

令和元年6月19日現在

機関番号：13101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K17827

研究課題名(和文) ジグザグ縫合面を持つオルティス類の形態機能と適応放散様式

研究課題名(英文) Morphological function of zig-zag commissure in orthide brachiopods: biomechanical insights into adaptation and evolution

研究代表者

椎野 勇太 (Shiino, Yuta)

新潟大学・自然科学系・准教授

研究者番号：60635134

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,000,000円

研究成果の概要(和文)：腕足動物オルティス目は、約4.5億年前のオルドビス紀に劇的な多様化を遂げた代表的な海洋無脊椎動物である。本研究は、オルティス目に属するプラチストロフィア類の適応放散様式を理解するために、殻形態と濾過摂食水流との関係を流体力学的視点から検討することを目的とした。流水実験の結果、プラチストロフィア類が備えた殻形態は、螺旋状の渦流を受動的に形成する機能を備えていたことがわかった。また、プラチストロフィア類に特有のジグザグ縫合線は、殻内側で生じる流れを弱化させる機能を備えていることが判明した。このような形態機能によって、プラチストロフィア類に認められるロバストな適応戦略が実現されていたのかもしれない。

研究成果の学術的意義や社会的意義

従来、プラチストロフィア類の殻形態は、デボン紀に大繁栄した腕足動物スピリファー類の殻形態とよく似ており、遺伝的な関係性が示唆されてきた。本研究では、この形態的特徴に共通の生態表現型であったことを見出し、収斂進化によって得られた結果的な類似性であったことを初めて定量的に解明した。また、濾過摂食を担う触手冠の情報が欠如していたオルティス類について、実現可能な触手冠形態を流体力学的な視点から提示することに成功した。また、生物の機能形態的な進化に対する理解を深めるだけでなく、バイオミメティクスやバイオエンジニアリングの新領域として、過去に失われた太古の機能デザインを発掘する挑戦的な研究でもある。

研究成果の概要(英文)：It is known that orthide brachiopods have diversified through the Ordovician period as the dominant players in the Great Ordovician Biodiversification Event. Because a capability of filter feeding has not previously been discussed in this group, I demonstrated flow experiments using platystrophiide orthid models, one with and one without a zig-zag commissure. Regardless of the presence or absence of the zig-zag commissure, the models generated vortices inside them, similar to those of spiriferide brachiopods. The velocity of vortices in the zig-zag model was slower than that in the smooth model, suggesting a fluid suppressive function of zig-zag commissure. Such a morphological function may result in a robust adaptation in a wide variety of fluidic environments.

研究分野：進化形態学

キーワード：古生物 化石 古生代 進化 古生態 バイオメカニクス

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

地球史における生命は、生物各種に内包された体づくりの制約だけでなく、地球環境の変化といった外的な要因からも影響を受けながら進化を遂げてきた。これまでの古生物学的な研究によって、世界各地の様々な地層から化石の産出が報告されてきた。その結果、いつの時代にどのような生物が存在していたのか、といった生物多様性の全体像が明らかになりつつある。一方、時代によって繁栄した生物や、絶滅イベントごとに消滅する分類群の量比は異なる。そのような多様性を創出する原動力には、各生物に特有の環境耐性や適応能力といった内的な要因にヒントがあると考えられる。

オルドビス紀における生物間の相互作用や環境の細分化は、オルドビス紀大放散と呼ばれる生物種の爆発的な多様性増大イベントをもたらした(Thomas et al., 2010)。中でも、オルティス類(Ordo Orthida)に属する腕足動物は、このイベントを特徴づける海洋無脊椎動物であり、記載分類学・層序学的な研究を通して、多様性のテンポとパターンに関する情報の蓄積が進んでいる(例えばHarper et al., 2013)。しかし、なぜオルティスの仲間が適応放散を遂げたのか、といった生態的特性に言及した研究はほとんどない。

化石種における生態学的特性を考察するには、現生種に関する知見が重要となる。オルティス類を含む腕足動物は、海水中の微小な有機顆濁物を濾過摂食する無脊椎動物である。エサの濾過は、多数の触手が配列した触手冠と呼ばれる器官によって行われる。触手冠は殻内側の大部分を占めているため、濾過摂食様式を理解することは、腕足動物の生態を考える上できわめて重要だとされる。

