

ISSN 0022-9202

化石 57

平成 6 年 11 月

Palaeontological
Society of Japan



日本古生物学会

「化石」編集委員会(1993-1994 年度)

委員長：速水 格，副委員長：山口寿之，幹事：大路樹生

編集委員：石崎国熙，北里 洋，小澤智生，前田晴良，松岡數充

「化石」の編集方針

簡潔にまとめた次のような内容の原稿を歓迎します。投稿規定は従来のものを遵守しますので，奮ってご投稿下さい。

1. 論 説

広い意味での古生物学に関するオリジナルな論文（内容が同著者の既出版または投稿中の欧文論文と著しく重複するものや，通常欧文で書くことになっている分類学的記載などの内容の論文は除く）。刷り上がり4ページ以内のものは短報とする。

2. 総 説

- 1) 広い意味での古生物学に関連するテーマ（学史・テクニクを含む）について論評し，そのテーマについて広く知見と展望を提供するもの（編集部が研究者に執筆を依頼することもある）
- 2) 日本古生物学会が主催・共催したシンポジウムなどの要約（コンピーナーなどが全体をまとめたもの）

3. 討 論

古生物学上の問題について質疑・応答をまとめた記事（編集部がとりつぐことがある）

4. 書 評

広い意味での古生物学に関する重要な著書や論文の紹介・論評

5. ニュースなど

- 1) 古生物の研究者・同好者に広く知らせる意義がある情報
- 2) 世界の古生物学界の動向（国際会議を含む）に関する情報
- 3) 古生物学上の重要な新知見や有用なテクニクに関する情報
- 4) 内外の研究機関・学術団体・ワーキンググループの活動の紹介
- 5) 祝賀文・紀行文・追悼文
- 6) 各地の化石同好会などの活動に関する記事
- 7) 会員・友の会会員による連絡・案内・希望・意見（化石茶論）
- 8) その他，速報する意義のある記事

6. 学会記事

- 1) 日本古生物学会の年会・例会など運営・活動に関する記事
- 2) 同学会の規則など
- 3) 同学会からの会員への連絡・案内
- 4) 会員名簿

投稿・問い合わせは下記をお願いします。

〒113 東京都文京区本郷7-3-1 東京大学理学系研究科地質学専攻内 化石編集部 大路樹生

(☎ 03-3812-2111 内線 4521)，(FAX 03-3815-9490)

化石 57号

1994年11月

目次

論説

- 四国秩父帯ペルム紀リン酸塩ノジュールの放散虫群集の年代について
.....竹村厚司・来見田桂子・山北 聡 1
- 岡山県日南石灰岩の有孔虫生層序.....藤本 睦・佐田公好 6

シンポジウム特集 [生きている化石]

- 海底洞窟中の '生きている化石貝形虫' — Saipanettidae 科の「新属」田吹亮一・花井哲郎 16
- 生きている化石硬骨海綿およびその関連グループの研究の現状.....森 啓 21
- メタセコイア属の古生態と古生物地理.....百原 新 24
- 海底洞窟中の軟体動物群の原始性.....加瀬友喜・速水 格 31
- シャミセンガイの遺伝的変異.....久住 勉・小澤智生・遠藤一佳 37
- 「生きている化石」に何を求めるか?濱田隆士・生きている化石研究会 45
- 「生きている化石」と「その他の生物」の比較大路樹生 47

総説

- 貝類が受ける捕食現象とエスカレーション.....佐藤武宏 50
- 学会記事..... 64

日本古生物学会

日本古生物学会入会申込書

日本学会事務センター内

〒113 東京都文京区本駒込 5-16-9

氏 名 _____ ローマ字 _____

生年月日 _____

現住所 _____

所属機関（在学名）・現職（学年） あるいは職業

所属機関の所在地 _____

連絡先 _____

専 門 _____

最終学歴	年月	学校・学科名	学位
_____	_____	_____	_____

参考事項（主要な研究業績・他の所属学会等）

推薦者（本会会員 2 名）

氏名 および署名または捺印	所属または住所
1. _____	_____
2. _____	_____

本会の会則を了承し、日本古生物学会に入会を申し込みます。

日付 19 年 月 日	入会申込者 署名（捺印）
_____	_____

四国秩父帯のペルム紀リン酸塩ノジュールの放散虫群集の年代について

竹村厚司*・来見田桂子*・山北 聡**

The geologic age of radiolarian assemblage from a phosphate nodule
in the Chichibu Belt, Shikoku, Southwest Japan

Atsushi Takemura*, Keiko Kurumida* and Satoshi Yamakita**

Abstract Well preserved radiolarians occur in a phosphate nodule from the Chichibu Belt, Shikoku, Southwest Japan. This assemblage contains several species of *Albaillellaria*, of which ranges vary in age, and several undescribed forms. Because of a skepticism about the geologic age of this nodule, we examined the radiolarian content from a single small piece of this nodule in this paper. As a result, the radiolarian assemblage from this one piece is nearly same as one reported by Takemura and Yamakita (1993) and the age of this radiolarian fauna is regarded as Late Permian.

はじめに

Ormiston and Babcock (1979) が Texas の Lamar Limestone から *Follicucullus* の記載を行なって以来、ペルム紀の放散虫化石の研究は飛躍的に進歩した。特に日本では、Ishiga (1986) がそれまでの Ishiga and Imoto (1980) に始まる生層序学的研究を総括し、日本における上部石炭系からペルム系に至る放散虫生層序を確立している。

Ishiga (1986) や Holdsworth and Jones (1980), Kozur (1989) などの生層序学的研究によれば、ペルム紀後期の放散虫群集は古生代後期に特徴的な *Albaillellaria* のうちでも、*Follicucullus* 属や *Neoalbaillella* 属によって特徴付けられる。特に *Neoalbaillella* 群集はペルム紀の最後期のものであると考えられ、現在までに日本 (Takemura and Nakaseko, 1981; Ishiga, Kito and Imoto, 1982; Sashida and Tonishi, 1985 など) やフィリピン (Cheng, 1989), 北米 (Blome and Reed, 1992) などの層状チャートより産出している。

従来の *Neoalbaillella* 群集の産出はその多くが

チャートなどの珪質岩に限られてきたが、竹村・山北 (1993) は、四国秩父帯のリン酸塩ノジュールから産する、極めて保存の良い放散虫群集を報告した。この群集からは、*Neoalbaillella pseudogrypus* や *N. grypus*, *Albaillella levis* 等の、後期ペルム紀に特徴的な *Albaillellaria* が多く産出し、その他に多種の *Spumellaria* や所属不明の放散虫なども産出している。しかしこの群集には、ペルム紀前期～中期に生存期間を持つとされている *Albaillellaria* や、中生代以後の *Nassellaria* に外形が類似した種が含まれるなど、その年代論については疑問が残されていた。

竹村・山北 (1993) では、このノジュール試料は採集の時点で1個が2～3cm以下の小片に粉碎されており、その数個の小片を同時に処理した残査から放散虫殻の拾い出しを行っていた。従って本来のノジュールでは例えば、ノジュールの中心部と外側とでは形成年代が異なっていたのではないか、そしてその年代のことなる破片を同時に処理したのではないかという疑問を伴っていた。

本研究では、この疑問を解消するため、ノジュールの小片1個ずつの処理を行ない、多少保存状態は劣るが種の同定には十分耐えうる放散虫殻を十分量得ることができた。その結果、この1小片から竹村・山北 (1993) が報告したのと同様同じ *Albaillellaria* などの群集を得ることができ

*兵庫教育大学自然系地学教室

**宮崎大学教育学部地学教室

1994年6月13日受付, 1994年10月4日受理

た。この群集はペルム紀後期の年代であると考えられ、現在知られている古生代最後の放散虫群集の一つである可能性が高い。その詳細を報告する。

試料及び研究方法

本研究で用いたリン酸塩ノジュールは、竹村・山北 (1993) が報告している四国秩父帯から産したものである (図1)。本試料は、高知県吾川郡吾川村の仁淀川沿いに露出する、秩父帯 (狭義、= 秩父累帯北帯) に属するメランジ中に含まれるリン酸塩ノジュールである。このメランジの泥質岩から、波田ほか (1985) はジュラ紀前期の放散虫化石を報告しており、本試料はメランジ中に含まれた異質岩塊であると考えられる (竹村・山北, 1993)。

先にも述べたように、このノジュール試料は採集の過程で長径が2~3cm以下の小片に砕かれている。ノジュールの各小片は暗灰色で、均質で泥質な岩質を示し、元のノジュールの成長構造などを示す特徴は認められない。本研究ではその小片1個ずつからの放散虫化石の抽出を行なった。

薬品処理には塩酸、過酸化水素及びカルゴン (Calgon, 米国で市販されているリン酸ナトリウ

ム入り水質軟化剤) を用いた。数%の希塩酸にノジュールの小片を半日~1日程度浸し、250メッシュで篩った残査を集める。この作業を繰り返して貯まった残査を、カルゴンの水溶液に過酸化水素を加えて熱する処理を繰り返し、クリーニングを行なった。

この結果、ほとんど放散虫化石を産しない小片も見られたが、一つの小片 (サンプル番号: NK 01C-3) から種の同定に耐えうる保存状態の放散虫群集が得られた (図2)。この小片からの放散虫殻は産出個体数が少ないこともあって、竹村・山北 (1993) の群集のものよりも多少保存状態が悪いものが多い。

放散虫群集

本研究の試料 NK01C-3 から産出した主な放散虫化石を図2に示す。本研究では、この試料からの産出個体数が少ないこともあり、同定を *Albaillellaria* などに絞った。本試料から産出した *Albaillellaria* は以下の種である。

Neobaillella pseudogrypus Sashida and Tonishi (図2-1)

Neobaillella cf. *grypus* Ishiga, Kito and Imoto (図2-2)

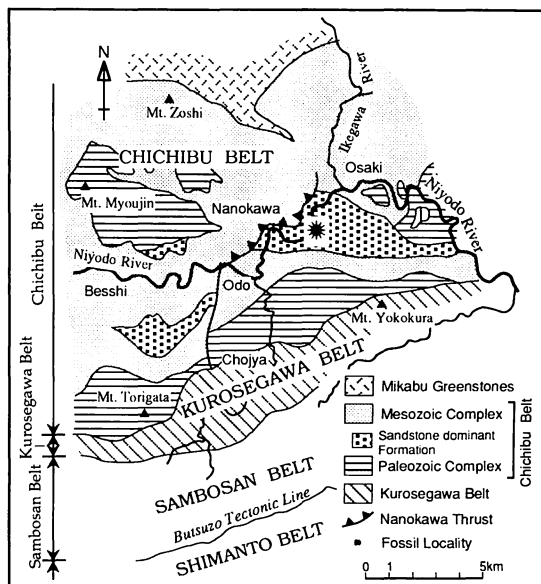
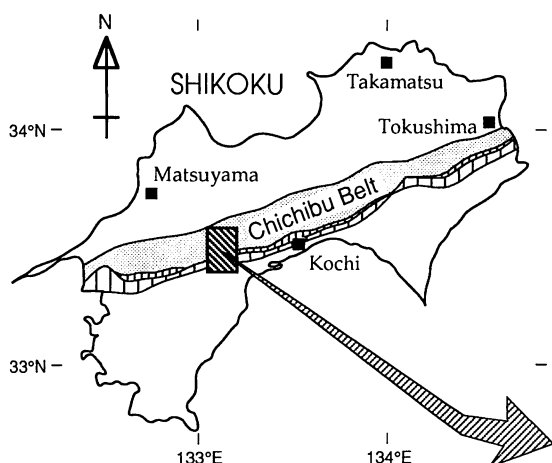


図1. 本研究の放散虫化石産出地点 (右図の星印, 竹村・山北, 1993 より)。

Albaillella levis Ishiga, Kito and Imoto (図2-3)

Albaillella sp. (図2-4)

Follicucullus cf. *monacanthus* Ishiga, Kito and Imoto (図2-5)

Pseudoalbaillella aff. *longicornis* Ishiga and Imoto (図2-6)

このうち本試料からは, *Neoalbaillella pseudogrypus*, *Neoalbaillella* cf. *grypus*, 及び *Albaillella levis* の3種が比較的多産する. その他の *Albaillellaria* は1~2個体ずつしか産出していない.

さらにこの試料からは, 竹村・山北(1993)も報告している *Nassellaria* に外形の類似した種(図2-8)や, Kozur(1993)も報告している *Urocyrtis*? sp. (Kozur, 1993, Pl. 2, Fig. 2) もしく

は gen. et sp. indet. (Kozur, 1993, Pl. 2, Fig. 4) に類似した所属不明の種(図2-7)も産出している.

これらの *Albaillellaria* などの産出種は, 竹村・山北(1993)が報告した, 数個の小片を処理して得られた群集とほぼ同じである. この元のノジュールは径約10cm程度の大きさであったため, 1個の小片からこのような群集が産出したということは, ノジュール中には放散虫群集の不均質性はなかったことを示している. 例えば, ノジュールの1部分が他の部分とは違う群集を含んでいたり, 元のノジュールが中心と周辺部とは異なった群集組成を示していて, 複数の小片を処理した竹村・山北(1993)の報告ではその混じった群集を見ていた, という可能性は否定される.

現在のところ, この群集のほとんどはペルム紀

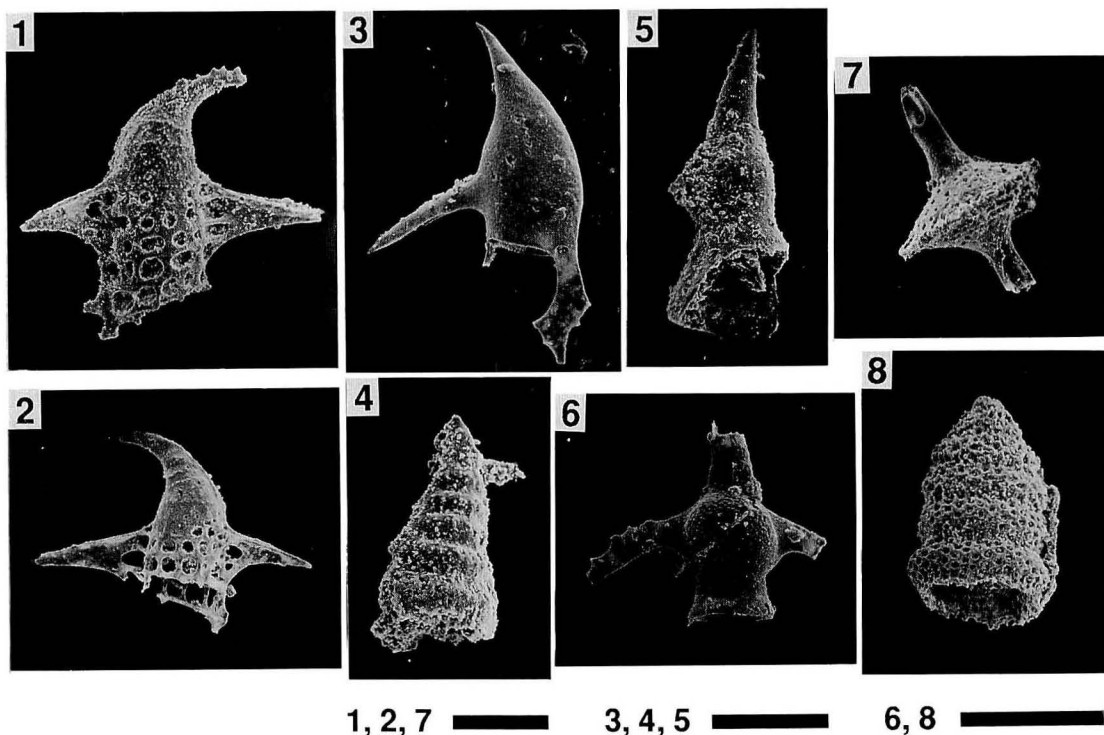


図2. 今回産出した *Albaillellaria* など. 1. *Neoalbaillella pseudogrypus* Sashida and Tonishi; 2. *Neoalbaillella* cf. *grypus* Ishiga, Kito and Imoto; 3. *Albaillella levis* Ishiga, Kito and Imoto; 4. *Albaillella* sp.; 5. *Follicucullus* cf. *monacanthus* Ishiga, Kito and Imoto; 6. *Pseudoalbaillella* aff. *longicornis* Ishiga and Imoto; 7. *Polycystina*, fam., gen. et sp. indet.; 8. *Polycystina*, fam., gen. et sp. indet. (スケールは100 μ m)

のものであることから、我々はこの群集の放散虫をすべてペルム紀のものと考えている。Nassellaria に外形の類似した数種は、現時点では Nassellaria の内部骨格 (例えば Takemura, 1986) を観察しておらず、*Popofskyellum* に類似の種かも知れない。今後の検討が必要である。

本研究の Albaillellaria にも、竹村・山北 (1993) が報告したのと同じ、年代の異なる種がいくつか得られた。多産する *Nealbaillella pseudogrypus*, *Nealbaillella* cf. *grypus*, 及び *Albaillella levis* の3種はその range がペルム紀後期に限られるのに対し、他の Albaillellaria はそれよりも古い年代を示す (Ishiga, 1986)。しかしこれらの年代の古い種は産出個体数が少なく、また殻が破損したようなものが多い (図 2-4, 5, 6) ため、再堆積したものであると思われる。

本群集は Sashida and Tonishi (1985, 1986, 1988, 1991) が記載した、関東山地五日市地域のチャート層からの群集と共通種が多い。このことは本研究の試料であるリン酸塩ノジュールの放散虫群集が、チャートの堆積場と共通の遠洋性の環境で形成された可能性が高いことを示している。従ってこの放散虫群集の年代を考察するには、Ishiga (1986) が主に丹波帯のチャート層で確立した生層序を適用できると考えた。

Sashida and Tonishi (1991) によれば、*Nealbaillella pseudogrypus* は関東山地において *N. ornithoformis* と共存している。また、*N. grypus* や *A. levis* の range、竹村・山北 (1993) の報告している Spumellaria などから考えて、この群集はペルム紀後期の群集である。しかしペルム紀後期のチャート層から多産する *Nealbaillella ornithoformis* や *N. optima*, *Follicucullus scholasticus* などとは全く産出していない。

本群集には少なくとも 50 種以上の放散虫が含まれ、先にも述べたようなチャートから産する種も多数含まれている。従って上記の *N. ornithoformis* などを含まないことについては、この群集が *N. ornithoformis* の range よりもさらに上位のものである可能性がある。このことは、本研究の群集が現在古生代で知られている最も新しい *N. ornithoformis* Zone よりも、さらに後の群集であ

ることを示唆している。

現在のところ、放散虫類の変遷史の上で最も大きな変化を示す古生代-中生代境界については不明な点が多いが、古生代後期に特徴的な Albaillellaria は中生代には全く産出せず、古生代末で絶滅しているようである。本試料の放散虫類は、その古生代末の現在知られている最末期の群集かも知れない。

文 献

- Blome, C. D. and Reed, K. M., 1992. Permian and Early (?) Triassic radiolarian faunas from the Grindstone terrane, central Oregon. *Jour. Paleont.*, **66**, 351-383.
- Cheng, Y. -N., 1989. Upper Paleozoic and Lower Mesozoic Radiolarian assemblages from the Busuanga Islands, North Palawan Block, Philippines. *Bull. National Museum of Natural Science, Taiwan*, **1**, 129-175.
- 波田重熙・石井健一・松岡 篤・伊沢尚美, 1985. 高知県吾川村・仁淀村地域の秩父累帯北帯. *MRT Newsletter*, **1**, 37-42.
- Holdsworth, B. K., and Jones, D. L., 1980. Preliminary radiolarian zonation for Late Devonian through Permian time. *Geology*, **8**, 281-285.
- Ishiga, H., 1986. Late Carboniferous and Permian radiolarian biostratigraphy of Southwest Japan. *J. Geosci. Osaka City Univ.*, **29**, 89-100.
- Ishiga, H. and Imoto, N., 1980. Some Permian radiolarians in the Tamba district, Southwest Japan. *Earth Sci. (Chikyu Kagaku)*, **34**, 333-345.
- Ishiga, H., Kito, T. and Imoto, N., 1982. Late Permian radiolarian assemblages in the Tamba District and an adjacent area, Southwest Japan. *Earth Sci. (Chikyu Kagaku)*, **36**, 10-22.
- Kozur, H., 1993. Upper Permian Radiolarians from the Sosio Valley Area, Western Sicily (Italy) and from the Uppermost Lamar Limestone of West Texas. *Jb. Geol. B. -A.*, **136**, 99-123.
- Kozur, H. and Mostler, H., 1989. Radiolarien und Schwammskelern aus dem Unterperm des Vorurals. *Geol. - Paläont. Mitt. Innsbruck*, sonderband **2**, 147-175.
- Ormiston, A. and Babcock, L., 1979. *Follicucullus*, new radiolarian genus from the Guadalupian (Per-

- mian) Lamar Limestone of the Delaware Basin. *Jour. Paleont.*, **53**, 328-334.
- Sashida, K. and Tonishi, K., 1985. Permian radiolarians from the Kanto Mountains, Central Japan-Some Upper Permian Spumellaria from Itsukaichi, western part of Tokyo Prefecture. *Sci. Rep. . Inst. Geosci., Univ. Tsukuba*, B, **6**, 1-19.
- Sashida, K. and Tonishi, K., 1986. Upper Permian stauraxon radiolaria from Itsukaichi, western part of Tokyo Prefecture. *ibid.*, **7**, 1-13.
- Sashida, K. and Tonishi, K., 1988. Additional note on Upper Permian radiolarian fauna from Itsukaichi, western part of Tokyo Prefecture, Central Japan. *Trans Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, **151**, 523-542.
- Sashida, K. and Tonishi, K., 1991. An Upper Permian coiled radiolarian from Itsukaichi, central Japan, *Micropaleont.*, **37**, 86-94.
- Takemura, A., 1986. Classification of Jurassic Nassellarians (Radiolaria). *Palaeontographica*, Abt. A, **195**, 29-74.
- Takemura, A. and Nakaseko, K., 1981. A new Permian radiolarian genus from the Tamba belt, southwest Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, **124**, 208-214.
- 竹村厚司・山北 聡, 1993. 四国秩父帯のリン酸塩ノジュールから産出したベルム紀後期 *Neoalbaillella* 群集 (放散虫) について. 第4回放散虫研究集会論文集, NOM (大阪微化石研究会誌) 特別号, **9**, 41-49.

岡山県日南石灰岩の有孔虫生層序

藤本 睦*・佐田公好**

Foraminiferal biostratigraphy in the Hina Limestone,
Okayama Prefecture, western Japan

Mutsumi Fujimoto* and Kimiyoshi Sada**

Abstract This paper treats of the biostratigraphy and correlation of the foraminiferal zones of the Carboniferous Hina Limestone in Okayama Prefecture, western Japan. The Hina Limestone is divisible into three foraminiferal zones, namely, the *Endothyra-Mediocris* zone, the *Eostaffella-Millerella* zone and the *Pseudostaffella-Profusulinella* zone in ascending order. The *Endothyra-Mediocris* zone is characterized mainly by *Endothyra-similis*, *E. exilis*, *E. irinae*, *Endostaffella* sp., *Eoendothyranopsis* sp., *Planoendothyra sigma* and *Mediocris mediocris*. Most of them are discovered for the first time in the Hina Limestone. The *Eostaffella-Millerella* zone is characterized mainly by *Eostaffella ikensis*, *E. akiyoshiensis*, *E. kanmerai*, *E. mosquensis*, *Millerella toriyamai* and *M. marblensis*. The *Pseudostaffella-Profusulinella* zone is composed of *Pseudostaffella minuta*, *Nankinella yokoyamai*, *Profusulinella* sp. and others. These three zones are regarded as ranging in age from the late Osagean to the middle Atokan in North America, and the early Viséan to the late Bashkirian in Russia. Based on this study, the geological structure of the Hina Limestone can be elucidated.

はじめに

岡山県南西部の日南石灰岩地域は、西南日本内帯の地質構造を解明する上での重要な地域であり、古くから多くの研究者によってその層位・構造が研究されてきた。張（1939）や小林（1950）は、日南石灰岩が上部三畳系成羽層群に衝上しており、衝上の時期は下部白亜系の稲倉層堆積前とした。中野（1952）は石灰岩の時代をロシアの Viséan と考え、その衝上時期は稲倉層の堆積前から堆積初頭とした。一方、Hase and Yokoyama（1975）は、石灰岩体から腕足類を報告し、かつ東西系の軸をもった褶曲構造を明らかにするとともに、この石灰岩体を diapir 構造と解釈した。Kobayashi and Hamada（1978）は、本石灰岩体から三葉虫を記載し、地質時代をロシアの Middle Tournaisian～Early Viséan および北米の Late Kinderhookian～Early Osagean とし

た。佐田ほか（1979）は、試錐データおよび石灰岩体の内部構造から、この岩体を Klippe としている。大藤（1985）は、本地域の衝上断層を成羽層群の逆転翼に生じた小規模な断層と考えている。また、水野（1993）は、コノドントによる石灰岩の化石層序を報告している。

日南石灰岩については以上のような研究がなされてきたが、石灰岩体全体の地質構造についてはまだ未解決の問題も多い。筆者らは本石灰岩の地質構造を解明するには、まず微化石による層序学的基礎研究が必要であると考え、佐田ほか（1979）の研究に続いて地表調査および試錐試料から紡錘虫類と小型有孔虫類の検討を進めている。本論文では、日南石灰岩の有孔虫化石帯について新発見が得られたので報告する。

地質概要

日南石灰岩は、北側の二畳系芳井層群（吉村，1961）と南側の上部三畳系成羽層群に挟まれて、標高約 450m の石灰岩台地を形成している。調査地域の南西部では、これらの地層を被って中期白

*復建調査設計株式会社技術研究所

**広島大学総合科学部自然環境研究室

1994年8月8日受付，1994年10月4日受理

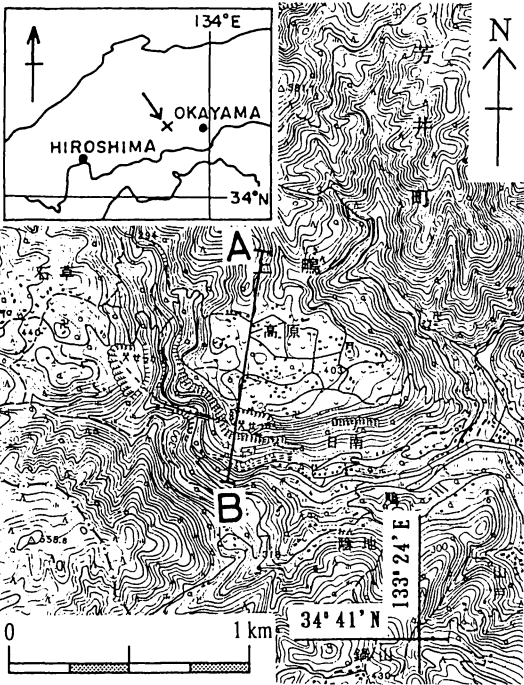


図 1. 調査位置図 (国土地理院発行, 2 万 5 千分の 1 地形図「地頭」の一部を使用).

垂紀の高田流紋岩類 (吉田, 1961) が広く分布している. また, 日南石灰岩と成羽層群との境界付近には, 早期白亜紀の稲倉層 (今村・楠見, 1951) が点在している. これらの地層の層序を表 1 に示す.

日南石灰岩は最下部に厚さ約 100m の塩基性火砕岩を伴う. 石灰岩は塊状で乳白色ないし淡灰色を呈し, 岩相は biosparite および biomicrite を主体とする. 佐田ほか (1979) は, 石灰岩層には向斜と背斜が北側より南側へ繰り返してあらわれ, その褶曲軸のトレンドは西北西-東南東方向で全体として西へプランジし, 軸面は北へ 40° ~ 60° 傾斜していることを報告した. さらに試験結果から, 石灰岩体が芳井層群および成羽層群に衝上した Klippe であるとした.

芳井層群は砂岩, 泥岩, 砂岩・泥岩互層, 珪質泥岩, 礫岩およびチャートから構成される. 本層群にはスランプ褶曲などが発達し, 全体が海底地すべり堆積物と考えられている. (Sada et al., 1992a). 本層群の地質時代は, Sada et al. (1985) および Sada et al. (1992a) のコノドント・放散虫微化石の報告によれば, 中期二畳紀から後期二

表 1. 日南地域の層序 (Sada, et al., 1979 を一部改変).

Geological age		Group or Formation	Lithology	Thickness
Cretaceous	Middle	Takada Rhyolitic Rocks	Rhyolite and its tuff	20m +
	Early	Inakura Formation	Tuff and conglomerate	20m ±
Late Triassic		Nariwa Group	Sandstone, conglomerate, mudstone and coal	100m +
Permian		Yoshii Group	Sandstone, mudstone, conglomerate and chert	350m +
Carboniferous		Hina Limestone	Limestone	200m ±
			Basic pyroclastic rocks	100m ±

畳紀と考えられている。成羽層群は砂岩、礫岩、泥岩および炭質頁岩から構成される。砂岩は中粒ないし粗粒で、粒子は石英および長石を主体とする。層理面は、N65° ~ 75° E の走向をもち南へ約 70° 傾斜している。

産出化石

日南石灰岩は、東西方向の軸をもちながら褶曲構造を呈するものと考えられており、南北方向の地質断面が石灰岩の地質構造をよく示している (Hase and Yokoyama, 1975; 佐田ほか, 1979)。本報告においてもほぼ南北方向の地質断面について微化石層序を考えている (図 1)。代表的な試料採取地点は図 2 に示し、各地点における産出微化石は表 2 にまとめた。

今回の調査により、本地区から初めて次のような *Endothyra* 類が発見された。すなわち、*Endothyra similis*, *E. exilis*, *E. irinae*, *Endostaffella* sp. A, *Eoendothyranopsis* sp., *Planoendothyra sigma* などである。これらの有孔虫類はいずれも下部石灰系からの産出化石として知られており、日南石

灰岩においては最下部層を代表する化石と考えられる。紡錘虫類としては、*Mediocris*, *Eostaffella*, *Millerella*, *Zellerinella*, *Pseudostaffella*, *Profusulinella* および *Nankinella* の属種が認められる。図 2 に示す以外の地点からは、*Ozawainella* および *Rectomillerella* なども産出する。今回確認された微化石類については、別途、記載して報告の予定である。

表 2 に示す産出地点は、後述する化石帯区分にしたがって整理されたものである。

化石帯

日南石灰岩の化石帯については、Hase and Yokoyama (1975) が下位から *Endothyra* 帯、*Eostaffella*-*Millerella* 帯および *Pseudostaffella*-*Profusulinella* 帯を設定した。一方、佐田ほか (1979) は、下位の *Eostaffella*-*Millerella* 帯と上位の *Profusulinella* 帯に二分した。今回、本石灰岩の最下部が *Endothyra* 類と *Mediocris* 類によって特徴づけられることが判明したので、石灰岩最下部に *Endothyra* - *Mediocris* 帯を設定し

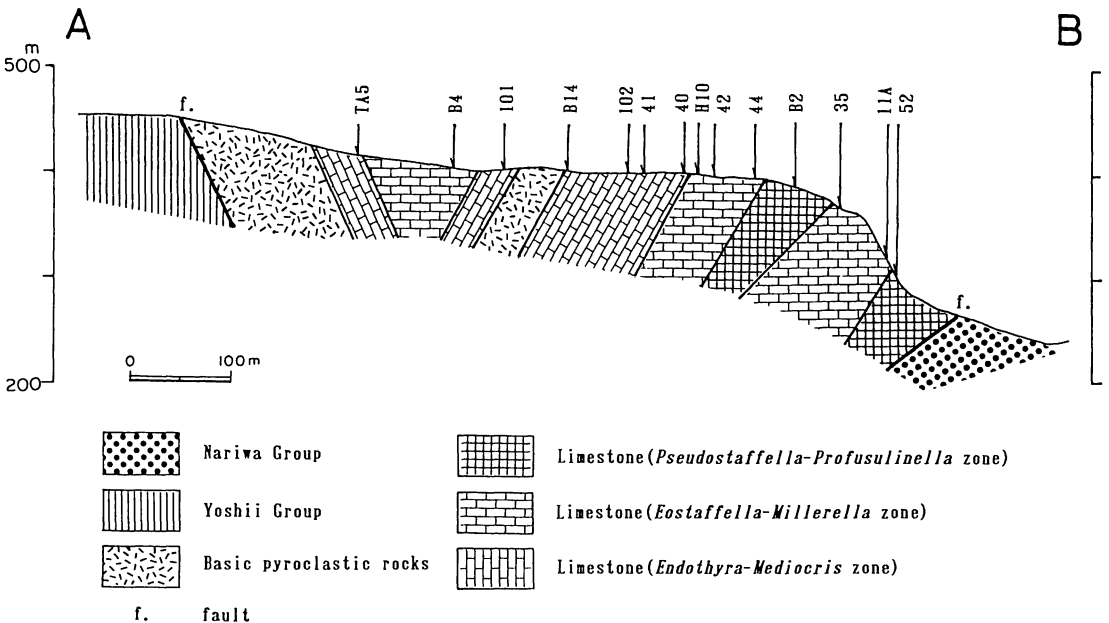


図 2. 地質断面図 (A-B 断面) および代表試料採取地点。

表 2. 産出微化石.

