

令和 6 年 6 月 3 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2023

課題番号：20K04149

研究課題名(和文) 外殻性頭足類の個体発生軌道の進化形態学

研究課題名(英文) Evolutionary morphology of ontogenetic trajectories in ectoconchleate cephalopods

研究代表者

生形 貴男 (Ubukata, Takao)

京都大学・理学研究科・教授

研究者番号：00293598

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：アンモナイトなどの頭足類の成長に伴う殻形状の変化パターンの進化的意義を理解するために、そうした変化パターン毎に静水・流体力学特性を評価した。殻形状の変化を表せる数理モデルを用いた解析から、殻表面にかかる摩擦が遊泳時の抵抗を支配する小さな段階では静水力学特性と流体力学特性は両立するが、サイズが大きくなって物体の形状による圧力抵抗が支配的になると、巻きの緩さと殻断面形状のいずれに関しても両者を高いレベルで両立させるような形状変化を実現できないことがわかった。120種のアンモナイトの計測から、ある程度成長して以降に両方の機能特性がバランスするような成長の仕方をする種が比較的多いことが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

進化生物学では、成長に伴う形状の変化パターンを変えることなく発生が進んだり遅れたりすることで起こる形態進化が古くから注目されており、異時性と呼ばれている。成功に伴う形状変化の機能的意義を考究した本研究結果は、異時性の解析と親和性があるので、将来的には異時性の進化的意義の理解を深める研究に発展すると期待される。また、本研究では成長に伴う平面巻殻の形状変化を表す数理モデルを開発したが、このモデルは立体巻にバージョンアップすることによって巻貝や二枚貝などに拡大適用が可能となるので、軟体動物の進化形態学に貢献すると期待される。

研究成果の概要(英文)：I propose a new theoretical morphologic model which mimics allometric shell growth in ammonoids to represent ontogenetic trajectories of morphological traits. I generalized the relationship between the trajectories and hydrostatic and hydrodynamic properties to perform a functional morphospace analysis. Functional landscapes were constructed for a juvenile and a sub-adult growth stages on morphospaces with reference axes representing the allometric coefficients. The analytical results show a trade-off relationship between hydrostatic and hydrodynamic efficiencies in the sub-adult or later stage. As a result of morphometric analyses, actual ammonoids occupy the region in the morphospace where shell shapes more or less meet the requirements of hydrostatic and hydrodynamic efficiencies in the adult stage. This result suggests that a balance between hydrostatic and hydrodynamic efficiencies in the adult stage was important in the macroevolution of ammonoids.

研究分野：古生物学

キーワード：頭足類 アンモナイト 機能-形態空間解析 アロメトリー 理論形態モデル 個体発生軌道

1. 研究開始当初の背景

アンモノイドなどの外殻性頭足類には、成長と共に殻形状が変化する個体発生変異が普通に見られ(図1)、流体力学特性などの観点からその進化的意義が解釈されてきた。一方、外殻性頭足類の殻は、相対浮力を発生させる機能を担っており、静水力学の観点からも機能形態特性が注目されてきた。遊泳時の抵抗を小さくする殻形状は、比重が大きくなりやすく浮きやすい殻形状とは異なり、これら二つの機能形態特性の間には相反関係がありうる。また、流体力学特性に関しては、殻形状と機能性の関係がサイズに依存するので、成長と共に“流線形”が変化する。しかし、従来の外殻性頭足類の進化形態学的研究では、成長を通じて殻形状が一定に保たれる等成長モデルが用いられ、個体発生変異はしばしば無視されてきた。しかし、殻形状の個体発生変異がアンモノイドに広く認められる事実は、静的な形態ではなく、成長に伴う殻形状の変化様式(個体発生軌道)に基づく機能・進化形態学の必要性を示唆している。従来は、多様な不等成長を统一的に表現できる理論形態モデルの不在がその存立を阻んでいた。

