

後期古生代放散虫の系統古生物学研究の現状と問題

石賀 裕明*

1. はじめに

筆者は古生代とくにペルム紀～石炭紀放散虫の古生物学的研究をもとに放散虫にもとづく上部古生界の生層序の確立を目指している。化石放散虫(Polycystina と呼ばれる珪質の骨格あるいは殻をもつものが主体)は、層状チャートや珪質泥岩から多産する。化石の抽出に用いるこれらの岩石は、西南日本内帯の丹波帯—美濃帯といったB地帯群(市川, 1984)のジュラ系オリストストローム中に含まれるペルム系層状チャート

および舞鶴帯・秋吉帯などのA地帯群に含まれるペルム系砕屑岩を主とする(図1参照)。最近の外帯の黒瀬川構造帯周辺に分布する球磨層など、紡錘虫化石層序の確立された地層の検討を行なう機会を得ている(ISHIGA & MIYAMOTO, 1986)。筆者が特に注目している放散虫はAlbaillellaria と呼ばれる特徴的な形態をもつ放散虫であり、化石層序の確立は形態の差異にもとづく種の記載にはじまる。しかし、放散虫の発生については未だ十分な検討がなされておらず、分類

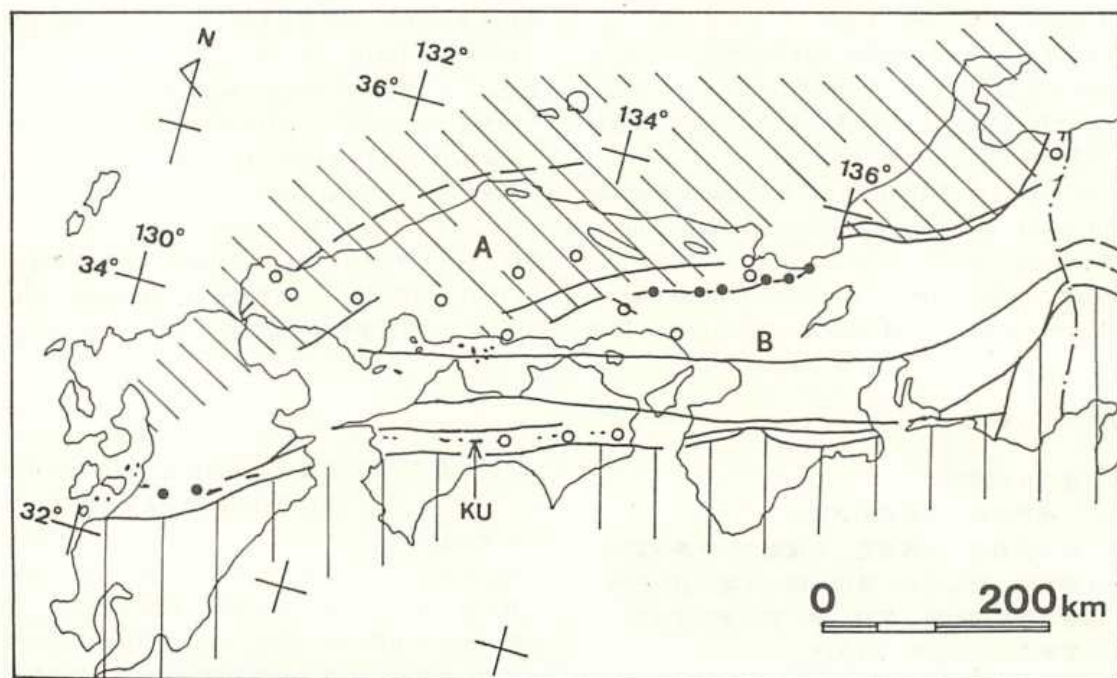


図1. 西南日本のA, B地帯群の分布を示す概略図および石炭紀もしくはペルム紀放散虫の産出地点を示す図(石賀, 1986より)。

○印 *Albaillellaria* の産出。●印 *Follicucullus bipartitus*—*F. charveti* 群集の産出地点。B地帯群については産地が多く省略した。

KU: 黒瀬川構造帯。

Hiroaki Ishiga: Phyletic lineage of Late Paleozoic radiolarians
status and problems of paleontological study.

