

ふおっしる

湖沼の珪藻化石を考える

齋藤めぐみ・林 辰弥

国立科学博物館

Developing studies on non-marine diatoms from lake sediments

Megumi Saito-Kato and Tatsuya Hayashi

Department of Geology and Paleontology, National Museum of Nature and Science, 3-23-1 Hyakunin-cho, Shinjuku-ku, Tokyo 169-0073, Japan (memekato@kahaku.go.jp)

はじめに

珪藻化石がこのコーナーに登場するのは、もう二回目となる。第一回目の登場の際、嶋田・谷村（2004）によって、珪藻がどのような生物であるのか？それがどのようにして化石になるのか？これまで珪藻化石を用いてどのような研究が行われてきたのか？などということについて概要はすでに述べられている。そこで、嶋田・谷村（2004）であまり触れられなかった部分を各論「淡水珪藻の化石」として、淡水珪藻化石についてより詳しく紹介することにした。特に、淡水珪藻化石の研究について今後の展望を述べていきたい。

現在、珪藻は現在の水圏の一次生産者として、この上なく繁栄している。藻類と総称される仲間のなかでは、分類学的な種数をもっとも多く（なんと10万種以上、Round *et al.*, 1990）、しかも、海にも汽水・淡水の湖沼にも偏りなく分布する。このことは、海か淡水のどちらかに分布の中心をもつほかの藻類と比べて、極めて特異的といえる。しかしながら、研究の数（これまでに公表された論文の数）や研究者の数は、現生珪藻の分類学や生態学では淡水に偏っているものの、化石の研究全般については海におおいに偏っており、淡水珪藻化石の研究は圧倒的に少数派である。この偏りの原因の大部分は、海成層と湖成層の量的および質的な違いによると考えられる。詳しく後述するが、海成層と湖成層では堆積環境が異なり、堆積物の地理的広がりや層厚、堆積速度や連続性、堆積物の保存のされやすさが違う。しかしながら、これらの差異は、淡水珪藻化石の研究に対して必ずしも不利益を及ぼしているわけではないと考えている。本紹介文において、淡水珪藻化石ならではの研究課題とその面白さに気づいていただければ幸いである。

まばらな淡水珪藻化石記録とその研究 —これまでの研究とその背景—

淡水珪藻化石の研究が少ない理由は、一つは化石の産出頻度にある。ご存知のように、海は広大な面積をもつに対し、陸上に点在する淡水域はごくわずかな面積にとどまる。現在の海の広さは世界地図を見ればわかるし、地質時代を通して海が陸地以上の面積を占めてきたに違いないと誰もが信じて疑わない。また、海は大きな堆積盆であり、数百万年という時間スケールで、珪藻化石を含む様々な海生生物の化石がたまっていく。逆に陸地は削剥の場で、その上にある湖沼堆積物は失われやすい。したがって、後述する断層活動や褶曲運動によって長期間存続する構造湖にたまった堆積物を除くと、淡水の珪藻化石が長い期間保存されて、それらを発見できる機会は限られている。

たとえば、現在、世界の大多数の湖は氷河作用によって形成された湖（氷河性湖沼, glacial lake）で、かつて大陸氷床に覆われていた北米大陸北部とスカンジナビア半島に分布する（世界自然保護基金による湖沼と湿地のデータベース, <http://www.worldwildlife.org/science/data/item1877.html>）。これらの地域は次の氷期には再び氷床に覆われ、これらの湖にたまった堆積物は氷食によって削剥されてしまう運命にある。新生代更新世の氷期・間氷期の繰り返しを考えてみれば、この間に無数に形成されたであろう氷河性湖沼の堆積物が保存されている可能性はほとんどなく、それらの中に生育していた珪藻化石を見つけることはほとんど不可能である。

海岸平野に広がるラグーンもまた、氷期・間氷期の環境変動と密接に関わっている。間氷期の始めに海面上昇にともなって形成された内湾は間氷期のあいだに埋積され、その過程で海と隔てられたのがラグーンである。ラグーンは間氷期には堆積の場になっているが、氷期に海面が低下すると、逆に、削剥の場になると予想される。このため、ラグーンの存続期間は1万年以内だと推定される。もちろん、土石流や火山噴火によって形成される堰き止め湖もま

た短命である。このような湖沼に堆積物をためたとしても小さな堆積盆はすぐに埋まってしまう。火山の火口湖やカルデラ湖は、一回の火山噴火から次の火山噴火までの期間より存続期間が短いと容易に想像できるだろう。このため、一般的な湖 1 つにおいて形成される堆積物は 1 万年分以下であることがほとんどである。淡水珪藻化石は、地理的に不連続な湖に、時間的にも不連続的に堆積した湖成層のなかに保存されるのみである。

もう一つの理由は、珪藻化石に課せられてきた研究課題にある。珪藻化石もほかの微化石と同様に、大型化石に比べて産出個体数が多いこと、層序学的に連続して産出すること、広域に対比できることから、生層序を編み時間軸を確立することを第一の課題としてきた。このため、広域に対比でき、ほかの化石層序とも比較可能な海成層において研究が進められてきた (Yanagisawa and Akiba, 1990)。その結果、海生珪藻化石については、それらが多産する新生代以降について、それぞれの分類群の分類学的検討と時空間分布についての知識が蓄積されてきた。

