

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成24年5月15日現在

機関番号：12701

研究種目：若手研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21740369

研究課題名（和文） 温室期の海生軟体動物相の変遷史

研究課題名（英文） Evolutionary history of marine mollusks in warm periods

研究代表者

和仁 良二（WANI RYOJI）

横浜国立大学・環境情報研究院・准教授

研究者番号：70508580

研究成果の概要（和文）：インド南部および北海道の白亜紀の地層から産出した軟体動物化石（とくにアンモナイト類とオウムガイ類）をもとに、多様性変動や孵化サイズの変遷史を解析した。白亜紀末の大量絶滅事変前後でオウムガイ類の孵化サイズには大きな変化は認められない。古生代～中生代を通じて解析したところ、古生代から中生代にかけて孵化サイズが増大したことが明らかになったので、同所的種分化が多様性変動に大きな役割を担っていた可能性を示唆した。

研究成果の概要（英文）：Based on fossil specimens of mollusks (especially ammonoids and nautiloids), their evolutionary history of diversity and hatchling sizes was analyzed. The hatchling sizes in nautiloids show no change across the end-Cretaceous mass extinction. The analyses of hatchling sizes during Paleozoic and Mesozoic demonstrated that the hatchling sizes increased from Paleozoic toward Mesozoic, suggesting that sympatric speciation was a plausible dominant process of their macroevolution.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,500,000	450,000	1,950,000
2010年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2011年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：地球科学，古生物学

科研費の分科・細目：層位・古生物学

キーワード：アンモナイト，オウムガイ，温暖期，白亜紀，軟体動物化石

## 1. 研究開始当初の背景

地球環境変動に対して生物がどのように応答し、絶滅や進化が起きたのか、それを克明に記録しているのが化石記録である。直接的な証拠である化石記録をもとに古生態や進化・絶滅を理解したうえで、そのときの地

球環境変動との関連を明らかにできれば、現在温暖化しつつある地球システムにおいて今後予想される生物の応答様式を予測することが可能になる。地球環境変動と生物相の変遷の研究は、化石記録の豊富な海生軟体動物を研究材料として、白亜紀の模式層序であ

るヨーロッパやアメリカ西海岸～中央部、日本を含むアジアなど、北半球の広範囲において精力的に行われてきており、多くの情報が蓄積されてきている (Batt, 1993; Kauffman, 1995; Harries and Little, 1999; 栗原・川辺, 2003 など)。一方、陸地が少なく白亜紀の地層や化石産出記録が少ないこともあり (南極半島, 南アフリカ東部, アルゼンチンなど), 南半球では連続的な層序にもとづいた海生生物相の変遷 (進化や絶滅, 多様性変動など) はほとんど明らかになっておらず, 地球環境変動との相互関係もよく理解されていない。極めて温暖であった白亜紀の地球環境変動と生物相の変遷を汎世界的スケールで理解するためには, 白亜紀当時に南半球で堆積した連続的な層序の研究を進め, データが不足している南半球での生物相の変遷史の情報を蓄積したうえで, 北半球での研究成果と総合的に解析していく必要がある。

本研究では白亜紀当時には南半球に位置していたインド南部に, 研究対象地域として着目する。白亜紀中期の大陸の位置は現在と大きく異なり, インドは南半球に位置し, 現在の南極や南米, アフリカなどの原形であるゴンドワナ大陸から分裂しつつあったことが明らかになっている。現在のインド南部には, 超大陸が分裂して広がった浅海の堆積物が分布し, 海生軟体動物 (二枚貝や巻貝, アンモナイトなどの頭足類など) の化石が豊富に産出することが, 1800 年代中頃にヨーロッパの研究者によって報告された (Forbes, 1846; Blanford and Stoliczka, 1863-1866 など)。しかし, これらの先駆的な研究以降, インド南部の白亜紀中期の地層とそこから産出する化石記録に関してほとんど研究が進んでおらず, 白亜紀の地層が連続的であり, 生物相の変遷を詳細に理解することが可能かどうかもわからない状況であった。

