
総説

三葉虫：研究の総説および多様性の変遷

鈴木雄太郎

静岡大学理学部生物地球環境科学科

Review of researches on trilobites, and history of trilobite diversity under the Palaeozoic environment

Yutaro Suzuki

Institute of Geoscience, Shizuoka University, Ohya 836 Shizuoka 422-8529

Abstract. This paper reviews researches on trilobites and history of trilobite diversity under the Paleozoic environment. First, the studies on exoskeletal morphology, its chemical compositions and internal organs are reviewed. Second, a systematic outline of classification on the Trilobita and its bearing taxonomic problems such as these of agnostids and naraoids are discussed based on previous studies focused into the aspect of functional morphology .

The life history of trilobites are divided into three major periods of the initial (early Cambrian), radiative (Cambrian to Ordovician) and declining stages (Silurian to Permian), respectively. Dominated carbonate ramp-settings under the condition of sea-level fluctuation are favored to be one of the most important factors that influenced the history of the morphological and the taxonomic diversity in the initial stage. Increased morphological diversity occurred in the radiative stage, corresponding to the period of widely expanded carbonate depositional settings, especially of reefal facies. In case of the declined stage, sea-level lowering during the mid Silurian to the earliest Devonian and the late Devonian extinction event is favored as the main factors to explain the trend of the declined and low morphological diversity. An additional factor to this may be the switch of the aragonite/calcite sea water which happened in the middle Carboniferous.

Key words: Arthropoda, classification, diversity, internal organs, functional morphology, Palaeozoic, Trilobita

はじめに

三葉虫は、「化石の王様」と称されることがある。その理由は、この動物群があまりにも豊富な形態の変化を持っているためであろう。たとえば、頭部に角のような形質を備えている種もあれば（図1A）、ツタンカーメンのマスクを連想させるような頭部をした分類群もいる（図1C）。また、その防御体制（enrollmentと呼ばれる）は、生物機械のような緻密さ、重厚さを備えている（図1B）。体の大きさも多種多様であり、成体で5mm以下の微少な種から、約80cmの巨大なものまで知られている。一方、顕生代の生物の進化史からみても、三葉虫は地球の生態系を最初に征服した後生動物であり、まさに王者の称号がふさわしい。加えて、日本では化石の稀少さからくる憧れも王様像の構築に拍車をかけている。

日本では、三葉虫化石は産出個体が少ないため研究対象としてみられることは稀である。しかし、この化石は古生代を代表する分類群として、記載学的な研究、化石層序、古生態の研究分野でも中心的な役割を果たしてきた。また、我々古生物学者が、過去一世紀以上にわたり蓄積した三葉

虫における外骨格の形態に関する情報とそれらの時空変遷の記録は、生物進化を考察する上で、第一級の資料である。しかし、研究史が長いために生じる硬直化した思考、過去の資料が膨大でその更新や改訂が追いつかない、などの問題点も多い。本論では三葉虫に関する研究について概説し、その問題点を指摘するとともに、筆者自身の考えも盛り込みながら将来の研究動向について述べてゆきたい。

三葉虫の体の仕組みと構造**1) 外骨格の基本体制と脱皮**

三葉虫は、分類学上では節足動物門三葉虫類（三葉虫綱：Class Trilobita）に区分される（Kaesler, 1997）。一般に、節足動物の外骨格とは、体を覆う硬組織すべてを指すが、本論では三葉虫の化石として普遍的に残る exoskeleton（エクソスケレトン：意識すると“甲羅”，もしくは“背甲”）を外骨格として扱う。三葉虫の肢やエクソスケレトンの裏側にある化石として残らない部位については、ここでは“外骨格”として扱わない。

三葉虫の外骨格は、縦方向（動物体の体軸方向に平行）

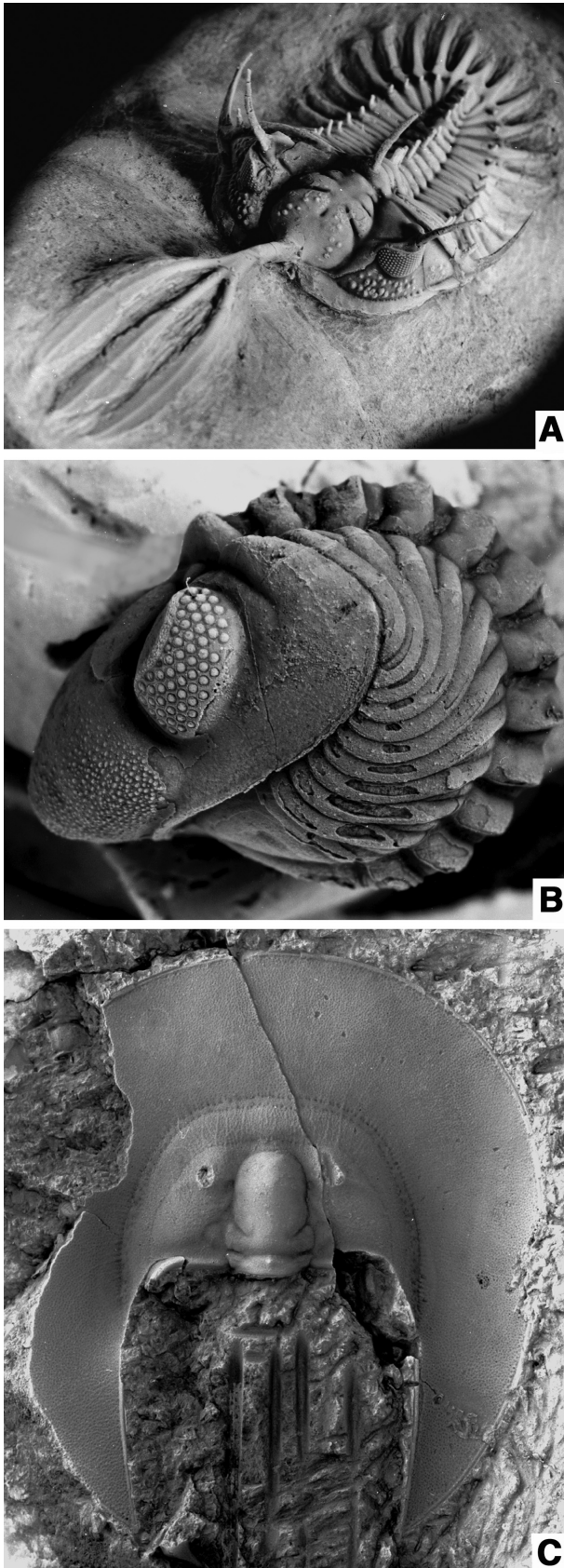


図1. A: *Acanthopyge* 亜科の1種. X2. モロッコ (デボン系). 頭の先端に見られる三叉の鉾のような形質がみられる. B: *Reedops* sp. x5. モロッコ (デボン系). C: *Scotoharpes* sp. x3.5. スウェーデン (最下部シルル系).

に三分割され, 中心部の隆起した1中葉 (one axis) と2つの側葉 (two pleurae) の基本体制を持ち, これが“三・葉・虫 (three lobed)” の名の由来となっている. さらに外骨格は, 前方より, 頭部 (cephalon), 胸部 (thorax), 尾部 (pygidium) に区分され, 頭部と尾部はそれぞれ一枚, 胸部は数枚の独立した外骨格からなる. 尾部が数枚の外骨格で構成されている分類群もある. 全ての外骨格の腹側には, ダビュラー (doubleure) と呼ばれる殻の折り返しがあり, 断面で見るとフック状になっている (図2). このダビュラーは, 胸部の側葉部の腹側をほぼ全てを覆う分類群もいれば, ほとんどみられない分類群もある. *Illaenidae* 科などでは尾部のダビュラーの形態が, 種を定義づける形質の一つとなっている. 頭部にある弱線 (facial suture) は, 体軸最前方から斜後方へ, そして基本的に眼の上部を通して, 頭部側葉の後部もしくは側方へと延びるパターンを示す. 脱皮時には, この弱線から頭部の古い外骨格を割って脱ぎ捨てる. 脱ぎ捨てられた頭部外骨格は, 基本的に cranium, 1対の free cheek, rostral plate, hypostome の5つに分れる (図2). 但し, これらは, 弱線が消失してそれぞれ融合することもあり, その程度が高次分類の際の有効な指標となる. 胸部, 尾部には弱線はなく, 古い外骨格はそのまま脱ぎ捨てられる.

2) 外骨格の微細構造

微細構造に関しては, 外骨格自体の殻構造だけではなく, 外骨格背面, 腹側のダビュラー上, および裏側 (軟体部が付着していた部分) にある構造まで, 多種多様なものが報告されている. 表面 (背面) 構造には, 感覚器官の一部と考えられている顆粒状装飾 (図3A, B) (Osmólska, 1975), enroll時に外骨格の過度のoverlapを防止するための stopping device (図3C), 断面が鋸歯状のほぼ平行に並ぶ綾である terrace line (図3D, E), coaptive device (図3F, G) などがある. このうち, terrace line の機能には, 堆積物上で体を固定する (Schmalfuss, 1981), 堆積物中に潜り込む (Stitt, 1976), 防御体制の時に呼吸をするため海水を循環させる隙間を確保する (Fortey, 1986), 遊泳時における水の抵抗を減少させる機能 (Fortey, 1985) などの諸説がある. また, coaptive device は, 完璧な防御体制 (enrollment) を可能にするため, 体各部にある幾つもの固い外骨格パーツを規則的に重ねる, または, 組み合わせるための凹凸の形質として知られている (Henry and Clarkson, 1974).

これ以外の特徴的な構造として複眼がある. これには, ①最も一般的な複眼で, 各レンズが互いに接している Holochroal (ホロクロール) eye, ② *Phacopidae* 科のように各レンズが互いに角膜を介して複眼を形成する Schizochroal (ツァイツオクロール) eye, ③ *Eodicininae* 亜科のみで知られている Abathochroal (アベイソクロール) eye の3種類が確認されている (Gál *et al.*, 2000b).

複眼は, 節足動物全般にみられる形質であるため, その形態に着目した研究が古くから行われている (Lindström, 1901). ここ20年間は, レンズ形態とその収差に関する研

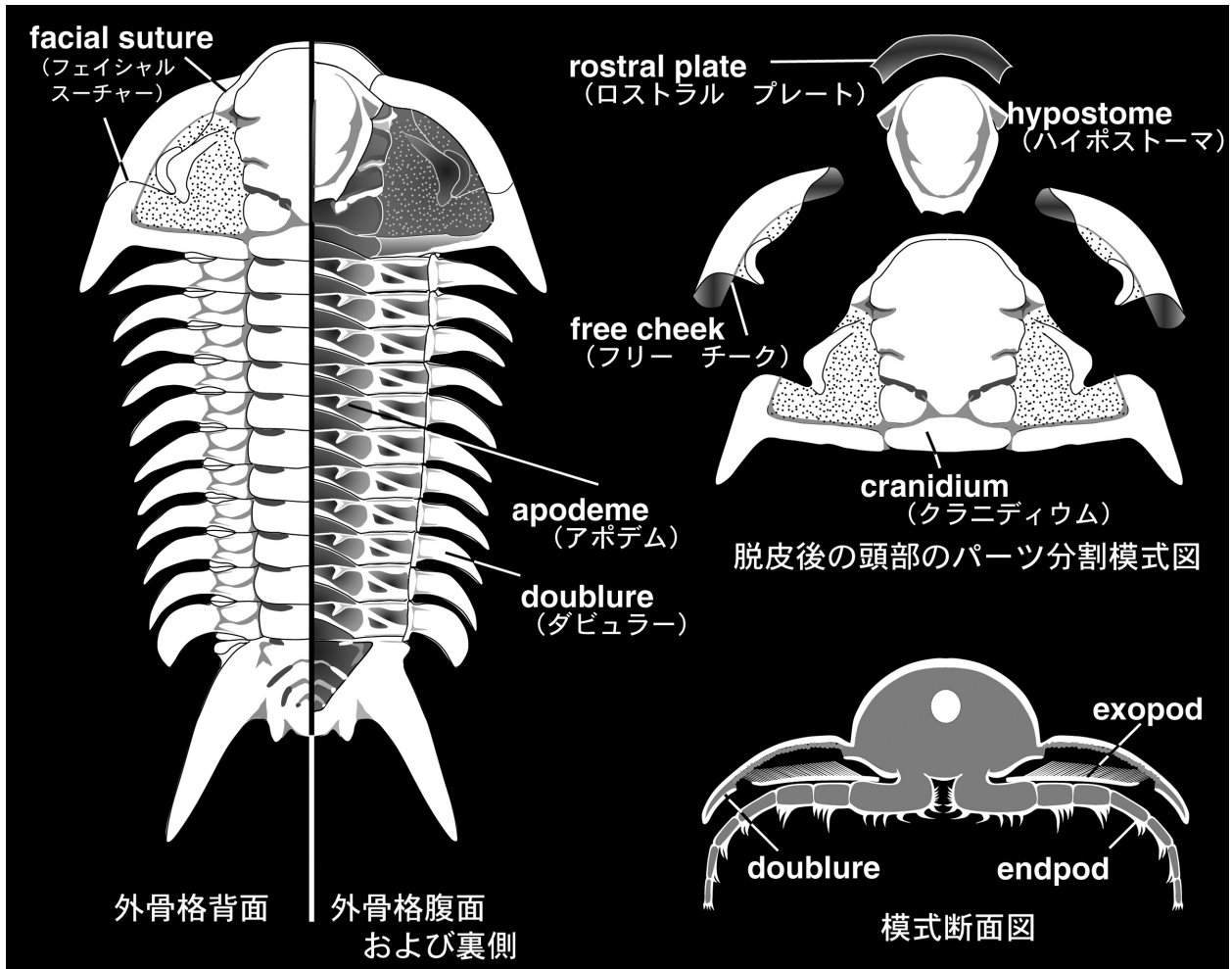


図2. 三葉虫の外骨格における部位名称.

究が繰り返し行われている (Gál *et al.*, 2000a). 近年, 人間の手によって開発された二焦点型レンズ (bifocal lense) は, 現在の動物の目には使われていないとされていたが, 4.5億年前の三葉虫にはこのレンズ形態が既に備わっていたことも明らかにされた (Gál *et al.*, 2000a).