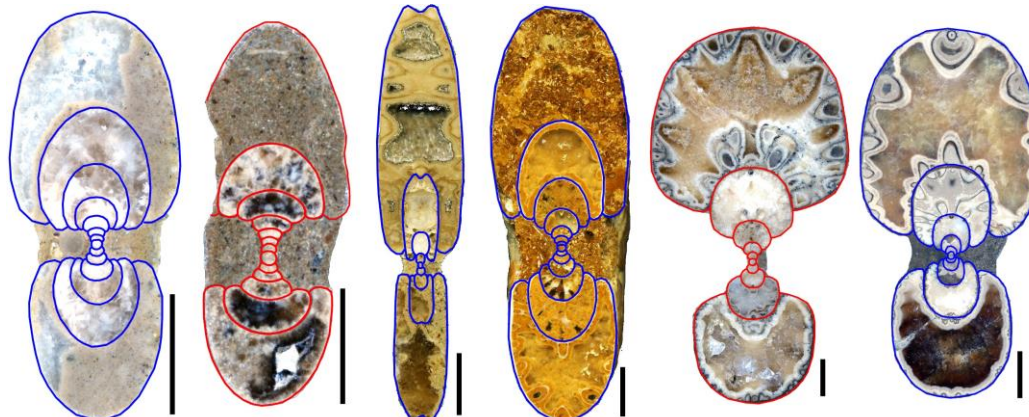


図1 様々なアンモノイドの殻縦断面。スケールは5 mm.

2. 研究の目的

本研究では、外殻性頭足類の殻形状の個体発生パターンを進化的意義を理解するために、静水力学特性と流体力学特性に注目し、これら機能特性に適した殻形状の個体発生変異パターンがどのようなものを数理モデルを用いて評価することを目的とする。そのために、平面螺旋巻殻の不等成長モデルを開発し、個体発生軌道毎の静水力学・流体力学特性の評価方法を確立した上で、実際の外殻性頭足類における機能特性を解析し、遊泳性の生活型による機能的制約が外殻性頭足類の個体発生軌道の多様性をどのように制約しているのかを考察する。

3. 研究の方法

(1) 殻形状の個体発生変異を表すアロメトリー的理論形態モデル

外殻性頭足類の殻形状に見られる多様な成長様式を统一的に表現できる数理モデルとして、Raup (1967)の理論形態モデルとアロメトリー式を統合した理論形態モデルを考案した。このモデルでは、螺旋楕円の中心が描く螺旋の動径 r を基準として、 r に対する半周前の螺旋の動径 r_0 、螺旋の高さ h 、螺旋の太さ b の3項目間の関係で殻形状の相対成長を表す(図2)。 r, h, b はこれらアロメトリー係数と r の初期値 r_0 で表される。一方、螺旋状チューブの曲面は、螺旋の回転角 θ と螺旋回りの角度 ϕ を媒介変数として、3本のパラメトリック方程式で表される。

アロメトリー式
 $r_0 = e^{\beta_w r^{\alpha_w}} \quad h = e^{\beta_h r^{\alpha_h}} \quad b = e^{\beta_b r^{\alpha_b}}$

殻形状曲面のパラメトリック方程式

$$\begin{aligned} x &= r \cos \theta (1 + (h/r) \cos \phi) \\ y &= r b \sin \phi \\ z &= r \sin \theta (1 + (h/r) \cos \phi) \end{aligned}$$

不等成長の場合

$$r = r_0^{\frac{1}{\alpha_w}} e^{\frac{\beta_w}{\alpha_w \pi} \int_0^\theta \frac{1}{\alpha_w^{\frac{1}{\pi}}}} d\varphi$$

等成長の場合

$$r = r_0 e^{\frac{\beta_w \theta}{\pi}}$$

Raupパラメータとの関係

$$\begin{cases} W = e^{-2\beta_w} \\ D = \frac{1 - 0.5e^{\beta_h}}{1 + 0.5e^{\beta_h}} \\ S = e^{\beta_h - \beta_b} \end{cases}$$

