

## 有孔虫の分類の変遷

## A Historical Review of Classification of Foraminifers

秋元和實<sup>1)\*</sup>・内田淳一<sup>2)</sup>

Kazumi Akimoto and Jun'ichi Uchida

## ABSTRACT

The purpose of this paper is to provide an historical review of foraminiferal classification. Foraminifers were described as worms, cephalopods, gastropods and corals in the 18th century in Europe. In the early 19th century, the Order Foraminifera was distinguished from cephalopods by Orbigny (1826). Subsequently, numerous fossil species were described and their stratigraphic distributions studied by European researchers (e.g., Terquem, 1858). English workers concentrated on morphologic studies (Williamson, 1858) and the description of Recent faunas (Brady, 1884). In the earliest 20th century their economic value was recognized in petroleum exploration in America. Morphological taxonomical analysis was established by Cushman (1933) and Galloway (1933). Later, Wood (1949) described the optical characteristics of hyaline tests in polarized light. Loeblich and Tappan (1964) used test crystal orientation to distinguish suborders. The crystal ultrastructure of tests was studied by electron-microscope in 1970's. Loeblich and Tappan (1992) distinguished five suborders based on wall composition and texture. Currently, analysis of partial small-subunit ribosomal DNA (SSU rDNA) sequences is used to determine phylogenetic relationships, this has lead to taxonomical revisions of previously morphologically defined taxa.

**Key Words:** Classification, foraminifers, history, morphology, phylogeny

## はじめに

最も良く知られた単細胞動物の有孔虫は、「星砂」と呼ばれる珊瑚礁の砂底に生息する星形の殻を有する *Baculogypsina* 属である (図 1). 高等学校の地学の教科書にも, 古生代石炭紀の石灰岩から産出する *Parafusulina* 属 (図 2) ならびに新生代始新世の *Nummulites* 属 (図 3) が, それぞれの時代を示す化石 (示準化石) として掲載されている.

ほとんどの有孔虫は, 有機物, 膠着質, 石灰質, 珪質の微小な殻を有する. 有機質殻を除く殻が, 化石として保存される. 最古の底生有孔虫 (*Planolites antiquissimus* Eichwald) の化石は, チューブ状の膠着質殻を有し, バルト楯状地 (Baltic Platform) の古生代カンブリア紀 (約 5.45 億年前) から産出している (Lipps, 2006). 現在では, 約 10,000 種を超える底生種が, 潮間帯 (高塩湿地等を含む) から深海までの堆積物表層の環境に規制されて分布する (例えば, Murray, 1991). さらに, 冷水や熱水の

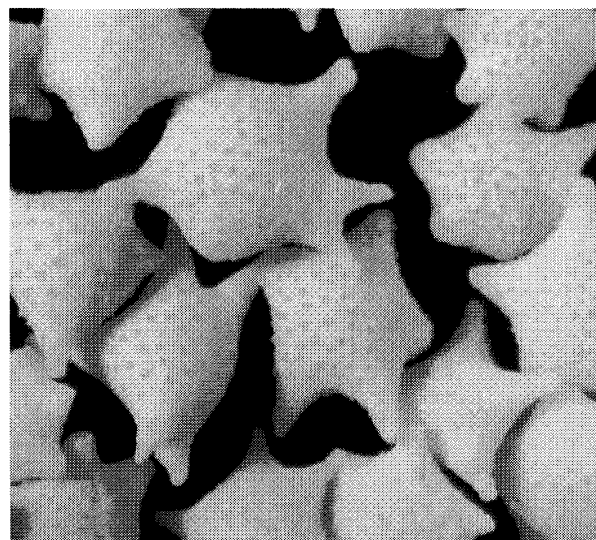


図 1. 星砂と呼ばれる *Baculogypsina* 属の殻.

<sup>1)</sup> 熊本大学沿岸域環境科学教育研究センター  
〒860-8555 熊本県熊本市黒髪 2-39-1  
Center for Marine Environment Studies of Kumamoto University  
Kurokami 2-39-1, Kumamoto 860-8555, Japan  
E-mail: akimoto@sci.kumamoto-u.ac.jp

<sup>2)</sup> 熊本大学自然科学研究科  
〒860-8555 熊本県熊本市黒髪 2-39-1  
Graduate School of Science and Technology of Kumamoto University  
Kurokami 2-39-1, Kumamoto 860-8555, Japan  
E-mail: utty@es.sci.kumamoto-u.ac.jp

\* Author for correspondence

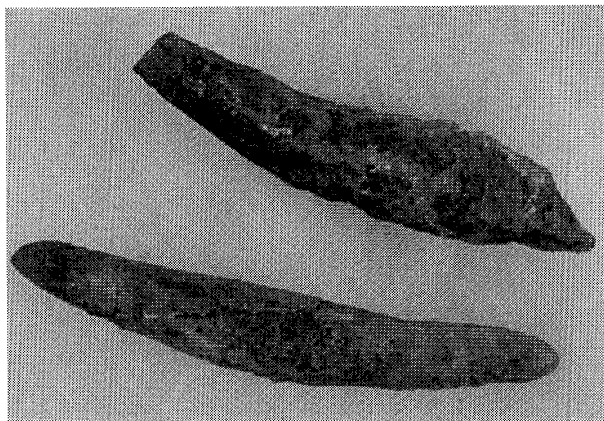


図2. 古生代石炭紀の示準化石 (*Parafusulina* 属)

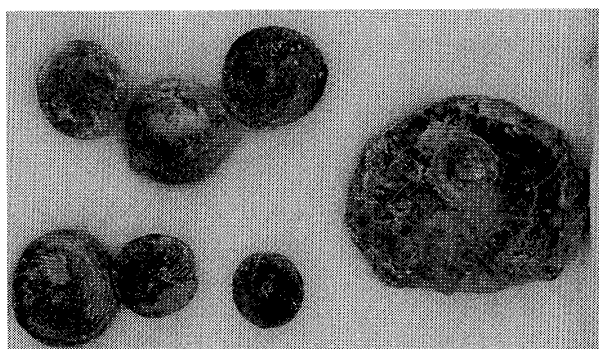


図3. 新生代始新世の示準化石 (*Nummulites* 属)

噴出域および高圧の海溝にも、限られた底生種が分布している (例えば, Akimoto, 1992).

