

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 7 日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25800285

研究課題名(和文)世界最古の化石記録から探るベレムナイトの初期進化史

研究課題名(英文) Early evolutionary history of belemnites, revisited: Importance of East Asian fossil records

研究代表者

伊庭 靖弘 (Iba, Yasuhiro)

北海道大学・理学(系)研究科(研究院)・助教

研究者番号：80610451

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,100,000円

研究成果の概要(和文)：ベレムナイトは中生代に繁栄した現在のイカに近縁の絶滅頭足類である。その化石は世界中から産出するが、これまでに復元された進化史モデルは欧州のデータ中心という地域的なバイアスを強くうけてきた。本研究では、これまで研究の空白地帯となっていた東アジアの三畳系から下部ジュラ系の標本を精査し、最古の記録も含めた従来のベレムナイトの初期進化史モデルの全面的に改訂することに成功した。

研究成果の概要(英文)：Belemnites (Belemnitida), a very successful group of Mesozoic cephalopods, provide an important clue for understanding Mesozoic marine ecosystems. Following current hypotheses, belemnites originated in the earliest Jurassic (201 to 197 Ma) with very small forms without prominent groove. According to this view their paleobiogeographic distribution was restricted to northern Europe until the Toarcian (183 to 176 Ma). The fossil record is, however, biased by the fact that all the previous studies on belemnites so far focused on Europe. This study on fossil records conclude that the late Triassic to earliest Jurassic Belemnitida had a much higher diversity, and wider distribution than previously thought. It is postulated here that the belemnites did not originate in the earliest Jurassic in northern Europe, but in the Late Triassic in eastern Tethys (S.China). The fossil record of the Order Belemnitida is therefore extended by ~33 m.y. before the Triassic-Jurassic extinction event.

研究分野：古生物学

キーワード：古生物学 頭足類 ベレムナイト 進化 中生代 東アジア

1. 研究開始当初の背景

本研で扱うベレムナイトは、中生代遊泳生物の中で最も敏感に環境変動に反応し、絶滅・適応放散を繰り返してきたグループである。ベレムナイトは、頂点捕食者(サメ類など)の餌資源であったことから、中生代の海洋生態系の進化を考える上での重要性をもつ。また、近年ではベレムナイトの絶滅が3億トンものバイオマスをもつ現生型頭足類の出現に関与したことも指摘されている(Iba et al., 2011)。このような進化的重要性を背景として、そのダイナミックな進化史が体系的にまとめられてきた(Cristensen, 2004)。しかしながら、起源を含むその初期進化史については、欧州のデータのみで構築されてきた。これに対して、筆者らは、2012年に東アジア地域の化石記録の重要性を指摘し、従来の初期進化史モデルに全面改訂が必要であることを示唆した(Iba et al., 2012)。

ベレムナイトは、殻前方腹側に溝をもつ *Pachybelemnopseis* 亜目と、殻後方に溝をもつ *Belemnitina* 亜目の二つの亜目に分類されている。これまでの150年以上にわたる欧米中心の研究で、ベレムナイトはジュラ紀最初期(Hettangian:200Ma)の北西ヨーロッパ海域で出現し、Pliensbachian(185Ma)までの長い間ヨーロッパのみで生息していたと考えられてきた(Doyle, 1994)。この時期のベレムナイトは *Belemnitina* 亜目に属する小型種(殻直径約4mm)を特徴としている。しかし、筆者の予察的研究によって宮城県太平洋沿岸の Hettangian から中~大型のベレムナイトが多産することが明らかになった(Iba et al., 2012)。これらの標本には1)中~大型の殻の前方背中側に溝をもつタイプ(*Sichuanobelus*)と2)殻前方には溝が無く、ベレムナイト史上最大級の種(*Belemnitina* 亜目の2種)が含まれる。これらの標本は、ベレムナイトがジュラ紀最初期には既にパンサラッサ東部に分布していたことを示している。タイプ1は、これまでに知られているベレムナイトとは亜目レベルで異なる特徴をもつ。同様の形態をもつものが中国の上部三畳系から報告されている不明頭足類が、タイプ1と同様の形態を持つ可能性も示された。すなわち、これまで研究の空白地帯であった東アジアの化石試料に注目すると、ベレムナイトが従来の説よりも遙かに古い起源をもっていたことなどが示唆されている。

