

機関番号：12601

研究種目：基盤研究 (C)

研究期間：2008 年度～2010 年度

課題番号：20540455

研究課題名 (和文) 殻体構造・発生・解剖から探る軟体動物頭足類の起源

研究課題名 (英文) The origin of cephalopods inferred from shell structure, ontogeny and anatomy

研究代表者 佐々木猛智 (SASAKI TAKENORI)

東京大学・総合研究博物館・准教授

研究者番号：70313195

研究成果の概要 (和文)：

本研究の主な成果は下記の4点である。(1)「生きている化石」オウムガイを解剖し、他の頭足類、軟体動物と比較することにより、原始的形質、派生的形質を特定した。(2)オウムガイの胚の解剖から、頭足類のボディープランの起源についての仮説を提唱した。(3)殻の退化した頭足類は化石記録が乏しいが、顎に注目することにより白亜紀に現代型の鞘形類がすでに繁栄していたことを明らかにした。(4)アンモナイト類の胚殻の形態より、繁殖様式、初期生活史を推定し、白亜紀末における絶滅の要因に関する仮説を提唱した。

研究成果の概要 (英文)：

The consequences of our research include four main topics. (1) Apomorphic or plesiomorphic characters were determined in “living fossil” *Nautilus pompilius* by comparing characters states of *Nautilus* with those of other cephalopods and molluscs. (2) Based on ontogenetic data on *Nautilus* embryo, a new hypothesis was proposed concerning the origin of cephalopod body plan from a primitive conchiferan stage. (3) High diversity of modern-type coleoidean cephalopods in the Cretaceous was revealed by detailed examinations of fossil jaws. (4) The cause of the end-Cretaceous extinction in ammonoids was inferred to be a decline of primary producers in the ocean.

交付決定額

(金額単位：円)

| | 直接経費 | 間接経費 | 合計 |
|-------|-----------|-----------|-----------|
| 20 年度 | 2,300,000 | 690,000 | 2,990,000 |
| 21 年度 | 600,000 | 180,000 | 780,000 |
| 22 年度 | 500,000 | 150,000 | 650,000 |
| 年度 | | | |
| 年度 | | | |
| 総計 | 3,400,000 | 1,020,000 | 4,420,000 |

研究分野：数物系科学

科研費の分科・細目：層位・古生物学

キーワード：系統 進化 多様性

1. 研究開始当初の背景

軟体動物は、カンブリア紀以降全ての時代

を通じて最も繁栄している動物門である。現在の系統分類では軟体動物門は9つの綱に分類されており、古生代末に絶滅した吻殻綱

以外の8綱は全て現在まで生き残っている。そのうち体を覆う大きな貝殻を発達させるグループ(5綱)は、有殻類(Conchifera)として、明確な貝殻をもたないグループ(溝腹綱、尾腔綱、多板綱)とは区別される。有殻類の中では、頭足類の体の構造は他のグループのものとは、大きな隔りがある。このボディープランの起源については、既にいくつかの仮説がある。例えば、比較解剖の立場からは、現生種を研究した Naef (1928)が腹足類型の祖先種の足が切れ込んで腕が形成されたとする仮説を提唱している。しかし、過去に提唱された仮説の妥当性は十分に検証されておらず、新しい証拠に基づく研究が必要である。頭足類はカンブリア紀以降連続して化石記録が豊富であり、現在の海洋では著しく繁栄しているが、過去には大量絶滅も経験している。頭足類が出現し、多様化する過程を理解することが重要な研究課題である。

2. 研究の目的

本研究では、頭足類のボディープランの起源と多様化についての新しい学説を提唱することを目的としている。そのために下記の4つの側面から研究を試みる。(1)「生きている化石」オウムガイの動物体の構造、発生上の特徴を明らかにする。(2)保存のよい頭足類化石の殻体の研究および体制の復元を行う。(3)頭足類の体制の解釈に必要な貝殻亜門の他の軟体動物のデータを同様に得て比較する。(4)化石・現生種について全ての利用可能な形態情報を総合する。

3. 研究の方法

現生種および化石種の形態を外群と比較することにより、系統学的な評価を行った。現生種は、大型個体は肉眼解剖により解剖し、動物体の構造を記載した。小型個体は、解剖し摘出した部分を、組織切片を作成して内部構造を明らかにした。あるいは凍結乾燥した後には走査型電子顕微鏡で表面構造を撮影した。化石標本はクリーニングして細部を観察した。さらにカッターで切断して断面を走査型電子顕微鏡で撮影し、内部構造を詳細に明らかにした。

