

科学研究費補助金研究成果報告書

平成 21 年 6 月 30 日現在

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2006 ～ 2008

課題番号：18540467

研究課題名（和文） 海洋有殻動物プランクトンの鉛直分布と適応放散

研究課題名（英文） The reconstruction of spatial distributions and adaptive radiations in modern and past shelled marine plankton

研究代表者

木元 克典（KIMOTO KATSUNORI）

独立行政法人海洋研究開発機構・地球環境観測研究センター・技術研究主任

研究者番号：40359162

研究成果の概要：

北西太平洋に生息する有殻動物プランクトン、とくに浮遊性有孔虫と放散虫について群集の鉛直分布、微量元素分析、一部の種について遺伝子解析を行った。対馬海峡から得られた浮遊性有孔虫について、これまで知られていなかった第四の系統を発見し、その空間分布と安定同位体比を初めて明らかにすることに成功した。また各種の浮遊性有孔虫の Mg/Ca を測定し、北西太平洋における水温換算式を初めて提示した。

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合 計
2006 年度	2,200,000	0	2,200,000
2007 年度	700,000	210,000	910,000
2008 年度	700,000	210,000	910,000
総 計	3,600,000	420,000	4,020,000

研究分野：数物系科学

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：浮遊性有孔虫、放散虫、遺伝的多様性、北太平洋、鉛直分布、適応放散

1. 研究開始当初の背景

海洋プランクトンは、海洋の一次生産や他生物の餌となるなど、食物連鎖の底辺として海洋生物圏を支える重要な役割を担っている。海洋プランクトンは、有光層に生息し光合成を行うことにより一次生産を担う植物プランクトン（独立栄養生物）と、海洋のあらゆる水深に生息し有機物を摂取する動物プランクトン（従属栄養生物）に大別でき、そのほとんどは原生生物である。これらの海洋生物圏における重要性にも関わらず、動物プランクトンの生態、ライフサイクル等の生物学的な知見は現生の特定の種群に限られ、地質時代を通してどのような分散・適応パターンをもち、また進化してきたのかについては謎が

多い。これは、海洋プランクトンのほとんどが死後、海水中および海底面で分解・再生産され、唯一の証拠となりうる形態の情報が失われてしまうためである。したがって、これまで海洋環境と海洋プランクトンの適応放散、進化についての定量的な研究はほとんど行われてきていなかった。

唯一これに対し回答を与えられるのは有殻動物プランクトンである。有殻動物プランクトンとは、炭酸塩あるいは珪質の骨格を持つ浮遊生活を行う原生生物で、有孔虫、放散虫、珪藻、円石藻などがこれに含まれる。これらは約 2 億年前の中生代中頃から地球上に存在し、現在まで生き続けている。これらの骨格は頑丈で化学的にも安定なため、堆積

物中に長く保存され化石となる。化石は形態情報を残しており、この解析によって進化の歴史を明らかにすることができる。これに現在の生体情報、地球化学的手法、分子系統学的情報を加味することによって、より定量的な海洋生物の進化と適応放散の歴史、そして地球システムとの化学的共進化を明らかにすることができるはずである。

2. 研究の目的

本研究では、上記の点に着目し、複数種の海洋プランクトンを、水平方向だけでなく鉛直方向にも網羅的かつ系統的にサンプリングし、各々の種の生態・分布・多様性について、形態分類学、遺伝学、地球化学的手法による総合的解明を目的とする。特に有殻動物プランクトンは、その優れた化石記録を用いることにより、過去の海洋環境変遷と種の進化の関係を、生物学・地球科学の両側面から検証することが期待できる。本研究では、北西太平洋（東北日本-伊豆半島沖）および、東シナ海と日本海をつなぐ対馬海峡の2地点にターゲットをしばってサンプリングを行った。前者は外洋であり、かつ定常的に存在する海流によって移動する生物群集の会合が行われている海域である。後者は沿岸域でかつ水深も浅く、東シナ海の沿岸水と黒潮の混合水塊が日本海に流入し、日本海の生物相に大きく影響を及ぼす海域である。これらの海域の比較は生物相の変化と適応放散を解釈する上で適している。

