

新生代貝類からみた太平洋における反熱帯分布の成立過程

栗原行人

国立科学博物館地学研究部

Origin of antitropicality in the Pacific: a view from Cenozoic molluscs

Yukito Kurihara

Department of Geology and Paleontology, National Museum of Nature and Science, 3-23-1 Hyakunin-cho, Shinjuku-ku, Tokyo, Japan (kurihara@kahaku.go.jp)

Abstract. Hitherto proposed hypotheses explaining the origin of antitropical distributions in marine organisms are reviewed. These are largely divided into two categories, dispersal and vicariance. Several examples of antitropical pairs of marine Cenozoic molluscs in the western Pacific are listed and partly reviewed from the fossil records. Available paleontologic and phylogeographic evidences suggest that the antitropicality is a recurrent phenomenon during the Cenozoic, and that trans-equatorial dispersal during the late Pliocene to Pleistocene is probably the most important factor in making the present antitropical distribution, although our taxonomic knowledge of Cenozoic antitropical molluscs are still insufficient.

Key words: antitropical distribution, antitropicality, Pacific, dispersal, vicariance, Cenozoic Mollusca.

はじめに

熱帯域を挟む北半球側と南半球側での同一ないし近縁分類群の隔離分布は生物地理学上の興味深い現象の一つであり、陸生および海生の様々な生物群において認められている。こうした分布パターンは両極性／両極分布 (bipolarity/bipolar distribution) あるいは反熱帯性／反熱帯分布 (antitropicality/antitropical distribution) と呼ばれる。Ekman (1953) は両極性を“不連続な北および南半球における分布”と定義した。Hubbs (1952) はこうした分布パターンを持つ分類群の大多数が実際には極域に限定されないことを指摘し、両極性ではなく反熱帯性を用いることを提唱した。その後、貝類や魚類の研究者の間では反熱帯性が一般的に用いられている。ここではHubbs (1952) に従い、反熱帯分布を、“ある同一または近縁の分類群が熱帯には分布せず、その北側および南側に隔離して分布することを指し、その分類学的・地理的・時代的スケールは問わない”と定義する。また、両極分布は、反熱帯分布のうち、主な分布が極域あるいは高緯度地域に限定される場合に用いることとする。

反熱帯分布の存在は19世紀半ばにはすでに知られていたものの (例えば, Darwin, 1859), 最初の詳しい検討を行ったのはEkman (1953) である。彼は海洋動物地理学のテキストのなかで反熱帯分布について1章をさいて様々な実例とその成因を議論した。それ以降、欧米では多くの研究が公表されている (例えば, Briggs, 1995)。一方、日本語で書かれたテキストでは、朝倉 (2003) を除いて反

熱帯分布とその成因をあつかった総説はないようである。本論文では、反熱帯分布の形成メカニズム、主に新生代の貝類化石に基づく太平洋における反熱帯分布の例、近年の分子系統地理学の知見をレビューする。

反熱帯性分布とその成因

反熱帯性分布パターンを示す典型的な例として、*Mytilus edulis* 種群 (イガイ科二枚貝類) の世界的な地理的分布を図1に示す。*M. edulis* 種群は北および南半球の中緯度温帯海域に広く分布するが、低緯度熱帯海域には分布していない。こうした反熱帯分布はいつ、いかにして、どのような条件下で形成されたのであろうか? 反熱帯分布を含む生物地理学的パターンの形成は歴史生物地理学の範疇に属する。信頼できる歴史生物地理学的仮説を確立するためには、1) 種レベルの系統仮説の構築、2) 現在の地理的分布の知識、3) 地質時代における地理的・層序的分布の知識、4) 生活史の知識、が必要となる。1) について、かつては形態情報が系統仮説構築のための主要な情報であった。そのため、収斂などのみかけの類似性に惑わされ、誤った系統仮説を導くこともあった。しかし、近年では、核やミトコンドリアの塩基配列情報に基づいた系統仮説の構築と、分子時計を用いた分岐年代の推定を追求する分子系統学が著しく進展し、現生生物では以前よりも格段に信頼できる系統仮説が得られつつある。2) は反熱帯分布を把握するためにもっとも基本になる情報である。沿岸性貝類の場合、微小種を除けば、現在の地理的分布はかなり

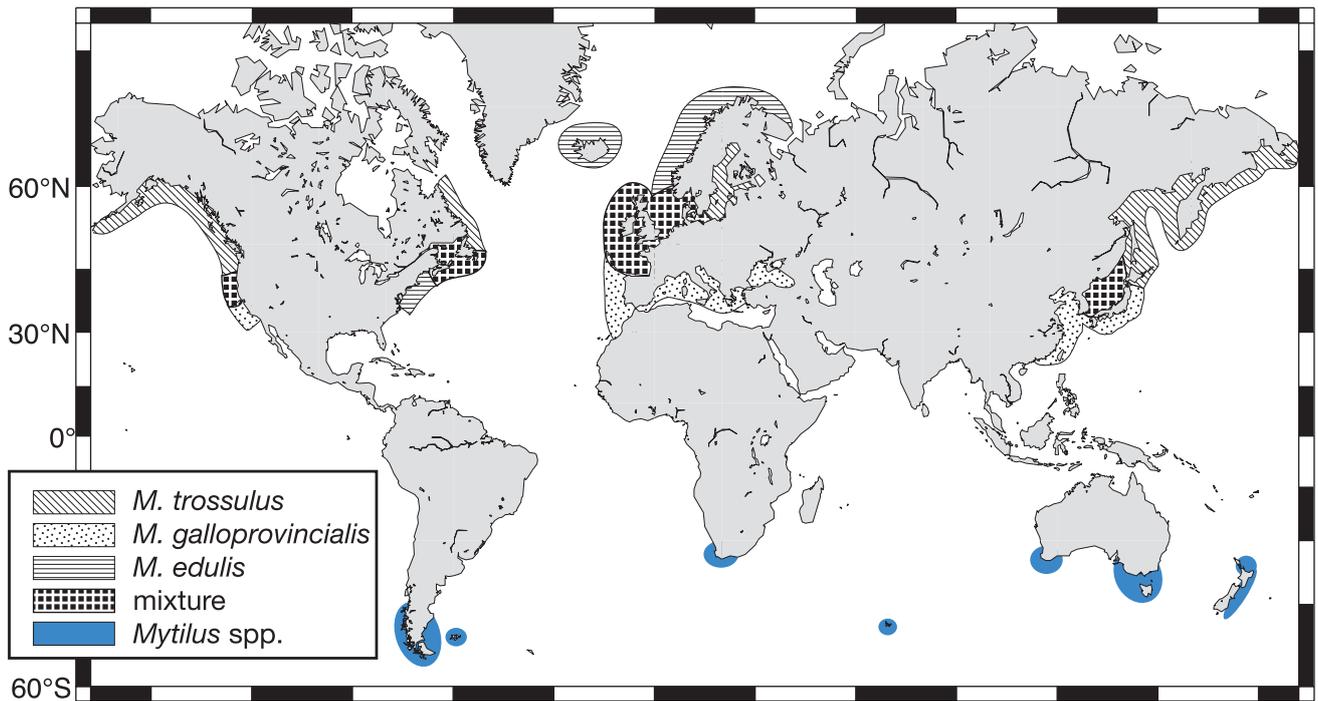


図 1. *Mytilus edulis* 種群の地理的分布 (Hilbish *et al.*, 2000, Fig. 1 を改変).

表 1. 海生タクサにおける反熱帯分布を説明するメカニズム (Lindberg, 1991, Table 1 を改変).

