

中生代珪藻化石研究の諸相 — 首長竜とともに生きた珪藻たち —

嶋田智恵子*・齋藤めぐみ**・山崎 誠***・田中裕一郎****・疋田吉識*****

*秋田大学大学院工学資源学研究所附属鉱業博物館・**国立科学博物館地学研究部・***秋田大学大学院工学資源学研究所・****産業技術総合研究所地質情報研究部門・*****中川町自然誌博物館

Current studies on the Mesozoic diatom fossils

Chieko Shimada*, Megumi Saito-Kato**, Makoto Yamasaki***, Yuichiro Tanaka**** and Yoshinori Hikida*****

*Mineral Industry Museum, Akita University, Tegata-Osawa 28, Akita 010-8502, Japan (cshimada@gipc.akita-u.ac.jp); **Department of Geology and Paleontology, National Museum of Nature and Science, Amakubo 4-1-1, Tsukuba 305-0005, Japan; ***Graduate School of Engineering and Resource Sciences, Akita University, Tegata-Gakuenmachi 1-1, Akita 010-8502, Japan; ****Institute of Geology and Geoinformation, National Institute of Advanced Industrial Science and Technology (AIST), Higashi 1-1-1, Tsukuba 305-8567, Japan; *****Nakagawa Museum of Natural History, 28-9 Yasukawa, Nakagawa, Hokkaido 098-2626, Japan.

Abstract. This paper gives a perspective on the current studies of the Mesozoic diatoms with their evolution and the paleoenvironmental changes. As known, diatoms have taken one of the most important roles in the food web/carbon cycle on the earth during the Cenozoic, however, the origin of the diatoms has been on discussion. Though no direct evidence by fossil record is obtained, it is estimated to be back to the latest Permian-early Jurassic, based on the molecular clock and the oldest fossil record from Germany. Exceptionally, well-preserved assemblages were found from the Aptian-Albian marine sediments of the Ocean Drilling Program Site 693, the Weddell Sea, Antarctic. As inferred from the frustular morphology of the fossil assemblages, diatoms at the earlier stage took a physio-ecological strategy of forming resting spores to protect themselves against severe environmental changes, such as desiccation and unstable salinity/nutrient availability in the littoral zones. Fossil records of the diatoms from the Cenomanian–Turonian, the age of the oceanic crisis (mid-Cretaceous Oceanic Anoxic Event 2), are almost absent. Remarkable diversification in morphology with various ultrastructures recognized also in the modern taxa and colonization into new habitats as plankton in the Campanian-Maastrichtian shows that the vast sedimentation of pelagic diatomaceous oozes started mainly in higher latitude in the age. Diatoms succeeded to survive the Cretaceous/Paleogene boundary associated with the mass extinction of several organisms.

Recently, Cretaceous (latest Santonian-earliest Campanian) diatom fossils were recovered from methane seepage-inducing authigenetic carbonate rocks in the Teshio-Nakagawa area, northern Japan, nevertheless the records from the Mesozoic are quite few across the country. These Cretaceous assemblages are the most well-preserved among those from the eastern Asian regions, and thus will promisingly provide the detailed Cretaceous algal biogeography and evolution of the diatoms.

Key words: Cretaceous, diatom, evolution, Hokkaido, Mesozoic

はじめに

珪藻は、地下を除くほとんど全ての水圏に浮遊あるいは付着をして生きる真核単細胞の微細藻である。大きさはせいぜい数 μm ～数 mm であるが、こんにちの一次生産量のうち、全地球では約20%、全海洋では約45%は珪藻の寄与によるといわれ (Falkowski *et al.*, 1998; Field *et al.*, 1998; Armbrust, 2009), 地球の物質循環において、食物連鎖の底辺を支える生産者として極めて大きな役割を担っている (例えば Nelson *et al.*, 1995; Katz *et al.*, 2004). そして、水産資源の下支えにとって、あるいは石油の根源岩として重要であるのは言うまでもなく、現代社会が

珪藻の存在なくして成り立ち得ない、というのは、決して誇張ではないのである。後述するように、新生代で生態学的な覇権を握った珪藻であるが、その萌芽となった重要な時代とは中生代である。彼らにとって中生代とは分類群としての成立初期にあたり、その化石記録を俯瞰することは、珪藻と地球環境がどのように影響を及ぼし合って進化してきたかを理解する上で重要である。中生代の珪藻化石に関する情報は新生代のそれに比べてあまりにも少ないが、近年本邦では、首長竜化石の産出で著名な北海道中川町の上白亜系から珪藻化石群集が見出された (嶋田ほか, 2013). 本論では、中生代珪藻の進化や古生態、あるいは群集解析にもとづく古気候復元など

について、いくつかの文献をもとに紹介したい。

珪藻以前

原生物の系統分類が日々更新されているなかで (Adl *et al.*, 2005; 井上, 2006; Cavalier-Smith, 2010a, b; Adl *et al.*, 2012 など), 珪藻は従属栄養性宿主への紅藻類の二次共生に由来するとされるストラメノパイルという巨大な分類群に属し (Adl *et al.*, 2005; Armbrust, 2009; Adl *et al.*, 2012; 辻・谷村, 2012), 無殻鞭毛性の海生ピコ植物プランクトンであるポリド藻を姉妹群とすると考えられている (Guillou *et al.*, 1999).

近年 Ichinomiya *et al.* (2011) は, ポリド藻と同様に海生ピコプランクトンであり, 鱗片状の珪質殻に覆われたパルマ藻の単離に世界で初めて成功した。そして, 彼らの分子系統解析によって以下の2つの可能性があることが示された。(1) パルマ藻がポリド藻のクレード内に位置することから, パルマ藻はポリド藻綱に属するだけでなく, 生理生態は全く異なるが両者はそれぞれ珪質殻形成期あるいは無殻鞭毛期の異なる世代を示す同一の生物である。(2) 無殻鞭毛性の精子から鱗片状の珪質殻に覆われた増大胞子を形成するという, 一部の珪藻分類群

の卵生殖過程との類似性から, 珪藻がポリド藻・パルマ藻, あるいはこれらとの共通祖先から進化した。先行研究による仮説には, 珪藻においては, 鞭毛を持ち珪質の鱗片で覆われた原始珪藻 Ur-diatom を経て, これが1組の蓋殻 (valve) と何枚かの環帯 (girdle または band) を持つ被殻 (frustule; 図1-1, 1-2) に進化したというシナリオを描いたものがあり (Round and Crawford, 1981; Mann and Marchant, 1989; 佐藤・Medlin, 2006), Ichinomiya *et al.* (2011) の成果を受けた検証が急がれる (Guillou, 2011)。しかし, 原始珪藻にあたりと特定される化石の記録は現在のところ見出されておらず (Harwood and Nikolaev, 1995; Harwood *et al.*, 2007), その背景として, ジュラ紀以前の海底堆積物が存在しないだけでなく, 陸域の地層の調査も不十分であることが挙げられる (Harwood and Nikolaev, 1995)。そもそも中生代以前の古期岩類から微小な化石を汚染・混入なしに発見し分類群を特定するのが困難であることは間違いなく, 珪藻の起源を化石記録という直接証拠から明らかにすることは依然として行われていない。

ともあれ, 迷いなく「珪藻」と呼ぶうる微小生物の出現は意外に新しい。分子時計から見積もればおおよそ267~240 Ma より大幅に遡る可能性は低く, 後述するように,

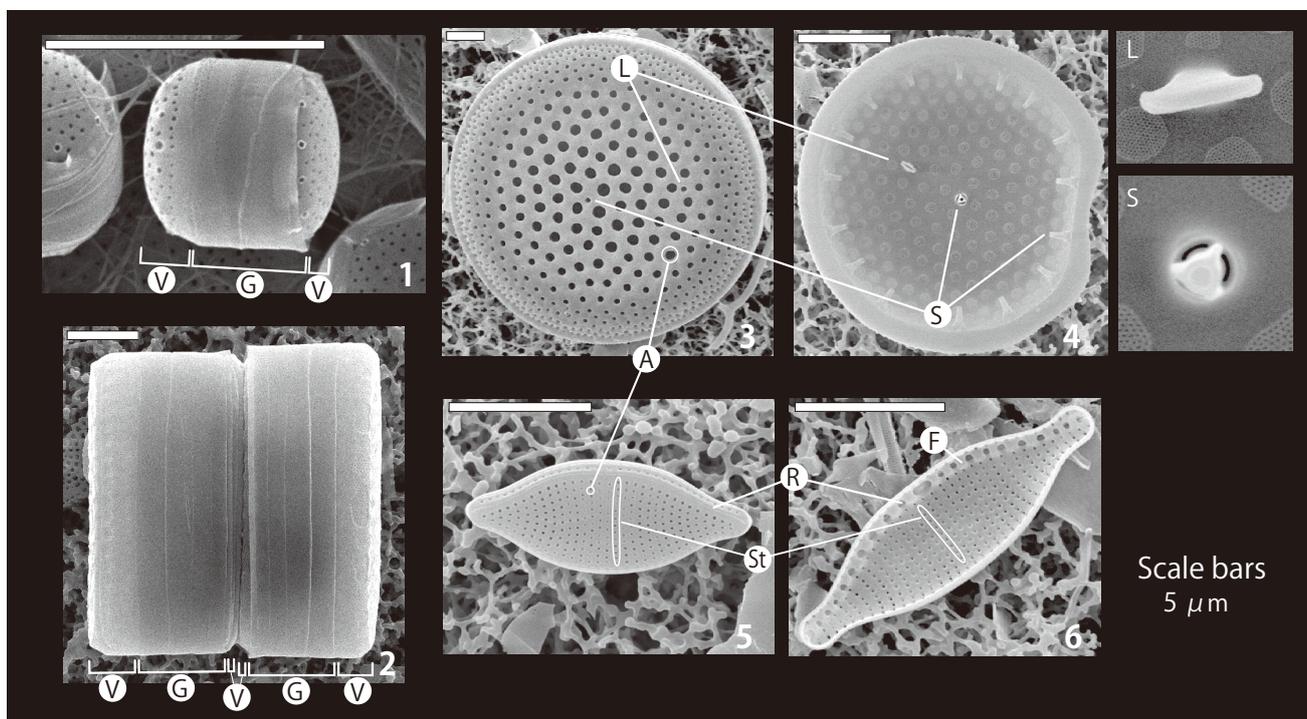


図1. 珪藻殻の代表的な構造。1. 多極状珪藻 *Thalassiosira* の1被殻, 2. 縦溝珪藻 *Neodenticula* の2被殻, 3-4. 多極状珪藻 *Thalassiosira* 蓋殻の外部および内部, 5-6. 縦溝珪藻 *Nitzschia* 蓋殻の外部および内部。A: 胞紋, F: 間板, G: 環帯, L: 唇状突起, R: 縦溝, S: 有基突起, St: 条線, V: 蓋殻。嶋田・谷村 (2004) の図4を一部改変。

Fig. 1. Representative structures of the diatom frustules (or valves). 1. a frustule of *Thalassiosira* (multi-polar diatom; MPD), 2. two frustules of *Neodenticula* (raphid diatom; RD), 3-4. *Thalassiosira* (MPD), 5-6. *Nitzschia* (RD). 3, 5. external valvar view, 4, 6. internal valvar view. A: areola, F: fibra, G: girdle, L: labiate process, R: raphe, S: strutted process, St: stria, V: valve. Modified after Figure 4 of Shimada and Tanimura (2004).

