

氏名・(本籍)	もり 森	た 田	り 利	ひと 仁
学位の種類	理	学	博	士
学位記番号	理博第	1167	号	
学位授与年月日	平成2年3月28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	Morphogenetic Constraints on Gastropod Aperture Form (巻貝殻口形態に関する形態形成上の制約)			
論文審査委員	(主査)			
	教	授	森	啓
		教	授	高柳洋吉
		教	授	中川久夫
		教	授	速水格

論 文 目 次

1. Introduction
2. Expansion pattern of DMS mode 1
3. Experimental results
4. Phenomenological rule of aperture
5. Boundary condition of mantle edge
6. Conclusion
7. Acknowledgements
8. Literature cited
9. Appendix 1 (Finite element model of the elastic DMS tube.)
10. Appendix 2 (Calculation method)

論文内容要旨

本論文は、巻貝の殻口形態が外套膜という組織の圧力膨張時の形態を反映しており、その膨張のもつ変形特性が殻形態の進化に対して制約として働いているということについて述べたものである。

巻貝の殻は、その開口部（殻口）に新しい殻が少しずつ付加されながら成長して行く。付加される殻の形態は、殻を分泌する組織である外套膜の形を反映していることが知られている。特に、一つの閉曲線としての殻口の形は、殻分泌時の外套膜縁の形にほぼ等しいといえる。外套膜は殻の内側の面をほぼ覆う薄いチューブ状の組織で、殻の奥で内臓界に癒合している。しかし、それより外側では他の軟体部や殻自体からも遊離したスカートのような形をしている（外套膜スカート）。生きているとき、外套膜スカートは内部の体液圧の圧力や筋繊維の収縮力によって伸びたり縮んだりという運動を繰り返している。殻は、このスカートが伸張し殻口からわずかに外へ突出した状態で外套膜縁から分泌付加される。したがってこのような外套膜の力学的な変形過程が、殻口の形態を大きく支配すると考えられる。

研究では、外套膜が力学的な釣合状態にあると仮定し、体液圧が単純な静水圧として作用する場合の変形過程を調べた。まず、現生種の外套膜に関する知識から、その基本構造を折り畳まれた一枚の上皮細胞層と多数の結合繊維からなる二重膜構造（DMS）と考え、それを弾性薄膜とバネで近似した（弾性 DMS チューブ）。さらに、膜の内側に静水圧が作用したときの釣合状態を、有限要素法によって求めた。

実験の結果、チューブ壁の一部が固定されているか否かによって膨張時の形が大きく変化することが分かった（図 1 参照）。チューブの内側にもまた外側にも何等の障害物もなく、自由に變形できる状態では、圧力の増加とともにチューブは外側に拡張する。チューブ横断面の形状のみに注目すると、その初期形状に関わらずその輪郭は圧力の増加とともに円形に近づいていく。つまり、大きく膨張した状態では断面形は一般に円形となるということである。それに対して、チューブ壁の一部を完全に固定し、自由に膨張できない状態にした場合、チューブの残りの部分は圧力の増加とともにその固定境界部と反対側の方向に細長く伸びるように膨張する。従って、横断面は固定壁と直交する方向に長軸をもつ扁平な形となる。この膨張パターンも、膨張程度が大きければ初期形状とは無関係に成り立つ。固定境界壁の有無が膨張時の形態を円形から楕円形に分岐させるということが分かった。

実際の巻貝の殻口形態はいま述べたような単純で滑らかな閉曲線ではなく、複雑な凹凸をもった閉曲線である。厳密には平面内の曲線でもなく、3次元空間の閉曲線と考えるべきものである。ただし、その中から次の二つの特徴をもつものだけを抽出して、その形態を観察すると、いま述べたチューブの膨張パターンと非常によく似た形態規則が存在することがわかる。その特徴とは、a) 殻口に著しい凹凸がなく滑らかな曲線をなし（つまり肋とか刺とかの殻彫刻がないということ）、多少とも膨らみのある殻口を持つこと（従って、イモガイのように直線的

な殻口を持った貝は除く)、b)殻口面を下に伏せた状態がその殻の最も安定な姿勢であることの二つである。現生巻貝の中からこの条件に従うものを無作為に抽出し、その殻口形態を調べた結果、螺管オーバーラップと前水管溝の存在が、膨張チューブの固定境界壁の存在と全く同じような影響を殻口形態に対して与えていることが分かった(図2参照)。

オーバーラップとは巻貝の殻が巻いて成長する時に、一巻き前の殻と重なった部分であり、前水管溝とは巻き軸に沿って長く漏斗状に伸びた部分である。それら二つが存在しないとき、殻口は一般に円形になり、それらが存在するとき殻口の残りの部分(ここでは外套とよぶ)は反対方向に長く伸びた楕円的な形をなす(ただし、オーバーラップ域の端から巻き軸にそってまっすぐに伸びた部分がある場合には、外套の膨らみはその方向に片寄るという補足的な規則もある)。以上のような規則は、知り得る限り化石巻貝においても成り立つ。ただし、かき貝形の巻貝だけは例外である。

巻貝は一般に軟体部を取り除いた殻だけの状態で最も安定な姿勢を、生きている時にも取っているということが知られている。したがって、殻がbのような特徴をもつ巻貝は、生きている時も殻口面を伏せ、そこから足を出して底質に付着していると推定できる。このとき、殻の重量と足の付着する力によって、足の位置は殻内部で巻き軸側に片寄るのが自然であり、実際飼育された巻貝でもそのことが確認できる。このとき、オーバーラップ域の外套膜は足によって一巻き前の殻表面に押えつけられほぼ固定されているという推定も成り立つ。一方、前水管溝部を分泌する外套膜は、その内側にさらにやや厚い漏斗状の組織(水管)を有していることが知られており、その組織のために外套膜の自由な膨張が妨げられていると考えられる。

