

第5章 日本海の環境変化と海洋生物

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-10-05 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/2297/2476

第 5 章

日本海的环境変化と海洋生物

-ことに貝形虫の進化について-

金沢大学大学院自然科学研究科環境科学専攻

神谷 隆宏

email: takamiya@kenroku.kanazawa-u.ac.jp

1. はじめに

日本海は中緯度域に分布する代表的な縁海のひとつで、最深部では 3000m を超える一方、外海とは水深百 m 程度の 4 つの浅い海峡（対馬海峡，津軽海峡，宗谷海峡，間宮海峡）でつながる。現在日本海に流入する海流は南からやってくる対馬暖流だけであるが、太平洋側の房総沖では北からの寒流（親潮）と南からの暖流（黒潮）が衝突している。このため、日本海は鮮新世の終わり頃（約 200 万年前）から顕著になる氷河性海水準変動（気候変動）の影響で大規模な環境変遷をくり返し受けてきた。外海とつながった温暖期と、閉鎖的な海域となり孤立する寒冷期がくり返したということである。この 2 つの時期の間では全く水塊の構造が異なっていたと考えられている。現在日本周辺の海域には様々な生物相に高い多様性が認められ、このような独特の環境変化が多様性形成の要因の一つであるようにみえる。現在のそのような状況がどのような過程を経て誕生したのかは、DNA 分析などにより現生種の系統関係が正確に推定できれば推察は可能である。しかしさらに生物の化石記録を直接加えて考えることができれば、その多様化の過程は一層よく理解することができるであろう。つまり、いつ、どこで、どのようなタイミングで進化や絶滅が生じたのかというシナリオが細かく描けるということである。

本稿では、筆者が研究してきた貝形虫（別名オストラコーダ，カイミジンコ）という生物を材料生物として取りあげる。貝形虫は小型甲殻類の一種で、海生底生種の多くは石灰化した背甲をもち、化石として普遍的に産する（Fig. 1）。日本の貝形虫研究は古生物学者を中心に化石とともに現生種の分布分類や解剖学的形態解析において多くの世界的成果を挙げており、将来的にきわめて優良な進化学の材料生物になると考えられる。まだ予察的な部分を含むが、深海種と浅海種の進化の特徴が大きく異なること、本来南方に起源をもつ浅海種の一部は日本周辺で多様化し独自のグループを形成していること、その多

様化の中身は黒潮種と「日本海特産種」、親潮種の出現によりもたらされていること、北方域多様化のプロセスとして日本海種の一部がオホーツク海を経てさらに北方へ進出し、おそらく親潮種をもたらし、一部はベーリング海峡を経て北米西岸やヨーロッパ北岸に達していることなどがわかってきた。日本海はいわば進化のゆりかごなのである。

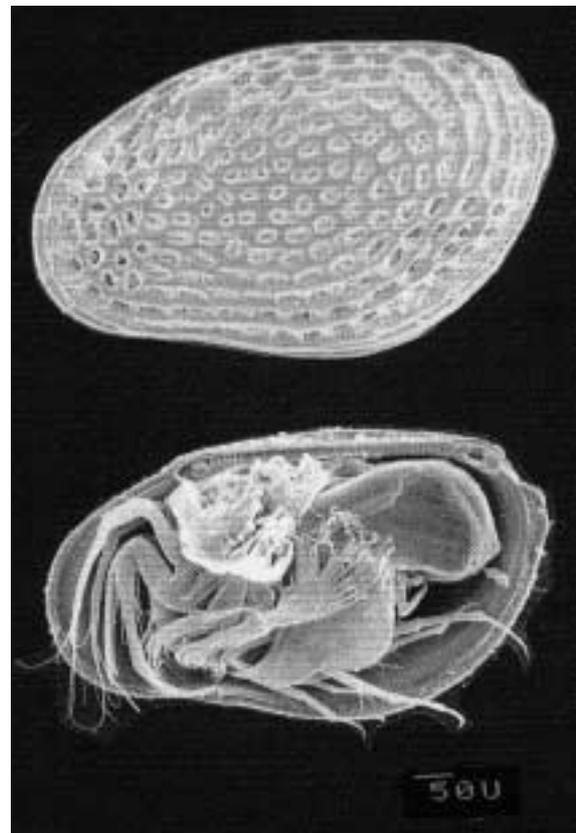


Fig. 1 SEM photos of ostracode *Loxoconcha japonica* (male). The above is the left lateral view of the carapace. The below is the inside view where the left valve is removed to show the soft part.

2. 日本海における過去の海洋環境変化

ユーラシア大陸の縁が大陸本体から切り離され、日本列島の形成がはじまったのは、今から約 2500 万年ほど前だと考えられる。大陸の裂け目として生じはじめた原日本海が当初は淡水湖のような環境であったことは、日本海海底のボーリングコアの下部から淡水生珪藻が見つかったことから支持される。西南日本の時計まわりの回転、東北日本の反時計まわりの回転が生じる前は、日本海は溝状に細長くのびており、太平洋と大きくつながっていた。おおよそ現在に類する形の日本海が出来上がったのは 500 万年程前である。この地形を背景に、およそ 250 万年前から現在に至るまでの期間においては北半球で汎世界的に生じた短周期（4 万年あるいは 10 万年）の氷河性海水準変動（気候変動）の影響を大きく被ってきた。後述するように、氷期と間氷期でダイナミックに日本海の海洋環境が変化したのである。

日本海の環境変遷に関する報告は既に多くの研究者により様々な観点から報告されてきた。例えば約 1800 万年前から現在までの日本海の環境変遷を 5 つのステージに分けて総括したものがある¹⁾ (Fig. 2)。

