

機関番号：13801

研究種目：若手研究 (B)

研究期間：2008～2010

課題番号：20740298

研究課題名 (和文) 収斂形態型三葉虫の運動特性の復元:

“呼吸機能”の関連領域間のアロメトリー特性

研究課題名 (英文) Metabolic characteristics of trilobite ecomorphotypes,
based on allometry of respiratory area.

研究代表者

鈴木 雄太郎 (SUZUKI YUTARO)

静岡大学・理学部・講師

研究者番号：50345807

研究成果の概要 (和文) :

化石化した生物体硬組織の成長に伴うフォルム変化に、“呼吸”の機能的意義を“代入”することで、化石生物の運動特性について定量的な推定を行うことができた。三タイプの形態型各二種について、呼吸領域および鰓静脈領域それぞれの表面積と体積の成長増加率を明らかにした。各機能は、代謝に応分したエネルギー量を必要とするため、増加率の値で代謝の負荷を指標化することができる。この増加率の鰓静脈：呼吸領域比は、瞬発性を重視したイレニモルフ>アサフモルフ>恒常性を重視したオレニモルフとなることが明らかとなった。

研究成果の概要 (英文) :

Metabolic characteristics of fossilized extinct trilobite arthropods were quantitatively reconstructed. The exoskeletal area focused on was: doublural volume functioned as pericardium; inner pleural area functioned as the area for respiration; estimated axial volume stated as the place to demand the energy obtained in the respiratory area. Allometric changes (growth rates) of the former two against the last were documented on every two species of three ecomorphotypes. The rate of documented allometric scaling exponents appeared as highest in the case of illaenimorph and lowest in olenimorph. The former case means that the animal is likely characterized by the adrenaline rush in emergence, and the latter by static mode of behaviour.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	2,000,000	600,000	2,600,000
2009年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2010年度	400,000	120,000	520,000
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：進化古生物学・機能形態学
 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：三葉虫・代謝・アロメトリー・呼吸

1. 研究開始当初の背景

過去の生物の多様性変動や適応放散様式について理解するためには、化石の静的な形態から、古生物の行動や運動特性などの動的属性を復元することが必要である。しかしながら、従来の古生態学や“古行動学”では、生活型の推定や運動能力の定性的評価にとどまるケースが多く、形態情報から古生物の動的属性が定量的に議論されているのは、ごく一部の分類群に限られている。一方、今日のバイオメカニクスでは、ある生物の構造に対して、その力学的強度や運動性能などの限界値を見積もることが可能である。生物物理学や生理学分野などでは、このようなバイオメカニクスの理論が実験的に裏付けられている。こうしたバイオメカニクスの方法を用いれば、化石の形態から古生物の運動特性などを定量的に推定・復元することが可能となる。ただし、呼吸などの動的機能に関わる領域を化石で特定できることが条件になる。

2. 研究の目的

三葉虫は、様々な系統で、特徴的な三つの形態型を収斂によって進化させてきた。それら三葉虫の体は、呼吸領域・酸素運搬領域・酸素消費領域に分けられ、その比率は形態型によって大きく異なる。しかしながら、その機能形態学的意味については不明のままであった。本研究では、三葉虫の酸素循環システムにおける各機能領域のアロメトリー特性を形態型間で比較することによって、それぞれの形態型の運動能力を定量的に評価し、それらの行動上の適応戦略を明らかにすることを目的とする。

3. 研究の方法

様々な体サイズの標本を採集するための野外調査を行う。三葉虫の外部形態上に認められる酸素循環システムの3領域について、順次それぞれの表面積・体積を計測する。既にある程度標本がそろっているイレニモルフ3種については、各領域のアロメトリーの解析を行う。

標本収集：野外調査による標本収集は、三次元形態を保存した良好な標本を多産するスウェーデンの Dalarna (Suzuki and Bergström 1999) および Västergötland (田中・鈴木 2005) 地方の3カ所の採石場で行う。採集地点は、申請者のこれ迄の調査をもとに選定している。成長様式をくまなく検討できるように、体サイズレンジを網羅する各種 30 個体以上の完全体標本の収集を目指す。イレニモルフ型 *Stenopareia oviformis*, *Parillaenus roemeri*, アサフス型 *Asaphus fallax* を収集対象とする。オレニモルフ型 *Elrathia kingii*, *Aulacopleura koninki*, アサフス型 *Isotelus gigas* については、業者から購入する。

