

令和 2 年 5 月 13 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K05693

研究課題名(和文) アンモナイトのジレンマ：軽量化と殻強度のトレードオフによる殻形態の多様性の制約

研究課題名(英文) Ammonoid dilemma: functional trade-off between weight saving and shell strength

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) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：アンモナイトの機能形態を解析した結果、殻の表面積を小さくして殻を厚くし、浮きやすさと殻強度を折衷させる戦略と、これらを犠牲にしても遊泳時に海水から受ける抵抗を小さくする戦略があることがわかった。後者の戦略は、概ね海水中での姿勢の安定性と調和する。多数の種の計測から静水力学、流体力学、殻強度に関わる機能特性を評価した結果、複数の機能特性とそれらの相反関係によって、実際のアンモナイトに見られる殻形状の多様性がある程度説明できることがわかった。また、他の外殻性頭足類と比較した結果、アンモナイトに比べて、オウムガイ類は浮きやすさに、タルフィセラス類は姿勢の安定性にそれぞれ特化していたことがわかった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

アンモナイトの流体力学特性に関する研究は半世紀にわたる歴史を有するが、なぜアンモナイトの殻形態が遊泳に適した究極の流線形に収斂せず、多様な殻形態が見られるのかが議論されてきた。一方、静水力学特性や殻の強度、殻形成効率など幾つかの観点から機能形態学的研究が進められてきたが、アンモナイトの形態的多様性はそれら異なる機能への適応の結果として理解されてきた。本研究は、そうした従来の定性的な解釈を踏まえて、アンモナイトあるいは外殻性頭足類の形態的多様性が、想定される機能的要請の折衷戦略としてある程度説明できることを、機能-形態空間解析の方法によって分析的に示した。

研究成果の概要(英文)：Ammonoids have a chambered conch that serves as a buoyancy apparatus, and hydrostatic and hydrodynamic properties that depend on conch geometry may be critical for their locomotion. Meanwhile, the shell wall should be mechanically strong enough to support the conch against hydrostatic pressure. The present analyses using a theoretical morphologic model revealed a functional trade-off between hydrostatic and hydrodynamic efficiencies. A positive correlation between relative shell thickness and hydrostatic efficiency found in this study suggests that density control was critical for ammonoids and a hydrodynamically efficient shell shape is hardly realized without sacrificing shell strength. The morphometric result shows the followings: 1) prolecanitids tend to be optimized for hydrodynamic efficiency, but some goniatitids seem to be inefficient for nektonic mode of life; 2) nautilids are optimized for hydrostatic efficiency, while tarphycerids tend to be optimized for postural stability.

研究分野：古生物学

キーワード：アンモナイト 外殻性頭足類 機能形態 静水力学 流体力学 殻強度 トレードオフ 形態空間

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

アンモノイド (広義のアンモナイト類) は、オウムガイ類と同様に、内部が空洞の殻を持っていたので、相対浮力を得て多少なりとも遊泳する動物だったと考えられている。一部の巻貝に見られるような、重厚な殻で捕食者から身を守るような適応戦略は、アンモノイドでは全く知られていない。それは、相対浮力を失ってまで殻強度を高める選択をしなかったからだと考えられる。一方、殻物質の総量は殻形状にも依存するので、重くなりにくい形状でできるだけ厚めの殻を作る戦略が考えられる。しかし、正常巻のアンモノイドにも様々な殻形状の種が見られ、浮力を得るに適した究極の形態に収斂しているわけではない。こうしたアンモノイドの形態的多様性を機能的側面から理解するには、各機能と形質との関係のみならず、機能特性同士の連関も踏まえて分析する必要がある。

2. 研究の目的

アンモノイドにおいて、遊泳能力に関わる機能特性 (静水力学特性, 流体力学特性) と殻強度に関わる特性が、殻形態の多様性をどのように制約していたのかを明らかにすることを目的とする。特に、機能的トレードオフのもとでどのような折衷戦略が進化・多様化したのかに注目する。具体的には、以下の2項目について検討する。(1) 相対浮力と殻の厚さの相反に代表されるような機能特性間の連関が他にもあるかどうか。(2) 想定される機能的制約やそれらの連関が、実際のアンモノイドの形態的多様性を制約していたかどうか。

