

珪藻と放散虫(レディオラリア)

高橋 孝 三¹⁾

1. はじめに

生育環境を記録する生物の中でも、珪質プランクトンはその種の多様度の高さと生産量の大きなことから、水圏特に海洋における生態系の中で重要な役割を果たしている。植物性珪質プランクトンの珪藻は水圏における主要な基礎生産者であり、食物連鎖の底辺の一部をなし海洋生物生産力全体にも大きな影響を及ぼす。基礎生産者は、大気から海洋表層へと吸収された炭酸ガスを用いて光合成を行い有機物を生成する。そして生成された有機物は、やがて沈降粒子として海洋深層へと鉛直輸送される。このような一連の大気から深海に至るまでの炭素循環の一部の基礎生産者によるプロセスをバイオロジカルポンプと呼ぶが、珪藻はその効果的な担い手でもある。一方、動物性珪質プランクトンのレディオラリアは、海洋の表層ばかりでなく、中層および深層にも広く分布し、海洋全体の生態系の中でも欠かせない存在となっている。沈降物質の鉛直輸送の観点では、レディオラリアは時には珪藻を凌ぐ数値を示すこともある。「環境を記録する」という意味において、多様性の極めて高いレディオラリアは、その種の多さゆえに群集全体としては絶大なる情報量を抱えている。しかしながら、多様性の高さゆえに、個々の種においてはその地理分布、鉛直分布、季節分布、食性、生殖、沈降、そして生態系の中での占める位置等未だ解明されていない部分も多く、今後の研究においてその全貌の解明が期待されている。

2. 珪藻の特徴

珪藻は分類学上Bacillariophyceae珪藻綱に属

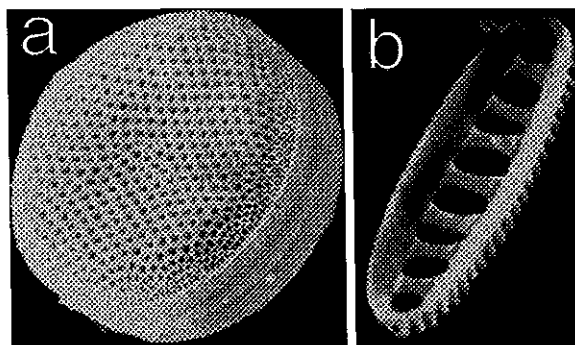


写真1 珪藻の走査型電子顕微鏡写真: (a) 円心目に属する *Tallassiosira* sp.および(b) 羽状目に属する *Neodenticula seminae*.スケールバーの長さは共に10 μ m.

し、独立栄養性で光合成により原形質を作り増殖する。珪藻綱は、Centrales円心目とPenalles羽状目に分類される(写真1)。珪藻は直径数 μ m~1mm程度の珪酸塩($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$; オパール)の殻を持ち多様な環境に生育する。珪藻の生育環境は、外洋から汽水、淡水はもとより土壌にまで広がっており、海域では浮遊性、底性、付着性が見られる。光合成を行うため、珪藻の生育水深は浅海に限られる。海域における主要な基礎生産者である浮遊性珪藻は、地球環境要因にその群集の組成や生産力を支配される。従って、沈降粒子や堆積物中の環境指標となる珪藻群集を観察することにより現在・過去の環境を復元することが出来る。底性/付着性珪藻の例としては、海水下面および海水間隙水中にて比較的低レベルの光量を利用して増殖を行うアイスアルジー(ice algae)が知られている。

