

現生生物を対象とした古生物学的研究 その2—貝形虫類の進化と多様性の研究例—

塚越 哲

静岡大学理学部地球科学科

Studies on the living organisms for paleontology, part 2: Case studies for evolution and biodiversity of ostracods.

Akira Tsukagoshi

Department of Geosciences, Faculty of Science, Shizuoka University, 836 Ohya, Suruga-ku, Shizuoka City, 422-8529 Japan (tsukagoshi.akira@shizuoka.ac.jp)

Abstract. This paper presents a review of several recent studies on living ostracods by Japanese researchers. Surveys for ostracod fauna in inner bay environments were carried out in 20 areas in Japan. The results are continually applied to research on the reconstruction of paleoenvironments and monitoring of recent environmental change. Several important contributions to the ecology and evolution of ostracods themselves are also noteworthy. Parallel evolution and several ecological aspects were found out by comparing phytal and bottom-dwelling species. New information about egg-laying behavior of ostracods is also provided by a boreal species that inhabits lagoons in temperate zone and survives summer as “oversummering” eggs. Furthermore, research on the interstitial species is developing rapidly. Their potential species diversity appears to be as high as that of surface-living species. Novel ecological/ethological facts and some evolutionary trends were also discovered from interstitial species. Finally, future ostracod studies are discussed.

Key words: Ostracoda, paleobiology, ecology, evolution, biodiversity, meiofauna, natural history

はじめに

貝形虫類の分類学的多様性とその形態

貝形虫類は、古生物学では「微化石」という範疇に含まれる。多くの微化石が単細胞生物であるのに対し、貝形虫類は、多細胞生物であり、分類学的には節足動物・甲殻類に含まれる。現生種は、2亜綱、5目、49科、約8,000種に分類され、化石を含めると約33,000の既知種が認められるとされる (Horne *et al.*, 2002) が、現生種、化石種共にまだ多くの未記載種があると考えられる (塚越, 2004)。貝形虫類の特徴は、顕著に発達した二枚貝様の背甲である (図1)。汽水性種～海水性種の背甲は、石灰化するものが多く、化石としてよく保存され、最古の化石はオルドビス紀まで遡ることができる (Horne *et al.*, 2002)。古くから古生物学において注目されてきた背甲の表面装飾の多様性 (図2) や左右の殻をつなぐ複雑な蝶番構造 (図3)、閉殻筋痕 (図4) 等の重要形質がいかにして形成されるのかについて、組織学的・発生学的な理解が近年急速に進んだ (Yamada *et al.*, 2004; Yamada, 2007a, b; Yamada and Keyser, 2009, 2010; Yamada and Matzke-Karaz, 2011 など)。これについては、山田 (2008) による詳細な総説があるので、参照されたい。

古生物学における貝形虫類の研究

古生物学において多くの微化石は、少量の堆積物から多数の個体が収集でき、広範囲に分布し、かつ進化速度が速い等の特性が活かされ、生層序学的観点から、地層の時代区分を決定するツールとして長く用いられてきた。

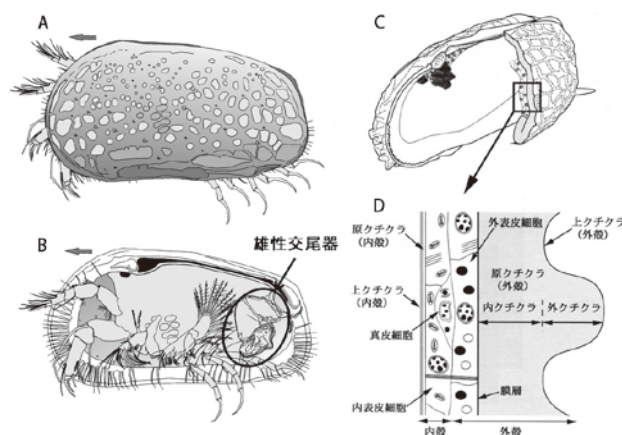


図1. Cytherocopina 貝形虫類の体制。A, 左側より外面をみたもの；B, 左殻を取り除き、軟体部を露出させたもの；C, 左殻前方を取り除いた背甲の概念図；D, 背甲の組織学的構造の概念図。(A, Bはロンドン・クイーンメアリー大学D. J. ホーン教授提供, C, Dは山田2008より引用) A, Bの矢印は、前方を示す。

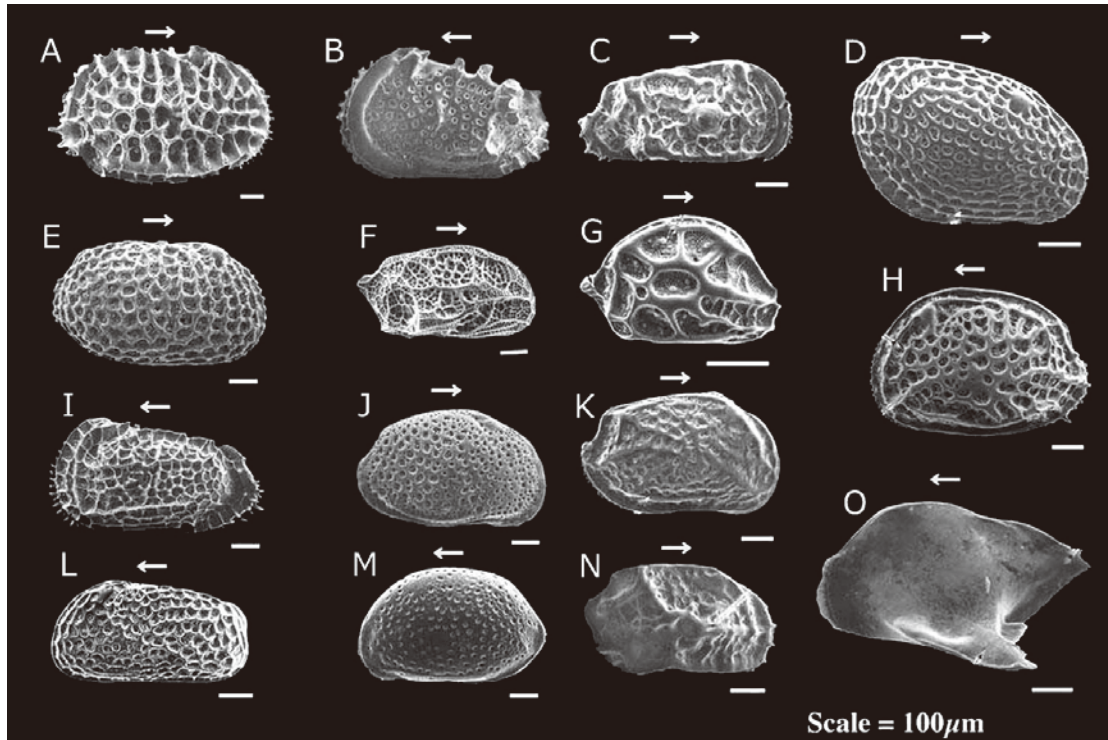


図2. 貝形虫類の背甲のSEM写真. 種ごとに様々な表面装飾を発達させる. 矢印が前方を示す. A, *Bradleya albatrossia*; B, *Abrocythereis* sp.; C, *Cornucoquiba tosaensis*; D, *Loxoconcha japonica*; E, *Pistocythereis bradyi*; F, *Semicytherura yajimaie*; G, *Hemicytherura japonica*; H, *Aurila spinifera*; I, *Trachyleberis* sp.; J, *Aurila* sp. A; K, *Aurila* sp. B; L, *Yezocythere hayashii*; M, *Cythere japonica*; N, *Schizocythere kishiouyei*; O, *Kobayashina hyalinosa*.

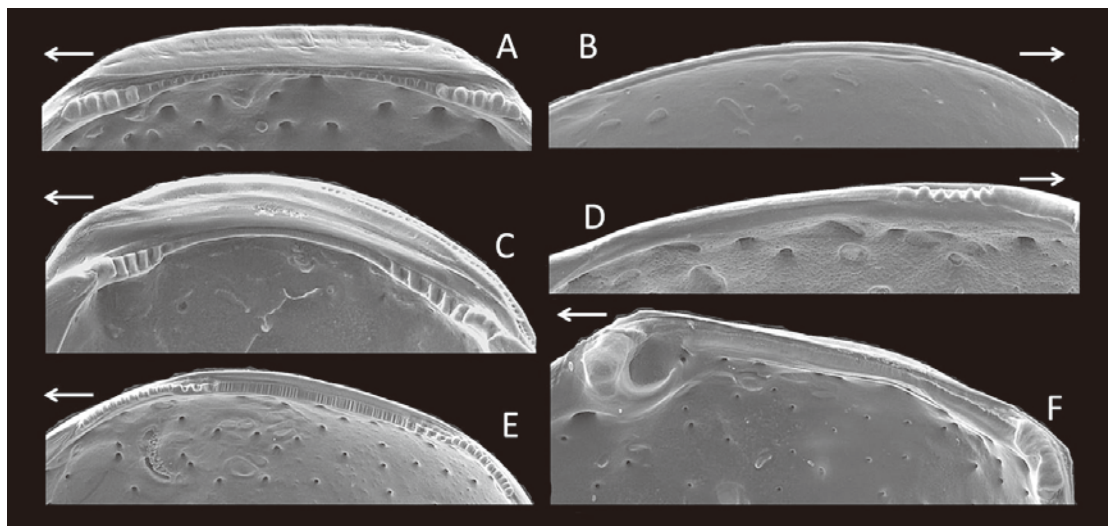


図3. 貝形虫6種の左右の殻をつなぐ蝶番構造のSEM写真. 矢印が前方を示す. A, *Cythere omotenipponica*の右殻; B, *Paradoxostoma* sp.の右殻; C, *Hemicytherura kajiyamai*の右殻; D, *Parakurithella psudadonta*の左殻; E, *Xestoleberis hanaii*の右殻; F, *Aurila hataii*の右殻. 各蝶番の長さはおおむね300–500 μm.

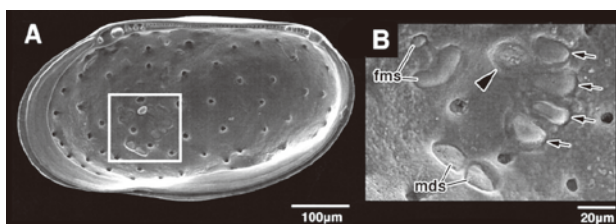


図4. 貝形虫類 (*Loxoconcha pulchra*) の閉殻筋痕のSEM写真. A, 右殻内面; B, 閉殻筋痕付近の拡大. 矢印, 閉殻筋; fms, 前方筋痕; mds, 大顎痕; 矢頭, 大顎接点. (Yamada and Matzke-Karaz, 2011 より引用)

これに対し貝形虫類は、他の微化石に比べ単位堆積物あたりの個体数が少なく、地域固有性が高く (Benson, 1959; Athersuch *et al.*, 1989), かつ進化速度は遅い (Schön *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2006). このため、陸水成堆積物のように他の微化石が多量に産出しない場合 (Hanai, 1951; Swain, 1999; Hayashi, 2006 など) を除き、時代区分のツールとして使われる機会は、他の微化石に比べてあまり多くはなかった。しかし、各々の水環境に対して種ごとに細かくすみ分けていることから、現世では精度の高い環境指標種となり (Ishizaki, 1968, 1969, 1971; Ishizaki and Irizuki, 1990; Nakao and Tsukagoshi, 2002 など), 同時に進化速度が遅く、現生—化石間で分類群の共通性が高いことから、これを比較的新しい時代の地層についての古環境復元に応用すれば、有力な示相化石となる (Yajima, 1982; Ishizaki, 1990; Ikeya and Cronin 1993; Yamaguchi and Hayashi, 2001; Yasuhara *et al.*, 2002, Ozawa, 2003, 2004; Ozawa *et al.*, 2004; Yamaguchi, 2004; Yasuhara, *et al.*, 2004; Irizuki *et al.*, 2005, Irizuki *et al.*, 2007, Ozawa *et al.*, 2008; Irizuki *et al.*, 2009 など)。

