# 後期白亜紀異常巻アンモナイト Polyptychocerasの殻装飾に関する 理論形態学的研究

岡本 隆\*・岡田基央\*\*・小泉 翔\* \*愛媛大学大学院理工学研究科・\*\*醫王山養珠院浄瑠璃寺

# Theoretical morphology of shell ornamentation in a Late Cretaceous heteromorph ammonite *Polyptychoceras*

Takashi Okamoto\*, Motowo Okada\*\* and Sho Koizumi\*

\*Graduate school of Science and Engineering, Ehime University, Bunkyo-cho 2-5, Matsuyama, 790-8577, Japan (okamoto@sci.ehime-u. ac.jp); \*\*Iouzan Yojuin Joruri-Ji, Joruri-cho 282, Matsuyama, 791-1133, Japan

Abstract. To understand the inter- and intraspecies variation and ontogenetic change in shell ornamentation of *Polyptychoceras* (Cretaceous diplomoceratid), reproduction of shell morphologies was carried out based on the creeping soft-part model and the lazy messenger effect. As a result, we found several constructional rules on this ammonite as follows. (1) The shell surface of *Polyptychoceras* consists of "striation-" and "smooth-parts", and the former was much more slowly formed than the latter. (2) The changes in shell ornamentation during growth of *Polyptychoceras* (*Polyptychoceras*) *haradanum* were probably caused by change in shell prolongation rate, and were successfully restored if the striation- and smooth-parts were assumed to be formed through gradual expansion and intermittent forward movement of the soft-part, respectively. (3) The formation of the multiple ribs observed in *Polyptychoceras* (*Subptychoceras*) *yubarense* can be attributed to a refractory period for propagation of the morphogenetic signals just after the formation of the continuous smooth-part including ribs.

Our conclusion is that the great variability of shell ornamentation developed in *Polyptychoceras* is the result of compound effect of two factors, i.e. the rate of shell prolongation and the duration of the refractory period for ribbing.

Key words: theoretical morphology, heteromorph ammonite, shell ornamentation, creeping soft-part model

# はじめに

異常巻アンモナイト Polyptychoceras ほど奇妙な殻装飾 変化を示すアンモナイトは少ない. 一般にアンモナイト の属では、殻の装飾が種間である程度変化し、低次分類 の基準になることが普通であるが、本属の場合、その構 成要素である肋の形態変化がきわめて著しいうえに、こ れらの集合として作られる殻装飾の様式が個体発生を通 じて顕著に切り替わるのである. このアンモナイトにあ まり馴染みのない者は、どう見ても別種だろうと感じる くらいに異なる装飾様式を持つ殻同士が、互いに繋がっ て一個体を形づくっていることに訝るにちがいない.一 方で,同じような装飾様式が,種間で共通して現われる こともあるし、成長を通じて単一個体に複数回現われた りもする.あたかも何通りかの装飾様式がモジュール化 されていて,種間であるいは個体成長を通じて,それら が使いまわされているような印象さえ受ける (図1). 一 体どうしてこのようなことが起こるのだろうか.

Polyptychocerasは白亜紀後期に北太平洋地域を中心に 繁栄した異常巻アンモナイトの1属で,解けた平面螺旋 巻きの殻を持つ Scalarites属から派生したとされている (Matsumoto, 1967; Ward, 1976).形態進化の過程は,日 本や周辺域の白亜系において豊富に記録されているとみ られ,進化古生物学的にきわめて興味深い材料である.

本属は、4~5本のまっすぐに伸びたシャフトがU字型 の半螺環によって繋がれた"ハミテス状"の殻を持ち, 互いに平行に走るそれぞれのシャフトは近接し、ほぼ平 面的な巻き方を示す. Okamoto and Shibata (1997) は, Polyptychoceras (Polyptychoceras) pseudogaultinumの詳細 な観察と形態解析によって,構成形態学的に興味深いい くつかの事柄を指摘した.彼らは,先ず,(1) 死殻集団 の解析,(2)殻の相対成長,(3)隔壁間隔の変化から,こ の種の殻が巻きの周期性に対応して急速な成長と停滞を 繰り返していたらしいことを示唆した. そして個体発生 を通じて何回か生じる生息姿勢の急激な倒立が殻の伸長 方向を反転させる引き金となり、結果として真っ直ぐな シャフトとUターンを繰り返すトロンボーンのような殻 形態が作られたものと推定した. さらに,静水力学的に 計算される姿勢の倒立と巻きにおけるターンのタイミン グが合致しそうなのは、 殻体の平均密度が海水の密度よ



- 図1. 北海道蝦夷層群産のアンモナイト, Polyptychoceras (Polyptychoceras) haradanum (Yokoyama) (A~B) と, Polyptychoceras (Subptychoceras) yubarense (Jimbo) (C~F) の標本写真. A, 未成年殻, 羽幌三毛別川 [HB1057], サントニアン. B, 成年殻, 羽幌中待宵沢 [HB3619], サントニアン. C, 未成年殻, 達布十五線沢 [TP2013], サントニアン. D, 成年殻, 羽幌知命沢 [HB6012], カンパニアン. E, 羽幌稔沢 [HB2611], サントニアン. F, 羽幌待宵沢 [HB3613], サントニアン.
- Fig. 1. Polyptychoceras (Polyptychoceras) haradanum (Yokoyama) (A–B) and Polyptychoceras (Subptychoceras) yubarense (Jimbo) (C–F). All specimens are obtained from the Yezo Group, Hokkaido. A, Immature shell from Sankebetsu-Gawa [HB1057], Haboro, Santonian. B, Mature shell from Machiyoi-Zawa [HB3619], Haboro, Santonian. C, Immature shell from Jugosen-Zawa [TP2013], Tappu, Santonian. D, Mature shell from Chimei-Zawa [HB6012], Campanian. E, Minoru-Sawa [HB2611], Haboro, Santonian. F, Machiyoi-Zawa [HB3613], Haboro, Santonian.



図2. 軟体部前進モデルを用いて再現された Polyptychocerasの底生姿勢と巻き方のコンピュータシミュレーション(岡本, 1999を一部改変し て再現). 姿勢の急激な倒立が殻のターンの引き金になること,姿勢が45°より下向きの場合大きな前進率(y=4.5)で,上向きの場合小さ な前進率(y=1.5)で軟体部が移動することを仮定して作られている.計算後,母曲線半径に周期的な振動を与えることで表わされた "殻 装飾"は,実際に見られる装飾パターンの変化に幾分類似している.

