

新・私の古生物誌(4)

New Series of My Paleontological Notes(4)

—アンモナイトの進化古生物学(その2)—

—Evolutional Paleontology of Ammonites—

医学博士 福田 芳生
M.Dr. YOSHIO FUKUDA

※2008 No.1(207号)から続く

5. 外敵に対する防御と繁殖

イカ・タコなどの頭足類は、肉食魚やイルカ、アザラシといった海生哺乳類に遭遇すると、漏斗からモクモクと墨汁を吐き出して、姿をくらましてしまいます。一見、それは煙幕に似ています。でも、墨汁の成分は海水に溶け難く、巨大な影法師となって水中を漂います。

それを見た捕食者は、自分よりも遙かに大きな動物を相手にしていると勘違いし、怯んでしまいます。その間に難を逃れるという訳です。ジュラ紀のイカやタコには、体内に立派な墨汁嚢が保存されていて(図12)、現生種と同様、外敵に遭遇するや、墨汁を吐き出して逃走したのでしょう。ドイツの古生物学者が、ジュラ紀のイカの墨を溶かして、インキを作製したという話があります。



図12 コウイカ類の甲内側に残る墨汁嚢。ロシアのコストロマ州(モスクワの北東部)のジュラ紀後期の地層より産出した(R.Th.ヘッケルによる)。

そして、イカ・タコの体表には色素胞があり、周囲の状況に合わせて体色を変え、外敵の目から逃れます。

一方、オウムガイ類には墨汁嚢が無いので、墨を吐くことがありません。それは厚い石灰質の殻と緻密な結合繊維製のフードによって殻口が護られているので、必要なかった

のでしょう。また、色素胞も未発達です。これも殻の存在が影響しているのでしょう。

アンモナイトもオウムガイと同様で、どんなに保存の良い遺骸を調べても、全く墨汁嚢を見出すことができません。ハンブルグ大学のレーマン博士は、恐らくアンモナイトは肉食動物が嫌がる様な匂いを発する袋があって、化学兵器で敵を退散させたと考えています。

これは大変興味深い説明ですが、あくまで仮説です。墨汁嚢が無いのはオウムガイの例でお分かりの様に、やはり殻の存在が大きいのではないのでしょうか。

次に繁殖について述べましょう。頭足類は総て雌雄異体です。アンモナイトも雌雄で殻の大きさが、ひどく異なります(図13)。同一種でも、大形の殻を持つものは雌、その

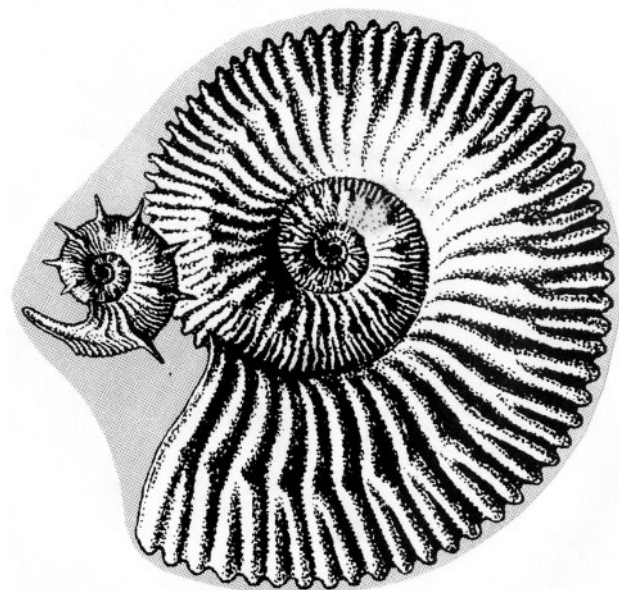


図13 雌雄で殻の大きさが極端に異なるジュラ紀のアンモナイト、ペリスフィンクテスの仲間。大きい方が♀、左側の小さい方が♂。この図はポーランドの古生物学雑誌の表紙を飾っている。

1/3ほどの大きさの殻は雄のものと考えられています。雌が大形なのは、繁殖期に生殖腺が肥大し、大量の成熟卵を持つようになるからだと考えられています。アンモナイトほど極端ではありませんが、この様な傾向は現生のオウムガイ類でも観察されています。