Species \ Loc.	TA 5	101	B14	102	41	40	B4	H10	42	44	35	11A	B2	52
<i>Endothyra exilis</i>		×			×	×			×	×	×			
<i>E. similis</i>	×	×			×					×				
<i>E. irinae</i>				×		×					×			
<i>E. sp.</i>	×		×	×			×		×	×	×			
<i>Eoendothyranopsis</i> sp.				×					×					
<i>Planoendothyra sigma</i>										×	×			
<i>Endostaffella</i> sp.	×		×							×				
<i>Mediocris mediocris</i>									×					
<i>M. sp.</i>					×				×		×			
<i>Eostaffella ikensis</i>							×			×		×		
<i>E. akiyoshiensis</i>							×	×	×	×				
<i>E. kanmerai</i>									×	×				
<i>E. paraprisca</i>								×	×	×				
<i>E. mosquensis</i>												×		
<i>E. postproikensis</i>									×	×	×			
<i>E. sp.</i>							×		×	×			×	
<i>Millerella toriyamai</i>										×		×		
<i>M. marblensis</i>									×					×
<i>M. bigemmicula</i>									×					
<i>Zellerinella tortula</i>										×				
<i>Pseudostaffella minuta</i>													×	×
<i>Profusulinella</i> sp.													×	
<i>Nankinella yokoyamai</i>													×	
<i>N. sp.</i>														×

た. その上位は *Eostaffella-Millerella* 帯と *Pseudostaffella-Profusulinella* 帯に二分された. 以下, これらの化石帯について述べたい.

1. *Endothyra-Mediocris* 帯

Endothyra-Mediocris 帯は、本石灰岩最下部の塩基性火砕岩の直上に分布する。層厚は約 40~50 m と推定される。石灰岩は biosparite ないし biomicrite からなる。また、本帯の下部には所々に塩基性火砕岩の薄層を挟在する。

本帯は、*Endothyra similis* *E. exilis*, *E. irinae*, *Endostaffella* sp. A, *Eoendothyranopsis* sp., *Planoendothyra sigma*, *Mediocris mediocris*, *M.* sp. A などによって特徴づけられる。すなわち、本帯は *Eostaffella* 属および *Millerella* 属が出現するまでの化石帯と位置づけられる。このほかに、調査地西方からは *Mediocris adducta*, *Granuliferelloides* sp. など産出する。本帯は阿哲石灰岩の *Mediocris breviscula* 帯 (Sada et al., 1992b), 帝釈石灰岩の *Mediocris* 帯 (Sada, 1975) および

秋吉石灰岩の *Endothyra* 帯~*Mediocris mediocris* 帯 (Matsusue, 1992) に対比される。また、本帯の上限は北米の Uppermost Meramecian およびロシアの Upper Viséan にも比較されてよいであろう。下限については不明な部分もあるが、北米の Upper Osagean およびロシアの Lower Viséan に比較できるものと考えられる。ただし、Kobayashi and Hamada (1978) の三葉虫の報告を考慮すれば、Upper Tournaisian あるいは Upper Kinderhookian までさかのぼる可能性もある。しかし、日南石灰岩における三葉虫の採集地点が不明であるのは誠に残念である。

2. *Eostaffella-Millerella* 帯

Eostaffella-Millerella 帯は、*Endothyra-Mediocris* 帯の上部に分布し、層厚は約 100~140m と

Species \ Zone	<i>Endothyra-Mediocris</i> zone	<i>Eostaffella-Millerella</i> zone	<i>Pseudostaffella-Profusulinella</i> z.
<i>Endothyra exilis</i>	-----	-----	-----
<i>E. similis</i>	-----	-----	-----
<i>E. irinae</i>	-----	-----	-----
<i>E. sp.</i>	-----	-----	-----
<i>Eoendothyranopsis</i> sp.	-----	-----	-----
<i>Planoendothyra sigma</i>	-----	-----	-----
<i>Endostaffella</i> sp.	-----	-----	-----
<i>Mediocris mediocris</i>	-----	-----	-----
<i>M. sp.</i>	-----	-----	-----
<i>Eostaffella ikensis</i>	-----	-----	-----
<i>E. akiyoshiensis</i>	-----	-----	-----
<i>E. kanmerai</i>	-----	-----	-----
<i>E. paraprisca</i>	-----	-----	-----
<i>E. mosquensis</i>	-----	-----	-----
<i>E. postproikensis</i>	-----	-----	-----
<i>E. sp.</i>	-----	-----	-----
<i>Millerella toriyamai</i>	-----	-----	-----
<i>M. marblensis</i>	-----	-----	-----
<i>M. bigemmicula</i>	-----	-----	-----
<i>Zellerinella tortula</i>	-----	-----	-----
<i>Pseudostaffella minuta</i>	-----	-----	-----
<i>Profusulinella</i> sp.	-----	-----	-----
<i>Nankinella yokoyamai</i>	-----	-----	-----
<i>N. sp.</i>	-----	-----	-----

図 3. 産出微化石の層序的分布.

表 3. 化石带对比表.

CARBONIFEROUS				EUROPE	RUSSIA	USA	H I N A (This study)	A T E T S U (Sada et al., 1992b)	T A I S H A K U (Sada, 1975)	A K I Y O S H I (Matsusue, 1990)		
Tournaisian	Visean	Namurian		Westphalian	Bashkirian	Pennsylvanian	Pseudostaffella- Profusulinella zone	Profusulinella toriyamai zone (Sada, 1961)	Profusulinella zone	Profusulinella beppensis zone		
		Serpukhovian									Pseudostaffella antiqua zone	
Tournaisian	Visean	Serpukhovian		Morrowan	Atokan			Eostaffella- Millerella zone	Pseudostaffella minuta- Millerella marblensis zone	Millerella zone		Pseudostaffella minuta zone
											Chesterian	
				Meramecian	Endothyra- Mediocris zone	Mediocris breviscula zone	Mediocris zone	Mediocris mediocris zone				
									Osagean	Endothyra n. sp. A zone	Endothyra zone	
				Kind.								

推定される。石灰岩は biosparite を主体とするが、部分的には biosparrudite もみられる。

前述したように、本帯は *Eostaffella* および *Millerella* によって特徴づけられる。本帯の下部では *Endothyra-Mediocris* 帯の有孔虫類も産出するが、上部ほどその個体数は少なくなる。本帯を構成する属種としては次のような紡錘虫類が識別される。すなわち、*Eostaffella ikensis*, *E. akiyoshiensis*, *E. kanmerai*, *E. parapriscia*, *E. mosquensis*, *E. postproikensis*, *E. sp.*, *Millerella toriyamai*, *M. marblensis*, *M. bigemmicula*, *Zellerinella tortula* などである。本帯は、阿哲石灰岩の *Eostaffella kanmerai-Zellerinella* cf. *designata* 帯～*Pseudostaffella minuta-Millerella marblensis* 帯の下部 (Sada et al., 1992b), 帝釈石灰岩の *Eostaffella* 帯～*Millerella* 帯下部 (Sada, 1975) および秋吉石灰岩の *Eostaffella mosquensis* 帯～*Millerella yowarensis* 帯 (Matsusue, 1992) に対比される。また、本帯は北米の Lowest Chesterian～Lower Morrowan およびロシアの Upper Viséan～Uppermost Serpukhovian に対比されるものと考えられる。

3. *Pseudostaffella-Profusulinella* 帯

Pseudostaffella-Profusulinella 帯は本石灰岩の最上部に分布し、層厚は約 30～40m と推定される。石灰岩は biosparite を主体とし部分的に bio-oosparite がみられる。

本帯は、*Pseudostaffella* および *Profusulinella* によって特徴づけられる。下位の *Eostaffella-Millerella* 帯からレンジが延びて産出する種も多いが、一部のものは消滅している。本帯を特徴づける属種としては次のような紡錘虫類が識別される。すなわち、*Pseudostaffella minuta*, *Nankinella yokoyamai*, *N. sp.*, *Profusulinella sp.* などである。本帯は、阿哲石灰岩の *Pseudostaffella minuta-Millerella marblensis* 帯上部 (Sada et al., 1992b) ～*Profusulinella toriyamai* 帯 (Sada, 1961), 帝釈石灰岩の *Millerella* 帯上部～*Profusulinella* 帯 (Sada, 1975) および秋吉石灰岩の *Pseudostaffella minuta* 帯～*Profusulinella beppensis* 帯 (Matsusue, 1992) に対比される。また、本帯は北米の Upper Morrowan～Middle

Atokan およびロシアの Bashkirian に対比できるものと思われる。

まとめと考察

以上に述べたように、日南石灰岩は小型有孔虫と紡錘虫類によって3つの化石帯に区分される。すなわち、下位より *Endothyra-Mediocris* 帯, *Eostaffella-Millerella* 帯および *Pseudostaffella-Profusulinella* 帯である。各化石帯の産出化石の層序的分布は図3に示す。佐田ほか (1979) の化石帯と比較すれば、最下部に *Endothyra-Mediocris* 帯が新たに設定された。*Endothyra-Mediocris* 帯には数種類の *Endothyra* 類が今回初めて発見され、日南石灰岩最下部層の時代決定に有力な手掛かりとなろう。上述の3つの微化石帯は阿哲石灰岩、帝釈石灰岩および秋吉石灰岩の下部層の微化石帯とは表3に示したように対比されるものと考ええる。また、その地質時代は北米の Late Osagean～Middle Atokan およびロシアの Early Viséan～Late Bashkirian に相当するものと考えられる。

今回設定した微化石帯は、水野 (1993) のコノドント化石帯の時代論にもほぼ調和的である。しかし、地質構造を考えた場合、水野 (1993) の化石帯の分布は北から南への単斜構造となっているが、図2に示したように今回の化石帯には明らかに繰り返しの傾向がある。このことは、日南石灰岩は単純な単斜構造ではなく、本地域北部の塩基性火砕岩が明らかに向斜構造を示すことを考慮すれば、褶曲構造を考えるのが妥当であろう。地質構造に関しては今後さらに検討を行う予定である。

謝 辞

本研究をまとめるにあたり、Amoco Production Co. の Dr. Paul L. Brenckle には、日南石灰岩より産出した小型有孔虫などの微化石類について種々の御意見と御指導を頂いた。広島大学総合科学部於保幸正教授には日南地域の地質構造について御教示を頂いた。また、広島大学総合科学部自然環境研究講座 (地学系) の諸先生からは御助言および御援助を賜った。野外調査において

は、鋼管鋁業株式会社芳井鋁業所の小武海克美所長をはじめ同所員の皆様に多大な御協力を賜った。以上の方々には心より御礼申し上げる。

文 献

- 張 麗旭, 1939: 岡山県川上郡大賀四近の地質, 特に大賀衝上について (演旨). 地質雑, 46, 294-295.
- Hase, A. and Yokoyama, M., 1975: Geological age and structure of the Hina Limestone, Okayama Prefecture, Southwest Japan. *Jour. Sci. Hiroshima Univ., Ser. C*, 7, 167-182.
- 今村外治・楠見 久, 1951: 岡山県小田郡稲倉村地方の所謂硯石層群について. 広島大地学研報, (1), 1-14.
- 小林貞一, 1950: 日本地方地質誌, 中国地方. 朝倉書店, 東京, 249pp.
- Kobayashi, T. and Hamada, T., 1978: On some Lower Carboniferous trilobites from the Hina Limestone, Okayama Prefecture, West Japan. *Proc. Japan Acad.*, 54, Ser. B, (1), 5-9.
- Matsusue, K., 1992: The Mid-Carboniferous boundary in the Akiyoshi Limestone Group, Southwest Japan, based on foraminifers. In Takayanagi, Y. and Saito, T. eds., *Studies in Benthic Foraminifera, Benthos '90, Sendai, 1990*, 381-388.
- 水野嘉宏, 1993: 岡山県日南石灰岩に確認されるコノドント化石層序とその対比. 平成4年度文部省科学研究費補助金(総合研究A)研究成果報告書, 154-166.
- 中野光雄, 1952: 岡山県後月郡共和村地方の地質—特に中・古生界に関する二・三の新知見. 広島大地学研報, (2), 15-30.
- 大藤 茂, 1985: 岡山県大賀地域の非変成古生層と上部三畳系成羽層群との間の不整合の発見. 地質雑, 91, 779-786.
- Sada, K., 1961: *Profusulinella* of Atetsu Limestone. *Jour. Sci. Hiroshima Univ., Ser. C*, 4, (1), 95-116.
- , 1975: Late Mississippian and Early Pennsylvanian fusulinid faunas of the Taishaku Limestone in West Japan. *Bull. Soc. belge Geol.*, 84, (1), 5-9.
- 佐田公好・秀 敬・藤本 睦, 1979: 岡山県日南石灰岩の層位と地質構造についての予察的研究. 広島大総合科学部紀要IV, 4, 15-21.
- Sada, K., Oho, Y., Inoue, M., Koike, T., Okada, D. and Kaneko, K., 1985: A discovery of microfossil faunas from the Otake Formation in Okayama Prefecture, western Japan. *Proc. Japan Acad.*, 61, Ser. B, 197-199.
- , Takata, Y. and Oho, Y., 1992a: Radiolarian faunas discovered from the Permian Yoshii Group in Okayama Prefecture, western Japan. In Ishizaki, K. and Saito, T. eds., *Centenary of Japanese Micropaleontology*, 383-387.
- , Tanaka, K., Fujimoto, M. and Oho, Y., 1992b: Carboniferous primitive Fusulinacean and Endothyraean faunas in the lower part of the Atetsu Limestone. *Mem. Fac. Integ. Arts and Sci. Hiroshima Univ., Ser. IV*, 17, 91-109.
- 吉田博直, 1961: 中国地方中部の後期中生代の火成活動. 広島大地学研報, (8), 1-39.
- 吉村典久, 1961: 中国地方中部大賀台地の古生層の層序と構造. 広島大地学研報, (10), 1-36.



图 4. 產出微化石(1). $\times 100$.

1. *Endothyra similis* Rauzer-Chernousova and Reitlinger, Rg. No. HN65-5c.
2. *Endothyra exilis* Rauzer-Chernousova, Rg. No. HN25-1d.
3. *Endostaffella* sp. A, Rg. No. HN 65 - 8 b.
4. *Planoendothyra sigma* Solovieva, Rg. No. HN 44 - 32 h.
5. *Mediocris mediocris* (Vissarionova), Rg. No. HN42-8e.
6. *Mediocris* sp. A, Rg. No. HN113-9b.
7. *Mediocris adducta* (Durkina), Rg. No. HN65-30c.
8. *Eoendothyranopsis* sp., Rg. No. HN65-8d.
9. *Granuliferelloides* sp., Rg. No. HN65-18a.

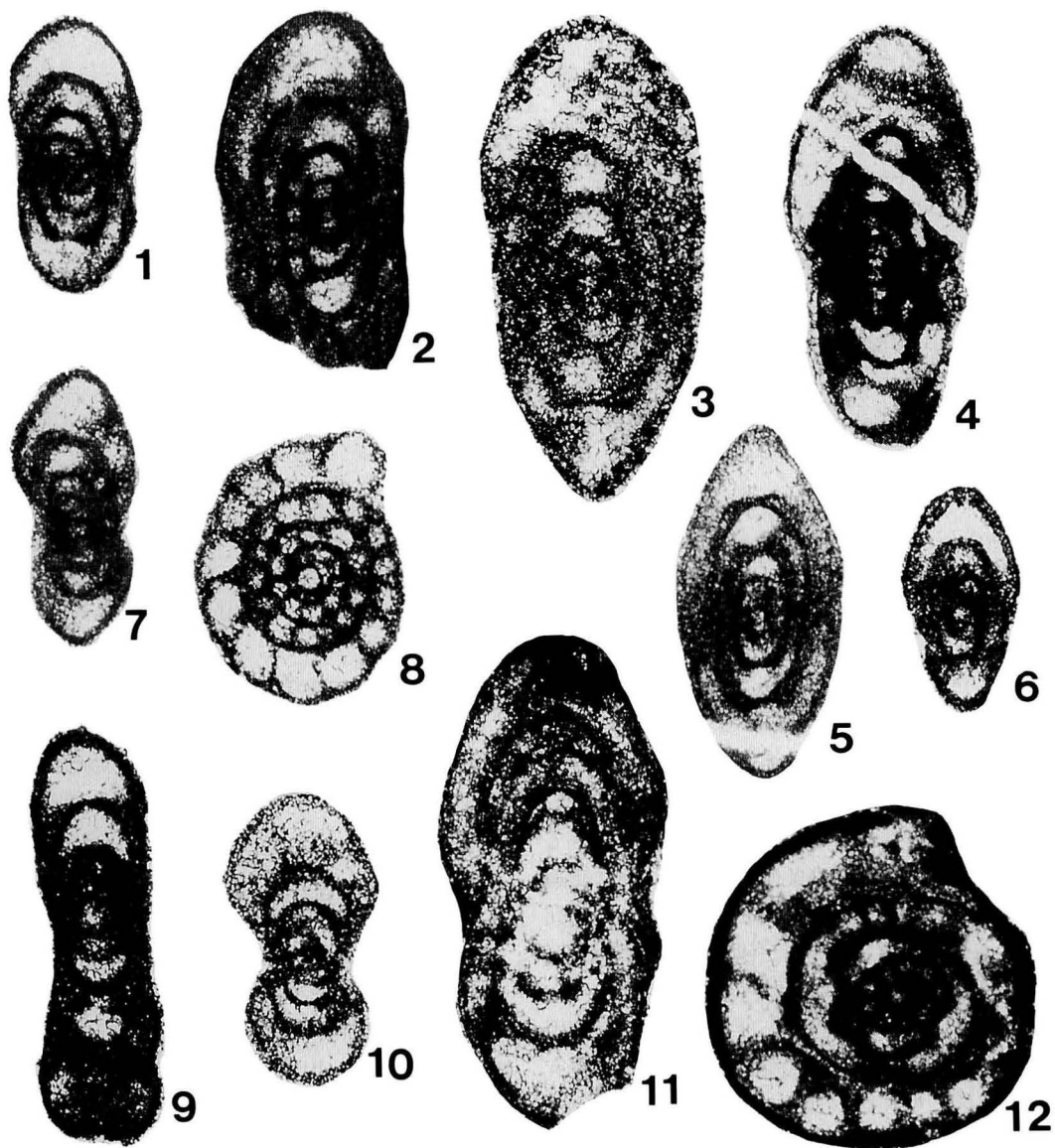


図5. 産出微化石(2). $\times 100$.

1. *Eostaffella akiyoshiensis* Sada, Rg. No. HN33-31c. 2. *Eostaffella mosquensis* Vissarionova, Rg. No. HN2-140. 3. *Eostaffella ikensis* Vissarionova, Rg. No. HN 76-11-98. 4. *Eostaffella kanmerai* (Igo), Rg. No. HN 113-3a. 5. *Eostaffella postproikensis* Vdovenko, Rg. No. HN35-b. 6. *Eostaffella parapriscia* Durkina, Rg. No. HN 44-32 h. 7-8. *Millerella toriyamai* Ota, Rg. No. HN 33-f. 9. *Millerella marblensis* Thompson, Rg. No. HN42-7b. 10. *Zellerinella tortula* (Nodine-Zeller), Rg. No. HN33-35b. 11. *Nankinella yokoyamai* Sada, Rg. No. HNH-10-84. 0. 12. *Pseudostaffella minuta* Sada, Rg. No. HN33-25c.

シンポジウム記録

海底洞窟中の ‘生きている化石貝形虫’ —Saipanettidae 科の「新属」—

田吹亮一*・花井哲郎**

A ‘living fossil ostracod’ in submarine caves —a new saipanettid genus

Ryoichi Tabuki* and Tetsuro Hanai**

Abstract A new troglobitic saipanettid genus was found from submarine caves of Ryukyu Islands. Saipanettids are very close to Paleozoic to Mesozoic Healdiacea and are thought to be a living fossil. It is highly possible that the new troglobitic saipanettid derived from a deep-water saipanettid, *Cardobairdia*, or its relatives and succeeded in colonizing in submarine caves by adopting a cryptic habit.

はじめに

熱帯～亜熱帯の浅海域の海底洞窟中に ‘生きている化石’ を含む洞窟固有の動物群集が存在することが明らかになるとともにその起源や ‘生きている化石’ の生き残りの条件について活発に議論されてきた (Jackson *et al.*, 1971, etc.). 琉球列島のサンゴ礁海域では加瀬が伊江島周辺の海底洞窟より巻貝の ‘生きている化石’, アマガイモドキの生体を採取したのをきっかけに, 貝類および甲殻類の研究者を中心に海底洞窟の動物群集の研究がすすめられてきた (Hayami and Kase, 1992; Kase and Hayami, 1992). 貝形虫についても, 花井が加瀬より譲り受けた伊江島の海底洞窟の堆積物試料より古いタイプの殻形態をもつ貝形虫「新属」の殻を発見, その後の分類学的検討の結果, この「新属」が Metacopina 亜目, Sigillioidea 超科, Saipanettidae 科に属するいわゆる ‘生きている化石’ であることが明らかになった. さらに 1993 年 5 月の伊江島の「大洞窟」での調査において, この「新属」の生体を洞窟の側壁の裂か内よ

り採取するのに成功した.

本論文では主に「新属」を含む saipanettids の形態, 生態上の特徴, 特に形態上の原始性について述べた後, 「新属」の起源と生き残りの条件について考察する.

海底洞窟中の貝形虫

洞窟中の海生の底生貝形虫については Bermuda の anchialine caves—汽水性または塩水性の pools を有し間接的に海に接続している—での Maddocks and Iliffe (1986) があるが, 直接, 海に面している海底洞窟での研究は本研究が最初となる. 「新属」の殻の発見をきっかけに, おもにその生体採取を主目的として, 伊江島の他, 宮古島西方の下地島周辺の海底洞窟群においても様々なタイプの底質試料を採取してきたが, 一般的に言って洞窟内での貝形虫生体の出現頻度は極めて低く「新属」の生体も極めて稀で, 遺骸(殻)だけのサンプルも多い. 例えば, 伊江島の「大洞窟」の奥の ‘床’ の上の泥質堆積物の表層サンプルと ‘側壁’ をこすって得た有機物残さサンプルより各々, 476 個体, 1045 個体の底生貝形虫を拾い出したが全て遺骸であった (表 1). 貝形虫生体の出現頻度の低さは洞窟内の光合成による有機物生産

*琉球大学教育学部地学教室

**大阪学院大学法学部

1994 年 2 月 27 日受付, 1994 年 4 月 11 日受理

表 1. 伊江島・「大洞窟」の貝形虫遺骸群集における Podocopida 目貝形虫種の出現頻度 (%)

taxa	sample	A	B
Suborder Metacopina			
Superfamily Sigilliacea			
L Saipanettidae gen. et sp.		17	55
Cardobairdia? sp.		3	1
Suborder Podocopina			
Superfamily Baidiacea			
●Neonesidea gerda		38	16
●N. sp.			*
●Paranesidea petalona		9	*
●Bairdoppilata paraalcyonicola		*	*
●Triebelina bradyi		*	*
Superfamily Cypridacea			
Propontocypris sp. 1		1	*
P. sp. 2			*
L Pontocypris sp. 1		19	3
P. sp. 2		3	*
Bythocypris sp.			*
●Macrocypris decora			*
Superfamily Cytheracea			
L Cletocythereis sp.		3	18
●Pseudocythere sp.		*	*
●Paracytheridea sp. 1		*	
L P. sp. 2		*	*
●Loxoconcha uranouchiensis		*	
●L. cf. japonica			*
L ●Xestoleberis cf. hanaii		*	*
●X. sp. 1		*	
●X. sp. 2			*
●Microcythere sp.		*	*
Xiphichilus sp.		1	1
no. of individuals		476	1045
no. of species		19	22

(* < 1%)

Sample A: sandy mud on floor of the cave

B: organic detritus on wall of the cave

●: species found also in open reef environments of the Sekisei-sho area (Tabuki and Nohara (1990))

L: species live specimens of which are found from other samples of the cave (mainly from fissures of its wall)

がないか極めて微弱であることからくる貧栄養状態を反映していると考えられる。

‘生きている化石貝形虫’ -saipanettids-

Saipanettidae 科は Saipanetta, Cardobairdia および「新属」より構成される。Saipanetta は 6

種が報告されているが、S. bensoni を除く 5 種は形態、生態とも類似している。即ち、殻は長さ約 0.5mm の細長い筒状で、back reef 内の波浪の影響を被る砂底ないしレキ底を主な生息の場としている（間隙生活を営んでいる可能性がある (Maddocks, 1974)）。Cardobairdia は唯一化石記録をも

つ saipanettid でジュラ紀以降現世まで生存している。殻は比較的大きく、長さが 0.5~0.9mm の範囲内にあり、*Saipanetta* に比べ前後に短縮した形態を示す。その生息の場は、新生代および現生の種が漸深海帯の泥底であるのに対し *Cardobairdia* の現時点での最古の化石記録を示すイギリス南部の Lias の石灰質泥岩より報告されている種は 100m 以浅の大陸棚に生息していたと考えられることから (Lord and Boomer, 1988; Hallam, 1992), *Cardobairdia* は新生代以前に浅海域より姿を消した可能性が高い。「新属」は伊江島および下地島周辺の海底洞窟からのみ見つかり、洞窟固有の貝形虫と考えられる。殻の長さは約 0.5mm でその形態は *Cardobairdia* に似る。ただ、殻外面が滑らかな前二者と異なり網目装飾で覆われる。saipanettids は両殻が形、大きさとも不等で大きい左殻が右殻の全縁を覆うこと、殻内表面のほぼ中央部に位置する閉殻筋痕が多数の小筋痕の集合よりなること等の点で、デボン紀~石炭紀に繁栄し中生代末までには絶滅した Metacopina 亜目の Healdiacea 超科に極めて近縁な上、軟体部 - *Saipanetta* の知見に基づいているが

ーにおいても、体の最後部にいくつかの体節又は体節の痕跡が見られること、第 6, 7 番目の附属肢の原節に外肢、内肢とは別に剛毛のある柄節が付いていることなど原始性を保持している (Mckenzie, 1967a, b)。

Saipanettidae 科の「新属」の起源と生き残りの条件

「新属」は殻表面の網目装飾の発達を除けば殻形態は *Cardobairdia* に似る。なお、成長段階後期, *Cardobairdia* の左殻の後部に spine が現れる種グループがあり (Van den Bold, 1974), 「新属」にも同様の位置に spine がみられるが (ただ, 「新属」の場合, A-1 の段階で消失する), この事も両者の近縁性を示していると考えられる。さらに *Cardobairdia* は saipanettids の中で唯一化石記録を有し沖縄本島・新里層 (新鮮統) から発見されており, その生存期間はジュラ紀より現世に至る (図 1)。その間, 殻形態に大きな変化は認められず, 少なくとも新生代に入ってから深海の泥底においてその生活様式を変えることなく生き続けてきたと考えられる。以上, 特に化石記録

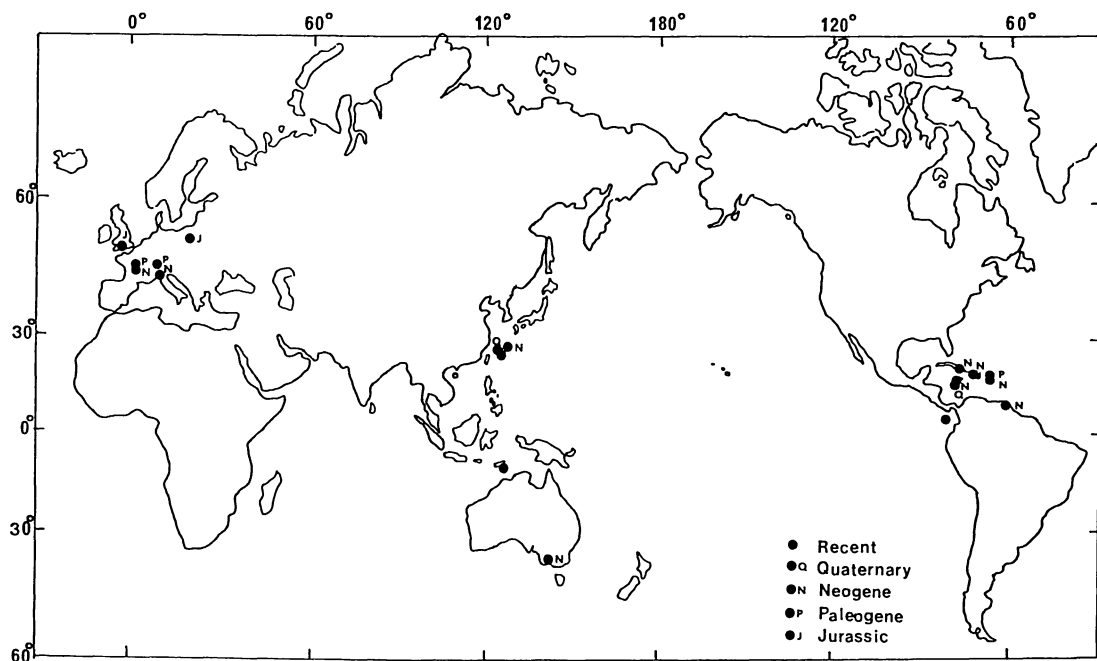


図 1. *Cardobairdia* 属の地理的・時代的分布。

が *Cardobairdia* に限られていることを考慮すると「新属」が *Cardobairdia* か *Cardobairdia* に類縁をもつ貝形虫に由来すると考えるのが妥当と思われる。その場合、海底洞窟が深海底と同様の貧栄養環境であることに加え、洞窟外のサンゴ礁環境と比較して海底洞窟ではより進化した貝形虫、特に Cytheracea 超科に属する貝形虫種が種数、個体数とも少ないことから (表 1)、これらの貝形虫種との競争が緩和されていると考えられ、このことが「新属」の洞窟環境での定着、発展に大きく貢献した可能性がある。なお、石垣島、西表島間に発達するサンゴ礁、石西礁での貝形虫遺骸群集の研究において 130 種以上の貝形虫を識別している (Tabuki and Nohara, 1990)、その約 70% が Cytheracea 超科の種で占められ、かつその個体数も圧倒的に多い。Cytheracea 超科はサンゴ礁域に限らず、ジュラ紀中期以降、現在に至るまで、海洋底において優先的に生息、分布する貝形虫グループとなっている (Whatley, 1976)。さらに現時点で「新属」の生体が洞窟の「床」の上の泥質堆積物 (soft bottom) からではなく側壁 (hard bottom) の裂かより見つかったことからその洞窟環境での定着、発展をもたらしたもう一つの大きな要因として、「新属」が側壁の隙間を生活の場とする隠生的な生活様式を獲得したことが挙げられよう。次に「新属」が深海性の貝形虫である *Cardobairdia* または *Cardobairdia* に類縁をもつ貝形虫に由来するとすれば、この深海性の種がどのような経過を経て浅いサンゴ礁の洞窟を占拠するに至ったかが問題となる。深海性の種に起源をもつ洞窟中の軟体動物に関し、Kase and Hayami (1992) は湧昇流による深海性の種の幼生の浅所への運搬の可能性を挙げている。もう 1 つの可能性として、裂かや洞窟をもつ浅海成石灰岩が断層に伴う落ち込みにより深海性の貝形虫にとって生息の場として利用可能となり、そのことが「新属」出現の契機になったと考えられないだろうか——例えば、沖縄本島と宮古島の間の慶良間海裂では 1000m を越える水深にまで断続的に琉球石灰岩が落ち込んでいる (氏家, 1983)。ただ、現時点では、いずれの可能性も推測の域を出ない。