* 島根大学理学部地質学教室

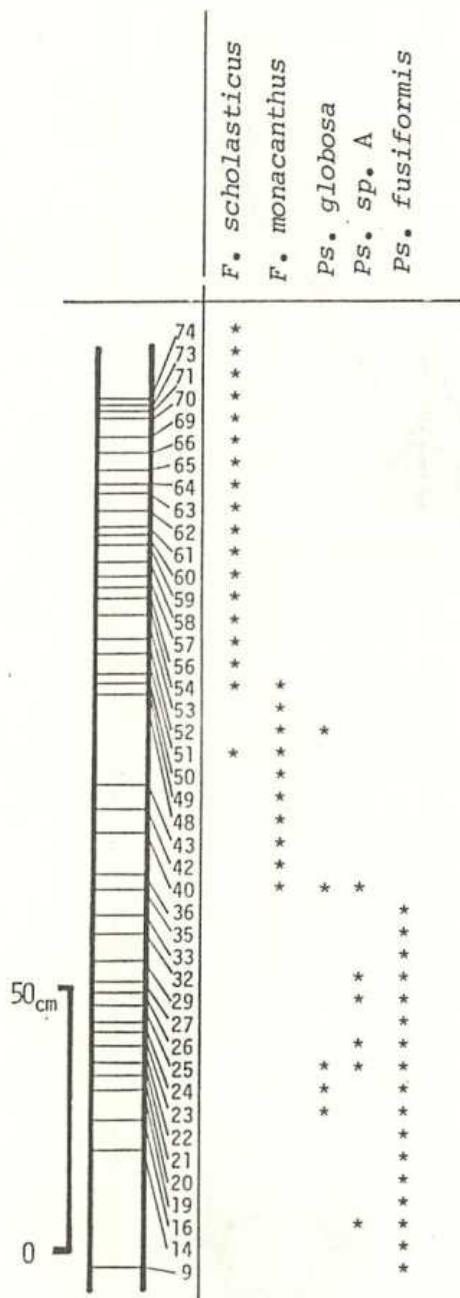


図2. 丹波帯の層状チャート中における Alibaillellaria 放散虫の垂直変化 (本文参照)。

の基準を殻内部の骨格構造に求める場合や、殻の外部形態に重点を置く場合など研究者間の立場は異なる。本論では後期古生代 Alibaillellaria にもとづく化石層序を簡単に説明し、系統を組み立てる際に筆者の直面している問題を紹介する。諸賢の御批判、御意見をいただければ幸である。

2. 放散虫生層序について

丹波帯—美濃帯に分布する上部古生界の層状チャートはジュラ系砂岩層中にオリストリスとして産するため、泥岩中の数層準に含まれる層状チャート岩体から発見される放散虫の新旧を云々することは意味がない。筆者は付加体を主とする地層からなる地帯において産出化石の垂直分布を調べる方法として、層状チャートの“単層おろし”(単層ごとの検討)を行ってきた。これは学生時代に京都教育大学井本伸広先生から教示いただき、共同で研究を進めてきた方法である。ある一連の露頭内において層理の乱れが少なく、断層のない部分について、層状チャートの珪質部の1枚1枚を採集し、その中に含まれる放散虫を調べるというものである。採集した層状チャートは層理面に平行に研磨し、フッ化水素酸(5~10%)で処理をした後に腐蝕面上の放散虫を双眼実体顕微鏡下で観察し、各種の産出層準を検討する。

従ってこの方法では、種々の地域から得られた放散虫群集に比べ検討された放散虫群集は同一の海洋地域に堆積した群集の垂直変化をみることになる。層状チャートや珪質岩は遠洋性堆積物が多く、堆積速度が遅いこと(1 cm/1000年程度)や堆積環境の変化が少なかったことから化石群集の解析や系統の解明にとっては適切な素材を与えるものである。図2に示すのは丹波帯のペルム系中部—上部の層状チャート層で検討された放散虫の垂直変化の一例である。ここでは *Pseudoalibaillella* 属から *Follicucullus* 属の2属の放散虫の遷移がみられ、それらの種の形態の変化から後に示す(図6) *Follicucullus* 属の系統を考えた。化石層序の上からは *F. monacanthus* の最初の出現・消滅などが重要な時間面となり、上部石炭系—ペルム系については13化帯を設定している(ISHIGA et al. 1982 b; 石賀, 1986参照)。次に古生代の Alibaillellaria についてその形態の特徴と系統について簡単に説明する。