Fig. 2. Hydrostatically restored benthic life orientation and shell coiling of *Polyptychoceras* based on the creeping soft-part model, after Okamoto (1999) in Japanese. During the computer simulation, a rapid uplift of aboral part triggers the 180° shell turning. And the creeping rate is assumed to be large ( $\gamma = 4.5$ ) when the ammonite faces lower (<45°) or downward direction, and to be small ( $\gamma = 1.5$ ) when the ammonite faces upper direction ( $\geq 45^\circ$ ). Surface texture expressed by a periodic oscillation of generating curve's size is more or less similar to the actual pattern of shell ornamentation.

り大きい(負の浮力を持つ)場合に限られることから、 P. (P.) pseudogaultinumは底生生活者であったろうと考え ている. この見解は Matsumoto and Nihongi (1979) が, Polyptychoceas (Subptychoceras) yubarense について推定し た生活様式とも調和的である. 岡本(1999) はこれらの 知見を踏まえ、軟体部前進モデルを用いたコンピュータ シミュレーションを行い Polyptychocerasの巻き方と殻の 外形を理論的に再現した(図2). このモデルの核心部分 は、観察される殻(管半径)の拡大率の変化を軟体部が 前進する割合(y;前進率)の変化と捕えた点にある.シ ミュレーションでは、姿勢が上を向いたときに前進率を 小さく、水平や下を向いたときに前進率を大きくすると 仮定している. そうすることで, 上向きの姿勢が推定さ れるシャフトの前半部で殻口の拡大が優越するという実 際の殻の相対成長パターンを再現するだけでなく、死殻 集団の偏った分布や,隔壁間隔の周期的変化までも矛盾 なく説明した.

Polyptychoceras属における殻装飾パターンの種間変化 や種内変異の多様性は改めて述べるが、大まかには、シャ フトの後半部では滑らかな表面を持つ単肋や複合肋が規 則正しい間隔で形成され、ターン部を経てシャフトの前 半部になると細かい条線を頻繁に挟む粗い鋸歯状肋が現 われる傾向にある.前者を「肋卓越相」,後者を「条線卓 越相」と呼ぶことにする. 岡本(1999) で再現された Polyptychocerasの理論形態は、装飾パターンまで表現す ることを意図して作られたものではないにもかかわらず, 殻の見かけの装飾が成長を通じて変化している (図2). この形態を再現するに当たっては、軟体部の成長を基準 に時間間隔を区切り、その都度殻口(母曲線半径)を振 動させることで機械的に疑似的な"肋"を描いているの で, 殻伸長が遅くなるシャフトの前半部分の肋はそれが 速い他の部分に比べて細く密になるのである.この変化 が生じるステージに注目すると、興味深いことに、実際 の標本に見られる変化ステージによく対応している. 実 際に観察される殻装飾は、肋の密度という観点では理論 形態とはむしろ逆に、シャフトの前半部で肋が粗くなる 傾向があるのだが、同じような場所でそのパターンに変 化が見られるということは実際においても殻装飾が殻伸 長の速さに影響されていたことを示唆するものであろう.

そこで本研究では Polyptychocerasの殻表面装飾を再現 できるような理論モデルを立て、その多様性と規則性を Seilacher (1970)のいう建造技術的な見地から解釈する ことを目的とする.古生物の形質がどのような機構で具 現されたのかを考究することは、形態の多様性を見た目 だけの変化に捉われず,形づくりの観点からどのような 変化が生じやすく,どのような変化が生じにくいのかを 的確に判断することを可能とするだろう.これはまた, 形態やその時代的な変遷として捉えられる古生物の進化 を理解するのにも必須のプロセスであると筆者らは信じ ている.

# 材料と方法

Polyptychocerasの仲間は、Yokoyama (1890) やJimbo (1894) によって記載された当初, Hamitesや Ptychoceras といった前期白亜紀の属名を冠されていた. 後にYabe (1927) と Shimizu (1935) は、これらが後期白亜紀のアン モナイトであることを認識して新たに Polyptychoceras属 および Subptychoceras属をそれぞれ設立した.本研究で はWard (1976) の見解に従い後者は前者の亜属として 表記した.扱った材料は, Polyptychoceras (Polyptychoceras) haradanum (Yokoyama), および Polyptychoceras (Subptychoceras) yubarense (Jimbo) の計58個体で, す べて北海道蝦夷層群産のものである. 両種は Polyptychocerasの中では比較的長いシャフトを持つ種で, 殻の外形だけを見れば互いによく似ている. そのため, モデルを使って形態を再現する際に、巻きに関するパラ メータを共通にして殻装飾に関する違いだけを論じるこ とができるという利点がある.これらは最多で5本のシャ フトから成るが、Okamoto and Shibata (1997) に倣い若 い方から第1シャフト~第5シャフトと番号を付して呼 ぶことにする. なお, 成年殻では第1シャフトは失われ ることが多く、図1では第2シャフトから第5シャフトが 示されている.

本研究は経験的な側面と理論的な側面の双方からなる が,前者のアプローチとして行ったのは主として標本の 観察と生物測定である.先ず,双眼実体顕微鏡を用いて 殻の微細な表面装飾を観察し,装飾パターンのタイプ分 けを行った.また,殻口が完全に保存された標本はその 位置で個体が死亡した事を示すので,殻の各部位の大ま かな形成速度を知るのに役に立つ.さらに,これらの標 本を用いて,理論モデルに入力すべきパラメータを見積っ た.計測に関しては主にノギスを用い,できるだけ誤差 を小さくするために,同一部位を複数回(通常3~5回) 計測した平均値を採用した.

一方,理論的なアプローチとしては,観察事項に基づいた理論モデルの構築と,それを具現するためのコン ピュータシミュレーションである.理論的な殻装飾を構 築するにあたり,岡本(1999)を再現した理論形態をそ のベースとして用いた(図2).シミュレーションはパー ソナルコンピュータで行い,Windows XP上にインストー ルされたインタープリタ Microsoft Visual Basic 6.0を用 いた.作りだされた理論形態と実標本の殻形態とを比較 することで理論モデルの妥当性を考察した.