	文献
分散	
氷期の寒冷化	Forbes, 1846; Darwin, 1859; Hubbs, 1952; Burrige, 2002
太平洋横断流	Smith, 1970
潜行	Smith, 1970
人間活動に伴う移入	Carlton, 1989; Carlton & Geller, 1993
地域的摂動	Lindberg, 1991
分断	
絶滅 (競争)	Théel, 1885; Rehder, 1980; Briggs, 1987, 1995, 1999
絶滅 (生息地消失)	Rehder, 1980
プレート分裂	Nelson, 1985; Crame, 1993
島嶼結合	Rotondo <i>et al.</i> , 1981; Springer, 1982
新第三紀における赤道域の温暖化	Valentine, 1984; White, 1986; Crame, 1993

よく把握されている。一方、深海種ではこれまでに知られている地理的分布が実際の地理的分布の一部でしかない可能性がある。3) については、化石記録が重要な役割をはたす。化石記録は過去の地理的・層序的分布を示すもっとも直接的な証拠であるが、化石記録の不完全性という問題がある。貝類はもっとも優れた化石記録を持つ分類群の一つであるが、化石に基づく古生物地理の研究には化石記録の地理的あるいは時代的な偏在などの解決しがたい問題点もある (速水, 2004)。4) は、ある生物が一生のうちに分散できる能力を持つかどうか、その分散の手段や期間はどの程度かといった情報を提供する。

反熱帯分布の成因については、これまでいくつかの説が提唱されているが、それらは大きく二分できる。すなわち、分散 (dispersal) と分断 (vicariance) である。分散と分断は生物の地理的分布パターンを説明する基本的な概念であり、それぞれの理念と問題点については速水 (2004) による優れた総説がある。これまでに提唱されている分散説および分断説に基づく反熱帯分布形成メカニズムを表 1 にまとめた。

分散

分散による反熱帯分布形成メカニズムとは、“ある分類群がかつては熱帯の北側か南側のどちら一方にのみ分布していたが、その後赤道を縦断してもう一方の側に分布を拡大したこと”を意味する (図 2A)。したがって、この場合には、北半球から南半球、あるいはその逆への移動

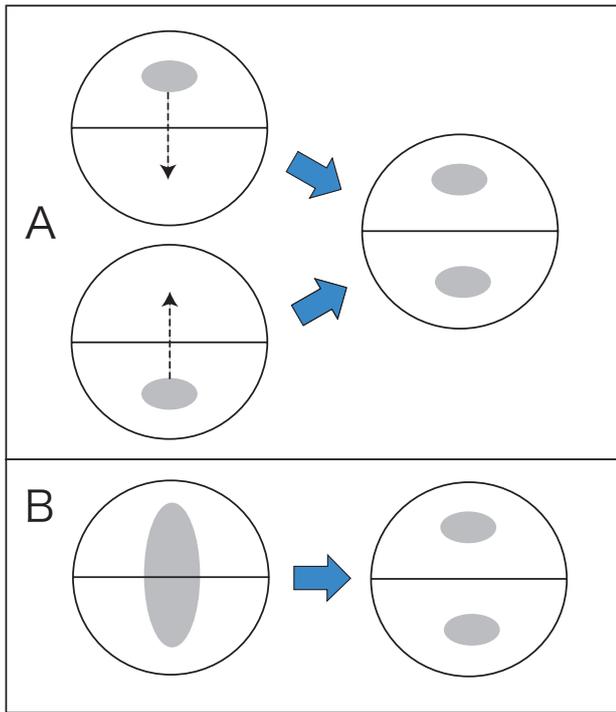


図2. 反熱帯分布の成因を説明する2つのモデル. A. 分散モデル. B. 分断モデル (Crame, 1993, fig. 1を改変).

の方向性と経路が存在する。貝類を含む多くの底生無脊椎動物にはしばしば浮遊幼生期があり、長いものでは数週間以上におよぶので、潜在的には大きな移動能力を持つ (Scheltema, 1977; Jablonski and Lutz, 1983)。また、浮遊幼生期間をもたない場合でも、卵囊あるいは幼体・成体が様々な基質に付着し基質ごと漂流して長距離を運搬される可能性がある (受動的ラフティング: Thiel, 2003)。いずれの場合も分散の広がりや海流系のパターンと強さに大きく影響を受けることが予想される。

熱帯海域に分布を持たない沿岸性底生無脊椎動物の分散の主たる制限要因はおそらく熱帯海域における高い表層水温であろう。したがって、熱帯海域の表層水温が何らかの理由により低下する場合には分散による反熱帯分布が形成可能であると予想される。歴史的にも古くから、沿岸性無脊椎動物の反熱帯分布の成因は、氷期の寒冷化 (glacial cooling) に伴う熱帯海域の縮小、あるいは表層水温の低下に伴う赤道縦断型の分散の結果と解釈されてきた (例えば, Darwin, 1859)。熱帯海域における沿岸湧昇流の発達も反熱帯性生物の赤道縦断型分散の飛び石となる可能性が指摘されている (Lindberg, 1991)。

ある分類群において赤道縦断型の分散が可能か否かは、その分類群の生活史の特性とともに縦断する海域の海洋学的特性も大きく影響すると考えられる。赤道縦断型の分散は、いくつかの点で西太平洋沿岸よりも東太平洋沿岸で起こりやすいことが指摘されている。その理由とは、1) 熱帯海域の表層水温は東太平洋の方が西太平洋よりも低いこと、2) 海流系が東太平洋では極方向から赤道に向

かって流れるのに対し、西太平洋では赤道から極方向へと流れること、3) 東太平洋の熱帯海域は西太平洋のそれよりも緯度的に範囲が狭く、エルニーニョ南方振動や局所的な湧昇流が水温に大きな影響を与えること、4) 東太平洋では西太平洋よりも海岸線が南北方向に単調であり移動が容易と考えられることである (Parrish *et al.*, 1989; Lindberg, 1991) (図3)。

潜行 (submergence) は、低緯度地域では水温の比較的低い深海に生息地を変えることで赤道を縦断することを指す。高緯度では浅海に分布し低緯度では深海に分布する広い深度耐性を有する分類群は、潜行によって分散した可能性がある。こうした分布パターンを持つ貝類の例として、フジツガイ科の *Fusitriton* 属, *Argobuccinum* 属 (Smith, 1970) およびクダマキガイ科の *Aforia* 属 (Sysoev and Kantor, 1987) が挙げられる。このほか、特殊なメカニズムとして太平洋横断流説がある。太平洋横断流 (trans-Pacific currents) は、東太平洋において境界流により赤道に運ばれた海生無脊椎動物の幼生が太平洋を横断して流れる赤道反流によって西に運ばれ、その後西太平洋において西岸境界流によって極方向に運ばれることを指す。また、人為的移入 (transplantation by human activities) も分散による反熱帯分布の成因の一つである。*Mytilus edulis* 種群に属するムラサキイガイ (*Mytilus graciprovincialis*) は、1930年代に船舶に付着して日本列島に侵入した外来種である可能性が指摘されている (石田ほか, 2005)。

分断

分断による反熱帯分布形成メカニズムとは、“ある分類群がかつては北半球から熱帯域を挟んで南半球にまで連続した分布を持っていたが、その後熱帯域では分布が消滅したために南北半球に隔離して分布すること”を指す (図2B)。そのため、分散による反熱帯分布とは異なり、分断では移動の方向性や経路は存在しない。また、障壁形成による分断の場合にはその影響はある地域に生息するすべての種に対して一律に起こることから、生物の地理的分布を形成する共通的な要因になると考えられる。

これまで提唱されている分断による反熱帯分布形成の要因のうち、“プレート分裂 (plate fragmentation)” 説と“島嶼結合 (island integration)” 説はいずれもプレートの運動に関わるものであり、これらによる分断成立には一般的なプレートの移動速度 (< 10cm/year) を考慮すると少なくとも数百万年以上におよぶ長い期間が必要となる。そのため、南北半球に分かれた分類群の間ではかなりの遺伝的・分類学的・形態的な差異が生じていることが予想される。熱帯域での地域的絶滅も反熱帯分布を示す可能性があり、“種間競争による絶滅 (extinction by competition)” と“生息地消滅による絶滅 (extinction by loss of habitat)” がその要因として提唱されている。競争による絶滅が反熱帯分布形成の要因であると主張する

