

# 第四紀古海洋指標としての渦鞭毛藻シスト

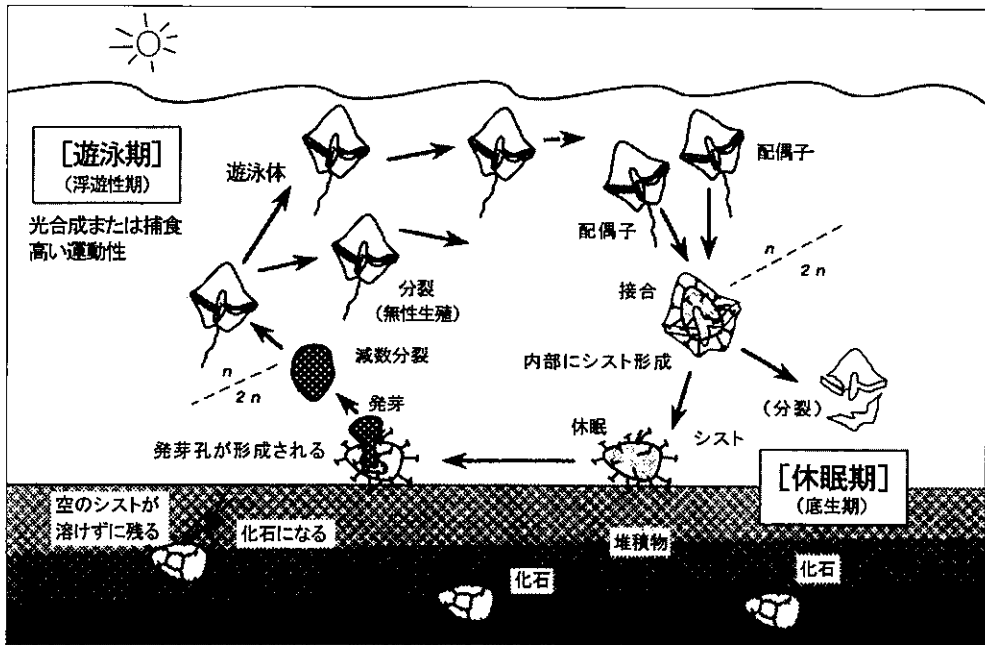
河村 裕<sup>1)</sup>

## 1. はじめに

渦鞭毛藻 (Dinoflagellate) は海水域 (海洋) から淡水域 (湖沼) まで幅広く生息し, 水面近くの有光帯で生活する大きさ約30-200  $\mu\text{m}$  の単細胞生物である。一般に渦鞭毛藻は植物プランクトンとして分類されているが, その栄養摂取方法は, 主に光合成による独立栄養性と他の生物や有機物を捕食する従属栄養性に大別される。また, 渦鞭毛藻は有性的および無性的に増殖することが知られている。

現生渦鞭毛藻は有害赤潮の主要原因生物の一つでもあり, しばしば沿岸漁業をはじめとする水産

業に甚大な被害を及ぼすことから, 渦鞭毛藻に関する水産学および生物学的研究が盛んに行われている。その一方で, 渦鞭毛藻は珪藻と光合成バクテリアに次ぐ海洋の一次生産者であることから, 渦鞭毛藻に関する古海洋学研究は, 表層環境をより詳細に理解するための (古) 海洋環境指標として地球科学の分野に広く貢献する可能性を持っている。しかしながら, 後述するように, 渦鞭毛藻シストを対象にした古海洋学研究は大西洋及び大西洋周辺縁海を中心に行われているものの, その他の海域では未だ少なく, 古海洋環境指標としてのその有用性に関しては十分に検討されていないのが現状である。



第1図 シストを形成する渦鞭毛藻の生活環モデル (Evitt, 1985を改変, 栗田ほか, 1997)。

1) Current project: Late Quaternary Palynology and Paleoenvironmental reconstruction of the South China Sea & the Timor Sea Institut fuer Geowissenschaften Universitaet Kiel : Olshausenstr. 40 24118 Kiel 24118 Kiel, Germany