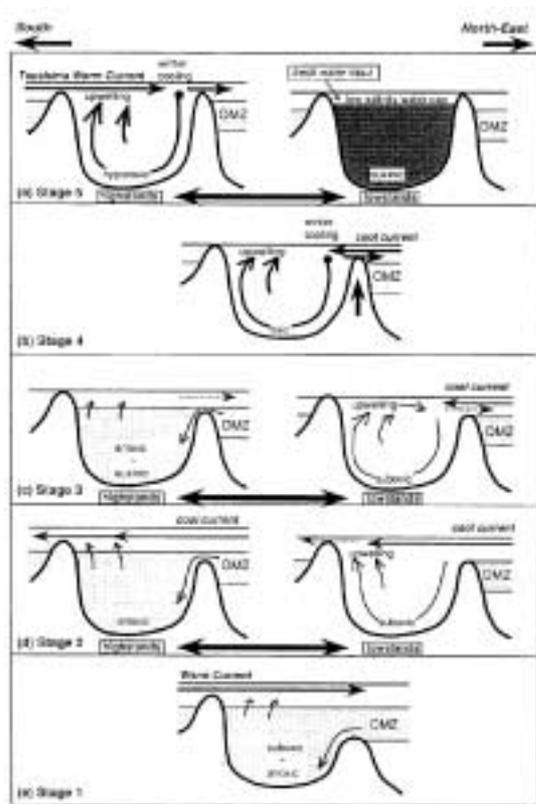


Fig. 2 A schematic model of environmental changes of Japan Sea through geologic time (Tada, 1994). (a)0-2.5Ma, (b)2.5-6.5Ma, (c)6.5-10.5Ma, (d)10.5-15.5Ma, (e)15.5-18Ma

それらはまだ本州が多くの島に分かれており、太平洋側から貧酸素水塊（暖流）が流入し、表層を除く日本海の水質が全体に貧酸素であった時代（1800～1550 万年前）にはじまる。貧酸素水塊とは、主として太平洋側の水深約 500～1000m に認められる溶存酸素量の少ない水塊で、有機物の供給量とその分解に使われる海水中の酸素の消費バランスにより、このような貧酸素水塊がもたらされる。その後津軽海峡が隆起を始め、日本海的环境は海水準の高低により変化するようになる。高海水準期には水深が深いため酸素極小層を含む貧酸素水塊が流入（1550～1050 万年前は寒流、1050～650 万年前は暖流）することにより水質は貧酸素状態となるが、低海水準期には海峡が浅いために貧酸素水塊の流入が阻止され、比較的酸素に富む表層水が供給された。湧昇の影響も加わり、この時期の水塊は酸化的であったといえる。その後津軽海峡の隆起は継続し、酸素に富む表層水が流入し、冬期の冷却による垂直混合が加速され、底層水まで酸化的となった（650～250 万年前）。250 万年から現在にかけては、北半球の氷河性海水準変動が強化された時期であり、氷期・間氷期で数十 m、時に 100m を超す海水準の変化が生じた。このため温暖な高海水準期になると対馬暖流が南から十分流入し、冬期の冷却による垂直混合も加わり、日本海の水塊は極めて酸化的であった。一方、寒冷期の低海水準期には対馬暖流の流入量が減少し、黄河からの淡水の流入により日本海表層は密度の軽い淡水層により表層を被われることになる。このため水塊の垂直混合が制限され、日本海の水塊、特に底層水は貧酸素となった。このような第四紀に生じた海洋変遷のなかで最も新しい最終氷期をはさんだ過去 8 万 5 千年間の日本海の変化について大場らは浮遊性および底生有孔虫の酸素・炭素同位体の分析から詳細な推定を行った²⁾ (Fig. 3)。これらの日本海の海洋環境変化を背景に、現生および化石貝形虫類が浅海・深海においてどのような時空的分布を経てきたかを把握することで、その進化のプロセス・パターンの解明をおこなった。

3. 貝形虫の概要

貝形虫は大きさ 1 ミリ前後の小型の甲殻類で、現在、深海から浅海、湖や池、田んぼ、湧き水など世界中のあらゆる水域に生息している。湿った苔や海岸の砂の中、温泉といった特殊な環境にも産出が報告されている。その出現は古く、最古のもの（Bradoriida 目）は古生代カンブリア紀に既に出現していたとされてきたが³⁾、最近の研究ではこれを他の分類群に含める研究者が多い⁴⁾。いずれにせよ、少なくとも 5 億年を生き延びた歴史をもち、腕足類や海ユリなどの他の浅海生物と同様に古生代/中生

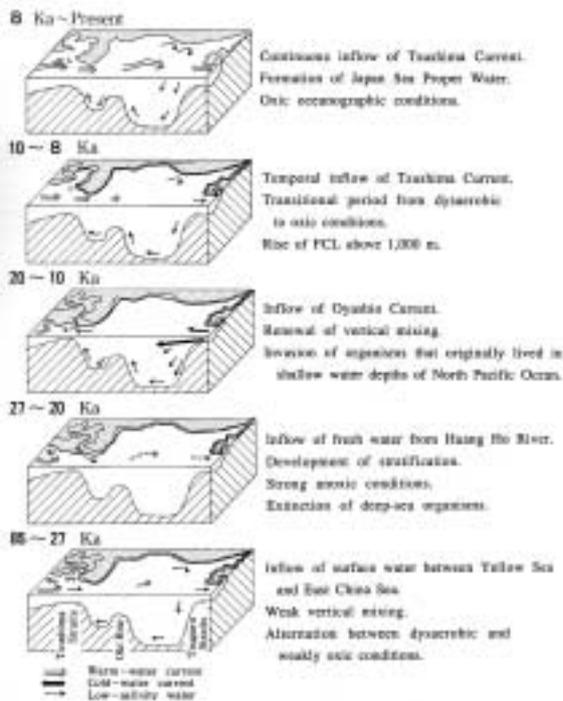


Fig. 3 Reconstruction of environmental changes of Japan Sea for the last 85,000 years (Oba et al., 1991).

