実験古生物学的手法による古海洋環境指標の確立

— 総括と展望 —

北 里 洋*

Experimental Paleontology : An Effective Approach for Screening and Establishing Biological Proxies of Paleoceanography —Review and perspective—

Hiroshi KITAZATO*

Abstract

To analyze oceanic paleoenvironmental histories, paleoceanography has used various biological proxies such as characteristic species, molecular bio-markers, chemical components and others. Much of paleoceanographic information originates from skeletal remains and/or chemical compounds of marine organisms. Accordingly, we are always faced with the biological problem of so-called “vital effects”. Experimental paleontology is a research method to determine relationships between organisms and their biotic and/or abiotic environments through well-controlled culture experiments. This is one of the best ways to shed light into the “vital effect” black box.

In this article, I review previous studies which have tried to solve paleontological problems through culture experiments using foraminifera. There are three different scales of experimental methods. First is a culture in a petri dish. This method is advantageous to observe the relation between individuals and environmental factors. Second is micro- and mesocosm experiments which tried to reconstruct a part of the marine ecosystem in laboratory. With this method one can examine interactions between organisms and biotic and/or abiotic factors. Third is *in situ* experiment in the sea using submersibles or benthic landers. These methods play the role of finding clues about, or proving the nature of, current biological proxies of paleoceanography. I strongly invite young scientists to work with experimental cultures for the better understanding biological proxies in paleoceanography. Several suggestions for future studies are also proposed in the text.

Key words : experimental paleontology, paleoceanography, biological proxies,
culture experiment, foraminifera

キーワード : 実験古生物学, 古海洋学, 生物環境指標, 飼育実験, 有孔虫

* 静岡大学理学部生物地球環境科学科

* Marine Geosciences and Deep-sea Biology Laboratory, Department of Life and Earth Sciences, Shizuoka University

1. はじめに

古海洋学の研究では、海底堆積物中に残されたさまざまな痕跡情報に基づいて過去の海洋環境を復元する。現在、古海洋環境解析で使われている指標の多くは、化石として残った生物種あるいはその殻の化学的な成分・組成を用いている。また、堆積物中に残った生物源有機物質をバイオマーカーとして利用する。つまり、現在の海洋に生存する生物種あるいは生物群集とまわりの環境との相関関係を、過去の海洋の古環境と古生物種あるいは古生物群集の相関関係に置き換えて過去に適用していくのである。あるいは、生物が異なった環境条件に置かれると異なった元素の取り込み方をするという性質を利用して、それを過去に適用する方法もある。しかし、生物が作った殻の形態や化学組成または生化学物質を利用する限り、生物ならではの問題が存在する。

たとえば、有孔虫類の殻は数カ月から数年という長い時間をかけて成長しているために、殻には数カ月から数年にわたる情報が保存されている。したがって、有孔虫の殻1つを分析することは数カ月あるいは数年の情報の平均的な値であることを理解していなければならない。また、種間の違い、個体間の違いがあることを念頭に置かなければならない。しかし、古海洋学に利用されている生物は殻を持った海生生物であるために、生物学者の興味からはずれており、したがって、その自然史およびそれらの生物とそれを取りまく環境との相関についての研究はあまりされていない。このために、生物情報に基づいて過去を推定する多くの研究は、過去にいくつかある研究例にその結果の解釈の拠り所を得てきた。たとえば、Bradshaw (1961) が飼育実験を通じて明らかにした、有孔虫 *Ammonia beccarii* (Linne) と温度と成長・生殖との関係についての図 (図1) は、有孔虫のみならず海生生物の環境への適応を表わす例としてよく使われている。しかしよく調べてみると、種毎、生物群毎に温度、塩分などの環境因子への適応の様子は Bradshaw のものとは違っている (たとえば, Tsuchiya *et al.*, 1994;

Kitazato, in prep.)。

生物種を過去の環境指標として認定する手続きは、生物の分布と分布範囲におけるさまざまな環境因子との相関を検討してその中で最も相関のある環境因子の指標とする、いわゆる疫学的手法に基づいている。そのために、たとえば深海生底生有孔虫の *Epistominella exigua* のように、北大西洋深層水の消長を表わす指標としても (Streeter, 1973; Schnitker, 1980), また、海洋表層からの植物デトリタスのフラックスの強弱を表わす指標としても (Smart *et al.*, 1994) 使われることがあり、どちらの指標が有効なのかかわからないという混乱が起こっている。

最近、化学的な指標を用いて古海洋を復元する研究が優勢である (大河内・平, 1996)。このような研究の例として、たとえば、有孔虫の殻のカドミウム濃度から過去の海水中のリンの濃度変化を明らかにすることができる (Boyle, 1988)。これは次のような論理に基づいている。まず海水中でカドミウムはリンと同じ挙動を示す。また有孔虫は殻を作るときに海水のカドミウムの量に比例したカドミウムを殻中に取り込んでいるだろうと考えられている。したがって有孔虫殻のカドミウム濃度を測定すれば海水中のリン濃度がわかるだろうということになる。この論理が正しいのならば、有孔虫化石のカドミウムを分析して過去の海水中のリン酸濃度を正しく求めることができ、ひいては過去の海洋の生物生産性を推定することができる。これにしても、生物学的な問題がつきまとう。Boyle (1995) は、底生有孔虫の殻に含まれる Cd 量の分析についてさまざまな観点から詳細に検討し、有孔虫の Cd 値を環境の指標として用いる際の限界について論じた。彼は、分析機器の精度、実験の再現性およびサンプル内での元素の分布が均一であるかどうかの3つの観点から検討した。そして、彼は底生有孔虫の個体間で殻に含まれる Cd/Ca 比がかなり違うことを見つけ、さらに個体内でも殻の場所によって Cd が不均一に分布していることを示した。その個体間、あるいは個体内での不均一さの原因として、1) 堆積物の生物擾乱によっていろいろな時期の個体が混

図 1 有孔虫 *Ammonia beccarii* (Linne) の成長・生殖活動と水温との関係。(Bradshaw, 1961)

Fig. 1 Relationships among foraminiferal activity, growth and water temperature of *Ammonia beccarii* (Linne). (Bradshaw, 1961)

じているために起こる個体間の測定値の違い、2) 底生有孔虫のサイズ、成長速度、年齢、遺伝的性質などのいわゆる“vital effect”によってカドミウムの取り込み方が異なるために起こる違い、3) 有孔虫は底層水の化学組成を反映していない、4) 底生有孔虫は海底でそれぞれが異なった微小空間分布をとっているので場所による microenvironment の違いが殻の化学組成に反映する、5) 堆積後に起こった何らかの変質によって元素組成が変化してしまうという5つの可能性を指摘した。ここで指摘された化学組成の不均一さの原因は、多くが生物そのものの性質にかかわる問題であり、これを解決するには古海洋学指標に使われる生物の自然史（生活史、食生、分布、成長速度など）を理解する必要がある。