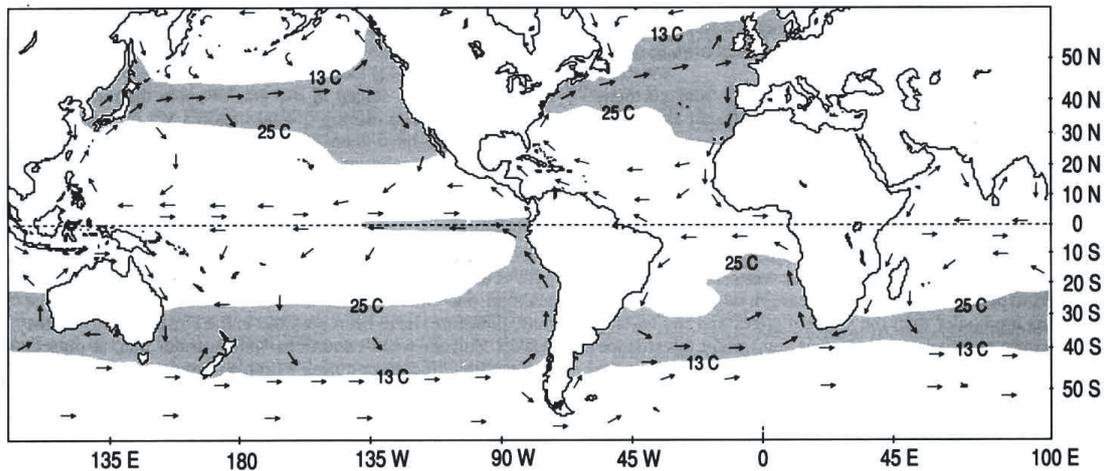


図3. 世界の主要な海流系と夏の表層水温が13–25℃の海域（グレーの部分）（Parrish *et al.*, 1989, fig. 5 を引用）。

Briggs (1987) はインドー西太平洋区の縁辺に隔離して分布する魚類・貝類の例を挙げて、種多様性の高い熱帯海域（東インド・マレー三角地帯：フィリピン、マレー半島、ニューギニアを結ぶ三角地帯）での激しい種間競争が地域的絶滅の要因であると説明した。Briggs はこうした分布パターンを持つ分類群を繰り返し挙げているが（Briggs, 1995, 1999）、筆者の知る限り東インド・マレー三角地帯での確実な化石記録を伴う例は存在しない。

プレート運動あるいは絶滅以外の分断説に基づいて反熱帯分布を説明するためには熱帯域での分布障壁の成立が必要条件となる。この条件を満たすのが、“新第三紀における熱帯域の温暖化（Neogene tropical warming）”説（Valentine, 1984; White, 1986）であり、反熱帯分布を説明する共通的な要因として1980年代に注目された。たしかに、熱帯域の表層水温が古第三紀には現在よりも顕著に低く、新第三紀になって現在並みにまで上昇したと仮定すれば、温帯性生物にとっては高海水温が障壁となるために反熱帯分布の成立要因となりうる。この学説は、深海底コア中の有孔虫殻に含まれる酸素の安定同位体比変動曲線が新第三紀初頭（中新世前期）に大きく負にシフトすることを水温上昇の結果であると解釈した研究（Douglas and Woodruff, 1981）に基づいている。しかし、その後の研究により、新第三紀初頭の酸素同位体比の負のシフトの主要因は水温の変化よりも南極氷床の発達による海水の同位体比の変化であると考えられるようになったこと、また、熱帯性生物化石の分布パターンの研究から熱帯海域の表層水温は新生代を通じて安定して暖かかったと推定されることから、“新第三紀における熱帯域の温暖化”説は支持されていない（Briggs, 1987; Adams *et al.*, 1990）。ただし、Crame (1993) は海洋の緯度的温度勾配が古第三紀後期には緩やかであったのに対し、新第三紀初期以降には急激になったことを重視して、この仮説を支持している。

両極分布

Crame (1993) はおもに狭義の両極性分布を示す中生代以降の貝類の化石記録を通覧し、両極性分布の成因を議論した。彼によれば、両極分布を発達させた主要な3つの時期として、1) ジュラ紀～白亜紀、2) 古第三紀後半～新第三紀前半、3) 鮮新世～更新世が認められ、新生代に関しては大規模な気候学的・海洋学的変化がその要因として重要である。彼は腹足類17科、二枚貝類5科に含まれる新生代における両極性貝類を認定した（表2）。そのほか、Vermeij (2001) は *Yoldia* 属二枚貝類を両極性貝類として認めているが、詳しい検討は行っていない。

東太平洋における反熱帯分布

Lindberg (1991) は、東太平洋における貝類を主とする沿岸性無脊椎動物の反熱帯分布の成立過程をおもに北米カリフォルニアと南米チリの化石記録に基づいて検討した。彼は20分類群を反熱帯要素として認定し、その成立要因をすべて分散、すなわち両地域間の生物相互交流によるものであると結論づけた。表3は、彼が認定した東太平洋の反熱帯性貝類の一覧である。彼によれば、そのイベントは単一ではなく、少なくとも鮮新世後期と更新世前期にそれぞれ相互方向で起きた。このうち、鮮新世後期の相互交流の方が大規模であり、その年代がパナマ地峡の成立の直後に一致することから、パナマ海峡の閉鎖に伴う沿岸の海水温および海流系の変化によるものであると説明した。彼はこれを“地域的摂動”（regional perturbation）説として分散による反熱帯分布形成要因の一つにくわえた。なお、この相互交流は南北間で著しく非対称であり、相互交流に参加した種の大部分（9/10）は北から南へと移動した。Lindberg (1991) は、鮮新世後期の相互交流が非対称であった理由を中新世末および前期鮮新世におけるチリでの絶滅イベントの影響であると説明した。これに対し、更新世

表2. 両極分布を示す南極産現生貝類 (Crame, 1993, Table 2 を改変).

Genus/Family
<i>Puncturella</i> * (Fissurellidae)
<i>Margarella</i> (Trochidae)
<i>Rugulina</i> (Pendromidae)
<i>Cerichiella</i> (Cerithiopsidae)
<i>Torellia</i> , <i>Torellia</i> (<i>Neoconcha</i>), <i>T.</i> (<i>Discotrichoconcha</i>) (Trichotropidae)
<i>Amauropsis</i> *, <i>Bulbus</i> * (Naticidae)
<i>Pellilitorina</i> * (Littorinidae)
<i>Rissopsetia</i> (Pyramidellidae)
<i>Fusitriton</i> ** (Cymatiidae)
Buccinidae*
<i>Trophon</i> (Muricidae)
<i>Acanthina</i> (Muricidae)
<i>Aforia</i> ***, <i>Leucosyrinx</i> , <i>Pleurotomella</i> , <i>Pontiothauma</i> (Turridae)
<i>Toledonia</i> (Diaphanidae)
<i>Philine</i> (Philinidae)
<i>Kerguelenella</i> , <i>Pachysiphonaria</i> (Siphonariidae)
<i>Yoldiella</i> (Nuculanidae)
<i>Mytilus</i> ** (Mytilidae)
<i>Philobrya</i> ** (Philobryidae)
<i>Astarte</i> (Astartidae)
<i>Cyclocardia</i> (Cardiidae)

*bipolarity with relatively old origin (Miocene or older);
**bipolarity with relatively recent origin (Pliocene or younger)

表3. 反熱帯分布を示す東太平洋産貝類とその移動の方向性 (Lindberg, 1991 に基づく).

