Bull. Plankton Soc. Japan 62 (2): 110–122, 2015

日本プランクトン
学会報
©The Plankton Society of Japan 2015

海洋に広く分布する浮遊性原生生物，フェオダリア類の生物学（総説）

仲村康秀[1)]*・鈴木紀毅[2)]

[1)] 北海道大学大学院水産科学院プランクトン教室，〒041–8611 北海道函館市港町3–1–1
[2)] 東北大学大学院理学研究科地学専攻，〒980–8578 仙台市青葉区荒巻青葉6–3

Biology of widely distributed marine protists, Phaeodaria (Rhizaria, Cercozoa)

Yasuhide Nakamura[1), *] and Noritoshi Suzuki[2)]

[1)] *Plankton Laboratory, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate 041–8611, Japan*
[2)] *Institute of Geology and Paleontology, Graduate School of Science, Tohoku University, Sendai 980–8578, Japan*
* *Corresponding author. E-mail: y.nakamura@fish.hokudai.ac.jp*

Abstract Phaeodarians are unicellular marine plankton characterized by the presence of 1) "central capsule" containing the nucleus, 2) "phaeodium", or mass of brown particles, and 3) a siliceous skeleton called the "scleracoma". This protist group has long been classified as a member of Radiolaria, but now they belong to the phylum Cercozoa of Rhizaria, which also contain Radiolaria and Foraminifera. The subclass Phaeodaria is divided into 7 orders and 18 families under the current classification scheme, and the group consists of ca. 80 genera and ca. 200 species. These heterotrophic plankton presumably feed on organic materials suspended in the water column or capture other plankton. They are thought to reproduce by cell division and swarmer production. This group is widely distributed in the world ocean from the surface to deep waters. The number of phaeodarian species is the largest in the Pacific and its marginal seas (ca. 150 species), and the smallest in the Arctic regions (ca. 15 species). The abundance of this group tends to be the highest in the lower epipelagic or mesopelagic zone, and their distributional depth is largely controlled by the water temperature, the amount of food, and the quantity of dissolved silica. The seasonality of their vertical flux depends on the region. The biomass of phaeodarians sometimes becomes as large as that of major plankton, such as copepods. Considering their occasional high biomass and the fact that they produce minipellets, this group possibly plays an important role in the material cycles of the ocean.

Key words: Phaeodaria, Tripylea, Cercozoa, Zooplankton, silica cycle

はじめに

フェオダリア類（Phaeodaria）は海洋に広く分布する従属栄養性の単細胞動物プランクトンである．この生物はアカンタリア類（Acantharia），ポリキスティン類（Polycystines）およびタクソポディア類（Taxopodia）を含む放散虫類（Radiolaria）と形態が似ており，今世紀初頭までは放散虫類の1グループとして扱われていた．しかし分子系統解析の結果から，現在では放散虫類ではなくケルコゾア類（Cercozoa）に属する事が判明している（Polet et al. 2004, Nikolaev et al. 2004, Yuasa et al. 2006, Sierra et al. 2013）．

フェオダリア類は海域によっては高いバイオマスを示す事が近年報告されており，生態学的な重要性が認識され始めている．例えば，日本海では水深250 m以深の日本海固有水中では，直径1 mm前後の大型フェオダリア類が全動物プランクトンバイオマス中に占める割合は平均22%であり，この生物が同海域の生態系・物質循環において重要な役割を果たしている事が示唆されている（Nakamura et al. 2013）．また，フェオダリア類が属するケルコゾア類は，遺伝子解析によって近年発見されたグループであり，系統分類学的な観点からも注目を集めている（Pawlowski et al. 2011）．しかしながら，フェオダリア類は長い間バイオマスが低いと考えられていたため，カイアシ類や珪藻類に代表される他の海産プランクトンと比べて基礎的な知見が乏しく，プランクトン研究者の間では依然知名度が低い．このグループについて日本語

で包括的にまとめられた文献は，『日本産海洋動物プランクトン検索図説』の“レディオラリア上綱”（高橋・Anderson 1997）のみであり，著名な海洋プランクトン生態学の教科書でもほとんど取り上げられていない．本分類群に関しては微古生物研究者も扱っているが，骨格が脆弱であるため化石として残りにくく，放散虫や有孔虫などと比較すると情報は限られている．著者のチームはすでに本分類群に関する英語の総説を書いているが（Nakamura & Suzuki 2015），前述の背景を踏まえ日本列島周辺で研究を行っている海洋学研究者へフェオダリア類に関する知見を広めるため，本邦近海に重点をおいた日本語の総説を書くに至った．本稿では，過去の文献からフェオダリア類に関する情報を抽出・整理し，彼らの形態・分類，生態および分布について紹介したい．

系統分類

フェオダリア類は，現在ではスーパーグループSARのリザリア類（Rhizaria）に含まれるケルコゾア綱（phylum Cercozoa）の一亜綱（subclass）とされている（Fig. 1, Howe et al. 2011, Adl et al. 2012）．このリザリアにはケルコゾア綱の他に放散虫類（Radiolaria）と有孔虫類（Foraminifera）も含まれている（Fig. 1）．フェオダリア類は以下に述べる3つの形態的特徴を持つと定義されている（Howe et al. 2011）: 1）中嚢（central capsule）と呼ばれる核が内包された”カプセル”（個数は種によって異なる），2）褐色体（phaeodium）という褐色の粒状物の塊，3）珪酸質の骨格（scleracoma）（但し，Phaeogymnocellida目を除く）（Fig. 2）．中嚢，褐色体および内層・外層細胞質（endo- and ectoplasm）は，全体で軟体部にあたるマラコマ（malacoma）と呼ばれる．中嚢は放散虫類のものと構造が異なり，中嚢膜が二重になっている．また，多くの種では中嚢の表面に一つの主開孔（astropyle またはastropylum）と二つの副開孔（parapylae）が存在する．この三つの孔に基づき，フェオダリア類を「三孔類」（Tripylea, ギリシャ語*tri*-“3”，*pýlē*“門”）と呼ぶ事もある（Hertwig 1879, ハウスマン原生動物学入門 1989）．これに対し，フェオダリア（Phaeodaria）という言葉は褐色体に注目した命名で，語源はギリシャ語*phaios*“褐色”である（Haeckel 1879）．日本語では，濃彩類とも呼ばれる（岩波生物学辞典第4版 1996）．こ

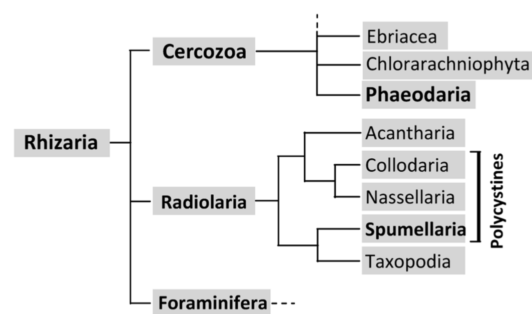

Fig. 1.　Relationship among the rhizarian groups based on DNA sequences. Modified from Adl et al.（2012）and Suzuki & Not（2015）. Note that the taxa mentioned in the text are shown in bold type.

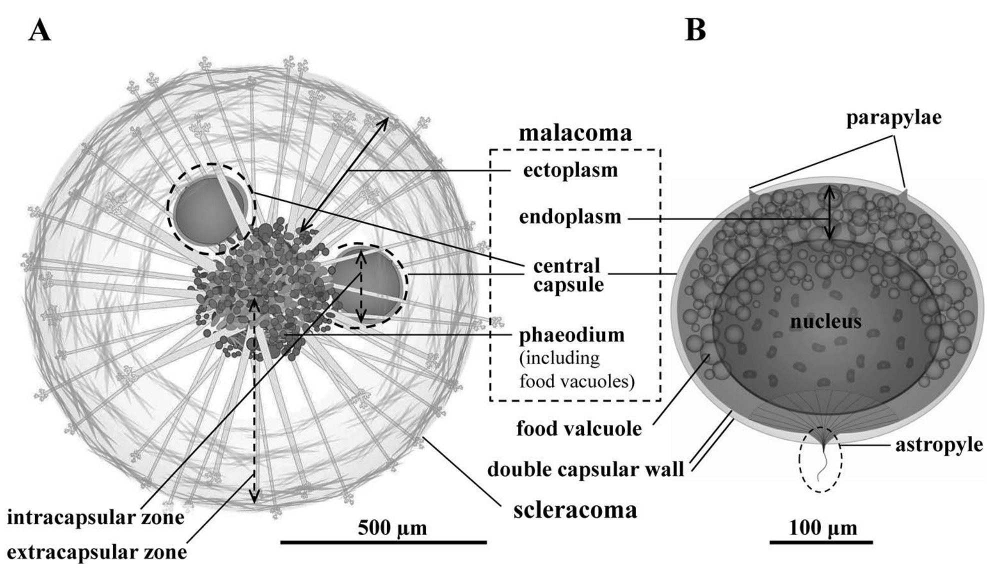

Fig. 2.　Schematic illustration of *Aulographis japonica* Nakamura, Tuji et Suzuki（Aulacanthidae, Phaeocystida）. A: overall cell structure（individual with two central capsules）, B: central capsule. Note that the two central capsules are surrounded by a dotted line in the illustration A.

