

ふおっしる

アンモナイト学

早川 浩司

クレイド古生物学研究所

On the ammonites

Hiroshi Hayakawa

Kreide Institute of Paleontology, H-1-1, Karamatsu-midori-machi 334, Mikasa City, Hokkaido 068-2132 (kreide@mail.goo.ne.jp)

アンモナイトや三葉虫は子供から大人まで最も良く知られた化石である。アンモナイトは古生代シルル紀末に出現して、中生代白亜紀末に絶滅するまでに、約3億5千万年あまりの間、それは地球の歴史45億年のうちの約7.8%もの長い期間を生き抜いた古生物の化石である。アンモナイトが頭足類であることは多くの化石記録からほぼ間違いないが、どのような生き物が作った殻なのかはよく分かっていない。アンモナイト研究そのものは約200年ちかい歴史があり、殻構造や進化についてはもっともよく分かっている化石生物の一つのグループでもあるが、肝心のその殻を形成した生き物についてはほとんど分かっていないと言っても良い。

アンモナイトは非常に多様な殻形態を持つこと、美しい縫合線を持つことで、研究者を魅了し、彼等をその解明に掻き立てた。一方で、世界中の中生代の地層から豊富に産出し、形の多様性だけではなく、様々な色を呈することから、化石愛好家をも夢中にさせている。

いわゆるアンモナイトはかつて、ゴニアタイト、セラタイト、アンモナイトという3つのグループに分けられていた。最近では個体発生における縫合線の変化に基づき、バクトリテス、アナルセステス、ゴニアタイト、クリメニア、プロレカニテス、セラタイト、アンモノイドの7目に分けられている。それぞれのグループが絶滅を迎えた時に生き残ったひとにぎりの集団から次のグループが派生したと考えられている。その一連の進化は殻構造の複雑化として理解されるが、必ずしもすべてが同じ傾向にあるわけではない。特に縫合線はゴニアタイトにも複雑なものが存在し、アンモナイトにも単純なもののが存在する。

異常巻きアンモナイトはその特異な巻き方から、その名前の通り進化末期の異常形質と考えられていた時期もある。しかし、英語名のヘテロモロフ (heteromorph) は「異なる形態」という意味であり、いわゆる普通巻きのアンモナイトとは巻き方が異なっていると言う意味である。異常巻きアンモナイトと呼ばれる仲間は、中生代三疊紀に出現した Spirocerataceae (スピロセラス超科) のグループで、それ以降も細々と続いている系統であるが、多系統である。北海道の白亜系ではノストセラス科の異常巻きアンモナイトがチューロニアンになって爆発的に増加し、北大西洋地域の

アンモナイト群集を代表するグループとなった。

本論では主に北海道のアンモナイトに関する研究を紹介し、残された問題点について筆者の考えを盛り込みながら、今後のアンモナイト研究の課題について述べたい。

構造

アンモナイトは後方から順に内臓、頭部、足があり、内臓の表皮の延長である外套膜によって足以外の身体が包まれている。外套膜から分泌される炭酸カルシウムの殻を持ち、大部分はその中に軟体部が納まる外殻性であるが、一部では殻の一部分が軟体部によって覆われる内殻性と推定されているものもある。その例として異常巻きアンモナイトのプチセラス、普通巻きアンモナイトのゴードリセラスの例があるが、研究者によっては必ずしも意見が一致していない場合もある。また、発生の初期の段階では内殻性であったことも指摘されている (Tanabe, 1989)。

殻は隔壁 (septa) で仕切られた部屋 (気室:chamber) の集まりである気房部 (air chamber, あるいは房錐:phragmocone) と、軟体部の納まる広い空間である住戸部 (living chamber) があり、連室細管 (体管) で繋がれている。連室細管はチョーク質層や有機質の層からなり、内部には血管、神経などがある。連室細管は浸透圧調節器官として働いている。連室細管は隔壁襟で隔壁と繋がる (図1)。

