

## 男鹿半島安田付近の鮪川・潟西層産 *Glycymeris yessoensis* の変異と相対生長

——化石貝殻の形態学的研究 (2)——

渡部 晟

### I まえがき

軟体動物の殻の計測と計測値の統計は変異や生長を解析する手段として、またさらに分類や進化を考察する手段のひとつとしてしばしば行なわれている。*Glycymeris* 属の殻は一般に厚質堅固で破損しにくく、かなり単純な形態であることから形質の数量化が容易であり、化石・現生とも多くの個体が得られるので計測・統計の材料として好適である。本属に関してはこれまでに化石を対象とした横山 (1930・1952) の研究や、現生のものを対象とした速水ほか (1968) の研究などが公にされている。特に横山 (1930) は本論で取扱う男鹿半島鮪川層産のエゾタマキガイ *Glycymeris yessoensis* (SOWEBRY) を材料の一部として変異を論じている。

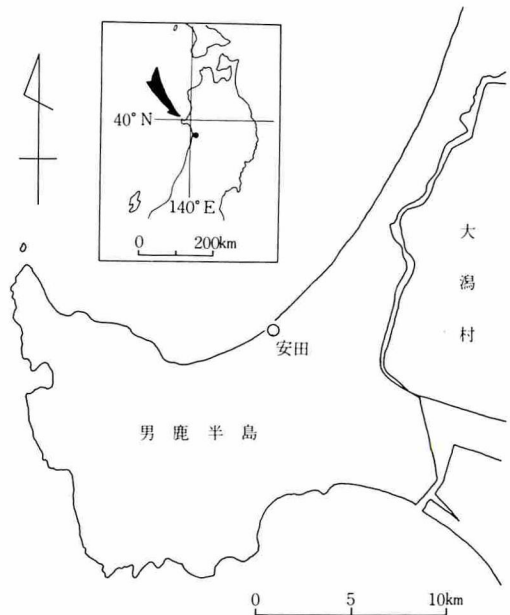
筆者は先に男鹿半島北岸安田部落付近の鮪川層に産する *Puncturella* 属 2 種の化石を用いて変異を調べ報告したが (渡部, 1976 a)、今回同地 (第 1 図) の鮪川・潟西両層のいくつかの層準から多量のエゾタマキガイを採集し、2・3 の形質を計測し計測値の統計を行なった。ここにその結果を報告する。

本地域の鮪川・潟西層では海生軟体動物等の化石を豊富に含んだ数枚の化石層が無化石の部分にはさまれているが、軟体動物化石のなかでエゾタマキガイは層位的に最も普遍的に産しかつ個体数も多い。また本地域では露頭がほとんど連続的なため各化石層間の層位関係が明白である。これらのことは形態の時間的変化<sup>2)</sup>を追跡するうえで好都合であり、これがこの地域と種を選定した理由である。なお鮪川層の軟体動物化石については TAKA YASU (1962) の、潟西層のそれについては筆者 (1975・1976 b) の報告があり、地質については前者と加藤・渡部 (1976) に詳しく述べられている。

本稿をまとめるにあたり、この研究の発表の場を与えられ、有益なご助言をいただいた秋田地学教育学会の方がたに厚くお礼申しあげる。

### II エゾタマキガイのサンプル

生物の計測・統計が特に変異の現象の究明を目的として行なわれる場合は、時間的にも空間的にもある一定の範囲をもった生活集団 (個体群) を単位としてなされるべきである。しかるに対象が古生物である場合は、たとえ同一単層内の同種の化石の集まりであっても、それに含まれるすべての個体が同一の生活集団に由来しているという保障はない。底質が 1 枚の単層として定着するまでには一般にかなりの長期間にわたって水底を移動すると考えられる。したがってその中に含まれる生物の遺体も生存していた時期の異なった個体を含んでおり、空間的にもかなり広い範囲から集まっているのが普通であろう。極端な場合には、誘導化石としてその単層の堆積した時代とは全くかわりない時代の化石を含むことすらある。がしかし、野外では同一単層内の同一種の化石個体であれば生存時期や生存区域を区別して採集することはほとんど不可能であり、室内に持ち帰って選別することもまたできない。もちろん含まれる単層を異にしている個体の間では、たとえその単層どおしが直接上下関



第 1 図 試料の産地

係にあったとしても、生存時期をかなり異にしていると考えらるべきである。要するに、現生生物の場合は研究目的に応じて任意に個体群の範囲を決定できるのに対して、古生物の場合は同一単層に含まれる同種の化石をひとつの個体群に由来したものとみなしてそれを最小の単位とせざるを得ない。

以上のことから、エゾタマキガイ化石の採集にあたっては単層を単位として行なうこととし、各単層から採集されたサンプルをそれぞれあるひとつの個体群から抽出されたものとみなして作業を進めた。

先に述べたように本地域の鮭川・瀉西層においてエゾタマキガイは層位的に普遍的であり個体数も多いが、含まれる単層によって多くの個体が密集していることもあり、散在していて比較的個体数の少ないこともある。採集する層準の決定にあたっては、保存のよい本種化石が多量に得られることおよび個体数はあまり多くなくても時間的变化を追跡するのに都合のよい層位であることの2点をめやすとして、第2図に示したように下位からA・B・C・D・E・Fとしてある6層準から採集した。この記号は以下において主としてそれぞれの個体群を示す場合に用いることにする。