3. 研究の方法

2006年5月に学術研究船淡青丸航海を用いて、親潮域から小笠原沖にかけて7測点においてプランクトン採取及びCTDによる海洋観測を行なった。本航海では亜寒帯域から亜熱帯、黒潮域にかけて鉛直多層式開閉ネット

(Vertical Multiple Plankton Sampler; VMPS)を用い、各種有殻動物プランクトンサンプルを正確な水深で採集することに成功した。また同年11月に、対馬海峡の3地点より閉鎖式ノルパックネットを用いて採取を行った。

本研究では、従来の形態分類学的手法に加えて遺伝子解析による種分類を行い、それらを相互比較することで、各プランクトン種の系統分類や進化過程を推定した。また殻の化学分析などを組み合わせた生態の解明など、多角的な研究を行った。試料は遺伝子解析試料については船上でただちに処理を行い、-80℃のディープフリーザーにて保管し、下船後に分析に供した。地球化学分析および形態解析用試料については船上で固定した後、5℃の冷蔵庫にて保管、下船後に各タクサごとの分割を行った。有孔虫骨格の化学分析（安定同位体比、微量元素分析）は海洋研究

開発機構むつ研究所の同位体比質量分析計および高精度 ICP-MS を用いて測定を行った。

4. 研究成果

(1) 北西太平洋の表層プランクトン（浮遊性有孔虫）の結果

北西太平洋海域より得られたプランクトン試料のうち、浮遊性有孔虫について骨格の化学組成と海水、および生息水深を比較する地球化学的研究を優先して行った。浮遊性有孔虫の各種ごとの酸素安定同位体比と、水温指標とされている炭酸塩骨格中の微量元素（マグネシウム/カルシウム比、Mg/Ca）とを測定し、その対応関係について考察した。

図1は、本研究で得られた現生浮遊性有孔虫の Mg/Ca の結果である。この結果では浮遊性有孔虫の生息水深の分布とともに Mg/Ca の値も減少しているのが見られ、明らかに水温（生息水深）に対応した分布を示していることが明らかとなった。

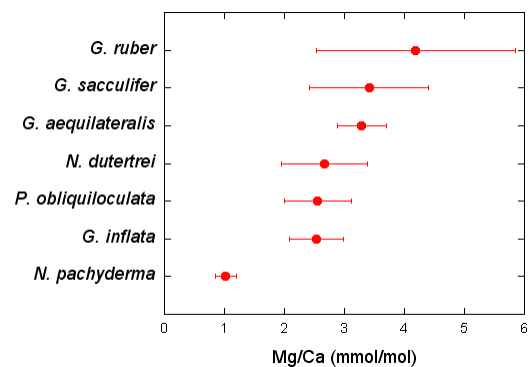


図1 本研究で産出した各種浮遊性有孔虫の Mg/Ca の分布。種名は生息水深ごとに並べてある (*G. ruber* (表層 0m) - *N. pachyderma* (亜表層 150m) の順)

これを水温とプロットしたのが図2である。浮遊性有孔虫はライフサイクルにおいて生息水深を変えていることが知られる。このため平均的生息水深を求めるべく、各種の浮遊性有孔虫の酸素同位体比より炭酸塩生成水温を算出した。この結果、炭酸塩生成水温と Mg/Ca は指数関数的関係がみられ、北西太平洋海域の Mg/Ca と水温の関係式は以下のような結果を得た。

$$\text{Mg/Ca} = 1.08 \exp(0.045 \times T)$$

Mg/Ca は浮遊性有孔虫骨格の Mg/Ca 比、T は石灰化水温である。この式は大西洋中緯度のセディメントトラップを用いた回帰式 (Anand et al., 2003) と近似しており、浮遊性有孔虫の Mg/Ca 水温換算式は両海盆でほとんど差がないことを示している。