以上のいくつかの例が示すように、古海洋学ではさまざまな生物指標が使われているが、それぞれ生物ゆえの問題が根底に存在している。これらの問題の解決には、遠回りではあるが、対象生物の自然史科学的な研究が重要なアプローチである。そのことにより生物指標の確実性（proof）が増すとともに、よりもっともらしい過去の海洋環境の復元と解釈ができるようになる。このような観点から、本論では、古環境解析によく使われる生物種である有孔虫類を例として、古環境解析において生物種を取り扱うときに起こる生物ならではの問題点とその解決方法について紹介し、議論する。

II. 生物試料を古海洋学で使うときの問題点

前述の Boyle (1995) の例のように、有孔虫の殻などの生物が沈着した鉱物（生鉱物）の化学組成にはさまざまな生理的あるいは生態的な理由で変異が現われる。このうち、おもに生物体内の代謝反応によって環境水の化学組成から殻内の化学組成が系統的にずれることを“vital effect”と呼んでいる (Uray *et al.*, 1951)。では、古海洋学指標のうち、生物活動が原因となって生じる問題にはどのようなことがあるのだろうか。いくつかを示す。

〔生物の代謝反応の問題〕

生物体内の反応は、ほとんどが酵素を触媒とした化学反応であるといってもよい。したがって異なった生物、種、および個体間で酵素の種類や性質が異なり、そのために生体内の化学反応の速度や平衡定数が異なっていることが考えられる。たとえば、生鉱物中の酸素や炭素の同位体組成は、温度や塩分などの物理化学的な要素と相関しているだけでなく、生物そのものの生理的・遺伝的な特性にも依存している (Wefer and Berger, 1991)。また、海水の温度・塩分・同位体組成などが同一の条件で成長したとしても、種類によって殻に含まれる酸素や炭素の同位体対比が異なっている (Grossman, 1987)。

〔生活史〕

一個体の生物の殻には、その生物が殻を作り始めたときから死にいたるまでのまわりの環境情報が入力されている。したがって、2週間で成長する種類と、1年間かけて成長する種類とでは、殻に含まれている情報は当然異なる。浅海域に生息する生物の場合、浅海的环境は温度・塩分・溶存酸素量・光量など多くの環境因子の季節変動が激しい (図2)。したがって、たとえば春に生まれて秋までに成長した個体の殻1つを分析すると、その値は春・夏・秋に作られた殻に含まれる情報のそれぞれの体積の加重平均値である (Toyofuku, 1997 MS)。

表1に、現在までにわかっている底生有孔虫類の生活史の長さを示す。浅海生種の一生は一般に

図2 *Trochammina hadai* Uchio の生活史。
(Matsushita, 1991 MS)

Fig. 2 Integrated life cycle of *Trochammina hadai* Uchio in relation to seasons.
(Matsushita, 1991 MS)

1週間から数カ月であるが、深海では2年以上の多年生種が多い。このことは、浅海種の殻には短い間の季節変動が記録されているが、深海生種の殻には2年以上の環境記録が刻まれていることを意味している。したがって、深海種の場合、たとえ1匹だけで測定を行なったとしても、そのデータは1年以上の年月の環境変動の平均であることに注意したい。

〔成長速度 (growth rate)〕

生物は幼体と成体とで成長速度が異なる。図3に異なった温度と塩分で飼育したときの有孔虫 *Glubratella opercularis* の成長曲線を示す。成長速度は幼体のときに早く、成体になると遅い。一般に、結晶に取り込まれる物質の量は、結晶成長速度が違えば異なることが考えられる。もしも、有孔虫の殻成長の違いが殻の炭酸カルシウム結晶の成長速度の違いだとしたら、幼体と成体とで殻形成の際に取り込まれる元素・化学物質の量に違いがでてよい。

表 1 底生有孔虫類の生活史の期間.

Table 1. Duration of reproductive cycle among various benthic foraminiferal species.

species	author	duration of reproductive cycle
<i>Rotaliella elatiana</i>	Pawlowski and Lee (1992)	5-8 days
<i>Rosalina globularis</i>	北里・Hemleben (1991)	2 weeks
<i>Spiroloculina hyalina</i>	Arnold (1964)	2 weeks
<i>Nubecularia lucifuga</i>	Arnold (1967)	a few weeks
<i>Rosalina</i> sp.	Hedley and Wakefield (1967)	3-5 weeks
<i>Streblus beccarii tepida</i>	Bradshaw (1957)	4 weeks
<i>Patellina corrugata</i>	Myers (1935)	41 days
<i>Patellina corrugata</i>	Berthold (1971)	40 days
<i>Glabrata opercularis</i>	土屋 (1994MS)	48-55 days
<i>Bolivina doniezi</i>	Sliter (1970)	9-13 weeks
<i>Trochammina hadai</i>	Matsushita and Kitazato (1990)	4-6 months
<i>Heterostegina depressa</i>	Roettger (1972)	8 months
<i>Bolivina pacifica</i>	Ohga (1995MS)	1 year
<i>Fursenkoina</i> sp. 1	Ohga (1995MS)	1 year
<i>Epistominella exigua</i>	Boltovskoy and Lena (1969)	< 1 year
<i>Elphidium gunteri</i>	Boltovskoy and Lena (1969)	< 1 year
<i>Elphidium articulatum</i>	Boltovskoy and Lena (1969)	< 1 year
<i>Quinqueloculina seminulum</i>	Boltovskoy (1964)	1 year
<i>Elphidium macellen</i>	Boltovskoy (1964)	1 year
<i>Buccella frigida</i>	Boltovskoy (1964)	1 year
<i>Marginopora vertebralis</i>	Ross (1972)	> 1 year
<i>Globobulimina</i> spp.	Ohga (1995MS)	> 2 year
<i>Chilostomella ovoidea</i>	Ohga (1995MS)	> 2 year
<i>Gavelinopsis translucens</i>	Hemleben and Kitazato (1995)	4-500 days

This table is modified from Boltovskoy and Wright (1976).

