

論 説

過去の微小藻類が作る石灰質微化石の結晶方位の解析

—石灰質ナンノ化石*Florisphaera profunda*と*Discoaster*属の結晶構造とその意味—

亀尾浩司*・古川 登**

*千葉大学海洋バイオシステム研究センター・**千葉大学理学部地球科学科

Analysis of crystallographic directions of calcareous microfossils produced by the past tiny phytoplankton - crystalline nature of some calcareous nannofossil species, *Florisphaera profunda* and discoasters, and its meanings -

Koji Kameo * and Noboru Furukawa **

*Marine Biosystems Research Center, Chiba University, c/o Department of Earth Sciences, Chiba University, 1-33 Yayoi-cho, Inage, Chiba, Chiba 263-8522, Japan (kameo@faculty.chiba-u.jp or kameo@earth.s.chiba-u.ac.jp); **Department of Earth Sciences, Chiba University, 1-33 Yayoi-cho, Inage, Chiba, Chiba 263-8522, Japan.

Abstract. Selected area electron diffraction (SAED), high-resolution transmission electron microscopic and scanning electron microscopic analyses were performed to determine crystal faces of two nannoliths from *Florisphaera profunda* and discoasters, the exoskeletons of a certain unicellular alga, calcareous nannofossils. A specimen of *F. profunda* is a pentagonal-shaped plate and its [0001] direction (c-axis) is oriented parallel to its surface and in the elongation axis of the plate-like element. Its crystallographic nature mostly resembles a proximal shield element of *Emiliania huxleyi*, one of the most common coccolithophorids observed in the present ocean.

On the other hand, a nannolith of *Discoaster* specimens is a star-shaped calcite crystal and is composed of several numbers of bent, bar-shaped calcite elements, called 'rays.' Based on results of the SAED observation and calcite decoration on specimens, each ray apparently seems to be a single calcite crystal in all types of discoasters. The [0001] direction is likely perpendicular to the tangential plane of the central area and each ray joins together in the plane that is parallel to [0001].

The difference of crystallographic nature between nannoliths and heterococcoliths suggests that the phylogenetic origin and the evolutionary history of nannolith-producing phytoplankton are different from those of heterococcolith-bearing coccolithophores.

Key words: calcareous nannofossils, biomineralization, calcite, coccolith, nannolith, crystallographic direction.

はじめに

円石藻類(coccolithophorids)は、ハプト植物門(Haptophyta)に属する微小な(大きさ数~数十 μm)の单細胞の原生生物で、外骨格として炭酸カルシウムの殻を細胞表面につけて生息する植物プランクトンの代表的存在である。一般に、この藻類がつける炭酸カルシウムの殻はコッコリス(coccolith)と呼ばれ、通常、複数個のコッコリスが一つの細胞を取り巻くように付着している(図1)。一つのコッコリスは、様々な形をした大きさ数ミクロン程度の方解石の結晶が複雑に組み合わさってできており、おのおのの結晶の形と光学的方位、そしてその組み合わせのパターンが種によって異なる。そのためコッコリスの形態は、種ごとに厳密に制御された違いを持ち、その違いは円石藻類の種

の同定基準として用いられる(Hay, 1977など)。

ところで、世界各地の堆積物、とくに深海底堆積物には、コッコリスと同様な炭酸カルシウムの殻からなる微小な化石が多く保存されていることは周知の通りである。そのような石灰質殻の化石は、その装飾や形状がコッコリスと似ていることから、円石藻類と同類の生物が生成したものと考えられており、化石記録に基づけばその生物の出現は三疊紀の末までさかのぼることができる(Bown and Young, 1997など)。石灰質ナンノ化石(calcareous nannofossils)とはそのような石灰質殻の化石の総称であり、この化石を生成した生物は、時代とともに進化、絶滅を繰り返した結果、現生円石藻類が作り出すコッコリスよりも複雑で、多様な形態の化石種を生み出してきた。石灰質ナンノ化石が示準化石として有効であるのも、さまざまな形態の種が地層中

