

現世および中生代放散虫の両極性分布

相田吉昭*・鈴木紀毅**・大金 薫**・酒井豊三郎*

*宇都宮大学農学部生物生産科学科地質学研究室・**東北大学大学院理学研究科地圏環境科学教室

Bipolar distributions of Recent and Mesozoic Radiolaria

Yoshiaki Aita*, Noritoshi Suzuki**, Kaoru Ogane** and Toyosaburo Sakai*

*Department of Geology, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, 350 Mine, Utsunomiya 321-8505, Japan (aida@cc.utsunomiya-u.ac.jp, toyo.s.sakai@nifty.ne.jp); **Institute of Geology and Paleontology, Graduate School of Science, Tohoku University, Sendai, 980-8578, Japan (suzuki.noritoshi@nifty.com, ogane@dges.tohoku.ac.jp)

Abstract. Bipolar distributions of recent polycystine Radiolaria are discussed and reviewed in this study. The numerous data on biogeography obtained by using plankton tow-net, sediment trap, and surface sediment samples are discussed from available studies in global oceans. The bipolar distribution of radiolarians is grouped as two types; bipolar taxa that are found in the polar and temperate sea water but are lacking in the tropic ocean (Type 1) and those taxa found in both shallow water in polar oceans and deeper bathymetric depths under the tropics (Type 2). The distribution patterns of the representatives of the bipolar species are discussed, and concluded that *Pseudodictyophimus gracilipes*, *Stylochlamydidium venustum* and *Spongostochus glacialis* show type 2, while *Spongurus pylomaticus* shows similar to type 1, but the species dwells in intermediate and deeper waters. In addition, another examples of monopolar distribution that was developed in around the Antarctic Ocean and the Arctic Ocean are examined on the endemic taxa as the genus *Antarctissa* and *Amphimelissa setosa*. The other example of the bipolar distribution of Mesozoic Radiolaria is the genus *Glomeropyle* from the Triassic in New Zealand and NE Siberia. The latest knowledge on the Early Triassic radiolarian faunal changes in a pelagic environment in southern high latitude since the P/T boundary is presented. Recent progress on the oceanic Permian/Triassic boundary sequence at Arrow Rocks, New Zealand revealed a possibility that the southern high latitude ocean had been acted as a refugee area for the surviving biota including Permian-type Radiolaria since the end-Permian mass extinction events. The common characteristics in general morphology between the Recent and Mesozoic bipolar species are discussed.

Key words: Radiolaria, bipolar distribution, bipolar species, recent, Mesozoic, equatorial submergence, monopolar distribution, high latitude, Triassic, New Zealand, surviving taxa, Panthalassa

はじめに

放散虫は現在の海洋では、赤道域から両極域まで、水深は表層から数千メートルの深海まで生息しているプランクトンであり、非晶質シリカの殻を有するポリキスティナ (Polycystina), 硫酸ストロンチウムの殻をもつアカンサリア (Acantharia), 非晶質シリカに有機物を含んだ殻を持つフェオダリア (Phaeodaria) に大きく区分されてきた。中でもポリキスティナ放散虫は、多くの種が化石として保存されることから年代や古環境を指標する海洋微化石として古生物学的に重要視され、より多くの研究が行われてきた。ポリキスティナは主に同心円構造をもつ Spumellaria と塔状など極性をもった骨格構造をもつ Nassellaria の2目からなる。一方、フェオダリアの殻はポリキスティナの殻と比べて、殻壁が構造的に脆弱で海水中で溶解しやすいことから (Takahashi *et al.*,

1983), 第四紀より古い堆積物中では化石記録はほとんど残らなかった。しかし、フェオダリア化石はまれに白亜紀後期の堆積岩からの報告がなされている (Bragina, 2003; Dumitrica and Hollis, 2004; Takahashi, 2004)。最近では四国から三畳紀のフェオダリア化石の殻が世界で初めて発見されたことから、フェオダリアの起源は少なくとも中生代初期にさかのぼることが明らかにされている (Hori *et al.*, in press)。近年の 16S rDNA と 18S rDNA 遺伝子の分子系統学的研究から、フェオダリアは従来の放散虫 (ポリキスティナとアカンサリア) のグループとは系統が異なり、真核生物の大系統群であるケルコゾアの仲間と同じ系統を持つ事が明らかにされている (Polet *et al.*, 2004; Yuasa *et al.*, 2006)。しかしながら、本稿ではフェオダリアを従来の放散虫グループとして扱って議論を進めていくことにする。なお、アカンサリアも同様に死後すみやかに溶解して化石に残らないため、本稿では扱わない。

現生放散虫の種数の総計は、海域毎に識別される種数が異なってくるため正確に見積もる事は現在でも難しいが、全海洋におけるポリキスティナ放散虫の現生種は、Anderson *et al.* (2002) に基づけば大体 700~1000 種と見積もられている。Takahashi (1991) は大西洋と太平洋の 4 地点のセディメント・トラップから Nassellaria 182 種と Spumellaria 175 種の計 357 種のポリキスティナ放散虫とフェオダリア 63 種を報告している。さらに、熱帯太平洋西部及び中部の海洋からは Nassellaria 114 種、Spumellaria 120 種の計 234 種のポリキスティナとフェオダリア 27 種が報告されている (Yamashita *et al.*, 2002)。南大洋のドレーク海路 (Drake Passage)、パウウェル海盆 (Powell Basin)、ブランスフィールド海峡 (Bransfield Strait) におけるセディメント・トラップでは、Nassellaria 40 種、Spumellaria 20 種の計 60 種のポリキスティナ放散虫とフェオダリア 7 種の現生種の産出が報告されている (Abelmann, 1992a, b)。一方、北極海海域では、深い海盆の表層堆積物中から Nassellaria 20 種と Spumellaria 11 種の計 31 種のポリキスティナ放散虫が産出し (Bjørklund and Kruglikova, 2003)、また浮遊する氷山 T-3 のステーションにおけるプランクトン試料の分析により 22 種のポリキスティナ放散虫とフェオダリア 7 種が報告されている (Hülsemann, 1963)。熱帯海域から中高緯度海域にかけて、表層堆積物中から産出するポリキスティナ放散虫の種数は緯度 0~10°S では 110~135 種、中緯度 (30~50°S) では 100~75 種程度に、中高緯度 (50~65°S) では 50~65 種と漸次減少する傾向が認められている (Boltovskoy, 1987, 1999)。一方、カンブリア紀から現世までに記載された化石放散虫の種数は 8000 種を超えると見積もられており、海洋プランクトンの中でも放散虫は多様性の高いグループである (De Wever, *et al.*, 2001)。

このように地質時代を通じて繁栄してきた放散虫は、それぞれの種ごとに多様な海域と異なる水塊の特性 (塩分・水温など) や水深などに対応して分布している。とくに北半球の極域～亜極域と南極海域の双方に特異的に両極性分布をもつ放散虫が属や種レベルで存在することは様々な研究者により指摘され、100 年以上前から先駆的な研究 (Bailey, 1856; Ehrenberg, 1872; Haeckel, 1887; Haecker, 1908; Popofsky, 1908 など) が行われてきた。なかでも Popofsky (1908, 1912, 1913) は、ドイツ南極海探検航海により採集されたポリキスティナ放散虫を暖海水種と寒冷水種に識別し、両極性分布 (bipolar distribution) や単極性分布 (monopolar distribution) を示す種群が存在することを明らかにした。

こうした両極性種 (bipolar species) の生物地理を理解し、その成立過程を解明して行く上でも、両半球の高緯度海域における同一種や近縁種の生息深度や水平分布を正確に把握することは重要である。Stanley (1981) は、DSDP コアサンプルを用いて両極性を示す 5 種・種グループの化石個体群を中新世～更新世の年代毎に解析

して、両極性分布の形成モデルを推測している。さらに Petrushevskaya (1986a) が、現生種の両極性分布について考察した。しかし、これ以降、両極性分布の成立過程やメカニズムについて十分考察する研究はなかった。しかしながら最近、Stepanjants *et al.* (2006) により新たな観点から放散虫の両極性分布を総括する研究が報告された。本論文では、まず現生放散虫の両極性分布と分布様式、さらにその成立過程をレビューし、両極性分布と単極性分布についての事例を紹介する。さらに中生代の両極性分布を示す放散虫種の事例や最新の知見をまとめて論説する。

現生放散虫の両極性分布

歴史的背景

近年、100 年以上前の古典的な放散虫研究に用いられた放散虫コレクションを現代的なデジタル映像技術を駆使して標本自体を見直し、現代的研究の観点からタイプ標本を発掘する仕事が進められ、エーレンベルク (C. G. Ehrenberg, 1795-1876) やヘッケル (E. Haeckel, 1834-1919) の放散虫コレクションに始まり、バイリー (Bailey, 1811-1857) の放散虫コレクションが検討されている (Lazarus, 1998; Lazarus and Jahn, 1998; Tanimura *et al.*, 2006; Itaki and Bjørklund, 2007; Ogane *et al.*, in press)。本稿の主題と一見無関係に見えるかもしれないが、これらの地道な研究は、グローバルな海洋環境に生息したプランクトンの分布特性を比較検討するための種のタイプを確立する基礎的な礎となる (本特集号口絵参照)。とくに両極性分布を検討する上で、古典的研究で記載された種が多いことから、寒冷海域から記載された種のタイプが確定している事は重要である。これら古典的研究でもすでに両極分布については関心が持たれていて、当時すでに北半球の極域海盆や南極海域の寒冷な水塊に特徴的に産出する放散虫種は、ポリキスティナ放散虫で 70~100 種以上が各海域で知られていた。

Bailey (1856) はベーリング海西方、カムチャッカ沖北緯 56° および 60° の 3 地点の海底表層の測深試料から、13 種のポリキスティナ放散虫と 2 種のフェオダリアを報告した。そのうちの 14 種は新種であり、現在中・高緯度を特徴づける寒冷水種としてよく使用される、*Stylochlamydidium venustum* (Bailey), *Ceratospyris borealis* Bailey, *Botryostrobus aquilonaris* (Bailey), *Pseudodictyophimus gracilipes* (Bailey) などを含んでいる。Ehrenberg (1861) は、グリーンランド南方海域の表層堆積物から Bailey がカムチャッカから発見した種を数多く発見した。彼はこの時点までに低緯度や南極付近の放散虫を詳しく調べていたがこれらの海域では見つからないことから、Bailey (1856) と共通するこれらの種は、北半球の極域を特徴付けると結論づけた。

一方の南半球の現生放散虫の両極性分布について指摘した先駆的な報告は、Riedel (1958) である。Riedel はケル

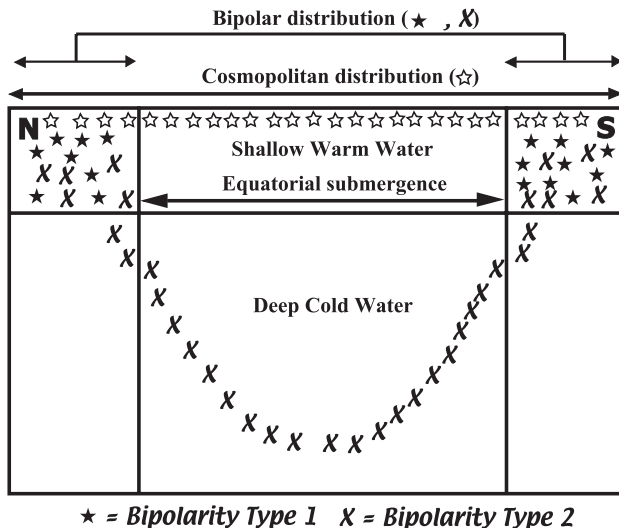


図1. 生物の両極性分布とコスモポリタン分布を示すモデル。両極性分布はタイプ1とタイプ2の様式に区分される。Stepanjants *et al.* (2006) の図を加筆引用。

ゲルン島近辺や南極海域の海底堆積物の主要なポリキスティナ放散虫について研究を行い、他の海域から産出する放散虫との比較に基づいて緯度的分布に関する考察を示した。彼は南極海域に特徴的に産出する種として *Spongurus pylomaticus* Riedel, *Tricerapys antarctica* (Haecker), *Lithelius nautiloides* Popofsky, *Antarctissa denticulata* (Ehrenberg) を示した。一方、両極性分布を示す寒冷水種として8種を明らかにした。それらは *Actinomma imperfecta* Popofsky, *Helotholus histricosa* Jørgensen, *Mitrocalpis araneafera* Popofsky, *Theocalyptra bicornis* (Popofsky), *Dictyophimus mawsoni* Riedel, *Botryopyle* (?) *antarctica* (Haecker), *Prunopyle antarctica* Dreyer そして *Spongotrochus* (?) *glacialis* Popofsky である。さらに詳しい検討のひとつとして、Abelmann (1992b) は南極海のドレーク海路 (Drake Passage)、パウウェル海盆 (Powell Basin)、ブランズフィールド海峡 (Bransfield Strait) におけるセディメント・トラップから得られた放散虫フラックスを解析した。その結果から水塊と種の組成について考察し、遠洋性環境にあるドレーク海路では *Antarctissa* 属の産出が優勢であるが、より沿岸性地点であるパウウェル海盆とブランズフィールド海峡では両極性分布を示す種である *Phormacantha hystrix* (Jørgensen), *Plectacantha oikiskos* Jørgensen, *Rhizoplegma boreale* (Cleve) や *Lithomelissa setosa* (Cleve) などの産出で特徴づけられることを報告した。なかでも *Phormacantha hystrix* (Jørgensen) と *Plectacantha oikiskos* Jørgensen は本来、カナダのバンクーバー島沖のジョージア海峡やノルウェーのフィヨルドなどの高緯度の沿岸域から報告されている (Jørgensen, 1905) ことから水塊のみならず、比較的急峻な海底地形を有する環境に適応していると考えられている (Abelmann, 1992b)。これらをはじめ、数多くの論文で両極性分布と関

