

浮遊性有孔虫の *Neogloboquadrina pachyderma* の 巻き方向は水温を反映するか? —環境指標としての有効性と課題—

黒柳 あずみ¹⁾

1. はじめに

海洋は全球の約7割の面積を占めており、浮遊性有孔虫はその海洋表層に熱帯から極域まで幅広く生息している。有孔虫は生息域の水温や塩分・生物生産量(餌の量)などの環境に鋭敏に反応し、その変化は群集組成や個体の殻の化学組成として記録される。したがって、その個体や群集は多くの海洋表層の環境情報を保有しており、様々な環境の指標として有用である。その中でもよく知られているものの1つに水温指標としての *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) の殻の巻き方向がある。

N. pachyderma の殻の巻き方向の比率は一般に水温に規制され、ある水温より高ければ右巻き、低ければ左巻きの殻の個体が群集中で卓越するといわれている。よって、堆積物中の *N. pachyderma* の巻きの左・右の比率の変化を調べれば、海洋表層の過去の水温や水塊の変動を復元することができる。これはある水温を基準とした比率の変化なので、水温を直接表すというよりはむしろ間接的な指標となるが、種の同定の際に同時に判別可能であるという簡便さは、古水温変化の大局を群集解析と同時につかむことができ、堆積物研究では非常に有用である。

しかし、水温の間接指標として多くの研究で用いられてきた一方、北太平洋のセジメントトラップ観測の結果から、*N. pachyderma* の巻き方向の比率を決定するのは水温だけではなく栄養塩も影響するという可能性が明らかになってきた(Reynolds and Thunell, 1986; Kuroyanagi *et al.*, in press)。

また、Darling *et al.* (2000) は、核内小サブユニットリボソームRNAの塩基配列に基づく分子系統解析の結果から、*N. pachyderma* の右巻きと左巻きの個体では遺伝子(DNA)レベルで異なるということ報告している。このことは、成長時期の水温を反映していると考えられてきた *N. pachyderma* の巻き方向は遺伝子レベルで発生当初から決定されていたこととなり今までの認識を大きく変える必要があるかもしれない。

本論では、水温指標としての *N. pachyderma* に着目し、これまでの研究結果をまとめて、これを用いる際の注意点やこれからの課題について考察する。

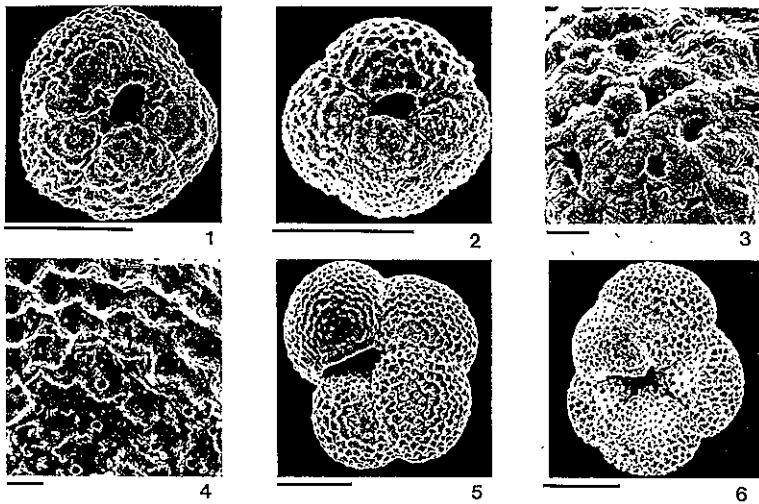
2. 現在の海洋での *N. pachyderma* の生息域と生態

浮遊性有孔虫は室(chamber)を付加しながら成長していく。このとき、背側(螺旋側面)(dorsal side view)から見て、室が時計回りに付加して成長するものを右巻き、半時計回りを左巻きという。*N. pachyderma* は厚い殻に覆われた形態をしており、室どうしが強く結合し、室の間のくびれはほとんどない。*N. pachyderma* の右巻きと左巻きでは若干形態が異なり、一般に左巻きの方がより厚い殻を持ち、結晶質な表面構造でよりコンパクトな形態をしている(第1図)。