キーワード: 渦鞭毛藻シスト, 古海洋指標, 第四紀, 生活史, 分析方法

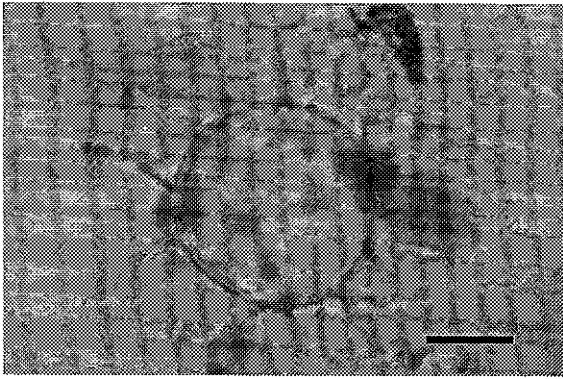


写真1 *Spiniferites bulloideus* (Deflandre & Cookson, 1955) 独立栄養種のGonyaulacoid グループに属する。黒横棒は20 $\mu$ mを意味する。

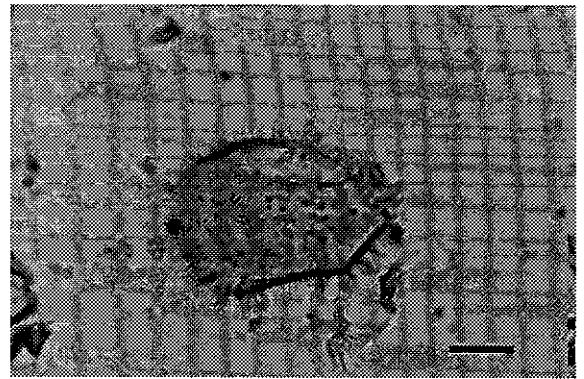


写真2 *Votadinium spinosum* (Reid, 1977) 従属栄養種のProtopteridinioidグループに属する。(黒横棒は20 $\mu$ mを意味する。

そこで小論では、渦鞭毛藻を用いた古海洋学的研究の実践例を紹介する。

## 2. 渦鞭毛藻シスト

一部の渦鞭毛藻は生活史の一時期において、配偶子(Gamete)および運動性接合子(Planozygote)の状態期間を経て、休眠性接合子(Hypnozygote=resting cyst)の様態にある細胞体に変化する。この細胞体は海底に沈降した後、数週間から数ヶ月間の休眠期間を経て発芽し遊泳細胞(Planomeiocyte)となって海水中を浮遊する。遊泳細胞は減数分裂を経て元の栄養細胞の様態に戻る(第1図)。海底に残された細胞体の“抜け殻”は総称して“渦鞭毛藻シスト(dinoflagellate cyst)”と呼ばれる(写真1)。海底面上の渦鞭毛藻シストは堆積物粒子として堆積物内にとりこまれ、化石として保存される。約2,000種を超える現生種のうちで約70種が化石として保存され得るシストを形成することが知られている(Matsuoka, 1992)。一部の種は石灰質および珪酸塩質のシストを形成するが、大多数は有機質のシストを形成することから、シスト群集による環境解析においては主として有機質のシストを環境指標として用いる傾向にある。しかし最近では後述するように熱帯海域では石灰質渦鞭毛藻シストが注目されつつある。