連する成果が扱われているが、ここではその代表的な成果について、Stepanjants *et al.* (2006) の総括と照らし合わせながら紹介する。

両極性分布様式

放散虫の両極性分布には2つの様式がある (図1)。1つは両半球の極域及び中緯度海域の浅海に生息して両極性分布を示す種 (あるいは属) で、熱帯海域では表層～深層にかけて全く認められないタイプ1であり、もう1つは両半球の極域及び温暖 (中緯度) 海域では浅海に産出し両極性の分布を示す種 (あるいは属) であるが、熱帯海域では深海に潜行して生息しているタイプ2である (Stepanjants *et al.*, 2006)。

タイプ1は、Spumellaria 目では *Actinomma boreale* Cleve, *Rhizoplegma boreale*, *Prunopyle? antarctica*, *Spongurus pylomaticus*, *Stylochlamydidium venustum* など、Nassellaria 目では *Protoscenium simplex* Cleve, *Pseudodictyophimus gracilipes* (Bailey) *bicornis* (Ehrenberg), *Lophophaena clevei* Petrushevskaya, *Plectacantha oikiskos*, *Mitrocalpis araneafera* などが代表的な種である。実際、これらの種の大半はオホーツク海での現生放散虫の垂直分布に関するクラスター解析において、グループDの表層水～表層下部生息者 (水深0～200 m) に区分される (Okazaki *et al.*, 2004)。ただし、日本海では例外的に *Actinomma boreale* の生息水深が2000 m以深であることが示されている (板木, 2007)。*Spg. pylomaticus* は、Riedel (1958) が最初に南極から記載した種であり両極性分布を示すが、北半球と南半球の殻形態に多少の違いが認められている (図4-2, 6)。この北半球タイプの本種をKruglikova (1974) は *Spongurus pylomaticus borealis* Kruglikova として亜種に区別している (図4-2)。Okazaki *et al.* (2004) によればオホーツク海での本種の垂直分布はグループCの上部中層水生息者 (水深200～500 m) に区分される。

一方、タイプ2のように高緯度の浅海に生息する放散虫種が熱帯では潜行している (tropically submergent) という考えは、Casey (1971) が最初に仮想的な深度断面図 (図2) を示して提唱している。しかしながら彼は当時はその考えを実証するデータを提示していなかった。現在はデータが集積したことにより、タイプ2に属する種が確認されている。両極性分布タイプ2を特徴づける種はSpumellaria 目では *Actinomma popofskii* (Petrushevskaya), *Actinomma delicatulum* (Dogiel in Dogiel and Reshetnyak), *Prunopyle? tetrapila* Hays, *Stylodictya validispina* Jørgensen, *Spt. glacialis* など、Nassellaria 目では *Pseudodictyophimus gracilipes* (Bailey) *gracilipes* (Bailey), *Ceratocyrtis histricosa* (Jørgensen), *Lithomitra lineata* (Ehrenberg), *Cycladophora davisiana* Ehrenberg, *Cycladophora cornutoides* (Bailey), *Dictyophimus hirundo* (Haeckel) などである (Stepanjants *et al.*, 2006)。これらの種は世界中の海洋で広範な分布を示し、熱帯を含むほとんどの海洋で認められる。図1では、

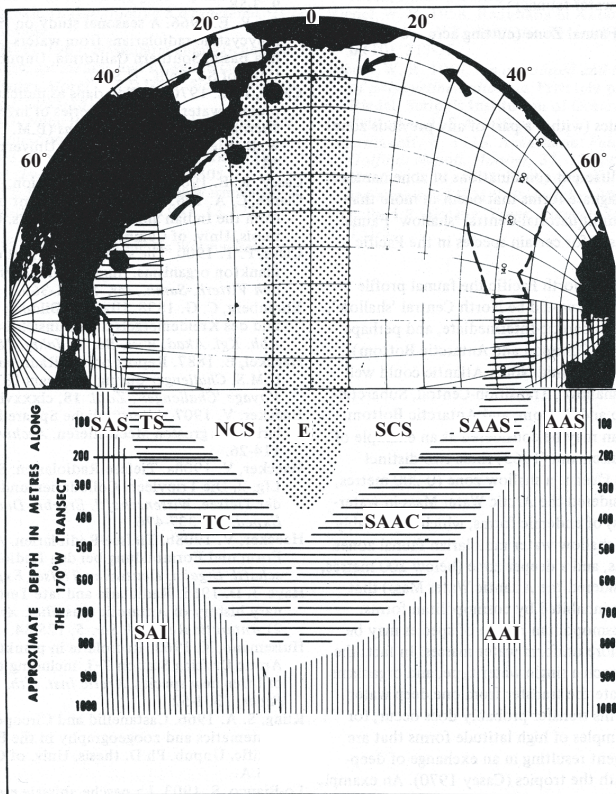


図2. Casey (1971) が提唱した太平洋におけるポリキスティナ放散虫の生物地理区モデル。海洋鉛直断面では、南北両半球の高緯度放散虫群集が浅海では両極性分布をしめすが、赤道下へ向かって潜行し、赤道の深層でつながっている様子が示される。AAS: 南極浅海群集帯, AAI: 南極中層水群集帯, SAAS: 亜南極帯浅海群集, SAAC: 亜南極帯中央群集, SCS: 南半球中央群集, E: 熱帯群集帯, NCS: 北半球中央群集, TC: 漸移帯中央群集, TS: 漸移帯浅海群集, SAI: 亜極帯中層水群集, SAS: 亜極帯浅海群集。Casey (1971) の図を改変引用。

世界中の海洋表層に広く分布する場合をコスモポリタンな分布として区分している (Stepanjants *et al.*, 2006)。しかしながら、放散虫を検討する場合、コスモポリタンな分布には浅海だけを対象にするのではなく、Casey (1971) や Reynolds (1978) が *Cornutella* 属などを例として別に指摘しているように世界中の海洋の深層生息者が共通に認められる深層のコスモポリタンな分布を新たな分布様式として認識する必要性があらう。

両極性分布タイプ2では生態的に寒冷な水塊に多産することで特徴づけられることはタイプ1と同様だが、種の垂直分布は海域毎に異なる水深の水塊に対応している様相を示す。高緯度から低緯度の海洋に向かって生息深度 (種の垂直分布) が潜行するこのようなモデル (図1) が実際に観測されているのかどうかを検証する必要がある。近年、プランクトンネットやセディメント・トラップデータに基づいて、放散虫種の鉛直分布に関する研究が極域海域から、北太平洋、日本周辺海域、そして赤道太平洋海域から報告されている (Nimmergut and Abelmann, 2002; Yamashita *et al.*, 2002; Itaki, 2003;

Itaki *et al.*, 2003; Okazaki *et al.*, 2003, 2004, 2005; Hays and Morley, 2004; Ishitani and Takahashi, 2007; Ishitani *et al.*, 2008)。さらに表層堆積物に基づいて各海域の放散虫種の産出分布を明らかにする研究が様々な海域から報告されている (Bjørklund and Kruglikova, 2003; Motoyama and Nishimura, 2005; Kamikuri, *et al.*, 2008)。これらの報告に基づいて、タイプ1とタイプ2のいくつかの種について具体的に議論する。また図3には、両極性分布を示す *Spongostrochus glacialis* および *Pseudodictyophimus gracilipes* の分布図を示す。

両極性分布の成立過程

放散虫における両極性分布がどのように成立したか、まだ未解明の部分が多いが、Stanley (1981) と Stepanjants *et al.* (2006) がこの課題に言及している。

Stanley (1981) は、国際深海掘削 (DSDP) コアサンプルを用いて両極性を示す5タクサ (*Prunopyle antarctica*, *Botryocampe conithorax* (Petrushevskaya), *Actinomma delicatulum*, *Spongurus pylomaticus*, *Cycladophora davisiana*。属名は現在使われているものに変更) を選び出し、中新世～更新世にいたる時系列に沿って解析し、両極性分布の形成モデルを考察した。彼女は、分断モデル (vicariance model) と分散モデル (dispersal model) の2つの古環境循環モデルが、生物地理や進化に影響を与える可能性があると考えた。分断モデルでは、新たに形成された水塊や海流により既存の水塊が分断されることで、かつて世界的に広く分布していた個体群が孤立化して両極性分布に変化するというものである。もう一方の分散モデルでは、海洋循環様式が短期間でシフトしたり、寒冷化により片方の半球から別の半球の水塊へ分散することができるような“水の橋”を形成するというものである。Stanley (1981) は、2つのモデルを比較検討して、分散モデルの方が分断モデルよりも受け入れやすいとした。放散虫の分散を助ける“水の橋”機構として、(1) 超深度の底層水、(2) 表層水の潜行、(3) 更新世の氷期／間氷期の水温変動による“水の橋”、(4) 更新世における海流強化と寒冷水塊の拡大、を候補に挙げている。

一方、Stepanjants *et al.* (2006) は、クラゲ類など化石に残らない生物群や放散虫を取り扱い、両極性分布の起源を説明する様々な仮説を次の5つに整理している。(1) 同一種が両半球の寒冷水塊という類似環境下で独立して出現する (多地点起源説)。(2) 両半球の温暖帯において、同一種あるいは近縁種が温暖水や熱帯海域に住む形態から収斂進化する (収斂起源説)。(3) かつて温暖期に世界中で広範な分布を持った動物群が、寒冷期に両半球の寒冷水に適応して、残存群集 (種) として残る。一方、熱帯では残存種が適応できずに消滅し、新たな動物群集が進化した (残存種説)。(4) 沿岸性あるいは深層水の寒冷な海流により同時代の群集が移動することにより両極性分布が形成された (同時代移動説)。(4a) 表生付着性の生物種

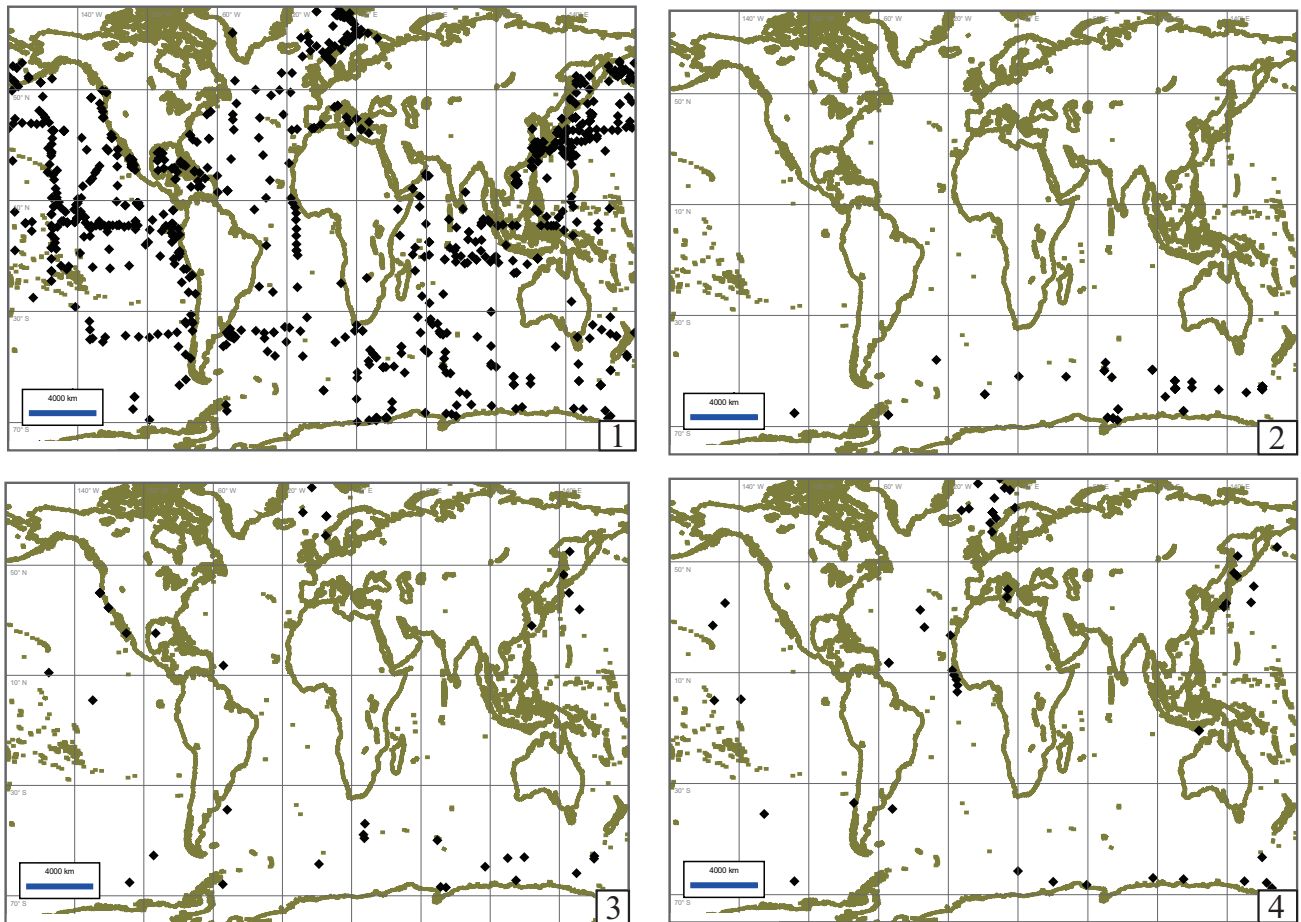


図3. 第四紀-現世における放散虫の両極性分布の一例。1. 1834-1899 年の間に検討が行われた第四系とプランクトン試料の位置図、2. *Antarctissina* 属の産出地点を示す（単極性分布）、3. *Spongotrochus glacialis* の産出地点（両極性分布のタイプ2）、4. *Pseudodictyophimus gracilipes* の産出地点（両極性分布のタイプ1）、いずれの図も、鈴木が作成しているシノニムデータベースより作成。1834-1899 年の間に出版された論文のうち、標本の図がある文献データのみがデータベースに記録されている。これらの図は同定の適切さが確認された情報のみがプロットされているため、地点数は少ないが確実な事実を提供している。

