化石 75, 60-65, 2004

**Fossils**
*The Palaeontological Society of Japan*

## ふぉっしる

# 渦鞭毛藻への招待

栗田裕司

新潟大学理学部地質科学科

# Invitation to studies on fossil dinoflagellates

Hiroshi Kurita

Department of Geology, Faculty of Science, Niigata University, Niigata 950-2181 (kurita@sc.niigata-u.ac.jp)

## はじめに

微化石は，材質によって，鉱物質の殻を持つ無機質微化石と，有機質の膜を持つ有機質微化石とに分けることができる．有機質微化石のうち，もっとも研究史が古く，かつ地質学関係者一般にとって馴染みが深いのは，花粉・胞子化石であろう．花粉・胞子化石の研究は，世界の炭田開発とも関わって比較的長い歴史を持つ．ここで取り上げる渦鞭毛藻の化石は，有機質微化石の１グループであり，特に1960年代以降に世界各地で盛んに研究されるようになった．現在では有機質微化石を取り扱う分野，すなわちパリノロジー（palynology）の対象として，花粉・胞子化石と並ぶ主要なグループとなっている（図１）．なおパリノロジーの対象として他にキチノゾア（chitinozoa；カイチノゾアとも読む）やアクリタルクス（acritarchs）などがあり，これらはともに古生界パリノロジーにおいて重要な位置を占めている．本稿では，渦鞭毛藻化石の一般的特徴とともに，特に原生生物およびその化石群全体の中に占める渦鞭毛藻の重要な位置について強調したい．そして，日本ではまだ比較的馴染みの薄いこの微化石に，とくに若い読者諸氏の関心を喚起できればと思う．

## 現生渦鞭毛藻と化石渦鞭毛藻

渦鞭毛藻は，単細胞の原生生物である．現世の海洋の一次生産に最も寄与している生物は，よく知られるように珪藻であるが，渦鞭毛藻は，一次生産者として珪藻に次ぐ第二位の位置を占めており，地球環境全体の中で占める意義は非常に大きいと言える．また近年では，赤潮の主要原因生物あるいは有毒藻類として，沿岸環境や沿岸漁業とりわけ養殖漁業において深い関心を持たれている．さらに後述のように，現生渦鞭毛藻には共生進化の途中段階にあると考えられるものがあるなど，多大な進化学的意義も認められている．このように渦鞭毛藻は，今日的話題に事欠かない重要な研究対象となっている．

現生の渦鞭毛藻には，非常に多様な生態が認められており，浮遊性のもののほか，砂地生，氷雪生，あるいは共生性（symbiotic）や寄生性（parasitic）のものがある．有孔虫や放散虫などの原生動物には，多量の渦鞭毛藻が共生藻となっていることが，飼育実験などを通じて知られている．

形態的には，現生渦鞭毛藻の栄養細胞（vegetative cells；遊泳体とも言う）は２本の鞭毛（flagella）を備えており，運動性を持つ．栄養細胞には有殻（thecateまたはarmored）のものと無殻（nakedまたはunarmored）のものがある．無殻のもののうち，例えば*Noctiluca*属は一般に「夜光虫」として知られている．有殻のものの代表的なものは*Peridinium*属や*Gonyaulax*属であり，鎧板（armored plate）と呼ばれる小盤状構造のモザイクのような形態を示すのが著しい特徴である．現生渦鞭毛藻の形態については文末のURLを参照されたい．

さて，浮遊性で有殻の渦鞭毛藻のあるものは，生活環のなかで休眠胞子（resting cyst；休眠シストまたは単にシストとも言う）を作って，遊泳期（motile stage）に対する休眠期（resting stage）を持つことがある．シストは運動性を失うので水柱内を沈下し，成熟すると発芽して次代の栄養細胞を生ずる（図２）．この時，シストの内容物が通り抜ける孔を発芽孔（archeopyle）と呼び，タクサ毎にシスト上の決まった位置にあって，固有の形態を示すことから，シストの分類上の重要な形質となっている．