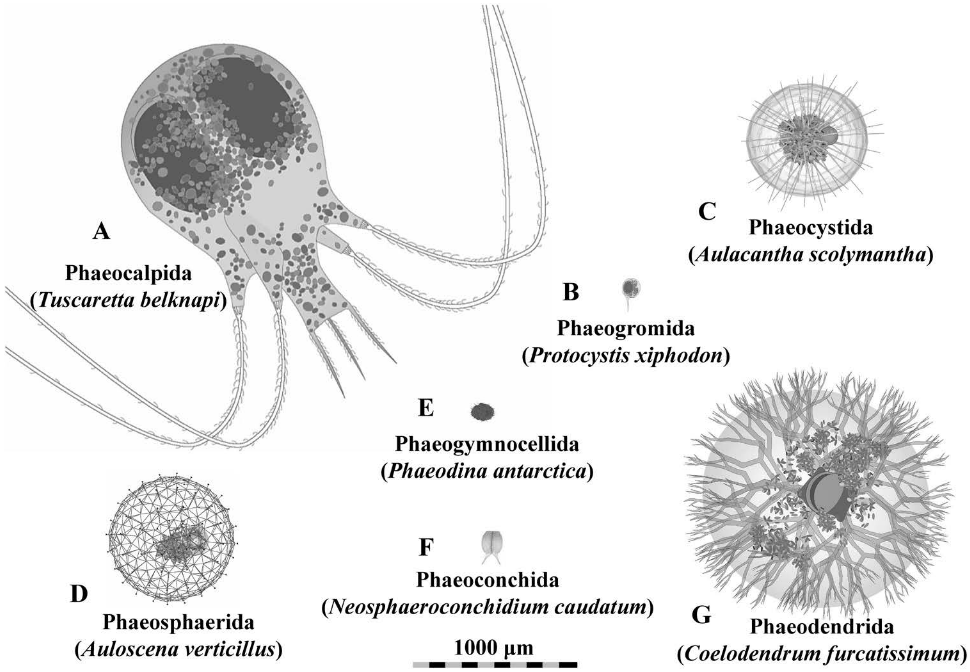

Fig. 3.　Comparison of cell size between all phaeodarian orders.

のグループは多様な形態を持つ事が知られており，細胞サイズも3 mmを超す大型種（例えばTuscaroridae科，Fig. 3A）から，数十～数百µm程度のもの（例えばChallengeriidae科，Fig. 3B）まで様々である（Fig. 3）．彼らの骨格は多孔質で，放散虫類のものと比べると非常に脆弱である．骨格成分の86–99％は非晶質の含水二酸化珪素（SiO_2・nH_2O）によって構成されている（Takahashi et al. 1983, Bernstein et al. 1990, Takahashi & Hurd 2007）．

フェオダリア類は主に骨格の形態に基づいて分類されており，最新の分類体系では7目18科が含まれている（Table 1, Fig. 4, Takahashi & Anderson 2000）．この体系には18S rDNA解析の結果と一致しない部分があり見直しの必要性が示されている（Nakamura et al. 2015）が，分子分析の結果を反映させた体系が未だ構築されていないため，本稿ではTakahashi & Anderson（2000）の分類体系に従ってフェオダリア類を紹介していく．

Phaeocystida目のAulacanthidae科（Fig. 4A）は，放射状に配置された放射棘（radial spine）や骨針（tangential needle）によって構成された球形の骨格を持ち，この骨格は形状をある程度変化させることができる．この科に属するフェオダリア類は，ポリキスティン類のスプメラリア目に一見よく似ているが，中嚢膜（central capsular membrane）の枚数（ポリキスティン類では一重，フェオダリア類では二重）や，フェオダリア類には褐色体（phaeodium）が存在する点などで，両者は構造上も異なっている（Fig. 5A–B）．また，同じ目に含まれるAstracanthidae科（Fig. 4B）では中嚢付近で結合した放射棘を持っており，骨針は見られない．

Phaeosphaerida目は無数の骨桿（rod）で構成された幾何学的な格子骨格（latticed shell）が特徴的である．内骨格（internal shell）と骨柱（pillar）の有無でAulosphaeridae科（Fig. 4C), Cannosphaeridae科（Fig. 4D）およびSagosphaeridae科（Fig. 4E）の3科に分類される．

Phaeocalpida目は全体を外殻（test）と呼ばれる形状が固定された外骨格によって覆われており，開口部（mouth）を持つ種が多い．この目には多様な形態の科が含まれる．Tuscaroridae科（Fig. 4F）は球形または紡錘形の外殻を持ち，発達した口棘（oral spine）と反口棘（aboral spine）を持つ事が特徴である．Castanellidae科（Fig. 4G）の外殻は球形で開口部があり，表面に多数の小孔が存在する．またCircoporidae科（Fig. 4H）では，外殻は球形または多面体に近い形であり，放射棘を持つ．Porospathidae科（Fig. 4I）の外殻は球形であり，その表面には管状棘（tubular spine）が配置されている．Polypyramidae科（Fig. 4J）は，頂上に放射棘を持つピラミッド型の構造で全体が覆われており，外形は球形または多面体形である．