以上、殻口形態に認められる形態的な規則性が、2重膜チューブの膨張パターンに似ていること、そしてオーバーラップ域と水管溝で外套膜が力学的に固定されていると推定されることから、前述した特徴を有する巻貝では外套膜の単純膨張過程が、形態形成に主要な役割を担っていると結論できる。これについては、今後、外套膜の挙動を実際に観察することによって確かめる必要がある。

形態進化学にとって重要な問題は、何がその生物の多様な進化を制限しているのかという問題である。具体的には、単なる歴史的偶然か、自然淘汰かそして発生的な制約かということである。このような議論が化石記録をも含めて論じられなければならないのは当然である。現生生物は現生というある瞬間に存在する環境下での生物の多様性を示しているに過ぎないからである。しかし、化石記録として残される骨格組織の形態形成については、一部脊椎動物の研究を除いてほとんど行なわれていない。したがって、実際の生物進化において、発生的な制約がどのくらいの役割を果たしているのかというのはほとんど解決されていない問題である。巻貝は脊椎動物に比べてはるかに豊富な化石記録を有している。本研究は、その殻形態の形成を支配する物理過程についての最初の研究であり、それによって形態形成上の制約について最初の論拠ある仮説を提出できたと考える。

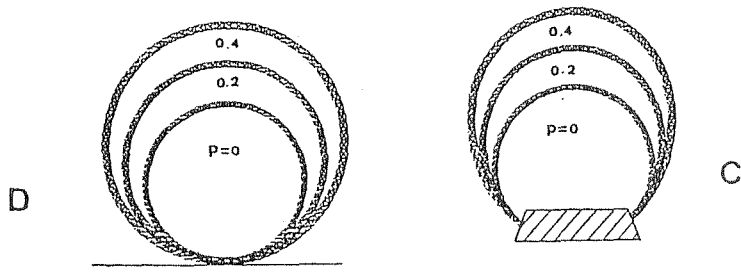


图 1

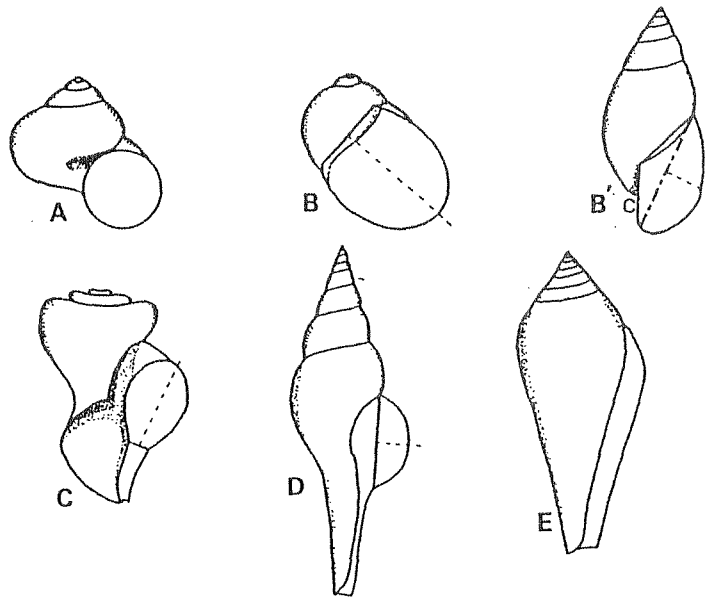


图 2

論文審査の結果の要旨

森田利仁提出の論文は、巻貝の殻口形態における形成上の制約について論じたものである。これまでの古生物学における形態に関する研究は、与えられたグループの殻の形態を細かく記載し、それを他と比較し、古生物の形態と生息環境の関係を論ずる、いわゆる機能形態学的なものが主流であった。この背景には、生物の形態は生息環境に対し適応進化した結果ととらえる自然淘汰の考え方に基づく形態観がある。これに対して、森田利仁の論文は、自然淘汰による選択の結果として殻形態をとらえるのではなく、形態形成上の制約から、類似した殻形態を持つグループが進化したとする観点から、巻貝を素材として、その殻口形態を論じたものである。

まず、巻貝の殻形成をになう外套膜を、静水圧によって伸縮する、上皮細胞と結合繊維からなる二重膜構造としてモデル化し、これを弾性薄膜とバネで近似し、その変形状態をシミュレートした。その結果、チューブに何も障壁がなく自由に変形できる時は、圧力の増加によってチューブは外側に膨張し、その断面形は円形になる事、チューブ壁の一部分を固定した場合は、チューブ壁の残りの部分は、圧力の増加と共に、固定部と反対方向に細長く伸びることを示した。森田は著しい表面装飾をもたない巻貝の種属について、それらの殻口形態を調べた結果、多くの殻口形態がこのチューブモデルからの推定に合致することを見いだした。さらに森田は、巻貝の殻の成長時に、一卷き前の殻と重なったオーバーラップ域と前水管溝が、チューブの固定壁と同じ影響を殻口形態に与えていることを明らかにした。要するにこの二つの存在によって、殻口の形態が制約されることを示唆し、この制約は殻を分泌する外套膜が、オーバーラップ域と前水管溝において自由な膨張を防げられたために生ずる形態形成上の制約であると結論した。この森田の論文は、巻貝の殻口形態を例として、殻の形態形成を支配する物理過程に言及したわが国で初めての研究であり、この分野における今後の発展が期待される。

このように、森田利仁提出の論文は、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している。よって森田利仁提出の論文は理学博士の学位論文として合格と認める。