

論 説

後期白亜紀異常巻きアンモナイト、スカファイテス科死殻群集の理論的再現

中村千佳子・岡本 隆

愛媛大学大学院理工学研究科

Theoretical restoration of scaphitid death-assemblages, a Late Cretaceous heteromorph ammonite

Chikako Nakamura and Takashi Okamoto

Graduate School of Science and Engineering, Ehime University, Bunkyo-cho, Matsuyama, 790-8577, Japan (chikako.nakamura1018@gmail.com, okamoto@sci.ehime-u.ac.jp)

Abstract. In order to clarify the adaptive strategies of Japanese scaphitids, Cretaceous heteromorph ammonites, we restored the population dynamics of the hypothetical scaphitid species by computer simulations, and concluded as follows:

- (1) Various patterns of size distributions observed in the immature scaphitid shells are interpreted unified as the mixture of the random-death daily accumulated and death from mass starvation eventually occurred.
- (2) The biased sex ratio actually observed in the mature scaphitids is caused probably by the difference of duration in which the dimorphs are exposed under the high risk of starving.
- (3) These ammonites may have been opportunistic species that migrated to fertile sea grounds and rapidly increased their populations there. The thanatocoenosis actually observed is well restored by hypothetical scaphitids breeding under the conditions of more or less limited food supply and poor random-death factor.

Key Words: Cretaceous, ammonite, scaphitid, population dynamics, thanatocoenosis, theoretical modeling

はじめに

個体群動態は主要かつ伝統的な生物学の一分野であり、現在も盛んに研究が行われている。化石記録から個体群動態を復元することができれば、かつて B. Kurtén によって提唱されたように、これまで現生生物で蓄積された大量の研究成果と比較検討することで、絶滅生物の古生態の解明に大きく寄与すると期待される (Kurtén, 1954; Raup and Stanley, 1978)。しかしながら、個体群動態論の手法を絶滅生物に適用した研究例は非常に限られているのが現状である。これは化石においては個体群を認識することが難しいうえに、扱おうとする化石集団が何らかの事変で一斉に死滅した「センサス集団」なのか、均衡状態下で徐々に蓄積された「セメタリー集団」なのかの判別がきわめて困難な点に帰せられよう。二つの場合でデータの取り扱いが異なるので、そこから先に議論を進めることができないのである。この問題を回避するために、筆者らは逆方向からの演繹的アプローチを模索した。すなわち、生物測定など経験的な手法を通して明らかにした基本情報を基に、コンピュータシミュレーション

を用いて模擬的に個体群を繁殖させ、その系における死殻の生産パターンをモニタリングするのである。そして理論的に再現された死殻分布を実際のそれと比べることで、対象とする生物がどのような環境を生息場とし、どのような個体群動態を示していたのかを推定する。

材料としては日本産のスカファイテス科を選んだ。本科は“異常巻きアンモナイト”の仲間であり、日本では白亜紀チューロニアン期からコニアシアン期を通じて豊富な化石記録がある。特に北海道蝦夷層群の砂質またはシルト質泥岩に含まれる石灰質ノジュール中からは保存の良い標本を得ることができる (図1)。これらは以下に挙げる特徴から、個体群としての動態や進化過程を復元するのに適した材料といえる。

第一には成年殻が容易に見分けられる点である。このアンモナイトの殻は未成年期を通じて正常巻きアンモナイトのように巻いていくが、成年に近づくと速やかに巻きが解け、鉤状の住房を形成して成長を止める。またそのような個体では、最後数枚の隔壁間隔が互いに接近するので、住房部が失われた個体でも成年殻かどうかを確実に判断することができる (図1A-E)。

第二には大サイズの集団標本が得られる点である。スカファイテス科アンモナイトの産状はかなり特異で、ノジュール中から数百ないし数千の個体が密集して産する。このような場合、特に幼年殻の構成はきわめて排他的で、他の種がほとんど含まれないような場合もしばしばある。また、小さなサイズの幼年殻に至るまで保存が良いことが多い(図1F-I)。

第三にはマクロコクとマイクロコクが認識されており、不連続で著しい性的二型を示す可能性が指摘されている点である(Tanabe, 1977a, b)。前者の成年殻は(1)ヘソが非常に狭い、(2)後者に比べて大型である、(3)殻口の構造が単純であるという特徴を持つ(図1A, C)。

対して後者の成年殻は、(1)ヘソが広い、(2)小型である、(3)殻口にラベットとロストラムという特殊な構造を持つ(図1B, D)。直径7-8mmを越えればこれら二型は容易に区別できるようになる。このような特徴は、集団内の性比に関する情報の抽出を可能とする。

経験的な手法

スカファイテス科アンモナイトには広く二型の存在が知られている(Cooper, 1994)。日本付近でチューロニアン期からコニアシアン期にかけて栄えた“*Scaphites*”と“*Otoscapites*”の分類、生存期間、個体成長、生活様式

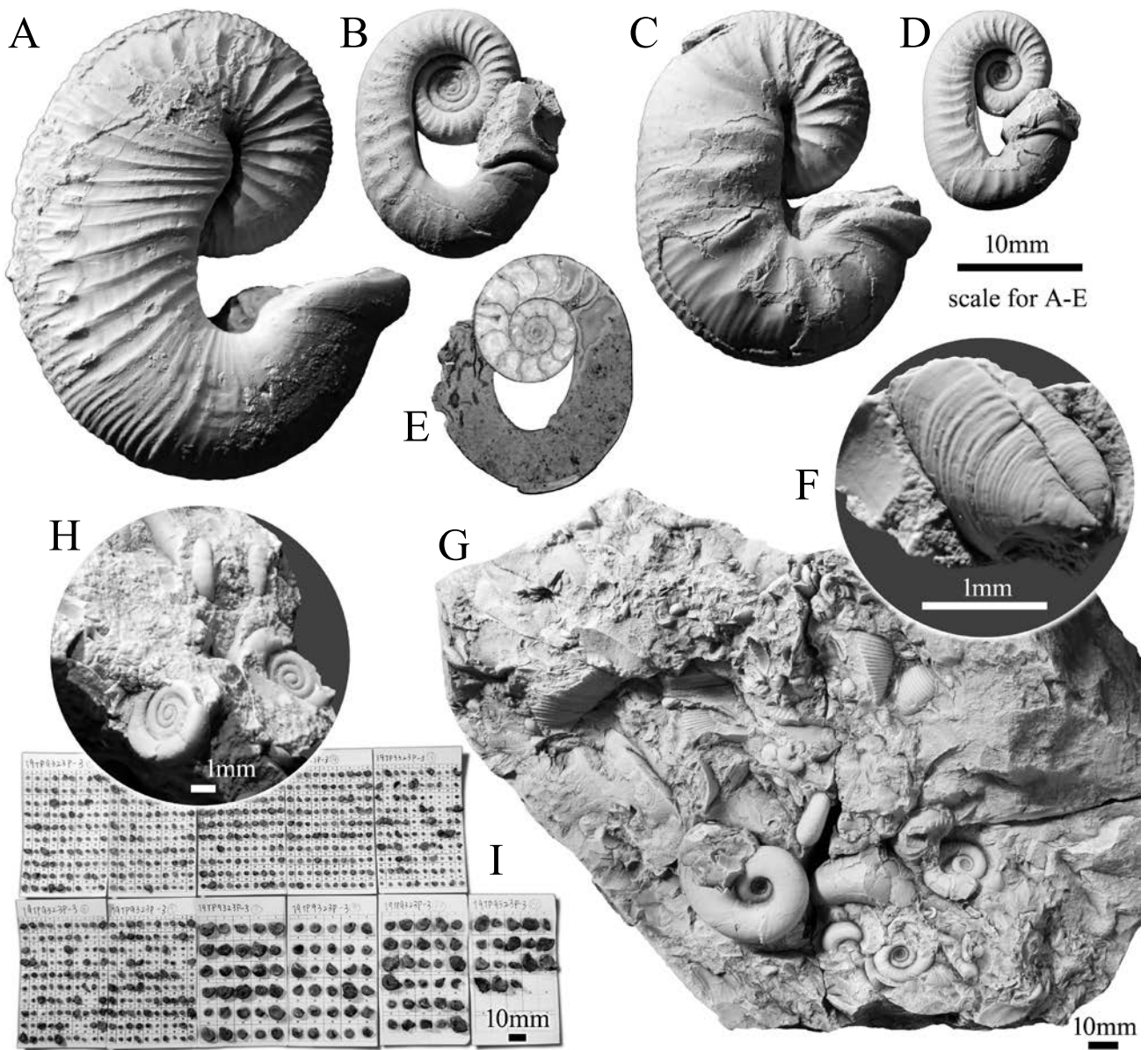


図1. チューロニアン種A, B, E, (G), H, Iとコニアシアン種C, D, F. A, MM27550a, マクロコク. B, MM27550f, ミクロコク. C, MM27561a, マクロコク. D, MM27555e, ミクロコク. E, MM27544-01, ミクロコクの正中断面. F, MM27554a, 共産する微小な顎器. G, MM27552 (C1), ノジュール内にスカファイテスが他のアンモナイトと共に密集している様子. H, MM27552 (C2), 幼年殻の集合体. I, MM27553 (J), ノジュールから取り出した幼年殻を台紙に張り付けたもの、ほとんどスカファイテスで占められる。

に関しては棚部一成によって包括的な研究がなされている (Tanabe, 1975; 1977a, b など). Tanabe (1977a, b) では明示こそされていないが、これら二つの“属”について性的二型と見なしていることは瞭然である. そこで本研究では、層序学的情報と生物学的種概念を踏まえてこれまで扱われてきた形態種をまとめ、“チューロニアン種” (Tanabe の “*Scaphites planus*” と “*Otoscapites puerculus*” を併せたもの) 及び“コニアシアン種” (同じく “*S. pseudoequalis*” と “*O. klamathensis*” を併せたもの) と呼称し、これら二種をまとめて“スカファイテス”と呼ぶことにする. また種内の二型は必要に応じてマクロコクとマイクロコクとして区別する. またこれらの形態種は、近年では“*Yezoites*”という属名で呼ばれることがある (例えば Davis *et al.*, 1996).

材料

主な材料は、北海道留萌郡小平^{おびらしべ}川上流域に分布する上部白亜系蝦夷層群から採集した (図2). 採集地域の地質は対馬ほか (1958) および棚部ほか (1977) によって調査されている. 調査地域では、泥岩層中に点在する石灰質のノジュール中から保存の良い化石がしばしば群を成して産出する. そこで、一つのノジュール中に含まれる当該種のすべてを1サンプルとして扱った. 本研究では、チューロニアン種6サンプル、コニアシアン種3サンプルの計9サンプル (2768個体) を主な材料とした (表1). なお、これらに加えて何点かの成年殻個体を補足的に観察に用いた. 全て筆者らの現地踏査によって得られた標本である.

スカファイテスを含むノジュール中では、化石は下部に偏在する傾向がある. 化石の密集部にはアンモナイト化石だけでなく細かい木片や貝片などが多く含まれており“掃寄せ”的な産状を示すことが多い (図1G). そこに様々なサイズのアンモナイトが含まれるが、幼年殻に限るとほとんどがスカファイテスで占められている. また、幼年殻の大多数は住房まで良く保存されていて、しばしば微小な顎器と共に産出する. このように、化石の産状観察からは、スカファイテスの殻は掃寄せによって物理的に集積されたものではなく、そのような環境に移住・繁殖し、その場で化石化したものと解釈される.

なお、本研究で扱った標本のすべては登録番号の頭に UMUT. MM- を付して東京大学総合研究博物館に収蔵した.