おわりに

‘生きている化石貝形虫’の Saipanettidae 科の 3 属の生息場所は、環境特性、空間スケールに違いはあるものの、いずれも生息環境としては厳しいことで共通している。深海性の *Cardobairdia* か *Cardobairdia* に類縁をもつ貝形虫に由来すると考えられる「新属」は深海底と同様に貧栄養環境である海底洞窟に適応、隠生化し、より進化した貝形虫、とくに Cytheracea 超科に属する貝形虫種との競争を避けることにより生き残ることが可能になったと考えられる。ただ back reef の粗砂底やレキ底および洞窟も含め、サンゴ礁は場所によっては化石の保存、発見に関し必ずしも好適な堆積環境とは言えず、このことを重視すると「新属」の起源がテチス海の浅海性群集以来の遺存種であるとの可能性も残る。

謝 辞

国立科学博物館の加瀬友喜博士、東京大学の速水格教授には調査、試料採取の便宜を計って頂くとともに、研究上の有益な示唆をいただいた。大橋秀一さん、金城繁光さん、谷口光利さん他、沖縄本島、宮古島のダイバーの方々には試料採取で多大な協力をいただいた。以上の方々に厚く御礼申し上げる。なお研究費の一部として文部省科学研究費補助金 (No. 05640520) を使用した。

文 献

- Bold, W. A. van den, 1974: Taxonomic status of *Cardobairdia* (Van den Bold, 1960) and *Abyssocypris* n. gen.: two deepwater ostracode genera of the Caribbean Tertiary. *Geoscience and Man*, 6, 65-79.
- Hallam, A., 1992: Jurassic. In Duff, P. D. and Smith, A. J. (eds.), *Geology of England and Wales*, 325-354, The Geological Society, London.
- Hayami, I. and Kase, T., 1992: A new cryptic species of *Pycnodonte* from Ryukyu Islands: a living fossil oyster. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, [n. s.] 165: 1070-1089.
- Jackson, J. B. C., Goreau, T. F. and Hartman, W. D., 1971: Recent brachiopod-coraline sponge com-

- munities and their paleoecological significance. *Science*, 173, 623-625.
- Kase, T. and Hayami, I., 1992: Unique submarine cave mollusc fauna: composition, origin and adaptation. *Jour. Moll. Studies*, 58, 446-449.
- Lord, A. R. and Boomer, I. D., 1988: The lower and middle Jurassic. In Keen, M. C., Lord, A. R. and Whatley, R. C. (eds.), *British Micropalaeontological Society Field Guide No. 6*, 1-22, The University College of Wales, Aberystwyth.
- Maddocks, R. F., 1974: Ostracodes. In Bright T. J. and Pequegnat, L. H. (eds.), *Biota of the West Flower Bank*, 200-229, Gulf Publishing Co., Houston.
- , and Iliffe, T. M., 1986: Podocopid Ostracoda of Bermudian caves. *Stygologia* 2 [1/2], 26-76.
- Mckenzie, K. G., 1967a: Ostracod 'living fossils' — new finds in the Pacific. *Science*, 155, 1005.
- , 1967 b: Saipanellidae: A new family of podocopid Ostracoda. *Crustaceana*, 13, 103-113.
- Tabuki, R. and Nohara, T., 1990: The Ostracoda of the Sekisei-sho area, Ryukyu Islands, Japan: a preliminary report on ostracods from coral reefs in the Ryukyu Islands. In Whatley R. and Maybūry C. (eds.), *Proceedings of the Tenth International Symposium on Ostracoda*, 365-377, Chapman and Hall.
- 氏家宏, 1983: 沖縄本島西方沿岸海域の地質と琉球弧形成史. 地質学論集, (22), 131-140.
- Whatley, R. C., 1976: The Mesozoic Explosion of the Cytheracea. *Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg*, (NF) 18/19(Suppl.), 63-76.

生きている化石硬骨海綿およびその関連グループの研究の現状

森 啓*

A review on the studies of living fossil "sclerosponges" and their related groups

Kei Mori*

Abstract Discovery of Recent sclerosponges gave a strong influence on the interpretation of taxonomic position of stromatoporoids and chaetetids. Current investigations of the living sclerosponges and their related fossil groups are summarized, especially from the viewpoint of taxonomy and paleoecology.

1960年代後半になって、ジャマイカ北岸のサンゴ礁沖合から、アラゴナイトの骨格に加えて珪質の骨針をあわせもつ海綿 *Ceratoporella nicholsoni* (Hickson) が発見され、以後相次いで類似の現生海綿類が知られてきた。これは今世紀最大の生きている化石の発見として注目された。新しく発見された試料をもとにして、Hartman and Goreau (1970) は海綿動物門の中に、新綱 Sclerospongiae (和名：硬骨海綿綱) を提唱した。さらに1975年になって太平洋各地から、方解石の骨格と珪質骨針からなる新海綿 *Acanthochaetetes wellsi* Hartman and Goreau が発見され、Hartman and Goreau (1975) はこれを硬骨海綿綱の新目 Tabulospongida に含めた。これに酷似する硬骨海綿がパラオ諸島から発見され、Mori (1976) は *Tabulospongia horiguchii* と命名記載した。その後、ヨーロッパの白亜系産 *Acanthochaetetes* の骨格から骨針が見つかるにおよんで、*Tabulospongia* は *Acanthochaetetes* と synonym であるとみなされるようになった。1980年代に入って、これらの現生硬骨海綿に関する研究がさらに活発となり、van Soest (1984), Vacelet (1985), Reitner (1987), Wood (1987) らの研究によって、(1) "硬骨海綿" は Hartman and Goreau (1970) が考えたような一つのグループにまとめられるものではないこと、(2) その起源は polyphyletic であること、(3) 分類形質としては、骨針

の形態や大きさ、軟体部の類似性が最も重要で、石灰質骨格の有無は高次分類はもとより、属レベルの分類基準ともなりえないこと、等が指摘され、これが今日の考え方の大勢となっている。例えば、現生硬骨海綿を代表する *Acanthochaetetes* は現生海綿 *Spirastrella* の亜属に含められている (Reitner, 1991)。その議論はともかく、現生硬骨海綿の発見は、従来刺胞動物に含められてきた層孔虫類、刺毛サンゴ類 (Chaetetids)、ハチノスサンゴ類の高次分類上の位置に関する議論を活発にし、これらの多くは海綿動物であるとの考えが支配的となっている。以下に現生硬骨海綿と上述の化石グループ研究の現状と問題点を要約する。

古生代層孔虫の高次分類について

オルドビス紀中期からデボン紀にかけて生息し、最も重要な造礁生物であった層孔虫は長い間刺胞動物のヒドロ虫類に近いグループとみなされてきた。しかし硬骨海綿の *Acanthochaetetes* や *Ceratoporella* に発達する流出溝の形態と層孔虫の星形溝の形態が酷似していることから、層孔虫は海綿動物であるとみなす解釈が大勢を占めるに至った。ただ少数意見ながら次の二つの異なる解釈がある。その一つは、単純な星形溝をもつ層孔虫の中に溝をとりまいて骨格が肥厚しているもの (例：デボン系産 *Stromatoporella saginata*) や、溝に壁をもつもの (例：シルル系産 *Clathrodictyon djupvikense*) があり、これは海綿ではなく、刺胞動物の特徴と考えられることである (Mori,

*東北大学理学部地圏環境科学教室

1994年3月1日受付, 1994年4月11日受理

1984). 前者は現生六放サンゴ *Acropora* 等に見られる特徴であり、後者は、流出溝としては説明できない構造である。もう一つは、層孔虫は動物ではなく、シアノバクテリアによって形成されたものであるとする考えである (Kazmierczak, 1976). 確かにシアノバクテリアは層孔虫の共有骨と酷似の骨格構造を作るが、その形態は単調で、層孔虫のもつ多様性を説明できないのが難点であろう。

中生代層孔虫の高次分類について

古生代層孔虫と同様中生代層孔虫も長い間刺胞動物に分類されてきた。現生硬骨海綿の発見が契機となって、中生代層孔虫の6属に骨針の痕跡 (pseudomorphs) が発見され、海綿動物と考えられるようになった (Wood, 1987). 但し、本邦鳥の巣層群から報告された層孔虫の一種 *Milleporidium steimanni* のように、明らかに虫管孔と思われる構造をもつものもあり、これは現生アナサンゴモドキ類に類似している (Mori, 1984). 従って、層孔虫として分類されてきたグループすべてが海綿動物とは考えられず、これまで記載された種属個々の細かい検討が必要となっている。

“刺毛サンゴ” 類の高次分類について

石炭系、ペルム系産の *Chaetetes* やジュラ系産 *Chaetetopsis* に代表される“刺毛サンゴ” 類は、従来床板サンゴの一グループと考えられてきた。その根拠は、pit のサイズは小さいものの、その一つひとつがサンゴ個体であり、cerioid タイプのサンゴ体をもつと解釈したことにある。現生硬骨海綿、*Ceratoporella* や *Acanthochaetetes* は化石の *Chaetetids* と全く区別のつかない骨格をもち、かつ石炭紀の *Chaetetes* に硬骨海綿と同じ流出溝をもつものが発見され、“刺毛サンゴ” 類は硬骨海綿に含められるようになった。このグループの高次分類の解釈に関しては、全く異論なく受けとめられている。しかし、後述のように、化石の *Chaetetids* においては、多くの場合、骨針の存在の有無は確認できないことが、問題として残っている。

ハチノスサンゴ類の高次分類について

従来ハチノスサンゴ類 (Favositids) は、床板サンゴ類を代表するグループと考えられてきた。しかし現生硬骨海綿発見後、ハチノスサンゴは海綿動物に含まれる可能性が議論され始めた (Flügel, 1976). その後カナダのシルル系から軟体部であるポリプが保存された Favositids が発見され (Copper, 1985), ハチノスサンゴ類は旧来の解釈のようにやはりサンゴであると結論され、大方のサンゴ研究者の支持を得てきた。これに対して Kazmierczak (1984, 1991) はハチノスサンゴ類の骨格に骨針の痕跡を発見し、これらは海綿動物であると主張している。この意見の対立はまだ続いておりその決着は今後の研究にゆだねられている。さらに Kazmierczak (1989) は、クサリサンゴ類 (Halysitids) も海綿動物であるとしたが、いまのところ床板サンゴ研究者のこれに対する強い反応はない。これは Kazmierczak の意見に必ずしも同意していることを意味していない。ハチノスサンゴ同様クサリサンゴにおいても Kazmierczak が主張するような骨針の痕跡はきわめて例外的にしか発見されないことも、一つの問題である。

以上が主要な化石グループの分類上の最近における研究動向である。今後これらの古生物学的研究にあたっては、つぎのような課題と問題点に留意することが必要と思われる。

1. 上記の化石グループは、古生代、中生代において、化石礁形成に参与した造礁生物である。これに対して現生硬骨海綿の大部分は、浅海であっても、石灰岩洞穴などの cryptic な環境下に生息しており、正に生きている化石の代表例とすることができる。いつからこのような生態上の変化が生じたかについては、まだよくわかっていない。ただ、第四系琉球層群産の硬骨海綿は現生のものと同じ環境下に生息していたことがわかっている (Mori, 1993). また、現生硬骨海綿は六放サンゴなどにくらべて著しく骨格の成長速度が遅い (年間成長率, 0.22-0.27mm) ことが知られている (Benavides and Druffel, 1986). 測定された現生の *Ceratoporella* 以外の硬骨海綿もはたして同じ

様な成長速度のものか、また過去の造礁生物としての硬骨海綿がこのような成長速度をもっていたとは考えられず、この比較も興味ある問題である。

2. 古生物学的研究においては、化石として残る骨格が試料のすべてである。前述のように現生海綿の研究者は、硬骨海綿の分類形質として、骨針の形態や軟体部の類似性を重視しているが、化石の研究には様々な問題を残すことになった。一般には、骨針の形態的特徴はおろか、骨針の存在の有無が明確でない場合が多い。これは特に Chaetetids や Favositids において顕著である。また Acanthochaetetids のように死後、軟体部の分解の過程で骨針が遊離してしまうものもある。従って化石においては、たとえ石灰質骨格がよく保存されているとしても、現生の海綿の分類基準に従えば種の同定はできないことになる。今後の硬骨海綿の系統分類には、はたして、現生硬骨海綿研究者の主張するように骨格が分類形質として従属的なものかどうか、古生物学的視点からの主張も重要であろう。

文 献

- Benavides, L. M. and Druffel, E. R. M., 1986: Sclerosponge growth rate as determined by ^{210}Pb and $\delta^{14}\text{C}$ chronologies. *Coral Reefs*, **4**, 221-224.
- Flügel, H. W., 1976: Ein Spongienmodell für die Favositidae. *Lethaia*, **9**, 405-419.
- Hartman, W. D. and Goreau, T. F., 1970: Jamaican coralline sponges: their morphology, ecology and fossil relatives. Symposia of the Zoological Society of London, **25**, 205-243.
- Hartman, W. D. and Goreau, T. F., 1972: *Ceratoporella* (Porifera: Sclerospongiae) and the chaetetid "corals". *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, **44**, 133-148.
- Hartman, W. D. and Goreau, T. F., 1975: A Pacific tabulate sponge, living representative of a new order of sclerosponges. *Postilla*, **167**, 1-14.
- Kazmierczak, J., 1976: Cyanophycean nature of stromatoporoids. *Nature*, **264**, 49-51.
- Kazmierczak, J., 1984: Favositid tabulates: evidence for poriferan affinity. *Science*, **225**, 835-837.
- Kazmierczak, J., 1989: Halysitid tabulates: sponges in corals' clothing. *Lethaia*, **22**, 195-205.
- Mori, K., 1976: A new recent sclerosponge from Ngargol, Palau Islands and its fossil relatives. *Science Reports of the Tohoku University, 2nd ser.*, **46**, 1-9.
- Mori, K., 1984: Comparison of skeletal structures among stromatoporoids, sclerosponges and corals. *Palaeontographica Americana*, **54**, 354-357.
- 森啓, 1993: 現生硬骨海綿発見の古生物学的意義. 日本古生物学会予稿集, 2-3.
- Reitner, J., 1987: Phylogenie und Konvergenzen bei rezenten und fossilen Calcarea (Porifera) mit einem kalkigen Basalskelett ("Inozoa, Pharetronida"). *Berl. Geowiss. Abh.*, **86**, 87-125.
- Reitner, J., 1991: Phylogenetic aspects and new descriptions of spicule-bearing hadromerid sponges with a secondary calcareous skeleton (Tetractinomorpha, Demospongiae). In Reitner, J. and Keupp, H. (eds) Fossil and recent sponges. Springer-Verlag, 179-223.
- Vacelet, J., 1985: Coralline sponges and the evolution of Porifera. In Conway Morris, S. et al. (eds) The origins and relationships of lower invertebrates. *Syst. Assoc. Spec.*, **28**, 1-13.
- Van Soest, R. W. M., 1984: Deficient *Merlia normani* Kirkpatrick, 1908, from the Curacao reefs, with a discussion on the phylogenetic interpretation of sclerosponges. *Bijdr Dierkd.*, **54**, 211-219.
- Wood, R., 1987: Biology and revised systematics of some Late Mesozoic stromatoporoids. *Spec. Pap. Paleont.*, **37**, 1-89.

メタセコイア属の古生態と古生物地理

百 原 新*

Paleoecology and Paleobiogeography of *Metasequoia*

Arata Momohara

Abstract The fossil *Metasequoia*, Taxodiaceae, occurs in the upper Cretaceous and Tertiary of Northern Hemisphere. The Paleogene records are widely distributed in mid to high latitudes (N 40°–80°) except for eastern America and Europe. In the late Miocene, they were restricted to the area including Alaska, Kamchatka, and eastern Asia. The Pliocene and Early Pleistocene records are known only from Japan. The occurrence of fossil assemblages shows that *Metasequoia* constructed swamp forest in fluvial plains. The extant wild habitat of *Metasequoia glyptostroboides* restricted in the wet places in the valley bottom and backmarsh of the river. The fast growth and photophilous habit of the seedlings indicate *Metasequoia* is a pioneer plant.

はじめに

メタセコイアは、スギ科の1属1種の植物で、現在、中国西南部、揚子江中流域の湖北–四川省境付近のごく限られた地域にだけ自生している。メタセコイア属の化石は、同じスギ科のセコイア属（たとえば *Sequoia disticha* Heer）やヌマスギ属（*Taxodium occidentale* Newberry）に分類されてきたが、Miki (1941) は、球果が十字対生すること、小葉が二列生であること、短枝の基部に鱗片葉がつくことから落枝性であることを復元し、現生属と区別して新属（*Metasequoia disticha*）とした。その後、中国で生きている植物が見つかって、三木がたてたメタセコイアという化石属が、そのまま現生種 *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng の属名として受け継がれた（Hu & Cheng, 1943）。メタセコイアは、現生種が見つかる前に化石として報告されたことで、「生ける化石植物」（三木, 1951）として有名になった。

「生きている化石」とは、古い時代の地層から化石として産出する生物で、現在でもなお生き残っていて、その現生種が化石として産出するものと

形態が変化していない生物をさす。メタセコイアは、化石記録がある後期白亜紀から現在にいたるまで、目だった形態変化をしていないということ、古第三紀には北半球に広く分布していたのが、現在では遺存的に一地域にだけ生き残っているといったことで「生きている化石」といえる。しかしながら、裸子植物の中では、前期ジュラ紀に出現して前期白亜紀以降形態がほとんど変化しない（Tralau, 1968）イチョウ属 *Ginkgo* や、ジュラ系から化石記録のある（Miller, 1977）同じスギ科のセコイア属 *Sequoia* にくらべると、より新しい時代に出現した分類群である。

本論文では、これまでの化石記録や現在の生態的特性にもとづいて、メタセコイアの古生態と古植物地理について、若干の考察を加える。

第三紀におけるメタセコイア属の植物地理

メタセコイア属の化石産出記録は Chaney (1951) によって整理され、Florin (1963) によって分布図にまとめられた。図1は、Chaney (1951) と Florin (1963) の資料に、その後報告された主な産出記録を加えたものである。Chaney (1951) と Florin (1963) で使われた植物化石の年代は、その後の微化石層序学と放射性同位体年代学の進展によって、かなりの修正が加えられた。

*千葉大学園芸学部

1994年3月13日受付, 1994年4月11日受理

図1は、Florin (1963) の産出地点のなかで、層序学的に検討された資料を用いた。

メタセコイア属の古い記録は後期白亜紀で、シベリアからアラスカにかけての周北極地域 (Budanchev, 1983; Sveshnikova, 1967), 北米西部 (Chaney, 1950), サハリン (Krassilov, 1979), 中国 (Guo, 1990), 日本 (Matsuo, 1962; Tanai, 1979) から報告されている。第三紀暁新世～始新世には、北極圏を含む北半球のより広い地域で見られるようになるが、分布域は、北米西部から東アジアにかけてと、グリーンランドからスピッツベルゲン周辺に限られている。北米東部に分布が欠如しているのは、北米東部の第三系がおもに海成層から構成され、植物化石の産出報告がきわめて少ないためである。一方、古第三紀の植物化石群が至るところで報告されており、詳細な古植物学的研究が行われているヨーロッパ周辺では、スギ科のセコイア属、ヌマスギ属、スイショウ属 *Glyptostrobus* は普通に産出するが、メタセコイア属は産出していない。このようなメタセコイア

属の分布のかたよりは、ユーラシアの中緯度 (N 40～60) 地方の植物地理のちがいを反映しているのかもしれない。すなわち、北米やヨーロッパ中部の暁新世植物相は常緑広葉樹中心であるのに対し、東アジアでは落葉広葉樹が多いことから、棚井 (1992) は第三紀初期に浅海域だった Turgai Depression を挟んで、ユーラシアの中緯度地域の植物相が東西で異なっていた可能性を指摘したが、メタセコイアの分布も落葉広葉樹の分布と一致しているものと思われる。

漸新世以降、主な産地は北緯 60 度以北では、Omoloi 河下流の漸新世 Sereha 種子化石群 (Dorofeev, 1972) だけが知られている。中新世になるとカザフスタン、東アジアとアラスカ以外での産出報告はきわめて少なくなる。Florin (1963) の産出地点図で暁新世に対比されていたアラスカクック半島産の植物化石群は、Wolf (1966) によって後期中新世に対比されている。カムチャッカ半島北部の Korf 植物群 (Chelebaeva, 1976) やウラジオストック周辺 (Baikovskaya, 1974)

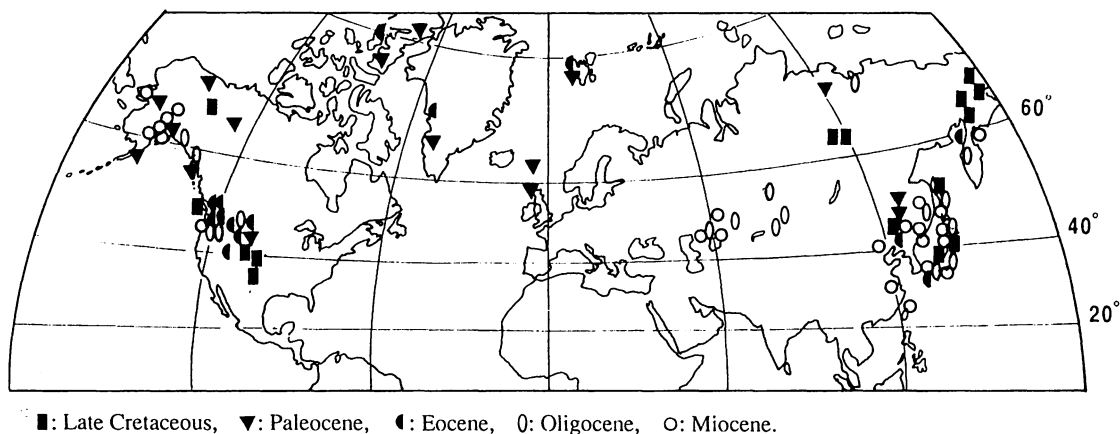


図1. 後期白亜紀から中新世までのメタセコイア属の化石産出記録。

産出地点とその時代は、北極圏とその周辺 (Budantsev, 1983), アクセルハイバーク島 (Basinger, 1991), イギリス北部 (Seward and Edwards, 1989), アラスカ (Wolf, 1966; MacNeil et al., 1961) に従う。北米西部の産出は、Chaney (1951) のメタセコイア産地リストのうち Wolfe (1981), Wolfe and Upchurch (1987), Wing (1987) によって層序学的に検討されていた資料を使う。ユーラシア大陸とその周辺の資料は、カザフスタン (Zhilin, 1989), 西シベリア (Schmalhausen, 1887; Dorofeev, 1963), 北部シベリア (Dorofeev, 1972; Sveshnikova, 1967), 沿海州周辺 (Baikovskaya, 1974; Akhmeteyev, 1973) アムール (Baikovskaya, 1959), サハリン (Krassilov, 1979), カムチャッカ (Chelebaeva, 1978; Gladenkov et al., 1991), 中国 (Guo, 1985, 1990; Guo and Bo, 1989; Canright, 1972), 日本 (Huzioka and Takahashi, 1970; Miki, 1941; Matsuo, 1962; Tanai, 1961, 1970, 1979, 1992)

での産出報告も、後期中新世のものなので、アラスカからカムチャッカ半島、日本に至る北太平洋北部沿岸域では、後期中新世まで残存していたことになる。

鮮新世以降の記録は、今のところ本州以南の日本だけである。鮮新世後半から前期更新世にかけて、スギ科のセコイア属、タイワンスギ属 *Taiwania*、スイショウ属、メタセコイアが日本から次々と消滅するが、この時代の植物の消滅過程は、大阪層群で詳細に調べられている (Momohara, 1994)。大阪層群ではタイワンスギ属、セコイア属、スイショウ属は鮮新世後半で消滅するが、メタセコイアは前期更新世になっても生き残り、大阪層群下部の Ma2 海域層を最後に消滅するまで、植物化石群にもっとも多くかつ普遍的に含まれる要素となる。しかも、前期更新世になるとトウヒやチョウセンゴヨウといった現在の亜寒帯に分布する植物が優占する化石群がみられるが、他の日本からの消滅種とは異なり、メタセコイアは寒冷期を示す植物化石群にも普通に産出する。このことは、メタセコイアが現在よりも広い気候帯にわたって分布していたことを意味し、メタセコイアの消滅は気候の寒冷化だけでは説明できない (Momohara et al., 1990)。メタセコイアの消滅原因について、三木 (1953) や Momohara (1994) は、メタセコイアが沖積低地に生育する植物なので、海水準変動によって消滅した可能性を指摘した。それに加えて、Momohara et al. (1990)、Momohara (1994) は、メタセコイアが消滅する前期更新世後半は西日本から中部日本一帯で堆積盆周辺の構造運動が盛んになる時期なので、地形の急激な変化で分布域が減少して消滅したと考えた。

メタセコイア属の化石記録のほとんどは葉のついた短枝で、球果もしばしば含まれる。Chaney (1951) は、アメリカ東部の上部白亜系から産出した長楕円形の葉をつける短枝を *Metasequoia cneata* として記載し、*Metasequoia disticha* を含む第三系メタセコイア属をすべて *Metasequoia occidentalis* とした。その後、Christophel (1976) は、この2種の形態が連続しているとして、すべての化石種を *Metasequoia occidentalis* にまと

めた。一方、Wolf and Tanai (1980) はアラスカの後期中新世から産出した短枝は、*Metasequoia occidentalis* よりも葉が長く薄いことから現生種に近いとし、*Metasequoia* cf. *glyptostroboides* に同定した。さらに、Rothwell and Basinger (1976)、Basinger (1981) はカナダ南西部の中部始新統 Princeton Chart から産出する材、葉、短枝、雄花序、花粉を含むメタセコイア属化石を詳細に検討し、*Metasequoia occidentalis* や現生種 *Metasequoia glyptostroboides* と区別して *Metasequoia milleri* を記載した。このように、白亜紀以降に記載されたメタセコイア属は2種ないし3種に区別されている。しかしながら、これらのメタセコイア属の化石種は、現生種のメタセコイアとは球果や短枝の形態に大きなちがいはない。したがって、メタセコイア属は、後期白亜紀に出現して以来、さほど種分化をおこしていないといえる。

現在のスギ科は、Monotypic か、もしくはせいぜい3種類までを含む属から構成される。スギ科の属を挙げると、セコイア属 (1種)、セコイアデンドロン属 *Sequoiadendron* (1種)、スギ属 *Cryptomeria* (1種)、スイショウ属 *Glyptostrobus* (1種)、*Taxodium* (2種)、タイワンスギ属 *Taiwania* (2種)、*Athrotaxis* (3種)、コウヨウザン属 *Cunninghamia* (3種) となる。これらは、地質時代に放散したのが生き残った結果として、Monotypic となったわけではなく、白亜紀に現生属が分化したあと、めだった形態変化や種分化をすることなしに、現在まで分布域の拡大と縮小を繰り返している。このように、スギ科の進化傾向は、同じ球果植物でも、ジュラ紀以降に分化して現在なお多数の種を含む属で構成されるマツ科やヒノキ科と異なる。

第三紀におけるメタセコイア属の生育環境

メタセコイアの化石は、中部日本の鮮新統では、河川成の植物化石群にごく普通に含まれている。河川成の植物化石群では、葉理の発達しないシルト層から多量の水生植物にともなう葉、球果、短枝、雄花序、芽といった様々な部位の化石が多量に産出し (Momohara et al., 1990; 百原,

1993), 埋没樹幹を伴うことがある。鮮新世でのメタセコイアの産出記録のうち, 立ち株状の埋没樹幹をともなって球果や短枝が多量に産出した例が, 東京都北浅川の上部鮮新統加住層群(藤本ほか, 1971; Kimura et al., 1981)と滋賀県愛知川中流の上部更新統古琵琶湖層群蒲生累層(愛知川産化石林調査団, 1993)から報告されている。

北浅川では, 砂層に覆われた火山灰層から, 直立した 29 株の埋没樹幹とともに, 葉や種実化石を含む植物化石群が発見された。多量のシリプトビシ *Trapa macropoda* 果実やオオバタグルミ *Juglans megacinerea* 核とともに, メタセコイア近似種 (*Metasequoia* cf. *glyptostroboides*) の球果, 短枝, 葉が多量に産出した。29 株の埋没樹幹は, 幹が残っているものでは直径 50cm 以上のものがほとんどで, 直径 1m 以上のものが 4 本含まれる。樹種鑑定がおこなわれたのは 1 株だけで, *Metasequoioxylon* に同定された(藤本ほか, 1971)。

一方, 滋賀県愛知川中流では, 直径 1m の材 9 本を含む 52 本の材化石が報告されており, 樹種同定と堆積物中の種実化石の検討も行われた(愛知川産化石林調査団, 1993)。材化石のうち, 科および属のレベルまで同定されたのは 44 本で, スギ科 26 本, ハンノキ属 15 本, バラ科 2 本, トネリコ属 1 本から構成される。直径 50cm 以上の 7 本の材はすべてスギ科で, ハンノキ属は直径 20~30cm のものが多く, 最大でも直径 45cm である。種実化石の検討から, メタセコイア, スイショウ属, ハンノキを含む植生が復元された(山川, 1993)。

これらの植物化石群は, 水生植物や水湿地を好む草本をともなっていることから, 河川の氾濫原に堆積したと考えられ, メタセコイアの生育地は氾濫原の後背湿地だったと考えられる。三木(1953)も, メタセコイアがヒシやハマナツメといった海岸に近い低地に生育する植物と化石群で共存することから, メタセコイアが海に近い低地に生育していたと考えた。

一方, 日本以外でのメタセコイアの種実化石や葉化石にともなう埋没林で, もっとも規模の大きいものは, カナダ周北極地域のアクセルハイバー

グ島で発見された始新世の埋没林である(Basinger, 1991)。ここでは, 埋没樹幹だけではなくリター層が保存されており, 植物が石化せずに遺体として産出する。ここでも, 愛知川の産出例と同様, 多量のスギ科材化石にともなってメタセコイア属とスイショウ属の球果や枝条が産出する。植物化石群の産状から, Basinger (1991) はメタセコイア属とスイショウ属だけからなる「Swamp forest」を復元した。したがって, 氾濫原で湿地林を構成していたというメタセコイアの生育環境は, 第三紀を通じて変わっていないといえる。

