

日本海の好冷性介形虫相の変遷と海洋環境

小沢広和

国立科学博物館地学研究部古生物第四研究室

Faunal changes of cryophilic ostracods (Crustacea) in the Japan Sea, in relation to oceanographic environment: an overview

Hirokazu Ozawa

Department of Geology, National Science Museum of Japan, 3-23-1 Hyakunin-cho, Shinjuku-ku, Tokyo, 169-0073, Japan (ozawahi@kahaku.go.jp)

Abstract. This paper overviews the faunal changes of cryophilic ostracods (Crustacea) in the Japan Sea since the early Pleistocene, in relation to oceanographic environments. Summaries of water temperature-salinity ranges for living relict-species of the families Hemicytheridae, Cytheruridae and Eucytheridae in and around this sea provided significant information on their ecology and survival through Pleistocene environmental fluctuations. Using summer temperature-salinity habitat requirements, 14 representative species could be divided into three groups. The winter temperature-salinity of areas inhabited by these three species-groups falls into a single range. The ability of all these species to tolerate a low winter temperature around 5 °C (or less than 5 °C) is considered critical for their survival. Their wide temperature-salinity tolerances between summer and winter are considered to be the most advantageous factor for survival through Pleistocene environmental fluctuations in the Japan Sea, caused by glacio-eustatic sea-level changes. Palaeo-habitats and the Pleistocene extinction-history of cryophilic species in this sea are recorded in coastal strata. The presence of 16 now-extinct species from the Omma Formation (1.5 Ma), central Japan, indicates that such species predominated in a shallow, open sea environment. Tolerance ranges of salinity for these now-extinct species are inferred to have been narrower than those of most extant cryophilic species that live in open water as well as in brackish inner-bays. The salinity decrease in shallow-areas, as the result of glacio-eustatic changes and the closure of shallow straits around this sea owing to the low sea-level, might have caused their extinctions during glacial periods with increased sea-level amplitude since 1 Ma.

Key words: ostracods, Crustacea, Japan Sea, cryophilic species, Pleistocene extinction-survival, water temperature-salinity range

はじめに

生物相の変遷とその環境変動との関わりを、長い時間軸上で解明することは、地球科学の中心課題の1つである。現在の日本列島周辺には、様々な海洋環境が存在するため、多様な海生生物相が見られる。その上、地殻変動の活発な地質学的セッティングにより、新生代後期の化石記録を陸上露頭から詳しく追跡できるという利点もある。したがって、日本列島は世界的に見ても、第三紀以降における海生生物の多様性の変遷に関する研究にとって、最適な地域の1つである。

北西太平洋縁の日本海は、中緯度域に位置する閉鎖的な海洋で、過去数百万年間に氷期-間氷期の気候変動に伴って、南からの暖流流入量が変化し、激しい環境変動を受けてきた(谷村, 1981; Kanazawa, 1990; Oba *et al.*, 1991; Koizumi, 1992; Tada, 1994; Cronin *et al.*, 1994; 高田,

2000; Kitamura *et al.*, 2001; Ozawa and Kamiya, 2001; Yamada *et al.*, 2002)。今回とり上げる介形虫類(体長0.5~1.0 mmほどの微小甲殻類; Ostracoda, 貝形虫類, 貝虫類, カイミジンコ, オストラコーダも同義語)は、浮遊期を全く持たないので地域的固有性が高く、日本海の浅海域にも多くの種が生息している(Ikeya and Suzuki, 1992; Ozawa, 2003a)。また、沿岸の陸上露頭から化石も多産するため(Hanai, 1957; Okada, 1979; Ishizaki and Matoba, 1985; Hayashi, 1988; Irizuki, 1996; Ozawa, 1996; Kamiya *et al.*, 2001; Ozawa and Kamiya, 2005a)、環境変化による生物群の変遷過程の検証に適した材料である。しかし、日本海沿岸の介形虫化石については、地層ごとの報告例はあったが、種ごとの地理的分布や化石記録が、ごく一部の属を除いて総括されていなかった。また、現在の日本海に棲む介形虫種の分布や、生息環境に関する研究例もごく少なく、これらの実態が不明であった。そこで筆者は、

主に日本海を舞台として、新生代後期と現在を対象に、海洋環境と種分布や絶滅・移住との関連を、特に好冷性と呼ばれる種について検討してきた。

これらの介形虫種を対象とした理由は、日本海沿岸の能登半島から渡島半島にかけての丘陵地に分布する鮮新世と更新世の地層から、氷期の日本海で繁栄した、いわゆる好冷性介形虫類の化石が豊富に産出し、化石データが比較的多いこと (Tabuki, 1986; Cronin and Ikeya, 1987; Irizuki, 1993; Ozawa and Kamiya, 2005b) と、近年になって、現生種の分布情報が増えてきたためである (伊藤, 1996; 小沢ほか, 1999; Ozawa, 2004 など)。

本稿では、初めに日本海と周辺における好冷性介形虫類の代表的な 3 科 (Hemicythere, Cytherura, Eucythere 科) を対象に、現在の種分布と分布域の環境条件 (水温・塩分) について、Ozawa *et al.* (2004) と小沢 (2006) が公表した内容を簡単に述べる。水温・塩分を検討した理由は、これらの物理・化学的条件を主な要因として、海生介形虫類の種分布が規定される例が多いためである (Athersuch *et al.*, 1989; Ikeya and Cronin, 1993; Frenzel and Boomer, 2005 など)。次に、これらの 3 科の現生種と近縁だが、今では絶滅したと考えられる化石種に関して、最も多産する地層での産状、日本海沿岸における更新世前期以降の産出の総括と絶滅要因、および現生種の生存要因について、Ozawa and Kamiya (2005b) が公表した内容を、若干のデータと考察を追加して紹介する。最後に、これらの好冷性種の研究における課題に触れる。

なお、本稿で用いる好冷性種という呼称は、Cronin and Ikeya (1987) が日本海の介形虫類について定義した、21 種の cryophilic species (好冷性種) と同じ用語だが、本稿では彼らの研究と同一の種群を示していない。ここでは、日本海を中心に分布し、後述のような低水温を好むという共通点を持つ 3 科の現生種、およびこの 3 科現生種と系統的に近縁な化石種という意味で用いる。

日本海と周辺における好冷性種の現在の分布と生息環境

日本海の介形虫類については、現在の種分布データ自体がごく少なかったため、筆者らの研究グループは、まず九州から北海道沖の 5 海域で、陸棚と陸棚斜面の海底を調査して (Tsukawaki *et al.*, 1999 など)、計 250 種ほどを識別し (小沢, 未公表データ)、異なる水深範囲・海域により 4 群集に大別した (Ozawa, 2003a)。さらに、分布域の水温・塩分を解析した結果、4 群集の分布は、4 タイプの水塊すなわち各々 2 つの暖流水水塊 (対馬暖流表層水、対馬暖流中層水) と寒冷水塊 (日本海中間水・固有水、日本海冷水系中層水) に対応することが明らかになった (Ozawa, 2003a)。

