

マイクロCTで取得した3次元形状情報に基づく有孔虫骨格モデルのパラメータ同定

岸本直子*・木元克典**

*摂南大学理工学部機械工学科・**海洋研究開発機構地球環境観測研究開発センター

Parameter identification of mathematical models based on three dimensional information of foraminifera skeletal structure obtained by micro X-ray CT

Naoko Kishimoto* and Katsunori Kimoto**

*Department of Mechanical Engineering, Faculty of Science and Engineering, Setsunan University, 17-8 Ikeda-Nakamachi, Neyagawa, Osaka 572-8508, Japan (kishimoto@mec.setsunan.ac.jp); **Research and Development Center for Global Change, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), 2-15 Natsushima-cho, Yokosuka, Kanagawa 237-0061, Japan

Abstract. Morphological variations in microfossils like foraminifers and radiolarians might have the meaning of various functions for their evolution and adaptation in the geological history. In order to quantitatively understand such morphological variations, it is important to parameterize the morphological features in microfossils. We obtained precise morphology of a modern planktic foraminifera *Globigerinoides ruber* (d'Orbigny) using Micro-Xray Computed Tomography (Micro-XCT) technique, and built numerical approximate models to validate the parameterization by experimental rules used the sequentially connected spheres. Our approximate spherical model clarified that several parameters including radius ratio, distances of geometric centers in each chambers are almost constant, and others such as revolving angle between adjacent chambers are gradually transformed associated with growth of *G. ruber*, and indicated previous numerical model could not interpret whole morphology of this species. The coupling of mathematical model and Micro-XCT technique has the great potential to realize various forms of microfossils and understand its functional morphology.

Keywords: numerical morphology, Micro X-ray computed tomography, planktic foraminifera

はじめに

著者の一人(岸本)は人工衛星やロケットなどの宇宙構造物の形態や機能を研究する宇宙工学を専門とするが、数年前から微小重力下での構造物の最適形態を探索する目的で、水中で生活し数億年の進化の歴史をもつ殻原生生物の骨格の形態と機能について研究を進めている。対象としている生物は、主に放散虫と有孔虫であるが、これらの骨格形態が過去の環境変動や生存競争に対してどのように形態を変化させてきたのか、現生生物がどのように骨格を利用しているのかを、数理的あるいは力学的に分析することで、どのような構造物が最適であるのか、または最適とはなにか、について人工物システムが学ぶ点があると考えている。これらはバイオメティックスと呼ばれ、近年様々な方面への利用が展開されつつある。例えば、ハスの葉の表面にある微細なフラクタル的の微細構造による超撥水性(Barthlott and Neinhuis, 1997)を応用した、繊維用スプレーやコーティング剤、撥水性樹脂、高耐

水性化粧品などがある。また、タマムシやモルフォ蝶の翅が示す金属光沢のある色彩は、光の波長より小さな微細構造による発色現象(構造色)であるが、その応用は塗装、化粧品、宝石、繊維、フォトリソグラフィ結晶など多岐にわたる(吉岡, 2008)。

微化石に見られる多様で複雑な構造形体がどのように設計・構築されているかを人工物に应用する場合、はじめに放散虫や有孔虫骨格形態の正確な3次元情報を得ることが必要である。そこで、著者らはマイクロX線CTを導入し、さまざまな工夫の結果、内部を含めた3次元形態を十分な精度で取得することが可能となっている(Ishida *et al.*, 2015; Iwasaki *et al.*, 2015)。著者らが使用しているマイクロX線CT装置の主な仕様を表1に示す。

表1. マイクロX線CTの仕様.

装置名	Micro-CT in SEM
メーカー	Brucker microCT社(ベルギー)
分解能(ピクセル・サイズ)	350nm/pixel~8um/pixel
サンプルサイズ	0.18mm~4mm径, 10mm高さ
CCDサイズ	1024pixel×1024pixel

筆者らのグループでは、得られた3次元情報を元に放射状骨格の幾何学的特徴や機械的特徴に関する定量的な解析を実施している (Yoshino *et al.*, 2014, 2015; Kishimoto, 2015). また、3次元プリンタを用いて拡大模型を作製し、走査型電子顕微鏡 (SEM) 写真からだけでは理解しにくかった骨格の3次元構造について検討している (Kishimoto *et al.*, 2012; Matsuoka *et al.*, 2012; 佐々木ほか, 2016) ほか、教育材料としても活用している (小林ほか, 2015).

有孔虫やアンモナイトなど付加成長する殻や骨格の数理形態モデルに関する研究は、Thompson (1992) をはじめ数多く行われてきた。Raup (1966) は、二枚貝や腕足類の殻形態を4つのパラメータで表現し、らせん成長の形の違いを定量的に述べ、Okamoto (1988) は、微分幾何学的手法である動標構を使ったアンモナイトの形態

解析をおこなった。有孔虫の形態数理モデルについては、ロジスティックモデルによる大型有孔虫の成長モデル化 (Renzi, 1988) や、球形の隣接殻室の大きさの比や隣接殻室間の位置関係をモデル化に関する研究がある。このうち隣接殻室の位置関係の表現には、平面への投影図を用いる方法 (Berger, 1969; Signes *et al.*, 1993) や Okamoto (1988) と同じく動標構を用いる方法 (Tyszka and Topa, 2005; Tyszka, 2006) がある。著者らの研究グループでも、平面への投影図を用いる方法で、現生有孔虫を対象とした連結球モデルを提案している (Yoshino *et al.*, 2009). しかし、実際の形態と数理モデルとの対応関係について巻き数や外径などの定性的評価にとどまっている。Berger (1969) では、実際の標本を計測することの重要性が述べられているが、実際の標本の形状データ

