

有孔虫の脈管系の機能について

— *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY による研究から —

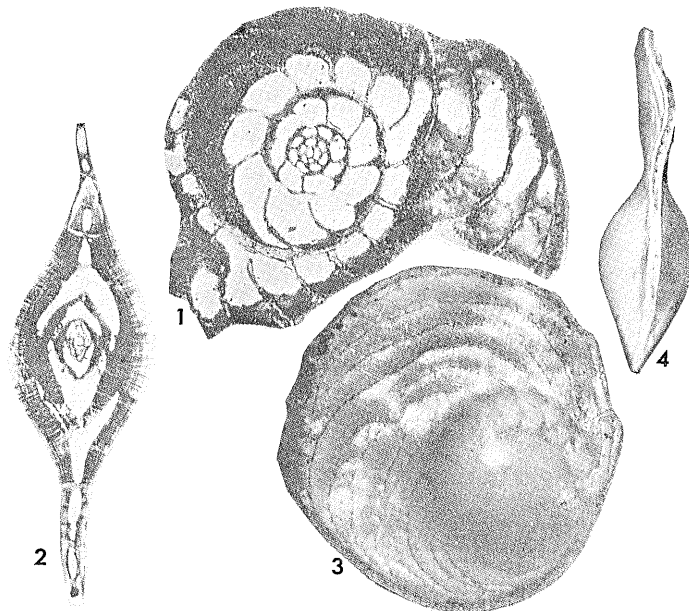
福田 理 (海外地質調査協力室)
Osamu FUKUTA

化石として保存され易い有孔虫の殻については 応用古生物学上の必要から その形態のみならず 内部構造についても 古くから多くの学者によって精力的に研究され 今日では微細な点までよく知られている。しかし その生理とのかかわりについては 最近までほとんど知られていなかった。

英国の権威ある高級自然科学週刊誌“Nature”の309巻5971号(1984年6月28日)は この問題に関する興味深い研究成果を掲載している。この号の表紙も研究に使われた *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY の生体のカラー写真で構成されているのだから 編集者のこの問題に関する気の入れ方がうかがえる。有孔虫の生活史に有性・無性の両世代を交互に繰返す世代交番 (alternation of generations) があり その結果同一種に顕球型・微球型ができる すなわち同種双型 (dimorphism) 現象がみられることを初めて明らかにしたのも 英国の LISTER, J. J., (1895) なのだから 彼らの気の入れ方がわかるような気もする。しかも 後で述べるように この論文の著者は5人ともドイツ人なのだから その感を一層深くする。

Heterostegina depressa D'ORBIGNY は *Heterostegina* 属の模式種である。ところで *Heterostegina* は 第1次隔壁 (primary septa 単に隔壁ともいう) と第2次隔壁 (secondary septa) によって 房 (chamber) が四辺形の小房 (chamberlet) に細分されている点を除くと *Operculinella* にきわめてよく似ている。このことは第1図と第2・3図とを比べてみるとよくわかる。換言すれば 本属は球形の初房と *Operculinella* 状の旋回からなり 各旋回は著しく後方に変曲した隔壁によって多数の房に分けられ 初房から数えて 通常3番目以後の房は第2次隔壁によって多数の四辺形の小房に細分されている。旋回の外側周縁には周縁索があり また小房を囲む第1次・第2次の両隔壁には隔壁内脈管系 (septal canal system) がある。

Operculinella と同様に *Heterostegina* の殻の中央部は厚い双凸鏡状 (thick lenticular) または亜球状 (subglobose) であるが 他の部分は薄く扁平 (complanate) になり 厚い中央部に対しては周辺縁 (marginal flange) を形成している。縦断面でみると 幼年期を代表する中央部では包旋回であるが 壮年期を代表する周辺縁では



第1図
Operculinella cumingii (CARPENTER)
(HANZAWA, 1939)
1 正中断面 (顕球型) 約14倍
2 縦断面 (顕球型) 約14倍
3 側面からみたところ 約9倍
4 周縁からみたところ 約9倍

