

## ふおつしる

# 生物としての浮遊性有孔虫

山崎 誠

秋田大学工学資源学部応用地球科学教室

## Biology of planktic foraminifera

Makoto Yamasaki

Institute of Applied Earth Sciences, Faculty of Engineering and Resource Science, Akita University, Tegata-Gakuencho 1-1, Akita 010-8502 (yamasaki@keigo.mine.akita-u.ac.jp)

### はじめに

近年の第四紀を中心とした古海洋研究の進展はめざましく、グローバルな地球の温暖・寒冷化、さらには1000年スケールでの短周期性が明らかにされつつある。特に堆積物中に記録された浮遊性および底生有孔虫の炭酸カルシウムの硬質の殻の化学分析に基づいた研究は、今や古海洋研究の標準的な分析項目のひとつとして受け入れられ、第四紀後期における有孔虫殻の安定酸素同位体比が海洋コアの時間軸の設定に用いられるなど、その果たす役割は大きい。このように浮遊性有孔虫は多くの地球化学を専門とする研究者から過去の情報を記録する対象として用いられている。一方で、生物としての浮遊性有孔虫はどれぐらい理解されているのであろうか。有孔虫の殻から抽出される無機的情報が定量的な議論を可能にした功績は大きいが、とりもなおさず、浮遊性有孔虫は原生動物に属する単細胞生物である。なぜそこに分布するのか、局所的な多産や減少は何に規制されているのかという根本的な問題追求の手段として、生物としての浮遊性有孔虫に焦点をあてる事が重要である。生物としての浮遊性有孔虫に関する研究においては、A. W. H. Bé博士とCh. Hemleben博士の貢献が大きい。浮遊性有孔虫の生態に関しては、Modern Planktonic Foraminifera (Hemleben *et al.*, 1989) によくまとめられている。本論では、それを元に浮遊性有孔虫の生態を整理し、生物としての浮遊性有孔虫について概説する。また、近年新たな解析手法として有孔虫のDNA分析が注目されている。そのDNA分析の進展に伴ってどのようなことが明らかになりつつあるのかを紹介する。

### 浮遊性有孔虫の食生活

浮遊性有孔虫は、わずかな例外を除いてそのほとんどが雑食であると考えられている (Hemleben *et al.*, 1989)。ただし、炭酸塩殻の表面に刺のある種 (例えば *Globigerinoides sacculifer* など) が動物プランクトンのタンパク質に依存する傾向にあるのに対し、刺のない種 (*Globigerinita glutinata*

など) は植物プランクトンを好むことが、飼育実験やスクエーバによる試料採集によって明らかにされている。浮遊性有孔虫は殻の外部に根状仮足 (rhizopodia) という抹消細胞質を形成している。刺のある種の場合は、この刺の周囲に絡まるようにして纖維状に細くなった根状仮足を広げている。根状仮足に絡め取られた餌は、主にその軟体部が有孔虫の細胞内に取り込まれ、その後細胞内に形成された消化液胞 (digestive vacuoles) によって消化される。刺のない種も根状仮足を有するが、餌を獲得する能力はそれほど高くないようで、飼育実験では遊泳する動物プランクトンを獲得することが不可能であったと報告されている (Spindler *et al.*, 1984)。浮遊性有孔虫内の消化液胞に残された生物片の観察から、刺のある種の主な餌は、かいあし類 (copepods), 端脚類 (hyperiid amphipods) および尾索類 (tunicates) とされ、刺のない種の主な餌は珪藻、円石藻および鞭毛藻であるとされている (Anderson *et al.*, 1979)。これまでのところ、動物食のみに頼る食性を持つことが知られているのは *Hastigerina pelagica* のみである。いくつかの種については飼育実験によって摂餌の様子が詳細に観察されており、餌の種類にもよるが、ひとたび根状仮足に捕らえられた餌はすみやかに有孔虫の細胞質内に取り込まれ、7~9時間 (カラヌス目かいあし類の場合) で完全に取り込まれてしまう (Spindler *et al.*, 1984)。また、飼育実験より得られた結果で、浮遊性有孔虫は全く餌を与えない条件下でも 20~30 日の生存 (22 日; *Hna. pelagica*, 31 日; *Globorotalia truncatulionoides*) が確認されており (Anderson *et al.*, 1979)、このような生態が遊泳能力を持たない浮遊性有孔虫が海流や水塊の移動に伴って過酷な環境を避け、快適な環境に到着した際に繁殖できるという潜在的能力を示しているのであろう。

