

有孔虫と放散虫を姉妹群とする「レタリア仮説」

石谷佳之*・瀧下清貴**

*グラスゴー大学地球科学学科, グラスゴー, G12 8QQ, 英国 (日本学術振興会海外特別研究員)・**独立行政法人海洋研究開発機構

“Retaria” hypothesis, a sister relationship between Foraminifera and Radiolaria

Yoshiyuki Ishitani* and Kiyotaka Takishita**

*School of Geophysical and Earth Sciences, University of Glasgow, Glasgow, Scotland, G12 8QQ, United Kingdom (Yoshiyuki.Ishitani@glasgow.ac.uk); **Japan Agency for Marine Science and Technology, Natsushima-cho 2-15 Yokosuka 237-0061

Abstract. Foraminifera and Radiolaria have calcareous or siliceous shell, which have been preserved in a long fossil record from the Cambrian. Their sensitivity to environmental changes and morphological variation of the shells in their evolutionary histories allow them to use as good environmental indicator and key fossils through geological time. However, these fossilized organisms are the least studied group regarding molecular and cell-ultrastructural studies, making their phylogenetic position unclear. Recent molecular phylogenetic studies along with thorough cell-ultrastructural studies have greatly changed our understanding of systematics of the eukaryotic “domain”. In 1990’s, molecular phylogenetic studies of Foraminifera and Radiolaria have been started, and grouped them into the eukaryotic supergroup “Rhizaria”. However, the phylogenetic positions of Foraminifera and Radiolaria within Rhizaria were controversial until very recently, when many molecular data of Radiolaria have been accumulated. Based on these data, the “Retaria” hypothesis uniting Foraminifera and Radiolaria, as originally proposed by Cavalier-Smith (1999), was verified. Here, we review the molecular phylogenetic studies of Foraminifera and Radiolaria, and discuss their possible evolutionary scenario from the view of paleontology.

Key words: Cambrian explosion, Foraminifera, Radiolaria, Retaria, Rhizaria

はじめに

有孔虫と放散虫は、炭酸カルシウムや非晶質シリカの微小な硬殻をもち、世界各地の海底堆積物や海成層から微化石として産出する。これら微化石の記録は古生代より連続的に続いており、硬殻の形態による種（形態種）の分類やそれに基づいた進化などが古生物学の分野で詳細に研究されている。さらに有孔虫と放散虫は環境に対応して異なる種群が産出することから、過去の海洋環境を復元する指標として古海洋学の分野でも重用されている。このように放散虫や有孔虫は、化石として保存される硬い殻が古海洋学・古生物学の主要な研究対象となっている。他方、培養が困難あるいは不可能であるため、彼らの生物学的情報は意外にも限られている。

有孔虫と放散虫は単細胞の真核生物（原生生物）に属する。原生生物は肉眼では詳細を確認できないため、その存在は軽視されがちであるが、様々な生態（底生、浮遊性、寄生性、好気性、嫌気性など）を持つものが含まれており、その多様性は高等動物や高等植物の多様性を遙かに上回る。この原生生物の中で、有孔虫は、網状仮足を持ち海藻に付着したり堆積物中に生息したりする「底生」種と、海洋の水塊中に生息する「浮遊性」種の両方

を含む。一方、放散虫は有軸仮足と網状仮足の両方を持ち、二重膜構造（細胞内に中心嚢と呼ばれる膜構造を持つ）からなり、「浮遊性」の生活様式のみを持っている。また、これら生物群の化石として保存される硬殻の材質は実に多様であり、有孔虫では大きく4つの異なる殻・硬殻をもつことが知られている。具体的には、硬殻ではなくタンパク質の殻（アログロミア目）、砂などをセメント質で固めた膠着質の硬殻（テックストゥラリア目・アンモディスク目など）、陶器質の炭酸カルシウムの硬殻（ミリオリダ目）、ガラス質の炭酸カルシウムの硬殻（ロタリア目など）がある（Sen Gupta, 1999; BouDagher-Fadel, 2008; Pawlowski *et al.*, 2013）。

放散虫には、硫酸ストロンチウムの殻を作るアカンサリア目、非晶質シリカの殻を作るポリキスティナ綱、非晶質シリカの刺を作り、その刺を有軸仮足の働きで動かすタクソポディダ目が存在している。Levin *et al.* (1980)によれば、これら有孔虫と放散虫の共通点は原形質流動により細胞を変形させ仮足を形成することであり、その特徴に基づき肉質虫に分類されてきた。さらに、仮足のより詳細な特徴から、網状仮足を持つ有孔虫は根足虫上綱の顆粒根足虫綱に分類され、放散虫は太陽虫などと共に有軸仮足を持つ有軸足虫上綱に分類された。

しかし、仮足の特徴でいえば、放散虫は網状仮足も有軸仮足も有しており、この分類方法には矛盾点があった。そして、その後の分子系統解析技術や細胞微細構造観察技術の発展により、Levin *et al.* (1980) による分類は棄却され、有孔虫と放散虫は「リザリア」と呼ばれる真核生物の大系統群（スーパーグループ）に共に含まれ、さらに両者は姉妹関係にあることが示唆された。この有孔虫と放散虫から形成される系統群は「レタリア」と呼ばれる（Cavalier-Smith, 1999）。本稿では、古海洋学・古生物学の分野で重要な生物である放散虫と有孔虫の近縁関係（いわゆるレタリア仮説）が提唱されたその経緯を紹介し、またレタリアの進化について古生物学的観点から考察する。

放散虫と有孔虫を含む系統群「リザリア」

近年、様々な原生生物の遺伝子情報および微細構造情報が蓄積され、その結果、真核生物全体の系統関係が明らかになってきた（図1）。現在でも生物学の教科書等で採用されているホイタッカーが提唱した五界（動物界・植物界・菌界・原生生物界・モネラ界）説に基づいた分類体系は刷新され、真核生物は7の真核生物スーパーグループ（界に相当する分類階級）から構成されることが示唆されている（Pawlowski, 2013）。この新規の分類体系では、五界説の中で分かれていた動物界と菌界は、1つのスーパーグループ（オピストコンタ）にまとめられている（図1）。ここで特筆すべきことは、五界説の中で1つの界としてまとめられていた原生生物は、すべての

