南太平洋海域調査研究報告, No. 32, 3-17, 1999
有孔虫からみた環境と古環境

有孔虫はなぜ環境や古環境の指標として使えるのか？ －内湾の指標種，*Ammonia beccarii* (LINNE) を例として－

北里　洋・土屋　正史

静岡大学理学部生物地球環境科学科
〒422-8529　静岡市大谷836
北里：sehkita@ipc.shizuoka.ac.jp
土屋：sgemt1@ipc.shizuoka.ac.jp

Why are Foraminifera useful Proxies for modern and ancient Marine Environments ? － An Example using *Ammonia beccarii* (LINNE) from brackish inner Bay Environments －

Hiroshi KITAZATO and Masashi TSUCHIYA

Department of Life and Earth Sciemces, Shizuoka University, Oya 836, Shizuoka 422-8529, Japan

Abstract

The distribution and population sizes of species of foraminifera, a group of marine protistans, are considered to be good indicators for modern and ancient marine environments. What kind of morphological characters of foraminifera change in response to the ambient environment ? Do species distributions correlate well with specific environmental factors? Culture experiments controlling environmental factors are an effective approach for answering these questions.

Since 1980 our laboratory has been carrying out foraminiferal culture experiments controlling temperature, salinity, dissolved oxygen concentration, food, light intensity, and other environmental factors. Our experiments indicate that some test morphological characters, which are frequently used as diagnostic characters in foraminiferal taxonomy, change in relation to specific environmental factors. For instance, the pore diameters of *Ammonia beccarii* (LINNE), which have calcareous tests, change in proportion to the dissolved oxygen content of ambient sea water. *Ammonia beccarii* constructs large pores under dysaerobic conditions, which is a common phenomenon among calcareous hyaline foraminifera. The spiral angle of *A. beccarii* changes in relation to water temperature. These examples clearly show how foraminiferal test morphologies can be good proxies for modern and ancient marine environments.

Many other morphologic characters, however, are controlled genetically. Fundamental test morphology, test composition, chamber arrangement and apertural position and shape, for example, do not change in relation to the ambient environment.

Further investigations both by field survey and laboratory experiments are needed to understand more comprehensively the relationship between genetics and environments in controlling foraminiferal test morphologies. These studies may possibly discover new ways in which foraminiferal characters are influenced by ambient marine environments.

はじめに

有孔虫類はさまざまな材質でできた多様な形態の殻を持つ原生生物である．有孔虫は内湾から深海まで，極域から熱帯までの全ての海洋環境に生存しており，浮遊性と底生生活を送るものがいる．堆積物中に含まれる数は平均して1㎡当たり数1,000個体を越える．種の多様性は高く，熱帯では任意に300個体集めるとその中に60から70種の有孔虫がいる．有孔虫はカンブリア紀から現在まで連続した化石記録があり，劇的に進化・絶滅を繰り返している．このことから，有孔虫は生物学的にも地質学的にもおもしろくかつ重要な研究材料となっている．

有孔虫は極めて有用な生層序および過去の海洋環境復元の道具となっており，数千人におよぶ企業あるいは大学・研究機関に所属する古生物学者によって研究されてきた．したがって，現在までに莫大な研究資料が蓄積されており，1988年の段階で，現生・化石を含め，60,000を越える種が記載され，3,620属が提唱されている（LOEBLICH and TAPPAN, 1988）．もっとも，これらが全て有効な属や種であるかどうかは別である．

現生・化石を問わず，ほとんどの有孔虫の論文は古生物学者によって書かれている．それにもかかわらず，有孔虫は生物学的に重要である．底生有孔虫の生息密度は，時には100万個体／㎡を越え，湿重量で計った生物量は0.02から時には10g／㎡を越えることもある．その結果，有孔虫は浅海から深海にまでの海洋生態系における底生生物の生物量の主要な部分を占めており（例えばSNIDER *et al.*, 1984），また食物連鎖への多様なかかわりから考えて benthic food web においても重要な役割を果たしている（GOODAY *et al.*, 1992）．浮遊性有孔虫も，同様に，海中生態系において重要である（HEMLEBEN *et al.*, 1989）．有孔虫類の多くの種は日和見的食生をしており，植物であろうが動物であろうが，また溶存有機物であろうが，食べられるものであれば何でも消費している．一方，有孔虫は魚類に選択的あるいは偶然食べられるだけでなく，貝類，ゴカイ，カニなどの無脊椎動物，さらには他の原生生物にも食べられている（LIPPS, 1983）．

有孔虫研究の主要な部分は，やはり地質学的問題を解くときの優れた指標としての役割である．古水温や海水の化学組成は有孔虫の殻の同位体比分析から推定されている．古水深は底生有孔虫の群集組成から推定できる．水塊の動きは浮遊性有孔虫の分布の研究から認識されるし，海洋プレートの動きですら有孔虫を使って理解されている．最近では，有孔虫群集から海洋表層の基礎生産まで推定できるようになってきている．有孔虫の地層中での層位的分布は，生層序の枠組みとなっている．実際，浮遊性有孔虫を使って白亜紀で28，古第三紀で22，また新第三紀で20の化石帯が認定されている．同じように，古生代から現在まで底生有孔虫を使った細かい化石分帯がある．

以上のように，有孔虫は環境の指標としても，地質時代の決定の上でも極めて「有効な」生物なのである．しかし改めて，なぜ有孔虫は環境の指標になるのか？　なぜ，有孔虫は地質時代の示準的な生物なのか？　という問いを発してみると，案外，答えるのは難しい．本論では，有孔虫はどういう生物なのか？　という有孔虫の自然史を紹介することを通じてこれらの問いに対する答えを考えてみたい．なお，有孔虫全般について紹介すると焦点がぼやけるので，内湾の指標種となっている*Ammonia beccarii* (LINNE) を中心に議論してみることにする．

Ammonia beccarii (LINNE) は，世界中の汽水域内湾環境に分布する汎存種である．内湾というお互いの分布が不連続な海洋環境に適応しているのもかかわらず，似たような殻形態を持っており，そのために世界中で同一の種に同定しているという不思議な種類で