North → South	South → North
<i>Bathybembix</i> (Trochidae)	<i>Scurriini</i> * (Lottiidae)
<i>Argobuccinum</i> (Cymatiidae)	<i>Fissurella</i> s.s.** (Fissurellidae)
<i>Chama</i> * (Chamidae)	<i>Fissurellidea</i> ** (Fissurellidae)
<i>Crenomytilus</i> * (Mytilidae)	<i>Fissurellidea</i> ** (Fissurellidae)
<i>Cryptomya</i> * (Myidae)	<i>Alia</i> ** (Columbellidae)
<i>Tegula</i> (<i>Chrolostoma</i>)* (Trochidae)	
<i>Aforia</i> * (Turridae)	
<i>Kelletia</i> * (Buccinidae)	
<i>Ceratostoma</i> * (Muricidae)	
<i>Pteropurpura</i> * (Muricidae)	
<i>Fusitriton</i> ** (Cymatiidae)	
<i>Argopecten</i> ** (Pectinidae)	

*Pliocene migrant; **Pleistocene migrant

における相互交流は対称的であり、氷期の寒冷化で説明できると述べた。

西太平洋における反熱帯分布

西太平洋の北側(日本)と南側(ニュージーランド・オーストラリア)において反熱帯分布を示す貝類が存在することは Matsukuma and Yoosukh (1988) によって指摘されたことがあるが、総括的な検討を行った研究はない。ここでは西太平洋および周辺地域における反熱帯性貝類をリストにし、その北側(日本・サハリン・カムチャツカ)と南側(ニュージーランド・オーストラリア)さらに東太平洋での層層的分布範囲を検討した(表4)。なお、Matsukuma and Yoosukh (1988) が指摘した西太平洋の反熱帯性貝類のうち、スダレヨシガイ (*Kermadysmea galathea*)、ヨモスガライモ (*Profundiconus profundrum*) はその後フィリピンなど東南アジアでの分布が確認されたために(例えば、奥谷, 2000)、また、*Bassina* (*Callanaitis*) 亜属、*Notoacmaea* 属はその後の分類学的研究 (Sasaki and Okutani, 1993; Beu, 2004) により反熱帯分布を示す分類群ではないことが明らかとなったために除外した。見落としがあるかもしれないが、西太平洋地域において反熱帯分布を示す貝類は東太平洋地域よりも少数であることは疑いない。そして、その大部分は東太平洋側(南北アメリカ)にも分布を有しており、東太平洋経路の分散を経たことが推定される。しかし、いくつかのタクサ (*Charonia*

lampas, *Pecten albicans* 種群—*Pecten fumatus/novaezealandiae* 種群) は東太平洋に化石・現生の分布記録を持たず、西太平洋側の分散を経たことが推定される。なお、ヤツシロガイ (*Tonna luteostoma*) についてはニュージーランドでの記録は打ち上げ死殻2個体のみであるため (Powell, 1979)、その分布記録が確実とは言いがたい。以下に、いくつかのタクサを選んでこれまでの研究と化石記録に基づいてその分布パターンの成因を議論する。

Charonia lampas 種群

日本沿岸に分布するボウシユウボラを含む *Charonia lampas* 種群(フジツガイ科腹足類)は5つの遠隔の海域(いずれも亜熱帯~暖温帯の浅海)に孤立して分布している。すなわち、日本列島中南部、オーストラリア南東部・ニュージーランド・ニューカレドニア、地中海西部とその西側の大西洋沿岸の海域、南アフリカ、ブラジルに分布しているが、熱帯海域であるインド・西太平洋区および西アメリカパナマ区には分布していない (Beu, 1998)。それぞれの海域における形態は互いによく似ており、亜種と見なす意見 (奥谷, 2000) やすべてを同種と見なす意見 (Beu, 1998) がある。本種群の幼生生態はプランクトン栄養型であり、長期間浮遊生活をする事が知られている (Beu, 1998)。Beu (1998) は、本種群の最古の化石記録がヨーロッパでは始新世後期、オーストラリアでは中新世中期、日本では中新世後期 (Iwasaki (1970) によって福島県の久保田層から図示・記載された *Charonia* cf. *sauliae* など) から知られていることから、本種群はヨーロッパに起源を持ち、テーチス海経由で中新世初頭に太平洋地域に侵入した、と考えた。その後、日本における本種群の最古記録は中新世中期の初頭にまで遡ることが明らかになったが (林ほか, 2004)、上記の Beu の仮説とは矛盾しない。熱帯インド・西太平洋区に本種群が分布しない理由について、Beu (1998) は同区には同属ながらもより大型になるホラガイ (*Caronia tritonis*) が中新世以降分布しており、*C. lampas* 種群はそれとの競合に破れてインド・西太平洋区

表 4. 西太平洋における新生代反熱帯性貝類の層序的分布範囲。なお、表 2 で示した両極性貝類は除外してある。

Taxa	Stratigraphic range			References
	Western N Pacific	Western S Pacific	Eastern Pacific	
<i>Tonna luteostoma</i> (Kuester) (Tonnidae)	E Pleist-Rec	Rec	—	Baba, 1990; Powell, 1979
<i>Pecten albicans</i> group- <i>Pecten fumatus/novaezelandiae</i> group (Pectinidae)	E Pleist-Rec	E Pleist-Rec	—	Beu, 2006; Kurihara et al., 2007
<i>Charonia lampas</i> (Linnaeus) (Ranellidae)	Mid Mio-Rec	Mid Mio-Rec	—	Beu, 1998; Hayashi et al., 2004
<i>Neilo</i> (Mallettiidae)	Oligo-Mio	L Cret-Rec	Paleo-Oligo	Marshall, 1978; Amano et al., 2000; Anelli et al., 2006
<i>Pseudocardium</i> (Mactridae)	Mid Eo-Rec	E Plio-E Pleist	Paleo-L Mio	Amano, 2005; Beu, 2004; Vermeij, 1989
<i>Kelletia-Penion</i> (Buccinidae)	Mid Mio-Rec	Paleo-Rec	Oligo-Rec	Ponder, 1973; Beu et al., 1997; Kurihara, unpublished
<i>Protothaca</i> (Veneridae)	Mid Mio-Rec	Plio-Rec	Oligo-Rec	Beu, 2006; Coan et al., 2000; Itoigawa et al., 1981
Zidoninae (Volutidae)	Mid Eo-Rec	L Paleo-Rec	Eo?, Mio-Rec	Oleinik, 1996; Beu & Maxwell, 1990; Nielsen & Frassinetti, 2007

Abbreviations. E, Early; Mid, Middle; L, Late; Cret, Cretaceous; Paleo, Paleocene; Eo, Eocene; Oligo, Oligocene; Mio, Miocene; Plio, Pliocene; Pleist, Pleistocene; Rec, Recent.

の縁辺に限定されるようになったと考えた。*C. toritonis* の化石はインドネシア・ジャワ島西部の中新統から報告されており (Beu, 2005, p. 71-72), この考えを支持する証拠となる。以上から西太平洋における本種群の反熱帯分布の成立時期は中新世である可能性が高く, その成因として分散と分断 (競争による絶滅) の両方が関与していると解釈できる。

Neilo 属

Neilo 属 (スミゾメソデガイ科二枚貝類) は, 現在ではニュージーランドの浅海～漸深海帯にのみ分布しており, 北半球には分布していない (Marshall, 1978)。しかし, 化石記録は南半球 (ニュージーランド: 白亜紀後期～現世; アルゼンチン: 始新世～漸新世; 南極西部: 中新世前期) のみならず, 北半球のアラスカ (暁新世), 中部～北部日本およびサハリン・カムチャツカ (漸新世～中新世) にも知られている (Marshall, 1978; Marincovich, 1993; Amano et al., 2000; Anelli et al., 2006)。したがって, *Neilo* 属は第三紀における反熱帯要素であるといえる。日本およびロシアの化石種は近年では *Neilo* (*Multidentata*) 亜属に分類されることが多い (例えば, Amano et al., 2000)。*Neilos.s.* と *Multidentata* それぞれの模式種の間には殻形態における明瞭な識別点はないように見える。両者はシノニムの可能性があるが, 収斂の可能性も含めた比較研究が必要である。また, *Neilo* 属の起源・初期進化についても同様のことが言える。Marshall (1978) は, 本属はおそらく *Palaeoneilo* (オルドビス紀～中生代), *Metapalaeneilo* (シルル紀), *Bicrenula* (デボン紀), *Prosoleptus* (三疊紀) といった属から進化したと述べているが, その詳細は検討されていない。Beu et al. (1997) は, 本属がニュージー