が漂着物に付着してあるいは船のバラストタンク中で移動して分布域を広げていく（人為的移動）。(4b) 一方の半球の遠洋性寒冷水種が寒冷な深層流により他の半球へ移動して両極性分布を形成する（深層水による移動）。(5) 氷河期に北方種が表層水温の低下した赤道海域に侵入し、南半球に生息するようになる。その後、間氷期になり熱帯海域の水温が上昇すると、寒冷水種は死滅するか、より南方、より北方海域へ移動することにより両極性分布を示す（氷河説）。これらのうち、同時代移動説、深層水による移動が Stanley (1981) の分散モデルに近い考え方である。

このように、両極性分布に至る過程について、いくつかの提案はあるものの、現在の放散虫研究の現状は、これらの提案を検証する段階に至っていない。しかしながら、第四紀以降の堆積物の世界的な調査によって（図3-1）、両極性分布や単極性分布を示す種がいくつか知られるようになってきた。とくによく知られている両極性分布については、この特集号の表紙に図示したように、現世種の *Cycladophora davisiana* Ehrenberg などあげられる（たと

えば、Riedel, 1958）。本種の詳細は他書に譲り、本稿では、この種以外についても両極性分布の事例があることを具体的に紹介していく。

両極性種

1. *Pseudodictyophimus gracilipes*

本種は Stepanjants *et al.* (2006) によれば、両極性を示す種として扱われている。本種はさらに亜種に分けられており、*Pd. gracilipes gracilipes* は赤道域では深層に潜行するタイプ2に、また *Pd. gracilipes bicornis* はタイプ1に区分されている。しかしながら、亜種レベルの分類を行って深度分布を明らかにしている研究例は少なく、統一的に広範な海域にわたり比較するためには現段階では種レベルで比較する事が重要であろう。最近の研究では、本種はコスモポリタンな種であると認識する（Itaki *et al.*, 2003）よりも、高緯度海域の生息深度よりも低緯度域での生息深度が深い、赤道域で潜行する分布様式をもつことが明らかになってきた（Ishitani and Takahashi, 2007; Ishitani

et al., 2008).

Pd. gracilipes は北極海西部のチュクチ海（北緯 70°29′, 西経 138°55.6′）やビューフォート海（北緯 73°±33.3′, 西経 160°55.1′）で採集されたプランクトン・ネット試料では、最大産出深度はそれぞれ 0~50 m, 25~50 m と浅海表層に生息する（Itaki *et al.*, 2003）. 北極海周辺の表層堆積物からのポリキスティナ放散虫を網羅的に研究した Bjørklund and Kruglikova（2003）によると、ノルウェー海では本種の相対産出頻度は 17% に達している. 彼らは *Pd. gracilipes* の 3 亜種の分布を検討し *Pd. gracilipes gracilipes* と *Pd. gracilipes bicornis* は、北極を取り囲む全北極海域で多産出することを示した. 一方、北緯 35° 付近の北太平洋中央部では本種の最大産出深度は 100~200 m を示し亜表層下部あるいは上部の生息者である（Kling, 1979）が、北緯 32° 付近のカリフォルニア海流周辺では、その生息深度は 50~100 m で最大を示す（Kling and Boltovskoy, 1995）. 南東大西洋の南緯 30°~35° の南北側線では、本種は深度 100~200 m で 20% の最大産出頻度を示す（Abelmann and Gowing, 1997）. 熱帯太平洋海域（緯度 0°）で採集されたプランクトン・ネット試料の解析結果では、本種は Station 6 の深度 160~200 m で 141 個/m³ と最大産出し、また 200~500 m で 101 個/m³ を記録して、亜表層から深度 500 m の生息者である（Yamashita *et al.*, 2002）. これらのデータから北半球では、異なる緯度と海域における産出分布の最大深度から *Pd. gracilipes* は高緯度で浅く、低緯度でやや深く潜行して生息していると判断される. この傾向は日本海と日本の周辺の南北側線の地点においても、低緯度へ向かって現存量の分布がゆるく潜行する様子が示されている（Ishitani and Takahashi, 2007）.

一方、Motoyama and Nishimura（2005）は北太平洋の東経 175° の側線に沿って北緯 48°~19° 間の表層堆積物中の放散虫群集のクラスター解析を行った. さらにごく最近 Kamikuri *et al.*（2008）は Motoyama and Nishimura（2005）と同じ側線に沿って南方へ延長して、北緯 48°~南緯 14° 間の表層堆積物中の放散虫群集のクラスター解析を行った. 彼らによると、*Pd. gracilipes* は亜熱帯の地点 NB78（北緯 48°）から亜熱帯前線に位置する地点 NB70（北緯 27°）まで連続して産出する. 産出頻度は 2.6% 程度から 1% 以下まで漸次減少し、熱帯を含む低緯度の地点（NB63（北緯 5°）~NB56（南緯 14°））でも産出頻度は 1% 以下と低い頻度で産出することが読み取れる. 従って熱帯収束帯の間でも、わずかながら生息していることがこの事からも示される. 一方、このような傾向は、北半球の高緯度から熱帯収束帯で認められるけれども、南大洋の南緯 51°~54° の海域では、環周極海流深層水（Circumpolar Deep Water）のファクターとして深度 400~1000 m の深層に生息することが報告されている（Abelmann and Gowing, 1997）. この事は、本種が両極性タイプ 2 に区分されているが、南大洋の高緯度海域では特異的な深層水塊に適応していることを示すのかもしれない. 図 4-1, 5 に本種の写真を示す.

2. *Spongotrochus glacialis*

スプメラリア（Spumellaria）目に属する本種も典型的な両極性分布をとる種として知られており、Stepanjants *et al.*（2006）によるタイプ 2 の赤道海域で潜行する種とされている. 熱帯太平洋中部海域におけるプランクトン・ネット試料中では、本種は Station 6 の深度 40~80 m で 18 個/m³, 200~500 m で 2.9 個/m³ が記録されており、また Station 12 の深度 40~80 m で 82 個/m³, 160~200 m で 46 個/m³, 200~500 m で 21 個/m³ を産出しており、亜表層下で生息していることが確認されている（Yamashita *et al.*, 2002; Ishitani *et al.*, 2008）. 元来 *Spt. glacialis* は、Popofsky（1908）により南極海の南緯 66° 東経 89° 地点の 0~300 m の深度からプランクトン・ネットで採集された試料に基づいて最初に記載された種である. 本種は南極ウェッデル海の南緯 58° から 62° の表層水で最も優先する種であり、深度 0~100 m では最大 47 個/m³, 表層下の 100~200 m では最大 18 個/m³ が記録される. 深度 1000~2000 m では優勢種であるが、産出量自体は 3 個/m³ と低くなる（Morley and Stepien, 1985）. また Abelmann and Gowing（1997）は南極海の現生放散虫の鉛直および水平分布をクラスター解析して水塊との対応を明らかにしている. 彼女らによると、本種は南緯 48°~51° の海域において極前線表層水（Polarfrontal Water）ファクターとして深度 0~100 m に多く産出する.

一方、北半球のオホーツク海（北緯 48°~54°）では、深度 0~50 m の表層水中に *Spt. glacialis* と *Sty. venustum* の幼形が多産出することが報告されている（Nimmergut and Abelmann, 2002）. オホーツク海の 50 m 以浅の表層水は、冬には海水が形成され低い水温、夏の間は成層し暖かく低い塩分で特徴づけられる季節的な温度変化が激しい水塊で特徴づけられ、上記の放散虫以外は生息しない環境である（Nimmergut and Abelmann, 2002）. また深度 50~100 m において、上記の幼形に相当する Spongodiscidae spp. と *Spt. glacialis* は産出が最大となる（Okazaki *et al.*, 2004）. 北極海のチュクチ海では、本種は深度 50~150 m で最大の産出分布を示し、ビューフォート海では深度 25~300 m で多く産出している（Itaki *et al.*, 2003）. 北極海の表層堆積物中では、本種は広範に分布するが、産出頻度ではプランクトン試料で豊富に認められる（Hülsemann, 1963）ほどには多く産していない（Bjørklund and Kruglikova, 2003）.

また、*Spt. glacialis* は南大洋西部のプランクトン・ネット試料（南緯 36°~39°）からも産出することが報告されている（Boltovskoy and Riedel, 1980）. しかしながら、中緯度から本種として図示・報告されている形態は、南極海の寒冷水塊で産出する大型で棘が発達した典型的な殻形態（図 4-7）とは中緯度から本種として図示・報告されている形態は異なるという見解がある（Petrushevskaya, 1967; Abelmann and Gowing, 1997 など）. 本稿では、H.M.S. チャレンジャー号により採集された Station 157 地点（緯度 53°55′ S, 経度 108°35′ E）か

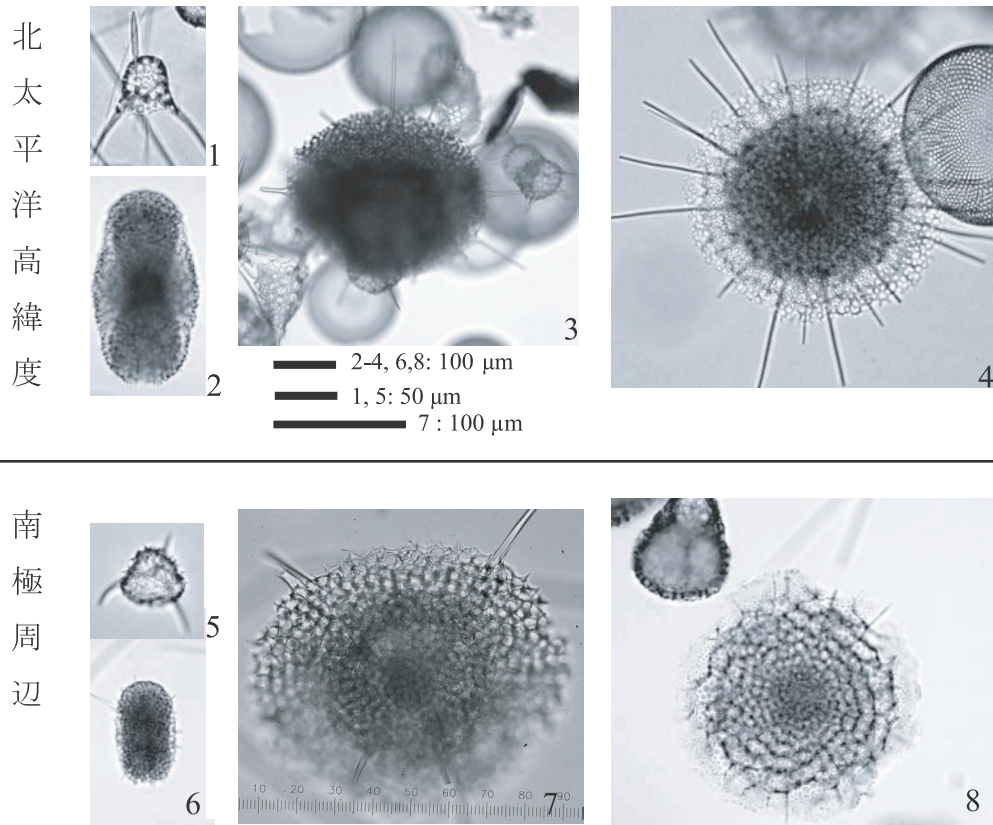


図4. 両極性分布を示す放散虫種。北半球と南半球に生息する形態種を示す。

北太平洋高緯度 (千島海溝・ドレッジ), 1. *Pseudodictyophimus gracipiles* (Jørgensen), 2. *Spongurus pylomatus borealis* Kruglikova, 3. *Spongotrochus glacialis* Popofsky, 4. *Stylochlamydidium venustum* (Bailey). 南極周辺 (5-6, 8: KH71-5, St. 29. コア表層; 7: H.M.S. Challenger St. 157, トロール試料) 5. *Pseudodictyophimus gracipiles* (Jørgensen), 6. *Spongurus pylomatus* Riedel, 7. *Spongotrochus glacialis* Popofsky, 8. *Stylochlamydidium venustum* (Bailey)

ら産出する *Spt. glacialis* 個体を図示する (図 4-7). 本種を種々の形態を含む広義の種グループとして扱っているケースもある (Petrushevskaya, 1975; Nigrini and Moore, 1979). 異なる生態や環境条件下での適応による表現型の違い (ecophenotypic) に起因するのか, それとも単なる同定上の問題であるのかを今後明らかにする必要がある。最近, 模式地に近い南極周辺海域からの試料に基づいて本種の殻形態の構造を見直して分類形質を再検討する試みが進められている (大金ほか, 2008)。これによれば, 南極周辺域に産する *Spt. glacialis* は盤殻 (disk) が強く膨らみ, そこから細い放射棘 (radial spine) が出ることが特徴である (図 4-7, ならびに本特集号の表紙・裏表紙参照)。これと比較すると, これまで北半球の試料から産し, *Spt. glacialis* と同定されてきた個体は, 盤殻のふくらみが小さい (図 4-3, ならびに本特集号の裏表紙参照)。こうした違いから, 北半球高緯度と南極周辺で産出する *Spt. glacialis* は, 形態上別種である可能性がある。今後, 両極性分布の形成過程を解明するためには, 今後異なる水塊・深度・環境に生息する個体について, 形態学的研究と合わせて分子遺伝学的解析をする必要性がある。図 4-3 の 7 に本種の写真を示す。

