

海洋無酸素環境の創成と生物の反応

北里 洋

海洋科学技術センター 固体地球統合フロンティア研究システム 地球システム変動領域

Creation of Oceanic Anoxic Environments: Oceanographic background to and influences on biotic evolution

Hiroshi Kitazato

Program for Paleoenvironment, Institute for Frontier Research on Earth Evolution (IFREE), Japan Marine Science and Technology Center (JAMSTEC), Natsushima-cho 2-15, Yokosuka 237-0061 (kitazatoh@jamstec.go.jp)

Abstract. In this article, I try to document the oceanographic backgrounds behind Mid-Cretaceous oceanic anoxic events through analogy with modern anoxic environments. Survival strategies of living organisms under anoxic environments are also described. Both bottom water stagnation due to oceanic stratification, and the supply of rich amounts of organic material form the main causes for sapropel formation under anoxic conditions. Organisms that adapt to anoxic environments commonly house endosymbiotic bacteria. In particular, either sulfide oxidizing bacteria or methane producing bacteria are the major species present as symbiotic bacteria in anoxic environments. I propose that lateral gene transfer from symbiotic bacteria to the host cell may act as a strong mechanism for biotic evolution in anoxic environments.

Key Words: anoxic events, bacteria, biotic evolution

はじめに

中生代白亜紀前半に、全球の海洋に葉理の発達した黒色泥岩を堆積させた環境変動事変が起こったことが知られている。この黒色泥岩は海洋底層に無酸素水塊が発達したことに伴って形成された堆積物であると理解されており、中期白亜紀海洋無酸素事変 (mid-Cretaceous Oceanic Anoxic Event) と呼ばれる。この時期に生じた無酸素水塊の成因については幾つものモデルが提唱されており、議論も多い。ただし、無酸素海洋における生物地球化学的な物質循環はまだ明らかになっていない。また、無酸素海洋において多くの海洋生物が絶滅したことは議論されているものの（たとえば、Leckie *et al.*, 2003），無酸素という極限的な環境に耐え、あるいは積極的に適応することによって生き延びた生物についての議論はあまりない。

海洋無酸素環境は、中生代中期に特異的なものではない。地球史の前半ではごく普通に存在した環境である。地球史を地球表層環境の変遷という側面から概観すると、前半（46億年前～20億年前）と後半（20億年前以降）に二分することができる。大気・海洋に遊離酸素がほとんど存在していないかった前半と酸素に満ちた後半である。私達は大気・海洋表層そして深海底に至るまで酸素が存在する後半の地球に生きているため、酸素が存在していることを当たり前のこととして、地球における物質循環、地層形成過程そして生命活動を理解している。しかし、地球史前半の無酸素環境条件では、陸上でも海洋でも酸化的な現在の環境とは異なる物質循環、堆積過程および生命活動が存在してい

たはずである。たとえば、地殻がまだ薄く熱水活動が盛んであった原生代前半の海洋は遊離酸素がなく、また標高の高い陸地がほとんどなかったために碎屑物の供給が少なく、おもに金属成分に富んだコロイド状の珪酸塩堆積物が形成されていたはずである（丸山・磯崎, 1998）。また、原生代後半に、生物量が増加して生物源有機物が物質循環に貢献するようになると生物源有機物を分解する硫酸還元バクテリアの活動が盛んになり、硫化水素に満ちた海洋環境になる（Anbar and Knoll, 2002）。そこには、黒色のチャートがおもに堆積する。このように地層の形成には、大気・海洋の酸化還元状況や生物活動の有無が強く相関している。無酸素海洋において進行する生命活動、物質循環およびそれらがからんだ堆積物集積過程を理解することは、無酸素あるいは貧酸素環境のもとで進行した地球史前半の地球環境システムを解明するためにも重要である。

