

体サイズから見る三葉虫モルフォタイプの多様性：収斂形質群の機能形態学の応用

鈴木雄太郎

静岡大学理学部生物地球環境科学科

Diversity of trilobite morphotypes based on their body sizes: functional morphology of relevant homoplasious characters

Yutaro Suzuki

Department of Biology and Geoscience, Shizuoka University, Oya 836, Shizuoka 422-8529 (sysuzuk@ipc.shizuoka.ac.jp)

Abstract. As to document a long-term biodiversity pattern of an extinct organism, I focused on size changes in homeomorphic olenimorph and illaenimorph trilobite species based on physiological background. The former type is characterized to have two dimensionally widened pleural area which represents respiratory region. The latter type is characterized to exhibit large and complicated cephalic muscle scars which could control movements of cephalic appendages more sophisticatedly than other trilobites.

The olenimorph species were established in the Early Cambrian, and diversified their maximum body sizes from the Middle Cambrian to the Early Ordovician involving the occurrence of the largest species. From the Middle Cambrian to the Middle Devonian, some of the olenimorph species retained small body sizes that allowed them an efficient respiratory system as a strategy against predators. On the other hand, the illaenimorph trilobites, which were established in the Late Cambrian, diversified their maximum sizes gradually toward the Middle Silurian, but reduced their sizes abruptly after the Late Devonian. The difference in the tempo of diversification of the body sizes between olenimorph and illaenimorph species implies that it took a longer time for illaenimorph species to establish developmental integration of functionally related traits unlike olenimorph species.

The study on body size in each homeomorphic morphotype from the physiological viewpoint appears to be applicable to extinct organisms. Detail morphological information, such as the change of functionally significant characters with the increase of body size, is required for further progress of the functional morphology, and for understanding the biodiversity pattern of extinct organisms from the functional-morphological point of view.

Key words: body size, functional morphology, relevant homoplasious characters, trilobite morphotype

はじめに

絶滅動物群が卓越していた時代の生物多様性の変遷を捉えることは、古生物学者に頼られるところが大きい課題である。そのような時代を対象とした多様性変遷の研究例を歴史的に見てみると、科、属などの特定の分類階級の時代別増減データ、もしくは特定の分類群における幾つもの形質状態を数値化した時代別データをもとにした議論が繰り返されてきている。しかし、古生物学において蓄積してきた絶滅生物にみられる個々の形質を対象にした機能形態学的研究や個体発生論的研究、そしてそこから得られた様々な解釈は、現状では多様性研究へと十分に反映されてはいないという問題点がある。そこで本論では、多様性研究という時間軸に沿うような歴史的な解釈を要するアプローチに、機能形態学的研究などの要因的解釈を組み込むことを試みてみる。

多様性研究の対象としての三葉虫

本論の多様性研究の対象として、節足動物の絶滅したグ

ループである三葉虫類をとりあげる。三葉虫は、専門家の間のみならず一般的にもその名称は良く知られている。それは、世界各地の古生代の地層からよく産するからだけでなく、形態の多様度が高いために人々の注意を引いてきたためでもある。そのため、多様性研究の対象としてもう一つの材料の一つであると考えられる。系統分類学的には、三葉虫は8目からなる単系統群とされている (Kaesler, 1997)。しかし、目や科レベルなどの高次分類群間の系統関係については、研究者間で見解の一致を見ていられない。

ところで三葉虫においては、様々な系統で、背甲に一連の形質の組み合わせ、例えば胸部の体節数が多いと、中葉部の幅に対する側葉部の幅が広く、ダビュラーの幅が狭い、といった相関形質群が認められることがよくある。Fortey and Owens (1990) は、それら特定の相関形質群が背甲上に認められる種をいくつかのモルフォタイプに分けた。彼らはさらに、各モルフォタイプについて、特定の岩相への高い依存性のような古生態学的根拠を形質と組み合わせ、それらのモルフォタイプを生態表現型であると解釈している。ただし、その収斂形質群の連関についての機能形態学

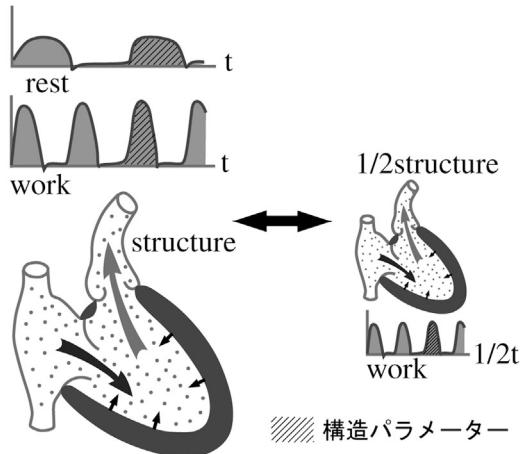


図1. 心臓を例にした、ある構造における、構造的パラメーター（一度の心拍での血液量）と機能（心拍のリズム）の関係。ある仕事を t 時間で処理できる構造を持った心臓は、体積が半分になると $0.5t$ 時間で処理できるようになる。しかし、仕事量（ここでは総血液量、もしくは一定の血液量を要する仕事）は $1/4$ に減ってしまう。

的な説明は、現在のところない。

筆者は、上述した相関形質群を、節足動物における呼吸器官や、筋肉系に関連する形質群であると予想し、それら特定の形質状態の組み合わせを器官や系の機能形態学的観点から説明することを目的に研究を続けてきた。生物の行動は、器官や系の個別の、もしくはそれらが相互に関連した運動の結果であると考えられる。そのため、行動や器官の運動に関わる重要な機能的形質が、上述したようなモルフォタイプにおいて同様の形質状態を示していた場合、その行動または運動はそのモルフォタイプに属する種間で類似していたと考えることができる。一方、もしそのような形質状態に、後に述べるようなバリエーションが見い出されたならば、それは行動・運動レベルでの多様性を明らかにする鍵となるであろう。以下、器官や系における構造と、生理的な運動との関連について述べてゆきたい。