アンモナイトは卵を産み、孵化したときにはすでに約1/3周の殻を持っており、親とそっくりな形である。卵の中で形成された小さな殻はアンモニテラ (ammonitella) と呼ばれ、中心のフットボール状の原殻 (protoconch) あるいは初期室 (initial chamber) とそれを取り巻く1/3巻き～1巻の螺環からなる。原殻では原体管 (prosiphon) が延びて、原殻の壁に付着する (図2)。こうした初期殻の特徴はオウムガイとは異なっている。

アンモニテラとそれに続く殻との間には、最初のくびれ (nepionic constriction) があり、これを境に殻構造が変化する。異常巻きアンモナイトの *Polyptychoceras* では、アンモニテラ以降すなわち孵化直後から異常巻きアンモナイトとしての成長が始まる。

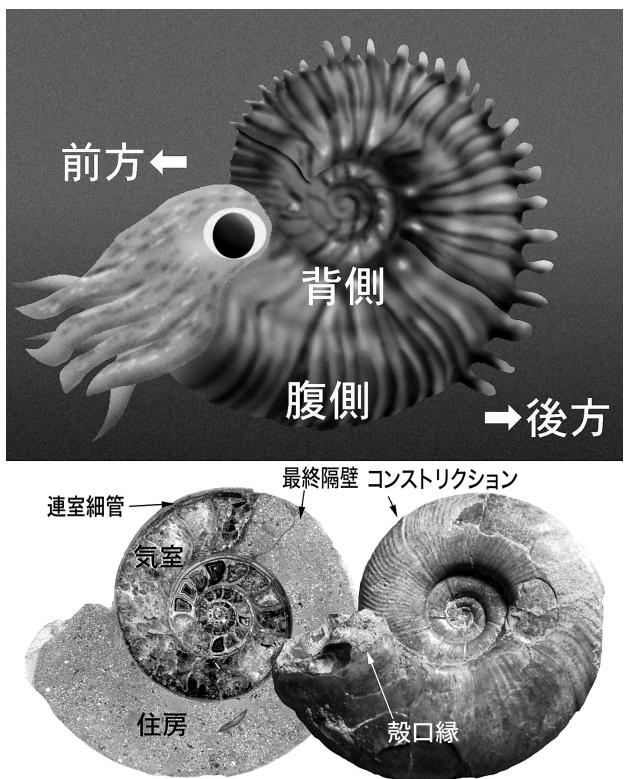
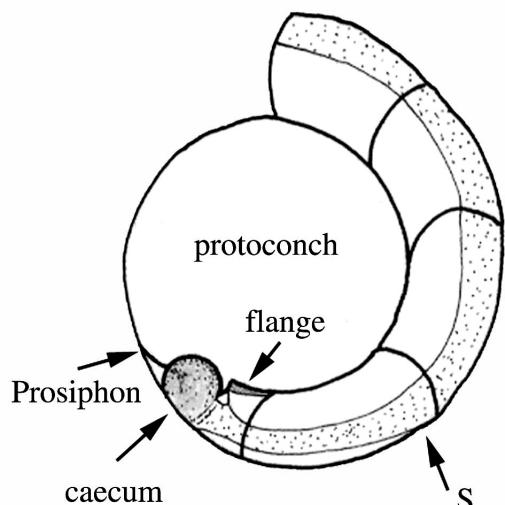


図1. アンモナイトの殻構造概略。

図2. 異常巻きアンモナイト *Polyptychoceras* の初期殻構造。

普通の巻方のアンモナイトでは内側の殻にオーバーラップするように新しい殻が形成される。この時に内側の殻の表面は薄い真珠層で覆われてスムーズにされている。さらに *Gaudryceras* では鋭い肋を一度溶かして滑らかにし、その上を真珠層でコーティングしている。突起列のあるグループでも突起の上を真珠層が覆っているので、殻のはがれ方によっては突起列がキールのように見えることもある。図3は *Sharpeiceras* の腹側中央の突起列がキールのように見える例である (Matsumoto *et al.*, 1999)。*Menuites* は長い

4列の突起があるが、殻をはずすと内側の殻には腹側寄りの2列の突起が無い。この突起がそのままのこっていると、軟体部にとって邪魔なのは明白である。*Menuites*の場合も、突起をはずしてその上を真珠層で覆っているために、本来の位置には緩やかな丘状の突起が見られるだけである。