他の多くの海洋微化石群集と同様、珪藻の出現は、中生代ジュラ紀である。化石種も含めおよそ2万数千種の珪藻が知られている(高野, 1997)。

1) 九州大学大学院理学研究院・地球惑星科学部門:
〒812-8581 福岡市東区箱崎6-10-1

キーワード: 珪藻, レディオラリア, 珪質プランクトン, 微化石

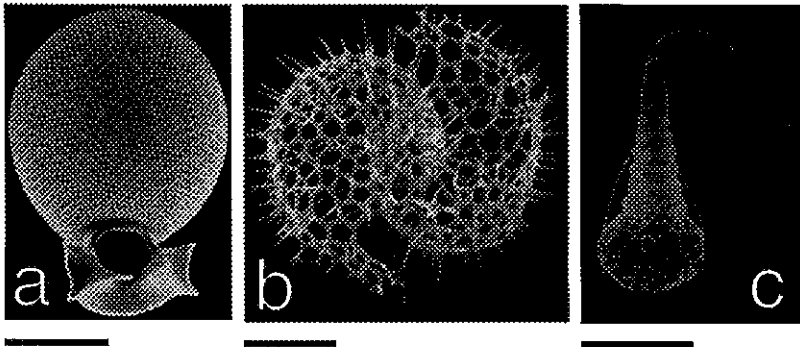


写真2 レディオラリアの走査型電子顕微鏡写真: (a) フェオダリア綱に属する *Protocystis murrayi*, (b) スプメラリア目に属する *Larcospira quadrangula*, (c) ナセラリア目に属する *Cyrtopera languncula*. a-cのスケールバーの長さは100 μ m.

3. レディオラリアの特徴

レディオラリア上綱 (Radiolaria) は、珪酸塩 ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$; オパール) の殻を持つ単細胞生物で、 CaCO_3 の殻を持つ浮遊性有孔虫および SrSO_4 の殻を持つアカンサリアと共に海洋における三大有殻原生動物プランクトン群を構成している。分類学上レディオラリア上綱は、ポリシスティナ綱 (Class Polycystinea), フェオダリア綱 (Class Phaeodarea) の二グループに大きく大別され (Anderson et al., 2002; Takahashi and Anderson, 2002), それぞれポリシスティン・レディオラリアおよびフェオダリアン・レディオラリアとも呼ばれる。ポリシスティナ綱は、さらに Spumellaria スプメラリア目と Nassellaria ナセラリア目に分類される (写真2)。現世のレディオラリアの分類に関しては、Nigrini and Moore (1979) や Takahashi (1991) などが詳しい。ポリシスティン・レディオラリアの骨格の一部は海洋堆積物中に保存されるが、フェオダリアン・レディオラリアの骨格はその成分と形状の理由のため溶解過程を経て消失し易く化石にはなり難い。従って殆ど多くの場合、レディオラリア化石とはポリシスティン・レディオラリア化石のことを指す。

ポリシスティナ綱に属するレディオラリアは、多くのものが骨格を有し、極く限られた種が骨格無し of 細胞体を持つのみである。その骨格は、珪酸塩の固体で出来ており、多孔質なフェオダリアン・レディオラリアの骨格とは根本的に異なる。ポリシスティン・レディオラリアの細胞および骨格の大きさは、通常30 μ m から数百 μ m 程度である。特殊な例として、群体を成すポリシスティン・レディオラリアの場合、

群体全体として1mを越える長さを持つものもあるが、この場合の一群体内の細胞数は、例えば数万を越える。ポリシスティン・レディオラリアの生態の詳細は、生活史等不明な分野も多い。彼らの寿命は通常数週間から数か月程度であると考えられている (Takahashi, 1983)。また最近の太平洋赤道域における研究において、海洋表層中のレディオラリアの滞留時間は約1週間程度との報告がなされている (Welling and Pisias, 1998)。彼らの食性は多様であり、バクテリア等の微生物や、デトリタス等の有機物を食べる種もいれば、植物性プランクトン、そして時には動物性プランクトン等を捕食するような攝餌態もある (Anderson, 1983)。ポリシスティン・レディオラリアは、主として外洋域や半外洋域に幅広く生息するが、一般に沿岸域の浅い海域には生息しない。主として海洋表層近くで生産されたポリシスティン・レディオラリアの多くは、死後に海洋の深海まで沈降する。この沈降過程では彼らの骨格はあまり溶解の影響を受けないことが最近のセディメント・トラップを用いた研究から分かっている (例えば Takahashi, 1997)。海底に到達したポリシスティン・レディオラリアの骨格は、表層堆積物中で溶解等の著しい続生作用を受ける。通常の堆積状態では、海洋表層域で生産されるわずか数%程度が海洋堆積物中に化石として保存される。この初期続生作用を切りぬけたポリシスティン・レディオラリア化石の多くは、その後も保存されて堆積物中に残る。

レディオラリアは、古く古生代カンブリア紀に出現したと考えられており多様性が著しく大きく、現在までに化石種も含めるなら数万種の記載がなされている。現在の世界の海洋にはおおよそ総計

