

古生代放散虫の分類と消長史

— 7 回の絶滅事件 —

梅 田 真 樹*

Taxonomy and Diversity History of Paleozoic Radiolarians: Seven Extinction Events

Masaki UMEDA *

Abstract

The Paleozoic Radiolaria, a major zooplankton group with a siliceous skeleton, comprises 147 genera, 29 families, and 5 suborders. The compilation of 270 literatures on secular diversity change of Paleozoic radiolarians clarifies 7 distinct radiolarian extinction events: Event 1 at the Tremadoc/Arenig boundary (Early Ordovician), Event 2 at the Llandovery/Wenlock boundary (Early Silurian), Event 3 at the Late Ludlow, Event 4 at the Early/Middle Devonian boundary, Event 5 at the Frasnian/Famennian (F/F) boundary, Event 6 at the Devonian/Carboniferous (D/C) boundary, and Event 7 at the Early/Late Carboniferous boundary.

The Paleozoic radiolarians are divided into 3 major groups: a spherical-shell group composed of Spumellaria and Entactinaria; a cylindrical to conical-shell group composed of Albaillellaria and Nassellaria; and, a flattened-shell group composed of Stauraxonaria. The spherical-shell group declined remarkably at Events 1, 2, 3, 4, and 5, while the cylindrical to conical-shell group declined at Events 6 and 7. The spherical-shell group dominated the Late Paleozoic epicontinental realm, while the cylindrical to conical-shell group dominated the pelagic realm. Events 1-5 represent diversity loss of radiolarians in the epicontinental habitat, while Events 6 and 7 represent diversity loss of pelagic inhabitants. Events 6 and 7 coincide with the timings of continental glaciation, suggesting that the decline of the pelagic radiolarians may have been related to global cooling.

It is noteworthy that a significant extinction of radiolarians occurred at the F/F boundary (Event 5), although Radiolaria has previously been regarded to have flourished even across the boundary.

Events 1 and 4 are the most significant radiolarian extinction events among 7 events, and occurred synchronously with faunal changes of other planktonic biota. Although terrestrial and benthic records suggest minor crises at these events; a global turnover is emphasized for marine planktonic biota.

Key words : Paleozoic, radiolaria, extinction event

キーワード : 古生代, 放散虫, 絶滅事件

* 東京大学総合文化研究科宇宙地球科学教室

* Department of Earth Science and Astronomy, University of Tokyo

I. はじめに

古生代の海洋生物は、何回かの短期間に起きた大量絶滅事件を経験した。Sepkoski (1984) によって古生代型動物群と一括された生物には、多様な生物が含まれるが、それらはいずれもカンブリア紀に出現し、ペルム紀末に多くが絶滅した。また、オルドビス紀末、デボン紀後期、デボン紀/石炭紀境界および石炭紀前期/後期境界に起きた主要な絶滅事件で多様性の急減を経験した (Sepkoski, 1984; House, 1985; Saunders and Ramsbottom, 1986; Walliser, 1996)。これらの絶滅事件は、浅海域で堆積した地層から産する筆石・サンゴ・アンモナイトなどの大型化石の消長記録に基づいて認定された (House, 1985; Walliser, 1996)。一方、大型化石に比べて産出報告の少ない放散虫などの海棲プランクトン動物化石は、Sepkoski らの研究グループが作り続けた古生代生物の属レベルの消長パターンに関する一連のデータベースには含まれていない (例えば, Sepkoski, 1996)。しかし、海洋においてプランクトンは大きなバイオマスをもつことが知られていることから、プランクトンの絶滅事件は、古生代海洋における生態系の進化を含む古生代生物界の変遷史を解明する上で極めて重要であると考えられる。

放散虫は世界中のほとんどの海洋に生息し、かつ海洋プランクトン動物の中で地層中に化石として保存されやすい硬いシリカ骨格をもつので、海洋域でのプランクトンの消長を探る上で有用と考えられる。放散虫は古生代カンブリア紀に出現した有軸仮足をもつ浮遊性の原生動物で、海洋生態系の食物連鎖の中で一次消費者に位置づけられる (Anderson, 1983)。Holdsworth (1977) や Nazarov and Ormiston (1985b) は古生代放散虫研究が本格的に始まった 1970 年代後半～1980 年代半ばに、それまでの古生代放散虫の産出例をコンパイルし、デボン紀に放散虫の殻や棘が大きな形態変化を遂げたことを予察した。しかし、当時は古生代前～中期の放散虫の産出報告は世界中でもわずか 30 にすぎず、放散虫の絶滅事件を具体的に議

論するには情報量が十分ではなかった。その後 1990 年代になって世界各地からの古生代前～中期を含め、放散虫の産出報告が急増し、現時点では報告総数が 200 を越えた (図 1)。

そこで、本研究では、過去 100 年以上にわたって世界中から報告された全ての古生代放散虫化石の産出を報告した論文 (文献数 270, 産出地点数 251) をコンパイルし、古生代放散虫の絶滅事件の認定を試みた。まず古生代放散虫の化石帯について整理し、各化石帯ごとの科と属の構成内容を調べ、古生代放散虫の科と属の産出年代範囲を決定した。そして、科と属の数が古生代を通じてどのように変化したかを検討した結果、古生代約 2.9 億年間に少なくとも 7 回の大きな絶滅事件が起きたことが明らかとなった。本稿では、この成果について報告し、放散虫の絶滅事件と寒冷化との関係や、オルドビス紀とデボン紀に起きた最大の絶滅事件について議論する。

II. 古生代放散虫の分類と化石帯区分

ここでは、古生代放散虫の産出報告をコンパイルする上で重要となる古生物学的分類と化石帯について述べる。

1) 亜目の分類

放散虫の高次分類群は、古生代と中～新生代で大きく異なる。中～新生代の放散虫は、内部骨針をもたない球状殻からなる Spumellaria 亜目 (図 2-A, B) と異極性のある楕円～筒状の殻をもつ Nassellaria 亜目 (図 2-H) に二分されるが、古生代には極性のある骨針を基本骨格としてもつ Entactinaria 亜目 (図 2-C, D)、平板状の殻の中に内部骨格として中空の殻と ray をもつ Stauraxonaria 亜目 (図 2-E, F) および基本骨格として三角形の三本の rod をもつ Albaillellaria 亜目 (図 2-I, J) が繁栄した。上記 5 亜目に属する全ての古生代放散虫の科と属を付表 (Appendix) に示す。

古生代からは確実な Nassellaria 亜目は知られていないが、Nassellaria 亜目によく類似した楕円～筒状の殻をもつ放散虫 (Archocyrtidae 科, Popofskyellidae 科, Pylentonemidae 科) が報告

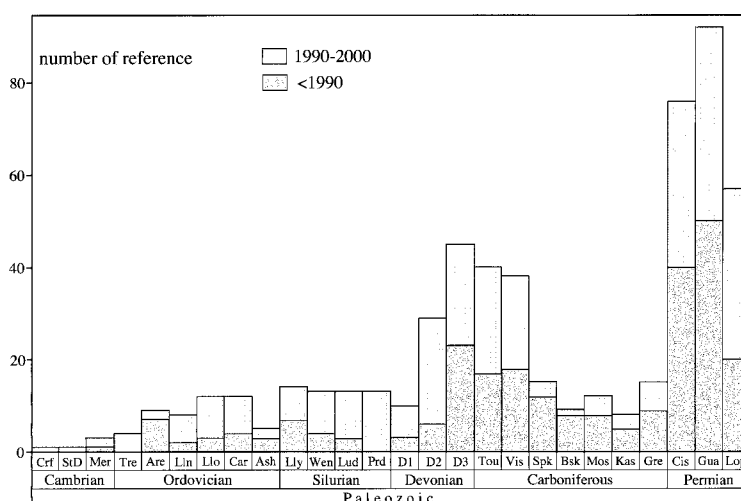


図 1 1990 年までと現在の古生代放射虫化石の産出報告数.

Fig. 1 Number of reference for Paleozoic radiolarian occurrence.

