

機関番号：13801

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2008～2010

課題番号：20540457

研究課題名（和文）殻成長率パターンから見た貝殻形態の潜在的多様性と実際の多様性

研究課題名（英文）A morphogenetic aspect of morphological disparity in molluscan shells

研究代表者

生形 貴男（UBUKATA TAKAO）

静岡大学・理学部・准教授

研究者番号：00293598

研究成果の概要（和文）：貝殻は殻の縁に少しずつ殻物質を付け加えながら大きくなる。従って、どこにどれだけの量に加わるかによって、貝殻の形は決まっているはずである。両者の関係を明らかにすることは、生物進化を遺伝子レベルから形態レベルまで統合的に理解するという究極目標への重要なワンステップになる。本研究では、両者の関係について調べるための形態解析手法を開発・整備した。また、これらの方法を駆使した解析により、上記の殻成長率の分布に保守性を仮定すると、貝殻形態に見られる幾つかの特徴同士の相関をある程度説明できることがわかった。

研究成果の概要（英文）：This study threw a light on the role of the aperture map, or pattern of relative rate of shell accretion for each point around the shell margin, in relation to morphological diversity of molluscan shells. This study provides some evidences of a sort of developmental constraint on the range of shell form which can be attributed to regulation of the aperture map. Further analysis may help us understand which kinds of morphological evolution of the molluscan shell are achieved readily or with difficulty; this is an exciting subject for future research.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,500,000	450,000	1,950,000
2009年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2010年度	800,000	240,000	1,040,000
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究代表者の専門分野：古生物学

科研費の分科・細目：地球惑星科学 層位・古生物学

キーワード：殻成長率勾配, 理論形態モデル, 理論形態空間, 形態測定学, 結晶方位

## 1. 研究開始当初の背景

古生物の形態の多様性や進化は、従来出来あがった表現型の評価に基づいて研究されてきた。しかしながら、生物の進化や多様性はどのレベルに注目するかによって様相が異なる。遺伝子レベルから形態レベルへの多様性空間の写像を解明する上で、形態形成過程や成長の素過程から評価した多様性が、表現型レベルでの多様性とどのような関係にあるのかを理解することは不可欠である。成

長素過程のわずかな違いが視覚的に大きく異なる形態を帰結したり、逆に異なる形態形成過程から類似した形態が発生することも考えられるからである。今日の進化生物学では、発生学的視点の重要性が益々増しているが、進化発生学的手法をそのまま適用できない古生物学においては、見た目の形の背後にある形成過程を考慮して化石の形態を評価するという潮流は未だ低調であると言わざるを得ない。

## 2. 研究の目的

本研究の最終目的は、「貝殻の微視的成長パターンには、同様のパターンから様々な外形を作り出せるようなものが存在し、保守的な成長要素の下での殻形態の多様化を可能にしている。」という作業仮説を検証することにある。それは、貝殻成長の素過程である微視的成長パターンと殻形態との関係を理解することに繋がる。そのために、具体的な近視眼的目的は以下の通りである。

(1) 貝殻の巨視的形態とその個体発生変異について、その多様性や進化様式を評価するために適した形態空間解析法を確立する。

(2) 貝殻の微視的成長過程について、定量的に評価・比較する方法を開発・確立する。

(3) 貝殻の微視的成長過程の進化的・個体発生的保守性を評価する。

(4) 貝殻の外形の集合（形態空間）と微視的成長過程の集合（AGM 空間）との写像関係を記述するための方法を開発・確立し、両者の関係を解明する。

(5) 結晶学的性質と貝殻微細構造の変異との関係を明らかにし、貝殻の成長要素の物質科学的基盤を模索する。

## 3. 研究の方法

(1) 個体発生変異の記述を容易にし、かつ幅広い殻形態を上手く表現できるように、既存の理論形態モデルや形態測定学的手法を改良する。具体的には、アロメトリーの概念を導入した理論形態モデルの開発や、成長の時間軸を加えた輪郭形態測定学的手法の開発（高次元フーリエ解析を応用）など。

(2) 貝殻の成長縁に沿った殻成長率勾配パターン（AGM）について、理論モデルを用いたシミュレーションを行い、どのような外形の変異がどれくらいの AGM の変更を必要とするのかを調べる。具体的には、アンモナイトのように巻きのきつい貝殻と、カサガイのようにほとんど巻かずに螺環の拡大率が大きな貝殻についてそれぞれ調べ、結果を比較する。

