様　式　Ｃ－１９、Ｆ－１９、Ｚ－１９　（共通）

科研費 KAKENHI

科学研究費助成事業　　研究成果報告書

平成 ２６ 年 　６ 月 １８ 日現在

機関番号：１１４０１
研究種目：基盤研究(C)
研究期間：2011～2013
課題番号：２３５４０５４３
研究課題名（和文）種分化過程における浮遊珪藻形態変遷の高時間分解能復元

研究課題名（英文）Morphological variability through speciation : A case of a marine planktonic diatom genus Neodenticula

研究代表者
山崎　智恵子（嶋田智恵子）（Yamasaki, Chieko）

秋田大学・工学（系）研究科（研究院）・研究員

研究者番号：６０５９７１８６
交付決定額（研究期間全体）：（直接経費）　　3,300,000円、（間接経費）　　990,000円

研究成果の概要（和文）：　海生浮遊珪藻のNeodenticula属は，絶滅2種および現生1種の3種からなり，生存期間の相互関係や地理的分布の一致，形態の類似性から，単系統であると推定される．本属は約260万年前の北半球の気候変動と同時的に属内での種構成を大きく変動させた．本研究では，このときに生じた属内での殻形態の変動事件を生物計測により記述し，背景を考察した．
　形態変動は唯一の現存種が出現する直前に生じ，その種の定義を逸脱する特異なタイプが，この頃の北西太平洋を中心に多産することで認識された．この現生種の培養実験に基づく観察により，この珪藻属にとっての栄養塩等生育環境の大きな変化が生じた可能性が示唆される．

研究成果の概要（英文）：Temporal variability in valvar morphology of a marine planktonic diatom genus Neodenticula was investigated using the Earliest Quaternary sediment cores from the subarctic North Pacific Ocean. Species composition and each species' morphology of the genus changed during the Northern Hemisphere Glaciation, around 2.6 million years ago (Ma).
Drastic morphological change, specifically, a dominance of a "peculiar" type, was recorded just before the extant species appeared in 2.55 Ma based on a biometric measurement of valves. On the other hand, the culture experimental results of the species indicated that the peculiar type appeared when the higher growth rates and lower availability of the major nutrients were brought(Shimada et al., 2009). Thus, we suggest that the moprhological event of the diatom genus in the subarctic Northwestern Pacific Ocean around 2.6 Ma may have reflect a short-term collapse of the nutrient regime in the ocean.

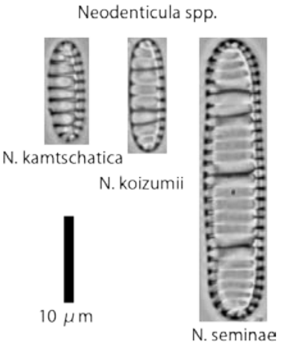
研究分野：数物系化学

科研費の分科・細目：地球惑星科学・層位古生物学

キーワード：珪藻化石　形態　第四紀　北太平洋　古気候

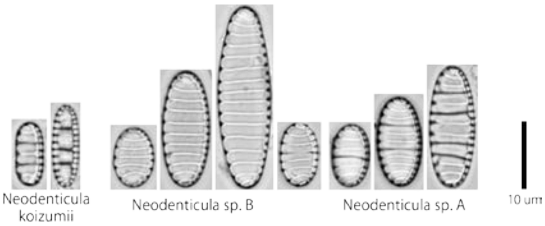
１．研究開始当初の背景

海生浮遊性の *Neodenticula* 属は，細長い楕円の「まげわっぱの弁当箱」のような外形をした羽状縦溝珪藻である．出現順に *N. kamtschatica*, *N. koizumii*, *N. seminae* の3種から構成され，(1)生存期間の相互関係や(2)全種が亜寒帯北太平洋外洋域で産出し，大西洋や南半球では，堆積物試料・海水試の双方から極めて稀にしか産出しない，という地理的分布の一致，(3)形態の類似性から，*Nitzschia rolandii* を祖とする単系統であると推定されている（Yanagisawa and Akiba, 1990）．属の構成種として最も古い *N. kamtschatica* は，初産出は未詳（7 Ma 前後？；Ma は 100 万年前）だが， 2.7-2.6 Ma に急減し，*N. koizumii* は 3.9-2.0Ma に生存期間を示す．つまり，この２種は絶滅種である．一方，*N. seminae* は約 2.4Ma に出現し現在に至る（Yanagisawa and Akiba, 1998)．以上の３種は，それぞれ広範囲かつ同時的に消長し，模範的な示準生物として北太平洋域における有用な化石層序基準面を提供するため（Yanagisawa and Akiba, 1998)，この属の産状にもとづいて地質年代を推定し得た研究は枚挙にいとまがない（図は *Neodenticula* の３種）．