最古と推定される化石記録Rothpletz (1896, 1900) がジュラ紀であることも考慮に入れると、珪藻の出現は古生代の最末期から中生代の始めにかけてということらしい (Kooistra and Medlin, 1996; Medlin *et al.*, 1997; Sorhannus, 2007). すると、珪藻の出現はペルム紀/三疊紀境界 (252 Ma; International Commission on Stratigraphy の2013年1月版地質年代表による; 以下ICS2013) の大量絶滅事件に何らかの関連があるのだろうか? 生物海洋学者Paul G. Falkowskiらの答えはYesである。彼らは、微細藻生物学的視点から捉えたこの事件後の世界を「陸は緑、海は紅」と表現した (Falkowski *et al.*, 2004b)。「緑」というのは緑藻やプラシノ藻、そして陸上植物などが含まれる緑色植物を指すのに対し、「紅」というのは渦鞭毛藻・円石藻 (石灰質ナンノプランクトン)・珪藻を指す。後者が「紅い」のは、いずれも紅藻由来のクロロフィルaおよびcと、黄褐色のアンテナ色素を共通して持つことによる。これら「紅い」分類群は、二次共生の過程でいくつかの必須微量元素に対する要求を獲得し、ペルム紀の末期から三疊紀始めにかけて約2千万年間続いた超無酸素事変 (Isozaki, 1997) 後の海洋の酸化状態への適応を成功させて、多様化と適応放散を開始した。一方、それまで優勢だったプラシノ藻を中心とする緑色植物は海洋では激滅してしまった (Falkowski *et al.*, 2004b; Katz *et al.*, 2004; 井上, 2006)。なお、超無酸素事変とは、パンサラッサ海が成層化して光合成が停止し、海洋が酸欠状態になった環境事変のことで、ペルム紀の大規模なプルームの上昇と火成活動によって生じたと説明されている (Isozaki, 1997)。

ところで、古生代以前の「珪藻化石」を報告した例もいくつかある (Siemińska, 2000; Siemińska and Kwiecińska, 2000, 2002)。しかし、これら文献で示された「珪藻化石」は、新生代に出現した珪藻の混入あるいは珪藻以外の生物殻とみられるうえ、前述のように、分子時計にもとづく珪藻の出現が古くてもペルム紀末期に見積られることから、残念ながら誤認である可能性が高い (Sims *et al.*, 2006; Harwood *et al.*, 2007)。

初期の珪藻

世界最古とされる珪藻化石 *Pyxidicula bollensis* と *P. liasica* は、ドイツ南部に分布する190~180 Maの下部ジュラ系からRothpletz (1896, 1900) によって報告された (図2)。蓋殻は直径6~14 μmのヘルメット状を示し、被殻において環帯は見られない。珪藻研究にとってこのタイプ標本が極めて重要であるのは言うまでもないが、第二次世界大戦の混乱のさなか紛失したため (Falkowski *et al.*, 2004a) におけるRainer Gersonde博士からの私信) 地質年代あるいは分類について、電子顕微鏡などを用いた現代的な手法で再検証することがもはやできなくなって

しまった。なお、Rüst (1885) は、*Rhynchopyxis* または *Praethalassiosiroopsis* にみなされる化石を中生代 (ジュラ紀) の珪藻として初めて報告したが、その後の層序学的検討によって産地の地層は前期白亜紀に相当することが明らかになっている (Kemper *et al.*, 1975; Gersonde and Harwood, 1990; Harwood *et al.*, 2007)。つまり、ジュラ系以前から珪藻化石を報告したのは現段階でRothpletz (1896, 1900) のみであり、中生代の珪藻化石記録とは事実上、白亜紀のそれを意味する。

時代論がより確かで最も古い記録として近年、韓国の下部白亜系バランギニアン階のDabokni層 (Chang *et al.*, 2007; Chang and Park, 2008) の粘板岩に胚胎するレンズ状団塊から得られた、珪藻と思われる生物殻化石が挙げられる (図2)。なお、ここで示された化石を報告したHarwood *et al.* (2004, 2007) は、産地の地層名をMyogok層と記しており、本層は軟体動物化石層序により四国地方の^{たつかわ}立川層 (オーテリビアン) と対比されている (Harwood *et al.*, 2004; Kozai *et al.*, 2005)。化石は直径数10 μmで、高めのドーム状あるいはヘルメット状を呈する上殻 (epivalve) と、中心から放射状に伸び縁辺で二分岐する肋 (costae) を持った円盤状の下殻 (hypovalve) から構成され、環帯を欠いており、鱗片状珪質殻で覆われていた (かもしれない) 原始珪藻には似ていない。環帯を欠き、上殻と下殻の形態が異なるという特徴が現生珪藻の休眠孢子と類似していることから、これらは休眠孢子化石と推定されている (Harwood *et al.*, 2004, 2007)。さらに、休眠孢子的形成はすなわち、珪藻にとって最も原始的な生理生態上の特徴のひとつであることも追認された (Simonsen, 1979; Harwood and Nikolaev, 1995; Sims *et al.*, 2006)。そして、Dabokni (Myogok) 層の化石は、前期白亜紀の *Calyptosporium*, *Cypellachaetes*, *Pseudopyxilla* あるいは *Hyalotrochus* などに類似するという。この群集が得られたDabokni (Myogok) 層は、「fresh-water deposits」 (Chang *et al.*, 2007) であることから、Harwood *et al.* (2004, 2007) は珪藻の起源を陸域に求めた。この仮説に対し、姉妹群のポリド藻やパルマ藻は海生であること (Guillou, 2011)、また、分子系統樹において最も基部に位置する (=原始的な) クレードの珪藻群は海生であることから (Medlin and Kaczmarek, 2004)、Harwoodらの珪藻陸水起源説には異論もある (Sims *et al.*, 2006)。Dabokni (Myogok) 層の堆積相や動物化石群集を精査する必要もあるだろう。一方、現生珪藻目Thalassiosiralesの分子系統上に生態を照らしたところ、海生・汽水生・淡水生の分類群がパッチ状に分布し、海から陸へだけでなくその逆方向の移動でさえ、適応放散の過程で複数回生じていたことが推定されている (Alverson *et al.*, 2007)。また、ある貧栄養淡水湖の環境クローン配列 (水試料から得たDNAの塩基配列で、未知の生物の存在を示唆する; 佐藤・Medlin, 2006) を分析した結果、例外なく海

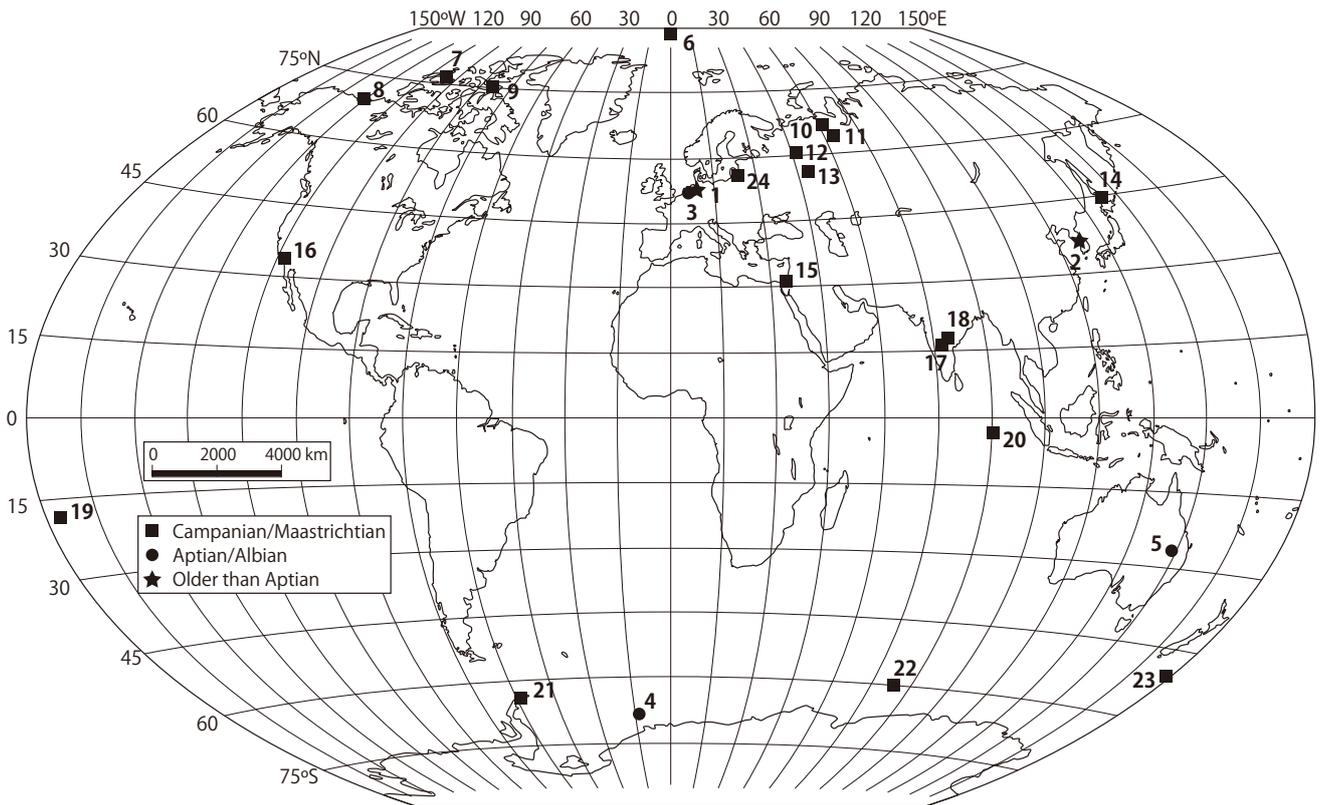


図2. 保存が良い白亜紀珪藻化石の主な産地. 1. Rothpletz (1896, 1900), 2. Harwood *et al.* (2004, 2007), 3. Rüst (1885); Forti and Schulz (1932), 4. Gersonde and Harwood (1990); Harwood and Gersonde (1990), 5. Haig and Barnbaum (1978), 6. Barron (1985); Davies *et al.* (2009), 7–8. Tapia and Harwood (2002), 9. Witkowski *et al.* (2011), 10–12. Strel'nikova (1974), 13. Oreshkina *et al.* (2013), 14. 嶋田ほか (2013), 15. Moshkovitz *et al.* (1983), 16. Hanna (1927, 1934); Nikolaev *et al.* (2001), 17. Singh *et al.* (2007), 18. Ambwani *et al.* (2003), 19. Ballance *et al.* (1989); Quinterno *et al.* (1994), 20. Fourtanier (1991), 21. Harwood (1988), 22. Nikolaev and Harwood (2000), 23. Hajós and Stradner (1975), 24. Schulz (1935).