試料の整形：大学院生1人の補助のもとに顕微鏡下で収集標本のクリーニングを行い、シリコンで型を取り、同じ石膏模型を2個作製する。うち1個は、三次元形状スキャンに備えて酸素消費領域以外を除去（トリミング）する。その後、標本の酸素運搬領域を除去し、その状態でさらに石膏模型を作製する。面積や体積の過大評価を避けるため、微細トリミングおよびクリーニングが必要である。そこで、現有の整形設備に実体顕微鏡と集塵装置を組み合わせた新たな微細整形システムを開発する。

三次元形状スキャン：石膏模型の体積・表面積の計測には、接触感知型三次元形状スキャナー (Roland GC 社製 Modela MDX-20: 最小 50 μ m ピッチ間隔) を使用する。これによって、標本模型の表面上各点の3次元座標データを取得することができる。体長 10cm 前後の標本では、10 数万点の3次元座標が得られることになる。これら3次元座標データは、極めて細かい部分の表面形状の情報を有している。表面積は、計測した座標点同士をつないで得られる三角形の面積の総和として求められる。酸素運搬領域の体積は、この部分を除去する前後の体積の差として求める。体積は、計測点の高さにピッチ幅四方の面積を掛けたものの総和として求められる。酸素消費部については、得られた表面積を 3/2 乗して、体積換算値とする。

解析：各形態型の三葉虫種のアロメトリー解析を行う。得られた各領域区画の計測値を全て対数変換し、酸素消費領域の値を X 軸、呼吸領域および酸素運搬領域の値をそれぞれ Y 軸とする両対数グラフ上に各種の結果をプロットする。不偏長軸法 (Hayami and Hosoda 1988 など) を用いて、 $[\alpha]$ および $[\beta]$ を定数とする $Y = \alpha X + \beta$ 式に回帰することで、それぞれ呼吸領域の表面積と酸素消費領域の体積の比 (A/O 比) と酸素運搬領域の体積と酸素消費領域の体積比 (T/C 比) のアロメトリー様式 (成長率) を求める。同時に、両形質間の相関係数と検討標本数の兼ね合いで生じる $[\alpha]$ の“ずれ”程度を標準誤差として算出する。アロメトリー様式の算出作業の終了後、各形態型における3つの機能領域の相対成長様式についての要約を行うため、各種の (A/O 比) と (T/C 比) のアロメトリー式の $[\alpha]$ および $[\beta]$ をもとに主成分分析を行う。これにより、各形態型において、(A/O 比) と (T/C 比) それぞれの変化率を意味する $[\alpha]$ とサイズを意味する $[\beta]$ のどの要素が、各形態型の形態デザインにどの程度寄与するのかを明らかにする。

運動特性の定量化・復元および適応戦略の説明：(A/O 比) は酸素摂取/消費バランスをあらわす指標のため、定常状態での活発性を

意味する。一方の (T/C 比) は最大酸素運搬力をあらわす指標のため、瞬発的な運動能力を意味する。成長に伴う各運動特性の向上もしくは低下程度を定量的に捉えるため、先に求めた (A/O 比) および (T/C 比) の成長に伴う変化率 [α] の値と、両比の比率が個体発生過程において不変となるそれぞれ [0.66] と [1] との差を求める。差が「負」であれば特性が低下しており、逆に「正」であれば向上していることを意味する。さらにその絶対値が高ければ、その特性の変化程度が著しいこととなり、各形態型間での運動特性の比較が可能となる。最終的に、ここで求めた定常状態の活発性と瞬発的な運動能力との定量的な評価と、先に主成分分析により求めた各形態型の形態デザインに対する酸素循環システムの特性の影響度とをふまえ、適応戦略を論じてゆく。