頭足類の雄は繁殖期になると、精子の詰まったキチン質の袋(これは精包と呼ばれています)を雌に渡すことで(図14)、受精を完了します。ブドウの房の様に集合した卵を海藻や岩の窪みに産み付けるもの、孤立したものなど変化に富んでいます。

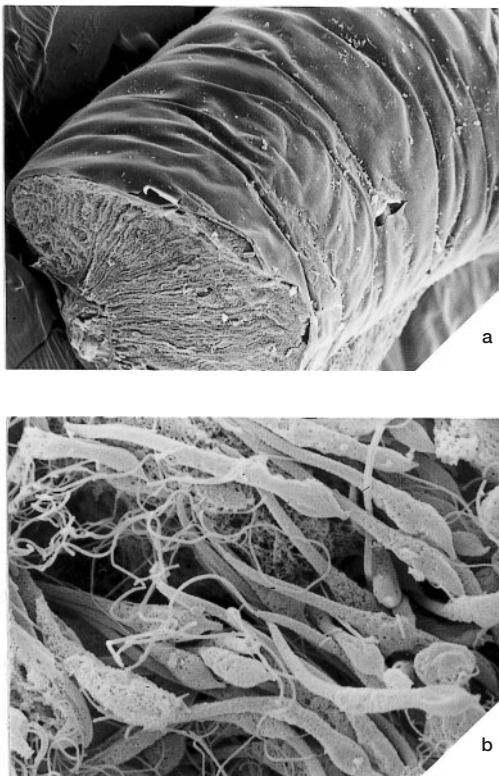


図14 オウムガイの精包、全長20ミリメートル前後の白い紐状を呈する。aはキチン質の保護膜に包まれた精包、手前は断面。bは精包内を埋める精子。

後述するオウムガイでは、ゴワゴワしたキチン質の被嚢に包まれた大形の卵を、1個ずつ岩の表面に産み付けます(図15)。このオウムガイの卵は、水槽内で飼育中に観察されたものです。どういう訳か、天然のオウムガイの生息域の海底をいくら探しても、卵を見出すことができません。これは今だにオウムガイ類の謎の一つになっています。

発生に伴う変態は卵内で行われ、孵化する際には親のミニチュア版の状態、外界に遊出します。この様な発生方式を動物学者は”直達型”と呼びます。

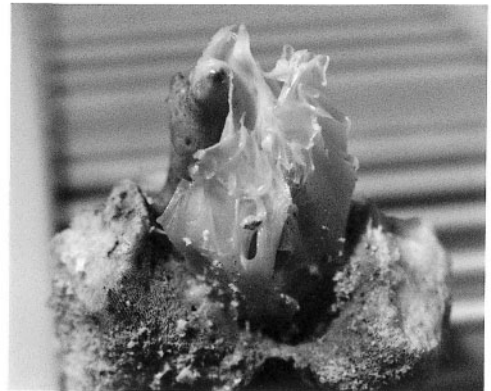


図15 水槽内の岩の窪みに産み付けられたオウムガイの卵。これは1個の卵で、分厚いキチン質の保護膜に包まれている。高さ約3センチメートルほどある。

6. 連室細管の構造と機能

現在、世界中の古生物学者が注目しているものに、暖海に生息するオウムガイがあります。このオウムガイは外側に紅色の火焰模様のある美しい平巻型の殻を持っています(図4、図8のd)。殻内部の身体は、イカ・タコのものに似ています。

殻を縦断してみると、多数の隔壁で仕切られた気室中央を貫く、細いチューブ状の連室細管があります(図2、図16のa)。この連室細管は、約7000万年前に絶滅したアンモナイトの気室がどのようにして形成されたのか、その謎を解く鍵なのです。