過去の無酸素海洋ではどのような物質循環があり、また生物活動が起こっていたのだろうか？この問い合わせるために答えるためには、現在の無酸素海洋環境で起こっている堆積現象や生物活動を理解する事が解明への早道である。本稿では現在の海洋に存在する無酸素水塊の成立過程を検討することを通じて白亜紀海洋無酸素事変の背景を探ることにする。また、無酸素環境にはどのような生物がどのような生存戦略を持って生きているのかを概観する。特に、無酸素環境条件下で真核単細胞生物が微生物を共生させていることをドキュメントする。また、微生物の細胞内共生が遺伝子断片の水平伝達のチャンスを増やし、それが生物進化を誘引する原因となる可能性について作業仮説を立てる。

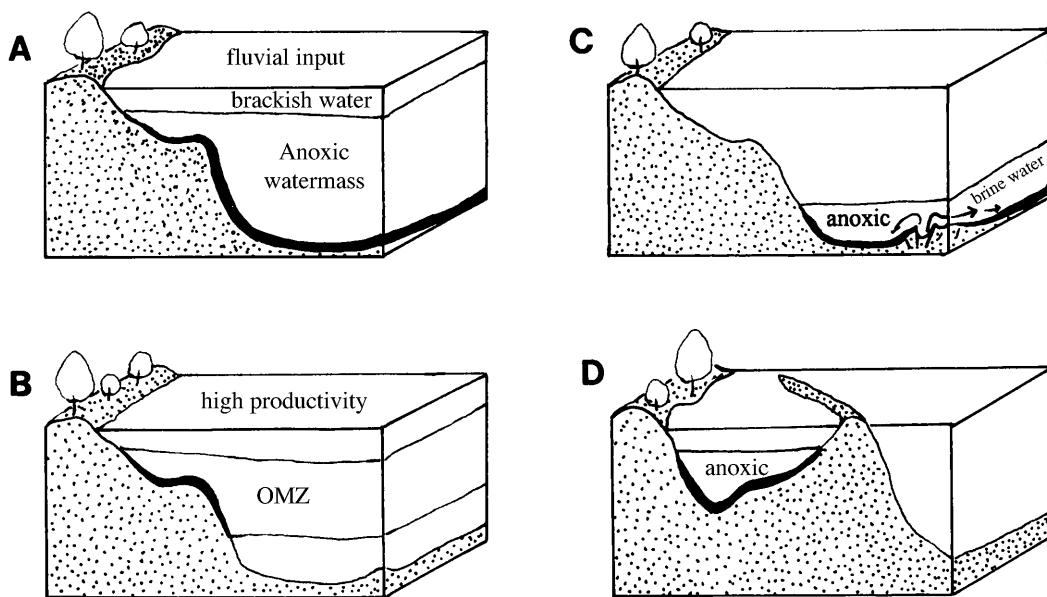


図1. 現代の海洋において無酸素水塊が生成されている4つの例. A. 海洋表層を淡水が覆って中層以下が嫌気的になった海洋(黒海), B. 高い生物生産によって中層の酸素極小層が著しく酸欠になっている海洋(アラビア海北部), C. 海底から密度の高い熱水が噴出して海底のくぼみに溜まり, 無酸素水塊を形成している海洋(紅海), D. 停滞した内湾環境に陸上から多量の有機物が流入して無酸素水塊が季節的に現れる海洋(東京湾, 熱帯の内湾). 図は, Herrle (2002) を簡略化するとともに, 新しい図を付け加えた. 図中の黒いレンズ状帶は黒色泥の堆積を示す. OMZ; Oxygen Minimum Zone(酸素極小帶).