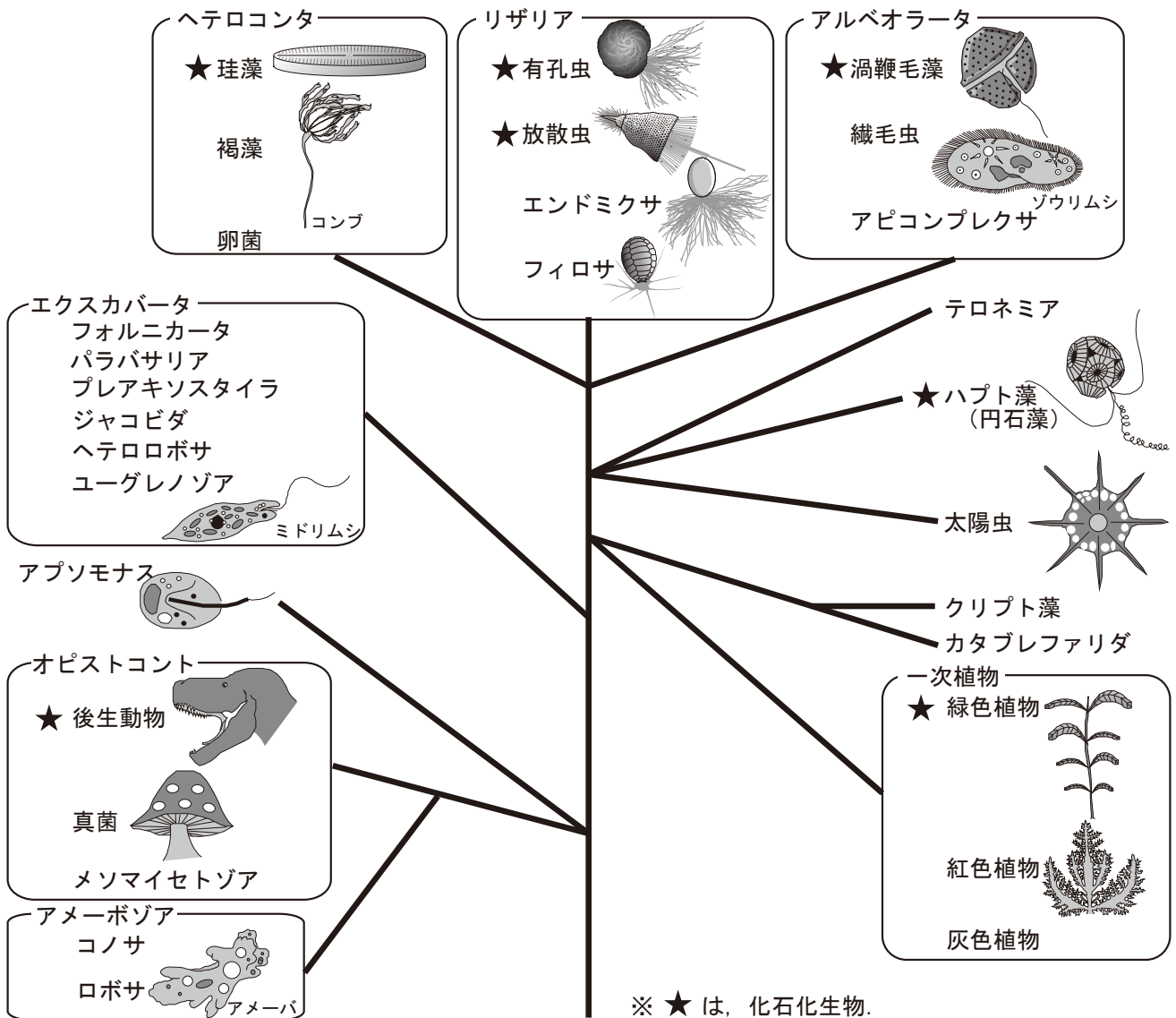


図1. 真核生物全体の系統関係 (Pawlowski, 2013より改訂)。本稿に関連する分類群名や主要な分類群名の横に代表的な生物の模式図を記している。★印は代表的な化石として保存される生物群を示す。有孔虫・放散虫以外の代表的な微化石である珪藻・円石藻・渦鞭毛藻はそれぞれの異なる系統群に含まれる。

真核生物スーパーグループにまたがって存在しており(図1), 真核生物における多様性は原生生物の多様性にほぼ等しいことが示された点である。

こうした流れの中で, 有孔虫と放散虫に関しては1990年代に核由来の small subunit ribosomal DNA (SSU rDNA) の解析が本格化し(例えば有孔虫: Pawlowski *et al.*, 1994; 放散虫: Amaral-Zettler *et al.*, 1997), これら生物群の系統学的位置の推定が始まった。Cavalier-Smith (2002) は SSU rDNA の配列情報に基づいた系統関係に加え, 仮足等の形態学的特徴も含めて, 有孔虫, 放散虫, ケルコゾア, アプソゾア, 太陽虫が大系統群を形成することを提唱し, その大系統群を「リザリア」と名付けた(図2)。その後, アプソゾアと太陽虫はリザリアから外され, ケルコゾアがフィロサ(狭義のケルコゾア)とエンドミクサ(グロミアなど)という2つのグループに分かれることが示唆された(図2; Cavalier-Smith and Chao, 2003)。なお, 当初の分子系統解析は SSU rDNA 配列のみで行われており, 有孔虫の同遺伝子は進化速度が他の生物より非常に速い等の理由から, 有孔虫の系統学的位置は明確ではなかった。その後, タンパク質をコードする遺伝子(アクチン: Keeling, 2001; RNAポリメラーゼ: Longet *et al.*, 2003)を用いた系統解析が行なわれ, 有孔虫がリザリアに含まれることが決定的となった。さらに, 硬殻は有孔虫, 放散虫, そしてフィロサ(フェオダリアなど)の一部を持つ特徴で, リザリアの重要な分類形質は仮足の特徴(微小管により保持された根状, 枝状, 吻合状の微小な仮足)であると定義された(Adl *et al.*, 2012)。

このように, 有孔虫と放散虫を含めたりザリアという

単系統群が認められた。それでは, これらリザリアに属する生物群の系統関係はどうなっているのか? 次にリザリア内の系統関係にまつわる, これまでの議論を紹介する。

「レタリア」仮説の経緯

有孔虫と放散虫を姉妹群とする「レタリア仮説」は, Cavalier-Smith (1999) によって初めて提唱された。この仮説は, 有孔虫と放散虫の細胞において共通に見られる5つの細胞・発生生物学的特徴に基づいている。

