

氏名・(本籍)	ジュン 鄭	キュウ 圭	キ 槙
学位の種類	理	学	博士
学位記番号	理博第	1082	号
学位授与年月日	昭和63年3月25日		
学位授与の要件	学位規則第5条第1項該当		
研究科専攻	東北大学大学院理学研究科 (博士課程) 地学専攻		
学位論文題目	Morphology and Taxonomy of Late Cenozoic Uvigerine Foraminifera from Japan. (日本産後期新生代 Uvigerine 有孔虫の形態と分類)		
論文審査委員	(主査) 教授 高柳洋吉	教 授 小高民夫	教 授 中川久夫

論 文 目 次

INTRODUCTION

ACKNOWLEDGMENTS

REVIEW OF PREVIOUS WORK ON JAPANESE UVIGERINIDS

MATERIALS

INTERNAL MORPHOLOGY AND WALL STRUCTURE

1. Toothplate

1-1. Euuvigerine type

1-2. Neouvigerine type

2. Mechanism of Toothplate Formation

3. Andoanulus

4. Wall Ultrastructure

5. Lamellar Wall Construction

6. Perforation

SHELL POROSITY

SIZE AND FORM

1. Methods of Study

2. Size Variation

3. Growth Pathway

4. Dimorphism

5. Structure and Habitat Specialization

CONCLUDING REMARKS

CONCEPT OF TAXONOMY

1. General

2. Species Concept

SYSTEMATIC DESCRIPTION

REFERENCES

論文内容要旨

Uvigerina 類有孔虫は第三紀始新世に地球上に出現して以来、多様な分化発展をとげた。現在では世界の海洋に分布を広げ、生息環境も多様である。殻の形態は時空的な変化に富んでいるため地層の対比や古環境解析に化石が多く用いられている。しかし、その分類体系に関する見解は研究者間で必ずしも一致していない。本研究では、形態および生態についての見地から新たに検討し、このグループの分類の基礎を固めることを目的としている。研究に用いた試料は日本列島に分布している中新世以降の化石種および周辺海域に生息している現生種である。後期新生代の地層は日本に広く分布しているが、本研究では層序および地質年代が明らかにされている8地域からの化石 *Uvigerina* 類を対象に、その生息期間、古生物地理を検討した。これらの地域は南から宮古島、沖縄島、宮崎、房総半島、氷見、新潟、佐渡島、男鹿半島である。現在の日本周辺海域は大きく太平洋と日本海に分けられ、さらに太平洋側は海況により黒潮水域、混合水域そして親潮水域に分けられる。これら4海域はそれぞれ特有の海洋環境を形成している。現生種については、これらの海域からの堆積物試料を分析し、その垂直的、水平的分布を調べた。検討した形質は歯板、口孔、巻き方、殻壁の構造、壁孔、殻の形態と装飾、初室である。

殻室内の歯板構造の観察の結果、日本産 *Uvigerina* 類はその歯板形成パターンにより二分される。すなわち、*Euvigerina* タイプの歯板を有するグループと *Neouvigerina* タイプのグループである。*Euvigerina* タイプの歯板は単純な板状をしており先行の殻室の口孔唇に接続している(図1)。一方、*Neouvigerina* タイプの歯板は先行室との接続部位がフォラーメンの外壁であるが、このタイプではさらに3つの歯板形が認められた。(1) 棍(とい)状でその凹側が先行室のフォラーメンに向いているもの、(2) 棍状をしその凸側が先行室フォラーメンに向いているもの、および(3) 単純な板状のものである。これら3タイプはそれぞれ *N. setosa*, *N. proboscidea*, *N. interrupta* の歯板で代表される(図2)。*Uvigerina* 類は室の付加位置を3列状に回転移動させながら成長するが、個体発生の後期に2列状ないし単列状になるものもある。歯板の形成位置は室の配列様式に従って、同じ角度で配列する。また歯板の形も個体の成長段階で多少変化することが観察された。しかし歯板と先行室との接続部位は個体発生を通じて安定しており、室配列様式とは無関係である。従来 *Uvigerina* 類は室の配列様式(とくに個体発生段階での変化)や歯板のような形質で属レベルの分類が行なわれてきた。しかし成長段階での室の配列様式の変異の特徴で分類を行なう場合、幼体の分類において難点があり、より安定した歯板と先行室との接続パターンで属レベルの分類を行なうのがより妥当と考える。