開旋回である。ここで包旋回 (involute) というのは平面旋回 (planispiral) をなす殻が先行するものを完全に被っている場合であり開旋面 (evolute) というのはそれが先行するものを残している場合である。包旋回をなす殻の旋回薄層 (spiral lamellae) の中心に向う部分は縦断面における形から旋回薄層の翼状延長 (alar prolongation of spiral lamellae) と呼ばれる。これに対して各房の空隙 (lumina) が殻の中央まで続いているすなわち旋回薄層の翼状延長間が空いている場合この房空隙の連続部分は房の翼状延長 (alar prolongation of chamber) と呼ばれる。この場合各房を仕切る隔壁も同様に殻の中央部まで延びているのでこの延長部を隔壁の翼状延長 (alar prolongation of septa)

と呼ぶ。 *Heterostegina* では旋回薄層の翼状延長は互に密着しており房の翼状延長は存在しない。

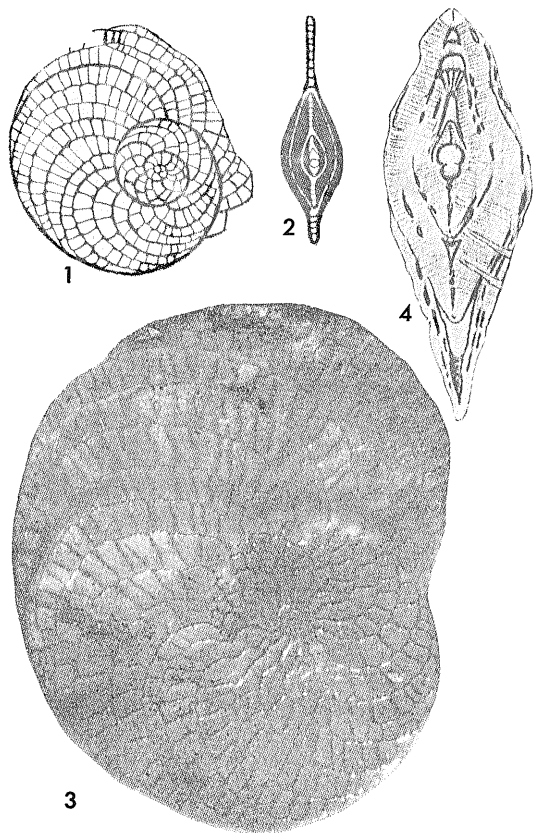
以上に述べたことから明らかなように殻の構造からみると *Heterostegina* は *Operculinella* から進化したと考えざるを得ない。 *Heterostegina* が始新世から現在に至る南北両半球の低緯度地域の浅海域にひろく産するのに対して *Operculinella* は永らくフィリピン産の現生種しか知られていなかったが近年 COLE, W. S. (1963) によってグアムの中新統からも記載された。半沢 (1968) によるとこれは現生種 *Operculinella cumingii* (CARPENTER) とは別種かも知れないという。このような問題が残されているがともかく殻の構造から *Operculinella* のある種から進化したと考えられる *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY は低緯度地域の浅海からひろく知られている。

今回 *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY を使って脈管系の機能を明らかにしたのは次の西ドイツの5学者である。

- Rudolf RÖTTGER¹⁾
- Michael SPINDLER²⁾
- Rolf SCHMALJOHANN³⁾
- Michael RICHWIEN¹⁾
- Matthias FLADUNG¹⁾

- 1) Institut für Allgemeine Mikrobiologie Universität, Kiel, FRG
- 2) Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität, Tübingen, FRG
- 3) Institut für Meereskunde an der Universität, Kiel, FRG

彼らの所属から明らかなようにこの研究は微生物学



第2図 *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY と *H. nigripustula* COLE

1-3 *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY

1 正中断面 (模式図)

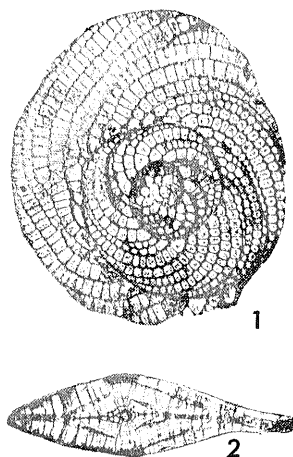
2 縦断面 (模式図)