この 4 水塊のうち、日本海冷水系中層水に棲む群集には、代表的な 3 科 (Hemicythere, Cytherura, Eucythere 科) の好

冷性種が多く含まれていた (図 1)。これらの種は、従来は化石のみの報告がほとんどだったが、筆者らの調査により各地で生体が発見され、複数種が遺存種として、日本海と周辺海洋で生きていることが明らかになった (伊藤, 1996; 小沢ほか, 1999; Tsukawaki *et al.*, 1999; Ozawa, 2004 など)。一方、絶滅した日本海固有の化石種は、3 科で数十種にのぼることが筆者の調査で判明しつつあった。この絶滅と生存を分けた要因を考察するために、まず 3 科の現生する代表的な 14 種について (図 1)、現在の地理的分布を既存の文献データと、筆者らの調査で得たデータをまとめた。

また、各分布域の夏季と冬季の水温・塩分データを総括した。これは、日本海浅海域では、夏と冬の水温差が太平洋などに比べて大きいためである。外洋域については海上保安庁海洋情報部・日本海洋データセンター (JODC) のデータベース (http://www.jodc.go.jp/service_j.htm) を利用し、両月の平均水温・塩分を検討した。これは緯度・経度 1 度メッシュ内の水深 0~500 m (0, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 125, 150, 200, 250, 400, 500 m) のデータで、各種について、分布域の分布水深に最も近い水深の水温・塩分値を用いた。内湾域については、各地の臨海実験所などが公表した観測値を用いた。これらの水温・塩分値をまとめ、種ごとにグラフで示した (Ozawa *et al.*, 2004, Figs. 4-6 参照)。

その結果、これらの種は、日本海・オホーツク海・太平洋・渤海沿岸域から報告され、北海道周辺に多くの種が分布し、特に日本海北東部外洋域 (陸棚上部) には最多の 14 種が分布することが判明した (図 2)。14 種の生息環境は、違いの大きい夏季水温・塩分条件と分布域に基づき、地域名を冠した 3 グループ、①日本/外洋・内湾型 (9 種: 0~25 °C, 30~34 ‰)、②日本・アラスカ/外洋型 (1 種: 5 °C 前後, 31~34 ‰)、③日本/外洋型 (4 種: 0~25 °C, 33~34 ‰) に区分された (図 1, 3)。これによると、夏季水温が 0~25 °C と幅広い温度耐性を持つ種と、5 °C 前後と狭い温度耐性を持つ種に分かれる。

一方、冬季水温 5 °C 前後 (あるいは 5 °C 以下) という範囲は、3 グループに共通の特性である。この水温範囲は、日本海深層域に見られる日本海固有水などの冷水塊の通年の水温と同程度で、この冬季の低水温が、好冷性と呼ばれる 14 種の分布を規定する条件と考えられる。塩分条件は、外洋のみに棲む種に比べ、外洋と内湾の両方に棲む種は低い方へ幅広く、その範囲は最大で 30~34 ‰である。

更新世以降の好冷性介形虫相の変遷

前章では主に、今も生息する好冷性種の地理的分布と環境条件 (水温・塩分範囲) について、Ozawa *et al.* (2004) と小沢 (2006) に基づいて簡潔に紹介した。この章では、同じ 3 科の種でも化石でしか見つからず、絶滅したと考えられる種について、Ozawa and Kamiya (2005b) の内容に基づいて紹介する。これらは日本海に固有の種を含むの

