

後期三疊紀二枚貝 *Monotis* の古生物学的意義

その2—南部北上山地の材料を例として

安 藤 寿 男¹⁾

Paleontological significance of late Triassic Bivalve *Monotis*
Part II: In the case of materials from the Southern Kitakami
Mountains, Northeast Japan

Hisao Ando¹⁾

Abstract Following a review of previous works in part I, some results of my observations on the *Monotis* samples from the Saragai Group of the Southern Kitakami Mountains, Northeast Japan are presented here. It is concerned with the mode of occurrence, zonation, growth pattern, morphological changes and evolution.

The mode of fossil occurrence of *Monotis* observed in the Saragai Group is very different from that of ordinary bivalves. Though no positive evidence has been known in the field, *Monotis* seems to have had peculiar mode of life, probably epibenthic one attached to seaweeds on a considerably shallow sea floor. On the basis of the population samples from the typical Shirayama-zawa section of the Saragazaka Formation, the upper unit of the group, three species and a subspecies are recognized, indicating four *Monotis* zones. They are *M. scutiformis*, *M. ochotica densistriata*, *M. ochotica ochotica*, and *M. zabaikalica* in upward sequence. Nearly all specimens from one horizon belong to a single species. Individual relative growth in *M. zabaikalica* and average growth in all the species show that no abrupt change in shell form occurs throughout growth after younger stage than 5 mm in length. The number of radial ribs of the genus *Monotis* decreases in upward sequence. Even within a single species, it decreases gradually in *M. ochotica* and rapidly in *M. zabaikalica*. This chronological change suggests an evolutionary lineage from *M. scutiformis* to *M. zabaikalica* through *M. ochotica*.

はじめに

その1では *Monotis*についていくつかの側面から今までの研究例や研究史をまとめた。その2ではこの研究史を踏まえた上で著者が南部北上山地、特に歌津地域の材料で行なってきたこれまでの研究結果を要約する。後期三疊紀皿貝階の模式地であり、市川(1954)が *Monotis*の分帶を論じた歌津地域は地質構造が単純で化石の変形が少なく保存も比較的良好なことから、その1で述べた問題点を検討するのにふさわしいフィールドと考える。そこで本地域の地質調査結果・標本の解析から、*Monotis*の産状、産出種と化石帶、成長様式、形態変化と進化等を予察的に考察する。

地質概説

南部北上山地の上部三疊紀皿貝層群が分布する5つの地域のうち、*Monotis*を多産する歌津地域では本層群は向斜の東翼にのみ帶状に分布する(図1)。皿貝層群は中・下部三疊系稻井層群に傾斜不整合でのり、下部ジュラ系志津川層群に軽微な平行不整合で覆われる。小貫・坂東(1958)は本地域の皿貝層群の下部と上部をそれぞれ新館層、長ノ森層と呼んだが、著者は歌津地域を模式地として、それぞれ平松層、皿貝坂層と呼ぶ(安藤、1982)。

下部の平松層は宮城県本吉郡歌津町平松を模式地とし、塊状の中～粗粒長石質砂岩を主体とする。上部に炭質泥岩や白色凝灰岩を頻繁にはさむが連続性は悪い。炭質泥岩の層厚は数cmのものから最大は10mに及ぶ。凝灰岩は少なくとも10枚認められ、層厚は30cm未満が殆どであるが数mに達するものもある。

¹⁾ 東京大学理学部地質学教室

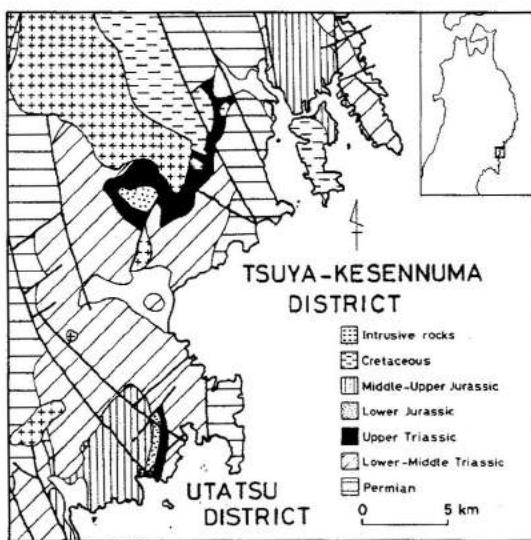


図1 南部北上山地歌津地域及び津谷一気仙沼地域の上部三疊系皿貝層群の分布。小貫他(1981)を改作

Fig. 1 Distribution of the Upper Triassic Saragai Group in the Utatsu district and the Tsuya-Kesennuma district of the Southern Kitakami Mountains

る。本層からは植物片以外の化石はなく、恐らく陸成～半海成と思われる。

上部層の皿貝坂層は歌津町皿貝坂（国道45号線沿い）付近を模式とする。塊状～層状の石質～長石質、中～粗粒砂岩及び砂質泥岩を主とする地層である（図2）。最下部は *Oxytoma*, *Tosapecten* を含む厚層3mの暗灰色泥岩に始まるが、一般に粗粒砂岩が卓越する。*Monotis* は、黒色～灰色泥岩の円礫を礫として含む砂質礫岩の上位から本層の最上部に至るまで多くの層準に多産する。最下部の砂岩の上位には20～40mの暗灰色砂質泥岩、20～150cmの中粒砂岩と数cm以内の砂質泥岩薄層との互層（30m）、数mの暗灰色泥岩、約30mの塊状粗粒～中粒砂岩が続く。そして最上部は1～2mの海緑石を含む暗灰色～帶緑暗灰色砂質泥岩で終わり、下部ジュラ系志津川層群基ノ浜層の基底レキ岩が軽微な侵食面をもつてゐる。本層の砂岩は平松層のそれと異なり、一般に酸性～中性の火山岩岩片、泥岩片、雲母を多く含む石質～長石質で、淘汰も比較的悪い。本層は浅海成の堆積物であろう。

産 状

従来 *Monotis* の層序分布や分带には多くの注意が払われてきたが、地層中の殻の産状については必ずしも十分な観察がされていない。*Monotis* の殻がど

のように地層中に含まれているかは、直接堆積環境や死後移動の推定の手がかりになるばかりでなく、*Monotis* の古生態を解明する一つの鍵となろう。そこで上記の点に注目した観察の結果、歌津地域及び津谷・気仙沼地域では以下のようないくつかの特徴が認められた。

1) 極端に排他的な産状をし、monospecificなアウナを形成する。通常は單一の地層中の化石個体数の99%以上が *Monotis* から成る。ごくまれに *Halobia*, *Oxytoma* 等の濾過食性のエピファウナや *Palaeoneilo* のような泥食性 (?) のインファウナの二枚貝の他に *Arcestes*, *Rhacophyllites* 等のアンモナイト、腕足類、ウミユリの茎板が見出される。

2) 泥岩中では層準により幾分密集度の違いがあるが、どの層準にも比較的多く産する。一方砂岩中では化石を殆ど含まない部分に、しばしば散在する部分がはさまれ、時折り層厚50cm内外の顕著な密集層を伴う。

