

古生態学の現状 —特に群集生態学的な面について軟体動物資料から*—

鎮西清高**・首藤次男***・速水 格***

(1968年5月31日受理)

1. はじめに

化石となっている生物が生きていたときの生活の様子を復元しようという試みや、生活状態のわかる化石の産状の記載は、古生物研究のごく初期からくり返し行われてきた。しかし、そのような分野の研究が古生態学として体系だてられるようになってきたのは、ごく近年のことであるといえよう。いまのところこの分野を総括し、一般的な方法論から説いた教科書は、まだわずかに ГЕККЕР (1957) および АСЕР (1963) による2冊があるにすぎない。しかし、このほかに論文集として、HEDGPETH 及び LADD 編集 (1957) の „Treatise” 1・2巻と、IMBRIE 及び NEWELL 編集 (1964) のものがあるほか、1965年からは雑誌 „Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology” も年4回発行されるようになり、古生態学は最近10年くらいに急激に発展を始めた段階にある。

このように、まだ出発したばかりともいえるような現状では、古生態学といってもその内容・目的、従ってまた研究方法は、研究者によって相当な違いがある。筆者らの限られた能力とスペースで、このような古生態学の現状を完全に紹介することは困難なので、ここでは、現在までに得られている古生態学の多種多様な成果のうち、特に群集古生態学的な面をとりあげ、それを筆者らの持っている古生態学のイメージないしは進むべき道すじと考えている線にそって、我々なりに整理してみたいと思う。

ここでまず、古生態学とは何か、その目標とするところについて、筆者らの立場を明らかにしておくことは、以下の議論の混乱をさけるために必要であろう。

古生態学は、過去の生物とそれをとりまいていた環境との関係を調べる、古生物学の一分野であるという立場を我々はとりたいと考える。これは、生態学が簡単に定義すれば現生生物とそれをとりまく環境との関係を調べる学問であるとされていることに対応している。しかし、古生態学では、現生生物を問題とする生態学に対し

単に過去の生物の生態を調べるというのではなく、環境の時代的变化に対応して、生物あるいは生物群がどのように変化してきたか、という問題がその最終的な課題になるべきであろう。すなわち、生物進化において環境の果たす役割を追求することが、古生態学の重要な目標になると考えられる。

実際には、化石となって我々の目にふれるのは、過去の生物のごく一部分に過ぎず、またその環境もごく断片的に保存されているに過ぎない。まして生物相互の関係となると実証はまず不可能で、間接的な証拠から推論する他ない。従って上述のような目標も、結局は目標なのであって、どこまで到達できるか、現在のところ見通しは明らかでない。

古生態学には、上のような立場の他にもう一つの大きな流れがある。それは、古生物の環境指示者としての有能さを生かして、地層に含まれる化石からその地層の堆積環境や古地理を復元しようという立場である。その好例は、1957年米国地質学会から出版された、Treatise on Marine Ecology and Paleocology 第2巻Paleoecology (LADD編) に収められている多くの論文である。

化石を一つの重要な指標として、古環境の解析、古生物地理あるいは古地理の復元を行い、ひいては地史に至る研究のすじみちは、地質学の中で非常に重要なまた有望な分野であるが、むしろ応用古生態学とでもいうような性格のものであると考えたい。従って小論ではこの方向に沿う議論は省略することとする。

図は、ここで述べたような立場に立って、群集古生態学を研究する際の手順の一例を示したものである。過去の生物と過去の環境との関係を論じようというとき、従来よく行われてきたように、化石を用い、現生種との単純な類推から環境を復元するという方法をとれば、それは循環論におちいる恐れがある。そこでまず両者を切離して、環境は化石とは独自に復元することが、少なくとも現在の段階では必要となるであろう。

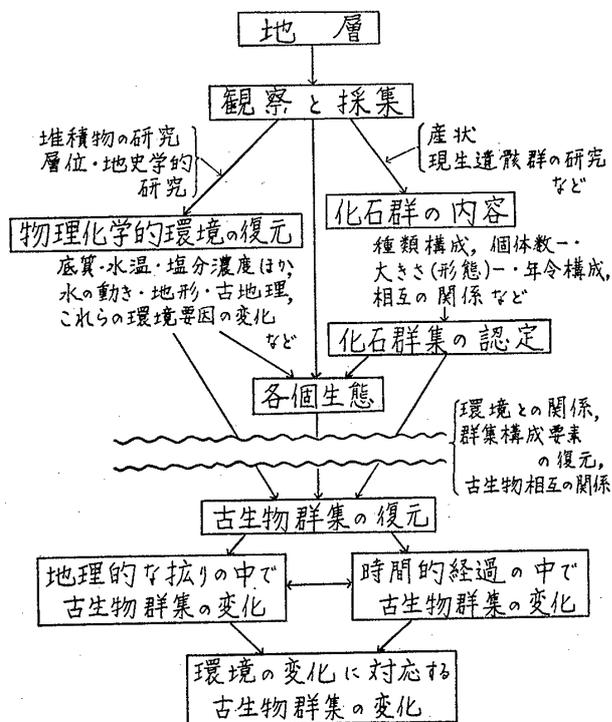
従って化石を使わずに環境を復元する作業が、群集古生態学研究の重要な部分を占めることになる。その方法として、最近開発されつつある地球化学的な方法や、化