4. 研究成果

イレニモルフ形態型三葉虫種 *Stenopareia oviformis* において、頭部中葉幅を体サイズ指標とした場合、中軸領域体積換算値は $Y=2.56X-1.82$ 、呼吸領域表面積は $Y=2.05X-1.45$ 、ダビュラー領域体積は $Y=3.22X-5.58$ (いずれも対数換算) との結果が明らかとなった。したがって、鰓静脈領域が呼吸領域に対して 1.25 の比で成長に伴う増加傾向を示すことになる。同形態型の *Parillaenus roemeri* では、頭部中葉幅を体サイズ指標とした場合、中軸領域体積換算値は $Y=2.6X-2.02$ 、呼吸領域表面積は $Y=2.11X-1.89$ 、ダビュラー領域体積は $Y=3.41X-5.52$ との結果が明らかとなった。したがって、鰓静脈領域が呼吸領域に対して 1.31 の比で成長に伴う増加傾向を示すことになる。アサフモルフ形態型三葉虫種 *Asaphus fallax* においては、頭部中葉幅を体サイズ指標とした場合、中軸領域体積換算値は $Y=2.75X-2.63$ 、呼吸領域表面積は $Y=2.13X-2.15$ 、ダビュラー領域体積は $Y=2.83X-6.35$ との結果が明らかとなった。したがって、鰓静脈領域が呼吸領域に対して 1.03 の比で成長に伴う増加傾向を示すことになる。同形態型の *Isotelus gigas* では、頭部中葉幅を体サイズ指標とした場合、中軸領域体積換算値は $Y=2.53X-2.13$ 、呼吸領域表面積は $Y=2.15X-1.93$ 、ダビュラー領域体積は $Y=2.92X-5.71$ との結果が明らかとなった。したがって、鰓静脈領域が呼吸領域に対して 1.15 の比で成長に伴う増加傾向を示すことになる。オレニモルフ形態型三葉虫種 *Aulacopleura koninki* においては、頭部中葉幅を体サイズ指標とした場合、中軸領域体積換算値は $Y=2.18X-0.97$ 、呼吸領域表面積は $Y=1.85X-1.25$ 、ダビュラー領域体積は $Y=2.66X-3.31$ との結果が明らかとなった。し

たがって、鰓静脈領域が呼吸領域に対して 0.82 の比で成長に伴う増加傾向を示すことになる。同形態型の *Elrathia kingi* では、頭部中葉幅を体サイズ指標とした場合、中軸領域体積換算値は $Y=2.09X-1.04$ 、呼吸領域表面積は $Y=1.92X-1.22$ 、ダビュラー領域体積は $Y=2.72X-3.25$ との結果が明らかとなった。したがって、鰓静脈領域が呼吸領域に対して 0.77 の比で成長に伴う増加傾向を示すことになる。

同形態型において類似の (A/O 比) と (T/C 比) となることが明らかとなった。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 9 件)

- ① Y. Shiino, Yutaro Suzuki, The ideal hydrodynamic form of the concavo-convex productide (Brachiopoda) shell, *Lethaia*, 査読有、vol.44、2011、DOI: 10.1111/j.1502-3931.2010.00243.x、
- ② Y. Shiino, Yutaro Suzuki, F. Kobayashi, Sedimentary history with biotic reaction in the Middle Permian shelly sequence of the Southern Kitakami Massif, Japan, *Island Arc*, vol.20、査読有、2011、DOI: 10.1111/j.1440-1738.2011.00760.x、
- ③ K. Morimoto, Yutaro Suzuki, Actual determination of center-of-buoyancy in *Nautilus*, *Geoscience Reports of Shizuoka University*, vol.37、査読有、2010、p.51-55、
- ④ F. Kobayashi, Y. Shiino, Yutaro Suzuki, Middle Permian (Midian) foraminifers of the Kamiyasse Formation in the Southern Kitakami Terrane, NE Japan, *Paleontological Research*, vol.13、査読有、2009、p.79-99、
- ⑤ A.E.S. Högström, J.O. Ebbestad, Yutaro Suzuki, Armoured annelids and mollusks from the Upper Ordovician Boda Limestone, central Sweden, *GFF*, vol.131、査読有、2009、p.245-252、
- ⑥ Yutaro Suzuki, Y. Shiino, J. Bergström, Stratigraphy, carbonate facies and trilobite associations in the Hirnantian part of the Boda Limestone, Sweden, *GFF*, vol.131、査読有、2009、p.1-12、
- ⑦ 椎野勇太, 鈴木雄太郎, 小林文夫、南部北上山地北上山地上八瀬地域の中中部ペルム系細尾層から産出したフズリナ化石とその意義、*地質学雑誌*, vol.114、査読有、2008、p.200-205、
- ⑧ Yutaro Suzuki, A. Kondo, J. Bergström, Morphological requirements in limulid and decapod gills: A case study in deducing the function of lamellipedian exopod lamellae, *Acta Palaeontologica Polonica*, 査読有、vol.53、2008、