Phaeogromida目も比較的強固な外殻を持ち，多くの場合，棘（spine）と開口部が存在する．Challengeriidae

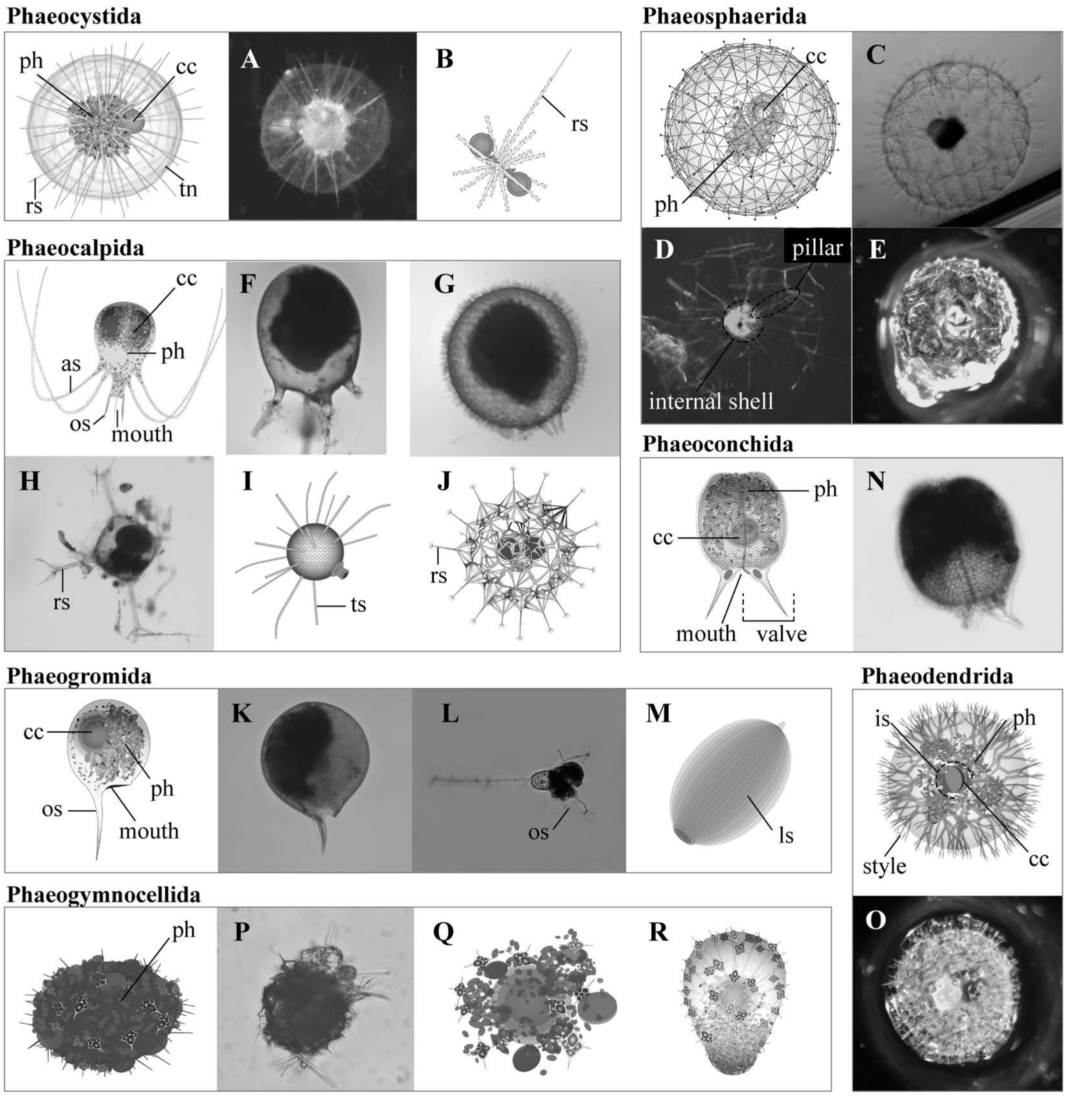

Fig. 4. Schematic illustrations and light micrographs of phaeodarians. cc: central capsule, ph: phaeodium, rs: radial spine, tn: tangential needle, os: oral spine, as: aboral spine, ts: tubular spine, ls: longitudinal stria, is: inner shell. A: *Aulacantha scolymantha* Haeckel（Aulacanthidae）. B: *Astracantha paradoxa* Haecker（Astracanthidae）. C: *Aulosphaera elegantissima* Haeckel（Aulosphaeridae）. D: *Coelacantha* sp.（Cannosphaeridae）E: *Sagoscena* sp.（Sagosphaeridae）. F: *Tuscaretta calathoides* Haecker（Tuscaroridae）. G: *Castanella sloggetti* Haeckel（Castanellidae）. H: *Circospathis sexfurca trifida* Reshetnyak（Circoporidae）. I: *Porospathis holostoma*（Cleve）（Porospathidae）. J: *Polypyramis fenestrata* Dogiel et Reshetnyak（Polypyramidae）. K: *Protocystis naresii*（Murray）（Challengeriidae）. L: *Medusetta parthenopaea* Borgert（Medusettidae）. M: *Lirella* sp.（Lirellidae）. N: *Neosphaeroconchidium caudatum*（Haeckel）（Conchariidae）. O: *Coelodendrum furcatissimum* Haeckel（Coelodendridae）. P: *Phaeodina* sp.（Phaeodinidae）. Q: *Phaeosphaera* sp.（Phaeosphaeridae）. R: *Miracella ovulum* Borgert（Atlanticellidae）.

科（Fig. 4K）では外殻は頭巾形もしくはレンズ形である．この科は海産渦鞭毛藻類の*Ceratium gravidum* Gourretと形態が類似し体サイズも近いため，同定の際には注意が必要である．この渦鞭毛藻とは違い，フェオダリア類には中嚢と褐色体があり横溝（cingulum）が存在しない（Fig. 5C–D）．また，Medusettidae科（Fig. 4 L）の外殻は頭巾形もしくは釣鐘形であり，発達した口棘が特徴的である．Lirellidae科（Fig. 4M）は紡錘形の外殻を持ち，その表面には無数の縦溝（longitudinal stria）が存在する．

Phaeoconchida目にはConchariidae科（Fig. 4N）のみが含まれ，2つの殻片（valve）が結合した二枚貝状の外殻を持つ事が特徴である．

Phaeodendrida目はCoelodendridae科（Fig. 4O）のみを含む．その骨格は特徴的であり，中嚢が内殻（inner shell）に包まれ，そこから付属肢（style）と呼ばれる枝状の骨格が無数に伸びて細胞全体を覆っている．

Phaeogymnocellida目の多くは骨格を持たないか，骨

Table 1. Identification criteria of the subclass Phaeodaria Haeckel 1879, sensu emend. Cavalier-Smith 2011. The classification system is based on Takahashi & Anderson (2000).

Identification criteria	Order	Identification criteria	*Family*	Fig.
Scleracoma composed of “radial spines” and/or “tangential needles”.	**Phaeocystida**	Spherical scleracoma composed of numerous “tangential needles” and “radial spines”.	**Aulacanthidae**	2, 3-C, 4-A, 5-B, 8
		”Radial spines” united at center forming a hollow space surrounding two central capsules.	**Astracanthidae**	4-B
Scleracoma composed of numerous “rods” forming geometric “latticed shell”.	**Phaeosphaerida**	”Internal shell” absent.	**Aulosphaeridae***	3-D, 4-C
		”Internal shell” present with “pillars”.	**Cannosphaeridae**	4-D
		”Internal shell” absent or present without “pillars”.	**Sagosphaeridae**	4-E
Spherical, ovate or polyhedral scleracoma forming test, usually with a “mouth”.	**Phaeocalpida***	Spherical or spindle-shaped test of a smooth surface with “oral spines” and “aboral spines”.	**Tuscaroridae**	3-A, 4-F, 6
		Spherical test with round pores.	**Castanellidae**	4-G
		Spherical or polyhedral test with “radial spines”.	**Circoporidae**	4-H
		Spherical test with a suface of trizonal meshwork, with “tublar spines”.	**Porospathidae**	4-I
		Spherical or polyhedral test with pyramidal structure with “radial spines”.	**Polypyramidae**	4-J
Solid and round scleracoma forming solid test usually with “spines” and a “mouth”.	**Phaeogromida***	Cape-shaped or lenticular test with a surface of smooth or with regularly arranged pores, usually with “spines”.	**Challengeriidae***	3-B, 4-K, 5-D
		Cape-shaped or campanulate test with a dimpled or alveolated surface, with develped “oral spines”.	**Medusettidae**	4-L
		Spindle-shaped test with “longitudinal striae”.	**Lirellidae**	4-M
Test-type scleracoma composed of two “valves” with a “mouth” and a large-pored surface.	**Phaeoconchida**		**Conchariidae**	3-F, 4-N
Scleracoma composed of “inner shell” and dendriform “styles”.	**Phaeodendrida**		**Coelodendridae**	3-G, 4-O
Scleracoma absent. Central capsule surrounded by other organisms and phaeodium.	**Phaeogymnocellida**	Phaeodium absent in “intracapsular zone”.	**Phaeodinidae**	3-E, 4-P
		Phaeodium present in “intracapsular zone”.	**Phaeosphaeridae**	4-Q
Scleracoma absent or forming a cup-shaped structure covering the oral pole.			**Atlanticellidae**	4-R

*: Thses taxa are possibly polyphylic or paraphylic groups according to Nakamura et al. 2015.

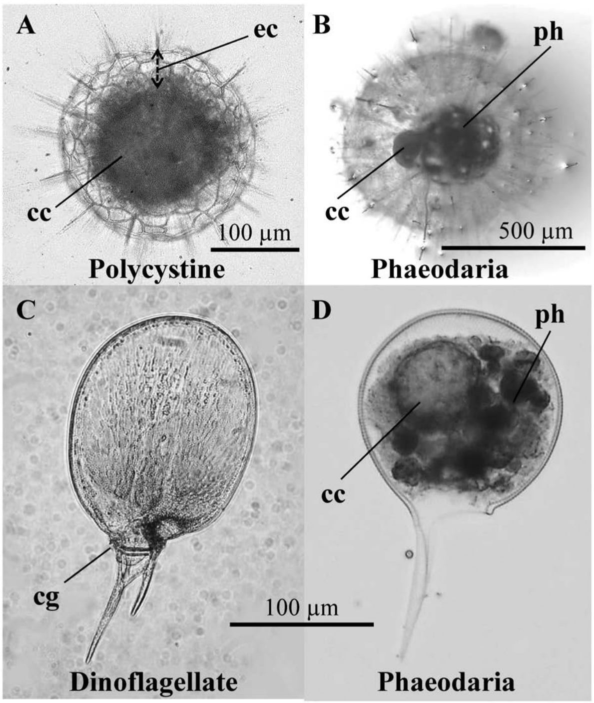

Fig. 5. Micrographs of phaeodarians and similar marine plankton. A: *Rhizosphaera trigonacantha* Haeckel (Rhizosphaeridae, Spumellaria), B: *Aulacantha scolymantha* Haeckel (Aulacanthidae, Phaeocystida), C: *Ceratium gravidum* Gourret (Ceratiaceae, Gonyaulacales, Dinophyceae), D: *Protocystis xiphodon* (Haeckel) (Challengeriidae, Phaeogromida). cc: central capsule, ph: phaeodium, cg: cingulum, ec: extracapsulum. Note that the phaeodarians have phaeodium and a double-walled central capsule, whereas the central capsule of polycystines is single-walled.