実際の採集とその後のサンプルの取扱いは次のとおりである。

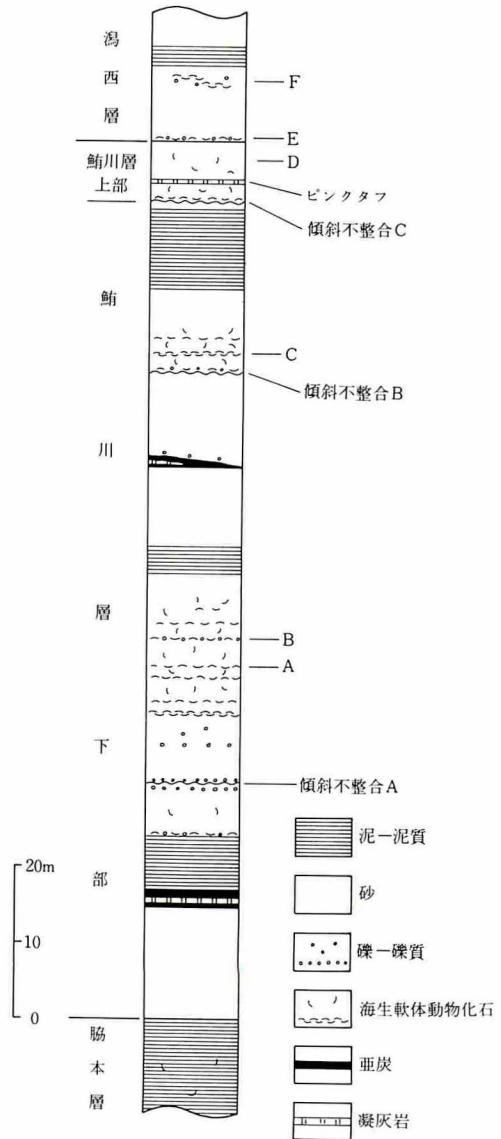
統計を行なう場合のサンプルは無作為に抽出されたものでなければならないが、通常の採集のしかたでは大型の殻が多く採集されやすい。これをさけるために化石の密集している部分ではふるいを用い、散在している部分では目についた個体をすべて採集するように努めた。その後、室内で含まれている本種個体のすべてを選び出し、その中から計測部位に破損のあるものやはなはだしく水磨されていて計測値に影響のありそうな殻およびきわめて小型の殻を除いた。さらに本種はほとんど左右等殻と思われるが、統計的に有意差がないという保障はないので左殻のみを計測の対象とすることにした。この結果、各個体群のサンプルの個体数(N)はNA=132、NB=88、NC=162、ND=66、NE=139、NF=15となった。個体群Fの個体数は非常に少ないので、以下の考察では参考程度にとりあげることにする。

ここで各個体群を含む単層の岩相や本種化石の産状・保存状態などを略記しておく。

A：灰色細～中粒砂。上下の層理面はあまり明瞭でないが、エゾタマキガイや他の化石を多量に含むことで区別される。この部分の厚さは約60cm。層理に平行に配列する個体とそうでない個体が混合しており、両殻のそろった個体も多い。ほとんど水磨されていない。

B：赤かっ色細礫質中粒砂。厚さ約20cm。ほとんどの個体が片殻になっており、層理面に平行に殻表を上に向けて配列するものが多い。まれにははなはだしく水磨された個体もあるが大部分はほとんど水磨をうけていない。

地層区分は TAKAYASU (1962), 傾斜不整合は加藤・渡部(1976)による。



地層区分は TAKAYASU (1962), 傾斜不整合は加藤・渡部(1976)による。

第2図 地質柱状図と試料採集位置 (A-F)

層理に平行に配列する個体とそうでない個体が混合しており、両殻のそろった個体も多い。ほとんど水磨されていない。

C：黄色粗粒砂で貝殻を多量に含む。厚さ約1 m。全体的に化石を含むが、特に約20cmの厚さで本種が密集する。片殻の個体と両殻をそろえた個体があり、いずれもほとんど水磨されていない。

D：暗青色塊状細粒砂。厚さ約5 mに達するがほとんど同じ岩相で細分できない。本種は散在し大部分の個体が両殻をそろえている。ほとんど水磨されていない。

E：灰色含礫細～中粒砂。厚さ10-30cm。片殻の本種が密集して産し、大部分の個体が殻表を上に向けて配列する。すべての個体が多少水磨をうけている。

F：淡黄かっ色中粒砂でクロスラミナが発達する。化石がレンズ状に密集して産するが本種の個体数は少ない。ほとんど水磨されていない。

### Ⅲ 計測および形質の表現

速水ほか(1968)が現生のタマキガイ *Glycymeris vestita* およびベンケイガイ *G. albolineata* の変異を調査したときに計測したパラメーターは殻の長さ(L)、殻の高さ(H)、殻の膨らみ(T)および鉸歯面の長さ(D)の4つである。今回の研究ではDの計測は行っていないが、他の3つのパラメーターは速水ほかと全く同じ定義によって計測した(第3図)。

すなわち

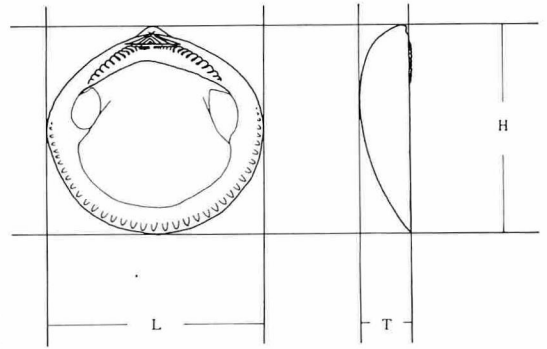
L：鉸線に平行な方向に測定したときの殻の長さ。

H：鉸線に直角な方向に測定したときの殻の高さ。

T：殻片の接合面から測定した殻の最大の厚さ(腹縁鋸歯の突出部から測定することになる)。

計測は各個体のそれぞれのパラメーターについてノギス(JIS規格一級、精度1/20mm)を用いて2回ずつ行ないその平均値をとって統計の基礎とした。なおTの場合殻片の接合面は現実には平面でないで、そのままでは測定が困難である。そこで鉸歯の突起にかからないように接合面に厚いガラス板をあて、ガラス板と共に測定したのち、その厚さを差し引いた。またきわめて小型の殻では鉸線の発達も十分ではなく、測定方向の決定が困難であることから、Lが8.0mmに達しない個体は先にも述べたように計測の対象から除いてある。

今回計測した各パラメーターはいずれも一変量形質とはみなしえないものである。すなわちその値自体は殻の大きさを反映しているだけなので、各形質を表現するためには2つのパラメーターを組合せなければならない。ここでは一応Lを殻の大きさを表す尺度とみなし、Lに対する各パラメーターの比すなわちH/L、T/Lでそれぞれ個体ごとの殻の高さ、殻の膨らみを表現した。



第3図 エゾタマキガイの計測

### Ⅳ 変異の検討

#### 1. 殻の大きさについて

鮭川層上部以上に含まれる個体群と鮭川層下部に含まれる個体群を全体として比較してみても第一にあげられることが、前者では後者に比べて殻の大きい個体が多いことである。たとえば個体群A・B・CではいずれもLが35mmを越える個体がきわめてまれであるのに対して、個体群D・E・Fにおける最大の個体はいずれもLが40mmを越えており、特にD・Eでは50mmを越えている。この事実を表現する方法として各個体群のLの代表値たとえば平均値を用いたりヒストグラムを用いたりするのはあまり適切ではない。サンプルによっては幼殻を多く含ん

個体群	A	B	C	D	E	F
L						
≥ 30.00mm	15.6	29.6	8.8	61.4	54.1	83.3
≥ 35.00mm	1.3	4.6	1.1	43.9	26.6	33.3

第1表 L≥20.00mmの殻の個体数に対するL≥30.00mm、L≥35.00mmの殻の個体数の割合(%)