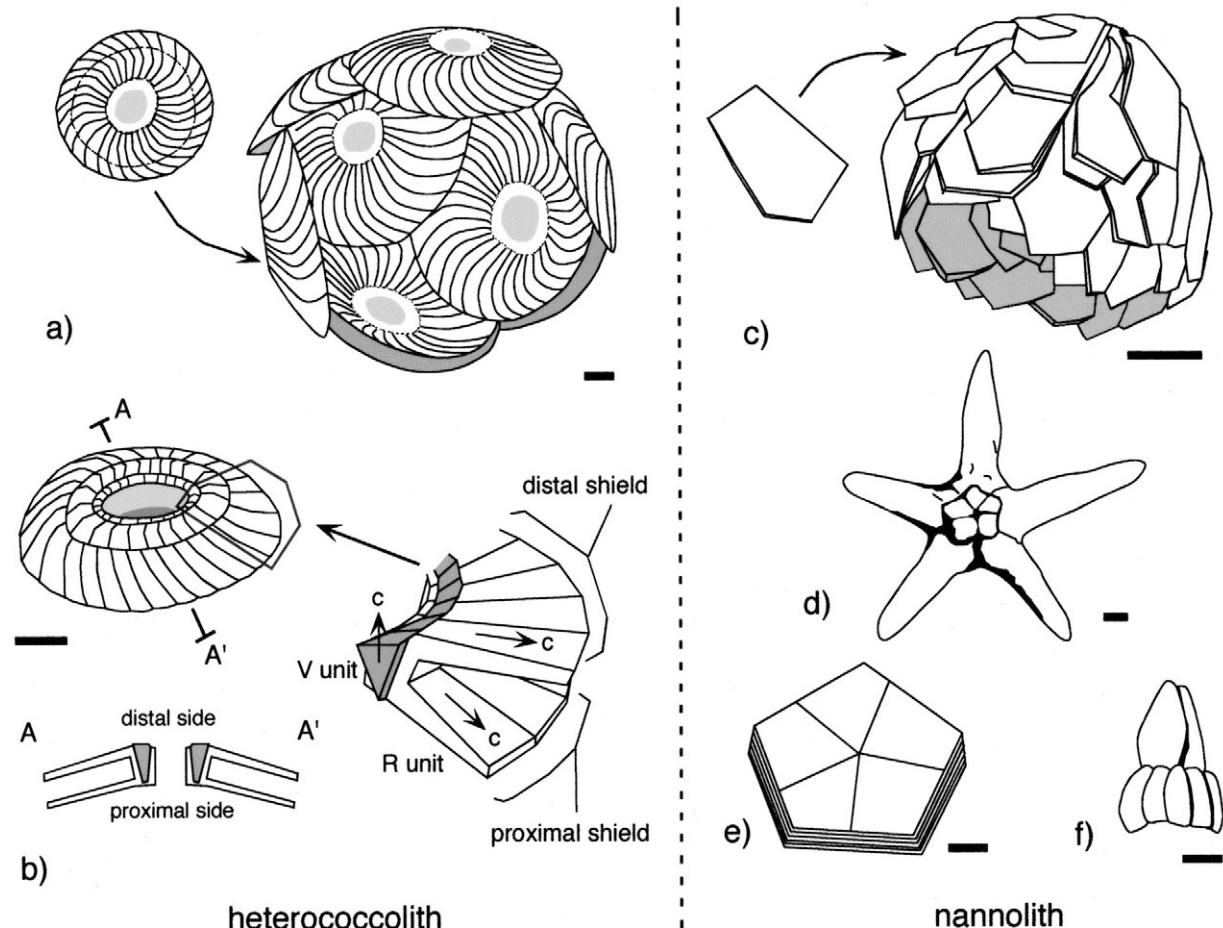


図1. ヘテロコッコリス(heterococcolith)とナノリス(nannolith). ヘテロコッコリス(aとb)は、形態の異なる結晶ユニットの複雑な組み合わせからなるのに対し、ナノリス(c～f)は比較的単純な形態の結晶ユニットで構成される。スケールバーは1μm. a)一つのヘテロコッコリスとそれをまとう円石藻類の完全個体の例(*Calcidiscus leptoporus*). b) Young et al. (1999)に基づくヘテロコッコリスの構造とそれぞれの記載用語。一つのヘテロコッコリスは内側面(proximal shield)と外側面(distal shield)という2枚のシールドからなる(例はWatznaueria属)。内側面とはコッコリスの凹部側で、この側が細胞に直接接していることからその名称が付いている。外側面はコッコリスの凸部にあたる。一方、結晶学的な見方をした場合、ヘテロコッコリスには基本的な結晶ユニットとしてRユニットとVユニットがある。Rユニットは結晶の伸び方向とc軸の方向と同じものを指し、Vユニットはそれとはほぼ逆な方向にc軸があるものを言う。c)ナノリスとそれをまとう円石藻類の完全個体の例(*Florisphaera profunda*). d)～f)いろいろなナノリスの例。d) *Discoaster quinqueramus*. e) *Braarudosphaera bigelowii*. f) *Sphenolithus abies*.

に数多く存在するからである。

Young et al. (1992)は、石灰質ナンノ化石と円石藻類のコッコリスを構成する微細な方解石の結晶構造に着目すると、一見複雑に見えるコッコリスも、いくつかの決まった基本的なタイプの結晶の組み合わせでできていることを指摘した。彼と彼の研究グループは、石灰質ナンノ化石の進化系列も、おのおのの化石個体を構成する結晶のタイプとその組み合わせの変遷に基づいて議論できると考えている(Young et al., 1999など)。しかしながらこれまで結晶を解析するレベルでその形態が検討されたのは、コッコリスの中でもヘテロコッコリス(heterococcolith; 図1)と呼ばれるグループだけで、しかもその光学的方位が実際に検討された例は、現生種 *Emiliania huxleyi* を始めとするわずか2種程度である(Mann and Sparks, 1988; Didymus et al., 1994; Davis et al., 1995; Young and Henriksen, 2003)。ところが、地層中から発見される石灰質ナンノ化石や円石藻類の石灰質殻の中には、ヘテロコッコリスとは全く異なる

形状を持つグループもある。その代表がナノリス(nannolith)と呼ばれるもの(図1)で、一般にヘテロコッコリスよりも単純な形態であるにもかかわらず、それらについての結晶学的な研究は行われていない。このナノリスに属する石灰質ナンノ化石種は、ヘテロコッコリスに相当する分類群に比較して必ずしも多いわけではないが、ヘテロコッコリスには見られない特徴的なニッチを占めていたり、ある特定の時代にブルームを形成したことが知られていて、それらは過去の海洋環境の変化に応じ、ヘテロコッコリスで構成される石灰質ナンノ化石種とは異なる発展をしてきたと考えられる。したがって、ナノリスの結晶学的な特徴を明らかにすることは、円石藻類によるバイオミネラリゼーションのメカニズムを詳しく解明する手がかりとなるだけでなく、*E. huxleyi*などで代表されるヘテロコッコリスとは異なる石灰質ナンノ化石種の古生態や進化系列を考察することにつながると考えられる。また、円石藻類が行う石灰化作用は、その過程で二酸化炭素を発生し、それ

