

有孔虫殻の化学・同位体組成を用いた 古環境間接指標の評価 —飼育実験からのアプローチ—

豊 福 高 志¹⁾

1. はじめに

有孔虫殻の化学・同位体組成は、有孔虫が生息する海水の組成や、水温などの物理化学的な環境を反映する。古環境間接指標として用いられている有孔虫殻の組成は、指標によって異なる海洋環境の関数として変化する。そのため、堆積物から得られる有孔虫化石の化学組成や、同位体組成を測定し、測定値を式に代入することで過去の環境情報を算出することができるのである。しかし、有孔虫殻の組成を古環境指標として用いるためには、対象となる組成と環境因子の関係を表す関数を明らかにする必要がある。

従来、殻の組成と環境因子の関係についての議論は、野外で得られる有孔虫の殻を用いた検討がなされてきた。具体的には、有孔虫試料をコアラールやプランクトンネットなどで採取したサンプルから抽出し、有孔虫殻の特定の化学組成や同位体組成を測定する。そして、その測定値を用いて現場付近で記録されている環境情報との比較を行うのである。この手法では試料数を増やすことで測定回数を重ねることが出来、測定精度や統計学的な再現性の向上が期待できる。また、ODPを始めとする国際的な学術研究計画の成果として、多数のデータセットや堆積物試料が蓄積されているというメリットがある。

しかし、自然環境下では複数の環境因子が同時に変化するので、天然の有孔虫殻の組成は、複数の環境因子の影響を被っている。そのため、目的とする環境因子が殻組成に与える影響だけを独立に見積もることが出来ない。また、殻の組成は有孔虫の成長速度や代謝活性などの生物としての振る舞いからも影響を受けている可能性がある。野外

で成長した有孔虫を用いた従来の手法では、これらの問題について議論することが出来ない。

一方、有孔虫を実験室内で環境を制御して成長させると、実験期間中に付加した殻が受けている外的要因は、設定した環境条件の影響のみである。そのため、殻の化学・同位体組成と着目している環境因子を直接比較することができる。また、実験室内では飼育環境を自由にデザインできるので、検討が必要な環境因子を変化させる上で自由度が高い。そして、実験環境は必ずしも現在の海洋環境の再現することに限らず、様々な条件に変えることができるので、全く新しい視点に立った古環境指標を確立できる可能性がある。さらに、実験室内で飼育することで、有孔虫の生きている姿が観察できるので、殻の石灰化過程、細胞分裂、摂食などの行動の観察や、その速度の計測などの生態学的な知見を得ることが可能である。

本論では、まず生物としての有孔虫の特徴をまとめた上で、飼育実験を用いて古環境間接指標を評価した研究例を紹介する。

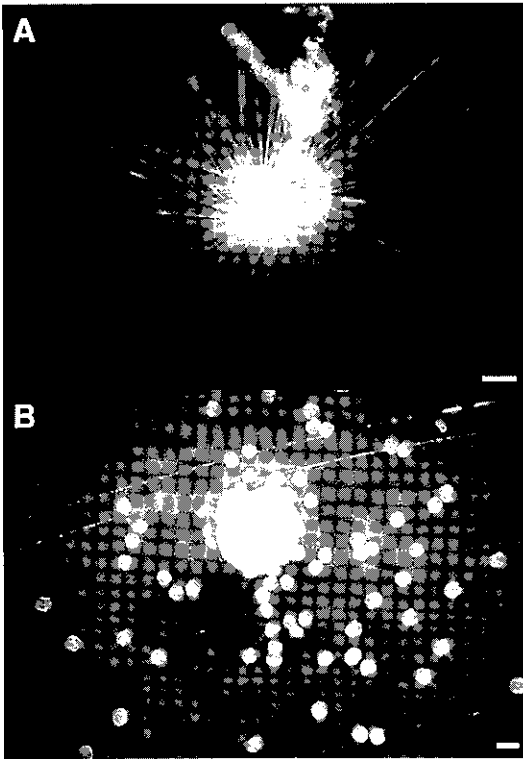
2. 有孔虫

有孔虫類は古海洋学解析に用いられる材料の中で最も重要な生物の1つである。有孔虫の殻は化石として堆積物に保存される材質で出来ている。また、有孔虫の海洋での分布範囲は極めて広く、生産量が多いため、世界中の海洋堆積物に含まれている。このため有孔虫の殻を用いて、群集組成、殻形態、殻の化学・同位体組成などを解析し、多様な環境情報を得ることができる。