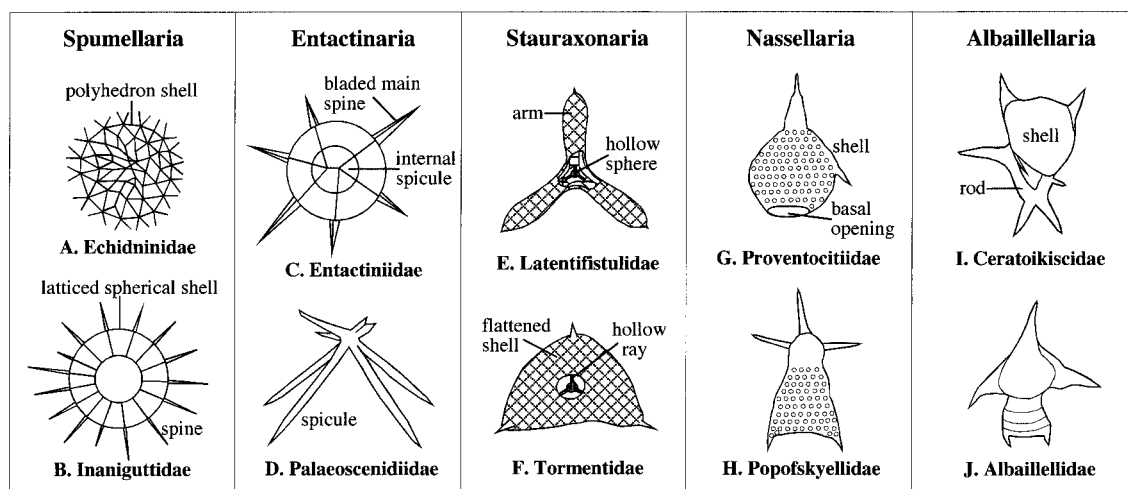


図 2 代表的な古生代放射虫の骨格のスケッチ.

Fig. 2 Schematically illustrated skeletal parts of selected Paleozoic radiolarians.

されており, Spumellaria 亜目 (Holdsworth, 1977) または Nassellaria 亜目 (Cheng, 1986) に含められた。Corythoecidae 科や Proventocitiidae 科 (図 2-G) も筒状の殻をもつので Nassellaria 亜目に属すると判断した。それらの殻は三角形の三本の rod を欠く点で Albaillellaria 亜目と異なる。ロシアのアルタイ山地の上部カンブリア系か

らは, 楕円形の殻と殻の頂部の長くて太い 1 本の棘 (apical spine) をもつ点で, Proventocitiidae 科によく類似した放射虫が報告された (Iwata *et al.*, 1997)。本論では, 上記の Nassellaria 様放射虫が楕円～筒状の殻をもつことを重視し, Nassellaria 亜目として扱う。

Stauraxonaria 亜目は古生代後半に Entactina-

ria 亜目から分化したと考えられたが (Nazarov and Ormiston, 1985b, 1986), Entactinaria 亜目に特徴的な内部骨針を欠くので両亜目の系統関係は不明である。また、古生代の Spumellaria 亜目に特徴的な球状殻も欠く。Stauraxonaria 亜目は平板状の殻と arm をもつ点で外見上中生代の Spumellaria 亜目の Hagiastriidae 科に類似するが、両者は別系統であると考えられている (Nazarov and Ormiston, 1986)。本論では、Afanasyeva (2000) が示したように、Stauraxonaria 亜目を独立した亜目として扱う。

2) 科と属の分類

(1) 一般に Entactinaria 亜目の形態分類においては、特に個体発生の初期段階で形成される内部骨格の構造が系統を論じる上で重要視されている (例えば, Foreman, 1963 ; Furutani, 1990)。本研究でも、属や科の分類に内部骨格を重視する分類法に基づいた。

従来、骨針状放散虫 (図 2-D) は、全て Palaeoscenidiidae 科に一括された (Goodbody, 1986 ; Renz, 1990)。しかし、Furutani (1990) が指摘したように異なる科であっても類似した殻をもつことが多いので、本論では内部骨針 (internal spicule: 図 2-C) を重視する立場をとり、median bar から放射する骨針の数が 4 ~ 6 本の Palaeohippium 属・Palaeotripus 属・Palaeotrifidus 属・Holdsworthum 属を Entactiniidae 科 (図 2-C), 8 本の Goodbodium 属・Palaeoscenidium 属を Palaeoscenidiidae 科 (図 2-D) とした。なお、Palaeoscenidiidae 科として記載された Palaeorubus 属 (Ishiga et al., 1987) や Palaeoumbraculum 属 (Amon et al., 1995) は海綿骨針である可能性があると考え、本論では放散虫として扱っていない。同様の理由から、Bissylentactinia 属 (Nazarov, 1975) も扱っていない。

また、これまで Spumellaria 亜目に含まれてきた Secuicollacta 属は殻に極性のある骨針をもつ (MacDonald, 1998) ので、同様の骨針をもつ Rotasphaeridae 科と Pseudorotasphaeridae 科の放散虫とともに、本論では Entactinaria 亜目として扱った。また、上部オルドビス系から報告さ

れた Secuicollacta 属 (Renz, 1990 ; Goto et al., 1992 ; Iwata et al., 1995) は 6 ~ 9 本の主棘をもつので、本論では、それらを Rotasphaera 属 (Noble, 1994) に含めた。

石炭紀前期の厚い球状殻と 6 本の主棘をもつ放散虫は Palaeoxyphostylus 属や Inaequalientactinia 属とされた (Won, 1983, 1991) が、それらの形質は Stigmosphaerostylus 属 (Foreman, 1963 ; Aitchison and Stratford, 1997) にもみられるので、本論では Stigmosphaerostylus 属に含めた。

(2) Spumellaria 亜目の形態分類においては、主棘と殻の数と形態が重要視されている (例えば Furutani, 1990 ; Noble, 1994)。

下部古生界からは、殻に口孔 (pylome) をもつ Spumellaria 亜目の放散虫 (Aciferopylorum 属, Cessipylorum 属, Fusalfanus 属等) が知られている。Aciferopylorum 属や Cessipylorum 属は Pylentonemidae 科に含められることが多かった (Nazarov and Ormiston, 1993) が、これらの放散虫の殻や棘 (spine) の形態は、もともと石炭紀前期から報告された Pylentonemidae 科と異なる。一方、Fusalfanus 属は Inaniguttidae 科に含められた (Furutani, 1990 ; Noble, 1994)。本論では、口孔をもつ古生代前期の Spumellaria 亜目の属を、暫定的に Inaniguttidae 科に含めることにする。

シルル紀の放散虫化石の主要な構成要素である Praespongoceolia 属と Bipyllospongia 属の帰属は定まっていないが (Furutani, 1990 ; Noble, 1994), これらの属は楕円形の殻の両極に棘をもつので、本論では Sponguridae 科に含めた。

3) 化石帯区分

古生代放散虫化石の産出地域および報告数は、時代によって大きな偏りが認められる。デボン紀後期 ~ Visean 世 (石炭紀前期) とペルム紀の報告数が多く、デボン紀後期 ~ Visean 世では各世について 37 ~ 50 地域から 38 ~ 45 例、ペルム系の各世については 53 ~ 87 地域から 57 ~ 92 例が知られている。一方、カンブリア紀 ~ Tremadoc 世 (オルドビス紀前期) では産出例が少なく、各世ご

とに数例の報告が数地点からされているにすぎない。

これまで約 40 の古生代の放散虫化石帯が提案されているが、古生代を通した放散虫化石帯のまとまった研究例はない。現在までに設定された放散虫化石帯の精度や概念は研究者によって異なるが、時間認定の基準単位として化石帯は有用であるので、現在最も有用な化石帯を図 3 に編集した。図 3 の時代区分については紀と世の区分を示したが、デボン紀には大量絶滅が起きた重要な期の境界があるので、デボン紀のみ期の区分も示した。

カンブリア紀～オルドビス紀前期の帯区分は提案されていない。オルドビス紀中期～デボン紀の帯区分については、Noble and Aitchison (2000) によって大きく 7 つの化石帯に区分された。シルル紀後期では 6 つの間隔帯や生存期間帯 (Noble, 1994), デボン紀前～中期では 4 つの間隔帯 (Umeda, 1998b) に細分された。デボン紀後期の Famennian 期と石炭紀前期からは、それぞれ 3 つの放散虫群集が識別された (Holdsworth and Jones, 1980)。石炭紀後期～ペルム紀では、13 の詳しい間隔帯が設定され (Ishiga, 1986), その後、ペルム紀後期の化石帯に関しては部分的に修正された (Kuwahara *et al.*, 1998)。

なお、本論文では、これまで提案されてきた化石帯の年代的位置づけを、最近のデータに基づいて部分的に修正した。従来の化石帯と群集の年代的 position (Noble, 1994; Aitchison *et al.*, 1999; Noble and Aitchison, 2000) と本論での扱いとの 3 つの主要な相違点を以下に示す。

(1) シルル系の分帯に関して、Noble (1994) は北米から記載した *Palaeoactinosphaera asymmetrica* 帯, *Praespongoceolia* 帯, *Praespongoceolia-Stylosphaera magnaspina* 帯の年代を、西南日本からの群集との対比から Wenlock 世 (シルル紀前期) ～ Ludlow 世 (シルル紀後期) とした。しかし、その後の筆者の高知県横倉山地域および宮崎県祇園山地域でのサンゴ化石や三葉虫化石 (Hamada, 1958; Kobayashi and Hamada, 1974) に基づく放散虫年代の検討の結果、それらの化石帯は全て Ludlow 世を示すことが判明した。

