化石　99，63–72，2016

Fossils
The Palaeontological Society of Japan

計算微古生物学：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

佐々木　理*・岩下智洋**・木元克典***・鹿納晴尚*・木原辰之*
*東北大学総合学術博物館・**有限会社ホワイトラビット・***海洋研究開発機構

Computational micropaleontology: an application of the up-to-date three-dimensional imaging for planktonic foraminifera research

Osamu Sasaki*, Tomohiro Iwashita**, Katsunori Kimoto***, Harumasa Kano* and Tatsuyuki Kihara*
*The Tohoku University Museum, 6-3 Aoba, Aramaki, Aoba-ku, Sendai 980-8578, Japan (sasaki@museum.tohoku.ac.jp); **White Rabbit, Co. Ltd., 2-22-9 Zoshigaya, Toshima-ku, Tokyo 171-0032, Japan; ***JAMSTEC, 2-15 Natsushima, Yokosuka, Kanagawa, 237-0061, Japan.

Abstract. The planktonic foraminifera are distributed across the world's oceans, of which the shells are preserved in the ocean sediments, forming one of the most complete fossil records on earth. The record is used to date sedimentary rocks and study evolutionary processes, and is one of the most important archives of the past ocean condition. The appearing micron resolution X-ray CT (MXCT) can bring new information into the micropaleontology by the innovating data acquisition, visualization, measuring, morphometry, modeling and data shearing of foraminifera specimens.

Anthropogenic CO_2 changes the carbonate chemistry and the pH of the surface ocean. The ecological effects of the change are largely unknown and need to be quantified. The quantitative CT method with MXCT has become possible to measure the mineral density and visualize the density distribution in the micron-scale shell of foraminifera. The application to the living and fossil foraminifera might provide novel information about the ocean acidification ongoing in the modern ocean and occurred in the past one.

The advent of molecular biological techniques has led to the discovery of previously unrecognized genetic diversity of the modern species recognized based upon the shell morphology. However, until recently the best information on shell shape was only obtained through SEM images, giving limited measuring accuracy of 3D shell shape. The reverse technology with MXCT has upgraded the morphometry of this group by shifting the data from SEM images to CT data.

The famous models made by 19th Century paleontologist d'Orbigny shows clearly that it has been difficult to shear the morphological information of specimens because of its micron size. Instead of such handcrafted models, the Internet delivery of the virtual model generated from MXCT images has become possible to shear the high-precise morphological data of taxonomic type specimen.

The applications here illustrate the possibilities of computational micropaleontology, which has established in a new interdisciplinary field between the state-of-the-art three-dimensional imaging technology and the biogeoscience.

Key word: computational micropaleontology, microfocus X-ray CT, virtual specimen

はじめに

人類活動による大気二酸化炭素分圧の上昇は，世界規模の気候温暖化と海洋酸性化の原因となっている．今日の海洋表層は炭酸カルシウムについて過飽和だが，2050年には南大洋の一部にアラレ石について未飽和な海域が現れ，そのような海域は次第に南大洋と北太平洋亜極域に広がると予測されている（Orr *et al.*, 2005）．このような環境変化はさまざまな側面から多くの関心を集めている．浮遊性有孔虫は石灰質の殻を持つ単細胞生物で，極域から熱帯までの全ての海域の表層に広く生息する（Bé and Tolderlund, 1971）．彼らの成長速度と生産量は，水温や栄養塩・餌などの生息環境に依存していることから（Hemleben *et al.*, 1987; Rutherford *et al.*, 1999; Kimoto, 2015），海洋温暖化による地理的分布や生産量への影響が指摘されている（例えば，Field *et al.*, 2006; Beaugrand *et al.*, 2013）．また，海洋酸性化による表層に生息する炭酸カルシウム有殻プランクトンへの深刻な影響が指摘されている（Schiebel, 2002）．これらは単に浮遊性有孔虫だけの問題に留まらない．海洋表層に生息する浮遊性有孔虫を含むプランクトンは，海洋生態系における食物連鎖の基盤層をなし，また，炭酸カルシウム有殻プランクトンは地球規模の炭素循環の重要な一部となっている（Schiebel, 2002）．そのため，現在進行しつつある海洋環

境変化の影響はプランクトンを通して海洋生態系，あるいは地球システムへと波及する可能性があることから，その影響の把握に生命地球科学的な関心が集まっている．

浮遊性有孔虫の殻は，死後，海底に堆積し，地層中に保存されることから，過去の海洋環境復元のための最も有効な化石となっている．例えば，酸素同位体比（Emiliani, 1955）やMg/Ca（Mashiotta *et al.*, 1999）などの化学成分として水温などの生息環境が浮遊性有孔虫の殻に記録される．一方，生息環境に対する生物の環境応答は，殻長（例えば，Hemleben *et al.*, 1987; Schmidt *et al.*, 2004）や殻重量（例えば，Bijma *et al.*, 1999; Barker and Elderfield, 2002; Moy *et al.*, 2009; Aldridge *et al.*, 2012）に表れる．浮遊性有孔虫の殻を構成する房室の検討も進められている．浮遊性有孔虫の殻は房室の付加により作られるため，その殻成長は房室の大きさと配列によりモデル化されてきた（Berger, 1969; Yoshino *et al.*, 2009）．これらのモデルでは，個体成長速度は房室容積の増加速度により，一方，殻形成速度は房室壁体積の増加速度により表される．このような殻成長モデルに基づき浮遊性有孔虫の環境応答を観測するためには，大きさ1mm未満の微小な標本の殻長，殻表面積，殻体積や房室容積，殻密度を計測できる3次元計測技術が前提となる．

浮遊性有孔虫は殻形態により種分類される．これらの形態種が遺伝的に識別できる隠蔽種に区分でき，少なくとも，その一部は固有の地理的分布と生態的特性をもつと考えられている（例えば，Darling *et al.*, 2000; Darling and Wade, 2008）．そのため，これまで種固有の環境好適性とされてきた性質の一部は複数の遺伝的隠蔽種の合算的なものと考えられている（Kucera and Darling, 2002）．浮遊性有孔虫の種固有の環境好適性に基づいて個体成長速度，あるいは生産量を求める計算モデルが提案されている（Lombard *et al.*, 2011）．さらに，このモデルを地球気候モデルと連結することで，気候温暖化・海洋酸性化が浮遊性有孔虫生産量に及ぼす影響の推定が試みられている（Roy *et al.*, 2015）．このような枠組みの中で，遺伝的種と形態種の整合的な連結による種分類の再構築は，浮遊性有孔虫の環境応答の正確な把握のための重要課題となっている（例えば，Huber *et al.*, 1997; Morard *et al.*, 2009, 2011; Aurahs *et al.*, 2011; Spezzaferri *et al.*, 2015）．