〔接餌傾向 (food preferences)〕

餌の違いは生物体の化学組成に影響を与える。たとえば人間の場合、外国旅行の最中とその前後に髪の毛や髭の窒素同位体比を測定すると、異なった同位体比になる。これは、外国では日本の場合と同位体比の違う食材を使った食事をするためであるらしい (和田英太郎氏談話)。この例と同様に、海生生物も餌が違えば殻の化学組成も異なるはずである (Zahn *et al.*, 1986)。

〔微小分布 (microhabitat segregations)〕

底生生物は、海底表面付近に存在する微小環境にしたがって住み分けている (図 4: Kitazato, 1994)。微小環境毎に物理・化学的な条件は異なるので、底生生物の殻の化学組成は微小環境毎に

異なっているはずである (Woodruff *et al.*, 1980)。

〔化石化過程 (taphonomic problem)〕

海洋生物群集は、死後、海底表層部における分解・変質過程を経て、生体群のほんの一部が化石として地層中に保存される。これを化石化過程という。この過程で、生物軟体部やこわれやすい殻は分解して消滅する。また分解せずに残った殻は、さまざまな底生生物によって攪拌されて混じる。したがって、地層や堆積物中で化石として隣り合って産出するからといって同時期に生きていたという保証はほとんどない。むしろ、数 10 年～数 100 年の時間幅の中で生きていた生物の遺骸が混じりあった集団を見ていると認識していたほうがよい。

図 3 異なった水温・塩分で飼育した時の *Glabratella opercularis* (d'Orbigny) の半数体個体群の成長曲線。(土屋, 1994 MS)

Fig. 3 Figure indicates integrated growth curves of *Glabratella opercularis* (d'Orbigny) under different water temperature and salinity conditions. (Tsuchiya, 1994 MS)

本章で触れた“vital effect”は生物の細胞内で起こる biological fractionation であり、昔からこの問題は指摘されていた（たとえば, Uray *et al.*, 1951 ; 酒井ほか, 1969 ; Wefer and Berger, 1991）。そして、化石化過程を始めとする地質過程の問題は、自然現象の観測や対象生物の自然史を理解することによって解決することも、また指摘されていた。しかし、長期間にわたる観測とか手間のかかる飼育実験などの手法は現代の

研究のテンポに合わないために、“賢い”研究者は手を出さなかった。また、地球科学者は地球物質の定量的理解を最優先にしたために、定量化しにくい生物と地質の理解を後回しにする傾向が強く、そのことも“vital effect”や地質過程の理解が遅れる原因になった。

古海洋学が発展し、さまざまな環境指標が提案されるようになるにしたがって (Elderfield, 1990), それらの指標が生物にとって何を意味しているのかという仮定の検証と、それらが環境の指標として有用であるかどうかについて証明する必要がでてきた（たとえば, COSOD II, 1987）。欧米では、いくつかの研究室で実験的手法による古海洋学的指標の検証が始まっている。その中の一人であるカリフォルニア大学デービス校の Spero が論文の中で主張しているように、私たちも“vital effect”というブラックボックスを開けてみようではないか。

Let's open the “vital effect” black box !

(Spero and Williams, 1989)

III. 実験古生物学とは

生物体内の black box を読むには、おもに長期観測を通じた対象生物の自然史の理解と環境を制御した飼育実験が有用である。コントロールされた自然環境の中で生物を飼育することによって、検討したい環境因子と生物との相関のみを取り出して議論できるからである。

なぜ、実験的な方法が有用なのだろうか。物理学における例と比較してみるとわかりやすい。実験物理学について解説した文 (伏見, 1992) を引用する。

「力学に端を発する近代科学の驚異的成功は、人間が自然と対話する方法を持つようになったからだといわれている。その方法とは、実験による自然との対話である。自然のありのままのふるまいを観察するだけでなく、環境を整えて、自然が秘密を語るように問いかける。実験室内に、自然の原理をもっとも鮮明に示すような理想的な「人工の」自然をつくりあげ、それを徹底的に尋問するのである。たとえば、力学の原理を解明する場

図 4 泥底環境における有孔虫類の微小空間分布. (Kitazato, 1994)
Fig. 4 Microhabitats of benthic foraminifera around the sediment-water interface at muddy bottom. (Kitazato, 1994)

合なら、天体運動を観測するだけでなく、実験室内に真空容器をつくり、パチンコ玉を落下させるようなことを行う。身の回りのありのままの自然の観察だけでは、空気抵抗という副次的な問題が、本来は単純な力学の原理をあいまいで複雑にみえるようにしてしまう。実際、この近代科学の方法論をもちえなかったアリストテレスの物理学は、副次的問題のほうを運動の本質とみなしていた。現代でも、力学を学ばなかった人は、アリストテレス的な運動観をもつ人が多い。野球のピッチャーがカーブを投げたとしよう。いちばん大事なことは慣性の法則でボールが飛び続けることであるが、むしろ、ボールのスピードがだんだん遅くなってついに止まってしまうことや、軌跡が曲がることのほうが大事だと考える人が多い。自然をありのままに観察して、それを記述するだけでは、そういうことになる。アリストテレス物理学ではそれ以上一歩も進めないが、真空中のパチンコ玉の実験を通して原理を把握したニュートン力学に立脚すれば、空気の流体力学を發展させることができ、それによって、空気中でカーブがなぜ曲がるかも理解できるようになる。」

ここに引用した実験物理学の例とそっくり同じことが、時間の経過とともに非可逆的に変化する事象をも扱う四次元の学問である地球科学や古海洋学の世界で成り立つとは思わない。しかし、自然現象からただ帰納するだけでなく、自然に働き

かける演繹的な方法が有用であることはいうまでもない。このような観点から私たちは実験古生物学という研究分野の展開を提唱している（北里ほか, 1993）。

IV. 実験的手法を使った研究にはどのようなものがあつたのか？

実験的な手法を用いて生物と環境との相関を議論し、化石に応用しようとした例は少なくない。それは、実験の規模によって3つに分けることができる（表2）。

1) 試験管やシャーレの世界

試験管やシャーレなどのガラス容器に生物を入れ、まわりの環境条件を制御した飼育実験を行なう、対象となる生物の個体群レベルでの自然史とその環境に対する特性を理解しようとする手法である。古くは、Myers (1935), Arnold (1954), Grell (1954) などの生活史を理解するための飼育が主体であつたが（たとえば図5）、Bradshaw (1961)以降、環境を制御した実験を行なうようになった。日本でも、有孔虫の種内変異と環境との相関を検討するために飼育を試みた森島正夫（森島・千地, 1973）や、進化古生物学の視点から底生有孔虫の継代飼育を試みた東京大学グループ（池谷ほか, 1976）の先駆的な研究がある（図6）。

しかし、シャーレ内での実験は、その結果がど

表 2 飼育実験を用いた有孔虫の研究例.