300Ma	Permian	Lopingian	<i>Neoalibaillella optima</i> (Np)
			<i>Neoalibaillella ornithiformis</i> (Nr)
		Guadalupian	<i>Follicucullus scholasticus</i> (Fs)
			<i>Follicucullus monacanthus</i> (Fm)
		Cisuralian	<i>Pseudoalibaillella globosa</i> (Pg)
			<i>Pseudoalibaillella longtanensis</i> (Pln)
			<i>Alibaillella sinuata</i> (As)
			<i>Pseudoalibaillella scalprata</i> (Ps)
			<i>Pseudoalibaillella lomentaria</i> (Plm)
			<i>Pseudoalibaillella u-forma II</i> (PII)
			<i>Pseudoalibaillella u-forma I</i> (PI)
	Carboniferous	Gzelian	<i>Pseudoalibaillella bulbosa</i> (Pb)
		Kasimovian	
		Moscovian	<i>Pseudoalibaillella nodosa</i> (Pn)
		Bashkirian	
		Serpukhovian	<i>Alibaillella-3</i> (A3)
		Visean	<i>Alibaillella-2</i> (A2)
		Tournaisian	<i>Alibaillella-1</i> (A1)
	Devonian	Late	<i>Holoeciscus-3</i> (H3)
			<i>Holoeciscus-2</i> (H2)
		Fam	<i>Holoeciscus-1</i> (H1)
			<i>Helenifera laticlavium</i> (He)
		Middle	<i>Circuliforma admissarius</i> (Ci)
			<i>Protophloeisciscus hindea</i> (Ph)
		Eif	<i>Gianta fragilis</i> (Gr)
		Ems	<i>Trilonche(?)</i> sp. A (Tr)
		Early	<i>Futobari solidus</i> (Fu)
			Lok
400	Silurian	Pridoli	<i>Pseudospongoportunum sagittatum</i> (Ps)
		Ludlow	<i>Rotasphaeracea-Devoniglanus unicus</i> (Ro)
			<i>Stylosphaera(?) magnaspina</i> (St)
			<i>Praespongoceolia-Stylosphaera magnaspina</i> (Pm)
		Wenlock	<i>Praespongoceolia parva</i> (Pr)
			<i>Palaeoactinosphaera asymmetrica</i> (Pa)
		Llandovery	<i>Secuicollata exquisita</i> (Se)
	Ordovician	Ashgill	Long-spined inaniguttid Zone 2 (L2)
			Pylome-large concentric sph. Zone 2 (P2)
		Caradoc	Pylome-large concentric sphaerellarian Zone 1 (P1)
		Llandeilo	
		Llanvirn	Long-spined inaniguttid Zone 1 (L1)
		Arenig	
		Tremadoc	unzoned

図 3 古生代放散虫化石帯。

Fig. 3 Subdivision of Paleozoic radiolarian zones (compiled from Holdsworth and Jones, 1980; Ishiga, 1986; Noble, 1994; Umeda, 1998b; Kuwahara *et al.*, 1998; Noble and Aitchison, 2000).

(2) デボン系の分帯に関して, Aitchison *et al.* (1999) および Noble and Aitchison (2000) は, デボン紀前～中期の放散虫群集は下位より *Tlecerina-Glanta* 群集, *Helenifore laticlavium* 群集, *Circulaforma admissarius* 群集, *Helenifore pilosidiscus* 群集そして *Protoholoeciscus hindea* 群集の順で出現するとした。しかし, 西南日本の連続層序断面で検討した結果, Aitchison らが示した *C. admissarius* 群集と *Pr. hindea* 群集の順序は逆で, 下位より *Glanta* 群集, *Pr. hindea* 群集, *He. pilosidiscus* 群集そして *C. admissarius* 群集の順で累重することが明らかとなった (Umeda, 1998a, b)。現在のところ, *Glanta* 群集と *Pr. hindea* 群集は Eifelian 期 (デボン紀中期) と推定される。*He. pilosidiscus* は Givetian 階から知られている (Aitchison and Stratford, 1997) が, *He. pilosidiscus* と *C. admissarius* は Frasnian 階から報告されていないので, *He. pilosidiscus* 群集と *C. admissarius* 群集の年代は Givetian 期と考えられる。

(3) *He. laticlavium* を含む群集については, 年代の確実な *He. laticlavium* は Frasnian 期から知られている (Nazarov and Ormiston, 1983) ので, Frasnian 期とされることが多かった (Ishiga *et al.*, 1988 ; Sashida *et al.*, 1993)。その後, Aitchison *et al.* (1999) はオーストラリア東部ニューイングランド褶曲帯のピール断層西側の凝灰岩, 凝灰質泥岩およびチャートからの *He. laticlavium* 群集の年代を Emsian 期 (デボン紀前期) とした。しかし, その年代の根拠となった Emsian 期のコノドント化石を産する石灰岩と放散虫を含むチャートは, 蛇紋岩を含む断層で隔られている (Metcalf *et al.*, 1997)。さらに, ピール断層西側の凝灰岩や砂岩は, 礫やブロックとして古い時代の石灰岩を含む (例えば, Ishiga and Leitch, 1988) ので, Emsian 期の石灰岩も周囲の碎屑岩の堆積年代より古い時代を示す可能性がある。以上の理由から, Aitchison *et al.* (1999) の示した *He. laticlavium* 群集の年代は再検討が必要である。現在のところ, *He. laticlavium* を含む群集は Frasnian 期以外からは

知られていないので, 本論では *He. laticlavium* を含む群集の年代を全て Frasnian 期として扱う。

本研究で放散虫の消長を整理するにあたっては, 化石帯を時間認定の基準単位として用いる。シルル紀, デボン紀中～後期およびペルム紀では, 世区分よりもさらに細かい年代区分が可能な放散虫化石帯が識別されている場合がある。このように産出報告数が多くかつ精度の高い化石帯の設定されているデボン紀後期とペルム紀では, 放散虫の絶滅事件の正確な議論が可能である。これに対して, 古生代前期では, 放散虫化石分帯の分解能は古生代中～後期よりも劣る。

III. 古生代放散虫の産出例

ここでは放散虫の絶滅事件を認定する基礎となる各地質時代からの産出例の概要を述べる。

1) カンブリア紀

カンブリア紀の放散虫化石としては, 当時の低～中緯度域に位置していたロシア中南部アルタイ山地 (Iwata *et al.*, 1997; Obut and Iwata, 2001), オーストラリア北東部クイーンズランド州 (Won and Below, 1999), 南中国 (Xiping *et al.*, 1997) の大陸上の浅海性堆積物から 4 科 6 属が知られている (図 4-A)。これらの放散虫化石は, *Spumellaria* 亜目, *Entactinaria* 亜目および *Nasrellaria* 亜目に含まれる。*Albaillellaria* 亜目は知られていない。*Spumellaria* 亜目 (*Echidniniidae* 科) と *Entactinaria* 亜目 (*Protoentactiniidae* 科等) が卓越した。これらの放散虫は, 骨針が重なり合ってまたは融合して形成された多面体の殻をもつことを特徴とし (図 2-A), オルドビス紀以降の放散虫に特徴的な球状の格子状殻 (latticed shell) を欠く。ロシアのアルタイ山地の下部カンブリア系 (Caerfai 統の Lenian 階) から報告された *Spumellaria* 亜目が, これまでに報告された放散虫の中では最古の産出例である (Obut and Iwata, 2001)。