Fig. 2. Selected localities of the well-preserved Cretaceous diatom fossils. 1. Rothpletz (1896, 1900), 2. Harwood *et al.* (2004, 2007), 3. Rüst (1885); Forti and Schulz (1932), 4. Gersonde and Harwood (1990); Harwood and Gersonde (1990), 5. Haig and Barnbaum (1978), 6. Barron (1985); Davies *et al.* (2009), 7–8. Tapia and Harwood (2002), 9. Witkowski *et al.* (2011), 10–12. Strel'nikova (1974), 13. Oreshkina *et al.* (2013), 14. Shimada *et al.* (2013), 15. Moshkovitz *et al.* (1983), 16. Hanna (1927, 1934); Nikolaev *et al.* (2001), 17. Singh *et al.* (2007), 18. Ambwani *et al.* (2003), 19. Ballance *et al.* (1989); Quinterno *et al.* (1994), 20. Fourtanier (1991), 21. Harwood (1988), 22. Nikolaev and Harwood (2000), 23. Hajós and Stradner (1975), 24. Schulz (1935).

生だと考えられてきたボリド藻が存在する可能性が示されたという (Richards *et al.*, 2005; Guillou, 2011). 多くの水棲生物が移動・放散するにあたって水の塩分差が生理生態上の障壁になることは間違いないが (Round and Sims, 1981; Mann, 1999), 想像されているよりも藻類は生理生態障壁への柔軟性を十分に有し, 「ルビコン川を渡る」ことは困難でも不可逆的でもなかったのかもしれない. ともあれ, 原始および初期の珪藻は, 海進海退や潮汐によって深度や塩分が刻一刻と変化する, 干潟や塩性湿地, あるいは潮だまりのような潮間帯に生育し, 細胞を過酷な環境変化から防御するために進化の早い段階から厚く珪化した休眠胞子を形成する戦略をとっていた, という点で見解は収斂している.

中生代珪藻の進化

これまでのところ, 新生代の珪藻化石記録は質・量ともに中生代のそれを圧倒的に凌駕している. 一方で, 白亜系では黄鉄鉱や石英に交代した珪藻化石が多く報告されている (例えば Wall, 1975, カナダ西部; Haig and Barnbaum, 1978, オーストラリア西部; Bergstresser and Krebs, 1983, 北米中央部; Foucault *et al.*, 1986, イタリアアルプス; Koutsoukos and Hart, 1990, ブラジル北東部; Takahashi *et al.*, 1996, 1999, 日本; なお, Gersonde and Harwood, 1990 および Tapia and Harwood, 2002 に挙げてある産地リストも参照のこと). これらに細密な分類学的検討を施すのは残念ながら困難であるが, 珪藻が白亜紀海洋に着実に放散していたことの証拠といえよう. Rothpletz (1896, 1900) が報告した前期ジュラ紀から前期白亜紀の前半まではしばらく化石記録が得られていな

いのにもかかわらず、アプチアン～アルビアン期に突っ
て急激に豊富になるため、この時期に珪藻が宇宙よりも
たらされたとする「心躍る（嶋田所感）」仮説もある
(Hoover *et al.*, 1986).

ところで、珪藻の進化を論ずるには、その形態と系統
分類について簡単に説明しておかなければならない。

珪藻は、光学顕微鏡の形態や生殖様式、色素体の数や
形状にもとづく伝統的な分類においては長年、中心目珪
藻と羽状目珪藻という同レベルの2グループに識別され
てきた。この考え方を代表する Simonsen (1979) の分類
体系は直感的で理解が容易であり、現在でも一般的に使用
される。最近では、Round *et al.* (1990) が提案した
電子顕微鏡の形態による分類体系を基本に、分子系統
(SSU rDNA)、細胞器形態、化石記録に関する新しい知見
を加えてうまく調和させ、珪藻植物、すなわち
Bacillariophyta (門) を、

Coscinodiscophytina (亜門)

Coscinodiscophyceae (綱)

Bacillariophytina (亜門)

Mediophyceae (綱)

Bacillariophyceae (綱)

に再編する考えが提出された (Medlin and Kaczmarska,
2004; Sims *et al.*, 2006). これらの綱は記述順に出現し
たと考えられている (Sims *et al.*, 2006). 本論では
Coscinodiscophyceae 綱を放射状珪藻 (radial centric
diatoms), Mediophyceae 綱を双 (多) 極状珪藻 (bi-(multi-)
polar centric diatoms), そして Bacillariophyceae 綱を羽状
珪藻 (pennate diatoms) と呼ぶ (図1). そして、中生代
珪藻の進化とは、(1) ジュラ紀以前の原始および放射状
珪藻の出現, (2) アプチアン～アルビアン期の放射状珪
藻の繁栄と双 (多) 極状珪藻の出現, (3) カンパニアン
～マーストリヒチアン期 (後期白亜紀) の双 (多) 極状
珪藻の繁栄と浮遊生活への生態的位置の拡大ならびに羽
状無縦溝珪藻の出現, そして (4) 白亜紀の最末期以降の

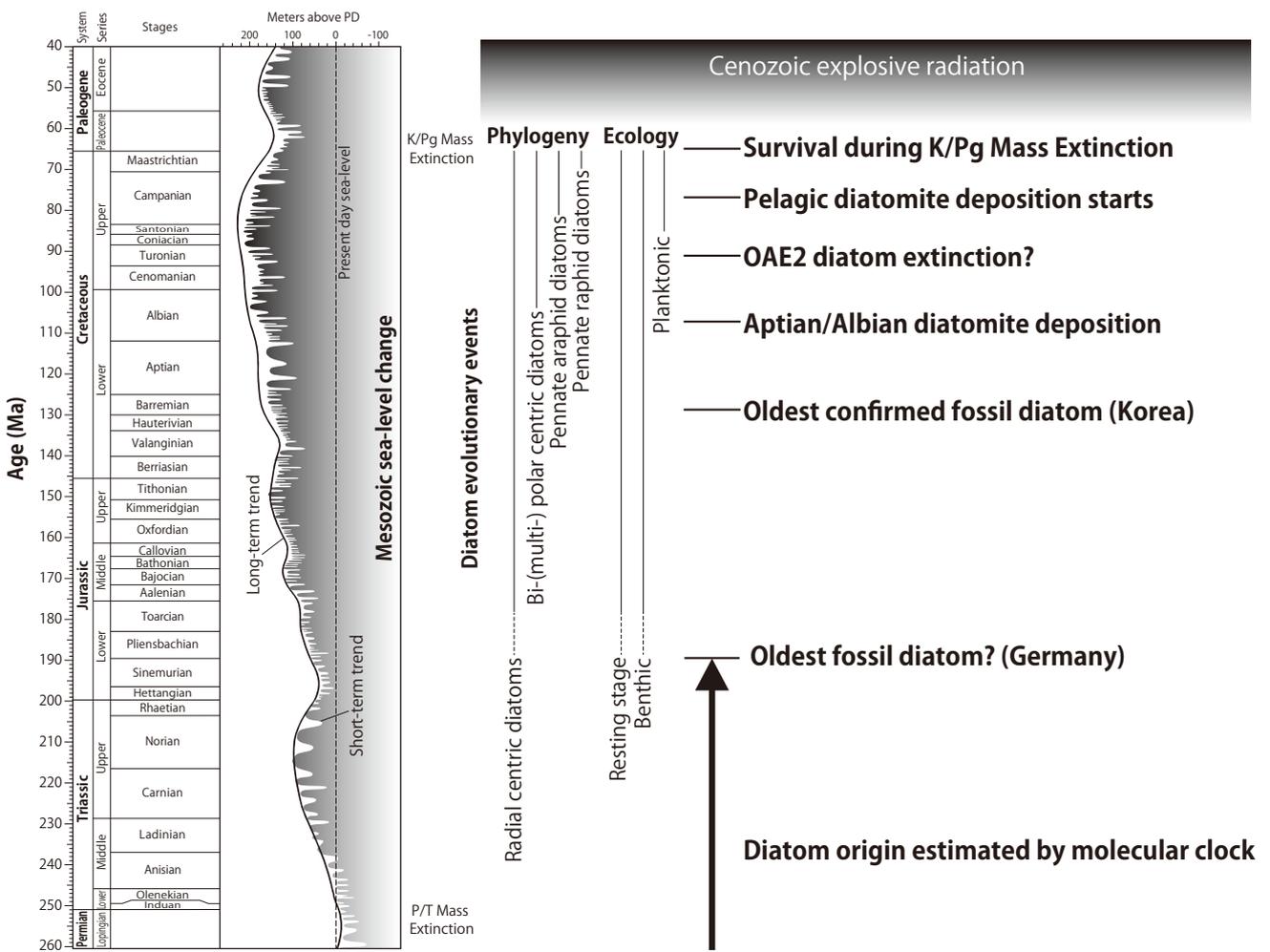


図3. 中生代珪藻の進化事件 (Harwood *et al.*, 2007 を一部改変). 海水準変動は年代スケールに ICS 編年チャート 2008 年版を用いた Snedden and Liu (2010) による。

Fig. 3. Schematic illustration of the evolutionary events of the Mesozoic diatoms. Modified after Harwood *et al.* (2007). The past sea-level curve is drawn by Snedden and Liu (2010; the timescale is based on the 2008 version of the ISC chronostratigraphic chart).

