

論 説

異常巻アンモナイトの着底時における生息姿勢の復元法：*Eubostrioceras muramotoi* Matsumoto を例にして

東浦幸平*・岡本 隆**

*愛媛大学大学院理工学研究科・**愛媛大学大学院理工学研究科

Life orientation of heteromorph ammonites under the negatively buoyant condition: a case study on the *Eubostrioceras muramotoi* Matsumoto

Kouhei Higashiura* and Takashi Okamoto**

*Graduate School of Science and Engineering, Ehime University, Bunkyo-cho 2-5, Matsuyama, 790-8577, Japan; **Ehime University, Bunkyo-cho 2-5, Matsuyama, 790-8577, Japan (okamoto@sci.ehime-u.ac.jp)

Abstract. To restore the living attitude of *Eubostrioceras muramotoi* Matsumoto, 1967, from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan, computer simulations based on a newly developed hydrostatic model with hypothesizing negative buoyancy were carried out. The adequacy of restorations was tested by the inclination of ribs which depends tightly on the life orientation of the ammonite during growth. The results of computer simulations suggest that a rapid upside-down of the shell would take place at about one and a half whorls after the shell apex when the ammonite had a small and light phragmocone. This stage corresponds well to the changes in rib inclination observed in the actual specimens, whereas it is significantly late comparative to the previous calculation with hypothesizing neutral buoyancy. These results suggest that *E. muramotoi* was negatively buoyant and probably had a nekto-benthic mode of life.

Since the life orientation is essential information for living animals, ammonites would have used it as a “guide” for morphogenesis. The establishment of the new technique covering negatively buoyant shells enables us to make some farther computer simulations in order to understand the meanings of ammonites’ shell forms.

Key words: theoretical morphology, heteromorph ammonite, hydrostatics, life orientation, negative buoyancy

はじめに

自由生活をする海棲生物が海水中でどのような生息姿勢をとっているかは、彼らの生活様式に直結する要因のひとつである。海棲生物がもし不均質な密度構造を持っていた場合、一般に、海水から受ける浮力の作用点（浮心）は重力の作用点（重心）とは異なるので、海水中で安定にとり得る姿勢が少なからず限定されてしまう。このことは絶滅生物にとっても例外ではない。たとえば、もしアンモナイトの生息姿勢を正しく見積もることができれば、その殻形態の持つ意味を理解するのに役立つ、ひいては謎に包まれた生態や進化の歴史を解明する手がかりになるだろう。

Trueman (1941) は、アンモナイト類の生活様式について、現生のオウムガイと同様に、海水中にそれと等しい平均密度をもって浮遊する状態（中立浮力；neutral

buoyancy）を想定し、彼らの生息姿勢について住房の質量中心が浮心の真下に位置するように復元した（図1A）。この方法は、以後の外殻性頭足類の生息姿勢を論じた多くの研究（例えばRaup and Chamberlain, 1967; Saunders and Shapiro, 1986; Okamoto, 1988b など）で踏襲されてきた。このようにして復元された姿勢を以下「中立姿勢」と呼ぶことにする。しかしながら、アンモナイトの平均密度が海水より大きかった場合（負の浮力；negative buoyancy）にはアンモナイトは底生であったと見なすが自然で、Truemanの方法では姿勢を正確に見積もれなくなる。

実際、アンモナイトは多かれ少なかれ海底に沈んだ状態で生活していたとする主張は古くからされており（Lehmann, 1981）、特に異常巻アンモナイトは底生生活者であったとする見方も少なくない（Ebel, 1985, 1992）。そこで本研究では、アンモナイト殻体の平均密度が海水

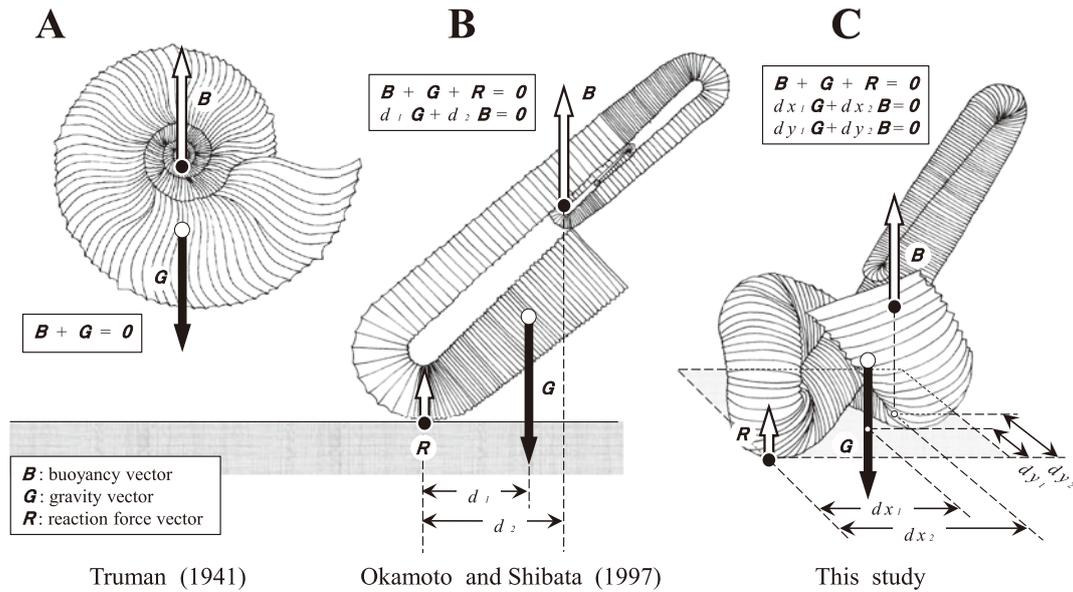


図1. 静水学的計算によるアンモナイトの中立姿勢 (A) および着底姿勢 (B, C) の復元法. 平面巻アンモナイトの着底姿勢の復元では, 事実上, 接地点は腹側に限定されるが, 立体巻アンモナイトの場合は, 全ての姿勢を考慮する必要がある.
 Fig. 1. Methods of restoration for the life orientation of ammonites under the neutrally buoyant condition (A) and negatively buoyant condition (B, C). In the planispiral ammonites, the contact point to the sea floor would be restricted along the ventral margin. However, all orientations must be examined for the three-dimensionally coiled ammonites.

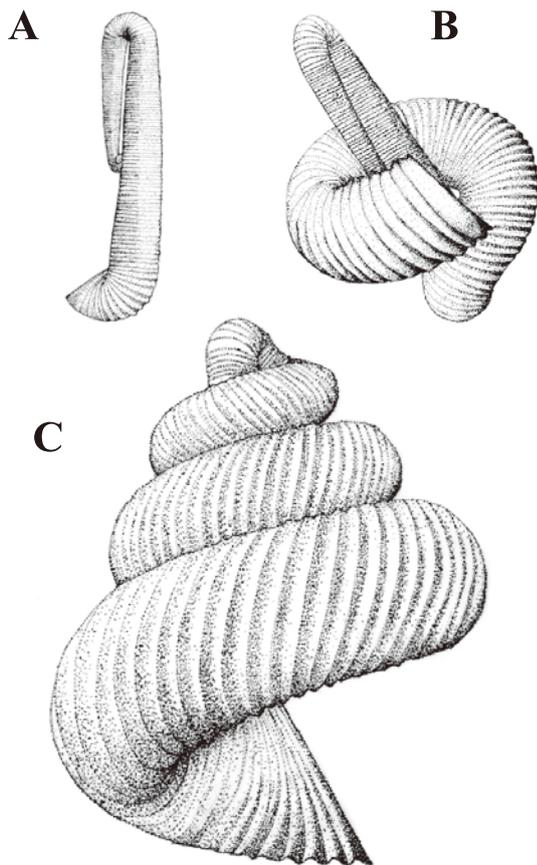


図2. *Eubostrychoceras muramotoi* の殻形態の特徴, $\times 4$. A, 幼年殻; B, 中年殻; C, 成年殻. Hamitoid型の幼年殻を作ったのち, 中年殻以降ではシャフト部を巻き込むように螺環を形成する. 殻頂より約1巻半の部位で肋の傾斜方向が逆転する.
 Fig. 2. Morphological properties of *Eubostrychoceras muramotoi*. A, juvenile shell; B, immature shell; C, mature shell. After forming a hamitoid shell, the shell rapidly turns at the end of early growth stage. Then several helical whorls are formed so as to involve the previous shafts during the medium to late growth stages. The rib orientation changes from ruiradiate to prorsiradiate at about one and half whorls after the shell apex.