3. *Stylochlamydidium venustum*

本種はベーリング海の表層堆積物では優勢な種であり多産する事が知られている (Ling *et al.*, 1971)。またベーリング海の 2 地点のセディメント・トラップによる報告からも *Sty. venustum* の生産量は春と秋にピークを持ち, 平均 835 個 /m² /day と 535 個 /m² /day と高い値を示している (板木・高橋, 1994)。板木・高橋 (1994) は本種が全粒子フラックスと相関する季節変動を示す事から, 表層域の生物生産と密接な関係がある事を示唆した。Kling (1979) によると北太平洋中央部では, 本種は深度 50~100 m で最大産出を示し亜表層上部に生息する種である。また板木ほか (1997) は, 本種のフラックス変動がベーリング海の大陸棚周辺では約 50~4000 個 /m² /day と季節変動することから, 亜表層に生息する *Sty. venustum* の産出ピークの変動は海洋の基礎生産力の指標となりうる可能性を指摘した。オホーツク海の北緯 47° 付近および北海道東方沖の北緯 42° 付近の地点から採集されたプランクトン・ネット試料では, *Sty. venustum* は深度 50~100 m で最大産出を示し, 亜表層に多く生息する (Okazaki *et al.*, 2004)。また Okazaki *et al.* (2005) は, 北西太平洋の北緯 53°, 44°, 40° の 3 地点でセディメント・トラップによる 3 年間にわたる

試料に基づいて放散虫フラックスの経年変動を明らかにした。彼らによれば、*Sty. venustum* の相対頻度は北緯 53° で 7.2%，北緯 44° で 3.4%，北緯 40° で 5.8% を示す。一方、太平洋の東経 175° 側線に沿う表層堆積物では、本種の相対頻度は北緯 48° では 17.2%，北緯 46° では 5.2%，北緯 43° では 4.9% を示し、北緯 40° で 1.2% と漸次減少し、北緯 35° で最後の 4 個体 (0.3%) を産して、それより南では産出しない (Motoyama and Nishimura, 2005; Kamikuri *et al.*, 2008)。こうした結果から、本種は亜極帯を特徴づける種であり、亜表層上部 (50~100 m) に生息すると言える。しかしながら、北極海域のチュクチ海やビューフォート海では本種は全く見つかっておらず、これは太平洋から北極海への本種の移入が無い事を示唆している (Itaki *et al.*, 2003)。本種は、現在の日本海では全く認められていないが、氷期には優占種の 1 つであった (Itaki *et al.*, 2004)。

Abelmann and Gowing (1997) によれば、南極海における *Sty. venustum* の産出は *Spongotrochus venustum* として記録されており、本種は *Spt. glacialis* と同様に南緯 48°~51° の海域において極前線表層水 (Polarfrontal Water) ファクターとして深度 0~100m に多く産出する。本種が生息するその水塊は南極表層水と南極中層水からなり、低い水温 (2.5~5°C) と塩分 (33.9~34.0 ‰) で特徴づけられる (Abelmann and Gowing, 1997)。

Kamikuri *et al.* (2008) によると、北緯 35° から南緯 14° の間では本種の産出は認められない。一方、熱帯太平洋の中部のプランクトン・ネット試料では、北緯 5° のステーション 2 の深度 200~1000 m で 0.9~0.2 個/m³、北緯 0° のステーション 6 の深度 200~500 m で 8.6 個/m³ と最大産出分布を示し、500~1000 m で 2.7 個/m³ 産出する (Yamashita *et al.*, 2002)。こうした違いが出る原因は、殻の破損や融解、あるいは同定の精度の違いを反映している可能性がある。これについて、今後形態的・分類学的観点からの検討が必要であろう。しかしながら以上のデータを総括すると、Stepanjants *et al.* (2006) によれば、本種は両極性分布タイプ 1 に区分されているが、*Sty. venustum* は両極性分布タイプ 1 ではなく、タイプ 2 を示すと判断される。本種は北緯 40° 付近から潜行を始め、赤道直下で深く潜行していることが確認される (Ishitani *et al.*, 2008)。図 4-4、4-8 に本種の写真を示す。

4. *Spongurus pylomaticus*

本種は Stepanjants *et al.*, (2006) によれば、両極性分布タイプ 1 に区分される。南緯 58°~62° のウェッデル海のプランクトン・ネット試料では、*Spongurus pylomaticus* は表層 (0~100 m) ではほとんど産せず、表層下 (100~200 m) ではわずかに産出し、深層 (1000~2000 m) では優勢に産出する (Morley and Stepien, 1985)。さらに南極周辺の南緯 51°~54° の海域では、本種は *Pd. gracilipes* と同様に環周極海流深層水 (Circumpolar Deep Water) のファクターとして深度 400-1000m に分布する

(Abelmann and Gowing, 1997)。一方、オホーツク海南東部の北緯 47° および北海道東方沖の北緯 42° 付近の地点から採集されたプランクトン・ネット試料では、*Spg. pylomaticus* はそれぞれ深度 300~100 m および深度 50~500 m に分布し中層水に生息する (Okazaki *et al.*, 2004)。北極海域のチュクチ海とビューフォート海の水塊では本種は産出しない (Itaki *et al.*, 2003)。熱帯太平洋の西部および中部の 5 地点におけるプランクトン・ネット試料では、*Spg. pylomaticus* はいずれの深度からも産出しない (Yamashita *et al.*, 2002; Ishitani *et al.*, 2008)。また北太平洋の東経 175° の南北側線では、北緯 48° から北緯 30° の間では本種は産出するが、北緯 27°~19° では産出しない (Motoyama and Nishimura, 2005)。従って本種は熱帯海域では生息しないが、南北半球の高緯度海域では中層~深層に分布する両極性分布を示す。この分布は、Stepanjants *et al.* (2006) のタイプ 1 に近い。しかし、本来 Stepanjants *et al.* (2006) が提唱したタイプ 1 は、両半球高緯度域で浅海に生息する分布様式であり、本種は厳密に解釈すればタイプ 1 から外れてしまうことになる。そこで、放散虫の両極分布を的確に説明するためには、タイプ 1 の概念を浅海だけではなく、中層~深層に分布する場合も含めた方が望ましいと思われる。図 4-2 の 6 に本種の写真を示す。

現生放散虫の単極性分布

両極性は示さないが、南極周辺海域や北半球高緯度海域にのみに適応して進化した固有種 (属) が存在することが知られている (Petrushevskaya, 1971b; Kennett, 1979; Abelmann *et al.*, 1999; Bjørklund and Swanberg, 1987; Itaki *et al.*, 2003; Matul and Abelmann, 2005)。そのなかでも、多くの論文で着目されたタクサは、南極海域では *Antarctissa* 属の種群であり、また北極海域では *Amphimelissa setosa* (Cleve) である。いずれも単極性分布 (monopolar distribution) を持つ種群として知られている。先に紹介した Stanley (1981) と Stepanjants *et al.* (2006) の両極性分布の成立モデルでは、両極性分布と単極性分布を示すタクサが共存できるモデルは論じていない。これを合理的に理解するためには、両極性分布と単極性分布を示す放散虫種の生息環境 (水深、水平分布) や水塊との対応などを明らかにして事は重要である。現時点では、実例を紹介するに留めざるを得ないが、後で議論する三疊紀では単極性分布から両極性分布へ変遷する事例があり、単極性分布について言及することも意義がある。

南極海および北極海周辺海域の単極性分布

1. *Antarctissa denticulata*, *A. strelkovi*, *A. cylindrical/robusta* group

南極海周辺海域に生息する放散虫の生物地理に関する情報は、表層堆積物やコアから得られるデータ (Riedel,

1958; Hays, 1965; Petrushevskaya, 1971b, 1975; Nishimura *et al.*, 1997; Abelman, *et al.*, 1999) に加えて、現生放散虫のプランクトン・ネット試料やセディメント・トラップ試料に基づく研究 (Morley and Stepien, 1985; Abelman 1992a,b; Abelman and Gowing, 1997) により、放散虫のフラックス・深度分布・水平分布などに関する情報が格段に増加して、放散虫種と水塊との対応に関して理解が深まるようになった。特に、*Antarctissa* 属は形態的には識別しやすく、南極海周辺海域のみに優占する単極性分布を示す。若干の論文で *Antarctissa* (?) sp. として北半球高緯度の論文に掲載されることはあるが、種まで決定している報告は皆無で、北半球では確実に本属と言える現生種は見つかっていない。

Antarctissa 属は2室からなる Nassellaria で、現生種は少なくとも7種存在する (Petrushevskaya, 1986b)。いずれの種も形態的特徴は類似しており、厚い殻壁を持ち外殻は不規則な穴で被われている。これらの形態的特性は寒冷水種に共通に認められる固有な特徴と言える。*Antarctissa* 属は、属単位では単極性分布を示し (表紙口絵ならびに図3-2 参照)、種レベルでは南大洋の緯度ごとに明確に棲み分けをしていることが分かっている。それは水温と溶存シリカの違いとの観点から説明が行われている。Abelman, *et al.*, (1999) は南大洋の南緯 35°~72° 間の 53 地点の表層堆積物を用いて表層水に生息する放散虫種の相対頻度から変換関数法により海水表層水温 (SST) の推定を行った (図5)。さらに *Antarctissa* 属の3タクサについて、各タクサの相対頻度と緯度的分布と表層水温との関係を明らかにした。彼らの分布図を引用して図6に示す。一方、プランクトン・ネット試料により、南大洋の南緯 51°~54° の海域では、*Antarctissa strelkovi* Petrushevskaya は深度 100~300 m で南極寒冷水 (Antarctic Cold Water) ファクターとして多産する (Abelman and Gowing, 1997)。さらに南緯 54° の極前線の南方地点において、水温 2°C 以下で溶存シリカに富む ($50\sim70\text{ mmolm}^{-3}\text{ H}_4\text{SiO}_4$) 海水で特徴づけられる深度 0~200 m で、*Antarctissa strelkovi* は最大産出を示す (Abelman and Gowing, 1997)。

Antarctissa denticulata の分布は、夏の表層水温 1°C 以下の寒冷な水塊に対応しており、南緯 63°~70° の南極大陸沿岸で 30~60%、南緯 50°~63° (溶存シリカ値 $15\sim30\mu\text{mol/kg}$) 付近で 10~20%、南緯 50° より北では 10% 以下の相対頻度を示す (Abelman, *et al.*, 1999)。*Ant. strelkovi* は、夏の表層水温 5°C~0°C の水塊で最大の相対頻度 (20~50%) を示し、ほぼ南緯 50°~58° の海域に対応する。本種が多産する海域では、*Ant. denticulata* と共産することから、全群集中では2種で 30~70% を占める。*Antarctissa cylindrica/robusta* group は、夏の表層水温 5°C~7°C の水塊に主として産出し、その産出頻度は 10~30% に達する (Abelman, *et al.*, 1999)。

Antarctissa 属は、しばしば中間的な形質を有する個体があり、同定が困難な場合があり、*Ant. denticulata/strelkovi*

グループとして一括して扱われることもある。上で述べた *Antarctissa* 属の3タクサは、それぞれの種/種グループが全く異なる性質の水塊に明らかに棲み分けており、生息に適する最適な環境がそれぞれ異なることがわかる。このことから、まだ証拠はないものの、上記の *Antarctissa* 属の3タクサは遺伝的に分離された集団である可能性が高い。また、*Antarctissa* 属の起源は中新世にまでさかのぼれる (Petrushevskaya, 1986b) ことから、本属種の分離・系統発生がどのように起こり、単極性分布が形成されたかを時系列に沿って検討していくことも重要である。今後の分子系統学的分析を含めた詳細な解析が待たれる。

2. *Amphimelissa setosa*

一方、北極海周辺海域では、表層堆積物に基づく研究 (Björklund *et al.*, 1998; Björklund and Kruglikova, 2003; Itaki *et al.*, 2003; Matul and Abelman, 2005) と共に、プランクトン・ネット試料から得られる成果 (Björklund and Swanberg, 1987; Swanberg and Björklund, 1987; Swanberg and Eide, 1992; Itaki *et al.*, 2003) により、放散虫種の分布と産出に関する動態や生息深度などが明らかにされている。これらの報告によると、*Amphimelissa setosa* は北極海と北半球亜寒帯海域にのみ生息する単極性分布を示している。

Amphimelissa setosa は Nassellaria 目 キヤノボトリデー科 (Cannobotryidae) に属し、頭部室と胸部室の2部屋からなる放散虫である。また頭部室は主部、前部、後部の非対称な3つの細室に区分されている。本種は北極海とその周辺縁海、およびアイスランドとグリーンランド海などに限定して生息する単極性分布を示す現生種である (Björklund and Kruglikova, 2003)。Itaki *et al.* (2003) によれば、本種は北極海の水深 500 m より上部の水柱における全放散虫群集中の本種の産出頻度が、チュクチ海で 86%、ビューフォート海では 60% に達する優占種となっている。また、深度ごとの産出分布を見ると、チュクチ海では、本種は深度 50~150 m で最大の産出分布を示し 169 個/m³ に達するが、ビューフォート海では産出量は 1/10 になり、深度 25~50 m で 16 個/m³ 産出している (Itaki *et al.*, 2003)。また、グリーンランド海のポリキスティナ放散虫を研究した Swanberg and Eide (1992) によると、*Amphimelissa setosa* は夏季 (8 月) の氷縁付近で深度 0~300/400 m より採取したプランクトン試料中で成体と幼体で 40~70% の相対算出頻度を示す優先種である。本種は、ノルウェーのフィヨルドでは深度 25~100 m で成体と幼体が多産出することが報告されている (Swanberg and Björklund, 1987)。一方で本種は、オホーツク海やベーリング海には生息していない (Swanberg and Björklund, 1987)。これらのデータに基づく、本種は深度 50~150 m の亜表層水に多く生息していることが分かる。

一方、北太平洋においては、*Amphimelissa setosa* の分布と産出の挙動は北極海とは異なる様相を示す。本種は

図 5. 南極周辺ウェッデル海域の海流系と海洋前線を示す。南極前線 (Polar Front), 亜南極前線 (Subantarctic Front), 亜熱帯前線 (Subtropical Front). Abelman *et al.* (1999) より引用.

