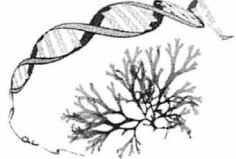


藻類学最前線



須藤 齋：始新世 / 漸新世境界（約 3,370 万年前）の渦鞭毛藻類から珪藻類への一次生産者交代事変の可能性

海生浮遊性珪藻の一属である *Chaetoceros* 属は沿岸湧昇流域に多産し、海洋全生物生産量の 20-25% を担う重要な一次生産者として長年研究が続けられてきた⁽¹⁾。多くの種は栄養塩が豊富なときは 1 日に 2 回程度の分裂を繰り返す、鎖状の群体を形成し大量に増殖する（図 1）。その後、窒素やリンなどの栄養塩が枯渇した環境下になると、栄養細胞時よりも殻の厚い「休眠孢子」と呼ばれる特殊な細胞を形成、海底に沈降・堆積し、栄養環境が好転するまで一時期を過ごすという特殊な生活史を持つ⁽²⁾。*Chaetoceros* 属の栄養細胞の殻は非常に薄く、細胞の死後、溶解してしまうが、厚く珪化した休眠孢子の殻はしばしば他の珪藻と共に堆積物中に化石として保存される。そのため、休眠孢子化石は他の珪藻化石群集と同様に、過去の環境や生物生産などの変遷を知るための重要な情報を持つと考えられてきた。

Ehrenberg が *Chaetoceros (Dycladia) capreolus* を記載して以来、多くの休眠孢子化石が、「化石形態属」という独立したグループとして分類されてきた (*Dycladia* Ehrenberg, *Liradiscus* Greville など)。しかし、その栄養細胞殻が化石として保存されず、休眠孢子化石がどの種の休眠孢子であるか見極めることは困難であるため、体系的な分類学的研究は行われてこなかった。そのため、どれだけ種類の休眠孢子化石があるのか、どのような変遷・進化をしてきたのか、といった情報ですら皆無であった。その結果、過去の環境を調べる際、地質学的な見地からその重要性に目が向けられることは無かった。

そこで筆者はこれまで、Deep Sea Drilling Project で得られた世界各地の深海堆積物コアや、陸上堆積物中の始新世（約 4,000 万年前）～現在の休眠孢子化石群集を解析し、その分類学的・生層序学的調査を行ってきた。しかし、類似する形態の休眠孢子を作る複数の現生種が知られており、休眠孢子化石単体からその栄養細胞を判別するのが困難であるため、休眠孢子化石にひとつの現生種の名前をつけると混乱が生じる可能性があることがわかり、*Chaetoceros* 属休眠孢子化石には、「化石形態属」として *Chaetoceros* 属とは別個の属名をつけた。この化石形態属という概念は、後述する渦鞭毛藻類の休眠シスト化石において、すでに用いられている。その結果、世界で初めて *Chaetoceros* 属休眠孢子化石の体系的な分類（13 形態属 85 形態種、8 新形態属 53 新形態種を含む）に成功した⁽³⁾。その形態的特徴として、*Chaetoceros* 属休眠孢子の下殻は例外なくその殻套に 1 列の点紋列を有していることが明らかとなった（図 2）。珪藻の被殻は通常上下 2 枚の殻が組み合わさってできているが、本属休眠孢子の多くは上下の殻形態が大きく異なり、堆積物中の化石においてはこれらの殻がばらばらに保存されていることが多く、上下の殻が生体時にどのように組み合わせられていたのかを知ることは困難であった。しかし、上下の殻が組み合わさったまま保存されているものを丹念に観察することにより、分離した状態の殻でも、上下いずれの殻であるかを明瞭に識別できるようになった。これにより、どの化石形態種がどの時代に生息していたのかを明らかにすることも可能となった。