ランドとアルゼンチンにおいて古第三紀の化石記録を持つことから, ゴンドワナ要素と見なした。本属はニュージーランド以外では白亜紀から記録されていないが, 日本の白亜紀の古多歯類には本属に類似する種が知られている (例えば, サントニアン・姫の浦層群産 *Malletia himenourensis*)。白亜紀における *Neilo* 属の分布を明らかにするためには, *Malletia* 属を含めた白亜紀古多歯類の分類学的研究が必要である。したがって, *Neilo* 属の反熱帯分布の成立は白亜紀後期あるいは古第三紀初期と推定されるが, その成因は分散・分断のどちらとも解釈でき, どちらであるかははっきりしない。

Pecten albicans 種群—*P. fumatus/novaezelandiae* 種群

日本沿岸に分布する *Pecten* 属 (イタヤガイ科二枚貝類) には, *P. albicans* 種群と *P. sinensis* 種群が認められ, 殻形態の違いから互いに区別される (Amano and Ohno, 1988)。*P. albicans* 種群は, 分子系統学的研究 (Saavedra and Pena, 2004) によって非常に近縁であることが確認されているヨーロッパの *P. maximus/jacobaeus* 種群とオセアニアの *P. fumatus/novaezelandiae* 種群に殻形態が類似している。これらの種群はいずれも温帯海域に分布し, 熱帯海域には分布していない (図 4)。*Pecten* 属の確実な最古の化石記録はヨーロッパの中新世前期にさかのぼる (Waller, 2006)。Vermeij (1992) は東大西洋の南北における生物相互交流史を検討し, 間接的証拠に基づいて *P. maximus/jacobaeus* 種群は鮮新世前期にヨーロッパから東大西洋沿いに赤道を横断して南アフリカに移住したと推定した。オセアニア (オーストラリア・ニュージーランド) では *P. fumatus/novaezelandiae* 種群の化石記録が更新世前期以降知られていることから, 本種群は更新世前期ある

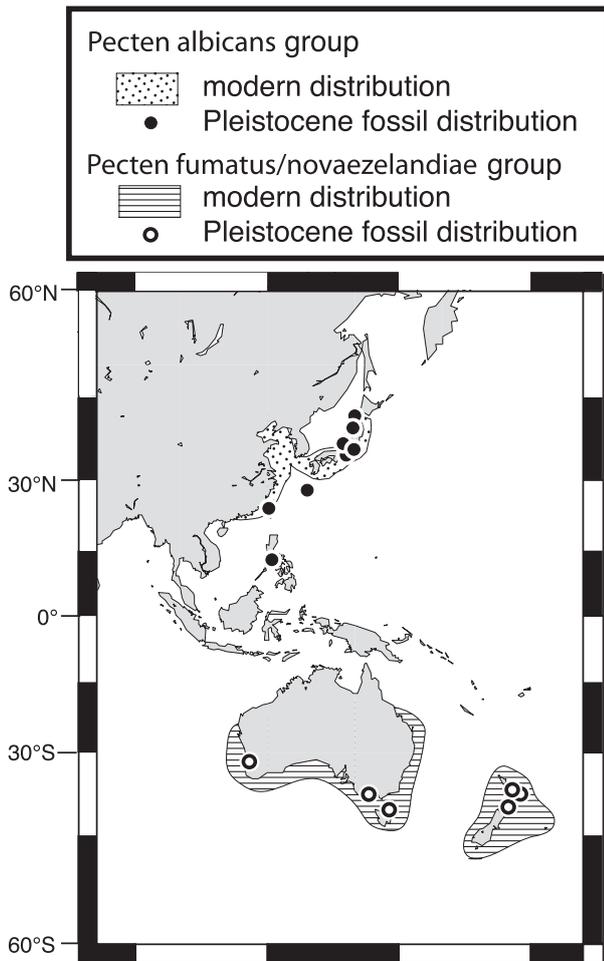


図4. *Pecten albicans* 種群および *Pecten fumatus/novaezelandiae* 種群の地理的分布。

いはそれ以前に周南極流によって南アフリカからオセアニアに侵入したと考えられる (Beu, 2006)。日本における *P. albicans* 種群の確実な化石記録は更新世前期以降知られている (Kurihara et al., 2007)。 *P. albicans* 種群の起源と移動については Fleming (1957) および Masuda (1986) が化石記録に基づいて議論している。 Fleming (1957) は *P. albicans* の直接の祖先が北米カリフォルニアの鮮新世化石種 *P. aletes* であると考え、北太平洋の縁辺沿いの移動経路を想定した。今日では、東太平洋に分布する *Pecten* 様二枚貝類は *Pecten* 属とは別系統の *Euvola* 属であることが殻形態と化石記録に基づく分類学的研究 (Waller, 1991, 2007) から明らかにされている。一方、Masuda (1986) は *P. albicans* 種群の化石記録がフィリピン・台湾 (Yabe and Hatai, 1937) にも存在することからは東南アジア経由で日本列島に侵入したと考え、その起源は地中海であると主張した。最近、Kurihara et al. (2007) は *P. albicans* 種群が更新世前期あるいはそれ以前に赤道縦断型移動によりオセアニアから日本列島に侵入した可能性があることを指摘した。その根拠は、オセアニアの *P. fumatus/*

novaezelandiae 種群が日本の *P. albicans* 種群に殻形態が類似すること、ならびに紅海・インド洋周辺に *P. albicans* 種群に類似する現生・化石種が存在しないことである。これらの仮説を検証するためには、分子系統学的研究ならびに東南アジアの化石記録の再検討が必要であり、現在筆者らのグループで検討を進めている。以上をまとめると、西太平洋における本種群の反熱帯分布の成立時期は更新世前期あるいはそれ以前である可能性が高く、その要因は赤道縦断型分散の可能性もある。なお、小澤ほか (2001) は *Austroharpa* 属 (シヨクコウラ科腹足類) もオーストラリアから西太平洋の赤道縦断型分散により日本に侵入した可能性を示唆しているが、その詳細については公表されていない。

Kelletia 属 + *Penion* 属

Kelletia 属 (エゾバイ科腹足類) の現生種は北太平洋の東側 (カリフォルニア) と西側 (日本) の暖温帯にそれぞれ1種ずつが知られているだけである。 *Kelletia* 属の幼生生態は卵栄養型であり、短期間 (数日程度) の浮遊生活をする事が知られている (Zacherl et al., 2003)。南半球には *Kelletia* 属に形態が類似する *Penion* 属がニュージーランドに知られており、 *Kelletia* 属と姉妹群を形成することが分子系統学的研究によって明らかにされている (Hayashi, 2005)。したがって、 *Kelletia* 属と *Penion* 属は太平洋において反熱帯分布を示す姉妹群とみなすことができる。 *Penion* 属はニュージーランドでは暁新世以降の化石記録が知られており、さらに漸新世後期～中新世前期には南アメリカ (チリ・アルゼンチン) にも化石記録が知られている (Beu et al., 1997)。小澤ほか (2001) および Hayashi (2005) は、分子系統学的データと化石記録に基づいて、 *Kelletia* 属はニュージーランドの *Penion* 属から南アメリカを経由して漸新世後期～中新世前期に分岐して北アメリカに侵入し、さらに北太平洋の縁を反時計回りに移動して中新世後期に日本列島に侵入したと推定した。筆者の未公表資料では、日本における *Kelletia* 属の最古の記録は中新世中期の初頭 (宮城県の大庭層およびその相当層) にまでさかのぼるが、化石の産出順序に基づく移動経路については Hayashi の説とは矛盾しない。同様の中新世中期の初頭における北太平洋の東 (アメリカ) 側から西 (アジア) 側への移動を示す貝類は11属・亜属 (*Puncturella*, *Glossaulax*, *Cryptonatica*, *Fusitriton*, *Nucella*, *Ceratostoma*, *Lirabuccinum*, *Macoma* (*Rexithaerus*), *Securella*, *Kaneharaia*, *Epilucina*) において知られている (Amano, 2005; Kurihara, 2007)。 *Kelletia* 属はアラスカやサハリン・カムチャツカの第三系から報告されていないものの、幼生生態から海洋表層を長距離分散することは不可能と考えられるため、北太平洋縁辺沿いに移動した可能性が高い。なお、東南アジアの第三系から *Kelletia* 属として記載された化石種がいくつか存在するが、殻口形態の特徴から *Buccinulum*, *Siphonofusus* などの別属であることが明らかに