一方、最古の浮遊有孔虫 (*Globuliligerina geczyi* Görög) は、ハンガリー共和国北部の中生代の三畳紀/ジュラ紀境界に出現した (Görög, 1994). その後、中生代白亜紀に急激に進化した、中生代/新生代境界でほとんどの種が絶滅した。新生代には、別の属が急速に進化した。種の出現と消滅に基づく地層の区分 (分帯) は、最近の 500 万年では 1000 年の

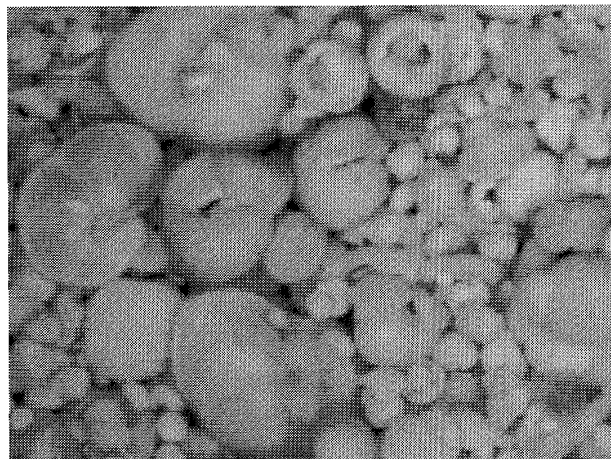


図4. 浮遊性有孔虫の殻から構成される有孔虫軟泥 (foraminiferal ooze)

精度で可能である (例えば, IODP Exp. 306, 2006).

現在では 45 種の浮遊種が、熱帯から極までの外洋表層水の温度・塩分に支配されて、生息している (Hemleben, *et al.*, 1989). 陸域からの碎屑粒子が供給されない、炭酸塩補償深度 (carbonate compensation depth) より浅い低～中緯度の大洋底には、浮遊性有孔虫の殻から構成される有孔虫軟泥 (foraminiferal ooze) が分布する (図4). 1 g の軟泥に含まれる殻は、10,000 を超える。したがって、油井の泥水 (でいすい) から採集される微量な岩石片からでも、統計処理を行うのに十分な個体が連続して採集できる。

これらの理由から、ボーリングを用いた地下の堆積物を研究する上で、浮遊性種は正確な年代値が得られる示準化石として、底生種は過去の海洋環境の変化を詳細に捉えることのできる化石 (示相化石) として利用されてきた。その結果、有孔虫の分類、生理、生態の研究は、地球内部の研究の拡大とともに

#### 分類学の進展

Williamson (1858)  
殻壁の表面組織

Hofker (1951)  
歯板の特徴

Towe and Cifelli (1967)  
電子顕微鏡による結晶の研究

#### 主要な分類の提案

d'Orbigny (1826-1852)  
科の区分  
層序的分布  
殻の形態

Brady (1884)  
科の区分  
殻壁の表面組織

Cushman (1925-1939)  
科の区分  
系統発生、層序的分布、殻壁の表面組織、室の配列、口孔

Galloway (1933)  
科の区分  
殻壁の表面組織、化学成分

Reiss (1957)  
殻壁の層状構造の特徴

Rauzer-Chernousova and Fursenko (1959)  
古生代の底生有孔虫

Bronnimann and Brown (1956)  
白亜紀浮遊性有孔虫

Bolli *et al.* (1957),  
Banner and Blow (1959)  
新生代浮遊性有孔虫

Loeblich and Tappan (1964)  
亜目と超科の区分  
殻壁の表面組織、化学成分

Loeblich and Tappan  
亜目の区分 (1988)  
殻壁の表面組織、化学成分、形成機構、鉱物学的特徴  
超科の区分  
室数、殻表面の小孔、殻の内部構造、口孔

#### 地質学の進展

イギリスによる 海洋調査 (1850年代～)      アメリカにおける 石油探査 (1910年代～)

深海掘削計画 (1968年～)

図5. 有孔虫の分類史

に進展してきた (図 5)。

小論では、地球科学および環境科学で重用されている有孔虫について、主要な論文および著書を基に、分類の変遷を中心に概説する。

## 生物としての有孔虫

有孔虫の生活環 (life cycle) は、飼育実験で明らかにされてきた (例えば, Pawloski, 1990 および独立行政法人海洋研究開発機構地球環境観測研究センター: <http://www.jamstec.go.jp/iorgc/>)。

生殖の様式は、28 種の飼育観察で解明されているにすぎない (Goldstein, 1999)。しかしながら、多くは分裂による無性生殖と遊走子 (配偶子) による有性生殖を交互に繰り返す。このため、同種であっても、無性生殖と有性生殖では、形成される殻の大きさが異なる (dimorphism)。浮遊性有孔虫の生活環を記録した地球環境観測研究センターの木元克典氏によると、プランクトンネットで採取した個体から、殻が 2 旋回まで成長しているものを選別して飼育している。このため、初室からこの段階までに経過した期間は、不明のままである。しかしながら、飼育用の個体を採取した後に、その同じ個体が遊走子を放出するまでの期間は、亜熱帯に生息する浮遊性有孔虫種 (*Globigerinoides ruber* および *Globigerinoides sacculifer*) は約 2~3 週間、寒帯に生息する *Neogloboquadrina pachyderma* は最長でも 8 週間である。また、無性生殖世代の個体は、発生から 4.7℃では約 60 日、8℃では約 90 日で生殖可能な親になる (Kimoto and Tsuchiya, 2006)。沿岸に生息する底生種でも、1 年以内に世代交代する。このため、生息域の環境が変化すると、群集の種構成は速やかに変化する。

原形質の一部が変形した仮足 (pseudopodia) は、糸状の分岐あるいは網目状 (Sen Gupta, 1999 の図 2.2) を呈し、中央に軸がない (Goldstein, 1999)。仮足の主な機能は、体位の保持 (図 6) と摂食である。草食 (珪藻などを補食) および浮遊懸濁物食の種は、仮足を網のように広げ、仮足表面の原形質移動により付着した食物を取り込む。肉食 (貝類、魚類および甲殻類の幼生を補食) の種は、分泌物により強度を上げた仮足を獲物に巻き付けて抵抗を抑えて、体

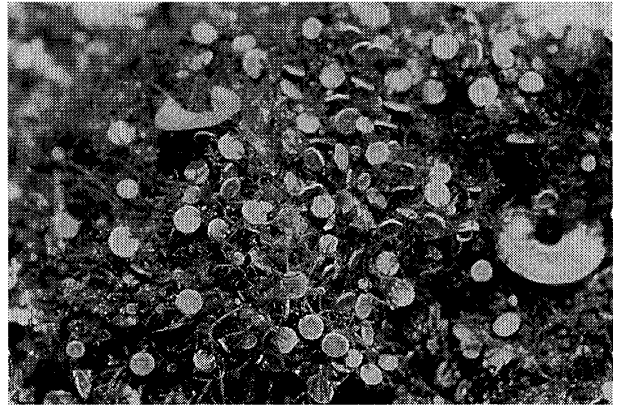


図 6. 仮足により珊瑚の表面に付着する (*Marginopora* 属)