軟体部

アンモナイトの軟体部についてはほとんど分かっていないと言っても良い。アンモナイトは連室細管があり、隔壁が発達する殻構造からオウムガイとの近縁関係が示唆されてきた。しかし、これまでの研究から、二鰓類であり、4対もしくは5対の触腕が発達し、キチン質の顎器をもつ、とされ、現在のイカやタコ、および絶滅動物のベレムナイトを含む鞘形類に近い系統であるという考えが主流である。

アンモナイトは時代によって（系統あるいはグループによって）差はあるが、同じ時代のものは類似した顎器を持っている。しかし、普通のアンモナイトと異常巻きアンモナイトも類似した顎器を持っているが、顎器が類似しているといえども、同じえさをとっていたとは考え難い。殻形態の多様化はすなわち、生活様式の多様化でもあり、様々な適応戦力をとっていたであろうから、えさの対象も、補食様式もいろいろな形式があったに違いない。これは現生のイカやタコが様々な形態を持ち、擬態を行ったり、発光器官を持ってたりすることからも予想がつく。また、現生の大型のイカの仲間には軟体部にアンモニアを含み、浮力を付けているものもあるので、大型アンモナイトにも浮力調節のためにアンモニアを含んでいたものもあったかも知れない。普通のアンモナイトの殻形態を取り上げても、多くの人が想像するアンモナイトである *Desmoceras*、殻の幅が極端に狭い *Hauericeras*、逆に幅の広い *Anapachydiscus* が全く同じような軟体部を持ち、同じような運動能力を持っていた、あるいは補食戦略をとっていたとは考え難い（図4）。

ニッポンニテス

異常巻きアンモナイトとして有名なニッポンニテスは Yabe (1904)において記載された *Nipponites mirabilis* を模式種としている。この論文ではおそらく巻軸と言う概念がしっかりと理解されていないために、その規則正しい巻きが十分には記載されていなかった。そのために進化末期の異常な巻きの代表のように考えられていた時期もあるが、次々と見つかる同様の標本から次第にある種の規則的な巻きであることが示唆された。Okamoto (1988) は異常巻きアンモナイトの成長方向調節モデルによってニッポンニテスの形態をコンピューター・シミュレーションで表現することに成功し、その成長と巻き方の関係がコンピューターでも再現できることを示した。

Yabe (1904) の最初の記載以来、模式種である *N. mirabilis*



図3. *Sharpeiceras* の ventrolateral tubercle 列を覆うキール状の殻. 外側の螺環が形成される時にオーバーラップされ, スムーズになった突起列の痕跡(矢印). (直径19.6cm)

に加えて, *N. sachalinensis*, *N. buccus*, *N. occidentalis* の4種がこれまでに記載されている (Kawada, 1929; Matsumoto and Muramoto, 1967; Ward, 1977). 一般にニッポニテスは軸に沿って一回転あたり3回の上下のゆれがあるが, 一回転あたり2回のゆれしか無い, 外形が立方体的な巻き方の形態のものが存在する. このタイプは初期殻形態が通常の形態のものとは異なるために, 別系統である可能性もある.

結局, どんな生き物だったのか?

長年の研究によって, 示準化石としての利用価値の高い化石であり, 殻形態についても進化学的にも, 形態学的にも研究例の多いアンモナイト, しかし, その殻を作った軟体部については, 頸器や歯舌 (Lehmann, 1967; Doguzhaeva and Mutvei, 1992; Tanabe and Mapes, 1995), 筋肉や外套膜の付着痕 (Doguzhaeva and Mutvei, 1991), 連室細管内部の組織化石 (Tanabe *et al.*, 2000) 以外にはまだ良く分かっていないのが現状である.

歯舌の数に注目すると, オウムガイ類では横一列が9本で, アンモナイト類と鞘形類では7本である (Lehmann, 1967). この点でもアンモナイトはオウムガイよりも鞘形類に近い存在であると言える.