3) 外骨格の成分および現生節足動物との脱皮様式の違い

一般に, 節足動物の外骨格はキチン質のため, 三葉虫も同様であるという誤解が多い. 実際は, ほぼ純粋な石灰質で (Adams *et al.*, 1984; Wilmot and Fallick, 1989), その鉱物組成は貝形虫の二枚貝様背甲 (carapace) に酷似すると指摘した研究もある (Teicler and Towe, 1974). 三葉虫の外骨格と貝形虫の背甲は, 共に化石記録に残りやすく, 殻成分の類似性と脱皮方法がその要因として挙げられている. ほとんどの現生節足動物は, 図4に示したように脱皮の際に古い外骨格を溶解, 一時的に体内に吸収し, それらを新しい外骨格に沈着させるという, 有効な資源再利用の機能を備えた脱皮方法を採用している (Turpen and Angell, 1971). そのためカブトガニでは, 脱ぎ捨てた甲羅の厚さが2割程度まで薄くなる (Mutvei, 1977). しかし, 三葉虫

の外骨格と貝形虫の背甲に関しては, 古い殻の成分を再利用できず, 外骨格のほとんどを捨てて, 再構築していたと考えられる (Mutvei, 1981). このように脱皮のたびに厚い外骨格を脱ぎ捨てるのが, 逆に, 化石化の確率を非常に高くしている. また, 三葉虫の外骨格の殻構造は, 続成作用のため変質している場合が殆どであるが, 希にその殻構造が保存された例も報告されている (Dalingwater *et al.*, 1999など).

4) 付属肢

三葉虫の付属肢は, 頭部の最先端にある一対の触覚を除くと, 基本的にすべて二分岐した肢 (二肢型) をもっており, 各体節ごとに一対の付属肢がある. 各肢は7節からなる内肢 (endopod) と, 体に最も近い肢節から分岐した櫛歯状の構造をもつ外肢 (外脚) (exopod) からなる (図2). 外肢は, 一般的に“鰓”とされていたが, その根拠として, 外肢の分岐位置が甲殻類の一般的な鰓器官である preepipodite に対比されている (Størmer, 1939), 表面積/体積の比が大きいのという2点が挙げられている. しかし, 最近の研究では, 前者の解釈は誤りという事実が示され,

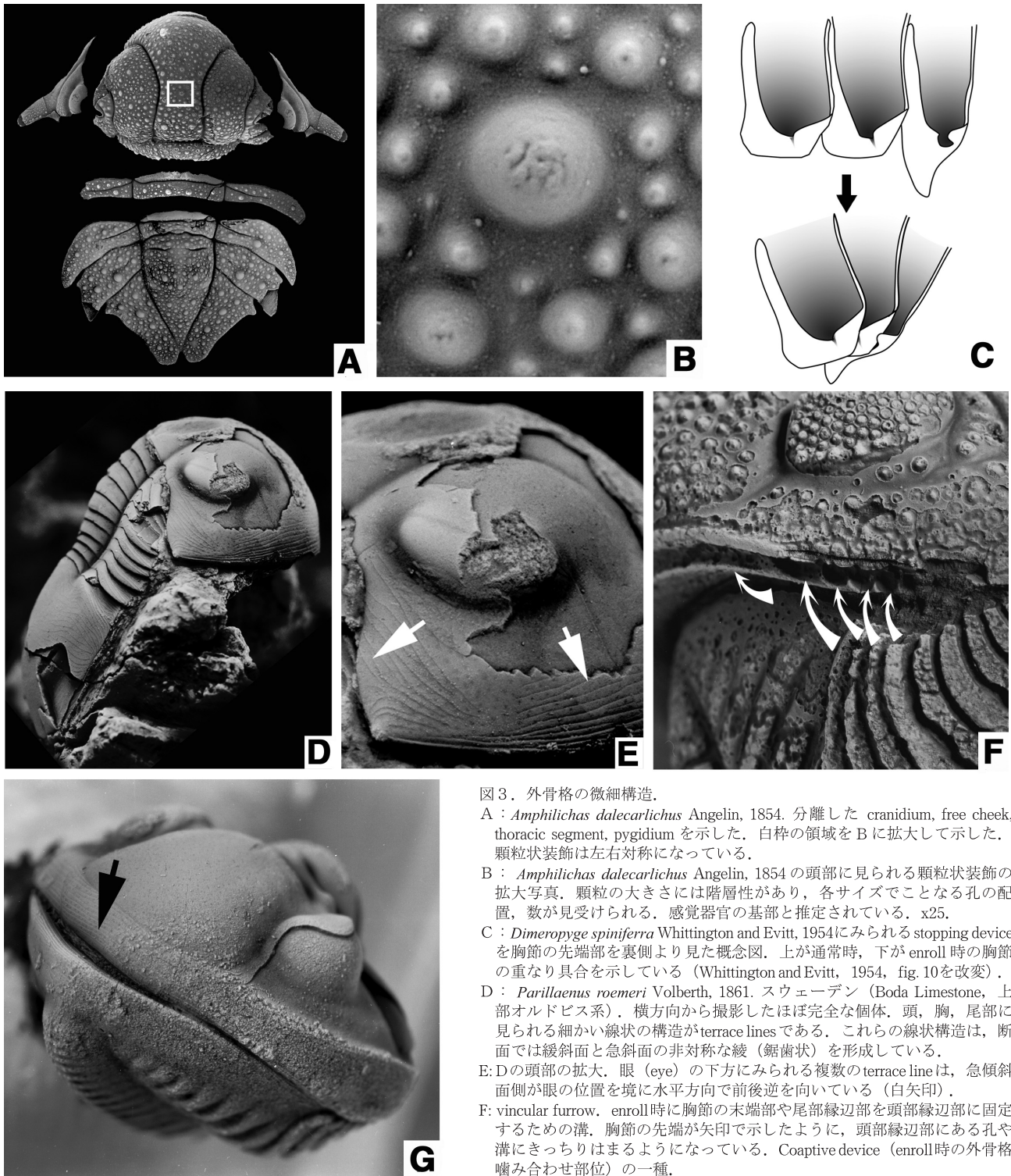


図3. 外骨格の微細構造。

- A : *Amphilichas dalecarlichus* Angelin, 1854. 分離した cranium, free cheek, thoracic segment, pygidium を示した。白枠の領域を B に拡大して示した。顆粒状装飾は左右対称になっている。
- B : *Amphilichas dalecarlichus* Angelin, 1854 の頭部に見られる顆粒状装飾の拡大写真。顆粒の大きさには階層性があり、各サイズでことなる孔の配置、数が見受けられる。感覚器官の基部と推定されている。x25。
- C : *Dimeropyge spiniferra* Whittington and Evitt, 1954 にみられる stopping device を胸節の先端部を裏側より見た概念図。上が通常時、下が enroll 時の胸節の重なり具合を示している (Whittington and Evitt, 1954, fig. 10 を改変)。
- D : *Parillaenus roemerii* Volberth, 1861. スウェーデン (Boda Limestone, 上部オルドビス系)。横方向から撮影したほぼ完全な個体。頭、胸、尾部に見られる細かい線状の構造が terrace lines である。これらの線状構造は、断面では緩斜面と急斜面の非対称な綾 (鋸歯状) を形成している。
- E: D の頭部の拡大。眼 (eye) の下方にみられる複数の terrace line は、急傾斜面側が眼の位置を境に水平方向で前後逆を向いている (白矢印)。
- F: vincular furrow. enroll 時に胸節の末端部や尾部縁部を頭部縁部に固定するための溝。胸節の先端が矢印で示したように、頭部縁部にある孔や溝にきっちりハマるようにになっている。Coaptive device (enroll 時の外骨格噛み合わせ部位) の一種。
- G: coaptive device の一種。この種のように頭部と尾部のそれぞれ先端、末端部の噛み合わせに微妙な隙間をつくることが知られている。Enroll 時の呼吸孔なのではないかと考えられている。 *Ditomopyge decurtata* (Gheyselsink). x10。

外肢 = “鰓” の解釈に関しては反対意見もある。Hou and Bergström (1997) は、外肢にある櫛歯状器官は鰓のような柔らかい器官ではなく、固い器官 (剛毛: seta など) と考えている。その理由として、櫛歯状器官は必ず覆瓦状構造 (固い平板状のものが瓦状、魚のウロコ状に重なっていること) をしていること、櫛歯状器官の根元に固い器官を支

えるための関節がみられることを挙げている。Whittington (1975) でも、類似の関節構造が見受けられる (彼の論文の Plate 14, 23 を参照)。後者の根拠では不十分な例としては、たとえば甲殻類貝形虫における epipodial ventilatory plate も、三葉虫の外肢に類似する表面積/体積の比が大きい櫛歯状の器官をもっているが、この器官は決して呼吸器官で

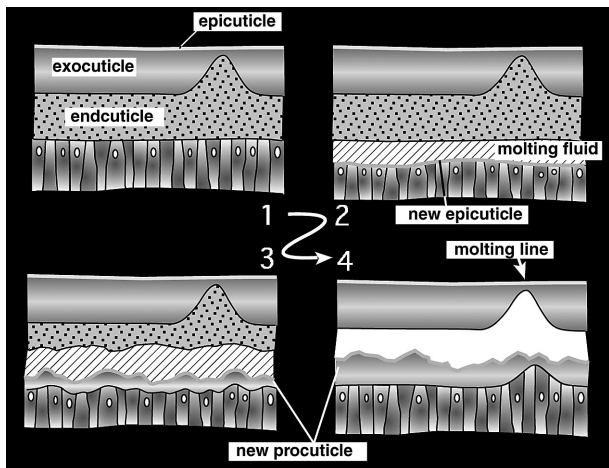


図4. 現生節足動物における脱皮の一般的なメカニズム。1. 通常時の外骨格（三層構造: epi-, exo-, endocuticle）と表皮細胞の配置の概念図。2. 脱皮準備期初期。外骨格の内層部（endocuticle）を溶かす液体（molting fluid）が表皮細胞の上位に分泌される。3. 脱皮準備期後期。脱皮後に exo-, endocuticle になる procuticle が分泌されはじめる。4. 脱皮期。Endocuticle が溶解し、矢印の部分から今まで使用していた外骨格を割って、新しい体が出てゆく。節足動物は、成長にともなって何度も脱皮を繰り返す。現生の節足動物では、カブト虫や蝶のような一部の昆虫など、成熟すると脱皮をしないグループもあるが、カニやエビのように死ぬまで脱皮を続けるグループもある。ただし、三葉虫や一部の節足動物では、異なる脱皮様式の可能性も示唆されている。

はないことが明記されている (Vannier and Abe, 1995, p. 851)。したがって、記載的な記述の際には、単に“外肢”とすることが望ましい。

三葉虫の腹側には、頭部から尾部の全ての体節に、ほぼ同形の二肢型の肢が備わっている。しかし、その大きさが後方へと徐々に減少する以外、特徴はみられない (図5A)。一方、現在の節足動物の腹側において、対をなして分岐する器官のほとんどは、二肢型の付属肢が長い年月を経て特殊化したものとされている。たとえば、甲殻類十脚目（カニ類など）のハサミ、口の部分の複雑な形質、そして尻尾の一部 (図5B)、甲殻類等脚目（だんご虫など）では、末端にカギ爪がついた付属肢、体後方に見られるうちわ状の形質 (図5C)、節口類（カブトガニなど）では、体の最前部に見られるハサミをもった肢、体後方にある平板状の形質 (図5D) などが、それにあたる。すなわち、現生の海棲の節足動物では、各々の付属肢の形態を変化させることで体の各部における機能の分化をはかり、食性や行動に対して順応できるような戦略を取っていることになる。

それに対して、三葉虫の付属肢は特殊化がなく、分化もない原始的な付属肢であったことがわかる。そのため三葉虫の食性は、節足動物としては最も原始的であるとされる堆積物食者と考えられている (たとえば, Bambach, 1983)。しかし、三葉虫の付属肢の中には、若干特殊化した付属肢をもっていた分類群も報告されている。たとえば、デボン紀の phacopid 科の一種では、頭部付属肢の内肢において基

節のみに内突起 (endite : 図5D, 矢印) があり、食物粒子を押しさたり、食物を口がある前方へと運ぶ役割を果たしていたと推定される。カンブリア紀のバージェス頁岩に産する三葉虫の *Olenoides* からは、体の最後部の体節に一对の単肢型の尾葉 (cercus) を持っていたことが報告されており、三葉虫がある体節の付属肢を特殊化できる可能性を持っていたことを示唆している。現在まで付属肢が保存されるとして報告された種は、全て泥底に生息していたものである。そして、上で説明したように、付属肢の特殊化は現生の節足動物と比較すると非常に貧弱なものである。

ところが、「生物礁」に生息した三葉虫においては、付属肢を極めて特殊化させ、洗練した生態・食性 (たとえば特定の食物粒子のみを選択的に接食できる、噛みちぎる強力な力をもつ器官をもっている、など) をもっていたものもいたと考える研究者もいる (例えば Bergström, 1969)。「礁」環境などの硬い底質環境にみられる三葉虫の外骨格は、泥底のみで報告されたものとは大きく異なる形態をもつ。その代表が、オルドビス紀に栄えた illaenid 科 (図3D, E) である。この分類群は、「礁」環境に多く産出し、体の各部で全く異なる筋肉痕を持つこと、局所的に筋肉痕 (筋肉附着部) が肥大していることが報告されている。このことは、体各部の付属肢に明瞭な機能的分化が起きていたことを示唆する。しかし、現生の節足動物でも、①外骨格背側の筋肉痕 (付着部)、②筋肉構造、③付属肢の形態と筋肉系との構造関係、④付属肢の動きや機能の4つに関して、相互関係が明らかになっていない。そのため、化石に対する適用がうまく行えないのが現状である。Fortey and Owens (1999) らは、これらの関係を考慮せずに、様々な三葉虫の古生態を論じており、注意が必要である。今後は、このような情報の蓄積が急務である。