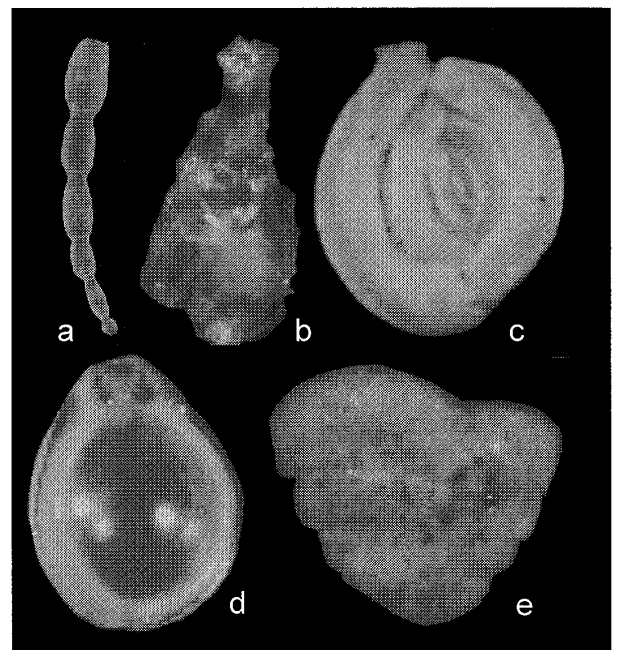


図 7. 殻壁の表面組織. a: 有機質殻, b: 有機質の基質に外来性の膠着粒子 (膠着質), c: 定向性の無い高いマグネシウム方解石結晶 (磁器質), d: 低マグネシウムのガラス状方解石の単結晶 (ガラス質), e: 低マグネシウム方解石で外来性の粒子を固結 (膠着質)。

内の有機物を取り出す。消化後の不用物の体外への排泄も、原形質の移動により行われる。

殻は、一部の単室を除いて、複数の室 (chamber) から構成される。Goldstein (1999) によれば、有機質殻の新しい室は、口孔付近の殻壁内面に、グルコ酸グリシンと思われる物質の充填した小胞を付加して作られる。石灰質殻のそれは、半透明の包囊 (cyst) の形成した後、仮足先端が新しい室を形に集合して、石灰質層が沈着する内側の有機膜 (inner or-

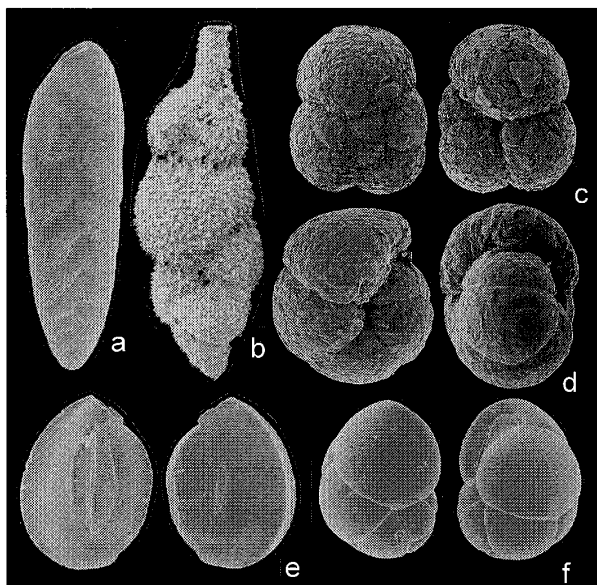


図8. 殻を構成する室の配列様式. a: 2列状, b: 3列状, c: トロコイド状旋回, d: 平面包旋回, e: ミリオリッド状, f: 2列旋回状

ganic lining) を形成する. 原形質が, 有機膜でできた新しい室内に移動する. さらに, 移動した原形質が, 新たな口孔から, 新しい室とこれまでの殻の外側を覆うように広がる. その後, 殻の表面に新たな石灰質層を沈着させる.

こうして形成された殻には様々な特徴があり, 亜目以下の分類基準として用いられてきた. 形態の理解を助けるために, 殻壁の表面組織 (図7), 室の配列様式 (図8), 殻表面の装飾 (図9), ガラス状石灰質殻の内部に発達する細管状の空洞の複合体である脈管系 (canal systems: 図9), 口孔内の構造としての歯板 (tooth plates: 図9) の一部を図示した.

## 分類の歴史

### 1. 19世紀初頭まで: 有孔虫の発見

最初の有孔虫の記録は, 紀元前5世紀に Herodotus によるピラミッドの石材に含まれる大型有孔虫の貨幣石 (*Nummulites* 属) の記述である. 約2000年後に, Agricola (1558) が, これを生物の化石と認識した. 小型有孔虫の分類学的記載は, Beccarius (1731) によって行われた (Loeblich and Tappan, 1964).

現在までに命名・記載された全てのタクサを収録している Catalogue of foraminifera (Ellis and Mes-

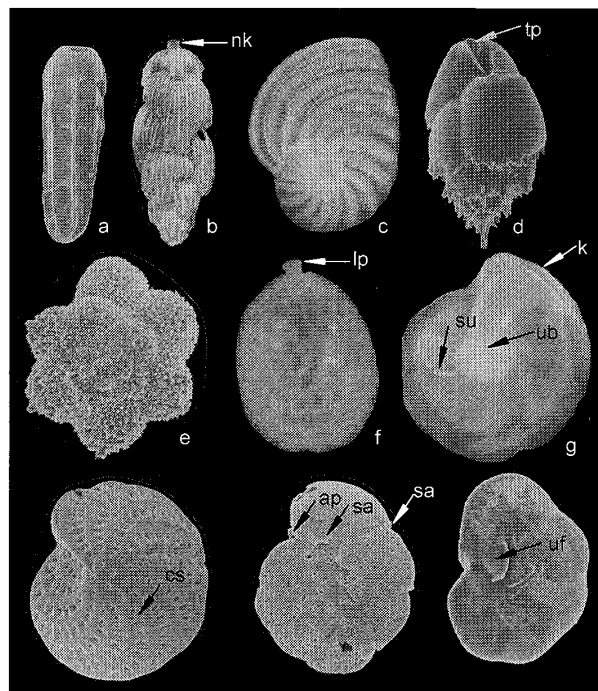


図9. 殻の装飾, a: 肋状隆起, b, c: 条線, d: 刺状突起, e: 剛毛状, f: 蜂巢状, g: キール (k), 肥厚縫合線 (su) および中央円隆 (ub), nk: 首, lp: 唇, ap: 主口孔, sa: 補口孔, cs: 脈管系, tp: 歯板, uf: 臍弁

sina, 1940~) を検索すると, 1757~1867年の110年間に記載された種は, *Nautilus* 属 (40変種を含む141種), *Orthocera* 属 (7種) または *Serpula* 属 (14種) として, Linnéの二名法に基づいて命名されている. このことは, 正確な分類群を理解する前に, 頭足類などの仲間として命名されたことを意味している.

### 2. 19世紀: 形態分類の進展

パリの自然史科学博物館で研究していた Orbigny は, 有孔虫化石を微細な形態の差異に基づいて分類した. Orbigny (1826) は, 隔壁に孔のある頭足類を, 隔壁にサイフォンがあるそれと区別するために, 有孔虫目を新設した. さらに, 室の配列に基づいて5科 (*Stichostegues*, *Énallostegues*, *Hélicostegues*, *Agathistegues* および *Entomostegues*) に区分し, 52属, 544種を記載した. その後, Dujardin (1835) が, 有孔虫が頭足類ではなく, 仮足をもった単純なゼリー状の単細胞生物であることを指摘した (Loeblich and Tappan, 1964).