浮遊性有孔虫は，遺伝子情報と形態と組み合わせた研究対象としても注目されており，形態情報の集積と遺伝子情報との連結の必要性が指摘されている（Scott, 2011）．このような中で膨大な遺伝子情報を効率よく解析するため生命情報学が発展している．浮遊性有孔虫の遺伝子情報についてもPFR[2]（Planktonic Foraminifera Ribosomal Reference Database）が提案され，遺伝子情報の集積が始まっている（Morard *et al.*, 2015）．殻形態の差異定量化について，これまでSEM像に基づく多くの研究がなされてきた（例えば，Scott *et al.*, 2007, 2015; Ranaweera *et al.*, 2009）．浮遊性有孔虫は，一連の房室の付加による立体的な殻形態をもっており（Yoshino *et al.*, 2009），その平面投影像は投影方向に依存する．このことは，浮遊性有孔虫殻の3次元形態計測法の確立が形態定量化の前提条件であることを示している．最近，これらの問題解決のため，マイクロフォーカスX線CTによる3次元計測技術・3次元形態計測技術の有孔虫形態研究への応用が提案されている（Speijer *et al.*, 2008; Johnstone *et al.*, 2010; Briguglio *et al.*, 2011; Görög *et al.*, 2012）．ここでは，著者らによるX線CTを用いた3次元コンピューティング技術の適用例を紹介する．

マイクロフォーカスX線管CT

マイクロフォーカスX線CT（microfocus X-ray CT system）は，X線源によりシンクロトロンX線CTとX線管CTに分けられる．このうち，X線管CTはX線管，標本回転台，X線検出器から構成される．このような装置では，透過像の空間分解能Rは，検出器の画素間隔dと画像の幾何学的拡大率Mによって次のように決まる（図1）．

$$M = \mathrm{D1}/\mathrm{D2},\quad R = d/M$$

ここでD1：X線管とX線検出器の距離，D2：X線管と標本の距離とする．検出素子間隔が小さいほど透過像の解像度は高くなるが，1素子当たりの受光量は減少し，そのため透過像のコントラストは低下する．また，X線管焦点径が小さいほど透過像の解像度は高くなるが，発生するX線量は減少することから透過像のコントラストは低下する．そのため，X線管CTによる撮影では，シンクロトロンCTに比べると著しく長時間の撮影が必要となる．しかし，このような長時間撮影は機械的変動による

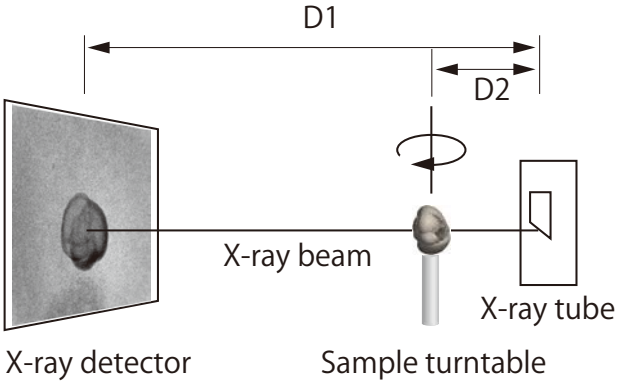

図1．X線管CT装置の模式図．装置はX線管，標本回転台とX線検出器からなる．標本を回転させ，全周方向からX線透過像を撮影する．透過像拡大率はX線管検出器距離（D1）とX線管標本距離（D2）の比となる．

アーチファクト（artifact）の増大による断層像解像度低下の主要な原因となっている．そのため，長時間撮影に伴うアーチファクトの低減法の開発がX線管CTの研究利用の課題となってきた．

同心円状アーチファクト

X線検出器を構成する検出素子の感度不均一の補正は視野平滑化処理と呼ばれ，白色視野像（*brt*）と暗色視野像（*drk*）を用いて次のように表される．各素子のX線感度をI_0とすると，一般的な視野平滑化補正Iは次のようになる．

$$I = -\log((I_0 - drk)/(brt - drk))$$

ところが，装置を構成する検出器の感度やX線管出力の時間変動により，この補正処理自体が同心円状アーチファクトの発生原因となっている．

断層再構成像にしばしば発生する同心円状アーチファクトは，断層像の画質低下の主要な原因のひとつとなっている．とりわけ，小型浮遊性有孔虫のようにサイズが微小なためX線吸収量の小さな標本では同心円状アーチファクトが顕在化する傾向にあり，その効果的な低減法の開発が重要な課題となってきた（例えば，Yousuf and Asaduzzaman, 2010）．著者らは，視野平滑化処理を同心円状アーチファクトの発生原因と考え，平滑化処理された平均透過像の高周波成分を各透過像から取り除く高周波カットフィルターを工夫することでアーチファクト低減法を実現した．図2に，その低減効果を示す．視野平滑化処理により断層像（左）にbを中心とする同心円状アーチファクトが発生している．一方，低減処理した断層像（右）ではアーチファクトはほとんど認められない．標本（*Neogloboquadrina pachyderma*）は，ScanXmate-D160TSS105/11000（コムスキャンテクノ）を使用し，X線管電圧80 kV，撮影回数1200，X線管焦点径0.8 μm，拡大率218倍の条件で，約200分間撮影した．断層像はconCTexpress（ホワイトラビット）で再構成し，補正はMATLAB（MathWorks）で行った．

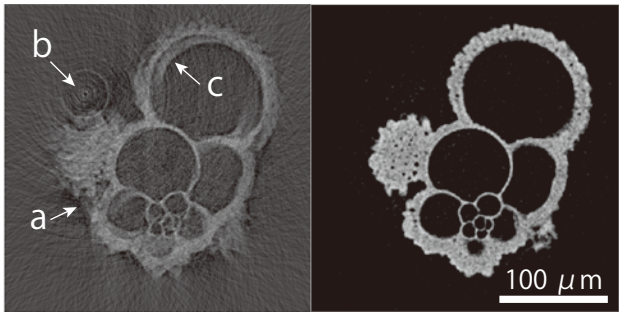

図2．断層像に発生したアーチファクトと補正による効果．（左図）a：光量変動アーチファクト，b：同心円状アーチファクト，c：X線管焦点移動アーチファクト．標本：*Neogloboquadrina pachyderma*.