休眠胞子のあるものは，破壊・溶解に対し非常に抵抗性の高い高分子化合物でできており，堆積物中に保存されて化石化することがある．一方，栄養細胞の殻（theca）はセルロース質であり，決して化石化することがない．またある種の渦鞭毛藻の休眠胞子は方解石またはシリカの殻ないし骨格を持つことがある．このように，化石化するものが休眠胞子のみである点が，化石渦鞭毛藻の最大の特質のひとつである．すなわち，渦鞭毛藻の化石記録は，渦鞭毛藻全体のうちの，シストを作るグループだけの記録である点を念頭におく必要がある． 現生渦鞭毛藻種のうち９割は海生であり，残る１割が淡水生である．化石記録では，ほとんどの種が海生と考えられており，淡水生と考えられる種は現在のところ比較的少数が見出されているに過ぎない．

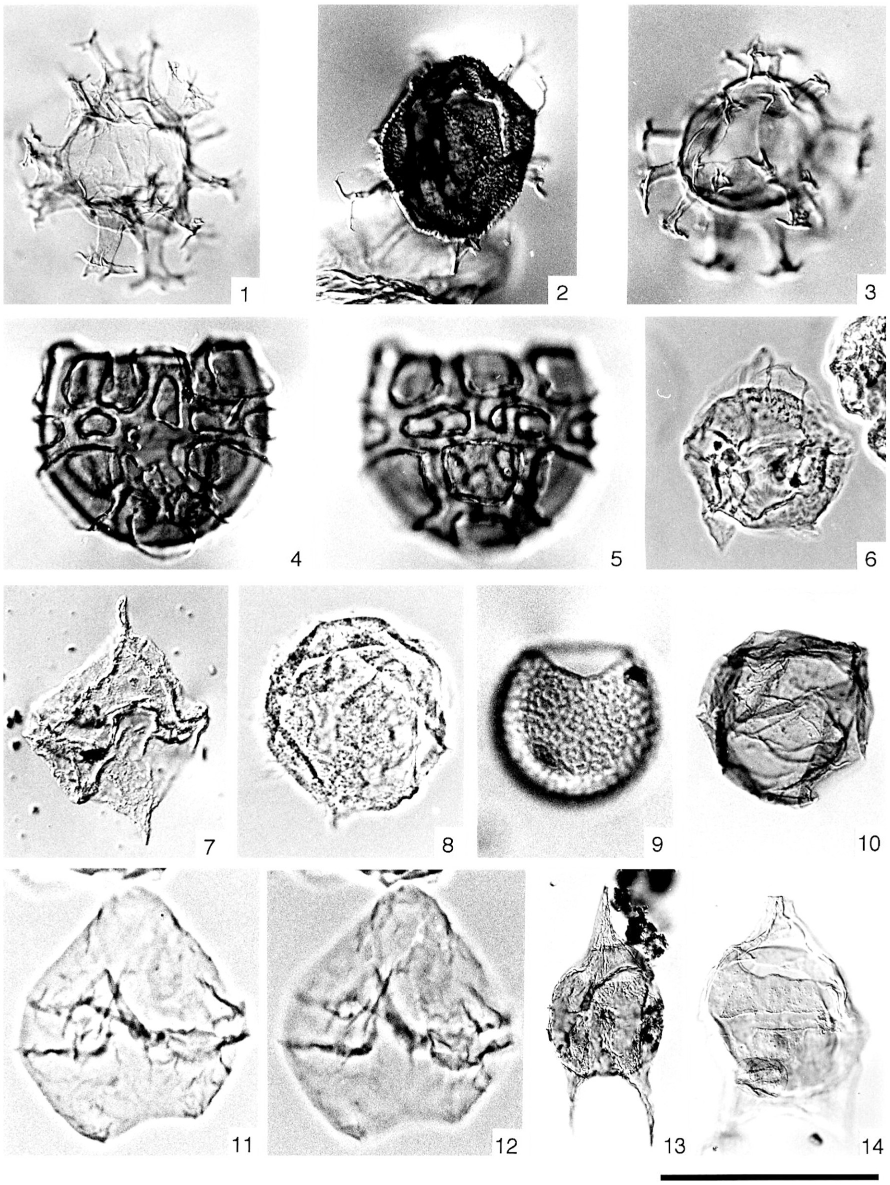


図１．渦鞭毛藻化石の多様な形態．北海道の上部白亜系～古第三系産の例．すべてシスト（休眠胞子）である．スケールは#14=100μm，#1, 6, 13=70μm，#2, 3, 4, 5, 7, 8, 10=50μm，#9, 11, 12=33μm.

