

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 29 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2014～2016

課題番号：26400502

研究課題名(和文) 多尺度異質性変動パターンの比較による大量絶滅様式の評価：アンモノイドの例

研究課題名(英文) Assessment of mode of disparity change across mass extinction events

研究代表者

生形 貴男 (Ubukata, Takao)

京都大学・理学研究科・准教授

研究者番号：00293598

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：各地質時代にどれだけ多様な形態の古生物がいたのか、また地質時代の間でどれだけ形態が入れ替わったのかを定量的に評価する方法を考案した。この方法を用いて古生代デボン紀～中生代白亜紀末までのアンモノイドの形態的多様性の変遷史を解析したところ、顕生累代最大規模と言われているペルム紀末の大量絶滅事変よりも、その800万年前に起こった絶滅事変の方が、アンモノイドの形態から見て重要なイベントであったという結果が得られた。また、大量絶滅の様式を統計的に評価する方法を用いて解析した結果、上記2度の古生代末の絶滅事変前後ではいずれも薄い概形をしたアンモノイドが有利だったと考えるのが尤もらしいことがわかった。

研究成果の概要(英文)：To study change in morphological diversity of ammonoids, I propose a method to measure amount of the morphospace occupation which is robust with respect to sampling effort. I also focus on how drastically the pattern of morphospace occupation changes between the adjacent geochronological units. I applied the present method to the analysis of change in morphological diversity of ammonoids as well as their morphological turnover rates. As the results of the analysis, a prominent decrease of morphological diversity and high rates of morphological turnover were found at the end of the Guadalupian, while the morphological event at the end of the Permian was not greater than background levels. The present results suggest that the primary replacement of dominant ammonoid form around the end of the Paleozoic occurred associated with the end-Guadalupian event eight million years before the end-Permian crisis.

研究分野：古生物学

キーワード：異質性 形態的豊富度 形態空間 アンモノイド 大量絶滅

1. 研究開始当初の背景

古生物多様性変動の研究は、過去四半世紀に渡って古生物学における研究規範であり続け、化石産出記録の不完全性の補正方法の発達を促した。中でも、大量絶滅や適応放散に焦点を当てた研究では、形態的多様性である異質性の変動が注目され、分類群数の変動との一致・不一致から、絶滅・爆発事変における選択圧や発生的制約の意義が議論されてきた。しかしながら、異質性の尺度にも性質の異なる様々なものがあり、それぞれ特定の選択圧に対する感度が異なるはずである。この点について追及するためには、性質の違う複数の異質性尺度の比較から、絶滅事変における選択圧の様式を評価する方法論を確立する必要がある。

2. 研究の目的

古生物の異質性に注目して、大量絶滅事変において卓越していた選択圧の様式を評価する方法を確立することを目的とし、具体的には下記の3項目について検討する。

(1)形状の種類が多さである形態的豊富度を表すために、分類群毎の産出頻度を考慮して標本サイズ効果を補正する異質性尺度を考案する。また、地質年代単元境界における形態的分布の入替りを評価するために、形態的回転率の尺度を導入する。

(2)それぞれの絶滅事変の様式を評価するために、異なる選択圧モデルの中から最も実際の形態的データを良く説明するモデルを選ぶ方法を考案する。

(3)化石記録が極めて豊富で形状の定量化が容易なアンモノイドについて、(1)の方法を用いてデボン紀～白亜紀の異質性変動曲線を復元する。また、絶滅事変毎に(2)の方法を用いて選択圧の様式を評価する。

3. 研究の方法

(1)形態空間を分割したセル毎に観測数を数える従来法の代わりに、カーネル密度推定を導入する。種毎の産出頻度をカーネルの高さに反映させる。加えて、隣接する地質時代間で“地形”同士の相違度を求め、形態的回転を評価する。また、種数や標本サイズを揃えて異質性を基準化する従来の希釈法では、多様性の高い標本の異質性を過剰補正してしまうことが知られているので、抽出記録の完全性を揃える定足率充足法の考えを導入して、標本サイズ効果を補正する。

(2)大量絶滅とその後の回復過程について、ランダムモデルや特定形状選択モデルなどの複数のモデルを構築し、化石記録で実際に観測される分類学的・形態学的多様性の変化パターンを最も良く説明するモデルを選ぶ方法を導入する。

(3)文献の写真等から形状パラメータを計測し、分布の対称性や分散などを揃えるよう基準化する。種毎の産出頻度は Paleobiology Database の登録件数によって評価する。