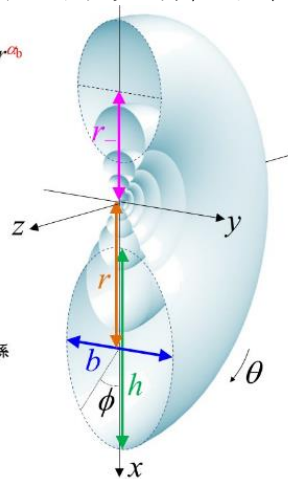


図2 アロメトリー的理論形態モデル

これらの関係をアロメトリー式で近似し、合計6個のアロメトリー係数 $\alpha_w, \alpha_h, \alpha_b, \beta_w, \beta_h, \beta_b$ をモデルパラメータとして、殻形状とその個体発生変異を表現する(図3)。これらのうち、 α_w と β_w は螺旋の拡大率に関係し、 β_w が大きいほど螺旋は蜜巻で、 α_w が1より小さいと螺旋の拡大率は成長とともに大きくなる。残りのパラメータは螺環断面の形状に関係し、 β_h が大きいほど螺環断面が縦長で臍は狭く、 α_h が1より大きいと成長とともに螺環は縦長に、臍は狭くなる。 β_b が大きいほど螺環断面が太く、 α_b が1より大きいと成長とともに螺環は幅広になる。

$\alpha_w = 1, \alpha_h = 1, \alpha_b = 1, \beta_w = -0.3, \beta_h = 0, \beta_b = 0.5$ を基準に

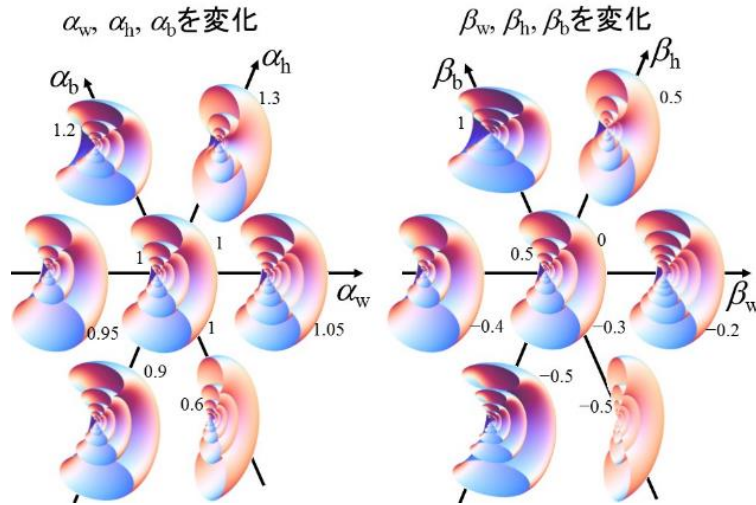


図3 アロメトリーの理論形態モデルの理論形態空間

(2) アロメトリーの理論形態モデルのパラメータの実測

実際の殻の縦断面から、半周毎に螺旋動径 r_i 、螺環高 h_i 、螺環幅 b_i を計測した(図4左)。 r_i は、螺環断面を楕円で近似して、巻軸から近似楕円の中心までの長さとして求めた。 r_i に対する r_{i-1}, h_i, b_i のアロメトリー式の傾きと切片として $\alpha_w, \alpha_h, \alpha_b, \beta_w, \beta_h, \beta_b$ を求めた(図4右)。実測には、デボン紀から白亜紀までの7目74科120種を用いた。