1：*Achomosphaera alcicornu* (Eisenack) Davey and Williams. アコモスファエラ・アルシコルヌ，後期暁新世後期．アコモスファエラ属は，中央のシスト殻から突き出した多数の腕が特徴．2：*Achomosphaera* sp. A.　アコモスファエラ属，後期暁新世後期．3：*Achomosphaera* sp. B.　アコモスファエラ属，後期暁新世後期．4, 5：*Alisocysta circumtabulata* (Drugg) Stover and Evitt.　アリソシスタ・サーカムタブラータ，後期暁新世前期．(4,5は同一個体でフォーカスレベルが異なる）アリソシスタ属は，栄養細胞の小盤状構造を良く反映したシスト上の環状の突起が特徴．本種は暁新統の示準種．6：*Alterbidinium* sp. A. アルタービディニウム属，前期始新世後期～中期始新世前期．本属は，頭部１本と底部２本の計３本の角状突起が，左右非対称に発達するのが特徴．7：*Alterbidinium* sp. B.　アルタービディニウム属，マーストリヒチアン期最後期．8：*Batiacasphaera hirsuta* Stover.　バティアカスファエラ・ヒルスータ，後期?漸新世．ヒルスータとは「髪の毛」の意味で，本種はシスト上の無数の髪の毛状の装飾が特徴．9：*Batiacasphaera* sp.　バティアカスファエラ属，中期始新世前期．10：*Brigantedinium* sp.　ブリガンテディニウム属，本属は，従属栄養渦鞭毛藻の代表的タクサと考えれらている．前期漸新世．11,12：*Bellatudinium hokkaidoanum* Kurita and Matsuoka.　ベラチュディニウム・ホッカイドアヌム，中期始新世後期？～後期始新世（完模式標本）(11,12は同一個体でフォーカスレベルが異なる)．13：*Cerodinium diebelii* (Alberti) Lentin and Williams.　セロディニウム・ディーベルイ，後期暁新世前期．セロディニウム属は，左右対称の角状突起の発達が特徴で，暁新統～始新統の示準種が多い．14：*Cerodinium medcalfii* (Stover) Lentin and Williams.　セロディニウム・メトカルフィ，前期始新世．