器官・系における構造パラメーターと機能

上述したような器官・系の生理的な運動では、その器官の機能により構造パラメーターが産み出されている(Weibel, 2000: p. 5)。一例として、心臓を例に見てみる(図1)。構造物である心臓には、当然構造的制約がかかるため、生物の休息時、運動する時などの状況にかかわらず、一心拍で送り出せる血液量（構造パラメーター）は一定となる。そこで心拍リズムを変えるという機構により、総血液量の調節を可能にする機能が産み出される(図1)。くわえて、生物体は様々な階層性(DNA, 細胞, 器官など)の調和のもとに成り立っているため、ある構造パラメーターの変化は、他の構造パラメーターの変化を必要とする場合が多い。そのため、結果的にある特定の生理的運動が特化する場合には、他の関連する系や器官も同調して構造が変化する。

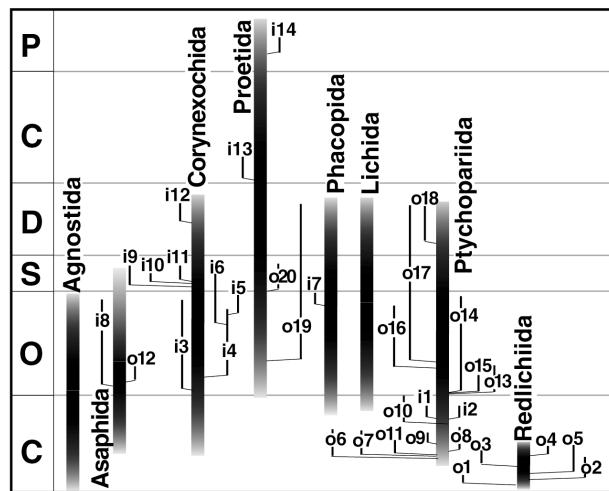


図2. オレニモルフ種、イレニモルフ種を含む各目とそのレンジ。Kaesler (1997)に基づく。オレニモルフ: o1, *Judomia*; o2, *Metadoxides*; o3, *Cambropallas*; o4, *Paradoxides*; o5, *Hydrocephalus*; o6, *Ptychoparia*; o7, *Elrathia*; o8, *Conocoryphe*; o9, *Nepea*; o10, *Eurycare*; o11, *Burlingia*; o12, *Seleneceme*; o13, *Parabolinella*; o14, *Triarthrus*; o15, *Hypermecaspis*; o16, *Hibbertia*; o17, *Scotoharpes*; o18, *Harpes*; o19, *Aulacopleura*; o20, *Otarion*; イレニモルフ: i1, *Plethopeltis*; i2, *Stenopilus*; i3, *Panderia*; i4, *Illaenus*; i5, *Parillaenus*; i6, *Stenopareia*; i7, *Holotrichelus*; i8, *Nileus*; i9, *Rhaxeros*; i10, *Bumastus*; i11, *Litolalax*; i12, *Paralejurus*; i13, *Cummingella*; i14, *Paraphillipsia*。

従って、前章で述べてきたようなモルフォタイプに属する種に認められるある特定の相関形質群は、ある特殊化した生理的運動を可能にするために、調和的に構造が変化した複数の器官や系が、背甲上に反映しているものと考えられる。

それでは、構造パラメーターの相違がいかにして生理的運動の相違をうみだすのであろうか。同じ構造をもつ器官同士で構造パラメーターに大小の違いが見られる場合を考えてみよう。構造パラメーターが小さい場合、生理的運動(例えば心臓の1度の振幅)を迅速に行えるかわりに運動量は小さくなる(図1)。大きい場合には、大きな運動量を実現できるかわりに速度は遅くなるをえない(図1)。このように、同じ生理的運動でも、構造パラメーターの違いによってその機能を様々に特化させることができるのである。化石の背甲上の形態情報だけから、ある器官の構造パラメーターを算出することは不可能であるが、構造パラメーターを支配する体サイズの情報は利用可能である。従って、あるモルフォタイプに属する異なる分類群間で、機能に関わる形質が同じ形質状態を示す場合、体サイズの変化を指標として、機能形態学的視点から多様性変遷を考察することができる。

現生の無脊椎動物では、分類群を限定するなどした場合のみ、代謝量(酸素消費量)の値と体サイズ(体重)の相関が認められている(Schmidt-Nielsen, 1984: p. 57)。さらに例をあげると、現生のカニ類では、活動性と鰓表面積の値の間に相関があり、生物活動が鈍いものは、面積の値が

体サイズに対し相対的に小さい (Gray, 1957). このように現生の節足動物において認められる酸素消費量（代謝量の指標）と体サイズ（体重）の相関は、絶滅生物である三葉虫においても適用可能であると考えられる。そこで本論では、以下に述べる三葉虫の二つのモルフォタイプに注目し、各タイプに属する分類群の体サイズの変遷を見てゆくことにする。

オレニモルフ、イレニモルフ三葉虫

節足動物門・三葉虫綱は、古生代にのみ生息し、繁栄した絶滅動物群である。近年改訂された Treatise on Invertebrate Paleontology (Kaesler, 1997) によれば、8 目、171 科、6,000 を超える属で構成される単系統群であるとされている (Jell and Adrain, 2003)。脱皮を繰り返して成長する生物であり、プロタスピッド (protaspid)、メラスピッド (meraspid) 期の未成熟段階を経て、成体段階と考えられているホラスピッド (holaspid) 期へと成長する。未成熟段階では、胸節数が脱皮毎に増加するが、ホラスピッド期では基本的に一定の数を保つ。脱皮成長は、ホラスピッド期においても死亡するまで継続されるので、ホラスピッド期の個体の体サイズは、最初期の成体段階では大きくても 1 cm 弱であり、そこから成長して数 cm～十数 cm、なかには 90 cm を超える例も知られている。

Fortey and Owens (1990) は、この三葉虫類において、本論で扱うオレニモルフ (olenimorph) とイレニモルフ (illaenimorph) を含む 8 つのモルフォタイプを認定している (図 2)。そこで、まずオレニモルフ、イレニモルフのそれぞれに認められる形態的特徴を列举し、それらのうち器官の運動に関わると推測されるその運動の特性について、タイプごとに論じる (解剖学用語についてはそれぞれ図 3, 4 を参照)。