貝形虫類のもうひとつの重要な特性は、多細胞生物であることに起因する。多細胞生物であるゆえ、各器官が高度に機能分化して形態として反映されるため、種ごとの分類も生殖的隔離の概念を基本に明確に行うことができる (Tsukagoshi and Ikeya, 1987; Ikeya and Tsukagoshi, 1988; Sato and Kamiya, 2007 など). この特性は、地域固有性の高さと合わせ、地質時代の中で各分類群がいつ、どのような経路で移動し、また種分化していったかを高い精度で追跡することを可能としている (塚越, 1996; Tanaka and Ikeya, 2002; Ishii *et al.*, 2005; Ozawa and Ishii, 2008; Yamaguchi and Goedert, 2010 など)。

このような貝形虫類の特性についていち早く気づき、わが国の古生物学の中で現生貝形虫を集中的に研究する必要性を訴えたのは、日本古生物学会会長も歴任した花井哲郎 (1924年—2007年) である。花井は1950年代半ばに渡米し、そこでパレオバイオロジー (生物学的古生物学) の概念を修得して日本に持ち帰り、その後日本では現生貝形虫類を扱う研究が多くなされることとなった。世界的に見ても、現生海生貝形虫研究の中心的役割を日本の研究者が果たしてきたといってよいだろう (池谷, 2008). 本稿では、特に日本の研究者による過去数十年間の現生貝形虫類の研究例を紹介し、今後の研究展開について述べてみたい。

生息環境の研究

貝形虫類の生息域を単一分類群としてみると極めて広い。海水環境においては陸域に近い潮上帯 (Schornikov, 1969; Horne *et al.*, 2004) から海底洞窟 (Maddocks and Iliffe, 1986; Tabuki and Hanai, 1999), 深海 (Hartmann,

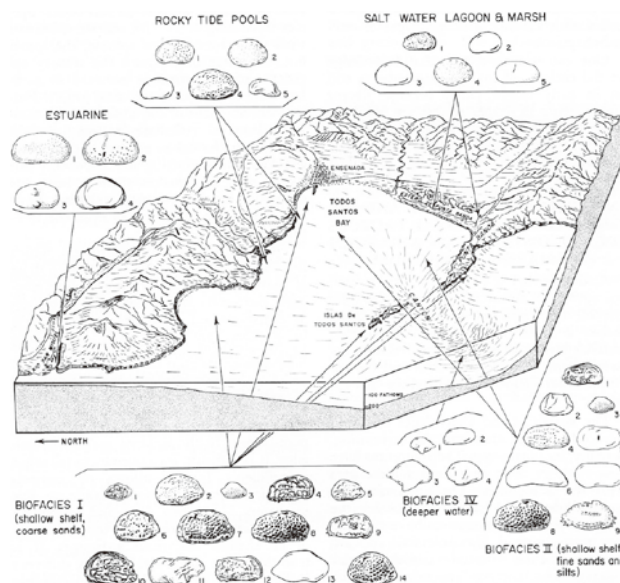


図5. 貝形虫類の生息環境の概念図。深海から淡水に至るまで、広い環境に適応している。(Benson, 1959 より引用)

and Hartmann, 1988; Yasuhara *et al.*, 2009) にまで及び、陸水においても湖沼をはじめ (Smith and Janz, 2008), 水田のように渇水する環境 (田中ほか, 2015), 地下水 (Smith, 2011), ザリガニの鰓 (Smith and Kamiya, 2001) にまで生息している (図5)。貝形虫類は水環境に対する広い適応を示すとともに、生息環境ごとに種分化して高い種多様性を保持している。この特性と進化速度が遅い点に着目して、現世における生息分布情報を化石貝形虫類に当てはめ、多くの古環境解析の研究が行われてきた。

特に内湾環境では、塩濃度等による環境勾配と種ごとの応答関係が明確であるため (図6), 汽水域の古環境復元に応用するための基礎的な情報源として、内湾の貝形虫群集を網羅的に調べ上げる研究が進められてきた。このような研究対象となった日本の主な内湾環境としては、青森湾 (Ishizaki, 1971), 大槌湾 (Ikeya *et al.*, 1992), 仙台湾 (Ikeya and Itoh, 1991), 小櫃川河口干潟 (東京湾) (Nakao and Tsukagoshi, 2002), 館山湾 (Frydl, 1982), 油壺湾 (梶山, 1912a, b, 1913), 九十九湾 (Kamiya *et al.*, 2001), 富山湾 (Ishizaki and Irizuki, 1990), 浜名湖 (Ikeya and Hanai, 1982), 伊勢湾・三河湾 (Bodergat and Ikeya, 1988), 大阪湾 (Yasuhara and Irizuki, 2001), 久美浜湾 (増馬・山田, 2014), 宍道湖・中海 (Ishizaki, 1969; 高安ほか, 1990; 田中ほか, 1998; 入月ほか, 2003), 播磨灘 (入月ほか, 2009), 燧灘 (山根, 1998), 周防灘 (入月ほか, 2010), 浦ノ内湾 (Ishizaki, 1968; Irizuki *et al.*, 2008), 有明海 (岩崎, 1992), 浦内湾 (甕島) (Irizuki *et al.*, 2006), 鹿児島湾 (Bodergat *et al.*, 2002) 等において、貝形虫相が明らかにされている (図7)。これらの研究成果は、前述した比較的新しい地質時代の生物群集と現生生物群集

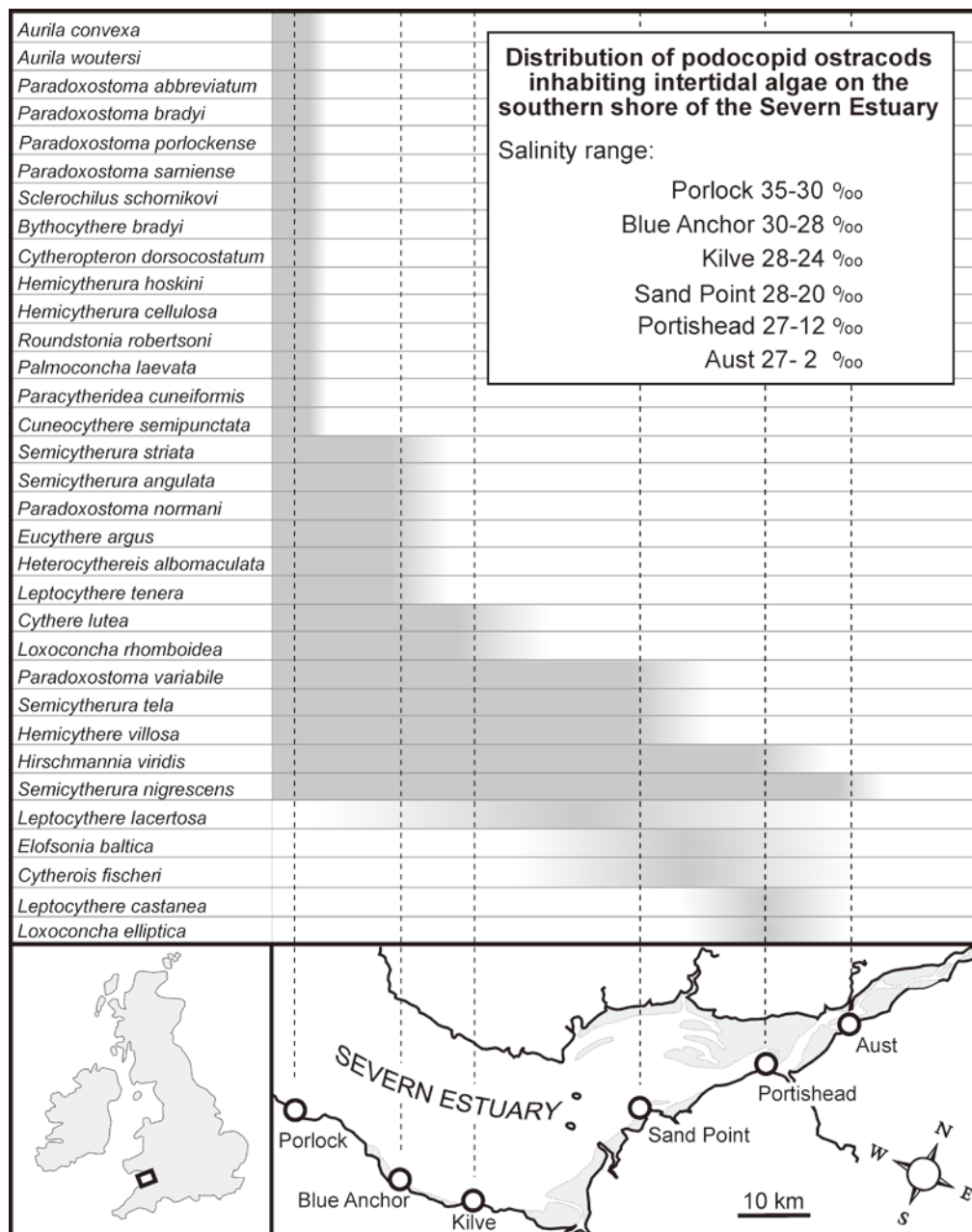


図6. イギリス南部河口域における貝形虫類の種分布と塩濃度との関係。塩濃度勾配に対応して種ごとに生息域が異なるとともに、塩濃度寛容度の高い種が汽水域に生息している。（ロンドン・クイーンメアリ大学D. J. Horne教授提供）

とを比較することによって精密な古環境復元に用いられている。

現生貝形虫類の研究は、しばしばまず特定の水域での群集把握に始まる。群集組成の理解は、貝形虫類の α 分類の正確さに依拠するため、分類体系の基盤整備が行われないと、研究者間で齟齬が生じ、導き出された結果に混乱が生じかねない。これを積極的に解決していったのが、貝形虫類のチェックリスト (Hanai *et al.*, 1977, 1980) であった。この貢献により、日本とその周辺の貝形虫類については、研究者間で大きな分類学的混乱はなく、今日に至っている。また日本産貝形虫類のタイプ標本のリ

スト (Ikeya *et al.*, 2003) も同様な意味で重要となっている。

生態学への展開

貝形虫類は冒頭に述べたように、非常に分類学的多様性に富み、かつ個々の種が水環境に細かく適応しているため、マクロ生物では得られにくい生態学的な知見も蓄積する。例えばマクロな視野からは均一な一つの水環境であっても、微小サイズの生物にとっては、広がりのある大きな空間であり、細かな生息域が存在しているとい

える。Kamiya (1988a, b) は、貝形虫類のマイクロハビタット（微小生息場所）に着目し、同一のアマモ場の中で、アマモの葉とアマモの根元の砂とを分けて採集し、両者の貝形虫群集を比較した。その結果この2つの環境に生息する貝形虫類に、分類群とは無関係に安定した強い形態的共通性を見出した。前者に生息する貝形虫類は、①背甲の横断面が紡錘形（接地面が小さい）（図8）、②歩脚先端の爪が長い（基質＝アマモの葉につかまるためと考えられる）（図9）、③交尾姿勢が腹対背で交尾時間が短い（3秒以内）（図10）、④個体数が季節により大きく変化する（図11）等であり、一方後者に生息するものは、

①背甲の横断面が三角形もしくは台形（接地面が大きい）（図8）、②歩脚先端の爪が短い（図9）、③交尾姿勢が腹対腹で交尾時間が長い（数分～30分）（図10）、④個体数の季節変化が小さい（図11）等の共通性があった。これはアマモの葉上というハビタットが、酸素も養分も豊富である反面、水流を受けて常に動揺し、季節による葉の生え変わりがあある等の不安定な要素が大きく、砂底とは対称的な環境といえる。この対称性は、分類群を超えて生活場における共通性を派生し、一つの平行進化が起きているとみなすことができる。