格の代わりに珪藻類や硅質鞭毛藻類の殻を纏っている（Cachon-Enjumet 1961, Gowing & Coale 1989）．この目は一見するとデトリタスやマリンスノーのように見えるが，DAPIを用いて核を染色する事でフェオダリア類である事が認識できる（Gowing 1989, Gowing & Coale 1989）．中嚢内の細胞内層（intracapsular zone）における褐色体の有無でPhaeosphaeridae科（Fig. 4Q）とPhaeodinidae科（Fig. 4P）とに分けられる．また，Atlanticellidae科（Fig. 4R）には骨格を持つ種もあり，彼らの骨格はカップ状に開口部を覆っている．

目・科レベルでの同定に必要な形態基準をTable 1に示した．これまでに約120属，約500種のフェオダリア類が記載されているが，原記載のみのものや図版が存在しないものを除くと，80属200種程度が実存すると考えられる（Nakamura & Suzuki 2015）．各種の形態についてはTakahashi（1991），Kling & Boltovskoy（1999）およびTakahashi & Anderson（2000）に詳しい情報が掲載されている．

フェオダリア類の化石記録は数えるほどしかない．最古の化石はMedusettidae科のものであり，日本の後期三畳紀レーティアン期（2億8500万年前～2億1300万年前）の地層から発見されている（Hori et al. 2009）．後期白亜紀セノマニアン期（1億50万年前～9390万年前）までにはChallengeriidae科が出現しており（Bragina 2003），その他の科では最古の化石は新生代から発見されている：Aulacanthidae科（Vitukhin 1993），Conchariidae科，Castanellidae科，Lirellidae科Coelodendridae科，Atlanticellidae科およびPorospathidae科（Dumitrica 1973）．これらの化石と現生種との形態的差異はほとんど無いため，フェオダリア類の形態進化速度は遅い事が予想される（Nakamura & Suzuki 2015）．

生　　態

摂餌生態

多くのフェオダリア類は従属栄養の雑食性プランクトンである（Gowing 1986, 1989, Swanberg et al. 1986, Gowing & Bentham 1994, Nakamura et al. 2013）．フェオダリア類には遊泳器官がないため，中性浮力を保って水柱に漂いながら身近にある餌を取りこんでいると考えられている（Swanberg et al. 1986, Nakamura & Suzuki 2015）．彼らの餌は糞粒などの生物由来の沈降粒子が一般的であるが（Gowing 1989, Nöthig & Gowing 1991），南大洋で採集されたChallengeriidae科の細胞内からは現場に生息する植物プランクトンが発見されているため，環境によっては植物プランクトンを直接捕食している可能性が示唆されている（González 1992）．また，Coelodendridae科の一種（*Coelographis* sp.）では付属肢を用いてサルパ類や微小鞭毛虫類を捕食する事が報告されている（Swanberg et al. 1986）．体内に取り込まれた餌は，まず細胞外層（extracapsular zone）へ送られ，褐色体を形作る食胞（food vacuole）に蓄積される（Fig. 2）．食胞の内容物の観察では，珪藻類や渦鞭毛藻類などの藻類細胞，微小従属栄養生物，細菌類，円石藻類の円石，珪酸質骨格片，生物遺骸など多種多様な生物由来物質が発見されている（Gowing 1986, 1989, 1993, Gowing & Bentham 1994）．食胞は中嚢内の細胞内層（intracapsular zone）にも存在し，その内部から消化途中の有機物が発見されているため，餌の一部は主開孔を通って中嚢内部へ運ばれると考えられている（Fig. 2, Cachon & Cachon 1973, Swanberg et al. 1986）．

生殖と群体形成

生殖に関しては，細胞分裂と遊走子形成によって再生

産を行う事が報告されているものの（Borgert 1901, Grell 1973, Hollande 1981, Cachon & Cachon 1985），実験室内での完全培養は未だになされていない．二細胞分裂の様子は繰り返し観察されているが，この分裂が有糸分裂であるという説（Borgert 1901, 1909, Bělař 1926, Cachon-Enjumet 1961）と，分裂の結果として遺伝子の分離が起こるとする説（Grell 1973）とに解釈が分かれている．遊走子形成はCoelodendridae科とAulacanthidae科で確認されているが，この「遊走子」に関しても議論があり，減数分裂期の生殖細胞であるという意見（Grell 1973）と寄生性の渦鞭毛藻類であるとする意見（Chatton 1934, Hollande & Enjumet 1953）がある．

フェオダリア類のほとんどは単体性であるが，群体を形成する種もいくつか確認されている．Coelodendridae科では，全長3 cm以上の個虫が互いの付属肢で繋がった群体が見つかっている（Swanberg et al. 1986）．またTuscaroridae科では，珪酸でできた直径1.2–2.0 cmの格子球（latticed sphere）という球体上に複数の個虫が付着した状態の群体がしばしば観察されている（Fig. 6, Haecker 1908, Takahashi 1987, Ling & Haddock 1997）．興味深い事に，この科の一種（*Tuscaridium cygneum*（Murray））では生物発光が確認されている（Ling & Haddock 1997）．

寄生・共生

フェオダリア類の寄生生物としては渦鞭毛藻類の*Syndinium*属と*Atlanticellodinium*属が報告されており，これらの寄生者はフェオダリア類の中嚢内で増殖し，最終的には宿主を死に至らしめる（Hollande & Enjumet 1955, Cachon & Cachon 1987, Hollande 1974, Théodoridès 1989）．また，Castanellidae科の表面からは個体湿重量1 gあたり50–100×10^{3}細胞の細菌が発見されているが，その種や生態的役割は報告されていない（Théodoridès 1989）．放散虫類のように体内に藻類を共生させている他のリザリア生物とは異なり，フェオダリア類の共生生物は現在のところ報告されていない．フェオダリア類を捕食する生物としては，サルパ類の一種（*Salpa thompsoni* Foxton）が報告されているだけである（Raymont 1983, Hopkins 1985, 1987, Hopkins & Torres 1989, Gowing 1989）．

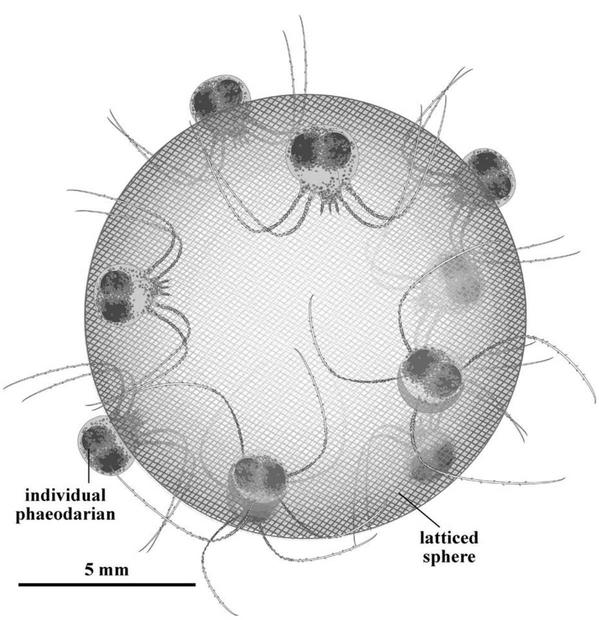

Fig. 6　A colony of *Tuscaretta globosa* Borgert（Tuscaroridae），referred from Haecker（1908）．

分　　布

水平分布

フェオダリア類はこれまでのところ淡水からは報告されていないが，塩分が比較的低い（約21‰）ノルウェーのフィヨルドでも見つかっている（Swanberg & Bjørklund 1987）．Aulacanthidae科やCastanellidae科などの9種は，北半球（北太平洋・北大西洋）と南半球（南大洋）の高緯度地方に両極的に分布する事が確認されている（Reshetnyak 1966）．彼らの種数は太平洋とその縁辺海で約150種と最も高いが，北極海域では最も低く，約15種のみが報告されている（Nakamura & Suzuki 2015）．目レベルの水平分布は海域毎に異なり，例えばPhaeogymnocellida目に属する種は主に大西洋域（地中海を含む）で見つかっているが，他の海域からの報告はまれである（Nakamura & Suzuki 2015）．ただし，フェオダリア類の種組成を表層から深海まで幅広く調査した例は限られているため，今後調査が進めばこれらの種数は変化する可能性がある．北太平洋とその縁辺海のフェオダリア類に関しては，これまでに20報弱の論文が出版されており，全ての目に属するフェオダリア類が報告されている．日本近海のフェオダリア類に関する情報を含む文献とその観測点をFig. 7に示した．前述のとおり，これらの研究ではフェオダリア類を放散虫類の1グループとして扱っている場合が多いため，結果の解釈・考察には注意が必要である．

鉛直分布ならびに制限要因

フェオダリア類は深海から採集される事が多いが，Aulosphaeridae科，Challengeriidae科およびConchariidae科などは表層にも生息している（Nöthig & Gowing 1991, González 1992, Nimmergut & Abelmann 2002, Okazaki et al.