有孔虫類は単細胞生物で多くの種類が殻を持つ。化石記録の検討から、少なくともカンブリア紀

1) 日本学術振興会特別研究員/千葉大学理学部地球科学教室：
〒263-8522 千葉県千葉市稲毛区弥生町1-33

キーワード：有孔虫、古環境間接指標、飼育実験



第1図 有孔虫。A: 浮遊性有孔虫 *Globigerina bulloides*。殻の周囲に見えるのは棘 (spine)。殻の上部に餌として与えた *Artemina* sp. を捕獲している。B: 底生有孔虫 *Planoglabratella opercularis*。無性生殖してから1日後程度。スケールバーはそれぞれ $100\mu\text{m}$ 。

には出現していたと考えられている。化石種と現生種をあわせて約6万種が3,620属に分類されている。有孔虫は殻の開口部から細い糸状の軟体部を出して、移動や捕食などを行っている。この部分を仮足 (rhizopod) と呼ぶ。有孔虫類が属する顆粒根足虫綱は、仮足が先端に向かって多数に分岐・吻合しており、仮足上には粘性のある顆粒 (granular) が存在する。

有孔虫類の殻は、成長に伴い付加される複数の房室 (チャンバー) からなっているのが一般的である。中には単室の殻や、チューブ状で複数に分岐する形状の殻を持つ種も存在する。殻の大きさはほとんどの種では数 $100\mu\text{m}$ 程度であるが、大きな殻を持つ種では 1cm を越える。殻を構成する材質によって分類されており、ムコ多糖類を主成分とする有機膜を細胞質の周囲に分泌する soft-shell 有孔虫

類、砂などの粒子を使って殻を作る砂質有孔虫類、炭酸カルシウムを主成分とする結晶を殻とする石灰質有孔虫類に分けられる。また、一部の種類では珪酸塩や鉄酸化物を沈着して殻にする種類もある。石灰質有孔虫類は、殻構造から殻壁が緻密で透明なガラス質石灰質有孔虫と、殻壁が白い陶器質有孔虫にそれぞれ分けられる。石灰質殻を構成する炭酸塩鉱物の結晶系は、ほとんどの種類が方解石 (カルサイト)、あるいは高マグネシア方解石 (High-Mg カルサイト) で、一部の種類はあられ石 (アラゴナイト) の殻を持つ。このうち化学・同位体組成を用いた解析は、石灰質有孔虫を用いて行われる。

有孔虫の空間的な分布範囲は広く、様々な有孔虫種が低緯度から高緯度、浅海から深海にいたる多様な環境に適応しニッチ (生態的地位) を獲得している。例えば極限環境と呼ばれるような、非常に酸素が乏しく硫化水素が発生するような内湾汽水域や熱水噴出口の周辺などにおいても、それぞれの環境に適応した有孔虫が分布している。また有孔虫には海底の堆積物の表面や内部で生活する底生種と、海水の表層から中深層でプランクトンとして生活する浮遊性種がある (第1図)。そのため、水平方向及び垂直方向を含む、海洋全域が有孔虫の分布範囲といえることができる。

3. 飼育実験を用いた古環境指標の評価

有孔虫殻の化学・同位体組成を用いた古環境指標を飼育実験を通して評価する目的は二つある。一つは、環境指標として着目している化学・同位体組成と対象としている環境因子の相関を直接比較することを目的とした飼育実験である。もう一つは、逆に特定の環境の指標となっている組成について、着目している因子以外の環境因子が及ぼす影響を評価するための飼育実験である。どちらの目的であっても、対象としている環境因子について実験条件をいくつかに分け、それ以外の環境因子を一定に設定し、変化させた環境因子が殻の組成に与える影響について検討できる。