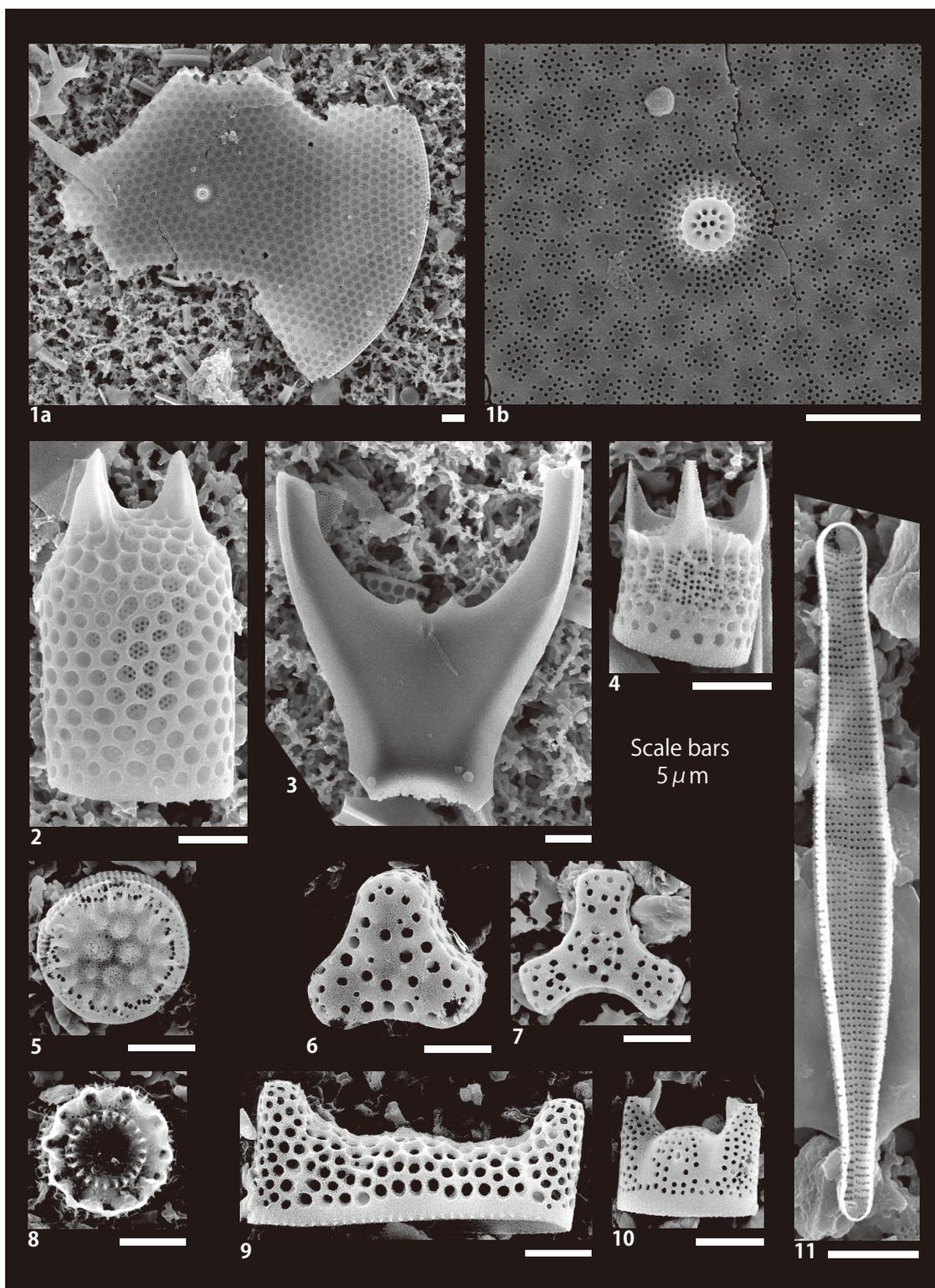


図4. 白亜紀の珪藻化石。1-4. ODP掘削点693A, コア44, セクション1の18-19cm層準から得られたアプチアン-アルビアン期の個体群。1a, 1b. *Praeathalassiosiropsis*と原始的な形質「perforate process」, 2. *Amblypyrgus*, 3. *Kreagra*, 4. *Basilicostephanus*. ODP試料は、国立科学博物館微化石リファレンスセンターより提供された。5-11. 天塩中川地域に分布する大曲層の安川サイト (Jenkins *et al.*, 2007) より産出したカンパニアン期の最初期の珪藻化石。5. *Anuloplicata*, 6-7. *Triceratium*, 8. *Paralia*, 9. *Cortinocornus*, 10. *Hemiaulus*? 11. 所属未詳の無縦溝珪藻化石。

Fig. 4. Cretaceous diatom fossils. 1-4. Aptian-Albian specimens from ODP Site 693A, Core 44, Section 1, 18-19 cm, the Weddell Sea. 1a-1b. *Praeathalassiosiropsis* and its archaic structure, a perforate process, 2. *Amblypyrgus*, 3. *Kreagra*, 4. *Basilicostephanus*. Material was provided by the Micropaleontological Reference Center, National Museum of Nature and Science, Tsukuba. 5-11. earliest Campanian specimens from the Omagari Formation, the Yasukawa Site (Jenkins *et al.*, 2007), the Teshio-Nakagawa area. 5. *Anuloplicata*, 6-7. *Triceratium*, 8. *Paralia*, 9. *Cortinocornus*, 10. *Hemiaulus*? 11. unknown araphid diatom.

羽状縦溝珪藻の分化で特徴付けられ、蓋殻の基本的な構造の多様化を伴っていることがわかる (図3; Sims *et al.*, 2006; Harwood *et al.*, 2007; Kooistra *et al.*, 2007).

南極ウェッデル海のODP (Ocean Drilling Program; 深海掘削計画) 第113節, 掘削点693 (70°49.9S, 14°34.4W) で得られた極めて保存が良いアルビアン期初頭の珪藻化石群集 (Gersonde and Harwood, 1990; Harwood and Gersonde, 1990; Harwood and Nikolaev, 1995; Harwood *et al.*, 2007) にみられるように, 前期白亜紀に出現した珪藻は初生的に非常に厚く珪化した蓋殻を持つ (図4). 貫殻軸は長いものが多く (=円筒状), 小孔の集合が放射状に配置され条線 (stria) を構成していた. 多様性は一般に低く現生属に同定されるものは認められない. 群体を形成するための構造を持つほか, 円盤状のものは既に出現していた. この時代の群集は放射状珪藻から構成されるが, Harwood and Nikolaev (1995) は, 下部白亜系から報告された珪藻化石の多くは, 実際のところ休眠孢子ではなかったかと予想している. そして, これらの珪藻は前述のように, 環境変化の大きい大陸縁辺の沿岸域に底生として分布していたと解釈されている (Harwood and Nikolaev, 1995; Sims *et al.*, 2006; Harwood *et al.*, 2007).

後期白亜紀のカンパニアン~マーストリヒチアン期では, 唇状突起 (labiate process) や縦溝 (raphe) など, 現存する種も持つ多くの形質が獲得されて珪藻形態は多様化した. 浮遊する生活様式の獲得に伴い分布域も沿岸域から陸棚や縁海へ拡大しつつあったとみられる (Sims *et al.*, 2006). 産地は確実に増加し, ポーランド (Schulz, 1935, カンパニアン期), ロシア, ウラル山地とその周辺 (Strel'nikova, 1974, 1975; Oreshkina *et al.*, 2013, カンパニアン~マーストリヒチアン期), 極北カナダ (Tapia and Harwood, 2002; Witkowski *et al.*, 2011, カンパニアン期), そして北極海アルファリッジ (Kitchell and Clark, 1982; Barron, 1985; Dell'Agnese and Clark, 1994; Davies *et al.*, 2009, 2011, カンパニアン期) のほか, 南大洋ニュージーランド南東沖合 (Hajós and Stradner, 1975, カンパニアン~マーストリヒチアン期) や南極Seymour島に分布するLópez de Bertodano層 (Harwood, 1988, カンパニアン~暁新世ダニアン期) など, 高緯度~極域を中心に層厚が最大で数100m規模の珪藻質岩から保存の良い多様な化石が報告されており, いくつかの珪藻化石帯も構築されている (Strel'nikova, 1974, 1975; Hajós and Stradner, 1975; Fenner, 1985; Harwood, 1988; Tapia and Harwood, 2002; Oreshkina *et al.*, 2013). カンパニアン期で最も種構成が豊かなのはウラル山地近傍の群集で, 亜種・変種を含めて32属145種もの珪藻化石が報告されている (Strel'nikova, 1974, 1975). 特に優勢なのが *Hemiaulus* (20種) や *Triceratium* (21種), *Stephanopyxis* (12種), *Coscinodiscus* (9種) などである. Strel'nikova

(1974) において報告されている群集においては, 現代的な手法を用いた分類学的再検討が必要になると思われるが, カンパニアン期の珪藻化石についての第一級の記録のひとつであることは間違いない.

中緯度地域における後期白亜紀の珪藻化石は, 北米西海岸カリフォルニアのMoreno層Marca頁岩から連続的に産出する極めて保存の良い群集 (Hanna, 1927, 1934; Barker and Meakin, 1944, 1946; Nikolaev *et al.*, 2001, Davies *et al.*, 2012, マーストリヒチアン期) に代表されるが, ロシア西部のカンパニアン群集で多産する *Hemiaulus* や *Stephanopyxis* はあまり含まれない. Strel'nikova (1975) や Jousé (1978) は, ロシア東部のカンパニアン階群集とMoreno層のマーストリヒチアン階群集が非常に異なっているのは, 単に時間間隙, すなわち進化による種構成の変化があるためだけでなく, 両者がそれぞれBoreal群集, Indo-Pacific群集として, 別個の古海洋学的背景を持つためであると論じた. なお, 原始的な絶滅無縦溝珪藻 *Sceptroneis* や *Incisoria* は, カンパニアン期にはすでに出現していた (図4, Strel'nikova, 1974; Hajós and Stradner, 1975; Harwood, 1988; Witkowski *et al.*, 2011).

保存の良い珪藻化石群集が得られる極域とは対照的に, Moreno層を除いた中緯度域の白亜紀後期の珪藻化石群集の報告は比較的散点的である (Bergstresser and Krebs, 1983, 北米中央部; Moshkovitz *et al.*, 1983, イスラエル; Fourtanier, 1991, スマトラ島西部沖合海底堆積物; Ballance *et al.*, 1989; Quinterno *et al.* 1994, トンガ近傍海底堆積物).

Chacón-Baca *et al.* (2002) および Beraldi-Campesi (2004) は, メキシコから淡水ないし汽水生の珪藻化石を70 Ma (マーストリヒチアン期) のチャートより見出した. さらに, インド, デカン高原のマーストリヒチアン期の淡水成の地層からは, Ambwani *et al.* (2003) が恐竜の糞石より現生浮遊属 *Aulacoseira* 様の化石を, そして Singh *et al.* (2007) が羽状縦溝珪藻化石を得ている. 「確実な」淡水生珪藻化石の記録はそれまで始新世以降と考えられていたが (Lohman and Andrews, 1968; Leonard and Marvin, 1982; Wolfe and Edlund, 2005; Sims *et al.*, 2006; Wolfe *et al.*, 2006), 干出などによって堆積の中断をしばしば伴う陸域の地質記録が一般に保存されにくいことを考慮すれば, 珪藻の陸水への放散はもっと遡る可能性がある.