方法

まず、これまでに報告されているバイオメトリーの結果を検証する目的で、主として TP1, TP5, および TP8 の3サンプル (77個体) を用いて計測を行った (各サンプルの採集場所、層準は図2を参照). 本研究で扱う2種に関しては、既に Tanabe (1977a, b) によって詳細な生物測定学的なデータが示されている. そこで生物測定に関しては、特に重要と思われる項目だけを検証するにとどめた. 計測は標本を正中断面に正確にカットしたものを、万能投影機 (Nikon V12) またはノギスを用いて行った (図3). 計測部位と解析法はことわりの無い限り先行研究 (Tanabe, 1977a の Fig. 4) に準拠している. 計測項目と方法は以下に記したとおりである.

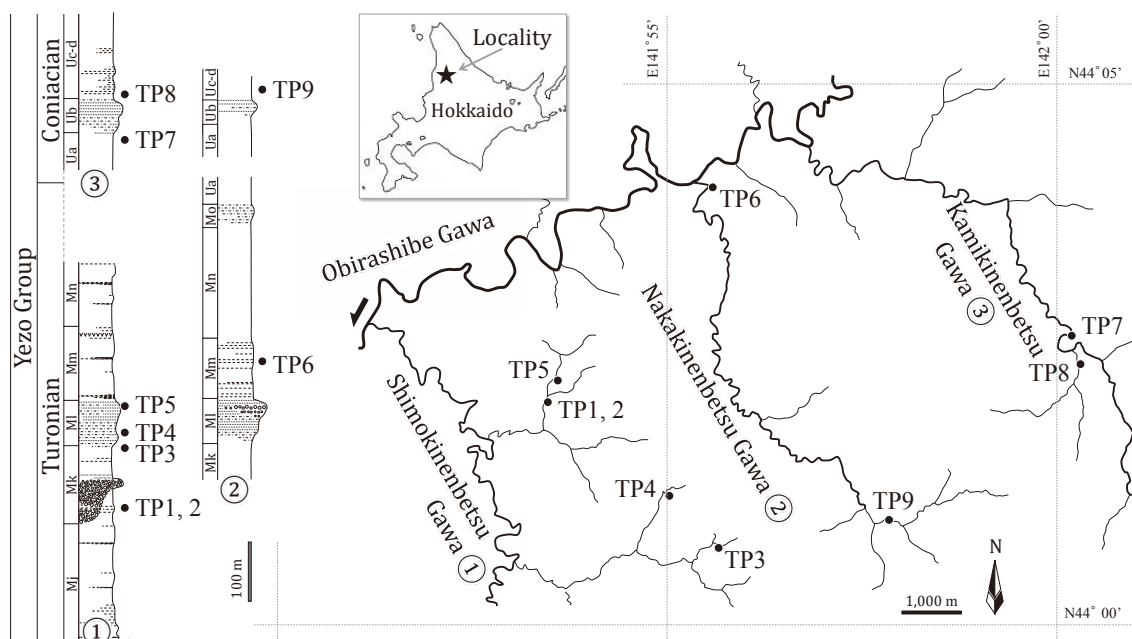


図2. サンプル採集地点とその層序学的位置. 北海道留萌郡小平^{おびらしべ}川上流域で、上記念別川、中記念別川、下記念別川沿いの合計8カ所で採集を行った. 左側の柱状図には対馬ほか (1958) の地層区分 (Mi=Mo, Ua-Ud) を併記している.

表1. 本研究で扱ったスカファイテス科の標本.

コニアシアン種およびチューロニアン種に関してそれぞれ幼年殻 (Juvenile), マクロコンク, ミクロコンクに分けて個体数を記した. () 内には成年殻を内数で示した. Other Ammonites はノジュール内に共存する他のアンモナイトの個体数. UMUT. MM は東京大学総合研究博物館に登録された標本番号.

Sample No.	Scaphitids				Other Ammonites	UMUT. MM-	
	Juvenile	Macroconch (Adult)		Microconch (Adult)			
Coniacian Species							
TP9	135	49	(24)	60	(52)	—	27560
TP8	—	11	(6)	12	(11)	—	27558
TP7	600	17	(2)	22	(10)	26	27554
others	—	2	(2)	3	(3)	—	27555–63
Turonian Species							
TP6	314	66	(8)	56	(35)	16	27544
TP5	—	17	(4)	13	(9)	—	27546
TP4	677	32	(1)	27	(12)	115	27553
TP3	376	17	(0)	17	(6)	52	27552
TP2	143	40	(5)	43	(32)	8	27549
TP1	—	13	(3)	11	(10)	—	27551
others	—	34	(34)	18	(18)	—	27540–50

1. 性比 (二型比)

マクロコンクとミクロコンクの個体数比は対象とする二型が性的二型かどうかを判断する指標の一つである (Nield and Tucker, 1985). 性比は1 : 1に近い数値になることが期待されるからである. 集団標本の解析を行った2種9サンプルについて集計した.

2. プロトコンクサイズ

初期殻の形質はこれらの種が産んだ卵の情報を含む重要な形質である. 本研究ではプロトコンクサイズ (長径) を計測した (図3A).

3. 螺環半径拡大率

個体発生の中期における殻成長を螺環半径拡大率 ($2\pi \sim 8\pi$ ステージ) で代表させて示した. これは縦軸に螺環半径の常用対数, 横軸に半螺環の数 (一周 2π で2増加) を取った時に近似される回帰直線の傾きを計算したものである (計算法は Tanabe, 1977a, b に準拠).

4. 成年殻サイズ

スカファイテスが成熟すると, 鉤状の住房部を形成し, 気房部では隔壁間隔が急激に接近してやがて成長が止まる. この時の気房部の直径をもって成年殻のサイズを代表させた (図3B). この部位は, 住房部が欠損していても成熟の成否を判別する指標となり, かつ大多数の個体で計測可能である.

次に200個体を越える集団6サンプルTP2, TP3, TP4, TP6, TP7およびTP9についてそれぞれサイズ分布を作成した. 本研究で扱っているスカファイテスの化石集団は, 前述したように, その場で生活し, 死亡した個体群によって形成された可能性が高い. このような場合, 死殻群集のサイズ分布は, それを作った生物の個体群動態を知る重要な情報となるだろう. 小型ハンマー, 小型タガネ, タイルペンチなどを用いてノジュールからすべての個体を慎重に取り出し, 標本番号を付与した. 10 mm

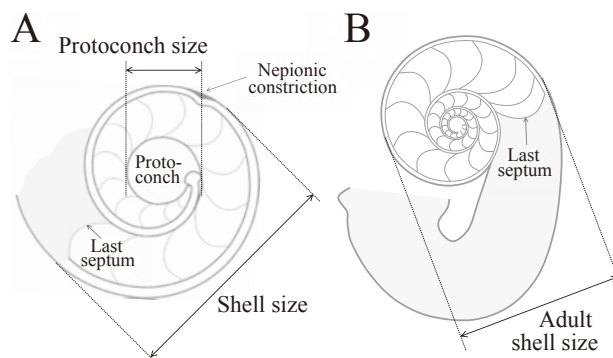


図3. 計測部位を示す図. A, 幼年殻; B, 成年殻. プロトコンクサイズはその長径を, 個体サイズは最終隔壁までの気房部分の直径をそれぞれ計測した.

以下程度の小さな個体に関しては台紙に張り付けて保存している (図11). 個体数としては巻きの中心部を含む個体のみをカウントした. 気房部の直径をもって個体のサイズを代表させ (図3), ノギスを用いて0.05 mm単位で計測した. また, 特に未成年殻の構成に注目し, 作成したサイズ分布に多峰性が認められるかどうか, シルバーマン検定を用いて調べた.

結果

1. 性比 (二型比)

2種9サンプルについて二型の個体数を集計した (表1). 二項検定の結果, 性比に有意差は検出されなかった ($p > 0.05$). Tanabe (1977a) は各地の蝦夷層群分布域から得た計22サンプル (チューロニアン種のみ) について同様の解析を行い, 2例を除いて同様の結果を報告している.

2. プロトコンクサイズ

この結果もまた Tanabe (1977a, b) が行ったのと調和

的であった(表2)。すなわち， t 検定の結果，対応するマクロコクとマイクロコクとの間ではプロトコクサイズに有意の差は認められない($p > 0.05$)。

3. 螺環半径拡大率

螺環半径拡大率に関しては対応するマクロコクとマイクロコクとの間で有意の差が認められないばかりでなく(t 検定; $p > 0.05$)，これら二種の間ではほとんど一定した値をとっていることが分かる(表2)。Tanabe (1977a, b) は螺環拡大率を $4\pi \sim 5.5\pi$ ステージと 5.5π 以降のステージとに分けて詳しく解析しているが，傾向は本研究と同様に対応する二型の間，同種内のサンプル間，さらには両種の間ではほとんど差は認められていない。

4. 成年殻サイズ

成年殻の個体数は明らかにマイクロコクの方が多い。対応するマクロコクとマイクロコクとの間の成年殻サイズには，当然ながら，顕著な差が認められた(表2)。サンプルサイズが総じて小さいので正確な数字を出せないが，マイクロコクはマクロコクよりも気房直径で30%程度小さい。また，コニアシアン種はチューロニアン種よりも二型ともにそれぞれ15%程度小さい段階で成年に達している。

5. サイズ分布

サイズ分布の集計結果を図4に示した。集計に当たっては標本を幼年殻(小さくてマクロコクかマイクロコクか判らない個体)，未成年殻(二型を判別できるが未だ成年殻の特徴を有さない個体)，成年殻(鉤状住房部を持つまたは隔壁間隔の接近が認められる個体)に分け，幼年殻については半数ずつ両型に振り分けて示している。また，ヒストグラムでは幼年殻と未成年殻とを併せた主

要部分とは別に成年殻を示した。これはほぼ一定の割合での成長が見込まれる成熟前のステージにおけるサイズ分布を知るための措置である。成長が遅滞あるいは停止すればそこにモードができてしまう可能性がある(たとえばOkamoto and Shibata, 1997)。

シルバーマン検定

このように加工されたヒストグラムの主要部分は，もし死亡率が成長を通じてほぼ一定であるなら，理想的には指数関数的に減衰するような分布型(original thanatocoenosis; Maeda, 1991)になることが期待される。しかしMaeda (1991)やShigeta (1993)が指摘しているように，成長初期の殻は化石になるまでの様々な過程で失われがちであるから，現実には，非常に若い成長段階にモードを持ち，右側に長い裾を引くサイズ分布になるのが普通である。本論ではこれを「基本死殻分布」と呼ぶことにする。例えば図4B, D, Eはこのような分布型に近い。

しかしながら，現実にはスカファイテスの死殻群集の成すサイズ分布はそれ以外にも様々なものがあり，モードがより大サイズ側にあって小サイズ側に裾を引く分布(例えば図4A)や，時には二山分布を成しているように見えるもの(例えば図4F)さえある。このことを確かめるために，シルバーマン検定を行った(表3)。この検定法は任意の分布型の中に見えるモードが本質的なものなのか見かけのものに過ぎないのかを統計的に判断する手法であり，近年，楠橋・岡本(2015)によって古生物学分野への積極的な応用が提案されたものである。