- ①摂餌様式: 中心嚢もしくは硬い糖タンパク質の殻の孔からでる網状仮足を用いる。
- ②細胞骨格: 網状仮足の内部に微小管の骨格がある。
- ③細胞: 繊毛を持たない大型の栄養細胞である。
- ④遊走子: 多数分裂により小型の二本鞭毛の遊走子を持つ。
- ⑤減数分裂の様式: 有糸分裂の際に核膜が保持され, 核内紡錘体や核小体が散在する。

レタリア仮説では有孔虫と放散虫がそれぞれ単系統になり, それら2つの単系統群が姉妹関係になることを提唱している。したがって, この仮説は, ある共通祖先から炭酸カルシウムの硬殻を作る有孔虫と非晶質シリカの硬殻を作る放散虫が進化したという仮説でもある。

しかし, このレタリア仮説が提唱された時代, 有軸仮足を持つ放散虫は, 同じく有軸仮足を持つ太陽虫に近縁であると考えられていた。また, この仮説の根拠の1つである有糸分裂時の特徴(上記の⑤)は, フェオダリア目の細胞観察に基づくものであり(Grell, 1973), その後

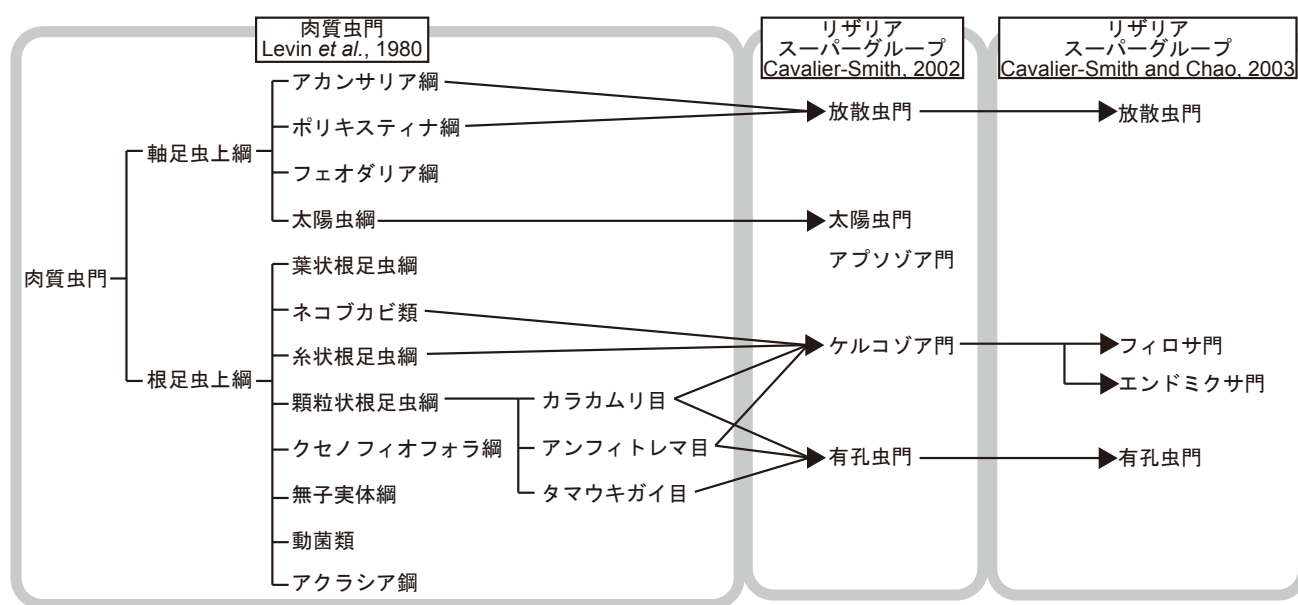


図2. 有孔虫と放散虫の系統学的位置づけの変遷。Levin *et al.* (1980) は五界説に基づいており, Cavalier-smith (2002) 以降はスーパーグループの系統関係に基づく。

の分子系統解析の結果から、フェオダリア目は放散虫から除外され、同じリザリアに属するフィロサに分類された (Polet *et al.*, 2004). このような問題点から、レタリア仮説は当初あまり支持されなかった. また、放散虫の分子 (遺伝子) 情報も当時は非常に少なく、有孔虫との系統関係は明らかではなかった. そうした中で、Bass *et al.* (2005) は、ユビキチンと呼ばれる他のタンパク質修飾に用いられるタンパク質に着目した. このタンパク質は、全ての真核生物に共通して存在するが、リザリアに属する生物の一部で特有のアミノ酸残基の挿入 (放散虫は他の真核生物と同じく挿入無し、有孔虫・エンドミクサは1残基挿入、フィロサは1~2残基挿入) が見られる. Bass *et al.* (2005) は、このアミノ酸残基の挿入イベント回数が最節約的に起きたと考え、リザリア系統群内で放散虫→有孔虫→エンドミクサ→フィロサの順で分岐したと推測した (図3). これに基づき、有孔虫と放散虫の姉妹関係、つまりレタリア仮説は棄却された.

一方、Moreira *et al.* (2007) は、海水試料を濾過し0.2-5µmサイズに画分した生物に由来するDNA試料 (環境DNA試料) から、真核生物のSSU rDNAとlarge subunit (LSU) rDNAを網羅的にPCR (ポリメラーゼ連鎖反応) 法によって取得し、その中に放散虫 (タクソポディダ目とポリキスティナ綱) 由来と考えられる遺伝子配列を見つけた. そして、これらSSU rDNAとLSU rDNAのデータを連結し、放散虫の遺伝子情報を増やして分子系統解析を行った結果、有孔虫と放散虫の近縁性が示唆された. しかし、この系統解析の結果では、放散虫門の単系統性

が支持されず、放散虫の系統の中に孔虫が含まれる樹形 (放散虫が側系統) となり、厳密なレタリア仮説の検証とはならなかった (図3).

一方、Burki *et al.* (2010) は、放散虫のアカンサリア目の遺伝子を大量に取得した上で、複数遺伝子データに基づいた分子系統解析を行い、有孔虫と放散虫 (アカンサリア目) が姉妹関係にあることを示した. しかし、この解析では放散虫5目のうちのアカンサリア目しか含まないため、有孔虫と放散虫 (全体) の系統関係を示したとはいえない状況にあった. その後、Ishitani *et al.* (2011) は、スプレラリア目およびコロダリア目の放散虫由来のSSU rDNAとLSU rDNAを含めた分子系統解析を行い、放散虫と有孔虫の姉妹関係を改めて示した (図3).