N. pachyderma は現在の海洋における亜寒帯・寒帯を代表する浮遊性有孔虫種であり、遷移帯から寒帯に生息し、特に寒帯で卓越する(例えばBé, 1977; Hemleben *et al.*, 1989; Kohfeld *et al.*, 1996;

1) 東北大学大学院理学研究科
〒980-8578 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉

キーワード: 浮遊性有孔虫, *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg), 水温指標, 分子系統解析



第1図 St. PAPAで採取された*N. pachyderma*の腹(臍)側面(umbilical side view) (Reynolds and Thunell, 1986). 上段(1-3)がグループA(結晶質な殻表面, 左巻き), 下段(4-6)がグループB(網目状の殻表面, 右巻き), スケールバーは1, 2, 5, 6が100 μm , 3, 4が10 μm .

Müke and Hemleben, 1999). 生息最適温度は左巻きの個体では8℃以下, 右巻きでは8-12℃ (Sautter and Thunell, 1991)である. 植物プランクトン, その中でも特に珪藻を主たる餌とし, 細胞内共生藻はいない (Hemleben *et al.*, 1989). グリーンランド沖(北緯76-81度)でおこなわれたプランクトンネット観測によると, 左巻き個体は主要な餌となる植物プランクトンの分布を示すクロロフィルの極大層(Chlorophyll maximum zone)を含む水深20-80mで多産していた (Kohfeld *et al.*, 1996).

時系列で沈降粒子束を測定するセジメントトラップ観測の結果によると, 右巻き形態では, 北緯50度の北東太平洋(亜寒帯)で単位面積当たり1日($\text{m}^2 \text{day}^{-1}$)に1,500個体, 東太平洋縁辺海のサンベドロ海盆(亜熱帯-遷移帯)で900個体, 赤道太平洋(パナマ海盆)では100個体の最大粒子束が見られた (Sautter and Thunell, 1991). また, 北西太平洋では北緯40度で157個体, 43度で1,410個体が見られたがさらに高緯度の50度では再び減少し, 157個体の最大個体粒子束が観察された (Kuroyanagi *et al.*, in press). 日本海(北緯40度)では最大6,516個体という大きな値を示した (Park and Shin, 1998).

一方, より寒冷なところに多い左巻き形態は北緯50度の北東太平洋で単位面積当たり一日($\text{m}^2 \text{day}^{-1}$)に最大5,785個体 (Sautter and Thunell, 1989), 同緯度の北西太平洋では7,234個体

(Kuroyanagi *et al.*, in press), さらに南緯65度のウェッデル海では13,334個体 (Donner and Wefer, 1994)と高緯度ほど高い値を示した. また日本海(北緯40度)では最大433個体 (Park and Shin, 1998)が観測され, 北緯33度のサンベドロ海盆ではほとんど見られなかった (Sautter and Thunell, 1991).

3. 水温指標としての*N. pachyderma*

Ericson (1959) や Bandy (1960) が *N. pachyderma* の巻き方向を決定する要因として水温の重要性を主張して以来, 表層水温と *N. pachyderma* の巻きの方向についての多くの研究がなされてきた. Bé (1960) は *N. pachyderma* の左巻きの形態は水温8℃以下の北極海に主に分布することを示した. また Bé and Hamlin (1967) は左巻きと右巻き形態の境界は7.2℃の表層水温に関係することを示した. この他にも, Reynolds and Thunell (1986) は, 巻きの方向が変わる表層水温を8℃, Ingle (1973) では10-15℃としている. 一方, *N. pachyderma* の巻きの方向と地理的分布との関係についても多くの研究がある. Kennett (1968) は南緯52度より極側で堆積物中の左巻き個体の割合が急激に増加することを発見した. また Stehman (1972) は水塊と *N. pachyderma* の巻きとの関連を指摘した. 南極収束帯でのプランクトンネットの結果から

も、水塊の境界において巻き方向が変化することが観察されている (Bé, 1969).