シルバーマン検定では(二峰性検定の場合)，対象とす

表2. チューロニアン種とコニアシアン種の間に見られる形態的差異。

【M】および【m】，マクロコクおよびマイクロコク；プロトコクサイズ，初期殻の直径(図3参照)；Growth rate，螺環拡大率(本文参照)；V，変位係数。

Sample No.	Protoconch size (mm)			Growth rate			Adult size (mm)			V	
	n	mean	std.	n	mean	std.	n	mean	std.		
Coniacian Species											
TP9	【M】	28	0.393	0.021	32	0.137	0.004	21	10.02	1.61	16.1
	【m】	39	0.395	0.021	46	0.136	0.004	43	8.08	0.55	6.9
TP8	【M】	4	0.414	0.015	5	0.142	0.004	6	12.55	1.69	13.5
	【m】	9	0.407	0.020	6	0.144	0.005	9	7.74	1.07	13.9
others	【M】							5	14.49	1.40	9.6
	【m】							9	9.13	0.53	5.8
Turonian Species											
TP6	【M】	33	0.488	0.018	33	0.136	0.008	7	15.02	1.08	7.2
	【m】	24	0.487	0.019	28	0.135	0.008	27	9.50	0.86	9.1
TP5	【M】	9	0.473	0.036	15	0.137	0.007	4	16.29	0.84	5.1
	【m】	10	0.462	0.031	12	0.137	0.006	9	9.01	0.63	7.0
TP2	【M】	26	0.472	0.029	27	0.137	0.007	4	13.91	1.61	11.6
	【m】	35	0.480	0.033	37	0.140	0.009	31	8.95	0.97	10.8
TP1	【M】	11	0.472	0.034	11	0.136	0.005	3	16.12	1.07	6.6
	【m】	8	0.473	0.029	9	0.134	0.005	10	9.98	0.65	6.5
others	【M】							32	17.41	1.99	11.5
	【m】							12	10.39	0.70	6.7

る分布が単峰性であるとする帰無仮説を用いる。すなわち帰無仮説が主張する分布は、バンド幅を徐々に広げながらカーネル密度推定を行っていった際に、その密度分布から第二のモードが消え、二峰性から単峰性に変化する臨界の状態である。したがって、シルバーマン検定と

はその帰無仮説の作成過程で最後に消された第二のモードに意味があるのかという問い掛けであると理解することもできる。図4のヒストグラム中にはこの帰無仮説が提唱する密度分布およびバンド幅とともに、最終的に残ったモードと最後に消されたモードの位置を示している。後

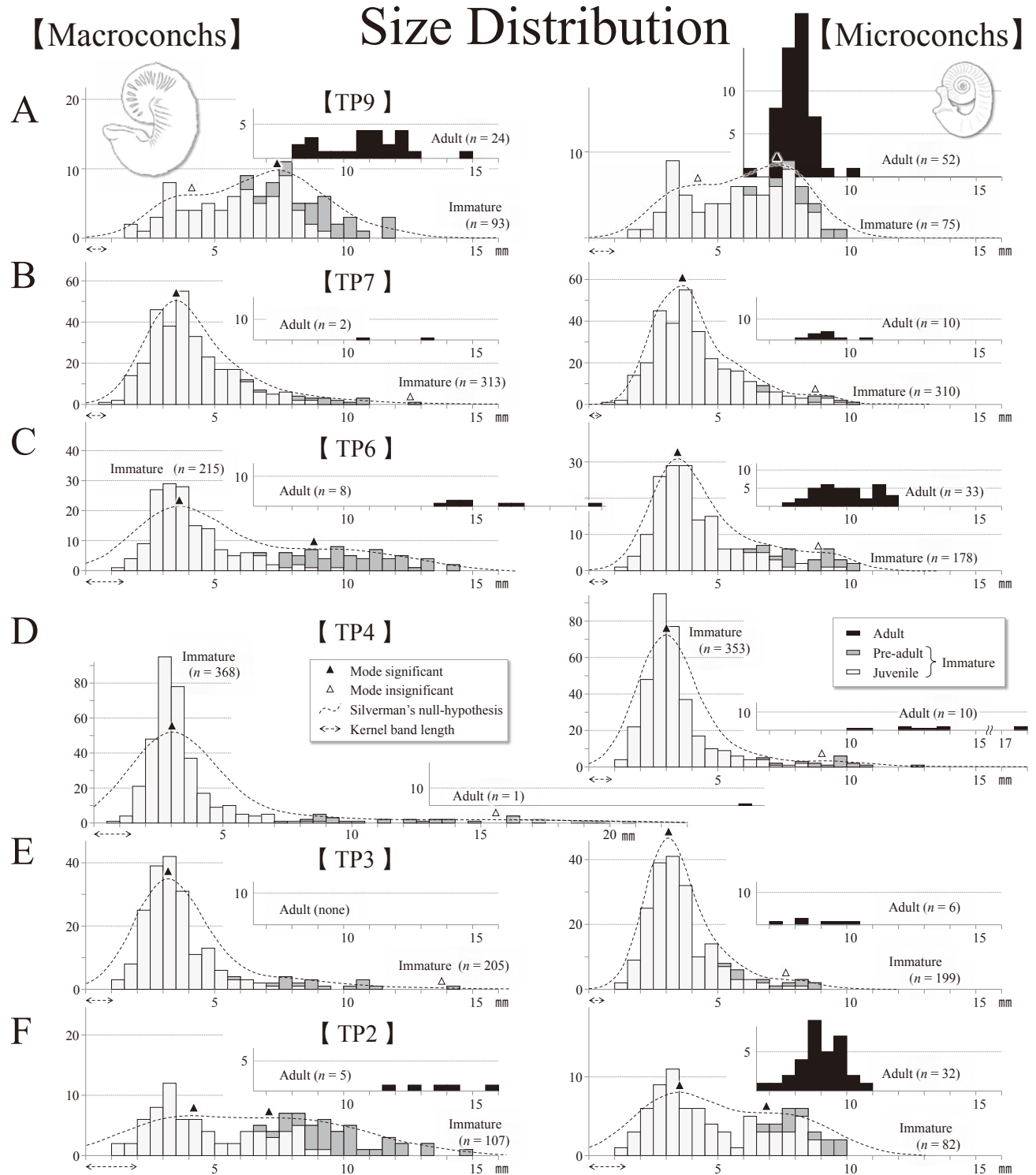


図4. 様々な分布型を示すスカファイテスのサイズ分布（気房部の直径）。幼殻（Juveniles）についてはデータを二分し、マクロコンク・マイクロコンクそれぞれに振り分けて示した。A-B, コニアシアン種；C-F, チューロニアン種。破線はシルバーマン検定（mode = 1）の際に帰無仮説が主張するカーネル密度分布。▲および△はモードの候補を示し、▲は統計的に有意、△は有意とは言えないと判定されたもの。

表3. シルバーマン検定の結果.

それぞれのモード数において帰無仮説が主張する臨界バンド幅 (Band length) と、 それに基づいてブートストラップ抽出を行った際に観測よりも大きな多峰性が生じた確率 (p -value) を示した. P -value が5%に満たない場合には当該モード数を持つ母集団分布では説明困難であることを意味する.

Sample No.	Mode = 1 (trial = 2000 times)			Mode = 2 (trial = 2000 times)		
	Band length	P -value	Result	Band length	P -value	Result
Coniacian Species						
TP9	【M】	0.855	39.2%	*N.S.	—	—
	【m】	0.944	23.2%	N.S.	—	—
TP7	【M】	0.743	30.8%	N.S.	—	—
	【m】	0.296	99.8%	N.S.	—	—
Turonian Species						
TP6	【M】	1.468	4.85%	*S.	0.525	19.6%
	【m】	0.791	62.1%	N.S.	—	—
TP4	【M】	1.453	69.4%	N.S.	—	—
	【m】	0.894	23.3%	N.S.	—	—
TP3	【M】	1.052	25.9%	N.S.	—	—
	【m】	0.603	32.1%	N.S.	—	—
TP2	【M】	1.970	0.24%	S.	0.559	93.1%
	【m】	1.374	3.70%	S.	0.445	69.2%

* N.S.: null hypothesis not rejected, S.: null hypothesis rejected.

者に関しては、帰無仮説が棄却されてモードに意味があると判断された場合 (▲) と、帰無仮説が支持されて見かけのモードに過ぎない可能性が多分に (5%以上) あると判断された場合 (△) を区別して示した. その結果, TP6のマクロコング, TP2のマクロコングおよびマイクロコングにおいて, 統計的に意味のある二山分布を示していることが確認された (表3).

標本解析から明らかになった疑問点

本研究で扱っている二種の成長様式と形態は互いによく類似していて, その主たる差異は成熟殻の大きさに集約される. 両種ともに未成熟殻では個体発生を通じて装飾が顕著になり縫合線が複雑化する傾向があるが (Tanabe, 1977a, b), 小型のコニアシアン種ではそれらが未発達段階でフックを形成し成熟に達している. 殻サイズの差はおそらく成熟に達するまでに要した時間差を現しているから, 異時性の述語を使うなら, コニアシアン種はチューロニアン種に対してプロジェネシス型の種と解釈できる. またRandman (1988), Cooper (1994) などが指摘するように, ミクロコング (雄?) がマクロコング (雌?) から特殊化した形態だとしたら, ミクロコングの形成もまたプロジェネシス的である. プロジェネシス⇔ハイパーモルフォシス方向の異時性変化はライフスパン (寿命) の短縮や延長を示唆するものであるが (Gould, 1977), スカファイテスはその様な背景の中でこの適応戦略をとるに至ったのだろうか.

性比の偏りもまた本二種の特徴といえる. 前述したように, 初生的にはほぼ同数の性的二型が生産されていると推定されるが, 成年殻においてその比は極端に偏り, ミクロコングの個体数が圧倒的に多くなる. 集団解析をしたサンプルの中で成年殻を単純に合計すれば, ミクロコ

ングは, チューロニアン種においてマクロコングの約5倍 (104 : 21), コニアシアン種においても2倍以上 (73 : 32) である. 性的二型を示すアンモナイトでは, むしろマクロコングの方が多いのが一般的であるから (例えば *Yokoyamaoceras*; Maeda, 1993), この偏りもまた, なぜ生じるのか解明が望まれる点である.

前述のようにスカファイテスはしばしば特異な死殻分布を示す. 個体群としては非常に不合理なように思われるが, 成熟一歩手前で死に至った殻が多すぎるのである. 検定した12のヒストグラムを通してモードの位置に着目すると, TP9を除いて, 第一のモードに関してはほとんどその位置に変化がないことが分かる. 一方で第二のモードは, その位置がサンプルによって若干変化するものの, 成年殻が示すモードよりやや左側 (殻直径8mm前後) に現れることが多い. そしてそれらのうちいくつかは統計的にも有意なモードを形成していると認められた. TP9のマクロコングおよびマイクロコングが示す分布もまた一見特異ではあるが, 成熟前に現れる第二のモードが極端に大きかった場合と解釈されるかも知れない. 成熟直前の成長鈍化によってこのモードを説明することは困難である. なぜなら成熟殻として排除しきれなかった未成熟殻の末期において既に鈍化が生じているとしても, それが見込まれる時期は, ミクロコングはともかく, マクロコングにおいてはまだまだかなり先になるからである. この第二のモードの実態はいったい何なのだろうか.

