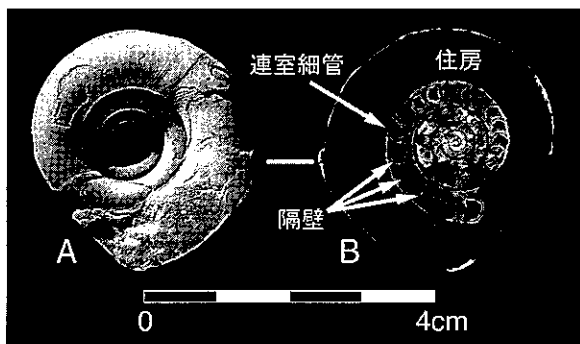


アンモナイトに記録された太古の古環境を読む

守屋 和佳¹⁾

1. はじめに

アンモナイト類はおよそ4億2千万年前のシルル紀後期に地球上に出現したと考えられており(棚部, 1998), その進化史の中でデボン紀末, ペルム紀末, 三畳紀末などの大量絶滅を経て, 白亜紀末に地球上から完全に姿を消した(House, 1988). アンモナイト類はこの約3億5千万年間のなかで, その多様性変動と海水準変動が調和的であるなど, 地球史を通じたイベントと密接に関連した進化史を有することから, 古環境変動とそれに呼応する生物多様性変動を知る上でも重要な生物の一つである. ところが, アンモナイトを用いた古環境学に関連する研究や, アンモナイトからわかる古環境を利用した研究は, 必ずしも盛んに行われてきたとは言いがたいのが現状であろう. これにはアンモナイトとはどのような生物なのか, 古環境解析にアンモナイトを用いることの利点, 欠点は何か, ということなどが広く知られていないことが要因の一つと考えられる. そこで本論では, アンモナイトの生物学的側面に触れた後に, これらの利点や欠点を挙げ, 特に酸素同位体比に着目して殻体に記録された環境因子(古水温)を利用したアンモナイト類の古生態などに関する研究例を紹介する. これまでアンモナイト類の古生態は殻形態や化石産状, 現生生物との比較などから憶測されてきたが, 筆者らは殻体に記録された古水温を利用してその生活様式や生息場所を定量的に評価, 再検討することによりこれまでとは異なる結論を得ている. さらに, その新たな視点と過去の研究とを比較してアンモナイト類の進化史についても言及した.



第1図 北海道北西部小平地域の白亜系サントニアン階から産出した *Gaudryceras tenuiliratum*. 外形 (A) と正中断面 (B). 隔室内には続成により方解石が晶出している.

2. アンモナイトという“生き物”

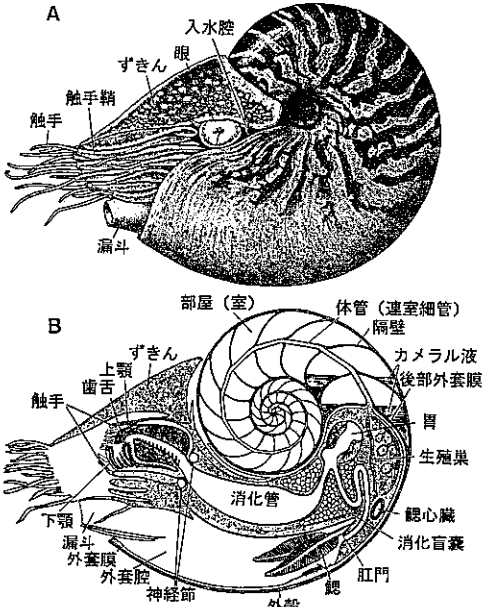
2.1 分類学的位置

アンモナイト類は一般に螺旋状に巻いた殻を持っており, 殻の外形は腹足類(巻き貝)とよく似ているが, 分類学的には軟体動物門(Mollusca)頭足綱(Cephalopoda)に属する. 現生生物ではオウムガイ類, イカ・タコ類などが頭足綱に含まれる. 化石として産出するアンモナイト類はほとんどの場合その殻体のみしか残されていないことから, 現生生物との類縁関係は主にその殻形態に基づいて類推されてきた(第1図).

