

古生態と古環境——無脊椎動物を例として

糸魚川 淳 二*

I. はじめに

日本で古生態学が問題にされるようになったのは、1950年代の後半からである。Hekker (1957) の著書が、『古生態学入門』(市川・桑野訳, 1959)として出版され、アメリカ地質学会発行の、“Treatise on marine ecology and paleoecology” (Hedgpethおよび Ladd, ed., 1957) (2巻)が輸入された頃である。その後、Ager (1963) の“Principles of Paleoecology”を初め、多くの書物、論文が登場し、1965年には“Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology”が創刊された。そして現在まで古生物学の主要な分野の一つとして、世界的に多くの研究が行われている。

この分野での研究を続けてきて、古生態学とは何か、古生態と古環境との関係は?など、基本的な問題を含めて、疑問に思ったり考えたりしたことが多くある。現在の時点での問題点をさぐり、今後の研究の展望を試みたい。

II. 基本的な問題

まず初めに、古生態・古環境といわれることをどうとらえるか考えてみたい。現生生物学における生態学は、個体以上のレベルで、1) 生物の生活様式、2) 生物とその環境条件との交互作用、を明らかにすることを目的とする学問、とされている(井尻, 1972)。特に後者について、一つの系としてとらえ、生態系と呼び、その構造を説明することが行われている(図1)。

このことを古生物学に援用すると、古生態学は古生物と古環境の間の関係、すなわち、古生態系を明らかにする学問といえよう。しかし、概念としては成立するが、実際には多くの問題が残されている。

第1は、化石の不完全性の問題である。図1に示されるように、われわれが実際に対象とするものは、化石と地層(堆積岩)である。古生物-古環境の間の古生態系は、そのごく一部を、きわめてひずんだ形で化石-地層の中に残すに過ぎない。図中の波線で示されるように、化石生態系と古生態系との間には大きい断絶がある。地層-化石にもとづいて、古生態系の復元

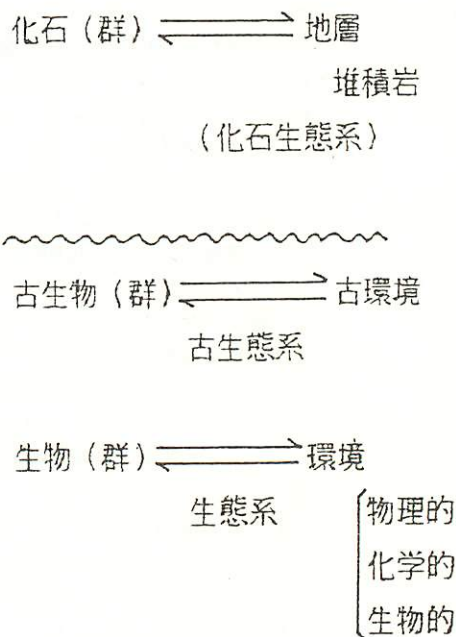


図1 基本的な考え方

をすることはきわめて難しいといわざるを得ない。

第2に、化石の産状の問題がある。いうまでもなく、古生態の議論をする場合には、対象とする化石が現地性でなければならない。しかし、化石はむしろ異地性の産状を示す場合が多く、これらの不完全な材料をどのように誤りなく扱うかの問題がある。さらに、化石がきわめて少ない、あるいは発見されない場合での対応をどうするかということもある。

第3には、古環境に関する情報が何によるか、ということがある。生態系の場合の物理的、化学的、生物的な、3つの環境要因は、測定・分析・調査などによって明らかにされる。化石-地層の場合、このような環境要因は本来地層の中に記録されているべきものであるが、実際には地層のもつ情報はきわめて少ない。岩質・組織・一次的な堆積構造などの堆積学からの、

Junji Itoigawa : Studies of paleoecology and paleoenvironment, with special reference to invertebrate fossils.