なお,作成したプログラムのソースコードおよび実行 ファイルは「化石」電子版, Supplemental materials にお いて公開する予定である.

http://www.mediafire.com/download/dnfokibixhkeej3/ Okamoto\_et\_al\_supplement\_A.zip

http://www.mediafire.com/download/dmxhs2iawwtqmjm/ Okamoto\_et\_al\_supplement\_B.zip

# 肋のタイプ分けと表面装飾の観察

Polyptychocerasが作る肋の形態として,以下に記す六 つの型を認識した.なお,これらはすべて殻の伸長方向 に対して高角を成す横断肋である.肋の最も高い部分を 「峰」,最も低い部分を「谷」とし,峰に向かって殻が拡 がっていく部分を「後方斜面」,峰を越えて殻が窄まって いく部分を「前方斜面」と呼ぶことにする.また,保存 が良い標本でこの肋の外側プリズム層表面を観察すると, 単一の肋の中にきわめて平滑な区間と細かい条線が発達 する区間とが認識される.前者を「平滑部」,後者を「条 線部」と呼ぶことにする(図3).

#### 単肋 (simple rib)

前後対称で丸い峰を持つ孤立した肋である(図3A).最 も普遍的に現われる肋形態で,通常は多数の単肋が等間 隔に整然と配列することが多いが,二重肋(後述)と互 生する場合もある.峰よりも少し下った前方斜面または それに続く谷部に1本または互いに近接した数本の条線 が認められる.これに対し,後方斜面とそれに続く峰部 の表面は平滑である.したがって,単肋においては平滑 部が大部分を占め,条線部は前方斜面の中程から谷部付 近の比較的狭い領域に限って認められる.

#### 鋸歯状肋(serrate rib)

前後非対称でやや角ばった峰を持つ肋である(図3B). 後方斜面は高角で時には90°近くに切立つのに対し,峰 部に続く前方斜面は緩傾斜の長い裾をもつ.この肋も連 続して現われる傾向にあるが,肋と肋の間隔は非常に広 い.後方斜面と峰部は平滑な表面を持つ.これに対して 前方斜面と谷部は多数の条線で覆われ,時には条線と条 線の間に縮緬皺構造が現れる.すなわち,鋸歯状肋にお いては,単肋と相同の部位に平滑部および条線部が現れ るが,後者の発達が著しい.また鋸歯状肋は第4シャフ ト以降のシャフト前半部に現われることが多い(図1A~ F).

## 複合肋(multiple ribs)

互いに近接した複数の丸い峰を持つ前後非対称な肋で ある(図3C).この複合肋の発達をもって亜属



図3. *Polyptychoceras*に見られる代表的な肋形態のスケッチ. 肋はそれぞれ固有の割合の平滑部 [sm] と条線部 [st] で構成される. (A) 単 肋と二重肋, (B) 鋸歯状肋, および (C) 複合肋.

Fig. 3. Idealized sketches of some typical ribbing types observed in *Polyptychoceras*. Each rib is composed of smooth [sm] and striation parts [st]. (A) Simple ribs and double ribs, (B) serrate ribs, and (C) multiple ribs.

Polyptychoceras (Subptychoceras)の標徴としている.後方 斜面は幅が狭くやや高角に切立つ,峰と峰の間には,通 常,浅い溝が発達する.前方斜面はやや幅が広く緩傾斜 である.後方斜面と峰部は平滑な表面を持つ.近接する 峰と峰の間に条線は認められない.一方,前方斜面とそ れに続く谷部には条線が認められ、時には縮緬皺構造も 発達する場合がある.すなわち,複合肋においては,後 方斜面と連続する峰部の長い区間に平滑部が現れ、それ に続く前方斜面の一定区間に条線部が現れている. 単一 の複合肋における隣接する峰の数は通常2~5である.連 続する複合肋の間で峰数はほぼ一定している.また,峰 の数の増加に伴って複合肋同士の間隔も広くなる傾向が ある.一般に複合肋は第3シャフト以降のシャフト後半 部に現われることが多い.また、本研究で扱った標本の 中でこの肋形態が認められるのは, Polyptychoceras (S.) yubarenseだけである (図1C~F).

# 二重肋(double rib)

複合肋の一形態で近接した2つの丸い峰を持つものを 特に二重肋と呼ぶ場合がある(図3A,図1D,E).前方斜 面は後方斜面よりわずかに傾斜が緩く弱い前後非対称性 を示す.また,近接した峰の間に溝がほとんど発達せず, 結果として平坦な頂部を形成する場合があるが(図1C), これも二重肋の一形態と認識した.二重肋は単肋と交互 に現れる場合がある.

# 強肋 (flared rib)

高い峰を持ち,後方・前方斜面ともに高角に切立つ肋 である.弱い前後非対称性を示し,整然と並ぶ単肋を区 切るように周期性をもって現われたり(図1A),シャフ トの開始部付近に単独で現われることがある.本論と直 接関係しないので詳しい記載は差し控える.Okamoto and Shibata (1997); Figure 4を参照.

# 二重襟肋(double collar rib)

隣接した二つの高い峰とその間に深い溝を有する肋で, 顕著な肋傾斜を示し殻の肥厚を伴う.第2シャフトの中 程~後半に定期的に現われる肋形態で(図1A, Cおよび E),先に述べた二重肋とは異なるものである. *Poyptychoceras*属を特徴づける普遍的な形質の一つである が,この肋形態も本論と直接関係しないので詳しい記載 は差し控える.また,Okamoto and Shibata (1997); Figure 4を参照.

# 理論的な殻装飾の再現

# 条線部と平滑部の持つ意味

本研究で扱った2種のPolyptychocerasにおいて殻口が 完全に保存された標本を観察すると、多くの個体は鋸歯 状肋が並ぶ部位に殻口がある(つまりそこで死亡してい る)ことがわかる(表1).これは、鋸歯状肋を作ってい

表1. 殻口の位置とその時の肋の型の集計結果. Table 1. Location of the peristome in all the full-aperture specimens.