2. 研究の目的

腕足動物の濾過摂食は、触手の繊毛運動を用いた能動的な方法と、外部の水流に身を任せる受動的な方法の2種類が知られている。受動的な濾過水流の形成機能は、殻形態の備えた流体力学的特性に強く依存する。殻の形態によって形成される受動的な水流は異なる(Shiino and Kuwazuru, 2010)。そこで本研究では、本研究は、ジグザグ縫合面を備えることで適応放散を遂げたオルティス目プラチストロフィア科に属する腕足動物を題材とし、殻形態モデルを用いた流体力学的研究によって、殻形態の備えた受動的濾過水流の形成メカニズムを検討した。そして、プラチストロフィア類の種内および種間で認められる形態の差異が、濾過摂食水流の流路や流量にどのような影響を与えるのか定量的に評価した。プラチストロフィア類を特徴づけるジグザグ縫合面は、外側からの異物混入を防ぐことに役立つとされてきた(Rudwick, 1964)。本研究では、人為的に改変した仮想殻形態モデルを利用し、適応放散を導いたジグザグ縫合面の機能性を濾過摂食効率の視点から検討した。一連の結果を基に、腕足動物プラチストロフィア類の適応戦略が、なぜ多様化を導いたのか考察する。

化石生物を題材とした生体力学は、現在の世界にはない適応能力や機能性を探索する有用なアプローチである。これらのアプローチのうち、実験的方法は、数値シミュレーションとは異なり、生物ごと、解析する問題ごとに「カスタムメイド」のシステムを必要とする。本研究では、プラチストロフィア類の流体力学的研究を実施するための手法論構築も目的とした。

3. 研究の方法

オルティス目プラチストロフィア科の中でも、形態的に特殊化の進んだ *Vinlandostrophia ponderosa*、*Vinlandostrophia cypha* を題材に(図1)、

化石標本を用いた形態解析および殻模型を用いた流体解析を行った。流体解析は、水槽とポンプを繋いだ循環流水装置を製作し、簡易的な粒子追跡流速計測法によって模型まわりの流体を可視化した。

(1) 流水環境下のプラチストロフィア類を再現するために、まず真空成型法(プラ板を熱して軟化させ、真空を引きながら元型に密着させて成型する手法)で2枚殻の実験モデルを製作した。プラチストロフィア類の生息姿勢を復元し、殻をわずかに開いた状態で2枚の殻を固定した。また、ジグザグ縫合面の機能を検討するため、プラチストロフィア類の複製模型をパテで人為的に改変し、同様の手順で実験モデルを製作した。

(2) 粒子追跡流速計測法(Particle Tracing Velocimetry: PTV)による2次元流体解析を導入した高精度の流水実験系を構築した。シートレーザー光を照射した水槽内にイオン交換樹脂ダイアイオンを注入し、実験模型の任意断面における詳細な流れを可視化した。得られた実験動画ファイルから、受動的水流の流入・流出箇所を特定するとともに、流れの挙動と流速を評価した。

(3) 全64個体の *Vinlandostrophia ponderosa* を形態計測し、殻内側の空間がどのように成長するのか検討した。特に、触手冠を収める側方空間に注目し、計測結果から収納可能な触手冠の形態について考察した。

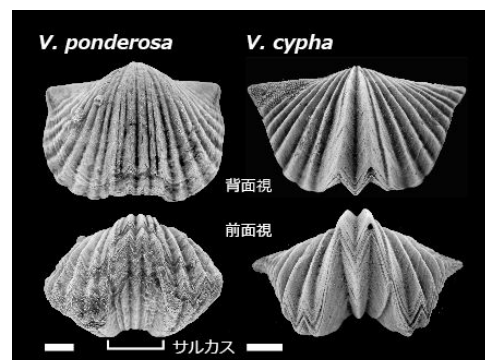


図1. プラチストロフィアの形態。

4. 研究成果

(1) 循環式流水装置にシートレーザー光を装着し、任意の断面における粒子の挙動から流速を定量化することに成功した(図2). 2つのポンプを組み合わせた本装置では、底面から5cm離れた位置で7.8 cm/s および 13.0 cm/s の流速を再現できた. 今後、流量の多いポンプの導入によって、流速の上限は改良できる見込みである.