* 名古屋大学理学部地球科学教室

組成などの地球化学からの、アプローチができるのみである。これらのデータのみで、古環境を復元することは大変難しい。

むしろ、化石の方がより多くの情報を提供する。すなわち、組成(古生化学的アプローチ)、形態(機能形態学・比較形態学)、生態(比較古生態学)、産状(生痕化石・タフォノミー)などである。とくに、現生生物に対応を求め、齊一観にもとづく現在主義によっての比較は有用であり、普通に行われている。古生態といわれながら、実際は化石を材料とした古環境の復元の場合が多いのはこの故である。しかし、これは後で述べるような、いくつかの問題点を含んでいる。古生態と古環境の関係、循環論の問題である。

こうした考えを基本として、古生態・古環境研究のいくつかの実例を次に示すことにする。

III. 古生態・古環境研究の実例

1. 軟体動物群集

瑞浪層群(岐阜県瑞浪盆地、中新世前~中期)は多数の、そして多様な化石を含むが(糸魚川, 1989)、その中でも軟体動物は特に目立つものである。自生的産出が多く、水平的、垂直的に群集が変化するので、古生態・古環境研究の好材料である。属レベルでは現生と同じであり、種の間に対応するものがかなり認められるので、比較古生態の研究がしやすい。

42の群集が認められ(糸魚川ほか, 1981)、これにもとづいて、古環境の復元が行われている。とくに、古水温、古深度については精細になされている(糸魚川, 1986参照)。さらに、地層と関連させて、古地理図がえがかれている。6つの層準について、水陸分布、古地形(海の深さ、山地など)、底質、化石群集などが記入されている(柴田・糸魚川, 1980)。

これらの結果はさらに瀬戸内中新統に援用されて、いわゆる古瀬戸内海が復元されている(柴田・糸魚川, 1980)。

瀬戸内中新統は中新世前期~中期の地層であるが、その上部にある中新世中期の初め(16Ma頃)の層準には、熱帯系群集が存在する。とくに西部瀬戸内区の備北層群に多い。瀬戸内区のみならず、新潟県以西の日本海側の各地(富山県八尾、福井県鮎川・内浦、島根県益田など)を中心に見られる。この熱帯的古環境は、軟体動物の他、花粉、造礁サンゴなどによっても証拠づけられている。

瑞浪層群の軟体動物群集に始まる研究は古環境的な色彩が強いが、同時に、群集-古環境の関係が明らかにされていて、古生態-古環境の研究が表裏一体のものであることを示している。また、軟体動物という、一つのカテゴリだけのことでなく、地層や他の多くの

分類単位と関連させて総合したものであり、この分野での研究の1つのモデルとなるものであろう。

2. 生痕化石

瑞浪層群には、地層を3つにわけると2つの非整合があり、侵食面が見られる。そのそれぞれに、生痕化石が見られ、さらに、地層の層面にあるものを加えて、3つのタイプの生痕化石がある(糸魚川, 1986)(図2)。

タイプAは、明世累層の基底面に見られ、穿孔性二枚貝によるものである。a→b→cと、下位の土岐炭累層にアバットして行った海進のプロセスに伴って上位の層準となっている。糸魚川(1963), Itoigawa(1963)によれば、4種類の一次穿孔、2種類の二次穿孔、二重穿孔(2種類)、巣穴の侵食が見られる。

この場合は、生痕(巣穴)と、それをつくった穿孔性二枚貝類の関係が明らかにされており、古生態-古環境の両者がうまく結合されて解析された例である。個古生態学的であると同時に、他の軟体動物化石とも関連づけられて、群集古生態学的でもある。

タイプBは、生痕累層の基底面(現象としては明世累層狭間層の最上面)に見られる生痕で、生物起源と考えられるが、成因はよくわからない面がある。非整合のギャップの大きさが明らかになれば、推定の幅が狭まるが、現在は不明である。

タイプCは、各層の層面から下方にのびる巣穴で、凝灰岩層の下底からのものが明らかである。いわゆる生物攪乱層をつくり、巣穴の中に *Calianassa* sp. の鋏角が含まれていて、巣穴と生物体との関係を示唆している。

これらの3つのタイプの生痕化石は、相互に異なる条件下で生成されたもので、これらを比較検討することは、古環境復元の上でも重要である。同時に、体化石と生痕化石の両方に関連し、古生態を考えることもできる。とくにタイプAは、さまざまな情報をその中に含んでおり、古生態研究のすぐれた材料である。

