

古海洋環境指標としての円石藻

田中 裕一郎¹⁾

1. はじめに

海洋の一次生産者である円石藻は、炭酸塩の殻を持つことから海洋表層および表層から深海底への無機炭素の輸送といった海洋における炭素循環に重要な役割を担っている。円石藻はハプト藻類(Haptophyceae)に属し、太陽光の届く有光層である水深200m以浅に棲息し、光合成を行う単細胞の藻類である。円石藻の大きさは2μmから100μmまであり、多くは5~30μmで、球形や卵形をしている。細胞表面は直径約1~15μmの炭酸塩カルシウムからなるコッコリスと呼ばれる小盤の集合体によって覆われている。生息域は大部分は海水域に、少数が汽水域に棲息し、赤道域から両極海まで広く分布し、水温、塩分、栄養塩の違いによって生息種の水平・垂直分布が異なる。有光層は高緯度域では水深20~30mに限定されるが、低緯度にむかって徐々に深くなる。それに伴い円石藻の生息種、生息深度が変化し、特に低緯度域では種の鉛直分布は発達し、上層・中層・下層に生息深度が区分される(Okada and Honjo, 1973)。種の多様性は、温暖域や亜寒帯域で高く、高緯度域及び内海域で低くなる。一方、個体数は亜寒帯域が最も多く、温帶で低くなる。特定の種は、急激な増殖(ブルーム)を起こすことが知られている。

円石藻は、有光層内での動物プランクトンの摂取に伴うフィーカルペレット(糞粒)、コロニーの形成や凝集などの粒状化プロセスを経て1日約200mの沈降速度で深海底へ輸送される(Honjo, 1976)。海底表層堆積物中の遺骸群集とその上層の現生群集との間に高い相関があるのは、この沈降過程のためである。海底に到達した円石藻は化石化し海底堆積物の重要な構成要素となり、生物層序や古海洋学的研究で広く使用されている。円石藻の化石

は、通常、石灰質ナンノ(ナノ)化石と呼ばれている。円石藻の形態は、その光学特性において、同形ないし異形の方解石の結晶が、多数放射状に配列してできたヘリオリシド(heliolithid)と大部分が単結晶体の性質からなるオルソリシド(ortholithid)に分類される。また、電子顕微鏡下では、0.1μmより小さい同一の菱面体結晶や六方柱で構成されているホロコッコリス(holococcolith)と、サイズや大きさが異なる方解石結晶からなるヘテロコッコリス(heterococcolith)に区分される。堆積物中に化石として残るのは、ほとんどが後者である。

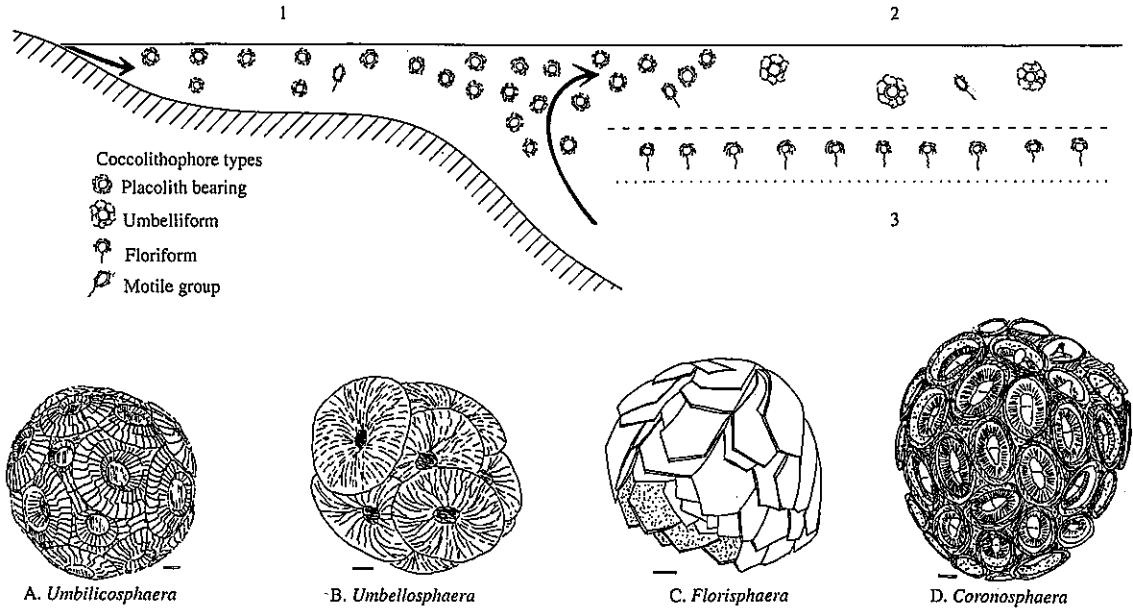
石灰質ナンノ化石は少量の試料に多数の個体数、多数の種類を見いだせ、さらに、各種の生存期間が比較的短いため、ジュラ紀以降の広範囲の海成層の対比ならびに時代決定に有効である。石灰質ナンノ化石層序における化石帶は、主として種の出現・消滅や生存期間を基礎とした生存期間帶と間隔帶が使用されている。これを基に中生界では、ジュラ系をBarnard and Hay (1974)が21帶に、白亜系をSissingh (1977)が26帶に区分した。さらに、新生界では、Martini (1971)が古第三系を25帶、新第三系を21帶に、Okada and Bukry (1980)は古第三系を19帶20亜帶、新第三系を15帶24亜帶に区分した。また、Takayama and Sato (1987)は第四系に13の基準面を設けた。なお、地域によつては、その鍵種の产出が乏しい場合もあり、独自の化石帶も設けられている。

