

令和元年6月13日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K17825

研究課題名(和文) 中生代における海洋頂点捕食者と鞘形類の共進化史復元

研究課題名(英文) Predator-prey interactions between marine reptiles and coleoid cephalopods throughout the Mesozoic.

研究代表者

伊庭 靖弘 (Iba, Yasuhiro)

北海道大学・理学研究院・准教授

研究者番号：80610451

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、中生代を通じた海棲爬虫類と鞘形類(頭足類)の捕食被食関係をベースにした共進化史復元を目指した。研究の結果、中生代の海洋において頂点捕食であった海棲爬虫類は、ジュラ紀までベレムナイト(中生代型鞘形類)を、後期白亜紀においてコウモリダコ類を、白亜紀最後期には魚類を選択的に捕食していたと結論づけられた。一方で、中生代を通して繁栄したアンモナイトは捕食対象になっていなかった可能性が高く、後期白亜紀に多様化していたイカ類(ツツイカ目)についても捕食対象になっていないことがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

頭足類は、カンブリア紀～現在までの5億年間、世界中の海洋に繁栄し、絶滅と放散を繰り返してきた。現生の海洋における頭足類は、イカ・タコ類に代表され、これらは遊泳生物として魚類に次ぐバイオマスをもつ。現在海洋生態系の頂点に位置するハクジラ類等はイカ類を選択的に捕食しており、彼らの生命は、イカ類の圧倒的なバイオマスに支えられている。本研究では、現生と同様に過去には、海棲爬虫類などの頂点捕食者が、鞘形類(イカ・タコ・コウモリダコ・ベレムナイト類など非外殻性頭足類)に支えられてきたその変遷史を明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Modern-type coleoid cephalopod comprises squid, cuttlefish and octopuses. They had an important position in ancient ecosystems, as important prey for marine reptiles as do modern squids now. The evolutionary history of this group is, however, hardly known because of lack of their fossil records. Here we develop a novel tomographic method and reconstruct diversity of modern-type coleoid without collection bias throughout the Late Cretaceous. And also we reveal its predator-prey relationship with marine reptiles throughout the Mesozoic.

研究分野：古生物学

キーワード：頭足類 進化史 中生代 捕食被食

1. 研究開始当初の背景

頭足類は、カンブリア紀～現在までの5億年間、世界中の海洋に繁栄し、絶滅と放散を繰り返してきた。現生の海洋における頭足類は、イカ・タコ類に代表され、これらは遊泳生物として魚類に次ぐバイオマスをもつ。現在海洋生態系の頂点に位置するハクジラ類等はイカ類を選択的に捕食しており、彼らの生命は、イカ類の圧倒的なバイオマスに支えられている。

現生と同様に過去には、海棲爬虫類などの頂点捕食者が、鞘形類 (Coleoidea:イカ・タコ・コウモリダコ・ベレムナイト類など非外殻性頭足類) に支えられてきた可能性がある。これまでヨーロッパの保存良好な胃内容物化石を分析した研究で、三畳紀から前期白亜紀までの魚竜類やサメ類がベレムナイトなどの中生代型鞘形類を選択的に捕食していたことが示されている (e.g., Boettcher, 1989)。また、白亜紀最後期の Campanian 以降の頂点捕食者 (首長竜類) は、真骨魚類の繁栄に伴って、これを捕食していたことが明らかになっている (Cicimurri & Everhart, 2001)。一方、後期白亜紀 Cenomanian～Santonian までの頂点捕食者の捕食生態は、両者を繋ぐ重要な位置にあるが、詳細は不明で、これが研究のギャップとなってきた。

2010年代に入って、この Cenomanian～Santonian(100～83Ma)に鞘形類の大進化の転換点が集中することがわかってきた。例えば、①三畳紀から繁栄を遂げたベレムナイト類が前期/後期白亜紀境界で白亜紀最大の海洋である太平洋で絶滅したこと (Iba et al., 2011)、②これに次いで、後期白亜紀の Cenomanian 末期においてテチス海域からベレムナイトが絶滅すること、③ベレムナイト絶滅直後に現生型鞘形類 (イカ・タコ・コウモリダコ類) が出現した可能性があること (Tanabe et al., 2006, 2014; Iba et al., 2011) などが挙げられる。このダイナミックな変動にリンクするように、Cenomanian 末期でベレムナイト食のイクチオサウルス類は絶滅し (Bardet, 1992)、現生型頭足類食 (申請者予察研究) の首長竜類は後期白亜紀に繁栄を遂げている。すなわち、海棲爬虫類の絶滅・放散が餌資源 (鞘形類) の進化に連動していた可能性がある。これらを背景に、本研究は、中生代を通じた海棲爬虫類と鞘形類の捕食被食-共進化史復元を目指した。具体的な研究課題として、以下の2つを設定した。