800種類のレディオラリア種が生息しており、多様な研究の対象となっている(高橋・Anderson, 1997)。

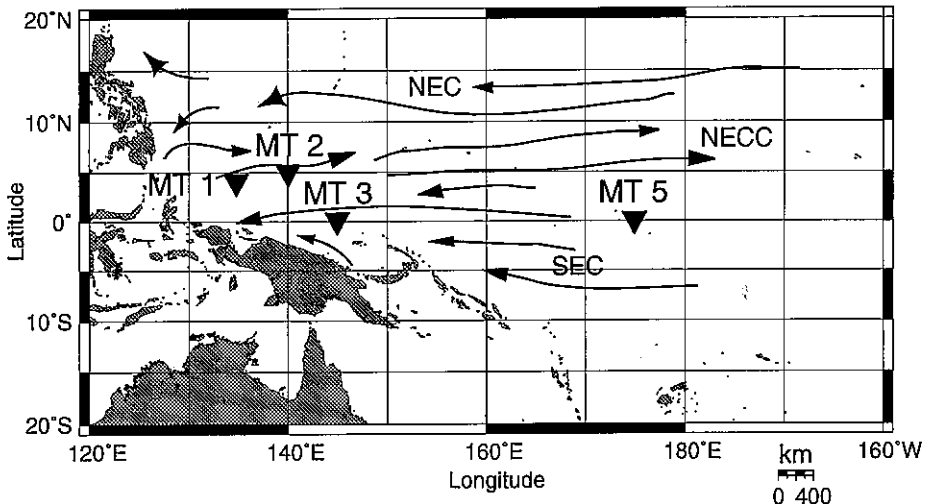
4. 環境指標として珪質プランクトン/微化石を用いる場合の利点, 注意点

珪藻, レディオラリア等の珪質プランクトンが環境指標として重要な利点の一つには, 彼等の形質殻骨格が溶解を逃れてプランクトンや堆積物中の微化石として保存されるところにある。例えば同じように殻を持つ動物性プランクトンでもアカンサリアは, 骨格が SrSO_4 で出来ているためその骨格は死後短時間で溶解してしまい堆積物中には保存されない。また, 炭酸カルシウムの殻を持ったプランクトン遺骸は, 海水の炭酸カルシウム飽和濃度が深度と共に低くなるため深海底では溶解し易く保存されにくい欠点がある。これらと比較して深海底では珪質プランクトンは, 保存の点で有利な場合が多い。また高緯度の寒冷海域では炭酸カルシウム系のプランクトンは出現が少なくまた保存状態も悪く, 珪質プランクトンのみが保存されているような試料も多い。

しかしながら, 珪質プランクトンとても万能ではなく, それらの利用には多くの制限がある。たとえば, 典型的な珪質プランクトンの保存量は, その生産量100%に対して1~8%程度であり, 1%以下の

例も多くある(Takahashi, 1994)。ここで注意しなければならないのは, たとえば生産量の1%が保存された場合, その試料は何を語っているのかである。高緯度であれば, 当然季節変動は大きいので例えば表層水温一つをとっても夏のシグナルを代表しているのかあるいは冬のシグナルなのか, もしくは春や秋や, それぞれが一様に混在しているのかが問題である。このような季節代表性を決定するには, 長期間のセディメント・トラップを使用した時系列試料の収集と堆積物試料との詳細比較が不可欠であり, このような研究はまだ始まったばかりである(例えばOkazaki *et al.*, in press)。

また, セディメント・トラップを使用した研究においても得られた数値をそのまま利用出来ない場合があるので要注意である。例えば, 水深1,000m程度では, 捕集容器にホルマリン等の保存薬を入れておいても, 時には甲殻類等の動物プランクトンがセディメント・トラップの捕集容器内に入り込み摂餌後トラップ外に遊泳(一部はトラップ捕集容器内にて死滅)してしまう“スイマー現象”を見ることがある。この深さでは, より深いセディメント・トラップ深度(たとえば3,000m)と比較して, セディメント・トラップ捕集率が著しく低いことがしばしばある(Takahashi, 1991; Yu *et al.*, 2001)。1,000mよりも浅い水深における数日以上のセディメント・トラップ係留では, この“スイマー現象”に細心の注意を払う必要があるだろう。