ある．このように広い分布範囲を持った*Ammonia beccarii*はお互いに遺伝子の交流がある交配集団なのだろうか？　それとも遺伝的に異なっているいくつかの種が内湾という相同環境で形態の収斂を起こした結果なのだろうか？　WALTON and SLOAN（1990）は，世界中から記載されている*Ammonia beccarii*を検討し，*Ammonia beccarii* forma *beccarii*, *Ammonia beccarii* forma *tepida*, *Ammonia beccarii* forma *parkinsoniana*の3つの形態グループに整理した．一方，SCHNITKER（1974）は*Ammonia beccarii*を飼育し，同一の形態型から生まれた個体から*Ammonia beccarii*で知られている全ての形態型が現れると述べた．このことが本当だとすると，*Ammonia beccarii*に知られているいくつかの形態型は，すべて同一種内の変異型であるということになる．*Ammonia beccarii*に見られる形態型がそれぞれ独立した遺伝的な種なのか，それとも環境によって変化する変異型なのかを解くためには，形態が環境とどのような相関を持っているのか，また遺伝的にはどういう性質を持っているのかを理解しなければならない．そういう点で，この種を今回のトピックスの材料とするのは適している．

有孔虫はどこに，どのようにして住んでいるのか？

有孔虫が環境や古環境の良い指標になっているということを考えるとき，特定の海洋環境には特定の有孔虫群集が分布している事実がヒントになる．有孔虫類は，海洋のわずかな環境の違いに対応してそれぞれ特徴的な群集が分布している．このことは，群集を構成している有孔虫のおのおのの種が環境に敏感に反応していることを意味する．

有孔虫類の世界の海洋における分布を見てみよう．浮遊生有孔虫類は赤道から両極に向かい緯度方向に帯状に分布している（図1）．一方，底生有孔虫の分布は，緯度方向に住み分けているだけでなく，海の深さ方向にも帯状に分布している（図2）．*Ammonia beccarii*の場合，塩分が少し低い，汽水域・内湾環境に分布する．ことに，*Ammonia beccarii* forma 1という形態型は，有機物の負荷が高く酸欠状態になっている内湾奥部泥底にのみ分布している．生物がある場所に分布するということは，その生物がその場所

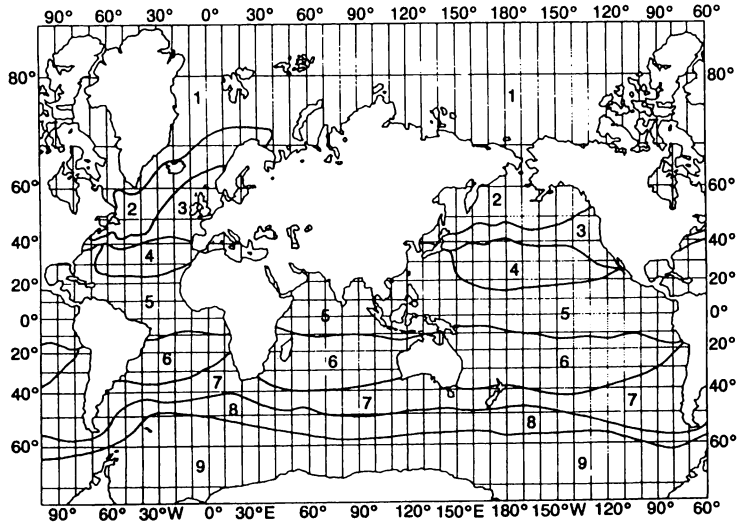

図1　浮遊性有孔虫の世界の海洋における分布（CULVER, 1992から引用）

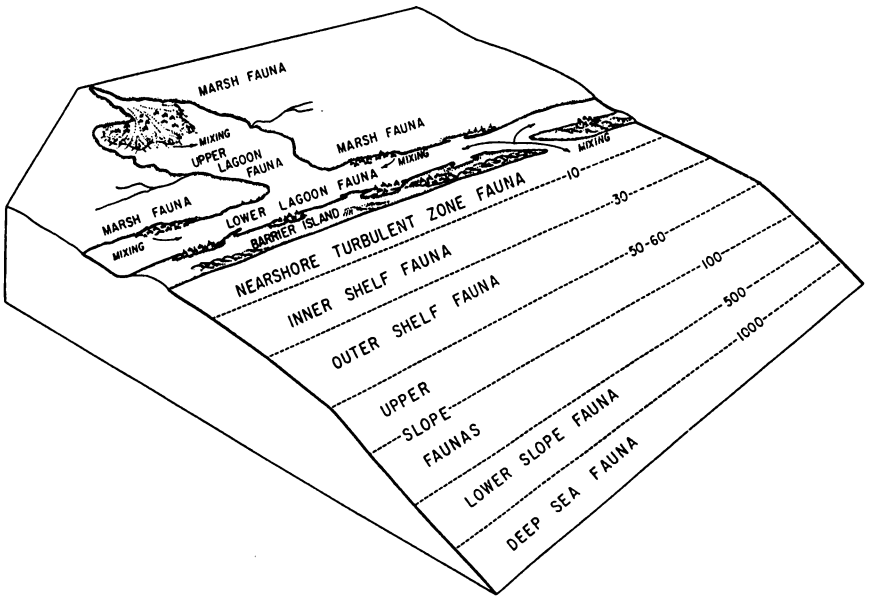

図２．底生有孔虫類の分布の概要（PHLEGER, 1964から引用）．水深の単位は尋（fathom＝1.8m）であることに注意．

に存在しているさまざまな環境条件に適応して，良く成長し，また繁殖を繰り返していることが背景にある．他の生物との相関も無視できない．それでは，有孔虫の分布を支配している環境条件は何なのだろうか？　全海洋で緯度方向に変化する環境勾配としては，まず水温が考えられる．有孔虫類の緯度方向の分帯は，赤道から極に向かう温度勾配に強く相関している．しかし，海の深さの場合には単純に水圧が分布を支配しているとは言えない．水深が増すに従って変化する環境は，水圧の他に，水温，塩分，光，栄養塩の分布，そして底質などいろいろあるからである．また，*Ammonia beccarii* forma 1 の場合は，栄養塩，溶存酸素量，塩分などが分布を制限している．どの環境要素が分布を規制するのかを理解するには，自然条件で考えるよりは，実験室内で環境条件を個別に制御した飼育実験を行ったほうが理解しやすい．

