解 説

渦鞭毛藻化石の石油探鉱への利用*

栗 田 裕 司**

(Received September 2, 1996 ; accepted January 28, 1997)

Fossil dinoflagellate cysts and their application
to petroleum exploration

Hiroshi Kurita

Abstract: Dinoflagellate cysts are organic-walled, acid-resistant microfossils which are common in marine sediments from Triassic to Recent. The significance of these microfossils has ever been emphasized in oil industry as they contribute well to formation correlation and paleoenvironmental analyses. This article reviews biological aspects and geological application of fossil dinoflagellate cysts.

Key words: dinoflagellate cysts, biostratigraphy, ecology, sedimentary environment, Mesozoic, Cenozoic

1. はじめに

渦鞭毛藻 (うずべんもうそう) 化石は、1960年代以降、欧州・北米・アフリカ・オーストラリアなどさまざまな地域の石油探鉱に役立てられてきた。これに対し日本国内においては、基礎研究の遅れから、この化石を用いた坑井間対比などの実用的な利用が行われてこなかった。近年になって日本国内でも基礎的な研究が進展し、地域的な層序問題の解決や基礎試錐での層序解析などにおいて実用的な成果が得られている。渦鞭毛藻化石は、今後も国内外を問わず石油探鉱における有用な化石層序ツールとしてますます利用されていくであろう。小論では、国内の石油地質技術者には比較的なじみの薄い渦鞭毛藻化石の利用について、その産状の理解の基礎となる生物学的側面を含め、一般的な特質を紹介する。

2. 渦鞭毛藻の生態・生活環と化石化過程

渦鞭毛藻 (dinoflagellates ダイノフラジェレート) は、原生物界に属する単細胞生物の一員で、現在の海洋では珪藻に次いで主要な第一次生産者である。渦鞭毛藻は、赤潮の主要原因生物のひとつでもあり、一部の種類は強い毒性を持つことが知られている。そのために、水産・水質環境関係では特別な関心が寄せられている。また、渦鞭毛藻の一部は夜光虫としても知られる。

現生渦鞭毛藻の個々の種が示す生態はきわめて多様性に富んでいる。例えば、栄養生態の上からは大きく見て、藻類でありながら、光合成をするものは約半数で、他の半数は摂食による従属栄養である。また、プランクトン生活を営むもののほかに、他の生物 (有孔虫やサンゴなど) の共生あるいは寄生生活者として生きるものも多い。生息環境の観点からは、現生渦鞭毛藻はあらゆる海域に生息しているほか、淡水生のものも数多く存在する。さらに形態の上からは、特徴的な鎧板構造を持つもの (armoured 有殻) と、持たないもの (unarmoured 無殻) とがある。以上のほか、生物学的に際立ったさまざまな特質を持つ渦鞭毛藻は、生物学の面でも大いに注目されている (例えば、井上, 1996 ; 村田, 1996)。

古生物学的に最も重要な点は、渦鞭毛藻の一部が、遊

*平成 8 年 6 月 5 日、平成 8 年度石油技術協会春季講演会地質・探鉱部門シンポジウム「石油地質学に対する基礎試錐の貢献」で一部講演 Presented partially at the 1996 JAPT Geology and Exploration Symposium entitled "MITI exploratory drilling program-their contribution to new exploration technology" held in Akita, June 5, 1996.

**石油資源開発株式会社技術研究所 JAPEX Research Center, Japan Petroleum Exploration Co., Ltd.

泳期と休眠期を交互に繰り返す生活環を持ち、休眠期に強靱な有機質膜を持つシスト (cyst 休眠胞子) を形成することである (図1)。遊泳期の殻はセルロース質で、化石としては全く残存しえないのに対し、有機質シストは化石として良く保存されうる (Evitt, 1961; 松岡, 1980)。シストは運動性を持たず、自然沈下して水底に着底し、成熟したのちに発芽して次世代の遊泳体を生ずる。化石化するの、発芽したあとのシストの「ぬげがら」である。このような性質から、渦鞭毛藻化石は地質時代の渦鞭毛藻群集のうち、シストを形成したグループのみを代表している。現生渦鞭毛藻の観察によれば、ひとつの種の遊泳体とシストとは形態がかなり異なる場合が多い。