(3) 実際の貝殻形態の計測から、外形の形態空間中の分布を明らかにし、理論形態学的シミュレーションの結果と比較して、AGM の保守性で実際の形態変異や多様性の偏りをどこまで説明できるか検討する。

(4) 実際の貝殻標本から直接計測した AGM を比較するために、開曲線の形態測定学的手法を応用して、AGM の解析手法を確立する。その上で、貝殻形態と AGM パターンとの関係を表す「形態-AGM 空間」をモデルと実物とで比較する。

(5) SEM-EBSD によって貝殻を構成する結晶の方位を分析し、貝殻微細構造の特徴と比較し、両者の関係を説明するモデルを考案する。

## 4. 研究成果

(1) 貝殻形態の個体発生変異の様式を記述する理論形態モデルを提唱した(図1)。また、開曲線の形状を形態空間に座標付ける方法を提案した。更に、貝殻の殻口の輪郭の個体発生変異を記述する形態測定学的方法を考案した(図2)。加えて、多様体型理論形態空間を提案し、著しく貝殻形状の異なるもの同士を比較する際に形態空間中の分布が歪む問題を克服した(図3)。以上の成果は、従来の形態空間解析では扱いにくい対象を容易に座標付けることを可能とするので、形態的多様性解析一般にユーティリティーを与えるものである。

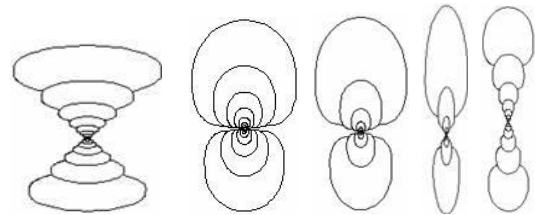


図1. アンモナイトの螺環縦断面の個体発生変異を記述できる理論形態モデル。

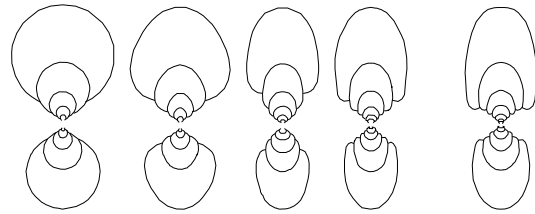


図2. アンモナイトの螺環断面の個体発生変異を記述する高次元フーリエ解析を用いて、ある一定の次数までの項を使って逆変換で実際の形状（一番右）を近似した図。左から右に行くほど使う項の次数が上がる。

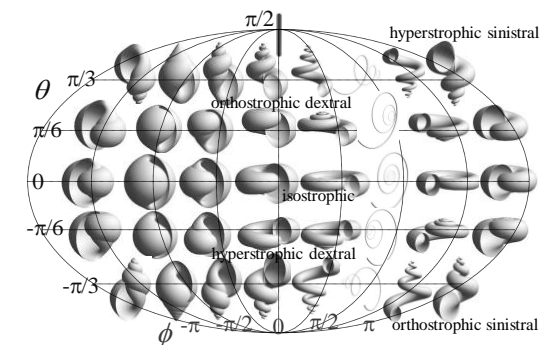


図3. 球面型形態空間ラウブ多様体。

(2) アンモナイトの形態的多様性の偏りが、前述の AGM の凸凹形状パターンの保守性である程度説明できることを明らかにした。アンモナイトでは、殻形態の個体発生変異が著しいが、AGM の基本的なパターン（ピークや谷の位置など）の大きな変更を要しないよ

うな様式の外形変化が多いことがわかった (図 4). 一方, カサガイでは, AGM の形状よりはむしろ振幅の大きさが一定に保たれるような変異性が見られた. 巻きが重複しないカサガイの AGM 形状は対称一山型と単純なので, 殻形状の変化のために AGM の大きな変更は必要無いのに対して, 螺環が被るアンモナイトでは, 下手に巻き方が変わると AGM の著しい変更が必要となるので, 個体発生変異の様式がより AGM パターンに制限されているのかもしれない (図 5). 以上の結果は, 貝殻形態の分布・多様性に, 自然選択のみならず, 形態形成上の内的な制約が影響している可能性を示唆する.