飼育実験という方法を用いた有孔虫殻の化学・同位体組成と成長環境の関係についての先駆的な研究は1980年代に Erez らや Delaney らによって行われた。

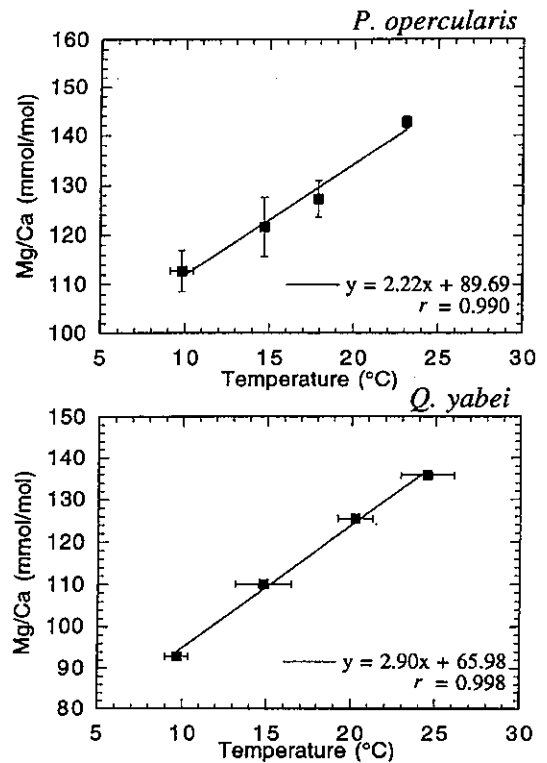
Erezらは殻の同位体比と環境因子の関係について飼育実験を通して最初に検討した。彼らは浮遊性有孔虫 *Globigerinoides sacculifer* を 14℃ から 30℃ の範囲で9つの水温条件で飼育し、成長した水温と殻の酸素同位体比、炭素同位体比を比較した。その結果、殻の酸素同位体比は水温が高い条件で成長した殻ほど低い値を示し、同位体比と水温の関係は二次式に近似された。また、炭素同位体比は全体の傾向として水温が高い条件で成長した殻の方が、低い値を示した。

また Delaney らは、金属元素の海水と有孔虫殻の分配について飼育実験を通して最初に検討した (Delaney et al., 1985)。彼女らは水温と海水の化学組成の条件を変えて飼育実験を行い、これらの環境因子が浮遊性有孔虫殻への元素の取り込みに与える影響を検討した。飼育実験では浮遊性有孔虫 *G. sacculifer* および *Orbulina universa* が用いられた。実験では海水のリチウム (Li)、ストロンチウム (Sr)、マグネシウム (Mg)、ナトリウム (Na) の各元素の濃度を変えた実験と、水温条件を 20℃ と 30℃ に変えた実験が行われた。

以上のような飼育実験を使った研究は、1990年代後半に急速に発展した。これまでに水温、元素濃度、塩分、光量、水素イオン濃度 (pH)、全炭酸量 (ΣCO_2)、炭酸イオン濃度、摂餌量などの条件を変化させた飼育実験が行われている。以下に、代表的な研究例を紹介する。

水温条件に着目した飼育実験は最も多くの研究者によって行われてきた。水温条件を変えた実験を行う第一の目的は、古水温指標となりそうな化学、同位体組成と水温の関係を評価することである。一方で、水温は化学、同位体反応の平衡を支配している。そのため、有孔虫殻に含まれるあらゆる化学・同位体組成が水温によって変化する可能性がある。よって、水温以外の指標として使われる化学、同位体組成が水温の変化から受ける影響を確かめる必要がある。

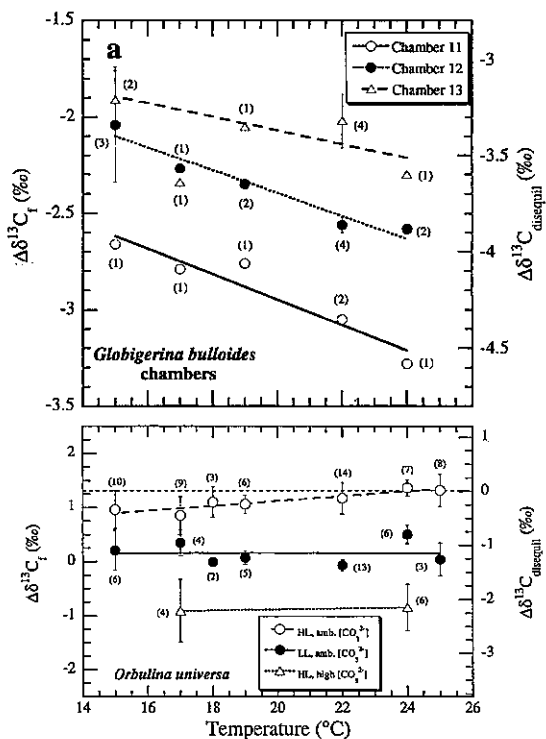
有孔虫殻の酸素同位体比と Mg-カルシウム比 (Mg/Ca 比) は有力な古水温指標となると考えられている。故に、これらの指標と水温の関係を直接比較するための飼育実験が行われた。例えば豊福らは、有孔虫殻の Mg/Ca 比が水温から受ける影響を検討するために、水温 10℃ から 25℃ の条件下で