現生メタセコイアの生態的特徴

メタセコイアは, 現在, 湖北省利川市とその周辺の数カ所にものみ分布している。林分として存在するのは, 利川市忠路区だけで, その他の自生は, 1941 年に最初に発見された磨刀溪 Motaoqi の 1 個体, 四川省東部石柱の 3 個体, 湖南省北部龍山の 3 個体が確認されているにすぎない(Bartholomew et al., 1983)。

自生地でのメタセコイアは, 河川の氾濫原の縁辺や, 小谷の谷底部と谷頭部といった水分条件が恵まれているところに生育地が限られている(百原ほか, 1993)。現在では水田として利用されている河川の氾濫原の沖積層からは, 直径数 m のメタセコイアの樹幹がこれまでに多数見つかることから, メタセコイアは河川の氾濫原で, 湿地林を構成していたと考えられる(Bartholomew et al., 1983)。

メタセコイアの, もう一つの重要な生態的特徴は, 実生が日当たりのよい場所に生育し, 短期間で大木になることである(百原ほか, 1993)。現在日本で植栽された株はすべて, 1950 年以降に挿し木か種を蒔いて植栽されたが, およそ 30 年ほど 25m 以上の大木になっている。これは, スギやモミといった針葉樹と較べると, 成長が非常に速いといえる。さらに個体の寿命は, 中国の自生地で現存するものでせいぜい樹齢 450 年前後なので, 1000 年以上の寿命をもつスギやセコイアよりも寿命がきわめて短い。これらの特徴は, 植生の遷移段階の初期にでてくる陽樹の性質だといえる。したがってメタセコイアがパイオニア植物

で、洪水による植生の破壊によって更新を繰り返していた可能性がある（百原ほか，1993）。

四川省，湖北省，貴州省，雲南省を含む中国西南部周辺には，メタセコイア以外にもタイワンスギ属，イヌカラマツ属を含む，中生代や古第三紀から化石記録のある植物が多数残存している。この地域でこれらの植物が生き残った理由は，この地域が第四紀の氷期に大陸氷河や山岳氷河の影響を受けていないことと，チベット高原を中心とした造山運動の影響を受けていないためと説明されている（Hu, 1980）。

おわりに

「生きている化石」というと安定した環境に生き残っている生物を思いうかべるが，メタセコイアは，河川の氾濫原という比較的不安定な環境に生育する植物で，しかも，成長が非常にはやい，パイオニア的な植物である。このような植物がなぜ北半球の各地から絶滅したか，まだほとんどわかっていない。しかしながら，メタセコイアは，生育地が化石の堆積場で，原地成の化石群が発見される機会が多いので，古生態学的研究に適した材料だと思う。

本原稿をまとめるにあたって，北海道大学棚井敏雅名誉教授および，国立科学博物館植村和彦博士には非常に有益なご指導，ご助言をいただいた。深く感謝申し上げる。

文 献

- Akhmetiev, M. A., 1973. Sikhote-Alin Miocene flora (R. Botchi). *Akad. Nauk, USSR, Geol. Inst. Trans.*, **247**, 1-123.
- Baikovskaya, T. N., 1959. Materials of the Tsagaian flora of Zeya-Bureya Plain. *Probl. Bot.*, **4**, 253-275. (in Russian)
- Baikovskaya, T. N., 1974. Late Miocene floras from southern Primorye. 143p., Izdat. Nauka, Leningrad. (in Russian)
- Bartholomew, B., Boufford, D. E., and Spongberg, S. A., 1983. *Metasequoia glyptostroboides*-its present status in Central China. *Jour. Arnold Arb.*, **64**, 105-128.
- Basinger, J. F., 1981. The vegetative body of *Metasequoia milleri* from the Middle Eocene of southern British Columbia. *Can. J. Bot.* **59**, 2379-2410.
- Basinger, J. F., 1991. The fossil forests of the Buchanan Lake Formation (Early Tertiary), Axel Heiberg Island, Canadian Arctic Archipelago: preliminary floristics and paleoclimate. In Christie, R. L. and N. J. McMillan (eds.) Tertiary fossil forests of the Geodetic Hills, Axel Heiberg Island, Arctic Archipelago. *Geol. Surv. Ca. Bull.* **403**, 39-55
- Budantsev, L. Y., 1983. History of Arctic flora of Early Cenozoic time. 152p., Izdat. Nauka, Leningrad. (in Russian)
- Chaney, R. W., 1951. A Revision of fossil *Sequoia* and *Taxodium* in western north America based on the recent discovery of *Metasequoia*. *Trans. Amer. Phil. Soc.* **40**, 171-263.
- Canright, J. E. 1972. Evidence of the existence of *Metasequoia* in the Miocene of Taiwan. *Taiwania* **17**, 222-228.
- Chelebaeva, A. I., 1978. Miocene floras of Eastern Kamchatka. 154 p., Izdat. Nauka, Moscow. (in Russian)
- Christophel, D. C., 1976. Fossil floras of the Smoky Tower locality, Alberta, Canada. *Palaeontographica B*, **157**, 1-43.
- Dorofeev, P. I., 1963. The Tertiary floras of western Siberia. 346p., Izdat. Nauka, Moscow. (in Russian)
- Dorofeev, P. I., 1972. Tertiary flora from Basseina, Omoloi River. In Vassilichenko, I. I., ed., The history of the flora and vegetation of Eurasia. All Union Bot. Soc., 41-112. (in Russian)
- 愛知川産化石林調査団, 1993. 愛知川化石林，その古環境復元の試み。琵琶湖博物館開設準備室研究調査団報告，No. 1, 129p.
- Florin, R., 1963. The distribution of Conifer and Taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani*, band **20**. N4, 121-312.
- 藤本治義・木村達明・吉山 寛, 1971. 八王子北浅河川床で発見した *Metasequoia* 化石林の研究。日本私学教育研究調査資料，**10**, 31p.
- Gladnikov, Y. B., Sinelnikova, V. N., and Shantser, A. E., 1991. The Eocene of Western Kamchatka. 184p., Izdat. Nauka, Moscow. (in Russian)
- Guo, S. X., 1985. Preliminary interpretation of Tertiary climate by using megafossil floras in China.

- Palaeontologia Cathayana*, 2, 169-176.
- Guo, S. X., 1990. A brief review on megafloral successions and climatic changes of the Cretaceous and early Tertiary in China. Proc. Symposium "Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary", 23-38.
- Guo, S. X. and Bo, S., 1989. Neogene megafloras and climatic events in China. Proc. International Symposium on Pacific Neogene Continental and Marine Events, 91-102.
- Hu, H. H. and Cheng, W. C., 1948. On the new family Metasequoiaceae and on *Metasequoia glyptostroboides*, a living species of the genus *Metasequoia* found in Szechuan and Hupeh. *Bull. Fam. Mem. Inst. Biol.* II, 1, 153-166.
- Hu, S. Y., 1980. The *Metasequoia* flora and its phytogeographic significance. *Jour. Arnold Arb.* 61, 41-94.
- Huzioka, K. and Takahashi, E., 1970. The Eocene flora of the Ube coal-field, southwest Honshu, Japan. *J. Min. Coll. Akita Univ., ser. A*, 4, 1-88.
- Kimura, T., Yoshiyama, H., and Ohana, T., 1981. Fossil plants from the Tama and Azuyama Hills, southern Kwanto, Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, 122, 87-104.
- Krassilov, V. A., 1979. The Cretaceous Flora of Sakhalin. 183p., Izdat. Nauka, Moscow. (in Russian)
- MacNeil, F. S., Wolfe, J. A., Miller, D. J., and Hopkins, D. M., 1961. Correlation of Tertiary Formations of Alaska., *Bull. Amer. Assoc. Petr. Geol.* 45, 1801-1809.
- Matsuo, H., 1962. A study on the Asuwa flora (Late Cretaceous age) in the Hokuriku District, Central Japan. *Sci. Rep. Kanazawa Univ.* 177-250.
- Miki, S., 1941. On the change of flora in Eastern Asia since Tertiary Period (I). The clay or lignite beds flora in Japan with special reference to the *Pinus trifolia* beds in Central Hondo. *Japanese J. Bot.*, 11, 237-303.
- 三木 茂, 1953. メタセコイア生ける化石植物-141 p., 日本地学研究会
- Miller, C. N. Jr., 1977. Mesozoic conifers *Botanical Review*, 43, 217-280.
- Momohara, A., 1994. Floral and paleoenvironmental history from the late Pliocene to middle Pleistocene in and around central Japan. *Palaeogeogra. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 108, 281-293.
- Momohara, A., Mizuno, K., Tsuji, S., and Kokawa, S., 1990. Early Pleistocene Plant Biostratigraphy of the Shobudani Formation, Southwest Japan, with reference to extinction of plants. *Quat. Res. (Tokyo)*, 29, 1-15.
- 百原 新・印 開藩・山川千代美・古 明選, 1993. 中国湖北省利川市のメタセコイア自生地. 植生史研究, 1, 73-80.
- Rothwell, G. W. and Basinger, J. F., 1979. *Metasequoia milleri* n. sp., anatomically preserved pollen cones from the Middle Eocene (Allenby Formation) of British Columbia. *Can. J. Bot.* 57, 958-970.
- Sveshnikova, I. H., 1967. Late Cretaceous conifer in Soviet Union I, fossil conifer in Vilyuysk Syncline. *Paleobotanica*, 4, 179-203. (in Russian)
- Seward, A. C. and Edwards, W. N. In Boulter, M. C. and Kvacek, Z., 1989. The Palaeocene flora of the Isle of Mull. *Sp. Papers Palaeont.* 42, 1-145.
- Schmalhausen, J., 1887. Ueber tertiäre Pflanzen aus dem Thale des Flusses Buchtorma am Fusse des Altaigebirges. *Palaeontogr.*, 32, 182-216.
- Tanai, T., 1961. Neogene floral change in Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4*, 11, 119-398.
- Tanai, T., 1970. The Oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. 4*, 14, 383-514.
- Tanai, T., 1979. Late Cretaceous Floras from the Kuji District, Northeastern Honshu Japan. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 4*, 75-136.
- 棚井敏雅, 1992. 東アジアにおける第三紀森林植生の変遷. *Bull. Mizunami Fossil Mus.* 19, 125-163.
- Tralau, H., 1968. Evolutionary trends in the genus *Ginkgo. Lethaia*, 1, 63-101.
- Wolf, J. A., 1966. Tertiary stratigraphy and paleobotany of the Cook Inlet Region, Alaska. *U. S. Geol. Survey Prof. Paper* 398-A, 29p.
- Wolf, J. A., 1981. A chronologic framework for Cenozoic megafossil floras of northwestern North America and its relation to marine geochronology. *Geol. Soc. America Special Paper* 184, 39-47.
- Wolf, J. A. and Hopkins, D. M., 1967. Climatic changes recorded by Tertiary land floras in Northwestern North America. *In* tertiary correlations and climatic changes in the Pacific, 67-76.
- Wolf, J. A., and Upchurch, G. R. Jr., 1987. North

- American nonmarine climates and vegetation during the Late Cretaceous. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, **61**, 33-77.
- Wing, S. L., 1987. Eocene and Oligocene floras and vegetation of the Rocky Mountains. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **74**, 748-784.
- 山川千代美, 1993. 愛知川化石林にともなう植物化石.
- 琵琶湖博物館開設準備室研究調査報告, No. 1, 57-65.
- Zhilin, S. G., 1989. History of the Development of the temperate forest flora in Kazakhstan, U. S. S. R. from the Oligocene to the Early Miocene. *Bot. Rev.*, **55**, 206-330.

海底洞窟中の軟体動物群の原始性

加瀬友喜*・速水 格**

Primitiveness of submarine cave mollusks

Tomoki Kase* and Itaru Hayami**

Abstract Tropical to subtropical, shallow-water submarine caves have attracted much attention since the discovery of the living fossil coralline sponges. Molluscan communities in the submarine caves of north-western Pacific islands also include some living fossil species of great geologic past.

Shell forms of the gastropods and bivalves in the submarine caves and life styles of the bivalves are anachronistic as in the Paleozoic and Mesozoic. Predators are sparse and their activities are infrequent in the submarine caves. The living fossil mollusks seem to have remained there by taking refuge from their competitors or enemies in open shallow marine habitats.

1. はじめに

1960年代後半にジャマイカ沖から層孔虫の“生きた化石”といわれる硬骨カイメンが発見されて以来、熱帯～亜熱帯のサンゴ礁の割れ目や洞窟、あるいは溶岩洞窟などの浅海の隠生的な場所から硬骨カイメンを含む特異な動物群が相次いで発見され、生態学的・進化学的に注目されてきた (Hartman, 1966; Hartman & Goreau, 1966, 1969, 1970; Mori, 1976; 森・堀口, 1975; Illife *et al.*, 1983). しかし、これまで軟体動物の特異性については調査されたことがなかった。筆者の一人加瀬は、腹足類の“生きた化石”種のアマガイモドキ *Neritopsis radula* (Linné) の生体を搜索中、南西諸島の後氷期の海面上昇によって沈水した海底洞窟からこの“生きた化石”種を含む特異な軟体動物群を見出し、その後速水と共に熟練ダイバーの協力を得て、その進化古生物学的意義を検討している。これらの“生きた化石”種の発見と未知の生態系の解析は、絶滅した古生物群の理解に多くの情報をもたらすばかりではなく、進化生物学上の諸問題の解決の糸口になる可能性がある。ここでは、海底洞窟の軟体動物群の特性とそこに含まれる“生きた化石”種を紹介し、その起

源について論じてみたい。

2. 軟体動物群の構成

これまでに調査した南西諸島の伊江島、伊良部島、下地島および小笠原諸島父島、弟島周辺の海底洞窟では、洞窟の開口部から内部の薄明～暗黒部にかけて多種類の貝類が見つかった。開口部から奥部に向かって種構成が変化するようであるが、まだ詳細は明らかではない。開口部からやや内部にいたる部分には、二枚貝では *Bentharca* spp., *Cosa waikikia*, *Dacrydium zebra*, *Chlamyde-lla incubata*, *C. tenuissima*, *Rochefortina sandwicensis* などが多く、巻貝ではクチキレエビスガイ科、スソキレイガイ科、サンショウスガイ科、ワタゾコシロガサガイ科、ミジンハグルマガイ科、リソツボ科、コゴメガイ科、アミメケシカニモリ科、ホソアラレキリオレ科の種が種数、個体数とも多い。これらは洞窟外にも見られ、海岸に打ち上げられた貝砂中にも産することがある。また巻貝のいくつかは、洞窟外の潮間帯の礫の下などの隠生的な場所に生息していることが確認されている。一方、洞窟の奥部では入口付近と共通する種もあるが、洞窟外では殆ど知られていないものが多く、それらは海底洞窟特有の貝類とみることができよう。二枚貝では *Bentharca tenuis*, *Bentharca decorata*, *Cosa kinjoi*, *Cosa*

*国立科学博物館, **神奈川大学

1994年3月15日受付, 1994年4月11日受理

uchimae, *Divarilima elegans*, *Parvamussium crypticum*, *Carditella iejimensis*, *Carditella shimojensis*, *Halonympha asiatica* などが多数を占める (Hayami and Kase, 1993). 巻貝では *Pickworthiidae* の数種が圧倒的に多数を占め、スソキレイガイ科の *Zeidora calceolina*, ウミコハクガイ科の *Cyclostremiscus* sp., サンショウスガイ亜科の *Collonista picta* や同亜科の所属不明の 1 種などが卓越する。

海底洞窟中の貝類には特異な種構成に加えて、深海にも似た貧栄養の環境への適応とみられるいくつかの現象が認められる。特に二枚貝類では、1) 微小 (5mm 以下) な種が多数を占める、2) 無色半透明な殻を持つ種が多い、3) 表生ないし半内生の濾過食者が大部分を占める、4) 深海との類似種が多いにもかかわらず *Huxleyia* 属と *Pronucula* 属の各 1 種以外には原鰓類は少ない、5) プロジェネシスによる幼形進化を示す種が多い、6) 巨大な原殻 I を持つ卵栄養型、直達発生ないし卵胎生型の初期発生様式が推定される種が多い (いわゆる *K* 戦略が卓越する) などの特徴がある (Kase and Hayami, 1992; Hayami and Kase, 1993). 巻貝類は微小なものが多数を占め、深海的な種を含む点では二枚貝類と同じである。しかし、初期発生をみると、浮遊幼生期を持つと推定される種、中には原殻 II に *sinusigera notch* をもち長期間に渡り浮遊生活をする種と推定される種が多いことなど、二枚貝類と異なっている点は注目すべきである (Kase and Hayami, 1992).

3. “生きた化石”

これまでの調査で、海底洞窟から若干の“生きた化石”種の生息が確認され、また新たな“生きた化石”種が見つかった。洞窟の入口付近から白亜紀～古第三紀テチス海域で繁栄し、中新世に絶滅したと考えられていた *Pycnodonte* 属の 1 種オオベッコウガキ (*P. taniguchii*) がみつかった (Hayami and Kase, 1992). 洞窟内部に多産するワタゾコツキヒガイ科の *Parvamussium* は、中生代に繁栄しその後おもに深海域に分布の中心を移したイタヤガイ類の遺存属である。また、洞窟の入口付近に生息するツキヨミガイ (*Glossoc-*

ardia obesa) も“古風”な二枚貝で“生きた化石”である可能性が高い。巻貝のアマガイモドキ (*Neritopsis radula*) は古・中生代に栄えたアマガイモドキ科の唯一の生き残り種で、洞窟内部でその生息が確認された。その他の巻貝にも“生きた化石”種である可能性のあるものがある。

4. 海底洞窟貝類群の生態的原始性

上記の遺存種を除くと、海底洞窟の貝類の多くは微小種であり、このサイズの化石はこれまで古生物研究者には見落とされてきた可能性がある。今後注意深く調査することで各属の化石記録が更に古く溯ることができるかもしれない。しかし、海底洞窟産の大部分の二枚貝類は、属や科のレベルでの化石記録をみる限り、歴史の新しい分類群が多く、洞窟外のものと比べて特に原始的であるとは思われない (Hayami and Kase, 1993). 巻貝類についても、同様のことが言えそうである。これは従来他の無脊椎動物群 (例えば甲殻類) でも言われているように、海底洞窟の貝類群は 1) 地質時代の浅海に繁栄した分類群の遺存種、2) おもに深海に生息する分類群の類似種、および 3) 周囲の浅海域 (ただし隠生的なものが多い) に生息している種の混合であるためであろう (Jackson *et al.*, 1971; Illife *et al.*, 1983; Kobluk, 1988; Kase and Hayami, 1992).

海底洞窟の二枚貝類の大多数は表生種で、砂泥に深く潜入する種や岩礫に固着するような種は殆ど見られない (Hayami and Kase, 1993). 二枚貝の腹縁内面にみられる皺 (*crenulation*) は二枚の殻を堅固に噛み合わせ、捕食者から身を守るための一適応形態とみられているが (例えば Vermeij, 1987), 洞窟内では皺を持つ種は洞窟外の浅海域の二枚貝群に比べて少ない。つまり、中生代の二枚貝群に卓越するような、古くから存在する生活型および殻形態である。巻貝ではタマガイ類や新腹足目などの肉食性の種が外界に比して非常に少ない点が注目される。また、殻形態からみると、1) 広く開いた臍孔を持つ種、2) エビスガイまたはサザエ型の殻形態を持つ種、3) 平巻きの種、4) 巻の解けた種など、捕食に弱いとされる殻形態を持つ種が多い。これらの種が全体に対して占める割

合は、中・古生代の巻貝類に匹敵するように思われる。

海底洞窟中に貝類の“生きた化石”種が多く保存されていることをどのように説明できるであろうか。一つの解釈は、サンゴ礁では固着生物の間で被覆に関する競争が生じ、成長速度の遅い生物は明るい好適な環境から排除されたとする考えである (Jackson *et al.*, 1971)。オオベッコウガキや硬骨カイメンの存在はそうのように説明できるであろう。しかし、他の“生きた化石”貝類には当てはまらない。これらはむしろ捕食に対して無防備な生物で、白亜紀以降、次第に捕食者の少ない環境に追い込まれたと見ることができるであろう。

海底洞窟内には魚類や甲殻類など、貝類を捕食する可能性のある生物が存在する。魚類では軟骨魚類のネムリブカ (*Triaenodon obesus* (Ruppel)), 硬骨魚類ではイトウダイ科アカマツカサ亜科の数種がみられる。ネムリブカは春先一時的に休眠するためにのみ洞窟を訪れるという。また、アカマツカサ類は浮遊する小動物を食していると考えられている。したがって、これらは洞窟内部の貝類の捕食者とは考えにくい。最も可能性があるのは甲殻類であろう。これまでの調査で、洞窟内には十脚目短尾亜目のオオハシカルパガザミ (*Carupa ohashii* Takeda, 1993) やそのほか若干の種が認められた。鋏脚の形態などから

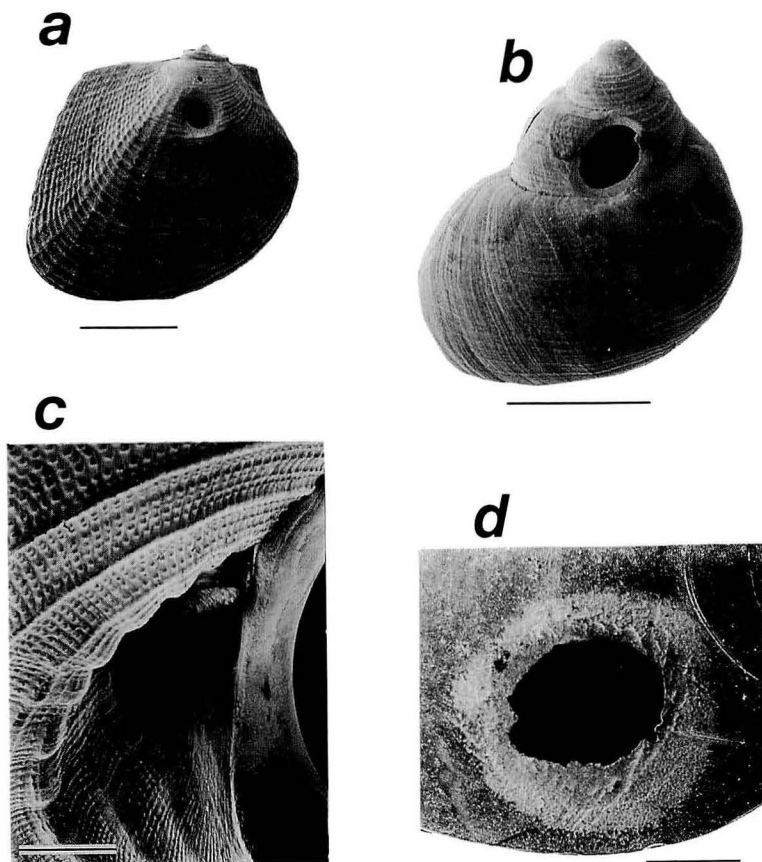


図1. 海底洞窟内の貝類に見られる穿孔捕食痕。

a, シラスナガイモドキにみられる穿孔捕食痕。タマガイ科巻貝による穿孔捕食痕に似る。b, 所属不明の巻貝。楕円の開口部をもつ穿孔捕食痕。c, 所属不明の巻貝。臍孔内部の壁面に穿けられた捕食痕。d, ガラスマツカゼガイにみられる穿孔捕食痕。孔の周辺に搔き傷がある。スケールはすべて0.5mm。

表 1 化石および現生貝類群集にみられる修復痕と穿孔痕頻度の比較

地 域	時 代	種 類		修復痕 (%)	穿孔痕 (%)	引用文献
テキサス	石炭紀	巻 貝	16	19	—	Schindel <i>et al.</i> (1982)
イタリア	三畳紀	巻 貝	11	8	—	Vermeij <i>et al.</i> (1981)
イギリス	前期白亜紀	二枚貝	83	—	5	Taylor <i>et al.</i> (1983)
		巻 貝	65	—	4	
アメリカ	後期白亜紀	巻 貝	24	33.4	5.4	Vermeij & Dudley (1982)
フランス	始新世	巻 貝	24	—	17	Taylor (1970)
		二枚貝	17	—	26	
フランス	始新世	巻 貝	57+	—	26	Fisher (1966)
		二枚貝	24+	—	13	
ナイジェリア	始新世	巻 貝	40+	—	19	Adegoke & Tevesz (1974)
		二枚貝	13+	—	10.6	
パナマ	中新世	巻 貝	19	40	—	Vermeij <i>et al.</i> (1981)
ポーランド	中新世	巻 貝	99	—	11	Hoffmann <i>et al.</i> (1974)
		二枚貝	25	—	14	
日本	中新世	全貝類	12	—	40	Takayasu (1988)
イタリア	鮮新世	巻 貝	50	—	14	Robba & Ostinelli (1975)
		二枚貝	14	—	15	
グァム	現 世	巻 貝	9	29	—	Vermeij <i>et al.</i> (1981)
	現 世	二枚貝	12	—	22.2	Vermeij (1980)
ハルマヘラ	現 世	巻 貝	7	44	—	Vermeij <i>et al.</i> (1981)
フィリピン	現 世	巻 貝	12	25	—	Vermeij <i>et al.</i> (1981)
パプアニューギニア	現 世	巻 貝	13	8	—	Vermeij <i>et al.</i> (1981)
パナマ	現 世	巻 貝	18	37	—	Vermeij <i>et al.</i> (1981)
イギリス	現 世	二枚貝	9	—	24	Smith (1932)
伊江島 “小洞窟”	現 世	巻 貝	27	2.4	0.7	herein
		二枚貝	21	—	3.2	
下地島 “魔女の館”	現 世	巻 貝	159	3.6	4.1	herein
		二枚貝	33+	—	2.3	

判断して、これらは洞窟内の貝類を捕食していると考えられる。実際、洞窟内の巻貝には、甲殻類によって攻撃されたと思われる修復痕を持つ死殻が見つかった。いずれにせよ、貝類を捕食する可能性のある生物は、洞窟外の浅海域に比べて種数、個体数とも遙かに少ないといえる。

洞窟内の貝類の死殻には前述の修復痕のほか、捕食によると思われる原因不明の穿孔痕がある(図1)。この穿孔痕は捕食性巻貝のタマガイ類やアッキガイ類のそれと一見似るが、1)外形が必

ずしも円形を示さないこと(図1-b)、2)孔の周辺に搔き傷があること(図1-d)、3)巻貝の臍孔奥部の壁面にもあることなど(図1-c)、明らかに異なる点がある。また、タマガイ類やアッキガイ類などの捕食性巻貝類は、洞窟内には存在しない。

貝類への捕食の頻度は、捕食痕の出現頻度から推定することができる(例えば Vermeij, 1987)。予察的ではあるが、南西諸島伊江島の“小洞窟”と下地島の“魔女の館”の2ヶ所の海底洞窟内の貝類について修復痕と穿孔痕の出現頻度を調べた

結果, 巻貝に見られる修復痕はそれぞれの海底洞窟で 2.4%, 3.6%, 穿孔痕は二枚貝類でそれぞれ 3.2%, 2.3%, 巻貝ではそれぞれ 0.7%, 4.1% という値がえられた (表 1)。これらの値は, 現世および新生代の熱帯～温帯地域の浅海性貝類群にみられる修復痕や穿孔痕の出現頻度に比べて遙かに小さく, むしろ古生代や中生代の浅海貝類群での値に近い。

以上要するに, 洞窟貝類群の原始性は分類学的以上に生態的に顕著であると言える。この“生態的原始性”は中生代の海洋変革以前の世界と想わせるものであり, 海底洞窟が“生きた化石”種の“避難所”となっていること物語っている。

文 献

- Adegoke, O. S. and Tevesz, M. J. S., 1974: Gastropod predation patterns in the Eocene of Nigeria. *Lethaia*, **7**, 17-24.
- Fischer, P. H., 1966: Perforations de fossiles Tertiaires par des gastéropodes prédateurs. *Jour. Conchyliol.*, **105**, 66-96.
- Hartman, W. D., 1969: New genera and species of coralline sponges (Porifera) from Jamaica. *Postilla*, **137**, 1-39.
- and Goreau, T. F., 1966: *Ceratoporella*, a living sponge with stromatoporoid affinities. *Amer. Zool.*, **6**, 563-564.
- and ———, 1970: Jamaican coralline sponges: their morphology, ecology and fossil relatives. *Symp. Zool. Soc. London*, **25**, 205-243.
- Hayami, I. and Kase, T., 1992: A new cryptic species of *Pycnodonte* from Ryukyu Islands: a living fossil oyster. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, (165), 1070-1089.
- and ———, 1993: Submarine cave Bivalvia from the Ryukyu Islands: systematics and evolutionary significance. *Univ. Mus. Univ. Tokyo, Bull.*, (35), 1-133.
- Hoffmann, A., Pisera, A. and Ryszkiewicz, M., 1974: Predation by muricid and naticid gastropods on the Lower Tortonian mollusks from the Korytnica clays. *Acta Geol. Polon.*, **24**, 249-260.
- Illife, T. M., Hart, C. W. Jr. and Manning, R. B., 1983: Biogeography and the caves of Bermuda. *Nature*, **302**, 141-142.
- Jackson, J. B. C., Goreau, T. F. and Hartman, W. D., 1971: Recent brachiopod-coralline sponge communities and their paleoecological significance. *Science*, **173**, 623-625.
- Kase, T. and Hayami, I., 1992: Unique submarine cave mollusc fauna: composition, origin and adaptation. *Jour. Moll. Studies*, **58**, 446-449.
- Kobluk, D. R., 1988: Cryptic faunas in reefs: ecology and geologic importance. *Palaos*, **3**, 379-390.
- Mori, K., 1976: A new recent sclerosponge from Ngargol, Palau Islands and its fossil relatives. *Sci. Rep. Tohoku Univ., 2nd ser. (Geol.)*, **46**, 1-9.
- 森 啓・堀口万吉, 1975: Ngargol 島 (パラオ群島) から現生硬骨海綿 (Sclerosponge) の新種発見とその意義. *地質雑*, **81**, 787-789.
- Robba, E. and Ostinelli, F., 1975: Studi paleoecologici sul Pliocene Ligure I. Testimonianze di predazione sui molluschi Pliocenicidi Albenga. *Riv. Ital. Paleont.*, **81**, 309-371.
- Schindel, E. E., Vermeij, G. J. and Zipser, E., 1982: Frequencies of repaired shell fractures among the Pennsylvanian gastropods of north-central Texas. *Jour. Paleont.*, **56**, 729-740.
- Smith, J. E., 1932: The shell gravel deposits and the infauna of the Eddystone grounds. *Jour. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **18**, 243-278.
- Takayasu, K., 1988: Predatory gastropod bore holes in some bivalves from the Miocene Fujina Formation, Southwest Japan. *Saito Ho-on Kai Spec. Pub. (Prof. T. Kotaka Commem. Vol.)*, 1-24.
- Taylor, J. D., 1970: Feeding habits of predatory gastropods in a Tertiary (Eocene) molluscan assemblage from the Paris Basin. *Palaeontology*, **13**, 225-260.
- , Cleavelly, R. J. and Morris, N. J., 1983: Predatory gastropods and their activities in the Blackdown Greensand (Albian) of England. *Palaeontology*, **26**, 521-553.
- Vermeij, G. J., 1980: Drilling predation of bivalves in Guam: some paleoecological implications. *Malacologia*, **19**, 329-334.
- , 1987: *Evolution and Escalation, an Ecological History of Life*, 527p, Princeton Univ. Press, New Jersey.
- and Dudley, E. C., 1982: Shell repair and drilling in some gastropods from the Ripley For-

mation (Upper Cretaceous) of the south-southeastern U. S. A. *Cretaceous Res.*, **3**, 397-403.