でいる場合があり、これを含めて平均値等を算出すると現実に感知される大きさの違いがうまく表現できなくなる可能性があるからである。そこでここでは各個体群について  $L \geq 20.00mm$  の殻に限り、その個体数に対する  $L \geq 30.00mm$  および  $L \geq 35.00mm$  の殻の個体数の割合を調べてみた(第1表)。これによると個体群 A・B・C では  $L \geq 30.00mm$  の個体は30%に達しないのに対して、D・E・F では50%を超える。また  $L \geq 35.00mm$  になると前者では数%以下になるのに対して、後者では最も少ない個体群でも30%に近い高率を示している。

個体群の間にみられる  $L \geq 20.00mm$  の殻の個体数の L による頻度分布の差が有意なものであるかどうかを知るために、L の値を 1mm ごとに区切った度数分布表を作り、Kolmogorov-Smirnov の 2 試料検定法<sup>3)</sup>を用いて検定してみた。まず鮎川層下部の個体群について A と B、B と C、C と A を組にして検定してみると有意水準 0.01 で B と C の間に若干有意な差があると判定されたほかは有意差が認められない。鮎川層上部以上の個体群では F が個体数が少ないためにこの検定法が使えないので、D と E の組について行なったが、この差は有意ではないと判定される。次に鮎川層下部の 3 つの個体群の全個体 ( $L \geq 20.00mm$ ) と鮎川層上部以上の 3 つの個体群の全個体 ( $L \geq 20.00mm$ ) の間にみられる差について検定してみた。この場合は片側検定を行なうこととし、自由度 2 の  $\chi^2$  分布に近似して判定するが  $\chi^2 = 72.694$  が得られた。これは有意水準を 0.001 まで下げてもそのときの棄却限界値 13.815 よりはるかに大きい値で、鮎川層上部以上の個体群では下部の個体群に比べて L の大きい方に分布が片よっていることが明瞭に示されている。

個体群によってそれに含まれる個体の殻の大きさにこのような著しい差が現われている原因としては、生物の側にそれがあつた場合すなわち単位時間あたりの殻の生長量の差<sup>4)</sup>や殻が形成されはじめてから死亡するまでの時間の差<sup>4)</sup>などと、化石化する過程にそれがあつた場合すなわち運搬時における篩別作用の差などが考えられる。今の場合、もし後者の結果として現われた差であるとすれば、鮎川層下部の個体群で大型の殻が篩別作用でとりのぞかれていると考えなければならぬが、化石の産状や保存状態を観察してみると、これらの個体群の化石には強い篩別作用が働いたほど激しく運搬されたという形跡は残っていない。それにもかかわらずこれらの個体群からは L が 40mm を越えるような大型の殻は 1 個も採集されていないのであるから、化石化する過程に原因を求めるのは困難で、原因はエゾマキガイの側にあると考えないわけにはいかない。後に述べる相対生長の解析結果や、詳しい調査は行っていないが生長線の間隔を個体群間の個体間で比較してみた結果から考えて、ここで述べた殻の大きさによる頻度分布の差は単位時間あたりの殻の生長量(以下では生長速度と表現する)の差を反映したものととらえるのが最も妥当と思われる。つまり生長の結果として最終的に到達する本種の殻の大きさの限界値が鮎川層上部以上の堆積時に生存した個体で下位のものより大きくなっていると考えられるわけである。