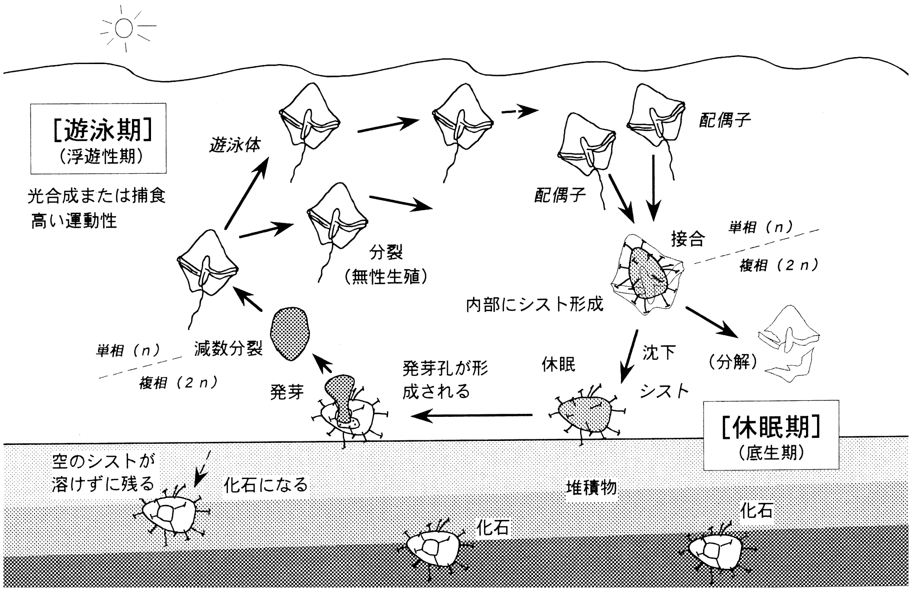


図2．　シストを形成する渦鞭毛藻の生活環モデル．Evitt(1985)をもとに改変．

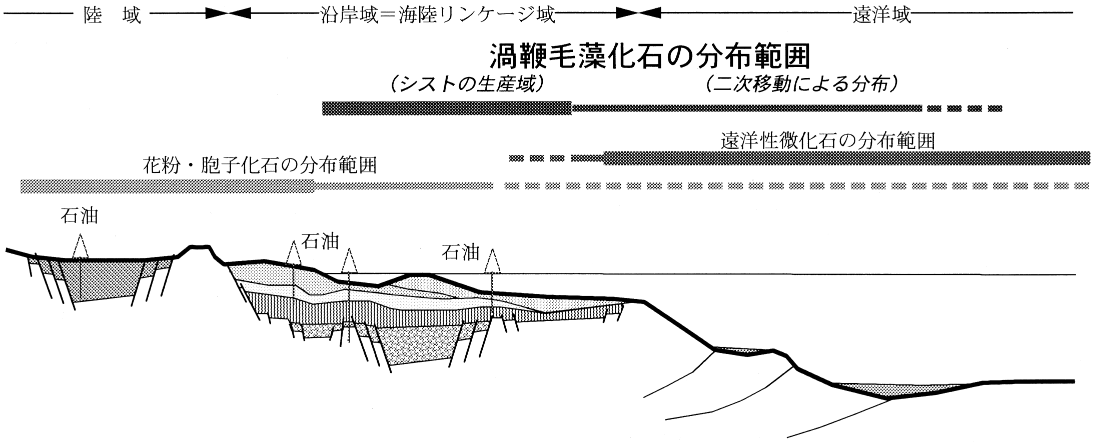


図3．渦鞭毛藻化石の分布範囲の模式図．

## 渦鞭毛藻化石のタフォノミー

シストを形成する渦鞭毛藻は，上記のように休眠→沈下→発芽という戦略をとっており，発芽した次世代の遊泳体が光合成する必要性から，その生息域は透光帯が海底に接する陸棚以浅を主体とする．シストのサイズは一般に100マイクロメートル以下であり，その堆積粒子としての挙動はシルトサイズ以下の砕屑粒子と類似していると考えられる．そのために，渦鞭毛藻のシストは地層中に固定される前にストーム等のイベントの影響を受けて容易に再移動の影響を受けると予想される．一般に渦鞭毛藻シストは外側陸棚の泥質砕屑岩に多く濃集するものの，その分布域はおそらく二次的拡散の効果で広い範囲に及んでおり，海底扇状地をなすタービダイト中の泥岩にも普通に含まれる（図3）．

## 地球の歴史上での位置づけ

地球の45億年の歴史のなかで，渦鞭毛藻は歴史的にどのような位置を占めるであろうか．Knoll and Lipps (1993) が記した教科書にわかりやすい総説があるので，それに基づいて紹介してみよう．一言で言うなら，渦鞭毛藻は，浮遊性有孔虫やココリスと共に，『中生代の申し子』である（図4）．

我々が現在普通に認識している微化石タクサのうち，外洋性の環境に進出した最初の原生生物には放散虫が含まれており，放散虫は古生代に海洋環境に適応していたと考えられている．Ｐ／Ｔ境界を経て中生代になると，浮遊性有孔虫・ココリス・渦鞭毛藻の三者がほとんど軌を一にして，トリアス紀に放散を開始し，ジュラ紀～白亜紀を通じて隆盛をきわめた．これらのグループの一部はＫ／Ｔ境界イベントで打撃を受けたものの，古第三紀の暁新世～始新世に