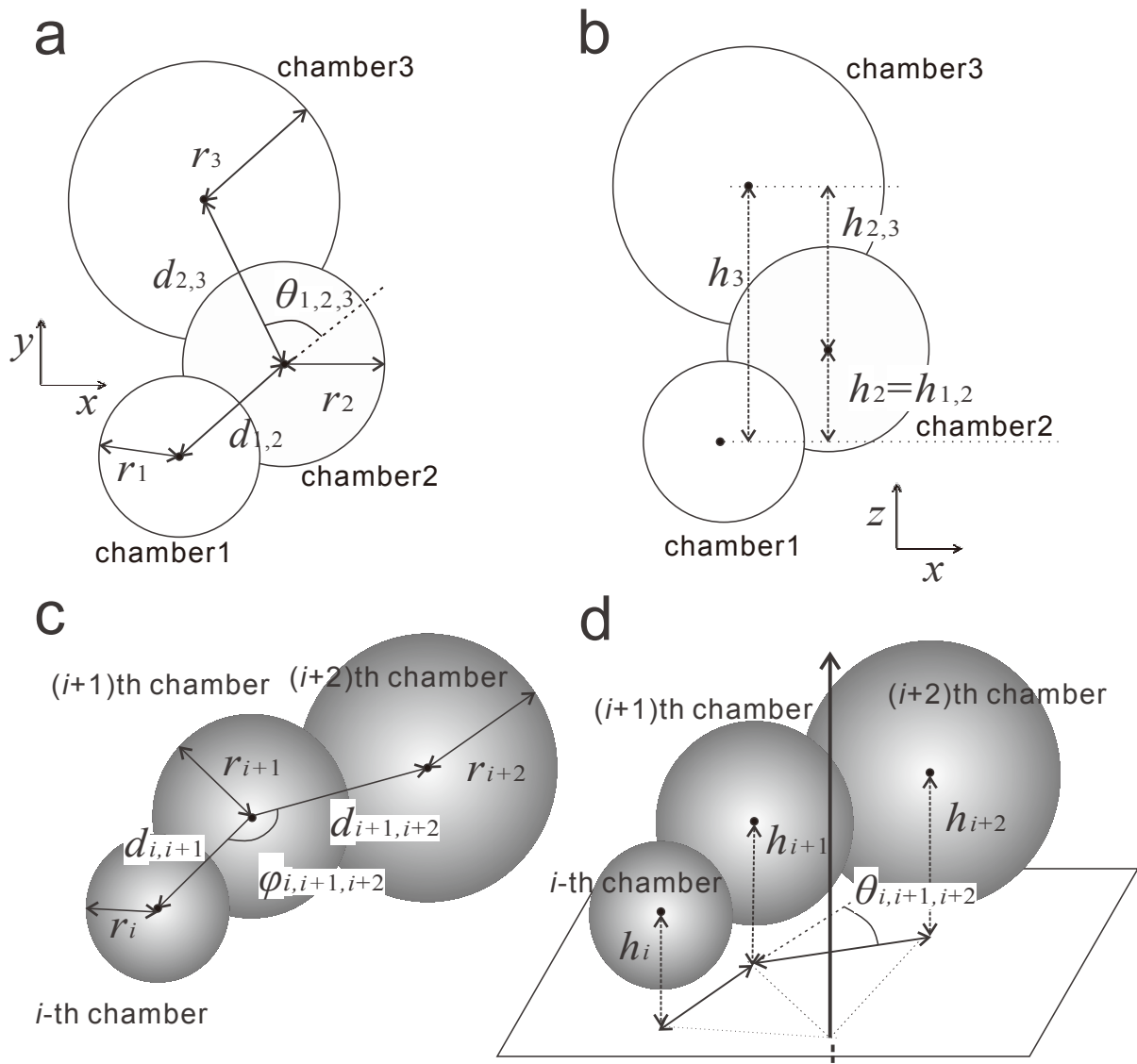


図1. 連結球モデルの定義. a: xy 平面への投影図を用いた半径 r_i , 距離 $d_{i,i+1}$, 旋回角度 $\theta_{i,i+1,i+2}$ の定義, b: xz 平面への投影図を用いた旋回軸方向の高さ h_i および高さの増分 $h_{i,i+1}$ の定義, c: 近似球の中心座標と半径の組から直接算出できる半径 r_i , 距離 $d_{i,i+1}$, 殻室間の相対角度 $\phi_{i,i+1,i+2}$. d: 近似連結球の旋回軸を法線とする平面について算出される, 旋回角度 $\theta_{i,i+1,i+2}$ と旋回軸方向の高さ h_i .

の計測値を使っているのは、Renzi (1988) など限られている。その理由として、数理モデルが一般に骨格表面の曲面を表現する数式として定義されており、厚みが明示的に表現されていないことと、実際の骨格の正確な3次元形状が取得できなかったことがあげられる。特に、数百マイクロン以下の大きさしかない放散虫や有孔虫の骨格形態は、電子顕微鏡下での観察しか手段がなく、内部構造や厚みなどの3次元情報を得ることは困難であった。近年、さまざまなマイクロX線CT装置を使って内部を含めた3次元形態の情報が取得できるようになり (DeVore *et al.*, 2006; Tafforeau *et al.*, 2006), 化石などのデータベースも構築されるようになってきた (東北大学総合博物館, 2007)。これらの情報から、有孔虫の分類や成長、進化における形態の違いや変化を定量的に評価するためには、実際の形態と数理的形態モデルの対応付けが不可欠である。本研究では、この目的のためX線CTによる3

次元情報から殻の近似球を求め、成長にともなう隣接殻室球の大きさの変化や位置関係に関するパラメータの同定を試みた。

3次元形態を基にした近似連結球の算出

電子顕微鏡写真から推定した有孔虫骨格の連結球モデル

前述のように有孔虫骨格の形態モデルとして、従来から様々な数理モデルが提案されてきたが、いずれも新規に追加される殻室の大きさと位置関係をモデル化することでは共通している。本論文では、著者らが提案した xy および xz 平面への投影図を用いたモデル (Yoshino *et al.*, 2009) をもとにした連結球モデルを考える。Yoshino *et al.* (2009) で提案されている数理モデルの概念図を図1a, bに示す。図1aは xy 平面への投影図を用いた隣接球の間の旋回角度 $\theta_{i,i+1,i+2}$, 図1bは xz 平面への投影図を用いた