オレニモルフ三葉虫

オレニモルフ三葉虫には以下のようないくつかの特徴が認められる。

- 1) 側葉部の表面積が中葉部に比較して著しく広い。
- 2) doublure は極端に狭い (短い)。
- 3) 胸部の体節数が多く (14 節以上 : Huges *et al.*, 1999 : p. 27 参照), 尾部が極端に小さい。
- 4) 頭部側葉部には葉脈状構造が認められることが多い。
- 5) 背腹方向の膨らみは少なく、ひらべったい印象を与える種が多い。
- 6) 防御体制は cylindrical enrollment であり、例外として basket and lid enrollment を行うグループも見られる (Bergström, 1973 : fig. 8 を参照)。前者の体制では外骨格側面に空間ができてしまう。
- 7) 群集解析を行った研究例によると、陸棚縁辺部、もしくは縁海の貧酸素環境下の地層から産出する種群に、オレニモルフ三葉虫が多く含まれることが明らかにされている (e. g., Clarkson *et al.*, 1998 : p. 257; Burzin *et al.*,

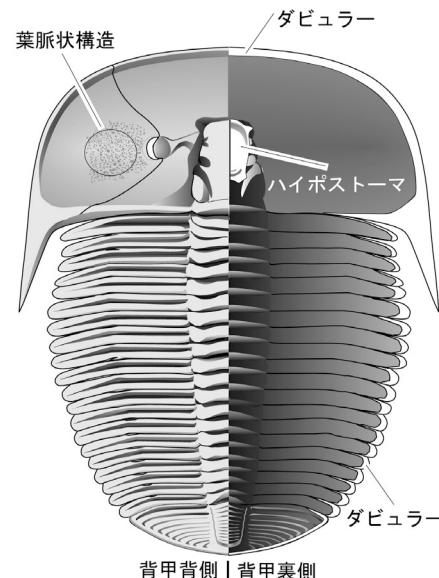


図 3. *Aulacopleura konincki* Barrande をモデルとしたオレニモルフ種の形態概念図。

2000 : fig. 10.3).

- 8) 分類群としては、前、中期カンブリア紀の oleniid 類、paradoxid 類、後期カンブリア紀の olenid 類、オルドビス～デボン紀の harpid 類、オルドビス紀 trinucleid 類の *Selenecene* 属、デボン紀 proetid 類の *Aulacopleura* 属などがこのモルフォタイプに属する。
- 9) オルドビス～デボン紀の harpid 類は、形態的な特徴はオレニモルフであるが、礁堆積物や陸棚浅海からのみ産出し、他のオレニモルフ種とは適応していた環境が大きく異なっている。形態も、頭部側面が急傾斜であるなど、形態的にも他のオレニモルフとは一線を画す。
- 10) オレニモルフである *Triarthrus eatoni* (Hall) では、付属肢が保存された化石が見つかっており、生物体の第 1 体節に一対の触覚がある他は、頭、胸、尾部全てで相似形の二肢型付属肢を有し、現生の節足動物の頭部で見られるような採餌や摂食のための特殊化は認められない。
- 11) ほとんどのオレニモルフ種のハイポストーマ (hypostome) は、ダビュラーから独立している独立型ハイポストーマ (natant hypostome : Fortey, 1990 参照) で、ハイポストーマの直上に位置していたであろう口の位置や角度には、若干の可動性があったと考えられる。これらの特徴のうち、主に頭部側葉部に認められる葉脈状構造は、現生節足動物の呼吸器官との構造的類似から、呼吸器官の血体腔であると考えられる (鈴木, 2001)。つまりオレニモルフ三葉虫は、側葉部腹側の露出部で呼吸を行っていたことになる。このモルフォタイプに属する種と他の種との形態を相対的に比較すると、中軸部に対して側葉部が広く (体全体の表面積に対する側葉部の呼吸領域の表面積が広くなる)、ダビュラーが狭い (側葉部腹側の呼吸領域が広くなる)、さらに背甲は平面的である (成長

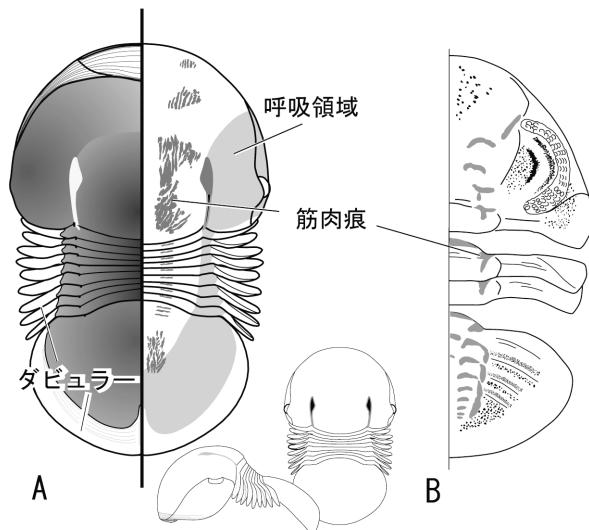


図4. イレニモルフ種の形態概念図。A: *Stenopareia linnarssoni* Holm. 左側: 背甲裏側, ダビュラーを示す。右側: 中軸部には筋肉痕, 側葉部には呼吸領域を示す。B: *Eophacops* の筋肉痕。Campbell(1975) を参照。

に伴う生物体の体積に対する表面積の増加傾向が著しくなる)という傾向が認められ, 明らかに体サイズに対する呼吸領域の表面積を拡大している。このモルフォタイプに属する種は, 呼吸に関する効果的な生理的運動の特性が備わっていたのであろう。

イレニモルフ三葉虫

イレニモルフ三葉虫には以下のような特徴が認められる。

- 1) 背甲表面は極度に平滑化し, 背甲外形は極度に膨らむ。特に glabellar furrow (頭部中葉の横方向へ伸びる溝) は外骨格上で確認不可能なほど平滑化する(図4Aのイレニモルフと, 図4Bの他の三葉虫を参照)。
 - 2) 頭, 胸, 尾部の正中線上の長さがほぼ等しい(3頭身の背甲プロポーション)。
 - 3) 他の三葉虫と較べて, 中葉部の幅が広い。
 - 4) 頭部の高さ(背腹方向)が極端に高い。
 - 5) 胸節で認められる筋痕に対し, 頭部の筋痕では, サイズが極端に肥大し, 形状も複雑である。
 - 6) 全く隙間のない防御体制が可能である。
 - 7) Mikulic (1981)によれば, 礁性堆積物から高頻度で産出する。Lane (1972)はさらに, 後期カンブリア紀以降の暴風時波浪作用限界水深より深い堆積環境で形成される石灰泥丘(carbonate mud mound)では, イレニモルフ三葉虫が卓越していたと指摘している。
 - 8) 分類群としては, 後期カンブリア紀plethopeltid類, オルドビス紀のillaenid類, シルル~デボン紀のscutelluid類の一部, 石炭~ペルム紀のproetid類の一部, *Crassiproetus*属 (Ludvigsen, 1987), *Cummingella*属, *Paraphillipsia*属などがこのモルフォタイプに属する。
- これらの特徴のうち, 頭部が平滑化した理由の一つとして, 筋肉付着領域が平面的に拡大したことが挙げられる。