4. 研究成果

(1)「生きている化石」オウムガイの原始性の再検討

現生オウムガイ類に保持されている原始的形質を再確認するためフィリピン産のオ

ウムガイ *Nautilus pompilius* を解剖し、鞘形類およびその他の軟体動物と比較した (Sasaki et al., 2010)。その結果、16形質が現生頭足類の共有派生形質であることが確認された(1.腕, 2.漏斗, 3.鰓軟骨が入鰓血管側に存在, 4.背腹に対になった顎板, 5.内部構造が単純化した胃, 6.胃盲嚢が胃の本体より後部に位置する, 7.消化腺が消化腺管を通じて胃盲嚢に連絡, 8.腎臓付属器, 9.囲心嚢付属器, 10.閉鎖血管系, 11.脳の発達, 12.視葉, 13.眼筋, 14.幼生期を欠き直達発生, 15.卵割は盤割で螺旋卵割を行わない, 16.外部卵黄嚢を持つ)。さらに、オウムガイと鞘形類の間には少なくとも52形質に及ぶ大きな違いが見られた。これらの形質について、頭足綱の外群である腹足綱およびその他の軟体動物と比較した結果、52形質のうち16形質が原始形質であることが確認された(1.外殻性, 2.胚殻が楕状, 3.外套膜が薄い, 4.殻皮溝がある, 5.鰓がない, 6.色素胞器官を欠く, 7.発光器を欠く, 8.鰓は鞘形類では膜によって外套腔内に懸垂するが、オウムガイ類には鰓膜がない, 9.消化腺付属器を欠く, 10.脳の発達が弱い, 11.脳軟骨を欠く, 12.星状神経節を欠く, 13.眼はレンズを欠き中空, 14.嗅検器が存在する, 15.平衡胞が側方に位置する, 16.平衡胞の内壁は平滑)。オウムガイ類の腕の数が多いこと、鰓の数が多いこと、腎囲心嚢の器官2対あることは恐らく派生形質である。

(2) 頭足類のボディープランの起源の推定

頭足類の体は頭部の前に腕が位置しており、他の軟体動物とは大きく異なっている。その構造が進化してきた過程では、ベントスからネクトンへの生活様式の変化と関連して、大幅なボディープランの改変があったものと予想される。この変化の過程は、動物体の化石記録が乏しいこと、原始的な種の発生が明らかではなかったことにより、従来は明らかではなかった。オウムガイの発生過程を連続的に追跡した結果、頭足類の頭部のボディープランは、祖先的な軟体動物の体の構造を独自に再構成して形成されていることが判明した (Shigeno et al., 2008)。オウムガイの胚は発生の初期段階では左右相称で前後に長い。この段階における頭部、足、脳、外套膜、殻の形態と配置は単板類あるいは基盤的な腹足類のボディープランに類似しており、原始的な軟体動物(有殻類)の構造を反映しているものと予想される。多くの腕(digital tentacle)は体の側方に沿って前後に1列に並んだ芽状の原基から形成される。このことはオウムガイを含む全ての頭足類の腕が頭部ではなく足に由来することを示している。さらに、この時期に腕の原基が足神経索から神経支配を受けることも、この部

分が足に由来することを支持する。発生中期から後期にかけての胚では、ボディープランは成体と同じ構造に徐々に変化していくが、最終的には足の前基、頭巾、襟部(collar)、漏斗、足から由来する表皮が癒合することによって頭部複合体が形成される。襟部から漏斗にかけての部分と足に由来する表皮が前方に拡大することが、頭足類の頭部形成において重要な働きを担っていると考えられる。

(3) 白亜紀鞘形類の系統分類と進化史に関する研究

頭足類の中で鞘形類(イカ・タコ類)は殻体の退化が著しいため、化石記録が不完全で、その進化史や系統関係については不明な点が多かった。分担者の棚部と共同研究者は、北太平洋の北海道やカナダ、バンクーバー島に分布する海成上部白亜系からツツイカ類、コウモリダコ類、ヒゲダコ類に属する鞘形類の顎板化石を報告し、3新属5新種を提唱した(1, 11)。これらの鞘形類の顎化石はいずれも大型で、現生鞘形類における顎サイズと体長のアロメトリー関係から推定すると、現生ダイオウイカ(体長約5m)に匹敵する大型の種を含むことがわかった。

このほか、北海道およびバンクーバー島の上部白亜系から、トグロコウイカ目に帰属する鞘形類の殻体化石を見出し、初期殻体構造の観察に基づきトグロコウイカ類とコウイカ類との類縁関係を考察した(Fuchs & Tanabe, 2011; Tanabe, 2011)。