3. 後期古生代放散虫 Alibaillellaria について

Alibaillellaria は上部デボン系—ペルム系からの報告があり、1つの放散虫群集の中で占める産出頻度は一般に1割以下と低い。形態の特徴はa, b, iの3本の基本骨格からなり bilateral な対称性をもつ。また、3本の骨格のうち、a, b 2本が殻につつまれることがある。筆者なりにこれまでに報告されている属についての大まかな形態の変化についてまとめると図3のようになる。ここに示されるように、*Alibaillella* 属から *Pseudoalibaillella* 属については3本の骨格のうちのiの骨格が欠損するとともに、a, b 2本をおおう殻が imperforate なものとなり殻表面がなめらかなものに変化している。a, b 2本の骨格をつなぐし骨格は3の

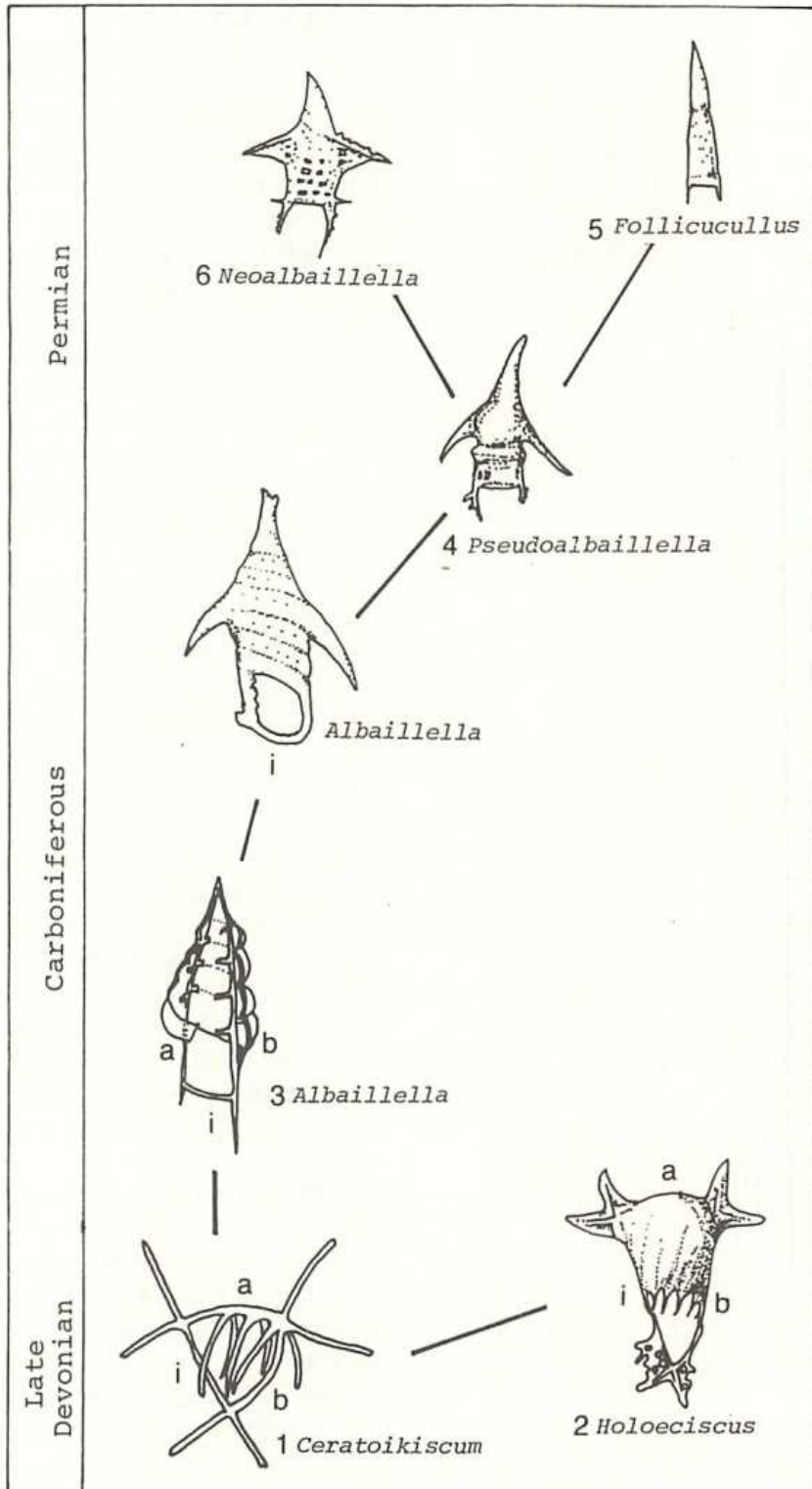


図3. 後期古生代を主とする *Alibaillellaria* の諸属の形態の変化を示す図。1, 2は Foreman (1963), 3は HOLDSWORTH (1969), 3'は WON-MOON-ZOO (1983)の図から作成。

図4. ペルム紀の
Pseudoalbaillella
*scalprata*の3つの
morphotypeの計
測値を示すダイ
アグラムの一例。
ISHIGA (1983) よ
り。

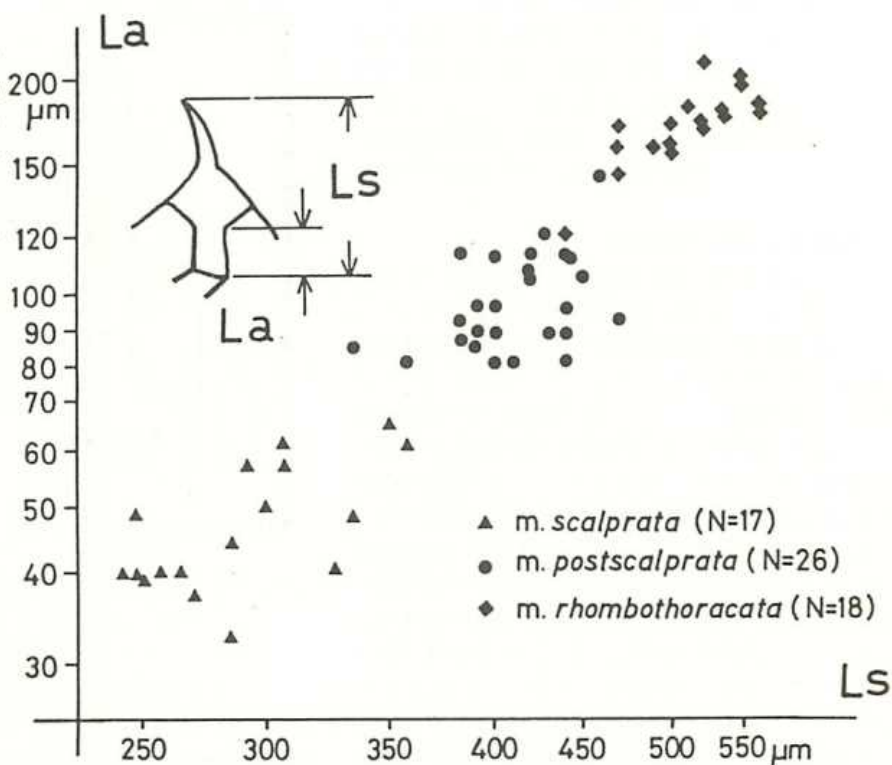
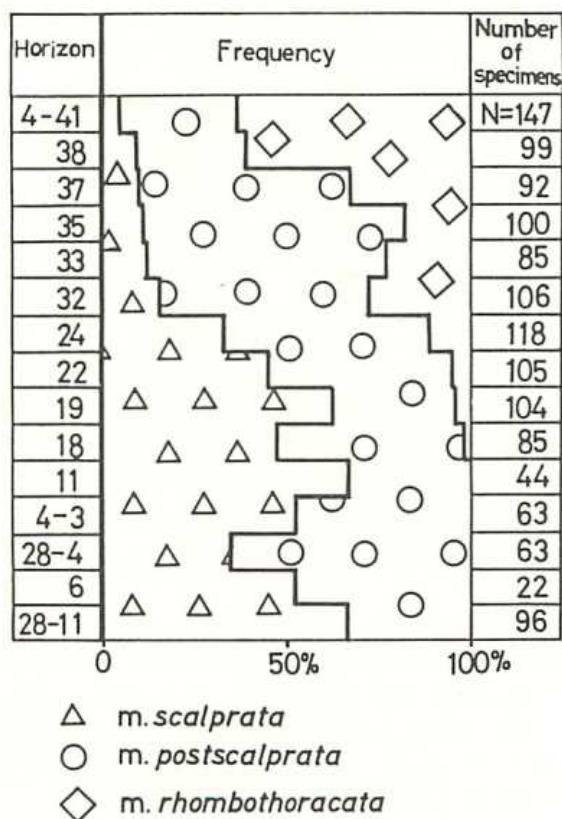