3 側面からみたところ 約12倍

4 *Heterostegina nigripustula* COLE

縦断面 約12倍

(1,2 HANZAWA 1965; 3,4 半沢 1968)

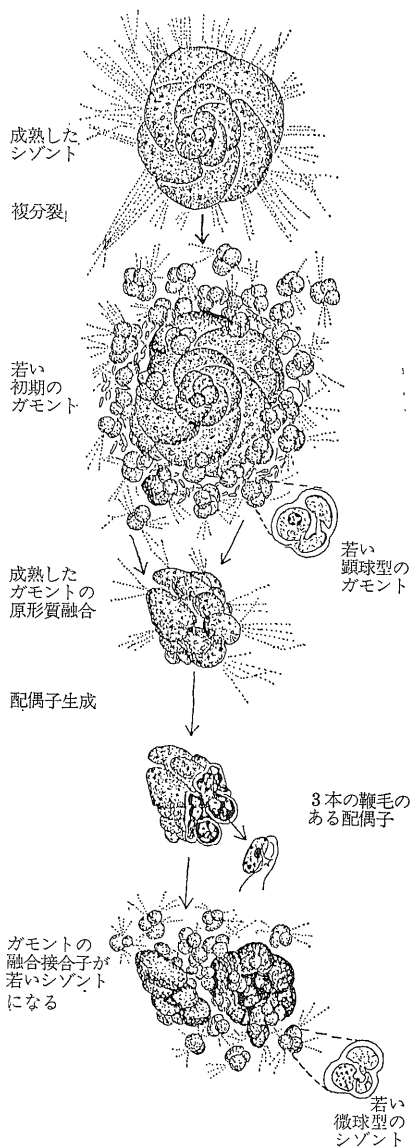


第3図

Heterostegina antilea CUSHMAN 約10倍 (COLE, 1957)

1 正中断面

2 縦断面



第4図 *Glabratella pattelliformis* (BRADY) の生活環 (MYERS, 1938)

者を中心として 地質・古生物学者および海洋学者の協力で行われた。以下に彼らの論文の内容を順を追って紹介しよう。

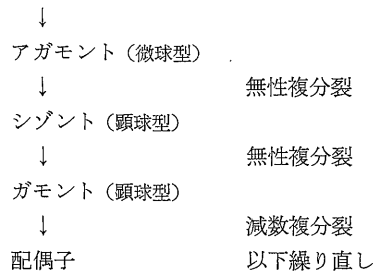
有孔虫の殻 (testという) は 変化に富む形態 殻壁構造および構成物質によって特徴づけられているが ごく少数の種属について その捕食法や環境 (基質) との関係が知られているだけである。この点については HAYNES (1981) の有孔虫に関する教科書 および TEVESZ

and McCALL (1983) 編の現生および化石群集にみられる生体活動に起因する相互関係に関する単行本中の LIPPS の記事 (p.331-376) を参照されたい。構造上の特徴が特別な生活法の収斂的適応の結果として説明されたグループは共生生物をもつ大型の有孔虫 (すなわち ロタロイドおよびミリオロイドの仲間) だけである。殻壁の透明性および平たい殻における高い表面積対容積比は 高度な藻類-有孔虫類の共生関係に 形態的基礎を与える。殻壁が他の有孔虫にみられる本来の口孔の役目を果し かつ共生生物をもつ *Heterostegina* の殻中の脈管系を説明したのがこの論文である。

Heterostegina depressa D'ORBIGNY は 光量が年間を通して比較的一定な 熱帯および亜熱帯の暖く 浅い栄養分に乏しい海に棲息している。本種には生態的および形態的な同種三型 (trimorphism) 現象がみられる。すなわち ガモント (gamont) の直径は 4 mm までであるが アガモント (agamont) およびシズント (schizont) のそれは それぞれ 20mm および 3 mm までである。この研究には生殖を通じて得られた以上の全 3 型を含む実験室培養が不可欠であるが ハワイ周辺の海から採取された標本も使われた。