のそれよりも大きく, 海底に沈んでいた場合の生息姿勢 (以下「着底姿勢」と呼ぶことにする) を包括的に復元する手法を考案した. これを白亜紀異常巻アンモナイトの一種, *Eubostrychoceras muramotoi* Matsumoto (1967) に適用したケーススタディーを例に, 新たな手法の有効性と発展性について議論する.

従来の復元結果とその再評価

着底姿勢の新たな復元法を議論するに先立ち, *Eubostrychoceras muramotoi* の殻形態が従来どのように解釈されてきたのかを紹介するとともに, その結果のどこに問題があるのかについて若干の検証と追試を交えながらここで指摘をしておきたい.

E. muramotoi が属するノストセラス科は, 立体的に様々に巻いた殻を有する異常巻種を含まれる. 本種幼年殻の後半部では殻は真直ぐなシャフトを形成するが, あるとき急激にターンし, この部分が中年殻における始点 (殻頂) になる. その後殻は, 振れを加えながらすでにあるシャフトを巻き込むように, ヘリコ

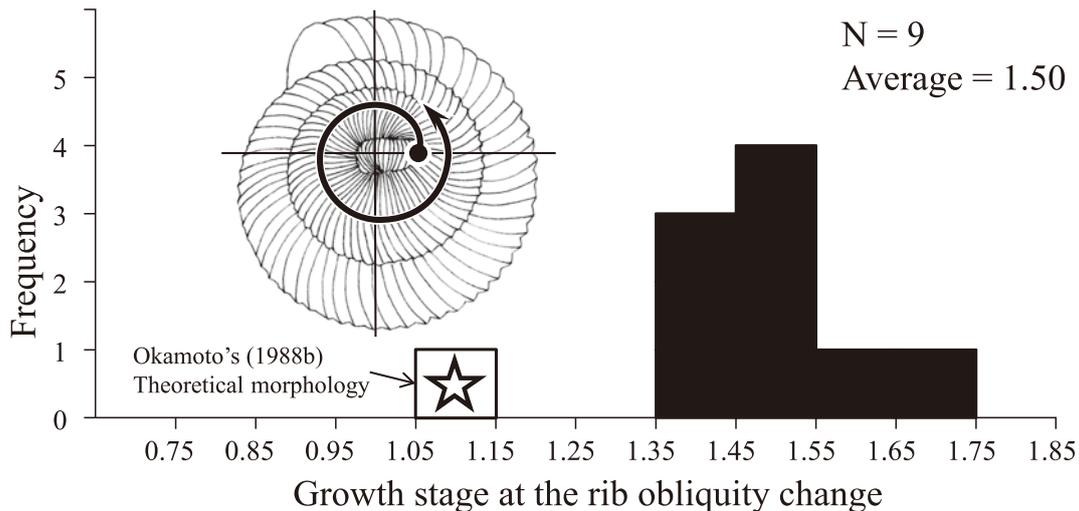


図3. 中年殻において肋傾斜が逆転するステージを記したヒストグラム。肋傾斜の逆転は殻頂より約1.5巻のちに生じていることが分かる。これに対して、Okamoto (1988b) が予測する肋の逆転ステージは約1.1巻のちで、実際の標本よりかなり早い。

Fig. 3. Histogram showing the stage of ribbing inversion measured in the actual specimens. The ribbing inversion takes place at about 1.5 whorls after the shell apex. On the other hand, the stage of ribbing inversion theoretically estimated by Okamoto (1988b) (1.1 whorls after the shell apex) is significantly earlier than those of the actual specimens.

イド状の螺環を形成していく。また殻の表面装飾で特徴的なのは、中年殻の中程で肋が例外なくその方向性を変化させる点である(図2, 図8)。

このように立体的に巻く異常巻アンモナイトに関する巻形態のモデル化は、成長管モデル (Okamoto, 1988a) が考案されて初めて実用的になった。さらに、Okamoto (1988b) ではこのモデルで近似された巻形態に Trueman の方法を適用し、*E. muramotoi* をはじめいくつかの異常巻アンモナイトの中立姿勢を復元した。その結果、1) *E. muramotoi* の生息姿勢は中年殻のある段階で劇的に変化したこと、2) この姿勢の変化は殻表面の肋傾斜に対応していること、を指摘している。さらに、肋はその成長段階の殻口に沿って形成されることを踏まえて、このアンモナイトは水平面に対する殻口面の傾斜を一定 (たとえば真横に殻口が開いた状態を90°として上向き50°程度) に保ちながら成長していたと仮定すると、肋傾斜を理論的に再現することができる。これが、実際に見られる装飾パターンと定性的に合致するのである。これらの考察から Okamoto (1988b) では *E. muramotoi* が海中で中立浮力を保ちながら生活していただろうと結論付けた。

しかしながら、この復元結果と実際の標本とを詳細に比較観察すると、装飾パターンは定量的には必ずしも合致しているとはいえない。本種標本9個体について殻頂(ターン部)から肋傾斜に変化が見られる部位までの長さについて、巻数を単位として計測した結果を図3に示した。この結果、実際の標本では、肋傾斜の変化はターン部より凡そ1.5巻ほど後に生じていることが分かる(図3)。これに対して Okamoto (1988b) の結果を忠実に再現し、その理論形態から対応する部位を計測すると1.1巻

付近に肋傾斜の変化が予想されていて、実際の標本よりも明らかに早いのである。この差異の原因としては、1) 殻の巻の形態が正確に再現できていない、2) 生息姿勢の見積もりが妥当でない、の二つの可能性が考えられるだろう。

殻形態の正確性

Okamoto (1988b) では、*E. muramotoi* における初期の殻形態について、棒状に伸びる1本のシャフト部を想定し、中年殻においてはそれを巻き込むように成長すると考えていた。しかし、Tanabe *et al.* (1981) や Cobban (1987) は、これときわめて近縁と考えられる *Eubostriochoceras cf. saxonicum* や *Eubostriochoceras matsumotoi* の初期殻において、それぞれ、折りたたまれた2本のシャフトがあることを報告している。また本研究で扱った *E. muramotoi* の標本中にも複数の個体で同様の初期殻形態が確認された。Okamoto (1988b) のシミュレーションでは、インプットした初期殻の形状の違いが計算結果に影響を与えた可能性を否定できない。

そこで、*E. muramotoi* の形態を初期殻の巻き方に関する最新の知見を踏まえてできるだけ正確に再現したのち、Okamoto (1988b) の方法を踏襲して再計算を行った(図6A)。その結果は、しかしながら、1本シャフトを仮定して行われたオリジナルのものとほとんど違いがなく、相変わらず肋傾斜変化が予測されるステージ(1.1巻)は早いままであった。したがって、前述の差異は前提とした殻形態の誤差だけでは説明できない。

生息姿勢の妥当性

海中での姿勢を復元するに当たって Okamoto (1988b) では、アンモナイトが浮遊生活者であるということ的前提に、基本的に Trueman (1941) の方法を踏襲して中立姿勢を求めた。ノストセラス科の異常巻アンモナイトに関しては、Ward and Westermann (1977) が *Nipponites occidentalis* について殻体の密度計算を行い、このアンモナイトが浮遊するために十分な量の気房を有していたと結論付けている。Okamoto (1988b) も *E. muramotoi* について同様の密度計算を試みているが、誤差が大きく信頼のおける計算結果は得られていないとしている。この科の異常巻アンモナイトが全て浮遊生活者であったという確証はない。