Table 2. Table shows summary of foraminiferal studies using culture experiments.

シャーレの実験	
@生活史・生理・生態の理解	<p>Myers (1935, 1943) <i>Patellina corrugata</i>, <i>Eiphidium crispum</i>, Jepps (1942) <i>Elphidium crispum</i> Arnold (1954, 1964, 1967) <i>Allogromia</i> sp., <i>Discornopsis</i>, <i>Calcituba</i>, Grell (1954) <i>Rotaliella sulcata</i>, <i>Patellina corrugata</i> Berthold (1971, 1978) <i>Patellina corrugata</i>, <i>Amphistegina</i>, 森島・千地 (1973) ecology of littoral foraminifera Schwab and Schlobach (1973) <i>Allogromia laticollaris</i> 池谷ほか (1976) ecology of littoral foraminifera Pawlowski and Lee (1992) <i>Rotaliella elatiana</i> 高原 (1989MS) <i>Grabratella</i> spp. 三島 (1990MS) <i>Homotrema rubrum</i> Ohga (1995MS) deep-sea species Kitazato and Matsushita (1996) <i>Trochammina hadai</i></p>
@環境を制御した飼育実験	<p>Bradshaw (1961) temp. sal. DO, hydraulic pressure, Lee <i>et al.</i> (1961) nutrient Hemleben <i>et al.</i> (1989) temp. sal. 北里・Hemleben (1991) temp. sal. DO Matsushita (1991MS) temp. sal. DO Koshio (1992MS) temp. sal. DO 土屋 (1994MS) temp. sal. 国本 (1995MS) temp. sal. 豊福 (1995MS) temp. sal. 那須 (1995MS) temp. sal.</p>
microcosm の実験	
	<p>Freudenthal <i>et al.</i> (1963) rocky shore, tidal rhythm 北里 (1981, 1989), Kitazato (1984, 1988a,b, 1992) microhabitat, moving speed Chandler (1989) animal-sediment relations of level bottom community Moodley and Hess (1992) DO controlled experiments Cedhagen (1992) living position against velocity of bottom water Kitazato (1994) food preferences of deep-sea forams Hemleben and Kitazato (1995) ecology of deep-sea benthice</p>
mesocosm の実験	
	<p>Alve and Bernhard (1995) DO controlled Schafer <i>et al.</i> (1996) temp.</p>
現場培養実験	
	<p>Buzas (1978, 1982), Buzas <i>et al.</i> (1989) predation exclusion experiments at intertidal zone Ellison and Peck (1983) recolonization of shelf species Kaminski <i>et al.</i> (1988) recolonization of deep-sea species 三島 (1990MS) interaction among forams and other animals Kitazato (1995) recolonization experiment of deep-sea species Kitazato and Shirayama (1996) test for stepping stone hypothesis of chemosynthetic fauna</p>

ここまで自然に近いのか？ また、シャーレの中で成長した個体が正常な形態を示しているのか？ 奇形ではないのか？ など、実験結果が自然をどれくらい再現しているのかという疑問がつきま

図 5 滴下式連続飼育装置. (Arnold, 1993 を改変)
Fig. 5 Percolating culture devices. (modified after Arnold, 1993)

う。また、地学に所属しながら生物学に手を出すことに躊躇したこともあって、多くの古生物学者達は飼育を用いた研究を評価せず、実行もしなかった。とくに有孔虫の場合には、有孔虫化石の解析が石油探鉱に役立つため、石油開発が盛んだった1960年代後半から1980年代にかけての研究は微化石層序学的研究に集中し、生物学的な研究は非常に低調であった。その中であって、Lamont 地球観測所の Allan Be は彼の共同研究者とともに浮遊性有孔虫の生態に関する研究を続け、その成果は CLIMAP Project に始まる現在の古海洋学の基礎を作った (Be, 1959; Be *et al.*, 1985)。一方、Tuebingen 大学の Karl G. Grell や New York 市立大学の John J. Lee など数名の生物学者は、原生生物の系統分類学あるいは原生生物と藻類との細胞内共生という視点から有孔虫の生物学を研究し続けた。1980 年代の後半からは、DSDP および ODP などの深海掘削によって多くの微古生物学的データが得られ、その古海洋学的解釈のためには各分類群の生物学的な情報が必要不可欠であるとの勧告 (COSOD II, 1987) も出

図 6 連続培養装置. (池谷ほか, 1976)
Fig. 6 Continuous percolating culture system. (Ikeya *et al.*, 1976)

されたことから、再び飼育による研究が出始めて現在に至っている。研究の主体は、生活史・生態の理解である (Pawłowski and Lee, 1992; Kitazato and Matsushita, 1996) が、特定の環境因子を制御した飼育実験も行なわれるようになった (Matsushita, 1991 MS; Koshio, 1992 MS)。とくに最近では、深海底のコアの解析に用いられる底生有孔虫を環境の指標として評価しようという目的で、深海生有孔虫類の飼育を試みる傾向が強くなっている (北里, 1989; Kitazato, 1994; Hemleben and Kitazato, 1995)。

2) 海を操作する (マイクロコズムとメソコズム)

水槽に堆積物と海水を入れ、その中に有孔虫の自然個体群を飼育する方法がある。これは、自然の一部を切り取って再現していることになり、マイクロコズム (microcosm) 実験という。この手法は、生態学の分野では常套的であり (たとえば、川端, 1994)、栄養塩類をコントロールしたり、他の物理化学的環境因子を変えたときに、生物の個体群がどう反応し、変動するのかを研究している。有孔虫では、1960 年代に Lee らが長さ 30 インチ、奥行 14 インチ、高さ 13 インチの 20 ガロン水槽を用いて潮間帯の波浪・潮汐などの条件を復元して、その水槽の中で有孔虫を飼育しようとした (Lee *et al.*, 1961, 1963; Freudenthal *et al.*, 1963) のがマイクロコズム実験の始まりである。その後、北里 (1981, 1989)、Sturrock and Murrey (1981)、Kitazato (1984, 1988 a, b, 1994)、Wetmore (1988)、Cedhagen (1992) などの生態観察や運動速度の測定があり、堆積物内外での有孔虫の住み分けと挙動が次第に明らかになってきた。また最近、過去の海洋無酸素事件のときに有孔虫類がいかに生き残ったのかを理解する目的で、Koshio (1992 MS) や Moodley and Hess (1992) によって、海水中の溶存酸素量を変えたときに有孔虫がどのように挙動するかについての実験がされている。

メソコズム (mesocosm) とは 1 m 以上のスケールで行なう水槽に再現された自然のことをいう。メソコズムを使った実験には、瀬戸内海での赤潮の実験 (関・小池, 1991) やカナダで行なわれた

