

化石データベースを用いて生物進化の研究をするときの注意点

須藤 斎*・岩井雅夫**・秋葉文雄***

*名古屋大学環境学研究所・**高知大学自然科学系理学部部門・***（有）珪藻ミニラボ

Some important points when using fossil databases

Itsuki Suto*, Masao Iwai** and Fumio Akiba***

*Department of Earth and Planetary Sciences, Graduate School of Environmental Studies, Nagoya University, Furo-cho, Chikusa-ku, Nagoya, Aichi 464-8601, Japan (suto.itsuki@a.mbox.nagoya-u.ac.jp); **Natural Sciences Cluster, Kochi University, 2-5-1 Akebono-cho, Kochi, Kochi 780-8520, Japan; ***Diatom Minilab Akiba Ltd., 632-12 Iwasawa, Hanno, Saitama 357-0023, Japan.

Abstract. So many fossil taxa have been described and identified so far, that it has become difficult to treat this growing data set. Therefore, specialists in museums and other laboratories who are working on taxonomy have compiled this taxonomic information into databases, which allow easy access to the data for each taxon. While it is easy to use these databases, some problems may occur when interpreting the search results without careful consideration. Since both paleontologists and biologists are now using the fossil databases with various study techniques, we discuss in this paper how to use these databases with due care and attention.

Key words: diatoms, fossil database, Deep Sea Drilling Project (DSDP), Ocean Drilling Program (ODP), International Ocean Discovery Program (IODP)

はじめに

海洋や湖沼、またはその周辺域に生息する生物は、その死後に海底や湖底に沈降し、長い時間をかけて堆積し、その一部は化石となって保存される。化石として残る様々な生物は他の生物と同じく、その生きた時代の環境（生息場所の気温や水温、塩分、水塊構造、植生など）の変動により群集組成が大きく変化する。これを利用して、堆積物中から見出された化石種の組成変遷を明らかにして、過去の生物進化やその原因となった地球環境変動を探ろうと様々な研究が進められてきた。

このような研究の中で、これまでに様々な生物化石が同定・分類され、命名規約に則って記載されてきたが、いまではあまりに膨大な属・種数となっており、これらの数多くのデータを一元的に扱うことが難しい状況になっている。そのため、より簡便な各生物分類群データへのアクセスのために、各生物分類群の研究者や博物館などがそれらをデータベース化して管理・運営するという作業が続けられてきた（例えば、柴・石橋, 1998や本特集号の木原ほか, 2016; 鈴木, 2016）。

近年、コンピュータの発達を背景に、これらの膨大なデータを検索することがより簡単になり、さらに米国生物工学情報センター（National Center for Biotechnology Information; NCBI）が提供している様々な生物の塩基配列データベース GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) など、それまでなかったような様々なデータを網羅したデータベースが登場している。その結果、自

分の知りたい種の記載論文やその他のデータをインターネット上で容易に探すことができるようになってきた。さらに、ウェブ上で利用できるデータベースのデータは、これまで積み上げられてきた論文などの研究成果だけでなく、ウェブ上で各研究者によって最新のデータが加えられて更新されるスタイルが確立されつつある。

このような状況は、化石データに関しても同じ段階を迎えており、模式標本などを所蔵する博物館などでもデータベース化の作業が続けられている（国立科学博物館の標本・資料データベース：<http://www.kahaku.go.jp/research/specimen/index.html>, 産業技術総合研究所の地質標本登録データベース：<http://riodb02.ibase.aist.go.jp/dform/DGEMS/> など）。また、筆者らが主な研究対象としている珪藻化石を含む様々な化石標本についても産業技術総合研究所による「二十世紀に記載された日本産化石の模式標本のデータベース」(<https://gbank.gsj.jp/FossilType/>) に整理されている（Yanagisawa *et al.*, 2003）。

一方で、1960年代から行われている国際海底掘削研究（DSDP [Deep Sea Drilling Project], IPOD [International Phase of Ocean Drilling], ODP [Ocean Drilling Program]）で得られた石灰質ナノプランクトン、底生および浮遊性有孔虫、珪藻、放散虫などの微化石のデータも、それらの報告書中の産出表などから抽出されて Neptune Database（Spencer-Cervato, 1999：<http://chronos.org/resources/dbDevelopment.html#Neptune>）などとしてまとめられている。これらのデータは誰でもアクセスすることが可能で、古生物研究者だけでなく現生生物研究者

にも利用され、生物進化に関する多くの研究成果が報告されている。例えば、Falkowski *et al.* (2004) は、微小な海生一次生産者である珪藻・渦鞭毛藻・石灰質ナノプランクトン化石の属・種数の各時代における変動を示し、各生物群の進化史が地球環境変動と密接な関係にあることを明らかにしている。彼らの研究成果は、微化石や地球環境変動研究者だけでなく、現生生物進化学研究者にも大きなインパクトを与えた。

その後、Neptune Databaseに加え、様々な生物の化石情報データベースである Paleobiology Database (<http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>) などを併せて用いることにより、海生一次生産者の多様化がクジラ類などの海生大型生物の進化にも影響があったという議論も活発に行われるようになった (Berger, 2007; Steeman *et al.*, 2009; Marx and Uhen, 2010; Suto *et al.*, 2012 など)。このように、化石データベースを用いて新しい研究のアイディアを展開するというこれまでになかったような研究スタイルが確立したともいえる。