第2図 殻の Mg/Ca と水温の関係。(Toyofuku et al., 2000)。

飼育実験を行った (Toyofuku et al., 2000, 第2図)。飼育実験には、岩礁地に生息する底生有孔虫 *Planoglabratella opercularis* と *Quiqueloculina yabei* が用いられた。実験の結果、有孔虫殻の Mg/Ca は水温が高いほど増加し、両者の関係はほぼ一次式に近似できることが示された。

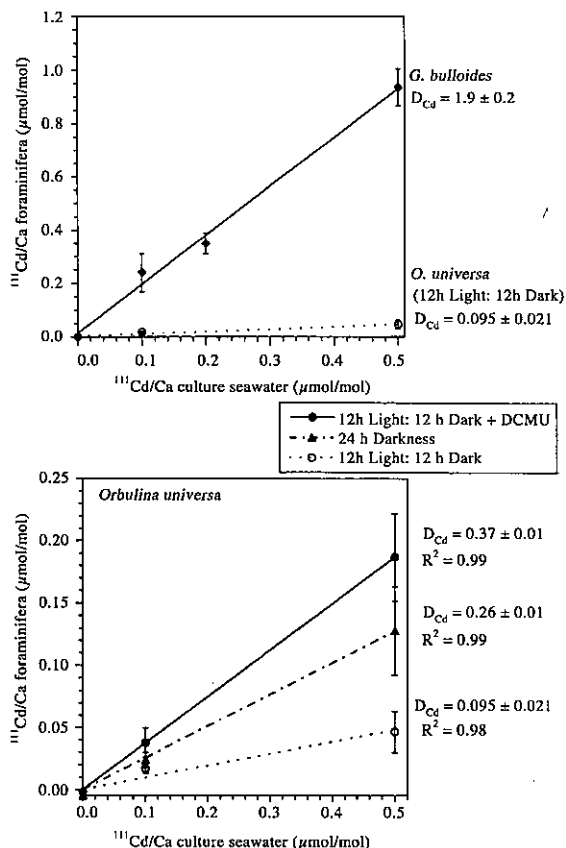
Bemis らは、浮遊性有孔虫殻の炭素同位体比に水温が及ぼす影響について検討するために飼育実験を行った (Bemis et al., 2000, 第3図)。実験には共生藻類を持たない *Globigerina bulloides* と共生藻類を持つ *O. universa* が用いられた。また、共生藻を持つ *O. universa* では光量の条件を変えた飼育実験が行われた。*Globigerina bulloides* の殻の炭素同位体比は、水温が高いほど殻の炭素同位体比が軽い値を示し、減少率は 0.11‰/℃ であった。これは、水温が高いほど有孔虫の生理活性が高くなり、呼吸によって排出される軽い炭素同位体比を持つ二酸化炭素が増加し、それが殻に取り込まれたためであると考えられる。一方で、共生藻類をもつ *O. universa* では、光の量が弱い条件下で



第3図 殻の炭素同位体比と水温の関係 (Bemis *et al.*, 2000).

は、炭素同位体比に水温の影響は見られなかった。しかし、強い光を与えた条件では、水温の上昇と共に、炭素同位体比がわずかに増加した ($0.05\text{‰}/\text{°C}$)。これは、共生藻類の光合成の影響で炭素の同位体分別が起きたことと、海水の炭酸イオン濃度が増加した影響ではないかと考察された。以上のことから、有孔虫殻の炭素同位体比に、水温が間接的に影響を及ぼすことが明らかにされた。