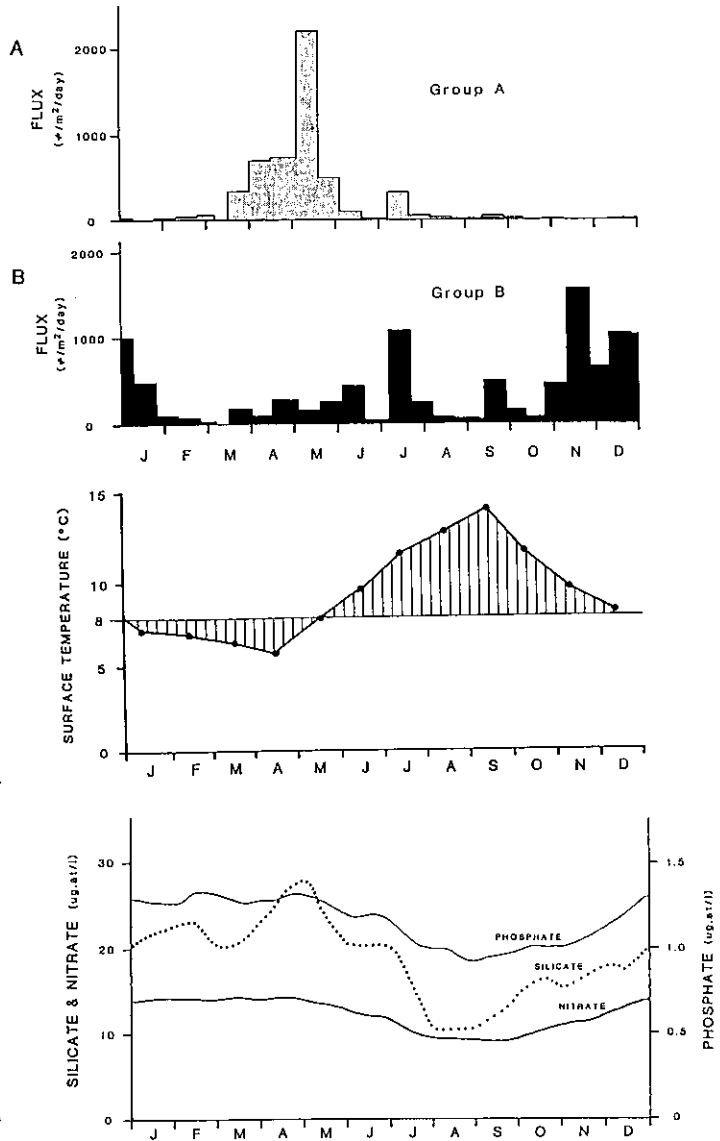
さて、現在の海洋での時系列のデータセットを用いた研究の一例として Reynolds and Thunell (1986) が挙げられる。彼らは北東太平洋の St. PAPA (50° N, 145° W) のセジメントトラップ観測を用いて *N. pachyderma* の右巻き、左巻きの比率の季節変動と海洋環境との対応について詳細に研究した。*N. pachyderma* のフラックスの季節変動を2週間ごとの高解像度で調べ、これと水温、栄養塩、水塊構造(表層の成層構造)などの海洋環境の変動とを比較した。彼らは、*N. pachyderma* を殻の形態によりグループA(結晶質、左巻きで重厚な殻)とグループB(網目状、ほとんど右巻き)の2つに分け(第1図)、それぞれのグループの異なる季節変動を明らかにした(第2図)。グループAは、海洋表層付近が栄養塩に富み、鉛直方向の水温変化がほとんどない冬の時期に *N. pachyderma* 群集中で優勢となった。これとは対照的に、グループBは夏の表層水温が8°C以上で温度躍層が水深5-20mでよく発達している時期に卓越した(第2図)。

4. *N. pachyderma* と栄養塩

しかし、水温の間接指標としてこのように多くの研究がある一方、最近の研究からは、*N. pachyderma* の巻きを規制する要因として水温以外の因子の存在も指摘されている。

北太平洋のセジメントトラップ観測の結果から、*N. pachyderma* の巻き方向の比率を決定するのは水温だけではなく栄養塩も関係するという可能性が示唆された (Reynolds and Thunell, 1986; Kuroyanagi *et al.*, in press).