図4Bで確認できるように, 一般に三葉虫の背甲頭部に認められる筋肉痕は線形である。さらに背甲裏面の付着領域は, 腹側(背甲裏面)へと突出したり, 殻厚が増している。一般的には, その背甲裏面の筋肉付着部の形状が背甲表面にも反映されているため, 頭部中葉にはグラベラーフアロー(glabellar furrow)とよばれる溝が対になって認められる。一方のイレニモルフ三葉虫では, 平滑な背甲裏側に2次元的な広がりを持って付着している。また, 頭部とそれ以外で筋痕が極端に異なることから, 頭部とそれ以外で肢の運動が極端に異なることから解釈される。三葉虫では, 全ての肢が形態的に相似形のため, クモ, カニ, エビ, 昆虫類などのように餌を噛む能力や, 懸濁物をこしとるなどの能力がなかった, と従来考えられてきた。クモ, カニ, エビ, 昆虫などでは, 歩行や遊泳に用いる肢以外に, 頭部に採餌や摂食のために特殊化した肢を有する。後者では前者とは異なり, 著しく複雑化した筋肉系を発達させている。イレニモルフ三葉虫に認められる筋肉付着領域の複雑化や拡大も, カニや昆虫のように特殊化した肢が頭部に存在していたことをうかがわせる(鈴木, 1999)。一方, イレニモルフ三葉虫は, 背甲側葉部の裏側にある呼吸領域に相当する面積が, 他の三葉虫類と較べて狭い傾向が認められる。イレニモルフ三葉虫に属する種の古生態学的研究では, それは定住性と解釈されており (Stitt, 1976; Westrop, 1983), 機能形態学的な解釈と整合する。

オレニモルフ, イレニモルフ三葉虫の多様性変遷

オレニモルフ, イレニモルフに当てはまる種について, 記載標本を参考にした各種の最大体サイズを, 時代順にそれぞれ図5と図6に示した。

オレニモルフ三葉虫においては, 前期カンブリア紀から, 最大体サイズを示す種が出現する中期カンブリア紀に至るまで体サイズの増加傾向が認められる。また, 前期カンブリア紀には既に, オレニモルフ種として中程度の体サイズのものが出現している。これは, 三葉虫の出現後ほどなくして呼吸に関する運動量が比較的大きな種が出現し, 中期カンブリア紀までその高い運動性を進化させていったことを示している。この時代は, カンブリア紀の海進と共に, 世界各地の大陸上に頁岩を堆積させた縁海環境へと急速に移行した時期に相当する。世界的に広がるこの同時期の頁岩からは, 富栄養で貧酸素環境を示す炭素および硫黄の同位体値が得られている (Brasier and Lindsay, 2000)。このような環境下で, 最初期のオレニモルフがある程度大きな体サイズで出現し, 後に一段と体サイズを増加させる傾向を示したことは, もともと三葉虫が呼吸器系を発達させやすいボディープランを有していたことを伺わせる。既に同時期には, 頭部付属肢を特殊化させた他の節足動物が出現しているが (Hou and Bergström, 1997), 貧酸素環境下での外敵が少ない状況下で, 有機質に富んだ海底表面から堆積物を直接摂食する方法 (Manton 1977: fig. 2-1 参照) を採