図 7 メソコズムの例. (関・小池, 1991)

Fig. 7 Figure shows schematic mesocosm. (Seki and Koike, 1991)

CEPEX (Controlled Ecosystem Population Experiment) のような、海洋の表層の生態系に有機物や栄養塩の負荷を与えたときに、表層生態系がどのように変化するのかを調べるようなものがある (図 7)。有孔虫では、Alve and Bernhard (1995) がボックスコアで採集した堆積物と底層の海水をそのまま水槽として用い、海水の溶存酸素を変化させることによって、底生有孔虫の microhabitat がどのように変化するのかを調べた実験がある (図 8)。

3) 現場培養実験

シャーレの世界にせよ、マイクロコズム・メソコズムにせよ、実験室で行なわれる実験には、自然をどれくらい再現しているのかが常に問題になる。この不安を避けるためには、海洋の現場において実験を行なうことが考えられる。現場飼育実験としては、潮間帯にさまざまな粒径の底質を入れた容器を置き、その一部に網をかぶせて大型の捕食者が侵入できないようにして有孔虫の底質選択と捕食圧を調べた実験 (Buzas, 1978, 1982; Buzas

図 8 溶存酸素量を制御したメソコズム実験の例。(Alve and Bernhard, 1995)
Fig. 8 Schematic of the experimental mesocosm. (Alve and Bernhard, 1995)

et al., 1989), また, 浅海にプラットフォームを作り, そこにヒーターを付けた水槽を設置して堆積物を加熱し, 堆積物の温度を変えたときに有孔虫類の個体群がどのように変動するのかを調べた実験 (Schafer *et al.*, 1996) がある。また深海では有孔虫が新しい底質へどのように再加入するのかを調べた実験 (Kaminski *et al.*, 1988; Kitazato, 1995) がある。現在, 世界では潜水船がいくつも活動している。またランダーという自律型海底観測機器の開発が急速に進んでいる (Tengberg *et al.*, 1995)。海底研究においても技術革新が進行するようになった現在, 海底の常設ステーションに設置したさまざまな装置による実験的な研究がこれから発展することは疑いない。

V. これからどのような実験的な研究が必要か?

—まとめて代えて—

それでは, 今までの総括を踏まえて, 今後どのような研究を進めなければならないのだろうか。実験的な手法を用いた研究例をいくつか提案したい。

1) 環境指標の確実性 (proof) を得るための実験

最近, Nürnberg *et al.* (1996) は, 温度・塩分を制御して飼育を行なった浮遊性有孔虫の殻の Mg/Ca 比と温度・塩分との間にどのような相関があるのかを検討した飼育実験を行なった。その結果, Mg/Ca 比と温度との間には正の相関があるという結論を得た。また, 種類毎に Mg/Ca 比が異なり, 分析に当たっては同一種を用いなければならないこと, そして, 種毎に違った相関式を用いなければならないことを示唆した。この研究は, 生物の殻の Mg/Ca 比を温度の proxy として用いることの確実性を明らかにしたとともに, 生物の種類毎に違う関係式で検討しなければならないという新たな問題点を提起している。また, 豊福は, 底生有孔虫類の殻の Ma/Ca 比, Sr/Ca 比と環境水の温度との相関関係を, 温度などの環境を制御した飼育実験を用いて検討しており, 温度と Mg/Ca 比とに正の相関があることを示した (図 9) とともに, ほかの環境因子との相関関係についても検討している (豊福ほか, 1996)。この

図 9 有孔虫 *Quinqueloculina yabei* Asano の殻の Mg/Ca, Sr/Ca 比と水温との相関。(豊福ほか, 1996)

Fig. 9 Magnesium and Strontium contents of *Quinqueloculina yabei* Asano (foraminifer) which were grown under the constant temperature conditions during culture periods. (Toyofuku et al., 1996)

ような環境を制御した条件での飼育実験は、環境因子と生物指標との相関を直接検討できる点で優れている。

現在, Sr, Cd, Ba, Ge/Si, 希土類元素などの微量元素あるいは各種有機物質を海洋環境の proxy として利用しようとしている。しかし、これらすべてが指標として有効なわけではなく、入念な検討とふるいわけが必要である。その場合、特定の環境因子を制御した飼育実験が有用である。

2) 新しい know how を得るための実験

前にも述べたように、古海洋学の指標は、生物種や生物物質の振る舞いと環境因子との相関を統計的な手法を用いて求めているケースが多い。したがって、相関については生物学の理屈に必ずしも合っていないことがある。これはこれで使えるのだからいいのだ、といってしまえば済むのだが、生物学的な理論に裏付けられていないだけに、脆

図 10 巨大メソコズムの想像図。

Fig. 10 Supposed figure of a large mesocosm.

弱である。飼育実験を用いて、さまざまな環境因子と生物との相関を個別に検討していくことにより、また、さまざまな環境因子を変化させて飼育を行なうことにより、今まではわからなかった新しい環境の proxy を見つけることができる可能性がある。こういうアプローチによって、あいまいで夢見るような話ではなく、実験データに裏打ちされた再現性を持った研究を行なうことができる。

3) 過去の環境を復元するシミュレーション

最後に、荒唐無稽ともいえる巨大メソコズム実験の提案を行なう。現在の古海洋学の研究は、氷期 (cold house ocean) の海の温度・塩分などの物理化学的なデータを定量的に推定できるようになっている。そうだとすると、たとえば太平洋などの海洋の一部を仕切って大きな水槽 (直径 50 m, 深さ 200 m: 図 10) を作り、推定されたパラメータを用いて、その水槽中に氷期の海の状態を再現することができるはずである。この巨大メソコズムでは、氷期の海洋表層の生物生産がどうであったのか、またそのときにどれくらいの有機物

生産と沈降粒子束がみられるかなどの観測をより自然に近い条件の下に行なうことができる。データは観測船によって採取したり、水槽の下部にセジメントトラップを吊して沈降する粒子を捕捉することによって、現場で直接、検討することができる。また、メソコズム水槽の環境の制御は船から行なうが、自動制御式の浮きドックに制御装置を載せて無人で行なう方法も考えられるだろう。この巨大メソコズムでは、白亜紀の hot house ocean の復元実験もまた可能である。このような実験的な研究は、計算機を用いたシミュレーションと組み合わせることによってさらに強力になる。