2. 円石藻の生態分布

現生の円石藻の分布は、生態学と形態学に関するデータを基に大きく3つのグループに区分される(Young, 1994など)(第1図)。(1)富栄養環境に生息する種群、この種群は、r-選択種に属し、成長

キーワード: 円石藻、古海洋、環境指標、セジメントラップ、アルケノン

1) 産総研 海洋資源環境研究部門



第1図 現生円石藻の生態学的分布のタイプ(Young, 1994).

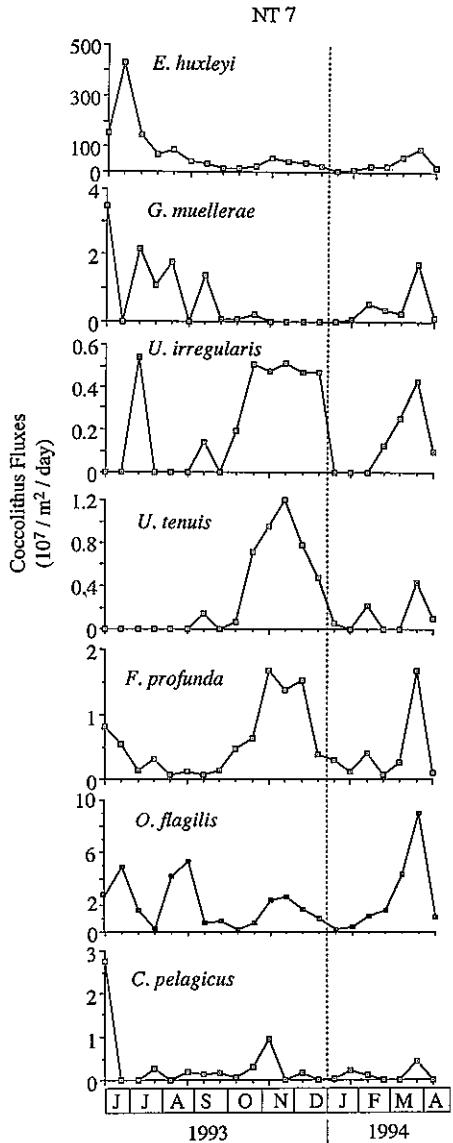
速度あるいは生産速度が増すような栄養塩の豊富な湧昇域、高緯度域や沿岸域で多産し、時としてブルームを形成する。これらを特徴づける種として *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa oceanica*がある。(2) 貧栄養環境の上部有光層(深度100m以浅)に生息する種群。この種群はK-選択種に属し、ほとんどの種は貧栄養の大西洋の中央域に生息する。また、この種群は、栄養塩の取り込み速度が遅いため、栄養塩の供給があっても大繁殖はしない特徴がある。*Umbellicosphaera*属、*Discosphaera*属によって特徴づけられる。(3) 中・低緯度域の下部有光層(深度150-200m)に生息する種群。上部有光層にはこの種群は欠如し、混合層以下の光強度が弱く相対的に高い栄養塩レベルの水域に生息する。*Florisphaera profunda*, *Gladiolithus flabellatus*によって特徴づけられる。