Orbigny (1839) は, 単細胞生物として有孔虫を綱

に、5科を目に昇格した。単室からなる *Monostègues* 目も加えて、6目、54属、118種を記載した。*d'Orbigny* (1852) は、複数の室が環状に配列する *Cyclostègues* 目を加えて、7目72属とした。室の配列を重視したため、石灰質殻と膠着質殻の属が同じ科に含まれていた。しかしながら、種によって層位分布が異なることの発見は、有孔虫化石が生層序学に適用される契機となった。その後、フランスでは分類とともに層位分布も明らかにされていった（例えば、*Terquem*, 1858）。

*Schultze* (1854) は、根足類 (*Rhizopoda*) を *Testacea* の単室型 (*Monothalamia*) の5科と多室型 (*Polythalamia*) に区分し、さらに後者を *Heoicoidea* 群の4科、*Rhabdoidea* 群の1科および *Soroidea* 群の1科に3分した。

一方、イギリスでは、海洋調査によって採集された堆積物に含まれる有孔虫の分類が行われた。各種の形態が、繊細で美しいスケッチとともに、詳細に記載された（例えば、*Brady*, 1884; *Williamson*, 1858; *Heron-Allen and Earland*, 1913）。これらの研究によって、原形質流動と重要な分類基準である殻壁の組成、組織および層状構造 (*lamellar*)、脈管系 (*canal systems*)、同種二形 (*dimorphism*)、歯板 (*tooth plates*) が明らかにされた。

*Williamson* (1858) は、殻表面の組織が、反射光の下で、不透明な磁器質 (*porcelainous*)、幼体が透明 (*transparent*) およびガラス質 (*hyaline*) および成体が半透明な乳白色、ならびに沸騰した水酸化ナトリウム溶液でも破壊されない分泌物によって膠着 (*agglutinated*) した砂粒の3群に分けられることを認めた。さらにこの殻の組織と化学組成の差異が、原形質あるいは分泌物の生理的違いによると考えた。

*Carpenter et al.* (1862) は、多様性に富む単細胞生物の形態の差異が、種あるいは目で発生するかを明瞭に区別するのは不可能と考え、殻壁の表面組織の差異を分類の基礎とした。有孔虫を *Reticularia* 目とし、表面が多孔質 (*perforate*) である *Perforata* 亜目と非多孔質 (*imperforate*) である *Imperforata* 亜目に2分した。

*Reuss* (1862) は、オーストリアの化石有孔虫を、殻の成分と構造に基づいて、無孔膠着質殻、無孔磁器質殻、ガラス状多孔質石灰殻、小孔質石灰殻、脈

管系を有する多孔質石灰殻に分類した。

*Jones* (1875) は、*Carpenter et al.* (1862) の *Imperforata* 亜目から膠着質有孔虫を分離して、組織を無孔質 (*imperforate*) あるいは磁器質 (*porcelaneous*)、砂質 (*arenaceous*)、およびガラス質 (*hyaline*) あるいは多孔質 (*perforate*) に3分した。

*Brady* (1884) は、1873～1876年の *Challenger* 航海において採集された有孔虫を814ページに及ぶ記載と彩色を施した115図版からなるモノグラフを作成した。

有孔虫を原生動物亜界、根足類綱、有孔虫目とし、殻壁の構造を科の分類に反映された。有機質殻からなる *Gromidae*、室が連続して配列している既知のグループを *Textularidae* とし、膠着質殻の *Textularinae* と石灰質殻の *Bulimininae* とに区分した。さらに、石灰質多孔質殻の浮遊性有孔虫を、*Globigerinidae* 科として独立した。この結果、膠着質殻の2科、非多孔質殻の1科、石灰質多孔質殻の4科と合わせた10科29亜科を設定した。しかしながら、それぞれの属には、地質時代において特定の生存期間があるにもかかわらず、重要視しなかった。このため、現世の属と化石（古生代含む）のそれを同じ科に含めている。

### 3. 1900～1950年：有孔虫化石の石油探査への適用

*Orbigny* や *Terquem* によって明らかにされた層位分布の違いは、アメリカにおいて石油探査に用いられた。このため、有孔虫の研究に対する経済的重要性が認識され、*Cushman* と *Galloway* によって精力的に研究が進められた。

*Cushman* (1925) は、*Brady* (1884) の10科を踏襲した。*Cushman* (1927) は、*Gromidae* 科を *Allogromiidae* 科に置き換え、膠着質の15亜科と磁器質の6亜科を科に昇格した。さらに、*Textularidae* 科を石灰質殻と膠着質殻とに区分した。*Cushman* (1933) は、属の地史的分布、化石による系統発生、小球形個体による個体発生の知識に基づいて、最初に有機膜や単室から構成される膠着質の科を、最後に石灰質、多孔質、トロコイド旋回の科を配置した。*Cushman* (1948) は、分類基準（殻壁の組織、室の数と配列および口孔の特徴、ガラス状の光沢の有無）により、50科（キチン質殻の1科、膠着質殻の18科、無

孔磁器質殻の6科, 多孔質殻の25科) に分類した。

Galloway (1933) は、殻壁の成分(キチン質, 石灰質, 膠着質), 殻の表面組織(結晶状, 磁器状, ガラス状) および室の配列を基準に, 35科(キチン質殻の1科, 膠着質殻の8科, 結晶状石灰質殻の3科, 磁器状石灰質殻の3科, ガラス状石灰質殻の20科) に分類した。

Sigal (1951) は、有孔虫目を室の配列によって, 3亜目(単室: Uniloculinidea, 管状: Biloculinidea, 残りの形態: Pluriculinidea) に分類した。Uniloculinidea は, 2超科からなる。Biloculinidea は, 5科からなる。Pluriculinidea は6超科に細分され, Lituolidea (膠着質殻) は12科, Fusulinidea (石灰質殻) は2科, Miliolidea (磁器質殻) は6科, およびガラス質殻のLagenidea は3科, Buliminidea は6科およびRotaliidea は25科からなる。

#### 4. 1950～1970年: 殻壁の微細構造の適用

1950年頃から, 殻壁の偏光顕微鏡をもちいた光学的特性(Wood, 1949), 薄片の透過光観察による層状構造(Reiss, 1957, 1958), ならびに殻の内部構造の研究(Hofker, 1951) が行われ, それぞれの特徴に基づく分類が行われた。

Wood (1949) は、殻壁の透過偏光観察により, 直交ニコルで現れる2つの干渉様式を認めた。直交する2本の放射状消光と同心円状のカラーバンドから構成される干渉は, 殻壁に垂直に方解石のc軸が配列していることに起因し, カラーの斑点が無秩序に現れる干渉は, 配列が一定でないことによると結論づけた。さらに, 殻壁の組成・構造は, 適応により変化せず, 分類における重要な形質とした。