逆に、それぞれが独立系である湖沼の堆積物においては、世界的あるいは地域的に対比が可能な珪藻化石層序は未だ確立されていない。しかし、淡水珪藻化石については、非常に新しい時代に限っては、盛んに研究が行われている。現在の湖の底から堆積物を採取して、最終氷期以降、とくに後氷期以降の古環境を推定する研究が多く行われている。このような研究においては、古環境復元のための指標の一つとして珪藻化石が解釈されている。たとえば、Gasse *et al.* (1989) は、タンガニーカ湖の湖底ボーリングコアを解析して、最終氷期以降の大規模な湖水準の変化を報告している。もっと最近の湖水の変化については、気候変動あるいは人為的な環境変化との関連が議論され、特定の淡水珪藻の環境指標種の解釈にもとづいて、湖沼の富栄養化 (Stoermer *et al.*, 1996 など)、塩分変化 (Fritz *et al.*, 1991 など) や酸性化 (Batterbee *et al.*, 1985 など) を推論した多くの研究事例がある。指標としてどの程度有効かどうかは別として、淡水珪藻化石の解析に対する最終氷期以降の古環境復元研究からの需要は大きい。地質時代を通してみるとまばらな淡水珪藻化石記録とその研究ではあるが、過去 1 万年間であれば、数年～数十年という超高時間分解能なデータセットも存在している。たとえば、Tanimura *et al.* (2006) には、年縞堆積物を 1 年以下の時間分解能で観察した結果が示されている。

淡水珪藻の進化・生物地理の変化 — やっぱり研究したい基本的課題 —

前章で述べたような研究背景のために、現在までに行なわれてきた淡水の珪藻化石の研究では、生層序について若干枠組みが描かれてはいるものの、古生物地理についてはほとんど研究が進んでいない。淡水珪藻の地理的分布について補足すると、実は、現生の湖沼珪藻の地理的な分布で

さえ議論が決着しておらず、極論としては「珪藻程度の大きさの微生物は汎世界的に分布するのが普通で、狭範囲にだけ生育する固有種などありえない」という意見さえある (Finlay *et al.*, 2002)。しかし、「ある時代のある地域の何々層から産出する淡水珪藻化石」として分類学的な報告は増えてきており、多くの新種が記載されている (たとえば、Tanaka, 2000)。理屈の上では、このような個々の報告を積み重ねていけば、生層序や古生物地理の大枠、つまりは、淡水珪藻の進化史を明らかにできるはずである。しかしながら、淡水珪藻の研究に従事するマンパワーは十分とは言えない状況にあり、戦略的に研究を進める必要がある。

今までのところ、淡水珪藻の生層序研究の最新バージョンは、Bradbury and Krebs (1995) の研究である (図 1)。それによれば、淡水珪藻の多様化は前期中新世に始まった。Barron (1987) は、この時代から始まる淡水珪藻の繁栄を火山活動との関連づけて説明している。それによると、アメリカ合衆国西部に分布する淡水珪藻土の多くは火山噴出物とともに産出し、火山噴火によってもたらされたケイ酸塩が珪藻の増殖を促した可能性が述べられている。また、淡水珪藻化石の産出量は新生代後期を通して継続的に増大しており、その原因を説明するためには、間欠的な火山噴火だけでは十分でなく、珪藻の殻の形成に必要なシリカを代謝する陸上の草本植物の出現とそれらの分布域の拡大と同調した地球規模の化学的循環の変化が重要であると考えられている (Kidder and Gierlowski-Kordesch, 2005)。これは、海生珪藻の新生代後期以降の増加の原因 (Falkowski *et al.*, 2004 で議論されている) と全く同じ理由である。ところで、湖沼は、もともと海よりはシリカに富んだ環境である。草本類の増加によって、湖沼の珪藻が利用可能なシリカがどの程度増大したのか？果たしてそれが淡水湖の珪藻群集の増殖にも寄与したのかどうか？今後の検討を要する課題である。

上述のように、新生代後期において、珪藻は陸上の淡水域でも主要な一次生産者となった。しかし、その後の道のは平坦なものではなく、優占する分類群 (属レベルないし科レベル) が交代しながら現在に至っている。このことは、まず、Bradbury と Krebs による北米の珪藻土の一連の研究においてまとめられ (たとえば、Bradbury and Krebs 1995, 図 1)、ロシア (Loginova, 1990)、東欧 (Ognjanova-Rumenova, 2001) においても、同様な返遷が報告されている。すなわち、中新世にはヘミディスクス (*Hemidiscaceae*) 科のアクチノキクルス (*Actinocyclus*) 属が多産し、その後、キクロテラ (*Cyclotella*) 属やステファノディスクス (*Stephanodiscus*) 属に取って代わられる (図 1)。もちろん、日本列島においても、同じような変化が認められており (谷村 1990)、アクチノキクルス属が多産する中新統湖成層は、そこから産出する植物化石 (たとえば、棚井・植村 1988) とともに、日本海の形成・拡大期の地誌との関連においておおいに注目されている。おそらく、この時代のアジア大陸東縁は地殻変動が活発で、断層運動や火山活動によって湖沼がたく

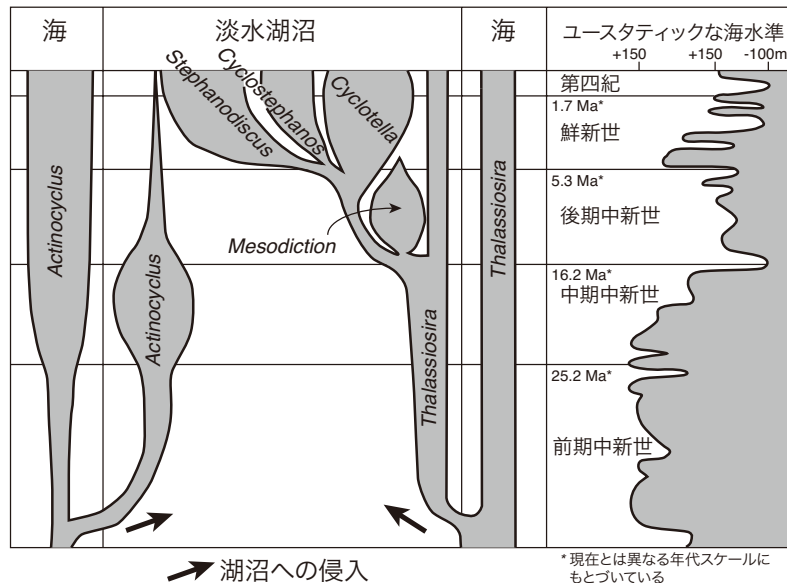


図1 化石記録にもとづいて大まかに推定された淡水珪藻の生層序と系統関係 (Bradbury and Krebs, 1995 を改変)。

さん形成されていた (たとえば, Iijima and Tada, 1991). そのなかには, 日本海の前身である窪地, いわゆる「古日本湖」と呼ぶべきものもあったかもしれない。

