

ふおっしる

深海性底生有孔虫から過去の海洋底環境を推定する

大串健一*・芝原暁彦**

*産業技術総合研究所地質情報研究部門海洋地質研究グループ・**筑波大学大学院博士課程生命環境研究科

Deep-sea benthic foraminifera -A window into ocean history-

Ken'ichi Ohkushi* and Akihiko Shibahara**

*Geological Survey of Japan, National Institute of Advanced Industrial Science and Technology, Tsukuba, 305-8567 and **Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba 305-8572

底生有孔虫ほど顕生代の多様な海洋底環境の変遷を克明に記録してきた単細胞生物はほかにはいない。化石記録によればカンブリア紀の初期から現在までの過去5億4千万年間で6万種以上が報告されており、4600もの現存種が記載されている。しかも近年の分子系統解析によれば底生有孔虫の出現はカンブリア紀よりも古くまでさかのぼると推定されている (Pawłowski *et al.*, 2003)。潮間帯から深海底、極域からサンゴ礁域まで多様な環境に適応放散していること、その殻が地層に残されていることから、過去の海底の環境指標になりうる。特に、化石としての底生有孔虫の魅力はなんといっても深海堆積物中に豊富に産することである。国際深海掘削計画とともに深海底の環境変遷の理解が底生有孔虫の研究によって飛躍的に進歩した。化石を用いた手法で深海環境を復元する分野は底生有孔虫の独壇場となっている。底生有孔虫の化石記録からは深海底においても急激な環境変動が起っていたことがわかってきている。しかし、意外にも深海に生きる底生有孔虫の生態の知識はごくわずかであり、未だに新しい発見の期待できる研究対象と言えよう。本稿では、深海性底生有孔虫を用いた環境解析に関する研究のこれまでの動向を簡単に紹介したい。

底生有孔虫化石は過去の深海底環境についてどのような情報をもっているのであろうか？現在の有孔虫の生態から過去を知る材料を探さねばならない。底生有孔虫の特徴は細胞を守る殻をもつことである (図1)。その殻は有機質、膠着質、石灰質、または珪酸質でできている。海底堆積物に保存されるもののほとんどが石灰質殻と膠着質殻である。殻の大きさは通常0.1mmから1cm程度である。深海に生きる底生有孔虫は多くがメイオベントス (1mm~0.032mmの底生生物) に属するサイズである。殻の中に原形質が収められており、その殻には口孔と呼ばれる穴があり、そこを通して仮足が外環境と殻内を出入りする。その有孔虫の持っている仮足または根足は顆粒状根足と呼ばれており、他の根足虫と区別する分類基準となる。仮足は水のような動く糸状物質が癒合し網目状になりネットワークを作っており、摂食、移動、殻形成などさまざま

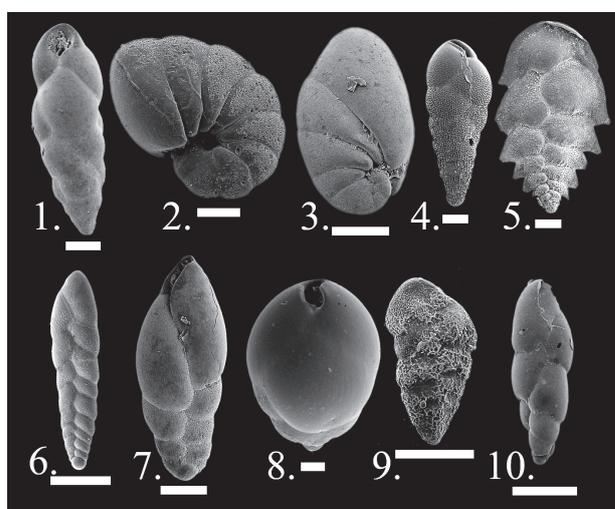


図1. 深海性底生有孔虫化石の電子顕微鏡写真。写真はすべて石灰質有孔虫。スケールは100 μ m。1: *Buliminella tenuata*, 2: *Nonionellina labradorica*, 3: *Nonionella globosa*, 4: *Bolivina tumida*, 5: *Bolivina alata*, 6: *Bolivina pacifica*, 7: *Fursenkoina rotundata*, 8: *Globobulimina auriculata*, 9: *Bolivina decussata*, 10: *Stainforthia feylingi*。