### 共生藻と浮遊性有孔虫

いくつかの浮遊性有孔虫は、細胞の内部に共生藻を飼っている (内部共生) ことが知られている (Hemleben and Spindler, 1983; Gastrich, 1987; Hemleben *et al.*, 1989)。共

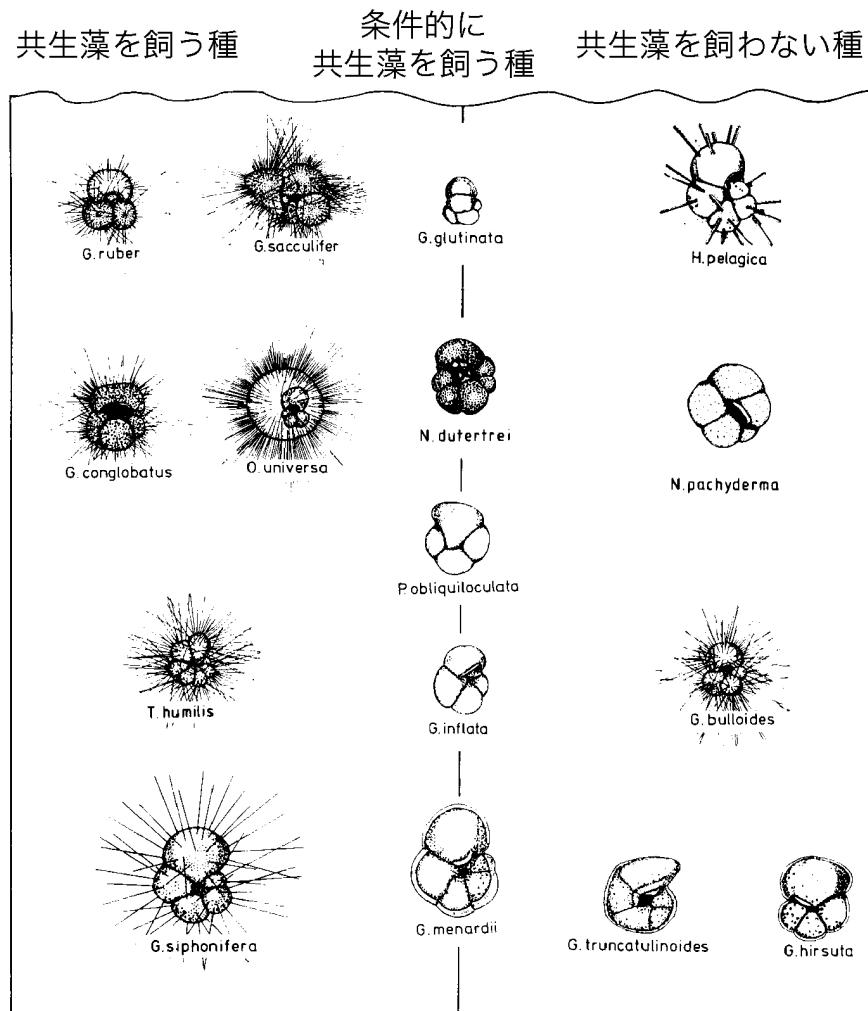


図1. 浮遊性有孔虫と共生藻の関係. Hemleben et al. (1989)を一部改変.