図5. 図4の放散虫に
ついての産出頻
度分布を層状チ
ャート約2mに
ついて検討した
例。出典は図4
と同じ。



Albaillella 属では特有のものであり H-frame と呼ばれている。この H-frame は石炭紀後期以降の *Albaillellaria* には全く認められないものである。一方、殻構造の特徴はペルム紀後期の 6 の *Neoalbaillella* 属においては全く変化しており、a, b 両骨格をつなぐ環状の骨格を perforated な殻がおおうようになっている。4 から 6 への変化はここで示す *Albaillellaria* の中で最も顕著なものであり、6 の属に含まれる放散虫は中生代以降の *Nassellaria* の先祖と考える研究者も多い。

4. ペルム紀放散虫 *Pseudoalbaillella* の形態変化

筆者はかつて *Pseudoalbaillella* 属放散虫のある種 (*Ps. scalprata*) について形態変化を調べこの種に含まれる 3 つの morphotype の垂直分布を検討した (ISHIGA, 1983)。検討を行なったのは丹波帯、兵庫県篠山盆地北部に分布する層状チャートの厚さ約 2 m の部分である。3 つの morphotype の形態変化を計測に基づき検討したところ、これら 3 者は不連続変異を示し (図 4)、図 5 に示すように最初に出現したものは次第に頻度を減ずるのに対し、最後に出現したものは時間とともに増加することが明らかにされた。

これらの 3 つの morphotype は同一露頭の連続した層序をもつ層状チャートから得られたものであり、一種内の形態の変化として考えると、連水 (1973) の

指摘する自然選択による表現型の頻度変化についての理論的モデルの評価に役立つものと思える。化石記録は不十分なものが多く現在の地層中のものが過去の群集をすべて保存しているとは言い難いが、ここで扱った放散虫という珪質の殻をもつ微化石は進化古生物学が提示するモデルの検証に用いることが可能と考える。

5. 放散虫の系統と古生物相

ペルム紀放散虫の研究はB地帯群が主体であったため、層状チャート層における研究が中心であったが、最近ではA地帯群やB地帯群中でも黒瀬川構造帯周辺の碎屑岩層の検討も進んできた。その結果、ペルム紀古世～中世の群集については前者地域および後者地域から産出する群集は一般に種構成がよく類似し精度の高い対比が行なえる。それに対し、ペルム紀新世前期の *Follicucullus* 属放散虫については、A地帯群の超丹波帯および黒瀬川構造帯の放散虫群集 (*F. bipartitus*—*F. charveti* 群集)は、同時代と思われるB地帯群の放散虫群集 (*F. scholasticus* 群集)とは主な構成種が異なっている。石賀 (1986) は *Follicucullus* 属放散虫の形態、垂直変化、分布状況を考慮してペルム紀新世前期のこの2群集について、碎屑岩相と層状チャート相の両相においてこの属は異なる系統進化をした可能性があると考えた (図6)。それは黒瀬川構造帯がB地帯群に含まれており、ペルム紀新世にA地帯群と同じ古生物地理区をなしていたとは考え難いためであった。*Follicucullus* も他の *Polycystine* と同様に浮遊性であると思われるが、このような岩相 (堆積物) によって産出群集が異なるのは何故か。ここ2～3年筆者の頭を悩ませている大きな問題である。とくに、*F. bipartitus* に見られる頂部を大きく屈曲させる形質はより新しい時代の *Neobaillella* 属放散虫にも種分化が進むにつれて現われる形質である (ISHIGA *et al.*, 1982a) ところから、この形質の形態変化への影響が何に起因して強く表われるのか今後の究明課題である。