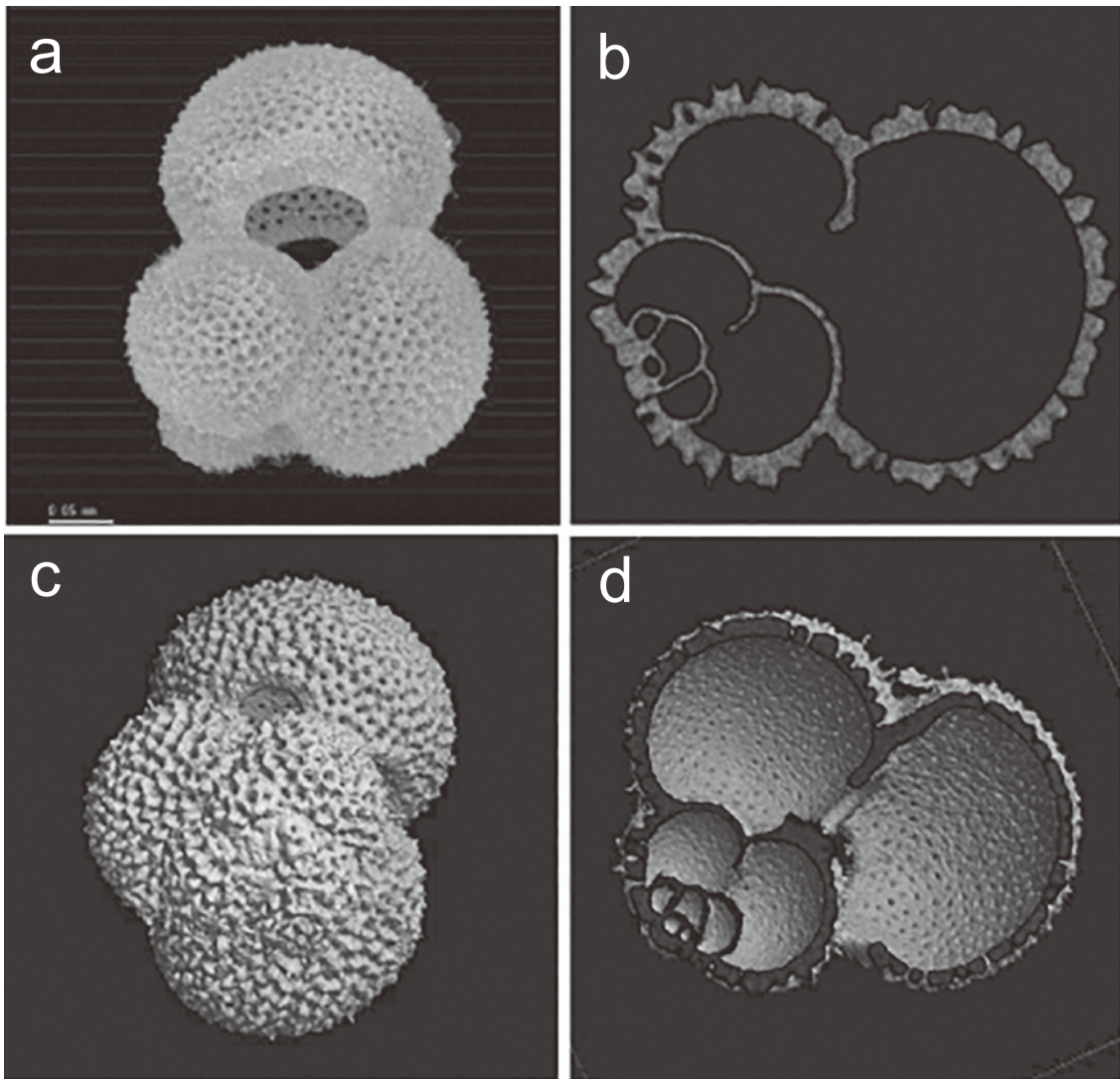


図2. *Globigerinoides ruber* (標本01) の透過像, 再構成断面, 再構成CG. a: 透過像. b: 再構成断面画像. c: 再構成CG. d: 再構成CG (断面).

球の高さ h_i および高さの増分 $h_{i,i+1}$ を示す。そのほか、連結球モデルのパラメータには、半径 r_i の拡大率 $r_{i,i+1} = r_{i+1}/r_i$ 、連結球間の距離 $d_{i,i+1}$ (第 i 殻室と第 $i+1$ 殻室の中心間距離) と半径の比 $d_i = d_{i,i+1}/r_i$ がある。3次元空間における r_i と $d_{i,i+1}$ を図1cに、 $\theta_{i,i+1,i+2}$ 、 h_i 、 $h_{i,i+1}$ を図1dに示した。浮遊性有孔虫の殻室(室房)には、球形～亜球形、平板状などが存在するが、本モデルは、浮遊性有孔虫のなかでもとくに *Globigerina* 属や *Globigerinoides* 属などを中心としたほぼ球形で近似できる殻室をもつ種のみにも適用できるものである。以下、本論文では、この数理モデルを単に連結球モデルと呼ぶ。

マイクロX線CTを使って取得した有孔虫骨格の3次元形態からの近似連結球算出

本研究に用いた Micro-CT in SEM システム (Brucker microCT, Kontich, Belgium) は、走査型電子顕微鏡の鏡筒部に取り付けて使うタイプのCTである。このシステムは、電子顕微鏡の電子銃が金属ターゲットに照射されることで発生するX線を線源として、標本の透過像を取得するもので、標本ホルダを回転させながら透過像を連続撮影する。得られた複数の透過像から、再構成ソフトウェアによって3次元形態を再構成する。本論文で対象とした浮遊性有孔虫は、東シナ海(北緯29度06分, 東経127度04分)よりプランクトンネットで採取された現生の *Globigerinoides ruber* (d'Orbigny) (最大径300~350 μm) である。上記CTで撮影した実際の有孔虫骨格の透過像と再構成断面を図2に示す。対象となる標本は、真鍮製のステージ上に水で溶解したPVA糊(ポリビニルアルコール)を用いて接着している。ステージが水平に360度回転することにより、全方向より透過像を取得し、

再構成ソフトウェアを用いて断層像を得る(図2b)。表面レンダリング画像では主孔(primary aperture)およびそこから見える副孔(supplementary aperture)、表面の小突起(pustules)、壁穴(pores)、初室(proloculus)、棘状突起(spines)等が解像されており、表面形状解析に十分なサブミクロンの解像度をもっている(図2c, d)。

CT撮影で得られた3次元情報と連結近似球モデルを対応づけるため、各殻室を球で近似する。球は中心座標と半径で表現できるので、取得した3次元データにおいて各殻室上の複数点での座標値を読み取り、それぞれの殻室を近似する球の中心座標と半径を最小二乗法で求める。座標値の読み取りは、図3に示すように、再構成断面像(図2b)から殻の外形を画像処理によって抽出し、内側および外側のデータ点の座標値(ピクセル値)を記録する。

3次元空間で、中心座標 (x_0, y_0, z_0) 、半径 r_0 の球の方程式は、次のように書ける。

$$x^2 + y^2 + z^2 - 2x_0x - 2y_0y - 2z_0z + x_0^2 + y_0^2 + z_0^2 - r_0^2 = 0 \quad (1)$$