海水の化学・同位体組成を変えた飼育実験は、これまでに炭素同位体比, Li, Sr, Mg, Na, バリウム (Ba), カドミウム (Cd), ウラン (U), パナジウム (V) について行われている。このような実験は、有孔虫殻と海水の間での元素の分配を明らかにするために行われている。実際の海洋では海水中の Sr, Mg, Na の濃度はほとんど変わらない。また、その他の組成については、単一の種が生息している範囲では、変化の幅が小さい。そのため、有孔虫殻と海水の間の分配を検討する上で、濃度の変化幅が乏しい。そのため、海水の化学組成を大幅に変えた条件下で飼育実験を行うのである。最近では



第4図 有孔虫殻のカドミウム取り込み量 (Mashiotta, 1997)。上: *O. universa* と *G. bulloides* の Cd 取り込み量の比較。下: 光量条件を変えたときの *O. universa* の Cd 取り込み量の変化。

Mashiotta らが、Cd の濃度の条件を変えて *O. universa* と *G. bulloides* を飼育し、殻と海水の間の Cd の分配について検討した (Mashiotta *et al.*, 1997, 第4図)。飼育実験で成長した殻を測定した結果、Cd の殻への取り込み量が海水中の Cd 濃度に比例することが示された。しかし、両種の間で Cd の取り込み量が大きく異なり、*O. universa* の Cd 取り込み量は、*G. bulloides* と比較すると非常に少なかった。彼女らは上記の実験に併せて、共生藻を持つ *O. universa* を使い、1) 12時間毎の明暗サイクルで光を与える、2) 常時光を与えない、3) 12時間毎の明暗サイクルで光を与え、光合成阻害剤 DCMU を添加する、の3条件で飼育実験を行った。その結果、Cd の殻への取り込み量が、1), 2), 3) の順に増加し、光合成阻害剤を添加した条件下で、最も多くの Cd が殻に取り込まれた (第4図)。以上のことから、共

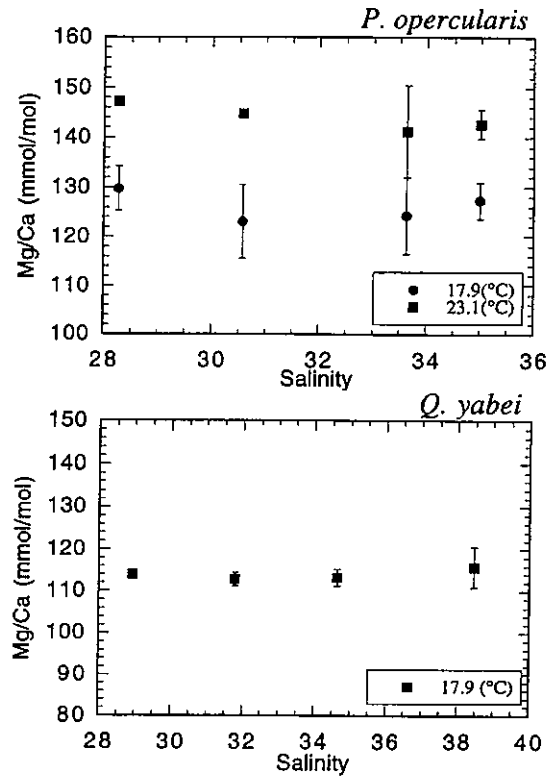
生藻類の光合成活動が *O. universa* の Cd 取り込み量に影響を与えることが示唆された。

塩分を変化させた飼育実験は、海水中のイオン濃度が変化するという点では、海水の組成を変化させる実験と類似している。しかし、海水の塩分を淡水(脱イオン水)で変化させる場合、それぞれの組成の比は変化しない点で異なっている。これまでの研究で、海水の塩分を変えた飼育実験が行われ、塩分の変化が Mg と Sr の取り込み量に与える影響が検討されている。豊福らは、水温条件と合わせて、塩分を 28-38% の範囲で変化させた実験を行い、殻の Mg/Ca に与える影響を検討した (Toyofuku *et al.*, 2000, 第5図)。その結果、殻の Mg/Ca は塩分の影響を直接的には受けないことが示された。一方、Lea らは、*O. universa* を用いて、塩分を変化させた飼育実験を行い Mg/Ca, Sr/Ca に対する塩分の影響を観察した (Lea *et al.*, 1999a)。測定値は、条件間で重なり合ったがわずかに変化し、塩分 1% あたり、Mg/Ca は $4 \pm 3\%$ 、Sr/Ca は $0.8 \pm 0.3\%$ の変化が観察された。