な用途に用いられている。1個体は約1週間から数年まで生きる。無性生殖と有性生殖により増殖する。有孔虫の生活環は種による様々な違いがあり、深海性種はまだわかっていないものがほとんどである。海底の泥をとると1m²あたり数千の個体が取れると言われており、深海では全生物量の50%以上を占有するという見積りもある (Snider *et al.*, 1984)。このため、底生有孔虫は堆積物—水境界における物質循環に主要な役割を演じているのだろう。海底の多様な微小環境に適応しており、堆積物表面の石や海藻などに付着しているもの、他の生物に寄生しているもの、泥に潜って生活しているものなどがある。泥に潜っている底生有孔虫類は堆積物内で垂直方向に10cm程度の深さまで棲み分けて生息しているようだ。

深海性底生有孔虫の研究は、1872年から1876年にかけてイギリスの科学探検船チャレンジャー号の世界一周航海で得られた膨大な標本をまとめたBradyにより始まる

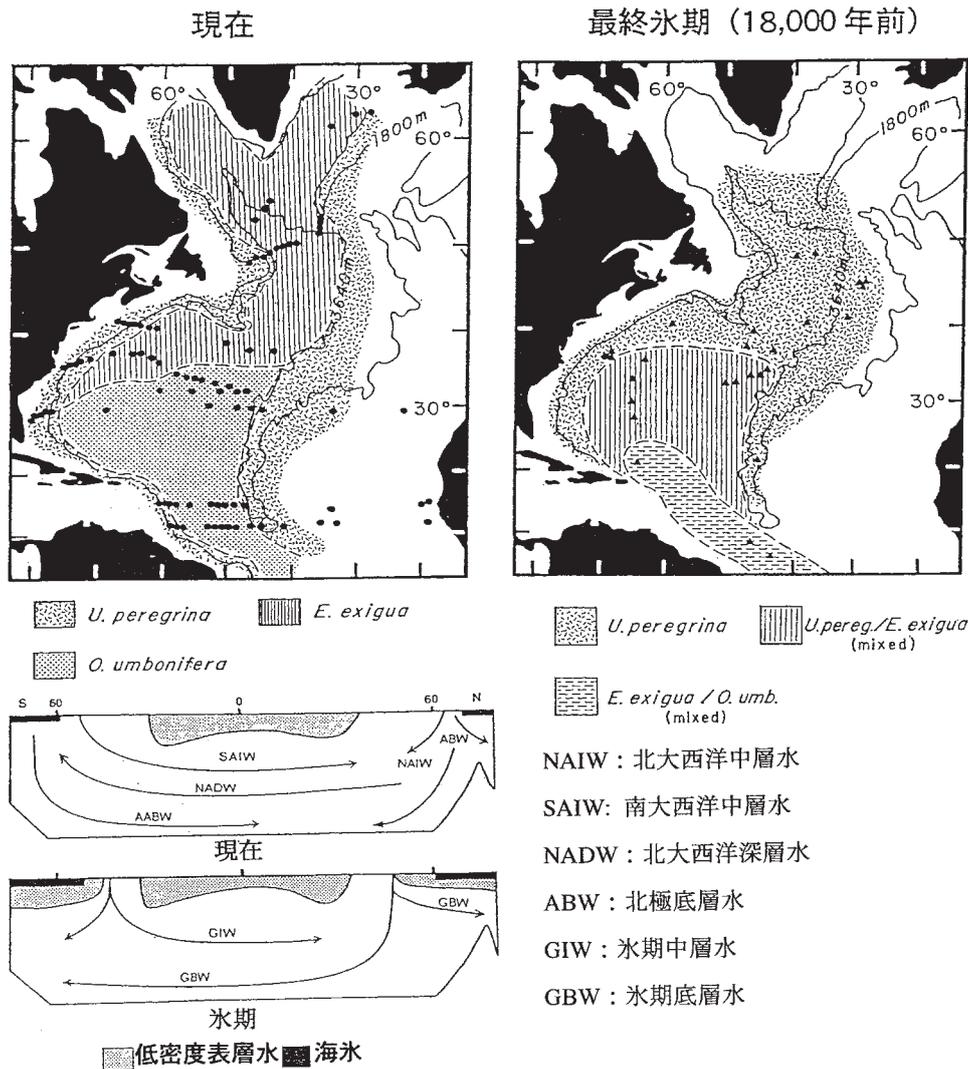


図2. 上の図: 北大西洋における現在と最終氷期における深海性底生有孔虫群集の分布 (Schnitker, 1974). 下の図: 深海性底生有孔虫化石群集から復元した最終氷期の大西洋の深層水循環.