さて 世代交番による同種双型のみられる一般的な有孔虫の生活環のなかで もっともわかり易いのは *Glabratella pattelliformis* (BRADY) のそれであろう。第4図は MYESS (1938) によって図示されたその概要である。多核のシズントは 2ヶ月ないし 2ヶ月半で成熟する。成熟殻の最終房はそれに先立つ数個の房より一般に小さい (第4図の最上図)。複分裂 (schizogony) はより大きな核の分裂をもって始まる。次いで細胞質の小球が各核のまわりに分離し 30個ないし 120個の若いガモントになる。成熟したガモントは 6個ないし 16個の房からなる。これらは対となって 通常腹面で融合する。この場合 それぞれの口孔が向き合う。ここに至る過程は 偽足による運動および回転によって行われる。隔壁および殻の腹面は吸収され 原形質は両殻の間の空間で融合する。このようにガモントが対をなして合体する過程は細胞質融合 (plastogamy) と呼ばれる。次いで 核の複分裂によって 1ガモント当り 250~300個の小球状で 3本の鞭毛を有する配偶子ができる。鞭毛のうち 2本は同じ長さで 同時に脈動するが 残りの 1本は少し長く かつ たな引くように動く。配偶子のうち受精するのはおよそ 10% である。接合子には シズントの初房中の原形質塊のおよそ 3分の 2 の大きさになるまで 鞭毛が残っている。原形質外層 (ectoplasmic

layer) が発達し そのなかに薄い初房の多孔質壁が形成されるが 初房の直径はその分泌前の成長量によってきまる. シゾントの房が2個または3個になる前に これら幼殻が脱出できるように 結合したガモントの殻の間のセメントが溶け去る. 対をなすガモントから発達するシゾントは 通常18個ないし32個である. *G. patelliformis* の顕球型(ガモント)の殻は右巻きであるのに対して 微球型(シゾント)の殻は左巻きである.



顕球型の初房の大きさにちがいがみられることもある. かつて これは有性世代の雌雄の分化によると考えられていた. 後年 ある種においては 顕球型が多核でシゾントとして無性生殖するものもある一方 他の顕球型は単核で有性生殖することが明らかにされた. これは3つの別の世代を代表するものと考えられ HOFKER (1930) によって同種三型(trimorphism)として記載された. このような場合 2つの顕球型はA₁ およびA₂ 世代 また微球型はB世代とされる. しかし その後の培養研究によれば このような3世代は規則正しく現われるものではなく またそれがまったくみられない種もあることが明らかにされた. したがって LE CALVEZ (1938) に従って 同種三型という用語を殻の形態だけについて使用し 生物学的な意味をもたせないのがよいであろう.

大部分の多房有孔虫では 相隣2房は単1の連絡口(foramen)によって連絡しているが 最後に形成された房は末端連絡口 すなわち口孔(aperture)を通じて周囲の媒質に開口する. ロタリイド(rotaliid)有孔虫の多くの種は 房壁のなかにいろいろな種類の脈管系(canal system)をもっている. そして *Operculina* のような属では このような脈管があるので 未分割の房空間と殻の側面との連絡が可能になっている. *Heterostegina* の細分された房空間 すなわち小房(chamberlet)も 同様の方法で 殻の側面と連絡している. ヌムライトの仲間(nummulitids)もまた肥厚した周辺キール(peripheral keel) すなわち周縁索(marginal cord)のなかに 立体的に網状に発達した脈管(残りの脈管系にも連絡している)をもち それがまわりをとりまく海水に開口している.