しかし、データベースを簡単に用いることができるようになった一方で、これらのデータベースを安易に用いると、結果の解釈に問題が生じることもありうる。データベースのデータは必ずしも質の均質性が保証されているわけではなく、利用目的によってシグナルともノイズともなりうる情報が混在していることを意識し、データの適切な取捨選択や加工が必要となる場合があることや、データベースを用いた議論の限界を考慮した上で活用していく必要がある。たとえジーンバンクであっても同様である (辻・鈴木, 2016, 本特集号)。そこで本稿では、化石標本データがもつ特性や既存データベースに内在する問題点などを整理した上で、データベースの将来像について議論する。

化石化作用と保存性の問題

微化石における保存性の問題

微小プランクトンを含む海洋や陸域に生息する生物の一部は、その死後に流されて堆積物に覆われる。恐竜のような大型生物の皮膚痕や足跡などが印象として堆積物中に残ったり、低温、無酸素などの特殊な条件下などで軟体部が別の鉱物に置換されたり、比較的新しい生物化石の骨格中などに細胞組織が残ったりするが、微化石になるような生物はその細胞組織が保存されることはほとんどない (海洋原生生物の化石記録については、Suzuki and Oba [2015] を参照)。そのため、珪質の殻を持つ珪藻や放散虫、珪質鞭毛藻、炭酸塩殻を持つ有孔虫や石灰質ナノプランクトン、貝形虫、有機質の殻を持つ渦鞭毛藻などの丈夫な殻を持つ微小生物や、骨格や歯を持つ大型生物の一部分だけが化石として保存される。

海洋沿岸域や外洋域に生息するプランクトンは、食物

連鎖の中で動物プランクトンや魚類に食べられ、一部は消化され一部は生きたまま糞粒 (フィーカルペレット) として海底に速やかに沈降する。微小プランクトン単体では、水流の渦運動などの影響を受けて沈降速度は極めて遅いが、より体積も重量も大きいペレットの場合、一日で数百m以上のスピードで海底へと沈降することが知られている (Schrader, 1971; Takahashi, 1986, 1989 など)。海生プランクトンが沈降する過程ではペレットに包まれているために溶解から免れるものが多いようであるが、海底まで沈降し化石となる率は数%程度と見積もられている (高橋, 1993; Takahashi, 1995 など)。さらに、堆積後も底層にいる生物による捕食や化学的な溶解などによって、一旦は保存された化石が破壊・消失することもある。

堆積過程における生物群集のふり分け

微小生物が海底へ沈降しているときや堆積物中に化石として保存されるとき、殻などの微細構造や骨格が分解されることが多い。一つの殻が物理的に破壊されたり、一つの生物が持つ複数の殻や骨格が分離することもある。例えば、珪藻類のうち、上下の殻の形状が大きく異なる種ではその組み合わせが分からなくなり、成長や生活環境のある段階で形態が違うものでは保存に差が出る。大型生物の場合は、全身骨格が産出しないと、各部位が別種として命名されてしまうこともある。つまり、これらの例のように、一つの種が複数の種として認識されている可能性がある。そのため、今後の分類学的研究によっては現在の種数よりも少なくなったり、あるいは多い種数に変更される可能性があることを認識しておくことも重要である。

さらに、ある場所で生息していた生物がそのまま化石化した原地性か、それとも死後に遺骸が別の場所に運搬された異地性かを考慮する必要がある。また、化石化後に再堆積する際、水流、波浪、重力流などによって物理的に破壊・運搬されたり、淘汰を受けて同サイズの遺骸だけが集合・再配列することもある。これらのような物理的作用によっても、生物群集に含まれていた情報が歪められる。

堆積後の続成作用

堆積物と同様に、遺骸群集も化石として保存されるまでに続成作用の影響を被る。例えば、累重する堆積物の圧力で「圧密」が生じ、化石の形状が変形するので、正確な種の分類のためには本来の形状を復元する必要がある。また、間隙水の影響で殻や骨を溶かす「溶解」もあり、同じ堆積物中に含まれていても殻の厚さ、骨の大きさ、成分、構造、形状の違いによって溶解作用に差が生じる。さらに、遺骸全体または一部が黄鉄鉱やオパールなどの別の鉱物に置き換えられる「交代作用」も起こ

る。この鉱化作用は、場合によっては遺骸の破壊の進行を妨げ、保存を助ける方向にも働くが、分類を困難にすることもある。

上記のように、様々な続成作用による影響をくぐり抜けたものだけが、最終的に化石として堆積物中に保存される。そのため、これらの過程で生物群集が持っていた生態情報はさらに減少することになり、産出した化石群から当時の生物群集を完全に復元することは難しい。選択的に化石化作用が働く場合はより注意を要するため、当時の生物群集をどこまで妥当な範囲内で復元できるかを熟慮する必要がある。

生息当時の生物群集と化石として残った生物群集の違い

上述のように、化石化過程において遺骸群集は様々な作用を受けることから、次のような点に注意を要する。(1) 産出する化石はその形質情報のみから分類されたものであり、現生生物による形質・遺伝的情報による区分とは必ずしも一致しない場合がある、(2) ある場所から産出した様々な化石は、必ずしも当時そこで生きていた全ての生物を代表してはいないと同時に、当時そこに生息していなかった生物が他所から移動（転移）してきたものも含まれている可能性がある、(3) ある生物化石が淘汰によって堆積物中に集積した可能性がある、という3点である。このように、生物の形質や生物群集の一部が「消失」、あるいは「付加」したことによって過去の群集を完全には復元できないことを念頭におきながら、現生・化石生物のデータベースの活用を進めていくことが重要である。そのため、ある生物グループの産出化石数が増減したという現象がみられたとき、実際にその生物が増減したのか、それとも保存されにくいグループが消失したために増減したように「見える」のかを注意深く見極めることが、その現象の解釈をするにあたって非常に重要な作業となる。