BRADSHAW（1961）は，アメリカのカリフォルニア沿岸に優占して分布する*Ammonia beccarii* (LINNE) をさまざまな環境条件下で飼育し，各条件における成長速度や生殖の有無などを調べた．その結果，*Ammonia beccarii*は異なった温度条件では異なった速度で成長することを示した（図3）．*Ammonia beccarii*は，20℃から30℃の間で良く成長し，しきりに繁殖した．それより高温だと32℃までは成長するが，35℃を超えるとすぐに死んだ．また，低温になると，10℃までは成長するがそれ以下だとただ生存するにとどまり，５℃以下だとたちどころに死んでしまう．このように，図３の曲線は*Ammonia beccarii*の温度に対する適応範囲と活動度とを表した曲線と見なすことができる．この種の場合，20℃ から30℃ の間の温度が成長に適していることがわかる．図３には仮想的な高温適応種と低温適応種の絵も書いてある．仮想的な高温種はより高い温度領域に適応の中心があることがわかる．また，仮想的な低温種はより低い温度領域に適応の中心がずれている．このようにして，有孔虫にはそれぞれの種ごとに適した温度があり，そ

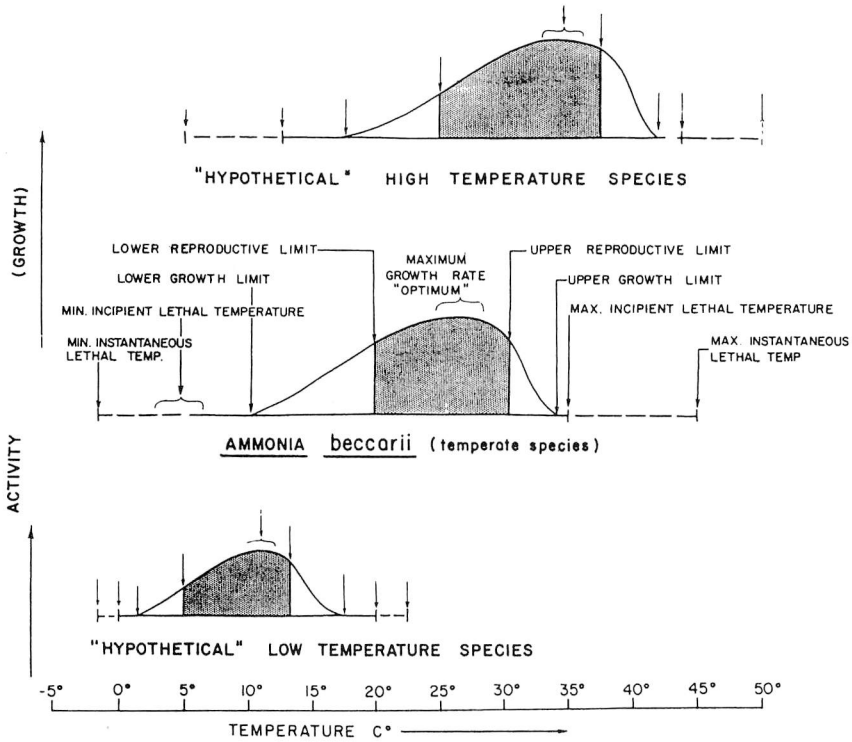

図３．*Ammonia beccarii* (Linne) の活動度（成長）と水温との関係．仮想的な高温適応種および低温適応種についても書いてある．(Bradshaw, 1961から引用)

れが種の分布範囲をまず規制しているといえる．Bradshawが示した環境条件と有孔虫の成長（あるいは活動度）との関係については，温度だけでなく，塩分，溶存酸素量，栄養塩の濃度などの他の環境要素との関係についても同じような図で示すことが出来る．すなわち，有孔虫はさまざまな環境条件に対して，それぞれ最も適した成長・繁殖の範囲が種類毎に決まっており，その範囲は種毎に少しづつ異なっていると考えられる．だから，有孔虫類の分布は自然に存在するさまざまな環境で異なるのである．

有孔虫の殻の形は何を意味しているのか？

前の章では，有孔虫の「種の分布」が環境によって規定されていることについて考えた．有孔虫の種の分布を議論するときに，「種の分布」という言葉には２つの異なった意味がある．殻の形態的特徴を共有する個体群という意味と，お互いに交配して遺伝的な交流があるgene poolを共有する個体群という意味である．もしも，有孔虫の形態が環境条件によって大きく変化するものならば，有孔虫の「種」の分布は同一の機能形態的な殻の特徴を持った個体群である可能性が高い．有孔虫の種の同定は殻の形態的な特徴に基づいていることからである．一方，有孔虫の形態がおもに遺伝的に決定されており，そして，分布域内で交配することができるのならば，有孔虫の「種」の分布はgene poolを共有した個体群であると言える．

