

珪藻の生と死を見つめる

嶋田智恵子*・谷村好洋**

*筑波大学大学院生命環境科学研究科・**国立科学博物館地学研究部

Diatom, its life and death

Chieko Shimada* and Yoshihiro Tanimura**

*Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, 1-1-1 Tennodai, Tsukuba, Ibaraki 305-8572
 (cshim@arsia.geo.tsukuba.ac.jp); **Department of Geology, National Science Museum, 3-23-1 Hyakunincho, Shinjuku, Tokyo
 169-0073 (tanimura@kahaku.go.jp)

珪藻の生きざま

珪藻は、海洋や湖沼はもちろん、pHが1-2におよぶ強酸水からpH10の強アルカリ水、強腐水域、温泉、海水、さらには他の生物の体上や湿潤な土壤表面など地球上のあらゆる水圏に、浮遊あるいは付着をして生きている（渡辺・浅井, 1995a, bなど）。重要な一次生産者として食物連鎖の底辺を支え、地球上の物質循環において極めて大きな役割を担う、それでいて大きさはたかだか数10μmの真核単細胞の微細藻類である。

採取したばかりの珪藻を光学顕微鏡で観察すると、円盤状や板状で縁を帯びた明るい褐色の葉緑体が1つ以上細胞内に存在している。一般に、酸素発生型光合成を行う全ての生物は「クロロフィルa」という色素を持っているが、光合成を助ける役割を持つ「アンテナ色素」の種類は藻類を分類する重要な特徴である。珪藻の場合はクロロフィルaとcのほかフコキサンチンというアンテナ色素を持っている。こうした色素の種類や葉緑体の構造などにもとづき、珪藻は11門20綱に分けられた藻類¹のうち「不等毛植物門（黄色植物門ともいう）・珪藻綱」²として認識されている（井上, 1999）。また、珪藻の大きな特徴は殻、つまり外骨格が珪酸塩（オパールA； $\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ）で成り立っていることであるが、そのほか珪酸塩の殻を持つ微細藻類としては、同じく不等毛植物門に属する「黄金色藻綱」や「ディクティオカ藻綱（珪質鞭毛藻）」と、同じくこの門に属すると考えられる「パルマ藻」が知られている。パルマ藻は極域や親潮などの寒冷海域に浮遊性のプランクトンとして多く分布しているようであるが（千原・村野, 1997），珪藻よりも格段に小さくまた培養技術も現段階で確立されていないため、他の藻類との詳しい系統関係はまだわかっていない。

図1には、微細藻の生物殻片からなる捕食プランクトンの糞粒を示した。珪藻は食べられる一方の生物かと思いきや全く打つ手がないわけではなく、捕食者を毒物によって撃退したり、奇特性の物質を出してダメージを与える勇ましい戦略をとるものもあるそうである（真山, 1999; Ianora et al., 2004）。また、珪藻種 *Thalassiosira* sp. はハプト藻の *Reticulofenestra sessilis* によって取り囲まれてしまう（図

2）。両者はそれぞれ単独でも生存（培養）できるが（河地ほか, 2004），この異色カップルはいったい何のためにこうした振る舞いに及ぶのか、寄生？ということのほかには、まだ具体的な生態学的知見は得られていない。さらに、コケに付着した気生藻として生きるものの他、鯨の体表に好んで付着する珪藻、有孔虫に共生するときは無殻なのに有孔虫の外に出すと殻を作り始める珪藻もいる（真山, 1999; Mayama et al., 2000）。また、有孔虫の共生藻となる珪藻は全て細胞表層に同じ種類のポリペプチドを持っていて、これが有孔虫に共生可能であることを認識させるシグナルになるという（Chai and Lee, 1999）。