Hofker (1951) は、有孔虫を亜綱に引き上げ, 内部構造である歯板の有無を最も重視して目を分類し, 異なるトロコイド旋回のガラス質殻のグループについて, 23科を新たに設けた。歯板を有する有孔虫は新設したDentata目に含めた。さらに, 口孔の数および特徴によって, 3亜目(Protoforaminata, Biforaminata および Deuteroforaminata) に区分した。

Reiss (1957) は、多孔質あるいはガラス状有孔虫の殻壁と隔壁に認められる層構造の特徴に基づいて, 無層状(nonlamellar), 単層状(monolamellar), および復層状(bilamella) の3様式に区分した。

Reiss (1958) は、殻壁の光学的性質, 口孔, 歯板, 脈管系, 室の配列に基づいて, 超科を分類した。無層状殻(nonlamellar test) は, 5超科からなる。層状石灰質多孔殻(lamellar, calcareous perforate test) は, Sigal (1952) のBiloculinideaの一部, Lagenidea (Glaessner, 1954), Buliminidea (Glaessner, 1954), Rotaliidea (Glaessner, 1954) および Bilamellidea (Reiss, 1957) からなる。Monolamellidea (Reiss, 1957) は, Hofker (1951) のBiforaminataならびに Deuteroforaminata からなる。

1950年代からは, 浮遊性有孔虫の詳細な分類(例えば, Bolli, 1957a-c および Banner and Blow, 1959) が行われ, 試料の層序関係と形態の連続した変化に基づいて種の進化系列と生存期間が明らかにされた。この成果に基づいて設定された生層序基準面(biohorizon) と帯(biozone) は(例えば, Blow, 1979), 国際深海掘削計画(DSDP, IPOD, ODP, IODP) において年代決定で重用されている。

Rauzer-Chernousova and Fursenko (1959) は, 新たに古生代の3超科(Parathuramminidea, Tourayellidea, Endothyridea) を設定し, Brady (1884) の10科を目へ昇格して, 有孔虫亜綱を13目, 14超科, 72科に分類した。

Loeblich and Tappan (1964) は, Cushman や Sigal が分類の基準とした殻の形態と室の配列が独立した進化系列においても類似し, かつ2層の隔壁構造もガラス質あるいは粒状の殻壁においても独立に発生していることを指摘した。このことから, Wood (1949) の成果を基に, 亜目の分類に殻壁の化学的組成と結晶の配列(放射状あるいは粒状)を用いた。5亜目(有機質殻: Allogromiina, 膠着質殻: Textulariina, 石灰質微粒子殻: Fusulinina, 石灰質磁器質殻: Miliolina, 石灰質ガラス質殻: Rotaliina) に区分した。

この中で, Textulariina および Fusulinina の超科は, 室数を基準とした。Textulariina は, Ammodiscacea および Lituolacea に2分された。Fusulinina は, Parathuramminacea, Endothyracea および Fusulinacea に3分された。

Rotaliina の10超科の区分には, 殻壁の層構造および結晶配列を用いた。このうち8超科は, 主に殻壁の層状構造および結晶の光学的配列の組み合わせ



に基づいている。

放射状の方解石で構成される 5 超科を, *Bulimina*-*cea* (単層の殻壁と歯板を伴うループ状の口孔を有する高い旋回), *Discorbacea* (単層の殻壁とトロコイド閉旋回), *Spirillinacea* (単層の殻壁と方解石の単結晶およびアメーバ状の配偶子), *Rotaliacea* (脈管系を作る二次的に肥厚化した隔壁), および *Orbitoidacea* (2 層の隔壁) に区分した

殻の鉱物と結晶構造の差異に基づいて, *Cassidulinacea* (粒状方解石), *Carterinacea* (針状体方解石), *Robertinacea* (放射状アラレ石) に分けた。

これらの区分が適用できない *Nodosariacea* は, 殻の先端に存在する放射状の口孔に基づいている。2 層の隔壁と放射状方解石で構成され, 表面が多孔質な殻を有する *Globigerinacea* は, 環境への適応(浮遊性)を用いた。

さらに, これまで報告された全ての属について検討し, 1192 属を有効名, 1267 属をシノニムとした。それらを 94 科 128 亜科に整理し, 亜科以上の生存期間を図示した。

## 5. 1970~1999 年: 殻壁の超微細構造の適用

Loeblich and Tappan (1964) の出版後に, 電子顕微鏡による石灰質殻の結晶配列が研究された。磁器質殻の透過型電顕による観察 (Lynts and Pfister, 1967) および走査型電顕による観察 (Haake, 1971) から, 3 層のベニヤ板構造 (結晶の配列が殻の表面に並行である薄い表層が, 結晶の配列が無秩序な中央の厚い層を挟む) が認められた。微粒子殻は 2 層構造で, 外層の結晶は無秩序に密集し, 内層のそれは表面に垂直に配列する (Cummins, 1955, 1956)。結晶の *c* 軸に定向性がないことで, ガラス質殻と区別される。ガラス質殻の透過型電顕による観察 (Towe and Cifelli, 1967; Hansen, 1970; Stapleton, 1973; Bellemo, 1974, 1976), 走査型電顕による観察 (Hansen and Reiss, 1971, 1976) および結晶の X 線解析 (Hansen, 1968) から, この殻が無数の粒径 1  $\mu$ m の板状あるいは斜方形の結晶の集合体から構成されることが明らかになった。この結果, Wood (1949) の放射状殻壁は方解石の結晶が 0001 面の上に成長し, *c* 軸も殻の表面に対して垂直であり, 粒状殻壁は斜方結晶の 1011 面の 1 つの面に成長し, 集合体

も *c* 軸も表面に対して斜交することが明らかになった。これらの殻の結晶および微細構造と亜目との関係は, Howard and Brasier (2005) の図 15.3 に紹介されている。

Haynes (1981) は, 壁構造によって, Loeblich and Tappan (1964) の区分を変更し, 9 目 (有機質殻: *Astrorhizida*, *Lituolida*, 石灰質微粒子殻: *Fusulinida*, 方解石結晶が層状配列した無層の磁器質殻: *Miliolida*, 方解石結晶が放射状配列した単層あるいは多層のガラス質殻: *Nodosariida*, アラレ石結晶が放射状配列した 2 層のガラス質殻: *Robertinida*, 方解石結晶が放射状あるいは斜交配列した 2 層のガラス質殻: *Buliminida*, 方解石結晶が放射状あるいは斜交配列あるいは両者を組み合わせた隔壁フラップを伴う 2 層のガラス質殻: *Rotaliida*, 方解石結晶が放射状配列した 2 層のガラス質殻: *Globigerinida*) とした。さらに, 超科を口孔の形態と位置および室の配置により, 32 超科に区分した。

Loeblich and Tappan (1984) は, 電子顕微鏡による石灰質殻および膠着殻の構造の特性に基づいて, 12 亜目, 63 超科, 253 科, 263 亜科に再分類した。しかしながら, Loeblich and Tappan (1988) において, 全ての有孔虫属の記載, 図版, 地質時代および地理的分布を掲載する予定であったため, 新称の科を除いて模式属を指定していない。その中で, 1 亜目 (*Robertinina*), 26 科および 22 亜科を新たに設けた。さらに, 10 科を超科に, 16 亜科を科に, 2 属を亜科に昇格した。