光量や摂餌量などは、化学反応の上では、殻の組成に影響を与える因子ではないが、有孔虫の一部の種が持つ共生藻類の光合成活性や、有孔虫の代謝などを変化させ、間接的に殻の組成を変化させる。そのため、光量の条件や、餌の同位体比、摂餌量を変えた飼育実験などが行われている(第3, 4 図)。

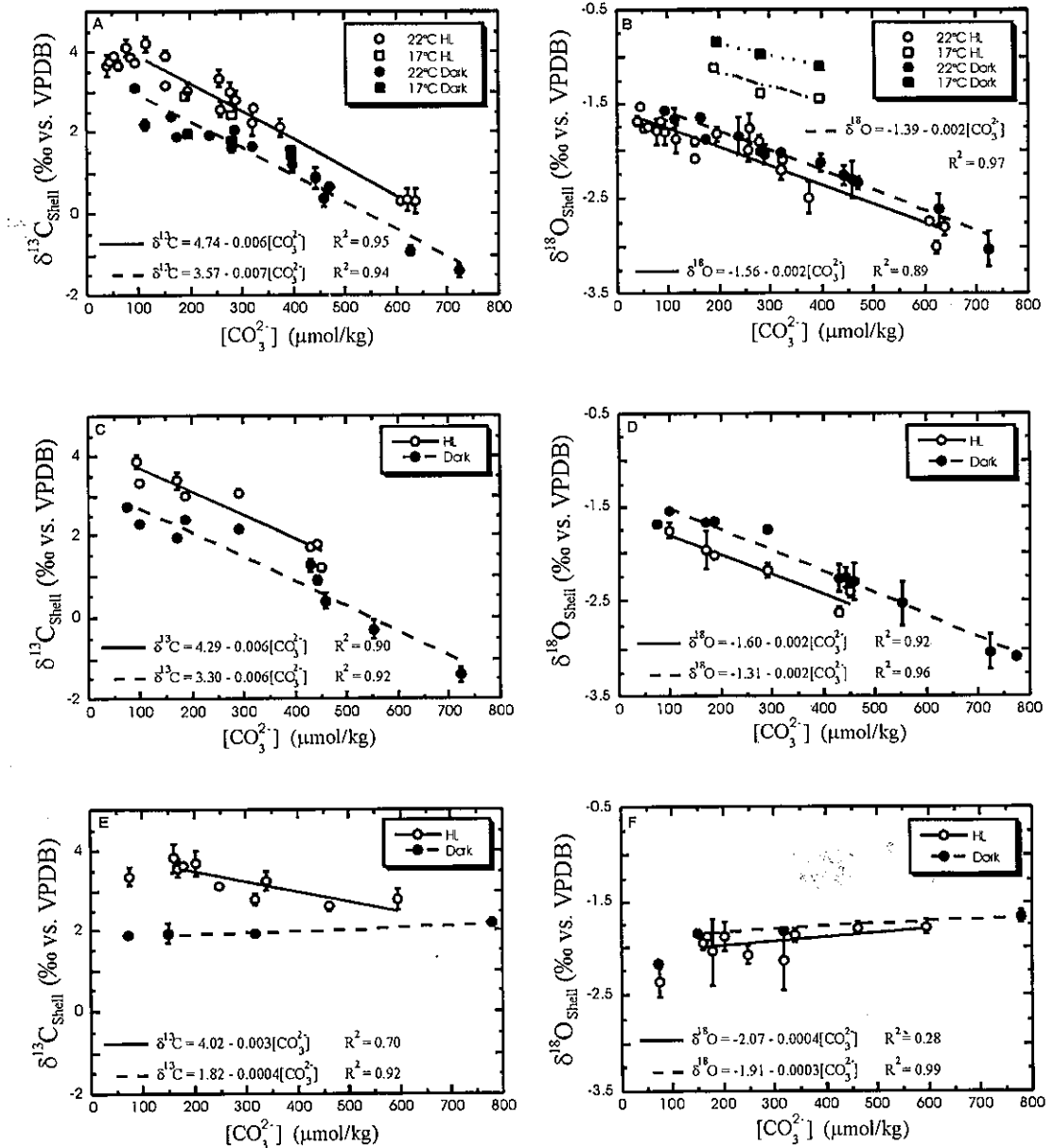
更に最近では、pH や炭酸イオン濃度、 ΣCO_2 を独立に変化させた飼育実験を行い、同位体比に与える影響が詳細に検討されている。実際の海洋では、これらの因子は相互にリンクして変化する。それぞれの因子が殻に与える影響を検討するには、実験室内で飼育実験を行うことが唯一の方法である。