ところで共生説とは、酸素発生型光合成を行う原核生物が、從属栄養性の生物に取り込まれ、宿主の生物の葉緑体やミトコンドリアなどとして同化した、という考え方である。実際、真核藻類において葉緑体などの遺伝情報と細胞核のそれを比較してみると、やはり両者で異なる祖先を推定させる結果が多数提出されてきた。このとき、真核生物が光合成原核生物を取り込む共生を「一次共生; Primary endosymbiosis」、真核生物が、すでに葉緑体を獲得した真核生物を取り込む共生を「二次共生; Secondary endosymbiosis」とよぶ。これまで生物種の進化は二叉分岐という考え方を基本においていたが、共生説は、異なる種が合体して新たな種を創生するという網目のような複雑な系統関係もあり得るということを示唆している（井上, 1999）。そしてまさに藻類はさまざまな段階の共生現象の宝庫であり、ここ10年ほどの間に分子系統学の分野を中心に盛んに研究されている。例えば、過去に從属栄養性のある渦鞭毛藻に取り込まれ、結局そのままその渦鞭毛藻の葉緑体となってしまった珪藻がいる。その渦鞭毛藻の細胞内には、殻こそ失っているものの葉緑体、核、ミトコンドリア、リボソームなど一部オルガネラの構造を残したままの珪藻「細胞」が入れ子状に収まっている。そして、その渦鞭毛藻は珪藻からもらい受けた葉緑体を自らに緊密に同化させ、ついには光合成を開始したという（堀口, 1996）。一方で、珪藻が宿主となって藍藻が共生体として取り込まれている例も観察されているようである（Round et al., 1990）。

このように、藻類の共生は光合成というシステムやその担い手である生物の進化の過程を考察するうえで極めて興

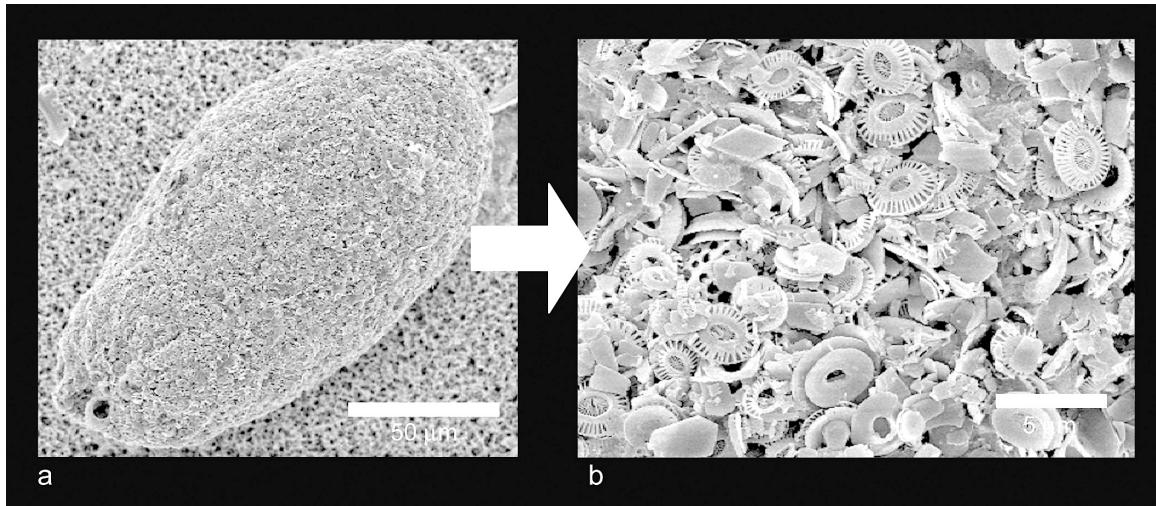


図1. a, 動物プランクトンの糞粒. b. 拡大したもの. 捕食された生物の殻破片が多数見える(おもにハプト藻).

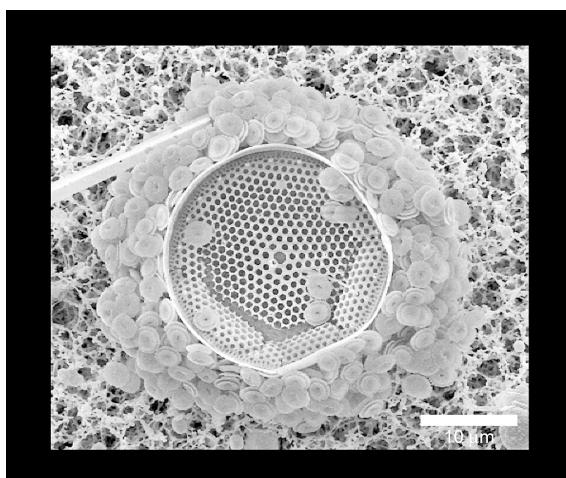


図2. *Thalassiosira* sp.とその周りを取り囲むハプト藻種
Reticulofenestra sessilis.