外洋では、一般に、深層から栄養塩が供給され、それに伴い植物プランクトンが増殖する。その後、海水中の栄養塩が次第に少なくなり、低い栄養塩濃度で増殖できる成長速度の遅い種への遷移が起きる。例えば、北西太平洋へス海膨で約1年間係留されたセグメントトラップ観測の結果では、6月～7月にかけてr-選択種である *E. huxleyi* が卓越し、その後、*Gephyrocapsa*属の *Gephyrocapsa mullerae* が増加する(第2図)。この6月～7月の時

期は、有機物量も多く生物生産量が多い時期である。すなわち、適度な光強度と栄養塩の供給が豊富であるため、成長速度の速い種がこの栄養塩を素早く利用し繁殖をする。この2種の繁殖が終わり、栄養塩の枯渉した時期になると、K-選択種である *Umbelliosphaera irregularis*, *U. tenuis* が順次増加する傾向が認められる。一方、有光層中部の中間栄養層に多い *Oolithotus flagilis* は、弱い光強度と豊富な栄養塩を効率よく利用して、*E. huxleyi* の増加以前に繁殖している。北西大西洋の現生円石藻の季節遷移の結果(Okada and McIntyre, 1979)もヘス海膨の結果と整合的である。また、*F. profunda* は海洋表層が成層化して表層への栄養塩の供給が少ない時期に多産する傾向を示している。これらの季節変化に応答する円石藻種・種群分布の結果を用いることにより、これまで以上に正確な古海洋環境の復元を可能にすることができる。

3. 円石藻の炭酸塩フラックス

セグメントトラップ観測の発展により年間を通しての沈降粒子フラックスのサンプリングが可能となった。そのため、粒状物質が沈降する中層・深層にセグメントトラップを設置し、殻を持つ動・植物プ

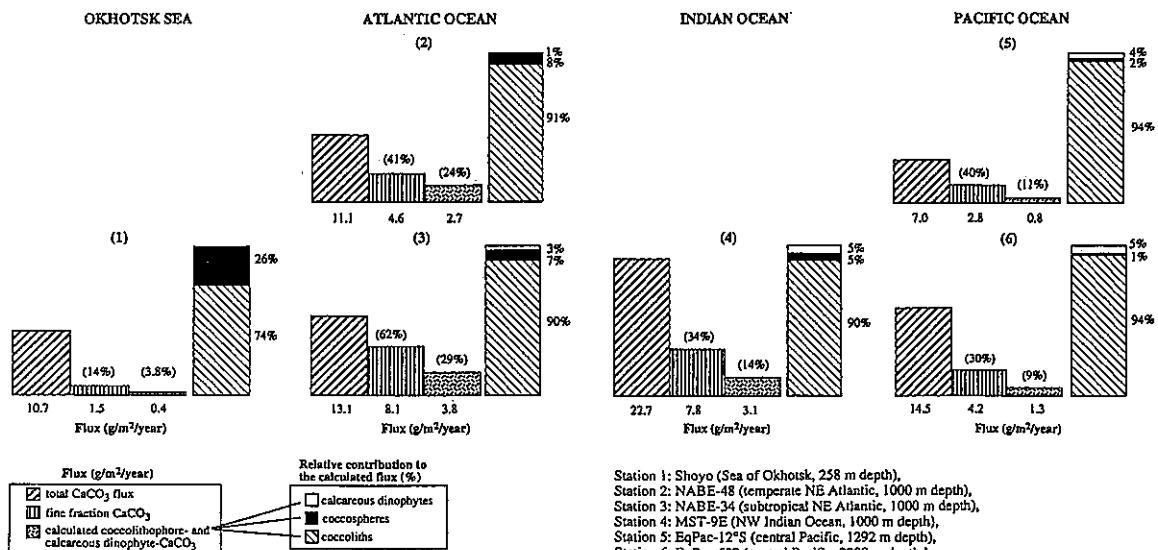


第2図 北西太平洋へス海蔵におけるセジメントトラップ試料にみられる主な円石藻種のフラックスの季節変化(田中ら, 1995)。NT7トラップの係留位置は、37° 24.2'N, 174° 56.7'E, 深度1,482mである。