また、放散虫のユビキチン遺伝子の構造を調べた結果、アカンサリア目の一部の種において、有孔虫、エンドミクサおよびフィロサの一部の種と同様に1つのアミノ酸残基挿入が認められた. これにより放散虫がリザリアの初期に分岐したというBass *et al.* (2005) のユビキチン構造に基づいた仮説は否定された (Ishitani *et al.*, 2011). さらにその後、ペプチド伸長因子というタンパク質合成に関わるタンパク質をコードする遺伝子の系統解析が行われ、ここでも有孔虫と放散虫の姉妹関係が支持された (Ishitani *et al.*, 2012).

その一方で、Sierra *et al.* (2013) は、スプレラリア目およびコロダリア目の放散虫の遺伝子情報を含めた複数遺伝子データに基づく分子系統解析を行い、放散虫のアカンサリア目とポリキスティナ綱の単系統性を棄却し、

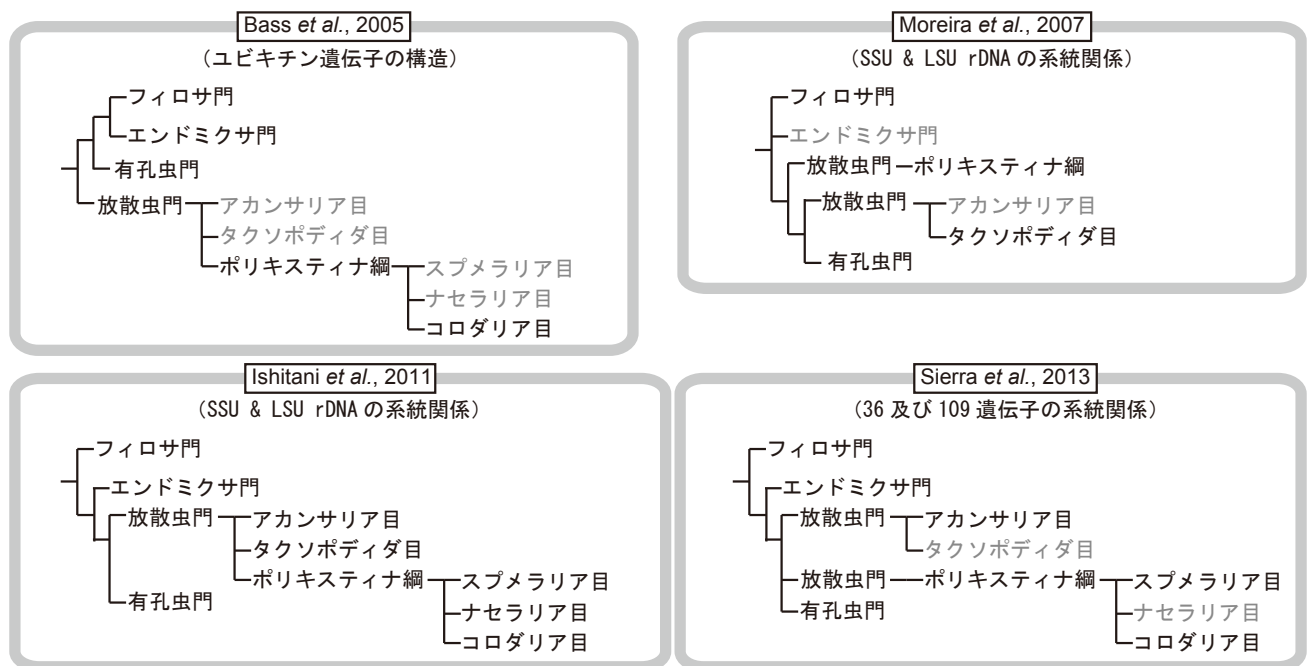


図3. 有孔虫と放散虫の系統関係の変遷. () 内は各々の研究で系統関係の構築に用いた遺伝子マーカー及び手法を示す. 灰色の分類群名は同研究の解析に用いられていない分類群.