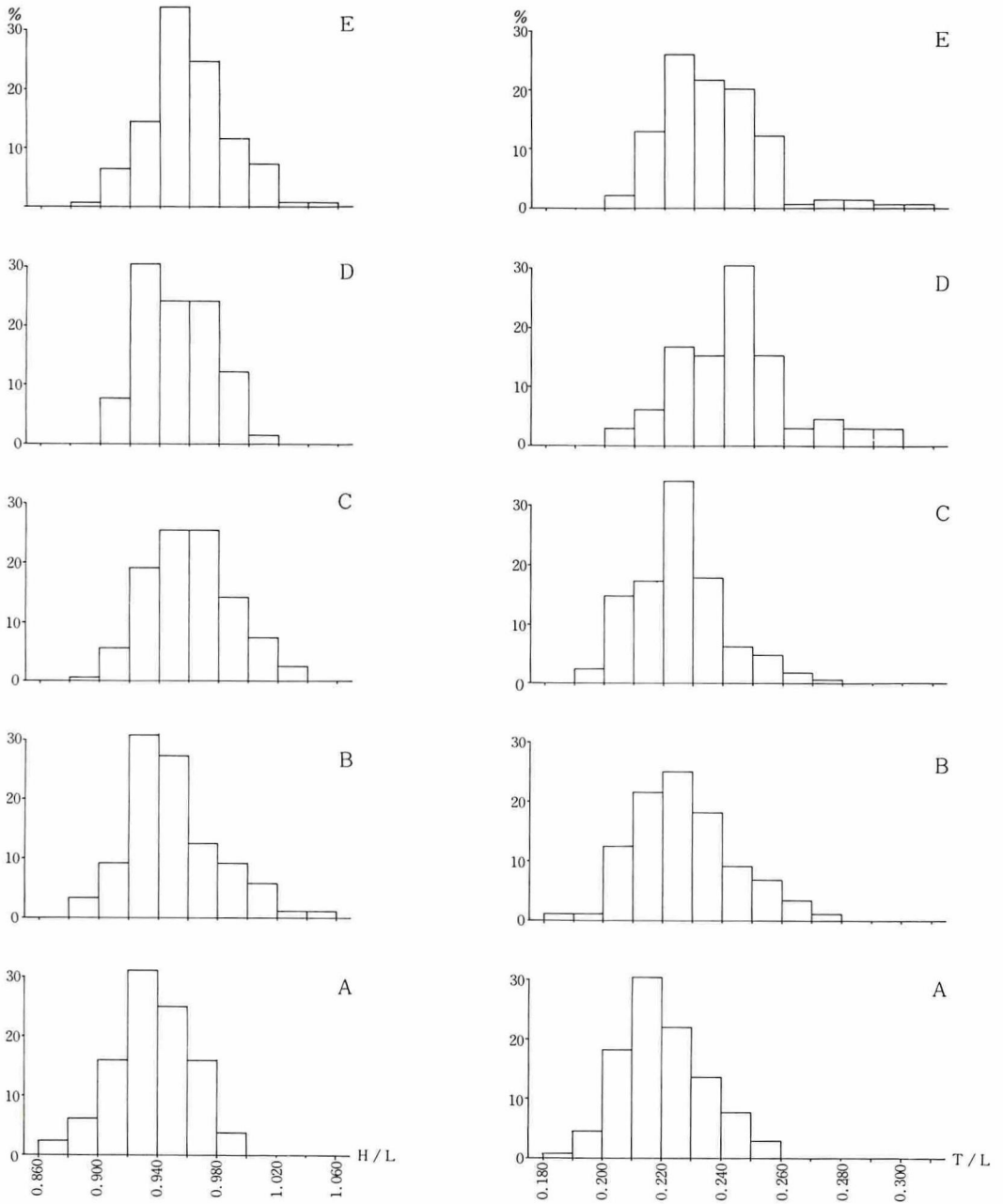
## 2. H/L および T/L について

各個体について H/L と T/L を算出し、各個体群ごとに累計して第 4 図に示した。これらのヒストグラムはいずれも正規分布に近く、Kolmogorov-Smirnov の 1 試料検定法を用いた検定結果でも正規分布からの有意のずれは検出できなかった<sup>5)</sup>。ただモードの位置を基準にしてみるとヒストグラムはやや非対称的で、右の方へ長くのびる傾向が一般的に認められ、この傾向は T/L の場合の方が明瞭に現われている。また T/L のヒストグラムは上位の個体群になるにしたがって殻の膨らみの強い個体を多く含むようになる傾向を示している。

H/L と T/L について各個体群ごとに平均値 (M) と標準偏差 (s) を算出し、変異の程度を比較するために変異係数 (V)<sup>6)</sup> を求めた(第 2 表)。平均値は T/L についてみると、鮎川層上部以上の個体群ではいずれ

個体群	H/L			T/L		
	M	s	V	M	s	V
F	0.976	0.0244	2.50	0.263	0.0182	6.91
E	0.959	0.0272	2.84	0.236	0.0171	7.25
D	0.951	0.0242	2.54	0.243	0.0194	7.95
C	0.961	0.0288	3.00	0.225	0.0152	6.75
B	0.952	0.0320	3.36	0.227	0.0172	7.55
A	0.937	0.0262	2.80	0.220	0.0144	6.52

第 2 表 H/L と T/L の平均値 (M)、標準偏差 (s) および変異係数 (V)



個体群下についてはサンプルの個体数が少なく意味のある結果が得られないと考えられるので省略する。

第4図 H/LおよびT/Lのヒストグラム

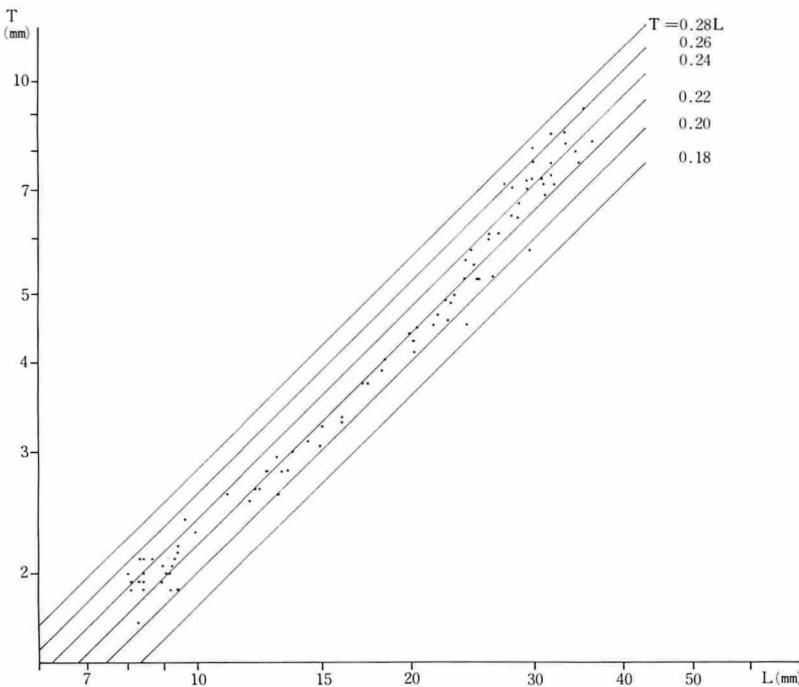
も鮎川層下部の個体群の値よりも大きく、全体として時間とともに増加する傾向を示している。これは前述したようにヒストグラムの上からも読みとることができる。H/Lの平均値は、鮎川層下部の個体群では時間とともに増加し、上部になっていったん減少するが、また時間とともに増加しているようにみえる。層的に直接上下

関係にある個体群間で平均値の差を $t$ -検定法を用いて検定してみたところ、有意水準0.01でH/Lでは個体群A・B間で若干の有意差が認められたのみであるが、T/LではB・C間を除くすべての個体群間で有意差があり、特にC・D間の差の場合 $t = 7.46$ が得られたが、これを自由度(NC+ND-2=)226のときの棄却限界値約2.61に比べるとかなり有意な差であることがわかる。

標準偏差はH/Lの方がいずれの個体群でもT/Lのそれより大きい、前者の平均値が大きいので変異係数を求めるとT/Lの方がH/Lのそれの2倍以上の値を示す。すなわちひとつの個体群の中では、殻の膨らみが殻の高さよりも変異に富む形質であることが明らかであり、平均値の差の検定結果から考えると、時間的にも変動しやすい形質であるといえそうである。

### V 相対生長の検討

二枚貝の殻は、ふつう生長にもなってその外形のプロポーションに大きな変化は起らないと考えられる。つまりたとえば2つのパラメーターLとHの間にはほぼ比例関係が成りたっているということになる。生長は本来個体レベルの現象であり、したがって上記の関係を検証するにあたっては、各個体ごとに生長にともなう2つのパラメーターの関係を調査することが望ましい。エゾタマキガイ化石の場合、殻表に表われている多数の生長線によって幼殻からその個体の死亡時にいたるまでのLやHの測定ができないわけではないが、正確な値を求めることは困難であり、Tのそれは技術的にさらに困難である。したがって本種では各個体ごとの調査はむずかしい。先に述べたように含まれる個体群を異にする個体間では生長速度に大きな違いがあると考えなければならないことがあるが、同一個体群の中では遺伝的素質にも発生過程で経験する環境にも大差はないはずなので、生長速度にそれほど大きな違いが生じることはないであろう。したがって同一個体群内の個体については、殻の大きさがほぼその個体の相対的な年齢を示しているということになる。この考えにもとづいて、各個体の生長過程を追跡するかわりに、いろいろな年齢の個体のあつまりである個体群の示す全体の傾向から相対生長の解析を行なう



第5図 LとTの関係(個体群Bの例)

