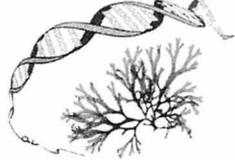


藻類学最前線



岩滝光儀：渦鞭毛藻類の出現と分化に関する古生物学的証拠

渦鞭毛藻類は、縦溝や横溝、そして細胞周期を通して染色体が凝集している渦鞭毛藻核など特異的な形質で特徴づけられる単系統の生物群で、現生の沿岸海洋では、植物プランクトンとしては珪藻に次いで優占する重要な一次生産者である。近年、渦鞭毛藻類の遺伝子情報が蓄積され、このグループの系統進化に関する議論が活発に行われているが、本稿では、古生物学的観点から渦鞭毛藻類の進化（出現と分化）を議論した研究例を紹介する。

渦鞭毛藻類の微化石とアクリターク

渦鞭毛藻類の一部の種は、生活環の中で配偶子接合を経て休眠シストを形成する。渦鞭毛藻類のシストの外被はダイノスポリンと呼ばれるバイオポリマーで構成され、栄養細胞と比べ極めて高い耐久性をもつ。化石の記録をみると、無殻類 *Dinogymnium* や有殻類 *Angustidinium* など栄養細胞由来と推定される微化石も見られるが、有機質微化石として産出する渦鞭毛藻類のほとんどはシスト外被である。したがって、微化石としての渦鞭毛藻類を知るためには、現生渦鞭毛藻類のシストの形態を把握する必要がある。シストを形成する渦鞭毛藻類の現生種として、有殻類ゴニオラックス目やペリディニウム目の種を中心に、約 200 種が知られており⁽¹⁾、これら現生種シストの形態情報に基づいて微化石の同定・分類が行われてきた。渦鞭毛藻類とされる微化石は、古生代シルル紀に出現報告があるが、この真偽に関してはまだ決着はついていないようである^(2,3)。渦鞭毛藻類の出現時期として、確実なところでは前期中生代の三畳紀とされている。その後、中生代ジュラ紀にはゴニオラックス科が、そして白亜紀に入るとペリディニウム科が出現し、種の多様性もこの時期に大

きく増加している。このような種多様性（出現種数）の変化を他の分類群と比較することで、中生代の海洋では渦鞭毛藻類がハプト藻類とともに栄えていたとされている。

これら渦鞭毛藻類のシストの確認は、現生の有殻渦鞭毛藻の鎧板の形状を反映すると想定される装飾構造や発芽孔の形状を基に行われる。換言すると、そのような構造をもたない、もしくは構造があっても現生種シストの形状に当てはめることが出来ない微化石に関しては、同定が不可能になってしまう。古生物学の分野では、これらの有機質微化石は「アクリターク」としてまとめて扱われている。アクリタークは Evitt (1963) により定義された、現生種の分類群に当てはめることができない有機質微化石の総称である⁽⁴⁾。形態的特徴としては、見かけ上の小型単細胞生物で一枚または複数の有機質の細胞壁から構成され、種によって細胞表面に様々な形状の装飾構造や開裂（発芽孔の痕跡）が観察される。アクリタークは形状に基づいて、大きく 2 つに区別することができる。一群は *sphaeromorph* と呼ばれるもので、球形に近い基本構造のみからなり、開裂は確認されるが突起や刺等の装飾物をもたない。他の一群は、球形に近い基本構造に加え、刺や突起等の装飾構造をもつ微化石で、代表的なものは *acanthomorph* と呼ばれている。これら所属不明の微化石であるアクリタークの出現時期は渦鞭毛藻類と比べて古く、球形の *sphaeromorph* の出現は中期原生代より確認されている。その後、装飾構造をもつ *acanthomorph* が後期原生代に出現すると、アクリタークの種多様性が一気に広がり、古生代オルドビス紀からシルル紀にかけてそのピークを迎える。デボン紀に入るとアクリタークの種数は減少傾向となり、石炭紀には出現種数がピーク時の約 1/10 まで減少する。松岡