生藻として渦鞭毛藻と黄金藻類が挙げられるが、浮遊性有孔虫の細胞質内では鞭毛など遊泳性の形体を持たない状態で球状の細胞として存在している (Gastrich, 1987). 渦鞭毛藻の共生藻を飼う種として *Globigerinoides ruber*, *Gds. sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus* および *Orbulina universa* が挙げられ、黄金藻類の共生藻を飼う種として *Globigerinella siphonifera* (=*Globigerinella aequiratelaris*), *Turbolotalita humilis* が挙げられる. それぞれの宿主は、決して一度に複数種類の共生藻を飼うことはない (Gastrich, 1987). また、*Orb. universa* では一個体あたり平均3220個体の共生藻を飼っている (Spero and Parker, 1985).

浮遊性有孔虫の共生の特徴のひとつに条件的に共生藻を飼う種の存在が挙げられる. Hemleben et al. (1989) の定義に従えば、浮遊性有孔虫の細胞内に存在する藻類が消化・吸収されているなどして、いつも共存・共生的な状態にあるわけではないケースを「条件的な共生」としている. 条件的な共生は黄金藻類に限られており、*Gnt. glutinata*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Pulleniatina obliquiloculata*, *Globorotalia inflata* および *Globorotalia menardii* が挙げられる. これらの種は、共生藻を飼うこともあるが、一方でそ

れらを栄養源として直接消費してしまう様子も観察されている (Hemleben et al., 1989). また、共生藻を持たない種としては、*Hna. pelagica*, *Neogloboquadrina pachyderma*, *Globigerina bulloides*, *Grt. truncatulinoides*, および *Globorotalia hirsuta* が挙げられる (図1).

共生藻で誤解を招き易いのが、浮遊性有孔虫が共生藻から供給される栄養によってあたかも独立栄養生物としてふるまうのではないかということである. これまでのところ、共生藻が浮遊性有孔虫に果たす役割は殻形成の手助けであると考えられている (Caron et al., 1981, Bé et al., 1982). *Gds. sacculifer* や *Gds. ruber* は、貧栄養な海域に分布することが知られているが、これは、共生藻から栄養の供給を受けることで生き延びていると考えがちである. しかし、刺のある種の主要な餌であるかいあし類の海洋における存在量は少なくとも浮遊性有孔虫の10倍以上と見積もられているために、そもそも浮遊性有孔虫が餌に困ることはないのではないかと考えられている (Spindler et al., 1984).

湧昇海域に多産するという数多くの報告例のある *Gna. bulloides* は、Hemleben et al. (1989)によれば、共生藻をもたず、どちらかといえば動物食を好む傾向にある浮遊性