なお，短期間でこの属の種構成が大きく遷移した 2.6 Ma 前後が，北半球に大陸氷床が発達し（Northern Hemisphere Glaciation; NHG)，亜寒帯太平洋が苛烈な環境変動を経て現在のような気候システムに移行し始める時期（Haug et al., 2005）と重なるのは興味深い．このとき，表層水あるいは地質試料の珪藻群集中で，*Neodenticula.* spp. の産出頻度が 80％を越えて記録される層準が観測されており（Onodera and Takahashi, 2009; Shimada et al., 2009a)，この珪藻属は，新第三紀以降，亜寒帯太平洋外洋域の微細藻生命圏における主要プランクトンとして，この海洋の低次生態系や物質循環を根幹から支えてきたと考えられる．

古生物学研究にあっては，細胞質や核の保存は殆ど期待できない試料を主に扱う以上，一次資料たる個体の形態から可能な限り多くの情報を抽出したり，それらを応用したりするのは重要である．この動機にもとづき，殻形態から進化や絶滅種の生理生態を推定する一環として，かつて我々は，海水試料あるいはセディメントトラップ試料を用いて，現生 *N. seminae* 形態の時空分布を検討した．そして，この種が亜寒帯太平洋北西縁辺と，遠洋域・ベーリング海の間で異なる形態地理を持ち，北西縁辺では圧倒的に華奢な個体が卓越するのに対し，遠洋域・ベーリング海では非常に珪化の厚い堅牢な個体が卓越することを報告した．また，北西縁辺では，利用可能な珪酸の枯渇する春季プランクトンブルームに伴って，殻の華奢な個体が相対的に増加することを明らかにした（Shimada et al., 2003; Shimada and Tanimura, 2006; Shimada et al., 2006）．一方，同属絶滅２種に関して，Akiba and Yanagisawa (1986) は，（International Commission on Stratigraphy の 2009 年版地質年代尺度による）北海道東部の白糠層（下部更新統）の *Neodenticula* 群集中に，オーバル状の特異な殻輪郭をもつ *N. koizumii* の産出を報告し，これが *N. koizumii* から *N. seminae* への進化の過渡期にある中間型であると推測していた．そして，この形態に，*Neodenticula* sp. *A* と仮称を与えた（図は *Neodenticula* sp. A と B，そして *N. koizumii* との比較）．



別途行ったカムチャッカ半島東方沖合の海底柱状試料を用いた我々の予察的検討の結果では，この *Neodenticula* sp. *A* が 2.5 Ma 前後に非常に短期間（18 万年間）に珪藻群集の 10％前後の比較的高頻度で産出するばかりでなく，大型のものでは輪郭が菱形をなすこと，さらに，短躯・オーバルでありつつも珪化が弱いうえ，ベーサルリッジという構造が極めて未発達で，*N. kamtschatica*・*N. koizumii*・*N. seminae* すべての定義に該当しないタイプ（“*Neodenticula* sp. *B*”）も出現することがわかった．さらに，これら変異的な形態の個体は，同時期の亜寒帯太平洋東部アラスカ湾では殆ど出現しないこと，また，3.7 Ma ごろに *N. kamtschatica* から *N. koizumii* が分岐する際には，こうした形態の多様化は，現段階では認められないことも併せて予想された．つまり，*N. seminae* の種としての分化・成立にわずかに先立ち，NHG を背景にした特定の海域で *Neodenticula* の形態多様性が一時的に高い状態になったことになる．

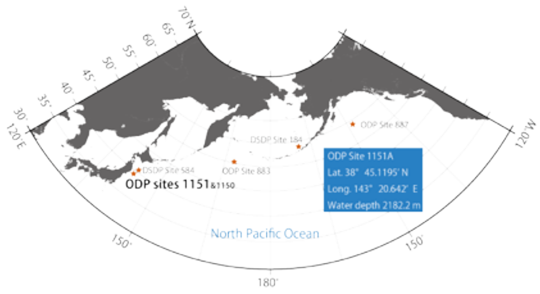
２．研究の目的

本研究では，第四系の海底柱状試料を用い，先行研究に比して時間的に高い精度で，まさに種分化の途上にある珪藻の殻形態変化を，海生浮遊属 *Neodenticula* をモデルケースとして観察し，定量的に記載する古生物的検討を行う．つまり，*N. seminae* という現生種の最古の記録に立ち会うことになる．具体的に