確認された化石がどのような情報を有し、その化石の保存や属・種などの組み合わせの変化からどのような古環境変遷が「どこまで」復元できるのかを熟慮する必要があるが、確立された方法はいまだにない状況である。しかし、生物群集はその生息する環境の変動に大きな影響を受けていることは自明であり、場合によっては生物群集そのものが地球環境を変動させることもあり、残された化石記録の変動は過去の環境変動そのものであるとも言える。つまり、その保存性に関する議論を行う必要はあるが、古生物学的なアプローチによって、完全ではないが過去の地球環境変動を明らかにすることができるし、生物進化に関する重要な情報を得ることもできるのである。

化石データベースを利用するときの注意点

ここまで述べてきたように、化石とはその当時生息していた生物群集の「一部」をみているということを踏まえつつ、これらの産出化石のデータベースを作成する上で発生している可能性がある問題点や利用していく際の注意点を述べる。

種分類やデータベース作成時に生じている問題点

1. シノニムリストの更新

化石データベースを作成する場合、入力された種・属は作成当時の分類基準の結果であるということに注意をすべきである。このような変更は論文発表時だけでなくデータベース入力後に当然のように起こる。つまり、データベース作成後にも、ある種が複数種に細分されたり、複数種が単一種に統合されたりする。前者では、例えばBailey (1854) が記載した海生珪藻 *Denticulopsis lauta* (原記載名は *Denticula? lauta*) は、Simonsen and Kanaya (1961) によって再定義された後、Schrader (1973a, b), Akiba and Yanagisawa (1986), Yanagisawa and Akiba (1990) などにより20種以上に細分化されている(図1左)。さらに細分され、「var. (variety = 変種)」や「f. (forma = 型)」などが附されるものも存在するようになった。逆に、複数種が単一種にまとめられた例として、Brun (1894) が記載した *Goniothecium tenue* が *Ikebea tenuis* に変更された際に、*Ikebea* 属 (Komura, 1975) の5種と *Kannoa* 属 (Komura, 1980) の2種が全て *I. tenuis* にまとめられた例 (Akiba, 1986) がある。データの更新に当たって、すでに入力されている種が再分類された種であっても、それらのデータが最新の分類結果に沿ったものに変更されていないこともあり得る。したがって、データベースを用いる場合、シノニム (同種異名) リストの確認が重要な作業となる。

2. データ入力時の問題

さらに、データ入力時の問題があるかもしれない。例えば、入力するうえで属・種名にスペリングミスが生じていたり、化石の保存度や同定者の経験の有無などの問題により分類が完全には行えなかったりする場合もある。実際に様々なデータベースを見ると、明らかに属・種名の綴りを間違えているものや「sp.」となっているもの、また、同種名の中でも、種名まで確定できていないことを示す「cf. (confer = 参照)」や「aff. (affinity = 類縁)」などが含まれているものも多い。

このような入力ミスやシノニムの種が変更されていない場合、データベースを使用して単純に当時に生息していた種の数として計上すると、結果的に種数が多く見積もられる。また、sp. や cf., aff. とされているものをデータから削除していない場合も同様になる。そのため、デー

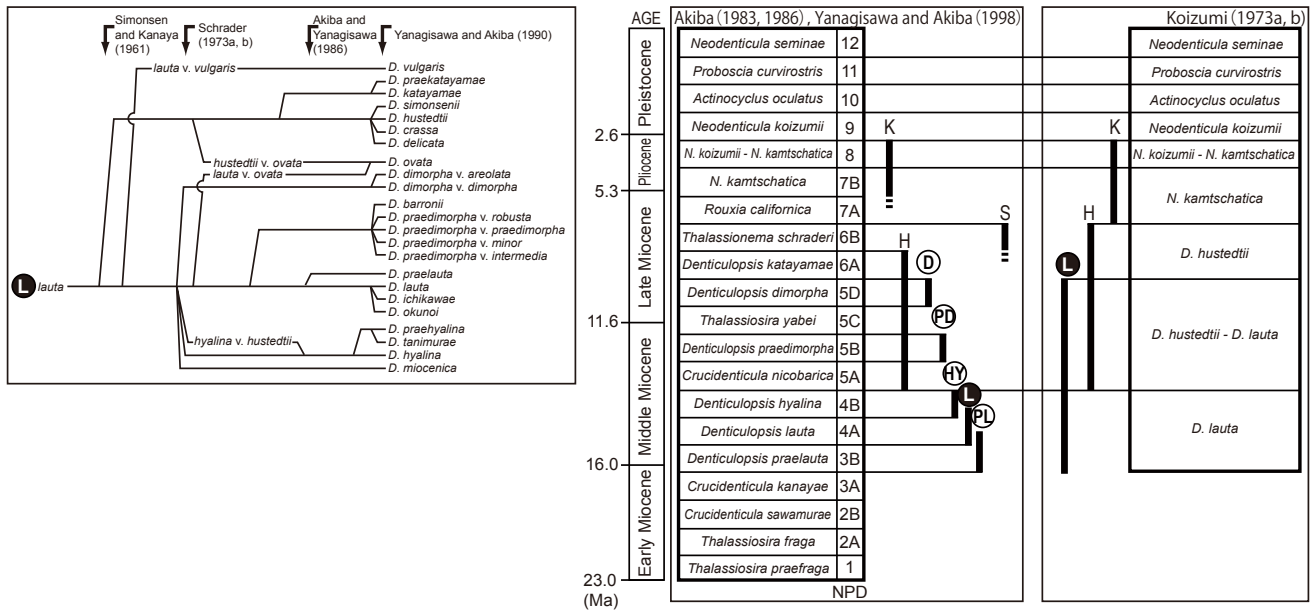


図1. (左) 海生珪藻 *Denticulopsis* 属の種概念の変遷 (Yanagisawa and Akiba [1990] を改変). (右) 種概念の異なった珪藻化石帯区分の比較 (秋葉 [2008] を改変). K: *Neodenticula kamschatica*, H: *Denticulopsis hustedtii* s.l., L: *D. lauta*, D: *D. dimorpha*, PD: *D. praedimorpha*, HY: *D. hyalina*, PL: *D. praelauta*.