(Brady, 1884). Bradyの精密な記述による有孔虫の記載論文は現在でも有孔虫を同定する際に必要とされる重要な資料の1つであり, その後の有孔虫研究に与えた影響は大きかった. それ以降, この130年間で多くの調査研究がなされたが, 海洋調査技術の進歩もあり, 2005年にはとうとう水深10896 mという世界で最も深いマリアナ海溝チャレンジャー海淵から原始的な“柔らかい殻をもった有孔虫”が多数発見された (Todo *et al.*, 2005). これらの有孔虫は分子系統の上で8~10億年前に祖先群から最初に分岐した非常に古いグループと推定されており, 過酷な深海底環境に適応したと考えられている. その時の研究グループの北里博士は, 「6~10億年前にかけての地層からは袋状の形をした所属不明の微化石が数多く発見されている. 今回チャレンジャー海淵で数多く発見された“柔らかい殻をもった有孔虫”との関係を解明することは, 生命史の記録の空白部を埋められる可能性がある」と述べている. 大変興味深い発見であり, 今後の進展が楽しみである.

有孔虫の分布を規制する要因として, 水温, 塩分, 底質, 溶存酸素, えさ, 光 (共生藻を持つ場合), 水圧, 種間関係, 捕食者, 水の運動, 炭酸カルシウム飽和度などさまざまな要因が挙げられている. これらの要因は水深によって特に浅海域で大きく変化するので, 底生有孔虫の水深分布を調べると水深とともに構成種が入れ替わるのが理解できる. このため, 現生種の水深分布から群集帯を設定し, 堆積岩中に含まれる化石群集に当てはめ古水深を推定する研究が1950年代ごろから行われるようになった. 大陸棚以浅の浅海環境では, 季節的にも地域的にも水温, 塩分など様々な環境因子が著しく変化する. 潮間帯に生息する種は潮の満ち引きによる過酷な環境変化に耐えることになる. 汽水域では塩分が低く, 有機物が多い場合は貧酸素に耐性のある種が卓越することになる. 緯度方向に見れば, 熱帯から寒帯まで水温が大きく変化している. それらの多様な環境に適応した群集が見られる. 一方, 水深1000 m以深の深海に目を向けると, 全海洋に共通して生息する深海

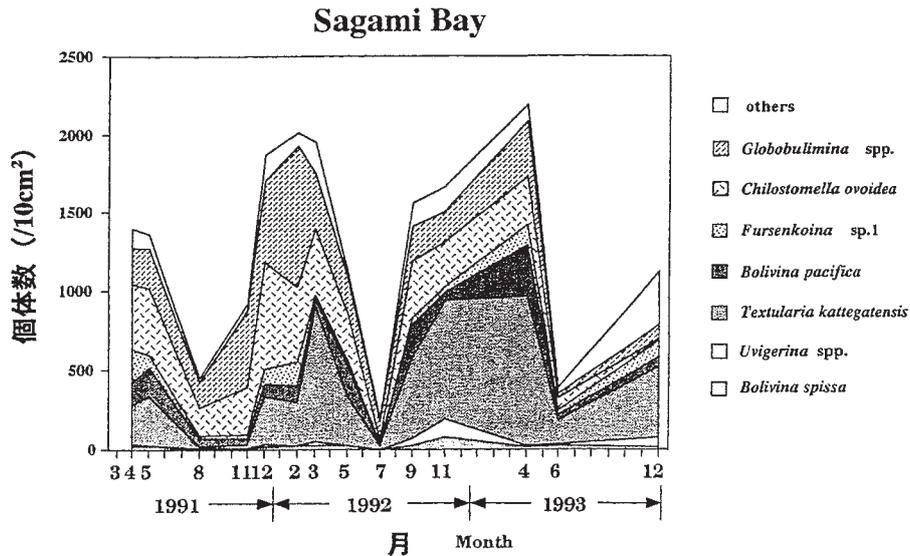


図3. 相模湾の水深1450mにおける1991年～1993年にかけての底生有孔虫群集の季節変動 (Kitazato and Ohga, 1995).