一方、Okamoto and Shibata (1997) は *Polyptychoceras* 類のように Hamitoid 状 (シャフト部とターン部を周期的に繰り返すトロンボーンのような殻形態) を示す異常巻アンモナイトに関して底生の生活様式を示唆した。なぜなら、これらのアンモナイトに見られる殻のターンは海中または海底において姿勢が急激に倒立したことによって引き起こされたと解釈できるが、このタイミングがむしろ殻体について負の浮力を仮定した時に良く合致するからである。*E. muramotoi* の殻形態が、成長の初期において *Polyptychoceras* 類のそれと類似していることは、この種もまた底生であったことを示唆する。したがって、実際の標本と Okamoto (1988b) で復元された理論形態との間に生じた肋傾斜変化ステージの差異は、本種が中立な浮力を持っていたという前提そのものが妥当でなかったことに起因する可能性がある。

復元方法

前述の検証と追試の結果を踏まえて、本研究では、*Eubostrychoceras muramotoi* が負の浮力を有していたという仮定に基づいて、静水力学的に安定な着底姿勢を復元することを試みた。

基礎としたモデル

アンモナイトの殻成長を近似するに当たって、本研究では岡本 (1999) で提示された「軟体部前進モデル」を基礎とした (図4)。このモデルでは、長さとし殻口部の半径との比が β (軟体長) であるような円錐台形をした軟体部がそれ自身拡大しながら成長方向に移動した時の軌跡として殻形態をとらえ、その挙動を、前進率 (γ)、基準化曲率 (C)、基準化振率 (T)、で表わす。成長管モデル (Okamoto, 1988a) では、殻成長を表わすパラメータとして母曲線拡大率 (E)、基準化曲率 (C) および基準化振率 (T) を用いていたが、軟体部前進モデルでは E は β と γ に分解されている。

これまで広く用いられてきた、母曲線の残像として形

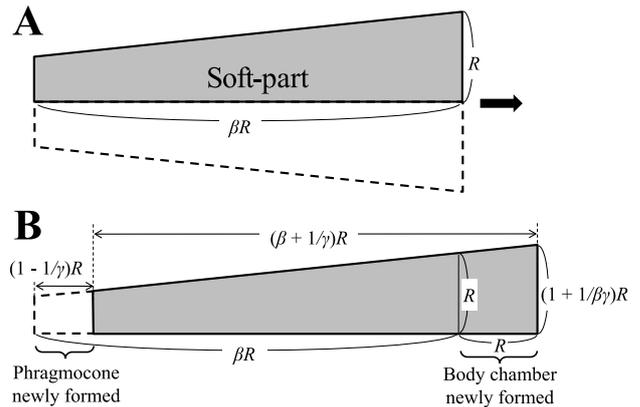


図4. 殻の外形を表現するために用いた軟体部前進モデル (岡本, 1999 年より)。このモデルでは、軟体長 $\beta (>0)$ 、前進率 $\gamma (\geq 1)$ を与えることで、先端部の殻と末端部の気房が自動的に形成され、殻の拡大率が決まる。A、母曲線の代わりに定義された、半径 R 、長さ βR の軟体部。B、軟体部が半径 R だけ前進し、大きさが $1 + 1/\beta\gamma$ 倍になった時の状態。

Fig. 4. Schematic figures showing the Soft-part creeping model (Okamoto, 1999). Both the growth of shell aperture and the phragmocone terminal are automatically determined by inputting body length $\beta (>0)$ and creeping rate $\gamma (\geq 1)$. A, Instead of the Raupian generating curve, a soft-part having the radius R and the body length βR is defined. B, When the soft-part moves forward R in length, the length of soft-part is expressed as $(\beta + 1/\gamma)R$.

態を近似するモデル (たとえばラウプモデル (Raup, 1966) や成長管モデルなど) を用いて生息姿勢を計算する場合には、殻の外部形態を規定するエッセンシャルなパラメータのほかに、気房部と住房部の境界を決めるに当たって、住房部の角度 (BCL) あるいは気房の相対長 (P/T 比) といったパラメータを何かひとつ付加する必要があった。こういったパラメータは成長部位 (母曲線) の近傍の情報だけでは制御することができないという意味で、形づくりに関する意味合いの乏しい“全体計画的”なパラメータといえる。これに対して軟体部前進モデルで導入された四つのパラメータは、成長部位 (ここでは軟体部) が殻を形づくっていく過程で明確な意味を有しているだけでなく、すべてを使って殻の外部形態を規定すると同時に静水力学的特性も決めてしまうという特長がある。

軟体部前進モデルでは最初の殻は住房部のみから始まる。その後、成長に伴う軟体部の前進によって気房部が形成されていき、その間一定の β と γ が維持されていれば、気房部の相対長 (P/T) はやがて一定値 $(\gamma - 1)/\gamma$ に漸近する。このように気房と住房の分配比が成長過程で変化してしまうことから、このモデルは中立浮力を前提とした姿勢の復元とは基本的に相性が良くない。また、これは母曲線残像型のモデルでも同様であるが、負の浮力をもって海底に沈んでいる場合の姿勢復元に関しては、各パーツに関して密度を設定するなどの方法で殻体に掛かる重力の大きさと重心の位置を決める必要がある。ここでは、気房部と住房部をそれぞれに均質なものとみな

し、気房部密度 (D_a) と住房部密度 (D_b) を仮定することでこれらを算出した。

着底時の生息姿勢

冒頭にも述べたように、水中にある物体にはその質量中心 (重心) に対して下向きに重力が、体積中心 (浮心) に対して上向きに浮力がそれぞれ掛かる。アンモナイトが負の浮力を有していた場合、重力の大きさが浮力を上回るので殻体は沈み海底に接地することになる。そして殻体にかかる過剰な重力を相殺すべく海底から殻体に対して上向きの垂直抗力が生じる。このような状態にある殻体の安定な姿勢を求めるために、次に記す二つの方法を試行した。

1. 接地点仮定法

もし、アンモナイトが海底に一点で接して安定な姿勢をとるとき、接地点に掛かる垂直抗力の大きさは重力と浮力の大きさの差に相当し、かつ接平面上に投影したときに接地点周りのモーメントの和が0になる。したがって、この場合、殻表面において上の条件を満たすような接地点を探し、この点における接平面が水平になるように着底姿勢を復元すればよい。これを「接地点仮定法」と呼ぶことにする (図1B)。正常巻アンモナイトや平面的に巻いている異常巻アンモナイトでかつ平均密度が極端に大きくない場合にはこのような点は腹側のどこかに存在するはずなので、殻の外側 (最大成長点) に沿って殻口部から1次的に条件を満たす点を走査すればよい。実際、Okamoto and Shibata (1997) は、*Polyptychoceras pseudogaultinum* に関して接地点仮定法で着底姿勢を復元している。

一方、立体的に巻いたアンモナイトに関しては海底に接する部位が必ずしも殻の最大成長点に一致するとは限らない。そのため殻表面を2次的に走査して接地点を決める必要があるが、基本的には同じ原理で着底姿勢を求めることができる (図1C)。しかしながら、実際に *Eubostrychoceras muramotoi* のような殻形態を持つアンモナイトに接地点仮定法を適用すると、時にありそうな解が導かれてしまう。これは接地点の近傍と、浮力・重力だけの情報で理論上のつり合いを評価しているため、たとえ殻の他の部位が海底面の下に潜り込んだ状態で復元されようともつり合いの条件さえ満たせばそれが解とみなされてしまうからである。

他にも、この方法では解がユニークに決まらないという問題がある。実際には、*Polyptychoceras* の姿勢復元においてもこの問題が生じているのだが、Okamoto and Shibata (1997) では接地点を殻口から順に走査していった最初に見られる解をもって着底姿勢とみなしているのが顕在化してはいない。

また、当然のことながら、殻体が2点または3点で海

底に接地した場合には正しい復元ができない。このような状態は、殻体の平均密度がいくぶん大きい場合に生じると考えられるので、接地点仮定法が適用できるのは殻体密度が海水のそれに非常に近い場合に限られる。