さて, 中新世以降の優占グループの入れ代わり (アクチノキクルス属の湖からキクロテラ属・ステファノディスクス属の湖へ, 図1) は, 汎世界的な現象であると推定されているものの, この分類群の交代が地球史上のどのような環境変化やイベントと関係があるのか? たとえば, 他の生物との競合 (共進化) のためなのか? に関しては, はっきりした証拠はまだ何も得られていない。とくに, 現在の淡水域においては, アクチノキクルス属がほとんど絶滅してしまっている。このため, 生物学的手法では, アクチノキクルス属とその後に優占してくるキクロテラ属やステファノディスクス属との生態学的な違いを比較できる可能性はほとんどない。逆に, 化石記録を丹念に観察することが非常に重要になっている。

一方, 現在の海・淡水域の両方で繁栄しているのは非常に近縁であると考えられているタラシオシラ (Thalassiosiraceae) 科とステファノディスクス (Stephanodiscaceae) 科である。これらについては, ここ10年ほどの間に分子生物学的な研究が著しく進展している。その成果の一部として, 淡水珪藻の優占するグループの入れ代わりを説明する情報がいくらか得られてきている。かつては, 海から淡水への珪藻の侵入イベントは稀にしか起こらなかったと考えられてきた (Mann, 1999)。すなわち, 淡水珪藻は起源を同じくする単系統群として考えられてきた (たとえば, Bradbury and Krebs, 1995)。しかしながら, 分子生物学的的手法によって得られた淡水珪藻の系統解析によると, 淡水珪藻のそれぞれのグループが別々の海生珪藻から独立して進化し多様化してきたと推定されている (Alverson *et al.*, 2007, 図2)。つまり, いくつかのグループが別の時

代に淡水域に侵入したと考えられる。化石記録がこれを支持するかどうか, 裏付けが待ち望まれている。さらに, 化石記録を用いて, それぞれのグループが海から淡水に侵入した年代を限定できれば, 珪藻の淡水域への適応とそれに続く多様性の増大を地球史と関連させて議論できるようになるだろう。もし, 珪藻が何回も海から淡水域へ進出したことが事実であれば, 単細胞藻類にとって, 海と淡水域の間の生態学的な障壁は大きくはないと言えるかもしれない。しかしながら, 現在, ほかの植物プランクトン, たとえば緑藻は淡水湖に, 渦鞭毛藻やハプト藻は海に偏って生育している。この違いを改めて見直すことで, 海でも淡水湖沼でも極めて多様性が高いという珪藻の特異性を探る糸口になると期待される。

また, 寿命が短いのが普通である湖沼のなかにも, 例外的に10年以上存在し続ける湖がある。それらは, 断層運動や褶曲運動によって湖盆が継続的に沈降して維持される構造湖としてまとめられ, 存続期間の長さから「古代湖」とも呼ばれることがある。現世の構造湖には, バイカル湖, チチカカ湖, アフリカ地溝帯の湖沼群, 雲南省の湖沼群, 琵琶湖などがある。また, 現在のカトマンズ盆地に約100万年前から1万5千年前まで存在した古カトマンズ湖 (Sakai *et al.* 2006; Hayashi *et al.*, in press) のような化石「古代湖」もある。これらの湖は, それぞれ固有の生態系を発達させてきた可能性があり, 湖底堆積物に保存された珪藻化石群集の記録は貴重かつ非常に興味深い研究対象である。たとえば, 現在の地球上で最も古く最も深い湖であるバイカル湖で掘削されたボーリングコアには, 数百万年間にわたる連続した珪藻化石記録が保存されており, 珪藻の形態学, 系統進化学, 古生態学的な観点で極めて重要なデータを提供している (たとえば, Prokopenko *et al.*, 2002; Khursevich *et al.*, 2004)。たとえば, バイカル湖で

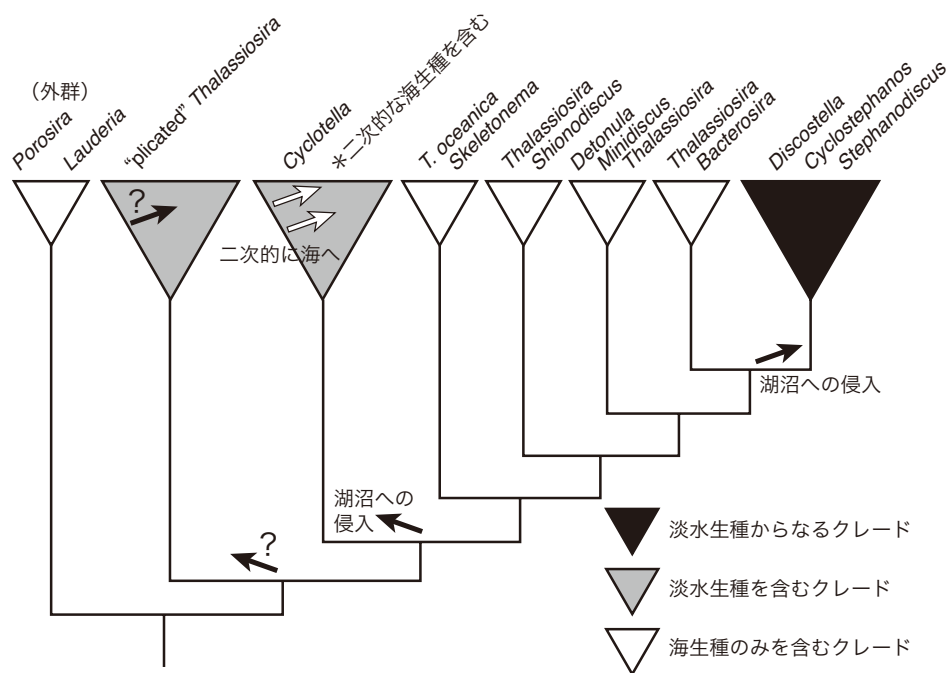


図2 遺伝子の解析から推定される海生種と汽水・淡水生種の系統関係 (Alverson *et al.* 2007)