海洋無酸素環境の創成

現在の海洋無酸素環境

海洋無酸素環境は、海洋が成層して海底に酸素が行き渡らなくなった時に生じる。地球上で、遊離酸素は陸上と海洋表層に分布する光合成生物によって生産される。海水への酸素の供給は海洋表層から行われ、拡散と循環による混合によって深海まで拡がる。したがって、海水が循環しないと酸素は海底まで到達しない。現在の海洋は、北大西洋と南極海の周辺で冷却された酸素に富む海水が深海に沈降して循環しているために、海洋表層から深海底に至るまで比較的よく攪拌されており、基本的には酸化的な環境である。このように酸化的な現在の地球で、どのようにして海洋が成層し、無酸素水塊を生じるのだろうか？4つの例を示す（図1）。

(1) 比重の小さい淡水あるいは汽水が海洋表層部を覆うことによって成層し、鉛直循環が停止した海洋（図1A）

洗面器に水を張り表面に薄く油を流すと、水は成層して、循環が弱くなる。海洋で油の役割をするのは淡水であり、淡水で表面を覆われた海洋は成層し、恒久的な密度成層が成立するために鉛直循環が停止する。このようにして出現した無酸素海洋の典型的な例は黒海である。黒海は2000mを越える水深を持った海洋であるが、地中海への出口が水深の浅いボスボラス海峡だけという西洋バスタブ状の海底地形を示す。黒海に流入するドナウ川、ドニエプル川などの大河から多量に供給された淡水は、黒海の表層に薄く拡

がり、比重の軽い汽水層を形成する。一方、地中海の塩分の濃い海水は、ボスボラス海峡を通って黒海の深海部に流入し、停滞する。そのために海洋の鉛直循環がほとんど発達せず、海洋表層部から深海部に酸素が供給されない。水深150～200m以深は高い濃度の硫化水素が存在する無酸素環境となっている。黒海の硫化水素は、黒海の海底に多量に存在するメタンの嫌気的な酸化反応によって生産されている (Jorgensen *et al.*, 2002)。ただし、黒海が嫌気環境になったのは最近5～6000年間のことであり、氷期の黒海は淡水湖であった (Degens and Ross, 1972)。

黒海と似たような西洋バスタブ状海底地形を持つ海洋には無酸素水塊が現れやすい。その代表は日本海と地中海である。どちらの海も、四方を陸域に取り囲まれた深海部を持つ内海で、隣接した海洋とは深い海峡部で接続している。したがって、深層水はその海域で蒸発あるいは冷却されて密度が濃くなった海水が沈降することによって形成される。日本海はロシア沿海州沿岸で冬季に冷却された高密度の海水が沈降して、また、東地中海はアドリア海中部で水分が蒸発して塩分が濃くなった水が沈降して、それぞれ深層水となっている。そのために、どちらの海も海洋表層の100～200m以深が同じ温度、塩分、溶存酸素量を持った固有の水塊で占められており、ごく単純な海洋構造になっている。日本海では海水準が低下して、周りの海洋から隔離される寒冷期に無酸素環境が生じている。日本海の無酸素環境の原因は、周辺からの河川水の流入あるいは黄海からの汽水の供給によって、海洋表層部に密度の軽い水が覆つたためであると考えられている (Oba *et al.*, 1991)。一方、東

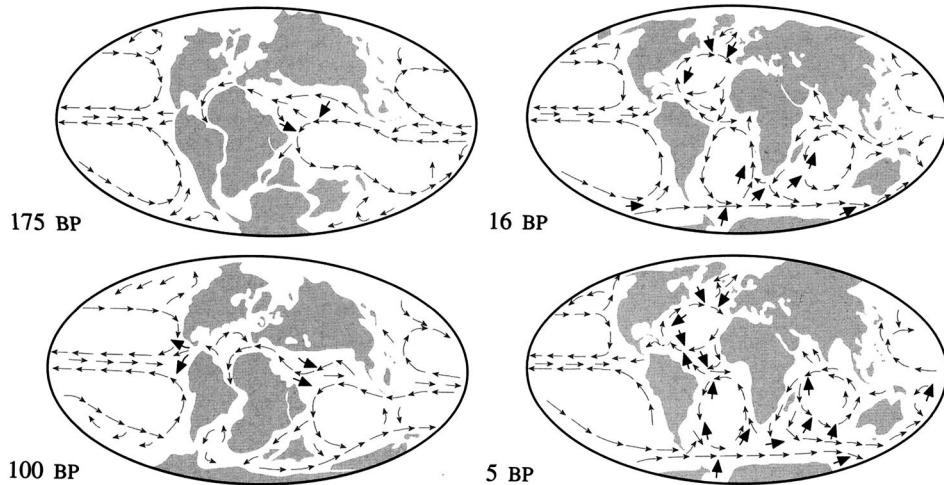


図2. 中生代から新生代にかけての海陸分布と海流系の復元 (Parrish and Curtis, 1982 を改変). 太い矢印は深層水が生産され沈み込む場を示す.