されている（例えば、Shuto, 1978; Beets, 1986）。以上をまとめると、*Kelletia* 属 + *Penion* 属の反熱帯分布の成立時期は古第三紀後期～新第三紀初期であり、その成因は太平洋東側での赤道縦断型の分散である可能性が高い。

分子系統地理学的研究

分子系統解析の生物地理学的研究への応用は近年盛んに行われ、系統地理学 (phylogeography) と呼ばれている。分子系統解析の利点は、1) 系統仮説 (分岐順序) を客観的データに基づいて提示することができ、その信頼度を統計的手法により評価できること、2) タクサ間の遺伝的差異から分岐年代を見積もることができること、3) タクサ間の遺伝的交流の程度からそのタクサの分類学的位置づけを評価できることである (Burridge, 2002)。分子系統解析を生物地理学に応用する際には以下の前提のもとに行われる (速水, 2004)。1) さまざまな地域に分布しているある分類群の多くの構成種について分子系統樹を作成し、その中のクレード (単系統群) が地域性に一致する場合にはクレードの分岐を地域の分岐とみなす。2) 分岐の位置は相対的な年代を表す。ある分岐点の年代が化石記録からわかっているならば、これを外挿して他の分岐点の年代を推定する。

分子系統解析を用いた反熱帯分布の成因の研究例は、貝類に関してはそれほど多くは行われていない。Hilbish *et al.* (2000) は、反熱帯分布を示す *Mytilus edulis* 種群 (図1) の分子系統解析を行い、南半球の種群は更新世に2度にわたって北半球から大西洋を通じて赤道縦断型分散によって形成されたことを示した。後述するように、鮮新世～更新世の分岐年代を示す反熱帯性魚類は、数多く知られている。一方、南北間で非常に古い分岐年代を示す反熱帯性分類群も存在する。Williams *et al.* (2003) はタマキビガイ科腹足類 Littorininae 亜科の解析を行い、反熱帯分布を示す姉妹群である北太平洋の *Littorina* 属と南アフリカ～南オーストラリアの *Afrolittorina* 属の分岐年代は 66～108 Ma であると推定した。Nakano and Ozawa (2007) は反熱帯分布を示すカサガイ目腹足類 (Patellidae および Lottiidae) の解析を行い、いずれの科でも北半球側と南半球側のクレードの分岐は白亜紀までさかのぼる可能性が高いことを指摘した。しかし、タマキビガイ類およびカサガイ類はいずれも化石として保存されにくい潮間帯岩礁底に生息するため、その化石記録は乏しく、いずれも古生物学的検証は不十分である。

反熱帯分布の研究がもっとも活発に行われている分類群は魚類である。Burridge (2002) は太平洋において反熱帯分布を示す 13 の魚類分類群の分子系統学的研究を総括し、1) ほぼ半数の分類群では鮮新世後期～更新世における赤道縦断型分散が示唆されたこと、2) 中新世中期における分岐を示す分類群が 2 例、20 Ma より古い分岐年代を示す分類群が 1 例見いだされたこと、3) 鮮新世後期～

更新世における赤道縦断型分散のほとんどは太平洋の東側で発生し、西側での発生例は 1 例のみであったことを示した。また、Mabuchi *et al.* (2004) は太平洋の反熱帯性ペラ科魚類 *Pseudolabrus* 属の分子系統解析から、本属が南半球起源であり、北西太平洋の種群は鮮新世前期ないし中期における一回の赤道縦断型分散により南半球より移住したと推定した。さらに、北西太平洋の種群の姉妹群は、距離的に近いオセアニアの種群ではなく、東太平洋イースター島の種であることから、赤道縦断型分散は西太平洋側ではなく東太平洋側で起きた可能性を指摘した。魚類の場合には遊泳能力が高いことを考慮する必要があるが、これらの系統地理学的研究の結果は、鮮新世後期～更新世における赤道縦断型分散が反熱帯分布の成因として重要であることを示している。

考察

これまで述べてきたように、新生代における海生生物の反熱帯分布の成因は単一のイベントによるものではないことは明らかである。Crame (1993) はおもに狭義の両極性分布を示す中生代以降の貝類の化石記録を通覧し、両極性分布を発達させた主要な 3 つの時期として、1) ジュラ紀～白亜紀、2) 古第三紀後半～新第三紀前半、3) 鮮新世～更新世を認め、新生代に関しては大規模な気候学的・海洋学的変化がその要因として重要であると述べた。この区分は今回検討した結果とは矛盾せず、受け入れることができる。では、新生代における反熱帯分布の成因として分散説と分断説のどちらが重要なのだろうか？

Lindberg (1991) は潜行、氷期の寒冷化、地域的摂動といったメカニズムによる赤道縦断型分散を鮮新世～更新世の反熱帯分布の成因として認め、特に氷期の寒冷化、地域的摂動を重要な要因と認定した。鮮新世～更新世における分散が反熱帯分布の要因として重要であることは *Mytilus edulis* 種群や魚類の系統地理学的研究から支持される。反熱帯分布に限らず、海洋生物地理学の分野では、最近の系統地理学的研究の結果、分散の重要性が再び脚光を浴びている。特に受動的なラフティングは長距離分散の重要なメカニズムとして重要である (Waters, 2007)。幼生浮遊やラフティングなどの分散による温帯性生物の赤道縦断型分散が達成されるためには、熱帯海域の水温低下が必要である。ある程度の分散期間を持つ分類群であれば、熱帯海域の縦断に必要な期間は最短で数年～数十年程度の可能性がある。こうした短期間の気候変動を引き起こす要因としては、エルニーニョ南方振動 (鈴木ほか, 2004)、ダンスガード・サイクル (多田, 1997)、超巨大噴火 (Self and Blake, 2008) などが考えられる。これらの短期間・短周期のイベントのうち熱帯海域での著しい水温低下を引き起こすものがあれば、氷期～間氷期サイクルとともに赤道縦断型分散の重要な要因となりうるだろう。

一方、Crame (1993) は、古第三紀後半～新第三紀前半

における反熱帯分布形成の成因として気候温暖化による分断を認めた。しかし、この仮説を検証した研究例はないようである。Crame が認めた古第三紀後期～新第三紀初期に出現した両極性貝類のうち、明らかに低緯度地域での化石記録を伴うものはなく、いずれも中～高緯度地域に最初に出現しているように見える。したがって、化石記録から見る限り、分断による反熱帯分布形成は積極的には支持できない。一方で、Crame は古第三紀後半における気候寒冷化が赤道縦断型分散を可能にした可能性があることも認めている。今回検討した *Neilo* 属のケースでも明らかに、中新世あるいはそれ以前での化石記録は鮮新世以降のそれに比べて散発的であるため、化石記録のみから反熱帯分布の成因が分散であるか分断であるかを決定することは難しいことがある。

おわりに

近年の系統地理学的研究により反熱帯分布の成因研究は大きく進展したが、研究対象とされた分類群は化石記録の乏しいものがほとんどであり、古生物学的証拠は多くの場合、不十分である。一方、貝類化石記録に基づく両極分布・反熱帯分布の成因研究 (Lindberg, 1991; Crame, 1993) が公表されているが、その元となったデータの信頼性は必ずしも高いとは言えず、また、その研究結果の検証も十分とは言えない。その主な要因は化石記録が少ないことと分類学的研究が不十分であることは疑いない。今後は化石記録の比較的豊富な分類群 (例えば、エゾバイ科腹足類) を対象とした系統地理学および分類学的研究を進めていくことで、反熱帯分布成立の年代と要因の詳しい議論が可能になるだろう。

謝辞

本論文は、2008年宇都宮大学で開催された古生物学会シンポジウムで講演した内容を一部修正し、まとめたものである。国立科学博物館の加瀬友喜博士には日頃より有益なご助言を頂いている。国立科学博物館の中野智之博士には原稿を読んでいただいた。上越教育大学の天野和孝教授には査読を通じて適切なコメントを頂いた。シンポジウムを企画し、発表の機会を与えていただいた宇都宮大学の相田吉昭博士をはじめ世話人の皆様に深く感謝いたします。

文献

Adams, C. G., Lee, D. E. and Rose, B. R., 1990. Conflicting isotope and biotic evidence for tropical sea-surface temperatures during the Tertiary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **77**, 289-313.