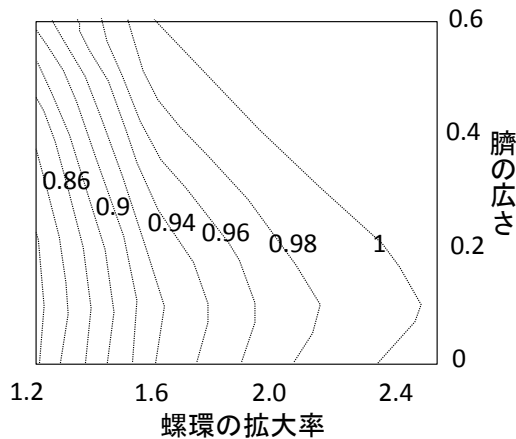


図 4. アンモナイトの殻の外形 (螺環の拡大率, 脛の広さ) と AGM の形状との関係を表した等高線図.

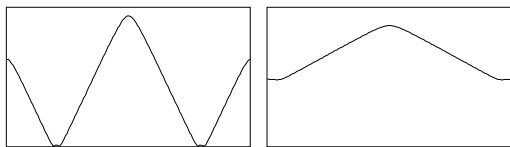


図 5. 螺環が重複する (巻きが重なる) 場合 (左) と重複しない場合 (右) の AGM.

(3) 付加成長でないために AGM の成長様式に制約されない二枚貝の原殻 I の輪郭について, 同一の個体群内で時間的に高い変異性を示す例を提示した (図 6). 従来, 小進化においては形状はサイズよりも進化的に安定であると考えられてきたが, 上記の成果はこうした小進化観への反例である.



図 6. 二枚貝 2 種の原殻 I (卵の中で作る殻) の形状変異の主成分.

(4) 貝殻を構成する微小結晶の累重・配列様式が, 炭酸カルシウム結晶の結晶方位の揃い方と強い関連があることがわかってきた.

二枚貝, 巻貝, 頭足類の真珠構造には, 結晶が柱状に積み重なるものとそうでないものがあるが (図 7), 柱状になるものほど殻全体では結晶方位がばらつき, 柱内での結晶方位は揃う傾向が見られた (図 8). これに対して, 柱状の様相を呈しない真珠構造では, 殻全体の結晶方位が良く揃っていた. こうした傾向は, 分類群を超えて確認された. 微細構造形成過程について, 微小結晶同士の場所占め競争 (幾何学的選別作用) と土台となる結晶の結晶方位の影響 (エピタキシャル成長) とのバランスが支配するというモデルを考えると, 微細構造の変異を結晶方位のばらつきと関連付けて説明できる.

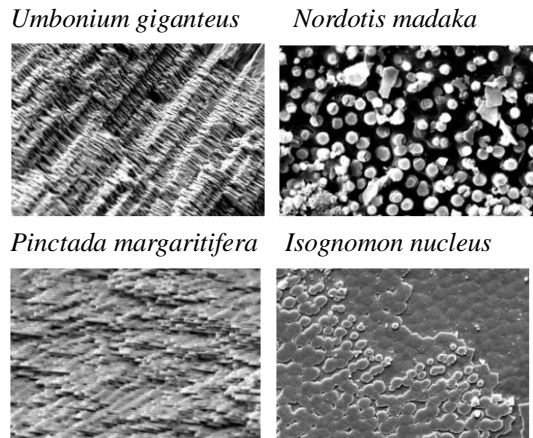


図 7. 真珠構造のバリエーションを示す電子顕微鏡写真. 上段は柱状の様子を呈するが, 下段はシート状である.

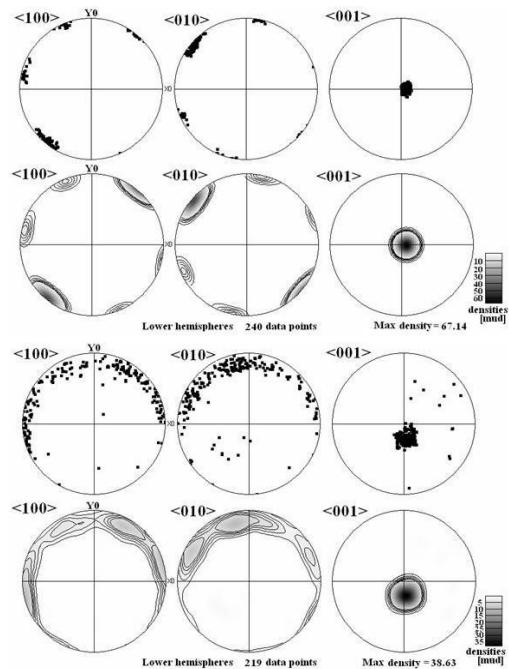


図 8. SEM-EBSD によって測定した真珠構造の結晶方位のステレオ投影. 上段がシート状の様相を呈する *Pinctada margaritifera*, 下段が柱状の様相を呈する *Acila divaricata*.