渦鞭毛藻の体組織を構成する要素のうち、化石として残存可能なものには有機質のシストのほかには鉱物質の骨格部も知られるものの、多くの場合渦鞭毛藻化石といえは有機質シスト化石を指す。したがって渦鞭毛藻化石の研究は、有機質微化石全般を扱うパリオロジーの一分野としても位置づけられる。渦鞭毛藻化石を岩石から分離・濃集するための試料前処理法は花粉化石分析の場合とほぼ同一で、通常は花粉化石分析と同じプレパラートを渦鞭毛藻化石分析に使用する。ただし一般的な海成堆

積物から濃縮された有機物中での渦鞭毛藻化石の存在比は、花粉胞子化石よりもかなり低いため、渦鞭毛藻化石の分析には質の高い前処理が必要である。なお近年、渦鞭毛藻の石灰質シスト化石の古生物学的重要性も指摘されている (Fütterer, 1978; Matsuoka *et al.*, 1990)。

渦鞭毛藻の休眠から発芽に至る過程の生態にはいまだ不明な点が多い。多くの渦鞭毛藻は光合成を行うことから、発芽後の個体は有光層に到達する必要があると推察される。つまり、ある程度より浅い水深でなければ発芽は不可能と思われるため、渦鞭毛藻化石の源生息域は一般には浅海 (内湾～陸棚) 域と考えられる。現実には、渦鞭毛藻化石は浅海成堆積物のみならずタービダイトなどの深海成泥岩からもかなり高い頻度で産出する。この事実、渦鞭毛藻シストの化石化過程には表層堆積物の二次移動に伴う拡散の影響が強いことを示唆している。深海に設置されたセディメント・トラップから報告されている渦鞭毛藻シスト群集は、二次移動による拡散の存在を証明するものであろう (松岡, 1989; Dale, 1992)。

ともあれ、一般に渦鞭毛藻化石は浅海帯中部から上部漸深海帯の堆積物に最も多産する傾向があり、その化石層序は、より陸域側に起源を持つ化石の記録 (花粉・胞子など) と、より海洋側に主たる分布を持つ化石の記録

図1 シストを形成する現生渦鞭毛藻における生活環モデル
Evitt (1985) をもとに改変。

(浮遊性有孔虫や石灰質ナンノプランクトンなど)とを結びつける役割を担っている (Stover *et al.*, 1996)。

3. 渦鞭毛藻化石の形態

渦鞭毛藻化石の形態には大別して、長い棘ないし突起物を持つ *chorate* 型と、顕著な突起物を持たない *proximate* 型との2型がある (図2)。渦鞭毛藻化石の大きな特徴は、シストが発芽する際に形成された発芽孔 (archeopyle) を持っていることで、この孔の殻上の位置や形態が、分類上の重要な基準のひとつとなっている。渦鞭毛藻化石の形態は、ほとんどの場合上下・左右に非対称であるほか、中央部付近の横溝や上下の頂部での突起の発達が、しばしば見られる。化石個体の大きさは一般に 20~200 μm 程度である。渦鞭毛藻化石の分類・同定に関する総合的な文献として、Eisenack and Kjellström (1964-1975), Lentin and Williams (1976, 1993), Stover and Evitt (1978), Evitt (1985), Jan du Chêne *et al.* (1986), Stover and Williams (1987), Fensome *et al.* (1991-1995), Williams *et al.* (1993), Fensome *et al.* (1993) などがある。また渦鞭毛藻化石に関して簡潔にまとめた最近の教科書には、Goodman (1987), Edwards (1993), Stover *et al.* (1996) などがある。

4. 渦鞭毛藻化石層序とその利点

渦鞭毛藻化石の研究、特にその化石層序は、他の微化石と同様石油探鉱と密接に関係しつつ発展してきた歴史を持つ。その初期の舞台は、1960年代~70年代の主に北大西洋地域 (北海, Scotian Shelf など) であった。現在、全世界には数百人規模の渦鞭毛藻化石研究者・技術者が活躍しているが、その半数近くは石油探鉱に関連し