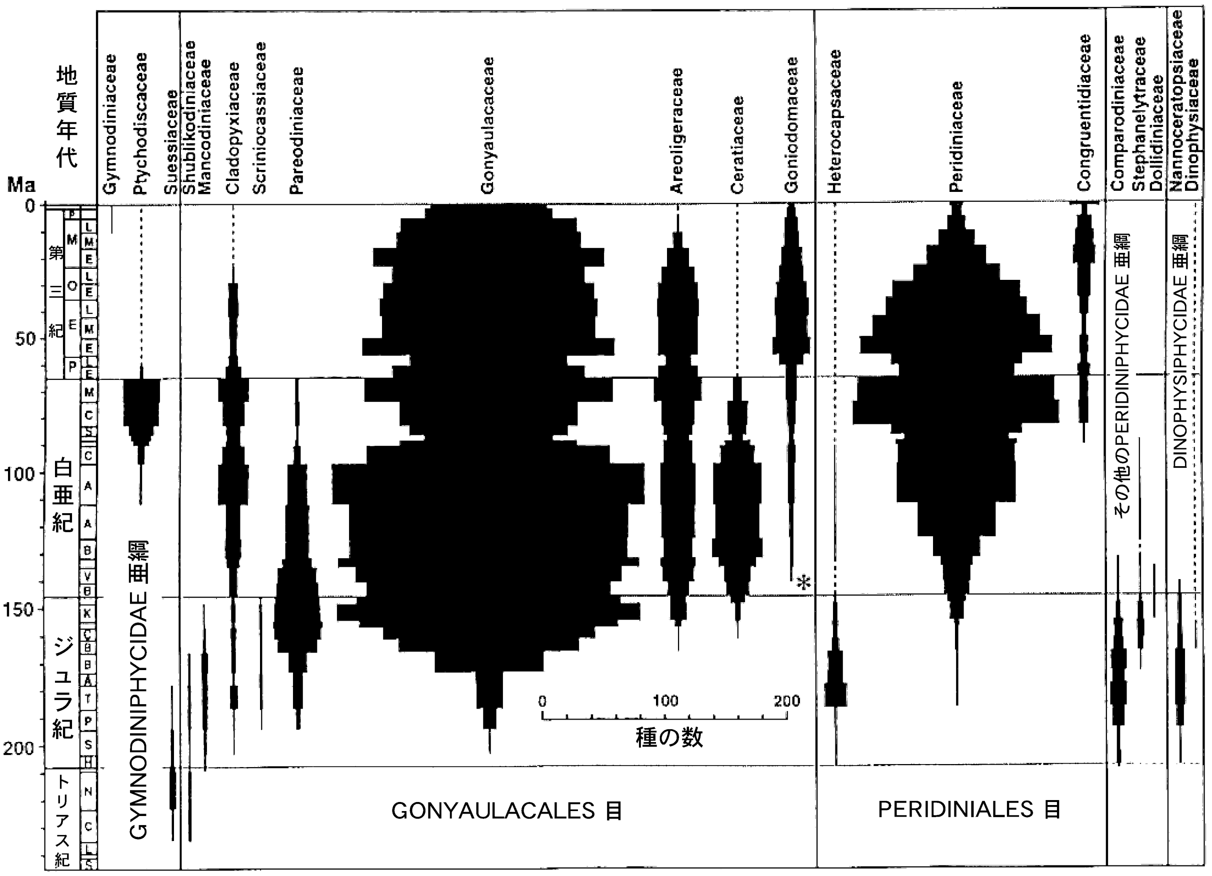


図４．渦鞭毛藻化石の多様性の変遷．Fensome *et al.*（1996）をもとに改変．地質年代ごとに，ある科に属する種の数をコンパイルしプロットしたもの．

再び多くの種群を生みだすようになる．しかし始新世末の寒冷化すなわちTerminal Eoceneイベントの頃を境にして，このグループは一斉に，新種発現率の観点からは衰退期に入ったようである．渦鞭毛藻の場合，Peridiniaceae 科でそれは顕著である．それに代わって漸新世以降の新生代の海，すなわち全球的に寒冷化が進むと同時に気候の緯度方向の分化や季節変動が次第に強くなっていくなかでの海洋においては，珪藻類が急速に発展した．