化石75号

鈴木雄太郎

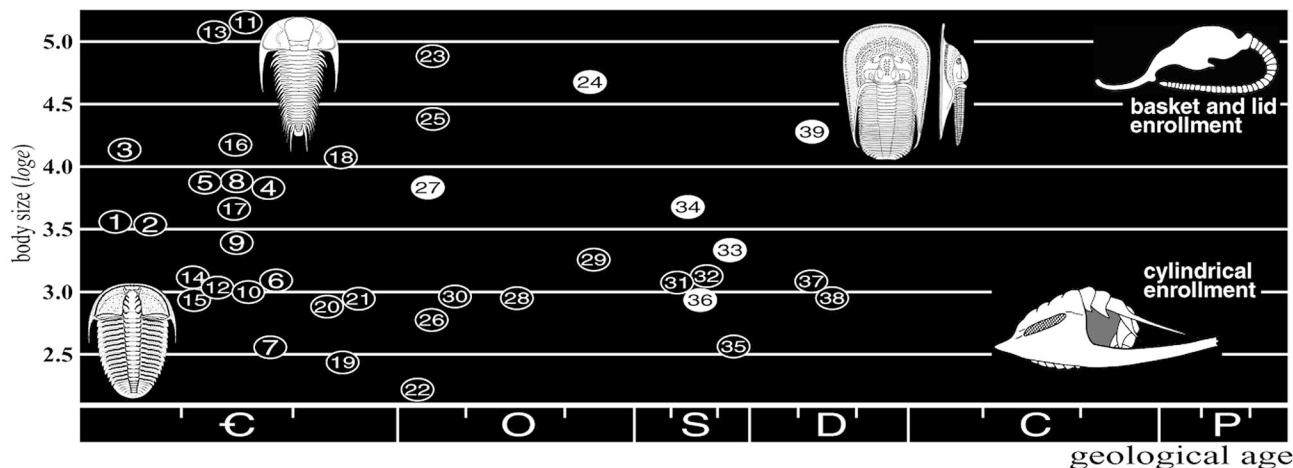


図5. 各オレニモルフ種の最大体サイズとその生息年代。Olenimorphに一般的に見られる防御体制である cylindrical enrollment を右下に、harpid類に特有の basket and lid enrollment は右上に示した。体サイズデータの出典は、種名と共に以下に示した。1 : *Cambropallas telesio* Geyer, Kaesler (1997: fig. 261-4). 2 : *Judomia tera* Palmer and Repina, Kaesler (1997: fig. 267-1). 3 : *Metadoxides armatus* (Meneghini), Kaesler (1997: fig. 295-1b). 4 : *Alokistocare harrisii* (Robinson), Robinson (1971: pl. 91, figs. 1, 5). 5 : *Bailiella emarginata* (Linnarsson) : Westergård (1936: pl. 11, fig. 1). 6 : *Bolaspidium wellsvillensis* (Lochman and Denson), Robinson (1971: pl. 91, fig. 13). 7 : *Burlingia laevis* Westergård, Westergård (1936: pl. 12, figs. 8, 9). 8 : *Conocoryphe sulzei* (Schlotheim), Moore (1959: fig. 181-1). 9 : *Ellipsocephalus polytomus* Linnarsson, Westergård (1936: pl. 11, figs. 8, 11). 10 : *Elrathia kingi* Meek, Cotton (2001: pl. 3, fig. 7). 11 : *Hydrocephalus carens* Barrande, Šnajdr (1990: p. 92). 12 : *Nepea marinosa* Whitehouse, Moore (1959: fig. 188). 13 : *Paradoxides davidi* Salter, Bergström and Levi-Setti (1978: pl. 9, fig. 3). 14 : *Penarosa vittata* Öpik, Öpik (1970: pl. 3, fig. 3). 15 : *Penarosa zeabunda* Öpik, Öpik (1970: pl. 3, fig. 3). 16 : *Ptycoparia striata* (Emmrich), Šnajdr (1990, p. 94). 17 : *Sao hirsuta* Barrande, Šnajdr (1990: p. 102). 18 : *Angelina sedgwickii* Salter, Henningsmoen (1957: pl. 1, fig. 10). 19 : *Ctenopyge (Ctenopyge) pecten* (Salter), Henningsmoen (1957: pl. 2, fig. 18). 20 : *Olenus wahlenbergi* Westergård, Clarkson et al. (1998: fig. 3a, b). 21 : *Olenus gibbosus* (Wahlenberg), Henningsmoen (1957: pl. 1, fig. 1). 22 : *Aulacopleura szechuanica* Lu, Lu (1975: pl. 34, fig. 8). 23 : *Harpides (Dictycephalites) grimmii* Barrande, Šnajdr (1990: p. 184). 24 : *Hibbertia wegeli* Angelin, 鈴木未公表データ。25 : *Paraboniella bolbitifrons* Fortey and Owens, Fortey and Owens (1997). 26 : *Seleneceme evansi* (Kindle), Moore (1959: fig. 393-2). 27 : *Scotoharpes filiarum* Dean, Dean (1979: pl. 1, fig. 4). 28 : *Triarthrus beckii* Green, Henningsmoen (1957: pl. 1, fig. 3). 29 : *Triarthrus eatoni* (Hall), Whittington (1992: pl. 19). 30 : *Triarthrus fischeri* Billings, Whittington (1965: pl. 17, fig. 20). 31 : *Aulacopleura koninckii* Barrande, Huges et al. (1999: figs. 1-3a). 32 : *Aulacopleura roquemairerensis* Chaubet, Thomas and Owens (1978: pl. 7, fig. 9). 33 : *Bohemoharpes ungula* (Sternberg), Šnajdr (1990: p. 178). 34 : *Bohemoharpes naumannii* (Barrande), Šnajdr (1990: p. 180). 35 : 'Otarion' diffractum Zenker, Thomas and Owens (1978, pl. 7, fig. 6). 36 : *Scotoharpes trinucleoides* (Etheridge and Mitchell), Chatterton and Campbell (1980: pl. 14, fig. 3). 37 : *Aulacopleura beyrichii* (Novak), Pribyl (1947, pl. 80, fig. 14). 38 : *Aulacopleura bohemica* Pribyl, Pribyl (1947: pl. 80, fig. 4). 39 : *Harpes macrocephalus* Goldfuss, Moore (1959: fig. 319-1a).

用いていれば、頭部に特別な付属肢を持たなくとも問題はなく、また独立型ハイポストーマのために口の位置が若干可動したので、摂餌のために特殊な付属肢は必要なかったのであろう。

中期カンブリア紀になると、体サイズが増加すると共に、オレニモルフ種の種数も増加して様々な体サイズを持つ種が出現した。一方、体サイズが小さくなり、明らかに呼吸量よりも、速い呼吸処理速度に特殊化した種も出現している。この傾向は、増加した捕食圧から逃れるために呼吸処理速度を進化させたと説明できそうな気もするが、話はそう簡単ではない。なぜなら、最大体サイズには中期カンブリア紀以降若干減少傾向が見られるものの、体サイズの分布幅は中期カンブリア紀から前期オルドビス紀の期間で、有意には変わらないからである。これは、オレニモルフ種ごとに、呼吸量と呼吸処理速度の2つの適応戦略が並立していた期間であったとも解釈できる。

一方、中期オルドビス紀以降では、対捕食者戦略として呼吸処理速度への特化が認められる。図5の24, 34, 35, 39は、防御体制時には胸部および尾部が頭部側面の急傾斜

部にすっぽり納まってしまう basket and lid enrollment を行った harpid 類であり、貧酸素環境下ではなく礁環境へと適応したオレニモルフである。この harpid 類は、頭部縁辺部が馬蹄状に胸部と尾部を取り囲む形状をしているため、肢で体を支えるのではなく、その馬蹄状構造で体を支えることが可能となり、肢の運動の自由度を高めている (Suzuki, 2002: 例えば採餌などのために海底面上を自由に引っ搔き回すなど)。その結果、貧酸素環境下から礁環境などへの進出を可能にしたのであろう。

オルドビス紀中期以降のオレニモルフは、オルドビス紀の終わりと共に絶滅する *Triarthrus* 属、その他は proetid 類の *Otarion* (図5: 35) や *Aulacopleura* 属 (図5: 31, 32, 37, 38) のみに限られてしまう。生息環境は、以前のオレニモルフと同様、*Triarthrus* 属は陸棚縁辺部などの頁岩が形成される堆積環境下 (Kaesler, 1997: fig. 204), proetid 類 (図5: 31, 35) も貧酸素環境下や断続的な火山灰供給があるような低溶存酸素環境下である (Huges et al., 1999: p. 25)。前者の防御体制は、cylindrical enrollment である。後者2属の種でも、防御体制時に生物体の側面に空間ができる