は，種が絶滅し，別の種が興るという，属としての揺籃期ともいえる3から2Maの時代に焦点を当て，形態にどんな変化が生じたかを，層準間の時間分解能を数千年程度に上げた生物計測により定量的に記述する．また，最終的にはこの珪藻の進化的・生態的戦略や，水圏の環境動態との関連を考察する．

３．研究の方法

主たる試料として，三陸沖で実施された深海掘削計画(Ocean Drilling Program)の掘削点1151A（以下ODP Site 1151A）の，当該年代について280層準を入手した．また，石油資源開発株式会社によって採取された，北海道東部太平洋側の地質試料（白糠層）も提供して頂いた．さらに，亜寒帯北太平洋各地で得られた海底柱状試料について，国立科学博物館の微化石リファレンスセンター(Micropaleontological Reference Center; MRC)が収蔵する永久スライド試料を借用して参考に検鏡し，結果を参照することとした（図は試料の位置）．



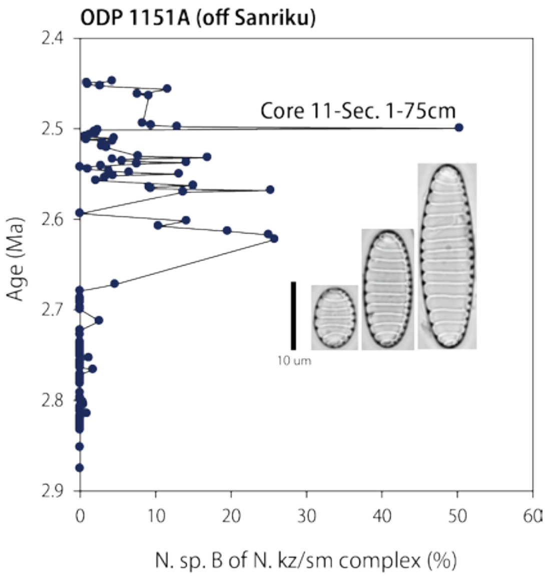
珪藻検鏡用の試料は以下の要領で処理する；層準の試料を乾燥させて秤量したものに純水を投入する．得られた懸濁液をマイクロピペットにてカバーグラス上に滴下したものをホットプレート上で乾燥させ，円形カバーグラスで光硬化剤により封入したものを検鏡用永久スライドとする．鏡下で遭遇する殻の片端あるいは半分の破片につき1カウントとし，一定カウント数に達するまで同定を行い，頻度に換算して珪藻群集や，単位乾燥重量あたり殻絶対量を得る．

また，光学顕微鏡下においてデジタルカメラで撮影した各 *Neodenticula* 個体殻面観画像より，描画ソフトウェア上でベジェ曲線を用いて殻面の輪郭をトレースし，得られた輪郭線から，画像計測ソフト上で楕円フィッティングによる長軸長および短軸長を得る．この方法によれば，殻の輪郭データを記録したうえで，さらにマイクロメータによるよりも格段に速くサイズ計測の作業を進めることが可能となる．なお，本研究では扱う個体数が大きいため，生物計測には走査型電子顕微鏡ではなく，光学顕微鏡によって撮影された写真を使用する．

また，必要に応じて，走査型電子顕微鏡（秋田大学）による観察を行う．

４．研究成果

Neodenticula sp. *B* の，*Neodenticula koizumii-seminae* コンプレックス（両種をあわせた群集）にしめる割合は，ODP Site 1151Aにおいて高い層準では50％に達した（図はODP Site 1151Aにおける *Neodenticula* sp. B の層位分布）．



また，MRCから借用したベーリング海の国際深海掘削計画(Deep Sea Drilling Project; DSDP)，掘削点184のスライドからもわずかながら見出された．このベーリング海試料のスライドの層準は，Koizumi(1973)によって2.7 Maの境界面の直上であることが報告されている．