理論的な手法

スカファイテスの集団標本を解析することで見えてきた疑問点に対して, 本研究ではコンピュータシミュレーションを通じて解釈を試みる. 仮想的な場の中で模擬的

に個体群を成長・繁殖させ、その系において生産された死殻をモニタリングするのである。そして理論的に作り出された死殻の分布を実際のそれと比べ、どのような場合に現実を説明できるかを考察する。

個体群動態シミュレーションの概要

シミュレーションの大まかな流れを図5に示した。個体の活動の場として東西×南北を升目で区切ったフィールドを用意する。フィールド内には海底の掃寄せをイメージした餌場を設定する。食糧は升目ごとに設定し生物量(cal)で与えるものとする。個体の成長過程もまた生物量の変化として計算し、 $X^3\text{cal}$ の生物量を持つアンモナイトの気房サイズを $X\text{mm}$ と換算することにする。本研究で扱うスカファイテスの各型は基本的にプロジェネシス⇄ハイパーモルフォシス方向の異時性変化を示していることから、成熟に達するタイミングだけを変数化することで表現が可能である。

フィールド内に初期設定された「孵化」したてのスカファイテスの各個体は、その後、単位時間に一回ずつ、「生活ルーティン」を巡回する。シミュレーション内での時間経過 t はこのループの通過回数で測り、1回毎に単位時間1dayを要するものとする。生活ルーティンの中はさらに「行動」、「摂餌」、「成長」に細分される。個体群の一部はこれらの項目を通過する過程で、「被食等」、「餓死」、または「寿命」のうちのいずれかの原因で死を迎え、死殻の生産に寄与することになる。一方で、ループ部分も巡回中にもし個体が成熟するなどの条件が整えば「生殖」が行われ、新たな卵が追加される。卵は直ちに孵化し追跡の対象として集団中に追加される。このようにして時間と共に蓄積されていく死殻について、サイズ分布、雌雄、死因などを解析する。

現実のスカファイテスの死因は上記のほかにも「病死」や「事故死」など様々なものがあつたに違いない。しかしそういった死因については詳細が分からない以上、結局は捕食者による「被食」と同様の関数(デフォルトでは時間当たりの死亡率が一定)を仮定せざるを得ない。本研究ではモデルを単純化するため、そういった死因も一括して「被食等」として扱っている。したがって後述する捕食者(捕食圧)に対しては、スカファイテスを捕食するという通常の役割に加えてより拡張された役割も担わせていると理解されたい。

本研究で用いたモデルにはあえて空間構造を組み込んだ。成長や捕食者とのやり取りを統計的に見積もるだけでなくともよいものであるが、掃寄せという限られた場に偏在する食糧を奪い合うという想定の特長上、個体ベースのトレースが不可欠と考えたためである。シミュレーションの開始前に表示されるインターフェイス画面を図6に示した。なお、パラメータはシミュレーションを通じて変化させない。モデルとあまり重要でないパラ

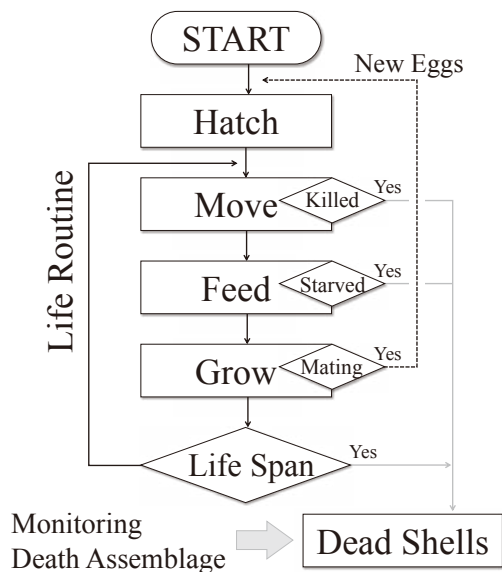


図5. 死殻生産シミュレーションの流れ図。初期設定された孵化したての各個体は、寿命に達するまで摂餌・成長・行動の生活ルーティンを巡回する。雌個体が成熟に達し、かつつがいになる成熟雄がいれば直ちに生殖・産卵することで新規参加が生じる。各ステップで被食等、餓死、寿命の判定が行われ、条件を満たしたときに死殻が生産される。死因にかかわらず全ての死殻は破壊されない。

メータの詳細については説明が煩雑になるので付録として論末に掲載することにした。興味ある読者は適宜参照されたい。

死殻生産シミュレーションの設定と結果

シミュレーションは掃寄せ地帯に移住してきた一個体の雌が卵を産み、それらが一齐に孵化した状態から開始する。初期殻サイズの個体変異は考えない。必要とするパラメータにはアンモナイト自身に関する内的パラメータと、環境要因をコントロールする外的パラメータ(食糧事情に関するものと捕食者に関するもの)がある。種々の内的パラメータに関してはチューロニアン種をモデルとし、できるだけ実測値に基づいて図7右側、種A欄に示したように設定した。

食糧事情に関する外的パラメータは、それぞれ、食糧供給間隔 ($D_{int} = 10000$), 最大供給量 ($D_{max} = 2000$), 供給半径 ($D_{rad} = 100$), ゆらぎ ($D_{dev} = 0$) の様に設定した。この設定では食糧供給間隔を非常に長くとっているので、追加の食糧供給は事実上行われぬ。また供給半径を設定できる最大値とし、ゆらぎを0とすることで、シミュレーション間で一定の条件を確保している。最大供給量の値に根拠はないが、この時の餌場全体の生物量は、成熟雌殻の生物量に換算すれば、約5000個体分に相当する。最初に与えられた食糧を食べ尽した段階で個体群は全滅することになるが、それまでの間に生産された死殻のサイズ分布を集計する。

一方、捕食者に関する外的パラメータで代表的なものは敵遭遇率 (Q_{enc} ; 1dayのうちに捕食者に出会う確率) である。なお捕食者に出会えば必ず被食される。基本設定としては、予想生物量増加のグラフを参考に (負の勾配にならないように) $Q_{enc} = 0.01$ とした。これは捕食圧としては高めの設定である。このパラメータに関しては正確な数値を見積もることができないので、上の基本設定に加えて、 $Q_{enc} = 0.006$ (中程度の捕食圧) と $Q_{enc} =$

0.004 (低い捕食圧) の計3通りで死殻分布の再現を行った。その他のパラメータに関しては図6に示した通りである。シミュレーションの結果を図8に示した。

考察

1. 実分布との比較

図8Aは、捕食圧が高い環境下で生産された死殻分布を推定している。この設定で生じる死殻は、時間と共に

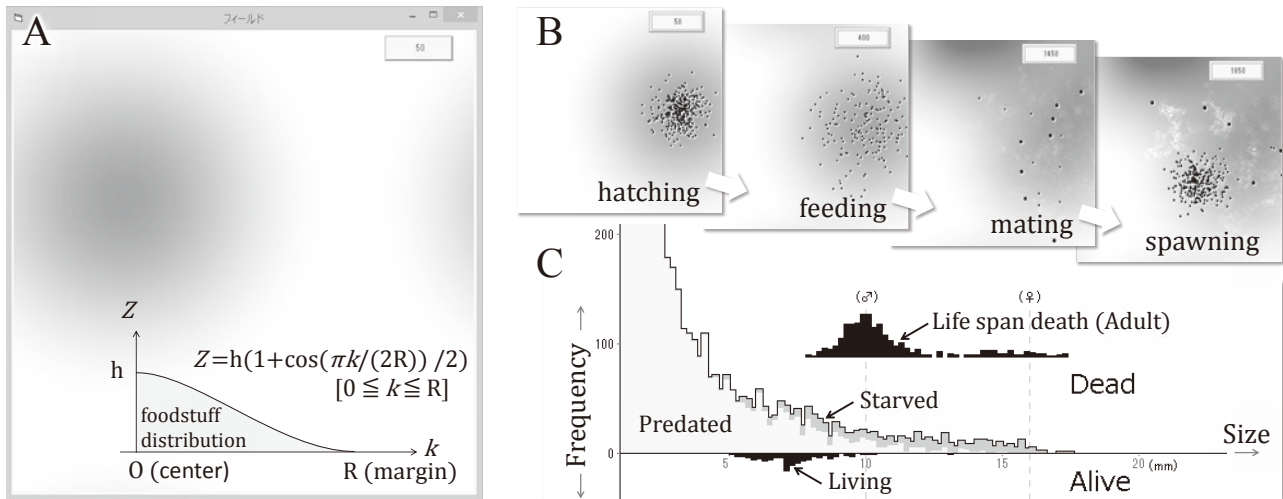


図6. ディスプレイ画面を編集し、死殻生産シミュレーションの作動過程を説明した図。A, 個体が配置される前のフィールドの様子と食糧分布を示す関数。B, 個体が時間と共に孵化・摂餌・成長・再生産していく様子。C, 生殻と死殻のサイズ分布を集計し速報する画面。下部には生殻のヒストグラムを上下反転して示している。上部には生産された死殻が死因別に表示され、薄いグレー・濃いグレー・黒は、それぞれ、被食等・餓死・寿命による死を意味する。

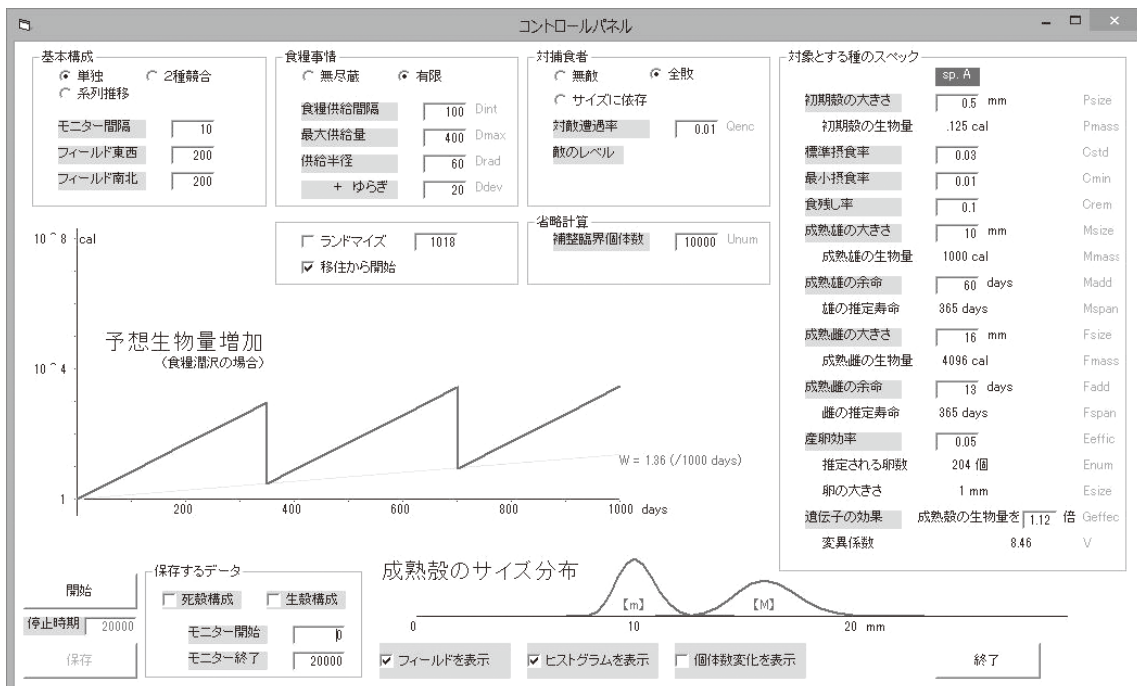


図7. 本研究で作成したプログラムのインターフェイス。上および右側に配置されているテキストボックスにシミュレーションに用いる各パラメータが表示されている。中央の鋸状グラフは食糧要因を無視した場合に予想される生物量の増加を示す。下段の山状グラフは予想される成年殻サイズの個体変異を示す。