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 8 件)

- ①生形貴男, 生物のかたちの測定と比較. 化石, 2011, No. 89, pp. 39-54. 査読有
- ②Ubukata, T., Tanabe, K., Shigeta, Y., Maeda, H & Mapesm, R. H., Eigenshape analysis of ammonoid sutures. *Lethaia*, 2010, Vol. 43, pp. 266-277. 査読有
- ③Ubukata T., Kitamura A., Hiramoto M. & Kase T., A 5,000-year fossil record of larval shell morphology of submarine cave microshells. *Evolution*, 2009, Vol. 63, pp. 295-300. 査読有
- ④Ubukata T., Tanabe K., Shigeta Y., Maeda H. & Mapes R. H., Piggyback whorls: a new theoretical morphologic model reveals constructional linkages among morphological characters in ammonoids. *Acta Paleontologica Polonica*, 2008, Vol. 53, pp.113-128. 査読有

[学会発表] (計 22 件)

- ①生形貴男, 生体鉱物の形成と進化. 日本セラミクス協会年会生体関連材料部会, 2011.3.17, 静岡大学 (浜松).
- ②生形貴男, その相関は本物か? 理論形態パラメーター間の代数的従属関係再考. 日本古生物学会第 160 会例会, 2011.1.29, 高知大学.
- ③生形貴男, 個体発生変異の形態測定学: アンモノイドの例. 日本地質学会第 117 年学術大会, 2010.9.10, 富山大学.
- ④Ubukata T., A morphometric method for simultaneously describing whorl shape and its ontogenetic change in ammonoids. 8<sup>th</sup> International Symposium on Cephalopods: Present and Past, 2010.8.31, Université de Bourgogne, Dijon.
- ⑤生形貴男, 付加成長殻生物の 3D 形態測定学. 日本進化学会大会, 2010.8.5, 東京工業大学.
- ⑥Ubukata T., A hyperspherical theoretical morphospace for molluscan shell form. 3<sup>rd</sup> International Palaeontological Congress, 2010.6.30, Imperial College, London.
- ⑦生形貴男, 開曲面の三次元形態測定学. 日本古生物学会年会, 2010.6.13, 筑波大学.
- ⑧生形貴男・杉野智子・道林克禎 (2010), 白亜紀二枚貝イノセラムス類における真珠層の比較結晶学: 予報. 日本地球惑星科学連合大会, 2010.5.25, 幕張メッセ.
- ⑨生形貴男, 貝殻理論形態モデルの統一に向けて. 日本地質学会第 116 年学術大会, 2009.9.6, 岡山理科大学.
- ⑩生形貴男, Cube から Sphere へ: 貝殻形態の異質性解析のための形態空間に関する考察. 日本進化学会大会, 2009.9.3, 北海道大学.

- ⑪生形貴男, 球面形態空間. 日本古生物学会年会, 2009.6.27, 千葉大学.
- ⑫生形貴男, ラウプ多様体. 日本地球惑星科学連合大会, 2009.5.19, 幕張メッセ.
- ⑬生形貴男, G 型記述子に基づく固有形状解析: アンモノイドの縫合線を例にして. 日本古生物学会第 158 会例会, 2009.1.31, 琉球大学.
- ⑭生形貴男, 化石記録に見られる形態進化パターンに対する時間的平均化の影響: シミュレーションによる評価. 日本地質学会第 115 年学術大会, 2008.9.22, 秋田大学.
- ⑮生形貴男, 化石記録の酔歩検定に関する各種手法の性能評価. 日本進化学会大会, 2008.8.22, 東京大学.
- ⑯生形貴男, 比較ランダムウォークテスト. 日本古生物学会年会, 2008.7.5, 東北大学.
- ⑰生形貴男, 層序形態系列のランダムウォークテストに関する理論的考察. 日本地球惑星科学連合大会, 2008.5.27, 幕張メッセ.

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

生形 貴男 (UBUKATA TAKAO)  
静岡大学・理学部・准教授  
研究者番号: 00293598