした。各群集の年代は、年代示準となる属（群集 C における *Micronaspis*）の存在や、層序関係などの観点から年代の古い順に以下の結果を得た。

- A 群集：Ordovician-Lower-Middle Ashgill-Cauleyan-Rawtheyan,
- B 群集：Ordovician-Upper Ashgill-Lower Hirnantian,
- C 群集：Ordovician-Upper Hirnantian,
- D 群集：Silurian-Lowest Llandover-Rhuddanian

各群集の種“多様性”は A $\gg$ D $\geq$ C>B となる。A、C、D 群集はそれぞれ種レベルで全く異なり、B 群集には A、D 群集でも確認できる種が数種ずつ存在する。さらに Ord-Sil 境界後の D 群集には、長命の属や種、他地域からの流入属が多く含まれているという特徴がある。

そこで、A、B、C、D 各群集の特性を分かりやすくするために、形態“多様性”的検討を行った。Iaphonomy により分けあるとされた小サイズの種(29/94)や、希少種(23/94)を除く 42 种を検討対象とし、形質を抽出し、各群集における所を形態によるルーピングを行った。その結果、各群集はそれぞれ

群集 A: 典型的礁棲三葉虫群集 (Cauleyan-Rawtheyan)

群集 B: 減移群集 (Lower Hirnantian?) ,

群集 C: Ord-Sil 境界群集 (Upper Hirnantian) ,

群集 D: 再出現礁棲群集 (Lower Llandovery, Rhuddanian)

として位置付けてきたのではないかと考えている。分布パターンや局所的な岩相依存と形態に相關関係が見られそうな事から、本研究での各形態グループингは生態の違いをあらわしている可能性が高いといえる。

Ord-Sil 境界域での絶滅事変は、二度の環境変化によるとするモデルが最もも説明やすいとされている。第一波は幅員における水床の発達とそれに伴う海退および低温度水塊の低緯度への進出、第二波は退氷に伴う海進による貧酸素底層水の大陸棚への流入が原因ではないかと考えられている。今回の群集変遷の結果は、群集 B、C をそれぞれ絶滅第一波、二波によるものと見えられている。しかし形態“多様性”的な礁棲三葉虫群集が絶滅へとむかひ、絶滅期群集の突然の出現、そして再び礁棲群集があらわれたとの結果を得ている。

今後は、連續 carbonate 固定に保存されている腕足類や、marine calcite, aragonite cement による地球化学的データの抽出検討と三葉虫群集との比較、および礁周囲の堆積体における三葉虫類との比較を行ってゆきたいと考えている。

白堊紀の水管をもつ二枚貝 *Goshoraiia* (マルスダレガイ科) の古生態

小松俊文 (京都大・総合博物館)・前田晴良 (京都大・理)

二枚貝のマルスダレガイ科 (例: アサリ、ハマグリ) は、現在の浅海域でもっとも繁栄しているグループの一つである。この群の最大の特徴は、先端した水管を獲得している点である。これによつて、マルスダレガイ科の二枚貝には、殻を堆積物の中に完全に埋没させて、捕食者や水質の変化から身を守ることができ (Stanley, 1968)。

マルスダレガイ科は、白堊紀前期に出現し (Cox, 1969; Shelton & Benton, 1993)、白堊紀後期から新生代を通じて多様化した (Stanley, 1968)。*Goshoraiia* はマルスダレガイ科に属し、日本以外からは産出が知られていません。この仲間は白堊紀前期に出現し、マルスダレガイ科のさきがけとなった族であり、これまでにその分類・生態学的な重要性が注目されてきた (Iwasaki, 1963; Tamura, 1977)。しかし、産出量が非常に少ないため、十分なデータに基づく議論がなされていない。ここでは新たに得られた多数の標本に基づき、*Goshoraiia* の分類を再検討した。さらに新出地図・年代・*Goshoraiia* を含む堆積相を明らかにした上で、その生息域を産状や保存状態に基づいて検討した。生活用式について、管線湾入の深さから生息時の埋没深度を復元した。さらに、二枚貝化石群の特徴的な種についても同様に復元し、それらと *Goshoraiia* を比較した上で、二枚貝の生活用式の時代的な変遷について化石群レベルで述べる。なお、御所浦層群の堆積環境については Komatsu (1999a) に、化石群の区分については Komatsu (1998), (1999b) に基づいた。

*Goshoraiia* の分類:これまでに *G. crenulata* と *G. minor* の 2 種類が報告されている。*G. crenulata* は御所浦層群をはじめ、日本各地のアルビン～ドボルセノマニアノンの浅海成堆積物から産出する。*G. minor* は物部川層群のアブナノンの地層から報告されている。なお、今回の調査で管線湾入の深さや形が *G. crenulata*, *G. minor* とは明らかに異なるものが御所浦層群の唐木崎層、鋼船層の下部 (中部～上部セノマニアノン) から得られた。これは *Goshoraiia* の新種と考えられるため、今後、記載をする予定である。

*Goshoraiia* の外形はアサリとよく似た卵型で表面には細かな成長線しか見られない。*G. minor* は最大でも 2cm と非常に小型であるのに對して、*G. crenulata* は大型で殻長が約 5cm に達する。さらには *Goshoraiia* の重要な特徴である管線湾入の深さや形は種ごとに異なつており、*G. minor* の湾入は非常に浅く、殻の 1/5 程度であり、その先端部は丸みをもびている。*G. crenulata* では殻長の約 1/3 ほどで、先端の角度は約 60° である。新種の *Goshoraiia* は管線湾入の深さが殻のおよそ 1/2 にまで達し、湾入の先端が約 30° と尖っている。

*Goshoraiia* の最大埋没深度:水管を備えた二枚貝では殻を閉じた時にそれを収納するスペースが必要になるため、管線を深入させて軟体部と殻が接することで、殻を閉じた場合でも水管をしまえるように工夫されている。従つて、水管を持つ二枚貝には、必ず管線の湾入 (pallial sinus) が觀察されるため、管線の形から化石の二枚貝でも

水管の有無が分かる (Cox, 1969)。

さらに近藤 (1987) は、管線湾入の深さから二枚貝の最大埋没深度が復元できることを現生個体の観察から示した。二枚貝の最大埋没深度は水管の長さと等しいため、水管の長い種ほど最大埋没深度は大きくなる。近藤 (1987) では水管が深い点では湾入が深い点に注目し、現世の二枚貝を用いて埋没深度と湾入の深さの関係を調べた。その結果、二枚貝の殻長と湾入の深さの比 (pallial sinus index (PSI) : pallial sinus / shell length) と最大埋没深度の間に一定の関係があることが明らかになり、最大埋没深度は殻長の比で表わされることが分かつた。なお、この傾向はマルスダレガイ科で特に明瞭なことがわかっている。

ここでは *Goshoraiia* の PSI を計測し、近藤 (1987) で得られた結果と比較することで *Goshoraiia* の埋没深度を復元した。*Goshoraiia* 属 3 種の PSI は *G. minor* が最も小さく 0.21-0.24 である。*G. crenulata* は 0.31-0.46 で、*Goshoraiia* n. sp. は 0.47-0.56 で最も大きな値を示す。従つて、*Goshoraiia* の殻長に対する湾入の比率は時代と供に大きくなる傾向が見られた。これらの値を近藤 (1987) の結果と比較すると *G. minor* の埋没深度は最大でも殻の長さ分であり、*G. crenulata* は殻の 2.7 倍、*Goshoraiia* n. sp. は 4.6 倍であることが予想された。なお、殻サイズは *G. minor* が最も小さく最大でも約 2cm であるため、その埋没深度は 2cm 以下と推定される。一方、*G. crenulata* は *Goshoraiia* n. sp. の殻サイズは、ほぼ等しいため、埋没深度は *Goshoraiia* n. sp. が最も小さく、時代と供に徐々に深くなつてき、中期～後期セノマニアノンの *Goshoraiia* では最大で 20cm 以上潜っていたことが推定され

*Goshoraiia* の生息環境: 二枚貝の生息域は一般的に底質の粒度に強く規制されるが、その生息域は堆積相の区分と一致する場合が多い。しかし、*G. crenulata* は生息姿勢を示す個体や合併殻が潮汐干潟や陸棚の泥岩、外浜の砂岩など泥岩・砂岩の両方にわたって産出している。*Goshoraiia* n. sp. も合併殻が干潟の泥岩と砂岩、外浜の砂岩から産出する。そのため、*G. crenulata* は泥質な干潟から外浜、陸棚の泥底に生息し、*Goshoraiia* n. sp. も泥質砂質干潟と外浜の砂底と幅広い環境にわたって生息していたと考えられる。このように *Goshoraiia* は、三角貝やアンモナイトなどの海生の化石と共に外浜堆積物から産出する一方、泥質な潮汐干潟ではシジミガイ科 (Corbiculidae) の *Tetoria shishijinensis* やマガキの仲間である *Crassostrea kawachiensis*などの汽水生の二枚貝化石と共に産している。化石、現世を問わず、内生の二枚貝の生息域が汽水域と海嶺の両方に渡っている例はほとんど知られていないため、*G. crenulata* と *Goshoraiia* n. sp. の生息域の広さは極めて特殊であると言える。

## 現生二枚貝・巻貝類に対する捕食現象とその古生態学的意義

佐藤武宏（神奈川県立生命の星・地球博物館）

はじめに

海の底生生物の進化をとる際に、捕食一被食関係は、非常に重要な意義を持つキーワードの一つとして取り扱われる。この関係については、Vernesi(1977)の中生代海洋生物の提唱をきっかけに、これまでにもさまざまな研究がなされてきているが、その主旨として、魚類や十脚目的甲殻類（エビ・カニ類）など破壊性捕食者の存在が、被食者である貝類や無脊椎動物類などの進化に重要な影響を与えていているといふことが挙げられる。特に捕食者と被食者がそれぞれの捕食戦略と対捕食戦略を高度化させていくような、相互依存型の進化様式はエスカレーション（Vernesi, 1978）と定義され、そのような進化の結果、被食者は形態的、生態的、行動的、生殖的に多様化を遂げている（小澤, 1989）と考えられている。

しかし、進化の過程における捕食一被食関係の時代的変遷を追跡しようとするためには、化石を用いて捕食現象を明らかにしなければならない。そのための方法の一つとして、現生生物による水槽環境下で捕食実験を行なう。その結果を化石に応用しようという試みが行われている（e.g. Ozawa, 1981）。しかし、捕食者と被食者の組合せによっては、捕食の結果生じた死骸や捕食痕から、捕食者を特定することは不可能な場合とそうでない場合があるのも事実である（佐藤, 1994）。また、水槽実験だけでは自然の状態が完全には再現されず、捕食現象を十分に把握できない場合もある（e.g. Ogawa, 2000SMS）。

そこで、化石資料を用いて地質時代の捕食一被食関係を推定するためには、水槽実験に加えて、フィールドで多数の個体を観察し、捕食の類度や、捕食の結果生産される再生産あるいは死滅の状況、化石として保存される特徴を詳しく調べる意義があると思われる。

本研究では潮下帯での破壊性捕食者による二枚貝・巻貝類に対する捕食、水槽実験の結果と比較し、捕食がどうぞれだけ起こっていて、捕食者一被食者の進化にどのような影響を与えるかを明らかにするとともに、化石に応用可能な形態的な特徴を抽出することを目的とする。

### 材料と方法

神奈川県横浜市湘南海岸（磯崎市鶴沼海岸ー辻堂西海岸他先）の潮下帯において、改良型貝具とよばれる漁具を曳航して底生生物を採集すると同時に、調査地点に関する基礎データ（時刻・経度・緯度・水深・水温その他）を記録した。得られたサンプルは種ごとに分別し、種構成比（重量比・個体数比）を記録した。

調査地域内に高密度で分布するダンベイキサゴ (*Umbonium giganteum*) とバカガイ (*Mactra chinensis*) は、大量発生がしばしば観察されることなどから“戦略的生活史”をとっているであろうことが経験的に予測され、破壊性捕食者である甲殻類のみならず、捕食性棘皮動物、軟体動物の餌資源として重要な地位を占めていると考えられる。そこで、この2種に注目し、生体の殻体上の捕食再生痕の有無を確認し、その頻度を算出した。死殻とヤドカリ類によって二次利用されている死殻については、殻体上の破壊と摩滅の行無とその状態を観察した。バカガイの死殻については、破壊と摩滅の行無とその形状、合弁であるか離弁であるかを記録した。

調査は神奈川県西湘地区行政センター水産課・神奈川県水産総合研究所相模湾試験場・藤沢市漁業協同組合による漁業対象底生生物に関する合同基盤調査に同行させていただいた。また、資料については、特別採捕許可を得た漁業者によって採集されたものの提供を受けた。記して心より感謝申し上げる。

### 調査地域の基礎概況の結果

湘南海岸における定期的サンプリングの結果、調査地域では水深に依存して生物相が変化する帶状分布構造が確認された。それらは、浅海から（1）ダンベイキサゴ (*Umbonium giganteum*) とノカガイ (*Mactra chinensis*) が卓越する分布带（2）トゲツノヤドカリ (*Diaclens spinifrons*) とハスノハカシハシ (*Scapharachinus mitrabilis*) が卓越する分布

帶、（3）ヒラモミジガイ (*Astropecten latospinosus*) とキサゴ (*Umbonium costatum*) が卓越する分布帶であった。また、（1）と（2）の分布帶における死殻のうち、ヤドカリによつて利用されている死殻の重量比はせいぜい3%程度だったのにに対し、（3）の分布帶では10%前後とやや死殻が豊富な様子が確認された。

### ダンベイキサゴに対する観察の結果と考察

2000年3月から2001年3月にかけてのサンプリングのうち、16回分の試料について、生体のダンベイキサゴの殻体上に記録された捕食再生痕の有無とその頻度をカウントした。また、ヤドカリ類によつて二次利用されているダンベイキサゴの死殻については、捕食痕の行無と類似を斜線に斜行すること、（1）破壊が成長線に斜行すること、（2）再生痕が破壊を裏打ちするようなかたちで内側から形成されていること、とした。

生体について、全検討試料5936個体中、捕食再生痕が確認されたのは14個体、その頻度は0.236%であった。

また、季節変動は確認されなかった（0.05<P<0.95）。これは、捕食がほとんど起こっていないか、あるいは捕食功

率がほぼ100%であるかの、両極端の可能性を示唆する。

同様に3回のサンプリングで得られた資料（390個体）について、トゲツノヤドカリが対象として利用しているダンベイキサゴの死殻を観察したところ、殻口が保存されているなど新鮮な状態の頻度は少なくとも19.49%であったに対し、摩滅しているものの、コケムシ等の付着生物が全面を覆っているものの頻度が24.36%、捕食の結果破壊されたと推察されるものの頻度が40.25%にものぼることが確認された。また、それらの中には殻口側と正反対の位置に不定形の小孔を持つものや、殻の内層が残されているものなど、水槽実験でワタリガニ科のカニ類を捕食者として設定した場合には特徴的に見られる破壊形態を示すものが数多く含まれていた。このことに加え、ダンベイキサゴが極めて大きな足を持つこと、有機質の蓋を持つこと、螺苔のほんんどが軟体部によって充填され、軟体部の後退能力に乏しいことなどから、ダンベイキサゴに対する破壊性捕食者の捕食は、直下に生息するトゲツノヤドカリの宿貝として供給されていることが明らかとなつた。

### バカガイに対する観察の結果と考察

2000年3月から2001年3月にかけてのサンプリングのうち、4回のサンプリングで、バカガイの死殻のスポーツ的な密集が観察された。そこで、得られた資料（336個体）について、破壊と摩滅の有無とその形状、合弁であるか離弁であるかを記録した。その結果、合弁で破壊されていないもの7.74%、離弁21.43%、合弁で破壊されているもの17.26%、フランゲメント化しているもの41.07%、ダマガイ科巻貝による捕食痕が見られるもの12.50%であった。破壊の部位は腹縫から後縫間に集中し、特に合弁の場合には蝶ネクタイ状の形状を呈していた。一方、タマガイ科巻貝による捕食痕は殻頂部に集中していた。また、同日に海岸に打ち上げられたバカガイの死殻の多くには、タマガイ科巻貝による捕食痕が確認された。

以上の結果から、バカガイに対する破壊性捕食者の捕食が碎片化して累積する要因としては、波浪等の影響のみならず、捕食の影響が非常に大きいことが示された。

### バカガイに対する観察の結果と考察

2000年3月から2001年3月にかけてのサンプリングのうち、4回のサンプリングで、バカガイの死殻のスポーツ的な密集が観察された。そこで、得られた資料（336個体）について、破壊と摩滅の有無とその形状、合弁であるか離弁であるかを記録した。その結果、合弁で破壊されていないもの7.74%、離弁21.43%、合弁で破壊されているもの17.26%、フランゲメント化しているもの41.07%、ダマガイ科巻貝による捕食痕が見られるもの12.50%であった。破壊の部位は腹縫から後縫間に集中し、特に合弁の場合には蝶ネクタイ状の形状を呈していた。一方、タマガイ科巻貝による捕食痕は殻頂部に集中していた。また、同日に海岸に打ち上げられたバカガイの死殻の多くには、タマガイ科巻貝による捕食痕が確認された。

以上の結果から、バカガイに対する破壊性捕食者の捕食が碎片化して累積する要因としては、波浪等の影響のみならず、捕食の影響が非常に大きいことが示された。

化石層における二枚貝・巻貝の破片化の有無（○ 破片有り、× 破片なし、\* 磨滅あり）

地層名	時代	主な種	破片化？
下総層群上日層 (千葉県木更津市永吉)	Late Pleistocene	<i>Glycymeris yessoensis</i> <i>Ruditapes philippinarum</i> <i>Umbonium costatum</i>	○
下総層群鼓層 (千葉県木更津市当日)	Late Pleistocene	<i>Glycimeris yessoensis</i> <i>Patinopecten tokianensis</i> <i>Mactra sulcaria</i>	○
下総層群地藏層 (千葉県木更津市西谷)	Late Pleistocene	<i>Glycymeris pilosryi</i> <i>Cryptopecten vesiculosus</i> <i>Cryptonatica janthostoma</i>	○
濃美層群高松貝層 (愛知県赤羽根町)	Late Pleistocene	<i>Ruditapes philippinarum</i> <i>Panopea sp.</i> <i>Tonna luteostoma</i>	○
掛川層群大日層 (静岡県掛川市本郷)	Late Pliocene	<i>Glycymeris rotunda</i> <i>Amissiopecten praesigmo</i> <i>Suchtium auchense</i>	○
八尾層群黒瀬谷層 (富山県八尾市桂畑)	E.-M. Miocene	<i>Anadara tekahtaeensis</i> <i>Vicaryia volvorumai</i>	○
瑞浪層群戸狩層 (岐阜県瑞浪市戸狩)	E.-M. Miocene	<i>Felaniella usita</i> <i>Dostinia nemurai</i> <i>Rissoira meissenii</i>	○
一志層群三ヶ野層 (三重県津市南長野)	E.-M. Miocene	<i>Crassostrea gravida</i> <i>Macoma sp.</i> <i>Cultellus innominatus</i>	○
富草層群大下条層 (長野県阿南町新木田)	Oligocene	<i>Spirorbis striatulus</i> <i>Macoma optiva</i>	○
芦屋層群糸島層 (佐賀県糸島郡北方町)	Oligocene	<i>Nucula keenensis</i> <i>Pitar matutinus</i> <i>Turritella karatsuensis</i>	○
白水層群浅貝層 (福島県いわき市小山田)	Early Oligocene	<i>Yoldia levipedalis</i> <i>Mya greenwigi</i> <i>Turritella tokunagai</i>	○
西彼杵層群飯浦層 (長崎県大瀬戸町福島)	L. Eocene – E. Oligocene	<i>Ostrea sakitensis</i> <i>Chlamys sakitensis</i> <i>Turritella karatsuensis</i>	○
双葉層群足見層 (福島県いわき市、広野町)	Coniacian	<i>Exogyra sp.</i> <i>Steinmannella kiaruji</i> <i>Glycymeris sp. etc.</i>	○
御所浦層群江の口層 (熊本県鍋所浦町嵐口)	Cenomanian	<i>Pteroringtonia postulosa</i> <i>Pteroringtonia ogewai</i> <i>Mesoglabraea sp.</i>	×
中部東夷層群三笠砂岩層 (北海道三笠、夕張)	Cenomanian	<i>Glycymeris sp.</i> <i>Pteroringtonia sp.</i> <i>Entolium sp. etc.</i>	×
銚子層群君ヶ浜層 (千葉県銚子市君ヶ浜)	Berriasian	<i>Pteroringtonia yokoyamai</i> <i>Nuculopsis ishiodeensis</i>	×
志津川層群基の浜層 (宮城県取手町基の浜)	Hettangian	<i>Vauconia nirohamensis</i> <i>Coelastarte sp., etc.</i> <i>Circulaea sp., etc.</i>	×
上村石灰岩層 (宮崎県高千穂町上村)	Early Triassic	<i>Eumorphotis sp.</i>	×
程井層群平穂層 (宮城県本吉町平穂)	Smithian	<i>Eumorphotis iwanowi</i> <i>Neocoelichidea sp.</i> <i>Entolium sp., etc.</i>	×

## 貝殻の破片化現象と捕食痕から見る捕食圧の地史的変遷

大路樹生 (東京大・理・地球惑星 : oji@eps.s.u-tokyo.ac.jp)

中生代の海洋変革の概念が、1977年に Vermeij によって提唱されて以来、捕食動物と、攻撃を受ける側の被食者との生態的な関係と進化について議論がなれてきた。海洋無脊椎動物が被食者である研究例は多數あるが、以下に主な例を列挙すると

- ・カニ類(捕食者)が及ぼす巻貝(被食者)の形態への影響(一つまり食われにくくなる工夫)
- ・巻貝の修復痕から捕食の程度を推定する(→捕食痕の頻度は捕食圧を示すわけではない)
- ・タマガイ科やアカキガイ科の巻貝の穿孔による捕食圧の研究
- ・ウミユリ類やクモヒド類の巻貝の捕食痕(再生痕)の出現と捕食圧の関係
- ・動物の残した糞石の内容物から捕食—被食関係を明らかにする(→車に例を示すにすぎない)
- ・のように、具体的なタクサがどのようなくされ、被食者の形態や生態にどのような影響を与えてきたのか、ということが注目された。そこでは多くの場合、個々の生物間の関係を明らかにし、それを時代をさかのぼって追跡する手法がよくとられている。特に最近では、具体的な捕食者—被食者の関係がいつ始まり、そこに「軍拡競争」のようなエスカレーションが存在したかどうか、という検証に興味が持たれている。

以下の議論は、被食者を浅海性の二枚貝、巻貝、捕食者をそれらを割る動物と広く設定し、中生代—現在にわたる広い時代範囲でのどのようなパターンが見られるのかを探つてみた。

浅海性の地層の中で二枚貝や巻貝の殻が破片化して産出することはよく知られている。この原因として、従来、水流や堆積物の圧密による物理的な破壊と、波を削って捕食する動物による生物的な破壊、という二つの可能性が考えられてきた。そこで様々な時代の貝殻化石層を観察し、破片化した貝殻が存在するかどうか、そしてそれらがいつ頃から出現始めたのかを検討する。

付表に示すとおり、中生代の貝殻化石層からは破片化した貝殻はほとんど見つかっていない、例えば三畳紀前期の平磯層(宮城県)や白亜紀前中期の宮古層群の浅海性化石層にはストーム堆積物に伴う貝殻層が多數挟まれ、非常に薄い殻を持つ二枚貝の殻が多数含めているが、これらのほとんどは破片化していない。つまり物理的な破壊は顕著ではないといふことを意味している。中生代ではわずかに白亜紀後期の双葉層群から破片化した二枚貝の破片が集積した化石が見つかっている。一方、新第三系、第四系からは破片化した貝殻層はさまざまなものから知られている。また、古第三系からも、その程度は低いものの破片化した貝殻が見いだされる。

カニ類や真骨魚類、鳥類の一部などの、硬い殻を削つて捕食する動物たちが増加したのは、中生代の後半からである。殻を削るのに適応した十脚目と、背の内空物等から二枚貝、巻貝を捕食することが明らか、魚類等を中心にして、これらの科の出現をプロットすると、その多くが白亜紀の中期以降、出現していることがわかる。つまり、化石記録に見られた破片化の例と想される捕食者の出現とがほぼ一致する結果となる。

この結果から、新生代の化石貝殻層によく見いだされる破片化した貝殻層は、波浪などの物理的な要因によるものではなく、捕食者による殻の破壊によるものであり、しかもそのような捕食は新生代に入つて非常に活発化したといふことが認められる。もう一つの可能性として、被食者である二枚貝類の生態が変化し、より物理的なエネルギーの強い場所に進出したためこのようないバーンが得られている、と考えることもできる。しかし、貝貝は時代的に見て古いものほど表面性のものが多く、時代を経るにつれて内作性のものが増えるので、むしろ新しい時代のものほど流れや波浪を受けにくく傾向が増えると考えられる。

# 生態系保全のための 古生物学

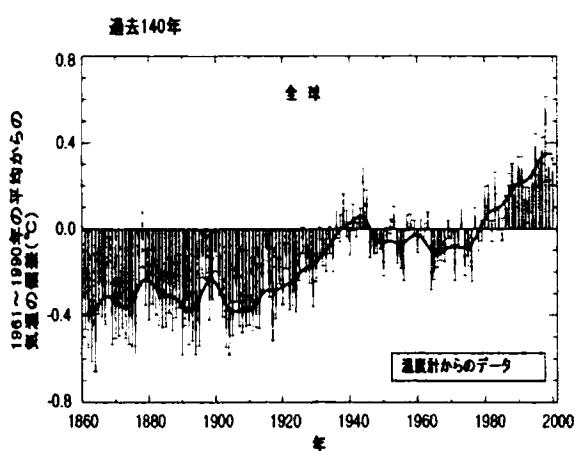
世話人：北村晃寿(静岡大学)・松岡數充(長崎大学)



ラムサール条約湿地の谷津干潟  
(千葉県習志野市)



乗鞍高原、牛溜池と針葉樹林



過去 140 年間の地球の地上気温の変動  
気候変動に関する政府間パネル(IPCC)  
第三次評価報告書より(気象庁)



ナホトカ号から流出した重油による  
海浜の汚染

事象	影響の及ぶ範囲	原因	影響の出方	過去に類似の現象があつたか	今後の予測
温暖化現象	全球	人類活動に伴う温室効果ガスの増加	気温上昇が起こる、蒸発量の増加により降水量が増加する。河川水が減り、沿岸水の安定性が強化され、浮力運動の海流が強化される。土砂輸送方向での温度勾配が減少し、風成現象の発生率や黒潮が弱まる。海陸の温度差は広がり、渦昇流やモンスーンが強化される。海水床の融解と海水の熱膨張で海面が上昇する。永久凍土の融解。	急速な温暖化現象、氷期からの変換期、ダーガーサーイクルなど。現在より温暖な時代、中世温暖期(14~5.8°C)と千年暖盛期、同位体ステージ11量盛期・白亜紀など。	IPCCは地球温暖化の顕在化を報告。かつて西暦2100年までの地球全体の平均気温の上昇量を1.4~5.8°Cと予測。
オゾン層破壊	高緯度地域	人類活動に伴う成層圏へのフロン類の放出	紫外線放射量の増加により、光合成能力の低下や健康固体の発生率の低下が発生する。成層圏の冷却は大気の循環パターンを変化させる。	ない	今後10~20年はオゾン層の破壊は様くと予測。
酸性雨	ヨーロッパ、北米、中米、中国	人類活動に伴う硫黄酸化物や窒素酸化物の放出	湖沼の酸性化による陸水生態系への影響、土壤の酸性化による森林の衰退。	ない	小惑星の衝突に伴う大火災(アッカド火災)を招く。
砂漠化	アジアやアフリカの地域の内陸部	家畜の過放牧、過耕作、薪炭材の取扱	乾燥化、土壤劣化、ダストボル(ダストボウル)の発生による生態系破壊。	ない	一部の古代文明(アッカド火災)を招く。
水質汚濁	湖・内海やタンカーのある港湾	富栄養化・石油流出	富栄養化によって底生性魚類が大量死を招いてしまうことで、海底が無機化され、富栄養化によって独立栄養性浮遊藻類の増殖で養殖魚類や貝類の発死が起る。漏洩石油(Heterocapsus circuliflagellata)に觸れた二枚貝の殻死が西日本各地で発生している。	ない	続く。
有害化学物質排出	全球	人類活動に伴う重金属、PCB、ダイオキシン、内分沁が乱れ等の排出	有害化学物質が遷移する食物網の上位の動物に深刻な被害。	ない	続く。
地形改変	沿岸地域・人口稠密地帯	森林伐採、堰止め立て、ダム	生態地の消滅・分断や水質変化に伴う地形改変などがある。	なし	続く。

## 生態系保全のための古生物学

世話人：北村晃寿(静岡大学)・松岡敏充(長崎大学)

現在、人類活動に起因した様々な環境問題が発生し、生態系に深刻な影響を与えている(図 1)。これらの環境問題は古代文明時代から起きているが、他の環境問題は産業革命以降に発生した(沙漠化の進行も時代とともに急速している)。これらの環境問題の根柢は個人生活レベルの向上にあるため、今後も続く、こうした状況下において、今年公表された気候変動に関する政府間パネル(IPCC)第三次評価報告書は、地球の平均地表気温が 20 世紀に約 0.6 ± 0.2°C 上昇し、雪水面積が約 10% 減少し、平均海面水位は 0.1~0.2m 上昇したことを報告している。そして、同報告書では地球の平均地上気温は 2100 年までに 1.4~5.8°C 上昇すること、ほとんどすべての陸域で最低気温が上昇すること、北半球の中・高緯度の陸域の多くで降水現象が増加することなどを予測している。このような人為起源の気候・環境変動よりも規模や変化速度は小さいものの自然による環境変動もある。例えば、4~5 年周期のENSO や約 1,500 年周期の気候変動を通して冰期一開冰期サイクルといった周期的な変動、また太陽活動や火山噴火といったエビソティックな現象(小氷期など)がある。

こうした 100 年後から 1000 年後の近未来に起ころる人為起源と自然起源の環境変動に伴う生態系の崩壊を監視するための基礎的情報として、個々の生態系についてその系の中に住む種がそこでの非生物的環境因子変動にどのように反応してきたかを明らかにする必要がある。その基礎情報として化石記録は重要である。そこには生態学や気候学の研究の及ぶ時間スケールを超えた生態系の変動・変化と非生物的環境変動の記録が保存されているからである。殊に  $^{14}\text{C}$  や  $^{210}\text{Pb}$  による放射性同位体年代学の適用範囲内の最終氷期から現在までの化石記録は、古生物学と地球化学的手法を結合することによって、数十年から数年スケールの生態系と環境変化を復元できる点で最も価値の高い記録であり、そのような観点に立脚した研究が世界各国で活発に行われている。そこで、本シンポジウムでは特に最終氷期から現在までのこのような観点で研究が進展している化石等の記録を取り、環境変動から生態系を保全するために古生物学が果たしある役割について考える。

図 1 人為起源の環境変動と過去にあつた類似の環境変動

## [3. 年輪を用いた環境変動物元一生物のばく適度および風成層・フランクス]

現在まで得られた水月湖の薄片観察結果に基づいて、ヤンガードリース期が終り気候が回復してフレボアルコアにおいても明瞭に認められる。この寒冷期の対比は“C”年代の高分解能解剖結果を用いて行った(Fukusawa, 1999)。また、神代孢子を含む幹細胞・休眠孢子をほとんど含まない生物膜ラミナの4つに分類されることででき、これらの4つの標準年輪ラミナの層位的な分布を検討した。その結果、水温が上昇するにしたがって、幹細胞ラミナ、休眠孢子を含む幹細胞ラミナ、休眠孢子を含む幹細胞ラミナ、休眠孢子をほとんど含まない生物膜ラミナという順序に次第に形成されたと考えられる。そうすると、9年間から13年間の寒暖時期から、標準年輪ラミナも形成されない寒冷期までに移行したことが明らかになった(Fukusawa, 1999)。また、晩水期から完新世にかけてのこののような寒暖のくり返しにおいてはいつも次の2つの現象が特徴的に認められる。

- ①寒暖期のはじまりに植物遺体の腐敗(organic remains)が必ず発生すること、②温暖期のはじまりには海水起源と考へられるターピダイト層は必ず発生すること。これは、温暖期から寒暖期に向かって、森林などの大型植物が維持できなくなることと、夏季モンスーンの活発化とそれに伴う急速な寒暖化によって海水量が増加して海水が生じたことを推定させる(Fukusawa, 1999)。また、ヨーロッパなどにおける湖沼縁の研究では、ラミナの層厚から珪藻、鞭毛藻などの生産量の変化が読み取れるとしている(Brauer et al., 1999)が、今回のラミナの層厚変化から過去の気候変動との関係は明確につかむことはできなかった。リ純明瞭ラミナの層厚計測ではなくラミナの形態の違いを認識した上の層厚計測が必要であることを示唆している。次に東洋地の過去35,000年間の年輪堆積物を用いて、日本列島周辺における突然かつ急速な気候・海水変動を復元するためにライト結晶度・黄鉄鉱(全硫黄量として表現)・差鉄鉱量の変動と海水イオン濃度との関係を検討した(Fukusawa, 1999)を比較した。そして、グリーンランドの氷床コアにおける硫黄同位体比変動曲線(GRIP Dansgaard et al., 1993)と比較した。その結果、暦年代での1万年前以前に比べてそれ以降のライト結晶度はより急激であり、黄鉄鉱量はより急激に増加して、海水イオン濃度が出現している。これは最終氷期末から完新世にかけての夏季モンスーンの強化による海水量の増加と海水準の跳躍的な流入を示している。一方、完新世以降に比べて最終氷期末における差鉄鉱量は多くなっており、最終氷期末における東洋地への海水の侵入を示している。一方、これらの変動傾向はグリーンランド氷床コアの硫黄同位体は変動とは同一の変動形態でしかも同一時期に生じている。福井(1998; Fukusawa, 1999)。これらの東アジアでの過去のモンステン変動記録に急激な寒の戻りであるヤンガードリース期や北大西洋の魔カート・オ・シガーサイクルとその変動であるボンドサイクルとその変動であるボンドサイクルとその変動であるボンドサイクルが高精度のみならず中低精度で認められることを示している。また、冬季モンスーン変動の指標として石英量を選んで、最終氷期から完新世にかけての寒暖の繰り返しとモンスーン変動との関係に検討した。風成塵として上空から降下する石英フランクスを堆積物から正確に読み取ることは現代の気候観測では容易であるが、単位時間当たりの堆積物を認定することは困難であったためである。しかし、年輪堆積物の発見によって、季節・年単位の堆積物が認定できるので、単位時間当たりの石英量を見ると、それが前後の最古ドリース期から完新世にあたる変動も検出できた(福井, 1998; Fukusawa, 1999)。ヤンガードリース期の堆積物はグリーンランド氷床コア(GISP)で12,850年前から11,650年前である。また、最も古ドリース期からヘーリング期の暦年代は約13,200年前から約11,500年前である。また、最も古ドリース期からヘーリング期の暦年代は約14,670年前である。これに対して、東洋地年輪堆積物では約14,800年前である。このように、高精度の氷床コアにおける風成塵などの変動と同時に、ダンスガード・オ・シガーサイクルなどの突然かつ急激な変動の原因が中・低緯度域における大気循環変動にある可能性を支持する(福井, 1998; Fukusawa, 1999)。

## [4.まとめと課題]

ヨーロッパと東アジアの湖沼における年輪堆積学について、年輪同定に関する問題点を指摘した。それを解決するため堆積物薄片を作製して鏡下観察から新しい年輪堆積年を行なって、第四紀後期の古環境の高分解能復元においてフランクス算出など年輪のえたす役割は極めて大きいことを指摘した。今後、堆積物を用いた古環境復元をする場合には、薄片観察などの堆積物の部材な次記載が必要不可欠である。

## 湖沼年輪堆積物を用いた高分解能環境変動復元

福澤仁之(東京都立大学大学院理学研究科地理科学専攻)

## [1.はじめに]

ヨーロッパのマール堆積物や日本列島をはじめとする東アジアの汽水湖堆積物には年輪(non-cladical varve)が一般的に認められ、それらを用いた高精度度の年輪による環境変動の高分解能解剖が行われている(Volischka ed., 1999; Fukusawa, 1999)。とくに、イタリアのLago Grande di Monticchioでは過去10万~2千年前(Volischka and Negendank, 1999)の、日本の水月湖では過去約4万~5千年前(Kilagun and der Plicht, 1998)の年輪堆積物がそれ認められ、それらを用いた古環境復元が行われている(Negendank et al., 2000; Fukusawa et al., 2000, 2001)。一般に、古環境データが定量的なものであれば、環境変動を高分解能かつ高精度で元新世に復元することができる。堆積物に含まれる鉱物、有機物あるいは生物化石から古環境を復元しようとすると、堆積物データを算出すれば、堆積データとの対比が可能となる。堆積物は分析する試料の堆積期間が年輪の収斂によって容易に設定でき、年輪のデータと年輪堆積年研究の多くは単に肉眼で観察できる單層ラミナのセットを1年として計算された暦年に基づいている。しかしながら、その单層ラミナの構成物の量・生物組成などによってはまだ明瞭ラミナが解剖でいかにして形成されるか?などの疑問に対する検討は一部を除いてほとんど行われていない。また、一方、これらの堆積物における陸生物学的な観測は数多く行われているにもかかわらず、その水質環境の季節変動と年輪形成の対応関係についての考察が未だほとんど行われていない。そのため、全长16mの水月湖ビストンコア試料について薄片を作製して、南北ドイツ・アイフェルのHochzweierの年輪堆積物の薄片と比較しながら詳細な観察を行った。本発表では、その観察結果と年輪の形成モデルについて報告し、鉱物・化学組成の検討結果も加えた上で年輪を用いた年単位の環境変動について詳述する。

## [2. 年輪の堆積構造と鉱物組成]

水月湖の最終氷期以降の年輪について、薄片観察による堆積構造・鉱物組成およびXRD・XRFによる鉱物・化学組成の検討を行った。これらの中年輪は明瞭ラミナから主として構成される。明瞭ラミナは様々な粒子から主として構成されるのに対して、暗色ラミナは様々な粒子からなる。暗色ラミナはその構成物の違いから、次の4つに分けられる。①堆積構造をまったく含まず、差粒(derived)粒子を多量に含みかつ絶縁性(vivianite)粒子を多く含む暗色ラミナ、②堆積構造を含みかつ粘土粒子を多量に含む暗色ラミナ、③堆積構造を含みかつ粘土粒子を多く含む暗色ラミナ、④堆積構造や大形植物遺体葉および木の破片を多く含む暗色ラミナである。すなわち、日本列島の湖沼水温躍層形成時期に堆積したことと示している。これらのラミナを構成する鉱物の違いは、水中の硫酸イオン(SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>)の有無によっており、黄鉄鉱は硫酸還元過程で放出したものと考えられる。一方、ラミナ③は堆積構造が含めることから底層水の湧昇および生養殖ブレーミングの存在を示す。堆積物と層位における堆積物質の鉱化分解およびイソイオン(Ion)の溶出が生じて、黄鉄鉱が晶出したことを示している。すなわち、日本列島の湖沼で春季および秋季に一般的に生ずる植物プランクトンのブルーミング時期に、ラミナ④が形成されたと考えられる。ただし、アイフェルのHochzweierの暗色ラミナには堆積過程における結晶化粒子と堆積集合体の2種類が認められ、後者は初期焼成過程で形成されており、必ずしもその存在は季節を指示しない。水月湖の藍鉄鉱ラミナの認定は堆積晶粒子の存在に基づいて行われた。なお、XRDの検討によれば、水月湖の藍鉄鉱の数のサイトにはマンガンが含まれており、藍鉄鉱ラミナの存在は化学組成に基づいて年輪改訂を行った結果、藍鉄鉱ラミナの存在は年輪周期とそれらの累積年関係に基づいて年輪改訂を行った結果、藍鉄鉱ラミナが1年で最高4枚(ラミニ)が2枚、ラミニ①が一枚およびラミニ③が1枚形成)すなわち明瞭ラミナ④セットが形成されている。また、この暦年にに基づけば、鬼界アカホヤ火山灰層(K-Ah)の年代を7,325年前(暦年代)(福井, 1995・加藤ほか, 1998)とした場合、藍鉄鉱水月灰層(0-Ok)は10,250±25(25)年前に堆積される。これらの暦年代の误差は小さくなるものと考えられる。

ア的な木本によって特徴づけられる)を設定することにより、植生の交代期に出現する不安定な状態まで復元できるようになった。これは植生の移動速度の問題とも関連して、古生態学的な観点からの意義が大きいと考えている。

以上の方針を、Yasuda (1982) によって報告された福井県三方湖の堆積物コアに対して適用した。このコアは全長が 32 m におよび、過去のおよそ 4 万年をほぼ連続的にカバーしている。復元の結果、最終氷期盛期には針葉混交林、最終氷期末期には落葉広葉樹林、完新生にはおおむね常緑広葉樹林が復元された。これは從来考へられていたの植生変遷のイメージとほぼ合致している。ここで注目すべきは代償植生の挙動である。この植生ユニットは、完新生の最初期と、最近の 2000 年前後の二つの時期に典型的に出現した。これらは、前者は氷期が終わつた後の温化現象とそれとともになった植生の急速な移動、後者は人間活動によって引き起された擾乱に、それぞれ対応しているものと考えられる。とにかく前者は重要であり、これにより、寒帯林は温化にともなつて直接的かつ漸移的に温帯林に移行したことによる從来のイメージには、一定の疑問がさしつかえられた。では、植生にこのような非平行状態を引き起した気候変動とはどのようなものだったのだろうか、報告者らは、前述の三方湖のコアから採取された年輪植物にも花粉分析をおこない、それの結果に対して、Guo et al. (1996) によつて提唱された定量的気候復元の手法を適用した(手法の詳細は報告で述べる)。それによると、最終氷期末期から完新生初期にかけての温化は、年平均気温にして 10 度から最大で 13 度、暖かさの指數にして 80 度から最大で 100 度程度であった。ただし、この変化はおよそ 1 万年の時間をかけて、全体としては緩やかに進行した。いっぽう水月湖のコアについては、いわゆる Younger Dryas 期に相当する層を集中的に分析した。ここでも北大西洋で起つた事件に対応すると思われる寒冷化イベントを検出したが、変動の振れ幅は、年平均気温にして 2 度から最大で 4 度と、それほど劇的ではなかった。ただしこの変化は、数十年からせいぜい 100 年程度の時間で起つたことが示唆されるため、変動の様相として、現代起りつつある温化イベントが類似していることに注目する必要がある。

このように様相の異なる温化イベントが特定できたので、今後は植生復元の精度をさらに高めることにより、それぞれの時代に起つた植生の変動をより詳細に比較していく予定である。また、最終氷期末期の植生復元の研究においては、対象とする地域の潜在自然植生を復元することを主たる目的にしてきたが、この場合には原理的解説として、気候条件に対して非平行な群集を復元することはできなかつた。しかし復元できる可能性のある植生ユニットとして代償植生(主に草本と、数種のハイオニ

## 最終氷期末期の気候温暖化と陸上植生の応答

中川 毅 (国際日本文化研究センター)

多くの信頼できる証拠やモデル予測により、今後の数十年ないし百年の間に人類が深刻な温暖化を経験するであろうことはほぼ確実になつてきている。そのような変化が実際のものとなつた場合、人類の生活環境がどのように変化するかを予測することは極めて重要なである。化石記録を詳細に検討することの重要性は、このような問題意識において、近年とくに高まっている。

人類は、陸上を主たる生活の場としている。また生活の場としての陸上環境について考える場合、植生はその主要な構成要素の一つである。植生は、林業、農業、水利、防災などさまざまな面から人間の生活に直結しているため、植物の生育条件を軸にして環境変遷を考察することには大きな意義がある。報告者はこのような観点から、ユーラシアの各地において花粉分析学的研究をおこなつてきた。言うまでもなく、花粉分析は過去の陸上植被を復元するためのきわめて有効なツールとして古くから用いられてきた。だが近年になって、いくつかの統計的手法が導入されたことにより、花粉分析による気候や植生の復元は、その客觀性と精度を飛躍的に増した。今回は日本の三方湖と水月湖を例として取り上げ、最終氷期末期の急激な気候変動に対する植生の応答を復元するために開発された最新の手法と、それによって復元されたいくつかの興味深い結果について報告する。

まず方法論についてあるが、従来の日本の花粉分析的研究において主に採用されてきた手法と比較した場合、重要な変更点は二つある。一つは、Prentice et al. (1996) によつて開発された Biomization の手法を導入したことである(手法の詳細は発表で述べる)。これにより、花粉ダイヤグラムを主観的に読み取る従来の方法ではなく、客觀的に定量化された方法により植生復元をおこなうことが可能になった。Biomization を日本に応用する試みとしては、すでに Takahara et al. (2000) による先駆的な研究があるが、その復元の精度は必ずしも高くなかった。報告者を含む研究グループはこれに対して改良を加え、復元精度を 80 パーセント近くにまで向上させることに成功した。

二つ目の重要な改良点は、復元される植生ユニットとして、擾乱を受けた地点などに典型的に成立する代償植生を設定したことである。従来の定量的植生復元の研究においては、対象とする地域の潜在自然植生を復元することを主たる目的にしてきたが、この場合には原理的解説として、気候条件に対して非平行な群集を復元することはできなかつた。しかし復元できる可能性のある植生ユニットとして代償植生(主に草本と、数種のハイオニ

## 温暖化と海洋生態系

### 北村見寿(静岡大学生物地質環境科学科)

西暦 2100 年までの地球全体の平均気温の上昇量は、95 年の IPCC の予測では「1.0 ~ 3.5°C」であったが、最新版の予測では「1.4 ~ 5.8°C」へ上方修正された。また、その報告書は動植物の生息域の高緯度への移動が世界各地で現れていることを明らかにした。そして、1950 年以降、北半球平均表面気温が 0.6°C 上昇していることでも報告されている。温暖化は単に気温や水温が上昇するだけではなく、様々な自然現象に変化をもたらす。例えば、陸海の温度差が広がるため、モンスーンや洋流は強化される。また、水循環が活発になるので高緯度では降水量が増加し、その結果、表層水の塩分が減少するために熱塩循環が弱まる。そして、子午線方向での温度勾配の減少によって、風成循環流のメキシコ湾流や黒潮が弱まるとされている。

こうした百年後に起こる気候変動や環境変動に伴う生態系変化を予想する基礎的情報として、化石記録は重要である。化石記録の解析から過去に起きた温暖化現象時に生物がどのように活動したかを知ることができる。そして、これらの研究の多くは、海陸の地理分布や山脈の高さ分布さらには生物種の変遷を対象としている。氷期から間氷期への温暖化現象が遡れる理由は、その昇温幅が第四紀の気候変動の中で最大であり、また昇温速度も最速の一つだからである。このような研究の中で長寿(いわゆる多年生)のマクロファーナーに関しては、近年歐米諸国において大規模な研究がなされている。例えば、最終氷期以降の温暖化に伴う種変遷 (Overpeck et al., 1992; Jackson & Overpeck, 2000; Reasoner & Jodry, 2000 など) や陸上哺乳類相の変遷 (Faunmap Working Group, 1996; Stafford et al., 1999 など) や最終間氷期の温暖化に伴う海生貝類相の変遷 (Valentine & Jablonski, 1993; Roy et al., 1995; 1996 など) がある。そして、これらは過去の温暖化に伴う生物群集の挙動は、Clementian model ではなく Gleasonian model に適合することを示している。つまり、各種ないし亜種はそれぞれ特有の耐性と移動様式・速度と生活史を持つため、急速な気候・環境変動に対しての応答は各種・亜種ごとに異なり、さらに他種との相互作用(例えば競争や捕食)の程度も関係するから、種や群集の応答様式は複雑になり、一時的には現世では見られない群集も出現したのである。このことは、急速な気候変動およびそれに伴う様々な環境変動に対する生物の応答様式を解明するには、地域ごとあるいは生物地理区ごとに研究しなくてはならないことを意味する。つまり、欧米の研究成果を日本列島周辺域の生物群集へは適用できない。

日本列島は中緯度に位置し、アジアモンステンや北太平洋の亜熱帯環流(西岸強化した黒潮)の影響を受ける。また、東シナ海の沿岸水と黒潮の混合した対馬海流の動態は日本海固有水の生成を通じて日本海深部まで影響を与え、さらに洋流循環や沿岸流に変質して東北日本の太平洋岸や北海道のオホーツク沿岸にまで影響を及ぼす。そのうえ、海洋生物地理区の境界が位置し、しかも国民への供給絶たんばく質の 2 割が魚介類である。こうしたわが国の状況を踏みると、温暖化やそれに伴う環境変動に対する日本列島周辺域の海洋生態系の応答様式を理解することは非常に重要である。

そこで、私は長寿命の海生底生動物種への温暖化の影響を予測するための研究を行つた。長寿命種を対象としたのは、再生産までの期間が長いので温暖化の影響を受けやすいからである。そして研究目的を遂行するため、前期更新世の日本海陸棚で堆積した大桑層で温暖化現象に伴う貝類相の変遷を調査した。同層には、対馬海流がもたらした温暖化による暖水系貝類から暖水系貝類への変遷が見られる (Kitamura et al., 1994)。そして、ようつて大桑層の化石記録は、今後日本北方海域で起こりうる温暖化に伴う生物相の変遷のアナロジーと見なせる。大桑層の暖水系貝類相の主要構成種が絶滅種であることや絶対年代が得られないという欠点もあるが、調査範囲が比較的大きく、温暖化現象に伴う貝類相の変遷過程を 10 回以上観察できので、再現性を評価できるというメリットがある。また、化石記録の時間的平均化的程度は内生二枚貝の産状から評価し、温暖化の情報は浮遊性有孔虫は短寿命かつ生活様式が単純なので、海洋環境の変化に迅速に応答するからだ。

海水系貝化石種から暖水系貝化石種の移行順序を検討した結果、移行様式には 2 つあることが判明した。第 1 は暖水系貝類に暖水系貝類が混在するというタイプである。寒暖両水系生物の地理境界では、数百年単位の気候変動によって両要素の侵入・撤退が繰り返しここる。これらの生物の遺骸は、その後さらに時間的平均化を被るため、両要素が混合した化石記録へと変質する。よって、第 1 のタイプは、対馬海流の流入と平行して寒暖両水系の生物地理境界が温暖化に伴つて単純に北上したことによって生じたと解釈できる。注目すべきは第 2 のタイプで、暖水系貝類の消滅後、しばらくして暖水系貝類が出現するのである。例えば、同位体ステーリングから 1 の変換期では、対馬海流の流入の代替記録である暖水系浮遊性有孔虫の出現後に、暖水系貝類とが生息しなかつた環境が一時的に現れたのである。この環境は温暖化現象に伴つた水温の年格差の増大による (Kitamura et al., 2000)。前期更新世の氷期一間氷期サイクルにおいて、退氷のタイミングは 4.1 万年の周期の地軸の傾きが仰加する時である (Labeyrie et al., 1991)。つまり、北半球の夏期と冬期の日射量の差は時間とともに大きくなつていくので、対馬海流の流入開始には、夏期水温の上昇速度のほうが冬期水温の上昇速度よりも早かつた可能性が高い。この水温の年格差の増大で、暖水系貝類に関しては絶滅率が移入率を上回つたため地域的に絶滅し、一方暖水系貝類に関しては幼生が無効分散に終わつたため、両水系の貝類の生息しない環境が一時的に出現したと考えられる。

氷期一間氷期サイクルを駆動する放射強制力は太陽放熱の変化によるので、現在進行中の温暖化現象の放射強制力(温室効果ガス)とは異なる。しかし温暖化により夏のアシモニンスーンが活発化し、その結果東シナ海の沿岸水が発達すると、夏期の対馬海流の水温は上昇することとなる。したがつて、温暖化に伴なつた年格差の増大は起こる可能性は十分あり、その場合には北海道周辺域の内側陸棚の貝類相に大変化が生じ、最悪の場合空白地帯が生じるかもしない。こうした温暖化現象による日本北方海域の浅海生態系の変化に関する基礎資料を蓄積するため、私は地質調査所(現産業技術総合研究所)が同海域において採取した貝類試料から地理分佈情報を探査を行つて、さらに現在よりも 1℃ 温暖であつた中世温暖期の化石記録の獲得とその解釈から 2030 年頃の同海域の環境・生態系を予測する研究作業を準備中である。

## 諫早湾潮止めに伴う貝類群集の変化

佐藤慎一（東北大学総合学術博物館）

### 1. はじめに

急激な環境変動に伴う生物群集の時間的变化、すなわち優占種の大層死滅とその後の生物の侵入過程の解明は、古生態学における最大の関心事のひとつである。古生代末期や中生代末期などに生じた生物の大層絶滅事件も、第四紀に見られる氷河性海水準変動に伴う生物群集の変遷も、そしてまた、いま我々の目前で生じている人間活動に伴う生態系の改変も、それを引き起こす主体や時間スケールには大きな違いがあるにしても、生物の反応としては共通する点が多いのではないかと考えられる。

有明海の諫早湾奥部では、3,550ha の干潟・浅海域を全長 7,050m の潮受け堤防によって閉め切る「潮止め」が、1997 年 4 月 14 日に完了した。演者は、長崎大学教育学部の東幹夫教授らと共に、諫早湾調整池における潮止め前後の水質の変化と、それに伴う底生生物相の時間的变化を詳細に追跡した。これと類似の現象は、例ば海退期の砂州形成による潟湖の閉塞などとして、過去にも自然現象として頻繁に生じるものと想像できる。

本論では、諫早湾潮止め前に見られた貝類群集の変化を報告し、現在と過去に見られる急激な環境変動に伴う底生生物の反応の共通性について考察する。

### 2. 潮止め前の調整池内で見られた貝類群集の変化

諫早湾調整池内の 22 定点において、潮止前 1 回 (1997 年 3 月) と、潮止後 7 回 (1997 年 5、8 月, 1998 年 4、8 月, 1999 年 7、10 月, 2000 年 7 月) の採泥調査 (Ekman-Birge 採泥器 : 0.02 m<sup>2</sup>) を行い、1 mm の筋に残った貝類標本を同定した。その結果、潮止め前に多く見られたコケガラス *Modiolus (Modiolus) metcalfei*、サルボウ *Scapharca sativa*、シズクガイ *Theora fragilis* など 18 種の海生貝類は、調整池の底層水塩分が 10% 以下になった時点 (1997 年 8 月) で完全に死滅した。これらの種は、自然状態においても生息範囲が塩分 10% 以上の部分に限られている。従って、これら海生貝類の生存を規定する要因として、塩分 10% 近くを境とした水質の変化が考えられる。

### 3. 今後の展望

今後は、水門開放後の諫早湾調整池において、海進期を想定した貝類群集の時間的变化を観察したい。韓国西北部の始華 (シファ) 地区では、諫早湾より大規模な干拓工事 (干拓面積は諫早湾の 5 倍以上) が行なわれたが、調整池の水质悪化を防ぐことができず、現在では水門を解放して調整池内に海水を取り入れている。この水域では、潮止め前から水門開放後までの底生生物の変化の様子を、現地の研究者らがモニターしている。彼らの成果と将来の諫早湾における観察データを比較し、それらに見られる共通点を明らかにすることは、例えは淡水湖に海水が流入した際に見られる底生生物群集の時間的変化を理解する上で、極めて重要な情報を我々に提供してくれるに違いない。

## 水質環境の変化と植物生態系

水産総合研究センター 漢戸内海区水産研究所 板倉 康

- はじめに  
内湾域は様々な意味で人間活動の影響を大きく受ける海域であると考えられる。例えば、陸域における生活排水や農業排水あるいは産業廃水は、河川を通じて内湾の水質環境に影響を与えるであろうし、沿岸における埋め立ては、流れに影響を与えたり、漁場・干鳥等の消失を招いたりして沿岸生態系に影響を与える原因になると推察される。内湾における水質の変化が植物プランクトンの質的な変化(種組成)に与える影響を把握するためには現場調査を実施する必要があるが、海水中のプランクトン組成は季節的に変動するため、ある水域における種組成や優占種を総合的に把握するために年間を通してモニタリングが必要となり、多くの時間と労力が求められる。演者らは、内湾で頻繁に観察される浮遊珪藻類の生態を調査する中で、珪藻類の休眠期細胞(休眠孢子及び休眠細胞)が海底泥中に多く存在し、海水中に出現する珪藻類休眠期細胞の組成と底泥中の休眠期細胞の組成がよく一致することを見いだした。底泥中の休眠期細胞は、海水中に出現した種の休眠期細胞が海底泥中ににおいても優占しているものと考えられる。そこで、その水域における珪藻類休眠期細胞の組成を調べることが可能となる。海底泥中の珪藻類休眠期細胞密度は顕著な季節変動を示さないため、モニタリングに必要とされる時間と労力は、海水中の珪藻類のモニタリングの場合と比較すると少なくて済むものと考えられる。本講演では、瀬戸内海と英虞湾で実施した珪藻類休眠期細胞密度の調査結果を紹介し、各水域における水質環境と珪藻類の組成との関係について考察する。

### 2. 海底泥中の珪藻類休眠期細胞分布密度と水質環境

海底泥中に存在する珪藻類休眠期細胞密度の計数には、赤潮プランクトンのシスト計数にもよく使われる終点希釈法を用い、東部瀬戸内海(72点:播磨灘、大阪湾、紀伊水道)、西部瀬戸内海(98点:広島湾、伊予灘、別府湾、周防灘)、三重県英虞湾(5点)の3水域で調査を行なった。各調査点において柱状採泥器を用いた採泥を実施し、採泥から約1ヶ月以内に、終点希釈法による海底泥中の珪藻類休眠期密度の計数を開始した。今回計数実施した各水域の海底泥からは、*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp. の3つの分類群の珪藻類が頻繁に出現したので、本講演では、これら3つの分類群の休眠期細胞密度の水平分布の特徴について解説する。

今回の調査結果から、*Skeletonema* の休眠期細胞が播磨灘北部沿岸と大阪湾の東部沿岸、および広島湾で優占していること、*Chaetoceros* の休眠期細胞は播磨灘南部の広い範囲と大阪湾の数点、紀伊水道、広島湾、周防灘、別府湾、英虞湾で優占していることがわかった。また、*Thalassiosira* の休眠期細胞は、主に各水域の比較的海峡部に近いところで優占して存在していた。以上のように、底泥中に優占して存在する休眠期細胞が水域によって異なる分布傾向を示すことが明らかになつた。

上記に示した休眠期細胞の分布の特徴のうち、東部瀬戸内海における結果について、海水中に出現する珪藻類の栄養細胞に別する既往知見を参考にして考察したところ、播磨灘北部・大阪湾・紀伊水道から播磨灘南部の3つの水域において、底泥中で優占している休眠期細胞の種類は海水中に出現する栄養細胞の組成とそれぞれよく一致していることがわかった。珪藻類の休眠期細胞は、珪酸質の蓄積等によつて栄養細胞より比重が大きくなり、形成後はみやかに沈降するものと考えられる。すなわち、休眠期細胞分布の特徴は、環境特性の異なるそれぞれの水域に適応した種類の珪藻類が水中で卓越した結果、近傍の海底泥中にそれぞれの休眠期細胞が多量に供給されていることを示すものと考えられた。

上述の各水域で大きく異なると考えられる水質環境のひとつとして、河川水の影響が考えられる。播磨灘北部や大阪湾では一級河川を通して多量の栄養塩が流入し、他の水域と比べて栄養塩濃度が高く富栄養化が進行している。海水中に優占する珪藻類と栄養塩濃度の関係については、*Skeletonema* は栄養塩濃度が非常に高い水域(過栄養水域)を指標する生物であり、*Chaetoceros* はそれと比較するとやや栄養塩濃度が低い水域(富栄養水域-貧栄養水域)を指標する生物であるという報告がある。そしてこのようないくつかの生物による判定の結果から、播磨灘北部沿岸と大阪湾奥部から東部沿岸が過栄養水域であることが示されている。今回の調査結果においても、播磨灘北部沿岸と大阪湾奥部から東部沿岸、広島湾といった河川水の影響をより強く受け、富栄養化していると判断される海域では、海底泥中に、*Skeletonema* の休眠期細胞が優占し、河川の影響が少ないと思われる播磨灘南部から紀伊水道にかけての水域や、伊予灘、英虞湾では、*Chaetoceros* の休眠期細胞が優占して存在していた。以上の結果から、海底泥中の珪藻類休眠期細胞の組成を調査すれば、その海域の水質環境についての判定が可能であることが示唆された。

## 過去数 100 年間の環境変化と生態系 松岡數充（長崎大・水産・沿岸環境学）

古生物学は環境修復や環境保全にどの様に貢献することができるのでしょうか。一つの答えは人間活動が地域生態系を通して地球生態系にどのような影響を与えてきたのかを自然科学としての地質学や古生物学から実証すること、すなわち環境と生態系の変遷過程を明らかにすることである。それには以下の点に留意しなければならない。

- 高精度時間分解能：かつては自然的な地球生態系の一部でしかなかった人間活動が強化したことによって、それに影響を与えるようになつたのはおよそ 2×10<sup>3</sup> 年前以前である。従ってその過程を知るには 10<sup>3</sup> 年オーダーの環境変化を明らかにしなければならない。
- 観測機器を用いた環境モニタリングは早く取り組んだところでも過去数十年間程度の測定結果しか残されていないことが多い。またこのような観測や観察は生態系に顯著な影響が表れてから開始されるのが常である。環境因子にもよるが、数十年間程度で認められる変化は地球環境変動においてどの様な位置づけになつているのかの認識も重要な要素である。それには観測機器を用いた結果を、10<sup>2</sup>～10<sup>4</sup> 年オーダーの時間経過の中でとらえ直す必要がある。

2. 環境指標としての（古）生物の特性を十分に活用すること、生物はまだ機器で観測し得ない因子も含んだ生態系の一員として存在している。現在の観測手法は環境因子を個別に測定するが、生物は観測対象となっていない因子も、あるいはそれらの相互作用も含んだ生態系の一員として存在している。つまりは環境を総合的に反映していると言える。これは特定生物を環境指標として捕らえる視点である。例えばはかゝつての東京湾や瀬戸内海、また最近の有明海では水質環境破壊によって赤潮や青潮が大規模に発生し、大規模かつ深刻な生態系の変容が引き起こされた。それを受けて策定された種々の排水規制によって栄養塩濃度や COD など物理化学的数値は低下し、水質が改善されつつあるとされる。しかしその一方で、水質改善が進んだとされるにものかわらず、かつてその海域の生態系は戻つていよいことが指摘されている。測定結果では各環境因子が環境悪化以前の状態に戻りつつあるが、その当時の生態系に戻つていないのである。かつての生態系（原生態系）がどのようなものであったのかの判断は化石記録に基づかざるを得ないのである。これは我々人類が生態系の一部として存在していることに注意を向ければ、修復や保全すべき環境は物理化学的数値によって表されるのではなく、最終的には生態系に基づくべきであるとの視点をもたらす。

ここ 30 年間で世界的規模で植物プランクトンによる赤潮や貝毒の発生件数が増加していると書われる。これまで出現記録の無かった種類が突然に多量に発生し、赤潮や貝毒を引き起こしているのである。その要因として一つには原因種の由来と発生域の水質環境の変化が考えられている。この問題に対しての古生物学的研究事例を紹介する。

### 1. 新奇出現種は帰化生物か。

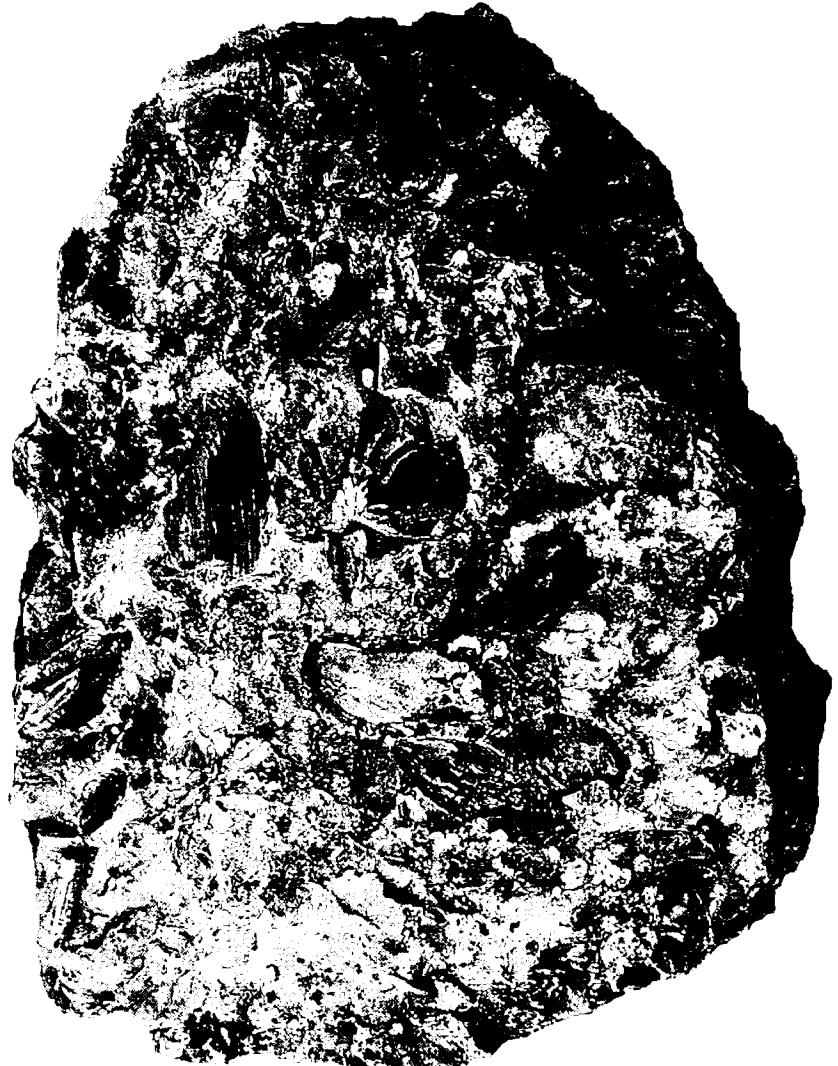
この課題はまさにある海藻の原生種系はどの様なものであったのかを尋ねてている。近年の大容量かつ長距離の物質輸送能力の増大により、目的としない物質（生物を含む）が人為的に移動している。陸上生物では枚挙すべきこのような事例は多数にのぼる。また海域でも大型動物では過去に多くの種が帰化している。微小なプランクトンも条件が許せば例えばパラスト水や貝類養殖における稚貝の輸送などやはり人為的に移動することがある。

しかし、プランクトンのような微小生物の出現記録は種レベルで正確に残されていないことは少なく、該当種が在来種である可能性も考えなければならない。そのいずれかを明らかにする手段が堆積物中に残された化石記録である。  
*Gymnodinium catenatum* は無殻浮遊毛藻で、麻痺性貝毒原因種として知られ、オーストラリアではパラスト水などにより他海域から人為的に侵入、定着したとされる。日本では 1986 年に山口県仙崎湾で最初に本種が麻痺性貝毒原因種である事が確認された。本種の分布は現時点では西日本海域に限られているが分布記録は拡大しつつある。大村湾では約 280 年前の、伊万里湾では約 175 年前の堆積物から本種のシストが確認された。このことは本種が栄養細胞での確認以前にこの海域に侵入していたことの根拠となる。西日本沿岸域での *G. catenatum* は分布域が拡大しているのではなく、検出事例が増大しているのである。

### 2. 帰化石群集から水質環境の変化を読み取ることは可能か。

すべての生物（群）の存在はある環境を反映していることは自明である。水質環境に関する議論は少なく、生物生産量としての考察されてきた。河川から流入する栄養塩が蓄積されやすい海域では栄養塩の増加に伴つて珪藻やバクテリアなどが増殖する。その結果、これらを捕食する底層浮游貝類が優占する浮游毛藻シスト群集は、珪藻類や他の小型植物プランクトンが多く増殖する栄養塩に富んだ水質環境を示していると考えられる。Protoperidinoid 類や DiplopsaIID 類の高出現率や、從属栄養型浮游毛藻シストの増加は富栄養化の進行を反映していると考えられる。

# 化学合成化石群集の 研究手法と今後の研究展望 —化石産状と時空分布を中心に—



研究がなされたいた相模湾周辺域の現生・新生界化石化合生物群集の生態系についてさまざま分野からの研究が集約された。しかしながら、日本国内の他地域の中・新生界から相次いで発見されている化石化合生物群集については、それらの化石化合生物群集の構成を互いに比較し、化石化合生物群集の認定基準や還元的生態系の成立のための背景、化石化合生物群集の時空分布のパターンなどについて互いに議論し整理する機会がなかったといえる。例えば、化石化合生物群集の出現の要因についても、断層や褶曲帯による還元的表層底質による還元環境による説、海水準変動に伴うメタンハイドレートの融解・湧出によるものとする説など、さまざまな考え方方が提出されているが、仮説の検証過程に関して研究者が一同に会して互いの事例を比較検討する機会が少なかつた。また、(3) の課題に関しては、それらの構成分類群を突き合わせたり、例えば二枚貝全体の生活型の進化史に照らして化石化合二枚貝の生態進化に関して議論を整理する機会も設けられていなかつたといえる。

本シンポジウムの目的：本シンポジウムでは大型化化石群集をフィールド観察でのマルクマールに、近年統々と報告されている化石化合生物群集の時空分布とともにに整理し、互いに比較することで、化石化合生物群集の形成条件・背景・変遷について議論する土台を形成することを目的とする。また、化石化合の場が二枚貝全体の進化の中で占める位置づけに関する議論を提示してみたい。

本シンポジウムの構成：提供される話題は、主として大型底生動物化石、とりわけ軟体動物化石を研究対象とし、以下のようないかくとも指向性を意識して路線として路線を構成した。まず開場が、各地の浅海相から産出する化石化合生物群集とその意義について報告し、化石化合生物群集の地質学的な意義についての從来の提え方に問題提起を行う。これに対し、堆積盆のテクトニクスや海水準変動などの背景が比較的詳細に捉えられている複数の新世代堆積盆において、時空分布や産状の実例としては天野・菅野が新潟県上越地域の新第三系について、前弧側の実例としては延原が静岡県掛川地域の新第三系について、さらに小笠原が房総半島の新第三系シロウリガイ新化石の産状例について報告する。

次に、分類群全体の進化の中で化石化合生物群集の位置について報告する。地質時代を通しての化石化合生物群集の研究についての展望が議論されることは意図したい。

そして最後に、近年北海道の白亜系から発見された化石化合生物群集について報告する。田中ほかが、それぞれ化石産状および構成分類群について報告する。近藤の視座も考慮に入れつつ、白亜紀～新生代の化石化合生物群集の分類構成・産状・成立の背景などを比較・通観したい。従来、新生界からしか認められていないかた分類群の産出が確認されており、化合成生物群集の時代変化に関する議論に関してもステップ・アップを計りたい。

21世紀のキーワードとして地球上で起きている物質循環の解明と生物多様性の問題が挙げられる。化合成生物群集の時空分布・進化の問題はこれら双方に絡んでおり、古生物学から情報発信をする上で重要な対象であることを本シンポジウムを機会に具体化してみたい。

## 課題別シンポジウム主旨 化合成化石群集の研究手法と今後の研究展望 一化石産状と時空分布を中心にして

化学合成生物群集は、1970年代後半に東太平洋の熱水噴出口で発見されて以来、20世紀における最大の生物学的研究のひとつとして世界中の耳目を集め、1980年代～90年代にかけては、熱水・湧水域にとどまらず様々な還元環境から、現生・化石を問わず化石化合生物群集の発見・再認識が相次ぎ数多くの研究がなされてきた。特に日本周辺では付加体域・プレート境界域における総合的海洋調査および陸上セクションでの地質学的著しい進展を背景に、シロウリガイ類を中心とした化合成生物の分子系統学、生化学、生態学、タフォノミー、地球化学などさまざまな観点からの総合的な解析がなされ、湧水域の生態系の一般像はひとまずは確立されたといえる。

しかしながら、「地球史を通して見たとき、化石化合生物群集の分布・構成・生態は地球環境の変動に対しどのように応答し進化してきたのだろうか」というシンブルかつ正統な古生物学的課題について我々は未だに明確な理解像を提示するに至っていないのではないか？ 化合成生物群集は底質や地下の物質循環の鋭敏な指標であり、地球環境の変動、とりわけ物質循環との関連において重要な意味をもつていている。またそれらの生態系の進化・変遷の過程は特異な環境下における生物進化の一つのモデルケースとしても興味深い課題である。一般に深海生態系のイメージの強い化石化合生物群集は、附着の衝突や競争争にも耐えうるレフュージアとして極めて安定な印象がもたらされているが、化石化合生物群集の時空分布自体はテクトニクスや地球環境変動に鋭敏に対応して拡大・縮小を繰り返し、その度に化合成生態系の分類群の構成がシャッフルされ加入・改訂を受けてきた可能性もある。

21世紀に古生物学者、とりわけ野外科学を中心に働く研究者がこのような課題において立脚できるポイントはどこにあるのだろうか？ 以下の3点をあげてみたい。

1) 時空分布像の解明：過去の化石化合生物群集を認定し、その生態系成立の背景を特定し、それらの時空分布をトレースすることができる。

2) 物質循環の理解への貢献：現生コロニーでは観察困難な当時の地下断面の様子を化石産状の解釈から詳細に復元できる。これとともに地質的な時間スケールでの海底環境の変動や地下物質の挙動をとらえることも可能である。

3) 生態進化（Ecoevolution）：分類群全体の進化の中で化石化合の場が果たした役割について再検討する。レフュージアとしての機能だけでなく、科レベルでの分類群の起源そのものが化合成生物の生態に求められるケースはないかなど、作業仮説をもとに上記の時空分布と産状にあわせて系統・機能形態など総合的な検討を試みる。

## 浅海相から産出する化学合成群集とその意義

間嶋隆一（横浜国大・教育人間科学）

### 問題設定

堆内神の現生陸棚（元新世：間嶋他, 2000）と関東地域の新生界外側陸棚相（鮮新世～更新世：間嶋他, 1996；柴崎・間嶋, 1997；第・間嶋, 1998）などから、巻長 10cm に及ぶ大型介二枚貝類を主体とした貝化石群集が次々と発見された（間嶋, 1999）。これらの群集はツキガイモドキ類、キヌタレガイ類など化学合成細胞を体内に共生する二枚貝類からなる。海底や礫頭の貝化石群集部は基質が炭酸塩によってコンクリーション化し、炭酸塩の炭素の安定同位体比 ( $-40\text{--}600/\text{‰}$ ) は、貝化石密集層形成時に高濃度のメタンが存続していたことを示した。これらの事実は群集がメタン湧水に依存する原地性化学合成群集であることを示す（間嶋, 1999）。

以上の研究成果から、化学合成群集の従来の定説に觸れる次のようないかがかり——化学合成群集は、湧水や豊元の環境さえあれば水深に依存しない可能性が高い。

1) 化石化合群集は深い水深の指標となるのか？——化学合成群集は、湧水や豊元の環境さえあれば水深に依存しない可能性が高い。  
2) 化石化合群集の産出は、断層、滑曲、不安定な堆積環境など周囲の特定の地質構造の指標となるのか？——陸棚相から産出する化学合成群集は、堆質岩から自生的に産出し、周囲の堆質岩に湧水の通路となりそつ明瞭な地質構造を欠いていることが多く、地質構造と群集の産出は、必ずしも対応していない可能性が高い。

3) 現在の陸棚に、化学合成群集がほとんど発見されていないのはなぜか？——過去の陸棚相堆積物からは化学合成群集が高い頻度で産出するにもかかわらず、同様な環境の現在の海域に現生群集がほとんど生息していない可能性が高い。すなわち、現在と過去では陸棚の環境が異なる時刻があつたのではないか。  
4) では、陸棚域の化学合成群集の産出は何によって規制されているのか？——1), 2), 3) の産出上の特徴はメタンハイドレートの分解を湧水の起源とする以下の仮説によつて説明が可能である。

### モデル

(1) 化学合成群集とすれば日本の場合シロウリガイ類が注目されているが、シロウリガイ類化石は一部を除いて異地性の群集しか示さない（間嶋, 1999）。一方本研究の対象であるツキガイモドキ類、オウナガイ類、キヌタレガイ類からなる群集は、泥質底に生息し、化石の多くが原地性の状態を示すところから、生息場の復元が容易であり、研究対象としてシロウリガイ類よりも優れている。

(2) 陸棚域の化学合成群集は、深海の群集とは全く異なった湧水の要因に規制されている可能性がある。相対的海水準の変化によるメタンハイドレートの崩壊が陸棚域の化学合成群集の繁栄を規制するとするモデルは、堆積相解析と示相化石から推定した局所的な相対的海水準変動から検証可能であり、モデルとして優れている。

モデルの検証ためには何を明らかにすれば良いのか？

(1) 日本全国の新生界浅海相（陸棚相～斜面上部相）から産する化学合成群集の産状を調食し、貝化石の群状、コンクリーションの発達状況、周辺堆積物との関係を詳細な地質調査から明らかにする。具体的な調査対象となる地層は、房総半島と三浦半島の上締層群小柴層（船・間嶋, 1998）、柿ノ木台層（柴崎・間嶋, 1997）、山形県の中新統本郷層、北海道の始新統大曲層、始新統三毛別層、宮崎県の鮮新統鍋屋層で、陸棚相からコンクリーションと共に生存する自生的な化学合成群集の存在を確認している。

(2) 上記の群集产地の階位的位置をシーケンス層序学的手法を用いて堆積体に位置付け、特に海退相からの関連を調べる。現在までの調査では、小柴層と高鍋層の群集は上方粗粒化を示す明瞭な海退相から産出していることが判明している。

(3) コンクリーションの炭素の同位体比から、これらの群集がメタン湧水に依存していることを確認し、個々の群集の消長を海水準の変化と湧水との関係から復元し、上記モデルの正当性を評価する。

### モデルが検証された場合の意義

浅海域の化学合成群集が、汎世界的な海水準変動などによってその産出を規制されていたとしたら、海水準が低下しつつある時期に、全世界の浅海域で化学合成群集が一齊に繁栄したという主張が導かれる。浅海域の化学合成群集は、地質構造ではなく、海水準変動によって、その産出をコントロールされていたのである。現在という時代は、短期的には、定期的に見れば海水準が安定なし上昇しているので、浅海域でメタンハイドレート起源のメタン放出は起こらず、現生群集がほとんど確認されない理由が説明され、陸棚域の化学合成群集の生息条件が判明する。

化学合成群集は、太陽光エネルギーに直接的に依存しないため、巨大隕石の衝突や全面的核戦争による地殻冷却化（後の冬）にも影響を受けずに生息し続けることのできる独立した生体系として世界的に注目され、多くの研究が行われている（Gage and Tyler, 1991など、多数の文献あり）。これまでテクトニクスに産出が規制されていると考えられていると見えられた化学合成群集が海水準や水温の変化に産出が規制されていることが明らかになれば、化学合成群集の研究に大きな前進をもたらすであろう。