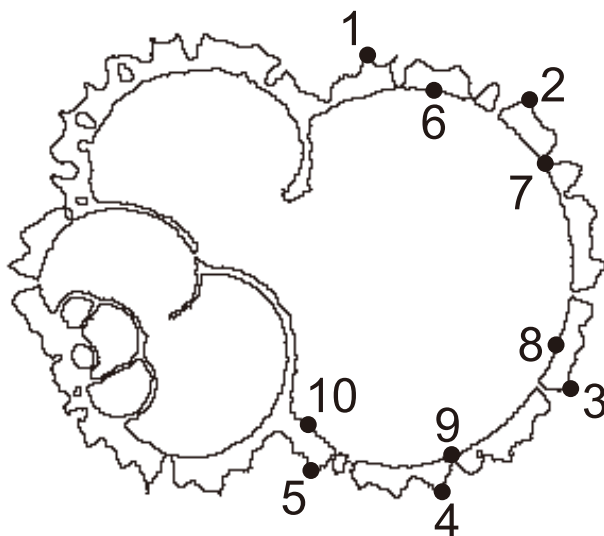
よって実際の殻室上の座標値 (x_i, y_i, z_i) を上式に代入したときの誤差は、

$$\begin{aligned} \varepsilon_i &= x_i^2 + y_i^2 + z_i^2 - 2x_0x_i - 2y_0y_i - 2z_0z_i + x_0^2 + y_0^2 + z_0^2 - r_0^2 \\ &= x_i^2 + y_i^2 + z_i^2 + k_1x_i + k_2y_i + k_3z_i + k_4 \end{aligned} \quad (2)$$

となる。近似球として、殻室上の任意の n 個の点の座標値 ($i=1, \dots, n$) を代入したときの誤差の二乗和を最小化する係数の組を求めると、次の式を得る。

$$Ak = p \quad (3)$$

ここに、



point number	x[pixel]	y[pixel]	z[pixel]
1	243	55	185
2	323	77	185
3	341	209	185
4	278	256	185
5	216	248	185
6	277	68	185
7	335	191	185
8	333	191	185
9	281	242	185
10	217	228	185

図3. 再構成断面から座標値を取得する例。標本01の再構成断面画像から画像処理によって外形を抽出し、殻の外側と内側のデータ点の座標値を取得する。この例では、z座標が185ピクセルの断面画像(図2b)を使って、1~5は殻の外側、6~10は殻の内側のデータ点の座標値(ピクセル値)を取得する。

$$A = \begin{bmatrix} \sum_{i=1}^n x_i^2 & \sum_{i=1}^n x_i y_i & \sum_{i=1}^n x_i z_i & \sum_{i=1}^n x_i \\ & \sum_{i=1}^n y_i^2 & \sum_{i=1}^n y_i z_i & \sum_{i=1}^n y_i \\ & & \sum_{i=1}^n z_i^2 & \sum_{i=1}^n z_i \\ Sym. & & & 1 \end{bmatrix},$$

$$k = [k_1 \ k_2 \ k_3 \ k_4]^T$$

$$p = - \left[\sum_{i=1}^n x_i (x_i^2 + y_i^2 + z_i^2) \ \sum_{i=1}^n y_i (x_i^2 + y_i^2 + z_i^2) \ \sum_{i=1}^n z_i (x_i^2 + y_i^2 + z_i^2) \ \sum_{i=1}^n (x_i^2 + y_i^2 + z_i^2) \right]^T$$

未知の係数行列 k は,

$$k = A^{-1}P \tag{4}$$

で求めることができる。殻室の中心座標と半径は、これらの係数を使って

$$x_0 = -k_1/2, \ y_0 = -k_2/2, \ z_0 = -k_3/2, \ r_0 = \sqrt{\frac{k_1^2 + k_2^2 + k_3^2}{4} - k_4} \tag{5}$$

と求まる。

近似精度の評価

殻室上の座標値から求めた近似球の精度を評価するた

め、近似誤差を以下のように二乗平均平方根（RMS 値）で定義する。

$$\varepsilon_{estimate} [\%] = 100 \times \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\sqrt{(x_i - x_0)^2 + (y_i - y_0)^2 + (z_i - z_0)^2} - r_0)^2}{n}} \tag{6}$$

ここに、 n はすべてのデータ点の数である。ある殻室内側で座標値を取得したすべてのデータ点のうち、ランダムにいくつかの点を選んで近似球を算出し、式 (6) の近似誤差を計算した。図4に最終殻室から数えて5番目までの各殻室について、近似球推定に使ったデータ点数と近似誤差の関係を示す。近似誤差は20回のランダム点選出に関する平均値と標準偏差で表示している。各殻室のデータ点総数は、それぞれ、161点、143点、130点、91点、80点である。近似に用いるデータ点数が20点以上あれば、5%以下の精度で球近似ができることがわかる。データ点を増やしていったときの収束値は、殻室の形状が球とどれだけ異なっているかを示している。ただし、初室に近づくほど、殻室径が小さくなるため、十分なデータ点が確保できず近似精度は低下する。本論文では、各殻室について20点以上のデータ点の座標を取得し、すべてのデータ点の座標値を使って近似球を求めた。

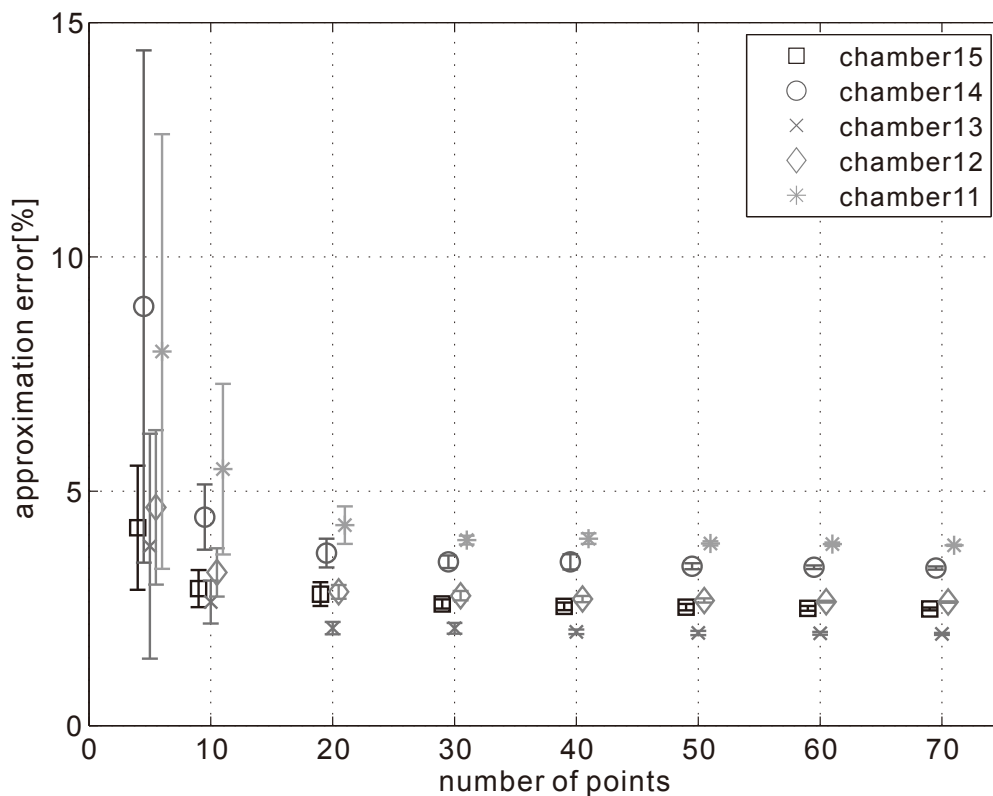


図4. 近似計算に用いるデータ点数と近似誤差の関係。標本01の殻室15（最終殻室）～殻室11について、近似球算出に用いたデータ点数に対する近似誤差を、20回の試行の平均値と標準偏差で表示した。データ点の総数は、殻室15～殻室11のそれぞれについて161、143、130、91、80である。