2. 研究の目的

(1) 後期白亜紀における現生型鞘形類化石の抽出・分類・多様性

ベレムナイトなど中生代型 (～白亜紀前期) の内殻性鞘形類は、カルサイトでできた重厚なロストラム (鞘) をもっている (図1)。このため、化石化ポテンシャルが高く、かつ母岩からの抽出や認識が容易であるので豊富な化石記録が存在する (Tanner et al., 2017)。一方で、現生型鞘形類 (イカ・タコ類) の硬組織は極めて少なく、顎器とよばれるキチン質からなる捕食器官のみが化石として産出する。顎器は分類に有効な一方で、中生代型鞘形類のロストラムと比べると華奢で小型であり、岩石中での認識や抽出が困難である。事実、これまで研究された現生型鞘形類の顎器化石は、抽出や認識が容易な大型個体に集中している (Tanabe et al., 2006 など)。現在までの化石記録は Tanabe et al. (2006) などの先駆的な研究によって報告された8個体のみで、記録の少なから体系的な分類も行われていない。以上の理由から、これまで考えられてきたイカ・タコ類の進化史は、不完全な分子系統解析と貧弱な化石記録に基づいており、正確な分類と多様性を把握するのが極めて困難な状況にある。

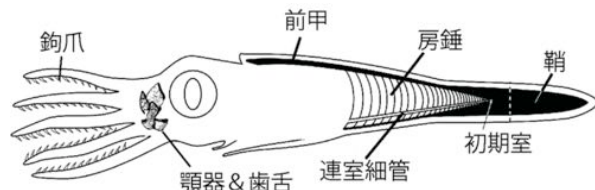


図1 化石化される鞘形類の各パーツ (ベレムナイトの例)

本研究は、現生型鞘形類化石記録の不完全性の要因として、岩石から化石を抽出する技術に進歩が無いことに注目した。これまでの古生物学における化石抽出法は、化石と岩石の物性・組成の違いを利用した、1) 物理的な割出と2) 化学的な溶解のたった2つに大別される。これらの方法では、剥離性のよい化石や、岩石と異なる化学組成をもつ生物組織の抽出に限定されてしまう。これに対して、近年、シンクロトロン X 線 CT を用いる試みがなされてきた。しかし、X 線を用いる方法は、各内部構造に十分な密度差が必要なため、岩石に最も適さない。さらに、取得断層像は、低解像かつグレースケールである。本研究では、従来の抽出方法の問題点を攻略すべく、次世代のトモグラフィ装置を開発し、得られた断層像の画像解析から化石標本をデジタルに抽出することで上述の問題点の攻略をはかった。材料は、後期白亜紀において現生型鞘形類が最も産出すると考えられる (Iba et al., 2011) 北海道中軸部に南北に帯状分布する蝦夷層群を中心に選定した。中生代型鞘形類 (ベレムナイト類) の多様性変動は、Treatise on Invertebrates Paleontology: Coleoidea をベースにした Tanner et al. (2017) を利用した。

(2) 胃内容物化石解析で捕食被食関係を明確にする。

本研究は、後期白亜紀（Cenomanian～Santonian：100～83Ma）における頂点捕食者と鞘形類に捕食生態を明らかにするために、胃内容物化石標本（図2）が豊富にある首長竜類（Plesiosauria）を用いる（表）（合計14個体、北海道&北米産）。豊富な化石標本を基に、ミクロ～マクロスケールでの胃の内容物化石の詳細な分類・再検討を行い（図2）、鞘形類各種と首長竜類との選択的捕食-被食関係を明確にする。次いで、この結果を三畳紀-前期白亜紀（e.g., Boettcher, 1981）と白亜紀末期（e.g., Cicimurri & Everhart, 2001）と比較して、過去2億年間の頂点捕食者のメニューを統合する。中生代の海棲爬虫類についての多様性変動に関する研究は、2010年以降、詳しくまとめられている（e.g., Motani, 2009; Fischer et al., 2011）。中生代における海棲爬虫類は、本研究が扱う白亜紀後期中に謎の絶滅や多様化が発生している（Fischer et al., 2011）。本研究では、海棲爬虫類各種（上述）と鞘形類（研究1）の多様性変動をグループごとに詳細に比較し、絶滅タイミングなど同期性のあるグループを抽出する。