地中海では、第四紀に葉理が発達した黒色泥岩層（サプロペル）が形成される (Meyers and Negri, 2003). これは温暖期になると、黒海あるいは地中海周辺の大河から多量の淡水が供給され、密度が軽い淡水あるいは汽水が海洋表層を覆うことによって海水が成層して無酸素水塊が形成されたと理解されている。なお、温暖期に形成される無酸素水塊に伴って形成されるサプロペルを warm sapropel、一方、寒冷期のそれを cold sapropel とそれぞれ呼ぶ。

(2) 海洋表層できわめて高い生物生産が起こっている海洋では、酸素極小層が発達する（図1B）

多量に沈降する有機物を分解するために海水中の酸素が消費され、海洋中層に溶存酸素に枯渇した層が出来る。酸素極小層はどの海洋にも存在するが、アラビア海北部、ペルー沖やナミビア沖などのエクマン輸送に伴って湧昇が起こる海域で典型的に発達しており、溶存酸素量は0.1ml/L以下ときわめて少ない。酸素極小層下の海底には、サプロペル層が形成されることがある (Hermelin and Shimmield, 1990). また、直径数センチメートルにもなる、巨大な原生生物が分布する (Gooday *et al.*, 2000). なお、これらの海洋では、海洋中層に発達する酸素極小層は酸素欠乏状態であるものの、深海部は酸素を含む深層水が占めている。

(3) 海底の熱水プルーム活動が盛んな海盆（図1C）

海底の熱水プルームから供給された金属イオンを多く含んだ密度の濃いブライン水が海底付近の窪地に滞留して成層が生じ、無酸素水塊が海底付近に形成される。紅海の海洋底拡大軸に沿って存在するディープといわれる小さな海盆には、このようにして形成された無酸素水塊がみられる (Stoffers, 1999). ディープには金属イオンと珪酸塩に富んだ地層が堆積し (Degens and Ross, 1969)，また黒色のサプロペルが形成されている (Stoffers, 1999).

(4) 陸上から多量の有機物が供給されることによって、海水中の酸素が消費されて酸欠になる海洋（図1D）

閉鎖的な小規模な内湾環境は、風や潮汐による海水の搅

拌が起こりにくいため海水が停滞し、嫌気的な水塊が季節的に発達する。そこに周りの陸地から流れ込んだ陸生植物の葉あるいは人工有機物などが分解する際に酸素を消費するために無酸素水塊が形成される。大都市に近接する内湾やパラオ群島のクラゲ池 (jellyfish pond) などの熱帯のラグーンによく発達する現象である。

以上のように、無酸素水塊が形成される4つの場合を示した。現在の酸化的な海洋では、全球的な深層循環に伴った深層水が流入しない海底地形を持った海洋が密度成層を起こす、あるいは海洋の有機物生産が高くなつて酸素を消費することが起こると無酸素水塊が海底付近に生じる (Pederson and Calvert, 1990). 热水起源ブライン水の海底のくぼみへの供給も密度成層の原因となり、無酸素水塊が発生する。いずれの場合も、無酸素水塊に覆われた海底には有機物に富んだサプロペル層が形成され、酸欠環境に強い生物群が分布する。