古環境復元を展望する

セノマニアン期およびチューロニアン期は, 温室気候や海洋無酸素事変OAE2 (Cretaceous Oceanic Anoxic Event 2; Leckie *et al.*, 2002; Moriya, 2011など), そして有機物に非常に富む黒色頁岩で特徴づけられる (北里,

2003; 大河内, 2003). この時代の珪藻化石の報告は特に少なく, Deflandre (1941) や Foucault *et al.* (1986), Koutsoukos and Hart (1990) があるにすぎなかった. なお, Koutsoukos and Hart (1990) ではチューロニアン期からカンパニアン期と, 試料の地質年代の見積もりがやや広く, さらに, アルビアン期からセノマニアン期初めと見積もられた Foucault *et al.* (1986) の場合, 群集の内容から実際より古く見積もられている可能性がある (Tapia and Harwood, 2002). 最近では, アルビアン~セノマニアン期のフランス産琥珀から, 群体の状態を維持するなどした保存の良い珪藻化石群集が報告された (Girard *et al.*, 2009). この論文では, *Hemiaulus* や *Paralia* の出現がこの時期以前まで遡る可能性が示唆されたが, あまり鮮明でない琥珀切片下の透過像が示されたのみで, 詳しい分類学的検討は行われていないため, OAE 2期の珪藻の化石記録が乏しいことにはかわりはない. そして, セノマニアン期およびチューロニアン期を挟む時代間で, 珪藻化石には形態的断絶が生じたように見える (図4). それらを繋ぐ鍵となる, いわば「失われた環」としての化石記録の報告が切望される.

堆積物中に珪藻化石が産出しない場合, 初生的には存在していたが続成作用によって消失したのか, そもそも水柱での生産量が激減していたことの反映なのか, あるいは双方なのか復元することは一般に容易ではない. そこで, 珪藻分類群とそれらが生合成する有機化合物の組成を比較し, 堆積物中の有機化合物あるいはその分解生成物 (分子化石) から珪藻の起源や系統, 生産量などを明らかにしようとする研究が行われている (例えば Rospondek *et al.*, 2000). Sinninghe Damsté *et al.* (2004) は, C₂₅HBI (highly branched isoprenoid alkenes; 高分岐イソプレノイドアルケン) という有機化合物が91.5 Ma (チューロニアン期) 以降の堆積物や原油中に急増することを明らかにした. この有機化合物は, 現生分類群においては, 縦溝珪藻のいくつかの属と, 放射状珪藻属 *Rhizosolenia* によって生合成される. ところが縦溝珪藻はこの時代にはまだ出現していないと考えられるので, 試料から抽出された分子化石は, 当時の海洋に生育していた *Rhizosolenia* とおそらく近縁にあたる珪藻によって生合成されたものと特定された. つまり, 殻の痕跡は堆積物の続成作用で失われてしまったが, 分子化石の存在によって少なくとも *Rhizosolenia* 近縁の珪藻がチューロニアン期の後半には出現しており, これらによる一次生産が急増したことが示唆されたのである. ただし, 起源となる珪藻分類群とそれらが生合成する有機化合物の組み合わせは一般に一对多対応であったり, ひとつの有機化合物が異なる分類群に横断的に含まれたりすることもある (Volkman, 2003; Knoll *et al.*, 2007; Rampen *et al.*, 2010). すなわち Sinninghe Damsté *et al.* (2004) らは, 珪藻に関していえばむしろ例外的に成功した研究であり, 分子

化石の指標性や分解能をどこまで向上させられるのか, 今後の生物有機地球化学の展開が期待される.

さらに, 黒色頁岩に多く含まれる分子化石が, 原核生物によって特徴的に生合成されるホパノイドという有機化合物であることから, OAE期の一次生産の主役は藍藻であり, 黒色頁岩はその活発な生物ポンプによって形成したという考え方が支配的である (大河内, 2003; Kuypers *et al.*, 2004). 一方, Kemp *et al.* (1999) は, 黒色頁岩と地中海の第四紀サブオペル (腐泥) の成因に関連があると考えた. 一般に珪藻質岩は, 湧昇によって深層から栄養塩が豊富にもたらされる海域での大規模なブルームの産物と解釈されてきた (例えば Garrison, 1992; Barron, 1993; Dell'Agnese and Clark, 1994; Barron and Baldauf, 1995). 珪藻を含む植物プランクトンの春季ブルームとは, 主に中~高緯度域において, 冬季の水柱の鉛直混合によって栄養塩が表層に十分に供給されていたところに春先の水温と光量の上昇が加わり, 増殖の好適環境下で大量に, そして栄養塩が枯渇するまでの短期間に一次生産が生じる現象を指す (例えば Parsons *et al.*, 1984). こうした春季ブルームを形成する比較的小型の, いわゆる r戦略をとる珪藻とは対照的に, 「陰性」植物プランクトン (Souria, 1982) として, しばしば大型で増殖速度が遅い珪藻がいる. それらは, 躍層が発達して栄養塩が濃集した暗い亜表層に, 少ない細胞密度で存在し, 海水の混合が再開する秋に沈積 (fall dump) する. そしてこれらの珪藻は外洋域でしばしば大規模なマットを形成し, 一般に個々の細胞サイズが巨大で水柱での溶解を免れ易いため, 細胞が現存する密度こそ小さいが深層に運搬・固定され得る有機物の沈積量は春季ブルーム型珪藻によるそれに匹敵あるいは凌駕することも予想され, エクスポート生産の担い手として潜在的に重要であるのにも関わらず過小評価されてきた (Goldman, 1993; Kemp *et al.*, 2000). 興味深いことに, これら「陰性」とされる外洋性の分類群には, *Hemiaulus* や *Stephanopyxis*, *Rhizosolenia*, そして *Coscinodiscus* など後期白亜紀に優勢だった起源の古い珪藻が含まれることから Kemp *et al.* (2000) は, 現在より概ね温暖で永年的な成層状態にあったと考えられる白亜紀海洋における珪藻質岩の形成, ひいては珪藻生産が駆動する物質循環の機構としては, 湧昇よりも fall dump の寄与を十分考慮する必要があることを示唆した. これに関連し, 北極海アルファリッジで採取されたカンパニアン期の最末期の海底柱状堆積物 (CESAR 6 コア) から, 「*Chaetoceros* あるいは *Skeletonema* 型珪藻の休眠胞子および栄養細胞殻」と, 「*Hemiaulus* などの栄養細胞殻」がそれぞれ濃集し, 1 mm 以下の規模で互層する葉理が報告されている (Davies *et al.*, 2009). 最近の海洋観測によれば *Hemiaulus* は窒素固定を行う藍藻と共生し成層した貧栄養環境に適応していることが推定されるほか (Dore *et al.*, 2008), 地中海の第四紀サブオペルの葉理を構成す

る珪藻群にもこの *Hemiaulus* が産出する (Kemp *et al.*, 1999). すなわち Davies *et al.* (2009) は、「白夜初期の, r型分類群による春季ブルームおよびその後の栄養塩の枯渇による休眠胞子の形成・沈積」と、「海洋の亜表層で生育し, 白夜の終末期に成層状態の終焉とともに Fall dump した K 型の陰性分類群の沈積」, という珪藻生産の季節遷移の産物が, 海底の低酸素環境下で保存されたと考えている. 北極海の後期白亜紀の珪藻質岩はそれまで湧昇によってもたらされたものと考えられていたが (Kitchell and Clark, 1982; Dell'Agnesse and Clark, 1994), Kemp *et al.* (2000) が予想したように, むしろ成層下における生物ポンプが効率的に機能していた可能性が示唆される. 実際, CESAR 6 試料における単位乾燥重量あたりの珪藻殻絶対数は, 現在の南大洋のそれに匹敵するという報告もある (Davies *et al.*, 2009). また, 葉理に伴う IRD の存在から, 少なくとも後期白亜紀の極域は, 年平均で約 15°C に達するとの予想 (Jenkyns *et al.*, 2004) とは違いずっと低温であり, 完全な無氷状態ではなく, 季節海氷が生じていたことも強く示唆されている (Davies *et al.*, 2009).

日本の中生代珪藻化石

顕微鏡写真という「証拠物件」を添えてアジア東縁の中生代珪藻化石が報告されたのは, 先述の Harwood *et al.* (2004, 2007) による前期白亜紀の記録のほかは, 本邦で公表された岩田ほか (1998, 北海道, オソウシナイ層) と Takahashi *et al.* (1996, 1999, 長野県, 初谷層) の 2 件にすぎなかった. これらは, 放散虫化石の処理過程で生じる残渣の中に偶然発見されたが, 前者では 1 個体の顕微鏡写真が説明なしで示されたのみであり, 後者では保存が悪く, 残念ながら分類研究に耐える群集ではなかった. なお, 色丹島の白亜系からは花粉化石等の産出が知られているほか (Markevich *et al.*, 2012), カムチャッカ半島基部付近に白亜紀の珪藻化石が産出したという報告があるが (Jousé, 1968; Strel'nikova, 1974), 顕微鏡写真や群集の記載等を伴う詳細なものではない.

北海道では, 岩田ほか (1998) による報告以前から, アンモナイトやイノセラムスなどの大型動物化石を胚胎する石灰質団塊あるいはその母岩が, 珪藻や珪質鞭毛藻の化石を伴うらしいことは巷間知られていた. しかし, 産出の事実そのものが公表されなかったり, 試料の産地の記録が漠然としていたり, あるいは稀に産出しても保存が悪く, 研究に耐える個体ではなかったりなどしていたことにより (沢村, 1979; 沢村・音羽, 1979), 本邦の中生代珪藻化石の研究は絶望的とみなされ, 長い間放置されることとなった.

そうした状況の中で, 著者らは最近, 北海道北部天塩中川地域の上部白亜系大曲層から, 保存の良い日本最古

級の珪藻化石群集を発見した (嶋田ほか, 2013). 珪藻化石を産出したのはワームチューブと推定される管状化石を伴うメタン湧水性自生炭酸塩岩であり, 本論の著者のひとり疋田によって岩体の石灰岩および動物化石群集の産状が詳しく記載された (Hikida *et al.*, 2003). アンモナイト・イノセラムス化石層序にもとづき, 岩体付近の層準の地質年代はサントニアン/カンパニアン境界付近を示す (高橋ほか, 2003). 大曲層から得られた化石群集を構成する主要属は *Triceratium* や *Hemiaulus* など, 欧州高緯度から報告されたものと一致する (図 4). 保存・多様性の高さともにアジア東縁で報告された白亜紀珪藻化石の中では際立っており, 生物地理区の成立や, それと密接に関連する海洋環境の進化を理解するための有益な知見となることが期待される. また, 北海道の白亜系は保存の良いアンモナイトおよびイノセラムスの化石を極めて豊富に産出するため, たとえ微化石等の情報が不足していても, 編年を非常に精度良く行うことができる利点は強調されてよい (松本, 1939; Matsumoto, 1942; 利光ほか, 1995 など多数). 海成層の研究においては, 新生界なら珪藻化石が地質年代を提供するのだが, 北海道の白亜系に関していえば立場が逆転するのである.