3) 様々な粒度の碎屑岩に産出し、粗～中粒砂岩にも完全な個体が破片と共に密集する。

4) 殆どの個体は離弁しており、ごく稀に合弁の個体がある。

5) 特に中粒砂岩層では殻が重なり合う程密集した顕著な化石層がある。このような密集層で、左殻と右殻の個数や凸側を上にするものと下にするものの個数を統計的に調べると、左殻で凸側を下にしたもののが優勢の傾向がある（表1）。しかし殻が散在する程度の中～細粒砂岩や泥岩では、逆に凸側を上にしたもののが優勢で、左右殻の殻比は1:1に近い。

6) 砂質泥岩や細粒砂岩上ではしばしば離弁した数10個の殻が層理面上に密集したパッチを成し、こうしたパッチが散在した化石層をつくることがある。

7) 殻の腹縁が欠けた殻が多い。

8) 圧密による二次変形は砂岩中より泥岩の方が顕著である。

以上のように皿貝層群の *Monotis* は自生の産状を示すことがなく、ある程度は死後移動を受けて堆積したことは間違いない。*Monotis* の殻は0.5mm以下と極めて薄質であるために、二次変形を受け易く、現生の *Palliolium* のように殻の腹縁が欠け易いことは当然であろう。また *Monotis* の背縁に歯がなく韌帯窓も小さいことから、もともと離弁し易かったと思われる。だから泥岩層の密集層でも合弁個体が殆ど産出しないのである。しかし堆積物の粒度によって左殻・右殻比や殻の凸側の上下比が特定する傾向があり、殻の厚さを考慮すると、堆積物の粒度によって殻の堆積様式に違いがあった可能性がある。

また *Halobia*, *Daonella*, *Bositra* のような二枚貝では合弁の殻が開いた状態 (valves-open position)

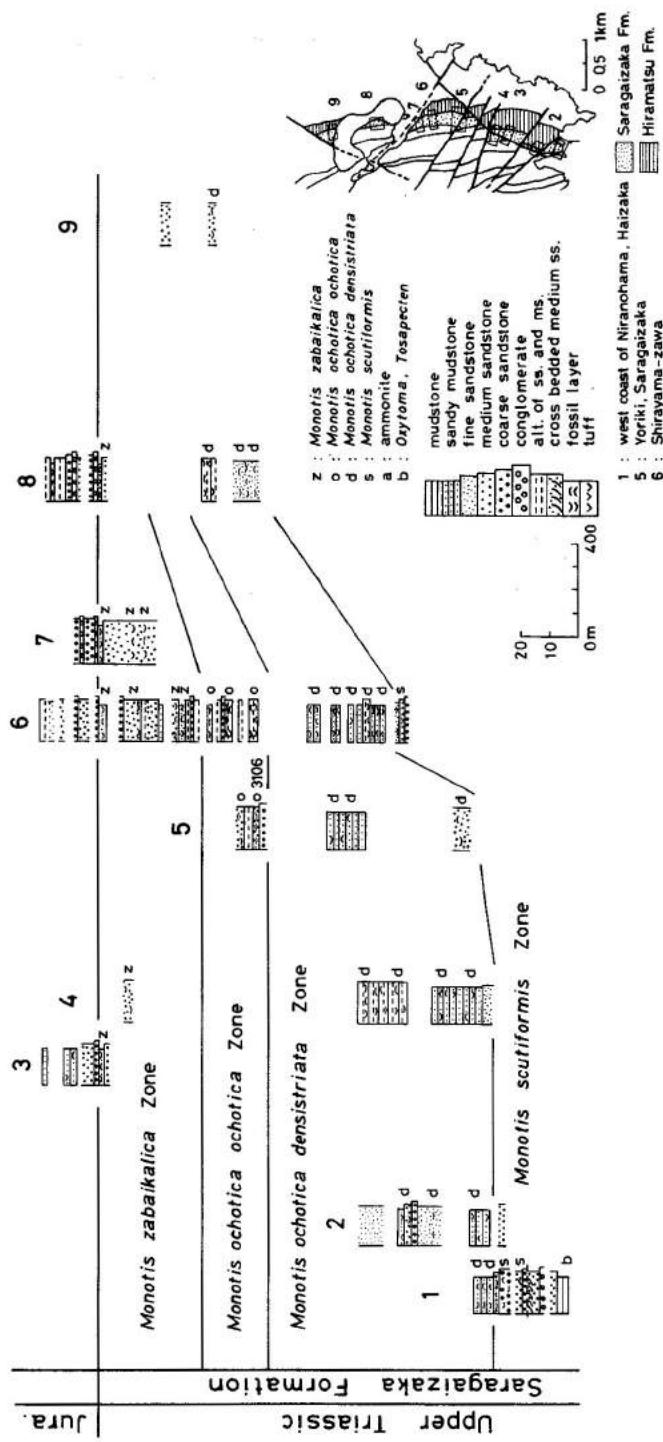


図2 歌津地域の三貝層群Ⅲ貝坂層の*Monotis*帶とその分布
Fig. 2 Stratigraphic occurrences of *Monotis* and *Monotis* zones of the Saragai Group in the Utatsu district

表1 寄木（产地：Sr3106, 図2参照）の皿貝坂層中～細粒砂岩中の *Monotis ochotica ochotica* の右殻一左殻比及び concavo-convex 比

Table 1 Right-left ratios and concavo-convex ratios of *Monotis ochotica ochotica* shells in fine- to medium-grained sandstone of the Saragazaka Formation at Yoriki (Loc. Sr3106, see fig. 2)

A. In cross section of medium-grained sandstone

$$30\text{cm} \times 15\text{cm} = 450\text{cm}^2$$

(length)
(thickness)

valve convex side	down	up	total
Left valve	36	4	40
Right valve	7	5	12
total	43	9	52

B. In triangular pyramid of medium-grained sandstone

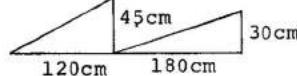
$$\frac{1}{3} \times 9 \times 10 \times 12 = 360\text{cm}^3$$

valve convex side	down	up	total
Left valve	33	21	54
Right valve	8	4	12
total	41	25	66

C. On lower side of bedding plane of fine-grained sandstone

$$\frac{1}{2} (120 \times 45 + 180 \times 30) = 5400\text{cm}^2$$

$$= 0.54\text{m}^2$$



valve convex side	down	up	total
Left valve	8	10	18
Right valve	2	16	18
L.V or R.V.	0	42	42
total	10	68	78

で凸側を上にした産状がよく認められる。Jeffries and Minton (1965)はこれを遊泳能力の存在を暗示するものと考えた。しかし *Monotis* ではごくまれに合弁個体が産するが、valves-open position ではなく二枚の殻が閉じた状態 (valves-closed position) に限られる。従ってこの産状の違いは *Monotis* の生態が *Halobia*, *Daonella*, *Bositra* とはある程度異なっていたことを思わせる。

インファウナの二枚貝の場合には、生息時の生活形が残された自生の産状がしばしば見られ、古生態の直接的証拠を提示する。*Monotis* の場合には右殻の足糸溝から足糸を出して固形物に付着したエピファウナと考えられ、このような状態を保存した産状