———, Schindel, D. E. and Zipser, E., 1981: Preda-

tion through geological time: evidence from gastropod shell repair. *Science*, **214**, 1024-1026.

シャミセンガイの遺伝的変異

久住 勉*・小澤智生**・遠藤一佳***

Genetic variation in *Lingula anatina*

Tsutomu Kusumi*, Tomowo Ozawa** and Kazuyoshi Endo***

Abstract The inarticulate brachiopod *Lingula* has been regarded as a typical "living fossil" because of its extreme morphologic conservation signified by its longest geological history among known living animal genera. To make clear the mechanisms of the evolutionary conservatism, an investigation of genetic structures of two Japanese populations of *Lingula anatina* (Ariake Bay population in Kyushu, southern Japan and Mutsu Bay population in northeastern Japan) has been conducted, along with morphometric investigations of the shells. An electrophoretic survey of enzyme variations demonstrated that both populations of *Lingula anatina* retained a high level of genetic variability comparable with that of other marine animals. In contrast, the genetic distance between the two populations from localities up to 1500 km apart is within the value that characterize conspecific populations. The genetic distances between the Japanese populations and the Queensland populations in Australia studied by Hammond and Poiner (1983) are also within the values usually recorded among the populations of a species.

The strategy employed by *Lingula* to prolong pelagic larval existence may play an important role in maintaining a homogeneous population over this long geographic range.

The panmixia among the populations of *Lingula anatina* sustained by the special dispersal mechanism may be one of the genetic mechanisms that keeps the species stable for a long time.

1. はじめに

Lingula (シャミセンガイ; 腕足動物門無関節綱) は、現生の動物としては最古(シルル紀; ? オルドビス紀)の起源を持つ属として古くから有名であり、生きている化石の代表者の一つとされている (cf. Darwin, 1859; Rowell, 1965). *Lingula* の「古さ」は、属の定義いかんでは通説よりかなり若返る可能性があるが(注1), 科レベルでは少なくともデボン紀まで、超科レベルではカンブリア紀初期まで溯ることは確実であろう。保存された軟体部(肉茎)も含め、外観が現在のシャミセンガイに酷似した化石もカンブリア系下部の地層から見つかっている。また、古生代の *lingulid* が、現生のものと同様の底質への潜入行動を

行なっていたことが、殻の表面彫刻の研究から推察されていること (Savazzi, 1986) も興味深い。

このような長期間にわたる形態の安定性が、どのような遺伝的ならびに生態的機構によるのかを明らかにすることは、進化生物学にとって極めて重要である。

現生の *Lingula* は従来多く(約20)の種に分類されてきたが、分類に用いる形態的な基準の修正あるいは新たな提唱により、Emig (1982) は、それらの多くが *L. anatina* と *L. rostrum* のシノニムであるとし、合計7種 (*L. anatina*, *L. rostrum*, *L. reevei*, *L. translucida*, *L. parva*, *L. tumidula*,

(注1) Biernat and Emig (1993)は中生代 *Lingula* の分類の再検討を行ない、内部形態(筋肉痕や殻頂部の構造等)の違いから、これまでに中生代の *Lingula* とされてきたものはすべて、*Lingularia* という新属に含められるべきであると主張した。*Lingularia* を区別することに疑問を表明する研究者もいるが、Biernat and Emig (1993)の分類に従うとすれば、*Lingula* 属は新生代に入ってから出現したことになる。

*神戸市立葺合高等学校

**名古屋大学理学部地球惑星科学教室

***東京大学大学院理学系研究科地質学専攻

1994年3月15日受付, 1994年4月11日受理

L. adamsi) を認めた。これらの内 *anatina* はインド-西太平洋に、*rostrum*, *tumidula*, *adamsi* は西太平洋にそれぞれ広く分布し、また *reevei* はハワイに、*translucida* はインド沿岸に、*parva* は西アフリカ赤道付近沿岸にそれぞれ固有であるとされる。しかし現生 *Lingula* の分類は、未だ流動的であり、今後分子遺伝学的研究を進めることが重要であろう。

Hammond and Poiner (1984) は、オーストラリア東岸の *L. anatina* の集団と、同沿岸の 1200 km 離れた場所の、従来 *L. murphiana* とされていた集団の電気泳動による酸素多型の分析を行ない、これらが同一の種に属すること、また *L. anatina* がかなり広い分布を持ち得ることを推定した。ここでは、日本の 2 集団 [有明海のミドリシャミセンガイ *L. anatina* (注 2) および陸奥湾のムツシャミセンガイ *L. nipponica* Hayasaka (= *L. anatina* Emig)] について、(1) 殻の形態学的測定および (2) 電気泳動による酸素多型の分析を行ない、両集団の比較を行なうとともに、オーストラリアの集団との比較により、西太平洋海域の *Lingula* 集団の遺伝的構造を考察した内容 (久住, 1987MS, 小澤・久住, 1987) を中心に紹介し、*Lingula* の種に見られる特異な集団の遺伝構造とそれを支える幼生の分散・移住の機構が、長期間にわたる種の形態の安定性をもたらす可能性について議論する。

本小論の内容は筆者の一人 (久住) が小澤の指導のもとでおこなった兵庫教育大学の修士論文 (久住, 1987MS) の内容の一部 (cf. 小澤・久住, 1987) にその後得られた分類学的知見を遠藤が加え、シンポジウム「生きている化石」の講演内容としてまとめたものである。小論をまとめるにあたり兵庫教育大学自然系徳山 明教授、東京大学理学部速水 格教授、グラスゴー大学地質学・応用地質学教室 Gordon B. Curry 博士には有益なご助言と励ましをいただいた。陸奥湾の標本の採集に際しては東北大学理学部付属浅虫臨海実験所

(注 2) *Lingula anatina* Lamarck = *Lingula unguis* (Linnaeus). *Patella unguis* Linnaeus が巻貝として記載されたため、後に軟体動物と区別して記載された *Lingula anatina* Lamarck が *Lingula* の模式種とされた (Melvill, 1985)。

の沼宮内隆晴博士に、また有明海の標本採集では九州大学理学部地球惑星科学教室柳田寿一教授に大変お世話になった。ここに記して厚くお礼申し上げる。

2. シャミセンガイ (*Lingula anatina*) 集団の形態ならびに遺伝的変異

(1) 殻の形態変異の解析

福岡県柳川市の有明海の干潟より採集された標本のうち 117 個体、また青森浅虫沖の陸奥湾の水深約 10m の海底より採集された 90 個体について、腹殻の最大殻長 (L) と最大殻幅 (W) の測定を行ない、その比 (W/L) の平均値、標準偏差などの統計値を得るとともに、不偏長軸法に基づく回帰を行ない、集団における L と W の間の平均相対成長式を求め、成長式の勾配および位置の差を Z 検定した。その結果両集団では位置の差 (サイズの差) に有意性が認められるものの、成長の勾配には有意な違いが認められなかった (図 1)。インド-西太平洋海域の *L. anatina* の形態変異はかなり大きいことが知られており、日本の集団の W/L の変異幅は Hammond and Kenchington (1978) が示した *Lingula anatina* 集団の変異の領域内に含まれる (図 2)。図 2 において陸奥湾集団の W/L が小さいのは幼殻が多く含まれているためである。

(2) アイソザイムの遺伝子解析に基づく集団の遺伝的構造

形態の解析に用いた 2 集団の全標本を用い、デンブングル電気泳動法によるアイソザイムの遺伝子解析と集団間の遺伝的距離の測定を行った。

実験の方法については、Hammond and Poiner (1984) がオーストラリアのクイーンズランドの *Lingula anatina* 集団の解析に用いられた方法と同一の方法を適用し、日本の集団と先行研究がなされているオーストラリアの集団の間の遺伝的距離を直接比較した。なお、具体的な実験方法は Hammond and Poiner (1984) を参照されたい。

今回、オーストラリア集団で調査されたと同一の 9 種の酸素の 10 遺伝子座 (表 1) について調査

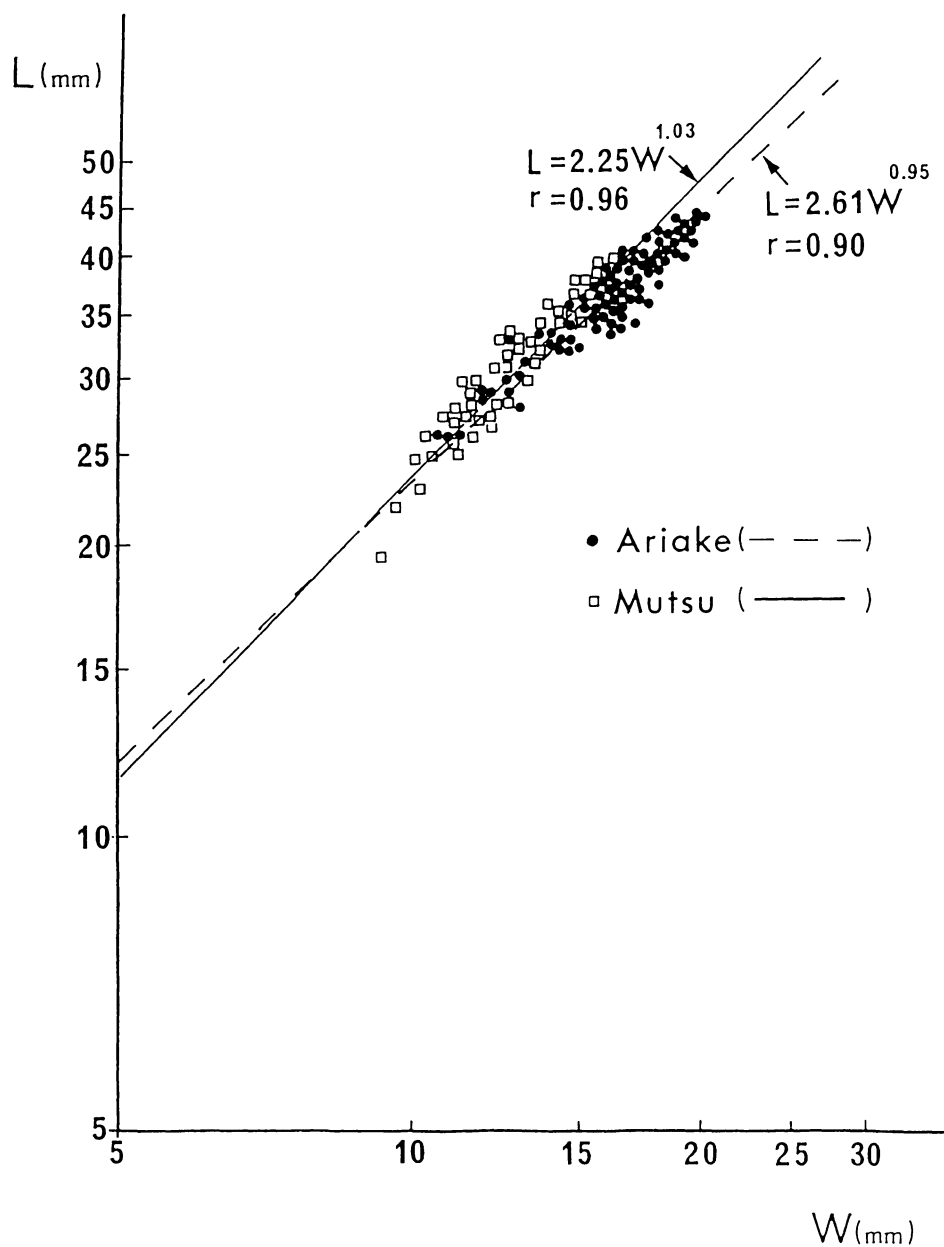


図1. シャミセンガイ (*Lingula anatina*) の有明海および陸奥湾両集団の殻長 (L) ならびに殻幅 (W) の平均相対成長

した。これらの酵素は遺伝のシステムが判明しているものであり、そのうち3種の酵素(表2)は多型的であり、極めて変異性が高かった。この10遺伝子座について測定された有明海集団と陸奥湾の集団間の遺伝的距離(Nei, 1972)は0.026と極めて小さく、その値は同一種の集団間で認められる

範囲にとどまることが判明した。また、地理的距離が大きく離れているにもかかわらず日本の2集団と、既に同一手法で研究が行なわれているオーストラリア集団との遺伝的距離も、同様に同一種の集団間で通常認められる範囲にあり極めて小さいことが明らかになった(表3)。また、各集団内

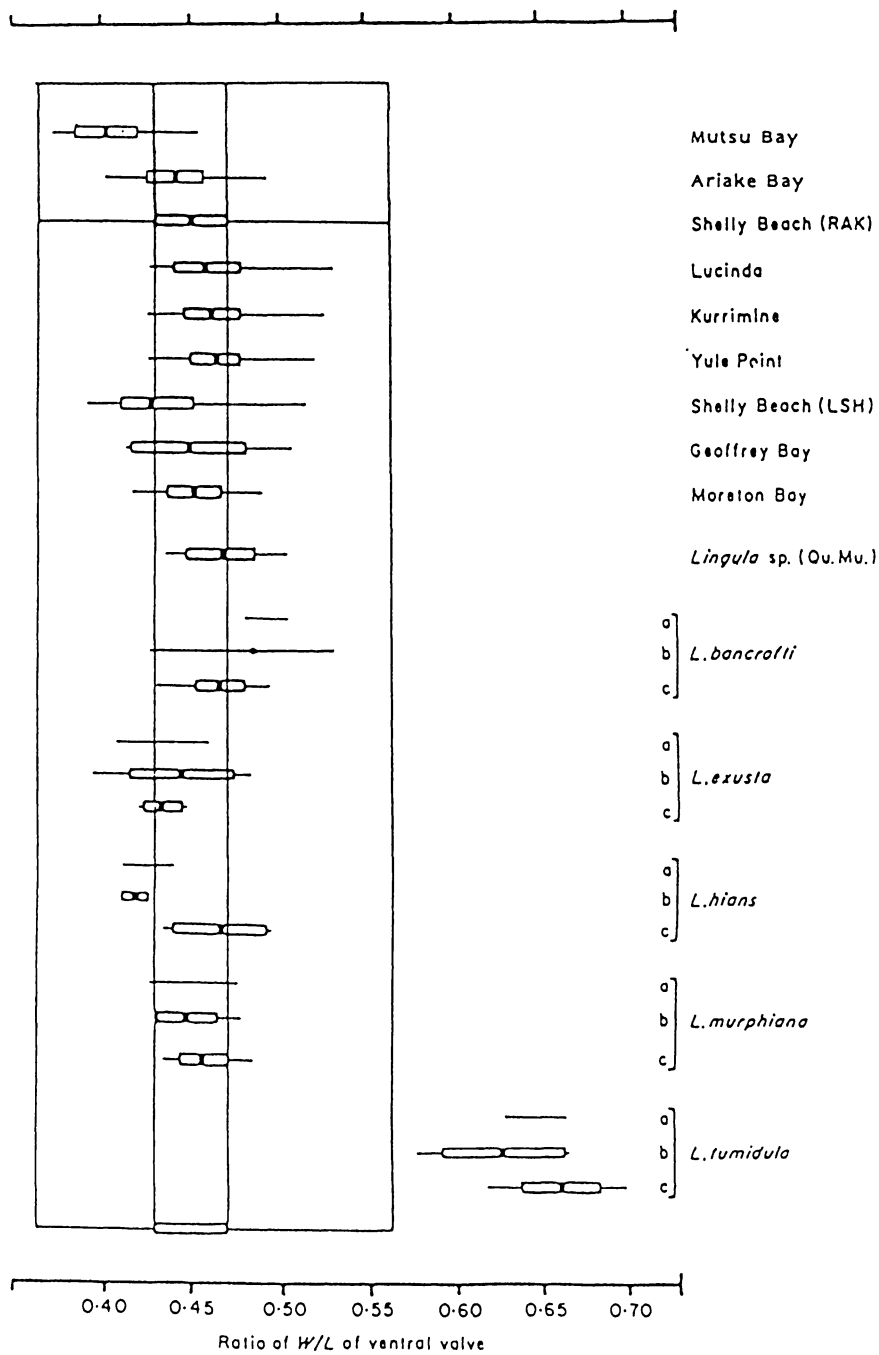


図2. 日本ならびにオーストラリアのシャミセンガイ集団の殻形 (W/L) における変異. Hammond and Kenchington (1978)の図に日本の2集団の資料を加え作成. *Lingula tumidula*を除き他の集団は *L. anatina* の変異の範囲に含まれる.

表 1. 調査した酵素のうち、アイソザイムから遺伝システムの判明した 9 つの酵素（遺伝的多型は 95% の基準で定義し、+ は多型のみられた酵素、- は多型が見られなかった酵素を示す）。使用した緩衝液の詳細は Hammond and Poiner (1984) を参照。この表の 9 の酵素の 10 遺伝子座に基づき遺伝的距離を測定した。

Enzyme	Abbreviation	Buffer	Number of loci	polymorphic
Esterase	Est	A	1	--
Glucosephosphate isomerase	Gpi	A	1	+
Hexokinase	Hk	A	1	--
Isocitrate dehydrogenase	Idh	C	1	--
Malate dehydrogenase	Mdh	C	2	--
Malate dehydrogenase (NADP+)	Mdh-NADP	C	1	--
Mannosephosphate isomerase	Mpi	A, C	1	+
Phosphoglucumutase	Pgm	C	1	+
Umbelliferyl esterase	Umb	A	1	--

表 2. 遺伝的多型のみられた 3 つの酵素の遺伝子座における対立遺伝子数と頻度。

Popu- lation	Locus	N indi- viduals	Allelic frequencies (%)																	Hetero- zygosity /locus	Average heterozygosity /locus (±SE)	
			A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q			R
Mutsu	Gpi	89	4	43	48	5	0														0.58	
Bay	Pgm	84	2	22	38	11	23	4													0.74	0.22±0.11
	Mpi	61	4	22	16	6	11	8	12	8	3	6	1	3	1	0	0	0	0		0.88	
Ariake	Gpi	100	0	4	86	10	1														0.25	
Bay	Pgm	96	9	23	57	5	3	3													0.61	0.18±0.10
	Mpi	88	2	9	10	11	8	14	6	11	6	2	5	4	6	2	2	1	0	0	0.92	
Shelly	Gpi	110	0	9	84	5	3														0.28	
Beach	Pgm	110	2	11	65	12	6	2													0.55	0.18±0.10
	Mpi	102	2	4	11	9	8	8	11	15	5	9	4	3	3	3	1	1	0	1	0.93	
Cockle	Gpi	59	0	17	80	3	1														0.33	
Bay	Pgm	59	0	8	58	21	7	5													0.61	0.19±0.10
	Mpi	51	3	4	22	3	6	17	4	20	2	5	4	0	4	4	2	2	0		0.89	
Moreton	Gpi	50	1	14	73	11	1														0.44	
Bay	Pgm	50	0	10	58	23	5	4													0.60	0.20±0.11
	Mpi	49	1	2	14	6	12	6	11	9	9	3	3	8	3	8	0	1	1	1	0.91	

表 3. 西太平洋地域のシャミセンガイ (*Lingula anatina*) 集団の地理的距離ならびに遺伝的距離。

Populations	Geographic distance (km)	Genetic distance
Mutsu Bay -- Ariake Bay	ca. 2200	0.026±0.002
Mutsu Bay -- Shelly Beach	ca. 10700	0.024±0.002
Ariake Bay -- Shelly Beach	ca. 8500	0.003±0.000
Shelly Beach -- Cockle Bay	5	0.002±0.002
Shelly Beach -- Moreton Bay	ca. 1200	0.000±0.001
Cockle Bay -- Moreton Bay	ca. 1200	0.001±0.003

の遺伝的変異は、必ずしも低くないことも示された。

3. 結果の考察

Lingula anatina とされる集団の形態学的ならびに遺伝学的解析により、地理的に広い範囲の集団間で、変異が極めて乏しいということが示唆された。現在、この結果をさらに確かめるべく、ミトコンドリア DNA の制限酵素断片長多型 (RFLP) の解析を行なっている。このような遺伝的構造を保証する機構としては、これら太平洋の集団間に強い遺伝子流動があり太平洋の集団が遺伝的に比較的均一な状態に保たれていることが考えられる。シャミセンガイには発生を遅らせて長期間浮遊でき、かつ着底後も望ましい底質で無いと再び浮遊出来る特異な幼生の性質が知られている (Hammond, 1982)。これによって広域の集団の任意交配性 (Panmixia) が保たれ、その結果、集団の遺伝的な均一性が維持されている可能性が大きい。Hammond and Poiner (1984)は

このような機構によって、イン洋—西太平洋地域の *Lingula anatina* の集団は比較的均一な遺伝子プールを共有しているだろうということを予想している。

以上に述べたシャミセンガイ集団の特異な遺伝構造から、シャミセンガイにおいては通常の種に比べ、種分化が生じにくく、同一種が長期間存続する可能性が高いことが想定される。

生きている化石としての形態の保守性は、シャミセンガイが古生代初期に獲得したニッチエおよび生活様式を維持し続けたために形態形成にかかわる遺伝子突然変異に対し淘汰が働き、形態が安定的に維持され続けたことが考えられるが、比較的均一な遺伝子プールを共有した種集団が長期間維持される遺伝的ならびに生態的機構によっても支えられているものと思われる。

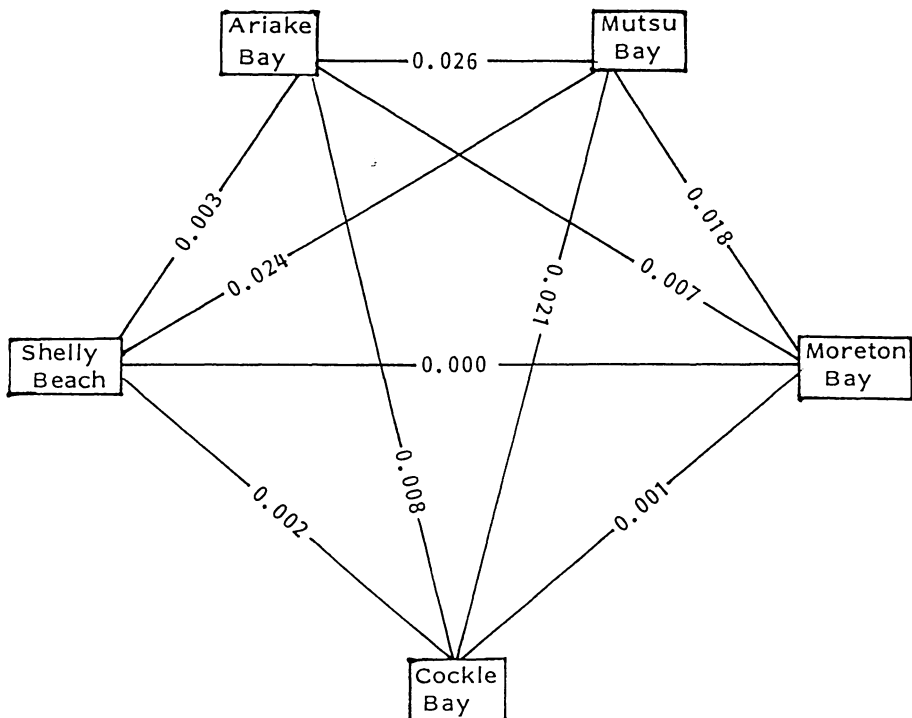


図3. 西太平洋のシャミセンガイ (*Lingula anatina*) 集団の遺伝的距離。

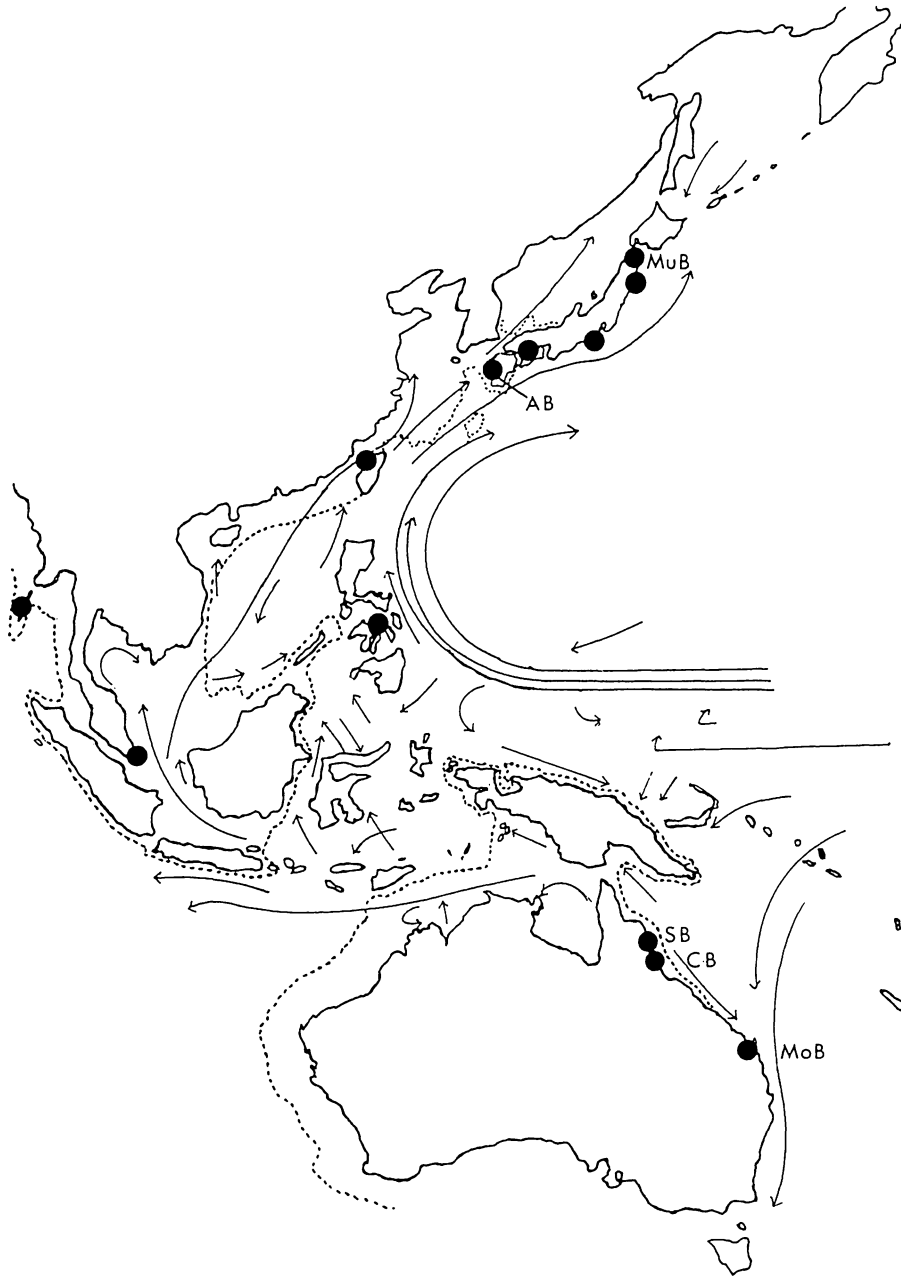


図 4. 西太平洋地域におけるシャミセンガイ (*Lingula anatina*) 集団の主な分布. 長期の浮遊能力を持つ幼生は集団間を飛び石にして移住していると考えられる. なお, (→) は海流を, (---) は大陸棚縁の 200m 等深線を示す.

文 献

Biernat, G. and Emig, C. C., 1993: Anatomical distinction of the Mesozoic lingulide brachiopods. *Acta*

Palaeontologica Polonica, 38, 1-20.

Darwin, C., 1859: The origin of species. John Murry, London, 490 pp.

Emig, C. C., 1982: Taxonomie du genre *Lingula*

- (Brachiopodes, Inarticulates). *Bull. Mus. natn. Hist nat.*, Paris, 4e ser., 4, 337-367.
- Hammond, L. S., 1982: Breeding season, larval development and dispersal of *Lingula anatina* (Brachiopoda, Inarticulata) from Townsville, Australia. *J. Zool., Lond.*, 198, 183-196.
- Hammond, L. S., and Kenchington, R. A., 1978: A biometric case for revision of the genus *Lingula* (Brachiopoda: Inarticulata) from Queensland, Australia. *J. Zool., Lond.*, 184, 53-62.
- Hammond, L. S., and Poiner, I. R., 1984: Genetic structure of three populations of the living fossil brachiopod *Lingula* from Queensland, Australia, *Lethaia*, 17, 139-143.
- 久住勉, 1987MS: “生きている化石” シャミセンガイの集団の遺伝的構造の解析. 兵庫教育大学自然系修士論文. 52 pp.
- Melvill, R. V., 1985: *Lingula anatina* Lamarck, 1981 is the type species of *Lingula* Bruguière, [1797] (Brachiopoda). *Bull. zool. Nom.*, 42, 332-334.
- Nei, M., 1972: Genetic distance between populations. *Amer. Natur.*, 106, 283-292.
- 小澤智生・久住勉, 1987: 西太平洋地域のシャミセンガイ *Lingula anatina* 集団の遺伝構造. 日本古生物学会 1987 年々会講演予稿集, 37.
- Savazzi, E., 1986: Burrowing sculpture and life habits in Paleozoic lingulacean brachiopods. *Paleobiology*, 12, 46-63.
- Rowell, A. J., 1965: Inarticulata. In R. C. Moore (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology, Part H Brachiopoda (pp. H 260 - H 296). University of Kansas Press, Lawrence, Kansas.

「生きている化石」に何を求めるか？

濱田隆士（放送大学）*・生きている化石研究会

What are we going to find in living fossils?

Takashi HAMADA* and WOLF (Workshop on Living Fossils)

Abstract Living fossils have been popularly recognized as some modern creatures, who bear various grades of ancient or conservative characteristics especially in their morphology. It is evident that they also stand for remnants from the preceding age. Hence the names remnants or holdovers. We insist that we are not going to define the living fossils as a special group but to extract biological essentials to hold them as they are at present. Phylogenetic position and systematic taxonomy may another and subordinate subject from different standpoint of the studies.