6. おわりに

筆者はここで述べたように放散虫化石の形態 (変化) と産出順序を調べ、生物間の類似の程度と系統的系列 (種の分岐順序) を明らかにするよう試みている。進化的分類学の立場に立つこの研究の基礎は生層序 (の対比)、古生物地理その他の研究の実践において有効であるかどうかといった問題に大きくかかわっている。個人的には研究の当初のテーマは西南日本内帯の中・古生界層序の確立と発達史の解明にあり、放散虫以外の化石を産しない地層 (泥岩、層状チャート) の年代決定にあった。放散虫層序は当時は中生代ジュラ紀以前のものについてはほとんど研究がなされておらず放散

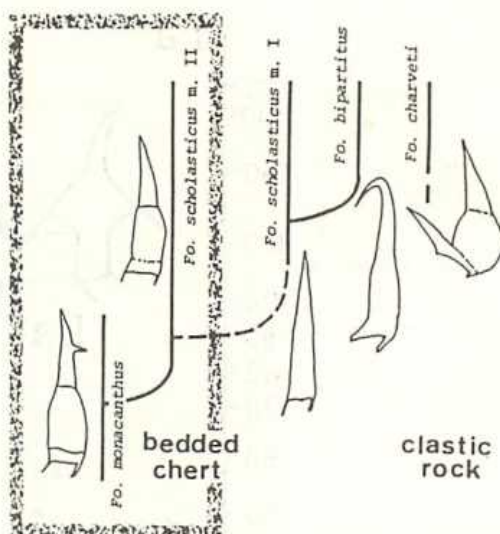


図6. A地帯群およびB地帯群黒瀬川構造帯の碎屑岩層とB地帯群中の層状チャート層におけるペルム紀後期の *Follicucullus* 属の系統をまとめた図。石賀 (1986) より。

虫による年代尺度を作ることから始まった。古生代、とくにペルム紀を扱い、前述の方法によって化石の研究を行なったため、特徴的な形態をもつとともに形態変化の早い *Albaillellaria* に注目した。化石はここではほとんど種名をもたない年代記号として扱われており、その反省から化石記録から仮説を検証しようという試みを始めたのが、本論で紹介した種内変異を調べた研究であった。筆者はいつのころからか慣習的分類学の立場に立って研究を進めているが、記載的事実を自然分類体系の解明の第一歩として、生物群の系統発生の構築のために役立てることを願っている。それは、現在行なっている研究からは放散虫の体系を組み立てることは出来ても、確証はされないためであり、どこかに曖昧さが残されているからである。

最後に、本稿をまとめるにあたり、大阪市立大学八尾昭氏、上田恵介氏には筆者の研究について御意見をいただいた。また、この機会を与えて下さり、分類学について自らの研究をふり返る契機を得たことを化石研究会会誌編集委員会の方々に感謝致します。

文 献

- FOREMAN H.P. (1963) Upper Devonian radiolaria from the Huron member of the Ohio shale. *Micropaleontology*, 9, 267-304.
- 速水 格 (1973) 化石帯の進化学的解釈。地質雑, 79, 219-235。