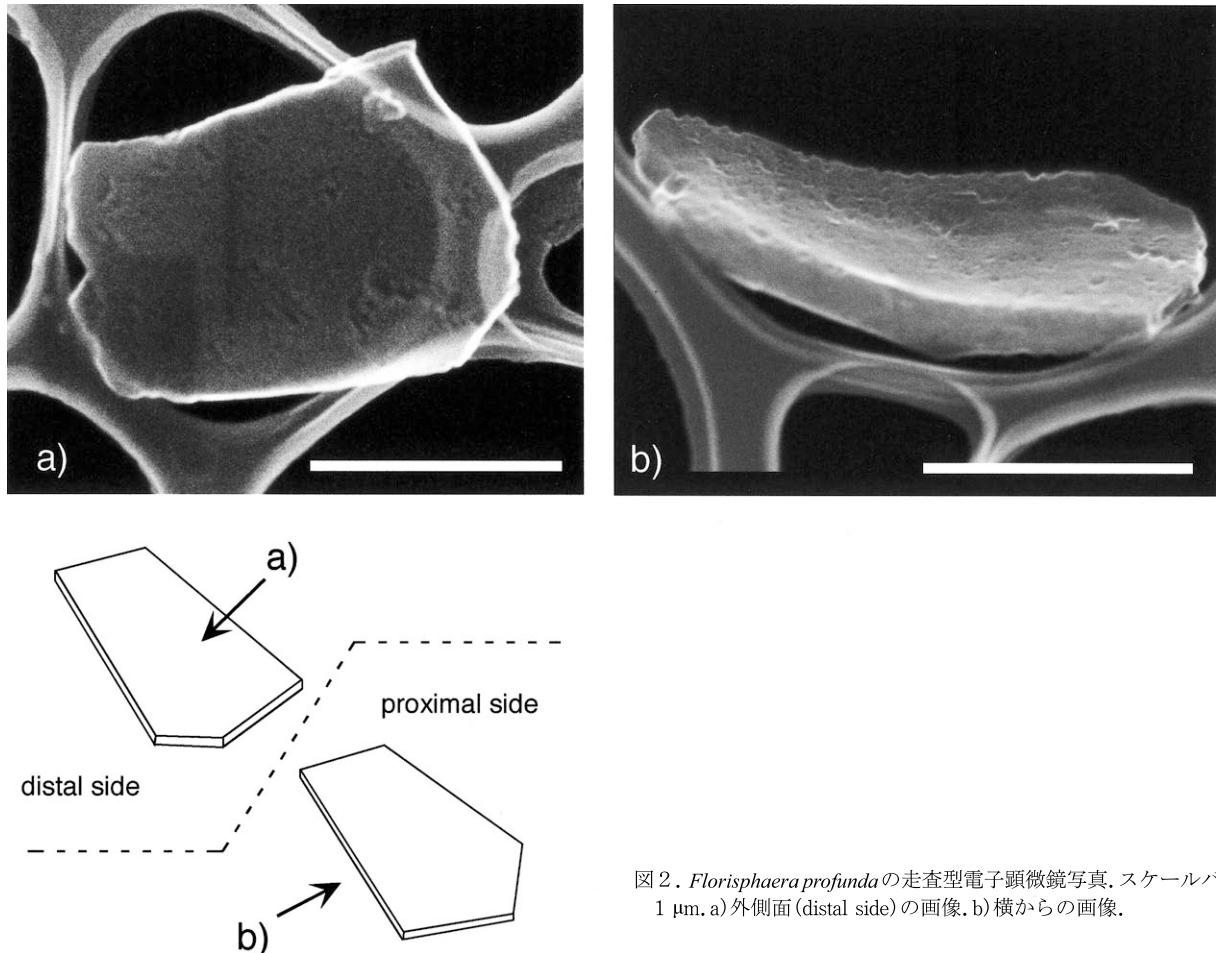


図2. *Florisphaera profunda* の走査型電子顕微鏡写真。スケールバーは1 μm。a) 外側面(distal side)の画像。b) 横からの画像。

を光合成に利用していることから、その他の石灰化能を持つ藻類と同じように光合成による二酸化炭素の固定と密接な関係にある。そのため、さまざまな形態の石灰質ナノ化石の形成過程を解明することは、この化石の形成が海洋中の炭素循環に与えた影響と過去の炭素循環メカニズムを考察することにも寄与すると思われる（岡崎, 1993; 鈴木, 1997など）。

以上のことふまえ、本研究では石灰質ナノ化石の中でも、「ナノリス」に属するとされる代表的な化石種を選び、電子顕微鏡による詳細な観察と電子線回折法に基づいて、それらの結晶学的方位の決定を試みた。その結果、これまで検討されたコッコリスとは異なる結晶構造が明らかになったので、ここに報告する。

研究方法

本研究で検討した石灰質ナノ化石は、*Florisphaera profunda* Okada and Honjo (図1, 2) と *Discoaster* 属に属する2つの種、*Discoaster brouweri* Tan Sin Hok と *Discoaster variabilis* Martini and Bramletteである (図3)。これらのうち、*F. profunda* は後期中新世に出現し、現在の海洋にも広く生息している (Okada and Honjo, 1973など)。この種はおもに低緯度から中緯度にかけての外洋に多く見られるが、

その他の円石藻類とは異なり、有光層の中でもとくにその下部に卓越して産出する。そのため、太陽光が弱い状態であっても栄養塩濃度が相対的に高い水塊を生活水域とする戦略を取っていると考えられている (Young, 1994など)。一方、*Discoaster* 属は後期晩新世に出現し、鮮新世最末期に絶滅したグループである。したがってその生活様式については明らかになっていないが、この属に属する化石種の地理分布に基づけば、このグループはおもに温暖な海域に生息していたと推定されている (Haq, 1980など)。

本研究では、*F. profunda* については国際深海掘削計画第165次研究航海によってカリブ海で得られた表層堆積物 (Hole 999A-1H-1, 0-1cm) を、*Discoaster* 属については同計画第31次研究航海によってフィリピン沖の海域で得られた試料 (Hole 292-8-CC) をそれぞれ使用した。試料は、めのう乳鉢で軽く粉碎し、エタノール50ccに粉碎後の粉末試料を入れてよく攪拌して、懸濁液を作る。そのうち、作成した懸濁液から少量をマイクロピッパーを用いて取り出し、それをマイクログリッド上に滴下し試料をマウントして、電子顕微鏡での観察用試料とした。

観察および測定には日立製作所製 H-7100FA 型電子顕微鏡を使用し、走査型電子顕微鏡による形態の観察を行うとともに、透過型電子顕微鏡での制限視野法を用いた電子線回折法に基づいて、上記の化石種の結晶学的方位を決定し