性種群が存在している。1970年代の研究ではこれらの深海性種群はある特定の物理化学的性質をもった水塊に適応していると考えられていた。例えば、大西洋では北大西洋深層水と南極底層水が存在しているが、それに深海性底生有孔虫群集が対応して分布している (Schnitker, 1974; Streeter and Shackleton, 1979; 図2)。南極底層水には *Nuttallides umbonifera* (図2の *O. umbonifera*) が、北大西洋深層水には *Epistominella exigua* が、北大西洋深層水の上に位置する中層水に *Uvigerina peregrina* が適応していると考えられた。この考えをもとに氷期の深層水循環を復元する研究が1970年代になされ、北大西洋では最終氷期には現在と全く異なる分布パターンをもつことが明らかとなった (Schnitker, 1974; Streeter and Shackleton, 1979, 図2)。最終氷期の海盆底では *E. exigua* と *N. umbonifera* の両方が卓越する群集が分布しており、これは現在見られない群集である。これらの結果を基に過去の深層水循環の復元がなされたが、これらの解釈に用いた種群の生態の理解がまだ不十分であり、研究者間で異なる解釈を導いた。

1980年代に入ると、深海性底生有孔虫の分布の制限要因として、えさまたは有機物供給量の重要性が指摘されはじめる。それは、大陸縁辺における有孔虫群集の地域的分布が垂直方向だけでなく水平方向にも違いが見られることや、ローズベンガル生体染色により識別される生体有孔虫の個体数などが栄養環境によってかなり異なることから導き出されている。浅海に比べて、深海底では水温は0℃～4℃、塩分は33～35の限られた範囲に入る場合が大部分であり大きな勾配がない代わりに、えさとなる有機物が少ないために、それが有孔虫の分布に影響を与えていると推測された。1985年には、米国の Corliss 博士によって深海性底生有孔虫の堆積物内での棲み分けが明らかにされた (Corliss, 1985)。彼は堆積物表層部で生息する表生種と、堆積物亜表層部で生息する内生種がいることを報告して

いる。この結果は有孔虫殻の安定同位体比を使って深層水環境を復元する古海洋研究に大きな影響を与えた。表生種と内生種の炭素同位体比を測定したところ、表生種の石灰質殻の化学組成は海底直上の深層水を反映し、内生種の殻の化学組成は堆積物内の間隙水環境を反映することが明らかとなった (McClorkle *et al.*, 1990)。これによって堆積物表面に生息する *Cibicides wuellerstorfi* などの表生種を安定同位体比分析などに使用することでより正確な深層水環境の復元が可能となった。このような堆積物—水境界に存在するある特定の物理化学的、生物的条件で限定された有孔虫の微小生息環境のことをマイクロハビタットと呼んでいる。このマイクロハビタットの違いが有孔虫の分布に大きな影響を与えている。具体的には、有孔虫にとってえさとなる新鮮な易分解性有機物は堆積物表層部で最も多くなる。一方、亜表層では易分解性有機物は減少し難分解性有機物の割合が高くなる。溶存酸素量については深度方向に減少し、数cm～十数cmでほとんどの有孔虫が生存できない還元層に移行する。Corliss 博士の研究から3年後、英国の Gooday 博士は北大西洋深層水の特徴種とされた *E. exigua* は海洋表層での春のブルーミングに伴って大量に生産され、やがて沈降し海底に降り積もる植物デトリタスを栄養分として増殖することを明らかにした (Gooday, 1988)。*E. exigua* は海底表面に堆積した植物デトリタスをえさとしてだけでなく生息環境としても利用しているため、植物デトリタス種と名付けられた。加えて、貧栄養な海底における一時的な栄養条件の回復に迅速に応答するため日和見種として見なされている。本種が増殖する環境では他種の産出が少ないため、種多様度は低下する。貧栄養な環境では有機物供給量が有孔虫の種多様度を決めているかもしれない。日本では北里博士らのグループが相模湾において深海性底生有孔虫群集が季節的に大きく変化していることを明らかにした (Kitazato and Ohga,