陸上で繁栄する昆虫類は、貝形虫類と同様に節足動物



図7. 貝形虫類相が網羅的に調べられた日本の内湾域。（白地図はCraftMAP, 2006より引用）

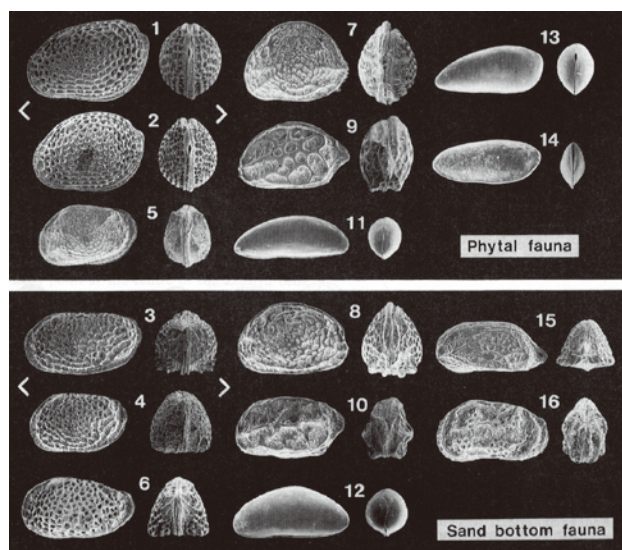


図8. アマモ葉上群集(上段)と砂底群集(下段)の背甲形態の比較。種ごとに背甲左側方視と後方視が示されている。1, *Loxoconcha japonica* (♂); 2, 同 (♀); 3, *Loxoconcha uranouchiensis* (♂); 4, 同 (♀); 5, *Loxocorniculum mutsuense*; 6, *Loxoconcha* sp.; 7, *Aurila munechikai*; 8, *Aurila uranouchiensis*; 9, *Hemicytherura kajiyamai*; 10, *Hemicytherura tricarinata*; 11, *Cytherois ezoensis*; 12, *Cytherois* sp.; 13, *Paradoxostoma conforme*; 14, *Paradoxostoma setoense*; 15, *Semicytherura elongata*; 16, *Callistocythere rugosa*. (Kamiya, 1988a より引用)

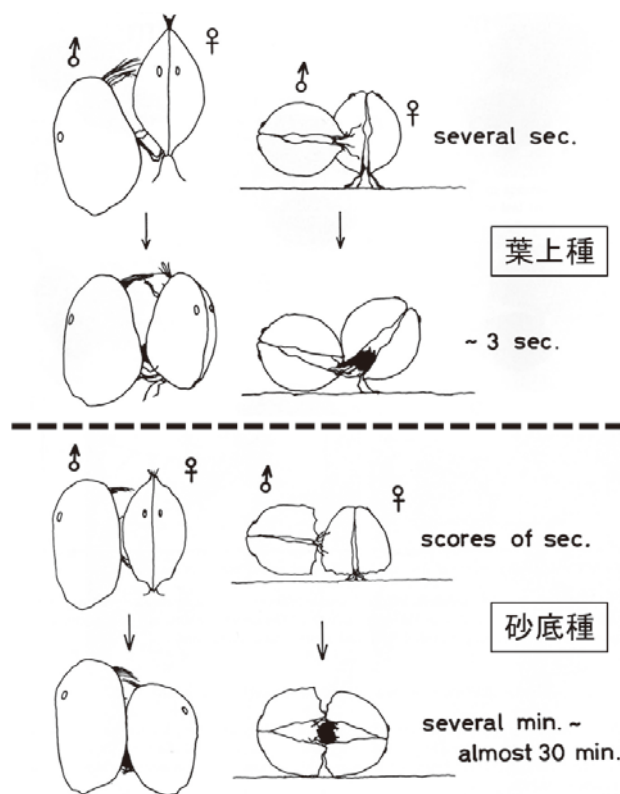


図10. 同属種間におけるアマモ葉上種 *Loxoconcha japonica* (上段) と砂底種 *L. uranouchiensis* (下段) の交尾姿勢と交尾時間の違い. (Kamiya, 1988a より改変引用)

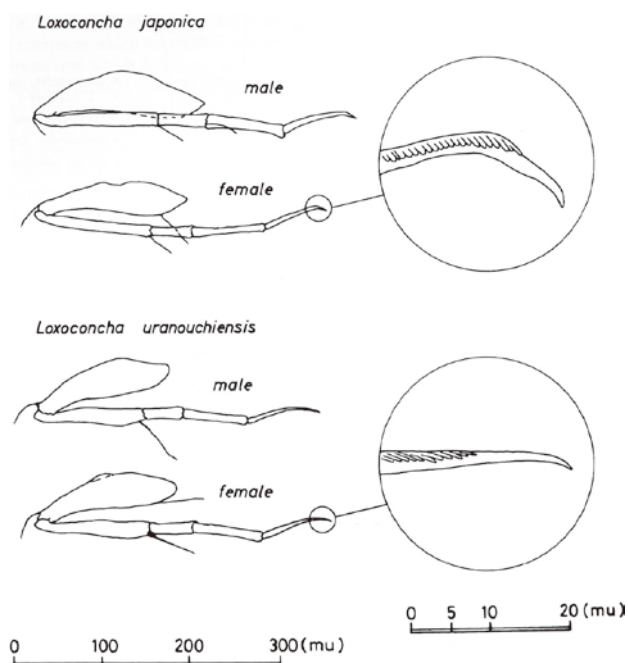


図9. 同属種間におけるアマモ葉上種 *Loxoconcha japonica* (上) と砂底種 *L. uranouchiensis* (下) の歩脚先端部の形状の違い. (Kamiva, 1988a より引用)

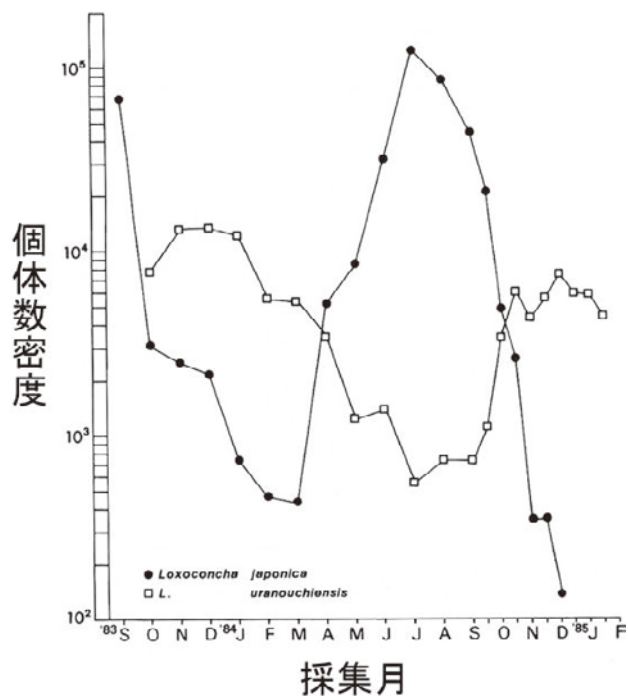


図 11. 同属種間におけるアマモ葉上種 *Loxoconcha japonica* と砂底種 *L. uranouchiensis* の個体数密度の季節変化. (Kamiya, 1988b より引用)

門に含まれ、その分類学的多様性の高さで知られるとともに、種間を隔離する様々なシステムが報告されている。同じ節足動物である貝形虫類も、種分化にあたって様々なシステムが取り入れられていると考えられる。現生貝形虫類は、化石には残らない軟体部の形質を使って多くの形質情報を得ることができるが、なかでもオスの交尾器の形態差は、生殖的隔離を直接的に示すものとして厳密な種分類に用いられてきた。しかしこの形態差は、系統関係を反映するとされる感覚子孔配列等の形質 (Tsukagoshi, 1990; Tsukagoshi and Ikeya, 1991) とは必ずしも形態差／類似性が整合的ではない。日本周辺に高い種多様性を持つ分類群 *Cythere* 属をとらえ、交尾器の差異と地理的分布を照合したところ、地理的分布が重複する種間では互いに交尾器の形態差が大きく現れる傾向がとらえられた。これは種の隔離を成立させるために生じた、生殖的形質置換ととらえることができる (Tsukagoshi, 1988; 塚越, 1989)。これはメスによるオスに対する性選択の結果と理解することができる。オスの交尾器の形態の違いは、交尾時にメスに対する接触刺激の違いとして現れ、メスはこの接触刺激に対して、交尾の受容／拒否を決し、結果としてオスの交尾器の形態の特殊化と厳密化を促すと考えられる。

このようなメスによる性選択に関連する観察結果が、貝形虫類の交尾行動からもとらえられている。内湾泥底に生息する貝形虫類の一種 *Bicornucythere bisanensis* には、オスの成体だけ付属肢 (第5肢) が左右非対称で、右の付属肢がよく発達する。オスの成体にのみ特殊な構造の発達が認められるとき、それは多くの場合交尾行動に用いられる。貝形虫類のような微小生物の交尾行動の観察は、困難を極めるが、近年の映像機器の発達はこのを可能にした。オスの交尾行動を詳細に観察・記録したところ、交尾の前にこの発達した右の第5肢を用いて、オス個体はメス個体を体軸を中心に反時計方向に回転させていることが明らかになった。さらに詳しく行動観察を見ると、相手の体を回転させるのは対象がメスだけとは限らず、短時間ではあるがオス個体に対しても行われ、相手を回転させる回数が多い個体、回転させられる回数が多い個体があり、これはオス間のヒエラルキーを表している可能性も指摘されている (Abe and Vannier, 1991)。

古生物学で微化石に相当するメイオフアウナを構成する生物は、その体サイズの小ささゆえ生活史をとらえることについて、マクロ生物に比べて困難を伴う。しかし飼育しやすい分類群を選定して室内飼育によってその生活史を明らかにした例もある (Ikeya and Kato, 2000)。ここで用いられた分類群 *Xestoleberis hanaii* は潮間帯の海藻群落に生活する種で、かつ卵胎生 (初期幼体がメスの殻の中で生育する) であるため、個体発生の追跡が容易である。これによれば、卵から成体になるまでの時間はおよそ1か月半程度で、メスのほうが早く性成熟する。ま

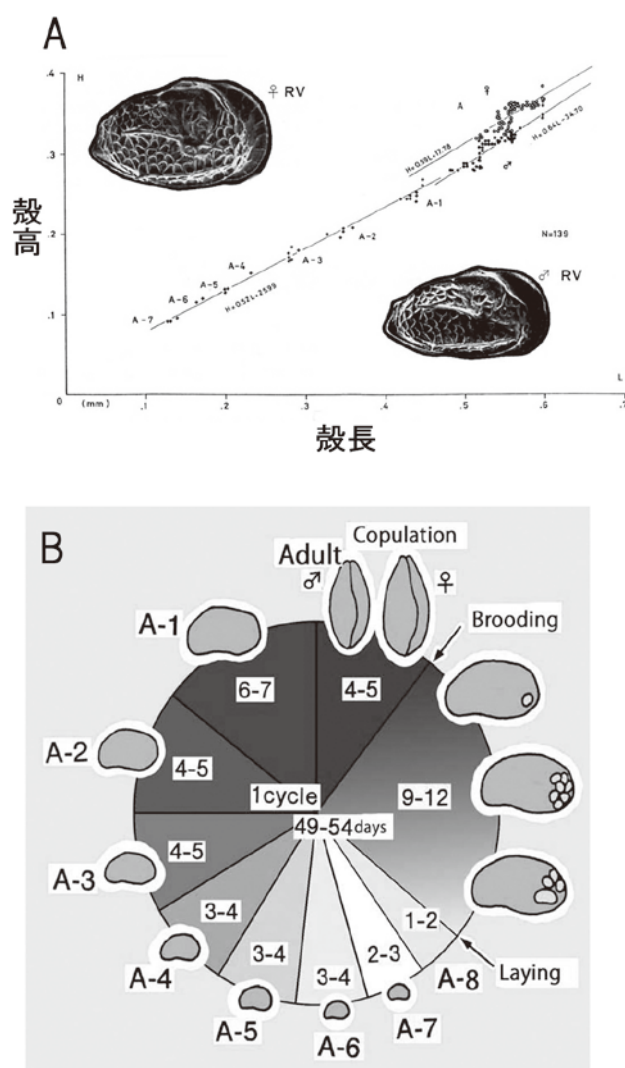


図12. 貝形虫類2種の成長による体サイズの変化と生活史. A, *Spinileberis quadriaculeata* の脱皮段階ごとの背甲サイズ. B, *Xestoleberis hanaii* の飼育下での生活史. (Aは、池谷, 1998より引用)