「生きている化石」の研究は、「生きている化石」とは何を指しているかという命題が出発点でもあり、「帰着点」でもある。目的とする分類群が、どのような特徴の故に、いかなる意味づけによって「生きている化石」というカテゴリーに入れられるかが検討され、他の「通常の」種群、「似ている化石」との比較が行なわれる。化石の分類は、形態的特性に負うところが多いという制約のため、現生生物である「生きている化石」の現在科学的研究が進めば進むほど、対応させることのできない面が多くなるという矛盾も出てこよう。系統分類上の位置をそれなりに定めたとして、「生きている化石」である要件の一つである、見掛け上の古代性、をどうして今日まで保ち得ているか、という第一テーマが大きな難関として控えている。生態や近縁種との関連を調べることから、可能なプロセスを推理することになろう。

「生きている化石」の研究には、「絶滅」の研究との高い類似性を認められる。数多い生物群の中で、選択的になぜその特定種群がそのような状態に至り得たかを知るのが主題であり、それぞれの実態把握研究は、研究の前提作業として位置づけられよう。「生きている化石」は、生物学と古生物学との間の具体的な境界領域を占めている。

このような観方をすると、後氷期の温暖化に

伴い高地等に隔離分布をとるようになった「生きている化石」のうち、残存種あるいは遺存種とも別称される一群については比較的理解しやすい。しかしながら、問題としては、生き残りムードをあまり強調すると、地質時代から存続している多くの一般生物の在り方との差がなくなるおそれもある。島化現象をはじめ地理的隔離による種分化の問題そのものへマージすることもある。そうになると、少なくとも「生きている化石」の呼び方に歯止めがなくなる事態もあり得ようし、地質時代の過去についていえば、holdoverをどうみるか、という問題にも展開され得ることにもなる。「生きている化石」と見なす発想には、おそらく形態上の類似という、基本的ではありながら五感に訴える要素が大きく作用していると考えられるから、逆にそのようなムードからのゆるい吟味に始まり、「生きている化石」なる名称にこだわることなく、その選定された特定種群について客観的に、生物界に占める役割や系統的位置づけを追いつくめ、その結果をもって古生物研究へつなぐ、というのが順当な方法なのであろう。少なくとも、「生きている化石」たる資格を肯定したり否定することが目的ではあるまい。

世間にいう“生きている化石”のいくつかの生態をみると、中・古生代には浅海性であったものが、新生代以降深海に転移した例が少なくない。シーラカンス、オウムガイ、オキナエビス等がよ

*放送大学

1994年2月28日受付, 1994年3月20日受理

く知られた例といえる。あまり有名でないグループでも、例えば腕足類のリンコネラの“生き残り”と目される *Tegulorhynchia* のように、全く同様の推移が認められる。これまでの研究例では、いずれもその原因として捕食圧の軽減という生存戦略的な説明がなされてきた。しかしながら、オウムガイについて一連の飼育実験、野外調査研究によって明かになったように、通常の生息域の低水温環境に順応しながらも、繁殖期に必要な暖水温条件に支配されて、結果的に生物地理学上、二次元的にはサンゴ礁域依存の「熱帯生物」型分布をとりながら、実質的には最深 800m にも達する深海性の生息域をカバーするものであり、彼らが現生では唯一の「安全性」の高い外殻性頭足類であることを含めて、単純な捕食圧論理にはつながりそうもないことは重視すべきであろう。

さらに一方において、カブトガニ、シャミセンガイなどの例でよく示されている通り、潮間帯上部に産卵・生息域を確保している「生きている化石」も現実には存在する。これらの種の有殻性がどの程度生態的に有意義であるか検討された事例は少ないが、カブトガニの場合、成体の生息深度の範囲は漁業に伴う偶発捕獲例からみて、100m レベルと意外に深い。観察し易い汀線付近での行動や幼体の浅所分布のみに目を奪われ、正しい生態の把握に失敗している可能性も大きい。逆に、最近事例が急増していることであるが、オキナエビスの場合、産地によっては数 10m 程度（スキューバダイビング可能範囲）から生きた個体や状態の良いヤドカリ利用死殻が採集されていることをも考え、より詳しい生息条件の限定を追及する必要がある。

「生きている化石」には、深海性・浅海性を問わず、大洋における西縁偏奇分布傾向が強い。この事実、古くから個別の種群については時折指摘されてきたことではあるが、「生きている化石」として固有の、あるいは関連の分布であるかどうか

についての検討は不十分である。例えば、造礁性サンゴ類に顕著に認められているラルバの海流依存分布による西方偏移と同等のものであるのか、あるいはもっと根深いプレートテクトニクス等の地史に関与する原因も加担しているのか、などについて、もっと深い吟味が必要であろう。

*硬骨性海綿類と、中・古生代のいくつかの層孔虫類、あるいは石灰藻類との近縁性が話題となっている。加えて、森氏による報告でも紹介されているように、床板サンゴ類として分類されてきたハチノスサンゴやクサリサンゴについても、最近、いくつかの点で硬骨海綿に帰属する可能性が指摘されている。

しかしながら、海綿類の骨格形成は、本質的には「中生動物」としてむしろ原生動物のそれと同じく、骨格要素相互の接合部分に構造を欠いているのに対し、すでに明確に記載されているクサリサンゴでの壁の三重構造や隔壁との交差構造など (Hamada, 1957) 基本的に異質構造があり、硬骨海綿との類似性はむしろ否定されよう。骨針の発見も伝えられるが、腔腸動物においても八放サンゴ類の基本構造の一つは骨針であり、むしろそれらと床板サンゴ類との近縁性を論じるべきものであろう。

*ボディ・デザインについてのコメント

“生きている化石”のもつ形態的な古代性、すなわち形態形成の保守性について、ボディ・デザインをより重視するべきであるという指摘 (森田発言) には同感である。ただし、ボディ・デザイン問題そのものが、特に生きている化石について格別の意義を持つものということにはなるまい。現生生物の形態形成に関し、未だ充分なボディ・デザイン論が成立していない段階では、一般論としての論議の有効性を認めることにとどまるのではないかと案じられる。

「生きている化石」と「その他の生物」の比較

大 路 樹 生*

A comparison between “living fossils” and “other organisms”

Tatsuo Oji*

Abstract The term “living fossil” has been used as possessing various and different meanings among paleontologists. This term would be best defined to denote a taxon retaining almost the same morphologies for a long period of time. It is probable that such a conservative character often became weakness, and some “living fossils” could not cope with the environmental changes such as increased predation, rendering them to the limited geographic distribution or to the deep-sea or cryptic habitat where predation intensity is relatively low.

1. はじめに

「生きている化石」は、その名前自体に現在と過去を表す言葉を含んでおり、元来明確な定義がなされないまま広く使われている言葉である。また、やや不明確な実体とは裏腹に、その魅力的な名前のため、古生物学の中でしばしば登場するテーマの一つである。「生きている化石」に関する多くの研究がさまざまな分類群についておこなわれ、化石のみからでは分からなかった多くの知見が明らかにされつつある。最近では深海や海底洞窟の調査が進むにつれて、新たな「生きている化石」の発見も相次いでいる（本シンポジウムの各論参照）。しかし、研究者の間で「生きている化石」についてそれぞれ異なったイメージを持っていると、これを共通の土俵の上で議論することが難しくなる。ここでは、このような特定の分類群に限った話題をひとまず横に置き、どういう生物を「生きている化石」と呼ぶべきかについて、従来の歴史を振り返りながら考えてみたい。また「生きている化石」には様々な「定義」が存在するが、このような「定義」の間の関係について考えたい。さらに、ウミユリ等を例にとり、形態に現われない進化が「生きている化石」に存在する可能性や形態以外の形質の進化について考える。

2. 「生きている化石」の「定義」

「生きている化石」に厳格な定義を求めることには無理がある。なぜなら従来この言葉を説明するために使われてきた時間的な概念、形態の特長、生息場、多様度のいずれの要素を考えても定量的な決め方には限界があり、「この化石は生きている化石だがこれは違う」といったような明確な区別は不可能だからである。ここでは、まず生きている化石という言葉の歴史を振り返り、その説明の変遷を追ってみたい。

Darwin の「定義」

Darwin (1859) が「種の起源」のなかで「生きている化石」を使ったのが初めてとされている (Stanley, 1979)。彼は、生物の自然選択の章で、淡水の動物や面積の狭い島の植物群を例に挙げ、かつて繁栄していた生物の生き残りや、現在ではある程度大きく隔てられてしまった種類間を結びつける生物などの「異例な種」を「生きている化石とでも言うべき生物」と述べている。ここで注目すべきは、彼は生きている化石について、なんら形態的な特徴が地質時代から変わらないという一般的な特徴について何ら述べていないことである。これは、すでに彼が形態の原始性を前提として議論を進めているためかもしれない。Darwin のあげた説明は、岩波の生物学辞典第3版にも踏

*東京大学大学院理学系研究科地質学専攻
1994年3月15日受付, 1994年4月11日受理

襲されている。

Stanley のテスト

Stanley は 1979 年の著書 *Macroevolution* の中で、生きている化石とは、以下にあげる資格をもった現生の分類群に限って使われるべきであると述べている (Stanley, 1979)。彼は、このうちのいずれにも当てはまらない生物は生きている化石と呼ぶべきではないとしている。この 2 つの範疇とは以下のようなものである。

1. 比較的長い地質時代にわたって低い多様度で生き残ってきたもので、かつて多様度の高い分類群の唯一の生き残りであることもしばしばある。
2. 今日原始的な形質を有し、過去における時期に多様度を減じて以来ほとんど進化していない分類群。

つまり、1 は生物の多様度の問題であり、2 は原始的、または形態が変わらないということを問題にしている。

3. 複数の「定義」の間の関係

生きている化石に関する説明は、生物の形態が長い地質時代にわたってほとんど変化しなかった生物ととらえられることが多い。たとえば“*Palaeobiology: a synthesis*”の中で、Fisher は生きている化石の定義をこのように与えている (Fisher, 1990 in Briggs and Crowther)。では「生きている化石」をこのようにとらえるとする、他の説明、たとえばその多様度の減少や生殖場所の局所化は、形態の原始性とどのような関係をもつのだろうか？私は以上あげた複数の「定義」を以下のように整理すると考えやすいのではないかと思っている。

まず、生きている化石を形態が変わらない生物であるということを基本とし、それが原因で他の現象が起こると解釈すると分かりやすい。つまり、形態を変えることができなかったために、環境の変化が起こったときにうまくそれに適応できず、分布の局所化や多様度の減少が起こったとする考えである。したがって、形態が長い地質時代にわたってほとんど変化しないということが原因であり、その結果として現れる現象を生きている

化石の説明には用いない方がよいと考えるのである。生きている化石の中で、形態の原始性が必ずしも多様度の減少や生息域の局所化につながらない場合もありうる (シャミセンガイ類、カプトガイ類等)。

生きている化石には、現在漸深海帯から深海に分布している物が多く存在する。しかも、その化石記録を考えると、中生代の後半までは浅海に生息していたものが多い (有柄ウミユリ類、オキナエビス類、有柄フジツボ類?)。これは、現在の浅海の環境がこれらの生きている化石にとって捕食圧の高い、危険きまわりない環境に変化したとする中生代の海洋変革の仮説 (Vermeij, 1977) を考えると調和的である。

4. 形態に現れない変化

生きている化石には、形態に現れる顕著な変化が起こらなかった訳であるが、果たしてそのほかの変化は起こらなかったのだろうか？また、化石記録には形態に関する情報のみが残るため、そのほかの変化は起こっても記録されなかったのだろうか？

ウミユリの例をあげると、有柄ウミユリ類のうちもっとも現在繁栄しているゴカクウミユリ科では、その形態には大きな変化は現れていないが、腕の関節の一部に見られる靱関節に、より自切と再生に適したものが白亜紀に現れ、現在のゴカクウミユリ類では主要なメンバーとなっている。これはよりすぐれた再生能力の獲得によって捕食者と対抗する戦略と考えられる (大路, 1993)。また、深海の熱水噴出付近のフジツボも、原始的な形態を保った生きている化石であるが (山口, 本特集参照)、その生態、とくにその生理的な性質に大きな変化を伴っていると考えられ、形態に現れない形質の変化が予想される。

5. まとめ

生きている化石は、多くの場合形態をほとんど変えなかったか、または変えることができなかったため、もし生息環境の変化が起こった場合にそれに順応することができず、局所的分布に追いやられたり多様度が下がったりした。これらの一部

は形態に顕著には現れない変化, 例えばより優れた再生能力の獲得や新たな環境に適応するための生理的な変化が起こることにより, 生きながらえていると考えられる。

謝 辞

この小論を書くにあたり, 速水格氏, 矢島道子氏からは有益な議論と, 貴重な情報をいただいた。ここに厚く感謝致します。

文 献

- Darwin, C. R. 1859: The origin of species. J. W. Burrow (ed.), Penguin Books, U. K., 479p.
- Fisher, D. C. 1990: Rates of Evolution - Living Fossils. p. 152-159. In D. E. G. Briggs and P. R. Crowther (eds.), "Palaeobiology: a synthesis", Blackwell, U. K., 583p.
- 大路樹生, 1993, ウミユリの自切と再生. 科学, **63**, 722-730.
- Stanley, S. M. 1979: Macroevolution: Pattern and Process. Freeman, San Francisco, 332p.
- Vermeij, G. J. 1977: The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators, and grazers. Paleobiology, **3**, 245-258.
- 山田常雄, 前川文夫, 江上不二夫, 八杉竜一, 小関治男, 古谷雅樹, 日高敏隆 (編), 1983: "生物学辞典第3版", 岩波書店, 東京, 349 ページ

総 説

貝類が受ける捕食現象とエスカレーション

佐 藤 武 宏*

Predation on gastropods and bivalves, and escalation of predator-prey relationship

Takehiro Sato*

はしがき

「共進化 (coevolution)」という言葉は Ehrlich and Raven (1964) によって提唱されたもので、被食者である植物とその捕食者である草食性昆虫がそれぞれ互いの進化に対して影響を及ぼしあってきた歴史を表現するために用いられたものである。この用語はこれまでさまざまな意味に用いられてきていて、その定義は必ずしも確立されていないが、一般的には二種あるいはそれ以上の種が互いにそれぞれの種の形質に反応して相互に進化している現象として認識されている。このような複数種の動的変化に関して Futuyma (1986) は、進化は種の共存を促進するだろうか、あるいは絶滅をもたらすだろうか、対立する種同士は限りなく対立しつづけるのだろうか、進化的な平衡に達するのだろうか、といったいくつかの問題点を提示している。このような共進化の問題は、ある一種の捕食者と別の一種の被食者との関係のように一種対一種の関係についてのみ考えるなら比較的単純で考えやすい。しかし一般に自然環境下では一種対多種、あるいは多種対多種の関係を持つことが普通である。このような複数の種間での進化的な相互作用は「拡散共進化 (diffuse coevolution)」と呼ばれている。

捕食者と被食者のそれぞれの進化は共進化の良い例としてしばしば取り上げられる。例えば肉食獣と草食獣を例にとって考えよう。被食者である草食獣の集団の中に、他の個体より遺伝的に速く

走ることのできる個体が出現したとすると、この形質は捕食に対して有利であるため、自然選択によって集団内に速く走れる個体が増加する。草食獣がまだ速く走れなかった時代には、捕食者である肉食獣の個体間の走る速度に変異があったとしても捕獲できる獲物の量に対して目立った差をもたらしなかった。しかし獲物が捕まりにくくなるとより遺伝的に速く走れる個体が捕食に関して有利になり、集団に速く走れる個体が増加する。このように肉食獣と草食獣は、あたかもいたちごっこのように互いに走る速度を増加させていくだろう。Krebs and Davis (1984) はこのような二種類の生物がある性質や戦略を互いに進化されていくという現象を冷戦時代のアメリカ合衆国とソビエト連邦が互いに相手の軍事力に応じて軍備を拡大していくという現象になぞらえて「軍拡競争 (arms race)」と呼んでいる。このように相互に影響を及ぼしあっている二種類の生物が軍拡競争によって互いに進化しているという現象は、共進化という概念によって予測されるものである。しかし、現実にはこのようなタイプの共進化が起こっているかははっきりしていない。Bakker (1983) は新生代の北米産の肉食類と有蹄類の化石の足の構造から走行速度を推定し、捕食者と被食者の走行という性質の進化を考察した。それによると被食者である有蹄類では次第に速く走れるようになるといった方向への進化が認められるが、捕食者である肉食類ではそれに伴う進化は認められない。河田 (1989) はその理由として、ある捕食者が多くの種を獲物としている場合に、その獲物であるある被食者にとって捕食は死活問題であるが、あ

*東京大学地質学教室

1994年5月16日受付, 1994年7月20日受理

る特定の被食者は捕食者にとってはメニューの一品にすぎないということを挙げている。つまりこのような場合には被食者にはより捕食されないような方向への強い選択が働いて対捕食戦略を発達させる進化が起こっても、捕食者側にはそれに対する特別な捕食戦略は進化しないだろう。なぜならば捕食者はそれ以外の、対捕食者戦略をそれほど発達させていない被食者を選択して捕食すればいいからである。また、外部からの反対に対して生物によって進化できる範囲や速度に限界があるといった場合や、複数種の生物の間で選択の強さが異なるということも有り得る。Van Valen (1973) は物理的な環境の変化がなくてもある生物種を取り巻く群衆が絶えず進化している場合、相互作用に関与する性質は同じ速度でどんどん進化し続けると絶滅してしまうという仮説を示している。この仮説は「赤の女王仮説 (Red Queen's hypothesis)」と呼ばれ、キャロル (1988) の『鏡の国のアリス』の中の赤の女王のアリスに対する「同じ場所にいるだけでも、あらんかぎりのはやさと走らねばならぬ。どこかほかの場所にいきなければ、少なくともその二倍のはやさと走らねばならぬ」という言葉に由来している。

現生生物の個体群動態の研究から共進化について考察を行う際には問題がいくつか考えられる。まず進化のタイムスケールは観察のタイムスケールに比較して一般的にはるかに大きいということが問題になる。また自然環境下ではシステムが複雑すぎて進化の現象の本質を捉えにくいという点も挙げられる。一方、古生物群集の時代的な分布の観察からこのような仮説を考察する場合にも、長い地質時代にわたる生物の動向を大局的に見ることが可能であるという有利さを持つ反面、多くの避けられない問題が残されている。化石標本の分布の時空間的なばらつきや地質時代における続成作用の影響ももちろんであるが、化石種の生態を復元できないという点が最大の問題であろう。これまでも速水 (1990) が指摘しているように、化石記録の不完全性と著しい偏りにより生活群集の復元が時として何の意味も持たないこと、寄生や共生といった特別な場合を除き、地層中から産出する化石群集に共存の必然性や普遍性を見出す

ことが困難であるといった理由によって、群集古生態学は過去における進化生態の解明というよりはむしろ局地的な古環境解析にとどまるのではないかという懸念があった。

1970年代以前の古生物学における進化研究の多くは個々の種や分類群を対象としたものであり、機能形態に関する研究も特定の種や分類群の持つ形態の適応的意義について考察したものがほとんどであった。ところで、古生物学で用いられる種や分類群の設定は Mayr (1969) の提唱した「生物学的種概念 (biological species concept)」によって定義されるものとは多くの場合異なっていて、古生物を扱う進化研究は常に分類に伴う制約を受けるという危険性を持っている。しかし、1970年代後半から海生生物の機能形態学や進化生態学は、従来の個体、種レベルの研究に加えて、群集における種間の相互作用とその地史的变化を考察するものが注目されてきている。そのきっかけとなったのは「中生代海洋変革 (Mesozoic marine revolution)」を提唱した Vermeij (1977) の研究であり、既存の分類の制約にとらわれない、群集レベルでの機能形態学の重要性と可能性を示した。現在までに得られたデータから中生代以降、軟体動物の特に腹足類が爆発的に形態、生態を多様化させたことが明らかになっている。また、ちょうどその時期から有殻動物、特に二枚貝類や巻貝類の殻を破壊して捕食する真骨魚類や甲殻動物の十脚類 (エビ、カニの仲間) が急激に分布を増加させていることがわかっている。

Vermeij (1977, 1978a, 1978b, 1983a, 1983b) はこの捕食者の台頭が被食者である軟体動物の多様化をもたらしたと考えている。つまり、中生代以前の比較的穏やかな環境では捕食に対する特別な戦略を持たない種類の生物も生息可能であったが、捕食が頻繁に行われるような環境になると被食者の逃避、防御、あるいは生態に関して非常に強い選択が働くようになり、適応形態や生息域などに著しい変化が生まれたとする考え方である。この中生代海洋変革という概念はそれまで独立に論議されてきていた古生物分類学、古生態学、機能形態学、および生物地理学のさまざまな個別の研究を統合して議論することのみならず、分類群

を超えたいくつかの現象に関しても同時に論議することを可能にした。分類群を超えた比較の一例として軟体動物と棘皮動物の生息深度の比較を例にとって説明しよう。速水(1990)は軟体動物に関して、より原始的な形態を持つ分類群は、捕食に対して強い性質のある派生的な形態を持つ分類群に比べて不利となり、分布が深海域に限られるようになったという現象を示している。この現象は Oji (1985) や Bottjer and Jablonski (1988) の示した、棘皮動物のウミユリが白亜紀以降に浅海域で急速に分布を減少させているという現象と比較することができるだろう。もちろんこの中生代海洋変革の仮説にも反論があって Signor and Brett (1984) は捕食の効果は中生代後期に限って顕著なのではなく、古生代中期の有顎魚類やウミサソリ類が出現した時代を例に挙げて、地質時代を通じて段階的に増大していると述べている。

このように古生物の研究を通じて捕食者と被食者の関係を明らかにしようとする場合、多くの分類群に関して時間的な推移を検討することができるという有利さを持つ反面、ある分類群に対する捕食者、被食者が推定できない場合が多い。そのためこの捕食者と被食者の進化の関係を共進化とみなして良いかどうかに関しては疑問が残る。Vermeij (1987) はこのように捕食者と被食者が相互に戦略を高度化させていくという進化様式を「エスカレーション (escalation)」と定義している。戦略をさまざまな方向に高度化させること、すなわち著しい多様化を果すことを示す指数として Vermeij は高次分類群の数ではなく種数を用いているが、単純に種数の増減を見た場合、先に述べたような分類学上の問題や化石記録の不完全性によって多様性の正しい認識が不可能になる場合がある。したがって例えば Vermeij (1983a) は多くの腹足類の種を形態パターンにしたがっていくつかのグループに区分し、その種数比を用いて議論を行っている。

多くの種の時空間的な分布パターンからエスカレーションを検証しようとする場合に、どの分類群を用いて研究を行うかということは重要な問題である。理想的には全地質時代を通じて地理的にも偏りがなく、浅海域から深海域まで広く分布

し、その個体数も種数も多い分類群がのぞましい。また化石化の作用を考慮すると炭酸カルシウムやリン酸カルシウムからなる硬組織を持つ分類群は比較的化石として良く産出し、特に外骨格を持つ分類群は破壊というかたちで外骨格に捕食を記録することが予測されるといった点においても材料として適しているだろう。Vermeij (1983b) は化石から捕食を認識する手段として、糞化石や捕食者の消化器官に閉じこめられたままの残存物、特徴的な方法で捕食された被食者の遺骸、傷害を受け、その後修復された外骨格を持つ個体、という三種の方法を挙げている。糞化石や消化器官の残存物は直接的に捕食者と被食者の関係を認識することが可能であるが、化石としての産出量に乏しく、多くのサンプルを比較することによってエスカレーションを検証するといった研究には不適である。前述の条件を最も良く満たす分類群として軟体動物の二枚貝類や巻貝類が挙げられるが、これらは地理的にも深度的にも著しく適応放散しており、それぞれの群集において多種多様の生物種と相互に影響を及ぼしあっている。この傾向は捕食被食の関係においても同様で、ある特定の種に例を限定したとしても、複数の、しかも多くの場合かなり多数の生物から捕食を受けていることが普通である。したがって二枚貝類や巻貝類に対して化石も含めて捕食の効果进行を考察する前段階として、どのような捕食者がどのような捕食様式を用いて捕食を行っているのか、その捕食の結果どのような特徴的な痕跡を被食者の外骨格に及ぼすのか、また破壊されたあるいは部分捕食を記録している二枚貝類や巻貝類の化石に対して捕食様式を特定し捕食者を推定することが可能かどうかについて十分な検討が必要であろう。本論では現生のさまざまな捕食者の捕食様式およびその結果もたらされる特徴的な破壊様式や部分捕食様式をまとめ、それらを化石記録を用いたエスカレーションの検証を行うための手段として確立させることを目的とすると同時に、それらの種間関係を用いてエスカレーションを議論する際の問題点にもいくつかふれたい。

脊椎動物による捕食

脊椎動物は一般に良く結晶化した頑丈な骨格を持ち、消化器系も良く発達しているの、特に海洋に生息するものは貝類を捕食していることが予測される。ここでは脊椎動物の各分類群について捕食様式をまとめその捕食様式がエスカレーションの検証の手段となりうる手掛かりを残すような捕食であるかどうかについて考察を行う。

1. 魚類による捕食

魚類は貝類の捕食者の一つである。Carter (1968) は軟骨魚類の捕食様式を以下のように記載している。軟骨魚類は主として底生の二枚貝類を捕食しており、捕食の際には貝を掘り出してその強力な歯や口蓋で殻ごと圧搾して捕食し、その結果殻は破片状に破壊される。捕食者はかなり大型の口を持っており、比較的大型の二枚貝を捕食することも可能である。この破片状に破壊された殻から捕食者を推定することは困難であろう。また真骨魚類のヒラメやカレイの仲間は主として底生の小型の二枚貝類を捕食しており、二枚貝類を殻ごと嚥下して消化してしまう様式と、底質から露出している水管のような軟体部を捕食する様式の二つが知られている。前者では殻が消化されてしまえば捕食者を推定することは当然不可能であるが、消化が不完全なうちに吐瀉されているのであればあるいはある程度の推定が可能かもしれない。後者の場合には殻の破壊を伴わない捕食なので、捕食された直後であれば捕食者を推定することができるが、それより時間が経過した場合には推定は困難であろう。また当然化石ではまったく推定が不可能である。Dawes (1931) の見積もりによるとカレイは一日あたり捕食者の体重に対して3~5重量%の二枚貝イガイを捕食しているという値が示されている。また魚類の中でもフグ目は非常に強力な板状の歯を持っている。Palmer (1979) によると彼らは主として巻貝をその強力な歯で噛み砕いて捕食しているが、捕食によって殻は破片となり、その破片から捕食者を推定することは難しい。しかしエスカレーションの検証例として貝類が装飾を持つことは捕食に対して非常

に効果的であることが示されている (Palmer, 1979)。Vermeij (1993) はハリセンボン *Diodon hystrix* の顎は非常に強力で、実験下で5,000N以上の負荷を加えても破壊しない巻貝すらも破壊することが可能であるということを報告している。その外にもベラの仲間やコイ科の魚類、カワズメ科の魚類は咽頭歯と呼ばれる良く石灰化した器官を持っており、丸飲みにした貝類を圧搾して破壊した後消化するという捕食様式を持っている (Vermeij, 1993)。この方法によって捕食された場合も捕食者の推定は不可能である。

一般に魚類による捕食は、破片状に破壊された殻を残すか殻に捕食の痕跡をまったく残さないかのどちらかであり、その殻から捕食者を特定することはほとんど不可能であると考えられる。しかし実際に貝類に対する総捕食量のうち魚類によるものの占める割合はわずか数%であり、魚類による捕食はそれほど影響を与えていないのではないかという意見もある (Carter, 1968)。

現在多く見られる真骨魚類は第三紀のはじめから急速に分布を広げてきた。また軟骨魚類の祖先はデボン紀から知られており、特にCarter (1968) は三畳紀のネコザメの仲間の化石が、口の前部部に円錐状の歯を、後部部に臼状の歯を持つことなどから当時から魚類は貝類を捕食していた可能性が高いと言うことを指摘している。

2. 爬虫類による捕食

爬虫類に属するものの中にも貝類を捕食しているものはいくつか見られる。ウミガメもその一つであるが (Carter, 1968) その捕食様式は魚類の一部のものに良く似ている。つまり、歯で貝類を圧搾して破壊し捕食するという方法である。魚類の項で詳しく述べたようにこの方法で捕食者を特定するのは困難である。そのほかに Vermeij (1993) は淡水域に生息する貝類の捕食者としてトカゲやワニの仲間を挙げている。

中生代は爬虫類が大繁栄した時代であるが、その時代の爬虫類の化石のいくつかは捕食の可能性を示している。Carter (1968) は三畳紀の化石板歯類が顎の内側に平らな歯を持つこと、顎の筋肉が丈夫なことなど現生の哺乳類鱗脚類に骨格の形

態が類似していることなどを指摘し、彼らが貝類を捕食していた可能性があることを示している。また白亜紀の二枚貝イノセラムスの殻に認められる傷は軟骨魚類のほかにモササウルスによる捕食の結果生じたものであろうという意見が Kauffman (1972) によって提示されている。

3. 鳥類による捕食

鳥類のいくつかの種も貝類を捕食していることが知られている。チドリ類、特にミヤコドリは oystercatcher という英名が示すように二枚貝を良く捕食している (Carter, 1968)。彼らは以下のような二種類の捕食様式を持っている。一つはくちばしを二枚貝の殻の間に挿入して一気にこじ開ける方法である。このとき二枚貝の閉殻筋(貝柱)が切断されるが、貝殻にはほとんど損傷を与えない。したがってこの方法で捕食されている場合捕食者の特定は難しい。もう一つの方法は貝をくちばしではさんで平坦な場所に移動し、くちばしをハンマーのように用いて貝殻を割る方法である。例えば巻貝の仲間であるカサガイ類などのような貝を捕食する場合には貝殻に穴が開くことが多く、その捕食痕から捕食者の同定がある程度可能であるかもしれない。Drinnan (1957) は、ミヤコドリが二枚貝ザルガイを捕食する場合には一日あたり 200 個体前後の貝を捕食していると見積もっている。カモメやカラスの仲間も貝を捕食することが知られている (Vermeij, 1983a)。彼らは二枚貝と巻貝のいずれをも捕食するが、その方法は他の生物による捕食様式とはやや異なっている。捕食者は貝をくちばしまたは足でつかんで飛び上がり、ある程度の高さまで上昇したところで貝を落下させる (Zach, 1978, 1979)。この方法は生物による物理的破壊の実行と言えよう。落下と衝突に伴う破壊力の大きさは重量に比例するが、貝の強度は一般に重量の 3 分の 2 乗に比例するので、同種の貝であれば大きい個体ほど破壊されやすいという特徴がある。したがって鳥は持ったまま飛び上がれないほど大きい貝よりは小さく、小さすぎて壊れないあるいは仕事に対して成果が見合わないほど小さい貝よりは大きい貝を選択していると思われる。またこの方法ではもし殻が破壊せずに

捕食されなかったとしても乾燥によって貝は死んでしまう。鳥類による捕食はある程度識別できる捕食痕を生じさせ、現生サンプルでは捕食者の特定もある程度できるのではないかと思わせるものであるが、鳥類が捕食している貝類は一般に飛沫帯から潮間帯、せいぜい潮下帯最上部など非常に化石として残りにくい場所に生息している種がほとんどで、多量の化石サンプルを用いてエスカレーションを議論する場合には十分なデータが得られないかもしれないだろう。

4. 哺乳類による捕食

哺乳類のうち海生のもののいくつかも貝類を捕食している。セイウチやアザラシの仲間は主として二枚貝を捕食しており (Carter, 1968)、その捕食様式はひげや牙で海底を探し、歯で噛み砕いて捕食するという方法である。またラッコの仲間も非常に特徴的な捕食様式を持っている (Ewer, 1973)。ラッコは霊長類以外では数少ない道具を用いた捕食様式を持っている。道具を用いるという点ではラッコによる捕食も生物による物理的破壊の実行であると言えよう。彼らは主として中型から大型の二枚貝を捕食しているが、その方法は石に貝を強く打ちつけて貝を破壊する、あるいは貝同士をぶつけあわせて破壊するといったものである。哺乳類による捕食の結果殻はすべて破片状に破壊され、その破片から捕食者を推定することは不可能であろう。

以上のように脊椎動物による捕食はごく一部の例外を除いて貝を破片状に破壊するものであり、どの種類の捕食者が捕食したものかを特定することは非常に困難であると言わざるを得ない。

無脊椎動物による捕食

無脊椎動物は脊椎動物に比べて種数も個体数も非常に多く、捕食被食の関係においてもその相互作用は非常に複雑化していると予想される。無脊椎動物は一般に脊椎動物と異なり頑丈な顎や口蓋を持っておらず、捕食に関する器官も著しい特殊化が進んでいる。そのため捕食様式や捕食痕も非常に多様性に富み、捕食痕から捕食者を特定することが、特定の種同士の組み合わせであればある