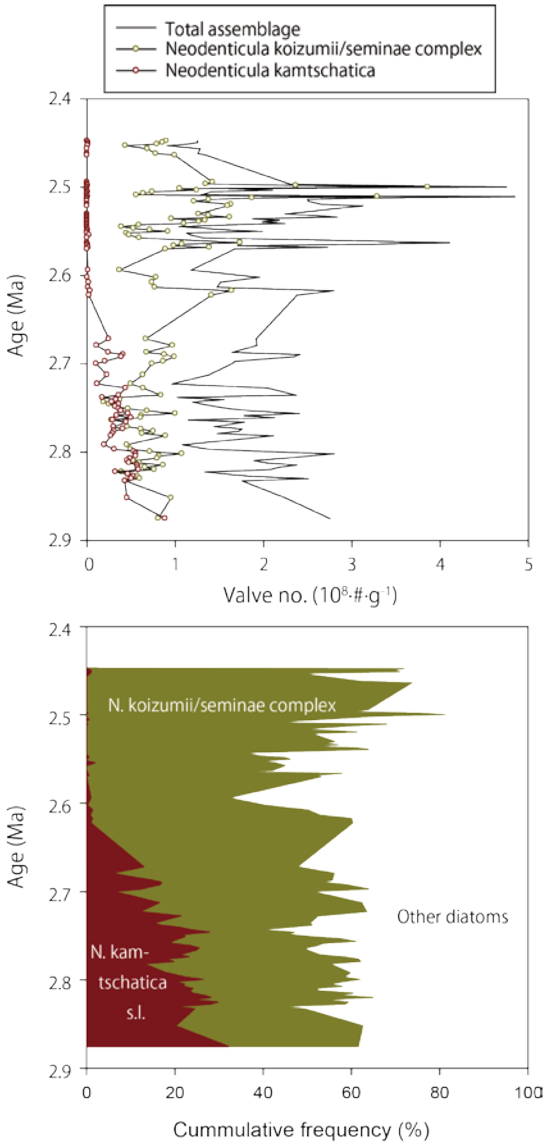
Akiba and Yanagisawa (1986) が *Neodenticula* sp. *A* を報告した北海道東部太平洋側に分布する白糠層のスライドからも，*Neodenticula* sp. *B* を確認することができた．海底柱状試料のような分解能での地質年代は不明だが，少なくとも北海道東部の陸上セクション中にもこの形態が出現する層準が存在する．したがって，*Neodenticula* sp. *B* は，個々の場所の年代モデルの分解能によるものの，概ね 2.5 Ma 前後の同層準から一時的かつ広域的に出現した可能性が高いことが示唆された．

なお，アラスカ湾の試料からは依然として確認することができていない．

ODP Site 1151Aにおいて *Neodenticula* sp. *B* が産出する層準では，この形態が非常に多産するのに伴い，堆積物単位乾燥重量あたりの珪藻殻数も高い値を記録した．

実は，現生の *N. seminae* は外的な要因によって形態を若干変動させる(Shimada et al., 2009b など)．我々は，生物海洋学と古生物学の学際的視点から，親潮域から得られた *N. seminae* を単離し，初期添加するマクロ栄養塩の量を変化させ，増殖に伴う形態変動を観察する培養実験と生物計測を初めて

行った（Shimada et al., 2009b）．その結果予期せずして，ベーサルリッジが未発達な *N.* sp. *B* 類似の弱珪化個体が，圧倒的多数出現した．そして，この弱珪化の発現は，環境要因，つまり栄養塩制限や増殖速度の高さが律速している可能性が疑われた．すなわち，この培養実験では，低い栄養塩環境において *N. seminae* が高い速度で増殖したときに特に *Neodenticula* sp. *B* に類似した形態の出現が起きやすくなった．第四紀の最も初期（第四紀は 2.588 Ma 以降；International Commission of Stratigraphy の 2013 年 1 月版地質年代尺度による），すなわち，2.5 Ma ごろの北西太平洋において，何らかの原因で，従来の栄養塩レジームが崩壊し，この珪藻属の大増殖と，それに伴う栄養塩律速がかかった可能性は挙げられるだろう（図は ODP Site 1151A における珪藻殻絶対数と *Neodenticula* spp. の頻度分布）．



また，Yanagisawa and Akiba (1990)は，*Neodenticula* sp. *A* が *N. koizumii* と *N. seminae* の形態的特徴を併せ持つことを観察し，*Neodenticula.* sp. A は *N. koizumii* から *N. seminae* への進化の過程で生じた形態であると示唆している．我々が今回，ODP Site 1151A で時間分解能を上げて調べたところ，*Neodenticula* sp. *B* が生じたのは 2.5 Ma 前後一時的だった．ノーマルな *N. koizumii* 自体が絶滅するのは 2 Ma と考えられているため（Yanagisawa and Akiba, 1998），本研究は，*Nendenticula* sp. *B* は，*N. koizumii* の，短期間における環境変動の産物と解釈するのが合理的と考える．