ランクトンの季節変化あるいは地理的変化を解析できるようになった。一方、トラップ観測を用いた海洋水柱の物質のフラックスの見積もりは、最近10年間で多くの研究者によって行われており、物質循環における炭酸塩の役割を評価するためには、円石藻の炭酸塩生産の正確な見積りが重要となっている。これまでのセジメントトラップ研究では、全炭酸塩フラックスに対するコッコリス炭酸塩フラックスの寄与は、およそ60%から80%と見積もられ

ていた(Honjo, 1977; Deuser and Ross, 1989; Fabry, 1989)。これまでいろいろな推定方法で円石藻のコッコリスの炭酸量の見積もりがなされていたが、それらは数種のコッコリスの炭酸塩推定量値をすべてのコッコリスにあてはめたため、その推定誤差が大きいと指摘されていた。そこで、最近、Young and Ziveri (2000)は、コッコリスの形態分析から各種のコッコリス炭酸塩重量を決定する方法を考案した。この方法は、走査電子顕微鏡および光学顕微鏡によるコッコリスの観察画面を基に、3次元画像解析からコッコリスの型について3D断面図を作成する。その断面図からコッコリスの厚さとボリュームを正確に計り、炭酸塩フラックス重量を見積もるという方法である。この方法を用いることにより円石藻の個々の種について炭酸塩フラックス重量の見積もりが可能となった。これらの推定値に基づき、いろいろな海域で捕集されたセジメントトラップ試料について調べた結果、全炭酸塩フラックスに対するコッコリス炭酸塩フラックスの寄与は約30%～5%と従来より低くなっている(第3図)。ただし、この方法でも、ほとんどの円石藻のサイズにあたる32 μm以下の粒子の炭酸カルシウム量と比較すると約50%の推定誤差が生じている。この誤差の理由としては、微細粒子の一部として生物起源の浮遊性有孔虫の幼生や破片、翼足類およびその破片、ほかの軟体動物片やデトリタス起源の非生物起源炭酸塩が含まれていることによると考えられる。さらに、各コッコリスの炭酸塩量が低く見積もられている可能性もあり、これらの解明が今後の課題となっている。

ところで、この円石藻の炭酸塩量の推定法の最大の利点は、優勢種を含めたほとんどの種について推定値が見積もられているため、異なる海域あるいは異なる深度での比較を可能とした。それによると全炭酸塩に対する円石藻の全コッコリスの炭酸塩量は、大西洋では亜寒帯域で低く、温暖域で寄与率が高くなる傾向がある。また、太平洋低緯度域あるいはインド洋の湧昇域では、寄与率が低くなる傾向となっている(第3図)。北西太平洋における全炭酸塩量に対する円石藻の炭酸塩フラックス量は、温暖域から亜寒帯域で約35%と最も高く、赤道域で約12%であった(田中、未公表データ)。ただし、西赤道海域のカロリン海盆では、暖水塊域



第3図 大洋におけるセグメントトラップ試料中の炭酸塩フラックス。各グラフは、右から左にむかって年間の全 CaCO_3 フラックス、32 μm 以下の CaCO_3 フラックス、見積もられた円石藻と渦鞭毛植物の CaCO_3 フラックス、見積もられた CaCO_3 フラックス(コッコリス、コッコスフェア、石灰質渦鞭毛藻)のそれぞれの寄与率を示す。括弧内のパーセントは全 CaCO_3 フラックスに対する割合を示す(Broerse, 2000)。

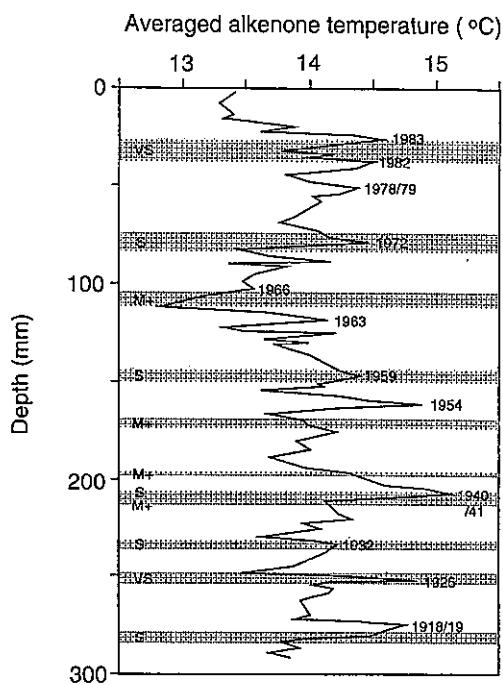
で沿岸からの栄養塩の供給があるため、円石藻の炭酸塩フラックス量は約23%と高い(Tanaka and Kawahata, 2001)。このように、半定量的ながら海洋の炭酸塩フラックスにおける円石藻の役割が全海洋で解明できるようになった。