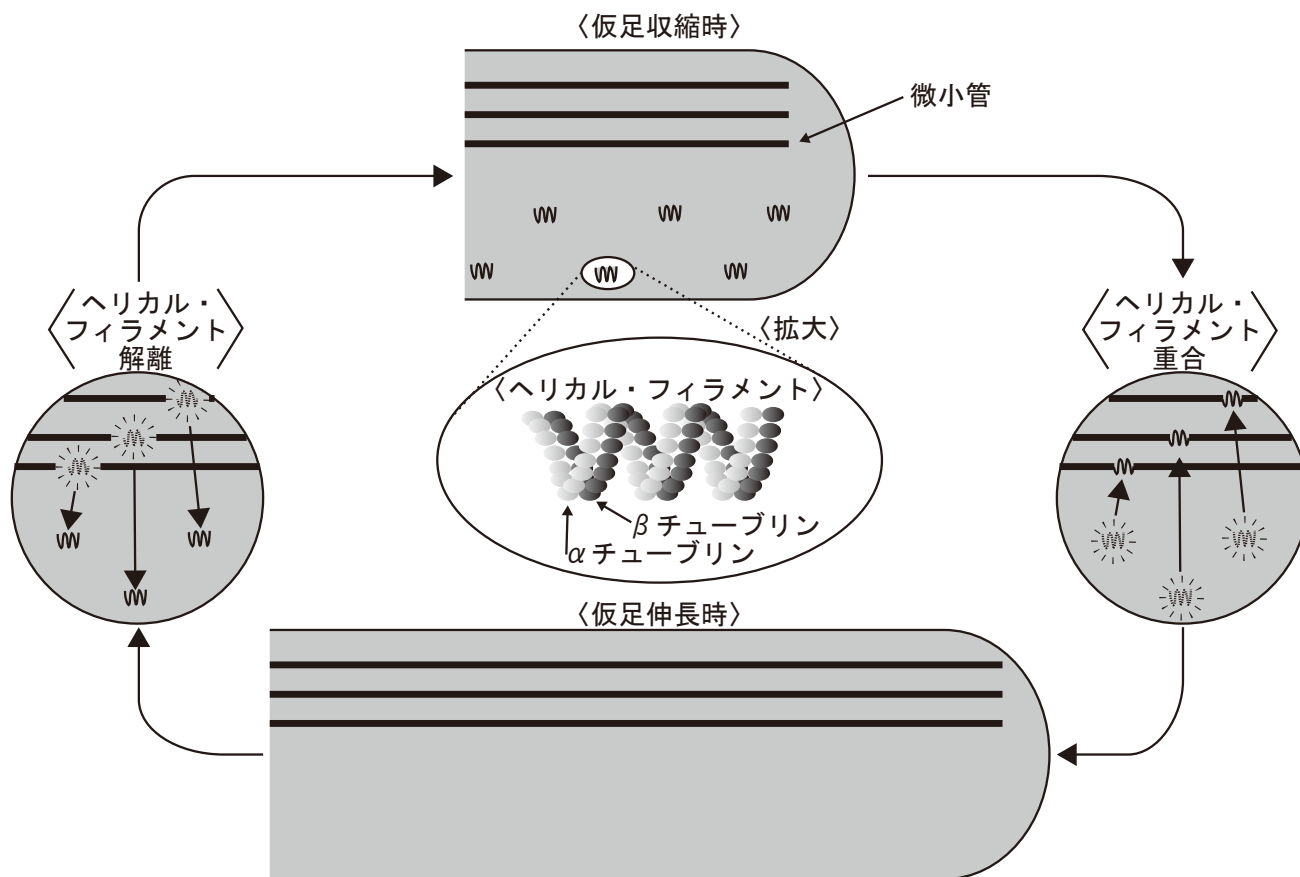


図4. 有孔虫が仮足を収縮・伸長させる様子の模式図. α チューブリンと特殊な β チューブリンから構成されるヘリカル・フィラメントと呼ばれる螺旋状の微小管断片が重合したり、解離したりすることによって、仮足を伸長・収縮させている。

放散虫が側系統になることを示した(図3)。しかし、同研究にはタクソポディダ目やナセラリア目は含まれていない。以上のように、それぞれの系統解析に含まれる放散虫の系統群の違い、また使用する遺伝子領域の違いなどによって放散虫の単系統性に関しては議論の余地がある。しかし、有孔虫と放散虫が共通祖先を持つグループであるという考え方が広く支持されるのに伴い、有孔虫と放散虫のグループを指すレタリアという言葉は定着しつつある。

レタリア仮説は細胞骨格に関する研究からも支持されている。有孔虫や放散虫でみられる網状仮足の構造は、微小管が形成する細胞骨格のネットワークからなる。有孔虫では、微小管の主要なタンパク質の一つである β チューブリンをコードする遺伝子に重複が起きており、その片方の遺伝子は他の生物群の β チューブリン遺伝子と比較すると非常に変異が大きい。この変異の大きい特殊な β チューブリンは、有孔虫で特異的にみられるヘリカル・フィラメントという螺旋状の微小管断片の形成に関与していると考えられている(Habura *et al.*, 2005)。このヘリカル・フィラメントの重合・解離によって、有孔虫の仮足は素早く伸長・収縮している可能性が示唆されている(図4)。放散虫でも、この特殊な β チューブリン

ン遺伝子と相同な遺伝子が確認され(Ishitani *et al.*, 2011)、仮足内にヘリカル・フィラメントに類似したステレオプラズミック・ロッド(螺旋状に巻かれた微小管)が認められた。そのため、このヘリカル・フィラメントが有孔虫と放散虫の共有派生形質であることが示唆されている。実際、有孔虫と放散虫の特殊な β チューブリンの構造予測が行われ、ヘリカル・フィラメントを形成するのに重要なアミノ酸配列が有孔虫と放散虫の間で保存されていることが指摘された(Hou *et al.*, 2013)。

有孔虫と放散虫の共通祖先はどのような生物だったのか？

まず、有孔虫と放散虫、それぞれの祖先生物について、化石記録や殻の特徴、生活様式などから考察する。有孔虫内の系統関係はおおよそ明らかにされてきており、硬殻を持たないアログロミア目から、膠着質の硬殻を作るテックストゥラリア目(殻室が螺旋状に巻いた形状)とアンモディスカス目(チューブ状に巻いた形状)が分岐し、テックストゥラリア目からガラス質の硬殻を作るロタリア目が、そしてアンモディスカス目から陶器質の硬殻を作るミリオリダ目がそれぞれ分岐したと考えられて

いる (図5; Pawlowski *et al.*, 2003). この系統関係から、有孔虫の共通祖先は硬殻を持っていなかったと推測される。有孔虫化石の初出はカンブリア紀初期 (5.1億年前頃: Gaucher and Sprechmann, 1999) であり、それらは膠着質の硬殻を作る分類群である。したがって、硬殻を持たない有孔虫の共通祖先はカンブリア紀初期 (あるいはそれ以前) に既に出現していたことになる。実際に、分岐年代推定 (遺伝子の進化速度から系統間の分岐年代

を推定する手法) による有孔虫の初出年代は、新原生代クライオジェニアン紀 (約7.7億年前頃) となっている (Groussin *et al.*, 2011)。また、現在、ロタリア目の一部のグループ以外は全て底生の生活様式を持っていることから、有孔虫の祖先生物は底生であったと考えられている (Rigby and Milsom, 1996)。