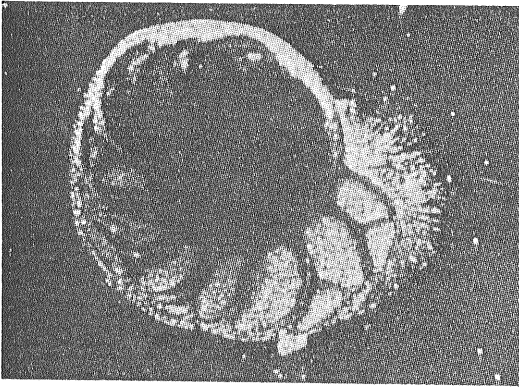
Heterostegina depressa について RÖTTIGER et al. (1984) は 生態的および形態的な同種三型現象がみられガモントの直径は4mmまでであるが アガモントおよびシゾントのそれはそれぞれ20mm および3mmまでである とはっきりした形で書いている. ここで 殻の大きさから 彼らのアガモントが一般の論文のシゾントまたは微球型であり ガモントおよびシゾントが顕球型であることは明らかである. これらのうち ガモントが配偶子を出すものであることは明らかであるから シゾントは一般の論文のシゾントでもガモントでもないことになる. シゾント(schizont)のschizoはto split(裂くこと)を意味するギリシャ語のskhzienに由来する. したがって 一般のシゾントは それが分裂して多数のガモントになるところからきている. 以上に述べたことから *Heterogypsina depressa* のアガモントシゾント およびガモントの間には 次のような関係がある と考えられるが 具体的な資料が与えられていないため 確信はもてない.



ヌムライトの仲間は通常真の原初口孔も二次口孔も持たず *Heterostegina* 属の種の記載にも口孔の存在を明記したものはほとんどない. 細管のある周縁索が 房壁および小房壁の脈管とともに 口孔の代役を果たしていることは 驚くべきことである. しかし 多くの個体のなかには いろいろな形および大きさの口孔が観察されるものもある.

最近では 脈管系の形態は光学顕微鏡または走査型電子顕微鏡を使って研究され その起原が説明されているばかりでなく それは分類学的にも使われている. 原形質が周縁房から引込められている場合にも 脈管系があるため周縁索のどの点からも偽足を突き出すことができる. そのため この動物は生理学的に放射対象を示すことになるので われわれはこれがその第一の機能であると考えている. 有孔虫の他のグループにおいては 偽足の押し出しが口孔の第一の機能であるので ヌムライト科においては 脈管系には第二の機能もあると思われる.

Heterostegina 属においては 周縁索中の脈管の末端開口が多数の小原初口孔として働き 新しい房のための

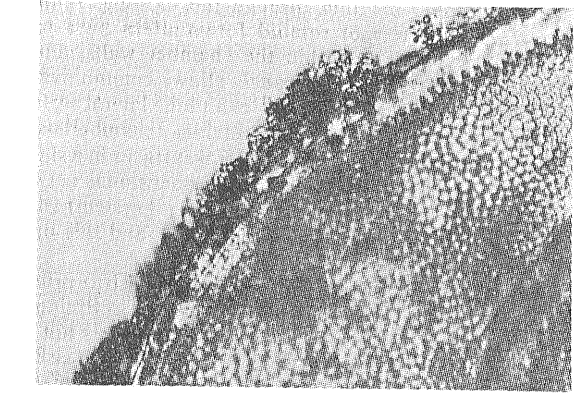
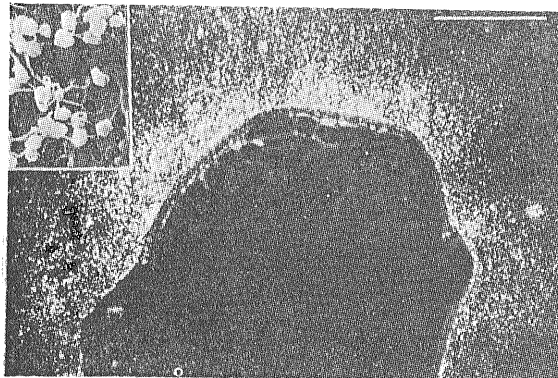


第5図 *H. depressa*における房の形成過程 (RÖTTGER et al., 1984) 新しい房の指し型形成のため もっとも新しい房の周縁索の脈管から 多数の原形質のフィラメントが出ている。 標本の大きさは900 μ mである。 小房がみられるのは最後の2房だけである。
From Nature, vol. 309, 28 June, 1984, p. 789, Fig. 1