有機質の細胞からなるシストの殻壁は、花粉や孢子の細胞壁を構成するスポロポレニンに化学的に類似したバイオポリマーにより構成されている。こ

のため、渦鞭毛藻シストは花粉や孢子同様に分解されにくく化石として保存されやすい。

渦鞭毛藻シスト化石の最古の産出記録はシルル紀であるが、渦鞭毛藻シストに類似したアクリタークと呼ばれる分類群では前期原生代まで遡ることが知られている。

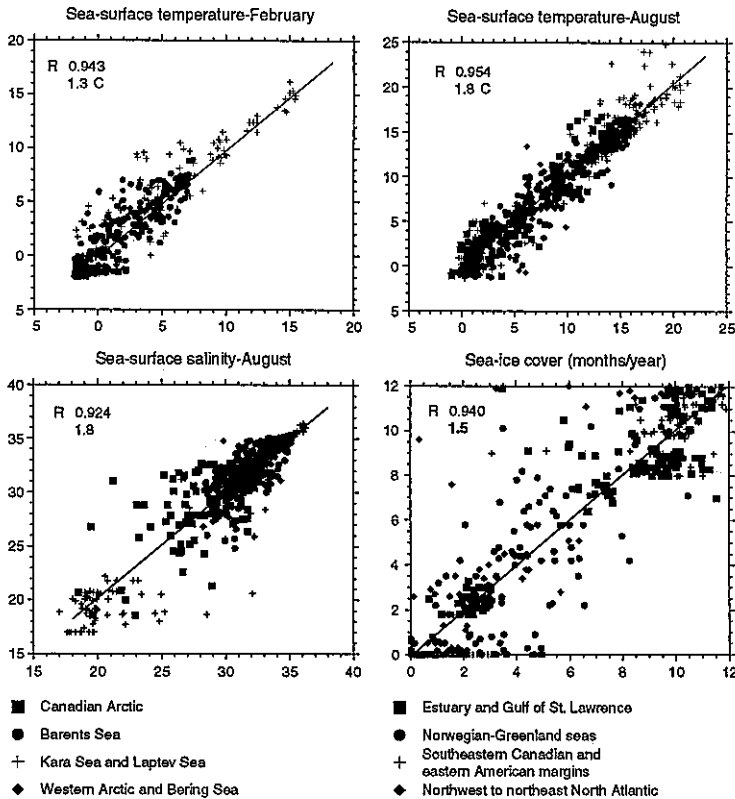
## 3. 試料の処理および分析方法

有機質の渦鞭毛藻シストを堆積物より抽出する方法は、主に花粉分析の方法に倣う。まず初めに、目合い12 $\mu$ mの篩を用いて水洗して微細鉱物粒子(>12 $\mu$ m)を除去した後に、塩酸およびフッ酸を加えて余分な無機物を除去する。アセトリシスなどの強酸は一部の種のシストを溶解するため使用を控えるのが望ましいとされる(例えば、Dale, 1976)。一連の処理を施した後、スライドを作成し、透過型偏光顕微鏡や微分干渉顕微鏡を用いて約400倍の倍率で種の同定を行うことになる。

## 4. 古海洋指標

### 4.1 水温指標

渦鞭毛藻シストの生物地理的分布は、他の浮遊性海洋生物と同様に緯度の変化に対応し(例えば、Dale, 1983; Wall *et al.*, 1977)、その多様度は低緯度海域(熱帯)で高く、高緯度海域(寒帯)で低い(松岡, 1985)。このことは、渦鞭毛藻シストの分布が第一義的に水温によって規制されていることを



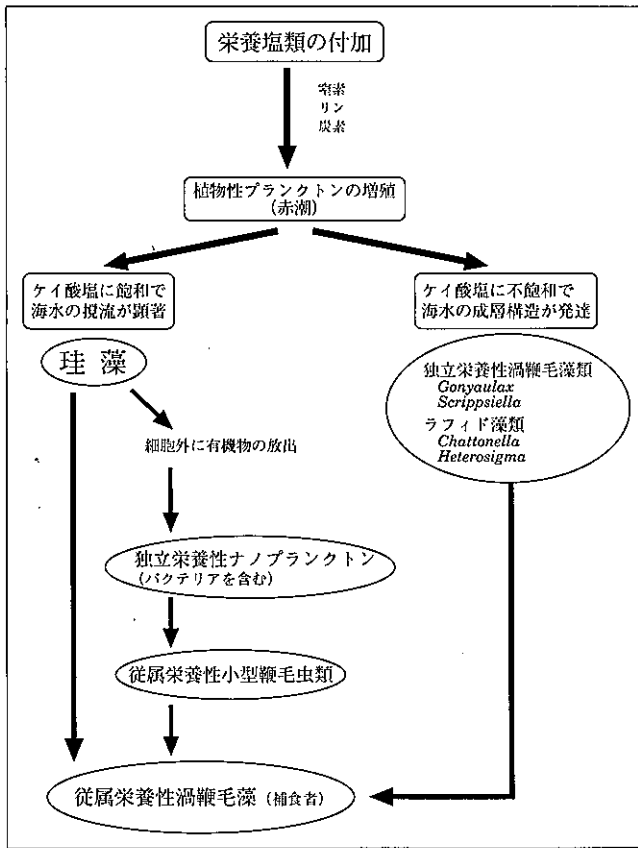
第2図 北大西洋、北極海における677表層試料の解析に基づく水温、塩分、海水期間の検証結果。x軸=実測によって求められた平均値、y軸=渦鞭毛藻シスト群集より得られた推定値。(de Vernal *et al.*, 2001).