中生代中期における無酸素水塊の創出

白亜紀前期から中期の海洋では、どのような原因で海洋無酸素環境が形成されたのだろうか？

白亜紀における無酸素水塊形成メカニズムの一つは地球表層の物質循環に起因する。中生代中期の地球は極域が暖かく、氷床も発達していなかった。このために深層水は極域では生産されず、熱帶域で蒸発によって密度を増した海水が沈降していた（図2）。底層水の温度は高く、表層水との温度差が小さかった。海水の溶存酸素飽和度は温度が高いほど小さいために、高温の底層水は低温の底層水に比べて含まれている酸素の量が少ない。そこに、淡水の流入による海洋の成層や、モンスーンなどによる湧昇流に伴う有機物生産、あるいは陸源有機物の供給によって海水中の溶存酸素の消費が起こると無酸素水塊が形成されるのである (Herrle, 2002)。

もう一方の原因となるメカニズムは、地球内部にある。

Larsen (1991) が指摘したように、地球内部のブルーム活動と黒色泥岩の堆積は同期して起こっている。中生代中期に、マントルと核の境界部からホットブルームが上昇すると、プレートの生産速度は早くなり、巨大岩石区 (Large Igneous Provinces) を構成する玄武岩が大量に噴出した。マニヒキ、オントンジャワ、ケルグレン海台などの玄武岩から出来た大規模な溶岩台地である。これらの火成活動が深海底で起こると、海洋底層にブライン水を供給する。ブライン水が海底の盆地に溜まると停滞水塊を形成する。また、火成活動は二酸化炭素ガス、硫化水素ガスなどの揮発性火山ガスを大気と海洋に放出することになり、いっそう温室効果を助長することになる。一方、早いプレート生産速度は、温度の高い海底の面積を増加させることによって中央海嶺付近の海底を浅くする働きをするために大規模な海進を引き起こす。海進は生物生産性に富んだ浅海部の増大を招き、浅海の生物生産によって多量に生産された有機物が酸素欠乏の原因を作る。

白亜紀中期無酸素事変はこれらの原因が複合的に絡み合って起こるのだと考えられている。しかし、世界で同時に起きたのかどうか、また、どれくらいの期間継続したのかは、高精度の層序学的研究を通じて明らかにされるべきことである。まだ、確実なデータは出ていない。

無酸素環境における物質循環と生物の反応

無酸素海洋ではどのような物質循環が存在し、どのような堆積現象が起こっているのだろうか。堆積物には何が記録されているのだろうか。無酸素海洋には、どのような生物がどのような戦略をもって適応しているのだろうか。そして、無酸素海洋の存在は生物の進化とどうかかわっているのだろうか。

今までの無酸素海洋の研究は、おもに有機鉱床形成の立場から研究が行われてきた (Demaison and Moore, 1980, Pederson and Calvert, 1990)。したがって、有機炭素の堆積、続成過程についてはよく理解されている。一方、無酸素海洋における物質循環とそこに住む生物およびその代謝活動についてはよくわからないまま放置されていた。無酸素環境は酸素呼吸をする現在の地球に繁栄する生物にとっては生存不可能な環境であるために、無酸素環境における生物過程は重要でないと考えられていたからである。しかし、無酸素環境は、地球史前半の主役であるバクテリアと真核単細胞生物である原生生物に満ちており (Fenchel and Finley, 1995)，それらの生物は活発に物質循環と地層形成に関わっている。

無酸素海洋ではバクテリアが一次生産を支える

恒久的に成層した海や内湾に季節的に発達する無酸素水塊は、嫌気的な微生物に満ちている。たとえば、黒海は微生物が生物生産を支えている (Karl and Knauer, 1991)。また、表層部を汽水が覆っているために、底層部に無酸素水塊が一年中発達する海跡湖の鹿児島、上甑島の貝池は、微

生物に満ちている (松山, 1985; 小栗ほか, 2002)。中生代の黒色泥岩からも極めて高い頻度でシアノバクテリアや光合成細菌のバイオマーカーが検出され (Ohkouchi *et al.*, 1997; Kuypers *et al.*, 2001)，泥岩がバクテリアに満ちた海で堆積したことがわかる。