2. 研究の目的

上述の通り、従来のヨーロッパ中心のベレムナイト初期進化史は全面的な再考を求められており、東アジアの三畳系~下部ジュラ系の化石記録がブレイクスルーになるものと期待される。このような背景から、本研究では、A) ベレムナイトの三畳紀起源説の検

証、B) 原始的グループ提唱、C) 進化史初期における高次分類群の起源と系統関係の解明、D) 多様性や古生物地理の変遷を明確にし、ベレムナイトの初期進化史を再構築することを目的とした。

3. 研究の方法

本研究ではベレムナイトの真のグローバルな進化史を提唱するために、1) 東アジア(中国・チベット・日本)での広域的な標本調査・野外調査、2) SEM・CT スキャン等を用いた殻内部の形態・構造観察による分類学的検討、3) 精密な時間軸上でのベレムナイトの多様性・分布変動を再構築した。

(1) 標本調査・野外調査

東アジアの三畳系~ジュラ系最下部のベレムナイト標本を広くカバーする標本調査および野外調査を展開した。標本調査は、欧州産の比較標本も含めて、国内外の研究施設・博物館で行った。国外では、南京古生物学研究所、成都理工大学、チューリッヒ大学、ベルリン自由大学、シュトゥットガルト博物館、ブラウンシュヴァイク博物館、ドイツ地質調査所(ハノーバー)、ルクセンブルグ自然史博物館やドイツ各地のジュラ系、オーストリアの三畳系の野外調査を行った。国内では、富山市科学博物館、国立科学博物館、糸魚川フォッサマグナミュージアム、東京大学総合研究博物館での標本調査に加えて、宮城県太平洋沿岸に分布するジュラ系最下部、沖縄県の上部三畳系、また北海道の白亜系やフィリピン白亜系-ジュラ系との比較も行った。

(2) 標本観察・計測・記載

標本は室内での剖出作業の後に、外部形態と内部形態・構造の観察・測定を行った。外部形態は、1) stem region, alveolar region の長さの測定、2) alveolar region における殻の長径、短径等の測定、3) 溝の位置と長さ等を測定した。内部構造は、多方向の研磨プレパラートや破断試料を作成し、デジタル顕微鏡およびSEMにて観察・測定した。数に限りがあるタクサについては軟X線撮影装置やCTスキャンを用いて内部構造、特にフラグモコーンの観察を行った。内部構造の観察では、1) 房錘部における連室細管の位置と背腹の位置(溝の位置)の特定、2) 初期室およびその周辺構造の観察、3) 房錐部の微細構造と角度、4) 隔壁の微細形態と間隔、5) 溝の形態と成長線の接触関係に注目した。これらの観察からベレムナイト以外の内殻性頭足類と異なることを明確にした上で種レベルでの記載分類を行った。分類の際には、ジュラ紀初期の欧州産標本との比較を積極的に行った。