代の境界（約2億4千万年前）で大きな絶滅イベントを被り、現在繁栄している種は主として中生代以降現れ多様化したグループである。近年貝形虫研究者のネットワークである *Ostracon* という組織の web 上で貝形虫の多様性に関する議論があったが、その多様性は現生種で5万種、化石も含めると実に10万種に及ぶと推察されている。

貝形虫は進化学の材料生物としてユニークな特長をもつ。淡水生種や海生の底生種では背甲が良く石灰化しているため、これが化石として普遍的に保存される。化石として産出する多くの微小生物（例えば有孔虫、放散虫、珪藻）は骨格の形態は複雑であるが単細胞生物であり、細胞の配列や構造といった生物学的特徴と結び付けた種分類はできない。多細胞生物である貝形虫は一般に雌雄異体で、オスは体に比して巨大で複雑な構造・形態の生殖器をもつため（軟体部全体の約1/3から1/2を占める）、これを顕微鏡下で解剖・観察し、現生種について正確な種同定をすることができる⁵⁾ (Fig. 4)。

また背甲上の網目様様が表皮細胞の配列に、無数の小孔から突出する小毛が感覚子に対応していることが組織学的に確認され⁶⁾ (Fig. 5)、丹念に顕微鏡観察を行えば、現生種でも化石でも背甲表面の細胞配列を種間や属間で比較することが可能である。

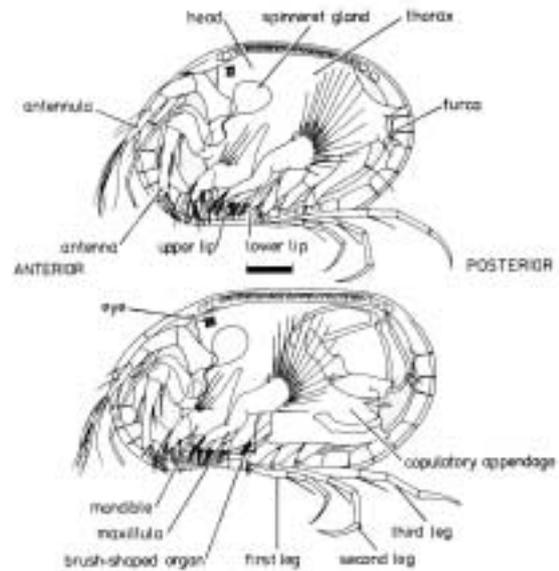


Fig. 4 Appendages of *Loxoconcha elliptica*, adult female (above) and adult male (below) (Athersuch et al., 1989). Note the large copulatory appendage of the male. Scale bar 100µm.

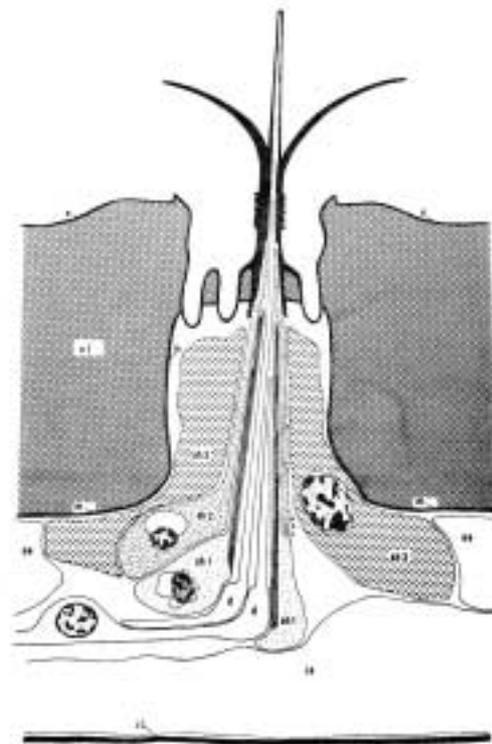


Fig. 5 Cross section of the pore-system (sensillum) and carapace of the ostracode *Bicornucythere bisanensis* (Okada, 1982). (d) dendrite, (e) epicuticle, (ie) inner epidermal cell, (il) inner lamella cuticle, (m) membranous layer, (0e) outer epidermal cell, (ol) outer lamella cuticle, (sh to 3) sheath cells.