* 1968年4月3日日本地質学会75周年記念討論会で講演

** 東京大学理学部地質学教室

*** 九州大学理学部地質学教室

石を含む堆積物の堆積学的研究、堆積盆地全体の地史学的研究など、いろいろあるが、ここではこの問題にはふ



れず、主に化石自体をどう扱うかという面についての研究の現状を整理紹介することとする。

2. 化石群集の認定

群集 (community) は、生物界を構成する一つの基本的な単位であると一般に考えられている。自然界においては、生物は何らかの相互関係をもった集団 (群集) として生活している、という考えは、生態学特に群集生態学における非常に重要な概念であることは言をまたない。過去の生物の場合にもこの概念があてはまり、互いに生態的に関連しあった生物集団があったであろう。生物はそのようにして群集をつくって生活していたに違いない、と考えられる。

生物がある特定の構成をもった群集をつくるということは、水生の底棲生物の場合に特に顕著に認められている。海洋生態学などでは、このような群集およびそれと環境条件との関係などが重要な課題の一つとして探究が進められている (例えば THORSON, 1957)。

古生態学の対象となる古生物の多くも海生底棲動物群である。過去の底棲動物の生態を群集生態学的な面から調べようというとき、まずこのような見方から出発するのが良いように思われる。従って第一に、いかにして過

去の群集 (古生物群集) をとらえるか、という問題がでてくる。

しかし、現生生態学でも群集をどうとらえるか、或は具体的にどのスケールの生物集団をもって群集というか、については人によって意見が異なる。古生物の場合にも、具体的にどのような集団を古生物群集とよぶかについては、意見が別れることであろう。ここでは、一応、群集を、かつてある一定の地域内で一諸に生活していた古生物集団と考え、その集団をいかにして知るか、いかにして露頭にみられる化石群から復元するか、を考えることにしたい。

この作業は、実際には2つの段階に分けることが必要となるであろう。すなわち、まず第一は現実に化石として保存されているものについて、どの化石が同一の群集を構成していたか、およびその内容 (種類・個体数・年齢構成・形態変異など) を知ること (化石群集の認定) であり、次にそのような群集の存在・分布を規定している環境との関連、構成者間の生態的な関連あるいはまた化石として保存されていない部分の推定などを含めた古生物群集全体像の復元をめざすこと、である。ここではまず、このうちの第一の段階について論じ、後に第二の段階への見通しを考えたい。

ある地域の地層と化石を調べていくと、単に採集された化石の種類を調べるだけの簡単な作業を行っても、いくつか特にいつも一諸によく産出する種の組合せがあることに気づくことが多い。これが化石群集を認識するその第一歩であるといえよう。

例えば、中新統下部によく発見され、示準化石の好例としてしばしば引合いに出される巻貝の *Vicarya* には、どこの産地でもよく同じ科 *Potamididae* に属する *Vicaryella* や *Batillaria* が伴って発見される。また、これには二枚貝の *Anadara*, *Saxolucina*, *Soletellina* なども伴うことが多い。これらが大抵の場所で地層中の同一の部分から見出されるということは、中新世初期に、これらの貝類が一諸に生活していたのであろうと考えさせるのに十分である。すなわちこのような *Vicarya*, *Batillaria*, *Soletellina* などの貝類は、当時一つの底棲群集を構成していた、少なくともその一部であった、ということがかなり安全に云えるように見える。

化石群から群集を探し出すには、このような単純な作業でも可能な場合もあるが、もっと一般的な方法としては、どの種とどの種がどのくらいの割合の組合せで産出するか、特定の種の組合せの出現の程度を、統計的に調べることができる。

例えば JOHNSON (1962)は、Illinois 州西部の上部石炭系サイクロセム中に含まれる動物群について、 X^2 検定法を用いて、動物群中のある2つの種が互いに独立的に分布しているか、それともあい伴って分布することが多いかをテストして、あい伴う2種の組を選び出した。次いでこの組をつくる2種がかって一諸に生活していたと考え、組を統合して結局はこの動物群が大きくみると3つの集団 (JOHNSON は association とよんだ) にまとめられることを論じた。

このような統計的取扱いは、化石群から群集を認識する一つの重要な方法である。一般に、例えば産地間の化石群の類似性を計算から求め、類似性の高いいくつかの化石群を一つの群集として認めるといった方法として、最近いろいろな分野でよく利用されるような数量解析法は特に有効であろう。

我が国における群集古生態学的な研究では、まだこのような統計的方法によって群集を識別した例はないようである。世界的にみても、統計的方法を用いて化石群の解析、群集の識別を行った例は極めて少ない。

このような統計的方法によれば、一定の方式に従って採集を行い、得た化石は全て等価に扱うのであるが、しかし実際の化石群には、かってそこでたしかに一諸に生活していたもの (原地性の化石) の集合である場合と、他から運搬されてきたもの (異地性の化石) の集合である場合とがある。従って、このような化石群の形成様式を無視した統計的方法では、復元された化石群集は、次の段階の解析的作業に適さないことも起りうる。また一般に、扱う種類や産地数 (いわゆる標本数) が十分大きくないと誤りを生じやすい。

化石群集識別の第2の方法は、このような原地性・異地性の区別から出発する方法である。露頭における化石の産状、化石の保存状態、化石を含む地層の堆積構造などの堆積学的特徴から、その化石群が原地性のものか、異地性のものか、あるいは両者の混合とすればどの個体か他からまぎれ込んだものか、などを区別し、原地性ないしは準原地性のもののみについて以後の作業を行うことにする。