現在の嫌気的な海洋や湖沼では、有光層内に存在する酸化一還元境界部に光合成細菌が濃集し、バクテリアプレートを形成している。そこでは、盛んに微生物が有機物生産を行い、バクテリアのマリンスノーが水柱を沈降する。バクテリアプレート以深は、ほぼ暗黒の無酸素環境であり、そこでは硫酸還元が起こり、高い濃度で硫化水素が存在する。海底には、バクテリアとその遺骸からなるバクテリアマットと有機物に富んだ地層が形成される。嫌気水塊が発達する海洋では、堆積物中の微生物活動も盛んである。硫化水素あるいはメタンなどの嫌気環境で生産される物質が地層から海底に向かって放出している。また、リンや窒素などの生物生産に必須な元素が海底から溶脱する (魚ほか, 1995)。すなわち、嫌気海洋の物質循環は、堆積物から海水に向かう物質の流れがある。

一方、酸素に満ちた深層水がよく循環する酸化的な海洋では、珪藻や円石藻類などの光合成真核単細胞生物が有機物を生産し、それらがマリンスノーとなって水中を沈降して、深海の底層生態系を支えている。最終的には、難分解性の有機物が地層中に保存される。酸化的な海洋で形成された地層は、海水から堆積物に向かう物質循環が起こるために、海底まで酸素が供給され生物活動も活発である。沈降有機物は多量に存在する底生生物によって分解されるために、有機物に乏しくて酸化的な堆積物が厚く堆積する。酸化的な海底では、嫌気的な微生物活動は地層深部の隙間水に限定されるために不活発であったと考えられる。このように、嫌気的還元海洋と好気的な酸化海洋とでは、物質循環システムが全く異なっている。

無酸素海洋に分布する生物

無酸素海洋の嫌気～微妙気環境にも生物は生息する (Fenchel and Finley, 1995)。バクテリアおよび鞭毛虫、繊毛虫、有孔虫など原生生物と呼ばれる真核単細胞生物が主である。多細胞生物では、多毛類と線虫が嫌気環境に適応している。硫化水素が湧く嫌気環境に生息する繊毛虫類には、水素からエネルギーを作り出す hydrogenosome が細胞内器官として分布し、メタン生成細菌を中心とした嫌気性バクテリアが共生している (Fenchel and Finley, 1995)。繊毛虫は、メタン生成細菌が作り出した酢酸やメタンを利用して、嫌気環境に適応している。無酸素環境には、底生有孔虫類も生息する。硫化水素が発生する内湾や深海に *Virgulinella fragilis* あるいは *Ammonia beccarii* が生息することが報告されている (Koshio, 1992MS; Bernhard, 1996, 2000, 2003)。これらの有孔虫細胞には、硫黄酸化細菌に同定される桿状の形態を持ったバクテリアが分布している (Bernhard, 1996, 2000, 2003; 原田, 2001MS; 北村,

2003MS). しかし、細胞内に分布する細菌類が宿主と共生関係にあるのかどうかまでは突き止められていない。これから研究テーマである。

無酸素環境における微生物共生と進化（遺伝子の水平伝達による飛躍的な形質転換の可能性について）

嫌気環境に生息する真核生物細胞には微生物が細胞内に共生する現象が普通にみられるることは上で述べた。この微生物の共生という現象は、生物の進化にとってどのような役割を果たしているのだろうか？また、どのような影響を与えるのだろうか？北里（2002）は、有孔虫類の進化を考える場合には嫌気環境条件下で有孔虫細胞に細菌類が共生することが重要であることを述べた。すなわち、細胞内共生は、共生生物から宿主に遺伝子断片が移動する確率が高くなるからである。実際、共生が起こっている宿主の遺伝子には、遺伝子断片の挿入や欠損が多い（Kitazato *et al.*, 2002）。遺伝子断片には形態や代謝機能に関する機能領域を含む情報もある確率で存在しているはずで、偶然にせよ、機能領域が移植された個体は急激な形質転換が起こる可能性がある。たとえば、石灰化を引き起こす遺伝子領域が挿入されると、今まで石灰質の殻を作っていないかった生物が殻を作るようになる可能性が生じるということである。生命史を概観すると、極限的な環境変化に伴う大量絶滅とそれからの回復過程で、突然のように殻を持った生物が出現する傾向が見られる。これは、遺伝子の水平伝達が起こった結果なのかもしれない。この仮説を検証するためには、機能領域に注目した遺伝子解析が必要である。