は、固有種と思われる形態学的に珍しい珪藻化石種がたくさん産出し、化石珪藻の生産量や群集組成は氷期・間氷期サイクルに同期した気候・環境変動と密接に関連して変化してきたことが分かっている。バイカル湖以外でも、過去の気候や生態系を復元するために「古代湖」の湖底を掘削して連続的な堆積物を採取する国際的な研究プロジェクトが進められている（国際陸上掘削計画, International Continental Drilling Program, http://www.icdp-online.org/content/icdp/front_content.php?idcat=308）。このような長尺ボーリングプロジェクトの片隅で、それぞれの湖における淡水珪藻の生層序が明らかにされ、それらが汎世界的に対比・検討できる日が待ち遠しい。もうすでに、極東シベリアのエルチチョン湖（構造湖ではなくインパクトクレーター, Cherapanova *et al.*, 2007）、チチカカ湖（Tapia *et al.*, 2003）などでは、珪藻化石層序が一部公表されている。数十万年、数百万年もの連続した堆積物コアは過去を知るためのいわば小さなぞき窓で、そこから淡水珪藻の生層序をかいま見ることができる可能性がある。

群集生態学と密接に結びついた研究 —淡水珪藻化石ゆえの面白さ—

淡水珪藻化石のスライドを見ていると、その単純な種構成に退屈してしまうかもしれない。あるときは、最優占種が全体の90%以上になったりする。これは定量的な古環境復元のための変換関数（Transfer function）トランスファーファンクション（Hall and Smol, 1999 に詳しい）を作るには不都合なので、古環境推定の指標としては不適當であるのかも

しれない。しかしながら、同一種内の形態変異やライフサイクルを研究するためには、これ以上に適した試料はないだろう。淡水珪藻化石を湖という限られた空間に生育していた「血縁の」集団としてとらえてみれば、個体群の動態を明らかにして、そこから種間・種内競争や進化のプロセスを評価できる面白さがある。

まず、第一に、進化過程の解明に向けての試みを紹介する。淡水珪藻化石の連続記録を観察して、個体群を数千年数万年と連続的に追跡すれば、進化のプロセスを読み取ることができる。現生生物学における進化の仮説では、個体に及ぼされる自然選択と群集内での遺伝子頻度の変化がカギとされる（フツイマ, 1989）。化石となった淡水珪藻の殻には遺伝子は保存されていないが、表現形の一つである殻の形態は保存されている。殻の形態を用いて群集内の変異の幅を示し、その地質学的時間スケールにおける変化パターンを示すことは、進化と種形成についての基本的な情報として重要だと考えられる。

同一種内の形態変異の例として、琵琶湖ボーリングコアに含まれる珪藻化石の写真を図3に示す。琵琶湖ボーリングコアを観察すると、トゲをもった個体（図3a）とトゲのない個体（図3b）の比率が層準によってしばしば変化する（齋藤未公表データ）。植物プランクトンにおいて細胞の外形（つまり、珪藻においては殻の形）は機能形態であると考えられて、何らかの環境適応度の違いと関連していると推定されている（Reynolds *et al.*, 2002）。珪藻の殻面にあるトゲは、となりの個体と連結するために使われることが多く、群体（コロニー）の形成と密接に関わっていること推定される。そして、このような殻の形態は、遺伝的

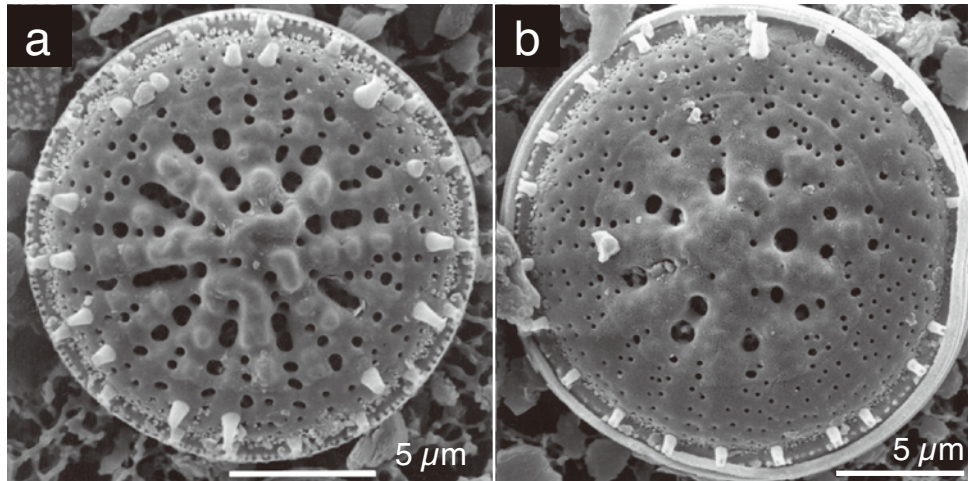


図3 琵琶湖湖底堆積物から産出した淡水浮遊性珪藻。トゲのある個体 (a) とない個体 (b)

あるいは環境に対する可塑性 (environmental plasticity) で説明できると考えられている (Theriot, 1987)。珪藻の培養実験では、培養条件の違いによって、同じクローンにおいても殻の形態が変化することがしばしば認められており (Schultz, 1971)、殻形態の変化は遺伝的な変化によるものではなく、環境に対する殻形態の可塑性のためであると強く示唆されることもある。しかしながら、トゲのある・なしが、そのどちらによってコントロールされているかという原因は、まだ明確には分かっていない。このことを明らかにするためには、現生珪藻の培養実験を行なって直接的に検証する方法がある。一方で、トゲのある・なし比の経時的変化のリズムやタイミングを化石記録から明らかにするという間接的な方法もある。Theriot (1992) は湖底堆積物コア中の淡水珪藻化石を観察し、種形成の過程を反映していると推測されるような形態の層序学的な変化を報告している。また、この形態変化の速度が退氷期の環境変化の速度と同調的であることも明らかにされている (Theriot *et al.*, 2006)。形態変化が種形成の過程であるのか？それとも環境の変化に回答した結果なのか？という問題を解明するためには、今後より多くの古生物学的なデータを収集することが必要になるだろう。