2) オルドビス紀

オルドビス紀の放散虫化石は, 当時の低～中緯度域の大陸上や大陸縁の浅海性堆積物に加えて, 古太平洋や古大西洋の遠洋性堆積物からも報告さ

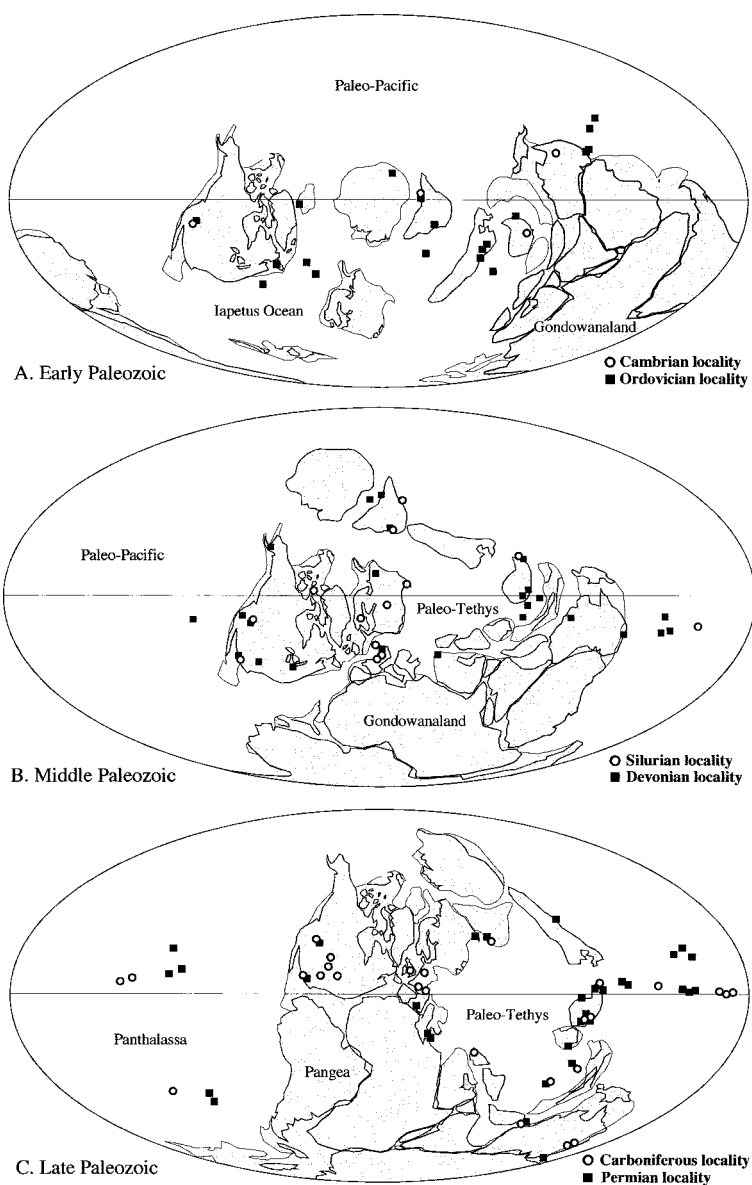


図 4 古生代前期，中期および後期の古地理図と放散虫化石産地。

Fig. 4 Early, Middle, and Late Paleozoic Paleogeographic maps (Scotese and McKerrow, 1990), with fossil localities of radiolarians.

れている (図 4-A)。属と科の数はオルドビス紀初期に最も低く，後期で最も高くなり，全体として増加傾向にあった。

Tremadoc 世 (オルドビス紀前期) の放散虫化石としては，北米西部ネバダ州 (Kozur *et al.*,

1996) およびロシア中南部アルタイ山地 (Iwata *et al.*, 1997) から 3 科 7 属が知られている。多面体の殻をもつ Protoentactiniidae 科と Echidninidae 科 (図 2-A) が卓越した。その殻は多面体で，カンブリア紀放散虫のものとよく類似する。

なお, Aitchison *et al.* (1998) は北米東岸ニューファンドランドから放散虫とともに保存不良のコノドント化石をみだし, それを *Cordylodus lindstromi* Druce & Jones とみなし, その年代を Tremadoc 世とした。しかし, 年代の根拠とされたコノドントの保存が悪く, 古生代前半の他の年代を示す可能性があるので, 本論ではそれらの放散虫の取り扱いを保留する。

Arenig 世 (オルドビス紀前期) の放散虫化石としては, スピッツベルゲン (Forty and Holdsworth, 1972), カザフ共和国 (Nazarov, 1975; Nazarov and Ormiston, 1993) および英国スコットランド (Aitchison, 1998) から 5 科 10 属が, 9 編の文献から知られている。Spumellaria 亜目の Inaniguttidae 科 (図 2-B) や Entactinaria 亜目の Haplentactiniidae 科についての報告が多い。これらの放散虫は, Tremadoc 世のものとは異なり, よく発達した格子状殻 (latticed shell: 図 2-B) をもつ。

オルドビス紀中期 (Llanvirn ~ Llandeilo 世) の放散虫化石は, 英国スコットランド (Danelian and Clarkson, 1998), 北米東岸ニューファンドランド (Renz, 1990), ロシア・カザフ (Nazarov, 1975; Nazarov and Ormiston, 1993), 中国北部 (Wang, 1991; Li, 1995) およびオーストラリア南東部のラクラン褶曲帯 (Umeda *et al.*, 1992; Iwata *et al.*, 1995) から 4 科 12 属が知られている。オルドビス紀中期に, Inaniguttidae 科と Haplentactiniidae 科が卓越した。

オルドビス紀後期 (Caradoc ~ Ashgill 世) の放散虫化石は, 英国スコットランド (Danelian and Clarkson, 1998), 北米西部ネバダ州 (Dunham and Murphy, 1976; Renz, 1990), ロシア・カザフ (Nazarov and Ormiston, 1993), 南中国 (Wang, 1991) およびオーストラリアのラクラン褶曲帯 (Webby and Blom, 1986; Goto *et al.*, 1992; Iwata *et al.*, 1995) から 7 科 20 属が, 12 編の文献から知られている。Arenig 世 ~ オルドビス紀中期の産出報告と同様, Inaniguttidae 科と Haplentactiniidae 科についての報告が卓越する。Caradoc 世からは, 新しい高次分類群 (Rotas-

phaeridae 科, Palaeoscenidiidae 科, Ceratoikis-cidae 科) の出現が知られており, 報告されたオルドビス紀後期の放散虫の科と属の数は古生代前期の中で最も多い。

以上のことから, Tremadoc 世以前は原始的な多角形の殻をもつ放散虫, Arenig 世以降は球状の格子状殻をもつ放散虫が優勢であったと考えられる。

3) シルル紀

シルル紀の放散虫化石は, 主として当時の低 ~ 中緯度域の大陸上 ~ 大陸縁の浅海性堆積物から報告されている (図 4-B)。報告された属と科の数はオルドビス紀よりも多い。

Llandovery 世 (シルル紀前期) の放散虫化石については, 極圏カナダ (Holdsworth, 1977; Goodbody, 1986; McDonald, 1998), 北米西部ネバダ州 (Noble *et al.*, 1997), ロシアのウラル山脈 (Nazarov and Ormiston, 1993), スウェーデン (Malez and Reich, 1997), ドイツ (Noble *et al.*, 1998) および西南日本 (Kurihara and Sashida, 2000) から 8 科 24 属が, 14 編の文献から報告されている。オルドビス紀後期の産出報告と同様, Spumellaria 亜目の Inaniguttidae 科と Entactinaria 亜目の Haplentactiniidae 科についての報告が多い。それらの球状種の殻の直径は, 最小で 90 μm , 最大で 500 μm であり, その個体数の大部分は 200 ~ 300 μm の種によって占められた。

Wenlock 世 (シルル紀前期) の放散虫化石については, ロシアのウラル山脈 (Nazarov and Ormiston, 1993), 極圏カナダ (Goodbody, 1986; Renz, 1988), 南中国 (Wang, 1991), 中国西端 (Li, 1994) および西南日本 (Wakamatsu *et al.*, 1990) から 9 科 21 属が, 13 編の文献から報告されている。Inaniguttidae 科や Entactinaria 亜目の Rotasphaeridae 科が卓越した。それらの殻の直径は, 最小で 70 μm , 最大で 300 μm , その個体数の大部分は 100 ~ 200 μm であり, Llandovery 世の種に比べて明らかに小さい。

Ludlow 世 (シルル紀後期) の放散虫化石は, ロシアのウラル山脈 (Nazarov and Ormiston,

1993; Amon *et al.*, 1995), 北米西部テキサス州 (Noble, 1994) および西南日本 (Furutani, 1990; Wakamatsu *et al.*, 1990) から, 13 編の文献が報告されている。*Palaeoactinosphaera asymmetrica* 帯からは 10 科 23 属, *Praespongoceolia parva* 帯からは 10 科 24 属, *Praespongoceolia-Stylosphaera*(?) *magnaspina* 帯～*S.*(?) *magnaspina* 帯からは 9 科 22 属, *Rotasphaeracea-Devoniglanus unicus* 帯からは 7 科 18 属が知られている。*S.*(?) *magnaspina* 帯までは, Wenlock 世の産出報告と同様, *Rotasphaeridae* 科と *Inaniguttidae* 科についての報告が多い。*Rotasphaeracea-D. unicus* 帯では *Inaniguttidae* 科が卓越するが, *Rotasphaeridae* 科は知られていない (Noble, 1994)。

Pridoli 世 (シルル紀後期) の放散虫化石は, 西南日本 (Wakamatsu *et al.*, 1990; Umeda, 1997, 1998b), オーストラリアのニューイングランド褶曲帯 (Aitchison, 1990), 北米西部テキサス州 (Noble, 1994) から 7 科 20 属が, 13 編の文献から報告されている。*Spumellaria* 垂目の *Sponguridae* 科と *Inaniguttidae* 科についての報告が多い。