示唆している。つまり、現生および現世群集と現海洋表層水温の対応関係を化石群集に適用して過去の表層水温を推定することが可能である。北大西洋および北極海の677表層堆積物試料の渦鞭毛藻シスト群集解析に基づいたbest-analogue法による第四紀の古水温復元はその一例である(de Vernal *et al.*, 2001; Rochen *et al.*, 1999)。最新の渦鞭毛藻シスト群集解析による同海域での古水温推定(de Vernal *et al.*, 2001)の誤差は、 $\pm 1.3^{\circ}\text{C}$  (February)および $\pm 1.8^{\circ}\text{C}$  (August)まで改善しつつある(第2図)。

#### 4.2 一次生産性指標

Wall *et al.* (1977)が一次生産性の高い海域の表層堆積物中に従属栄養性protoperidnioidsグループのシストが卓越することを報告して以来、数々の研究者によって渦鞭毛藻シスト群集の解析に基づく過去の一次生産性の復元が試みられている(例えば, Lewis *et al.*, 1990; Versteegh, 1995; Ver-

steegh *et al.*, 1996)。従属栄養性グループである Protoperidinioidsと独立栄養性グループである Gonyaulacoidsの産出比(= P:G ratio) (Versteegh, 1994)や、全従属栄養性種(Heterotroph)と全独立栄養性種(Autotroph)の産出比(= H:A ratio) (Biebow, 1996)などは、過去の一次生産性の質的(定性的)な指標として用いられている。これらの指標の根拠は、海洋表層の栄養塩の増加に対する各栄養グループの増減の関係によって説明されている(第3図)。北大西洋において、表層堆積物試料中のシスト群集の解析から過去の一次生産性および硝酸塩の定量的な復元が試みられているが(Devillers and de Vernal, 2000)、推定される値の誤差は $\pm 26.5\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$ と大きく、今一つというところであろうか。一方で、各栄養グループを用いた一次生産性指標が絶対的でないことが、黄海および東シナ海における研究(Cho and Matsuoka, 2001)および南シナ海での研究(Kawamura, in prep.)から示されている。西太平洋外洋域



第3図  
栄養塩増加に対する  
渦鞭毛藻の反応 (松岡, 2000).

およびその沿岸域のような渦鞭毛藻シストの生物地理的分布に関する我々の知識が乏しい海域では、過去の一次生産を効果的に復元するために、さらなる表層堆積物試料中のシスト群集の解析が急務であろう。

### 4.3 海水期間指標

海水の有無は、海洋表層下への光の透過度を変化させるため、光合成を必要とする独立栄養性種と採餌を行う従属栄養性種の産出量比に直接影響すると考えられる。事実、北極海における現世の渦鞭毛藻シスト群集の分布は年間の海水形成の期間と密接に関係しており (Mudie, 1992)、海水期間の長さがP:G ratio (4.2を参照) に逆相関することが明らかになっている (Mudie, 2001)。また、従属栄養性種である *Islandinium minutum* および *Polykrikos? sp.* などは、年間の海水形成期間が8-12ヶ月にもおよぶ海域で卓越して産出することが知られている (Kunz-Pirrung, 1998; Rothen et al., 1999)。de Vernal et al. (2001) は、渦鞭毛藻シス