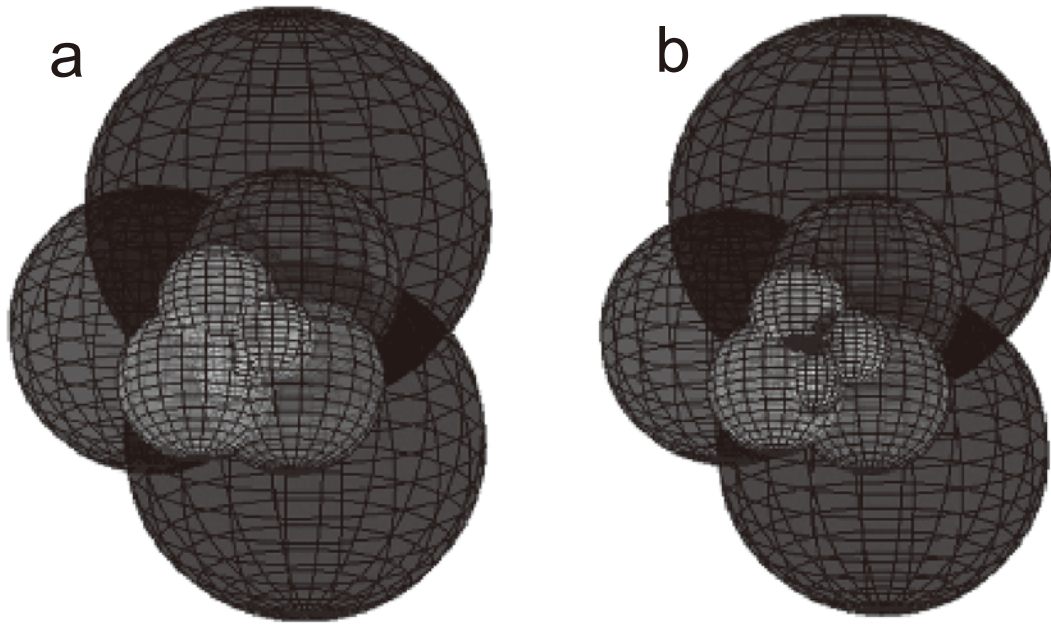


図5. 殻の外側と内側のデータ点から求めた近似連結球モデル（標本01, 図2c参照）。a: 外側のデータ点から求めた近似連結球. b: 内側のデータ点から求めた近似連結球.

内側と外側のデータ点による連結近似球モデル

電子顕微鏡写真による表面形態からの検討では、殻の外側のいくつかの殻室については十分な数の計測値を得ることができるが、初室に近づくほど殻表面に沈着する炭酸塩の被覆により殻室同士の形状は不明瞭となる。また内側の形態についてはあらかじめ殻断面を物理的に露出しておく必要があるなど、データの種類が限定される。マイクロX線CTで取得した3次元情報を使えば、図3に示したように、殻の外側だけでなく、内側についても十分な数のデータ点の正確な座標値を利用することができる。図5に標本01の外側の座標値と、内側の座標値からそれぞれ算出した近似連結球のCG（図5a: 外側, 図5b: 内側）を示す。これらの図は、いずれも浮遊性有孔虫の旋回面（後述する推定旋回軸）の方向から見たものである。標本01では、初室から最終殻室までの殻室数は15であった。以下、殻室の計数順序は、初室を殻室1とし、成長初期から順に数えていくこととする。

近似連結球モデルのパラメータ

半径比, 距離比, 相対角度の定義

連結球モデルのパラメータには、前述のように半径の拡大率 $r_{i,i+1} = r_{i+1}/r_i$, 隣接殻室間の距離と半径の比（距離半径比） $d_i = d_{i,i+1}/r_i$, ある平面内での隣接殻室間の角度 $\theta_{i,i+1,i+2}$, ある平面に直交する方向への高さの増分 $h_{i,i+1}$ がある。このうち、半径と殻室間距離は、近似連結球における各殻室の中心座標と半径から直接求めることができる。しかし、 $\theta_{i,i+1,i+2}$ や $h_{i,i+1}$ は、旋回軸を法線とする平面

を決めないと算出できない。そこで、旋回角度に対応する参考値として、隣接する3つの殻室の中心座標の3次元空間内での相対角度 $\varphi_{i,i+1,i+2}$ を導入する。これは、連続する $i, i+1, i+2$ 番目の近似球の中心座標をそれぞれ $\mathbf{x}_i = (x_i, y_i, z_i)$, \mathbf{x}_{i+1} , \mathbf{x}_{i+2} とすれば、ベクトル $\mathbf{x}_{i+2} - \mathbf{x}_{i+1}$ と $\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_{i+1}$ との間の角度 $\varphi_{i,i+1,i+2}$ として定義され、それぞれの中心座標を用いて次のように直接求めることができる。ただし、 \times はベクトルの外積である。

$$\varphi_{i,i+1,i+2} = \arcsin \frac{|(\mathbf{x}_{i+2} - \mathbf{x}_{i+1}) \times (\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_{i+1})|}{|\mathbf{x}_{i+2} - \mathbf{x}_{i+1}| |\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_{i+1}|} \quad (7)$$

中心座標から直接算出することのできる3つのパラメータ $r_{i,i+1}$, d_i , $\varphi_{i,i+1,i+2}$ を図1cに示す。

旋回軸の推定と、旋回角度および高さの定義

前述のように、ある平面内での回転角度（旋回角度） $\theta_{i,i+1,i+2}$, およびある平面に対する高さ増分 $h_{i,i+1}$ を算出するには、旋回軸を法線ベクトルとする平面を決定しなければならない。そこで、旋回軸の候補として、複数殻室の推定中心からの距離の和が最小となる3次元空間内の直線を求めた。その際、成長過程を考慮して最終殻室から1殻室ずつのデータを取り除いて求めた直線を図6aに図示する。図中の矢印の先端の数字は取り除いた殻室数を表す。例えば、'3' の場合、殻室15, 14, 13の3つの殻室を取り除いた、殻室1～殻室12までの近似連結球の中心座標から求めた直線である。この直線は、殻室数の増加、すなわち成長にともなって変化しているため、旋回軸としては不適切と考えられる。しかし、図6bに示す