3. 研究の方法

(1) 顎器化石抽出のためのトモグラフィー装置の開発・最適化

材料加工機の試料レーン上に撮影装置を設置し、センサーとシーケンサーを用いることで、試料の加工と加工表面の撮影を繰り返す装置（トモグラフィー装置）を開発する。撮影実験と加工実験を通して、装置各ユニットの設計に制約を与えた。制作は外部および北大理・技術部の協力を得た。試料の移動と撮影はシーケンサーでコントロールした。撮影装置、微動ステージ上に設置し、4Kモニタを用いて精度の高いピントを実現した。試料の繰り返し位置精度をデジタルインジケータで測定し、最適なモーターゲインを調整することで $\pm 3 \mu\text{m}$ に抑えた。

(2) フィールド調査

現生型鞘形類（イカ・タコ類）がこれまでに報告されている蝦夷層群を中心に野外調査を展開した。下部Albian～Campanianを対象として、中川、羽幌、苫前、小平、芦別、三笠、夕張、鶴川地域で広域的に展開した。現地では、ルートマップ・柱状図作成と産状観察をした後、炭酸塩コンクリーションを採集した。上部Aptian～下部Albianにかけては、岩手県太平洋沿岸に分布する宮古層群で基礎地質調査・標本採集調査を展開した。三畳系～ジュラ系においては、南中国で調査を行った。各地の調査では、現生型鞘形類をターゲットとした調査に加えて、胃内容物の追加標本採集も試みた。

(3) 胃内容物標本調査

北太平洋の上部白亜系模式層序である蝦夷層群からは首長竜類胃内容物化石標本が豊富に産出している。本研究はこの蝦夷層群標本11点と北米標本3点を材料とした（表）。これらの標本は、分類学的見直しが必要なもの（6点）、未記載標本（7点）、申請者自ら採集した標本（1点）から構成される。これらは、中生代の海棲爬虫類-鞘形類の捕食被食関係を明らかにする上で最も重要なCenomanian～Santonianを連続的にカバーするものである。

(4) 標本抽出と分類

抽出した鞘形類の各パーツを用いて分類する。分類に使うパーツは、①顎器、②鞘、③房錘、④軟骨、⑤前甲、⑥甲、⑦鉤爪、⑧歯舌、である（図1）。これらの有無およびその組み合わせは、鞘形類の目・科レベル（Spirulida, Sepiolida, Sepiida, Myopsida, Oegegropsida, Diplobelida, Belemnitida, Phragmoteuthida, Octopoda, Cirroctopoda, Vampyromorpha）での同定を可能とする。

表 胃内容物化石

標本	分類	時代(地域)
A	Plesiosauria	Santonian (夕張)
B	Elasmosaur	Santonian (小平)
C	Elasmosaur	L. Santonian (小平)
D	Elasmosaur	L. Santonian (小平)
E	Plesiosauria	Coniacian (中川)
F	Plesiosauria	Coniacian (三笠)
G	Plesiosauria	Coniacian (苫前)
H	Plesiosauria	Coniacian (羽幌)
I	Plesiosauria	Turonian (夕張)
J	Plesiosauria	Cenomanian (小平)
K	Pliosaurus	Cenomanian (小平)
L	Plesiosaur	Santonian (サウスダコタ)
M	Elasmosaur	L. Cenomanian (ネブラスカ)
N	Ictyosaur	後期三畳紀 (アラスカ)

4. 研究成果

(1) イメージング手法の開発

岩石内部の構造を物理的加工によって平面露出させ、その加工面の撮影を自動で繰り返す装置の開発に成功した。機能や仕組み、および精度と解像度はこれまでにないため、国内外で特許を出願した。連続72時間で安定した分析を達成し、これにより、1000枚オーダーの岩石試料の連続断層像の取得が可能となった。この方法で得た数千枚の断層像を画像解析することによって、内部構造の3Dモデル化を達成した。装置には、約9Kの解像度をもつ撮影装置を搭載し、約0.1倍～200倍までシームレスに可変できるレンズシステムを構築した。本装置は、1voxelあたり産業用CTスキャナの1億倍以上の情報量を持ち、現在これに匹敵するものはこれまでに無い。また、世界初の内部構造のフルカラー3Dモデルの達成も達成した。