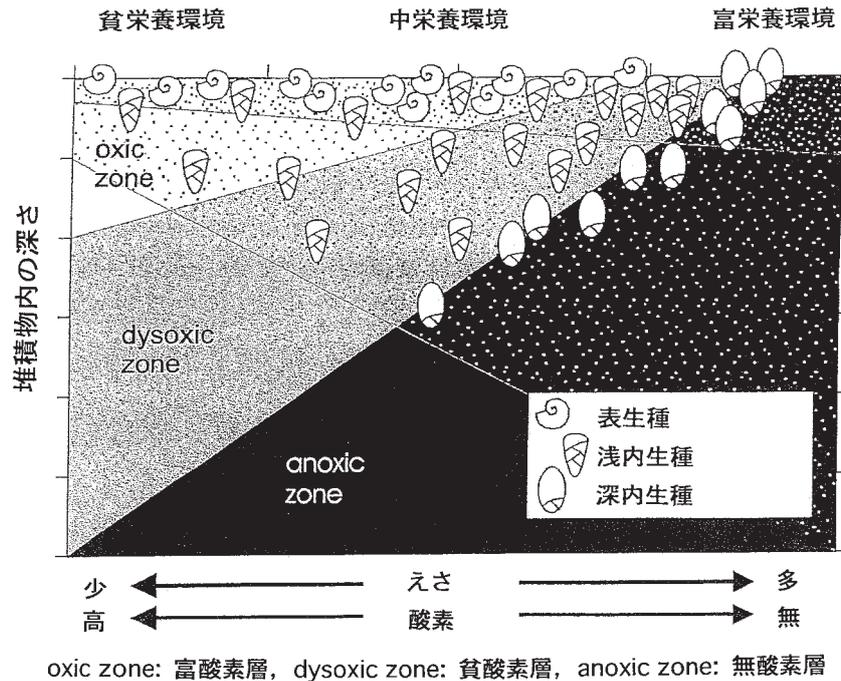


図4. 深海底環境の違いによって深海性底生有孔虫の微小生息環境がどのように変わるのかを示すTROXモデル (Jorissen, 1999).

1995; Ohga and Kitazato, 1997; 図3). 水深1450mの1定点で月単位で連続的に数年間にわたって調査を行っており、これまでそういったモニタリングデータの取得が困難であったため、世界の有孔虫研究者の注目の的となった。堆積物表層部付近にいる有孔虫はスプリングブルームなどの有機物を栄養分として1年周期で増殖するのに対して、海底亜表層に生息する種類は成長が遅く2年以上かけて成体になる可能性を指摘した。さらに、有孔虫が酸化層の厚さの季節的な変化に合わせて生息深度を変えていることも報告した。一方、表層堆積物における有孔虫遺骸群集の分布の研究からも、生物生産の影響を重視する研究がなされている。Loubere (1994) は表層堆積物の有孔虫群集について主成分分析を行い、海洋表層の生物生産量の分布に対応する群集の識別に成功した。彼の解析結果では、従来、水塊指標として用いられた2種の内、*U. peregrina* は高生物生産の指標として、*N. umbonifera* は低生物生産指標として用いられている。彼の研究は化石群集から過去の生物生産量の変遷を定量的に復元できる可能性を示した点で画期的である。これらの研究から、深海性底生有孔虫群集は有機物フラックスの季節変動や年々変動に大きな影響を受け、迅速に応答していることがうかがえる。

近年、深海性底生有孔虫の制限因子として有機物フラックスとともに重視されているのが溶存酸素量である。現在の海洋では水深数百m～1500m付近に溶存酸素極小層が発達している。溶存酸素極小層は、活発な生物生産活動の見られる海域で特に発達している。そのような海域では、海底に降り積もった多量の有機物が底生生物により分解される際に溶存酸素が消費され、0.1ml/l以下の貧酸素環

境が形成される。海底で這い回ったり、穿孔する大型底生生物が生存できなくなり、葉理が保存されはじめる。そのような貧酸素環境でも生存している底生有孔虫が1960年代から調べられている (例えば, Harman, 1964; Douglas, 1981)。1994年には、東北大の海保博士によって現生の底生有孔虫群集に基づく溶存酸素指数が提案された。太平洋、インド洋、大西洋、地中海など広範囲から有孔虫分布データを集め、貧酸素種群、低酸素種群、富酸素種群の3グループに区分し、貧酸素種群の割合を溶存酸素指数として計算している (Kaiho, 1994)。現生群集のデータから求められた指数は溶存酸素データと相関がよい結果を得ている。この研究は古環境推定への応用を考える上で必要とされる定量的な解析手法を導入した点で注目された。1997年には、米国のBernhard博士らによってカリフォルニア沖サンタバーバラ海盆において、溶存酸素量が0.02ml/l～0.5ml/lと微小範囲内で生体底生有孔虫の分布が詳しく調査され、その範囲内でも種組成の入れ替わりがあることを明らかにしている (Bernhard *et al.*, 1997)。室内飼育実験も溶存酸素量の影響を評価するために有効な手法であり、実際に種類によって貧酸素環境への耐性などが調べられている (Alve and Bernhard, 1995; Moodley *et al.*, 1998)。その結果によれば、硫化水素環境でも数ヶ月間は生存可能な種 (*Stainforthia fusiformis*) が存在する。また、Bernhard博士は無酸素環境で生息している種 (*Virgulinea fragilis*) を大西洋カリコ海盆から発見しており、硫化物酸化バクテリアを共生させて無酸素環境に適応している可能性を指摘している (Bernhard, 2003)。多くの底生有孔虫が無酸素環境では生存できない中、そのような特異な