第1図 西中部赤道大太平洋において1999年に約1年間係留された4箇所のセディメント・トラップ定点(サイトMT1, MT2, MT3, MT5)および南赤道海流(SEC), 北赤道反流(NECC), 北赤道海流(NEC)。

5. 研究成果

珪質プランクトンを用いた環境変動研究の一例として、西赤道太平洋暖水塊 (WPWP: western Pacific warm pool) とその東部に位置する赤道湧昇流域 (EUR: equatorial upwelling region) を横切るトランセクト上での最近の結果を紹介する (第1図)。WPWPの挙動はエル・ニーニョ-南方振動 (ENSO: El Niño Southern Oscillation) のような地球規模での気候変動に大きな役割を担う。エル・ニーニョ時にはその28℃以上の高水温分布域を中央・東赤道太平洋海域にいたる東部へと拡大または移動させ、ラ・ニーニャ時にはその分布域を西部へと縮小させる。このエル・ニーニョ、ラ・ニーニャサイクルはほぼ4年ごとに訪れる (Neelin and Latif, 1998)。

今回用いたセディメント・トラップは海洋科学技術センター所有の海洋地球研究船「みらい」によって西部赤道太平洋海域の4サイト (MT1, MT2, MT3, MT5) に1999年の1月から約1年間、水深約1,000 mのShallow trapと水深約3,000 mのDeep trapの2層ずつ設置された (第1図)。各セディメント・トラップは開口面積0.5m²で、22本のサンプル瓶が約15日周期で交換されるよう設定された。珪藻およびレディオラリアの1日あたり1m²を通過する沈降フラックスは、以下のように算出した。

$$\text{Flux (valves m}^{-2} \text{ day}^{-1}) = (N/S/D) \times (S_1/S_2) \times V$$

- N: 殻カウント数 (valves or shells)
- S: セディメント・トラップ開口面積 (0.5m²)
- D: サンプル瓶の設置期間 (day)
- S₁: フィルター面積

S₂: カウント面積 (mm²)

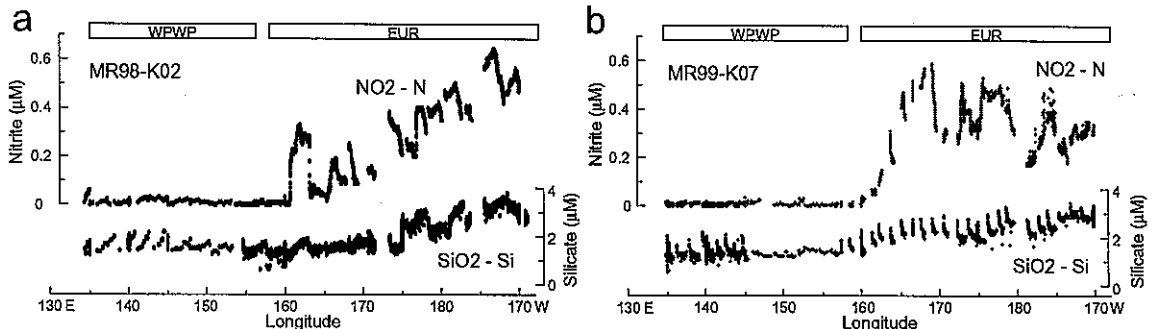
V: 分割値

南方振動指数 (SOI: Southern Oscillation Index) から判断すると、太平洋赤道海域は1998年6月頃から2000年にかけてラ・ニーニャ状態にあった。表層海水温観測のデータ (IGOSS) から西部太平洋赤道海域は1999年一年を通して160°E付近を境として西部は高水温海域のWPWP、東部は低水温海域のEURと二つの大きな水塊に分けられた。