2. 姿勢仮定法

上記の問題を解消するために新しく考案した計算法が「姿勢仮定法」である。この方法では、まず生息姿勢を暫定して、その姿勢における接地点 (最低点) を求める。この点を基準に浮力と重力のモーメントを計算すれば、この殻体が次の瞬間にどのように回転するかが分かる。そこで、推定された回転の方向に殻を少し回転させて再計算を行う。これを繰り返すことで最終的に姿勢が収束した状態を解とみなす。殻の回転方向を求める方法に関して以下やや具体的に示す (図1C, 図5)。

姿勢の初期状態の設定に関しては一つ前の成長段階で求めた着底姿勢の方向を暫定する方法と、常に中立姿勢時の鉛直方向から始める方法があり得るが、後者を採用した。姿勢を暫定することにより接地点R、浮心Bおよび重心Gの位置が求まる (Rはその姿勢での最低点に一致する)。そこで、線分BGを $|G|:|B|$ に外分する位置に点Pを考える ($|G|$ 、 $|B|$ はそれぞれ重力と浮力の大きさ)。このときPは浮力Bと重力Gの合力が働く仮想的な作用点とみなせるから、点Pを含む鉛直線上で殻体を支えることができればつり合いが成立する。そこで、いまベクトルRPを考えれば、殻は次の瞬間にはベクトルRPが鉛直下向きに近づく方向に少しかだけ回転することになる。計算結果に基づいて新たな鉛直方向を設定した後、接地点を決め直して次の瞬間に殻が回転する方向を求める。繰り返し計算は姿勢が収束するまで続ける。

この計算法の最大の利点は殻体が1点のみで接地する場合に限らず、複数点で接地する場合でも復元が可能なことである。実際に中立姿勢を姿勢の初期設定にして姿勢仮定法で繰返し計算を行ってみると、姿勢は速やかに収束する。しかし、接地点に関しては以下の三通りのパターンが現われる (図5)。これらにおいて殻体がつり合っているかどうかは、水平面に投影した状態で考えると分かりやすい。なお、Pの投影点をP'とする。

[1点接地] 最も単純なのは、姿勢の収束とともに接地点もまた一点に収束する場合である。この場合は点P'が接地点R₁に一致し (図5A下)、殻が一点で海底面に接していたことを意味する。この結果は前述の接地点仮定法で求めた解と一致する。

[2点接地] 次に、姿勢が収束しているにもかかわらず、接地点は互いに離れた2点に交互に現われる場合がある。これら2点もまた定点R₁とR₂にそれぞれ収束していくが、このとき、点P'はR₁とR₂を結んだ線分上に存在している (図5B下)。このような場合には、殻体は2点で接地していると考えられる。なぜなら、点P'には支えら

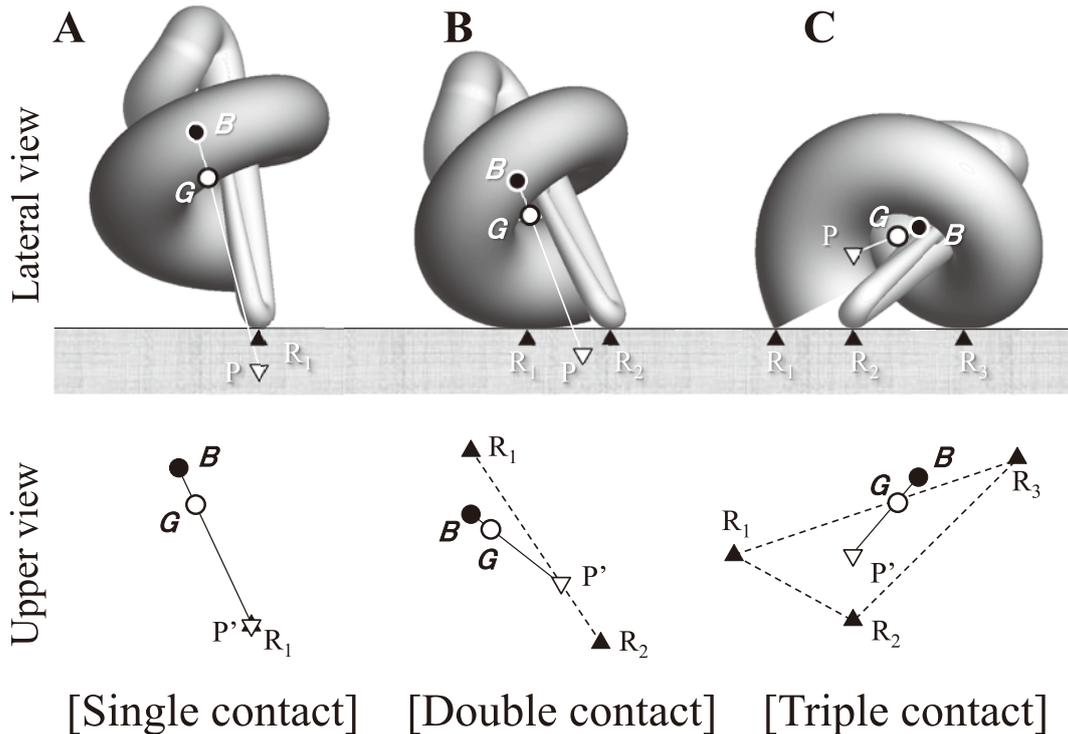


図5. 姿勢仮定法によって求められた生息姿勢の復元結果の例。姿勢は例外なく収束するが、接地点は1点 R_1 に収束する場合(A)と、2点 R_1, R_2 間、あるいは3点 R_1, R_2, R_3 間を往復する場合がある(B, C)。水平面に投影した状態で支点P(線分BGを重力 G と浮力 B のそれぞれの大ききで外分した点)の位置を考えると、(A)では接地点 R_1 に一致する、(B)では線分 R_1R_2 上に位置する、(C)では三角形 $R_1R_2R_3$ の内部に位置することがそれぞれ分かる。

Fig. 5. Schematic figures showing some results of computer calculations. While the life orientation always converges, there are three cases in which (A) a single contact point R_1 , (B) double contact points R_1 and R_2 , or (C) triple contact points R_1, R_2 and R_3 appear, respectively. If the position of the fulcrum P, that externally divides the line segment GB in the ratio $|B|/|G|$, is considered within vertical projections to a horizontal plane, P coincides to R_1 in (A), P locates on the line segment R_1R_2 in (B), and P locates inside of the triangle $R_1R_2R_3$ in (C).

れる殻がなくても、そこにかかるべき仮想的な垂直抗力は R_1 と R_2 で実際に殻体を支える二つの垂直抗力によって合成することができるからである。

[3点接地] 3点接地(接地点が互いに一直線上にない離れた3点に交互に現われる状態)も2点接地の状態と同様に考えられる。このとき、点P'は3点 R_1, R_2 および R_3 に囲まれた三角形の内部に存在する(図5C下)。このような場合には、これら3点によって殻体を支えていると考える。なぜなら、点P'にかかるべき垂直抗力は、 R_1, R_2 および R_3 にかかるそれぞれの垂直抗力によって合成され得るからである。

コンピュータシミュレーション

異常巻アンモナイトのように、殻形態を定義するパラメータの値が成長と共に変化する場合には、その変化の仕方を予め記述したデータファイルを用意して、これを用いて殻形態を描く方式が採られることがある。本研究では、そのような「スクリプト履行方式」(Savazzi, 1990)によって殻の基本的な成長様式を規定する。したがって、基準化曲率(C)および基準化振率(T)に関してはOkamoto (1988b)を再現した*E. muramotoi*の巻に関する