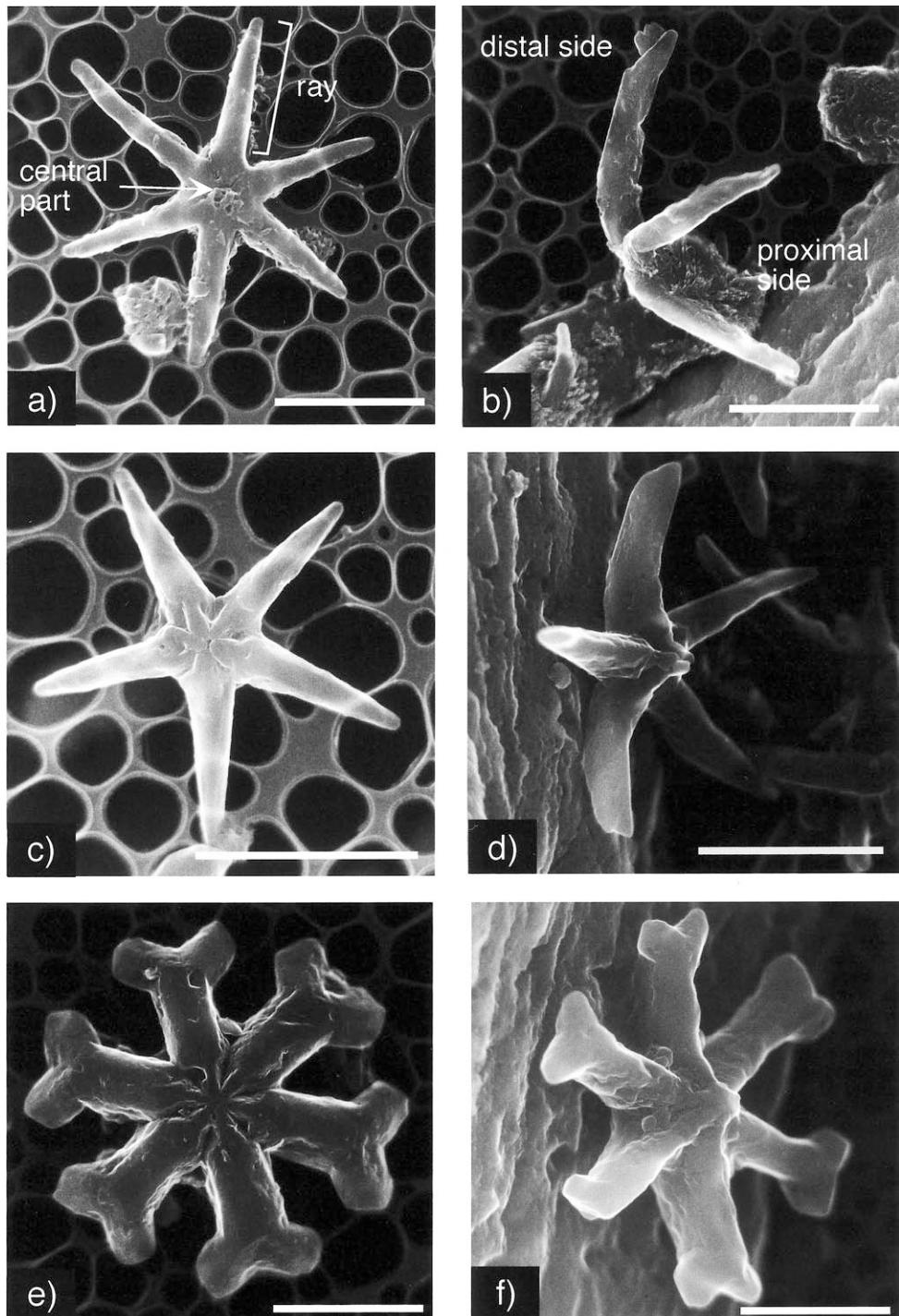


図3. *Discoaster*属の走査型電子顕微鏡写真。スケールバーは5 μm。a) *Discoaster brouweri* (6-rayed) の外側面 (distal side)。b) *D. brouweri* の側面からの画像。おののおのの星芒 (ray) は湾曲しており、この湾曲側が内側面 (proximal side) と考えられている。c) *D. brouweri* (5-rayed) の外側面。d) *D. brouweri* の内側面。e) *Discoaster variabilis* の外側面。f) *D. variabilis* の内側面。

た。このとき、同一の試料から2つのマイクログリッドを作成して、形態観察用の試料には白金を蒸着した。なお、検討した *Discoaster* 属の2種の個体は、一般に適切な回折スポットを得るにはかなり厚い場合が多い。そこで、殻の表面に方解石の結晶を過成長（オーバーグロース）させる方法 (Okazaki and Inoué, 1976) も用い、成長した結晶の形状と得られた回折スポットの解釈に基づいて、*Discoaster*

属の結晶学的方位の決定を行った。その際には、試料数mgを0.1MのNaHCO₃溶液1 ml中に投入し、超音波洗浄機で数秒攪拌して、0.1MのCaCl₂溶液1 mlを静かに加えて方解石を成長させる方法をとった。こうした場合、オリジナルの殻の結晶構造と同じ方向に二次的に結晶が晶出する、いわゆるエピタキシャル成長によって元の結晶構造を増幅して確認することが可能になる。