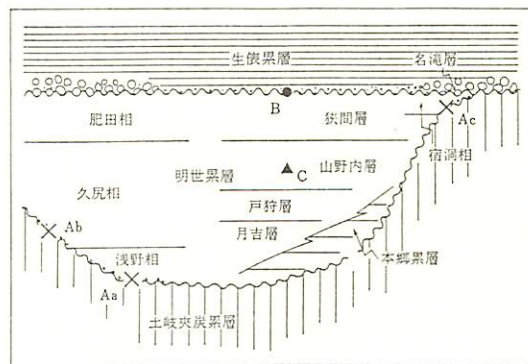


図2 瑞浪層群の生痕化石の層序(糸魚川, 1986, 一部改訂)

3. カキ類

カキ類は潮間帯～浅海帯最上部にすむ二枚貝類で、化石としてよく産出する。しばしば化石層をつくり、また、コロニーをつくることがある。よく知られている種類であるが、一方、付着性であることもあって形が不定であり、同定がしにくいので、くわしい研究がなされない場合も多い。

しかし、養殖されている種類が含まれていて、現生種についての多くの生態的データがあり、これを化石に援用することが可能である。たとえば、大山(1961)はその例である。Yonge (1960) の *Ostrea edulis* (ヨーロッパガキ) と *Crassostrea angulata* (ポルトガルガキ) および *C. virginia* (アメリカガキ) の比較も興味深い。

この比較を日本の中新世の *Crassostrea gravitesta* と“*Ostrea*” sp. に適用することができる。

明らかな古生態的な差が認められ、古環境にも表われている。瀬戸内区西部についてみると、連続する海域であるが、*C. gravitesta* は日本海側につながる水塊、“*O.*” sp. は太平洋側から水が流入する海域を示し、古生物地理的な差も認められる。一般にカキ類は多くの研究例があり、今後の古生態学・古環境学の重要な研究対象である。

	<i>C. gravitesta</i>	“ <i>O.</i> ” sp.
基質	泥岩～泥質砂岩	砂岩～礫岩
産状	層～礁をつくる 合殻が多い 自生的	層をつくる 破片が多い 他生的
古環境	汽水・泥底	海水・砂～ 礫～岩石底

4. 真珠化石

掛川層群産の真珠化石の研究 (Itoigawa *et al.*, 1981) は個古生態学的研究の好例である。産状が不明である点は別として、多様な手法を使用しての解析は、その実体を明らかにしたといえる。化石が生物学のレベルに近い所で研究できることを示したものの一つといえよう。この他、真珠化石に相当するものが二枚貝の内壁に発見されていて (糸魚川, 1986)、他の動物の寄生による病変の一種と考えられている。このような例は、古生態学からさらに、古病理学におよぶものである。

掛川のものに似た真円に近い真珠化石の例が、中新統備北層群から知られている (奥村ら, 1985)。前述のカキ *Crassostrea gravitesta* の殻内に含まれていて、産状ははっきりしている。真珠化石の微細構造は葉状構造であり、母貝である *C. gravitesta* の内層の貝殻構造

と一致している。このことは、掛川の例で、真珠が複合交差板構造をもつことから、その母貝として *Anadara satowi castellata* を推定したことを支持するものであろう。

5. *Astriclypeus*

瑞浪層群からは2種類の *Astriclypeus* を産する。*A. manni* と *A. manni minoensis* で、両種とも明世累層宿洞相から産出する。ただ、産地が異なり、前者は瑞浪市日吉町菅沼、後者は日吉町宿洞である。両産地では岩質が異なり、菅沼は粗粒砂岩～細礫岩、宿洞が中粒砂岩である。ともに *Miogyopsina* を多産するが、共存する軟体動物化石の構成は異なる。

Astriclypeus の両種の差は、歩帯の先端にあるマド (lunule) の形の違いである。*manni* が円形をもった楕円形であるのに対し、*manni minoensis* は細長くて槍先状になる。

このマド形の差は、この類のウニの古生態と関連させてとらえることができる。生息地でのもぐる運動 (逃避、食物をとるなど) が底質と関連していて、*manni* はより粗粒な底質に適応して、大きい円いマドをもつのであろうと推定される。

Astriclypeus は日本の中新統に比較的多産する種類なので、基質の粒度とマドの形の関係をより多くの事例についてチェックすれば、より確かなデータを得られるであろう。共産化石群集と関連させて比較することも必要である。