程度可能であると予想されよう。

1. 刺胞動物による捕食

刺胞動物のイソギンチャクも貝類を捕食していることが Vermeij (1977) によって報告されている。彼らは貝類を丸飲みにして消化してしまうため捕食痕を残すことはない。またイソギンチャクの化石はほとんど報告されていないため古生物を含めてイソギンチャクと貝類の捕食被食の関係を議論することは不可能であろう。

2. 軟体動物による捕食

巻貝類はそれ自体巻貝や二枚貝の重要な捕食者である。巻貝の各科ごとの主たる餌については Taylor *et al.* (1980) が詳しくまとめている。

タマガイ科 (Naticidae), アクキガイ科 (Muricidae), およびトウカムリガイ科 (Cassidae) の巻貝は二枚貝も巻貝も積極的に捕食し、特徴的な捕食痕を残すことからこれまでも多くの研究がなされてきた。その捕食様式は一般的に殻に穴を開けて軟体部を捕食するといった方法でまとめられるだろうが、Carter (1968) は脚にある分泌腺から酸を分泌して殻の炭酸カルシウムを溶触するといった方法について、Carriker and Williams (1978) は酵素、無機酸、およびキレート物質を分泌して殻の炭酸カルシウムや有機物を溶触するといった方法について報告している。そのほかにも物理的に削り取るといった方法も知られており、実際の自然環境下ではこれらのいずれか、もしくは組み合わせによって捕食を行っていると考えられる。捕食は他の貝類に対して行われるだけではなく、共食いも頻繁に起こっている (Kelley, 1991a)。その捕食痕は極めて特徴的で貝殻に外側がやや直径の広い、内側がやや狭い皿状の穴が確認される。Adegoke and Tevesz (1972) はタマガイ科による捕食痕とアクキガイ科による捕食痕は区別でき、後者のほうが捕食を途中で断念しているものが多く、また前者のほうが真円に近い穴を作っているという点を指摘している。また Arua (1982) は同所ではタマガイ科の種とアクキガイ科の種はそれぞれ競合しないように餌を選択していると報告している。Anderson (1992) はタ

マガイによる二枚貝クチベニガイ科に対する捕食痕の場所を詳しく調べ、その場所が周辺部に比べ靱帯側に著しく集中していることを指摘している。しかし Taylor (1970) は二枚貝トマガイ科を捕食する場合には多くの場合周辺部に穴を開けて捕食していることを報告している。これらのデータより捕食者は被食者に応じて捕食する場所を変えている可能性が示唆される。このようにタマガイ科などによる捕食は非常に特徴的な捕食痕を残し、化石サンプルからも捕食者の特定が容易であることからこれまでもいくつかのエスカレーションの検証の例として研究がなされてきた。白亜紀以前の貝類の化石にはこのような捕食痕はほとんど認められないが (Kase, 1984) それ以降の化石には驚くべきほど高い割合で捕食痕が認められる。第三紀以降のエスカレーションの検証例として、Kelley (1991b, 1992) はいくつかの二枚貝の形態のうち、殻の長さや高さといった捕食に直接関係がないと思われる部分の進化に比べて殻の厚さが増大するといった方向への進化がより急速に進んでいるという現象を挙げている。また Palmer (1979) は、巻貝の螺肋やとげなどの殻の外部装飾は魚類による捕食に対して有効であることを指摘しているが、Adegoke and Tevesz (1972) は、殻装飾はタマガイ科などによる捕食に対しては捕食を抑制する効果的な働きは必ずしも持っていないという見解を示している。実際にこのような捕食様式に対して有効性を持つかどうかの検証はなされていないが、シジミ科の二枚貝 *Geloina* に見られる、殻に比較的厚い有機質の膜を持つという形質は、酸による溶触に対しては有利であるということが Isaji (1993) によって報告されている。この形質の捕食に対する有効性に関しては今後実験などによって確かめられなければならない。

エゾバイ科 (Buccinidae) の巻貝は二枚貝を捕食しており、彼らの捕食様式は Carriker (1951) によって詳細に記載されている。捕食者は二枚貝の上に乗って二枚貝の腹縁が捕食者の外唇部の真下に来るように足で固定する。その後筋肉を収縮させることによって外唇部を二枚貝の蝶番側に押し込み、腹縁部を破壊する。この捕食ではしばしば

片側の殻が破壊され、その捕食痕から捕食者を推定することはある程度可能である。

ヒタチオビガイ科 (Volutidae) とマクラガイ科 (Olividae) の巻貝も他の貝類を捕食している。彼らはその著しく肥大した足で二枚貝や巻貝を包みこみ窒息させた後捕食する。この方法で捕食した場合にも捕食痕は残らない。

捕食痕は残さない捕食様式であるが毒を捕食の手段として用いるものもある。フジツガイ科 (Cymatiidae) の巻貝などは毒腺を持っており、吻が被食者に触れたときに毒を注入して捕食を行っている。またクダマキガイ科 (Turridae)、タケノコガイ科 (Terebridae)、およびイモガイ科 (Conidae) の巻貝のうちのいくつかも毒腺を持ち、被食者に向かって歯舌 (毒矢) を発射して毒を注入し、被食者を麻痺させるあるいは殺した後に捕食を行っている。

タコの仲間も貝類の捕食者として重要な地位を担っている。タコは視覚や知能が良く発達しており、被食者に応じていくつかの捕食様式を使い分けられていると考えられるが、基本的には二つの方法が挙げられる。一つは二枚貝を捕食する際に用いられる捕食様式で、吸盤で二枚の殻を引っ張って殻を開けるという方法である。この方法で捕食する場合には鳥類チドリ類の捕食によるものと同様に捕食痕を残さない。もう一つの方法は Pilson and Taylor (1961) が報告しているような、口で殻に穴を開ける方法である。この方法で捕食された二枚貝や巻貝の殻には鍵穴状ないしは不定形の穴が開き、捕食者を推定することがある程度可能になる。しかし、タコは非常に学習能力が高く (森山, 1993)、水槽実験を行う場合にも学習効果に伴う慣れが生じることが問題となる。さらに、実験には非常に大型の水槽が必要となるため、エスカレーションの実験的検証を行うことが非常に難しく、研究例もほとんどない。

3. 甲殻動物による捕食

甲殻動物の一部も極めて特徴的な捕食様式を持っており、これまでもいくつかの研究がなされてきた。Vermeij (1977) が中生代海洋変革を提唱するきっかけとなったのが甲殻動物による貝

類の捕食であると言えるだろう。

アカザエビ科 (Nephropidae) ロブスター (ウミザリガニ) の仲間は非常に強大なハサミを持っており、主として二枚貝をそのハサミで破壊して捕食する (George and Main, 1967)。その捕食様式は、二枚貝の殻頂部が手前側に来るように貝全体をハサミではさみ破壊するというものである (Carter, 1968)。その結果殻は比較的大型のいくつかの破片に破壊される。この破片は他の圧搾の結果生じた破片に比べて大きいので、破片から捕食者を推定することがある程度可能であろう。

カラッパ科 (Calappidae) のカニは特殊化したハサミを持っていて、巻貝を捕食するのに非常に適している。彼らの捕食様式は Shoup (1968) によって良く記載されているが、右のハサミの可動指を巻貝の殻口部から貝の内側に挿入し、外唇部を両側からはさみつけ、ハサミを閉じるというものである。その結果ハサミ上の大きな結節によって貝の外唇部が切り込まれる。この方法は紙切りばさみで物を切断する様子や缶切りで缶を開ける様子に例えられる。この方法で破壊された貝は螺軸部を残して殻層の中央部が切り取られたような非常に特徴的な捕食痕を持つ。また破壊が軟体部まで達しない場合には巻貝は殻を内側から再生するが、その再生殻と既存の殻とのギャップとして破壊時の形態が記録される。カラッパ科のカニによる捕食は特徴的な破壊をもたらすため破壊された殻から捕食者を特定することは可能であろう。

イチョウガニ科 (Cancridae) のカニも巻貝を捕食していて、その捕食様式は Zipser and Vermeij (1978) によって記載されている。彼らもカラッパ科のカニ同様に外唇部をハサミではさんで破壊し、軟体部を捕食している。その捕食の結果同じ様な破壊が殻に記録される。

またアフリカのタンガニーカ湖にのみ生息するカニ *Platytylphusa* も非常に強大なハサミを持つ。彼らに捕食された巻貝も同様の破壊状況を示すことを West *et al.* (1991) が報告している。湖沼における捕食被食の関係は一般に海洋におけるそれと比べて相互作用の系が非常に単純であり、比較的エスカレーションの観察が行いやすいのも特徴である。

ヒシガニ科 (Parthenopidae) やオウギガニ科 (Xanthidae) のカニも大きなハサミを持ち、そのハサミで貝類を破壊して捕食している。オウギガニ科のカニ *Menippe mercenaria* のハサミのはさむ力は 800 N 以上にも達することが Vermeij (1993) によって報告されている。しかしその捕食様式はカラッパ科のカニのもののように特殊化されておらず、単純にハサミで貝全体をはさんで割るという程度のものであり (福田, 1991), その結果貝は破片状に破壊されその破片から捕食者を推定することは困難であろう。

ワタリガニ科 (Portunidae) のカニは実に多くの生物を餌として捕食しているが、Hsueh *et al.* (1992) はその内のかかなり高い割合が貝類によって占められていることを指摘している。ワタリガニ科のカニは被食者である巻貝の形態に応じていくつかの捕食様式を選択しているが、そのうちの基本パターンである三種類の捕食様式について以下にまとめる。第一の様式は被食者がキサゴなどのような偏平な巻貝の場合に選択される捕食様式である。Ozawa (1981) が報告しているように、この方法は左のハサミで殻を押さえ右のハサミで殻口から次第に殻層を破壊していくという方法で、ハサミの位置に注目するとカラッパ科のカニの捕食様式と基本的には同じ様式である。このような方法で捕食された巻貝の殻には殻層に沿って切り込みが確認され、化石を含めて破壊された巻貝の殻から捕食者を推定することがある程度可能である。ワタリガニ科のカニが巻貝イボキサゴを捕食する場合の捕食量は捕食者一個体あたり一日あたり 10~20 個体であるという見積もりが Ozawa (1981) によってなされている。第二は捕食者がタマキビガイなどのような比較的殻の外形が球に近い形態の巻貝の場合に選択される捕食様式である。この捕食様式は、これまでに知られていた様式とは異なっていて、佐藤 (1992) によって初めて報告されている。捕食者は巻貝の殻頂部付近を左のハサミで固定し、殻口部が手前側で外唇部が真上を向くように固定する。右のハサミで外唇部を含む最終殻層全体をはさみ、ハサミを閉じると可動指の一番関節に近い側の結節によって外唇部付近が強く押されて破壊する。軟体部が露

出するまで左のハサミで貝を回転させながら破壊を進めることにより捕食が行われる。これはちょうどニッパーで物をはさみ切るときの様子に比較される。以上のような捕食様式によって捕食された場合、巻貝の殻の最終殻層は螺軸を残して殻層のほぼ全体がはぎ取られたような捕食痕を示す。また、部分捕食にとどまった場合にも再生殻と既存の殻とのギャップによって捕食の存在が確認される。この捕食痕は非常に特徴的であり破壊された殻から捕食者を推定することは十分可能である。しばしば外唇部が完全に上を向いておらず、向かって左側の方にずれた状態で破壊が行われる場合があり、その際には殻の一部に不規則な形状の大きな穴が開く。この捕食痕は後述のシャコによる捕食の際に生じる捕食痕と非常に見かけが似ているが、シャコと異なりワタリガニ科のカニは殻層全体をはさんで破壊しているため、軸をはさんだ反対側の殻層にもわずかながら傷を残すという点で両者は容易に区別可能である。第三の方法は被食者がウミナなどのように小型で細長い貝類の場合に採用される。捕食者は貝の殻頂部を左のハサミでつかみ、右のハサミで中央部ないしは殻口部付近を切り落とす。このように切断された巻貝の殻も物理的な破壊では起こりにくい形状のため、捕食された殻から捕食者を推定することは可能である。

カニ類は、巻貝だけでなく、二枚貝も積極的に捕食しているが、福田 (1991) も述べているように、特徴的な破壊もなく自然環境下で物理的に破壊されたものと区別するのが難しいため、捕食者の推定を行うのは絶望的である。

以上にまとめたように多くの場合のカニの仲間は巻貝に対して特徴的な捕食痕をもたらすような捕食を行っているため、これまでに多くのエスカレーション検証の材料として用いられてきた。例えば Vermeij (1978b) は様々な物理的強度の違うタイプの巻貝の間で実際に捕食を受ける割合が違っていることを現生サンプルで確認し、地質時代を通じて捕食に対して強いタイプの巻貝が増加している現象 (表 1) がカニ類の捕食に対抗するために生じたものであると結論づけている (Vermeij, 1983a)。また Hughes and Elner (1979) は、

表 1. 巻貝の殻形態の時空間的変異 (Vermeij, 1983a より改編). N=個体数, Umb. =へそ穴を持つもの, PL. =平面巻または逆巻のもの, O. C. =巻がオープンなもの, Tr. = Trochiform, Turbiniform のもの, H. S. =高い螺塔を持つもの, T. L. =外唇部が肥厚しているもの, N. A. =殻口部が狭いもの. 物理的に弱いとされる殻形態を持つ種の割合が時代とともに減少していることに注目されたい.

Age	Locality	N	Umb.	Pl.	O.C.	Tr.	H.S.	T.L.	N.A.
Rec., rocky	Friday Harbor, Washington, subtidal	24	0.083	0	0	0.25	0	0.16	0.042
	Vancouver Isl., British Columbia	21	0.048	0	0	0.14	0	0.095	0
	Montemar, Chile	25	0.04	0	0	0.16	0	0.08	0
	Pago Bay, Guam	48	0.042	0	0	0.1	0.083	0.39	0.23
	Santa Cruzbaai, Curaçao	27	0.011	0	0	0.14	0	0.14	0.11
	Fort Point, Jamaica	31	0.032	0	0	0.13	0.032	0.063	0.097
Rec., alga-associated	Puerto Rico	62	0.18	0.032	0	0.13	0.18	0.16	0.18
Rec., soft-bottom	Pujada Bay, Mindanao	48	0	0	0	0.021		0.23	0.58
	Venado Beach, Panama	48	0.083	0	0	0.042		0.27	0.17
	Wom, Papua New Guinea	53	0	0	0		0.57	0.27	
	Dodinga Bay, Halmahera	25	0.04	0	0		0.28	0.48	
U. Mio. (Tort.)	Korytnica Clays, Poland	98	0.071	0	0	0.061	0.17	0.12	0.051
U. Mio.	L. Gatun F., Panama	167	0.096	0	0.019	0.072	0.38	0.12	0.14
U. Eo. (Jackson.)	Moodys Branch F., Mississippi	169	0.1	0	0.012	0.088	0.3	0.11	0.1
U. Eo.	Egypt	79	0.17	0	0.013	0.1	0.22	0.08	0.15
M. Eo.	Wemmel, Belgium	118	0.16	0	0.008	0.085	0.33	0.14	0.093
U. Paleoc.	Egypt	21	0.14	0	0	0	0.43	0.095	0.048
U. Cret. (Maastr.)	Ripley F., SE-USA	264	0.13	0.004	0.004	0.07	0.25	0.072	0.072
U. Cret. (Maastr.)	Limberg	190	0.12	0	0.021	0.095	0.22	0.074	0.021
U. Cret.	Arriallor Beds, India	133	0.17	0	0.015	0.14	0.22	0.17	0.067
U. Cret. (Cenom.)	Palestine	63	0.21	0	0	0.13	0.33	0.095	0
L. Cret. (Apt.-Alb.)	Alisitos F., Mexico	53	0.15	0.019	0	0.15	0.53	0.076	0
L. Cret. (Apt.)	Lebanon	70	0.1	0	0.029	0.12	0.56	0.043	0
M. J. (Bathon.)	France	203	0.19	0.02	0	0.17	0.35	0.069	0.01
M. J. (Bajoc.-Callov.)	Carmel F., Utah	19	0.21	0	0	0.21	0.32		
L. J.	Inferior Oolite, UK	400	0.27	0.018	0	0.38	0.27	0.083	0
U. Tr.	St. Cassian Gp., Italy	361	0.25	0.044	0.011	0.28	0.18	0.013	0
U. Tr.	Peru	154	0.3	0.046	0.019	0.34	0.28	0.013	0
M. P.	Cambodia	63	0.27	0.14	0.048	0.24	0.22	0	0
L.-M. Penn.	Texas	35	0.28	0.31	0	0.4	0.11	0	0
M. D.	Marcellus F., NY	23	0.3	0.3	0.17	0.3	0.13	0	0
S.	Alisaig Gp., Nova Scotia	56	0.32	0.25	0.053	0.49	0.19	0	0
L.-M. O.	Kangaroo Creek F., California	59	0.59	0.27	0.049	0.49	0.12	0	0

同一種の巻貝の中でも物理的に強固な個体が、より多くのカニ類が行動している場所でも生息可能であることを報告している。しかしこれまでの研究例は、被食者側に注目した研究や多くの種の動向を包括的に扱った研究が多く、捕食者を含めてエスカレーションを検証した例はほとんどない。

シャコの仲間も貝類の捕食者として重要である。特にフトユビシャコ科 (Gonodactylidae) は非常に良く石灰化した捕脚を持ちその捕脚で貝類の殻を破壊して捕食する。彼らは被食者を発見すると捕脚をちょうど人間が曲げた腕を伸ばすように送り出し、貝殻を叩いて穴を開けて捕食する (Geary *et al.*, 1991)。その捕食痕は非常に特徴的であり、不定形の穴が開くことが多い。この穴は

タコによる捕食痕に比べてはるかに大きく、また、形状は著しく不定形なため、両者は容易に区別可能である。また前述のようにその捕食痕はワタリガニ科カニ類の捕食によるものとも容易に区別され、捕食痕から捕食者を推定することも十分可能である。

4. 棘皮動物による捕食

ヒトデの仲間も貝類を捕食する。その方法は比較的単純で貝を丸飲みにして、胃の中で消化する方法と胃を反転させて体の外に出してその胃で貝を包み込んで消化する方法の二つである。この方法で捕食された場合一般には捕食痕は残らないが、ヒトデによる捕食はかなり頻繁に起こって

り、その捕食に対する貝類の防御機構に関してもいくつかの研究が行われている。Harper (1991) は二枚貝の固着するという生態はカニ類による捕食に対してのみならずヒトデによる捕食に対しても効果的であることを報告しているし、Legault and Himmelman (1993) は、捕食者の接近に伴う回避行動に関して詳細な研究を行っている。またイタヤガイ上科の二枚貝の遊泳行動もヒトデによる捕食に対して適応的であると考えられている (Hayami, 1991)

これまで述べてきたように一般に無脊椎動物による捕食はいくつかの特徴的な捕食痕を生じさせるものでありエスカレーションの検証の手段としては非常に好適であると言えるだろう。

まとめ

これまでの各論で述べた様々な動物群による捕食形式とその捕食器官、また捕食によって生じる捕食痕についてまとめたものが、表2である。本論では化石に残る捕食痕を生じさせる捕食様式に焦点をあてて議論を進めてきた。破壊という捕食様式を中心として捕食被食の関係を観察する際に、被食者である巻貝を例にとると、その対捕食者戦略としては Vermeij (1983) などがまとめた、密な巻き方、外部装飾、殻口部の肥厚と歯の存在などといった物理的な戦略が第一に挙げられるだろう。このような形態的な対捕食者戦略は化石サンプルからもその発達を考察することができるため、極めて重要である。しかし、現実には形態的な対捕食者戦略以外の戦略を採用しているものも少なくない。例えば毒を持つ、捕食者にとってまずさを感じさせるような防御機構を持つといった化学的戦略も有効であろう。また、生態的な戦略としては二枚貝の持つ固着の戦略 (Harper, 1991) やイタヤガイ科貝類の遊泳 (Hayami, 1991)、堆積物の中に深く潜るといった戦略、あるいは捕食に対しては直接的には何の防御手段を持たないがr戦略的な繁殖様式を持つといった戦略も考えられるだろう。進化の過程において海底洞窟などのような捕食圧の低い、隠生的な環境に生息することによって原始的な形態を保持しつづけているグループも報告されている

(Hayami and Kase, 1992)。

破壊という捕食様式に注目すると、各論で詳しく述べたようにタマガイ科、アクキガイ科の巻貝、タコの仲間、カニの仲間、およびシャコの仲間による捕食は極めて特徴的な捕食痕を示すものであり、捕食されて破壊された貝の貝殻や再生痕の認められる貝殻から捕食者のある程度特定することが可能であろう。このような捕食者と被食者の種間関係を硬組織上に記録された情報から推定することが可能であるということは化石サンプルへの応用を考える際には非常に重要な意味を持つであろう。なぜならば種間関係の時間的な推移を知ることによって初めて具体的なエスカレーションの検証が可能になるからである。しかし、それにはまだいくつかの問題点も残されている。その一例として非生物学的な破壊、すなわち運搬や堆積に伴う物理化学的な殻の破壊や欠損と捕食による破壊を分離する必要がある。ということが挙げられよう。Kidwell and Baumiller (1990) は堆積物と水を満たした回転ドラム内にウニの標本を入れて様々な条件下での破壊や磨滅の様子を詳しくしらべているが、同様に堆積物を加えた回転ドラムや流水水槽などを用いて貝殻の物理的な破壊実験を行ってその特徴を分析する、あるいは様々な条件下での貝殻の溶触実験を行って比較を行うなどの実験的なアプローチが必要であろう。また、この生物による破壊と非生物起源の破損を分離することはこれまでの古環境解析の手法にも大きな問題を提起するだろう。これまでは産出化石が自生的なものか他生的なものかということは、捕食の影響を考えずに、古環境の復元に際して重要な鍵であるとされてきた。しかし、実験等によって得られた知見などによって堆積過程における破壊を分離することが可能になるならば、より一層精度の高い古環境復元が可能になると予測される。

破壊された化石サンプルを加えて化石を評価することができるということはある意味では非常に無駄の少ない研究であると言えよう。これまでの古生物学の研究の主題には分類学や機能形態学といった完全な標本が必要とされるものが多く選ばれており、不完全な、破壊の見られる標本はしばしばおざりにされてきた。しかし、破壊された

表 2. 二枚貝(b), 巻貝(g)の主な捕食者とその捕食器官, 捕食様式, およびその結果殻に生ずる特徴的な捕食痕. 捕食痕から捕食者の推定がある程度可能なものを薄い網かけで, 容易に可能なものを濃い網かけで示している.

predator	age	prey	organ	behavior	broken shells
Chondrichthyes	Tr(?)	b., (g.)	teeth, palate	crushing	into pieces
Teleostei	T-	b., g.	teeth in mouth/throat	crushing	into pieces
Placodont	Tr (extinct)	exposed part of b. b.?	teeth crushing teeth?	biting crushing?	- ?
sea turtle	K-	b., g.	crushing mouthparts	crushing	into pieces
Ichthyosaurs	K (extinct)	b.?	crushing teeth?	crushing?	?
Mosasaurs	K (extinct)	b.?	crushing teeth?	crushing?	?
bird	T-	b. b., g. b., g.	beak beak	opening hammering dropping	rarely chipped into pieces / bored into pieces
Pinnipedia	Mio-	b.	tusks, teeth	crushing	into pieces
sea otter	Oligo-	b.	tools	crushing	into pieces
Actinaria	?-	g.		swallowing	-
Naticidae, Muricidae, Cassidae	K-	b., g. b., g.	gland radula	boring (chemical) boring (mechanical)	bored bored
Buccinidae	K-	b.	foot, outer lip	pressing	chipped / one valve
Voltidae, Olividae	K-	b., g.	foot	asphyxiating	-
Cymatiidae, Vexillidae	K-	b., g.	proboscis	toxin	-
Turridae, Terebridae, Conidae	K-	b., g.	radula teeth	toxin	-
octopus	Tr-	b., g. b.	beak suckers	boring opening	bored -
lobster	Tr-	b.	chelae	crushing	into several pieces
crab	J-	g. g. g. b. b.	chelae chelae chelae chelae chelae	peeling chipping cutting chipping crushing	part of outer lip last whole whorl cut into two (or more) margin chipped into several pieces
mantis shrimp	K-	b., g.	ductyls	punching	bored
Asterozoa	O-	b., g. b., g.	stomach stomach	intraoral digesting extraoral digesting	- slightly scraped

個体も含めて群集内のすべての個体を評価することを主眼とした研究においては、「不完全な」個体は非常に重要な意味を持つ。また、このような個体群動態を通じて進化プロセスを考察する研究ではいわば（伝統的地質学にありがちな）山師的な研究方法が通用しないということがいえよう。分子古生物学の分野でもどれだけ古い化石サンプルから DNA やタンパク質を抽出することができたか、という方針に対して分子のデータを用いて系統関係を再構築したり、種分化を伴う生物地理学に応用したりといった方針の重要性が説かれている。それと全く同様に捕食被食の関係を研究する場合でも、捕食痕を持つ最古の化石を追い求めることももちろん重要ではあるが、多くのサンプルを用いた群集の時間的推移やその進化プロセスを検討する研究も重要であることはいうまでもないだろう。

これまで多くの種間で捕食被食の関係は確認されているが、その共進化システムやエスカレーションのプロセスにまで考察を加えたものは多くはない。各論で述べたように被食者を中心としたその対捕食戦略の発達について水槽実験や化石標本の形態計測などから検討したものはいくつか見られるが捕食者の捕食戦略に対して考察を加えたものはほとんど見られない。佐藤（1994）は浅海域における巻貝の重要な捕食者であるガザミ *Portunus (P.) trituberculatus* の捕食器官であるハサミの同種内での地理的変異とその被食者の分布パターンとの関係がエスカレーションによって導かれる結論に調和的であることを指摘しているが、今後このような、捕食者と被食者のそれぞれの戦略を比較した研究が多く行われることが必要であろう。

理論的な捕食被食関係のシミュレーションや実験を中心とした考察は一般に一对一の種間関係のみで行われてきた。しかし、現実にはある被食者に対して複数の捕食者が影響を与えていたり、ある捕食者が複数の種を捕食したりすることは一般的に見られることである。のみならず、ある種が捕食者であると同時に被食者であるような中間捕食者の立場や共食いを行う種である場合もあり得る。さらにある種が捕食被食の種間関係によって

のみ制約を与えられている場合は極めて稀であり、その他にも競争関係や共生関係、資源利用の制約といった複雑な種間関係から同時に制約を与えられていることが多い。複数の系に対するシミュレーションや実験等のアプローチはまだその手法も十分に確立されているとは言い難いが、複雑な系における進化プロセスを考察することによってこそいわば拡散共進化的な群集全体の進化過程がより明確に理解されるのではないだろうか。また、現生物の観察においてもどの種間関係がその種にどれだけの影響を与えているのかを単離することや、その種間関係によってもたらされる同種内異変をどう解析するかが今後の課題として重要性を持つであろう。

謝 辞

東京大学地質学教室の大路樹生博士には有益な助言と議論をしていただき、また拙稿の査読をしていただいた。また、神奈川大学の速水格教授、東京大学地質学教室進化古生物学セミナーの諸兄には多くの有益な議論を賜った。記して深謝する次第である。

文 献

- Adegoke, O. S. and M. J. S. Tevesz, 1972: Gastropod predation patterns in the Eocene of Nigeria. *Lethaia*, 7: 17-24.
- Anderson, L. C., 1992: Naticid gastropod predation on corbulid bivalves: effect of physical factors, morphological features, and statistical artifacts. *Palaos*, 7: 602-620.
- Arua, I., 1982: Boring and shell damage in Eocene gastropoda: southeastern Nigeria. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 38: 269-282.
- Bakker, R. T., 1983: The deer flees, the wolf pursuer: incongruencies in predatory-prey coevolution. In Futuyma, D. J. and M. Slatkin, eds., *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Bottjer, D. J. and D. Jablonski, 1988: Paleoenvironmental pattern in the evolution of post-Paleozoic benthic marine invertebrates. *Palaos*, 3: 540-560.
- Carriker, M. R., 1952: Observations on the penetration of tightly closed bivalves by *Busycan* and

- other predators. *Ecology*, **32**: 73-83.
- . and L. G. Williams, 1978: The chemical mechanism of shell dissolution by predatory boring gastropods: a review and an hypothesis. *Malacologia*, **17**: 143-156.
- キャロル, L., 1988: 鏡の国のアリス. 柳瀬尚紀訳. 筑摩書房, 東京, 211p.
- Carter, R. M., 1968: On the biology and palaeontology of some predators of bivalved mollusca. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, **4**: 29-65.
- Dawes, B., 1931: Growth and maintenance in the plaice (*Pleuronectes platessa* L.), 2. *Jour. Marine Biol. Assoc. U. K.*, **17**: 877-947.
- Drinnan, R. E., 1957: The winter feeding of the oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) on the edible cockle (*Cardium edule*). *Jour. Animal Ecol.*, **26**: 441-469.
- Ehrlich, P. R. and P. H. Raven, 1964: Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, **18**: 586-608.
- Ewer, R. F., 1973: The Carnivores. Cornell University Press.
- 福田芳生, 1991: 化石に見る水産無脊椎動物の生活. うみうし通信, **10**: 12-14.
- Futuyma, D. J., 1991: Evolutionary Biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 600p.
- Geary, D. H., W. D. Allmon and M. L. Reaka-Kudla, 1991: Stomatopod predation on fossil gastropods from the Plio-Pleistocene of Florida. *Jour. Paleont.*, **65**: 355-360.
- George, R. W. and A. R. Main, 1967: The evolution of spiny lobsters (Palinuridae): a study of evolution in the marine environment. *Evolution*, **21**, 803-820.
- Harper, E. M., 1991: The role of predation in the evolution of cementation in bivalves. *Palaeontology*, **34**: 455-460.
- 速水格, 1990: “中生代の海洋変革”と二枚貝類の進化. 化石, **49**: 23-31.
- Hayami, I., 1991: Living and fossil scallop shells as airfoils: an experimental study. *Paleobiology*, **17**: 1-18.
- Hayami, I. and T. Kase, 1992: A new cryptic species of *Pycnodonte* from Ryukyu Islands: a living fossil oyster. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, **165**: 1070-1089.
- Hsueh, P. -W., J. B. McClintock and T. S. Hopkins, 1992: Comparative study of the diets of the blue crabs *Callinectes similis* and *C. sapidus* from a mud-bottom habitat in Mobile Bay, Alabama. *Jour. Crustacean Biol.*, **12**: 615-619.
- Hughes, R. N. and R. W. Elner, 1979: Tactics of a predator, *Carcinus maenas*, and morphological responses of the prey *Nucella lapillus*. *Jour. Animal Ecol.*, **48**: 65-78.
- Isaji, S., 1993: Formation of organic sheets in the inner shell layer of *Geloina* (Bivalvia: Corbiculidae): an adaptive response to shell dissolution. *Veliger*, **36**: 166-173.
- Kase, T., 1984: Early Cretaceous marine and brackish-water gastropoda from Japan. National Science Museum, Tokyo, 262P.
- Kauffman, E. G., 1972: *Ptychodus* Predation upon a Cretaceous *Inoceramus*. *Palaeontology*, **15**: 439-444.
- 河田雅圭, 1989: 進化論の見方. 紀伊國屋書店, 東京, 235 p.
- Kelley, P. H., 1991a: Apparent cannibalism by Chesapeake group naticid gastropods: a predictable result of selective predation. *Jour. Paleont.*, **65**: 75-79.
- , 1991b: The effect of predation intensity on rate of evolution of five Miocene bivalves. *Hist. Biol.*, **5**: 65-78.
- , 1992: Evolutionary patterns of naticid gastropods of the Chesapeake group: an example of coevolution? *Jour. Paleont.*, **66**: 794-800.
- Kidwell, S. M. and T. Baumiller, 1990: Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. *Paleobiology*, **16**: 247-271.
- Krebs, J. R. and N. B. Davis, eds., 1984: Behavioural ecology: an evolutionary approach. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Legault, C. and J. H. Himmelman, 1993: Relation between escape behaviour of benthic marine invertebrates and the risk of predation. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **170**: 55-74.
- Mayr, E., 1969: Principles of systematic zoology. McGraw-Hill Inc., N. Y.
- 森山徹, 1993: タコの迷路学習における慣れの問題. 日本古生物学会 1993 年年会講演予稿集, 94.
- Oji, T., 1985: Early Cretaceous *Isocrinus* from north Japan. *Palaeontology*, **28**: 629-642.