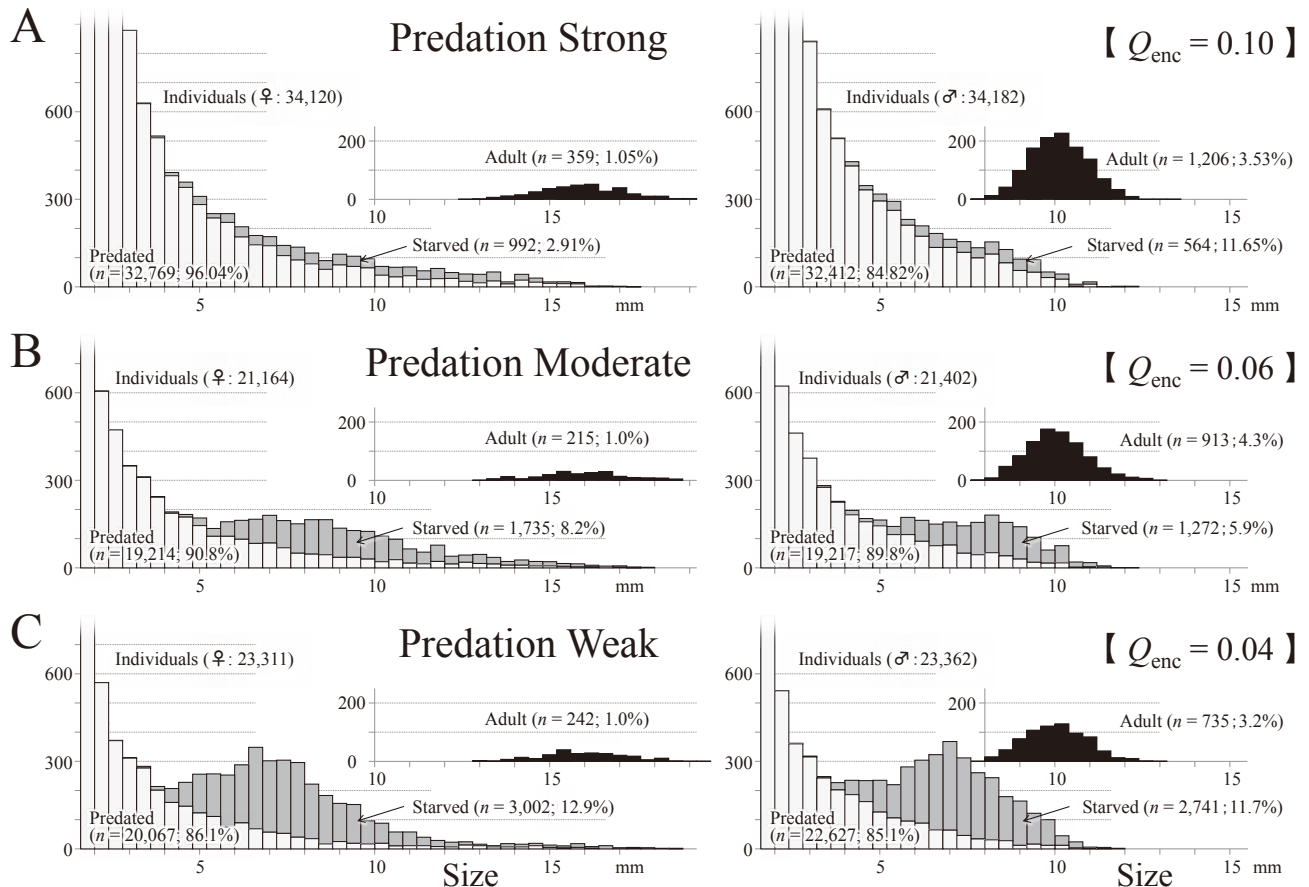


図8. 死殻生産シミュレーションの結果. 基本設定Aから, 捕食者遭遇率を小さくしたときB, Cの順に, 死殻のサイズ分布が変化の様を示した. ヒストグラム中の薄いグレー・濃いグレー・黒は, それぞれ, 被食等・餓死・寿命による死を意味する. 捕食者遭遇率が小さくなると成熟する前に起こりがちな餓死による死殻のモードが顕在化する.

徐々に蓄積されていくセメタリー集団の傾向が強い. 孵化した個体群は成長し成熟に近づくまでに, 高い捕食圧によって大きくその数を減らしてしまう. 食糧供給が絶たれているから, やがて飢餓が生じるのだが, 餓死する個体は全体から見ればごくわずかでしかない. 結果として, 未成年殻は指数関数的な減衰曲線にかなり近いヒストグラムを形づくる. 現実の化石集団においては, 成長初期の殻が化石化作用の様々な過程で失われがちであることを踏まえれば (Maeda, 1991), この結果は, 一般の密集産出型のアンモナイト (たとえば *Desmoceras* (*Pseudouhligella*) *japonicum* など; Maeda, 1991) が示す基本死殻分布と調和的で, 本研究で示した一部のサンプル (図4B, D, E) にも類似すると言えるだろう.

一方, 捕食圧が中程度の環境下と低い環境下でそれぞれ形成された仮想死殻群集のヒストグラムを図8B, Cに示した. これらの環境下では, 成熟前 (それもしばしば直前に) 餓死する個体が頻出する. 餓死個体の成すモードは, 特に捕食圧が低い環境下でより顕著に表れるが (図8C), 中程度の環境下でも明瞭に認識できる (図8B).

また図9A-Cには食糧不足によって大量死が発生する過程を段階を追って示した. 設定は図8Cと同様である. こ

の場合, 大量死が生じた遠因は, 被食等によって個体数の調整が十分に行われることなく成熟に達した多数の個体が, 大量の次世代を産んだことに求められる (図9A). しかしまだこの段階では餓死個体はほとんど現れない. 不足気味とはいえ, 微小な体サイズに比較すればまだ十分な食糧が場に存在しているからである. 死殻のヒストグラムの形もまだ基本死殻分布に近い. こうして“大発生”した個体もまた, あまり数を減らすことなく成長し続け, その結果, 消費する食糧もまた指数関数的に増加していく (図9B). そして, ある時ついに場の食料が尽きてしまうのである. 食糧事情はきわめて短い期間に急激に悪化し, 大多数の個体が次世代を残すことなく一斉に死滅してしまう (図9C).

実際の死殻分布の解析で認識された, 明瞭な二峰性を示すいくつかの分布 (図4C左, F) は, このような機序で形成された仮想的な死殻分布に酷似しているように思われる. また, これらの設定でも一時的にせよ基本死殻分布に近いものは現れるので (図9A), 図4B, D, Eなどに示した分布が即ち高い捕食圧の下で形成されたと結論付けるのは早計かも知れない.

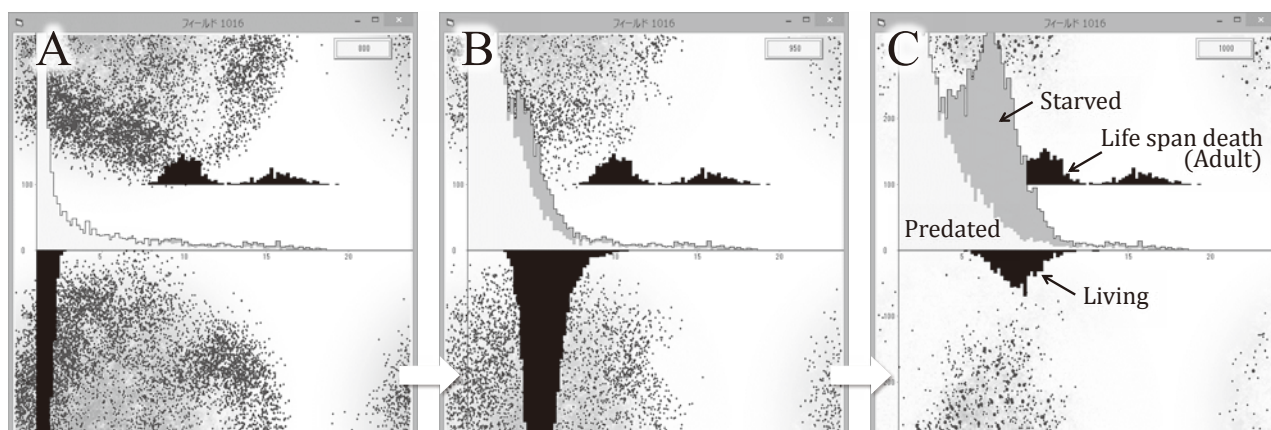


図9. 死殻生産シミュレーションの過程. 捕食者遭遇率を小さくしたとき (図8Cと同様の設定時) に、二峰性分布が生じる過程をコンピュータディスプレイ画面を編集して示したもの. ヒストグラムの凡例は図6に同じ. 大量の幼殻が生まれ (A), あまり数を減らすことなく食糧を消費し尽して (B), やがて大量死が生じる (C).

2. その他の可能性

本研究を通して筆者らは、図8, 9の例以外にも様々な設定で死殻生産シミュレーションを実行し実標本との近似性を検討した. それらの結果を踏まえて若干の知見をここに補足する.

まず、食糧自体の供給量を直接変化させたらどうなるのかという問題である. たとえば図8Cと同様の設定で最大供給量だけを ($D_{\max} = 1000, 4000$) と変化させても、形成される死殻分布の特徴は本質的に変わらない. 餓死は指数関数的な個体数の増加 (この設定では、一世代で10倍以上に増える) によって生じるので、初期の食料を4倍に増やしたところで大量死が生じるまでの時間を1世代分先送りすることすらできないのである.

また、餌場への新たな移住と産卵は必ずしも二山分布形成の必要条件ではない. このプログラムでは定常状態を想定したモード、すなわち指数関数的な減衰分布をなす年齢構成からシミュレーションを開始することもできる. 図10に示した例では、このような年齢構成から出発し、さらに定期的に食糧を更新することで半永久的に個体群を存続させている. 捕食圧は中程度に設定した. こうした生殻集団の年齢構成は、しかしながら、かなり不安定なようで、食糧事情による攪乱を受けるとほどなく“団塊の世代”が形成されるようになり、自律的に産卵期と非産卵期が分離してしまう (図10Aで個体数がライフスパンの周期で振動を示すのはこのためである). その結果、10世代も経過するうちには移住から出発したシミュレーションと区別できなくなる.

こうして個体群が消長を繰り返す間には、食糧に比して大量の個体が生存する場面が何度も生じるので、死殻集計の開始時期と終了時期を恣意的に選んでよければ、二山を成す死殻分布を再現することは難しくない. 例えば、図10に示したように、ライフスパンに相当する長さで区切って死殻を集計すると、大量の餓死個体が生じた

“年”には二山分布を示す一方 (図10C), そうでない年には基本死殻分布に近い一山の分布型を成す (図10D). さらに短く区切って集計すれば、実分布として図4Aに示したような、成熟手前にモードを持つ特殊な分布さえ再現される.

このようなときにも大量死を引き起こす主たる要因は、被食等による個体数の調整がどの程度行われるかであり、食糧の最大供給量や供給間隔は副次的な要因にしかならない. また、基準死殻分布と二山分布の両方をセメタリー集団として同時に説明するのは困難であろう. 死殻の集計期間をあまりにも長くにとってしまうと、多くの場合二山分布は消えていくからである (図10E). これらすべての死殻を集計して生存率曲線を見積もったのが図10Fである. 殻サイズが7-8mm程度まではグラフは一定の負の勾配を示し、この系で設定した捕食圧 $Q_{\text{enc}} = 0.006$ だけから予測される傾きとほぼ一致する. その後グラフはコンベックス型になるが、これは主な死因に餓死が加わったため、その影響が殻サイズの増加とともに加速度的に増加することを示している. 横軸には年齢の代わりに殻サイズの対数を用いて表しているため、最後にグラフは両型の成熟サイズ付近ではほぼ垂直に近い急勾配を成して終わる.