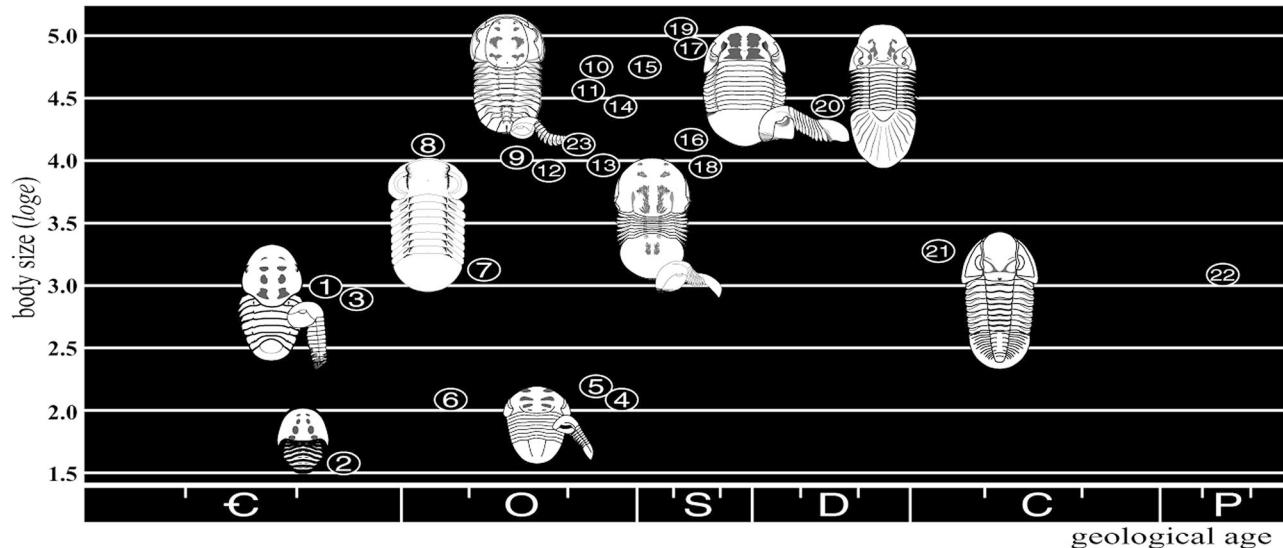


図6. 各Illaenimorph種の最大体サイズとその生息年代。主な種の形態、筋肉痕も示した。体サイズデータの出典は、種名と共に以下に示した。1 : *Stenopilus pronus* Raymond, Stitt(1976 : fig. 3). 2 : *Leiocoryphe gemma* Clark, Ludvigsen et al.(1989 : pl. 49, fig. 1). 3 : *Plethopeltis pulveris* Ludvigsen, Westrop and Kindle, Ludvigsen et al.(1989 : pl. 46, fig. 1). 4 : *Panderia hadelandica* Bruton, Bruton(1968 : pl. 7, fig. 2). 5 : *Panderia lewisi* Salter, Bruton(1968 : pl. 10, fig. 7). 6 : *Panderia ramosa* Bruton, Bruton(1968 : pl. 12, fig. 1). 7 : *Nileus affinis* Billings, Whittington(1965 : pl. 33, fig. 2). 8 : *Nileus almadillo* (Dalman), Nielsen(1995 : fig. 147C). 9 : *Illaenus sarsi* Jaanusson, Jaanusson(1954 : pl. 2, fig. 2). 10 : *Bumastoides tenuirugosus* (Trostsson), Westrop(1983 : fig. 2A). 11 : *Parillaenus roemeri* (Volborth), Warburg(1925 : pl. 1, fig. 26)および鈴木未公表データ。12 : *Stenopareia glaber* (Kjerulf), Bruton and Owen(1988 : fig. 9G). 13 : *Stenopareia oviformis* (Warburg), 鈴木未公表データ。14 : *Stenopareia limarssoni* Holm, 鈴木未公表データ。15 : *Stenopareia* n. sp., 鈴木未公表データ。16 : *Cybantyx niagarensis* (Whitfield), Raymond(1916 : pl. 1, fig. 3). 17 : *Bumastus barriense* Murchison, Thomas(1978 : pl. 1). 18 : *Bumastus' dayi* Raymond, Raymond(1916 : pl. 1, fig. 9). 19 : *'Bumastus' indeterminatus* (Walcott), Raymond(1916, pl. 2). 20 : *Paralejurus campanifer* (Beyrich), Šnajdr(1960 : pl. 23, fig. 14). 21 : *Cummingella brevicauda* (Goldring), Osmólska(1970 : pl. 6, fig. 4). 22 : *Paraphillipsia karpinskyi* Toumansky, Weller(1944 : pl. 49, fig. 14). 23 : *Holotrachelus puncillosus* Törnquist, Suzuki(2001 : fig. 2A-D).

ない体制をとることはできる (Barrande, 1852 : pl. 18, fig. 2参照)。しかしHuges et al. (1999 : p. 34) は、胸節の数が多いほど可動部が多くなるため、防御体制をとる際の外骨格の制御が困難になることから、この2属の対捕食者戦略の未熟さを指摘している。また、三葉虫において体サイズの減少や矮小化が認められる系統では、胸節の数が減少する幼生成熟が一般的である（各脱皮毎に胸節を形成するので、成体に至るまでの脱皮回数を減らすことができる）。ところが、上記2属の異常に多い胸節は、脱皮と次の脱皮との間の時間間隔を縮めるか（これでも脱皮直後の背甲が未硬化の時間が増加するが）、もしくは一度の脱皮で形成する胸節の数を多くするかによってつくられる。いずれにせよ、成熟までに非常にコストがかかる成長様式をとっていたことは間違いない。後期デボン紀に起きた絶滅事変以降、貧酸素環境下にさえ2度とオレニモルフ三葉虫が出現することはなかった。この事変以降、同様の環境下には、胸節数は10弱で尾部の体節数が異様に多い形態的特徴をもった種に入れ替わってしまった。