4. 古海洋環境復元における円石藻

海洋堆積物中に含まれる生物起源有機化合物のバイオマーカーのうち、現在、古環境指標として最も注目されている1つに、長鎖アルケノン不飽和度による古水温推定がある。長鎖アルケノンは、円石藻のプリムネシオ藻綱(Prymnesiophyceae), Gephyrocapsa科に属する *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa oceanica*の中に生体脂質として存在している。長鎖アルケノンは Boon et al. (1978) により西アフリカ沖の堆積物中に発見されて以来、世界の堆積物や海水中の粒状物質の中に広く存在することが報告された。その後、*E. huxleyi*の培養実験から得られた生育時の水温とアルケノンの不飽和度との間に極めて高い相関が成り立つことから、両者間の換算式が作成された。(Prahl, et al., 1988)。この長鎖アルケノンによる水温指標は海底堆積物の表層試料や柱状試料でもその有効性が確

認され、過去300年間におけるエルニーニョ現象といった環境変化との対応もできるようになった(第4図)(Kennedy and Brassell, 1992)。さらにアルケノンの炭素同位体比と浮遊性有孔虫の酸素同位体比との組み合わせから古海洋の塩分濃度や CO_2 濃度の推定も可能にした。しかし、一方では、研究が進むにつれてアルケノンを持つ *E. huxleyi* と *G. oceanica*との間には形態学的な多様性(遺伝子型の相違)があり、それらの間ではアルケノンによる水温値に違いがあると指摘されている(Sikes and Volkman, 1993; Volkman et al., 1995)。また、その推定値の違いの原因是、長鎖アルケノンの組成比が生息温度に対して異なる応答をすることによると指摘されている。さらに、両者の生息域も異なり、*G. oceanica*は主に中・低緯度の沿岸域および赤道域に優勢であり、*E. huxleyi*は高緯度域に多産域をもつ(Houghton and Guptha, 1991; Okada and Honjo, 1973)ことから生物地理学的に異なる環境条件に定住したために起きる生理学的の違いを反映している可能性もある(沢田ほか, 1995)。

ところで、長鎖アルケノンは新生代堆積物(Marlowe et al., 1990)および白亜系堆積物(Farrimond et al., 1986)にも含まれていることが確認されている。特に、古第三紀始新世以降の堆積物に含まれ



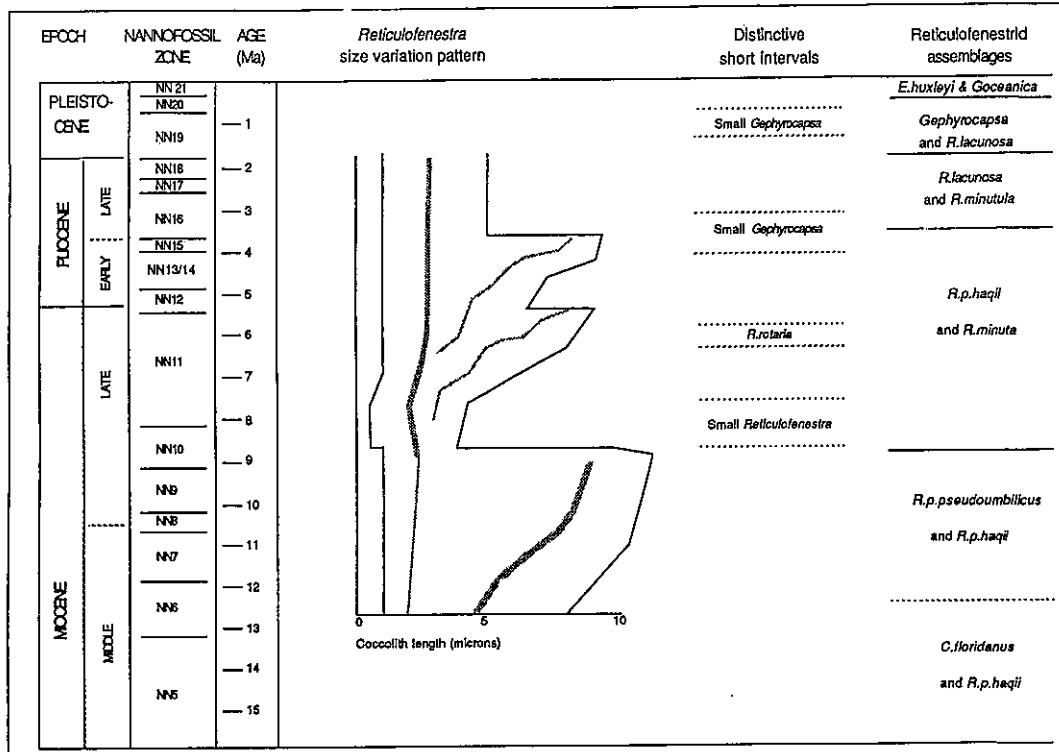
第4図 サンタバーバラ海盆から採取された3本のラミナ堆積物コアに認められたアルケノン水温(U^{37}_{C} $=0.0334T + 0.039$, T=生息深度(°C))における20世紀の変化。エルニーニョの強さ: VS=非常に強い, S=強い, M+=中程度から強い(Kennedy and Brassell, 1992; 山本, 1999により改図)。