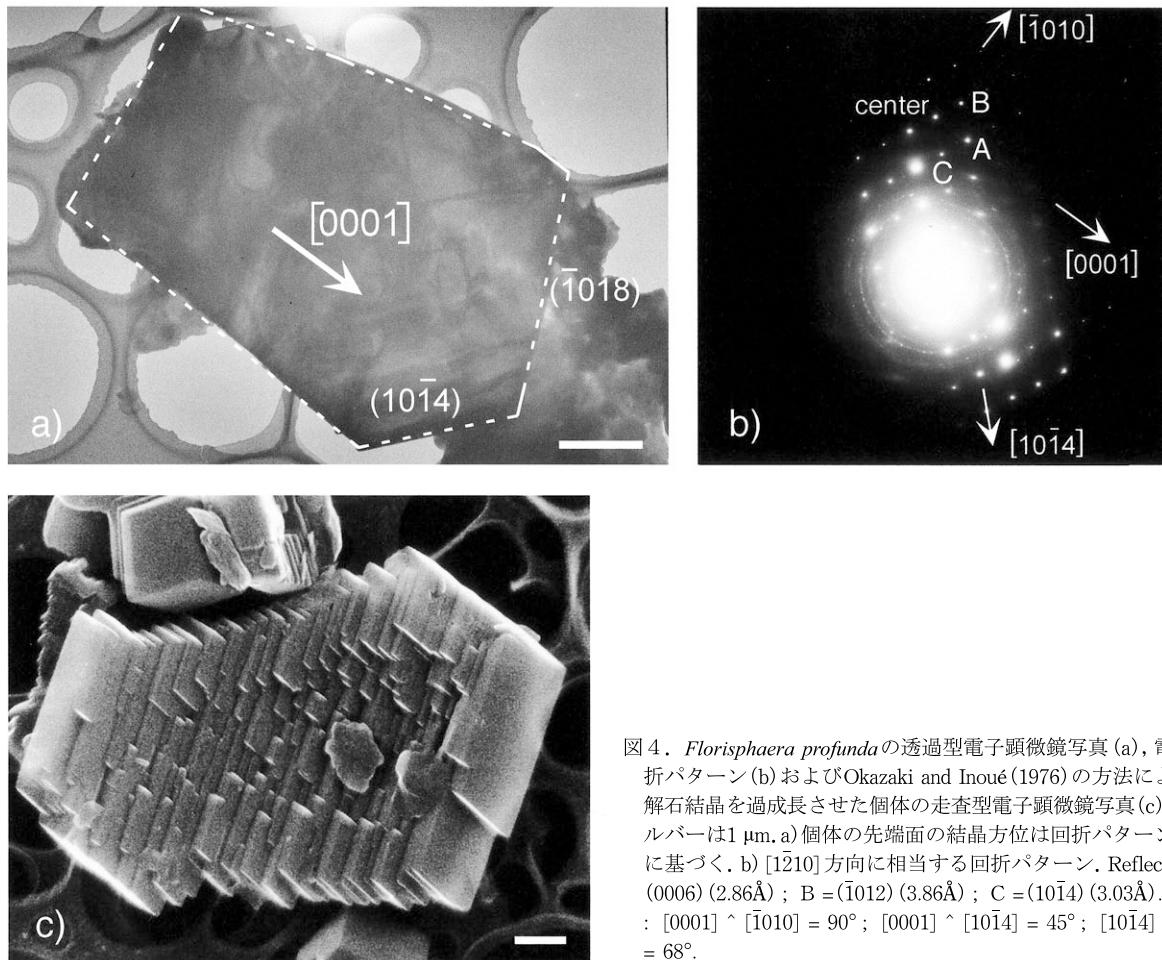


図4. *Florisphaera profunda* の透過型電子顕微鏡写真(a), 電子線回折パターン(b)およびOkazaki and Inoué(1976)の方法によって方解石結晶を過成長させた個体の走査型電子顕微鏡写真(c). スケールバーは1 μm. a) 個体の先端面の結晶方位は回折パターンの解釈に基づく. b) [1210] 方向に相当する回折パターン. Reflection A = (0006) (2.86Å); B = (1012) (3.86Å); C = (10̄14) (3.03Å). Angles: [0001] ^ [10̄10] = 90°; [0001] ^ [10̄14] = 45°; [10̄14] ^ [10̄18] = 68°.

透過型電子顕微鏡で得られた電子線回折像は、それを撮影したネガフィルムからフィルムスキャナーでパソコン用コンピューターに取り込み、画像処理用のパブリックドメインソフト「NIH Image」を用いて、そこに見られるスポット間の距離および角度を測定した。また、それらのデータに基づく指標付けはソフトウェア「ReciPro」を行い、おののおのの化石種の結晶学的方位を決定した。

結果と考察

検討した化石種のうち、*Florisphaera profunda* は長さ1～2 μm、厚さが数十nmのわずかに湾曲した五角平板状をしている（図2）。得られる回折スポットの解析によれば、c軸は個体の伸長方向に平行で、平板面は(11̄20)に相当し、その個体の先端部は(10̄14)と(10̄18)からなる（図4）。得られた回折像はきわめて明瞭で、一般にスポットにはストリークは見られない。また、結晶上に炭酸カルシウムを過成長させた結果（図4）、平板そのもののに階段状の微小結晶が成長することから、*F. profunda*の個体が湾曲していても、c軸の方向が変化しているわけではないことがわかる。これらのことは、*F. profunda*の結晶の湾曲構造が格子欠陥などによるものではなく、炭酸カルシウム

の結晶の表面を階段状に成長させて湾曲する形態を作っていることを示唆する。さらに、*F. profunda*の保存状態の良い現生種の個体（Young et al., 2003など）を見ると、細胞の内側からみて、個体が伸長する方向に向かい、その右側にわずかに曲がっていることも形態上の特徴としてあげられる。

一方、*Discoaster*属は、一般に星芒（ray）と呼ばれる、長さ数μmの湾曲した柱状の結晶が放射状に伸長している形状をなし、おののおのの個体はいわば広げた傘の骨組みのような形をしている（図3）。この*Discoaster*属の個体は、同じナノリスのグループであっても*F. profunda*より複雑な形をしている上に、全体として厚みがある点でそれとは大きく異なる。また、*F. profunda*の各面が比較的明瞭ないくつかの結晶面で構成されているのに対し、*Discoaster*属の星芒には結晶面と見られるような面構造を見いだすことは難しい。*Discoaster*属は星芒の本数、それぞれの太さ、および先端部の形態などで多くの種に分けられる。ここで取り扱った*Discoaster brouweri*（図3）は、*Discoaster*属の中でもっとも単純な形の種で、個体中央部から5本ないし6本の星芒が伸びる形態をとっており、すべての星芒は先端部に向かって細く、かつそれらは湾曲をしている。これに対し、*Discoaster variabilis*は*D. brouweri*よりもやや複雑で、おの

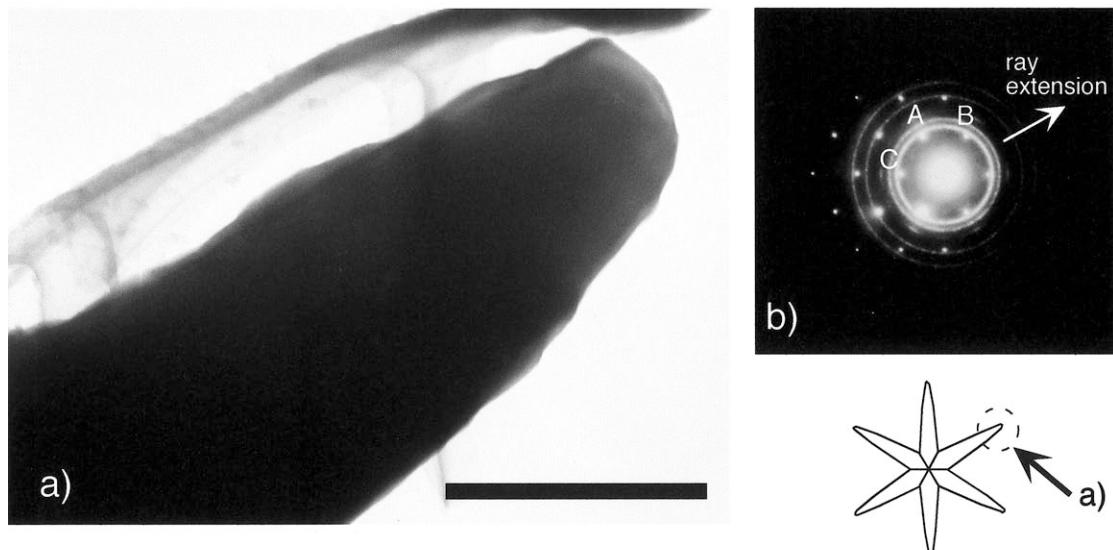


図5. *Discoaster brouweri* の透過型電子顕微鏡写真と電子線回折パターン。スケールバーは1 μm。a) *D. brouweri* の星芒先端部の高解像度画像。b) [0001] 方向に相当する電子線回折パターン。Reflection A = (1̄210) (2.49 Å); B = (2̄110) (2.49 Å); C = (1̄120) (2.49 Å)。Angles: [1̄210] ^ [2̄110] = 60°; [1̄210] ^ [1̄120] = 60°。