味深い現象であり、さらに過去の地球上の物質循環、生態系など生物圏と地球環境の長期変動との関わりを明らかにする上で重要な意味を持ってくるにちがいない。

形と種類を認識する

珪藻の種類の同定は、原則的に殻の模様で行う。珪藻は、現在では、異名種をのぞき、現生種・化石種をあわせて約800属2万種が認識されているが、種数については何をもって種と認識するかという概念の違いから、これを10万と見積もある意見もある。

珪藻の殻の姿はよくアルミ製の弁当箱に例えられてきたが、さすがに昨今のプラスチック製の容器に親しむ若い世代にはピンと来ないだろう。とにかく、シャーレのように直径が微妙に異なる筒状の容器が一組ぶん重なって内側に空間をつくる構造が珪藻の基本単位(つまり1細胞)になっており、この単位を「被殻; frustule」とよぶ(図3)。このシャーレに相当する部品は「蓋殻; valve」といい、そ

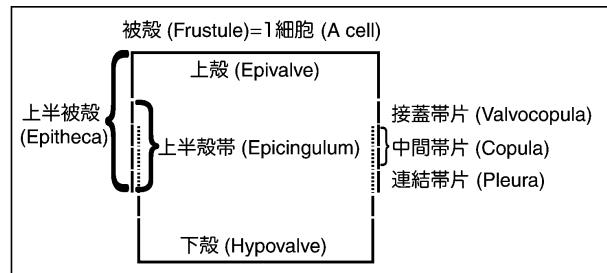


図3. 硅藻被殼の基本的な構造.

の底面(「殻面」)には種によって多彩な模様が刻印されているため、珪藻を同定する上で最も重要である。さらに各シャーレには、シャーレどうしを接続するための何本かのリング「帶片; band」もしくは「copula」と「pleura」が伴っている。片方のシャーレと付属の接続用リングの組み合わせを「半被殼; theca」という。無性的に生殖する際には、各半被殼の内側に一回り小さい娘の半被殼が形成される。

蓋殻には、「胞紋; areola」という小孔や、この小孔が線状に規則正しく並んだ「条線; stria」という構造がある(図4)。胞紋または条線が中心から外側に向かって放射状に配列する珪藻が「中心珪藻; centric diatom」、そしてそれらが1本の軸から左右に向かって配列するものを「羽状珪藻; pennate diatom」という。羽状珪藻は、殻を内部に向かって貫通する「縦溝; raphe」とよばれる溝を持つ。一方中心珪藻では、蓋殻内部に「唇状突起; rimoportula」や「有基突起; fulloportula」とよばれる電子顕微鏡的構造がみられ、重要な分類形質となっている。こうした基本的な構造に加えて分類群特有の形質も存在し、珪藻類の形態はほか