このことを議論するためには，形態を支配する要因を理解する必要がある．有孔虫の

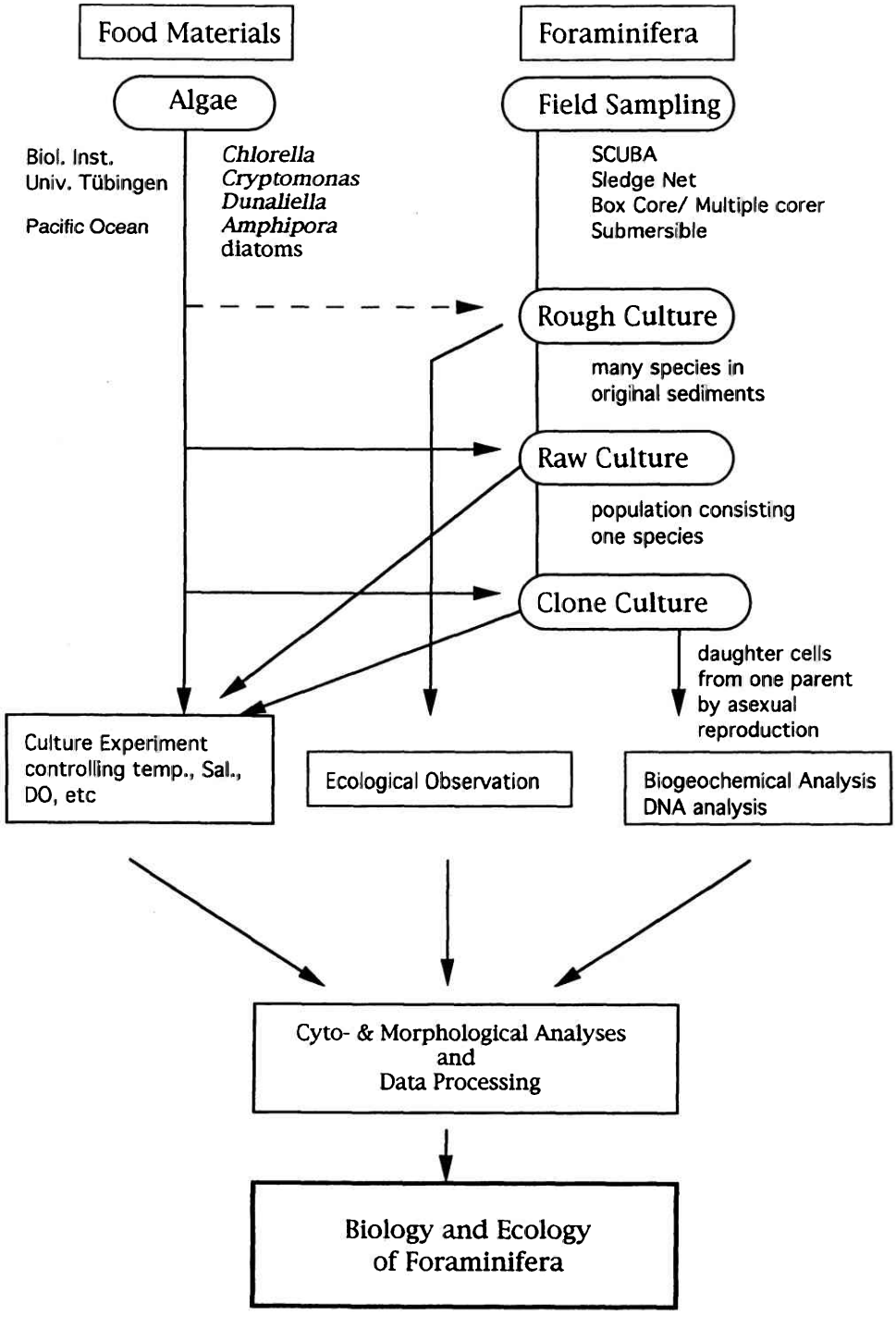

図４．静岡大学で行っている底生有孔虫を使った飼育実験系の流れ図.

殻形態は遺伝子に支配されているのか環境によって変化するのかという問いである．従来の研究は，まず有孔虫の形態を詳細に観察して形態的な特徴を把握し，それと環境要素との相関を議論することによって形態がどれくらい環境条件に影響されているのかを推定してきた．病気の原因を調べるときに行う疫学的な手法と同じである．しかし，どんなに有孔虫の形態をじっくり眺めても，それが遺伝的に支配されているのか，また環境によって変化するのかについての積極的な決め手は提示できなかった．

私たちの研究室では，有孔虫類の形態がどれくらい環境によって変化するものなのかを検討するために，有孔虫類を実験室内で飼育し，環境条件を制御した実験を行っている（北里，1998）．また，形態的特徴で区分された有孔虫の個体群内にはどれくらいの遺伝的変異が含まれているのかを明らかにするために，有孔虫DNAの塩基配列を解読して，その配列の相違から遺伝的な多様性を理解しようとしている．私たちの研究の成果の幾つかを紹介して，有孔虫の形態が持っている意味を考えてみたい．

1．生態型を理解する

今までに，浅海環境に生息する6種類の有孔虫，*Rosalina globularis, Trochammina hadai, Ammonia beccarii* forma 1, *Pararotalia nipponica, Elphidium crispum, Glabratella opercularis,* について温度・塩分・溶存酸素量・エサ・光量などの環境要素を制御した飼育実験を行った（北里・Hemleben，1991；Matsushita，1991MS；Koshio，1992MS；土屋，1994MS；国本，1995MS；那須，1995MS；豊福，1995MS）．飼育実験を行うためには有孔虫の実験個体群の確保が重要である．そのために，私たちは図4に示すような飼育系を走らせている．自然からの有孔虫の採集と有孔虫の飼育方法については別の文献

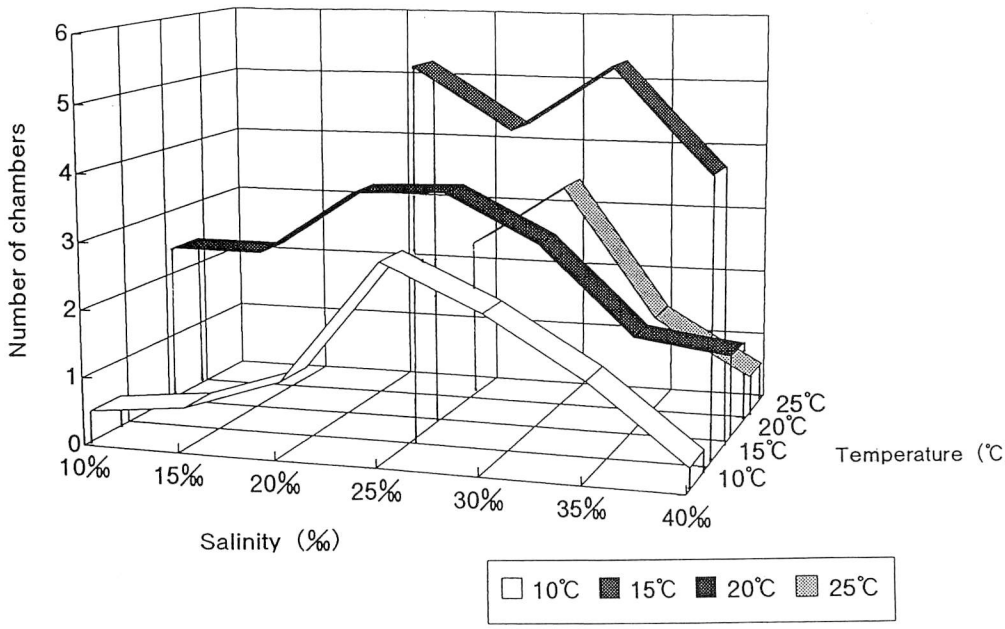

図8．*Ammonia beccarii* (Linne) forma 1には房室が丸い形をしたlobate typeと扁平なsmooth typeとがある．浜名湖の異なった溶存酸素条件から採集してきた個体群のlobate typeの割合を調べると，高い溶存酸素量のほうが多い傾向が見られた．（図本，1995MSより引用）