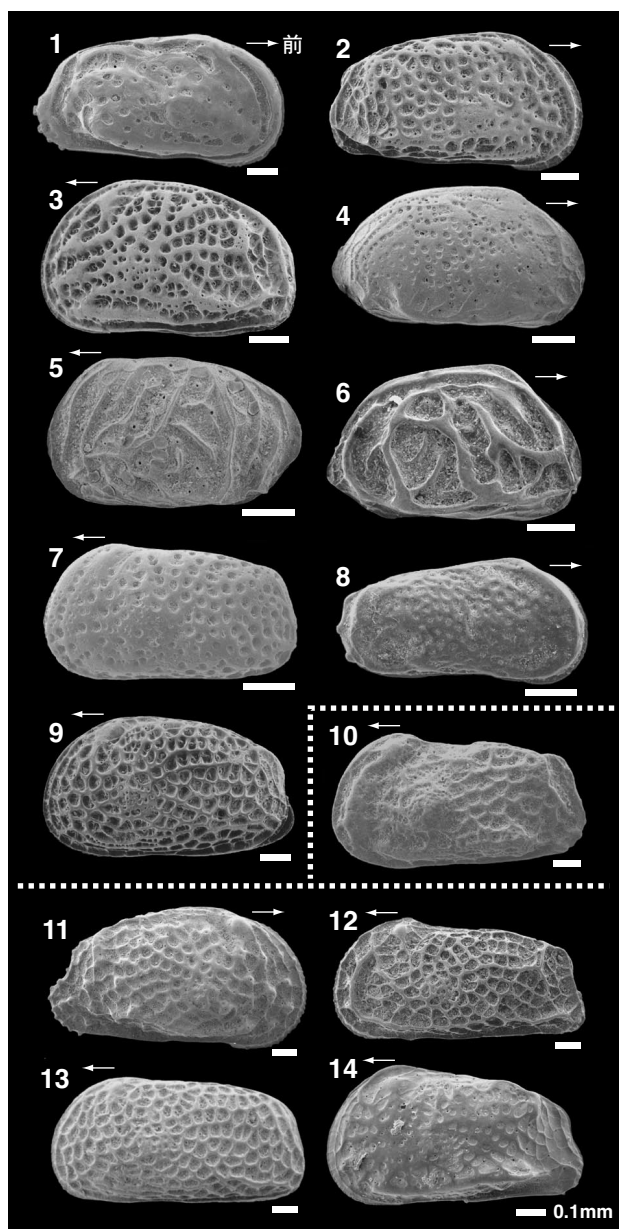


図1. 日本海と周辺海洋産の現生好冷性介形虫類（3グループの14種）のSEM写真. 1-9：日本/外洋・内湾型，10：日本・アラスカ/外洋型，11-14：日本/外洋型. 1. *Cornucoquimba alata* (Tabuki, 1986), RV, 2. *Finmarchinella nealei* Okada, 1979, RV, 3. *Hemicythere orientalis* Schornikov, 1974, LV, 4. *Howeina camptocytheroidea* Hanai, 1957, RV, 5. *Howeina higashimeyaensis* Ishizaki, 1971, LV, 6. *Howeina leptocytheroidea* (Hanai, 1957), RV, 7. *Johnnealella nopporensis* Hanai and Ikeya, 1991, LV, 8. *Munseyella hatatatensis* Ishizaki, 1966, RV, 9. *Yezocythere hayashii* Hanai and Ikeya, 1991, LV, 10. *Laperousecythere robusta* (Tabuki, 1986), LV, 11. *Baffinicythere ishizakii* Irizuki, 1996, RV, 12. *Baffinicythere robusticostata* Irizuki, 1996, LV, 13. *Daishakacythere abei* (Tabuki, 1986), LV, 14. *Daishakacythere posterocostata* (Tabuki, 1986), LV. 14の幼体殻を除き，全て成体殻. 白い矢印は殻の前方を示す. LV：左殻，RV：右殻. 1, 4, 7, 8, 10-12はオホーツク海（網走沖）産，2, 3, 6, 9, 13, 14は日本海（天売島沖）産，5は太平洋（厚岸湾）産.

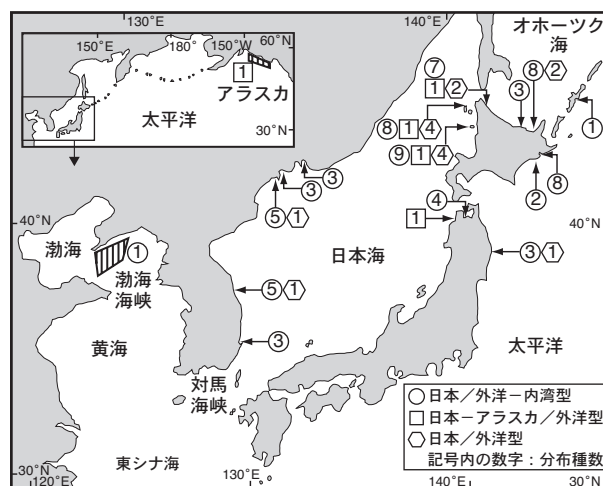


図2. 現生好冷性種の分布海域および3グループの分布と種数 (Ozawa et al., 2004; 小沢, 2006 に基づく).

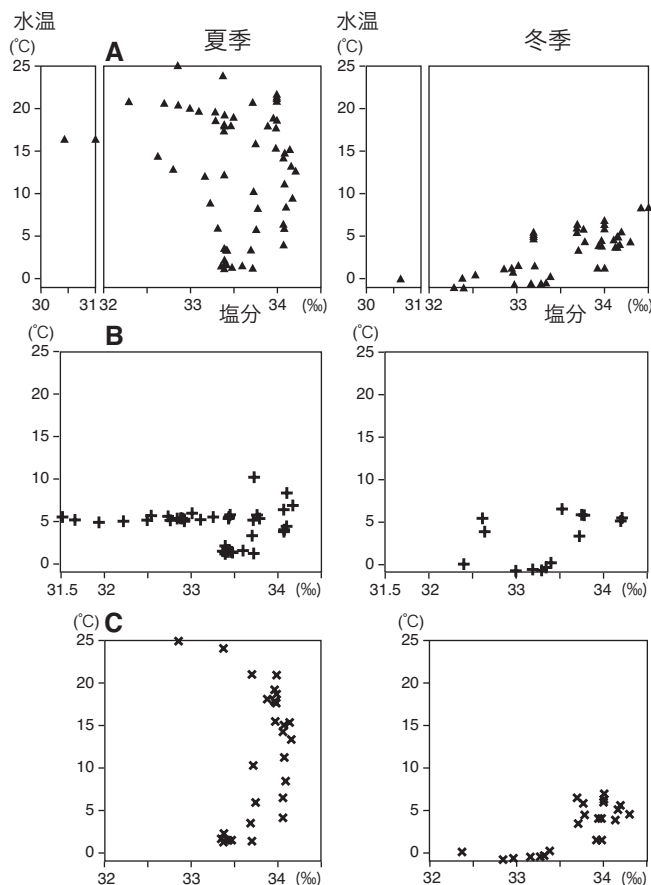


図3. 3グループの全種に関する，分布域の夏季（8月）・冬季（2月）の水溫・塩分データの総括グラフ（Ozawa et al., 2004 に日本海西部のデータを追加）. A. 「日本/外洋・内湾型」（全9種について，▲），B. 「日本・アラスカ/外洋型」（全1種について，+），C. 「日本/外洋型」（全4種について，×）.