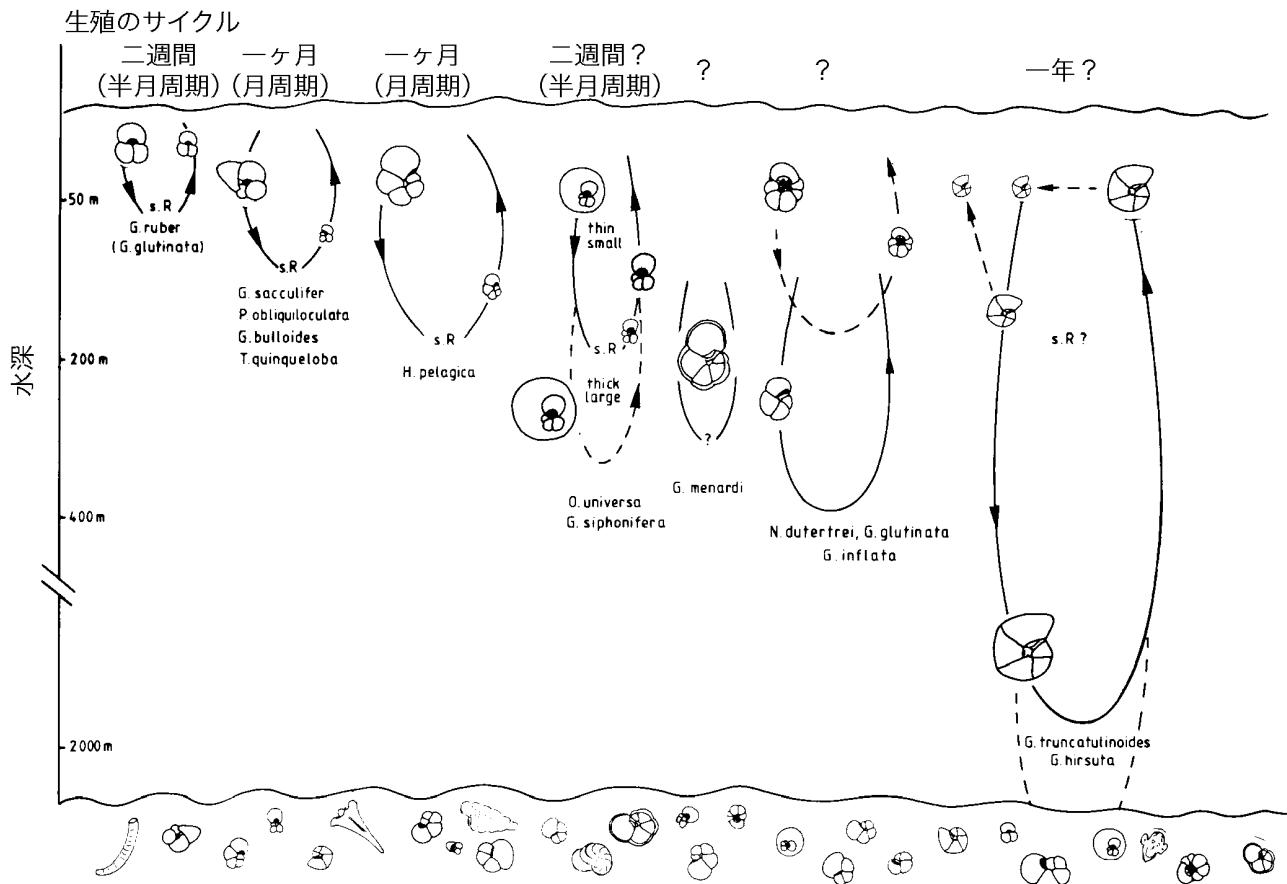


図2. Hemleben et al. (1989)によってまとめられた熱帯から亜熱帯域における浮遊性有孔虫の生活環(ライフサイクル).s.R.は有性生殖(Sexual Reproduction)を意味する.すべての浮遊性有孔虫は有性生殖のみをおこなうと考えられている.

有孔虫であるらしい。湧昇海域は、深層もしくは亜表層からの栄養塩供給によって植物プランクトンの増殖で特徴づけられる海域である。Ortiz et al. (1995)は、カリフォルニア沖合の沿岸湧昇の発生域で *Gna. bulloides* が多産することを報告し、共生藻を持たない *Gna. bulloides* にとって、餌の獲得は生死に関わる非常に大きな問題であることから、他の種にくらべて特に餌に対する要求が強く、湧昇域のような場所を好んで生息するのであろうと結論づけている。

### 浮遊性有孔虫の繁殖と生活環

浮遊性有孔虫の生活環(ライフサイクル)については *Hna. pelagica* と *Gds. sacculifer* についてよく調べられている。*Hna. pelagica* は29日の周期を持ち、月齢周期に合わせて満月の3~7日後に配偶子の放出をおこなうことが知られている (Spindler et al., 1979)。通常はごく浅い水深に生息している *Gds. sacculifer* も月齢周期に合わせて深い水深にもぐり配偶子の放出をおこなう (Erez et al., 1991)。Erezらは、彼らのプランクトンネット研究から、配偶子の放出は水深200m以深でおこなわれるであろうと推測している。配偶子の放出を深い水深でおこなう理由は未だ推測の域を出ないが、深層では捕食者が少ないためとか、餌が多い水深(クロロフィル深層極大層)に移動しているためとか、