IV. 古生態・古環境研究についての問題点

1. 古生態系の復元

すでに述べたように、古生態系の復元はなかなか難しい。それではどのようにすればよいのだろうか。次のように考えられる。

- (1) 古生物の生活様式
- (2) 古環境条件
- (3) 両者の関係

を明らかにすることである。

(1)、(2)についてはすでに例をあげた。(3)については、生態系に対応する古生態系のレベルでとらえなくてもよい。ベースとなる情報は多い方がよいし、何に依存してもよい。地層、化石 (タクサを問わない) について、より多い資料を求めるべきである。

別な表現をすれば、古生態と古環境は裏腹の関係にあり、どちらの視点に立ってみるかの違いである。したがって、古環境復元としてとらえられる研究も、その中に古生態的な要素を内包しているといえる。

しかし、困難だからといって、古生態系の復元を初めから放棄することはない。可能な場合が必ずあるし、可能な限りのアプローチを試みるべきであろう。

2. 循環論の問題

古生態・古環境の研究で、しばしば問題になるのが、議論が循環論になってはいないか、ということである。地層に求められるデータが少ないために、化石に情報を求めて古環境を推定し、その条件の中で、古生態を論じることが生じるのである。

確かにこのような側面をもっているが、このことは、データの精度・量などを一段階上げて総合すれば、避けられると思われる。上に開いた螺旋形（殻口を上にもった巻貝形）における上下の2点を想定するとわかりやすい。この場合、地層や他のタクサについてのデータを増やすことが不可欠である。

3. 斉一観(説)と進化

歴史科学としての地球科学、とくに地質学の分野には、古くから斉一観(uniformitarianism)という命題がある。過去の地質現象は現在の自然現象と同じ作用で行われたとする考えで、これに基づいて、「現在は過去の鍵である」という、現在主義の考え方が生れている。確かに地球上における物理的・化学的な事象は基本的に変化がなく、このようにいえるだろう。生物についても、ある面でこの考え方を適用でき、現に、第三紀・第四紀の化石を扱う場合、これに基づくことは多い。古生態が変化しないという前提のもとに古環境の推定が行われている。

一方、生物進化も間違いなく存在する。化石の証拠はこのことを証明し、現在の多様な生物はそのことを裏付けている。進化を考えれば斉一観はなりたたなくなり、現在主義は適用できないことになる。

普通にみられる生物進化は系統上の問題であるが、生態に関しても同様なことがある。例えば、*Acesta goliath* (オオハネガイ) は現生種で、日本の第三系からも産出が知られている。現生では生息深度100~1390 mのデータがあるが、化石の場合、共産化石の大部分は浅海帯上部産である。このことは、産状も考慮しなければならないが、オオハネガイの生態が変化した可能性を示している。

それでは、斉一観と進化をどのようにとらえたらよいのだろうか、また、両者の接点をどのあたりに求めたらよいのだろうか。ケース・バイ・ケースであろうから、どちらか1つに立場を決めて考えるのではなく、柔軟にどちらかを選択し、また、調和させる必要がある。

生物のタクサ・形質にも、環境にも、変りやすいものとそうでないものがある。そのあたりを見極めることも重要である。

4. 生態学と古生態学

古生態学が生態学のレベルで論じられないとすると、生態学を古生態学とどのように関連させて考えたらよいのだろうか。

古生態学の概念は原則として生態学のそれと共通している。一方、地質学的時間の中でとらえるという、歴史科学的一面ももっている。そして、このことと関連して、両者の間に、ある種の断絶が生じているといえる。

このように考えれば、生態学の理論・方法は古生態学に援用できるはずである。現に、そのような立場に立った研究は多く行われている。また、現生動物の生態・形態・組織などについてのデータは、その多くを化石に適用できる。前項に述べたような注意は必要であるが、古生態学にとってきわめて有用である。軟体動物、生痕などはその典型的な例である。

古生態学は基本的に「時間的軸の中でとらえた生態学」と考えてよいだろう。

5. 今後の研究のあり方

古生態—古環境の研究は、時間的・空間的ひろがりも考慮して図3のようにまとめることができる。個体(種)、群集の両方のレベルで考えてよい。群集として扱う場合を説明すると、ある場に、ある群集がある。その群集と環境との関係は、古生態—古環境としてとらえられる。この群集を空間的なひろがりの中でみると、古生物地理—古地理の関係となる。