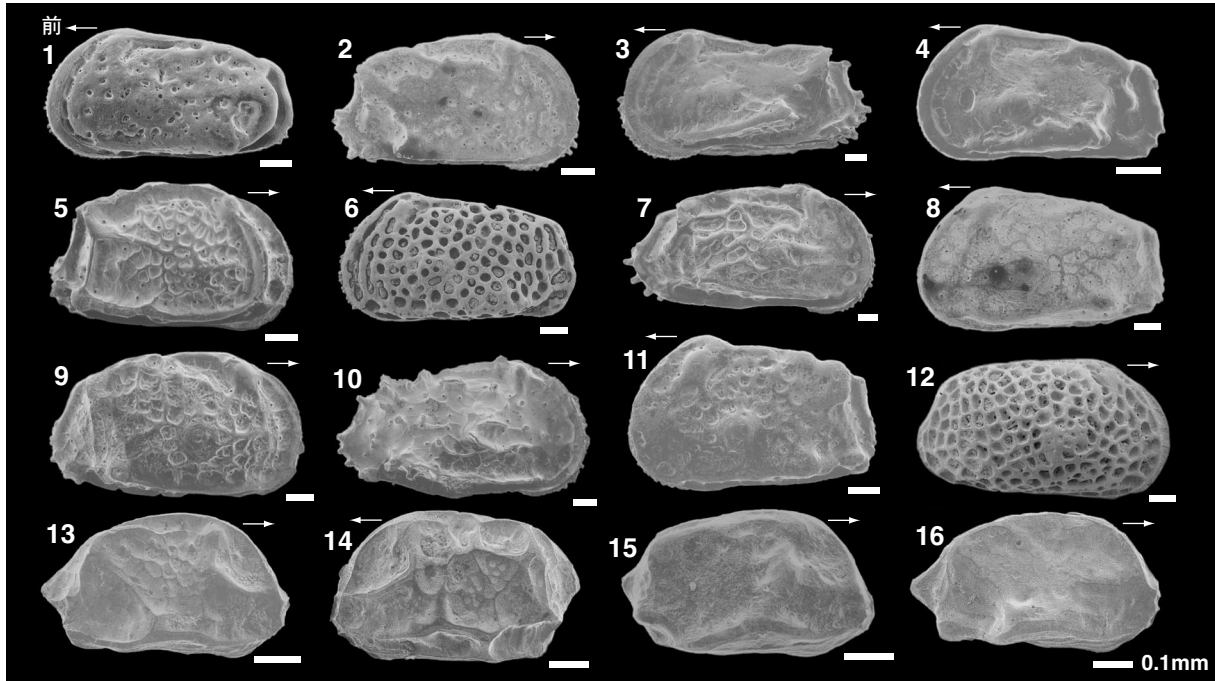


図4. 更新世前期の大桑層から産する介形虫類NE (Now Extinct) 種化石のSEM写真. 1. *Cornucoquimba* sp. A, LV, 2. *Cornucoquimba* sp. B, RV, 3. *Cornucoquimba* sp. C, LV, 4. *Cornucoquimba* sp. D, LV, 5. *Hemicythere kitanipponica* (Tabuki, 1986), RV, 6. *Johnealella*? sp., LV, 7. *Laperousecythere* cf. *ishizakii* Irizuki and Matsubara, 1996, RV, 8. *Laperousecythere* sp. A, LV, 9. *Laperousecythere* sp. B, RV, 10. *Laperousecythere* sp. C, RV, 11. *Laperousecythere* sp. D, LV, 12. *Urocythereis*? *gorokuensis* Ishizaki, 1966, RV, 13. *Semicytherura subundata* (Hanai, 1957), RV, 14. *Semicytherura* cf. *undata* (Sars, 1865), RV, 15. *Semicytherura* sp. A, LV, 16. *Semicytherura* sp. B, RV. 10の幼体殻を除き，全て成体殻。白い矢印は殻の前方を示す。LV：左殻，RV：右殻。12（貝立層産）を除き，全て大桑層産。

で，その地理的分布や産出時期を知ることは，この海の生物相の変遷を考える上で重要である。本稿ではこれらの化石種を，今では絶滅しているという意味から，便宜上NE種（Now Extinct 種）と呼ぶ（図4）。

NE種は化石でしか産出しないので，まず内湾と外洋のどちらの環境を好んだのかを推定した。日本海沿岸の地層のうち，1地点から見つかるNE種の種数が最も多い，北陸地方の大桑層（更新世前期）で産状を検討した。大桑層の中でも，NE種の種数が最も多い150万年前付近に相当する層準について，古環境の異なる3地域間（内湾2地域と外洋浅海1地域；Ozawa and Kamiya, 2001）で種ごとの産出の有無と，各地域で1サンプルあたりに占める最も高い割合を比較した。3地域でそれぞれ20前後の試料を比べた結果，1つの地域では最多の16種が見られたが，他の2地域では1種がごくわずかの割合で産したにすぎなかった。この計16のNE種は，共産の現生介形虫種や底生・浮遊性有孔虫種，NE種を多く含む岩相（石灰質細粒砂岩）から（高田，2000），内湾よりも，外洋の浅海域（陸棚上部）を好んで分布していたと推測された。

次にNE種の絶滅を，更新世における日本海的环境変化と関連づけて考察するため，沿岸の14の更新統における産出の有無をまとめた。図5の上図には，大桑層産の16種に，他地域から産し，共産種から外洋性と推定され

た同科の6種を加えた計22のNE種について，各地層での産出の有無を示した。ここでは年代の範囲により，14の地層をA-Fの6期間に分け，左から右へ新しくなるように並べてある。その結果，期間Aの150万年前までは種数は多いが，時代が新しくなるにつれて減り，期間Fの更新世後期（12万年前）には1種のみになる。また比較のため，現生する14種の化石産出データも図5の下図に示した。この表から，これらの現生種も多くの地層から産することがわかる。

このNE種の種数について，図6に時代的变化を模式的なグラフで示した。これを見ると，NE種は150万年前まで種数は多いが，その後減少し，特に90～40万年前の期間に7割が産出しなくなり，絶滅したと考えられる。これらの好冷性種は，以前は「寒冷な環境を好んだので，暖流が流入し始めてから，温暖な環境の出現で絶滅したのではないか」と漠然と考えられていた（Ozawa and Kamiya, 2005b）。しかし，日本海南部沿岸の鮮新・更新統で暖流系介形虫化石群の産出を詳しく検討した結果，遅くとも125万年前頃の間氷期には，現在の対馬暖流中層水に棲む群集が日本海に初めて現れ，今の日本海に似た規模の暖流が流入していたことが推測された（Ozawa and Kamiya, 2001）。したがって，NE種が分布しなくなる90～40万年前と，現在と似た規模の暖流系水が流入した時期の125万

		期間	A	B	C	D	E	F								
	地層	符	十二	大	浜	灰	河	具	北	大	瀬	瀬	瀬	瀬	瀬	瀬
	岡	町	桑													
種名	NE種（絶滅種）															
<i>Cornucoquimba</i> sp. C		f														
<i>Laperousecythere</i> cf. <i>ishizakii</i>																
<i>Laperousecythere</i> sp. D																
<i>Laperousecythere</i> sp. A																
<i>Semicytherura</i> sp. B																
<i>Semicytherura</i> cf. <i>undata</i>																
<i>Laperousecythere</i> sp. C											b					
<i>Laperousecythere</i> sp. B																
<i>Normanicythere japonica</i>		d														
<i>Pectocythere daishakaensis</i>											b					
<i>Patagonacythere sasakaensis</i>		d														
<i>Cornucoquimba</i> sp. D																
<i>Cornucoquimba</i> sp. A																
<i>Cornucoquimba</i> sp. B		f														
<i>Hemicythere kitanipponica</i>											b	d				
<i>Johnnealella</i> ? sp.																
<i>Semicytherura</i> sp. A																
<i>Urocythereis</i> ? <i>gorokuensis</i>		d														
<i>Daishakacythere</i> sp.					d						d	d				
<i>Finmarchinella daishakaensis</i>														c		
<i>Finmarchinella rectangulata</i>														c		
<i>Semicytherura subundata</i>										a				a		a
種名	現生する種															
<i>Baffinicythere ishizakii</i>																
<i>Baffinicythere robusticostata</i>										a						e
<i>Cornucoquimba alata</i>											b					
<i>Finmarchinella nealei</i>																
<i>Hemicythere orientalis</i>		c														
<i>Johnnealella nopporensis</i>																
<i>Laperousecythere robusta</i>																
<i>Yezocythere hayashii</i>											b					
<i>Howeina camptocytheroidea</i>																
<i>Howeina higashimeyaensis</i>										a						a
<i>Howeina leptocytheroidea</i>											b					
<i>Munseyella hatatensis</i>																
<i>Daishakacythere abei</i>																
<i>Daishakacythere posterocostata</i>											d	d				