Fig. 1. (Left) The taxonomic history of taxa of the marine diatom genus *Denticulopsis* (modified after Yanagisawa and Akiba [1990]). (Right) The changes of fossil diatom biozones (modified after Akiba [2008]). K: *Neodenticula kamschatica*, H: *Denticulopsis hustedtii* s.l., L: *D. lauta*, D: *D. dimorpha*, PD: *D. praedimorpha*, HY: *D. hyalina*, PL: *D. praelauta*.

データベースを用いて研究を行う場合、分類群の扱いをどのように取り扱ったかを明確に示す必要がある (例えば Cody *et al.*, 2008). これらのような原因でタクサ数の増減があると, Falkowski *et al.* (2004) で述べられたような属・種数変動が正確に議論できなくなる. また, 生物群集の増減やその一次生産量の変化や見積りも曖昧になり, そこから予想される進化や繁栄史の議論に大きな影響を与える. そのため, データベースに含まれるデータの定期的な更新やメンテナンス作業が重要な作業である. しかしメンテナンスは容易なことではない. 一例として, 放散虫では専門家2名 (David Lazarus, 鈴木紀毅) が Neptune などの2万5000行の入力学名の修正・統一化に2年ほどかかっている (Lazarus *et al.*, 2015).

3. 研究数によるバイアス

さらに, 分類学的研究を行っている研究者が多い年代・分類群ほど, 種数が多くなっている可能性がある. このような傾向は, 歴史的に分類基準が確立されたものは細分化され, そうでないものは古典的な種に大雑把に同定され続ける可能性が高いため, 研究目的や研究効率などにも関係しているかもしれない. これに関しては, 今後の分類研究の発展に伴って解決されていくだろうが, 逆に現時点のデータベース中に含まれていない分類群も存在している可能性があり, 継続的な分類学的研究が必要である.

様々な研究の進展によって生じる問題

1. 隠蔽種の問題

化石形態による分類の進展とは別に, 遺伝子情報から, それまで1種であると考えられていた種が複数種から構成されていたこと (隠蔽種の存在) が分かり, 実際にもう一度形態を詳細に観察してみると, 明らかな違いがみつかった例が報告されるようになった (例えば, Morard *et al.*, 2009). 現生種で分かった隠蔽種ごとの細かい形態の違いが分かれば化石種の分類にも応用できる可能性があり, このような遺伝学的研究の進展によってもデータが更新されていくだろう. 現存の化石データベースの中に系統進化による最新の分類学的データがすぐには反映されておらず, 現生と化石の研究者が共同で分類学的研究を行っていくことが重要であろう.

2. 年代層序の問題

さらに, このような属・種などの更新に加えて, 古地磁気や放射性年代などの堆積物の年代決定を行なう測定方法の開発や高精度化などによって, 堆積年代を示す絶対・相対年代値が更新されることがあるため, 同様に注意が必要である (例えば, Gradstein *et al.*, 2004, 2012). これらの研究・手法の進展によって, 化石帯を決定する示準化石として扱われる種の初産出・最終産出などの年代値も変更される. そのため, 各種の産出年代やそれらを含む堆積物の堆積年代の修正がデータベース上で行われていない場合, 変更前後における示準種の産出年代値

に差が生じることになり、各時代の属・種数の合計値は不正確になる。そのため、種の産出年代の地域的・時代的差異についての議論も正確に行えない。データベースを利用して種の多様性変動を議論する際には、これらのことも留意して正しいか否かを検討する必要があるだろう。

データベースを用いてどこまで議論できるのか

上述のように近年、DSDP, IPOD, ODP, IODP (Integrated Ocean Drilling Program, 2013年10月より International Ocean Discovery Program) により見出された微化石の産出データ (Neptune Database など) を用いて議論を進めている研究が増加している (Falkowski *et al.*, 2004; Finkel *et al.*, 2005; Allen and Gillooly, 2006; Liow and Stenseth, 2007; Cody *et al.*, 2008; Rabosky and Sorhannus, 2009; Marx and Uhen, 2010 など)。しかし、これらのデータベースを利用して属・種数の変化から各生物の進化・繁栄史を示している論文は、単にデータベースから得られた属・種の数足し算している可能性がある。Neptune Database や JANUS の放散虫データを総ざらした Lazarus *et al.* (2015) によれば、2,037 の「学名」

があるが「有効名」は1,192とおよそ半分であることを見いだしている。上述のように、データベースには化石の保存性の違いや種分類の改変などによる様々なバイアスがかかっていることを忘れてはいけないだろう。

Falkowski *et al.* (2004) は、新生代になって海水準変動と同期しながら珪藻類の種数が急増し、一方で石灰質ナノプランクトンと渦鞭毛藻類の種数が急減していることから、珪藻類が海洋一次生産者の主役の座に入れ替わったことを示した (図2)。そのデータを見ると、確かに珪藻類の種数が古第三紀から急増しているが、種数の総計としては珪藻類が古第三紀末期の約50種から鮮新世末期に最大の150種強に、渦鞭毛藻類が400種弱から100種程度に変動しており、現代における種数でみると両者にはそれほど差がない。また、各分類群の産出数や種ごとのサイズや容積などに関してはこの論文では議論していない。海生珪藻類の多くは渦鞭毛藻類に比べてはるかに小さいものが多く、新生代以降の珪藻類の殻サイズは縮小化傾向を示している (Finkel *et al.*, 2005)。その生物の繁栄を議論する場合、実際の生息数や一次生産量の変動がどの程度であったかは重要な論点であり、ここで示された種数のデータベースだけでは限界があるのも事実であろう。