3. 研究の方法

(1) 理論形態モデルを使った機能-形態空間解析

遊泳能力に関わる物理特性には、比重、遊泳の際に海水から受ける抗力、水中での姿勢の安定性がある。比重は、体積や殻の厚さが同じでも、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機能特性を評価した。遊泳の際に海水から受ける抗力については、成体サイズでの高レイノルズ領域では、剪断摩擦を無視して形状抵抗だけを考えれば良い。形状抵抗は進行方向への物体の投影面積に比例するので、殻の体積の2/3乗をその投影面積で割った値で抵抗の受けにくさの機能特性を評価した (図1)。姿勢の安定性は、浮心と重心の距離を体積の1/2乗で割った値で評価した。また、推進力を得るための水流がトルクを生み、遊泳時に揺動運動が発生するが、揺動の回転角を計算して遊泳時の安定性を評価した (図2)。これら遊泳に関わる機能特性に対する殻の外形の影響を評価するために、Raup (1967)の理論形態モデルを用いて、巻きの緩さ、膺の広さ、殻の太さの三つのパラメータの値を振って、様々な形状について機能特性を算出した (図3)。それらの計算の際に必要な水中での姿勢は、中立浮力の仮定の下で求めた。一方、殻の強度に大きく影響する特性として、殻の相対的な厚さと肋などの殻彫刻があるが、殻が厚くなれば比重が大きくなり、殻彫刻も殻の比表面積を増大させるので、相対浮力を得る機能と相反する。そこで、殻の相対的な厚さ、軟体部が入っていた体房の体積比、殻形状の様々な組み合わせについて、体全体の比重を計算により見積もった。また、肋を作ることによる殻の比表面積の増大率を、殻形状モデル毎に計算した。

Raupモデルの媒介変数表示

$$x = e^{\frac{\theta \log W}{2\pi}} \cos \theta \left(1 + \frac{1-D}{1+D} \cos \phi \right)$$

$$y = e^{\frac{\theta \log W}{2\pi}} \sin \theta \left(1 + \frac{1-D}{1+D} \cos \phi \right)$$

$$z = S \frac{1-D}{1+D} e^{\frac{\theta \log W}{2\pi}} \sin \phi$$

殻の総表面積

$$A_t = 2 \int_0^{16\pi} \int_0^{\phi^*} \sqrt{\left(\frac{\partial(x,y)}{\partial(\phi,\theta)} \right)^2 + \left(\frac{\partial(y,z)}{\partial(\phi,\theta)} \right)^2 + \left(\frac{\partial(z,x)}{\partial(\phi,\theta)} \right)^2} d\phi d\theta$$

殻壁の総表面積

$$A_s = \sum_{\frac{n-16}{8} \leq \frac{\theta_n}{\pi} < \frac{n}{8}} R(\theta - \theta_b - \frac{\pi n}{8}) A_c(\theta - \theta_b - \frac{\pi n}{8})$$