孵化した幼体から脱皮を経て成体になる（海生底生種では一般に 8 回）に連れて感覚子の数は増加していくのだが（例えば *Loxoconcha japonica* という種の場合 2 個から 87 個に増加する）、この数と分布に次第に分類群独自の特徴が現れるようになる。この性質-発生は一般から特殊へと進んでいく-を利用して、脱皮の早い段階で感覚子の数が分化する 2 つの分類群の関係は系統が遠く、脱皮の遅い段階まで数と分布が共通するものは近縁であるとする、上手い具合に系統関係が描ける⁷⁾ (Fig. 6)。この発生過程における感覚子の数と分布の分化による系統推定の結果は、化石種の層位学的産出記録と整合的であり⁷⁾ (Fig. 7)、また DNA（ミトコンドリアの COI 領域）を用いた分子遺伝学的な解析結果とも整合的であることが（一部の分類群間関係ではあるが）示された⁸⁾。従ってこの推定基準は化石種にも現生種にも種レベルから上科レベルまで適用できる客観的で優れた基準であると考えられ⁹⁾、すでにいくつかの分類群の系統推定に適用された後 DDP (Differentiation of Distribution of Pore-systems) 法と名付けられた¹⁰⁾。生殖器を用いて近縁種間でも正確な種分類ができることと、明確な系統関係の推定基準を化石種・現生種に共通してもつことは、貝形虫が進化的研究の材料として高いポテンシャルを持つことを示唆する。

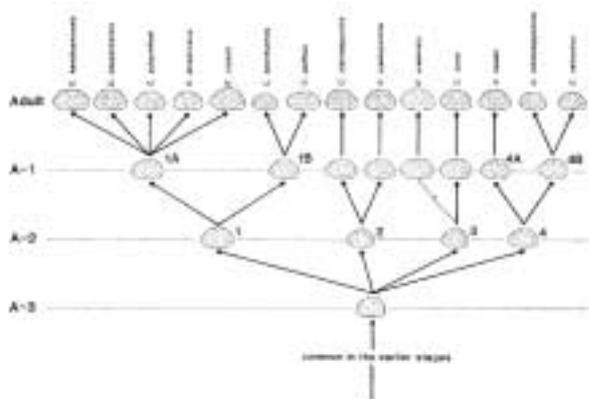


Fig. 6 Differentiation of normal pore-system pattern between 14 species of *Cythere* (Tsukagoshi, 1990). The relationship is considered to reflect phylogeny.

一方日本は近海でプレートが沈み込むため世界でも最も活発な地殻変動域のひとつであり、第三紀後期から第四紀の多くの海成堆積物が既に陸上に露出している。これらの海成堆積物の化石標本調査から、過去数百万年にわたって日本周辺にどんな貝形虫が分布していたかを調べれば、例えば海底のボーリングコアにたよらざるを得ない地域に比べ、圧倒的に多くの情報量を得ることができる。このような日本の地質の特質と貝形虫の特質を組み合わせることで、日本の海生生物がどんな絶滅・進化のすえに現在の

姿を獲得したかという生々しいプロセスを描き出すことができる。本稿では以下にその事例研究のいくつかを紹介する。

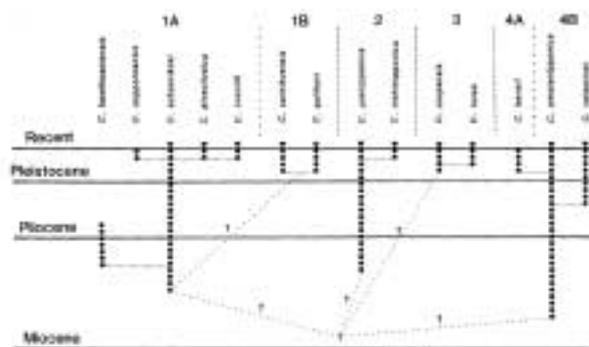


Fig. 7 Stratigraphic distribution and evolutionary relationship of the 14 species of *Cythere* (Tsukagoshi, 1990).

4. 日本周辺の浅海性（沿岸性）貝形虫の分布と進化

Cythere 属の進化

Cythere 属貝形虫は日本列島をはじめとする北太平洋西岸域を中心に現生種 13 種を含む 17 種が報告されている¹¹⁾。北大西洋（2 種）、北太平洋東岸（4 種）にも産するが、多様性の圧倒的に高いのは日本列島周辺（12 種）である。これらの種は岩礁地の石灰藻などに付着して生活しており、従って現生種の分布調査および標本の入手は沿岸の海藻採取により確実に行うことができる。塚越らはそれまで混乱していた *Cythere* 属の種分類を、まず雄性生殖器の形態解析とポア（感覚子）の背甲上の分布に基づいて、7 種の新種の記載と 10 種の既知種の再記載を行った¹¹⁾。さらに個体発生に伴って増加するポアの数には脱皮ステージの中期までは全ての種で共通するが（A-3 幼体で全ての種が 27 個のポアを持つ）、脱皮ステージが進むに連れグループが細分されていくことを明らかにした（Fig. 6；例えば A-4 幼体で 4 つのグループに分かれ、最終ステージの成体時には 14 の種が全て独自の数を持つようになる）。このポアの分化に基づく種間関係は化石記録に基づく種の出現順序や DNA から推定した種間関係と基本的によく一致しており、これが系統関係を示している可能性が高いと結論された。塚越のポアによる系統関係の推定、化石種の層位学的分布、現生種の地理的分布の調査結果に神谷の雄性生殖器の基本構造の類似に基づく系統関係（神谷、未公表データ）を加えて、以下のような *Cythere* 属の進化史が描き出された。即ち、*Cythere* 属が現れたのは、おそらく中新世の中期または前期の東南アジア周辺海域であった。その直後に 3 つの基本的な種グループ（ここで仮に *C. schornikovi* グループ、*C. uranipponica* グループ、*C. omotenipponica* グループと呼ぶ）が出現したが中新

世後期，鮮新世を通して種の多様化はほとんど生じなかった．このパターンは例えば Gould らの主張した断続平衡説¹²⁾や古生代カンブリア紀に生じた進化の大爆発においてみられた「ある進化学的事件の最初のフェーズで，生物は可能なデザインを作れるだけ作り出し，後はその選択と修正による進化が進む（進化の試行錯誤）」に類似している．