た、初期脱皮段階 (4日程度) よりも後期脱皮段階 (7から10日) のほうが脱皮間隔は長くなることなどが明らかにされている (図12B)。なお本種については、孵化直後にもう一段階の脱皮齢があることが確認されている (Okubo, 1984)。一方、野外において直接貝形虫類の生活史を調べる場合には、定量的に採取したサンプルを定期的に観測し、個々の分類群の個体群動態を明らかにする手法を用いる (Abe, 1986; Kamiya, 1988b; 上山ほか, 2017)。この場合は、室内飼育のような正確な日数を特定することはできないが、季節による成長速度の違いや雌雄比の変化など、自然界で実際に起きている状態をとらえることができる。

干潟に棲む貝形虫類は、種数も限られ、採集が容易であることから、群集の定期観測に向いている。この環境に棲む多くの分類群では個体数や齢構成、性比を変化さ

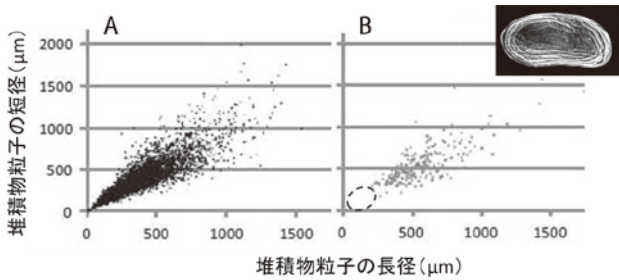


図13. *Angulicytherura? miii*が卵を産み付ける堆積物粒子の大きさ. 飼育に用いられた堆積物の粒度分布(A)と実際に卵が産み付けられたことが確認された堆積物の粒度分布(B)を比較すると, 長径250 μm 以下の小さな粒子を避けて産卵していることがわかる(破線部分). (中尾, 2014を改変引用)

せながらも, 一年間を通して一定の個体数を維持しているが, *Angulicytherura? miii*は, 前浜(砂浜部分)と後浜(後背湿地)の境界付近に生息し, かつ水温の低い冬季にのみ出現することが報告されている(Nakao and Tsukagoshi, 2002; 中尾・塚越, 2008). このような種は1年の大部分を卵で過ごすこととなる. しかし干潟環境では, 日々の干満による潮の流れや, 河川からの増水等によって常に堆積物が動かされているため, 年間を通じて常に親個体が存在する他種とは異なり, 産み落とされた卵が長期にわたって干潟の同じ場所にとどまるのは困難であると考えられる. この点に着目して, 干潟内に生息する貝形虫類が卵を産み付ける基質を調べたところ, 卵胎生のものを除き, ほとんどの種はあらゆる堆積物粒子の種類(鉱物, 植物片, 死んだ貝形虫類の殻等)やサイズを限定することなく産卵基質として用いていた. これに対し, 冬季のみに出現する*Angulicytherura? miii*は, 産卵基質を鉱物のみに限定し, さらにそのサイズも大きいものを選択していることが明らかになった. このことは, 基質が分解されず, かつ干潟内の水流によって遠方に流されにくいものを選択して産卵していると考えられ, より長い期間卵で過ごすこの種の生態と整合的である(中尾, 2014, 図13).

研究の空白：間隙性貝形虫類

貝形虫類は高度に適応放散した分類群であることはすでに述べたが, 間隙水中にも多くの貝形虫類が生息していることが明らかになった(塚越, 2004, 2010ほか). 間隙水とは堆積物の粒子の間に存在する水で, ここでは特に堆積物が水塊と接する場におけるものをいう. この中でも, 海の間隙水は, 海岸線, 海底面に接する場にあるので, 地球全体としては極めて大きな水塊を形成しているといえる. 特に堆積物を構成する粒子が適度に大きな場合(Watanabe *et al.*, 2008)には作られる間隙空間が保障され, そこには極めて多様な動物が生息する. これ

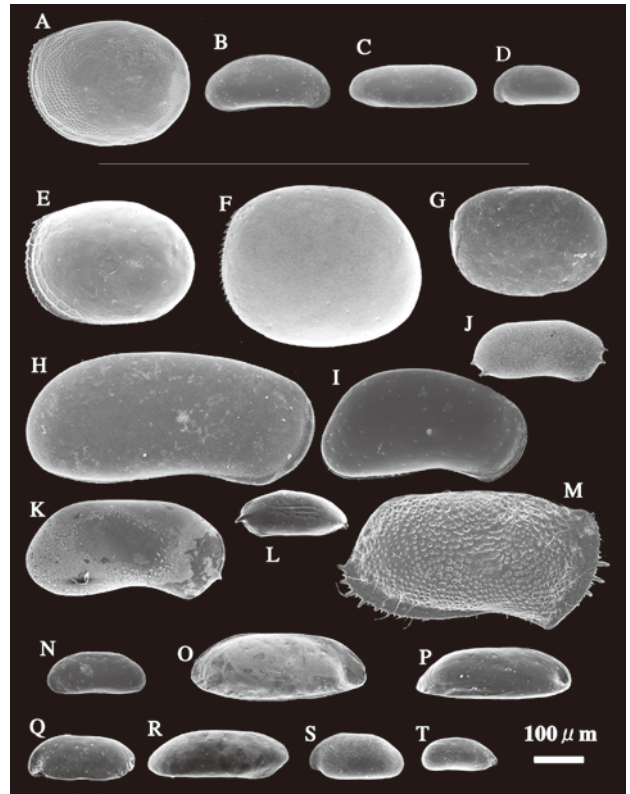


図14. 静岡県下田・鍋田湾(A-D)および沖縄県本部・瀬底産(E-T)の間隙性貝形虫類のSEM写真. A: *Polycopse japonica* Hiruta, 1983 (LV). B: *Microloxoconcha* sp. 1 (LV). C: *Paracobanocythere* sp. 1 (LV). D: *Parvocythere* sp. 1 (LV). E: *Polycopse japonica* Hiruta, 1983 (LV). F: *Polycopse* sp. (LV). G: *Axelheibergella* sp. (LV). H: *Anchistrocheles* sp. 1 (RV). I: *Anchistrocheles* sp. 2 (RV). J: *Pusella* sp. 1 (RV). K: *Pusella* sp. 2 (RV). L: *Pusella* sp. 3 (LV). M: *Orlovibairdia* sp. (RV). N: *Microloxoconcha* sp. 2 (LV). O: *Cytheroidea* sp. 1 (RV). P: *Cytheroidea* sp. 2 (RV). Q: *Cobanocythere* sp. (LV). R: *Paracobanocythere* sp. 2 (RV). S: *Parvocythere* sp. 2 (RV). T: *Parvocythere* sp. 3 (LV). RV: 右殻. LV: 左殻. (塚越, 2004より引用)

らを間隙性動物と呼び, その存在は既に1930年代に指摘されていた(Nicholls, 1935; Remane, 1936)が, その後これに続いて体系的に研究した例はなかった. わが国では伊藤(1985)が, 間隙性動物の分類学的多様性を指摘し, 日本の海洋間隙水には20を超える動物門が生息することを示した. しかしやはりその後日本でも, 体系的な研究は進まなかった. その要因として, まず体サイズが極めて小さく(貝形虫類の場合成体でも300 μm 以下が大半を占める), また狭い空間に適応するため, 外見が収斂の結果似通うなど, 研究を始める段階でその魅力に欠ける点があげられる.

しかし間隙性貝形虫類の場合には, 背甲形態が収斂して分類群ごとの特徴が出にくくとも, 付属肢をはじめとした軟体部, 特に発達した雄の交尾器には明確な種の特徴が現れ(図15), 表在性種(堆積物表面や海藻群落到

生息する種)と同様に、正確な種分類ができる。しかし前世紀までわが国周辺では、間隙性貝形虫類の報告は少数にとどまった (Schornikov, 1976; Hiruta, 1983, 1989, 1991)。今世紀に入ってから、筆者らの研究グループが駿河湾と相模湾沿岸を調査したところ、50種近い間隙性貝形虫類が認められ、その大半が未記載種であった (図

16)。このことは、間隙性貝形虫類が極めて高い分類学的多様性をもつことを示唆している。

間隙性種は、その体サイズが微小なことから当初は研究の遂行に困難が伴ったが、近年では様々な研究技術が向上し、記載はもちろん、種分化や進化に関する多くの成果が上がっている。形態を細かく分析できることに加

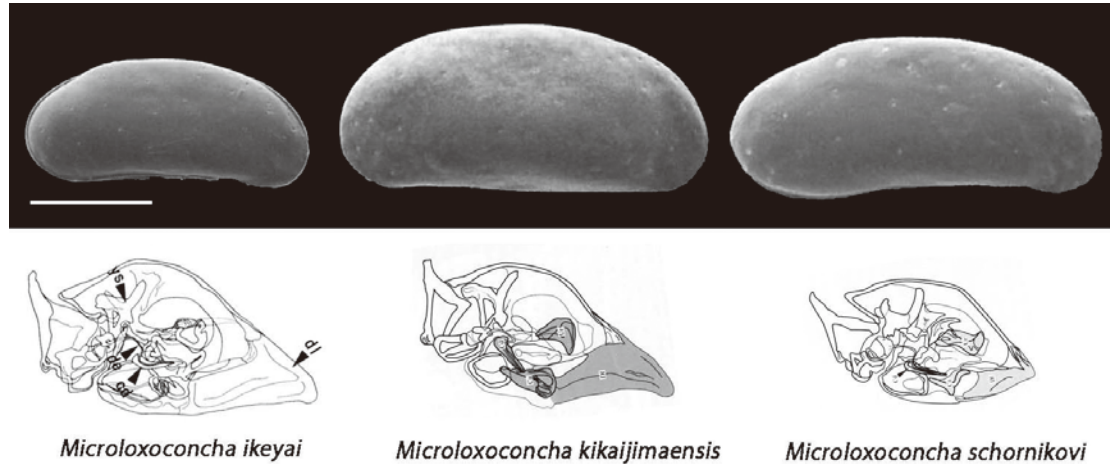


図15. 間隙性貝形虫類 *Microloxoconcha* 属の種の形態比較。背甲(上段)と雄性交尾器(下段)。スケールバーは背甲に対して50 μ m。(Watanabe et al., 2008, Higashi and Tsukagoshi, 2008より改変引用)

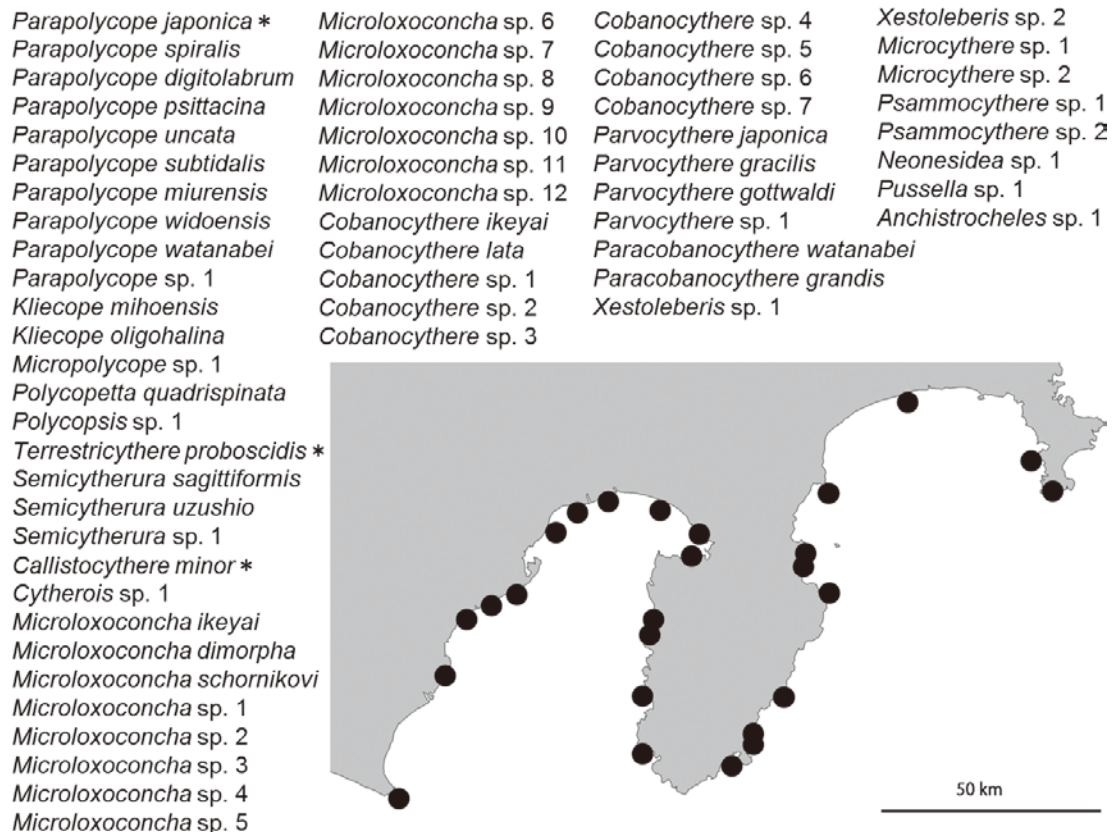


図16. 駿河湾および相模湾沿岸の調査で得られた間隙性貝形虫類のリスト。黒丸は採集地点を示す。*は、2001年以前に既に記載されていた種、もしくは他地域で先に発見された種で、他はすべて2001年以降に筆者らによって発見された種である。「sp.」と付されたものは未記載種。(白地図はCraftMAP, 2006より引用)