### 浅海域の化学合成群集の研究意義

日本古生物学会 2001 年年会  
シンポジウム 講演 3-3-2

(1) 化学合成群集とすれば日本の場合シロウリガイ類が注目されているが、シロウリガイ類化石は一部を除いて異地性の群集しか示さない（間嶋, 1999）。一方本研究の対象であるツキガイモドキ類、オウナガイ類、キヌタレガイ類からなる群集は、泥質底に生息し、化石の多くが原地性の状態を示すことから、生息場の復元が容易であり、研究対象としてシロウリガイ類よりも優れている。

(2) 陸棚域の化学合成群集は、深海の群集とは全く異なった湧水の要因に規制されている可能性がある。相対的海水準の変化によるメタンハイドレートの崩壊が陸棚域の化学合成群集の繁栄を規制するとするモデルは、堆積相解析と示相化石から検証可能であり、モデルとして優れている。

## 新潟県上越地域の新第三系産シロウリガイ類化石の産状と分布

天野和孝（上越教育大学）・菅野三郎

を含む砂質泥岩中に合弁で散在的に産出する。他の種を随伴しない。難波山背斜西翼地域と軸部付近に分布する。

上越地域は北部フォッサマグナ北端に位置し、新第三系が発達している。本地域の新第三系は泥質岩を主体とし、シロウリガイ類化石を産出している。これまで、上越市西部の新第三系上部から *Calyptraea pacifica* Dallが、松之山地域の鮮新統黒倉層から *C. nipponica* Oinomikado and Kancharataが、怖崎地域の中新統小萱層から *C. sp.* が報告されている (Kanno et al., 1989; 天野・菅野, 1991; 天野, 1994; 上田ほか, 1995)。上越地域では上記以外にもシロウリガイ類化石が産出しているが、ここではこれまで報告された化石も含め、産状、地質構造との関係、時代的分布について総括する。

*Calyptraea pacifica* はオホツク海・ベーリング海の水深500-700mの泥底に生息している (Higo et al., 1999)。本種は上越市西部の上部中新統能生谷層、下部～上部鮮新統名立層、牧村の下部鮮新統黒倉層上部より産出している。産出する岩相としては石灰質團塊を含む黒色～暗灰色泥岩が多く、類似したサイズの成貝のみが合弁で散在的に産出することが多い。 *Solemya* spp., *Conchoecia disjuncta*, *Lucinoma acutimacula*など化学合成群集に特徴的な種のほか *Nuculanidae* や *Neptunea*などを随伴することがある。上越市西部では難波山背斜軸部や西翼地域に分布し、牧村では真光寺背斜軸部に分布する。

*Calyptraea nipponica* は松代・松之山地域および牧村の下部鮮新統黒倉層上部より産出し、黑色泥岩中の石灰質團塊中に合弁個体が密集する。松代では石灰質團塊の大きさは約1.5mで幼貝から成貝まで含まれ、*Aglia* (*Truncatula*) sp., *Conchoecia disjuncta*, *Lucinoma* sp., *Neptunea* sp. を伴う。シロウリガイ類の化石生態模を示すものである。松代・松之山地域では松之山背斜軸延長部、山中背斜軸部、牧村では真光寺背斜軸部に分布する。

上越市西部の中部中新統難波山層からは *Calyptraea pacifica* より大きく、*C. nipponica* より横長で、腹縁部がわずかにくぼむ *C. sp. A* が産出している。保存状態はあまり良くなく、若干変形している。石灰質泥岩層 (厚さ20cm) の断面中に合弁で密集するか、黒色で石灰質出塊

怖崎地域の黒岩層辺の上部中新統小萱層および牧村の下部鮮新統黒倉層上部から産出している *Calyptraea* は横に長く、腹縁部がくぼむ。難波山層の標本が変形していること、難波層産の標本よりも大型で、時代的にも新しいことから、*C. sp. B* として区別する。上田ほか (1995) が *C. sp.* として図示したもののは比較的小型の本種の標本である。怖崎地域黒岩の产地は2ヶ所あり、そのうち1ヶ所が上田ほか (1995) の产地で、安山岩の貫入により変質した石灰岩の角礫岩からなる。ここでは、隨伴種として *Bathymodiolus* sp. のみを伴う。他の1产地は砂岩泥岩互層中に挟まれる石灰岩層 (層厚3m) で、本種の合弁個体 (幼貝～成貝) のみが密集している。両产地ともに黒岩背斜軸部に近い。牧村小平では黒色泥岩中に大型の合弁個体が密集して産出する。

*Conchoecia* sp., *Lucinoma acutimacula*, *Neptunea* sp. を伴い、小背斜軸部に分布する。以上をまとめると、*Calyptraea* は上越地域では中新世後期から鮮新世前期に多く見られ、*C. pacifica* を除けば、他の種は背斜軸部周辺に分布することが明らかとなった。また、*C. pacifica* は石灰質團塊を含む黒色泥岩に散在的に産出し、他の種のように密集成して石灰岩、石灰質泥岩を形成しない。さらに、種が異なるても類似した化學合成群集の特徴種を随伴する。中新世後期から鮮新世前期は東北日本弧の隆起上昇期に相当し (例えば、新基, 1977) 、背弧海盆には油田・ガス田の背斜トラップが形成されつつあり、上越地域の *C. pacifica* を除く3種はこれに由来するメタンに依存していた可能性がある (菅野, 1998)。現在でも油田地塊に化學合成群集が認められており (Kennicutt et al., 1985) 、*C. pacifica* を除く3種は背斜軸部に分布することからこのことが支持される。また、こうした場所では幼貝から成貝まで見られ、石灰岩や石灰質泥岩を形成するほど密集していることから安定なメタン供給があつたことが示唆される。一方、*C. pacifica* は必ずしも背斜軸部に沿って分布せず、大きな類似した個体からなる。また、有機物の供給が多かったという証拠もないことから、川嶋 (1999) が示唆し、Kamenev et al. (2001) が述べているようにメタンハイドレート起源の冷湧水に依存していた可能性がある。

## 前弧海盆における化学合成化石群集の分布と産状 一静岡県掛川地域の新第三系を例として

延原尊美（静岡大学・教育学部）

プレート境界付近の深海底における化学合成化石群集については、1980年代後半～1990年代にかけての集中的な海洋生物群交代や深海計水柱による調査を通して、それらの生息場に関する構造的・生態学的背景がほぼ明らかされたといえる。一方、前弧海盆内（陸棚～陸棚斜面域）における化学合成動物群集の分布や背景となる生息場の条件については未だ部分が多く、化石資料から的情報不足が貢献する要因であるといえる。静岡県西部の相良・掛川両地域では、フィリピンプレートが本州弧下へ沈み込む過程で形成された中中新世～前更新世の前弧海盆堆積物（相良層群・掛川層群）が広く露する。これまで相良・掛川堆積盆地においては、陸棚斜面に堆积した塊状シルト岩からなる上方層（間鴨ほか、1990）や満水層（Kanie et al., 1992; Nobuhara and Tanaka, 1993）、およびダイビングサイトからなる礁之内層（延原・高取、1994, 1999）から、シロウリガイを優占種とする化成化石群集が報告された。生息場の条件については、これまでさまざまな可能性が示唆されてきた。例えは、中陸域における貧酸素水塊（満水層、1999）、堆積盆地における断上断層の活動（礁之内層、延原・高取、1999）、海水位低下によるメタンハイドレートの分解・湧水（伊藤、1999）などである。しかしながら、それらの化成動物群集を支える貧酸素水塊（満水層、Nobuhara and Tanaka, 1993）、ターピタイトによる大崩の有機物の運搬（礁之内層：延原・高取, 1999）、堆積盆地における断上断層の活動（礁之内層、延原・高取, 1999）、海水位低下によるメタンハイドレートの分解・湧水（伊藤、1999）などである。しかしながら、複数の化成化石から的情報に基づく化成性状の比較や、化学合成化石群集の時空分布に関するより詳しい検討が十分ではなく、相良一世川川河口付近における化成動物群集の生息場を規定する条件は未だ明かにされていない現状にある。

今回、著者は上方層および満水層におけるシロウリガイ類化石の未報告の複数の産地の情報および化石資料を検討した。これらの産地の露頭はすでに消滅しており現地での観察を行うことができないが、シロウリガイ類化石を多數含む化成性状が保全・保存されており、それらの観察の結果、新見知が得られたので報告する。さらに、それら産地の層位分布をテクニクスや海水変動のバーテンと照らし合せると、前弧海盆内のシロウリガイ類群集の生息場の条件について推測した。

なお、今回の調査・研究において以下の方々に情報提供及び化石資料の検討の機会を与えていただいた。上方層（掛川市龜ノ甲付近）：鶴西清教授、北里洋教授、近藤謙生博士、齋田達博士、田辺楓氏、武木俊介氏、後藤智徳氏、杉野孝雄氏、愛正博氏、富田進博士、水野吉昭氏、横須賀市自然・人文博物館、瑞浪市化行博物館、（近）：小澤智子教授、雪江康光博士、富田進博士、水野吉昭博士、水野吉昭博士、水野吉昭博士、（静木政作氏付近）：小澤智子教授、雪江康光博士、富田進博士、水野吉昭博士、水野吉昭博士、（静木政作氏私信）。

土方層のシロウリガイ類群集

掛川市龜ノ甲において、上方層で構成される丘陵群が住宅造成で切り開かれていた折に、多くのシロウリガイ新化石の产出が目撃されている。それらの情報を統合すると、産地は少なくとも4地点あり、これらの中では間鴨ほか（1990）の産地から走向方向に約15km陸側に延長した付近にある。塊状の細粒シルト岩中にはシロウリガイ類化石を多數含む化成性状が認められる。石炭質岩塊の出現については、掛川市石炭質化成性行群（静木政作氏私信）によると、約5m×10mの幅の砂岩岩塊（北里洋教授私信）、1.5m×0.8mの幅の砂岩岩塊（静木政作氏私信）、一部ほどの一枚岩（瑞浪市化行博物館・奥村好次氏私信）である。

含まれている化石のほとんどは殻が溶出しており、同定は一般に困難であるが、千葉県立中央博物館に所蔵されているほぼ完全な化成性（標本番号PSI-2109）を検討したところ、これらの土方層産シロウリガイ類化石はNobuhara and Tanaka（1993）による満水層アケビガイ *Akebiconcha kawamurai* と同定された種と同じ属式をもつことが確認された。群集中には、*Lucinoma* sp. カサガイ類などがしばしば随伴する。また周囲のシルト岩層からは北方起源の淡水性種アヤギラ *Fusitriton argentea* が産出する。なお、これらの産地は底生有孔虫化石群集を検討したChinen and Aoshima（1976）のLox 407と408の間にあたり、その堆積水深は300-400mとされる。

化成性状において注目されるのは、シロウリガイ類化石の産集する化成性状の以下のような特徴である：（1）シルト岩が角礫化作用（brecciation）を被っている；（2）シルト岩にはクラックや空洞が多くみられ、且生浜酸塩鉱物がそれを充填している；（3）合棲個体を多數含み、殻の向きに一定の傾向が認められる；（4）破碎した離散部が密集成している部分は空洞になってしまっており、該成動物の形態成長が認められることがある；（5）シロウリガイ

イ類の殻の表面にはしばしばカサガイ類の殻が附着する。

これらの産地から、これらのシロウリガイ類は原地性でコロニーを形成していたこと、コロニーは下位のシルト層の破碎に伴て放出された冷湧水に依存していたことがうかがえる。湧水は、角礫化作用に伴うシルト岩の溶解のみならず、溶集するシロウリガイ類遺骸が溶出した後のカードハウスマッシュ層としてもその通り道としていたと判断される。

### 満水層のシロウリガイ類群集

Nobuhara and Tanaka（1993）は掛川市成施に露出した塊状シルト岩からアケビガイ *Akebiconcha kawamurai* の多数の化石産出を報告した。チジミゾボラ *Neprunina constricta*などの北方起源の冷湧水種が分布し、底生有孔虫化石群集の示す古水深は約1000mで、この水深は中層水の溶存酸素極小限界附近に相当する。Nobuhara and Tanaka（1993）はシロウリガイ類化石の生息場を貧酸素水塊に由来する原因環境に起因するとした。しかしながら、Kanie et al.（1992）は同産地からシロウリガイ類化石を含む石炭質岩塊の存在を記しており、生息場の背景について再検討する必要がある。

今回、Kanie et al.（1992）で記された石炭質岩塊（横須賀市自然・人文博物館所蔵）を検討したところ、土方層産の石炭質岩塊と同じ特徴が見だされているが、一つは民径2mほどのレンズ状（＝キノコ状）で、厚さ20cmほどの石炭質シルト岩とそれを覆う厚さ10cmほどの化石帶集部からなる。下部の石炭質シルト岩やシロウリガイ類化石を含む石炭質岩塊が充填して構成されており、角礫化作用の際の空隙やシロウリガイ類化石の溶出後の空隙に自生酸素量豊富なシルト岩の間に多孔質な石炭質粘土物が認められる。

また、Nobuhara and Tanaka（1993）の产地より約200m南の地点でもシロウリガイ類化石を含む石炭質岩塊が富山博会上によって採集されている。この石炭質岩塊はシロウリガイ類がシロウリガイ類の表面に付着する形状が認められた。これらのことから、萬水層のシロウリガイ類化石も、貧酸素水塊ではなく何らかの機制による冷湧水の浸出によってその生息場を支えられていたことが明らかとなった。

### 產地の層位分布と湧水機構

上方層・満水層とともに化学合成化石群集が多産する地点は、それそれ半径1kmの範囲に集中しているように見える。現地および剖面の露頭が消滅しており、集中的の層位やその範囲にわたる層位ではないが、産地周間に露出するシルト岩からほんんど大型化石が見つかっていないことも事実である。掛川層群上部のシルト岩層に認められる軟体動物化石群集の分布の全般的な傾向と照らし合わせてみると、冷湧水は特定層位のある限られた水深（冷湧水系種の出現層位と海水準変動の関係をSakai and Masuda（1996）や横山ほか（1999）においておさげたこと）が示唆される。冷湧水を引き起こした原因を特定するために、まずは化学合成群集の出現層位と海水準変動の関係と照らし合わせて考察した。冷湧水層は5th orderの高海水準堆積体の中に位置しており、必ずしも顕著な冷湧水層下の層位に位置しているように見えない。4th orderあるいは5th orderのバラシーケンス層ににおける冷湧水層下には層位が付いておらず、むしろそこから化成群集は認められないが、このレベルの海水準低下によって湧水が引き起こされるならば、多くの層準で化成群集が発見されてもよいはずである。海底下のメタン層がむき出しになり湧水のトリガーとなつたとしても可能であるから、上方層の産地群は3rd orderの高海水準堆積体の中に位置しており、必ずしも顕著な冷湧水層下の層位に位置しているように見えない。4th orderあるいは5th orderのバラシーケンス層ににおける冷湧水層下には層位が付いておらず、むしろそこから化成群集は認められないが、このレベルの海水準低下によって湧水が引き起こされるならば、多くの層準で化成群集が発見されてもよいはずである。最後に、地盤生時のサイミックボンディングによる層位について言及したい。倉本（2001）は天竜第一海底約600mからシロウリガイ類の遺骸群が広がるボックマークを報告し、メタンハイドレートの溶解・ガス噴出のトリガーとして、地震活動により断層沿いに地下の温かい水がメタンハイドレートの安定領域まで流入した可能性を取り上げている。天竜第二海底のようなな付加体域での現象が、そのまま前弧海盆域においてあつまるかについては不明である。しかしながら、今後の化学合成化石群集の発見が相良・掛川堆積盆地内の内座層として分布する満水層とその延長部付近に位置していることは、堆積盆地内の海成地形との関連を示唆している可能性もある。

近年、石花海産からアケビガイの生貝がタカシガイの生貝と混在して採取されており（神谷（2000）の中の私説）、現在においても前弧海盆におけるシロウリガイ類が生息し、化成群集の生態系を構成していると思われる。今後、前弧海盆側において現生と化石双方のデータの充実が期待される。

底に、一部に玄武岩層や破壊性岩層の塊を含み、構造の発達した礫岩層である。また、礫岩の一部は15 cm厚程度のユニットで上方細粒化が明瞭なレイヤーを含んでいる。兎耳溝相とは、規模の大きいもので厚さ5 mで幅20m程度のレンズ状～ボックス状に、塑性変形をしたシルト岩層岩塊や不規則な形態の角状シルト岩塊などとシルト岩塊が含スコリアシルト質マトリックスと混在したものである。

これら千倉層群中のシロウリガイ類化石の産状は、大きく2つのパターンがあるようを見える。その一つは、ペブル大のシルト岩層岩塊が斜面的に卓越するオーソン礁岩中に、破片または多少死後移動があつたと考えられるような状態で大型合併個体が産するタイプである。これは蟹江ほか(1997)の千倉町川口の海岸や忽戸などが代表例である。またもう一方は、シルト岩の礫岩や塑性変形岩塊を含む乱堆積相、いわゆるカオティク相(Chaotic facies)の中に殻が锐利な角を残した状態で断片として産するタイプである。堆積學的研究史的に興味があるのは、この「白浜海岸の乱堆積相断面」には、堆積構造の予測的記載報告がなされており(Imai et al. 1956; Sci. Rep. Tokyo Kyoku Daigaku, Sec. C, no. 33, pp. 185-208, pls. 1-4)。その図版と記載には、Soft rock deformation, unconsolidated rocks, pinched and squeezed, plastic deformation, piled up chunksなどの記述がなされているためである。これららの堆積変形相は、最近ではもちろんプレート論的視点から、その意義が追求されている(飯塚、2001MSなど)。

半深海性シルト岩層岩と乱堆積相の形成過程

シロウリガイ類化石が基本的に破片としてしか産しない乱堆積相は、その基本は泥火山か砂岩ダライクかシートであると考えられる。乱堆積相の末端部分は、然としたターピタイト相と接し、またその整然層から未だシロウリガイ類化石の産出報告はない。このことはシロウリガイ殻を破壊すれば、100倍程度に伸長することを示唆する。とくに大型シロウリガイが一挙に破壊されたすれば、100倍程度に伸長した貝殻の周期性破壊なども考慮する必要があると思われる。シルト岩層岩中のシロウリガイ類化石は、すでに蟹江ほか(1997)により準現地性と判断されているように、多分メタン間連の突發的な噴出による溶岩岩脈が、塑性変形が可能な堆積段階で岩床状に下位層のシルト岩層をともなつて突出したものと判断する。メタン噴出のきっかけは、川崎(1999)では油水伴生動を考慮しているが、後で逃出したものと判断する。この巖岩層の構造は一部に炭酸塩岩や玄武岩層なども含み、オリエンテーションが無く、テクトニックな特徴も考慮する必要があると思われる。シルト岩層岩中のシロウリガイ類化石は、すでに蟹江ほか(1997)により準現地性と判断されているように、その一部は死後移動が少ない状態であることは大型合併殻などの保存状況から容易に支持できる。しかしこのようないニット厚が1 mを越え、全体に10 mに達する平行層理の発達した大規模なシルト岩層岩中に破片として産するものがあり、このような深海期千倉層のシロウリガイ類化石はすでにOgasawara et al. (1994)で報告したが、中型のものと小型の合併のものが3個体得られ、これらとともに産した大変大型のキヌタレガイの仲間(Acharax aff. tokunaga, Yotokunaga)なども報告した。この殻類は現在コンクリートで被覆されており、詳細な産状は再検討できないが、堆積後に形成された多くの小断層が発達する。压碎された泥岩中に合併状態で産している。最近このようなシロウリガイ類と同じような環境的意義をもつと考えられる大変大型のキヌタレガイで殻長が20cmから30cmに達するようなもの(Acharax yokohamensis Kanie and KuramotoとAcharax gigas Kanno)が、三浦半島中新統の葉山層と静岡県富岡～安中層の磯部地区の中新統原田層から報告された(Kanie and Kuramoto, 1995; Kurihara, 1999; Kurihara, 2000)。これらの化石が産した環境は、底生有孔虫化石群や施件する成層コンクリーションや貝殻などの大規模な殻類を含む化学合成化石群であるといわれる。蟹江ほか(1999など)、このようなキヌタレガイ類の大型貝殻の年輪についても、メタンなどの湧出環境の繰り替期間などに対応して研究を進めることもある。さらにシロウリガイ類の堆積度の見積もりも、その産出量を追及するうえで重要な意味をもつと考えられる。また房総半島では、千倉層・間崎(1997)によつて、更新統ホネ層からLithothoma aokii Hirayamaを主体とするメタン依存型の化合生成群が報告されている。

乱堆積相形成と礫岩層形成の引き金

前掲地盤の半深海性の堆積場における堆積速度は、地域性があると考えられるが、一般的に1000年数セント～数10セント程度であろう。しかしターピタイト相は數10セントを超過することも予測される。野島崎東方の原田海岸などでは、厚さ50 cm～1 m厚間隔でシロウリガイ角化石を含むシルト岩層と化石を含まないシルト岩層が互層している。これからの巖岩がメタンによる泥ダイアビルによって形成されたとすれば、その周期性を考えると、数百年に一度程度でメタン噴出活動があつたことになり、いかにも驚くべき巨大地震などの周期性に関連する現象である可能性も否定できない。シロウリガイ殻や巨大なキヌタレガイ殻、さらにはシキヒガイ殻やオウナガ貝殻二枚貝の成長速度や年輪を把握し、安定的メタン噴出と異常事態が起る周期性解明のためにも、堆積速度なども考慮しながら貝殻破壊過程を解明するのは興味深い課題であろう。

#### 房総半島のシロウリガイ類化石の記録と古環境

小笠原憲四郎(筑波大学地球科学系)

房総半島のシロウリガイ類化石の記録と古環境  
房総半島のシロウリガイ類化石の産出報告は平田ほか(1991)で始活されたが、それ以前も産出の仮想報告がなされている。これらの記録を含め、本邦新生代の化学合成群礁の産状と地誌学的意義は間崎(1999)が詳細に議論している。本邦のシロウリガイ類化石は、北道の中期～後中期にかけて、房総半島の初期中新世から鮮新世～更新世、さらには日本海側の中新統女川層から新潟県などの群礁系、そして日本海潮や相模湾での現生種まで、その記録は豊富である。これらの記録を概観すると、現地でも深海から数100メートルの深度範囲で生存しているが、主体は半深海(Archibenthos)から深海の環境である。

このような半深海性の貝類の中には異常に大きいサイズに達するものもあり、シロウリガイ類の化行では殻長13 cmを超える重厚なものがある。これらの成長速度(年齢・寿命)についてはは実験的な議論があるが、筆者らの予測的な研究ではシロウリガイ類の場合には100歳程度の年齢に達しているものと判断される資料を得られている。このような年齢などの資料から、1個体の大形シロウリガイ類が得られる100年以上の期間、そこでの環境は成長を妨げない程に安定的であったことを示唆するところである。

房総半島のシロウリガイ類化石については、平田ほか(1991)のあと、間崎ほか(1992)、Ogasawara et al. (1994)、蟹江ほか(1997)などに加えて、最近の成績大作の卒業研究や大学院地質学研究科の修士論文で千倉層などの中間に認められるVan StructureやDuplexなどを手を取りて、前頭海盆のテクトニックな特徴を探る研究に関連して産出報告が記述されている(例えばAung, 2000MS; 飯塚, 2001MSほか)。また筆作者はかつて、房総半島養老・深谷要又・南南東1 kmの黒潮流から大変保存状態の良好な貝殻やシロウリガイを同定する機会があつたが、それはスコリア質砂浜から地在的に産したものである(例宮, 1990MS; 東北大学論)。

房総半島のシロウリガイ類化石はすでにOgasawara et al. (1994)で報告したが、中型のものと小型の合併のものが3個体得られ、これらとともに産した大変大型のキヌタレガイの仲間(Acharax aff. tokunaga, aff. yokoyanai)なども報告した。この殻類は現在コンクリートで被覆されており、詳細な産状は再検討できないが、堆積後に形成された多くの小断層が発達する。压碎された泥岩中に合併状態で産している。最近このようなシロウリガイ類と同じような環境的意義をもつと考えられる大変大型のキヌタレガイで殻長が20cmから30cmに達するようなもの(Acharax yokohamensis Kanie and KuramotoとAcharax gigas Kanno)が、三浦半島中新統の葉山層と静岡県富岡～安中層の磯部地区の中新統原田層から報告された(Kanie and Kuramoto, 1995; Kurihara, 1999; Kurihara, 2000)。これらの化石が産した環境は、底生有孔虫化石群や施件する成層コンクリーションや貝殻などの大規模な殻類を含む化学合成化石群であるといわれる。蟹江ほか(1999など)、このようなキヌタレガイ類の大型貝殻の年輪についても、メタンなどの湧出環境の繰り替期間などに対応して研究を進めることもある。さらにシロウリガイ類の堆積度の見積もりも、その産出量を追及するうえで重要な意味をもつと考えられる。また房総半島では、千倉層・間崎(1997)によつて、更新統ホネ層からLithothoma aokii Hirayamaを主体とするメタン依存型の化合生成群が報告されている。

#### 千倉層群シロウリガイ類化石の産状と乱堆積相の関連

房総半島は前弧海盆として非常に厚い鉄新統～更新統が発達している。房総半島南端部に分布する千倉層群白浜層や日向沖層のシロウリガイ化石の産状については、前述の間崎(1997)や蟹江ほか(1997)や飯塚(2001MS)でも詳細に議論され、さらに間崎(1999)がその意義について言及しているが、飯塚(2001MS)でも詳細に議論されており、大変興味ある状況である。この「日向沖層の一般的な堆積場は2,000m程度の半深海」であるが、時代は4.8 Maより古いもの、メタンなどの湧出環境の繰り替期間などに対応して研究を進めることもある。さらにシロウリガイ殻や異常事態の見積もりも、その産出量を追及するうえで重要な意味をもつと考えられる。

## 二枚貝類の歴史における化成生活者の位置

近藤康生（高知大・理）

最も古の二枚貝は下部カンブリア系から産出する翼形亜綱の *Fordilla* と古多齒亜綱の *Pojetaia* である。現生種の生態からみると、これらは、それぞれ懸濁物食者、および堆積物食者にあたる。しかし、Stasek (1965)によれば、現生 Nuculidae の唇弁は二次的に形成されたものであり、元来は懸濁物食者であったとされる。したがって、二枚貝類の基本的食性は懸濁物食であると考えられる。このことは、二枚貝の歴史を通じて基本的に変わらなく、大多数の現生二枚貝も懸濁物食者である。二枚貝類のこのようないくつかの食性から大きく逸脱しているのが、白亜紀のルティスト類と新生代のシャコガイ類に代表される藻類共生者、そしてシロウリガイに代表される化成細菌共生者である。前者は、全地球的温暖期の熱帯域を特徴づける貧栄養環境において相対的に有利になった食性である。後者の進化と貧栄養環境も無関係ではないだろう。化成生活者の多い Lucinacea が出現した古代初期は栄養となる有機物そのものが少ない時代であった。また、白亜紀後期になつて広がったアマモなどの海草が藻場の堆積物を安定化させる役割を果たし、底質内に嫌気的環境を作り出した (Sellacher, 1990) ことも、このグループの多様化に拍車をかけたにちがいない。

現生二枚貝類の中では、Lucinidae, Fimbriidae, Thyasiridae (以上3科はいずれも Lucinacealに属す), Solemyidae, Vesicomyidae, Mytilidae の6科に、硫黄細菌を共生させている種が知られている。これらの中で化石記録が最も古いのは Lucinidae であり、この科ではこれまで調査されたすべての種に硫黄細菌が見つかっている (Taylor & Glover, 2000)。Taylor & Glover (2000) は、Lucinidae と考えられる古生代の種について検討を加えたうえで、確実に Lucinidae に属す最古の種として、スウェーデン、ゴトランドのシル系から見つかっている *Ilionia prisca* (Hisinger, 1837) を挙げ、本種が化成生活を行っていたことを推定している。このことは、この科が硫黄細菌との共生によって進化したことを示唆している。Lucinidae が殻の前縁に軟体部を使わずに粘液をぬつただけの管を作るのは、底質内の間隙水から硫化水素を取り入れるためにある。ちなみに、Lucinidae の後縁には、他の異齒目二枚貝と同様、入水管と出水管に相当する開口部があることから、Lucinidae は元来懸濁物食者であったと考えられている。Reid & Brand (1986) は、硫黄細菌と弱い共生関係を持つていた浅海後二枚貝の進化において、海底堆積物深部に存在する無酸素層に存在する硫化物を取り入れやすい、より深く潜る生活様式が選択されていったと考えている。また、硫黄細菌への栄養依存が高まるにつれて、殻前縁から上に足を伸ばして海底表層との連絡を確保すべく、姿勢も変化したと考えた。この意味で、殻前縁を上に向けた本科の姿勢は、化成細菌共生食と結びついた特徴であり、化石二枚貝に対してこの食性を認定する手がかりとなる。

Lucinidae と同様、化石記録の古い Solemyidae は、古生代の二枚貝類としては例外的に巣穴 (*Solemyatubus*) をつくっていたが、この巣穴は *Solen* などの場合のように身を隠すためだけではなく、硫化水素を導くためのものと考えられる。Calypthogena は、殻が大型のため、硫化水素を汲み上げるために深く潜る必要はなく、半内生的生活姿勢で十分である。しかし、幼貝では殻が小さすぎて還元層に届かないため、水管だけを出して、堆積物に埋もれて生活する。以上のように、硫黄細菌を共生させる二枚貝では、底質深部の硫化水素を汲み上げるためにさまざまな特徴が見られる。したがって、化石でこれらの特徴をうまく認定することができれば、この生活様式を復元することができる。Sellacher (1990) は、これら現生個体の生態が確認できるもの以外に、化学合成によって栄養を得た可能性のあるものとして、以下の4類型の二枚貝類を挙げている：

(1) 殻でチューブを作り硫化水素を汲み上げるもの (二枚貝ではないが、吻状構の *Conocardium* : Clavagellidae の *Ascallocardium*) , (2) 殻のねじれた二枚貝 (*Bakevelliidae* の *Hoernesia* および *Pseudopteria*; *Arcidae* の *Trisidos*) , (3) “ペンダント型”二枚貝 (イタヤガイ上科の *Halobia*, *Bositra*, *Propeamussium* など) , (4) ワタチザルガイ *Cardium costatum*。これらはいずれも作業仮説の域を出たものではない。しかし、それぞれ特異な形態を持ち、他に適当な機能形態学的説明に困るものはばかりである。これらの仮説が当を得たものとすれば、化成細菌の共生による栄養の攝取は二枚貝類の進化に非常に大きな役割を果たしたことになる。

## 北海道白亜系の化学合成動物群集

蟹江康光（横須賀市自然人文博物館）

化学合成動物群集は、海底でイオウあるいはメタンを含む湧水による還元環境のもとで、共生しているイオウ細菌あるいはメタン細菌による化学合成により、その酸化・還元に関する代謝で生息している。このような動物群集は、プレートの沈み込み帯や、わきだし帯などの活発な火山域等、特異な地質構造帯にある比較的深い海底で発見されている。前者の群集が生息する海水を冷湧水、後者を熱水と呼んでいる。日本周辺の海域で発見される化学会成動物群集は、主に冷湧水依存の動物群集であるが、沖縄トラフ付近では熱水依存の群集も知られている。

本邦における、冷湧水依存動物群集の研究は、当初、相模湾で開始されたので、化石群集の研究も相模湾を取り開む三浦半島およびその周辺の新生代地層分布域において地質構造の比較と並行して行われてきた。その結果、三浦半島とその周辺に分布する地層のうち、いくつかの層準中に冷湧水に依存したと考えられる軟体動物化石に加え、チューブームの化石（NAGANUMA et al., 1995）も発見された。ほとんどの二枚貝化石は一枚の殻が合わさって、密集した産状を示している。

一方、白亜紀の化学会成動物群集は、オマーンの白亜紀オフィオライトに熱水孔らしい部分からチューブームらしい化石の報告を除いて、ほとんどないと思われていたが、蟹江は化学会成動物群集が存在すると確信していた。まず、SHIKAMA (1968) が三浦半島の中新統から報告した *Thracidora gigantea* を再検討したところ、北海道、三笠市奔別川の白亜系で1975年に採集した大型二枚貝に比較できることから、本研究を開始した。

また、石灰質岩やノジュール中に二枚貝化石が密集して産出する情報に注目したことから、小平町や幌加内の白亜系に化学会成が行わわれたと推定できることができた。

### Nipponothracia, Calyptogena と Acharax, Solemya

三浦半島の葉山層群（中部中新統、約 15Ma）から SHIKAMA (1968) が記載した、*Thracidora gigantea* は、再検討の結果、北海道、三笠市奔別川に分布する中部蝦夷層群（上部アルビアン、約 106Ma）の砂質シルト岩から局所的に多産する大型二枚貝と同属であることが判明した。ここではキヌタレガイ科 *Solemyidae* の大型種 *Acharax yokosukensis* が多産した。そして、スエモノガガイ科 *Thracidae* の新属 *Nipponothracia* が提唱され、鹿間の化石は *N. gigantea* に、三笠産の二枚貝は *N. ponbensis* と命名された（KANIE and SAKAI, 1997）。少量の *Calyptogena* sp. と *Solemya* sp. はそれぞれ小型の種類が多産し、またハナシガイ科の *Conchoceles* sp. もいくつかが産出した。

### *Thracia* と *Miltha*

北海道、小平町に分布する中部蝦夷層群（下部セノマニアン、約 97Ma）に含まれる石

灰質岩にスエモノガガイ科の *Thracia yezoensis* とツキガイ科 *Lucinidae* の *Miltha* sp. が密集して発見され、*Nipponothracia* sp. も产出した。（KANIE and KURAMOCHI, 1996）。

*Vesicomya* と *Acharax*  
北海道、幌加内町に分布する中部蝦夷層群（下部セノマニアン、約 94 Ma）に含まれる石灰質のジュールからオトヒメハマグリ科 *Vescomyidae* の大型種 *Vesicomya inflata* とキヌタレガイ科の *Acharax cretaceus* が密集して产出した（KANIE and NISHIDA, 2000）。

チューブームと *Nipponothracia*, *Miltha*, *Calyptogena*  
北海道、中川町の上部蝦夷層群（サントニアノヘカンバニアン、約 83 Ma）に含まれる炭酸塩岩から *N. cf. ponbensis*, *Miltha* sp., *Calyptogena* sp. と炭酸塩岩の上部から見つかったチューブームの化石が報告され（足田ほか, 2000），この石灰岩は冷湧水環境のもとでつくられたと推定されている。

白亜紀 106～83 Ma の蝦夷層群から石灰質岩を伴って発見されたオトヒメハマグリ科の *Vesicomya* と *Calyptogena*, キヌタレガイ科の *Solemya* と *Acharax* と、スエモノガイ科の *Thracia* と *Nipponothracia*. ハナシガイ科の *Conchoceles* およびツキガイ科の *Miltha* は、およそ 1 億年の時間を離れて現在の海底下で化学合成をしている、主に泥底内生型の軟体動物群集に共通あるいは類似している分類群である。後期白亜紀のチューブーム化石も中新世のものと関連がありそこで、炭酸塩岩上に生息する現生種に類似する。

## 文 献

- 足田吉謙・鈴木清一・小山内康人・都郷義寛・松田敏孝 2000. 北海道中川町の上部白亜系から产出した化学会成生物群集に伴う自生炭酸塩岩. 地質学会第 107 年年会講演要旨集: 247.
- KANIE Y. and KURAMOCHI T. 1996. Description on possibly chemosynthetic bivalves from the Cretaceous deposits of the Obira-cho, north-western Hokkaido. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (44): 61-66.
- KANIE Y. and SAKAI T. 1997. Chemosynthetic Thraciid Bivalve Nipponothracia gen. nov. from the Lower Cretaceous and the Middle Miocene mudstones in Japan. *Venus, Japan. Jour. Malacol.*, 56(3): 208-220.
- KANIE Y. and NISHIDA T. 2000. New species of chemosynthetic Thraciid bivalve. *Vesicomya* and *Acharax*, from the Cretaceous deposits in Horokanai-cho, northwestern Hokkaido. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (47): 79-84.
- NAGANUMA, T., OKAYAMA, Y., HATTORI, M. and KANIE, Y. 1995. Fossil worm tubes from the presumed cold-seep carbonates of the Miocene Hayama Group, central Miura Peninsula, Japan. *Island Arc.*, 4(3): 199-208.
- SHIKAMA T. 1968. On a giant *Thracidora* from the Hayama Group, Miura Peninsula. *Sci. Reps. Yokohama Natn. Univ.*, Sec. 2, (14): 13-16, pl. 2.

KANIE, Y.: Cretaceous Chemosynthetic communities from Hokkaido.

中の石灰岩が礁岩相部で約-0.7%と最も高い、この岩相の違いによる  $\delta^{18}\text{O}_{\text{CDPDB}}$  の変動は当時の海水域における島嶼的な水温の違いを反映している可能性がある。一方、炭素の安定同位体比 ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{CDPDB}}$ ) はすべての試料で

疋田吉謙（中川町郷土資料館）・船木清一（福岡教育大）・井尻曉（北海道大・地球惑星）・都櫻義寛（北海道教育大岩見沢）・松田敬孝（中川町郷土資料館）

●化合成生物群集および隨伴する軟体動物群集の古生態

北東吉讃（中川町郷土資料館）・井尻曉（福岡教育大・北海道大・地球気象）・都郷義寛（北海道教育大岩見沢）・松田敏孝（中川町郷土資料館）

北東吉讃（中川町郷土資料館）・給木清一（福岡教育大）・井尻曉（北海道大・地球気象）・都郷義寛（北海道教育大岩見沢）・松田敏孝（中川町郷土資料館）

岩灰中の曲大系要素上部を含む群集成化

化成生物群集は、上部白亜系の大曲層の暗灰色砂質泥岩中に保存される南北に細長い石灰岩岩体から発見された。大曲層は細縫を含む粗粒砂岩からはじまる主にタービダイト性の砂岩泥岩互層を主体とする地層で、上半部にランプ構造が発達する。石灰岩岩体の中のシオベタル構造やチューブワーム化石の伸長が判から推定すると、大局的に右岸（東側）が上位である。よってこの石灰岩岩体では化成生物群集コロニーの下位から上位への断面が露出していることになる。

石灰岩岩体を岩相から FaciesA～C に区分した。石灰岩を構成する方解石は炭酸塩としてのモル百分率で Mg を数%～10% 含み、Fe や Mn をほとんど含まない高 Mg 方解石である（横山ほか、1999；近田ほか、2000a）。 FaciesA は、明灰色石灰岩でチコープーム化石を多く含み、その基質は細粒な高 Mg 方解石で碎屑物をほとんど含まない。底生生物の葉粒子と推定されるベロイドが含まれる。FaciesB は、層状・脈状もしくはチューブラー Mg 方解石の晶出が顕著に認められる。ピンク色の高 Mg 方解石の晶出も認められる。FaciesC は、層状・脈状の空隙やくぼんだ部分を埋めるように晶出している。こらムを核として成長した「チムニー」様のピンク色高 Mg 方解石晶出には、すでに FaciesA の部分がコンクリーション化していることを示す。このことは、ピンク色高 Mg 方解石晶出には、チムニーは、チューブーム生苔外壁には、すでに FaciesA の部分がコンクリーション化していることを示す。また、チューブームを核として成長した「チムニー」は、チューブーム生苔が海水の通り道になつて成長したことと示す。チムニーの横断面ではチューブーム生苔外壁から外側に向かって層状構造が認められる。カンドミネッセンス像の観察および EDS 分析から生苔の外表部分は炭酸塩で覆われることが多く、その外側の層は方解石中の Mg 含有量の違いによって形成される場合とチムニー成長過程での降解粒子の取り込みによつて形成される場合がある（近田ほか、2000a）。FaciesC は暗灰色炭質方解石でスポット状にピンク色高 Mg 方解石の晶出が認められる。この岩相からは、合弁の化学合成二枚貝類が産出する。FaciesC 中には部分的に石灰岩

FaciesB のチル、ニ一部および明灰色火成岩部 (FaciesA)。FaciesC のスポット状高 Mg 方解石晶出部およびその基盤である暗灰色花崗岩部。FaciesC 中に含まれる石灰質角砾岩相の石灰岩塊について酸素・炭素の安定同位元素分析を行った。その結果、酸素のδ<sub>18</sub>O (‰ PDB) はチル、ニ一部で約-10.0‰ と最も低く、FaciesC

-45~41%の低い値を示すことから、この石灰岩は明らかにメタン起源の海水塚で形成された炭酸塩である。

●化合成生物群集および隨伴する軟体動物群集の古生態

● 化学合成生物群集および隣接する軟体動物群集の古生態  
本報告の化学合成生物群集を特徴づけるのは、“チムニー”様の産状を示すチューブーム化石が多産したことであろう。チューブーム生管の省化石は不明であるが、化学会合成二枚貝と共に共産することや生管が石炭化していることなどからキチン質と強膜タンパク質の生管をもつハオリムシ類(Brusca and Brusca, 1990; 長沼ほか, 1996)であると推定される。Facies C からは化学会合成二枚貝化石が多産するが、もっとも多いのはツキガイ科の *Miltha* sp. である。ついでエモノガイ科の *Nipponoharacia cf. ponticaensis*、ハナシガイ科の *Thysira* sp.、そしてオトヒメハマグリ科の *Calyptogena* sp. である。Calyptogena sp. は他の化学会合成二枚貝よりも若干上位から産出した。これら化学会合成二枚貝はすべて合弁で产出し、自生的であると判断される。一方、Facies C 中の石灰質の墨岩相からは微小

小さな腕足類、腕足類が密集して産出する。もっと多いのは殻径 1cm 以下（多くは 5mm 程度）のニシキウズガイ科 *Marinices* 属であり、次に殻径 3mm 程度のカサガイ類ワタノカヤドリカサガイ *Seradonta cf. vestimentifericola*、8mm 程度のワタノコシロアミガサガイモドキ *Bathyactaea cf. nipponica*、そして中殻足目を貝、合貝のカルミガイ科二枚貝が若干含まれる。また腕足類（殻高 5mm 程度）が多數含まれる。

較する以下のような白亜紀の化合成生物群集の古生態を推定できる：

海底表層部にはチャーブームや半生化学合成二枚貝の *Calyptraea* sp. が生息し、堆積物中には内生の化学合成二枚貝 *Milha* sp., *Thyasira* sp., *Nipponothracia cf. pombensis* が生息していた。これらはいずれも共生する学合成細菌の生産するエネルギーを利用する第一次消費者である。これらの化学合成二枚貝の生息時期と同時に堆積物中ではコンクリーションが進行し、湧水の通り道が固定されつつあった。カサガイ類 *Serradonta* et *vestimentifericola* はチューブームの機管に付着して、またカサガイ類 *Bathyacmea cf. nipponica* はシロウリガイに付着して生息していた。最も湧水が盛んに噴出（浸みだし）した場所（時期）には、チューブーム・チューブームが形成された。その周辺では、ニシキウスガイ科 *Margarites* 属や微小な腕足類が生息しており、これらは化学合成二枚貝やチューブームの死骸や糞などを食料とした第二次消費者である可能性が高い。石川ほか（2000）によれば多くの化石岩層において石炭岩層の砂質泥岩よりも石炭岩層の方が多様性および個体数も圧倒的に多いことを指摘しており、有孔虫が“生産性の高い” 化合成生物群集コロニーに依存して生息していた可能性もうかがえる。

形成されることが知られている(町山・服部, 1998など).一方、新第三系のシロワリガイコミュニティーにおいても炭酸塩岩が伴つて产出することが知られている(平ほか, 1993; 服部ほか, 1995).今回報告した北部北海道川内町の上部白帯系大曲層中の石炭岩は海水準出城における化学合成生物群集の棲息環境およびその生息時期と同時期の自生炭酸塩岩の形成とその特徴のチヨーブワームチャートを示す。

# 進化古生物学の展望

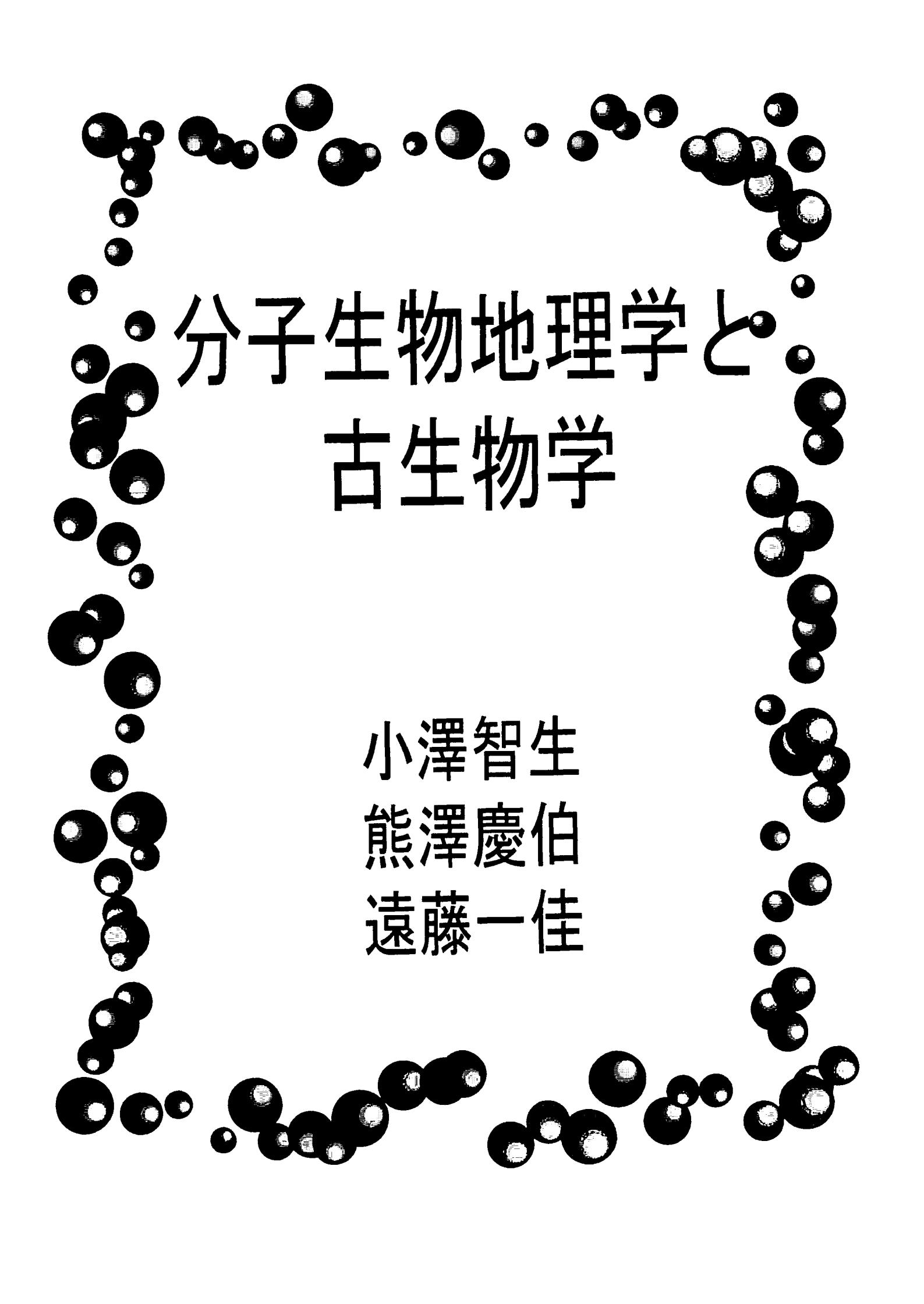
## 進化古生物学の展望

担当：生形貴男（静岡大）・加瀬友喜（科博）

かつて、進化古生物学は、進化理論を化石記録から検証しようとする学問分野として産声を上げた。その後、進化古生物学は、化石を生物として研究する分野であるパレオバイオロジーと渾然一体となってその歩を進めてきた。一方で、現生生物の研究に基づいて化石記録を見直そうとする潮流は、従来の学問分野の定義を大きく変えようとしている。今日では、事実上、“進化古生物学”あるいは“パレオバイオロジー”という呼称は、古生物に関連した生物学的研究の総称として用いられているといえる。分子生物学的手法の導入に象徴されるように、今日の“進化古生物学的”研究は、まさに生物学宛らの様相を呈している。しかしながら、それらの研究の多くは、たとえ化石を直接扱わないものであっても、化石記録に関する従来の見方を一変させ、“化石に生命を吹き込む”上で不可欠な役割を担っている。本統一テーマのもとに開かれる各シンポジウムでは、近年の“進化古生物学”に関連したそれぞれの研究分野を総括し、合わせて今後の展望を探りたい。

本セッションに含まれる 6 つのシンポジウムの主眼は、どのような立場から進化を理解しようとするかによって、進化の歴史と系統、機能形態と適応進化、形態形成から見た進化の 3 つに分類される。まず、シンポジウム「分子生物地理学と古生物学（司会人：小澤智生・熊澤慶伯・遠藤一佳）」および「軟体動物系統分類学の展望を探る（司会人：棚部一成・加瀬友喜・佐々木猛智）」は、主に進化の歴史的側面を扱うものである。それらの主題は生物地理と系統進化であるが、いずれの分野においても分子系統学の果たす役割がその重要性を増しつつあるという点で共通している。また、シンポジウム「無脊椎動物の機能形態学の展望（司会人：金沢謙一・川辺文久）」および「脊椎動物における機能形態学（司会人：犬塚則久・三枝春生）」は、いずれも機能形態学から進化の適応的側面に焦点を当てる。それら無脊椎動物学と脊椎動物学の立場から議論を展開し、ともに生物の形態からその“生きざま”の進化を読み取る術を模索する。シンポジウム「発生進化学と化石記録：形態形成遺伝子から何がわかるか（司会人：遠藤一佳・森田利仁）」および「成長と形作りと進化（司会人：生形貴男）」は、形態形成の側面から進化を理解しようとするものである。それら発生プログラムと形自体の構築という異なる観点から話題を提供するが、それら 2 つは“設計”と“建造”的関係同様、互いに不可分の関係にある。

今まで、歴史と機能と発生という観点は、進化古生物学における 3 本の主柱であった。21 世紀には、これらが一本の巨大な柱となり、化石に秘められた未知の情報と計り知れない可能性とを引き出すパラダイムとなることを期待したい。



# 分子生物地理学と 古生物学

小澤智生  
熊澤慶伯  
遠藤一佳

みの中で解釈しようとする姿勢は共通している。ある場合には種の分岐は白亜紀の大陸移動と関連し（熊澤の発表）、またある場合には新第三紀—第四紀の気候変動と密接にリンクしていったことが示される（山口および土屋の発表）。さらには日本周辺の陸橋や海峡の成立などとの関連性も正面から議論されることになる（小澤の発表）。従って分子生物学の研究成果は、從来地質学や古生物学のデータでしかアプローチできないと考えられていた問題にも、新たな角度から踏み込みつつあると言えよう。

分子系統学が広く行われるようになったとしても、これは決して完成された学問分野ではない。分子系統樹の復元や分子年代の推定作業には、いくつかの前提条件やモデルが仮定されている。そのモデルが満たされなかつたときや解析手法が不適切であつたときには、誤った結論が導かれることがある。従つて古生物のデータは、分子進化のモデルをより現実的なものに近づけるためにも、大変重要である。このように21世紀において古生物学と分子系統学の接点はますます拡大し、両者は互いに無関係ではないくなる。本シンポジウムの演者には、両学問分野にまたがる気鋭の研究者を選びすぐつたりであるが、それでもこの分野の研究者数は欧米に較べて決して多いとは言えない。本シンポジウムをきっかけにして、意欲的な若い方に、一人でも多くのこの分野の魅力を感じていただきたいものである。

## 参考文献

Kumazawa, Y., and Nishida M.(2000)Molecular phylogeny of osteoglossoids:a new model for Gondwanian origin and plate tectonic transportation of the Asian arowana. *Molecular Biology and Evolution* 17(12):1869-1878.

小澤智生・林 誠司・遠藤 守・熊谷 敏(2001)分子系統学的に見た日本の軟体動物群の起源. 生物科学, 53巻(印刷中).

## 分子生物地理学と古生物学

小澤智生（名大・院・環境）・熊澤慶伯（名大・院・理）  
遠藤 一佳（東大・院・理）

20世紀後半に起きた分子生物学の技術革新によりDNAデータの取得が比較的容易となり、分子系統学が発展した。最新の分子系統学では、分子データに基づいて生物の系統関係と分岐年代を客観的に推定し、結果の信頼性についても統計的指標を用いて議論することができる。1990年代に入って、このような手法が様々な生物分類群に本格的に適用されるようになり、我々古生物学に携わる者の接点も急拡大してきた。多くの場合分子系統樹は化石記録や形態データに基づいて構築された系統関係を支持するが、形態形質の相似（あるいは一部の系統の化石記録の未発見）により見逃された学際的な分野へと発展してゆくであろう。

本シンポジウムでは、このような大きな時代の流れの中で、最近特に注目を集めている分子生物地理学的研究を取り上げる。分子生物学のデータと組合することで、種分化の時期とそれを受け引き起こした古気候変動などの環境要因や大陸の分裂などのテクトニクス的原因、系統の起源地域、種の分散・移動ルート、地域間の生物種群の類縁関係など生物地理学的発展過程を復元する上で重要な知見を得ることができる。これまで、類似の研究として形態形質を用いて分岐図を作成し、これを地域分岐図に置き換える地域間の生物地理学的発展過程を復元するという研究が、ゴンドワナ大陸の分裂・移動に伴う生物進化の問題やハイ諸島の海山列の形成と生物進化といった問題の解決に使われてきた。しかし、この手法は、分断生物地理学的な進化現象を除くとその適用性が低く、基礎データの作成に分類学的専門知識を必要とする上、分岐年代の推定も難しいなど、一般化できにくい内容を持つている。一方、分子系統学を用いた生物地理学的研究は、分岐分析のもつ問題点の多くを克服でき、今後の発展が大いに期待できるものである。

本演者のグループでは、海生軟体動物の多くの分類群の分子生物地理学的研究から、日本の海生軟体動物相の起源と成立過程についてその概要を明らかにしつつある（小澤他、2001, 印刷中）。これらの研究によれば、日本の海生軟体動物群は、古第三紀以来、日本列島周辺で発展を遂げてきたいわば土着のグループ（図1の1）に、暖流に乗つて南から移入してきたテチス海起源の要素（図1の2）と北米西海岸地域からアリューシャン列島を経由して寒流に乗つて南下をしてきた北米要素（図1の3）が付加しその基本形が出来上がつたということができる（図1参照）。日本の軟体動物の中には、量的には少ないものの南半球に起源を持つ貝類（図1の4）までも含まれている（林の発表）。コンビナーの人、熊澤らは（Kumazawa and Nishida, 2000）、ゴンドワナ大陸起源の魚類アロワナの分子生物地理学的研究から、東南アジアに生息するアジアアロワナの移住はインド大陸がノアの方舟の役割を果たしたという新しい説を提唱している（熊澤の発表）。

本シンポジウムの演者が取り上げる対象生物は、海生の無脊椎動物から陸上の淡水魚まで様々である。しかしいずれの演者も、分子データから得られた知見を幅広い地球科学的枠組

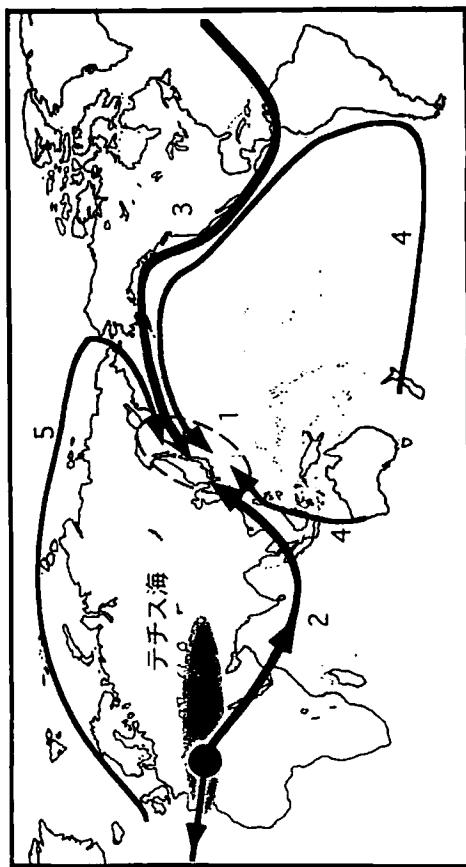


図1 日本の海生軟体動物の起源地と日本への移動ルート。  
数字は本文中のグループに対応する。

## 底生有孔虫類の分子生物地理：

土屋正史（千葉大学海洋バイオシステム研究センター）

有孔虫類は化石としても多く産出するため、過去の地質学的イベントや海洋環境の変遷との対応関係を明らかにすることと、有孔虫類の多様性をみ出す機構にどのようにかかわってきたかを明らかにすることができます。分子系統解析を古環境の解釈や分子生物地理的解析に適用することで、新たな知見が得られると考えられる。例えば、新たに侵入したと考えられる集団とその起源にある集団との対応関係を得ることができ、分子系統解析を古環境の解釈や分子生物地理的解析に適用することで、新たな知見が得られると考えられる。

有孔虫類は化石として多く産出するため、過去の分布や地歴的変遷についての情報を得ることができます。分子系統解析を古環境の解釈や分子生物地理的解析に適用することで、新たな知見が得られると考えられる。有孔虫類の多様性をみ出す機構にどのようにかかわってきたかを明らかにすることができます。分子生物地理的解析を古環境の解釈や分子生物地理的解析に適用することで、新たな知見が得られると考えられる。有孔虫類は化石とともに多く産出するため、過去の分布や地歴的変遷についての情報を得ることができます。分子系統解析を古環境の解釈や分子生物地理的解析に適用することで、新たな知見が得られると考えられる。

有孔虫類は化石とともに多く産出するため、過去の分布や地歴的変遷についての情報を得ることができます。分子系統解析を古環境の解釈や分子生物地理的解析に適用することで、新たな知見が得られると考えられる。有孔虫類は化石とともに多く産出するため、過去の分布や地歴的変遷についての情報を得ることができます。分子系統解析を古環境の解釈や分子生物地理的解析に適用することで、新たな知見が得られると考えられる。

そこで、リボソーム RNA 遺伝子に挿まれた非コード領域 (internal transcribed spacer; ITS) の塩基配列を用いて、底生有孔虫における集団内の遺伝的変異の解析を試みた。解析には、おもに岩礁地に生息する *Planoglabratella opercularis* (*P. nakamurai*) を用いた。岩礁地性底生有孔虫 *Planoglabratella* は、有性生殖の際に plastogenic pair を形成し、壁面を融合させ殻の内部で配個子の交換を行う生殖様式をもつたため、配個子の分散は制限される。また、石灰藻の棲上を違う生活様式のため、個体の分散能力も高いとは言えず、分散は個体の移動能力や海流などにより行われると考えられる。このことから *Planoglabratella* は、地理的隔離をうけやすく、過去の地質学的イベントの影響から集団内に遺伝的分化が生じている可能性がある。ここでは、日本周辺に見られる岩礁地性底生有孔虫 *Planoglabratellidae* について、核内リボソーム RNA 遺伝子および ITS の塩基配列に基づく系統関係と *Planoglabratella opercularis* の集団内の遺伝的変異から、系統関係と交配可能性、地質学的イベントとの対応関係について紹介する。

1. ITSに基づく *Planoglabratellidae* の系統解析：近縁種間の系統関係と交配可能性。  
*Planoglabratella* の集団間の解析には ITS (internal transcribed spacer) の塩基配列を用いた。形態型 *Planoglabratella opercularis* には少なくとも 2つの遺伝子型 (type A, B) が存在する。Type A の塩基配列は type B とは明瞭に異なる。また、type A は type B に比べて広く分布しており、地理的な距離にしたがって大きくな

るような遺伝的な勾配がみられた。一方、type B は *P. nakamurai*, *P. opercularis* type A の両方に類似した配列を持つ。遺伝子系統樹は *P. nakamurai* に近縁であった。さらに、2つの遺伝型を持つそれとの形態型は、旋回様式が衝突するものの、腹側部の形態が異なり、*P. opercularis* もむしろ *P. nakamurai* に類似した形態を持つ。Type B は *P. nakamurai* や *P. opercularis* と遺伝的に分離しており、腹側部の形態は、遺伝的なクラスターと集団間の交配可能性とも一致することから (Kizazato et al., 2000; Tsuchiya et al., 2000), type B との間に交配の可能性はないものと考えられる。

11. *Planoglabratella opercularis* type A の系統関係と地質学的イベントとの対応関係  
*Planoglabratellidae* のうち広範囲に分布する遺伝型 *Planoglabratella opercularis* type A について、ITS1 の解析を行った結果、少なくとも 3つの遺伝的な分集団に分かれることが明らかになった。これらの集団は、A-1, A-2 (太平洋の集団) と A-3 (日本海の集団) とに分かれる。一方、*Planoglabratella opercularis* の種内の交配可能な性は、地理的に近い集団間とは pair を形成し reproduction したが、遠い地点間では pair を形成しないことが明らかになっており、同一種内の交配可能な集団が連続して存在する輪状種の可能性を示唆した (Kizazato et al., 2000)。したがって、*Planoglabratella opercularis* type A の遺伝的に異なる分集団の存在は、この可能性を強く支持する結果であると言える。

遺伝的分化が日本海と太平洋の集団間で生じた過程には、地質学的なイベントや *Planoglabratella* の生息的な要因が密接にかかわっていると推測できる。Type A の分集団間に遺伝的変異がみられるところから、地理的に隔離し、交配実験が示唆するような生殖的隔離が起きて、遺伝的分化が進んだと考えることができる。つまり、*Planoglabratella opercularis* は、その祖先集団が島弧の形成に伴い太平洋と日本海の分集団に分かれ、遺伝的な交流がなくなったことにより分集団が形成されたと推測できる。日本海の集団が太平洋の集団と遺伝的に異なるのも、日本列島が島弧となり、遺伝的な交流が制限されることによって生じ、また、太平洋の集団間に見られる遺伝的な分化は、*Planoglabratella* の移動能力や配個子の分散能力が低いことに起因すると考えられる。日本海の表層は最終氷期に低塩分化したが、type A の分岐バーナーは、日本海の集団 (A-3) の分岐が古く、最終氷期の表層水の低塩分化でも集団が維持していた可能性が示唆される。

LSU や SSU rRNA の系統解析では、集団間の遺伝的変異と形態、集団間の交配可能性との間の対応関係を明らかにでき、ITS を用いた解析では、集団内の交配可能性から推測された集団構造や地質学的イベントとの対応関係が明らかになった。さらに、次のような地質学的イベントの情報を用いることで、環境変化に対する底生有孔虫群集の挙動を理解することができると考えられる。

最終氷期における日本海の地理的な隔離は、表層への低塩分水の流入やそれに伴う日本海深海底の無酸素化を引き起こし、底生有孔虫群集にも影響を及ぼした。底生有孔虫群集は、最終氷期に消滅し後氷期になり日本海固有の底生有孔虫群集を構成する群集が加入するという変化が見られる。このようなくだりイベントが、有孔虫の集団の遺伝的な分化を引き起こす要因の一つとして考えられる。そこで、日本海に侵入した年代が化石記録から明らかになっているグループに注目して、日本海の深海底底生有孔虫群集の集団間の遺伝的多様性や遺伝的交流の規模を明らかにし、深海底底生有孔虫類の環境への応答様式について環境を制御した胸育実験や化石記録を用いた時空間的な分布パターンの調査により、有孔虫群集の成立過程を明らかにできると考えられる。

ア) のアロワナ間の分岐は予想以上に古く白亜紀前期に遡ることが示唆された。アジアアロワナの起源については淡水生物学における謎の一つとされ、高密度で淡水適応した種であるにもかかわらず、中新世以後にオーストラリアの種が何らかの方法で塩水適応しワレス線を越えて分散したとか、海生種に由來したとかする説明が直接的証拠なしに成ってきた。今回の分子解釈の結果はこれらの分散仮説を支持しない。

我々は、アジアアロワナがゴンドワナ超大陸の東縁部でオーストラリアの大陸ブロックにしたのち、インド亜大陸あるいは現在のスマトラを構成するゴンドワナと種分岐に乗って現在の生息地に運ばれたと考える(図2C)。この解釈は中部スマトラ始新統からの同属化石種の産出と矛盾しない。本講演では、化石・分子・地質など特徴の異なる情報を重ね合わせることの重要性と今後の問題点について、アロワナ類を題材に述べてみたい。

## 参考文献

- Kumazawa Y., and Nishida M. (2000) Molecular phylogeny of osteoglossoids: a new model for Gondwanian origin and plate tectonic transportation of the Asian arowana. *Molecular Biology and Evolution* 17(12):1869-1878.
- Kumazawa Y., Yamaguchi M., and Nishida M. (1999) Chapter 3. Mitochondrial molecular clocks and the origin of euteleostean biodiversity: Familial radiation of perciforms may have predated the Cretaceous/Tertiary boundary. pp. 35-52 In: *The Biology of Biodiversity* (ed) Kato M. Springer-Verlag, Tokyo.

分子時計と魚類進化－ゴンドワナランドの分裂と関連して  
熊澤慶伯（名古屋大学大学院理学研究科）

淡水魚は基本的に塩水域を泳いで分散することができず、その進化史は生息陸域の古環境変動(大陸の離合集散、湖沼や河川の生成・消滅など)と極めて密接な関わりを持つことが期待される。このため淡水魚は古くから生物地理学的研究のよい題材の一つとして注目されてきた。淡水魚類の進化史に関しては、これまでに主として化石記録と形態情報に基づき多くの歴れた研究が行われているが、これに分子系統学的知見を加えることで、さらに格段の進展が期待できる。とりわけ、分子時計を用いて各タクサ間の分岐年代を与えることができれば、化石記録などと直接対比させることができ、極めて有意義である。

しかし、現在の魚類分子系統学の主眼はどちらかとどううど系統関係の解明に注がれており、分岐年代を真正面から取り上げるような報告は極めて少ない。その理由の一つは、哺乳類などに較べて速度が遅いとされる魚類分子時計の較正作業(年代に対する速度合わせ)が充分に研究されてこなかつたことにある。そこで我々は1億年を越えるような分岐年代をもカバーできるような魚類分子時計の較正に取り組むことにした。次に我々は分子データを用いてアロワナ淡水魚類の系統関係と分岐年代を推定し、地質学的情報を統合して、アロワナ類の進化史を解明する研究を行った。

我々の分子解析は、ミトコンドリア DNA にコードされる 2 コのタンパク質遺伝子 (シトクロム b 遺伝子及び NADH デヒドロゲナーゼサブユニット 2 遺伝子) の全アミノ酸配列に基づく。このアミノ酸配列間の相違度を適切な方法で求めれば、たとえ分岐年代が 1 億年を越えるようない遠縁の生物間であっても、多重置換等のノイズの影響をかなりよく補正した遺伝的距離が得られる。魚類の分子進化速度は哺乳類などと比べて数倍以上遅いとされているので、我々は哺乳類の分子時計を盲目的に適用するのではなく、魚類において独自の速度較正を行った。

淡水生シクリッド魚類に関する近年の形態及び分子解析の結果は、アフリカと南米のシクリッド類がそれぞれ単系統群を成し、インド・マダガスカルの種がその外群に位置することを明確に示した。従つてアフリカと南米のシクリッド類の系統分岐が、両大陸の分離によって約 100Ma 前に引き起こされたことを合理的に仮定できる。一方、条鰭類と肉鰭類の祖先の化石記録は豊富に產し、両者の(さらには硬骨魚類と軟骨魚類の) 分岐年代がシルル紀以前であることを確実に仮定できる。これらは上記アミノ酸配列における魚類の分子進化速度が哺乳類の約 1/3 であることを示した。

次に我々は上記遺伝子を用いて、第一次淡水魚であるアロワナ類の系統関係と分岐年代の推定を行った(図1)。バントン科バタライフィッシュの系統的位置を除いて概ね從来の分類体系と整合的な系統関係が得られたが、アジアアロワナとオーストラリア(及びニューギニア)

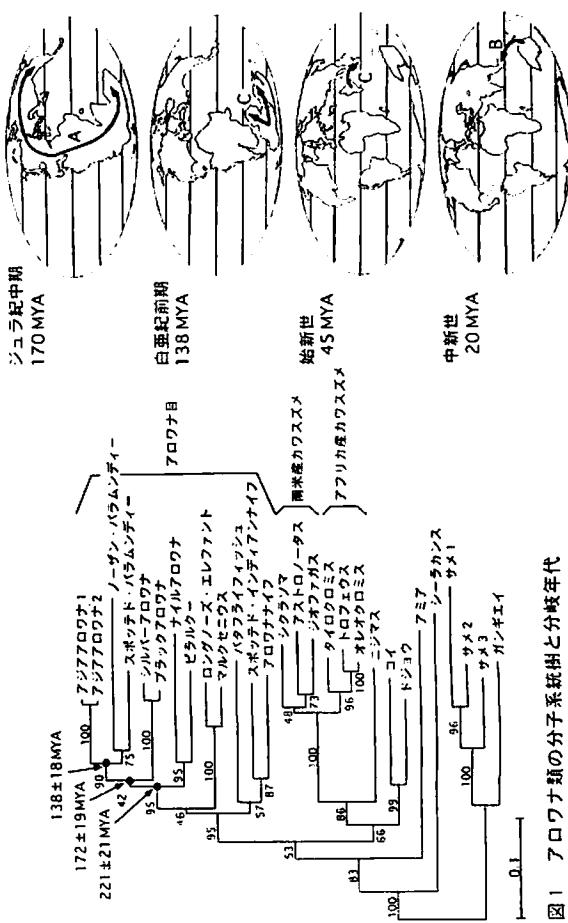


図1 アロワナ類の分子系統樹と分岐年代

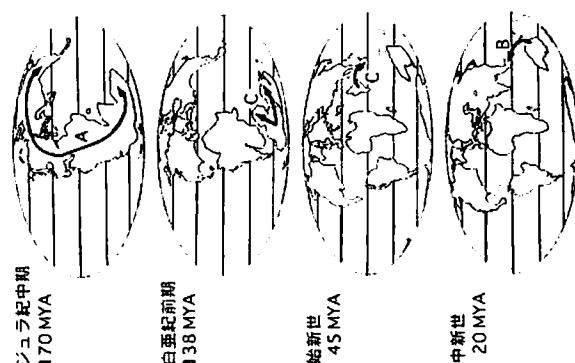


図2 アジアアロワナの起源と移動に関する3版図

## 分子生物地理学からみた琉球弧の形成史－ハブ類をして－

小澤智生（名古屋大学大学院環境学研究科）

演者は分子系統学ならびに地質学的事実ならびに古気候変動を中心とした古環境情報を統合して、琉球列島における生物進化のシナリオを構築するために、そのモデル生物としてハブ類をとりあげ現在その分子生物地理学的研究を行っている。

今回のシンポジウムでは琉球列島におけるハブ類の系統進化からみた琉球列島の形成と生物の進化史についてその概要を紹介する。

我々の研究では、分析試料として、トカラハブ6個体（トカラ諸島）、ハブ32個体（奄美諸島10、奄之島14、沖縄諸島8）、サキシマハブ16個体（八重山諸島）、ヒメハブ16個体（奄美諸島7、沖縄諸島9）、中国、台湾、東南アジア産ハブ類7種2亜種計59個体、外群2種2個体、合計131個体を取り扱かい、分子進化速度が遅いミトコンドリアDNAの調節領域(D-loop領域)の全塩基配列に基づく、集団レベルでの大規模な分子系統解析を行った。この分子系統解析の結果に、大陸における琉球列島の種の姉妹種の分布、化石記録、地質情報を総合し考察すると次のようになります。

(1)これまでの琉球列島における生物進化の支配的なシナリオは、列島に渡来した祖先種群がトカラ海谷、慶良間海裂の形成によって中琉球と南琉球の集團に分断された長い隔離の歴史をへて異なった種群と種群へと進化していったというバイカラインス的なものであつたが、ハブ類の系統解析からは、中琉球へは恐らく帰子江流域およびその北西地域から、南琉球へは南中國から異なる種(動物群)が渡来し、中琉球と南琉球で独立に進化がおこなわれたと結論できる。この初期の渡来時期においても、すでに中琉球と南琉球には生物の移住をさまたげるバリアーが存在していた可

能性が強い。

(2)琉球列島において中琉球は単一の進化の場であつたとこれまで考えられてきたが、沖縄諸島と奄美諸島は更新世の古い時代にすでに互いに孤立した島として発展を遂げてきた。このことは、奄美諸島のハブヒトカラハブが姉妹群を形成し互いの分子距離が小さいのにに対し、沖縄諸島のハブはこれらに対して分子距離が大きく離れている事実が物語っている。これまでのハブの分類は側系統群を含んでおり、奄美諸島と沖縄諸島のハブは少なくとも別亜種として扱うことが可能である。これらの事実を古地理図の変遷として表すと図1のような新しい琉球列島の発達史のシナリオが示される。

琉球列島の陸生生物相の起源と生物地理に関しては、現存陸生生物ならびに陸生脊椎動物化石の分類学的研究から多くの知見が得られてきている。

近年、陸上のみならず海底の地形・地質をも含めた琉球列島の地史ならびに古地理学的変遷に関わる研究が進展し、琉球列島の生物地理学的発展過程の議論に組み込むことができるようになつてきただ。一方、琉球列島の生物群に関する分子系統学的研究も次第にななつてきている。これまでの各分野での成果をまとめて、地質学の立場からは鮮新世末まで大陸と地続きであつた琉球列島が前期更新世における沖縄舟状海盆の拡大で切り離された後、トカラ海谷と慶良間海裂に伴つて中琉球・南琉球が中琉球および台湾から切り離され現在の姿になつたというシナリオが呈示されている(Kimura,2000)。

陸生脊椎動物化石群の研究からは前期更新世に存在していた台湾から南琉球を経て中琉球へ連なる陸橋が、トカラ海谷と慶良間海裂の形成に伴つて分断された中琉球はその後孤立し続けるが、南琉球には更新世末まで大陸と繋がる陸橋が存在していたといふ古地理の変遷が推定されている(大城,2001)。また、陸生脊椎動物化石の研究で明らかにされたもう一つの重要な事実は、沖縄本島の下部更新統羽地層から帰子江流域の上部鮮新統の化石群と類縁を有する震来初期の脊椎動物化石群が発見されたことである(大原・高橋・眞説,2000)。

一方、現存陸生生物群の研究では、琉球列島の島々に生息する両生類ならびには虫類の島の間での種構成の類似度の解析から、中琉球は古くから大陸と切り離されてきたが、南琉球は台湾・中國大陸と比較的最近まで関係を持ちながら半島としてある(Toda et al., 1999)。およびミトコンドリアDNAの12S RNA遺伝子の配列データに基づく分子系統学的研究(Toda et al., 2000)からも得られている。特に、後の分子系統解析に基づく分子系統学的研究は地質学的モデルとともに脊椎動物化石群に基づくシナリオとも相容れない内容を示している。このように琉球列島の生物群の起源に関するは、未だ十分なコンセンサスが得られておらず、問題の解決はこれから多くの研究に多くが委ねられている。これまでの研究の問題点を整理すると、分野間相互の情報交換ならびに相互理解が十分になされてこなかつたことが挙げられる。

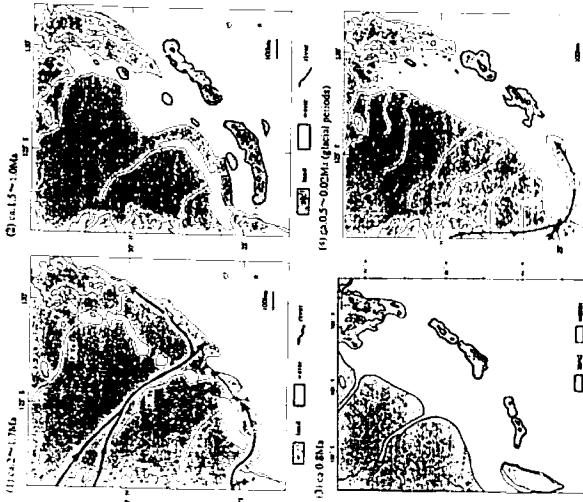


図1 第三紀末期から第四紀の琉球弧および付近の古地理と琉球列島への動物群の移入ルート(矢印)  
古地理図は木村(1996)、黒田・小原(1996)を改変

## Antitropical 分布とその系統学的起源 一腹足類を例として— 林 誠司（名古屋大学・環境学研究科・地球環境科学）

日本古生物学会 2001 年年会  
講演 4-1-5

きらかなるものとなつた。特に *Kelletia* 属と *Penion* 属はエソバイ科内で最も近縁性の高い属同士であるにもかかわらず、その分布が antitropical であることは非常に興味深い。現在 *Kelletia* 属は日本近海に *K. lischkei* が、北米西岸に *K. kelletii* がそれぞれ分布し潮間帯下から上部浅海帶の岩礁ならびに砂礫底に生息している。一方 *Penion* 属はニュージーランドとオーストラリア周辺に十種ほどが分布し、下部浅海帶～漸深海帶に生息する。化石記録は *Penion* 属のほうがかなり古く、ニュージーランドの晩新統(Wangaloan) に最古の化石記録を持ち、その後漸新世末～中新世に南米に到達し、太平洋沿いに北半球に移動したものから *Kelletia* 属が派生したと考えられる。Beu et al. (1997)によればニュージーランドから南米への *Penion* 属の侵入はその時期から見てドレイク海峡のオーブニングによる南極周回流(Antarctic circumpolar current) の強化が大きな役割を果たしたとされているが、北米の始新統からも数種の *Kelletia* 属とされるものが知られており(Ruth, 1942; Oleinik, 1996)。南米にその時代の足跡が認められていないものの、始新世にも北米への移入があつた可能性もある。

赤道をはさんで両半球に同種あるいは、近縁種・近縁属が分布することを antitropicality (antitropical distribution) というが、この分布パターンは隔離分布(disjunct distribution) の典型例として 19 世紀中葉より注目を集め、脊椎動物・無脊椎動物・植物において数多く報告されるとともに、その成因について、分断起源か分散起源かを焦点に議論がなされてきた(Lindberg, 1991)。しかし、それはどちらか一方で統一的に説明できるものではなく各分類群ごとに化石種・現生種の分布と系統解析の結果を吟味し、分岐のタイミングや回数も含めて検討してゆく必要がある。近年では、分子生物地理学的なアプローチにより、分岐時期や移動経路の推定等が可能となってきた。本講演では海洋生物における antitropicality の成立についてエソバイ科モオリバイ類を例に考察してみたい。

モオリバイ類の系統と *Kelletia* 属—*Penion* 属の antitropicality  
モオリバイ類 (*Buccinulum*, *Siphonotus*, *Kelletia*, *Penion* 属等) は殻や齒舌の類似性などからその近縁性が指摘してきたが(例えば Powell, 1928; Ponder 1973)、演者による分子系統学的解析でその単系統性がより独立種としての地位を確立している。

## 分子生物地理に基づいた貝形虫類 *Ishizakiella* 属の分散と形態進化

山口成能（東大・理・地球惑星科学）

E-mail: yama@gbs.eps.s.u-tokyo.ac.jp

甲殻類の一群である貝形虫類は、海、干潟、湖や河川など様々な水域に生息している。これらは浮遊幼生期を欠くため、分散能力が一般に低く、地理的隔離を受けやすいと考えられる。なかでも、海水棲種は生息域が主に河口に限られるため、さらに地理的隔離を受けやすいであろう。特に日本列島のような変動帶の河口水域ではテクトニックな運動による隆起、沈降が著しく、しかも第四紀におけるグローバルな海水準変動による環境変化が繰り返して生じたと考えられることから、地理的な隔離が汽水棲種の種分化機構として大きく働いてきたと予想される。一方、このような環境下で、汽水棲種はいかに生息域を広げるとかという興味深い問題もある。

そこで、地理的な分布と集団間の系統関係の関連を明らかにするため、汽水棲貝形虫類 *Ishizakiella* 属 4 種 30 集団 (*I. supra littoralis* 7 集団、*I. miurensis* 16 集団、*I. novaezealandica* 5 集団、*I. novaezealandica* 2 集団) の分子系統解析を行い、分布域との関係を考察した。加えて、分子系統解析の結果を評価するため、生殖器の形態の観察も行った。集団間の系統関係を明らかにするため、ミトコンドリア DNA の COI 遺伝子の 315 塩基対の配列を基に、近隣結合法、最小法により分子系統樹を作成した。また、種間の系統関係をより明らかにするため、核 DNA の 18S rRNA 遺伝子の約 1800 塩基対の配列に基づいて、各種に属する 1 個体を用いて同様に分子系統樹を作成した。

その結果、以下のことが明らかになった。

1) 調査した 4 種はそれ自身を形成し、各種内では地理的な分布と系統的な分岐関係が明らかに対応している(図 1)。すなわち、遺伝的な距離は地理的な距離と正の相関をする。一部の近隣の河口に分布する複数の固体が同じハプロタイプを持つていることから、現在でも近隣の汽水生息地への移住が行われていることが類推される。

2) 南西諸島の別の島に分布する集団間では、それらと同程度地理的に離れた本州の 2 つの集団間に比べて、約 3 倍の塩基置換が蓄積している(図 1)。このことは、地理的な隔離が実際には集団の分化に影響を与えること、そして外洋域が集団を隔てる大きなバリヤーになつていることを示唆する。

- 3) COI 遺伝子のアミノ酸配列や 18S rRNA 遺伝子の塩基配列に基づいた分子系統樹では、*I. novaezealandica* が最も基部から分歧し、*I. miurensis* と *I. ryukyuensis* のクラスターが *I. supra littoralis* の姉妹群となつた。*I. miurensis* は、従来近縁であるとされた *I. novaezealandica* よりも、*I. ryukyuensis* に分子系統的に近縁であることが明らかになった。このことは、*I. ryukyuensis* の射精管に、小さいが *I. miurensis* と同様のノコギリ状のひだが観察され、背甲だけでなく生殖器の形態の類似性からも支持される。
- 4) *I. ryukyuensis* について、分子および形態の類似性から近縁であると推定される *I. miurensis* と同所的に分布する集団でのみ、雄生殖器に突起状の構造が認められ(図 2)、貝形虫類における生殖的な形質置換が生じている可能性が示唆される。

### 参考文献

- Yanaguchi, S. 2000. Phylogenetic and biogeographical history of the genus *Ishizakiella* (Ostracoda) inferred from mitochondrial COI gene sequences. —Journal of Crustacean Biology. 20 (2): 357-384.