5) 内部器官

三葉虫化石に残されている内部器官の痕跡として消化系が知られている。これは、頭部や尾部側葉部のタビュラー (doublure) に覆われない部分に、葉脈状もしくは細かい凹が網目状に集散した形質が残されており、ceaca (消化系の器官の一種: 人間では腎臓などにあたり消化補助や解毒作用などの酵素を作ったりする消化系の分岐器官) の鋳型とみなされている (Öpik, 1961)。しかし、この形質もカブトガニなどの ceaca (digestive diverticulae) に形態が類似するという意外に根拠がなく、循環系 (血液の通り道) の一部ではないかとする意見もある (Bergström, 1973a; Chatterton *et al.*, 1994)。また、ceaca という器官は、消化酵素など、様々な化学物質を形成し分泌するため、条件によっては死後直後に鉱物で置換されて保存されることが指摘されている。三葉虫では、黄鉄鉱やシリカなどの鉱物に置換された部位が、中軸部のみ確認されることから、消化系は中軸のみに存在したとする意見もある (Bergström, 1973b; Šnajder, 1987; Chatterton *et al.*, 1994)。また、Chatterton *et al.* (1994) は、ある特定の種にのみ鉱物で置き換えられた消化系が見

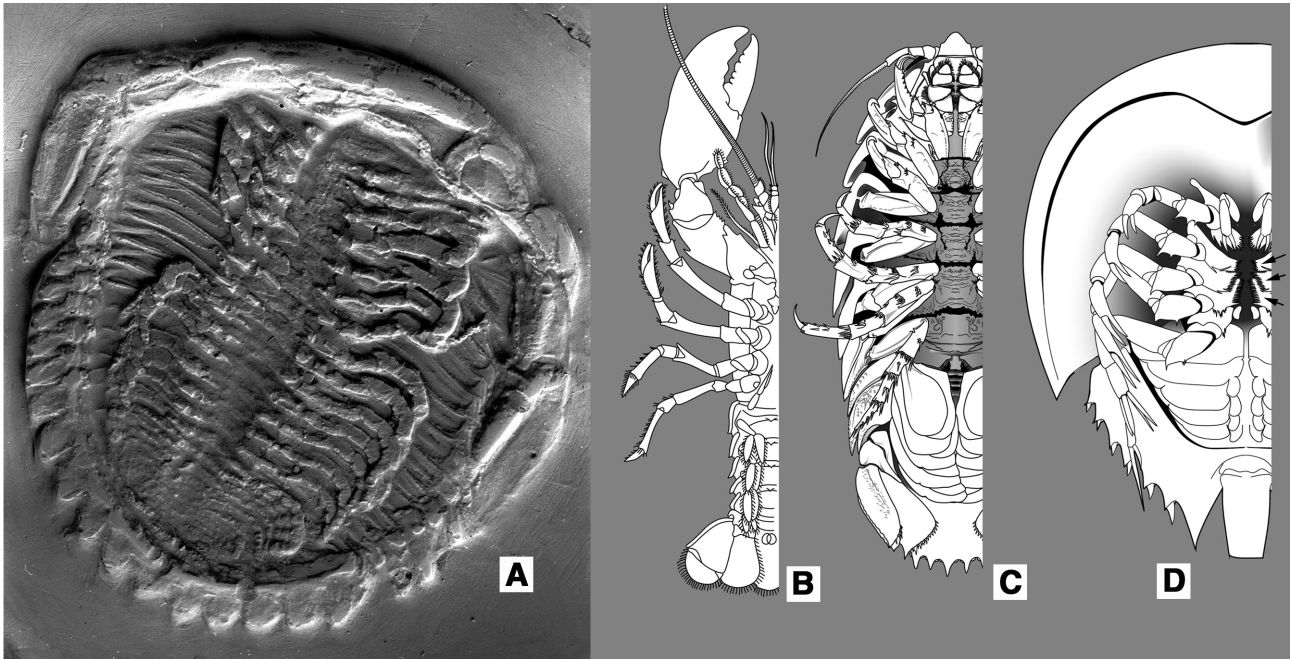


図5. 三葉虫の付属肢と現生節足動物の付属肢の比較。

- A: 化石として保存された三葉虫の付属肢 (*Rhenops* sp. cf. *R. anserinus*: Bergström and Brassel 1984によって記載された標本の模型写真) 頭部(写真上部)から尾部(写真下部)まで同じような肢が連続して見受けられる。
- B: 現生十脚類のロブスターの腹側。二肢型触覚が二対、ハサミ、歩脚、体後方(腹部)のうちわ状の肢など、さまざまな形をした肢が見受けられる。
- C: 現生等脚類, 具足虫 (*Bathynomus*) の腹側。多数の歩脚のほかにも、口部に見られる幾つかのプレートが組み合わさったような器官も、肢が変化したものとして示されている。体後部のうちわ状の器官も肢である。
- D: アメリカカブトガニの腹側。はさみ(エビ、カニのハサミとは起源は違う)、歩脚、うちわ状の肢などが見られる。歩脚の基部(体軸側)に見られる細かいざざざで獲物をおさえたりなどする。

られることから、ある特殊な化学物質を使っていた種の消化系のみが置換されると主張している。

また、付属肢が黄鉄鉱に置換された化石を用い、筋肉系の復元を行った研究もある (Cisne, 1981)。しかし、これは非常に疑わしいと言わざるを得ない。節足動物の体を支える筋肉系は、体の前部から後部へと縦に伸びた dorsal longitudinal muscle (dlm: 背側) と ventral longitudinal muscle (vlm: 腹側) がある。少々強引な比喩になるが、私達が食べるエビの肉の背側半分を dlm、腹側の半分を vlm と考えれば良い。これらは、背側、腹側に左右一対ずつあり、それぞれの方に体を曲げるための働きをしている。ところが、Cisne (1981) の復元では、三葉虫を腹側から観察した際、“vlm”ではなく、逆に背側の“dlm”が観察され、節足動物の体の構造として矛盾する。また、筋肉系がなぜ黄鉄鉱に置換されるのかという説明もない。この Cisne (1981) の筋肉系モデルを数人の研究者が使用しているが (Whittington, 1997; Bruton and Haas, 1999 など)、このような応用は根本から誤っていると言わざるを得ない。なぜなら、現生の甲殻類の筋肉系は、分類群によりかなり違いがみられる (Hessler, 1964)。Campbell (1975) や Hupé (1953) によって復元された三葉虫の筋肉系も、抜本的な改訂が必要と思われる。このように、体を構成する基本的な

器官の機能形態を明らかにするには、その類似性だけでは決め手にならない。そのため、厳密に検討された信頼できる研究はかなり少ない。

三葉虫の分類体系

最近改訂された Treatise では、三葉虫綱 (Class Trilobita) は 8 目 13 亜目 29 上科 171 科から構成されている (Kaesler, 1997)。現在改訂中の Treatise 関係者による私信によると、属数については 6000 を超えるといわれている。種数は正確な数がわからないほど多い。属種レベルの分類は比較的整理されているが、高次分類群の関係については問題が多い。たとえば、系統を異にする分類群間だけでなく、あまりにも遠い系統間でさえ形態の収斂が起きている (Fortey and Owens, 1990)。そのため、高次分類の解釈が、研究者間で全く異なるグループが 10 以上も知られている (eg., Suzuki, 2001b)。また、アグノステイド類 (agnostid: 図 6) やナラオイド類 (naraoid: 図 7) を三葉虫綱に含めるかについても議論は続いており、決着はつきそうがない。

分類学的な研究では、1950年代から Whittington らによって行われた個体発生に関する膨大なデータが、重要な役割を果たしてきた (Whittington and Evitt, 1954 など)。近年

では、それらに加えて、シリカに置換された化石を基にした外骨格の裏側の形質 (Chatterton and Ludvigsen, 1976など)、腹側の部位 (ハイポストーマやロストラルプレート) と背面の外骨格との位置関係なども重視されるようになった。しかし、これらの情報は少なく (Lane and Thomas, 1983; Fortey and Chatterton, 1988)、胸部の外骨格の情報も比較的形態が変化しにくいいため軽視されている、など問題点も多い。今後は、未記載種のみならず既存種においても、上述の形質を含めた分類体系を構築していくことが望まれる。

1) アグノスティド類 (agnostid) の問題

Kaessler (1997) では、少し形態の異なるアグノスタス目 (Agnostida) も三葉虫類 (Class Trilobita) に含まれている。このグループは、一般的な三葉虫 (polymerid trilobite: 重合体節の三葉虫) に備わる幾つかの形質 (ロストラルプレート, 脱皮弱線, 眼) を持たないこと、頭部と尾部の側葉部が完全に中葉部をとり囲むなど、相違点がある。そのため、分類はもちろん、古生態も遠洋性 (Robinson, 1972)、寄生性 (Bergström, 1973a)、底棲 (Jago, 1976)、藻類などへの付着性生態 (Pek, 1977) と千差万別で、問題の多い種類であった。ところが、1980年代中頃に長い混乱した研究史に一大発見がもたらされた。スウェーデンの Alum 頁岩から、付属肢などの軟体部が、ほぼ完全に三次元でリン酸塩に置換された *Agnostus pisiformis* の化石が報告された (Müller and Wallossek, 1987; 図6B, 本論文)。この化石は、一対の触覚と考えられる肢、内肢と外肢の形態や長さが体

節間で違うなど、三葉虫にみられる相似形の二肢型の付属肢群とは明らかに異なる。

日本の博物館でも、アグノスタス類を甲殻類として紹介する事例があるらしい。しかし、甲殻類では、一般に二肢型 (二分岐する) の触角を二対備えているのに対して、この化石種は一対の単肢型の触覚しかもたない。したがって、筆者の意見では、アグノスタス類は「三葉虫 (polymerid trilobitoidea)」ではなく、Crustaceomorpha の「Pseudocrustacea」 (甲殻類様グループの偽甲殻類綱, Hou and Bergström, 1997)、もしくは Stem-group of eucrustacea (真甲殻類の祖先形, Wallosek and Müller, 1998) として、「甲殻類に近縁なグループ」に分類するのが妥当と考えている。

一方、全く異なる解釈もある。改訂された Treatise では、Fortey (1990) の研究を根拠として、アグノスタス類をエオディシッド類 (胸節が3節で、顔線や眼、中軸の状態もほぼ polymerid trilobite に対比できるグループ) に近縁であるとみなし、三葉虫に含めている。しかし、この研究では、付属肢の情報を無視していること、polymerid 三葉虫で何度も出現したような、系統を反映しないと考えられる形質を多く使っている、など問題が非常に多い。また、腹側の硬組織である hypostome を、甲殻類の labrum (上唇) と相同と認定し、三葉虫の分類上の最重要形質としているが、甲殻類の labrum と三葉虫の hypostome は相同ではなく、一部の甲殻類で独自に獲得されたことも化石記録から判明している (e. g., Wallosek and Müller, 1990; Hou and Bergström, 1997)。

このアグノスタス類の帰属は、化石の節足動物群の分類を考察する際に、付属肢の情報を重要視するかどうかで決まる。節足動物 (arthropoda) とは、肢が幾つかの肢節 (podomere) で構成された動物 (animal with segmented appendages) と定義されており、節状の形態を無視して分類を検討することはできないであろう。したがって、アグノスタス類は、三葉虫類ではないという見解には賛同している。

2) 三葉虫類 (Class Trilobita) と他の節足動物の関係

前述したように、現存の甲殻類は二対の二肢型触覚をもつことで特徴づけられる。一方、鋏角類 (Subphylum Chelicerata; Merostomata と Arachnida, カブトガニ, クモ, サソリ, ダニなど) では、体の最後尾の体節に剣状の尾剣 (telson) と頭部前方に一対の鋏角を持ち、触覚はない。しかし、現在の鋏角類には、触覚が存在した痕跡を示す神経節の痕跡が確認されて

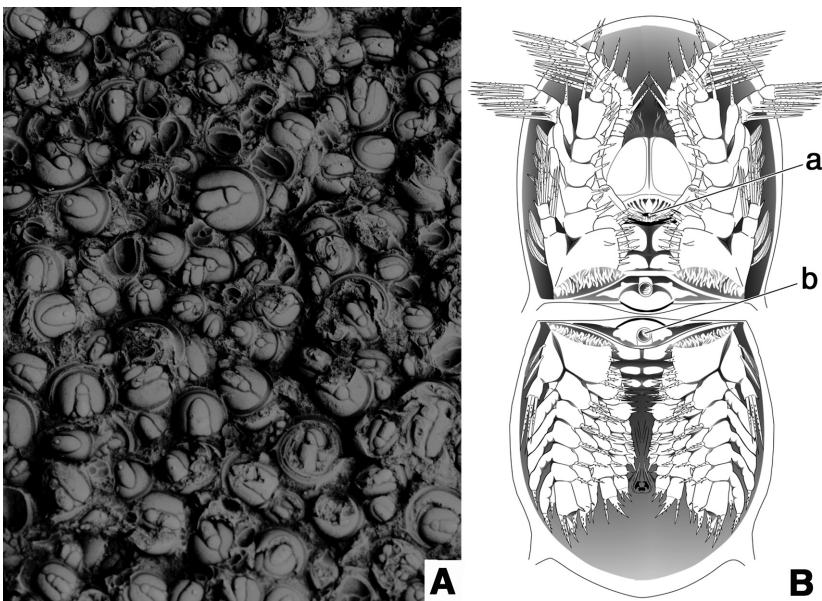


図6. Agnostid.

A: *Agnostus pisiformis* の密集化石。x2.5. Middle Cambrian, Väster götland 地方. Sweden.
B: *Agnostus pisiformis*, 後期 meraspid 期 (幼生期後期) の肢。実際の化石も図のような見事な保存である。頭部にははっきりとした肢形態の違いが見受けられる。Müller and Wallosek 1987: fig. 4 を改変。



図7. Naraoid. x2.3. Chengjiang Formation, 中国.