Bayes法による樹形図

間隙性種の背甲形態

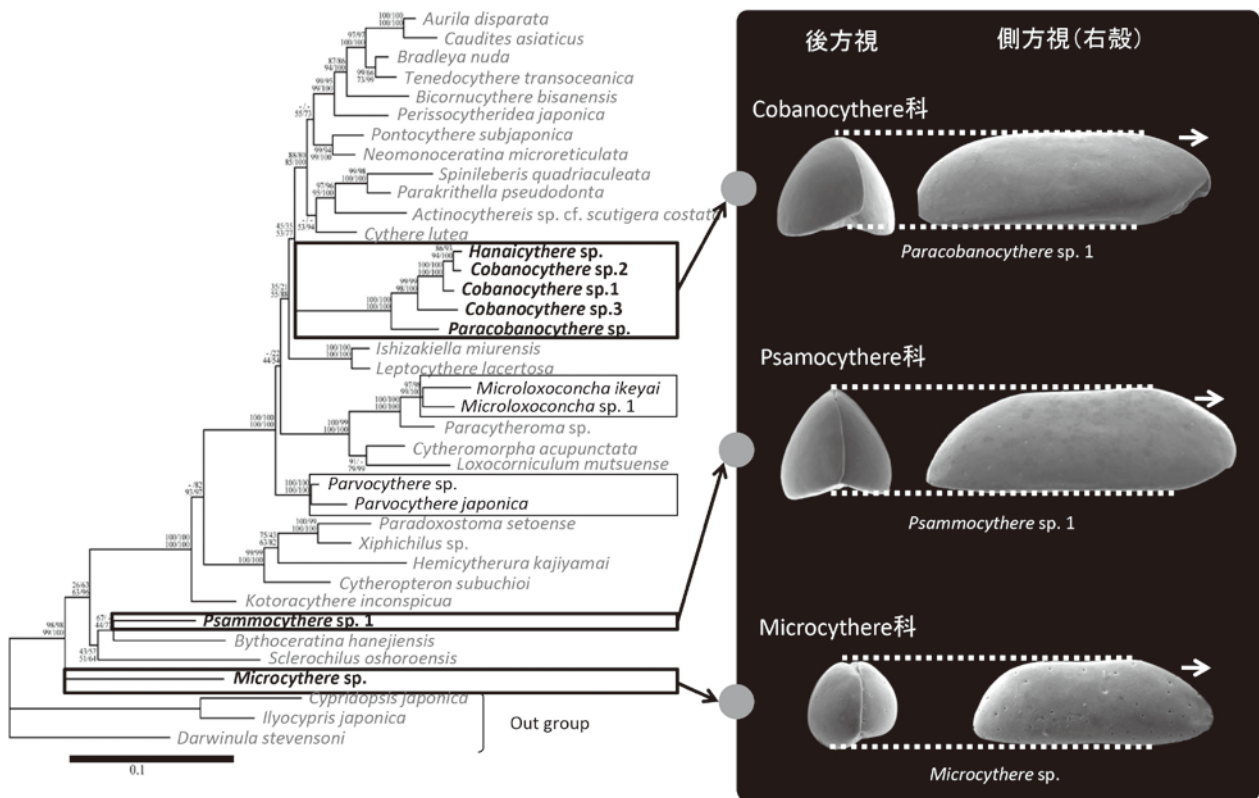


図17. 18SrDNAによるCythere上科貝形虫類の分子系統解析。間隙性貝形虫類は、本上科の中で独立に5つのクラスター（分類群）として確認できる（四角で囲ったもの）。太枠で囲まれた3つの分類群は、系統的に隔たっているが殻形態は互いに類似し、平行進化としてとらえられる。（Higashi, 2010MSより改変引用）

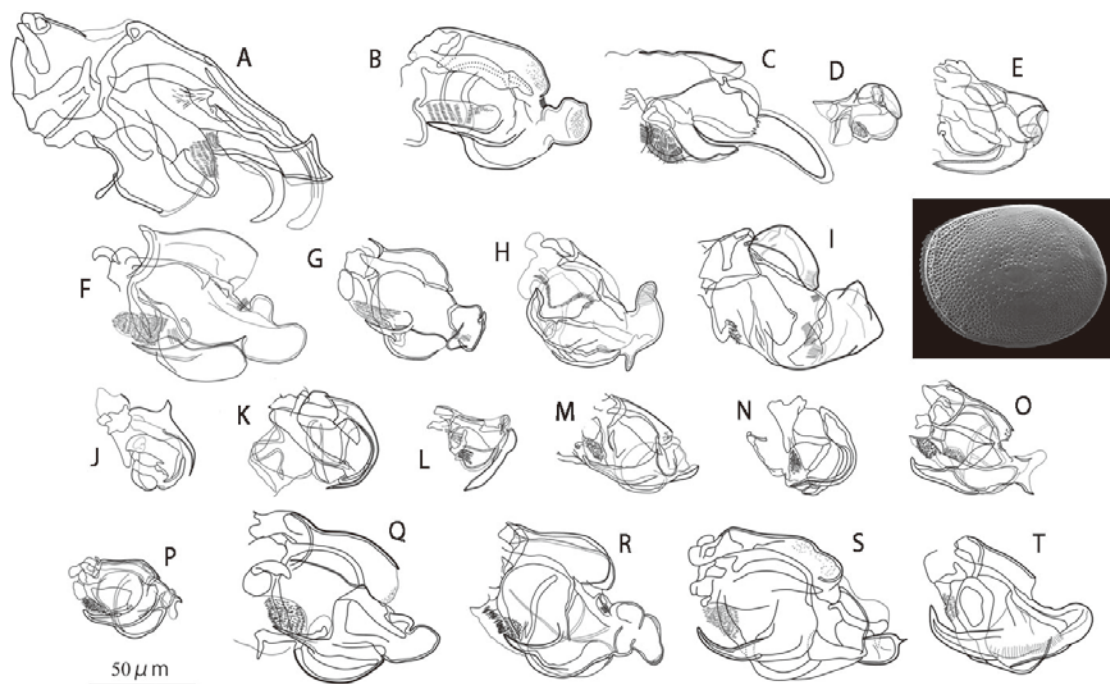


図18. 間隙性貝形虫類 *Parapolycope* 属のオスの上唇の形態的多様性。SEM写真は *Parapolycope japonica* の背甲側面視。（東京大学田中隼人博士提供）

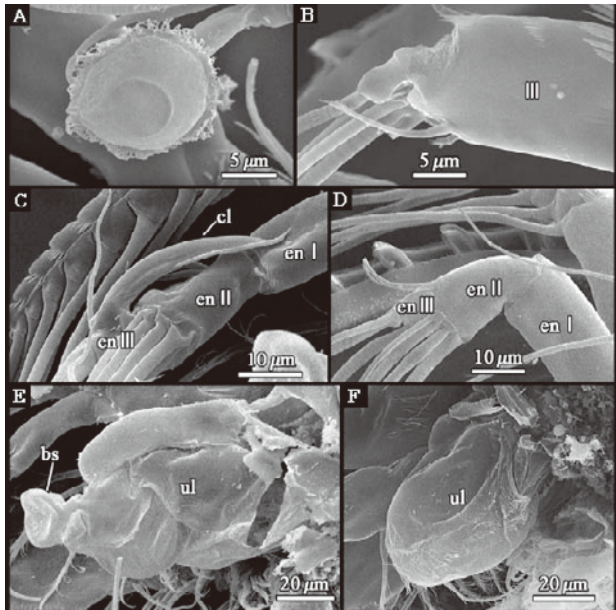


図19. 間隙性貝形虫類 *Parapolycope* 属の雌雄の比較. A (♂), B (♀) は第一触角第3肢節付近、オスには吸盤状の構造がみられるが、メスにはない. C (♂), D (♀) は第二触角内肢第2肢節付近、オスには逆向きの太い爪がみられるが、メスにはない. E (♂), F (♀) は上唇、オスは大きく複雑な構造が発達するが、メスは小さく単純な構造である. bs, 嚢状構造; cl, かぎ爪; en, 内肢; ul, 上唇. (Tanaka, 2013より引用)

え、ビデオ撮影による行動観察や、分子系統解析の導入は間隙性貝形虫類の理解を大きく進めることとなった。

間隙性貝形虫類は、表在性種に比べ、より小さく、且つ背甲の表面装飾に乏しい。そのためオス交尾器による分類は可能でも、高次分類群間の系統関係の推定は形態のみからでは限界がある。分子系統解析の適用は間隙性種と表在性種の高次分類における関係性を明らかにした(図17)。これによれば、間隙環境への進出はCythere上科だけでも少なくとも5回(5分類群)独立に起きていることが明らかになり、同時に殻形態の類似性を平行進化としてとらえることもできた(Higashi, 2010MS)。

間隙性貝形虫類の中にはオスの交尾器はあまり発達しないが、上唇の形態に著しい多様性がみられる分類群がある(図18)。このような分類群 *Parapolycope* 属について、その他の形態を細かく観察したところ、オスは上唇の特殊化以外にも付属肢にメスを捕握するための器官の発達や、交尾器周辺の形質に特殊化がみられた(図19)。また交尾時の行動観察によって、特殊化した上唇はメスを捕握したのち、メスの体後部に接触刺激を与えていることが明らかになった。さらにオスはメスとの交尾を終えた後、メスの生殖孔を塞ぐための交尾栓を形成する種も見られた。分子系統解析と分岐分析の適用はこれらの形質が系統上どのように発達したかの理解を助けている。これによれば、オスの持つ特殊化した上唇の形質は、必ずしも近縁な系統間に類似性が現れるのではなく、メス

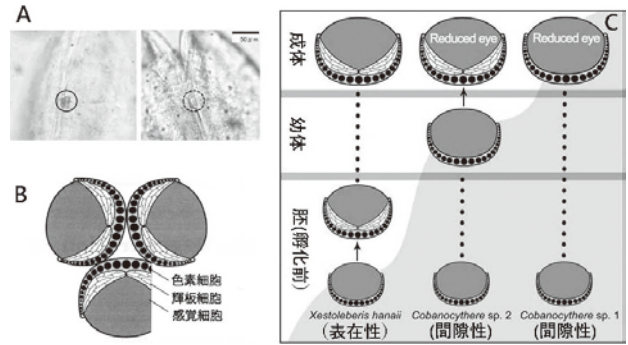


図20. 間隙性貝形虫類の眼の退化と異時性. A, 縮小した眼を残した間隙性貝形虫類 *Cobanocythere* sp. A (左) と、完全に眼が消失した *Cobanocythere* sp. B (右); 背甲上の同じ場所を比較したもの. B, 貝形虫類のもつ単眼(ノープリウス眼)の構造図; 色素細胞, 輝板細胞, 視覚細胞の三要素からなる. C, 表在性種と間隙性種における、眼の構造の発達の比較. 間隙性種の目の退化は、個体発生のタイミングの遅延によってもたらされると理解することができる. (B, C は Kaji and Tsukagoshi, 2008 より改変引用)