殻の体積

$$V = \int_0^{16\pi} A_c(\theta) R_g(\theta) d\theta$$

体房の体積

$$V_b = \int_{16\pi - \theta_b}^{16\pi} A_c(\theta) R_g(\theta) d\theta$$

殻の厚さ

$$0.02R$$

隔壁の間隔

$$\pi/8$$

殻の密度

$$2.62 \text{ g/cm}^3$$

軟体部の密度

$$1.067 \text{ g/cm}^3$$

海水の密度

$$1.026 \text{ g/cm}^3$$

$$\text{浮力 } B = 1.026gV$$

$$\text{重力 } G = 1.067gV_b + 0.02 \cdot 2.62g(A_f + A_s)$$

$$\text{相対浮力の得やすさ } F_b = V^{2/3}/A_f$$

$$\text{抵抗の受けにくさ } F_s = V^{2/3}/A_p$$

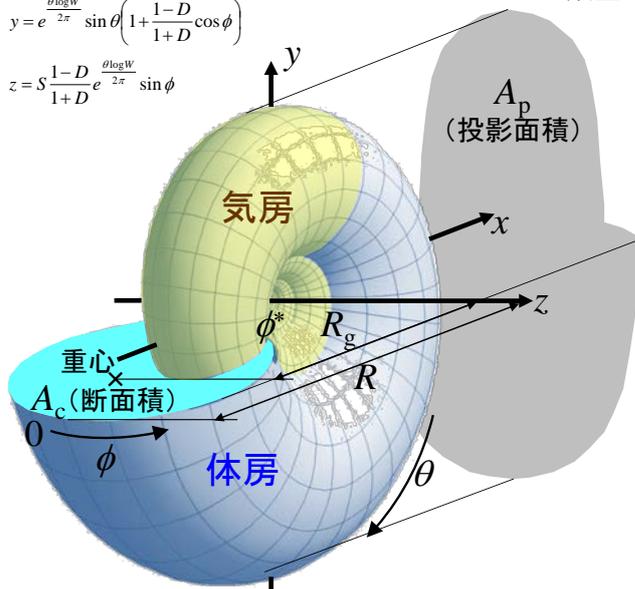
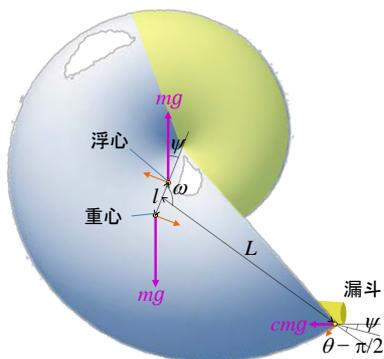


図1 相対浮力の得やすさと遊泳時の海水からの抵抗の受けにくさの評価方法。

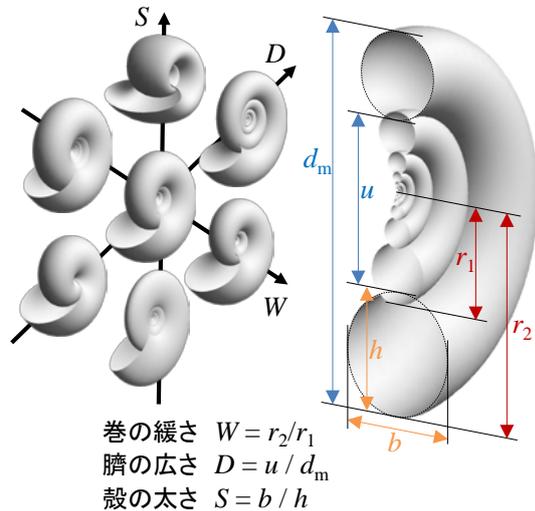


姿勢の安定性 $\Sigma = l/V^{2/3}$

$cmgL \sin(\omega - \pi/2) = mgl \sin \psi$

揺動の回転角 $\psi = \sin^{-1} \left(\frac{-l}{cL \cos \omega} \right)$

図2 揺動の回転角の評価方法.



巻の緩さ $W = r_2/r_1$

臍の広さ $D = u/d_m$

殻の太さ $S = b/h$

図3 Raup (1967)の理論形態モデル.

(2) 実際のアンモナイトにおける機能特性の評価

相対浮力の得やすさ、遊泳時の抵抗の受けにくさ、姿勢の安定性については、文献の図版等に図示された標本写真から Raup モデルのパラメータを実測し、それと同じ値を持つモデルで機能特性（殻彫刻が無い場合の）を計算することで近似的に見積もった。これらの機能特性については、7目 6,012 種について測定し、各種を1個体ずつのデータで代表させた。加えて、比較のために、オウムガイ類 739 種と、正常巻頭足類であるタルフィセララス類 67 種についても同様の計測を行った。また、88 種の実試料について、縦断面上で殻物質の断面積を計測し、これを断面上での外殻の周囲長と殻の直径で割った値で相対殻厚を見積もった。それらの種のうち、62 種については、相対殻厚の実測値に基づき、中立浮力を仮定して、遊泳時の揺動の回転角を計算した。さらに、顕著な肋が発達する 1,018 種の文献写真について、肋と肋間の殻幅の比から肋の相対振幅を、一卷当たりの肋数で肋密度を評価した。加えて、殻口が保存されている標本の文献写真と実試料 128 種について、体房の角度長から体房の体積比を見積もった。