進化パターンの普遍性と階層性を示唆しており興味深い．その後更新世になると目覚ましい多様化が生じた．その一例は，初現的な種である *C. omotenipponica* は現在太平洋側から日本海中南部に生息する黒潮・対馬暖流基部種であるが，この種から日本海北部に生息した対馬暖流末端種の *C. hanaii* が分化し，さらにこの種から千島列島に生息する親潮種である *C. schornikovi* が分化し，この親潮種がベーリング海峡を越えて合衆国東岸，カナダ，グリーンランド，スカンジナビア半島やイギリスにまで分布する *C. lutea* を生み出したものである．このような種の分化と北上は他の *Cythere* 属の種にもみられる．本来は南方起源の *Cythere* 属がベーリング海峡をも越えて北米西岸や北極圏・北ヨーロッパまで分布するようになった背景としてひとつのモデルが考えられた¹³⁾ (Fig. 8)．更新世の間氷期に日本海に進入した温暖種（種 A；Fig. 8 上図の日本海の縦線部）は氷期になると海水準が下がり孤立する．つまり寒冷化に伴い南下しようとしても対馬海峡の閉鎖により遮断されるわけである．この孤立し，寒冷な環境におかれた温暖種の多くの個体群は死滅するであろうが，中には突然変異を生じ寒冷な環境を生き延びた個体があったに違いない．これらの個体から新たに寒冷環境に適応した個体群が形成された．この新しい個体群（新種 B；Fig. 8 下図の打点部）は次の間氷期になると日本海より一段階寒冷な北の環境であるオホーツク海（これも縁海である）に分布を移動することになる (Fig. 8 上図の打点部)

その後氷期が再訪するとまた同じことをくり返し，突然変異により極寒な環境を生き延びた個体群（新種 C；Fig. 8 下図の横線部）が次の間氷期には極寒の親潮域に分布する種 (Fig. 8 上図の横線部) となるのである．こうしてベーリング海峡をも越える種 (Fig. 8 の波線部) を形成していったに違いない．

このように，日本海やオホーツク海をはじめとする縁海が氷期に孤立し，新しい種をつくり出し，間氷期にそれらを北へ北へと送りだしているプロセスを「日本海ポンプ効果 (縁海ポンプ効果)」と呼ぶ¹³⁾．

氷期の海洋環境は前述したように貧酸素であり，ことに深海底生生物にとっては苛烈な環境で完全に死滅したものが多かったであろう．しかし溶存酸素に比較的富んでいた可能性の高い海面表層付近に生息する浅海生物，とくに現在や過去の一時間面においても温度差や塩分の大きく変動する潮間帯に生息

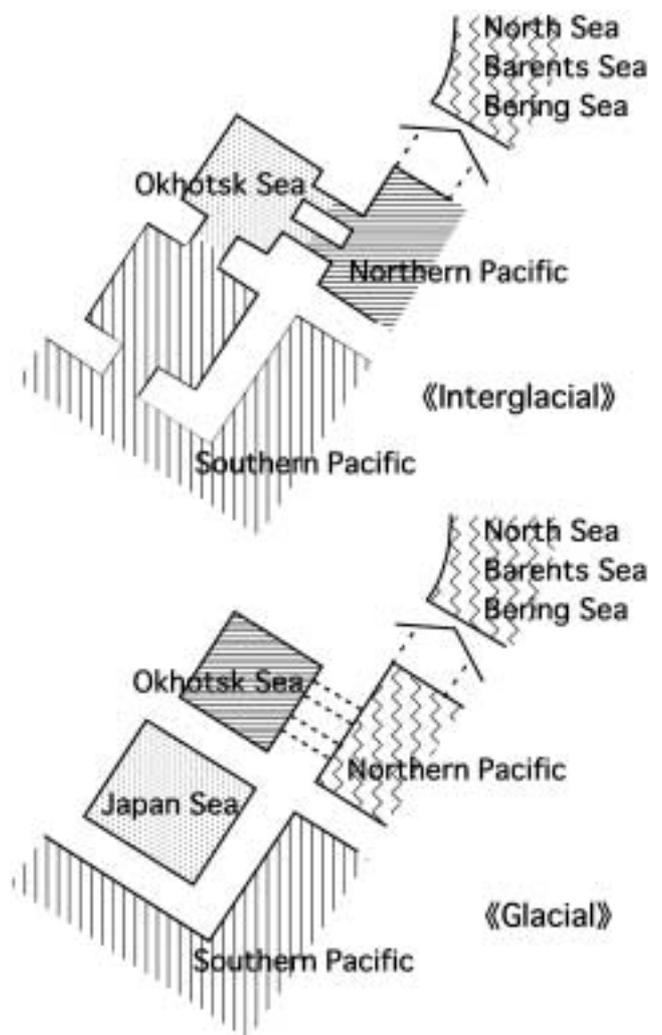


Fig. 8 Schematic model to show the speciation of species between glacial-interglacial periods (Kamiya, 2003).