3. 性比の偏り

雌雄間で成熟に達する期間に差がある場合には餓死のリスクを考慮しない系でも成熟個体の性比には必然的に差が生じる. しかしこのような前提のみで見積もられる偏りは、成熟期間の差を Δ とすると、

$$1 : 1 / (1 - Q_{\text{enc}})^{\Delta}$$

で与えられるが、中程度の捕食圧下 ($Q_{\text{enc}} = 0.006$; $\Delta = 47$ [day]) で計算すると $1 : 1.3$, 高い捕食圧下 ($Q_{\text{enc}} = 0.01$; $\Delta = 47$ [day]) であっても $1 : 1.6$ 程度の期待値しか得られず、チューロニアン種において観測された値 ($21 : 104 \approx 1 : 5.0$) に遠く及ばない. 一方、餓死のリスクを

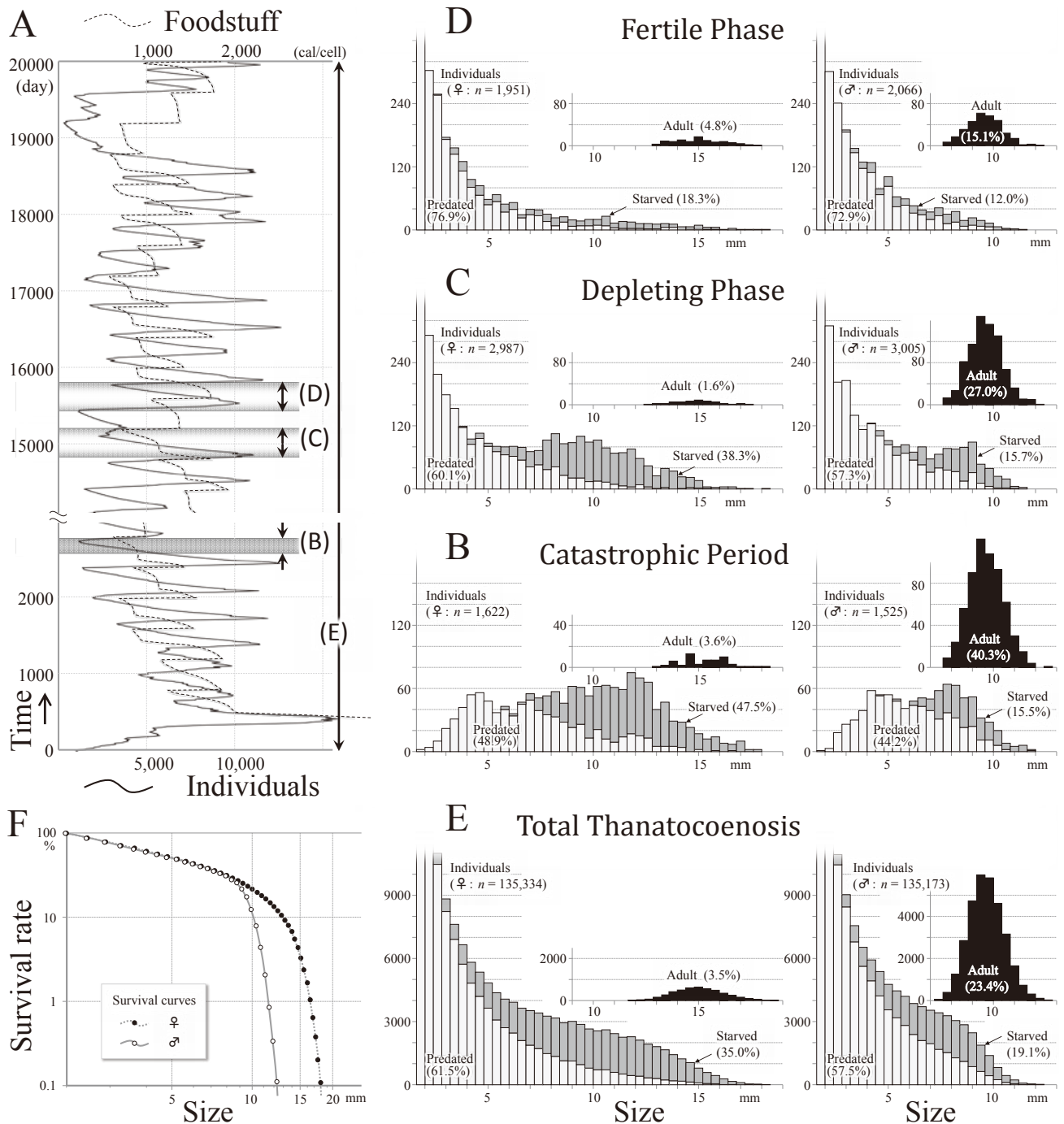


図10. 捕食者遭遇率を中程度 ($Q_{enc} = 0.006$) にした際に、生産された死殻を任意の期間で区切り集計した結果。Aはモニタリングした20000dayの間の個体数と食糧量の変化を示し、Bは180day、C、Dは350day、Eは全期間に集計された死殻分布を示す。Fは全期間を集計対象とし、横軸に殻サイズをとった時のマクロコンクとマイクロコンクの生存率曲線を示す。

考慮すると雌雄の偏りは飛躍的に顕著になり（たとえば図10に示したような設定では1:6.7）、観測値を無理なく説明できるようになる。

また、コニアシアン種における観測値が（32:73 ≃ 1:2.3）とやや小さく、先に示した捕食圧のみの環境下における期待値に幾分近いのはプロジェネシ的な進化によって餓死のリスクが本格的な脅威となる前の段階で雌雄共に成熟に達しているためと解釈される。

本研究で筆者らは性比が初生的に1:1であることを観測事実として無批判に受け入れてきた。しかしながら、その結果として成熟時に過度の雄余り状態が生じることに関しては、個体群として必ずしも合理的とは言えないだろう。もし雌を多めに産み分けられる個体が現れればその形質は明らかに有利であり個体群中に広がっていく可能性がある。現実のスカファイテスがなぜ初生的に1:1の性比にこだわったのかは、今後解明すべき謎の一つで

あろう。

4. 逆解析の可能性

スカファイテスが示す二山分布は、おそらく、成長した大量の個体が枯渇しつつある食糧を奪い合うことによって形成されたセンサス性の強い分布である。本研究の場合対象が絶滅生物であるから、いくつかのパラメータは確固とした根拠なしに仮定しなければならなかった。したがって、設定した条件の下で実際の死殻分布が再現できても、それが必ずしもユニークな解であるという保証はない。しかし、それでも解釈可能な解のいくつかを提示したことは、検証不能の解釈を無責任に与えるよりは十分に意味のあることだと筆者らは確信している。

今後さらにサンプルを充実させることができれば、逆解析によって観測データを最も合理的に説明できるシナリオやパラメータの組合せを確定することができるかも知れない。どのような割合でどのような形の分布が観測されるべきか、すべての死殻を総合したらどのような分布になるのか、そして性比は成長段階を通じてどのように変化するのかなど（例えば図10に示した予測）は、実際の観測値と比較が可能であり、それらの“答案”によってシナリオやパラメータの適合度が評価されることになるだろう。

結語

日本産の白亜紀異常巻きアンモナイト・スカファイテスの適応戦略を解明するために、死殻群集解析とその結果に基づく個体群動態の再現シミュレーションを行ったところ以下の事柄が明らかになった。

(1) スカファイテスの未成年殻が示す様々な形のサイズ分布は、ほぼ一定の成長率・死亡率によって形成されるセメタリー集団に、成熟前にモードを持つ餓死によるセンサス集団が様々な割合で混合したものと解釈される。

(2) スカファイテスの成年殻で実際に観測される性比の偏りは、マクロコンクの方が性成熟前の段階で餓死リスクの高い大きな体サイズでいる期間がより長いという個体群の特性に帰することができる。

(3) これらの種は海底に形成された餌場に移住し、そこで急速に個体数を増やした日和見種であった可能性がある。実際に観察された死殻の分布は、食糧供給に限りがあり、かつ捕食者等が貧弱な環境下で繁殖する仮想的な個体群によってよく再現される。

本研究で行ったコンピュータシミュレーションを利用した演繹的なアプローチは、扱っている化石群集の特性が不明であることから止む無く用いた言わば苦肉の策であった。しかしスカファイテスのように情報量に富む材料においてはこの方法はかなり有効で、古くから認識されてきたスカファイテスの排他的産状“Scaphites相”の謎にある程度迫れたように思う。

本研究で提案したコンピュータシミュレーションは死殻分布を再現するだけでなく、少し変更を加えるだけでいくつかの応用が可能である。例えば、2種を同一フィールド内で競合させれば、前提とした環境下でどちらの種がより有利かを判断できるだろう。あるいは成年殻サイズの個体変異を表現するために用いた“仮想遺伝子”を代々受け継がせれば系列推移（クロノライン）を再現できる可能性もある。このような応用によって、スカファイテスにおいて性的二型が現れ維持されていたことや、チューロニアン期からコニアシアン期にかけ観測されるプロジェネシス的な進化を個体群動態の視点から解釈することができるかもしれない。

謝辞

国立環境研究所の吉田勝彦博士には粗稿を読んでいただき、かつシミュレーションモデルに関して適切なご指導を頂いた。本稿を掲載するにあたり、「化石」編集長である上松佐知子博士、査読者である生形貴男博士ならびに山崎和仁博士には適切な助言を頂き原稿が大きく改善された。九州大学総合研究博物館の前田晴良博士には、研究の指針に関して重要な示唆を頂いた。また、本研究が形作られていく過程で、愛媛大学理工学研究科の楠橋直博士、今田弓女博士、鏑本武久博士ならびに堀利栄博士には数々の建設的かつ貴重なご意見を頂いた。末筆ながら上記の方々によく感謝の意を表す。

文献

- Cooper, M. R., 1994. Towards a phylogenetic classification of the Cretaceous ammonites. III. Scaphitaceae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **193**, 165–193.
- Davis, R. A., Landman, N. A., Dommergues, J., Marchand, D. and Bucher, H., 1996. Mature modification and dimorphism in ammonoid Cephalopods. In Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A., eds., *Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology*, **13**, 463–539. Plenum Press, New York.
- Gould, S. J., 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. 501p., Harvard University Press, Cambridge.
- 楠橋直・岡本 隆, 2015. ノンパラメトリックな多峰性検定—Silvermanの検定—とその古生物学への導入. *化石*, (97), 23–37.
- Kurtén, B., 1954. Population dynamics—a new method in paleontology. *Journal of Paleontology*, **28**, 286–292.
- Maeda, H., 1991. Sheltered preservation: a peculiar mode of ammonite occurrence in the Cretaceous Yezo Group, Hokkaido, north Japan. *Lethaia*, **24**, 69–82.
- Maeda, H., 1993. Dimorphism of Late Cretaceous false-puzosii ammonites, *Yokoyamaoceras* Wright and Matsumoto, 1954 and *Neopuzosia* Matsumoto, 1954. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (169), 97–128.
- Nield, E. W. and Tucker, V. C. T., 1985. *Palaeontology—An Introduction*. 178p., Pergamon Press, Oxford.
- Okamoto, T. and Shibata, M., 1997. A cyclic mode of shell growth and its implication in a Late Cretaceous heteromorph ammonite