本研究

a文献データ

■本研究 a 文献データ

図5. 日本海沿岸の鮮新統・更新統におけるNE (Now Extinct) 種と現生好冷種の化石産出データ (Ozawa and Kamiya, 2005b より改変し, データを追加). 文献データ; a. Ishizaki and Matoba (1985), b. Tabuki (1986), c. Cronin and Ikeya (1987), d. Irizuki (1993), e. Irizuki (1996), f. 石田(未公表データ). 期間; A. 150 万年前まで, B. 120-100 万年前, C. 90 万年前, D: 80-50 万年前, E. 40-25 万年前, F. 10 万年前. 年代は加藤ほか (1995), 佐藤ほか (1999), 能條ほか (1999), 高田 (2000) などに基づく (その他の引用文献は Ozawa and Kamiya, 2005b 参照).

年前との間には, 短く見積もっても数十万年の時間差があることになる (図6).

一方, 日本海では 100 万年前以降の氷期になると, それ以前の氷期に比べ, 低塩分の海域が広範囲に広がったと考えられている (図6; 例えば Tada, 1994). これらの古環境変化の時期から判断すると, NE 種の絶滅を引き起こした主な要因は, 遅くとも 125 万年前に始まる間氷期ごとに生じた, 現在と似た規模の暖流系水の流入よりも, 100 万年前以降の氷期に生じた表層水域の低塩分の方が妥当と考えられる. 3 科の現生 14 種の生息塩分範囲を考慮すると, 150 万年前と 90~40 万年前の日本海浅海域では, 氷期の塩分条件が異なり, 90~40 万年前の低塩分化に耐えられなかった外洋性の 22 の NE 種が, 低海水準時に海峡が閉鎖して逃げ場を失ったこともあり, 絶滅したと推測される.

この 90~40 万年前の期間には, それ以前に比べて, 特に氷期・間氷期間の海水準変動幅が大きくなった (Ozawa

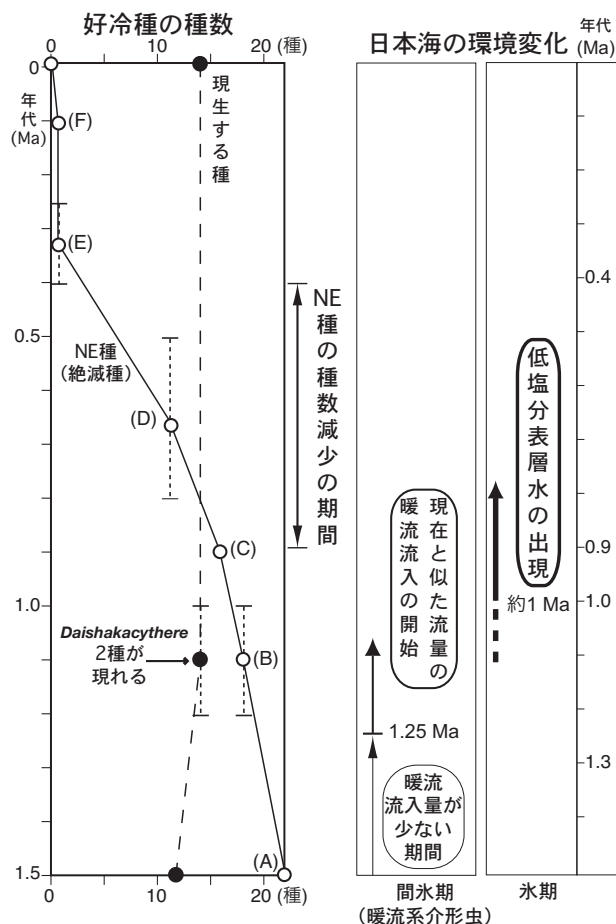


図6. 150 万年前以降における日本海沿岸の更新統産 NE (Now Extinct) 種の種数減少過程のグラフと古環境情報 (Ozawa and Kamiya, 2005b より改変). 日本海への暖流流入時期は Ozawa and Kamiya (2001) に基づく. 記号 A-F は図5と同一. グラフ内の B, D, E のバーは年代幅を示す.

and Kamiya, 2005b). その結果, 日本海では, 氷期の低海水準期における, 南の対馬海峡の断面積がそれ以前の氷期よりも縮小し, 南方から高塩分の海水がかなり流入しにくくなったと推測される. これによって, 90~40 万年前の氷期には, 低塩分の海域の面積がそれ以前の氷期よりも拡大し, 生息場が大きく減少・消失したことが, 22 の NE 種の絶滅に大きな影響を与えたと考えられている (Ozawa and Kamiya, 2005b). これらの NE 種にとって代わるように, 「日本/外洋型」の 4 種が日本海で繁栄するようになった.

一方, 多くの現生種である「日本/外洋・内湾型」の 9 種と「日本・アラスカ/外洋型」の 1 種は, 図3で示したように, 冬季水温 5℃前後 (あるいは 5℃以下) の場ならば, 低塩分の水域にも分布できたため, 生き延びることができたのだろう. つまり, この期間の氷期における新たな低塩分環境の出現に適応できた種は, 日本海内外の内湾や外洋で, 冬季水温 5℃前後 (あるいは 5℃以下) の場で生

き延び、できなかった種は絶滅したと推測される。

前述のように、外洋性だった多くの NE 種は今では姿を消しているが、同じ外洋性で「日本／外洋型」の *Daishakacythere* 属の 2 種は、化石だけでなく現生の分布も日本海以外の海洋から報告が無く、120 万年前に出現して以降、ずっと日本海内にとどまっている固有種と考えられる (Ozawa *et al.*, 2004)。「日本／外洋型」の種は、現在のような間氷期には、北海道周辺など、冬季水温 5℃前後 (あるいは 5℃以下) で比較的高い塩分の浅海域に分布する。この 4 種は、低塩分の海域が広範囲に広がっていた、90–40 万年前の氷期に、日本海でどのようにして生き延びたのだろうか。これについては、今のところ 2 つの仮説が、小沢 (2006) により提唱されている。