種類がどのように無酸素環境に適応しているのかは生物学的にも古生物学的にも大変興味深い問題なので今後の研究の進展が待たれる。以上から溶存酸素の影響についてまとめると、底生有孔虫には低酸素から貧酸素環境へと移行する段階で世代を維持するのが困難な溶存酸素レベルがあり、そのレベルは種類によって異なる。貧酸素環境に適応する種類は地域ごとに歴史的成立過程によって多少違いはあるものの、多くは共通する種類で構成されている。無酸素環境ではほとんどの有孔虫が世代を維持することができない。

これまで概観してきたように、深海性底生有孔虫はえさの供給と海底付近の溶存酸素量が重要な環境因子とされている。両因子を考慮した上で、深海性底生有孔虫のマイクロハビタットを概念的にまとめたのが、Jorissen *et al.* (1995) のTROX (Trophic-Oxygen) モデルである (図4)。両因子は独立しておらず負の相関関係をもつ。その理由は堆積物—水境界における溶存酸素量が堆積物直上の深層水の酸素量と海底への有機物供給量で決まるためである。深層水の溶存酸素量は独立する環境因子と見なせるが、堆積物—水境界における溶存酸素量は有機物供給量によって大きく左右されてしまう。深層水の溶存酸素量が同じでも有機物供給量が多い環境は、海底で有機物分解に使用される酸素消費量が多いために溶存酸素量が低下し、堆積物内での酸化層の厚さは減少する。著しく富栄養な環境ではやがて還元層が海底面付近にまで達してしまい、貧酸素環境または無酸素環境となる。TROXモデルによれば、貧栄養な環境における底生有孔虫の分布は有機物の供給量によって制限される。えさとなる有機物供給量が少ないから、表層付近の表生種のみが生息できることになる。これは太平洋中緯度外洋域に見られるような深海底の環境に対応している。有機物供給量がより多い中程度の栄養環境ではえさとなる有機物が増加するため生息できる種数、個体数ともに増加し、堆積物垂表層に内生種が進入可能となる。相模湾のような大陸斜面域などの有機物供給量の多い環境に対応している。次に、富栄養環境では活発な有機物分解の結果として酸素量が低下するため低～貧酸素環境に適応できる内生種が多くなる。また、酸化層の厚さも減少するため、底生有孔虫の堆積物内での生息下限深度は全体として浅くなっていく。このような環境は前述したようにカリフォルニア沖などの高い生産活動のある環境の海底で出現する。富栄養な環境では有孔虫の分布は溶存酸素量によって制限されることになる。著しい富栄養化は種多様度の減少にもつながるであろう。このTROXモデルは実際の調査結果にも概ね当てはまる。しかし、厳密にはマイクロハビタットは種間競争や捕食者、生物攪拌など様々な要因からも影響を受けるので、多様な時空間分布をとっていると考えられる。

実際にTROXモデルの考えを取り入れて古環境を復元してみよう。富栄養環境で底生有孔虫化石群集を基に古環境を復元したよい例がカリフォルニア沖サンタバーバラ海盆 (深度600 m) から得られている (Cannariato *et al.*,