Banerji *et al.* (1971) や Lipps (1976) らは、浮遊性有孔虫の巻き方向と、栄養塩濃度との関連について論じている。彼らは亜寒帯種や *N. pachyderma* について直接は論じていないが、前出の



第2図 上段: St. PAPAにおけるグループA(左巻き)・B(右巻き)の *N. pachyderma* の季節変動 (Reynolds and Thunell, 1986)。一番下のJ-Dの英文字は各月を示し、左から順に1月から12月までを示す。

中段: St. PAPAでの表層水温の季節変化。図中央の横線は、表層水温8°Cの等温線を示す (Reynolds and Thunell, 1986)。
 下段: St. PAPAにおける栄養塩の季節変化。1974-1980年の Institute of Ocean Science のデータを基にした推定値 (Reynolds and Thunell, 1986)。

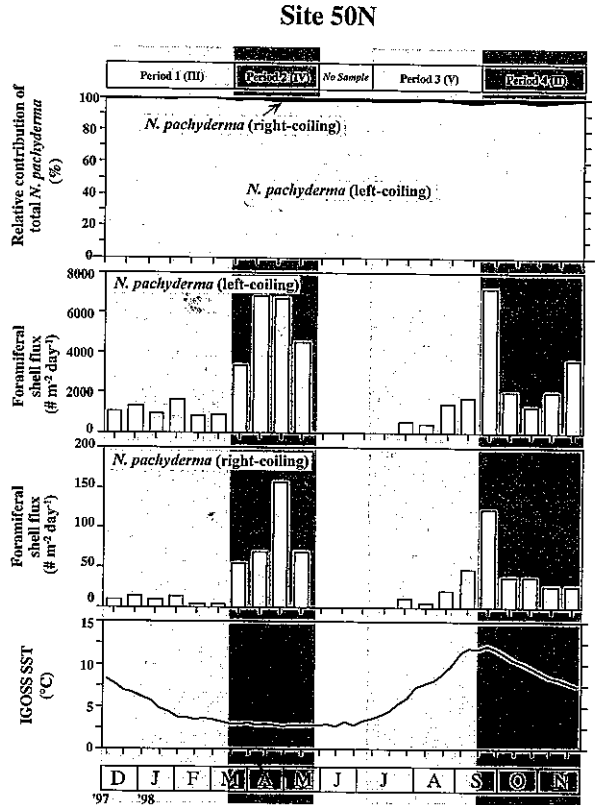
Reynolds and Thunell (1986) の結果において、*N. pachyderma* の巻きの比と表層の栄養塩との関係が示唆された。北東太平洋の St. PAPA (50° N, 145° W) では左巻きの個体は栄養塩濃度が高い時

第1表 Station PAPA (北太平洋東側) (Sautter and Thunell, 1989) と Site 50N (北太平洋西側) (Kuroyanagi *et al.*, in press) の年平均粒子束と栄養塩。カッコの中には有孔虫群集中の存在率。栄養塩の値は Levitus and Boyer (1994) による海洋表層0-30mでの年平均値。

Site Name	Site 50N	Station PAPA normal mode
Total foraminiferal fluxes (shells m ² day ⁻¹)	4846	1650
<i>N. pachyderma</i> (left-coiling) (shells m ² day ⁻¹)	2401 [49.5 %]	218 [13.2 %]
<i>N. pachyderma</i> (right-coiling) (shells m ² day ⁻¹)	37 [0.8 %]	371 [22.5 %]
<i>N. pachyderma</i> (total) (shells m ² day ⁻¹)	2437 [50.3 %]	589 [35.7 %]
Silicate (μM)	32.6	19.0
Nitrate (μM)	15.9	11.2
Phosphate (μM)	1.27	1.23

に最も卓越し、一方、比較的低いときには右巻きの個体が卓越した(第2図)。しかしこの海域では、表層の栄養塩濃度は水温とは逆相関的に変動するので、巻きの比率の決定においてどちらの要素がより影響しているかということは一概にはいえない。そこで、同緯度の北太平洋の西側(50°N, 165°E)とを比較してみる(Kuroyanagi *et al.*, in press)。北太平洋の西側では、海洋大循環の終着点ということもあり、栄養塩が東側よりも高い値を示す。*N. pachyderma*の年平均個体粒子束を比較すると、西側の左巻きは東側よりも一桁大きい値を示し、また左巻き・右巻きの存在比を比較しても西側は*N. pachyderma*のほとんどが左巻きだったのに対し、東側ではむしろ右巻きのほうが多いという顕著な差が見られた(第1表)。さらに西側では表層水温が8℃以上となる6月下旬から10月の夏期でもやはり左巻き個体が卓越する(第3図)。この比較より、*N. pachyderma*の巻き方向の比が水温のみではなく栄養塩にも影響を受けていることが示唆される。