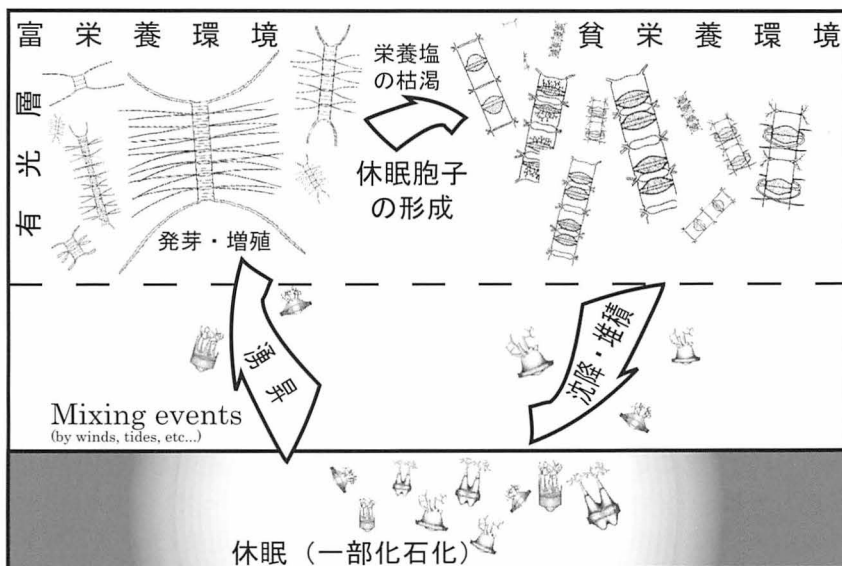


図 1. 海生珪藻 *Chaetoceros* 属の生活史。

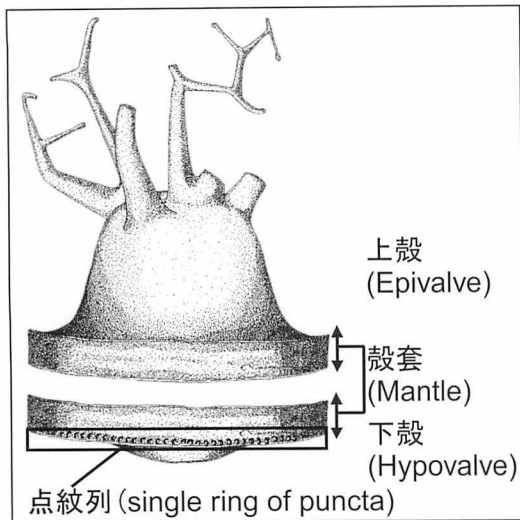


図2. 休眠孢子化石形態属 *Syndendrium akibae* Suto の殻構造。

これらの分類とその生息年代が明らかになったことにより、始新世/漸新世境界付近(約3,370万年前)に、化石形態属・形態種の多様性が急激に増加し、その産出頻度が急増したこと、さらに、その殻サイズが約半分に縮小したというイベントが明らかとなった(図3)⁽⁴⁾。*Chaetoceros* 属の休眠孢子形成は、湧昇流による栄養塩供給と貧栄養化という栄養環境の変化に影響を受けていることから、この時代に沿岸域で栄養塩供給に関する大きな環境変動があったことが示唆される。

ここで、そのイベントがどのような環境変動によるものであったのかを考える前に、珪藻と同様に過去・現在の重要な一次生産者であり、休眠孢子と類似した休眠シストを形成する渦鞭毛藻類の生態と比較を行う。

珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子はその環境が好転するまでの「シードストック」として考えられてきており、その栄養細胞が生息するのに困難となるような栄養塩の枯渇や pH の低下など様々な条件下で形成される⁽²⁾。殻形態も大きく変化し、珪藻の特徴である小穴もほとんど無く、厚さも増加する。さらに細胞貯留物の濃縮や代謝の低下など長期間栄養が供給されないような環境下で数十年という長い期間を生き延びるための生理学的変化も見られる⁽⁵⁾。珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子的発芽は湧昇流により有光層へ運搬されることによる光量の増加と低層からの栄養供給によって始まる⁽⁶⁾。