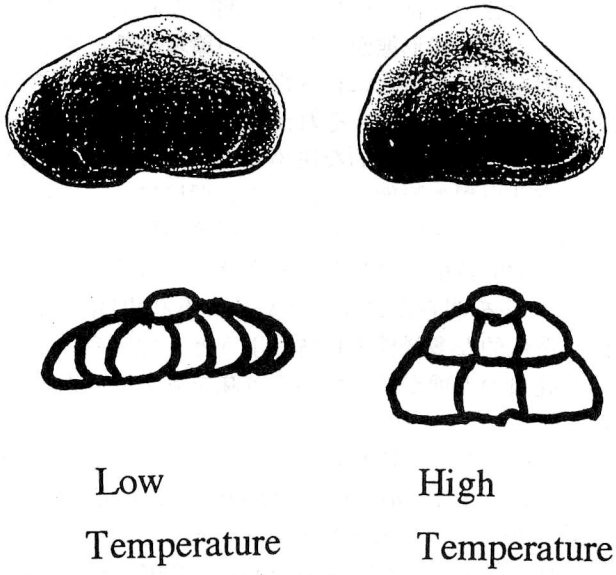

図６．*Ammonia beccarii* (LINNE) forma 1を温度を変えて飼育したときに現れた形態変異．高温で飼育すると螺高が高くなり，低温で飼育すると螺高が低くなる．（国本，1995MS）

表１．沿岸に生息する底生有孔虫６種を，温度，塩分，溶存酸素量をそれぞれ変えて飼育したときに変異が現れた殻の形質と変異の内容．なお，房室の配列，殻構造，口孔の位置と形には変異は現れなかった．

Species Name	Temperature	Salinity	dissolved oxygen	references
Rosalina globularis			high pore density supplementary pore	Kitazato and Hemleben (1991) Clienitz(1991MS)
Trochammina hadai	large chambers low trochospiral	small chambers	small and angular shape	Matsushita(1991MS)
Ammonia beccarii forma 1	high trochospiral	stable?	small and angular shape large pore areas	Koshio(1992MS) Kunimoto(1995MS)
Glabratella opercularis	stable	small chambers		Tsuchiya(1994MS)
Pararotalia nipponica	low trochospiral	stable		Nasu(1995MS)
Elphidium crispum	stable	stable		Toyofuku(1995MS)

に詳しく紹介したので，参照していただきたい（北里，印刷中）．なお，生息環境が形態に及ぼす影響について検討するための実験は実験室内で同一の親から無性生殖によって生まれた個体群を用いている．遺伝的な変異による要素をできるだけ排除したいからである．

実験の結果，有孔虫の成長速度は温度・塩分・溶存酸素量に対応して変化した．図５は*Ammonia beccarii* forma 1が異なった温度と塩分に対して成長量（一定時間に付加した房室の数）がどれくらい違っているのかを示した図である（国本，1995MS）．結果は3次元的に示してあるが，基本的にはBRADSHAWの図（図３）と整合的である．図から，*Ammonia beccarii* forma 1は温度15℃，塩分25‰で良く成長することがわかる．日本の*Ammonia beccarii* forma 1は，BRADSHAWが検討したアメリカ西海岸の*Ammonia beccarii*の最適成長範囲よりも低い温度，塩分に適応のピークがあることになる．

温度・塩分・溶存酸素量を変えた条件下で飼育すると殻形態も変化した（表１）．たとえば飼育水温を変化させると，螺高の高さが変化する．螺高とは，螺旋状に房室を付加しながら成長する種類の旋回面において垂直方向への成長する割合のことを言う．螺高が高い場合にはとがった円錐状になり，低い場合には底辺の大きい円錐となる．螺高の変化は，種類によって異なった傾向を示した．*Ammonia beccarii* forma 1 は温度を高くすると，螺高の高い房室の配列となり，低い温度では螺高は低くなる（図６）．一方，*Trochammina hadai*や*Pararotalia nipponica*は逆の傾向が現れ，高い温度で飼育すると低い螺高になった（MATSUSHITA, 1991MS；那須，1995MS）．

溶存酸素量を変えた実験では，房室の形態と殻表面に分布する壁孔（pore）の大きさと密度に変化が現れた（図７）．*Ammonia beccarii* forma 1 では，低い溶存酸素量で付加