た課題に従事している。

渦鞭毛藻化石は三疊紀から形態的分化が始まり、その層位分布は現世まで途切れることなくつながっている。なかでも種の高多様性が高い期間は、ジュラ紀中期から始新世までの時代である (図3)。渦鞭毛藻化石層序のこれまでの利用は、主としてこの区間を対象に行われてきた。図4は、渦鞭毛藻化石の多様性が特に高い区間のひとつである白亜系オープン階を中心とした渦鞭毛藻化石層序区分の例である。さらに近年では、漸新統~鮮新統の化石層序の研究も盛んとなっている (例えば Wrenn *et al.*, 1986; Head and Wrenn, 1992; de Verteil and Norris, 1996)。

渦鞭毛藻化石の個々の種の層位分布、すなわち広域的な種の出現・消滅などの基準面 (datum) は、他の微化石と同様に、深海底コアや地表・坑井など陸上セクションでの産状と、他の示準化石・年代資料とを総合化することにより求められている。渦鞭毛藻化石層序による堆積物の年代推定は、第一に、そのようにして決められた基準面に基づいて行う。さらに、地域ごとに群集組成の層位変化を明らかにして標準化石層序区分を確立することにより、各地域内での対比や間接的な年代推定に役立てることができる。渦鞭毛藻化石層序区分として、かつて汎世界的な適用を念頭に置いたものが試みられたことがあるが (Williams and Bujak, 1985), 渦鞭毛藻化石の群集組成には地域性が現れやすいことから、過剰に広い地理的範囲を想定した化石帯区分は必ずしも実用的ではない (Edwards, 1993)。例えば、白亜紀の北大西洋の東西両岸では、緯度方向に群集が分別するような古生物地理区が存在していたとされている (Lentin

図2 渦鞭毛藻化石の代表的2型と発芽孔開口している部分 (矢印) が発芽孔。

A: *chorate* 型, *Areosphaeridium diktyoplokus* (始新世), 棘を含む横の長さ=90 μm

B: *proximate* 型, *Isabelidium* sp. (後期白亜紀), 横の長さ=62 μm

図3 渦鞭毛藻化石の種数の層位変化 Williams and Bujak (1985) をもとに改変。

図4 オーストラリアとその周辺地域における中生界渦鞭毛藻化石層序区分の一部（白亜系中～上部）
Helby et al. (1987) をもとに改変。

and Williams, 1980; Williams et al., 1990)。したがって一般に渦鞭毛藻化石層序は、基準面に基づく年代推定と、地域ごとに確立された化石層序による対比・間接的年代推定との双方を組み合わせることによって、最大限に活用することができる。図4に示した白亜系中～上部の渦鞭毛藻化石帯区分 (Helby et al., 1987) は、300坑井以上の石油探査坑井の資料に基づいて組み立てられたもので、オーストラリアとその周辺の広い地域で実用に供されており、渦鞭毛藻化石層序が石油探鉱によく貢献している一例である。これ以外に広域的な資料に基づいて渦鞭毛藻化石の層位分布をまとめた文献には、Williams and Bujak (1985), Bujak and Matsuoka (1986), Powell (1992), Williams et al. (1993), Stover et al. (1996) などがある。

日本周辺では、1978年に中国渤海湾の油田地域での渦鞭毛藻化石群および化石層序が記載されたのが、本格的な渦鞭毛藻化石層序の利用の端緒である (Sung et al., 1978)。ほぼ同時期に松岡は日本各地の上部新生界の渦鞭毛藻化石群およびその化石層序についての先駆的な研究を行い (Matsuoka, 1974, 1976, 1979, 1983), その化石層序観は1980年代後半に集成されて、北西太平洋沿