一方で、渦鞭毛藻類も沿岸域に多産し、珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子と非常に良く似た性質の「休眠シスト」を形成するが、発芽に要する時間が長いことや、発芽要因が珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子は光と栄養塩供給であるのに対し、渦鞭毛藻類休眠シストは水温上昇であることなど多くの相違点がある⁽⁷⁾。さらに、発芽要因がそろっていても休眠状態を保っている期間が珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子で数日~数週間と非常に短いのにに対し、渦鞭毛藻類休眠シストは数ヶ月間である。これらは、渦鞭毛藻類休眠シストの発芽が季節的な

温度上昇と栄養塩供給に依存しており、毎年決まった季節に発芽をするのに対し、珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子は長期・短期の栄養塩の枯渇であっても、栄養の供給さえあればいつでも発芽し、増殖できることを示している。

温暖な始新世での海洋は、緯度の温度勾配が小さく、底層から表層への熱循環も弱かったと考えられている⁽⁸⁾。表層水と底層水が交じり合い、栄養塩が供給されるのは冬季に表層が冷やされる時期であり、このような季節的な栄養塩供給は渦鞭毛藻やナノプランクトンの生態に適していたと考えられる。

始新世終期~漸新世初期にかけては、南極に初めて氷床が発達するような寒冷化が始まった⁽⁹⁾。タスマニア海峡が開いたことにより周南極海流が発達し、高緯度域の底層と表層の水温が低下した。その影響で表層への栄養塩供給が増加し、光合成プランクトンによる一次生産量が増加した。この底層から表層への循環が *Chaetoceros* 属の生物生産に影響を与えていた可能性が大きい。

漸新世に入り、先に述べたような珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子化石群集の多様性や産出量の急増とは逆に、渦鞭毛藻類休眠シスト化石とナノプランクトン化石の多様性と産出量は急減している⁽⁸⁾。Falkowski *et al.* は始新世/漸新世境界付近での珪藻の急激な多様化も示しているが、彼らの研究では珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子化石のデータが含まれていないため、筆者の分類したものを含めると珪藻のより大きな多様性増加イベントが明らかとなる。珪藻 *Chaetoceros* 属休眠孢子と渦鞭毛藻類休眠シストの形成・発芽の要因の違いを考慮すると、安定した冬季の季節的な栄養塩供給があった始新世までは、その環境は渦鞭毛藻類の繁栄に適していたのに対し、より不定期な垂直混合による栄養塩供給が起こるようになった漸新世以降は、その環境は珪藻 *Chaetoceros* 属の繁栄に適していたと考えられる。

これらの結果から、始新世と漸新世を境に、主要一次生産者が渦鞭毛藻類およびナノプランクトンから *Chaetoceros* 属をはじめとする珪藻類に入れ替わった可能性が示唆される。また、休眠孢子化石の殻サイズの縮小化はより早い分裂をし、生態的ニッチを確保するのに役立つかもしれない。

これらのイベントは *Chaetoceros* 属休眠孢子化石を分類したことにより、初めて明らかになったことであるが、化石はその形態情報のみを保存し、生態情報は保持していない。現在、本属のいくつかの種の休眠孢子形成や発芽のメカニズムが明らかになってきている⁽¹⁰⁾が、多くの種の生態的特徴はまだ解明されていない。さらに、現生休眠孢子的形態学的研究もほとんど行われてきておらず、一部の例外(現生種: *Chaetoceros lorenzianus* = 化石形態種: *Di cladia capreola* など)を除いて、化石形態種がどの現生種と対応しているのかもほとんどわかっていないのが現状である。そこで、化石研究と並行して、現生 *Chaetoceros* 属の休眠孢子的生態学的・分類学的研究を行い、現生の情報を化石情報にリンクさせ、より正確な古環境解析を行っていくことが望ましい。正確な