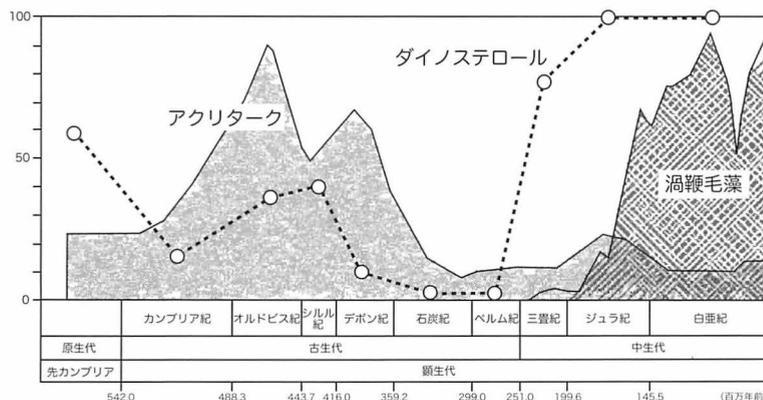


図 1. 渦鞭毛藻類とアクリタークの多様性とダイノステロールの産出頻度 (文献 9 を改編)。渦鞭毛藻類のバイオマーカーとされるダイノステロール産出頻度のピークは、渦鞭毛藻類が栄えた中生代だけではなく、多様なアクリターク (*sphaeromorph*) が産出する古生代にもみられる。地質年代は文献 13 を参照。

(1997) は、このアクリタークの種数の変動について、海洋環境の変化、特に沿岸海域の増減と比較することで議論している⁽⁵⁾。まず、浮遊性渦鞭毛藻類はシスト形成後に沈降するため、発芽後に表層に戻ることを考慮すると、シスト形成は水深の浅い海域に適応した戦略と考えられる。そして、シストを形成する渦鞭毛藻類が最も繁栄した中期中生代はパンゲア大陸の分裂開始後に当たり、この時期は温暖で高海水準であったことから沿岸海域は増加しており、したがって、渦鞭毛藻類の生育環境が拡大していたといえる。時代を遡り、アクリターク種数の増減を見ると、acanthomorph が出現して一気に多様性を増す後期原生代はロディニア大陸の分裂時期と重なり、さらにこの多様性が減少する古生代デボン紀は、パンゲア大陸の形成開始時期に当たる。このように、このアクリターク種の増減は、渦鞭毛藻種の増減と同様に、沿岸環境の変化と一致するのである。これらのことから、アクリタークの由来となった生物は、休眠細胞の形成能を備え、沿岸環境に適応していたと推察された。プラシノ藻類の不動細胞「ファイコマ」が報告されて以来、アクリタークの多くはプラシノ藻類であるという推察もあるが⁽⁶⁾、古生代におけるアクリタークの多様性の変化は、中生代における渦鞭毛藻種の増減とも奇妙な一致を示すのである。

渦鞭毛藻類の分子化石

生物群の出現年代を知るためには、微化石とともに分子化石 (molecular fossil) も用いられている。分子化石は分類群特有の耐性有機物から選択され、年代の特定された堆積物中における存在を調べることで、特定の分類群が存在していたかを知ることが可能となる。渦鞭毛藻類特有の有機化合物としてはダイノステロールが知られる (一部羽状珪藻から検出された例外はある⁽⁷⁾)。上述したように、微化石の産出記録では、渦鞭毛藻類は少なくとも中生代には出現したことが示されているが、この年代以前の存在については明確でない。大変興味深いのは、ダイノステロールを指標とした場合、渦鞭毛藻類の出現時期はそれよりはるか時代を遡り、中期原生代ということになるらしい⁽⁸⁾。Fensome *et al.* (1999) は、このダイノステロールの産出頻度を、渦鞭毛藻類のシストおよびアクリタークの出現種数と比較して議論している⁽⁹⁾ (図1)。当然のことながら、渦鞭毛藻の微化石が多産する中生代ジュラ紀にダイノステロール量もピークを迎える。そして、興味深いことに、渦鞭毛藻類・アクリターク共に種数が最低とされる古生代石炭紀からペルム紀にかけて、検出されるダイノステロール量も低下し、さらにアクリタークが繁栄し、種数が最大となる古生代オルドビス紀からシルル紀にかけて、ダイノステロール量もまた増加する。このことは、微化石としての証拠のない中期古生代にも渦鞭毛藻類、もしくはその祖先生物が一度栄えていたことを示している。