4. 研究成果

(1)定足率充足法を応用した形態的豊富度の尺度の開発：種毎の産出頻度を考慮した異質性尺度を開発するために、形態空間中の各計測値上に種の産出頻度に応じた高さの高次元正規分布カーネルを積み上げ(図1)、その結果得られる“地形”(図2)の高さがある閾値よりも高い部分の割合を形態空間占有率として評価する方法を考案した。また、隣接する地質時代間で“地形”同士の相関係数を用いて、形態的回転を評価する方法を考案した。更に、各地質時代の無作為抽出標本のサイズと形態空間占有率との関係を表す希釈曲線を求め、希釈曲線の接線の傾き(=抽出標本の記録の不完全性;図3)が一定の値になる標本サイズにおける形態空間占有率をその時代の形態的豊富度として求める方法を考案した。カーネルの幅、“地形”の閾値、抽出サンプルの記録の不完全性の設定値を変化させても、異質性が同様の変動パターンを示すことを確認した。

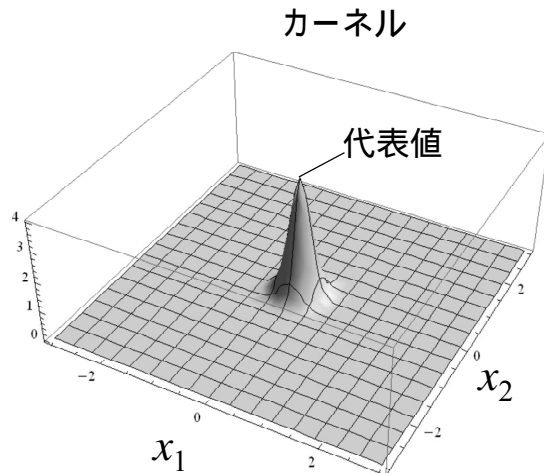


図1. カーネル密度推定に用いた高次元正規分布カーネルを形態空間中の計測値(代表値)の周りに配置した概念図..

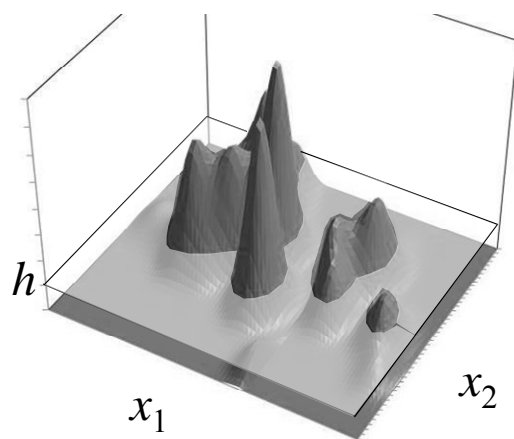


図2. カーネル密度推定によって形態空間中に描かれた存在密度を表す“地形”の概念図。閾値 h よりも高い部分の割合によって形態空間占有率を表す。

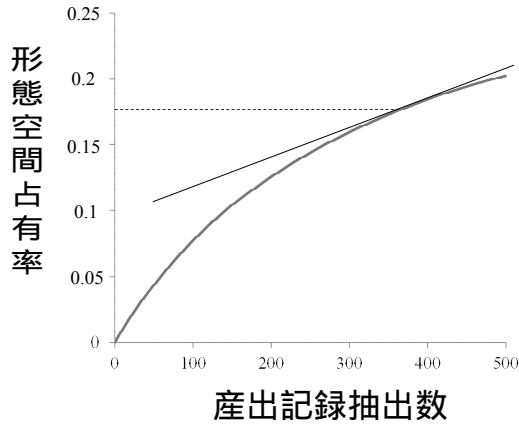


図3．産出記録に基づく形態的希釈曲線．無作為抽出標本のサイズと形態空間占有率との関係から描かれる．希釈曲線の接線の傾きは抽出標本における記録の不完全性を表し，これが一定の値になる産出記録抽出数における形態空間占有率によって形態的豊富度を定義する．