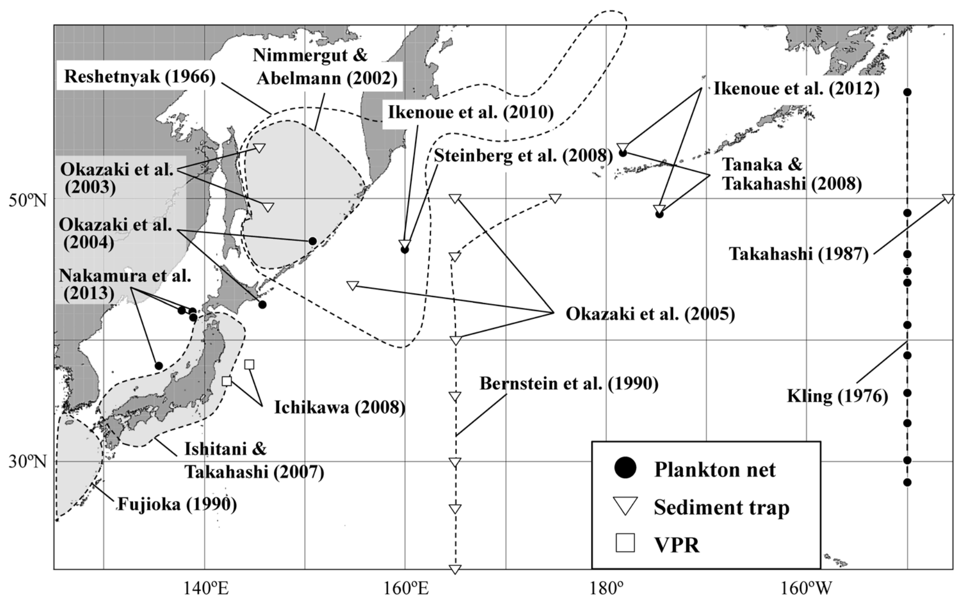

Fig. 7. Sampling stations of the studies containing phaeodarian information in the North Pacific and its marginal seas during 1966–2014.

2004, Nakamura et al. 2015）．フェオダリア類全体の個体数は表層の下部（100–200 m）もしくは中深層（200–1,000 m）にて最大となる事が報告されている．例えば，西部北太平洋では水深200–300 mで1.0–1.9（mg DW m^{-3}）となりバイオマスのピークが見られた（Steinberg et al. 2008），同海域におけるVPR（Visual Plankton Recorder）調査では，水深280 m付近で個体数の最大値（80 inds. m^{-3}）が確認されている（市川 2008）．また南大洋では水深100–200 mにて個体数の最大値（132 inds. m^{-3}）が見られ（Morley & Stepien 1984），同海域にて5つの異なる水深（323, 539, 963, 1,410および1,835 m）にセディメントトラップを設置した調査では，得られたフェオダリア個体の約75％が水深539 mのトラップから採集されている（Abelmann 1992）．ただし，種ごとの鉛直分布は異なることも知られており（Kling 1976, Okazaki et al. 2004, Ishitani & Takahashi 2007, Tanaka & Takahashi 2008），表層から深海まで広く分布する広深性種（eurybathic species）と生息深度が限られた狭深性種（stenobathic species）とに分かれるという見解もある（Reshetnyak 1955）．

各種の分布深度は水温によって制限されている可能性が指摘されている（Ishitani & Takahashi 2007）．大西洋における研究では，Challengeriidae科の5種が5℃以下の水塊から採集されたのに対し，同科に属する2種はより高い水温の水塊に生息している事が明らかにされた（Meyer 1933）．日本近海に目を向けると，日本海ではAulacanthidae科の1種（*Aulographis japonica* Nakamura, Tuji et Suzuki）が水温1℃前後の日本海固有水中からのみ採集されている（Nakamura et al. 2013）．東北沿岸でのVPR調査では，フェオダリア類の分布極大が水温または塩分の逆転層付近で確認された（市川 2008）．この層ではカイアシ類と懸濁粒子の分布も極大を示した事から，これらの要素が水塊の水平的な移入によって物理的に集積した可能性が指摘されている．

餌資源の多寡も，フェオダリア類の分布を制限する重要な要因であると考えられる（Nakamura et al. 2013, Nakamura & Suzuki 2015）．彼らは雑食性の従属栄養生物なので，上層から多くの粒状有機物が沈降してくる水深を好む傾向が見られる．オホーツク海南部では，Challengeriidae科（*Protocystis tridens*（Haeckel））の個体数が夏季（283 inds.m^{-3}）よりも春季（1,069 inds.m^{-3}）に高く，春季の植物プランクトンブルームに連動して個体数が増加している可能性が指摘されている（Nimmergut & Abelmann 2002）．また，南大洋のウェッデル海では，オキアミ類の糞粒が多く蓄積される水深0–90 mで4種の小型フェオダリア類の個体数が最も高くなる（1,658 inds. m^{-3}）事が確認されている（González 1992）．このグループの骨格は珪酸によって構成されているため，水柱における珪酸塩の分布も，彼らの分布に少なからず影響しているという意見もある（Bjørklund 1974, Okazaki et al. 2004）．

個体数変動の季節性

フェオダリア類の個体数は，季節的に増減すると考え

られている．ベーリング海の水深3,198 mに設置されたセディメントトラップからは，フェオダリア類全体の鉛直フラックス（単位面積・時間当たりに沈降する個体数，ind. m^{-2} day^{-1}）が規則的な季節変動を示し，そのピークは初春と秋から冬にかけての2回確認された（Ikenoue et al. 2012）．大西洋東部の赤道付近では，水深853 mにおける鉛直フラックスのピークは春と夏の2回見られると報告されている（Boltovskoy et al. 1993）．1997–2000年に西部北太平洋亜寒帯域で行われた調査では，秋から冬にかけて鉛直フラックスが最大（100–250 inds. m^{-2} day^{-1}）となったが（Okazaki et al. 2005），同海域における2005–2006年のデータでは鉛直フラックスのピーク（150–350 inds. m^{-2} day^{-1}）は夏から冬にかけて見られた（池上ほか 2010）．また同亜熱帯域の場合，最大値（70–80 inds. m^{-2} day^{-1}）は夏季に確認されている（Okazaki et al. 2005）．種レベルでの鉛直フラックスについては，北太平洋での知見がある．西部北太平洋亜寒帯域の2定点に設置されたセディメントトラップでは，Challengeriidae科に属する2種（*Protocystis vicina* Reshetnyakおよび*P. ornithocephala* Reshetnyak）が採集されたフェオダリア類の39.3–60.2％を占めていた．個体数が高いこの2種が秋から冬にかけて最大の鉛直フラックスを示すため，フェオダリア類全体の最大鉛直フラックスも秋・冬に見られた（Okazaki et al. 2005）．また，東部北太平洋ではMedusettidae科の2種（*Euphysetta staurocodon* Haeckelおよび*E. elegans* Borgert）が異なる時期に鉛直フラックスのピークを示す事が分かっている（Takahashi 1987）．

生態系における役割

プランクトン群集に占める割合

カイアシ類やポリキスティン類などに注目した従来の研究では，フェオダリア類の個体数は過小評価されていた傾向がある．プランクトンネットを用いた通常のプランクトン採集では，彼らの脆弱な骨格が破壊され，フェオダリア類が含まれている事が認識できなくなるためである（市川 2008, Nakamura & Suzuki 2015）．例えば，Phaeosphaerida目はNORPACネット等でも採集されることがあるが，多くの場合骨格が破壊された個体が複数混ざった状態となり，同定が困難となる．また，Phaeodendrida目も脆い骨格を持つため，ネット採集を用いた研究ではほとんど報告されていない（Nakamura & Suzuki 2015）．Phaeogymnocellida目のフェオダリア類は骨格を持たない種や他生物の遺骸を纏う種が多いため，マリンスノーやデトリタスと誤認されている可能性もある．また，ポリキスティン類などの骨格と比べるとフェオダリア類の骨格は海水に溶解しやすい事も知られている（Erez et al. 1982, Takahashi et al. 1983, Bernstein et al. 1990, Okazaki et al. 2004, 2005）．そのため，ホルマリン海水中で長期間保存された固定試料では，彼らの外骨格が溶けてしまい，存在そのものが確認できなくなってしまう．