Loeblich and Tappan (1988) は, 亜目を遺伝学的に制御された殻壁の組成, 鉱物学的特性, 構造および形成機構に基づいて, 超科を室の数, 殻壁表面の小孔の有無, 連続した殻壁内の小管状の空洞 (*canalculi*), 殻壁内の気泡状の空洞 (*alveoli*), 脈管系 (*canal system*), 主口孔の特徴に基づいて, 科を生活の形式, 室の増加の形式, 室の内部が単純あるいは未区分, 口孔の形状の変化により区分した。例外として, 殻がない *Allogromiida* の 2 科を区分するために, 双鞭毛状 (*biflagellate*) 配偶子とアメーバ状配偶子の差異を用いた。また, アラレ石殻の *Robertinina* (Loeblich and Tappan, 1984) を, 方解石殻の *Buliminida* と *Rotaliida* から分離し, *Robertinida* に変更した。

この結果、既報の 3620 属について、出版が遅く名前と文献の掲載にとどめた 16 属を除いた 2,455 属を記載し、960 属をシノニムとし、208 属を有孔虫と認定しなかった。有効とした属は、12 亜目、74 超科、296 科および 302 亜科にまとめられた。

Ross and Haman (1989) は、Loeblich and Tappan (1988) の亜科以上の生存期間を図化し、Lasiodiscidae の Archaeodiscacea のそれが前期石炭紀からペルム紀まで延び、Rotaliina のそれがジュラから完新世までと短くなることを示した。

Loeblich and Tappan (1992) は、目を殻の化学組成、構造、室の構成および成長方法で定義し、Loeblich and Tappan (1988) の 12 亜目のうち 10 を目に昇格し、新たに 4 目を加えて 14 目とした。それは、有機質の膜あるいは殻 (Allogromiida)、有機質の基質に外来性の膠着粒子 (Astrorhizida, Lituolida および Trochamminida)、低マグネシウム方解石で外来性の粒子を固結 (Textulariida)、有機物および低マグネシウム方解石の針状単結晶が殻の表面に平行に配列 (Carterinida)、定向性のない高いマグネシウム方解石結晶 (Miliolida)、有機膜と密集した定向性のない等粒の方解石亜角結晶 (Fusulinida)、定向性を示す低マグネシウムのガラス状方解石の単結晶 (Spirillinida の Spirillinina, Lagenida, Globigerinida, Buliminida および Rotaliida)、定向性を示すアラレ石の単結晶 (Spirillinida の Involutinina, Robertinida ならびに Globigerinida, Buliminida, Rotaliida および Spirillinida の Spirillinina の数属)。有機膜が結晶の柱状集合体を覆い、かつ結晶の *c*-軸が殻の表面に対して垂直に配列 (Lagenida) である。これに伴い、4 亜目、81 超科、315 科、326 亜科に変更した。さらに、殻壁の組成、殻壁の成分、殻の成長における有機膜の役割、脈管系の構造と連続性の進化も表している。

Sen Gupta (1999) は、Loeblich and Tappan (1992) の分類を基に、殻を構成する成分 (有機物、膠着質、石灰質、珪質) により有孔虫綱を 4 グループに分け、さらに殻の特徴により 16 目に細分し、フローチャートを示した。

Miliolida の Silicoloculinina (Loeblich and Tappan, 1988, 1992) は、分泌した珪質殻で構成される (Reisig *et al.*, 1980)。さらに、この亜目は、石灰質殻の

Miliolida の分類に影響を与えないことから、Miliolida から区分されて Silicoloculinina (Lee, 1990) に昇格した。

さらに、Spirillinida にガラス状方解石殻の Spirillinina とアラレ石殻の Involutinina が含まれていた (Loeblich and Tappan, 1992) が、両亜目の殻が異なる物質から構成されることに基づいて、Loeblich and Tappan (1988) の Involutinina と Spirillinina の区分に戻して、両亜目を目に昇格した。

一方、解決すべき分類基準も残されている。例えば、Buliminida と Rotaliina の区分に、前者における歯板 (Revetts, 1993 による定義) の存在を用いた。しかしながら、Rotaliina の Cassidulinacea の 1 科であった歯板を持たない Loxostomatadea (Loeblich and Tappan, 1964 および 1984) が、Loeblich and Tappan (1992) では Buliminida の超科 (Loxostomatacea) として位置づけられている。この論文においても、変更されていない。また、ジュラ紀～白亜紀初期に生存した Favusellacea (アラレ石殻) が、Globigerinida (低マグネシウム方解石殻) に含まれている。

## 分類上の位置

Loeblich and Tappan (1964) は、生活環の特徴に基づいて、原生生物界 (Kingdom Protista)、原生動物亜門 (Phylum Protozoa)、肉質虫亜門 (Subphylum Sarcodina)、根足虫綱 (Class Rhizopoda) に属する 1 目 (Foraminifera) とした。さらに、肉質虫亜門の Amoebozoa 目、Mycetozoida 目、Arcellinida 目、Acanthulidina 目および Gromida 目の属までの分類基準を整理した。

Loeblich and Tappan (1992) は、有孔虫が、顆粒状根足虫の仮足、植物界以外では知られていない無性生殖の単価核世代と有性生殖の多核性世代の交互の出現、および動物界において他に存在しない無秩序な珪質あるいは石灰質結晶の殻があることから、綱 (Foraminifera) に昇格させた。

一方、Cavalier-Smith (2003) は、原生生物界の高次分類を、系統発生から 11 門への区分へ改訂した。その中で有孔虫は、原生動物類の Rhizaria 界の Retaria 門に属するとしている。近年、有孔虫の小サブ



ユニット・リボソーム RNA 遺伝子の分析が、盛んに行われている。例えば、Pawlowski (2002) は、系統的に近縁の有機質殻の allogromiids, 無殻の athalamids および単室の膠着質殻の astrorrhizids を研究した。その結果、殻の特性が類似するタクサは同じ進化系列に属し、それが異なると同じタクサが異なる系列に分かれることを明らかにした。さらに、有孔虫の進化において初期に分化した無殻および有殻単室の顆粒状根足虫類とする allogromiids の定義の改訂も提案した。Li et al. (2005) は、有孔虫が真核生物の系統において、ミドリムシ綱 (Euglenoidea) とディプロモナス綱 (Diplomonadea) の間に位置することを示した。

種における解析結果も、形態分類の概念とは必ずしも一致しない。例えば、Schweizer (2006) は、地質時代の水温変動の解析に用いられる *Uvigerina peregrina* Cushman について、*Rectuvigerina phlegeri* Le Calvez, *Trifarina earlandi* (Parr), *Uvigerina mediterranea* Hofker および *Uvigerina elongatastriata* (Colom) との系統関係を解析した。その結果 *U. peregrina* が、同属の 2 種より密接に *R. phlegeri* および *T. earlandi* に関係づけられることを認めた。このことから、*Uvigerina* 属の高い形態の可変性を示していると結論づけ、分類の改訂が必要であるとしている。