(2) アンモノイドの異質性変動史の復元：Paleobiology Database に産出記録が登録されており，かつ文献の写真等から後述する形状パラメータを計測出来た正常巻アンモノイド 3,298 種を対象に，異質性変動史の復元を試みた．殻形状を螺環拡大率，臍の広さ，殻の太さの三つの形状パラメータで表し(図4)，それぞれ平均が 0，標準偏差が 1 になるように基準化した．異質性の評価に対する地質年代単元の長さの効果を緩和するために，デボン紀エムシアン期～白亜紀末までをなるべく均等な長さになるように 32 の操作上年代単元に分割し，各時代について上記(1)の方法で形態的豊富度を見積もった．一方，3次元形態空間を 512 個のセルに分割し，サンプル中に見出される種数を一定の数に揃えた場合の観測値の占有セルの数を数える従来の方法でも異質性を評価し，本研究の方法による結果と比較した．その結果，従来の方法では，ペルム紀末と三疊紀末の大量絶滅直後に異質性の急落が認められたのに対して(図5左)，本研究の方法で解析した結果，ペルム紀末大量絶滅直前に異質性の谷が認識された一方で，三疊紀末付近の異質性の急落は認められず，後期三疊紀～前期ジュラ紀にかけて長期的な異質性の低下傾向が見られた(図5右)．種数を揃える従来の方法では，種数の多いサンプルの異質性を過剰補正してしまうので，種数が少ないサンプルほど異質性が高く見積もられやすい傾向が指摘されているが，データベースのアンモノイドの登録数は前期三疊紀が突出して豊富で，三疊紀末が最も貧弱である．以上のことから，従来の方法で検出されるペルム紀末や三疊紀末における異質性の急落は，方法論上の問題に起因する見かけのものであることが示唆される．

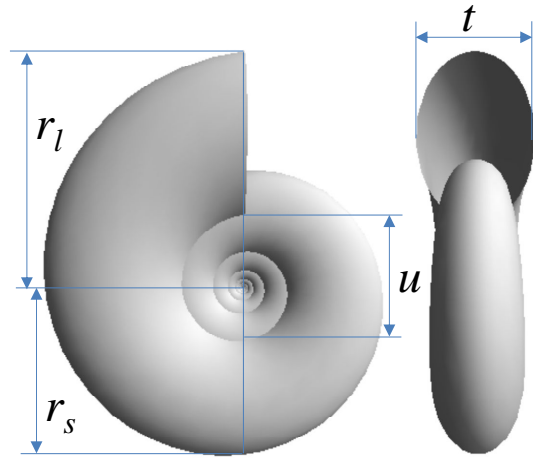


図4．形状パラメータ算出のための計測部位．螺環拡大率を $W = 2\log(r_l/r_s)$ ，臍の広さを $D = (u/(r_l+r_s))^{1/2}$ ，殻の太さを $B = (t/r_l)^{1/2}$ として求め，それぞれから各平均を引いたものを標準偏差で割って基準化した．

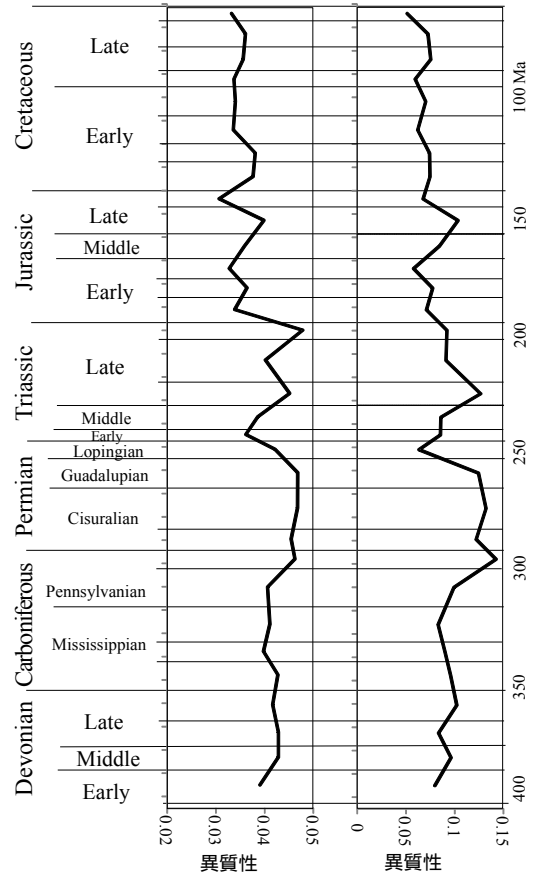


図5．アンモノイドの異質性変動曲線．左，従来法による曲線．右，本研究の方法によって復元された曲線．

(3) アンモノイドの形態の入替りの歴史：上記(2)で集めた計測データと前述の方法を用いて，操作上年代単元境界毎に形態的回転率を求めた．加えて，単元境界における分類群の入替りの大きさを示す分類学的回転