Euvigerina の殻壁は微細構造上、放射状層(fibrous layer)と皮膜層(veneer)の2層からなっている。放射状層は殻表面に対して垂直に配列する方解石の針状結晶の集合体からなる。個々の結晶単位(crystal unit)は殻表面側からみた場合ジグソーパズル様にかみ合っており、壁孔が結晶単位の内部およびそれらの間に発達している。この壁孔は全般的に針状結晶と平行

である。放射状層はさらに殻の内部側の主方解石層 (primary calcitic lamella) と外部側の副方解石層 (secondary calcitic lamella) に分けられ、その境界には割れ目が認められる。皮膜層はこの放射状層の内・外面を覆っている (図 3)。皮膜層の結晶は微粒状であり、その粒径は殻表面に向かって減少していく。皮膜層は壁孔を持つものと持たないものがあり、この特徴により殻表面は多孔質面と無孔質面に分けられる。*Uvigerina* 類の殻表面は一般的に多孔質であるが、歯板、エンドアニュルス (endoanulus) および殻の表面装飾部 (textural costae & spines) は無孔質である。さらにこれらのうち、剛毛状装飾 (spines) の発達する部分では表面だけではなく剛毛壁全体にわたって無孔質であることが確認された。

これらの放射層と皮膜層よりなる層は各室を形成するとともに先に形成された室の表面をおおうため、成長初期の室の殻壁では層状構造が観察される。この層状構造は個体発生段階あるいは属内で変異が見られるが、基本的には単層状構造 (monolamellar character) である (図 4)。

殻表面の壁孔の数、形、大きさは個体発生段階および種内で一定ではない。一般的によりほど長い表面孔が成長の初期段階で現われる傾向がある。表面孔パターンの種内変異は生物地理区、生息深度とよく対応している。たとえば日本海の個体群は太平洋側の個体群より表面孔が大きく、孔率 (shell porosity) は高い。また、大深度の個体群は浅い方の個体群より表面孔は小さく、孔率は低い。したがって、表面孔パターンを種分類に用いるのは妥当でなく、むしろこれらは生態的表現型 (ecophenotype) の認定に用いられるべきである。

Uvigerina 類の殻の大きさの種内変異は一般に極めて著しいが、これらの殻の大きさの変異が究極的にどの形質の変異に基づくかについて検討した。先に述べたように *Uvigerina* 類は 3 列状から単列状に室を付加させ殻成長を行なっていく。したがって殻の大きさは室の数と大きさに依存する。本研究では殻の大きさ (test length & test breadth), 初室を含む室数, 最大室の大きさ (chamber breadth & chamber height) を測定し、これらのパラメータ間での相関関係を調べた。その結果、同一世代内での成体の室数は殻の大きさと関係なく、種内で一定であるが、室の大きさは殻の大きさと正の相関関係におけることが認められた。したがって、殻の大きさの種内変異は室の大きさの変異によるものであるといえる。さらに、一般には殻の大きい個体群は小さい個体群より深い水深の所に棲息していることが判明した。

次に、個体発生における殻の大きさの変化を調べた。個体発生の段階を室数で区分し (種内では室数は同一世代内で一定である), 各段階での殻の大きさの変動を室数対殻の長さ、室数対殻の横幅、各段階での殻の長さと横幅で表現した。その結果、殻の長さは室数に対して等差数列的に増加し、殻の横幅は最後の室を 'n' とすると 'n-2' の室でその最大値に達することが判明した。これらのパラメータは *Uvigerina* 類全般に適用できる。各成長段階での殻の長さと横幅との対応点を段階順に結んだ線 (growth pathway) は、最終到達点は個体間で殻の大きさに変異があるから異なるものの、種内である一定の線上に回帰し、近縁種間では似た growth pathway が認められた (図 5)。このように *Uvigerina* 類は特有の成長プラン (Werderplan) を持つ