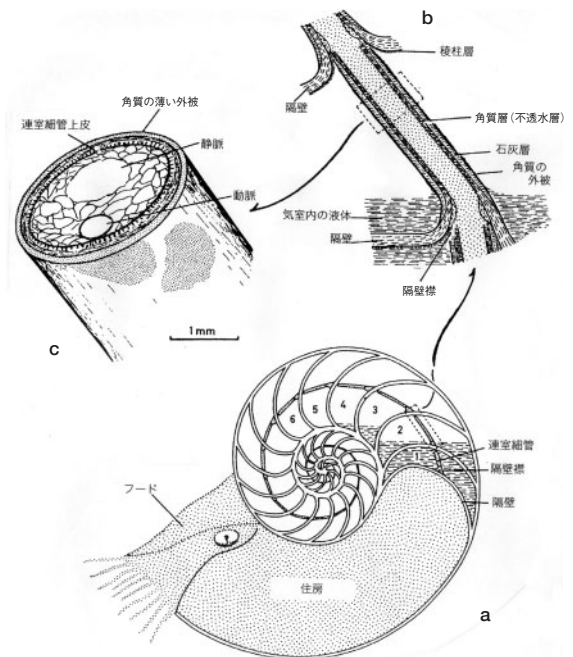


図16 現生オウムガイの連室細管の構造と機能。aは徐々に気室中の水を抜きつつある状態。bは隔壁と連室細管の縦断面。cは連室細管の横断面(E.J.デントンより改写)。

以前、オウムガイは気室内部に海水に似た液体を満たし、重量を増して海中深く潜り、浮上する時には、その液体を体外に棄て去って、身体を軽くして行くのだと広く信じられていました。英語でオウムガイのことを、ノーチラスと呼びます。それは原子力潜水艦の艦名にも採用されていて、オウムガイの浮き沈みのメカニズムは、潜水艦にそっくりということになります。従って、オウムガイの気室は、潜水艦のメンタンク(浮力タンク)ということになりましょう。

1970年代後半になって、アメリカの若手の古生物学者ピーター・ウォード博士は、水槽中のオウムガイを定期的にX線観察し、驚くべき発見をしました。

それはオウムガイが新たな気室を作る際、隔壁が十分石灰化せず、水圧に耐える力の弱い初期の段階では、気室内部を海水に似た液体で満たすこと。壁の強度が増すと共に、徐々に液体成分を抜いて行くことが分かりました。この観察結果を発表するや、オウムガイが潜水艦の様に気室(メンタンク)に液体を出し入れして、浮き沈みするという従来の考えは、SF小説の世界に押しやられてしまいました。

さて、連室細管はどのような役目を担っているのでしょうか。それを解明するために、連室細管の横断面を作製して、顕微鏡で観察してみましょう。まず最外側を薄い角質層(コンキオリン層)が被い、次にアラレ石からなる石灰層が、その下側に不透水層があります(図16のb~c)。この不透水層は、緻密な角質層からなっています(図17)。

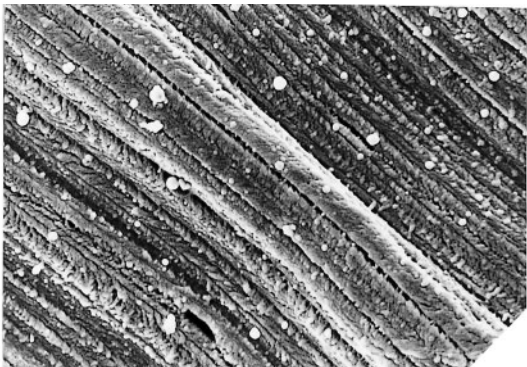


図17 オウムガイの連室細管壁にある不透水層。この不透水層は無数のキチン質の薄層によって構成されている。

このチューブの内部に、連室細管索があります。連室細管索の外側を腎臓の尿細管と類似の働きをする丈の高い上皮がぐるりと取り巻き、その内側に血管、神経、隙間の多い結合織層(静脈洞に相当する)があり(図16のc、図18のa~b)、それらが長い紐の様に連なっています。

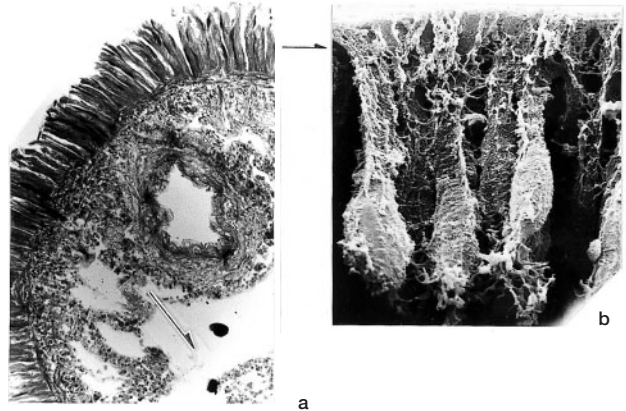


図18 オウムガイの連室細管索の断面。aは光学顕微鏡像。索最外側を丈の高い連室細管上皮が取り巻く。その下側中央に厚い壁を持つ動脈、広い静脈(矢印)がある。bは連室細管上皮の拡大。この上皮は腎臓の尿細管上皮類似の機能を持つ。