Spero らは、炭酸ナトリウムや塩酸、水酸化ナトリウムを海水に滴下することで、飼育海水の炭酸イオン濃度を操作し、飼育海水の炭酸イオン濃度を操作し、飼育海水の炭酸イオン濃度が増加すると、有孔虫殻の炭素同位体比及び、酸素同位体比が減少することが示された。その後 Bijma らは更に実験を進展させ、pH を一定にした実験系を加えて、炭酸系が同位体比に及ぼす影響を検討した (Bijma *et al.*, 1999, 第6図)。彼らは、アルカ



第5図 殻の Mg/Ca と塩分の関係。(Toyofuku *et al.*, 2000)。

リ度一定、 ΣCO_2 一定、pH 一定の3つの実験系を用意し、*O. universa* と *G. bulloides* を用いて飼育実験を行った。また、共生藻類を持つ *O. universa* を使った実験では、それぞれの実験系で光の条件を明条件と暗条件に分けた実験を行った。また、アルカリ度一定の実験系では水温を 17°C と 22°C の二条件に設定した実験を行った。第6図は *O. universa* の結果について示した。結果はアルカリ度一定、 ΣCO_2 一定では、炭酸イオン濃度が増加するに伴い、殻の炭素、酸素同位体比の値は減少したが、pH 一定の条件下では、暗い条件下で両方の同位体比はだいたい一定か、むしろ炭酸イオン濃度が増加するに伴って、値がわずかに高くなった(第6図E, Fの破線)。共生藻類を持たない *G. bulloides* を ΣCO_2 一定の条件下で飼育した結果でも、炭酸イオン濃度が増加すると、殻の炭素・酸素同位体比値が小さくなった。また、光や水温の条件は、同位体比と炭酸イオン濃度の関係に大きな影響を与えなかった。以上のことから、同位体と炭酸



第6図 殻の安定同位体比と海水の炭酸イオン濃度の関係 (Bijma *et al.*, 1999). A, B: アルカリ度一定, C, D: ΣCO_2 一定, E, F: pH一定.

系の関係は共生藻類の活性や水温から独立であることが示唆される。また、pH一定の実験系における暗条件の結果、炭素、酸素同位体比がそれぞれ一定であったことから、同位体分別を支配しているのは、炭酸イオン濃度ではなくpHであることが示唆された。

実際の海洋では、炭酸イオン濃度はpHに伴って

変化する。また、氷期にはpHと炭酸イオン濃度が高かったことが予測されている (Sanyal *et al.*, 1995)。そのため、これらの有孔虫の飼育実験の成果は、氷期間氷期の有孔虫殻の同位体比の変化の解釈を大きく変える可能性がある (たとえば、Lea *et al.*, 1999b)。

4. 今後に向けて

飼育実験は化学・同位体組成を用いた古環境指標を評価する上で、強力な手法である。しかし、これまでの研究では、対象が実験室内で比較的容易に成長する種に限られており、浮遊性有孔虫6種、底生有孔虫8種にとどまっている。古海洋学的に重要な *Globigerinoides ruber* など、多くの浮遊性種についてはまだ手がつけられていない。また、底生有孔虫では8種中5種が、堆積物とともに飼育されており、単離飼育されたのは *P. opercularis*, *Q. yabei*, *Amphistegina lobifera* の3種のみである (e.g. Toyofuku et al., 2000)。堆積物中で飼育する方法では、微小生息域の違いなどが殻の組成に影響するため、海水と殻の組成を直接比較することができない (e.g. Havach et al., 2001)。今後、*Cibicoides*, *Uvigerina*, *Bulimina* などの深海生の底生種についても、単離飼育を行って検討する必要がある。深海の有孔虫類は成長速度が遅く、室内における飼育実験での成長例も少ない。初期の段階では、同じ属で浅海に生息する種について、飼育実験を行い、分配係数などを検討する事が最も確実だと考えられる。