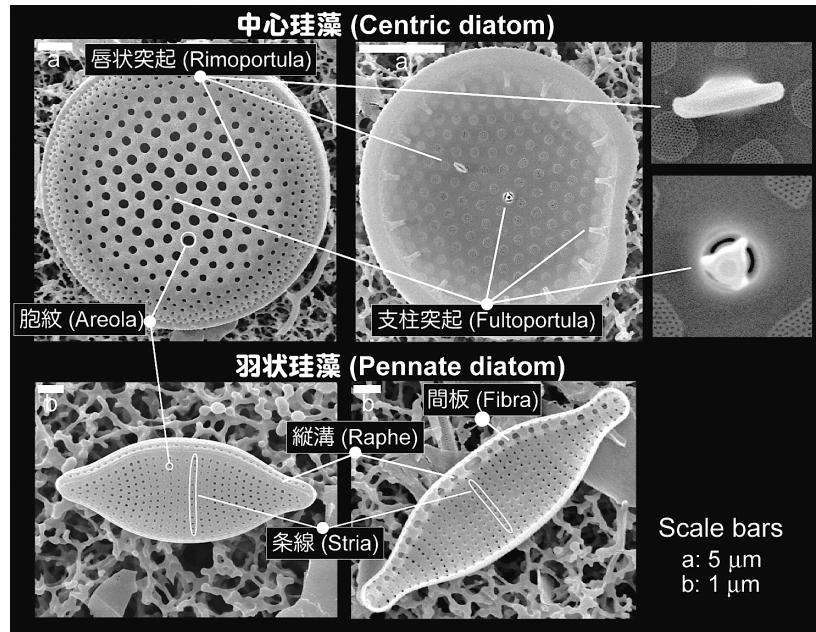


図4. 硅藻蓋殻の基本的な構造。

の微細生物に比べて、まさに至高の芸術とよぶべき驚異の多様性を呈している。

珪藻群集からわかること

珪藻は主に新生代以降の地層中に化石としてよく保存される。このとき、珪藻は環境水の物理（光量・温度・水流など）・化学（塩分・pHなど）的な条件によって出現する種類が異なるため、珪藻の種組成や量を調べるとその性質が復元できることになる。こうした現在あるいは過去の環境モニタリングを目的とした研究は枚挙に暇がない。未來の地球環境を予測するためには、過去にどのような環境であったかという情報を知ることが不可欠であり、珪藻分析はそのために非常に有力な手段であるといえる。なお、光合成をするということは透光帯に住んでいるということなので、生活環のさまざまなステージで生息深度を変える動物プランクトンの場合とは異なり、珪藻殻には一定の水深の環境情報が記録されていることを意味する。こうした背景から珪藻殻の中の酸素同位体比の測定に古海洋学的興味が持たれているが、最近では、「二次イオン質量分析法 (SIMS; Secondary Ion Mass Spectrometry)」などを用いた珪藻殻上の微小領域の同位体比測定も実用化されそうな勢いである。

また、地球の歴史を復元するためには、まず時間軸を得ることが非常に重要である。珪藻の種類は進化に応じて時代毎に多様なため、このことを用いて地層の堆積年代を明らかにすることが可能である (Jousé, 1978; Barron and Baldauf, 1995; Harwood and Nikolaev, 1995など多数)。本邦では1970年代以降、北西太平洋域に適用可能な信頼のおける珪藻化石帯がいくつも提案されており、近年では新第

三紀の珪藻化石帯を総括したYanagisawa and Akiba (1998) や、異なるタクサ間（珪藻と放散虫）の化石帯の統合を図った本山・丸山 (1998) がしばしば参照されている。中期中新世以降の北太平洋にはいくつかの羽状珪藻 (*Crucidenticula* 属・*Denticulopsis* 属・*Neodenticula* 属) が大繁殖した。これらは細密な分類学的検討から互いに近縁な系統と推定されているが (Yanagisawa and Akiba, 1990), 優れた示準種としての条件を満たすため生層序学研究においては非常に有用な珪藻類である。

問題点と展望

珪藻化石の最も古い記録は、ドイツから産出したジュラ紀のものである (Rothpletz, 1896, 1900)。そして、本邦においても極めて稀ながらいくつか白亜系上部 (Campanian 上部から Maastrichtian 下部; 放散虫化石層序にもとづく) の珪藻化石の産出が報告されている (Takahashi *et al.*, 1996)。

一般に中生代の珪藻化石は、両半球の主に中-高緯度地域から散点的に見出されており、近年ではウラル山脈と北極カナダに分布する上部白亜系の珪藻化石帯を構築した Tapia and Harwood (2002) の例がある。また、南極半島先端の Seymour 島に分布する López de Bertodano 層は、現段階で唯一、K/T境界を跨いで連続的に珪藻化石を産出するセクションであるが、この地域の生層序学的検討によれば、後期白亜紀 Maastrichtian から古第三紀始新世 Danian に生き延びた珪藻種数の割合は、84% と見積もられている (Harwood, 1988)。また、羽状珪藻は新生代になってから進化したものという見解がそれまで一般的だったが、この成果の中では原始的な無縦溝型の羽状珪藻属 *Sceptroneis* および *Incisoria* の産出が報告された。なお、いまのところ淡水生

の珪藻化石は中生層より古い地層からは報告されていないようである (MacLeod *et al.*, 1997).

ただし、珪藻に限ったことではなく、全ての化石には常に保存の問題がつきまとう。古い時代の化石ほどこの問題は深刻であり、堆積物から得られた個体（群）がどの程度生存時の情報を反映しているのかは、今も昔も化石を扱う研究者の重大な関心事のひとつである。特に、珪藻殻の化石では小さな個体や薄い個体、あるいは薄膜や突起、複雑な構造などから先に溶解が始まるため、その結果頑丈かつ単純な形態の殻を持つ種ばかりが堆積物中の群集に残されることになる (Shimada *et al.*, 2003 など)。正確な生体群集の復元を妨げてしまうこの効果を「選択的溶解; differential dissolution あるいは selective dissolution」という。さらに、続成過程で温度の効果が加わると、珪藻殻はオパール CT, クリストバライトという鉱物相を経て、ついには石英に変化してしまい、生物殻としての痕跡は例外的な場合を除いてほとんど消失する。中生代や古代三紀の珪藻化石に形態が単純で珪化が著しいものが多いのも、あながちこの選択的溶解の影響がないとはいえないだろう。それでも、今後生層序学的検討の時空分解能が向上するに従って、次第に珪藻の生存期間も適応環境も「拡大」していくのかもしれない。一方、分子系統学的な研究は、珪藻の出現を185-266Maと見積もっている (Medlin *et al.*, 1997)。分子時計の進み具合は必ずしも一定ではないというのはしばしば指摘される問題点であるが、将来、何らかの手法を用いて分子系統学と古生物学双方における結果の歩み寄りが図れるかもしれない。最近では、珪藻属 *Rhizosolenia* が生合成すると特定されるバイオマーカーが上部 Turonian (およそ90Ma) の地層から得られたとして、この珪藻の起源をその時代に求める研究が行われている (Sinninghe Damsté *et al.*, 2004)。