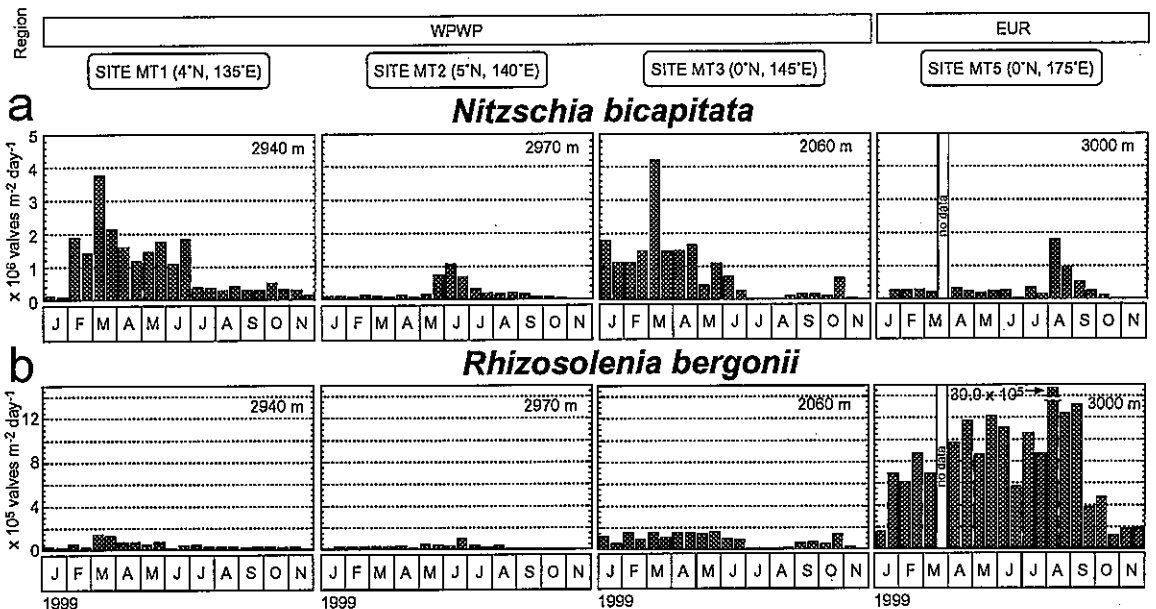
セディメント・トラップ3,000m層 (Deep) フラックスの種構成データは、各サイト毎にわずかの違いはあるが珪藻で133-160種、レディオラリアは183-213種が確認された。群集構成に関しては、珪藻、レディオラリア共にフラックス値には著しい時系列変動が見られたのに対し、属・種の時系列パーセントの変動はフラックス変動パターンとは同調していなかった。特に、珪藻属では、パーセント値がさほど変動せず、年間を通して各サイト内のサンプルで一様なパターンを示した。しかしWPWPとEURでは水塊が異なることから、サイトごとの群集構成は大きく異なっていた。

EURにおいては、珪藻では円心目の*Rhizosolenia*, *Thalassiosira*等の%が卓越し、レディオラリアでは、*Lithomelissa setosa*, *Pseudocubus obeliscus*, *Lophophaena cylindrica*等が卓越した。これらの卓越性は、この水塊の比較的低温、高塩分、富栄養 (第2図) の反映と考えられ、EUR指標の属や種として使用出来る。

WPWPでは*Nitzschia bicapitata*が優占種であった (第3図; 高橋ほか, 2002)。この種は羽状目に属し、温帯から熱帯にかけて広い海域で観察され、



第2図 西部-中部赤道太平洋における1999年1月-11月深度3,000mでの代表的珪藻フラックスの東西分布: (a) *Nitzschia bicapitata*, (b) *Rhizosolenia bergonii*.



第3図 研究船みらい航海MR-K02(セディメント・トラップ設置時)およびMR99-K07(セディメント・トラップ揚集時)で得られた代表的な表層水栄養塩の東西濃度分布: (a) 亜硝酸 $\text{NO}_2\text{-N}$ および(b) 珪酸 $\text{SiO}_2\text{-Si}$ (JAMSTEC, 2002)。