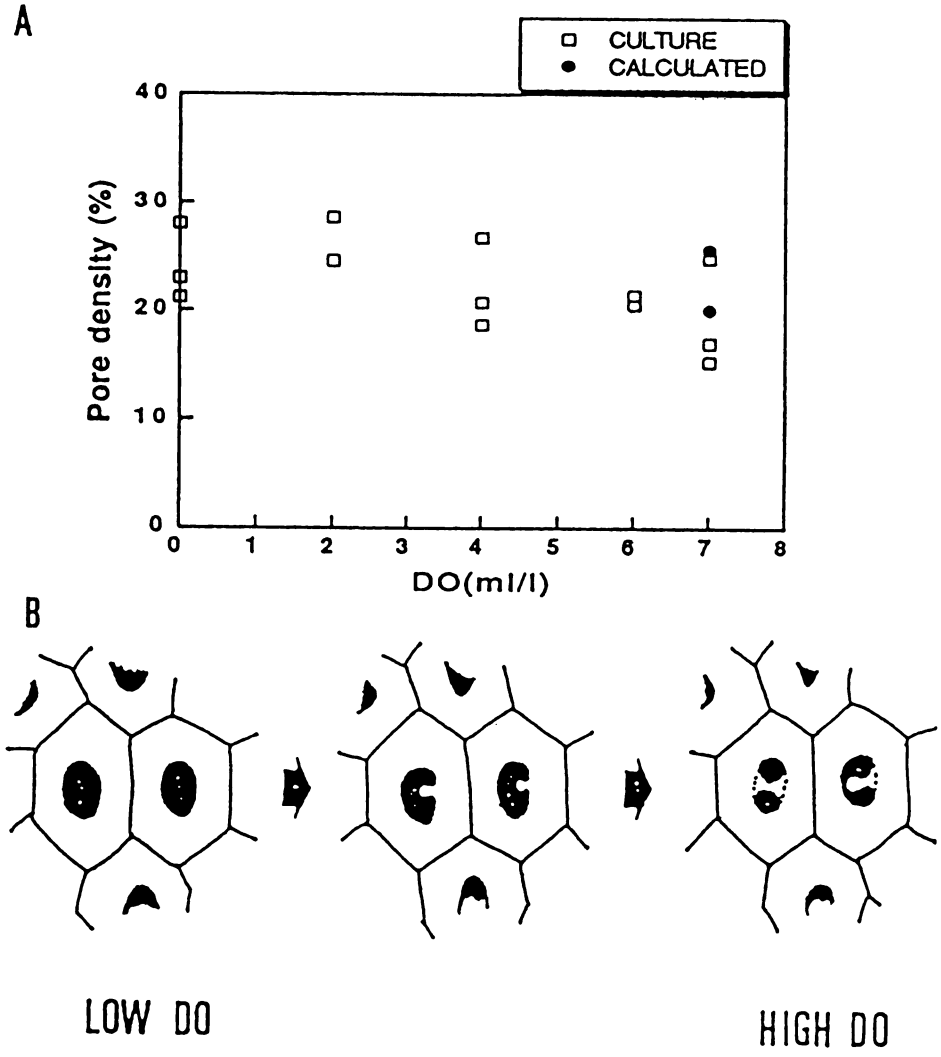

図７．*Ammonia beccarii* (LINNE) forma 1 を異なった溶存酸素量条件下で付加した殻に現れた形態変異．低い溶存酸素条件だと，殻表面積に対する壁孔表面積が占める割合が高くなる．高い溶存酸素条件だと，壁孔にブリッジがかかって壁孔面積が小さくなる．（KOSHIO, 1992MS）．

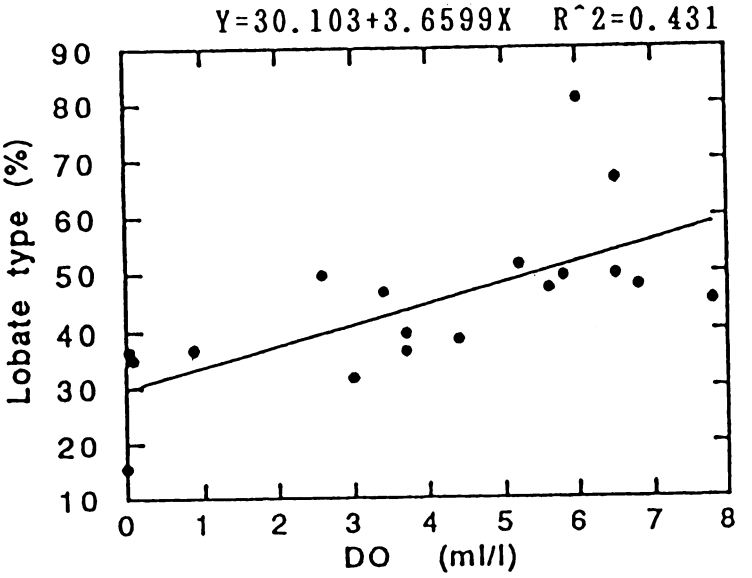

図8．*Ammonia beccarii* (LINNE) forma 1には房室が丸い形をしたlobate typeと扁平なsmooth typeとがある．浜名湖の異なった溶存酸素条件から採集してきた個体群のlobate typeの割合を調べると，高い溶存酸素量のほうが多い傾向が見られた．

した房室は，平坦で小さな房室を作り，また，殻表面の壁孔は大きくなった．壁孔には周りの海水から酸素を取り入れるというガス交換の機能があるが（LEUTENEGGER and HANSEN, 1979），低い溶存酸素の環境下では，より広い細胞面積が海水に接触できるように壁孔が大きくなるのだという説明がされている（KOSHIO, 1992MS）．また，房室の形も溶存酸素量に関係して変化した（図8）．高い溶存酸素量だと，球形に近い膨れた房室になり，低い溶存酸素条件下ではつぶれて平坦な房室を作るものが多かった．これも，低い溶存酸素量では細胞の体積に対する細胞の表面積が増えるのだという説明がされている（KOSHIO, 1992MS）．つまり，有孔虫の殻形態の変異の幾つかは明らかに殻が示す機能と関係しており，環境の変化にしたがって殻形態も変化することを示している．このことは，環境勾配にしたがって変化する殻の形質があった場合，その形質の変化を環境指標として使えることを意味している．

一方，環境要素を変えた飼育を行っても変化しない形質がある．たとえば，殻が旋回しながら付加していく方向，基本的な房室の配列や口孔の形態などは，温度，塩分，溶存酸素量を変えても変化しない安定した形質である．もちろん，これらの形質が飼育実験の時に制御した温度，塩分，溶存酸素量以外の環境要素に関係して変化する形質だったり，あるいは遺伝的に強く支配された形質である可能性もあり，現在行っている飼育実験の結果だけから断言することはできない．

2．遺伝型を理解する

形態が遺伝的に支配されているかどうかを判断するためには，個体同士の交配実験とかDNA解析による塩基配列の比較とかが有効なアプローチである．

原生生物の有孔虫類は多細胞生物のように雌雄性があるわけではないので，卵子に精子が出会うことによって受精するという生殖様式はない．しかし，いくつかの種類は複

数の個体が合体して細胞質融合を行う．このとき，細胞質融合を行った個体同士は交配可能性があると認定できる．このような古典遺伝学的手法によって，形態的な特徴を共有する有孔虫の個体群がgene poolをも共有しているのかどうかを検討できる．*Glabratella*属，*Planoglabratella*属，*Spirillina*属，*Bolivinella*属および*Patellina*属の有孔虫が，生活環の中で細胞質融合を行うことを知られているグループである．

高原（1989MS）および土屋（1994MS）は，*Glabratella*属および近縁属の有孔虫で形態的に共通点を持つ，*Planoglabratella opercularis, Planoglabratella nakamurai,* および *Glabratella patelliformis*について，形態種内と種間での細胞質融合実験を試みた．融合実験の結果，同じ形態グループ同士は融合したが，異なった形態同士は融合しなかった（図9 A）．つまり，*Glabratella*属のいくつかの種類の場合，形態的特徴を共有する個体群はお互いに交配可能な交配集団である可能性が高いことを示している．一方，*Planoglabratella opercularis*には殻の外縁の刺の有る無し，また螺高が高い低いという形態的な違いが存在する．この刺のある個体とない個体，および螺高が高い個体と低い個体とはそれぞれ細胞質融合をする（図9 B）．つまり，*Planoglabratella opercularis*の殻の周りにある刺や螺高の違いは遺伝的な形質ではなく生態的な形質であることを示している．このように，細胞質融合実験は有孔虫の形態種間の交配集団を認定するのに有用な方法であるが，生活環において細胞質融合を行う種類が限られているので，残念ながら，万能ではない．