	平滑部 (Smooth part)	条線部 (Striation part)	Total
単肋 (Simple rib)	1	8	9
鋸歯状肋 (Serrate rib)	3	40	43
複合肋 (Multiple ribs)	1	3	4
Total	5	51	56

る期間が、単肋や複合肋を作っている期間よりも長いた めと考えられ、類似の現象は近縁種 *Polyptychoceras* (*P.*) *pseudogaultinum*においても報告されている (Okamoto and Shibata, 1997).

また,ひとつの肋の中でどの部位に殻口があるかを調べると,肋の型を問わず,ほとんどすべての個体でそれ は条線部にある.筆者らが観察した条線部は,Bucher *et al.* (1996)のいうメガストリア (megastria)に相当する ものであろう.少なくとも鋸歯状肋や複合肋の間に現れ る幅の広い条線部はその特徴がよく一致する.彼らは, 中生代のアンモナイトにおいてこの構造が普遍的に見ら れ,殻成長の一時的な停滞を示すことを詳細な標本観察 に基づいて明らかにした.

Bucher et al. (1996) はまた, 三畳紀アンモナイト Parafrechites meekiにおいて, 一本一本の肋と対応してそ の峰が形成される直前に常にメガストリアが現れること を示している. Polyptychocerasにおいて単肋が連続する 部分は, ほぼこれに対応する装飾様式であると考えてよ いだろう. ただし, 条線部の規模は彼らの言うメガスト リアよりずっと軽微で, また出現する位置に若干の位相 のずれがある.

おそらく Polyptychocerasは、かなり速い速度で肋を含 む平滑部を形成し、時間をかけて条線部を形成したので ある.

#### 軟体部の断続前進仮説

岡本(1999)は、Polyptychocerasの殻が形づくられて いく過程を表現するために、「軟体部前進モデル」を提案 した(ただしこのモデルの基本的な考え方は大嶧ほか (1997)によってすでに提じられている).このモデルで は、長さと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表現する.軟体 部の挙動にはさらに三つのパラメータを使い、前進率 (y)、基準化曲率(C)、基準化捩率(T)、で表わす.最 近、東浦・岡本(2012)はこのモデルついてやや詳しく 言及しているが、その特長の一つとして殻の拡がりの程 度を軟体長(β)と軟体部の前進率(y)に分解して表わ している点を指摘している.この分解は,殻の伸長には 軟体部自身の増大による要因と軟体部の前進による要因 の双方が関与していることを含意しているのである.

本研究では軟体部が拡大しながら前進するという考え 方をさらに一歩進め、二つの要因が殻口においてそれぞ れ別々の"物"を作るという前提に立つ.すなわち、軟 体部は普段その持続的な拡大によって条線部をつくり、 断続的に起きる速やかな前進によって肋を含む平滑部を つくると考えるのである.これを軟体部の断続前進仮説 と呼ぶことにする(図4).

いま, 殻口部の半径 R, 長さ $\beta R$ の軟体部を考える(図 4A). 図ではこの軟体部の上半分の断面を模式的に四辺 形で表わしているが, 定義から分かるように上辺と左辺 の形には特段の意味はなく, 外側にある殻の形状に応じ て自由に変形できるものとする. この軟体部の半径と長 さが等成長をして, ある時間後に $\alpha$ 倍に増大したとする と, 長さの増加分( $\alpha$ -1) $\beta R$ が条線を作った部分に相当 することが分かる(図4B). そして, 軟体部前進モデル



図4. 軟体部の断続前進を模式的に表わした図. このモデルでは, 軟体部が前進することで平滑部 [sm]を形成し,拡大すること で条線部 [st]を形成すると考えるので,二つの部分の構成比は y-1:1になる.また平滑部の幅をkR'で表わすとすると,対応 する条線部の幅はλ=kR'/(y-1)で与えられる.

Fig. 4. Schematic diagram showing a hypothetical soft-part advancing intermittently. In this model, smooth and striated parts of ornamentation are respectively formed by advance and expand of the soft-part, and the ratio in length of the two parts will be  $\gamma - 1:1$ . So, a single rib having kR' of its smooth part in length will appear after the striation part having  $\lambda = kR'/(\gamma - 1)$  in length.

では同じ時の殻口の前進量を $(\alpha-1)\beta y R$ で与えるから, これから $(\alpha-1)\beta R$ を減じた量 $(\alpha-1)\beta(y-1)R$ が軟体尾 部の移動量を表わし,同時にこの分量が肋を作った部分 (平滑部)に相当することになる(図4C).整理すると,

# $(\alpha - 1)\beta R: (\alpha - 1)\beta(\gamma - 1)R = 1: \gamma - 1$ = 条線部: 平滑部

となる.

いま,一本の肋における平滑部の幅をその時の管の半 径 R'を基準に kR'と表わすとすれば,これを作る間に必 要とする条線部の幅  $\lambda$  は,

$$\lambda: kR' = 1: \gamma - 1$$

すなわち,

# $\lambda = kR'/(\gamma - 1)$

となる(図4D). これは,前進率 y が与えられれば条線 部と平滑部の幅の分配比が決まり,さらに k が与えられ れば条線部の幅が具体的に求まることを意味する.ここ で平滑部の幅 k の値は実際の標本を計測することで見積 もれるから,例えば,上の関係を用いて図2に示した *Polyptychoceras*の理論形態に理論上の装飾を施すことが 可能となる.

#### 装飾の形態空間

形態に関する理論モデルを立てた時,そこに導入した 主なパラメータが理論形態にどのように影響を与えてい るか形態空間(Raup, 1966; Savazzi, 1999)を作って確か めることがある.軟体部の断続前進仮説が構築する理論 的な装飾の形態空間を考えてみよう(図5).形態空間の 軸となる主なパラメータとしては,新たに導入した平滑 部の幅(k)の他に,軟体長( $\beta$ )と前進率(y)を選ん だ.基本形とした殻のパラメータはk=0.4,  $\beta=12$ ,お よびy=2.0である.殻の外形を規定するためには,この 他に基準化曲率(C)と基準化捩率(T)を必要とする が,それぞれ,一定値C=0.3, T=0を与えた.実際の Polyptychocerasがこのような巻きを示すことはないが,殻



- 図5. 断続前進仮説が形づくる殻装飾の形態空間. β, yおよびkを変化させた時に形づくられる理論的な装飾のプロファイル. βの変化は, 殻の拡大率に影響を与えるだけで,装飾には影響を与えない. yの変化は装飾に大きな影響を与え平滑部(肋)と条線部の割合を決める. また, kの変化は肋の幅や発生頻度を変えるが,平滑部と条線部の割合には影響を与えない.
- Fig. 5. Morphospace showing various ornamentation patterns produced theoretically by the intermittent advance hypothesis of soft-part with changing  $\beta$ ,  $\gamma$  and k, respectively. The soft-part length  $\beta$  does not influence the shell ornamentation, while it can change the enlarging rate of shell aperture. The creep rate  $\gamma$  determines the ratio between smooth (ribbing) and striation parts. And k changes both the width and frequency of rib with maintaining the ratio between smooth and striation parts.