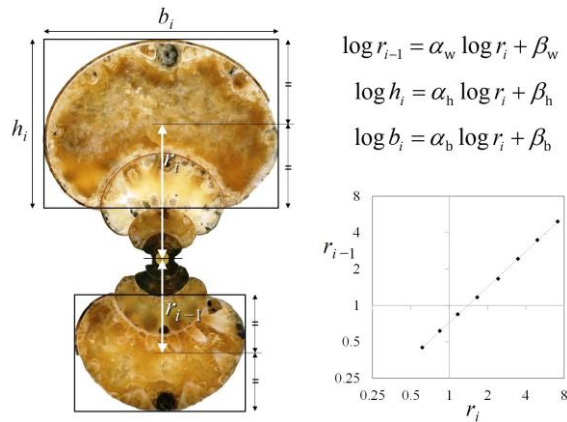


図4 計測部位とアロメトリー関係

(3) 理論形態モデルに基づく機能-形態空間解析

上記のアロメトリーの理論形態モデルに基づいて描かれる個体発生軌道毎に静水力学特性と流体力学特性を計算した。相対浮力を決める体全体の比重は、体積や殻の厚さが同じなら、作られた殻全体の表面積が大きいほど大きくなる。そこで、殻の体積の2/3乗を殻全体の表面積で割った値で相対浮力の得やすさの静水力学特性 F_b を評価した(図5)。殻全体の表面積 A_f と体積 V は、各成長段階における1周前の螺環との接合部の角度位置を ϕ^* 、回転角 θ の最大値を θ_{max} 、螺環断面の面積を A_c 、螺環断面の重心と巻軸の距離を R_g とすれば、それぞれ

$$A_f = 2 \int_0^{\theta_{max}} \int_0^{\phi^*} \sqrt{\left(\frac{\partial(x,y)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2 + \left(\frac{\partial(y,z)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2 + \left(\frac{\partial(z,x)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2} d\phi d\theta \quad V = \int_0^{\theta_{max}} A_c(\theta) R_g(\theta) d\theta$$

成体が遊泳の際に海水から受ける抗力を決める形状抵抗については、進行方向への物体の投影面積 A_p に比例するので、 V の2/3乗を A_p で割った値で形状抵抗の受けにくさ F_d を評価した。一方、孵化直後の小さな体サイズでは、殻表面に働く剪断摩擦の影響を無視できない。そこで、外部に露出している殻の表面積 A_o で V の2/3乗を割った値で剪断摩擦の受けにくさ F_s を評価した。各成長段階における1周後の螺環に接合される部分の角度位置を ϕ' とすれば、 A_o は

$$A_0 = 2 \int_0^{\theta_{\max}-2\pi} \int_0^{\phi} \sqrt{\left(\frac{\partial(x,y)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2 + \left(\frac{\partial(y,z)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2 + \left(\frac{\partial(z,x)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2} d\phi d\theta + 2 \int_{\theta_{\max}-2\pi}^{\theta_{\max}} \int_{\phi}^{\phi'} \sqrt{\left(\frac{\partial(x,y)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2 + \left(\frac{\partial(y,z)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2 + \left(\frac{\partial(z,x)}{\partial(\phi,\theta)}\right)^2} d\phi d\theta$$

理論形態モデルに基づく機能-形態空間解析では、 $r_0 = 0.35 \text{ mm}$, $\theta_{\max} = 16\pi$ を採用し、 $r = 1 \text{ mm}$ の幼体段階と $r = 10 \text{ mm}$ の亜成体段階のそれぞれについて、パラメータ値の組み合わせ毎に F_b, F_d, F_s を計算した。

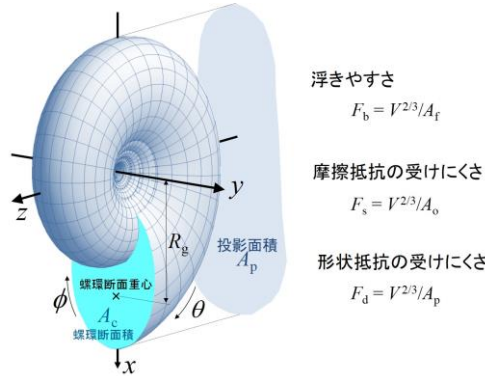


図5 殻形状の静水力学特性と流体力学特性

4. 研究成果

(1) アロメトリ的理論形態モデルを用いた機能-形態空間解析

まず螺旋の拡大率（巻きの緩さ）の個体発生軌道に注目すると、幼体段階（ $r = 1 \text{ mm}$ ）では、殻の浮きやすさ F_b は β_w の値が小さいほど大きな値を示すが（図6左端）、剪断摩擦の受けにくさ F_s は α_w や β_w の値にあまり依存しない（図6中右）。一方、亜成体段階（ $r = 10 \text{ mm}$ ）では、 α_w または β_w の値が大きくなるほど、 F_b は低い値を示すが（図6中左）、反対に形状抵抗の受けにくさ F_0 は大きな値を示す（図6右端）。つまり、亜成体段階では、 F_b と F_0 は相反関係を示し、螺旋の拡大率に関しては静水力学特性と流体力学特性を高いレベルで両立させるような個体発生軌道を実現できないことがわかった。