このようにして原地性の化石群だけを問題にすると、化石群の内容は著しく単純になり、しかも各産地 (各化石群) の間で、種類-個体数構成がよく類似してることが多く、簡単な比較だけで産地ごとの化石群を統合することができるようになる。

一つの堆積盆地をこの方法で調べてみると、盆地内の特定の場所に、ある特定の種類-個体数構成をもつ化石

群がみられることがめずらしくない。このような化石群は、恐らく化石群集 (過去の生物群集の一部) と考えてさしつかえないものと思われる。

我が国ではおもにこのような立場—方法によって、化石群の解析や群集の記載が行われつつある。しかしその対象となっているのは、ほとんど新第三紀の貝化石に限られており、中新統下部の瑞浪層群 (糸魚川, 1960), 黒瀬谷層 (津田, 1960), 東印内層 (増田, 1966), 中新統上部~鮮新統の宮崎層群 (首藤, 1961), 阿武隈・北上山地西縁の中新・鮮新統 (鎮西, 1961, 鎮西・岩崎, 1967) などをその例にあげることができよう。これらの研究では、いずれも化石群構成種の特徴により、いくつかの群集* を識別し、その水平的あるいは層序的分布や岩相との関係を論じている。しかし、現状では致し方ないことであるが、研究者によって群集の把握のしかたもその内容もまちまちで、今後はそれらの整理・統一を行うことも必要であろう。

3. 群集認定にともなう問題

先に、化石群集認定への2つの方法について簡単に述べた。いずれの方法でも、その方法に特有の問題点がある。また、認定にともなって群集の内容の分析も行わなくてはならない。例えば、化石の原地性・異地性の区別から始めて群集認定を行う方法があると述べたが、この区別は実際にはなかなか困難な作業である。原地性異地性という言葉自体も、その内容は複雑である。ここではこのような問題について、ごく一般的に重要な点について、研究の現状を紹介しておくこととする。

化石の原地性の問題 原地性の化石ということ、化石となっている生物がかつて生息していた場所で生活時そのままの状態に保存されたもの (生没), という狭義のものに限定せず、生息場所からほとんど移動されずに保存されたものまでを含めて考えることとする。このような意味での原地性化石の認定にもいくつかの方法がある。

まず露頭における観察が重要視されるのは言うまでもない。生活時そのままの状態に化石となったことが立証あるいは推定されれば、それはもっとも確実に原地性と結論できる。これの判定には各個生態学の知識が活用されなければならない。特に現生生物における生活様式と形態との関係 (機能形態学) などの知識が有効となる。

* 我が国では、(化石) 群集をふつう assemblage とよんでいる。この語は community と異り、生態学的に厳密な定義のない語で、化石の場合のように生態学的な意義が十分に立証されない化石群をよぶのに好都合な語である。

生活位置で化石になったものの例としては、穿孔性二枚貝が自分の掘った穴の中で化石化しているもの、個体でまたは群体や礁をつくって基盤に付着したまま保存されているもの、例えば、*Ostrea* 堆や *Balanus* など、あるいは貝の地層中での含まれ方に特定の様式の認められるもの、などをあげることができよう。

これらほど積極的ではないが、死後移動した証拠の欠如している場合も、一般にはほぼ原地性と考えるべきである。例えば、泥岩中に大形の貝やウニなどが点々と含まれている場合、二枚貝の大部分が両殻そろって残っている場合などがそれである。また多少問題はあるが、巻貝や腕足貝の細かな表面形態がよく保存されている場合なども原地性判定の手がかりとなり得る。

なお、このような生活位置で化石として保存されているものは、それ自身各個古生態学的に極めて重要な研究対象で、古くから数多くの研究がある（我が国では例えば魚住・藤江、1956；糸魚川、1963など）。

次に、化石群を構成する個体の大きさの頻度分布など、簡単な統計的扱いから原地性異地性を区別する試みが行われている。個体の大きさの頻度分布は、原地性の化石群ならば、若い小型の個体が多く、大型になるに従って少くなるのに対し、運搬されたものならば、分級作用が働いてある大きさの個体が多く集まっているはずである、というのがこの方法の原理である。この方法が有効であるということは Boucot (1953) 以来 強調され (JOHNSON, 1960; FAGERSTROM, 1964など)、増田(1966)も東印内層の化石群を扱った際にこの方法を用いた。

大きさの頻度分布は、CRAIG & HALLAM (1963)、HALLAM (1967) などによると、主として成長率と死亡率で決り、運搬による分級作用はほとんど問題にならないという。従ってこの法だけで簡単に原地性異地性を判断することは危険であろう。

原地性・異地性の問題は、古生態学においては非常に基礎的で重要な問題に発展する。すなわち、生きている（或いは生きていた）群集と、古生態学で扱う化石群との関係を明らかにするという問題である。現実に調べることができるのは、生体→遺骸→化石という経過をへた結果物であって、それぞれの段階で破壊、分解、続成作用などの変化を受けてきている。我々はこれを逆にたどって元の生体群集に達することが必要となる。古生態学で扱うべき対象は、原地性の化石だけでなく、異地性のものも当然あるわけなので、これをどう扱うかという問題を解決しなくてはならない。