が期待されるが、本調査では見出されなかった。また世界的にも報告例がない。

次に歌津・津谷地域で観察される特徴的な化石密集層の産状に触れる(図版2)。歌津地域の垂浜西岸では皿貝坂層下部の粗～細粒砂岩中に、大量の *M. scutiformis* の殻が密集した厚さ80cmの、細礫を含む砂質コキノイド石灰岩がある。一方津谷地域では愛宕山北斜面に、花崗岩の貫入による二次的な珪化を受けた黒色珪質泥岩中に、層理に平行に *M. ochotica ochotica* が密集する厚さ約3mの化石層が見られる。どちらも母岩の岩質が異なるが、Hallstatt石灰岩の *M. salinaria* の産状 (Schwarzacher, 1948) や Kanmera (1969) が九州の三宝山帶神瀬層群の石灰岩中に見出した“フィラメント状”薄殻二枚貝の産状とよく類似する。恐らくかなり静穏な環境に堆積したものであろう。殻は離弁した成長中期以後の比較的大きな個体が多く、死後一旦堆積したあとに掃き寄せられてこのように密集したとするのが考え易い。

以上の観察から直接 *Monotis* の古生態を復元しうる証拠を見出せないが、産状の特異性はやはり通常のエピファウナの二枚貝とは異なった生態を思わせる。

産出種と化石帯

市川 (1954) は *M. ochotica* の3亜種を含む複数の種の産出順序及び産出頻度から S₁～S₇ の7つの化石帯を設定した。そのうち S₅, S₆ 帯は *ochotica* の3亜種とその近似種の *ambigua*, *pachypleura* によって構成される。それらの種・亜種の分類は主に放射肋の数・断面・幅や高次肋の挿入パターンなどの表面装飾に基づいている (Kobayashi and Ichikawa, 1949)。採集された個体を個別的に既存の種・亜種のタイプ標本と比較してタクサ名を決定すれば、このような結果になることは予測できる。しかし生物学的にはこのような同一場所に多数の亜種や近似種が生息することは、それらが互いにニッチを異にしない限り起こりにくい。本層群では顕著な死後移動を思わせる産状は認められない。異なる場所に生息したものが死後混じり合った可能性は少ないのである。形態を見る限りでは、これらの種のニッチが異なっていたとは考え難い。

皿貝層群に産出するあらゆる型の *Monotis* を採集するために、歌津地域の中で最も露出の良好な白山沢 (しらやまざわ) セクションを模式断面としてなるべく多くの層準から集団標本を採集した (図2, 4)。計23層準のうち16層準において生物測定学的検討が可能な個体数を得た。

まず「同一化石層に産出する *Monotis* は殆ど單一

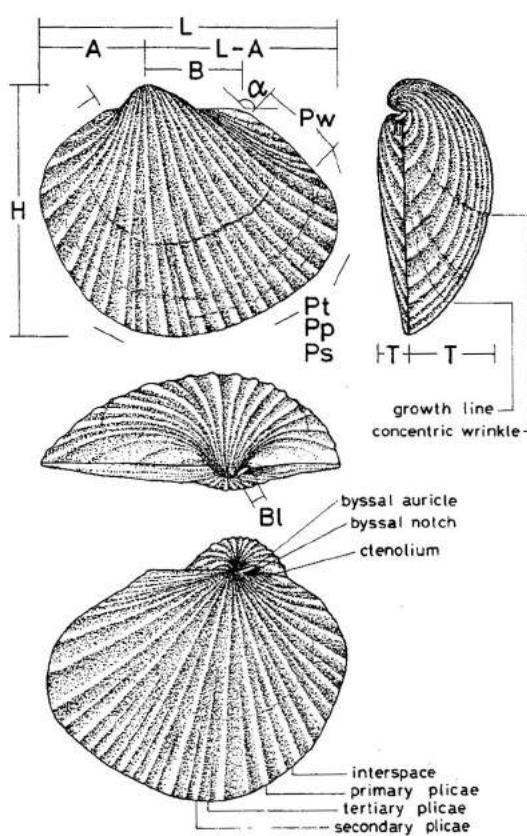


図3 合弁時を推定した *Monotis ochotica ochotica* のスケッチと分類に特に重要な形質及び生物測定のための計測部位

Fig. 3 Reconstructive sketch of *Monotis ochotica ochotica* showing some important morphological features, and definitions of statistical parameters of the *Monotis* valves. L: Length; H: Height; T: Thickness; A: Preumbonal length; B: Length of posterior auricles; α : Truncation angle of posterior wing; Pt: Number of total plicae; Pp: Number of primary plicae; Ps: Number of secondary plicae; Pw: Number of plicae in posterior wing; Bl: Length of byssal auricle

の種から成る」という仮説をたて、種内変異を考慮しながら *Monotis* の形態を検討した。分類に特に重要な形質は図3に示した。これは本層群より産出する *M. ochotica ochotica* の形態を合弁時を推定してスケッチしたものである。*Monotis* は殆どが離弁して産出することや、腹縁が欠け易いこと、殻の二次変形が顕著であることから、接合面の観察は十分でない。しかし右殻の足糸溝以外に間隙(gape)の存在を示す標本は見出せない。もし gape があるならば後耳後縁に限られるであろう。靭帯域についても

Marwick (1935), Ichikawa (1958), Nakazawa (1963)の観察を改めるような知見は得られなかった。Marwickによれば靭帶域は背縁に平行な条線をもったくさび形で、浅い靭帶窓がある。筋痕は從来知られていないなかたが、最近 Grant-Mackie (1978b) は中程度の大きさの卵型の筋痕が殻の中央後ろにある *M. richmondiana* Zittel の個体を発見した。本研究では筋痕が認められる個体は得られなかった。

種内変異を吟味する上で生物測定学的手法を用いたので、その際に計測した部位を図3に示す。基本的には Westermann (1962), Grant-Mackie (1978b) が用いたものを採用し、若干の修正を加えた。以下本文では測定部位の名称は略号を用いる。ただし個体の保存状態が悪く全部位が測定できるものは少ない。従って個体数と測定値の標本サイズは一致しないことが多い。

以上の形態をふまえ、特に殻の表面装飾に注目して分類の再検討を行なった。その結果下位より *M. scutiformis*, *M. ochotica densistriata*, *M. ochotica ochotica*, *M. zabaikalica* の3種1亜種を認定した(図版1, 2)。各集団標本では確かに変異は大きいが、肋数、肋の幅や高さ、高次肋の挿入パターンによって明瞭ないいくつかの型に分けることは困難である。

前述の計測部位のうち L, L/H, L-A/A, L-A/B, Pp を選び、各層準の集団標本の計測値のヒストグラムを図4に示した。Loc. 3208~3213 の Pp を除くとどのヒストグラムも unimodal な頻度分布を示す。従ってそれぞれの集団標本は単一の個体群を代表し、一種のみから成ると考えて特に矛盾はない。*M. ochotica* は下位の層準では肋が細く高次放射肋の挿入が顕著であることから、上位の層準のものと区別し時間的亜種として *M. ochotica densistriata* と呼ぶ。*M. ochotica ochotica* は肋が太く肋数が少ない。両者は表面装飾から比較的明瞭に区別できるが、外形上は区別が困難である。*M. zabaikalica* は他の2種とは殻装飾がかなり異なり、肋が弱く成長後期に消失するものと初期から全くないものがある。そのためヒストグラムは見掛け上 bimodal になる。本種の肋数、肋消失パターンは極めて多様であって、また上位の層準程肋が弱く肋数が減少する。従ってこれは2種の混在を示すものではなく、