連室細管が気室隔壁に侵入する部分に、隔壁襟(かくへきえり)と称する部分があります。オウムガイの隔壁襟の正確な位置ですが、連室細管が通る隔壁の住房側にあります。そこだけ角質層がありません。石灰質の柱状構造からなっています。

オウムガイの隔壁襟を電子顕微鏡で拡大すると、太い石灰柱が林立していることが分かります(図19)。その電顕写真を見せられた人は、誰しも「おう、これを言うのか」とたちまち納得するでしょう。コウイカの甲は、この柱状構造が拡大して、波形の板になったと考えればよいでしょう。

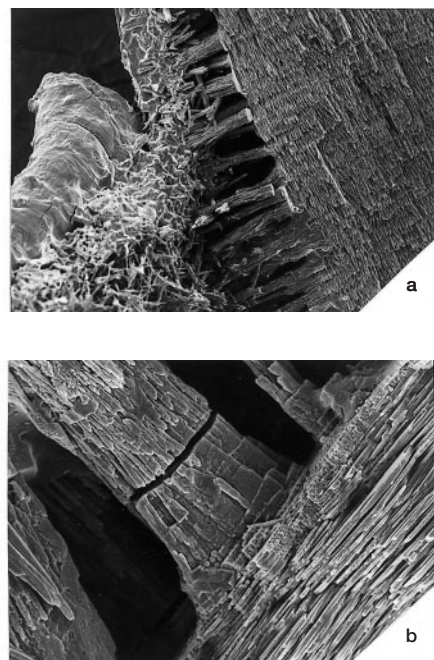


図19 オウムガイの隔壁襟を構成する石灰柱の列。aは低倍率像で、石灰柱の右側は気室隔壁。bは石灰柱の拡大像。まるで神殿の柱の様だ。この間水が通る。

この隔壁襞を通して、新たな気室に液体が侵入して行きます。そして、気室が完成すると、室内の液体は連室細管上皮の働きで、ゆっくりと連室細管内部の太い静脈に移され、後は強力な腎臓の働きにより、体外に棄て去ります。水の抜かれた空き部屋は、しばらくするとガスで満たされます。それは何ヶ月も掛けて行われます。

このようにして形成された気室は、オウムガイやアンモナイトに取って、どんな意義があるのでしょうか。まず、隙間の多い石灰板からなるコウイカの甲、気室を備えたスピラの殻は、いずれも浮力を得ることにあります。その形成過程も、オウムガイの気室とかなり共通しています。この浮力のお陰でオウムガイは、ジェット推進がより効率的になります。それ故、200~300メートルもの深海からジェット推進の力を借りて、急速に浮上することが可能なのです。そして、常に殻を上向きにし、姿勢を安定させることができます。

そうすることでオウムガイは餌を探したり、交尾することも容易になるという訳です。絶滅したアンモナイトも、浮力を利用してオウムガイ型の生活を営んでいたと考えられています。実は、この気室を備えたオウムガイこそ、過去・現在を通して総ての頭足類の大先輩なのです。

7. 頭足類の先祖

最古の頭足類は、中国東北部のカンブリア紀末頃(約5億年前)に出現したプレクトロノセラス・カンブリアでしょう。北米の地質調査所に勤務する古生物学者ヨッケルソン博士は、プレクトロノセラスの殻を詳細に調べ、その解剖図を発表しています(図20)。