植物プランクトンの多い躍層付近では共生藻を獲得するのに有利である、などの理由が挙げられている (Hemleben and Spindler, 1983; Erez et al., 1991)。Hemleben et al. (1989) は、彼ら独自の膨大な観察結果をふまえて海洋表層に生息するほとんどの浮遊性有孔虫のライフサイクルは月齢の周期となんらかの対応を持つであろうと推測している(図2)。一方で、*Grt. truncatulinoidea* と *Grt. hirsuta* に関しては、プランクトンネットやセジメント・トラップを用いた研究からそれらの種が1年間の中で特に冬季にのみ産出するといった傾向にもとづき、1年周期でのライフサイクルが推測されている(図2)。また、*Grt. truncatulinoidea* は、飼育実験において飼育容器の底に固着して生存したことが報告されており (Hemleben et al., 1985)，自然条件で果たして一時的に底生生活をおこなうかどうかは未だ明らかではないが、図2にはその結果を反映させて表現されている。

### DNA研究の進展

1990年代以降、有孔虫の遺伝子に関する研究がすすめられ、浮遊性有孔虫では Huber et al. (1997) にはじまる浮遊性有孔虫の種内での遺伝的変異の報告から現在にいたるまで、その情報は急速に増えている。DNAの塩基配列か

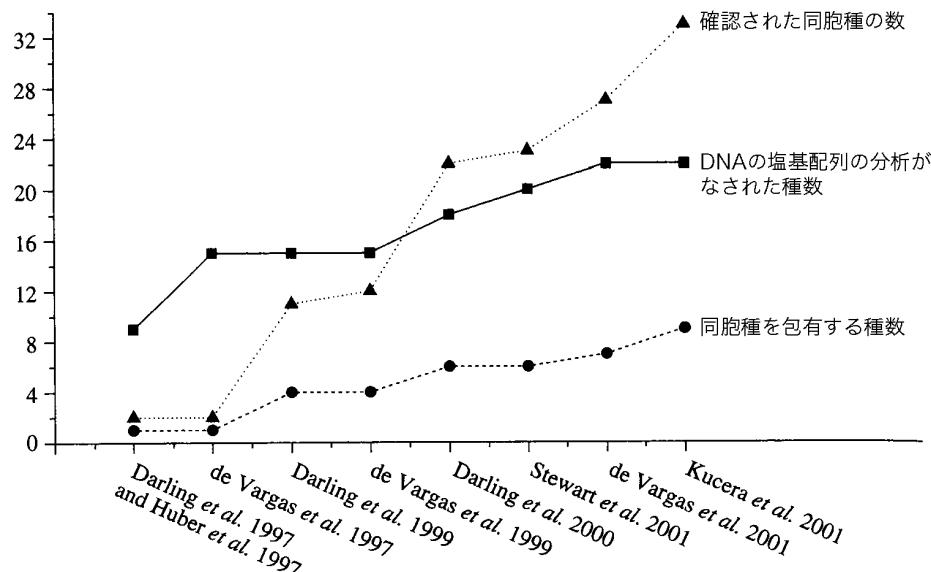


図3. 1997～2001年に出版された論文によって報告された同胞種を伴う浮遊性有孔虫種数の增加。Kucera and Darling(2002)を一部改変。

ら任意の生物群の系統関係を知るためとはいえば、全遺伝子を比較するのは困難である。そこで、比較をおこなう範囲に応じて、異なる分子種を使うのが一般的といえる。浮遊性有孔虫の分子系統解析には、リボソームDNA(以下rDNA)が用いられている。