データをそのまま援用している。また、成長管モデルにおける殻口拡大率(E)の代わりとして、軟体長(β)および前進率(γ)をそれぞれ設定する必要があるが、その際には、 $\ln(E) = 1/\beta\gamma$ の関係を保つことで成長管モデルで作ったのと同じ殻の外形を再現できる。なお、気房と住房の境界は自動的に決まる。したがって、たとえば殻の外形を変えずに住房部の占める割合だけを大きくしたいような場合には、 β と γ との積を維持しつつ β を大きく(γ を小さく)するというような操作が必要になる(岡本, 1999, 図6.17)。こうして作られた仮想的な殻体に姿勢仮定法を適用して着底時の生息姿勢を計算した。計算に際しては住房部と気房部はそれぞれ均質であると見なし、それぞれ一定の密度を仮定した。さらに、Okamoto (1988b)と同様の手法(ルール設定方式; Okamoto, 1993)で、得られた結果に対して海底面(水平面)に対する殻口の傾きを一定(50°上向き)に保つように肋を描いた。

姿勢仮定法で計算した解として、力学的に力のつり合いのとれた姿勢が求められるが、それがユニークな解であるという保証はない。盤上に振られた将棋の駒のように、条件によってはつり合いのとれた姿勢が複数存在することも考えられるためである。平衡となる解が複数あ

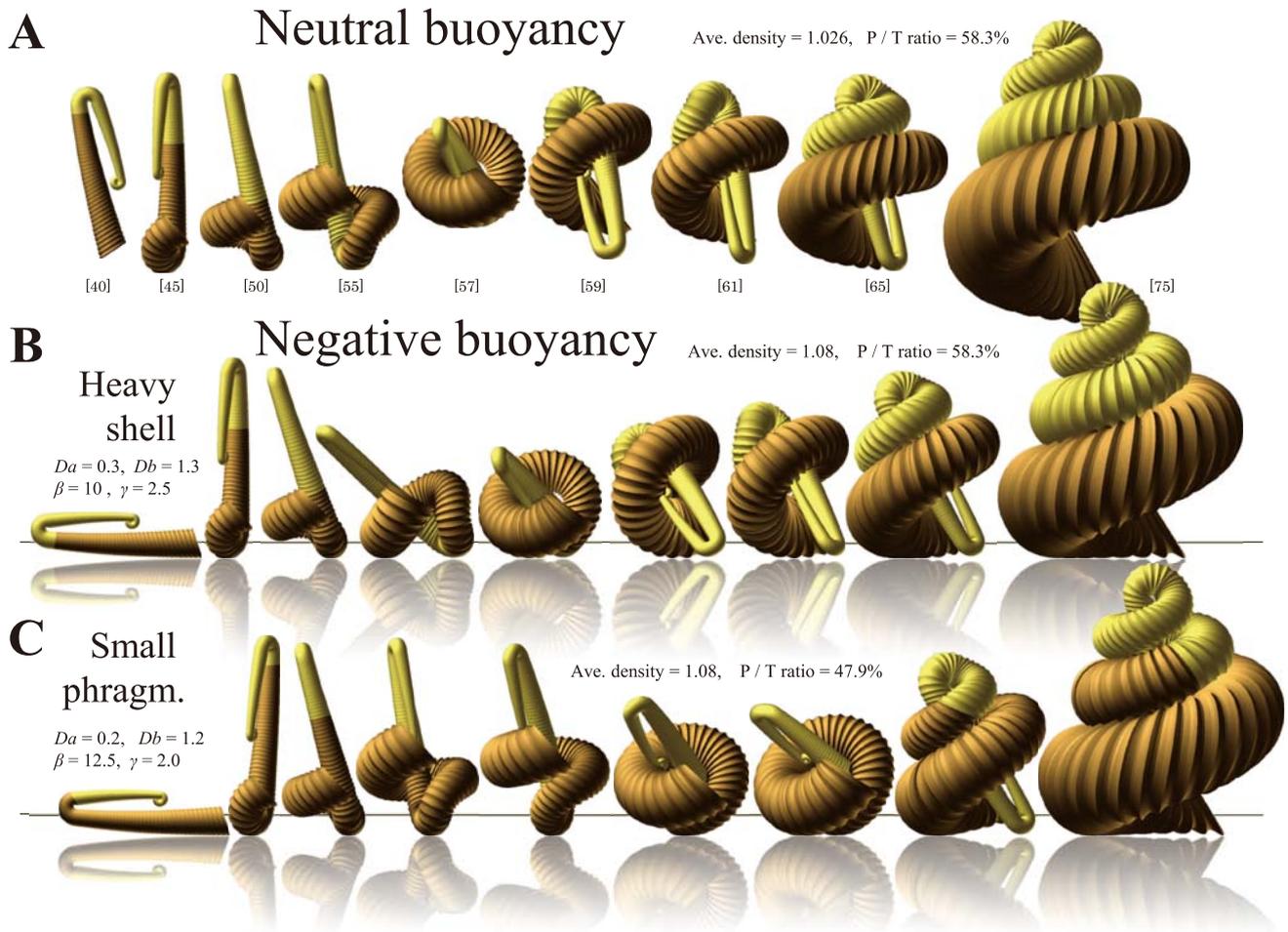


図6. 個体発生を通じて復元された *Eubostriyoceras muramotoi* の中立姿勢 (A) と着底姿勢 (B, C). 中立姿勢の計算は Trueman (1941) の方法に基づき, 気房長と全殻長の比を一定 (P/T ratio=58.3%) と仮定した. 着底姿勢の計算は軟体部前進モデル (岡本, 1999) と姿勢仮定法 (本研究) に基づいた. なお, (B) では, $\beta=10$, $\gamma=2.5$, $Da=0.30\text{g/cm}^3$, $Db=1.30\text{g/cm}^3$, (C) では, $\beta=12.5$, $\gamma=2.0$, $Da=0.20\text{g/cm}^3$, $Db=1.20\text{g/cm}^3$ とそれぞれ仮定した.

Fig. 6. Results of computer simulation as to the life orientation throughout ontogeny of *Eubostriyoceras muramotoi* with hypothesizing neutral buoyancy (A) and negative buoyancy (B, C). The upper calculations are based on Trueman (1941) with assuming a constant phragmocone length relative to the total cone length (P/T ratio=58.3%). The middle and lower calculations are based on the soft-part creeping model (Okamoto, 1999).

る場合, 出発する姿勢に関する初期条件によって, 到達する解は変わりうる. さらに言えば, ある平衡な解に到達したからといって, それが最も姿勢が安定する“最適解”だという保証もない. 登山に例えるなら, 姿勢仮定法の計算手順は現在地の近傍で常に地形的に高い方向を目指して登っていくようなもので, 出発地点によっては低い峰に登頂してしまうようなことがありうるのである. この点について, 以下に若干の指摘をしておく.

一般に作用点Pは浮心と重心の位置が離れるほど, そして浮力と重力の差が小さいほど, 殻体の中心 (浮心) から離れる傾向がある. 殻体がある姿勢でつり合っているとき点Pの高さは安定性の指標となり, これが低いほど殻体が安定であることを示す. そこで, 複数の解が得られた場合には点Pの位置が最も低い解を最適解と見な

すことにする. 得られた姿勢の解において点Pが海底面よりも下に位置するとき, このような支え方は一通りしか存在しえないので, その解は少なくとも最適解になる. しかし点Pが海底面より上に位置するような支え方は他にもありうるのでユニークな解とは断言できない. 中立姿勢を初期設定にして1点接地または2点接地の解が得られた場合, 経験的には, 点Pの位置にかかわらずその解は最適解である可能性が極めて高い. しかし3点接地が現れてかつ点Pが海底面より上にある場合には, 他にもつり合う解が複数存在し, 最適解が得られていない可能性があるので注意を要する. 実際に計算を行ってみると, 3点接地を示す解は殻体の密度がかなり大きくなるような設定をしないと現われない. アンモナイトに関して通常考えられる程度の密度範囲では, 中立姿勢から始

めて着底姿勢を求めていく方法でほぼ最適解が得られていると考えてよいだろう。

姿勢の復元結果

このコンピュータシミュレーションで自由に設定できるパラメータは、気房部密度 (Da)、住房部密度 (Db)、および軟体長 (β) または前進率 (γ) である。ただし、前述のように、後二者は殻形態を保つために連動させる必要がある。*Eubostrychoceras muramotoi* について、殻体が全体的にやや重い場合と、気房部が相対的に小さい場合の2通りを想定して、前述の姿勢仮定法で着底姿勢の個体発生変化をそれぞれ復元した。これらの結果を先に Trueman (1941) の方法で復元した中立姿勢の結果とともに図6に示した。