まとめ

本稿では白亜紀中期に卓越した海洋無酸素事件（Oceanic Anoxic Event）について、無酸素水塊の成立メカニズムをまとめるとともに、無酸素環境における物質循環と生物進化における意義について問題提起を行った。海洋無酸素環境では、酸化的な現在の海洋とは異なる物質循環が存在する。また、無酸素環境に生息する生物はバクテリア共生を行っている種類が多い。バクテリア共生が遺伝子情報の水平伝達を誘引する可能性があることを考慮すると、嫌気環境は生物進化の振りかごになっているのかもしれない。

謝辞

本稿は、日本古生物学会、海洋科学技術センター・固体地球統合フロンティア研究システムおよびIGCP434が共催したシンポジウム「白亜紀海洋無酸素事変の解明」における講演内容に基づいて書き起こしている。本シンポジウムのコンビーナーである平野弘道、西 弘嗣、川辺文久各氏には企画の段階からお世話になった。とくに、西氏には企画を牽引していただいた。IFREE第四領域の研究員諸氏との議論は、内容を深めるために大いに役立った。以上の

方々に深く感謝する次第である。

文献

- Anbar, A. D. and Knoll, A. H., 2002. Proterozoic ocean chemistry and evolution: A bioinorganic bridge? *Science*, **297**, 1137-1142.
- Bernhard, J. M., 1996. Microaerophilic and facultative anaerobic benthic foraminifera: a review of experimental and ultrastructural evidence. *Revue de Paléobiologie*, **15**, 261-275.
- Bernhard, J. M., 2000. The Santa Barbara Basin is a symbiosis oasis. *Nature*, **403**, 77-80.
- Bernhard, J. M., 2003. Potential symbionts in bathyal foraminifera. *Science*, **299**, 861.
- Degens, E. T. and Ross, D. A., 1969. *Hot brines and recent heavy metal deposits in the Red Sea*. 600p., Springer Verlag, Berlin.
- Degens, E. T. and Ross, D. A., 1972. Chronology of the Black Sea over the last 25,000 years. *Chemical Geology*, **10**, 1-16.
- Demaison, G. J. and Moore, G. T., 1980. Anoxic environments and oil source bed genesis. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin*, **64**, 1179-1209.
- Fenchel, T. and Finley, B. J., 1995. *Ecology and Evolution in Anoxic Worlds*. 276p., Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford Univ. Press, Oxford,
- Gooday, A. J., Bowser, S. S., Bett, B. J. and Smith, C. R., 2000. A large testate protist, *Gromia sphaerica* sp. nov. (Order Filosea), from the bathyal Arabian Sea. *Deep-Sea Research, II*, **47**, 55-73.
- 原田 啓基, 2001MS. 内湾生底有孔虫とバクテリアの共生—微生物生態学的観察—. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 1-22.
- Hermelin, J. O. R. and Shimmield, G. B., 1990. The importance of the Oxygen Minimum Zone and sediment geochemistry in the distribution of recent benthic foraminifera in the Northwest Indian Ocean. *Marine Geology*, **91**, 1-29.
- Herrle, J. O., 2002. Paleoceanographic and paleoclimatic implications on mid-Cretaceous black shale formation in the Vocontian Basin and the Atlantic: Evidence from Cretaceous nannofossils and stable isotopes. *Tuebinger Mikropalaeontologische Mitteilungen*, (27), 1-114.
- Jorgensen, B. B., Weber, A., and Zopfi, J., 2001. Sulfate reduction and anaerobic methane oxidation in Black Sea sediments. *Deep-Sea Research, I*, **48**, 2097-2120.
- Karl, D.M. and G.A. Knauer, 1991, Microbial production and particle flux in the upper 350m of the Black Sea. *Deep-Sea Research*, **38** (supplement. 2), 921-942.
- 北村晴美, 2003MS. 硫化水素環境にのみ分布する有孔虫 *Virgulinella fragilis* Grindell and Collen の生存戦略についての考察. 静岡大学理学部地球科学教室卒業論文, 1-28.
- 北里 洋, 2002. 微生物がかかわった地球と生命の進化. 月刊地球, **24**, 437-443.
- Kitazato, H., Tazume, M. and Tsuchiya, M., 2002. Phylogenetic relationships among the species of genus *Bulimina* (Foraminifera) inferred from ribosomal DNA sequences. *Frontier Research on Earth Evolution*, **1**, 233-238.
- Koshio, M., 1992MS. Life history and test morphology of *Ammonia beccarii* (Linne) (foraminifer) in Hamana Lake, central Japan. Unpublished Master Thesis, Institute of Geosciences, Shizuoka University, 1-65.
- Kuypers, M. M., Blokker, P., Erbacher, J., Kinkel, H., Pancost, R. D., Schouten, S., Damste, J. S. S., 2001. Massive expansion of Marine Archaea during a mide-Cretaceous Oceanic Anoxic Event. *Science*, **293**, 92-94.
- Larson, R. L., 1991. Geological consequences of superplumes. *Geology*, **19**, 963-966.
- Leckie, M., Bralower, T. J. and Cashman, R., 2003. Oceanic anoxic events and plankton evolution: Biotic response to tectonic forcing during the mid-Cretaceous. *Paleoceanography*, **17**, 13-1~13-29.
- 丸山茂徳・磯崎行雄, 1998. 生命と地球の歴史. 275p., 岩波新書（岩波書店）, 東京.
- 松山通郎, 1985. 鹿児島県上甑島貝池にみられる特異な有機物生産. 生物科学, **37**, 14-23.