指し型を形成する原形質がそこから押し出される (第5図)。 この過程はすでに記載されており フィルムに記録されているので 脈管系の意義は明らかである。

H. depressa, *Heterocyclina tuberculata* HOTTINGER, および *Operculina ammonoides* (SCHRÖTER) のようなヌムライトの仲間は 原形質が単に出るだけでは 大きな房を造ることはできないであろう。

H. depressa は細胞に包まれる共生藻類から得られる光合成生物 および共生生物の全数に応じた絶えざる消化によって養われている。 消化は殻合体で行われ 廃棄生成物は 原形質によって 古い房から新しい房へ運ばれる。 最後には 廃棄生成物は末端房上の周縁索中の開口を通り その端の孔から排泄される (第6図)。 このように 脈管系は廃棄物除去の役目を果している。

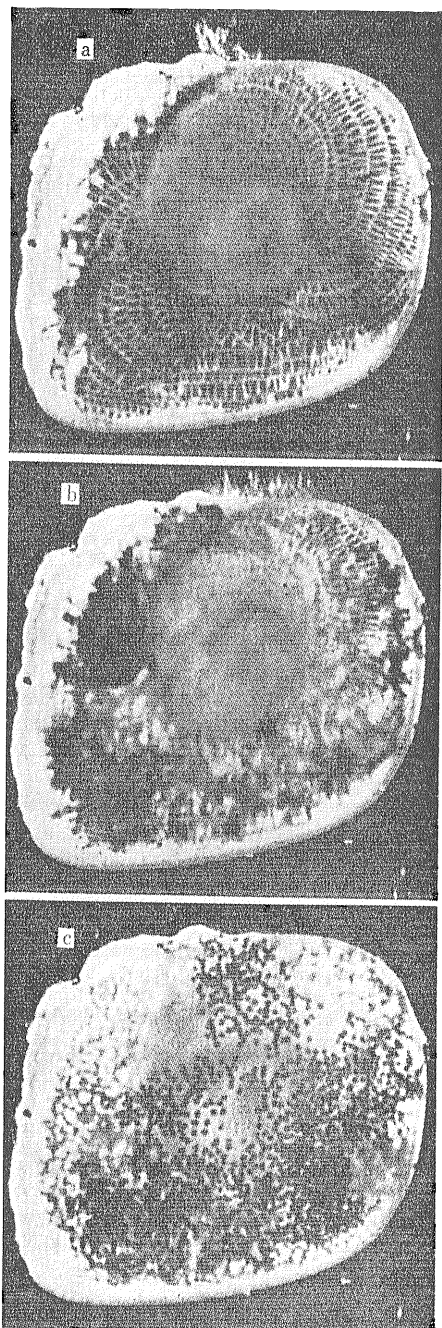


第6図 *H. depressa* のもっとも若い房の側表面の一部 殻の周縁索には排泄物の集積がみられる。 1-2 μ m の大きさの粒が 周縁索の脈管を通して排泄されている。
(RÖTTGER et al., 1984)
From Nature, vol. 309, 28 June, 1984, p. 790, Fig. 2

脈管系は有性生殖にも拘わりをもっている。 2.5 μ m の配偶子はおもに周縁索の脈管系を通して放出される (第7図)。 シズントおよびアガモントの無性複分裂 (asexual multiple fission) の間中 共生生物と一緒に原形質は殻を明け渡し 続いて 周囲をとり巻く海水中で 数100または数1,000の娘細胞に分裂する。 顕微鏡シネマによって撮影された時間順の写真は 原形質が脈管系を経由して親の殻の側面から抜け出すことを示している (第8図)。 共生している珪藻は 2-3 μ m 幅の縫合線脈管 (sutural canal) を通れるように 著しく変形する。 この珪藻は珪質の細胞膜 (frustule) をもたず 膜状の細胞膜があるだけである。 通常 その長さは 8-11 μ m また幅は4-5 μ m で 形はきわめて変化し易いので 共生珪藻は脈管を通ることができるのである。 つまりこの珪藻は運搬方法によく適応している。 全原形質が狭長な脈管系を通して外側に出るのに必要な時間は比較的短かく 38分ないし4時間16分である。