このような化石生成論では、現在のデータや実験が特

に重要となる。我が国では、波部(1956)を中心とする現在の内湾における遺骸群集の研究が著しい業績をあげている。波部によれば、内湾においては、遺骸群集はほとんどそのまま生体群集を代表していると考えて良いようである。また、水槽による貝殻の運搬の実験なども試みられている (NAGLE, 1967など)。

群集の構成内容の問題 化石群集を復元する際に、単にその種類構成を知るだけでなく、各種の個体数構成（あるいは量的、面積的な占有率）、形態変異や大きさの頻度分布、年令構成を知ることも必要なことである。これによってその化石群集の性格をより適確にとらえることができる。これらの特徴からその群集が形成されたときの古地理的な状態を推定することも可能となる。

これもなかなか面倒な問題を多く含んでいる。個体数構成にしても 従来普通に用いられてきた „abundant”, „common”, „rare” などの相対頻度 でなく 何らかの客観的表現をする必要がある。AGER (1963) はその方法として Quadrat 法（露頭の単位面積あたりの個体数）や Stretched line 法（地層断面に線を引き、線にかかる個体を数える）をあげている。また、CRAIG (1953) や生越 (1956) のように、一定体積の岩塊中に含まれる個体数を数える方法もある。いずれにせよその結果は、必ずしも生活当時の生息密度を直接示しているわけではない。

現世の遺骸群集の年令構成や、大きさの頻度分布については、CRAIG & HALLAM (1963)、CRAIG (1967) の調査がある。化石についてはその試みが始められた段階にあり、発表された論文は少い (BROADHURST, 1964など)。

4. 群集解析の現状

前節に例をあげたような、我が国の新第三系の大型化石を中心に行われてきた化石群集解析の成果を整理し、群集古生態学の現状の一例の紹介としたい。

まず、それぞれの化石群集の分布は、見かけ上、岩相の分布に支配されている。すなわち、群集によって含まれる岩相がほぼ決っている、ということが一般的に云えるようである。これは水平的分布だけでなく、層序的分布でも同様で、層準は異っても同じ岩相ならば同一または類似した群集が出現する。岩相が異れば含まれる化石も異なることは、従来も漠然とではあるが一般に認識されてきたことである。それを、化石群を群集という単位に整理することによって、より明確にすることができるようになったといえよう。またこのような結論は、ここで

述べたような化石群集解析法によらなくても、個々の種の分布と岩相の関係をくわしく追跡することから導くこともできる。

そのような研究の例として、新第三系より古い時代の化石を扱った、徳山 (1960)、速水 (1961) をあげることができる。徳山は大嶺炭田の三畳系平原層の貝類について、また速水は我が国各地のジュラ系に含まれる二枚貝類について、生相—岩相解析を行い、それぞれの種の分布や出現と岩相との間に著しい対応のあることを見出した。この両者の研究は、保存状態が不良で、地層の変位変形の大きい中生界の化石群についても、ここに述べたような群集解析が可能であることを示す資料を提供している。新第三紀より古い時代の古生態を扱ったものとしては、我が国では数少ない研究例である。

群集の分布が岩相の分布に支配されているという結論は、岩相を底質とおきかえれば、海洋生態学が得ている重要な結論の1つ (例えば堀越, 1962) と同じことになる。実際には底質自身が生物の分布を規定しているのか、或は底質分布を規定する水の流れ・深さ・地形などが生物分布を決定しているのか、場合によって異なり、この結論の意義は簡単ではない。

成果の第2として、新第三紀の特に内湾性の群集については、想定される湾内における化石群集の地理的 (水平的) 分布がかなり明瞭となった。湾奥の分級の悪い砂泥中には、Potamididae に属する *Batillaria* などの巻貝や二枚貝の *Anadara*, *Soletellina* を主とする群集、その外側 (海側) に *Ostrea* 堆、内湾の中央・主要部には、砂底の場合は *Dosinia* や *Anadara* その他各種の二枚貝の豊富な群集、細砂・泥底の場合には *Macomma* あるいは *Lucinoma* の群集がみられる。このような一般的な配列は、現在の内湾の群集組成と比較しても大きくない違いがなく、従ってほぼ正しいと考えて良さそうである。一つあるいは二つくらいの群集しか発見されないような地域でも、逆にこのモデルと比較することによって、その群集出現の意義をより明確にすることもできるかも知れない。

上に述べた群集の湾奥から湾央への水平的変化と同じような変化は、海進の初期の地層で、下から上へ向っての群集の垂直的变化でもみられることがめずらしくない。

首藤 (1957, '61) は、宮崎層群の研究で環境条件の地理的・時間的变化に対応する形態変異の存在を認め、それにもとずいて種の分化機構の議論を行った。これも、本稿で述べたような群集生態学的取扱いとは異ると

はいえ、大型化石の古生態学における成果の一つであるといえよう。

東北地方の東側、阿武隈・北上山地の西縁の新第三系には、軟体動物を主とする浅海性 (内湾) 動物群が大別して3層準にみられる (鎮西・岩崎, 1967)。各層準における動物群の群集構成とその水平的分布は、さきに述べた内湾の群集構成に細部の違いはあるがほぼ一致する。3層準間には、それぞれ対応する群集 (例えば *Dosinia* や *Anadara* の目立つ群集など) があり、同じような岩相の部分に分布する。ところがこの対応する群集は、属のレベルでは種類構成は同じであるが、種のレベルの構成ではそれぞれ独特である。このような現象は、現生の海洋生態学で地理的にへだたった群集間に認められている „平行群集 (parallel community)” の現象と同じと考えることができる。すなわち、現生生態学における地理的な平行群集に対して、同じ現象が時代的にも成立していることを示すものである。これも群集の時代的变化を追述しようという線にそった成果の一つである。