一つ目は、90 万年前以降の氷期にも、現在のような比較的高い塩分の水塊が日本海外洋浅海 (陸棚下部以深; 水深 100–400 m) の一部の海域で、ごく表層の低塩分水の下に存在したという考えである。この水塊の存在は、北方系貝類の古生物地理学・古生態学的研究 (Amano and Watanabe, 2001; Amano, 2004) や、氷期の日本海での放散虫化石の産出 (板木ほか, 1996) から示唆されている。「日本／外洋型」の種は、現在、水深 100 m 以浅に多く分布するが、100 m 付近や稀に 200 m 付近に分布する例も報告されていることから (Ozawa *et al.*, 2004)、現在の水深範囲よりもやや深い水深に生息することにより、氷期を乗り切ったと推測される。

また「日本／外洋型」種が現在の低塩分の内湾域に分布せず、内湾域の化石群中で多産した報告例もない理由には、日本海北東部の浅海外洋域のように、溶存酸素量の比較的高い海域 (6–9 ml/l; 桑原, 1990; Ikeya and Cronin, 1993 など) を好むことが、1 つの可能性として挙げられる。例えば、現在の北部日本の閉鎖的な内湾域である、陸奥湾やサロマ湖などでは、夏季を中心に底層水の溶存酸素量が 3 ml/l 以下まで低下し、貧酸素水塊が出現する (永峰ほか, 1983; 多田・西浜, 1988 など)。溶存酸素量の高い海域を好む、これらの外洋域の種は、この水塊の存在で現在も更新世にも内湾に生息しにくかったと推測される。

ところで NE 種も、この外洋域の水塊に分布できれば、氷期を乗り切ることができた可能性がある。しかし、更新世前期 (170–140 万年前) の海洋環境変化を記録した大桑層で化石産出パターンを比べると、「日本／外洋型」種と NE 種は、多産層準が必ずしも一致しないことから、両者の分布水深範囲はやや異なっていたと考えられる。NE 種は、化石で陸棚上部の現生介形虫種と共産することや、より粗粒な岩相に多く含まれることなどから (Ozawa, 1996; 高田, 2000; Ozawa and Kamiya, 2005b)、NE 種の方がより浅い水深域に限定的に分布していたと推測される。この分布水深範囲の違いが両者の明暗を分け、「日本／外洋型」種は、更新世前期以降の氷期を、やや深い外洋浅海域で生き延び、NE 種の方が表層の低塩分水の影響を受けやすく、絶滅した可能性がある。

二つ目は「日本／外洋型」4 種の分布拡大能力に関する可能性である。この 4 種は、実際はもう少し低い塩分の外洋域でも生きられるのかもしれないが、何らかの要因でここまで地理的分布を上げられず、現在は比較的高い塩分の環境にたまたま分布している、という考えである。「日本・アラスカ／外洋型」の *Laperousecythere robusta* は、「日本／外洋型」の 4 種と異なり、低塩分の太平洋北東部にも分布する。「日本／外洋型」の種のうち、*Daishakacythere* 属の 2 種は日本海のみ分布し、*Baffinicythere* 属の 2 種は、1 種の 1 か所 (太平洋沿岸の岩手県沖外洋域) を除き、日本海とオホーツク海のみ分布している (Ozawa *et al.*, 2004)。なお仙台湾などの日本周辺海域からも、この属の報告はあるが、再堆積した化石の可能性が指摘されているため、ここでは除外している (Ikeya and Itoh, 1991; Ozawa, 2003b; Ozawa *et al.*, 2004 参照)。そのためこれらの種は、おそらく移動・分散能力の低さ、あるいはより深い水深域 (200 m 以深) に分布しにくいという特性から、広範囲に分布を上げた *L. robusta* のように、水深 200 m 以深の海域もある千島列島やアリューシャン列島などの島孤間で、200 m 以深の深い海域を越えて島孤周辺の浅海域伝いに移動しにくく、太平洋北部などへ進出できなかったのかもしれない。したがって、現在は見かけ上、比較的高塩分環境にのみ分布している可能性もある。

また、「日本／外洋型」の現生種と NE 種の相違点の 1 つとして、出現した時代が異なることが、筆者の調査などから明らかになってきた (図 6)。両者の初産出時代を比べると、NE 種のほとんどは遅くとも鮮新世には出現し、なかには中新世に既に現れていた種もいる (*Hemicythere kitanipponica*, *Semicytherura subundata* など; Irizuki, 1994)。一方、現生の *Daishakacythere* 属の 2 種は、更新世前期の 120 万年前頃に現れ、今回とり上げた 3 科の計 36 種の中で最後に出現した、最も新しいグループである。また、*Daishakacythere* 属が分布を上げ始めた時期は、中新世には出現していた *Baffinicythere* 属の 2 種と同様に 100 万年前以降で (Irizuki, 1996)、更新世の間に姿を消していく NE 種と入れ替わるように、日本海の外洋浅海域に進出し (小沢, 2006)、現在でも日本海北部の外洋域に多く分布する (伊藤, 1996; 小沢ほか, 1999)。

この出現時期と進出過程については、まだ仮説の段階ではあるが、*Daishakacythere* 属の 2 種および *Baffinicythere* 属の 2 種は、更新世中頃以降の日本海における多くの介形虫種の絶滅で、外洋浅海域にちょうど空いていた生態的地位 (ニッチ) を占めるようになり、後から分布を拡大できたのかもしれない。浅海域における 100 万年前以降の「日本／外洋型」種の進出については、各種についてのより詳細な過程と、その具体的な原因の解明が必要である。

まとめと課題

筆者はこれまで、日本と周辺の高生生物の分布と環境と

の関連に興味を持ち、種レベルでの分類に有利で、化石から地質時代の情報も多く得られるという利点のある介形虫類を、研究材料として扱ってきた。特に日本海沿岸の更新世と現在を中心に、3科好冷性種の地理・水深分布と生息環境、氷期・間氷期が繰り返した期間の絶滅と生存、それらと環境変動との関連を調べてきた。これらの結果から明らかになった、日本海と周辺における現生好冷性介形虫類の種分布と、海洋環境との関連の解析で重要なことは、次の点である。

各種の分布域を見ると、日本の沿岸だけでなく、日本海対岸の大陸沿岸、渤海、アラスカ海域と、地理的に遠く離れた場所に分布する例もある。また、同一種でも海域によって、分布水深範囲や、外洋・内湾などの分布域の地形も異なる。さらに、日本海のような中緯度域の半閉鎖的な縁海では、太平洋などのいわゆる大洋に比べ、夏と冬の水温差や水塊構造の違いが大きい。外洋と内湾では、塩分も異なる。したがって、縁海や内湾域を含む場合、現生種分布と海洋環境との関連の調査では、よく用いられる年平均の水温・塩分データの解析よりも、夏季と冬季の各々の水溫・塩分データを、種ごと、分布する海域・水深ごとに細かく抽出し、同一グラフ上で比較して、具体的な共通・相違点を見いだすことが重要である。