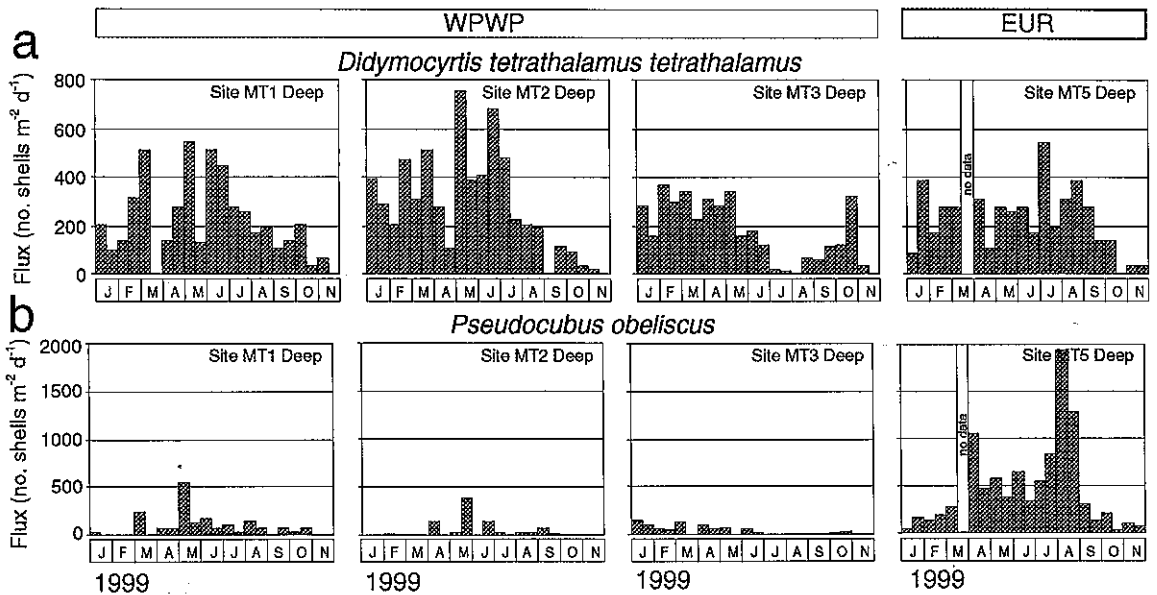
Kobayashi and Takahashi (2002) による表層域の珪藻東西分布の結果においてもWPWPで優占種であった。本種は表層におけるサイズ測定の結果から非常に小さい種(平均殻長 $8.8\mu\text{m}$, $N=152$)のため、他の大型種に比べ表面積/容積比が大きく拡散による栄養吸収に有利である。このため栄養塩供給が少ない海域でも比較的多く出現可能と考えられる。WPWPでは年間を通して下層からの栄養塩供給がほとんどなく河川からもたらされる陸源栄養塩の供給が主であり、供給される栄養塩は特に硝酸が枯渇する傾向にあったと推測されるため、WPWPで小さいサイズの珪藻が卓越したと考えられる。

サイトMT5(EUR)では円心目に属す比較的大型種の*Rhizosolenia bergonii*(第3図)が最も高い割合を示した。特に、WPWPではこの種の全珪藻に占める割合が1%から4%であったのに対しEURでは年間を通して20%以上を占めていたのが特徴的である。Iriarte and Fryxell (1995) によるとこの種は特に湧昇流の強い東部太平洋赤道海域で頻繁に出現するとされ、Kobayashi and Takahashi (2002) による太平洋赤道表層海域の珪藻東西分布の結果においても栄養塩供給の豊富なEURで多く出現した(第2図)。またサイトMT5では、R.

*bergonii*に加え*Thalassiosira*属や*Thalassiothrix*属などに代表される比較的大型種が高い割合を示した。EURにおいてこれらのより多くの珪素を要求する種が出現することは、赤道湧昇流による下層からの硝酸、珪酸、リン酸といった栄養塩がバランスよく豊富に供給される環境が保たれているためと考えられる(第2図)。

また、すべてのサイトにおいて一年を通して種組成には大きな変化が認められなかった。これは各サイトにおける栄養塩供給の増減に対して、供給される栄養塩の“うちわけ”がほとんど変化しなかったことを示す。つまり、年間を通してWPWPにおいては陸源栄養塩供給、EURにおいては湧昇流による栄養塩供給があり、これらの栄養塩環境の違いが珪藻種組成の顕著な東西変化に強く反映された(第2図)。

時系列レディオラリア群集フラックスの多様度の変動結果を見ると、1年間を通して大きな変化が確認されなかった。フラックスでは著しい季節変化が確認されたにもかかわらず、種組成に大きな季節変化がなかった。このことはある特定の種が季節毎の全レディオラリアフラックスの増減を左右するのではなく、珪藻の場合と同様に群集全体が増減することにより全レディオラリアフラックスが変動し



第4図 西部-中部赤道太平洋における1999年1月-11月深度3,000mでの代表的レディオラリアフラックスの東西分布: (a) *Didymocystis tetrathalamus tetrathalamus*, (b) *Pseudocubus obeliscus*.