化石74号

北里 洋

- Meyers, P. A. and Negri, A., eds., 2003. Paleoclimatic and paleoceanographic records in Mediterranean sapropels and Mesozoic black shales. *Paleogeography, Palaeoclimatology and Paleoecology*, **190**, 1-480.
- Oba, T., Kato, M., Kitazato, H., Koizumi, I., Omura, A., Sakai, T. and Takayama, T., 1991. Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85,000 years. *Paleoceanography*, **6**, 499-518.
- 小栗一将・伊藤雅史・平野 聰・久光敏夫・坂井三郎・村山雅史・北里 洋・小泉嘉一・福井 学・平 朝彦, 2002. 鹿児島県上甑島貝池の水、堆積物、微生物活動の特徴—無酸素海洋環境の理解にむけて. 地質学雑誌, **108**, XXIII- XXIV (口絵).
- Ohkouchi, N., Kawamura, K., Wada, E. and Taira, A., 1997. High abundances of hopanols and hopanoic acids in Cretaceous Black Shales. *Ancient Biomolecules*, **1**, 183-192.
- Parrish, J. and Curtis, R. J., 1982. Atmospheric circulation, upwelling and organic-rich rocks in the Mesozoic and Cenozoic Eras. *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **40**, 31-66.
- Pederson, T. F. and Calvert, S. E., 1990. Anoxia vs. productivity: what controls the formation of organic-carbon-rich sediments and sedimentary rocks? *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin*, **74**, 454-466.
- Stoffers, P., 1999. Hydrography, hydrothermalism, paleoceanography in the Red Sea. Final Report Sonne 121-Red Sea, July 1997-June1999. Institute for Geosciences, Christian-Albrechts-University, Kiel, Germany. 108p.
- 魚 京善・石丸 隆・小池義夫・峰 雄二・栗田嘉宥, 1995. 東京湾における栄養塩類濃度の季節変動. 東京水産大研報, **82**, 33-44.

(2003年5月7日受付, 2003年7月15日受理)