いるため (Scholl, 1977), 祖先型では触覚を持っていたことは間違いないであろう。三葉虫は、現在の説では鋏角類に近縁であるとされている。Hou and Bergström (1997) は、中国、澄江で発見されたバージェス型動物群に含まれる節足動物を記載するとともに、化石も考慮した節足動物の大分類を再検討した。彼らは、肢の構造に注目して三葉虫の起源を考察した (図8, 上図)。現存の甲殻類とその祖先形にあたる偽甲殻類を含めた「甲殻類様グループ: Crustaceomorpha」では、肢は「垂れ下がり型」、マルレラや三葉虫類を含む分類群である Lamellipedia では、肢が「横歪み型」として区分できる (図8, 下図)。「横歪み型」の肢は、基部の肢節 (付属肢で最も体軸に近い節, 図8, 下図左の bp の形状を参照) がほぼ直角に折れ曲がるのに対し、「垂れ下がり型」 (図8, 下図右) ではそのような傾向はみられない。また、Lamellipedia 類のもうひとつ重要な形質として、三葉虫の pleura (横肋) に相当する部位 (lateral extension: 図8, 下図左) が必ず存在する。そのため、櫛歯状器官を有する外肢 (図8における ex) は、lateral extension に覆われる位置関係になっている。彼らは、これらの違いを基に、三葉虫を含むグループである Lamellipedia から鋏角類が分岐したと考えている。

現存する甲殻類は、おもに水棲であり、一方の鋏角類はほとんどが陸上環境に適応している。この大きな違いは、初期節足動物の Crustaceomorpha と Lamellipedia が、カンブリア紀初期にどのよう

な肢のデザインを選択したかによって、後の適応の方向性が既に定められることになったのかもしれない。

機能形態学的視点からの古生態復元

1) 三葉虫の機能形態学的研究例

無脊椎動物で化石として保存される部分は、体の最も外側を覆う外骨格である。外骨格が化石になりやすい分類群として、軟体動物類 (二枚貝, 巻貝, 頭足類), 腕足類, サング類, 棘皮動物が挙げられる。これらの外骨格は、軟体部を包み込む一枚, もしくは数枚の殻から構成される。すなわち、武具でたとえるなら「盾」と考えることができる。一方、三葉虫を含む節足動物の場合、外骨格は体節構造を反映させたつくりで、「鎧」といえる。「盾」は主に防御が大きな役割であるが、「鎧」では防御だけでなく運動性も考慮せねばならず、より多角的な要求が満たされねばならない。この点からも、三葉虫の外骨格は他の化石動物群よりも機能的に作られており、機能形態学の研究を行うのに

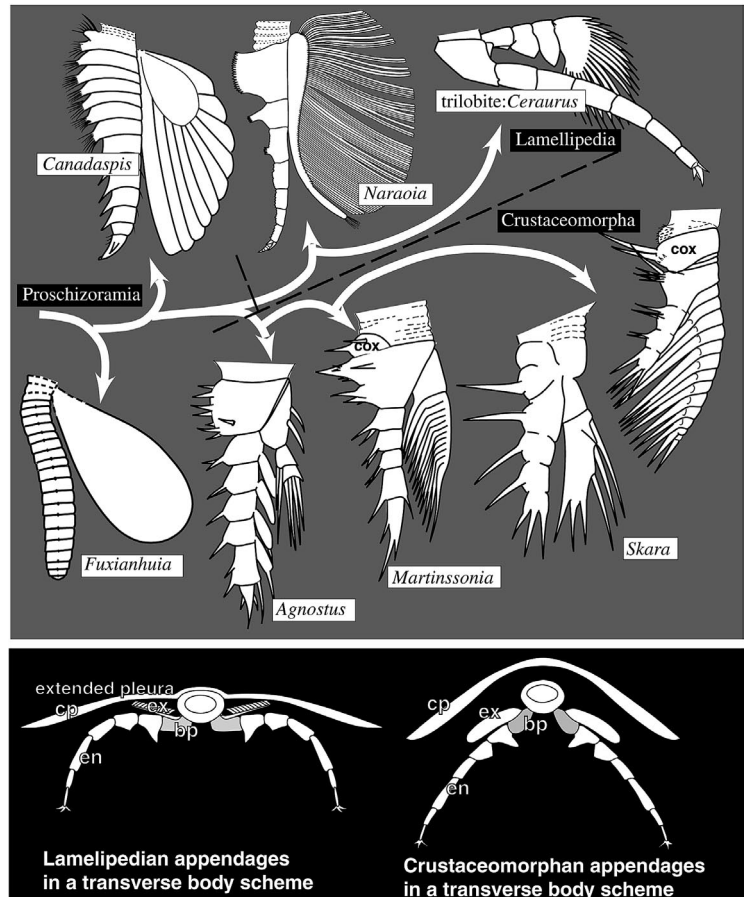


図8. 甲殻類型付属肢と Lamellipedia 型付属肢.

上: Hou and Bergström (1997) によって提唱された原始的な節足動物の肢の進化過程。白枠に属名, 黒枠には高次分類群名称を示した。三葉虫は Lamellipedia に分類されている。甲殻類様グループ (Crustaceomorpha) では、現在の甲殻類の肢に見られる一節である coxa が進化過程で獲得されたことが判明している。よって、甲殻類の epipod は、Lamellipedia の外肢 (exopod) とは相同ではない。

下: Lamellipedia と甲殻類様グループ (現生の甲殻類も含む) の体横方向断面の概念図。Lamellipedia では、bp で示した肢の基部が彎曲しているが、甲殻類様グループでは腹側 (図では下方向) に真直ぐ伸びる。Cp で示した背面の外骨格にも違いが見受けられる。Hou and Bergstrom (1997), fig. 83 をもとに大幅に改変。

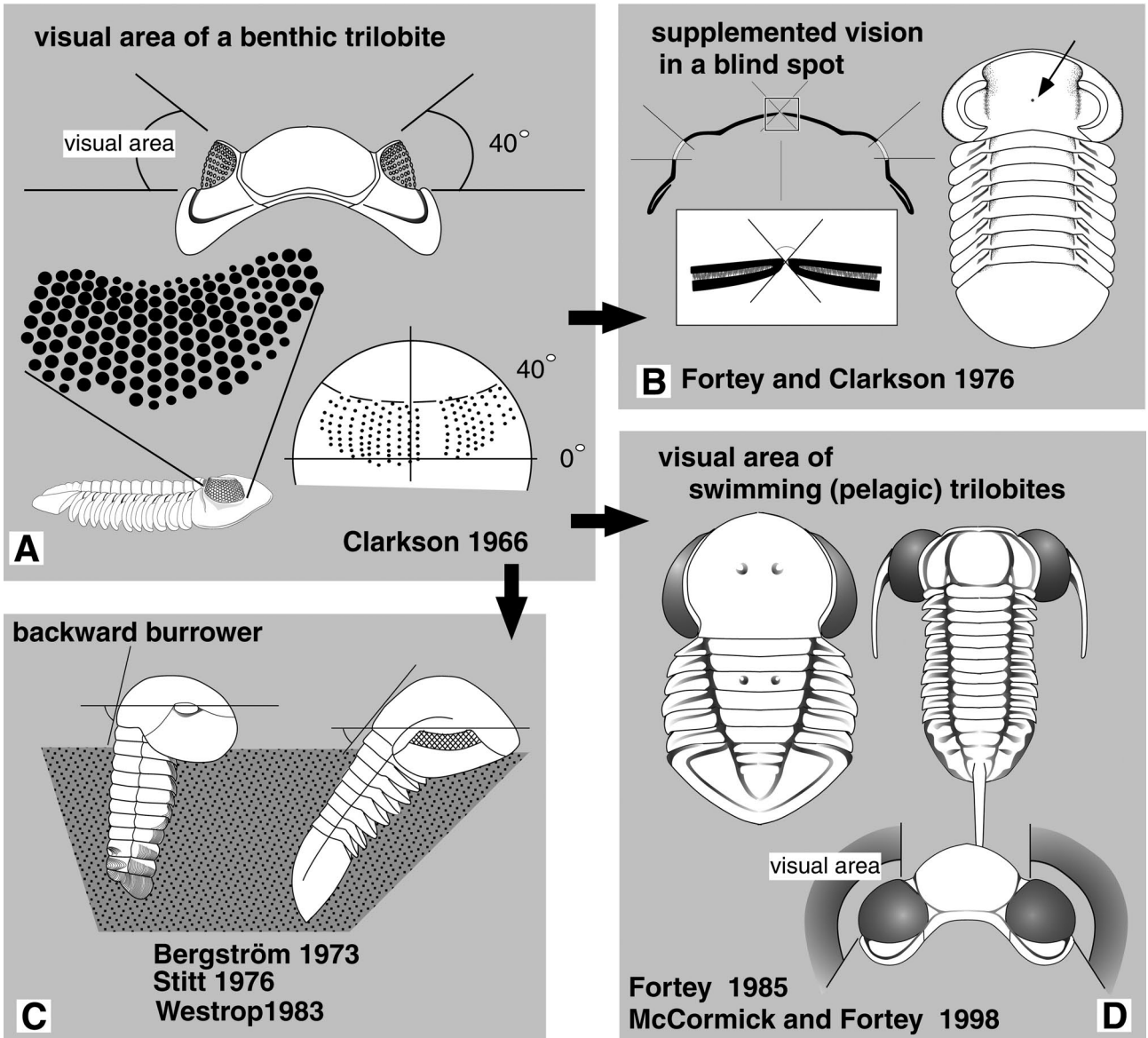


図9. 三葉虫の複眼に着目した研究例. A: *Eophacops* の複眼におけるレンズの光軸をわりだして視野を確定した研究. B: 底性三葉虫 *Nileus* 類における+40°より上方にある死角に対し、頭部中軸部にある殻が薄くなっている部位で補助的な視覚を保っていたことを明らかにした例. C: 複眼における最上位のレンズ群の水平性と、頭部中軸部後方の傾斜が極端に異なるグループは、体の後方から図のような姿勢で堆積物に潜り込んでいた生息姿勢が明らかにされている. D: 半球状の巨大な複眼を持った三葉虫の視野を明らかにした研究例. 巨大複眼の三葉虫の前方からの図を、Aの底性三葉虫の前方からの図と比較してみると違いが良く分かる. 遠洋性の三葉虫と考えられているため、体の下位方向にも視野が必要であったのだろう. 三葉虫背面図右: *Pricyclopyge*, 左: *Carolinites*

は最適である.

機能形態から三葉虫の古生態を復元した代表的な例は、複眼に着目して生息姿勢や生息領域を推定した一連の研究であろう (図9). 節足動物では、小さなレンズが集合して一つの複眼を形成している. また、脊椎動物とは異なり、頭部を動かさずにレンズや複眼のみを動かす事はできないので、複眼中的各レンズを多方面に向け、全体として一定の視野を保っている. そのため、各レンズの視野範囲 (各レンズの結晶軸や光軸の方向) が複眼の中でどのように分布するかで、三葉虫の視野が決定されている. そこで、Clarkson (1966) は、*Eohacops* (分類は Campbell (1967)

により改訂) の複眼における各レンズの光軸の角度を計測した. その結果、複眼のうち、最上部 (背側) に位置するレンズ群が水平面から40°の位置に、最下部 (腹側) のレンズ群が約0° (水平)、他のレンズは0~40°の間の角度をほぼ均等に保っている事が明らかになった. すなわち、*Eophacops* は水平面から40°の角度内にあるものはみることができたが、それよりも急角度は見えなかったと判断される (図9A).

また、Fortey (1985) は、半球状の複眼をもった三葉虫に着目した (図9D). このような複眼を持つ三葉虫は、様々な岩相から産出するので、遠洋性、高い遊泳能力をもって

いたと考えられていた。そこで、複眼にある各レンズの軸を計測したところ、その視野は上下方向に約 -60° から $+90^{\circ}$ の範囲にあることがわかった。遠洋性や遊泳性では、自らの体の下方へも視野を確保することは重要である。そのため、この三葉虫は、複眼を半球状にして各レンズがとり得る光軸の角度を増加し、視野の拡大を計ったのであろう。さらに、McCormick and Fortey (1998) は、現生の節足動物の複眼レンズの光受容能力（レンズの直径に依存）と水深による光度の関係を遠洋性三葉虫の複眼に応用し、より大きな複眼のレンズをもつ *Pricyclopyge* は、*Calolinites* よりも深い海域に生息していたことを明らかにし、遠洋性の三葉虫にも深度による住み分けがあったことを示した。

一方、外骨格が厚く（重く）、形態的に明らかに底生と考えられる Illaenidae 科などの分類群では、横断面からみると、頭部の中軸後部と胸部/尾部の位置が直線状にならない（図9C）。したがって、*Eophacops* と同じように、複眼の最上位（背側）のレンズを水平にすると、図9に示したように胸部、尾部が堆積物中に埋没するような姿勢をとらざるを得なくなる（図9, 左下）。実際に、この化石には、体後部から堆積物中に潜り込むような半埋没型の生息姿勢での産出記録があるため、この復元は正しいと判断される（Finch, 1904）。また、体後方にみられる terrace line の研究（Stitt, 1976）からも、この考えは支持されている（Bergström, 1973a; Westrop, 1983）。

それでは、大多数が底生である三葉虫は、*Eophacops* にみられるような死角については、なにも対策を講じなかったのであろうか。多くの三葉虫では、頭部の中軸部に殻が薄くなる点が知られており（図9B）、ここで捕食者が真上に来た時などに明るさの変化を感知し、死角の狭さを補っていたとする推測がなされている（Fortey and Clarkson, 1976）。但し、この部分がレンズに相当していたかについては、断定できない。

2) 三葉虫の taphonomy

化石化過程（Taphonomy）の研究も、化石生物の古生態復元に大きく寄与する分野である。三葉虫を扱う場合には、他の節足動物と同様に2つの利点がある。第一は、異地性と現地性の違いを野外で見分けられる点である。節足動物の外骨格は、生息時には有機質の薄膜で相互に連結されている。そのため、死後もしくは脱皮直後から薄膜の分解が開始され、非常に穏やかな水流でも外骨格が離散する現象を引き起こす。そのため、三葉虫の頭・胸・尾部がほぼ連結して完全体で産出するか、頭、

尾部および各胸節が離散して産出するかの違いにより、現地性（前者）と異地性（後者）を容易に判別できる。また外骨格は、続成作用に比較的安定な方解石（Calcite）なので、現地性・異地性にかかわらず化石になる確率が非常に高い。

第二点は、胸節が連結した現地性の個体群について死亡個体か脱皮殻かを見分けられることである。その識別は、cranidium（図2参照）のみが体後方の外骨格と連結している場合が脱皮殻となり、遊離類（free cheek）が付着している完全な頭部（cephalon）が連結している場合は死亡個体とみなせる。