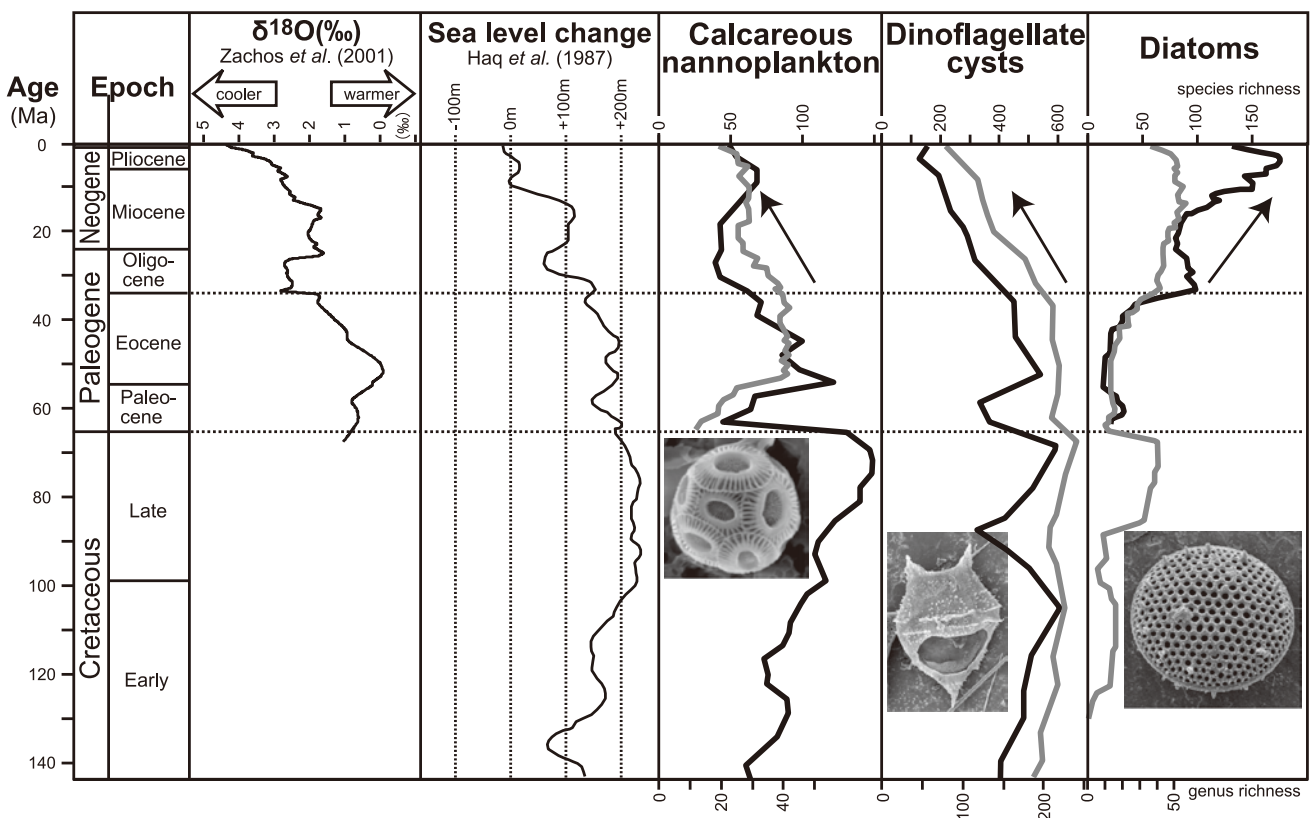


図2. Falkowski *et al.* (2004) で示された海洋植物プランクトンの種数 (黒色太線) と属数 (灰色太線), および海水準の変動。全球底層酸素同位体比および古気温変動は Zachos *et al.* (2001) を参照。

Fig. 2. Comparison of marine phytoplankton species (black) and genus (gray) richness curves and sea-level change indicated in Falkowski *et al.* (2004). Global deep-sea oxygen record and paleotemperature change are after Zachos *et al.* (2001).

一方、どのような季節・海域・水深にどの程度の数が生息しているかのデータは集められつつある（例えば Onodera and Takahashi, 2009; Takahashi *et al.*, 2009）。今後、属・種数の変動だけでなく、各種の形態変異（サイズ・容積など）や生態特性（一次生産効率・生息域や水深ごとの分布・実際に海水中に存在する量）などが解明され、それらがデータベースに統合されることによって、より実態に近い一次生産者の変遷史を議論できるようになるのではないかと期待される。

現在利用できるデータベースが、生物の分類だけでなく、それらの進化を解明する研究に対して様々な意味で強力なツールとなることは確かであるが、そこには多くの注意を要する問題点、データとして得られていない未知の部分が多数存在している。したがって、様々なデータの中から「使える」データを選択し、それらで「どこまで」言及できるかを熟慮しつつ、さらに産出年代値の変更・更新などの問題点も解決してデータベースを用いることで、はじめて地球環境変動と一次生産者属・種数の変動、さらには他の生物進化との関係に関連づけたより詳細で正確な議論を行うことができるようになるだろう。