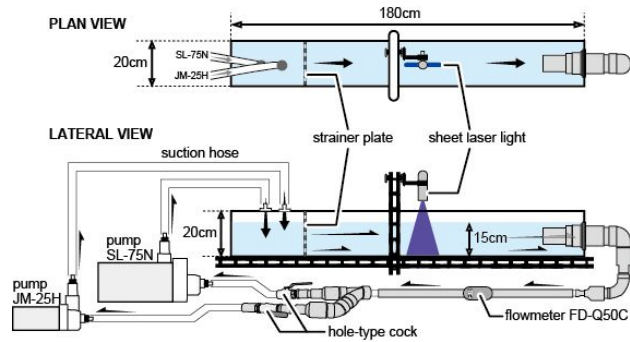


図2. 循環式流水装置 (Tsuchida and Shiino, 2016).

(2) オルティス類 *Vinlandostrophia ponderosa* の化石標本から製作した模型を設置し、殻まわりの可視化実験を行った. その結果、本種の殻形態は、受動的に渦様回転流を形成できる機能を持っていたことが明らかになった. 外部の流れが低速の場合は、殻まわりの流向に関わらず、生物体に対して常に同じ回転方向の渦流を形成できることがわかった. この渦様回転流は、背殻と腹殻のどちらが上流であっても形成されており、本種の受動的濾過水流であった可能性がある. プラチストロフィア類の殻形態を特徴付けるジグザグ縫合線には、どのような生態的特性があったのだろうか. *Vinlandostrophia ponderosa* のジグザグ縫合線を人為的に欠落させた模型を用いて実験を行った結果、元々のジグザグ模型よりも渦様回転流が速く回転した. このことから、ジグザグ縫合線は、殻内側で生じる流れを弱化させる機能を備えていたといえる.

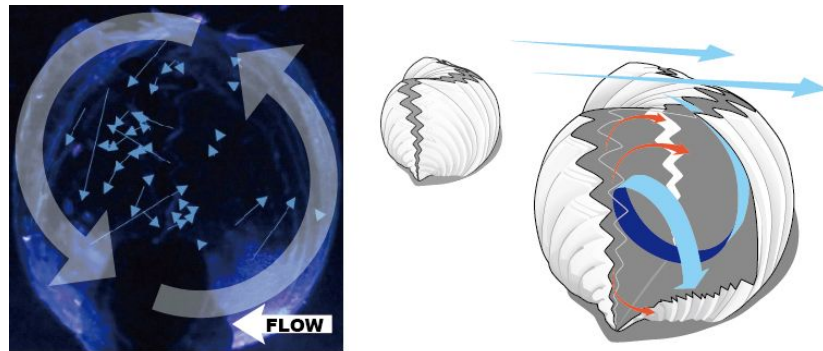


図3. PTVによる流体解析結果と濾過摂食水流の復元図. 殻内で渦流が形成された.

腕足動物は運動能力に乏しいため、殻まわりの流向に依存せず、安定した濾過水流を形成できることが望ましいと考えられる. また、触手冠に配列した触手は、強い流れを受けるとたわむため、殻の内側における強い水流は好ましくない (Dhar et al., 1997). 緩やかな流れの中では、運ばれてくるエサの量も少なくなりやすい. オルティス類の場合、殻内側で生じる渦流の方向を統一することで、そのような流水環境下でも濾過摂食を確実に安定に実現できたと想像される. 一方、オルティス類の適応した浅海環境では、波浪や潮汐の影響で殻まわりの流速が増加しやすかったと想像される. そのような環境下で、流れを弱化させるジグザグ縫合線の機能が適応的であったのかもしれない.

オルティス類には、現生種で認められるような触手冠を支える腕骨が残されていない. そのため、これまで触手冠の形態は不明のままであり、濾過摂食戦略についても未解決の課題として残されていた. 形態測定学的にみた本種の殻形態は、殻内側の左右に螺旋状の触手冠を収める空間構造を持っている. つまり本種は、螺旋状の触手冠を使って渦様回転流から効果的にエサを濾過摂食できる適応形態であったと考えられる. この形態機能は、殻の正中線上にある湾曲部(サルカスとフォールド)を備えたスピリファー類と同様であり、まったく異なる分類群の相似的な殻形態がもたらした機能的収斂現象であったことが明らかになった.