海生の原生生物は，個体サイズが小さい上に継代培養の技術が発達しなかったことから同一種類の個体を多量に集めることが出来ず，分析するための量を必要とする生化学的な遺伝解析がほとんどされなかった．有孔虫の場合，大型有孔虫類の*Marginopora vertebralis*の個体群内のアイソザイムの多型解析を行ったのがほぼ唯一の研究例である

A INTERSPECIFIC BREEDING EXPERIMENTS

	P. nakamurai	*P. opercularis*	*G. patelliformis*
P. nakamurai	+	−	−
P. opercularis		+	−
G. patelliformis			+

B INTRASPECIFIC BREEDING EXPERIMENTS

Planoglabratella opercularis (d'Orbigny)

	spinose	non-spinose	high H/D ratio	low H/D ratio
spinose	+	+	+	+
non-spinose		+	+	+
high H/D ratio			+	+
low H/D ratio				+

図9．A：*Glabratella*属3種について行った細胞質融合実験．同じ形態種同士のみが交配した．（交配したものを＋で表す）．B：*Glabratella opercularis*には刺の有無，背の高低という形態変異が見られる．いずれの変異型同士も細胞質融合を起こした．（高原，1989MS，土屋，1994MS）．

(BENZIE and PANDOLFI, 1991). しかし，PCR (Polymerase Chain Reaction) という方法を用いて一本のDNA断片を何万倍にも増幅することが出来るようになってから，海生原生生物でもDNAの塩基配列の解読ができるようになってきた．ここ5年間で有孔虫の特異的プライマーが開発され，有孔虫のDNA解析が可能になってきた (PAWLOWSKI *et al.*, 1994)．私たちの研究グループでも4年前からDNA実験室を整備し，いくつかの底生有孔虫グループについてDNA解析を進めているが，まだ活字にしてデータを公表できる段階に至っていない．ここでは，スイス・ジュネーブ大学のPAWLOWSKI博士グループによる*Ammonia beccarii*に関するDNA解析の研究結果の一部を紹介する．PAWLOWSKI博士等は，日本，アメリカ東海岸，フランス大西洋沿岸，地中海の*Ammonia beccarii*のLSU rDNAの塩基配列を解析したところ，3つのクラスターに分かれることを示した (PAWLOWSKI *et al.*, 1995；図10)．このDNA塩基配列の特徴から区別された3つのクラスターは，WALTON and SLOAN (1990) が形態からまとめた，*Ammonia beccarii beccarii, A. beccarii parkinsoniana, A. beccarii tepida*にそれぞれ相当した．このことから，PAWLOWSKIらは，有孔虫の殻の形態的な特徴に基づいたグループ区分は基本的には遺伝的に区分された集団と同じであることを示唆した．すなわち，有孔虫*Ammonia beccarii*の分類基準に用いている形態要素の多くは，遺伝的にコントロールされていることを示している．

以上概観してきたように，有孔虫の殻形態には周囲の環境に適応して変化する形質と，遺伝的にコントロールされた形質とがある．このうち，環境に対して鋭敏に変化する形質に注目すると有孔虫を環境や古環境のproxyとして使うことができる．また，有孔虫の形態分類は環境によって変化する形質も含めてもっぱら殻の形態だけで種を定義しているので，ある特定の形態種が特定の環境と相関して分布することになるとも言える．

まとめ

有孔虫の殻形態は外的な環境条件の変化によって大きく変化する．生物の形態学の世界では，すでに一定の殻形態・機能を持っている組織が内的あるいは外的な条件の変化によって幾つかの異なった形態・機能を持つ能力のことを形態の可塑性 (Morphological plasticity) という言葉で呼んでいる．この性質はキク科の植物を初めとする植物界で良く知られているが，原生生物の有孔虫についても一部あてはまりそうである．有孔虫の多くの種類は環境に大きく左右される形態変異を示すので，つまり形態の可塑性を持っている有孔虫は環境のよい指標になると言えるのである．

謝辞： 本論文は，鹿児島大学南方海域研究センターが主催したシンポジウムで講演した内容を下敷きにして新たにまとめた．この話題を話す機会を与えてくださった，鹿児島大学教育学部八田明夫氏を初めとする鹿児島大学南方海域研究センターのメンバーの方々に感謝する．なお，この論文の実験データの多くは，静岡大学北里研究室の卒業研究，修士論文から引用している．有孔虫を愛し，その生物像を理解しようとして活発に研究を推進してきた学生諸君に感謝する．研究の一部は，文部省科学研究費補助金 (nos. 08304032, 09554032) を用いて行った．