岸地域の上部新生界渦鞭毛藻化石層序の重要な基礎となっている (Bujak and Matsuoka, 1986; Matsuoka et al., 1987)。日本における上部新生界以外の層準の化石層序については、石油資源開発㈱が1990年から独自の調査研究を開始し、これまでに主として北海道において上部白亜系～古第三系の化石層序の大概を明らかにし、一部を公表している (栗田・松岡, 1991 a, b, c; 栗田, 1994, 1995; Kurita and Matsuoka, 1994, 1996)。その成果の一部は、北海道羽幌地域で永年論争のあった三毛別層・羽幌層の層序問題の解決に寄与した (栗田ほか, 1992; 栗田・小布施, 1994)。さらに、基礎誌「天北」において国内の石油試掘井では初めて掘削作業と並行して連続した渦鞭毛藻化石分析が実施され、同試掘の層序設定に貢献した (飯島, 1996; 栗田・小布施, 1997)。日本およびその周辺地域での渦鞭毛藻化石層序の利用は、いまだ初期段階にあるものの、これまでに蓄積された基礎資料と応用例は、渦鞭毛藻化石がこの地域での白亜系～新生界化石層序ツールとして十分な分解能を持ちうることを明確に示している。最近では、北海道以外の地域での渦鞭毛藻化石層序の応用例も現れている (栗田ほか, 1996; 成田ほか, 1996; 小布施ほか, 1996)。

石油探鉱における渦鞭毛藻化石の利点は、(1)他の浮遊性微化石が産しないような浅海性堆積物からも豊富に産出し、また堅硬な岩石からも抽出できるため、無化石試料になりにくい；(2)特に中生界～古第三系で層序分解能が高い；(3)サイドウォールコアなど少量の試料でも分析が可能；(4)同じく有機質の微化石である花粉化石とは前処理が共通で、両者の組み合わせにより非海成相から深海相までの広範な試料に対応できる；(5)露頭試料において風化の影響を他の微化石ほど受けない、などの点にある。これらの点は上記の諸例に見るように、従来より微化石の産出頻度が一般に低く、また良い示準化石に乏しかった北海道以北の第三系～白亜系の探鉱にきわめて有利に作用する。

5. 渦鞭毛藻化石が示す古環境

明らかに淡水性とされる渦鞭毛藻化石はごく少数の種類が知られるのみで、渦鞭毛藻化石の大多数は海生種である。したがって、再堆積したものでない限り、渦鞭毛藻化石の産出は一般に海成環境を指示する。渦鞭毛藻化石は内湾などの浅海成堆積物からも比較的高い頻度で産出するので、海成相と非海成相が互層するようなサクセッション内での海成層準の検出に良い指標としてしばしば用いられる（例えば Sweet and McIntyre, 1988）。

現世の沿岸表層堆積物中の渦鞭毛藻シスト群集については、最近になって群集組成と海洋環境（特に海流と栄養塩類の分布）との関係が詳しく論じられるようになった（Wall *et al.*, 1977；Harland, 1983；Matsuoka, 1992 など）。地質時代の海域での古環境変化と関連づけた渦鞭毛藻化石群集の解釈はまだ研究例に限られており、今後の研究の進展が期待される。既存の研究例には、北米の上部白亜系～古第三系における渦鞭毛藻化石群集の多様度や組成の層位変化と海進・海退の進行との相関についての報告（Harland, 1973；Goodman, 1979；Kurita and McIntyre, 1994）や、北海道石狩地域の幌内層・紅葉山層に産するきわめて単調な渦鞭毛藻化石群集を内湾性の停滞水塊との関連で解釈した例（Kurita and Matsuoka, 1994）などがある。

なお上述のように、渦鞭毛藻シストの化石化過程はかなりの程度二次移動の影響を受けると考えられるため、特に外陸陸棚以深の環境下の堆積物中では渦鞭毛藻化石群集と堆積環境との関係の考察には注意が必要であろう。渦鞭毛藻化石と古環境との関連の詳細については、Stover *et al.* (1996)・栗田ほか (1997)などを参照されたい。