まず、殻体が全体的にやや重い場合の想定では、実際に入力する数値を $Da=0.30$ [g/cm^3], $Db=1.30$ [g/cm^3], $\beta=10$ および $\gamma=2.5$ とした。これによって、成長管モデルに換算した時の殻口拡大率 E と計算の終了時点での P/T 比の値が Okamoto (1988b) における設定値 (それぞれ、 $E=1.04\sim 1.02$, $P/T=58.0\%$) とほぼ一致するようになる。

シミュレーションの結果、平均密度は開始時の 1.30 [g/cm^3] ($P/T=0\%$) から速やかに減少し、殻頂を成すターン部に差し掛かった時点で 1.088 [g/cm^3] ($P/T=51.0\%$) と計算された。その後はほとんど変化なく、3周程度の螺環を形成しシミュレーションが終了する時点で 1.084 [g/cm^3] ($P/T=58.3\%$) であった。着底姿勢の結果では、螺環を形成するステージの大半において、殻は2点で海底に接地することを予測している。この結果を中立姿勢の結果と比較すると、前者では、後者に比べて殻頂を形成した後に倒立していたシャフト部が倒れこむステージがやや早い一方、姿勢が反転して再びシャフト部が起き上がるのがやや遅いことがわかる。しかしながら、これらの差は僅かなので、計算された姿勢と殻口角一定のルールに基づいて再現された肋の傾斜パターンにはほとんど反映されていない (図6B)。

次に、気房部が相対的に小さい場合の想定では、実際に入力する数値を $Da=0.20$ [g/cm^3], $Db=1.20$ [g/cm^3], $\beta=12.5$ および $\gamma=2.0$ とした。

結果、殻体の平均密度はシミュレーションが終了する時点で 1.075 [g/cm^3] ($P/T=47.9\%$) となった。平均密度がほぼ維持されているのは気房部と住房部の密度を小さめに設定したからである。復元された着底姿勢の変化を他の結果と比較すると、殻頂を形成した後に倒立していたシャフト部が倒れこむタイミング、姿勢が反転して再びシャフト部が起き上がるタイミング共にかなり遅れていることがわかる。その結果、理論的に再現された肋パターンでも傾斜が変化するステージが遅れ、実際に観察

される標本により近いものが再現されている (図6C)。

形態空間を用いた条件の絞込み

前述の結果をまとめると、全体的にやや重い殻体を持つような設定では、肋の方向性が変化するタイミングに関して、中立姿勢を仮定したこれまでのシミュレーション結果との間に顕著な差はみられなかった。一方、小さい気房部を持つような設定では肋の方向性が変化するタイミングが遅れ、より実際に観察される標本の肋傾斜に近いパターンを再現することができた。

底生生活を前提にする時、気房の占める割合や各部位の密度に関する設定は可変となるので、出力される理論的な肋傾斜パターンには他にも様々なものが現われる可能性がある。また、ある設定で十分に満足のいくような肋傾斜が再現できたからといって、同程度以上の結果が他の設定で得られないとも限らない。そこで、特に軟体長 β と気房部密度 Da の効果に着目し、これらの数値を様々に変化させてそれぞれ成長を通じて着底姿勢の復元を行った。さらにこれらの結果に基づいて形成される肋の理論形態を再現した結果を図7に示した。

本種では実際に気房部の占めている割合が正確に計測できていないので、これに関連するパラメータは可変にするべきである。これを表わす最も現実的で扱いやすい指標の一つが P/T 比であるが、軟体部前進モデルではこの数値に関してアプリアリに定数を設定することができない。そこで軟体長 β をもってこれに代えた。(このモデルでは、本来、P/T 比の極限は軟体長 β によらず前進率 γ によって決まる (岡本, 1999, 図6.17) ののであるが、殻の外形を変えないため殻口拡大率を一定とすると β と γ の積もまた一定となる。したがって、この場合、 β と γ はどちらか一方にしか変更の自由度がない。そこで γ を潜在化させ P/T 比との関連がよりイメージしやすい β を用いて気房の占める割合に関する因子の効果を表わすことにした。なお図中にはシミュレーションの最終段階で計算された P/T 比を同時に示している)

ところで、実際の標本で認識される気房部と静水力学的な計算上の気房部には違いがある。なぜなら、気房の末端部が気房内液で完全に満たされていると、住房とほぼ同様の密度となり、静水力学的にはその分住房が長くなるのと区別がつかないからである。このように、気房内液の存在を考えた時、実際の標本で観察される気房部は、静水力学上、実効的に気房として働く部分 (ここには一定の割合で気房内液が入っていてもよい) と事実上は住房部として振舞う部分 (気房内液で完全に満たされている) から成っていると理解すべきである。気房部密度 (当然のことながら“実効部分”に限定された気房部の平均密度) もまた実際には見積り難いパラメータのひとつである。気室がすべてガスで満たされているとす