する種にとっては，突然変異などの工夫を必要とするものなんとか生き延びられる環境であったと推定される．日本列島より北方に生息する *Cythere* 属の多くが第四紀に現れてきた事実は「ポンプ効果」により実にうまく説明される．

その他の潮間帯種の進化

最近私の研究室において *Cythere* 属以外の日本の潮間帯種の多様化の現状を，詳細な種分類と地理的分布の検討から再評価する試みがなされた．このプロジェクトにより，*Xestoleberis* 属，*Neonesidea* 属，*Paradoxostoma* 属の 3 属が詳しく調べられた．*Xestoleberis* 属は日本周辺に未記載種 7 種を含む 13 種生息する¹⁴⁾．これらのうち，幼体ステージが十分に得られた 9 種についてポア形態のタイプ分けと DDP 法により系統を推定すると 3 つのグループに分

けられた (Fig. 9). B グループは沖縄を中心に、熱帯・亜熱帯の黒潮域に生息する2種からなる¹⁴⁾ (Fig. 10). A グループは沖縄・奄美大島に生息する種と九州以北から北海道まで広域に分布する種からなるグループである (Fig. 10). 一方Cグループは九州以北の海域に種ごとに比較的狭い分布範囲をもちながら生息する (Fig. 10). グループCに含まれる4種の種間関係 (Fig. 9) は、この属の中では脱皮ステージの後半までポアの分布パターンを共有することから、他の種間関係に比べ地質学的な意味で最近多様化が生じたグループである可能性が高い. この4種の地理的分布の特徴は *Cythere* 属にみられた種グループの分布に類似している.

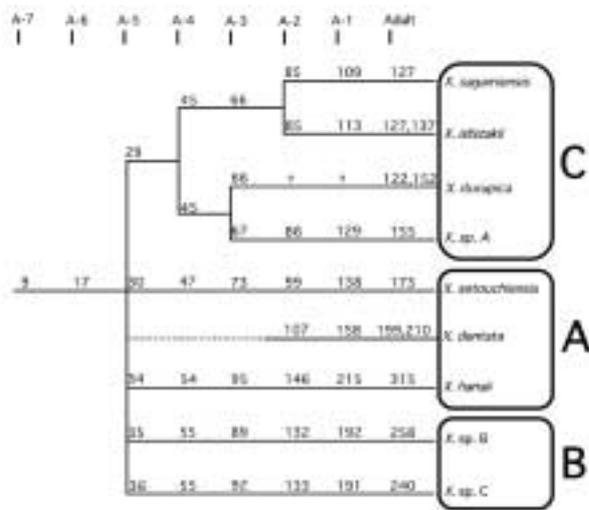


Fig. 9 Phylogeny of 9 species of *Xestoleberis* based on the DDP analyses (Sato, 2003).

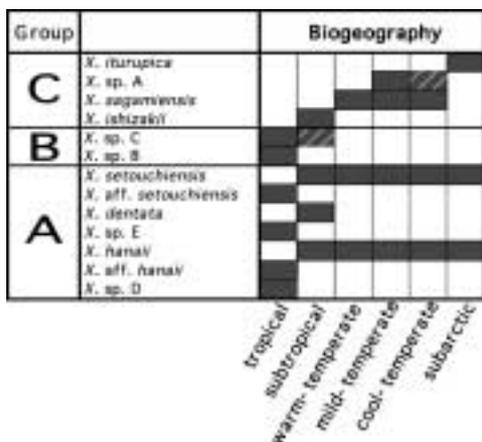


Fig. 10 Geographic-climatic distributions of 13 species of *Xestoleberis* (Sato, 2003). Note the different features of distribution between A, B and C groups.

Xestoleberis ishizakii はこのグループ唯一の黒潮種 (亜熱帯種) で、四国と紀伊半島の南端に生息している (Fig. 11). *Xestoleberis* 属の分布の中心が日本でも世界的にも熱帯・亜熱帯域であることを考慮すると、この種がグループCの初現種である可能性がある. この種ともっとも類縁関係の近い種が *X. sagamiensis* であり、日本海および三陸沿岸に生息する (Fig. 11). この2種の地理的分布は日本海の閉鎖時に孤立した *X. ishizakii* から *X. sagamiensis* が誕生したことをうかがわせる.

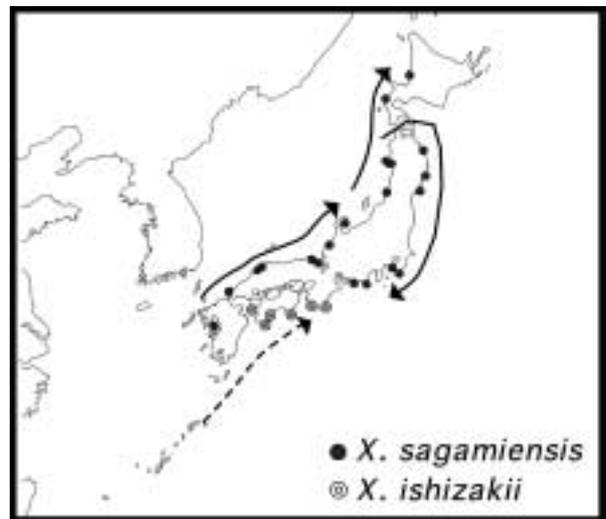


Fig. 11 Geographical distribution of *X. sagamiensis* and *X. ishizakii* (Sato, 2003).

また、もう一つの近縁なペアである *X. sp. A* と *X. iturupica* は、前者が日本海北部に、後者は千島列島、知床半島を含む北海道東岸の亜寒帯海域に分布する (Fig. 12). *Xestoleberis* sp. A は *X. sagamiensis* が *X. ishizakii* から分化する以前に *X. ishizakii* から分化した種である可能性がある. 分布の特徴から日本列島周辺でもっとも北に分布する *X. iturupica* が日本海に生息する種から分化したことは容易に推察され、これはまさに *Cythere* 属の北上した過程と一致している. *Xestoleberis* 属の北方域での多様化もまた第四紀の氷期・間氷期の環境変化を背景とした「日本海ポンプ効果」が大きく関与したことが示唆されたといえる.