- Ozawa, T., 1981: Predation of *Suchium moniliferum* (Gastropoda, Trochidae) with emphasis on the predation by portunid crabs. *Venus*, **39**: 225-235, in Japanese with English abstract.
- Palmer, A. R., 1979: Fish predation and the evolution of gastropod shell sculpture: experimental and geographic evidence. *Evolution*, **33**: 697-713.
- Pilson, M. E. Q. and P. B. Taylor, 1961: Hole drilling by *Octopus*. *Science*, **134**: 1366-1368.
- 佐藤武宏, 1992: タマキビガイに対するワタリガニ科カニ類の捕食様式とその進化古生物学的／地質学的応用について. 日本古生物学会第 141 回例会講演予稿集, 6.
- , 1994: ガザミ (十脚目) の形態および行動の変異: その捕食者-被食者のエスカレーションへの応用. 日本古生物学会 1994 年々会講演予稿集, 108.
- Shoup, J. B., 1968: Shell opening by crabs of the genus *Calappa*. *Science*, **160**: 887-888.
- Signor III, P. W. and C. E. Brett, 1984: The mid-Paleozoic precursor to the Mesozoic marine revolution. *Paleobiology*, **10**: 229-245.
- Taylor, J. D., 1970: Feeding habits of predatory gastropods in a Tertiary (Eocene) molluscan assemblage from the Paris basin. *Palaeontology*, **13**: 254-260.
- , N. J. Morris and C. N. Taylor, 1980: Food specialization and the evolution of predatory prosobranch gastropods. *Palaeontology*, **23**: 375-409.
- Van Valen, L., 1973: A new evolutionary law. *Evol. Theory*, **1**: 1-30.
- Vermeij, G. J., 1977: The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*, **3**: 245-258.
- , 1978a: Biogeography and Adaptation. Harvard University Press.
- , 1978b: Shell architecture and causes of death of Micronesian reef snails. *Evolution*, **33**: 686-696.
- , 1983a: Shell-breaking predation through time. p. 649-669. In Tevesz, M. J. S. and P. L. McCall, eds., Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities. Plenum Publ.
- , 1983b: Traces and trends of predation, with special reference to bivalved animals. *Palaeontology*, **26**: 455-465.
- , 1987: Evolution and Escalation. 537 p., Princeton University Press, Lawrenceville, New Jersey.
- , 1993: A Natural History of Shells. Princeton University Press, Lawrenceville, New Jersey.
- West, K., A. Cohen, and M. Baron, 1991: Morphology and behavior of crabs and gastropods from lake Tanganyika, Africa: implications for lacustrine predation-prey coevolution. *Evolution*, **45**: 589-607.
- Zach, R., 1978: Selection and dropping of whelks by northwestern crows. *Behaviour*, **67**: 134-148.
- , 1979: Shell dropping: decision-making and optimal foraging in northwestern crows. *Behaviour*, **68**: 106-116.
- Zipser, E. and G. J. Vermeij, 1978: Crushing behavior of tropical and temperate crabs. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **31**: 155-172.

学 会 記 事

日本古生物学会定例評議員会 (93・94年度、第4回) 議事要録

平成6年6月24日(金) 13:20~18:10

於：熊本大学理学部2号館会議室

出席者：猪郷会長、池谷、小笠原、小澤、加瀬、
木村、高柳、棚部、鎮西、野田、長谷川、
濱田、速水、平野、森、八尾、各評議員
委任状：糸魚川→鎮西、加藤→棚部、小泉→小笠
原、小畠→木村、斉藤→高柳

書記：安達 庶務幹事

<報告事項>

1. 常務委員会報告(小笠原)

庶務：1. 平成6年4月16日、5月28日に東京大学理学部地質学教室において常務委員会を開催し、通常業務を処理した。2. 平成6年度からの文部省科学研究費補助金「研究成果公開促進費」の新規事業、「社会人・青少年のための学術シンポジウムに対する開催費補助事業」に対し、今回は棚部君に準備方をお願いし、名古屋での年会・総会に関連させて25.5万円の申請を行った。3. 文部省より学術刊行物出版補助金142万円(昨年度に比べ11%増額)の補助内定があり、6月15日に交付申請した。4. (株)シバより全国各種団体名鑑を出版するにあたり役員名簿を希望してきたので常務委員会で審議し対応した。5. 名誉会員の尾崎博君が逝去され、2月23日に学会から生花と弔電を送った。

会計：1. 「報告・記事」の超過ページ著者負担金の誤認があったことが判明し、笹氣印刷から今年度中に68万円が4回に分けて返却される。2. 1994年年会の参加者は、一般212名、学生98名、計310名と盛況で予稿集が不足した。今後開催地により印刷数を検討する。年会の収支は約5万円の赤字となり、学会より追加補填した。3. 会費納

入にカードシステムの利用を検討中である。

国際交流：1. ロシア科学アカデミー(サンクトペテルスブルグ)から図書交換の依頼があり、平野君が対応した。2. ドイツのツェーラーファーラーより、同社発行の文献関係データベース「報告・紀事」のデータ掲載のため同書の寄贈依頼があり、送付した。

友の会：会員数は268名と急増のため、今後「化石」は300部を増冊する。

行事：1995年年会は名古屋大学で開催される。第144回例会は横須賀市自然科学博物館と折衝中である。

60周年記念事業について：a. 「報告・紀事」の体裁変更について 新タイトルについては常務委員会として案を用意した。体裁については、国際性を目指し国際版とする、掲載論文数を増やす、著作権の所在を明確にするためコピライトを入れる等検討し、「報告・紀事」の6月号に新雑誌のフォーマット等をアナウンスするよう準備した。

b. 感謝状について：60周年事業の一つとして、感謝状の対象者を常務委員会で選考した結果、数名に感謝状を送ることを提案する。また、長期会員への感謝状の贈呈を検討した結果、1946年以前入会の全員で、50周年の際に贈呈しなかった方を対象とすることが提案された。

Bibliographyについて：編集用パソコンおよびソフト代に関わる約30万円は、特別号編集委員長の柳田君とも検討した結果、特別号会計より別途支出するものとし、この他に通常の年間6万円の編集費を支出した。

その他：熊本大学理学部で開かれる例会のシンポジウムの論文集は、地質学雑誌へ投稿したいとの世話人からの申し出で、これを了承した。

2. 学術会議・研連報告(速水)

5月20日に研連委員会を開催し、研連のあり方や16期への移行について話し合われた。15期の

構成メンバーは、学術会議会員 1 名、IPA 代表委員 1 名（鎮西）、IGC 関係委員 1 名（加藤）、古生物学会 5 名、地質学会 1 名、動物分類学会 1 名、植物分類学会 1 名、生態学会 1 名の計 12 名であるが、次期 16 期も研連委員総数が今期と同数である場合は、IGC 関係委員にかわり第四紀学会から 1 名推薦してもらうことを希望する。研連委員の任期に関しては、原則として最長連続 3 期までであるが、特例を認めることもある。学術会議より、女性委員を推薦するよう申し入れがあった。同日、自然史学会連合準備会が開催され盛会だった。連合を設けることに対し前向きの意見が多かったが、一部必要性に疑問があるという意見もあった。7 月 15 日に再度会合を開く予定である。また同日研連の今期の締めくくりを行なう。

3. 第二次長期計画委員会報告：（平野）

1994 年年会期間中に委員会を開催し、活動内容について協議した。普及活動については啓蒙書の出版等を議論した（森君中心）。後継者の育成については、学会の若手の研究奨励の方向を議論した（棚部君中心）。研究体制の充実については、学会が中心となった科研費重要領域への申請拡大について、特にそのテーマについて議論された（中森君、大野君ら中心）。また自然史科学分野の振興については、自然史学会連合をサポートする体制をとることが話し合われた。

本例会開催中 6 月 24 日に委員会を開催する。

4. その他

1) 「報告・紀事」の編集状況について（森）

174 号については再校に入っている。現段階で体裁変更前の手持ち原稿は 13 編である。

新 1 号のフォーマットについては 174 号にアナウンスする。

2) 「化石」の編集状況について（速水）

56 号については最終校正が終わり印刷中で、6 月末出版予定。遅れても 7 月初めには出版される。1994 年年会で行われたシンポジウムの原稿は 2 号分とし、前半を収録した。後半は 57 号に掲載される。手持ち原稿は多くないので投稿をお願いする。60 周年を記念して、50 周年の後の 10 年間の学会活動についてまとめたものを、58 号に掲載する予定である。

3) 「友の会」の会員数について（木村）

本日 6 月 24 日現在 20 名の増となっており、総数は 288 名である。

< 審議事項 >

1. 会員の入退会について（野田）

普通会員 13 名（小西省吾、清水建司、丸山美和、山根勝枝、佐々木猛智、原 豊、小田 浩、鎌田誠一、横井 肇、中島善人、村田泰輔、片岡幹雄、西村 隆）の入会申込があり、氏名、所属、推薦者等の紹介のあと投票が行なわれ、全員の入会が承認された。普通会員 2 名（椿 豊、高崎郷二）、特別会員 2 名（馬淵精一、巨理俊次）の退会が承認された。逝去全員 3 名（Jost P. Wiedmann、尾崎 博、Barker, Regionald Wright）があった。

2. 科学研究費配分委員候補者の推薦（小笠原）

単記投票の結果、層位・古生物一段の候補者として、1 位北里 洋君（静岡大、理）、2 位瀬戸口烈司君（京大、理）、3 位加瀬友喜君（国立科博）、4 位小笠原憲四郎君（筑波大、地球）を、同二段として、1 位斉藤常正君（東北大、理）、2 位野田浩司君（筑波大、地球）を選んだ。また「地球化学」の候補者は関連学会との協議で推薦することとし、独自の候補者は選出しないことを了承した。

3. 1995 年年会・総会、および 144 回例会について（棚部）

1995 年々会・総会は 2 月 2～4 日の 3 日間、名古屋大学を中心に開催される予定である。申込のあったシンポジウム 1 件の開催が承認された。144 回例会については横須賀市自然博物館と交渉中である。

4. 科研費「研究成果公開促進費」に新設の“シンポジウム開催補助事業”について（小笠原）

今年度から始まったこの事業に関する申請は、今後行事係が担当することを了承した。

5. 学会 60 周年記念事業

a. 貢献賞と感謝状の候補者について（小笠原）

貢献賞候補者として個人 5 名 3 団体の推薦が決まった。また感謝状の贈呈者について常務委員会から提案された 3 名に感謝状を送ることとなった。長期会員に対する感謝状に関して、1946 年以

前の全員を対象とし、50周年の際の重複をさけるため常務委員会で対象者の確認を行なうことになった。

b. 報告・紀事の体裁等の変更と今後の編集方針について(森)

新雑誌タイトルについては、常務委員会の検討結果を踏まえ討議し、次の3つの案について投票を行なった。1) Nipponites+Q. J. P., 2) Q. J. P., 3) J. P. S. J. その結果、第一案の Nipponites をベースとし、Quarterly Journal of Palaeontology を加えたタイトルとすることに決定した。雑誌の新しいデザインと中身の体裁については常務委員会で更に検討し、デザインについては通信投票で決めることとする。

c. 関連する予算について(小笠原)

貢献賞受賞者に対しては交通費を支給し、また賞状等の製作費、新雑誌表紙のデザイン料等、60周年記念事業に関わる経費については、一般会計の予備財源を当てることで了承した。

6. 次期評議員選挙のスケジュールについて

庶務で名簿をつくり(ZYX順、縦6行)、オフセット印刷して10月末発送、12月開票を予定とする。なお、開票に際する人件費は謝金を活用する。立会人は、次回常務委員会で決定することとする。

7. その他

1) 特別号について

助成金の申請等の都合もあるため、未完成ではあるが査読の結果待ちで松本達郎君の原稿を受理する。

2) 会員の除名について

会則では滞納1年で除名でき、この判断は評議員会に委ねられている。長期滞納者に関して会員系と会計系の対応にまかされているのが現状である。常務委員会で除名処置について対応を検討し、次回評議員会に会則の変更を含めてその改正案を提出することとなった。

別冊についてのお知らせ

化石編集部では、著者が投稿のさいに投稿原稿整理カードに記入された別刷希望部数を印刷会社へ申し送り、印刷会社から直接著者へ別刷が送られるような仕組みにしております。したがって、別刷の仕上がりや別刷代金の請求に関しては、編集部としては関与しておりません。これらの点でご不審の点が生じた場合には下記に直接ご連絡ください。

○別刷代金は次の式で算定されます(表紙を含む)：

$$(P \times 9 + 50) \times \sqrt{N} \times 10$$

p ：本文の頁数

N ：別刷の部数

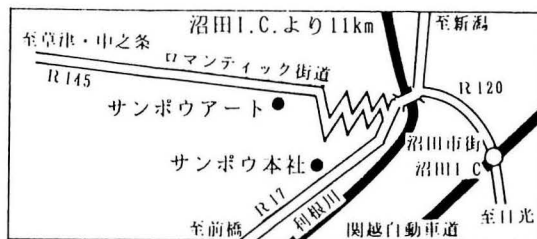
○表紙付を希望される場合には、このほかに表紙印刷費と不要部分の削除の手数料を申受けますので、あらかじめ御了承下さい。

〒176 東京都練馬区豊玉北 2-13-1

學術図書印刷株式会社 TEL 03-3991-3754

FAX 03-3948-3762

大理石村へのお誘い



新しいアート・ビリジ「大理石村」が平成元年6月群馬県吾妻郡高山村のロマンティック街道沿い（中山峠）に開館しました。サンボウアートは、イタリアンモダンアートを中心に世界の石のアートおよび鉱物や化石を集めた、新しいアート・ビリジです。楽しさあふれるアート・ビリジへお気軽にご来館下さいませ。なお、レストラン（イタリア料理）も併設しております。

「展示石材の一部・直角貝（軟体動物）の化石」



10cm

〔営業内容〕

各種石材の輸入・石材を用いた建築や造営物の設計・加工・施工、墓石・霊園諸設備の施工・販売、石材加工品・仏壇・仏具・神具・鉱物・化石標本などの販売

SANPO ART

株式会社 サンボウアート

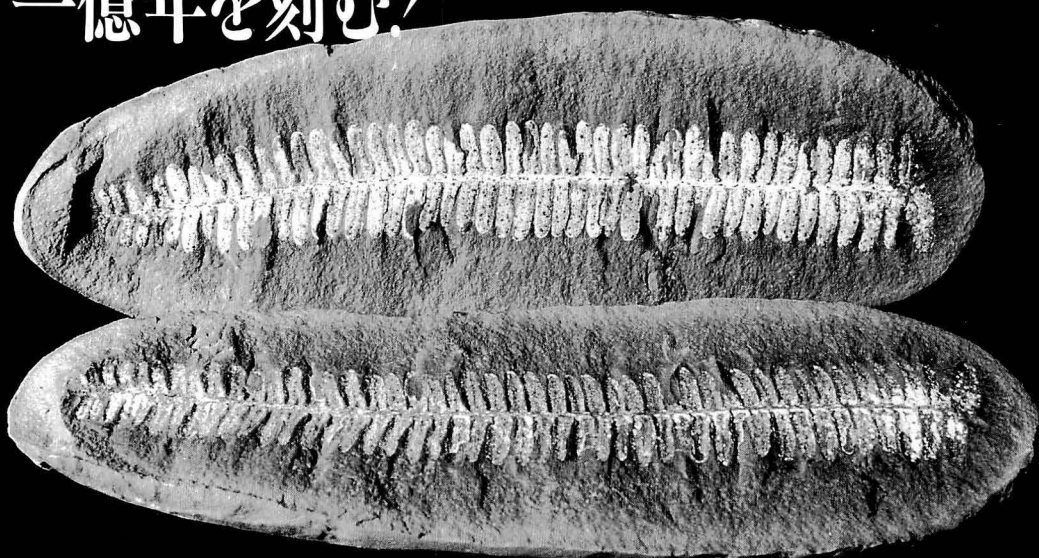
本社 ■群馬県沼田市屋形原町1407 TEL 0278-24-4114(代)
大理石村 ■群馬県吾妻郡高山村中山5583 TEL 0279-63-3515(代)

社 長 平 井 良 明

展 示 指 導 (財) 自然史科学研究所

Practical Specimens for Study of Earth Science

一億年を刻む!



■ ペコプテリス(シダ植物類) *Pecopteris milltoni* 石炭紀後期 Illinois, U.S.A.

地学標本(化石・鉱物・岩石)

古生物関係模型(レプリカ)

岩石薄片製作(材料提供による薄片製作も受け賜ります。)

大英博物館/恐竜復元模型

縮尺：実物の40分の1 精密教育用モデル、大英博物館製作による刻印入

TEL 03-3350-6725

上京時にはお気軽にお立寄り下さい。

[特に化石関係は諸外国より良質標本を多数直輸入し、力を入れておりますので教材に博物館展示等にぜひご利用くださいませ。]



Fossils, Minerals & Rocks

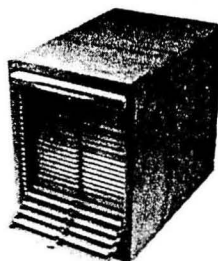
株式 東京サイエンス
会社

本 社 〒150 渋谷区千駄ヶ谷5-8-2 イワオ・アネックスビル
TEL. 03-3350-6725 FAX. 03-3350-6745
ショールーム 紀伊國屋書店新宿本店1F TEL. 03-3354-0131(大代表)

TOKYO SCIENCE CO., LTD.

IMC**調査機器から研究機材まで**

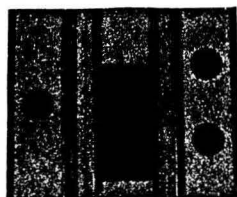
マイクロスライドキャビネット
〔有孔虫スライド500枚用〕



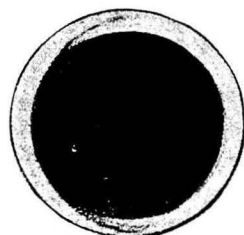
標準フルイ



〔各種サイズ〕
メッシュ



有孔虫スライド各種



方眼シャーレー
(有孔虫分離用)

岩本 鉱産物商會

〒151 東京都渋谷区代々木1-26-1
☎03(3379)3466~8 FAX03(3379)9205

古環境・地質時代の解明に

花粉・微化石分析調査

- 岩石・土壌・泥炭・石炭等の花粉分析
野外採取・坑内採取・海外採取試料の花粉分析による地質時代・層序の判定
- 試錐コアの花粉分析
油田・ガス田・炭田など鉱床地域・土木建設の試錐コアを花粉層序より解析
- 珪藻・有孔虫分析 材・種実化石同定
- 鉱物分析・岩石同定・土壌化学分析
- 研究調査用簡易試錐・岩石薄片作製
- ケロジェン分析
- 野外地質・植生調査
- その他学術研究協力
遺跡調査・空中花粉分布調査その他

パリオ・サーヴェイ株式会社

本社 〒103 東京都中央区日本橋室町2-1(三井ビル内) ☎(03)3241-4566 FAX03-3241-4597
研究所 〒375 群馬県藤岡市岡之郷戸崎559-3 ☎(0274)42-8129 FAX0274-42-7950

古生物学事典

日本古生物学会 編集/A5判 496頁・定価9888円

古生物学に関連する重要な用語約500語を、地質、脊椎動物化石、無脊椎動物化石、植物化石、人名などにわたって選び五十音順に配列。本事典にとりあげられた項目は、現在扱われている古生物のほぼ全部の分類群を網羅するとともに、古生物に関連のある関連諸科学の分野についてもとりあげた。最近の知見を充分盛込んで解説し、巻頭に標準化石を中心とした写真図版を収録し、巻末には生物分類表、地質年代表、海陸分布変遷図などの付録を掲載。

化石の科学

日本古生物学会 編集/B5判 136頁(カラー69頁)・定価7725円

本書は、日本古生物学会が古生物の一般的な普及を目的として編集したもので、数多くの興味ある化石のカラー写真を中心に、わかりやすい解説をつけた。内容は三部に分かれ、第1部では化石とはどのようなものか、第2部では古生物の営んできた生命現象、第3部では化石を通して多くの隣接する基礎科学や現実の経済活動に与えた影響などが解説されている。その大半がわが国のオリジナルな研究の紹介であり、最新の動向へのよき入門書ともなっている。

図説古生態学

森下 晶・糸魚川淳二 著/B5判 180頁・定価5768円

古生態学は、古生物の生態すなわち古生物と生活環境の相互関係を研究する古生物学の一分野で、過去の自然環境と生物群集の生活様式をダイナミックに科学する学問である。本書は、写真と図表を多数用いながら、第I部で古生態学の基礎知識を簡潔・平易に解説し、第II部で群集古生態学や個体古生態学の例、フィールド観察などの古生態学の実際的内容について、初心者でも容易に理解できるように配慮し、図説的に興味深く解説した古生態学の入門書である。

古生物百科事典

スチール・ハーベイ 編/小島郁生 監訳/B5判 256頁・定価18540円

英国の古生物学者 R. スチール博士と A. P. ハーベイ博士の編集のもとに第一線の研究者23名が共同執筆した“The Encyclopaedia of Prehistoric Life”の日本語版。内容は古生物学全般にわたり、専門研究者が利用できる高いレベルを保ちながらも、化石などに関心をもつ多くの人びとが楽しみながら興味深く読めるように配慮された百科事典。この事典によって、過去の生物へのつきぬ魅力に惹かれ、地球と生物の現在および未来について多くの示唆が得られよう。

日本化石図譜 植物化石図譜

鹿間時夫 著/B5判 296頁・定価17510円

日本における化石をほとんど網羅し、多数の図版をもって構成した名著。初版刊行後の新知見を加えた増訂版。〔内容〕化石／東亜における化石の時代分布／化石の時代分布表／東亜の地質系統表／化石図版とその説明／化石の形態に関する術語。

遠藤隆次 著/B5判 328頁・定価18540円

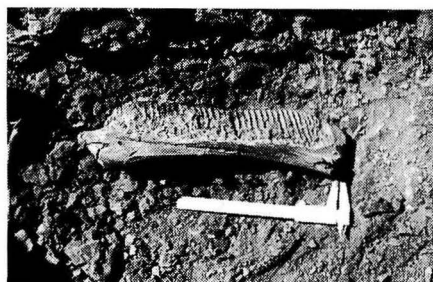
先カンブリア紀から洪積世までの各地質時代に生育した陸上および海生の両植物化石について、その種属・分布・古地理・古気候・進化の動向などを、多数の図版を用いて詳述した、わが国ではじめての植物化石図譜。好評の『日本化石図譜』の姉妹書。

定価は消費税込みです。

 朝倉書店

〒162 東京都新宿区新小川町6-29/振替東京6-8673
電話 (03)3260-0141(代)・営業部 (03)3260-7631(代)
〔本誌名ご記入の上お申込次第総合図書目録送呈〕

外国産実物化石標本販売



当社の恐竜クォーリー モンタナ アメリカ

シーラカンス 石炭紀 モンタナ
 " 三疊紀 カナダ
 " ジュラ紀 ドイツ
 " 白亜紀 レバノン

その他、各種一級品の化石を各種とり揃えて、来社をお待ちしています。

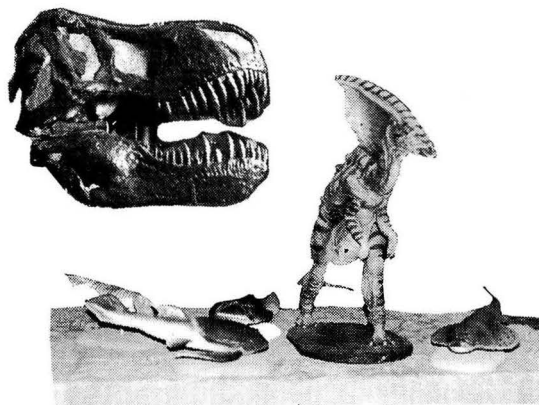
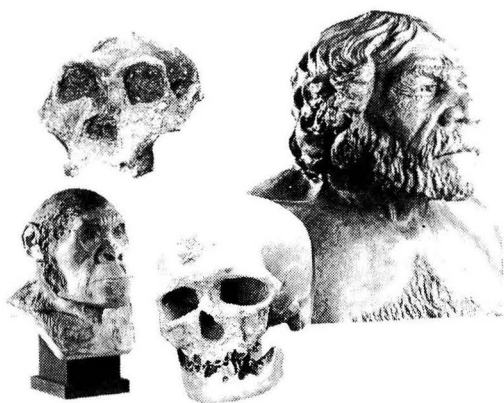
アンモナイト ￥300～
 三葉虫 ￥300～
 鯨の歯 ￥250～
 魚化石 ￥500～



軟骨魚類 クセナカントス ペルム紀

古生物の生体復元模型と化石の複製

三葉虫から恐竜、人類まで各種



好評発売中！ 図説 哺乳類の進化

定価 13,000円（税込）

2億年前、恐竜とほぼ同じ時期に、この地球に姿を現わした哺乳類の歴史を、300点を超える復元図と、豊富な図版で書き表わした動物世界への最良入門図書。

※ 注文制につき最寄の書店にご注文下さい。
 又は弊社まで直接ご注文お願いします。

所在地：〒143 東京都大田区東海 4-2-8

（株）コイケ新館 3F（大井埠頭、大井税関並び）

電話番号：03-3799-5145

FAX：03-3799-5177

株式会社 テラハウス

（会社の所在地が上記のように変わりました）

“化石”バックナンバーの在庫

(価格は送料込み)

[増刊号] コロキアム：化石硬組織内の同位体	(1000 円)
[13 号] マラヤ・タイ国産古植物化石，古生物分類の理論と方法，その他	(500 円)
[16 号] ダニアン問題，鮮新統・漸新統論考，その他	(500 円)
[17 号] シンポジウム “日本新生代貝類化石群の時空分布(その一)”，その他	(600 円)
[18 号] シンポジウム “日本新生代貝類化石群の時空分布(その二)”，その他	(600 円)
[21 号] シンポジウム “化石硬組織内の同位体”，その他	(800 円)
[22 号] 特集 “中国地方新生界と古生物”	(800 円)
[23・24 号] 特集 “化石硬組織内の同位体 (第 3 回シンポジウム)”，その他	(1600 円)
[25・26 号] シンポジウム “古植物の分布とその問題点”，その他	(1600 円)
[27 号] 深海底堆積物中の炭酸塩溶解量の測定，その他	(1700 円)
[28 号] 太平洋側と日本海側の新第三系の対比と編年に関する諸問題，その他	(1900 円)
[31 号] 本邦白亜系における海成・非海成層の対比，カキの古生態学(1)	(1500 円)
[32 号] 四万十帯のイノセラムスとアンモナイト，カキの古生態学(2)	(1500 円)
[33 号] ジャワの貝化石，三疊紀 <i>Monotis</i> ，その他	(1500 円)
[34 号] 進化古生物学の諸問題，その他	(1500 円)
[35 号] 後期三疊紀二枚貝 <i>Monotis</i> の古生物学的意義，その他	(1500 円)
[36 号] 中山層貝化石，放散虫チャートの起源，異常巻アンモナイト，その他	(1500 円)
[37 号] 創立 50 周年記念号，付：会員名簿	(2000 円)
[38 号] 北海道小平地域北東部上部白亜系の化石層序学的研究，その他	(1500 円)
[40 号] ジュラ紀・白亜紀境界付近における放散虫化石群の変化，その他	(1500 円)
[41 号] 西南日本白亜系の古地理と古環境，その他	(1500 円)
[42 号] 青森県尻屋層群の放散虫年代，その他	(1500 円)
[43 号] <i>Cyrtocapsella terapera</i> Haeckel (Radiolaria) の頭部殻室の微細構造，その他	(1500 円)
[44 号] 日本産のフジボ類の時空分布，その他	(1500 円)
[45 号] 日本産 <i>Glossaulax</i> (Gastropoda: Naticidae) の進化，その他	(1500 円)
[46 号] 石灰質ナノ化石からみた秩父盆地新第三系最下部の地質年代，その他	(1500 円)
[47 号] 新生代における深海底生有孔虫の殻形態の変遷と古環境的意義，その他，付：会員名簿	(2000 円)
[48 号] 化石密集層形成における堆積学的制約と古環境について，その他	(1500 円)
[49 号] 姫浦層群上部亜層群の化石カキ礁，その他	(1500 円)
[50 号] シンポジウム “古生物学の課題と展望”，その他	(1500 円)
[51 号] 鮮新世貝化石群集，分子古生物学，その他	(1500 円)
[52 号] <i>Sphenocerasmus</i> の産状と古生態，日本海溝域の浮遊性有孔虫群集，その他	(1500 円)
[53 号] シンポジウム “白亜紀—古第三紀のバイオイイベント” その他	(1500 円)
[54 号] 現生放散虫，シンポジウム “新生代化石生物温度計の試み”，その他	(1500 円)
[55 号] 底生有孔虫からみた古水温分布，同シンポジウム，その他	(1500 円)
[56 号] 放散虫殻の構造，生痕化石，シンポジウム “生きている化石”，その他	(1500 円)

29, 30, 39 号の残部はありません。

バックナンバーを御希望の方は，代金を払い込みの上，お申込み下さい。

大学研究機関等で購入の際は，見積請求書等必要書類をお送りしますので御請求下さい。

申込みと送金先：

日本学会事務センター内日本古生物学会

1994 年 11 月 25 日印刷

1994 年 11 月 30 日発行

発行者 日本古生物学会

113 東京都文京区本駒込 5-16-9

日本学会事務センター内

化石第 57 号

編集者 化石編集委員会

印刷者 学術図書印刷株式会社

TEL (03) 3991-3754

Fossils

Number 57

November 30, 1994

Contents

The geologic age of radiolarian assemblage from a phosphate nodule in the Chichibu Belt, Shikoku, Southwest Japan	Atsushi Takemura, Keiko Kurumida and Satoshi Yamakita	1
Foraminiferal biostratigraphy in the Hina Limestone, Okayama Prefecture, western Japan	Mutsumi Fujimoto and Kimiyoshi Sada	6
A 'living fossil ostracod' in submarine caves — a new saipanettid genus	Ryoichi Tabuki and Tetsuro Hanai	16
A review on the studies of living fossil "sclerosponges" and their related groups ...	Kei Mori	21
Paleoecology and paleobiogeography of <i>Metasequoia</i>	Arata Momohara	24
Primitiveness of submarine cave mollusks	Tomoki Kase and Itaru Hayami	31
Genetic variation in <i>Lingula anatina</i>	Tsutomu Kusumi, Tomowo Ozawa and Kazuyoshi Endo	37
What are we going to find in living fossils?	Takashi Hamada and WOLF (Workshop on Living Fossils)	45
A comparison between "living fossils" and "other organisms"	Tatsuo Oji	47
Predation on gastropods and bivalves, and escalation of predator-prey relationship	Takehiro Sato	50
Proceedings of the Society		64