以上のことから, Llandovery 世は大型の殻をもつ球状放散虫, Wenlock ～ Ludlow 世は小型の殻の球状放散虫が優勢であったと考えられる。

4) デボン紀

デボン紀放散虫化石は, 当時の低～中緯度域の大陸上や大陸縁の堆積物に加えて, 古テチス海の深海堆積物からも報告されている (図 4-B)。

Lochkovian 期 (デボン紀前期) の放散虫化石について, 年代の確実な報告はされていない。Furutani (1990) は西南日本内帯の吉城層から 2 科 6 属の放散虫化石を報告し, 外国の産出報告との比較に基づいて, その年代をシルル紀末期またはデボン紀前期とした。吉城層からの放散虫群集はシルル紀後期～デボン紀前期のレンジをもつ *Inaniguttidae* 科 (*Futobari* 属, *Zadrappolus* 属) を含むが, シルル紀後期を特徴づける *Pseudospongoprimum* 属や Pragian 世 (デボン紀前期中頃) 以降の先端まで深い溝の発達する主棘

(bladed main spine) をもつ *Entactiniidae* 科 (図 2-C) を含まないので, 本論では吉城層からの放散虫群集の年代を Lochkovian 期とする。

Pragian ～ Emsian 期 (デボン紀前期) の放散虫については, *Trilonche* 属, *Futobari* 属および *Zadrappolus* 属が卓越し, ドイツ (Kiessling and Tragelehn, 1994) および西南日本 (Wakamatsu *et al.*, 1990; Aitchison *et al.*, 1996; Umeda, 1997, 1998b) から 6 科 18 属が知られている。

なお, Aitchison *et al.* (1996) は Pragian ～ Emsian 期の放散虫と共存する碎屑性ジルコンの U-Pb SHRIMP 年代に基づく年代論を展開したが, Kurihara and Sashida (1999) や Umeda (1999) が指摘したように, そのジルコンは古い時代の地層に由来した可能性が高い。

デボン紀中期の放散虫化石については, オーストラリア東部ニューイングランド褶曲帯 (Hinde, 1999; Aitchison and Stratford, 1997; Aitchison *et al.*, 1999), 南中国 (Sheng and Wang, 1982), 西南日本 (Furutani, 1983; Wakamatsu *et al.*, 1990; Umeda, 1998a, b), ロシアのウラル山地 (Nazarov and Ormiston, 1993), ドイツ (Kiessling and Tragelehn, 1994) およびチェコスロバキア (Braun and Budil, 1999) から 29 編の文献の報告がされている。デボン紀前期までと異なり, *Entactinaria* 垂目の *Entactiniidae* 科 (図 2-C), *Palaeoscenidiidae* 科 (図 2-D) および *Albaillellaria* 垂目の *Ceratoikiscidae* 科 (図 2-I) についての報告が多い。*Glanta fragilis* 帯 (Eifelian 期前期) から 4 科 11 属, *Protoholoeciscus hindea* 帯 (Eifelian 期後期) から 4 科 15 属, *Circulaforma admissarius* 帯 (Givetian 期) から 4 科 16 属が知られている。

Frasnian 期 (デボン紀後期) の放散虫化石については, ロシアのウラル山地 (Nazarov, 1975; Nazarov and Ormiston, 1993), 北米西部ネバダ州 (Boundy-Sanders *et al.*, 1999), 南中国 (Wang, 1991), タイ (Sashida *et al.*, 1993, 1998), オーストラリア北西部カニング堆積盆 (Nazarov and Ormiston, 1983) および東部ニューイングランド褶曲帯 (Ishiga *et al.*, 1988; Ishiga and Leitch,

1988) から 6 科 26 属が, 26 編の文献から知られている。デボン紀中期の産出報告と同様, Entactiniidae 科と Ceratoikiscidae 科についての報告が卓越する。

Famennian 期(デボン紀後期)の放散虫化石は, 北米のオハイオ州 (Foreman, 1963), オクラホマ州 (Cheng, 1986; Schwartzapfel and Holdsworth, 1996), テキサス州 (Noble, 1992), ネバダ州 (Miller *et al.*, 1984), アラスカ (Holdsworth *et al.*, 1978), ロシアのアルタイ山地 (Nazarov and Ormiston, 1993), ドイツ (Schmidt-Effing, 1988; Kiessling and Tragelehn, 1994), オーストラリア東部ニューイングランド褶曲帯 (Ishiga *et al.*, 1988; Aitchison, 1988, 1990), 南中国 (Wang, 1991) およびタイ (Sashida *et al.*, 1998) 等から 29 編の文献の報告がされている。記載された放散虫の科の数はデボン紀の中で最も多く, 属の数は古生代前～中期の中で最も多い。Famennian 期前期の *Holoeciscus*-1 帯からは 7 科 23 属, 中期の *Holoeciscus*-2 帯からは 9 科 33 属, 後期の *Holoeciscus*-3 帯からは 9 科 46 属が知られている。Famennian 期からは, Entactinaria 亜目の Entactiniidae 科 (図 2-C), Albaillellaria 亜目の Ceratoikiscidae 科, Albaillellidae 科, Nassellaria 亜目の Archocyrtidae 科および Popofskyellidae 科 (図 2-H) についての報告が多い。

5) 石炭紀

石炭紀の放散虫化石は当時の低～中緯度域の大陸上あるいは大陸縁の浅海性堆積物に加えて, 遠洋性堆積物や高緯度域の大陸縁堆積物からも知られている (図 4-C)。

石炭紀前期 (Tournaisian ～ Serpukhovian 世) の放散虫化石については, 北米のオクラホマ州 (Cheng, 1986; Schwartzapfel and Holdsworth, 1996), テキサス州 (Nazarov and Ormiston, 1985a; Noble, 1992), ネバダ州 (Miller *et al.*, 1984), ロシアのアルタイ山地 (Nazarov and Ormiston, 1993), イギリス (Holdsworth, 1966), フランス (Gourmelon, 1987), ドイツ (Won, 1983; Kiessling and Tragelehn, 1994), オーストラリア東部ニューイングランド褶曲帯 (Aitch-

ison, 1990; Aitchison *et al.*, 1992), 南中国 (Wang, 1991) およびタイ (Sashida *et al.*, 1998) 等, 多くの地域から報告されている。Tournaisian 世について 34 地点・40 編の文献から 12 科 42 属, Visean 世について 37 地点・38 編の文献から 14 科 40 属, Serpukhovian 世について 18 地点・15 編の文献から 15 科 45 属の放散虫化石が知られている。石炭紀前期からは, Entactinaria 亜目の Entactiniidae 科 (図 2-C), Albaillellaria 亜目の Albaillellidae 科 (図 2-J), Nassellaria 亜目の Archocyrtidae 科および Popofskyellidae 科 (図 2-H) についての報告が多い。

石炭紀後期 (Bashkirian ～ Gzelian 世) の放散虫化石については, 北米のテキサス州 (Nazarov and Ormiston, 1985a), ネバダ州 (Miller *et al.*, 1984), カナダのブリティッシュコロンビア州 (Harms and Murchey, 1992), ロシアのアルタイ山地 (Nazarov and Ormiston, 1993), チリ南端部 (Ling and Forsythe, 1987), フランス (Gourmelon, 1987), 西南日本 (Ishiga, 1986) およびタイ (Sashida *et al.*, 1998) 等, 多くの地域から知られている。Bashkirian 世について 10 地点・9 編の文献から 15 科 35 属, Moscovian 世について 13 地点・12 編の文献から 11 科 28 属, Kasimovian 世について 6 地点・8 編の文献から 11 科 27 属, Gzelian 世について 10 地点・15 編の文献から 12 科 34 属の放散虫化石が報告されている。石炭紀後期からは, Stauraxonaria 亜目の Ormistoneae 科, Latentifistulidae 科 (図 2-E), Tormentidae 科 (図 2-F) および Albaillellaria 亜目の Albaillellidae 科についての報告が多い。

6) ペルム紀

ペルム紀の放散虫化石については, 西南日本 (Ishiga, 1986), 北米のテキサス州 (Ormiston and Babcock, 1979; Nazarov and Ormiston, 1985a), ネバダ州 (Murchey, 1990), オレゴン州 (Blome and Reed, 1992), カナダのブリティッシュコロンビア州 (Harms and Murchey, 1992), チリ南端部 (Ling and Forsythe, 1987), イタリアのシシリア島 (Catalano *et al.*, 1991), ロシアのウラル山地 (Amon *et al.*, 1990) や沿海州