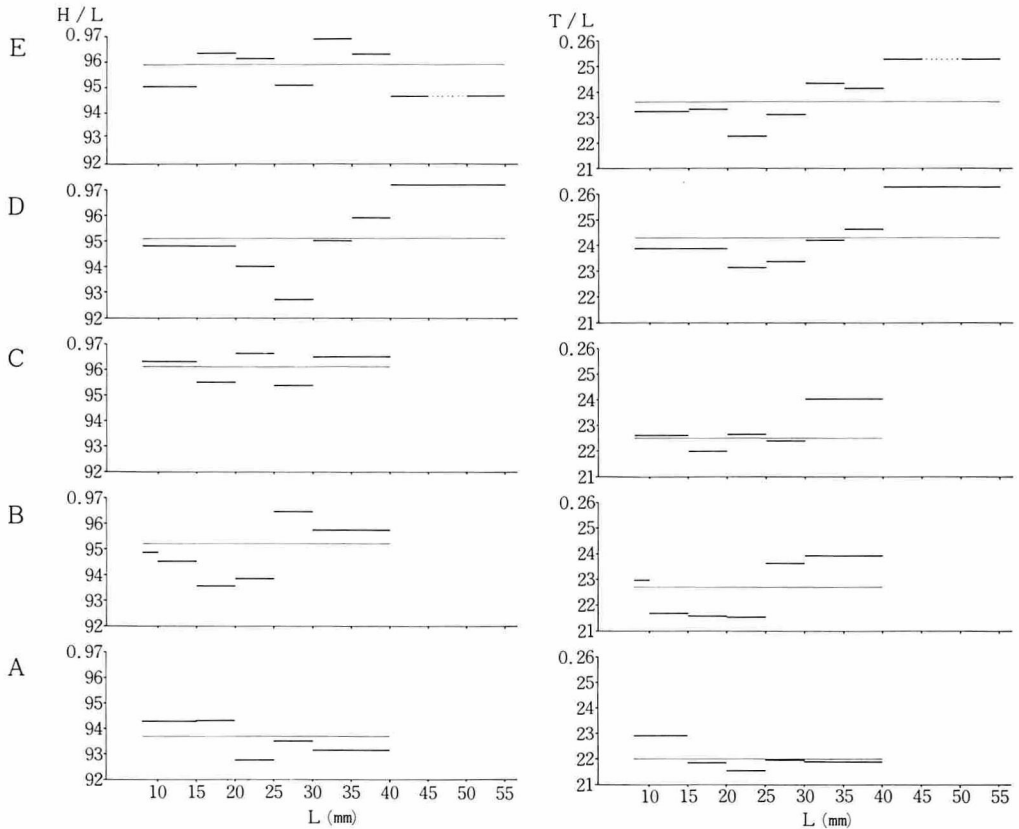
ことにした。

第5図に個体群Bの場合のLとTの関係を一例として示した。この図は横軸にL、縦軸にTをとった両対数グラフに各個体の計測値をプロットしたものでさらにT=0.18LからT=0.28Lまでに相当する直線を係数0.02ごとに記入してある。この図の上でたとえば直線T=0.22L上にプロットされた個体のT/Lは0.22である。今このT=0.22Lの直線を基準にしてみるとL>10mmの範囲では大部分の個体がこの直線より上側にプロットされているのに対して、15<

L<25mmの範囲では下側にプロットされ、L>25mmになると再び上側にプロットされる個体が大部分を占めるようになることがわかる。他の直線との位置関係も考慮すると、この例では殻の生長にともなう初めのうちはT/Lがしだいに減少し続けるが、ある時期からは反転して増加するという傾向が明らかに現われている。こうし



た傾向はT/LのみならずH/Lについても、また他の個体群でもみられることが予想されるので、それを読みとるためにLを適当な階級に区分し、各階級に含まれる個体のH/LおよびT/Lの平均値を求めて個体群ごとに示した(第6図)。この図によれば、個体群Bでみられた殻の生長にともなうT/Lの減少-増加の関係が、個体群Aの後半であまり明らかでないほかは、他の個体群でも同様に現われていることがわかる。すなわちエゾタマキガイの殻は生長の過程の前半で相対的な膨らみがしだいに弱くなり、後半においてしだいに強くなるのが一般的であることを示している。H/Lの場合、T/Lの場合ほど一般的ではないが同様な傾向が個体群BとEに明らかに現われていて注目される。



原則としてLが5mmごとの区間に含まれる個体について平均値を求めた。ただしL<10mmでは8≦L<10mmを1区間とし、該当する区間の個体数が5個に満たない場合はその左あるいは右の区間の個体を一括して平均値を求め、その区間に対応する線分で示した。なお点線はその区間に含まれる個体が存在しないことを、細線は全個体の平均値を示している。個体群下については第4図と同じ理由で省略する。

第6図 LとH/LおよびT/Lの平均値の関係

このように生長の過程で各個体のH/LやT/Lの値が変化するものであると、ひとつの個体群のサンプル全個体を対象として求めたそれらの平均値は、その個体群の(サンプルの)含んでいる個体の年齢構成によって強く影響されることになる。たとえば、今仮に個体群Eを含む単層から2つのサンプルを採集した場合、一方は偶然にLが25mm前後の殻を多く含み他方は35mm前後の殻を多く含んでいたとすれば、本来同じ値にならなければならないT/Lの平均値が、現実には前者のサンプルで小さく後者のサンプルで大きく算出されてしまうことが第6図から明らかである。したがって平均値のみでもって個体群の形態的特徴を表現し、比較のめやすにすることはかなり危険性を含んだ方法である。

このことに関連して、ここで先に述べた鮎川層下部とその上位の個体群の間にみられるT/Lの平均値の差について考察しておく。T/Lの平均値は後者の個体群で前者よりかなり大きい。そして後者はLの大きい個体を多く含んでいるので、このことから平均値の差は今述べたように個体群間の年齢構成の違いによって生じている

のではないかという疑いもたれる。しかしこの場合の殻の大きさの相違は年齢構成よりはむしろ生長速度の差を反映したものととらえるべきであり、また第6図によって両者の個体群の対応するLの範囲におけるT/Lの平均値を比較してみると、ほとんどの場合鮪川層上部以上の個体群において大きい。したがって先に述べた平均値の差は、鮪川層下部の個体群とその上位の個体群の間に存在する形態の相違を正しくとらえていると考えられる。