しかし，フェオダリア類の個体数・種組成を詳細に分析することで，このグループは従来考えられてきたよりも，高い個体数やバイオマスを持つ事が明らかになっている．彼らの個体数や鉛直フラックスがポリキスティン類のそれを上回る事がしばしば報告されている．日本海の水深40–60 mでは，フェオダリア類とポリキスティン類の個体数がそれぞれ1,200 inds. m^{-3}と350 inds. m^{-3}であったと報告されている（Ishitani & Takahashi 2007）．カリフォルニア沿岸の水深50 mでは両者の鉛直フラックスは大きく異なり，それぞれ11,000 inds. m^{-2} day^{-1}と60 inds. m^{-2} day^{-1}であった（Gowing & Coale 1989）．西部北太平洋亜寒帯域の水深100 mでは，ポリキスティン類が全く確認されなかったが，フェオダリア類の鉛直フラックスは30 inds. m^{-2} day^{-1}と推定されている（Bernstein et al. 1990）．西部北太平洋では，水深150–1,000 mにおけるAulacanthidae科，Aulosphaeridae科，Sagosphaeridae科 およびCoelodendridae科のバイオマスが，動物プランクトンバイオマス（mg DW m^{-3}）の2.7–13.7％を占める事が明らかとなっている（Steinberg et al. 2008）．また，日本海の水深250–3,000 mにおける固有水中では，Aulacanthidae科の一種（*Aulographis japonica*）のバイオマスが40.0–2.0 mg WW m^{-3}であり，彼らが全動物プランクトンバイオマス中に占める割合は平均22.3％であった．これはカイアシ類（平均66.6％）に次ぐバイオマスである（Fig. 8）．同海域の水深2,000–3,000 m層では，本種の割合は71.9％にまで達する（Nakamura et al. 2013）．

物質循環における重要性

フェオダリア類は海域・水深によっては非常に高いバイオマスを示すため，物質循環において重要な役割を果たすと考えられている（Nakamura & Suzuki 2015）．Aulacanthidae科やAulosphaeridae科などに属する種は，ポリキスティン類に代表される放散虫類よりも，一般的に体サイズが大きい（Takahashi & Honjo 1983）．そのため，フェオダリア類の個体数が他のプランクトンより低い場合でも，前者のシリカフラックスにおける影響がより大きくなる事がある（Nakamura & Suzuki 2015）．西部北太平洋では，一般に海底へ沈降する珪酸の大部分が珪藻類によって占められている．しかし，いくつかの定点では

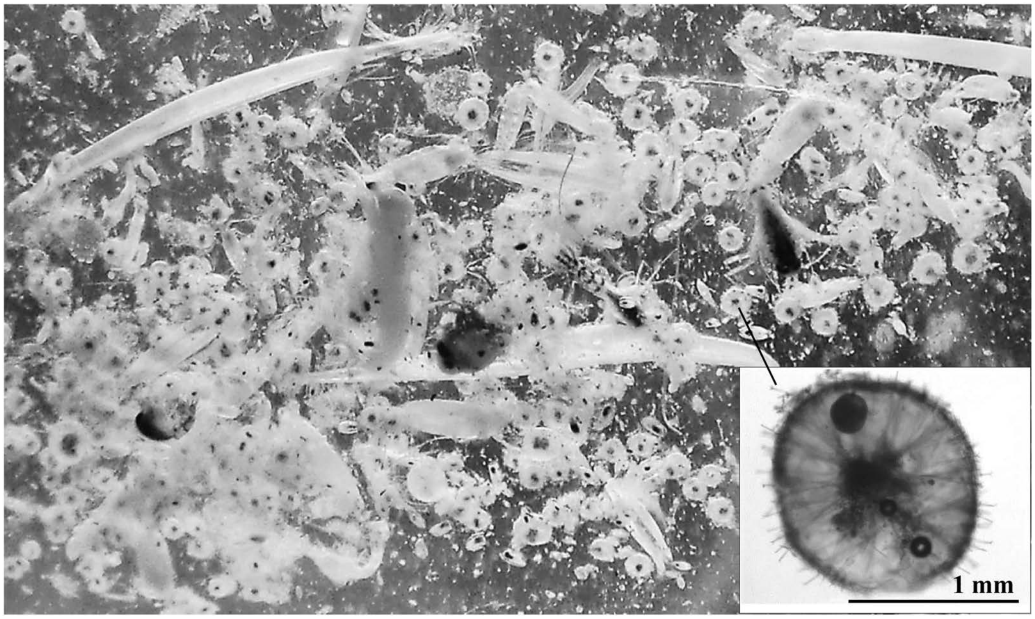

Fig. 8. Plankton sampled from the 250–750 m depth layer of the Sea of Japan (off Esashi, Hokkaido). Note that all the white spheres with a brown dot (phaeodium) are the phaeodarian species, *Aulographis japonica* Nakamura Tuji et Suzuki (Aulacanthidae, Phaeocystida).

珪藻類よりも珪酸質骨格を持つ従属栄養性の原生生物がシリカフラックスへ大きく貢献しており，そのような原生生物の大部分はフェオダリア類であることが分かっている（Bernstein et al. 1990）．フェオダリア類は取りこんだ餌を褐色体の形で体内に蓄積するが，この褐色体に含まれる珪酸の体積は骨格に含まれるそれに匹敵するというデータもあり，東部北太平洋では骨格を持たないPhaeosphaerida目フェオダリア類が，骨格を持つ通常のフェオダリア類と同等の鉛直フラックスを示す事が報告されている（Gowing & Coale 1989）．

フェオダリア類はしばしばミニペレット（minipellet）の主要な生産者ともなりうる（Gowing & Coale 1989, Nöthig & Bodungen 1989, Riemann 1989, Buck et al. 1990, González 1992）．ミニペレットとは，プランクトンが排泄する直径3–50 μmの糞粒であり，この物質は物質循環において重要な役割を果たすと考えられている（Gowing & Silver 1985）．北太平洋の深海に蓄積されるミニペレットは，水柱に漂うプランクトンや有機物がフェオダリア類によって変化させられたものである事が示唆されている（Gowing & Bentham 1994）．南大洋のウェッデル海では，ミニペレットの量（4.89×10^5 pieces m^{-3}）はオキアミ類の糞粒量（8.7 pieces m^{-3}）をはるかに上回り，これらのペレットは他の海洋生物にとっての重要な栄養源となっている（González 1992）．また，東部北大西洋における調査では，Aulacanthidae科のフェオダリア類がミニペレットを生産し，自身も植物プランクトンや細菌由来の粘膜状物質と絡み合って沈降する事で，水深4,000–4,500 mの海底に有機物を供給している可能性が示唆されている（Riemann 1989, Lampitt et al. 2009）．

おわりに

本稿では，フェオダリア類について過去の知見を概観した．セディメントトラップなど固定試料を用いた研究についてはある程度情報が蓄積されており，このグループの分布様式，個体数および鉛直フラックスは明らかにされつつある．また，彼らの細胞や珪酸質骨格が海洋の珪素・炭素循環においてどのような役割を担っているのかなど，物質循環に関する研究も始まっている．しかし，生きているフェオダリア類を用いた研究は少なく，特に生活環や摂餌様式など生態については未だに知見が乏しい．今後，海洋食物網における彼らの役割を本格的に解明してゆくためには，飼育実験などによって食性や生活環の解明を行う必要があるだろう．同定の基準となる分類体系に関しては，分子生物学的手法を取り入れた見直しが始まっており，今後の成果が期待される．

フェオダリア類の知名度はプランクトン研究者の間でも依然低いが，本稿で述べてきたように日本近海でも彼らの優占が度々報告されており，海洋プランクトンのバイオマス変動や物質循環における影響を調査する際にも決して無視できないグループである．日本列島周辺海域にてプランクトンネット採集やセディメントトラップ，

VPRなどで調査を行う際に，彼らと出会う可能性は大いにある．このグループについて調べようとした際に，本稿が最初の糸口の一つとなり必要な文献への橋渡しとなれば幸いである．

謝　　辞

フェオダリア類に関する筆者らの研究は，科学技術振興機構　戦略的国際科学的技術協力推進事業（日本—フランス（CNRS）研究交流）「環境・進化・地質学的に重要な海洋プランクトン（放散虫）の形態−分子の多様性モニタリング」（代表：鈴木紀毅．平成23–26年度）の一環として始まった．本稿をまとめるにあたり，有益なご助言を頂いた北海道大学水産科学研究院の今井一郎先生と国立科学博物館の辻彰洋先生に，厚くお礼申し上げる．また，東京大学大気海洋研究所の齋藤類博士には海洋学的な観点から貴重なご意見を頂いた，ここに感謝の意を表します．本研究はJSPS科研費（No. 26–2889）の助成を受けたものである．

引 用 文 献

Abelmann, A. 1992. Radiolarian flux in Antarctic waters（Drake Passage, Powell Basin, Bransfield Strait）. *Polar. Biol.* **12**: 357–372.