る長鎖アルケノンは、この時代に生息していたイソクリシス目に属する *Crenalithus*属, *Reticulofenestra*属, *Dictyococcites*属と *Pseudoemiliania*属に由来していると示唆されており(Marlowe et al., 1990), 現世の *Gephyrocapsa*属, *Emiliania*属への形態進化と環境変遷との関連性は高いと推測される。例えば、大西洋で採取されたDSDPコア試料から得られた新第三紀の円石藻の地理的分布の変遷の結果(Haq, 1980)によると *Reticulofenestra*属は、中高緯度および沿岸域に多産しており、現世における *Gephyrocapsa*科の分布と類似している特徴が認められている。また、新第三系から第四系において *Reticulofenestra*属, *Gephyrocapsa*属の形態ならびにサイズが周期的な層位変化をすることが、多くの海域で報告されている(Pujos, 1985; Driever, 1988; Young, 1990; Gartner, 1992; Takayama, 1993; Kameo et al., 1995)。特に、中新世中期および後期の *Reticulofenestra*属の長軸の

サイズ変化が、異なる海域で同調し、長周期で見ると約7.6~8.6Ma, 5~6Ma, 3.5Ma, 1Maに小型のサイズが卓越していることを報告している(Young, 1990)(第5図)。このように中期中新世以降の円石藻の生物生態を考えてみると、特に、イソクリシス目の形態の変化と生物生産量との間に関係が深いことがわかる。さらに、このイソクリシス目の円石藻のみが有機化合物であるアルケノンを有していることも興味深い。Ohkouchi et al.(1999)は、東経175度線上の有光層水温と表層堆積物中に含まれるアルケノン水温の比較から、中緯度ではアルケノンは温度躍層下で、高緯度と低緯度では表層混合層で生産されていると推定した。また、このアルケノン生成深度は、アルケノンを持つ円石藻の *E. huxleyi*と *G. oceanica*の生息深度分布と一致し、深層から供給される栄養塩量の緯度的分布とも調和的であることがわかった。円石藻のサイズ変化幅は、一般に比較的小さいと考えられているが、イソクリシス目については、その変化幅が約 $2\mu\text{m}$ から $13\mu\text{m}$ と大きい特徴がある。現時点では、アルケノン濃度とイソクリシス目のサイズ変化との関係は明らかにされていないが、沿岸域および栄養塩供給の多い海域では小さいサイズの円石藻が多いこと、また、より小さいサイズの円石藻の方が増殖速度が高いことから、アルケノン濃度の変動と形態変化とは、密接な関係があると推測される。今後、現世での両者の関係が解明されると、過去のイソクリシス目の形態変化とアルケノン濃度変化から、古海洋の一次生産量と栄養塩とのより精密な関係が明らかになると期待される。

5. 将来の課題

過去の海洋環境変遷を解明するためには、地球化学的解析に基づく分析結果と古生物学的な解析結果を併せて判断することが重要である。従来、円石藻の生物地理的分布は、緯度方向とほぼ対応しているとされていたが、研究が進んでいくにしたがい、必ずしも一致せず、より詳細な分布が求められるようになってきた。現在、現生・化石の形態における生物地理的分布がすべて解明されているとは言い難い状況ではあるが、昨今の報告を基に、その生物地理的分布が明らかになっていくと期待

第5図 中期中新世から第四紀の *Reticulofenestra* 属のサイズ変化に着目した生物層序 (Young, 1990).