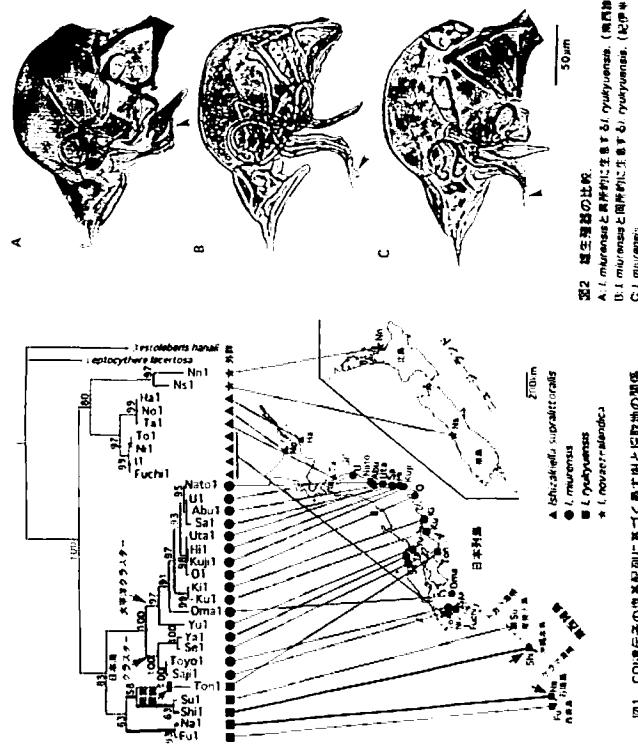


図1 COI遺伝子の塩基配列に基づく種群ごとにばらばらの関係

A: *I. miurensis*と同時に生息する *I. ryukyuensis* (鹿児島県)

C: *I. miurensis*

# 発生進化学と化石記録：形態形成遺伝子から何がわかるか

講演者 (\*印は世話人)

倉谷 滋

理化学研究所発生・再生科学研究センター／岡山大学理学部生物学科

[sasuke@cc.okayama-u.ac.jp](mailto:sasuke@cc.okayama-u.ac.jp)

三戸太郎

徳島大学工学部生物工学科

[mito@bio.tokushima-u.ac.jp](mailto:mito@bio.tokushima-u.ac.jp)

遠藤一佳\*

東京大学大学院理学系研究科地球惑星科学専攻

[endo@eps.s.u-tokyo.ac.jp](mailto:endo@eps.s.u-tokyo.ac.jp)

森田利仁\*

千葉県立中央博物館地学研究科

[morita@chiba-muse.or.jp](mailto:morita@chiba-muse.or.jp)

変異は、いかにして形成されるのであろうか？これらの疑問に答えるためには生物の発生過程に注目しなければならない。

## 発生進化学と化石記録：形態形成遺伝子から何がわかるか

遠藤一佳（東大・理）・森田利仁（千葉中央博）

生物の形態進化は古生物学の大きな研究テーマである。特に私たちを含む多細胞動物が、そしてそれらの多様なボディプランが、いつ、いかにして成立したのかについては、いわゆる「カンブリア紀の大爆発」と表裏一体の問題として活発な議論がなされている。一方で近年の発生遺伝学の進展により、形態形成の分子メカニズムが解明されるようになり、発生プロトコームの改変の歴史として形態進化をどうなぞうとする動き（発生進化）が古生物学も巻き込んだ一大潮流となりつつある。そこで本シンポジウムでは、発生進化と化石記録の接点において、これまでに何がわかり、何が問題点なのかについて議論を深め、今後の方向性を探りたい。

### ＜発生は形態進化理解の鍵＞

形態進化は古生物学の一分野である。なかでも化石記録の主要部分を占める「古生物の形態」の進化プロセスは、進化古生物学の中心的な研究テーマと言える。もとより、生物の形態が地質時代を通して進化してきたのかという問いは、進化論と歴史とともにする古くからの問題であり、通常一般にイメージされる「生物進化」とは、遺伝子頻度の時間的変遷などではなく、「キリンの首」に代表されるような、生物（特に動物成体）の形態の時代的変遷であろう。形態進化は、私たちの暮らし方行く末についてのかなり根源的な問題なのである。ところが、斯様な問いは、古生物学以外の分野ではどうの音に陳腐化してしまい、生物の形態やその進化は、現代生物学はおろか、近年の進化生物学においても隠に追いやられていたと言つてよい。

### ＜発生遺伝子と化石記録：形態形成遺伝子から何がわかるか＞

形態進化プロセスは、生物の形態を構成する各パートの特徴の観察、それらの異なる分類群間での対応関係の推定、そしてこれらの特徴と対応関係を各分類群の類縁関係に基づいて時系列にマッピングすることにより復元される。比較形態学と（それとは独立）系統学は形態進化の前提である。また、ある分類群の祖先の形態は、系統関係から推定できる場合もあるが、それらしき化石記録がある場合、それが直接的証拠とされる。

しかし、このようにしてプロセスが復元できただとして、形態進化を理解したことになるだろうか？ 答えは否であろう。少なくともこの復元は別の観点から検証する必要がある。また、いかにしてそのような進化が起きたのか、そのメカニズムも説明されねばなるまい。自然選択とその帰結としての適応がその説明原理として重要であることは疑いない。だが、適応で簡単に説明できない場合もある。予測できぬ偶然に支配されていたのであろうか？ また、形態進化の素材である「遺伝する性質を持つた形態変異」は、進化の総合説で暗黙に前提されているようにランダムに生じるのであろうか？ そもそも、そのような形態

### ＜発生遺伝学の進展＞

発生過程と進化過程の関連は、19世紀後半の生物学の中心テーマであった。しかし、20世紀に入り、比較形態学は行き着くところまで行つてしまい、発生学と進化学は別々の道を歩むことになる。発生と進化の関係に関する議論は、進化総合説の発達と分子生物学の登場のはざまにあって、埃をかぶつていった。

ところが、分子生物学がより複雑な生命現象にそのプロンティアを広げたことにより状況は一変した。象徴的なできごとがホメオボックスの発見（1984年）である。ショウジョウハエの形態形成をコントロールするあるマスター（親玉）遺伝子を単離し、これをプローブにして遺伝子の探索を行つたところ、同じ配列（ホメオボックス）を含む他の形態形成のマスター遺伝子が芋づる式に取れてきたのである。さらに、同様の方法により、ホメオボックスを含む遺伝子がアフリカツメガエルにも存在することがわかつた。このことは、節足動物と脊椎動物に共通の発生制御の遺伝的基盤が存在することを示す驚くべき発見であった。

その後、「発生のメカニズムはつい20年前までほとんどわかつていなかった」とまで書われるほどに発生生物学は急速に進展し、発生をコントロールする遺伝子の発現のカスクードが、さらながらカルビン回路の経路をつなぐがごとく、日一日と解明されつつある。また、この過程で、数多くの発生の分子メカニズムが異なる動物門の間でも保存されていることが明らかとなり、形態進化プロセスを、発生プロセスの結果でき上った形態の比較ではなく、発生プロセスそのものの比較を通して検討することが可能になってきた。

このような「発生進化」（あるいは「進化発生学」）の潮流と古生物学はどこに接点を見出せるだろうか。誰の目にも明らかなのは、多細胞動物の基本的な体のつくり（ボディプラン）の成立と「カンブリア紀爆発」との関連であろう。カンブリア系における動物化石の出現パターンは、多細胞動物の起源に関しての未だ説明のつかない大きな謎である。ボディプラン形成に関与する遺伝子に何らかのヒントが隠されていることは十分予想できる。

また、門レベルに限らず、より低次の古生物学分類群で生じた形態進化の理解においても発生遺伝学的アプローチは有力であろう。古生物学の独自性という観点からは、むしろこちらの方が重要かもしれない。連続的な化石記録という利点が生かせるこことに加え、機能形態学や理論形態学、生物測定学など、生物形態の問題に生物学が正面から取り組まなかつた間に進化古生物学において熟成された「お家芸」ととの総合的研究が期待できるからである。ただし、そこでは、初期発生（胚発生）ではなく後期発生や成長といった発生伝学的研究が立ち遅れている（分子メカニズムがよく分かっていない）発生の局面を扱うというハードルを越えなければならないであろう。

理化研究所、発生・再生科学研究センター、形態進化研究チーム &  
岡山大学理学部生物学科進化発生生物学

倉谷 敏

脊椎動物の歴史の初期に生じた頸の出現は、形態的にも生態学的にも決定的な重要性をもっている。過去の比較形態学的研究は、頸が鰓の一つから発したと結論づけた。発生学的にも、頸を由来する頸骨弓の形態パターンからこれを支持することができる。今でも頸を持つたない動物として円口類があり、ここにはメクラウナギ類とヤツメウナギ類が属する。ここでは、ヤツメウナギ（カワヤツメ *Lampetra japonica*）の比較発生学を通じ、脊椎動物の頸の進化を考える。

脊椎動物の発生過程には、「咽頭胚」と呼ばれる時期が存在し、脊椎動物のかたちのでき方の発生学的方針、すなわちボディプランのパターンを良く表している。このときに明瞭に現れるのは、体節や神経分節、咽頭弓といった、分節繰り返し構造だけではなく、それ自身が場所にふさわしいかたちを獲得するための遺伝子発現のパターン (*Hox* コードに代表される) も含めることができる。発生過程もまた進化的淘汰の対象であり、大局的な相互作用が多数生ずる咽頭胚期は、進化的に最も変異を少なくするようなら安定化の末、成立してきたりしい。この咽頭胚期は別名「ファイロタイプ」とも呼ばれ、異なる動物間に見られる対応する器官の同一性、すなわち相同性の源泉ともなっている。ヤツメウナギの胚発生過程にも咽頭胚期を認めることができ、このころの胚形態（ロンボメア、体節中胚葉、咽頭弓の分節的配列、神経細胞の空間的分布）、遺伝子発現パターン（いくつかのホメオボックス遺伝子の形態的発現パターン）は、頸口類のものと酷似している。とりわけこのことは脳形態とそこに発現する遺伝子パターンに頭痛である。つまり、一般に頸口類の胚形態から記載されるこの多い脊椎動物のファイロタイプはヤツメウナギにも共有されており、この発生パターンの起源がカンブリア紀にまで遡ることが示唆される。頸のような革命的な構造はしかし、このような相同的パターンの同定からは得られない。

頸は、ファイロタイプの一部としてではなく、ファイロタイプを基礎として、新たに形成されたものと考えなければならない。

そこで、このような共通パターンからみ出していくような過程の検出を試みた。

頸口類の頸の発生は、一連の因果的事象の連鎖からなる。まず、*Hox* コードやその他のホメオボックス遺伝子の発現により、神経軸上でオーガナイズされた神経堤細胞が、特異的な方法で移動を開始する。特定の軸レベルの神経堤細胞は特定の胚領域へと落ち着き、そこで、各組織との間で誘導的相互作用を受ける。頸の発生においては、すでにニワトリ胚を用いた実験で、頭部腹側外胚葉に発現する成長因子、*FGF8*（顎上皮の中央で発現）と *BMP4*（上下頸の先端で発現）が、局所的にそれらの標的遺伝子、*Dlx1, Mxi1* それぞれを誘導することが分かっている。これら遺伝子は、頭部神経堤細胞のうち、頸を作る部分のみ発現し、それより吻方に発現しない。つまり、頸骨弓とそれ以外の部分を分割する、ファイロタイプ成立以降の最初の形態的バーニングに関わる、拮抗的シグナル分子群である。

上述べた、頸のプレバーンとしてのシグナル分子群がヤツメウナギ胚においてどのように発現しているかを知る目的で、胚 cDNA ライブライアリーより、相同遺伝子群である *Lifg8*、*LifBmp2/4*、*LifDlx1/6* を単離し、ホールマウント *in situ* ハイブリディゼーションにより、それらの発現パターンを観察した。その結果、*Lifg8* はアンモシーテス幼生の上唇と下唇の間の外胚葉に、*LifBmp2/4* は上唇と下唇の先端の外胚葉に、*LifDlx1/6* は *Lifg8* の発現する上皮に相対する神経堤間葉に発現することが分かった。このことは一見、ヤツメウナギの上唇、下唇が、それぞれ頸口類の上下顎にそれぞれ相同であるかのような印象を与える。しかしながら一連の比較発生学的解析（三叉神経の分枝パターン、中胚葉構造と神経堤間葉の位置関係）から、ヤツメウナギの上唇を構成する細胞群は、頸骨弓ではなく、むしろ頸前領域に属することが明らかとなつた。つまり、相同な遺伝子は必ずしも相同な構造に発現するものではない。むしろ、頸の出現の背景には、過去に成立した共通の分子制御ルールが、位置関係のシフトにより、別の細胞群に作用したという不一致を見ることができる。厳密な意味での相同性がここでは解消されている。この「それ」の要因は、下垂体と鼻のバーニングに遡る可能性もあり、個体発生過程においては必ずしもファイロタイプ以降に初めて明らかになるものではない（つまり、発生過程が進化を反復しているわけではない）。上に見た「発生の位置の変化」による形態進化を「ヘテロトピー」とよび、このような個体発生リバーニングにおいては、祖先的形態との相同性が失われることが知られている。おそらく脊椎動物の頭の進化は、ヘテロトピーの一例と見るべきものなのであろう。

## 棘皮動物のボディプラン進化への発生遺伝学的アプローチ

三戸太郎（鹿島大・工・生物工）

棘皮動物は五放射相称状のボディプランを行する。これは動物界でもユニークなものである。これは左右相称の祖先から進化したことは棘皮動物の系統上の位置から明らかである。このよくな御的なボディプラン進化の過程がどのようにであったかについては化石記録からある程度推測されている。一方その背後にある発生プログラムの改變に関しては、現生種の発生遺伝子の解析を進めることで何らかの手がかりが得られることが期待される。本講演では動物の門レベルのボディプラン進化に觸れる話題として、棘皮動物を対象とした発生遺伝学的研究の最近の動向を紹介し、そのボディプラン成立の進化的、遺伝的背景について論じたい。

## &lt;形態形成遺伝子の使い回し&gt;

化石記録や分子系統学的なデータから現在受け入れられている多細胞動物の進化プロセスでは、まず初めに海綿動物が分岐し、それから刺胞動物、有鰓動物にみられるような二胚葉性、放射相称状のボディプランが現れたとされる。その後、これら以外の全ての大細胞動物の共通祖先で三胚葉性、左右相称性が獲得され、カンブリア紀以前の大繁栄につながったと考えられている。棘皮動物は、このような進化的な背景から定義される「左右相称動物 (Bilateria)」に含まれるが、放射相称型から左右相称型への進化の後に作り放射相称性を獲得したグループなのである。その歴史を繰り返すかのように、棘皮動物の觸体発生過程で幼生は左右相称であり、放射相称性は変態を通じて二次的に生じる。節味群とされ左右相称性を示す半獣動物の発生と比較すると、消化管を挟んで左右に位置する 3 組の体腔壁の配置と形態の変化が五放射性の進化の過程で生じたことが推察される。

## &lt;形態形成遺伝子の使い回し&gt;

先生を制御する遺伝子の発現に五放射性はどうのように反映されているのだろうか。近年の発生遺伝学の分野の研究により、脊椎動物と節足動物のような非常に遡い系統関係にある動物間でも主要な先生制御遺伝子の構造や働きが基本的に保存されていることが明らかにされてきた。このことは、左右相称動物の共通祖先がこれらの遺伝子を持つていたということを意味する。棘皮動物のゲノムにも対応する遺伝子が存在する。しかし驚くべき事に棘皮動物ではそれらが実際に様々な使われ方をしていることがわかつてきた。engrailed, orthodenticle, distal-less といったホメオボックス遺伝子は、ウニの成体原基の舌足や椎モヒドテの各脚などで五放射相称のバターンで発現している (Lowe and Wray, 1997)。これらのホメオボックス遺伝子は五放射性そのものの生成を制御する発生プログラムの下流で働いていると考えられる。さらに注目すべきことに、各遺伝子の発現部位のほとんどは、棘皮動物にユニークな構造に対応している（胃足、カルサイトの骨板、トゲ、五放射状に伸びる各腕の先端部、成体原基など）。この

ような、形態形成を制御する遺伝子の異なる局面への使い回しが形態進化の原動力となつたと見えられている。棘皮動物はその特徴的な例を示しているといえる。

## &lt;Hox クラスターの発現&gt;

ホメオボックス遺伝子の中で、Hox 遺伝子群は、様々な動物で、体の前後軸に沿つたバターン形成をコントロールしていることが知られている。このファミリーに属する遺伝子は染色体上のある領域に連なって遺伝子クラスターを構成しており、各遺伝子の発現領域は遺伝子の並び順と相関を示すという特徴（コリニアリティー）がある。左右相称動物の共通祖先の段階ですでに獲得された基本的な形態形成システムであると考えられている。そのため、Hox 遺伝子はボディプラン進化の観点から注目され、活発に研究が行われている。

棘皮動物にも、Hox 遺伝子のクラスターが存在する。棘皮動物の Hox クラスターは、中央の領域の遺伝子の一つを欠くなどの特徴はあるものの基本的な構成は他の動物とよく似ている (Mito and Endo, 2000)。ウニ (*Strongylocentrotus purpuratus*) では初期発生の過程で活性化されるのは 2 植質の Hox 遺伝子のみである。ところが成体原基の形成時には全ての Hox 遺伝子が強く発現することが確認されている (Arenas-Mena et al., 1998)。一般に Hox クラスター上の遺伝子は作用する体の領域と対応づけて前方、中央、後方の 3 つのグループに分けられる。ウニの後方遺伝子は後期発生の過程で左右の後体腔で発現しており、それらの発現パターンはコリニアリティーを示す (Arenas-Mena et al., 2000)。一方、前方遺伝子のうちの一つ (Sphox3) は成体原基において、口の周りに五放射状に配置された体腔の上皮で発現している (Arenas-Mena et al., 1998)。演者らは、ヒトデの前方遺伝子の一つが姿態期の幼生の体腔上皮で五放射状に発現することを確認している。棘皮動物に特有の水管系など、中胚葉性の体腔是由来の組織は棘皮動物のボディプランの主要な構成要素の一つである。この体腔の発達に Hox 遺伝子が関与していることがわかつてきただ。

五放射相称性に象徴される棘皮動物のボディプランの独自性が生み出される分子メカニズムへの手がかりは先生遺伝学的研究により着実に得られつつある。特に Hox 遺伝子の発現に関する、前方遺伝子の発現パターンが五放射性を反映するという驚くべき変化が起こっており、ここに五放射性獲得の謎を解く一つの鍵があると予想される。

## 文献

- Arenas-Mena, C. et al. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95, 13062-13067 (1998).  
Arenas-Mena, C. et al. Development 127, 463-467 (2000).  
Lowe, C. J. and Wray, G. A. Nature 389, 718-721 (1997).  
Mito, T. & Endo, K. Mol. Phylogen. Evol. 14, 375-388 (2000).

遠藤一作（東大・理）

軟体動物がつくる貝殻は多様な形態を示すが、その基本形はすべて対数らせんにかなりよく近似することができる。では、軟体動物はどうにしてそのように規則的に巻いた貝殻を形成するのであるか？貝殻の概形がそれぞれの系統内で通常安定していることや、系統学的に近縁な仲間が一般に類似した貝殻形態を呈することは、貝殻形成の大枠が遺伝的に決定されていることを強く示唆する。しかし、その発生遺伝的な機構は今のところほとんど分かっていない。そのしくみを明らかにできれば、貝殻形態の進化過程を理解する上でも助けとなるであろう。

そこで、軟体動物の殻形成に関与している遺伝子の探索を行うことにした。材料として淡水生の腹足類ヨーロッパモノアラガイ (*Lymnaea stagnalis*) を選んだ。本種は、飼育が容易、初期発生がよく研究されている、雌雄同体で通年繁殖する、世代時間が2~3ヶ月と短い、卵生で卵殻を掉たないなど、発生遺伝学の実験に適したいくつかの特質を持っている。また、本種は神経生物学のモデル生物として既に用いられていることから、冠輪動物 (Lophotrochozoa) としては始めてゲノムプロジェクトの対象候補としても有望かもしれない。

一般に貝殻は、材質的には主に炭酸カルシウムからできており、外套上皮から分泌される有機マトリックスと、同じく外套上皮から輸送される無機イオンとの相互作用によって形成される。有機マトリックスは主としてタンパク質と多糖類から成り、貝殻を構成する結晶の形成をコントロールする重要な因子であると考えられている。また貝殻は、外套膜の成長に伴って、基本的ににはその縁辺部で次々と付加

されることによって成長する。したがって、分泌物である貝殻の形成機構の問題は、大まかに言って、その分泌に関与する外套膜縁辺部を構成する各細胞の挙動（分裂、活性・不活性化、移動、細胞死など）の問題に帰結されると考えられる。

理論形態学的な研究から、軟体動物の貝殻成長は、微小時間での、伸びる、膨らむ、曲がる、ねじれるという4つの成長の要素の合成として記述できることがわかっている。曲がる、曲がる、ねじれるの2つの要素が規則的な立体らせんの形成において重要であることは容易に見て取れる。これらの幾何学的な成長要素の一つの生物学的な解釈として、外套膜縁辺部を構成する円周状の細胞群には周辺より分裂速度の大きい部分が局所的に存在し、その部分が成長に伴って規則的に移動するというモデルを想定できる。このような細胞の挙動をもたらすためには細胞間のシグナル伝達が不可欠なはずで、このモデルの物質的基盤として、何らかのシグナル物質もしくはそのレセプターがある部分に局在しているという状況が考えられる。

巻貝の殻は通常右巻きであるが、中には左巻きのものも存在する。ヨーロッパモノアラガイでは種内で両者が共存するが、それらは内臓も含め鏡像体になつてゐる。このことは、殻の巻きが体の左右性と関連していることを示す。そして立體らせんの形成に関与していると想定される物質は、体を左右に分けた場合、そのいずれかに偏在し、両者に均等には存在しないと予想された。そこで、その物質を特定すべく、外套組織の左側と右側から別々にmRNAを抽出し、サブトラクション法を用いて、左右いずれかで特異的に発現している遺伝子の単離を試みた。このようにして得られた、左巻き個体外套膜の左側で特異的に発現していると見られる遺伝子について現在解析を行っている。

## 発生学の進展は、古生物学をどのように変えるだろうか

## 2.) 不連続な形態進化パターンに対する仮説

森田 利仁（千葉県立中央博物館 地学研究科）  
 発生遺伝子は、全く異なるボディプランの形成に、Hox 遺伝子群に代表される、多くの相同遺伝子が関与していることを明らかにした。このことは、大きな形態変化には、それに見合う大きな遺伝情報の変化が背後で起きているはずである、という進化学における暗黙の了解がもはや成り立たないということを意味している。他

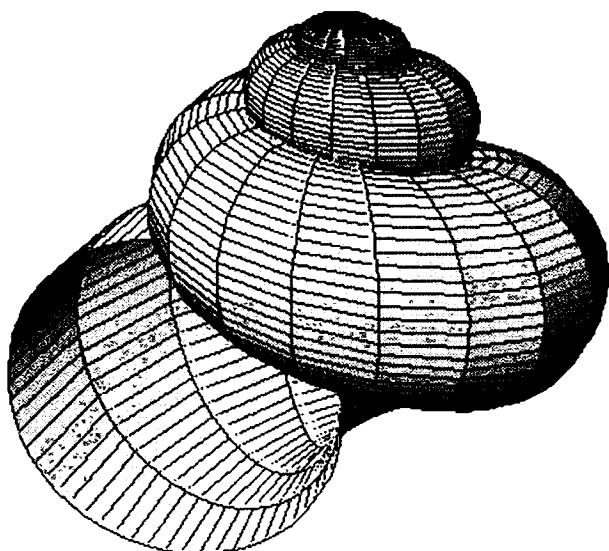
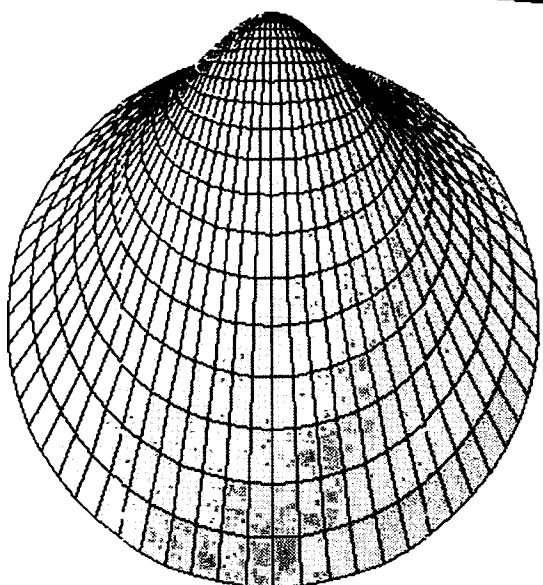
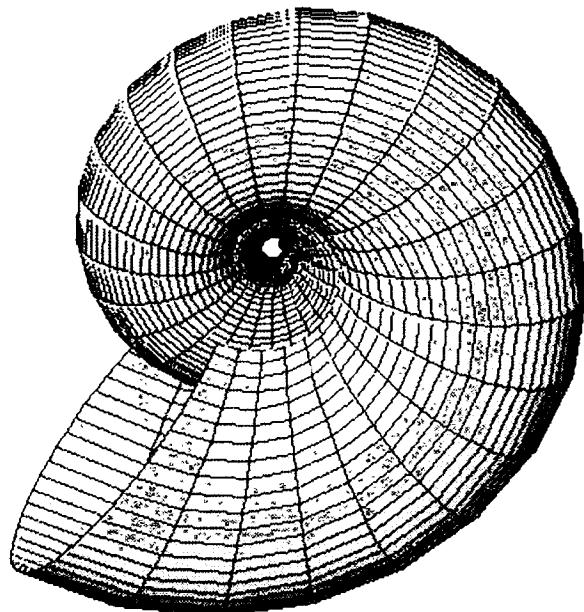
方、古生物学には古くから、形態進化のパターンが小進化から予測されるように漸進的ではない、と指摘してきた歴史がある。Darwin による化石記録の中間形欠如の問題であり、Eldridge と Gould による形態進化の一般的な停滞の問題であり、そして Raup による形態の離散的分布の問題である。これら進化古生物学が抱えてきた、形態進化パターンの根本問題に、今後の発生学の進展がどのような影響を与えるのであろうか。

ここでは、“不連続な形態進化パターン”という、古くて新しい問題を、今までの発生学の知識を基礎にして、再検討してみたい。

## 4.) 未発見の化石の形態を予測できる理論

1) 形態進化パターンの認識、連続か不連続性か  
 進化総合説のような正統的な進化観に反するという心理的な要因とともに、形態の類似性を類縁性と見なして比較するという、伝統的な研究手法により、古生物学者は飛躍が少ない進化経路を、化石記録から読み取ろうとする傾向をもつているといえる。事実としての不連続な進化パターンは、カンブリアの爆発のような場合を除くと、“プロセスとしての飛躍”ではなく、むしろ長期間にわたる“形態変化的停滯”と、Morphospace における“実在形態の離散的な分布”、というパターンによって認識ってきた。

# 成長と形作りと進化



# 成長と形づくりと進化

世話人：生形貴男（静岡大・理）

Seilacher が70年に“サイラッハの三角形”の中で生物形態の“建造技術的側面”を強調して以来、古生物の形態を成長と形づくりの観点から理解しようとする試みが見られるようになった。また、80年代初頭に Alberch や Oster らによって発生的制約の概念が提唱されると、形態進化を論じる上で、形態形成を理解することの重要性がより強く認識されるようになつた。作りやすいかたち、作りにくいかたち、作り難いかたちを識別・評価することは、実際に地球上に現れたかたちのバリエーションから進化を理解しようとすると上で不可欠である。このことは、形態学的情報に対する依存度が極めて高い古生物学においては尚更であろう。近年、欧州では“発生古生物学”的名を冠した研究プロジェクトが出現し、米国の Paleobiology 誌では発生進化学の書評をするようになつた。形態形成の側面から古生物の進化を理解しようとするとする潮流は、まだ緩やかで小さな流れではあるが、21世紀には、発生進化学の更なる進展を受けて、次第に大きな流れとなるに違いない。成長と形作りのメカニズムというブラックボックスの中身を不間にしたままかたちを扱い続ける時代は、ゆっくりと終焉に向かいつつあるといえる。

形態形成の遺伝的メカニズムの解明が進むであろう向こう百年間ににおいて、われわれが生物の成長と形作りのメカニズムに関する理解の必要性に直面したとき、“遺伝子”的話はなお万能な免罪符足り得ないであろう。なぜならば、“機械的な工程”を絶ずして遺伝子が生物を形づくることはないからである。形態形成遺伝子が“設計図”に関する一次情報であるのに対して、“機械的な工程”はモノが関与する物理的な過程である。従って、形態形成についての某つかを理解しようとする試みには、“設計図情報”からのアプローチと、“機械的な工程”からのアプローチとがあり得るだろう。これらのうち前者については、主に課題別シンポジウム「発生進化と化石記録：形態形成遺伝子から何がわかるか（世話人：遠藤一佳・森田利仁）」で議論される。一方、後者は、理論発生生物学、理論形態学、相対成長論などから構成され、当該シンポジウムで提供される話題は主として後者に含まれる。また、後者のアプローチは、

形態の発生的側面と機能的側面との関わり合いを理解しようとするとする上で特に重要なである。今のところ、これら2方向のアプローチの間には大きな溝があるが、21世紀には、かたちの形成と進化に関する研究の総合が摸索され、古生物学においてもかたちに対する見方に大きな変革があるだろうことが予想される。そのような21世紀を見据えたとき、今、われわれ古生物学者は一体何ができるだろうか。

本シンポジウムでは、生物骨格の成長と形づくりの過程に焦点を当て、形態進化に至るまで議論を開拓したい。これまで、硬組織の成長と形づくりに関する研究には、しばしば理論的モデルが用いられてきた。本シンポジウムでは、そうした理論形態モデルが形態進化にどのような示唆を与えるのかについて、具体的なモデルを例示しながら議論する（岡本講演、生形講演）。このような理論的モデルは、実在しないかたちをも扱えるという利点を有するが、実在するかたちの全てを予見できることは限らない。そこで、それら理論的モデルから演繹される具体的な予測を実験的に検証できることが理想である。本シンポジウムでは、そのような試みの一例を紹介する（森田講演）。一方、発生機序の改変を必要とせずにつきな形態的進化を実現する異時性が注目されたようになつた。異時性的な変異は、発生的制約という保守性と適応という革新性とを上手く両立させることを可能とする。本シンポジウムでは、異時的な変異の適応的意義にも言及する（東條講演）。

本シンポジウムでは、単にわれわれがこれまで行ってきた研究誌をまとめて総括するのではなく、まさに現在進行形で行っている試行錯誤の現状を伝え、今後の方向性と共に模索する場としたい。発生遺伝、機能形態、系統などの形態学各分野との討議も期待したい。

なお、本シンポジウムの講演順序は以下の通りである。

6月30日（土） 第二会場 15:30-18:00

1. アンモナイトの形づくりに見られる負のフィードバック機構： 岡本 隆（愛媛大学）
2. 二枚貝における輻帯のパターン形成と進化： 生形貴男（静岡大学）
3. 卷貝類の巻き方進化を支配する形態形成的な要因： 森田利仁（千葉中央博）
4. *Vincanya yokoyamai* の形態変異とその意義： 東條文治（京都大学）

○総合討論

## アンモナイトの形づくに見られる負のフィードバック機構

岡本 隆（愛媛大・理）

生物の形は遺伝子が決めていると考えられている。しかしながら、実際の遺伝子の数はヒトの場合でもせいぜい10万個程度といわれていて、これだけの数で生物体の隅々までの形をこと細かく決めるのは到底不可能のように思われる。ヒトを例にとれば、体長1mを越える生物体をつくるための全情報がたった1個の細胞の中の、さらに小さな核のなかに閉じ込められているのである。そこにはとてもなく効率のよい压缩と解凍のプロセスが存在しているに違いない。演者はアンモナイトを研究している古生物学者である。アンモナイトは絶滅生物であるから、軟体部の情報、ましてや遺伝情報などを手にすることはできない。それでも、アンモナイトの形の持つ意味や、その時代的な変化過程としてどうえられる進化を論じるとき、現生の生物で明らかになってきた発生やこれに続く成長の過程を通じて形がいかに作られていくのかという情報は必要不可欠と考える。

生物の形づくりは、大きいくいつて正のフィードバックと負のフィードバックの二つの基本的なメカニズムを用いて行われている。前者は、チューリング・モデルで代表されるように、均質で何もない状態から組織を作り上げていく過程で考えられているもので、主として個体発生の前期（発生の過程）で重要な意味を持つ。これに対して後者は、一旦作り上げられた状態を維持していく際に必要となるもので、個体発生の後期（成長の過程）において相対的に重要度が増す。アンモナイトでも、両方のメカニズムを用いて形づくりが行われていたに違ないが、特に負のフィードバックはアンモナイトが巻を整えていく成長過程においてしばしばその存在が推定されてきた。

### 1. 正常巻アンモナイトにみられるくびれ

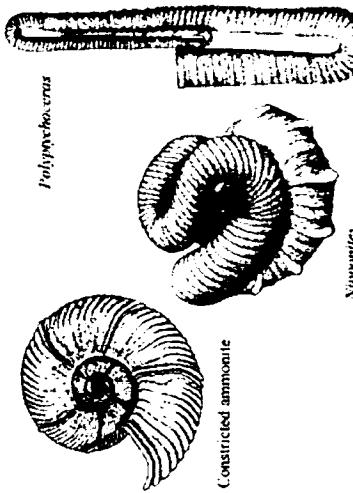
アンモナイト類の殻にはくびれと呼ばれる殻の肥厚部が周期的に発達する。くびれは、アンモナイトの軟体部が一時的に前進速度を低減ないし停止したまま殻物質を沈着させ、その結果殻が肥厚することによって形成される。いくつかのアンモナイトの軟体部は大小二通りの前進速度を有していて、殻体の平均密度が小さくなり過ぎたときに軟体部を停滞させ重い肥厚部を形成する。周期的にこれを繰り返すことによって、小さくなりがちな殻体平均密度をもとの状態に戻すよう調節していたと考えられる。

## 2. *Nipponites* の蛇行螺環

異常巻アンモナイト *Nipponites* は、右巻・左巻の螺旋巻と平面巻の三通りの巻方をたくみに組み合わせるために創いた負のフィードバックの結果と考えられる。すなわち、姿勢を維持するために創いた負のフィードバックの結果と考えられる。すなわち、姿勢が高くなり過ぎたときは左の螺旋巻を用いて姿勢を低下させ、逆に低くなり過ぎたときは平面巻に戻して姿勢を起こすのである。

### 3. *Polyptychoceras* の複形態

ちょうど染器のトロンボーンのような複形態を示す *Polyptychoceras* には、前述のような巻方の調節と軟体部前進速度の調節の両方が認められる。この異常巻アンモナイトの巻方には、直ぐにのびる“シャフト”と丁度180度の回転をする“ターン”的二通りがある。ターンは姿勢が水平よりも下方を向いた時に生じるもので、それ以外のときにはシャフトが形成される。一方、前進速度は、姿勢が上方を向いているときに相対的に小さくなり、それ以外の時には大きくなっている。このアンモナイトの複雑な殻形態は、生息姿勢に対して反応する二種類の属性の変化によって形づくられている。



*Polyptychoceras*  
*Constrict ammonite*  
*Nipponites*

派生したことを探している。また、フネガガイ目に見られる多様な輪帯パターン（図 E-K）が、支持値の大きな重複輪帶の領域に集まり、これらがみな重複輪帶の派生的変形に過ぎないことが支持される。グラフ中の配置から見ると、重複輪帶の中でも、*Anadara* の一部にみられるように輪状輪帶の挿入が起らぬもの（図 K）、*Glycymeris* 等に見られるような屋根型の重複輪帶（図 F）、*Arcula* 等に見られるように成長線でも輪状輪帶の挿入が起るもの（図 H）、*Noetia* 等に見られるように一見多輪帶に似ているもの（図 I）の順により派生的であることが示唆される。

一方、以上のモデルで、成長とともに  $w$  が減少して  $r$  が増加した場合、理論形態は、変量の値の値がな適いによって様々に変わる不規則なパターンや、成長とともに輪状輪帶が密となるパターン等を描き出すが（図 L, M）。これらはハイガイ (*Tegillarca granosa*) に見られる不規則な輪帶パターンとその著しい変異を良くあらわしているよう見える。成長に伴う  $r$  の増加は、同じ輪帶倍数で比べた場合、輪状輪帶層のうち機能している部分の長さの総和を成長とともに増加させる効果を持つ。こうした効果は、殻の重量が成長に対して優成長するハイガイにおいて、輪帶が殻を開閉する力を殻の重量に対し一定に保つという機能的要請に良く適合している。ちなみに、殻の重量が成長に対して等成長しないことは劣成長の種では、ハイガイに見られるような輪帶パターンの変異はあまり見られない。

以上述べてきたように、二枚貝の輪帶パターンを描く理論形態モデルは、輪帶の系統や機能形態に対するハーナン形成の観点から幾つかの示唆を与える。今後は、本研究で提出した理論形態モデルと反応拡散モデルなどの理論生物学モデルとの統合が期待される。

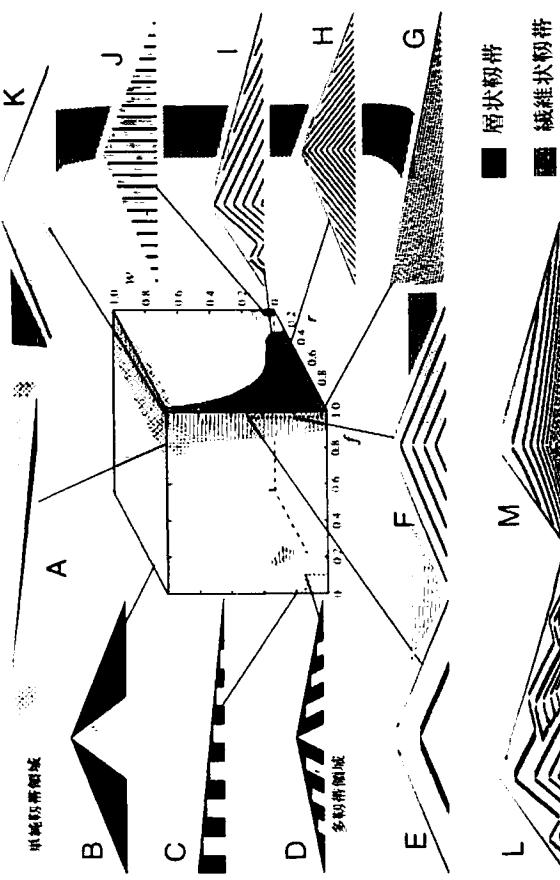
## 二枚貝における輪帶のパターン形成と進化

生形質男（静岡大・理）

一枚貝は、その名の示すとおり、一枚の殻を持っている。そうである以上、それらを開け閉めできなくてはわざわざ二枚の殻を持つ意味がない。ところが、一枚貝の筋肉は、せいぜい殻を閉めることしかできない。そこで、それら一枚貝の殻を連結し、且つそれらを開けるための器具が必要となる。それが輪帶である。一枚貝の輪帶は、微細構造が異なる 2 種類のもの（層状輪帶と織維状輪帶）から構成されているが、それら 2 種類の輪帶層は幾何学的な意味で規則的に配列しており、しかもその配列様式には様々なものが見られる。そこで、こうした二枚貝の輪帶は、その配列の仕方にによって、層状輪帶（一枚貝の層状輪帶と織維状輪帶が後方へ伸びる）、單純輪帶（層状輪帶が織維状輪帶の両側へ伸びる）、重複輪帶（2 種類の層が互疊をなす）、多輪帶（織維状輪帶が多數の溝に分かれる）など幾つかのタイプに分類してきた。そして、比較形態学的研究からそれらの系統性が論じられ、機能形態学的見地からはそれぞれのデザインの出来不出来が評価されてきた。このように、一枚貝の輪帶は、進化古生物学においてまさに恰好の研究対象であり続けてきたといえる。ところが、無数にして多岐に渡る研究事例を積み重ねてきたその研究史には、いかにして輪帶のパターンが作られるのかというパターン形成の觀点が欠落していた。それは、ひとえに、輪帶パターンが作られるのが何であるかがこれまで存在しなかつたらに他ならない。本講演では、一枚貝の輪帶に見られる様々な幾何学的パターンを統一的に描き出す理論形態モデルを提出する。その上で、そのモデルを用いた機能形態学的解析例と、理論形態モデルの系統進化に対して何を示唆するのかについて論じる。

まず、一枚貝の輪帶面の形状を三角形で近似し、相似的に拡大する三角形の中で輪帶のパターン形成が起ると考える。一对の輪帶層のベア（層状と織維状）からなる単純な構造から成長を開始し、以下のルールに基づいて輪帶層の繰り返し構造が形成されると考える。すなわち、1) 成長につれ、どちらかのタイプの輪帶層がある一定の幅以上になると、それとは異なるもう片方のタイプの輪帶層がその中に挿入される；2) 輪帶層によって成長する層と成長せずに幅を一定に保つ層がある；3) 緑辺に位置する輪帶層は成長する；4) 新たな輪帶層が挿入されたとき、その輪帶層が成長する層となるかどうかは、挿入を受けた側の輪帶層の幅によって決まる。以上のルールのもとで、1) 全体の成長に対する織維状輪帶層の相対的な成長割合  $(r)$ 、2) 新たな輪帶層の挿入割合  $(r)$  の 3 变数で輪帶の成長分のうち緑辺ではない輪帶層で起くる成長の割合  $(w)$ 、3) 織維状輪帶層の成長分のうち緑辺を表す三角形の形狀を変えることで、実際に見られる様々な輪帶パターンを表現することができる（図 A-K）。

実際の一枚貝に見られる輪帶パターンは、理論形態モデルによって再現できるバーンの中の一部に過ぎない。上記 3 变数をそれぞれグラフの軸にとると、その中で重複輪帶（図 E, F）が占める領域は、单純輪帶（図 B）や層状輪帶（図 A）が占める領域とは隣接するが、多輪帶（図 C, D）のそれとは離れている。このことは、重複輪帶と多輪帶が単純輪帶からそれぞれ



## 巻貝類の巻き方進化を支配する形態形成的な要因

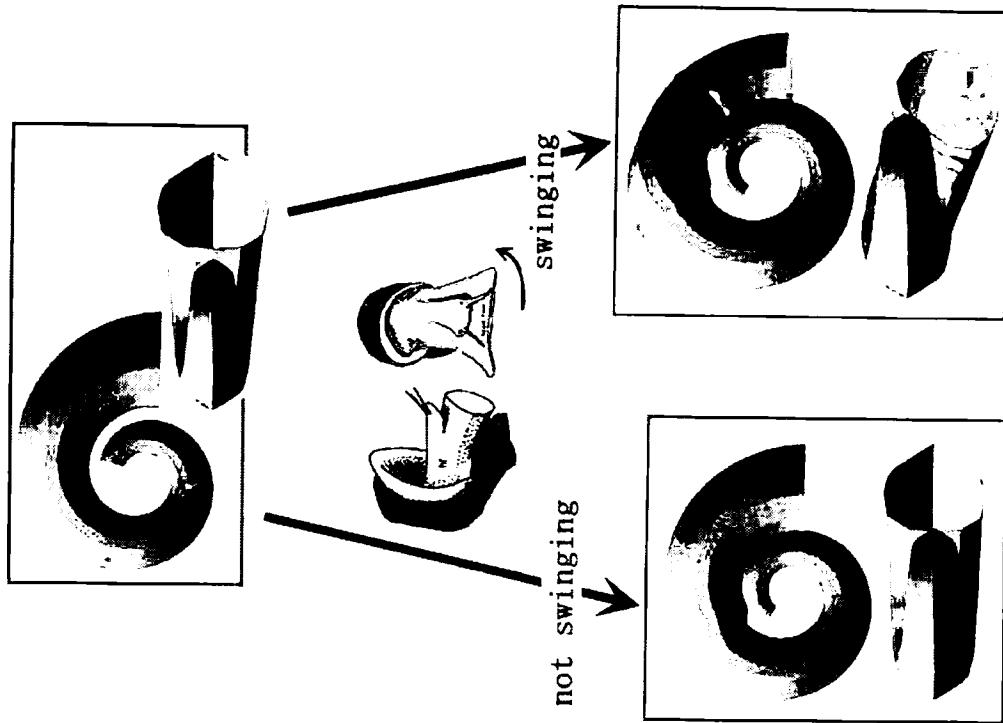
森田 利仁（千葉県立中央博物館 地学研究科）

現生有殻巻貝類の巻き方は、その生活様式と密接に対応している。たとえば強い平面巻き(planispirally coiling)および巻きの解けた巻き方は(disjuncted or open coiling)、浮遊生活者や固着生活者、あるいは海草などへの付着生活者にのみ認められ、巻貝類の中でもっとも一般的な生活様式である、自由匍匐底生活者には認められない巻き方である。自由匍匐底生活者の殻は、ほぼ例外なく、立体的な螺旋(helicoidal)、しかも螺管どうしが重なりあつた密巻きの螺旋成長をする。この生活様式と巻き方との対応は、自然選択の結果であるとする解釈するともできるが、同時に、生活様式自体が巻き成長の決定要因の一つであるとする、形態形成的な解釈も可能である。後者の主たる根拠は、匍匐生活者の殻成長時、殻を分泌する外套膜が、頭足塊(head-foot mass)によって常に押しつけられているらしい、という推測である。

この推測をテストするため、殻の成長の方向が、頭足塊のような他の組織の接触によって指示されるというモデル(head-foot contact guidance model、右図)をプログラムで表現し、生息姿勢にあわせた成長過程を解析した。さらに2)人工的な擾乱によって、成長途中に生じる巻き方異常のパターンとの比較を行った。頭足塊の押し付けを考慮したモデルは、巻貝の多くの巻き方の特徴を再現することができあり、さらに発生初期における平面巻きから3次元螺旋への移行過程の仕組み、また成殻の巻き方安定性、さらに二次的に生じた巻き方異常のバタンも説明できることができた。

巻貝類の形態進化は、頭足塊接触機構が生み出す発生的制約に支配され進行してきた可能性が高い。異なる生活様式に対する適応は、その発生的な制約というフレームワークの中で行われてきたと推定することができる。

## head-foot contact guidance model



変異が質的な変異を生み出す一つの例といえるだろう。

棘状突起の発達の産地間での違いを生み出した原因について考えたい。  
試料計測中に *Vicarya* の試料には、巻貝による捕食に特徴的な円形から橢円形の捕食痕が数多くみられることが多い(端浪層群の試料の約 15%)。試料が豊富である端浪層群の試料について *Vicarya* に見られる捕食痕の検討を行った。捕食痕の形態からアキガイ科による捕食痕であることが示唆された。 *Vicarya* が多産する端浪層群月吉層からはアキガイ科の *Rhizophorimurex tiganouranus* が多産することと整合的であり、これが *Vicarya* の捕食者であったと考えられる。

捕食痕の *Vicarya* の殻表面での分布を検討した。ほとんどの捕食痕が、*Vicarya* 殻表面の突起の間隔が 2mm を超える前の殻頂側に分布することがわかった。これだけでは捕食者が常に殻頂付近を狙うのか、棘状突起が発達した部分が捕食し難いのかわからず。しかし、棘状突起が発達した部分に見られる数少ない捕食痕の観察によつて、これらの捕食痕が最も殻口側の棘状突起よりもさらに殻口側に位置することがわかった。これは棘状突起を避け殻口側から捕食されたものであると示唆される。また、捕食を受けた個体と捕食を受けていない個体について、突起の間隔が 2mm のところの殻頂から若干遠いこと距離を比較すると、捕食を受けた個体の平均値の方が殻頂から若干遠いことがわかった。これらの観察を総合すると、棘状突起の発達が早い個体は捕食に対して有利であったと考えられる。

棘状突起の発達を定量化するために評価するために、ともに突起と見え、突起の間隔を計測した。結果から *Vicarya* の殻表面の突起は、等成長的な顆粒状装飾のステージから急に間に隔が大きくなり、棘状突起のステージに移行することがわかった。この変換点は間隔がほぼ 2mm のところで起こる。

日本の中新統 10 産地の試料を使って、突起の間隔が 2mm のところの殻頂からの距離を計測した。結果は各産地でおおむね正規分布をとるが、間隔が 2mm になるとところの殻頂からの平均距離は産地ごとにさまざまなものとなる。重要な特徴は間隔が 2mm になるところの距離が小さい産地ほど、産地内のデータの標準偏差(ばらつき)が小さい傾向を示すことである。このことは棘状突起の発達が早い産地ほど個体変異の幅が小さいことを示唆している。

また、間隔が 2mm のところの殻頂からの距離が各産地で正規分布を取るならば、棘状突起の発達が遅い産地では、突起の間隔が 2mm に達しないまま成貝になる個体が無視できない確率で存在すると予想される。このことは棘状突起の発達の遅い産地でのみ、これまで棘状突起を持たない *Vicarya* の個体が見つかっていることと整合的であり、棘状突起を持たない個体も *Vicarya yokoyamai* の個体変異であると結論される。これは量的に連続的な

## *Vicarya Yokoyamai* の形態変異とその意義

東條文治・京都大学大学院理学研究科

日本を代表する巻貝化石の *Vicarya* は、主に中新統の地層からマングローブ動物群とともに浅海の地層から産出するため、示準化石や示相化石として重要な位置を占めてきた。*Vicarya* は、棘状突起と呼ばれる殻表面から突き出したいくつもの突起を持つ。この棘状突起の発達は *Vicarya* 属内的重要な分類基準とされましたが、大きな個体変異を示すことや、棘状突起を持たない個体が存在することなどが古くから知られ、属内の分類が混乱してきた。結果的に、Kanno(1987)によってこれらは *Vicarya Yokoyamai* 一種にまとめられたが、*Vicarya* の棘状突起が具体的にどのような変異分布を示すのかといった定量的な研究は十分にはなされてはこなかった。

*Vicarya* の棘状突起は、個体発生を通じて顆粒状装飾から漸移的に発達する。棘状突起の発達を定量化するために評価するために、ともに突起と見え、突起の間隔を計測した。結果から *Vicarya* の殻表面の突起は、等成長的な颗粒状装飾のステージから急に間に隔が大きくなり、棘状突起のステージに移行することがわかった。この変換点は間隔がほぼ 2mm のところで起こる。

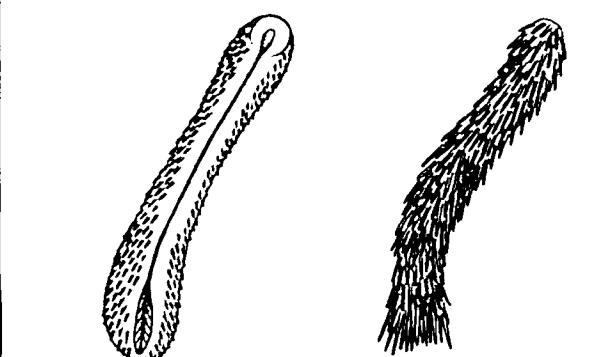
日本の中新統 10 産地の試料を使って、突起の間隔が 2mm のところの殻頂からの距離を計測した。結果は各産地でおおむね正規分布をとるが、間隔が 2mm になるとところの殻頂からの平均距離は産地ごとにさまざまなものとなる。重要な特徴は間隔が 2mm になるところの距離が小さい産地ほど、産地内のデータの標準偏差(ばらつき)が小さい傾向を示すことである。このことは棘状突起の発達が早い産地ほど個体変異の幅が小さいことを示唆している。

また、間隔が 2mm のところの殻頂からの距離が各産地で正規分布を取るならば、棘状突起の発達が遅い産地では、突起の間隔が 2mm に達しないまま成貝になる個体が無視できない確率で存在すると予想される。このことは棘状突起の発達の遅い産地でのみ、これまで棘状突起を持たない *Vicarya* の個体が見つかっていることと整合的であり、棘状突起を持たない個体も *Vicarya yokoyamai* の個体変異であると結論される。これは量的に連続的な

古生物学の研究において化石の形態情報は重要な位置を占めてきた。分類や進化に対する化石形態が持つ形質の定性的な議論は当然欠かせないものであるが、その定性的な興味をより深く理解する上での形態の定量的な解析が大きな力になることを最後に強調したい。

# 軟體動物系統分類学 の展望を探る

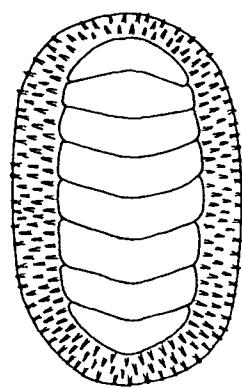
MOLLUSCA 軟體動物門



Solenogastres  
溝腹綱

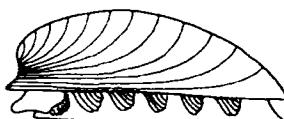
Caudofoveata  
尾腔綱

TESTARIA

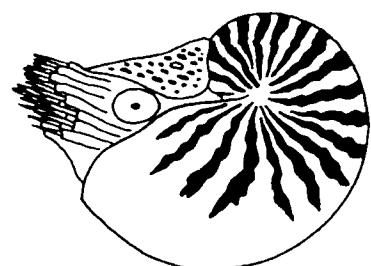


Polyplacophora  
多板綱

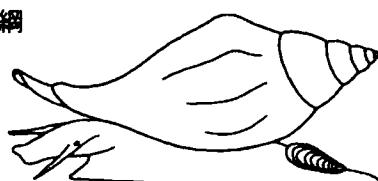
CONCHIFERA 有殼類



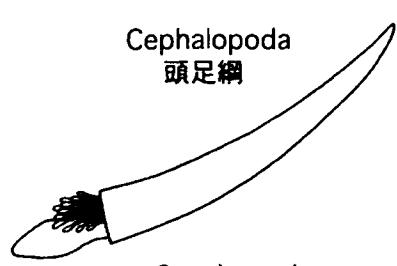
Monoplacophora  
單板綱



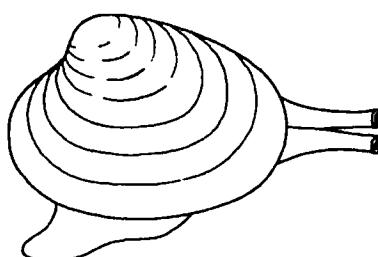
Cephalopoda  
頭足綱



Gastropoda  
腹足綱



Scaphopoda  
掘足綱



Bivalvia  
二枚貝綱

## 軟体動物系統分類学の展望を探る

司話人：細部一成（東大・理）、加瀬友喜（国立科博）、佐々木猛智（東大・総合博）

### シンポジウムの主旨

佐々木猛智（東大・総合研究博物館）

軟体動物は化石記録が極めて豊富な動物群であり、古生物学の主要な研究材料である。化石記録によれば、軟体動物の主要な分類群はカンブリア紀に出現し、大量絶滅事変とともに宋枯盛衰を繰り返し、現在では8つの間に分類される約6～10万もの種が繁栄している。

古生物学における伝統的な系統関係の構築法は、産出年代順に化石を並べ、形態の類似性に基づき分類群間の関係をつなぐ方法である。しかし、このように、表面上の類似度のみで系統樹を書くことの妥当性は現生種の系統学では否定されており、化石軟体動物の系統学的研究における新しい展開が「21世紀の古生物学」にとって必要である。

現生種の系統的研究の発展段階をさかのぼると、(1)古典的な単形質分類または少数の形質の組み合わせによる恣意的な分類が粗略をきたす→(2)よりミクロな観察に基づき形質を増やす方向へ研究が進展→(3)多数の形質間の整合性を検討するために分子学的手法が導入される→(4)さらにDNAの配列データに基づく分子系統解析が普及、といいう流れで論理的に再検証可能な系統仮説の構築法が発展してきた。

一方、化石では軟組織が保存されにくいため現生種よりも情報量が少なく、分歧分析の効力が期待できない分類群も少なくない。また、分子系統は当然利用できない。しかし、そのような場合でも現生種の解析結果と化石記録を対比させることで化石記録の重要性を示すことができる。例えば、(1)現生種の系統樹の分歧順序と化石の出現順序との整合性の検証、(2)現生種の比較解剖データから推定される仮想的祖先と実際の化石種の形態の対応関係、(3)進化の中間段階を示す化石種の有無、(4)分子進化率の算出基準としての最古の化石の出現年代の利用、などにより化石記録が現生種に対する有益な情報を提供する。[本シンポジウムでは化石記録が現生種主導の系統仮説に多大なインパクトを与える例を具体的に示したい（図1を参照）]

今後、化石種の研究をさらに発展させ、現生種研究の側にまでその重要性を提示するためには、(1)化石種の研究を通じて祖先的分類群の重要性を示す、(2)微細構造の研究により個々の分類群の形質データの質を向上させる、(3)例外的に保存の良い化石を探索する、(4)化石種の軟体部および軟体部に含まれる構造（歯舌など）の比較検討を行う、(5)化石種の固体発生段階を明らかにし現生種も含めて比較する、などの課題が重要である。そして、これらを実現するためには、化石記録のさらなる蓄積だけでなく、化石試料を扱う技術的な側面、特ににより精度の高い観察技術の開発が必要になると思われる。

化石・DNA・解剖・発生のデータはそれぞれに利点と欠点があり、個々の研究だけではなく分である。化石種と現生種の研究を有機的に結びつけ融合することにより、21世紀の軟体動物系統学はさらに飛躍的に発展するものと期待される。

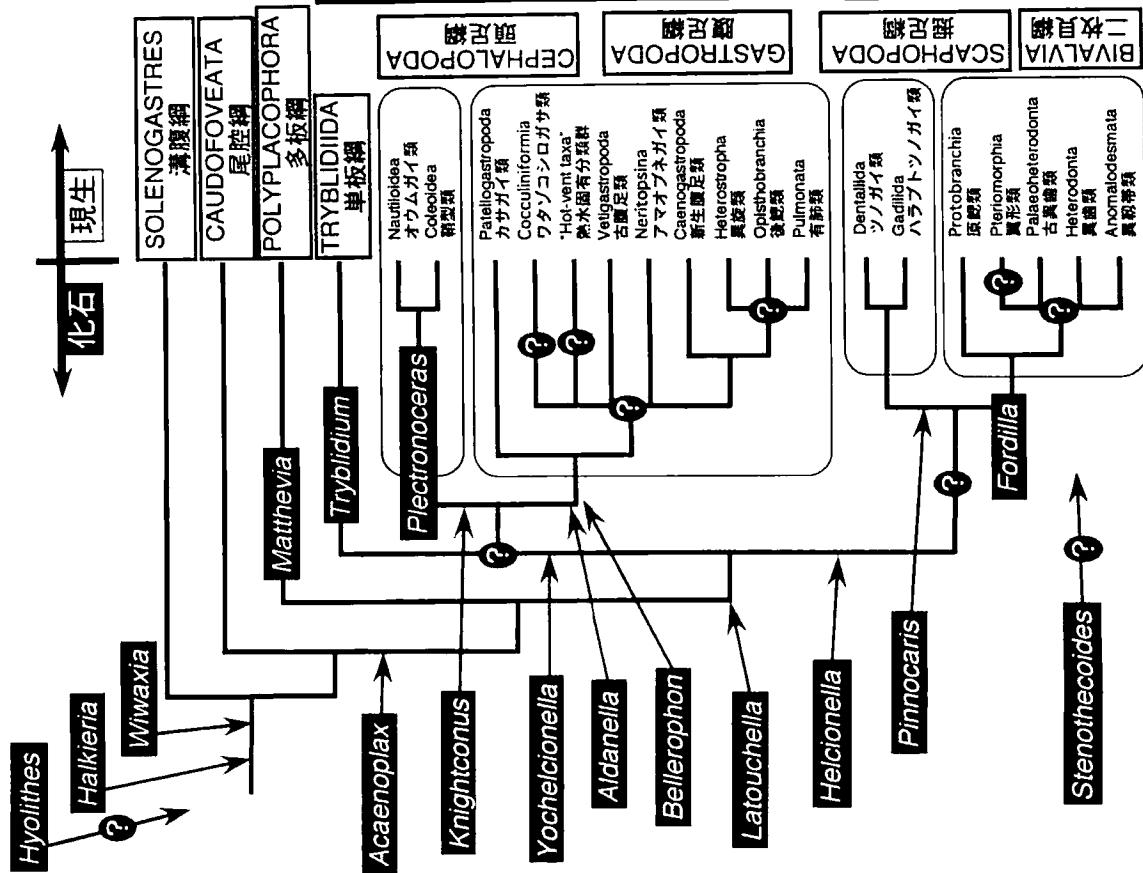


図1. 現生軟体動物の高次分類群の系統仮説と祖先的な化石分類群の対応関係

## 軟体動物の分子系統学の現状

上島 励（東大、理、生物）

軟体動物の系統進化についての議論は、これまでには軟体部や貝類などの形態学的特徴にもどづいて行われてきた。また、軟体動物では化石記録が比較的豊富であるため、その系統推定は古生物学的知見も加味して行われている。しかしながら、重要な軟体部が化石記録には残らないことなどから、軟体動物の系統進化において取扱いがある。遺伝子や蛋白質のデータにもとづいて系統関係を推定する分子系統解析は、1) 客観的である、2) 大量のデータが利用できる、3) 形質の進化をモデル化できるなど、多くの点で優れており、現在は最も信頼性の高い系統推定法と考えられている。ここでは、軟体動物の分子系統学についての最新の知見をいくつか紹介し、その成果や問題点について議論する。

### 軟体動物の起源

軟体動物は、発生学的な特徴などから、真体腔類の前口動物群の一員とみなされている。しかし、その起源については、「扁形動物から直接生じた原始的な分類群」とする説や、「環形動物のような体節を持つ動物が体節構造を二次的に失つて生じた分類群」とする説など、様々な仮説が提唱されていた。軟体動物を含む前口動物の類縁関係については、18S rRNA 遺伝子を用いた初期の分子系統解析から、環形動物が節足動物に近縁であることが示唆された。しかし、軟体動物門の単系統性は分子データでは支持されておらず、18S rRNA の分子系統樹では他の動物門が軟体動物の各綱についても同様な問題があり、二枚貝のように多数の共有派生形質を持ち単系統群であることがほぼ間違いないようないくつかの分子群が疑わしいといつても、以下のような原因によるものであると考えられる。まず、第一に Lophotrochozoa に属する主要な動物門や軟体動物の各綱は、古い時代のほぼ同時期に分化したと考えられることがある。このような場合には、各分類群が祖先を共有していた時間よりも、分岐後の期間が圧倒的に長くなるため、系統分歧の序列为決定することが非常に困難である。第二の問題は、軟体動物では分子進化速度が分類群によって大きく異なることである。進化速度の著しく早い分類群は、最も法のような優れた系統推定法を用いても正しい系統推定が困難である。これらの問題の一部は、解析に用いるデータ量を増やす（複数の遺伝子、長い塩基配列や多くの分類群を用いる）ことで解決すると期待される。さらに、進化速度の早い分類群や分子種を探し出すことも有効であり、現在はこれらの方向で研究が進められている。また、全く違ったアプローチとして、分子データの定量的解析ではなく、ゲノム構造変化やトランスポンの導入など遺伝子の定性的変化を解析に用いる方法も注目される。mRNA のゲノム構造変化にもとづく腹足類の系統解析を例として、最新の研究成果を紹介する。

珍海虫 *Xenoturbella* は、北欧の海底に生息する小動物である。珍海虫は肛門がなく、消化腔を

表皮が包んでいるだけの単純な体制をしており、感覚器官や中枢神経系もない。珍海虫は系統学的位置が不明の壁の動物であったが、体制が簡単なことから、非常に原始的な三胚葉動物であると考えられてきた。近年になって、この珍海虫の分子系統解析が行われた。これは、珍海虫が特異な卵形成様式を原鰐類の一部と共有していることと合致する。これらの知見を総合すると、珍海虫は形態が著しく特殊化した二枚貝の原鰐類である可能性が高い。寄生性の動物では、しばしば生産系を含む中枢神経系を非常に安定した分類群であり、このようないくつかの特徴だけから予測することは不可能である。特に、化石記録のみが知られる絶滅群では、形態が大きく異なっていても、実際は既知の分類群と非常に近縁である可能性がある。珍海虫の例は、軟体動物のボディプランの可変性が予想以上に高いことを示している。

## 二枚貝類系統分類研究の現状と課題

島本昌憲（東北大學・総合学術博物館）

二枚貝類（綱）は古生代最初期に出現して以来現在に到るまで、広範な地質環境に適応を遂げてきた軟体動物門の中の大きな分類群である。二枚貝類の高次分類については、軟体部（主に、鰓、胃、唇弁などの構造）にもとづく分類、殻体部（主に、鉗歯、切帶、殻体構造、閉殻筋痕などの形態）にもとづく分類がなされ、Cox *et al.* (1969, 1971)によって集大成され、現在に到っている。現在では、現生種にも広く適用できる Cox *et al.* (1969, 1971)の体系が基本的たための標準種にも広く適用できる Cox *et al.* (1969, 1971)の体系が基本的には受け入れられており、類別的な状況である。しかしながら、各分類群間の系統関係については大きな相違は見られない状況である。近年、分歧分析にもとづく形質評価の手法や分子系統学的な系統分析の手法が著しく進歩し、二枚貝類の高次分類についての取り組みも積極的に行なわれつつある (Salvinii-Plawen & Steiner, 1996; Winnepennincks *et al.* 1996; Campbell 2000, など)。本講演では、二枚貝類の高次分類群の系統関係についての研究の現状を概観し、今後の課題を整理したい。

### 1. 二枚貝綱の起源について

Runnegar & Pojeta (1974)は「二枚貝綱+極足綱」に対して直体類 (Diasoma) という分類名を提唱しており、中生代初期に絶滅した吻殻綱 (Rostroconchia) が二枚貝類と掘足類の中間型を示す化石群と考えられている。Morris (1979) も単板類から物殻類の *Anaberella*, *Myona* を経て二枚貝類が派生したと推定しており、「単板類→物殻類→二枚貝類・掘足綱の分歧」という系列が考えられている。

二枚貝類には韧带、鉗歯、閉殻筋を備えて2枚の殻を開閉できるという特徴があり、このような特徴を持つ最も古い化石としてカンブリア紀初期の *Pojetia* と *Fordilla* が知られている。*Pojetia* から古多齒亞綱 (Paleotaxodontia) の系列が派生し、*Fordilla* から等糸鰓類 (Isorifibranchia) や異韧带亞綱 (Anomalodesmata) が派生したと考えられている。

### 2. 二枚貝綱の高次分類について

Cox *et al.* (1969, 1971)の総合的な研究により、一般的には次の5亜綱に区分される。  
原鰓綱 (Protobranchia)：原鰓型の鰓を持つグループで、多齒型の鉗歯を持つ古多齒類 (Paleotaxodontia) と二次的に鉗歯を失った隱歯類 (Cryptodontia) とに大別される。

翼形亞綱 (Pteriomorphia)：糸鰓型の鰓を持つ Mytiloida (鉗歯はなくか小さい) と Arcoida (鉗歯型の鉗歯を持つ)、瓣鰓型の鰓を持つ Pterioidea (鉗歯はなくか等歯型) と Ostreoida (鉗歯を欠く) とに大別される。  
古異齒亞綱 (Paleoheterodontia)：弁鰓型の鰓を持つ Unionoida (擬主歯と側歯を持つ) と糸鰓型の鰓を持つ Trigonioida (分歯型の鉗歯を持つ) とに大別される。

日本古生物学会 2001年年会 シンポジウム講演 4-4-3  
異齒亜綱 (Heterodontia)：真弁鰓型の鰓を持ち、異齒型の鉗歯を持つ Myoida と大別される。  
異韧带亞綱 (Anomalodesmata)：真弁鰓型か隔壁型の鰓を持ち、鉗歯はなくか弱い。

3. 二枚貝綱分類群間の系統関係について

1990年代に入り、分子系統学的手法の発展に伴って、二枚貝類についてもこれまでの形態形質にもとづく系統推定を形態とは独立する形質状態から再評価しようとする試みが進展しつつある (Winnepennincks *et al.* 1996; Adamkewicz, 1997; など)。しかしながら、大きな分類群である二枚貝綱の分類群を少數の種で代表させた分子系統分析や、分析に用いた塩基配列数の少なさ、系統樹作成法によって結果が異なることなどにより、必ずしも説得力のある結果は得られないのが現状である。最近、Campbell (2000) は二枚貝類61種の18S rDNA約1800塩基対について分子系統樹を描き、これまでの形態にもとづく系統推定どある程度比較可能な結果を報告している。主に、この結果に基づき考察を加えると、二枚貝綱の高次分類群の系統関係については次のようにまとめることができる。

- (1) 最大節約法による系統樹では二枚貝綱の5亜綱について単系統性が支持されている。(ただし、NJ法ではProtobranchiaがクレードを形成しないばかりでなく、腹足類がPaleoheterodontiaとHeterodontiaのクラスターの中に入ってしまう)
- (2) 形態にもとづくと二枚貝綱の中でProtobranchiaが最も原始的なグループであると考えられているが、分子系統樹では必ずしも支持されていない。
- (3) PaleoheterodontiaとHeterodontiaは必ずしも姉妹群とならず、Paleoheterodontiaの二枚貝綱の中での位置付けは明確でない。
- (4) PteriomorphiaにおいてOstreoida内の細区分とArcoidaの位置付けは、形態的にも大きく意見の分かれるとあるが、(PectinoidaeとAnomioideaをOstreoidaeと近縁と考え、姉妹群とみなす (Cope, 1996; Morton, 1996; Waller, 1997) / PectinoidaeやAnomioideaはOstreoidaeと近縁ではないと考える (Starobogatov, 1992; Adamkewicz *et al.*, 1997))、分子系統樹では後者が支持される。Arcoidaの位置付けについては分子系統樹でも明確でない。
- (5) 二枚貝綱におけるAnomalodesmataの位置付けについては、形態的にも意見が分かれると(Heterodontiaと近縁で、最も最近分化したグループと考える (Waller, 1997; Morton, 1996; Salvini-Plawen & Steiner, 1996) / Anomalodesmataは古いグループで、Protobranchiaから初期に分化したと考える (Cope, 1996; Starobogatov, 1992))、分子系統ではHeterodontiaとクラスターを形成しProtobranchiaとは近縁でないと判断されるが、それぞれの位置付けは明確でない。
- (6) Myoidaの位置付けについても、形態的には意見が分かれており (Veneroidaと近縁で、Heterodontiaとして一括されると考える (Cox *et al.* (1969, 1971); 波部, 1977) / Anomalodesmataと近縁で、Heterodontiaは単系統でないと考える (Morton, 1996; Salvini-Plawen & Steiner, 1996))、分子系統樹でも明確な結論は得られないが、Veneroidaとは密接に関連していることが多い、Heterodontiaとして一括するのが妥当と判断される。

## 二枚貝翼形亞綱の系統解析 分子進化から形態進化まで

松本政哲・遠水 格 (神奈川大学理学部)

二枚貝翼形亞綱は生態学的にも形態学的にも多様なグループで、世界の海洋のさまざまな環境に適応している。このグループは地質時代を通して適応放散を繰り返し、また着しく環境に適応した形態は、多くの古生物学者と生物学者によって、ある特定の分類群に帰着させることはそれほど困難は、幾つかの形質を組合わせることによって、他の形質群のないものではない。特に上科レベルの分類に関しては、研究者の間でそれはほど大きい。問題になるのは、これらの分類群間の系統関係である。このグループは複数となく適応放散を繰り返す過程において、その形態に平行進化や収斂進化が起こったと考えられている。このような現象は翼形亞綱のさまざまのレベルの分類群で生じており、形態形質を用いて翼形亞綱の各分類群の系統関係を推定する上で大きな妨げとなっている。最近になって幾人かの研究者らは安定と思われる形質をもちいて、このグループの目レベルの系統関係の再検討を行った (e.g. Carter, 1990; Starobogatov, 1992; Morton, 1996; Cope, 1996; Waller, 1998)。彼らの体系は互いに異なつているが、伝統的に二枚貝類の分類に用いられてきた形質すなわち、殻の微細構造、殻帯とこう歯の形状、鰓、胃、外套膜の形状といった形質を研究者の独自の基準で再評価・組み合わせて構築されたという点で、本質的な違いはない。どのような形質を重視し、またその形質の種性を判断する基準が存在していないため、彼らの体系の優劣を判断することは困難であろう。このよくなき遺伝子レベルでの解析は、形態レベルの取扱いに惑わされないため最も効率的に系統関係を推測することができる。最近では翼形亞綱の分類群に対して、*18s ribosomal DNA* 遺伝子を用いた分子系統解析が行われた (Steiner & Hammer, 2000)。しかしながら *18s rRNA* の解析によっても、目レベルのような高次分類群間の系統関係に関しては何も解法されていない。これは翼形亞綱における目レベルの分類群の多様化がオカルドビス紀ごろに急速に生じたことと関連していると考えられる。このようなとき、多数の遺伝子を用いて系統解析を実行し、その結果を総合的に判断することが重要である。遺伝子系統解析において対象とする分類群に応じて適切な分子マークーを用いる事によってその系統関係を明らかにすることができますが、*18s rDNA* は高度に保存的な遺伝子であるため、この遺伝子の持つ情報量は少ないと考えられる。我々はミトコンドリア遺伝子のサイトクロムオキシダーゼサブユニット I (COI) 遺伝子を指標に、イタヤガイ科ヒネガイ科を対象に分子系統解析を行ってきた (Matsumoto & Hayami, 2000; 松本・遠水, 2001)。COI 遺伝子は高い進化速度をもち、少なくともこの二つの分類群では妥当と思われる結果が得られた。またこれらの中には、既存の分類体系を見直すだけではなく、形質評価の考え方について多くの示唆が得られた。今回この遺伝子を用いて翼形亞綱全体の系統解析を行った。現在の段階では予察的だが、核にコードされているミオシン遺伝子を用いた系統解析も行っている。

4目13科およそ70属について COI 遺伝子の配列を決定した。幾つかの外群を加えて系統解析を行った結果、次の知見が得られた。

上科レベルの分類群、すなわち Pectinoidea, Mytiloidea, Pinnidaea, Ostreoidae

では分子系統樹上でそれぞれ単系統群を形成し、その分類が適切であることを支持する。現在の解析では Arcoidae と Limopsoidea に関する単系統性は分子系統樹からは判断できない。

Pectinoidea と Limopsoidea は一つのクレードを形成する。これは既存の分類体系を必ずしも支持しない。また多くの研究者は殻の微細構造から Ostreoidae はこれらの一科のまとまつた分類群、すなわち Ostreoidae 目を構成するとしている。しかし COI 遺伝子の解析では Ostreoidae は Pterioidea と Pinnidaea のグループと単系統群を形成している。これを支持するデータストラップ確率はそれほど高くはないが、*18s rDNA* とミオシン遺伝子の解析からも同じ結果が得られている。このことは殻の微細構造による分類の妥当性に対して再検討を要求する。

Mytiloidea では、單一の種から 2 つの COI 遺伝子が検出された。これは以前から報告されているように、父性からのミトコンドリア遺伝子の流入によって、單一個体がヘテロプラスミーの状態であるためと考えられる。ヘテロプラスミーはこのグループ内の系統関係を推定する際に注意しなければならない現象である。しかし、ヘテロプラスミーは Mytiloidea が他の分類群と分岐した後に、独自に生じたのであれば、目的の系統関係を調査する上ではさほど重要でないかもしれない。Mytiloidea 以外のグループにおいて、我々はまだヘテロプラスミーを確認していない。

Arcoidae と Limopsoidea のグループは分子系統樹上で単系統群を形成する。これは Arcoidae を

- 高次分類群として認定する事が妥当であることを示唆している。この目内の系統関係に関しては COI 遺伝子の解析からは解決されていないが、ミオシン遺伝子の解析は良い結果を与える。目的の系統関係に関しては現在の解析からは *18s rDNA* の解析と同様にほとんど解決できていない。またミオシン遺伝子の解析においても目的の系統関係については解決できなかった。このことは、古生代前期における系統の分岐が非常に急速におこったことを示唆している。
- 引用文献
- Carter, J. G. 1990. In Carter, J. G. (ed.) *Skeletal Biomimicry: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. Volume 1. Van Nostrand Reinhold, New York, 135-296.
- Cope, J. C. W. 1996. In Taylor, J. D. (ed.) *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Oxford University Press, Oxford, 361-370.
- Matsumoto M. & Hayami I. 2000. *Journal of Molluscan Studies*, 66: 477-488.
- 松本・遠水 2001 化石, 69: 25-34.
- Morton, B. 1996. In Taylor, J. D. (ed.) *Origin and Evolutionary Radiation of the Mollusca*. Oxford University Press, Oxford, 337-360.
- Starobogatov, Y. I. 1992. *Ruthenica*, 2: 1-26.
- Steiner, G. & Hamner, S. 2000. In Harper, E. M., Taylor, J. D. & Crane, J. A. (eds) *The Evolutionary Biology of the Bivalvia*. Geological Society, London, Special Publications, 177: 11-29.
- Waller, T. R. 1998. In Johnston, P. A. & Haggart, J. W. (eds) *Bivalves: An Eon of Evolution - Paleobiological Studies honoring Norman D. Newell*. Calgary University Press, Calgary, 1-47.