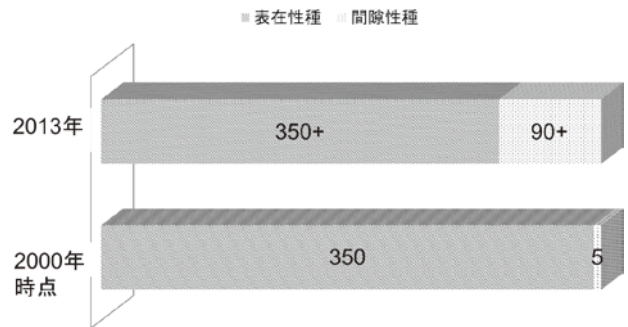


図21. 日本およびその周辺産の表在性と間隙性の貝形虫類の種数の比較. 西暦2003年時点では、表在性種約350種に対し、間隙性種はわずか5種のみが知られていたが、2013年時点では、間隙性種は未記載種も含めて90種以上が確認された。(表在性種の種数については、Ikeya *et al.*, 2003に基づく)

による選択が系統とは無関係にオスの上唇の特殊化を創出していることが示唆された(Tanaka, 2013; Tanaka and Tsukagoshi, 2013, 2014; Tanaka *et al.*, 2014; Karanovic *et al.*, 2016)。

間隙生物は目が退化しているものが多く、また退化の中間段階とみられるものも存在するため、この点に着目して目の退化が起こる場合の規則性についても考察が進められている。表在性種 *Xestoleberis hanaii* では、孵化前に2要素(色素細胞+視覚細胞)から3要素(色素細胞+輝板細胞+視覚細胞)へと発達し、成体となるのに対し、間隙性種 *Cobanocythere* sp. 2 では2要素の状態が孵化後の幼体まで継続し、成体になって初めて3要素となる。さらに別の間隙性種 *Cobanocythere* sp. 1 では2要素のまま成体となる。(図20, Kaji and Tsukagoshi, 2008)。以上のように、間隙性種には表在性種と比べて発生を遅滞させるような、幼生形態形成ともいえる進化の傾向を

示すことが、目の例だけでなく他の形質において多く見られる。

間隙性動物は、深海や海底洞窟に生息するものとの形態学的、分類学的共通性も指摘されており (Danielopol and Wouters, 1992; Ward *et al.*, 2000; Coineau, 2000; 塚越, 2004), 生物進化を考察するうえでも好適な素材となっている。

間隙性貝形虫類については、表在性種と比較して研究の歴史が浅く、報告例も極めて少ない。しかし駿河湾～相模湾沿岸をはじめ、日本各地での行われた10年余の間隙性貝形虫類の研究を総括すると、これまでに未記載種を含めて約100種を確認することができた。これは19世紀に開始されたわが国の表在性貝形虫の種数約350種 (Ikeya *et al.*, 2003) と比べても大きな数字であり、研究の進展によって、表在性種の種数を上回る可能性も考えられる (図21)。この高い分類学的多様性は、貝形虫類だけに見られる現象ではなく、単に体系的な研究が進んでいないだけで、他の分類群にも当てはまると考えられる。間隙性動物の多様性は、我々の知る生物多様性の常識を大きく覆すポテンシャルをもつと言ってよいだろう。

今後の展望

現代は自然環境の急速な変化が人類全体の課題となっており、これについては今後長く議論されてゆくことになるだろう。多くの日本人の心象風景において代表的な自然環境である海岸環境についても、特に過去半世紀において、大型ストームや大規模地震による津波、さらに人間活動による護岸工事等によって大きく改変された。そのため、自然環境としての海岸環境の保全と復元について、近年では社会的に高い関心を集めている。しかしながら、これらの海岸環境改変イベントが実際におよぼした影響を評価する場合、必ず壁となるのが、イベント前の環境の具体的な記録に欠けることである。

特に人間活動が活発になった過去100年以内の環境変遷の情報は、近未来への環境保全を構築する上で最も必要とされるもののひとつである。わが国では、内湾域における貝形虫類相を網羅的に記述する研究が盛んになされてきたが (図7)、これらを基礎として、近年では内湾環境からコア試料を採集し、貝形虫を用いて完新世の環境変遷を数年から数十年スケールで追跡する研究が盛んになされている (Yasuhara *et al.*, 2003; Yasuhara and Yamazaki, 2005; Tanaka, Matsushima *et al.*, 2012; Irizuki *et al.*, 2015; 山田ほか, 2015; Yamada *et al.*, 2016 など)。特に貝形虫類の背甲に含まれる安定同位体組成の解析の精度が飛躍的に高まるとともに、非常に精密な近過去の環境復元が可能となった。また、近過去 (1世紀以内) に起きた人類の活動による海洋汚染についても、精密な分析がなされ、貝形虫群集に与える影響も明らかにされて

いる (Irizuki *et al.*, 2011, 2015 など)。

過去 (完新世) に起きた津波堆積物とみられる地層中の貝形虫類も解析されており (入月他, 1998; 佐々木他, 2007), 大規模津波が繰り返して起きる間隔等にも言及している。さらに近年東日本で起きた大規模地震による津波堆積物中に含まれる貝形虫類の分析もなされ、巻き上げられた津波堆積物がどの深度からもたらされたかについて具体的に考察が進められた (Tanaka, Naruse *et al.*, 2012)。

これらの研究が発展できた陰には、分類学的情報のインフラが整備されていたことがあげられる。貝形虫類は他の分類群に比べて、早い段階でチェックリスト (Hanai *et al.*, 1977, 1980) が発行されることにより、研究者間で分類学的基盤が共有され、 α 分類学はもちろん、貝形虫類を応用した環境評価や古環境復元の研究分野にまで貢献してきた。しかしチェックリストが刊行されてからすでに40年近くが経過しようとしており、この間にわが国とその周辺の貝形虫類の記載的研究は大きく進展した。この状況にふさわしい新しいチェックリストの必要性が生まれている。新しい分類学的情報は、単に貝形虫類の多様性の理解の基盤になるにとどまらず、より詳細で正確な環境復元等の応用研究に適用することができるからである。

前世紀に研究された多くの内湾貝形虫類相を網羅的にとらえたデータは、現在の同一場所を比較することで、数十年を隔てた貝形虫類相の変遷を直接知る上での貴重な証拠となる (入月ほか, 2003; Irizuki *et al.*, 2008 など)。このような内湾環境は図7で示した通り、数多く挙げることができ、日本列島を取り巻く環境変遷を広くとらえることができるであろう。データだけでなく、当時採集された標本が大学や博物館等に保管されていれば、そこから微量元素の解析等によって、これまで立ち入ることのできなかった高い精度で、近過去から現在の環境変遷、そして近未来への環境保全の指標をつくることができるであろう。古生物学者によって過去に採集された生物標本の重要さはここでの言を待つまでもなく、これを重要な学術資料と認識して散逸・毀損から守ることも今後より重要となるであろう。

本稿ですでに述べた通り、貝形虫類は現世の水界に広く適応放散し、分類学的多様性が高く、同時に化石記録も豊富であるため、化石からDNAまでを駆使して自然史を理解することのできる希少な分類群と言える。このような特性から、現在地球に生きる生物多様性について、分類学的多様性、遺伝的多様性、形態学的多様性、長い時間 (地質学的時間) および短い時間 (過去1世紀以内) での種多様性の変遷など、生物進化と地球環境問題を含めた生物多様性全体の課題に様々な角度からアプローチが可能である。また、貝形虫類の研究者は古生物学分野と生物学分野の両分野から構成されており、両者の交流

も盛んであるため、「生命の可能性」を考察するモチーフとして今後も研究が進展するであろう。現代に求められる、分野の枠に捕らわれない新しいサイエンスが生まれることを期待したい。

謝辞

本稿をまとめるにあたり、「化石」編集委員長ならびに2名の査読者（島根大学・入月敏明教授，日本大学・小沢広和博士）に有益なご助言をいただいた。また，英国・クインメアリー大学のDavid J. Horne教授には貴重な原図をご提供いただいた。以上について深く感謝する。

文献

- Abe, K., 1986. Population structure of *Keijella bisanensis* (Okubo) (Ostracoda, Crustacea) -An inquiry into how far the population structure will be preserved in the fossil record. *Journal of the faculty of Science, University of Tokyo, Section II*, **20**, 443-488.
- Abe, K. and Vannier, J., 1991. Mating behavior in the podocopid ostracode *Bicornucythere bisanensis* (Okubo, 1975): Rotation of a female by a male with asymmetric fifth limbs. *Journal of Crustacean Biology*, **11**, 250-260.
- Athersuch, J., Horne, D. J. and Whittaker, J. E., 1989. *Marine and Brackish water Ostracods*. 343p., The Linnean Society of London and The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association, London.
- Benson, R. H., 1959. Ecology of Recent ostracods of the Todos Santos Bay Region, Baja California, Mexico. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, **23** (Arthropoda, Article 1), 1-80.
- Bodergat, A. M. and Ikeya, N., 1988. Distribution of Recent Ostracoda in Ise and Mikawa Bays, Pacific coast of central Japan. In Hanai, T., Ikeya, N. and Ishizaki, K., eds., *Evolutionary Biology of Ostracoda and its Fundamentals and Applications*, 413-428. Kodansha, Tokyo.
- Bodergat, A. M., Ishizaki, K., Oki, K. and Rio, M., 2002. Currents, civilization, or volcanism? ostracodes as sentinels in a patchy environment: Kagoshima Bay, Japan. *Micropaleontology*, **48**, 285-299.
- Coineau, N., 2000. Chapter 9 Adaptation to interstitial groundwater life. In Wilkens, H., Culver, D. C. and Humphreys, W. F., eds., *Ecosystem of the World 30, Subterranean Ecosystems*, 189-210. Elsevier, Amsterdam.
- CraftMAP, 2006. CraftMAP-日本・世界の白地図. <http://www.craftmap.box-i.net/> (Accessed 2 Dec., 2016)
- Danielopol, D. and Wouters, K., 1992. Evolutionary (Paleo) Biology of Marine Interstitial Ostracoda. *Geobios*, **25**, 207-211.
- Frydl, P. M., 1982. Holocene ostracods in the southern Boso Peninsula. *The University Museum, The University of Tokyo, Bulletin*, (20), 15-59.
- Hanai, T., 1951. Cretaceous non-marine Ostracoda from the Sungari Group in Manchuria. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, Section II*, **7**, 403-430.
- Hanai, T., Ikeya, N., Ishizaki, K., Sekiguchi, Y. & Yajima, M., 1977. Checklist of Ostracoda from Japan and its Adjacent Seas. *University Museum, University of Tokyo, Bulletin*, (12), 1-119.
- Hanai, T., Ikeya, N., and Yajima, M., 1980. Checklist of Ostracoda from South East Asia. *University Museum, University of Tokyo, Bulletin*, (17), 1-236.
- Hartmann, G. and Hartmann-Schreuder, G., 1988. Deep-Sea Ostracoda, taxonomy, distribution and morphology. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, **11**, 699-707.
- Hayashi, K. 2006. Nonmarine ostracode zonation and long-distance correlation based on analysis of regional ostracode succession in China, Korea, Japan and Mongolia. *Cretaceous Researches*, **27**, 168-188.
- Higashi, R., 2010 (MS). Molecular phylogeny and morphological evolution of interstitial cytheroid Ostracoda. *Doctoral thesis of Graduate School of Science and Technology*, Department of Environment and Energy System, Shizuoka University, 30 pp., 9 tables, 40 figures and appendix.
- Higashi, R. and Tsukagoshi, A., 2008. Two new species of *Microloxoconcha* (Crustacea: Ostracoda: Podocopida) from Japan, with a redescription of the genus. *Species Diversity*, **13**, 157-173.
- Hiruta, S., 1983. A new species of the genus *Polycopse* Sars from the Inland Sea of Japan (Ostracoda: Cladocopina). *Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology*, **26**, 1-10.
- Hiruta, S. 1989. A new species of marine interstitial Ostracoda of the genus *Microloxoconcha* Hartmann from Hokkaido, Japan. *Proceedings of Japanese Society of Systematic Zoology*, **39**, 29-36.
- Hiruta, S. 1991. A new species of marine interstitial Ostracoda of the genus *Psammocythere* Klie from Hokkaido, Japan. *Zoological Science*, **8**, 113-120.
- Horne, D. J., Cohen, A. and Martens, K., 2002. Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda. In Holmes, J. A. and Chivas, A. R., eds., *The Ostracoda -Application in Quaternary Research*, 5-36. American Geophysical Union (Geophysical Monograph 131), Washington, D. C.
- Horne, D. J., Smith, R. J., Whittaker, J. E. and Murray, J., 2004. The first British record and a new species of the superfamily Terestricytheroidea (Crustacea, Ostracoda): morphology, ontogeny, lifestyle and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **142**, 253-288.
- 池谷仙之, 1998. 介形虫類. 速水格・森啓(編) 古生物の科学1 古生物の総説・分類. 朝倉書店, 東京, 171-177.
- 池谷仙之, 2008. 花井哲郎先生のご逝去を悼む. 化石, (83), 78-80.
- 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 Hatai, T., 1982. Ecology of Recent ostracods in the Hamana-ko region, the Pacific coast of Japan. *The University Museum, the University of Tokyo, Bulletin*, (20), 15-59.
- Ikeya, N. and Itoh, H., 1991. Recent Ostracoda from the Sendai Bay region, Pacific coast of northeastern Japan. *Reports of Faculty of Science, Shizuoka University*, **25**, 93-145.
- Ikeya, N. and Kato, M., 2000. The life history and culturing of *Xestoleberis hanaii* (Crustacea, Ostracoda). *Hydrobiologia*, **419**, 149-159.
- Ikeya, N., Okubo, I., Kitazato, H. and Ueda, H., 1985. Shizuoka (Pleistocene and living Ostracoda, shallow marine, Brackish and fresh water). In Organizing Committee, 9th International Symposium on Ostracoda ed., *Guidebook of Excursions*, 1-32.
- Ikeya, N., Tanaka, G. and Tsukagoshi, A., 2003. The database of Japanese fossil type specimens described during the 20th Century (Ostracoda). In Ikeya, N., Hirano, H. and Ogasawara, K., eds., *The Database of Japanese Fossil Type Specimens Described During the 20th Century (Part 3)*, Palaeontological Society of Japan (Special Papers), **41**, 37-131.
- Ikeya, N. and Tsukagoshi, A. 1988. The interspecific relations between three close species of genus *Cythere* O. F. Müller, 1785. In Hanai, T., Ikeya, N. and Ishizaki, K., eds., *Evolutionary Biology of Ostracoda, its Fundamentals and Applications*, 819-917. Kodansha, Tokyo.
- Ikeya, N., Zhou, B.-C. and Sakamoto, J., 1992. Modern ostracode fauna from Otsuchi Bay, the Pacific coast of northeastern Japan. In Ishizaki, K. and Saito, T., eds., *Centenary of Japanese*