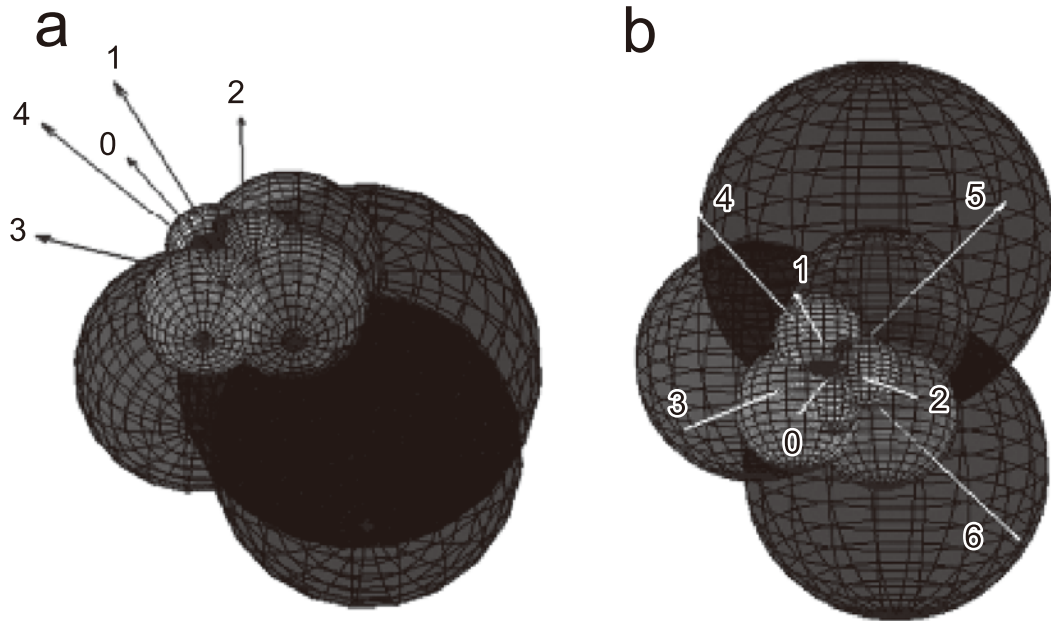


図6. 旋回軸の推定. 近似球の中心座標からの距離の自乗和が最小となる直線を求めた. 最終殻室から順に1つずつ殻室を取り除いて直線を求めた. (a) 数字は取り除いた殻室の数を示す. 例えば, '2' なら, 殻室15と14を取り除いた殻室1~殻室13の中心座標を使って求めた直線を表す. (b) こうして求めた直線はある軸周りに旋回しているように見える. この軸を旋回軸とし, 旋回軸方向から見た近似連結球の図である.

ように, ある方向から見ると, この直線群自体が旋回しているように見える. そこで, これらの直線群の旋回軸を旋回軸として採用し, 旋回角度 $\theta_{i,i+1,i+2}$, 旋回軸方向の高さ h_i を求めた. ただし, h_i は初室と最終殻室間の高さの差 ($h_{\text{final_chamber}} - h_{\text{first_chamber}}$) で正規化した.

*Globigerinoides ruber*の解析結果

図3に示した標本01を含む全3個体について, マイクロX線CTで取得した形状データをもとに近似連結球モデルを構成し, 各種パラメータを同定した. 殻の外側のデータ点は図3のように炭酸塩被覆の凹凸の影響を受けるため, より精密に球推定できる内側のデータ点から求めた解析結果を示す.

図7に, 3個体すべてについて求めた殻室の半径比 $r_{i,i+1}$ (図7a), 距離半径比 d_i (図7b), 殻室同士の相対角度 $\varphi_{i,i+1,i+2}$ の結果を示す. Yoshino *et al.* (2009) で, 各成長段階においてもパラメータ値は変化しないと仮定して推定された*G. ruber*の外殻のパラメータ値は, $r_{i,i+1}=1.2$, $d_i=1.4$ である. また, 図1aで示された旋回角度の推定値 $\theta_{i,i+1,i+2}=108.13^\circ$ から求められる相対角度の推定値は $\varphi_{i,i+1,i+2}=74^\circ$ である. 本研究で求めた半径比は, 0.8から1.5までの幅をもち, 平均値は標本01, 02, 03についてそれぞれ, 1.25, 1.23, 1.26である. 推定値1.2に非常に近い値となっており, 旋回初期から最終殻室まで安定している. 半径比を1.25とすると新しい殻室を球体で近似した場合, 体積比で約1.95倍ずつ容積が増加していくことになる. 距離半径比は, 1.0~3.0付近まで幅をもつが,

旋回初期から最終殻室まで安定している. 平均値は標本01, 02, 03についてそれぞれ, 1.68, 1.71, 1.68となる. 推定値1.4に比べて大きい, これは解析に用いたデータが殻の内側であるため, 殻の外側よりも相対的に半径が小さいことによると考えられる. 相対角度は, 標本03の初室付近を除けば, $120^\circ \sim 60^\circ$ の値をとる. 3標本に共通する特徴として, 成長の過程で, 120° から 60° へとゆるやかに変化している.

図8に, 3標本すべてについて求めた旋回角度 $\theta_{i,i+1,i+2}$ (図8a) と旋回軸方向の高さ h_i (図8b) を示す. 旋回軸周りの旋回角度は, 成長の過程で, 30° から 120° へと大きく変化している. 推定値 $\theta_{i,i+1,i+2}=108.13^\circ$ は, 外部から観察される最終殻室付近の値に近い. 旋回軸方向の高さの変化は, 3標本とも同様に指数関数的な変化を示した. そこで, 図8cに縦軸を対数表示したグラフを示す. 殻室8以降で直線状の変化となっており, 成長の初期段階では平面旋回に近いが, 成長するにつれ螺旋状旋回に変化するという光学的な顕微鏡による観測事実と一致する. ただし, 旋回角度や旋回軸方向の高さは, 旋回軸の取り方に依存するため注意が必要である.

以上のように, 個々の浮遊性有孔虫個体の計測による形態のパラメータライズは, 成長過程を追跡するだけにとどまらず, 原生物の形の意味や形態進化について重要な示唆を与える可能性がある.