* 従来市川 (1954), Nakazawa (1964) によって *M. typica* と呼ばれたものであるが、著者は Kiparisova (1932) の *scutiformis* var. *typica* が Teller (1886) の *scutiformis* からタクソンとして区別できるとは考えない。ちなみに Kiparisova et al. (1966) はこれを依然として *M. scutiformis* の variety として扱っている。

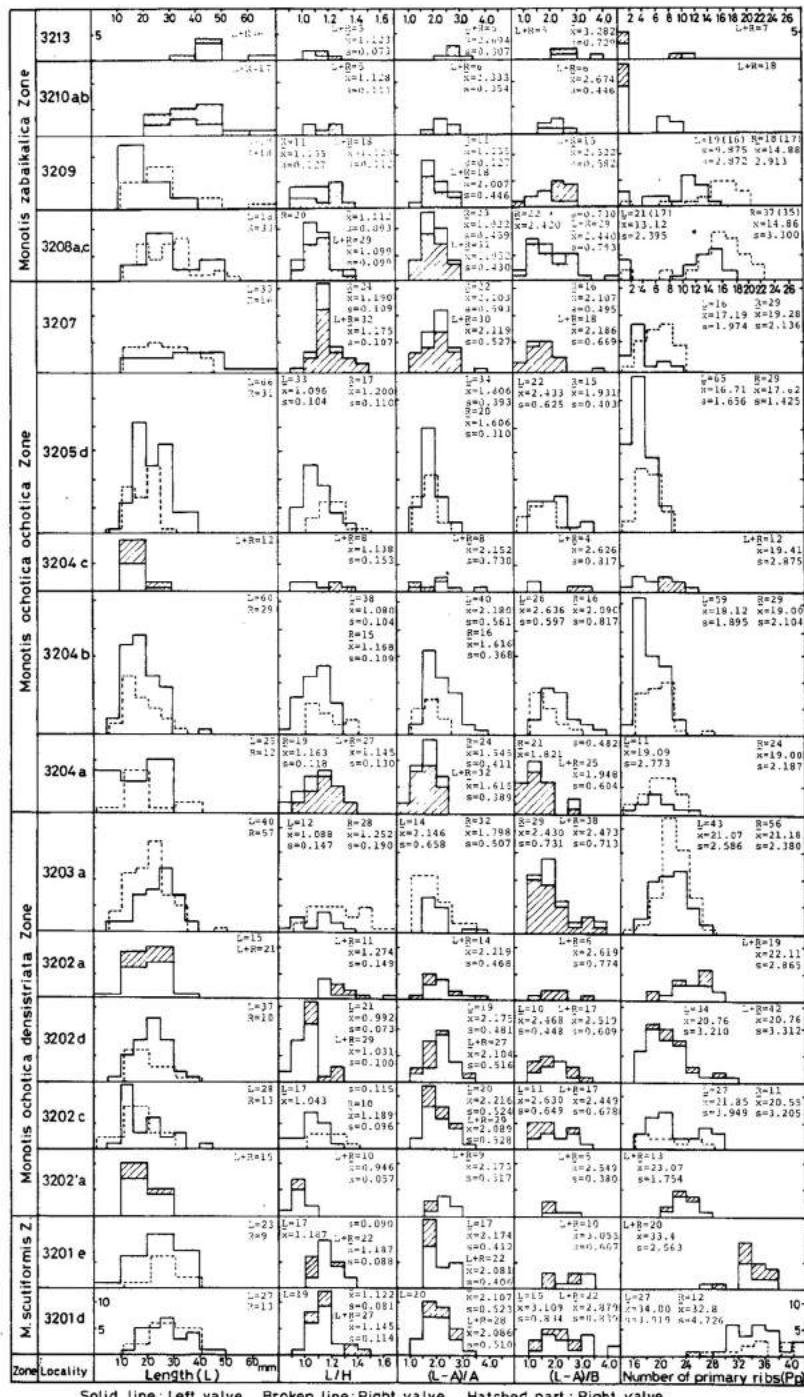


図4 白山沢セクションの集団標本の測定値分布を示すヒストグラム

Fig. 4 Frequency distributions of several parameters in population samples from the Shirayama-zawa section

二型現象でもない（詳細は後述）。

これら3種1亜種の産出から4つの化石帯が設定され、歌津地域の他のセクションへも追跡される（図2、その1の表6）。4区分という点では小貫・坂東（1958）のC₁～C₄、あるいはNakazawa（1964）のC, D, E帯と*M. zabaikalica*帯と一致する。しかし從来の*Monotis*帯の多くは各帯が“複数種”的組み合わせで特徴づけられており、この点については改めるべきと考える。

成長様式

化石二枚貝の場合幼生・幼貝が保存されにくいことから、個体発生の調査には困難が伴う。しかし成貝の殻表に刻まれる同心円状の成長線や肋、あるいは殻断面中に保存される成長線を追跡することにより、幼期の形態を知ることはある程度可能である。また様々な成長段階の個体を含む集団標本の殻サイズ分布から、平均的な相対成長を求めることも成長様式推定には有効である（Waller, 1969；速水・松隈, 1971）。例えばJeffries and Minton（1965）はジュラ紀の*Bositra buchi*の成長線の外形を追跡し古生態推定の手がかりの一つとした。またTanabe（1973）、Noda（1975）は白亜紀後期の*Inoceramus*類の殻サイズを集団標本によって生物測定学的に解析し、成長様式、生態、系統、進化を検討した。

皿貝層群の*Monotis*は殻質が失われていたり、砂岩から産出することが多く、殻表の成長線が保存されにくく、同一個体の内型と外型を比べると成長線が外型の方により明瞭に認められるのは当然であるが、採集・剖出に際して外型は破片になりやすく、外形で多数個体を計測することは困難である。

そこでまず不規則な成長段階に同心円肋の発達する*M. zabaikalica*の保存良好な5個体の内型について、外型の成長過程を観察した（図版2、Figs. 1～4, 6）。殻長10mm程度の成長初期ではほぼ卵型であるが、成長に伴い殻の後縁と腹縁が張り出す。右殻の前耳には成長線が保存されていないので、この部分の成長過程は不明である。次に外型のL, H, Aを測定し、個体の相対成長を解析した。HとL, AとLの関係のどちらもある程度の幅をもって両対数グラフ上で直線回帰する。5つのどの直線にも同一の段階で認められるような変異点は存在しない。

一般に二枚貝の成長に關係の深い2つの変数x, yの間には $y = \beta x^\alpha$ という関数が近似的に認められる。この成長式の α （相対成長係数）の値によって2変数間の關係が等成長、優成長、劣成長のいずれであるかが判別できる（速水・松隈, 1971）。個成長を扱った場合には α 値、個体数N、 α の標準偏差 S_α の3つの値によって判定できる（速水・松隈の38式）。