## 頭足類の系統分類研究の現状と課題

堀部一成（東京大学・理学系）

頭足類（綱）の現生種は約 730 種と軟体動物の総種数の 1%にも満たない（ただし、生物量はきわめて大きい）が、化石種はこれまで 10,000 種以上が報告されており、現生化石種を含めると軟体動物の中では腹足類、二枚貝類についてで大きな分類群である（Götting, 1974）。しかも、化石頭足類にはオウムガイ類・アンモノイド類・ベレムノイド類など石灰質の殻体を持つものが多く、頭生代を通じてきわめて豊富な化石記録がある。従来の頭足類の殻体を持つものが多く、頭生代を通じてきわめて豊富な化石記録がある。

しかしながら、従来の頭足類の殻体は軟体部の特徴（眼の構造・触腕の数・吸盤や鈎の構造・頭や歯舌の形態など）が、また化石種ではおもに貝殻の構造形態が、それそれ用いられてきた。このことは、現生種ではオウムガイ類を除き殻体の退化が著しいことや、化石頭足類では軟体部の情報が少ないと帰因すると思われる。

系統をよく反映した自然分類体系を構築するためにには、対象とする分類群の単系統性が確認できることに加え、分類群間で相同関係が確認でき、しかも化石として残りやすい形質に基づくことが望ましい。1997 年以降、現生種についてはアクチン遺伝子やミトコンドリア遺伝子についての分子系統学的解析（Bonnaud et al., 1997; Carlini and Graves, 1999; Carlini et al., 2000）や相同形態質の分岐系統学的解析（Vecchione et al., 2000）がすすみ、高次の系統関係や分類形質の評価などが行われるようになつたが、化石種を含めた頭足類全体の系統関係には至っていない。そこで本講演では、主として古生物学の立場から頭足類の高次の系統関係に関する研究の現状と課題をまとめ、今後の研究の基礎としたい。

1. 頭足綱と他綱との系統関係、およびその単系統性  
Salvini-Plawen and Steiner (1996) は、現生軟体動物の形態形質を用いた分岐分析結果から頭足類と腹足類は姉妹群の関係にあると結論づけている。頭足類の起源については、隔壁を伴う单板類 "Knightiaconus" (= *Hypseloconus*) を祖先としてカンブリア紀後期に最初の頭足類 *Pectinoceras* が派生したとする説（すなわち、頭足綱と单板綱が姉妹群の関係にあるという説：Yochelson et al., 1973; Webers and Yochelson, 1989）や、頭足綱は腹足綱・二枚貝綱・貝足綱・クラスターとは別系統であるという説 (Runnegar, 1996, fig. 6.5) があるように研究者間で大きく意見が異なり、Salvini-Plawen and Steiner (1996) の考えは古生物学者の間では必ずしも広く支持されていない。今後、保存のよいカンブリア紀の化石試料に基づき系統解析を行い、高次の系統構築を行いう必要がある。

Berthold et al. (1990) は、頭足類の単系統性を支持する証拠として、1) 浮力器官としての氣室一体管系の存在、2) 卵黄に富む大型の卵からの不完全螺旋卵割を経ての直接発生、3) 噛状の頸と歯舌を伴う口球部の発達、4) 触腕の発達、5) 足の特徴化による戦闘の発達、6) 体腔の肥大化、7) 神經系の集中化、8) 围心腔の発達、などを示した。このうち、1)～3) は化石種でも認められ、頭足類の単系統性は古生物学の立場からも支持される。

### 2. 頭足綱分類群間の系統関係

殻体形質を重視した分類体系として、頭足綱は外殻亜綱 (Ectocoelchia) と内殻亜綱 (Endocoelchia) に大分類され、前者に挿殻のオウムガイ (Nautiloidea)・内角石 (Endoceratoidea)・珠角石 (Actinoceratoidea)・バクトリテス (Bactritoidae)・アンモノイド (Ammonoidea) の各超目を、後者にペレムノイド類・オーラコセラス類・イカ類・タコ類を包括する箱形超目 (Coleoidea) を含める案 (Shimanskiy, 1962; Holland, 1979) や、オウムガイ・内角石・珠角石・バクトリテス・アンモノイドの 5 つ、もしくはこれに直角石を加えた 6 つの独立した亜綱に区分する案 (Sweet, 1964; Teichert, 1988) が提唱されている。しかし、発生学・比較解剖学的形質に注目すると、頭足綱は樽円板状の初期胚殻と 9 小齒の要素の歯舌からなる広義のオウムガイ型頭足類と、坊達型もしくは球状の初期室に始まる胚殻と 7 小齒の要素の歯舌で特徴づけられる新頭足類に大別され、アンモノイド類と箱形類は後者に含まれ、かつ姉妹群の関係にある (Engesser, 1990; 帽部, 1998)。現生箱形類は胚発生の中期に殻の体制が外殻性から内殻性に移行することから、殻の体制の変化は箱形類の固有派生形質と見なされる。

### 3. アンモノイド類の系統分類

アンモノイド類の進化史を概観すると、1) 出現から絶滅に至る進化史が豊富な化石記録として保存されていること、2) 数回の大規模絶滅事変を伴いながら、高次分類群の大規模な置換・繁栄と衰退の歴史を繰り返したこと、が大きな特徴として挙げられる。このことから、アンモノイド類は長い時間軸での生物多様性変動を解釈する上で最適な素材であると考えられる。伝統的な分類体系は、混合綱の個体発生パターンと各モルフォタイプの時代分布データを併用した stratophenetic approach に基づいて構築されてきた。從来提唱された分類群の中には、古生代のバクトリテス類や中生代のアンモノイト亜目やアンキロセラス亜目のように、多系統群もしくは側系統群の疑いがあるものも含まれる。演者と共同研究者のこれまでの研究によれば、現生頭足類との相同関係が確認できる頭・歯舌・筋肉痕などの軟体部形質や、発生学的情報を残し、かつ化石としての保存性の高い胚殻の外部形態・内部構造などの多数の形質が系統分類に利用できることがわかつってきた。今後、古生代から中生代にわたる多くの部類について、保存のよい化石試料を素材として、相同関係が認定できる形質に基づき系統構築を行い、高次の系統構築を行う必要がある。

## 「生きている化石」腹足類・モクレンタマガイの系統分類と古生態学的意義

加瀬 友喜（国立科学博物館）

の「生きている化石」種と見なされてきた。*Amauroopsis* 属はタマガイ超科に所属し、モクレンタマガイは *Ampulliopsida* 亜科の唯一の現生種で、正に「生きている化石」と言える。演者はモクレンタマガイを、フィリピン群島西部のスールー海の小島・クヨ島の珊瑚礁の礁湖内に生息していることを確認した。その周辺の海域にも分布するようであるが、生体はまだ確認していない。本種は、日中はサンゴ砂泥内に止まり、夕刻から這い出し、周囲に藻類を食している。

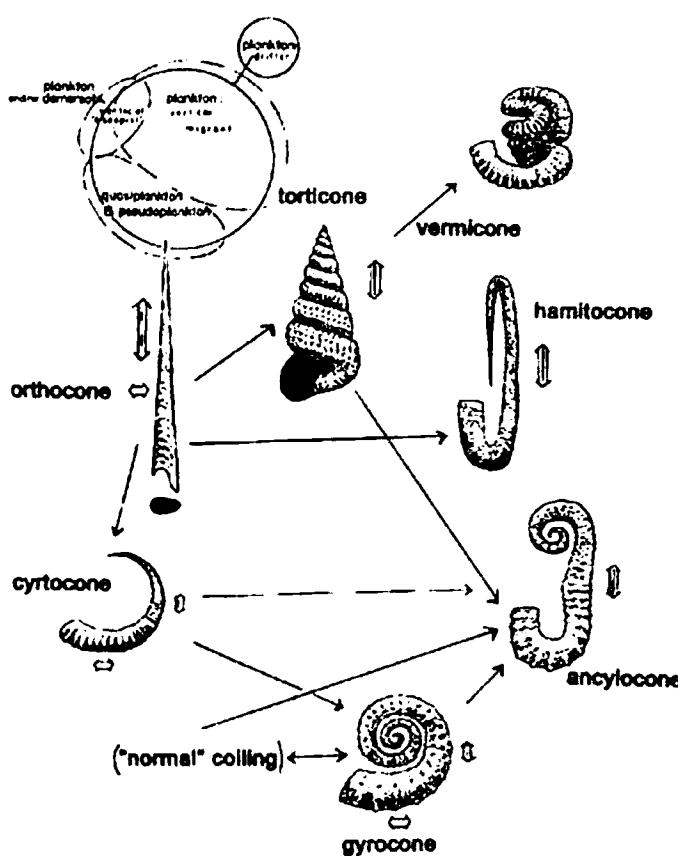
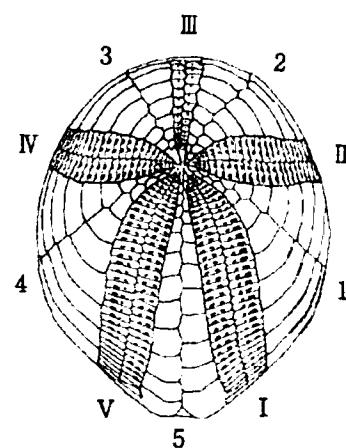
腹足類は軟体動物門では最大の綱で、化石記録は古生代初めに遡り、古生代以降のすべての地質時代から豊富な化石記録がある。しかし、ほかの軟体動物に比べ、化石腹足類の研究は遅れていると言えるだろう。とくに古生代前半には、ベロフォン超科、マクリーネース超科、コーオンフルス超科など、現在その子孫を残さない絶滅種群については、その系統分類的位置や生活様式について諸説があり、化石腹足類の研究において、今後も重要な研究課題である。

化石腹足類の研究に比べ、現生腹足類の系統分類研究は、過去 20 年間に著しい進歩を遂げた。分岐分類学の導入に加え、深海の化学合成群集から的新たな分類群の相次ぐ発見、電子顕微鏡レベルまでの軟体の詳細な解剖学的研究の進歩、分子系統学の導入などしがその理由としてあげられる。これらの研究の結果、腹足類の系統分類研究では、化石として残る殆ど唯一の殻体は、系統分類学上それほど重要な形質ではなくなってきた。従って、主として殻体の情報に基づく化石腹足類の系統分類研究は、現生種によるそれと同等の議論をするのは現状では困難である。実際、現生を扱う軟体動物系統分類研究では、上記の絶滅群について言及されることは少ない。唯一、*Bandeil* 等により進められている古生代腹足類の胎殻の研究が、貢献できる見込みがある。

しかし、このような状況を、腹足類を扱う古生物学者は悲観する必要は全くない。古生物学には化石に基づかなければ解決しえない問題がある。系統分類的位置はともかく、ベレロフォンやマクリーネースなどのバレオバイオロジーは、それ自体魅力的な研究課題であり、今後も活発な議論が行われるであろう。バージェス頁岩動物群やエティアカラ生物群の研究で、他分野の研究者に影響を与えた古生物学者の貢献は忘れてはならない。現在演者とその共同研究者で進めている「生きている化石」腹足類の研究は、今更強調することでもないが、化石腹足類の系統分類学的、あるいは古生態学的問題を解明する一つの方法である。幸いにも日本は、熱帯から寒帯の海に囲まれ、種多様性の最も高い熱帯西太平洋に近接し、貴重な試料を入手できる地理的位置にある。この海域には、いくつかかる「生きている化石」腹足類が生息し、演者の手掛けている海底洞窟の生物群からは、いくつの「生きている化石」腹足類がある。ここではその一例として、現在演者が進めている「生きている化石」腹足類・モクレンタマガイの研究を紹介する。

モクレンタマガイ *Cernina fluctuata* (Sowerby) は、フィリピンのミンドロー島から 150

# 無脊椎動物の 機能形態学の展開



## 無脊椎動物の機能形態学の展開

### —シンポジウムの主旨—

#### 講演者「講演題目」

機能形態学は、生物の形態進化と適応進化の研究という古生物学がその独自性を存分に發揮できる領域において根幹をなす分野である。近年、形態進化の研究は、発生・形態形成という側面から大きく進展し、そのメカニズムと改変機構の解明が本流となっている。そこでは、形態進化は発生・形態形成メカニズムの改変の歴史として捉えられるが、それでは実際に改変を誘引しその方向性を決めた要因は何だったのかという問い合わせが1つの重要なテーマとして浮上する。生物が生物と環境あるいは生物相互の作用の中で適応進化を遂げてきたことを認めらば、この要因解明の1つは現実に生物がもつ形態の機能的・適応的側面にあるに違いない。地質時代に起こった形態進化では、化石に残る形態の機能的・適応的側面を明らかにし、系統のいろいろな段階、異なる分類群において比較研究を行うことで、形態のもつ機能的・適応的制約と発生・形態形成上の制約との関係を探り出す。これはすなわち、発生・形態形成メカニズムの改変に影響を及ぼしたであろう機能的・適応的要因を推定することに他ならず、形態進化の総合的な解明の一翼を担うことを意味する。

適応進化の研究においては、生物の生活様式の変遷を明らかにすることが中心的なテーマである。化石に残る形態から機能的・適応的側面を解析し、生活様式を復元する機能形態学は、まさにこの研究の基礎をなすものである。

このように機能形態学は古生物学の発展にとって必須の分野であることは疑いない。このシンポジウムでは、軟体動物（二枚貝類、アンモナイト類）、甲殻類（三葉虫類）、棘皮動物（ウニ類）を材料とした研究が紹介される。そこでは、対象となる分類群の特徴、化石種と現生種との関係（絶滅種、近縁種が存在する・しない）、扱う分類群の大きさ、扱う形質の数の違いなどから、それぞれ異なる研究法が採用されている。また、研究段階も基本の機能形態の研究から、適応進化の研究に発展したもの、あるいは、形態進化の研究にせまろうとしているものまで様々である。

このシンポジウムでは、分類群の違い、研究法の違い、研究段階の違いなどをふまえて、機能形態学の研究とそこから展開する形態進化・適応進化の研究がもつ方向性と意義を考え、そこにはどのような研究法と問題点があるのかを議論するつもりである。

伊藤康弘（東大・博物館）  
「ニオガイ上科の個体発生と穿孔機能の進化」  
金沢謙一（東大・博物館）  
「ブンブクウニ類の形態進化と適応進化」  
佐藤武宏（神奈川県立生命の星・地球博物館）  
「甲殻類十脚目カニ類のハサミ脚の形態とその機能形態学的意義について」  
鈴木雄太郎（国立科学博物館）  
「三葉虫における呼吸領域の特定：現生節足動物からの応用」  
中島礼（筑波大・地球科学）  
「Foripecten takahashii (Yokoyama)(Bivalvia: Pectinidae)の形態解析に基づく古生態」  
守屋和佳（東大・理）  
「機能形態の穴を埋める化学的手法による白堊紀アンモナイト類生息深度の復元」  
川辺文久（早大・教育）  
コメンテーター

## ニオガイ上科の個体発生と穿孔機能の進化

伊藤泰弘（東京大学総合研究博物館）

祖先の経てきた一連の個体発生の変更が子孫の成体に大きな変化を生じ進化をもたらすこと が知られている。個体発生と系統発生との関係は古生物学の進化の研究において興味ある問題 である。その中でも幼体、あるいは小さい成体を含めた小さなサイズで生じた形態や行動の個 体発生上の変革の研究は、高次分類群の起源や進化過程の解釈に有用である。すなわち、成体 が環境や機能に強く影響されるのにに対して、幼体はそれが少なく、より系統を反映した原始的な特徴を備えている。二枚貝において、底棲生活を始めたばかりの1~2mm以下の小さい初期稚貝にとって、その棲息環境は成貝と比べて相対的に小さく、固結した底質や軟らかい底質 のどちらの環境にも柔軟に適応できる能力をもつ(Stanley, 1972)。そのような小さいサイズで生じた形態や行動の変化は、たとえ小さな変異でも大きな不連続上の不連続によって進化する可能性を秘めている。幼体や小さいサイズにおける個体発生過程の情報は、化石記録によつて証拠づけられた系統の進化的方向性や起源を解釈するうえでたいへん重要な意義をもつ。ここでケーススタディとして示すニオガイ上科(*Pholadacea*)に属する穿孔性二枚貝は、殻長約10mmに満たないサイズにおける形態や穿孔様式の著しい変化により、その成長過程で成貝と同じ適応形態を完成する。今回の発表では、後期発生から成長初期の小さいサイズでの機能形態上の変化に関する現生種の知見が、化石記録によつて証拠づけられるニオガイ上科の系統的方向性や、このような高次分類群を起源とする進化的革新を解釈するうえできわめて有用であることを例示する。

ニオガイ上科の二枚貝は、泥岩や砂岩、火成岩などの岩石の他、木材、サンゴ、貝殻、軟泥底など、さまざまな基質に穴を掘って生活する。穿孔性二枚貝は、ニオガイ上科のほか7上科で生じるとされるが(Ansell & Nair, 1969)、ニオガイ上科のようにさまざまな底質に穿孔できるグループではない。ニオガイ類の殻形形態は、前後に細長いものまで多様である。そのような形態の違いは穿孔運動の機械形態的な違いを生じる。それにより、より細長い殻のものは軟らかい岩石に、短いものは硬い基質や木材などに穿孔し、中間的なものは岩石などに穿孔するといった傾向が見られる。すなわち、ニオガイ上科がさまざまな底質に穿孔できるのは殻形態や穿孔様式の多様性によって成し遂げられた。

このように多様な基質に穴を掘る穿孔機能を獲得したニオガイ上科の二枚貝の祖先は、帙

かい底質に深く潜入して生活していたと考えられている(Nair & Ansell, 1968)。その一方で、穿孔性ニオガイ類の化石はジュラ紀以降から見つかっているが、ジュラ紀・白堊紀前期のものはすべて木材穿孔者である。岩石や軟泥底に穿孔する種は白堊紀後期になつてから出現し、新生代に入ってから分化した(Turner, 1969; Kennedy, 1974)。ニオガイ上科の多様性の進化の緩和的な方向性は、木材穿孔者から二次的に、軟泥底や岩石への穿孔者が派生した化石記録から考えられる。したがって、そのような祖先の内生性二枚貝からニオガイ類の木材への穿孔機能がどのように獲得され、岩石穿孔や泥底穿孔へと多様化したかその詳細はわかっていない。そこで、ニオガイ類の幼生が浮遊生活から基質に穴を掘つて底棲生活に移行する間に見られる初期の穿孔機能の発達過程と、その後の成貝に至る成長過程で見られる穿孔機能の変化に注目した。

本研究では、日本産ニオガイ科4種(ニオガイ、ニオガイモドキ、カモメガイ、モモガイ)について浮遊幼生から初期底棲稚貝までの人工飼育を行い、さらに、フナクイムシ科の文献調査により、これらの幼生・初期稚貝の発達過程での形態や穿孔行動を比較した。その結果、これらの初期稚貝の穿孔運動には、機能形態的に共通の特徴が、それぞれの成貝での穿孔様式とは独立して見られることが明らかとなった。例えば、ふつう成貝では泥底や岩石などに穿孔しているニオガイやカモメガイが、少なくとも初期稚貝の一時期には木材に穿孔する能力を潜在していることである。これは、中生代に出現した最初の穿孔性ニオガイ類が木材穿孔者であったという化石記録とも調和的である。これらの結果を踏まえて木材への穿孔能力という共通機能の進化的意義について議論する。

また、このようにニオガイ類の初期稚貝が木材穿孔機能を備える一方で、多様な形態や穿孔様式は、それぞれの種がその後の成長過程で完成する。フナクイムシのような木材穿孔者は生活史を通じて木材穿孔を続ける。他方で、軟泥岩穿孔者のニオガイは、成長するにつれて、丸く短い幼殻から前後に細長い成殻へと成長し、軟泥岩穿孔への特殊化を果たす。カモガイなどは中間的形態や穿孔様式の著しい変化は、ほどんどが殻長約7mmに達する小さいサイズで生じる。これらのことから、ニオガイ上科の殻形形態や穿孔様式の多様なスペクトラムは、後期発生から成長初期までの過程で生じる昔わば木材穿孔向け機能から岩石や泥底穿孔向け機能への特殊化の程度における種ごとの差異を表したものである。これら現生種の個体発生の結果を踏まえて、化石記録にもとづく木材穿孔者から泥底穿孔者への系統的方向性を議論する。

2. 不正形ウニ類全体に関する機能的・構造的制約：不正形ウニ類は、ジュラ紀に、表生活をする正形類から内生生活をするウニ類として派生した。この初期の段階で不正形ウニ類が採用した移動方式は、移動方向を 1 方向にして効率よく堆積物を掘削して潜る方式である。これは、正形類がもつ 5 放射相称の殻構造を捨て、第Ⅲ歩帯を前部、第Ⅴ間歩帯を後部とする左右対称の殻構造をもつことにより達成された。また、堆積物中の移動のために、腹側の棘を移動・掘削用、背側の棘を堆積物支持・運搬用と分化させた。しかしこのことにより、正形ウニ類に見られるような、殻の最上部での新しい殻板の追加により背側の殻板が、個体成長の間にしだいに腹側へ移動するという形態形成が許されなくなった。個体成長を通して腹側の殻板を常に腹側に維持するために、不正形類では腹側の殻板と背側の殻板との間で著しい不等成長が生じる。これらは、不正形類が内生生活を始めた時に生じた機能的・構造的制約であり、以後、すべての不正形類に共通した制約となっている。

3. ニセブンブク・ブンブク類全体に限わる機能的・構造的制約：ニセブンブク類がジュラ紀に出現した時、腹側の棘に新たな配列と機能分化が生じた。それは、中軸部（腹部：第Ⅴ間歩帯）に移動用の棘、腹の両側（第Ⅰ、第Ⅱ間歩帯、および、第Ⅲ、第Ⅳ間歩帯）に堆積物運搬用の棘を配置するものである。また、ニセブンブクは、ウニ類で最初に多種多様な殻の形をもつようになつたグループであるが、これは、各殻板が著しい不等成長をすることと、個体発生の間、殻板境界が固定されず常に殻板どうしの位置関係が可変的であることによる。これら棘の配列・機能分化と殻板の個体発生上の特徴は、白亜紀前期にニセブンブク類から派生したブンブク類にも受け継がれ、これら 2 つのグループに共通する機能的・構造的制約となっている。

4. ブンブクウニ類全体に限わる機能的・構造的制約：ブンブクウニ類は、ニセブンブク同様の殻板の特徴により多様な殻の形をもつが、無秩序に多様化している訳ではない。ブンブクウニ全体で、どの殻板が殻の腹側を構成するかは、第Ⅴ間歩帯を除いて決まっており、また、各殻板上で棘がどの方向へ動くかも共通している。

5. ブンブクウニ類の殻形態タイプにおける機能的・構造的制約：始新世の浅海砂底でブンブクウニは、歴史上はじめて本格的な捕食に遭い、爆発的な形態の多様化を迎える。これらウニは、対捕食者戦略として時代と共に大型化の道を辿るが、その中で、扁平タイプ（当シンポジウム表紙参照）、殻の成長は、各殻板の付加成長による増大と新しい殻板が殻の最上部（頂上系の外側）で追加されることにより達成される。これは中生代以降のすべてのウニ類に共通されることにより達成される。一方、殻上に分布する棘に関しては、分類群によって大きさ・形・数が極めて多様であり、同種でも同じ部位に異なる形・大きさの棘が生えること（例えばキダリスの仲間）がある。これは、棘の形成に關わる構造的な制約にはかなりの柔軟性と幅があることを示しており、このことがウニ類の適応進化に重要な役割を果たしたこととは明らかである。

## ブンブクウニ類の適応進化と形態進化

金沢謙一（東京大学総合研究博物館）

ブンブクウニ類の現生種は、潮間帶から深海までの様々な環境に棲み、その生活様式も砂に深く潜る内生生活から、泥の上を這い回る表生生活まで様々である。ブンブクウニの殻形態は、この多様な生息場所とそこでの生活に対応しており、そこには明らかに機能的側面を読み取ることが出来る。殻の縦断面形と腹側の形に着目すると、殻の形は球形、扁平、くさび形、ドーム形の 4 つのタイプに大きく分けられ、それらの間に中期形が認められる。球形タイプから扁平タイプに至る一連のウニ（扁平タイプは除く）は砂質堆積物中に生息し、砂の物理的性質に適した移動方式ための形態を備えている。これらのブンブクでは、一般的な傾向として球形のウニほど堆積物の深いところに潜る。くさび形のブンブクは泥中に棲み、泥の物理的性質に適した移動方式のための形態をもつ。ドーム型タイプは堆積物表面の移動に適した形態をもち、深海の泥底上を這つている。このように、殻形態－生息場所－行動－行動には明らかに一定の対応関係が認められる。各タイプには、系統的に異なる（別々の科に属する）ウニが含まれ、これは各タイプの形態が生息場所と行動に関係した機能的収斂、すなわち、適応進化の結果生じたことを示唆している。しかし、扁平タイプだけは、他のタイプとは明らかに異なる。機能形態的には、堆積物表面を移動するのに適した形態をもちながら、その多くが、潮間帶～浅海域の砂底表層に潜って生活している。しかしその一方で深海にも生息し、そこでは泥底表面を這っている。すなわち、扁平タイプはブンブクウニ類一般に見られる殻形態－生息場所－行動関係から逸脱しており、他のタイプとは異なる適応進化を遂げてきたことを暗示している。

今回の講演では、この現生種の研究から得られた機能形態学的な成果を化石種に適用すると、ブンブクウニ類の適応進化がどのように明らかになるのかを紹介する。また、その適応進化を形態進化という観点から眺めると、適応進化の各段階に影響を及ぼした系統・歴史的側面に由来する制約（下に示す）が見えてくることを紹介する。

1. ウニ類全体に限わる構造的制約：ウニ類の殻は、5 つの歩帯（管足をもつ殻板列の意味）と 5 つの間歩帯（歩帯と歩帯の間の殻板列の意味）という 2 種類の殻板列からなり（当シンポジウム表紙参照）、殻の成長は、各殻板の付加成長による増大と新しい殻板が殻の最上部（頂上系の外側）で追加されることにより達成される。これは中生代以降のすべてのウニ類に共通する構造的制約である。一方、殻上に分布する棘に関しては、分類群によって大きさ・形・数が極めて多様であり、同種でも同じ部位に異なる形・大きさの棘が生えること（例えばキダリスの仲間）がある。これは、棘の形成に關わる構造的な制約にはかなりの柔軟性と幅があることを示しており、このことがウニ類の適応進化に重要な役割を果たしたこととは明らかである。

## 甲殻類十脚目力ニ類の鉗脚・歩脚の形態とその機能形態学的意義

佐藤武宏（神奈川県立生命の星・地球博物館）

はじめに ジュラ紀以降に登場し、白堊紀末期から第三紀にかけて爆発的に多様性を増した、甲殻類十脚目のか二類（短尾目）は、現在世界中で約6,000種、国内で約1,000種が知られる、大きなグループである。このグループは形態的な多様性が高いことや、水産上重要な種を多く含むことなどから、古くから形態、生態、行動などについての研究が進められてきている。

機能形態に関して、歩脚と鉗脚との関係についての適応論的な議論を出発として研究が発達し、系統に関する高い形態が存在することも示されている。例えば、円筒状の歩脚を持つ種類は、関節の可動性が高く、起伏のある海底や岩礁を歩行するのに適しているという例や、貝殻状の結節を持つ種類は、軟体動物や棘皮動物などの殻を破壊して捕食するのに適しているという例などが挙げられる。これらの一連の研究は Taylor & Schram (1999) によってまとめられている。

しかし、例えば極端に扁平な歩脚に対する適応 (Portunidae) と評価する一方で、砂に潜るための適応 (Raninidae) と評価したり、ある特定の形態について、似ているもの同士を直感的に並べて、似ていないものと比較していたりといつた、上位に基づく研究が多いのも事実である。

そこで、これまで経験的に知られていた、鉗脚・歩脚の形態の類似性について、生物測定学的な手法を用いて比較を行い、その機能形態学的な意義をさぐるとともに、基本的な生活様式を反映しているような形質を明らかにすることを目的として、分析を行なった。今回の分析によつて、いくつかの興味深い結果が得られたので、報告する。

### 材料と方法

神奈川県立生命の星・地球博物館に収藏されている日本產十脚目カニ類について、生物測定学的な手法を用いて形態を比較し、その機能形態的な意義を考察した。

系統を示す指標として、酒井 (1976)によるドリト上科の間に位置づけられる、群 (Section) を採用した。それによつて甲殻類十脚目のカニ類は、カイカムリ群 (Dromiaceae)、原始短足群 (Archaeobrachyura)、尖吻群 (Oxystomata)、イチオウガニ群 (Cancridae)、方頭群 (Brachyrhyncha) の6群に分類される。

一般的に第1～第3歩脚の形狀に關しては相似性が高いことから、これらについては第2歩脚部位に對して行なつた。

に代表させ、甲、眼、左右の鉗脚、第2歩脚、第4歩脚に關して分析を行なつた。すべての検討標本についてサイズ計測が行なわれたデータセットについてのみを分析に使用した。データは甲長あるいは各部位の長さで規準化し、主成分分析をおこない、6群との相互比較を行なつた。

主成分分析に加えて、系統 (酒井、1976など)、食性 (Zipser & Vermeij, 1978; 佐藤、1994など)、生息場所の底質 (谷木、2000; 武田、1994; 三宅、1983など) を目的変数として、各形質を説明変数として正準判別分析を行なつた。

### 結果

測定部位全体について主成分分析を行なつた結果、それぞれの群に属する種が形質空間において近い場所に位置づけられるような傾向は見いだされなかつた。また、それぞれの主成分について、各計測部位の固有ベクトルを比較したところ、特定の部位がまとまるような傾向は見いだされなかつた。

正準判別分析では、目的変数を系統、食性、生息場所の底質のいずれに設定した場合でも、それぞれのグループはほぼ正しく判別された。特に目的変数と説明変数の組み合わせが、「系統—甲+眼」、「食性—鉗脚+歩脚」、「生息場所の底質—鉗脚+歩脚」の場合に、判別的半率は最も高かった。

### 考察

測定部位全体に関する主成分分析では、それぞれのグループに属する種が、近い場所に位置づけられてクラスターを形成するような結果は得られなかつた。このことから、甲・眼・鉗脚・歩脚全体を等価で比較した場合には、特徴がはつきりと現れないと示されよう。この理由として、系統関係を超えて収斂現象が起つていていると考えるよりは、さまざまな要因によって規定される部位の形態を、ひとつくりにして分析していることによる、打ち消し合いの効果が大きいのではないかと考えている。

正準判別分析では、特定の目的変数と説明変数の組み合わせの場合は、判別的半率が高かつた。このことは、ある特徴的な形質を比較することによって、注目するカテゴリーでのグルーピングが可能であることを示している。すなわち、今回の分析では、甲や眼の形態は系統を反映し、鉗脚や歩脚の形態は食性や生態を反映している可能性があることを示唆する。この結果は経緯的に考えられてきた、十脚目甲殻類の形態とその機能に関するこれまでの研究 (e.g. Taylor & Schram, 1999) に調和的である。

今回は、甲、眼、鉗脚、歩脚といった部位を長さ、幅、高さといった計測値に代表させ、比較を行なつたが、実際には、例えば歩脚だけでもかぎ爪状になつてゐるものや、棘や結節状の装飾を持つものなど、その形態はさまざまである。今後は、これらに關しても評価する方法を導入するとともに、さらに検討標本数を増やし、形態の類似性と、その機能形態学的意義について詳く研究をすめたい。

## 三葉虫における呼吸領域の特定：現生節足動物からの応用

科博：鈴木達太郎

をつくり形態を保持している。逆説的必要条件と言える。また呼吸器官には、柱状構造の存在は薄膜と広い表面積を備えた器官であるための必要条件と言える。また呼吸器官縁辺部を通して心臓へと流れゆく。そのため“體”それぞれの流路があり、後者は呼吸器官縁辺部を通って心臓へと流れゆく。それを観察すると、縁辺部には滑らかな“へり”が、呼吸領域には多数の柱状構造の付着点により形成されているメッシュ状の構造が確認できる。縁辺部の“へり”では、ガス交換完了後の血液ルートにあたるので、表皮を薄く保つ必要がない。そのため柱状構造がない滑らかな形態になると考えられる。三葉虫では、以前考えられた呼気器官である付属肢の外肢には上述のような形態は全く見られず、また柱状構造の痕跡なども全く見られない。では、他

のどの部分に呼吸器官としての可能性があるだろうか？

一般的に、機能形態学で絶滅動物群を扱う場合は、現生生物での実験検討（クロスチェックによる実証）がかなり難しい。そこで上述したような、ある首次分類群に特有の幾つかの系の構造的な相互関係、および特定の系における構造的収斂を見い出し、それらを絶滅動物の機能形態学に反映させられないかと考えた。

そこで、三葉虫の呼吸領域を節足動物の観点から考えてみたい。節足動物における“體”的形態（表面積や断面積の數など）は、行動や生態と密接に関連する事例が知られている。そのため、絶滅節足動物における呼吸領域を特定することは、その生物の生態や行動を外骨格情報のみから考察する際に多大な貢献ができると考えられる。

三葉虫の呼吸領域、つまり“體”は二型型付属肢（節足動物の足は基本的に二分岐している）の外肢の極端な部位であるとされており、教科書などでもそのように紹介されている。しかし、機能を決定するという作業は現生節足動物でも困難であり、過去に間違った解釈がなされた事例もある。たとえば、貝形虫の副肢にある櫛脚類（カブトエビなど）の副肢（Martin 1992:117. 呼吸器官ではなく、浸透圧調整器官）が例としてあげられる。

現生の海棲節足動物において“體”的特徴を調査した結果、以下の特徴が呼吸領域に見られることがあきらかになった。

1) 高い面積／体積比を持つ（ガス交換の効率化：形態的に縦状、薄膜状）

2) 呼吸器官の表皮は非常に薄い（ガス交換の効率化）

3) 安定した血体腔の存在（ガス交換の媒体となる血液の効率良い備蓄；形態的に葉脈状、もしくは網目状）

4) 新鮮な海水を循環させる器官が存在するか、もしくは呼吸器官自体が海水循環を行える

5) 固い外骨格に覆われたりするなど、かなり防護されている位置に存在する

ここで示した条件 1) と 2) を合わせて考えてみると、呼吸器官は表面積を広く保ちながらかつ外界との境界を非常に薄く保たなくてはならないという矛盾する特徴が必要とされる。これを解決するため甲殻類、節口類（カブトガニなど）では、呼吸器官の内部に柱状の構造

## シンボジウム講演 4-5-5

### *Foripecten takahashii* (Yokoyama) (Bivalvia: Pectinidae) の形態解析に基づく古生態

中島 礼 (科技園科特 / 地調)

*Foripecten takahashii* (Yokoyama), 和名タカハシホタテは中新世末期から前期更新世 (約 7 ~ 1 Ma) の約 600 万年間にわたって北西太平洋地域に繁栄した二枚貝類である。この種は大型で重厚な殻を持ち、右殻の強い湾曲度など特異な形態を示すところから昔より注目されてきた。また近年においては、その分布の変遷が北西太平洋地域の気候変動と密接に関連していることが明らかになってきている。特に形態特性については、鎌木 (1979) によつて右殻の湾曲度の地理的特性が解析され、また Hayami & Hosoda (1988) によつてその成長パターンが詳細に解析されている。

本研究では、前述の 2 研究において不足していた空間的な形態特性や分布様式、産状を考慮に入れるごとに、タカハシホタテの古生態を機能形態学的に解析した。本研究で用いたタカハシホタテの標本は、北海道の道央・新十津川 (幌加利加尻)・滝川 (滝川層)・多度志 (秩父別層)、道東の阿寒 (古澤層)・駒留 (駒留層)・サハリンのマロフ (上部 Maruyama 層)、仙台の滝の口層の 8 产地から採集した。

鎌木 (1979) による解析: 北海道内から産出したタカハシホタテの右殻の最高峰と殻幅を測定し、湾曲度の強い太平洋型と湾曲度の弱い日本海型に依存するところに区分した。また湾曲の強弱は変曲点における曲面の折れ曲がりに依存するところに区分された。現生種のホタテガイとタカハシホタテの多くの形質を測定、比較することにより、以下のようによつてタカハシホタテの成長初期と同様の形態を示すところから遊泳できたが、成長中期以降になると 1) 殻が重厚になると 2) 背縁部の隙間がなくなる、3) 開閉筋の運動筋がみ分が大きくなる、4) 殻頂角が小さくなり殻のアスペクト比が小さくなる、などの特徴がみられるようになり、タカハシホタテは成長とともに遊泳能力が失われ、海底面に横たわって生息した recliner であったと結論づけた。

#### タカハシホタテの形態についての研究例

Hayami & Hosoda (1988) による解析: 現生種のホタテガイとタカハシホタテの多くの形質を測定、比較することにより、以下のようによつてタカハシホタテの成長初期と同様の形態を示すところから遊泳できたが、成長中期以降になると 1) 殻が重厚になると 2) 背縁部の隙間がなくなる、3) 開閉筋の運動筋がみ分が大きくなる、4) 殻頂角が小さくなり殻のアスペクト比が小さくなる、などの特徴がみられるようになり、タカハシホタテは成長とともに遊泳能力が失われ、海底面に横たわって生息した recliner であったと結論づけた。

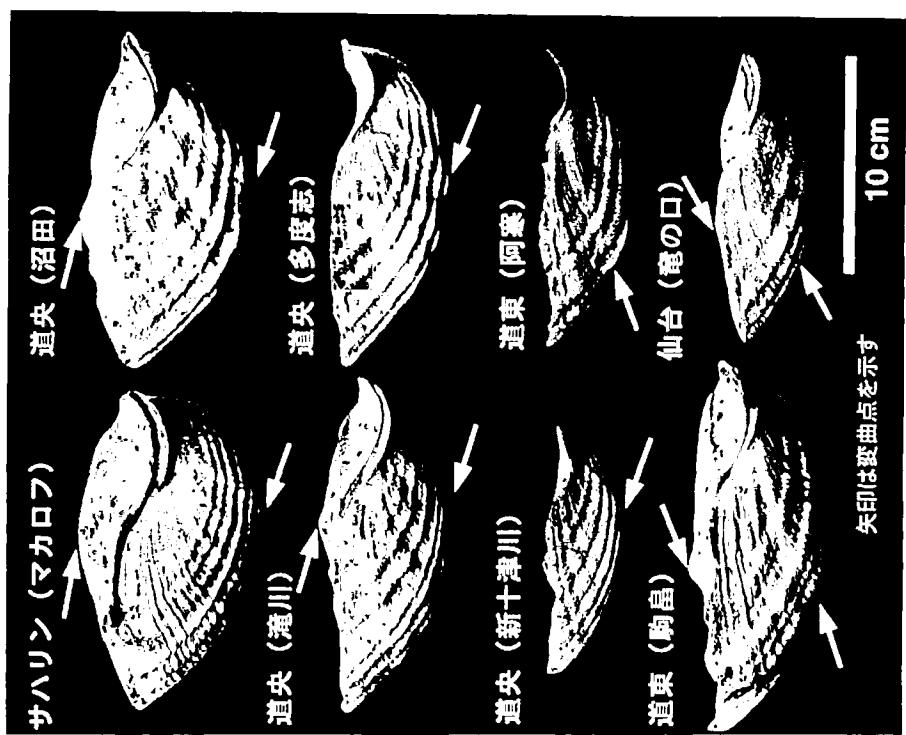
#### タカハシホタテの形態特性

右殻の湾曲度と左殻の変曲点の位置: 右殻の湾曲度を測定したところ、太平洋側 (道東、仙台) は弱い湾曲度の個体だけであるが、日本海側 (道央、サハリン) の個体の湾曲度は強いものから弱いものまで変曲点が大きい。一方、左殻の変曲点については、日本海側の個体の変曲点から変曲点までの平均距離は 5 ~ 7 cm と短く、太平洋側が 7 ~ 9 cm と長くなっている。つまり、変曲点の特徴は 2 つの地理的なパターンに区分できる。

右殻における穿孔痕と付着痕の形状: 道央、サハリン、仙台産のタカハシホタテには多毛 *Polydora* による穿孔痕やフジソボによる付着痕が多く、特に右殻側に多く、特に後部に集中するという特徴がみられる。

殻の前後非対称性: タカハシホタテは右殻、左殻ともに前後方向で非対称な形態を示す。

変曲点が形成される前は非対称性が目立たないが、変曲点が形成された後には前方よりも後方へと殻が伸張する傾向が顕著にみられる。



北海道、サハリン、仙台産のタカハシホタテの形態の比較

#### 推定されるタカハシホタテの古生態

湾曲度と変曲点: 変曲点・変曲点の特徴に關しては、道央とサハリン、仙台と道東というパターンが認識できるが、湾曲度の特徴はこれらのパターンには一致しない。しかし、2つのパターンを時空間的にみると、タカハシホタテが道央周辺から太平洋側に分布を広げる時に形成された地理的な形態特性であることが推定される。またこれらとのパターンの違いは、遊泳型から横臥型への生態変化の時期が異なることを示唆する。また堆積環境の違いが推定される。生息姿勢: 穿孔痕と付着痕と付着痕の両面に分布を示すと推定される。つまり、タカハシホタテは横臥型となるべくから、左殻の変曲点から内側と前腹側を海底底質中に埋没させ、一方、後腹側だけを海底面上に露出させる姿勢をとつたことが考えられる。タカハシホタテの両殻が後腹方向へと伸張している傾向は、この生息姿勢と関連しているのである。

# 機能形態の穴を埋める化学的手法による 白堊紀アンモナイト類生息深度の復元

(東京大学大学院理学系研究科・守屋和佳)

## I. 形態解析に基づくアンモナイト類の生態へのアプローチ

アンモナイト類はシルル紀後期に出現し、数回の大規模な絶滅をくり返しながら白堊紀末まで繁栄したグループで、一般に平面らせん形もしくは立体らせん形の殻を持つ。多室性の殻の存在、嘴状の強器の発達、殻室をつなぐ体管の存在などから頭足類に分類されるが、結構状ないし球状の初期室、7本の小歯からなる歯舌、腹側に位置する体管、原体管の発達などの特徴から、系統的にはオウムガイよりむしろイカ・タコに近いことが明らかになっている。アンモナイト類の殻体は浮力器官であると考えられており、殻体の修復痕、殻体表面の付着生物などがしばしば見られることがある。アンモナイト類の殻体の形態解析にもとづく機能形態学的研究には大きく分け以下のようにある。

1. 軟体部も含めた浮力と姿勢の安定性  
多くの研究は殻体の密度を計算しオウムガイの軟体部を外挿することでアンモナイト全体の密度を計算する。さらにその重心、浮心を計算し姿勢の安定性を計算する。
2. 遊泳能力  
アンモナイト殻体の模型を流水中に設置し、流水に対する抵抗を測定する。
3. 生息深度（耐圧深度）  
外部からの圧力に対するアンモナイト殻体の構造的強度を計算する。

これらの研究から1, 2, 3のそれぞれの因子について殻体の外形ごとに変異があることが示された。しかし、アンモナイトは、絶滅生物であり現生生物（特にオウムガイ類）とは隔壁の形状も異なることから、殻の機能形態学比較には限界があり、未知の因子の存在を無視することはできない。形態解釈の情報のみでは、定量的な見積もりは不完全であり、得られる値もある範囲を特定するだけであり、特に3の場合、必ずしも計算により得られる値が生態学的理由により決定されているとは言えない難い。

このような機能形態学的アプローチでは迫りきれない課題について、1については Okamoto (1988) が理論形態学的観点から、2については Bayer and McGhee (1984) などが堆積相と殻形態変化の相関の解析から検証を試みている。そこで、本研究では3の生息深度の問題について、形態解釈とは異なる観点からのアプローチを試みる。

## II. 化学的手法に基づくアンモナイト類生息深度へのアプローチ

本研究では、まず、北海道北西部達布一羽幌地域に分布する白堊系蝦夷層群を対象に、アンモナイト類の分布と堆積相との関連を理解する目的で、地質調査と堆積相および化石の産状の比較検討を行った。調査範囲内のサントニアン階上部、羽幌川層は、断層により同一層準が側方によく追跡され、地域間での堆積相の側方変化を識別することができる。これらとの地域間で、異なる堆積相間のアンモナイト群集組成を比較した結果、アンモナイト群集は堆積相に関係なく産出するグループ、沿岸相に多く産出するグループ、遠洋相に多く産出するグループの3つのグループに大別できることが明らかになった。また、これらのアンモナイト類殻体の多くが破壊されずに保存されていることから、殻体の死後運動は小さかつたことが示唆された。つまり、アンモナイト類の遺骸分布は、ほぼ生体群集の分布を反映しているとの結論を得た。

次にこれらのアンモナイト類の水塊における鉛直分布を明らかにするために、アンモナイト類殻体の酸素・炭素同位体比分析を行った。羽幌地域からは白堊紀のアンモナイト類の全亜目 (Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina, Ancyloceratina) の種が産出する。分析には羽幌地域に分布する下部カシバニアノ階、上部羽幌川層から産出した、以下の9種のアンモナイトを用いた。

- Phylloceratina:** *Hypophylloceras subramosum*, *Phyllopachyceras ezoense*  
**Lytoceratina:** *Tetragonites glabrus*, *Gaudryceras tenuiliratum*  
**Ammonitina:** *Damesites damei*, *Hauericeras angustum*,  
*Yokoyamaoceras ishikawai*, *Eupachydiscus* sp.  
**Ancyloceratina:** *Polyptychoceras pseudogaultinum*.

化学分析から殻体形成当時の水塊の情報を得るには、対象としている殻体が切削的に保存されていることを確認する必要がある。そこで、殻体破断面の電子顕微鏡観察、X線回折による殻体中のアラレ石 / (アラレ石 + 方解石) 比の推定により殻体の初生的構造が保持されていることを確認した。本研究では、これらのアンモナイト殻体の酸素・炭素同位体比分析から得られた結果から、遺骸分布から予想されるアンモナイト類の生息深度に関する従来のモデルの検証を試みる。

# 脊椎動物における機能形態学

司話人：犬塚 則久（東大）・三枝春生（姫路工大）

青木良輔：口唇の退化と二次口蓋の発達

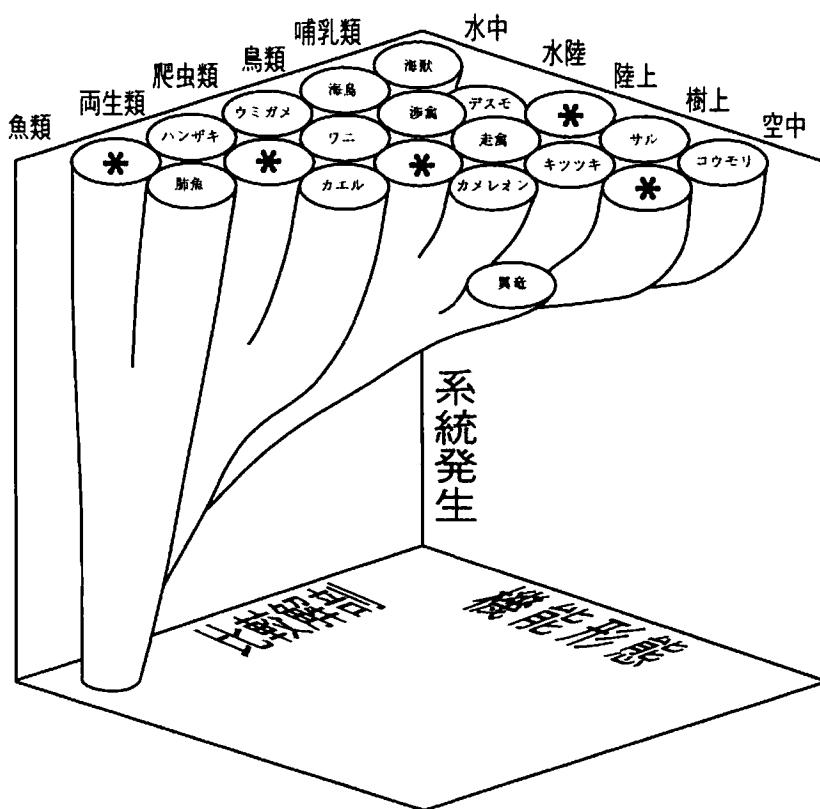
江木直子：肉食哺乳類の長骨の形態と運動行動

三枝春生・松原奈緒子：長鼻類の臼歯からみた咀嚼機構と食性復元

樽 創：東柱類の頭蓋からみた咀嚼機構と食性復元

中務真人：靈長類の肢骨からみた生息環境とロコモーション

犬塚則久：哺乳類の骨格における比較機能形態学



## 脊椎動物における機能形態学\*

大塚則久 (東大・医)・三枝泰生 (駒澤大) •

機能形態学とは生物の形や構造をその動きの観点から研究する分野である。脊椎動物ではほぼすべての器官系で機能が試みられている。運動器からは筋肉や骨、神経系は脳幹、神経系は内耳頭蓋型と神経孔、感覺器系は脳板、眼窓、耳管などである。形態と機能のあいだには密接な連関があるが、ある形態は複数の機能をもたらす。ある機能をもたらすのに多くの形態をとりうる。形態から機能を推定するための困難がここにある。現生生物を対象とした機能形態学では、ある機能を実験によって検証できるとともに多くの仮説を導くこともある。

脊椎動物において、二次口蓋の有無は哺乳類を爬虫類から隔てる特徴の一つとして知られる。哺乳類は二次口蓋を獲得したことによって、気道を確保しつつ時間をかけて口腔内消化を行なうことができたという利点がある。しかし、そもそもなぜ、次口蓋が発達したのかについては定説がない。音木は、閉鎖時にも歯が露出するワニと露出しないトカゲの形態の違いから、ワニが水中供食に適応して口唇を退化させ、その進化の過程で口腔の機密化の必要が生じたものと考察している。哺乳類の先祖キンダノン類にもこの見方を広げ、呼吸気によつて口腔を吃焼させないために鼻腔との間の二次口蓋が発達したものとした。この例では現生種から得た着想を元に構造的・機能的に説明している。ひとたび形態と機能の相関が把握できれば、化石形態から機能を復元し、その進化過程までも推定することができる。

形態と機能の相関を名題から導くのではなく、より各個別的な数理解析にもとづく方法もある。この方法では骨の形態と運動行動という機能の相関を知ろうとするとき、複雑な形をした骨のどの部分がそれぞれの機能と相関するのか、また、どの機能がほかのものに比べて区別しやすいのか、といった点が明確になる。現生種においてこうした形態機能相関が確立すれば、化石種の形態から機能を復元する精度が高まることがある。音木は肉食爬虫類の四肢骨形態と運動行動との関連を検討している。四肢の形態は長さ・断面積・断面積・前面積・表面積を用い、運動行動は樹上性・登攀性・地上性・走行性の4グループにわけ、グループ間での形態比較を二変数回帰解析を用いて行った。その結果、走行性動物は長い四肢、大きい身體、大きな大腿骨などで、樹上性は外側に突出する上腕骨小頭、広い大腿骨膝蓋など関節部の構造でほかのものから容易に区別されることが示された。

哺乳類の食性は多様で、それぞれ特有の歯牙や咀嚼機構と密接に結びついている。典型的例では肉食性には裂肉歯があり、頭は上下運動しかできない。準食肉のF1歯は丘状歯で、さまざまな運動が可能なが、準食肉にはウサギやウマのように月状歯をもち左右運動するタイプと、留齒歯やゾウのようになります。これにともない、咀嚼運動も上下から前後へと移行したはずだが、臼歯の表面に残る歯根マクロの形態だけではいつどのように転換したかがわからず、歯の表面にはその動物の咀嚼運動の方式や食性と関連するものとされている。二枝・松原は誰もやつたことのない長鼻類の臼歯の咬合面にみられる格段のパターン解説を試みた。その結果、長鼻類のこの動かし方には原始的な介導歯に似た上下方向、成長歯に似た左右方向、現生長鼻類にみられる前後方向の3種類があることを明らかにした。前後運動の出現は前期中新世で、葉食性から草食性という食性の転換に関連づけられてきたが、草原の拡大した後期中新世ではない。このため咀嚼機構の改

変は食性的変化と無関係におきた可能性があるといふ。

上に述べたように、ふつう頭蓋運動の方向は臼歯の咬合面におけるエナメル質のひだの向きと直交する。ところが東柱類のエナメル質は臼歯の形態からは頭の動きを推定できない。頭を動かすことができる。嚼筋は頭蓋に付着するので、筋付着部位の広さや太さから各筋の発達度を推定することができる。嚼筋は頭蓋と頸筋と下顎頭の頭蓋をハレオララドキシアに代表されるP型とアスマスチルスに代表されるD型にわたる。原始的なアショロードヘモトプスはP型に属する。P型では頸頭筋、咬筋浅厚、内闕翼突筋の先端から、あごを横に動かす円弧運動が活発であると予想し、D型では咬筋中・深厚、頸頭筋の先端から、あごを後に引く前後運動を予想した。P型、D型ともすりつぶす運動が主体であることから、幅広い運動が有利な軟体動物食よりは植物食説を支持している。

頭蓋の形態が食性復元にとって重要な手がかりを与えてくれるように、体の骨の形態は生息環境や運動様式を反映している。靈長類は多様な運動適応を果たした現生種がいるので体幹や肢骨の形態から化石化の運動様式や古環境など古生態を復元する格好の材料となる。中筋は奥歯類のうちくに類人猿の生息環境とロコモーションの進化を扱っている。復元に用いられる形質には、体重、相対肢骨長、上下肢相対長、胸郭の幅、三角筋相面、上腕骨滑車の形、腸骨幅、大腿骨体の断面形、大腿骨頭幅、腓骨外果の大きさ、足根骨相対長、母趾の大きさがある。懸垂運動適応形質としてはとくに上腕骨滑車の形態が最も重視され、原始型では円錐形なのが、糞巻き状になると片手でぶら下がるときにねじりなどの外力に対しても安定性が高くなる。ヒト上科では懸垂運動に特化した類人猿がますますアフリカに現われ、そのご当地性が獲得されたといふ。

現生種や類縁種が現在する日の機能復元は、類似した形態をもつ種と同様の機能をもっていたはずなので、比較的大やすい、近縁種が地滅して時間がたてばたつほどその機能復元は困難になる。このため、絶滅動物の生活機能を復元する機能形態学的方法は、現生種に類似形質がないと使えないといわれる。大際は全体として形が似ていなくて利用できる比較方法を考案し、比較機能形態つまり収斂法を提唱する。從来用いられてきた近縁法は近縁種という類似のなかで適応放散といいう差異に着目したのに対し、収斂法は別系統という類似の取扱いを利用する。この方法によって現生種にはみられない東柱・長鼻類は水生に適応をしていたこと、少なくともカバよりは後肢が巧みだしたこと、ハレオララドキシアでは足首の回旋機能が高まり、アスマスチルス科では体幹の自由度とひじを伸ばす力が高まるようになり、Desmostylusが最も水生生活に適応していたといふ。

本シンポジウムではいくつかの脊椎動物を対象に機能形態学の方法を紹介する。古生物学における機能形態学は現生種における形態機能相関が前提となる。この一般則が確立して初めて化石種の生活機能が推定でき、適応化を復元できる。形態と機能の相関はいかに検証されるか、予測した形態と機能のずれ、方法によるちがいなど、形態から機能を復元する方法論上の問題が論点となる。

分類群	材料	機能	方法	目的
骨木	爬虫類	11科・歯嚙竹	対乾燥範囲	二次口蓋の起源
江木	肉食哺乳類	長骨	運動様式	数理解析
三枝・松原	長鼻類	臼歯の被覆	頭運動	微細構造比較
椿	東柱類	頭蓋	頭運動	比較 (近縁法)
中務	靈長類	体の骨	運動・環境	咀嚼機構・食性
大塚	哺乳類・東柱類	体の骨	生息地・運動	比較 (近縁法)
				水生適応の進化

\* Functional morphology in vertebrates.

\* INUZUKA, Norihisa (University of Tokyo) and SAEGUSA, Haruo (Himeji Technical College)

## 口唇の退化と二次口蓋の発達 青木良輔（横須賀市）

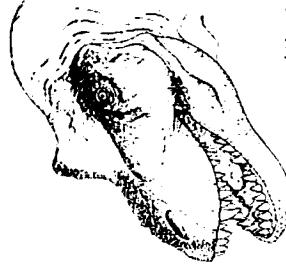
ワニ類における口唇の退化、つまりは上下両顎の嵌合化は白亜紀の中頃までには完成しているが、萌芽的な状態は現生動物に確実な残存がないために、その機能について議論があるが、できる。口唇は両顎の嵌合化によって口腔の閉鎖を補償されつつ退化していくと考えられる。前眼窓窓は現生動物に確実な残存がないために、その機能について議論があるが、ワニ類の場合には、この口唇に関与する筋肉の起始であつたとみられ、両顎の嵌合化とともに消失する傾向が、それをうかがわせる。陸生の化石ワニ類では前眼窓窓が残存することが指摘されているが、口唇の退化があるが、口唇の退化が適応的に要求されないことに符号する。

両顎の嵌合化による口唇の退化は不完全なものであることは現生ワニの観察からも容易にうかがわれ、陸生の化石ワニ類が口唇によって口腔の気密を維持していたことは順当である。この口腔の気密の不完全さは呼吸時の水分の逸失を意味するが、完全な水生ならまだしも、乾燥のある環境や、陸上移動をともなう生活様式にてらすと補償的な形態変化が予想される。

ワニ類では口唇が退化し、両顎が閉鎖した状態でも歯が露出する。この特徴は、紀元前に成立したユダヤや中国の文献でも記述されている。また、漫画のように省略の美しい描画においても、この特徴がトカゲとの区別を容易にしている。事実、現生の26種ほどのワニ類のうち、この特徴を示さないものはない。一方、3000種に近いトカゲ類において、両顎が閉鎖した状態で歯が露出するものはない。このように頗る差異であるにもかかわらず、その意味についての科学的な討議はなされていない。

口唇の退化というワニ類の外貌における特徴は、水中での摂食に対応してもたらされた適応的な形態変化だと考えられる。とりわけ前後方向に長い両顎を水中で迅速に閉鎖しうとする条件下では、口唇が流体力学的な抵抗になることは容易に予想ができるからである。口唇の退化に対応して顎器にもたらされた変化は上顎の要素である樹構突起が腹方へ延展することであった。上顎樹突と下顎樹突の交差的な咬合とあいまって、樹構突起は両顎が閉鎖した状態で下顎の要素である歯槽隆起と嵌合するまで延展している。これによつて、閉鎖がなくとも口腔を「不完全」ながら閉鎖することが可能になっている。

このような特異な顎器は三疊紀とみられる化石動物では、いずれも上顎と下顎が嵌合する。この空隙は後のワニ類以外の動物では普遍的にみられるものであり、つまりはワニ類でも祖先的なものではない。ワニの祖先型とみなされている化石動物では、いずれも上顎と下顎が嵌合する。ワニ類をもたず、両顎を閉鎖した状態でも、そこには著しい空隙がある。この空隙は後のワニ類によって顎器が被覆され形成されている。ワニ類に近縁とされる恐竜類でも、たとえばティラノサウルスでは著しい空隙があり、この動物が巣間に知られる「ワニ面」の凶暴な面貌ではなく、トカゲに似た面立ちをもつていたことは確実である。



X



O

- The degeneration of lip-band and development of secondary palate.  
• AOKI, Riosuke (Uwamachi 4-59, Yokosuka 238-0017)

## 肉食哺乳類の長骨の形態と運動行動

江木 直子（京都大・盤長研）

化石化された体の部品からその器官がどのように働き、絶滅した生物がどのように生活していたかを推定するといったことは、古生物学においても関心を持つて行なってきた研究テーマの一つである。陸脊椎動物については、咀嚼行動・感覺器の性能の復元推定と並び、化石として残された四肢骨の形態から、その絶滅生物の運動行動適応を類推することが頻繁に行なわれてきた。形態特質がある機能への特殊化の証拠や運動行動の根拠となるためには、その形態と機能・運動行動との相関性が現生種で支持されているか、あるいは、工学的・力学的な裏づけが必要になってくる。ここでは、化石骨の機能推定の前段階として、現生種を用いて運動行動・機能と形態との対応関係に焦点を置いた。

この研究で、対象としたのは肉食性哺乳類である。四肢骨形態へは、運動行動の違いだけでなく、系統的な違いや体の大きさによる違いも影響していると思われる。ここでは、標本を体サイズが小型から中型の種に限定して、体のサイズが似たようなものの同士で比較を行った。また、複数の科から運動行動の似ているものを選んだり、近縁でも異なった運動行動を示すものを含めようとした。サンブルには、食肉目 7 科 40 種と肉食性哺乳類 3 科 7 種が含まれている。これらの種をその動物が主に使う支持構造(substrate)の種類により、運動行動グループ(locomotor groups—arboreal·scansorial·terrestrial·cursorial·terrestrial·cursorial·semi-aquatic·semi-fossorial·generalized)という subcategory が含まれる)に分け、肉食哺乳類における四肢骨形態の変異がこれら区分された運動行動の違いとどのように対応するか検討した。

四肢骨形態としては、長骨の長さ、中軸部の断面積・断面二次モーメントや関節部の容積・表面積といった変数を使い、他に体のサイズの示標として種平均体面積も用いた。断面二次モーメントのような変数は、もともと工学で使われていたもので、軸部の断面積(cortical area)や断面二次モーメント(second moment of area about mediolateral and anteroposterior axes and polar second moment of area)は、骨軸が長軸と平行な方向の荷重や前後方向や横方向の曲げ・捻りの力について、どのくらいの大きさの力に耐えうるかという相対的な目安になる。また、関節の大きさや形は、その関節部が伝達できる荷重の大きさや可動性に関する考案られている。四肢骨にかかる荷重は、抗重力や筋肉の動きと関係し、運動によって生み出される荷重の大きさや種類は異なり、また、四肢を動かす向き・範囲や関節部の固定度は行う運動により異なる。このようなことを念頭におき、運動行動グループ間での四肢骨形態の違いが機能的・力学的に何を意味するかを解説を加えた。

運動行動グループ間での形態比較は、二変数回帰解析を用いて行った。四肢骨形態の変数同士での関係や変数と体サイズの関係が、体の大きさにより変化するか(アロメトリーの有無)、この関係が運動行動グループにより違わないかを検討した。また、運動行動グループによらず、有袋類と有胎盤類との比較も行った。

形態比較の結果からは、運動行動グループの中では、走行性(cursorial)の四肢骨の形態特徴が、もつとも容易に他のグループのものから区別できることが示された。これには、相対的に長い四肢骨・大きな輪郭・関節容積／表面積比の増大・上腕骨遠位部での大きな滑車部・大腿骨遠位部での幅の狭さ・内側頭と外側頭による制限された方向への動きなどに関係していると思われる。走行性のものの中に形態特徴がはつきりしていたのは、樹上性(arboreal)の種であった。これらの種では、関節部の構造(例: 大きな関節表面積／容積比、外側に突出した上腕骨遠位部の小頭、広い膝蓋導と大腿骨遠位関節幅など)は関節がより大きな可動性が得られるようになり、輪部は頑丈で、筋肉の力強い動きによって作り出されるであろう、より大きな荷重に耐えうるようにになっている。地上性(terrestrial)の種では、幾つかの種を例外として、足が短く、軸部の強度は低かった。地上性の中でも、半握削型(semi-fossorial)の種では、上腕骨遠位の尺骨への関節部や大腿骨遠位頭部が相対的に大きくなり、その形は、可動性が低いかわりに大きな荷重を伝えるのに適していて、また上腕骨の輪部は太く丈夫で、特に前後方向の曲げに対し強い。途架性(scansorial)の種の四肢骨は、他のグループの特徴が組合わされた形態を示した。地上性の半握削型の種を例外として、回帰解析に使った変数のいずれにも、強いアロメトリー(相対成長)は見られなかつた。半握削型地上性でのアロメトリーは、体の大きな種では握る行動の割合が多く、四肢骨形態の特徴化がより顕著であることに由来すると思われる。この例外を除けば、アロメトリーが存在しないことから、ここで示されたグループ間の差は、小型から中型の種の範囲では、体サイズに関わらずあてはめることができるとみなせる。

この研究での形態比較は、運動行動の違いに由来するとと思われるものに焦点を置いていたが、その他に系統的違いに由来するとと思われる形態変異も幾つかあった。例えば、肉食性有袋類は有胎盤類の食肉類に比べ、関節容積に対し輪部が丈夫で輪腔が比較的小さな点で異なる。また、途架性の運動行動グループでは、相関係数が他のグループに比べてやや低い傾向があつたが、これはそれらの種の形態が系統的に影響されている度合いが強いためではないかと推察された。

この研究で扱った小型から中型の肉食哺乳類では、走行性・樹上性といった運動行動特徴では、運動行動グループ内の相関性や他のグループからの形態的な違いが大きく、形態特徴が比較的同じやすいことが示された。したがって、ここで得られた結果を応用して、絶滅した肉食哺乳類での走行適応や樹上適応の程度を論じることは、かなり妥当なことであろう。しかし、系統的な違いを受けやすい形態や運動行動については、行動復元を行おうとしている化石種と対比に使おうとしている現生種がどのような系統的な関係を持つてゐるかよく考慮する必要があると思われる。

Morphology of limb long bones and its relationships to locomotor behaviors in carnivorous mammals.  
EGI, Naoko (Primate Res. Inst., Kyoto Univ.)

*Stegolophodon*において見られるが、この分類群には、ファセット上に複数の条線を持つものと、持たないものの両者がいる。後者では、機械的に側面の非ファセット表面でも条線を欠き、歯を磨耗する粒子が歯端に少ない食物を食べていたと考えられる。従って、咀嚼機構の変化は食性の変化と無関係に起きた可能性がある。

以上のように、長鼻類には大きく分けて3つのタイプの咀嚼機構が存在したことが明らかとなつたが、さらに食性的詳細な復元を行うには、条線とピットの密度、サイズを、食性の明らかな現生種のそれらと比較する必要がある。しかし、現在行っているDMAによる化石種の食性復元は、咀嚼機構が類似する現生種から得られた経験則を絶滅種に当てはめているのであり、microwearの形成過程自体はほとんど分析されていない。有肺類でこれまで行われた研究は、反芻類のM2のparacone (Phase I ファセット)に限定したものであります。*Theropithecus*を除くとgrazerと言えるものが存在しないことから、同様に、現生種の研究結果を化石長鼻類に適用することは出来ない。microwearの形成過程に図示する一般則が見つかれば、咀嚼機構が現生種と大きく異なる化石長鼻類のDMAをさくらん開発することは可能となるかもしない。しかし、microwearは極めて複雑な現象であり、このような一般則が解明される可能性は極めて低い。むしろ、歯石中のフィトリス(類似例は、suids (Hunter and Fortelius, 1991) のみであり、上記条線は長鼻類独特のものと言える。

(Gobetz and Bozarth, 2001)などの他の手法と組み合

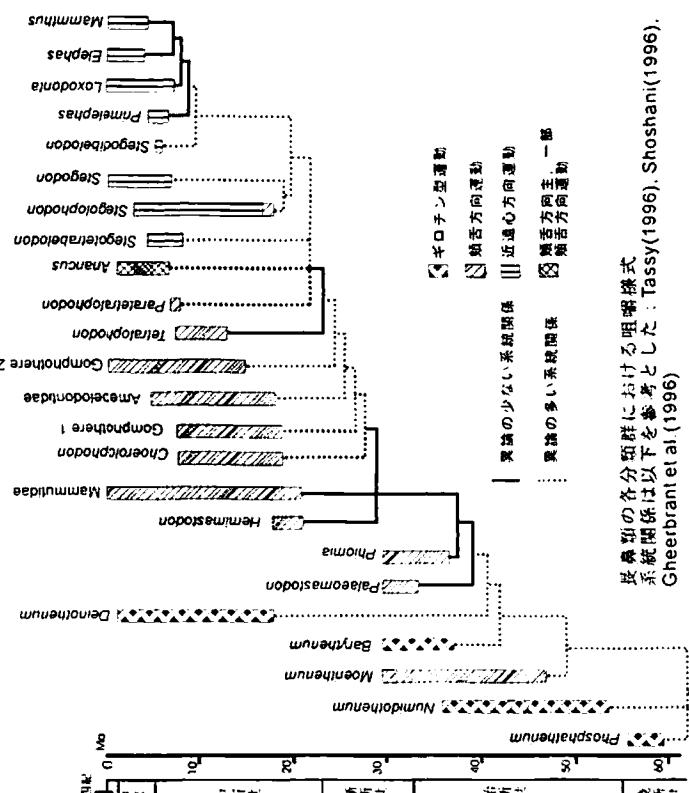
わせることによって、食性復元を試みていくのが実際的であろう。

Phase Iによって形成されるファセットが後の近心（上顎臼歯）と遠心（下顎臼歯）に歯着に先達し (Butler (1952)の numbering system の 2, 3 (protoloph, protolophid I.) および 7, 8 (metoloph, hypolophid I.) に相当)、これらのファセットにおいて食物の剪断 (vertical shearing) が起きる。これに対し Phase II によって形成されるファセット、5 (paracristid, posthypocrista I.) および 10 (postprotoconista, cristid obliqua I.)の発達は悪い。Ectoloph およびその上に先達するファセットの欠損を除けば、ギロチン型運動タイプは原始的な奇跡類に類似している。

頸舌方向運動タイプのうち、その初期のものである *Maoitherium*, *Palaeomastodon*, *Phiomia* ではファセット 2, 3, 7, 8 はまだ大きく残るが、後の遠心（上顎臼歯）と近心（下顎臼歯）に Phase I によるファセットが拡大始めている。ゾウ上科では、この傾向はさらに強まり、後の近心と遠心にある Phase I によるファセットの発達度は、互いにほぼ同じとなる。同時に、Phase II のファセットである、5 と 10 が拡大し、pretrite と central conule との間で起こる食物の擦過 (grinding) の生態性が現している。他の右齧歯では Phase II は退化する (Janis, 1979) が、*Maoitherium* と *Elephantiformes* では Phase II とそれにによる grinding は強化されており、この点において頸舌方向運動タイプはむしろ齧歯類に類似している。

初期のゾウ上科では、pretrite 上には条線よりもピットが多く、上記のように grinding が行われていたことを示しているが、中期中新世以降になると、複数の系統で pretrite 上に広く条線が発達するものが現れる。これは horizontal shearing が発達し始めたことを示している。同一種において pretrite 上にピットが発達するものと条線が発達するものの両者が見られる。したがって、中新世のゾウ上科の多くは mixed feeder であった可能性が高い。

現生長鼻類に見られる下顎の前後運動は前期中新世以降出現する。Pretrite と posttrite の区別は無くなり、条線はファセット上を近遠心方向に常に走る。この咀嚼機構の変化は、食性の変化、つまり browsing から grazingへの変化と関連づけられて説明してきた (Maglio, 1973; Janis, 1995)。しかし、これが起きた時期は前期中新世であり、open habitat の拡大の起きた後期中新世ではない。さらに、最初のゾウの前後運動は



長鼻類の各分類群における咀嚼様式  
系統関係は以下を参考とした: Tassy(1996), Shoshani(1996), Gheerbrant et al.(1996)

## 長鼻類の臼歯からみた咀嚼機構と食性復元

三枝佳生・松原奈緒子

(姫路工業大学 自然・環境科学研究所)

脊椎動物の歯の表面には、それが使用された際に生じる微小な傷(microwear)が観察される。このmicrowearの観察・分析から 1) 歯の使用における運動(下顎と歯自体)2)歯の使用対象(食物など)を明らかにする手法を DMA(dental microwear analysis)という(Teaford, 1994 for review)。DMA が様々な哺乳類について行われるようになってから 20 年近く経つが、長鼻類の臼歯に関する DMA はこれまで行われていない。

現生長鼻類では、咀嚼は下顎の前後運動(propalinal jaw movement)によって行われている (Maglio, 1973)。しかし、ステゴドン科を除くと化石長鼻類の咀嚼機構は、現生長鼻類と大きく異なる(図)。ここでギロチン型運動および頸舌方向運動としたタイプでは、後の近心・遠心側面の非ファセット表面(non facet surface)に頸舌方向に走る条線(istriae, scratch)が存在する。これは上下の互いに向いた谷と錢が、歯側から舌側へ向かう咬合初期の運動 Phase I によって深くかみあうことにより形成されたときえられる。他の哺乳類における類似例は、suids (Hunter and Fortelius, 1991)のみであり、上記条線は長鼻類独特のものと言える。

ギロチン型運動では、Phase I によって形成されるファセットが後の近心（上顎臼歯）と遠心（下顎臼歯）に歯着に先達し (Butler (1952)の numbering system の 2, 3 (protoloph, protolophid I.) および 7, 8 (metoloph, hypolophid I.) に相当)、これらのファセットにおいて食物の剪断 (vertical shearing) が起きる。

これに対し Phase II によって形成されるファセット、5 (paracristid, posthypocrista I.) および 10 (postprotoconista, cristid obliqua I.)の発達は悪い。Ectoloph およびその上に先達するファセットの欠損を除けば、ギロチン型運動タイプは原始的な奇跡類に類似している。

頸舌方向運動タイプのうち、その初期のものである *Maoitherium*, *Palaeomastodon*, *Phiomia* ではファセット 2, 3, 7, 8 はまだ大きく残るが、後の遠心（上顎臼歯）と近心（下顎臼歯）に Phase I によるファセットが拡大始めている。ゾウ上科では、この傾向はさらに強まり、後の近心と遠心にある Phase I によるファセットの発達度は、互いにほぼ同じとなる。同時に、Phase II のファセットである、5 と 10 が拡大し、pretrite と central conule との間で起こる食物の擦過(grinding)の生態性が現している。他の右齧歯では Phase II は退化する (Janis, 1979) が、*Maoitherium* と *Elephantiformes* では Phase II とそれにによる grinding は強化されており、この点において頸舌方向運動タイプはむしろ齧歯類に類似している。

初期のゾウ上科では、pretrite 上には条線よりもピットが多く、上記のように grinding が行われていたことを示しているが、中期中新世以降になると、複数の系統で pretrite 上に広く条線が発達するものが現れる。これは horizontal shearing が発達し始めたことを示している。同一種において pretrite 上にピットが発達するものと条線が発達するものの両者が見られる。したがって、中新世のゾウ上科の多くは mixed feeder であった可能性が高い。

現生長鼻類に見られる下顎の前後運動は前期中新世以降出現する。Pretrite と posttrite の区別は無くなり、条線はファセット上を近遠心方向に常に走る。この咀嚼機構の変化は、食性の変化、つまり browsing から grazingへの変化と関連づけられて説明してきた (Maglio, 1973; Janis, 1995)。しかし、これが起きた時期は前期中新世であり、open habitat の拡大の起きた後期中新世ではない。さらに、最初のゾウの前後運動は

## 束柱類の頭蓋からみた咀嚼機構と食性復元

権 剣

Typeに比べ発達せず、下頸筋の後端がくびれる上に上下列を咬合させたときの下頸の位置がP-typeに比べ前方に位置することから、開口角はより制限されない。

予想される咀嚼運動：D-typeでは咬筋中・深層、側頭筋（特に頸を後方へ引く要素）の発達が予想され、一方で側方への運動を担う咬筋浅層や内側翼突筋の発達は弱いと考えられることから、咀嚼運動は側方への運動は少なく、どちらかというと後方へ引く運動が予想される。さらには下頸結節がよく発達し、前腕筋の運動はかなり制限されたいたと予想される。また下頸窓は前方を向き、下頸頭も後傾することからD-typeの頭運動は、左方に頸関節を輪に頭全体を挙上し、かた後に引く運動を行つたと考えられる。その結果、咬合面が前方に傾くD-typeの臼齒でまさに前後方向のgrinding運動を行つていたと考えられる。また臼齒列が短いことは、前方に傾斜する面でgrindingを行うことと説明的である。

D-japonicusについて：D-japonicusについては、現在記載されている標本はNSM PV-5600のみであり、そのため今回NSM PV-5600を参考にD-japonicusのタイプ分けを行つた。しかし、Inuzuka et al. (1995)やInuzuka (2000)などでは、その特徴およびD-hesperusとの違いが記述あるいは図示されている。その中で咀嚼運動に関する特徴を比べると、D-japonicusでは矢状筋が発達し、下頸筋が前後幅が広く低い。このことから、咀嚼運動はD-hesperusと異なる可能性が高い。

P-typeとD-typeの機構の比較

これまで述べたようにP-typeとD-typeでは咀嚼運動が異なる。P-typeが咬筋浅層、側頭筋、内・外側翼突筋を発達させることでD型咀嚼運動を行うのに対し、D-typeでは咬筋中・深層、側頭筋（後方へ引く要素のみ）に発達がみられ後方へ引く運動を行つ。ただし、どちらもgrindingを行つ。さて、この運動の違いは、各筋の発達程度だけでなく、筋の起始・停止の位置関係などの機構にもみられる。それぞれのタイプの頭骨と下頸の位置関係をみると、頭骨に対し下頸がP-typeでは前方に、D-typeでは後方にそれぞれ位置する。そのため、咬筋浅層が有利となるP-typeでは、頸骨側頭突起と下頸角の距離が最も短くなり側方への運動に有利となる。一方、D-typeでは、発達する咬筋中・深層の起始である側頭骨側頭突起の下に下頸角が位置するため下頸を挙上する運動のためにさらに有利となる。さらに頸骨上方に位置する筋群が最も短くなる。さもなくば、上する機能のためにさらに有利となる。

内・外側翼突筋については、P-typeでは下頸筋の前後幅、下頸角の面積が広く、さらに後方に向かうに從い左右の下頸筋の面積が広がるので、起始である翼状筋との距離が長くなり、より有利に機能したと考えられる。それにD-typeでは翼状筋の発達が弱い上に下頸筋はくびれ、後方に向かっても広がらないので翼突筋の機能はP-typeほど有効ではなかつたと考えられる。

以上のように、東洋類の咀嚼機構は、P-typeのものと、前後運動を行う(D-type)ためのものとの大きく2つに分かれられる。

P-typeにおける咀嚼筋の発達度定

P-typeにはAishona latocosta, Benthomops kaisuwei, B. proticus, P. latobalaが該当する。頸骨弓は水平へや後方が上がり、椎骨側頭突起が比較的大く発達し、それに対し側頭骨側頭突起の発達が弱い。このことは咬筋浅層が発達していたことを推測させる。側頭窓は側頭筋の起始である。側頭窓は大きく、矢状筋、頸筋、項筋がよく発達する。また、停止である筋突起と下部はにかけて広い面積を持ち、側頭筋の発達を予想させる。保存標本は少ないが、翼状筋の発達が予想される。また、停止である筋突起と下部はにかけて広い面積を持ち、側頭筋の発達が予想される。また下頸が子孫である（横、2000）。このことから内・外側翼突筋の発達が予想される。またこの運動では、下頸筋が子孫である。また下頸筋が前後に幅広く、下頸角は広く、頸が内側に巻き込み内側が筋筋になる形態からも、内・外側翼突筋の発達が予想される。

筋筋以外に咀嚼運動を制限する形態：咀嚼筋に関連しない部分で、咀嚼運動を制限する筋筋などに見られる。P-typeの頸筋は下頸窓が弱い凸面で外を向き、下頸頭は円形に近い三角形で凸面を形成し内側に倒れる。下頸窓は下頸頭に対して広い面積を持つ。これらの形態から、下頸頭が比較的の自由に動けたことを推測できる。また、東洋類全般に側頭突起が発達するが、P-typeでは下頸の後位に側頭突起が位置し、開口角に制限を与える。

予想される咀嚼運動：P-typeでは、側頭筋、咬筋筋、咬筋浅層、内側翼突筋の発達が十分に予想される。これらの筋は、下頸の拳上および側方への運動を担うことから、頸運動においては側方運動が活発だったことが予想される。外側翼突筋の発達も推定されるので、前後の運動も十分に行っていたこと考えられる。側頭筋における下部の運動の制限は小さかったと予想される。以上のことをからP-typeの頭骨では水平面で側方の動きが優先されたと考えられる。それは外側翼突筋によって左右交互に固定された、下頸頭を輪にした円弧を描くgrindingと考えることができる。またこの運動では、臼齒列が長いことが咀嚼を進める上で有利に働く。

D-typeにおける咀嚼筋と咀嚼筋の発達度定

D-typeにはD-hesperus、D-japonicusが該当する。頸骨弓は特に側頭骨側頭突起が太く発達し、前方が上がる（大原、1988）。そのため、咬筋中層・深層の発達が予想される。また、停止である下頸角も広い面積を持ち、咬筋の発達を予想させる。側頭窓は前に細長く、側頭骨側頭突起の基部で前後に細長く深い窓を形成するところから、特に頭を後方に引く運動に対しての発達が予想される。このことは筋突起が後方に伸びることから、側頭筋も発達する（大原、1988）。D-typeでは翼状筋の発達がそれほど強くなく、下頸筋後筋が前押しし、翼突筋も発達しない。（大原、1988）ことから特に外側翼突筋の発達が弱かつたと予想される。

咀嚼運動を制限する形態：D-typeでは下頸窓は明瞭な闇筋筋結節があり、やや前方を向き平面へ凹面を成す。下頸頭は横円形で内側に倒れずに後方に傾き、弱い凸面を作る。また下頸窓は下頸頭に対してP-typeほど大きな面積を持たない。このことは咀嚼運動の際、下頸頭があり移動しなかつたことを推測させる。側頭突起はP.