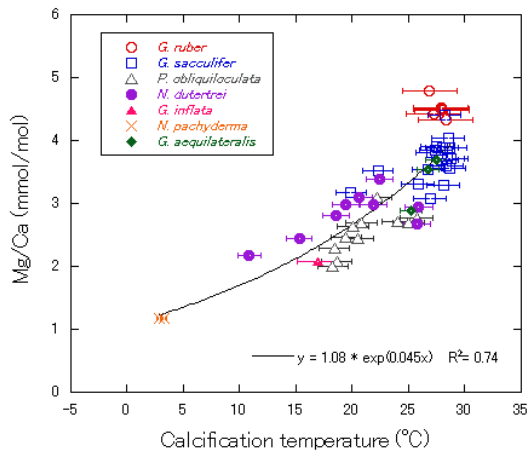


図2. 表層海水中に生息する各種の浮遊性有孔虫のMg/Caと生息水温との関係。炭酸塩生成水温の換算式は Kim and O'Neil(1997)を用いた。

またプランクトン採取と同時に、同深度の水深 200m 以浅で、海水の安定酸素同位体比の測定を行い塩分との関係を求めた結果、海水の酸素同位体比は-0.8‰~0.4‰(VSMOW)の値を示し、観測された塩分値とよい相関を示し、以下の関係式を得た ($\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}}$ は海水の酸素同位体比、VSMOW、S は塩分)。

親潮域 (三陸沖 - 房総沖) $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}} = 0.521 \times S - 17.96$

黒潮域 (伊豆沖) $\delta^{18}\text{O}_{\text{sw}} = 0.352 \times S - 11.93$

海水の酸素同位体比は、水温と塩分の関数であるため、塩分はその海域での蒸発と降水のバランスによって支配されており、水温情報を差し引けば酸素同位体比より塩分を復元することが原理的に可能である。浮遊性有孔虫骨格の Mg/Ca より水温情報を得、また酸素同位体比より海水の酸素同位体比を求めることによって、過去の水塊の塩分を復元することが可能となる。今後は上記の Mg/Ca の水温換算式と酸素同位体比、塩分の関係式を用いて、北西太平洋の堆積物コアを用いた過去の表層水温復元に応用してゆく予定である。

(2) 対馬海峡観測の結果

① 浮遊性有孔虫

対馬海峡にて各層プランクトンネット観測を実施した。本海域では、おもに浮遊性有孔虫と放散虫群集、そして一部の浮遊性有孔虫について遺伝子解析を行い、系統関係について考察を行った。浮遊性有孔虫の群集組成は、140mより浅い海域でほぼ東シナ海においてみられる群集(Xu et al, 2005)とほぼ等しい組

成を示した。この群集構成は、Domitsu and Oda (2005)と比較すると、山口県沖の表層堆積物中にみられる群集のそれにほぼ一致する。これは東シナ海から流入する水塊がこの海域までは連続的に存在していることを意味している。本研究海域で特異的な分布を示したのは、100 μm 以下のサイズの浮遊性有孔虫 *Gallitellia vivans*である。この種は現生種で唯一、3列状旋回をする種であり、現生における生態や分布がほとんど解明されておらず、この種の日本近海における多産出は、公式にはこれが初めてとなる。*G. vivans*は0-20mの水深でもっとも少なく、水深が深くなるにつれ産出頻度が多くなった。対馬海峡の鉛直方向の水塊は、0-50mが大陸に起源をもつ低塩分かつ水温の高い海水であり、50-140mは黒潮の海水からなっている。このことから、*G. vivans*は黒潮水に多く産出する種であると推測できる。この種について超微量酸素同位体比測定を行ったところ、深い水深から採取されたものほど重く、黒潮の酸素同位体比値に近い値を示すこともこれを支持している (Kimoto et al., 2009、図3)。