時間的な軸の中では、群集および古環境の変遷の形で表わされるが、群集を構成する種・属の系統発生もその中に認められる。かなり長い時間的なスケールで見ると、後者が表われてくるだろう。

これをさらに大きい視野でとらえると、生物進化—地史ということになる。古生物学的側面と地質学的側面を表わすが、ここでは古生態・古環境研究にとどまらず、古生物学・層序学・地質学・構造地質学に関わることになる。生物学や堆積学も無視できない分野である。

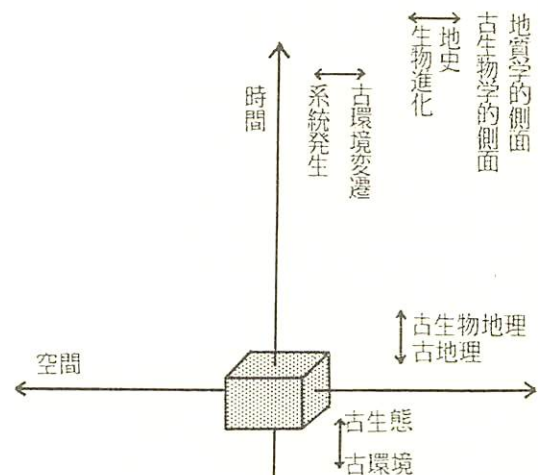


図3 古生態—古環境の今後の研究の方向

このような考えは徳田(1964)のいう古生態地理学と共通する面をもつ。古生態地理学は、「生物分布の生態的条件を過去の時代にまでさかのぼってしらべる学問」と規定されている。ある種がいる・いないだけでなく、繁栄の程度・繁栄の条件まで追求する、とされる。図3で示した考えと逆に、空間的分布を、古生態—古環境の点で見、その原因となった条件を知ろうとする立場である。

文 献

- Ager, D. V. (1963) *Principles of Paleocology*. McGraw Hill Book Co., Inc., 371p.
- Hedgpeth, J. W. (1957) Treatise on marine ecology and paleoecology, 1, Ecology. *Mem. Geol. Soc. America*, 67, 1296p.
- Hekker, R. Th. (1957) 古生態学入門. 市川輝雄・桑野幸夫訳, 築地書館, 1959 (東京), 204p.
- 井尻正二(1972) 古生物学汎論 (上, 下). 築地書館, 372p.
- 糸魚川淳二(1963) 中新世穿孔性貝類およびその生痕の化石. *地球科学*, no. 67, 1-12.
- Itoigawa, J. (1963) Miocene rock- and wood-boring bivalves and their burrows from the Mizunami Group, central Japan. *Jour. Earth Sci., Nagoya Univ.*, 11, 101-123.
- 糸魚川淳二(1986) 古生態学の実際. 森下 晶・糸魚川淳二, 図説古生態学, 朝倉書店, 31-165.
- (1989) 瑞浪層群の古生態学的意義. *日本ベントス研究会誌*, no. 37, 91-95.
- ・柴田 博・西本博行・奥村好次(1981, 1982) 瑞浪層群の化石 2, 軟体動物(貝類). *瑞浪市化石博専報*, no. 3-A, B. 53p., 330p.
- Itoigawa, J., Tomida, S., Matsuoka, K. and Ito, Y. (1981) Fossil pearl from the Pliocene Kakegawa Group, central Japan. *Bull. Mizunami Fossil Mus.*, no. 8, 71-76.
- Ladd, H. S. (1957) Treatise on marine ecology and paleoecology, 2, Paleocology. *Mem. Geol. Soc. America*, 67, 1077p.
- 奥村好次・山岡隆信・松岡敬二(1985) 広島県庄原市の備北層群産中新世真珠化石. *瑞浪市化石博専報*, no. 12, 205-207.
- 大山 桂(1961) 応用古生物学の資料としてのカキの生態. 横山次郎教授記念論集, 207-212.
- 柴田 博・糸魚川淳二(1980) 瀬戸内区の中新世古地理. 同上, no. 7, 1-49.
- 徳田御稔(1964) 生物学と古生物学の協力. 綜研「化石と微細構造の研究」連絡紙「Å」, no. 1, 2-3.
- Yonge, C.M. (1960) *Oysters*. Collins, London, 209p.