の拡大率がパラメータによってどのように変化するかを 分かり易く示すために,敢えて殻に緩い曲率を持たせ巻 くように設定している.また,理論装飾において,平滑 部は肋の峰として表現し,条線部は峰と峰の間にやや暗 い細線を描いて表現している.

まず,基本形からβを変化させてみると,殻の拡大率 だけが変化して殻装飾には全く影響を与えていないこと がわかる.これは,先に導いた殻装飾の関係式がβを含 んでいないから当然ではあるが,このモデルにおいて装 飾は軟体部の細長さとは無関係である.

次にyを増加させてみると、螺環の拡大率が減少する に伴って肋の密度が増していくことが分かる.このパラ メータは軟体部が前進する程度を表わすから、高いyを 達成するためには一定時間により多くの肋(平滑部)を 作って軟体部を前に進めることが必要になるのである. このとき、積算された平滑部の長さは、理論上、気房部 の全長にも一致する.一方で、高いyのもとでも軟体部 自身の成長量は変わらない.その結果、殻の拡大率は小 さくなるのである.

最後にkを変化させてみよう.kを増加させれば肋の 幅が拡がるとともに肋の数が減り,減少させれば幅が狭 まると同時に数が増える.本来kは肋(平滑部)の相対 幅を意味するから,幅の増減は当然であるが,kと肋の 数の積はkには依らず一定に保たれている.つまり,トー タルでみたとき $\beta$ もkも装飾に関してあまり本質的なパ ラメータとは言えない.平滑部と条線部の占める割合は  $\beta$ にもkにも依らず $\gamma$ だけに依存するのである.

# Polyptychocerasの理論的な殻装飾

平滑部(肋)の相対幅kは実際の標本から計測することができる.単肋,鋸歯状肋,および複合肋(この場合は平滑部の幅を複合する峰の数で除する)から見積もったkの値は凡そ一定していてk=0.3程度である.そこでk=0.3と仮定して図2に示した"Polyptychoceras"に理論上の装飾を施してみた(図6A).

なお、図6に示した理論装飾には、一点、肋の後方斜 面の勾配に関して姑息的なルールを加えている. 鋸歯状 肋など前後非対称な肋形態が作られることは前述の理論 だけからは説明できない. そこで、肋の後方斜面の勾配 を直前までに作られていた条線部の長さに応じて変化さ せ、長い条線部を経た後方斜面ほど急な勾配を持つよう にした. これは、実際の標本観察から経験的に導いた規 則性に基づく操作である.

### 再現結果の評価とモデルの改良

#### 再現結果の評価

やや繰り返しになるが,図6Aの原型である図2の理論 形態を作るに当たって,どの部位にどのような装飾を施 すかといった情報は一切入っていない.ただ,姿勢が倒 立したら180°のターンを行うことと、その時の姿勢に応 じて軟体部前進率yを変更する(姿勢が上向き40°より大 きければy=1.5, それ以下ならy=4.5)という単純なルー ルの下で作られた殻の外形である.なお,yの値は関係 式 $\ln(E) = 1/\beta y$ に軟体長(ここでは一定値 $\beta = 12$ を仮定) とそれぞれの部位における殻の拡大率 (Okamoto, 1988 の成長管モデルにおけるE)を代入して見積もっている (岡本, 1999). 一方, 軟体部の断続前進仮説においては, 装飾に関して平滑部や条線部といった微視的な情報だけ に基づいてモデル化を行った.したがって,図6Aに示さ れている装飾は、軟体部の断続前進仮説が"予測"して いる Polyptychocerasの理論的な装飾パターンと見做すこ とができ、これと実際の標本の装飾パターンとを比較す ることは、このモデルの妥当性を検証することに他なら ない(純粋な意味で、このモデルが予測しているのは殻 の拡大率と装飾との関係であるが、図2は実際の標本の 殻の拡大率を独立に見積もって形態を再現しているので, これに理論的な装飾を施すことによって実標本の装飾を 間接的に予測していると見做し得る).

そこで、この理論装飾を実際の標本 Polyptychoceras (P.) haradanumの装飾パターンと比較してみる.この種では 第4シャフトの前半部と第5シャフトのそれぞれに粗い 鋸歯状肋が発達するのが一般的であるが、この個体発生 変化の特徴は理論的な殻装飾によってよく再現されてい るといえよう (図6A).

#### 怠けた伝令の効果

軟体部の断続前進仮説では, P. (P.) haradanumの成長 を通じた装飾変化を説明できただけで,より顕著な装飾 変化を示す種, Polyptychoceras (S.) yubarenseを十分に説 明できない.特に困難なのは複合肋の存在で,このモデ ルが構成する形態空間(図5)を見渡しても複合肋に相 当する肋形態を作りようがないことが分かる.