そうするとHはLに対し優成長、AとLでは3208cR4を除くと劣成長となった。前者は成長に伴い腹縁がより張り出すことの影響によるものであろう。後者は成長と共に前部の長さの割合が小さくなることを意味するが、言い換えれば後部の張り出しを指示すると思われる。

図5は白山沢セクションの各標本の平均成長を示したものである。いずれもある幅をもって成長式上に回帰するが、極めてばらつきが大きく変異点を検出できる精度ではない。そのばらつきは次の3つの要因に由来するものと考える。

- 1) 保存の悪さ、殻縁が化石化の過程、あるいは採集・クリーニングの過程でわずかに欠損する。
- 2) 二次変形の影響。堆積後の圧密や地質構造変形による殻の変形。
- 3) 種内変異が大きいこと。

今のところそれがどの程度ばらつきに反映しているかを決定することはできない。しかし*Monotis*の平均成長を扱った從来の研究（Westermann, 1962；Grant-Mackie, 1978b, c, 1980b, c）でも同様にばらつきが顕著であり、3)の影響が小さくないことを思わせる。いずれにせよ*Monotis*の平均成長は集団の特質を記載するには有効であろうが、相対成長式の解析にはかなり無理がある。

以上の*M. zabaikalica*の個成長及び3種1亜種の平均成長からは、殻長5mm以上の成長段階のL, H, Aに限れば、急激な成長様式の変化は認められない。

*M. ochotica densistriata*には時々殻頂部に表面装飾のない平滑な部分をもつ右殻が見られる。これはTeller（1886）がベルホヤンスクで、Nakazawa（1963）が成羽地方の標本で*M. sublaevis*としたものに類似する。Teller, Nakazawaに示された*sublaevis*の場合には平滑部が殻高2cmに及ぶものがあるが、皿貝層群のものでは平滑部は5mm以下と小さい。どちらでも平滑部は右殻に限ってみられ左殻にはない。こうした右殻は平滑部より後の成長段階では平滑部をもたないと形態的に区別できない。従ってこのような平滑部は成長初期の変異と考えると都合がよい。*Monotis*の前耳は一般に成長線が保存されにくく、殻主部の成長段階に対応する大きさがわからない場合が多い。しかし成長後期にはLに対するB1の大きさは小さくなる傾向がある。ほぼ円形の平滑部と小さな前耳を含めた形は*Claraia*, *Eumorphotis*, *Chlamys*, *Oxytoma*等の右殻とよく似ており、類縁関係の深さを思わせる。*Chlamys*や*Amussium*のごく幼期の右殻外層はprismatic calciteから成り殆ど平滑である。この後突然 foliated calciteに変わる段階で放射装飾が一斉に出現する（Waller, 1972）。殻の微細構造と表面装飾との対応関係は機能的適応、

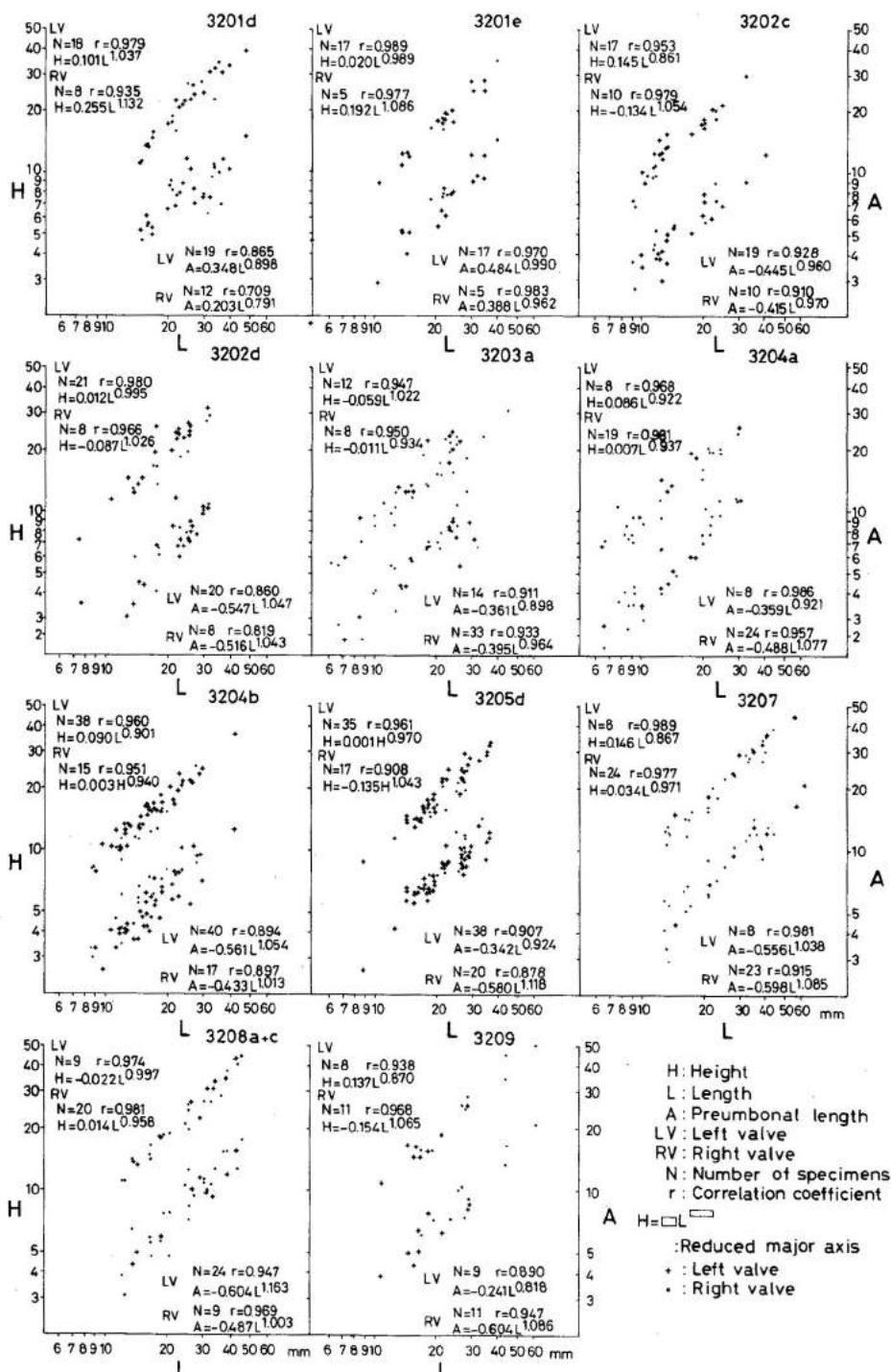


図5 白山沢セクションの各標本についてのHとL, AとLの平均成長を示す散布図と回帰式

Fig. 5 Bivariate relationships between H and L, A and L in population samples from the Shirayama-zawa section

系統といった問題へのアプローチに極めて重要である。*Monotis* の右殻の平滑部が prismatic calcite でできているかどうかは、今のところ皿貝層群の標本からは殻が保存されたものが少ないため不明である。いずれにせよ *Monotis* の殻構造は類縁二枚貝の系統、進化を探る上でも重要と考える。