(2) 鞘形類の抽出と分類

野外調査で採集した白亜系炭酸塩コンクリーションを(1)で達成した装置で分析した。得られた断層像を高解像ディスプレイで詳細に観察し、顎器と思われる2D断面構造をセグメンテーションすることによって、それぞれのサーフェスマデルを作成した。後期白亜紀の各ステージを網羅する合計9つの試料(総岩石体積約2500cm³)を分析した結果、70個体の鞘形類顎器を抽出することができた。これまでの古生物学の歴史で鞘形類顎器の発見は、20個体ほどに留まっている現状を考えると驚異的な抽出力と考えられる。分類学的検討を行ったところ、Turonian-Santonianでイカ類(ツツイカ目)と考えられるものが20種、コウモリダコ目が6種、他に不明なものが4種みられた。これらの産出頻度は、アンモナイトの顎器のそれと同等かそれ以上であることがわかった。従来、ツツイカ目(イカ類)の化石記録は、たった2つ(そのうち一つは疑問が残る)しか知られていない。本研究によって、後期白亜紀の北西太平洋には多様なイカ類が繁栄していたことが明らかになった。これは従来の白亜紀の生態系の理解とは全く異なる。本研究手法は、従来の物理的な破壊による化石抽出法(クリーニング)に比べて細部の構造まで欠損することなく抽出することができる。これによって、これまで記載された鞘形類顎器化石では観察できない形質を得ることが可能になり、従来の分類記載方法に全面的な改訂が必要であることもわかった。

(3) 胃内容物からみる捕食被食進化史

標本A~Jに含まれる胃内容物を詳しく検討した結果、標本表面で確認できるものは全て鞘形類であることがわかった。詳しい分類は(1)で挙げた理由により、困難な場合があるが、これらのほとんどがコウモリダコ類のもと考えられる。また、これまでアンモナイトの顎器とされていた標本K~Nにおいても、アンモナイトの顎器であると結論づける分類学的証拠が不十分であることがわかった。(A)主に欧州の三畳系~ジュラ系を対象に行われたこれまでの研究、(B)Santonianまでの後期白亜紀を対象とした本研究、(C)白亜紀最後期(Campanian)



図2 胃内容物化石の例

を対象としたこれまでの研究(Cicimurri & Everhart, 2001)を統合すると、以下について指摘することができる。中生代の海洋において頂点捕食であった海棲爬虫類は、①ジュラ紀までベレムナイト(中生代型鞘形類)を②後期白亜紀においてコウモリダコ類を、③白亜紀再後期には魚類を選択的に捕食していたと考えられる。一方で、④中生代を通して繁栄したアンモナイトは捕食対象になっていなかった可能性が高く、⑤後期白亜紀に多様化していたイカ類についても捕食対象になっていないことがわかった。①-②において、イクチオサウルス類の絶滅は、ベレムナイト類の絶滅と同期している可能性がある。また、強固な外殻をもつ遊泳生物は、現在の海洋においてオウムガイ以外知られていないが、中生代までの海洋ではこれが効果的な対捕食戦略であったことが考えられる。イカ類においては、高い遊泳能力が対捕食戦略として優れていた可能性が指摘できる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計 4 件）

(1) Mutterlose J., Alsen, P., Iba, Y., Schneider, S., in press, Palaeobiogeography and palaeoecology of Early Cretaceous belemnites from the northern high latitudes, Proceedings of the Geologists' Association (査読有) (印刷中)

(2) Yasuhara, M., Ando, A., Iba, Y., 2017, Past emergent phase of Shatsky Rise deep-marine igneous plateau, Scientific Reports, doi:10.1038/s41598-017-15648-z. (査読有)

(3) Stevens, K., Griesshaber, E., Schmahl, W., Cassela, L.A., Iba, Y., Mutterlose, J., 2017, Belemnite biomineralization, development, and geochemistry: The complex rostrum of *Neohibolites minimus*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 468, 388-402. (査読有)

(4) Fuchs, D., Reitano, A., Insacco, G., Iba, Y., 2017, The first coleoid cephalopods from the Upper Cenomanian of Sicily (Italy) and their implications on the systematic-phylogenetic position of the Palaeololiginidae (Teudospeina), 15, 499-512. (査読有)

〔学会発表〕（計 1 件）

(1) Sano, S., Iba, Y., Tin Tin Latt, Kubota, A., Saw Mu Tha Lay Paw, Thura, Oo, 2018, First record of rudist bivalves from Cretaceous limestone in the northern part of Myanmar, Paleontological Society of Japan, Annual meeting, Sendai.

〔図書〕（計 0 件）

〔産業財産権〕

○出願状況（計 2 件）

名称：破壊型検査装置および検査方法

発明者：伊庭靖弘

権利者：北海道大学

種類：特許

番号：PCT/JP2019/009956

出願年月日：2019 年 3 月

国内外の別：国外

○取得状況（計 0 件）

6. 研究組織

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。