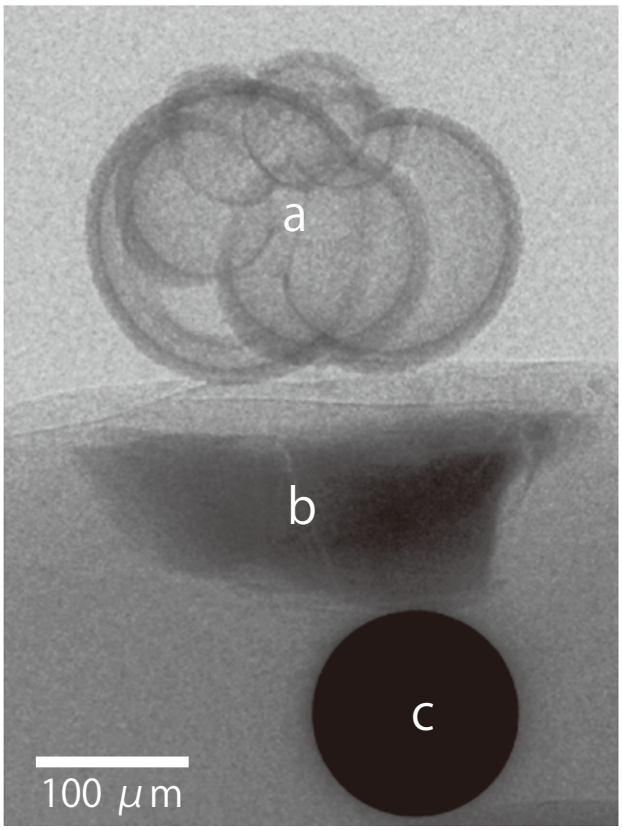

図3．X線透過像．（a）標本．（b）方解石基準試料．（c）位置基準球．標本：*Neogloboquadrina pachyderma*.

X線管焦点移動アーチファクト

CT断層像は，標本を回転し撮影する一連のX線透過像の合算像として再構成される．長時間露光によるX線ターゲットの熱変形は，X線焦点の移動による断層像の歪みや不整合などのアーチファクトの原因となっている．一般に，透過像移動量が検出素子間隔を超えると著しい画質低下が生じる（Stock, 2008）．著者らは，図3に示す基準球（c）により透過像移動を補正することで，焦点移動アーチファクト補正を実現した．図2に補正効果を示す．補正前の断層像（左）にはc付近に2重像が生じている．一方，補正後の断層像（右）では初室形状が滑らかに再構築されている．

個体成長量解析

浮遊性有孔虫は初室に房室を付加することで成長する．この成長量は付加する房室容積の増加曲線により表せる（例えば，Olsson, 1973; Brummer *et al.*, 1987; Wei *et al.*, 1992）．図4に房室容積を可視化して示す．図5に房室容積による成長曲線を示す．さらに，表1に成長量の計測値をまとめた．図示した成長曲線は，初室から第2室へ

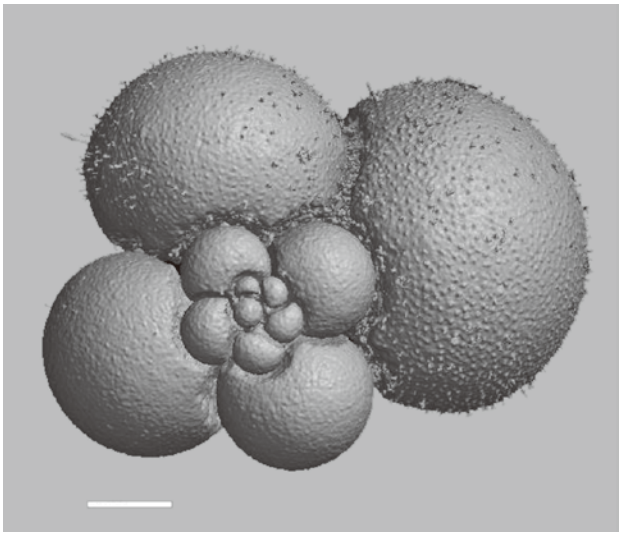

図4．可視化した房室内空間．画像反転法を用いて殻を除去した．スケール：50 μm，標本：*Grobigerina bulloides*.

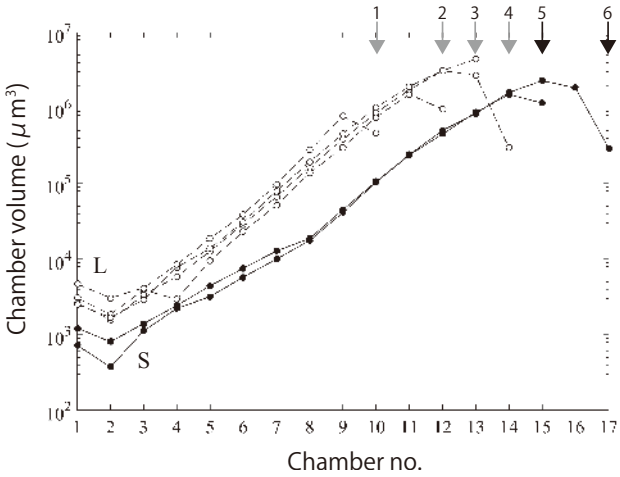

図5．房室容積の成長曲線の比較．初室サイズ別群について示している．L：大初室群，S：小初室群．標本1（殻長：246.9 μm），標本2（307.5 μm），標本3（445.5 μm），標本4（405.3 μm），標本5（327.2 μm），標本6（394.3 μm）．標本：*Globigerina bulloides*.

房室容積を減じ，その後，指数的に容積を増加させ，極大値に達した後，減少する典型的な成長変化を示す．表1の小初室群（Small）と大初室群（Large）の比較は，初室体積と房室数の反比例関係を示す．積算房室容積に等しい球の直径を房室体積径とすると，この測度と殻長は両群でほぼ等しく，成長後の大きさに違いは認められない．両群の成長曲線は互いに類似しており，小初室群の曲線は両群の房室数差だけ移動するだけで，ほぼ大初室群のものと重なる．さらに同群での比較は，殻長は房室数にほぼ比例することを示す．両群の成長曲線についての考察は，初室径で補正した房室数と殻長，あるいは房室容積径が比例することを示している．飼育実験では成長速度を単位時間当たりの房室付加量として計測するのに対し，化石標本では殻長などの殻寸法で表す．房室数と殻長の定量的関係は，飼育実験と化石記録の成長速度を量的に換算可能とするために不可欠であり，十分な検討が求められる．

表1．初室サイズについての殻諸元比較表．

	Small	Large
Proloculus diameter (μm)	12.2	18.7
Chamber number	16.0	12.3
Chamber volume diameter (μm)	203.0	204.2
Volume increasing rate (chamber^{-1})	0.29	0.34
Shell length (μm)	360.7	351.3
mean CT number (μm^{-3})	1223.6	1218.0
Shell thickness (μm)	5.7	5.9