率も求めて、形態的回転率と比較した。分類学的回転率では、後期デボン紀、ペルム紀中期/後期境界、三畳紀末でピークが見られたのに対して（図 6 左）、形態的回転率は、ペルム紀中期/後期境界、三畳紀末、前期白亜紀にピークを示した（図 6 右）。ペルム紀後半に立て続けに起きたとされる 2 回の絶滅事変では、分類群の組成も形態の頻度分布も一回目の中期末の時点で三畳紀型に近いものに大きく入れ替わり、二回目のペルム紀末の絶滅はダメ押しに過ぎなかったことが示唆される。一方、三畳紀末の絶滅事変は、分類群と形態の組成をともに大きく変えたボトルネックであり、単発の事変としてはアンモナイトの歴史に最も深刻な影響を与えた可能性がある。また、分類群が大きく入れ替わる割に形態の分布の入れ替わりがそれほど大きくない後期デボン紀の絶滅事変では、アンモナイトの外形への選択圧が無かったことが示唆される。

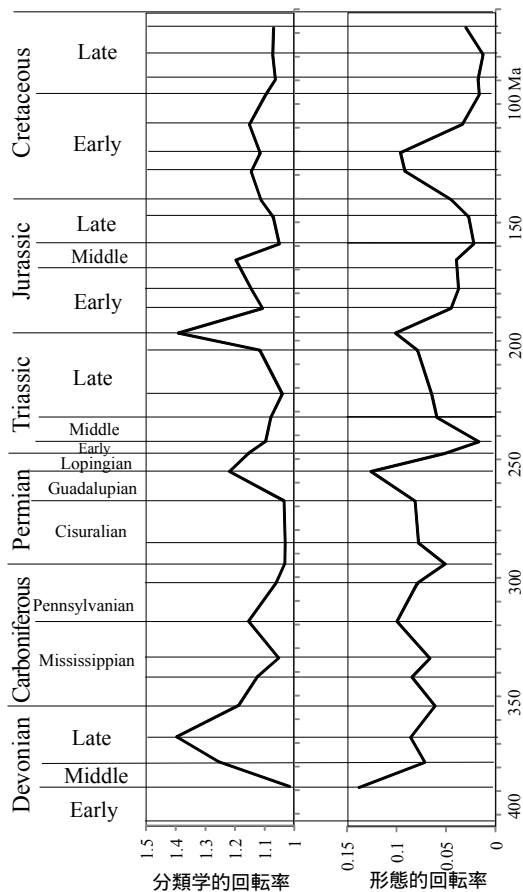


図 6. 単元境界におけるアンモナイトの回転率の変動。左、分類学的回転率。右、形態的回転率。

(4) アンモナイトの大量絶滅事変の様式の評価：大量絶滅とその後の回復過程について、形態と無関係にランダムに間引かれるモデル、絶滅時に螺環拡大率に選択圧がかかるモデル、絶滅時に臍の広さに選択圧がかかるモデル、絶滅時に殻の厚みに選択圧がかかるモデル、絶滅から回復を通じて螺環拡大率に選択圧がかかるモデル、絶滅から回復を通じて

臍の広さに選択圧がかかるモデル、絶滅から回復を通じて殻の厚みに選択圧がかかるモデルの七つのモデルを構築し、化石記録で実際に観測される分類学的・形態学的多様性の変化パターンを最も良く説明するモデルを統計的モデル選択によって選ぶ方法を考案した。データベースに登録されている各種の産出頻度を用いて、絶滅事変直前の各種の産出頻度と殻形態のデータから、絶滅と回復のフォワードモデルによるシミュレーションを行い、最適な形態、自然選択の緩さ、系統的制約の緩さをモデルパラメータとして（図 7）、モデル毎に対数尤度を最大にするパラメータ値の組み合わせを求め、ベイズ情報量基準を用いて最適モデルを選んだ。その結果、後期デボン紀にはやや太めの殻を最適値とした安定化選択が、石炭紀サブコピアン期には巻の密な殻形態が有利となるような選択圧が示唆された。また、ペルム紀後期の 2 度の大量絶滅とともに、絶滅時に殻幅の太いものに選択圧がかかっていた（殻がややスレンダーなものが有利だった）とするモデルが最も実際のデータをよく説明することが分かった。一方で、ジュラ紀トアルシアン事変と白亜紀のセノマニアン-チューロニアン境界では、エラーバーを考慮すると、無作為淘汰モデルの BIC が最小の候補となり、アンモナイトの外形とはあまり関係のないイベントだったことが示唆された（図 8）。