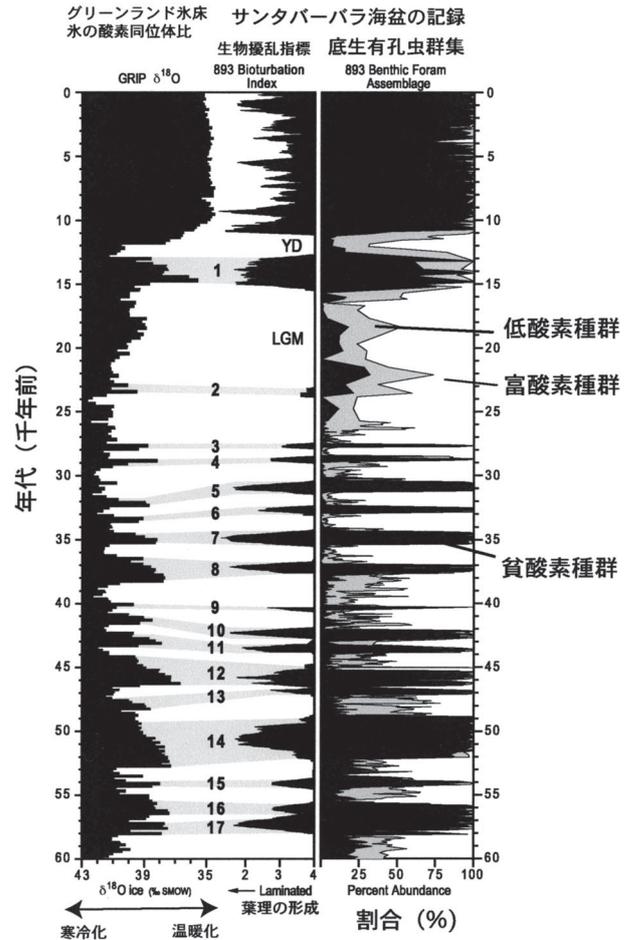


図5. カリフォルニア沖サンタバーバラ海盆における過去6万年間の底生有孔虫群集の変化 (Cannariato *et al.*, 1999). グリーンランド氷床コアに記録された急激な気温変動に対応して劇的に群集が入れ替わっている。左図中の数字は最終氷期にみられた急激な温暖化イベントに対応している。氷床コアと海底コアの年代決定法の違いがあるために両記録のイベントのタイミングにずれが見られるものもあるが、同海底コアの浮遊性有孔虫化石記録からは海面水温が急激に上昇する時期に底生有孔虫の貧酸素群集が出現していることがわかる。

1999). 米国のKennett博士らはサンタバーバラ海盆の底生有孔虫化石群集を過去6万年間にわたって解析した (図5)。この期間で最終氷期と呼ばれる6～1.2万年前までは急激な温暖化や寒冷化を数百年～数千年間隔で繰り返す時期に相当する。この時期の化石群集は富酸素環境から貧酸素環境へと急激に入れ替わっていることを克明に記録していた。群集はその温暖化に対応して富酸素群集から貧酸素群集へと数十年以内で入れ替わっていることになる。この結果は有孔虫群集の適応能力が大きいことを如実に表している。有孔虫は環境変化に合わせてどのような生存戦略をとって生息域を広げているのだろうか。大変興味深い結果である。この解析結果のように富栄養環境で得られる化石群集の解析では溶存酸素量変動が大きな制限因子として利いてくる。一方、貧栄養な環境で得られる化石群集では生物生産量の変動を反映することになる (例えば、Ohkushi *et al.*, 2000; Thomas and Gooday, 1996)。

これまでの研究の進展により、現生種の生態情報をもとにして化石群集から海底の溶存酸素量または有機物供給量の変化を第一近似として復元できるようになった。一方、深海掘削試料の解析記録からは古第三紀の暁新世末期において深層水の急激な水温上昇により深海性底生有孔虫の多くの種が絶滅したイベントが見つかっている。有孔虫化石記録を解析し地球の歴史を紐解くことにより、将来の地球環境変動を予測する上で重要な情報を与えることもできる。また、化石記録の少ない時代の有孔虫の変遷については、近年発展の著しい分子系統解析が有効な情報を与えてくれる。古海洋環境復元は定量的な復元へと進行しつつある。微量元素や安定同位体比分析により深層水の水温推定など定量的な解析に底生有孔虫化石が必要不可欠であり、底生有孔虫の生態をさらに詳細に理解する必要がある。今後、更なる深海性底生有孔虫の古環境解析、現場観測、飼育実験、分子系統解析の研究を通じて、深海性底生有孔虫の古生態、進化史、古海洋環境変遷が解明される日を期待したい。

参考情報

- 有孔虫研究会 (<http://www.foram.jp/>) 熊本大学の長谷川四郎博士を中心として日本産新生代小型有孔虫の標本画像データベースの構築を目指している。
- 有孔虫文献データベース (<http://biblio.foram.jp/index.html>) 2002年までに公表された日本人関連の有孔虫の論文が検索できる。
- 有孔虫研究国際シンポジウム (<http://forams2006.micropress.org/>) 4年毎に世界各地で開催されている。今回は2006年9月にブラジルで予定されている。有孔虫に関心のある学生にぜひ出席してほしい。
- Cushman Foundation (<http://www.cushmanfoundation.org/>) 有孔虫研究のための学術雑誌「Journal of Foraminiferal Research」を発行している。
- 化石の研究法 (2000) 共立出版 有孔虫の処理法について解説がある。
- 古生物の生活史 (2001) 朝倉書店 有孔虫の生活環について解説がある。

謝辞

本稿を執筆する機会を与我えていただいた西 弘嗣博士、真鍋 真博士、原稿にご指摘いただいた長谷川四郎博士に御礼申し上げる。

文献

- Alve, E. and Bernhard, J. N., 1995. Vertical migratory response of benthic foraminifera to controlled oxygen concentrations in an experimental mesocosm. *Marine Ecology Progress Series*, **116**, 137-151.
- Bernhard J. M., 2003. Potential symbionts in bathyal foraminifera.