群集古生態学的な面を中心にした大型化石の古生態学研究の現状について、これまでに述べたことを整理すれば次の2点に要約されよう。

- 1) 化石群集をいかにして露頭で発見される化石から復元するか、その方法論を考える。あるいはまたそのための基礎的データとして、現生の遺骸群集の研究などが開始された。
- 2) 方法論やデータに不備があることは承知の上で、思考錯誤的に群集の復元を試み、まずそのような群集の分布を規定する要因を考えてみる。すなわち生態地理学的な面からの追求を開始した。この面の仕事は我が国では割によく行われ、興味あるデータが集積しつつある。

5. 群集古生態研究の当面の課題

これまでに述べたような古生態研究の群集生態学的な面での現状は、初めに述べた古生態研究のすじみちから見た場合、まず最初のステップにあるといえよう。古生態学の当面する課題はあまりにも多い。良い材料についてもっと資料を集めることは何よりもまず重要であろう。またそれと平行して、最近急速に開発が進みつつある地球化学的方法あるいは堆積学的方法を駆使して、環境の復元をより確実なものとしていくことも同様に重要であろう。そのほかに、現生生態学の成果をどのように導入できるかといった問題もある。この問題は、過去の生物群集構成要素のうち化石として保存されない部分の

復元や、復元された化石群集の生態的意義を考える上でどうしても現生の生態学の知識が必要となるため、つねに意識していなくてはならないことである。ここでは特にこの最後の問題についてふれてみたい。

現生生態学における個々のデータを古生態研究に直接利用することは、当然ながら大きな危険を含んでいる。単純な直接類推には限度があるし、循環論におちいる恐れもある。一般的には、生物界の生態的な原理は過去も現在も同じである、という斉一的な立場をとり、一般化された原理・通則、あるいは概念を利用していくようにしなくてはならないと考える。

群集古生態に向う1つの手段として、各個生態の研究は極めて重要である。このとき特に、現生種における機態形態と生態との間の一般通則を応用する方法が有効となるであろう。たとえば付着生活をする動物には、その形態にそれなりの共通した特徴がある。我々が必要とする知識はこの共通の特徴である。

現生の底棲生物群集で認められる「群集の平行現象」(THORSON, 1957)などは、古生態学への応用がきく一般通則の良い例であろう。前節にも述べたように、この現象は新第三紀までは多分確実に成立つ。もっと古い時代についても、一段一段古い地層にさかのぼってこのような「平行」関係にある群集を追跡することが可能であろう。

なお、過去の底棲群集構成要素のうちで化石として保存されない部分を復元するときの、もう一つの重要な手がかりは生痕である。生痕研究の重要さは今さら云うまでもない。この場合にも、生痕の形態と生物の生態との関係の一般的な原則を求めることが要求されるであろう。

6. 引用文献

- AGER, D. V. (1963), Principles of paleoecology, 371 p., McGraw-Hill Book Co., New York.
- BOUCOT, A. J. (1953), Life and death assemblages among fossils. *Amer. Jour. Sci.*, vol. 251, p. 25-40.
- BROADHURST, F. M. (1964), Some aspects of the palaeoecology of non-marine faunas and rates of sedimentation in the Lancashire Coal Measures. *Amer. Jour. Sci.*, vol. 262, p. 858-869.
- CHINZEI, K. (1961), Molluscan fauna of the Pliocene Sannohe Group of Northeast Honshu, Japan. 2. The faunule of the Togawa Formation. *Jour. Fac. Sci., Univ. Tokyo, ser. 2*, vol. 13, p. 81-131.
- CHINZEI, K. and IWASAKI, Y. (1967), Paleoecology of shallow sea molluscan faunas in the Neogene deposits of Northeast Honshu, Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, n. s.*, no. 67, p. 93-113.
- CRAIG, G. Y. (1953), The palaeoecology of the Top Hosie shale (Lower Carboniferous) at a locality near Kilsyth. *Quart. Jour. Geol. Soc. London*, vol. 110, p. 103-119.
- (1967), Size-frequency distributions of living and dead populations of pelecypods from Bimini, Bahamas, B. W. I. *Jour. Geol.*, vol. 75, p. 34-45.
- and HALLAM, A. (1963), Size-frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule*, and their palaeoecological significance. *Palaeont.*, vol. 6, p. 731-750.
- FAGERSTROM, J. A. (1964), Fossil communities in paleoecology; their recognition and significance. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, vol. 75, p. 1197-1216.
- ГЕККЕР, Р. Ф. (1957), Введение в Палеоэкологию. Госгеолтехиздат, Москва. (古生態学入門, 204 p., 市川輝雄・桑野幸夫訳, 築地書館, 1959, ほか仏英訳).
- 波部忠重 (1956), 内湾の貝類遺骸の研究. 京大理, 生理生態学研究業績, no. 77, p. 1-31.
- HALLAM, A. (1967), The interpretation of size-frequency distributions in molluscan death assemblages. *Palaeont.*, vol. 10, p. 25-42.
- HAYAMI, I. (1961), On the Jurassic pelecypod faunas in Japan. *Jour. Fac. Sci., Univ., Tokyo, Sec. 2*, vol. 13, p. 243-343.
- HEDGPETH, J. W. ed. (1957), Treatise on marine ecology and paleoecology. vol. 1. Ecology. *Geol. Soc. Amer. Mem.*, 67 (1), p. 1-1296.
- HORIKOSHI, M. (1962), Distribution of benthic organism and their remains at the entrance of Tokyo Bay, in relation to submarine topography, sediments and hydrography. *Nat. Sci. Rep., Ochanomizu Univ.*, vol. 13, p. 47-122.
- IMBRIE, J. and NEWELL, N. D. ed. (1964), Approaches to paleoecology. p. 1-432 p., *John Wiley and*