一方、イレニモルフ三葉虫の初出現時期と場所は、後期カンブリア紀の礁であり、体サイズは2 cm程度と極めて小さく（図6: 1, 2, 3）、オレニモルフ三葉虫に比べると極めて遅い出現時期である。この現象は、自然選択などの外的制約（external constraint）ではなく、内的要因（internal

constraint）の制約が働いていたことを示唆しているかもしれない。イレニモルフの生理的運動の特性の1つに、頭部付属肢の運動の特殊化があることは既に述べた。一般的な三葉虫は、体各部の付属肢間での機能的分化はなく、そのような三葉虫からイレニモルフ種を派生させるには、頭部筋肉系の構造パラメーターの変化と同調する必要があるはずである。例えば背甲の背腹方向の膨らみ、なかでも特に頭部の膨らみが著しいことは、筋肉系の構造パラメーターの変化による同調現象として説明されている（鈴木, 1999を参照）。このような同調現象を維持する機構として、一般に発生上の統一性が考えられている。つまり、イレニモルフの出現がオレニモルフに比べて著しく遅かったのは、発生上の統一性を獲得するまでに長い時間を要したためかもしれない。くわえて、そのような統一性を獲得したことによってある生理的運動が特化した場合、その運動を司る構造パラメーターが特化以前と較べて大きく変化することになる。ただし、大きい構造物と小さい構造物で変化率を一定として考えた場合は、絶対的な変化量は構造物のサイズに依存する。従ってある生理的運動の特化の程度が著しいほど、体サイズの小さな種の小さいサイズの構造物のほうが進化し易いと考えられる。イレニモルフ種の初出現時に体サイズがオレニモルフ種の初出現時に較べて小さいのは、このように説明できる。

また、イレニモルフ三葉虫の初出現から最大体サイズを示す種が出現するまでに、オレニモルフ三葉虫での同様のケースに比べて数倍の時間がかかっている。その後は、後期シルル紀以降の体サイズの減少へと移行してゆき、特に後期デボン紀の絶滅事変後、急激な体サイズの減少が見られる。この絶滅事変は、それ以前の礁形成に主要な役割を果たしていたサンゴや硬骨海綿類に大打撃を与えており、古生代のうちにそれらが以前のレベルまで回復することはなかった。代わって *Tubiphytes* などの底性有孔虫が暴風時波浪作用限界水深以深から浅海域の礁まで広く卓越するようになった (Pratt, 1995 : p. 105)。このような生物相の変化は、環境が富栄養化したことを見ていると思われる。そのような環境下で、呼吸領域が他の三葉虫類に比べて狭いイレニモルフには、体サイズが減少する方向に強い選択圧がかかったと考えられる。

最後に疑問を 1 つ示しながら、そこから将来への課題導いてみたい。各々のモルフォタイプにおいて、比較的大きい体サイズを示す種も、成長過程においては体サイズが比較的小さかった段階があるはずである。では、生理的運動に関する形質はどのような個体発生変化を示すのであろうか。実際、図 5 の 11 の種では、ホラスピッド期における各成長段階毎にそれぞれ別の種名がつけられていることが指摘されており (Šnadjr, 1990 : p. 92)，また図 6 の 11 では、成長とともに尾部の膨らみが変化する。付加成長を行わない分類群では、個体発生変化を含んだ形態の変化を捉えることは容易ではない。しかし、個々の記載分類のみならず、そのような形態的情報の集約を目指して研究を進めてゆくことにより、データベースを活用した機能形態学的研究や、その成果に基づく多様性変遷の議論が可能となるであろう。

謝辞

2 名の匿名査読者には、査読の際、非常に建設的な御意見を頂いた。静岡大学理学部生物地球環境科学科の生形貴男博士には粗稿を読んで頂くと共に、度重なる建設的な御意見を頂いた。国立科学博物館の和仁良次博士には、文献調査の際お世話になった。

文献

- Barrande, J., 1852. *Système Silurien du centre de la Bohême: 1ere Partie, Crustaces, Trilobites. Volume I*, 935p. Prague and Paris.
- Bergström, J., 1973. Organization, life, and systematics of trilobites. *Fossils and Strata*, **2**, 1-69.
- Bergström, J. and Levi-Setti, R., 1978. Phenotypic variation in the Middle Cambrian trilobite *Paradoxides davides* Salter at Manuels, SE Newfoundland. *Geologica et Palaeontologica*, **12**, 1-40.
- Brasier, M. D. and Lindsay, J., 2000. Did supercontinental amalgamation trigger the “Cambrian Explosion”? In Zhuravlev, A. Y. and Riding, R., eds., *The Ecology of the Cambrian Radiation*, 69-89. Columbia University Press, New York.