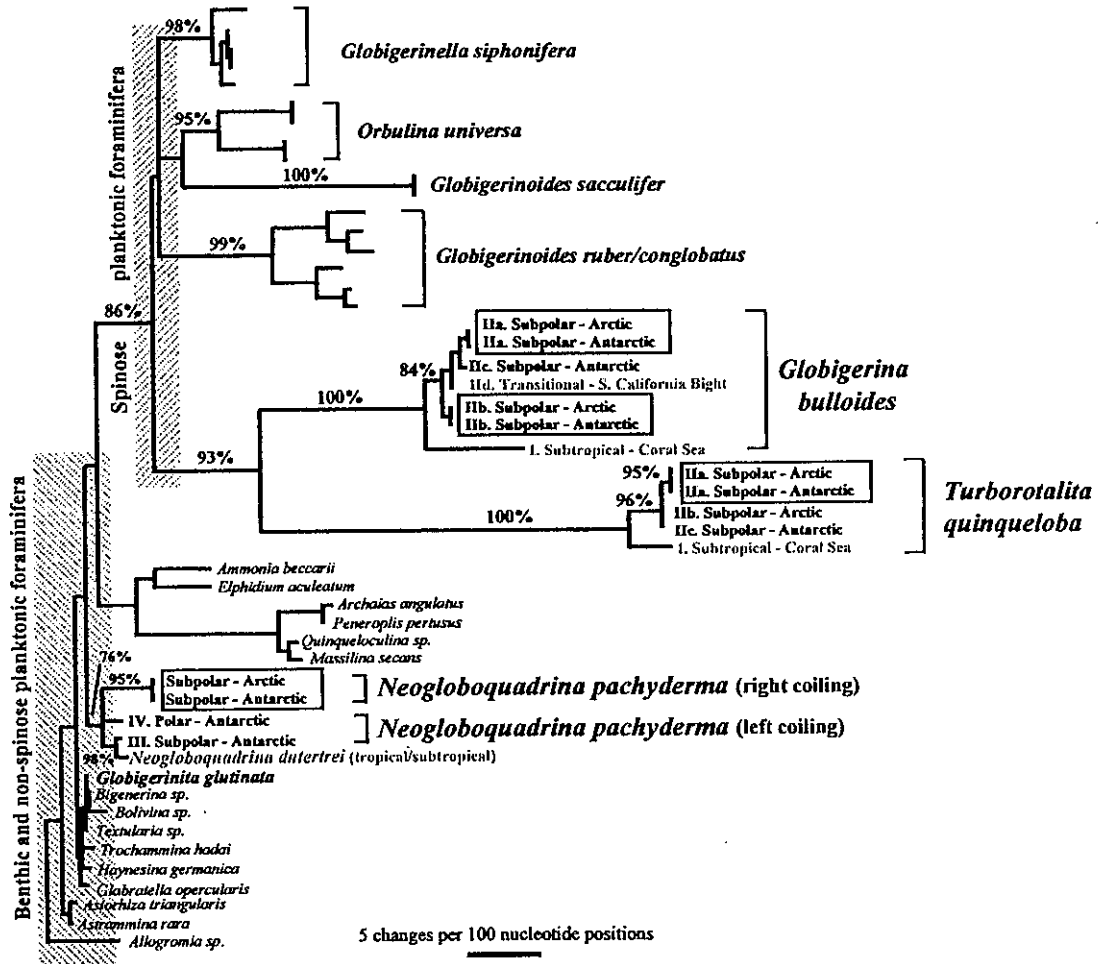
また、栄養塩の中でも特にケイ素(シリカ)と左巻きの*N. pachyderma*の生産量との関係があるように見える。栄養塩と左巻きの細かな季節変化の対応を見ると、シリカとの関係が深そうである(第2図)。また、左巻きの個体数が顕著な差を示す北太平洋の東と西を比較しても、硝酸やリンでは西側がやや多いくらいだが、シリカについては倍ほども