ところで、生物体において生長に関係の深い2つのパラメーターx、yの間には、一般に相対生長式  $y = bx^\alpha$  (b、 $\alpha$ は定数)の成りたつことが知られており、両辺の対数をとると  $\log y = \alpha \log x + \log b$  となるから、相対生長式は両対数グラフ上で直線として表わされる。第5図に記入した直線はいずれも  $\alpha = 1$  であるが、計測値がこれらの直線のうちの1本を中心にして直線と平行に分布していればLとTは比例関係にあることになり、この2つのパラメーターに関しては成長にともなってプロポーションの変化は起らない。しかしこの図の場合、この個体群全体のLとTに関する生長の過程は向配の異なる少なくとも2本の直線(いずれも  $\alpha \neq 1$ )で表わされるべきであり、このことは $\alpha$ が生長の途中で変化することを示している。第6図の検討結果からみて、同様のことが他の個体群についてもいえるであろう。そこで $\alpha$ が変化しないとみられる個体群ではその個体群全体で、変化するとみられる個体群ではその変移点の前後に分けて別々に、それぞれ相対生長式を求めれば、こうして求めた $\alpha$ の値は個体群の年齢構成に比較的影響されにくいので、各個体群の形態的特徴を表現し比較する指標として先に述べた平均値よりは妥当と思われる。 $\alpha$ が変化する場合はその変化の位置も重要である。

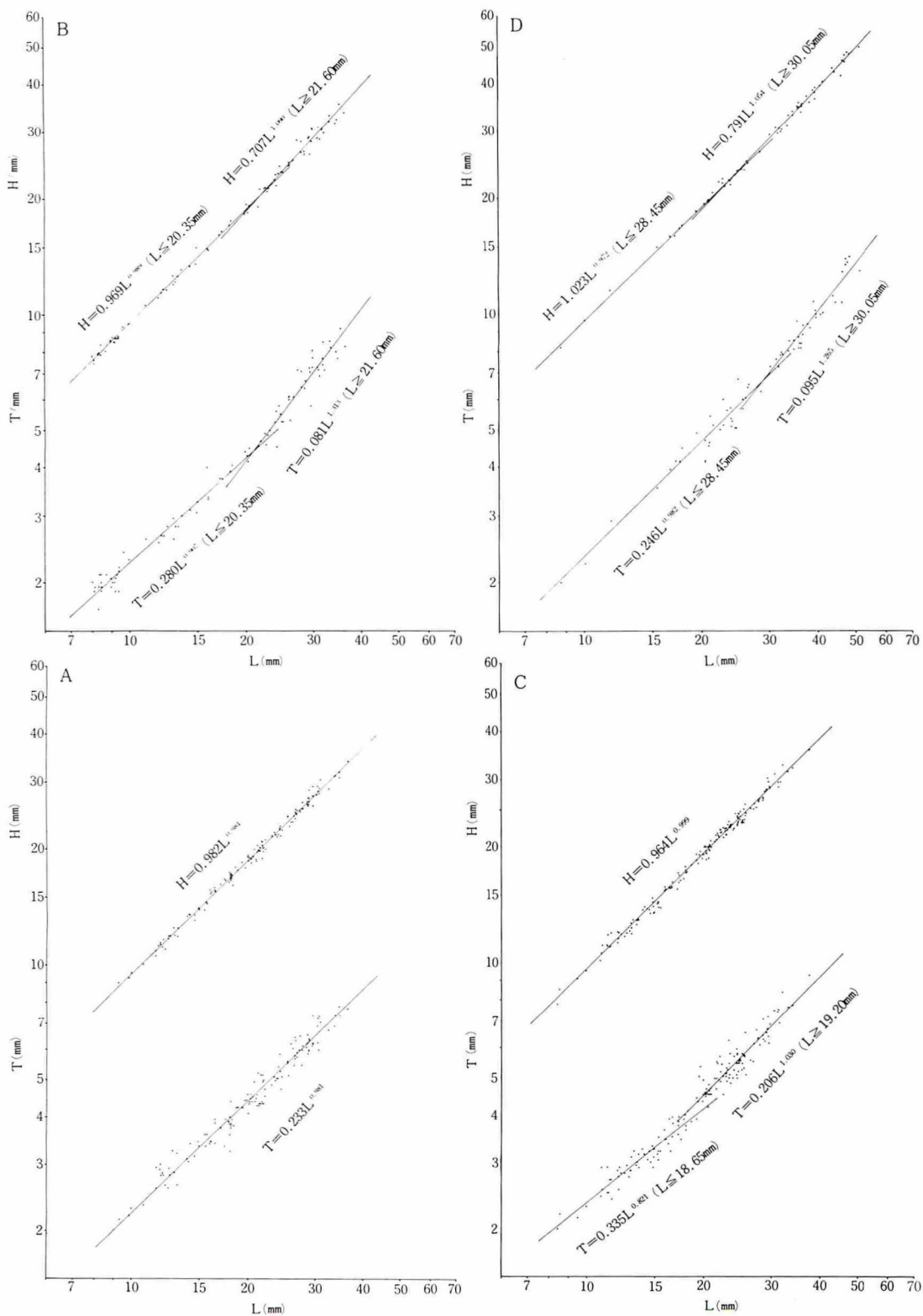
この考えにもとづいて、LとHおよびTの関係を各個体群ごとに求めて示した(第3表・第7図)。これらを求めるにあたっては、まずLを横軸にHおよびTを縦軸にとった両対数グラフに各個体の計測値をプロットし、両者の関係がほぼ直線になることを確かめたうえで、向配の変化が認められる場合には、多少主観的にならざるをえないが、変異点にほぼ対応するとみられるLの値をもって個体群をその前後に2分した。LとHの関係では向配の変化があってもグラフ上ではLとTの関係におけるほど明瞭には現われないし、両者の向配の変移点のLの値はほぼ等しいとみなされるので、LとTの関係における変移点の値をそのまま適用した。ついで各個体の計測値の常用対数を取り、最小2乗法を用いて  $\log y = \alpha \log x + \log b$  に回帰した。

第3表および第7図によってLとHの関係をみると、個体群Aでは、 $\alpha = 0.984$ とHがLに対していくらか劣生長の傾向を示しているのに対して、他の個体群ではほぼ等生長あるいはやや優生長である。第6図からも予想されるように、個体群BとDでは生長の途中で、Lに対して劣生長だったHが優生長に転じることが $\alpha$ の値に明らかに示されている。このことが特に一部の個体群にのみ現われていて一般的ではないことなのか、それとも他の個体群では個体変異の範囲内にかくされていて表面に現われてきていないのかについては今のところ明らかにできないが、第6図からみると前者である可能性が強いようにも思われる。