- Sons, Inc., New York.
- ITOIGAWA, J. (1961), Paleocological studies of the Miocene Mizunami Group, central Japan. *Jour. Earth Sci., Nagoya Univ.*, vol. 8, p. 246-300.
- (1963), Miocene rock-and wood-boring bivalves and their burrows from the Mizunami Group, central Japan. *Jour. Earth Sci., Nagoya Univ.*, vol. 11, p. 101-123.
- JOHNSON, R. G. (1960), Models and methods for analysis of the mode of formation of fossil assemblages. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, vol. 71, p. 1075-1086.
- (1962), Interspecific associations in Pennsylvanian fossil assemblages. *Jour. Geol.*, vol. 70, p. 32-55.
- LADD, H. S. ed. (1957), Treatise on marine ecology and paleoecology, vol. 2. Paleocology. *Geol. Soc. Amer., Mem.*, 67 (2), p. 1-1077.
- MASUDA, K. (1966), Molluscan fauna of the Higashi-Innai Formation of Noto Peninsula, Japan-1. A general consideration of the fauna. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan. n. s.*, no. 63, p. 261-293.
- NAGLE, J. S. (1967), Wave and current orientation of shells. *Jour. Sed. Petrol.*, vol. 37, p. 1124-1138.
- 生越 忠 (1956), いわゆる „西谷砂層” の一部から産する軟体動物化石の混合の型について. 石油技協誌, vol. 21, p. 34-44.
- 首藤次男 (1957), 化石貝類の多型現象と岩相分化 (種の分化に関する古生物学的例題—I). 地質雑, vol. 63, p. 565-585.
- (1957), 種の変異および分化と環境 (種の分化に関する古生物学的例題—II). 地質雑, vol. 63, p. 636-674.
- SHUTO, T. (1961), Palaeontological study of the Miyazaki Group. - A general account of the faunas - *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., ser. D*, vol. 10, p. 73-206.
- THORSON, G. (1957), Bottom communities (Sub-littoral or shallow shelf). in *Treatise on marine ecology and paleoecology*, vol. 1, *Geol. Soc. Amer., Mem.* 67 (1), p. 461-534.
- TOKUYAMA, A. (1960), On the bio-and litho-facies of the Hirabara Formation in Province of Nagato, West Japan. *Japan. Jour. Geol. Geogr.*, vol. 31, p. 185-200.
- TSUDA, K. (1960), Paleo-ecology of the Kurosedani fauna. *Jour. Fac. Sci., Niigata Univ., Ser. II*, vol. 3, p. 67-110.
- UOZUMI, S. and FUJIE, T. (1956), The sand-pipe, created by the pelecypods: *Platyodon nipponica* n. sp. and *Pholadidea (Penitella) kamakurensis* (YOKOYAMA). *Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. IV*, vol. 9, p. 351-369.

.....

Present State of Paleocological Research

— On the Aspect of Synecology based on Molluscan Data —

Kiyotaka CHINZEI, Tsugio SHUTO and Itaru HAYAMI

(Abstract)

The subjects of paleocological research have been found chiefly in the reconstruction of paleogeography or environment of the past through analogy between fossil and Recent forms. Paleocology, however, involves other aspect which deals with the interactions between the organisms and the surrounding environments of the past.

In the latter point of view, recognition of the

original assemblage or "community" of the past becomes one of the essential problems of paleosynecology. In this paper, the methods of recognition of "communities" of the past or "fossil communities" are briefly discussed, laying stress on the procedures based on the discrimination between the autochthonous and allochthonous occurrences of the fossils. The importance of

statistical treatments of fossil assemblages and of the studies of Recent thanatocoenoses are also noted in relation to the recognition of "fossil communities". Studies on geographic and stratigraphic distributions of molluscan assemblages

and the factors controlling their distributions are summarized with special emphasis on the present state of descriptions of the Japanese Neogene "fossil communities".

指 名 討 論

波 部 忠 重*

(1968年5月2日受理)

古生態学について考える前に、古生物学についての私の立場をまず述べておきたい。古生物学はもともと地史学と密接な関係のもとに発達してきた。しかし、古生物学は現生生物学とともに生物学を構成するものであるにかかわらず、今なお、地質学教室の中に置かれているように、現実には地質学に従属している感が深い。しかし、古生物は生物進化の事実を最も正しく表現しているのであるから、古生物学は生物の系統を知る上で最も重要な位置を占める科学である。現生生物学の系統学上の考察は、一見はなばなく見えるが現生生物から得られた事実を合理的に類推して体系づけたにすぎないのであるから、古生物学的事実に対しては極めて弱い立場にある。