殻形成量解析

Lohman（1995）は殻長と殻重量の関係から殻積層モデルを提案した．このモデルは殻長規格重量として海水の炭酸カルシウム飽和度指標の基盤となっている（Broecker and Clark, 2002; Barker and Elderfield, 2002; Bijma *et al.*, 2002; Moy *et al.*, 2009; de Moel *et al.*, 2009）．Lohmanモデルは殻長と殻重量の成長関係に基づいている．殻重量は殻密度と殻体積の積によって表せ，さらに殻体積は殻厚と殻表面積の積に分解できる．浮遊性有孔虫の殻は，房室形の有機質膜上への方解石層の沈着，厚化により形成される（Hemleben *et al.*, 1987）．このことから，単位表面積当たりの殻形成量は殻形成速度と形成時間の積であり，単位表面積当たりの殻重量，すなわち，殻厚と平均密度の積となる．これらの関係をまとめると，Lohmanモデルは，殻厚と平均密度の積と殻長の関係により表すことができる．

殻密度測定法

標本の透過像は，次のように表される．

$$\log(I/I_0) = -\mu d$$

ここで，I_0は入射X線強度，Iは透過X線強度，μは線減弱係数，dは標本の厚さを示す．線吸収係数はX線のエネルギーと標本の物質と密度に依存する．つまり，X

線撮影条件に依存する．そのため，標本の密度は，基準物質の透過像輝度で規格化したCT値として表す．医用CTでは空気と水を基準物質として用いる．筆者らは浮遊性有孔虫の殻密度を推定するため，空気と方解石（図3でbの印をつけた物体）を基準物質とする方解石CT値を次のように定義した．

$$calciteCTnumber = \frac{\mu_{sample} - \mu_{air}}{\mu_{calcite} - \mu_{air}} \times 1000$$

ただし，μ_{sample}は試料，μ_{air}は空気，$\mu_{calcite}$は方解石のX線吸収係数とする．

図6に，殻サイズの異なる標本について方解石CT値（CT値と呼ぶ）に換算した密度分布を示す．また，表2に殻諸元をまとめた．これらの標本では，初室径はほぼ等しいが，房室容積径と殻長はそれぞれ1.7倍と1.5倍となっており，成長速度は著しく異なっている．小標本は，大標本に比べ平均CT値はやや高く，また，殻厚も厚いことから単位面積当たりの殻形成量が大きくなっている．このことは，殻形成量が個体成長速度に依存して変化することを示唆する．殻長規格重量についての個体成長速度の影響は，これまでも指摘されている（Naik *et al.*, 2011; Aldridge *et al.*, 2012）．高緯度海域では，温暖化と海洋酸性化の影響は重複する（例えば，Beaugrand *et al.*, 2013）．したがって，このような海域における環境変動の影響評価では，浮遊性有孔虫の個体成長速度と殻形成速度の切り分けが不可欠となる．

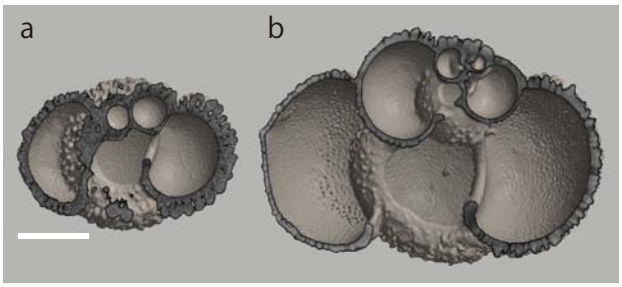

図6．殻サイズの異なる標本について殻厚の比較．CT値500の等値面を殻表面として可視化．殻断面は，白から黒へCT値低下を表す．スケール：100 μm，標本：*Globigerina bulloides*.

表2．殻サイズについての殻諸元比較表．

	Small	Large
Proloculus diameter (μm)	18.0	17.6
Chamber number	12.0	14.0
Chamber volume diameter (μm)	175.2	297.8
Shell length (μm)	307.5	471.0
Shell thickness (μm)	6.2	5.4
mean CT number (μm^{-3})	1232.1	1145.6

殻溶解指数

浮遊性有孔虫殻の溶解は周囲の海水が炭酸カルシウムについて未飽和となることで起こり，リソクライン以深で急激に殻溶解が進むとされている（例えば，Broecker and Clark, 1999）．その一方では，炭酸カルシウム過飽和な海洋表層における浮遊性有孔虫の殻溶解の報告があり（Lohman, 1995; de Villiers, 2005; Schiebel *et al.*, 2007），その影響と原因が議論されている（Schiebel, 2002; Bissett *et al.*, 2011）．このような海洋表層における浮遊性有孔虫殻の溶解原因の解明には，殻溶解の初期過程の理解が重要となる．

図7に殻表面・断面の溶解進行に伴う変化をそれぞれ示し，表3に諸元をまとめた．図7では，殻表面と殻内表面には顕著な変化が認められないにもかかわらず，殻断面では主に房室壁積層境界におけるCT値低下（黒色化）によって示される選択的溶解が認められる．これらの部位における選択的溶解は，Johnston *et al.*（2010）により堆積物中から採取された標本についても報告されている．

Lohman（1995）では，1次形成層の選択的溶解による密度減少について考察している．図8に北西太平洋表層における沈降粒子捕集実験により得られた標本の殻溶解に伴うCT値頻度分布遷移を示した．Iwasaki *et al.*（2015）は，溶解実験により再現したCT値分布遷移について1次形成層の選択的溶解過程から考察している．Lohmanモデルの殻長殻重量関係は，CT値と殻体積の積と殻長の比例関係に等しい．このことより，殻溶解量をCT値減少，あるいは殻体積減少，あるいは両方の減少比により表すことができる．結果的には，いずれも殻重量減少となることからLohmanモデルでは区別されないが，同じ溶解過程を意味しない．図7に示した房室壁積層境界における選択的溶解は，壁内に極めて薄い空洞層が形成されることで，体積減少に対して急激な表面積増加を生じる．そのため，体積と表面積の比として求まる殻厚は，実際よりも著しい薄化を示すことになる．このことは，殻長，殻体積，殻表面積，殻厚，CT値といった殻の特徴量の相対的な変化によって殻溶解過程を区別できることを示している．積層境界層における選択的溶解は，表3に示した殻長で規格化した3つのT値のうち単位表面積当たりの重量に相当するT値の著しい低下と対応すると考えることができる．