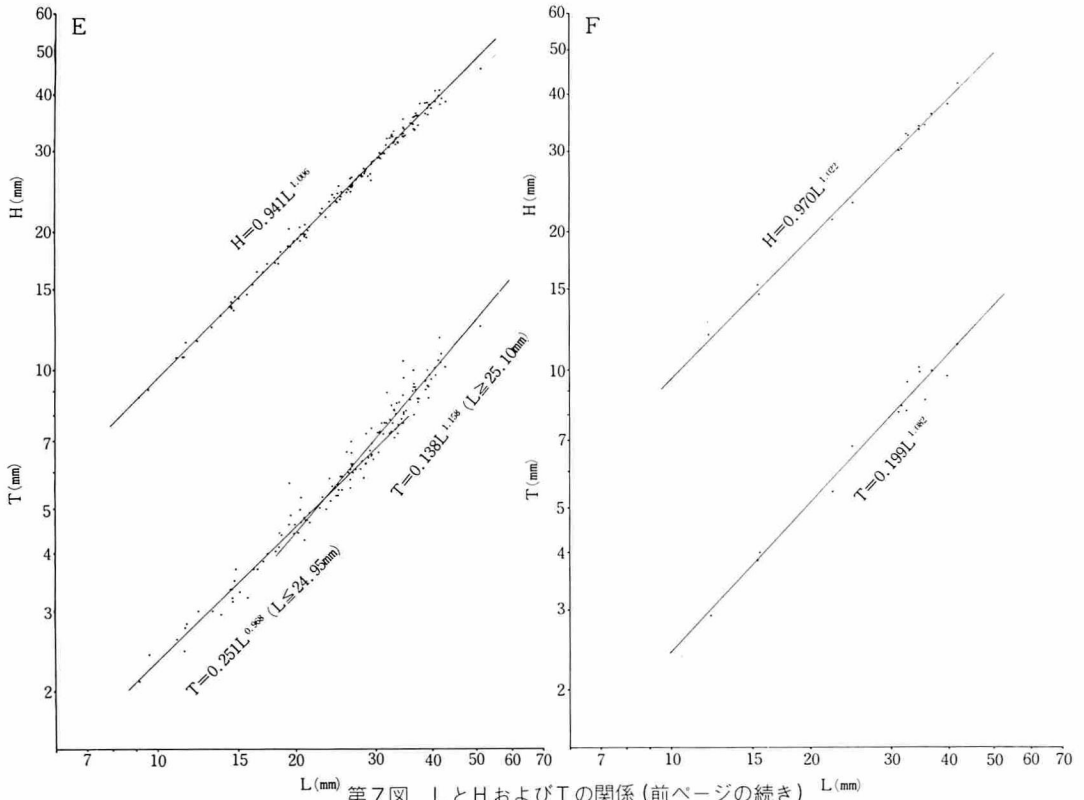
個体群	Lの範囲 (mm)	個体数	H = b L $\alpha$		T = b L $\alpha$	
			b	$\alpha$	b	$\alpha$
F	全 個 体	15	0.970	1.022	0.199	1.082
E	全 個 体	139	0.941	1.006	0.195	1.057
	L ≤ 24.95	52			0.251	0.968
	L ≥ 25.10	87			0.138	1.158
D	全 個 体	66	0.887	1.020	0.180	1.088
	L ≤ 28.45	31	1.023	0.972	0.246	0.982
	L ≥ 30.05	35	0.791	1.054	0.095	1.265
C	全 個 体	162	0.964	0.999	0.219	1.009
	L ≤ 18.65	64			0.355	0.821
	L ≥ 19.20	98			0.206	1.030
B	全 個 体	88	0.932	1.009	0.212	1.023
	L ≤ 20.35	47	0.969	0.989	0.280	0.907
	L ≥ 21.60	41	0.707	1.090	0.081	1.313
A	全 個 体	132	0.982	0.984	0.233	0.981

第3表 H = b L $\alpha$  および T = b L $\alpha$  における b、 $\alpha$  の値





第7図 LとHおよびTの関係(次のページへ続く)



第7図 LとHおよびTの関係 (前ページの続き)

LとTの関係では、まず各個体群の全個体を対象として求めた $\alpha$ の値を比較すると、LとHの関係でみられたと同様個体群AにおいてのみTがLに対して劣生長であるほかは優生長の傾向を示す。鮭川層上部以上の個体群の $\alpha$ は下位の個体群のそれよりかなり大きく、優生長の傾向が強まっているような印象をうけるが、これは主として回帰直線の向配が変化する以前における $\alpha$ の値が、前者の個体群で後者よりも大きいことによっているものと思われる。個体群B・C・D・Eについては生長の途中で回帰直線の向配の変化が明らかに現われており、劣生長から優生長に転じる。特に個体群Bにおける変化は著しい。

このように、生長の途中でTを表わす相対生長式における $\alpha$ の値が小から大へ変化する事実については、速水(1974)も千葉県成田層群上岩橋層産エゾタマキガイ個体群で指摘しており8)、少なくとも本種についてはかなり一般的にみられる現象のようである。この変移点はある一定の生長の段階を示しているものと思われるので、この段階をもって生長の過程を2分することが可能である。仮に前半を第1過程、後半を第2過程とよぶことにする。

個体群B・CではLが20mm前後に達すると第1過程から第2過程にはいるが、個体群D・Eではそれが25-30mmのあたりにあり、このことが鮭川層上部以上に含まれる個体群に下位の個体群より大きい殻の多い事実が、年齢構成の差ではなく生長速度の差によるものであるという結論を導いた理由のひとつである。

個体群Aについて得られた $\alpha$ の値は、LとHの関係およびLとTの関係の両方について他の個体群に比べて異常である。これらの値をみた限りでは、この個体群は全体として他の個体群における第1過程に相当する個体によって構成されていると考えられないでもない。そして第2過程に相当する個体は篩別されて保存されなかったという可能性もありうるが、先にも述べたとおりこの可能性は非常に小さい。第6図によれば、T/Lの平均値はLが20-25mmの区間までは減少を続け、それ以後はほぼ一定になっている。よって、TとLの関係を表わす直線に向配の変化があるにはあるが、それが明瞭に現われていないと考えることもできる。こころみに、L=23mmをもってこの個体群を2つに分け、別々に $T=bL^\alpha$ に回帰してみたところ、 $L < 23mm$ の範囲では $\alpha=0.983$ が得られ、 $L > 23mm$ の範囲では $\alpha=1.004$ が得られた。したがってこの個体群では、第1過程においてはTはLに対して劣生長であるという点で他の個体群と同様であり、第2過程においてはほぼ等生長になるという点で他の個

