



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Early evolutionary history of soft-bodied cephalopods [an abstract of dissertation and a summary of dissertation review]
Author(s)	池上, 森
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(理学)
Dissertation Number	甲第16254号
Issue Date	2025-03-25
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/95382
Rights(URL)	https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Type	doctoral thesis
File Information	Shin_Ikegami_abstract.pdf, 論文内容の要旨



学 位 論 文 内 容 の 要 旨

博士の専攻分野の名称 博士（理 学） 氏 名 池上 森

学 位 論 文 題 名

Early evolutionary history of soft-bodied cephalopods
(軟体性頭足類の初期進化史)

頭足類は、五億年という長い進化史を持ち、膨大かつ多様な化石が広域的に発見される点から古生物学において大きな注目を集めてきた。この進化史中で最大のボディプランの変革は、大型の殻を喪失し軟体化したことである。これをきっかけに、頭足類は現在までに無脊椎動物では例外的に高い身体機能と知性を発達させた。現生軟体性頭足類は魚類に次ぐ膨大なバイオマスを持ち、強力な捕食者であるとともに頂点捕食者の餌資源として海洋生態系を支えている。しかし、頭足類化石はほとんどが殻であるため、軟体化した頭足類は化石記録が無く、その重要性に反して進化史はほぼ未解明である。この化石記録の欠如が、頭足類進化史解明の最大の課題である。本研究では、先行研究の断片的な情報から進化における重要な時代と推測されている後期白亜紀に注目し、軟体性頭足類の初期進化史を、大量かつ連続的な化石の発見と分類に基づいて高解像に復元することを目的とした。

本研究では、頭足類固有の器官であり、物理・化学的な分解を受けにくく化石化しやすい顎器に注目した。その形態は同定に有効であり、軟体性グループの属する鞘形亜綱の下顎では、目から種レベルの詳細な同定手法が現生種で作成されている。また、顎器は成長段階の判別、食性推定、体サイズ推定にも有効である。こうした特徴から、顎器は軟体性頭足類の進化史解明において唯一の手がかりとなる。しかし、顎器は小さく、うすく、複雑な形態を持つため、古生物学における従来手法（岩石の物理・化学的な破壊・溶解、X 線 CT など）では、発見・抽出・観察が極めて困難である。このため、顎器化石の既存標本は 37 個の巨大なもののみであり、深刻な発見・採集バイアスの存在が示唆される。また、これらは形質の抽出が不十分であり、同定や分類の基準が不明瞭である。こうした状況は、多様性や生物量の正確な理解を阻害している。

これに対し本研究では、岩石をフルカラー・超高解像度のボリュームデータに変換する破壊型トモグラフィーを開発し、内部の化石の無差別な可視化を可能にした。発見した化石は、高精細なデジタル 3D モデルとして抽出することで、サイズ・脆弱性・複雑性に影響されず完全に母岩から分離し、自由な観察・計測を可能にした。これにより、従来手法の課題を克服し、顎器化石を連続的な時代から大量に発見することを可能にした。試料には、連続性が高く年代層序のデータが充実している白亜系蝦夷層群から、同定に重要な三次元形態をよく保存する炭酸塩コンクリーションを採集した。本研究では、現生種の同定手法を基に、アンモナイト殻化石で用いられる以上の数の形態的特徴を用いて分類体系をアップデートした。これにより、多様性、バイオマス、生態などを検討し、軟体性頭足類の進化史を高解像に復元することをはじめて可能にした。

本研究では、前期白亜紀 Albian から後期白亜紀 Maastrichtian の 35 個の試料から、1000 個の頭足類顎器化石を発見した。このうち 671 個が軟体性頭足類、326 個がアンモナイト亜綱、3 個がオウムガイ亜綱であり、軟体性頭足類が高い割合を示すことが明らかになった。軟体性頭足類のものは上顎 322 個、下顎 349 個となり、2つの間に化石化バイアスが無いことが示された。これらは既存標本の 1/15 以下である mm スケールの微小な化石であり、そのサイズがこれまで発見を妨げていたと考えられる。