謝辞：本論文をまとめるにあたり日本学術振興会特別研究員奨励費 (no.11055) を用いた。海洋科学技術センター地球統合フロンティア研究システムの北里洋博士、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、東北大学理学部の千葉聡助教には原稿を読んでいただき、様々なご指導をいただいた。ここに感謝いたします。

引用文献

- Bemis, E.B., Spero, H.J., Bijma, J. and Lea, D.W. (1998) : Reevaluation of oxygen isotopic composition of planktonic foraminifera: Experimental results and revised paleotemperature equations. *Paleoceanography*, 13, 150-160.
- Bemis, E.B., Spero, H.J., Lea, D.W., and Bijma, J. (2000) : Temperature influence on the carbon isotopic composition of *Globigerina bulloides* and *Orbulina universa* (planktonic foraminifera). *Mar. Micropaleontol.*, 38, 213-228.
- Bijma, J., Hemleben, Ch., Huber, B.T., Erlenkeuser, H. and Kroon, D. (1998) : Experimental determination of the ontogenic stable isotope variability in two morphotypes of *Globigerinella siphonifera* (d'Orbigny). *Mar. Micropaleontol.*, 35, 141-160.
- Bijma, J., Spero, H.J., Lea, D.W. (1999) : Reassessing foraminiferal

- stable isotope geochemistry: Impact of the oceanic carbonate system (experimental results). In Fischer, G. and Wefer, G. (Eds), *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer, Berlin, 489-512.
- Delaney, M. L., Be, A. W. H., and Boyle, E. A. (1985) : Li, Sr, Mg, Na in foraminiferal calcite shells from laboratory culture, sediment traps, and sediment cores. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 49, 1327-1341.
- Havach, S.M., Chandler, G.T., Wilson-Finelli, A., and Shaw, T.J. (2001) : Experimental determination of trace element partition coefficients in cultures benthic foraminifera. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 65, 1277-1283.
- Lea, D. W., Mashiotta, T. A. and Spero, H. J. (1999a) : Controls on magnesium and strontium uptake in planktonic foraminifera determined by live culturing. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 63, 2369-2379.
- Lea, D.W., Bijma, J., Spero, H.J., and Archer, D. (1999b) : Implications of carbonate ion effect on shell carbon and oxygen isotopes for glacial ocean conditions. In Fischer, G. and Wefer, G. (Eds), *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer, Berlin, 489-512.
- Mashiotta, T.A., Lea, D.W. and Spero, H.J. (1997) : Experimental determination of cadmium uptake in shell of the planktonic foraminifera *Orbulina universa* and *Globigerina bulloides*: Implications for surface water paleoreconstructions. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 61, 4053-4065.
- Sanyal, A., Hemming, N.G., Hanson, G.N., and Broecker, W.S. (1995) : Evidence for a higher pH in the glacial ocean from boron isotopes in foraminifera. *Nature*, 373, 234-236.
- Sanyal, A., Hemming, N.G., Broecker, W.S., Lea, D.W., Spero, H.J., and Hanson, G.N. (1996) : Oceanic pH control on the boron isotopic composition of foraminifera: Evidence from culture experiments. *Paleoceanography*, 11, 513-517.
- Spero, H. J., and Lea, D.W. (1996) : Experimental determination of stable isotope variability in *Globigerina bulloides*: implications for paleoceanographic reconstructions. *Mar. Micropaleontol.*, 28, 231-246.
- Spero, H. J., Bijma, J., Lea, D., and Bemis, B. (1997) : Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes. *Nature*, 390, 497-500.
- Spero, H. J., Lerche, I. and Williams, D.F. (1991) : Opening the carbon isotope vital effect black box, 2: Quantitative model for interpreting foraminiferal carbon isotope data. *Paleoceanography*, 6, 639-655.
- Spero, H.J., and DeNiro, M.J. (1987) : The influence of symbiotic photosynthesis on the $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of planktonic foraminiferal shell calcite. *Symbiosis*, 4, 213-228.
- Toyofuku, T., Kitazato, H., Kawahata, H., Tsuchiya, M. and Nohara, M. (2000) : Evaluation of Mg/Ca thermometry in foraminifera: Comparison of experimental results and measurements in nature. *Paleoceanography*, 15, 456-464.
- TOYOFUKU Takashi (2002) : The evaluation of foraminiferal paleo-environmental proxies.—culture experimental studies—.

< 受付：2002年6月19日 >