オルドビス紀の腕足動物を題材にした群集生態学的研究によれば、*Vinlandostrophia ponderosa* は、特定のニッチに制約されず、オボチュニスト的な産出傾向を示す(Stigall, 2011). つまり *Vinlandostrophia ponderosa* は、底質や流体の化学的組成などの特異的な環境要因に依存せず、殻内側の濾過水流を安定させる形態機能によってロバスタな適応戦略を実現できたと考えられる. ジグザグ縫合線をつくる放射肋の数や太さには種内変異が認められるが、この変異幅は種間で異なる. *Vinlandostrophia cypha* では、受動的な渦流形成に寄与する殻の正中線部分に変異が認められやすく、各個体の微環境に応じて機能強度を調節していた可能性がある. *Vinlandostrophia cypha* は *Vinlandostrophia ponderosa* の絶滅後も残存していたことを考慮すれば、ジグザグ縫合線の機能とその可塑性によって絶滅の明暗が分かれていたのかもしれない.

本研究によって明らかとなった機能形態学的な収斂進化の証拠によって、オルティス類の備えた生体情報に新たな知見を提示することに成功した.

< 引用文献 >

- Thomas, S., Alan, W. O., Harper, D. A. T., Kroger, B. and Munnecke, A., 2010. The Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): The Palaeoecological dimension. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 294, 99-119.
- Harper, D. A. T., Rasmussen, C. M. O., Liljeroth, M., Blodgett, R. B., Candela, Y., Jin, J., Percival, I. G., Rong, J., Villas, E. and Zhan, R., 2013. Biodiversity, biogeography and phylogeography of Ordovician rhynchonelliform brachiopods. In Harper, D. A. T. and Servais, T., eds., *Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography*, Geological Society, London, Memoirs, 38, 127-144.
- Shiino, Y. and Kuwazuru, O., 2010. Functional adaptation of spiriferide brachiopod morphology. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 1547-1557.
- Rudwick, M. J. S., 1964. The function of zigzag deflexions in the commissures of fossil brachiopods. *Palaeontology*, 7, 135-71, pl. 21-29.
- Stigall, A., 2011. Application of niche modelling to analyse biogeographic patterns in Palaeozoic brachiopods: evaluating niche stability in deep time. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 41, 229-254.
- Dhar, S. R., Logan, A., MacDonald, B. A. and Ward, J. E., 1997. Endoscopic investigations of feeding structures and mechanisms in two plectolophous brachiopods. *Invertebrate Biology*, 116, 142-150.

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文](計 4 件)

- Ichinohe, R., Shiino, Y., Kurihara, T. and Kishimoto, N., 2019 (in press). Active floating with buoyancy of pseudopodia vs passive floating by hydrodynamic drag force: A case study of the flat-shaped spumellarian radiolarian *Dictyocoryne*. *Paleontological Research*.
DOI: 10.2517/2018PR020
- Ichinohe, R., Shiino, Y. and Kurihara, T., 2018. The passive spatial behaviour and feeding model of living nassellarian radiolarians: Morpho-functional insights into radiolarian adaptation. *Marine Micropaleontology*, 140, 95-103.
DOI: 10.1016/j.marmicro.2018.02.002
- Tsuchida, T. and Shiino, Y., 2016. Construction of recirculating flow tank with water pumps: insight into experimental palaeontology. *Science Reports of Niigata University. Series E, (Geology)*, 31, 83-90.
<http://dspace.lib.niigata-u.ac.jp/dspace/handle/10191/42099>
- Shiino, Y. and Tokuda, Y., 2016. How does flow recruit epibionts onto brachiopod shells? Insights into reciprocal interactions within the symbiotic framework. *Palaeoworld*, 25, 675-683.
DOI:10.1016/j.palwor.2016.04.001

[学会発表](計 16 件)