おわりに

本研究では, 3D形態情報をもとに推定される浮遊性有

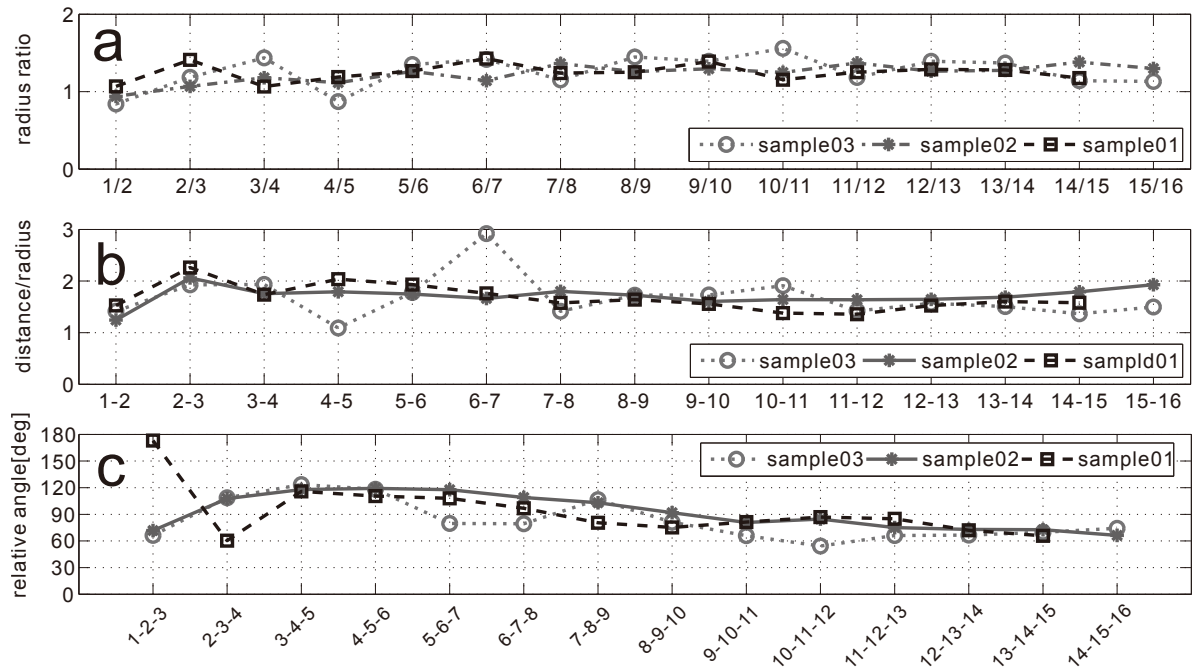


図7. 標本01～03の半径比 $r_{i,i+1}$, 中心間距離と半径の比 d_i , 相対角度 $\phi_{i,i+1,i+2}$. 横軸は、関係する殻室の番号を示す. 例) a: '3/4' は、殻室3と4の半径比 $r_{3,4} = r_3/r_4$ を表す. b: '3-4' は、殻室3と4の中心間距離と殻室3の半径の比 $d_3 = d_{3,4}/r_3$ を表す. c: '3-4-5' は、殻室3, 4, 5の間の相対角度 $\phi_{3,4,5}$ を表す.

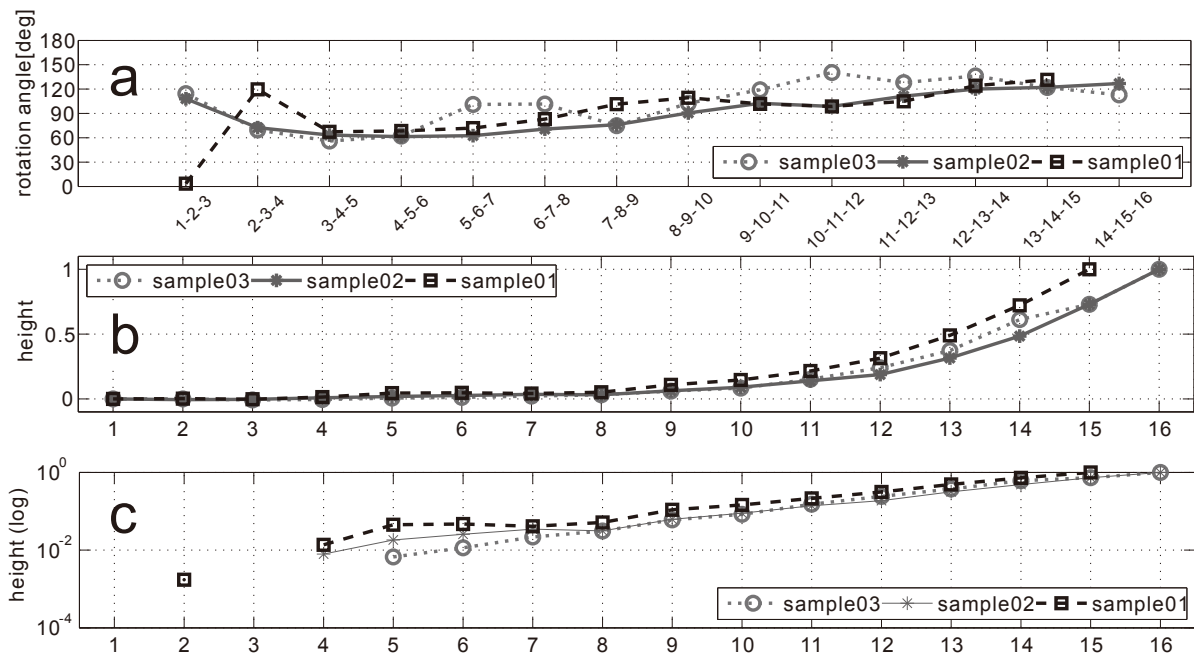


図8. 標本01～03の旋回角度 $\theta_{i,i+1,i+2}$, 旋回軸方向の高さ h_i , 横軸は、関係する殻室の番号を示す. 例) a: '3-4-5' は、殻室3, 4, 5の間の旋回角度 $\theta_{3,4,5}$ を表す. b, c: '4' は、殻室4の高さ h_4 を表す.