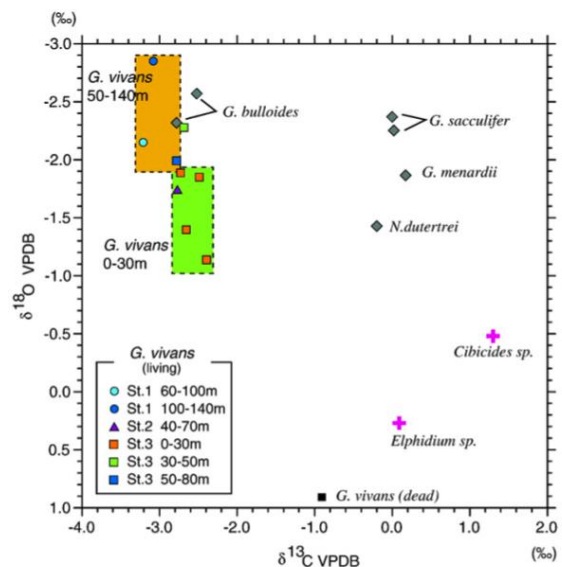


図3. *G. vivans* の酸素炭素同位体比のプロット。色のハッチをかけた部分が *G. vivans* の酸素同位体比。他の浮遊性有孔虫はグレー、底生有孔虫は赤い印で示した。*G. vivans* の酸素同位体比は浮遊性有孔虫の酸素同位体比のとりうる値とほぼ同じ範囲に入ることから、浮遊性生活を営んでいることがわかる。また、水深 50-140m の水深に生息していた *G. vivans* のほうが表層 (0-30m) で採取されたものより重い値を示す。

本種について16S rDNA解析を行い、現生の有孔虫の系統関係を調べたところ、これまで報告のない新しい浮遊性有孔虫の系統であることが明らかとなった(Ujiié et al., 2008)。

すなわち、*G. vivans*は現生の底生有孔虫 *Stainforthia* 属に近縁であることを意味していた。さらにこの種の分子時計を用いた分岐年代を推定したところ、少なくとも18Ma (前期中新世)に*Stainforthia*属から分岐していることが判明した。*G. vivans*の化石記録の結果では、最初の出現は後期鮮新世となっており (Kroon and Nederbragt, 1990)、この推定分岐年代は明らかにそれより古い。しかしながら前期中新世から鮮新世までの時間差は、本種が底生生活を行っていた時代から、浮遊性に適した形態ないしは生活様式を獲得するまでにかかった時間を意味している可能性がある。すなわち*G. vivans*は新たな環境に進出し適応するまでに10Ma以上の時間を要している可能性が指摘できる。これらの結果は、浮遊性有孔虫の進化と適応放散についてこれまでにない解釈を与え、極めて重要な成果であるといえる。

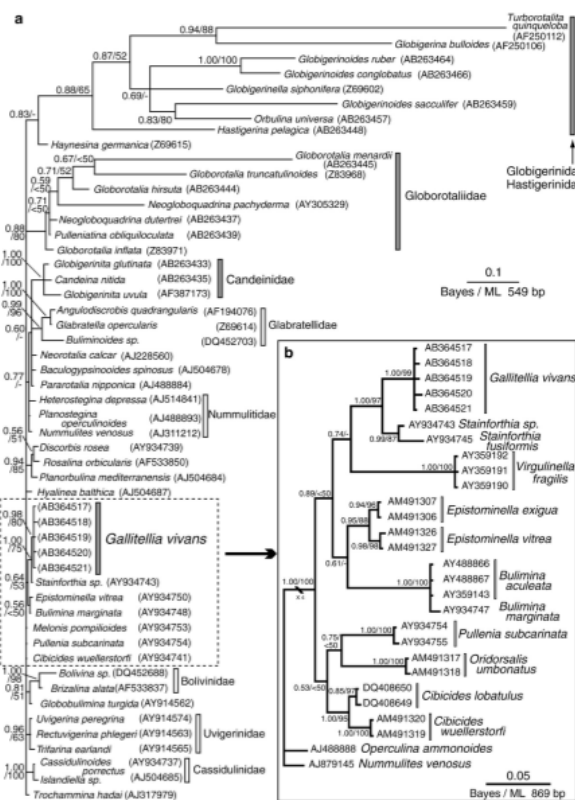


図 4. *G. vivans* の分子系統。既知の浮遊性有孔虫の系統とは異なることがわかる。

②放散虫群集

海洋性プランクトンである放散虫 (Polycystine radiolarians) の場合、現在までに日本海で認められている 156 種の中で典型的な寒冷種と認定出来るものは僅かで、多くが東シナ海から移入してくる温暖種であると考えられる。しかし、東シナ海に生息する全ての種が日本海に移入する訳ではなく、両海域における南北の温度勾配、そして対馬