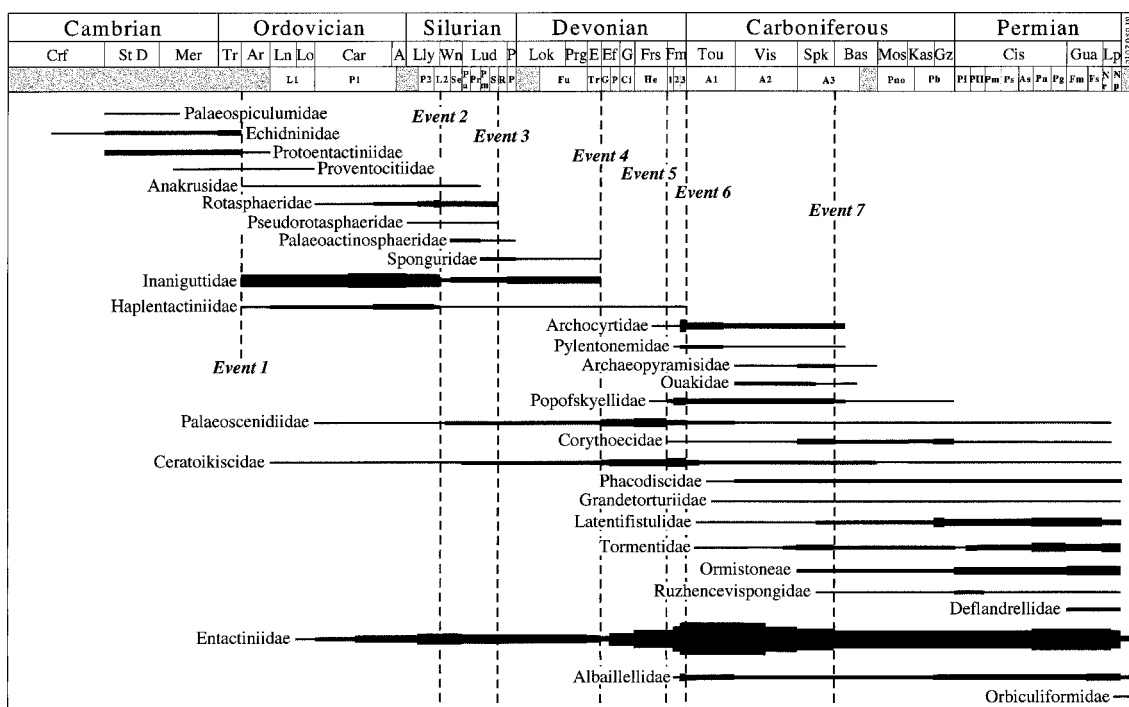


図 5 古生代放散虫の科の産出年代範囲。バーの幅は属の数を示す。

Fig. 5 Range chart of Paleozoic radiolarian families.

(Rudenko and Panasenکو, 1990), 南中国(Wang, 1991), フィリピン (Isozaki *et al.*, 1988) およびタイ (Sashida *et al.*, 1998) など, 多くの地域から知られている。その範囲は, 低緯度域から高緯度域の大陸上から遠洋性の堆積物に及ぶ (図 4-C)。

ペルム紀の Cisuralian 世について 70 地点・76 編の文献から 11 科 37 属, Guadalupian 世について 73 地点・92 編の文献から 12 科 40 属, Lopingian 世について 53 地点・57 編の文献から 13 科 39 属が知られている。石炭紀後期の産出報告と同様, ペルム紀からは *Stauraxonaria* 亜目の *Latentifistulidae* 科 (図 2-E), *Ormistoneae* 科, *Tormentidae* 科 (図 2-F) および *Albaillellaria* 亜目の *Albaillellidae* 科 (図 2-J) についての報告が多い。

IV. 古生代放散虫の消長史

これまでに 5 亜目 29 科 147 属の古生代放散虫が記載された。公表されたデータに基づいて, 古生代放散虫の科と属の産出年代範囲を決定した (図 5, 図 6)。これに基づいて, 古生代を通じての放散虫の出現や消滅, 特に絶滅事件について議論する。

図 5・6 から, 古生代の放散虫が入れ替わる場合に, 順に別のタクサに置き換えられていったのではなく, 少なくとも 7 回短期間に急激に入れ替わったこと, すなわち絶滅が起きたことが読みとれる。放散虫はそれらの事件を経て断続的に進化してきたと考えられる。7 回の絶滅イベントとは, オルドビス紀の Tremadoc 世/Arenig 世境界, シルル紀の Llandovery 世/Wenlock 世境界, Ludlow 世後期, デボン紀前期/中期境界, Frasnian 期/

図 6 古生代放散虫の属の産出年代範囲。

Fig. 6 Range chart of Paleozoic radiolarian genera.

1. *Palaeospiculum* Won, 1999, 2. *Archeoentactinia* Won, 1999, 3. *Aitchisonellum* Won, 1999, 4. *Fungomacula* Won, 1999, 5. *Parechidnina* Kozur et al., 1996, 6. *Nobella* Kozur et al., 1996, 7. *Echidnina* Bengtson, 1986, 8. *Protoentactinia* Kozur et al., 1996, 9. *Proventotium* (Nazarov and Ormiston, 1987), 10. *Aciferopylorum* Nazarov and Ormiston, 1986, 11. *Protoceratoliscus* Goto et al., 1992, 12. *Palaeotritidus* Renz, 1990, 13. *Kalimnaspheera* Webby and Blom, 1986, 14. *Haplotaeniatum* Nazarov and Ormiston, 1993, 15. *Inanigutta* Nazarov and Ormiston, 1984, 16. *Inanigutta* Nazarov and Ormiston, 1987, 17. *Cessipylorum* Nazarov in Afanas'eva, 1986, 18. *Syntagentactinia* Nazarov, 1980, 19. *Orbiculopylorum* Noble et al., 1998, 20. *Parvalanapila* MacDonald, 1998, 21. *Palaeotripus* Goodbody, 1986, 22. *Insolitignum* MacDonald, 1999, 23. *Palaeopyramidium* Goodbody, 1986, 24. *Inanihella* Nazarov and Ormiston, 1984, 25. *Anakrusa* Nazarov, 1977, 26. *Stylactinosphaera* Noble, 1994, 27. *Bipyllosporia* Noble, 1994, 28. *Rotasphaera* (Noble, 1994), 29. *Secuicollata* (Nazarov and Ormiston, 1984), 30. *Pseudotasphaera* Noble, 1994, 31. *Diparvapia* MacDonald, 1998, 32. *Stylosphaera* Ehrenberg, 1854, 33. *Devoniglanus* Wakamatsu et al., 1990, 34. *Palaeoactinosphaera* Noble, 1994, 35. *Pseudospongoprurum* Wakamatsu et al., 1990, 36. *Goodbodium* Furutani, 1990, 37. *Holdsworthia* Furutani, 1990, 38. *Oriundogutta* Nazarov, 1988, 39. *Palaeohippium* Goodbody, 1986, 40. *Palaeodecardium* Goodbody, 1986, 41. *Cenosphaera* Ehrenberg, 1854, 42. *Zadrappolus* Furutani, 1990, 43. *Fusallanus* Furutani, 1990, 44. *Praespongocoeila* Noble, 1994, 45. *Futobari* Furutani, 1990, 46. *Gianta* (Wakamatsu et al., 1990), 47. *Deflantrica* Wakamatsu et al., 1990, 48. *Pactarentinia* Furutani, 1983, 49. *Tlecerina* Furutani, 1983, 50. *Duodecimentactinia* Won, 1997, 51. *Intracorus* Won, 1997, 52. *Magnetactinia* Won, 1997, 53. *Multientactinia* Won, 1997, 54. *Haplentactinia* Foreman, 1963, 55. *Helenifore* Nazarov and Ormiston, 1983, 56. *Somphoentactinia* Nazarov, 1975, 57. *Cyrtentactinia* (Foreman, 1963), 58. *Holoeciscus* Foreman, 1963, 59. *Cerachocorythium* (Deflandre, 1973), 60. *Deflandrellum* Cheng, 1986, 61. *Huasha* Cheng, 1986, 62. *Staurentactinia* Schwartzapfel and Holdsworth, 1996, 63. *Tetrentactinia* Foreman, 1963, 64. *Protoholoeciscus* Aitchison, 1993, 65. *Quadrupes* Cheng, 1986, 66. *Mostlerium* Cheng, 1986, 67. *Apophysisphaera* Won, 1997, 68. *Magnisphaera* Won, 1997, 69. *Thecoentactinia* Nazarov, 1975, 70. *Lapidopiscum* (Deflandre, 1958), 71. *Belowea* Won, 1983, 72. *Callela* Won, 1983, 73. *Spongiotripus* Haeckel, 1882, 74. *Duplexia* Won, 1983, 75. *Ouaka* Cheng, 1986, 76. *Palacantholithus* Deflandre, 1973, 77. *Palaeothalamnus* Deflandre, 1973, 78. *Palhindeolithus* Deflandre, 1973, 79. *Protoalbaillella* Cheng, 1986, 80. *Totollum* Schwartzapfel and Holdsworth, 1996, 81. *Xiphachistrella* Deflandre, 1973, 82. *Xiphocladia* Deflandre, 1973, 83. *Scharfenbergia* Won, 1983, 84. *Archaeopyramisa* Cheng, 1986, 85. *Cornum* Schwartzapfel and Holdsworth, 1996, 86. *Archocorythium* (Deflandre, 1972), 87. *Kantollum* Cheng, 1986, 88. *Cyrtisphaeractenium* (Deflandre, 1972), 89. *Pylentonema* (Deflandre, 1963), 90. *Robotium* Cheng, 1986, 91. *Circuliforma* Cheng, 1986, 92. *Trilacertus* Cheng, 1986, 93. *Brianellum* Cheng, 1986, 94. *Pluristratoentactinia* Nazarov, 1981, 95. *Triactofenestrella* Nazarov and Ormiston, 1984, 96. *Corythocia* Foreman, 1963, 97. *Popofskyellum* Deflandre, 1964, 98. *Arrrectoalatus* Nazarov and Ormiston, 1985, 99. *Latentidota* Nazarov and Ormiston, 1985, 100. *Spongentactinia* Nazarov, 1975, 101. *Polyfistula* Nazarov and Ormiston, 1984, 102. *Rectortentum* Nazarov and Ormiston, 1985, 103. *Tetracircinata* Nazarov and Ormiston, 1984, 104. *Haplodiactanthus* Nazarov and Rudenko, 1981, 105. *Quadrirremis* Nazarov and Ormiston, 1985, 106. *Quinqueremis* Nazarov and Ormiston, 1983, 107. *Astroentactinia* Nazarov, 1975, 108. *Copielintra* Nazarov and Ormiston, 1985, 109. *Palaeoscenidium* Deflandre, 1953, 110. *Ceratoikiscum* Deflandre, 1953, 111. *Eostylodictya* Ormiston and Lane, 1976, 112. *Sphaerodiscus* Won, 1983, 113. *Campioalatus* Nazarov and Rudenko, 1981, 114. *Srakaosphaera* Sashida, 1997, 115. *Hegleria* Nazarov and Ormiston, 1985, 116. *Uberinterna* Sashida and Tonishi, 1988, 117. *Kashiwara* Sashida and Tonishi, 1985, 118. *Helioentactinia* Nazarov, 1975, 119. *Meschedea* Won, 1983, 120. *Triaeosphaera* (Deflandre, 1973), 121. *Albaillella* (Deflandre, 1952), 122. *Tetragregnon* Ormiston and Lane, 1976, 123. *Latentifistula* Nazarov and Ormiston, 1983, 124. *Grandetortula* Sashida and Tonishi, 1991, 125. *Tetrortentum* Nazarov and Ormiston, 1985, 126. *Ormistonella* (De Wever and Caridroit, 1984), 127. *Pseudotortulus* (De Wever and Caridroit, 1984), 128. *Tortentum* Nazarov and Ormiston, 1983, 129. *Latentibifistula* Nazarov and Ormiston, 1983, 130. *Foremanhella* (De Wever and Caridroit, 1984), 131. *Copicyntra* Nazarov and Ormiston, 1985, 132. *Nazarovella* De Wever and Caridroit, 1984, 133. *Ruzhencevisponus* (Kozur, 1980), 134. *Rhaphidociclus* Nazarov and Rudenko, 1981, 135. *Octortentum* Nazarov and Ormiston, 1985, 136. *Copicyntoides* Nazarov and Ormiston, 1985, 137. *Deflandrella* De Wever and Caridroit, 1984, 138. *Ishigaum* De Wever and Caridroit, 1984, 139. *Praedeflandrella* Kozur and Mostler, 1989, 140. *Triplanospongos* Sashida and Tonishi, 1988, 141. *Neolbaillella* Takemura and Nakaseko, 1981, 142. *Stigmosphaerostylus* (Rust, 1892), 143. *Polyentactinia* Foreman, 1963, 144. *Trilonche* (Hinde, 1899), 145. *Pseudolbaillella* Holdsworth and Jones, 1980, 146. *Follicucullus* Ormiston and Babcock, 1979, 147. *Klaengspongos* Sashida, 2000.