P-typeとD-typeの開口角と下頸結合

咀嚼機構には直接関わらないことを考えられるが、P-typeとD-typeでは歯列発生度と下頸との位置関係から開口角が異なる。P-typeではD-typeは前方に伸びるのにに対し、D-typeではやや上方を向く。このことは、口を最大に開いたときの下頸結合の神経の方向（角度）がそれまでのタイプが近くなることを示す。これは、あまり口を開かないで下頸結合が下方を向くP-typeでは握り起こすような機能には、それそれ向いていることを考えられる。このことはP-typeが発達した独特の形態の切歯を持ち、D-typeにはそのような切歯がみられないこととも調和的である。

食性的復元

P-typeではP-typeの開口角と下頸結合

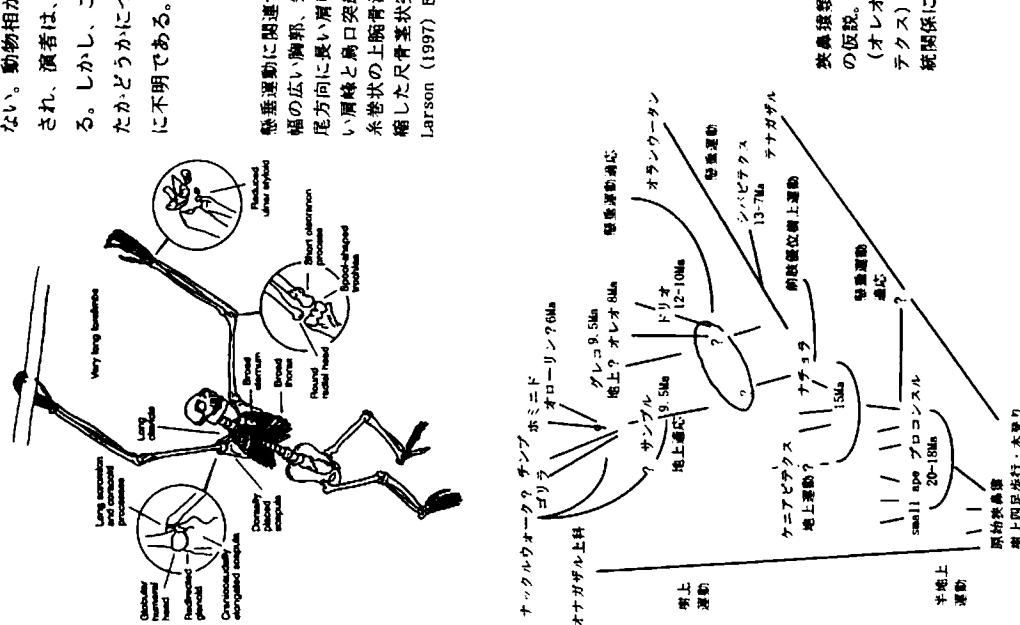
咀嚼機構の手がかりの1つとして、咀嚼運動、咀嚼機構を明らかにしてきた。実際に食性復元を行うには、食性的復元

達位の足のサイズが非常に大きい。こうした状態が、懸垂運動を典型とする上肢優位の樹上運動への特徴化の初期段階と考えている。1.4 Ma 以降、東アフリカ化石人類とホミニドは地上性と懸垂運動への特徴化に知られていない。アフリカ類人猿とホミニドは地上性と懸垂運動への特徴化を共有しているが、どちらが先に獲得されたかについては意見の一致がない。演者は 1.4—1.0 Ma の間に懸垂運動に特徴化した人類猿が東アフリカに現れ、地上性はその後に（共通祖先、あるいは独立に）獲得されたと考えている。

盤長目は様々な運動様式に特徴化したメンバーを含むため、体幹や四肢の骨格から化石種の運動様式や環境利用など古生態を復元することは、古遺伝学における中心課題の一つである。ここに、現生ヒト上科は、着しく多様な運動適応を果たしている。現生のヒト上科は、数からいえば小さなグループである。しかし、中新世では、狹鼻猿の大半を占め、今日のようにオナガザル上科が卓越したのは鮮新世である。ここ 10 年ほど、化石類人猿研究では新発見が相次ぎ、その進化シナリオは様々に書きかえられようとしている。この発表では、四肢と体幹骨の特徴から化石狭鼻猿、とりわけヒト上科の生態環境とロコモーション進化を考える。

原始狹鼻猿のうち、その四肢骨形態が最も良く知られているのは前期漸新世のエジプトピテクスである。体重は 6–8 kg で、跳躍や走行といった後歯な運動ではなく、樹上四足歩行と木登りを組み合わせた運動様式が推測されている。現生の盤長類にたとえるなら千米に様な広鼻猿下目クモザル科の中で、頸繁には懸垂運動を行わないホエザルに似ている。この時期の狹鼻猿は 10 種も知られていないが、漸新世末からヒト上科が現れ前中期中新世に放散を遂げる。前期中新世は東アフリカで化石ヒト上科が最も栄えた時代である。約 1.2 届、2.0 種程度知られている。代表的な類人猿はプロコンスル属で、小型種が 1.5 kg、大型種が 5.0 kg 程度である。長い体幹を持ち、四肢骨は比較的短い。胸郭の幅は狭く肩甲帯は腹側を向く。上腕骨は彎曲し平坦な三角筋停止面が見られる。上腕骨滑車は円錐型。腸骨は幅が狭い。大腿骨体は扁平で遠位骨端の幅が広い。腓骨は頑丈で大きな外果を備える。母趾が太く長い。原始的狹鼻猿の解剖学的特徴を色濃く残し、現生人類猿にみられる懸垂運動適応は存在しない。懸垂運動適応として、最も重視されるのが腕尺関節の形態である。現生ヒト上科にみられる糸巻き状の上腕骨滑車は、屈曲から伸展を通じて、捻りなどの外力に安定性が高く、片手でぶら下がらなければならぬ懸垂運動への強度の特徴化の一ととされている。円錐型の滑車は原始的な形質である。唯一、プロコンスルの派生形質は尻尾の喪失だが、異論もある。

中期中新世には寒冷化が進行し、東アフリカではよりオープンな環境が発達していった。それまで生息していた殆どの類人猿が絶滅し、ケニアピテクス類と呼ばれるグループが現れる。ケニアピテクスはプロコンスルよりオープンな環境に適応し、部分的に地上性であったといわれていた。しかし、演者らの研究グループが新たに発見したナショラピテクスにはむしろ樹上性への特徴化が認められる。1.5 Ma は東アフリカの化石類人猿にロコモーション進化の爆発が始まつた時期だと演者は考えている。ナショラピテクスの関節の形態は、基本的に原始狹鼻猿の特徴を保持しているが、違いも認められる。上腕骨滑車は円筒形のタイプだが、外側縁が著しく高く、伸展時の安定性を高める構造に変化している。四肢のプロポーションは非常に独特で、下肢や体幹に比べ上肢のサイズが著しく大きい。また、足根骨よりも



## 哺乳類の骨格における比較機能形態学\*

大塚則久（東大・医）

### 東洋目の水生適応

絶滅動物の機能や生活方法を復元・解釈するには形態機能相関と生体力学的デザイン解釈の 2 つの方法がある。形態機能相関とは機能形態学のことで、機能の知られている現生生物のなかの形態の似たものと比較し、似たような生活をしていただろうと推定する方法である。生体力学的デザイン解釈は生物の形を力学や「力学的觀点からみる方法」でバイオメカニクスに相当する。Radinsky (1987) によれば、絶滅動物の生態復元のさきに現生生物の中に形態の類似したものがない場合には機能形態学は利用できず、生体力学的デザイン解釈に頼らなければならないとする。しかし、それでは機能形態学が現生種中のものとなると、古生物学にとって余りに貧しいものがないものと考えてみた。

### 機能形態学の方法

機能形態学は 2 種類の比較の方法が考えられる。第 1 の方法を近縁法、第 2 の方法を取締法とよぶことによる。近縁法は近縁種という類似の中から適応放散という差異を見だすのに対し、取締法は全く異なる系統群の間での比較により取締法質を抽出する。いわば、差異の中の類似を利用する方法である。これら 2 つの方法はどちらも機能形態学にとって有用だが、それぞれに長所と短所がある。近縁法の長所は比較対象が少なくてすむこと、短所は差異が微妙で判別が難しいことと目的に応じた比較対象が限られることである。取締法の長所はどんな適応型でも比較対象をみいたせることと差異が大きく現れるので判別が容易なこと、短所は比較対象が増えることで解析に手間がかかることがある。

### 1) 近縁法

現生種を対象とした通常の機能形態学では、近縁種どうしで生態が異なるものを互いに比較し、形態の違いとその機能、たとえば、食性、生息地や口吻モーション様式の違いとを対応させようとする。これらの方針は單一グループの近縁種どうしの比較なので、系統的差異を無視することができ、両者の形態の差異をそのまま機能的要因による差異と見なすことができる、との前提だつ。この方法は生活機能の違いが体の各骨のどの形の違いに反映しているかを明らかにするので、古生物学にとっても役立つはずである。つまり、骨の形態からその生活機能を推定することができる。

### 2) 取締法

この方法は機能的な差異を形態的な差異と混同づけようとすると共通だが、対象の選定と比較の仕方が異なる。すなわち比喩的類似でも同目別科や別目との比較である。この方法では初めから遠縁種どうしの比較なので、比較する動物種が数多く必要で、互いの比較によって系統的な類似と生態的な類似とを区別することになる。また、分類群が違えば、同じ適応でもその程度が異なるので、適応形態それ自体よりも、一般型からどの方向に特化したかという形態変化の指向性や傾向に着目する。

たとえば、四肢型水生動物の適応が個々の骨の形にどのような影響をおよぼすかを知りたいと思う。それは先祖を異にする別系統で、同じ水生適応をめざした種類どうしを、それぞれの祖先型とともに比較することである。具体的にいうと、齧歯目のリストとビーバー、食肉目のイヌとアザラシ、イタチ科のイタチとカワゾン、偶蹄目のノシシとカバなどを比べ、水生型 4 種の半数以上と共に陸生型と異なる形態変化傾向を選びだし、それを四肢型水生動物の適応とみなすことである。

東洋目という独特な絶滅哺乳類の水生適応の度合いを調べるために取締法を用いた。すなわち、1. 脊椎動物の四肢型水生動物ないし現生動物をそれぞれ近縁の陸生種と比較した。現生標本間の比較では前述の項目のうち、体格関連形質として 6 項目を除外し、残る 49 項目を水生適応形質とした。四肢型水生動物の適応形質を一般的にいうと、股骨が短縮し、長さのわりに幅が広くなり、闊節面の湾曲がゆるくなる傾向がある。前のつく骨端の部位は伸び、てこ比を増大させている。脊柱では椎骨の短縮、長さのわりに幅が広がること、歯突起の短縮、闊節面の短縮、頭蓋では長さが短縮し、骨幹が後退して骨突がより上向きとなり、眼窓の位置や向きも上昇する。頭闘筋の自由度は高まる。

49 項目の中うち 8 割が東洋目に認められることから水生適応は明らかである。49 項目の部位別内訳は前股骨 11、後股骨 17、体軸骨 2 項目である。このうち、東洋目にもみられる項目は、前股骨 7、後股骨 15、体軸骨 16 あり、それぞれ 64%、38%、76% である。體端部のカバに比べてより多くの水生適応形質を発達させたが、後股骨に持つことから、後股によつて少なくともカバよりもよく泳げたと考えられる。

東洋目の中ではハレオバラドキシア、アスマスチルス科のアショロアとデスマスチルスの 2 科 4 属を比較し、水生適応傾向の有無とその程度の分布状況を整理した。ついで、各傾向を分布パターンによって 7 カテゴリーに区分し、各適応形質が進化のどの段階で獲得されたかを推察した。

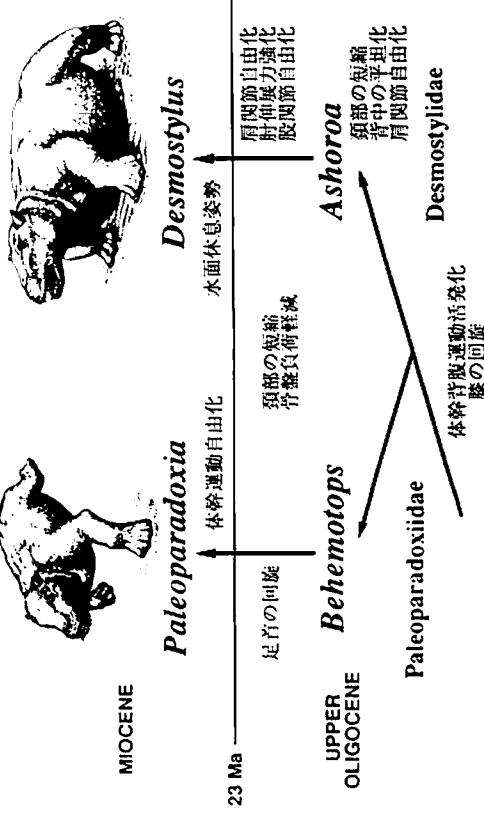
Paleoparadoxiidae と Desmostyliidae、また Paleoparadoxia と Desmostylus を区別する形質は数多いが、そ

れらは歯や頭の特徴に多く認められ、体の骨における違いも水生適応とは関連しない形質がほとんど

である。したがって、東洋目の中であって両科が分かれたのは、水辺の生息地や水中遊泳能力といった水生適応に対する程度の差によるものではない、と考えられる。Paleoparadoxiidae と Desmostyliidae の部類ごとの適応度の差はわずかである。Paleoparadoxiidae では足首の回旋機能が高まり、Desmostyliidae では前後肢の自由度と財を伸ばす力が高まるよう進化した。脚のなかでは、Paleoparadoxiidae よりも

Desmostyliidae、つまり Astaroides から Desmostylusへの進化の過程で水生適応の程度の高まつた部位が多い。

たとえば、背中の輪郭がより平らになり、さらには Desmostylus では水面でも楽に休息できただろう。したがって、東洋目の中なかで最も水生生活に適応したのは Desmostylus であるといえる。



\* Comparative functional morphology in mammalian skeleton  
.. INUZUKA, Norihisa (Graduate School of Medicine, University of Tokyo)

# **ユーラシア東部の時空に おける脊椎動物進化**

## ユーラシア東部の時空における脊椎動物進化

座長：真鍋 真

近年の古生物学会では「哺乳類の系統進化研究の現状と将来展望（95 年名古屋）」、「日本の陸生哺乳類の起源（99 年三田）」など古脊椎動物学が中心となつたシンポジウムが開催されるようになった。今回は最近のシンポジウムでは網羅されていなかつたものの、その進歩の著しい以下の 4 つのトピックに関する課題別シンポジウムを開催する。それぞれの分野の現状分析を行うと共に、21 世紀の課題、展望を明らかにしようとするものである。各シンポジウムのキーポイントを開催順に紹介する。

「環日本海の新生代硬骨魚類の多様性と進化」（世話人：籾本美孝・上野輝彌）は、日本海から西部太平洋にかけての浅海性魚類相とその進化の理解に貢献しつつある鳥取県の中期中新統などから産出したニシン科、サバ科、ヒラメ科など、さらには淡水魚類相の起源の理解に重要とされる長崎県の同時代のケツギョ科、共産するギギ科などについての形態学的研究はもとより、現生種の分子による系統分析などを交え、硬骨魚類研究の現状をレビューすると共に今後の方向性を探ろうとするものである。

「ユーラシア東部における新生代の哺乳類進化」（世話人：仲谷英夫・高井正成・富田幸光）では、最近 10 年に急速に進んだ、日本人研究者の中国、ミャンマー、タイなどでの長鼻類、齧歯類など新生代哺乳類研究の成果を紹介する。さらに、個々の系統関係の検討はもとより、古地磁気層序を活用した哺乳類層序の確立、哺乳動物相の変遷や陸上環境変動の高精度な解明などに関する具体的な研究の方向性を示すと共に、今後の日本人研究者による海外調査での貢献のあり方を展望しようとするものである。

「白亜紀初頭の陸の生態系を考える」（世話人：真鍋 真・伊左治鎮司・松岡廣繁）は、陸生脊椎動物進化において転換的な時空間だった白亜紀初頭のアジアについて、魚類から哺乳類まで脊椎動物進化はもとより、無脊椎動物化石や植物化石、さらにはタフォノミー、堆積相解析、酸素同位体分析などの多様なアプローチにより、「生態系の復元」をキーワードに日本やアジアの下部白亜系の生態系進化における時空的位置づけ、その意義を議論するとともに、今後の研究の方向性を探ろうとするものである。

「軟骨魚類の古生物学？研究の現状と課題」（世話人：後藤仁敏・矢部英生）は、矢部長克以来の中・古生代の日本産軟骨魚類研究をレビューし、ネズミザメ類化石などの最近の分類学的研究、異常歯の病理学的研究などを紹介するとともに、軟骨魚類の歯の組織学的・発生学的研究、歯と皮小歯の進化遺伝学的研究などを交え、今後の課題と展望を明らかにしようとするものである。

# 環日本海の新生代硬骨魚類の多様性と進化

司会者：篠本美孝・上野輝彌

シンポジウム開催にあたって：なぜ、環日本海なのか？

篠本美孝（北九州市立自然史博物館）・上野輝彌（国立科学博物館）

鳥取層群普含寺泥岩層の中中新世浅海性魚類について

上野輝彌（国立科学博物館）・平尾和幸（鳥取県立博物館）

日本における中新世ニシン科魚類の時空分布

佐藤陽一（徳島県立博物館）

化石記録と分子系統に基づく東アジア産ナマズ目ギギ科魚類の起源と種分化

渡辺勝敏（奈良女子大学理学部）

日本産サバ科ならびにアジ科魚類化石と現生種

須田有輔（水産大学校）

日本産スズキ目魚類化石と動物地理

昆 健志（琉球大学理学部）

ケツギョ科魚類の起源と種分化

篠本美孝（北九州市立自然史博物館）

第三紀のカレイ目魚類の多様性

坂本一男（東京大学総合研究博物館）

結果から、かつては日本各地の湖に生息していたビワマスが、その後の湖の減少と河川の急流化によって琵琶湖だけに生き残り、急流河川を好むヤマメとアマゴがその後分化したという進化過程が想定される。また、これまでニゴイ *Hemibarbus barbus* (Temminck and Schlegel) と考えられていたものが、ニゴイとコウライニゴイ *H. labeo* (Pallas) の中間型を示すことが判明している。玖珠盆地魚類化石は極めて保存が良く、形態的にも現生種との詳細な比較検討ができる。分子生物学をも総合した研究の可能性はきわめて高い。

日本を含めた東アジアの新生代の魚類化石は、ここ数年保存の良い多数の標本が発見され、新規さつつある。鳥取県の中中新世海水魚類化石は、日本海の誕生の時期の前後と重なり、日本海のみならず西部太平洋の浅海性魚類相とその進化を考える上で重要な化石群である。これからはニシン科のミヤノシタサッパ *Sardinella miyanohitaensis* Sato and Uyeno、キュウリウオ科のミヤノシタシャモ *Sardinichthys akagii* Uyeno and Sakamoto、アジ科のセダカイケカツオ *Scomberoides maruoi* Uyeno and Suda、ヒイラギ科のトットリヒイラギ *Leiognathus torosus* Yabumoto and Uyeno、ヒラメ科のトトリヒラメ *Paralichthys yamanaii* Sakamoto and Uyeno、ケンギョ科のイナバケンギョ *Inabaperca tanuriayi* Yabumoto and Uyeno の6種が記載されている。このほかにサバ科、クロタチカマス科、ハゼ科など多くの化石が確認されており、いずれも現生種との近縁度が高く、浅海性魚類の進化を考える上で重要な存在である。また、イナバケンギョはケンギョ科魚類のなかで唯一の海水魚類であり、日本ならびにアジアの淡水性スズキ目魚類の起源を考えるうえで重要である。

長崎県壱岐の長者原層からはやはり中期中中新世の淡水魚類化石が多数産出している。記載されているのは、コイ科の *Ictalurus nipponicus* Jordan とギギ科の *Pseudobagrus ikiensis* Watanabe and Uyeno であるが、このほかにケンギョ科魚類や多くのコイ科、ハゼ科、そして現在は日本や韓国に分布していないトゲウナギ科魚類が産出している。壱岐の魚類化石は博物館等に多数保存されるようになって、現在の日本列島の淡水魚類よりも朝鮮半島やアジア大陸の淡水魚類に近縁種が多いことが判明した。壱岐の化石は後で述べる中国の山東省の魚類化石と同時代のものもあり、環日本海地域の淡水魚類相の起源と進化を考える上で重要な化石群である。

大分県の玖珠盆地からは更新世（約 40 万年前）の多くの淡水魚類化石が産出している。最近の研究から現在では琵琶湖にしかいないビワマス *Oncorhynchus masou* subsp. 類似の化石が確認され、ビワマスが 40 万年前には既に種分化の結果、日本列島の広い地域に生息していたことが判明している。サクラマス群の分子生物学的研究では、ビワマスが 50 万年前に分化し、その後ヤマメとアマゴが分化したと考えられている。分子生物学からの結果と古生物学からの

一方、中国では湖北省の始新統から淡水と汽水性の保存のよい魚類化石が発見されており、これらの化石について再記載が進められている。また、山東省山旺の前期中新世山旺層からは多くの淡水魚類化石が記載されており、ここでも再検討が進められている。

このように環日本海地域から多くの重要な魚類化石群が産出しており、現生種との比較に基づく詳細な研究が行なわれつつある。新生代の魚類化石を研究するうえで最も重要なのは現生魚類の形態学的特徴、特に骨格や鱗に関する情報がどれだけあるかということである。そし

て、現生魚類から編まれた系統樹に化石種は形態的情報だけでなく空間的な情報をも提供することができる。環日本海地域の化石ならびに現生魚類の研究から西部太平洋域の現生魚類相の起源と進化を解明する可能性が現実のものとなりつつある。

本シンポジウムは我が国における第一回の記念すべき硬骨魚類化石に関するシンポジウムであり、環日本海地域の新生代硬骨魚類化石の研究の現状について、「なぜ、環日本海なのか？」（上野輝彌・平尾和幸）、「鳥取層群普含寺泥岩層の中期中新世ニシン科魚類の時空分布」（佐藤陽一）、「化石記録と分子系統に基づく東アジア産ナマズ目ギギ科魚類の起源と種分化」（渡辺勝敏）、「日本産サバ科ならびにアジ科魚類化石と現生種」（須田有輔）、「日本産スズキ目魚類化石と動物地理」（星健志）、「ケツギヨ科魚類の起源と種分化」（飯本美孝）、「第三紀のカレイ目魚類の多様性」（坂本一男）の 8 つの話題提供を行ない、その後の総合討論を通して日本海を取り巻く地域の魚類の多様性と進化について検討し、今後の研究の方向性を探ろうとするものである。

## 鳥取層群普舍寺泥岩層の中期中新世汽海性魚類について

上野輝彌（国立科博）・平尾和幸（鳥取県博）

鳥取県国府町宮下の普舍寺泥岩層魚類化石は多数の人々によって数多く採集されてきた時代は中期中新世の1600万年前から1500万年前と推定されており、日本海の誕生が、その正体や学問的重要性に関してはほとんど理解されてこなかった。普舍寺泥岩層の時代とあわせて考えると、魚類の示唆する古環境は興味深い。また宮下の魚類化石を近縁の現存種と詳細に比較してみると、種々の進化生物学的差異が認められ、少なくとも10種以上の未記載種が発見され、そのうち新しい6種を報告することができた。その各種、ならびに他の産地の魚類化石について形態的な差と、その差を生じた時間、ならびに環境の変化などを考察し、まとめてみる必要がある。

1. 普舍寺泥岩層から産出する魚類化石  
産出魚類はニシン科のサッパ属が圧倒的に多く、キュウリウオ科のシシャモ属や、アジ科のイケカツオ属、ケツギヨ科イナバケツギヨ属、ヒイラギ科ヒイラギ属、サバ科2属、クロタチカマス科ホソクロタチ属、ハゼ科3種、ヒラメ科ヒラメ属などの浅海性魚類である。

特にケツギヨ科魚類は、これまで報告されているものはすべて湖沼や河川の淡水性魚類であるが、普舍寺泥岩層産出のもの、イナバケツギヨは遠海性であり、ケツギヨ科の起源を考える上で重要である。

また魚種は未だ研究中で不明であるが保存の良い魚類化石も多數採集されている。宮下より約1km東方の美歎の泥岩・シルト岩相も稻葉山山麓にあり、サッパ属、キュウリウオ科などの魚類化石を産出する。美歎よりも東方の板本ではサッパ属の魚類化石を産出する。駿駒山山麓の福部村細川の魚類化石は宮下と酷似するが、化石の保存は良くなく、美歎・板本とあわせて宮下の魚類化石との詳細な検討が課題である。

研究が未了の種類には以下のようなものがある。

ニシン目、ニシン科、属・種 不詳

腹部後端とよく発達した肉間骨が観察される。

キュウリウオ目、科・属・種 不詳

スズキ目、ハゼ亜目、ハゼ科、属・種 不詳。

ハゼ科は非常に種数が多く、現在は世界に二千数百種、日本に約350種以上生息しており現生種でも分類学的に同定が困難な種類が多い。宮下のハゼ科の化石は少なくとも3種を含む。

スズキ目、サバ亜目、サバ科、属・種 不詳

大型の魚の脊椎骨、肋骨、鰓の部分などと、小型の標本の化石が採集されている。大型の個体はマグロ類、小型の個体はサバ類であると推定される。

スズキ目、サバ亜目、クロタチカマス科、ホソクロタチ属、種名 不詳  
体はウナギ型で、背鰭には明瞭な棘条が4本以上觀察され、体型にもかかわらずウナギ目魚類ではないことがわかる。ホソクロタチ属魚類は比較的最近になって日本の近海に生息することが報告されたが、中新世から日本近海に分布していたことが明らかになった。

### 2. 鳥取層群岩美累層普舍寺泥岩層

鳥取層群は鳥取市南東域に分布する下部～中部中新統で、京都府北部から兵庫県北部を経て、鳥取県東部に広がる新第三紀の山陰東部積成盆地の西部に形成された地層である。層序関係は研究者により異なるが、上村ほか（1979）は下位から八頭・私都・岩美の3累層に大別し、岩美累層に含まれる普舍寺泥岩層は、鳥取層群の中で最も広い面積を占め、模式地の国府町普舍寺は、今村ほか（1962）により非海成の泥岩層とされ、その上位に位置する海成の頁岩層を姫本頁岩層と区分していた。しかし、両者の層位や产出化石がともに不明瞭であつたため、鳥取県（1966）をはじめこれらの泥岩層をまとめて普舍寺泥岩層として扱ってきた。

普舍寺泥岩層の主な魚類化石産出地は鳥取県岩美郡国府町宮下、美歎、板本、上地、鳥取県八頭郡家町明辺などである。宮下の魚類化石を产出する露頭は標高差約15mの層で、产出部分はほんの一部分に限られている。魚類化石を含む泥岩は鱗状の葉理が発達し、灰色～黄褐色を呈する。泥岩層の間に細粒の砂岩層がうすくはさまれている。

普舍寺泥岩層の岩相については、赤木ほか（1992）は产出化石との関連により、下位から鱗状頁岩相、泥岩・シルト岩相、黒色泥岩相の3つに分類した。  
鱗状頁岩相の堆積環境は湖沼ないしは淡水の湿地で、台島型植物化石のみを产出する。泥岩・シルト岩相はPinus sp., Comptonia naumannii, Liquidambar sp.などの植物化石、Acharax tokunagai, Aclita sp., Delectopecten peckhami, Propeamussium tateiwaなどの中程度軟体動物化石、Linthia tokunagaiなどの中程度硬骨魚類の全骨格・鱗・耳石を产出し、本相を鱗状頁岩相から黒色泥岩相へ移る中間の漸移相とみなしておる、堆積環境は汽水～浅海域であったと考えている。

黒色泥岩相はAcasta, Propeamussiumなどの軟体動物化石のほかに、ニシン目などの魚類化石を产出し、翼足類化石や底生有孔虫の化石から、堆積環境は温暖な浅海域下部～半深海域としている。

このことから、普舍寺泥岩層の下位から上位への堆積環境は、淡水→汽水→浅海へ半深海へと変化し、しかも淡水域から海水域への変化は急激であり、急速な海水域の拡大と深化をたどるものと考えられている。（詳細は「上野輝彌・平尾和幸編、2000、鳥取県岩美郡国府町宮下産魚類化石目録、鳥取県博」を参照してください）

しかし、本種と同種と思われる化石が兵庫県の北丹層群網野累層から産出しているほか、山陰地方から広く産出している可能性が高い。また、種は不明であるが、長野県の別所層からサッパ属と考えられる化石が産出しており、ミヤノシタサッパである可能性が高い。いずれの産出層の時代も、中期中新世の15Ma前後とされている。

以上の化石ニシン科魚類2種の時空分布で特徴的なのは、時代的には日本海が誕生した中期中新世の少なくとも15Ma付近にはほぼ同時代的に分布していた可能性が高いこと、その一方で地理的には、ヒシナイワシがフォッサマグナ地域を挟んで東北側にのみ分布し、ミヤノシタサッパが西南側にのみ分布していたこととの2点である。

現状では、とくに西南日本からの知見がまだ不足しているので、今後の調査の進展によっては、両種の混在地域がフォッサマグナ地域以外からも発見される可能性は、もちろんある。しかし、少なくとも東北日本のヒシナイワシの産地からサッパ属型と思われる化石が共産した例は知られていないだけでなく、逆に、ミヤノシタサッパの産地では、ヒシナイワシは共産していない。

実はこれらのこととは、何も1個体丸ごとの優れた状態の標本が無くて確認できる。それには、おびただしい数が产出する鱗化石が役に立つ。ニシン科魚類の鱗は独特の形状をしています。そこから、すぐにはこのグループの鱗であることはわかるのですが、なかなかでもヒシナイワシの鱗にはない独特の特徴を持つていることから容易に識別可能である。一方、ミヤノシタサッパの鱗は、現生のサッパ属とよく似ているものの、現生種のごく一部の種と共通した特徴があり、やはり比較的容易に識別できる。鱗化石から見て、2種の地理的分布がくつきり分かれる傾向はほぼ正しいと思われる。

さて、現生ニシン科魚類には深海性種は知られていないことはすでに述べた。これは体構造の制約によるところと考えられる。ニシン科を含むニシン目魚類全体では、上記の化石2種を含め、神経頭蓋内部に氣体を含んだ力ペセルからなる複雑な内耳構造を有しており、しかもこの構造は鱗と連絡して作用する仕組みとなっている。氣体はわずかな水深の変化によってできさえも大幅な収縮・膨張を伴うことから、このような構造を体内に有するということは、深海における生活には不都合であると考えられる。さらに、化石ニシン科魚類2種と共に共産する動物化石は、汽水ないし海水性のものがほとんどであることから、両種とも浅海域を中心に行なっていたとみてよいであろう。

以上のこととを考え合わせると、ニシン科魚類2種の地理的分布が大きく異なるのは、中期中新世における日本列島の浅海域の海洋環境の違いに対応したものである可能性が高いと考えられる。

しかし、ここにきてようやく日の目を見る状態になりつつある。というのも、これまで中期中新世からはヒシナイワシ *Eosardinella hishinaiensis* が報告されているにすぎなかつたのが、このシンボジウムでも大きく取り上げられる鳥取層群中に多産するニシン科魚類化石の種が、ミヤノシタサッパ *Sardinella miyanochiraeensis* としてようやく確定したからである。それでもわずか2種にすぎないが、これら2種が日本列島の広い地域で多産していると考えられるのである。以下にこれら2種の地理的・時代的分布の概略について述べる。

ヒシナイワシは、佐藤二郎氏により岩手県和賀の委内層から産出した標本をタイプとし、新属新種として記載された (Sato, J., 1966)。岩手県・秋田県を北限とし、長野県を南限とする東北日本の中新世に広く分布し、これらの地域の少なくとも12地点から確認されている。おもな産出層は、岩手県の坂本川層と小志戸前沢層、巣内層、秋田県の女川層、宮城県の七北層、新潟県の七谷層、湯沢層、佐渡島の鶴子層、東京都の秋川層、そして長野県の別所層である。これらの産出層の時代は、中期中新世前半から後期中新世 (15~7Ma) の範囲である。ただし、産出層準の年代決定がもつと詳細になされれば、上限はもつと下がる可能性が高いたろう。ミヤノシタサッパは、漁者により鳥取県国府町宮ノ下の鳥取層群岩見累層普合寺泥岩層から産出した標本をタイプとし、サッパ属として記載された (Sato, Y. and Ueno, 1999)。こちらは記載が新しいこともあり、他地域に産する標本については、今後十分検討の必要がある。

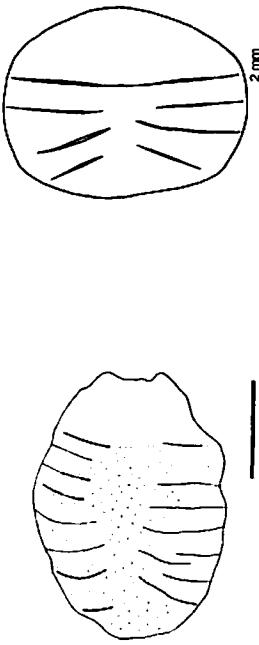


図1 ヒシナイワシ(左)とミヤノシタサッパ(右)の鱗

日本列島の様々な時代の地層から魚化石が産出するが、地理的分布の広さや産出数からみて最も多いのは新第三系、なかでも日本海誕生の後に形成された中新統である。そこからは淡水性から浅海性、そして深海性までの様々な環境に生息していた多様な魚類の化石が産出する。そんななかで、数的に飛び抜けて多いのがニシン科魚類の化石であることは間違いない。この時代の汽水性～海水性の地層が分布する地域であれば、必ずといってよいくらい産出しているはずである。

ニシン科魚類化石の産出量が多いのは、何故だろう。現生ニシン科魚類は一部の種をのぞいて、複数の個体からなる群れで生活するものが普通である。しかも、群れを構成する個体数そのものが多く、時にはマイワシのように大規模な群れを形成することもある。さらに、すべての種が浅海表層域や汽水域、あるいは淡水域を生息の場としており、深海性の種は知られていない。化石種も同様の生態的特性を備えていることから、それだけ化石となる機会に恵まれているだけではなく、化石を含む地層が豊富ととなって迎えられることが多いことになる。ところが残念なことに、ニシン科魚類化石が豊富に産出することを実感をもつて迎えられる機会はたいへん少ない。それは次の理由によると思われる。まず第一に、産出量が多いといつても、大部分は鱗や骨格の断片にすぎず、1個体まるごとの状態で産出する機会や地層は限られている。しかも、骨そのものが十分な状態で保存されていることはほとんど無く、大部分は印象化石として残っているにすぎない。ニシン科魚類の骨は、椎体をのぞけば、紙のようになにかつた。第二に、化石ニシン科魚類の研究が進んでいないからだ。化石ニシン科魚類の研究が進んでいない間に、必要な情報が提供されてこなかつた。情報のない化石は当然のことながら利用価値に乏しい。このようなことから産出量が多いにもかわらず、ほとんど注目されることはなく、したがって十分な情報が集まることが多くなく、貴重な化石標本は收藏庫に眠つてしまえばよい方で、捨て去られることが多いとと思われる。

しかしながら、ここにきてようやく日の目を見る状態になりました。これまで中期中新世からはヒシナイワシ *Eosardinella hishinaiensis* が報告されているにすぎなかつたのが、このシンボジウムでも大きく取り上げられる鳥取層群中に多産するニシン科魚類化石の種が、ミヤノシタサッパ *Sardinella miyanochiraeensis* としてようやく確定したからである。それ

信頼性が高いと判断された。しかし、2つの系統仮説はいくつかの単系統群を共通に支持し、

日本列島に異所的に分布する4種が多系統であること、中でも伊勢湾周辺域に局限して分布するネコギギが4種の中で最も早く分岐したことを示すなど、一致した結果も示した。

日本列島を含む東アジア地域の純淡水魚類相の起源と成立過程に関する議論では、魚類相の区分や地史的情報をもとに、G. U. Lindberg や西村三郎から深い洞察力のもつて推察を行っている。その中で、多くの固有種を含む日本列島のユニークな淡水魚類相は、日本列島の成立、すなわち日本海の形成や、海退期における大陸との連絡に深く関係して形作られてきたと考えられており。Lindberg らの用いたデータや方法論は不十分なものであるが、分析（特に純淡水魚の移動を遮断する海による地理的隔離）、そして分散（海退期の陸水系の連結を通じた移動）の繰り返しに基づく淡水魚類相形成の理解は基本的に妥当であり、日本海および周辺の海域の地質学的動態が東アジアの淡水魚類の進化・多様化に大きく影響したことは間違いないだろう。今後、本研究の目的は、現生および化石近縁種群の系統発生パターンを日本海誕生のような地質学的な課題は、現生および化石の淡水魚類の進化・多様化において位置づけ、多数の分類群における相互に類似・相反した進化パターンの総合としての生物相の形成過程を帰納的に描き出すことだと考えられる。本研究の情報から本グループの進化史を推定するとともに、それをモデルケースとして、記録、地史の情報から本グループの初期の進化史について考察することである。

ギギ科魚類はアジアからアフリカにかけて広く分布する一次性淡水魚で、200種以上が知られている。シベリア東部、朝鮮半島、中国、日本、台湾およびベトナム北部からなる東アジア地域には約50種のギギ科魚類が分布している。このうち、日本産の4固有種を含む約40種は単系統群 (*Pseudobagrus* グループ) をなすと考えられ、それを本研究の分析対象とした。まず、現生種の系統類縁関係を明らかにするために、分類学的再整理、外部・骨格形態を中心とする形態形質を用いた分岐解析、そしてミトコンドリア DNA (mtDNA) の塩基配列情報 (約3 kbp) を用いた分子系統解析を行った。得られた分子系統解析と形態情報を利用して、化石種の系統的位置を推定した。Fitch の最簡約基準に基づいて推定された形態形質による系統樹と、2置換バターンによる最大節約法と最小尤法を用いて推定された分子系統樹は、いくつかの分岐バターンで大きな違いを示し、情報量や信頼性を示す統計値から分子系統樹がより

日本では、これまでに中新統から更新統の7地点からギギ科化石が報告されている。中部中のネコギギが4種の中で最も早く分岐したことを見ると、古琵琶湖層群と東海層群（鮮新統の琵琶湖層（長崎県）から記載された *Pseudobagrus ikiensis*、古琵琶湖層群と東海層群（鮮新統）および西日本の更新統からの現生ギギと酷似した化石、また鮮新統津房川層（大分県）からのアリケギハチに酷似した化石などを分子系統樹上に位置づけ、化石の堆積年代を各クレード分岐の最低年代として、いくつかの条件で分子時計の目盛り合わせを試みた。領域間の進化速度の差を考慮して、分子時計は、調節領域、16S rRNA 領域と 2つのタンパク質コード領域 (cyt b と ND4) の4部位に分けて推定した。進化速度（塩基置換率の半分）は約0.07% (16S rRNA) ~0.3% (cyt b) / Myr と推定され、ギギ科の mtDNA 分子進化速度が、これまでに推定されている真骨魚類の中で比較的速いことが分かった。この分子時計を用いると、ネコギギ系の分化を含む本グループの初期の系統分化は約2千万年前（前期中新世）に、また近縁属 (*Leiocassis* [東南アジア産])との分岐は古第三紀に遡ると推定された。一方、多くの近縁種間の推定分岐年代は中・後期中新世から鮮新世にかけてであった。

*Pseudobagrus* グループの初期の主要な系統分化は、ちょうど日本列島の形成開始期にあたり、その頃に分岐したと推定される種の少なくとも一部は、周縦域で遺存固有分布を示している。より新しく分岐したクレードには、日本や朝鮮半島、台湾の地域固有種が含まれ、また同時期に分岐したと考えられるものの中に広域分布種も存在する。

東アジアの淡水魚類相は、このグループで例示されたように、かなりの長い年代範囲にわたって分化した新旧の種群が、各地域で生態学的な過程を通じて組合わさしたものである。他のグループでは更新世以降の分散が種分化や分布域の成立に重要な役割を果たしたことでも知られている。本地域の淡水魚類相の成立過程は実に複雑であり、それをより深く理解していくためには、それぞれのグループの複雑な進化史を入念に分析し、断片的に描き出された歴史を相互に比較し、総合していくしかないだろう。

なお、本発表の化石に関する部分は上野剛彌氏（国立科博）、分子系統に関する部分は西田睦氏（東大海洋研）ほかとの共同研究である。

日本産サバ科ならびにアジ科魚類化石と現生種  
須田有輔（水産大学校 資源環境計画学講師）

サバ科とアジ科はともにスズキ目に属する魚類であるが、それぞれ別の亜目に分類され、系統分類学的には異なる。しかし、両者は世界の熱帯から温帯域に広く分布する代表的な浮遊魚類であり、分布や生態の面から表層性魚類あるいは海洋性魚類としてしばしばまとめて扱われる。そこでここでは、代表的な表層性魚類であるサバ科とアジ科を対象に、両者の化石の記録、分類、形態学的な区別点などについて報告する。

日本には現生サバ科は 11 属 21 種、アジ科は 23 属 44 種が分布する。このうちアジ科は 4 つの亜科（または族）（イケカツオ亜科、コバンシア亜科、ブリモドキ亜科、アジ亜科）に分類されている。

両科の化石記録は他の魚種に較べてあまり多くないが、サバ科では福島県、群馬県、埼玉県、長野県、富山県、岐阜県、愛知県、岡山県などからサバ属 *Scomber*, ニショサバ属 *Grammatotrius*, サワラ属 *Scomberomorus*, カマスサワラ属 *Acanthocybium* の化石記録がある。このうち群馬県中之条町の中中新統から多く産出されるサバ属は現生のマサバ *S. japonicus* と同一種とされているが、愛知県南知多町の中中新統から産出されるものにはチタヤセサバという和名が与てられ、現生種とは別種とされている。この他に、属不詳のサバ科の化石が鳥取県岩美郡の普含寺泥岩層、福井県国見累層、兵庫県日高町の村岡累層から産出している。アジ科の化石記録はさらに少なく、これまでにイケカツオ亜科イケカツオ属に属するもので、鳥取県岩美郡の普含寺泥岩層のセダカイケカツオ *Scomberoides marwii* と京都府奥丹後半島産のイネイケカツオ *S. inensis* のみが報告されている。

化石で両科を区別するには、まず鰓蓋第 1 近担鱗骨の後方に注目すると良い。アジ科では鰓蓋第 1 近担鱗骨の遠心端（鰓蓋骨との咽頭部）が後方に延び、そのため 3 本ある鰓蓋骨のうち後方の 2 本の間隔が広がっている（図 1A）。しかし、アジ科ブリモドキ亜科のソムブリ属とアイブリ属は例外で、両属では鰓蓋第 1 近担鱗骨に支持される鰓蓋骨が 1 本で、かつ、棘間の間隔がそれほど広くない（図 1B）。この他に、鰓蓋第 1 近担鱗骨の大きさ、同担鱗骨が脊柱となる角度、脊柱に対する同担鱗骨の位置という 3 つの形質においてもブリモドキ亜科は他のアジ科と異なる。すなわち、イケカツオ亜科、コバンシア亜科、アジ亜科では、鰓蓋第 1 近担鱗骨が大きく強固で、脊柱とほぼ丁字型をなし、脊柱の中央部より前方に位置しているが、ブリモドキ亜科の同担鱗骨はとくに目立った大きさではなく、脊柱に対して前方に向斜している。ブリモドキ亜科のこのような特徴はアジ科よりもむしろサバ科に類似している（図 2）。この他に神経管と血管の位置と並び、他の形質によりサバ科と容易に区別できる。

現生種の形態や分類が十分に研究され、かつ、化石種の形態的特徴が比較的明瞭であるアシ科のイケカツオ属 *Scomberoides* については、次のような進化過程が推測されている。すなわち、イケカツオ属の祖先から現生のオオクチイケカツオと *S. mola* が最初に分岐し、イネイケカツオ（化石）、イケカツオ（現生）、セダカイケカツオ、*S. spinosus*（以上、化石）、ミナミイケカツオ（現生）の順で派生した。イケカツオ属はインド洋を起源にもち、進化につれ西太平洋、中央太平洋へと分布を広げていき、分布の拡大途上でセダカイケカツオはイケカツオとミナミイケカツオの中間段階から進化したものと考えられる。このように、鳥取県岩美郡下産の化石魚類は、中新世以降のインド太平洋產魚類の進化の様子を知る上で重要な手がかりを与えてくれる。

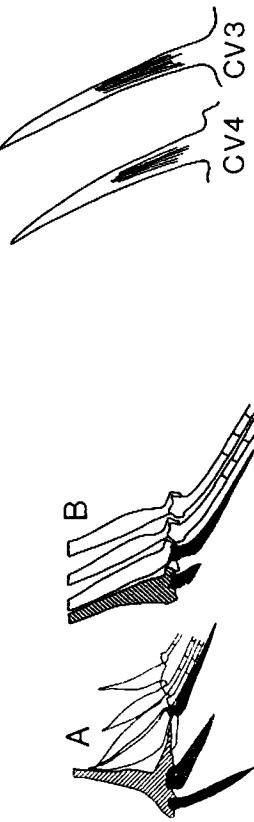


図 1 アジ亜科マアジ (A) とブリモドキ亜科アイブリ (B) の鰓蓋第 1 近担鱗骨 (斜線部) と脛鱗 (黒塗部)。Suda (1996) (A) と Smith-Vaniz (1984) (B) から略写。

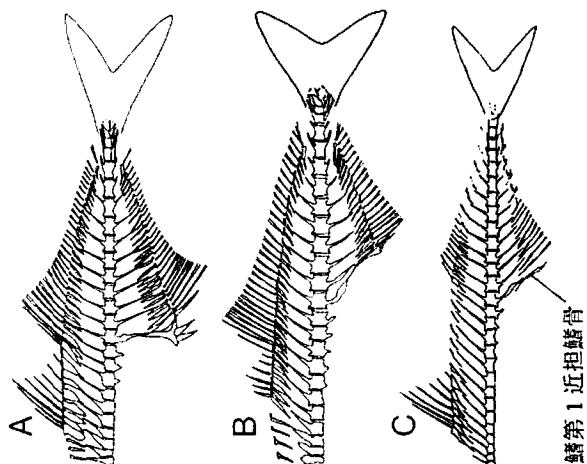


図 2 脊柱と鰓蓋第 1 近担鱗骨との位置関係。アジ亜科マアジ (A), ブリモドキ亜科ブリ (B), サバ科マサバ (C)。Suda (1996) (A) と落合編 (1994) (B, C) から略写。

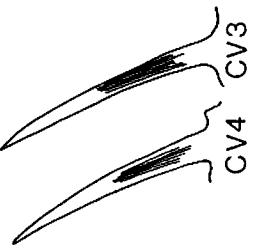


図 3 化石種アジ科セダカイケカツオの第 3, 4 尾椎 (CV) の神経綱上にみられる隆起線 (体側右側を示す)。Uyeno and Suda (1991) から略写。

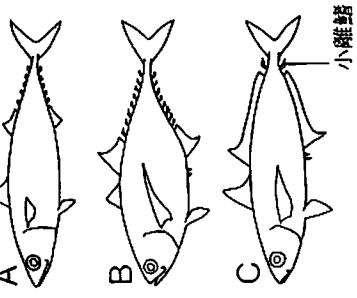


図 4 サバ科マサバ (A), アジ科オニアジ (B), アジ科マルアジ (C) の小離離。中坊 (2000) から略写。

Fossils and recent scombroid and carangid fishes from Japan  
..SUWA, Yusuke (Lab. Marine Resources and Environment Planning, Natl. Fish. Univ.)

## 日本産スズキ目魚類化石と動物地理

昆 健志（琉球大・理）

### スズキ目魚類

現生硬骨魚綱条鱗亞綱は全 42 目約 25,000 種で構成されている。そのうちのスズキ目魚類は、約 10,000 種が認められている脊椎動物中の最大の分類群である。その分布範囲は熱帯から南極大陸沿岸までと水深 3,000 m の海底から標高 1,000 m 以上の淡水にわたり幅広い。スズキ目魚類の化石記録は白亜紀末期？以降であるが、分子時計による推定では三疊紀に出現していた可能性もある。

日本産魚類は（無顎類と軟骨魚類も含めて）全部で約 3,900 種が知られており、そのうちスズキ目魚類のうち種数が多いのは、スズキ目魚類は約 1,800 種である。スズキ目魚類のうち種数が多いのは、スズキ亞目、ベラ亞目などである。

スズキ亞目：世界で約 3,000 種が知られていて、そのうち日本には 65 科 230 属約 850 種が分布する。最も古い化石記録は、晩新世初期のアカメ科やホタルジヤコ科に似た原始的スズキ亞目魚類やギンカガミ科魚類である。日本では中新世以降で、鳥取県国府や岐阜県瑞浪、群馬県中之条、埼玉県秩父盆地などから多く産出している。統いて鮮新世の沖縄県や宮崎県、更新世の種子島から産出している。

ベラ亞目：世界で約 2,300 種が知られていて、そのうち日本には 5 科 62 属約 700 種が分布する。ベラ亞目は主に熱帯・亜熱帯のサンゴ礁・岩礁域から知られている。化石記録はおそらく Monte Bolca (イタリア) の始新世中期以降である。日本では中新世以降で、スズメダイ科の化石が静岡県や栃木県から産出する。栃木県の化石はスズメダイ属である可能性が高く、現生属では最も古い産出年代の一つになる。ブダイ科はおそらく鮮新世末期の宮崎や更新世の種子島から産出している。

ハゼ亞目：世界で約 2,200 種が知られていて、そのうち日本には 8 科 113 属約 420 種が分布する。ハゼ亞目は水深 1,000 m の海底から浅海、汽水、淡水と様々な環境に適応している。ハゼ亞目の化石は、おそらく Monte Bolca の始新世またはホヘミアの漸新世以降から知られている。日本では中新世の岐阜県瑞浪や更新世の三浦半島から数多く知られているが、ほとんどが耳化石であるためにその帰属は不確かな部分が多い。骨格化石では、中新世の鳥取県、更新世の種子島や玖珠盆地などから知られている。

そのうちのハゼ科ヨシノボリ属魚類は、鮮新世の鹿児島からゴクラクハゼが产出

し、玖珠盆地からはゴ克拉クハゼとヨシノボリ類の 1 種が产出している。本属魚類は極東アジアに広く分布し（北はアムール川水系から南はミンダナオ島まで）、多くの両側回遊性種と河川性陸封種が含まれる。分子による系統樹の推定も東シナ海や日本海周辺の種で行われ、各種間の遺伝距離が小さく分校年代は数十万から数百万年前と見積もられている。今後、これらの年代は化石の産出年代と異なるので、古生物学的な証拠は本属魚類の動物地理のより深い考察に寄与するだろう。

### 日本の魚類相

日本の豊富な海産魚類相の成立には、周囲の海の形成史（太平洋、日本海、東シナ海、オホーツク海）、魚類相の構成要素（南方開連要素群、北方開連要素群、東アジア固有要素）、そして海流が大きな役割を演じてきた。上述した項目に含まれる多くの種は浅海域から河口域に生息しているので、浅海性海産化石魚類相の研究は重要である。世界で最も古い時代のサンゴ礁域魚類群集は、始新世中期の Monte Bolca に知られる。始新世から漸新世にかけてのテーチス海周辺以外での浅海性化石魚類相はあまり知られていない。日本では中新世がこれらの魚類相の始まりであり、「鳥取の海」や「群馬の海」が西南日本太平洋沿岸の魚類相と関連が深く、日本の海産魚類相の変遷は、次のようにその産地をたどることができます。

約 1600 万年前、日本海がおそらく北大中であった魚類化石产地として、太平洋側の浅海性の岐阜県瑞浪層群と大陸棚斜面の愛知県師崎層群、日本海側の富山県黒瀬谷層などが知られている。約 1500 万年前の群馬、秩父や栃木は、太平洋と日本海の両方と連絡する海だつたと考えられ、いすれも南方開連要素の魚類が発見されている。日本海側では鳥取県鳥取層群があり、同じく南方開連要素の魚類化石が採集されている。その後、東北日本は次々と陸化し、「現」対馬海峡も陸化していったので日本海は北方に太平洋との連絡を持った深い入り江になった。そして日本海の魚類相は一変し、現在は暖流の対馬海流が日本海に流れ込んでいるが、西南日本太平洋側の魚類相とは大きく異なる。

約 200 万年前、東シナ海が沖縄トラフ拡大開始とともに形成され始め、浅海だった時期を経て現在に至った。この東シナ海の魚類相は、200 万年前の沖縄県島尻層群や宮崎県宮崎層群にその由来を求めるが、さらにその源に、当時暖かかった「鳥取の海」や「群馬の海」を考えることが出来る。これらの魚類化石を種または属レベルで同定することにより、初期の日本海と東シナ海～西南日本太平洋側の海産魚類相の成立に関する、さらに多くの情報が得られることになると考えられる。

種は前鰓蓋骨の形態がオヤニラミにもっとも類似していること、本末記載種の生息していた陸塊が現在のオヤニラミの分布域と重なることから考えて、オヤニラミはこの陸塊で本種から派生した可能性が高い。同じ長者原層からはギギ科のイキムカシギギ *Pseudobagrus ikensis* Watanabe and Uyeno が記載されており、これは朝鮮半島、中国、シベリアにかけて分布する現ズキ目魚類の多くは海水魚類であり、ケツギヨ科魚類は新生代のある時期に陸水へ侵入したものと考えられているが、その時代によって意見の分かれることもある。

現生ケツギヨ科魚類はスズキ目に属する淡水魚類で、日本、韓国、中国にのみ分布する。スズキ目魚類の多くは海水魚類であり、ケツギヨ科魚類は新生代のある時期に陸水へ侵入したものと考えられているが、それは研究者によつて意見の分かれることもある。

ケツギヨ科魚類には、オヤニラミ属 *Coreoperca*、*Coreosiniperca*、*Coreosiniperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca kawamebari* (Temminck and Schlegel)、*Coreoperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca* の4つの属が認められる。現生オヤニラミ属には、日本と朝鮮半島両端にオヤニラミ *Coreoperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca*、*Coreoperca* の4つの属が認められる。現生オヤニラミ属には、日本と朝鮮半島にコウライオヤニラミ *C. herzi* Hersenstein、中国南部にチュウゴクオヤニラミ *C. whiteheadi* Boulenger が分布する。現生ケツギヨ属魚類は朝鮮半島と中国南部にコウライケツギヨ *Siniperca scherzeri* Steindachner が、中国東部から南部の広い地域に *S. chuatsi* (Basilewsky) が分布するほか、数種が中国南部に分布する。*Coreosiniperca* は *C. roulei* Wu のみであり、ケツギヨ属に含める研究者もいる。オナシナギ属の祖先と考え、始新世あたりからアジア大陸の淡水区の中で分化し、中新世中期までバケツギヨ属は化石種 *Inabaperca taninurai* Yabumoto and Uyeno のみが鳥取県因幡町の中期中新世の海成層から知られている。

化石化オヤニラミ属魚類は、岐阜県可児市の中前期中新世平牧層からカニオヤニラミ *C. kanensis* Ohe and Hayata、同じく可児市の中前期中新世中村層からシミオヤニラミ *C. fusimensis* Ohe and Ono、中国山東省山旺の前期中新世山旺層から *C. shandongensis* Chen, Liu and Yan が記載されており。化石ケツギヨ属魚類は中国山西省の鮮新統から *S. wusangensis* Liu and Su が知られていている。カニオヤニラミは脊椎骨が少ないとや第3血管棘が長く背棘基底近くまでのびることなどからケツギヨ属の可能性もある。シミオヤニラミは脊椎骨、臀鰭粗棘骨、鱗などが保存された標本に基づいて記載されたもので、鱗はオヤニラミ属のものに類似しているが、前鰓蓋骨など重要な形質は保存されていない。

このほかに志岐の中前期中新世長者原層からケツギヨ科魚類化石が産出している。志岐産のケツギヨ科魚類には明かにオヤニラミ属とケツギヨ属の2種が含まれている。前鰓蓋骨の後縁と下縁が鋸歯状であるものはオヤニラミ属、後縁と下縁に棘が認められるものはケツギヨ属と考えられる。志岐産のオヤニラミ属魚類は現生および化石オヤニラミ属魚類とは背鰭棘条数や脊椎骨数などで異なることから未記載種と考えられる。本末記載種は、これまで記載されている日本のケツギヨ科魚類化石とは異なる陸塊に分布していたものと考えられる。また、本末記載

## ケツギヨ科魚類の起源と種分化

飯本美孝（北九州自然史博）



図1. イナバケツギヨ *Inabaperca taninurai* Yabumoto and Uyeno, 2000 (鳥取県因幡町産)

### 第三紀のカレイ目魚類の多様性・

坂本一男（東大総合博）・

これまで日本では中新世を中心に漸新世から更新世にかけての地層から21種のカレイ目魚類が産出し、報告されている。

S... Sakamoto; U... Uyeno

Pleistocene

Paralichthyidae (ヒラメ科)

1. *Paralichthys olivaceus* (Temminck & Schlegel, 1846) (see S & U, 1999)

Pleuronectidae (カレイ科)

2. *Chibapsetta dolichurostyli* S & U, 1988

3. Family indet. (see Yamamoto & U, 1990)

Pliocene

4. *Clidoderma aspernum* (Temminck & Schlegel, 1846) (see S & U, 1988)

Miocene

Paralichthyidae

5. *Paralichthys yamanoi* S & U, 1993

6. *Pseudohombus sonae* Shikama, 1964

7. *Pseudohombus* sp. (see U & Fujii, 1990)

Pleuronectidae

8. Af. *Atheresthes evermanni* Jordan & Starks, 1904 (see Ohe, 1986)

9. *Saitanapsetta nomurai* S & U, 1992

10. *Hippoglossoides naraii* S & U, 1989

11. *Hippoglossoides kumashi* S & U, 1991

12. *Protopsetta kubotai* Nino, 1951

13. *Clidoderma chitaensis* Ohe & Kawase, 1995

14. *Clidoderma* sp. S. U & Ohitsu, 2001 (in press)

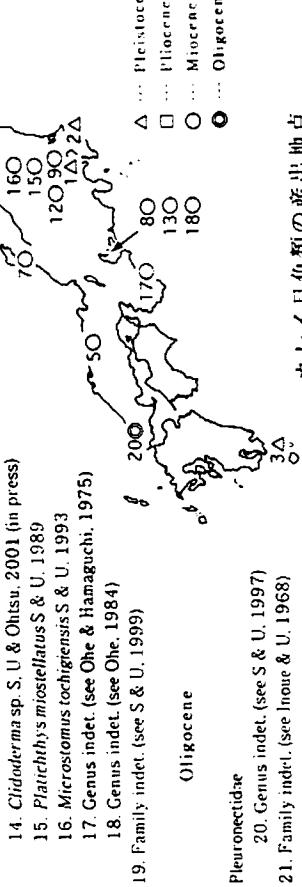
15. *Platichthys microstellatus* S & U, 1989

16. *Microtromis tochigensis* S & U, 1993

17. Genus indet. (see Ohe & Hamaguchi, 1975)

18. Genus indet. (see Ohe, 1984)

19. Family indet. (see S & U, 1999)



カレイ目魚類の産出地点

産出記録から日本の第三紀におけるカレイ目魚類 Pleuronectiformes の多様性が窺えるが、なかでもカレイ科 Pleuronectidae サメガレイ属 *Clidoderma* は典型的である。現在サメガレイ属には、現生種としては東シナ海からカリフィオルニア沖にかけての北部北太平洋海域の水深15-1000 mに生息するサメガレイ *C. aspernum* 1種のみが含まれるが、新第三紀（中新世から鮮新世）には西部北太平洋海域に3種が生息していたことが明らかになっている。今のところ脊椎骨数以外に比較しうる形質は見あらないが、現世のサメガレイがもつばらクモヒトデ類を模倣するのに対し、山形県の中中期中新世銀山層産出のサメガレイ属の1種の腹部からゴカクヒトデ類の体の一部と思われる構造が発見されていることは注目に値する。これは、サメガレイ属の種分化と鮮生物との関連を示唆しており興味深い。

形質の面からも第三紀の本日魚類の多様性が窺える。たとえば、カレイ科サイタマガレイ *Saitamapsetta nomurai* の大きい口は同科魚類のなかでも特異である。第三紀ではないが、千葉県の更新世東金層から産出したカレイ科チバガレイ *Chibapsetta dolichurostyli* の延長した尾部棒状骨や8本の尾鱗分枝鱗条は現世のカレイ目魚類ではふつみられない形質である。これまで世界中で約150個体のカレイ目魚類化石が報告されている。最もものは *Joleaudichthys saudeki* (本日ではボウズガレイに次いで原始的と考えられている) と2種のサバウシノシタ科魚類で、いずれもエジプトの始新統から発見されたものである (Chenet, 1997)。ところで、現生種の分岐解析によれば (Napieau, 1993など)、ササシノシタ科とサノシタ科は姉妹群で、最も新しく分歧したグループと推定されている。これが事実なら、カレイ目魚類の起源は始新世よりかなり以前にあつたことになる。

\*Diversity of Flatfishes in Tertiary in Japan (Pisces: Pleuronectiformes)

\*\*Kazuo Sakamoto (Univ. Mus., Univ. Tokyo)

Fossil records of the flatfishes (Pleuronectiformes) in Japan are reviewed. Almost all Tertiary flatfishes found in Japan are different from Recent ones at genus and species levels. In the western North Pacific, the flatfishes in the Tertiary may have been more diversified than those in the Recent in genus and/or species levels, and some characters as well.

古生物学会2001年年会シンポジウム

## 「ユーラシア東部における新生代哺乳類の進化」

2001年6月30日

司会人 仲谷英夫・高井正成・富田幸光

高橋啓

東アジアの島、日本と台湾の鮮新・更新世の脊椎動物化石

三枝春生

東ユーラシア新第三紀長頸類の古生物地理および生層序、タイ・日本を中心とした

富田幸光

日本の化石から見た前期中新世小型哺乳類の分散と全北区の古生物地理

吉本武久・高井正成

Aye Ko Aung・Soe Thura

Tun・Aung Naing Soe・Myint Maung

ポンダウー化石哺乳類相(ニャンマー)、東アジア南部における始新世後半の陸生哺乳類相の解析

河村善也

中新世後期以降の中国北部の哺乳動物相の変遷—小型哺乳類を中心として—

高井正成

東アジアの第三紀靈長類の進化

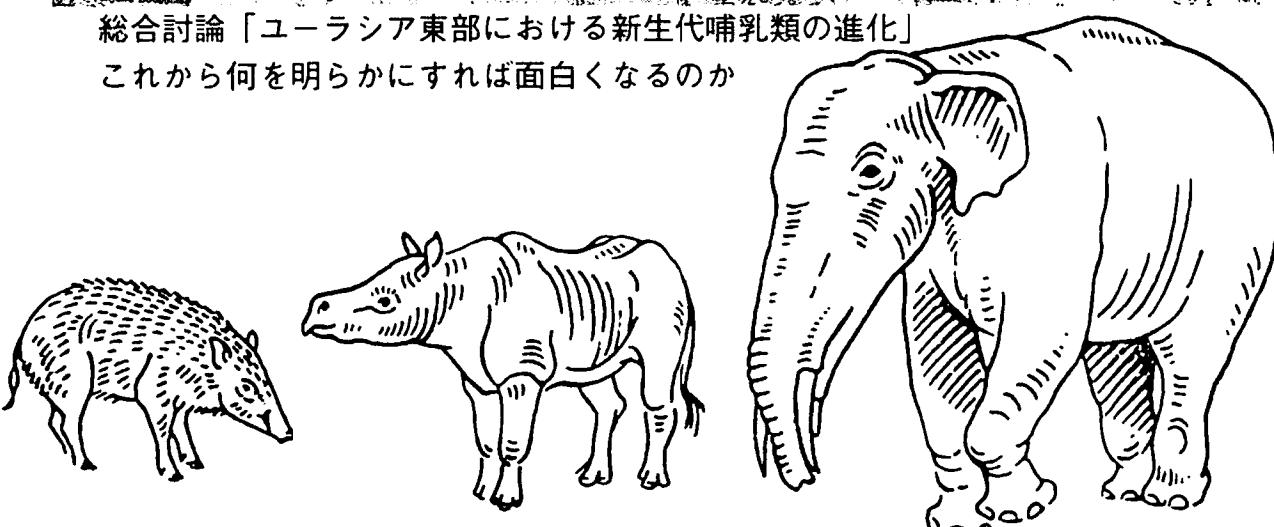
仲谷英夫・三枝春生

Benjavun Ratanasthien・國松豊

ユーラシア東部の新第三紀における大型哺乳類層序—タイの中中新世哺乳類層序に関する新知見

総合討論「ユーラシア東部における新生代哺乳類の進化」

これから何を明らかにすれば面白くなるのか



## ユーラシア東部における新生代哺乳類の進化\*

仲谷英夫（香川大・工学部）・高井正成（京都大・靈長研）・富田幸光（国立科博）\*\*

近年の日本の研究者による中国、台湾、タイ、インドネシア、ミャンマーなどでの国際的な研究成果をみると、ユーラシア東部における長鼻類や齧歯類など多くの分類群での比較研究が進められている。本シンポジウムではこれらの成果をもとに、哺乳類化石の系統関係を検討するだけではなく、古地磁気層序を始めとする地質年代学的方法も併用しつつ、ユーラシア東部各地で新生代哺乳類生層序を確立し、哺乳類動物相の変遷や陸上環境変動を高精度で明らかにしていく上で、日本の古生物研究者の果たす役割についても考えてみたい。

新生代を特徴づける草原環境指示動物相は漸新世の中頃に中央アジアで出現した。始新世末におきた南極氷床の拡大による寒冷化の後に徐々に進行した地球温暖化とこの草原環境拡大は関係があるであろう。このような気候変動だけでなくインドプレートの北上によるテチス海の縮小とそれに伴う大陸間の陸橋成立という地球史的イベントがユーラシアの新生代哺乳動物相の変遷に大きく関係している。後期新生代には、ユーラシアの東部と西部、北アメリカ、アフリカアラビア半島など、それ以前は隔離されていた地域をまたいで動物相が交流し始めた。その結果として、いろいろな哺乳類の出現順序がユーラシア東部での重要な地質年代指標となってきた。たとえば、前期中新世のアフリカからユーラシア各地への長鼻類の進出、後期中新世の北アメリカからユーラシアとアフリカへの長歯型ウマ科 *Hippitorn* 属の進出、前期更新世の同様なルートでのウマ科 *Equus* 属の進出などがある。

これらの年代を決めるためには正確な年代尺度が必要だが、ユーラシア東部の新生代の陸成層では放射年代が測定できる火山灰や火山岩が比較的小ため、ヨーロッパや北アメリカのように新生代における年代尺度は十分には確立されていなかった。中国北部におけるように黄土層序を利用したり、日本などのように陸成層と指交關係にある海成層中の微化石による年代を使うことが可能な地域を除けば、精密な哺乳類層序を確立することは困難であった。そのため、従来行われているような西ヨーロッパの哺乳類層序をユーラシア東部へ直接適用することには問題点が多くあった。

また、ユーラシア東部におけるヒト科（原人）化石の産出年代がアフリカでの原人出現とあまり変わらない百数十万年を越えるものであるとか、逆に中国南部のヒト上科（類人

猿）化石の年代が非常に新しく見積もられるような研究結果が示されてきた。もちろんこれらのことの研究でも放射年代や古地磁気層序による年代が数値として出されているが、その結果にはいろいろな年代に解釈できる余地が多く残されていた。これらヒト科やヒト上科の化石と共に産する哺乳類化石の生層序学的検討などからは異なる考えが出されてはいたが、ユーラシア東部の哺乳類層序が十分に確立されていないという事情から、年代に関する問題の解決が先送りされていた。

このようなまだ未開拓な分野が多い中、ここ 10 年ほどの間に進めた中国や東南アジア各地での地道な野外調査や標本調査に基づいて、ユーラシア東部における新生代を通じての動物相の変遷、古生物地理および生層序に関して大きな成果があがり始めた。本シンポジウムではこのような成果をもとにした以下のテーマについて取り上げ、今後、21 世紀を通じて、ユーラシア東部における哺乳類の進化の研究に、日本の若い研究者が取り組んでいくうえでの方向性も示したい。

高橋啓一：「東アジアの島、日本と台湾の鮮新—更新世の脊椎動物化石」  
三枝春生：「東ユーラシア新第三紀長鼻類の古生物地理および生層序：タイ、日本を中心として」

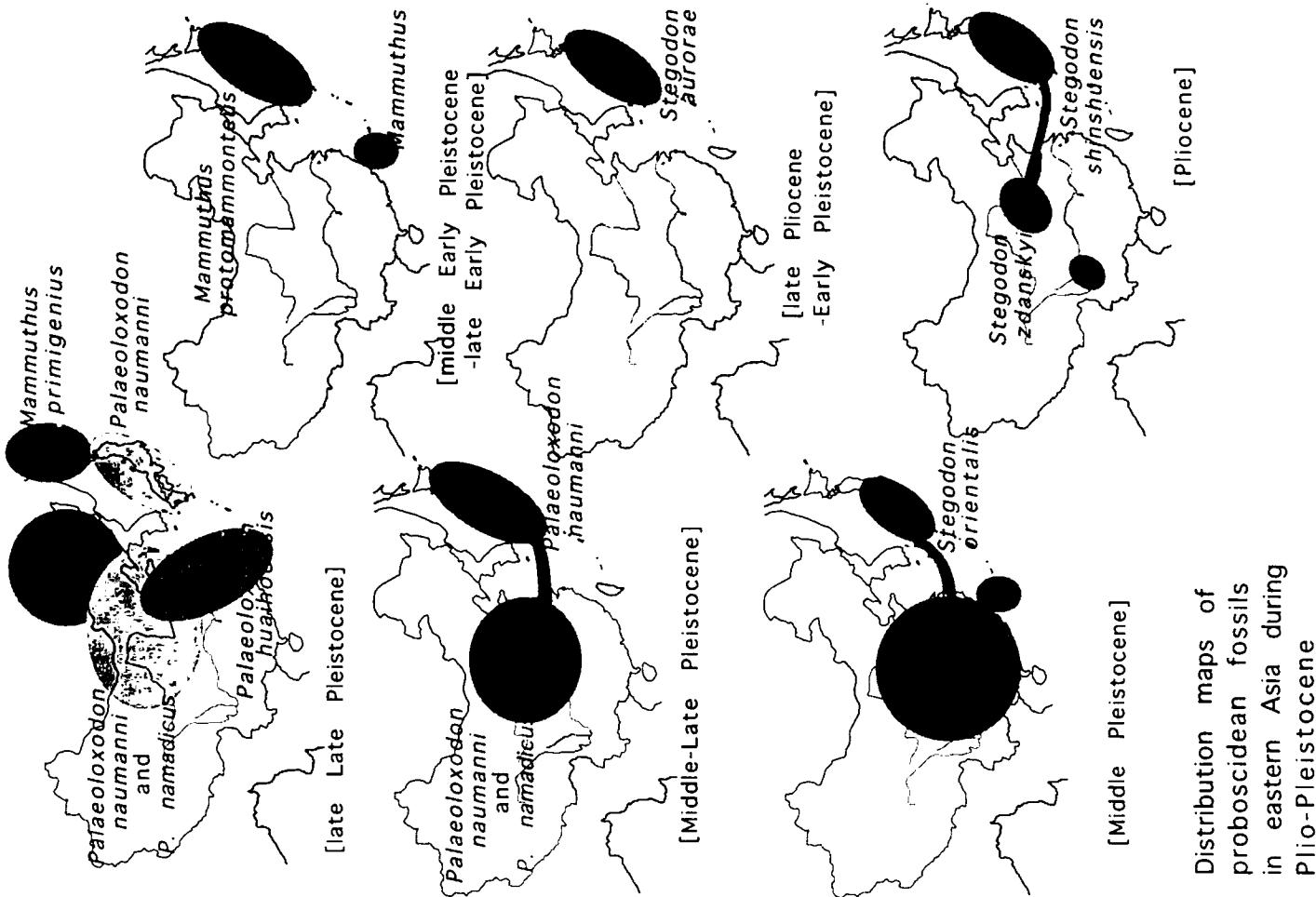
富田幸光：「日本の化石から見た前期中新世小型哺乳類の分散と全北区の古生物地理」  
飼本武久・高井正成・江木直子・茂原信生・Aye Ko Aung・Soe Thura Tun・Aung Naing Soe・Maung Maung：「ボンダウン化石哺乳類相（ミャンマー）－東アジア南部における始新世後半の陸生哺乳類相の解析－」

河村善也：「中新世後期以降の中国北部の哺乳動物相の変遷－小型哺乳類を中心として－」  
高井正成：「東アジアの第三紀靈長類の進化」

仲谷英夫・三枝春生・Benjavun Ratanasathien・國松 豊・Alan Gentry：「ユーラシア東部の新第三紀における大型哺乳類層序－タイの中新生世哺乳類層序に関する新知見－」  
総合討論「ユーラシア東部における新生代哺乳類の進化」これから何を明らかにすれば面白くなるのか

\* Evolution of Cenozoic mammals in the eastern Eurasia

\*\*Hideto NAKAYA (Kagawa University), Masanaru TAKAI (Kyoto University), Yukimitsu TOMIDA (National Science Museum)



## 東アジアの島、日本と台湾の鮮新—更新世の脊椎動物化石 高橋啓一（滋賀県立琵琶湖博物館）

日本は、中新世に日本海が拡大して以来、島として存在し、たびたび大陸との間に接続をもしながら固有の動物相を形成してきた。このような島の動物相の成立過程には、島として存在する時間や島の大きさが大きな要因としてはたらき、そこに気候、植生、地形などが複雑に関係しながら、近隣の大陸とは異なる動物相が作られいくと考えられる。演者は最近、台湾国立自然科学博物館の張鈞朗研究员と共に台湾のゾウ類の化石を中心とした脊椎動物化石の調査を行っている。台湾は、中国大陆に隣接する島として日本と共通性をもつ一方で、海峡の深さや難度がより前にあることなど日本との相違点も多く、その違いは日本の動物相の成立過程を考えるうえで参考になると考えられる。

台湾の脊椎動物化石の研究は、1900年代の前半に日本人研究者が中心になって始まり、1975年に鹿間ほかによってゾウ類の化石がまとめて以来、まとまった研究はされていない。しかし、近年、澎湖群島周辺から後期更新世のものと考えられている多量の標本が採集されているほか、南部の新化丘陵からの化石も統々と発見されており、これまでの結果を再検討する材料そもそもつってきたといえる。

澎湖群島周辺からの標本群の中心をなすのは *Palaeoloxodon* 属に含まれると考えられる大型のゾウ化石である。これらの標本に関しては、上頸と下頸の臼歯の咬耗ステージを細かく観察することができたほか、雌雄の頭骨の一部と考えられる標本も観察できた。これらの観察によれば、澎湖群島周辺からのゾウ化石は、Shikama et al.(1975)で *Palaeoloxodon naumanni* と報告されたのは誤りで、むしろ中国の河北省や安徽省、あるいは東シナ海から産出する *P. huaihensis* と類似していることがわかった。

*Mammuthus* 属の標本は、新化丘陵からや原始的なタイプと進歩的なタイプの2種が産出している。このうち、進歩的なものは、日本から産出している *Mammuthus protomammoneus* に類似しており、同様の標本は中國国内では現在までのところ見られないことから、その起源が問題となる。