## 2. 研究の目的

インド南部アリヤール地域には白亜紀中期から新生代第三紀初期までの地層が極めて広域に分布している (約  $40 \times 20 \text{ km}^2$ ; Sundaram et al., 2001)。そこで本研究では, 特に温暖化の進んでいた白亜紀中期から白亜紀末期を中心に調査を行い, インド南部アリヤール地域に分布する白亜紀中期～末期までの連続的な層序から豊富に産出する海生軟体動物化石を用いて, 海生軟体動物相の変遷史 (進化や絶滅, 多様性変動) を明らかにし, 地球環境変動との関連を理解することを研究目的とする。以下の3点を, 研究期間内の具体的な作業目標とする。

(1) 白亜紀中期～末期の層序の野外調査を行い, 海生軟体動物化石を採取するとともに, 得られた大型示準化石 (アンモナイトや二枚貝) にもとづいて地層の年代を詳細に特

定する。

(2) 白亜紀中期～末期の層序から採取された海生軟体動物化石相 (とくにアンモナイトなどの頭足類と二枚貝類) が, 地質年代とともにどのように変遷したのかを明らかにする。

(3) 明らかにした生物相の変遷史と, インド周辺地域で報告されている酸素同位体比変動曲線や海水温変化とを関連づけて解析し, 極めて温暖であった白亜紀中期から末期の南半球インド南部での生物相の変遷史と地球環境変動との関連を考察する。

## 3. 研究の方法

インド南部アリヤール地域に分布する白亜紀中期から新生代第三紀初期までの地層を対象とした野外調査を行った。特に温暖化の進んでいた白亜紀中期から白亜紀末期を中心に調査を行い, インド南部アリヤール地域に分布する白亜紀中期～末期までの連続的な層序の地質調査を行うとともに, 地層から豊富に産出した海生軟体動物化石の採取を行った。採取した化石は研究室にて岩石より取り出し, 種同定を行い, それぞれの地層での多様性の解析を進めた。

インド南部の白亜紀の地層から産出した軟体動物化石 (とくにアンモナイト類とオウムガイ類) に加え, 北海道の白亜紀の地層から産出した軟体動物化石の解析も行い, 孵化サイズや殻体の成長様式などについて検討した。さらに, 孵化サイズの長期的変遷を明らかにするため, 過去に報告されたデータを集め, 地球環境変動 (とくに海水準変動) との関連性を検討した。

## 4. 研究成果

インド南部アリヤール地域での野外調査で採取した, 白亜紀中期から新生代第三紀初期までの地層から産出した軟体動物化石の種同定を行い, それぞれの地層での多様性の解析を進めた。その結果, インド南部アリヤール地域から産出したオウムガイ化石の殻形態の成長様式が明らかになった (Wani and Ayyasami, 2009)。個体発生を通じた殻形態の特徴を明らかにし, 孵化や成熟した段階を特定するとともに, 近縁種との比較を行った。白亜紀のオウムガイ類化石の孵化サイズは直径  $9 \sim 35 \text{ mm}$  ほどであったことを明らかにし, 白亜紀末の大量絶滅事変前後でオウムガイ類の孵化サイズには大きな変化がなかったことを明らかにした (Wani et al., 2011)。白亜紀末の大量絶滅事変において, オウムガイ類が生き延びたことと, 孵化サイズの小さい (直径  $0.5 \sim 2.6 \text{ mm}$ ) アンモナイト類が絶滅したことから, 孵化サイズの小さかったことが絶滅に関連していた可能性が示唆された。さらに, 頭足類 (アンモナイト

類, オウムガイ類)の生物相が時代とともにどのように変遷したのかを理解することを目指し, オウムガイ類の孵化サイズ変遷史を古生代~中生代を通じて解析し, 古生代から中生代にかけて孵化サイズが増大したことを明らかにした(図1). この変遷史と古環境(とくに海水準変動)とを比較したところ, 従来の生物学で想定されている繁殖戦略と多様性変動との関連性と相反するもので, 同所的種分化が多様性変動に大きな役割を担っていた可能性を示唆した(Wani, 2011).