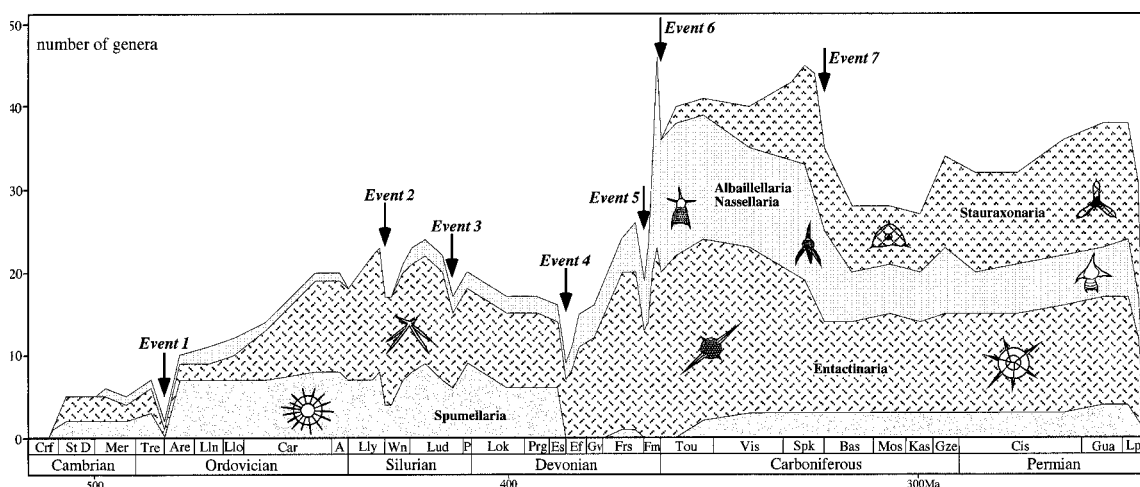


図 7 古生代放散虫の属の数と絶滅イベント。
矢印は 7 回の絶滅イベントを示す。

Fig. 7 Diversity change of Paleozoic Radiolaria, showing 7 distinct extinction events.

Famennian 期境界, デボン紀 / 石炭紀境界, そして石炭紀前期 / 後期境界で認められるものである (図 7)。本稿では, これらの 7 つの絶滅事件を, 古い順にイベント 1, 2, 3, 4, 5, 6 および 7 と呼ぶことにする。以下に, これらの事件について説明する。

1) イベント 1

オルドビス紀前期の Tremadoc 世 / Arenig 世境界 (イベント 1) において, 放散虫の科の 33% および属の 71% が絶滅した。イベント 1 は, カンブリア紀 ~ Tremadoc 世の大陸上の浅海域で繁栄した多面体の殻をもつ Spumellaria 亜目の Echidninidae 科の絶滅や Entactinaria 亜目の Protoentactiniidae 科の衰退で特徴づけられる。

イベント 1 の直後の Arenig 世に, オルドビス紀中期 ~ Llandovery 世 (シルル紀前期) に繁栄した Spumellaria 亜目 (Inaniguttidae 科, Anakrusidae 科) や Entactinaria 亜目 (Haplentactiniidae 科) が出現し, 急速に放散した。これらの Arenig 世以降を特徴づける放散虫は球状の格子状殻をもつので, Tremadoc 世までの原始的な多面体の殻をもつ放散虫と大きく異なる。

Tremadoc 世 / Arenig 世境界付近において, 放散

虫の高次分類群の入れ替わりと殻の形態変化が起きたことは, イベント 1 で放散虫の大規模な入れ替わりが起きたことを示す。

2) イベント 2

シルル紀前期の Llandovery 世 / Wenlock 世境界 (イベント 2) において, 放散虫の属の 26% が絶滅したが, 科の多様性は減じていない。イベント 2 は, オルドビス紀 ~ Llandovery 世に繁栄した大型の球状殻をもつ Spumellaria 亜目 (Inaniguttidae 科) の *Cessipylorum* 属, *Inanibigutta* 属, *Inanigutta* 属, *Orbiculopylorum* 属および Entactinaria 亜目 (Haplentactiniidae 科) の *Syntagentactinia* 属の絶滅で特徴づけられる。また, 最近の極圏カナダ産化石の検討では, Llandovery 世 / Wenlock 世境界において, 大型放散虫から小型放散虫への入れ替わりが起きたことが指摘されている (McDonald, 2000)。