第7図 配偶子を放出している *H. depressa* のガモント ハワイ Honolulu 沖の水深100mから採取された。 スケールの棒は420 μ mである。 左上の枠内：細孔と脈管から放出された2本の鞭毛をもった配偶子を示す走査型電子顕微鏡写真。 固定の際の縮みのため 写真の配偶子の大きさは1 μ mであるが 生体では2.5 μ m。

(RÖTTGER et al., 1984)
From Nature, vol. 309, 28 June, p. 790, Fig. 3



第8図 *H. depressa* のアガモントの顕微鏡映画の3ショット
 ハワイ Maui 島の水深45mから採取。大きさは9.8 mmである。原形質は殻から抜け出してから娘細胞に分裂する。 a. 原形質が石灰質殻の周縁部から引込んで複分裂が始まっていることを示す。共生している珪藻に起因する暗い色調は 房と小房の無色の壁と対照的である。 b. 原形質は脈管系を通り殻の大部分を明け渡して 両側表面を被っている。 c. 原形質は娘細胞に分割されている。母殻の下にある幼殻も見える。殻の明け渡し過程に要した時間は2時間17分である。(ROTTGER et al., 1984)
 From Nature, vol. 309, 28 June, 1984, p. 790, Fig. 4

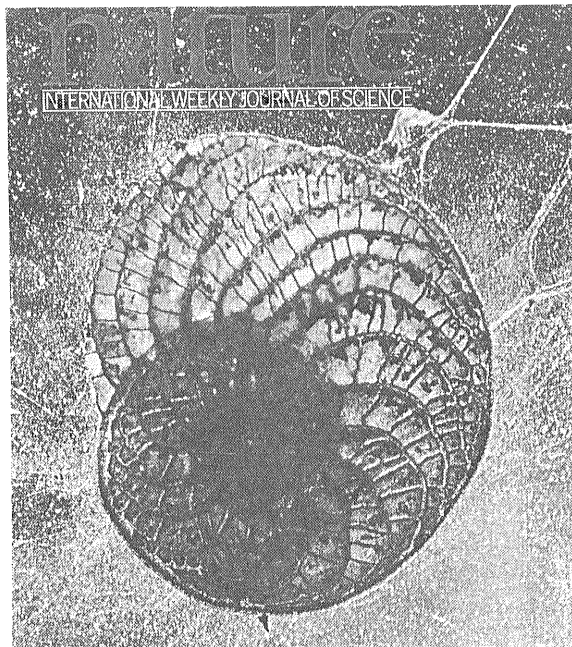
全生活史を通じて *Heterostegina depressa* は弾力のある突起によって基層に付着している透明な鞘で被われている。これは乱流水中での移動を妨げるとともに生長段階にある房を保護する。未成熟の個体は間隔において鞘を離れ 大きなものにとり代える。光学顕微鏡による観察の結果によれば 鞘の分泌には2~3時間が必要なだけで 必要な物質は脈管系の開口を通して殻の表面に出る。それ故 全体として 脈管系はこの生物の保護構造の迅速な形成のための形態的基礎を与えるといえるであろう。

このように 脈管系は原形質のすべての基本的生物学的機能にとっても重要である。

平らで透明なヌムライト状の殻は 共生生物に依存して生活していることによる適応しているばかりでなく 外界と連絡をもつ大量の原形質(共生生物を含む)を包んでいる。このつながりが効果的に行われているのは 内部にある原形質とこれを取り巻く海水との間の生理的連続性を 脈管系が与えているからにほかならない。