装飾の微視的パターンを素直に読む限り,複合肋は比較的長い条線部に続いて連続した平滑部(肋)が続けざまに現われることによって形成されている.そこで、複合肋を説明するために仮設したのが以下に述べる「怠けた伝令の効果」である.ここでは、やや擬人的な例えになるが、肋を作れという命令を出す"発令者"と、実際に肋を作る"施工者"との間を有限速度で往き来する"伝令"の存在を仮定する.発令者は、軟体部前進率yの値に応じて必要な肋の発生頻度を計算し、それに応じた発令間隔 $\lambda$ で発した命令を伝令に託す.施工者は普段はゆっくりしたペースで条線部を作っているが伝令から命令を受けたときには速やかに肋を作る.ただし、発令者と施工者を仲介する伝令は、二者の間を往復するのに不応期  $\phi$ だけの時間を要するものとする.この系において、伝令の速度が十分に速ければ ( $\phi \leq \lambda$ )、多少の位相差はあっ



図6. 理論的に再現された Polyptychoceras の殻装飾. 図2に示した巻きの理論形態をベースに,その時の y の値に基づいて条線部と平滑部(肋) を描き分けたもの. 図下部のチャートに示したように,成長を通じて $\phi$ の値を適当に増加させることにより,実際の個体にきわめて類似し た殻装飾のパターンを再現することができる. (A)  $\phi$ を一定値 ( $\phi$ =0.02) に設定したもので, 複合肋が発達しない Polyptychoceras (P.) haradanumを再現したもの. (B)  $\phi$ を ( $\phi$ =0.02~0.17) に増加するよう設定したもので, Polyptychoceras (S.) yubarenseの中で肋の複合の 程度が弱い個体を再現したもの. (C)  $\phi$ を一定値 ( $\phi$ =0.02~0.30) に増加するよう設定したもので, Polyptychoceras (S.) yubarenseの中で 顕著な肋の複合を示す個体を再現したもの. ただし,シミュレーションを通じて肋の幅kは一定値 (k=0.3) に設定した. 肋の複合は,  $\phi$  が $\lambda$ を上回った時にだけ生じる.

Fig. 6. Theoretically reconstructed shell ornamentations of *Polyptychoceras*. Based on the basic shell coiling shown in Fig. 1, the striation and ribbing parts are distinctly expressed according to the corresponding  $\gamma$  value. (A), *Polyptychoceras* (P.) *haradanum*; (B) and (C), *Polyptychoceras* (S.) *yubarense* showing modest and conspicuous rib multiplication, respectively. The standard ribbing interval  $\lambda$  in the chart on the bottom was calculated from  $\gamma$  value with assuming a constant value k = 0.3. The hypothesized ontogenetic changes as to the refractory period  $\phi$  are also shown in the chart on the bottom. The multiple ribs appear when the  $\lambda$  is lower than  $\phi$ .

ても、命令は発令されたのと同じパターンで施工者に届 く (図7左).しかし、伝令が怠けて往き来に時間がか かってしまうと ( $\phi > \lambda$ )、発令されたとき伝令はまだそこ にいない.ために、伝令が戻った時には複数の命令が発 令者のもとに溜まっている場合が起こり得る.そうなる と次に伝令はこれら複数の命令を同時に施工者に伝える ことになり,結果,受け取った施工者は,通常より長い 休みの後,複数の肋を連続して作ることになる(図7右).

#### 複合肋の形態空間

怠けた伝令の効果を考えに入れる際に新たに導入した パラメータは不応期 φ である. そこで, φ と前進率 y を



図7. 複合肋の形成を説明するために導入された「怠けた伝令の効果」を表す模式的な図. 一定間隔λ(=発令間隔)で命令を出す発令者と, それを実行する施工者の間に,有限時間φ(=不応期)で往き来する伝令の存在を仮定することで,λ<φの時,比較的長い条線部とそれに 続く連続的な肋形成を説明している.

Fig. 7. Schematic diagram showing the "lazy messenger effect" which explains formation of the multiple ribs. In this system, a messenger goes back and forth by a period  $\phi$  (refractory period) between an instructor and an executer is hypothesized. The instructor makes a command with an interval  $\lambda$ , and the executer forms ribs according to the command. When the  $\phi$  is longer than the  $\lambda$ , ribs are multiply formed after a relatively long idling interval.

様々に変化させた時に形成される装飾パターンの形態空間を図8に示した.なお,その他の条件は図5に揃えている.図8上方範囲外の $\phi=0$ の時の形態系列が図5におけるy軸上の系列に一致する.また,k一定の条件下では発令間隔 $\lambda$ はyに対して一対一対に対応するので,図の下端にこの値を同時に示している.

怠けた伝令の効果を考慮に入れると様々な複合肋の形 態を作りだすことができる.最も効果が顕著に表れるの はyも $\phi$ も大きい時である.逆に、 $\phi$ が小さくてyから計 算された $\lambda$ 値を下回るときには、肋の複合は生じない.こ のことは、作られる肋が密な時ほど装飾は $\phi$ の変化に敏 感に反応し複合肋化を生じやすい一方、肋がまばらな時 (鋸歯状肋が作られる時)には肋の複合は生じにくいこと を予想する.さらに、単肋と二重肋との間で一定割合の 互生パターン(例えば、y = 4.0,  $\phi = 0.2$ など)が現われ ること、隣接する複合肋の峰の数に1を越える差が存在 しないことを示唆している.これらの特徴は、実際に標 本で観察される複合肋の多様性と調和的で興味深い.

#### Polyptychoceras (S.) yubarense の再現結果

最後に P. (S.) yubarenseの装飾パターンを個体発生を 通じて再現することを目指す. ベースにした殻の外形は, 同様に, 図2の "Polyptychoceras"である. 結果的にいう と, このアンモナイトの装飾を十分満足に再現するため には,  $\phi$ 値の個体発生変化に関して標本から得た情報を 踏まえてやや恣意的な操作を行わなければならかった.

標本から $\phi$ 値が具体的に見積もれるのは,複合肋が現われるステージに限られる.実際の標本では,第3シャフトの後半部では徐々に複合肋化が進んでいく様子が観察できるが,第4シャフトの後半部では複合肋の峰の数に顕著な変化が見られない場合が多い.そのため, $\phi$ 値については第3シャフト付近では増加関数に,第4シャフト付近ではほぼ一定値になるような関数が要求される. 一方,複合肋が現われないステージにおいては, $\phi$ は $\lambda$ を下回っている限りどのような設定も可能である。

実際の P. (S.) yubarense で観察される複合肋には大き な個体変異が存在する. それらのうち複合肋化の程度が 弱く二重肋を主体とする個体を近似した例を図6Bに,著 しい複合肋を持つ個体を近似した例を図6Cにそれぞれ示 した. また,同時に入力した  $\phi$  値の個体発生変化を図6 の下段に示している.