体群と異なっていると解釈するのが妥当であろう。LとHの関係も第6図から判断すると、LとTの関係と同様であるのかもしれない。

## VI まとめと今後の課題

以上に述べたことから、形態とその時間的な変化に関連した主なことを要約してみる。

1) 鮭川層下部に含まれる個体群とその上位の個体群の間には、殻の大きさによる個体の頻度分布に明らかな差が認められ、後者で大きい殻が多い。これは傾斜不整合Cの形成以後に出現したエゾタマキガイの生長速度がそれ以前のものより増加したこと、言い換えれば生長によって到達しうる大きさの限界値が増加したことによるものと考えられ、個体群間の年齢構成の相違を示すものではない。

2) 各形質の頻度分布はいずれの個体群においても正規分布に近い。

3) 相対的な殻の膨らみは時間的に増加する傾向があり、特に傾斜不整合Cを境としてT/Lの平均値は大きく変化している。これは個体群間の年齢構成の相違に影響されたものではない。

4) 相対的な殻の高さは傾斜不整合Cを境としていったん減少するが、その下位でも上位でも時間的に増加する傾向がみられる。

5) 生長にともなうLとHの関係を各個体群についてみると、HがLに対してほぼ等生長もしくはやや優生長である場合が一般的である。相対生長式における $\alpha$ の変化は一部の個体群で明らかに現われており、この場合は生長にともなうHが劣生長から優生長に転じる。

6) 生長にともなうLとTの関係を各個体群についてみると、ひとつの個体群全体としてはTがLに対して優生長である場合が一般的である。しかし生長の過程をみると途中で $\alpha$ が変化し、劣生長から優生長に転じている。ただし個体群Aでは劣生長からほぼ等生長に転じているものようであり、第2過程の生長様式には時間的な変化が想定される。

以上の中で、特に1)、3)、6)に述べた時間的な変化が、主として個体群の生息した環境の変化によって生じたものなのか、それとも主として遺伝的な素質の変化によるものなのかという点で注目される。このことに関連して、エゾタマキガイの鮭川層産のものについても計測・統計を行なった横山(1930)は、亜炭層の下位と上位と述べているだけで筆者のどの個体群に相当するものであるかは明らかでないが、長さ $l_1$ と高さ $h_1$ の比の平均値がかなり大きな変化を示していることを指摘し、これを変転 (mutation) ではないかという見解を示して、遺伝的要因の方を重視しているようである。

1)の場合、変化が急激に現われているようにみえること、傾斜不整合Cの下位と上位のそれぞれの個体群間ではほとんど差がないことなどから、今のところ遺伝的要因を主とした変化と考えておいてもそれほど無理はないと思われる。また6)については、個体群Aは今回取扱った個体群の中では最初に出現したものであり、その後B-Fの個体群が出現してくる過程ではかなり大きな環境の変化があったと想定される(加藤・渡部、1976)にもかかわらず、これらは、個体数が少なく分析できない個体群Fを除いて、個体群Aと異なる特徴(第2過程におけるTの優生長)を共通して持っていること、個体群AとBを含む単層は一連の堆積物として扱われるべきものでありその間に急激な環境の変化は考えにくいにもかかわらず、個体群Bにおける第2過程の $\alpha = 1.313$ という異常に高い値が現われることなどの理由から、これも1)と同様遺伝的要因を主とするものと考えられるにそれほど無理はないであろう。さらに3)にあげた事実は1)や6)と相互に関連しあっているものと思われる。すなわちまず第2過程でTがLに対して優生長になり(個体群B以降)、ついで殻の生長速度の増加と第1過程における $\alpha$ の増加が起って(個体群D以降)これらがT/Lの平均値の増加に結びついていると考えられるわけである。

いずれにしても今回の調査で得られた資料のみでは、こうした時間的な変化の要因については明言できない。このことを解明するためにも、層的により密な採集を行なって時間的な変化をより細かく追跡すること、今回とりあげた以外の形質の変化についても調査してみること、時間的にも空間的にもより広いエゾタマキガイの個体群について計測・統計を行なって比較してみるなどととも、各個体群の生活環境をできるだけ具体的に明らかにすることが重要な課題である。



## 注

- 1) 両層とも洪積層
- 2) 後述するように個体の生長過程でも形態は時間的に変化するが、本論では地質学的時間を意味する。
- 3) 2つの度数分布表の対応する区間における累積相対度数の差の絶対値の最大値によって判定する。
- 4) これらはひとつの個体群における平均的な値の差ととらえるべきであろう。
- 5) 度数分布表において、試料観察値の累積相対度数と、平型値と標準偏差から計算した正規分布の場合に期待される累積相対度数との各区間における差の絶対値の最大値によって判定した。
- 6)  $V=100s/M$
- 7) 次式(速水ほか, 1968)によって求めた  $t$  値によって判定した。

$$t = (M_1 - M_2) \sqrt{\frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2}} / \sqrt{\frac{(N_1 - 1) s_1^2 + (N_2 - 1) s_2^2}{N_1 + N_2 - 2}}$$

ただし  $M_1 \cdot M_2$  はそれぞれの個体群における平均値、 $N_1 \cdot N_2$  は個体数、 $s_1 \cdot s_2$  は標準偏差。

- 8) この場合 H と T の関係で示されている。
- 9) いずれのパラメーターも筆者の場合と多少計測法が異なるので厳密な比較はできない。

## 文 献

- 速水 格ほか(1968)：二枚貝貝殻の変異と相対成長-I. 福岡市郊外津屋崎産 *Glycymeris* 2種について. *Venus*, 23, 95-110.
- (1974)：二枚貝綱. 新版古生物学Ⅱ(松本達郎編), 朝倉書店, 1-62.
- 加藤万太郎・渡部 晟(1976)：男鹿半島安田海岸における鮪川・潟西層の構造と堆積環境について. 秋田県立博物館研究報告, (1), 56-65.
- 槇山次郎(1930)：化石 *Glycymeris yessoensis* の変異. *Venus*, 2, 107-116.
- MAKIYAMA, J. (1952)：On the mutation of the fossil *Glycymeris rotunda*. *Trans. Proc. Pal. Soc. Japan*, N. S., (5), 131-138.
- TAKAYASU, T. (1962)：Molluscan Fossils from the Shibikawa Formation in the Oga Peninsula, Akita Prefecture, Japan. —Studies of the Cenozoic fauna in the Akita oil field, Part 2— *J. Min. Coll. Akita Univ. Ser. A*, 2, (2), 1-19.
- 渡部 晟 (1975)：男鹿半島安田海岸の潟西層基底に発達する化石層について. 秋田地学, (22), 7-10.
- (1976 a)：安田軟体動物群における *Puncturella* 属 2種の変異. —化石貝殻の形態学的研究(1) — 同, (24), 11-16.
- (1976 b)：男鹿半島北岸安田付近の潟西層から得られた貝化石. 秋田自然史研究, (7), 12-13.