*Stegodon* 属に関しては、まだ十分に観察できていないが、Shikama et al. (1975)で報告されているところの *S. sinensis* 型の1種にまとめられる可能性もある。これらの結果と、これまで行ってきた日本や中国のゾウ類の化石の調査結果あるいは演者の感心のある古琵琶湖層群の化石相とあわせて考察すると、鮮新—更新世にあつた地球規模でのリズムをもつた気候の変化に伴って、東アジアの動物たちがその分布を変化させ、島嶼化を繰り返す日本列島の中で絶滅や固有化していく様子を推定することができるようになってきた。

Distribution maps of proboscidean fossils in eastern Asia during Plio-Pleistocene

## 東ユーラシア新第三紀長鼻類の古生物地理および生層序：

タイ、日本を中心として

三枝春生

(姫路工業大学 自然・環境科学研究所)

東ユーラシアのうち、中国に関しては、これまで多くの研究があり、それらは Tobien, Chen and Li (1986, 88), Guan (1996) などとまとめられている。これに対して、東南アジアの中新世長鼻類に関しては、フランス - タイ隊による調査 (Tassy et al., 1992; Ducoq et al., 1994) 以外データは乏しく、不明な点が多かった。しかし、1996 以来継続している日本 - タイ隊の調査により、この地域から新たな長鼻類化石が発見されつつある。また、日本においては、微化石生態学の進展 (Yanagisawa and Akiba, 1998; 斎藤, 1999) により、中新世の長鼻類化石产地の年代が明確になってきた。以下ではこれらの新たな知見から、東ユーラシアの新第三紀長鼻類相を概観することとする。

東ユーラシアの前期中新世の長鼻類は、資料が少なく、西ユーラシアとの差異も東ユーラシア内での地域性も明確ではない。日本の前期中新世（可児盆地）からは原始的な *Gomphotherium 'annectens'* group とされる *G. annectens* が産出している (Tassy, 1994, 96)。一方、中国では、中期中新世早期の山旺期には、*Gomphotherium* と *Siegolophodon* (= *Ruledengchiana*) が存在するが (Li et al., 1984; Qiu, 1990; Qiu and Qiu, 1995). *Gomphotherium 'annectens'* group は確認されていない。この日本と中国の差異は、年代の差である可能性がある。生業化石時代から日本産中新世長鼻類化石の年代を整理すると、*G. annectens* は *C. sawamuriae* 帯の下部かそれ以前の *Siegolophodon* の产出層では *C. sawamuriae* 帯にわたる可能性がある (Koenigswald, 1959; Buffetaut et al., 1988; Tassy et al., 1992)。このように、タイの中期中新世は、*Siegolophodon* の分布によって特徴付けられるが、最近、Mae Soi から谷川 (高田, 1981)、Yanagisawa (1993) は、平層は Akiba (1986) の *Thalassiasira fraga* 帶の上部、または Koizumi (1985) の *Kisidervella canina* 帶に相当するとしている。したがって平層の *Siegolophodon* の年代は *C. sawamuriae* 帯の上部に相当し、これは産出層の明らかな *Siegolophodon* では最も古い。これに対して、日本の他の *Siegolophodon* は *C. kanayae* 帯の地層から产出していると考えられる。一方端氷床では、明世層は珪藻化石と古地磁気層序から *C. sawamuriae* 帯の下部に対比される (氏原ほか, 1999)。従つて、土岐夾灰層、中村層および平牧層は *C. sawamuriae* 帯の下部ないしそれより古いと考えられる。

日本における *Gomphotherium 'annectens'* group から *Siegolophodon*への入れ替わりが中国でも当てはまる。山旺期の泗洪および山旺の local fauna は *C. sawamuriae* 帯の上部から *C. kanayae* 帯にかけて、そして謝家期の末期の烏爾固 local fauna は、*C. sawamuriae* 帯の下部ないしそれ以前に相当するだろう。なお中国の謝家期の local fauna から *Indoricotherium* と長鼻類の切歯片の共産が報告されている (Qiu et al., 1990) が、その产出層には問題がある (Qiu and Qiu, 1995)。また、かつてバキスタンの Bugti の層序の再検討により、長鼻類は *Indoricotherium* および *Amygdalodonidae* 等とは異なる上位の層準から産出することが明らかになっている (Welcomme et al., 1999)。従つて、鳥爾固以外の謝家期 local fauna からの長鼻類の産出は再検討を要する。

中期中新世以降では、西ユーラシアとの差異および東ユーラシア内における南北での差異が、豊富な長鼻類化石により認められる。長鼻類の共存が報告されたが (Prigim, 1908)、Bugti の層序の再検討

*Chœnorlophodon* の不在于、これは、西ユーラシア（インド亜大陸を含む）およびアフリカでは、これらの分類群が中新世を通して普通の要素であることは対照的である。ダイノテリウムはタイ北部 Pong 盆地中中新世から報告 (Sickenberg, 1971) 以外、東ユーラシアからはまったく知られていない。*Chœnorlophodon* は Tobien, Chen and Li (1986) により中国の後期中新世から報告されているが、彼らによつて *Chœnorlophodon* とされた標本には、この属の臼歯の特徴である近心へ凸のV字状の縦 (Tassy, 1986) が見られず、それらは *Amelobodontidae* または *Sinomastodon* であろう。

中期中新世の中国北部において特徴的なのは通古廟期における *Amelobodontidae* の放散である。しかしながら中新世の河期になると、*Amelobodontidae* は中国から消滅し (Qiu and Qiu, 1995)。後期 Barstovian 以降北米にその分布の中心を移す (Lambert & Shoshani, 1998)。変わりに登場したのは、中国南部および東南アジアで分化したと考えられる *Tetralophodon* 類であり、さらに保徳期にはアフリカ起源の *Anancus* と東南アジア起源と考えられる *Siegolophodon* が中国北部に侵入する (Li et al., 1984; Qiu and Qiu, 1995)。これに対して、中国南部および東南アジアでは、前期中新世末期から中期中新世は *Siegolophodon* および *tetralophodon* *gomphothere* の分化によって特徴付けられるらしい。*Siegolophodon* でもっとも原始的な咬耗面には原始的な頸運動を反映した咬耗痕が見られる (Saegusa, 1996)。Na Sai の年代に関しては中期中新世とする説 (Ducoq et al., 1994) と前期中新世とする説 (Tassy et al., 1992; Mein and Ginsburg, 1997) があるが、上述の日本産 *Siegolophodon* の年代を参考となるなら、後者の説が支持される。一方、Na Sai 以外のタイ北部の盆地から産出する *Siegolophodon* の歯冠形態は派生的であり、その時代は中期中新世とされる (Koenigswald, 1959; Buffetaut et al., 1988; Tassy et al., 1992)。

このように、タイの中期中新世は、*Siegolophodon* の分布によって特徴付けられるが、最近、Mae Soi からはゴンフォテリウム類の全身骨格がタイ - 日本隊によって発掘された。これは切歯の形態からみて *Archaeobelonodon* である可能性が高い (Saegusa et al., 1999)。この同定が正しいとするなら、これまで知られているこの属の分布の東縁であり、原始的な *Amelobodontidae* が東南アジアにも分布していたことを示す。

同じくタイ北部の Chiang Muan からはすくなくとも 3 個個体の小型で原始的な *tetralophodont gomphothere* の部分骨格がタイ - 日本隊によって発掘された。これは雲南の小龍潭動物群中の *Triadolontanensis* に比較出来る。小龍潭動物群はシワクリよりもむしろヨーロッパの MN8 に類似する (Qiu & Qiu, 1995)。Chiang Muan から *tetralophodont gomphothere* と共に、suid, hominoids, bovid, rhinocerotids もこの結論を支持する。後期中新世にユーラシアに広く拡散した要素の一部は、このように東南アジアから中国南部にその起源を有する *Paratetralophodon* に類似するが、その年代はシワクリでの产出層準、Dhok Pathan よりも古い。

東ユーラシアの新第三紀長鼻類において、今後最も興味深い結果が得られるのは、上述のようにタイ北部を中心とした東南アジアから中国南部とを考えることが確認された。Sop Mae Tham の *tetralophodont gomphothere* の起源・進化を明らかにする上で重要な知見が今後さらに得られるであろう。

## 日本の化石から見た前期中新世小型哺乳類

### 分散と全北区の古生物地理\*

富田幸光（国立科学博物館）\*\*

1980年代まで日本の第三紀からは、属または種レベルで同定可能な小型哺乳類の化石はまったく知られていないかった。しかし、1989年のエオミス科齧歯類の発見をきっかけに、岐阜県可児市土田に露出する中村層上部からはこの10年間に30点以上の化石が発見され、これまでに3目4科8種を確認することができた。すなわち、食虫目(*Plesiosorex* sp. nov.), ヴサギ目(*Ochotonidae*, gen. et sp. indet.), ピーバー科(*Youngoferber sinensis*, *Anchitheriomys* sp. nov., *Eucastor* sp. nov.), エオミス科(*Megapeomys* sp. nov., Gen. et sp. nov., Gen. et sp. indet.)である。また、1994年には岐阜県土岐市の土岐灰岩層から< i>Youngoferber sinensisが報告された。中村層と土岐灰岩層は、瑞浪層群の基底部として同時代に対比される。一方、1990年代前半に長崎県でも齧歯類化石がいくつか発見された。しかし、それぞれ產地も層準も異なっており、岐阜の2産地とはほぼ同時時代と判断できるものは*Diatomys shantungensis*と*Castoridæ* gen. et sp. indet.である。

食虫類の*Plesiosorex*は、4種がヨーロッパのArmenian(漸新世後期)からMN8(中新世中期)にかけて、3種が北アメリカのHemingfordianからBarstovianにかけて、それぞれ知られている。可児の新種は、その形態から判断して中間的な進化段階と考えられる。ナキウサギ科の化石は右M2のみで、属の同定は無理だが見かけの形態では*Amphilagus*によく似る。*Amphilagus*のレンジは、ヨーロッパの漸新世後期からAstracian(中新世中期)までである。

ピーバー科の*Youngoferber sinensis*は中国・江蘇省の下草灣が模式地で、その時代は中新世前期の後半(MN4に相当)とされている。*Anchithriomys*はヨーロッパ、中国、北アメリカから1種ずつが知られ、それぞれのレンジはMN5(中新世中期の初期)、中新世中期、Barstovianである。北アメリカでは、種未詳ながらHemingfordianからも知られている。*Eucastor*はその分類がかなり混乱しており、現在もコセンサンスからはほど遠いが、最近は*Monosaujax*をシノニムとして含める意見が強い。この場合、從来ヨーロッパから報告された*Monosaujax*は別属とされる。したがって、広い意味での*Eucastor*は、北アメリカのHemingfordian～Hemphillianと、中国の中新生世中期～鮮新世と、その時代的なレンジは幅広い。

エオミス科の*Megapeomys*は1998年に記載されたばかりの新しい属で、同科としてはかなり特化した系統に属している。これまでのところ、チエコのMN3～4および可児から見つかっているのみである。エオミス科の新属新種としたものは、從来ヨーロッパから知られる*Keramidomys*のほぼ直接の相先と考えられる。*Keramidomys*はヨーロッパではMN4b(中新世前期の末期)に初めて出現し、Astracian(中新世中期)に3種、Ruscinian(鮮新世前期)に1種が知られている。最近、中日・内モンゴルのMN8

(Astracian)相当のトゥングールから、新種が報告された。さらに、未発表ながら、同じく内モンゴルのトゥングールより古い層準から、可児の新属と同属と判断される白齒を確認した(私信)。

*Diatomys*は所属すべき科について研究者のコンセンサスが得られないが、最近はアフリカに現生するトビウサギ科に含める傾向がある。*Diatomys*は中国・山東省の山旺が模式地で、現在はヨーロッパのMN5(または4)に対比されている。

以上の議論から、土田フォーナの地質年代はヨーロッパのMN3～4の中に入ることは確実で、とくに新属が*Keramidomys*の祖先の系統であることなどを考慮すれば、MN3b～4a付近を考えるのがもっとも妥当である。この年代は從来無脊椎動物化石の方からいわゆってきた年代とも矛盾しない。また、長崎の*Diatomys*はやや若いかもしないが、大きな差はないと思われる。

また、これら7属の地理的分布(表)を比較すると、当時はまだ日本海ができ始めたばかりの時代であることから、中国と共通する属・種が多いのは当然であろう。エオミス科の新属を*Keramidomys*の祖先といふことで数に含めると、ヨーロッパとは4属、北アメリカとは3属が共通する。表には入れなかつたが、ナキウサギよりも考慮すればヨーロッパとの共通性はさらにつぶさしく、当時アジアとヨーロッパの間には動物の分布を妨げるような障壁はほとんど無かつたと推定される。北アメリカとアジアの間も地理的には連続していたと推定される。もし、共通する属が少ないとすれば、陸地の連続性よりもむしろ気候などの環境の要因を考慮すべきであろう。

	Europe	China	Japan	N America
<i>Plesiosorex</i>	X		X	X
<i>Youngoferber sinensis</i>		X	X	
<i>Anchitheriomys</i>	X	X	X	X
<i>Eucastor</i>		X	X	X
<i>Megapeomys</i>		X	X	
gen. et sp. nov.	(X)*	X**	X	
<i>Diatomys shantungensis</i>	X	X		

\* middle Miocene *Keramidomys*  
\*\* personal communication; also *Keramidomys*

\* Radiation of the Early Miocene small-mammals in view of Japanese fossil records and the paleobiogeography of the Holarctic.  
\*\* Yukimitsu Tomida (National Science Museum)

## ボンダウン化石哺乳類相（ミヤンマー） —東アジア南部における始新世後半の陸生哺乳類相の解析—\*

鶴本武久・高井正成・江木直子・茂原信生（京都大・豊長研）・  
Aye Ko Aung・Soe Thura Tun（ダゴン大）・  
Aung Naing Soe（ヤンゴン大）・Maung Maung（マンダレー大）\*\*

ミャンマー中央部に分布する始新統ボンダウン層からの陸生哺乳類相の解析を行い、東アジアにおける始新世後半の哺乳類相の進化に関する考察を行った。また、同層のフィンショントラック年代を測定し、37.2 ± 1.3 Ma という値を得た。中期始新世末期に相当するこの年代は、これまで哺乳類化石や有孔虫化石の解析から同層を中期～後期始新世と推測していた説を支持する。

ボンダウン化石哺乳類相（ボンダウン相）には 6 目 16 科 21 属（靈長目 4 属、肉齒目 2 属、齧齒目 1 属、偶蹄目 4 属、奇蹄目 9 属、目未定（有蹄上目）1 属）の哺乳類が含まれる。靈長類はすべて非常に原始的な初期真猿類と思われる。肉食性哺乳類では 2 種の肉齒類が発見されているのみである。小型の哺乳類は、小型靈長類一種と齧齒類一種が見つかっているだけで、標本数も少ない。圧倒的に種類・標本数が多く、繁栄していたと思われるものは奇蹄類と偶蹄類である。その比率は標本数（个体数）は偶蹄類（特にアントラコテリウム類）の方が多いが、科・属の数は奇蹄類の方が多い。

東アジアの古第三紀の陸生哺乳類生層序を、AEO 法（各々の動物相に含まれる属種の出現・消滅のシーケンスを決め、それによって各相を基本的に時間軸に沿って並べる方法）を用いて、定量的に再考査した。これまでボンダウン相は、そこに含まれる哺乳類の進化段階などから東アジア北部の陸生哺乳類生層序のシャラムニアン期に対比されてきた。AEO 解析の結果、このことが再確認された。

ボンダウン相はやや固有性が高いが、同時代の東アジア南部の哺乳類相との類似性を示す。特に中国南部の那譲相とは、偶蹄類のアントラコテリウム属など 5 属及び 4 種が共通しており、両相の年代的・動物地理学的近縁性を示している。東アジアの中・北部の同時代の哺乳類相（シャラムン相など）とは奇蹄類のアベレテラ属などが共通する。しかし、これらは始新世後半の東アジアに普遍的に存在するので、ボンダウン相との特別な類似性を示しているとは考えられない。

また、始新世後半から漸新世の東アジアの哺乳類相は時代とともに奇蹄類が衰退し、それに対して齧齒類や偶蹄類が繁栄していくという一般的傾向がある。始新世後半においては、東アジア南部では偶蹄類の繁栄と奇蹄類の衰退が顕著にみられるが、しかし、東アジア北部では奇蹄類が繁栄したままである。これは、始新世後半から漸新世にかけての東アジアの動物相の変遷が南部から生じた可能性を示唆する。

一方、この頃のアジアはベーリング地峡を通じて北米と動物の交流があつたが、同時代の北米の各地の哺乳類相とボンダウン相との間で基本的に共通の属はない。ヨーロッパの後期始新世の哺乳類相とは、アントラコテリウム属が共通している。また、エジプトのファユム相（後期始新世～前期漸新世）とはフィオミス科齧齒類や原始的真猿類が共通しており注目される。特に、これまで西方（ヨーロッパ、アフリカ、西アジア）の動物相からしか見つかっていないかったフィオミス科齧齒類の発見は、この時期、東南アジアと西方との間で、浅海化していたトルガイ海峡・テチス海をわたって動物が移動していたことをより確実にした。

\*The Pondaung mammal fauna (Myanmar): the analysis of the later Eocene terrestrial mammal fauna in southern East Asia

\*\*Takehisa TSUBAMOTO<sup>1</sup>, Masanaru TAKAI<sup>1</sup>, Aye Ko AUNG<sup>2</sup>, SOE THURA TUN<sup>3</sup>, Nobuo SHIGEHARA<sup>4</sup>, AUNG NAING SOE<sup>3</sup> and MAUNG MAUNG<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Primate Research Institute, Kyoto Univ.,  
<sup>2</sup>Dagon Univ., Univ. Yangon, <sup>3</sup>Mandalay Univ.

## 中新世後期以降の中国北部の哺乳動物相の変遷—小型哺乳類を中心として—\*

河村善也（愛知教育大学）\*\*

中国北部は地理的には東アジアの中心を占め、その動物群は新生代後半において日本列島、朝鮮半島、中国東北部、モンゴル、シベリア南部など周辺地域の動物群の母体となり、あるいはそれらと深い関係にあつたと考えられる。したがつて、この地域の哺乳動物相の変遷史を正確な時間軸の中で復元することは、周辺地域の動物相の変遷史を復元する上で不可欠であるばかりか、旧北区に現在分布する、あるいはかつて分布した哺乳類の起源や進化・絶滅について、また動物相と地球環境変化や人類進化との関係について、さらには広域にわたる動物群の拡散や移動について重要な情報を提供することになる期待できる。この地域は幸いにして、新生代後半の哺乳類化石が各地の陸成層から豊富に産出し、新生代後半の動物相の詳細な復元には適した地域である。この講演では、中新世後期以降の動物相を取り上げるが、その時期の哺乳類化石層には河成・湖成堆積物と洞窟・裂隙堆積物がある。前者では一般に化石の産出量や種類数は少なく、保存状態もあまりよくないが（とは言っても、わが国の例とは比べものにならないくらい豊富である）、古地磁気学的手法などで年代尺度が比較的入れやすい。それに対して後者では、化石の産出量や種類数が前者よりも多く、化石の保存状態もきわめて良好であるが、堆積物そのもののからの年代推定が困難であるという短所を持つている。これら両方の堆積物から産する化石の短所を互いに補つて、同一時間軸の中にそれらを配置することができれば、より正確で広範な動物相の復元が可能になると思われる。

具体的には、年代尺度が入った厚い河成・湖成堆積物で行われた哺乳類の生息序研究で得られたいくつかの示標種の出現期・消滅期とともに、洞窟・裂隙堆積物を河成・湖成堆積物と対比し、河成・湖成堆積物では得られなかつた多くの種類の情報や各種類の形態および相対的な出現頻度に関する情報を同一の年代軸の中に入れることによって、より詳しい変遷史の復元が出来ると考えられる。

このような考えにもとづいて演者は、中国安徽省大別山(Dajushan)の前期鮮新世と山东省基盤山(Qipanshan)の後期鮮新世、さらに遼寧省海城(Haimiao)の前期更新世の洞窟・裂隙堆積物から産出した豊富な小型哺乳類化石の研究を、中国の共同研究者とともにに行ってき

\* Mammalian faunal succession since the late Miocene in North China with special reference to micromammals  
\*\* Yoshinari KAWAMURA (Aichi University of Education)

た。また、中刊北部の哺乳類化石を多産する鮮新世～更新世の河成・湖成堆積物として有名な河北省の泥河湾層群(Nihewan Group)を中国の共同研究者とともに訪れ、予察的な調査を行つた。今回はそのような経験をふまえて、中国北部の中新生世後期以降の動物相の変遷を小型のものを中心にまとめたい。以下に各時期の動物相の特徴を簡単に記述する。

後期中新世末：山西省にある有名な河成・湖成堆積物の榆社層群(Yushe Group)の馬会層(Mahui Formation)の動物群で代表される、小型哺乳類では草原棲の種類が多い。またヨーロッパや南アジアとの類縁を示す属が多く見られるが(*Plioepaenista*, *Kowalskia*, *Karnimata*など)、この地域の固有属の *Prosophipneus* も出現している。中・大型哺乳類では *Stegodon*, *Paracervulus* などが現れ、*Ictitherium*, *Gomphotherium* などがこの時期を最後に絶滅する。

前期鮮新世：大居山と榆社層群高庄層(Gaozhuang F.)の動物群で代表される、小型哺乳類では前の時期と同じく草原棲の種類が多く、この時期の後半に古型のハタネズミ類の *Germanomys* や *Mimomys* が出現する。また中新世と鮮新世の境界付近で多くの小型哺乳類の域や種の絶滅が見られるとされる。中・大型哺乳類では *Phiohyaena*, *Paracamelus*, *Sinomysodon*などの絶滅属と *Ursus*, *Nyctereutes*, *Sus*, *Axius*などの現生属が新たに出現している。

後期鮮新世：基盤山と榆社層群麻則溝層(Mazegou F.)、さらに泥河湾層群の楊地層(Daodi F.)の動物群で代表される。小型哺乳類では、その前半に森林棲の種類が非常に多くなるが、それは後半に向かつてやや減少する。*Beremendia*, *Panellimnoechus*, *Pteromys*, *Leopoldamys*, *Niviventer* などが新たに出現する一方で、中新世以来えた *Kowalskia* がこの時期の間に絶滅する。中・大型哺乳類では *Canis*, *Vulpes*, *Rusa* などの現生属と *Mammuthus* といった第四紀型絶滅属が出現している。

前期更新世：その前半は榆社層群の海眼層(Haiyan F.)の動物群と泥河湾層群のうち狹義の泥河湾層に含まれる大南溝動物群(Danangou Fauna)で代表される（鮮新世と更新世の境界をオルドバイメントの終末に置くと、この時期は鮮新世最末期ということになる）。その後半は海兎の動物群で代表される。小型哺乳類は草原棲の種類がほとんどで、新型のハタネズミ類(*Allophaiomys*, *Micromys* など)が出現する。古型のハタネズミ類(*Mimomys* や *Borsodialis*)はこの時期に絶滅する。中・大型哺乳類では *Hippopotamus* が絶滅し、現生属の *Equus* や *Bison* が出現する。

中期更新世以降：周口店第1地点や山頂洞（ともに洞窟・裂隙堆積物）などの動物群で

## 東アジアの第三紀靈長類の進化\*

高井正成（京都大・靈長研）\*\*

現生靈長類（ヒトを除く）はアフリカ・南～東アジア・中南米の熱帯～亜熱帯地域に広く分布していて、ほ乳類の中でもかなり成功したグループである。その起源は新生代初頭に北米大陸に生息していたプレシアダピス類などから生じたと考えられているが、彼らは当時地続きであったヨーロッパ大陸にも分布しており、そこからアフリカ大陸やアジア大陸に侵入していったらしい。東アジアへは北米・ヨーロッパ・アフリカなどから何度も侵入を繰り返し、現在のような靈長類の分布パターンを示すに至った。

東アジア地域の最も古の靈長類化石はモンゴルの下部始新統から見つかっている。*Altanius* であるが、その系統的位置は未だはっきりしない。化石原猿類の 2 大グループであるアダピス類とオモミス類のどちらでもないもっとも原始的な靈長類ではないかとされている。

*Paracastan* の下部始新統上部からはアダピス類 (*Aegirina*, *Panobius*) とオモミス類 (*Kohatius*) が報告されている。中国各地の中部始新統からはアダピス類 (*Adapoides*, *Hoanghonius*, *Rencunius*)、オモミス類 (*Asiomomys*)、メガネザル類 (*Tarsius*, *Xanthorhysis*) などの原猿類と初期真猿類とみられるエオシミアス類 (*Eosimias*) が報告されている。

このように中期始新世までには東アジア一帯にアダピス類とオモミス類が広く生息しており、どちらも前期始新世までに東アジアに侵入して來たらしい。またメガネザル類の系統も東アジアで出現していたと思われる。後期始新世になると東アジア各地に様々な靈長類が見られるようになる。ミャンマーの中部始新統上部とアンフィテクス類 (*Pondaungia*, *Amphipithecus*) とエオシミアス類 (*Bahima*) が報告されている。タイの上部始新統からはアンフィテクス類 (*Siamopithecus*) とアダピス類? (*Wailekia*) が見つかっている。また中国南部の広西省や河南省の上部始新統からアダピス類 (*Lantianius*, *Lushius*) が報告されている。また中国北部の陝西省や河南省の上部始新統から初開拓種類と思われるグループがいくつか出土している。

この頃の東アジア各地の動物相は、ヨーロッパやアフリカの動物相と共にした動物種もいるので、ある程度の相互の動物相交流は存在していたらしい。

漸新世から前期中新世にかけて東アジア地域の靈長類化石の記録は全くないが、中期中新世以降は一気に靈長類の化石記録が増大する。中国江蘇省と寧夏省の中部中新統から複数種のプリオビテクス類 (*Dionysopithecus*, *Platodonopithecus*) が見つかっている。雲南省各地の上部中新統からもアリオビテクス類 (*Laccopithecus*) の他にシハビテクス類 (*Lufengpithecus*)、アダピス類 (*Sinoadapis*) などが見つかっている。またインド・パキスタンの中部～上部中新統（シワリク層）からもアダピス類 (*Sivaladapis*)、ロリス類 (*Nycticeboides*)、コロブス類 (*Presbytis*)、シハビテクス類 (*Giganopithecus*, *Sivapithecus*) などが報告されている。

これらの靈長類化石のうちプリオビテクス類は中期中新世にヨーロッパに出現在した初期類鼻猿類の一種で、後期中新世（1000 万年前頃？）にかけて北方経由で（？）東アジアに侵入したと考えられる。シハビテクス類はホミニド類の一種で、中期中新世のアフリカ大陸で繁栄していたホミニド類が南方経由で（？）東アジアに侵入し、彼らの中から現生のオランウータンが進化したらしい。コロブス類は中新世末期（600 万年前頃）に南アジアに侵入したものと考えられている。中新世のアジアのアダピス類はシバラダピス類としてまとめられていて、始新世に繁栄したアダピス類の唯一の生き残りである。鮮新世にはいると現生靈長類の各種がかなり出そろってくる。インド・パキスタンの上部鮮新統からコロブス類（亜科：*Macaca*, *Procynocephalus*）が、日本の神奈川県の上部鮮新統からコロブス類 (*Dolichopithecus*) が見つかっている。ニホンザルを含むマカク類がアジア地域に侵入したのは約 300 万年前と考えられている。また中国南部の広西省・湖北省・四川省の鮮新世～更新世の洞窟堆積物などからもシハビテクス類の一種である *Giganopithecus* が見つかっている。彼らは人類化石と一緒に出土することもあるので、当時の人類に捕食されていた可能性が高い。

\*Evolutionary Pattern of the Tertiary Primates in East Asia

\*\*Masanaru Takai (Primate Res. Inst., Kyoto Univ.)

## ユーラシア東部における新第三紀大型哺乳類層序

### －タイの中新生世哺乳類層序に関する新知見－\*

仲谷英夫（香川大・工）・三枝春生（姫路工大・自然環境研）・Benjavun RATANASTHIE  
（チェンマイ大）・園松 豊（京都大・壘長研）・Alan GENTRY（大英自然史博）\*\*

ウラル山脈からシベリア地域から東のユーラシア大陸の後期新生代哺乳類層序の解明において、ここ20年ほどの間に大きな進展があつた。ユーラシア西部との対比が比較的容易なシベリア地域では古地磁気層序をもとにヨーロッパの哺乳類層序(MN zone)との対比がほぼ確立されている(Opdyke et al. 1979, Barry et al. 1982, Pilbeam et al. 1996)。また、中国北部では黄土層序や古地磁気層序を使って比較的精密な哺乳類層序が確立されつつある(Qiu 1990, Tedford et al. 1991, Flynn et al. 1995)。これに対して中国南部から東南アジアにかけての地域では放射年代が測定できる火山灰や火山岩が少なかつたり、堆積盆地が小さく分断されて、古地磁気層序を検討できるほどよく連続した層序を確立できないなどの理由ではつきりした年代尺度をもつた哺乳類層序が確立されていなかった。

このような問題が残されているユーラシア東部において、筆者らは日本国内から古生物だけでなく多くの専門分野の研究者と協力して、後期新生代の哺乳類進化と環境変動を解明するための海外調査を1992年より開始した。1994～1996年には日本－中国共同で1920年代より知られている古典的な後期新生代哺乳類化石産地である中国南部湖南省元謀盆地で調査を行なった。哺乳類の出現層準(*Equus*)と古地磁気層序を組み合わせ、かつ、インドネシアで見つかっている古地磁気のエクスカーションを発見することができ、*Homo erectus*(元謀原人)の年代が従来より100万ほど新しくなった(兵頭ほか2000)。

さらに1996年からは日本－タイ共同でタイ北部のMae Soi, Li Basin, Pong Basin, Mae Moh, Chiang Muan, Had Pu Dai and Sop Mae Thamなど哺乳類化石産地の調査を開始した。多くの哺乳類化石を発掘することができ、これらの系統分類学的検討や、中国南部やシベリア地域などの哺乳類層序との対比を進めている。タイ北部の哺乳類化石産地の年代は従来、初期中新世から中期中新世とされてきた(Ginsburg & Thomas 1987, Ginsburg et al. 1988, Buffetaut et al. 1989, Ginsburg 1989, Ginsburg et al. 1991, Ducrocq et al. 1993, Ducrocq et al. 1994)が、新たに発見したウマ科で長歯型のHippotheriumini族やノシシ科、ウシ科、長鼻類化石などを検討した結果、Sop Mae Thamなど確実に後期中新世と考えられる産地の存在をタイで初めて明らかにした(仲谷ほか2000, 三枝2001)。また、東南アジアでは初めての大形類人猿(ヒト上科)化石も発見した(園松ほか2000, 2001)。さらに、東南アジア地域での哺乳類層序を確立するうえで重要な、古地磁気層序についても検討を始めた(管沼ほか2001)。

今後、後期新生代の哺乳類層序を確立するだけではなく、いろいろな分類群でその起源やほかの大陸区間との移動について明らかにすることが可能になってきている。

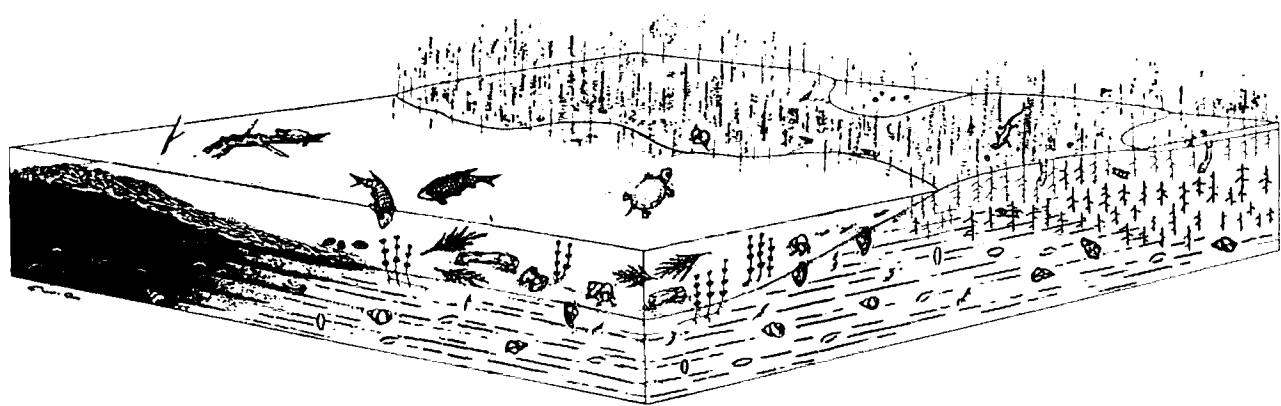
\*Neogene Mammalian Biostratigraphy in the eastern Eurasia

\*\*Hideo Nakaya (Kagawa University), Haruo Saegusa (Himeji Institute of Technology), Benjavun Ratanasthien, (Chiang Mai University), Yutaka Kunimatsu (Kyoto University), Alan Gentry (Natural History Museum)

## タイの中新生世哺乳類層序（ユーラシア各地との対比）

		MN zones (Steininger 1999)	EUROPE (Steininger 1999)	SIWALIKS (Pilbeam et al. 1996)	CHINA (Qiu 1990, Flynn et al. 1995)	THAILAND (Ginsburg et al. 1988, Ducrocq et al. 1994, this work)
Ma		14	RUSCINIAN		YUSHEAN	
	5		13			
			12	TUROLIAN		
	10		11	NAGRI	BAODEAN	SOB MAE THAM
			10	DHOK PATHAN		CHIANG MUAN
			9	VALLESIAN	TUNGGURAIN	
	15		8/8	ASTRACIAN	KAMILAL	BAN SAN KLANG MAE MOH?
				CHINJI		HUAI SIEW MAE TEEP?
						HAD PU DA!
						MAE SOI?
	20		4			MAE LONG BAN NA SAI
			3			
	2					
	1					

# 白亜紀初頭の 陸の生態系を考える



白亜紀初頭の1ショット一手取層群桑島層“桑島化石壁”の堆積環境概念の一例  
(画・小野祥子, 2000)

## 白亜紀初頭の陸の生態系を考える

課題別シンポジウムの主旨

及び

### 「なぜ白亜紀初頭の脊椎動物相に注目するのか？」

要旨

世話人：真鍋 真（国立科学博物館）・伊左治謙司（千葉県立中央博物館）・  
松岡廣繁（京都大学）

白亜紀前期は、ジュラ紀とは一転して、大陸の分化とそれに伴う環境変化、生物進化が著しく進んだ時代で、生態系進化における大きな転換期の一についたと言える。ジュラ紀後期から白亜紀前期にかけてのアジアは島大陸化し、陸の脊椎動物などの生態系は独自の進化の場となっていた。そのため、白亜紀後期にアジアと陸統きになつた北アメリカなどの生態系にも大きな影響を及ぼしたと考えられている。さらに近年、中国の遼寧省で新しいラーガショタッテンが発見されたことなどから、この時代のアジアの非海成層が世界的にも注目を集めている。これまで白亜紀初頭の化石資料が世界的に不十分だったため、ジュラ紀から白亜紀への生態系の進化には謎が多くあった。しかし、白亜紀初頭の手取層群では近年、通常では化石に残りにくいか、見逃されてしまいがちな小さな化石を多量に得ることが出来た。このため個々の恐竜だけではなく、足元の小動物までを含む生物相全体の復元を試みることが可能になりました。

中国遼寧省からは、時代は白亜紀前期（約1億2700万年前）であるにもかかわらず、ヨーロッパなどでは一昔前のジュラ紀に絶滅した原始的なタイプの恐竜、翼竜、哺乳類などの脊椎動物化石が続々と見つかっており、たとえば *Sinosauropelta* 「中華竜鳥」は羽毛を持った恐竜として有名になったが、ジュラ紀型の原始的な肉食恐竜であるし、翼竜や哺乳類もジュラ紀型である。そこで、白亜紀初頭のアジアは他の地域ではジュラ紀末までに絶滅していた原始的な種が、白亜紀前期まで存続した進化の「避難場所（隠れ家、レフュージア）」であったとする説が提唱された。

しかし、白亜紀前期の手取層群には白亜紀後期に典型的な系統もすでに存在していました。その代表例は *Oviraptorosauria+Therizinosauroidae* の系統が桑島層（石川県白峰村）から、*Tyrannosauridae* が伊月層（福井県和泉村）などである。一方では、桑島層からはジュラ紀中期に典型的な *Tritylodontidae* なども確認されている。

同時に白亜紀前期に典型的な *Iguanodontidae* や *Hypsilophodontidae* が桑島層、伊月層、大黒谷層（岐阜県庄川村）から産出している。以上から、白亜紀初頭の手取層群には、ジュラ紀型と白亜紀型の動物群が混在していたことから、ジュラ紀から白亜紀への生態系の進化は、これまで考えられていましたよりも複雑なバーンシープロセスで移り変わつていったと考えられる。

世話人等は、恐竜のような大きな動物だけではなく、小さな骨や歯、貝化石などを丁寧に探し、満喫していく作業を積み重ねていき、動物相の復元を試みた結果、日本のデータが、ジュラ紀から白亜紀への生態系の変遷の理解に貢献はじめたことから当シンポジウムの起案に至った。個々の脊椎動物グループの進化を系統ごとに議論するだけではなく、同じ生態系の他の動物群との相関関係や、環境変化との相関関係など、脊椎動物進化を時空間のアフォーダンスと捉え、生態系進化の議論に発展させていきたいと考えている。

当シンポジウムは「なぜ白亜紀初頭の脊椎動物相に注目するのか？」（世話人）という問題提起から始まり、手取層群はもとより閩門層群、韓国、中国などの研究から明らかになりつつある「東アジアにおける前期白亜紀の淡水魚類相と古環境」（斎木）；白亜紀初期がカメ進化の変曲点だったとする「化石カメ類に見る白亜紀初頭の古生物地理と古環境」（平山）；桑島層の脊椎動物化石群のタフォノミーと堆積環境について「小型脊椎動物化石産地のタフォノミー」（伊左治）と「手取層群の堆積相と堆積環境－“化石壁”はどうしてそこにあるか？－」（岡崎・伊左治）；手取層群、御所浦層などの二枚貝から古生態を議論する「ジュラ紀から白亜紀の二枚貝化石群集の変遷と群集古生態学的な意義」（小松・前田）；さらに、酸素同位体分析などから年代、古環境の解説の可能性を「手取層群の古環境解説と年代对比へ向けた地球化学的手法の応用“恐竜化石を触らない恐竜学”的試み」（長谷川）；また、白亜紀の東アジアの生態系を研究しているCESA（Cretaceous Event Stratigraphy in Asia）プロジェクトから植物相、堆積相、そして生態系の復元を「東アジアの白亜紀前期の陸域生態系の復元」（伊藤・松川・CESA）；「東アジア取層群の堆積環境と東アジア前期白亜紀の河川系」（伊藤・林・大久保・斎木・CESA）；「東アジアの白亜紀前期の植物相－古生態系復元のために」（斎木・大久保・CESA）；「東アジア白亜紀前期の陸域生態系の復元」（松川・伊藤・林・大久保・斎木・CESA）の計10件の話題提供、引き続き総合討論を行う。「生態系の解析、復元」をキーワードに、日本やアジアの下部白亜系の時空的位置づけ、その意義を議論するとともに、21世紀の研究の方向性を探ろうとするものである。

Geological Group	Kannmon Group	Gyoen-gang Group	Southern China	Jeju Group
Palaeoischiformes?				
Lepidotes sp.	Lepidotes macropterus	Lepidotes sp.	Neolepidotes yangtzeensis	Yanostomus longidorasius
Semionotidae	Lepidotes sp.	Lepidotes sp.	Neolepidotes yangtzeensis	Parapleosteus parvus
Pachycormidae	Sinamia sp.	Nippomamia jatori	Sinamia sp.	Simamia zandakayi
Sinamidae	Sinamia sp.	Nippomamia jatori	Sinamia sp.	Protopsphenodus lili
Chuhisungichthidiidae	Chuhisungichthys yanagidae	Chuhisungichthys japonicus	Chuhisungichthys tschunghensis	Paralycoperda wui
Lycoperdidae	Pingolepis polyuroceronotalis	Chuhisungichthys tschunghensis	Mesoclupea shawwachangensis	Lycoptera sinensis
Chuhisungichthidiidae	Chuhisungichthys yanagidae	Chuhisungichthys tschunghensis	Chuhisungichthys tschunghensis	Lycoptera muelleri
Pachycormidae	Chuhisungichthys tschunghensis	Chuhisungichthys tschunghensis	Aokiiichthys tschunghensis	Lycoptera sinensis
Leptolepididae	Chuhisungichthys tschunghensis	Aokiiichthys tschunghensis	Aokiiichthys tschunghensis	Lycoptera sinensis
Albuliformes	Wakinichthys robustus	Wakinichthys robustus	Wakinichthys robustus	Lycoptera sinensis
Hydrodontidae	Yungkangichthys hispanicus	Yungkangichthys hispanicus	Yungkangichthys hispanicus	Lycoptera sinensis
Habichtidae	Aokiiichthys sp.	Aokiiichthys sp.	Aokiiichthys sp.	Lycoptera sinensis
Diplomystidae	Diplomystus allosomus	Diplomystus allosomus	Diplomystus allosomus	Lycoptera sinensis
Paraculipidae	Diplomystus primotinus	Diplomystus primotinus	Diplomystus primotinus	Lycoptera sinensis
Elopidae	Diplomystus kikutai	Diplomystus kikutai	Diplomystus kikutai	Lycoptera sinensis
Teleostei incertae sedis fam. & gen. indec.	Paralepotelepis kikutai	Paralepotelepis kikutai	Paralepotelepis kikutai	Lycoptera sinensis
Haubichtidae	Huashia gracilis	Huashia gracilis	Huashia gracilis	Lycoptera sinensis
Longdeichthys luoyianensis				
Nilekerium sp.	Nilekerium sp.	Nilekerium sp.	Nilekerium sp.	Nilekerium sp.
Faucheria sp.	Faucheria sp.	Faucheria sp.	Faucheria sp.	Faucheria sp.
Haubichtidae	Haubichtidae	Haubichtidae	Haubichtidae	Haubichtidae

Table 1. Early Cretaceous freshwater fish assemblages in East Asia

## 東アジアにおける前期白亜紀の淡水魚類相と古環境

飯本美幸（北九州自然史博）

東アジアの白亜紀の非海成層から多くのが産出している。その主なものは石川県や福井県、岐阜県などに分布する手取層群、韓国南部の慶尚層群、中国北部の熱河層群、中国南部に分布する湖成層などである（表1）。

手取層群からは断片的な骨や鱗が多発産出している。シナミア科 Sinamidae、バキコルムス科 Pachycormidae、セミオノータス科 Semionotidae などが確認されている。これらのうち、シナミア科魚類の化石がもっとも多く、原始的真骨類のものと考えられる円鱗が次も多い。シナミア科魚類は鱗の形態で吉林省の *Sinamia luozigouensis* Li に類似している。バキコルムス科魚類は前期ジュラ紀から前期白亜紀にかけて世界各地から記録があるが、手取層群産のものは前期白亜紀の唯一の属である *Protosphyraena* よりもジュラ紀後期の *Hypsoscormus* に近縁であると考えられる。また、これまで発見されているバキコルムス科魚類は全て海成層からものであり、手取層群のバキコルムス科魚類が淡水性のものは考えがたいことから、本化石が発見された桑島層の堆積環境は海水の侵入をたびたび受けた河川域であった可能性が考えられる。

北部九州の関門層群脇野亞層群からはアミア科 Amiidae、チュウシュンイクチス科 Chuhisungichthidae、リコブテラ科 Lycopentidae、バラクルベア科 Paraculipeidae などの 21 種の淡水魚類が記載されている。脇野亞層群は 4 つの層に分けられており、そのうちの 3 つの層から異なる魚類化石群が認められる。魚類相の変遷から河川で海との連絡のある湖であつた可能性が考えられる。

韓国の慶尚層群洛東亜層群からはソトイワシ日、カライワシ日、セミオノータス目など 6 種の淡水魚類化石が発見されている。このうち東明層から発見された *Wakinichthys aoki* は北部九州の脇野亞層群との共通種であり、両亞層群が同じ時代に堆積したことを示すものと考えられる。また、ソトイワシ日やカライワシ目魚類の存在は洛東亜層群よりもより海に近い環境で堆積したことを示すものと考えられる。

中国北部の熱河層群からはペイビオステウス科 Peipiaosteidae、シナミア科、リコブテラ科など多くの魚類化石が発見されている。最も多いのはリコブテラ科の *Lycopentidae* で、ついでチヨウザメ目魚類が多い。いずれも熱河層群固有のグループである。中国南部に分布する湖成層は各々の関係があまり明確でないが、産出する魚類化石はセミオノータス科、チュウシュンイクチス科、リコブテラ科、バラクルベア科などで、これらの中でもっとも多いのはリコブテラ科の *Paralycoperda wui* とバラクルベア科の *Paralycoperda cheungensis* である。*Paralycoperda* は脇野亞層群の *Aokiiichthys* に、*Paralycoperda* は同じく *Diplomystus* に近縁と考えられている。そのほか、両魚類化石群には共通の属も存在する。

以上述べた魚類化石群の時代は現在のところ前白亜紀と考えられているが、それその他の層の年代ならびに上下関係は必ずしも明確ではない。少なくとも共通種が存在することから関門層群脇野亞層群と慶尚層群洛東亜層群は同じ時代に堆積したが、堆積環境は異なるものと考えられる。また、脇野亞層群と中国南部のいくつかの湖成層とは同じ時代であった可能性も考慮される。一方、熱河層群の魚類化石群はチヨウザメ目魚類が存在することで他とは明らかに異なる。

## 化石カメ類に見る白亜紀初頭の古生物地理と古環境

平山 廉（帝京平成大学情報学部）

三疊紀後期（約 2 億 1,000 万年前）に出現したカメ類は白亜紀に入ると急激な適応方散を遂げた。白亜紀初頭における淡水棲・陸棲カメ類化石の分布と系統関係を考察してみると、そこには以下のようないくつかの明瞭な地理的分化が認められる。

- アフリカ・南米およびインド：頸椎の関節が左右・水平方向に大きく屈曲する、現代型の曲頸類（*Pleurodira*）の仲間が知られる。*Araipomys* や *Cearachelys*（ブラジル産）が代表的。曲頸類は甲羅においても下縁を欠き、腰帯が適合するなど独自の特化形質を示す。*Santanachelys*（ブラジル産）など海生のウミガメ上科以外の潜頸類（*Cryptodira*）は知られていない。
- 北米：バエナ科 (*Trinitichelys* が代表的) や *Naomicheleys* (= *Tretosternon*) など中腹甲が残存し頸椎の屈曲度の未発達な原始的潜頸類が知られる。曲頸類は北米においては白亜紀後期まで認められない。
- ヨーロッパ：首関節の可動性の小さな原始的潜頸類が大半を占める。英國に多産する *Pleurosternon*（プリュウロステルノン科）や *Tretosternon*（トレーステルノン科）など中腹甲の残存しているものと、*Hylaeochelys*（プレシオカリス科）や *Brodiechelys*（シンチャンケリス科）など中腹甲は消失しているタイプがある。いずれもシェラ紀後期にも認められる原始的な潜頸類の生き残りである。*Peltochelys* や *Sandownia* など原始的なスッポン上科と思われるものが白亜紀前期後半に認められるが、これらの潜頸類の系統関係には議論の余地が残されている。曲頸類は、歐州のシェラ紀後期や白亜紀後期では普通に認められるが、白亜紀前期では未確認である。
- 中国・モンゴルなどアジア内陸部：*Sinemys* や *Ordosemys*, *Hangiemyx* などのシネミス科 (*Sinemydidae*) が大半を占めているが、*Peishanemys* や *Scutemys*（ペイシャニミス科 *Peishanemydidae*）などの原始的な陸棲潜頸類も認められる。インド地域を除くアジアでは曲頸類は全く発見されていない。
- 旧ソ連の中央アジアや日本などアジア沿岸部：スッポン上科 (*Trionychoidea*) やリクガメ上科 (*Testudinoidae*) など多様な現代型潜頸類が特徴的であるが、シネミス科も普通に見られる。手取層群（約 1 億 4,000 万年前～1 億 2,000 万年前）など日本の白亜紀前期非海成層から発見されているカメ類化石の多くはスッポン上科やリクガメ上科など中腹甲が消失し、頸椎が高度に前後・垂直方向に屈曲可能な、いわゆる現代型の潜頸類の世界最古の中間であることが判明してきた。ウズベキスタンの *Albian* からはスッポン科、スッポンモドキ科、アドクス科など多様なスッポン上科が確認されている。

- オーストラリア：白亜紀前期の *Otwayemys* が中生代唯一の陸生カメ類であり、腹甲が消失した潜頸類である。*Otwayemys* はシネミス科に近縁ともされるが、資料が断片的ため確実な系統関係は不明である。原始潜頸類のメオラニア科に近縁な可能性も指摘されている。
- 南極：カメ類化石は未確認。

以上のような淡水棲・陸棲カメ類の分布から、白亜紀初頭においては、南北球のゴンドワナ地域で現代型曲頸類が出現・発展したのに対し、北半球のローラシア地域、とりわけ日本を含むアジアのテチス海から太平洋沿岸部において現代型潜頸類が派生し、急速に多様化していくことが読み取れる。欧洲や北米はシェラ紀型の原始潜頸類が残存する地域となついた。白亜紀初頭における陸生カメ類の急激な多様化と地理的分化はパンゲアの分裂や著しく温潤化した気候と密接に関連しているものと推定される。

手取層群の白亜紀前期非海成層のうち、*Neocomian* と推定される下位の大黒谷層（岐阜県）や桑島層（石川県）では最も原始的なスッポン上科が产出するのにに対し、上位の北谷層（福井県；*Barremian* ないし *Aptian* と推定）のスッポン上科にはスッポン科やアドクス科、ナンショウケリス科が認められ、*Albian* 以降のものと同様に、より進化して多様な構成になつていて、従って、スッポン上科の初期進化は白亜紀前期のアジア沿岸部において急速に起きたものと推定できる。他方では、手取層群から産出するリクガメ上科はほとんど変化が見られないが、これは白亜紀のリクガメ上科の多様性が乏しかつたことと調和的である。

現生カメ類（約 260 種）の 7割が現代型潜頸類である。現代型潜頸類は白亜紀後期にはアジア内陸部に分布を広げ、さらにベーリングニア陸橋を通して北米にも出現し、第三紀に入るとヨーロッパやアフリカ、南米にも移住して優勢となつた。曲頸類は白亜紀から古第三紀初頭に北米やヨーロッパに分布を拡大したが、現在は南米、アフリカそしてオーストラリアにだけ生息している。類の屈極度の弱い原始的潜頸類の大半は漸新世までに絶滅し、オーストラリアのメイオラニア科（頭部の角が特徴的）も第四紀に絶滅してしまつた。

Paleobiogeography and paleoenvironments based on the Early Cretaceous non-marine turtles.

Ren Hirayama (Department of Information, Teikyo Heisei University)

## 小型脊椎動物化石産地のタフォノミー

伊左治鎮司（千葉県立中央博物館）

が高い、とりわけ、トリティロドン類の歯化石の産出量にたいして、より大きな脊椎骨や四肢骨などは、ほとんど見つかっていない。これは、泥質の湿地堆積物上を流れる水流が、層流と乱流に分かれ、乱流の影響を受ける密度の軽い骨格要素が選択的に運搬され、さらには湿地上の水路を経由して、より大きな河道に流された結果かもしれない。

### 【酸素条件】

小型脊椎動物は、種の多様性や生態的地位、個体数の面から、生態系における脊椎動物相の基盤をなしており、生物群集の重要な構成要素として位置付けられる。それゆえ、小型脊椎動物の化石から得られる情報は、古生態系の解析とその歴史的変遷を論議する上で極めて重要である。しかしながら、小型脊椎動物は、体サイズの小ささに起因して、「肉食動物による捕食」、「腐食動物による消費」、「微生物による分解」、「還元による分解」、「還元による崩壊、溶解」、「埋没後の圧縮、溶解」など、化石化作用の様々な段階において淘汰されやすく、化石記録に残りにくいと考えられる。また、人為的バイアス（見落し）を受けることも多い。

小型脊椎動物が化石として保存される条件として、必ずしも“Lagersättigung”と呼ばれる例外的小型脊椎動物が化石化として保存される条件として、必不可少な保存や、洞窟堆積物のような閉鎖的な堆積環境が必要なわけではない。陸成層の汎濫原堆積物も、小型脊椎動物化石が多く保存される堆積環境のひとつとして挙げられる。

『手取層群桑島層の脊椎動物化石包含層』  
石川県白峰村の「桑島化石壁」は、手取層群桑島層の最上位に位置し、河川成の汎濫原堆積物から構成される。近年、この桑島化石壁から、それまで手取層群で知られていた化石層とは異なる脊椎動物化石が発見され、白亜紀初期の脊椎動物の多様性に関する情報が飛躍的に増す結果となつた。新たに見つかった脊椎動物化石群は、トカゲ類、単弓類などの陸棲脊椎動物を主体とする。また、10 mmにみだない小骨や歯が多量に含まれることを特徴とし、このことが化石群の多様性を増す一因にもなっている。ここで、この陸棲脊椎動物化石群に焦点をあてて、微小な骨格化石が保存された要因を推察し、その化石群の持つ意義について論じる。

### 【汎濫原上での堆積場所】

陸棲脊椎動物化石群を含む泥岩は、植物の根を多量に含むこと、淡水槽および陸棲巻貝が多く含むことから、植物に覆われた湿地で、冠水（洪水）時には泥が堆積する環境であったと思われる。一方、從来知っていた魚類、カメ類を含む泥質砂岩は、合弁の二枚貝を多く含み、車輪藻が産することから、浅い湖底堆積物とみなされる。

### 【還元群の形成過程における運搬作用】

湿地堆積物と湖底堆積物から産出する兩化石群とも、開削状態を保つた化石をあまり含んでいないので、捕食者・腐食者や水流によって搅拌されたと考えられる。しかし、両化石群の構成は明瞭に異なり、両者が混在することは極めて稀である。従つて、還元群の形成過程で、湿地と湖の相互間での還元の移動と混合が抑えられたと推察される（準原地性化石群）。このうち、湿地堆積物の陸棲化石群の骨格要素の構成を見ると、遊離した歯や、歯を伴った頸骨の割合

日本古生物学会  
2001年年会

シンポジウム講演  
5-3-4

## 手取層群の堆積相と堆積環境—“化石壁”はどうしてそこにあるか? —

岡崎浩子・伊左治鎮司（千葉県立中央博物館）

生態系のダイナミックな復元には、それらの化石を産出する堆積物（堆積相）の解析による堆積環境の推定が必要不可欠である。同時に生物相を含んだ堆積場の復元は、古地理や気候条件を含んだより総合的な環境解析につながる。したがって、手取層群の生態系と堆積システムの復元はジュラ紀-白亜紀の陸域環境の大きな変遷をさぐる上で重要な意味をもつといえる。手取川地域の手取層群石徹白亜層群桑島層の最上部には“桑島化石壁”（天然記念物）と呼ばれる豊富な化石群集を含んだ化石層が認められる。桑島層は下位には石徹白亜層群基底の五味島礁層が分布し、上位は赤岩垂層群赤岩層に漸移する。これららの手取川地域に分布する手取層群の堆積環境の推定から、この“化石壁”的形成要因とその存在のもつ意味について考えてみたい。

### 堆積相と堆積システム

【五味島礁岩層】無層理で基質は分級の悪い中-粗粒砂からなり、中-大礫サイズの角-亜角礫を含む。下部は礫径 1-2m 大の巨礫層で上方に礫径が小さくなる（前田、1961）。ことから、大規模な絶縁構造を考えられ、Proximal な崩状地性堆積物と考えられる。

【桑島層】層厚約 400m の砂岩泥岩互層からなり、岩相と産出する化石化から A～D の 4 つの堆積相にわけられる。堆積相 A～C は漸移的に重なり、堆積相 D は堆積相 C の同時異相と考えられる。全体で上方粗粒化し、河川が支配的な三角州（River-dominated delta）とその河川平原システムとを考えられる。堆積相 A は比較的厚い塊状泥岩層が発達し、内湾～汽水棲の貝化石を含み prodelta の堆積物と考えられる。堆積相 B は砂岩層にはトラフ型斜交層理や distributary mouth bar の堆積物とされる。堆積相 C は塊状砂岩層は平行層理が認められる。基底の浸食面上や層理上に礫や木片、炭化した植物片が挟まる。頂置層の distributary channel-fills 堆積物と考えられる。泥岩層は全体に植物痕が多くみられる。炭化薄層が挟まれ natural levee や inter-distributary bay の堆積物である。堆積相 C は塊状泥岩層と塊状でまれに緻化層理がみられる砂岩層からなる。堆積相 D の砂岩層はトラフ型斜交層理が発達し、基底にゆるくチャネル状の浸食面がみられる。泥岩層は、平行葉理、斜交葉理がみられる砂岩部と塊状泥岩部からなり、しばしば直立樹幹がみられる。泥岩層は、平行葉理、斜交葉理相 D は主河川の channel fill とその氾濫原（marsh, swamp, lake）の堆積物と考えられる。

堆積相 C はより泥質な湿地が広がった氾濫原と考えられる。

【赤岩層】層厚 600m 以上で下部の砂岩泥岩互層と上部の砂岩層からなる。オーソコータイプの円礫を多く含むことが特徴である。下位から E～G の 3 つの堆積相が認められる。堆積相 E は、matrix-support の礁岩層や塊状砂層が主体であり崩状地性（mid-fan～lower-fan）堆積物と考えられる。堆積相 F は、砂岩層に大規模な斜交層理や上方細粒化が普通にみられるところから、河川の point bar や longitudinal bar の堆積物と考えられる。泥岩層はそのままの氾濫原で、しばしば泥岩部に挟まれるレンズ状の砂岩層は crevassse splay の堆積物と考えられる。堆積相 H は堆積相 G に漸移して泥層の挟在が少くなり、下部は matrix-support の礁岩層がみられたり不明瞭な斜交層理がみられるところから、河川平野と崩状地の漸移的な堆積物（lower-fan?）と考えられる。したがって、堆積相 F～G は全体として崩状地～河川平野システムを構成する。

“化石壁”的堆積環境とシーケンス  
化石壁は堆積相 D に含まれ、河川の氾濫原堆積物と考えられる。この岩相と化石群集からは多種類の氾濫原上の堆積場所が認められる。また、この堆積物と漸移して、比較的厚い河川堆積物（in-channel, 堆積相 D）や広範な湿地（堆積相 C）も存在することから全体的にやや flood 講演

5-3-5  
な河川平野が推定される。

堆積相解析の結果から、ここに化石壁があらわれた要因をいくつか予察的に考えてみたい。この堆積相の層位的な特徴として、この上下の層準での堆積システムの変化があげられる。すなわち、三角州～河川平野システム（堆積相 A～D）から崩状地～河川平野システム（堆積相 E～G）への変化である。この堆積システムの変化の要因には、気候やテクトニクスの影響が考えられる。例えば下位の比較的温潤な気候から上位の乾燥的な気候への変化、もしくは、大規模な後背地の上昇などである。このような環境変化が、この堆積システムの変化の要因としては微地形的な相違が考えられる。この層準に特徴的に化石層を残した可能性が考えられる。また、より直接的な要因としては前述したような比較的 flood な環境下での、氾濫原の中の河川の流入や排水システムなどミニクロな堆積場所の違いが選択的にここに化石層を形成した可能性がある。これらがどのようにより程度の影響を化石壁の形成に及ぼしたかを、より詳細な堆積物の組成分析や他地域の同様な河川堆積物との比較から検討していきたい。また、このようないかだ層の形成はイベント的なもののか、もしくは堆積シーケンス上何らかの位置を示すもののかも手取層群の堆積盆地全体の発達過程から今後、解明していくたい。当然のことながら化石壁と同様な精緻な調査が行われる予測にもつながるといえる。

手取層群の化石群集と堆積環境の解析から得られた結果はジュラ紀-白亜紀にかけての陸域の重要な環境指標を与えると考えられる。

*Pterotrionia*を中心とする化石群が識別された。ジュラ系の手取層群の砂岩からも、Mada(1963)によって *Myophorella orientalis*などが報告されているため、ジュラ紀の砂岩にもサンカクガイが普通に生息していったと考えられる。

二枚貝の生活様式には実に様々なスタイルがある。その中で現在最も普及しているスタイルの1つとして、水管を獲得し底質中に完全に潜って生活するタイプがある。この生活様式は共生種や水管を持たない内生種と比べて、捕食者や水質の変化、水流による擾乱などから身を守ることができる点で、非常に優れた生活様式といえる(Stanley, 1968)。ところが、このような水管を持つ二枚貝が、どのような過程で出現してきたのかは、十分にわかっていない。

ここでは、まず日本のジュラ紀～白亜紀の二枚貝化石群を離し、堆積相解釈を用いてそれらを産出す堆積環境を復元した。その上でそれぞれの化石群に特徴的な二枚貝の生活様式を復元し、その時代に伴う変遷を複数の化石群、堆積環境ごとに明らかにした。そして、水管をもつ二枚貝で、現在、最も繁栄しているグループであるマルダレガイ科が、どのようなプロセスで現れたのかを議論する。マルダレガイ科のルーツについて、日本固有の *Goshoraria* に着目して検討した。なお、ジュラ紀の二枚貝化石群は、手取層群を例とし、白亜系は湯浅層(オーテリビアン? - バレミアン?)、有田層(バレミアン)、日比原層(アルビアン-セノマニアン)の化石群を用いた。

化石群の鑑定：二枚貝の差には、合併殻に富み自生状を示す貝殻が含まれる地層と、貝殻密集成層の2タイプが主に觀察される。この研究では二枚貝の生息時の様子を復元したため、生息姿勢を示す個体を含む地層を選んで、*Goshoraria* のルーツ：マルダレガイ科が、どのようなグループから派生したのかを、*Goshoraria* に着目して検討した。*Goshoraria* は白亜紀前期に出現し、現在の浅海域では最も普遍に見られる二枚貝である。このグループ以上を占めている場合が多いことが分かったので、これらの種を化石群の特徴種として扱った。なお、貝殻密集層の化石についても同時に検討したが、現地生の二枚貝を産出す地層で識別された特徴種が、密集層中でも全体の70%~80%以上を占めている場合が多い。

手取層群牛丸層・御手洗層(ジュラ系)：岐阜県揖斐川村に分布する牛丸層、御手洗層で二枚貝化石群を識別した。

牛丸層はエスチャリー堆積物を主体とするが、その中の藻類、干潟堆積物から汽水生の二枚貝化石が产出し、*Myrene Tectoria* 化石群が識別された。陸棚堆積物からなる御手洗層からは *Tectorima Modiolus* 化石群が認められた。

湯浅層・有田層(下部白亜系オーテリビアン? - バレミアン)：湯浅層からは汽水生の二枚貝化石を产出し、*Costayrena Tectoria* 化石群が認められた。これらの化石群を産する地層は Maejima (1984) により河川の影響を受けた干潟の堆積物と解釈されている。有田層の外浜堆積物からは *Pterotrionia paciliformis* 化石群が、陸棚堆積物からは *Nanomavis yokoyamai* 化石群と *Periploma?* *monobensis* 化石群が認められた。

日比原層(下部白亜系アルビアン-セノマニアン)：日比原層の化石群は湯浅・有田層とよく似ており、汽水生の *Costayrena Tectoria* 化石群と汽水生の *Pterotrionia paciliformis* 化石群が識別された。

御手洗層群(“中部”白亜系アルビアン-セノマニアン)：御手洗層群からは河川、エスチャリー(潮汐干潟、潟湖、河口州)、潮汐干潟、潮汐流路、外浜、陸棚などの多用な堆積環境が識別される(Komatsu, 1959)。エスチャリーや潮汐干潟からは汽水生の *Tectoria Pustulosa*・*Cucullaea amakansis* などが多い。

*Pachythaerus nagaiei* 化石群が、陸棚堆積物には *Pterotrionia pustulosa*・*Cucullaea amakansis* などが多い。

堆積環境を区切って、それを時代を追って追跡すると、白亜紀の外浜堆積物には水管を持つ内生の

想定できる。硫黄が存在することがはつきりしてきたので、緑色硫黄細菌に由来する C20 インプレノイドチオフェン類を用いた塩分濃度や湖沼（内陸海？）のベンチレーションの程度などの推定が可能かも知れない。

#### “恐竜化石を触らない恐竜学”

手取層群は近年、恐竜化石の産出をきっかけとして古生物研究の材料としてだけでなく、小、中、高等学校の理科教材として、あるいは化石産地の活性化の起爆剤として様々な視点から注目されている。恐竜化石といつ魅力的な材料そのものがクローズアップされ、発掘作業が進む中、その周辺領域の科学、例えば示相化石の研究、堆積学、堆積岩岩石学そして有機・無機地球化学などによる古環境の復元は、恐竜化石発掘のスピードに追いついていないのが現状である。「恐竜学」という言葉は普及書で汎用される言葉であるが、恐竜の生息環境の推定に道を開いてくれるはずの上記のような周辺領域の科学はまさに手取層群における「恐竜学」の一部をなすと言えよう。

手取層群やこれに類似する堆積岩を用いて“恐竜骨格標本を触らない恐竜学”を進めて行くには、「できることは何なのか……どのような手法が応用可能か……」と「何が解るのか」を明確にする必要がある。そのためにはまず最もアクセスの簡単な手取層群を用いて研究の流れを確立することを急ぐ必要がある。新しく確立した手法を武器に、中国、韓国、極東ロシアそしてモンゴルなどへも研究対象を広げていけば、東アジア内陸地域の古環境推定で日本がリーダーシップを取ることができるのはずである。本論では主に有機地球化学の観点から講演者が考えている手取層群の“恐竜学”的な可能性について紹介する。

#### 手取層群は陸成層だったのか？—含硫黄芳香族炭化水素の謎—

堆積岩中の有機物のうち有機溶媒に可溶のもの（原油に相当する）をさらに分画すると、ペンゼン環を持つ一群の中に硫黄を含んだ分子が多數存在する。ベンゼン環やナフタレンに硫黄原子が挟まれたような構造の分子だが、これらが形成されたためには堆積場や初期堆積成の過程で多量の硫化水素が存在する必要がある。一般に辟層性堆積物の中では硫化水素は黄鉄矿として取り去られるので含硫黄芳香族炭化水素は殆ど存在しない。さらに、硫化水素の硫黄の起源は水中に含まれる硫酸イオンであるため、これに乏しい陸水下で堆積した河川成層、湖沼成層には含硫黄芳香族炭化水素が含まれないと考えられている。ところが、富山県上市町や福井県和泉村に分布する手取層群からは多量の含硫黄芳香族炭化水素が検出され、元素硫黄も検出される。従来のように手取層群堆積場が単純に海から孤立したような環境であると考えると、このことは説明がつかない。少なくとも頻繁に海水が入り込むようなダイナミックな水域環境が

#### 「期」レベルの年代スケール挿入の試み

例えばある恐竜タクサの移動経路を考え、そのタクサが別タクサから分離し、新タクサとして誕生した場を突き止めようとする場合、产出化石の前後関係、つまり年代対比は必不可少である。「期」レベルの年代対比がどれだけ議論を向上させてくれるかは想像に難くない。

陸上高等植物由來の有機物の炭素同位体比は大気 CO<sub>2</sub> の炭素同位体比変動を反映しているので、表層海水中の HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> の炭素同位体比を反映する海洋炭酸塩の同位体比変動ともパラレルに変動していたと考えられている。従って陸上高等植物由來の有機物を層序的に連続分析し、経時曲線を得れば、そのバーチーンを研究先進地の標準的曲線と対応させることで年代を決めることができる。その際、高等植物と植物プランクトンなど、異なる由来を持つ有機物の混合物を全岩で分析すると、それらの量比によって炭素同位体比は大きく影響を受けてしまうので、有機物の起源を限定することが重要である。分析技術の向上により個別分子同位体比測定が可能になったので、高等植物にのみ由来する分子の炭素同位体比を分析することとでこのことは解決できる。フェナントレンを用いた石徹白亜層群と赤岩亜層群の分析結果は約 1 % の狭い範囲に集中し、全岩で行った結果が約 2.3 % のばらつきが小さい。

全岩で同位体分析を行う場合のデータは、むしろ古環境指標者として用いることができる。すなわち、全岩分析結果に見られる経時変動から個別同位体比で得られる変動を差し引いた残渣が有機物の起源に関する情報であり、高等植物と植物プランクトンの存在比だと読める可能性がある。

有機物の類似鏡観察による古環境の解説の可能性

有機物のうち有機溶媒に不溶であるケロジエンを、顕微鏡下で同定することで堆積場の古環境を推定する。例えば *Bacillus* 様の細菌類のブルーミングが生じるような閉鎖的な湖沼環境、シアノバクテリアの存在および生産への寄与度、それらの高等植物に対する相対量の時空的変化を知ることができれば恐竜生息域の生態系の理解の一助となるはずである。

その他にも例えば、コブロライトのバイオマーカー分析なども興味深いテーマである。その結果を周囲の岩石と比較することでコブロライトに多く含まれる成分を知ることができ、恐竜の餌や消化に関連するバクテリアなどの活動の推定も可能かも知れない。

## 東アジアの白亜紀前期の植物相・古生態系復元のために

森木健一（千葉県立中央博物館）・大久保敦（山口大学）・CESAプロジェクト

### 植物相復元の意味と方法

生物界ではほとんど全ての動物が、植物もしくは植物が生産したエネルギーに起源をもつ食料を得て生育している。従って、陸上の古生態系を復元するうえでも主たる生産者である植物相の復元が欠かせない。

陸上植物では、生育場所と遺体の堆積場所が異なることが普通である。しかも大型化石の場合、「河川沿い」といった特定の場所に生育する植物のみが高い割合で化石となり、そこからわざわざかに離れた場所でもほとんど化石にならない」ということが現在の河川を対象とした觀察から確かめられている。従って、大型化石が反映しているのは水辺のごく近傍の植物相に限られている。こうした問題は、花粉・孢子の化石を用いることにより緩和できる。

一般的に花粉・孢子は遠くまで飛散することができるために、水辺から離れることによる化石量の減衰が大型植物化石よりも少ないと考えられる。

### Choir 盆地の調査結果

私ども CESAP プロジェクトでは、モンゴル南ゴビの Choir 盆地に分布する下部白亜系を対象として古生態系復元のための多角的な調査を行い、大型植物化石の産状と、その生育地域との関連は、以下のように推定できる。

(1) 多量の大型化石が産出

生育場所：堆積場所そばの水辺

(2) 少量の大型化石（破片）が産出

生育場所：上流域の水辺に生育。

(3) 大型化石は全く無く、花粉のみが産出する。

生育場所：台地上や尾根筋など、水辺から離れた場所

Choir 盆地における調査の結果をこの基準のもとに分類した結果、(1) には

トクサ、ヒカケノカズラ、シダ類、(2) には多くの針葉樹、(3) にはソテツ類、エフエドラなどが当てはまる。この結果は、現在生きているこれらの化石の近縁種が嗜好する環境とも良く一致している。

なお、Choir 盆地当時の植生からは以下のような古環境が推定できる。

(1) 現在の日本よりは降水量は少ないが、森林ができるに足る雨量があった。

(2) 季節変化があつたことが材の化石に成長輪が見られることからわかる。

### 手取層群化石植物群の位置づけ

#### 東アジア白亜紀前期の古植物地理区

中國国内 29 領域の化石产地について产出化石の分類群を属および科を単位としてクラスター分析した。その結果、Ohana and Kimura (1995)などで提唱されている手取、領石、および混合型に相当する 3 つのグループが形成された。大きな違いは手取層群植物群が手取型ではなく混合型のグループに含まれたことである。このグループには黒龍江省万龍村(Dongshan Formation)、黑龍江省密山市(Muling Formation)、内モンゴル自治区固陽市(Guyang Formation)

などが含まれている。

手取層群の堆積環境と東アジア前期白亜紀の河川系  
伊藤 健（千葉大・理）・松川正樹（東京学大・理教）・CESA プロジェクト

[前期白亜紀の河川系と古地理]

[問題の設定]

日本列島がアジア大陸東縁部に位置し、地球環境が著しい温暖化に向かう前の前期白亜紀は、東アジアで多数の内陸堆積盆地が形成され、暖流と寒流の影響を受けて、動植物群の多様性や地域性が発達していた時代と考えられている。このような前期白亜紀の東アジアにおける堆積環境と動植物群の生態系の変化の特徴を明らかにすることは、東アジアの歴史や動植物群の進化プロセスを詳しく解明していくために重要であるばかりではなく、将来の新しい温暖化にもつながる東アジアの自然環境や生態系の変動を地質学的視点から考察し、予測していくためにも重要なと考えられる。CESA (Cretaceous Event Stratigraphyin Asia) プロジェクトは、東アジアの白亜紀堆積盆を中心とした、堆積環境や化石群集の時空的変化の特徴を解析し、個々の堆積盆の個性と共通性、ならびに発達過程の相互関係などを総合的に明らかにすることを大きな目的としている。

[手取層群の位置づけと堆積盆の特徴]

手取層群はアジア大陸に最も新しい日本の後期ジュラ紀～前期白亜紀の堆積盆地で形成された地層として、従来よりさまざまな視点からの研究が行われてきている。特に、東アジアの古生物地理区を考える場合に、アジア大陸東部の前期白亜紀堆積盆との関係が注目されている。従来の研究により、手取層群の堆積盆のイメージとして、北から海水が断続的に進入する内湾あるいは湖の存在とそこへ流入する河川あるいは扇状地の発達が考えられている。したがって当然のことながら、河口付近には三角州が発達していたことが考えられる。また、恐竜の足跡化石や礫石などの特徴から、アジア大陸東部の前期白亜紀堆積盆と手取層群の堆積盆を結びつけた大きな河川の存在が想定されていた。我々は、CESA プロジェクトの出発点として、手取川・莊川ならびに九頭竜川流域の2 地域に発達する手取層群のより具体的な堆積盆の特徴を検討した。その結果、2 地域の手取層群はいずれも独立した河川－三角州－湖の堆積システムを発達させた堆積盆地が形成されており、南北ならびに東西から盆地中央部の湖へ河川が流入していたことが明らかとなった。また、堆積盆地には扇状地堆積物が発達し、一部で断層崖が認められる。手取層群を構成する河川堆積物の特徴から、当時湖に流入していた河川の河川水文学的な特徴として、屈曲度が 1.2～1.4 程度、年平均流量が 51～149 m<sup>3</sup>/s 程度の値が見積もられる。このうち年平均流量に関しては、現在の手取川や九頭竜川の値と同程度かそれより大きい河川であった可能性が示されている。さらに、2 地域での地層形成の特徴を比較した場合、大局的には類似しているが、詳しく検討すると、海水の進入や三角州の前進・後退などの堆積イベントが必ずしも一致しておらず、それぞれ堆積盆地の個性をもつた発達過程が認められる。さらに、2 地域の手取層群の場合、西側への堆積中心の移動が行われていたことが明らかとなってきた。

松川正樹（東京学芸大）・伊藤慎（千葉大・理）・林 麟一（甲南大・理工）  
大久保敦（山口大・AC）・齋木健一（千葉中央博物館）・CESAプロジェクト

白亜紀前期は、大陸の分化とそれに伴う環境変化と生物進化が進み、生態系が大きく変換した時代であったと考えられている。そのため、白亜紀前期の生態系の解析・復元は、地球環境の変遷や現在の生物界の成立を考察する上で重要な意義を持つ。

東アジアには、白亜紀前期の陸成の堆積盆地が多数あり、多種多様の動植物化石が産出する。そのため、世界的に陸域から的情報が欠如しているこの時代の動植物分類群の変遷やそれらの群集構成・構造について補うことができる、さらに陸域の生態系を復元・考察で、世界的な第一級の研究素材の一つにあげられる。

地質時代の生態系の復元を試みる際に際しては、動植物群集の保存の程度の把握や化石化過程の分析、群集レベルの諸属性（多様性、種構成、優占種、生物量、生産力）の記述的分析、諸属性についての群集構造や機能の観点からの考察、個体群データから生態系の復元のレベルを評価しモデル化することのほかに、動植物を育んだ堆積盆地の堆積環境やその発達過程を理解できることが必要である。

我々、CESAプロジェクトは、白亜紀前期の生態系を復元するに当たり、東アジアの各陸成堆積盆地での復元の可能性を評価し、研究を進めている。このうち南ゴビのChoir盆地、韓国の慶尚盆地、日本の手取盆地及び山中白亜系について、どの程度の精度や内容で生態系が復元できるのかを示す。

#### 【生態系復元の場所】

##### Choir盆地（南ゴビ）

堆積盆地は、Albian期の河川—三角州—湖の堆積システムを発達させた堆積盆地である。現在の三角州頂部、河川流路、河川州の堆積様式と花粉・孢子の飛散様式から多種多様の動植物化石が産出する。河川での観察に基づく植物群と台地や尾根筋の植物群の構成と構造が復元される。三角州頂部から脊椎動物化石が多産し、脊椎動物群の分類構成、多様性、センサス、食性構造などが分析でき、生物量や生産力のモデル化が可能である。体化石の産出個体数と骨格化石の破片から見積もられる分類群の多様性やセンサスを比較し、生態系復元の分析・考察のための両者の意義を考察した。また、淡水二枚貝化石から群集の固体群集構造の復元の可能性を考察した。

##### 慶尚盆地（韓国）

堆積盆地は、Hauterivian期からAlbian期と考えられる河川—三角州—湖の堆積システムを発達させた堆積盆地である。湖に生息した動物化石の分類構成と多様性が示される。また

湖周辺部に、恐竜足跡群が認められ、恐竜の群集の構成や構造が復元できる。湖や三日月湖などに生息していた二枚貝化石各種の生活様式、群集の構成や構造が復元できる。二枚貝化石群集の多様性は、慶尚盆地の堆積層中の下位と上位では異なる。白亜紀前期に「中生代海洋変革」と呼ばれる浅海生物相の大変革があつたと解釈されているが、似たような大変化が陸域の生物相にもあつたかどうかについて検討できる可能性がある。

##### 手取盆地（西南日本内側）

堆積盆地は、ジュラ紀後期から白亜紀前期と考えられる河川—三角州—湖の堆積システムを発達させた堆積盆地である。これらの堆積相から、大型陸上植物化石が多産する。植物化石群集は、河川や湖などの水辺の場所に生育する植物群集の構成や構造を反映すると考えられる。5つに分類された非海生二枚貝化石群集は、各種の共存関係や優占度から適応可能な傷害分度の範囲を細かく示している。二枚貝化石各種の生活様式と群集の構造の長期間の層別の変遷から、非海生二枚貝の生態の進化の方向性が考察できる。恐竜の足跡化石は、中国の延吉盆地からそのそれと共通的なものが含まれ、類似の堆積環境から産するので、東アジアの河川—三角州—湖の堆積システムの生態系の1メンバーである。

##### 山中白亜系（西南日本外側）

堆積盆地は、Hauterivian期後期からAlbian期の湾、三角州前置層、外浜や冲合いなどを示す層相からなる。三角州やその周辺の堆積相中に大型陸上植物化石が産する。河川流域周辺に生育した植物群集を反映する。非海生二枚貝化石群集の構成種の生活様式や群集の多様性や優占度からその構成が分析できる。