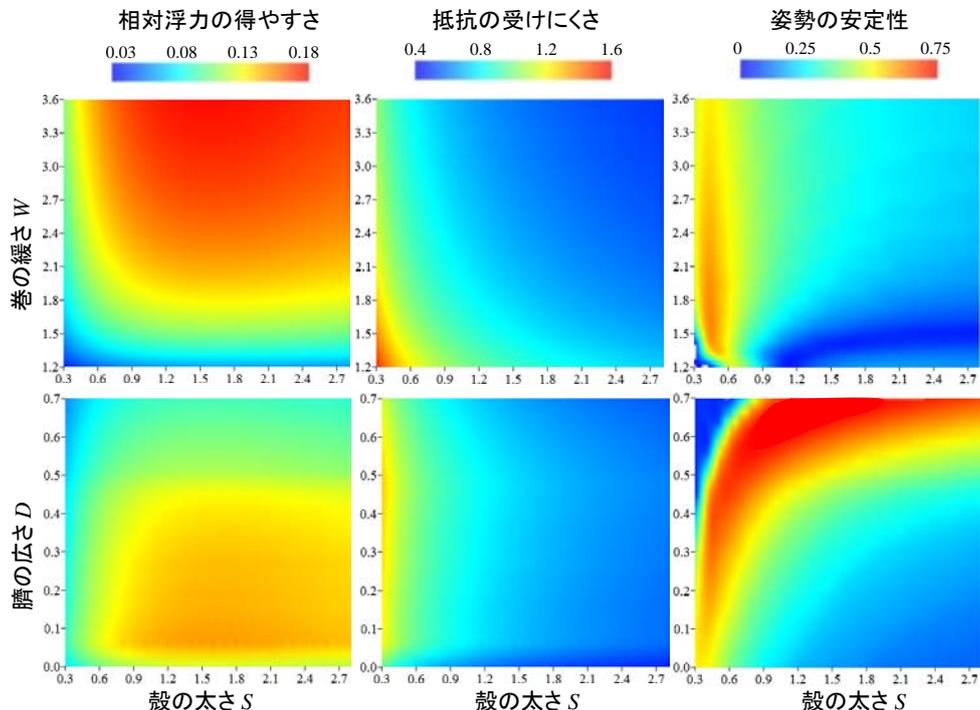


図4 遊泳能力に関わる特性の機能-形態空間. 理論形態モデルを使った計算による.

4. 研究成果

(1) 遊泳に関する機能特性

理論形態モデルを用いた計算から、巻が緩く、殻が太く、臍が狭い殻形状で相対浮力を得やすくなることがわかった。一方で、遊泳時に海水から抵抗を受けにくいのは、密巻で、殻が細い殻形状であることから、相対浮力の得やすさとは両立しがたい相反関係にあることがわかった (図 4)。また、概ね殻が細い方が水中での姿勢は安定するが、臍が極端に広い場合は殻が太い方がかえって安定することがわかった。姿勢の安定性は、抵抗の受けにくさとは両立しやすいが、相対浮力の得やすさとは両立しにくい。遊泳時の揺動の起こりにくさは、概

ね姿勢の安定性と両立しやすいが、密巻の殻形状で殻が薄い場合に揺動が大きくなりやすいことがわかった (図 5)。この場合、殻形状や相対殻厚のわずかな違いに揺動の大きさ自体が大きく影響される。また、殻が厚い場合には、臍が著しく広いか殻が著しく細いと、揺動の回転角が大きくなることがわかった。