rDNA小サブユニットの配列の比較から得られた浮遊性有孔虫の系統関係が推定されている(de Vargas et al., 1997; deVargas and Pawloski, 1998; Darling et al., 1999; Darling et al., 2000)。これまでのところ、rDNAの分析結果から浮遊性有孔虫は多系群であり、底生有孔虫から独立に3つの異なる系統が進化したと考えられている。またいくつかの種に関して、同形態種内に遺伝的に大きく異なるグループが認められることが明らかになっている。この遺伝的に異なるグループとして既に報告されたものについて、Kucera and Darling(2002)がまとめている(図3)。彼らの報告によるとこれまでに同形態種内で変異の区別されたグループは浮遊性有孔虫8種にわたり合計で32が知られている。*Gna. bulloides*には、これまでのところもっと多くの遺伝的に異なるタイプが報告されており(Huber et al., 1997; Darling et al., 1997; Darlig et al., 1999; Stewart et al., 2001; Kucera and Darling, 2002), 6つのグループに区別されている。現在、さらなる遺伝的に異なるグループが見つけられており、今後も増加するかもしれない。

このようなグループの存在が認められたといっても、その区別がただちに化石へと応用できるわけではない。しかしながら、*Orb. universa*の殻表面のポアの径の大きさの違いが遺伝的に異なるグループとして区別された事例(de Vargas et al., 1999)や、*Nqd. pachyderma*の殻の巻き方向の異なる個体が遺伝的に異なるグループとして報告された事例(Darling et al., 2000)などから、DNAの塩基配列の分析によって示されたグループのいくつかは、形態的な差

として認識できることを明示している。こうした、遺伝的な違いという新たな視点が、古環境復元への応用を秘めた新たな形質の違いに気づかせてくれるかもしれない。

## まとめ

浮遊性有孔虫種群の地理的分布は大局的には緯度方向に平行な分帯に区分され、その分布の傾向から主たる生息規制要因は海水温であると考えられてきた(Bé, 1977)。しかしながら、その一方で黒潮や湾流(Gulf stream)といった西岸境界流の影響域では、大局的な分布とはかならずしも一致した傾向を示さない。このような事例は生物を規制するパラメータが多すぎるため複雑だととらえられがちである。しかしながら、生物からみれば、それら生物が食性や共生、生活環などといったごく基本的な原理によって分布・繁栄の戦略をとり「素直な」分布をしているはずである。したがって、そのような生物としての浮遊性有孔虫を検討することで、一見複雑に見える海洋での諸現象をひも解き、浮遊性有孔虫が示す海洋環境情報というものを明確にできるのではないだろうか。また、生物としての有孔虫と地球化学的アプローチの両方を相補的に用いることによってより具体性のある古環境像を復元できるのではないかと考えている。最後に匿名の査読者からは原稿を改善するにあたって貴重かつ有益な御指摘をいただいた。厚く御礼申し上げます。

## 文献

- Anderson, O. R., Spindler, M., Bé, A. W. H. and Hemleben, C., 1979. Trophic activity of planktonic foraminifera. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **59**, 791-799.  
Bé, A. W. H., 1977. An ecological, zoogeographic and taxonomic review of recent planktonic foraminifera. In Ramsey, A.T.S., ed., *Oceanic*