#### 考察

### 複合肋の再現結果の評価

図6B, Cに示された Polyptychoceras (S.) yubarenseの理 論形態は,実際の標本に見られる装飾変化のいくつかの 特徴を合理的に説明している.

第一に,実標本において,複合肋はシャフトの後半部 の肋卓越相にしか出現せず,シャフトの前半部に現われ



図8. 怠けた伝令の効果が形づくる殻装飾の形態空間. 前進率 $\gamma$ と不応期 $\phi$ を様々に変化させた時に形づくられる理論的な装飾のプロファイル. ただしk=0.4と仮定して $\lambda$ は $\gamma$ から計算した. 肋の複合は $\lambda < \phi$ の時に生じ, この時, 連続する峰の数の平均は $\phi/\lambda$ で与えられる. Fig. 8. Morphospace showing various ornamentation patterns modified by the lazy messenger effect.

る鋸歯状肋を主体とするような条線卓越相にはほとんど 現われない.前にも述べたように、複合肋化が生じるか どうかは、理論的には発令間隔 $\lambda$ と不応期 $\phi$ の大小で決 まる. Polyptychoceras類の場合 $\gamma$ が個体発生を通じて激し く変動するので、それに伴って $\lambda$ の値が増減を繰り返す. 実標本から計算される発令間隔は肋卓越相で( $\lambda$ =0.09) 程度である.この時現われる複合肋中の峰の数は最大で 5であるから、不応期の長さは高々( $\phi$ =0.45)程度と見 積もられる.この程度の $\phi$ の数値では条線卓越相におけ る発令間隔( $\lambda$ =0.6)を上回ることができそうにない.だ から、Polyptychocerasの条線卓越相には種に依らず疎ら な鋸歯状肋が現われるのである.

第二に,実標本において,二重肋に限って単肋と互生 する場合がある.しかし,単肋と三重肋,単肋と四重肋, あるいは二重肋と四重肋が混じり合って肋卓越相を形成 することはほとんどない. これは図8における形態空間 でも示唆されている. 怠けた伝令の効果を考えた時,あ る時点での複合肋の峰の数は, $\phi/\lambda$ の値で決まる. 例え ば, $\phi=0.9$ ,  $\lambda=0.3$ であれば, $\phi/\lambda=3.0$ となるので三重 肋が連続して現われる,また,例えば, $\phi=0.6$ ,  $\lambda=0.4$ であれば, $\phi/\lambda=1.5$ となって,この時は単肋と二重肋が 交互に形成されるのである.単一の肋卓越相の中で $\phi$ や  $\lambda$ の値が激しく変動することは通常考えにくいので,隣 り合う複合肋の峰数のばらつきは,通常,1以内に収ま るのである.

第三に,実標本において,肋卓越相における複合肋化 の程度は成長とともに増加する傾向がある.第3シャフ トの前半以前の殻には肋卓越相が認められるにもかかわ らず,複合肋は認められない.複合肋の出現が認められ るのは最も早い個体でも第3シャフトの後半からで,単 肋と二重肋とが互生するか,二重肋の連続として現われ る.これに対して第4シャフト後半部の肋卓越相では個 体によって様々な峰数の複合肋が発達する.このような 成長を通じての複合肋化の程度の増加は,図から読み取 れるように, φ値に関して成長とともに増加する傾向を 仮定することで説明できる.このようなφ値の増加は個 体の何らかの老化に伴う現象なのかもしれない.しかし, その程度にはかなりの個体差がある.

#### 怠けた伝令の生物学的意味付け

Polyptychocerasの多様な肋形態を統一的に説明しよう という試みは岡田・岡本(1996)に始まる.「怠けた伝令 の効果」の発想は、著者の一人である岡田が、かつて、 修士論文をまとめるにあたって岡本と議論している際に 共同で考えついたものである.本論では,なるべくオリ ジナルの発想に近い形で説明したが、実は、肋が複合す る現象を説明するのに伝令が必ずしも必要というわけで はない.要は施工者が(一連の)肋を作り終えた後に, 何らかの事情で再び仕事を開始できない一定の期間φを 設定することと, その間に発せられた肋形成の命令が破 棄されずに溜まっていくような系が想定できればよい. 当然のことながら指令者や施工者が実在する訳ではなく, 現実には化学物質のやり取りによって同様の機構が具現 されていると考えるのが自然であろう.たとえば、以下 のような系でも「怠けた伝令」と同様の効果は期待でき る.

肋の形成はある化学物質Xによって支配され、Xは軟体部の前進率に見合った量 $1/\lambda$ だけ毎時供給されるとする. 肋はXが1を越えている時に形成され、一つの肋を作る毎にXを1だけ消費するものとする. 肋を作り終えたときにXの量がまだ1を越えていれば引き続き肋を形成できるが、そうでない場合は"不応期"に入る. 不応期は $\phi$ だけ続き、その間はXの量に関わらず肋を形成することができない.

筆者らは、知られている生理現象の中で、上と相同と 思われる機構を見つけることはできなかった.しかし、 肋形成よりも短いタイムスパンの現象に目を転じれば、 不応期の考えは心筋の規則的な伸縮や神経の活動電位が 方向性を持って伝達していく機構を説明する上で重要な 概念である.また、骨格筋における強縮現象は刺激の与 え方によってある器官が連続的にあるいは続けざまに活 性化し得ることを示すもので、複合肋の形成過程で想定 した機構と幾分類似している(不応期や強縮現象につい てはポコック・リチャード(2009)に詳しい).実際、絶 減した古生物の形態がどのような機構で作られていたの かは確かめようもない事柄かも知れない.しかし、「軟体 部の断続前進仮説」や「怠けた伝令の効果」は、 Polyptychocerasに見られる装飾形態の多様性と制約条件 を、少なくとも、生物学的にみてあっても良さそうな機 構で説明していると言えるだろう.

# 結論

種間で、また個体発生を通じて様々に変化する Polyptychocerasの殻装飾を解釈するために、理論モデル に基づいてその形成過程をシミュレートした結果、以下 のことが明らかとなった.

(1) Polyptychocerasに見られる殻装飾は条線部と平滑 部(肋)で構成されていて,相対的な形成速度は前者よ り後者の方が断然大きい.