$$\alpha_h = 1, \alpha_b = 1, \beta_h = 0, \beta_b = 0.2$$

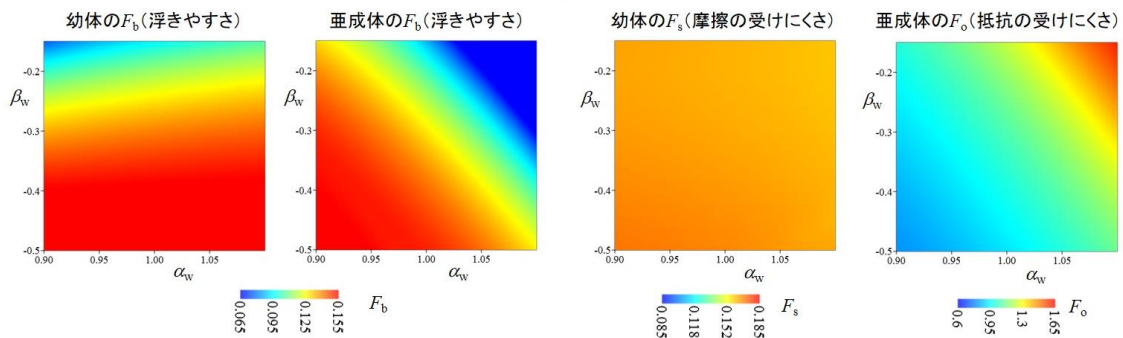


図6 螺旋拡大率に関するパラメータ値の機能特性への影響を色で示した図

次に、螺環の高さの個体発生軌道に注目すると、幼体段階では、殻の浮きやすさ F_b も摩擦の受けにくさ F_s も β_w の値が大きいか概ね大きな値を示す（図7左端、中右）。一方、亜成体段階では、 F_b は α_h と β_h の値がともに小さいか極めて大きい場合に小さい値を示すのに対して（図7中左）、抵抗の受けにくさ F_0 は α_h と β_h の値が大きいか概ね大きな値を示す（図7右端）。螺環の高さに関しても、亜成体段階では、静水力学特性と流体力学特性を両立させにくいことがわかった。