第3図 Site 50Nにおける*N. pachyderma*の左巻き・右巻きの季節変化と表層水温(Kuroyanagi *et al.*, in press)。

の差がある(第1表)(Levitus and Boyer, 1994)。これが西での左巻き*N. pachyderma*の増大の要因となったのかもしれない。前述の通り、*N. pachyderma*は珪藻を主な食料源としている。珪藻はシリカの殻をもつ単細胞藻類で、北太平洋での珪質の遠洋性堆積物はこの珪藻が主体である。よって、このシリカが多いということは*N. pachyderma*の餌となる珪藻も多く存在することを意味している。右巻き、左巻きの違いによる食性の差はまだ明らかにはなっていないが、北東太平洋では季節ごとの水塊により、卓越する珪藻の属が異なることが明らかになっている(Reynolds and Thunell, 1985)。その中でも鉛直混合が盛んな冬の時期に卓越する*Coscinodiscus*属が右巻きより左巻きの餌として適しており、なおかつ北太平洋の東側よりも西側でより卓越しているのかもしれない。

以上の結果より、*N. pachyderma*の殻の方向から環境を復元する際には、将来的には水温だけでなく、栄養塩も考慮に入れる必要があるかもしれない。



第4図 有孔虫の核内小サブユニットリボソームRNAの塩基配列に基づく分子系統解析の結果描かれた遺伝子系統樹 (Darling et al., 2000).

い。また、栄養塩の中でも特にシリカが大きく異なる地域間の比較や、環境変遷を復元する際には、シリカ量、すなわち餌の量の大小による影響を考える必要があると思われる。

5. 異なるDNAを持つ *N. pachyderma* の右巻き・左巻き

Hemleben et al. (1989) は、水塊に依存した *N. pachyderma* の巻き比率にみられるように (Reynolds and Thunell, 1986)、水塊によって異なる生物相が見られるのは生息環境ではなく生殖的隔離が働いているのではないかと主張した。当時、このことを解明するためには、水塊境界付近の

水平・垂直方向での個体群動態を詳細に調査するしか方法がなかった。しかし、近年の分子生物学的手法の急速な発展により、生物集団の遺伝的構造を明らかにすることが可能となった (例えば Pawlowski et al., 1994; Darling et al., 2000; Stewart et al., 2001)。そして分子系統解析の結果から、*N. pachyderma* の巻き方向の比率は表層水温ではなく、生殖的隔離の影響を受けている可能性が示唆されている。

Darling et al. (2000) は、22属の有孔虫の核内小サブユニットリボソームRNAの塩基配列に基づく分子系統解析をおこない、遺伝子系統樹を描いた (第4図)。その結果、右巻き、左巻きとも *N. pachyderma* は底生有孔虫と同じ系統樹の中に入ってお

り、現存の浮遊性有孔虫が単一系統起源ではないということが示唆された。また、*N. pachyderma*は、暖水形態型の*Neogloboquadrina dutertrei*と同じクラスターを形成している。しかしさらに細かく見ると、*N. pachyderma*の左巻きの遺伝子型は*N. dutertrei*と同じクラスターを形成するが、右巻きの*N. pachyderma*の遺伝子型とは離れた分岐パターンを示した。これは左巻きの*N. pachyderma*と*N. dutertrei*よりも、*N. pachyderma*の左巻きと右巻きの個体の遺伝距離のほうが大きいということを示しており、*N. pachyderma*の右巻きと左巻きでは遺伝的に異なる集団であることが指摘された。

遺伝距離の差から生殖的隔離を証明するには、生活史(生殖サイクル)や集団内の遺伝子変異や集団規模などを考慮する必要がある。しかし、*N. pachyderma*と同じ系統樹を形成する底生有孔虫の*Glabratella*属を例にとってみると、非常に近縁であっても、外部形態が異なり交配をしない2種間の核内小サブユニットリボソームRNAの変異は、0.8%である(Tsuchiya *et al.*, 2000)。一方、*N. pachyderma*の右巻きと左巻きの変異は約5%であることから、この間で生殖的隔離が行われている可能性がある(土屋, 私信)。