- Science*, **299**, 861-861.
- Bernhard, J. M., Sen Gupta, B. K. and Borne, P. F., 1997. Benthic foraminiferal proxy to estimate dysoxic bottom-water oxygen concentrations: Santa Barbara Basin, U.S. Pacific continental margin. *Journal of Foraminiferal Research*, **27**, 301-310.
- Brady, H. B., 1884. Reports on the Foraminifera dredged by H.M.S. Challenger, during the years 1873-1876. *In Murray, J. ed., Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876, Zoology*, **9**, pts. 1, 2, Neill and Company, Edinburgh, 814p.
- Cannariato, K. G., Kennett, J. P. and Behl, R. J., 1999. Biotic response to late Quaternary rapid climate switches in Santa Barbara Basin: Ecological and evolutionary implications. *Geology*, **27**, 63-66.
- Corliss, B. H., 1985. Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature*, **314**, 435-438.
- Douglas, R. G., 1981. Paleocology of continental margin basins: A modern case history from the borderland of Southern California. *In Douglas, R. G., et al., eds., Depositional system of active continental margin basins: Short course notes*, Pacific Section, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, 121-156.
- Gooday, A. J., 1988. A response by benthic Foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep sea. *Nature*, **332**, 70-73.
- Harman, R., 1964. Distribution of foraminifera in the Santa Barbara Basin, California. *Micropaleontology*, **10**, 81-96.
- Jorissen, F. J., 1999. Benthic foraminiferal microhabitats below the sediment-water interface. *In Sen Gupta, B. K. ed., Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 161-179.
- Jorissen, F. J., De Stigter, H. C. and Widmark, J. G. V., 1995. A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleontology*, **26**, 3-15.
- Kaiho, K., 1994. Benthic foraminiferal dissolved-oxygen index and dissolved-oxygen levels in the modern ocean. *Geology*, **22**, 719-722.
- Kitazato, H. and Ohga, T., 1995. Seasonal changes in deep-sea benthic foraminiferal populations: Results of long-term observations at Sagami Bay, Japan. *In Sakai, H. and Nozaki, Y. eds., Biogeochemical Processes and Ocean Flux in the western Pacific*, TERRAPUB, Tokyo, 331-342.
- Loubere, P., 1994. Quantitative estimation of surface ocean productivity and bottom water oxygen concentration using benthic foraminifera. *Paleoceanography*, **9**, 723-737.
- McCorkle, D. C., Keigwin, L. D., Corliss, B. H. and Emerson, S. R., 1990. The influence of microhabitats on the carbon isotopic composition of deep-sea benthic foraminifera. *Paleoceanography*, **5**, 161-85.
- Moodley, L., van der Zwaan, G. J., Rutten, G. M. W., Boom, R. C. E. and Kempers, A. J., 1998. Subsurface activity of benthic foraminifera in relation to porewater oxygen content: laboratory experiments. *Marine Micropaleontology*, **34**, 91-106.
- Ohga, T. and Kitazato, H., 1997. Seasonal changes in bathyal foraminiferal populations in response to the flux of organic matter (Sagami Bay, Japan). *Terra Nova*, **9**, 33-37.
- Ohkushi, K., Thomas, E., and Kawahata, H., 2000. Abyssal benthic foraminifera from the Northwestern Pacific (Shatsky Rise) during the last 298 kyr. *Marine Micropaleontology*, **38**, 119-147.
- Pawłowski, 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 of the United States of America*, **100**, 11494-11498.
- Schnitker, D., 1974. West Atlantic abyssal circulation during the past 120,000 years. *Nature*, **248**, 385-387.
- Snider, L. J., Burnett, B. R. and Hessler, R. R., 1984. The composition and distribution of meiofauna and nanobiota in a central North Pacific deep-sea area. *Deep-Sea Research*, **31**, 1225-1249.
- Streeter, S. S. and Shackleton, N. J., 1979. Paleocirculation of the

deep North Atlantic: 150,000-year record of benthic foraminifera and oxygen-18. *Science*, **203**, 168-171.
Thomas, E. and Gooday, A., 1996. Cenozoic deep-sea benthic foraminifers: Tracers for changes in oceanic productivity. *Geology*, **24**, 355-358.

Todo, Y., Kitazato, H., Hashimoto, J. and Gooday, A. J., 2005. Simple Foraminifera Flourish at the Ocean's Deepest Point. *Science*, **307**, 689.

(2005年6月6日受付, 2005年8月1日受理)