形態変化と進化

時間的な形態変化と進化系列の復元の基礎として個体変異と地理的変異の把握が重要であることは言うまでもない。*Monotis* の場合地域内及び地域間で化石層の同時性をチェックするに足る他の示準化石や鍵層がないので、今のところ地理的変異を明らかにすることは非常に困難である。しかし、多くの地域のセクションでもし同様の方向性をもつ形態変化が認められるならば、*Monotis* の進化傾向についてかなり明確な結論を導けると思う。そのための標準的セクションの一つとして歌津地域の白山沢における *Monotis* の垂直的な形態変化を考察してみることにする。

市川 (1954) は皿貝層群の *Monotis* の時間的な形態変化について次の 3 点を指摘した。

- 1) 殻表の放射肋は次第に数を減じあらくなる。肋の次数は初めは増加するが S₄ 帯を境に上位では減少し、ついには肋は消失する。
- 2) 鞘帯面が次第に高くなる。
- 3) 殻は次第に大型になる。

Monotis 属の形態変化を考える場合、殻の変形の影響を受ける形質や成長によって変化する形質を扱うには、それが各集団の特質を十分に表現しうるかを注意する必要がある。例えば 3) の殻の大型化の傾向は、標本サイズが十分に大きな各集団の最大個体について検討するのが望ましい。図 7 のヒストグラムでは個体数が十分でないグラフが多いが、種・属レベルとともにこの傾向を認めるのは困難である。*M. zabaikalica* は大型の個体の割合が大きく最大 60mm を越える。しかし *M. scutiformis* でも最大 50mm 近くに及ぶものがある。L-A/A, L-A/B のような長さの比は等成長でない時には成長によって変化するため、集団を構成する個体の成長段階を吟味しなければならない。一方 T のような変数は変形の影響を強く受け易い。

変形の影響のない形質の中で最も明瞭な変化が認められるのは放射肋数である(図 4, 6)。Pp は成長によらず一定であるから、殻長の分布を考えなくてよい。属全体としては顕著な減少傾向が認められる。各化石帶の境界、つまり古い種から新しい種への入れ替わりの時期に変化がおこるだけでなく、*M. ochotica* の中でも減少傾向が認められる。*M. zaba-*

ikalica ではこの傾向は更に顕著である(図 7)が、単なる減少ではない。殻長 40mm を越えると放射肋が殆ど消え、相補的に同心円肋 (concentric wrinkle) が発達する。しかし成長初期では全く放射肋のない個体と起伏の弱い放射肋をもつ個体がある。前者の頻度は上位の層準程大きくなる。一方肋がある個体では徐々に肋数が減少するだけではなく、より初期に肋が消失するようになる。*Monotis* の殻は 0.5mm 以下と極めて薄く他の二枚貝に比べかなり脆弱であろうが、放射肋は殻強化の機能を果すと思われる。肋数が少なくなる場合には肋が太く起伏が大きくなる。放射肋が消失すると同心円肋が発達する。従って放射肋が減少しても、肋の幅や起伏の増加、同心円肋の発達によって、殻強度が保持されたといえよう。

殻厚の変化や市川の 2) の傾向は、皿貝層群の材料では殻質が殆ど残っていないので確認していない。成長段階を考慮した定量的解析を行なったわけではないが、右殻前耳は新しい種程大きくなる傾向が認められる。

以上のように皿貝層群の *Monotis* は放射肋数という数量的形質だけでみると方向性をもった減少傾向が認められる。しかしそれは一様単純な減少ではなく、殻強化機能を保持するために、放射肋の形態(幅や起伏)の変化や同心円肋の出現を伴うものであった。*M. zabaikalica* では種の生存期間のより初期に古い *ochotica* の形態をより多く(下位の層準のもの程、*ochotica* の形態をより成長後期まで残している) 残しながら、種内変異の幅(特に放射肋数のレンジ)をむしろ小さくするように変っていった。

こうした形態変化を考慮すると市川 (1954) や Nakazawa (1964) が考えた *scutiformis* → *ochotica* → *zabaikalica* に至る一連の系列は産出順序と矛盾しないように思われる。しかし歌津地域の標本のみから進化を論じるには早計であるし不十分であるので現時点での予察的見解を述べるにとどめる。

ま と め

南部北上山地歌津地域の皿貝層群より産出した標本を用いて行なった *Monotis* の検討結果は以下の 4 点にまとめられる。

- 1) 殴り離弁しているが多くの完全な殻が密集した、極めて排他的な産状を示す。通常の二枚貝とはかなり異なる特異な生態を思わせるが、直接生態を裏付ける産状は見当たらない。
- 2) 白山沢セクションより得られた集団標本は、生物測定学的手法を用いて種内変異を考慮すると、下位より *M. scutiformis*, *M. ochotica densistriata*, *M. ochotica ochotica*, *M. zabaikalica* の 3 種 1 亜種に分けられる。各層準の産出個体は殆ど 1 種から成