北太平洋においては、更新世から完新世のコア中では多産するが、約 70000 年前に消滅している (Swanberg and Björklund, 1987). 特に、オホーツク海の中央部、北緯 51°42.9' 東経 151° 地点のコアの分析結果によると、本種の消滅層準は海洋酸素同位体 ステージ (MIS) の 5/4 境界付近、約 72000 年前に置かれている (Matul *et al.*, 2002). 一方、オホーツク海の南西部、北海道東部沖に相当する北緯 44°32' 東経 145°00' 地点のコアでは、本種の多産出急減層準は MIS 5.1-5.2 間で認められ、約 84000 年前に読み取れる (Okazaki *et al.*, 2005). しかしながら、北大西洋やラブラドル海では、本種の消滅や多産出急減層準は MIS 2/1 境界で起こっている (Matul and Abelmann, 2005). さらに Matul and Abelmann (2005) はオホーツク海のコアにおいて、本種の頻度が氷期には 10~15% を占めるが、間氷期には最大 40~50% に増加することを明らかにしている. また彼らは *Amphimelissa setosa* は、最終間氷期 MIS 5e に北太平洋から北極海へ移住し、さらに MIS 5/4 境界時にはラブラドル海から北大西洋へ寒冷水の南方拡張とともに移住した事を示唆した.

北極海およびその周辺縁海域の表層堆積物から産するポリキスティナ放散虫を網羅的に研究した Bjørklund and Kruglikova (2003) によると、本種の形態は網目状の穴と繊細な骨格を持つものと丸い穴でがっしりした骨格の2つの異なる表現型が認められ (Bjørklund and Swanberg, 1987), 前者はノルウェーのフィヨルドやバレンツ海やカラ海の現生種として普通に認められるが、後者はアイスランド海台の水塊で主として産出している。また北太平洋で産出する本種の化石の形態は、頑丈な骨格形態を示すことから、後者の表現型とほとんど同一である

(Bjørklund and Kruglikova, 2003). しかしながら、チュクチ海で認められる現生種 *Amphimelissa setosa* は上記の2つの形態とは異なり、胸部室がより膨れた骨格をもつことが報告されている (Bjørklund and Kruglikova, 2003). Bjørklund and Kruglikova (2003) は、このような形態は、浅い縁海やフィヨルドのような浅海の環境で認められるが、頑丈な形態のものはより外洋域に分布していることを指摘している。

以上のようなデータをまとめると、*Amphimelissa setosa* は現生種として、北極海およびノルディック海の亜表層水に多産して生息する固有種であり単極性分布をもつ。また形態的に異なる3つの表現型は、氷縁付近・フィヨルドや浅い縁海・遠洋海域などの様々な海洋環境に対応して生態表現型を示している可能性がある。

中生代放散虫の両極性分布

P/T境界直後の放散虫化石と前期三畳紀のチャートギャップ

放散虫の生物地理区は、古生代の生物多様性が激変したペルム紀 / 三疊紀 (P/T) 境界前後 (251Ma) に大きくリセットされている。中生代の両極性分布は、少なくとも Anisian 期には形成されていた (Aita and Bragin, 1999) が、リセットされた時期から放散虫の変化を総括することは、どのようにして両極性分布が形成されるのか理解を深めるには意義がある。

P/T 境界前後の大量絶滅にあわせて放散虫は絶滅の危機に瀕した。アルバイレラリア (Albaillellaria) 目, エンタクティナリア (Entactinaria) 目, ラテニフィスチュラリア (Latentifistularia) 目など古生代を代表する 3 目がほぼ絶滅ないしほとんど衰退してしまった (De Wever *et al.*, 2001; 2003). P/T 境界前後から前期三疊紀 Spathian 期にかけての約 800~1000 万年の期間は、世界中の海洋で層状チャートの堆積が認められないチャートギャップ (Early Triassic Chert Gap) の存在が知られている (Beauchamp and Baud, 2002). 当時のパンサラッサ海では (図 7), 海洋深層および表層における長期にわたる酸素欠乏により放散虫の生産量は減少し黒色有機質粘土岩や灰色珪質粘土岩が堆積したものと考えられている (Isozaki, 1997). このような海洋無酸素事件も絡んで、最初期三疊紀は世界的に放散虫化石が産出しない特異的な時代であった。古生代放散虫の絶滅事件以降、中生代型放散虫へどのように進化するかを解明することは、前期三疊紀放散虫を含む試料が全世界的に欠如することから困難であった。その後、三疊紀中頃からスプメラリア (Spumellaria) 目とナセラリア (Nassellaria) 目は多様度が増加する。放散虫の生産量は前期三疊紀の後半 (late Olenekian) から回復基調になり、中期三疊紀 Anisian になるとパンサラッサ海低緯度では赤色放散虫チャートがペルム紀と同様に再び大量に堆積するようになる (Isozaki, 1997; Beauchamp and Baud, 2002; Suzuki *et al.*, 2002). し

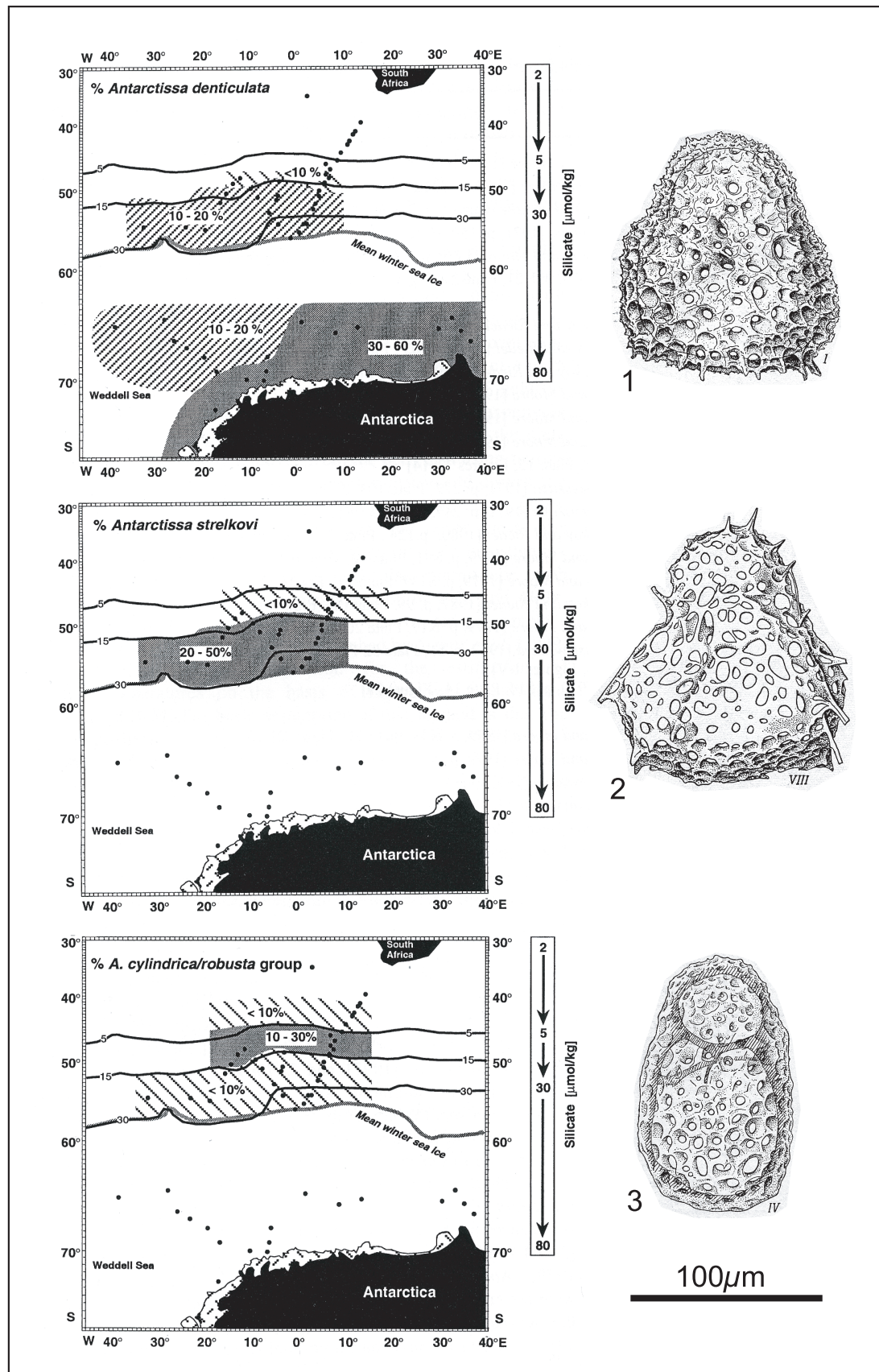


図6. 南極周辺海域で単極性分布を示す *Antarctissa* 属の3タクサの産出頻度による緯度的分布. 図中の等濃度線は溶存シリカ濃度を示す. 左図は Abelmann *et al.* (1999) より引用. 1. *Antarctissa denticulata* (Ehrenberg), 2. *Antarctissa strelkovi* Petrushevskaya, 3. *Antarctissa cylindrica* Petrushevskaya. 右図の放射虫は Petrushevskaya (1971a) Figs. 63, 64 より引用.

かし、チャートギャップの期間には放散虫記録が無いことになり、これではまるで古生代と中生代の間で放散虫の系統が断絶しているように見える。これを古生物学的見地からその溝を埋めるミッシング・リンクを解明することが重要な研究課題であった

このチャートギャップを埋める記録はこれまでのところ、ニュージーランドでのみ発見されている。世界中でチャートギャップとされてきた前期三疊紀の期間に、世界でも希少な層状チャート層が連続する層序断面（オルアテマヌ層の下部）が、ニュージーランド北島のアローロックス島から最近明らかにされた（Aita and Spörli, 2007; Suzuki *et al.*, 2007a, b; Yamakita *et al.*, 2007; Spörli *et al.*, 2007）。オルアテマヌ層は、ワイパパ帯に属する付加体を構成する層状チャート・珪質泥岩を主体とする地層である（Aita and Spörli, 1992; Takemura *et al.*, 1998, 2002）。

ペルム紀型放散虫のサバイバルと中生代型放散虫の初出現

アローロックス島におけるオルアテマヌ層のユニット 2b のチャート層（下部三疊系 Induan 下部）から、ペルム紀の放散虫属及び種の生き残りが産出し、その上部の Induan 中部（Dienerian）のチャートからはペルム紀型の属ではあるが新しい種が産出している（Takemura *et al.*, 2007; Yamakita *et al.*, 2007）。一方、ユニット 2b 上部とユニット 3 において、下部三疊系 Dienerian のチャート層からペルム紀型および三疊紀型の双方の要素を示す放散虫を産出することが初めて示された（Takemura *et al.*, 2007; Kamata *et al.*, 2007）。これまで最も古い三疊紀放散虫は、前期三疊紀 Dienerian 期を示す単純なエンタクティナリア（Entactinaria）目の種がトルコとタイから報告されているが、群集組成がはっきりしていない（Kozur *et al.*, 1996; 指田ほか, 1998）。今回発見されたアローロックス島からの最初期中生代型ナセラリア目放散虫は、Dienerian 期に初産出することが明らかになった。しかもペルム紀型放散虫と共に産出し、層位的に入れ替わっている（Kamata *et al.*, 2007）。これまでのチャート層の年代は、すべてアローロックス島におけるコノドント層序に基づいている（Yamakita *et al.*, 2007）。最近、北部北上帯で P/T 境界の完全層序が確認され、パンサラッサ海の代表的セクションとして研究が進められている（Takahashi *et al.*, 2009）。このセクションにおける研究によれば、パンサラッサ海の放散虫生産量は、ペルム紀最末期の Changhsingian 期に 400～600 個体/cm² からほぼ 0 個体に急激に減少していることが報告された。

一方、P/T 境界から前期三疊紀にかけて、ニュージーランドのオルアテマヌ層は放散虫チャートが厚く堆積していることから、P/T 境界直後の放散虫は当時の南半球高緯度海域で生き残り、個体群が維持され、その後に古生代型放散虫から中生代型放散虫への入れ替わりが起こったと考えられる。その際生物地理区がリセットされ、その後、南半球高緯度に単極性分布が成立し、そこを起源に三疊紀

放散虫が世界に広がったと推定される。

前期三疊紀放散虫の多様性回復と海洋無酸素事件

中生代型ナセラリアの最初のグループはポルピデー科（Poulpidae）、トリペデュヌリデー科（Tripedunculidae）、およびスポンゴロフォフェニデー科（Spongolophophoenidae）に属している。パンサラッサ海で放散虫チャートが広く堆積するようになるのは Olenekian 後期（Spathian）であり、それまでは中国、タイ、日本、ロシアのいずれの地域でもわずかにこれらの科に属するナセラリアが見つかるに過ぎない（Suzuki *et al.*, 2002）。P/T 境界（251.0 Ma）から Olenekian 末期までの約 600 万年間、放散虫はその多様性と種分化に関して十分な回復を遂げておらず、生物地理区を形成できるまでに至らなかったと推測できる。このような長期間に生物地理区が未成熟である理由については、最近少しずつ証拠が出始めてきた。証拠の 1 つは、ニュージーランドのチャート中に地球化学的解析により重要な海洋環境変化のシグナルが記録されている。Hori *et al.* (2007) はオルアテマヌ層の P/T 境界から Induan にかけて、海洋無酸素事件（OAE）を示す 2 層準のシグナルを検出した。ユニット 2b 最下部の P/T 境界に対比される OAE α と前期三疊紀 Induan 期（Dienerian）に相当するユニット 3 中部の OAE β で、後者は前者よりも貧酸素の程度がより高かったと解釈されている（Hori *et al.*, 2007）。しかも、OAE β の示す海洋環境変化と古生代型放散虫から中生代型放散虫へ変化する層準が対応していることは注目に値する。このようにニュージーランドの付加体中に含まれる層状チャートには、南半球高緯度帯海域の P/T 境界以降の遠洋性環境変化が記録されている。