淡水珪藻化石を用いて進化や種形成について議論した研究は、今のところそれほど多くはないが、その研究材料としての素質は申し分なく、今後の研究の発展が期待される。たとえ湖沼の寿命が短く連続した堆積物が1万年間に限られるとしても、その化石記録は現生生物学では直接観察できないほど長い期間にわたる同一種内の形態変異とその変化記録である。古生物の研究者たちは、この化石記録にもとづいて、進化と多様性形成の歴史をより積極的に議論すべきだろう。進化と種形成の仮説においては、常に現生生物学が主導権を握ってきた。それによれば、自然選択や偶然による遺伝子頻度の変化が、進化過程において観察されるだろうと予測されている (フツイマ, 1989)。連

続的な化石記録のなかに、遺伝子頻度の変化を思い起こさせるような形態変異の急激で著しい変化や形態の二極化が観察されるのかどうか？もしそのようなことが起こっているのならば、それは環境の変化や生育場所の分化などに応答して起こっているのだろうか？それから、化石記録をもとに立てられた仮説は十分に検証されたと言えるだろうか？形態変化の連続性とその速度について、最近ではコンピュータシミュレーションによる検討も行なわれてきている (Foote, 2001)。断続平衡説 (punctuated equilibria: Eldredge and Gould, 1972) によれば、地質学的時間スケールのなかでは比較的短い期間において、進化のプロセスが完了すると考えられている。それとは逆で、少なくとも形態は長い時間のなかで徐々に変化するという漸進的系統進化 (phyletic gradualism) 的な考えも根強く残っており、微化石研究においては両説の対立は依然として解決されたとは言いがたい。同じ場所に生育していた同一種を数千・数万年にわたりほぼ連続的に高時間分解能で観察できる淡水珪藻の化石記録を用いて検証すべき課題が多く残されている。

第二に、同一種内の形態変異 (ここではとくに個体サイズ=殻の大きさ) に着目すると、ライフサイクルにおける増殖率や死亡率の変化や有性生殖の頻度を推定できることを紹介する。さらに、個体サイズ分布は生産性の指標として発展させられる可能性があることに触れたい。珪藻の細胞を包むケイ酸質の殻は、珪藻のライフサイクルのうち有性生殖のプロセスを除いて、すべての栄養増殖の際に形成される。栄養増殖の過程で珪藻は、母細胞の殻の内側に一回りずつ小さな殻を形成する (Round *et al.*, 1990)。このため、おおざっぱに言うと、大きな殻はライフサイクルの若いステージに小さな殻は成熟したステージに形成されるため、個体サイズにもとづいてライフサイクルを表現することができる (Jewson, 1992, 図4)。これは、化石となった珪藻群集においても同様である。同一種の個体サイズは

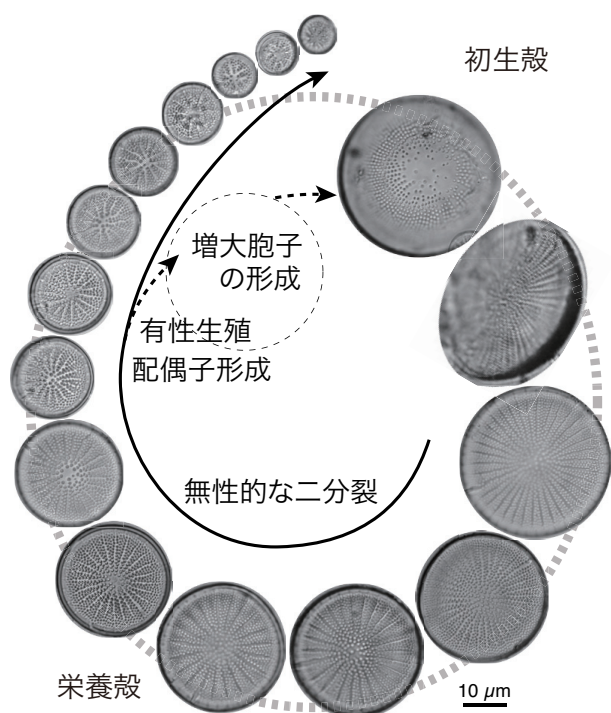


図4 珪藻のライフサイクルの概念図 (Kato *et al.* 2003 を改変)。

数倍ほどの変異幅をもって分布し (Jewson, 1992), この大きさの異なる一連の殻は, その個体群のライフサイクルのうち栄養増殖期間すべての細胞分裂の結果として形成されたものである。珪藻のライフサイクルを人間の一生になぞらえるならば, 淡水珪藻化石のある一つの種を選び出して, その大きさごとの出現頻度をとれば, 年齢構成を示した「人口ピラミッド」のようなものが書ける。

化石珪藻における個体サイズ分布の研究としては, Burckle and McLaughlin (1977) がによる海生珪藻化石の研究が有名である。彼らは, 赤道太平洋の表層堆積物に含まれる海生珪藻化石の一種に注目して, 大きな個体が多い地点において生産量が高く有性生殖も盛んに起こったと推定し, 個体サイズ分布が生産性の指標に応用できる可能性を初めて指摘した。しかしながら Kato *et al.* (2003) は水月湖湖底より採取された堆積物コアに含まれる淡水珪藻の個体サイズ分布を明らかにして, 個体サイズ分布と生産量の関係について全く反対の傾向を報告している。もとも淡水湖であった水月湖には, 西暦 1664 年に人工水路の開削によって海水が侵入した。この時, 産出殻数が激減して大きな個体の産出頻度が高くなる。淡水珪藻にとって汽水化は強い生態学的ストレスであったと推定されるので, 汽水化直後の生産性が高かったとはとても考えにくい。環境からのストレスによって大きな個体が増える可能性は, 現在の海岸の付着珪藻を観察した結果からも推定されている (Potapova and Snoeijs, 1997)。