なお, 堆積物の続成作用のため, 一般に時代が遡るほど化石の産出は期待されない. 珪藻の殻は放散虫などに比べてサイズが小さいため溶解し易く, 熱的・化学的に好適な条件下でなければ地質学的な長期間, 堆積岩中でオパール A 相を維持するのは厳しい. 一方, 母岩よりもむしろ石灰質団塊中により保存の良い微化石が産出することは経験的事実として知られる (Lohman and Andrews, 1968; 沢村, 1979; Blome and Albert, 1985; Harwood, 1988; Harwood and Nikolaev, 1995; 柳沢, 2000). メタン湧水に起因する自生炭酸塩岩中の古期珪藻殻の保存がどの程度特殊なのか, という化石化過程に関する検討はそれ自体が興味深いので別稿に譲るとしても, 小泉 (1979) や沢村 (1979) が言及したように, 我が国の中生界試料でも, 場合によっては珪藻研究が十分可能な化石群集が産出する余地があることが嶋田ほか (2013) によって示された. また, 琥珀の切片からアルビアン~セノマニアン期の珪藻化石群集を報告した前述の例のように (Girard *et al.*, 2009), 種々の中生界試料を網羅的に分析することは意義深く, そして重要であるといえる.

白亜紀/古第三紀境界以降

白亜紀/古第三紀境界 (66.0 Ma; ICS2013) において, 珪藻群集に壊滅的な打撃が与えられることはなかったと考えられている. 南極半島先端の Seymour 島に分布する López de Bertodano 層は, この境界を跨いで連続的に珪藻化石を産出する陸上セクションであるが, Harwood (1988) によるこの地域の珪藻層序学的検討によれば,

マーストリヒチアン期から古第三紀暁新世ダニアン期に生き延びた珪藻種数の割合は、およそ8割に達すると見積もられている。これは、珪藻が休眠胞子を形成して環境変動に対抗しうる戦略が奏功した結果と考えられており、実際、白亜紀／古第三紀境界の前後では、休眠胞子化石の産出頻度が5%から35%に増加していたという。放射状珪藻を中心とする起源の古い分類群の一部は、従来同様の安定した成層環境を求めて放散し、新たなニッチを獲得したらしい (Armbrust, 2009)。それらは現在、外洋域において fall dump する分類群であるといえる (Kemp *et al.*, 2000)。一方、後期白亜紀で出現した *Hemiaulus* や *Triceratium* は暁新世・始新世でも繁栄し続け、古第三紀の前半における有用な準珪藻となったが、多くの種が漸新世の始めまでには絶滅している (Fenner, 1985; Barron and Baldauf, 1995)。

新生代の珪藻の爆発的な進化と適応放散は、南極の孤立と周南極海流の成立による極域の冷温化、熱塩循環の強化、長期的な冷温化に起因する海退すなわち陸域の拡大、岩石由来の栄養塩の供給源の拡大などを背景にして段階的に生じた (Barron and Baldauf, 1995; Falkowski *et al.*, 2004a, b; Katz *et al.*, 2004; 井上, 2006; Suto *et al.*, 2012)。かくして珪藻はこんにち、最も成功した微細藻として、水圏における一次生産の圧倒的覇者となった。

まとめ

どのようにして珪藻は誕生したのか？どのような機構を備えて環境に適応してきたのか？大絶滅を回避し、爆発的に放散し、そして一次生産者として生態学的な成功を収めるに至ったのには、どのような背景があったのか？中生代珪藻を研究することは、生命としての珪藻とは何かという問いに対する答えを考えることに等しい。また、中生代に始まる珪藻の進化と放散は、その後の海洋における一次生産に重大な影響を与え続けてきた。それを全く顧みずに、地球史を語ることはできない。

首長竜が頂点として君臨する豊饒の海には、確かに珪藻が生きていたのであり、こんにちの海洋生態系の成り立ちを解く鍵が隠されているといえよう。

謝辞

本論は、産業技術総合研究所の辻野 匠氏、名古屋大学の須藤 齋氏、そして担当編集者の前田晴良氏による査読によって改善された。水産総合研究センター東北区水産研究所の桑田 晃氏は、パルマ藻の分子系統および生理生態について、熊本大学の小松俊文氏は、東アジアにおける前期白亜紀の軟体動物化石群集についてそれぞれご教示下さった。また、中川町エコミュージアムセンターにおける研究打ち合わせにおいては、中川町役場の

早坂克章氏にお世話になった。そして、国立科学博物館の谷村好洋氏および熊本大学の長谷川四郎氏から頂戴した微化石研究全般に関するご助言なしに、本論は成立し得なかった。記して以上の皆様に心から御礼を申し上げます。

なお、本論の作成にあたり、公益財団法人藤原ナチュラリストリー振興財団による学術研究助成(地学)および日本学術振興会による科学研究費補助金(No. 26400497)を使用した。

文献

- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Farmer, M.A., Andersen, R.A., Anderson, O.R., Barta, J.R., Bowser, S.S., Brugerolle, G., Fensome, R.A., Fredericq, S., James, T.Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C.E., Lewis, L.A., Lodge, J., Lynn, D.H., Mann, D.G., McCourt, R.M., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S.E., Nerad, T.A., Shearer, C.A., Smirnov, A.V., Spiegel, F.W. and Taylor M.F.J.R., 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **52**, 399–451.
- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukes, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Gall, L.L., Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Standridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A. and Spiegel, F.W., 2012. The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **59**, 429–493.
- 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 thalassiosiroid diatoms. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**, 193–210.
- Ambwani, K., Sahni, A., Kar, R.K. and Dutta, D., 2003. Oldest known non-marine diatoms (*Aulacoseira*) from the uppermost Cretaceous Deccan Intertrappean beds and Lameta Formation of India. *Revue de Micropaléontologie*, **46**, 67–71.
- Armbrust, E.V., 2009. The life of diatoms in the world's oceans. *Nature*, **459**, 185–192.
- Ballance, P.F., Barron, J.A., Blome, C.D., Bukry, D., Cawood, P.A., Chaproniere, G.C.H., Frisch, R., Herzer, R.H., Nelson, C.S., Quintero, P., Ryan, H., Scholl, D.W., Stevenson, A.J., Tappin, D.G. and Tracy, L. Vallier, T.L., 1989. Late Cretaceous pelagic sediments, volcanic ash and biotas from near the Louisville hotspot, Pacific Plate, paleolatitude -42° S. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **71**, 281–299.
- Barker, J.W. and Meakin, S.H., 1944. New and rare diatoms. *Journal of the Quekett Microscopical Club*, series 4, **2**, 18–22.
- Barker, J.W. and Meakin, S.H., 1946. New diatoms from the Moreno Shale. *Journal of the Quekett Microscopical Club*, series 4, **2**, 143–145.
- Barron, J.A., 1985. Diatom biostratigraphy of the CESAR 6 core, Alpha Ridge. In Jackson, H.R., Mudie, P.J. and Blasco, S.M., eds., *Initial Geological Report on CESAR — The Canadian Expedition to Study the Alpha Ridge, Arctic Ocean. Geological Survey of Canada Paper*, 84–22, 137–148.
- Barron, J.A., 1993. Diatoms. In Lipps, J.H., ed., *Fossil Prokaryotes and Protists*, 155–167. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- 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.
- Beraldi-Campesi, H., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Chacón-Baca, E., 2004. Microfossil algae associated with Cretaceous stromatolites in the Tarahumara Formation, Sonora, Mexico. *Cretaceous Research*, **25**, 249–265.
- Bergstresser, T.J. and Krebs, W.N., 1983. Late Cretaceous (Campanian-Maastrichtian) diatoms from the Pierre Shale, Wyoming, Colorado and Kansas. *Journal of Paleontology*, **57**, 883–891.
- Blome, C.D. and Albert, N.R., 1985. Carbonate concretions: An ideal sedimentary host for microfossils. *Geology*, **13**, 212–215.
- Cavalier-Smith, T., 2010a. Deep phylogeny, ancestral groups and the four ages of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B*, **365**, 111–132.
- Cavalier-Smith, T., 2010b. Kingdom Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biology Letters*, **6**, 342–345.
- Chacón-Baca, E., Beraldi-Campesi, H., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Knoll, A.H. and S. Golubic, S., 2002. 70 Ma nonmarine diatoms from northern Mexico. *Geology*, **30**, 279–281.
- Chang, K.-H., Bak, Y.-S. and Park, S.-O., 2007. Early Cretaceous diatoms and geology in Korea. *Journal of Paleontological Society of Korea*, **23**, 205–212.
- Chang, K.-H. and Park, S.-O., 2008. Early Cretaceous tectonism and diatoms in Korea. *Acta Geologica Sinica*, **82**, 1179–1184.
- Davies, A., Kemp, A.E.S. and Pälike, H., 2011. Tropical ocean-atmosphere controls on inter-annual climate variability in the Cretaceous Arctic. *Geophysical Research Letters*, **38**, L03706, doi: 10.1029/2010GL046151.
- Davies, A., Kemp, A.E.S. and Pike, J., 2009. Late Cretaceous seasonal ocean variability from the Arctic. *Nature*, **460**, 254–259.
- Davies, A., Kemp, A.E.S., Weedon, G.P. and Barron, J.A., 2012. El Niño-Southern Oscillation variability from the late Cretaceous Maracaibo Shale of California. *Geology*, **40**, 15–18.
- Deflandre, G., 1941. Sur la présence de Diatomées dans certains silex creux Turoniens et sur un nouveau mode de fossilisation de ces organismes. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **213**, 878–880.
- Dell'Agnesse, D.J. and Clark, D.L., 1994. Siliceous microfossils from the warm late Cretaceous and early Cenozoic Arctic Ocean. *Journal of Paleontology*, **68**, 31–47.
- Dore, J.E., Letelier, R.M., Church, M.J., Lukas, R. and Karl, D.M., 2008. Summer phytoplankton blooms in the oligotrophic North Pacific Subtropical Gyre: Historical perspective and recent observations. *Progress in Oceanography*, **76**, 2–38.
- Falkowski, P.G., Barber, R.T. and Smetacek, V., 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, **281**, 200–206.
- Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O. and Taylor, F.J.R., 2004a. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, **305**, 354–360.
- Falkowski, P.G., Schofield, O., Katz, M.E., Van de Schootbrugge, B. and Knoll, A.H., 2004b. Why is the land green and the ocean red? In Thierstein, H.R. and Young, J.R. eds., *Coccolithophores: From molecular process to global impact*, 429–453. Springer, Berlin.
- Fenner, J., 1985. Late Cretaceous to Oligocene planktic diatoms. In Bolli, H.M., Saunders, J.B. and Perch-Nielsen, K. eds., *Plankton Stratigraphy*, 713–762. Cambridge University Press, Cambridge.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P., 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, **281**, 237–240.
- Forti, A. and Schulz, P., 1932. Erste Mitteilung über Diatomeen aus dem Hannoverschen Gault. *Beihefte zum Botanisches Centralblatt*, **50**, 241–246.
- Foucault, A., Servant-Vildary, S., Fang, N. and Powichrowski, L., 1986. Un des plus anciens gisements de diatomées découvert dans l'Albien-Cénomaniens inférieur des Alpes ligures (Italie): Remarque sur l'appariation de ces algues. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série 2*, **303**, 397–402.
- Fourtanier, E., 1991. Diatom biostratigraphy of equatorial Indian Ocean Site 758. In Weissel, J., Peirce, J., Taylor, E., Alt, J., et al., eds., *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **121**, 189–208. College Station, TX (Ocean Drilling Program).
- Garrison, R.E., 1992. Neogene lithofacies and depositional sequences associated with upwelling regions along the eastern margin of the Pacific. In Tsuchi, R. and Ingle, J.C. Jr., eds., *Pacific Neogene Environment, Evolution and Events*, 43–69. University of Tokyo Press, Tokyo.
- Gersonde, R. and Harwood, D.M., 1990. Lower Cretaceous diatom from ODP Leg 113 Site 693 (Weddell Sea). Part 1: Vegetative cells. In Barker, P.F. and Kennett, J.P., et al., eds., *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **113**, 365–402. College Station, TX (Ocean Drilling Program).
- Girard, V., Saint Martin, S., Saint Martin, J.-P., Schmidt, A.R., Struwe, S., Perrichot, V., Breton, G. and Néraudeau, D., 2009. Exceptional preservation of marine diatoms in upper Albian amber. *Geology*, **37**, 83–86.
- Goldman, J.C., 1993. Potential role of large oceanic diatoms in new primary production. *Deep-Sea Research I*, **40**, 159–168.
- Guillou, L., 2011. Characterization of the Palmiales: Much more than the resolution of a taxonomic enigma. *Journal of Phycology*, **47**, 2–4.
- Guillou, L., Chrétiennot-Dinet, M.-J., Medlin, L.K., Claustre, H., Loiseaux-de Goër, S. and Vaulot, D., 1999. *Bolidomonas*: A new genus with two species belonging to a new algal class, the Bolidophyceae (Heterokonta). *Journal of Phycology*, **35**, 368–381.
- Haig, D.W. and Barnbaum, D., 1978. Early Cretaceous microfossils from the type Wallumbilla Formation, Surat Basin, Queensland. *Alcheringa*, **2**, 159–178.
- Hajós, M. and Stradner, H., 1975. Late Cretaceous Archaeomonadaceae, Diatomaceae, and Silicoflagellatae from the South Pacific Ocean, Deep Sea Drilling Project, Leg 29, Site 275. In Kennett, J.P. and Houtz, R.E., et al., eds., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, **29**, 913–1009. U.S. Government Printing Office, Washington DC.
- Hanna, G.D., 1927. Cretaceous diatoms from California. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, no. 13, 5–49.
- Hanna, G.D., 1934. Additional notes on diatoms from the Cretaceous of California. *Journal of Paleontology*, **8**, 352–355.
- Harwood, D.M., 1988. Upper Cretaceous and lower Paleocene diatom and silicoflagellate biostratigraphy of Semour Island, eastern Antarctic Peninsula. In Feldmann, R.M. and Woodburne, M.O., eds., *Geology and paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula. Geological Society of America, Memoirs*, **169**, 55–129.
- Harwood, D.M., Chang, K.-H. and Nikolaev, V.A., 2004. Late Jurassic to earliest Cretaceous diatoms from the Jasong Synthem, southern Korea: Evidence for a terrestrial origin. *Abstract of the 18th International Diatom Symposium, Miedzydroje, Poland*, 81.
- Harwood, D.M. and Gersonde, R., 1990. Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 Site 693 (Weddell Sea). Part 2: Resting spores, chrysophycean cysts, and endoskeletal dinoflagellate, and notes on the origin of diatoms. In Barker, P.F. and Kennett, J.P. et al., eds., *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **113**, 403–425. College Station, TX (Ocean Drilling Program).
- 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.
- Harwood, D.M., Nikolaev, V.A. and Winter, D.M., 2007. Cretaceous records of diatom evolution, radiation, and expansion. In Starratt, S.W., ed., *From pond scum to carbon sink. Geological and*