以上のような歴史認識に基づけば，中生代～第三紀初期の海洋で最大の一次生産者として海洋の食物網を支えていたのは渦鞭毛藻である可能性が高い．その位置が珪藻にとって代わられたのは，始新世末から漸新世の頃であると言える．ただし，原生代から古生代にかけて海生有機質微化石としてアクリタルクスと呼ばれるグループの多様な種群が知られており，その一部は形態的に渦鞭毛藻化石に近似性が高いことから，それらは渦鞭毛藻の直接の祖先である可能性が指摘されている．アクリタルクスをどう位置づけるかによってこのような歴史認識には修正が必要かもしれない．

## 従属栄養渦鞭毛藻の存在

ここで問題を複雑に，いや面白くしているのは，従属栄養渦鞭毛藻の存在である．従属栄養すなわち光合成や化学合成をせず，専ら他者を捕食することによって生命を維持している渦鞭毛藻が存在する．「藻類」であるにもかかわらず，その種の渦鞭毛藻は葉緑体を持っておらず，珪藻などを捕食して生活している．渦鞭毛藻の現生種のうち約半数が独立栄養で，残る半数は従属栄養だと言われている．

従属栄養種と独立栄養種とは，シストの状態でも（すなわち化石化したものでも），シストの色素や形態で区別することができるとされている．一般に，自然状態で褐色を示すシストは，従属栄養種とみなされる．これを化石記録に応用すれば，堆積時の渦鞭毛藻群集（ただし上記のようにシストを作るものの範疇で，という制約がある）の独立栄養種と従属栄養種の比率を求めることができる．Matsuoka（1999）・松岡（2000）は，内湾～沿岸地域の第四紀～現世堆積物中でこの比率の層位変化に注目し，ある層準からの従属栄養種の比率の増加は，その餌である独立栄養生物（珪藻など）の増加を反映しており，さらにそれは水域の富栄養化を示していると述べた．さらに Matsuoka（1999）は，沿岸環境のプランクトンコミュニティ内における被捕食者（ラフィド藻，珪藻，独立栄養渦鞭毛藻など）と捕食者（従属栄養渦鞭毛藻など）の関係を重要視し，さらに被捕食者の動向を規定する要素として栄養塩類の変動を組み入れて，それらのダイナミックな関係を相互作用モデルと