孔虫の殻室の形態と空間配列を具体的な数値で表現する初めての試みを行った. 実際の標本をマイクロX線CTでスキャンし、その形態のパラメータを定量化して評価することができるので、浮遊性有孔虫の骨格の成長に伴う形態の変化を連続的に追うことができる. とくに浮遊性有孔虫は成長の段階において生息水深を変化させること

が知られているが(例えばErez *et al.*, 1991), 各成長段階でどのような殻を形成するかがわかれば、形態から生息環境に関する情報を得ることが可能になるかもしれない. さらに普遍的な形態形成のパラメータが理解された後、それらを地質時代、とくに絶滅種のみから構成される白亜紀系や古第三系の化石に適用して、安定同位体比

などから推定される古生態情報と比較することでその有用性を確認する作業も可能となるであろう。

本研究で用いた *G. ruber* は、各室が比較的球に近いため上記のモデルが適用可能であるが、浮遊性有孔虫や底生有孔虫には殻室の形が必ずしも球ではなく、平板状や卵型などの形態をとるものも数多く存在する。その場合、より殻室の形態を近似するモデルとして楕円体に拡張することで対応できると考えられる。

また、本研究では浮遊性有孔虫の成長様式を記述するため、3次元空間内での角度を新たな概念として導入したが、有孔虫の形態分類上、極めて重要な要素である口孔 (aperture) の特徴の実装が今後の目標となる。口孔は細胞質が出入りし、かつ新たに形成される殻室との唯一の連絡孔となる。口孔の位置と形態をより正確に再現することで、さらなる分類基準の定量化が期待できる。

これまで浮遊性有孔虫をはじめ、微化石全般の旋回・成長様式や骨格・殻室の形態の意味について考察されたことはほとんどない。マイクロX線CTによる微化石の形態のパラメトライズは、地質時代における環境と形態の共進化を定量的に議論するための基礎的情報を提供するといえる。マイクロX線CTは自然科学においても利用が急速に進んでおり、微化石分野のみならず、古生物分野の様々な研究の発展が期待される。

謝辞

執筆の機会を与えていただいた、東北大学西弘嗣教授、鈴木紀毅博士に感謝します。また、有孔虫の数理モデルについてご教示いただいた東洋大学吉野隆博士、丁寧に査読していただいた京都大学生形貴男教授に感謝の意を表します。

文献

- Barthlott, W. and Neinhuis, C., 1997. Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surface. *Planta*, **202**, 1–8.
- Berger, W.H., 1969. Planktonic foraminifera: Basic morphology and ecologic implications. *Journal of Paleontology*, **43**, 1369–1383.
- DeVore, M.L., Kenrick, P., Pigg, K.B. and Ketcham, R.A., 2006. Utility of high resolution X-ray computed tomography (HRXCT) for paleobotanical studies: An example using London Clay fruits and seeds. *American Journal of Botany*, **93**, 1848–1451.
- Erez, J., Almogi-Labin, A. and Avraham, S., 1991. On the life history of planktonic foraminifera: lunar reproduction cycle in *Globigerinoides sacculifer* (Brady). *Paleoceanography*, **6**, 295–306.
- Ishida, N., Kishimoto, N., Matsuoka, A., Kimoto, K., Kurihara, T. and Yoshino, T., 2015. Three-dimensional image of the Jurassic radiolaria *Protunuma? ochiensis* Matsuoka: and experimental study using high resolution X-ray micro-computed tomography. *Volumina Jurassica*, **13**, 77–82.
- Iwasaki, S., Kimoto, K., Sasaki, O., Kano, H., Honda, M.C. and Okazaki, Y., 2015. Observation of the dissolution process of *Globigerina bulloides* tests (planktic foraminifera) by X-ray

- microcomputed tomography. *Paleoceanography*, **30**, 317–331.
- Kishimoto, N., 2015. Adaptability in various structures of marine plankton skeleton. *Proceedings of 26th International Conference on Adaptive Structures and Technologies*, ICAST2015#079, Kobe University, Kobe.
- Kishimoto, N., Ishida, N., Kurihara, T., Kimoto, K., Matsuoka, A., Yoshino, T. and Matsuura, S., 2012. Acquisition of three dimensional shape of radiolarian using micro X-ray computer tomography. *Proceedings of 13th Conference on Fossil and Recent Radiolarians*, 37–39, INTERRAD, Cadiz.
- 小林由枝・栗原敏之・岸本直子・松岡 篤, 2015. 3D造形物を利用した学習教材の開発と活用: 放射虫骨格の拡大模型作製を例に. *化石*, **98**, 29–38.
- Matsuoka, A., Yoshino, T., Kishimoto, N., Ishida, N., Kurihara, T., Kimoto, K. and Matsuura, S., 2012. An application of X-ray micro-CT and layered manufacturing technology to micropaleontology. *Marine Micropaleontology*, **88–89**, 36–40.
- Okamoto, T., 1988. Analysis of heteromorph ammonoids by differential feometry. *Palaeontology*, **31**, 35–52.
- Raup, D.M., 1966. Geometric analysis of shell coiling: General problems. *Journal of Paleontology*, **40**, 1178–1190.
- Renzi, M.D., 1988. Shell coiling in some larger foraminifera: General comments and problems, *Paleobiology*, **14**, 387–400.
- 佐々木 理・岩下智洋・木元克典・鹿納晴尚・木原辰之, 2016. 計算古生物学: 最新3次元イメージング技術の浮遊性有孔虫研究への応用. *化石*, **99**, 63–72.
- Signes, M., Bijim, J., Hemleben, C. and Ott R., 1993. A model for planktic foraminiferal shell growth. *Paleobiology*, **19**, 71–91.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hozzowska, J., Jaeger, J.J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P. and Zabler, S., 2006. Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A*, **83**, 195–202.
- Thompson, D.W., 1992. The spiral shells of the foraminifera. In, Thompson, D.W., *On Growth and Form: The Complete Revised Edition*, 850–873, Dover, NY.
- 東北大学総合博物館, 2007. 浮遊性有孔虫デジタル標本データベース (e foram Stock) <http://webdb2.museum.tohoku.ac.jp/e-forum/indexj.html> (2015年11月10日閲覧)
- Tyszka, J., 2006. Morphospace of foraminiferal shells: results from the moving reference model. *Lethaia*, **39**, 1–12.
- Tyszka, J. and Topa, P., 2005. A new approach to modeling of foraminifera shells. *Paleobiology*, **31**, 522–537.
- 吉岡伸也, 2008. 鮮やかな色 (構造色) の仕組み. 下澤楯夫・針山孝彦監修, 昆虫ミメティックス〜昆虫の設計に学ぶ〜, 86–93, エヌ・ティー・エス, 東京.
- Yoshino, T., Kimoto, K., Kishimoto, K., Matsuoka, A., Kurihara, T., Ishida, N. and Matsuura, S., 2009. A simple mathematical model for chamber arrangement of planktic foraminifera. *Forma*, **24**, 87–92.
- Yoshino, T., Kishimoto, N., Matsuoka, A., Ishida, N., Kurihara, T. and Kimoto, K., 2014. Pores in spherical radiolarian skeletons directly determined from three-dimensional data. *Forma*, **29**, 21–27.
- Yoshino, T., Matsuoka, A., Kurihara, T., Ishida, N., Kishimoto, N. and Kimoto, K., 2015. Polyhedron geometry of skeletons of Mesozoic radiolaria *Pantanelium*. *Revue de Micropaléontologie*, **58**, 51–56.

(2015年9月10日受付, 2016年1月12日受理)