Adl, S. M., A. G. B. Simpson, C. E. Lane, J. Lukeš, D. Bass, S. S. Bowser, M. W. Brown, F. Burki, M. Dunthorn, V. Hampl, A. Heiss, M. Hoppenrath, E. Lara, L. Le Gall, D. H. Lynn, H. McManus, E. A. D. Mitchell, S. E. Mozley-Stanridge, L. W. Parfrey, J. Pawlowski, S. Rueckert, L. Shadwick, C. L. Schoch, A. Smirnov & F. W. Spiegel 2012. The revised classification of eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* **59**: 429–493.

Bělař, K. 1926. Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie. *Ergeb. Fortschr. Zool.* **6**: 1–420.

Bernstein, R. E., P. R. Betzer & K. Takahashi 1990. Radiolarians from the western North Pacific Ocean: a latitudinal study of their distributions and fluxes. *Deep-Sea Res.* **37**: 1677–1696.

Bjørklund, K. R. 1974. The seasonal occurrence and depth zonation of radiolarians in Korsfjorden, western Norway. *Sarsia* **56**: 13–42.

Boltovskoy, D., V. A. Alder & A. Abelmann 1993. Annual flux of Radiolaria and other shelled plankters in the eastern equatorial Atlantic at 853 m: seasonal variations and polycystine species-specific responses. *Deep-Sea Res. I* **40**: 1863–1895.

Borgert, A. 1901. Untersuchungen über die Forpflanzung der tripyleen Radiolarien, speciell von *Aulacantha scolymantha* H. I. Theil. *Zool. Jahrb.* **14**: 203–276.

Borgert, A. 1909. Untersuchungen über die Forpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H. II. Teil. *Arch. Protistenkd.* **14**: 134–263.

Bragina, L. G. 2003. Late Cretaceous representatives of the Superorder Phaeodaria（Radiolaria）. *Paleontol. J.* **37**: 8–10.

Buck, K. R., P. A. Bolt & D. L. Garrison 1990. Phagotrophy and fecal pellet production by an athecate dinoflagellate in Antarctic sea ice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **60**: 75–84.

Cachon, J. & M. Cachon 1973. Systèmes microtubulaires de l'astropyle et des parapyles de Phaeodariés. *Arch. Protistenkd.* **115**: 324–335.

Cachon, J. & M. Cachon 1985. 2. Class Polycystinea, pp. 283–295. In *Illustrated guide to the protozoa.*（eds. Lee, J. J., S. H. Hutner and E. C. Bovee）, Allen Press, Lawrence.

Cachon, J. & M. Cachon 1987. Parasitic dinoflagellates, pp. 571–610. In: *The biology of dinoflagellates. Botanical monographs. vol* ***12***.（ed. Taylor, F. J. R.）, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Cachon-Enjumet, M. 1961. Contribution à l'étude des Radiolaires Phaeodariés. *Arch. Zool. exp. Gén.* **100**: 151–237.

Chatton, E. 1934. L'origine péridinienne des Radiolaires et l'interprétation parasitaire de l' "anisosporogénèse". *C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris* **198**: 309–312.

Dumitrica, P. 1973. Phaeodarian Radiolaria in southwest Pacific sediments cored during Leg 21 of the deep sea drilling project, pp. 751–785. In *Initial Reports of the DSDP. Volume* ***21***（eds. Burns, R. E., J. E. Andrews）, U.S. Gov. Print. Office, Washington.

Erez, J., K. Takahshi & S. Honjo 1982. In-situ dissolution experiment of Radiolaria in the central North Pacific Ocean. *Earth Planet. Sci. Lett.* **59**: 245–254.

藤岡　城 1990. 黒潮のプランクトン図鑑—奄美大島篇—．長崎県出版文化協会，長崎，170 pp.

González, H. E. 1992. Distribution and abundance of minipellets around the Antarctic peninsula. Implications for protistan feeding behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **90**: 223–236.

Gowing, M. M. 1986. Trophic biology of phaeodarian radiolarians and flux of living radiolarians in the upper 200 m of the North Pacific central gyre. *Deep-Sea Res.* **33**: 655–674.

Gowing, M. M. 1989. Abundance and feeding ecology of Antarctic phaeodarian radiolarians. *Mar. Biol.* **103**: 107–118.

Gowing, M. M. 1993. Seasonal radiolarian flux at the VERTEX North Pacific time-series site. *Deep-Sea Res. I* **40**: 517–545.

Gowing, M. M. & M. W. Silver 1985. Minipellets: A new and abundant size class of marine fecal pellets. *J. Mar. Res.* **43**: 395–418.

Gowing, M. M. & S. L. Coale 1989. Fluxes of living radiolarians and their skeletons along a northeast Pacific transect from coastal upwelling to open ocean waters. *Deep-Sea Res.* **36**: 550–565.

Gowing, M. M. & W. N. Bentham 1994. Feeding ecology of the phaeodarian radiolarians at the VERTEX North Pacific time series site. *J. Plankton. Res.* **16**: 707–720.

Grell, K. G. 1973. *Protozoology*. Springer, Berlin, 511 pp.

Haeckel, E. 1879. Über die Phaeodarien, eine neue Gruppe kieselschaliger mariner Rhizopoden. *Sitz. Jena Ges. Med. Natwiss. Jena 1879*: 151–157.

Haecker, V. 1908. Tiefsee-Radiolarien. Spezieller Teil. Tripyleen, Collodarien und Mikroradiolarien der Tiefsee. *Wiss. Ergeb. Dtsch. Tiefsee-Exped. 'Valdivia' 1898–1899* **14**: 1–476.

ハウスマン原生動物学入門 1989. 扇元敬司訳．弘学出版，川崎，252 pp.

Hertwig, R. 1879. *Der Organismus der Radiolarien*. Verlag von Gustav Fischer, Jena, 149 pp.

Hollande, A. 1974. Etude comparée de la mitose syndinienne et de celle des péridiniens libres et des hypermastigines infrastructure et cycle évolutif des syndinides parasites de Radiolaires. *Protistologica* **10**: 413–451.

Hollande, A. 1981. Le problème de la sporogénèse des Phaeodariés. *Protistologica* **17**: 161–176.

Hollande, A. & M. Enjumet 1953. Contribution à l'étude biologique des sphaerocollides（Radiolaires Collodaires et Radiolaires Polycyttaires）et de leurs parasites. Pt. 1. Thalassicollidae, Physematidae, Thalasophysidae. *Ann. Sc. Nat. Zool.* **11**: 99–152.

Hollande, A. & M. Enjumet 1955. Parasites et cycle évolutif des Radiolaires et des Acanthaires. *Bull. Trav.Stat. Aquic. Pêche Castiglione* **7**: 151–176.

Hopkins, T. L. 1985. Food web of an Antarctic midwater ecosystem. *Mar. Biol.* **89**: 197–212.

Hopkins, T. L. 1987. Midwater food web in McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctica. *Mar. Biol.* **96**: 93–106.

Hopkins, T. L. & J. J. Torres 1989. Midwater food web in the vicinity of a marginal ice zone in the Western Weddell Sea. *Deep-Sea Res.* **36**: 543–560.

Hori, R. S., S. Yamakita & P. Dumitrica 2009. Late Triassic phaeodarian Radiolaria from the Northern Chichibu Belt, Shikoku, Japan. *Paleontol. Res.* **13**: 54–63.

Howe, A. T., D. Bass, J. M. Scoble, R. Lewis, K. A. H. Vickerman & T. Cavalier-Smith 2011. Novel cultured protists identify deep-branching environmental DNA clades of Cercozoa: new genera *Tremula*, *Micrometopion*, *Minimassisteria*, *Nudifila*, *Peregrinia*. *Protist* **162**: 332–372.

市川忠史 2008. ビデオプランクトンレコーダーを用いた親潮域〜黒潮親潮移行域におけるメソ動物プランクトン群集構造の解析に関する研究．水研センター研報24号：23–104.

池上隆仁・高橋孝三・石谷佳之・田中聖二 2010. 北大西洋西部亜寒帯循環内Station K2におけるレディオラリア（放散虫類）・フラックスの季節変動．海の研究 No. 19: 165–185.

Ikenoue, T., K. Takahashi & S. Tanaka 2012. Fifteen year time-series of radiolarian fluxes and environmental conditions in the Bering Sea and the central subarctic Pacific, 1990–2005. *Deep-Sea Res. II* **61–64**: 17–49.

Ishitani, Y. & K. Takahashi 2007. The vertical distribution of Radiolaria in the waters surrounding Japan. *Mar. Micropaleontol.* **65**: 113–136.

岩波生物学辞典第4版 1996. 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆編．岩波書店，東京，2027 pp.

Kling, S. A. 1976. Relation of radiolarian distribution to subsurface hydrography in the North Pacific. *Deep-Sea Res.* **23**: 1043–1058.