隔壁と呼ばれる壁により仕切られた多数の部屋(隔室)を持つこと, 住房と呼ばれる軟体部の入る大きな部屋を持つこと, 並びに両者を結ぶ連室細管と呼ばれる管を持つことなど形態がよく似ていることから, 従来アンモナイト類はオウムガイ類に近

1) 横須賀市立博物館, 東京大学大学院理学系研究科:
〒113-0033 東京都文京区本郷7-3-1

キーワード: アンモナイト, 古生態, 古環境, 酸素同位体比



第2図 現生オウムガイ類の体制。外形(A)と正中断面(B) (棚部, 1998)。

縁であると考えられてきた(第2図)。ところが、近年の研究では例外的によく保存された化石を用いて、歯舌と呼ばれる軟体部の器官や初期殻の形状など、より系統的に安定であると考えられる形質を用いた系統解析が行われ、アンモナイト類はイカやタコに近縁な仲間であることが明らかになってきた(棚部, 1998)。また、平面螺旋状に巻くもの以外にも、直線状のものや立体螺旋状のものも知られている。

2.2 成長様式

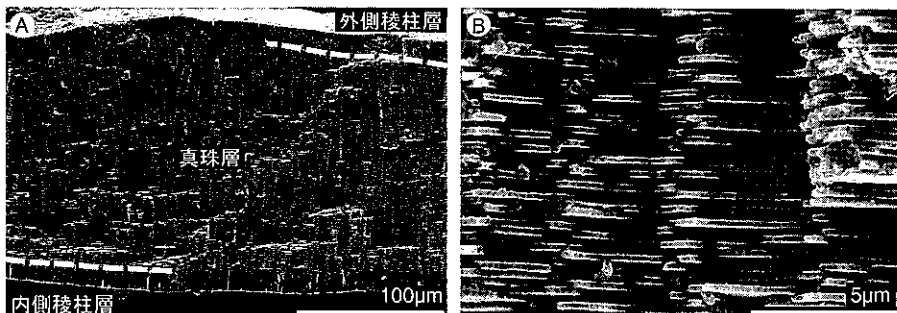
頭足類は他の軟体動物と異なり、幼生段階を経ずに発生が進行し、親と同じ形態でふ化する(これを直達発生という)。ふ化直後の個体は、いわば親

のミニチュア版ということが出来る。ふ化直後のアンモナイト類の殻の大きさは、直径およそ1mm程度と非常に小さい。一方、最大サイズは種類によって様々で、これまで知られている最大のものでは直径約200cmに達する。北海道に分布する白亜系からは、直径120cmに達する個体の産出例も報告されているが、一般には直径数cmから30cm以下程度の種が多い。

ふ化後の個体の外殻は、外側稜柱層、真珠層、内側稜柱層の3層からなり(第3図)、隔壁は真珠層からなる。これらの殻はすべてアラレ石からなるが、化石として産出する標本では、溶解-再結晶の結果、方解石に変質していることもある。アンモナイト類は、外殻の先端部分に新しい鉱物結晶をつぎたしながら(この成長様式を付加成長という)、より初期の殻体を巻き込むように成長する。一方、住房内の後端部では、ある時間間隔をおいて隔壁を断続的に付け足していく(これを添加成長という; 第1図)。

2.3 生態

現生のオウムガイでは、隔壁のほとんどは窒素を主とする1気圧よりやや低い気圧の気体で満たされており、軟体部をあわせてほぼ海水と同じ密度(中立浮力)を保っている(Denton and Gilpin-Brown, 1973)。アンモナイト類でも同様に隔壁は気体で満たされていたと仮定し、オウムガイの軟体部を外挿して計算されたアンモナイトの密度も海水とほぼ同じ値を示す(Trueman, 1941; Heptonstall, 1970; Saunders and Shapiro, 1986など)。また、コンピューターシミュレーションによるアンモナイトの仮想形態復元においても、中立浮力を仮定することにより実際の形態とよく一致した仮想形態が復元できる(Okamoto, 1988)。このようなことか



第3図 アンモナイト類殻体の微細構造。外殻の全体像(A)と真珠層の拡大像(B)。白点線は筆者加筆。

ら、アンモナイト類も中立浮力を持っていたものと考えられている。

3. 環境指標として用いる場合の利点, 注意点

アンモナイト類の殻体は炭酸塩 (CaCO_3) からなり、第四紀や現生の有孔虫やサンゴなどと同様に化学分析が可能な点が最大の利点である。また、殻体がアラレ石からなるため、続成変質により生じた方解石との識別も容易である。深海底掘削により得られた堆積物からアンモナイトが産出することは極めてまれであるが、陸上に露出する大陸棚相の地層からは標本を得ることもたやすい。さらに、外殻は付加成長し、個体サイズも数 cm から数十 cm と比較的大きいことから、化学分析用試料も大量、かつ高時間分解能で採取することができる。古緯度により群集の種構成に変化はあるが、赤道から高緯度域まで連続的に産することから、全球の記録を得ることができることも大きな利点である。また、その化石記録はシルル紀までさかのぼることができるため、地質学的に見ても長期間の時系列データを得ることができる。