ていることで特徴付けられる(高橋ほか, 2002)。

以下の種は、本海域において比較的割合が高く、全サイトを通して高いフラックスを示した: *Tetrapyle octacantha*, *Tholospira cervicornis* group, *Didymocystis tetrathalamus tetrathalamus* (第4図)。これらの種は、WPWPとEURの両海域において1年間の時系列フラックスには大きな差が認められず、他の海域と比較して海水温の高い(例えば>26℃)中部・西太平洋赤道域に多く分布すると考えられる。*T. octacantha*は、亜熱帯水塊指標(subtropical water indicator)として多くの報告がなされている(e.g., Welling et al., 1996)。本研究におけるセジメント・トラップとプランクトンネット(Yamashita et al., 2002)の結果から、*T. octacantha*は亜熱帯水塊だけでなく、WPWP・EUR等の赤道上の水塊にも多産した。

WPWPとEURの水塊の違いを最もよく反映している種として*Lithomelissa setosa*, *Pseudocubus obeliscus* (第4図)が挙げられる。これらの種の割合はサイトMT5で大きく増加し、そのフラックスも顕著に大きくなる。*L. setosa*, *P. obeliscus*の生産は、珪藻等の基礎生産や栄養供給状況に影響を強く受けるとされ、これらの種は貧栄養・富栄養水塊の指標となる。EURでは赤道湧昇により栄養塩供

給が豊富となっており、WPWPのサイトMT1, 2では陸源流出物により栄養塩がもたらされているため、これらの種のフラックスはMT3で最小値を示す。しかしながら、そのMT5とMT1, 2の間にはフラックスに大きな違いが見られた(第4図)。これは、生産を促す栄養塩供給はあるものの、高温低塩分(WPWP)と低温高塩分(EUR)という水塊の特性による生産の制限があるためであろう。したがって、*L. setosa*, *P. obeliscus*が表層種であることを考えると、表層水塊WPWPとEURの影響を強く受けることから、本海域においてWPWP東進の指標となり得る。

6. おわりに

環境を記録する生物の代表例として、珪質プランクトンの珪藻とレディオラリアの沈降粒子フラックスについて述べてきたが、双方ともWPWPとEURでは顕著な群集の違いがあることが分かった。珪藻の種組成はWPWPにおいては羽状目の割合が高く、*Nitzschia bicapitata*が優占種であったが、EURでは円心目の割合が高くなり、*Rhizosolenia bergonii*が最も卓越していた。この珪藻の種組成の明らかな違いは、WPWPとEURという水塊の違い

い、特に栄養塩環境の違いを顕著に反映したものと考えられる。また、各サイトにおいて珪藻フラックスには季節変動がみられた。フラックスの高い時期にはWPWPにおいては陸からの、EURにおいては湧昇流による栄養塩供給が高くなったと考えられる。しかしながら、種組成についてはどのサイトにおいても大きな季節変動がみられなかった。このことは、季節的な栄養塩供給の変動に関わらず、その供給源が変化しなければ珪藻の種組成に大きな変化が現れないと考えられる。

全レディオラリアフラックスに関しても珪藻同様に顕著な季節変動はみられたが、種組成の大きな季節変動はみられなかった。海洋環境を示すトレーサーとしてのレディオラリア種 *D. tetrathalamus* *tetrathalamus* は、高水温指標となる可能性が示された。また、*Lithomelissa setosa*, *Pseudocubus obeliscus* は、栄養塩濃度を示すことが分かり、本海域においてはWPWP東進の指標となるであろう。

以上の研究結果では、西部・中部太平洋赤道域における現在・過去の環境復元、特に湧昇流の発達史に、珪質プランクトン種が環境トレーサーとして非常に有用であることを示した。