これらの特徴を利用して、Speyer and Brett (1985) は、単層に密集して産する現地性の三葉虫群集の死亡個体の大きさを計測し、それらが群居性の生活様式であり、同時に脱皮をするほぼ同年齢の個体群であったことを証明した。Henningsmoen (1974) は、離散を免れた現地性の脱皮殻をもとに三葉虫の脱皮の方法を論じている。また、Suzuki and Bergström (1999) や Suzuki (2002) は、石灰岩の洞窟堆積物から産出した現地性の三葉虫の遺骸群集を調査した結果、脱皮個体が多い場合は脱皮時に洞窟への逃避の習性があったことを、死亡個体の頻度が多い場合には洞窟生活者であったことを明らかにし、洞窟生活者との共産頻度が高い軟体動物も同様に洞窟で生活していたことを併せて指摘した（図10）。

三葉虫の進化史：多様性の変遷とその背景

1) 三葉虫の変遷史概説

三葉虫は、古生代の始まりと共に生態系の主役となり、その後、様々な環境で適応放散を繰り返したが、シルル紀頃から徐々に主役の座からしりぞき始め、古生代末に絶滅した。三葉虫の時空変遷を概説すると、カンブリア紀から

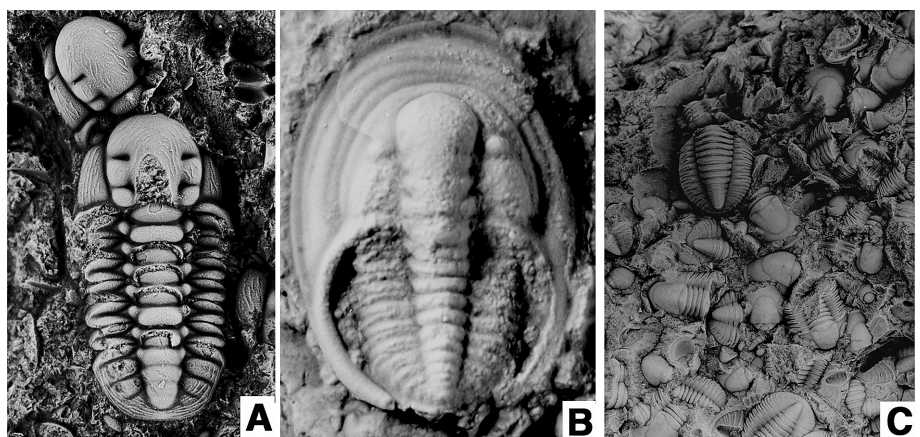


図10. 洞窟三葉虫。以前は形態における傾向、例えば盲目化や矮小化のみを根拠に洞窟棲であると推測されていたが、洞窟堆積物との共産を示すなど、堆積学的根拠や taphonomy 的観点も根拠として挙げられ、洞窟性を断定できるに至った（Suzuki, 2002）。

A: *Isocolus sjoegreni* Angelin, 1854. x7.5. Upper Ordovician, Boda Limestone. スウェーデン産。

B: *Ityophorus undulatus* Warburg, 1925. x17. Upper Ordovician, Boda Limestone. スウェーデン産。

C: *Cyamops stenioei* Owens, 1978の洞窟内での脱皮殻密集。x2.2.洞窟内でみつかるとこの種は9割以上が脱皮殻である。脱皮時の避難場所として洞窟を活用していたのであろう。

初期オルドビス紀（創成期），中～後期オルドビス紀（適応放射期），それ以降（衰退期）の三つの時期に分けて考えることができる。三葉虫は，カンブリア紀の開始と同時に出現したが，初期カンブリア紀の時点で，既に大陸間で強い地域性が存在していた（図11，12）。この傾向は，初期オルドビス紀まで続いている。この大陸間の地域性は，前期～中期カンブリア系の地層対比に大きな障害となっている。共産する他の分類群の化石は，進化や適応放射が始まったばかりであり，絶対数も少なく局地的であるため，対比に使用できるものはほとんど存在しない。この時代では，三葉虫の脱皮殻の密集層がよくみられるのも特徴の一つである。それに続く適応放射期や衰退期では，時代とともに創成期のような地域性が失われ

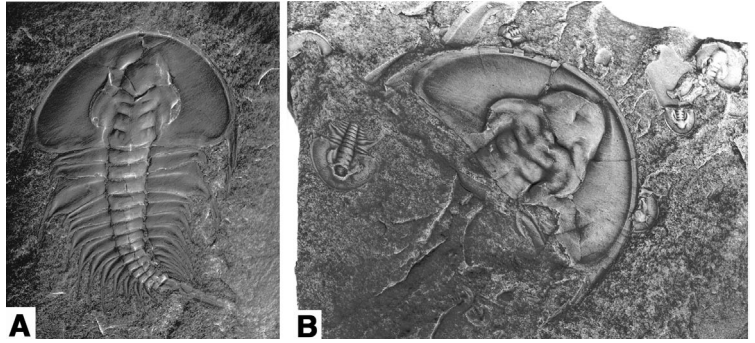


図12. 下部カンブリア系をしめすOlenellid類. 主に現在の北米にあたるローレンティア古大陸に生息。

A : *Olenellus* sp. Lower Cambrian, British Columbia, カナダ産. この属種が所属するOlenellidaeは，facial suture(顔線)が目を通らず，頭部縁辺部を通っている。頭部中葉の溝は，各胸節の区切りによく類似する。原始的な三葉虫である。図3Aで示した特殊化した頭部を持つ三葉虫と比較してみると，原始的な具合が判る。

B : *Olenellus* sp.の各成長段階を含んだスラブ. 成体と未成熟個体が同じ生息場であったことがわかる。

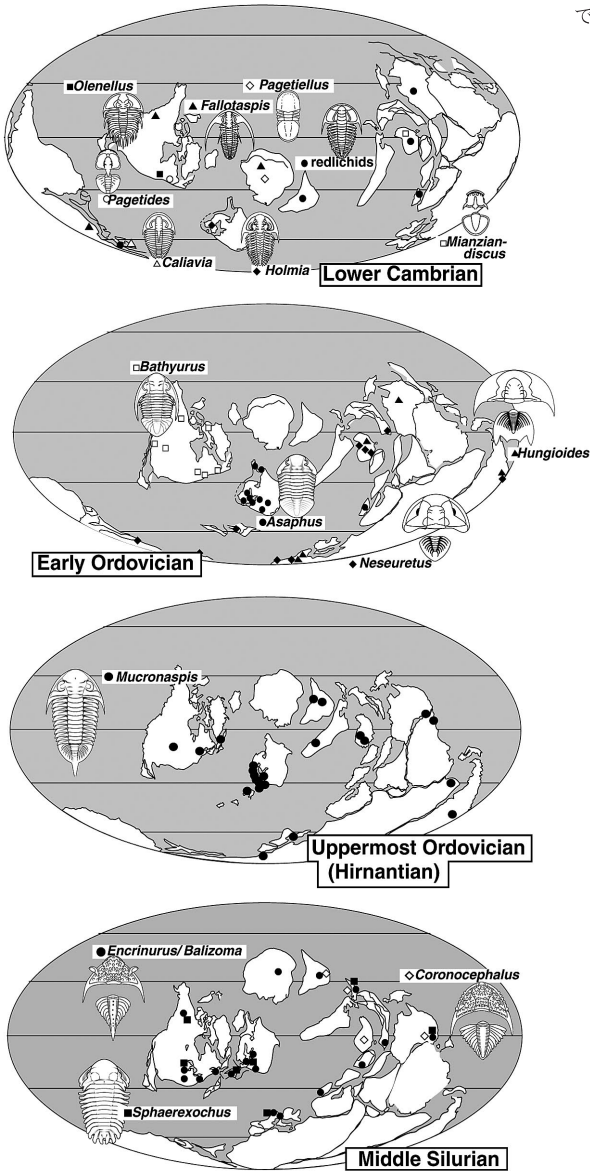


図11. 三葉虫の各時代における主なグループの古地理的分布パターン. Foote in Kaesker, 1997: fig. 188を改変

ていく傾向がある。その要因として，中期オルドビス紀から中期シルル紀まで続いた三つの古大陸，バルティカ（現在の北欧），ローレンティア（現在の北米），アバロニア（イギリス諸島の半分ほど）が接近したことが挙げられる（Cocks, 2001）。また，三葉虫の適応放射期の始まりである中期オルドビス紀からは，固着性である腕足類，サンゴ類，棘皮動物類（ウミユリ，海リンゴ），コケムシ類に加え，頭足類なども，同時に急激に放射を開始した。シルル紀以降の衰退期には，超大陸パンゲアの形成による浅海域の大規模な消失があった。

2) 多様性からみた分類体系の問題

三葉虫の科の数をみると，その極大期は後期カンブリア紀にある（図13）。カンブリア紀から初期オルドビス紀にかけて（下から5つまでの棒グラフの期間に相当）も科の数は多く，新しい科の出現と絶滅も他の時期に較べて多い。これ以外の時期では，ほとんど新しい“科”が出現していないことから，創成期には科のレベルで群集の交替が頻繁であったことを示している。しかし，この時期の分類体系が十分に整理されていないことも，科の数が多一因として挙げられる。特に，前期カンブリア紀の化石では地域性が強いため，過去一世紀以上にわたり各地域ごとに異なる分類群が設定されており，その弊害が現れていると考えられる。

一方，三葉虫の形態の多様性は，カンブリア紀から徐々に増加し，後期オルドビス紀に最も高くなる（図14）。その後，シルル紀，初期デボン紀と徐々に多様性が減少し，後期デボン紀では逆にやや多様性が増加する。しかし，石炭紀以降は再び減少傾向に転じる。特に，後期石炭紀とペルム紀では，初期カンブリア紀よりも形態の多様性が低くなる。すなわち，創成期では，科の数は多いが絶滅・出現の頻繁な繰り返しがあり，形態の多様度が低い時期である。

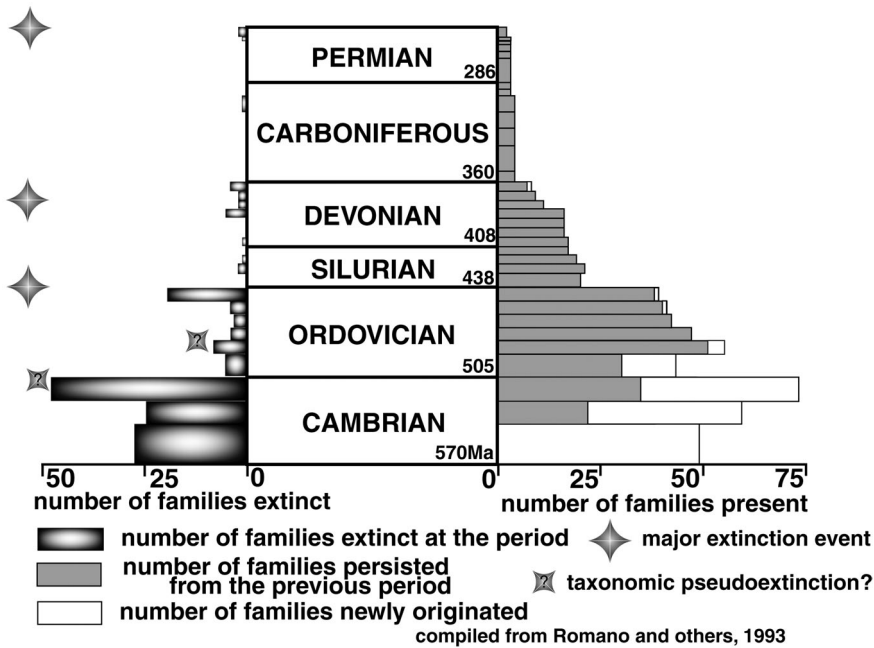


図13. 三葉虫の“科”の数の変遷。右側の白部分が各時代で新たに出現した“科”の数、グレー部が前の時代から継続して生息した“科”の数、左側のコラムがその時代で絶滅した“科”の数を示している。カンブリア紀の各ステージには、時代対比に問題があるため、前、中、後期と区別に留めた。

古杯類とは、絶滅した海綿類で、栄養塩の高い水塊に適応していたと考えられる従属栄養型（共生バクテリアや共生藻類を持たない）の生物である（Wood, 1995）。しかし、中期カンブリア紀以降も海進は続き、さらに貧酸素水塊が拡大し、古杯類の生物礁を含む生態系が壊滅したとされている。したがって、これ以降は、最初期カンブリア紀の貧酸素水塊に適応した生物群が生き残り、適応放散を行ったと考えられる。

前述したように、前期カンブリア紀の三葉虫には、極端な地域性がみられる。おそらく、三葉虫類が、古杯類のつくる生物礁を含む生態系から各地に形成された貧酸素水塊に進出し、各地域で独自の進化を遂げたため、地域性が強

適応放散期は、科の数が比較的安定すると共に、形態の多様度も急激に増加した。衰退期は、科の数も形態の多様性のいずれも減少する。

三葉虫の進化と環境変遷

1) 初期カンブリア紀

原生代ヴェンド紀（Vendian）から初期カンブリア紀までは、大規模な陸域の侵食作用があり、初期の大型生物の進化とともに、生物生産量も高くなってきた。そのため、有機物の酸化に酸素が消費されるようになり、原生代後期には貧酸素水塊が広がっていたと考えられている（Kaufman and Knoll, 1995）。特に、最初期カンブリア紀では、海進による陸棚海域の拡大に伴い、栄養塩に富んだ水塊が湧昇し、中高緯度地域で大量のリン酸塩が堆積した（Donnelly *et al.*, 1990）。その後、さらに海進が進み、陸棚浅海域でも湧昇が活発となったため、底層に貧酸素水塊が形成されやすくなり、バナジウム、モリブデン、コバルトなどを含む頁岩が形成されて広域に堆積するようになった（Braisner *et al.*, 2000）。このような、貧酸素または富栄養の海域では、三葉虫が最も適応し、その生息範囲を広げたが、それ以外では、三葉虫以外の原始節足動物類、一部の棘皮動物、腕足動物無関節類、そしてストロマトライトを形成するバクテリア類しかみられなかった（Burzin *et al.*, 2001）。一方、浅い海域では、貧酸素水塊の発達は少なく、古杯類と微生物がつくる生物礁（archaeocyaths-microbial reef）が発達し、三葉虫を含む様々な節足動物類、腕足類、棘皮動物類が複雑な生態系をなしていた（Wood, 1995; Pratt *et al.*, 2001）。