おのの星芒は太く、通常6本の星芒で構成される。また、その先端部がY字状に分岐をしているのがこの種の特徴である(図3)。

一般に、*Discoaster* 属の星芒は200~300nmの厚みを持つので(図3)，電子線回折像を得られたのは比較的厚さの薄いその先端部のみであった(図5)。*D. brouweri* の湾曲側からの先端部の回折像は明らかに六回対称を示す。このことはc軸つまり[0001]は星芒の伸長方向ではなく、それに直交する向きに近いことを意味している。また*F. profunda*と同じように*Discoaster* 属の個体にも方解石を過成長させたところ、c軸は各個体の中央部(central area)に接する平面に垂直であることが明らかになった(図6)。つまり、*Discoaster*の個体を広げた傘に見立てた場合、仮に柄があるとすれば、その柄にあたる方向がc軸となる(図7)。したがっておののの星芒は、個体の中央部では[0001]に垂直に伸長し、先端に向かうにつれ次第に下方に湾曲していくことになる。また、過成長させた結晶の方向は星芒の基部から先端まで同一であることから、おののの星芒はそれぞれ単結晶と考えられる(図6)。これは、先端が直枝状である*D. brouweri*でも、先端がY字状に分岐している*D. variabilis*でも同じである。星芒はその本数に応じてそれ五回および六回対称をなし、いずれの場合でも個体中央部での互いの接合面は[0001]に平行である(図7)。しかし、星芒同士が双晶関係にあるかどうかは、現時点では明らかでない。

Young *et al.* (1992) は、Mann and Sparks (1988) などが明らかにした *Emiliana huxleyi* の微細な結晶構造と、ジュラ紀後期の *Watznaueria* 属の個体発生過程が保存された化石群集の解析結果 (Young and Bown, 1991) を元に、ヘテロコッコリスの結晶構造を説明する基本モデルを提唱した。そのモデルはV/Rモデル (Young *et al.*, 1992) と呼ばれ、

ヘテロコッコリスを形成する方解石の結晶には、一つのコッコリスの中央部から端に向かう方向にc軸が一致する結晶(Rユニット)と、その方向とは垂直な方向にc軸があるもの(Vユニット)の2種類があり、ヘテロコッコリスは形の異なるそれら2つの結晶ユニットの組み合わせで形成されている、とするものである(図1)。たとえば、代表的現生種である *E. huxleyi* やジュラ紀後期に多産する *Watznaueria* 属などは、おもに形態の異なる2枚のシールドからなるが、そのいずれもRユニットの板状結晶で構成されている (Young *et al.*, 1992; 図1)。これに対しヘテロコッコリスのなかには、外側面(distal shield; 細胞から遠い側のシールド)を構成する結晶がVユニットで、内側面(proximal shield; 細胞に近い側のシールド)を構成する結晶がRユニットでそれぞれ形成されているものもあると言わわれている (Young *et al.*, 1992など)。

従来の研究によれば、*E. huxleyi* の内側面の結晶の伸びの方向はc軸に相当し、その先端部はそれぞれ(1014)と(1018)で構成されていることが明らかになっている (Mann and Sparks, 1988)。つまり、本研究で検討した *F. profunda* の個体の結晶の伸長方向とそこに表れている結晶面(図2)は、*E. huxleyi* の内側面の結晶とほぼ同じである。このことを考えると、*F. profunda* は *E. huxleyi* の内側面を構成する結晶のみからなる、不完全なヘテロコッコリスとみなすことができる。また、このようなRユニットで形成される板状結晶は、ジュラ紀に出現する *Watznaueria* 属にみられるので (Young *et al.*, 1999など)、*F. profunda* のような構造を持つ板状の結晶は、この種が登場したとされる後期中新世よりもはるか以前に形成されていたことになる。ただし、*F. profunda* の個体はわずかながら湾曲している(図2, 4, 7)が、ヘテロコッコリスを構成するRユニットの板状結晶が湾曲していることは指摘されていないので、一見両者