1 章では、イカ類の初期進化史を検討した。イカ類下顎化石は、蝦夷層群における先行研究の成果の約 88 倍にあたる 263 個発見された。これらは全て現生の開眼目か閉眼目と同定され、さらに 4 科 22 属 39 種を新タクソンとして記載した。層序連続的な記録から、2 目の起源が前期／後期白亜紀境界にあり、急激に多様化したことが示された。化石の個数比較と体サイズ推定からは、後期白亜紀においてイカ類は、中生代の代表的な生物であるアンモナイトや、現在ニッチを競う関係にある真骨魚類を上回るバイオマスを持つことが示された。

2 章では、タコ目を検討した。先行研究では不明確であった顎器化石のコウモリダコ目との判別基準を再検討し、タコ目・コウモリダコ目として記載されたものを全て、ヒゲダコ亜目 1 属 2 種に統合した。また、新発見の標本も全てこの 2 種と同定された。体サイズ推定からは、彼らがサメや海棲爬虫類に匹敵する巨大なサイズであることが示された。また、成長に伴う顎器先端の摩耗から、硬い殻を持つ生物を捕食する、durophagous な捕食者であったことが強く示唆された。中生代においては、durophagy と被食者の防御の共進化が提唱されており、この結果は、後期白亜紀の頭足類が頂点捕食者に近い生態的地位でこれに寄与した可能性を初めて示す。

3 章では、中生代型であるコウモリダコ目の化石記録における、前期白亜紀から漸新世までの 9000 万年の欠落を埋める記録が得られた。これらは現生種と形態が類似しており、同じ科の 4 新属 7 新種として記載した。体サイズと食性の推定からは極めて小型のプランクトン食者であることが示唆された。また、生息域が浅海と深海の間であり、現在までの段階的な深海への移動と衰退が示唆された。

4 章では未知のグループを探索し、上目レベルで帰属が不明であり、それぞれ異なる新たな目に分類される 4 新種を記載した。この発見は、従来研究の視点ではこうした現生種につながらない系統を認識できないというバイアス、および軟体性頭足類の初期進化において、現生とは異なるグループの出現と絶滅が繰り返されていたことを示すものである。

連続的な化石記録から、北西太平洋では前期／後期白亜紀境界において多数の軟体性頭足類のグループが誕生したことが明らかになった。同地域では、この境界において有殻性で中生代に繁栄したベレムナイトが絶滅したことが知られており、頭足類が有殻性から軟体性へ変化する、大きな転換が発生していたことが明らかになった。また、これらは新生代における多様化や、系統関係に関する従来仮説に再検討を迫るものである。多様性と群集解析から推測されたバイオマスにおいては、イカ類が台頭しており、現在型の頭足類における構成の、原型となるものが白亜紀にすでに形成されていたことを示唆している。

また、バイアスなく顎器化石を発掘し、大量の化石を同定したことで、マダコ亜目などのグループが、後期白亜紀の北西太平洋には分布していなかったことが示された。これらの記録は、現在世界中に広がる各グループが、進化史の初期においてはパッチ状に分布し進化していたことを示す。現在の海洋においては、軟体性頭足類は真骨魚類や海棲哺乳類とともに中心的捕食者となっており、いずれも高度な身体機能と知性を特徴としている。本研究の結果は、頭足類がこれらの中で最も早く繁栄し、身体操作性や知性の進化を加速させ、現在の海洋生態系の基盤形成に大きく寄与した可能性を示唆する。

顎器化石からは、各グループで異なる体サイズと食性が推測された。これらは、軟体性頭足類の様々なグループが、異なる体サイズや食性によって、同じ生息域でありながら多様なニッチに進出し、真骨魚類なども含めて競争関係にあったことを示唆する。軟体性頭足類の初期進化史においては、絶滅イベントに対応した大きな多様性変動が無く、こうした競争が支配的要素となっていた可能性がある。