ト群集の解析に基づいたbest-analogue法によって、北極海における第四紀を通じての海水期間を年間±1.5ヶ月の精度で復元することに成功している (第2図)。

### 4.4 古塩分指標

渦鞭毛藻は淡水から海水まで幅広く生息するために、その群集解析から数々の塩分指標としての研究成果が示されている。Dale (1996) はバルト海の現世渦鞭毛藻シスト群集に関して、種の多様性と特定の種出現が塩分の違いによってもたらされることを明らかにした。その他には、塩分の違いによっていくつかの生態的表現型 (ecophenotype) が存在することが知られている。*Protoceratium reticulatum* や *Lingulodinium machaerophorum* の殻表面にみられる突起物の長さや塩分が相関を示すのはその典型例である。渦鞭毛藻シスト群集の解析から過去の塩分を定量的に推定する試みは2つの方法に大別される。一つは、de Vernal et al. (2001) に代表されるように、古水温同様に北大西

洋及び北極海で採集された677表層堆積物試料の群集解析に基づいて、現世群集と現海洋表層水温の対応関係を化石群集に適用して過去の塩分を推定する手法である。これによると±1.8psuの精度で塩分を推定できる(第2図)。2つめは*L. machaerophorum*や*P. reticulatum*など塩分の違いに対応して生態的表現型を有する種や淡水または低塩度に耐性のある種(例えば*Spiniferites cruciformis*など)の相対産出頻度を指標として過去の塩分を推定する手法で、Mudie *et al.* (2001)の黒海での試みが代表的な研究例として挙げられる。

#### 4.5 古海洋指標としての問題点

現在、渦鞭毛藻シストを古海洋環境指標として解析する際の最大の問題は、渦鞭毛藻の生態が未だ十分に明らかになっていない点である。これまでに、表層堆積物中の高シスト密度は主に大陸棚外縁、大陸棚斜面および沿岸域で観測されている。しかしながら、既知の渦鞭毛藻の生態およびシストの生活環での位置付けを考慮すると、本来高密度にシストが観察され得るのは、光合成を行うのに好適かつ発芽直後に容易に海表面付近へ移動できる沿岸域であると推測される。とすれば、沿岸域より離れ、水深が50mを越える海域に産出する渦鞭毛藻シストは、1)二次的移動および堆積による、あるいは2)既知の生活環とは異なる生活環を有する可能性が考えられる。

第二の問題は、渦鞭毛藻の遊泳細胞と堆積物中に保存され得る渦鞭毛藻の生態および分類上の関係のすべてが未だ明らかになっていない点である。このことは、スウェーデンおよびノルウェー沿岸域での研究において、海洋表層における遊泳細胞の産出頻度および相対的・絶対的産出頻度が、セジメント・トラップおよび表層堆積物から得られたシストのそれらと対応しない点で示されよう(Dale, 1976; Godhe *et al.*, 2001)。つまり、遊泳細胞の分布が示す実際の環境と遺骸または化石シスト群集から推定される(古)環境に少なからず差異が生じているのである。

第三の問題は、渦鞭毛藻シストは微小なサイズ(約20-200 $\mu$ m)のために海水中および堆積物中ではシルトサイズの鉱物粒子に類似した挙動を示すことから、二次的移動の影響を受けやすいと考え

られる点である。

その他の問題として、シスト細胞(殻)壁内のスポロポレニン類似物質の量に変化して、それが特定の種の保存状態に強く影響することが示唆されている点である。

現時点では、これらの問題点を定量的に判断する基準がない。

#### 5. 将来への課題

渦鞭毛藻シストの群集解析にもとづいて古海洋変動を精度良く復元するためには、先に挙げたいくつかの問題を解決することが必須である。小論で紹介した研究手法とは異なる見地から、近年、ドイツのブレーメン大学の研究グループを中心にして石灰質の渦鞭毛藻シストによる古海洋環境指標の確立が試みられている(例えば、Hoell *et al.*, 1998; Vink *et al.*, 2000)。現在、石灰質のシストは貧栄養の海洋表層状態の指標として古海洋環境の復元に用いられているが、より詳細な生態学および生物地理学的研究が行われることによって、他の古海洋環境指標として威力を発揮するのではないかと期待される。さらに渦鞭毛藻は、ダイノステロール(dinosterol)という物質を持つ事が知られているが、このステロールを用いた地球化学的研究が進めば、微古生物学的アプローチ以外に、有機地球化学の側面からも古海洋環境の復元に貢献できるだろう。