- Micropaleontology*, vol. 1, 1-100. London.
- Bé, A. W. H., Spero, H. J. and Anderson, O. R., 1982. Effects of symbiont elimination and reinfection on the life processes of the planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer*. *Marine Biology*, **70**, 73-86.
- Caron, D. A., Be, A. W. H. and Anderson, O. R., 1981. Effects of Variations in light intensity on life processes of the planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer* in laboratory culture. *Journal of the Biological Association of the United Kingdom*, **62**, 435-451.
- Darling, K. F., Wade, C. M., Kroon, D. and Brown, A. J. L., 1997. Planktic foraminiferal molecular evolution and their polyphyletic origins from benthic taxa. *Marine Micropaleontology*, **30**, 251-266.
- Darling, K. F., Wade, C. M., Kroon, D., Brown, A. J. L. and Bijima, J., 1999. The diversity and distribution of modern planktic foraminiferal small subunit ribosomal RNA genotypes and their potential as tracers of present and past ocean circulations. *Paleoceanography*, **14**, 3-12.
- Darling, K. F., Wade, C. M., Stewart, I. A., Kroon, D., Dingle, R. and Brown, A. J. L., 2000. Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifers. *Nature*, **405**, 43-47.
- de Vargas, C., Norris, R., Zaninetti, L., Gibb, S. W. and Pawlowski, J., 1999. Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 2864-2868.
- de Vargas, C. and Pawlowski, J., 1998. Molecular versus taxonomic rates of evolution in planktonic foraminifera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 463-469.
- de Vargas, C., Zaninetti, L., Hilbrecht, H. and Pawlowski, J., 1997. Phylogeny and rates of molecular evolution of planktonic foraminifera: SSU rDNA sequences compared to the fossil record. *Journal of Molecular Evolution*, **45**, 285-294.
- Erez, J., Almogi-Labin, A. and Avraham, S., 1991. On the life history of planktonic foraminifera: lunar reproduction cycle in *Globigerinoides sacculifer* (Brady). *Paleoceanography*, **6**, 295-306.
- Gastrich, M. D., 1987. Ultrastructure of a new intracellular symbiotic alga found within planktonic foraminifera. *Journal of Phycology*, **23**, 623-632.
- Hemleben, C. and Spindler, M., 1983. Recent advances in research on living planktonic foraminifera. *Utrecht Micropaleontological Bulletins*, **30**, 141-170.
- Hemleben, C., Spindler, M. and Anderson, O. R., 1989. *Modern Planktonic Foraminifera*. 363p., Springer-Verlag, New York.
- Hemleben, C., Spindler, M., Breitinger, I. and Deuser, W. G., 1985. Field and laboratory studies on the ontogeny and ecology of some globorotaliid species from the Sargasso sea off Bermuda. *Journal of Foraminiferal Research*, **15**, 254-272.
- Huber, B. T., Bijima, J. and Darling K., 1997. Cryptic speciation in the living planktonic foraminifer *Globigerinella siphonifera* (d'Orbigny). *Paleobiology*, **23**, 33-62.
- Kucera, M. and Darling, K.F., 2002. Cryptic species of planktonic foraminifera: their effect on paleoceanographic reconstructions. *Philosophical Transactions: Mathematical, Physical & Engineering Sciences*, **360**, 695-718.
- Ortiz, J. D., Mix, A. C. and Collier, R. W., 1995. Environmental control of living symbiotic and asymbiotic foraminifera of the California Current. *Paleoceanography*, **10**, 987-1009.
- Spero, H. J. and Parker, S. L., 1985. Photosynthesis in the symbiotic planktonic foraminifer *Orbulina universa*, and its potential contribution to oceanic primary productivity. *Journal of Foraminiferal Research*, **15**, 273-281.
- Spindler, M., Hemleben, C., Bayer, U., Bé, A. W. H. and Anderson, O. R., 1979. Lunar periodicity of reproduction in the planktonic foraminifer *Hastigerina pelagica*. *Marine Ecology Progress Series*, **1**, 1, 61-64.
- Spindler, M., Hemleben, C., Salomons, J. B. and Smit, L. P., 1984. Feeding behavior of some planktonic foraminifers in laboratory cultures. *Journal of Foraminiferal Research*, **14**, 237-249.
- Stewart, I. A., Darling, K. F., Kroon, D., Wade, C. M., Troelstra, S. R., 2001. Genotypic variability in subarctic Atlantic planktic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, **43**, 143-153.