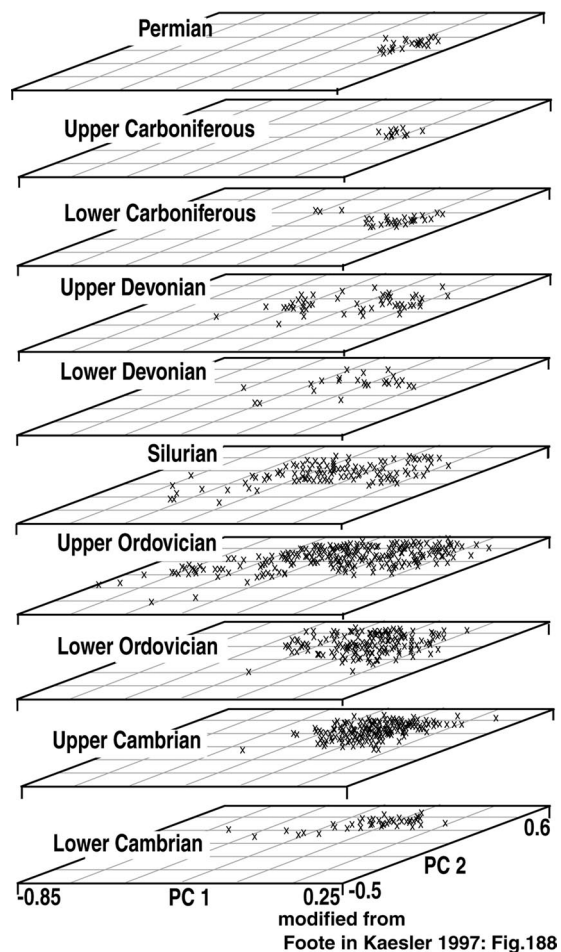


図14. 三葉虫の“形態の多様度”の時間的変遷。Xの分布範囲が広いほど、形態多様度、つまり形態のバリエーションが多かったことを示している。

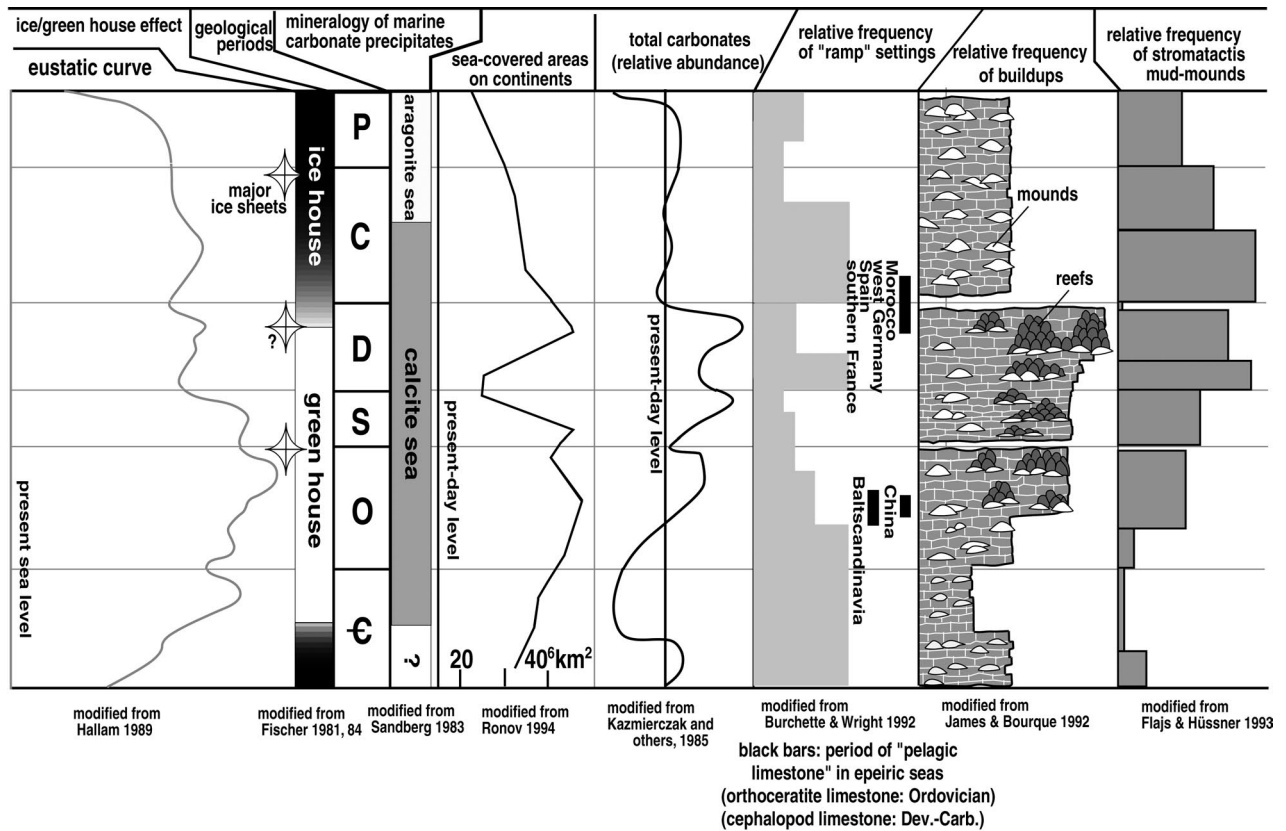


図15. 古生代で起きたとされている環境変動や環境変遷。各指標は、次のとおりである。 eustatic curve: 海水準変動。 ice/green house effect: 地球環境の温暖・寒冷を示す。 geological periods: 地質年代。 mineralogy of marine carbonate precipitates: 海水中で沈澱する炭酸塩セメントの組成で、マグマ活動の強さに起因する海水中の二酸化炭素分圧の違いでアラゴナイトおよび二種類のカルサイトの異なる炭酸塩セメントが沈澱するとされている。 sea-covered areas on continents: 安定大陸上にどの程度海が広がっていたかを示す。 total carbonates (relative abundance): 各時代の炭酸塩の量。 relative frequency of ramp settings: ramp: 堆積体の各時代の相対量。 relative frequency of buildup: 生物礁堆積体の各時代の相対量。 relative frequency of stromatactis mud-mounds: 礁堆積体のうち、stromatactis mud-moundの各時代の相対量で、このタイプの礁は、storm wave base以深でよく形成される。

まったと推定するできる。また、古杯類の生物礁を含む生態系が消失してしまったことも、地域性を強めた原因といえる。そして、カンブリア紀の低い形態の多様性は、世界的に広がった貧酸素水域で、形態進化の方向性が限られてしまい、その多様性が低くなった結果と考えられる。しかし、この仮説を検証するような、最初期カンブリア紀の生物礁における三葉虫の研究は、ほとんど行われていない。

このように、三葉虫の形態の多様性が増えるためには、生物礁の発達が大きな役割を果たしていることが推定される。確かに、生物礁は複雑な地形を形成することから、様々な生息場を提供し得る環境である。現在の海洋における、炭酸塩環境（生物礁）といえば、誰もが浅海域のサンゴ礁を思い浮かべるであろう。しかし、古生代には浅海だけではなく比較的深い海域にまで、様々な生物礁や炭酸塩環境が広がっていた。この時代に生物礁を形成できる堆積場としては、carbonate ramp と rimmed shelf が挙げられる（図16）。Rimmed shelf とは、浅海域が非常に広く、海盆への移行領域が急傾斜を持った地形を指す。このタイプでは、炭酸塩の主な生産領域は盆状の浅海域であるが、その場所は海水準変動の影響を受け易い。ここでは、framework reef

（生物礁の一種）が発達しやすいため、炭酸塩の生産量は carbonate ramp より多いと考えられている。一方、carbonate ramp とは、1° 以下の非常に緩やかな傾斜のまま、海盆などの深い海域まで達する地形的な特徴を持った堆積場である（図16）。このタイプで炭酸塩が生産されている場所は、主として mid-outer ramp である。この領域では、stromatactis 構造をもった waulsortian 型の carbonate mud mound などが、群れをなして発達する。海進・海退時には、inner から outer までの各 ramp の堆積場が、浅海もしくは深い海域へと移動する特徴がある。各時代の炭酸塩の総生産量は、最終的には両者の堆積環境の空間的な広がりによって決定される。前期カンブリア紀の生物礁の形態は、主に mid-outer ramp に形成される mud mound 型が主体をなす（図16）。しかし、空間的に大規模に発達する「stromatactis mud mound」もしくは「waulsortian 型 mud mound」の礁が、非常に少ない頻度でしかみつからない（図15）。

2) カンブリア紀からオルドビス紀

カンブリア紀から初期オルドビス紀は、ramp のような堆積場が世界的に卓越した時期で、同時に世界的な海進期で

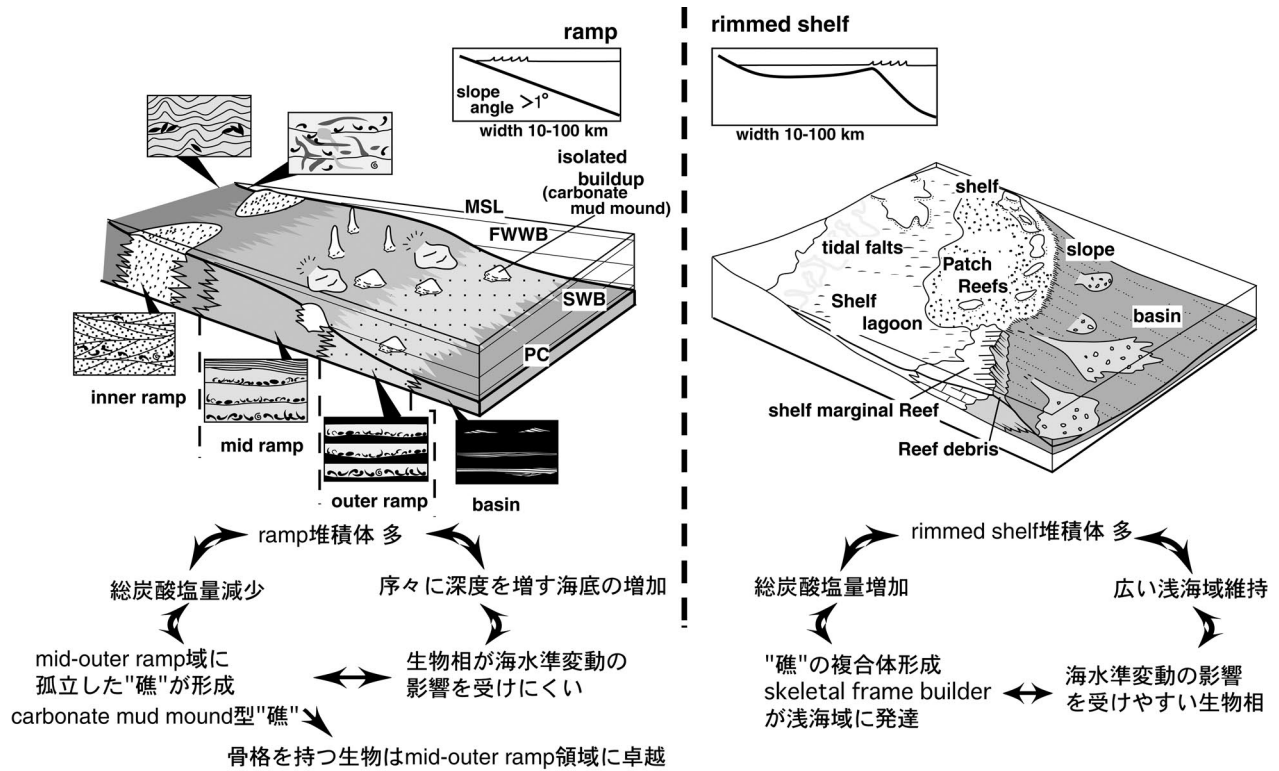


図16. ramp堆積体とrimmed shelf堆積体の違い.

もあった (図 15). 一般に, 海進期には, 陸域の縮小と共に陸源細屑物の供給量も減少し, 堆積速度が小さくなる. そのため, ramp では堆積物による希釈効果が少なくなり, 逆に生物源の堆積物 (三葉虫の脱皮殻) のみが選択的に密集することになる. ちなみに, 市販されている三葉虫の脱皮殻が密集した標本は, このカンブリア紀, もしくは, 初期オルドビス紀のも密集層から得られたものが非常に多い. その後も, 海進は進行するので, より深い堆積場が陸側へと移動し, 化石密集層の上位に海盆の堆積物が累重することになる. このような層序関係をもつ堆積物は, 特に北米大陸で数多く報告されている (Westrop and Ludvigsen, 1987; Saltzman *et al.*, 1995).

一方, 北米のカンブリア紀で行われた研究により, 「Biomere」という概念が提案されている (Palmer, 1965). ある特定の分類群において, 主要な構成種の適応放散が急激に変化する2つの層準 (絶滅層準など) によって境され, 一つの化石層序学的単位とみなせるとき「Biomere」とよばれる. たとえば, 局所的な浅海地域の生物相 (たとえば, 三葉虫群集) が絶滅した後, より深い海域に生息していた群集がその海域に侵入して適応放散を行い, その後に再び絶滅すると, ある分類群の適応放散が2つの絶滅事変で境されることになり, 「Biomere」として認識される. この概念は, 北米の後期カンブリア系の三葉虫群集に適用され, ここでは Marjumid Bomere, Pterocephaliid Biomere, Ptychaspid Biomere とそれぞれ名付けられている (Stitt, 1977). 創成期の三葉虫では, 種々の分類群が絶滅と出現を頻繁に繰り返しているため, この Biomere に相当する現

象が数多く観察される. その原因として, 三葉虫の密集層自体は広範囲に分布しているが, 各々の群集は地域性が強いいため, それぞれ異なったタクサとして認識される傾向が強いことも一因として挙げられる. しかも, これらの群集は, 海水準の変動に伴う堆積環境の変化にあわせて移動するため, 海進では深い環境の群集, 海退では浅海に生息したものが, 互いに進出し放散するというパターンを繰り返しているとみられる.