ところで, 嶋田・谷村 (2004) にも紹介されているように, 一般に, 生産された珪藻の殻のほとんどは水柱を沈降する

過程で溶けて失われる。とくに, 深海堆積物においては, この傾向が顕著である。したがって, 過去の珪藻生産性を復元するためには, 産出する珪藻化石の数だけに注目するだけでは十分ではない。このような現実に対して, 個体サイズ分布などの別の観点から過去の生産性を検討することができるとしたら, 非常に有益である。珪藻を含む植物プランクトンの培養実験では, 単細胞藻類の増殖速度は個体サイズ (細胞の体積と表面積) に依存する関数で示されることが知られている (Banse, 1976)。これを広げて解釈すれば, 珪藻化石の個体サイズ分布は, 生産性を直接示すとはまでは言えないものの, 過去の増殖速度を推定するための指標となる可能性は十分にある。

珪藻は, 単細胞藻類のなかでは比較的増殖速度が大きい, いわゆる「*r* 選択」を生存戦略として採用する生物である (Margalef, 1997)。新生代には寒冷化が進み, 緯度方向の温度勾配が増大し, 湧昇が活発化したと推定される。珪藻は断続的に栄養塩が供給される湧昇域の変化しやすい環境において速やかに増殖できるため (Suto, 2006), 現在では水圏の一次生産の 40% を占めるまでになった (Falkowski *et al.*, 2004, 図 5)。また, Finkel *et al.* (2005) は, 新生代の海生珪藻化石の個体サイズ分布を調べて, 新生代を通して海生珪藻の個体サイズが減少してきたことを示した。このことは, より小型で増殖速度の速い分類群が選択されてきた結果であると推定されている。では, 淡水珪藻ではどうであろうか? 海だけでなく水圏全体の一次生産者である珪藻, ひいては植物プランクトンすべての生存戦略の変遷史を俯瞰し, 生態系まるごとの進化を扱った議論が発展するのではないかと期待している。

おわりに

マイクロサイズの珪藻化石は顕微鏡を用いて初めて観察が可能となり, 20 世紀後半の電子顕微鏡の発展にともなって, より多くのことが明らかにされてきた。たとえば, 日本の珪藻土から産出した円盤形の淡水珪藻化石は, 50 年前にはすべて *Stephanodiscus niagarae* という名前で報告された (奥野, 1951; 1952)。その後, 電子顕微鏡を使った観察が当たり前になると, これらは *S. niagarae* とは別の新種であることが明らかにされた (Tanaka, 2000; Julius *et al.*, 2006)。珪藻化石の研究は, 殻についている突起の形やらその数やらに注目することから始まる。このような観察は非常に微視的であるが, その結果からは巨視的視点から見た珪藻あるいは植物プランクトン (水圏の一次生産者全体) の地質学的時間スケールさえも明らかにできる可能性を大いに秘めている。

前述したように, 現在の世界では, 大多数の湖沼は北米大陸北部とスカンジナビア半島に存在する (前出の湖沼と湿地のデータベース参照)。これらの地域に存在する湖沼は氷河性の湖沼である。つまり, 現在の地球における一般的な湖の姿は, 氷河起源の窪地にたまった北半球高緯度の