環境を記録する生物としてみた際、アンモナイト類は二枚貝類や腕足類にはない、“中立浮力”を持つことが最大の特徴かつ利点である。浮遊性有孔虫は主に白亜紀以降に多様化することから、その殻体の化学分析による海洋表層環境の復元はジュラ紀以前にさかのぼることはできない。そこで、表層付近に生息していたと考えられる種のアンモナイトを用いれば、シルル紀までさかのぼって表層環境の長期的変動を高分解能で復元できる可能性がある。

このような利点の反面、注意を要する点もいくつかある。当然のことながら化石として産出するということは、程度の差こそあれど、ほとんどの場合堆積後の続成による影響を被っていることになる。殻体を化学分析に用いる際にはこの影響を評価、検討することが不可欠である。

次に、果たして自分が採取したアンモナイトがどの地点の環境を記録しているのかを検討する必要がある。地層から産出する化石は、全て死後海底、湖底などに埋没したものであるが、その埋没過程には生きていた場所と遺骸が埋没した場所が同じ場

合(原地性化石)、生きていた場所とはやや離れているが個体群の分布範囲を超えるほどの運搬は受けていない場合(準原地性化石)、および生きていた場所とは異なる場所まで遺骸が運搬されてから堆積する場合(異地性化石)がある。アンモナイト類が中立浮力を持って水塊中に生息していたとすると、原地性化石になることはないが、準原地性であるか、あるいは異地性であるかを検討する必要がある。現生オウムガイでは死後殻体が直接海底に沈む場合(準原地性)と、海面へ浮上し長距離運搬される場合(異地性)の両者が知られている(Hamada, 1977; Roux, 1990)。アンモナイト類に関しても両者の場合があると考えられるので、対象とする標本やその産状、化石を産した地層の堆積相などをよく観察し、長距離運搬された跡がないことを確かめる必要がある。

4. アンモナイト類の生態に関する研究

ここでは筆者によるアンモナイト殻体の酸素同位体比を用いた研究を紹介する(Moriya et al., 投稿中)。この研究はアンモナイト類を用いた古環境解析というよりむしろ、殻体に記録された環境因子(海水温)から、アンモナイト類の生態を議論するものである。

アンモナイト類の生態には不明な点が多くあるが、生息域の水塊中での鉛直分布もその一つである。これまでアンモナイト類は海洋表層や中層付近を上下に移動しながら浮遊、または遊泳していると考えられてきたが、これはアンモナイトの殻形態や現生オウムガイ類の生態からの憶測で、この考えを立証するデータは得られていなかった。一方、白亜紀のアンモナイト類化石の産状や遺骸の地理的分布は、アンモナイト類が比較的深いところに生息していた場合に予想されるものである。そこで、アンモナイト殻体の酸素同位体比という物理化学的指標を用いて殻体が形成された古水温を算出し、その古水温を他の軟体動物化石、浮遊性および底生有孔虫化石の酸素同位体比から独立に求められた海洋鉛直温度構造と比較することによりアンモナイト類の生息深度の定量的な評価を試みた。

北海道北西部の羽幌地域には、前弧海盆堆積物である白亜系蝦夷層群が広く分布する。なかでも、

カンパニアン階は、泥質の堆積物からなるため微化石も豊富に産出し、さらに、初生的なアラレ石殻体が保存された多様な軟体動物化石が産出する。これらの化石のなかで、続成変質を受けていないことを確認したアンモナイト類9種、底生二枚貝1種、腹足類1種、浮遊性有孔虫4種、および底生有孔虫3属を酸素同位体比分析に用いた。

浮遊性有孔虫殻体の酸素同位体比から算出された平均表層水温は26.2℃である。これに対して、底生有孔虫3属の同位体比から算出された平均底層水温は18.8℃であり、二枚貝類および腹足類からそれぞれ求められた水温の平均値、17.5、20.0℃とも調和的である。また、同一の石灰質団塊から産出した二枚貝類と腹足類の成長方向に沿った温度変化から、底層水の時系列的な温度変化を求めた。その結果、底層水温の変動幅は約5.5℃であった。