さらに, カンブリア/オルドビス紀境界では, 三葉虫の大絶滅が生じた時期として指摘されることもある (図13). しかし, ramp 堆積場に生息している生物相が海水準変動に伴って移動したため, 種の交替が頻繁に生じ, みかけ上, 絶滅が起こっているようにみえるにすぎないとされている (Fortey, 1989). この現象は, みかけの大絶滅 (pseudo-extinction) とよばれる. 事実, この時期に他の生物群には, 大量絶滅に相当するような大きな絶滅事件は認識されていない.

3) オルドビス紀

三葉虫の形態における多様度は, オルドビス紀の初期と後期の間で飛躍的に増加している. 中期オルドビス紀以降では, サンゴ・層孔虫など生物礁を形成できる固着生物の他に, ウミユリなどの棘皮動物, 硬い底質に適応し易い腕足類, 二枚貝類など, 間接的に礁の形成に寄与する固着性生物の大規模な適応放散が開始されている (Rozhnov, 2001). 元来, 堆積物食者であった原始的な三葉虫も, この新たに造り出された環境に進出して行ったに違いない. 実際, 前

期カンブリア紀を除けば、三葉虫の形態多様度と各時代での総炭酸塩量や生物礁の増減の傾向とはかなり類似する(図14, 15)。礁棲の三葉虫については、種多様度が非常に高く、他の環境に生息する分類群よりも長い生存期間の属が多い(Fortey, 1980)、系統は全く異なるが類似した外形をもつ種が古生代を通じて繰り返し出現する(Mikulic, 1981)、などの特徴がある。生物礁は、空間としての広がりや陸棚などと比較すると小さい。しかし、地形や生態の複雑さから局所的に特殊な生息環境が形成されやすく、ニッチ(資源利用パターン)の細分化が進んでいる。したがって、生物礁の環境に適応して細分化した三葉虫は、高い多様度を示し、生物礁が存在する限り、その傾向は維持されるに違いない。そして、多様性が高い礁棲三葉虫群集は、すべてmud moundから報告されている。

さて、三葉虫は、泥底から炭酸塩環境(生物礁)に速やかに進出できたのであろうか。初期～中期オルドビス紀にかけては、固着性の生物の適応放散が急速に起こったため、海洋底の底質が急速に“岩盤化(early lithification)”する現象がひんばんに報告されている時期でもある。とりわけ、“pelagic limestone in epeiric sea: 遠洋性石灰岩”(但し、現在のような深海を意味するものではない)として知られている堆積場が、現在の北欧や中国に広大に広がっている(Lindström, 1963; Tucker and Wright, 1990, p. 254)。多くの三葉虫グループも、最初にこのような堅い底質環境に進出した後、生物礁へと移住し始めたものと考えられる。

この初期～中期オルドビス紀を経て、三葉虫は、①この環境で繁栄を遂げたもの(Nielsen, 1995を参照)、②硬めの底質から生物礁へと進出したグループ、③遠洋を泳ぐもの(giant-eye 三葉虫: 図9右下)、④相変わらず遠洋の砂や泥質環境に生息しているもの、⑤さらに深海の海洋循環が極めて貧弱である貧酸素環境に適応したグループ、と明瞭な分化が起こった。一方、共生生物をもっていた可能性のあるサンゴなどの後生生物が、浅海域のshelf edgeでも礁を形成し始め(Wood, 1995)、ramp堆積場の中深度域に発達するmud moundと共に、生物礁の環境を広域に造り出すようになった。このように、生息場所と同様に生態も細分化し、また、礁に多産するillaenid科のような分類群が繁栄して、後期オルドビス紀の群集となった。オルドビス紀にみられる高い形態の多様性は、生息環境の拡大と共に適応放散を続けていった結果、以前の創成期には全く考えられないような食性の特殊化、細分化が進行し、形態の多様度を極限まで高めるのに成功したといえる。その後は、最後期オルドビス紀の大絶滅事変を経て衰退期へと推移していく。

4) 最後期オルドビス紀絶滅事変

中期カンブリア紀に始まった温室(Greenhouse)期は、オルドビス紀でも継続された。この間、海進の進行とともに大陸上の海域面積の拡大、地球上の総炭酸塩量の増加などが生じた(図15)。この時期には、三葉虫はもちろん、他の無脊椎動物も多様性を増加させている。しかし、最後期

オルドビス紀(Ashgill Stageの最後期、Hirnantian)になると、三葉虫だけでなく、その他の無脊椎動物にも大打撃を与える事件が勃発した。当時の南極にあったゴンドワナ大陸に氷床が発達したのである(Beuf *et al.*, 1966; Berry and Boucot, 1973; Brenchley *et al.*, 1991)。その拡大に伴う寒冷化は、赤道域や熱帯域まで影響を及ぼした。そのため、図11のように、この時代特有の高緯度地域を起源とする三葉虫属(*Mucronaspis/Dalmanitina*, *Brongniartella/Platycoryphe*)や腕足類属(*Hirnantia*, *Dalmanella*)が、緯度に関係なく世界的に分布するようになった(Owen *et al.*, 1990)。特に、前述した三葉虫グループは、最後期オルドビス系になるまで赤道域では報告されていないグループである。この時期の氷河の発達は、約2回の大規模な海退を引き起こし(Brenchley and Storch, 1989)、三葉虫では科、属レベルで共に30%近い絶滅を生じた(Briggs *et al.*, 1988; Brenchley, 1984)。絶滅した分類群には、浮遊性型の幼生期をもつ分類群が圧倒的に多いことも指摘されている(Adrain *et al.*, 2000)。前章で述べたグループのうち、①, ③, ⑤の生物相がほぼ全て絶滅してしまった。このオルドビス末期の大量絶滅事件は、二疊紀/三疊紀、白亜紀/第三紀などの絶滅事件と並んで、五大絶滅事件として知られている(Sepkoski, 1989)。

一方、オルドビス末期の絶滅事変の進行過程としては、Hallam and Wignall (1997)により次のようなモデルが紹介されている。まず、寒冷化(海退)に伴う鉛直方向の海洋循環が発達、その後、高緯度起源の底層の冷水塊が低緯度地域の陸棚域へ侵入し、第一の絶滅を誘引、さらに二度の海退の後、海進を生じて頁岩が堆積させたが、このとき貧酸素水塊も陸棚域へ侵入し、さらなる絶滅を生じた、というモデルである。しかし、この仮説の是非とともに、依然として解決していない問題も多い。例えば、上述の仮説であれば、礁の生物も大打撃を受けているはずである。しかし、実際には、礁を構成する後生生物の分類群、礁環境に生息していた三葉虫群は、絶滅事変の前後で分類群の交替はほとんどなかった。また、回復も他の絶滅事変に比べて早いことが知られている(Kaljo and Klaaman, 1973; Fortey, 1989)。また、世界的にオルドビス/シルル紀境界の連続層序は少なく、その多くがハイエイタスとなっているため、仮説の検討は慎重に行う必要がある。ただし、ramp堆積場のmud moundなどは、元来、深い海域に形成されるので、大規模な海退でも全てが海面上に露出せず、炭酸塩の堆積が継続した可能性がある。そのような場所では、この絶滅期の三葉虫群集の変遷も検討可能であろう(鈴木2001a)。今後、そのような環境の地層を再検討すれば、この絶滅事件のさらに詳しい検証を将来行うことができるに違いない。

5) シルル紀以降

一方、シルル紀に入ると、前章で述べた②, ④の群集のみが生き残ることとなり、一般的に幾つかの特定の属(例

えば、図17の *Encrinurus* 属) が汎世界的に分布を広げるといふ傾向が頻繁に見受けられるようになる (図11)。オルドビス紀の三葉虫のうち、①, ③, ⑤の群集が占めていたニッチは、二枚貝、腕足類、頭足類などに奪われてしまう。生物礁にもこれらの生物が進出し、もはや新たな生息環境が提供されることはなく、爆発的に形態の多様度を増加させる余地はなくなってしまうのであろう。また、中期シルル紀から前期デボン紀にかけては、大陸棚上の海域が徐々に縮小し、三葉虫の科の数、形態の多様度も減少している。これに対して、中～後期デボン紀には、rampのような環境は減少したが、生物礁の環境は、逆に増加し、三葉虫の形態の多様性も一時期回復した。しかし、後期デボン紀に生じたとされる、貧酸素事変を主因とする複合的な絶滅事変により、礁を形成する固着性生物は、再び大打撃を被った。礁棲の三葉虫も、絶滅事変以前に生息していた分類群は全滅、高緯度地域を起源とする三葉虫や、陸源碎屑物の供給が早い海底扇状地環境の三葉虫のみがかろうじて生き延びた。このデボン紀末の絶滅事件の規模が大きく、Frasnian-Famennian (F-F) 境界事変として注目されている。ここでは、無脊椎動物だけでなく、魚類にも影響が表れている (Hallam and Wignall, 1997)。

前期から後期石炭紀になると、分類上の科数はほぼ変わりが無いのに対し、形態の多様度は極端に低くなる (図14)。たとえば、後期石炭紀では長い棘などの装飾をもつグループがほとんどみられない。また、この時期には、海洋の化学組成の変化 (aragonite/calcite sea の切り替わり) が生じている (図15) のような組成の変化が、三葉虫の殻形成に影響を与えたかどうかは不明である。しかし、今後はこのような問題を含めて、三葉虫の進化を再考する必要があるのではないだろうか。脱皮の度にカルサイトを沈着させるという、現在の生物に対する一般常識からは理解しづらい特徴をもった三葉虫が、aragonite/calcite sea の変化でなにか不都合がおきたのであろうか、背甲の成分や脱皮様式が酷似する甲殻類の貝形虫ではどうか、この時代の節足動物以外の分類群での形態傾向はどのようになっているのか、なども興味深い問題である。

謝辞

九州大学の西 弘嗣氏、東京大学の大路樹生氏、静岡大学の塚越哲氏 (アルファベット順、敬称略) には、査読の際、建設的なご意見を頂いた。

文献

- Adams, A. E., MacKenzie, W. S. and Guilford, C., 1984. *Atlas of sedimentary rocks under the microscope*. Longman Scientific and Technical, England.
- Adrain J. M., Westrop, S. R., Chatterton, B. D. E. and Ramsköld, L., 2000. Silurian trilobite alpha diversity and the end-Ordovician mass extinction. *Paleobiology*, **26**, 625-646.



図17. *Encrinurus macrourus* Schmidt, 1859. x2. Hemse Beds, Ludlow, Silurian. Gotland, スウェーデン産。図11の中期シルル紀を見てみると、この属や近縁の属は非常に広い分布域を示す事がわかる。

- Angelin, P., 1854. *Palaeontologia Scandinavica, Crustacea formationis transitionis*, 2, 21-92. Lund.
- Bambach, R. K., 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. In Tevesz, M. J. S. and McCall, P. L., eds., *Biotic interactions in recent and Fossils Benthic Communities*. Plenum Press, New York and London.
- Bergström, J., 1969. Remarks on the appendages of trilobites. *Lethaia*, **2**, 395-414.
- Bergström, J., 1973a. Organization, life, and systematics of trilobites. *Fossils and Strata*, **2**, 69pp.
- Bergström, J., 1973b. New discoveries on trilobites on X-rays. *Palaontologische Zeitschrift*, **47**, 104-141.
- Bergström, J. and Brassel, G., 1984. Legs in the trilobite *Rhenops* from the Lower Devonian Hunsrück Slate. *Lethaia*, **17**, 67-72.
- Berry, W. B. N. and Boucot, A. J., 1973. Glacioeustatic control of Late Ordovician-Early Silurian platform sedimentation and faunal change. *Bulletin of the Geological Society of America*, **84**, 275-284.
- Beuf, S., Biju-Duval, B., Stevas, J. and Kulbicki, G., 1966. Ampleur des glaciations 'Siluriennes' au Sahara: leurs influences et leurs consequences sur la sedimentation. *Institute Francaise Pétrole Revue*, **21**, 363-381.
- Braiser, M., McCarron, G., Tucker, R., Leather, J., Allen, P. and Shields, G., 2000. New U-Pb zircon dates for the Neoproterozoic Gubrah glaciation and for the top of the Huqf Supergroup, Oman. *Geology*, **28**, 175-178.
- Brenchley, P. J., 1984. Late Ordovician extinction. In Donovan, S. K., ed., *Mass extinctions: process and evidence*, 104-132. Belhaven Press, London.
- Brenchley, P. J. and Storch P., 1989. Environmental changes in the Himantian (Upper Ordovician) of the Prague Basin, Czechoslovakia. *Geological Journal*, **24**, 165-182.
- Brenchley, P. J., Romano, M., Young, T. P. and Storch, P., 1991. Himantian glaciomarine diamictites - evidence for the spread glaciation and its effect on Upper Ordovician faunas. *Geological Survey of Canada, Paper* (90-9), 325-336.
- Briggs, D. E. G., Fortey, R. A. and Clarkson, E. N. K., 1988. Extinction and the fossil record of the arthropods. In Larwood, G. P., ed., *Extinction and survival in the fossils record*, 171-209. Systematic Association Special Volume, **34**.
- Bruton, D. L. and Haas, W., 1999. The anatomy and functional morphology of *Phacops* (Trilobita) from the Hunsrück Slate (Devonian). *Palaeontographica Abt A.*, **253**, 29-75.
- Burchette, T. P. and Wright, V. P., 1992. Carbonate ramp depositional systems. *Sedimentary Geology*, **79**, 3-57.
- Burzin, M. K., Debrenne, F. and Zhuravlev, A. Y., 2001. Evolution of shallow-water level-bottom communities. In Zhuravlev, A. Y. and Riding, R., eds., *The ecology of the Cambrian radiation*, 217-237. Columbia University Press, New York.