海峡の水深 (130m) も重要な制限因子のひとつと考えられる。放散虫群集のうち、*Tetrapyle octacantha* と *Spongosphaera streptacantha* は、主に水深 0-100m に生息し、とくに前者は 0-20m, 後者は 20-50m で優占種となった。これらの種は日本海でも多産し、対馬海流の表層水に依存した分布を示していた。*Euchitonina furcata* は、50-150m に主に生息する亜表層種であるが、日本海での産出は非常に少ない。これは日本海の低温な亜表層水では適応出来ず、仮に僅かに日本海に入り込んでもすぐに死滅してしまう (無効拡散) が原因である可能性がある。さらに *Eucecryphalus gegenbauri* は、50-100m 付近で僅かに産出した。しかし日本海からの報告例はないことから、対馬海峡の浅い敷居水深によってこの種の日本海への移入が妨げられているものと考えられる。*Cycladophora davisiana* は、対馬海峡の水深 100-140m で多産した。この種の産出は、日本海で 500m 以深の生息水深であることが知られていることから、日本海固有水が対馬海峡を通じ東シナ海に流出している可能性を示唆する。これは対馬海峡の底層付近に日本海深層を起源とした水塊 (対馬海峡中層水) が存在するとする海洋物理データと矛盾しない。

このような傾向から、東シナ海から日本海に移入するのは 150m 以浅に生息する種が主であり、それ以深に生息する放散虫の多くは海峡深度や日本海中層の低水温の影響で分布が地理的に隔離されていることが確認された。とくに対馬海峡は氷期-間氷期における海洋環境変動によって頻繁に海水準が変動しているため、これがプランクトンの分散、生物地理区を支配している可能性があることが指摘できる (Itaki et al., submitted)。今後は、現生放散虫のさらに広域かつ詳細な群集マッピングを行い、東シナ海と日本海の生物分布を明らかにし、その意味について明らかにしてゆく予定である。

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)

[雑誌論文] (計 7 件)

- ① Kimoto, K., Ishimura, T., Tsunogai, U., Itaki, T., Ujiie, Y. The living triserial planktic foraminifer *Gallitellia vivans* (Cushman): Distribution, stable isotopes, and paleoecological implications. *Marine Micropaleontology*, 2009. 71, 71-79. 査読有
- ② Y. Ujiie, K. Kimoto, and J. Pawlowski, Molecular evidence for an independent origin of modern triserial planktonic foraminifera from benthic ancestors,

Marine Micropaleontology, 69, 334-340, 2008. 査読有

③ Uchida, M., Ohkushi, K., Kimoto, K., Inagaki, F., Ishimura, T., Tsunogai, U., TuZino, T., and Shibata, Y. Radiocarbon-based carbon source quantification of anomalous isotopic foraminifera in last glacial sediments in the western North Pacific. *G-cuvud*, 9., Q04N14, doi:10.1029/2006GC001558, 2008. 査読有

④ Graves, M., et al. (included Kimoto, K.) Interlaboratory comparison study of calibration standards for foraminiferal Mg/Ca thermometry. *Geochem. Geophys. Geosys.*, 9, 2008. Q08010, doi:10.1029/2008GC001974. 査読有

⑤ Sato, K., Oda, M., Chiyonobu, S., Kimoto, K., Domitsu, H., and Ingle, J. Establishment of the western Pacific warm pool during the Pliocene: evidence from planktic foraminifera, oxygen isotopes and Mg/Ca ratios. *Paleogeog., Paleoclimatol. Paleoecol.*, 265, 140-147, 2008. 査読有