これらの化石記録上の事実から、白亜紀の北西太平洋では外殻性の体制を持ったアンモノイド類やオウムガイ類のほかに、現代型の鞘形類がすでに繁栄を遂げていたことが明らかになった(Fuchs et al., 2011)。

(4) アンモノイド類の胚発生と比較解剖に関する研究

アンモノイド類の胚殻形成過程については、従来成体殻標本の初期段階の殻体内部構造の観察から類推されており、胚段階の化石試料に基づく直接的な観察研究は行われてこなかった。棚部と共同研究者は、ロシア、ボルガ地域の下部白亜系産の糞化石中に保存されたアンモノイド類の発育段階の異なる胚殻化石試料の胚殻微細構造や鈹物組成を走査型電子顕微鏡および非分散X線分析

計を用いて調べ、その形成過程を明らかにするとともに、繁殖生態学的意義を考察した。また、分類学的帰属のわかる白亜紀アンモノイド類の住房中に元位置で保存され、初生的な微細構造と鈹物組成を残した顎化石(採餌器官)の研究を行い、その系統学的・古生態学的意義を考察した(Gupta et al., 2008; Kurta et al., 2009; Tanabe et al., 2011)。

白亜紀末のアンモノイド類の大量絶滅の要因については諸説あるが、検証可能な仮説はきわめて少ない。これまでのアンモノイド類の比較発生学的研究から、アンモノイド類は小卵多産型(r戦略型)の繁殖戦略を持っていたことや、孵化後の幼体は1mmにも満たないことから小型の植物・動物プランクトンを餌に発育したと考えられる。白亜期末の小惑星衝突に伴って地球上を粉塵が被り一時的に太陽光を遮蔽したことにより、光合成藻類やそれを食べる一次消費者が大量絶滅した事実が知られている。このような海洋生態系の一時的な破壊が一次生産者や一次消費者に依存した食性を持った孵化直後のアンモノイド類の生存を不可能にしたとする仮説を提唱した(Tanabe, 2011)。

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 21 件)

- ① Fuchs, D. and K. Tanabe, 2010: Re-investigation of the shell morphology and ultrastructure of the Late Cretaceous spirulid coleoid *Naefia matsumotoi*. In Tanabe, K., Y. Shigeta and T. Sasaki eds., *Cephalopods-Present and Past. Proceedings of the 7th International Symposium*. Tokai Univ. Press, Tokyo, pp. 195-207.
- ② Fuchs, D., H. Keupp, P. Trask, and K. Tanabe, 2011: Taxonomy, morphology and phylogeny of Late Cretaceous spirulid coeloids (Cephalopoda) from Greenland and Canada. *Palaeontology* (accepted).
- ③ Gupta, N.S., D.E.G. Briggs, N.H. Landman, K. Tanabe and R.E. Summons, 2008: Molecular structure of organic components in cephalopods: evidence from oxidative cross linking in fossil marine invertebrates. *Organic Geochemistry*, 39, 1405-1414, doi: 10.1016/j.orggeochem.2008.06.008.
- ④ Iba, Y., J. Mutterlose, K. Tanabe, S. Sano, A.