(2) 軟体部前進モデルで想定した殻形成に関する二つ の要因(軟体部の拡大と前進)が殻装飾においてそれぞ れ条線部と平滑部を形成すると仮定(断続前進仮説)し て理論的な殻装飾を再現した結果, Polyptychoceras (P.) haradanumの殻装飾の特徴を再現することに成功した.

(3) さらに、肋を作った後に再び肋形成に取り掛かる ことが出来ない期間が存在し、その間に作るべき肋を後 でまとめて形成するような系(怠けた伝令の効果)を仮 定すると、複合肋を含む様々な型の殻装飾を発現する Polyptychoceras (S.) yubarenseの特徴を再現できる.

P. (P.) haradanumと P. (S.) yubarense に見られる殻装 飾の多様性は,主として,殻伸長の速度の違いと肋形成 に関する不応期の長さの違いによってもたらされたもの と結論付けられよう.本研究で提案した,軟体部の「断 続前進仮説」と「怠けた伝令の効果」は,少なくともこ れらの種の種間や個体発生を通じて,殻装飾の基本的な 変化を十分な程度に予測し再現するモデルであるといえ る.

そうなると、必然、次の興味はこれらのモデルがどの 範囲のアンモナイトにまで適用できるかということにな るだろう.まず、Polyptychoceras属の中では、ほぼ問題 なく適用できる可能性がある.例えば、Polyptychoceras (P.) pseudogaultinumに観察される殻装飾の"有律相 (rhythmic phase)"と"皺相 (wrinkly phase)"は (Okamoto and Shibata, 1997)、本論の肋卓越相と条線卓越相に対応 するもので、出現部位、形状ともに相似的である.

Polyptychocerasに近縁の属を見渡すと、目立った装飾 変化を示す種がほとんどない.いくつかの種(例えば Scalarites scalalis, Rhyoptychoceras mikasaense, Eubostrychoceras japonicumなど)の殻装飾には、保存の よい場合、やはり条線部と平滑部が認められることから、 この辺りまではモデルを適用できる可能性はある.しか しこれらの種は成長に伴う殻装飾の変化に乏しく、また 殻伸長速度の変化も知られていないので、たとえモデル が適用できても説得力には乏しいであろう.

さらに、広い範囲にまで目を転じると、一見、モデル の反例となりそうなアンモナイトが容易に思い浮かぶ. 例えば殻成長を通じて肋(平滑部)を欠き条線のみで殻 が覆われる Tetragonitesがそれである.軟体部の断続前進 モデルでは平滑部の長さの積算が気房の長さに相当する ので,平滑部が認められないということは気房部が無い ことを予想してしまうが,Tetragonitesにも明らかに標準 的な長さの気房が存在するのである.とはいえ,Bucher et al. (1996)が認識したメガストリアはアンモナイト類 の殻に普遍的に認められる構造で,それが成長の一時的 な停滞を示すことは確かであろう.であるなら,殻伸長 の速度は殻装飾を決める要因になり得ることもまた確か らしい.本研究で提案したモデルが,Polyptychocerasの 殻装飾を説明するためのモデルにとどまるのか,より普 遍的にアンモナイトの殻装飾を説明できるよう修正が可 能なのかは今後の課題である.

### 文献

- Bucher, H., Landman, N. H., Klofak, S. N. and Guex, J., 1996. Mode and rate of growth in ammonoids. *In* Landman, N. H., Tanabe, K. and Davis, R. A., *eds.*, *Ammonoid Paleobiology*, 408–461. Plenum Press, New York.
- 東浦幸平・岡本 隆, 2012. 異常巻きアンモナイトの着底時にお ける生息姿勢の復元法: *Eubostrychoceras muramotoi* Matsumoto を例にして. 化石, (92), 19–30.
- Jimbo, K., 1894. Beiträge zur Kenntniss der Fauna Kreideformation von Hokkaido. *Paläontologische Abhandlungen*, 6, 149–194, pls. 1–9.
- Matsumoto, T., 1967. Evolution of the Nostoceratidae (Cretaceous heteromorph ammonoids). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series D, Geology*, **18**, 331–347.
- Matsumoto, T. and Nihongi, M., 1979. An interesting mode of occurrence of *Polyptychoceras* (Cretaceous heteromorph ammonite). *Proceedings of the Japan Academy, Series B*, 55, 115–119.

大嶧教子・岡田基央・岡本 隆, 1997. 後期白亜紀異常巻きアン

モナイト, Polyptychocerasの理論形態学的研究.日本古生物学会 1997年年会講演予稿集,115.

- 岡田基央・岡本 隆, 1996. ポリプチコセラス類に見られる殻表 面装飾の個体発生変化.日本古生物学会1996年年会講演予稿集, 116.
- Okamoto, T., 1988. Analysis of heteromorph ammonoids by differential geometry. *Palaeontology*, **31**, 35-52.
- 岡本 隆, 1999. 理論形態学の方法. 棚部一成・森 啓, 古生物の科学, 第2巻, 古生物の形態と解析, 140–174. 朝倉書店, 東京.
- 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.
- ポコック, ギリアン・リチャード, クリストファー D. [岡野栄之・ 植村慶一監訳], 2009. オックスフォード生理学, 原書3版. 706p., 丸善出版, 東京.
- Raup, D. M., 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *Journal of Paleontology*, 40, 1178–1190.
- Savazzi, E., 1999. Introduction to functional morphology. In Savazzi, E., ed., Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton, 3–13. John Wiley & Sons, Chichester.
- Seilacher, A., 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions -Morphologie. Lethaia, 3, 393–396.
- Shimizu, S., 1935. The Upper Cretaceous cephalopods of Japan, Part 1. Journal of the Shanghai Science Institute, Section II, 2, 159–226.
- Ward, P. D., 1976. Upper Cretaceous ammonites (Santonian-Campanian) from Orcas Island, Washington. *Journal of Paleontology*, 50, 454–461.
- Yabe, H., 1927. Cretaceous stratigraphy of Japanese Islands. Science Reports of the Tohoku Imperial University, Second Series (Geology), 11, 27–100, pls. 3–9.
- Yokoyama, M., 1890. Versteinerung aus der japanischen Kreide. Palaeontographica, **36**, 159–202, pls. 18–25.

(2012年10月24日受付, 2013年3月20日受理)