謝 辞

石油資源開発株式会社には小論の公表を許可していただいた。石油技術協会には、小論の内容の一部をシンポジウムにおいて発表する機会を与えていただいた。長崎大学の松岡数充教授には、日ごろより懇切なご指導を頂いているほか、小論の作成中に多大なご教示を頂いた。秋葉文雄氏には原稿を読んでいただき、ご批判を得た。以上の機関・かたがたに衷心よりの謝意を表する。

引 用 文 献

- Bujak, J. P. and Matsuoka, K., 1986 : Late Cenozoic dinoflagellate cyst zonation in the western and northern Pacific. *Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Contrib. Ser.*, 17, 7-25.
- Dale, B., 1992 : Dinoflagellate contributions to the open ocean sediment flux. In Honjo, S., ed. : *Ocean biocoenosis*, 5, 1-32, Woods Hole Oceanog. Inst. Press.
- de Verteil, L. and Norris, G., 1996 : Miocene dinoflagellate stratigraphy and systematics of Maryland and Virginia. *Micropaleontology*, 42, supplement, 1-172.
- Edwards, L. E., 1993 : Dinoflagellates. In Lipps, J. H., ed. : *Fossil prokaryotes and protists*, 105-127, Blackwell, Cambridge.
- Eisenack, A. and Kjellström, G., 1964-1975 : *Katalog der fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphären und verwandten Mikrofossilien* : volume 1-2, with 6 supplements. 3834 p., E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Evitt, W. R., 1961 : Observations on the morphology of fossil dinoflagellates. *Micropaleontology*, 7, 385-420.
- Evitt, W. R., 1985 : *Sporopollenin dinoflagellate cysts : their morphology and interpretation*. 333 p., Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas.
- Fensome, R. A., Gocht, H., Stover, L. E. and Williams, G. L., 1991-1995 : *The Eisenack catalog of fossil dinoflagellates : New series*, volume 1-3, 2004 p., E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Fensome, R. A., Taylor, F. J. R., Norris, G., Sarjeant, W. A. S., Wharton, D. I. and Williams, G. L., 1993 : *A classification of living and fossil dinoflagellates*. *Micropaleontology Spec. Publ.*, 7, 351 p., Amer. Mus. Nat. Hist., Washington, D. C.
- Fütterer, D., 1978 : Distribution of calcareous dinoflagellates in Cenozoic sediments of Site 366, Eastern North Atlantic. In Lancelot, Y., Seibold, E., *et al.*, eds. : *Init. Rep. D. S. D. P.*, 96, 709-737.
- Goodman, D. K., 1979 : Dinoflagellate "communities"