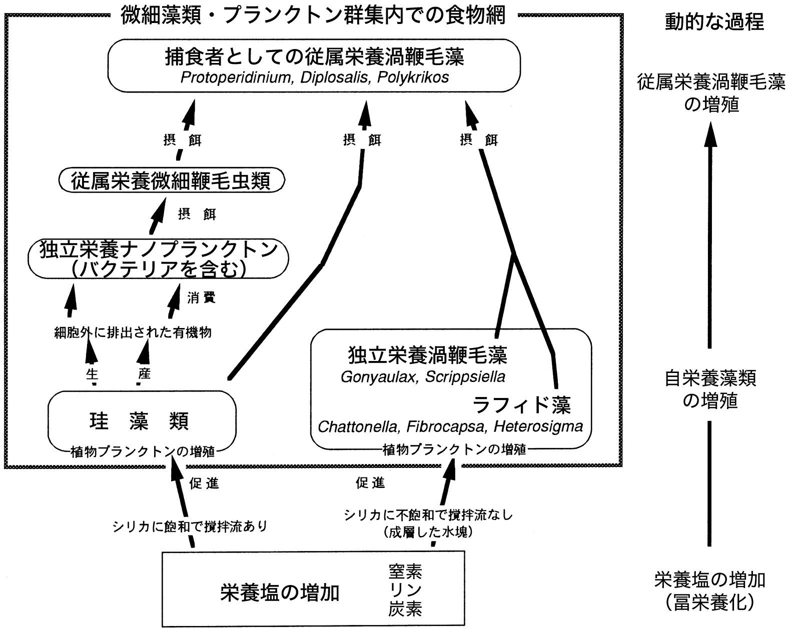


図５．松岡による被食・捕食関係を軸にした沿岸環境における微細藻類の相関モデル．Matsuoka (1999)・松岡 (2000) をもとに作成．

して示した（図５）．このような関係性の解明は，赤潮発生のメカニズムの究明に直接的に結びつくものである．

珪藻と渦鞭毛藻との関係を根本的に規定しているものはなんであろうか．それは，Edwards（1993）や Matsuoka（1999）が述べているように，おそらく栄養細胞の増殖速度の違いである．珪藻の栄養細胞の分裂速度は，種によって差があろうが，渦鞭毛藻よりもかなり速いらしい．シリカに富んだ水域の場合，栄養塩が供給されると最初にそれを利用して増殖するのは珪藻である．渦鞭毛藻は，珪藻の増殖に少し遅れて，珪藻が使い残した栄養塩類にありつくか，あるいは，餌である珪藻が増えるのを待っているとも言える．

以上のような，原生生物の間のデリケートな相互関係は，現生生態学的に検討され，そして第四系でその応用が試みられている．これが先第四系にも適用できるようなコンセプトなのかどうかは今後の興味深い検討課題である．上記の例と同様な従属栄養種の比率の増加は，時間スケールは全くちがうものの，後期中新世〜鮮新世に北西太平洋の各地で起こったとする報告がある（Bujak, 1984；Kurita and Obuse, 2003）．従属栄養種は地質時代のいつから存在しているのか，など，これにまつわる問題は今後の検討課題として興味深い．

現生渦鞭毛藻の最近の研究で最もよく知られる分野は，「共生進化説」に関するものであろう．渦鞭毛藻を始めとする原生生物の生物学的検討を通じて，従来の動物・植物・菌類という分類群が真核生物全体のごく一部を占めるに過ぎず，光合成を行う生物がすなわち植物であるとはとらえきれないことや，真核生物の進化の上で細胞共生が予想以上に主要な作用であり，例えばある種の現生渦鞭毛藻では共生進化の途中段階が観察されうること，などが主張されている（井上，1996；堀口，1996など）．

## 渦鞭毛藻化石の研究史

渦鞭毛藻化石（正確には渦鞭毛藻シスト化石）自体の記載・報告は19世紀にさかのぼるが，他の多くの微化石同様に，このグループの本格的研究の開始は20世紀後半の石油鉱床の探査・開発における生層序指標としての役割の追及から始まった．渦鞭毛藻化石研究が盛んになりだした1960年代前半，研究のひとつの中心はイギリスのSheffield大学にあったが，これは明らかに北海油田の発見とリンクしている．その後現在に至るまで，石油探査が渦鞭毛藻化石研究の推進力の強力な一端となっている．こうした事情に加え，近年では古海洋学の進展に伴い，古環境の復元という観点からの研究動機も大きな位置を占めつつある．さらに，人間活動と海洋環境の接点あるいは海陸リンケージ域としての沿岸環境は，多様な観点からますます注目されており，沿岸域の主要プランクトンであり沿岸環境と密接な関係を持つと思われる渦鞭毛藻の理解の重要性がますます強く認識されるようになってきた．

このような研究史から推察されるように，これまでの渦鞭毛藻化石研究の労力の多くは，生層序スケールの確立とその応用に注がれてきた．日本のように本グループの研究が遅れて始まった地域では，生層序スケールの確立は現在でも大きなそして重要な課題となっている．一方で，渦鞭毛藻化石を生産性のプロキシーとして使うような，古環境指標としての研究がこの10年間で急速に増えてきた．地質学的な意味での環境指標としての渦鞭毛藻化石は，いまだ

に確立したモデルがあるとは言えないため，今後の大きな研究分野であることを指摘しておこう．

渦鞭毛藻化石をとりまく研究コミュニティの活動として重要なものに，２つの国際学会活動がある．ひとつは，４～５年毎に開催される「現生および化石渦鞭毛藻国際会議」International Conference on Modern and Fossil Dinoflagellates（通称DINOミーティング）で，第７回会議がつい先日，2003年９月に長崎大学水産学部の松岡數充教授をコンビナーとして長崎市で盛大に開かれた．次回は，カナダのモントリオール大学がホストとなって開催されることが決まっている．もうひとつは，４年毎の「国際パリノロジー会議」International Palynological Congress（略称IPC）である．こちらは2004年の７月に，スペインのグラナダで第11回会議が開催される．