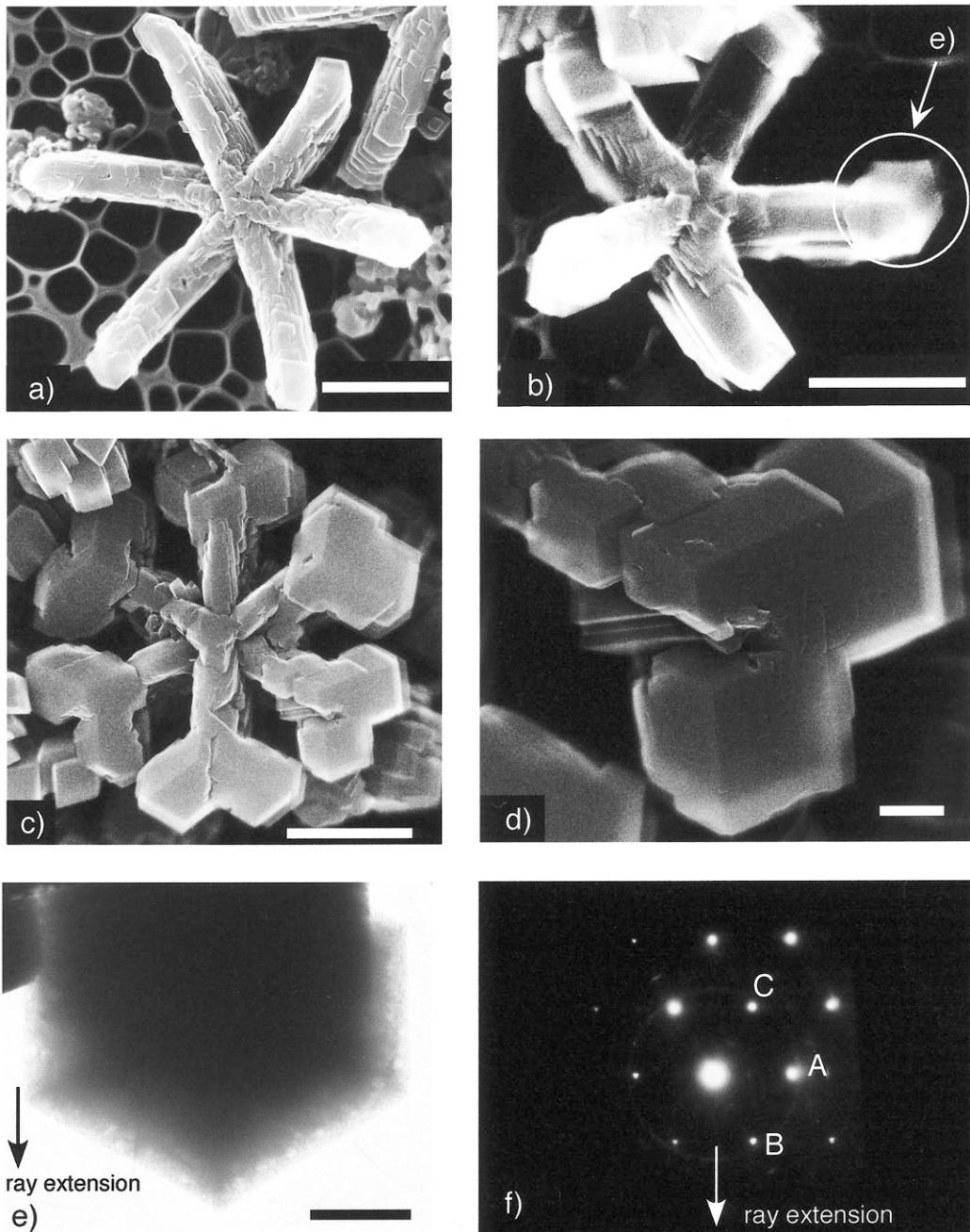


図6. 方解石結晶を過成長させたDiscoaster属の走査型および透過型電子顕微鏡写真と電子線回折パターン。スケールバーは5μm(a～c)および1μm(dとe)。a) Discoaster brouweri(6-rayed)の内側面。b) D. brouweri(5-rayed)の内側面。c) Discoaster variabilisの内側面。d) D. variabilisの星芒先端部。e) D. brouweriの星芒先端部(b)の透過型電子顕微鏡写真。f) D. brouweri(e)の電子線回折パターン。[0001]方向からのパターンに一致する。Reflection A=(1̄210)(2.49Å); B=(2̄110)(2.49Å); C=(1̄120)(2.49Å)。Angles : [1̄210]^*[2110]=60°; [1̄210]^*[1̄120]=60°。

の形状が同じであっても、結晶成長などの厳密な意味でヘテロコッコリスのRユニットとまったく同じであるかどうかは疑問である。前述のとおり、少なくとも*F. profunda*の湾曲構造は結晶が階段状に成長することによって形成されているものと思われ、格子欠陥によって湾曲しているものではないことは明らかである(図7)。

もう一つのナノリスであるDiscoaster属は、内側面から外側面に向かってc軸があるよう見えると言う点で、Young et al. (1992) の提唱するVユニットに近いように思

われる。ただし、ヘテロコッコリスを構成するVユニットは薄い平板状あるいはブロック状であるのに対し、Discoaster属の星芒の結晶ユニットはc軸の方向に厚く、しかもそれがc軸とはほぼ垂直の方向に伸長した柱状の形態をしていることがヘテロコッコリスのVユニットとは大きく異なる点である。また、Discoaster属の星芒も中央部から先端部に向けて湾曲しているのが特徴で、やはり階段状の成長構造によって形成されているが、このような特徴もヘテロコッコリスのVユニットにはみられない。

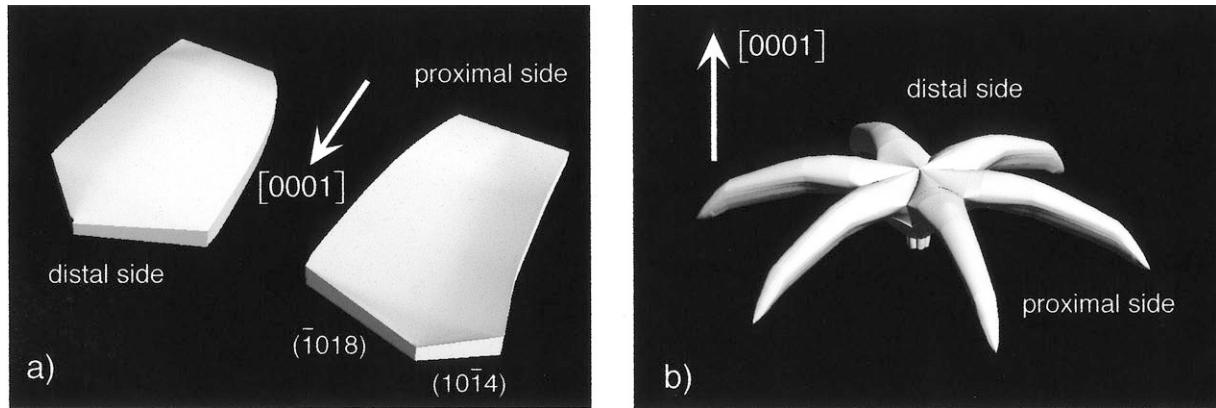


図7. *Florisphaera profunda*(a)と*Discoaster brouweri*(b)の模式図および電子線回折パターンの解析によって明らかになった両個体の結晶の方向と各結晶面の向き。

以上のことから、ナノリスからなる石灰質ナンノ化石は、大局的にはヘテロコッコリスを構成する結晶ユニットに似ているものの、ある特定の方位を持つ単一の結晶だけから形成されること、ヘテロコッコリスを構成する結晶ユニットとは異なる結晶成長上の特徴を持つことなど、根本的な相違点がある。また、Young *et al.* (1992)によれば、ヘテロコッコリス形成の初期には、VユニットとRユニットの微小な立方体結晶が交互に並ぶ環状の縁(rim)がまず形成され、そののちいずれかの結晶が成長して板状のシールドを作るとされている。当然、単一の結晶ユニットだけからなるナノリスにはそのような異なる結晶組み合わせの構造は見られないので、そもそも結晶発生のスタイルもヘテロコッコリスとは全く異なっていることになる。

現生円石藻類の観察によれば、コッコリスはゴルジ体由来のコッコリス小胞で作られるとしており、この藻類はその内部に存在する酸性多糖類を作用させて方解石結晶の成長を制御し、コッコリスを作り出していると言われている(de Jong *et al.*, 1976; Westbroek *et al.*, 1984; Westbroek *et al.*, 1989)。つまり、異なる方解石の結晶を作り出すということは、結晶の成長を制御する能力が違っているということになる。その違いが、含有する多糖類の種類が違うのか、それとも他の要因によるのかはまったく不明であるが、形状はもちろんのこと結晶構造から見ても、ナノリスはヘテロコッコリスとは本質的に異なるので、ナノリスを作る石灰質ナンノプランクトンが持つ結晶形成を制御する能力は、ヘテロコッコリスを作る分類群のそれとは明らかに違っていることになる。ナノリス、ヘテロコッコリスそれぞれに該当する石灰質ナンノ化石種は、ジュラ紀にはすでに存在していたことが知られているので(Perch-Nielsen, 1985; Bown and Young, 1997など)、石灰質ナンノ化石を作る浮遊性藻類が登場したかなり初期の段階で、すでに異なる結晶を成長させる能力を持った複数の分類群が存在し、その後、それぞれが独立した進化を遂げた可能性が高い。今後、さまざまな化石種を結晶構造の観点から詳しく検討すれば、石灰質ナンノプランクトンが異なる石