放散虫の硬殻の特徴を見てみると、大きく2つのグループ、つまりスパスマリア綱 (硫酸ストロンチウムの硬殻

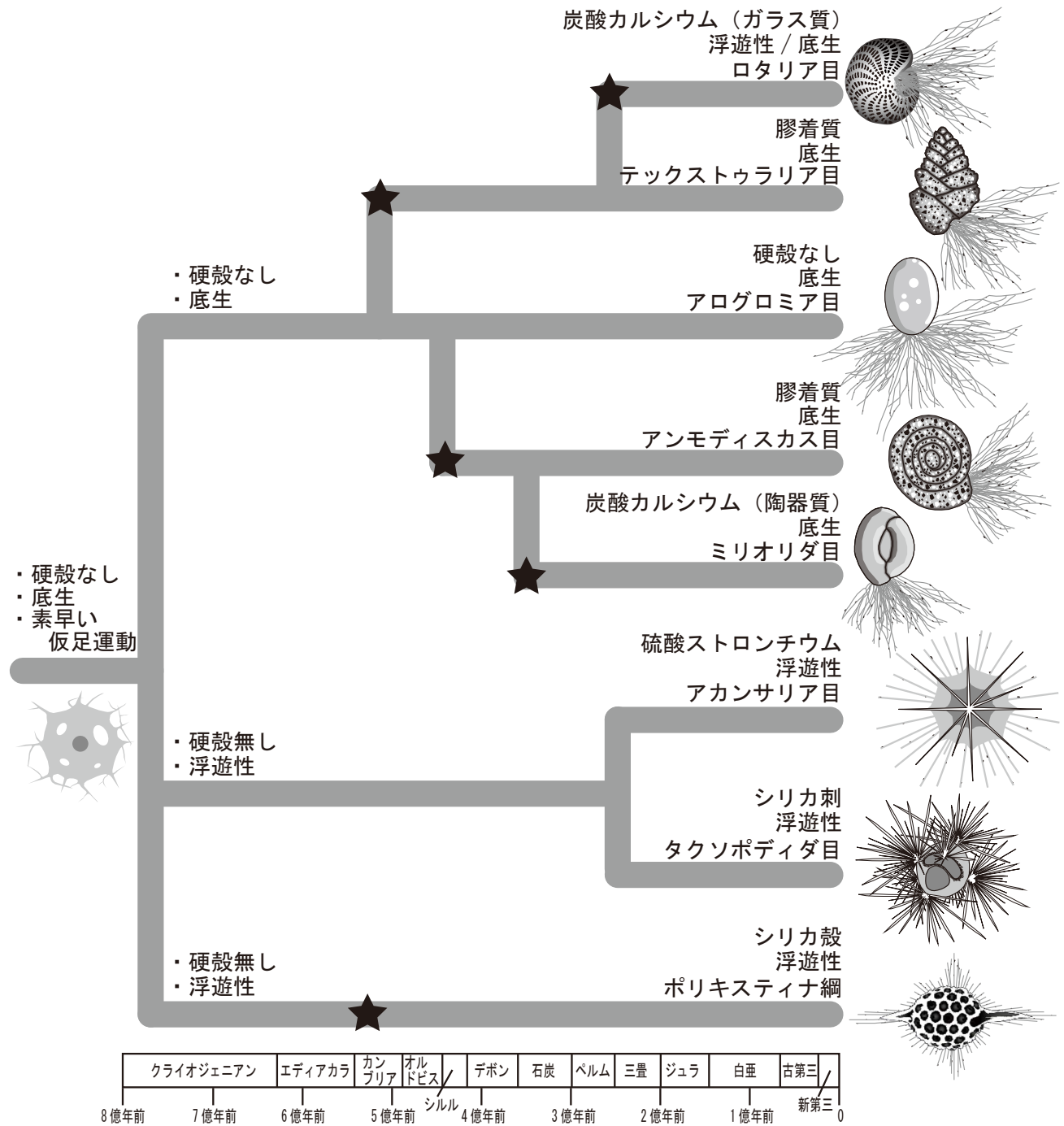


図5. レタリア内の系統関係 (Sierra *et al.*, 2013 及び Pawlowski *et al.*, 2003 を改訂). ★印は化石の初出年代を示している (BouDagher-Fadel, 2008 を参照). 各分類群名の枝上に硬殻の特徴と生活様式を記載している。

からなるアカンサリア目とシリカの刺を持つタクソポディダ目から構成)とシリカの殻を持つポリキスティナ綱に分けられる (Krabberød *et al.*, 2012). 硫酸ストロンチウムの硬殻やシリカの刺は化石として保存されにくいため、スパスマリア綱の初出はよくわかっていないが、シリカの殻を持つポリキスティナ綱の初出はカンブリア紀初期 (5.4億年前頃)との報告がある (Braun *et al.*, 2007). 放散虫の初出に関する分岐年代は、未だに分子情報が不十分なため推定されていないが、レタリア内で放散虫が単系統あるいは側系統である (図5) ことを考慮すると、有孔虫の初出 (約7.7億年前頃) と同時もしくはそれ以前に放散虫が出現していたことになる。しかし、カンブリア紀より前に放散虫化石の産出が認められていないことから、放散虫の祖先系統も有孔虫と同じく硬殻を持っていなかったと予想される。一方で、放散虫の生活様式はこれまでに知られている報告ではすべて浮遊性であるため、放散虫の祖先系統は硬殻を持たない浮遊性生物であったと考えられる。

有孔虫と放散虫のそれぞれの初期形質を踏まえ、レタリアの共通祖先生物がどのような生物であったかを推察してみる。有孔虫と放散虫のそれぞれの祖先生物が硬殻を持たなかったとすると、レタリアの共通祖先も硬殻を持たなかったと考えられる。また、有孔虫の祖先生物が底生であった可能性、そして放散虫以外のリザリアに属する生物群 (つまり有孔虫、エンドミクサ、フィロサ) の大部分は底生の生活様式を持つことを考慮すると、レタリアの共通祖先は底生であったと考えられる。さらに、有孔虫と放散虫は上記のとおり、特殊なβチューブリンを持っており、それによって形成されるヘリカル・フィラメントがその共有派生形質であると考えられることから (Ishitani *et al.*, 2011, Hou *et al.* 2013), レタリアの祖先生物も同様の形質を有していたはずである。つまり、レタリア共通祖先生物は現在のエンドミクサに分類されるフィロレタやグロミアのように硬殻はなく、底生の生活様式をとり、なおかつヘリカル・フィラメントの様な構造を持つことによって仮足を素早く動かすことができる原生生物であったと考えられる。このレタリア共通祖先生物から分岐して、ヘリカル・フィラメントをさらに発達させた系統が有孔虫、浮遊性の生活様式をいち早く獲得した系統が放散虫であると言えるだろう。

レタリア系統群における硬殻の進化

次に有孔虫や放散虫が進化の過程で硬殻を獲得し、それが系統の中で保存された生態戦略的意義を考察する。有孔虫が硬殻を獲得したのは、カンブリア紀はじめ (5.1億年前頃)、つまり「カンブリア紀大爆発」として知られる生物の多様性が一気に開花した時期である。この時期には、生物の捕食—被食の関係が発達し、それが生物多

様化の一因であったと言われている (Parker, 2003). カンブリア紀に入ると海洋では、底生有孔虫を捕食する腕足動物や環形動物、さらには放散虫のような微小プランクトンを捕食するヤムシといった大型プランクトン捕食者が出現した (Szaniawski, 1982). 有孔虫の硬殻は、外骨格であることから、他の外骨格をもつ生物 (三葉虫など) と同様に、捕食者から身を守る働きがあると考えられる。