参考文献

- Anderson, O. R. (1983) : Radiolaria. Springer-Verlag, New York, pp.1-355.
- Anderson, O. R., Nigrini, C., Boltovskoy, D., Takahashi, K. and Swanberg, N. R. (2002) : Class Polycystina. In: *The Second Illustrated Guide to the Protozoa*, Lee, J.J., Leedale, G.F., and Bradbury, P., (eds.), Society of Protozoologists, Lawrence, KS. 994-1022.
- Iriarte, J.L. and Fryxell, G.A. (1995) : Micro-phytoplankton at the equatorial Pacific (140° W) during the JGOFS EqPac Time Series studies: March to April and October 1992. *Deep-Sea Res. II*, 42, 559-583.
- JAMSTEC (2002) : MR98-K02 Cruise Summary: http://w3.jamstec.go.jp/mirai/1998/MR98-K02/MR98-K02-summary_eng.html; http://w3.jamstec.go.jp/mirai/1999/MR99-K07/MR99-K07-summary_eng.html. Japan Marine Science & Technology Center.
- Kobayashi, F. and Takahashi, K. (2002) : Distribution of diatoms along the equatorial transect in the western and central Pacific during the 1999 La Niño conditions. *Deep-Sea Res. II*, 49 (13-14) 2801-2821.
- Neelin, J.D. and Latif, M. (1998) : El Niño dynamics. *Physics Today*, 32-36.
- Nigrini, C. A. and Moore, Jr. T. C. (1979) : A guide to modern Radiolaria. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication*. 16, 1-342.
- Okazaki, Y., Takahashi, K., Yoshitani, H., Nakatsuka, T., Ikehara, M. and Wakatsuchi, M. (in press) : Radiolaria under the seasonally sea-ice covered conditions in the Okhotsk Sea: flux and their implications for paleoceanography. *Mar. Micropaleontol.*, in press
- Takahashi, K. (1983) : Radiolaria: Sinking population, standing stock and production rate. *Mar. Micropaleontology*, 8: 171-181.
- Takahashi, K. (1991) : Radiolaria: flux, ecology, and taxonomy in the Pacific and Atlantic. *Ocean Biocoenosis Series No. 3*, editor. Honjo S., Woods Hole Oceanographic Institution Press, pp. 1-303.
- Takahashi, K. (1994) : From modern flux to paleoflux: assessment from sinking assemblages to thanatocoenosis. In: *Carbon Cycling in the Glacial Ocean: Constrains on the Ocean's Role in Global Change*, R. Zahn, et al., Eds., NATO ASI Series, Vol. 117, 413-424.
- Takahashi, K. (1997) : Siliceous microplankton fluxes in the eastern subarctic Pacific. *Jour. Oceanogr.*, 53, 455-466.
- Takahashi, K. and Anderson, O. R. (2002) : Class Phaeodaria. In: *The Second Illustrated Guide to the Protozoa*, Lee, J.J., Leedale, G.F., and Bradbury, P., (eds.), Society of Protozoologists, Lawrence, Kansas. 981-994.
- 高橋孝三, O. R. Anderson (1997) : レディオラリア上綱. 日本産海洋プランクトン検索図説, 千原光雄, 村野正昭編, 東海大学出版会, 347-372.
- 高橋孝三, 小林英美子, 山下仁司 (2002) : 環境トレーサーとしての珪質プランクトン時系列フラックス-西部-中部赤道太平洋での1999年ラニーニャ状況検証-. 月刊地球, Vol. 34, No.5, 362-369.
- 高野秀昭 (1997) : Class Bacillariophyceae 珪藻綱. 日本産海洋プランクトン検索図説, 千原光雄, 村野正昭編, 東海大学出版会, 169-260.
- Welling, L.A. and Pisias, N.G. (1998) : Radiolarian fluxes, stocks, and population residence times in surface waters of the central Equatorial Pacific. *Deep-Sea Research*, 45, 639-671.
- Welling, L. A., Pisias, N. G., Johnson, E. S. and White, J. R. (1996) : Distribution of polycystine radiolaria and their relation to the physical environment during the 1992 El Niño and following cold event. *Deep-Sea Research II*, 43, 1413-1434.
- Yamashita, H., Takahashi, K. and Fujitani, N. (2002) : Zonal and vertical distribution of radiolarians in the western and central Pacific in January 1999. *Deep-Sea Res. II*, 49 (13-14), 2823-2862.
- Yu, E. -F., Francois, R., Bacon, M. P., Honjo, S., Flier, A. P., Mangani, S. J., Rutgers van der Loeff, M. M. and Ittekkot, V. (2001) : Trapping efficiency of bottom-tethered sediment traps estimated from the intercepted fluxes of ²³⁰Th and ²³¹Pa. *Deep-Sea Res. I*, 48, 865-889.

TAKAHASHI Kozo (2002) : Diatoms and Radiolaria.

<受付: 2002年6月18日>