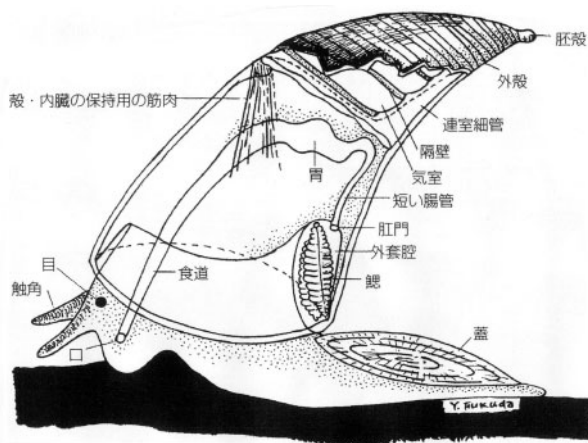


図20 最古の頭足類プレクトロノセラス・カンブリアの殻及び内臓器官の復元図。プレクトロノセラスは分類上オウムガイに所属するという。泥底表面で有機物片を摂取していたらしい(E.L.ヨッケルソンより改写)。

殻は長さ10ミリメートル未満で、全体に円錐形をしていて、緩く後方に湾曲しています。殻頂近くに複数の隔壁を伴った気室、連室細管が認められます。殻下方の広い隙間は住房に相当し、そこに軟体部が収容されています。

頭部前方に触角と目、口があり、後方に筋肉質の腹足が伸び出し、その背部に円い蓋が載っています。体内には食道と消化腺、腎臓、生殖器官があり、肛門が鰓室に開いています。気室と原始的な連室細管を除けば、巻き貝にひどく似ていると言えましょう。ヨッケルソン博士は、プレクトロノセラスをオウムガイのグループに入れていますが。

一体、このプレクトロノセラスは、どの様な動物から誕生したのでしょうか。その謎を解くべく、ヨッケルソン博士を隊長とする学術調査隊は、南極大陸まで足を伸ばし、そのカンブリア紀の地層を丹念に調べ、遂にカンブリア紀後期のフランコニア階より、単板類ニグトコヌスを発見しました。

ニグトコヌスはプレクトロノセラスに似ていて、緩く曲がった円錐形の殻を持ち、既に殻頂部に複数の隔壁が形成されています。殻の大きさも、プレクトロノセラスより一回り小型です。ヨッケルソン博士のグループは、このニグトコヌスから最初のオウムガイが誕生したと考えています。

ニグトコヌスの外套膜端が紐状になって絞込まれ、その内部に血管や神経線維を包み込むようになります。それが隔壁を貫いて、軟体部と殻の末端を結び付けたのでしょう。ニグトコヌスの外套膜の紐は、軟体部を殻に固定するアンカーの様なものです。

プレクトロノセラスの段階になって、外套膜の紐は液体の運搬・ガスの分泌など、連室細管としての機能を獲得し、気室の形成に大きく寄与するようになったという訳です。

8. オウムガイ類の発展

カンブリア紀のオウムガイ類は、泥底表面の有機物片を漁る泥食者とみなされています。気室がより機能的になり、殻の浮力が増加すると共に水底を離れて、水中の浮遊物を摂取する段階に進み、体前方に触手を備えるに至って、獲物を追跡し、それを捕獲する生活へと移行したのでしょう。

カンブリア紀が終わってマオールドビス紀になると、オウムガイ類の全盛期を迎え、多種多様なオウムガイ類が登場します。

真っ直ぐな殻を持つ直角石目のエンドセラスは、なんと殻の全長が5メートルにも達しました。こんな巨大な殻を持っていたのでは、海中を自由に泳ぐことは難しいでしょう。多分

エンドセラスは、頭部前方にある触手を用いて、海底に散在する腐った動物の遺骸を引き寄せ、食べていたと考えられています。

このエンドセラスの仲間には、殻前方の開口部に3枚の石灰板があります。各国の古生物学者の間で、それを顎だ、いや蓋の一種だとするグループに分かれ、激しい論戦が繰り返されています。