$$\alpha_w = 1, \alpha_b = 1, \beta_w = -0.3, \beta_b = 0.2$$

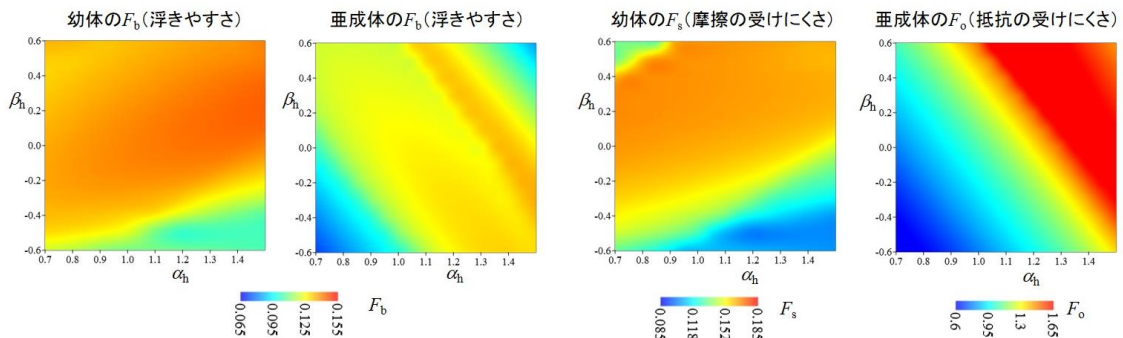


図7 螺環高に関するパラメータ値の機能特性への影響を色で示した図

次に、螺環の幅の個体発生軌道に注目すると、幼体段階では、殻の浮きやすさ F_b も摩擦抵抗の受けにくさ F_s も β_w の値が大きいか概ね大きな値を示す (図 8 左端, 中右). 一方、亜成体段階では、 F_b は α_h と β_h の値がともに小さいか極めて大きい場合に小さい値を示すのに対して (図 8 中左), 抵抗の受けにくさ F_o は α_h と β_h の値が小さいほど大きな値を示す (図 8 右端). 螺環の幅に関しても、亜成体段階では、静水力学特性と流体力学特性が両立しないことがわかった.

$$\alpha_w = 1, \alpha_h = 1, \beta_w = -0.3, \beta_h = 0$$

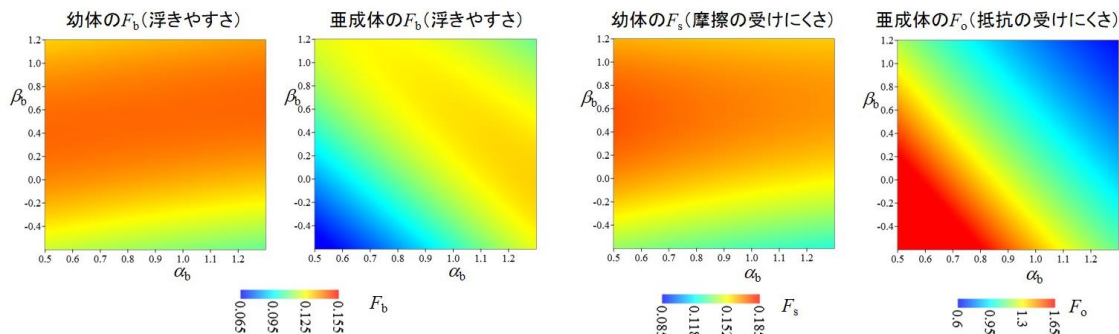


図 8 螺環幅に関するパラメータ値の機能特性への影響を色で示した図

以上の機能-形態空間解析から、剪断摩擦が遊泳時の抵抗を支配する小さな段階では静水力学特性と流体力学特性は相反関係とはならないが、サイズが大きくなって形状抵抗が支配的になると、螺旋拡大率と螺環断面形状のいずれに関しても両者を高いレベルで両立させる個体発生軌道を実現できないと考えられる. 個体発生を通じて静水力学特性も流体力学特性もあまり低くならないようにするには、図 6~8 に示した α - β 形態空間の左下 (α , β いずれも小) や右上の領域 (α , β いずれも大) を占めるようなアロメトリー特性を避ける必要がある.

(2) 実試料での計測結果

120 種のアンモノイドについて個体発生パターンから α_w , α_h , α_b , β_w , β_h , β_b の値を実測した結果、螺旋拡大率、螺環高、螺環幅のいずれについても、 α - β 形態空間の左上 (α 小, β 大) から右下 (α 大, β 小) にかけての対角線上に分布が集中していた (図 9). この結果を上記の機能-形態空間解析の結果と比較した結果、時代や系統を問わず、亜成体段階以降で両方の機能特性がバランスするような個体発生軌道を持つ種が比較的多いことが明らかとなった.