調査地域は後期白亜紀には古緯度約40°Nであったと考えられるが(Kodama *et al.*, 2000)、上記により求められたような水温の水塊は、現在の北西太平洋では亜熱帯地域(25°N)のものに相当する。この26.2℃という表層水温は、北海道と同じような中緯度の南半球深海堆積物から算出された後期白亜紀の表層水温(およそ16℃)と大きく異なり、赤道地域の表層水温(およそ17℃)よりも高い値である。近年、低緯度の試料は一見すると保存の良い状態に見えても、殻体微細構造レベルでは続成を被っていることが指摘されており(Pearson *et al.*, 2001)、その影響が算出温度を低下させたものと思われる。つまり、かねてより疑問視されていた白亜紀の低緯度低水温現象は再検討を要すると指摘できる。

分析に用いたアンモナイト類は多様な殻形態を持つにも関わらず、その殻体の酸素同位体比から復元された古水温は、上記の鉛直温度スケールから見ると、底生有孔虫、二枚貝類、腹足類から求められた値と一致し、浮遊性有孔虫から求められた値とは明らかに異なる。一つの解釈として、種によっては、海底に定着している時にしか殻体を形成しないものがあるかもしれない。この研究で用いたアンモナイト類は殻体形成の休止期間がほとんどなく連続的な成長をしているものと考えられ、しかもその殻から極微量サンプルを採取し分析して

いる。アンモナイト類とほぼ同様な殻体構造をもつ現生オウムガイを用いて、アンモナイト類に用いたサンプリング法を適用して酸素同位体比分析を行った結果では、水塊中での鉛直方向の移動履歴が検出された。オウムガイの場合では測定した1サンプルは1ないし2日間の成長量に相当するが(Landman and Cochran, 1987)、もしアンモナイト類がこれと同等ないしこれ以上の成長速度を持っていたとすると、アンモナイト類の殻体にもこのような鉛直運動の履歴が記録されているはずである。しかし、アンモナイト類の殻体には鉛直移動を示すような温度変化は認められなかった。以上のことから、後期白亜紀のアンモナイト類はほぼ海底付近に生息し、短い周期での鉛直上下運動も行わなかったものと結論できる。

5. アンモナイト類の生活様式の進化

アンモナイト類は海洋表層環境を代表するものとして、環境解析の観点から化学分析に用いられることがある。Pirrie and Marshall (1990)では、南極半島に位置するJames Ross島に分布する白亜系Marambio層群のサントニアン～カンパニアン期の地層から産出した二枚貝類、ベレムナイトおよびアンモナイト類を用いて酸素同位体比の分析を行っている。彼らは二枚貝類を底生生物、ベレムナイトおよびアンモナイト類を浮遊生物と考え、それぞれ底層水温、および表層ないし中層水温を代表するものとして古水温を算出した。その結果、全ての生物から求められた水温はほぼ一致し、水塊全体がおよそ13℃で均質であったことを示している。これは南半球高緯度地域の同時代の深海底堆積物から産出した浮遊性有孔虫から得られた結果(17～21℃)より明らかに低い温度であり、すでにサントニアン期には寒冷化した気候帯が存在すると述べている。ところが、高緯度地域の深海底堆積物中の底生有孔虫から算出された古水温が13～15℃を示すこと(Huber *et al.*, 1995)、二枚貝、ベレムナイト、アンモナイト類の全てが同じ温度を示すこと、Moriya *et al.* (投稿中)により得られた結果を考慮すると、Pirrie and Marshall (1990)の結果は全て底層水温を示すものである可能性が高い。

このほか、イギリスに分布するジュラ系Oxford

Clayのカロビアン期の地層から、生物進化という観点から極めて興味深い研究結果が得られている (Anderson *et al.*, 1994)。この研究では浮遊ないし遊泳性生物の代表としてアンモナイト (*Kosmoceras*) とベレムナイト、底生生物の代表として二枚貝類を選び、各々の殻体の酸素同位体比分析から水塊の温度勾配の復元を試みている。この研究では二枚貝類およびベレムナイトはほぼ同じ温度 (およそ 14~17°C) を示すのに対し、アンモナイトのみは明らかにそれらとは異なる温度 (約 20°C) を示す。さらに彼らは脊椎動物のリン酸塩骨格 (魚竜、硬骨魚類、軟骨魚類など) の酸素同位体比分析から古水温を算出し、約 22°C という値を得ている。この研究では炭酸塩の続成変質に関して詳細な検討が行われていることから、これらの値は初生的な石灰化温度を示していると考えられる。仮に、大量の河川水が流入するような環境下にあったとしても、アンモナイト類のみが他の炭酸塩殻体の生物とは異なる値を示す意味は極めて大きい。つまり、この研究からは *Kosmoceras* は浮遊性ないし遊泳性であったと予想される。*Kosmoceras* を含む *Stephanoceras* 超科のアンモナイト類はジュラ紀後期に絶滅した分類群である。一方、Moriya *et al.* (投稿中) で遊泳性底生の生態を持っていたことが明らかになったアンモナイト類は白亜紀中期以降に多様化した分類群であり、かつては浮遊性として適応していたものが、底生生活という新たな生息域に進出したことを示すものかもしれない。このようにアンモナイト類は、環境に対する耐性だけでなく、その生活様式も進化させることによって、古生代から中生代にわたる長期間海洋で繁栄することができたと考えられる。