- environmental applications of the diatoms, Paleontological Society Papers*, **13**, 33–60.
- Hikida, Y., Suzuki, S., Togo, Y. and Ijiri, A., 2003. An exceptionally well-preserved fossil seep community from the Cretaceous Yezo Group in the Nakagawa area, Hokkaido, northern Japan. *Paleontological Research*, **7**, 329–342.
- Hoover, R.B., Hoyle, F., Wickramasinghe, N.C., Hoover, M.J. and Al-Mufti, S., 1986. Diatoms on Earth, comets, Europa and in interstellar space. *Earth, Moon and Planets*, **35**, 19–45.
- Ichinomiya, M., Yoshikawa, S., Kamiya, M., Ohki, K., Takaichi, S. and Kuwata, A., 2011. Isolation and characterization of Palmalea (Heterokonta/Heterokontophyta/Stramenopiles) from the Oyashio region, western North Pacific. *Journal of Phycology*, **47**, 144–151.
- 井上 勲, 2006. 藻類30億年の自然史 藻類から見る生物進化・地球・環境 第2版. 643p., 東海大学出版会, 秦野.
- International Commission on Stratigraphy, 2013. International Chronostratigraphic Chart, v2013-01. <http://stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale>
- Isozaki, Y., 1997. Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: Records from lost deep sea. *Science*, **276**, 235–238.
- 岩田圭示・菅井良洋・疋田吉識, 1998. 長頸竜化石産地より産出した放射虫化石. 中川町郷土資料館紀要 自然誌の研究, 第1号, 53–58.
- Jenkins, R.G., Kaim, A., Hikida, Y. and Tanabe, K., 2007. Methane-flux-dependent lateral faunal changes in a Late Cretaceous chemosymbiotic assemblage from the Nakagawa area of Hokkaido, Japan. *Geobiology*, **5**, 127–139.
- Jenkyns, H.C., Forster, A., Schouten, S. and Sinninghe Damsté, J.S., 2004. High temperatures in the late Cretaceous Arctic Ocean. *Nature*, **432**, 888–892.
- Jousé, A.P., 1968. Old diatoms and diatom rocks of the Pacific basin*. *Academia Nauka, USSR*, **1**, 16–32. (in Russian).
- Jousé, A.P., 1978. Diatom biostratigraphy on the generic level. *Micropaleontology*, **24**, 316–326.
- Katz, M.E., Finkel, Z.V., Grzebyk, D., Knoll, A.H. and Falkowski, P.G., 2004. Evolutionary trajectories and biogeochemical impacts of marine eukaryotic phytoplankton. *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 523–556.
- Kemp, A.E.S., Pearce, R.B., Koizumi, I., Pike, J. and Rance, S.J., 1999. The role of mat-forming diatoms in the formation of Mediterranean sapropels. *Nature*, **398**, 57–61.
- Kemp, A.E.S., Pike, J., Pearce, R.B. and Lange, C.B., 2000. The “Fall dump” — a new perspective on the role of a “shade flora” in the annual cycle of diatom production and export flux. *Deep-Sea Research II*, **47**, 2129–2154.
- Kemper, E., Bertran, H. and Deiters, H., 1975. Zur Biostratigraphie und Palökologie der Schichtenfolge Ober-Apt/Unter-Alb. im Beckenzentrum nördlich und östlich von Hannover. *Berichte der Naturhistorisches Gesellschaft*, **119**, 49–85.
- 北里 洋, 2003. 海洋無酸素環境の創成と生物の反応. 化石, (74), 57–62.
- Kitchell, J.A. and Clark, D.L., 1982. Late Cretaceous — Paleogene paleogeography and paleocirculation: Evidence of North Polar upwelling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **40**, 135–165.
- Knoll, A.H., Summons, R.E., Waldbauer, J.R. and Zumberge J.E., 2007. The Geological succession of primary producers in the oceans. In Falkowski, P.G. and Knoll A.H. eds., *Evolution of primary producers in the sea*, 133–163. Elsevier, Amsterdam.
- 小泉 裕, 1979. 白亜紀の珪質微化石—珪藻と珪質鞭毛藻—, 化石, (29), 37–41.
- Kooistra, W.H.C.F., Gersonde, R., Medlin, L.K. and Mann, D.G., 2007. The origin and evolution of the diatoms: Their adaptation to a planktonic existence. In Falkowski, P.G. and Knoll, A.H., eds., *Evolution of primary producers in the sea*, 207–249. Elsevier, Amsterdam.
- Kooistra, W.H.C.F. and Medlin, L.K., 1996. Evolution of the diatoms (Bacillariophyta). IV. A reconstruction of their age from small subunit rRNA coding regions and the fossil record. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **6**, 391–407.
- Koutsoukos, E.A.M. and Hart, M.B., 1990. Radiolarians and diatoms from the mid-Cretaceous successions of the Sergipe Basin, Northeastern Brazil: Paleocyanographic assessment. *Journal of Micropaleontology*, **9**, 45–64.
- Kozai, T., Ishida, K., Hirsch, F., Park, S-O. and Chang, K-H., 2005. Early Cretaceous non-marine mollusc faunas of Japan and Korea. *Cretaceous Research*, **26**, 97–112.
- Kuyppers, M.M.M., Van Breugel, Y., Schouten, S., Erba, E. and Sinninghe Damsté, J.S., 2004. N₂ fixing cyanobacteria supplied nutrient N for Cretaceous oceanic anoxic events. *Geology*, **32**, 853–856.
- Leckie, R.M., Bralower, T.J. and Cashman, R., 2002. Oceanic anoxic events and plankton evolution: Biotic response to tectonic forcing during the mid-Cretaceous. *Paleoceanography*, **17**, 10.1029/2001PA000623, 2002.
- Leonard, B.F. and Marvin, R.F., 1982. Temporal evolution of the Thunder Mountain Caldera and related feature, central Idaho. In Bonnicksen, W. and Breckenridge, R.M., eds., *Cenozoic Geology of Idaho. Geological Bulletin*, **26**, 23–42, Idaho Bureau of Mines, Idaho.
- Lohman, K.E. and Andrews, G.W., 1968. Late Eocene nonmarine diatoms from the Beaver Divide area, Fremont County, Wyoming. *Geological Survey Professional Paper*, 593-E, 1–31.
- 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.
- Mann, D.G. and Marchant, H.J., 1989. The origin of the diatom and its life cycle. In Green, J.C., Leadbeater, B.S.C. and Diver, W.L., eds., *The chromophyte algae: Problems and perspectives*, 307–323. Clarendon Press, Oxford.
- Markevich, V.S., Mozherovskii, A.V. and Trekhov, E.P., 2012. Palynological characteristics of the sediments of the Malokuril'skaya Formation (Maastrichtian-Danian), Shikotan Island. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **20**, 466–477.
- 松本達郎, 1939. 日本白亜系層序の基礎的研究略報 (その2). 地質学雑誌, **46**, 296–297.
- Matsumoto, T., 1942. Fundamentals in the Cretaceous stratigraphy of Japan, Part I. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu Imperial University. Series D, Geology*, **2**, 129–280.
- Medlin, L.K. and Kaczmarek, I., 2004. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia*, **43**, 245–270.
- Medlin, L.K., Kooistra, 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 Beiheft*, **65**, 1–11.
- Moriya, K., 2011. Development of the Cretaceous greenhouse climate and the oceanic thermal structure. *Paleontological Research*, **15**, 77–88.
- Moshkovitz, S., Ehrlich, A. and Soudry, D., 1983. Siliceous microfossils of the upper Cretaceous Mishash Formation, central Negav, Israel. *Cretaceous Research*, **4**, 173–194.
- Nelson, D.M., Tréguer, P., Brzezinski, M.A., Leynaert, A. and Quéguiner, B., 1995. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochemical Cycle*, **9**, 359–372.
- Nikolaev, V.A. and Harwood, D.M., 2000. Morphology and taxonomic position of the late Cretaceous diatom genus *Pomphodiscus* Barker & Meakin. *Micropaleontology*, **46**, 167–177.