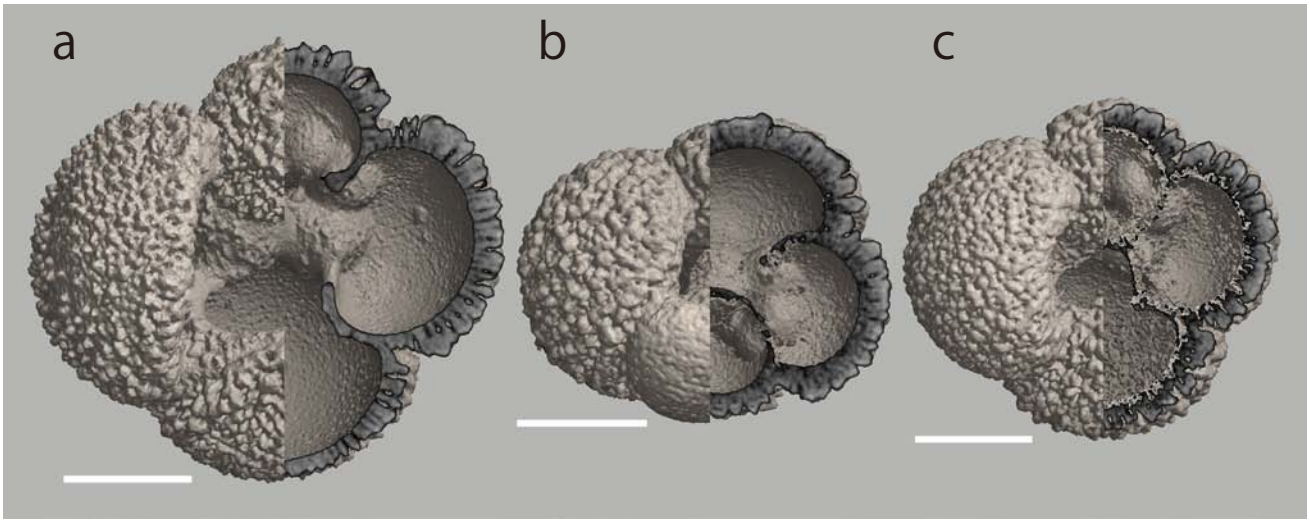

図7．殻溶解進行に伴う殻密度の変化．CT値500の等値面を殻表面として可視化．殻断面は，白から黒へCT値低下を表す．標本番号a：550 m 0909，b：550 m 1005，c：150 m 1010，スケール：100 μm，標本：*Globigerina bulloides*.

表3．溶解度についての殻諸元比較表.

	550m 0909	550m 1005	150m 1010
Shell length (μm)	371.0	289.8	321.4
Shell volume ($\times 10^6 \mu m^3$)	5.1	3.3	3.2
Shell surface area ($\times 10^6 \mu m^2$)	1.0	0.6	1.1
Shell thickness (μm)	10.1	10.7	10.1
mean CT number (μm^{-3})	1217.2	1133.6	1079.5
volume-unit T scale	1.14	-4.48	-6.06
surface area-unit T scale	-0.72	-3.20	-8.02
total T scale	0.87	-1.76	-4.64

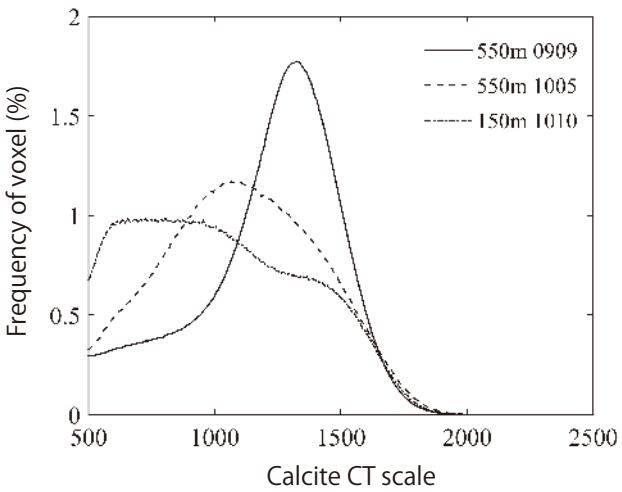

図8．殻溶解進行に伴う殻密度頻度分布の変化．殻密度頻度は，CT値500以上のボクセル（voxel）総数に対する各CT値の相対頻度（%）により示す．標本：*Globigerina bulloides*.

房室形状解析

浮遊性有孔虫の殻は房室を付加することで形成される．一連の房室は口孔と呼ばれる開口部によって連結されている．口孔を含む房室は，浮遊性有孔虫類に共通する相同部位であることから，その形状は重要な分類形質といえる．図9左列に*Globorotalia inflata*の最終旋回の3つの房室内表面を示す．表面形状は，微小な三角形の集合である三角メッシュにより近似されている．各三角形の3頂点には，座標位置と頂点を囲む三角形の法線ベクトルの情報が書き込まれる．これら三角メッシュにより房室内表面の形状は完全に記述できる．

房室形状地形図

房室内表面の形状比較を容易にするため，房室内空間の重心を原点とし，口孔端位置が子午線上に，また，口孔平面の重心を偏角原点とする球座標系を設定することで房室内表面の位置合わせを行う．房室内側面上の点を極座標で緯度方向2°，経度方向4°間隔で選び，平面格子と対応づけ，選択した各点と座標原点の平均距離を求め，各点までの距離を規格化することで房室の大きさをそろえる．この変換により，3次元曲面である房室内表面の形状を房室内面地形図として平面展開できる．房室内表面形状は，地形図上の平坦面や谷，尾根といった地形的特徴として表現される．

図9右列に房室1と2の東西方向一次微分地形図を示す．地形図中央付近の大小2つの平坦面は房室出入口に相当する口孔を表している．2つの口孔に囲まれた中央丘は内旋回の房室外表面に対応する．口孔は明瞭な外輪で縁取られ，その周囲には緩やかな西向き下り斜面が取り巻いている．谷底からは西向きの比較的急斜面が立ち

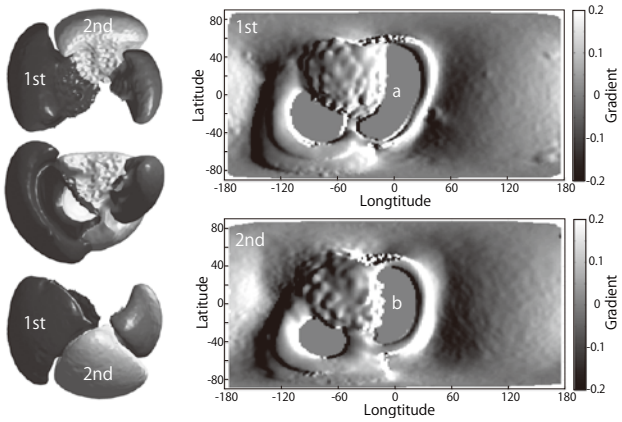

図9．房室形態の房室形状地形図による比較．（左列）房室内表面の可視化像．（右列）東西方向微分地形図．白：東向き斜面，黒：西向き斜面．1st，2nd：最終房室から始まる房室番号．a：最終房室の出口口孔重心位置，b：2番房室の出口口孔重心位置．標本：*Globorotalia inflata*.