飼育などの実験的手法を用いた古海洋学の生物環境指標の検討は、海生生物の飼育に時間が制約されることや、また、一定の経験が必要なことから敬遠されてきた。また、実験室に再現された飼育環境が自然をどれくらい忠実に再現しているのかとか、人工的な環境で成長した生物が奇形や異常な生理状態ではないのかというあいまいな心配もあって、実験的な研究はほとんど試みられてこなかった。しかし、最近の技術は、かなりよく環境因子を制御しながら飼育実験を行なうことを可能にしている。また、単一の環境因子のみを変えることによって、その因子と生物との相関を単純に検討できるという利点は魅力がある。今後、若い研究者がこの分野に参入することを期待している。

謝 辞

底生有孔虫の実験古生物学的研究は、静岡大学理学部生物地球環境科学科北里研究室の学生諸君と共同で推進している。また、国内外の同僚研究者諸氏には、折に触れ、議論をしていただいている。彼らとの協力と適度の緊張関係が研究を前進させる。地質調査所海洋地質部の川幡穂高博士には、地質調査所内の研究発表会に呼んでいただき、本論をまとめる機会を作って下さった。以上の方々に感謝する。本研究の一部は、文部省科学研究費補助金（課題番号 0654002, 08304032, 09554025）を用いた。

文 献

- Alve, E. and Bernhard, J.M. (1995): Vertical migratory response of benthic foraminifera to controlled oxygen concentrations in an experimental mesocosm. *Marine Ecol. Prog. Ser.*, **116**, 137-151.
- Arnold, Z.M. (1954): Variation and isomorphism in *Allogromia laticollaris*: A clue to foraminiferal evolution. *Cushman Found. Foram. Res., Contr.*, **5**, 78-87.
- Arnold, Z.M. (1964): Biological observations on the foraminifer *Spiroloculina hyalina* Schultze. *Univ. California, Publ. Zool.*, **72**, 1-78.
- Arnold, Z.M. (1967): Biological observations on the foraminifera *Calcituba polymorpha* Roboz. *Arch. Protist.*, **110**, 280-304.
- Arnold, Z.M. (1993): *A technical manual for the biologist*. The Boxwood Press, Pacific Grove, California, 169 p.
- Be, A.W.H. (1959): Ecology of recent planktonic foraminifera. Part 1.—Areal distribution in the western North Atlantic. *Micropaleontol.*, **5**, 77-100.
- Be, A.W.H., Bishop, J.K.B., Sverdløve, M.S. and Gardner, W.D. (1985): Standing stock vertical distribution and flux of planktonic foraminifera in the Panama Basin. *Marine Micropaleontol.*, **9**, 307-333.
- Berthold, W.-U. (1971): Untersuchungen ueber die sexuelle Differenzierung die Foraminifere *Patellina corrugata* Williamson mit einem Beitrag zum Entwicklungsgang und Schalenbau. *Arch. Protist.*, **113**, 147-184.
- Berthold, W.U. (1978): Ultrastructuanalyse der endoplasmatischen Algen von *Amphistegina lessona* d'Orbigny, Foraminifera (Protozoa) und ihre systematische Stellung. *Arch. Protist.*, **120**, 16-62.
- Boltovskoy, E. (1964): Seasonal occurrences of some living foraminifera in Puerto Deseado (Patagonia, Argentina). *J. Cons. Perm. Inter. Explor. Mer.*, **29**, 136-145.
- Boltovskoy, E. and Lena, H. (1969): Seasonal occurrences, standing crop and production in benthic foraminifera of Puerto Desado. *Cushman Found. Foram. Res., Contr.*, **17**, 144-149.
- Boltovskoy, E. and Wright, R. (1976): *Recent Foraminifera*. Dr. W. Junk b.v., The Hague, Netherland, 515 p.
- Boyle, E.A. (1988): Cadmium: Chemical tracer of deepwater paleoceanography. *Paleoceanogr.*, **3**, 471-489.
- Boyle, E.A. (1995): Limits on benthic foraminiferal chemical analyses as precise measures of environmental properties. *J.*