- Polyptychoceras pseudogaultinum* (Yokoyama). *Paleontological Research*, **1**, 29–46.
- Randman, N. H., 1988. Heterochrony in ammonites. In McKinney, M. L., ed., *Heterochrony in Evolution, a Multidisciplinary Approach. Topics in Geobiology*, **7**, 159–182. Plenum Press, New York.
- Raup, D. M. and Stanley, S. M., 1978. *Principles of Paleontology, Second Edition*. 481p., Freeman and Company, San Francisco.
- Shigeta, Y., 1993. Post-hatching early life history of Cretaceous Ammonoidea. *Lethaia*, **26**, 133–145.
- Tanabe, K., 1975. Functional morphology of *Otoscapites puerculus* (Jimbo), an Upper Cretaceous ammonite. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (99), 109–132, pls.10–11.
- Tanabe, K., 1977a. Functional evolution of *Otoscapites puerculus* (Jimbo) and *Scaphites planus* (Yabe), Upper Cretaceous ammonites. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D Geology*, **23**, 367–407, pls.62–64.
- Tanabe, K., 1977b. Mid-Cretaceous scaphitid ammonites from Hokkaido. *Palaeontological Society of Japan, Special Papers*, (21), 11–23, pl.1.
- 棚部一成・平野弘道・松本達郎・宮田雄一郎, 1977. 北海道小平地域の上部白亜系層序. 九州大学理学部研究報告(地質学), **12**, 181–202.
- 対馬坤六・田中啓策・松野久也・山口昇一, 1958. 5万分の1地質図幅説明書「達布」. 74p, 1 map, 地質調査所.
- 本論説は中村千佳子の修士論文(愛媛大学)の主要部分をまとめたものである。初動段階において、指導教員である岡本が研究のアウトラインを提案し、中村がそれを具現した。研究の具体的な立案、標本収集、形態解析、数値実験、そして原稿(本文部分)を執筆した中村は、本論文の内容全体にわたる責任を負う。中村とともに理論モデルを構築し、付録部分を執筆した岡本は、主としてシミュレーションプログラムに関して限定的な責任を負う。

(2020年12月23日受付, 2021年7月14日受理)



付録：モデルとパラメータの詳細

本研究で開発した個体群動態シミュレーション「箱庭アンモくん」のモデルとパラメータの詳細については説明がやや煩雑になるので、ここに付録として掲載することにした。

フィールドと食糧分布の設定

◆個体の活動の場として東西200マス×南北200マスのフィールドを用意する(図6A)。フィールドに縁は存在しない。すなわち東端と西端、北端と南端はそれぞれ連結されていて、いずれかの方向に200マス進めばまた元の位置に戻ってくる。

◆フィールド内に掃寄せをイメージした餌場を設定する。食糧は升目ごとに設定し生物量(cal)で与えるものとする。餌場内の任意の升目に分布する食糧の量(D_{cell})と分布中心からの距離(r)との関係を示す、三角関数を基調としたドーム形の関数として以下の式、

$$D_{cell} = \left(1 + \frac{\cos(\pi r / 2D_{rad})}{2}\right) [0 \leq r \leq D_{rad}]$$

で与えることにする。ここで D_{max} は分布の中心における餌の量、 D_{rad} は分布する領域の半径を表わしている。したがって、供給される餌の量は D_{max} と D_{rad} の大きさに依存するが、供給の際、その都度 D_{rad} の値に供給量のゆらぎ分($D_{dev} \sim D_{dev}$ の1様乱数)を加減することで、ランダムな要素を持たせることができる。

◆食糧は一定の時間間隔(D_{int})で供給され、すでに配置されている食糧があればそれに追加される。食糧事情としては、上の設定にかかわらず「無尽蔵」と「有限」の二つのモードを選択できる。通常は有限モードでシミュレーションを行い、この場合には食糧はスカファイテスが消費することで減っていく。

ライフサイクル

◆スカファイテスの各個体は、単位時間(1day)に一回ずつ、「行動」、「摂餌」、「成長」の各項目からなる「生活ルーティン」を巡回する。個体が、「被食等」、「餓死」、「寿命」のうちのいずれかの原因で死亡するまで、この巡回は繰り返される。ループ部分を巡回中にもし個体が成熟するなどの条件が整えば「生殖」が行われ、新たな卵が追加される(図5)。

◆個体の経時変化は常に生物量の変化として計算することとし、気房サイズ1mmのアンモナイトの生物量を1calとする。そして気房サイズと生物量との間は常に3乗の関係、すなわち、

$$P_{mass}(\text{cal}) = P_{size}^3(\text{mm}) \quad (\text{初期殻の場合})$$

$$F_{mass}(\text{cal}) = F_{size}^3(\text{mm}) \quad (\text{雌成年殻の場合})$$

$$M_{mass}(\text{cal}) = M_{size}^3(\text{mm}) \quad (\text{雄成年殻の場合})$$

で換算するものとする。

1. 孵化

孵化は個体としての情報の初期設定部分である。産み付けられた決められた個数の卵はすべてが直ちに孵化する。この段階で雌雄を個体ごとに設定する。雌になる確率と雄になる確率は等しい。初期殻の個体変異は考えない。初期殻サイズを入力すればそれを3乗することで初期殻の生物量が計算され自動的に表示される。

2. 行動と被食等

スカファイテス個体は餌を求めて場所を移動する。1ターン(1day)のうちに移動できる範囲は、現在いる升目と、斜め方向も含めてそれに隣接する8マスの計9マスである。どこに行くかは確率的に決まり、ある升目に移動する確率はそれぞれに配置されている餌の生物量に比例する。したがって各個体は一見不規則な動きを示しながらも全体としては餌の豊富な方向へと移動することになる。また、すべてのスカファイテス個体は索餌の過程で、設定された確率 Q_{enc} で敵と遭遇し、負けた場合には被食される。敵との関係に関しては無敵、全敗、およびランダムな3通りの対敵モードが選択できる。(敵とのやり取りの詳細に関しては「敵の設定」を参照)。

3. 摂餌と餓死

個体は現在居る升目内にある餌を摂取する。摂餌に関するパラメータは最小摂餌率 C_{min} 、標準摂餌率 C_{std} 、食残し率 C_{rem} があり、全て自身の持っている生物量に対する割合として定義される。いま、ある升目に D_{cell} だけの食糧があり、そこに生物量 A_{mass} の個体が単独でいたとする。この個体は、

$$C_1 = A_{mass} \times (C_{min} + 2 \times \text{Rnd} \times C_{std})$$

だけの食糧を場から摂取しようとする。ここで $2 \times \text{Rnd}$ は0~2までの1様乱数(期待値は1)で、これを乗ずることによって個体ごとに成長量にバラツキを持たせている。しかし、この個体はその場のすべての食料を見つけることはできない。そこで食残し率 C_{rem} ($0 \leq C_{rem} < 1$)を導入し、この個体が摂取し得る食糧の上限を、

$$C_2 = D_{cell} \times A_{mass} \times (1 - C_{rem})$$

とした。この設定によって、たとえ桁違いに大きな生物量を持つ個体が同じ升目においても生物量の小さな個体は食糧を完全に独占されることなく生き延びられる可能性がある。

そして、この個体が当該ターンに摂取する食料 C_{get} は、 C_1 または C_2 のどちらか小さい方の数値になる。もし、 $C_1 < C_2$ ならば、場には十分に食糧があることを意味し、逆に $C_1 > C_2$ ならば場の食料は不足気味ということになる。ところで、この個体が生命活動を維持するために最低限必要な生物量は $A_{mass} \times C_{min}$ であるから、

もし、

$$C_{get} < A_{mass} \times C_{min}$$

のときにはこの個体は餓死することになる。

なお1マスの中に複数の個体が居る場合にはランダムな順番で獲得食糧を計算していく。

4. 成長

餓死を免れた個体は余分にとった食糧のすべてを成長寄与分として自身の生物量の増加に振り向けることができるものとする。したがって、1ターンを経過した後この個体の生物量は、

$$A_{mass}' = A_{mass} + C_{get} - A_{mass} \times C_{min}$$

となる。

5. 成熟

成熟に達したときの予定生物量 Z_{mass} は個体ごとに予め計算されている。成長の結果として計算された生物量が予定生物量より大きくなったら、その個体は成熟したと認定され、持っている生物量として予定生物量が代入される。成熟した後も被食等や餓死の危険はある。しかし、成熟に達して以降の雌雄殻は、生命を維持するのに必要な量の食糧($Z_{mass} \times C_{min}$)しか摂ることはしない。また、成熟個体には雌雄それぞれに一律の余命(F_{add} または M_{add} 、単位はday)が設定される。特に何事もなければ、余命は1dayを経過するごとに1ずつ減っていき、0になった時点で個体は寿命を迎えて死亡する。雌個体が成熟したときに雄の成熟個体がフィールド内に生存していれば、その中から1個体をランダムに選んで交雑し、すぐさま受精卵を生産する。卵の数は成熟雌個体のもつ生物量に比例し、それに産卵効率 E_{enc} を乗じて決められる。産卵を控えた雌は、適地(餌の豊富な場所)に産卵し直ちに死亡する。交雑を終えた雄もまた直ちに死亡する。

敵の設定

◆スカファイテスを襲う捕食者を設定する。捕食者に関しては徘徊している位置を計算しているわけではなく、またフィールド内の食糧を食べることもしない。スカファイテスは成長の過程で、一定確率 Q_{enc} で生物量 X_{mass} を持つ捕食者と遭遇する。このとき、もしスカファイテスのもつ生物量が捕食者のそれよりも小さければスカファイテスは被食され、同等か逆に大きければ生き残ることができる。被食されたスカファイテス個体はフィールドから取り除かれる。

◆3通りの対敵モード(無敵モード、全敗モード、ランダムモード)を用意した。無敵モードでは捕食者の生物量が常に0に設定されるので、スカファイテスは捕食者に達しても必ず生き残ることができる。一方、全敗モードでは捕食者の生物量が非常に大きく設定されるので捕食者に達したら必ず被食されることになる。ランダムモードの場合、捕食者の生物量(X_{mass})は遭遇事象が生じる度に $X_{mass} = 2^Q$ (ただし Q は Q_{min} から Q_{max} までの1様乱数)で与えるものとする。したがってこの設定ではより大きな個体ほど被食されにくくなる。

開始時の個体群構成

◆シミュレーションの開始にあたっては、移住状態からと定常状態からの開始ができる。移住状態からの開始では、1個体の雌によって産み付けられた卵が一斉に孵化した時点からシミュレーションが開始される。これに対して定常状態からの開始では、本計算を開始する前に雌のライフスパンに相当する助定期間を設ける。その間、一定かつ十分に密な間隔日数をおいて繰り返しフィールド内に一定数の初期殻を新規参入させることでサイズと共に指数関数的に個体数が減っていく「定常状態」を作り出し、そこからシミュレーションを開始する。

死殻の解析

◆死殻はサイズ別、属性別(雌・雄/成熟・未成熟)、死因別(餓死・被食等・寿命)に分けて集計され、「ヒストグラム」枠内の上部に表示される(図6C)。ただし、個体が成熟に達した後はたとえ餓死や被食等によって死亡したとしても全て寿命による死として集計している。これは、現実標本と結果を比べ易くするための措置である。集計は1day毎に行われるが、表示や記録の間隔は設定することができる。

省略計算

◆動態シミュレーションを実行するに当たって困難な点の一つは、計算すべき個体数が指数関数的に増加してしまうことにある。そうすると、計算終了までに長大な時間を費やすことが避けられないし、悪くするとオーバーフローを起こす。また、多くの場合爆発的な個体数の増加の後は指数関数的な個体数の減少が生じるので、メモリーを割いても程なくその計算リソースが無駄になってしまう。