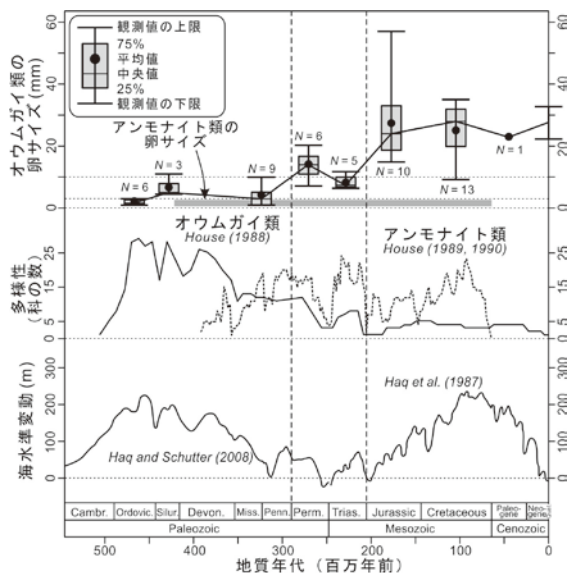


図1. オウムガイ類とアンモナイト類の卵サイズと多様性変動

また, 白亜紀のオウムガイ類で認められた殻形態の特徴が温暖期に特有のものであるかどうかを検証するため, 寒冷期であった石炭紀のオウムガイ化石での解析を進めた. その結果, オウムガイ化石にみられる孵化や成熟を示す特徴は, 温暖期・寒冷期を通じて共通であったことが明らかになった(Wani and Mapes, 2010). 北海道の同時代から産出した頭足類化石について, 孵化サイズの種内変異, 成長最初期の殻形態変化, 殻形態と生息域との関連性について, 新知見を得たので, それぞれ学術雑誌において発表した(Tajika and Wani, 2011; Arai and Wani, 2012; Ikeda and Wani, 2012). Tajika and Wani (2011)では, 北海道より産出した白亜紀カンパニアン期のアンモナイト2種における孵化サイズの種内変異を解析し, 北海道内において孵化サイズに変化が認められないことを明らかにするとともに, 孵化前後の浮遊期間が少なくとも5日間以上であったことを推定した. Arai and Wani (2012)では, 北海道より産出した白亜紀のアンモナイト類10種の殻形態を観察し, 成長最初期の殻形態パターンが複数存在していたことを明らかにし, それらが多様な古生態と関連していた可能性を示唆した. Ikeda and Wani (2012)では, 北海道より産出した白亜紀のアンモナイト類3種の

殻形態を異なる環境下で詳細に比較し, 種ごとに異なる遊泳能力を持っていた可能性を示唆した.

上記の成果に加え, 白亜紀後期の北海道および新生代鮮新世の東南アジアにおける地球環境変動と生物相の変遷および現生オウムガイ類の触手に関する生理学的研究に関する共同研究においていくつかの新知見が認められた. Majima et al. (2010)では, フィリピンレイテ島北西部より化学合成二枚貝群集の *Calptogena* が自生的に産出することを報告した. 付近の炭酸塩の同位体比分析より, *Calptogena* はメタン湧水に関連していたことを明らかにした. Watanabe et al. (2011)では, フィリピンルソン島の鮮新統より産出したサンゴ化石の酸素同位体比解析をもとに, エルニーニョ現象の直接的な証拠としては最古となる水温の変動記録を得ることに成功した. この発見は, これまで比較的有力であった温暖化地球ではエルニーニョ現象は起こらないとする永続的エルニーニョ説の可能性を否定した. von Byern et al. (2012)では, 現生オウムガイ類の触手に関する生理学的研究を行った.