参考情報

○東京学芸大学 真山茂樹研究室 <http://www.u-gakugei.ac.jp/~mayama/diatoms/Diatom.htm>

珪藻学に関する非常に充実したサイトである。

○北海道大学 堀口健雄研究室 <http://bio2.sci.hokudai.ac.jp/Dinohome/Welcome.html>

共生進化についての解説が掲載されている。

○国立科学博物館微古生物標本資料センター <http://www.odp.tamu.edu/mrc/files.html>

ODPの微古生物標本資料センターの東京サテライトである。ODPで掘削された一部海底堆積物試料の珪藻スライドを検鏡できる。

○The International Society of Diatom Research (国際珪藻学会)

<http://www.isdr.org/>

2年に一度の会合 (2004年開催地はポーランドの Miedzyzdroje) を行うとともに、1年に2冊のペースで学術雑誌「Diatom Research」を発行している。

○日本珪藻学会

<http://wwwsoc.nii.ac.jp/jsdt/>

珪藻学の進歩と普及を目的とした活動を行っている。「Diatom」(日本珪藻学会誌)を年1ないし2回刊行しており、分類学的成果を中心とした数々の論文が発表されている。

謝辞

東京学芸大学の真山茂樹助教授および北海道大学の堀口健雄助教授には、ウェブサイトURLの引用を快諾して頂きました。また、国立科学博物館地学研究部の加藤めぐみ博士は、文献についての情報を下さいました。以上の方々に厚く御礼を申し上げます。

文献

- Barron, J. A. and Baldauf, J. G., 1995. Cenozoic marine diatom biostratigraphy and applications to paleoclimatology and paleoceanography. In Blome, C. D., Whalen, P. M. and Reed, K. M., eds. Siliceous microfossils. *Paleontological Society Short Courses in Paleontology*, 8, 107-118.
- Chai, J. Y. and Lee, J. J., 1999. Initial recognition of endosymbiotic diatom surface antigens by the larger foraminifer *Amphistegina lobifera*. *Symbiosis*, 26, 39-53.
- 千原光雄・村野政昭, 1997. 日本産海洋プランクトン検索図説. 1574p., 東海大学出版会, 東京.
- Harwood, D. M., 1988. Upper Cretaceous and lower Paleocene diatom and silicoflagellate biostratigraphy of Seymour Island, eastern Antarctic Peninsula. *The Geological Society of America, Memoir*, 169, 55-129.
- Harwood, D. M. and Nikolaev, V. A., 1995. Cretaceous diatoms: morphology, taxonomy, biostratigraphy. In Blome, C. D., Whalen, P. M. and Reed, K. M., eds. Siliceous microfossils. *Paleontological Society Short Courses in Paleontology*, 8, 81-106.
- 堀口健雄, 1996. 涡鞭毛藻に見られる細胞内共生の多様性と進化. 日本植物分類学会会報, 11, 59-74.
- Ianora, A., Miralto, A., Poulet, S., Carotenuto, Y., Buttino, I., Romano, G., Casotti, R., Pohnert, G., Wichared, T., Colucci-D'Amato, L., Terrazzano, G. and Smetacek, V., 2004. Aldehyde suppression of copepod recruitment in blooms of a ubiquitous plankton diatom. *Nature*, 429, 403-407.
- 井上 黙, 1999. 藻類の多様性 新たな生物の世界が見えてきた. 56p., 国立科学博物館, 東京.
- Jousé, A. P., 1978. Diatom biostratigraphy on the generic level. *Micropaleontology*, 24, 316-326.
- 河地正伸・越川 海・岡村和磨・渡邊 信, 2004. 東シナ海から分離された円石藻 *Reticulofenestra sessilis* の形態、系統、生活史. 日本藻類学会第28回大会 (札幌2004) プログラム. 59.
- MacLeod, N., Rawson, P. F., Forey, P. L., Bnner, F. T., Boudagher-Fadel, M. K., Bown, P. R., Burnett, J. A., Chambers, P., Culver, S., Evans, S. E., Jeffery, C., Kaminski, M. A., Lord, A. R., Milner, A. C., Milner, A. R., Morris, N., Owen, E., Rosen, B. R., Smith, A. B., Taylor, P. D., Urquhart, E. and Young J. R., 1997. The Cretaceous-Tertiary biotic transition. *Journal of the Geological Society, London*, 154, 265-292.
- 真山茂樹, 1999. 珪藻綱 Class Bacillariophyceae. 千原光雄 (編) 藻類の多様性と系統, 207-214. 菓華房, 東京.
- Mayama S., Nagumo, T. and Kuriyama, A., 2000. Isolation and identification of endosymbiotic diatoms from planktonic and benthic species of foraminifera. *Diatom*, 16, 3-10.
- Medlin, L. K., Koistira, W. H. C. F., Gersonde, R., Sims, P. A. and Wellbrock, U., 1997. Is the origin of the diatoms related to the end-