いずれにせよ、他の微化石および有機地球化学の研究と比較すると、古海洋学における渦鞭毛藻シストの研究は始まったばかりであり、今後、古海洋環境指標としての有用性が高まるものと期待している。

謝辞：産業技術総合研究所(地質調査総合センター)の川幡穂高博士には、本文を書く機会をいただいた。ドイツ・キール大学GEOMAR研究所の河潟俊吾博士には文章を読んでいただいた。長崎大学水産学部の松岡敷充博士には査読をして頂き貴重はコメントをいただいた。深く感謝の意を表する。

#### 文 献

- Biebow, N. (1996) : Dinoflagellatenzysten als Indikatoren der spact- und postglazialen Entwicklung des Auftriebschens vor Peru.

- 57, Geomar Report.
- Cho, H.-J. and Matsuoka, K. (2001) : Distribution characteristics of dinoflagellate cysts in the surface sediments collected from the Yellow Sea and the East China Sea. *Marine Micropaleontology*, 42, 103-123.
- Dale, B. (1976) : Cyst formation, sedimentation, and preservation; factors affecting dinoflagellate assemblages in Recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 22 (1), 39-60.
- Dale, B. (1983) : Dinoflagellate resting cysts: "benthic plankton". In: G.A. Fryxell (Editor), *Survival strategies of the algae*. Cambridge University Press, Cambridge, 69-136.
- Dale, B. (1996) : Dinoflagellate cyst ecology: modeling and geological applications. In: J. Jansonius and D.C. McGregor (Editors), *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphical Palynologists Foundation, Salt Lake City, 1249-1276.
- de Vernal, A., Henry, M., Matthiessen, J., Mudie, P.J., Rochon, A., Boessenkool, K.P., Eynaud, F., Grosfeld, J.G., Guiot, Joel., Hamel, D., Harland, R., Head, M.J., Kunz-Pirring, Martina., Levac, E., Loucheur, V., Peyron, O., Pospelova, V., Radi, T., Turon, J. L. and Voronina, E. (2001) : Dinoflagellate cyst assemblages as tracers of sea-surface conditions in the northern North Atlantic, Arctic and sub-Arctic seas: the new 'n=677' data base and its application for quantitative palaeoceanographic reconstructions. *Journal of Quaternary Science*, 16 (7), 681-698.
- Deflandre, G. and Cookson, I.C. (1955) : Fossil microplankton from Australian Late Mesozoic and Tertiary sediments, *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 6, 242-313.
- Devillers, R. and de Vernal, A. (2000) : Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments of the northern North Atlantic in relation to nutrient content and productivity in surface waters. *Marine Geology*, 166 (1-4), 103-124.
- Evitt, W. R. (1985) : Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation, *Dinoflagellate cyst terminology*, Geological Survey of Canada Paper 76 (24).
- Godhe, A., Noren, F., Kuylenstierna, M., Ekberg, C. and Karlson, B. (2001) : Relationship between planktonic dinoflagellate abundance, cyst recovered in sediment traps and environmental factors in the Gullmar Fjord, Sweden. *Journal of Plankton Research*, 23 (9), 923-938.
- Hoell, C., Zonneveld, K.A.F. and Willems, H. (1998) : On the ecology of calcareous dinoflagellates; the Quaternary eastern equatorial Atlantic. *Marine Micropaleontology*, 33 (1-2), 1-25.
- Kawamura, H., (in prep.) : Dinoflagellate cyst distribution of a shelf to slope transect in the oligotrophic Sunda Shelf, South China Sea.
- Kunz-Pirring, M. (1998) : Rekonstruktion der Oberflaechenwassermassen der oestlichen Laptevsee in Holozaen anhand von aquatischen Palynomorphen. *Alfred-Wegener Institut fuer polar und meeresforschung, Bremerhafen*, 117p.
- 栗田裕司・松岡敷充・小布施明子 (1997) : 堆積環境指標としての有機物化石(ナリノモルブ)堆積学研究, 44, 59-69.