これらの解析は、手法自体は非常に単純だが、各種について得られた生息環境特性（水溫・塩分範囲）を、化石記録や現在の地理・水深分布、溶存酸素量などの情報と照らし合わせて考察すれば、過去の環境変動に直面した生物種の移動様式や、生存・絶滅要因を考えるためのヒントを与えてくれる。

その一方で、介形虫類は体サイズが1 mm 前後と小さいため、古生物学の対象となる他の生物に比べ、多くの標本の抽出・収集から分類に至るまで、時間がかかる。したがって、種多様性の変遷史、地理分布には未知の部分も多く、日本海の好冷性種の化石でも同様である。例えば、3科の好冷性種を含む複数の属（*Finmarchinella*, *Hemicythere*, *Howeina*, *Semicytherura* など）には、今回は取り上げなかったが、化石の報告しかない20前後の未記載種が存在し、更新世前期までは日本海に限定的に分布していたことがわかっている（Cronin and Ikeya, 1987; Ozawa, 1996; 小沢, 未公表データ）。これらの種分類・記載を行い、化石記録をまとめれば、更新世前期の3科の好冷性種の数、現在の種数が最多である日本海北部などに比べ、遥かに多かった事実が明確になる。また、現在と異なる好冷性介形虫類の驚くべき多様さを支えていた、氷期の日本海の環境条件とは、具体的に何であったのかという興味深い疑問も浮かんでくる。

さらに、これらの種はいつ頃、何をきっかけにどの種から分化し、どんな過程を経て日本海の固有種になったのかについても、不明な点が多い。これらを解明するには、日本海の3科の好冷性介形虫類を材料に、多様化が進んだと考えられる中新世以降について、各種の化石産出デー

タを増やすとともに、種間の系統関係を精査して、進化を含む種形成から繁栄、絶滅に至る過程を詳細に検討する必要がある。このような解析から、地球規模の環境変動に最も敏感な中緯度域において、新生代後期以降の生物種の系統進化と、固有種の形成を含む多様化のタイミングやプロセス、激しい環境変動が生物相の変遷に及ぼした影響が明らかになるだろう。

謝辞

本課題についてシンポジウムに参加する機会を与えて下さった天野和孝博士、入月俊明博士、板木拓也博士に感謝の意を表す。谷村好洋博士、神谷隆宏博士、塚越 哲博士、石田 桂博士、高田裕行博士には研究を進める上で様々な御協力を頂いた。Robin J. Smith 博士には英文を校閲して頂いた。2名の査読者の方には有意義なご指摘を頂き、原稿は大きく改善された。以上の方々に深謝の意を表す。本研究の一部に日本学術振興会特別研究員奨励費（課題番号 06372）を用いた。

文献

- Amano, K., 2004. Biogeography and the Pleistocene extinction of neogastropods in the Japan Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **202**, 245–252.
- Amano, K. and Watanabe, M., 2001. Taxonomy and distribution of Plio-Pleistocene *Buccinum* (Gastropoda) in northeast Japan. *Paleontological Research*, **5**, 215–226.
- Athersuch, J., Horne, D. J. and Whittaker, J. E., 1989. Marine and brackish water ostracods. In Kermack, D. M. and Barnes, R. S. K. eds., *Synopses of the British Fauna (New Series) No. 43*, 343p., The Linnean Society of London and The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association, E. J. Brill, Leiden.
- Cronin, T. M. and Ikeya, N., 1987. The Omma Manganji ostracode fauna (Plio-Pleistocene) of Japan and the zoogeography of circumpolar species. *Journal of Micropalaeontology*, **6**, 65–88.
- Cronin, T. M., Kitamura, A., Ikeya, N., Watanabe, M. and Kamiya, T., 1994. Late Pliocene climate change 3.4–2.3Ma: paleoceanographic record from the Yabuta Formation, Sea of Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **108**, 437–455.
- Frenzel, P. and Boomer, I., 2005. The use of ostracods from the marginal marine, brackish waters as bioindicators of modern and Quaternary environmental change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **225**, 68–92.
- Hanai, T., 1957. Studies on the Ostracoda from Japan, III. Subfamilies Cytherurinae G. W. Müller (emend. G. O. Sars, 1925) and Cytheropterinae, new subfamily. *Journal of Faculty of Sciences, University of Tokyo*, **11**, 11–36.
- Hayashi, K., 1988. Pliocene-Pleistocene palaeoenvironment and fossil ostracod fauna from southwestern Hokkaido, Japan. In Hanai, T., Ikeya, N. and Ishizaki, K. eds., *Evolutionary Biology of Ostracoda—Its fundamentals and applications*, 557–568. Kodansha, Tokyo, and Elsevier, Amsterdam.
- Ikeya, N. and Cronin, T. M., 1993. Quantitative analysis of Ostracoda and water masses around Japan: Application to Pliocene and Pleistocene paleoceanography. *Micropaleontology*, **39**, 263–281.
- Ikeya, N. and Itoh, H., 1991. Recent Ostracoda from the Sendai