- Nikolaev, V.A., Kociolek, J.P., Fourtanier, E., Barron, J.A. and Harwood, D.M., 2001. Late Cretaceous diatoms (Bacillariophyceae) from the Marca Shale Member of the Moreno Formation, California. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, no. 152, 1–119.
- 大河内直彦, 2003. 化石分子とその同位体の組成からみた白亜紀黒色頁岩の成因. 化石, (74), 48–56.
- Oreshkina, T.V., Lygina, E.A., Vozhzhova, O.A. and Ivanov, A.V., 2013. Diatoms and silicoflagellates of the upper Cretaceous from Saratov region: Biostratigraphy and sedimentation settings. *Stratigraphy and Geological Correlation*, **21**, 222–236.
- Parsons, T.R., Takahashi, M. and Hargrave, B., 1984. *Biological Oceanographic Processes*, 3rd edition, 330p., Pergamon Press, Oxford.
- Quinterno, P.J., Barron, J.A., Bukry, D. and Blome, C.D., 1994. Late Cretaceous microfossils in a single dredge haul from the Tonga Trench: Evidence of Late Cretaceous environment at the Louisville Hotspot. In Stevenson, A.J., Herzer, R.H. and Ballance, P.F., eds., *Geology and Submarine Resources of the Tonga-Lau-Fiji Region. SOPAC Technical Bulletin*, **8**, 285–291.
- Rampen, S.W., Abbas, B.A., Schouten, S. and Sinninghe Damsté, J.S., 2010. A comprehensive study of sterols in marine diatoms (Bacillariophyta): Implications for their use as tracers for diatom productivity. *Limnology and Oceanography*, **55**, 91–105.
- Richards, T.A., Veprikitskiy, A.A., Gouliamova, D.E. and Nierzwicki-Bauer, 2005. The molecular diversity of freshwater picoeukaryotes from an oligotrophic lake reveals diverse, distinctive and globally dispersed lineages. *Environmental Microbiology*, **7**, 1413–1425.
- Rospondek, M.J., Köster, J. and Sinninghe Damsté, J.S., 2000. Organic molecular fossils of diatoms. In Witkowski, A. and Siemińska, J., eds., *The origin and early evolution of diatoms: Fossils, molecular and biogeographical approaches*, 123–136. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Crakow.
- Rothpletz, A., 1896. Über die Fylich-Fucoiden und einige andere fossile Algen, sowie über liasische, Diatomeen führende Hornschwämme. *Zeitschrift der Deutsch Geologischen Gesellschaft*, **48**, 854–914.
- Rothpletz, A., 1900. Über einen neuen jurassischen Hornschwämme und die darin eingeschlossenen Diatomeen. *Zeitschrift der Deutsch Geologischen Gesellschaft*, **52**, 154–160.
- Round, F.E. and Crawford, R.M., 1981. The lines of evolution of the Bacillariophyta. I. Origin. *Proceedings of the Royal Society, series B*, **211**, 237–260.
- Round, F.E., Crawford, R.M. and Mann, D.G., 1990. *The diatoms: Biology and morphology of the genera*. 747p., Cambridge University Press, Cambridge.
- Round, F.E. and Sims, P.A., 1981. The distribution of genera in marine and freshwater environments and some evolutionary considerations. In Ross, R., ed., *Proceedings of the 6th Symposium on Recent and Fossils Diatoms*, 301–320. Otto Koeltz, Koenigstein.
- Rüst, D., 1885. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Radiolarien aus Gesteinen der Jura. *Palaeontographica*, **31**, 273–321.
- 佐藤晋也・Medlin, L.K., 2006. 珪藻の進化と分子系統学. 海洋と生物, **28**, 477–483.
- 沢村孝之助, 1979. 北海道の珪藻および珪質鞭毛藻化石. 北海道鉱業振興委員会編, 北海道の石油・天然ガス資源—その探査と開発—(昭和43～51年), 190–198. 天然ガス鉱業会, 東京.
- 沢村孝之助・音羽恵子, 1979. 本邦の白亜紀および第三紀の石灰質団塊中の珪質鞭毛藻化石群集. 地質調査所月報, **30**, 51–56.
- Schulz, P., 1935. Diatomeen aus senonen Shchwammgesteinen der Danziger Bucht. Zugleich ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Diatomeen. *Botanisches Archives*, **37**, 383–423.
- 嶋田智恵子・疋田吉識・山崎 誠・谷村好洋, 2013. 北海道北部天塩中川地域の上部白亜系から産出した保存の良い珪藻化石. 地質学雑誌, **119**, 432–436.
- 嶋田智恵子・谷村好洋, 2004. 珪藻の生と死をみつめる. 化石, (76), 143–147.
- Siemińska, J., 2000. The discoveries of diatoms older than the Cretaceous. In Witkowski, A. and Siemińska, J., eds., *The origin and early evolution of diatoms: Fossils, molecular and biogeographical approaches*, 55–74. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Crakow.
- Siemińska, J. and Kwiecińska, B., 2000. The Proterozoic diatoms from the Przeworno marbles. In Witkowski, A. and Siemińska, J., eds., *The origin and early evolution of diatoms: Fossils, molecular and biogeographical approaches*, 97–122. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Crakow.
- Siemińska, J. and Kwiecińska, B., 2002. *Horstia renatae* gen. et sp. nov., a new diatom from the Przeworno Proterozoic marbles. *Acta Palaeobotanica*, **42**, 3–6.
- Simonsen, R., 1979. The diatom system: Ideas on phylogeny. *Bacillaria*, **2**, 9–71.
- Sims, P.A., Mann, D.G. and Medlin, L.K., 2006. Evolution of the diatoms: Insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia*, **45**, 361–402.
- Sinninghe Damsté, J.S., Muyzer, G., Abbas, B., Rampen, S.W., Massé, G., 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 the rhizosolenid diatoms. *Science*, **304**, 584–587.
- Singh, R.S., Stoemer, E.F. and Kar, R., 2007. Earliest freshwater diatoms from the Deccan Intertrappean (Maastrichtian) sediments of India. *Micropaleontology*, **52**, 545–551.
- Snedden, J.W. and Liu, C., 2010. A compilation of Phanerozoic sea-level change, coastal onlaps and recommended sequence designations. AAPG Datapages/Search and Deccover. http://www.searchanddiscovery.com/pdf/documents/2010/40594snedden/ndx_snedden.pdf.html.
- Sorhannus, U., 2007. A nuclear-encoded small subunit ribosomal RNA timescale for diatom evolution. *Marine Micropaleontology*, **65**, 1–12.
- Sournia, A., 1982. Is there a shade flora in the marine plankton? *Journal of Plankton Research*, **4**, 391–399.
- Strel'nikova, N.I., 1974. Diatoms of the late Cretaceous (western Siberia)*. *Academia Nauka, USSR*, **8**, 3–202.
- Strel'nikova, N.I., 1975. Diatoms of the Cretaceous period. *Nova Hedwigia, Beiheft*, **53**, 311–321.
- Suto, I., Kawamura, K., Hagitomo, S., Teraishi, A. and Tanaka, Y., 2012. Changes in upwelling mechanisms drove the evolution of marine organisms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **339–341**, 38–51.
- 高橋昭紀・平野弘道・佐藤隆司, 2003. 北海道天塩中川地域上部白亜系の層序と大型化石群の特性. 地質学雑誌, **109**, 77–95.
- Takahashi, O., Ishii, A. and Mayama, S., 1996. Latest Cretaceous diatoms from central Japan. *Abstract of the 14th International Diatom Symposium, Tokyo*, 116.
- 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, Tokyo, 1996*, 145–155. Koeltz 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.
- 利光誠一・松本達郎・野田雅之・西田民雄・米谷盛壽郎, 1995. 本邦上部白亜系の大型化石—微化石層序および古地磁気層序の統合に向けて. 地質学雑誌, **101**, 19–29.
- 辻 彰洋・谷村好洋, 2012. 珪藻. 谷村好洋・辻 彰洋編著, 国立科学博物館叢書13 微化石 顕微鏡で見るプランクトン化石の世界, 61–75. 東海大学出版会, 秦野.
- Volkman, J.K., 2003. Sterols in microorganisms. *Applied Microbiology*

- and Biotechnology*, **60**, 495–506.
- Wall, J.H., 1975. Diatoms and radiolarians from the Cretaceous system of Alberta — A preliminary report. *The Geological Association of Canada Special Paper*, no. 13, 391–410.
- Witkowski, J., Harwood, D.M. and Chin, K., 2011. Taxonomic composition, paleoecology and biostratigraphy of late Cretaceous diatoms from Devon Island, Nunavut, Canadian High Arctic. *Cretaceous Research*, **32**, 277–300.
- Wolfe, A.P. and Edlund, M.B., 2005. Taxonomy, phylogeny, and paleoecology of *Eosira wilsonii* gen. et sp. nov., a middle Eocene diatom (Bacillariophyceae: Aulacoseiraceae) from lake sediments at Horsely, British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **42**, 243–257.
- Wolfe, A.P., Edlund, M.B., Sweet, A.R. and Creighton, S.D., 2006. A first account of organelle preservation in Eocene nonmarine diatoms: Observations and paleobiological implications. *Palaios*, **21**, 298–304.
- 柳沢幸夫, 2000. 珪藻類. 化石研究会編, 化石の研究法 採集から最新の解析法まで, 45–50. 共立出版, 東京.
- *English translation from the original written in Russian.

(2014年4月11日受付, 2014年6月10日受理)