有孔虫は古環境の復元において最も広く使用されている化石であり、その分類は殻の形態に基づいている。一方、遺伝子による系統発生の研究は、従来の形態分類における種間の差異が、互いに独立した種を表しているのか、単に環境による形態の変化なのかという問題を示唆している。形態分類と遺伝子解析の結果との相違は、2006 年 9 月に開催された国際有孔虫会議 (Forams2006) でも議論されたが、今後に残された重要な問題でもある。

## 謝辞

鹿児島大学総合研究博物館の大木公彦館長、ならびに日本動物分類学会会員でもある本村浩之助教授には、貴誌への投稿の機会を与えていただきました。Melbourne 大学の Stephen Gallagher 講師には、英文要旨を添削していただきました。地球環境観測研究センターの木元克典氏には、生殖に関する情報

を提供していただきました。匿名の査読者からの建設的な意見は、内容の改善に役立ちました。以上の方々に紙面を借りてお礼申し上げます。

## 引用文献

- Akimoto, K., Tanaka, T., Hattori, M., and Hotta, H. 1992. Recent benthic foraminiferal assemblages around hydrothermal vents in the Okinawa Trough, Ryukyu Island, Japan. In Takayanagi, Y., and Saito, T. (eds.), *Proceedings of the Fourth International Symposium on Benthic Foraminifera, Sendai, 1990 (Studies in Benthic foraminifera)*, pp. 211-225, Tokai University Press, Tokyo.
- Bellemo, S. 1974. Ultrastructure in recent radial and granular calcareous foraminifera. *Bulletin of the Geology Institute, University Uppsala, N.S.*, 4: 117-122.
- Bellemo, S. 1976. Wall ultrastructure in the foraminifer *Cibicides floridanus*. *Micropaleontology*, 22: 352-362.
- Bolli, H. M. 1957a. The genera *Globigerina* and *Globorotaria* in Paleocene-Lower Eocene Lizard Spring Formation of Trinidad, B.W.I. *Bulletin of the United States National Museum*, 215: 61-81.
- Bolli, H. M. 1957b. Planktonic foraminifera from the Oligocene-Miocene Cipero and Lengua Formations of Trinidad, B.W.I. *Bulletin of the United States National Museum*, 215: 97-123.
- Bolli, H. M. 1957c. Planktonic foraminifera from the Eocene Navet and San Fernando Formations of Trinidad, B.W.I. *Bulletin of the United States National Museum*, 215: 155-172.
- Banner, T. F., and Blow, W.H. 1959. The classification and stratigraphic distribution of the Globigerinacea. *Paleontology*, 2: 1-27.
- Blow, W. H. 1979. *The Cainozoic Globigerinida: a Study of the Morphology, Taxonomy, Evolutionary Relationships and the Stratigraphical Distribution of Some Globigerinida (mainly Globigerinacea)*. 1413 pp. E. J. Brill, Leiden.
- Brady, H. B. 1884. Report on the foraminifera dredged by H.M.S. Challenger, during the years 1873-1876. *Report Scientific Results Voyage H. M. S. Challenger*, 9 (Zoology): 1-814.
- Carpenter, W. B., Parker, W. K., and Jones, T. R. 1862. Introduction to the study of the Foraminifera. Ray Society Publications, 1-319.
- Cavalier-Smith, T. 2003. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *European Journal Protistology*, 39: 338-348.
- Cifelli, O., and Flick, H. 1974. On the taxonomic value of the wall structure of *Quinqueloculina*. *Micropaleontology*, 20: 236-244.
- Cummings, R. 1955. *Nodosinella* Brady, 1876, and associated Upper Paleozoic genera. *Micropaleontology*, 1: 221-238.

- Cummings, R. 1956. Revision of the Upper Paleozoic textulariid foraminifera. *Micropaleontology*, 2: 1-242.
- Cushman, J. A. 1925. An introduction to the morphology and classification of the Foraminifera. *Proceedings of the United State National Museum*, 77: 1-77.
- Cushman, J. A. 1933. Foraminifera, their classification and economic use. *Cushman Laboratory Foraminiferal Research Contribution, Special Publication*, 4: 1-349.
- Cushman, J. A. 1940. *Foraminifera, their Classification and Economic Use*. (3rd ed.), 521 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Cushman, J. A. 1948. *Foraminifera, their Classification and Economic Use*. (4th ed.), 605 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- 独立行政法人海洋研究開発機構地球環境観測研究センター. <http://www.jamstec.go.jp/jamstec-j/whats-new/dvd/>
- Dujardin, F. 1835. Observations sur les Rhizopodes et les Infusoires. *L'Academic. des Sciences Paris, Comptes Rendus*, 1: 338-340.
- Ellis, B. F., and Messina, A. 1940. *Catalogue of Foraminifera*. American Museum Natural History (supplements post-1940).
- Galloway, J. J. 1933. *A Manual of Foraminifera*. Furrman Kemp Memorial Series Publication, no.1, 483 pp. Principia Press, Indiana.
- Glaessner, M. F. 1945. *Principles of Micropaleontology*. 296 pp. Melbourne University Press.
- Goldstein, S. T. 1999. Foraminifera: A biological overview. In Sen Gupta, B. K. (ed.), *Modern Foraminifera*, pp. 37-55, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston and London.
- Görög, A. 1994. Early Jurassic planktonic-foraminifera from Hungary. *Micropaleontology*, 40: 255-260.
- Haake, F. W. 1971. Ultrastructures of miliolid walls. *Journal Foraminiferal Research*, 1: 187-189.
- Hansen, H. J. 1968. X-ray diffractometer investigations of a radiate and a granulate foraminifera. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 18: 345-348.
- Hansen, H. J. 1970. Electron-Microscopical studies on the ultrastructures of some perforate calcitic radiate and granulate foraminifera. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, Biologiske Skrifter*, 17: 1-16.
- Hansen, H. J., and Reiss, Z. 1971. Scanning electron microscopy of wall structures in some benthic and planktonic Foraminifera. *Revista Espanola de Micropaleontologia*, 4: 169-179.
- Haynes, J. R. 1981. *Foraminifera*. 433 pp. Scientific and Medical Division, MacMillan Publishers Ltd., London.
- Heron-Allen, E., and Earland, A. 1913. The foraminifera of the Clare Island district co. mayo, Ireland. *Proceedings Royal Irish Academy*, 31: 1-188.
- Hemleben, C., Spindler, M., and Anderson, O. R. (eds.) 1989. 2 Taxonomy and species features. In *Modern Planktonic Foraminifera*, pp. 8-32, Springer-Verlag. New York
- Hofker, J. 1951. The foraminifera of the Siboga Expedition. Part 3, Ordo Dentata, subordines Protoforaminata, Biforaminata, Deuteforaminata. *Uitkomsten Zoolologisch, Botanisch, Oceanographisch en Geologisch Gebied, monographie*, IVa, 1-513.
- Hofker, J. 1956. *Foraminifera Dentate: Foraminifera of Santa Cruz and Thatch-Island Virginia-Archipelago West Indies*. 237 pp. Spolia Zoologica Musei Hauniensis, XV, Copenhagen.
- Howard, A. A., and Brasier, M. D. 2005. Chapter 15 Foraminifera. In Armstrong, H.A., and Brasier, M. Sd. (eds.), *Microfossil*, pp. 142-187, Blackwell, Oxford, UK.
- Integrated Ocean Drilling Program 2006. *Preliminary Report of Expedition 306* (North Atlantic Climate 2). <http://iodp.tamu.edu/publications/PR/306PR/306PR.html>.
- Jones, T. R. 1875. In Griffith, J. W., and Henfery, A. (eds.), *The Micrographic Dictionary*. (ed. 3), 1, pp. 316-320, van Voorst. London.
- Kimoto, K., and Tsuchiya, M. 2006. The "unusual" reproduction of planktonic foraminifera: an Asexual reproductive phase of *Neoglobobulimina pachyderma* (Ehrenberg). *Anuário do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro*, 29: 461.
- Lee, J. J. 1990. Phylum Granuloreticulosa (Foraminifera). In Margulis, L., Corliss, J. O., Melkonian, M., and Chapman, D. J. (eds.), *Handbook of Protoctista*, pp. 524-548, Jones and Bartlett, Boston.
- Li, B. H., Ertan, K.T., and Hemleben, C. 2005. Molecular biological research on Foraminifera. *Progress in Natural Science*, 15: 673-677.
- Lipps, J. H. 2006. Major features of Protistan evolution: Controversies, problems and a few answers. *Anuário do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro*, 29: 55-80.
- Loeblich, A. R., and Tappan, H. 1964. Sarcodina, chiefly "Thecamoebians" and Foraminifera. In Moore, R. C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, part C, Protista 2*. Geological Society of America and University of Kansas Press, 900 pp. Kansas
- Loeblich, A. R., and Tappan, H. 1984. Suprageneric classification of the Foraminifera (Protozoa). *Micropaleontology*, 30: 1-70.
- Loeblich, A. R., and Tappan, H. 1988. *Foraminiferal Genera and Their Classification*. Vol. 1 and 2. 970 pp. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Loeblich, A. R., and Tappan, H. 1992. *Present status of foraminiferal classification*. In Takayanagi, Y., and Saito, T. (eds.), *Proceedings of the Fourth International Symposium on Benthic Foraminifera, Sendai, 1990 (Studies in Benthic foraminifera)*, pp. 93-102, Tokai University Press, Tokyo.
- Lynts, G. W., and Pfister, R. M. 1967. Surface ultrastruc-