中期三疊紀の放散虫の多様化と両極性分布

前期三疊紀には、放散虫が残存した形で南半球の単極性分布が続いたが、それがどのようにして再び汎世界的に分布するようになり、さらには両極性分布を形成するようになったのだろうか。チャートギャップが終了し、チャートが再び大量に堆積するようになる中期三疊紀 Anisian 期までには、放散虫が汎世界的に分布を拡げたことは間違いないだろう。三疊紀から中生代、そして新生代につながる代表的な放散虫の一つに、多節ナセラリアがあげられる。その最初期の祖先は特定されていないものの、三疊紀の早い時期に繁栄した多節ナセラリアとしてトリアソカンパイデー科（Triassocampidae）に属する *Triassocampe* 属などがあげられる。*Triassocampe* 属は本邦の三疊系チャートなら必ず見つかるといっても過言ではないくらい普遍的で多産するタクサであり、ヨーロッパでは珪質石灰岩から見つかる。しかしながら、ニュージーランドやシベリア北東部の当時高緯度海域で堆積した含放散虫泥質岩ではほとんど産出しない。当時の両半球高緯度の含放散虫堆積物の記録は極めて少なく、とくに中期三疊紀当時の北半球

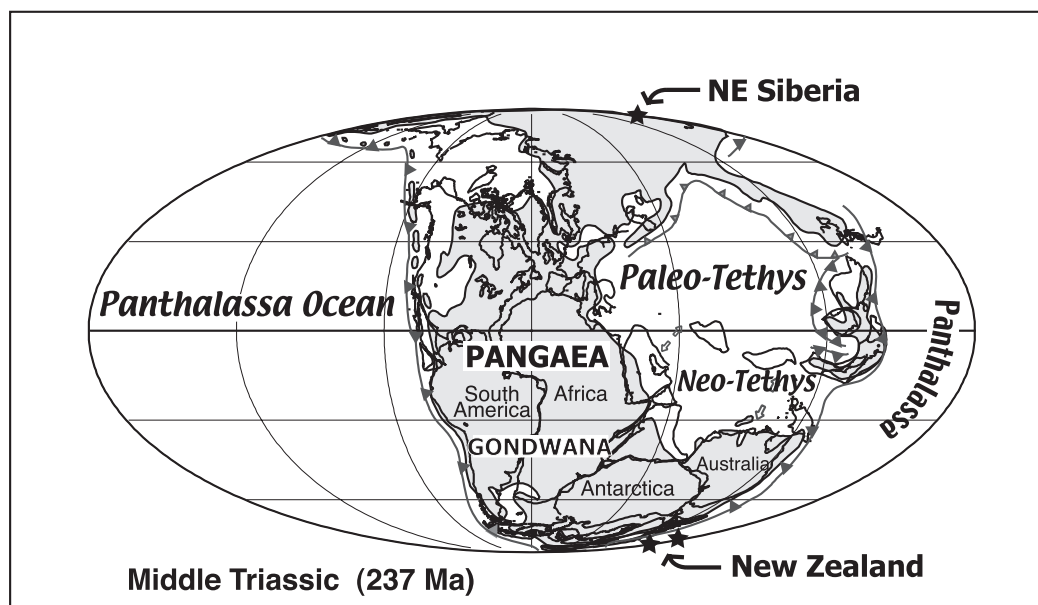


図7. 中期三畳紀 (237 Ma) のパンゲア超大陸とパンサラッサ海・テチス海の古地理図。放散虫 *Glomeropyle* 属を産出するニュージーランドおよびシベリア北東部の位置を星印で示す。*Glomeropyle* 属は低緯度では全く産出せず、両極性分布を示す。図は Scotese (1997) および Aita and Bragin (1999) を改変して使用。

高緯度の放散虫チャートは、存在が知られていない。このことから、前期三畳紀の南半球高緯度の単極性分布から、放散虫は中～低緯度まで進出して高い生産量が見られるようになったものの、その高い生産量は北半球高緯度には及んでいなかったと推定される。しかし、単に放散虫の分布域が低緯度に広がったわけではなく、*Triassocampe* 属のような新規出現をともなった生物地理区の成立が生じていたことが中期三畳紀には推定される。

例えば、ニュージーランドとシベリア北東部に残る、当時の両極高緯度の Anisian 期堆積岩では、*Glomeropyle* 属という低緯度域では全く見つからない固有なタクサが発見されている (Aita and Bragin, 1999)。中期三畳紀 (Anisian) において、低緯度には本属が存在しないタイプ1の両極性分布が成立していた証拠である。ただし、*Glomeropyle* 属の種の生息深度に関する情報は得られていない。

Triassocampe 属や *Glomeropyle* 属以外の三畳紀放散虫について、分布に関してははっきりとしたことが述べられるものは少ない。しかし、他にも両極性分布の観点ならびに南半球高緯度から低緯度への放散虫の進出という点から、これらに該当しそうな興味深いタクサは他にもある。たとえば、ニュージーランドのオルアテマヌ層では *Hozmadia* 属など Induan 期後期に出現したタクサの多様性が Anisian 期でも高く、Anisian 期から出現した *Pseudostylosphaera* 属など多様な種をふくむグループは稀であることである。これらのまだ未確定の解釈を含めて総合すると、中期三畳紀にかけての放散虫生物地理区の再構成は、南半球高緯度では最初期三畳紀以降占めていた生き残りの直系グループが生物地

理区を占めていたのに対し、低緯度では放散虫はニッチを埋めるがごとく新種出現の場所になった可能性が高い。

以下に、南半球高緯度海域を代表する両極性放散虫として *Glomeropyle* 属の特徴とその産出状況を以下に紹介する。

1. グロメロピレ *Glomeropyle* 属

Glomeropyle 属は、大型で殻が厚い球状-長球状の外殻をもち、パイローム (pylome) と呼ばれる突出した開口部を持つ放散虫である (図8)。本属は当初スプメラリア目として Aita & Bragin により記載されたが、その後の研究から殻内側に特徴的な内部骨針があることが判明したことから、エンタクティナリア (Entactinaria) 目に改められた (Aita and Bragin, 1999; Aita *et al.*, 2000)。エンタクティナリア目は、古生代を特徴づける放散虫であり (De Wever *et al.*, 2001)、この分類に従えばグロメロピレ属は古生代型放散虫の直系子孫といえる。本属は、ニュージーランドのファンガロア地域の何地点かから見つかっている。

ファンガロア地域は、ニュージーランド北島、ノースランド東部に位置し、そこには付加体のワイパパ帯が海岸沿いに露出する。グロメロピレ属が発見された試料は、東部のマヒネブア半島の珪質泥岩中に含まれるリン酸塩ノジュールやアローロックス島の珪質泥岩中の炭酸マンガノジュールである。これらノジュールに含まれる中期三畳紀の放散虫は極めて保存良好で、種数が50～100種に達する。脆弱な骨格も残るなど、遺骸群集をそのまま保存していると考えられ、他地域との群集比較には最適な試料である。

Glomeropyle 属は、具体的な祖先は明らかではないもの

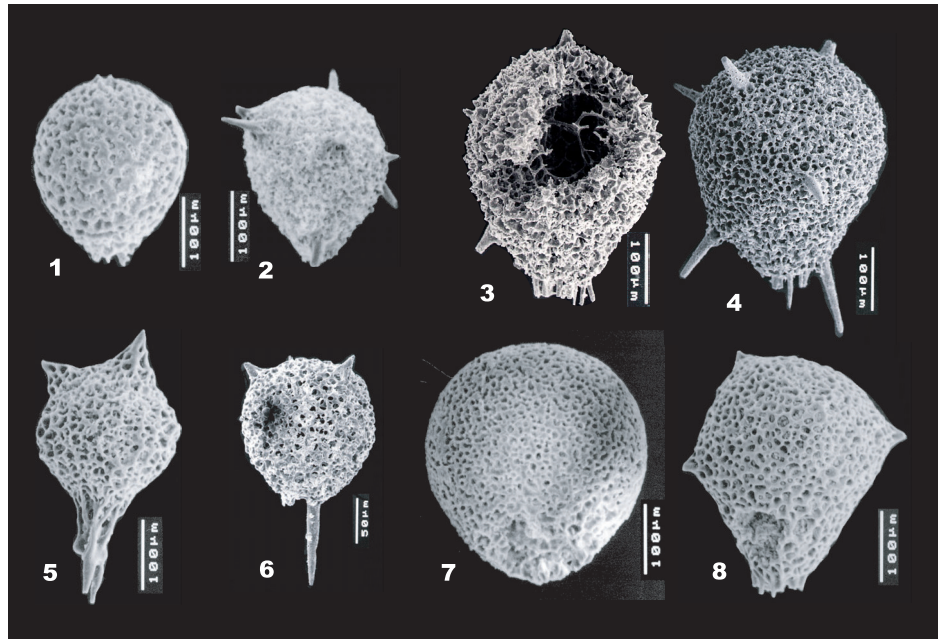


図 8. ニュージーランドの下部～中部三畳系から産する *Glomeropyle* 属放散虫。両極性分布を示す。個体数を多数産出し、大型で殻が厚くパイロームをもつ。また外殻の中には内部骨針を持つ。1: *Glomeropyle aurora* Aita, 2: *Glomeropyle mahinepuaensis* Aita, 3-4: *Glomeropyle grantmackiei* Aita, 5: *Glomeropyle galagala* Aita, 6: *Glomeropyle bispinosa* Hori & Grant-Mackie, 7: *Glomeropyle poinui* Aita, 8: *Glomeropyle waipapaensis* Aita. 図は相田ほか (2001) を一部改変して使用。

の、先述したように古生代型放散虫エンタクティナリア目の系統であるとみなせる。本属がこの両極性分布に至る過程は、P/T 境界近傍の大量絶滅事変で両極に祖先が生き残った結果、異所的分化を遂げたか、前期三畳紀の南半球高緯度に残された放散虫を起源として出現・両極域に分布を拡げたかのいずれかが考えられる。どちらの可能性が高いのか、ここで詳しく検証してみたい。図 8 には、本稿で議論する *Glomeropyle* 属 7 種を図示する。

マヒネプア半島から *G. aurora*, *G. borealis*, *G. poinui*, *G. galagala*, *G. grantmackiei*, *G. mahinepuaensis*, *G. waipapaensis* の 7 種、南島のケーブルス帯のブルクリークから、*G. galagala* と *G. grantmackiei* の 2 種、シベリア北東部のオモロン山地から、*G. borealis* 1 種の合計 7 種が固有種として報告された (Aita and Bragin, 1999; 相田ほか, 2001; 竹村ほか, 2001)。マヒネプア半島から産する放散虫群集の年代は、当初三畳紀中期 (late Ladinian) とされたが、その後 Ladinian 階の基底が正式に確定されたため (Brack *et al.*, 2005)、現在では late Anisian 期に対比されている (Spörl *et al.*, 2007)。さらにアローロックス島のユニット 6 および 7 の珪質泥岩より、*Glomeropyle* sp. と *Glomeropyle waipapaensis* の産出がそれぞれ報告されている (Takemura *et al.*, 2002)。この *Glomeropyle* sp. は他の種に比べて単純な形態でより古い形質を持つが、産出層準であるユニット 6 の試料 ARB-T57 はコノドント化石層序の研究により *Neogondorella* cf. *bulgarica* 帯の基底近くと対比され、その年代は Anisian 中期である (Yamakita

et al., 2007)。Hori *et al.* (2003) により、ニュージーランド南島カカポイントの下部三畳系の上部 (Olenekian 上部) からより古いタイプの *Glomeropyle* 属 9 種を含む放散虫群集が報告された。また北島から報告された 7 種に加えて *G. bispinosa* および *G. campbelli* の 2 種が新種として記載された。さらに *Glomeropyle* sp. として 3 形態が彼らにより識別されている。これらの報告を総括すると、現在ニュージーランドからは *Glomeropyle* 属放散虫は 9 種以上 (形態種を含む) からなるばかりか多産出することから、この属は三畳紀中期の南半球の高緯度海域において多様性に富む放散虫グループとなっている。もう一方の当時の北半球高緯度にあたる地域からの堆積物について放散虫の知見は極めて少ないが、これまでのところ *Glomeropyle* 属の下部三畳系からの追加発見はないようである。しかし、同時期の堆積物でもニュージーランドとシベリアでは明らかに前者のほうが *Glomeropyle* 属の多様性が高く、出現時期もニュージーランドでは Spathian 後期、シベリア北東部では Ladinian 期とニュージーランドのほうで明らかに早期に出現しており (Hori *et al.*, 2003)、*Glomeropyle* 属の起源は南半球の高緯度海域であると推測される。この推察は、南半球高緯度に残った放散虫を起源としての出現・両極域拡大分布説を支持している。