- Misaki, and K. Terada, 2011: Belemnite extinction and the origin of modern cephalopods 35 my prior to the K-P event. *Geology*, 39, 483-486. doi:10.1130/G31724.1 (in press).
- ⑤ Kashiyama, Y., N.O. Ogawa, Y. Chikaraishi, N. Kashiyama, S. Sakai, K. Tanabe, and N. Ohkouchi., 2010: Reconstructing the life history of modern and fossil nautiloids based on the nitrogen isotopic composition of shell organic matter and amino acids. In Tanabe, K., Y. Shigeta and T. Sasaki eds., *Cephalopods-Present and Past. Proceedings of the 7th International Symposium*. Tokai Univ. Press, Tokyo, pp. 67-75.
- ⑥ Kruta, I., I. Rouget, N.H. Landman, K. Tanabe, and F. Cecca, 2009: Aptychi microstructure in Late Cretaceous Ancyloceratina (Ammonoidea). *Lethaia*, 42, 312-321,
- ⑦ Mapes, R.H., L.A. Doguzhaeva, H. Mutvei, N.H. Landman, and K. Tanabe, 2010: The oldest known (Lower Carboniferous-Namurian) protoconch of a rostrum-bearing coleoid (Cephalopoda) from Arkansas, USA: phylogenetic and paleobiogeographic implications. *Ferrantia*, 59, 114-125.
- ⑧ Nemoto, T. and K. Tanabe, 2008: New record of a rhyncholite (cephalopod upper jaw element) from the Maastrichtian of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, 12, 303-306.
- ⑨ Sasaki, T., Shigeno, S. & Tanabe, K. 2010. Anatomy of living *Nautilus*: Reevaluation of primitiveness and comparison with Coleoidea. In: Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. & Hirano, H. (eds.) *Cephalopods Present and Past*. Tokai University Press. pp. 35-66.
- ⑩ Shigeno, S., Sasaki, T. & Boletzky, S. v. 2010. Origins of cephalopod body plans: A geometrical and developmental basis for the evolution of vertebrate-like organ systems. In: Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. & Hirano, H. (eds.) *Cephalopods Present and Past*. Tokai University Press. pp. 23-34.
- ⑪ Shigeno, S., Sasaki, T., Moritaki, T., Kasugai, T., Vecchione M. & Agata, K. 2008. Evolution of the cephalopod head complex assembled by multiple molluscan body parts: evidence from *Nautilus* embryonic development. *Journal of Morphology* 269(1): 1-17.
- ⑫ Shigeta, Y., K. Tanabe, and M. Izukura, 2010: *Gaudryceras izumiense* Matsumoto and Morozumi, a Maastrichtian ammonoid from Hokkaido and Alaska and its biostratigraphic implications. *Paleontological Research*, 14,196-201.
- ⑬ Tada, Y., K. Fujikura, K. Oguri, H. Kitazato, and K. Tanabe, 2010: In situ fluorochrome calcein marking of deep-sea mollusks using a new growth chamber. *Aquatic Ecology*, 44, 217-222. doi: 10.1007/s10452-009-9290-3.
- ⑭ Tanabe, K. and Y. Hikida, 2010: Jaws of a new species of *Nanaimoteuthis* (Coleoidea: Vampyromorphida) from the Turonian of Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, 14, 145-150. doi:10.2517/1342-8144-14.2.145.
- ⑮ Tanabe, K., 2011: The feeding habits of ammonites. *Science*, 331, 37-38. doi: 10.1126/science.1201002.
- ⑯ Tanabe, K., C. Kulicki, N.H. Landman, and A. Kaim, 2010: Tuberculate micro-ornamentation on embryonic shells of Mesozoic ammonoids: Microstructure, taxonomic variation, and morphogenesis. In Tanabe, K., H. Hirano and Y. Shigeta (eds.) *Proceedings of the 7th International Symposium, Cephalopods-Present and Past*. Tokai Univ. Press, Tokyo, pp. 105-121.
- ⑰ Tanabe, K., C. Kulicki, and N.H. Landman, 2008: Development of the embryonic shell structure of Mesozoic ammonoids. *American Museum Novitates*, 3621, 1-19.
- ⑱ Tanabe, K., N.H. Landman, and I. Kruta, 2011: Microstructure and mineralogy of the outer calcareous layer in the lower jaws of Cretaceous Tetragonitoidea and Desmoceratoidea (Ammonoidea). *Lethaia* (in press).
- ⑲ Tanabe, K., P. Trask, R. Ross, Y. Hikida, 2008: Late Cretaceous octobrachiata coeloid jaws from the circum-North Pacific regions. *Journal of Paleontology*, 82, 429-439.
- ⑳ Ubukata, T., K. Tanabe, Y. Shigeta and H. Maeda, 2008: Piggyback whorls: a new

theoretical morphologic model reveals constructional linkages among morphological characters in ammonoids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53, 113-128.

▮ Ubukata, Y., K. Tanabe, Y. Shigeta, H. Maeda, and R.H. Mapes, 2010: Eigenshape analysis of ammonoid sutures. *Lethaia*, 43, 266-277. DOI:10.1111/j.1502-3931.2009.00191.x.

〔学会発表〕（計 1 件）

佐々木猛智・滋野修一・棚部一成. 2009年1月31日. 現生オウムガイの解剖：原始性の再検討および鞘形類との比較. 日本古生物学会 2009年例会. 琉球大学.

〔図書〕（計 2 件）

- ① 佐々木猛智. 2010. 貝類学. 東京大学出版会. 382 pp.
- ② 棚部一成. 2010: 項目「頭足類」、「オウムガイ類」、「アンモノイド類」ほか, 日本古生物学会（編）新版 古生物学事典, 朝倉書店, 東京.

〔産業財産権〕

○出願状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等 なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

佐々木猛智 (SASAKI TAKENORI)

東京大学・総合研究博物館・准教授
研究者番号：70313195

(2) 研究分担者

棚部一成 (TANABE KAZUSHIGE)

東京大学・理学系研究科・教授

研究者番号：20108640

(3) 連携研究者

なし