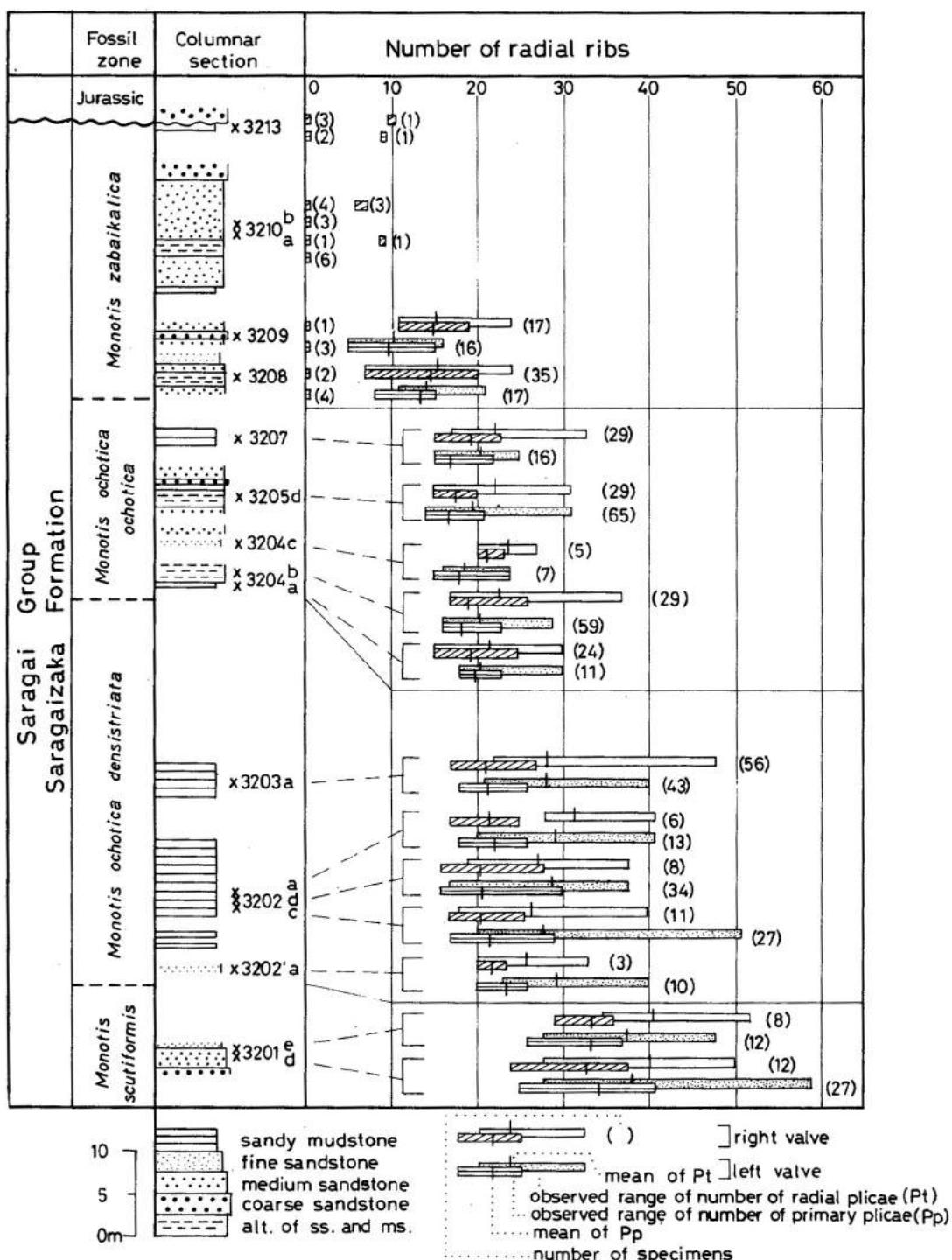
図 6 白山沢セクションでの *Monotis* の放射肋数における時間的変化

Fig. 6 Chronological changes of number of radial plicae in population samples from the Shirayama-zawa section.

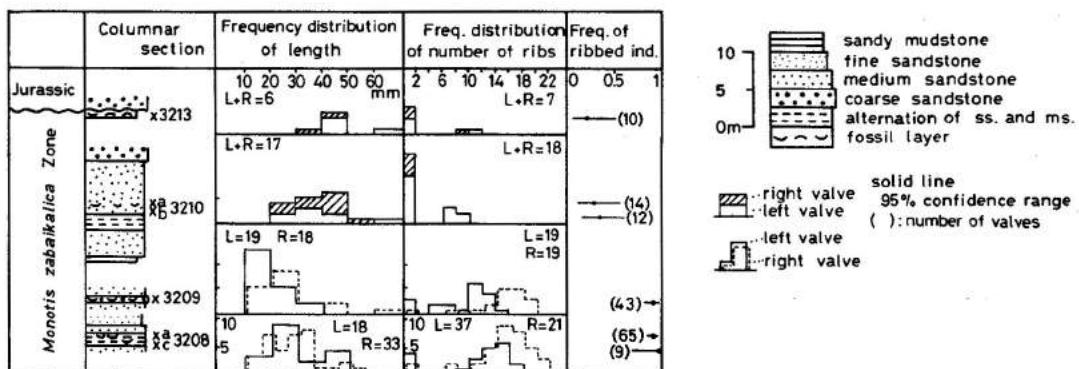


図 7 *Monotis zabaikalica* の放射肋数及び放射肋をもつ個体の頻度についての時間的変化
Fig. 7 Chronological changes of number of radial plicae and frequency of ribbed individuals in *Monotis zabaikalica*

る。各種の産出から 4 つの化石帯が認められる。

3) *M. zabaikalica* の個体成長、各種の平均成長を殻長、殻高、前部の長さについて検討したところ殻長 5 mm 以上の成長段階では変異点は認められない。急激な生態的変化を暗示する殻成長の急激な変化は殻長 5 mm 以上では存在しない。

4) 放射肋数は時間的に減少する傾向が顕著である。*M. ochotica* の中では徐々に 1 次肋数が減少する。*M. zabaikalica* では急速に放射肋が少なくかつ弱くなり、同心円肋が発達するようになる。この方向性をもった形態変化から、*M. scutiformis* から *ochotica*, *zabaikalica* に至る進化が予測される。しかしこれらが単純な一つの進化系列をなすかどうかについてはより広汎な地域の資料にもとづいて検討を重ねる必要がある。

文 献

(その 1 であげたものは省略)

速水 格・松隈明彦, 1971: 化石の計測と統計—アロメトリーと個体変異の解析—. 九大理研報(地質), 10(3), 135-160.

Noda, M., 1975: Succession of *Inoceramus* in the Upper Cretaceous of Southwest Japan. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., [D] Geol., 23(2), 211-261.

小貫義男・坂東祐司, 1958: 上部三疊系皿貝層群について. 地質雑誌, 64, 481-493.

小貫義男・北村 信・中川久夫, 1981: 北上川流域地質図(20万分の 1) 及び説明書. 長谷地質調査事務所. 仙台.

Tanabe, K., 1973: Evolution and mode of life of *Inoceramus (Sphenoceramus) naumannii* Yokoyama emend., an Upper Cretaceous bivalve. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, [N.S.], 9(2), 163-184.

Waller, T. R., 1969: The evolution of the *Argopecten gibbus* stock (mollusca: bivalvia), with emphasis on the Tertiary and Quaternary species of eastern North America. Paleont. Soc. Mem. 3 (Jour. Paleont. 43(5) suppl.), 1-125.

———, 1972: The functional significance of some shell microstructures in the Pectinacea (mollusca: bivalvia). Proc. Intern. Geol. Congr. 24th, 7, 48-56.

追記: その 1 の出版後に次の 2 つの文献を見落していたことに気付いたので少し触れる。

Zapfe, V. H., 1973: *Otapiroia* (Monotidae, Bivalvia) aus der alpinen Trias. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 77, 149-158.

Thenius, V. E., 1980: Zum Problem der "zirkumpazifischen" und der Tethys-Verbreitung mariner Evertebraten in der Trias. Ditto, 83, 285-301.

この 2 編を参照すれば、その 1 の表 1 に示した *Otapiroia* の記載種リストに次の 2 種が追加される。

Otapiroia marshalli alpina Zapfe; Austria; Upper Triassic (Sevatician); Zapfe (1973).