ところで、古生態学は古生物の生活を研究する科学で、古生物がどのような環境の下に生活して、それが系統進化とどのような関係にあるかを明らかにするのが目的であると思うのであるが、古生物学と地史学との関係と同じように、ともすると古生態学が古地理学・古地形学に従属した学問の傾向をおび勝ちである。研究過程で古地理学・古地形学に貢献することはあってもそれが目的でないことをはっきり認識する必要がある。

鎮西・岩崎両氏が門ノ沢、仙台、棚倉等の化石群集を研究されて、それから当時の古地形に論及されている。それには現在の生物群集ないし遺骸群集とそれ等化石群集を対比して、その構成の類似性から古地形を判断する方法をとっておられるのは、古生態学の研究に重要な業績である。

現在に近い化石群集ほど、現在の遺骸群集と共通種が多いので正確に過去の環境を知ることができるが、時間的に隔るほど共通種が少なく困難となる。それで同属の種等、置き換った種で補うことになるが、置き換った種が現棲種と同じ環境を示すかについては、鎮西・岩崎両氏の研究でも、同属の別種が異なる環境を示す化石群集を構成しているのであるから、少なくとも形態的な根拠が必要である。そして、群集やそれ等の構成種と堆積環境を貫く法則性を追及し、古生態の内容を豊かにしなければならない。

さらに、群集の対比という生物尺度で古生物の生態をはかるのではなく、堆積物全体から古生態を判断するようになることが望ましい。

最後に上記と関係はないが、化石群集の研究で自生か他生かがいつも問題になるので一言そえたい。私はその種的生活圏の外へ遺骸が運搬された時を他生としている。もちろん圏内の移動もあると思うがその区別は困難である。沿岸帯では運搬作用の著しいことが多いが、30 m以深の海底では自生的のことが多い。特に鳴門や紀淡等の海峡のように運搬作用が著しいと考えられる海域でも、これに応じた生態のクチベニデ、モシオガイ等の貝が生息していて、生物的には自生的な面もあり粒度等物理的な結果から、遺骸堆積のすべてが他生であるとするのは早計に思えることが少なくない。

また、中海の夏季生物死圏でのアサリ殻の堆積のように、毎夏季、無酸素になって死滅するので常に小形個体の遺骸を自生堆積する特殊な現象もあって、アサリの別種ではない。

指 名 討 論

小 高 民 夫*

(1968年6月13日受理)

古生物学には、生物進化の追求をいう一面と、地史編纂の道具としての側面がある。又、古生態の研究にも、いくつかの面があり、古生物の生活様式を復元すること、生活条件、または非生物的古環境の復元といったようなことが含まれるが、これらは常に、古生物学の主たる側面である生物進化の追求ということと密着していなければならないと考える。

また、Uniformitarianism は、物理化学的には「現在は過去への鍵」として通用しうるかもしれないが、生物にとっては、今日はすでに昨日ではない。現在主義(actualism)の手法は必要ではあるが、それだけでは充分ではない。とくに、古生物の研究や、古環境の解析にあたっては、生態進化(ecogenesis)や、各生物にhabitの変遷があることを前提としなければならない。

たとえば、現在、リンコネラ科の腕足類はすべて海底に固着生活をいとなむ底棲生物とされているが、古生代のあるものは、海藻類に付着して浮遊したと考えざるを得ない産状を示すものもあるといわれている。

また、一般的に知られている例では、中生代、とくに、ユラ紀～白亜紀の三角介類、Astarte類、Pholadomya類の共存関係が、中生代では著しいが、新生代になると全く共存関係はなくなることである。現在では、三角介類は、Neotrigoniaとして、オーストラリア周辺の熱帯海域に、Astarteは北極海、太平洋・大西洋の北部に、またPholadomyaは中緯度地域の海にそれぞれ分かれてしまっている。

堆積物の性質から、あるいは、化石の産状から、類縁現生種と、著しく生活様式の異なった化石種を認識できる例もかなりあると思われる。

はじめに、古生態研究の一側面は、「生物進化の追求」と密着すべきであるとのべたが、これは生物が環境から、どのような影響をうけるかということ、必ずしも環境と生物進化の要因とか機構と結びつけようということではない。

かって、首藤(1957)は、宮崎層群の貝類化石群の研究から、種の分化に対する環境の役割をうきほりにした。

小高(1954, 1959)は、キリガイダマシ類の研究で、いくつかの系統を認めた。これらの系統の系統発生には、二つの様式がみられる。一つは、spiral sculptureの数の増加、二つは、spiral sculptureの数の減少によって表現されている。

今、二三の例をひろって、堆積物の性質で示される巨視的な環境と系統発生とを対応させてみたい。

裏日本油田地帯の*Turritella saishuensis*種群(Pliocene-Recent)(この種の系統発生はspiralの増加によって示される)では、堆積物の粗粒のものから細粒のものへ移行する際にspiralの増加が認められ、再び粗粒になると、さらにspiralが増加しているものである。

これとは逆に、南関東の*Turritella nipponica*種群の系統発生は、spiral sculptureの数の減少によって示されているが、この減少はやはり、堆積物が粗粒なものから細粒のものに移行するさいに引きおこされている。

しかしいずれの場合にも、垂直的に岩相が安定していると、spiral sculptureの数も安定していて、あまり変化をしないのである。

これらの例では、環境を単に堆積物の粒度組成のみで代表させてあるので、生物学的な法則性をみちびき出すには不十分であろう。

また、spiral sculptureそのものの、出現や発達の機構も明らかにされていないし、spiralの機能についても分っていないので、今、直ちに結論を引き出すことは、さしひかえなければならないが、環境解析が充分進展し、spiral sculptureにまつわる生理や、その機能が明らかにされるならば、環境の変化と*Turritella*類の進化とを結びつける一般法則も確立され、その基盤に立って、進化の要因の解明に近づくことができると確信する。

首藤次男(1957), 種の分化に関する古生物学的例題。

地質雑, vol. 63, no. 745, p. 565-585; *ibid*, no. 746, p. 636-647.