上がり，緩やかな東向き斜面へと続いている．これらの特徴地形は房室の形状的な相同部位を示している．

房室形状は成長に伴って変化する．したがって，殻形状は成長に伴って動的に変化する一連の房室形状の集合体といえる．そのため，殻形状は，房室形状の一連の成長変化の記載により完全な記載が可能となる．房室2から房室1への房室形状の成長変化は，地形図の差分として容易に数値化，可視化できる．

殻形態情報の集積・共有化

形態種と遺伝子情報の乖離は浮遊性有孔虫研究の克服すべき課題であり，解決のため形態情報の集積共有の仕組みが求められている（Scott, 2011）．著者らは，浮遊性有孔虫CTデータをデータベースに集積し，インターネットを介して利用する仕組みを提案する．筆者らは，個体成長，殻形成，殻溶解といった種固有の環境応答情報をCTデータから抽出することで，浮遊性有孔虫CTデータが環境変動の生態系への影響モニタリングに有効なことを示した．浮遊性有孔虫化石が過去の地球環境推定の道具として利用されてきた歴史とその間に蓄積された標本群を踏まえるならば，浮遊性有孔虫CTデータの集積共有化は，生物環境応答データの新しいタイプの生命地球科学的な学術資源として有望といえる．

学術標本CTデータファイル型式

医用X線CTやMRIでは，医用画像型式（DICOM）が利用されている．筆者らは，学術標本のCTデータのための画像データ型式としてのMolcer型式と，この型式で作成されたファイルを扱うソフトウエアを開発した．Molcer型式は，データの不正改変防止のため暗号化されたCTデータと標本情報（作成者，作成日，登録番号，学名，産地，時代，使用機器，撮影条件，画像解像度）を内包できるように設計されている．データ利用者は，ホワイトラビット社が提供する専用ソフトMolcerを利用することでMolcer型式CTデータをボリュームレンダリング法やサーフェスレンダリング法によるコンピュータグラフィックスとして形態や内部構造を観察できるほか，格納されているCTデータを積層断層画像型式や標準テッセ言語型式としてファイル出力することでMolcer以外の画像処理ソフトを用いた計測や形状解析，3次元プリンターによる立体造形に利用できる．

e-Foram Stock

浮遊性有孔虫のCTデータの集積と共有化を進める仕組みとして*e*-Foram Stockを構築した．図10に構成を示す．研究者から提供された標本をX線CTにより撮影し，積層断層画像からなるCTデータを作成する．このCTデータと産地情報，学名等，撮影条件等からMolcer型式ファイルを作成し，データベースに登録する．登録CTデータファイルは，研究教育に自由に利用できる著作権であるクリエーティブ・コモンのもとで公開する．データ利用者は，ホワイトラビット（www.white-rabbit.jp）から無料ソフトMolcerを入手し，東北大学総合学術博物館の*e*-Foram Stock（webdb2.museum.tohoku.ac.jp/e-foram/）からCTデータファイルをダウンロードするだけで登録されている浮遊性有孔虫CTデータを利用できる．

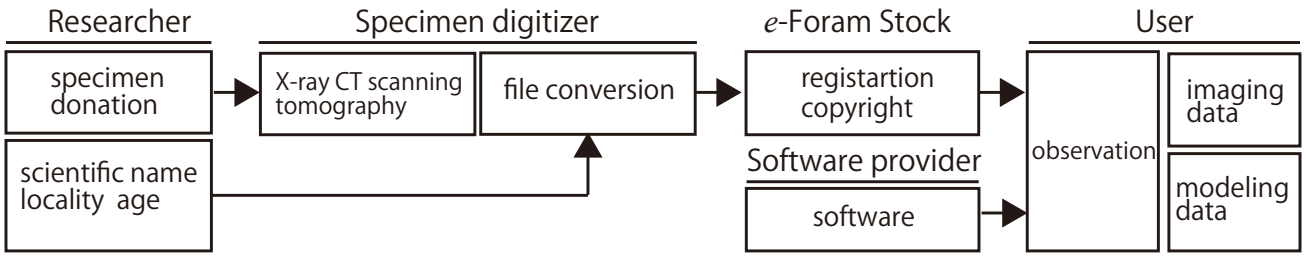

図10．*e*-Foram Stockによるデジタル標本作業フロー図．

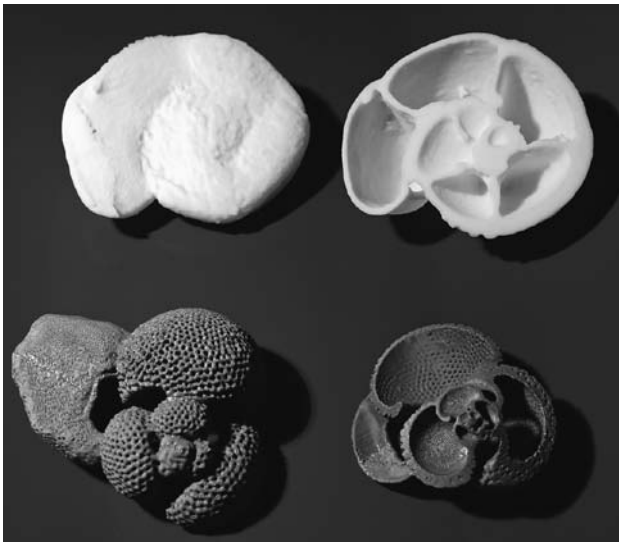

図11．ABS樹脂によるカットモデル．大きさはいずれも直径15 cm程度．標本は，個体成長による房室拡大に応じた曲面でカットされている．（標本上段）*Globorotalia truncatulinoides*.（下段）*Globigerinoides sacculifera*.