⑥ 木元克典、阿波根直一、大串健一、内田昌男、底生有孔虫骨格の微量元素による最終氷期以降の北西太平洋の変遷ー下北半島沖 MR01-K03 PC4 コアの例ー 月刊海洋、345, 182-188, 2008. 査読無

⑦ A. Kitamura and K. Kimoto, Eccentricity cycles shown by early Pleistocene planktonic foraminifers of the Omma Formation, Sea of Japan, *Global and Planetary Changes*, 55, 273-283, 2007. 査読有

〔学会発表〕(計 11 件)

① 木元克典、MR06-04 航海で得られたオホーツク海のピストンコア試料の安定酸素同位体比層序と試料前処理法の確立、BE シンポジウム (JAMSTEC)、2009/3/12、立教大学

② 板木拓也、木元克典 対馬海峡を越える放散虫: その生息深度と生物地理学的意義、2009/1/9、日本古生物学会、琉球大学

③ 木元克典、浮遊性有孔虫骨格の Mg/Ca 比を用いた北西太平洋の高精度古環境復元に向けて、日本古生物学会、2008/7/4、東北大学

④ 木元克典、深層水復元のための底生有孔虫による Mg/Ca キャリブレーション、地球惑星科学連合大会 2008、2008/5/25、幕張メッセ

⑤ 木元克典、北西太平洋の貞操水温の推定に向けた底生有孔虫の Mg/Ca キャリブレーション: *Uvigerina akitaensis* Asano の例、MRC 微化石研究集会、2008/3/4、北海道大

学

⑥ 木元克典、過去 2 万年間における底生有孔虫 Mg/Ca による北西太平洋の中層水温度復元、BE シンポジウム(JAMSTEC)、2008/2/13、横浜市立大学

⑦ K. Kimoto, Development of the western Pacific warm pool during the Pliocene based on planktonic foraminiferal faunal Mg/Ca and oxygen isotope records. 9th International Conference on Paleoceanography, 2007/9/6, Shanghai, China

⑧ K. Kimoto, Comparison of Mg/Ca calibration equations in planktonic foraminifera between the Pacific and Atlantic Oceans, 9th International Conference on Paleoceanography, 2007/9/6, Shanghai, China

⑨ K. Kimoto, Living triserial planktic foraminifera *Gallitellia vivans* (Cushman): Ecology, stable isotopes, and phylogeny, 9th International Conference on Paleoceanography, 2007/9/6, Shanghai, China

⑩ 木元克典、飼育された浮遊性有孔虫オーブリナ・ユニバーサの Mg/Ca : LA-ICPMS の結果、シンポジウム「バイオミネラライゼーションと石灰化」、2007/6/21、東京大学海洋研究所

⑪ 木元克典、浮遊性有孔虫のかたち、形の科学会、2007/6/15、東京理科大学

6. 研究組織

(1) 研究代表者

木元 克典 (KIMOTO KATSUNORI)

独立行政法人海洋研究開発機構・地球環境観測研究センター・技術研究主任

研究者番号 : 40359162

(2) 研究分担者

岡崎 裕典 (OKAZAKI YUSUKE) (2006~2007 年度)

独立行政法人海洋研究開発機構・地球環境観測研究センター・研究員

研究者番号 : 80426288

(3) 連携研究者

岡崎 裕典 (OKAZAKI YUSUKE) (2008 年度)

独立行政法人海洋研究開発機構・地球環境観測研究センター・研究員

研究者番号 : 80426288

(4) 研究協力者

氏家 由利香 (UJIE YURIKA)

Evolution du Plancton et Paleoceans,

Station Biologique, Roscoff,
France. Postdoctoral Fellow.

香月 興太 (KATSUKI KOTA)
Division of Earth Environmental System
Pusan National University. Postdoctoral
Fellow.

COLOMBAN DE VARGAS
Evolution du Plancton et Paleoceans,
Station Biologique, Roscoff, France.

THIBAUT DE GARIDEL-THORON
CEREGE, CNRS. Researcher.

Ian Probert
Université de Caen, France .Researcher