## むすび

私は，検鏡中に保存の良い渦鞭毛藻化石にいきあたるたびに，それが波に揺られて生きていた遠い過去の地球の情景を（思うがままに）想像してくらくらすることがある．そうしていると微化石の神秘性の虜になり，この生き物の愛すべき残骸たちが地球の歴史の何を語るのか，ますます知りたいという欲求にかられる．一方で日本の地球科学界は現在，統合国際深海掘削計画（IODP）の基幹国となって新しい時代を迎えつつある．また，陸域の伝統的な野外調査を基本にした地質学研究も決して絶えることなく，次々にエキサイティングな世界を広げていってくれるだろう．そのなかで，渦鞭毛藻化石の研究はなにを貢献できるであろうか．渦鞭毛藻化石に興味を持ち，ともに新しい世界を拓く困難にいどむ若い学徒を募りたいと思う．

## 謝辞

北海道大学の堀口健雄先生ならびに東京大学の福代康夫先生には，ＵＲＬの引用をご許可いただきました．匿名の査読者には有益なご指摘をいただきました．記して御礼申し上げます．

**参考資料**

○現生渦鞭毛藻の研究に関しては，次のホームページがたいへん参考になる．
北海道大学理学研究科　堀口健雄先生
http://bio2.sci.hokudai.ac.jp/Dinohome/Welcome.html
東京大学アジア生物資源環境研究センター　福代康夫先生
http://dinos.anesc.u-tokyo.ac.jp/

○渦鞭毛藻化石については，筆者のホームページに若干の解説がある．
http://ataka.sc.niigata-u.ac.jp/staff/kurita/index.htm
（2004年４月以降は次のURLに移動）
http://geo.sc.niigata-u.ac.jp/˜kurita/

○また，渦鞭毛藻化石の一般的な性質・研究方法については，下記の単行本の口絵や本文該当箇所が参考になる．
・古生物学事典（1991）朝倉書店
・花粉学事典（1994）朝倉書店
・新版化石の研究法（2000）共立出版

## 文献

Bujak, J.P., 1984. Cenozoic dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bering Sea and northern North Pacific, D.S.D.P. Leg 19. *Micropaleontology*, **30**, 180-212.

Edwards, L. E., 1993. Dinoflagellates. *In* Lipps, J.H., *ed.*, *Fossil prokaryotes and protists*, 105-127. Blackwell Scientific Publications, Cambridge.

Evitt, W.R., 1985. *Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation*. Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 333p.

Fensome, R.A., MacRae, R.A., Moldowan, J.M., Taylor, F.J.R. and Williams, G.L., 1996. The early Mesozoic radiation of dinoflagellates. *Paleobiology*, **22**, 329-338.

堀口健雄, 1996. 渦鞭毛藻類にみられる細胞内共生の多様性と進化．遺伝, (50), 73-78.

井上　勲, 1996. 真核光合成生物の多様性をもたらしたもの．科学, **66**, 255-263.

Knoll, A.H. and Lipps, J.H., 1993. Evolutionary history of prokaryotes and protists. *In* Lipps, J.H., *ed.*, *Fossil prokaryotes and protists*, 19-29. Blackwell Scientific Publications, Cambridge.

Kurita, H. and Obuse, A., 2003. Middle Miocene-uppermost lower Pliocene dinoflagellate cyst biostratigraphy, ODP Leg 186 Hole 1151A, off Sanriku Coast of northern Japan, northwestern Pacific. *In* Suyehiro, K., Sacks, I.S., Acton, G.D. and Oda, M., *eds.*, *Proc. ODP, Sci. Results*, **186**. [Online]: <http://www-odp.tamu.edu/publications/186_SR/105/105.htm>

Matsuoka, K., 1999. Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblages. *The Science of Total Environment*, (231), 17-35.

松岡數充, 2000. 沿岸域の環境科学と地質学．月刊地球, **22**, 181-185.