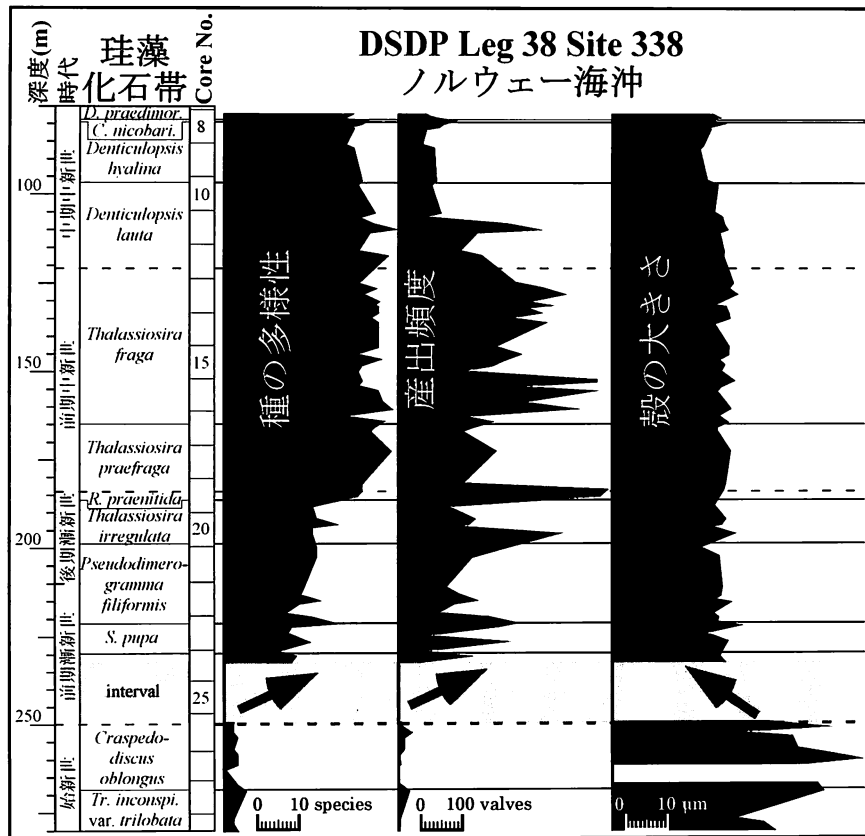


図3. Deep Sea Drilling Project Leg 38 Site 338 (ノルウェー海, 67° 47.11' N, 05° 23.26' E; 始新世から中期中新世) から得られたコアサンプル中の, 休眠孢子化石の多様性・産出頻度, 殻の大きさの変化。

過去の環境変動のメカニズムが明らかになったとき, 現在起きている温暖化などの環境変動が今後どのように進んでいくかを推測するのに貢献できるであろう。

参考文献

- (1) Werner, D. 1977. Introduction with a note on taxonomy. In: Werner, D. (ed.) The biology of Diatoms 13: 1-17.
- (2) McQuoid, M. R. & Hobson, L. A. 1996. J. Phycol. 32: 889-902.
- (3) Suto, I. 2005. Phycol. Res. 53: 11-29.
- (4) Suto, I. 2006. Mar. Micropaleontol. 58: 259-269.
- (5) McQuoid, M. R., Godhe, A., & Nordberg, K. 2002. Eur. J.

Phycol. 37: 191-201.

- (6) Hollibaugh, J. T., Seibert, D. L. R. & Thomas, W. H. 1981. J. Phycol. 17: 1-9.
- (7) 板倉 茂 2000. 瀬戸内水研報 2: 67-130.
- (8) Falkowski, P. G., Katz, M. E., Knoll, A. H., Quigg, A., Raven, J. A., Schofield, O. & Taylor, F. J. R. 2004. Science 305: 354-360.
- (9) Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & Billups, K. 2001. Science 292: 686-693.
- (10) Oku, O. & Kamatani, A. 1997. Mar. Biol. 127: 515-520.

(名古屋大学)