6. 将来の課題

化石生物、特に絶滅した生物を過去の環境因子記録計として用いる場合に考慮すべき点のなかで、最も慎重に検討しなければならないものの一つとして、その生息域、つまり、どの地点に記録計を設置したかということがあげられる。アンモナイトを例にとると、一般的には浮遊ないし遊泳性で水塊の上層ないし中層付近に生息していたと考えられていることが多いが、Moriya *et al.* (投稿中) で明ら

かになったように、現生生物 (この場合はオウムガイ) との“見かけの類似”から導かれた推測は必ずしも正しいものではない。貴重な過去の記録を手に入れたとしても、その記録の意味を正確に理解する必要がある。上述のようにアンモナイトの生態に関してはすでに明らかになっていることよりも、明らかになっていないことのほうがはるかに多い。アンモナイトを古環境記録計として利用するには、その生態についてももう一度詳細に検討することが必要である。

次に考慮すべき問題は、記録の時間分解能である。アンモナイトに限らず化石生物で問題になる点が、測定サンプルの時間幅、つまり生物の成長速度である。化石生物においては、現生のサンゴ骨格のように“年輪”とそれに伴うより低次の時間間隔を示す成長輪が明瞭に観察され、生物の時間あたりの成長量を見積もることができるケースは極めて少ない。付加成長をする生物では殻体に成長輪が観察されることは少なくないが、その成長輪が刻まれる周期を制御するメカニズム (環境要因あるいは生理的作用などの内的要因など) を知ることは難しい。

アンモナイトはシルル紀中期から白亜紀末までの約 3 億 5 千万年間に及ぶ期間の環境の変遷を時系列で記録した生物である。そこから読みとろうとしている記録とは独立の基準に基づいて、その生態や成長速度が明らかになったときにその記録は最大限に生かされることになるであろう。

謝辞：東京大学の棚部一成先生、産業技術総合研究所の川幡穂高先生、早稲田大学の川辺文久先生には本稿の細部に渡り御校閲・御助言をいただいた。川幡穂高先生には本稿を執筆する機会を与えていただいた。以上の方々に感謝の意を表します。

文 献

- Anderson, T.F., Popp, B.N., Williams, A.C., Ho, L.-Z. and Hudson, J.D. (1994): The stable isotopic record of fossils from the Peterborough Member, Oxford Clay Formation (Jurassic), UK: palaeoenvironmental implications. *Journal of Geological Society of London*, v. 151, 125-138.
- Denton, E.J. and Gilpin-Brown, J.B. (1973): Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. *Advances in marine biology*, v. 11, 197-268.