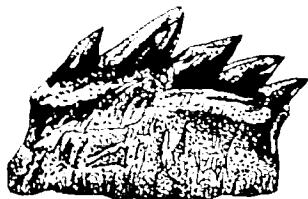
#### 【群集構造、食糧連鎖、生産力のモデル】

生態系を復元する場合、ある地域の水たまり程度から東アジアや地球全域などまでの様々なレベルでの議論が可能である。さらに、群集レベルでの多様性、種構成、優占種、生物量、生産力などの記述的な分析、群集構造や機能についての考察、そして生態系のモデル化も可能である。

東アジアの白亜紀前期の陸生動植物化石は、河川—三角州—湖の堆積システムと浅海域に張り出す三角州やその周辺の堆積相から産出する。群集レベルで、東アジア全域を考察するならば、例えば、植物群は2つに分類され気候を、恐竜動物群は*Psinacosaurus*動物群として一括され河川—三角州—湖周辺での生息域を反映する。二枚貝化石の群集構造は、例えば、山中白亜系の2つの群集から二枚貝の生息空間の「二階建て構造」の共存関係が解釈できる。さらに、食糧連鎖のモデルを考察する場合、例えば、手取盆地の脊椎動物の骨格化石の破片から見積もられる分類群の多様性、食性などからでもモデル化は可能である。しかし、生産力のモデルを考察する場合には、Choir盆地での例のように、体化石から見積もられた脊椎動物各種のセンサスも必要となる。

# 軟骨魚類の古生物学

## －研究の現状と課題－



世話人：後藤仁敏（鶴見大・歯・解剖）・矢部英生（新潟大・積雪地域災害研）

日時：2001年7月1日（日） 午前9時～11時30分

会場：第3会場

講演：

- 1) 後藤仁敏：日本産中・古生代軟骨魚類化石の研究の現状と課題
- 2) 矢部英生：日本産中生代～新生代軟骨魚類化石の研究の現状と課題－特にネズミザメ類を中心として－
- 3) 山岸 悠：中生代の板鰓類皮小歯および歯化石について－愛媛県田穂石灰岩（三畳系）産の板鰓類化石を中心として－
- 4) 水津夏麻・野村正純：新生代の板鰓類化石－七尾石灰質砂岩層産のアオザメ類を中心として－
- 5) 小池伯一・大江文雄：サメ類の全身の化石－別所層産の深海ザメの化石を中心として－
- 6) 金子正彦・後藤仁敏：サメ類の異常歯に関する古発生学的・古病理学的考察
- 7) 笹川一郎：軟骨魚類の歯の構造と発生に関する研究－歯の進化を発生から探る－
- 8) 木曾太郎：歯と皮小歯の進化遺伝学－軟骨魚類研究の意義－

点以上の歯化石と 500 点以上の皮小歯化石である。このような大量の化石の発見は、この時代の魚類化石の研究に大きな希望を与えるものである。

水津会員と野村氏には、石川県七尾市の中尾石灰質砂岩層（中部中新統）産の 3000 点以上にのぼる板鰓類歯化石について紹介し、そのなかでも卓越しているアオザメ属の *Isurus planus* と *I. hastatus* について、その区別と隔離復元の展望について語つていただく。これら

の標本は、おもに地元の小学生によつて採集されたものである。長野県豊科町の別所累層（中部中新統）から産出したツノサメ科の体化石について報告していく。すなわち、イチハラビロウドザメ属の *Symnodon* sp. の 1 個体と、カラスサメ属の *Etmopterus* sp. の 2 個体で、これらの化石では、皮小歯が体表にそつて列をなしており、きわめて貴重な標本である。このような化石は外国ではめずらしくないが、わが国では初めてであり、今後の研究の明るい展望を開くものといえよう。金子会員と後藤には、サメ類の歯化石に見られた異常歯に関する発生学的研究および病理学的考察について講演していく。すなわち、サメ類の歯に見られる異常歯は、大きく後天的異常歯と先天的異常歯に分される。さらに、後天的異常歯は直接異常歯と間接異常歯に分され、先天的異常歯は遺伝学的異常歯と病理学的異常歯に 2 分される。このような研究は、化石の歯についても、現生と同じようにその発生と異常の成因について研究で見る見通しを与えるものである。

笛川氏には、軟骨魚類の歯の組織学的・発生学的研究と歯の進化に関する研究の関係について語つていただく。現生の歯の研究、とくに歯を構成するエナメロイドや象牙質の微細構造と発生に関する研究が、歯の進化を解明するうえで、重要な資料となることが示さられるものと期待される。

最後に、木曾会員には、最新の分子遺伝学の進歩にともなう遺伝子の研究が、軟骨魚類の歯と皮小歯の進化について、どのような貢献ができるかについて、述べていただきたい。それは、脊椎動物全体の硬組織の進化の研究でも、興味深い知見をもらしているのである。以上のようすに、軟骨魚類古生物学は、分類・記載的研究から、生物層序・生物地理学的研究、古生態・古環境に関する研究、生体と古環境の復元に関する研究、発生・病理に関する研究、さらには進化に関する研究まで、さまざまな課題と展望をもつた魅力ある分野である。とくに、化石の産出解剖が古生代初期から現代までおよぶ点も大きな特徴である。日本古生物学会で軟骨魚類が開催されるのは初めてである。このシンポジウムが、わが国における軟骨魚類古生物学の歴史と現状をふまえ、今後の研究課題と展望をあきらかにするうえで、大きな役割を果たすことを期待したい、とくに、この分野における若い研究者の成長をはかる機会となり、シンポジウムに参加された方々のなから、軟骨魚類化石研究の新しい手が出現することを願うものである。

なお、このシンポジウムの開催にあたり、サメの歯化石研究会の事務局の田中猛氏はじめとする会員諸氏には、企画から当日の運営まで、すべてにわたって協力していただきた。また、日本古生物学会評議会にはシンポジウムの機会をえていただき、行事係の間嶋隆一氏にはたいへんお世話になった。以上の方々に、記して、深謝の意を表する次第である。

## 軟骨魚類の古生物学－研究の現状と課題\*

世話人：後藤仁敏（鶴見大・歯・解剖）・・・・矢部英生（新潟大・災害研）・・・

日本産の軟骨魚類化石については、20 世紀初頭における矢部長克の研究以来の長い歴史がある。21 世紀を迎えるにあたって、これまでの研究を総括し、今後の研究の課題と展望をするために、このシンポジウムを企画した。

- 1) 後藤仁敏：日本産中・古生代軟骨魚類化石の研究の現状と課題－特にネズミサメ類を中心として－
  - 2) 矢部英生：日本産中生代～新生代軟骨魚類化石の研究の現状と課題－特にネズミサメ類を中心として－
  - 3) 山岸 悠：中生代の板鰓類皮小歯および歯化石について－愛媛県田舎石灰岩（三畳系）産の板鰓類化石を中心として－
  - 4) 水津夏麻・野村正純：新生代の板鰓類化石－七尾石灰質砂岩層のアオザメ類を中心として－
  - 5) 小池伯一・大江文雄：サメ類の全身の化石－別所層の深海サメの化石を中心として－
  - 6) 金子正彦・後藤仁敏：サメ類の異常歯に関する古生物学的・古病理学的研究
  - 7) 笛川一郎：軟骨魚類の歯の構造と発生に関する研究－歯の進化を発生から探る－
  - 8) 木曾太郎：歯と皮小歯の進化－軟骨魚類研究の意義－
- まず、後藤は日本産の中生代と古生代の軟骨魚類化石の研究を総括し、研究の現状と課題を提案する。すなわち、古生代からは 29 種（石炭紀 9 種、ペルム紀 20 種）、中生代からは 63 種（三疊紀 6 種、ジュラ紀 5 種、白亜紀 49 種）が知られており、その分類・記載、生物層序学的・生物地理学的研究、復元と進化に関する研究などが今後の課題としてあげられる。
- つづいて、矢部は中生代から新生代の軟骨魚類化石の研究をレビューし、研究の現状と問題点を紹介し、今後の研究課題について述べる。すなわち、記載・分類、化石群集、化石の堆積環境、生物層序、歯列群化石、歯の形態変異、系統関係、歯の微構造などに関する研究にわけて総括される。以上の 2 つが、このシンポジウムの基調報告である。
- つづいて、各論にはいり、まず、山岸会員に、これまで産出の少なかった三疊紀の板鰓類の歯および皮小歯の化石について、報告していく。すなわち、愛媛県城川町の田舎石灰岩（下部～中部三疊系）から、コノドント化石とともに発見されたヒボドウス類の 100

\* Paleontology of Chondrichthyes: Recent studies and problems

\*\* GOTO, Masatoshi (Dept. Anatomy, Sch. Dental Medicine, Tsurumi University, 2-1-3 Tsurumi, Tsurumi-ku, Yokohama 230-8501)

\*\*\* YABE, Hideo (Res. Inst. Hazards in Snowy Areas, Niigata University, 8050 Niino-cho, Ikarashi, Niigata 950-2181)

# 日本産中・古生代軟骨魚類化石研究の現状と課題\*

後藤仁敏（鶴見大・鷦・解剖）◆

日本産の中生代・古生代の軟骨魚類については、Yabe(1902)以来、多数の研究がある。後藤・久家(1982)は日本産軟骨魚類化石の古生代を6種、中生代を38種あげている。また、Goto et al.(1996)は中生代板鰓類化石として47種、Goto(1996)は古生代軟骨魚類27種をリストしている。さらに、後藤(1996)は古生代27種、中生代62種を挙げている。これらの研究にもとづいて、日本産の中・古生代軟骨魚類化石の研究の現状と課題について述べたい。

1.古生代軟骨魚類化石：最新のデータによれば、日本産の古生代軟骨魚類化石は、2亜綱10目11科21属29種に分類できる。その内訳は、板鰓綱がクテナカントウス目1種、クセナカントウス目1種、ヒボドウス目1種、カグラザメ目1種、エウゲネオドウス目4種、オロドウス目1種、所屬目不明2種の計13種、全頭亜綱がベタロドウス目7種、コクリオドウス目9種の計16種である。時代別には、石炭紀から板鰓類3種、ペタロドウス類2種、コクリオドウス目4種の計9種、ペルム紀から板鰓類10種、ペタロドウス類6種、コクリオドウス類4種の計20種が産出している。

2.中生代軟骨魚類化石：最新の資料によれば、日本産の中生代軟骨魚類化石は、板鰓亜綱のみが9科17科38属63種に分類される。その内訳は、ヒボドウス目12種、ブチコドウス目5種、ラブカ目3種、カグラザメ目9種、ネコサメ目1種、ネズミサメ目28種、ツノザメ目2種、ノコギリザメ目1種、エイ目2種である。時代別には、三疊紀から板鰓類6種、ジュラ紀からは板鰓類5種、白亜紀には板鰓類49種が、産出している。図1に、日本産の中・古生代軟骨魚類化石の産出状況を示す。

3.研究課題：以上の現状から、以下のようないくつかの研究課題があげられる。

1)古生代軟骨魚類化石の分類と記載：ペルム紀の板鰓類とコクリオドウス類については記載がおこなわれているが、石炭紀の板鰓類とコクリオドウス類、ペタロドウス類については未記載の標本が多い。これらを分類・記載することが第一の課題である。また、大型の歯化石だけでなく、微細な歯や皮小胞の化石まで、研究することも必要であろう。

2)古生代軟骨魚類の生物地理学的研究：これらの化石を産出した地層は、かなり南方に位置していたことが推定されている。これらの化石を、その地質時代ごとに東アジアをはじめ世界の他の地域から産出している軟骨魚類化石と比較検討するなかで、その生物地理学的・生物地質学的関係について解明することが次の研究課題である。

3)中生代軟骨魚類化石の分類と記載：中生代サメ化石研究グループ(1977)などによってかなり記載はされたが、その後の資料も増加し、それらの記載が重複する課題となっている。

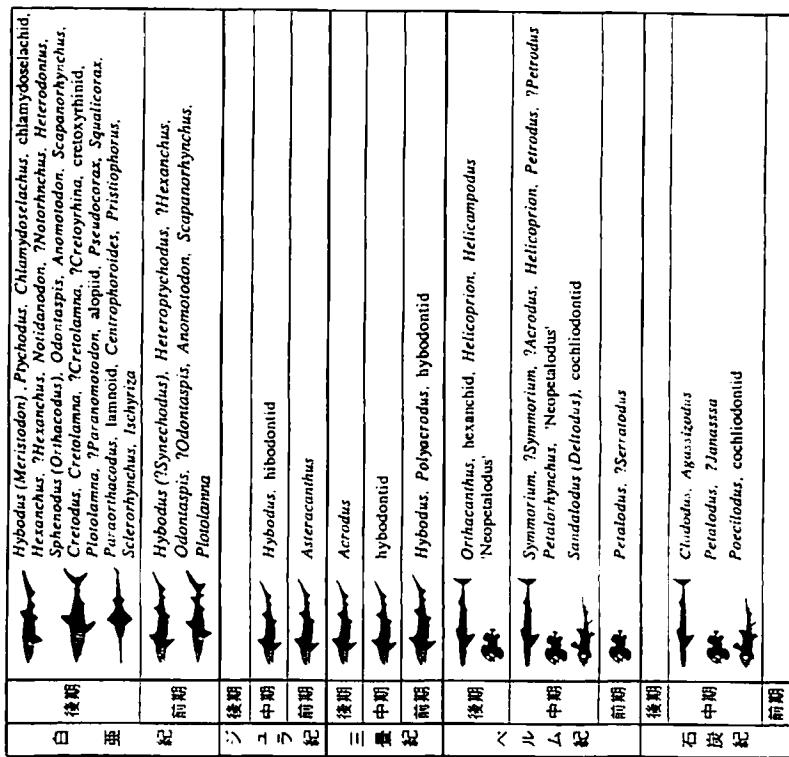


図1. 日本産中・古生代軟骨魚類化石の地質時代ごとの産出状況。

とくに、北海道の周東層群の標本は、各所に分散して保存されており、それらをまとめて記載・報告することが必要である。また、大型の歯だけではなく、微細な歯や皮小胞の研究も必要である。

4)中生代軟骨魚類化石の生物地理学的研究：中生代のヒボドウス類、カグラザメ類、ネズミザメ類など目ごとに分類を再検討して記載し、外國産のものと生物地理学的および生物地理学的に比較検討することも重要である。

5)軟骨魚類化石の復元に関する研究：歯や皮小胞の化石からその全身の姿を復元し、その堆積環境を推定して、古環境と古生態を復元することが必要である。

6)軟骨魚類の進化に関する研究：古生代から中生代をへて、新生代・現在までの軟骨魚類の変遷を明らかにする。同時に、歯の形態と構造の変化と食性・生態との関係をとおして、軟骨魚類の進化、とくに食性の多様化にともなって歯とその硬組織（エナメロイド・象牙質・骨）がどのように変化してきたか、を解明することが可能であろう。とくに、最も多くその歯化石が発見されるようになつている白亜紀のラブカ類は、現生が日本近海に生息しており、現生種の起源を解明する上でも、その研究が重要である。

\*GOTO, Masatoshi (Dept Anatomy, Sch Dental Medicine, Tsurumi University, 2-1 Tsurumi, Tsurumi-ku, Yokohama 230-8501)

Some problems on the Mesozoic and Palaeozoic chondrichthyan fish remains from Japan.

## 日本中生代～新生代軟骨魚類化石の研究の現状と課題

特にネズミザメ類を中心として。\*

## 矢部英生(新潟大学積雪地域災害研究センター) \*\*

国内における軟骨魚類化石の歴史は古く、例えば江戸時代の書物である木内石亭の『臺根誌』には、漸新統～鮮新統から産出が知られる *Carcharocles megalodon* (Agassiz) のものと思われる歯化石が記されている。また、国内の中生代～新生代の軟骨魚類化石に関する歴史は、1900年代以降に本格的な研究がなされるようになってきた(Yabe, 1902; Ishiwara, 1921; 徳永, 1927)。軟骨魚類のうち、国内で多産するタクサの 1 つであるネズミザメ目魚類を例に、これまでの研究を概観すると以下のようになる。

国内では、白堊紀以降の各地域の地層からネズミザメ目魚類化石が発見されており、これまで産出が知られている種類をまとめると、表 1 のようになる。また、ネズミザメ目魚類の化石については、これまで数多くの研究がなされたが、それらは以下のようによくまとめられる。

- 1) 記載分類に関する研究…富草層群産の化石の記載分類(長谷川・上野, 1967), 仙台地域産の化石の記載分類(Hatai *et al.*, 1974), 芦屋層群産の化石の記載分類(上野ほか, 1984), 端浪層群産の化石の記載分類(糸魚川ほか, 1985), 北陸地方産の化石の記載分類(Karasawa, 1989)など。
- 2) 化石群集に関する研究…国内における化石群集(後藤, 1972; 西本・糸魚川, 1977; 糸魚川ほか, 1985; 久家, 1985; Yabumoto and Ueno, 1994), 北陸地方における化石群集(Karasawa, 1989)など。
- 3) 化石の堆積環境に関する研究…千姫層産の化石の堆積環境(Yabe and Hirayama, 1988)など。
- 4) 生層序に関する研究…*Carcharocles* spp. の生層序(西本・糸魚川, 1977), *Carcharodon* spp. の生層序(Yabe, 2000)など。
- 5) 古生態に関する研究…*Isurus* spp. の古生態(Kuga, 1985)など。
- 6) 齧列群化石に関する研究…富岡層群産の *Paroodus benedeni* (Le-hon) の齧列群化石(後藤ほか, 1978), 富岡層群産の *Carcharocles megalodon* (Agassiz) の齧列群化石(後藤ほか, 1983), 土壌層群の *Carcharocles megalodon* (Agassiz) の齧列群化石(上野ほか, 1989), 千畳層群の *Isurus hastalis* (Agassiz) の齧列群化石(上野ほか, 1990)など。
- 7) 齧歯の形態変異に関する研究…中津層群産の *Carcharodon carcharias* (Linnaeus) と現生標本との比較(上野・松島, 1975), 上総層群・下総層群の *Carcharodon carcharias* (Linnaeus) の歯の形態変異(Yabumoto, 1984), *Carcharocles angustidens* (Agassiz) の歯の形態変異(Yabumoto, 1985)

表 1 日本産のネズミザメ目魚類化石一覧

オオワニザメ科 Odontaspidae <i>Odontaspis</i> spp., <i>Strialamia</i> spp., <i>Carcharias</i> spp., Odontaspidae gen. et sp.
ミックリザメ科 Mitsukurinidae <i>Anomiodon</i> spp., <i>Mitsukurina</i> sp., <i>Scapanorhynchus</i> spp.
ミズワニ科 Pseudocharcharinidae <i>Pseudocharcharias</i> sp.
ネズミザメ科 Lamnidae <i>Carcharodon</i> spp., <i>Isurus</i> spp., <i>Lamna</i> spp., Lamnidae gen. et sp.
クレトキシリナ科 Cretoxyrhinidae <i>Cretodus</i> spp., <i>Cretolamna</i> spp., <i>Protolamna</i> spp., <i>Cretoxyrhina</i> spp., <i>Protolamna</i> spp., Cretoxyrhinidae gen. et sp.
オトドウス科 Otorhinidae <i>Carcharodes</i> spp., <i>Parotodus</i> sp.
オナガザメ科 Alopiidae <i>Alopias</i> spp., <i>Paranomolodon</i> sp., Alopiidae gen. et sp.
ウバザメ科 Cetorhinidae <i>Cetorhinus</i> spp.
アナコラクス科 Anacoracidae <i>Pseudocorax</i> sp., <i>Squalicorax</i> spp.

- 8) 系統関係に関する研究…ネズミザメ目魚類の系統関係(久家, 1984), *Carcharodon* spp. の系統関係(Yabe, 2000)など。
- 9) 分類の再検討に関する研究…*Isurus* spp の歯化石の分類の再検討(Kuga, 1985), *Carcharocles megalodon* (Agassiz) の弘の復元(後藤, 1989), 神戸層産の *Carcharocles* spp. の形態変異(Yabe and Goto, 1996)など。
- 10) 歯・齧歯・椎体用語に関する研究…板鰓類の歯や齧歯に関する用語(上野, 1975; 久家・後藤, 1980; 矢部・後藤, 1999), 板鰓類の椎体に関する用語(久家, 1982)など。
- 11) 歯の微細構造に関する研究…*Carcharodon carcharias* (Linnaeus) の歯の微細構造(後藤, 1985)など。

なお、国内で発見されるネズミザメ目魚類の化石のほとんどは頭から遊離した歯であるが、その他にも *Isurus* spp. のものと思われる椎体, *Carcharocles megalodon* (Agassiz) のものと思われる椎体・椎鱗, *Cetorhinus* sp. 横耙も発見されている(龜井, 1969; 上野・坂本, 1984; 糸魚川ほか, 1985; 中川・安野, 1985; 上野ほか, 1990; Nishimoto *et al.*, 1992)。

近年、ネズミザメ目を含めた軟骨魚類の分類体系が見直されつつあり(Cappetta, 1987; Stahl, 1996), これまで国内で記載された化石についても再検討が必要である。また、国内には、軟骨魚類化石が多産することが知られていても関わらず、これまで研究がなされてこなかった産地も少なくない。本講演では、以上のような国内における中生代～新生代の軟骨魚類化石に関する研究の現状や問題点を紹介し、今後の研究課題について探っていきたい。

\* Present status and problems for the studies of Mesozoic and Cenozoic chondrichthyans from Japan : an example from lamnid sharks

\*\* YABE, Hideo Research Institute for Hazards in Snowy Arcas, Niigata University

中生代の板鰓類化石について  
—愛媛県田舎石灰岩（三量系）産の板鰓類化石を中心として—\*

山岸 悠（横浜国大・院・教育）\*\*

が確認された（追加調査分は未整理）。しかし、椎鱗の形態と、共産する歯化石との関連から同定を行うことはできなかった。また、椎鱗の形態の時代的変化と層序との相関関係が認められるという研究例（Johns 1996, 1997など）に倣って形態分類を試みたが、有効なパラメーターを見つけるに至っていない。

<cephalic spine とみられる化石>

頭部の棘（cephalic spine）と見られる化石については、Anisianの計3試料から28標本が得られた。一般に知られているヒボドクス類のcephalic spineの形態とは異なっており、全て *Arctacanthus* 屬のものと見られる。*Arctacanthus* 屬の産出は世界的に珍しく、グリーンランドなどから産出が確認されているものの、詳細が記載はされておらず、未だ不明な点が多いグループである（Maisay, 1982）。田舎石灰岩はそれに附する重要な資料になると考えられる。

◆田舎石灰岩の産出意義

田舎石灰岩の年代は、小池（1979, 1981など）の研究において、コノドント生層序により Smithian～middle Anisian-Carnian～lower Norianに对比されることが明らかにされている。その堆積環境は、岩相や古地磁気などから、低緯度の遠洋で、火山島に発達した礁の一部とみなされている。

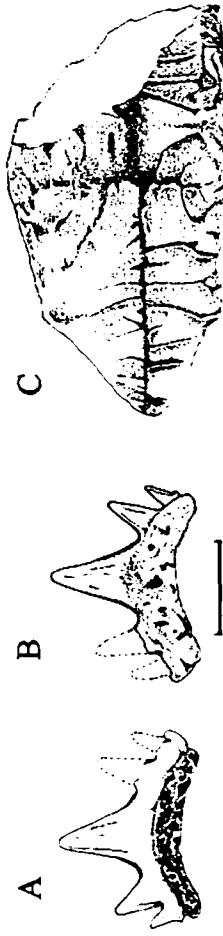
◆田舎石灰岩からの板鰓類化石産出

愛媛県東字和都城川町田舎上組に分布する田舎石灰岩（下部～中部三量系）から、板鰓類の歯および椎鱗の化石が多くに産出する。この化石については、後藤（1996）が産出を報告しているのみで、詳しい記載等は未だなされていない。そこで、これまでコノドント研究の際に抽出した未発表の標本を整理した結果、100 以上の歯化石と 500 以上の椎鱗化石を確認することができた。また、昨年、二度にわたり標本採集を行ったところ、さらに 250 以上の歯化石と多くの椎鱗化石、そしてヒボドクス類の頭部の棘（cephalic spine）と見られる化石を抽出することができた。日本の三量系から、これほどまとまったく数の板鰓類化石が産出する例は他に知られていない。標本の詳細な系統分類は未だ検討中であるが、ここで暫定的な報告を行うこととする。

歯化石については、Smithian～upper Carnian の計 34 試料から約 370 個の標本が得られた。大きさは歯牙骨大高 0.4～0.8mm、近墳に溝 0.8～1.4mm 程度のものが多い。これは、一般的なヒボドクス類や、国内の他産地から産出したヒボドクス類と比較しても、非常に微細であるといえる。形態観察の結果、いずれもヒボドクス目の *Acrodus* 屬・*Polyacrodus* 屬・*Hybodus* 屬に該当すると判断した。

<椎鱗化石>

椎鱗化石については、Spathian～upper Carnian の計 26 試料から、保存のよいものだけで約 500 個本数の充実や、より詳細な同定・比較が今後の課題であるといえる。



\*Mesozoic elasmobranch remains from Japan - elasmobranch remains from the Taho Limestone (Triassic), Ehime Prefecture.  
\*\*YAMAGISHI, Haruka (Yokohama National University, Faculty of Education)

fig: Elasmobranch teeth from the Taho Limestone, Japan. A-B, ?*Hybodus* sp. (Spaphian). Occlusal view. Scale bar=500 μm. C, *?Acrodus* sp. Lingual view. Scale bar=500 μm.

新生代の版鰓類化石——七尾石灰質砂岩層のアオサメ類を中心として—\*

水川夏麻（信州大）・野村正純（行政小）\*\*

<はじめに>

石川県七尾市に南北に細長く分布する、中部中新統七尾石灰質砂岩層からは、板鰓類のほか軟体動物類、腕足類、哺乳類などの多くの化石が産出する。中でも1980年に七尾市藤橋町（通称：岩舟）で行なわれた大規模な道路工事に伴う発掘で、3000点を越える化石が採集されている。

今回の報告では、これまで未発表のまま残されてきた七尾石灰質砂岩層産の板鰓類化石について報告を行ない、他地域中新統と比較した上で、「岩舟化石動物群」の位置付けを明確にする。また、アオサメ属の一種で世界的にも記載の少ない、*Isurus planus* の産出が多い点に触れて、本種の特徴や特異性についてまとめる。その上で、アオサメ類の記載計測学に関する問題点を挙げ、改善のための提案などをおこなうことを目標としている。

<岩舟産板鰓類化石>

*Squalus*, *Dalatias*, *Squatina*, *Odontaspis*, *Carcharodon*, *Isurus*, *Galeocerdo*, *Carcharhinus*, *Negaprion*, *Myliobatis*, *Rhinoptera*, *Dasyatis*

12属・合計1007点

Karasawa (1989) は、北陸地方中新統-鮮新統-更新統の、黒瀬谷累層～大桑累層から産出する化石について、7つの群集に分類している。七尾石灰質砂岩層は *Isurus-Carcharhinus-Eugomphodus* 群集に相当するとされた。岩舟標本を単純に数で比較すると、最も多いのが *Carcharhinus* であり、次いで *Isurus*, *Odontaspis* の順になっている。

七尾石灰質砂岩層堆積当時の環境としては、*Myliobatis* や *Rhinoptera* を含んでいたことから熱帯～亜熱帯の、浅海～長海水相という環境が復元される (Karasawa, 1989)。

\*: Fossils of Cenozoic Elasmobranchs - *Isurus* from the Middle Miocene Nanao Calcareous Sandstone.  
\*\*: Natsuso Suitsu (Shinshu University) · Masazumi Nomura (Ariso Elementary School)

<アオサメについて>

七尾では *Isurus Planus* が卓越し、*I. hastalis* と *I. desori* がそれに続く。*I. planus* の世界的な産出は少ないとされている。糸魚川ほか (1985) では「端浪層群 (下部中新統) からの産出はない」、Cappetta (1987) では「カリフォルニアと日本の中新統—北大西洋沿岸からのみ産出」とされる。また、上野・植松 (1984) は「*I. planus* は *I. hastalis* と混同された恐れもある」ことを指摘し、山形県梵字川層の極めて狭い範囲から350点を越えるアオサメの歯化石が産出し、*I. planus* が優勢であることを報告している。

*I. planus* の分布は、中期中新世の大平洋沿岸圏、さらにいえば日本海側に限られるのではないかといった意見もある。それは本当なのであろうか。また、上野・植松 (1984) が指摘したように、アオサメ属内の他種と混同されている恐れはないだろう。*I. planus* の歯幅が広い・咬頭付近まで歯幅があまり狭まらない・遠心側方向に大きく屈曲する・唇舌方向にほとんど屈曲せず、ほぼ平行である…などの記載的特徴を持つ。そこで、これらの歯高や歯幅、歯の屈曲に関する計測値をもとにし、*I. planus* を特徴付けるような基準数値が設定できるかどうか検討中である。数値で歯の形態を表現することができれば、見た目に捕われず客観的に種の分類をする手がかりになるのではないかと期待する。

*I. planus* の歯は、歯高の削に歯幅が広い・咬頭付近まで歯幅があまり狭まらない・遠心側方向に大きく屈曲する・唇舌方向にほとんど屈曲せず、ほぼ平行である…などの記載的特徴を持つ。そこで、これらの歯高や歯幅、歯の屈曲に関する計測値をもとにし、*I. planus* を特徴付けるような基準数値が設定できるかどうか検討中である。数値で歯の形態を表現することができれば、見た目に捕われず客観的に種の分類をする手がかりになるのではないかと期待する。

## サメ類の全身の化石 別所層産の深海ザメの化石を中心として

小池由一（信州新町化石博物館）・大江文雄（愛知県立尾北高等学校）

軟骨魚類化石は軟骨や体の軟体部が保存されにくいため、分離した歯・棘・皮小歯（dermal denticle）・椎体としての産出が一般的で、全身化石として発見することはまれである。

近年、椎体ならびに棘そして皮小歯の集合配列と体の形状(margin)が観察できる皮膚がそのまま保存されたツノザメ類化石標本を、長野県南安曇郡豈町に発達する中新統別所累層より3個体採集した。このような産出例は外国では多く知られているが、国内では最初の発見と考えられ、堆積環境を考える上でも極めて貴重な標本といえる。

これらの標本は小池・大江（1997）が皮小歯の形態的特徴からイチハラビロウダザメ属 *Scymnodon* sp. (2個体) やカラスザメ属 *Etmopterus* sp. (2個体) と同定した。今回は種レベルの同定を行うために、皮小歯の形状が酷似する現生種イチハラビロウダザメ *Scymnodon ichiharai* (Yano and Tanaka, 1984; TMFE-78, 1875)との比較検討を行った。

### 別所累層産魚類化石群

軟骨魚類化石は、豊科町中谷に露出する中新統別所累層最上部のラミナの発達した暗灰色泥岩から産出した。また共出化石はアオサメ属・メジロザメ属・ヨロイザメ属などが産出している。

硬骨魚類化石に関しては、ニシン科・ハダカイワシ科・ソコダラ科・サヨリ科・トゲウオ科・カマス科・アジ科・スズキ科・タイ科・クロタカマス科・サバ科・タチウオ科など13科18属20種を共産し、現生魚の種属を基に判断される棲息環境は水深200mまでの大陸棚もしくはその周辺、斜面並びに浅海表層帶またはそれより以深の中深層帶の上部と考えられる（大江・小池, 1998）。

化石の産状  
標本は頭部と尾部の一部が欠損したものであるが、第1・第2背鰭棘と椎体が良く保存されたものである。椎体は鼓型で約30cmにわたり連続し、第

1背鰭棘と第2背鰭棘間に35個が確認できる。皮小歯は互いに一部を被覆し合って重なり全体に見られるが、胴体と尾部では保存状態が異なり、胴体側では菱形を呈した基底板が見られ、敷石状に配列するのが観察できる。また、歯冠の後方は三尖頭が認められる。尾部の皮小歯はハスの花弁状であり、前後方向(longitudinally)に隆起線(ridge)が3~4本認められる。

### 現生種の皮小歯

駿河湾産イチハラビロウダザメ (TMFE-78 female, TMFE-1875 male) の第1背鰭棘下3力所(B1~3)・第1と第2背鰭棘の中間位置3力所(B4~6)・第2背鰭棘下2力所(B7~8)・尾部1力所(C2)の皮膚の各部位について、皮小歯の形態と配列について観察を行った。以下に特徴を述べる。

**TMFE-78 female** : B-1,B-4の皮小歯は中央部のものと比較して、やや横向が小さく、縦方向が大きい。また形状はハスの花弁状を呈し、各部位においても差異は認められない。B-8では梢円形を呈し特徴的である。この傾向は雄の個体においても同様である。皮小歯の後縁は3~5本の鋸歯状を呈する。椎体数では第1背鰭棘と第2背鰭棘間に35個が確認された。

**TMFE-1875 male** : 皮小歯の形態は雌と同様であるが、後縁は4~7本の鋸歯が見られ、雌のものよりも強い。皮小歯の基底板は菱形を呈する。

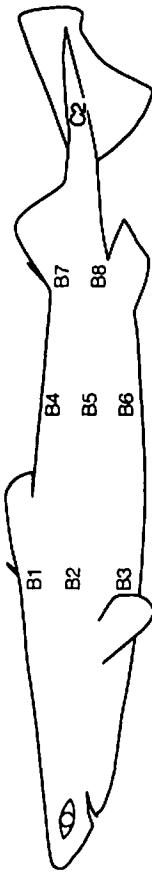


図 観察部位

### 検討結果

化石における歯冠の隆起線の発達状況を詳細に検討すると、TMFE-78の第1背鰭棘下の体側面皮小歯にきわめて近い形狀を示す。さらに、椎体数が第1背鰭棘と第2背鰭棘間に35個が確認されたことから、全身化石が *S. ichiharai* と基本的に一致することが判明した。

性異常歯はその歯1本のみの外傷によって形成される直接異常歯と、歯中の歯をつくる組織自体が外傷を負うことによって形成される間接異常歯に分けられる。先天性異常歯は遺伝学的な欠陥によって生じる遺伝学的異常歯と、化学物質などが高濃度に蓄積されることで、頸骨上層部の軟骨腫や歯瘤の病変化などから引き起こされる病理学的異常歯の4つのタイプに分けられる。また、間接異常歯は歯を発生させる機構自体に問題を起こす発生機能障害型と、機構自体に問題はないが、歯族すべてにわたって形成を阻害させてしまうような形形成障害型の2つのタイプに分けられる。

サメ類の異常歯に関する古病理学的・古発生学的考察\*

金子正彦（加須古）\*\*\*；後藤仁樹（柳川七郎、解説）\*\*\*

異常歯であるか個体変異であるかは、大量の標本の中で同類の他の物と比較し、とびぬけた形態の異常を有するか否かによって区別される。サメ類の異常歯に関する最初の報告は Andre(1784)で、歯族全体にわたる2つに分割された *Galeocerdo cuvieri* の左下顎歯が紹介された。歯元列深部の異常歯の分割部にアカエイの尾棘片が刺さっていたことから、以後、正常な歯が異常歯に置き換わっていったものと考察している。後に Gudger(1937)はこの異常歯はアカエイの尾棘片が歯の発生組織をほぼ2つに分割したと述べ、同様の異常を示す *G. cuvieri* (原著では *G. ligatus*) や *Carcharhinus limbatus* のなど3個体の頸歯歯本を報告した。

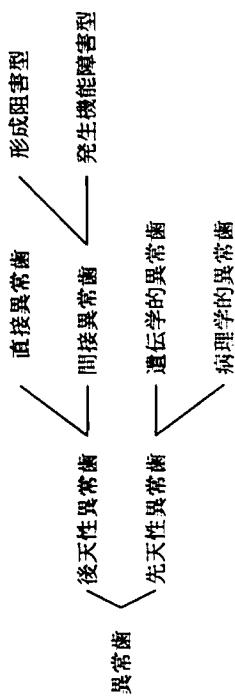
「よん」、アリカラ吉田國立博物館の大量的の頭骨標本を調査し、*Chlamydoselachus anguineus*, *Carcharhinus* sp., *Carcharhinus melanopterus* (原著では *C. commersonii*)、*G. cuvieri*などに歯列の異常をもつ頭骨標本を探し出した。*Chlamydoselachus anguineus*は、近、遠心の頸歯と比較するもの、近遠心の頸歯と同様の大きさをもつもの、1列または2列のあるはずのない所に発生した歯族を有するもの、または半分の大きさの二重歯族をもつという異常であり、その要因は内分泌的な変動に違いないと述べている。*Carcharhinus* sp. は二重歯族の位置の異常であり、*C. melanopterus*(原著では *C. commersonii*)は左上顎第6、7歯の歯族全体に形態的な異常があり、第7歯の歯族の歯元列根深部に歯軟骨の奇形や歯代存や歯族の位置の異常であり、*G. cuvieri*は前述の異常歯のほかに咬頭が2つに分岐し第7歯の歯族全体に形態的な異常があり、第7歯の歯族の歯元列根深部に歯軟骨の奇形や歯代存や歯族の位置の異常であり、*G. cuvieri*は前述の異常歯のほかに咬頭が2つに分岐し歯を示し、歯がまだ硬化する前にアクシエンントが起こったと予測している。近年、金子(1997)は、秩父盆地中新統産出の *Hexanchus* 属歯化石の歯列解釈を行い、歯上の齶の位置を決定し、その歯式を  $D=P\_L9A2L9P\_P\_LM6IL6P$  と決定した。その際、9本の下顎正中歯の歯冠は、きわめてバリエーションに富むことを報告した。そのバリエーションには別される2つのパターンがあり、そしてそのパターンから逸脱する1つの異常歯が見いだされた。また、側歯においても異常歯が認められている。また、近年、国際ミネラルフローラニアなどで多くの異常歯が出品されたことや、インターネットを通じ直接海外から、サメの歯化石標本を入手やすくなつたことなどから異常歯を見る機会が増加した。

そこで演者らは、埃父盆地中新統産出の *Hexanchus* sp., モロッコの始新統産出の *Oiodus obliquus*, サウスカロライナの漸新統産出の *Carcharocles angustidens*, ノースカロライナ・オーネークリークの中新統産出の *Carcharhinus* sp., フロリダ・ベニスピーチの中新統産出の *Carcharhinus binarginatus*などの化石種, 千葉県銚子沖で捕獲された *Hexanchus griseus*, *Carcharhinus obscurus*, *Carcharhinus limbatus*などの現生種, あるいは Gudger (1937), Nolf (1988), Gordon (1990) ほかに記述された異常歯について, 齒の異常部分を検討し, 異常の発生する要因について考察した.

1. 異常歯は形成する過程によって, 先天性異常歯と後天性異常歯に大別される. 後天

KANTEI Matsukita 016-30 Matsukita Yamagata Saitama 347-0066

• GOTO Maricopa, Dini, Amanza, Sot, Dini, Yalla, T...  
• GOTO



2. 後天的異常歯には、歯根にアクシデンツの痕跡を残さない場合と残す場合がある。など、さまざまな形成障害の程度がある。エナメル器は、口腔粘膜上皮由來の歯垢を構成する咀嚼扁平上皮から形成される。その内部には咀嚼細胞が集まって歯乳頭が形成される。エナメル器基底層の内エナメル上皮の細胞が背丈を増して、高円柱で、核が基底側に位置するエナメル芽細胞に分化し、歯乳頭の内エナメル上皮に面する細胞も象牙芽細胞に分化する。歯の硬組織の形成は、エナメロイドの形成から始まり、つづいて象牙質の形成、歯根部の骨様組織の形成へと進む。傷、破碎、切断などを起こすようなアクシデンツが、歯根まで及んだかによって、形成された歯に見られる異常の及ぼす範囲と程度が決定される。すなわち、エナメロイド形成にならエナメロイドに損傷が生じ、象牙質形成時なら象牙質まで形成異常が起り、歯根にも形成異常が生じると考られる。

3. 今後も数多くの異常歯が発見されることが予想される。近年、日本海海域における放射能汚染物質の不法投棄の報道もあり、放射性物質やダイオキシンなどの有害物質の高濃度汚染が要因となり歯壠の病化、頸軟骨の変形や軟骨腫などの異常が原因で形成される異常歯が発見される可能性も考えられる。

個体発生は系統発生の歴史性を反映するので、その発生は個体発生の一部を占めるのみである。しかし、歯の形態は食性などの生態と密接に関連し、しばしば個体や種のレベルでも特徴的な形質となる。また、軟骨魚類の化石の多くは単離なので、現生の歯の構造と発生との比較がとりわけ注目される。外骨格要素である橋鱗との相同関係も重要な要素である。

#### 歯の組織構造

板鰓類の歯（硬組織部分）は一般的に象牙質と歯冠を覆う高石灰化層のエナメロイド(enameloid)、骨様組織である歯根よりもなる。象牙質の組織は多様で、骨様象牙質や真正象牙質、歯壁象牙質が認められる。エナメロイドは哺乳類のエナメル質によく似た無機結晶が大部分を占める高組織で、F<sup>-</sup>濃度が高いfluorinated carbonate-apatiteによって構成される(Miake et al., 1991)。

全頭類(ギンザメ類)の歯は歯板となり、骨様組織に高石灰化層のブレロミン(plerommin)が埋め込まれている。ブレロミンは whitlockite の結晶で構成される(Ishiyama et al., 1984)。

#### 歯の組織発生

エナメロイドは歯胚上皮細胞(内外エナメル上皮細胞)と間葉由来の象牙芽細胞の両者の関与によって形成される。主にエナメル芽細胞(内エナメル上皮細胞)によって形成される両生類以上のエナメル質とは大きく異なっており、この群細胞は歯胚上皮細胞の歯の組織形成への関与の発展過程について研究材料を提供する。

微細構造からみると、エナメロイドの有機基質は象牙芽細胞に由来すると考えられる。さらに、象牙芽細胞に由来するチューブ状小胞に最初に結晶が出現する事から、初期石灰化も間葉側の細胞に制御されている、と思われる。形成後期のエナメロイドでは結晶の数の増加と成長が起こる反面、有機基質が分解・脱却されていく。内外エナメル上皮細胞にはこの時期に豊富な細胞小器官が認められ、吸収を示唆する内外エナメル上皮細胞遠心端の膜の陥入も観察される。後期では象牙芽細胞は主に象牙質の形成にたずさわり、内外エナメル上皮細胞がエナメロイド形成に関与するようになる。

#### 文献

- Ishiyama,M et al., Arch Hist Jpn, 1984.
- Miake,Y et al., Calcif Tissue Int, 1991.
- Sasagawa,I, Connect Tissue Res, 1995.
- Sasagawa,I, J Morph, in press.

## 歯と皮小歯の進化遺伝学－軟骨魚類研究の意義－

木曾太郎（大阪市工研）

軟骨魚類については系統的な議論も盛んであるが、また分子生物学的な関心も高まっている。そこで軟骨魚類を研究することの意義を進化遺伝学的な観点から、具体例を紹介しながら示していただきたい。

これまで特にネズミザメ目とメジロザメ目では形態と分子の両方から系統が調べられていて、化石のデータを加味した統合的な系統関係が得られている (Martin et al. 1992)。このことは進化の研究をする上で十分過ぎるくらいの好条件を提供してくれる。これらの二つの分類群間で大きく異なる形質として、歯の象牙質の構造があげられる。メジロザメ目は我々哺乳類と同様な正象牙質を有しているのに対し、もう一方のネズミザメ目は骨様象牙質である。ところが板鰓類の中には同一個体中に両タイプの象牙質を有するものもある。このことは、メジロザメ目とネズミザメ目の分岐点でそれ一方の発生メカニズムを採用したことを見極めている。

象牙質の発生遺伝学的研究は、大きなか分類群を持つ付ける形質の進化という問題に光を当てるることになるのである。

板鰓類に関する脊椎動物に特徴的な免疫システムの進化を目的で抗体産生機構についての分子生物学的研究が行われてきた。そこで分かつてきただけでなく、板鰓類が我々哺乳類と対照的な抗体の産生方法を採用していく、遺伝子の再配列を伴わずに予め多数の遺伝子のセットを行しているというものだった。これは、脊椎動物の進化におけるゲノムの変化のし方に一つのビジョンを与えてくれると考えられる。

板鰓類に関して目立つ形質はやはり皮小歯の存在である。この皮小歯については以前から歯との相同意性という観点から板鰓類を対象として研究が行われてきた経緯がある。両者の発生を形態的に調べた結果は多少の違いがあるにせよ、構造的な類似性をよく反映したものであった。共にエナメロイドの外層と象牙質とから構成されているのである。さらに両者の類似性は生物学的な分析によつても確かめられていて、有機基質の組成および無機元素の分布は同等であつた。すると次に興心がもたれるのは二つの器官の発生に関する遺伝子の異同であろう。このことは早急に調べなくてはならない。なぜなら、毛や羽毛、歯、そして四肢について調べられた発生上の因子（遺伝子）は共通のものが多く、特にこれらの器官形成に決定的な関与をする遺伝子が同じであるという重要なことがこれまでに行われてきた数多くの研究から分かってきたからである。もし皮小歯が歯と同様の遺伝子カスケードによって形成されているのであるとすれば、形作りという観点から毛や羽毛とも進化的な関連性が浮かび上がってくる。しかし、系統の議論を飛ばして、毛が皮小歯に由来するというような単純な発想をしては問題のポイントを見誤ってしまう。何故なら、軟骨魚類は哺乳類とは系統的に祖先—子孫関係にあると考えられないからである。むしろ隔壁の突起物を形成する潜在的な能力が広く脊椎動物に

存在するとした上で、同じ突起物を形成するときの質的な違いをもたらす進化遺伝学的な研究、つまり皮膚の進化的変化に研究の焦点を合わせることが重要である。しかし、皮小歯の研究は単に体表にある歯と同様な突起物の研究というだけではなく、歯の形成に関わっている遺伝子が全体そのものの形成でも重要な役割を果たしていることを考慮するならば、同じ遺伝子群を何度も用いるという脊椎動物の形態形成が見せる特性的ようなものが読み取れるかもしれない。この特徴を土台にして形態形成の全体像を構成し、脊椎動物における形態の進化の変化を占生物学的、系統学的な情報と組み合わせながら、過去に起つた突然変異の累積として跡付けるといったことも可能ではないかと考えられる。ここに初めて形態進化はこれまでの粘土細工のような形自身の変化としてはなく、形を作る手続の存在も非常に興味深い。上述にあるような発生に与する遺伝子のことを念頭においてみると、皮小歯を仲立ちとして陸上脊椎動物の系統の中にサメの仲間の歯について言えば、歯齒の存在とともに、皮小歯を仲立ちとして陸上脊椎動物の系統の中に示唆的な関係を見ることができる。それは、主竜類に見られる羽毛のフラクタル的な構造と、やはり主竜類の仲間に散見される縦縫は上皮の張り出しといふ点で発生的連関を示していないだろうか。両形質の分布については、互いの包含関係が明白とは言えないために多面的な効果であると断定し難いのではないか。とはいえ、歯齒はどのようにして形成され得るのか詳細な検討が行われなければならない。この研究にとって板鰓類は対象としてうつてつけてある。

その上で、皮小歯の咬頭は歯齒なのか、それとも咬頭なのか調べることが重要である。板鰓類に見られる歯齒や皮小歯の咬頭について検討することはただ單に板鰓類の進化を明らかにするというだけではなく、脊椎動物全体の形態進化の遺伝的基礎を明らかにする道筋を示すことにもつながるわけである。

さらには広く脊椎動物を見渡してみると、興味深いことに気付かされる。陸上脊椎動物に限つて見ると、装甲を発達させたかなりの動物については歯が食器であるものが多い。カメ、アルマジロ、一部の両生類、一部の主竜類である。これも正確には必ずしも分割群的に必要十分という関係ではないようだが。しかしこの関係はとても興味を呼び起こしてくれる。なぜなら、絶滅した無頭類の多くが甲冑を纏っていたことはよく知られているが、これらの動物には当然のことながら歯は存在しない。無頭類には頭が無かつたからだとも考えられるが、絶滅した頭口類のうち板皮類も非常によく発達した装甲を有していたながらきちんとした歯を持たないといふことは興味深い。このことは、原始的な脊椎動物に関してても、歯と装甲の相容れない関係が当てはまる可能性を示唆している。この関係が、選択の結果であるという考え方もできるし、また一方で発生上の何らかの規則によって形態変異の出方が限定されていると考えることもできる。いずれにしても、発生遺伝に関する研究が重要であることは言うまでもない。そのような点から、装甲を持たず、多くの歯を有するということで安定してきた板鰓類は研究対象として関心が持たれるだけではなく、装甲と皮小歯の構造的な関係を考慮するならばその対象としての意義はさらにつき大きい。軟骨魚類の歯と皮小歯の研究は、選択と変異の関係という進化の基本的問題や、原始的な脊椎動物の発生に関する光を当てるものである。

# 21世紀の自然史教育

—古生物学会からの提言—

世話人

森 啓・矢島道子

2001

矢島道子（東京成徳学園）

私は、「21世紀は自然史の時代」と声を大にして主張したい。この主張を支えているのは、まず、1にも2にも自然史はおもしろいということである。そのおもしろさを一方では生涯学習にとりくもうとしている初老の人々に伝えたいし、他方で、どちらかといえば混沌の時代を生き抜いていかねばならない子どもたちに伝えたい。機は熟していると思えるからだ。

## 学習指導要領に「自然史」を明確に載せる

理科離れが言われて久しいが、教育現場での手応えは、いろいろ問題はあるけれども、子どもたちは、生き物は好き、野外へ出るのは好き、実験は好き、そして、勉強は嫌い、テストは嫌いである。この子どもたちにどんな教育が与えられているのであろうか。高校の理科には2003年度から新学習指導要領が施行される。新学習指導要領のどこにも自然史の文字はない。総合学習で博物館に行つてみようということは、たくさん書いてあるが、何のために博物館に行くかはどこにも書いていない。中学の学習指導要領に「生命の尊重や自然環境の保全に関する態度が育成されるようにすること」という一文が入ったのに、自然史系博物館とも明記されていないのである。

## そつ隊の機

難が明から解らうとするその時に、親鳥がちょっと卵を啄いて助けることをいう。親鳥はどうやってその時を知るのかよくわからないが、絶妙である。そ啄の機とは教育の神髄の一つである。子どもが自然史をおもしろいと思つたときには教導がなされるべきである。

現行教育に自然史が明確化されていないのに、自然史に関する科学の研究者たちは少しずつ育っている。どこで自然史にめざめたのだろうか。どこかで、幸運にも、なんらかのきっかけに出会つたに違いない。昆虫採集？ 化石産地に近かった？ おもしろいテレビ番組？ おそらく、一番大きなかかけは、自然史のおもしろさを知つているよき指導者に恵まれたのだろう。

## 今こそ自然史を

自然史の先進国である欧米では現在「自然史の時代」という大きな声は無い。にもかかわらず、欧米と日本の自然史の歴史を振り返って、あえて日本で「自然史」を強調したい。

自然史は、もともと人間と自然とが問い合わせたり、答えた対話が積み上がつてでききたものである。人間自身が自然と一緒にとなつていた頃から、だんだんと自

分自身を客体化してきた歴史でもある。多くの自然科学の母胎となつている。にもかかわらず、そのような認識は残念ながら、日本には根付かなかつた。  
現代の生物学では、すべての生物に共通なものとして細胞をとらえ、研究はどんどん細密になり、遺伝子からゲノムへと進んでいる。まるで原子論のように、あたかも生物も物理化学的にとらえることができるという保証をえられたかのように進んでいる。しかしながら、多様な生物を理解することこそ、もっと大切なことであるという認識をうち立てねばならないのではないか。あたかも、生物学が機械論と生氣論で長い間論争し続けてきたその延長線上に今の生物学も依然として存在しているかのようない様相を呈する。地球環境の危機が叫ばれている現在こそ、自然史の重要性が増していくのではないかだろうか。

## 今こそ自然史教育を

機は熟しているのである。各地の自然史博物館には欧米の自然史を学んできた学芸員がいる。自然史に関連する学会連合も存在し、活動を始めている。自然史のおもしろさを、普通の人々が少しずつ気づき始めた。子どもたちは、何のためかわからないまでも、博物館を訪問する機会がうんと増えれる。

人間が長い時間かけて築いた自然史には、膨大な知恵と知識がつまっている。多くの生物の名前を知つても、それは自然史のおもしろさが伝わつたことではない。でも、ある程度の知識の集積がなければ何事も始まらない。この知識に導かれた興味が、さらに興味を生んで、もっと自然を調べてみたくなる。ごく普通に見える身の回りの自然が新しい様相を呈してくる。この興味がもつと高ければ、もつと学問的に自然史の中へ改めいろいろと、自然史科学に新しい世界を構築せんと子供たちを動かしていくこともある。また、今の教育に必要なのは、いかにして感性の豊かさを身につけさせるかであり、そのためには自然史教育は重要である。

21世紀には、今よりもっとおもしろい自然史を作つていこうではないか。衣食足りて礼節を知るだけではなく、自然史のおもしろさも知るのである。自然史に興味があることを知つたら、それを多くの人に伝えていこうではないか。自然史に関連する学会はもっと教育界に伝えたらよい。自然史博物館はもっと行動したらしい。自然史のおもしろさを知つた人々が、ひそやかに、だが確實に、声援を送るであらう。

原動力は、おそらくヒトだけが持つ科学的探求心であったに違いない。このようないくつかの事実である。しかしながら、日本の博物館は今のところそのような意味での自然史教育の場にはなっていない、と私は思う。博物館は、たしかに自然事象に興味を持たせるきっかけを与えるが、自然史科学の未解決問題との能動的な出会いを通じてしか喚起され得ない。日本の博物館は、それを可能にする教育のシステムを未だ持つことができずにいる。また、大学等の教育機関にあっても、こと自然史科学に関しては今やかなりの部分が過去の研究のコンセンサスを受動的に伝授するに過ぎないものとなっているという。一方で、同じ自然史科学でありながら例えば分子生物学や進化発生学は、ダーウィン以来の「古くて新しい問題」に対して新たな視点による新たな地平を目当たりに示し、未解決問題を能動的に思考させる場を作りだすことに成功しているように見える。21世紀の自然史教育を再構築しようと考える時、こうした状況を見渡しながら、私たち自身はいったいどのようなきっかけで自然事象に科学的な興味を持ち、どのような理由で自然史を科学の対象として迫及するようになったのか、今改めて分析しておく必要があるのではないか。

#### 知的好奇心と科学的探究心

自然史科学に代表される基礎科学の分野は、一般に「読み書き算盤」のような実学とは対極の位置にあるといわれる。また、それが故にこのような分野の認知は、しばしばその時代あるいはその社会の文化水準に強く影響を受けるともいわれる。そのような学問分野でありながら、それを本質の時代より連續と支え続けてきた

中尾直樹（国立科学博物館）

自然史科学を持つている研究者は、はたしてどのようなきっかけで自然史の世界に興味を持ち、その学問的関心を育ててきたのだろうか。ある研究者にとって、それは子供のころに触れた凶獣やテレビ番組、教科書、あるいは博物館だったかもしれない。ある研究者にとって、それは良き指導者との出会いだったかもしれない。自然の事象に対してとりわけ好奇心に満ち溢れる者は、知らず知らずのうちにあるいは必然的に自然史科学の世界に引き込まれていくものなのかもしれない。しかしながら、自然史に対する関心を単なる「興味」の世界にとどめることなく、「科学」の対象としてその最前線を作り出してきた研究者は、その端結にたどり着くまでのある時期に、自らの認識を越えるような科学の世界を目の当たりにして、必死に努力してそこに到達しようと自らの意志で勉強した時期があったはずである。このような研究者にとって、自らの認識を越える世界の存在に気づくきっかけとなつたのは、はたしてどのような自然教育だったのだろうか。

# **21世紀の古生物学**

統一テーマ：21世紀の古生物学  
司会人：北里 洋（静岡大・理・生物地球環境科学）

21世紀を迎え、日本の科学は、国際標準を基本とした競争型研究体制になること、そしてまた、研究成果を社会へ還元することとアカウンタビリティー（説明責任）を要求されている。こういった世知辛い風潮にあって、古生物学はどのように自己主張をして生き残り、否、発展させていかなければならないのだろうか？本セッションでは、関連科学の大きな流れとの関わり、社会との関わりの視点から3名の方に提言を述べていただき、これから古生物学のありかた、研究体制、そして教育の機会の確保などについて議論を行いたいと考えている。

古生物学は、19世紀から20世紀にかけて、自然史科学の中心の一角を占めていた。その間に、豊かな自然を記述し、自然の時間的な変遷を説明する基本的な手法は完成されたものとなり、ブレがない。そのため、古生物学は地に足がついた、健全な記載科学として発展してきた。しかし、このことは一方で、演繹的にモデルをたて、それを実験によって証明するよう研究スタイルを変えてきた周辺の自然科学からは遊離する結果となった。古生物学はこのままでいいのだろうか？従来の古生物学の手法とその論理、そして外に向かって発信する情報の質を見直し、再評価する時期に来ている。とくに、地球科学と生物学との狭間にあって、どう双方とかかわるのかが問題となる。地球科学や生物学からは、地球生命科学、生命誌などの名前で、地球と生命とが共に関わり進化する姿を理解する試みが始まっている。

地球や生物の現在とその変遷を辿ることを通じて、自然の成り立ちと仕組みを学ぶ場所が、自然史博物館である。もちろん、古生物の展示は自然史博物館の中心にある。市民は、展示の目玉である恐竜やさまざまな絶滅生物の化石を見て、太古の生物に思いをはせ、生命の神秘を感じる。そして、子供達は、皆、恐竜好きである。このように考えると古生物学は永遠であるように見える。でも、博物館の役割はこれだけだろうか？地球とそこに暮らす生物の活動と相関およびその変遷史を理解する中から、地球と生命がはぐくんできた地球環境が危ういバランスの上に成り立っていることを学ぶ場でもある。また、博物館に収納されているさまざまな標本類は、人類活動の影響を受ける以前の自然を残す貴重な資料であったり、人類による自然の改変記録を残した生活資料であったりすることも忘れてはならない。こういった試料をもっと積極的に分析・解析してもよい。活用されない標本は、読まれない図書館の本と同じだからである。

地球温暖化、生物多様性の減少、干潟の消失とその環境への影響。現在、地球規模で起こっている社会問題のテーマは、かつて生物たちが経験してきた環境変動の再現である。今こそ、地球史を生き抜いてきた生物の歴史について、現代の視点を持って、熱く語るべきではないだろうか。

自然史系博物館において、もつとも人気のあるのは古生物の展示であろう。生物でありながら石と化して残っているのがとにかくすごい。現在の生物からは考えられない生物がいたというのもすごい。生きていた様子を復元してしまうのもなんだかすごい。発展と絶滅を繰り返しながら、ほぼ40億年にわたって進化してきたといふのも信じられないほどすごい。これほど好奇心と疑問とがあふれて興奮できる世界はないのではないか、とはいへ、多くの博物館の展示が、学校教育からの要請もあって、時間軸に沿って化石を並べて生物の変遷史を解説するという教科書的なものである。最近ではより生物として扱った展示がみられるようになつたが、実際にそのような表現に適切な実物資料を集めるのは難しく、おそらくどこハンズオンと称する参加型展示を通じた疑い体験などで、つい頑張って高齢化した要求に応えようとしてしまう。しかし、テレビには既に飽き、ゲームには慣れっこで、テーマパークでも物足りない世代にとって、そんな工夫はとくに目新しいものではない。博物館では、黙つて動かなければどちらも多彩で珍しい実物標本の方が、むしろ何かを語ってくれる。世界中の博物館は、隕石や岩石鉱物から、いろいろな時代の化石、古人骨、あらゆる種類の動植物や菌類、人類が開発してきた科学実験装置や観測機器まで、科学研究の証拠となつたものを中心に多岐にわたる資料を収集する努力を続けている。太陽系の誕生はじまる地球史から、生物の進化と多様性、さらには人類社会の動向まで、人類が果いてきた文化の一端を保存して次世代へ継承しようとするのが、自然史系博物館の使命だからである。どの標本も再現性のない現象を記録した情報の塊で、収集当時の最新科学・最新技術による研究成果を反映している。それは将来にわたって発見が期待される研究資源でもある。ところが、このことは目先の利益を生まないせいか、社会的にはほとんど認知されていない。博物館の特有な表現方法として展示があるために、博物館はやはり展示館と考えられている。また、質問するところが多くて便利なところで、かついろいろな普及教育活動を通してサービスをしてくれるところだとも思われている。最近では博物館は文化的シンボルであるだけでは許されず、一般社会や行政および学界からさらなる社会貢献が期待される傾向にある。

また、継続して資料を集めることの重要性も、実はほとんど理解されていない。收藏庫の確保は多額の予算が必要であることから、保存するのは1種につき1点、場合によっては研究結果の文字画像情報だけでよいという意見さえある。しかし、当然のことながら、文字画像は作成時点のデータ以上の中にはならない。実物標本であれば、新しいデータをつくりだすことができ、さらになにかが発見されることもあり得る。たとえば、生層序学の年代決定に有效地に利用された微化石が、殻の安定同位体比から古水温の推定が可能になつて古環境変動の研究に利用されたように、分析手法の技術革新が新しい情報を提供してくれるのである。また、環境汚染がいつはじまつたか、あるいは核実験よりも古いは核実験より前の大気や海洋の同位体比は、といった問題なども、当時の環境に平衡して生活していた生物の実物標本がないと解決することは不可能といつてよい。これこそ従来して収集された標本だけがもつ強味である。つまり長年にわたって蓄積された標本資料は、意識するしないにかわらず、自然環境の変遷史だけでなく、人類の生活史までモニターしているといえる。

り、少数の論文は他分野との中間的な「雑種」となつていて分類が困難であったが（例えば Chiba, 1993）大部分は判別可能であった。

次にこうして分類された古生物学論文の年間の全論文に占める割合を調べた。その結果、Evolution誌においては、古生物学論文は80年代初頭に劇的な増加を遂げ、90年代前半までかなり高い頻度を占めたことが判った。しかしその後、古生物学論文は急速に減少し、現在では「絶滅危惧」状態になってしまった。一方、この減少とほぼ対応して分子系統学の論文の増加が見られた。論文のタイトルに基づいてテーマの重複度を比較したことから、意外にも80年代の古生物学論文と80年代後期以降の分子系統学、および発生学論文のテーマは高い重複を示した。これは分子系統（十形質の最節終配置）や進化発生学の論文が、古生物学の種分化ないし形態進化パターンに関する論文が占めていたテーマ、即ちニッチにとつてかわつたことを示唆する。一方、古生物学論文の80年代の急速な増加は、形態進化と種分化のパターン、という新しいテーマ（ニッチ）の開拓と関連している。

このように古生物学論文の盛衰は他分野との競争の結果を反映している可能性がある。しかしその消失には別の要因も関与したかもしない。Evolution誌に関する限り私たちの一

般的なイメージとは逆に、古生物学ではより最近の論文ほど相対的に引用文献の異質性（多様性）が乏しく、かつ他分野との隔離が強くなつていた。

論文は多くの場合（ただし国際誌）限られた誌面をめぐり、合理性、斬新さ、包括性、有用性などを競う論文間の競争がある。適応度と淘汰のアナロジーで考えると、こうした性質は異質なアイデアの流入やアイデアの変化が十分に無いと、アイデアの多様性の喪失や特殊化をもたらす。遺伝的多様性を失つた個体群が絶滅しやすいように、分野内の多様性や異質性を失つた分野は消滅しやすいつまう。進化生物学における古生物学の衰退は、上に示したような多様性の喪失が関係したかもしない。

進化生物学における古生物学分野の衰退は、種多様性を失つた生態系と同じく、進化生物学にとって好ましいことではない。上記の解析には、極端な単純化、論文に基づく分野と研究者自身に基づく分野のずれなど多くの問題があるが、古生物学が進化生物学の中でも主要な立場を取り戻すこと（ただし完全に離析しない程度に）、分野としての多様性を保つこと、極端に特殊化しないこと、そして新しいテーマの開拓（例えば70年代の古生物学がそういう現象を意味するわけではない。後者の意味での古生物学が今後、発展するために必要なことはなんだろうか？そしてそのために他分野とどうかかわるべきなのか？しかし、そのためにはそもそも研究分野とは何か、分野間の関係はいかなる構造をもつかを示さねばならない。それな

しの主張では政治的な演説と変わるものい）、

まずそのために、進化生物学に含まれる諸分野を以下のように再定義する。分野は通常学會、研究者の意志、研究材料や手法などによって恣意的に区別されるが、ここでは客観的な分類と実際のデータを用いる必要から、それを互いに研究上のアイデアの交流が認められる論文の集合として定義する。互いのアイデアの交流が相対的に乏しい、ないし全く認められない論文は異なる分野と定義する。アイデアの交流の有無は、論文中の引用文献の共通性から推定する。論文中のアイデアは筆者といふ媒体を通して過去のアイデア（情報）が複製、変異した物と仮定すると、論文は自己複製子であるアイデアの表現型とみなせるので、論文中の引用文献の類似度は論文間のアイデアの交流の強さを示すと考えられる。このモデルが妥当であるならば、アイデア交流が頻繁にあるサブ分野群があり、さらに互いに交流のあるサブ分野群のまとまりとして分野が存在するという構造が認められるであろう。これは個体群生物学におけるメタ個体群モデルのアナロジーである。これを検証するため、材料としてEvolution誌の1970年以降に掲載された論文を用い、各論文の引用文献の類似度を調べた。

その結果、分布に上記のような階層的、離散的なクラスターが識別された。そこでこれらの

論文群をそれぞれ異なる分野として分類し、高頻度で Paleobiology, Palaeontologyなどの引用文献をもつ論文群を古生物学として分類した。これら分野間の隔離の強さは変化しておらず、生物は不滅である。生物の歴史をダイレクトに読み解く唯一の学問だからである。化石は今後も進化生物学にとっての宝であり続けるだろう。事実、海外の最近の生態学の一般的な教科書には、80年代以降の古生物学の成果が必ず盛り込まれている。また古生物学的にはごくあたりまえの現象、あるいはほとんどの昔に解明すみ、と思われていることが、実は他の分野ではうまく説明できない現象であるという例は決して珍しくない。例えば、大量絶滅後やカンブリア爆発の時期など、なぜ相対的に急速な表現形質の多様化や種分化が起きたのか？なぜニッチが空白だったから、というよくある説明は説明ではない。なぜニッチが空白だと急速な表現形質の多様化や種分化が起きるのか？という間に答える必要があるからだ（たとえば競争的形質置換はその説明のひとつだが、その野外での実証例は驚くほど少ない）。また、それ以外の時期は、なぜ群集構成に大きな変化が起きないのか？気候変化につれて地域的な群集構成は変化するのに、グローバルにはほとんど変化しない。この性質を利用して古生物学者は化石群集の構成から過去の環境を推定してきたが、なぜこの性質が存在するのかを説明することは難しい。これを明らかにすることは群集の安定性という重要な課題に貢献するし、また地球温暖化が生態系に与える影響を予測する上でも重要である。このように進化研究における古生物学の潜在的価値は高い。しかし古生物学の高い価値と不滅さは、必ずしも古生物学が特定の研究領域の中で実際に採用されることの永続性を意味するわけではない。後者の意味での古生物学が今後、発展するためには必要なことはなんだろうか？そしてそのためには他分野とどうかかわるべきなのか？しかし、そのためにはそもそも研究分野とは何か、分野間の関係はいかなる構造をもつかを示さねばならない。それなしの主張では政治的な演説と変わるものい。

またそのために、進化生物学分野の衰退は、種多様性を失つた生態系と同じく、進化生物学にとつて好ましいことではない。上記の解析には、極端な単純化、論文に基づく分野と研究者自身に基づく分野のずれなど多くの問題があるが、古生物学が進化生物学の中でも主要な立場を取り戻すこと（ただし完全に離析しない程度に）、分野としての多様性を保つこと、極端に特殊化しないこと、そして新しいテーマの開拓（例えば70年代の古生物学がそういう現象を見出していくべき現象だが、進化生物学的にはその説明が難しい現象を見出した話であるが、島の生態系が大陸のそれのミニチュアであることが多いことを考へると、古生物学全体の探るべき戦略としてなにがしかの示唆を考えているかもしれない。

## 21世紀の古生物学研究への夢

東條文治・京都大学大学院理学研究科

るために、博物学にとどまらざるを得ない場合もあるだろう。

日本人のノーベル賞受賞者は 50 年で 30 人に”というキャッチフレーズで、昨年暮れに、その証拠にノーベル賞は一般の人にも親しみのある賞の一つであるといえるだろう。その証拠に、”日本人のノーベル賞受賞者は 50 年で 30 人に”というキャッチフレーズで、昨年暮れに、その証拠にノーベル賞は一般の人にも親しみのある賞の一つであるといえるだろう。その証拠に、”日本人のノーベル賞受賞者は 50 年で 30 人に”というキャッチフレーズで、昨年暮れに、その証拠にノーベル賞は一般の人にも親しみのある賞の一つであるといえるだろう。その証拠に、”日本人のノーベル賞受賞者は 50 年で 30 人に”というキャッチフレーズを聞くと、ノーベル賞と無縁な分野の研究予算は減らしてもかまわないということか？と考え込んでしまう。20 世紀をノーベル賞とは、まあ無縁で過ごしてきた古生物学という分野にいる人間として少なからず衝撃を受けた。ノーベル賞は、ダイナマイトの発明者アルフレッド・ノーベルが 1896 年に亡くなつた時に、彼の遺産を基金にして人類に貢献した研究や活動に賞を与えるように遺言を残したことによりはじまる。その賞は「物理学」「化学」「医学・生理学」「文学」「平和」の 5 部門で、20 世紀のはじまり 1901 年に最初の授賞式が行われ、1969 年には経済学賞も設けられた。ちなみに、日本人の自然科学分野でのノーベル賞受賞者は、1949, 1965, 1973, 1981, 1987, 2000 年とほぼ 10 年周期で出ている（50 年で 30 人とはほど遠い）。

さて、“21 世紀に古生物学はノーベル賞を受賞できるだろうか？”という命題を念頭におきながら（「古生物」という部門がないことは置いておいて）、古生物学と他の科学分野との比較をしてみたい。一般に、古生物学を物理学や化学といったノーベル賞にぱりぱりの科学分野とかなり異なると感じる人は多いようだ。その声の中には、古生物学は博物学である、実用性のない学問である、といったものが多いよう思う。“もともと貴族の暇つぶししないだから、役に立つわけないちゃん。”といった、お前本気か！？と突つ込みたくなる声も稀にある。

まず、博物学という点について考えてみたい。これまでのノーベル賞受賞研究を眺めてみると、面白いことに気が付く。実は”発見”で受賞した研究が意外と多いのである（物理学賞の 35%, 化学賞の 16%, 医学・生理学賞の 51%）。観測や観察によって、新しい現象や理論的に予測されていた現象が発見された、というものである。博物学は発見、記載と分類により成り立つが、その発見により検証される仮説や理論が存在すると、それは博物学を超えた科学になるということであろう。古生物学において発見は日常茶飯事のことであるが、その発見に対し検証されるような仮説や理論が不在であるこが多いために、それは博物学にとどまらざるを得ないのであるのだろう。または、仮説を検証するために必要なデータが膨大であるために、实用性という点を考える。確かにノーベル賞の初期の研究には、マラリヤ病原体の発見や X 線の発見といった直接人命を救うものや、工業製品・生産に応用できるような実用的な研究が多かつた。しかし、ノーベル物理学賞の研究の変遷をみると明らかのように、実用的なものから、宇宙の始まりや物質を構成する素粒子の研究のような、世界観の確立という方向に変わりつつある。確かに古生物学的な発見を見直接、人命救助や工業生産性の向上といった実用性に結びつけることは難しいだろう。しかし、生命の進化、古環境の変遷といつたものを理解することが、長い時間スケールに立った視点での世界観の確立に果たす役割は計り知れない。また、より実用的な研究としては、21 世紀には生物学が非常に大きな役割を果たすことが予想されるが、そのなかに古生物学の研究が食い込むことも期待したい。

ノーベル賞は受賞した、重力波の存在証明は特殊な天体の観測によって行われた。これを見き換えれば、生物進化に関する理論の証明が特殊な化石の産出によって行われたようなものだろう。実際にノーベル賞を受賞するかどうかという点は現段落などであるが、本来ノーベル賞が与えられるべき”人類に貢献する研究”を古生物学が（他の科学分野に遜色なく）なしえるということをもっと意識したい。そのとき重要な点は、古生物学的発見・研究によって検証しうる仮説やパラダイムというものの存在である。その意味で、新しいフレームワークとその探索が、古生物学研究に次々と持ち込まれはじめている現状に大きな期待をもつていい。生命と地球の共進化、地下生物圏、火星の生命、実験古生物学などなど、といった具合である。IODP や火星探査などにより、これまで得ることができなかつた物証へのアプローチが 21 世紀においてどんどん進んでいくことも期待される。

古生物学は生物学と地球科学の境界領域として重要な意味を持つ学問である、という認識は古くからあつた。しかしながら実際には、進化や生態を詰み解こうとする生物学に近い分野は、生層序や古環境の指標として扱う地球科学に近い分野が化石というキーワードで結ばれているだけというのが、古生物学の実体という認識ができなくなる。その二つが別々になり、21 世紀に古生物学は生物学と地球科学に吸収されてしまうのでは、という声もある。これまで生物学と地球科学が古生物学という研究の中でエキサイティングに火花を散らすこととは、実は少なかつたのではないかろうか？

21 世紀を迎える、今まさに、生物学、地球科学、両方の研究者達が注目する”生命と地球の共進化”という大胆なパラダイムが提示されつつある。古生物学がこの両分野の度肝を抜くような仮説と物証で、その存在意義を見せつけることを期待したい。

# ポスターセッション

## イノセラムスの多型現象について

野田雅之（大分市深河内5組の2）

イノセラムスは運動機能をもたぬ故に生活環境の相違や生息姿勢の変化に対して広い適応性を示すと考えられている。事実、単一個体群の中にも大きな変異がみられ、極端な形態をリンクするさまざまな中間型が存在する。多型現象は広い意味の変異はあるが、同一種でありながら見かけ上の形態が異り、相互の関係は不連続である場合が多い。異った形態を示す個体が同一種か否かを確認する方法は、現生種であるならばいろいろな手段はあるが、化石種では特別な場合を除いてきわめてその制約は大きい。

さきに野田・早川（1999）は特異な個成長を示すイノセラムスについて検討した。その後、新たな資料を加えて未成期から成体期に至る形態変化に8つのパターンのあることが確認された。すなわち、① *I. (Cordiceramus) → I. (Platyceramus)*, ② *I. (Endocostea / Cordiceramus) → I. (Cladoceramus)*, ③ *I. (Cordiceramus) → I. (Cladoceramus)*, ④ *I. (Platyceramus) → I. (Cladoceramus)*, ⑤ *I. (Inoceramus) → I. (Platyceramus)*, ⑥ *I. (Endocostea) → I. (Platyceramus)*, ⑦ *I. (Cremneceramus) → I. (Cladoceramus)*, ⑧ *Sphenoceramus → I. (Cordiceramus)*。これは将来さらに新しいものが追加されることも予想される。未成期から成体期への形態変化は不連続的で、その中で①～⑦では著しいnegative geniculationが、⑧ではpositive geniculationが観察される。これらの中で④と⑤は同じ系統の中の祖先型から子孫型への形態変化であり、小畠（1991）のいうアノモナイトの発生上の形態変化の7つのパターンの中の促進に近い。他のものについては未成期と成体期のタクサは従来異った系統に属すると考えられていたものの組み合わせである。その中で①と⑦は古い時代のものから新しい時代のものへ、②と⑥は新しい時代のものから古い時代のものへ、③と⑧は未成期成体期とも同時代のものであるが共存することはまれである。1個体が個成長のある段階で形態的にも属レベルの差異を示す他系統のタクソンへ移行するということは理論的には考えられないことであって、これらのタクサは同一種の多型現象による表現型のちがいと理解するのが妥当であろう。この意味からもこの種の標本は貴重であろう。

資料とした標本にみらわる特異な形態変化は、個体が生存期間中に起った外的条件に柔軟に対応した結果であって適応放散の事例を個体の中に圧縮して示したものといえる。また、爆発的進化という概念についてもサントニアンからカンパンニアンにかけてのイノセラムスの種分化が著しいが、果して本質的に種分化と呼べるものか疑問は大きい。さらに、従来考えられてきた数々の系統樹についても疑問は起る。ここに従来考えられてきたイノセラムス分類や系統について根本的な問題がありはしないか。将来の課題として指摘しておきたい。

一方、資料に示される未成期から成体期への形態変化は、その原因となった外的条件の変化を考察する恰好の手がかりとなる。それには化石の産状、すなわち、原地性の化石についてその埋没状況、化石を埋積している堆積物の粒度、有機質の量比、混在する粗粒物質の有無、微細堆積構造等詳細な観察が欠かせない。残念ながら現時点までは化石採集の段階でそこまでの精度で行われていなかつたのが実態であろう。

特異な個成長を示すイノセラムスが产出した場所はかなり限定されており、羽幌大根沢、古丹別オソコの沢、小平桑川勝景橋上流、幾春別菊面沢はその产出頻度が高い。このような地域は微細堆積構造の解明やその構造と構造変化の原因となった小規模な地史的事変の類推に好適な場所であることが予測される。これらのことが明らかにされれば、正常な個成長を示す多くのタクサ（従来の概念に基づく）の生活環境や生息姿勢の類推にもおのづから裨益される筈である。

## 白亜系蝦夷層群における炭素同位体曲線と イノセラムス年代層序の統合

土屋健（金沢大・院・自然科学）・長谷川卓（金沢大・理）

本邦白亜系蝦夷層群において、イノセラムス層序と炭素同位体比曲線の統合を行った結果、炭素同位体比曲線の示す年代は、イノセラムス年代層序を支持するという結果を得た。

蝦夷層群では数多くの地質学的・古生物学的な研究が行われてきており、大型化石-微化石の層序の統合が進んでいる。一方で、炭素同位体比曲線の変動は大気 CO<sub>2</sub>起源の陸上高等植物由来の有機物を用いても、海洋表層水の HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>由来にする炭酸カルシウムを用いても同様のパターンが記録されるため、その曲線の概形やピークを利用して年代対比に利用できる。今回、大夕張・古丹別地域に分布する蝦夷層群についてイノセラムス中心の大型化石の層序と炭素同位体比曲線のデータの統合を行った。

大型化石は *Inoceramus hobetsensis*、*Inoceramus teshioensis*、*Inoceramus uwajimensis*、*Inoceramus amakusensis* を主な対象とした。上記の各イノセラムス帯において、大夕張地域で *I. hobetsensis* 帯と *I. teshioensis* 帯、*I. teshioensis* 帯と *I. uwajimensis* 帯の重複を確認した。

蝦夷層群の炭素同位体比曲線は Hasegawa (1997)などの既報があるが、炭素の起源は陸源有機物ケロジエンと報告されている。今回の炭素同位体分析に用いた泥岩にも同様にケロジエンを確認した結果、海洋起源の有機物は明らかに 1%以下であり、陸起源有機物が多かった。従って既報の論文と同じように、有機炭素同位体比曲線は大気 CO<sub>2</sub>の炭素同位体比変動を記録しているととらえることができ、炭酸塩起源の海外における炭素同位体比曲線と対比を行うことが可能である。

炭素同位体比曲線は、大夕張地域では *I. hobetsensis* 帯と *I. teshioensis* 帯において -24.1‰～-25.2‰の間で変動する概形が得られ、古丹別地域では *I. hobetsensis* 帯に負方向に約 1.6‰のやや急なシフト、*I. uwajimensis* 帯の下部付近から *I. amakusensis* の初産出までゆるやかな約 1.7‰の正方向シフトを確認した。これらの曲線の概形を Jenkyns et al. (1994)の英国における研究例と比較し、年代の推定を行った結果、今回の研究対象層準は Turonian 中期から Santonian 初期（あるいは Coniacian 末期）に年代対応する可能性が高いことが明らかとなった。

イノセラムス年代層序と炭素同位体比曲線による年代を比較すると、両者の年代はほぼ類似しており、この時代においては両者に年代的に大きな差はないものと考えられる。従って今回得た炭素同位体比曲線の概形はイノセラムス年代層序を支持しているといえよう。

## 北海道北部中川地域の下部白亜系における“ボレアル型”アンモナイト群集の初産出とその意義

伊庭靖弘(日本大学・文理) 早川浩司(三笠市立博物館) 正田吉識(中川町郷土資料館)

北海道北部中川地域知良志内川流域には下部蝦夷層群神路層が連続的に露出し、下部蝦夷層群を研究する上で重要なフィールドのひとつである。しかしながら神路層は、時代決定に有効な大型化石の産出が乏しく、これまで微化石による検討が主であった(三次・平野, 1998など)。今回、知良志内川流域の神路層のこれまで大型化石の産出が知られていない層準から時代決定に有効かつ古生物地理学的にも重要なアンモナイト群集が得られたので報告する。

本ルートに分布する神路層は、下位より Kj1~Kj8 部層に細分され(橋本ほか, 1967), 主にタービダイト性の砂泥互層と沖合性の泥岩からなるが、一部で含礫砂岩や緑色岩片を伴った凝灰質砂岩など粗粒な層準も存在する。しばしば凝灰岩を挟み、層厚は 2000mにも達する。

今回の調査により橋本ほか(1967) の Kj5 部層の葉理が発達する灰色細粒砂岩と暗灰色泥質砂岩の互層中から *Arctopliites* sp., *Leconteites* sp., *Parasilesites* sp., *Cleoniceras*?., *Tetragonites* sp.などのアンモナイトが得られた。これらは層理面に調和的に散在し、殻の片側面は溶解していることが多い。本層準には *Helminthopsis* や *Chondrites* などの生痕化石がみられ、これらは一部で密集し平行葉理を乱す。アンモナイト以外にも *Inoceramus* sp. や巻貝類などが産出する。

今回得られたアンモナイト群集は、カナダ西海岸およびアラスカ～カムチャッカにかけての北太平洋沿岸地域の下部アルビアン階から報告されているアンモナイト群集に類似しており、Kj5 部層は下部アルビアン階に対比できる。この群集はヨーロッパのボレアル型群集との共通性は乏しく、北太平洋地域に独自に発達した、いわゆる“北太平洋地域のボレアル型群集”と捉えることができる。

北海道の下部アルビアン階からは、北海道中部の三笠市奔別地域で *Douvilleiceras* 産出層準から由來した転石中より *Lytoceras* sp. (三笠市立博物館収蔵標本) が得られているほか、二上(1996)では *Douvilleiceras mammillatum* を報告するなどテチス型アンモナイト群集が知られているが、今回中川地域で発見されたような“ボレアル型”群集の産出は知られていないかった。今回の発見により、テチス型群集が卓越するとされていた前期アルビアン期の北海道においても、“ボレアル型”アンモナイト群集が存在していたことが明らかとなった。

今回の調査では、Kj5 部層以外の層準からも大型化石の産出が認められたが、現段階では時代決定に有効なものは得られていない。今後は、Kj5 部層以外の情報も追加し、大型化石層序の確立および古生物地理の詳細な検討を行う。

## 大分県玖珠盆地竜門地域産フナ属魚類化石

尾形 比呂哉 (日本大学大学院)

大分県玖珠盆地では、古玖珠湖に堆積した第四紀珪藻土層から多くの淡水魚類化石が産出し、竜門地域でも20年前、竜門トンネル北の道路工事現場で、北林栄一氏によって魚類化石が採集されている。これらの化石は北九州市立自然史博物館の籾本美孝博士によって、コイ科コイ亜科フナ属と同定された。

今回この竜門部層産のフナ属魚類化石から、外部形態の確認できる印象化石16個体分を計測し、現生フナとの間で外部形態の比較を行った。

日本列島産フナ属の分類は未だに定説が無いものの、基本的には6種とされている (Taniguchi, 1982; Hosoya (1993))。そして、それらフナ属の内で全国的に分布するのは、『ギンブナ (*Carassius auratus langsdorffii* Cuvier et Valenciennes)』及び、キンブナ系の『キンブナ (*Carassius auratus* subsp.2)』『オオキンブナ (*Carassius auratus buergeri* Temminck et Schlegel)』である、と言う点については見解が一致している。その為、今回現生種との比較を行う上では、「ギンブナ」「キンブナ」として分類されているグループを比較対象とした。また、これまでの形質分類による各種を比較した結果、ギンブナとキンブナの間で新たな骨格構造の分類形質を二点見つけることが出来た。今回新たに確認できたフナ属内での分類形質の一つとして、上神経骨の個数がある。これは脊椎骨の上方突起の神経棘同士の間にある小骨で、背鰭前端～頭骨後端間の脊椎骨の部分にのみ存在している。キンブナでは4～5個、ギンブナは3個である。もう一つは背鰭棘条の鋸歯状縁で、フナ属の背鰭と臀鰭の最長棘条（棘条）の後縁は鋸歯状縁となっているが、背鰭ではこの鋸歯数がキンブナ、ギンブナで異なる傾向にあり、キンブナ系は8～14個、ギンブナは必ず9以下。しかし、此れ等二つの形質は、東日本系のフナでは例外なく当て嵌まったが、西日本系のオオキンブナと見られる個体には、キンブナよりも少なくギンブナと同じ値を示すものが多く見られた。オオキンブナとギンブナでは形態的特徴の測定値が幅広く重複するため、形態分類が困難であり、それは今回確認した形質でも例外では無かった。

竜門化石では、従来の分類形質を調べた所、その測定値の大半が現生のギンブナのそれと重複する所が多かった。それは新たに確認した上神経骨数と背鰭棘条鋸歯数でも同様であった。しかし、今回計測した化石は、全てがキンブナ系フナにのみ確認できるとされる紡錘形体型の個体であり、同時に背鰭棘条鋸歯10以上、上神経骨4個という、ギンブナには無いキンブナ系独特の特徴が確認できた。

竜門地域産フナ属化石は、前述の様にキンブナ系独特の形質をもつことからキンブナ系統と見て間違ひ無い。しかし、幾つかの分類形質でギンブナとの重複が見られる事から、化石年代である130～100万年前には古玖珠湖地域のフナは現生種と同様、『ギンブナと形態的特徴が幅広く重複する』という、西日本系のオオキンブナと同じ形質を持っていた事になる。

## 沖縄本島の鮮新世深海貝類群集に見られる穿孔捕食痕の検討

石川牧子（東京大学・院理・生物科学）・加瀬友喜（国立科学博物館）

タマガイ科やアクキガイ科などの捕食性腹足類は、その特異な穿孔捕食痕と豊富な化石記録から、それらの捕食活動の時代的変遷や、共産する底生貝類群集に及ぼした影響について多くの研究がある。特に、これら腹足類による捕食痕の中生代中期以降の化石記録の増加は、「中生代の海洋革命説」の大きな拠り所となっている。本研究では、これまでに研究例の少ない深海域でのこれらの腹足類の捕食活動や、類似の穿孔の成因を明らかにするため、沖縄本島中部宮城島の後期鮮新世・新里層の貝類群集について検討した。宮城島の新里層は、保存の良好な漸深海帶貝類を多数産出し、深海域での捕食活動・様式を検討することのできる例外的な地層である。

宮城島の6カ所の露頭から3,000個体を超える化石腹足類・二枚貝を採取して検討した結果、本群集中には(1)タマガイ類やアクキガイ類による穿孔痕、(2)巻貝の殻口軸唇部の *Polydora* 属(多毛類)による穿孔痕、(3)巻貝殻頂部に特異的に見られる未知の穿孔痕、の3種類の穿孔痕が見られた。そのうち(1)の穿孔痕は明らかに捕食によるものであり、その出現頻度より、タマガイ類やアクキガイ類の深海域での他の貝類に及ぼす捕食圧は、浅海域よりも低いことが分かった。また、(2)の穿孔痕は棲管であり、ヤドカリに利用された殻にのみ存在することが知られている。

本報告では、これまで未報告の(3)の穿孔痕の成因について詳細に検討した。この穿孔痕は最大長径が約2mmの梢円形で、螺管側面から螺管前方方向に僅かに斜めに伸び、その延長上にある殻軸の一部が僅かに削られ、クダマキガイ科やホタルガイ科などの螺塔の高い巻貝に多く見られる。この穿孔痕はタマガイ類やアクキガイ類などの明らかな捕食痕とはランダムに共存し、*Polydora* 属の穿孔痕とは高い確率で共存するため、ヤドカリに利用された死殻に共生する生物の棲管であることが推察された。更に、フィリピン・ボホール島周辺の水深80~300mの刺し網漁から採取された、ヤドカリの入ったクダマキガイ科の死殻を観察したところ、巻貝殻頂部に同様な孔とその中に生息する *Polydora* 属の多毛類を発見し、この未知の穿孔痕がヤドカリと共に共生する *Polydora* の棲管であることが明らかとなった。

二枚貝の *Bellucina okinawaensis* には、1個体に多数の、孔の断面が階段状となる特異な穿孔捕食痕が見られる。これらはタマガイ類やアクキガイ類の穿孔捕食痕とは著しく異なって見える。この穿孔捕食痕の出現頻度は高いが、孔の多くは未貫通で、貫通した孔だけで比較すると、他の二枚貝と差はない。現生の類似種 *Bellucina civica*(ムツキウメ)の殻構造を検討したところ、殻体中に成長線に沿って、シジミ類に見られるコンキオリン層のような有機質の膜を持つことが分かった。孔の断面の段差は、この膜が穿孔を阻止することによりできると考えられる。よって、捕食痕の見かけ上の高い出現頻度は、この二枚貝の持つ特殊な殻構造によるもので、捕食者が穿孔を失敗した割合が高かったためと思われる。*Bellucina* 属の二枚貝に見られる特異な殻構造が、捕食に対する適応であるかは今後の研究課題である。

## The systematic status of the genus *Miosesarma* Karasawa with a phylogenetic analysis within the family Grapsidae and a reevaluation of fossil records (Crustacea: Decapoda: Brachyura)

Hiroaki KARASAWA (Mizunami Fossil Museum) and Hisayoshi KATO (Natural History Museum and Institute, Chiba)

The genus *Miosesarma* Karasawa, 1989 is an endemic genus known from the lower-middle Miocene of Japan (Karasawa, 1989, 1999; Kato, 1996). Karasawa (1989) originally placed the genus within the subfamily Sesarminae Dana (Grapsidae) and demonstrated its close resemblance to extant sesarmines, *Helice* De Haan and *Metaplax* H. Milne Edwards. Pereyra Lago (1993) and Schubart and Cuesta (1998) indicated that larval characters of *Helice* were similar to those of the grapsid subfamily Varuninae H. Milne Edwards. Schubart et al. (2000) suggested reclassification and phylogeny of the Grapsidae based upon molecular data using the 16S rRNA, and that *Helice* and *Metaplax* should be classified within Varuninae. The purpose of the present study is to reexamine the subfamilial placement of *Miosesarma* and to provide an adult morphology-based phylogenetic analysis of 22 genera within the Grapsidae based on 41 morphological characters.