- from the Lower Eocene Nanjemoy Formation of Maryland, USA. *Palynology*, **3**, 169-190.
- Goodman, D. K., 1987 : Dinoflagellate cysts in ancient and modern sediments. In Taylor, F. J. R., ed. : *The biology of dinoflagellates*, 649-722, Blackwell, Oxford.
- Harland, R., 1973 : Dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bearpaw Formation (Upper Campanian) of southern Alberta, Canada. *Palaeontology*, **16**, 665-706.
- Harland, R., 1983 : Distribution maps of Recent dinoflagellate cysts in bottom sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Palaeontology*, **26**, 321-387.
- Head, M. J. and Wrenn, J. H., 1992, eds. : *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*. Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Foundation, College Station, 438 p.
- Helby, R., Morgan, R. and Partridge, A. D., 1987 : A palynological zonation of the Australian Mesozoic. *Mem. Assoc. Australasian Palaeontologists*, **4**, 1-94.
- 飯島 東, 1996 : 北海道の古第三系堆積盆の変遷. 地質雑, **105**, 178-197.
- 井上 勲, 1996 : 真核光合成生物の多様性をもたらしたもの. 科学, **66**, 255-263.
- Jan du Chêne, R., Masure, E. et al., 1986 : Guide pratique pour la détermination de kystes de dinoflagellés fossiles : le complexe *Gonyaulacysta*. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine, Mém.*, **12**, 479 p.
- 栗田裕司, 1994 : 北日本古第三系の渦鞭毛藻化石層序の概要. 日本古生物学会1994年々会予稿集, 32.
- 栗田裕司, 1995 : 北海道北部・上部白亜系の渦鞭毛藻化石層序の予察. 日本古生物学会1995年々会予稿集, 120.
- 栗田裕司・秋葉文雄・竹内 徹・加瀬友喜, 1996 : ロシア・サハリン島南部の第三系渦鞭毛藻・珪藻化石層序および漸新統一中新統境界. 日本古生物学会1996年々会予稿集, 135.
- 栗田裕司・一ノ関鉄郎・平松 力, 1992 : 北海道羽幌地域の三毛別層と羽幌層の地質年代. 地質雑, **98**, 259-266.
- 栗田裕司・松岡數充, 1991a : 北海道夕張地域, 幌内層・紅葉山層の渦鞭毛藻化石群集. 日本古生物学会1991年年会予稿集, 44.
- 栗田裕司・松岡數充, 1991b : 北海道白糠丘陵地域, 古第三系の渦鞭毛藻化石群集. 日本古生物学会第140回例会予稿集, 25.
- 栗田裕司・松岡數充, 1991c : 北海道古第三系における渦鞭毛藻化石群集の層位的変化(演旨). 石技誌, **56**, 346.
- Kurita, H. and Matsuoka, K., 1994 : *Trinovantedinium boreale* Bujak-dominated dinoflagellate assemblages in Eocene-Oligocene stratified water in northern Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **84**, 129-153.
- Kurita, H. and Matsuoka, K., 1996 : Biostratigraphy and floral breaks : Late Cretaceous-Quaternary dinoflagellate cyst record in northern Japan. *Abstracts 1996 Ann. Meeting Palaeont. Soc. Japan*, 150.
- 栗田裕司・松岡數充・小布施明子, 1997 : 堆積環境指標としての有機質微化石(パリノモルフ). 堆積学研究, **44**, 59-69.
- Kurita, H. and McIntyre, D. J., 1994 : Dinoflagellate assemblages and depositional environments of the Campanian Bearpaw Formation, Alberta. *Bull. Geol. Surv. Can.*, **479**, 67-83.
- 栗田裕司・小布施明子, 1994 : 北海道北部, 羽幌層の古第三紀渦鞭毛藻化石・花粉化石とその地質年代および堆積環境. 地質雑, **100**, 292-301.
- 栗田裕司・小布施明子, 1997 : 北海道北部, 基礎試錐「天北」における第三系～上部白亜系有機質微化石層序(渦鞭毛藻化石・花粉孢子化石). 石技誌, **62** (1), 13-24.
- Lentin, J. K. and Williams, G. L., 1976 : A monograph of fossil peridinioid dinoflagellate cysts. *Bedford Institute of Oceanography, Rep. Ser.* **BI-R-75-16**, 237 p.
- Lentin, J. K. and Williams, G. L., 1980 : Dinoflagellate provincialism with emphasis on Campanian peridiniaceans. *Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Contrib. Ser.*, **7**, 147 p.
- Lentin, J. K. and Williams, G. L., 1993 : Fossil dinoflagellates : Index to genera and species 1993 edition. *Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Contrib. Ser.*, **28**, 856 p.
- Matsuoka, K., 1974 : Some plant microfossils from the Miocene Fujiwara Group, Nara, central Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, **94**, 319-340.
- Matsuoka, K., 1976 : Paleoenvironmental study of the Saho and the Saidaiji Formations from a view point of palynology. *Mizunami Fossil Museum, Bull.*, **3**, 99-117.
- Matsuoka, K., 1979 : *Hystriocholpoma* from Pleistocene sediments in Okinawa-jima, Japan. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **28**, 47-60.
- 松岡數充, 1980 : 渦鞭毛藻シストーその分類上の意義について. 月刊地球, **2**, 319-326.
- Matsuoka, K., 1983 : Late Cenozoic dinoflagellates and acritarchs in the Niigata district, central Japan. *Palaeontographica, B*, **187**, 89-154.
- 松岡數充, 1989 : 日本海溝セジメント・トラップ JT-02 試料中のパリノモルフ群集. 月刊海洋, **21**, 232-238.
- Matsuoka, K., 1992 : Species diversity of modern dinoflagellate cysts in surface sediments around the Japanese islands. In Head, M. J. and Wrenn, J. H., eds. : *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*, 33-53, Amer. Assoc. Stratigraphic