以上のことより、*N. pachyderma*の巻き方向は個体の成長時期の水温に規制されているのではなく、すでに遺伝子レベルで発生当初から決定されているという可能性が示唆される。そして、遺伝的に既に決定されているにも関わらず、水温、水塊による巻き方向の顕著な分布が明瞭なのは、左・右巻き形態それぞれで異なる適応環境によることが考えられる。すなわち、堆積物中の*N. pachyderma*の巻きの比率の変化は、水温のみならず、栄養塩、餌量といった環境の総合的結果として認識するのがよいかもしれない。

6. まとめ

これまで、*N. pachyderma*の巻き方向が、ある水温を境に変化することから水温の指標として用いられてきた。しかし、*N. pachyderma*の巻きは水温のみに規制されているわけではないことが最近の研究から指摘されてきている。トラップ観測を用いた時系列の群集変化から*N. pachyderma*の巻き方

向の比率は、水温のみではなく栄養塩にも影響を受け、特に左巻きの*N. pachyderma*とシリカとの密接な関係が示唆された。また、分子系統解析から、*N. pachyderma*の巻き方向は個体の成長時期の水温に規制されているのではなく、すでに発生当初からの遺伝子レベルで決定されているという可能性が示唆された。

以上より、*N. pachyderma*の巻きの比と表層水温との対応どいうのは、異なる種がそれぞれ最適な生息環境に適応分布した結果かもしれない。しかしながら、*N. pachyderma*の巻き方向比率は古環境を解析するにあたり、他の方法よりも簡便に求めることのできる有用な指標である。左・右で別種であっても同様の有効性があり、今後もプランクトンネット、セジメントトラップ、堆積物試料による2形態の分布や生態学的研究がなされ、生息環境との詳細な対応が明らかになればよい総合環境指標となる可能性がある。

謝辞：本論文をまとめるにあたり産業技術総合研究所海洋資源環境研究部門の川幡穂高博士、西村昭博士には原稿を読んでいただき、様々なご指導をいただいた。千葉大学海洋バイオシステム研究センター研究機関研究員の土屋正史博士、千葉大学理学部地球科学科の豊福高志博士の各位からは貴重なご意見、ご教示をいただいた、ここに感謝いたします。

引用文献

- Bandy, O.L. (1960) : The geologic significance of coiling ratios in the foraminifer *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg). *Jour. Paleontol.*, 34, 671-681.
- Banerji, R.K., Schafer, C.T. and Vine, R. (1971) : Environmental relationships and distribution of planktonic foraminifera in the equatorial and northern Pacific waters. Department of Energy, Mines, Resources, Marine Science Branch, Atlantic Ocean Laboratory, Bedford Institute, Reprint 1971, 765p.
- Bé, A.W.H. (1960) : Ecology of Recent planktonic foraminifera: Part 2. Bathymetric and seasonal distributions in the Sargasso Sea off Bermuda. *Micropaleontology*, 6, 373-392.
- Bé, A.W.H. (1969) : Planktonic Foraminifera. In *Folioll: distribution of Selected Groups of Marine Invertebrates in Waters South of 35° S Latitude: Antarctic Map Folio Sereis*, New York, 9-12.
- Bé, A.W.H. (1977) : An ecological, zoogeographic and taxonomic review of recent planktonic foraminifera. In: Ramsay, A.T.S. (ed.), *Oceanic Micropaleontology*, Academic Press, London, 1, 1-100.
- Bé, A.W.H. and Hamlin, W.H. (1967) : Ecology of Recent plankton-