一方、浮遊性の放散虫は、カンブリア紀はじめ (5.4億年前頃) にシリカの硬殻を獲得したものの、その硬殻は内骨格であるため被食から身を守る役割はない。放散虫は、現在の海洋において、一次生産者が最も多い海洋表層よりも深いところに多く生息していることから (Ishitani and Takahashi, 2007), 硬殻を「錘」にして生息水深を変化させていると考えられている (Anderson, 1983). これには2つの理由が挙げられる。第一に、カンブリア紀に目の発達した捕食者が、海洋表層で最もバイオマスのある一次生産者を選択的に捕食したとすると、放散虫が同じ表層に生息していた場合、一次生産者とともに捕食者の餌食にされてしまうことになるだろう。第二に、海洋表層下部では、一次生産者が継続的に沈降してくるため、放散虫にとっては効率の良い補食の場でもあるとも言える。つまり、放散虫は捕食者からの逃避と摂餌に適した生息水深を得るため、硬殻を「錘」として利用している可能性が高い。このように、有孔虫や放散虫における硬殻の獲得は、カンブリア紀～発達した生物間の捕食—被食の関係が要因のひとつと考えられる。

次に、共通祖先から分岐後、なぜ有孔虫は硬殻形成に炭酸塩を用い、放散虫は珪酸塩を用いたのかについて考察する。古生代よりはるか以前の38–19億年前の縞状鉄鉱床に、すでに炭酸塩層と珪酸塩層の両方が存在していることが知られている (飯山, 1998). したがって、それより15億年以上時代が降ったカンブリア紀の海洋中には、十分な量の炭酸塩と珪酸塩が共存していたと考えられる。つまり、炭酸塩や珪酸塩の供給量の違いが有孔虫や放散虫の硬殻の材質の違いに起因しているとは考えにくい。そこで硬殻の結晶の性質と形成方法に着目する。放散虫の硬殻を構成する非晶質のシリカは、透過性を持っている。一方、有孔虫ではロタリア目のみが透過性のあるガラス質の硬殻を形成し、浮遊性の生活様式を持つグループは全てロタリア目に属する。このような透明な硬殻は、海中で捕食者の眼から逃れるために重要な役割を果たすと考えられる。ロタリア目の有孔虫は細胞内にカルシウムと重炭酸イオンのプールを別々に持ち、それらを細胞外の硬殻形成場に放出し結合させることで結晶を成長させ、ガラス質の硬殻を形成する (De Nooijer *et al.*, 2009).

一方、放散虫は、細胞内で非晶質のシリカを形成し、それを硬殻形成場に固めてゆく (Anderson, 1983). これに類似した殻形成は、有孔虫のミリオリダ目でも知られ

ている (Berthold, 1976, Hemleben *et al.*, 1986, De Nooijer *et al.*, 2009). ただし, ミリオリダ目では, 細胞内でシリカではなく炭酸塩の微小結晶を形成し, それを細胞外に放出してランダムに結晶を凝集させるため, 不透明な陶器質の硬殻になってしまう. ここで殻の形成方法が異なる系統間の化石記録を比較すると, ミリオリダ目の初出 (350 Ma 頃) は, ロタリダ目の初出 (250 Ma 頃) よりも古い (BouDagher-Fadel, 2008). したがって, ミリオリダ目の細胞内で硬殻の材料を形成する方法は, 有孔虫の進化過程において比較的早い段階で獲得された原始的殻形成メカニズムであると考えられる. 放散虫もこの比較的単純な殻形成メカニズムを独立に獲得したと考えられるが, 放散虫の場合には既に浮遊性生活様式に適応していたため, この方法で透明な非晶質の硬殻を形成できるシリカが材料として必要だったと推測される. 今後, 有孔虫や放散虫の殻形成に関連する生化学 (代謝メカニズム) が明らかになれば, これら生物の進化や生態に関する新しい知見が得られるだろう.

おわりに

有孔虫と放散虫の近縁関係が明らかになったことにより, 両生物群を含むレタリアの共通祖先生物やレタリア系統内で起きた進化イベントをある程度推定できるようになった. 今後, 有孔虫や放散虫の分子・細胞生物学がより発展することにより, それらの推定を検証することが可能となり, それによって有孔虫や放散虫の進化が示す生態戦略的な意味や, 環境との相互作用がより詳細に明らかになるはずである. 今後, 分子生物学分野と古生物学分野の研究者の交流は, ますます重要なものとなってくだろう.

謝辞

本稿の査読の際, 海洋研究開発機構の北里 洋氏, 信州大学の氏家由利香氏には建設的なご意見を頂いた. 編集委員長である九州大学の前田晴良氏には原稿改訂に有益なご助言を頂いた. 本研究は日本学術振興会海外特別研究員奨励費 (No. 25829) の補助を受けて行われた.

文献

Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Lane, C.E., Lukes, J., Bass, D., Bowser, S.S., Brown, M.W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Le Gall, L., Lynn, D.H., McManus, H., Mitchell, E.A.D., Mozley-Stanridge, S.E., Parfrey, L.W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C.L., Smirnov, A. and Spiegel, F.W., 2012. The revised classification of Eukaryotes. *Journal of eukaryotic microbiology*, **59**, 429–514.

Ammaral-Zettler, L., Sogin, M.L. and Caron, D.A., 1997. Phylogenetic relationships between the Acantharea and the Polycystinea: A

molecular perspective on Haeckel's Radiolaria. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **94**, 11411–11416.

Anderson, O.R., 1983. Radiolaria. 355p., Springer-Verlag, New York.

Bass, D., Moreira, D., López-García, P., Polet, S., Chao, E.E., von der Heyden, S., Pawlowski, J. and Cavalier-Smith, T., 2005. Polyubiquitin insertions and the phylogeny of Cercozoa and Rhizaria. *Protist*, **156**, 149–161.

Berthold, W.U., 1976. Biomineralisation bei milioliden Foraminiferen und die Matritzen-Hypothese. *Naturwissenschaften*, **63**, 196–197.

BouDagher-Fadel, M.K., 2008. *Evolution and Geological significance of larger benthic Foraminifera*. 544p., Developments in Paleontology and Stratigraphy, **21**, Elsevier, Amsterdam.

Braun, A., Chen, J., Waloszek, D. and Maas, A., 2007. First early Cambrian Radiolaria. *Geological society London, special publications*, **286**, 143–149.