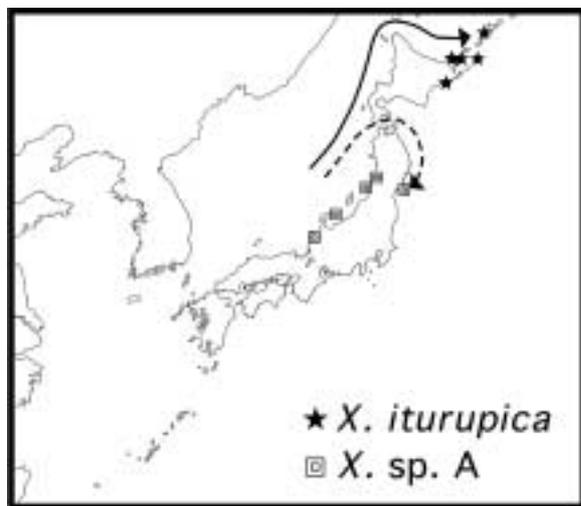


Fig. 12 Geographical distribution of *X. iturupica* and *X. sp. A* (Sato, 2003).

上記の2属以外の日本周辺に生息する代表的な潮間帯種として、多様な海藻を生息場とする *Paradoxostoma* 属と *Bairdioidea* 上科貝形虫に属する *Neonesidea* 属がある。前者は、竹中により日本周辺に60種を超す種が分布することがはじめて明らかにされ¹⁵⁾、後者については小幡が未記載種14種を含む16種の分布を報告した¹⁶⁾。いずれの属についても日本海型と太平洋型の近縁な種のペアの存在や、*Paradoxostoma* 属の北方種が日本海種から分化した可能性が指摘されるなど、縁海の役割と重要性を支持する結果が得られている。

最近、別の角度から日本周辺の縁海の意義を検証する試みがなされた。それは日本列島と同緯度あるいは類似した海洋環境下の世界の他の地域において、第四紀に生じたと考えられる多様化（種分化後間もない近縁種の存在）がみられるかどうか、通常南方域に限定される種グループの特筆すべき北上がみられるかどうかの調査である。これらがみられないとすれば、我々のいう「日本海は南方種の北方進化を促進する特別な場」という主張はさらに確固たるものになる。まだ予察的ではあるが、北米西岸を調査した結果、基本的な種グループの数が少ないこと、種分化後間もない近縁種の存在は北米西岸にもみつかること、*Xestoleberis* 属については北極周辺をはじめとする極寒域に生息する種がいること、ただし中生代より出現した長い地質記録をもつ本属の場合、この極寒種がいつの時代のどのような環境を背景に形成されたかはまだ詳細に検討する必要があることなどがわかってきた。この課題-生物進化と多様化における日本海の意義と重要性-の研究は今後も継続して行っていく必要がある。

5. 日本海深海性貝形虫の分布と進化

潮間帯種の場合、第四紀の氷河性海水準変動が種分化を促進し、この時期に活発な進化イベントの生じたことが明らかとなってきた。一方、深海種の場合（ここでは便宜的に水深200m以深を深海として扱う）、これとは異なったシナリオの存在が予測される。日本海深海性貝形虫の分布と進化については、熊切（私信）が中新世以降の時代の化石調査と、現在の深海群集を評価する調査をすすめている。現生群集の検討からまず明瞭になったことは、現在日本列島太平洋岸の深海にみられる群集は世界の他の深海域のものとも共通しており、それらはサイクロステア属（例えば、*Bradleya*, *Abyssocythere*, *Abyssocythereis*, *Poseidonamicus*, *Henryhowella* 属）とよばれる種を普遍的に含むのに対し、日本海の深海群集にはこれらの属がいっさい欠如していることである（Fig. 13）。

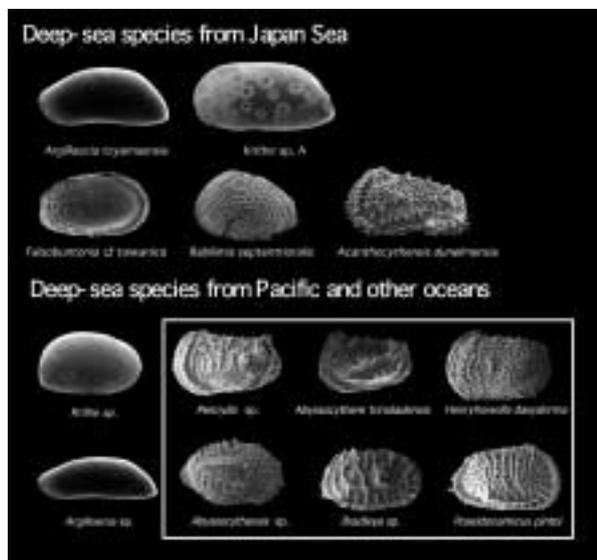


Fig. 13 Difference of deep Sea ostracodes between Japan Sea and Pacific (Kumakiri, per. com.)