おわりに

本論では現世ポリキスティナ放散虫の両極性分布に

について、プランクトン・ネット、セディメント・トラップ試料および表層堆積物試料に基づく最新の研究をレビューしそのデータを検討し、代表的な種を取り上げて両極性分布様式の違いと深度分布・水塊と緯度的分布との対応関係を議論した。単極性分布の例として、南極周辺の表層海域からは *Antarctissa* 属について、北極海など北半球高緯度から *Amphimelissa setosa* について詳細を紹介した。このレビューが示すとおり、現世放散虫には、両極性・単極性分布を示す種が存在するものの、その成立過程についてはまだ不明なことが多いことを示した。たとえば両極性分布と単極性分布が共存する理由などは説明されていない。一方、両極性分布がリセットされた P/T 境界直後について、単極性分布から両極性分布へ変遷したと想定される事例を紹介した。中生代三畳紀のパンサラッサ海においても、古生代型放散虫の要素を残すエンタクティナリア目放散虫 *Glomeropyle* 属が存在し、南半球高緯度の生き残りが北半球高緯度に広がった可能性を指摘した。この単極性分布は、中生代以降の放散虫の放散の出発点となったことも紹介した。ペルム紀/三畳紀 (P/T) 境界直前での生物の大量絶滅以降、遠洋性環境とくにプランクトン生物の多様性回復の記録を世界で唯一残しているのがニュージーランド地域のチャートと珪質泥岩である。この事は、南半球高緯度海域が、絶滅後の生き残り生物にとっての避難場所であった可能性があることを紹介した。

本稿では両極性分布・単極性分布の事例について、現世と三畳紀を一緒に取り扱った。かけ離れた時期にも似たような現象があり、相互に理解を進めることでこのような分布の成立過程を解明する手がかりが得られると推察する。では、中生代から現世まで、放散虫の両極性分布にみられる共通した特徴はあるのだろうか？紙面の都合で本論では触れなかったが、ジュラ紀中期から後期の南半球高緯度海域の放散虫群集 (Spörli *et al.*, 1989; Aita and Spörli, 1992) などとも合わせて考えると、高緯度海洋環境における放散虫の形態的特性は、中生代・新生代ともに一般的に殻形態が大きくて殻壁が厚いという一般的特徴が認められる。また同一の地点において、同じ属で、形態的に類似する種が多数存在するという傾向は、現生属で単極性分布を示す *Antarctissa* 属と三畳紀に産出し両極性分布を示す *Glomeropyle* 属の両方に認められている。しかしながら、成立過程の共通性に言及するには、データの整理や提示がまだ必要であることも指摘したい。たとえば、南半球高緯度帯のジュラ紀放散虫についてはまだ研究が進行中であり、今後両極性分布をとるのかどうかについても、当時の北半球高緯度の堆積物から産する放散虫群集と比較検討していく必要がある。現世については、*Spongotrochus glacialis* の事例で指摘したように、両極性分布の検討には分子遺伝学的研究も強力なツールであることは間違いない。しかし *Spt. glacialis* に代表される盤状放散虫 (本特集裏表紙参照) に限っても、放散虫の属・科レベルの形態分類が不安定 (Ogane *et al.*, 2009) なばかりか、放散虫種

毎の分子遺伝学的研究は、本特集で土屋によって紹介された有孔虫の研究に比較して大変遅れているのが現状である。放散虫についても、他分野で使われている技術を積極的に導入し、多角的視点で両極性分布の成立過程を明らかにしていけると考えられる。

謝辞

本論をまとめるにあたって、北海道大学の西 弘嗣博士には大変お世話いただいた。またニュージーランドにおける野外調査と共同研究を過去 10 年間にわたって続けてきたニュージーランド調査隊の方々には、有形無形の有益な助言をいただいた。本論文の原稿段階では、宇都宮大学の高橋隼人氏に原稿を読んでコメントをいただいた。以上の方々に感謝いたします。

最後に査読者である板木拓也博士には、適切なコメント・助言と共に貴重な文献をご教示また提供していただき、原稿は大きく改善された。また査読者の堀 利栄博士からは有益なコメントとご助言をいただいた。なお、この報告は、学術振興会平成 20 年度科学研究費補助金・基盤 (C) (一般)「ペルム紀末大量絶滅後の放散虫の爆発的進化の実体解明」(代表：鈴木紀毅。課題番号 20540452) の成果の一部である。

文献

- Abelmann, A., 1992a. Radiolarian flux in Antarctic waters (Drake Passage, Powell Basin, Bransfield Strait). *Polar Biology*, **12**, 357-372.
- Abelmann, A., 1992b. Radiolarian taxa from Southern Ocean sediment traps (Atlantic sector). *Polar Biology*, **12**, 373-385.
- Abelmann, A. and Gowing, M. M., 1997. Spatial distribution pattern of living polycystine radiolarian taxa-baseline study for paleoenvironmental reconstructions in the Southern Ocean (Atlantic sector). *Marine Micropaleontology*, **30**, 3-28.
- Abelmann, A., Brathauer, U., Gersonde, R., Sieger, R. and Zielinski, U., 1999. Radiolarian-based transfer function for the estimation of sea surface temperatures in the Southern Ocean (Atlantic sector). *Paleoceanography*, **14**, 410-421.
- Aita, Y. and Bragin, N. Yu., 1999. Non-Tethyan Triassic Radiolaria from New Zealand and northeastern Siberia. *Geodiversitas*, **21**, 503-526.
- 相田吉昭・酒井豊三郎・竹村厚司・堀 利栄・小玉一人・山北 聡・鎌田祥仁・鈴木紀毅・Spörli, K. B.・Grant-Mackie, J. A.・Campbell, H. J.・Hollis, C. J., 2001. ニュージーランドの中生代テレーンに残された放散虫記録—南半球高緯度域の古海洋環境の解明をめざして—。古生物学トビックス, (2), 1-16.
- Aita, Y. and Spörli, K. B., 1992. Tectonic and paleobiographic significance of radiolarian microfossils in the Permian-Mesozoic basement rocks of the North Island, New Zealand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **96**, 103-125.
- Aita, Y. and Spörli, K. B., 2007. Geological framework for the pelagic Permian/Triassic oceanic sequence of Arrow Rocks, Waipapa Terrane, Northland, New Zealand. *GNS Science Monograph*, **24**, 1-16.
- Aita, Y., Takemura, A. and Yamakita, S., 2000. Middle Triassic pyromate Spumellaria with an initial spicule from manganese carbonate layers at Arrow Rocks, Waipapa Terrane, New

- Zealand. *Interrad 2000, Ninth meeting of the International Association of radiolarian paleontologist, Reno-Blairsden, California, September 17-22, 2000, Abstracts Volume*, 14.
- Anderson, O. R., Nigrini, C., Boltovskoy, D., Takahashi, K. and Swanberg, N. R., 2002. Class Polycystina. In Lee, J. J., Leedale, G. F. and Bradbury, P. eds., *The Second Illustrated Guide to the Protozoa*, 994-1022. Society of Protozoologists, Lawrence.
- Bailey, W., 1856. Notice of microscopic forms found in the soundings of the Sea of Kamtschatka. *The American Journal of Science and Arts*, Second Series, **22**, 1-6.
- Beauchamp, B. and Baud, A., 2002. Growth and demise of Permian biogenic chert along northwest Pangea: evidence for end-Permian collapse of thermohaline circulation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **184**, 37-63.
- Björklund, K. R., Cortese, G., Swanberg, N. and Schrader, H. J., 1998. Radiolarian faunal provinces in surface sediments of the Greenland, Iceland and Norwegian (GIN) Seas. *Marine Micropaleontology*, **35**, 105-140.
- Björklund, K. R. and Kruglikova, S. B., 2003. Polycystine radiolarians in surface sediments in the Arctic Ocean basins and marginal seas. *Marine Micropaleontology*, **49**, 231-273.
- Björklund, K. R. and Swanberg, N. R., 1987. The distribution of two morphotypes of the radiolarian *Amphimelissa setosa* Cleve (Nassellaria): a result of environmental variability? *Sarsia*, **72**, 245-254.
- Boltovskoy, D., 1987. Sedimentary record of radiolarian biogeography in the equatorial to Antarctic western Pacific Ocean. *Micropaleontology*, **33**, 267-281.
- Boltovskoy, D., 1999. Radiolaria Polycystina. In Boltovskoy, D. ed., *South Atlantic Zooplankton*, 149-212. Backhuys Publishers, Leiden.
- Boltovskoy, D. and Riedel, W.R., 1980. Polycystine Radiolaria from the southwestern Atlantic Ocean plankton. *Revista Española de Micropaleontología*, **12**, 99-146.
- Brack, P., Rieber, H., Nicora, A. and Mundil, R., 2005. The Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) of the Ladinian Stage (Middle Triassic) at Bagolino (southern Alps, Northern Italy) and its implications for the Triassic time scale. *Episodes*, **28**, 233-244.
- Bragina, L. G. 2003 Late Cretaceous representatives of the superorder Phaeodaria (Radiolaria). *Paleontological Journal*, **37**, 8-10.
- Casey, R. E., 1971. Distribution of polycystine Radiolaria in the oceans in relation to physical and chemical conditions. In Funnell, B. M. and Riedel, W. R., eds., *The Micropaleontology of Oceans*, 151-159. Cambridge University Press.
- De Wever, P., Dumitrica, P., Caulet, J.-P., Nigrini, C. and Caridroit, M., 2001. Radiolarians in the Sedimentary Record, 533 pp. Gordon and Breach Science Publishers.
- De Wever, P., O' Dogherty, L., Caridroit, M., Dumitrica, P., Guex, J., Nigrini, C. and Caulet, J.-P., 2003. Diversity of radiolarian families through time. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **174**, 453-469.
- Dumitrica, P. and Hollis, C. J., 2004: Maastrichtian Challengeriidae (phaeodarian radiolaria) from deep sea sediments of SW Pacific. *Revue de Micropaléontologie*, **47**, 127-134.
- Ehrenberg, C. G., 1861. Über die Tiefgrund-Verhältnisse des Oceans am Eingange der Davisstrasse und bei Island. *Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, **1861**, 275-315.
- Ehrenberg, C. G., 1872. Mikrogeologische Studien über das kleinste Leben der Meeres-Tiefgründe aller Zonen und dessen geologischen Einfluss. *Abhandlungen Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, **1872**, 131-399.
- Haeckel, E., 1887. Report on the Radiolaria collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. *Rep. Sci. Res. Voyage H.M.S. Challenger 1873-1876, Zoology*, **18**, 1-1803.
- Haecker V., 1908. Tiefsee-Radiolarien. Spezieller Teil. Die Tripyleen, Collodarien und Mikroradiolarien der Tiefsee. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer "Valdivia" 1898-1899*, **14**, 336-476.
- Hays, J. D., 1965. Radiolaria and late Tertiary and Quaternary history of Antarctic seas. In Llano, G. A. ed. *Biology of the Antarctic Sea II. Antarctic Research Series* 5, 124-184. American Geophysical Union.
- Hays, J. D. and Morley, J. J., 2004. The Sea of Okhotsk: a window on the ice age ocean. *Deep-Sea Research I*, **51**, 593-618.
- Hori, R. S., Campbell, J. D. and Grant-Mackie, J. A., 2003. Triassic Radiolaria from Kaka Point Structural Belt, Otago, New Zealand. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **33**, 39-55.
- Hori, R. S., Higuchi, Y., Fujiki, T., Maeda, T. and Ikehara, M., 2007. Geochemistry of the Oruatemanu Formation, Arrow Rocks, Northland, New Zealand. *GNS Science Monograph*, **24**, 123-156.
- Hori, R. S., Yamakita, S. and Dumitrica, P., in press. Late Triassic Phaeodarian Radiolaria from the Northern Chichibu Belt, Shikoku, Japan. *Paleontological Research*.
- Hülsemann, K., 1963. Radiolaria in plankton from the Arctic Drifting Station T-3, including the description of three new species. *Arctic Institute of North America, Technical Paper*, (13), 1-52.
- Ishitani, Y. and Takahashi, K., 2007. The vertical distribution of Radiolaria in the waters surrounding Japan. *Marine Micropaleontology*, **65**, 113-136.
- Ishitani, Y., Takahashi, K., Okazaki, Y. and Tanaka, S., 2008. Vertical and geographic distribution of selected radiolarian species in the North Pacific. *Micropaleontology*, **54**, 27-39.
- Isizaki, Y., 1997. Permo-Triassic boundary superanoxia and stratified superocean: Records from Lost Deep Sea. *Science*, **276**, 235-238.
- Itaki, T., 2003. Depth-related radiolarian assemblage in the water-column and surface sediments of the Japan Sea. *Marine Micropaleontology*, **47**, 253-270.
- 板木拓也, 2007. 過去 64 万年間の日本海における深海性放散虫の変遷. 化石, (82), 43-51.
- Itaki, T. and Björklund, K. R., 2007. Bailey's (1856) radiolarian types from the Bering Sea re-examined. *Micropaleontology*, **52**, 449-463.
- Itaki, T., Ikehara, K., Motoyama, I. and Hasegawa, S., 2004. Abrupt ventilation changes in the Japan Sea over the last 30 ky: evidence from deep-dwelling radiolarians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **208**, 263-278.
- Itaki, T., Ito, M., Narita, H., Ahagon, N. and Sakai, H., 2003. Depth distribution of radiolarians from the Chukchi and Beaufort Seas, western Arctic. *Deep-Sea Research I*, **50**, 1507-1522.
- 板木拓也・高橋孝三, 1994. 北部北太平洋およびベーリング海におけるレディオオラリア・フラックスの季節変化 (予報). 北海道東海大学紀要理工学系, **7**, 37-47.
- 板木拓也・高橋孝三・米田義昭, 1997. *Cycladophora davisiana* の古海洋学的意義—ベーリング海におけるセディメント・トラップからの考察—. 大阪微化石研究会誌, 特別号, (10), 293-298.
- Jørgensen, E., 1905. The protist plankton and the diatoms in bottom samples. In Nordgaard, O. ed., *Hydrographical and Biological Investigations in Norwegian Fjords*, 49-151 & 195-225. Bergen Museum.
- Kamata, Y., Matsuo, A., Takemura, A., Yamakita, S., Aita, Y., Sakai, T., Suzuki, N. and Hori, R. S., 2007. Late Induan (Dienerian) primitive Nassellarians from Arrow Rocks, Northland, New Zealand. *GNS Science Monograph*, **24**, 109-116.
- Kamikuri, S., Motoyama, I. and Nishimura, A., 2008. Radiolarian assemblages in surface sediments along longitude 175°E in the Pacific Ocean. *Marine Micropaleontology*, **69**, 151-172.
- Kennett, J. P., 1979. Recent zoogeography of Antarctic plankton microfossils. In van der Spoel, S. and Pierrot-Bults, A. C. eds., *Zoogeography and Diversity in Plankton*, 328-355. Edward- Arnold, London.