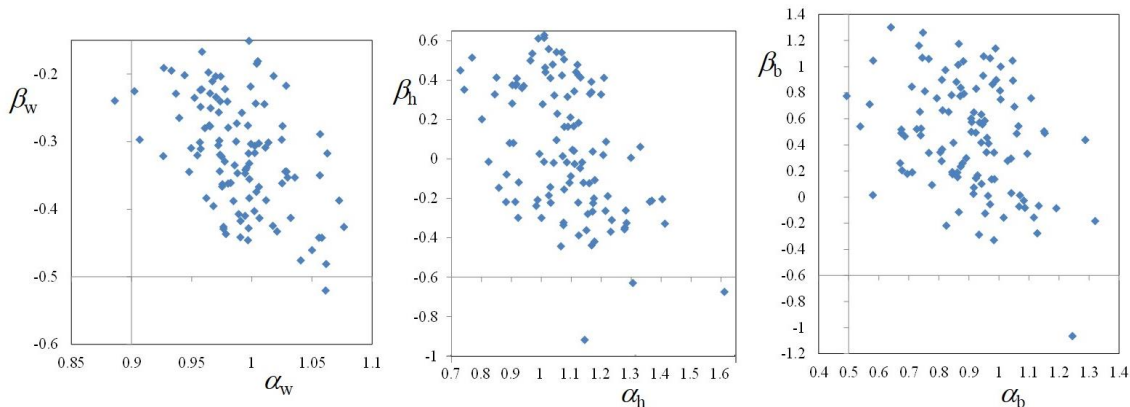


図 9 アロメトリーの理論形態モデルのパラメータ値の実測結果

加えて、ジュラ紀~白亜紀のアンモノイドについて系統毎により詳しくアロメトリー特性を検討した結果、フィロセラス上科やテトラゴニテス上科のアンモノイドでは、殻半径に対して殻高が優成長する種が多かった. こうした個体発生変異について不等成長モデルで計算すると、成長と共に体全体の比重が小さくなる. 一方、ペリスフィンクテス上科やデスモセラス上科では、殻高は殻半径に対して等成長に近いが殻幅が劣成長のため、成長とともに流線形の殻形状になる代わりに比重が大きくなる. このことから、ジュラ紀以降のアンモノイドには、成長と共に比重を減少させて浮きやすくなるような個体発生戦略と、遊泳能力を低下させないことを優先した個体発生戦略がそれぞれ異なる系統で進化したのではないかと考えられる.

5. 引用文献

Raup, D. M. (1967) J. Paleont., 41, 43-65.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Furui Haruna, Ubukata Takao	4. 巻 26
2. 論文標題 Allometry between suture line length and phragmocone volume in some Cretaceous ammonoids	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Paleontological Research	6. 最初と最後の頁 55-73
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2517/PR200031	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計12件（うち招待講演 1件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 Ubukata, T.
2. 発表標題 Buckman's rule revisited: correlation between whorl shape and coiling geometry in ammonoids
3. 学会等名 JpGU Meeting 2022: Virtual
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 アンモノイドの個体発生変異と成長タイミング
3. 学会等名 日本古生物学会2022年年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 アンモノイドの成長曲線の逆解析
3. 学会等名 日本古生物学会第172回例会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ubukata, T.
2. 発表標題 A unification of absolute growth, allometric, and theoretical morphologic models: a case of molluscan shells
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2021年大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ubukata, T.
2. 発表標題 A functional-morphospace analysis of allometrically growing ammonoids
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2020年大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 Ubukata, T. and Katsuno, F.
2. 発表標題 Phylogenetic aspect of ontogenetic trajectory of whorl shape in ammonoids
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2020年大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 有限成長の理論形態モデル
3. 学会等名 日本古生物学会第170会例会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Ubukata, T.
2. 発表標題 An inverse analysis on the estimation of growth trajectory of shell shape in ammonoids
3. 学会等名 JpGU Meeting 2023
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ubukata, T.
2. 発表標題 Functional morphospace analysis of molluscan shells
3. 学会等名 6th Yamada Symposium on "Diversity of Biological Patterns and Forms in Nature: toward a Comprehensive Understanding" (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 Ubukata, T.
2. 発表標題 An inverse estimation of ontogenetic trajectory of ammonoid shell shape using Bayesian inference
3. 学会等名 2nd Asian Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 中生代アンモノイドPhylloceratinaとLytoceratinaの隠れた“共有原始形質”
3. 学会等名 日本地質学会第127年学術大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 アンモノイド殻形状の個体発生変異の収斂と個体発生軌道の多様性
3. 学会等名 日本古生物学会第173回例会
4. 発表年 2024年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 日本古生物学会編（一部を分担執筆）	4. 発行年 2023年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 754
3. 書名 古生物学の百科事典	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------