4. 研究成果

(1) 後期三畳紀起源説の証明

1980年代、中国の三畳系、ジュラ系、白亜系から多くのベレムナイトの記載論文が出版されている。しかしながら、これらには、パイプ状の生痕化石をベレムナイトとするもの、三畳系のオーラコセラスをベレムナイトとするものなど同定ミスが含まれていることが多い。一方、近年、Iba et al (2012) によって、Zhu and Bian (1984) によって記載された成都 Maatang 山地の上部三畳系標本が、最古のベレムナイトである可能性が指摘されている。Zhu and Bian (1984) 標本は、見かけ上類似する *Pachybelemnopseina* 亜目の記録(中期ジュラ紀に出現とされる)よりも遥かに時代が古いことが疑問視され、形態の特異性はこれまで注目されてこなかった。これまでの欧州での研究は、この標本の再検証無く、非ベレムナイト内殻性頭足類・オーラコセラスであると結論付けてきた。今回筆者は、これまで収蔵先不明であった Zhu and Bian (1984) のタイプ標本が中国の成都理工大学に収蔵されていることを突き止め、現地を観察・計測を行った。この Zhu and Bian (1984) によって記載された *Sinobelemnite* および *Sichuanobelus* の各種のタイプ標本を観察・計測・記載し、①腹側に傾く初期室、②ベレムナイト型の狭い隔壁の間隔、③広角の alveolar angle、④ロストラム中の規則的な成長線構造、⑤背側に発達する alveolar groove と splitting surface の存在などを明らかにした。①~⑤の特徴は、この中国産標本が、これまでの欧州研究者が考えていたようなオーラコセラス目ではなく、ベレムナイト目に属すること、特徴⑤は、既知の2亜目に当てはまらないこと、さらに、Iba et al (2012) によって宮城県のジュラ系最下部より記載された *Sichuanobelus* と同科 (*Sinobelemnitidae*) であることが明確となった。本標本は、中国四川省 Maatang 山地の上部三畳系 (Carnian: 235Ma) の示準アンモナイトと共産している。さらに雲南省の複数の地点の上部三畳系と日本の宮城県に分布する Sinemurian 階からも *Sinobelemnitidae* が産出することが著者の研究より明らかになった。以上のことから、A) ベレムナイトの起源が三畳紀末の大量絶滅事変をまたいで 4500 万年以上も遡ること、B) ベレムナイト進化史最初期の 4800 万年間 (245-197Ma) には、従来認識されていなかった原始的なグループが存在していたことが明確となった。以上の成果は、筆者を筆頭著者として国際誌 PlosOne および Treatise on Invertebrate に掲載された。

(2) Belemnina 亜目の最古の記録

下部ジュラ系~中部ジュラが分布する宮城県の沿岸域を対象とした野外調査を行った。そ

の結果、前期ジュラ紀~中期ジュラ紀前半 (Sinemurian~Bathonian) の 100 個体を超える標本を得た。このうち、ジュラ紀最初期の Hettangian 期の上位にあたる Sinemurian 期の細浦層産ベレムナイトの分類学的検討を集中的に行った。その結果、2つの新種 (*Nipponoteuthis katana* gen et sp. nov.; *Eocylindroteuthis? yokoyamai*) を報告した。前者は、新属、新科 (*Nipponoteuthidae*) を含む。これら2種は、Belemnitina 亜目の特徴づける apical groove が顕著に発達していることを特徴とする。一方、これまで Belemnitina 最古の記録とされてきた同時代の欧州産ベレムナイトは *Nannobelus* の1属のみが知られているが、これらに apical groove は発達していない。さらに、欧州 Hettangian 産標本も同様に apical groove が発達しない。以上のことから、細浦層産ベレムナイト2種は、典型的な Belemnitina 目の特徴を有する最も古い記録であると同時に、欧州以外の Sinemurian から初のベレムナイトの報告ともなった。以上の結果は、筆者を筆頭著者として国際誌 PlosOne および Treatise on Invertebrate に掲載された。

(3) ヨーロッパ以外での Pliensbachian 期ベレムナイトの初産出

富山県に分布する来馬層群寺谷層の上部 Pliensbachian 期より産出した大型のベレムナイトを報告した。これは、ヨーロッパ・古地中海域以外の地域として初めての Pliensbachian 期のベレムナイトの産出報告となった。この来馬層群産ベレムナイトは、同時代のヨーロッパ産ベレムナイトよりも遥かに大きく、そのサイズは、中部ジュラ期の地層から知られる世界最大のベレムナイト *Megateuthis* に匹敵する。この産出報告は、Iba et al (2012) で報告された Belemnitina 亜目に属する巨大なロストラムと合わせて、パンサラッサ東部には Hettangian ~ Pliensbachian まで超大型のベレムナイトが既に存在していたことがわかった。以上の成果は、申請者を筆頭著者として、国際誌 Paleontological Research に掲載された。

(4) 進化史最初期における南半球への分布と *Pachybelemnopseina* 亜目の最古記録

Chen (1982) によって、チベット南部の Sinemurian 階より産出したベレムナイトの再記載を行った。この標本は、Chen (1982) によって、*Salpingoteuthis* 属に分類され、南京古生物学地質学研究所に収蔵されている。再検討の結果、①細長いロストラムを持つこと、②splitting surface を伴う alveolar groove を持つこと、③ロストラム側面には lateral lines などの装飾がないことから、*Salpingoteuthis* ではなく、*Sinobelemnitidae* 科もしくは、*Pachybelemnopseina* 亜目であ