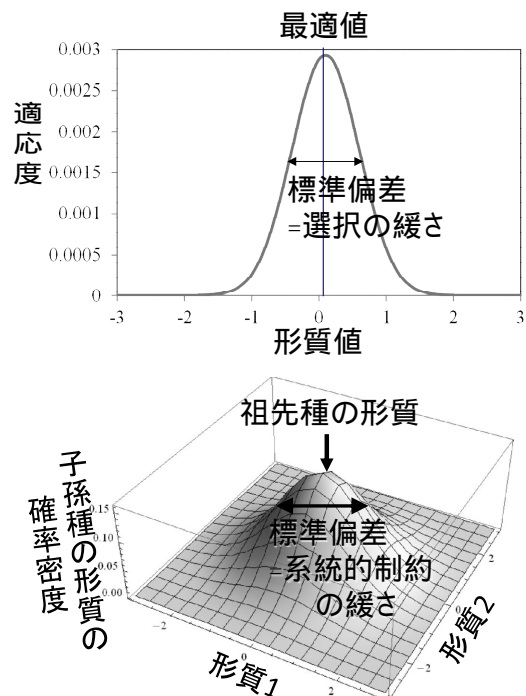


図 7. 絶滅と回復のフォワードモデルのパラメータ。最適な形態を形状パラメータのモードで、自然選択の緩さをその標準偏差で表す（上）。形態空間上で、祖先種の代表値の周りに子孫種の確率密度を表し、その標準偏差によって系統的制約の緩さを与える。

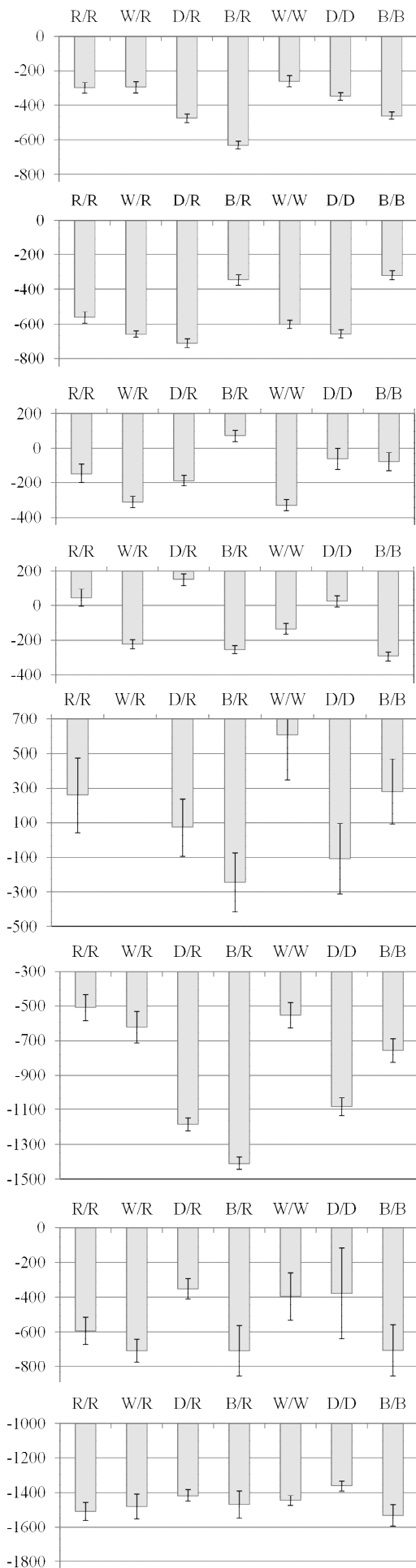


図 7. 七つの絶滅モデル毎のベイズ情報量基準 (BIC). BIC が小さいほど尤もらしいモデルであることを意味する. 上から順に後期デボン紀フラニアン期-ファミニアン期境界, デボン紀-石炭紀境界, 石炭紀サブコピアン期, ペルム紀グアダルピアン世/ローピンジアン世境界, ペルム紀-三畳紀境界, 三畳紀-ジュラ紀境界, ジュラ紀トアルシアン期, 白亜紀セノマニアン期-チューロニアン期境界. R/R, 無作為淘汰モデル; W/R, 絶滅時螺環拡大率選択モデル; D/R, 絶滅時臍の広さ選択モデル; B/R, 絶滅時殻の厚み選択モデル; W/W, 絶滅前後螺環拡大率選択モデル; D/D, 絶滅前後臍の広さ選択モデル; B/B, 絶滅前後殻の厚み選択モデル.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 4 件)