- HOLDSWORTH, B.K. (1969) Namurian radiolaria of the genus *Ceratoikiscum* from Staffordshire and Derbyshire, England. *Micropaleontology*, 15, 221-229.
- 市川浩一郎 (1984) 東アジアの基盤構成の発展 I. 藤田和夫編著, アジアの変動帯, 223-238. 海文堂 東京.
- 石賀裕明 (1986) 日本の石炭系—ペルム系 紀放散虫化石層序 とくにペルム紀新世の *Follicucullus* 属放散虫の分布と系統について. 大阪化石研究会誌 特別号 [NOM.Sp.Vol.], no. 7, 1-8.
- ISHIGA, H. (1983) Morphological change in the Permian radiolaria *Pseudoalibaillella scalprata* in Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*. N.S. no. 129, 1-9.
- , KITO, T. and IMOTO, N. (1982a) Late Permian radiolarian assemblages in the Tamba district and adjacent area, Southwest Japan. "Earth Sci." (*Chikyu Kagaku*), 36, 10-22.
- , — and — (1982b) Permian radiolarian biostratigraphy. *News of Osaka Micropaleontologist Sp. Vol.*, 5, 17-26.
- , and MIYAMOTO, T. (1986): *Follicucullus* (radiolaria) from Upper Permian Kuma Formation, Kyushu, Southwest Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan*, N.S. no. 141.
- WON-MOON-ZOO (1983) Radiolarien aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges (Deutschland). *Palaeontographica Abt. A*, 182, 116-175.

◆論文紹介◆

鼻中隔の成立と鼻中隔彎曲の成因について——「進化による矛盾説」の提唱——

高橋 良

耳鼻咽喉科展望, 29巻2号補冊, 93-216, 1986.

現代人の鼻中隔彎曲の原因を解明するために、鼻中隔について比較解剖学的に検討し、系統発生的な考察を行っている。

鼻中隔は、原猿類のインドリでは100%が垂直(正常)であるが、レムールではわずかに彎曲したものがみられるようになり、広鼻猿類、狭鼻猿類、類人猿になるにしたがって彎曲したものが増加し、現代人では垂直なものがわずかに3.1%で、他はすべて彎曲していた、という。これは、現代人の鼻中隔が哺乳類一般からみれば“異常の集まり”であるという点で、歯のエナメル突起やエナメル滴にも共通し、興味深い。

以上の結果から、ヒトへの進化の過程で、脳頭蓋が拡大し、逆に顔面頭蓋が縮小したため、その皺寄せとして鼻中隔が彎曲するようになった、と推定している。また、これは旧人段階から新人段階への移行期以降に急増したと推定している。

現代人での現象を正しく理解するために、比較解剖学的に、また系統発生的に検討している点は高く評価されるものと思われるが、初期哺乳類から現代人までの系統発生における変化を一連と考えて良いのかど

うか多少疑問をもった。というのは、口腔領域の変化では、猿人までの変化と原人以降の変化は質的に異なるとされるからである。猿人までは脳頭蓋が拡大し、顔面頭蓋が相対的に縮小しても、大臼歯の形態などは複雑化し、全体的な咀嚼能力は減少したとは思われない。これに対して、原人以降では大臼歯の形態も単純化・不規則化し、智歯の先天的欠如もみられるようになり、咀嚼機能が退化したものと思われる。

「人体は見かけの調和や統一にもかかわらず、その内実は新旧の進化のせり合う渾沌あるいはモザイク状態とみるのが科学的な見方であって、この相関の法則の解釈は、新しく成立した器官や組織による機構が主導性をもって他の器官に影響を及ぼし、この影響を受けた他の器官を新しく作り変えると共に場合によっては退化させてゆくという関係がみられる」という井尻会員の記述を引用し、脳頭蓋が拡大したために(大脳が発達したために)鼻中隔彎曲が増加した(鼻腔の疾患が増加した)というのは、「進化の陰の矛盾」と表現して良いのではないかと述べている。

鼻中隔に対する口腔領域の退化の影響は少ないのかもしれないが、万が一、原人以降の口腔領域の退化が鼻中隔彎曲に関連しているとすれば、「進化による矛盾説」は再検討を要する、と思われる。

最後に、この論文を教えていただいた井尻会員にお礼申しあげます。

(高橋正志)