立体造形

3Dプリンターは複雑なデザインを短時間で造形できることから，さまざまな分野での利用が広がっている．3Dプリンターによる造形は，断面層を積層することで立体形状を構築する．筆者らは，ABS樹脂や石膏粉を使って浮遊性有孔虫の拡大模型をプリントした（図11）．ABS樹脂製模型は頑丈で落としても割れないため，手にとって触れることが可能な展示や，切断することで内部構造を観察できる模型に向く．一方，石膏粉は造形ピッチが100 μm程度であっても積層が目立ちにくいという利点がある．

浮遊性有孔虫研究における立体造形の効果は，分類学における形態認識の共有にある．例えば，インターネットからダウンロードするタイプ標本の立体形状データを使って，研究者が3Dプリンターを用いて立体造形することで完全なタイプ標本のレプリカを手にすることができる．

おわりに

浮遊性有孔虫研究は，光学顕微鏡の発達と共に始まり，走査型電子顕微鏡，質量分析計，微量元素分析装置，分子生物学といった新しい研究ツールが加わることで新しい研究領域を拓いてきた．X線CTなど3次元コンピューティング技術もそうした研究ツールといえる．

顕微鏡が普及していなかった時代，フランスの博物学者であるAlcide d'Orbigny（1802～1857）が有孔虫の形を周知するために100種にわたる石膏模型を製作したことは有名である．現在でも浮遊性有孔虫については，SEM画像を用いた2次元像による教育と研究が行われている．2次元像をもとに立体形状を正確に把握することが困難なことは，指摘するまでもない．ここで紹介した3次元コンピューティング技術は，イメージング，表面積・体積・密度などの計測技術，形状計測技術，情報共有技術であり，造形技術である．これらの技術はどれも，単純ではない浮遊性有孔虫の立体形状の正確な把握には不可欠なものであり，これまでの浮遊性有孔虫研究に欠けていたものといえる．

謝辞

本論文で紹介した研究成果の一部は，コムスキャンテクノ株式会社と東北大学総合学術博物館との共同研究（平成17年度～平成23年度），有限会社ホワイトラビットと東北大学総合学術博物館との共同研究（平成20年度）の成果の一部を使用した．

文献

Aldridge, D., Beer, C.J. and Purdie, D.A., 2012. Calcification in the planktonic foraminifera *Globigerina bulloides* linked to phosphate concentrations in surface waters of the North Atlantic Ocean. *Biogeosciences*, **9**, 1725–1739.

Aurahs, R., Treis, Y., Darling, K.F. and Kucera, M., 2011. A revised taxonomic and phylogenetic concept for the planktonic foraminifer species *Globigernoides ruber* based on molecular and morphometric evidence. *Marine Micropaleontology*, **79**, 1–14.

Barker, S. and Elderfield, H., 2002. Foraminiferal calcification response to glacial-interglacial changes in atmospheric CO_2. *Science*, **297**, 833–836.

Bé, A.W.H. and Tolderlund, D.S., 1971. Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans. *In* Funnel, B.M. and Riedel, W.R., *eds.*, *The Micropaleontology of Oceans*, 105–149. Cambridge University Press, London.

Beaugrand, G., McQuatters-Gollop, A., Edwards, M. and Goberville, E., 2013. Long-term responses of North Atlantic calcifying plankton to climate change. *Nature Climate Change*, **3**, 263–267.

Berger, W.H., 1969. Planktonic foraminifera: basic morphology and ecologic implications. *Journal of Paleontology*, **6**, 1369–1383.

Bijma, J., Hönisch, B. and Zeebe, R.E., 2002. Impact of the ocean carbonate chemistry on living foraminiferal shell weight: Comment on "Carbonate ion concentration in glacial-age deep waters of the Caribbean Sea" by W. S. Broecker and E. Clark. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **3**, 1064–1070.

Bijma, J., Spero, H.J. and Lea, D.W., 1999. Reassessing foraminiferal stable isotope geochemistry: Impact of the oceanic carbonate system (experimental results). *In* Fisher, G. and Weferb, G., *eds.*, *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*, 489–512. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Bissett, A., Neu, T.R. and de Beer, D., 2011. Dissolution of calcite in the twilight zone: Bacterial control of dissolution of sinking planktonic carbonates is unlikely. *PLoS ONE*, **6**, e26404.

Briguglio, A., Metscher, B. and Hohengger, J., 2011. Growth rate biometric quantification by X-ray microtomography on larger benthic foraminifera: Three-dimensional measurements push

nummulitids into the fourth dimension. *Turkish Journal of Earth Sciences*, **20**, 683–699.

Broecker, W.S. and Clark, E., 1999. $CaCO_3$ size distribution: A paleo carbonate ion proxy. *Paleoceanography*, **14**, 596–604.

Broecker, W.S. and Clark, E., 2002. A major dissolution event at the close of MIS 5e in the western equatorial Atlantic. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, **3**, 1–5.

Brummer, G.-J.A., Hemleben, C. and Spindler, M., 1987. Ontogeny of extant spinose planktonic foraminifera (Globigerinidae): A concept exemplified by *Globigerinoides sacculifer* (Brady) and *G. ruber* (d'Orbigny). *Marine Micropaleontology*, **12**, 357–381.

Darling, K.F. and Wade, C.M., 2008. The genetic diversity of planktic foraminifera and the global distribution of ribosomal RNA genotypes. *Marine Micropaleontology*, **67**, 216–238.

Darling, K.F., Wade, C.M., Stewart, I.A., Kroon, D., Dingle, R. and Brown, J. L., 2000. Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifers. *Nature*, **405**, 43–47.

de Moel, H., Ganssen, G.M., Peeters, F.J.C., Jung, S.J.A., Kroon, D., Brummer, G.J.A. and Zeebe, R.E., 2009. Planktic foraminiferal shell thinning in the Arabian Sea due to anthropogenic ocean acidification? *Biogeosciences*, **6**, 1917–1925.

de Villiers, S., 2005. Foraminiferal shell-weight evidence for sedimentary calcite dissolution above the lysocline. *Deep-Sea Research I: Oceanographic Research Papers*, **52**, 671–680.

Emiliani, C., 1955. Pleistocene temperatures. *Journal of Geology*, **63**, 538–578.

Field, D.B., Baumgartner, T.R., Charles, C.D., Ferreira-Bartrina, V. and Ohman, M.D., 2006. Planktonic foraminifera of the California Current reflect 20th-century warming. *Science*, **311**, 63–66.

Görög, A., Szinger, B., Tóth, E. and Viszkok, J., 2012. Methodology of the micro-computer tomography on foraminifera. *Palaeontologia Electronica*, **15**, palaeo-electronica.org/content/issue-1-2012-technical-articles/121-methodology-of-ct-on-forams.

Hemleben, C., Spindler, M., Breitinger, I. and Ott, R., 1987. Morphological and physiological responses of *Globigerinoides sacculifer* (Brady) under varying laboratory conditions. *Marine Micropaleontology*, **12**, 305–324.

Huber, B.T., Bijma, J. and Darling, K., 1997. Cryptic speciation in the living planktonic foraminifer *Globigerinella siphonifera* (d'Orbigny). *Paleobiology*, **23**, 33–62.

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.