- Campbell, K.S.W., 1967. Trilobites of the Henryhouse Formation (Silurian) in Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey Bulletin*, **115**, 46pp.
- Campbell, K. S. W., 1975. The functional anatomy of phacopid trilobites: musculature and eyes. *Journal and Proceedings, Royal Society of New South Wales*, **108**, 168-188.
- Chatterton, B. D. E. and Ludvigsen, R., 1976. Silicified Middle Ordovician trilobites from the South Nahanni River Area, District of Mackenzie, Canada. *Palaeontographica Abt A.*, **154**, 106pp.
- Chatterton, B. D. E., Johanson, Z. and Sutherland, G., 1994. Form of the trilobite digestive system: alimentary structures in *Pterocephalia*. *Journal of Paleontology*, **68**, 294-305.
- Cisne, J. L., 1981. *Triarthrus eatoni* (Trilobita): anatomy of its exoskeleton others, skeletomuscular, and digestive systems. *Palaeontographica Americana*, **9**, (53), 141pp.
- Clarkson, E. N. K., 1966. The life attitude of the Silurian Trilobite *Phacops musheni* Salter 1864. *Scottish Journal of Geology*, **2**, 76-83.
- Cocks, L. R. M., 2001. Ordovician and Silurian global geography. *Journal of the Geological Society, London*, **158**, 197-210.
- Dalingwater, J. E., Siveter, D. J. and Mutvei, H., 1999. Cuticular microstructure of some Silurian homalonotid trilobites from Sweden. *Journal of Paleontology*, **73**, 256-262.
- Donnelly, T. H., Shergold, J. H., Southgate, P. N. and Barnes, C. J., 1990. Events leading to global phosphogenesis around the Proterozoic/Cambrian boundary. In Notholt, A. J. G. and Jarvis, I., eds., *Phosphorite Research and Development*, 273-287. *Geological Society of London Special Publication 52*.
- Finch, G. E., 1904. Notes on the position of the individuals in a group of *Nileus vigilans* found at Elighn, Iowa. *Proceedings of the Iowa Academy Sciences*, 1903, **11**, 179-181.
- Fischer, A. G., 1981. Climatic oscillations in the biosphere. In Nitecki, M. H., ed., *Biotic crises in ecological and evolutionary time*, 103-131, Academic Press. New York-London-Tronto-Sydney-San Francisco.
- Fischer, A. G., 1984. The two Phanerozoic supercycles. In Berggren, W. A. and Van Couvering, J. A., eds., *Catastrophs and Earth history*, 129-150. Princeton University Press, Princeton.
- Flajs, G., and Hüssner, H., 1993. A microbial model for the Lower Devonian Stromatactis Mud Mounds of the Montage Noire (France). *Facies*, **29**, 179-194.
- Fortey, R. A., 1980. Generic longevity in Lower Ordovician trilobites: relation to environment. *Paleobiology*, **6**, 24-31.
- Fortey, R. A., 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **76**, 219-230.
- Fortey, R. A., 1986. The type species of the Ordovician trilobite *Symphysurus*: Systematics, functional morphology and terrace ridges. *Palaeontologische Zeitschrift*, **60**, 255-275.
- Fortey, R. A. 1989. There are extinctions and extinctions: examples from the Lower Palaeozoic. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, Ser. B, 325, 327-355.
- Fortey, R. A., 1990. Ontogeny, hypostome attachment and trilobite classification. *Palaeontology*, **33**, 529-576.
- Fortey, R. A. and Clarkson, E. N. K., 1976. The function of the glabellar tubercle in *Nileus* and other trilobites. *Lethaia*, **9**, 101-106.
- Fortey, R. A. and Chatterton, B. D. E., 1988. Classification of the trilobite suborder Asaphina. *Palaeontology*, **31**, 165-222.
- Fortey, R. A., and Owens, R. M., 1990. Trilobites. In McNamara, K.J., ed., *Evolutionary trends*, 121-142. Belhaven Press, London.
- Fortey, R. A., and Owens, R. M., 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology*, **42**, 429-465.
- Gál, J., Horvath, G., Clarkson, E. N. K. and Haiman, O., 2000a. Image formation by bifocal lenses in a trilobite eye? *Vision Research*, **40**, 843-853.
- Gál, J., Horvath, G. and Clarkson, E. N. K., 2000b. Reconstruction of the shape and optics of the lenses in the abathochroal-eyed trilobite *Neocobboldia chinlinica*. *Historical Biology*, **14**, 193-204.
- Hallam, A., 1989. The case for sea-level change as a dominant causal factor in mass extinction of marine invertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, **325**, 437-455.
- Hallam, A. and Wignall, P. B., 1997. *Mass extinctions and their aftermath*. 320pp, Oxford University Press, Oxford.
- Henry, J. L., and Clarkson, E. N. K., 1974. Enrollment and coaptations in some species of the Ordovician trilobite genus *Placoparia*. *Fossils and Strata*, **4**, 87-95.
- Henningsmoen, G., 1974. Moulting in trilobites. *Fossils and Strata*, **4**, 179-200.
- Hessler, R. R., 1964. The Cephalocarida. Comparative skeletomusculature. *Memoirs of the Connecticut Academy of arts & Sciences*, **16**, 97pp.
- Hou, X. and Bergström, J., 1997. Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, southwest China. *Fossils and Strata*, **45**, 116pp.
- Hupé, P., 1953. Classification des trilobites. *Annales de Paléontologie*, **39**, 61-168.
- Jago, J. B., 1976. Late Middle Cambrian agnostid trilobites from north-western Tasmania. *Palaeontology*, **19**, 133-172.
- James, N. P. and Bourque, P.-A., 1992. Reefs and mounds. In Walker, R. G. and James, N. P., eds., *Facies models: response to sea level change*, 323-347. Métrolitho, Quebec.
- Kaesler, R. L., 1997. *Treatise on Invertebrate Paleontology O. Arthropoda 1, revised volume 1*, 530pp. The Geological Society of America and The University of Kansas, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas.
- Kaljo, D. and Klaaman, E., 1973. Ordovician and Silurian corals. In Hallam, A., ed., *Atlas of palaeobiogeography*, 37-47, Elsevier, Amsterdam.
- Kaufman, A. J. and Knoll, A. H., 1995. Neoproterozoic variations in the C-isotopic composition of seawater: Stratigraphic and biogeochemical implications. *Precambrian Research* **73**, 27-49.
- Kazmierczak, J., Ittekkot, V. and Degens, E. T., 1985. Biocalcification through time: Environmental challenge and cellular response. *Palaeontologische Zeitschrift*, **59**, 15-33.
- Lane, P. D. and Thomas, A. T., 1983. A review of the trilobite suborder Scutellina. *Special Papers in Palaeontology*, **30**, 141-160.
- Lindström, G., 1901. The visual organs of the trilobites. *Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **34**, 74pp.
- Lindström, M., 1963. Sedimentary folds and the development of limestone in an Early Ordovician Sea. *Sedimentology*, **2**, 243-292.
- McCormick, T., and Fortey, R. A., 1998. Independent testing of a paleobiological hypothesis: the optical design of two Ordovician pelagic trilobites reveals their relative paleobathymetry. *Paleobiology*, **24**, 235-253.
- Mikulic, D. G., 1981. Trilobites in Palaeozoic Carbonate buildups. *Lethaia*, **14**, 45-56.
- Mutvei, H., 1977. SEM studies on arthropod exoskeletons. 2. Horseshoe crab *Limulus polyphemus* (L.) in comparison with extinct eurypterids and recent scorpions. *Zoologica Scripta*, **6**, 203-213.
- Mutvei, H., 1981. Exoskeletal structures in the Ordovician trilobite *Flexicalymene*. *Lethaia*, **14**, 225-234.
- Müller, K. J., and Walossek, D., 1987. Morphology, ontogeny, and life habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden. *Fossils and Strata*, **19**, 124pp.
- Nielsen, A. T., 1995. Trilobite systematics, biostratigraphy and palaeoecology of the Lower Ordovician Komstad Limestone and Huk Formations, southern Scandinavia. *Fossils and Strata*, **38**, 374pp.
- Osmólska, H., 1975. Fine morphological characters of some Upper Palaeozoic trilobites. *Fossils and Strata*, **4**, 201-207.
- Owen, A. W., Harper, D.A.T. and Jia-yu, R., 1990. Hirnantian trilobites and brachiopods in space and time. In Barnes, C. R. and Williams, S. H., eds., *Advances in Ordovician Geology. Geological Survey of Canada, Paper* (90-9), 179-190.
- Öpik, A.A., 1961. Alimentary caeca of Agnostids and other trilobites. *Palaeontology*, **3**, 410-438.
- Palmer, A. R., 1965. Biomere-a new kind of stratigraphic unit. *Journal of Paleontology*, **39**, 149-153.
- Pek, I., 1977. Agnostid trilobites of the central Bohemian Ordovician. *Sbornik Geologických Ved, Palaeontologie*, **19**, 5-44.
- Pratt, B. R., Spincer, B. R., Wood, R. A. and Zhuravlev, A. Y., 2001. Ecology and evolution of Cambrian reefs. In Zhuravlev, A. Y. and

- Riding, R., eds., *The ecology of the Cambrian radiation*, 254-274, Columbia University Press, New York.
- Robinson, R. A., 1972. Hypostoma of agnostid trilobites. *Lethaia*, **5**, 239-248.
- Romano, M., Chang, W. T., Dean, W. T., Edgecombe, G. D., Fortey, R. A., Holloway, D. J., Lane, P. D., Owen, A. W., Owens, R. M., Palmer, A. R., Rushton, A. W. A., Shergold, J. H., Sivester, D. J. and Whyte, M. A., 1993. Arthropoda (Trilobita). In Benton, M. J., ed., *The Fossil Record*, **2**, 279-296.
- Ronov, A. B., 1994. Phanerozoic transgressions and regressions on the continents: A quantitative approach based on areas flooded by the sea and areas of marine and continental deposition. *American Journal of Science*, **294**, 777-801.
- Rozhnov, S. V., 2001. Evolution of the hardground community. In Zhuravlev, A. Y. and Riding, R., eds., *The ecology of the Cambrian radiation*, 238-253, Columbia University Press, New York.
- Saltzman, M. R., Davidson, J. P., Holden, P., Runnegar, B. and Lohmann, K. C., 1995. Sea level driven changes in ocean chemistry at an Upper Cambrian extinction horizon. *Geology*, **23**, 893-986.
- Sandberg, P. A., 1983. An oscillating trend in Phanerozoic non-skeletal carbonate mineralogy. *Nature*, **305**, 19-22.
- Schmalzfuss, H., 1981. Structure, patterns and function of cuticular terraces in trilobites. *Lethaia*, **14**, 331-341.
- Scholl, G., 1977. Beiträge zur Embryonalentwicklung von *Limulus polyphemus* L. (Chelicerata, Xiphosura). *Zoomorphologie*, **86**, 99-154.
- Sepkoski, J. J. Jr., 1989. Periodicity in extinction and the problem of catastrophism in the history of life. *Journal of the Geological Society of London*, **146**, 7-19.
- Šnajdr, M., 1987. On the digestive system of *Denaspis goldfussi* (Barrande). *Casopis Narodniho Musea*, **156**, 8-16.
- Speyer, S. and Brett, C. E., 1985. Clustered trilobite assemblages in the Middle Devonian Hamiltion Group. *Lethaia*, **18**, 85-103.
- Stitt, J. H., 1976. Functional morphology and life habits of the Late Cambrian trilobite *Stenopilus pronus* Raymond. *Journal of Paleontology*, **50**, 561-576.
- Stitt, J. H., 1977. Late Cambrian and earliest Ordovician trilobites, Wichita Mountains area, Oklahoma. *Oklahoma Geological Survey Bulletin*, **125**, 79pp.
- Størmer, L., 1939. Studies on trilobite morphology. Part 1. The thoracic appendages and their phylogenetic significance. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, **19**, 143-273.
- 鈴木雄太郎, 2001a. 海の底生動物群集の進化古生態学, 講演 3, Ordovician-Silurian境界域における礁棲三葉虫の変遷. 日本古生物学会2001年年会, シンポジウム講演, 3-1-4.
- Suzuki, Y., 2001b. Revision of the late Ordovician trilobite *Holotrachelus punctillosus* (Törnquist, 1884) from Dalarna, Sweden. *Acta Palaeontologica Polonica*, **46**, 331-348.
- Suzuki, Y., 2002. Systematic position and palaeoecology of a cavity-dwelling trilobite, *Ityophorus undulatus* Warburg, 1925, from the Upper Ordovician Boda Limestone, Sweden. *Paleontological Research*, **6**, 73-83.
- Suzuki, Y. and Bergström, J., 1999. Pocket taphonomy and ecology of carbonate mound trilobites of the Boda Limestone, Dalarna, Sweden. *Lethaia*, **42**, 159-172.
- Speyer, S., and Brett, C. E., 1985. Clustered trilobite assemblages in the Middle Devonian Hamiltion Group. *Lethaia*, **18**, 85-103.
- Teicler, D. J. and Towe, K. M., 1974. Microstructure and composition of the trilobite exoskeleton. *Fossils and Strata*, **4**, 137-150.
- Tucker, M. E. and Wright, V. P., 1990. *Carbonate Sedimentology*. 482pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Turpen, J. B. and Angell, R.W., 1971. Aspects of molting and calcification in the ostracod *Heterocypris*. *Biological Bulletin*, **140**, 331-338.
- Vannier, J. and Abe, K., 1995. Size, body plan and respiration in the Ostracoda. *Palaeontology*, **38**, 843-873.
- Walossek, D. and Müller, K. J., 1990. Upper Cambrian stem-lineage crustaceans and their bearing upon the monophyletic origin of Crustacea and the position of *Aagnostus*. *Lethaia*, **23**, 409-427.
- Warburg, E., 1925. Trilobites of the *Leptaena* Limestone in Dalarna. *Bulletin of Geological Institution of the University of Upsala*, **27**, 446pp.
- Westrop, S. R., 1983. The life habits of Ordovician illaenine trilobite *Bumastoides*. *Lethaia*, **16**, 15-24.
- Westrop, S. R. and Ludvigsen, R., 1987. Biogeographic control of trilobite mass extinction at an Upper Cambrian 'biomere' boundary. *Paleobiology*, **13**, 84-99.
- Whittington, H. B., 1975. Trilobites with appendages from the Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Fossils and Strata*, **4**, 97-136.
- Whittington, H. B., 1997. Illaenidae (Trilobita): Morphology of thorax, classification, and mode of life. *Journal of Paleontology*, **71**, 878-896.
- Whittington, H. B. and Evitt, W. R., 1954. Silicified Middle Ordovician Trilobites. *Geological Society of America Memoir*, **59**, 137pp.
- Wilmot, N. V. and Fallick, A. E., 1989. Original mineralogy of trilobite exoskeletons. *Palaeontology*, **32**, 297-304.
- Wood, R. 1995. The changing biology of Reef-building. *Palaaios*, **10**, 517-529.

(2002年5月7日受付, 2002年6月6日受理)

Palaeontological
Society of Japan



日本古生物学会