Kling, S. A. & D. Boltovskoy 1999. Radiolaria Phaeodaria, 231–264. In: *South Atlantic zooplankton* (ed. Boltovskoy, D.), Backhuys Publishers, Leiden.

Lampitt, R. S., I. Salter & D. Johns 2009. Radiolaria: Major exporters of organic carbon to the deep ocean *Global Biogeochem. Cycles* **23**: GB1010, doi: 10.1029/2008 GB003221.

Ling, H.-y. & S. H. D. Haddock 1997. The enclosing latticed sphere of *Tuscaridium cygneum* (Murray), a eurybathyal phaeodarian Radiolaria, from the North Pacific. *Paleontol. Res.* **1**: 144–149.

Meyer, L. 1933. Die geographische Verbreitung der tripyleen Radiolarien des Südatlantischen Ozeans. *Wiss. Ergeb. Dtsch. Atl. Exped. Forshung Vermessungsschiff 'Meteor' 1925–1927* **12**: 122–198.

Morley, J. J. & J. C. Stepien 1984. Siliceous microfauna in waters beneath Antarctic sea ice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **19**: 207–210.

Nakamura, Y., I. Imai, A. Yamaguchi, A. Tuji & N. Suzuki 2013. *Aulographis japonica* sp. nov. (Phaeodaria, Aulacanthida, Aulacanthidae), an abundant zooplankton in the deep sea of the Sea of Japan. *Plankton Benthos Res.* **8**: 107–115.

Nakamura, Y. & N. Suzuki 2015. Chapter 9 Phaeodaria: Diverse marine cercozoans of world-wide distributions, pp. 223–249. In *Marine Protists*: *Diversity and Dynamics*. (eds. Ohtsuka, S., T. Suzaki, T. Horiguchi, N. Suzuki and F. Not), Springer, Tokyo.

Nakamura, Y., I. Imai, A. Yamaguchi, A. Tuji, F. Not & N. Suzuki 2015. Molecular phylogeny of the widely distributed marine protists, *Phaeodaria* (Rhizaria, Cercozoa). Protist **166**, 363–373.

Nikolaev, S. I., C. Berney, J. F. Fahrni, I. Bolivar, S. Polet, A. P. Mylnikov, V. V. Aleshin, N. B. Petrov & J. Pawlowski 2004. The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes. *P.N.A.S.* **101**: 8066–8071.

Nimmergut, A. & A. Abelmann 2002. Spatial and seasonal changes of radiolarian standing stocks in the Sea of Okhotsk. *Deep-Sea Res. I* **49**: 463–493.

Nöthig, E. M. & B. V. Bodungen 1989. Occurrence and vertical flux of faecal pellets of probably protozoan origin in the southeastern Weddell Sea (Antarctica). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **56**: 281–189.

Nöthig, E. M. & M. M. Gowing 1991. Late winter abundance and distribution of phaeodarian radiolarians, other large protozooplankton and copepod nauplii in the Weddell Sea, Antarctica. *Mar. Biol.* **111**: 473–484.

Okazaki, Y., K. Takahashi, H. Yoshitani, T. Nakatsuka, M. Ikehara & M. Wakatsuchi 2003. Radiolarians under the seasonally sea-ice covered conditions in the Okhotsk Sea: flux and their implications for paleoceanography. *Mar. Micropaleontol.* **49**: 195–230.

Okazaki, Y., K. Takahashi, T. Itaki & Y. Kawasaki 2004. Comparison of radiolarian vertical distributions in the Okhotsk Sea near Kuril Islands and the northwestern North Pacific off Hokkaido Island. *Mar. Micropaleontol.* **51**: 257–284.

Okazaki, Y., K. Takahashi, K. Katsuki, A. Ono, J. Hori, T. Sakamoto, M. Uchida, Y. Shibata, M. Ikehara & K. Aoki 2005. Late Quaternary paleoceanographic changes in the southwestern Okhotsk Sea: evidence from geochemical, radiolarian, and diatom records. *Deep-Sea Res. II* **52**: 2332–2350.

Pawlowski, J., R. Christen, B. Lecroq, D. Bachar, H. R. Shahbazkia, L. Amaral-Zettler & L. Guillou 2011. Eukaryotic richness in the abyss: insights from pyrotag sequencing. *PLoS One* **6**: e18169.

Polet, S., C. Berney, J. Fahrni & J. Pawlowski 2004. Small-subunit ribosomal RNA gene sequences of Phaeodarea challenge the monophyly of Haeckel's Radiolaria. *Protist* **155**: 53–63.

Raymont, J. E. G. 1983. *Plankton and productivity in the oceans. Volume 2*, Pergamon Press, New York, 824 pp.

Reshetnyak, V. V. 1955. Vertikalnoe raspredelenie radiolyarii Kurilo-Kamchatskoi vpadiny. *Tr. Zool. Inst. A. N. S.S.S.R.* **21**: 94–101.

Reshetnyak, V. V. 1966. Glubokovodnye radiolyarii feodaria severozapadnoy chasti, Tikhogo Okeana. *Fauna S.S.S.R.* **94**: 1–208.

Riemann, F. 1989. Gelatinous phytoplankton detritus aggregates on the Atlantic deep-sea bed. *Mar. Biol.* **100**: 533–539.

Sierra, R., M. V. Matz, G. Aglyamova, L. Pillet, J. Decelle, F. Not, C. de Vargas & J. Pawlowski 2013. Deep relationships of Rhizaria revealed by phylogenomics: A farewell to Haeckel's Radiolaria. *Mol. Phyl. Evol.* **67**: 53–59.

Steinberg, D. K., J. S. Cope, S. E. Wilson & T. Kobari 2008. A comparison of mesopelagic mesozooplankton community structure in the subtropical and subarctic North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res. II* **55**: 1615–1635.

Suzuki, N. & F. Not 2015. Chapter 8 Biology and Ecology of Radiolaria, pp. 179–222. In *Marine Protists*: *Diversity and Dynamics*. (eds. Ohtsuka, S., T. Suzaki, T. Horiguchi, N. Suzuki and F. Not), Springer, Tokyo.

Swanberg, N. R., P. Bennet, J. L. Lindsey & O. R. Anderson 1986. The biology of a coelodendrid: a mesopelagic phaeodarian radiolarian. *Deep-Sea Res.* **33**: 15–25.

Swanberg, N. R. & K. R. Bjørklund 1987. Radiolaria in the plankton of some fjords in western and northern Norway: the distribution of species. *Sarsia* **72**: 231–244.

Takahashi, K. 1987. Radiolarian flux and seasonality: climatic and El Niño response in the subarctic Pacific, 1982–1984. *Global Biogeochem. Cycles* **1**: 213–231.

Takahashi, K. 1991. *Radiolaria: flux*, *ecology*, *and taxonomy in the Pacific and Atlantic. Ocean Biocoenosis Series* **3**, Woods Hole Oceanographic Institution Press, Woods Hole, 303 pp.

Takahashi, K. & S. Honjo 1983. Radiolarian skeletons: size, weight, sinking speed, and residence time in tropical pelagic oceans. *Deep-Sea Res.* **30**: 543–568.

Takahashi, K., D. C. Hurd & S. Honjo 1983. Phaeodarian skeletons: their role in silica transport to the deep sea. *Science* **222**: 616–618.

高橋孝三・Anderson, O. R. 1997.“レディオラリア上綱”. 日本産海洋プランクトン検索図説（千原光雄・村野正昭編），pp. 347–372. 東海大学出版会．東京．

Takahashi, K. & O. R. Anderson 2000. Class Phaeodaria, pp. 981–994. In *The second illustrated guide to the protozoa*（eds. Lee, J. J., G. F. Leedale and P. Bradbury）, Society of Protozoologists, Lawrence.

Takahashi, K. & D. C. Hurd 2007. Micro- and ultra-structures of phaeodarian Radiolaria. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. D. Earth Planet. Sci.* **31**: 137–158.

Tanaka, S. & K. Takahashi 2008. Detailed vertical distribution of radiolarian assemblage（0–3000 m, fifteen layers）in the central subarctic Pacific, June 2006. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. D. Earth Planet. Sci.* **32**: 49–72.

Théodoridès, J. 1989. Parasitology of marine zooplankton. *Adv. Mar. Biol.* **25**: 117–177.

Vitukhin, D. I. 1993. Raschlenenie kaynozoya dal'nego vostoka rossii po radiolyariyam. *Roc. Akad. Nauk. Geol. Inst.* **485**: 1–104.

Yuasa, T., O. Takahashi, J. K. Dolven, S. Mayama, A. Matsuoka, D. Honda & K. R. Bjørklund 2006. Phylogenetic position of the small solitary phaeodarians（Radiolaria）based on 18S rDNA sequences by single cell PCR analysis. *Mar. Micropaleontol.* **59**: 104–114.