される。それとともに、長鎖アルケノンの生理学的解明が進展し、生物に残された形態的特徴とその体内にあったとされる有機化合物の情報から、より厳密な古海洋環境の変遷の解明も期待される。ただし、堆積物の初期統成作用による群集の歪み、有機物の分解や変質をどのようにデータに反映させるかということは今後の課題となるであろう。

本論では、円石藻の生活史については触れなかった。しかしながら、生物の形態や生態は生理と密接に関係しているため、古海洋環境の変遷の解明だけでなく現世の円石藻の生態の解明にとっても、培養実験、観察によってもたらされた生理的情報を組み込んだ研究が必要であろう。最近の古海洋環境復元において地球化学的手法が発展していくなかで、微化石による古環境の研究は、それらバイオマーカーによる解析に対して、生物的な要素すなわち生物生態学的な知見を深めることができます重要になると予想される。

引用文献

Barnard, T. and Hay, W.W. (1974) : On Jurassic coccoliths: A tentative zonation of the Jurassic of Southern England and North

Flance. Eclog. geol. Helv., 67 (3), 563-585.

Boon, J. J., van der Meer, F.W., Schuyt, P.J.W., de Leeuw, J. W., Schenck, P. A. and Burlingame, A.L. (1978) : Organic geochemical analysis of core samples from Site 362, Walvis Ridge, DSDP Leg 40. Init. Rep. Deep Sea Drill. Prof., 38-41, Suppl., 627-637.

Broerse, A. T. C. (2000) : Coccolithophore export production in selected ocean environments: seasonality, biogeography and carbonate production. Vrije Univ. Academisch Proefschrift, pp.184.

Deuser, W. G. and Ross, E. H. (1989) : Seasonally abundant planktonic foraminifera of the Sargasso Sea: succession, deep-water fluxes, isotopic compositions, and paleoceanographic implications. J. Foram. Res., 19, 268-293.

Driever, B. W. M. (1988) : Calcareous nannofossil biostratigraphy and paleoenvironmental interpretation of the Mediterranean Pliocene. Utrecht Micropalaeontol. Bull., 36, 1-245.

Fabry, V. J. (1989) : Aragonite production by pteropod mollusks in the subarctic Pacific. Deep-Sea Res., 36, 1735-1751.

Farrimond, P., Eglington, G. and Brassell, S. C. (1986) : Alkenones in Cretaceous black shales, Blake-Bahama Basin, western North Atlantic. Org. Geochem., 10, 897-903.

Gartner, S. (1992) : Miocene nannofossil chronology in the North Atlantic, DSDP Site 608. Mar. Micropaleont., 18, 307-331.

Haq, B. U. (1980) : Biogeographic history of Miocene calcareous nannoplankton and paleoceanography of the Atlantic Ocean. Micropal., 26, 414-443.