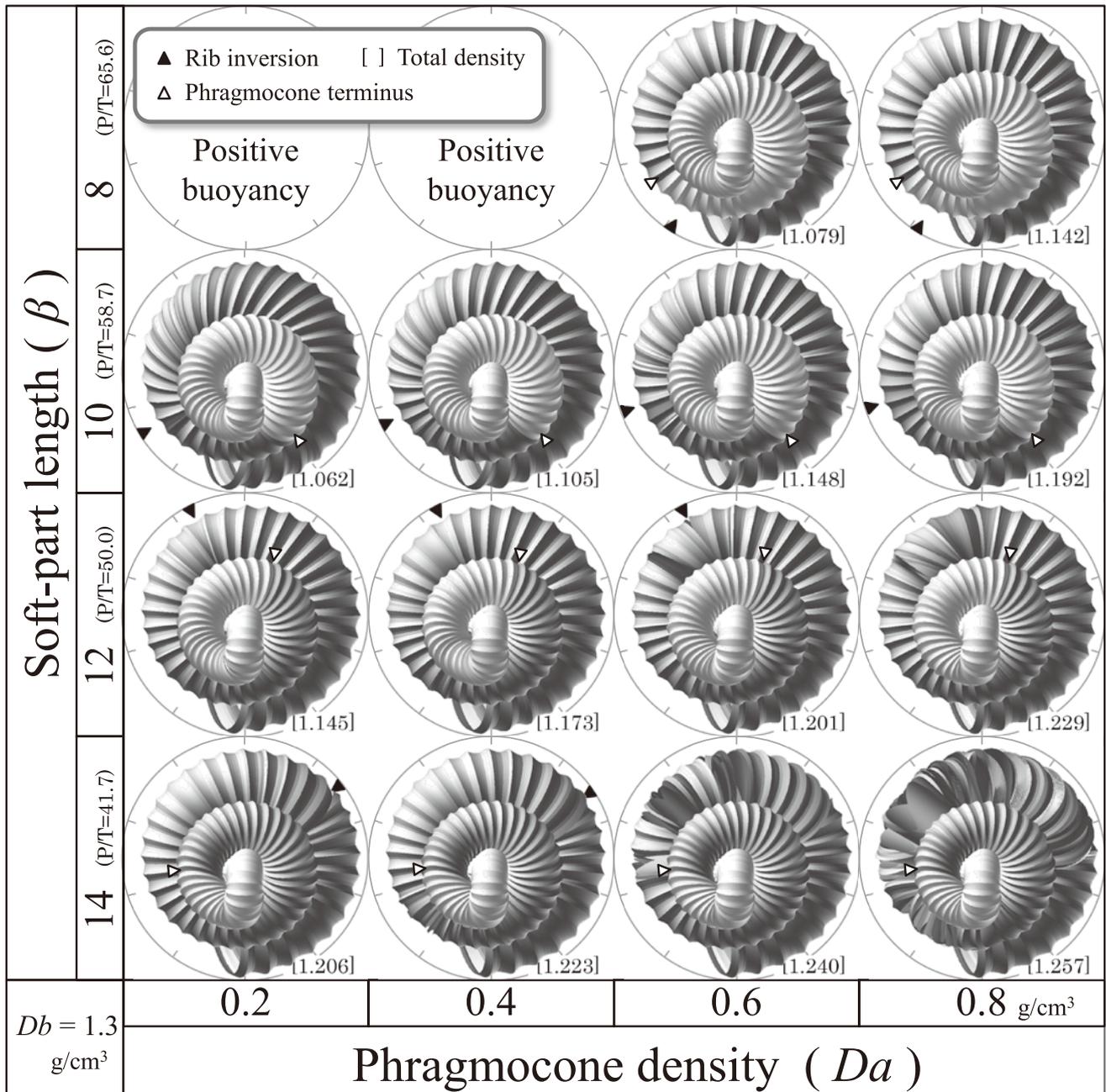


図7. 軟体長 (β) と気房部密度 (Da) の値を様々に変化させた時に形成される仮想的な肋の形態空間. 殻口の傾斜角は50°とした. 小型で密度の小さい気房部を仮定した時に現実の肋形態変化を最もよく説明できる.

Fig. 7. Morphospace showing theoretically produced ribbing patterns with assuming various values of body length β and phragmocone density Da . A constant inclination of aperture (50 degrees) is hypothesized throughout simulations. The shell having small phragmocone with low density (on the bottom left of this morphospace) is the most approximated to the actual shell ornamentation.

れば, 0.2~0.3 [g/cm³] 程度の数値が妥当であるが, 各気室にある一定の割合で抜き残した気房内液が存在した場合にはさらに大きな値もとる得るからである.

一方, 住房部密度に関しては, 住房部が殻と軟体部から成るため, 予めその分配比から見積もった密度1.2~1.3 [g/cm³] について大きな誤差は考えにくい.

図7に表わされた形態空間の住房部密度 $Db=1.3$ における断面をみると, 気房部密度 Da が増加するか, また

は軟体長 β が増加するに連れて, 殻体の平均密度が増加する. Da だけを増加させていくと, 浮心-重心間の距離が近くなり結果的に殻が不安定になっていく. そのため, シャフト部が倒れこむタイミングが早くなり, 姿勢の反転後シャフト部が起き上がるのが遅れていくのである. しかしながら, これらの事象は肋傾斜の変化としてはあまり顕著に現われていない. 一方, β だけを増加させていくと, 殻頂部付近が気房で占められるタイミングが遅

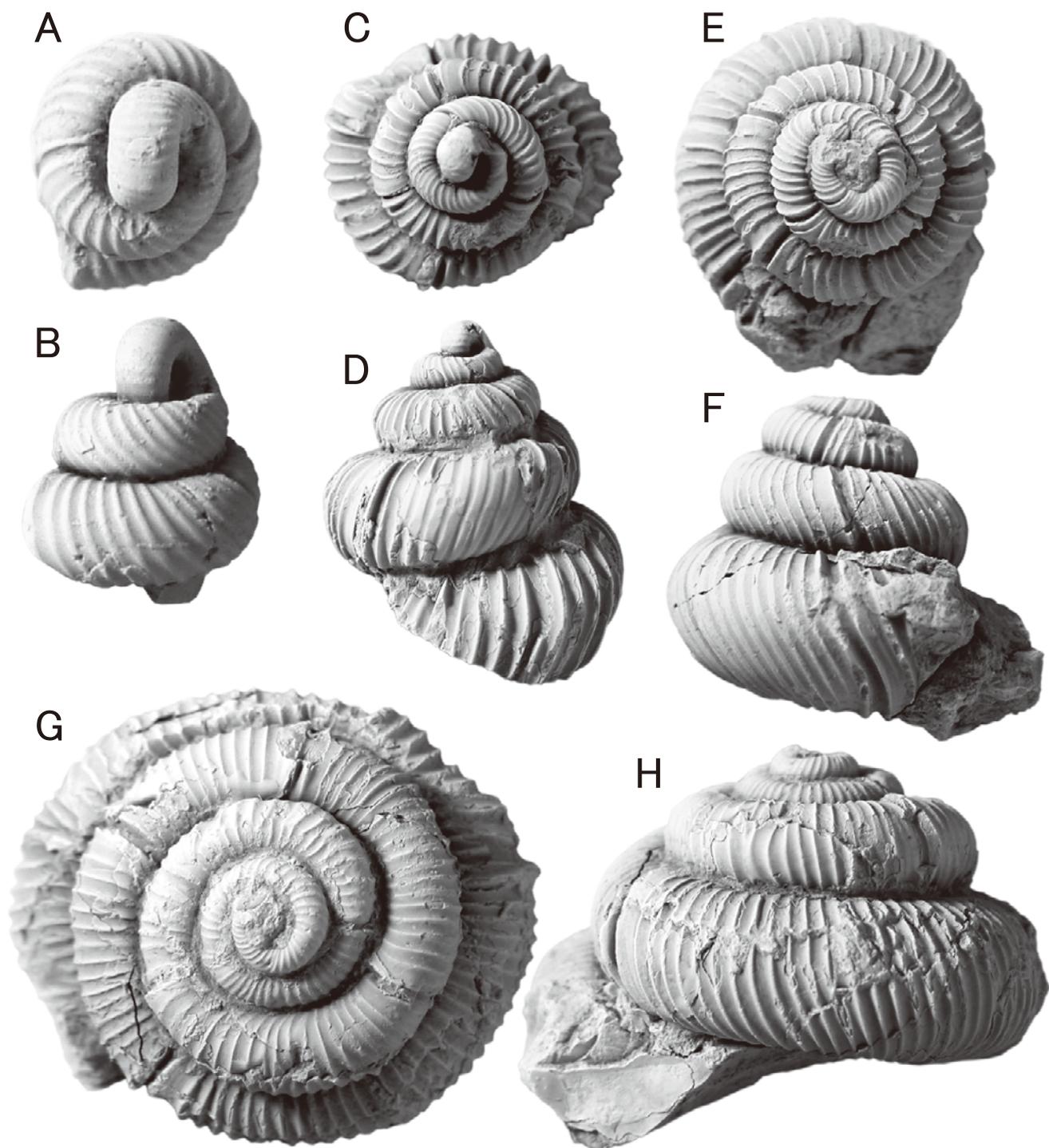


図8. *Eubostrychoceras muramotoi* Matsumoto の標本写真. 全ての標本は北海道小平地域の蝦夷層群 (コニアシアン) から産したもの. A-B, 幼年殻, [AT1554], $\times 5$, 重田康成博士採集. C-D, [WEA003T-1], $\times 2.5$. E-F, [TP7045], $\times 2.5$. G-H, 成年殻, [TP1220], $\times 1.3$, 前田晴良博士採集.

Fig. 8. *Eubostrychoceras muramotoi* Matsumoto. All specimens are from Yezo Group in Tappu area, Northern Hokkaido, Coniacian. A-B, Juvenile shell, [AT1554], $\times 5$, Coll. by Dr. Y. Shigeta. C-D, [WEA003T-1], $\times 2.5$. E-F, [TP7045], $\times 2.5$. G-H, Adult shell, [TP1220], $\times 1.3$, coll. by Dr. H. Maeda.