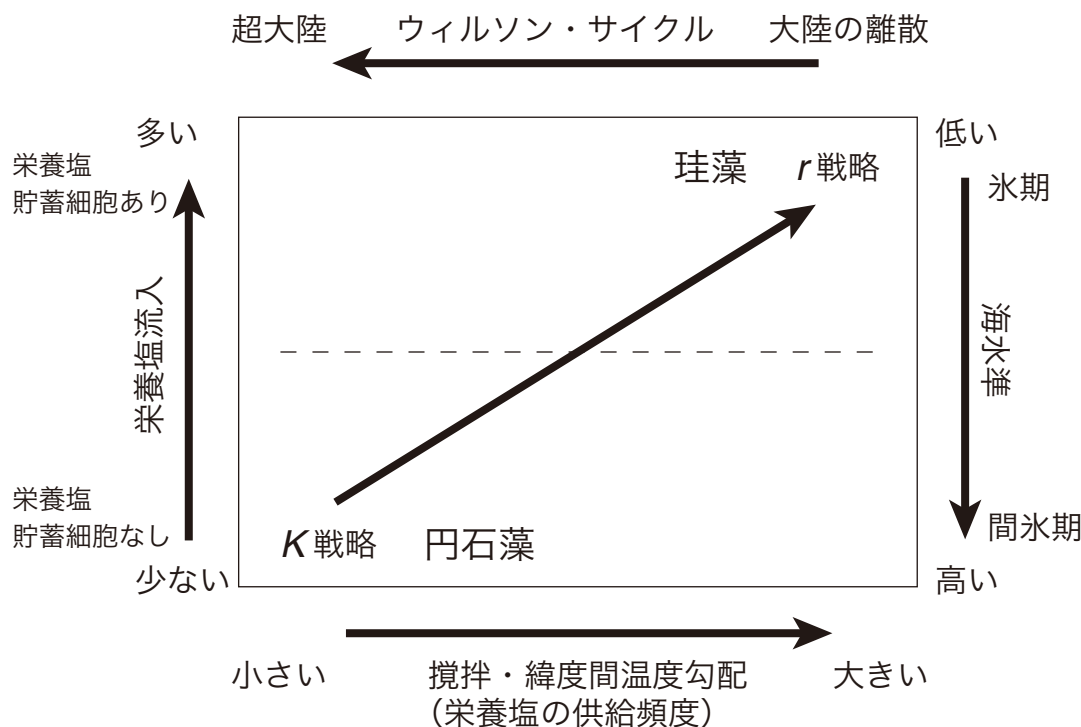


図5 植物プランクトン相の変化と環境変化の関係 (マルガレフのマングラ, 井上, 2006 を改変)。

湖で、それらの湖は1万年程度の短命であることを意味している。さらに、少なくとも現在と同様の環境が推測される第四紀の間氷期においては、同じような湖が世界の湖の大多数を占めていただろうと推察される。南極氷床が消長を繰り返してもその周辺には湖沼が形成される陸地がないため、新生代において高緯度域に氷河性の湖沼が形成され始めたのは、北半球に氷床が形成される300万年前以降 (Maslin *et al.*, 1998) である。北半球に氷床が形成されるようになった時、淡水珪藻は、高緯度の氷河性の湖沼という新しいニッチを獲得したと予測される。たとえば、冬季の結氷や極端に短い日照時間 (逆に夏季の日照時間は長い) は高緯度の湖ならではの特性で、これに適応した生態系が築かれてきたかもしれない。また、これらの湖の1万年という寿命が湖沼のプランクトンの遷移に対して十分に長くないとしたら、パイオニア的な種がさらに優占するようになった可能性も指摘される。

私たちは、淡水珪藻化石を用いて何か新しい研究を開拓しようと奮闘している。だいぶ出遅れた感のある淡水珪藻化石ではあるが、海生珪藻化石を含むほかの分類群の研究を追従しているだけではない面白さがあることを知っていただけたらどうか？私たちは新雪の上に最初の足跡を付けつつ、試行錯誤を楽しみたいと思っている。

文献

- Alverson, A. J., Jansen, R. K. and Theriot, E. C., 2007. Bridging the Rubicon: Phylogenetic analysis reveals repeated colonizations of marine and fresh waters by the thalassiosiroid diatoms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**, 193–210.
- Banase, K., 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size – A review. *Journal of Phycology*, **12**, 135–140.
- Barron, J. A., 1987. Diatomite: environmental and geological factors affecting its distribution. In Hein, J. R., ed., *Siliceous Sedimentary Rock-hosted Ores and Petroleum*, 164–178. Van Nostrand, New York.
- Battarbee, R. W., Flower, R. J., Stevenson, A. C. and Rippey, B., 1985. Lake acidification in Galloway: a palaeoecological test of competing hypotheses. *Nature*, **332**, 530–532.
- Bradbury, J. P. and Krebs, W. N., 1995. Fossil continental diatoms: paleolimnology, evolution, and biochronology. In Blome, C. D., Whalen, P. A. and Reed, K. M., eds., *Siliceous Microfossils, Short Courses in Paleontology No. 8*, 119–138. The Paleontological Society, Knoxville.
- Burckle, L. H. and McLaughlin, R. B., 1977. Size changes in the marine diatom *Coscinodiscus nodulifer* A. Schmidt in the equatorial Pacific. *Microbaleontology*, **23**, 216–222.
- Cherepanova, M. V., Snyder, J. A. and Brigham-Grette, J., 2007. Diatom stratigraphy of the last 250 ka at Lake El'gygytyn, northeast Siberia. *Journal of Paleolimnology*, **37**, 155–162.
- Eldredge, N. and Gould, S. J., 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In Schopf, T. J. M. ed., *Models in Paleontology*, 82–115. Freeman, Cooper & Company, San Francisco.
- Falkowski, P. G., Katz, M. E., Knoll, A. H., Quigg, A., Raven, J. A., Schofield, O. and Taylor, F. J., 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, **305**, 354–360.
- Finkel, Z. V., Katz, M. E., Wright, J. D., Schofield, O. M. E. and Falkowski, P. G., 2005. Climatically driven macroevolutionary patterns in the size of marine diatoms over the Cenozoic. *Proceedings of National Academy of Sciences*, **102**, 8927–8932.
- Finlay, B. J., Monaghan, E. B. and Maberly, S. C., 2002. Hypothesis: The rate and scale of dispersal of freshwater diatom