一般に頭足類は性的二型が顕著である. オウムガイでは若干オスの方が大きいが, 現生のイカやタコではメスの方

が大きく, アンモナイトではメスの方が大きいと考えられている例が多い. オウムガイは墨袋をもたないが, ジュラ紀のアンモナイトにはインクサックを持っていたであろう痕跡のある標本が見つかっている.

今後の課題

多くの学問にあるように, ある種の世界的な常識は西欧にリードされている. アンモナイトを取り巻く多くの問題, 例えば進化, 生息場所, 分類, 化石層序などはこれまで常にヨーロッパ+アメリカの研究者によってリードされてきたが, 松本達郎博士の一連の北大太平洋地域のアンモナイト研究は常に問題を提起し, 北海道のアンモナイトの重要性をアピールしてきた. 日本の白亜紀アンモナイトは Toshimitsu and Hirano (2000) によると49科, 790種に及ぶとされている.

軟体部を探す調査は, その成果をあげる確率は未知数であり, 何年かければ論文が書けるかは全く予想がつかない. そんなこともあってあえて研究テーマとして選ぶ研究者はいない. まして, 計画の決まった研究では化石層序や形態解析等の方が優先されて, 今後もこの分野の研究が進むであろう. 化石の研究には, 多くの経験に裏付けされたフィールドでの偶然が, 歴史的な発見を産むこともあるだろう. Grassino and Donovan (2000) はイタリアのジュラ紀の地

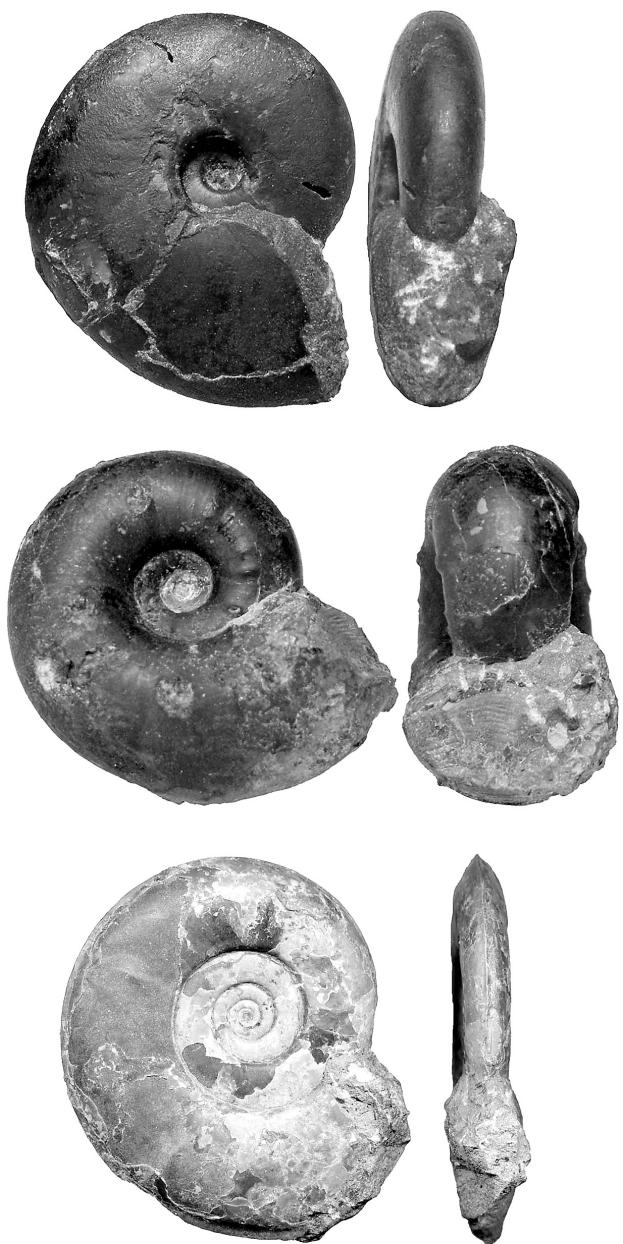


図4. (上) *Desmoceras ezoanum* (直径 3.7cm), (中) *Anapachydiscus sutneri* (直径 4.5cm), (下) *Hauericeras angustum* (直径 6cm)の螺旋形状と幅の比較。