Our phylogenetic analysis resulted in a single tree 85 steps long (CI=0.565, RI=0.807, RC=0.456). The adult morphology-based phylogeny presented herein and the molecular phylogeny of Schubart et al. (2000) each of which supports monophyly of the Grapsidae, are each largely supported. Our analysis supports the monophyly of the subfamilies Plagusiinae Dana, Grapsinae MacLeay and Varuninae; however, the monophyly of the Plagusiinae and Varuninae is not supported by the molecular phylogeny of Schubart et al. (2000). The analysis suggests that the Sesarminae is polyphyletic. The *Metaplax+Miosesarma+Helice+Cyclograpsus* clade is readily distinguished from the *Chasmagnathus+Nanosesarma+Sesarma+Sesarmops* clade by having four unique synapomorphies and the former is derived as the sister to the Varuninae clade. One unique synapomorphy supports the monophyly of the latter sesarminoidean clade. The present analysis strongly suggests that *Cyclograpsus*, *Helice*, *Metaplax*, and *Miosesarma* should be classified in an another subfamily. The tribe Cyclograpsaea H. Milne Edwards should be treated as a subfamily consisting of *Cyclograpsus*, *Helice*, *Metaplax*, and *Miosesarma*, which were previously placed within the Sesarminae. Within the Grapsidae, the Varuninae and "Cyclograpsaea" are sister groups nested as the most derived clade, followed by the Sesarminae, Grapsinae, and the most basal Plagusiinae.

During a review of fossil records of the Grapsidae, 25 species and 17 genera are recognized as fossils. Three extinct genera do not belong to any subfamily and Plagusiinae lacks fossil records. *Maingrapsus* Tessier et al., *Palaeograpsus* Bittner, and *Telphusograpsus* Lörenthey, known from the European Eocene, are referred to the family Gonoplacidae H. Milne Edwards and *Sculptopanax* Müller and Collins from the Eocene of Hungary is to the Xanthidae MacLeay.

## 石川県金沢市周辺に分布する下部更新統大桑層産ウニ化石 *Linthia nipponica*（ムカシブンブク）の分布と古生態

伴野卓磨・神谷隆宏（金沢大・理）・金沢謙一（東大総合研究博物館）

石川県金沢市に分布する大桑層は、大桑-万願寺型の海生軟体動物化石群を多く産出することで知られる海成更新統である。松浦（1996）は模式地の大桑層下部に非常に保存状態の良いブンブクウニ化石 *Linthia nipponica* が密集して産出することを報告した。*Linthia* 属は日本以外の地域では鮮新世までに絶滅しており、大桑層でみつかる *L. nipponica* は世界中で一番最後に絶滅した *Linthia* 属の可能性がある一方、その古生態についてはこれまでほとんどわかつていなかった。そこで本研究ではこのブンブクウニ化石層に初めて古環境学的・古生態学的・タフォノミー学的検討を加え、ブンブクウニ化石層の意義を調べた。

ブンブクウニ化石層は火山灰鍵層の追跡調査から、同一層準に約20kmにわたってほぼ連続的に分布することがわかった。ブンブクウニ化石層中に共産する貝化石群集から *L. nipponica* は寒冷な上部浅海帯（水深20・30m以浅）を最も好んで生息していたと推測される。ブンブクウニを含めた全てのウニ類の殻は、多数の小さなプレートが組み合わさって構成されているため、二枚貝やサンゴなどの他の生物の骨格に比べて多く、保存の良い完全な形で化石として残ることはまれだといわれている（Chave, 1964など）。しかしながら、この密集層のブンブクウニ化石は非常に保存状態が良く、殻全体がまるごときれいに保存されて産する。地層中のウニ化石の保存姿勢には特に決まった向きはなく、ひっくり返っているものや垂直のものも少なくない。ブンブクウニは生息時は腹側を下にして生活しているので、これは流されて向きがばらばらになったか、あるいは生息姿勢のまま埋められた後に生物擾乱作用を受けて向きがばらついたと考えられる。Kidwell（1990）によればウニ類はその殻を構成する一枚一枚のプレートどうしを膠原質の韌帯でつないでおり、ウニの死後バクテリアの活動によってこの膠原質の韌帯が腐敗してしまうと弱い力でも簡単にウニの殻が壊れるということを報告している。このためウニが生息姿勢から向きを動かされたのは膠原質韌帯が腐敗する前であり、膠原質韌帯が腐敗した後には動かされなかつたと考えられる。またこの際寒冷な環境が膠原質韌帯の腐敗を抑制し、結果としてウニ化石の保存状態を良好なものとした可能性がある。

Kanazawa（1992）は砂底中に生息するブンブクウニがその殻形態から球形タイプ、扁平タイプ、その中間型に分類され、殻が球形に近いものほど深く潜ることを報告し、その理由のひとつとして殻が丸いほど砂底中深く潜った場合周囲の堆積物からの大きな圧力の中で巣穴を維持するのに機能的であることを挙げた。*L. nipponica* の殻形態は中間型に分類されるので砂底中にある程度潜っていたと推測され、このこともウニ化石の保存状態を良好なものにした可能性がある。また、ブンブクウニのトゲの動きはその筋肉痕から推定可能であり（Smith, 1980）、これによって *L. nipponica* のトゲの動きを復元した結果、*L. nipponica* は、腹甲部のトゲで前方への推進力を得、腹の横側についていたトゲで崩した堆積物を体の後方に充填しながら移動していたと推測された。

## 南太平洋亜南極域（タスマニア島南方海域）の中期～後期始新世放散虫化石群集（ODP Leg 189）\*

鈴木 紀毅（東北大・理）\*\*

タスマニア島は南極とオーストラリア大陸間に広がるインド洋と太平洋の境界に位置する。この海域は始新世末期まで、タスマニア海膨とともに両大洋を隔てる障壁となっていた。この海域における両大陸の開裂前後の放散虫群集を比較することは、海洋混合に伴う種の出現・絶滅への影響を探るのに重要である。タスマニア島周辺海域で行われた ODP 第 189 次掘削で最末期白亜紀以降の連続層序が得られ、石灰質ナンノ化石・渦鞭毛藻・浮遊性有孔虫を用いて堆積年代を細かく決定できた。放散虫化石は、中期始新世以降の堆積物から連続して得ることが出来たので、群集変遷解析の基礎資料を得るために、開裂前である中期～末期始新世放散虫群集の解析を行った。

検討した試料は、当時南太平洋亜南極域に位置していたと考えられる Hole 1172A を対象とし、保存の良い放散虫化石が大量に連続産出する Cores 38X(353.76 mbsf) ~ 56X (518.23mbsf) の間である。39X が暁新世～後期始新世、40X ~ 56X が中期始新世に堆積したと判断されている (Exon and Kennett ed., in press)。

コア・キャッチャー 18 試料の全群集解析から、Actinommidae 科 36 形態種、Porodiscidiae 科などの円盤放散虫 13 形態種、Lithelidae 科 10 形態種、Nassellaria 亜目 53 形態種の計 116 形態種を確認した。これらのうち 4 割弱の 45 種の種名をほぼ特定できたが、残りの多くは未記載種とみられる。群集には非熱帯海域の種が多く、北半球の中・高緯度のノルウェイ沖海底堆積物やウラル地方から記載されている *Actinomma undosa setigera* Kozlova, *Actinomma subglobosum* (Kozlova), *Hexalonche orientalis* Kozlova, *Lophocorys norvengiensis* Bjorklund and Kellog が普通に産出し、南半球で Leg 189 の近傍海域から記載・報告された *Axoprunum venustum* (Borisenko), *Calocyclus nakasekoi* Takemura, *Corythospyris jubata* Goll, *Eucyrtidium nishimurae* Takemura and Ling, *Lophocyrtis (Paralampiterium) (?) longiventer* (Chen) *Lychnocanoma amphitrite* Foreman, *Lychnocanoma bellum* (Clark and Campbell), *Lychnocanoma conica* (Clark and Campbell), *Theocorys semipolita* (Clark and Campbell) が普通に産出する。年代指標種あるいはこれに準じる種は、*Axoprunum irregularis* Kozlova, *Dictyoprora mongolfieri* (Ehrenberg), *Eusyringium fistuligerum* (Ehrenberg), *Prunopyle haysi* Chen, *L. amphitrite*, *T. semipolita* の 6 種が産出したが、*A. irregularis*, *D. mongolfieri*, *E. fistuligerum* の 3 種は希産であった。

この海域では DSDP 第 29 次掘削時に放散虫群集の概要が報告 (Petrushetskaya, 1975) されており、未記載種を含めた多くの産出を再確認できた。類似する群集は、ケルゲルン海台中央部付近 (Takemura, 1992; Takemura and Ling, 1998) から報告されているものの、Takemura (1992) が帶種とした *E. spinosum* が無産で、*A. irregularis* が希産という違いがある。他海域の帶種も希産であったため、既存の化石帶との対応をつけることが出来なかった。そこで、この海域に適用できる放散虫化石帶を設定することを目的に、全 116 形態種のうち同定が比較的容易で生層序基準面を特定しやすい種を識別した。既知種では出現順序が早いものから、*L. norvengensis*, *Clathrocyclas extensa* (Clark and Campbell), *C. (?) longiventer*, *Theocorys krischtofovichi* Lipman, *L. amphitrite*, *E. nishimurae*, *T. semipolita* が比較的容易に出現・消滅層準のいずれかを特定することが出来た。未記載種を含め、近傍海域とも対比できる種の選定を詰めていく予定である。

\* Middle to Late Eocene radiolarian faunas in the subantarctic South Pacific (ODP Leg 189, south of Tasmania)

\*\* Noritoshi SUZUKI (IGPS, Tohoku Univ.)

## タスマニア島周辺海域 (ODP Leg 189) における中期始新世から後期中新世の円盤状放散虫の形態変遷 \*

大金 薫・鈴木 紀毅 (東北大・理) \*\*

Porodiscidae科やSpongodiscidae科といった円盤状放散虫は、形態変異が複雑で、種の特定が困難であるとされてきた。これまで、形態変異の時代変遷の図示 (ex. Riedel and Sanfilippo, 1971), 骨格構造の検討 (Kozlova, 1967), 分類体系の修正 (Petrushevskaya and Kozlova, 1973) が行われてきた。しかし、こうした研究でも問題は完全には解決できず、分類体系が未だ確立していない種が多数残されている。しかし、円盤状放散虫は多数産出し保存耐性にも優れ、他の浮遊性微化石の産出しない浅海堆積物にもふくまれるといった特徴を持つ。このため、円盤状放散虫の分類体系を確立し、年代、環境等の指標となれば、今後の研究において有用であると考えられる。本研究では中期始新世から後期中新世の円盤状放散虫の形態変遷を概観する。

オーストラリア・タスマニア島近海で掘削された、ODP Leg 189 Site 1170と1172のコアサンプルを使用した。このサンプルは、年代が精度高く定まっており、なおかつ層序が連続し、化石の保存状態がよいという特徴がある。およそ3m.y. 間隔となるように試料を選択し、PorodiscidaeとSpongodiscidae両科に属する円盤状放散虫に着目した。これまでに、*Spongodiscus*属、*Stylocictya*属などの約30形態種を確認した。

## ◎中期始新世～後期漸新世

全体の約半数が*Spongodiscus*といったponge状放散虫である。また、*Circodiscus*属のような同心円状タイプとの中間的な形態を持つ放散虫もいる。Porodiscidae科とSpongodiscidae科のいずれにおいても、*Tholodiscus*属のような4本から8本の放射棘を持つものが多い。また、同心円状タイプや未命名属で巴状の"chamber tube"を持つ円盤状放散虫には、外形がいびつな円形や丸味をおびた正方形を持つなど様々な種が見られた。殻孔の大きさや配列は始新世の間は不規則であるが、漸新世になると、外形が徐々に真円に近いものが多くなり、殻孔はやや規則的な配列をするようになる。

## ◎前期～中期中新世

ponge状殻を持つものが多く、*Stylocictya*や*Flustrella*属といった同心円状や巴状のものはあまり見られない。PorodiscidaeであれSpongodiscidaeであれ、放射棘、被布(gown)といった装飾のない形態種が優勢である。*Stylocictya*等の同心円状の円盤状放散虫は、漸新世に比べ真円に近い形態を持つようになり、殻孔も規則的な配列するようになる。

## ◎後期中新世

ponge状と同心円状の円盤状放散虫がほぼ同じ割合で産する。しかし中間的な形態を持つ放散虫がいるため、両者を透過型顕微鏡で区別するのは容易ではない。また、全体の3分の1ほどが被布を持つ形態種が占める。被布には殻孔があることが多い。放射棘を持つ種はほとんどなくなる。ponge状の放散虫の中には、*Spongodiscus resurgens* Ehrenbergと同様に殻の中央から伸び出す放射状構造を持つものがいる。

円盤状放散虫の時代変遷について、メキシコ湾と赤道太平洋が概略を示されている。本研究をメキシコ湾における始新世の円盤状放散虫の形態変遷の図示 (Sanfilippo and Riedel, 1973) と比較すると、両海域で*Stylotrochus alveatus* Sanfilippo and Riedelや*Stylotrochus nitidus* Sanfilippo and Riedelのように放射棘を持つ種が多い。しかし、メキシコ湾で産した*Spongodiscus pulcher* Clark and Campbellのように殻の中央がくぼんでいる種は、タスマニア島近海では産しない。赤道太平洋の中期～後期中新世円盤状放散虫についての形態変遷の図示 (Riedel and Sanfilippo, 1971) と比較すると、彼らが図示した*Spongaster* spp. のように殻の周縁部が厚くなっている種はタスマニア島近海では産しなかった。

円盤状放散虫の分類は困難といわれてきたが、形態変化には明らかな傾向が認められ、ここから円盤状放散虫分類の可能性を見出すことができた。また、本研究の対象地域と他地域では異なる種が産することから、円盤状放散虫は棲み分けを示唆する結果が得られた。

\* The morphologic change of discoidal radiolarians from middle Eocene to late Miocene in the sea off Tasmania, ODP Leg 189

\*\* Kaoru OGANE and Noritoshi SUZUKI (IGPS, Tohoku Univ.)

## 茨城県北部の中新統浅川層より産出した化石植物群

堀内順治（東京学芸大学附属大泉中学校）・滝本秀夫（茨城県自然博物館）

茨城県山方町犬吠峠の中新統浅川層から植物化石 73 種が産出し、その組成は裸子植物球果類が 2 種、被子植物双子葉類が 70 種、単子葉類が 1 種類であった。植物組成的には日本国内の初期中新世後期から中期中新世前期に広く知られている台島型フローラに含まれる。今回のフローラは暖温帯から亜熱帯の海岸沿いの湿潤な低い斜面のような環境を示している。これらの組成は台島型フローラに含まれるが、これまでに知られているフローラとは異なる要素も多い。

Estimated Mean Annual Temperature of some

Wolfe(1979)によれば前縁率が 43% の場合年間の平均気温が 14.4°C ということになる。

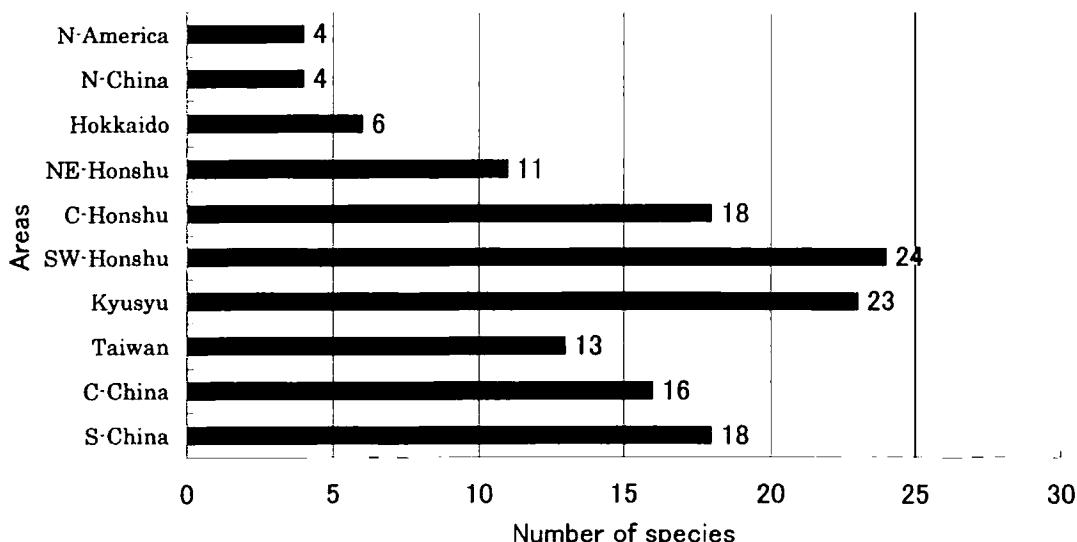
また、下図が示すように、今回のフローラは同じ台島型フローラでも、東北日本より中央及び西南日本との共通種が多いことがわかる。

Daijima-type floras in Japan.

FLORA	EMS	MAT(°C)
Takinoue (Tanai and Uemura, 1988)	22%	8.3
Fujikura (Tanai and Uemura, 1988)	28%	10
Utto (Huzioka, 1963)	40%	13.5
Oguni (Onoe, 1974)	46%	15.2
Asakawa (this study)	43%	14.4
Noroshi (Ishida, 1970)	44%	14.7
Hiramaki (Ina, 1981)	30%	10.6
Shimonoseki (Huzioka and Takahashi, 1973)	33%	11.5

EMS=Entire Margined Species, MAT=Mean Annual Temperature

Distribution of living equivalents of Asakawa species



## 円盤状珪藻被殻の stria パターンの形成アルゴリズムに関する予察的研究

岩下智洋（東北大・理）

珪藻化石の分類・記載は、電子・光学顕微鏡下で様々な形態を観察することにより行われている。その中でも stria パターンは重要な形質とされている。一方、同定・計数作業は光学顕微鏡下のみで行なうことがほとんどである。その際には他の形質が観察されにくいため、 stria パターンはさらに重要な形質となっている。特に girdle 部分が短い円盤状の珪藻では、きわめて重要である。しかしながら、従来の記載用語ではこの特徴を記述するのに十分な用語が無く、おおまかな特徴しか記述できていないのが現状である。

珪藻は無性分裂により、殻の大きさが少しづつ減少し、その後有性生殖により、大きさを回復させる。殻の大きさが変化する際には、 stria を構成する areola 等同士の間隔は変化せず、ある一定のパターンを維持するように areola 等の数が変化する。そのため、 areola 等の位置をそのまま記述してもあまり意味がない。全体的なパターンの認識が必要である。

本研究では、コンピュータを用いて、珪藻被殻の stria パターンの形成シミュレーションを行った。これは、 stria パターンを詳細に記述するためには、 areola 等の位置からどういう特徴を抽出すればいいのか、を考察するためである。また、このシミュレーションでは、簡単にするために areola の位置のみ扱っている。

形成シミュレーションは以下の手順で行った。

1. 殻の中心から1ステップずつ外側に走査開始点を移動する。
2. 円周に沿って1ステップずつ走査し、その走査地点毎に、そこに areola 群 (fascicle) を形成する領域を作成するかどうかを、その地点の近傍に領域があるかどうかで決定する。近傍になければ作成。ただし、その地点が中心部 hyalina zone に含まれる場合は作成しない。
3. areola 群作成を行う領域内において、円周上の点を1つずつ走査し、その走査地点毎に、そこに areola を作成するかどうかを、その地点の近傍に areola があるかどうかで決定する。近傍になければ作成。
4. 1~3を殻の端まで到達するまで繰り返す。

このシミュレーションの結果により、 stria パターンは10個程度の変数で記述できるのではないか、と推測することができた。

## 古生代放散虫の絶滅事件

梅田真樹（東京大・総合文化）

古生代放散虫は4亜目、28科および148属に分類される。これまで世界各地から報告された270編に及ぶ古生代放散虫の文献をコンパイルし、古生代放散虫の消長パターンの解明を試みた結果、古生代に少なくとも7回の主要な放散虫の絶滅事件が起きたことが明らかとなった。7回の絶滅事件は、1)オルドビス紀のTremadoc世／Arenig世境界、2)シルル紀のLlandovery世／Wenlock世境界、3)Ludlow世後期、4)デボン紀前期／中期境界、5)Frasnian期／Famennian期境界、6)デボン紀／石炭紀境界、そして7)石炭紀前期／後期境界で認められる。これらの絶滅事件を、古い順にイベント1, 2, 3, 4, 5, 6, 7と呼ぶことにする。

古生代の中で最大の放散虫群集の入れ替わりが、オルドビス紀前期（イベント1）とデボン紀前期／中期境界（イベント4）でおきたことが明かとなった。そこでは、海洋のプランクトン動物である放散虫に加えて、筆石や魚類などの主要な大型の浮遊・遊泳動物も同時に群集が入れ替わった。このことは、イベント1と4の影響が、海洋の一次消費者から高次消費者にまで及んでいたことを示す。

古生代放散虫は、球状殻をもつグループ（Spumellaria亜目とEntactinaria亜目）と筒状～円錐状の殻をもつグループ（Albaillellaria亜目とNassellaria亜目）に大きく二分される。イベント1～5では主として球状殻をもつグループ、イベント6, 7では楕円～筒状殻をもつグループが絶滅した。このように、イベント1～5とイベント6, 7とでは、絶滅した放散虫の分類群に明瞭な違いがある。一般に、球状殻をもつグループは浅海性堆積物、筒状～円錐状をもつグループは遠洋性堆積物に卓越する。したがって、イベント1～5では主に浅海域に生息していた放散虫が、イベント6, 7では主に遠洋域に生息していた放散虫が絶滅したと考えられる。

氷河が発達した時期のイベント6と7において、楕円～筒状殻をもつグループの多様性が急減した。同様に、氷河が発達したオルドビス紀末においても、Albaillellaria亜目（*Protoceratoikiscum*属）が絶滅した。これらの例は、楕円～筒状殻をもつタイプの古生代放散虫が寒冷化に呼応して絶滅したことを示唆している。上述の3回の寒冷化の時期においては、浅海の底生動物の多様性の減少は顕著ではないが、筆石・コノドント・魚類・アンモナイトなどの浮遊・遊泳生物の絶滅率が高い。寒冷化のおきた時期に、大型の浮遊・遊泳動物のみならず動物プランクトンまで絶滅したと考えられる。

これまで、古生代の絶滅事件は、主に浅海域で堆積した地層から産する底生動物の消長記録に基づいて認定され、その中ではオルドビス紀末とデボン紀後期の事件が強調された。しかし、今回の検討で明らかとなったように、古生代の放散虫については、オルドビス紀前期とデボン紀前期／中期境界での群集の入れ替わりが最大規模であったと考えられる。

## 水月湖年縞堆積物から産出した珪藻およびシアノバクテリア化石の層序と 淡水域への海水侵入に対するプランクトン生態系の応答

加藤めぐみ（都立大・理）・谷村好洋（科博・地）・福沢仁之（都立大・理）

福井県水月湖で採取されたピストンコア堆積物試料のおよそ300年前に堆積した層準から長さ10?20μmの桿状生物化石が非常に良好な保存状態で産出した。これらの細胞内に内包された細胞組織の観察から、これらの桿状生物化石はシアノバクテリアである可能性が高い。

これまでに採取された水月湖湖底堆積物には明瞭な葉理構造が認められており、これらは湖内のプランクトン生産や陸源・湖内自生鉱物の堆積環境の周年変化がそのまま保存された年縞堆積物であることが福沢（1995）などにより明らかにされている。本研究で用いたピストンコア試料 SGP-12 にも細かな葉理構造が認められて、堆積物の構成粒子はおもに珪藻化石であることが観察された。そして、西暦1664年の人工排水路建設によって湖に海水が侵入したために、珪藻群集が変化したことが示された。海水が侵入する以前の淡水環境下で優占していた *Aulacoseira ambigua*, *Stephanodiscus carconensis*, *A. granulata* などはこの人工改変以降に減少して、ほとんど *A. longispina* 単一種からなる珪藻群集へと変化した。しかしながら、この珪藻群集の交替には時間間隙が存在して、海水の侵入と底層水の塩分上昇による湖水の成層の強化に対して珪藻群集は徐々に遷移していくと考えられる。年縞の枚数計数にもとづく編年によれば、*A. ambigua* がほとんど産出しなくなつてから *A. longispina* が優占しはじめるまでに数十年間かかったと推定される。この数十年に対比される層準には、*Synedra* spp. や *Stephanodiscus* sp. からなる珪藻葉理が認められるものの、珪藻化石の出現数が総じて少なかった。したがって、この時代には珪藻による一次生産が少なかつたことが示唆される。

これに対して、この珪藻産出量が少ない層準には上述の桿状生物化石が多く産出することが明らかになった。桿状生物化石がシアノバクテリアであるとすれば、これらの観察結果は、葉理堆積物中にシアノバクテリアが保存されていることを報告するとともに、一時的にあるいは季節的にではあるが珪藻にかわってそれらが水域生態系の一次生産者として重要な役割を担っていた可能性を示す。また、海水侵入後に安定した珪藻群集が成立するのに先立って桿状生物化石が多産することから、淡水湖への海水侵入による水塊構造の変化に対してシアノバクテリアの方が珪藻群集よりすばやく応答して増殖したという仮説が提示される。

### [引用文献]

福沢仁之, 1995. 天然の「時計」・「環境変動検出計」としての湖沼の年縞堆積物. 第四紀研究, 34, 135-149.

## 粗粒・細粒碎屑物による急速埋没に対する頭策動物 ナメクジウオ*Branchiostoma belcherii*の耐性

渡部寛志（自然菜果おだかファーム（有））・奈良正和（愛媛大学・沿岸センター）

頭索動物ナメクジウオ*Branchiostoma belcherii* Gray, 1847は、魚様の形態をとる最大体長6 cm程度の海産底生動物で、比較的粗粒な碎屑物に潜没して生活する。ナメクジウオは、脊椎動物の祖先型として注目され、古くから古生物学・生物学の諸分野で注目を浴びてきた。わが国においては、こうした学術的重要性から広島県三原市有龍島と愛知県蒲郡市三河大島の潮間帯干潟に多量に生息した個体群が、天然記念物に指定されてきた。

このナメクジウオは、天然記念物に指定された当時、瀬戸内海の各地や伊勢湾、有明海など多くの地域で多産していたことが知られるが、その後急速に生息密度・生息地ともに減少し、代表的産地であった有明海、三河大島そして有龍島周辺においては壊滅状態と言われる。この理由としては、高度成長期以降おこなわれた大規模な埋め立てや護岸工事などの開発、赤潮の多発などに代表される沿岸域の水質汚濁などが漠然と推定されている。しかし、このナメクジウオの生態に関する研究は、その注目度に反して、十分ではなく、わが国各地で見られるナメクジウオの減少要因は、いまだ特定されていないのが実状である。これをふまえ、ナメクジウオが生息する環境の非生物的要素の一つである底質に注目し、ナメクジウオの分布や生態に対して底質やその動態がいかなる影響を及ぼしているか検討した。本講演では、とくに碎屑物による急速埋没がナメクジウオの生存に及ぼす影響を明らかにするためにおこなった実験とその結果を中心に紹介する。こうした急速埋没に対する底生生物の応答様式は、現在、古生態学的見地からも注目を浴びている主題である。

実験に使用したナメクジウオは、愛媛県温泉郡中島町周辺海域から採取した。実験は、粒径-1 - 0φの碎屑物（粗粒碎屑物）および粒径3φ以上の碎屑物（細粒碎屑物）の2種を用い、透明な小型水槽に入れたナメクジウオを埋積厚をかえて生き埋めにするものである。小型水槽には多数の小穴をあけ海水の出入りを可能にした上で、この水槽を収容できる深さに海水をはった大型水槽に入れた。ナメクジウオの生き埋めは、あらかじめ小型水槽に5 cm厚の底質（粒径-1 - 0φ）を入れ、ナメクジウオが潜没したことを確認した上でおこなった。埋積厚は、粗粒碎屑物では4 - 33.5 cmまでの範囲で5段階、細粒碎屑物では0.4 - 9 cmの範囲で6段階とした。この実験では、埋積後12時間ごとに、水槽表面および堆積面上に現れたナメクジウオを観察し、72時間後に各個体の生死と回収時の位置を確認した。

その結果、粗粒碎屑物による埋積の場合、埋積厚19 cmで初めて死亡個体が現れるのに対し、細粒堆積物では埋積厚0.9 cmで死亡するものが現れた。そしてすべての個体が死亡したのは、粗粒碎屑物の場合、33.5 cmの埋積であるが、細粒堆積物の場合にはわずか3 cmの埋積であった。つまり、ナメクジウオは、細粒堆積物による生き埋めへの耐性が極端に低く、ごくわずかな厚さに覆われるだけで生存が困難になることがわかった。

沿岸域の開発にともなって泥質堆積物が巻き上げられ再堆積することは広く知られている。こうした泥の再堆積は、たとえ一時的なものであつたとしても、ナメクジウオ個体群の減少要因になる可能性がある。

## 後期鮮新世古琵琶湖層群から産出したシダ植物の葉化石

山川千代美（琵琶湖博物館）・小西省吾（みなくち子どもの森自然館）

滋賀県甲賀郡水口町に分布する後期鮮新世古琵琶湖層群から、4種類の保存の良いシダ植物の葉化石が確認でき、その形態および産出状況について報告する。

シダ植物の葉化石は、日本では後期白亜紀以降古第三系からの産出が多い。しかしながら、鮮新世以降は胞子化石の報告はあるものの、更新世の塩原層群以外ほとんど確認されておらず、鮮新世の化石としては初めてである。

今回、シダ植物の葉化石が産出したのは、琵琶湖の東南部に流れる野洲川中流の河床で、水口大橋下流100m付近と内貴橋下流800m付近の2地点である。地層は、植物片を豊富に含む有機質シルト層を主体とした粘土、シルト、細粒～中粒砂の互層からなる。水口大橋付近では、厚さ110cmの迫火山灰層と駒月火山灰層の2枚を挟む。シダ植物の葉化石は、迫火山灰層直下の凝灰質シルト層および虫生野火山灰層上位のシルト層から産出した。古琵琶湖層群蒲生累層の迫火山灰層と虫生野火山灰層は、マツヤマクロン中に挟在し (Hayashida 1983)、虫生野火山灰層のフィッショントラック年代値は $2.27 \pm 0.44$  (鈴木、1988) を示すことから、シダの葉化石は約200万-230万年前の化石と推定される。

葉化石の形態は、葉身の分岐が単葉深裂型で羽片が全縁でかつ網状脈をもつもの(ウラボシ科Polypodiaceae)、小型で単羽状の羽片が中裂し、羽片が中軸に直行するもの(ヒメシダ科Thelypteridaceae)、3回羽状深裂で小羽片葉が二叉分岐を繰り返すもの(シノブ科Davalliaceae)、3回羽状深裂型で小羽片葉に細鋸歯があるもの(オシダ科Dryopteridaceae)の4種類が見られる。

これらの化石は、凝灰質シルト層の基底部に厚さ0.5cmの層に平均1個体/100cm<sup>2</sup>で挟まれている。また、シダ植物以外に、単子葉類の葉が多く産出しており、少数ながらつる性植物ウマノスズクサ (*Aristolochia debilis*) の葉、カエデ属 (*Acer* sp.) の翼果なども確認された。

これらの植物群集を含む迫火山灰層直下の凝灰質シルト層は、流れ込み堆積物と考えられるが、裸子植物の球果、枝、葉、および落葉広葉樹の葉などを伴わず、主に単子葉類とシダ植物の葉の化石が多く挟まれていることから、これらの植物群集は堆積地周辺に生育していたものと考えられる。

## 神戸市西部、神戸層群多井畠層の渦鞭毛藻化石年代（始新世）とその意義\*

栗田裕司<sup>1</sup>・松尾裕司<sup>2</sup>・松原尚志<sup>3\*\*</sup>

(<sup>1</sup>新潟大学理学部地質科学科, <sup>2</sup>神戸市立桂木小学校, <sup>3</sup>兵庫県立人と自然の博物館)

神戸市西部やその北方の三田地域に広く分布する第三系は、明石海峡の対岸に位置する淡路島北部に分布する岩屋層とともに神戸層群として一括され、それらはすべて「第一瀬戸内累層群」（または「瀬戸内中新統」）を構成すると考えられてきた（笠間・藤田, 1957; 糸魚川・柴田, 1992など）。近年、神戸市西部および三田地域の神戸層群について凝灰岩の放射年代測定が行われ、後期始新世～前期漸新世を示す年代値が報告された（尾崎・松浦, 1988; 弘海原・ギエム, 1994; 尾崎ほか, 1996）。さらに最近、山本ほか（2000）は、尾崎ほか（1996）により古第三系神戸層群から除外された「中新統」岩屋層について、石灰質ナンノ・渦鞭毛藻の微化石年代を検討し、同層が中部始新統最上部～上部始新統であることを明らかにした。このほか、神戸層群と同様に「瀬戸内中新統」の一員と考えられてきた小豆島の土庄層群四海層からも始新世を示す渦鞭毛藻化石が得られており（栗田ほか, 2000），瀬戸内海東部地域の海成「中新統」の地質年代・古生物相についての再検討が進められている（松原, 2001）。従来、神戸市西部地域の神戸層群の年代に関しては、浮遊性微化石を用いた検討はなされていなかったが、このたび同層群下部の多井畠層から明瞭に始新世を示す微化石資料を得たので報告し、その意義について述べる。

**【試料】** 分析した試料は、神戸市須磨区にて松尾が採取した神戸層群多井畠層の露頭試料2個であり、その採取位置は尾崎ほか（1996）の化石産地a（試料TH-3）およびc（試料TH-1）にあたる。両試料とも、岩質は貝殻片を多量に含むやや風化した砂質シルト岩である。

**【渦鞭毛藻化石分析結果】** 分析した2試料からは、いずれも多数の渦鞭毛藻化石個体が得られ、試料あたり400～2,000個体程度を観察した結果、2試料合わせて9タクサが同定された。試料TH-1から得られた群集は*Cordosphaeridium exilimurum*の1種のみでほとんど占められ、また試料TH-3から得られた群集は*C. exilimurum*が最も多産し次いで*Phthanoperidinium multispinum*を多く含み、この2種で個体数のほとんどが占められる。いずれの群集とも、優占度が高く単調である。同定されたタクサは次の通り（○は2試料に共通して産出、(1)は試料TH-1のみから、(3)は試料TH-3のみから産出）。○*Cribroperidinium tenuitabulatum*, ○*Cordosphaeridium exilimurum*, (3)*Glaphyrocysta pastielsii*, (3)*Glaphyrocysta* sp. cf. *G. Intricata*, (3)*Phthanoperidinium geminatum*, (3)*Phthanoperidinium multispinosum*, (1)*Spiniferites?* sp. indet., (3)*Trinovantedinium boreale*, (3)cf. *Turbosphaera* sp.

**【年代推定】** 今回同定されたタクサのうち、種レベルまで同定されたものはすべて古第三系から原記載されたもので、それらの生存期間は古第三紀に限られる。Williams et al. (1993)によれば、試料TH-3で多産した*Phthanoperidinium*属の北半球における初出現は、前期始新世の中期である。またHead (1997)によれば、*Trinovantedinium boreale*の生存期間は後期暁新世～後期漸新世である。Yu (1989)による東シナ海南部の台北堆積盆からの始新世の多様な渦鞭毛藻化石群集の報告では、それらのうち*Cordosphaeridium exilimurum*, *Glaphyrocysta pastielsii*、そして*Phthanoperidinium*属が共産する群集の渦鞭毛藻化石年代は中期始新世であり、それは同時に産出する浮遊性有孔虫化石および石灰質ナンノ化石に基づく年代論と整合的であるとされている。一方、今回の分析では、漸新統以上の層準に限って産出する種は全く含まれていない。以上の点から考察すると、今回得られた渦鞭毛藻化石群集に基づく堆積物の年代は始新世と判断される。

**【考察】** 今回、神戸層群の下部に位置する多井畠層から始新世の渦鞭毛藻化石年代が得られたことにより、既存の放射年代と合わせて同層群が始新統～下部漸新統であることが一層確実となった。さらに、従来、多井畠層貝類化石群の年代的位置づけについてはさまざまな見解があったが（上治, 1935, 1937; 安藤, 1956, 1957; 島倉, 1959; 糸魚川, 1983; 糸魚川・柴田, 1992; 尾崎ほか, 1996など）、今回の結果、始新世貝類化石群として位置づけられるべきものであることが明らかとなった。このことは、本層の貝類化石群が漸新世の芦屋動物群（Otuka, 1939）に比較されたとした尾崎ほか（1996）の見解を支持しない。現在までのところ本層の貝類化石群には種レベルまでの同定ができたものは皆無であり、その特性についてはさらに分類学的な検討を進めた上で議論する必要があると思われる。なお、今回得られた渦鞭毛藻化石群集は保存状態が良好であるため、将来的に近隣の諸地域や北日本・東シナ海などの資料との比較により、これら瀬戸内海東部地域の海成古第三系の年代や新旧関係についてより詳細な議論ができる可能性がある。

\* An Eocene age of dinoflagellate cysts from the Tainohata Formation, Kobe Group, western Kobe area, southwest Japan, and its implications

\*\* Hiroshi KURITA<sup>1</sup>, Hiroshi MATSUO<sup>2</sup> and Takashi MATSUBARA<sup>3</sup> ('Niigata University, <sup>2</sup>Kobe Katsuragi Primary School, <sup>3</sup>Museum of Nature and Human Activities, Hyogo)

## 愛媛県城川地域における鳥巣層群相当層中のオリストリスから産出した ジュラ紀後期アンモナイト化石について

武井雅彦（新潟大・院・自然科学）

鳥巣層群は瀝青質な鳥巣式石灰岩を特徴的に含む陸源碎屑物からなる地層であり、西南日本を中心日本各地に分布する。この鳥巣層群は、古くから大型化石の研究がなされ、最近では放散虫による研究も行なわれている。愛媛県南部の城川地域には、鳥巣層群に対比される今井谷層群が分布しており、本層群についての堆積環境の復元を試みる中で、これまでほとんど報告されてこなかった大型化石を多産する層準を初めて見出したので、ここにその産状と産出化石について報告する。

今井谷層群の一般的な岩相は、泥岩及び砂岩泥岩互層、粗粒砂岩などからなり、その中でも礁性の鳥巣式石灰岩を含む上部層と、含まない下部層とに大別される。城川町下相付近の黒瀬川河床は、今井谷層群下部層の模式ルートであり、およそ 400mにわたって地層が連続的に露出する。下部層は泥質岩が卓越し、所々に砂岩の薄層を挟み互層を示す部分もある。また、一部に礫岩や粗粒砂岩、砂質シルト岩のブロック及びレンズを含み、下部層最上部には大小様々な石灰岩礫の集積した層準もみられる。大半を占める泥質岩からは大型化石は見つかっていないのに対して、砂質シルト岩層からは、二枚貝をはじめ、腕足類、アンモナイト、ウニ、材などの大型化石を多く産出した。数は少ないが、大型の生痕化石も含まれる。現在までのところ、調査地域全体を見てもこのように化石を多く含む層準は他に確認できておらず、特異的な岩相である。この砂質シルト岩層は、4つのブロックとして泥質基質中に含まれており、最大のものは露出部分が 20m × 15m で層厚は数mとなっている。これらのブロックの岩相は全体的に塊状で、石灰質ノジュールも点在する。これまでの調査によって、①粒度の明瞭な違い②周囲の泥岩との境界はシャープ③周囲の岩相よりも含まれる炭質物のサイズが大きい④砂質シルト岩には多量の材化石が含まれる、といった結果が得られた。以上のことから、この化石を多産する砂質シルト岩ブロックの存在は、周囲の泥岩よりも浅海で形成されたものが、オリストリスとしてより深部の泥岩中にもたらされたためであると考えられる。

鳥巣層群からのアンモナイトの報告は少なく、特に愛媛県下については、*Hybonoticeras* sp. が中川ほか（1959）によってこの今井谷層群から報告されているのみであり、今回の発見は非常に重要である。オリストリスである砂質シルト岩ブロックから産出したアンモナイトは計 4 個体で、*Hybonoticeras* aff. *hybonotum*, *Hybonoticeras* aff. *mundulum*, *Hybonoticeras* sp., *Anavirgatites* sp. にそれぞれ同定した。

これらのアンモナイトから示される年代は、*Hybonoticeras* 属についてはジュラ紀後期の Middle Kimmeridgian から Lower Tithonian とされている (Arkell, 1957) が、特に *Hybonoticeras hybonotum* Oppel は、Lower Tithonian の化石帶を特徴づけるものであり (Verma & Westermann, 1984 など)、*Hybonoticeras mundulum* Oppel は、最近ではメキシコの Kimmeridgian/Tithonian 境界付近から報告されている (Oloriz et al., 2000)。*Anavirgatites* 属は Kimmeridgian から Tithonian という年代が与えられている (Arkell, 1957)。以上のことから砂質シルト岩層の形成年代については、Kimmeridgian/Tithonian 境界付近を強く示唆するものと考えられる。

## 北海道東部白糠丘陵西翼に分布する 上部白亜系－古第三系根室層群の層序および地質構造の再検討 \*

二階堂 崇（新潟大・院・自然科学）\*\*

白糠丘陵では黒色粘土層を伴うK-T境界が現在日本で唯一確認されており (Saito et al., 1986), 本地域の地史を理解することはアジア大陸東縁の当時の古環境を解明する上で重要である。しかし本地域のK-T境界に関する従来の研究では、三谷ほか (1959) や西嶋 (1964), 君波・間庭 (1990) の地質図に表現されている断層を横断したルート上で分析試料の採取および断層を考慮しないルート柱状図作成およびそれに基づく分析試料の層準解釈が行われるなど、層序に議論の余地がある。また、化石の分類群によってK-T境界での絶滅パターン・規模が違うことはMacLeod et al. (1997) などが議論しているが、本地域ではいまだそのような議論がない。例えば、Saito et al. (1986) は、黒色粘土層の下位と上位での浮遊性有孔虫化石群集の明瞭な交代に基づいてK-T境界の層準を決定したのに対し、高橋・山野井 (1992) によれば、浮遊性有孔虫化石によりK-T境界とされる層準をはさんでの花粉・孢子群集の交代は不明瞭である。今回は、白糠丘陵西翼に位置する十勝郡浦幌町川流布川流域の南北5km×東西5kmの区域において、野外での地質調査をもとにした層序および地質構造の再検討を行った。それとともに、採取した泥岩試料より検出した有機質微化石を予察的に報告する。

### 《層序および地質構造》

調査地域の根室層群は、西嶋 (1964) にしたがい、川流布累層とそれを整合でおおう富川累層に区分される。前者は更に下部砂岩部層とそれを整合漸移でおおう上部泥岩部層に、後者は富川砂礫岩部層とそれを整合漸移でおおう活平泥岩部層に分けられる。川流布累層下部砂岩部層は主に砂岩優勢砂岩泥岩互層からなり、下限は不明である。川流布累層上部泥岩部層は生物擾乱や生痕が顕著な石灰質團塊を含む、やや軟質な石灰質團塊状泥岩からなる。ときおり連続性に乏しい凝灰岩薄層や砂岩泥岩互層を挟有し、これら挟在層の走向傾斜やその中に見られる堆積構造を地質構造解釈の基準として観察・記載した。また、本部層の分布域中、Saito et al. (1986) の記載と同じ地点の沢の対岸1カ所のみに、K-T境界とされる黒色粘土層の挟在を確認した。富川累層富川砂礫岩部層は主に砂岩優勢砂岩泥岩互層と礫岩からなり、層厚や含まれる礫の量比の側方変化が著しい。富川累層活平泥岩部層は主に成層した砂質シルト岩からなり、泥岩優勢砂岩泥岩互層への側方一垂直変化に富む。

調査地域北部では、川流布累層下部砂岩部層が北東－南西方向の軸を持つ南プランジの明瞭な褶曲構造をなすことが判明した。東部ではそれより上位の層準が背斜構造の南東翼部をなしており、北東－南西方向の一般走向と東傾斜・東側上位の同斜構造で特徴づけられる。また、南西部に分布する川流布累層上部泥岩部層中の凝灰岩薄層や砂岩泥岩互層において、地層の傾斜が鉛直に近く西側上位を示す堆積構造や、未固結時のスランプ構造、方解石脈やガウジ・鏡肌・条線を伴う断層などが観察された。これらに基づいて、川流布累層上部泥岩部層内部に背斜一向斜の軸間距離が約200mというやや短波長の、走向延長方向への連続性が不明瞭な褶曲を推定した。これらの褶曲構造は地質図スケールより小規模な断層を多く伴っていると考えられる。

以上の野外観察結果は、K-T境界を含むとされる川流布累層上部泥岩部層の岩相層序・化石生層序を考察する上で、従来の地質図には表現されていない様々なオーダーの地質構造が非常に重要であることを示唆する。また、従来の研究および演者のこれまでの野外調査においてK-T境界を示す黒色粘土層が1地点にしか確認されていないのも、本地域の地質構造に起因すると考える。

### 《有機質微化石（予察）》

花粉・孢子化石についてはこれまで1露頭内での議論であったので、今後は上記の地質状況との関連を考慮してより長区間の生層序の検討にのぞむ必要がある。今回、調査地域中の4ルート全62地点で採取した、川流布累層上部泥岩部層－富川累層活平泥岩部層の泥岩－シルト岩全62試料から、生層位学的に有用と考えられるtriprojectate花粉、oculate花粉、孢子および渦鞭毛藻化石が得られた。これらの試料からは、高橋・山野井 (1992) が“K-T境界よりも上位に産出する白亜紀型花粉化石”と報告したものが多く検出された。また、同じ試料中から渦鞭毛藻化石も検出された。

\* A reexamination of stratigraphy and geological structures of the upper Cretaceous-Paleogene Nemuro Group in the western wing of Shiranuka Hills, eastern Hokkaido, Japan.

\*\* Takashi NIKAIDO (Graduate School of Science and Technology, Niigata University)

## 岩手県白亜系宮古層群に産するウミユリ *Isocrinus* 属の生息環境

佐藤洋子（新潟大・院・自然科学）

中生代後半（特に白亜紀前期）に真骨魚類や十脚類など、有殻動物（二枚貝・腕足類など）の殻を破壊して捕食する動物が増加した。この捕食圧の増大により、著しい古生態系の変化が生じたと考えられている。この事象は Mesozoic Marine Revolution (MMR) と呼ばれ、ウミユリ類は一般に、捕食を逃れて深海域に移動したといわれる。

岩手県白亜系宮古層群の堆積年代は、化石層序から後期 Aptian～前期 Albian とされており、これは MMR が顕著になる時代の直前である。また、ウミユリ化石を多産するが、同時に、ウミユリ類を捕食したと考えられる十脚類化石もわずかではあるが産出している。本研究では、ウミユリにおける MMR の進行がどのようなものだったのかを知る 1 つの手がかりとして、宮古層群に産出するウミユリの生息環境を堆積相解析の結果から考察したい。

これまで、宮古層群の堆積環境としては、花井ほか（1968）、田中（1978）により以下のようないくつかの区分が述べられている。最下位から、羅賀層：崖錐および風化土壌～沿岸ないし河口、田野畠層：礁の内側、沿岸陸棚～遠海陸棚、平井賀層：外洋に面した浅海、中間陸棚（沿岸陸棚と遠海陸棚の中間）～遠海陸棚、オルビトリナ砂岩相：中間陸棚～遠海陸棚、明戸層：静かな外洋、中間陸棚。

本研究では、ウミユリの産状と比較して生息場を特定するため、より細かい堆積環境を求める目指した。まず野外で 50 分の 1 の柱状図を作成し、これらを安藤（1990, 1995）の堆積相区分を参考に 9 の堆積相に区分した。これによって、宮古層群の堆積環境を以下のように推察した。

羅賀層：崖錐～扇状地

田野畠層：上部外浜に始まり、一部潮汐干潟を含んで外側陸棚まで深海化

平井賀層：下部外浜～外側陸棚

ヒラナメ層（オルビトリナ砂岩相を改称）：潮汐干潟～上部外浜が主で最上位に内側陸棚

明戸層：下部外浜～内側陸棚

ウミユリはその中でも上部外浜～内側陸棚相に産出し、特に平井賀層の下部外浜相では茎・萼・腕がつながった非常に保存の良い個体の密集層が存在する。この密集層に関しては Oji (1985) がすでに述べているが、ウミユリが生息場で急激に埋積されたものだと考えられている。

また、1 個体ずつではあるがヒラナメ層の上部外浜相と平井賀層の内側陸棚相にも、茎・萼・腕がつながった非常に保存の良い個体が産出し、それぞれは生息場所で急激に埋積、あるいは内側陸棚相産出の個体は多少運搬作用を受けているとも考えられる。

一般的な解釈として、上部外浜は低潮線～水深約 5m、下部外浜は 5m～20～30m、内側陸棚は 20～30m～50～80m である。

## 介形虫類の視覚器官ーその形態と機能についてー

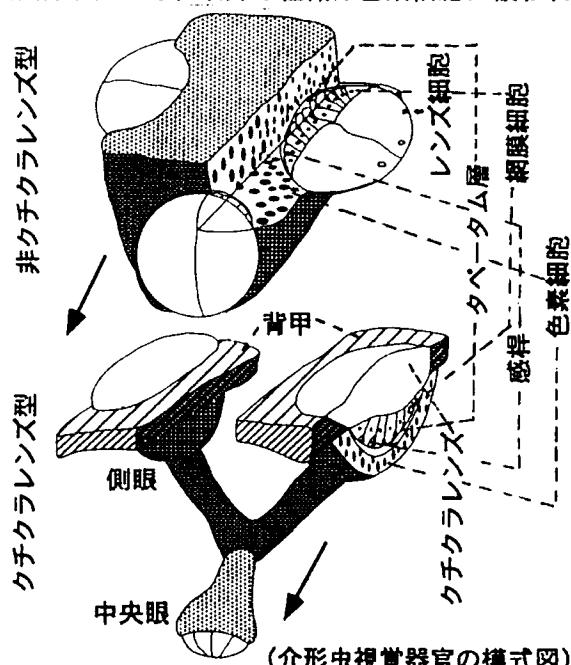
田中源吾（静大・院・理工）

介形虫類はカンブリア紀に出現して以来、現在もなお世界のあらゆる水域に適応している甲殻類の仲間である。介形虫類は視覚器官として身体の前背部に 3 つの個眼（一对の側眼と 1 つの中央眼）を持つが、中央眼が消失し、一对の側眼だけからなる種類もある。外からの光は背甲（多くは石灰質の殻からなる）の外表面に形成されたクチクラレンズから入射し、レンズ細胞を通過して、屈折された光はタベータム層で反射され、網膜細胞の感桿で受容される。背甲上のクチクラレンズは化石として保存されるため、それらの形態を通して介形虫類の視覚器官の進化過程を考察することができる。

本研究では背甲上に残された視覚器官（クチクラレンズ・色素コップ）の形態解析を行うと共に、動物体内（軟組織部）の同器官の形態と構造を明らかにした上で、レンズ・タベータムモデル (Myers and Kontrovitz, 1988) および光線追跡モデル（本論）を用いて介形虫類の視覚機能を考察した。試料は、静岡・神奈川県下沿岸の海藻（草）上および底質中に生息する 4 種、*Aurila imotoi*, *Xestoleberis hanaii*, *Loxoconcha japonica*, *Loxoconcha uranouchiensis* と北海道釧路湿原の淡水性種、*Cypridopsis vidua* を用いた。

観察した 5 種の視覚器官はいずれも 3 つの個眼を持つが、個眼の配置によって非クチクラレンズ型と、クチクラレンズ型に大別される（下図）。非クチクラレンズ型には大きなレンズ細胞が各個眼に 2 つづつ認められ、それらは背甲上に現れない。一方、クチクラレンズ型にはレンズ細胞がなく、カルサイトからなるクチクラレンズが直接背甲上に現れる。網膜細胞・感桿・タベータム層はともに両方の型に観察される。クチクラレンズは背甲の中に形成され、それ以外の組織は色素細胞に被われている。

これらの個眼はクチクラレンズを薄レンズに、またタベータム層を球面鏡にみたてることができ（＝レンズ・タベータムモデル）。しかし、このモデルは非クチクラレンズ型に適用できないので、本研究では両方の型に適用できるモデルを考案した。即ち、海水・クチクラレンズ・レンズ細胞・網膜細胞の屈折率およびクチクラレンズ・レンズ細胞・タベータム層の曲率半径を設定し、光線束の追跡を行った（＝光線追跡モデル）。タベータム層の曲率半径を一定にした時、レンズの焦点距離を変化させると最終的な像の焦点はレンズの前方で収束（虚像）→発散→レンズ後方とタベータム層の間で収束（実像）することになる。



## 天草下島牛深沖で漁網に引き上げられた絶滅種トウキョウホタテを含む貝類遺骸群 (予報)

菊池直樹（御所浦白亜紀資料館）・近藤康生（高知大・理）  
・鎌滝 孝信（核燃料サイクル開発機構東濃地科学センター）

天草下島の最南端に位置する牛深市では沖合の東シナ海で行われるヒラメ網によって多くの貝類が引き上げられることで有名である。2001年3月に牛深港を訪れた際に、付着物に覆われた、トウキョウホタテを含む多くの浅海生貝類の遺骸を観察・採集した。貝類遺骸は二枚貝が主で、表面がゴカイの棲管やコケムシ等の付着生物に覆われ、白化したものが多い。また、破損している貝殻が多い。漁網に引っかかって採集されていることと、まだ生存している付着生物があることから、これらの遺骸は海底面上に長期間露出していたと考えられる。

遺骸群の優占種はイガイで、サイズが20cm以上の個体も多い。これは潮間帯または、潮下帯の浅所に生息したものであろう。次いでミルクイが多く、タマキガイ、ザルガイ等も見られ、絶滅種のトウキョウホタテも少ないながら見つかる。これらは上部浅海帯の生息者であり、開放的内湾（規模の大きな内湾）に多い種である。また、馬蹄形をした大型のマガキもしばしば見つかり、同じ潮間帯といつても異なる環境である泥干潟に生息したはずの貝類も混入している。このように、この貝類遺骸群には異なる水深、また異なる堆積環境に生息した貝類が混在しており、その幅は潮間帯～上部浅海帯に及ぶ。また、貝類遺骸群構成種の生活様式もたいへん多様であり、表在～半内生（イガイ）～深潜没生（ミルクイ）と幅広い。さらに、これらは異なる時期に形成されたものを含んでいる可能性も高い。

貝類遺骸群が引き上げられた場所の水深は100m前後であり、クマカサガイ、リンボウガイ、アクキガイ類などの下部陸棚の巻貝を中心とする生貝群も同時に引き上げられている。これらの巻貝に付着する生物と同様のものが先の貝類遺骸にも見られるところから、これらの巻貝の生貝群と先の貝類遺骸群は同じ程度の水深にあったものと考えられる。つまり、浅い水深で生きていた二枚貝を中心とする遺骸群が巻貝を中心とする、より深い水深から引き上げられたといえる。陸棚下部の海底面上に、潮間帯～上部浅海帯の貝類遺骸群がこのように大量に存在する原因是、最終氷期の海退に伴う浸食とその後の海進ラグの形成が最も考えやすい。したがって、地層から洗い出された遺骸自体の年代は、それよりも古いことになる。今後、これらの貝類遺骸群の正確な年代を明らかにする必要がある。

注目されるのは、前述のように、遺骸群の中に古東京湾の中の上部浅海帯（松島、1984の沿岸砂泥底群集）にあたる貝類の大成した個体が多く含まれることで、現在の牛深沖にかけて古東京湾と海況の類似した規模の大きな内湾が存在したことが推定されることである。また、この遺骸群は、トウキョウホタテの絶滅の背景や原因を考える上でも貴重な資料となろう。

## 香川県大川郡長尾町兼割の上部白亜系和泉層群よりモササウルス科（爬虫綱有鱗目）化石の発見\*

谷本正浩（三重県名張市）\*\*・金澤芳廣（香川県丸亀市）\*\*\*

2000年11月19日に演者のひとり金澤によって発見された脊椎動物化石が、海棲爬虫類のモササウルス科に属することが分かったので以下に報告する。

本標本は香川県大川郡長尾町兼割の上部白亜系和泉層群（上部カンパニアン）の黒色泥岩中から見つかった。産出地点からの共産化石としては *Baculites kotanii*、*Anapachydiscus* sp.、*Didymoceras* (?)sp. などのアンモナイト類、*Inoceramus balticus toyajionus* などの二枚貝類の他、最近報告されたものとしては硬骨魚類の *Enchodus petrosus* もある。

標本は剖出途中であり充分な観察は困難であるが、右前上顎骨と右上顎骨の前部および右歯骨の前部を含んでいると思われる。とりわけ前上顎骨の発見は重要で、この標本がモササウルス科の3亜科（プリオプラテカルプス亜科・モササウルス亜科・ティロサウルス亜科）の内で、モササウルス亜科のものに最も形態が似ていることが観察される。標本の大きさおよび前上顎骨・歯骨前端の形状はモササウルス亜科の *Clidastes* に近いため、この標本はモササウルス亜科に属する可能性が高い。しかしながら上述のとおり標本剖出は継続中であり、現時点ではモササウルス科属種未定とするにとどめる。

今回の標本は和泉層群において大阪府貝塚市におけるモササウルス亜科の *Mosasaurus* sp.について見つかった保存の良いモササウルス類の化石である。また和泉層群において、頭骨前部が見つかった例は今まで無く、その点でも意義は大きい。



\* A mosasaurid fossil from the Upper Cretaceous Izumi Group (Upper Campanian) of Kagawa Prefecture, Southwest Japan.

\*\*TANIMOTO, Masahiro (Mie Pref.)

\*\*\*KANAZAWA, Yoshihiro (Kagawa Pref.)

## 中国広西南部からの中・後期古生代放散虫化石 一その3一\*

八尾 昭・桑原希世子・江崎洋一(大阪市大)・LIU Jianbo・HAO Weicheng(北京大)\*\*

中国の広西(Guangxi)壮族自治区南部の欽州(Qinzhou)地域からは、1990年代に入って古生代放散虫化石が報告された(Wang Y., 1994; Wu H. et al., 1994など)。演者らは1996年以来、欽州の北部地域及びその南西-北東延長地域において、“雲開(Yunkai)帯”の調査を実施してきた。その成果の一部は、Kuwahara (1999), 八尾・桑原(2000)や八尾ほか(2001)で報告した。今回、2000年12月に調査したセクションから新たに後期古生代放散虫化石を見い出したので、既報の資料との比較をも含めて概報する。

雲開帯は、北側の揚子(Yangtze)地塊-江南(Jiangnan)帯と南側の華夏(Cathaysia)地塊に挟まれた狭長な地帯で、インドシナ変動期(古生代末から三疊紀)に形成された衝突帯とされている。主としてデボン紀-ペルム紀碎屑岩類・珪質岩類で構成され、それらに古生代末-三疊紀花崗岩類が貫入している。雲開帯を構成する地質体の岩相および地質構造の特徴に基づいて、北帶・中帶・南帶の3帯に細分される。北帶は主としてデボン紀-ペルム紀珪質岩類(層状チャート層・酸性凝灰岩層)・ペルム紀碎屑岩類からなるスラストパイルで特徴付けられる。各スラストシートは北に中-急傾斜している。中帶はデボン紀碎屑岩類、南帶は主としてペルム紀碎屑岩類で代表される。従来、放散虫化石が見いだされたのは北帶の珪質岩類に限られる。

今回新たに検討した米拱(Migong)セクションは、欽州の西方約35km(GPS値: 21° 56.96' N, 108° 15.84' E)にあって雲開帯北帶の南縁部に位置する。本セクションから北西部の華容(Huarong)セクションにかけてはチャート岩体がシート状に何帯にもわたって分布している。層状チャート層は北東-南西の走向をもち、傾斜はほぼ垂直である。米拱セクションは南東上位で、下位から上位へ、凝灰岩層、層状チャート層、凝灰岩質粘土岩シルト岩互層、砂岩泥岩互層、礫岩層という層序をなしている。層状チャート層部の層厚は約60mであり、下部から上部にかけて36個のチャート試料(R1711-R1746)を採集した。

米拱セクションの層状チャート層の下部から上部にかけて、*Pseudoalbaillella elegans*, *P. u-forma*, *P. cf. lomentaria*, *P. longicornis*, *P. scalprata*, *P. cf. postscalprata*が産出する。これらの産出種から、西南日本で設定された下部ペルム系放散虫化石帯(Ishiga, 1986)の*Pseudoalbaillella u-forma* m. II帯と*P. lomentaria*帯に対比される。

このことは米拱セクションが北東方の大虫嶺(Dachongling)2セクション(*P. globosa*帯~*Follicucullus scholasticus*帯;八尾ほか, 2001)や石屋(Shiwu)セクション(*F. charveti*帯;Kuwahara, 1999)より放散虫生層序学的に下位に位置することを示す。さらに、米拱セクションではチャート相から碎屑岩相への岩相移化の年代が、ペルム紀古世末頃であったことが明らかとなった。この移化年代は、大虫嶺セクションや石屋セクションにおけるペルム紀新世と比較するとかなり早い。

雲開帯においてデボン紀からペルム紀新世前期までほぼ連続してチャート層が形成されたとしてきた(八尾ほか, 2001)が、地域によってはペルム紀中世にすでに碎屑岩層へと岩相変化していたことが明らかになった。この岩相変化の地域性は、ペルム紀における揚子地塊と華夏地塊間の海域の閉鎖時期の地域性を示すものである。

\* Middle-Late Paleozoic radiolarians from Southern Guangxi, China: Part 3.

\*\* YAO Akira, KUWAHARA Kiyoko, EZAKI Yoichi (Osaka City Univ.), LIU Jianbo and HAO Weicheng (Peking Univ.)

## 東部シンメリアン地塊群のペルム紀フズリナ群集

—その古生物地理的特徴とシンメリアン地塊群の古地理・古気候復元への応用—

上野 勝 美（福岡大・理）

シンメリアン地塊群 (Cimmerian continent; Sengör, 1979) は、パレオテチスとネオテチスを分ける狭長な地帯であり、今日のトルコからインドネシアのスマトラにかけて分布する小大陸片より構成されていた。この地塊群には、ペルム紀前期にゴンドワナ大陸北縁から分裂しその後テチス海を北上、中生代中頃までにはユーラシアに衝突するという非常にダイナミックな分裂・移動・融合の歴史が知られている (Metcalfe, 1999)。古生物地理学的には、ペルム紀のシンメリアン地塊群は、南半球高緯度の寒冷域である Gondwanan Realm と低緯度熱帶域を代表する Paleo-equatorial (Tethyan) Realm との間に発達した過渡的な特徴を持つ古生物地理区 (Southern Transitional Zone) という一般的な位置付けがなされている (Shi et al., 1995)。シンメリアン地塊群のペルム紀フズリナ類については、これまでトルコやイラン、トランスクーカサス、南部アフガニスタン、南東パミールなど、シンメリアン地塊群西部地域からの比較的詳しい報告はあったものの (例えば, Leven, 1967, 1997, 1998; Leven and Okay, 1996)、東部地域 (中国雲南西部の保山地塊や東南アジアのシブマス地塊など) からの情報が圧倒的に少なく、そのためフズリナ群集をもとにしたシンメリアン地塊群内の各地塊の古生物地理的な地域差や、それをもとにしたシンメリアン地塊群のペルム紀古地理、あるいは古気候的復元についてはほとんど議論されたことがなかった。近年、シンメリアン地塊群東部地域においてペルム系層序および古生物の研究が進展したことにより、その有孔虫群集の持つ古生物地理学的特徴が徐々に明らかになり、上記の議論が可能となった。

シンメリアン地塊群東部を構成する雲南西部の保山地塊と東南アジアのシブマス地塊においては、ペルム紀のフズリナ群集はこれまで主に 4 層準からの産出が知られている。最も古いペルム系群集は保山地塊の Dingjiazhai 層から報告されたもので、*Pseudofusulina* や *Eoparafulina* などからなる、属構成が単調な Yakhtashian の群集である (Wang et al., 2001)。その上位の群集はシブマス地塊の Ratburi 石灰岩最下部とその相当層から知られており、属としては *Monodioxodina* のみの産出によって特徴づけられている (Ingavat and Douglass, 1981)。その年代は恐らく Bolian と考えられる。3 番目の群集は Murgabian のものであり、保山地塊の Shazipo 層および Daadzi 層、そしてシブマス地塊の Ratburi 石灰岩主部から報告されたものである (上野他, 2000; Ueno, 2000, 2001)。この群集には、*Eopolydioxodina*, *Rugoschwagerina?*, *Yangchienia*, *Chusenella* などの属が含まれている。最も若いペルム系フズリナ群集は、Ratburi 石灰岩上部より産する恐らく Dzhulfian と思われるものであり、*Nanlingella?*, *Codonofusiella*、そして Staffellidae 科のフズリナ類が含まれている (Ueno, 2000)。このようにシンメリアン地塊群東部地域では、ペルム紀を通じてフズリナ群集の多様性が全般的に低く、同時にテチス/カタイシア地域の中北部ペルム系では多産する Verbeekinidae 科や Neoschwagerinidae 科フズリナ類がほとんど (あるいは全く) みられない。また、フズリナ類の産出も炭酸塩岩の分布の広さに比して非常に少ない。

シンメリアン地塊群に属する各地域 (シブマス、雲南西部、チベット、南東パミール、南部アフガニスタン、イランおよびトランスクーカサス、トルコ) でのペルム紀フズリナ群集の時代毎の多様性の変化を、含まれる属数というかたちでまとめてみると、前期ペルム紀から中期ペルム紀後期にかけて、また東部地域から西部地域にかけて徐々に構成属数が増加するという一般的な傾向が認められる。フズリナ群集の多様性の時系列的増加は、ペルム紀を通じてシンメリアン地塊群が北上し、その結果より低緯度地域へ移動したことによる。一方、東部シンメリアン地塊群の群集多様性 (構成属数) が同時期の西部のものに比べ常に低いのは、シンメリアン地塊群が古緯度に対して斜交した配置をしており、西部地域の方がより低緯度熱帶域に近接していたためであると解釈できる。同時に古生物地理の観点からは、中期ペルム紀の Cimmerian Region は、Verbeekinidae 科および Neoschwagerinidae 科フズリナ類の分布パターンに基づき、両科のフズリナ類が多産する西の Tethyan Cimmerian Subregion と、その産出に乏しい東の Gondwanan Cimmerian Subregion に区分することが可能である。

保山地塊とシブマス地塊の中北部ペルム系において、熱帯テチス域に多産する Verbeekinidae 科および Neoschwagerinidae 科フズリナ類がほとんど、あるいは全く産出しないことは、ペルム紀中頃のシンメリアン東部地域がいまだ熱帯赤道域からはある程度離れた南半球中緯度域に位置しており、少なくともペルム紀末までは温帯あるいは亜熱帯の環境下にあったということを強く示唆している。シブマス地塊の三疊系 Chaiburi 層に見られる Camian の海綿-サンゴ主体の礁性堆積物 (Adachi et al., 1993) の分布から判断すると、シンメリアン地塊群東部地域が最終的に熱帯赤道域へ北上・移動したのは三疊紀中頃のことであろう。

Ueno Katsumi (Fac. Sci., Fukuoka Univ.): Permian foraminiferal faunas of eastern Cimmerian blocks - their paleobiogeographic characteristics and implications for the paleogeographic and paleoclimatologic reconstruction of the Cimmerian continent.