ポーランドの古生物学者ドジク博士は顎説の支持者で、実に興味深い復元図を発表しています(図21)。でも、触手の方は現生のオウムガイのものにそっくりです。

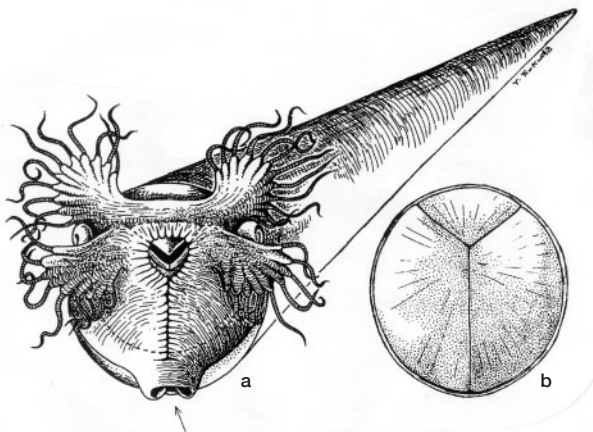


図21 真っ直ぐな殻を持つオウムガイ、オルンセラスの復元図。これはポーランドの古生物学者J.ドジクの描いたもの。aでは現在のオウムガイの触手によく似た2対の触手群を頭部両側に備えている。中央に口が、その下方に漏斗(矢印)がある。bは3枚の石灰板。ドジクは、この石灰板を顎と考えている。上方の小型の石灰板が上顎、下方の1対の石灰板は下顎に相当するという。

面白いことに、古生代のオウムガイ類では、殻中央を貫通する連室細管周囲や気室の隔壁内側に、成長と共に大量の石灰分が沈着し、その本来の機能を失うことで(図22)。それは老化現象の一種と考えられています。

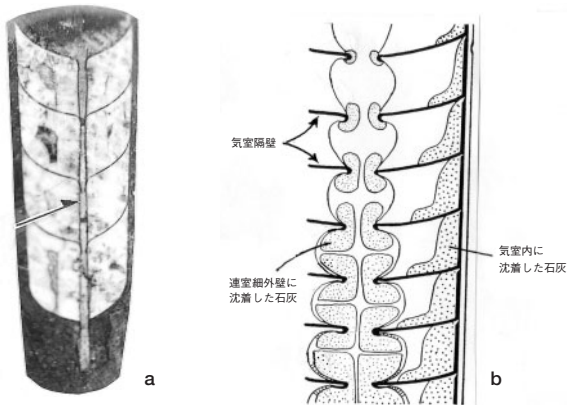


図22 殻の真っ直ぐなオウムガイ、オルンセラスの化石。aは殻の縦断面。気室中央のパイプ(矢印)は連室細管。モロッコのデボン紀層より産出した。bは連室細管及び気室内への石灰沈着を示す。左側の殻は省略してある(R.H.フラワーによる)。

従って、気室の浮力を利用して活発に遊泳するのは、若い個体ということになります。

9. アンモナイトの出現と進化

ようやく待望のアンモナイトに辿り着きました。アンモナイトは、今から約4億年前の古生代デボン紀中頃、真っ直ぐな殻を持つオウムガイ、バクトリテス目から誕生したと信じられています。

まず、バクトリテスの殻がロールカステラの様に平巻き型になって、連室細管が殻の腹側に寄ります。そして、気室の隔壁が緩く波打つように湾曲して来ます。かくして、アンモナイト独特の殻が完成しました(図23)。連室細管が殻の腹側に偏在するため、殻の縦断面では気室の外側寄りになる様に見えます。それはオウムガイとアンモナイトの殻の縦断面を見比べてみると、よく理解できます(図24)。



図23 デボン紀のゴニアタイト目のアンモナイト。縫合線は単純な波形(なみかた)である。モロッコのデボン紀層より産出した。

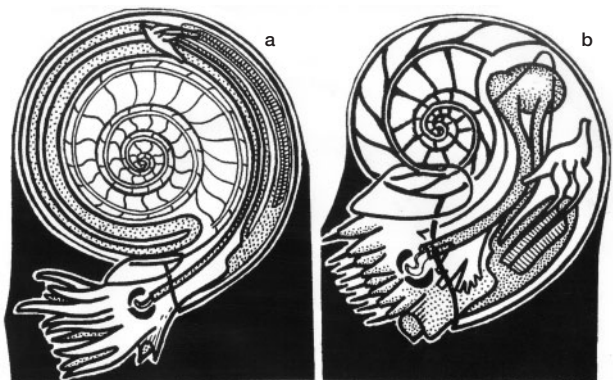


図24 アンモナイトとオウムガイの違い。aはアンモナイトのもの。細長い住房内に軟体部が押し込まれ、連室細管は殻の腹側に偏在する。bはオウムガイのもの。住房は広く、連室細管は気室中央を通る(W.F.グットマンより改写)。