層において多くのイカの軟体部を記載したが、共産するアンモナイトには全く軟体部が残されていないことに疑問を投げかけている。

まだ分かっていない事例として、しばしば紹介する例がある。例えば、1mクラスの大型アンモナイトの顎器はなぜ発見されていないのか？北海道の上部白亜系では、1m程度のアンモナイトはかけらも含めると決して少なくはない。しかし、そのアンモナイトの顎器は小さく見積もっても20cmは

あると思われるが、そのようなサイズの顎器は、筆者自身がまだ見ていないばかりでなく、報告例も無いはずである。

コスマチセラス科のアンモナイトは詳しく研究され、多くの種が認識されている。これらの種について、厳密な产出層準の決定を行うと、系統の中での位置関係（進化）がより明らかになるであろう。また、厳密な時代論が可能になれば、性的二型の可能性を含めて、各種の関係がより明瞭になってくるはずである。この研究は、北海道のアンモナイトに限らず、アンモナイトの分類学的分野においても大きな成果となるであろう。

北海道のアンモナイトは保存が良いために、多くの形質を評価し、細かく分類することができる。こうして精密な分類と化石層序によって、北海道の白亜系の対比が進められてきた。この保存の良さを利用して、アンモナイトの生物学的側面についても、研究の切り口を変えて、今後多くの発見があるものと期待している。最後に、原稿を査読いただいた2名の方々に感謝いたします。

文献

- Grassino, A. and Donovan, D.T., 2000, A new family of coleoids from the Lower Jurassic of Osteno, Northern Italy. *Paleontology*, **43**, 1019-1038.
- Doguzhaeva, L. A. and Mutvei, H., 1991, Organization of the soft body in *Aconeceras* (Ammonitina), interpreted on the basis of shell morphology and muscle scars. *Palaeontographica*, **A218**, 17-33.
- Doguzhaeva, L. A. and Mutvei, H., 1992, radula of the early Cretaceous ammonite *Aconeceras* (Mollusca: Cephalopoda). *Palaeontographica*, **A223**, 167-177.
- Kawada, M., 1929, On some new species of ammonites from the Naibuchi district, South Saghalien. *Journal of Geological Society of Tokyo, Japan*, **36**, 1-6, pls. 14.
- Lehmann, U., 1967, Ammoniten mit Kieferapparat und Rudula aus Lias-Geschieben. *Paläontologische Zeitschrift*, **41**, 38-45.
- Matsumoto, T. and Muramoto, T., 1967, Two interesting heteromorph ammonite from Hokkaido. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University; Ser. D*, **17**, 361-366, pls. 22-24.
- Matsumoto, T., Hayakawa, H. and Toshimitsu, S., 1999, An ammonite species of *Sharpeiceras* from Madagascar. *Bulletin of the Mikasa City Museum, Natural Science*, (3), 17-21.
- Okamoto, T., 1988, changes in life orientation during the ontogeny of some heteromorph ammonoids. *Palaeontology*, **31**, 281-294.
- Tanabe, K., 1989, Endocochliate embryo model in the Mesozoic ammononitida. *Journal of the History of Biology*, **2**, 183-196.
- Tanabe, K. and Mapes, R., 1995, Jaws and radula of the Carboniferous ammonoid *Cravenoceras*. *Journal of Paleontology*, **64**, 703-707.
- Toshimitsu, S. and Hirano, H., 2000, Database of the Cretaceous ammonoids in Japan ? stratigraphic distribution and bibliography-. *Bulletin of the Geological Survey, Japan*, **51**, 559-613.
- Ward, P. D., 1977: First occurrence, systematics and functional morphology of *Nipponites* (Cretaceous Lytoceratina) from the Americas. *Journal of Paleontology*, **51**, 2, 367-372.
- Yabe, H., 1904: Cretaceous cephalopoda from the Hokkaido. Part 2. *Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan*, **20**, 1-45, pls. 1-6.