ており、殻全体の大きさは種内変異に富むにもかかわらず種に特有の growth pathway が存在する。現生種の成長様式を水域ごとに調べてみると、暖流種では卵型の殻形のものが多産するのに対して、亜寒流および寒流種は円筒型に近い殻形のものが多い。そして前者は後者より室の大きさは大きく殻を構成する室の数は少ない。室数を動物の年齢に対比できるとすれば、暖流種の方が成長率も高く、より速く成熟し生殖期に達すると考えられる。

有孔虫では異なる生殖様式を持つ世代の交番によって一般に二形性 (dimorphism) を生ずることが知られている。本研究では *Uvigerina* 類の個体群ごとに初室の大きさ、室数、殻全体の大きさを比較検討した。その結果、(1) 一般的に初室の大きさの頻度分布は bimodal であり、mode 間は不連続である。しかし、初室が小さいグループ (小球形個体) は、個体群内で少数もしくは皆無である。(2) 小球形個体は初室が大きいグループ (大球形個体) より室数が多い。(3) 初室の二形性と殻全体の大きさとの間には相関関係は全く認められない。

殻表面の装飾パターンは生息深度とよく対応している。生息地が浅い種群の表面装飾は一般的に肋状隆起 (costa) であり、水深が深くなるにつれて助状隆起と剛毛 (spine) が共存している種がしだいに増加し、もっとも深い生息地にいる種群は剛毛で殻表面が覆われている。

共存する近縁種は互いにその殻の大きさを異にしている。そして、ある種において殻の大きさの変異量は共存する近縁種数により変わる。すなわち、共存種数が多い個体群ほど殻の大きさの変異量は少ない。これらのことから共存する種間での消費資源の分離 (resource partitioning) が暗示される。また、同じような殻の大きさを持つ 2 つの種が共存する場合、一方あるいは互いに殻の大きさの形質置換 (character displacement) が認められた。

以上の形態的、生態的アプローチから後期新生代の日本産 *Uvigerina* 類において 28 表現型 (morphotypes) が同定された。そのうち、19 表現型は *Euvigerina* (s.s.) に、3 つは *E.* (*Hopkinsina*) に、のこる 6 つは *Neouvigerina* に帰属させられる。最後に次の 6 新種、2 新亜種を記載した：*E. akitaensis grandis*, *E. akitaensis pumila*, *E. introrsa*, *E. kiyoshiasanoi*, *E. lobulata*, *E. nipponica*, *N. setosa*, *N. takayanagii*.