生形貴男, 古生物学的データの偏りと古生物多様性の補正: 分類群豊富度から形態的異質性まで. 化石, 2016, no. 100, pp. 29–43.

http://www.palaeo-soc-japan.jp/publications/100_Ubukata.pdf (査読有)

Tanabe, K., Misaki, A. & Ubukata, T. Late Cretaceous record of large soft-bodied coleoids based on lower jaw remains from Hokkaido, Japan. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2015, vol. 60, pp. 27–38.

doi:<http://dx.doi.org/10.4202/app.00052.2013>

(査読有)

Ubukata, T., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H. & Mapes, R. H. Wavelet analysis of ammonoid sutures. *Paleontologica Electronica*, 2014, vol. 17, 1.9A.,

<http://palaeo-electronica.org/content/2014/678-wavelet-analysis-of-sutures> (査読有)

[学会発表](計 20 件)

生形貴男, アンモノイドの外殻の比表面積の変遷. 日本古生物学会第 166 会例会, 2017.1.28, 早稲田大学, 東京.

生形貴男, 被覆率に基づく異質性の基準化. 日本地質学会第 122 年学術大会, 2016.9.11, 日本大学, 東京.

生形貴男, 古生物学試料における分類群網羅率の頑健性. 日本地球惑星科学連合 2016 年大会, 2016.5.25, 幕張メッセ, 千葉.

生形貴男, 化石記録の完全性の評価における分類群網羅率の適用範囲. 日本古生物学会第 165 会例会, 2016.1.30, 京都大学, 京都.

生形貴男, 分類学的組成の入れ替わりから見たアンモノイドの多様性変動. 日本地質学会第 121 年学術大会, 2015.9.12, 信州大学, 長野.

生形貴男, 大量絶滅事変における分類学的・形態学的入れ替わりの尺度. 日本進化学会 2015 年大会, 2015.8.20, 中央大学, 東

京.

生形貴男, 統計的モデル選択による大量絶滅・回復様式の評価. 日本古生物学会 2015 年年会, 2015.6.27, 産業技術総合研究所, つくば.

生形貴男, 形態空間分布パターンと種 個体数関係に基づく絶滅・回復イベントの様式の評価方法. 日本地球惑星科学連合 2015 年大会, 2015.5.24, 幕張メッセ, 千葉.

生形貴男, 異質性変動解析における形態的回転率の尺度. 日本地球惑星科学連合 2015 年大会, 2015.5.24, 幕張メッセ, 千葉.

Ubukata, T., Great ontogenetic variation in shell form with minimum modification of aperture map in ammonoids. 4th International Palaeontological Congress, 2014.9.30, Shelaton Mendoza Hotel, Mendoza.

生形貴男・山下修平, 分類学的組成の入れ替わりから見たアンモノイドの多様性変動. 日本地質学会第 120 年学術大会, 2014.9.13, 鹿児島大学, 鹿児島.

Ubukata, T., Relationship between ontogenetic change in shell shape and aperture map in ammonoids. 9th International Symposium on Cephalopods: Present and Past, 2014.9.7, Universitat Zurich, Zurich.

生形貴男・道林克禎, 形態空間における分布の偏りの尺度. 日本古生物学会 2014 年年会, 2014.6.28, 九州大学, 福岡.

生形貴男, 古生物多様性評価に対する地質年代単元の長さの影響. 日本地球惑星科学連合 2014 年大会, 2014.5.2, パシフィコ横浜, 横浜.

生形貴男, 形態的非類似度と形態的豊富度の比較. 日本地球惑星科学連合 2014 年大会, 2014.4.28, パシフィコ横浜, 横浜.

6 . 研究組織

(1)研究代表者

生形 貴男 (UBUKATA, Takao)

京都大学・大学院理学研究科・准教授

研究者番号 : 00293598