- ture of some test of Recent Foraminifera from the Dry Tortugas, Florida. *Journal Protozoology*, 14: 387-399.
- Murray, J. W. 1991. *Ecology and Paleoecology of Benthic Foraminifera*. 397 pp. Longman Scientific, Harlow.
- Orbigny, A. D., d'. 1826, Tableau methodique de la classe des Cephalopodes. *Annales des Sciences Naturelles, 1st. Series*, 7: 245-314.
- Orbigny, A. D., d'. 1839, Foraminiferes. In de la Sagra, R. (ed.), *Histoire Physique, Politique et Naturelle de l'île de Cuba*, A. Bertrad, Paris, 224 pp.
- Orbigny, A.D., d'. 1851. Cours elementaire de paléontologie et de geologie stratigraphique, 2, (1): 189-207, Victor Masson, Paris, Longman Scientific and Technical, England and John Wiley & Sons, Inc., USA.
- Pawlowski, J., 1900. Life cycle of *Rotalia eliatiana*. VHS (18 min.), University of Geneva, Switzerland.
- Pawlowski, J., Holzmann, M., Berney, C., Fahrni, J., Cedhagen, T., and Bowser, S.S. 2002. Phylogeny of allogromiid foraminifera inferred from SSU rRNA gene sequences. *Journal Foraminiferal Research*, 32: 334-343.
- Resig, J. M., Lowenstam, H. A., Echols, R. J., and Weiner, S. 1980. An extant opaline foraminifera: test ultrastructure, mineralogy and taxonomy. In Sliter, W. V. (ed.), *Studies in Marine Micropaleontology and Paleoecology. A Memorial Volume to Orville R. Bandy*, Cushman Foundation Special Publication, 19: 205-214.
- Rauzer-Chernousova, D. M., and Fursenko, A. V. 1959. Osnovy Paleontologii. *Obshchaya chast prosteyshie. Akademii Nauk SSSR*, 1-368.
- Reiss, Z. 1957. The Bilamellidea, nov. superfam., and remarks on Cretaceous globorotaliids. *Cushman Foundation Foraminiferal Research Contribution*, 8: 127-145
- Reiss, Z. 1958. Classification of lamellar foraminifera. *Micropaleontology*, 4: 51-70.
- Reuss, A. E. 1862. Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien, mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe*, 44: 355-396.
- Revs, S. A. 1993. The foraminiferal toothplate: A view. *Micropaleontology*, 12: 155-169.
- Ross, A., and Haman, D. 1989. Suprageneric range of Foraminifera. *Journal Foraminiferal Research*, 19: 72-83.
- Schultze, M. S. 1854. *Ueber den Organismus der Polythalamien (Foraminiferen). Nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im Allgemeinen*. 68 pp. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Schweizer, M., Pawlowski, J., Duijnste, I. A. P., Kouwenhoven, T. J., and van der Zwaan G. J. 2005. Molecular phylogeny of the foraminiferal genus *Uvigerina* based on ribosomal DNA sequences. *Marine Micropaleontology*, 57: 51-67.
- Sen Gupta, B. K. 1999. Systematics of modern foraminifera. In Sen Gupta, B.K. (ed.), *Modern Foraminifera*, pp. 7-36, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston and London.
- Sigal, J. 1951. Ordre des Foraminiferes. In Piveteau, J. (ed.), *Traite de paleontologie. t. 1*, pp. 133-301, Masson et Cie, Paris.
- Stapleton, R. P. 1973. Ultrastructure of tests of some Recent benthic hyaline foraminifera. *Palaeontographica, ser. A*, 142: 16-43.
- Terquem, M. 1858. *Recherches sur les foraminifères du Lias. Premier Mémoire (2<sup>e</sup> édition)*. 89 pp. F. Savy, Libraire-Éditeur, Paris.
- Towe, K. M., and Cifelli, R. 1967. Wall ultrastructure in the calcareous foraminifera: crystallographic aspects and a model for calcification. *Journal Paleontology*, 41: 742-762.
- Williamson, W. C. 1858. *On the Recent foraminifera of Great Britain*. 107 pp. Ray Society, London.
- Wood, A. 1949. The structure of the wall of the test in the foraminifera; its value in classification. *Quarterly Journal Geological Society, London*, 104: 229-255.

---

(受付: 2006 年 10 月 25 日)

(受理: 2006 年 12 月 27 日)