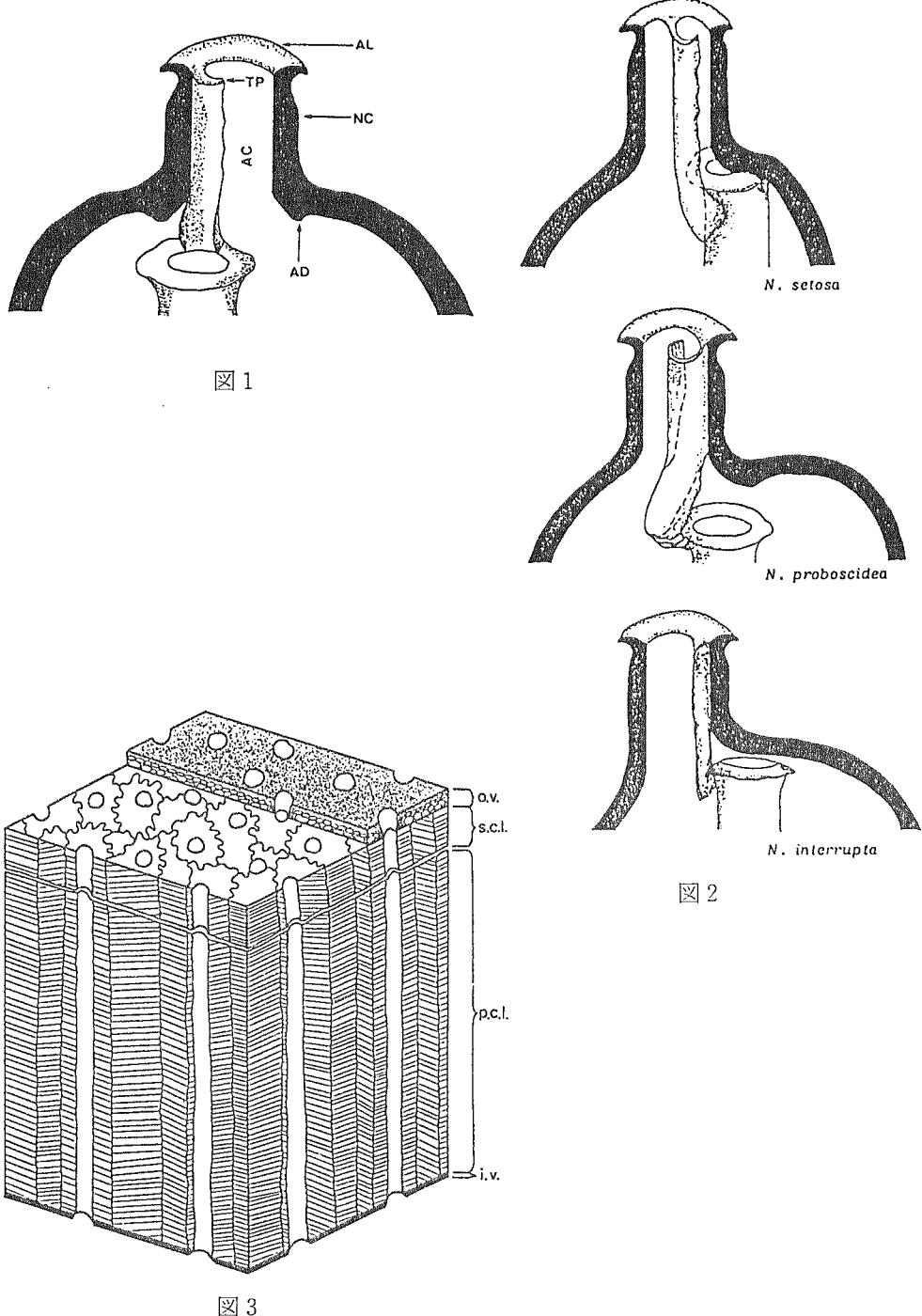


図 3

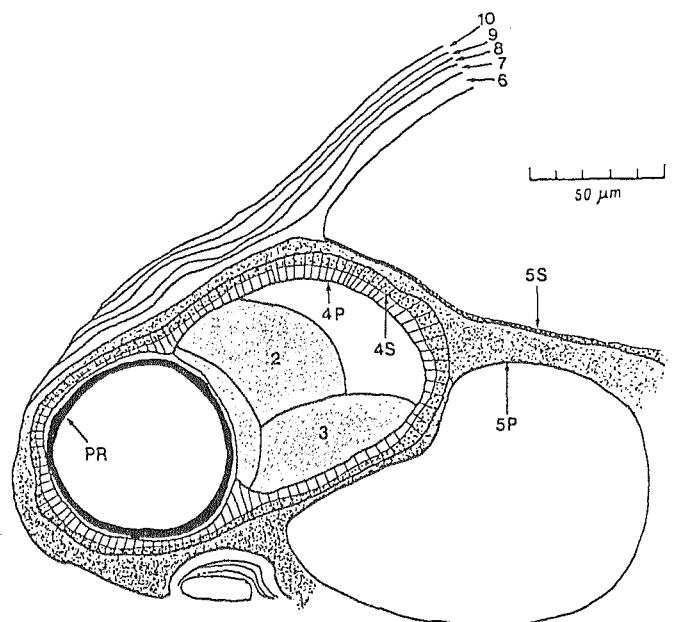


図 4

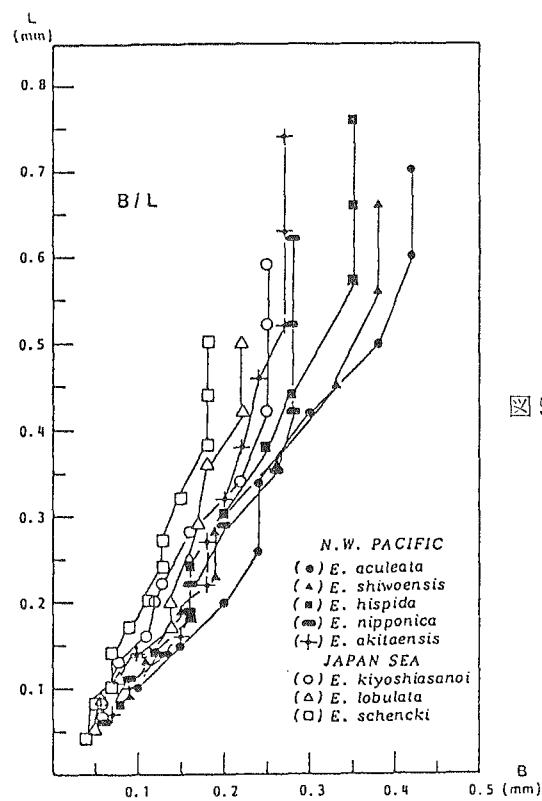


図 5

論文審査の結果の要旨

底生有孔虫の *Uvigerina* 属を中心とするグループは、第三紀以来海洋に広く適応分化したが、この系統進化を究明する上で、分類上の基本的形質である殻の構造・形態の諸要素に関する評価基準が研究者間で一致を見ていません。そのため日本列島およびその周辺海域の化石ならびに現生種群について、これまで多くの記載や報告があるにもかかわらず、その系統や生物地理区を明らかにすることが困難な状況にあった。

本論文は日本列島の中新世－更新世の化石種と周辺海域の現生種について、殻の構造、殻壁の微細構造、成長様式などを光学および電子顕微鏡による観察、あるいは軟 X 線写真像による内部構造の探究などを通じて検討し、その結果をさらに現生種の生態・分布上の特性を参照して、総合的に考察し、このグループの系統と地理的分布を論じ、殻の諸形質に対して系統分類および生態学的評価を下したものである。

この論文で扱った資料のうち、化石種は宮古島より男鹿半島までの 8 地域より産出したものであり、現生種は日本海、太平洋の黒潮水域、混合水域、親潮水域の各水域の表層堆積物より採集したものである。これらを対象に、殻の歯板、口孔、巻き方（成長による室の付加方式）、殻壁構造、壁孔、殻の形態、外部装飾、および初室について詳細な検討が行われている。