- Lewis, J., Dodge, J.D. and Powell, A.J. (1990) : Quaternary dinoflagellate cysts from the upwelling system offshore Peru, Hole 686B, ODP Leg 112. In: Suess *et al.* (Editors), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Peru continental margin; covering Leg 112 of the cruises of the Drilling Vessel JOIDES Resolution, Callao, Peru to Valparaiso, Chile, sites 679-688, 20 October 1986-25 December 1986*. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. Texas A & M University, Ocean Drilling Program, College Station, TX, United States, 323-328.
- 松岡敷充 (1985) : 対馬暖流域の表層堆積物中における渦鞭毛藻シストの分布, 第四期研究, 24 (1), 1-12.
- Matsuoka, K. (1992) : Species diversity of modern dinoflagellate cysts in surface sediments around the Japanese Islands. In: Head, Martin, J.; Wrenn and John (Editors), *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*. Publishers Press, Salt Lake City, UT, United States, 33-55.
- 松岡敷充 (2000) : 沿岸域の環境科学と地質 沿岸域の富栄養化を例として, 月間地球, 22, 3号, 181-185.
- Mudie, P.J. (1992) : Circum-Arctic Quaternary and Neogene marine palynofloras; paleoecology and statistical analysis. In: Head, Martin, J.; Wrenn and John (Editors), *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*. Publishers Press, Salt Lake City, UT, United States, 347-390.
- Mudie, P.J. (2001) : Distribution of dinoflagellate cysts in the Canadian Arctic marine regions. *Journal of Quaternary Science*, 16 (7), 603-620.
- Mudie, P.J., Aksu, A.E. and Yasar, D. (2001) : Late Quaternary dinoflagellate cysts from the Black, Marmara and Aegean seas: variation in assemblages, morphology and paleosalinity. *Marine Micropaleontology*, 43, 155-178.
- Reid, P.C. (1977) : Peridiniacean and Glenodiniacean dinoflagellate cysts from the British Isles. *Nova Hewigia*, 29, 429-463.
- Rochon, A., de Vernal, A., Turon, J.L., Matthiessen, J. and Head, M.J. (1999) : Distribution of recent dinoflagellate cysts in surface sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas in relation to sea-surface parameters. *AASP Contribution Series 35*, 35. American Association of Stratigraphical Palynologists Foundation, Dallas, 152p.
- Versteegh, G. (1994) : Recognition of cyclic and non-cyclic environmental changes in the Mediterranean Pliocene; a palynological approach. *Marine Micropaleontology*, 23 (2), 147-183.
- Versteegh, G. (1995) : Palaeoenvironmental changes in the Mediterranean and North Atlantic in relation to the onset of northern hemisphere glaciations (2.5 Ma B.P.) - a palynological approach, Universiteit Utrecht.
- Versteegh, G.J.M., Brinkhuis, H., Visscher, H. and Zonneveld, K.F. (1996) : The relation between productivity and temperature in the Pliocene North Atlantic at the onset of northern hemisphere glaciation: a palynological study. *Global and Planetary Change*, 11, 155-165.
- Vink, A., Zonneveld, K.A.F. and Willems, H. (2000) : Distributions of calcareous dinoflagellate cysts in surface sediments of the western equatorial Atlantic Ocean, and their potential use in palaeoceanography. *Marine Micropaleontology*, 38 (2), 149-180.
- Wall, D., Dale, B., Lohmann, G.P. and Smith, W.K. (1977) : The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the north and south Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine Micropaleontology*, 2, 121-200.

KAWAMURA Hiroshi (2002) : Dinoflagellate cysts as proxies for sea surface conditions in the late Quaternary.

< 受付 : 2002年6月18日 >

地質ニュース 576号