- Bruton, D. L., 1968. The Trilobite genus *Panderia* from the Ordovician of Scandinavia and the Baltic areas. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, **48**, 1-53.
- Bruton, D. L. and Owen, A. L., 1988. The Norwegian Upper Ordovician illaenid trilobite. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, **68**, 241-258.
- Burzin, M. B., Debrenne, F. and Zhuralev, A. Y., 2000. Evolution of shallow-water level-bottom communities. In Zhuravlev, A.Y. and Riding, R., eds., *The Ecology of the Cambrian Radiation*, 217-237. Columbia University Press, New York.
- Campbell, K. S. W., 1975. The functional anatomy of phacopid trilobites: musculature and eyes. *Journal and Proceedings, Royal Society of New South Wales*, **108**, 168-188.
- Chatterton, B. D. E. and Campbell, K. S. W., 1980. Silurian trilobites from the near Canberra and some related forms from the Yass Basin. *Palaeontographica, Abteilung A*, **167**, 77-119.
- Clarkson, E. N. K., Ahlberg, P. and Taylor, C. M., 1998. Faunal dynamics and microevolutionary investigations in the Upper Cambrian *Olenus* Zone at Andrarum, Skåne, Sweden. *GFF*, **120**, 257-267.
- Cotton, T., 2001. The phylogeny and systematics of blind Cambrian ptychoparioid trilobites. *Palaeontology*, **44**, 167-207.
- Dean, W. T., 1979. Trilobites from the Long Point Group (Ordovician), Port au Port peninsula, Southwestern Newfoundland. *Geological Survey Bulletin*, **290**, 1-23.
- Fortey, R. A., 1990. Ontogeny, hypostome attachment and trilobite classification. *Palaeontology*, **33**, 529-576.
- Fortey, R. A. and Owens, R. M., 1990. Trilobita. In McNamara, K. J., ed., *Evolutionary Trends*, 121-142. Belhaven Press, London.
- Gray, I. E., 1957. A comparative study of the gill area of crabs. *The Biological Bulletin*, **112**, 34-42.
- Henningsmoen, G., 1957. The trilobite family Olenidae: With description of Norwegian material and remarks on the Olenid and Tremadocian Series. *Skrifter Utgitt av det Norske Videnskaps-Akademie I Oslo, I, Matematisk-naturvidenskapelig Klasse* 1957(1), 1-303.
- Hou, X. and Bergström, J., 1997. Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, southwest China. *Fossils and Strata*, **45**, 1-116.
- Huges, N. C., Chapman, R. E. and Adrain, J. M., 1999. The stability of thoracic segmentation in trilobites: a case study in developmental and ecological constraints. *Evolution and Development*, **1**, 24-35.
- Jaanusson, V., 1954. Zur Morphologie und Taxonomie der Illaeniden. *Arkiv för Mineralogi och Geologi, Band 1*, **20**, 545-583.
- Jell, P. A. and Adrain, J. M., 2003. Available generic names for trilobites. *Memoirs of the Queensland Museum*, **48**, 331-551.
- Kaesler, R. L., 1997. *Treatise on Invertebrate Paleontology O, Arthropoda I, Trilobita, Revised Volume 1*, 530p. The Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas.
- Lane, P. D., 1972. New trilobites from the Silurian of Northeast Greenland, with a note on a trilobite fauna in pure limestones. *Palaeontology*, **15**, 336-364.
- Lu, Y-H., 1975. Ordovician trilobite faunas of central and southwestern China. *Palaeontologia Sinica*, **152**, 1-463.
- Ludvigsen, R., 1987. Reef trilobites from the Formosa Limestone (Lower Devonian) of southern Ontario. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **24**, 676-688.
- Ludvigsen, R., Westrop, S. R. and Kindle, C. H. 1989. Sunwaptian (Upper cambrian) trilobites of the Cow Head Group, western Newfoundland, Canada. *Palaeontographica Canadensis*, **6**, 1-175.
- Manton, S. M., 1977. *The Arthropoda. Habits, Functional Morphology, and Evolution*, 527p. Clarendon Press, Oxford.
- Mikulic, D. G., 1981. Trilobites in Palaeozoic carbonate buildups. *Lethaia*, **14**, 45-56.
- Moore, R. C., 1959. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda I*, 560 p. The Geological Society of America and the University of Kansas, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas.
- Nielsen, A. T., 1995. Trilobite systematics, biostratigraphy and palaeoecology of the Lower Ordovician Komstad Limestone and Huk Formations, southern Scandinavia. *Fossils and Strata*, **38**, 1-374.
- Osmolska, H., 1970. Revision of non-cyrtosymbolinid trilobites from the Tournaisian-Namurian of Eurasia. *Palaeontologia Polonica*, **23**, 1-165.

- Öpik, A. A., 1970. Nepeid trilobites of the Middle Cambrian of Northern Australia. *Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bulletin* **113**, 1-43.
- Pratt, B. R., 1995. The origin, biota and evolution of deep-water mud-mounds. In Monty, C. L. V., Bosence, D. W. J., Bridges, P. H. and Pratt, B. R., eds., *Carbonate Mud-Mounds: Their Origin and Evolution*, 49-123. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Pribyl, A., 1947. *Aulacopleura* and the Otarionidae. *Journal of Paleontology*, **21**, 537-545.
- Raymond, P. E., 1916. New and old Silurian trilobites from south-eastern Wisconsin, with notes on the genera of the Illaenidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard College*, **60**, 1-41.
- Robinson, R. A., 1971. Additional Middle Cambrian trilobites from the Wheeler Shale of Utah. *Journal of Paleontology*, **45**, 796-804.
- Schmidt-Nielsen, K., 1984. *Scaling: Why is Animal Size so Important?* 241p. Cambridge University Press, New York.
- Šnajdr, M., 1960. Studie o Čeledi Scutelluidae (Trilobita). [A study of the family Scutelluidae (Trilobita).] *Rozpravy Ústředního Ústavu geologického*, **26**, 11-221. (in Czech with English summary)
- Šnajdr, M., 1990. *Bohemian Trilobites*, 265p. Geological Survey, Prague.
- Stitt, J. H., 1976. Functional morphology and life habits of the Late Cambrian trilobite *Stenopilus pronus Raymond*. *Journal of Paleontology*, **50**, 561-576.
- 鈴木雄太郎, 1999. illaenimorph 形態種 (Trilobita) の古生態復元. 日本古生物学会1999年年会講演予稿集, p. 109.
- 鈴木雄太郎, 2001. 三葉虫における呼吸領域の特定：現生節足動物からの応用. 日本古生物学会2001年年会講演予稿集, p. 102.
- Suzuki, Y., 2001. Revision of the late Ordovician trilobite *Holotrachelus punctilosus* (Törnquist, 1884) from Dalarna, Sweden. *Acta Palaeontologica Polonica*, **46**, 331-348.
- Suzuki, Y., 2002. Systematic position and palaeoecology of a cavity-dwelling trilobite, *Ityophorus undulatus* Warburg, 1925, from the Upper Ordovician Boda Limestone, Sweden. *Paleontological Research*, **6**, 73-83.
- Thomas, A. T. and Owens, R. M., 1978. A review of the trilobite family Auracopleuridae. *Palaeontology*, **21**, 65-81.
- Thomas, A. T., 1978. British Wenlock trilobites, Part 1. *The Palaeontographical Society Monograph*, **132**, 1-56.
- Warburg, E., 1925. The trilobites of the Leptaena Limestone in Dalarna. *Bulletin of the Geological Institute of the University of Upsala*, **17**, 1-446.
- Weibel, E. R., 2000. *Symmorphosis: On Form and Function in Shaping Life*, 263p. Harvard University Press, Massachusetts.
- Weller, J. M., 1944. Permian trilobite genera. *Journal of Paleontology*, **18**, 320-327.
- Westergård, A. H., 1936. *Paradoxides oelandicus* Beds of Öland. *Sveriges Geologiska Undersökning, Serie C*, **394**, 1-66.
- Westrop, S. R., 1983. The life habits of Ordovician illaenine trilobites *Bumastoides*. *Lethaia*, **16**, 15-24.
- Whittington, H. B., 1965. Trilobites of the Ordovician Table Head Formation, western Newfoundland. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **132**, 277-441.
- Whittington, H. B., 1992. *Trilobites*, 145p. The Boydell Press, Woodbridge, UK.

(2003年10月27日受付, 2003年12月16日受理)