- Foram. Res.*, **25**, 4-13.
- Bradshaw, J.S. (1957): Laboratory studies of the rate of growth of the Foraminifera *Streblus beccarii* (Linne), var. *tepida* Cushman. *J. Paleont.*, **31**, 1138-1147.
- Bradshaw, J.S. (1961): Laboratory experiments on the ecology of foraminifera. *Cushman Found. Foramin. Res., Contr.*, **12**, 87-106.
- Buzas, M.A. (1978): Foraminifera as prey for benthic deposit feeders: Results of predator exclusion experiments. *J. Marine Res.*, **36**, 617-625.
- Buzas, M.A. (1982): Regulation of foraminiferal densities by predation in the Indian River, Florida. *J. Foramin. Res.*, **12**, 66-71.
- Buzas, M.A., Collins, L.S., Richardson, S.L. and Severin, K.P. (1989): Experiments on predation, substrate preference, and colonization of benthic foraminifera at the shelfbreak off the Ft. Pierce Inlet, Florida. *J. Foramin. Res.*, **19**, 146-152.
- Cedhagen, T. (1992): *Taxonomy and feeding biology of some benthic rhizopods, mainly foraminiferans (Protozoa)*. Unpublished Ph. D. Thesis, Goeteborgs Universitaet, 213 p.
- Chandler, G.T. (1989): Foraminifera may structure meiobenthic communities. *Oecologia*, **81**, 354-360.
- COSOD II (1987): *Report of the Second Conference on Scientific Ocean Drilling (Cosod II)*. European Science Foundation, Strasbourg, 142 p.
- Elderfield, H. (1990): Tracers of ocean paleo-productivity and paleochemistry: An introduction. *Paleoceanogr.*, **5**, 711-717.
- Ellison, R.L. and Peck, G.E. (1983): Foraminiferal recolonization on the continental shelf. *J. Foramin. Res.*, **13**, 231-241.
- Freudenthal, H.D., Lee, J.J. and Pierce, S. (1963): Growth and physiology of foraminifera in the laboratory: Part 2—A tidal system for laboratory studies on eulittoral foraminifera. *Micropaleontol.*, **9**, 443-448.
- 伏見 譲 (1992): 進化分子工学. 柴谷篤弘・長野 敬・養老孟司編: 講座進化 6, 分子からみた進化. 東京大学出版会, 195-227.
- Grell, K.G. (1954): Der Generationswechsel der polythalamen Foraminifere *Rotaliella heterocaryotica*. *Arch. Protist.*, **100**, 268-286.
- Grossman, E.L. (1987): Stable isotopes in modern benthic foraminifera: A study of vital effect. *J. Foramin. Res.*, **17**, 48-61.
- Hedley, R.H. and Wakefield, J. St. J. (1967): Clone culture studies of a new Rosalinid foraminifer from Plymouth, England and Wellington, New Zealand. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **47**, 121-128.
- Hemleben, C. and Kitazato, H. (1995): Deep sea foraminifera under long time observation in the laboratory. *Deep-Sea Res.*, **42**, 827-832.
- Hemleben, C., Spindler, M. and Anderson, O.R. (1989): *Modern planktonic foraminifera*. Springer-Verlag, New York, 363 p.
- 池谷仙之・花井哲郎・岡田 豊 (1976): 底棲有孔虫の飼育. 海洋科学, **8**, 56-62.
- Jepps, M.W. (1942): Studies on *Polystomella Lamarck*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **25**, 607-666.
- Kaminski, M.A., Grassle, J.F. and Whitlatch, R.B. (1988): Life history and recolonization among agglutinated foraminifera in the Panama Basin. In Gradstein, F.M. and Roegl, F. eds.: *Proc. 2nd Workshop on Agglutinated Foraminifera*. Abh. Geol. Bundesanst., **41**, 229-243.
- 川端善一郎 (1994): 水圏のダイナミズム—共存機構を探る. 藤井宏一・嶋田正和・川端善一郎著: シリーズ「共生の生態学」シャーレを覗けば地球が見える. 平凡社, 184-272.
- 北里 洋 (1981): 底生有孔虫の行動と生活様式の観察. 静岡大学地球科学研究報告, **6**, 61-71.
- Kitazato, H. (1984): Microhabitats of benthic foraminifera and their application to fossil assemblages. *Benthos'83, 2nd Int. Symp. Benthic Foraminifera (Pau, April 1983)*, 339-344.
- Kitazato, H. (1988a): Ecology of benthic foraminifera in the tidal zone of a rocky shore. *Revue de Paleobiologie, Spec. vol. 2*, 815-825.
- Kitazato, H. (1988b): Locomotion of some benthic foraminifera in and on sediments. *J. Foramin. Res.*, **18**, 344-349.
- 北里 洋 (1989): 底生有孔虫類の堆積物中での垂直分布 (予報). 日本ベントス研究会誌, **35/36**, 41-51.
- Kitazato, H. (1992): Pseudopodia of benthic foraminifera and their relationships to the test morphology. In Takayanagi, Y. and Saito, T. eds.: *Studies in benthic foraminifera*. Tokai Univ. Press, Tokyo, 103-108.
- Kitazato, H. (1994): Foraminiferal microhabitats in four marine environments around Japan. *Marine Micropaleontol.*, **24**, 29-41.
- Kitazato, H. (1995): Recolonization by deep-sea benthic foraminifera: Possible substrate preferences. *Marine Micropaleontol.*, **26**, 65-74.
- 北里 洋・Hemleben, C. (1991): 実験的手法による底生有孔虫類の殻形態の評価—溶存酸量をコントロールした実験—. 日本古生物学会 1991 年年会予稿集, 61.
- Kitazato, H. and Matsushita, S. (1996): Laboratory observations of sexual and asexual reproduction of *Trochammina hadai* Uchio. *Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan*, **182**, 454-

- Kitazato, H. and Shirayama, Y. (1996): Rapid creation of a reduced environment and an early stage of chemosynthetic community on cattle bones at the deep-sea bottom in Sagami Bay, central Japan—An experimental approach to test the stepping-stone hypothesis for chemosynthetic community dispersion—. *Vie et Milieu*, **46**, 1-5.
- 北里 洋・松岡数充・大野照文 (1993): 現在によみがえる化石—実験古生物学—. 月刊地球, **15**, 523-529.
- Koshio, M. (1992 MS): Life history and test morphology of *Ammonia beccarii* (Linne) (foraminifer) in Hamana Lake, central Japan. Unpublished Master's thesis, Shizuoka University, 64 p.
- 国本昌代 (1995 MS): 底生有孔虫 *Ammonia beccarii* (Linne) の成長速度と形態変化の解析. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 39 p.
- Lee, J.J., Pierce, S., Tentchoff, M. and McLaughlin, J.J. (1961): Growth and physiology of foraminifera in the laboratory: Part 1—Collection and maintenance. *Micropaleontol.*, **7**, 461-466.
- Lee, J.J., Freudenthal, H.D., Muller, W.A., Kossoy, V., Pierce, S. and Grossman R. (1963): Growth and physiology of foraminifera in the laboratory: Part 3—Initial studies of *Rosalina floridana* (Cushman). *Micropaleontol.*, **9**, 449-466.
- Matsushita, S. (1991 MS): Life history and test morphology of *Trochammina hadai* Uchio (agglutinated foraminifer) in Hamana Lake, central Japan. Unpublished master's thesis, Shizuoka University, 115 p.
- 三島京子 (1990 MS): 大型有孔虫 *Homotrema rubrum* (Lamarck) の殻形態, 成長過程. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 68 p.
- Moodley, L. and Hess, C. (1992): Tolerance of infaunal benthic foraminifera for low and high oxygen concentrations. *Biol. Bull.*, **183**, 94-98.
- 森島正夫・千地万造 (1973): 有孔虫の飼育法と生体に関する 2, 3 の観察. 九十九地学, **8**, 36-44.
- Myers, E.H. (1935): Morphogenesis of the test and the biological significance of dimorphism in the foraminifer *Patellina corrugata* Williamson. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Tech. Ser.*, **3**, 393-404.
- Myers, E.H. (1943): Life activities of foraminifera in relation to marine ecology. *Amer. Phil. Soc., Proc.*, **86**, 439-458.
- 那須健一 (1995 MS): 底生有孔虫 *Pararotalia nipponica* (Asano) の形態変異の解析. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 42 p.
- Nürnberg, D., Bijma, J. and Hemleben, C. (1996): Assessing the reliability of magnesium in foraminiferal calcite as a proxy for water mass temperatures. *Geochim. Cosmolchim. Acta*, **60**, 803-814.
- Ohga, T. (1995 MS): Seasonal changes in population ecology of deep-sea benthic foraminifera in Sagami Bay. Unpublished master's thesis, Shizuoka University, 53 p.
- 大河内直彦・平 朝彦 (1996): 深海底堆積物に保存される古環境情報. 月刊海洋, 号外**11**, 143-147.
- Pawlowski, J. and Lee, J.J. (1992): The life cycle of *Rotaliella elatiana* n.sp.: A tiny macroalgavorous foraminifer from the Gulf of Elat. *J. Protozool.*, **39**, 131-143.
- Ross, C.A. (1972): Biology and ecology of *Marginopora vertebralis* (Foraminiferida), Great Barrier Reef. *J. Protozool.*, **19**, 181-192.
- Roettger, R. (1972): Die Kultur von *Heterostegina depressa* (Foraminifera, Nummulitidae). *Mar. Biol.*, **15**, 150-159.
- 酒井 均・小西健二・中道 修 (1969): 南西諸島および台湾産二枚貝ならびにさんご化石の炭素・酸素同位体比. 化石, 増刊号, 1-14.
- Schafer, C.T., Cole, F.E., Frobél, D., Rice, N. and Buzas, M.A. (1996): An in situ experiment on temperature sensitivity of nearshore temperate benthic foraminifera. *J. Foram. Res.*, **26**, 53-63.
- Schmitker, D. (1980): Quaternary deep-sea benthic foraminifera and bottom water masses. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.*, **8**, 343-370.
- Schwab, D. and Schlobach, H. (1973): Carotene wax pigments in the foraminiferan *Allogromia laticollaris* Arnold. *J. Protozool.*, **20**, 339-341.
- 関 文威・小池勲夫編 (1991): 海に何が起きているか. 岩波ジュニア新書 195, 岩波書店, 212 p.
- Sliter, W.V. (1970): Bolivina doniezi Cushman and Wickenden in clone culture. *Cushman Found. Foram. Res., Contr.*, **21**, 87-99.
- Smart, C.W., King, S.C., Gooday, A.J., Murray, J.W. and Thomas, E. (1994): A benthic foraminiferal proxy of pulsed organic matter paleofluxes. *Marine Micropaleontol.*, **23**, 89-99.
- Spero, H.J. and Williams, D.F. (1989): Opening the carbon isotope "vital effect" black box. 1. Seasonal temperatures in the euphotic zone. *Paleoceanogr.*, **4**, 593-601.
- Streeter, S.S. (1973): Bottom water and benthonic foraminifera in the North Atlantic—glacial-interglacial contrasts. *Quat. Res.*, **3**, 131-141.
- Sturrock, S. and Murrey, J.W. (1981): Comparison of low energy and high energy marine middle shelf foraminiferal faunas; Celtic Sea and western English Channel. In Neale, J.W. and Brasier, M.D. eds.: *Microfossils from Recent and fossil shelf seas*. Ellis Horwood,