- species is a function of their global abundance. *Protist*, **153**, 261–273.
- Foote, M., 2001. Evolutionary rates and the age distributions of living and extinct taxa. In Jackson, J. B. C. and McKinney, F. K. eds., *Evolutionary Patterns: Growth, form and Tempo in the Fossil Record*, 245–294. University of Chicago Press, Chicago.
- Fritz, S. C., Juggins, S., Battarbee, R. W. and Engstrum, D. R., 1991. Reconstruction of past changes in salinity and climate using a diatom-based transfer function. *Nature*, **352**, 706–708.
- フツイマ, D. J., 1989. 進化生物学. 610p. 岸 由二他訳, 蒼樹書房, 東京.
- Gasse, F., Lédée, V., Massault, M. and Fontes, J.-C., 1989. Water-level fluctuations of Lake Tanganyika in phase with oceanic changes during the last glaciation and deglaciation. *Nature*, **342**, 57–59.
- Hall, R. I. and Smol, J. P., 1999. Diatom as indicators of lake eutrophication. In Stoermer, E. F. and Smol, J. P., eds., *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*, 128–168. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hayashi, T., Tanimura, Y., Kuwahara, Y., Ohno, M., Mampuku, M., Fuii, R., Sakai, H., Yamanaka, T., Maki, T., Uchida, M., Yahagi, W. and Sakai, H., in press. Ecological variations in diatom assemblages in the Paleo-Kathmandu Lake linked with global and Indian monsoon climate changes for the last 600,000 yr. *Quaternary Research*.
- Iijima, A. and Tada, R., 1991. Evolution of Tertiary sedimentary basins of Japan in reference to opening of the Japan Sea. 飯島東教授退官記念会編, 飯島東教授論文選集. 362–412. 林工房, 東京.
- 井上 勲, 2006. 藻類 30 億年の自然史. 472 p. 東海大学出版会, 秦野.
- Jewson, D. H., 1992. Life cycle of a *Stephanodiscus* sp. (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, **28**, 856–866.
- Julius, M.L., Curtin, M. and Tanaka, H., 2006. *Stephanodiscus kusuensis*, sp. nov. a new Pleistocene diatom from Southern Japan. *Phycological Research*, **54**, 294–301.
- Kato, M., Tanimura, Y., Fukusawa, H. and Yasuda, Y., 2003. Intraspecific variation during the life cycle of a modern *Stephanodiscus* species (Bacillariophyceae) inferred from the fossil record of Lake Suigetsu, Japan. *Phycologia*, **42**, 292–300.
- Khursevich, G. K., Prokopenko, A. A., Fedenya, S. A., Tkachenko, L. I. and Williams, D. F., 2004. Diatom biostratigraphy of Lake Baikal during the past 1.25 Ma: new results from BDP-96-2 and BDP-99 drill cores. *Quaternary International*, **136**, 95–104.
- Kidder, D. L. and Gierlowski-Kordesch, E. H., 2005. Impact of grassland radiation on the nonmarine silica cycle and Miocene diatomite. *Palaos*, **20**, 198–206.
- 国際陸上掘削計画 (International Continental Drilling Program) : http://www.icdp-online.org/content/icdp/front_content.php?idcat=308
- Loginova, L. P., 1990. Evolution and phylogeny of the diatom genus *Cyclotella*. In Simola, H., ed., *Proceedings of the 10th International Diatom Symposium on Recent and Fossil Diatoms*, 47–53. O. Koeltz, Koenigstein.
- Mann, D. G., 1999. Crossing the Rubicon: the effectiveness of the marine/freshwater interface as a barrier to the migration of diatom germplasm. In Mayama, S., Idei, M. and Koizumi, I., eds., *Proceedings of the 14th International Diatom Symposium*, 1–21. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Margalef, R., 1997. *Our Biosphere*. In Kinne O. ed., *Excellence in Ecology 10*, 176 p. Ecology Institute, Oldendorf.
- Maslin, M. A., Li, X. S., Loutre, M.-F. and Berger, A., 1998. The contribution of orbital forcing to the progressive intensification of Northern Hemisphere glaciation. *Quaternary Science Reviews*, **17**, 411–426.
- Ognjanova-Rumenova, N., 2001. Neogene diatom assemblages from lacustrine sediments of Macedonia and their distribution in the correlative formations in South-Western Bulgaria. In Economou, Amili, ed., *Proceedings 2001 of the 16th Diatom Symposium*, 423–432. University of Athens, Athens.
- 奥野晴雄, 1951. 日本珪藻土鉱床より産する化石珪藻 I. 植物学雑誌, **64**, 146–151.
- 奥野晴雄, 1952. 日本珪藻土鉱床より産する化石珪藻 II. 植物学雑誌, **65**, 34–42.
- Potapova, M. and Snoeijs, P., 1997. The natural life cycle in wild populations of *Diatoma moniliformis* (Bacillariophyceae) and its disruption in an aberrant environment. *Journal of Phycology*, **33**, 924–937.
- Prokopenko, A. A., Williams, D. F., Kuzmin, M. I., Karabanov, E. B., Khursevich, G. K. and Peck, J. A., 2002. Muted climate variations in continental Siberia during the mid-Pleistocene epoch. *Nature*, **418**, 65–68.
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. and Melo, S., 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, **24**, 417–428.
- Round, F. E., Crawford, R. M., Mann, D. G., 1990. *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. 747 p. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sakai, H., Sakai, H., Yahagi, W., Fujii, R., Hayashi, T. and Upreti, B. N., 2006. Pleistocene rapid uplift of the Himalayan frontal ranges recorded in the Kathmandu and Siwalik basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **241**, 16–27.
- Schultz, M. E., 1971. Salinity-related polymorphism in the brackish-water diatom *Cyclotella cryptica*. *Canadian Journal of Botany*, **49**, 1285–1289.
- 世界自然保護基金による湖沼・湿地データのウェブサイト : <http://www.worldwildlife.org/science/data/item1877.html>
- 嶋田智恵子・谷村好洋, 2004. 珪藻の生と死を見つめる. 化石, **76**, 143–147.
- Stoermer, F. E., Emmert, G., Julius, M. L. and Schelske, C. L., 1996. Paleolimnologic evidence of rapid recent change in Lake Erie's trophic status. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 1451–1458.
- Suto, I., 2006. The explosive diversification of the diatom genus *Chaetoceros* across the Eocene/Oligocene and Oligocene/Miocene boundaries in the Norwegian Sea. *Marine Micropaleontology*, **58**, 259–269.
- Tanaka, H., 2000. *Stephanodiscus komoroensis* sp. nov., a new Pleistocene diatom from Central Japan. *Diatom Research*, **15**, 149–157.
- 棚井敏雅・植村和彦, 1988. 北海道西南部および本州北端部の台島型植物群 (中新世). 国立科学博物館専報, **21**, 7–16.
- 谷村好洋, 1990. 珪藻化石による年代決定とその応用. 月刊地球号外, **26**, 212–218.
- Tanimura, Y., Kato, M., Fukusawa, H., Mayama, S. and Yokoyama, K., 2006. Cytoplasmic masses preserved in Early Holocene diatoms: a possible taphonomic process and its paleoecological implications. *Journal of Phycology*, **42**, 270–279.
- Tapia, P., Fritz, S., Baker, P., Seltzer, G. and Dunbar, R., 2003. A late Quaternary diatom record of tropical climatic history from Lake Titicaca (Peru and Bolivia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **194**, 139–164.
- Theriot, E., 1987. Principal component analysis and taxonomic interpretation of environmentally related silicification in *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae). *British Phycological Journal*, **22**, 359–373.
- Theriot, E., 1992. Clusters, species concepts, and morphological evolution of diatoms. *Systematic Biology*, **41**, 141–157.
- Theriot, E., C., Fritz, S. C., Whitlock, C. and Conley, D. J., 2006. Late Quaternary rapid morphological evolution of an endemic diatom in Yellowstone Lake, Wyoming. *Paleobiology*, **32**, 38–54.
- Yanagisawa, Y. and Akiba, F., 1990. Taxonomy and phylogeny of the three marine diatom genera *Crucidentacula*, *Denticulopsis* and *Neodenticula*. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, **41**, 197–301.