Amano, K., 2005. Migration and adaptation of late Cenozoic cold-water molluscs in the North Pacific. In Elewa, A. M. T., ed., *Migration of Organisms: Climate, Geography, Ecology*, 127-150.

Springer-Verlag, Berlin.

Amano, K., Khudik, V. D. and Yokoi, H., 2000. Origin and biogeographic history of *Neilo* (*Multidentata*) (Bivalvia: Mallettiidae). *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, **59**, 191-199.

Amano, K. and Ohno, Y., 1988. *Pecten* (*Pecten*) *byoritsuensis* Nomura from the Pleistocene Omma Formation in Ishikawa Prefecture, central Japan. *Venus (Japanese Journal of malacology)*, **47**, 37-49.

Anelli, L. E., Rocha-Campos, A. C., Santos, P. R., Perinotto, J. A. J. and Quaglio, F., 2006. Early Miocene bivalves from the Cape Melville Formation, King George Island, West Antarctica. *Alcheringa*, **30**, 111-132.

朝倉 彰, 2003. 生物地理. 日本ベントス学会編, 海洋ベントスの生態学, 303-367, 東海大出版会.

馬場勝良, 1990. 関東地方南部, 上総層群の貝化石群. 445 p. 慶應義塾幼稚舎, 東京.

Beets, C., 1986. Notes on *Buccinum* (Gastropoda, Buccinidae), a reappraisal. *Scripta Geologica*, **82**, 83-100.

Beu, A. G., 1998. Indo-West Pacific Ranellidae, Bursidae and Personidae (Mollusca: Gastropoda): A monograph of the New Caledonia fauna and revisions of related taxa. *Mémoires du Muséum National d'Hisoire Naturelle*, (178), 1-255.

Beu, A. G., 2004. Marine Mollusca of oxygen isotope stages of the last 2 million years in New Zealand. Part 1: Revised generic positions and recognition of warm-water and cool-water migrants. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **34**, 111-265.

Beu, A. G., 2005. Neogene fossil tonnoidean gastropods of Indonesia. *Scripta Geologica*, **130**, 1-186.

Beu, A. G., 2006. Marine Mollusca of oxygen isotope stages of the last 2 million years in New Zealand. Part 2. Biostratigraphically useful and new Pliocene to Recent bivalves. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, **36**, 151-338.

Beu, A. G., and Maxwell, P. A., 1990. Cenozoic Mollusca of New Zealand. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, (58), 1-518.

Beu, A. G., Griffin, M. and Maxwell, P. A., 1997. Opening of Drake Passage gateway and Late Miocene to Pleistocene cooling reflected in Southern Ocean molluscan dispersal: evidence from New Zealand and Argentina. *Tectonophysics*, **281**, 83-97.

Briggs, J. C., 1987. Antitropical distribution and evolution in the Indo-West Pacific Ocean. *Systematic Zoology*, **36**, 237-247.

Briggs, J. C., 1995. *Global Biogeography*. 452p. Elsevier, Amsterdam.

Briggs, J. C., 1999. Extinction and replacement in the Indo-West Pacific Ocean. *Journal of Biogeography*, **26**, 777-783.

Burridge, C. P., 2002. Antitropicality of Pacific fishes: molecular insights. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 151-164.

Carlton, J., 1989. Man's role in changing the face of the ocean — biological invasions and implications for conservation of nearshore environments. *Conservation Biology*, **3**, 265-273.

Carlton, J. and Geller, J. B., 1993. Ecological roulette—the global transport of nonindigenous marine organisms. *Science*, **261**, 78-82.

Coan, E. V., Scott, P. V. and Bernard, F. R., 2000. *Bivalve Seashells of Western North America*. 764p. Santa Barbara Museum of Natural History Monographs, (2).

Crame, J. A., 1993. Bipolar molluscs and their evolutionary implications. *Journal of Biogeography*, **20**, 145-161.

Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London. [八杉龍一訳, 種の起原. (上下), 岩波文庫]

Douglas, R. and Woodruff, F., 1981. Deep sea benthic foraminifera. In Emiliani, C. ed., *The Oceanic lithosphere*, 1233-1327. Wiley, New York.

Ekman, S., 1953. *Zoogeography of the Sea*. 417p. Sidgwick and Jackson Limited, London.

Fleming, C. A., 1957. The genus *Pecten* in New Zealand. *New Zealand Geological Survey, Paleontological Bulletin*, (26), 1-66, pls.