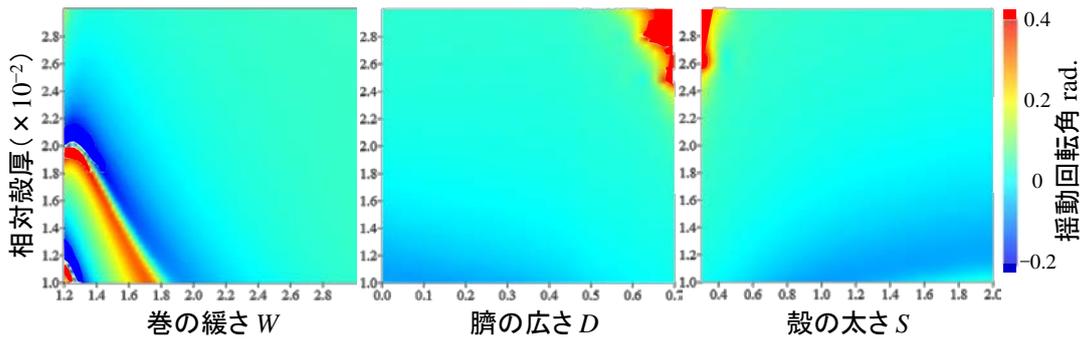


図 5 遊泳時の不安定性を表す揺動の回転角と殻形状・相対殻厚の関係。

実際の標本写真から種毎の機能特性を見積もった結果、オウムガイ類は相対浮力の得やすさに、タルフィセラス類は姿勢の安定性に特化した種が多かったのに対して、アンモノイドにおけるこれら機能特性の評価値は多様だった (図 6)。相対浮力の得やすさ、抵抗の受けにくさ、姿勢の安定性のうち、複数の機能特性を折衷させた殻形状の種が比較的多かった。しかしその中で、ペルム紀から三畳紀に栄えたセラタイト類の祖先系統で、後期デボン紀から前期三畳紀にかけて生息したプロレカニテス類では、遊泳時に海水の抵抗を受けにくい殻形状が卓越していた (図 7)。また、古生代に最も繁栄したゴニアタイト類では、上記三つの機能特性のいずれも低い種が多く見られた。また、揺動の回転角を実際に見積もった 62 種については、多くの種で ± 0.05 rad の範囲に収まったが、ゴニアタイト類の中には揺動の回転角が大きなものが見られた。これらの結果は、ゴニアタイト類では遊泳能力を相当犠牲にして他の何らかの機能に特化した殻形状が進化したことを示唆している。彼らがどのような生活様式に適應したのかは今後の課題である。