主要な結果を列挙すると、1) 歯板は新室とともに形成される口孔と旧口孔をつなぐ構造体であるが、その接続様式が属レベルの分類ではもっとも安定した基準となる形質である。2) 殻壁は方解石の針状結晶からなる放射状層と微粒状結晶からなる皮膜層で構成されるが、新室の付加ごとにその殻壁が殻表面を覆う単層状構造を持つ。3) 殻壁を貫入する壁孔の発達は殻の部位により著しく異なり、特定の場所は無孔質である。殻の表面に現れる壁孔の数・形状は個体発生段階でも変化するが、種内変異は生物地理区や生息深度とよく対応している。4) *Uvigerina* 類には固有の成長プランがあるが、一般に暖流系種と寒流系種では殻形が異なる。5) 殻の表面装飾のパターンは生息深度とよく対応する。6) 近縁種が共存する場合、種間で殻の大きさの分化や形質置換が起こる。

以上のような解析の結果、日本産の *Uvigerina* 類では *Euuvigerina* (s.s.) 19, *E.* (*Hopkinsina*) 3, *Neouvigerina* 6 の計 28 の表現型 (morphotype) が識別され、6 新種、2 新亜種が記載された。

これは鄭が自立して研究活動を行うに必要な高度の研究能力と学識を有することを示すものであり、よって鄭圭楨提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。