- Chichester, England, 250-260.
- 高原健二 (1989 MS): 細胞質融合実験による底生有孔虫 *Glabratella* の形態解析. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 61 p.
- Tengberg, A., De Bovee, F., Hall, P., Berelson, W., Chadwick, D., Ciceri, G., Crassous, P., Devol, A., Emerson, S., Gage, J., Glud, R., Graziottini, F., Gundersen, J., Hammond, D., Heldek, W., Hinga, K., Holby, O., Jahnke, R., Khripounoff, A., Lieberman, S., Nuppenau, V., Pfannkuche, O., Reimers, C., Rowe, G., Sahami, A., Sayles, F., Schurter, M., Smallman, D., Wehrli, B. and De Wilde, P. (1995): Benthic chamber and profiling landers in oceanography—A review of design, technical solutions and functioning. *Prog. Oceanog.*, **35**, 253-294.
- 豊福高志 (1995 MS): 底生有孔虫 *Elphidium crispum* (Linne) の殻形態と環境の相関. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 50 p.
- 豊福高志・北里 洋・川幡穂高 (1996): 海水温指標としての底生有孔虫殻 Mg/Ca, Sr/Ca 比の実験的評価. テクノオーシャン国際シンポジウム論文集, II, 561-566.
- Toyofuku, T. (1997 MS): Experimental evaluation of the use of Mg/Ca and Sr/Ca ratios of benthic foraminiferal tests as sea water temperature proxies. Unpublished Master's Thesis, Graduate School of Science, Shizuoka University, 48 p.
- 土屋正史 (1994MS): 飼育実験に基づく *Glabratella opercularis* (d'Orbigny) の生活史の解明と殻形態の評価. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 58 p.
- Tsuchiya, M., Aizawa, M., Suzuki-Kanesaki, H. and Kitazato, H. (1994): Life history of *Glabratella opercularis* (d'Orbigny): Observations and experiments. *Paleobios*, **16**-2, suppl., 62.
- Uray, H.C., Lowenstam, H.A., Epstein, S. and McKinney, C.R. (1951): Measurements of paleotemperatures and temperatures of the upper Cretaceous of England, Denmark and the Southeastern United States. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **62**, 399-416.
- Wefer, G. and Berger, W.H. (1991): Isotope Paleontology: Growth and composition of extant calcareous species. *Marine Geol.*, **100**, 207-248.
- Wetmore, K. (1988): Burrowing and sediment movement by benthic foraminifera, as shown by time-lapse cinematography. *Revue de Paleobiologie, Spec. Vol. 2*, 921-927.
- Woodruff, F., Savin, S.M. and Douglas, R.G. (1980): Biological fractionation of oxygen and carbon isotopes by recent benthic foraminifera. *Marine Micropaleontol.*, **5**, 3-11.
- Zahn, R., Winn, K. and Sahnthein, M. (1986): Benthic foraminiferal $\delta^{13}\text{C}$ and accumulation rates of organic carbon: *Uvigerina peregrina* group and *Cibicidoides wuellerstorfi*. *Paleoceanogr.*, **1**, 27-42.

(1997年12月15日受付, 1998年2月16日受理)

追記

本稿脱稿後, 浮遊生有孔虫類の殻の酸素と炭素同位体比は海水中の $[\text{CO}_3^{2-}]$ が増加すると減少することを明らかにした研究 (Spero *et al.*, 1997) が公表された。この研究は, 浮遊性有孔虫の実験室で飼育する方法を用いている。今まで, 有孔虫の殻の酸素同位体比は, 海水中的酸素同位体の比率と石灰化を起こす温度の関数であり, 炭素同位体比は, 海水中的溶解無機炭素中の炭素同位体の比率と呼吸や共生藻類による光合成などの細胞周りの生理学的環境に関連して制御されるとされてきた。そして, 有孔中化石殻の酸素と炭素同位体比の分析結果から, 古海洋の表層と深層の温度, 海洋循環パターンの変化, 陸上と海洋との炭素の交換の変動などが議論されてきた。本研究によって, 過去の酸素と炭素の同位体比の変動を考えると, 海水の炭酸塩濃度を考慮しなければならないことが明らかになったわけである。まさに, このような研究が実験古生物学的なアプローチの好例である。

- Spero, H.J., Bijma, J., Lee, D.W. and Bemis, B.E. (1997): Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes. *Nature*, **390**, 497-500