- ic foraminifera, Part3: distribution in the North Atlantic during the summer of 1962. *Micropaleontology*, 13, 87-106.
- Darling, K.F., Wade, C.M., Stewart, I.A., Kroon, D., Dingle, R. and Brown, A.J.L. (2000) : Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifers. *Nature*, 405, 43-47.
- Donner, B. and Wefer, G. (1994) : Flux and stable isotope composition of *Neogloboquadrina pachyderma* and other planktonic foraminifers in the Southern Ocean. *Deep-Sea Res. Part I*, 41, 1733-1744.
- Ericson, D.B. (1959) : Coiling direction of *Globigerina pachyderma* as a climatic index. *Science*, 130, 219-220.
- Hemleben, Ch., Spindler, M. and Anderson, O.R. (1989) : *Modern Planktonic Foraminifera*. Springer-Verlag, New York, 363p.
- Ingle, J.C., Jr. (1973) : Neogene foraminifera from the northeastern Pacific Ocean, Leg 18, DSDP: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, Leg 18, Washington, 617-567.
- Kennett, J.P. (1968) : Latitudinal variation of *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg) in surface sediments of the southwest Pacific Ocean. *Micropaleontology*, 14, 305-318.
- Kohfeld, K.E., Fairbanks, R.G., Smith, S.L. and Walsh, I.D. (1996) : *Neogloboquadrina pachyderma* (sinistral coiling) as paleoceanographic tracers in polar oceans: Evidence from Northeast Water Polynya plankton tows, sediment traps, and surface sediments. *Paleoceanography*, 11, 679-699.
- Kuroyanagi, A., Kawahata, H., Nishi, H. and Honda, M.C. (in press) : Seasonal changes in planktonic foraminifera in the northwestern North Pacific Ocean: sediment trap experiments from subarctic and subtropical gyres. *Deep-Sea Res. Part II*.
- Levitus, S. and Boyer, T. (1994) : World Ocean Atlas 1994 Volume 4: Temperature. NOAA Atlas NESDIS 4, U.S. Department of Commerce, Washington, D.C. WWW Page, <http://ingrid.ideo.columbia.edu/SOURCES/LEVITUS94/>.
- Lipps, J.H. (1976) : Coiling ratios in planktonic foraminifera: Adaptive strategy and paleoenvironmental interpretation (abstract). American Association of Petroleum Geologists, Pacific Section, 51 St. Annual Meeting, San Francisco, 48.
- Müke, S.K., and Hemleben, Ch. (1999) : Foraminifera. In: Boltovskoy, D. (ed.), *South Atlantic Zooplankton 1*, Backhuys Publishers, Leiden, 43-73.
- Park, B.K. and Shin, I.C. (1998) : Seasonal distribution of planktic foraminifers in the East Sea (Sea of Japan), a large marginal sea of the Northwest Pacific. *Jour. Foraminiferal Res.*, 28, 321-326.
- Pawlowski, J., Bolivar, I., Guiard-Maffia, J. and Gouy, M. (1994) : Phylogenetic position of foraminifera inferred from LSU rRNA gene sequences. *Mol. Biol. Evol.*, 11, 929-938.
- Reynolds, L.A. and Thunell, R.C. (1985) : Seasonal succession of planktonic foraminifera in the subpolar North Pacific. *Jour. Foraminiferal Res.*, 15, 282-301.
- Reynolds, L.A. and Thunell, R.C. (1986) : Seasonal production and morphologic variation of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) in the northeast Pacific. *Micropaleontology*, 32, 1-18.
- Sautter, L.R. and Thunell, R.C. (1989) : Seasonal succession of planktonic foraminifera: results from a four-year time-series sediment trap experiment in the northeast Pacific. *Jour. Foraminiferal Res.*, 19, 253-267.
- Sautter, L.R. and Thunell, R.C. (1991) : Planktonic foraminiferal response to upwelling and seasonal hydrographic conditions: sediment trap results from San Pedro Basin, southern California Bight. *Jour. Foraminiferal Res.*, 21, 347-363.
- Stehman, C. (1972) : Planktonic foraminifera in Baffin Bay, Dacis Strait and the Labrador Sea. *Maritime Sediments*, 8, 13-19.
- Stewart, I.A., Darling, K.F., Kroon, D., Wade, C.M. and Troelstra, S.R. (2001) : Genotypic variability in subarctic Atlantic planktic foraminifera. *Mar. Micropaleontol.*, 43, 143-153.
- Tsuchiya, M., Kitazato, H. and Pawlowski, J. (2000) : Phylogenetic relationships among species of *Glaboratellidae* (Foraminifera) inferred from ribosomal DNA sequences: Comparison with morphological and reproductive data. *Micropaleontology*, 46, 13-20.
-
- KUROYANAGI Azumi (2002) : Is the coiling direction of *Neogloboquadrina pachyderma* a good indicator of sea surface temperature?
-

< 受付 : 2001年12月27日 >