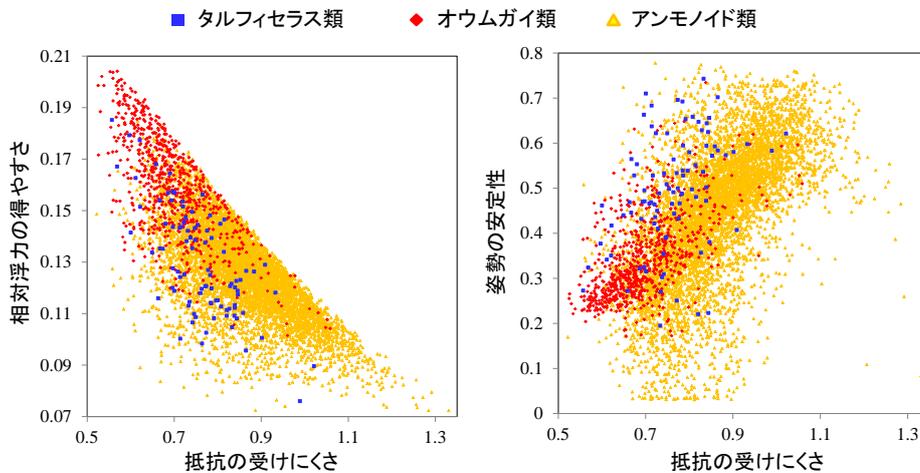


図 6 遊泳能力に関わる機能特性同士の実測値間の関係。

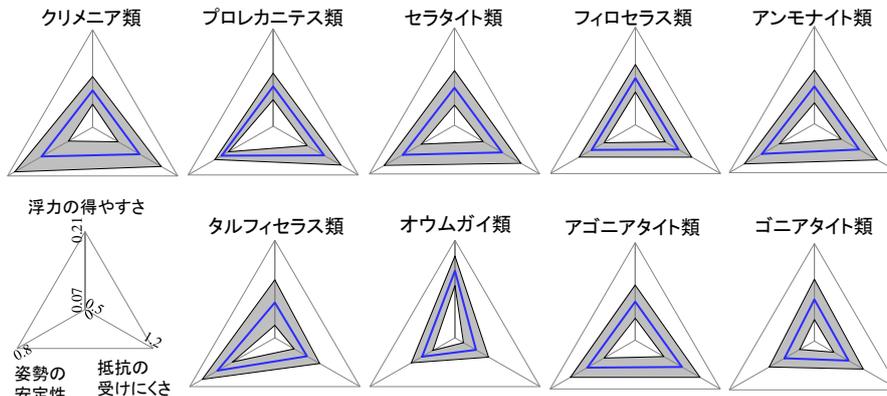


図 7 遊泳能力に関わる三つの機能特性のバランスを示すレーダーチャート。真ん中の青い三角形は各グループの中央値を、灰色の帯は四分位範囲を示す

(2) 殻強度特性と遊泳機能の関係

相対殻厚の計測の結果、ほとんどの種の実測値が 0.005~0.02 の範囲に収まった。そこで、この範囲で 4 通りの相対殻厚を想定し、体房体積比を見積もった 128 種について理論形態モデルを用いて比重を計算した結果、平均より厚い相対殻厚を与えると多くの場合比重が海水より重くなってしまふことがわかった。体房体積比と相対殻厚の両方を評価出来た種はほとんどなかったが、相対殻厚を計測出来た種のみで種間比較をした結果、相対浮力の得やすさと相対殻厚の間に正の相関が認められた (図 8)。この結果は、アンモノイドにとって相対浮力の得やすさが重要であったことを示唆しているが、相対浮力の得やすさと殻強度のトレードオフだけを考えれば、比表面積を小さくしつつ殻をなるべく厚くするのが最適解のはずである。比表面積が大きくて殻が薄い種が少なからず存在する事実は、殻強度を多少犠牲にしても遊泳時の抵抗を小さくして高い遊泳能力を得る適応戦略として説明できる。一方、相対浮力の得やすさと体房体積比の間には正の相関が認められた (図 9)。比表面積も体房体積比もともに小さいものが最も相対浮力を得やすいはずだが、そうした種が見られなかったという事実は、体房を小さくすることへの制約を示唆する。体房を小さくすると、小さい軟体部でより多くの殻を形成しなければならなくなり、殻形成コストが増大するので、相対浮力の得やすさと殻形成効率の間の機能的トレードオフとして説明できる。

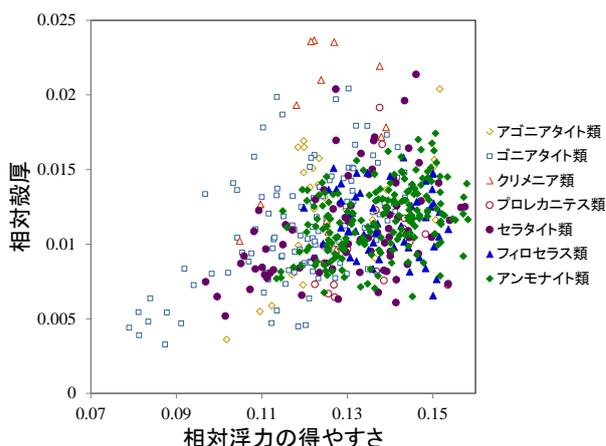


図 8 浮力の得やすさと相対殻厚の関係

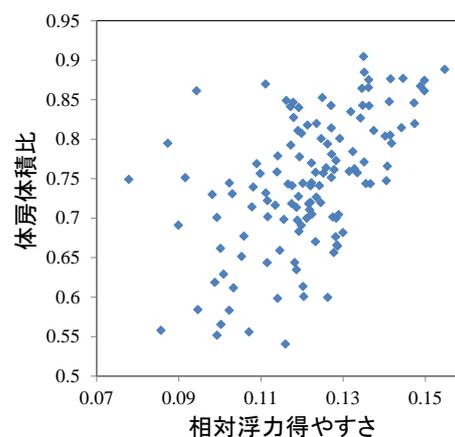


図 9 浮力の得やすさと体房体積比の関係

肋の相対振幅と肋密度を実測した種について、肋を持つことによる比表面積の増大率を理論形態モデルから計算した結果、ほとんどの種で 1.2 以下となった。また、モデル計算の結果、肋による比表面積増大率は肋の相対振幅と肋密度を掛けた値にほぼ比例することがわかった。実測値でも、肋の振幅が大きくて肋密度も高い種は見られなかった。そこで、肋の相対振幅と肋密度を掛けた値を殻表面の粗さとして求め、肋がない場合の比表面積と比較した結果、両者の間に明瞭な相関は認められなかった。この結果は、必ずしも比重が大きくなりにくい外形を持つ種ほど顕著な肋を発達させたわけではないことを示している。しかし、この解析には、肋の無い種や振幅を計測できないほど彫刻が細かい種は含まれていないので、静水力学の特性から殻彫刻の制約を評価するには、本研究の結果では不十分であると考えられる。