◆このような困難を緩和するために、(1)間引き計算と(2)一括計算の2通りの省略計算を用意した。通常の設定ではほとんど不要なものであるが、(たとえば無敵・無尽蔵モードなど)極端な設定をするときにはこれらの省略計算が必要になってくる場合がある。

1. 間引き計算

間引き計算モードでは、1day毎に全世代に対して一定の割合で確率的に個体を除外する。またセルごとに配置されている食糧に関しても同じ割合で減じられる。これは、フィールド内の個体数が設定値 U_{num} よりも多くなった時に発動し、その条件を満たす間続く。除外された個体は被食死としてカウントされる。本研究では一種の安全装置として $U_{num} = 10000$ に設定している。

2. 一括計算

一括計算は、ごく若い個体に対して行う。孵化の際には同時に膨大な数の個体がフィールド内に参入し、その多くは程なく死んでいく。そこで、一括計算モードでは、個体ごとにトレースすることなく産み付けられた「卵塊」のまま統計的に個体サイズと死殻数を計算し集計する。卵塊中の個体の生物量が設定値 U_{max} に達した段階でこのモードは解除される。卵塊段階で生産された死殻は被食死としてカウントされる。卵塊内での一括計算では餓死は見積もれないが、一括計算が必要なくらい若い成長段階の個体は、自身の生物量に比べて相対的に十分な食料が周りがあるので、実際に通常モードで計算しても餓死することはほとんどない。本研究ではこのモードを使用していないが、使用する場合があるとしても1 cal程度までで十分である。これはサイズに換算すれば1mmに相当するが、現実の観測にはほとんどかからないサイズである。

予測値の計算

◆動態シミュレーションのプログラムでは、入力した初期設定の数値が妥当なものなのか、あるいは現実の観測事実即しているかを予め判断できるように、いくつかの予測値を計算して表示するようになっている。

1. 予想生物量増加率

本研究の動態シミュレーションにおいては、生物量の増加には内的要因（種固有のパラメータ）と外的要因（捕食圧と食糧事情）が関与している。これらのうち食糧事情を除く要因がどのように関与するかはシミュレーションの実行前に予想することができる。その結果を図7中心部のノコギリ状グラフに表示させている。このグラフは生物量の経時変化を予測するものである。横軸は時間を示しノコギリの歯ひとつ分は雌が成熟に要する期間を示す。予想計算では個体変異は考えない。雄に関しては無視し、初期値として総計1 calの雌の集団からスタートする。ノコギリの斜辺はこの集団が(1)成長して個々の生物量を増やし(2)敵に襲われて数を減らしていく様子を示す。垂辺は世代交代の際の生物量減少を示している。縦軸は対数のため一定割合で増減した際には長さ一定の線分となる。このグラフの谷部分を結んだグレーの線の傾きが、食糧事情を無視した時の種としての繁殖能力である。この傾きが大きいほど繁殖率が大きいということなので傾きであるといずれ個体群は減びることになる。このグラフを見ることによって明らかに妥当でない設定を予め除外することができる。

2. 成年殻のサイズ分布

動態シミュレーションでは成熟に達するまでの長さを決める10対の“仮想的な成熟遅延遺伝子”を考慮することでその大きさにばらつきを持たせている。両親は常に10対の遺伝子すべてに関して(遅延/遅延なし)のヘテロ接合体であるとする。子供はそれぞれの遺伝子について両親からランダムに一つずつを受け継いで10対の遺伝子対を構成する。シミュレーションでは、成熟個体のばらつきを遺伝子の効果パラメータ G_{effc} でコントロールする。この結果を予想したものが図7下部の山状グラフである。

山状グラフの個々の山の面積を一定として示しているため、遺伝子の効果と平均値の変化により山の形が変化する。同時に設定した遺伝子の効果の数値から予測される変異係数 V を計算しており、両者には一対一の対応関係がある。測った変異係数を入力するのではなく、遺伝子の効果を調整して実際に測った変異係数と揃えていく。

スカファイテスでは小さな雄の標準偏差が大きい雌のそれよりも必然的に小さくなる。変異係数はこの問題を回避しつつ実際の標本とのあいだでばらつきを程度を揃えるための目安として用いる。

3. 卵の数とサイズ

動態シミュレーションでは卵の数は、初期殻サイズ (P_{size}) と産卵効率 (E_{effc}) という2つのパラメータによって制御される。

殻体の持つ生物量はそのサイズの3乗と定義しているため、初期殻の生物量 P_{mass} は、

$$P_{mass} = P_{size}^3$$

一方、産卵効率 E_{effc} は、成熟雌個体の生物量 F_{size}^3 に対する1個体の親から生まれた初期殻の生物量の総量の割合であることから、標準サイズの成熟雌個体は、

$$E_{num} = \frac{F_{size}^3 \times E_{effc}}{P_{size}^3}$$

個の卵を産む(ただし端数は切捨て)。

Tanabe (1977a) は0.45~0.54 mmのプロトコックをもつ“*Scaphites planus*”と“*Otoscapites puerculus*” (本研究のチューロニアン種のマクロコックとマイクロコック)に関して同時にネピオニックサイズを0.76~0.88 mm (約1.6~1.7倍)程度と報告している。これは殻口がneponic constriction (図3A) と呼ばれる最初のくびれ(殻の肥厚部)を形成するまでの殻の直径のこと、アンモナイトはこのステージで卵から孵化したとされている。実際の卵サイズはネピオニックサイズよりも一回りほど大きいと想定し、本研究では卵サイズをプロトコックサイズの丁度2倍と見積もる。そこで、初期設定のインターフェイスではプロトコックサイズを入力すると、卵サイズ (E_{size}) として自動的にその2倍の値が表示されるようにしてある。なお、卵サイズとプロトコックサイズの比は、シミュレーションを通じて変化させないものとする。

係数合わせ

◆動態シミュレーションで用いられる数値には、種についての内的パラメータと外的パラメータがある。前者に関してはできるだけ実測値に合わせる必要があるだろう。チューロニアン種をモデル種とし、比較種としてコニアシアン種を

用いる。Tanabe (1977a) は、これらに関していくつかの有用なデータを提示しているため、本研究の計測結果と合わせて動態シミュレーションに用いる変数を見積もるための基礎データとした。

1. 初期殻サイズ

チューロニアン種に関して、本研究でのプロトコックサイズの計測値は0.47~0.49 mm程度であった。この数字はTanabe (1977a) の結果 (0.45~0.54 mm) と矛盾しない。この計測部位は動態シミュレーションにおける初期殻サイズ (P_{size}) に等価である。そこで動態シミュレーションでは $P_{size} = 0.5 \text{ mm}$ とした。

2. 成年殻のサイズと偏差

成年殻の大きさはマクロコック【M】とマイクロコック【m】で大きく異なる。チューロニアン種に関して本研究で計測した成年殻サイズは、それぞれ、14~18 mm, 9~10 mm程度であった。そこで動態シミュレーションにおいては雌殻をマクロコック、雄殻をマイクロコックと仮定して、それらの成熟サイズの標準値をそれぞれ、 $F_{size} = 16 \text{ mm}$, $M_{size} = 10 \text{ mm}$ に設定した。実測された成年殻サイズから計算された変異係数は5~12とサンプルによってばらつきが大きい。これはそれぞれのサンプルサイズが小さいことに起因していると思われる。そこで、大まかに10より若干小さい程度と見積もることにして、シミュレーションにおいては成長促進遺伝子1個当たりの効果を1.12倍と設定することで、成年殻サイズの個体変異(この時の変異係数 = 8.46)を具現した。

3. 卵の大きさ個数

プロトコックのサイズ (P_{size}) は前述のように0.5 mmと設定している。Tanabe (1977) はまた、成熟したマクロコック2個体について住房の容積を計測して、それぞれ、0.90および1.15 cm^3 と報告している。これらの計測値を踏まえて雌が生んだ卵の数を推定することにする。いま、成熟した雌個体の軟体部体積を1 cm^3 (成熟マクロコックの住房容積)、卵の体積を1 mm^3 (P_{size} を2倍して見積もった卵サイズの3乗) と見積もり、さらに自身の体積の20%の卵塊を持つと仮定すれば、標準サイズの雌親は200個の卵を産んだと推定できる。動態シミュレーションでは卵の数はプロトコックサイズの他に産卵効率 (E_{effc}) で制御されている。そこで、標準サイズの雌親が持つ卵の数を概ね200個程度になるように産卵効率 ($E_{effc} = 0.05$) を設定した。

ついでながら、先には特に理由を挙げることなく殻サイズ (mm) の3乗を生物量 (cal) としていたが、この仮定が現実にも妥当であることを指摘しておきたい。上の関係から、シミュレーション内では $F_{size} = 16 \text{ mm}$ の雌の成年殻の生物量 $F_{mass} = 4096 \text{ cal}$ になっている。一方でこの個体の軟体部体積は1 cm^3 (≒1 g) と見積もられるから、グラム当たりの生物量は約4.1 kcal となり蛋白質に関するエネルギー量 (Atwater係数; 佐藤ほか, 2005) とほぼ同等の値が計算される。

4. 標準摂食率と経過時間

シミュレーション内において経過時間 t によって測られる諸数値は相対的なもので、その絶対値には特段の意味はない。例えば世代交代間隔 F_{span} は初期殻および成年殻の生物量 (P_{mass} と F_{mass}) と標準摂食率 C_{std} によって

$$F_{span} = \frac{\log F_{mass} - \log P_{mass}}{\log(1 + C_{std})}$$

と表わされるが、この値は雌が生まれてから成熟に達するまでに、プログラム内で繰り返し計算の生活ルーティンを何回通ったかを示すに過ぎない。したがって、標準摂食率 (C_{std}) は任意設定可能なパラメータで、計算の細かさを示しているとも考えられるのである。本研究では、標準摂食率 $C_{std} = 0.03$ (つまり1ターンの計算ごとに個体の生物量は期待値として1.03倍になる) と決め、この値は動態シミュレーションを通じて変化させないこととした。なお、この数値を採用すると基準種雌の世代交代間隔が約352day (day = 1日とするならば1年) となるのでタイムスケールを実感としてイメージしやすいというメリットが僅かながらあるだろう。一方で雄が成熟に達するまでの時間を同様に計算すると、約305day となる。そこで本研究では、雌雄の余命を、それぞれ、 $F_{add} = 13 \text{ day}$ および $M_{add} = 60 \text{ day}$ と設定して雌雄の寿命を揃えることにした。

なお、標準摂食率 C_{std} と敵遭過率 Q_{enc} との間の比の値

$$\log(1 - Q_{enc}) / \log(1 + C_{std})$$

が一定であれば、基本的に同様の個体群動態を示すことが期待される。したがって、他の設定値が同じでかつ上の関係が維持されていれば、図6の鋸状グラフは横方向に伸縮されるだけである。いいかえれば、この場合には自身の成長と捕食者との関係が変わらないので、同じ設定のシミュレーションを異なる計算精度で行っているに過ぎなくなる。

関連して最小摂食率 $C_{min} = 0.01$ 、食残し率 $C_{rem} = 0.1$ と設定した。これらのパラメータは飢餓の際に個体が生き残れるかどうかにかかわるが、極端な数値を設定しない限りシミュレーションの結果に本質的な影響を与えない。標準摂食率との兼ね合いを考えて妥当と思われる数値を選んでいる。

付録部分の引用文献

佐藤政男・中川靖一・川嶋洋一・鍛冶利幸・名取泰博・工藤なをみ, 2005: 「衛生薬学」, 南江堂, 東京, 603p.
本文と重複する文献は省略した。