れるため、姿勢の反転が顕著に遅れていく。それに伴って肋傾斜が変化するステージもまた遅れていくことが分かる。なお、 Da が大きくかつ β も大きい領域では、平均密度が余りにも大きくなるので殻体が不安定になる時期

(ちょうど姿勢が反転するステージ) に三点接地の状態が出現して、妥当な姿勢の見積りができない場合が生じる。図7右下のいくつかの理論形態で不規則な肋が描かれているのはそのためである。また、 Da が小さくかつ β

もまた小さい領域では殻体の平均密度が海水密度を下回り、アンモナイトは正の浮力を持って海表面に浮き上がることになる。本計算法ではこのような場合の姿勢の見積もりはできない。

住房部密度 Db を変化させたときの効果は図示していないが、多少意外なことに、作られる肋パターンの理論形態は Db の変化に対してほとんど影響を受けない。ただし、妥当な計算結果が得られる領域は変化する。例えば $Db=1.2$ とした時の形態空間断面では、アンモナイトが正の浮力を持つ計算不能領域が図7と比べて左上の広い範囲に広がる一方、三点接地が現われて姿勢の復元が不確かになる領域が右下隅の一角に限定されるようになる。

図7に示された理論形態の中で、肋傾斜変化のパターンが現実の標本によく合致するのは $Da=0.20\sim 0.40$ [g/cm^3], $\beta=12\sim 14$ 場合で、このとき計算される殻体の平均密度は 1.2 [g/cm^3] 前後となる。この数値は、また、住房部密度の下限と考えられる $Db=1.2$ の形態空間断面でも 1.07 [g/cm^3] を下回ることがないので、海水のそれよりもかなり大きいといえる。この結果は、従って、異常巻アンモナイト *Eubostriochoceras muramotoi* が底生生活者であったことを強く示唆する。

また、このときのP/T比は約42～50%になる。この数値は正常巻アンモナイトについて観察されている一般的な気房の長さ (P/T比に換算して凡そ55～65%) よりかなり短い。この点に関しては今後実際の標本観察からの検証が必要であろう。このことは、しかしながら、*E. muramotoi* の気房部が実際に小さかった可能性以外に、末端のかなりの部分が気房内液で満たされていた可能性もあるので注意を要する。

気房部密度 $0.20\sim 0.30$ [g/cm^3] は、浮遊性 (neutral buoyancy) を達成していると計算されているその他の正常巻アンモナイトなどと同程度の設定値で、気室内の空間をほぼ完全にガスで満たした時に計算される数値である。以上のことから、*E. muramotoi* の肋傾斜パターンを最もよく説明できるのは、短かくて低密度の気房実効部をもって海底に着底している状態を想定したときということになる。

結語

アンモナイトが底生自由生活者 (Negative buoyancy) であった場合を想定して、その着底姿勢を静水力学的に復元する方法を考案した。そこで、かつて浮遊生 (Neutral buoyancy) を前提にした計算で Okamoto (1988b) が指摘した、異常巻アンモナイト *Eubostriochoceras muramotoi* における生息姿勢と肋傾斜の関係性について再検討した結果、以下の事柄が明らかになった。

1. *E. muramotoi* に観察される肋傾斜の逆転は、Okamoto

(1988b) が予測した生息姿勢の反転ステージよりも明らかに遅れて現われる。したがって Okamoto (1988b) で再現された肋傾斜の理論形態は定量的には実際の標本に合致していない。

2. 殻体が負の浮力を持つことを前提に姿勢仮定法を用いて着底姿勢を復元したところ、大半のステージにおいて殻は複数点で接地していたという結果を得た。これは Okamoto and Shibata (1997) で用いられた接地点仮定法の拡張では姿勢は正しく復元されないことを意味する。

3. 新たに計算された着底姿勢から復元された様々な肋傾斜の理論形態の中には、現実の標本によく合致するものが存在する。このことは *Eubostriochoceras muramotoi* が底生自由生活者であったことを強く示唆する。

4. 肋傾斜の理論形態が現実の標本によく合致するのは、低密度ではあるが見かけ上短かい気房部を想定した時で、その時の殻体の平均密度は海水の密度よりもかなり大きくなる。

これまで、平面巻の殻をもつアンモナイトが海底に着底する場合の生息姿勢を求めた例 (Okamoto and Shibata, 1997) はあるが、より一般的な形態に関して静水力学的計算によって姿勢の復元に成功したのは本研究が初めてである。生息姿勢は、生物の形づくりをモデル化するための基本情報のひとつであるから、この手法の開発は負の浮力を持っていたと見なされるいくつかの海生動物に関して形態の謎を解くうえで有力な手段になるものと期待される。

Okamoto (1988c) では、異常巻アンモナイト *Nipponites* の蛇行螺環を再現するに当たり、生息姿勢の情報を自身の巻方にフィードバックして殻形態を調節するようなシステムを考案した。例えば同じシステムを底生のアンモナイトで働かせたらどのような殻形態になるのだろうか？このようなシステムでは、姿勢の計算結果が不正確だと全く妥当でない殻形態が出来上がってしまう危険性すらある。本研究で開発した姿勢仮定法は、このように、異常巻アンモナイトに関する数々のモデル計算に新たな可能性を与えることになるだろう。

謝辞

本研究を進めるにあたり、愛媛大学大学院理工学研究科の堀 利栄博士と楠橋 直博士には終始適切な御指導を頂いた。同大学地球深部ダイナミクス研究センターの亀山真典博士ならびに同大学大学院の皆様には数々の建設的かつ貴重な御意見を承った。前田晴良博士、重田康成博士には標本の提供をしていただいた。また、岡嶋亮子博士、生形貴男編集長には査読および編集過程を通じて建設的かつ適切な意見や指示を頂いた。末筆ながら、

上記の方々に深く感謝の意を表す。

文献

- Cobban, W. A., 1987. The Upper Cretaceous Ammonite *Euboschoceras* Matsumoto in the Western Interior of the United States. *U.S. Geological Survey Bulletin*, (1690), A1–A4.
- Ebel, K., 1985. Gehäusespirale und Septenform bei Ammoniten unter der Annahme vigil benthischer Lebensweise. *Paläontologische Zeitschrift*, **59**, 109–123.
- Ebel, K., 1992. Mode of life and soft body shape of heteromorph ammonites. *Lethaia*, **25**, 179–193.
- Lehmann, U., 1981. *The Ammonites. Their Life and Their World*. 241p., Cambridge University Press, Cambridge. (Originally published in German and translated by J. Lettau)
- Matsumoto, T., 1967. Evolution of the Nostoceratidae (Cretaceous heteromorph ammonoids). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University. Series D, Geology*, **18**, 331–347.
- Okamoto, T., 1988a. Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry. *Palaeontology*, **31**, 35–52.
- Okamoto, T., 1988b. Changes in life orientation during the ontogeny of some heteromorph ammonoids. *Palaeontology*, **31**, 281–294.
- Okamoto, T., 1988c. Developmental regulation and morphological saltation in the heteromorph ammonite *Nipponites*. *Paleobiology*, **14**, 272–286.
- Okamoto, T., 1993. Theoretical modelling of ammonite morphogenesis. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **190**, 183–190.
- Okamoto, T. and Shibata, M., 1997. A cyclic mode of shell growth and its implication in a Late Cretaceous heteromorph ammonite *Polyptychoceras pseudogaultinum* (Yokoyama). *Palaeontological Research*, **1**, 29–46.
- 岡本 隆, 1999. 理論形態学の方法, 棚部一成・森 啓 (編). 古生物の科学 (第2巻, 古生物の形態と解析), 140–174, 朝倉書店.
- Raup, D. M., 1966: Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, **40**, 1178 – 1190.
- Raup, D. M. and Chamberlain, J. A., 1967. Equation for volume and center of gravity in ammonoid shells. *Journal of Paleontology*, **41**, 566–574.
- Saunders, W. B. and Shapiro, E. A., 1986. Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics. *Paleobiology*, **12**, 64–79.
- Savazzi, E. 1990. Biological aspect of theoretical morphology. *Lethaia*, **23**, 195–212.
- Tanabe, K., Obata, I. and Futakami, M., 1981. Early shell morphology in some Upper Cretaceous heteromorph ammonites. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (124), 215–234.
- Trueman, A. E., 1941. The ammonite body-chamber, with special reference of the buoyancy and mode of life of the living ammonite. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **96**, 339–383.
- Ward, P. D. and Westermann, G. E. G., 1977. First occurrence, systematics, and functional morphology of *Nipponites* (Cretaceous Lytoceratina) from the Americas. *Journal of Paleontology*, **51**, 367–372.

(2012年3月30日受付, 2012年6月8日受理)