灰質殻を制御する機能を獲得し、発展をしてきた経過を明らかにできると考えられる。

おわりに

本論では、数多い石灰質ナンノ化石のなかでも、結晶の形態とその構造から見て「ナノリス」と言われる石灰質ナンノ化石種の結晶方位を、*Discoaster*属と*Florisphaera profunda*を例にして決定した。その結果、両者を構成する方解石の結晶構造は、これまで検討されたヘテロコッコリスの結晶とは異なることが明らかになった。

ところで、円石藻類の持つコッコリスには単なる外骨格としてだけでなく、さまざまな機能があることが示唆されている。たとえば、コッコリスは、細胞が外界から物質を取り込む際の化学的な緩衝器の役割を果たしていたり、細胞に届く太陽光を適度に調節する機能を持っているなどと考えられている。これらの仮説は証明されたわけではないが、円石藻類の各種が海域によって偏在することや、海洋有光層の中でもさまざまな水深に生息していることを考えると、推定されるコッコリスの機能はそれぞれの種の生活様式と密接に関係している可能性も否定できない。石灰質ナンノ化石や現生円石藻類の石灰質殻の結晶構造を解析することは、このようなコッコリスが持つ機能の謎に迫ることにもなる。

一方で、コッコリスは生物がさまざまな形の飴物を作り出すバイオミネラリゼーションの一例である。生命活動が結晶を作り出すメカニズムは結晶の無機成長とは異なり、タンパク質などの有機物との複雑な共同作業であるとされ、不明な点が多い(Young and Henriksen, 2003など)。石灰質ナンノ化石の結晶構造を明らかにすることは、コッコリスの形成を制御するメカニズムを解明するための基礎となるはずなので、その結果は生物制御型の結晶形成作用を明らかにすることに寄与するだけでなく、将来、さまざまな形状の結晶を自在に作り出すことが必要とされる工業的分野などに応用される可能性は高いと考えられる。

謝辞

本研究を進めるにあたり、千葉大学理学部西田孝名名誉教授および井上厚行教授には、数多くの有益な助言をいただいた。また、北海道大学大学院理学研究科西弘嗣助教授および筑波大学地球科学系遠藤一佳助教授には、本論文の査読をしていただいた。以上の方々に厚く感謝する次第である。

文献

- Bown, P. R. and Young, J. R., 1997. Mesozoic calcareous nannoplankton classification. *Journal of Nannoplankton Research*, **19**, 21-36.
- Davis, S. A., Young, J. R. and Mann, S., 1995. Electron microscopy studies of shield elements of *Emiliania huxleyi* coccoliths. *Botanica Marina*, **38**, 493-497.
- de Jong, E. W., Bosch, L. and Westbroek, P., 1976. Isolation and characterization of a Ca^{2+} binding polysaccharide associated with coccoliths of *Emiliania huxleyi* (Lohmann) Kamptner. *European Journal of Biochemistry*, **7**, 611-621.
- Didymus, J. M., Young, J. R. and Mann, S., 1994. Construction and morphogenesis of the chiral ultrastructure of coccoliths from the marine alga *Emiliania huxleyi*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **258**, 237-245.
- Haq, B. U., 1980. Biogeographic history of Miocene calcareous nannoplankton and paleoceanography of the Atlantic Ocean. *Micropaleontology*, **26**, 414-443.
- Hay, W. W., 1977. Calcareous nannofossils. In Ramsay, A. T. S. ed., *Oceanic Micropalaeontology*, 1055-1200, Academic Press, London.
- Mann, S. and Sparks, N. H. C., 1988. Single crystalline nature of coccolith elements of the marine alga *Emiliania huxleyi* as determined by electron diffraction and high-resolution transmission electron microscopy. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **234**, 441-453.
- Okada, H. and Honjo, S., 1973. The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. *Deep-Sea Research*, **20**, 355-374.
- 岡崎恵視, 1993. 石灰藻による炭酸カルシウム形成—その機構と海洋における規模—. 地球化学, **27**, 29-36.
- Okazaki, K. and Inoué, S., 1976. Crystal property of the larval sea urchin spicule. *Development, Growth and Differentiation*, **18**, 413-434.
- Perch-Nielsen, K., 1985. Mesozoic calcareous nannofossils. In Bolli, H. M., Saunders, J. B., and Perch-Nielsen, K. eds., *Plankton Stratigraphy*, 329-426, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- 鈴木 欽 (編), 1997. 海洋生物と炭素循環. 193p., 東京大学出版会.
- Westbroek, P., de Jong, E. W., van der Wal, P., Borma, A. H., de Vrind, J. P. M., Kok, D., de Bruijn, W. C. and Parker, S. B., 1984. Mechanism of calcification in the marine alga *Emiliania huxleyi*. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B*, **304**, 435-444.
- Westbroek, P., Young, J. R. and Linschooten, K., 1989. Coccolith production (biomineralisation) in the marine alga *Emiliania huxleyi*. *Journal of Protozoology*, **36**, 368-373.
- Young, J. R., 1994. Functions of coccoliths. In Winter, A., Siesser, W. eds., *Coccolithophores*, 63-82, Cambridge University Press, Cambridge.
- Young, J. R. and Bown, P. R., 1991. An ontogenetic sequence of coccoliths from the late Jurassic Kimmeridge clay of England. *Palaeontology*, **34**, 843-850.
- Young, J. R. and Henriksen, K., 2003. Biominerization within vesicle: the calcite of coccoliths. In Dove, P. M., De Yoreo, J. J., Weiner, S. eds., *Biominerization. Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, Mineralogical Society of America, Geochemical Society, **54**, 189-215.
- Young, J. R., Cros, L., Kleijne, A., Sprengel, C., Probert, I. and Østergaard, J. B., 2003. A guide to extant coccolithophore taxonomy. *Journal of Nannoplankton Research, Special Issue*, **1**, 125p.
- Young, J. R., Davis, S. A., Bown, P. R. and Mann, S., 1999. Coccolith ultrastructure and biomineralisation. *Journal of Structural Biology*, **126**, 195-215.
- Young, J. R., Didymus, J. M., Bown, P. R., Prins, B. and Mann, S., 1992. Crystal assembly and phylogenetic evolution in heterococcoliths. *Nature*, **356**, 516-518.

(2004年2月26日受付, 2004年6月14日受理)