Honjo, S. (1976) : Coccoliths: production, transportation and sedi-

- mentation. Mar. Micropaleontol., 1, 65-79.
- Honjo, S. (1977) : Biogenic carbonate articles in the ocean; do they dissolve in the water column? In: The fate of fossil fuel CO₂ in the oceans, N.R. Anderson and Malahoff, A., eds, Plenum Press, New York. pp. 29-295.
- Houghton, S. D. and Gupta, M. V. S. (1991) : Monsoonal and fertility controls on Recent marginal sea and continental shelf coccolith assemblages from the western Pacific and north Indian oceans. Mar. Geol., 97, 251-259.
- Kameo, K., Sato, T. and Takayama, T. (1995) : Late Pliocene calcareous nannofossil datums and biohorizons. In Flores, J.A., Sierra, F. J. eds., Proc. 5th International Nannoplankton Conference, Salamanca, 1993, Univ. Salamanca, 87-98.
- Kennedy, J. A. and Brassell, S. C. (1992) : Molecular records of twentieth century El Niño events in laminated sediments from the Santa Barbara basin, Nature, 357, 62-64.
- Marlowe, I. T., Brassell, S. C., Eglington, G. and Green, J.C. (1990) : Long-chain alkenones and alkyl alkenoates and the fossil coccolith record of marine sediments. Chemical Geology, 88, 349-375.
- Martini, E. (1971) : Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. In: A. Farinacci (ed.), Proceedings II Planktonic Conference, Roma, 1970, 2, 739-785.
- Ohkouchi, N., Kawamura, K., Kawahata, H. and Okada, H. (1999) : Depth ranges of alkenone production in the central Pacific Ocean. Global Biogeochem. Cycles, 13, 695-704.
- Okada, H. and Bukry, D. (1980) : Supplementary modification and introduction of code numbers to the low-latitude coccolith biostratigraphic zonation (Bukry, 1973; 1975). Marine Micropal., 5 (3), 321-325.
- Okada, H. and Honjo, S. (1973) : The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. Deep-Sea Res., 20, 355-374.
- Okada, H. and McIntyre, A. (1979) : Seasonal distribution of modern coccolithophores in the Western North Atlantic Ocean. Mar. Biol., 54, 319-328.
- Prahl, F. G., Muehlhausen La, Zahnle D.L. (1988) : Further evaluation of long-chain alkenones as indicators of paleoceanographic conditions, Geochim. Cosmochim. Acta, 52, 2303-2310.
- Pujos, A. (1985) : Late Eocene to Holocene medium- and small-sized "reticulofenestrids" Proc. Int. Nannoplankton Assoc. (Abstracts) INA Newslett. (Spec. Ed. Vienna Meet., Sept. 19-22, 1985), 7, 96-96.
- 沢田 健・半田暢彦・白岩義博・檀原明子(1995) : 堆積物中の長鎖アルケノン、アルケノエイトによる円石藻群集組成の復元の試み: 培養実験からのアプローチ. Reg. Org. Geochem., 10, 21-26.
- Sikes, E. L. and Volkman, J. K. (1993) : Calibration of alkenone unsaturation ratios (UK'37) for paleotemperature estimation in cold polar waters. Geochim. Cosmochim. Acta, 57, 1883-1889.
- Sissingh, W. (1977) : Biostratigraphy of Cretaceous calcareous nannoplankton. Geol. Mijnbouw, 56, 37-65
- Takayama, T. (1993) : Notes on Neogene calcareous nannofossil biostratigraphy of the Ontong Java Plateau and size variations of Reticulofenestra coccoliths. Proc. ODP, Sci. Res., 130, 179-229.
- Takayama, T. and Sato, T. (1987) : Coccolith biostratigraphy of the North Atlantic Ocean, Deep Sea Drilling Project Leg 94. W. F. Ruddiman, R. B. Kidd, E. Thomas, et al. (eds.) Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 94, U. S. : 651-702, Government Printing Office, Washington, D. C.
- 田中裕一郎・川幡穗高・鈴木 淳(1995) : 北西太平洋へス海膨周辺海域のセジメントトラップ試料にみられる円石藻群集の季節変化. 月刊地球, 27 (9), 554-557.
- Tanaka, Y. and Kawahata, H. (2001) : Seasonal occurrence of coccoliths in the sediment traps from West Caroline Basin, equatorial West Pacific Ocean. Mar. Micropaleont., 43, 273-284.
- 山本正伸(1999) : アルケノン古水温計の現状と課題. 地球科学, 33, 191-204.
- Young, J. (1990) : Size variation of Neogene *Reticulofenestra* coccoliths from Indian Ocean DSDP cores. J. Micropaleontol., 9 (1), 71-86.
- Young, J. (1994) : Functions of coccoliths. In : Winter, A., Siesser WG (eds) Functions of coccoliths. Cambridge Academic Press, Cambridge, pp63-82.
- Young, J. and Ziveri (2000) : Calculation of coccolith volume and its use in calibration of carbonate flux estimates. Deep-Sea Res. 47, 1679-1700.
- Volkman, J. K., Barrett, S. M., Blackburn, S. I. and Sikes E. L. (1995) : Alkenones in *Gephyrocapsa oceanica*: Implications for studies of paleoclimats. Geochim. Cosmochim. Acta, 59, 513-520.
-
- TANAKA Yuichiro (2002) : Micropaleontological approach to paleoceanographic reconstruction based on Coccolithophorids.

<受付: 2002年5月21日>