データベースを利用した研究の未来

古生物学研究者にとっては、地層中に存在する化石そのものが、地球・生命史を紐解くためのデータベースに他ならない。DSDP～IODPにおけるクルーズレポートは一定の規格で記述され、コア試料もテキサス、ブレーメン、高知の各コアセンターに保管されており、研究者がクルーズレポートをダウンロードしたり、コア試料のサンプリングやリクエストを行ったりもできる。また、Micropaleontology Reference Center (MRC) に保有されている微化石標本も、統一的な方法で処理をされて作成されており、研究者がMRCに赴いて研究に用いることができる（詳しくは本特集号の齋藤ほか, 2016を参照）。各地の博物館や大学研究機関にも様々な生物化石種の模式標本が保存されており、これらを用いて分類学的再検討などを行うこともできる。その結果、研究者は比較的簡便にこれらのデータやサンプル・標本を用いて新たな発見への機会を手にし、科学的営みの根底をなす「検証可能性」を担保してきた。また、データベースの活用や標本の再検討・再検証の過程で、次の研究課題のアイディアを育むことにもなり得る。Neptune Databaseの活用例のように、深海掘削で得られた各地の堆積物にどのような化石種が含まれるかという基礎的なデータがデータベース化されたことにより、断片的だった情報を統合・評価する研究を生み出した（Falkowski *et al.*, 2004）が、今後さらにビッグデータの活用が重要視されてくるであろうことは想像に難くない。ビッグデータを有効に活用す

るためには、大量のデータをどのように蓄積・評価・選別・加工等処理し、有用な新知見を抽出するか、試行錯誤を続けてゆく必要がある。

1. 遺伝子研究や環境変動データの取り込み

現在、様々な生物の遺伝子解析が進み、現生生物の進化系統が明らかになってきている（例として、珪藻では Medlin *et al.*, 2000; Sims *et al.*, 2006, クジラ類では McGowen *et al.*, 2009; Steeman *et al.*, 2009）。分子時計（進化速度の一定性）を仮定し、そこで推定されている生物種の分岐年代は、化石として発見された最古の種の堆積年代を用いているが、より古い時代の堆積物からその化石が発見されると分岐年代が変更される、また、化石がみつからない種の分岐年代は見積もれないといった問題も含んでいる。さらに、そのような化石記録に基づく分岐年代は、系統樹全体の多くても数点で、化石記録がない種の分岐年代はそこから外挿されて推定されている。そのため、化石記録に基づくキャリブレーションポイントから離れているものに関しては、さほど信頼性が高いものではない。珪藻に関して例を挙げると、Kooistra and Medlin (1996) は化石の出現記録で年代補正を行い、珪藻は少なくとも2億3,800万～2億6,600万年前には存在していなかっただろうと結論づけた。一方で、信頼できる最古の珪藻化石の産出年代は約1億9,000万年前とされており（Sims *et al.*, 2006）、その年代値には差が存在している。しかし明確なのは、化石のみがその種が出現・絶滅したという直接的な情報をもつことである。したがって、生物の進化とその原因を探っていくためには、古生物学的研究や現生生物を用いた遺伝学的研究、さらに進化に重要な影響を与えたであろう地球環境変動を示す地質学的情報を併せて考察することが重要であり、そこで得られる様々な情報をデータベースと統括することができれば、将来の新しい研究に役に立つ可能性は高い。

2. 新しい分析データの取り込み

ある特定の生物種しか生成しない物質（バイオマーカー）を堆積物から抽出し、その量比変動も含めて過去の生物群集変遷やそれらを変動させた古環境を推定していくという試みが行われている（大河内・河村, 1998; 山本ほか, 2005など）。また、micro-CTスキャンによる3次元の形態解析（本特集号の佐々木ほか [2016] や、(有)ホワイトラビットによる動く化石図鑑：<http://www.white-rabbit.jp/>）もその形態解析解像度が近年飛躍的に向上しているし、遺伝子情報から得られる新しい分類・生態情報などが近い将来に得られ、それらもデータベース化されることによって、これまで考えもしなかったような新しい微化石の利用法の確立へとつながるかもしれない。このような新たな分析手法の開発によって新規の研究分野が発展し、これまで得ることができなかった過

去の記録の様々な「失われた世界」のような部分を補えるようになっていこう。このことから、生物進化の真の姿を知るためには、古典的・革新的研究手法を駆使した古生物学的研究と現生生物による遺伝学的研究、さらにはその他の様々な研究分野とのより緊密に連携した共同研究を進め、そこで得られた様々なデータにあらゆる人がアクセスできるようなデータベース活用環境が構築されることが望まれる。

データベースはあくまでも「データの集積」(本特集号の木原ほか, 2016)であることから、そこに存在するデータを精査し、何がどこまでいえるのかは常に吟味が必要であるが、現生生物の生態情報と化石から得られる地質学的な情報など、異なる情報をつきあわせ統合させることにより、絶滅種の古生態解明や、進化生態の要因(繁栄や絶滅、遺伝的変異など内的要因と、環境変動など外的要因)の理解進展が期待され、今後の地球環境変動によってどのような影響が生態系内に現れるかを予測する手がかりを得られるようになるかもしれない。そのためには、研究者の研究成果およびそこで得られたオリジナルデータの集積とともに、様々な研究者がそれらにアクセスし活用するためのデータベースプラットフォーム構築とインターフェースの改善が重要性を増している。

謝辞

本稿は、本特集号の编者である鈴木紀毅博士(東北大)のご尽力により、執筆する機会と有用なコメントを多々いただいた。また、谷村好洋博士(国立科学博物館)には、日頃より珪藻化石データベース作成とその利用に関する功罪についてご議論いただき、数々のご助言をいただいた。また、本稿の作成に当たり、柏山祐一郎博士(立命館大)との議論、および査読者二名のコメントとご意見が非常に役に立った。以上の方々ならびに関係者に深く御礼申し上げる。