- Micropaleontology*, 339–354. Terra Scientific Publishing Company, Tokyo.
- 入月俊明・藤原 治・布施圭介・増田富士雄, 1998. 神奈川県三浦半島西岸の後氷期における古環境変遷：ボーリングコア中の貝形虫化石群集とイベント堆積物. 化石, (64), 1–22.
- 入月俊明・後燈明あすみ・河野重範・吉岡 薫・野村律夫, 2009. 兵庫県相生市沖の播磨灘北部における現生貝形虫群集と環境要因との関連. 島根大学地球資源環境学研報, (27), 1–9.
- Irizuki, T., Ishida, K. and Takata, H., 2006. Recent Ostracoda from Urauchi Bay, Kamikoshiki-jima Island, Kagoshima Prefecture, Southwest Japan. *Laguna*, (13), 13–28.
- Irizuki, T., Ito, H., Sako, M., Yoshioka, K., Kawano, S., Nomura, R. and Tanaka, Y., 2015. Anthropogenic impacts on meiobenthic Ostracoda (Crustacea) in the moderately polluted Kasado Bay, Seto Inland Sea, Japan, over the past 70 years. *Marine Pollution Bulletin*, **91**, 149–159.
- 入月俊明・伊藤久代・吉岡 薫・河野重範・野村律夫・田中裕一郎・佐古恵美, 2010. 山口県周防灘北東部笠戸湾周辺における現生貝形虫群集と海洋環境. 島根大学地球資源環境学研究報告, (29), 11–20.
- 入月俊明・中村雄三・高安克己・坂井三郎, 2003. 中海における過去約40年間の貝形虫(甲殻類)の群集変化. 島根大学地球資源環境学研究報告, (22), 149–160.
- Irizuki, T., Kobe, M., Ohkushi, K., Kawahata, H. and Kimoto, K., 2015. Centennial- to millennial-scale change of Holocene shallow marine environments recorded in ostracode fauna, northeast Japan. *Quaternary Research*, **84**, 467–480.
- Irizuki, T., Kusumoto, M., Ishida, K. and Tanaka, Y., 2007. Sea-level changes and water structures between 3.5 and 2.8 Ma in the central part of the Japan Sea Borderland: Analyses of fossil Ostracoda from the Pliocene Kuwae Formation, central Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **245**, 421–443.
- Irizuki, T., Matsubara, T., and Matsumoto, H., 2005. Middle Pleistocene Ostracoda from the Takatsukayama Member of the Meimi Formation, Hyogo Prefecture, western Japan: significance of the occurrence of *Sinocytheridea impressa*. *Paleontological Research*, **9**, 37–54.
- Irizuki, T., Seto, K. and Nomura, R., 2008. The impact of fish farming and bank construction on Ostracoda in Uranouchi Bay on the Pacific coast of southwest Japan - Faunal changes between 1954 and 2002/2005. *Paleontological Research*, **12**, 283–302.
- Irizuki, T., Takata, H. and Ishida, K., 2006. Recent Ostracoda from Urauchi Bay, Kamikoshiki-jima Island, Kagoshima Prefecture, southwestern Japan. *Laguna*, (13), 13–28.
- Irizuki, T., Takimoto, A., Sako, E., Nomura, R., Kakuno, K., Wanishi, A. and Kawano, S., 2011. The influences of various anthropogenic sources of deterioration on meiobenthos (Ostracoda) over the last 100 years in Suo-Nada in the Seto Inland Sea, southwest Japan. *Marine Pollution Bulletin*, **62**, 2030–2041.
- Irizuki, T., Taru, H., Taguchi, K. and Matushima, Y., 2009. Paleobiogeographical implications of inner bay ostracodes during the Late Pleistocene Shimosueyoshi transgression, central Japan with significance of its migration and disappearance in eastern Asia. *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology*, **271**, 316–328.
- Ishii, T., Kamiya, T. and Tsukagoshi, A., 2005. Phylogeny and evolution of *Loxoconcha* (Ostracoda, Crustacea) species around Japan. *Hydrobiologia*, **538**, 81–94.
- Ishizaki, K., 1968. Ostracodes from Uranouchi Bay, Kochi Prefecture, Japan. *Science Reports of the Tohoku University, Sendai, Second Series (Geology)*, **40**, 1–45.
- Ishizaki, K., 1969. Ostracodes from Shinjiko and Nakanoumi, Shimane Prefecture, western Honshu, Japan. *Science Reports of the Tohoku University, Sendai, Second Series (Geology)*, **41**, 197–224.
- Ishizaki, K., 1971. Ostracodes from Aomori Bay, Aomori Prefecture, northeast Honshu, Japan. *Science Reports of the Tohoku University, Sendai, Second Series (Geology)*, **43**, 59–97.
- Ishizaki, K. 1990. A setback for the genus *Sinocytheridea* in the Japanese mid-Pleistocene and its implications for a vicariance event. In Whatley, R. and Maybury, C., eds., *Ostracoda and Global Events*, 139–152. Chapman and Hall, London.
- Ishizaki, K. and Irizuki, K., 1990. Distribution of bathyal ostracodes in sediments of Toyama Bay, Central Japan. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **123**, 53–67.
- 伊藤立則, 1985. 砂の隙間の生き物たち. 241p., 海鳴社, 東京.
- 岩崎泰顕, 1992. 熊本平野地下における有明粘土層中の介形虫の群集変化. 熊本大学理学部紀要(地学), **13**, 1–12.
- Kaji, T. and Tsukagoshi, A., 2008. Origin of the novel chemoreceptor Aesthetasc “Y” in Ostracoda: morphogenetical thresholds and evolutionary innovation. *Evolution & Development*, **10**, 228–240.
- 梶山英二, 1912a. 三崎産介形(カイムシ)類に就きて(一). 動物学雑誌, **24**, 488–492.
- 梶山英二, 1912b. 三崎産介形(カイムシ)類に就きて(二). 動物学雑誌, **24**, 609–619.
- 梶山英二, 1913. 三崎産介形(カイムシ)類に就きて(三). 動物学雑誌, **25**, 1–16.
- Kamiya, T., 1988a. Morphological and ethological adaptations of Ostracoda to microhabitats in *Zostera* beds. In Hanai, T., Ikeya, N. and Ishizaki, K., eds., *Evolutionary Biology of Ostracoda, its Fundamentals and Applications*, 303–318. Kodansha, Tokyo.
- Kamiya, T., 1988b. Contracting population ecology of two species of *Loxoconcha* (Ostracoda: Crustacea) in Recent *Zostera* (Eelgrass) beds: Adaptive differences between phytal and bottom-dwelling species. *Micropaleontology*, **34**, 316–331.
- Kamiya, T., Ozawa, H. and Obata, M., 2001. Quaternary and Recent marine Ostracoda in Hokuriku district, the Japan Sea coast. In the Organizing Committee of ISO 2001, Shizuoka ed., *ISO2001, Field Excursion Guidebook*, 1–20.
- 上山紗也加・中尾有利子・小沢広和, 2017. 多摩川河口干潟の貝形虫相と季節変化. 日本大学文理学部自然科学研究所研究紀要, **52**, 119–134.
- Karanovic, I., Tanaka, H. and Tsukagoshi, A., 2016. Congruence between male upper lip morphology and molecular phylogeny in *Parapolycope* (Ostracoda) with two new species from Korea. *Invertebrate Systematics*, **30**, 231–254.
- Maddocks, R. F. and Iliffe, T. M., 1986. Podocopid Ostracoda of Bermudian caves. *Stylogia*, **2**, 26–76.
- 増馬鉄朗・山田 桂, 2014. 京都府北部久美浜湾の現生貝形虫の分布. *Laguna*, (21), 1–14.
- 中尾有利子, 2014. *Angulicytherura miii* (甲殻亜門：貝形虫綱)にみられる夏越しの戦略としての産卵基質の選択. 日本大学文理学部自然科学研究所研究紀要, **49**, 163–171.
- Nakao, Y. and Tsukagoshi, A., 2002. Brackish-water Ostracoda (Crustacea) from the Obitsu River estuary, central Japan. *Species Diversity*, **7**, 67–115.
- 中尾有利子・塚越 哲, 2008. 干潟に生息する貝形虫群集の季節変化と経年変化. 日本大学文理学部自然科学研究所「研究紀要」, **43**, 163–275.
- Nicholls, A. G., 1935. Copepods from the interstitial fauna of sandy beach. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **20**, 379–405.
- Okubo, I., 1984. On the life history and the size of *Xestoleberis hanaii*. *Research Bulletin of Shujitsu Women's College and Shujitsu Junior College*, **14**, 19–43.
- Ozawa, H., 2003. Japan Sea ostracod assemblages in surface sediments: their distribution and relationships to water mass properties. *Paleontological Research*, **7**, 257–274.
- Ozawa, H., 2004. Okhotsk Sea ostracods in surface sediments: depth distribution of cryophilic species relative to oceanic environment. *Marine Micropaleontology*, **53**, 245–260.
- Ozawa, H. and Ishii, T., 2008. Taxonomy and sexual dimorphism of