- Palynologists Foundation, Dallas.
- Matsuoka, K., Bujak, J. P. and Shimazaki, T., 1987 : Late Cenozoic dinoflagellate cyst biostratigraphy from the west coast of northern Japan. *Micropaleontology*, **33**, 214-229.
- Matsuoka, K., Kobayashi, S. and Gaines, G., 1990 : A new species of the genus *Ensiculifera* (Dinophyceae) ; its cyst and motile forms. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **37**, 127-143.
- 村田道雄, 1996 : 渦鞭毛藻とアレロケミックス. 化学と工業, **49**, 1029-1031.
- 成田耕一郎・山路 敦・田上高広・小布施明子・栗田裕司, 1996 : 始新統と中新統からなる久万層群. 日本地質学会第103年学術大会講演要旨, 244.
- 小布施明子・栗田裕司・八木下晃司, 1996 : 北部北上山地種市地域からの第三紀花粉化石・渦鞭毛藻化石群集と堆積相. 日本地質学会第103年学術大会講演要旨, 105.
- Powell, A. J., 1992, ed. : *A stratigraphic index of dinoflagellate cysts*. 290 p., Chapman & Hall, London.
- Stover, L. E., Brinkhuis, H., Damassa, S. P., de Verteil, L., Helby, R. J., Monteil, E., Partridge, A. D., Powell, A. J., Riding, J. B., Smelror, M. and Williams, G. L., 1996 : Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. In Jansonius, J. and McGregor, D. C., eds. : *Palynology: principles and applications*. Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Foundation, 641-750.
- Stover, L. E. and Evitt, W. R., 1978 : Analyses of pre-Pleistocene organic-walled dinoflagellates. *Stanford University Publications, Geol. Sci.*, **15**, 300 p.
- Stover, L. E. and Williams, G. L., 1987 : Analyses of Mesozoic and Cenozoic organic-walled dinoflagellates 1977-1985. *Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Contrib. Ser.*, **18**, 243 p.
- Sung Zhi-Chen et al., 1978 : *On the Paleogene dinoflagellates and acritarchs from the coastal region of Bohai*. 190 p., Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Sweet, A. R. and McIntyre, D. J., 1988 : Late Turonian marine and nonmarine palynomorphs from the Cardium Formation, north-central Alberta foothills, Canada. In James, D. P. and Leckie, D. A., eds. : *Sequences, stratigraphy, sedimentology: surface and subsurface*, Can. Soc. Petrol. Geol., Mem., **15**, 499-516.
- Wall, D., Dale, B., Lohmann, G. P. and Smith, W. K., 1977 : The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine Micropaleontology*, **2**, 121-200.
- Williams, G. L., Ascoli, P., Barss, M. S., Bujak, J. P., Davies, E. H., Fensome, R. A. and Williamson, M. A., 1990 : Biostratigraphy and related studies. In Keen, M. J. and Williams, G. L. eds. : *Geology of the continental margin of eastern Canada*, Geology of Canada, **2**, 87-137, Geol. Surv. Can., Ottawa.
- Williams, G. L. and Bujak, J. P., 1985 : Mesozoic and Cenozoic dinoflagellate cysts. In Bolli, H. M., Saunders, J. B. and Perch-Nielsen, K., eds. : *Plankton stratigraphy*, 847-964, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Williams, G. L., Stover, L. E. and Kidson, E. J., 1993 : Morphology and stratigraphic ranges of selected Mesozoic-Cenozoic dinoflagellate taxa in the Northern Hemisphere. *Geol. Surv. Can. Paper*, **92-10**, 137 p.
- Wrenn, J. H., Duffield, S. L. and Stein, J. A., 1986, eds. : Papers from the First Symposium on Neogene dinoflagellate cyst biostratigraphy. *Amer. Assoc. Stratigraphic Palynologists Contrib. Ser.*, **17**, 229 p.