なお，主要な試料たる ODP 1151A 試料については，珪藻化石の生物計測と同層準において，氷期間氷期変動と珪藻形態変動との関連を考察するために，有孔虫化石殻の酸素同位体比測定を実施する予定だった．しかし，2011 年 3 月の東日本大震災への対応や，同年 10 月の秋田大学工学資源学部附属鉱業博物館の展示リニューアル準備作業が予想以上に時間を要したことなどから，同位体測定部分の進捗状況がおもわしくなく，本研究は珪藻の生物計測のみを中心に構成した．しかし，この試料・層準において酸素同位体比層序を構築することの意義は非常に大きいため，今後も鋭意，分析を続ける予定である．なお，珪藻殻の生物計測の結果については，現在投稿論文を執筆中である．

引用文献

Akiba, F., Yanagisawa, Y., 1986. Taxonomy, morphology and phylogeny of the Neogene diatom zonal marker species in the middle-to-late latitudes of the North Pacific. DSDP Init. Rept., 87, 483-554.

Haug, G.H., Ganopolski, A., Sigman, D.M., Rosell-Mele, A., Swann, G.E.A., Tiedemann, R., Jaccard, S.L., Bollumann, J., Maslin, M.A., Leng, M.J., Eglinton, G., 2005. North Pacific seasonality and the glaciation of North America 2.7 million years ago. Nature, 433, 821-825.

Koizumi, I., 1973. The Late Cenozoic diatoms of sites 183-193, Leg 19 Deep sea Drilling Project. DSDP Init. Rept., 19, 805-855.

Onodera, J., Takahashi, K., 2009. Long-term diatom fluxes in response to oceanographic conditions at Stations AB and SA in the central subarctic Pacific and the Bering Sea, 1990-1998. Deep-Sea Res. I, 56, 189-211.

Shimada, C., Burckle L.H., Tanimura, Y., 2003. Morphological variability of *Neodenticula seminae*, a marine planktonic diatom in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. Diatom Res., 18, 307-322.

Shimada, C., Tanimura, Y., 2006. Spatial variability in valve morphology of *Neodenticula seminae*, an oceanic diatom

in the subarctic North Pacific and the Bering Sea. Paleontol. Res., 10, 79-89.
Shimada, C., Tanaka, Y. and Tanimura, Y., 2006. Seasonal variation in skeletal silicification of *Neodenticula seminae*, a marine planktonic diatom: sediment trap experiments in the NW Pacific Ocean (1997-2001). Marine Micropaleontol., 60, 130-144.
Shimada, C., Sato, T., Yamasaki, M., Hasegawa, S., Tanaka, Y., 2009a. Drastic change in the late Pliocene subarctic Pacific diatom community associated with the onset of the Northern Hemisphere Glaciation. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., 279, 207-215.
Shimada, C., Nakamachi, M., Tanaka, Y., Yamasaki, M., Kuwata, A., 2009b. Effects of nutrients on diatom skeletal silicification: Evidence from Neodenticula seminiae culture experiments and morphometric analysis. Micropaleontol., 73, 164-177.
Yanagisawa, Y., Akiba, F., 1990. Taxonomy and phylogeny of the three marine diatom genera, *Crucidenticula*, *Denticulopsis* and *Neodenticula*. Bull. Geol. Surv. Japan, 41, 197-301.
Yanagisawa, Y., Akiba, F., 1998. Refined Neogene diatom biostratigraphy for the northwest Pacific around Japan, with an introduction of code numbers for selected diatom biohorizons. Jour. Geol. Soc. Japan, 104, 395-414.

５．主な発表論文等
（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔学会発表〕（計１件）
①嶋田 智恵子・田中裕一郎, 2013. 外洋性浮遊珪藻 *Neodenticula* の形態多様性と Northern Hemisphere Glaciation. 日本古生物学会年会, 2013年6月28-30日　熊本大学.

６．研究組織
(1)研究代表者
嶋田（山﨑）　智恵子（SHIMADA, Chieko）
秋田大学大学院工学資源学研究科研究員
研究者番号：６０５９７１８６

(2)研究分担者
－　　　（－）
研究者番号：　－

(3)連携研究者
谷村　好洋（TANIMURA, Yoshihiro）
国立科学博物館地学研究部研究Ｇ長（退官）
研究者番号：８０１４１９８５

田中　裕一郎（TANAKA, Yuichiro）
産業技術総合研究所地質情報研究部門主幹
研究者番号：５０３５７４５６

齋藤　めぐみ（SAITO, Megumi）
国立科学博物館地学研究部研究員
研究者番号：４０４５５４２３

山﨑　誠（YAMASAKI, Makoto）
秋田大学大学院工学資源学研究科准教授
研究者番号：４０３４４６５０

渡邊　剛（WATANABE, Tsuyoshi）
北海道大学理学部講師
研究者番号：８０３９６２８３