- a new species of *Loxoconcha* (Podocopida: Ostracoda) from the Pleistocene of the Japan Sea. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **153**, 239–251.
- 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.
- Ozawa, H., Nagamori, H. and Tanabe, T., 2008. Pliocene ostracods (Crustacea) from the Togakushi area, central Japan; palaeobiogeography of trans-Arctic taxa and Japan Sea endemic species. *Journal of Micropalaeontology*, **27**, 161–175.
- Remane, A., 1936. *Monobryozoon ambulans* n. g. n. sp., ein eigenartiges Bryozoon des Meeressandes. *Zoologischer Anzeiger*, **113**, 161–167.
- 佐々木裕美・入月俊明・阿部恒平・内田淳一・藤原 治, 2007. 房総半島館山市巴川流域にみられる完新世津波堆積物及び静穏時内湾堆積物中の貝形虫化石群集. 第四紀研究, **46**, 517–532.
- Sato, T. and Kamiya, T., 2007. Taxonomy and geographical distribution of Recent *Xestoleberis* species (Cytheroidea, Ostracoda, Crustacea) from Japan. *Paleontological Research*, **11**, 183–227.
- Schön, I., Martens, K., Van Doninck, K. and Butlin, R. K., 2003. Evolution in the slow lane: molecular rates of evolution in sexual and asexual ostracods (Crustacea: Ostracoda). *Biological Journal of the Linnean Society*, **79**, 93–100.
- Schornikov E. I., 1969. Novoe semeystvo rakushkovykh rachkov (Ostracoda) iz supralittoral Kurilskikh Ostrovov [A new family of Ostracoda from the supralittoral zone of the Kuril Islands]. *Zoologicheskii Zhurnal*, **48**, 494–498. (In Russian with English abstract)
- Schornikov, E. I., 1976. Ostracod fauna of the intertidal zone in the vicinity of the Seto Marine Biological Laboratory. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, **22**, 1–30.
- Smith, R. J., 2011. Groundwater, spring and interstitial Ostracoda (Crustacea) from Shiga Prefecture, Japan, including descriptions of three new species and one new genus. *Zootaxa*, **3140**, 15–37.
- Smith, R. J. and Janz, H., 2008. Recent species of the family Candonidae (Ostracoda, Crustacea) from the ancient Lake Biwa, central Japan. *Journal of Natural History*, **42**, 2865–2922.
- Smith, R. J. and Kamiya, T., 2001. The first record of an entocytherid ostracod (Crustacea: Cytheroidea) from Japan. *Benthos Research*, **56**, 57–61.
- Smith, R. J., Kamiya, T. and Horne, D. J., 2006. Living males of the 'ancient asexual' Darwinulidae (Ostracoda: Crustacea). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, doi:10.1098/rspb.2005.3452.
- Swain, F. M., 1999. Fossil nonmarine Ostracoda of the United States. *Developments in Palaeontology and Stratigraphy*, **16**, 1–401.
- Tabuki, R. and Hanai, T., 1999. A new sigillid ostracod from submarine caves of the Ryukyu Islands, Japan. *Palaeontology*, **42**, 569–593.
- 高安克己・植田和昭・太田久子, 1990. 中海・宍道湖の自然史研究—その12. 中海底質中の介形虫遺骸群集とその変遷—. 島根大学地質学研究報告, (9), 129–144.
- Tanaka, G. and Ikeya, N., 2002. Migration and speciation of the *Loxoconcha japonica* species group (Ostracoda) in East Asia. *Paleontological Research*, **6**, 265–284.
- Tanaka, G., Matsushima, Y. and Maeda, H., 2012. Holocene ostracods from the borehole core at Oppama Park, Yokosuka City, Kanagawa Prefecture, central Japan: Paleoenvironmental analysis and the discovery of a fossil ostracod with three-dimensionally preserved soft parts. *Paleontological Research*, **16**, 1–18.
- Tanaka, G., Naruse, H., Yamashita, S. and Arai, K., 2012. Ostracodes reveal the sea-bed origin of tsunami deposits. *Geophysical Research Letters*, **39**, L05406.
- 田中源吾・瀬戸浩二・高安克己, 1998. 美保湾・中海・宍道湖に至る環境と介形虫群集との関係. *Laguna*, (5), 81–91.
- Tanaka, H., 2013. The mating behaviour of the seed shrimp *Parapolycope spiralis* (Ostracoda: Cladocopina), with an insight into the evolution of mating systems in cryptic interstitial habitats. *Biological Journal of the Linnean Society*, **109**, 791–801.
- 田中隼人・小島居英・横澤 賢・若林楓芽・木本和代・佐野恵子, 2015. 富士山西南麓の淡水環境に生息するカイミジンコ類 (甲殻類) の分布と産出報告. タクサ, **38**, 26–41.
- Tanaka, H. and Tsukagoshi, A., 2013. The taxonomic utility of the male upper lip morphology in the ostracod genus *Parapolycope* (Crustacea), with descriptions of two species. *Journal of Natural History*, **47**, 963–986.
- Tanaka, H. and Tsukagoshi, A., 2014. The intra-specific variation of the male upper lip morphology of *Parapolycope watanabei* n. sp. (Crustacea: Ostracoda) and it implies the speciation process. *Zoological Science*, **31**, 758–765.
- Tanaka, H., Tsukagoshi, A. and Karanovic, I., 2014. Molecular phylogeny of interstitial Polycopidae ostracods (Crustacea) and descriptions of a new genus and four new species. *Zoological Journal of Linnean Society*, **172**, 282–317.
- Tsukagoshi, A., 1988. Reproductive character displacement in the ostracod genus *Cythere*. *Journal of Crustacean Biology*, **8**, 563–575.
- 塚越 哲, 1989. 介形虫 *Cythere* 属の生殖器官の形態と垂直孔の分布様式—系統復元への有用性をめぐって—. 日本ベントス研究会誌, (35/36), 89–96.
- Tsukagoshi, A., 1990. Ontogenetic change of distributional patterns of pore systems in *Cythere* species and its phylogenetic significance. *Lethaia*, **23**, 225–241.
- 塚越 哲, 1996. 古生物学のすすめ—化石が実証する生物の系統—. 岩槻邦男・馬渡峻輔 (編): バイオディバーシティーシリーズ, 第1巻: 生物の種多様性, 25–39. 裳華房.
- 塚越 哲, 2004. 種多様性研究と古生物学: 間隙性貝形虫類を例として. 化石, (75), 18–23.
- 塚越 哲, 2010. 間隙水に棲む貝形虫類—垣間見る驚異的な種多様性—. 公益法人・藤原ナチュラリストリー振興財団ホームページ http://fujiwara-nh.or.jp/archives/2010/0223_135100.php (Accessed 2 Dec., 2016)
- 塚越 哲, 2010. 間隙性動物の多様性—貝形虫類を例に—. タクサ, **28**, 4–10.
- Tsukagoshi, A. and Ikeya, N., 1987. The ostracod genus *Cythere* O. F. Müller, 1785 and its species. *Transaction and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (148), 197–222.
- Tsukagoshi, A. and Ikeya, N., 1991. A redescription of *Cythere japonica* Hanai, 1959 (Podocopida: Ostracoda). *Zoological Journal of Linnean Society*, **103**, 129–143.
- Ward, J. V., Malard, F., Stanford, J. A. and Gonser, T., 2000. Chapter 2 Interstitial aquatic fauna of shallow unconsolidated sediments, particularly hyporheic biotopes. In Wilkens, H., Culver, D. C. and Humphreys, W. F., eds., *Ecosystem of the World 30, Subterranean Ecosystems*, 41–58. Elsevier, Amsterdam.
- Watanabe, S., Tsukagoshi, A. and Higashi, R., 2008. Taxonomy and ecology of two new interstitial Ostracoda (Podocopida: Cytheroidea) from Shimoda, central Japan. *Species Diversity*, **13**, 53–71.
- Yajima, M., 1982. Late Pleistocene Ostracoda from the Boso Peninsula, central Japan. *University Museum, University of Tokyo, Bulletin*, (20), 141–227.
- 山田 桂・増馬鉄朗・瀬戸浩二, 2015. 貝形虫群集を用いた中海における過去1,700年間の古環境変遷. 第四紀研究, **54**, 53–68.
- Yamada, K., Masuma, T., Sakai, S., Seto, K., Ogusa, H. and Irizuki, T., 2016. Centennial-scale East Asian summer monsoon intensity based on $\delta^{18}\text{O}$ values in ostracode shells and its relationship to land-ocean air temperature gradients over the past 1700 years. *Geology*, doi:10.1130/G37535.1.
- Yamada, S., 2007a. Formation of the hinge in the podocopan ostracode *Loxoconcha pulchra*. *Journal of Morphology*, **268**,

- 442–456.
- Yamada, S., 2007b. Structure and evolution of podocopan ostracod hinges. *Biological Journal of Linnean Society*, **92**, 41–62.
- 山田晋之介, 2008. 貝形虫類の背甲：構造とクチクラ形成に関する総説. 化石, (83), 41–58.
- Yamada, S. and Keyser, D., 2009. Cuticle formation of the adductor muscle attachment in a podocopid ostracod, as an example of a calcified arthropod. *Paleontological Research*, **13**, 103–118.
- Yamada, S. and Keyser, D., 2010. Calcification of the marginal infold in podocopid ostracods. *Hydrobiologia*, **638**, 213–222.
- Yamada, S. and Matzke-Karaz, R., 2011. Skeleto-musculature of the mandible and its function in podocopid ostracods exemplified by *Loxoconcha pulchra* (Cytheroidea: Loxoconchidae) and *Fabaeformiscandona tyrolensis* (Cypridoidea: Candonidae). *Journal of Morphology*, **272**, 1342–1352.
- Yamada, S., Tsukagoshi, A. and Ikeya, N., 2004. Ultrastructure of the carapace in some *Semicytherura* species (Ostracoda: Crustacea). *Micropaleontology*, **50**, 381–389.
- Yamaguchi, T., 2004. Oligocene ostracode assemblages from the Itanoura Formation, Nishisonogi Group, Nagasaki Prefecture, southwestern Japan. *Paleontological Research*, **8**, 53–70.
- Yamaguchi, T. and Goedert, J. L., 2010. A new species of *Cythere* (Ostracoda) from the middle Eocene McIntosh Formation, Doty Hills, Washington State, USA, and its significance for the evolutionary history of the genus. *Journal of Paleontology*, **84**, 709–719.
- Yamaguchi, T. and Hayashi, H., 2001. Late Miocene ostracodes from the Kubota Formation, Higashi-Tanagura Group, northeast Japan, and their implications for bottom environments. *Paleontological Research*, **5**, 241–257.
- 山根勝枝, 1998. 瀬戸内海燧灘における現生貝形虫群集. 愛媛県総合科学博物館研究報告, **3**, 19–59.
- Yasuhara, M., Cronin, T. M., Hunt, G. and Hodell, D. A., 2009. Deep-sea ostracods from the South Atlantic sector of the southern ocean during the last 370,000 years. *Journal of Paleontology*, **83**, 914–930.
- Yasuhara, M. and Irizuki, T., 2001. Recent Ostracoda from the northern part of Osaka Bay, southwestern Japan. *Journal of Geosciences, Osaka City University*, **44**, 57–95.
- Yasuhara, M., Irizuki, T., Yoshikawa, S. and Nanayama, F., 2002. Changes in Holocene ostracode faunas and depositional environments in the Kitan Strait, southwestern Japan. *Paleontological Research*, **6**, 85–99.
- Yasuhara, M., Irizuki, T., Yoshikawa, S., Nanayama, F. and Mitamura, M., 2004. Holocene ostracode paleobiogeography in Osaka Bay, southwestern Japan. *Marine Micropaleontology*, **53**, 11–36.
- Yasuhara, M. and Yamazaki, H., 2005. The impact of 150 years of anthropogenic pollution on the shallow marine ostracode fauna, Osaka Bay, Japan. *Marine Micropaleontology*, **55**, 63–74.
- Yasuhara, M., Yamazaki, H., Irizuki, T. and Yoshikawa, S., 2003. Temporal changes of ostracode assemblages and anthropogenic pollution during the last 100 years, in sediment cores from Hiroshima Bay, Japan. *The Holocene*, **13**, 527–536.

(2017年2月22日受付, 2017年6月24日受理)