小高民夫, (1954), 秋田油田にみられる*Turritella*の個体発生と系統発生. 生物科学, 進化特集号, p. 35-39.

* 東北大学理学部地質学古生物学教室

T. KOTAKA, (1959), The Cenozoic Turritelidae of Japan. *Sci. Rep. Tohoku Univ., 2nd Ser.*, vol.

31, no. 2, p. 1-135.

質 疑

速水 格 (九大) : 機能形態の考察は各個生態ひいては進化の研究にも重要な意味を持つだろう。中生代のように古い時代の二枚貝では、現生種を含まないので、分類単位に応じた齊一的類推には限界がある。この場合、形態—生態の対応関係を現生二枚貝で知って、一般化された通則を適用していきたい。各個生態の考察には、一応分類・系統を離れて、生活様式をよく反映しているような形質(分類学的に重視されている形質とは限らない)に注目したい。古生物に見られる時間的な形態変化を本当に理解するには機能を知ることが重要であるように思われる。中生代には現在の海には類型の求められない二枚貝がある、厚歯二枚貝, *Posidonia*, *Daonella*, *Monotis*, *Inoceramus* などで、これらについてはさらに詳しい産状・形態の観察にもとづく研究が望まれよう。(以上図表により説明)。

大森昌徳 (東教大) : 1. 鎮西氏の図表にある「古生態系の進化」の内容についてご説明願いたい。2. 速水氏の numerical analysis では occurrence の事実にもとづいたタクソノミーと、生態型と機能形態を考慮に入れた場合のタクソノミーとの weight をどう考えておられるか。

鎮西清高 (東大) : 「進化」という語には広義狭義いろいろな使用方法がある。表中では「変化」という語でおきかえることも無理ではないような広い意味で用いた。生物の進化が環境と密接に関連しておこる以上、時代と共に環境が変化し、その環境の中で生活する生物も変化(進化)する。この意味で、環境—生物の一つの系(生態系)が時代と共に変化(進化)することを「古生態系の進化」と表現した。

速水 格 (九大) : Numerical analysis の方法についてどれが最適との結論はもっていない。軟体動物化石の群集の認定の場合全構成種の niche が同一であるわけではない。したがって棲息範囲が重複するところが多ければ一応相互にどのような関係があるかは別として assemblage として認定する考えにたっている。数量的な群集解析が、とくに現生種の直接的応用のきかない古い時代の化石を扱うテクニックとして重要であると思う。これには単に産出の有無を基礎として association

coefficient を求める方法と産出頻度を考慮に入れた correlation coefficient を求める方法がある。後者の場合、大型化石ではサンプリングと頻度の意味が問題になる。ただこのようにして認定される assemblage が実際の community にどれくらい近いものになるかは実情に応じて種々の検討を要するだろう(たとえば in-fauna と epifauna が同一の群集として認定されるような場合)。経験的な方法による結果と数量解析の間にもどどのような比重を置くかは資料によって変わるので一概にいうことは困難である。

氏家 宏 (国立科博) : Numerical analysis を用いる場合、データが正規分布を示すという前提条件が必要である。この分布を吟味する段階で、あらかじめ混合群集か否かをチェックできる。

金谷太郎 (東北大) : 生態系の進化に関して——現在、珪藻は陸水(淡水)・海水の生態系において、第一次生産者の一群としてきわめて重要な位置を占めている。ところで、珪藻が淡水に侵入したのは漸新世後期とされているが、そうだとすると、この時期において淡水の生態系の第一次生産者に新しい藻類が出現したことになる。このような現象を生態系の進化と呼んでよろしいのか或いは他に呼ぶとすればどう呼ぶのか桑野・鎮西・大森・徳田氏にうかがいたい。

桑野幸夫 (資源研) : 淡水珪藻フローラの出現に関して、金谷氏の問題の意味を誤解しているかも知れないが、1. “ecosystem” の進化はあると思う——生命の起源以来特定の段階で質と運動が変わってくるという意味で。2. 淡水珪藻フローラが新しく出現することと ecosystem 関係については、とくに意見はない。生物を主体と考えれば、新しい陸生フローラの発生ととらえればよいであろう。したがって、ecosystem と関連させて、特に必要とされる用語を、この出現したものについて持ちあわせていない。

鎮西清高 (東大) : 先刻大森氏の質問に答えた立場から云えば、今の珪藻の例は生態系の進化の一例である。

大森昌衛 (東教大) : 鎮西氏の意味では「古生態系の進化」のカテゴリーに入る。しかし徳田氏の説明した生態系とは別個のもので、われわれが古生態系という場合、生態系に paleo をつけたものではないのでは

ないかと思う。

徳田御稔（京大）： 大森氏が答えられたことと同じ。
新しい型の生物の侵入で、淡水の環境に変化がおこるこ
とを evolution of environment とよんでもよいが、

それを分析してゆけば環境が高度化・複雑化してゆく内
容としては生物的要素として種進化があることを見落す
ことができない。