日本海深海群集を構成する種は *Acanthocythereis dunelmensis*, *Rabilimis septentrionalis*, *Krithe* spp. などであり、これらは他の深海域にも産するが北方浅海域にも分布するという特徴をもつ。いわゆる日本海固有水とよばれる水塊には通常北方浅海域に生息する種（*Rabilimis septentrionalis* 北極周辺にも分布する）が侵入してきているというイメージが強い。このことは、日本海固有水の起源-日本海表層を流れる対馬暖流が北上し、サハリン・間宮海峡付近で冷却され重くなり、暖流の下に潜り込むように南下し、膨大な堆積を占める固有水をつくり出す-を考えれば当たり前のことかもしれない。日本海深海の水塊はそ

の起源、性質とも北方浅海の水塊と深く関連しているのである。さらに詳細な種の検討が望まれるが、現在のところ潮間帯種にみられたような活発な種形成イベントは深海域では生じておらず、むしろ氷期の貧酸素環境での絶滅以後、北方域種の移入によりもたらされた群集と結論できるであろう。

このような現在の日本海の深海群集にみられる特徴がいつの時代からみられるかについては、化石標本の調査のみがその解答を与える。北陸地方に分布する約 1700 万年前の日本海深海部の堆積物（黒瀬谷層、東別所層）より産する貝形虫化石群には、*Acanthocythereis*, *Krithe*, *Palmenella* などの現在の日本海に産する属とともに、*Bradleya*, *Legitimocythere*, *Cytherella* などのいわゆる太平洋深海型の属（あるいは *psychrosphere* 属）が産することが熊切の調査で判明した。化石記録をさらにさかのぼる調査を継続中であるが、どうやら鮮新世までこのような傾向がみられそうである。日本海の海洋環境変遷史を合わせて考えるとこの事実は受け入れやすい。即ち、日本海と太平洋が大きな流路で結ばれており、両者の水塊構造に違いがない時代から、現在のように日本海が孤立した縁海の要素を強め、水塊構造を異にするようになる過程とともに、群集の変遷が生じてきたのである。第四紀の気候変動下の氷期時に深海が被った環境劣化（貧酸素化）は、潮間帯とは対照的にこの場が進化を促進するにはあまりに厳しい環境であり、個体群の絶滅を引き起こしたに過ぎないことを示唆している。

6. おわりに

本研究は当研究室で論文研究をおこなった佐藤友美、熊切道人の成果を数多く引用した。両人に深謝する。貝形虫進化の基本的な概念は静岡大学塚越哲助教授の *Cythere* 属に関する一連の研究に負うところが大きい。その後の研究結果に対しても適切な助言を下さった塚越助教授に心より感謝する。また原稿を仕上げるにあたり金沢大学石井透博士に多くの助力を頂いたことを感謝する。

参考文献

- 1) Tada, R. (1994) Paleogeographic evolution of the Japan Sea. *Palaogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, **108**, 487-508
- 2) Oba, T., Kato, M., Koizumi, I., Omura, A., Sakai, T. and Takayama, T. (1991) Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85,000 years. *Paleoceanography*, **6**, 499-518.
- 3) Moore, R. C. (Ed.) (1961) *Treatise on Invertebrate Paleontology Part Q. Arthropoda 3 Crustacea Ostracoda*, 442 pp, Geol. Soc. America & Univ. Kansas Press.
- 4) Siveter, D. J., Williams, M. and Waloszek, D. (2001) A phosphatocopid crustacean with appendages from the lower Cambrian. *Science*, **293**, 478-481.

- 5) Athersuch, J., Horne, D. J. and Whittaker, J. E. (1989) Marine and brackish water ostracods. *Synopsis of the British fauna (New Series)*, No. 43, 343 pp.
- 6) Okada, Y. (1982) Ultrastructure and pattern of the carapace of *Bicornucythere bisanensis* (Ostracoda, Crustacea). In *Studies on Japanese Ostracoda* (Hanai, T., Ed.), Bull. Univ. Mus. Tokyo, **20**, 229-255.
- 7) Tsukagoshi, A. (1990) Ontogenetic change of distributional patterns of pore systems in *Cythere* species and its phylogenetic significance. *Lethaia*, **23**, 225-241.
- 8) Okamoto, F. (1998) Molecular phylogeny of ostracodes based on mitochondrial DNA. *Unpublished Master thesis of Faculty of Science, Kanazawa University*, 95 pp. (in Japanese with English abstract)
- 9) Kamiya, T. (1997) Phylogenetic evolution based on the fossil information-pore-systems of Ostracoda. *Iden*, **51**, 28-34. (in Japanese)
- 10) Ishii, T., Kamiya, T. and Tsukagoshi, A. (2005) Phylogeny and evolution of *Loxococoncha* (Ostracoda, Crustacea) species around Japan. *Hydrobiologia*, **538**, 81-94.
- 11) Tsukagoshi, A. and Ikeya, N. (1987) The ostracod genus *Cythere* O. F. Müller, 1785 and its species. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.* No. 148, 197-222.
- 12) Eldredge, N. and Gould, S. J. (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In *Models in Paleobiology* (Schopf, T. J. M., Ed.), Freeman, Cooper & Co., San Francisco, pp. 82-115.
- 13) Kamiya, T. (2003) Evolutionary significance of the Japan Sea, a marginal sea, for the shallow marine organisms—A perspective from Ostracoda (Crustacea). *Proceedings of the Kanazawa University 21st-Century COE Program*, 102-105.
- 14) Sato, T. (2003) Phylogenetic relationship and geographic distribution of the ostracod genus *Xestoleberis* from the coast of Japan. *Unpublished Master thesis of the Faculty of Science, Kanazawa University*, 119 pp. (in Japanese with English abstract)
- 15) Takenaka, T. (2004) Distribution and taxonomy of phytal ostracode genus *Paradoxostoma* in and around the Japanese Islands. *Unpublished Master thesis of the Faculty of Science, Kanazawa University*, 66 pp. (in Japanese with English abstract)
- 16) Obata, M. (2002) Life history, distribution and phylogenetic relationships of the species of *Neonesidea* (Ostracoda) called living fossil. *Unpublished Master thesis of the Faculty of Science, Kanazawa University*, 79 pp. (in Japanese with English abstract)