文献

秋葉文雄, 1983. 北太平洋中高緯度地域の新第三系珪藻化石帯区分の改訂—基準面の評価と時代—。月刊海洋科学, **15**, 717–723.
 秋葉文雄, 2008. 幻の仙台産石灰質団塊—珪藻化石層序の話—。地質ニュース, **648**, 62–71.
 Akiba, F., 1986. Middle Miocene to Quaternary diatom biostratigraphy in the Nankai Trough and Japan Trench, and modified Lower Miocene through Quaternary diatom zones for middle-to-high latitudes of the North Pacific. In Kagami, H., Karig, D.E. *et al.*, eds., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, **87**, 393–481. U.S. Government Printing Office, Washington D.C. doi:10.2973/dsdp.proc.87.106.1986.
 Akiba, F. and Yanagisawa, Y., 1986. Taxonomy, morphology and phylogeny of the Neogene diatom zonal marker species in the middle-high latitudes of the North Pacific. In Kagami, H., Karig D.E. *et al.*, eds., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, **87**,

483–554. U.S. Government Printing Office, Washington D.C. doi:10.2973/dsdp.proc.87.107.1986.
 Allen, A.P. and Gillooly, J.F., 2006. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters*, **9**, 947–954. doi: 10.1111/j.1461-0248.2006.00946.x.
 Bailey, J.W., 1854. Notes on new American species and localities of microscopical organisms. I. Fossil marine Diatomaceae in California. *Smithsonian Contributions to Knowledge*, **7**, 1–16.
 Berger, W.H., 2007. Cenozoic cooling, Antarctic nutrient pump, and the evolution of whales. *Deep-Sea Research II: Tropical Studies in Oceanography*, **54**, 2399–2421. doi:10.1016/j.dsr2.2007.07.024.
 Brun, J., 1894. Espèces nouvelles. In Tempère, J., ed., *Le Diatomiste*, **2**, 72–78, 86–88.
 Cody, R.D., Levy, R.H., Harwood, D.M. and Sadler, P.M., 2008. Thinking outside the zone: high-resolution quantitative diatom biochronology for the Antarctic Neogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **260**, 92–121.
 Falkowski, P.G., Katz, M.E., Knoll, A.H., Quigg, A., Raven, J.A., Schofield, O. and Taylor, F.J.R., 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 in the Cenozoic. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, **102**, 8927–8932.
 Gradstein, F., Ogg, J. and Smith, A., eds., 2004. *A Geologic Time Scale*, 589p., Cambridge University Press, Cambridge.
 Gradstein, F., Ogg, J.G., Schmitz, M. and Ogg, G., eds., 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. 1176p., Elsevier Science Ltd., Amsterdam.
 Haq, B.U., Hardenbol, J. and Vail, P.R., 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, **235**, 1156–1167. doi:10.1126/science.235.4793.1156.
 木原 章・Travaglini, A.・Bentivegna, F., 2016. ナポリ臨海実験所 標本データベースの分類データベースとしての役割。化石, **99**, 33–46.
 Koizumi, I., 1973a. The stratigraphic ranges of marine planktonic diatoms and diatom biostratigraphy in Japan. *Memoirs of the Geological Society of Japan*, **8**, 35–44.
 Koizumi, I., 1973b. The Late Cenozoic diatoms of Sites 183–193, Leg 19, Deep Sea Drilling Project. In Creager, J.S., Scholl, D.W. *et al.*, eds., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, **19**, 805–855. U.S. Government Printing Office, Washington D.C. doi:10.2973/dsdp.proc.19.130.1973.
 Komura, S., 1975. *Ikebea*, eine neue Gattung der pennaten Bacillariaceen aus dem Neogene Japans. *Transactions and proceedings of the Palaeontological Society of Japan. New Series*, **99**, 133–142.
 Komura, S., 1980. A new genus of cuneate diatoms from the Miocene Masuporo Formation of the Tenpoku district, Japan. In Memorial Association of Professor Saburo Kanno's Retirement, ed., *Professor Saburo Kanno Memorial Volume*, 373–378. Tsukuba University, Tsukuba.
 Kooistra, W.H.F.C. 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.
 Lazarus, D., Suzuki, N., Caulet, J.-P., Nigrini, C., Goll, I., Goll, R., Dolven, J.K., Diver, P. and Sanfilippo, A., 2015. An evaluated list of Cenozoic-Recent radiolarian species names (Polycystinea), based on those used in the DSDP, ODP and IODP deep-sea drilling programs. *Zootaxa*, **3999**, 301–333.
 Liow, L.H. and Stenseth, N.C., 2007. The rise and fall of species: implications for macroevolutionary and macroecological studies. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2745–2752.
 Marx, F.G. and Uhen, M.D., 2010. Climate, critters, and cetaceans:

- Cenozoic drivers of the evolution of modern whales. *Science*, **327**, 993–996.
- McGowen, M.R., Spaulding, M. and Gatesy, J., 2009. Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **53**, 891–906.
- Medlin, L.K., Kooistra, W.H.C.F. and Schmid, A.-M.M., 2000. A review of the evolution of the diatoms – a total approach using molecules, morphology and geology. In Witkowski, W. and Sieminska, J., eds., *The Origin and Early Evolution of the Diatoms: Fossil, Molecular and Biogeographical Approaches*, 13–35. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Cracow.
- Morard, R., Quillévéré, F., Escarguel, G., Ujiie, Y., de Garidel-Thoron, T., Norris, R.D. and de Vargas, C., 2009. Morphological recognition of cryptic species in the planktonic foraminifer *Orbulina universa*. *Marine Micropaleontology*, **71**, 148–165.
- 大河内直彦・河村公隆, 1998. バイオマーカーによる古海洋環境の復元—太平洋における深海底堆積物を例として—. 地学雑誌, **197**, 40–53.
- Onodera, J. and Takahashi, K., 2009. Long-term diatom fluxes in response to oceanographic conditions at Stations AB and SA in the central subarctic and the Bering Sea, 1990–1998. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 189–211.
- Rabosky, D.L. and Sorhannus, U., 2009. Diversity dynamics of marine planktonic diatoms across the Cenozoic. *Nature*, **457**, 183–186.
- 佐々木 理・岩下智洋・木元克典・鹿納晴尚・木原辰之, 2016. 計算微古生物学：最新3次元イメージング技術の浮遊性有孔虫研究への応用. 化石, **99**, 63–72.
- 齋藤めぐみ・谷村好洋・鈴木紀毅・相田吉昭・須藤 斎, 2016. 微化石標本・資料センター (MRC: Micropaleontological Reference Center) の活動と課題. 化石, **99**, 47–52.
- Schrader, H.-J., 1971. Fecal pellets: role in sedimentation of pelagic diatoms. *Science*, **174**, 55–57.
- Schrader, H.-J., 1973a. Cenozoic diatoms from the northeast Pacific, Leg 18. In Kulm, L.D., von Huene, R. et al., eds., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, **18**, 673–797. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C. doi:10.2973/dsdp.proc.18.117.1973.
- Schrader, H.-J., 1973b. Stratigraphic distribution of marine species of the diatom *Denticula* in Neogene North Pacific sediments. *Micropaleontology*, **19**, 417–430.
- 柴 正博・石橋忠信, 1988. 博物館のデジタル情報とインターネット利用. 地学雑誌, **107**, 809–816.
- Simonsen, R. and Kanaya, T., 1961. Notes on the marine species of the diatom genus *Denticula* Kütz. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, **46**, 498–513.
- 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.
- Spencer-Cervato, C., 1999. The Cenozoic deep sea microfossil record: explorations of the DSDP/ODP sample set using the Neptune Database. *Palaeontologia Electronica*, **2**, 1–268. Online: http://palaeo-electronica.org/1999_2/neptune/issue2_99.htm.
- Steeman, M.E., Hebsgaard, M.B., Fordyce, R.E., Ho, S.Y.W., Rabosky, D.L., Nielsen, R., Rahbek, C., Glenner, H., Sorensen, M.V. and Willerslev, E., 2009. Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. *Systematic Biology*, **58**, 573–585.
- Suto, I., Kawamura, K., Hagimoto, S., Teraishi, A. and Tanaka, Y., 2012. Changes in upwelling mechanisms drove the evolution of marine organisms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **339–341**, 39–51.
- 鈴木紀毅, 2016. シノニム・データベース PaleoTax for Windows に基づく放散虫研究の現状. 化石, **99**, 15–31.
- Suzuki, N. and Oba, M., 2015. Oldest fossil records of marine protists and the geologic history toward the establishment of the modern-type marine protist world. In Ohtsuka, S., Suzuki, T., Horiguchi, T., Suzuki, N. and Not, F. eds., *Marine Protists: Diversity and Dynamics*, 359–394, Springer, Tokyo.
- Takahashi, K., 1986. Seasonal fluxes of pelagic diatoms in the subarctic Pacific, 1982–1983. *Deep-Sea Research Part A: Oceanographic Research Papers*, **33**, 1225–1251.
- Takahashi, K., 1989. Silicoflagellates as productivity indicators: evidence from long temporal and spatial flux variability responding to hydrography in the northeastern Pacific. *Global Biogeochemical Cycles*, **3**, 43–61.
- 高橋孝三, 1993. プラントン殻フラックスと海洋環境・古環境解明の手掛かり. 月刊海洋, **25**, 321–329.
- Takahashi, K., 1995. Opal particle flux in the subarctic Pacific and Bering Sea and sidocoenosis preservation hypothesis. In Tsunogai, S. et al., eds., *Global Fluxes of Carbon and Its Related Substances in the Coastal Sea-Ocean-Atmosphere System, Proceedings of the 1994 Sapporo IGBP Symposium*, 458–466. M & J. International, Yokohama.
- Takahashi, K., Onodera, J. and Katsurada, Y., 2009. Relationship between time-series diatom fluxes in the central and western equatorial Pacific and ENSO-associated migrations of the Western Pacific Warm Pool. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 1298–1318.
- 辻 彰洋・鈴木紀毅, 2016. 微古生物学の情報基盤の活用事例：共生藻類の有無と放散虫の高次分類. 化石, **99**, 73–83.
- 山本正伸・桑田 晃・丸山明彦・東原孝規, 2005. 珪藻 *Chaetoceros pseudocurvisetus* の生活形と脂質組成の関係. *Researches in Organic Geochemistry*, **20**, 7–13.
- 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 the Geological Society of Japan*, **104**, 395–414.
- Yanagisawa, Y., Suto, I., Akiba, F., Tanimura, Y. and Shiono, M., 2003. Diatom. In Ikeya, N., Hirano, H. and Ogasawara, K., eds., *The Database of Japanese Fossil Type Specimens described during the 20th Century* (Part 3), *Special Papers*, no. 41, 9–36. Palaeontological Society of Japan, Tokyo.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. and Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**, 686–693.

(2015年9月10日受付, 2015年12月10日受理)