- Bay region, Pacific coast of northeastern Japan. *Report of Faculty of Science, Shizuoka University*, **25**, 93–141.
- Ikeya, N. and Suzuki, C., 1992. Distributional patterns of modern ostracodes off Shimane, southwestern Japan Sea. *Report of Faculty of Science, Shizuoka University*, **26**, 91–137.
- Irizuki, T., 1993. Morphology and taxonomy of some Japanese hemicytherin Ostracoda — with particular reference to ontogenetic changes of marginal pores. *Transactions and Proceedings of Palaeontological Society of Japan*, (170), 186–211.
- Irizuki, T., 1994. Late Miocene ostracods from the Fujikotogawa Formation, northern Japan — with reference to cold water species involved with trans-Arctic interchange. *Journal of Micropalaeontology*, **13**, 3–15.
- Irizuki, T., 1996. Ontogenetic change in valve characters in three new species of *Baffinocythere* (Ostracoda, Crustacea) from Northern Japan. *Journal of Paleontology*, **70**, 450–462.
- Ishizaki, K. and Matoba, Y., 1985. Excursion 5, Akita (Early Pleistocene cold, shallow water Ostracoda). In Ikeya, N. ed., *Guidebook of Excursions for the 9th International Symposium of Ostracoda, Shizuoka*, 1–12, Organising committee of 9th ISO, Shizuoka.
- 板木拓也・舟川 哲・本山 功, 1996. 日本海北東部, 北海道積丹沖における最終氷期以降の放散虫群集変遷 (予察). 岡村行信・井内美郎編, 北海道西方海域の環境変動に関する総合的研究 (平成7年度研究概要報告書—北海道南西沖海域), 171–185. 工業技術院地質調査所, 筑波.
- 伊藤広光, 1996. 北海道北部, 礼文島沖および網走沖の介形虫相. 日本古生物学会 1996 年年会講演予講集, 142.
- Kamiya, T., Ozawa, H. and Obata, M., 2001. Quaternary and Recent marine Ostracoda in Hokuriku district, the Japan Sea coast (Excursion D). In Ikeya, N. ed., *Field Excursion Guidebook of the 14th International Symposium on Ostracoda, Shizuoka Univ. (ISO2001)*, 73–106. Organising committee of ISO 2001, Shizuoka.
- Kanazawa, K., 1990. Early Pleistocene glacio-eustatic sea-level fluctuations as deduced from periodic changes in cold- and warm-water molluscan associations in the Shimokita Peninsula, Northeast Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **79**, 263–273.
- 加藤道雄・赤田美代子・高山俊昭・後藤登美子・佐藤時幸・工藤哲朗・亀尾浩司, 1995. 日本海沿岸地域に発達する最上部新生界の石灰質微化石層序—佐渡島「沢根層」. 金沢大学教養部論集自然科学編, (32), 21–38.
- Kitamura, A., Takano, O., Takata, H. and Omote, H., 2001. Late Pliocene-Pleistocene paleoceanographic evolution of the Sea of Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **172**, 81–98.
- Koizumi, I., 1992. Biostratigraphy and paleoceanography of the Japan Sea based on diatoms: ODP Leg 127. In Tsuchi, R. and Ingle Jr. J. C., eds., *Pacific Neogene: environment, evolution, and events*, 15–24. University of Tokyo Press, Tokyo.
- 桑原昭彦, 1990. 第34章 山陰沿岸海域 (III. 化学). 日本海洋学会沿岸海洋研究部会編, 続・日本全国沿岸海洋誌 (総説編・増補編), 768–773. 東海大学出版会, 東京.
- 永峰文洋・三津谷正・天野勝三・尾坂 康・高林信雄, 1983. 昭和56年度陸奥湾底層水質調査. 青森県水産増殖センター事業報告書, **12**, 17–31.
- 能條 歩・長谷川四郎・岡田尚武・都郷義寛・鈴木明彦・松田敏孝, 1999. 西南北海道瀬棚層の広域的岩相層序区分と生層序年代. 地質学雑誌, **105**, 370–388.
- Oba, T., Kato, M., Kitazato, H., Koizumi, I., Ohmura, A., Sakai, T. and Takayama, T., 1991. Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85,000 years. *Paleoceanography*, **6**, 499–518.
- Okada, Y., 1979. Stratigraphy and Ostracoda from the Late Cenozoic strata of the Oga Peninsula, Akita Prefecture. *Transactions and Proceedings of Palaeontological Society of Japan*, (115), 143–173.
- Ozawa, H., 1996. Ostracode fossils from the late Pliocene to early Pleistocene Omma Formation in the Hokuriku district, central Japan. *Science Report of Kanazawa University*, **41**, 77–115.
- Ozawa, H., 2003a. Japan Sea ostracod assemblages in surface sediments: their distribution and relationships to water mass properties. *Paleontological Research*, **7**, 257–274.
- Ozawa, H., 2003b. Cold-water ostracod fossils from the southern and eastern margins of the Japan Sea. *Journal of Geological Society of Japan*, **109**, 459–465.
- Ozawa, H., 2004. Okhotsk Sea ostracods in surface sediments: depth distribution of cryophilic species relative to oceanic environment. *Marine Micropaleontology*, **53**, 245–260.
- 小沢広和, 2006. 日本海と周辺における好冷性介形虫類 (甲殻亜門介形虫綱) の分布と海洋環境. タクサノ日本動物分類学会誌, **20**, 26–40.
- 小沢広和・池原 研・片山 肇, 1999. 日本海北東部・北海道北西方沖の現生介形虫群集. 池原 研・岡村行信編, 北海道西方海域の環境変動に関する総合的研究及び海域活断層の評価手法に関する研究 (平成10年度研究概要報告書), 103–117. 工業技術院地質調査所, 筑波.
- Ozawa, H. and Kamiya, T., 2001. Palaeoceanographic records related to glacio-eustatic sea-level fluctuations in the Pleistocene Japan Sea coast based on ostracods from the Omma Formation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **170**, 27–48.
- Ozawa, H. and Kamiya, T., 2005a. Ecological analysis of benthic ostracods in the northern Japan Sea, based on water properties of modern habitats and late Cenozoic fossil records. *Marine Micropaleontology*, **55**, 255–276.
- Ozawa, H. and Kamiya, T., 2005b. The effects of glacio-eustatic sea-level change on Pleistocene cold-water ostracod assemblages from the Japan Sea. *Marine Micropaleontology*, **54**, 167–189.
- Ozawa, H., Kamiya, T., Itoh, H. and Tsukawaki, S., 2004. Water temperature, salinity ranges and ecological significance of the three families of Recent cold-water ostracods in and around the Japan Sea. *Paleontological Research*, **8**, 11–28.
- 佐藤時幸・亀尾浩司・三田 勲, 1999. 石灰質ナンノ化石による後期新生代地質年代の決定精度とテフラ層序. 地球科学, **53**, 265–274.
- Tabuki, R., 1986. Plio-Pleistocene Ostracoda from the Tsugaru Basin, North Honshu, Japan. *Bulletin of College of Education, University of Ryukyus*, **29**, 27–160.
- 多田匡秀・西浜雄二, 1988. サロマ湖水質環境調査. 昭和62年度北海道立網走水産試験場事業報告書, 209–213.
- Tada, R., 1994. Paleoceanographic evolution of the Japan Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **108**, 487–508.
- 高田裕行, 2000. 有孔虫化石群集にもとづく富山県小矢部市周辺の大桑層堆積時 (後期鮮新世～前期更新世) の古環境変遷. 化石, (67), 1–18.
- 谷村好洋, 1981. 日本海の後期第四紀珪藻と古海況. 第四紀研究, **20**, 231–242.
- Tsukawaki, S., Ozawa, H., Domitsu, H., Tanaka, Y., Kamiya, T., Kato, M. and Oda, M., 1999. Preliminary results from the R. V. Tansei-maru Cruise KT97-15 in the eastern marginal part of the Japan Sea off Tsugaru Peninsula, Northeast Japan — sediments, benthic and planktonic foraminifers and ostracodes. *Bulletin of the Japan Sea Research Institute*, (30), 99–140.
- Yamada, K., Irizuki, T. and Tanaka, Y., 2002. Cyclic sea-level changes based on fossil ostracode faunas from the upper Pliocene Sasaoka Formation, Akita Prefecture, central Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **185**, 115–132.