Burki, F., Kudryavtsev, A., Matz, M.V., Aglyamova, G.V., Bulman, S., Fiers, M., Keeling, P.J. and Pawlowski, J., 2010. Evolution of Rhizaria: new insights from phylogenomic analysis of uncultivated protists. *BMC Evolutionary Biology*, **10**, 377.

Cavalier-Smith, T., 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, donoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **46**, 347–366.

Cavalier-Smith, T., 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **52**, 297–354.

Cavalier-Smith, T. and Chao, E.E., 2003. Phylogeny and classification of phylum Cercozoa (Protozoa). *Protist*, **154**, 341–358.

De Nooijer, L.J., Toyofuku, T. and Kitazato, H., 2009. Foraminifera promote calcification by elevating their intracellular pH. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **106**, 15374–15378.

Gaucher, C. and Sprechmann, P., 1999. Upper Vendian skeletal fauna of the Arroyo de Soldado Group, Uruguay. *Beringeria*, **23**, 55–91.

Grell, K.G., 1973. *Protozoology*. Biologia Plantarum 16, 400p., Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.

Groussin, M., Pawlowski, J. and Yang, Z., 2011. Bayesian relaxed clock estimation of divergence times in foraminifera. *Molecular phylogenetics and Evolution*, **61**, 157–166.

Habura, A., Wegener, L., Travis, J.L. and Bowser, S.S., 2005. Structural and functional implications of an unusual foraminiferal β -tubulin. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 2000–2009.

Hemleben, C.H., Anderson, O.R., Berthold, W. and Spindler, M., 1986. Calcification and chamber formation in Foraminifera – a brief overview. In Leadbeater, B.S.C., Riding, R., eds. *Biomineralization in lower plants and animals*. The systematics association, **30**, 237–249.

Hou, Y., Sierra, R., Bassen, D., Banavali, N.K., Habura, A., Pawlowski, J. and Bowser, S.S., 2013. Molecular evidence for β -tubulin neofunctionalization in Retaria (Foraminifera and Radiolarians). *Molecular Biology and Evolution*, **30**, 2487–2493.

飯山敏道, 1998. 地球鉱物資源入門. 195p., 東京大学出版会, 東京.

Ishitani, Y., Ishikawa, S.A., Inagaki, Y., Tsuchiya, M., Takahashi, K. and Takishita, K., 2011. Multigene phylogenetic analyses including diverse radiolarian species support the “Retaria” hypothesis – The sister relationship of Radiolaria and Foraminifera. *Marine Micropaleontology*, **81**, 32–42.

Ishitani, Y., Kamikawa, R., Yabuki, A., Tsuchiya, M., Inagaki, Y. and Takishita, K., 2012. Evolution of elongation factor-like (EFL) protein in Rhizaria is revised by radiolarian EFL gene sequences. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **59**, 367–373.

Ishitani, Y. and Takahashi, K., 2007. The vertical distribution of Radiolaria in the waters surrounding Japan. *Marine Micropaleontology*, **65**, 113–136.

Keeling, P.J., 2001. Foraminifera and Cercozoa are related in actin

- phylogeny: two orphans find a home? *Molecular Biology and Evolution*, **18**, 1551–1557.
- Krabberød, A.K., Bråte, J., Dolven, J.K., Ose, R.F., Klaveness, D., Kristensen, T., Bjørklund, K.R. and Shalchian-Tabrizi, K., 2011. Radiolaria divided into Polycystina and Spasmaria in combined 18S and 28S rDNA phylogeny. *PLoS ONE*, **6**, e23526.
- Levin, N.D., Corliss, J.O., Cox, F.E., Deroux, G., Grain, J., Honigberg, B.M., Leedale, G.F., Loeblich, A.R. III., Lom, J., Lynn, D., Merinfeld, E.G., Page, F.C., Poljansky, G., Sprague, V., Vavra, J. and Wallace, F.G., 1980. A newly revised classification of the Protozoa. *Journal of Protozoology*, **27**, 37–58.
- Longet, D., Archibald, J.M., Keeling, P.J. and Pawlowski, J., 2003. Foraminifera and Cercozoa share a common origin according to RNA polymerase II phylogenies. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, **53**, 1735–1739
- Moreira, D., von der Heyden, S., Bass, D., López-García, P., Chao, E. and Cavalier-Smith, T., 2007. Global eukaryote phylogeny: combined small- and large-subunit ribosomal DNA trees support monophyly of Rhizaria, Retaria and Excavata. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **44**, 255–266.
- Parker, A.R., 2003. *In the blink of an eye: How vision kick-started the big bang of evolution*. 316p., Simon and Schuster/ Perseus Press, London.
- Pawlowski, J., 2013. The new micro-kingdoms of eukaryotes. *BMC Biology*, **11**, 40.
- Pawlowski, J., Bolivar, I., Guiard-Maffia, J. and Gouy, M., 1994. Phylogenetic position of Foraminifera inferred from LSU rRNA gene sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **11**, 929–938.
- Pawlowski, J., Holzmann, M., Berney, C., Fahrni, J., Gooday, A.J., Cedhagen, T., Habura, A. and Bowser, S.S., 2003. The evolution of early Foraminifera. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **100**, 11494–11498.
- Pawlowski, J., Holzmann, M. and Tyszka, J., 2013. New supraordinal classification of Foraminifera: Molecules meet morphology. *Marine Micropaleontology*, **100**, 1–10.
- Polet, S., Berney, C., Fahrni, J. and Pawlowski, J., 2004. Small-subunit ribosomal RNA gene sequences of Phaeodarea challenge the monophyly of Haeckel's Radiolaria. *Protist*, **155**, 53–63.
- Rigby, S. and Milsom, C., 1996. Benthic origins of zooplankton: An environmentally determined macroevolutionary effect. *Geology*, **24**, 52–54.
- Sen Gupta, B.K., 1999. Systematics of modern Foraminifera. In Sen Gupta, B.K., ed. *Modern Foraminifera*. 7–36. Kluwer Academic Publishers, London.
- Sierra, R., Matz, M.V., Aglyamova, G., Pillet, L., Decelle, J., Not, F., de Vargas, C. and Pawlowski, J., 2013. Deep relationships of Rhizaria revealed by phylogenomics: A farewell to Haeckel's Radiolaria. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **67**, 53–59.
- Szaniawski, H., 1982. Chaetognath grasping spines recognized among Cambrian protoconodonts. *Journal of Paleontology*, **56**, 806–810.

(2014年7月14日受付, 2014年11月18日受理)