- p.275-283、
- ⑨ Yutaro Suzuki, J. Bergström, *Respiration in trilobites: a reevaluation*, *GFF*, 査読有、vol.130、2008、p.211-229、

[学会発表] (計9件)

- ① 椎野勇太・山田翔慧・鈴木雄太郎・鈴木千里，機能要求に相応した設計原理を示唆する形態進化仮説：凹凸形態型腕足類の例，日本古生物学会，2011年1月29日，高知大学（高知県）、
- ② 森本このみ・鈴木雄太郎，海を漂う小型潜水艦：現生オウムガイ類の遊泳様式の解析，日本古生物学会，2010年6月13日，筑波大学（茨城県）、
- ③ 大野悟志・鈴木雄太郎，イレニモルフ三葉虫 *Stenopareia oviformis* における複眼レンズの光軸の分布偏向性，日本古生物学会，2010年6月13日，筑波大学（茨城県）
- ④ 大野悟志・鈴木雄太郎，イレニモルフ三葉虫 *Stenopareia oviformis* のヴィジュアルトポグラフィの把握を目指して，日本古生物学会，2010年1月30日，琵琶湖博物館（滋賀県）、
- ⑤ 溝口愛美・鈴木雄太郎、Enroll 姿勢のジレンマ：“roller”三葉虫 *Nileus armadillo* を例に、日本古生物学会，2010年1月30日，琵琶湖博物館（滋賀県）、
- ⑥ 森本このみ・鈴木雄太郎、現生オウムガイ類：揺動運動の理解に向けて、日本古生物学会，2010年1月30日，琵琶湖博物館（滋賀県）、
- ⑦ 鈴木雄太郎・伊藤 優，三葉虫 *Nileus armadillo* における稜線構造（terrace line）型姿勢感知機構について：レビューと予察報告，日本古生物学会，2009年6月27日、千葉大学（千葉県）、
- ⑧ Yutaro Suzuki, Y. Shiino, J. Bergström, *Upper Ordovician lithosomes and faunas on top of the Boda mudmound cores, Dalarna, Lundagarna i Historisk Geologi Och Paleontologi XI*, 2009年3月12日、Lund大学（スウェーデン・ルンド）
- ⑨ 鈴木雄太郎・伊藤 優，三葉虫のダビュラー上の稜線構造について：レビューと予察報告，日本古生物学会，2009年1月31日，琉球大学（沖縄県）、

[図書] (計3件)

- ① 日本古生物学会編，鈴木雄太郎分担執筆、朝倉書店、古生物学事典第二版、2010、584pp、
- ② 石川統ほか，鈴木雄太郎分担執筆、東京化学同人、生物学事典、2010、1615pp
- ③ 岩槻邦男・馬渡俊介監修，石川良輔編集，鈴木雄太郎分担執筆、裳華房、バイオダイバーシティー・シリーズ

6 節足動物の多様性と系統，“三葉虫綱 Class Trilobita”、2008、p.114-121、

6. 研究組織

(1) 研究代表者

鈴木雄太郎 (YUTARO SUZUKI)

静岡大学・理学部・講師

研究者番号：50345807