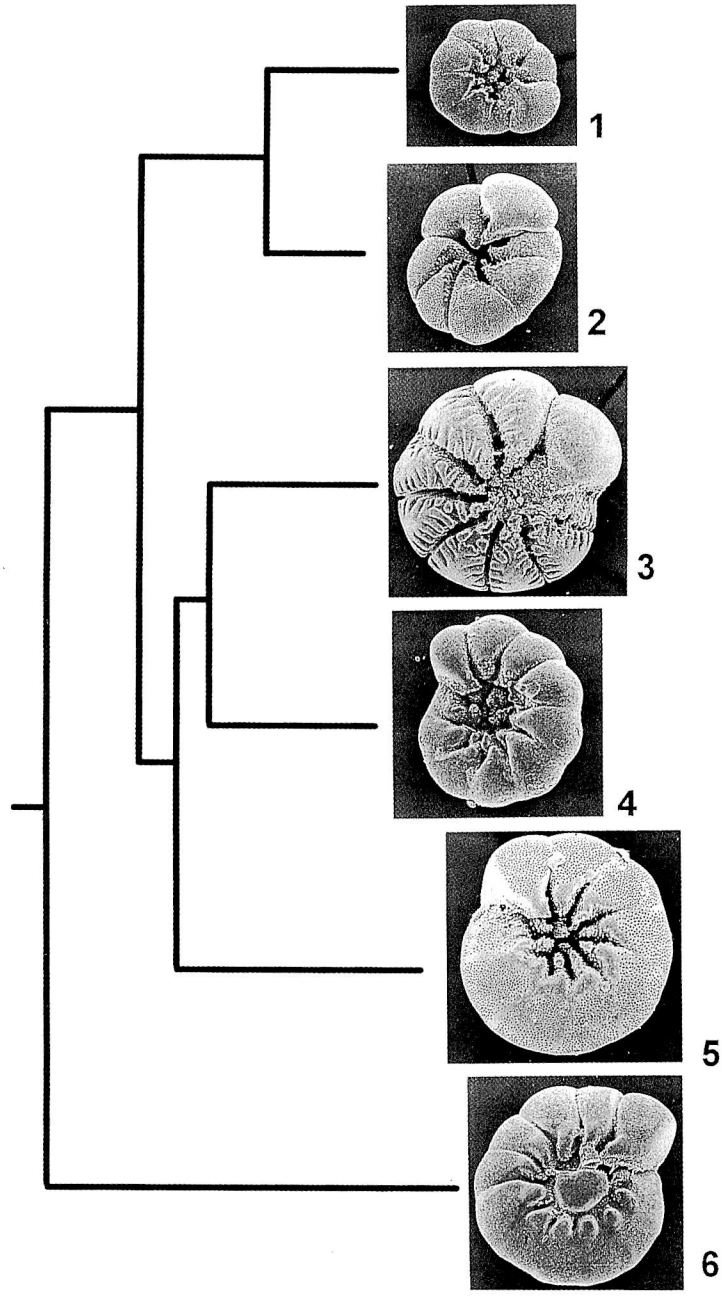

図10. *Ammonia beccarii* (LINNE) には多くの形態変異が見られる．これは，そのうち6種類についての，LSU rRNA塩基配列から求めた系統関係．1，2は*Ammonia beccarii tepida*，3，4，5は*Ammonia beccarii beccarii*，6は*Ammonia beccarii parkinsoniana*と同定されたものである．この結果は，同じ形態型同士が近縁であることを示している．しかし，遺伝的に近縁だとされているグループでも殻の形態はかなり異なっている．(PAWLOWSKI, *et al.*, 1995より引用)

引用文献

BENZIE, J. A. H. and PANDOLFI, J. M. 1991. Allozyme variation in *Marginopora vertebralis* (foraminifera: Miliolidae) from coral reef habitats in the Great Barrier Reef, Australia. *Jour. Foram. Res.*, 21, 222-227.

BRADSHAW, J. W. 1961. Laboratory experiments on the ecology of foraminifera. *Cushiman Found. Foram. Res. Contr.*, 12, 87-106.

CULVER, S. J. 1992. Foraminifera. In LIPPS, J.H., (eds.), *Fossil Prokaryotes and Protists.* Blackwell Scientific Publ., Boston, p. 203-247.

GOODAY, A. J., LEVIN, L. A., LINKE, P. and HEEGER, T. 1992. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling. In Rowe, T., and V. Pariete (eds.), *Deep-sea food chains and the global carbon cycle.* Kluwer Academic Publ., Netherland, p. 63-91.

HEMLEBEN, C., SPINDLER, M. and ANDERSON, O. R. 1989. *Modern Planktonic Foraminifera.* Springer-Verlag, Now York, 363p.

北里　洋　1998. 実験古生物学的手法による古海洋環境指標の確立. 地学雑誌, 107, 258－273.

北里　洋（印刷中）有孔虫. 化石研究会編,「化石の研究法」, 共立出版, 東京.

北里　洋・HEMLEBEN, C. 1991. 実験的手法による底生有孔虫類の殻形態の評価－溶存酸素量をコントロールした実験－. 日本古生物学会1991年年会予稿集, p.61.

KOSHIO, M. 1992MS. Life history and test morphology of *Ammonia beccarii* (LINNE) (foraminifer) in Hamana Lake, central Japan. Unpublished master's thesis, Shizuoka University, 64p.

国本　昌代　1995MS. 底生有孔虫 *Ammonia beccarii* (LINNE) の成長速度と形態変化の解析. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 39p.

LEUTENEGGER, S. and HANSEN, H. J. 1979. Ultrastructural and radiotracer studies of pore function in foraminifera. *Marine Biology*, 54, 11-16.

LIPPS, J. 1983. Biotic interactions in benthic foraminifera. In Tevesz, M.J.S. and P.L. McCall, (eds.), *Biotic interactions in Recent and Fossil benthic communities.* Plenum Press, New York, p. 331-376.

LOEBLICH, A. L., Jr. and TAPPAN, H. 1988. *Foraminiferal genera and their classification.* Van Nostrand Reinhold Company, New York, v. 1-2, 970p.

MATSUSHITA, S. 1991MS. Life history and test morphology of *Trochammina hadai* Uchio (agglutinated foraminifer) in Hamana Lake, central Japan. Unpublished master's thesis, Shizuoka University, 115p.

那須　健一　1995MS. 底生有孔虫 *Pararotalia nipponica* (ASANO) の形態変異の解析. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 42p.

PAWLOWSKI, J., BOLIVAR, I., FAHRNI, J. and ZANINETTI, L. 1994. Taxonomic identification of foraminifera using ribosomal DNA sequences. *Micropaleontology*, 40, 373-377.

SCHNITKER, D. 1974. Ecotypic variation in *Ammonia beccarii* (LINNE). *Jour. Foram. Res.*, 4, 217-223.

PAWLOWSKI, J., BOLIVAR, I., FAHRNI, J. and ZANINETTI, L. 1995. DNA analysis of "*Ammonia beccarii*" morphotypes : one or more species? *Marine Micropaleontology*, 26, 171-178.

PHLEGER, F.B., 1964. Foraminiferal ecology and marine geology. *Marine Geology*, 1, 16-43.

SNIDER, L. T., BURNETT, B. R. and HESSLER, R. R. 1984. The composition and distribution of meiofauna and nanobiota in a central Pacific deep-sea area. *Deep-sea Res.*, 31, 1225-1249.

豊福　高志　1995MS. 底生有孔虫 *Elphidium crispum* (LINNE) の殻形態と環境との相関. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 50p.

土屋　正史　1994MS. 飼育実験に基づく *Glabratella opercularis* (D'ORBIGNY) の生活史の解明と殻形態の評価. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 58p.

高原　健二　1989MS. 細胞質融合実験による底生有孔虫 *Glabratella*の形態解析. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 61p.

WALTON, W. R. and SLOAN, B. J. 1990. The genus *Ammonia* BRUENNICH, 1772: its geographic distribution and morphologic variability. *Jour. Foram. Res.*, 20, 128-156.

受領日1999年2月10日 (Received Feb. 2, 1999)