ここで本論文の要点をわかり易くまとめておこう。

- 1) *Heterostegina* を含むヌムライトの仲間の有孔虫には 通常原初孔も二次(補助)孔もみられない。
- 2) この仲間においては 脈管系がこれら孔の役目を果している。
- 3) *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY の生体の観察から知られた脈管系の具体的な役割りには 次のようなものがある。
 - i) 原形質が周縁房から内側に引込んでしまっている場合にも 脈管系があるため 周縁索のどの点からでも偽足を出すことができる。そのため 周縁索をもつ有孔虫は 生理的にみると放射対象を示す。
 - ii) 新房形成の指し型となる原形質も 周縁索の表面に開口する脈管系から フィラメントとなって押し出される。
 - iii) 排棄物は脈管系を通して 周縁索表面のその開口部から排泄される。
 - iv) 配偶子は周縁索の脈管系を通して放出される。
 - v) 無性複分裂に先立って 原形質は殻を明け渡して殻外に出るが これは原形質が脈管系を通して親の殻の側面から抜け出すことによって行われる。そのおもな通路は 殻壁と隔壁とが接する線 すなわち縫合線にある脈管系である。共生している珪藻も変形して幅2-3 μ mのこの脈管系を通り 原形質と行動を共にする。
 - vi) 生体を保護している透明な鞘の形成に必要な物質も 脈管系を通して殻の表面まで運ばれる。



第9図

接合子を放出しようとしている *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY 有孔虫殻の殻壁中にみられる精巧な脈管系の役割りはよくわかっていない。ここに再録した“Nature”誌 (vol. 309, 1984年6月26日) の表紙に示された貨幣石科に属する現生種 *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY 1826 は 周囲の海水と内腔とを連絡する脈管を経由して 接合子をまさに放出しようとしているところである。これは脈管系の機能の1つである。 From Nature, vol. 309, 28 June, 1984, cover

vii) 脈管系は原形質とまわりの海水との間の生理的連続性を与える。

RÖTTIGER et al. (1984) の論文が掲載された“Nature”誌の表紙は 海水と内腔とを連絡している脈管を通して放出されたばかりの配偶子をもつ *Heterostegina depressa* D'ORBIGNY の みごとなカラー写真(第9図)で飾られている。本文はともかく この表紙だけでも 原物を手にしてご覧になることをおすすめする。

引用文献

- COLE, W. S., 1957, Late Oligocene larger Foraminifera from Barro Colorado Island, Panama Canal Zone : Bull. Amer. Paleontology, vol. 37, no. 163, p. 313-330.
- COLE, W. S., 1963, Tertiary Larger Foraminifera from Guam : U. S. Geol. Surv., Prof. Paper, 493-E, p. E2-E28, pls. 1-11.
- RÖTTIGER, R. et al., 1984, Functions of the canal system in the rotaliid foraminifer, *Heterostegina depressa*: Nature, vol. 309, no. 5971, p. 789-791.
- HANZAWA, S., 1931, Revision of *Nummulites cumingii* (CARPENTER) : Jap. Jour. Geol. Geogr., vol. 16, nos.

3-4, p. 225-232, pls. 15-16.

- HANZAWA, S., 1965, The Ontogeny and the Evolution of Larger Foraminifera : Tohoku Univ., Sci. Rep., 2nd Ser. (Geol.), vol. 36, no. 2, p. 239-256, pls. 30-40.
- 半沢正四郎, 1968, 大形有孔虫 : 朝倉書店, p. 1-300.
- HAYNES, J. R., 1981, Foraminifera : Macmillan, London, p. 1-433.
- HOPKINER, J., 1930, The Foraminifera of the Siboga Expedition, Pt. 2. Families Astrorhizidae, Rhizamminidae, Reophacidae, Anomaliniidae, Peneroplidae : Siboga Expedition, Mon. IV, p. 79-170, pls. 39-64.
- LE CALVEZ, J., 1938, Recherches sur les Foraminifères —1. Development et reproduction: Archives Zool. Exper. & Generale, vol. 80, pt. 3, p. 163-333, pls. 2-7.
- LIPPS, J. H. in Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities (eds TEVESZ, M. J. S. & MCCALL, P. L.), p. 331-376, (Plenum, New York, 1983)
- LISTER, J. J., 1895, Contributions to the life history of the Foraminifera: Royal Soc. London, Philos. Trans., ser. B, vol. 186, p. 401-453.
- MYERS, E. H., 1938, The present state of our knowledge concerning the life cycle of Foraminifera : Natl. Acad. Sci., Washington, Proc., vol. 24, no. 1, p. 10-17.