- 赤坂実優・椎野勇太, 腕足動物 *Eoplectodonta* の 3 次元形態解析から読み解く成長戦略 . 日本古生物学会 2019 年例会, 神奈川県立生命の星・地球博物館, 神奈川, 2019 年 1 月 25-27 日 .
- 増永正大・椎野勇太, 腕足動物ディスクナ類のもつ環境適応特性 . 日本古生物学会 2019 年例会, 神奈川県立生命の星・地球博物館, 神奈川, 2019 年 1 月 25-27 日 .
- Shiino, Y., Form and function of fossil brachiopods: Insights into evolutionary morphology. 8th International Brachiopod Congress, The University of Milan, Italy (September 11-14, 2018).
- Shiino, Y. and Tsuchida, T., A hydrodynamic approach to orthid brachiopod *Vinlandostrophia ponderosa*: Reevaluation of zig-zag function. 8th International Brachiopod Congress, The University of Milan, Italy (September 11-14, 2018).
- 椎野勇太・土田貴史, ジグザグを持つ腕足動物 *Vinlandostrophia ponderosa* の適応戦略 . 日本古生物学会 2018 年年会, 東北大学, 仙台, 2018 年 6 月 22-24 日 .
- 小倉誠也・石寄美乃・高橋千絢・金子真弥・井村朱里・椎野勇太, スナガニの行動生態と海浜動態への応答様式 . 石油技術協会春季講演会, 朱鷺メッセ, 新潟, 2018 年 6 月 12-14 日 .
- 椎野勇太・栗原敏之・一戸凌・岸本直子・吉野隆・松岡篤, 表か裏か? CT 画像からみた平板形放散虫の形態解析 . 日本古生物学会 2016 年例会, 愛媛大学, 松山, 2016 年 2 月 2-4 日 .
- 池田裕香・椎野勇太, パイゴープの穴: 排泄物高速排泄システム . 日本古生物学会 2016 年例会, 愛媛大学, 松山, 2016 年 2 月 2-4 日 .
- Ichinohe, R., Shiino, Y., Kurihara, T., Homeostatic spatial behaviour of nassellarian radiolarians: a likely feeding strategy. InterRad XV, Niigata University, Japan (October 23-27, 2017).

Ichinohe, R., Shiino, Y., Kurihara, T., Kishimoto, N., Planktonic capability of discoid spumellarian radiolarians. InterRad XV, Niigata University, Japan (October 23-27, 2017).

Shiino, Y., Hydrodynamic functionalisation of brachiopod shells: insights into evolutionary morphology. InterRad XV, Niigata University, Japan (October 23-27, 2017).

Shiino, Y., Kurihara, T., Ichinohe, R., Kishimoto, N., Yoshino, T., Matsuoka, A., Head or tail? Morphological analysis of the discoid spumellarian radiolarian *Dictyocoryne*. InterRad XV, Niigata University, Japan (October 23-27, 2017).

一戸凌・椎野勇太・栗原敏之, 平板形態型放散虫 *Dictyocoryne* の浮遊性能. 2017 年日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会, 滋賀県立大学, 滋賀, 2017 年 9 月 3-5 日.

Shiino, Y., A biomechanical approach to understanding the morphological adaptations of fossil spiriferide brachiopods. The 22nd International Congress of Zoology, Okinawa Convention Center, Okinawa, Japan (November 14-19, 2016).

一戸凌・椎野勇太・栗原敏之, 受動的空間行動から読み解く放散虫ナセラリア類の採餌様式. 2016 年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会, 熊本大学, 熊本, 2016 年 9 月 7-10 日.

一戸凌・椎野勇太・栗原敏之, 静水環境下における現生放散虫の姿勢と受動的空間行動. 日本古生物学会 2016 年年会, 福井県立大学・福井県立恐竜博物館, 福井, 2016 年 6 月 24-26 日.

〔図書〕(計 2 件)

椎野勇太, 2018. 燕石. 岩波書店編集部 (編), 広辞苑を 3 倍楽しむ その 2, 16-17. 岩波科学ライブラリー, 東京.

矢野興一・三河内彰子・三河内岳・椎野勇太・實吉玄貴・藤原慎一・折原貴道・鷗沢美穂子・皆木宏明・黒木真理・松本涼子・相川稔・松原始・佐野勝宏・鶴見英成・石井龍太, 2016. 見る目が変わる博物館の楽しみ方 地球・生物・人類を知る. ベレ出版, 東京. 435 p.

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年:
国内外の別:

取得状況 (計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年:
国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名:

ローマ字氏名:

所属研究機関名:

部局名:

職名:

研究者番号（8桁）:

(2)研究協力者

研究協力者氏名:

ローマ字氏名:

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。