- Kling, S. A., 1979. Vertical distribution of polycystine radiolarians in the central North Pacific. *Marine Micropaleontology*, **4**, 295-318.
- Kling, S. A. and Boltovskoy, D., 1995. Radiolarian vertical distribution patterns across the southern California Current. *Deep-Sea Research. Part I*, **42**, 191-231.
- Kozur, H., Kaya, O. and Mostler, H., 1996. First evidence of lower to middle Scythian (Dienerian-lower Olenekian) radiolarians from the Karakaya Zone of northwestern Turkey. *Geologisch-Paläontologische Mitteilungen Innsbruck, Sonderband*, **4**, 271-285.
- Kruglikova, S. B., 1974. Kharakternye vidy radiolayriy v donnykh osadkakh voreal'noi zony Tikhogo okeana. In Zhuhe, A. P. ed. *Mikropaleontologiya Okeanov i Morey, Akademiya Nauk SSSR*, 187-196. Okeanographicheskaya Komichessiya, Nauka, Moscow.
- Lazarus, D. B., 1998. The Ehrenberg Collection and its curation. In Williams, D. M. and Huxley, R. eds., *Christian Gottfried Ehrenberg (1795-1876), The Man and His Legacy*, 14-29. Special Publication of the Linnean Society, Academic Press. London.
- Lazarus, D. B. and Jahn, R., 1998. Using the Ehrenberg Collection. *Diatom Research*, **13**, 273-291.
- Ling, H. Y., Stadum, C. J. and Welch, M. L., 1971. Polycystine Radiolaria from Bering Sea planktonic sediments. In Farinacci, A. ed., *Proceeding of the Second Planktonic Conference, 1970*, 705-729. Roma, Tecnoscienza.
- Matul, A. and Abelmann, A., 2005. Pleistocene and Holocene distribution of the radiolarian *Amphimelissa setosa* Cleve in the North Pacific and North Atlantic: evidence for water mass movement. *Deep-Sea Research II*, **52**, 2351-2364.
- Matul, A., Abelmann, A., Tiedemann, R., Kaaiser, A. and Nürnberg, D., 2002. Late Quaternary polycystine radiolarian datum events in the Sea of Okhotsk. *Geo-Marine Letters*, **22**, 25-32.
- Morley, J. J. and Stepien, J. C., 1985. Antarctic Radiolaria in late winter/early spring Weddell Sea waters. *Micropaleontology*, **31**, 365-371.
- Motoyama, I. and Nishimura, A., 2005. Distribution of radiolarians in North Pacific surface sediments along the 175° E meridian. *Paleontological Research*, **9**, 95-117.
- Nigrini, C. and Moore, T. C., Jr., 1979. A guide to modern Radiolaria. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Special Publication*, **16**, S1-S142, N1-N106.
- Nimmergut, A. and Abelmann, A., 2002. Spatial and seasonal changes of radiolarian standing stocks in the Sea of Okhotsk. *Deep-Sea Research I*, **49**, 463-493.
- Nishimura, A., Nakaseko, K. and Okuda Y., 1997. A new coastal water radiolarian assemblage recovered from sediment samples from the Antarctic Ocean. *Marine Micropaleontology*, **30**, 29-44.
- 大金 薫・鈴木紀毅・相田吉昭, 2008. *Spongostrochus glacialis* Popofsky の分類形質. 日本古生物学会 2008 年年会講演予稿集, 34. 仙台.
- Ogane, K., Suzuki, N., Aita, Y., Lazarus, D. and Sakai, T., 2009. The Ehrenberg type species of flat-shaped radiolarian genera (Spongodiscidae and Stylodictyidae, Spumellaria, Polycystina). *Journal of Systematic Palaeontology*, **7**(1), 81-94.
- Okazaki, Y., Takahashi, K., Itaki, T. and Kawasaki, Y., 2004. Comparison of radiolarian vertical distributions in the Okhotsk Sea near Kuril Islands and the northwestern North Pacific off Hokkaido Island. *Marine Micropaleontology*, **51**, 257-284.
- Okazaki, Y., Takahashi, K., Onodera, J. and Honda, M. C., 2005. Temporal and flux changes of radiolarians in the northwestern Pacific Ocean during 1997-2000. *Deep-Sea Research II*, **52**, 2240-2274.
- Okazaki, Y., Takahashi, K., Yoshitani, H., Nakatsuka, T., Ikehara, M. and Wakatsuchi, M., 2003. Radiolarians under the seasonally sea-ice covered conditions in the Okhotsk Sea: flux and their implications for paleoceanography. *Marine Micropaleontology*, **49**, 195-230.
- Petrushevskaya, M. G., 1967. Radiolarians of Orders Spumellaria and Nassellaria of the Antarctic region. In Andriyashev, A. P. and Ushakov, P. V., eds., *Biological Reports of the Soviet Antarctic Expedition (1955-1958)*, **3**, 2-186. Academy of Sciences of the USSR.
- Petrushevskaya, M. G., 1971a. Radiolarians of the Ocean. In *Reports on the Soviet Expeditions, Explorations of the fauna of the seas*, **9**, 5-294. Academy of Sciences of the USSR. Leningrad, Nauka.
- Petrushevskaya, M. G., 1971b. Radiolaria in the plankton and recent sediments from the Indian Ocean and Antarctic. In Funnell, B. M. and Riedel, W. R. eds., *The Micropaleontology of Oceans*, 319-329. Cambridge University Press.
- Petrushevskaya, M. G., 1975. Cenozoic radiolarians of the Antarctic, Leg 29, DSDP. In Kennett, J. P., Houtz, R. E. et al. eds., *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, **29**, 541-675. Washington, D.C., US Gov. Printing Office.
- Petrushevskaya, M. G., 1986a. *Radiolarian Analysis*, 200p. Leningrad. Nauka.
- Petrushevskaya, M. G., 1986b. Evolution of the *Antarctissa* group. *Marine Micropaleontology*, **11**, 185-195.
- 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.
- Popofsky, A., 1908. Die Radiolarien der Antarktis (mit Ausnahme der Tripyleen). *Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903, Zoologie II*, **10**, 183-305.
- Popofsky, A., 1912. Die Sphaerellarien des Warmwassergebietes. *Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903, Zoologie II*, **13**, 73-159.
- Popofsky, A., 1913. Die Nassellarien des Warmwassergebietes. *Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903, Zoologie II*, **14**, 217-416.
- Riedel, W. R., 1958. Radiolaria in Antarctic sediments. *B.A.N.Z. Antarctic Research Expedition Reports, Series B (Zoology and Botany)*, **6**, 217-255.
- Reynolds, R. A., 1978. Cosmopolitan biozonation for late Cenozoic radiolarians and paleoceanography from Deep Sea Drilling Project Core 77B of Leg 9. *Transactions of Gulf Coast Association of Geological Societies*, **28**, 423-431.
- 指田勝男・Sardsus, A.・猪郷久義・Nakornsi, N.・安達修子・上野勝美, 1998. タイ国半島部の Phatthalung 地域から産する Dienerian (下部三疊系) 放散虫とペルム紀-三疊紀 (P/T) 境界付近の放散虫生層序. 大阪微化石研究会誌, 特別号, (11), 59-70.
- Scotese, C. R., 1997. *Paleogeographic Atlas*. 45p. PALEOMAP Progress Report 90-0497, Department of Geology, University of Texas at Arlington, Arlington, Texas.
- Spörli, K. B., Aita, Y. and Gibson, G. W., 1989. Juxtaposition of Tethyan and non-Tethyan Mesozoic radiolarian faunas in melanges, Waipapa terrane, North Island, New Zealand. *Geology*, **17**, 753-756.
- Spörli, K. B., Aita, Y., Hori, R. S. and Takemura, A., 2007. Results of multidisciplinary studies of the Permian-Triassic ocean floor sequence (Waipapa terrane) at Arrow Rocks, Northland, New Zealand. *GNS Science Monograph*, **24**, 219-229.
- Stanley, E. M., 1981. *Biogeography and Evolution of "Bipolar" Radiolaria*, 134p. PhD Thesis, University of California, Davis.
- Stepanjants, S. D., Cortese, G., Kruglikova, S. B. and Björklund, K. R., 2006. A review of bipolarity concepts: History and examples from Radiolaria and Medusozoa (Cnidaria). *Marine Biology Research*, **2**, 200-241.
- Suzuki, N., Aita, Y., Campbell, H. J., Hori, R. S., Kamata, Y., Kodama, K., Nakamura, Y., Nasu, Y., Sakai, T., Sakakibara, M., Spörli, K. B., Takemura, A., Takemura, S. and Yamakita, S., 2007a. Lithostratigraphy of the Oruatemanu Formation, Waipapa Terrane, at Arrow Rocks, Northland, New Zealand. *GNS Science Monograph*, **24**, 17-44.
- Suzuki, N., Aita, Y., Yamakita, S., Kamata, Y., Takemura, A., Fujiki, T., Ogane, K., Sakai, T. and Hori, R. S., 2007b. The depositional environment of the Induan (Early Triassic)

- biosiliceous sequence (Unit 2B and 3 of the Oruatemanu Formation), Arrow Rocks, New Zealand. *GNS Science Monograph*, **24**, 45-68.
- Suzuki, N., Akiba, N. and Kano, H., 2002. Late Olenekian radiolarians from bedded chert of Ashio Terrane, northeast Japan, and faunal turnovers in western Panthalassa during Early Triassic. *Journal of China University of Geosciences*, **13**, 124-140.
- Swanberg, N. R. and Bjørklund, K. R., 1987. Radiolaria in the plankton of some fjords in western and northern Norway: the distributions of species. *Sarsia*, **72**, 231-244.
- Swanberg, N. R. and Eide, L. K., 1992. The radiolarian fauna at the ice edge in the Greenland Sea during summer, 1988. *Journal of Marine Research*, **50**, 297-320.
- Takahashi, K., 1991. Radiolaria: flux, ecology, and taxonomy in the Pacific and Atlantic. *Ocean Biocoenosis Series*, **3**, 1-301.
- Takahashi, K., Hurd, D. C. and Honjo, S., 1983. Phaeodarian skeletons: their role in silica transport to the deep sea. *Science*, **222**, 616-618.
- Takahashi, O., 2004. Phaeodarian Radiolaria from the Upper Cretaceous beds of central Japan. *Revue de Micropaléontologie*, **47**, 119-125.
- Takahashi, S., Yamakita, S., Suzuki, N., Kaiho, K. and Ehiro, M., 2009. High organic carbon content and a decrease in radiolarians at the end of the Permian in a newly discovered continuous pelagic section: A coincidence? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **271**, 1-12.
- Takemura, A., Aita, Y., Hori, R. S., Higuchi, Y., Spörli, K. B., Campbell, H. J., Kodama, K. and Sakai, T., 1998. Preliminary report on the lithostratigraphy of the Arrow Rocks, and geologic age of the northern part of the Waipapa Terrane, New Zealand. *News of Osaka Micropaleontologists, Special Volume*, (11), 47-57.
- Takemura, A., Aita, Y., Hori, R. S., Higuchi, Y., Spörli, K. B., Campbell, H. J., Kodama, K. and Sakai, T., 2002. Triassic radiolarians from the ocean-floor sequences of the Waipapa Terrane at Arrow Rocks, Northland, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, **45**, 289-296.
- 竹村厚司・相田吉昭・酒井豊三郎・堀 利栄・小玉一人・山北 聡・鎌田祥仁・鈴木紀毅・Spörli, K. B.・Campbell, H. J., 2001. ニュージーランド北島, ワイパパテレーンの放散虫化石. 古生物学トピックス, (2), 17-24.
- Takemura, A., Sakai, M., Sakamoto, S., Aono, R., Takemura, S. and Yamakita, S., 2007. Earliest Triassic radiolarians from the ARH and ARF sections on Arrow Rocks, Waipapa Terrane, Northland, New Zealand. *GNS Science Monograph*, **24**, 97-107.
- Tanimura, Y., Tuji, A., Sakai, T., Aita, Y., Suzuki, N., Ogane, K., Young, J., Williams, D. M., Lazarus, D., Breidbach, O. and Bach, T., 2006. *Joint Haeckel and Ehrenberg Project. —A taxonomic reexamination of the Haeckel and Ehrenberg microfossil collections as a historical and scientific legacy*, 23p. Research Report of the Museum Director General's Support Program in 2004-2006. The National Science Museum.
- Yamakita, S., Takemura, A., Kamata, Y., Aita, Y., Hori, R. S. and Campbell, H. J., 2007. A conodont biostratigraphic framework of a Permian/Triassic ocean-floor sequence in the accretionary Waipapa Terrane at Arrow Rocks, Northland, New Zealand. *GNS Science Monograph*, **24**, 69-85.
- Yamashita, H., Takahashi, K. and Fujitani, N., 2002. Zonal and vertical distribution of radiolarians in the western and central Equatorial Pacific in January 1999. *Deep-Sea Research II*, **49**, 2823-2862.
- Yuasa, T., Takahashi, O., Dolven, J. K., Mayama, S., Matsuoka, A., Honda, D. and Bjørklund, K. R., 2006. Phylogenetic position of the small solitary phaeodarians (Radiolaria) based on 18S rDNA sequences by single cell PCR analysis. *Marine Micropaleontology*, **59**, 104-114.