- 1-15.
- Forbes, E., 1846. On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles, and the geological changes which have affected their area especially during the epoch of the great northern drift. *Memoirs of the Geological Survey of Great Britain*, **1**, 336-432.
- 速水 格, 2004. 海洋生物地理学の理念と方法—分散と分断. 鎮西清高・植村和彦編. 古生物の科学5 地球環境と生命史, 80-102. 朝倉書店.
- Hayashi, S., 2005. The molecular phylogeny of the Buccinidae (Caenogastropoda: Neogastropoda) as inferred from the complete mitochondrial 16S rRNA gene sequences of selected representatives. *Molluscan Research*, **25**, 85-98.
- 林 広樹・栗原行人・酒井豊三郎, 2004. 浮遊性有孔虫および貝類化石に基づく宇都宮丘陵地域に分布する海成中新統の年代対比. 石油技術協会誌, **69**, 361-373.
- Hillbish, T. J., Mullinax, A., Dolven, S. I., Meyer, A., Koehn, R. K. and Wawson, P. D., 2000. Origin of the antitropical distribution pattern in marine mussels (*Mytilus* spp.): routes and timing of transequatorial migration. *Marine Biology*, **136**, 69-77.
- Hubbs, C. L., 1952. Antitropical distribution of fishes and other organisms. Symposium on the problems of bipolarity and of pantemperate faunas. *Proceedings of the Seventh Pacific Science Congress (Pacific Science Association)*, **3**, 324-329.
- 石田 惣・岩崎敬二・桑原康裕, 2005. ムラサキイガイの初侵入年代と分布拡大過程—古川田溝氏の標本による推断. 貝類学雑誌, **64**, 151-159.
- Iwasaki, Y., 1970. The Shiobara-type molluscan fauna; an ecological analysis of fossil molluscs. *Journal of Faculty of Science, University of Tokyo, Section 2*, **17**, 351-444.
- 糸魚川淳二・柴田 博・西本博行・奥村好次, 1981. 瑞浪層群の化石. 2. 貝類 (軟体動物). 瑞浪市化石博物館専報, (3-A), 53 p, 52 pls.
- Jablonski, D. and Lutz, R. A., 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **58**, 21-89.
- Kurihara, Y., 2007. Occurrence of *Epilucina californica* (Conrad) (Bivalvia: Lucinidae) from the Neogene of Japan, with notes on the biogeographic history of *Epilucina*. *Paleontological Research*, **11**, 29-39.
- Kurihara, Y., Kase, T. and Aguilar, Y. M., 2007. Invasion and extinction events of Pectininae (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) in the Neogene of Japan. *9th International Congress on Pacific Neogene Stratigraphy Abstract*, 30.
- Lindberg, D. R., 1991. Marine biotic interchanges between Northern and Southern Hemispheres. *Paleobiology*, **17**, 308-324.
- Mabuchi, K., Nakabo, T. and Nishida, M., 2004. Molecular phylogeny of the antitropical genus *Pseudolabrus* (Perciformes; Labridae): evidence for a Southern Hemisphere origin. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **32**, 375-382.
- Marincovich, L., Jr., 1993. Danian mollusks from the Price Creek Formation, northern Alaska, and implications for arctic ocean paleogeography. *Paleontological Society, Memoir*, (35), 1-35.
- Marshall, B. A., 1978. The genus *Neilo* in New Zealand (Mollusca: Bivalvia). *New Zealand Journal of Zoology*, **5**, 425-436.
- Masuda, K., 1986. Notes on origin and migration of Cenozoic pectinids in the northern Pacific. *Palaeontological Society of Japan, Special Paper*, (29), 95-110, pls. 7-10.
- Matsukuma, A. and Yoosukh, W., 1988. Living *Bassina* and *Placamen* (Bivalvia: Veneridae) from the Australasia and the Indo-West Pacific (Studies on the Kawamura Collection (Mollusca) stored in the National Science Museum, Tokyo.-V.). *Saito Ho-on Kai Special Publication (Prof. T. Kotaka Commemorative Volume)*, 567-582, pls. 1, 2.
- Nakano, T. and Ozawa, T., 2007. Worldwide phylogeography of limpets of the order Patellogastropoda: molecular, morphological and palaeontological evidence. *Journal of Molluscan Studies*, **73**, 79-99.
- Nelson, G. J., 1985. A decade of challenge: the future of biogeography. *Earth Sciences History*, **4**, 187-196.
- Nielsen, S. N. and Frassinetti, D., 2007. The Neogene Volutidae (Gastropoda: Neogastropoda) from the Pacific coast of Chile. *Journal of Paleontology*, **81**, 82-102.
- Oleinik, A., 1996. Genus *Arctomelon* (Gastropoda, Volutidae) in the Tertiary of the northwestern Pacific; evolution and adaptations. *Journal of Paleontology*, **70**, 236-246.
- 奥谷喬司 (編), 2000. 日本近海産貝類図鑑. 1173p. 東海大学出版会, 東京.
- 小澤智生・林 誠司・遠藤 守・熊谷 毅, 2001. 分子系統学的にみた日本の海生軟体動物群の起源. 生物科学, **53**, 144-147.
- Parrish, R. H., Serra, R. and Grant, W. S., 1989. The monotypic sardines, *Sardina* and *Sardinopsis*: their taxonomy, distribution, stock structure, and zoogeography. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 2019-2036.
- Ponder, W. F., 1973. A review of the Australian species of *Penion* Fisher (Neogastropoda: Buccinidae). *Journal of Malacological Society of Australia*, **2**, 401-428.
- Powell, A. W. B., 1979. *New Zealand Mollusca. Marine, Land and Freshwater Shells*. 500 p. Collins, Auckland.
- Rehder, H. A., 1980. The marine mollusks of the Easter Island (Isla de Pascua) and Sala y Gómez. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (289), 1-167.
- Rotondo G. M., Springer, V. G., Scott, A. J. and Schlanger, S. O., 1981. Plate movement and island integration — a possible mechanism in the formation of endemic biotas, with special reference to the Hawaiian Islands. *Systematic Zoology*, **30**, 12-21.
- Saavedra, C. and Pena, J. B., 2004. Phylogenetic relationships of commercial European and Australasian king scallops (*Pecten* spp.) based on partial 16S ribosomal RNA gene sequences. *Aquaculture*, **235**, 153-166.
- Sasaki, T. and Okutani, T., 1993. New genus *Nipponacmea* (Gastropoda, Lottiidae): A revision of Japanese limpets hitherto allocated in *Notoacmea*. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, **52**, 1-40.
- Scheltema, R. S., 1977. Dispersal of marine invertebrate organisms. In Kauffman, E. G. and Hazel, J. E. eds., *Concept and Methods of Biostratigraphy*. 73-108. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania.
- Self, S. and Blake, S., 2008. Consequences of explosive supereruptions. *Elements*, **4**, 41-46. [ブレイク, S.・セルフ, S., 2007. 超巨大噴火とスーパー・ボルケーノ. 科学, **77**, 1293-1297.]
- Shuto, T., 1978. On the genera *Siphonofusus* and *Euthria* of the Indo-West Pacific. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (111), 358-369.
- Smith, J. T., 1970. Taxonomy, distribution and phylogeny of the cymariid gastropods *Argobuccinum*, *Fustrition*, *Mediargo*, and *Priene*. *Bulletin of American Paleontology*, **56**, 443-573.
- Springer, V. G., 1982. Pacific plate biogeography, with special reference to shorefishes. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (367), 1-167.
- 鈴木 淳・菅 浩伸・川幡穂高, 2004. サンゴ骨格記録から復元される近過去の ENSO 変動の変遷. 地球環境, **9**, 171-180.
- Sysoev, A. V. and Kantor, Yu. I. 1987. Deep-sea gastropods of the genus *Aforia* (Turridae) of the Pacific: Species composition, systematics, and functional morphology of the digestive system. *Veliger*, **30**, 105-126.
- 多田隆治, 1997. ダンスガード・サイクル—突然かつ急激な気候変動と日本海海洋変動. 科学, **67**, 597-605.
- Théel, H., 1885. Report on the Holothuroidea. Part II. *Voyage of the H. M. S. Challenger. Zoology*, **14**, 1-290.
- Thiel, M., 2003. Rafting of benthic macrofauna; important factors determining the temporal succession of the assemblage on detached macroalgae. *Hydrobiologia*, **503**, 49-57.
- Valentine, J. W., 1984. Neogene marine climate trends: implications for biogeography and evolution of shallow-sea biota. *Geology*, **12**,

- 647-650.
- Vermeij, G. J., 1989. Geographic restriction as a guide to the causes of extinction: the case of the cold northern oceans during the Neogene. *Paleobiology*, **15**, 335-356.
- Vermeij, G. J., 1992. Trans-equatorial connections between biotas in the temperate eastern Atlantic. *Marine Biology*, **112**, 343-348.
- Vermeij, G. J., 2001. Community assembly in the sea: Geologic history of the living shore biota. In Bertness, M. D., Gaines, S. D. and Hay, M. E., eds., *Marine Community Ecology*, 39-60. Sinauer Associates Inc, Massachusetts.
- Waller, T. R., 1991. Evolutionary relationships among commercial scallops (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae). In Shumway, S. E., ed., *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*, 1-73. Elsevier, New York.
- Waller, T. R., 2006. New phylogenies of the Pectinidae (Mollusca: Bivalvia): Reconciling morphological and molecular approaches. In Shumway, S. E. and Parsons, G. J., eds., *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture (second edition)*, 1-44. Elsevier, B. V., London.
- Waller, T. R., 2007. The evolutionary and biogeographic origins of the endemic Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) of the Galápagos Islands. *Journal of Paleontology*, **81**, 929-950.
- Waters, J. M., 2007. Driven by the West Wind Drift? A synthesis of southern temperate marine biogeography, with new directions for dispersalism. *Journal of Biogeography*, **35**, 417-427.
- White, B. N., 1986. The isthmian link, antitropicality and American biogeography: Distributional history of the Athrinopsinae (Pisces: Atherinidae). *Systematic Zoology*, **35**, 176-194.
- Williams, S. T., Reid, D. G. and Littlewood, D. T. J., 2003. A molecular phylogeny of the Littoriniinae (Gastropoda: Littorinidae): unequal evolutionary rates, morphological parallelism, and biogeography of Southern Ocean. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **28**, 60-86.
- Yabe, H. and Hatai, K., 1937. On the stratigraphical significance of *Pecten naganumanus* Yokoyama, and its bearing on the Japanese Neogene. *Journal of the Geological Society of Japan*, **44**, 1013-1024, pl. 32.
- Zacherl, D., Gaines, S. D. and Lonhart, S. I., 2003. The limits to biogeographical distributions: insights from the northward range extension of the marine snail, *Kelletia kelletii* (Forbes, 1852). *Journal of Biogeography*, **30**, 913-924.