ることがわかった。このうちロストラムの断面形状から後者の *Pachybelemnopseina* である可能性が最も高い。この標本は、Yarlung Suture Zone より南部から産出しているため、ジュラ紀当時、南半球に位置する Gondwana 大陸東縁に生息していたと考えられる。これまでの研究で、南半球の下部ジュラ系からベレムナイトが産出したことはない。本研究によって、ベレムナイトの進化史初期にすでにベレムナイトは南半球に分布していたことが明らかになった。さらに、上述の形態学的検討から、このベレムナイトは、最古の *Pachybelemnopseina* 亜目である可能性が高い。すなわち、これまで Toarcian が出現年代とされてきた *Pachybelemnopseina* の初出が約 1500 万年遡ることになる。以上の結果は、筆者と筆頭著者として、国際学術雑誌 *Gondwana Research* 等に掲載された。

(5) 研究の総括・新規性

① 本研究によって、a) ベレムナイト目の起源が 4500 万年以上も遡ること、b) ベレムナイト進化史最初期の 4800 万年間 (245-197Ma) には、従来認識されていなかった原始的なグループ (*Sinobelemnitidae*) が存在していたことが明確となった。これらは、顕生代における 5 大絶滅事変の一つで、外殻性頭足類に大きなダメージを与えた三畳紀末絶滅事変をベレムナイトが生き延びていたことを明確に示している。

② ベレムナイト目の既知の二亜目、*Pachybelemnopseina* と *Belemnitina* の最古の記録は欧州に無く、それぞれ西部パンサラッサ (南部チベット) と Gondwana 大陸東縁 (日本) にあった可能性が高いことも明らかになった。ベレムナイトは少なくとも前期三畳紀の Carnian に存在し、三畳紀末の絶滅イベントを乗り越えた後にジュラ紀最初期において南半球も含み既にグローバルな分布、高い多様性をもっていたことが明らかになった。後期三畳紀のベレムナイトは既に大型のロストラムを持ち、ジュラ紀最初期 (Hettangian-Pliensbachian) にはベレムナイト史上最大級クラスの巨大なロストラムが獲得されていた。これまでに最古の記録と考えられてきたジュラ紀最初期の欧州産ベレムナイトは、ローカルなオフショットにすぎない。以上のように本研究は、従来の欧州からの化石記録で組み立てられてきたベレムナイトの初期進化史を全面的に更新改訂するものとなった。

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 13 件)

① Stevens, K., Iba, Y., Suzuki, A,

Mutterlose, J., in press, Biological and environmental signals recorded in shells of *Argonauta argo* (Cephalopoda, Octobranchia) from the Sea of Japan, *Marine Biology* (2016), 査読有り

② Fuchs, D., Iba, Y., in press, The gladiuses in coleoid cephalopods - homology, parallelism, or convergence? *Swiss Journal of Paleontology* (2016), 査読有り

③ Fuchs, D., Iba, Y., Tischlinger, H., Keupp, H., Klug, C., in press, On the locomotion system of Mesozoic Coleoidea (Cephalopoda) and its phylogenetic significance. *Lethaia* (2016), 査読有り

④ Rao X., Skelton, P.W., Sha, J., Cai, H., and Iba, Y., in press, Mid-Cretaceous rudists (Bivalvia: Hippuritida) from the Langshan Formation, Lhasa Block, Tibet. *Palaentology*, doi:10.1002/spp2.1019 (2016), 査読有り

⑤ Iba, Y., in press, Family *Sinobelemnitidae*. In *Treatise on Invertebrate Paleontology Part M, Mollusca 5: Coleoidea*. Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence (2016), 査読有り

⑥ Iba, Y., in press, Family *Nipponoteuthidae*. In *Treatise on Invertebrate Paleontology Part M, Mollusca 5: Coleoidea*. Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence (2016), 査読有り