このアンモナイトの連室細管外壁は、殻皮層（コンキオリン層）のみから成っています。でも、内部の連室細管索の部分は現生のオウムガイのものと、ほとんど変わらないことが指摘されています。

それを突き止めたのは、東京大学の棚部教授らのアンモナイト研究グループです。北米ネバダ州の二畳紀（約2億8000万年前）層から得た保存の良いアンモナイト、アクレリア・エレクトラエンシスを調べていて、遂に連室細管内にミイラ化した連室細管索を発見しました（図25）。

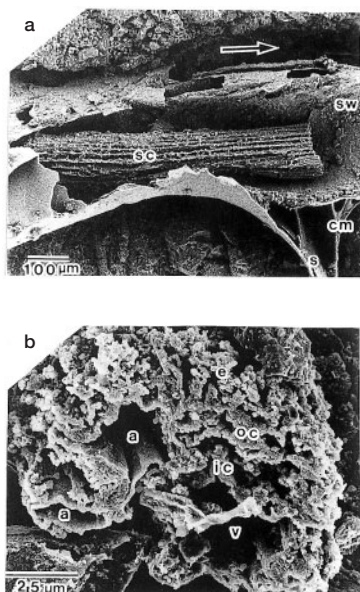


図25 二畳紀初期（約2億8000万年前）のアンモナイトに認められた連室細管索のミイラ化石。aは管内の連室細管索（SC）。bは連室細管索の横断面。aは動脈、vは結合織に囲まれた太い静脈（棚部一成博士提供の資料による）

早速、断面を作製して電子顕微鏡で観察したところ、連室細管索を取り巻く上皮は消失していましたが、太い静脈や厚手の壁を有する動脈、隙間の多い結合織層（静脈洞に相当する）が認められ、その様子はオウムガイの連室細管索に、かなり類似していることが分かりました。これは日本の古生物学者の挙げた大きな研究成果と言えますでしょう。

アンモナイトの殻の石灰層を剥がしていくと、隔壁が露出して来ます。それは殻を縫い合わせた様な感じなので、縫合線と呼ばれています。初期のアンモナイト、ゴニアタイト目のグループは、単純な波形（なみがた）の縫合線を持っていました（図23）。

次の中生代に入ると、セラタイト目が急速に勢力を伸ばします（図26）。このセラタイト目は、今から約2億年前の

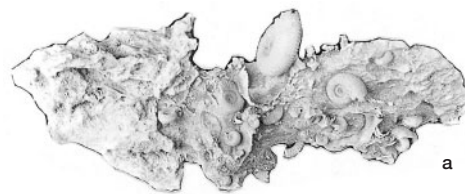


図26 三畳紀のアンモナイト、セラタイト目ガランティア。殻は珪酸塩に置換されている。フランスのリュウより産出。aはアンモナイトを含む母岩全体。bはガランティアを拡大して示す。

三畳紀末に滅び去ってしまいます。そのなかで、唯一生き延びることに成功したフィロセラス亜目が、ジュラ紀に突入すると共にリトセラス亜目を派生し、多数のアンモナイト亜目を生み出す母体となります。そして、温暖な白亜紀の海に再びアンモナイト王国を築きます。

日本でアンモナイトを指して菊石と呼ぶのは（図27）、複雑な縫合線の様子が菊の葉縁にあるギザギザに似ていることによっています。アンモナイト類は浮力を維持するために、大変な苦勞を重ねました。気室の壁を厚くすると、殻の重量が増し、浮力が低下します。

そこで、隔壁に多数の襞を形成することにより、重量の増加を抑え、強度を向上させる方法を採用したのです。その結果、アンモナイト類はあらゆる海域に進出することに成功しました。



図27 複雑な縫合線を持つ白亜紀後期のアンモナイト、ゴウドリセラス。この縫合線の様子が菊の葉に似ていることから、菊石の名が起った。ただし、この表現は日本独自のもの。

※ 以下 —アンモナイトの進化古生物学(その3) — へ続く。