O. (?) cf. ussuriensis (Voronetz); Central Chile; Rhaetian; Kochanova (1977) 引用は Thenius (1980) による。したがって後期三疊紀からジュラ紀初期と時期を広げて考えると、*Otapiroia* においても *Monotis* 同様汎世界的分布が認められる。

Thenius (1980) は *Otapiroia* を含めた三疊紀薄殻二枚貝やいくつかのアンモナイト等の海生無脊椎動物に関する環太平洋域とそれとは離れたテチス域分布についてまとめ、その原因を論じている。それによればこのような分布はこれらの生物が浮遊性幼生期をもち、浮遊性・擬浮遊性生活をすることによるという。また当時の海水温海流系にも大きく支配されていたからだという。しかしこの総括論文には新しい積極的証拠は提示されていない。

Plate 1

Monotis scutiformis (Teller)

Fig. 1 下：右殻，中：左殻，上：右殻 (MM15710)，層準：Sr3201d

Fig. 2 左殻 (MM15711)，層準：Sr3201d

Fig. 3 左上・右上：左殻，H: *Halobia* sp. 左殻，O: *Oxytoma* sp. 左殻 (MM15712)，層準：Sr3201d

Fig. 4 右殻 (MM15713)，層準：Sr3201d

Fig. 5 右殻 (MM15714)，層準：Sr3201d

Monotis ochotica densistriata (Teller)

Fig. 6 いずれも右殻 (MM15715)，層準：Sr3203a

Fig. 7 2つとも右殻 (MM15716)，層準：Sr3203a

Fig. 8 合弁個体，手前が右殻 (MM15717)，層準：Sr3202c

Fig. 9 左殻 (MM15718)，層準：Sr3202d

Fig. 10 右殻 (MM15719)，層準：Sr3202d

Monotis ochotica ochotica (Keyserling)

Fig. 11 左殻 (MM15720)，本文中の図5のもとになった個体，層準：Sr3204b

Fig. 12 左殻 (MM15721)，層準：Sr3205d

Fig. 13 左殻 (MM15722)，層準：Sr3205d

Fig. 14 左殻 (MM15723)，層準：Sr3205d

Fig. 15 右殻 (MM15724)，層準：Sr3205d

Fig. 16 右殻 (MM15725)，層準：Sr3205d

Fig. 17 右殻，外形からのキャスト (MM15726)，層準：Sr3207

Fig. 18 左殻 (MM15727)，層準：Sr3207

いずれも原寸 ($\times 1$)。MMのついた番号は東京大学総合研究資料館に所蔵の登録番号。

産地：宮城県本吉郡歌津町白山沢。層準は本文の図6の柱状図を参照。図版2, figs. 1~11も同様。

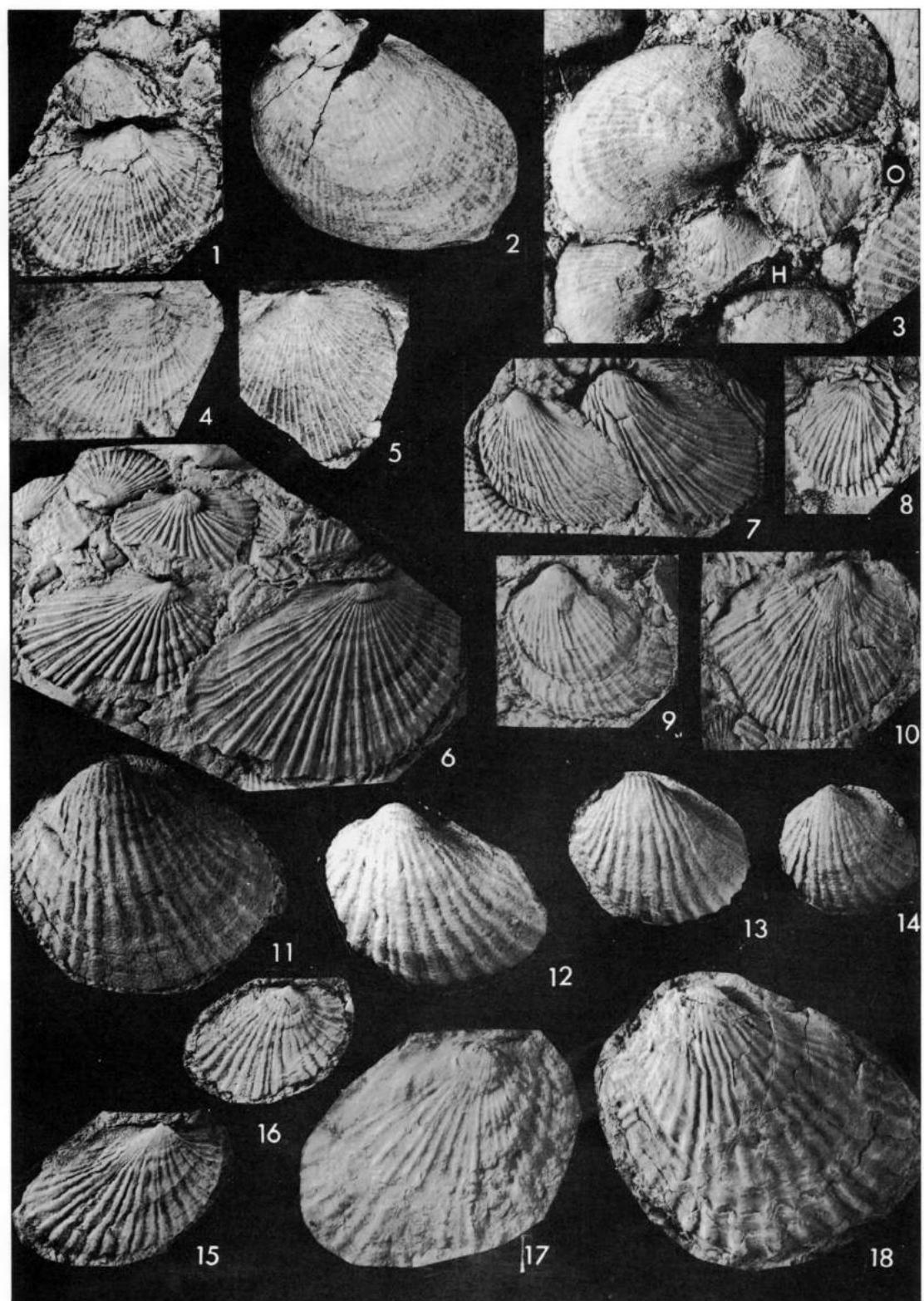


Plate 2

Monotis zabaikalica (Kiparisova)

- Fig. 1 左殻 (MM15728), 層準・標本番号: Sr3208L5. 標本番号は本文中の図 8 の個体に対応。
 以下同様:
- Fig. 2 右殻 (MM15729), 層準・標本番号: Sr3208R11
- Fig. 3 右殻 (MM15730), 層準・標本番号: Sr3208R4
- Fig. 4 右殻 (MM15731), 層準・標本番号: Sr3209R6
- Fig. 5 左殻 (MM15732), 層準: Sr3209
- Fig. 6 右殻 (MM15733), 層準・標本番号: Sr3209R1
- Fig. 7 左殻前景 (MM15734), 層準: Sr3210
- Fig. 8 左殻 (MM15735), 層準: Sr3210
- Fig. 9 右殻 (MM15736), 層準: Sr3210
- Fig. 10 左殻 (MM15737), 層準: Sr3213
- Fig. 11 右殻 (MM15738), 層準: Sr3213

Fig. 12 含細礫砂質コキノイド石灰岩の垂直断面 (MM15739). *Monotis scutiformis* が密集。上が地層の上位。産地: 宮城県本吉郡歌津町葦の浜西岸, 皿貝層群皿貝坂層下部。

Fig. 13 黒色珪質泥岩の垂直断面 (MM15740). *Monotis ochotica ochotica* が密集。転石のため上下不明。殻質は白色帶状部中央の少し黒っぽい部分のみ。珪化によって殻質が実際より厚くみえる。産地: 宮城県気仙沼市愛宕山北斜面, 皿貝層群皿貝坂層(長ノ森層)中部

Figs. 12, 13 のスケールは Fig. 12 の上端に示す