- Permian mass extinction? *Nova Hedwigia*, **65**, 1-11.
- 本山 功・丸山, 1998. 中・高緯度北西太平洋地域における新第三紀珪藻・放散虫化石年代尺度：地磁気極性年代尺度 CK92およびCK95への適合. 地質学雑誌, **104**, 171-183.
- Rothpletz, A., 1896. Über die Flysch-Fucoiden und einige andere fossile Algen, sowie über liasische, Diatomeen fuhrende Hornschwämme. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **48**, 854-914.
- Rothpletz, A., 1900. Über einen neuen jurassischen Hornschwämme und die darin eingeschlossenen Diatomeen. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **52**, 154-160.
- Round, F. E., Crawford, R. M. and Mann, D. G., 1990. *The diatoms. Biology and Morphology of the genera*. 747p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Shimada, C., Hasegawa, S., Tanimura, Y. and Burckle L. H., 2003. A new index to quantify diatom dissolution level based on a ratio of *Neodenticula seminae frustule components*. *Micropaleontology*, **49**, 267-276.
- Sinninghe Damste, J. S., Muyzer, G., Abbas, B., Rampen, S. W., Massé, G., Guy Allard, W. G., Belt, S. T., Robert, J. -M., Rowland, S. J., Moldowan, J. M., Barbanti, S. M., Fago, F. J., Denisevich, P., Dahl, J., Trindade, L. A. F. and Schouten, S., 2004. The rise of Rhizosolenid diatoms. *Science*, **304**, 584-587.
- Takahashi, O., Kimura, M., Ishii, A. and Mayama, S., 1999. Upper Cretaceous diatoms from central Japan. In Mayama S., Idei, M. and Koizumi, I. eds. *Proceedings of the 14th International Diatom Symposium*, 145-155. Koelts Scientific Books, Koenigstein.
- Tapia, P. M. and Harwood, D. M., 2002. Upper Cretaceous diatom biostratigraphy of the Arctic archipelago and northern continental margin, Canada. *Micropaleontology*, **48**, 303-342.
- 渡辺仁治・浅井一視, 1995a. 日本最強アルカリ温泉 (pH 10.1) に出現した環境開拓者としての珪藻群集. 日本珪藻学会誌, **10**, 1-8.
- 渡辺仁治・浅井一視, 1995b. pH 1.1~2.0の無機酸性水域に出現した環境開拓種としての *Pinnularia acoricola* Hustedt var. *acorico*. 硅藻学会誌, **10**, 9-12.
- Yanagisawa, Y. and Akiba, F., 1990. Taxonomy and phylogeny of the three marine diatom genera, *Crucidenticula*, *Denticulopsis* and *Neodenticula*. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, **41**, 197-301.
- Yanagisawa, Y. and Akiba, F., 1998. Refined Neogene diatom biostratigraphy for the northwest Pacific around Japan, with an introduction of code numbers for selected diatom biohorizons. *Journal of Geological Society of Japan*, **104**, 395-414.

附記

- * 1 一般に、酸素を発生する光合成生物から陸上植物を除いたものが「藻類」と定義される（井上, 1999）。
- * 2 Round *et al.* (1990) の分類体系では、殻形態だけでなく葉緑体の形と数なども考慮された。ここでは珪藻類が門に格上げされ、1綱の中心珪藻類と2綱の羽状珪藻類が設けられている。