⑦ 佐野晋一, 伊庭靖弘, 伊左治鎮司, 浅井秀彦, ジューバオクサナ, 2015, 日本における白亜紀最初期のベレムナイトとその古生物地理学的意義. *地質学雑誌*, 121, 71-79., 査読有り

⑧ Fuchs, D., Wiby, P.R., Boletzky, S., Abi-Saad, P., Keupp, H., Iba, Y., 2015, A nearly complete respiratory, circulatory, and excretory system preserved in small Late Cretaceous octopods (Cephalopoda) from Lebanon. *Palaentologische Zeitschrift*. DOI 10.1007/s12542-015-0256-6, 査読有り

⑨ Iba, Y., Sano, S., Rao, X., Fuchs, D., Chen, T., Weis, R., Sha, J., 2015, Early Jurassic belemnites from the Gondwana margin of the Southern Hemisphere - Sinemurian record from South Tibet. *Gondwana Research*, 28, 882-887., 査読有り

⑩ Iba, Y., Sano, S., Goto, M., 2015, Large belemnites were already common in the Early Jurassic - new evidence from Central Japan. *Paleontological Research*, 19, 21-25, 査読有り

⑪ Iba, Y., Sano, S., Mutterlose, J., 2014, The early evolutionary history of

belemnites: New data from Japan. PLOS ONE, doi: 10.1371/journal.pone.0095632, 査読有り

⑫.Sano, S., **Iba, Y.**, Skelton, P., Masse, J.-P., Aguilar, Y.M., Kase, T., 2014, The evolution of canaliculate rudists in the light of a new canaliculate polyconitid rudist from the Albian of the central Pacific. Palaeontology, 57, 951-962, 査読有り

⑬.Hoffman, R., **Iba, Y.**, Kawabe, F., Mutterlose, J., 2013, First occurrence of Pictetia (Ammonoidea) from the Albian of Japan and its systematical implications. Bulletin of Geosciences, 88, 517-524., 査読有り

[学会発表] (計 8 件)

①伊庭靖弘, 太平洋の中生代化石記録から探る新しいバイオイベント, 2015 年 9 月 1 2 日, 日本地質学会長野大会 (招待講演), 信州大学 (長野県・長野市)

②**Iba, Y.**, et al., Early evolutionary history of belemnites (Cephalopoda) revised: Importance of East Asian fossil records. 2014 年 11 月 1 日, Niigata Univ (新潟市)

③**Iba, Y.**, et al., Belemnites originated in the Triassic-A new look at an old group. 2014 年 11 月 1 日, Niigata Univ (新潟県・新潟市).

④ **Iba, Y.**, et al., Belemnites from the Triassic of China extend their origin back by 33million years. 9th International Symposium Cephalopod Present and Past (招待講演) 2014 年 9 月 1 0 日, Univ. Zurich(スイス・チューリッヒ).

⑤**Iba, Y.**, et al., Early evolutional history of belemnite, revisited: perspective from East Asia 9th International Symposium Cephalopod Present and Past (招待講演) 2014 年 9 月 1 0 日, Univ. Zurich(スイス・チューリッヒ).

⑥ **Iba, Y.**, Early evolutional history of belemnite, revisited: perspective from East Asia, 古無脊椎動物教室・国家重点実践室 (招待講演), 2013 年 11 月 11 日 Nanjing Institute of Geology and Palaeontology (中国・南京)

⑦伊庭靖弘ほか, ベレムナイト初期進化史の全面改訂: 東アジアにおける化石記録の重要性, 日本地質学会, 2013 年 9 月 14 日~16 日, 東北大学 (宮城県・仙台市)

⑧伊庭靖弘ほか, 東アジアの化石記録から探るベレムナイト初期進化史, 日本古生物学会, 2013 年 6 月 28 日~30 日, 熊本大学 (熊本県・熊本市)

[図書] (計 0 件)

[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
ibayasuhiro.com

6. 研究組織

(1) 研究代表者

伊庭 靖弘 (IBA Yasuhiro)

北海道大学・大学院理学研究院・助教

研究者番号 : 80610451

(2) 研究分担者

()

研究者番号 :

(3) 連携研究者

()

研究者番号 :