- Hamada, T. (1977) : Distribution and some ecological barriers of modern *Nautilus* species. Scientific Papers of College of General Education, University of Tokyo, v. 27, 89-102.
- Heptonstall, W.B. (1970) : Buoyancy control in ammonoids. *Lethaia*, v. 3, 317-328.
- House, M.R. (1988) : Major features of cephalopod evolution. In: J. Wiedmann and J. Kullmann (Editors), *Cephalopods-Present and Past*. Schweizerbat'sche Verlag, Stuttgart, 1-16.
- Huber, B.T., Hodell, D.A. and Hamilton, C.P. (1995) : Middle-Late Cretaceous climate of the southern high latitudes: Stable isotopic evidence for minimal equator-to-pole thermal gradients. *Geological Society of America Bulletin*, v. 107, 1164-1191.
- Kodama, K., Maeda, H., Shigeta, Y., Kase, T. and Takeuchi, T. (2000) : Magnetostratigraphy of Upper Cretaceous strata in South Sakhalin, Russian Far East. *Cretaceous Research*, v. 21, 469-478.
- Landman, N.H. and Cochran, J.K. (1987) : Growth and longevity of *Nautilus*. In: W.B. Saunders and N.H. Landman (Editors), *Nautilus: the biology and paleobiology of a living fossil*. Plenum Press, New York, 401-420.
- Moriya, K., Nishi, H., Kawahata, H., Tanabe, K. and Takayanagi, Y. (投稿中) : Demersal habitat of Cretaceous ammonoids: Evidence from oxygen isotopic compositions.
- Okamoto, T. (1988) : Changes in life orientation during the ontogeny of some heteromorph ammonoids. *Palaeontology*, v. 31, 281-294.
- Pearson, P.N., Ditchfield, P.W., Singano, J., Harcourt-Brown, K.G., Nicholas, C.J., Olsson, R.K., Shackleton, N.J. and Hall, M.A. (2001) : Warm tropical sea surface temperatures in the Late Cretaceous and Eocene epochs. *Nature*, v. 413, 481-487.
- Pirrie, D. and Marshall, J.D. (1990) : High-paleolatitude Late Cretaceous paleotemperatures: New data from James Ross Island, Antarctica. *Geology*, v. 18, 31-34.
- Roux, M. (1990) : Underwater observations of *Nautilus macromphalus* off New Caledonia. *Chambered Nautilus Newsletter*, v. 60, 1-6
- Saunders, W.B. and Shapiro, E.A. (1986) : Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics. *Paleobiology*, v. 12, 64-79.
- 棚部一成 (1998) : 軟体動物門-頭足綱. 速水・森編, 古生物の総説・分類. 朝倉書店. 東京. 114-130.
- Trueman, A.E. (1941) : The ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite. *Quarterly Journal, Geological Society of London*, v. 96, 339-383.

MORIYA Kazuyoshi (2002) : Investigation of ancient paleoenvironment recorded on ammonoid shells.

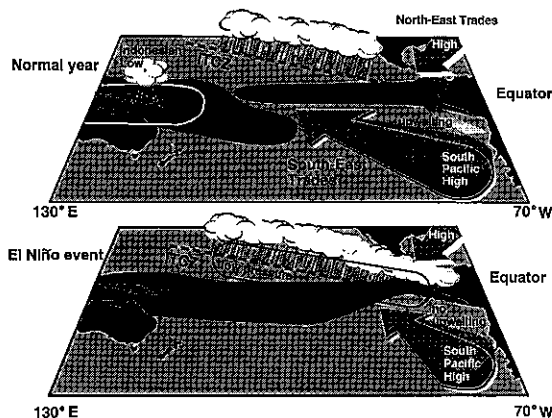
<受付: 2002年6月11日>

用語解説

ENSO変動: 熱帯域での海洋と大気循環の年変動でエルニーニョ・南方振動 (El Niño and Southern Oscillation; ENSO) の略。エルニーニョ現象は、東部赤道太平洋域一帯の海面水温が数年周期で異常に高くなる現象である。一方、南方振動は、東部インド洋からインドネシアにかけての地域と、東部南太平洋域との間で、地上気圧が逆位相で変動する大規模な東西方向の振動であり、対流圏全体の現象としてみると、インドネシア付近の対流活動による上昇流と、冷たい東部南太平洋上での下降流をつなぐ東西循環の強弱の変動としてとらえることができる(第1図)。

通常の赤道太平洋の表層水温は、東部で25℃以下と低温で、西部で28℃以上と高温で、この高温水は西太平洋暖水塊 (Western Pacific Warm Pool; WPWP) と呼ばれている。この暖水塊の層厚は厚く、温度躍層の深さは最大200mに達する。一方、東部赤道太平洋では、東風(貿易風)により躍層の下に低温の水塊が湧昇してくるために表層水は低温となっている。この準安定な状態が崩れ、特に中部や東部赤道太平洋の表層水温が上昇する現象が一般にエルニーニョと呼ばれる ENSO の「温暖期」 (Warm Episode) である。西太平洋暖水塊は東方に移動し、多雨域も暖水塊に伴って中部太平洋域に移動する。

典型的な「温暖期」では、北半球の春先から東部太平洋の水温が上昇を始め、年末クリスマスの時期にピークを迎え、その後、水温がもとの状態に向かう。「温暖期」とは逆に東部太平洋域での顕著な水温低下もほぼ同じ頻度で発生し、ENSOの「寒冷期」(Cold Episode) (一般にラニーニャ) と呼ばれている。



第1図 ENSOの模式図。