(3) 結論

正常巻外殻性頭足類には、比表面積を小さくして殻を厚くし、浮きやすさと殻強度を折衷させる戦略と、これらを多少犠牲にしても比投影面積を小さくして、遊泳の際に海水から抵抗を受けにくくする戦略を端成分として、それらの間の多様な折衷戦略があり得る。後者の戦略は、概ね海中での姿勢の安定性と調和しやすいが、比重を大きくせずに比投影面積を小さくするために密巻の薄い殻を採用してしまうと、遊泳時の揺動が大きくなるリスクが増大する。体房を小さくすれば比重の問題はクリアできるが、そうすると軟体部当たりの殻形成コストが増大するので、比表面積に影響する殻形状は浮力機能に制約されると考えられる。こうした複数の機能的要請とそれらの間に必然的に発生する連関によって、実際のアンモノイドに見られる殻形状の多様性と形質間の相関をある程度説明できると思われる。しかし、古生代に最も繁栄したゴニアタイト類の殻形状の多様性は、本研究で想定した機能形態学的スキームでは説明できず、彼らの進化を理解するには遊泳能力や殻強度とは別の要因を考える必要がある。アンモノイドに比べると、オウムガイ類は浮きやすさに、タルフィセラス類は姿勢の安定性に、それぞれ特化した頭足類であったと評価できる。アンモノイドでは、古生代のプロレカニテス類が抵抗の受けにくさに特化したグループと言えそうだが、これを除けば、複数の機能特性をそれなりに満たすような折衷型の殻形状が優勢だったようである。

(4) 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0件

〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 アンモノイドにおける静水力学的・流体力学的形状特性と分類群生息期間との関係
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2018年大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 アンモノイドにおける形態的異質性と分類学的多様性の関係の変遷
3. 学会等名 日本地球惑星科学連合2018年大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 オウムガイ類の殻形態の多様性は比表面積に制約される
3. 学会等名 日本古生物学会2018年年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takao Ubukata
2. 発表標題 Assessment of morphological richness in morphospace: a case study for analysis of disparity in ammonoids
3. 学会等名 5th International Palaeontological Congress (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Takao Ubukata
2. 発表標題 From morphospace to macroevolution: large-scale morphological analyses of molluscan shells
3. 学会等名 Joint Meeting on the 12th National Congress of the Palaeontological Society of China (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 アンモノイドの殻彫刻が比表面積に及ぼす影響
3. 学会等名 日本地質学会第123年学術大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 数理を用いた古生物の形態解析
3. 学会等名 第34回国際生物学賞記念シンポジウム初期生命の進化 (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 外殻性頭足類の静水力学的形状特性と流体力学的形状特性の間の相反関係：生息姿勢を考慮した場合
3. 学会等名 日本古生物学会第167会例会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 アンモノイドの体房部の体積比と外殻の比表面積の関係
3. 学会等名 日本古生物学会2017年年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ubukata, T.
2. 発表標題 Morphological turnover of ammonoids across mass extinction events
3. 学会等名 IGCP630 Annual Meeting 2017 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ubukata, T.
2. 発表標題 Assessment of amount of morphospace occupation based on coverage-based morphological rarefaction
3. 学会等名 5th International Symposium on Biological Shape Analysis (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 古生物の形態的多様性変動史をいかにして復元するか：アンモノイドの例
3. 学会等名 日本進化学会2017年大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 比重から見たアンモノイドの形態的多様性の制約
3. 学会等名 日本地質学会第123年学術大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 アンモノイドの静水力学的形状特性と流体力学的形状特性の変遷
3. 学会等名 日本古生物学会第167会例会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 生形貴男
2. 発表標題 地質時代毎の古生物の形態的多様性をいかに評価するか
3. 学会等名 日本生態学会第65回大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔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
---------	---------------------------	-----------------------	----