## 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11件) ※すべて査読あり

1. Ikeda, Y. and Wani, R., 2012, Different modes of migration within Late Cretaceous ammonoids in northwestern Hokkaido, Japan: evidence from the analyses of shell whorls. *Journal of Paleontology*, vol. 86, in press.
2. Arai, K. and Wani, R., 2012, Variable growth modes in Late Cretaceous ammonoids: implications for diverse early life histories. *Journal of Paleontology*, vol. 86, p. 258–267. doi: 10.1666/11-068.1
3. Wani, R., Jenkins, R.G., and Mapes, R.H., 2012, Preferential predatory peeling: ammonoid vs. nautiloid shells from the Upper Carboniferous of Texas, USA. *Geobios*, vol. 45, p. 129–137. doi:10.1016/j.geobios.2011.11.007
4. von Byern, J., Wani, R., Schwaha, T., and Cyran, N., 2012, Old and sticky—adhesive mechanisms in the living fossil *Nautilus pompilius* (Mollusca, Cephalopoda). *Zoology*, vol. 115, p. 1–11. doi:10.1016/j.zool.2011.08.002
5. Wani, R., 2011, Sympatric speciation drove the macroevolution of fossil cephalopods. *Geology*, vol. 39, p. 1079–1082. doi: 10.1130/G32317.1

6. Wani, R., Kurihara, K., and Ayyasami, K., 2011, Large hatchling size in Cretaceous nautiloids persists across the end-Cretaceous mass extinction: new data of Hercoglossidae hatchlings. *Cretaceous Research*, vol. 32, p. 618–622. doi: 10.1016/j.cretres.2011.01.001
7. Tajika, A. and Wani, R., 2011, Intraspecific variation of hatchling size in Late Cretaceous ammonoids from Hokkaido, Japan: implication for planktic duration at early ontogenetic stage. *Lethaia*, vol. 44, p. 287–298. DOI: 10.1111/j.1502-3931.2010.00242.x
8. Watanabe, T., Suzuki, A., Minobe, S., Kawashima, T., Kameo, K., Minoshima, K., Aguilar, Y.M., Wani, R., Kawahata, H., Sowa, K., Nagai, T., and Kase, T., 2011, Permanent El Niño during the Pliocene warm period not supported by coral evidence. *Nature*, vol. 471, p. 209–211. doi:10.1038/nature09777
9. Majima, R., Jenkins, R.G., Kase, T., Aguilar, Y.M., Nanjo, T., Wani, R., Wada, H., Fernando, A.G.S., and Hayashi, H., 2010, *In situ Calyptogena* colonies from Pliocene back-arc basin fills in Leyte Island, Philippines. *Journal of Geological Society of Japan*, vol. 116, p. XV–XVI.
10. Wani, R. and Mapes, R.H., 2010, Conservative evolution in nautiloid shell morphology: evidence from the Pennsylvanian nautiloid *Metacoceras mcchesneyi* from Ohio, USA. *Journal of Paleontology*, vol. 84, p. 477–492. doi: 10.1666/09-158.1
11. Wani, R. and Ayyasami, K., 2009, Ontogenetic change and intra-specific variation of shell morphology in the Cretaceous nautiloid (Cephalopoda, Mollusca) *Eutrephoceras clementinum* (d'Orbigny, 1840) from the Ariyalur area, southern India. *Journal of Paleontology*, vol. 83, p. 365–378. doi: 10.1666/08-119.1

[学会発表] (計 3 件)

1. Wani, R. and Mapes, R.H., Preferential peeling: ammonoid versus nautiloid shells from the Upper Carboniferous of Texas, USA. Eighth International Symposium, Cephalopods – Present & Past. Dijon, France. September 2010.
2. 和仁良二・Mapes, R.H., 石炭紀後期のオウムガイ *Metacoceras* の成長様式. 日本古生物学会 2010 年年会, つくば市, 2010 年 6 月.
3. Wani, R., Kurihara, K., and Ayyasami,

K., Huge hatchling size in Late Cretaceous nautiloids persists across the K/T boundary to modern nautiloids. 8th International Symposium on the Cretaceous System. Plymouth, United Kingdom. September 2009.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

和仁 良二 (WANI RYOJI)

横浜国立大学・環境情報研究院・准教授

研究者番号 : 70508580