渦鞭毛藻類の現生種におけるダイノステロールの分布を見ると、シストだけではなく *Cryptocodinium cohnii*⁽¹⁰⁾ として *Heterocapsa* spp. や *Prorocentrum* spp.⁽¹¹⁾ など、シス

ト形成が知られていない種の栄養細胞からも検出されている。したがって、ダイノステロールを渦鞭毛藻類の出現年代を知るための指標とした場合、シスト形成能をもたない渦鞭毛藻類も、その範疇に含めることができる。分子系統解析より推定された現生渦鞭毛藻類の系統関係を見ると、前渦鞭毛藻とされる *Oxyrrhis* や *Perkinsus* の後に出現した原始的渦鞭毛藻類の候補には、寄生性のシンディニウム目、底生性の *Amphidinium*、従属栄養性の *Noctiluca* などのシスト形成の知られない種が挙げられている。渦鞭毛藻類の初期出現時期を考える場合、ダイノステロールが最初に検出されるのは中期原生代であるが、この時期に産出する sphaeromorph は形態情報に乏しく分類学的議論が困難である。したがって当面は、多様な acanthomorph が産出し始める後期原生代を中心に議論されることになると予想される。さらに、後期原生代に出現する acanthomorph の一部は、渦鞭毛藻シスト壁に組成が近いとの報告もある⁽¹²⁾。この時期に存在したダイノステロールが、現生渦鞭毛藻種として既に存在しない acanthomorph に由来するものなのか、それともシストを形成しない原始的渦鞭毛藻類のものなのか、これを解決するためには、古生物学的 (アクリタークの形態)、有機地球科学的 (ダイノステロールの存在時期と由来)、そして分子生物学的 (渦鞭毛藻類祖先種の系統) といった異なるアプローチによる、さらなる情報が必要となる。

参考文献

- (1) Head, M. J. 1996. In: Jansonius, J. & McGregor, D. C. (eds.) *Palynology: principles and applications*, pp. 1197-1248.
- (2) Fensome, R. A., Taylor, F.J.R., Norris, G., Sarjeant, A. S., Wharton, D. I. & Williams, G. L. 1993. *A classification of living and fossil dinoflagellates*, 351 pp.
- (3) Moldowan, J. M., Jacobson, S. R., Dahl, J., Al-Hajji, A., Huizinga, B. J. & Fago, F. J. 2000. In: Zhuravlev, A. & Riding, R. (eds.) *The ecology of the Cambrian Radiation*, pp. 474-493.
- (4) Evitt, W. R. 1963. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 49: 158-164.
- (5) 松岡数充 1997. *月刊地球* 19: 296-301.
- (6) Tappan, H. 1980. In: Mendelson, C.V. (ed.) *The paleobiology of plant protists*. pp. 77-104.
- (7) Volkman, J. K., Barrett, S.M., Dunstan, G.A. & Jeffrey, S. W. 1993. *Org. Geochem.* 20: 7-15.
- (8) Moldowan, J. M. & Talyzina, N. M. 1996. *Science* 281: 1168-1170.
- (9) Fensome, R. A., Saldarriaga, J.F. & Taylor, F. J. R. 1999. *Grana* 38: 66-80.
- (10) Withers, N.W., Tuttle, R.C., Holz, G.G., Beach, D.H., Goad, L. J. & Goodwin, T.W. 1978. *Phytochem.* 17: 1987-1989.
- (11) Leblond, J. D. & Chapman, P.J. 2002. *J. Phycol.* 38: 670-682.
- (12) Aroui, K., Greenwood, P.F. & Walter, M. R. 2000. *Org. Geochem.* 31: 75-89.
- (13) Gradstein, F., Ogg, J. & Smith, A. 2004. *A geological time scale 2004*. 589 pp.