Johnstone, H.J.H., Schulz, M., Barker, S. and Elderfield, H., 2010. Inside story: An X-ray computed tomography method for assessing dissolution in the test of planktonic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, **77**, 58–70.

Kimoto, K., 2015. Planktic foraminifera. *In* Ohtsuka, S., Suzaki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N. and Not, F., *eds.*, *Marine Protists: Diversity and Dynamics*, 129–178. Springer, Tokyo.

Kucera, M. and Darling, K.F., 2002. Cryptic species of planktonic foraminifera: Their effect on palaeoceanographic reconstructions. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series A*, **360**, 695–718.

Lohmann, G.P., 1995. A model for variation in the chemistry of planktonic foraminifera due to secondary calcification and selective dissolution. *Paleoceanography*, **10**, 445–457.

Lombard, F., Labeyrie, L., Michel, E., Bopp, L., Cortijo, E., Retailleau, S., Howa, H. and Jorissen, F., 2011. Modelling planktic foraminifer growth and distribution using an ecophysiological multi-species approach. *Biogeosciences*, **8**, 853–873.

Mashiotta, T.A., Lea, D.W. and Spero, H.J., 1999. Glacial-interglacial changes in subantarctic sea surface temperature and $\delta^{18}O$-water using foraminiferal Mg. *Earth and Planetary Science Letters*, **170**, 417–432.

Morard, R., Darling, K.F., Mahé, F., Audic, S., Ujiié, Y., Weiner, A.K.M., André, A., Seears, H.A., Wade, C.M., Quillévéré, F., Douady, C.J., Escarguel, G., de Garidel-Thoron, T., Siccha, M., Kucera, M. and de Vargas, C., 2015. PFR^2: A curated database of planktonic foraminifera 18S ribosomal DNA as a resource for studies of plankton ecology, biogeography and evolution. *Molecular Ecology Resources*, **15**, 1472–1485.

Morard, R., Quillévéré, F., Douady, C.J., de Vargas, C., de Garidel-Thoron, T. and Escarguel, G., 2011. Worldwide genotyping in the planktonic foraminifer *Globoconella inflata*: Implications for life history and paleoceanography. *PLoS ONE*, **6**, e26665.

Morard, R., Quillévéré, F., Escarguel, G., Ujiie, Y., de Garidel-Thoron, T., Norris, R.D. and de Vargas, C., 2009. Morphological recognition of cryptic species in the planktonic foraminifer *Orbulina universa*. *Marine Micropaleontology*, **71**, 148–165.

Moy, A.D., Howard, W.R., Bray, S.G. and Trull, T.W., 2009. Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. *Nature Geoscience*, **2**, 276–280.

Naik, S.S., Godad, S. and Naidu, P.D., 2011. Does carbonate ion control planktonic foraminifera shell calcification in upwelling regions? *Current Science*, **101**, 1370–1375.

Olsson, R.K., 1973. What is a kummerform planktonic foraminifer? *Journal of Paleontology*, **47**, 327–329.

Orr, J., Fabry, V., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S., Feely, R., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., Key, R., Lindsay, K., Maier-Reimer, E., Matear, R. *et al.*, 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, **437**, 681–686.

Ranaweera, K., Harrison, A.P., Bains, S. and Joseph, D., 2009. Feasibility of computer-aided identification of foraminiferal tests. *Marine Micropaleontology*, **72**, 66–75.

Roy, T., Lombard, F., Bopp, L. and Gehlen, M., 2015. Projected impacts of climate change and ocean acidification on the global biogeography of planktonic foraminifera. *Biogeosciences*, **12**, 2873–2889.

Rutherford, S., D'Hondt, S. and Prell, W., 1999. Environmental controls on the geographic distribution of zooplankton diversity. *Nature*, **400**, 749–753.

Schiebel, R., 2002. Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget. *Global Biogeochemical Cycles*, **16**, 1065–1077.

Schiebel, R., Barker, S., Lendt, R., Thomas, H. and Bollmann, J., 2007. Planktic foraminiferal dissolution in the twilight zone. *Deep-sea Research II: Tropical Studies in Oceanography*, **54**, 676–686.

Schmidt, D.N., Renaud, S., Bollmann, J., Schiebel, R. and Thierstein, H.R., 2004. Size distribution of Holocene planktic foraminifer assemblages: Biogeography, ecology and adaptation. *Marine Micropaleontology*, **50**, 319–338.

Scott, G.H., 2011. Holotypes in the taxonomy of planktonic foraminiferal morphospecies. *Marine Micropaleontology*, **78**, 96–100.

Scott, G.H., Ingle Jr.J.C., McCane, B., Powell II, C.L. and Thunell, R.C., 2015. *Truncorotalia crassaformis* from its type locality: Comparison with Caribbean plankton and Pliocene relatives. *Marine Micropaleontology*, **117**, 1–12.

Scott, G.H., Kennett, J.P., Wilson, K.J. and Hayward, B.W., 2007. *Globorotalia puncticulata*: Population divergence, dispersal and extinction related to Pliocene-Quaternary water masses. *Marine Micropaleontology*, **62**, 235–253.

Speijer, R.P., Loo, D.V., Masschaele, B., Vlassenbroeck, J., Cnudde, V. and Jacobs, P., 2008. Quantifying foraminiferal growth with high-resolution X-ray computed tomography: New opportunities in foraminiferal ontogeny, phylogeny, and paleoceanographic applications. *Geosphere*, **4**, 760–763.

Spezzaferri, S., Kucera, M., Pearson, P.N., Wade, B.S., Rappo, S.,

Poole, C.R., Morad, R. and Stalder, C., 2015. Fossil and genetic evidence for the polyphyletic nature of the planktonic foraminifera "*Globigerinoides*", and description of the new genus *Trilobatus*. *PLoS ONE*, **10**, e0128108.

Stock, S.R., 2008. *Microcomputed Tomography: Methodology and Applications*. 336p., Taylor & Francis, Bosa Roca.

Wei, K.-Y., Zhang, Z.-W. and Wray, C., 1992. Shell ontogeny of *Globorotalia inflata* (I): Growth dynamics and ontogenetic stages. *Journal of Foraminiferal Research*, **22**, 318–327.

Yoshino, T., Kimoto, K., Kishimoto, N., Matsuoka, A., Kurihara, T., Ishida, N. and Matsuura, S., 2009. A simple mathematical model for chamber arrangement of planktic foraminifera. *Forma*, **24**, 87–92.

Yousuf, M. and Asaduzzaman, M., 2010. An efficient ring artifact reduction method based on projection data for micro-CT images. *Journal of Scientific Research*, **2**, 37–45.

（2015年9月10日受付，2015年12月17日受理）