Llandovery 世 / Wenlock 世境界で放散虫の属の入れ替わりと殻の小型化が起きたことは, イベント 2 で放散虫の入れ替わりが起きたことを示す。

3) イベント 3

シルル紀後期の Ludlow 世後期の *Stylosphaera* (?) *magnaspina* 帯 / *Rotasphaeracea* - Devonian

sus unicus 帯境界 (イベント 3) において, 放散虫の科の 29% および属の 23% が絶滅した。イベント 3 は, Wenlock ~ Ludlow 世に繁栄した小型の殻をもつ Entactinaria 亜目の Rotasphaeridae 科 (*Diparvapila* 属, *Rotasphaera* 属, *Secuicollacta* 属) と Pseudorotasphaeridae 科 (*Pseudorotasphaera* 属) の絶滅で特徴づけられる。

4) イベント 4

デボン紀前期 / 中期境界 (イベント 4) において, 放散虫の科の 33% および属の 44% が絶滅した。イベント 4 は Inaniguttidae 科 (*Fusalfanus* 属, *Futobari* 属, *Oriundogutta* 属, *Zadrappolus* 属) と Sponguridae 科 (*Praespongoceolia* 属) の絶滅で特徴づけられ, オルドビス ~ デボン紀前期に優勢であった Spumellaria 亜目がほとんど絶滅した。西南日本での検討結果は, この絶滅事件が *Trilonche* sp. A 帯後期の短い期間に起きたことを示す。その後, デボン紀中 ~ 後期において, Entactinaria 亜目 (Entactiniidae 科, Palaeoscenidiidae 科) と Albaillellaria 亜目 (Ceratoikiscidae 科) が多様化して繁栄した。

5) イベント 5

デボン紀後期の Frasnian 世 / Famennian 期境界において, 底生動物の大量絶滅が起きたことが知られているが, 放散虫は絶滅事件の影響を被っておらず (Nazarov and Ormiston, 1985b), むしろ繁栄したとされた (Racki, 1999)。しかし, 今回の検討によって, Frasnian 期 / Famennian 期境界 (イベント 5) で, 放散虫の属の 27% が絶滅したことが明らかとなった。科の多様性は減じていない。

イベント 5 は Entactinaria 亜目の Palaeoscenidiidae 科 (*Deflantrica* 属, *Tlecerina* 属等) の急減で特徴づけられ, Albaillellaria 亜目や Nassellaria 亜目はほとんど減少していない。Albaillellaria 亜目 (Albaillellidae 科) と Nassellaria 亜目 (Pylentonemidae 科, Corythoecidae 科) の高次分類群が, イベント 5 直後の Famennian 期前期に新たに出現した。

Frasnian 期と Famennian 期の放散虫を比較すると, Frasnian 期では Entactinaria 亜目が卓越

するのに対し, Famennian 期では Albaillellaria 亜目と Nassellaria 亜目が優勢である。このことは, Frasnian 期 / Famennian 期境界 (イベント 5) で放散虫群集の入れ替わりが起きたことを示す。

6) イベント 6

イベント 5 直後のデボン紀後期の Famennian 期において, 放散虫の属の多様性は古生代の中で最も高くなった。しかし, デボン紀 / 石炭紀境界 (イベント 6) で, Famennian 期の放散虫の科の 11% および属の 22% が絶滅した。この絶滅事件は, Famennian 期に繁栄した Albaillellaria 亜目 (Ceratoikiscidae 科, Albaillellidae 科) の *Heleni-fore* 属, *Holoeciscus* 属, *Huasha* 属, Nassellaria 亜目 (Popofskyellidae 科, Archocyrtidae 科) の *Cerarchocyrtium* 属, *Cyrtentactinia* 属, *Deflandrellium* 属および *Staurentactinia* 属等の絶滅で特徴づけられる。

イベント 6 の絶滅事件後の Tournaisian 世に, Stauraxonaria 亜目 (Latentifistulidae 科や Tormentidae 科) 等の高次分類群が新たに出現した。

7) イベント 7

石炭紀の放散虫の多様性は全体として増加傾向にあり, Serpukhovian 世の放散虫の科の多様性は古生代の中で最も高くなった。しかし, 石炭紀前期 / 後期境界付近 (Serpukhovian 世後期 ~ Bashkirian 世前期) で, 放散虫の科の 13% および属の 36% が絶滅したので, 放散虫の多様性が激減した。この絶滅事変は, Nassellaria 亜目の Corythoecidae 科, Popofskyellidae 科および Archocyrtidae 科の急減で特徴づけられる。

イベント 7 の後の石炭紀後期 ~ ペルム紀に, Stauraxonaria 亜目と Albaillellaria 亜目が多様化した。それらの放散虫の多様性は石炭紀後期に最も低く, ペルム紀後期で最も高くなり, 全体として増加傾向にあった。ペルム紀末で, これらの古生代型放散虫のほとんどが絶滅した。

V. 考 察

これまで, 古生代の放散虫の消長に関しては, 古生代 / 中生代境界のペルム紀末の絶滅が指摘されていた (Holdsworth, 1977; Nazarov and

Ormiston, 1985b)。今回の検討の結果、古生代の放散虫は少なくとも7回の絶滅事件（イベント1～7）を経験したことが明らかとなった。

ここでは、各イベントで絶滅した古生代放散虫の生息域や、古生代放散虫の最大の絶滅事件であるオルドビス紀前期とデボン紀に起きた放散虫群集の入れ替わりの意義について議論する。

1) 絶滅した放散虫の生息域

イベント1～5では、主として *Spumellaria* 亜目と *Entactinaria* 亜目、イベント6・7では *Albaillellaria* 亜目と *Nassellaria* 亜目の属と科が絶滅した。

Casey *et al.* (1983) は、現世の海洋において球状殻をもつ *Spumellaria* 亜目は浅海域、筒状殻をもつ *Nassellaria* 亜目は遠洋域に卓越することをみだした。古生代後期の放散虫についても、*Spumellaria* 亜目や *Entactinaria* 亜目は浅海性堆積物からの放散虫のほとんどを占め、筒状殻をもつ *Albaillellaria* 亜目や *Nassellaria* 亜目は主に深海性堆積物から産することが指摘されている (Holdsworth, 1977; Kozur and Mostler, 1989; Catalano *et al.*, 1991)。これらのことから、古生代の他の年代においても、*Albaillellaria* 亜目と *Nassellaria* 亜目の生息域は遠洋域または深海域であった可能性が類推される。例えば、オルドビス紀の産出記録の多くは大陸上の浅海域から報告されているにもかかわらず、*Albaillellaria* 亜目 (*Ceratoikiscidae* 科) と *Nassellaria* 亜目 (*Provencitiidae* 科) の産出報告 (Goto *et al.*, 1992; Li, 1995; Danelian and Clarkson, 1998; Aitchison, 1998) が全て遠洋深海堆積物からであることは、このような考えを支持する。

このような対応関係が古生代を通して基本的に成立すると考えた上で本研究結果に適用すると、イベント6・7では主に遠洋域または深海域に生息していた放散虫が絶滅したと考えられる。カンブリア紀～シルル紀においては *Albaillellaria* 亜目と *Nassellaria* 亜目が優勢でなかったため、両亜目の絶滅イベントが識別されていない可能性がある。したがって、今後このような観点から絶滅イベントを検討するにあたっては、Droser *et al.* (1997)

が指摘したように、分類群の数の変化だけでなくニッチの変化も含めて検討する必要がある。

2) 放散虫の絶滅事件と寒冷化

Casey *et al.* (1983) は寒冷化が起きた新生代中新世に *Nassellaria* 亜目が多様化したことに着目し、深海性堆積物に卓越する古生代の *Albaillellaria* 亜目と *Nassellaria* 亜目を冷水塊に生息する寒冷型の放散虫とみなし、それらの出現および多様化の原因を寒冷化に求めた。

古生代に起きた寒冷化事件は、主に氷河性堆積物の分布に基づいて認識されてきた。近年の微化石層序学の進展により、古生代の氷河性堆積物は、オルドビス紀末 (Berry and Boucot, 1973)、デボン紀/石炭紀境界 (Streel *et al.*, 2000) および石炭紀前期/後期境界 (Saunders and Ramsbottom, 1986) において南半球に最も広範に発達したことが明らかにされた。

これに対して、今回の検討結果は、氷河の発達があったデボン紀/石炭紀境界（イベント6）および石炭紀前期/後期境界（イベント7）において、*Albaillellaria* 亜目と *Nassellaria* 亜目の多様性の急減が起きたことを示している。同様に、氷河の発達があったオルドビス紀末においても、*Albaillellaria* 亜目 (*Protoceratoidiscum* 属) が絶滅した。これらの例は、古生代の *Albaillellaria* 亜目と *Nassellaria* 亜目が寒冷化に呼応して繁栄した (Casey *et al.*, 1983) のではなく、絶滅したことを示唆している。

上述の3回の寒冷化の時期においては、浅海の底生動物の多様性の減少は顕著ではないが、筆石・コノドント・魚類・アンモナイト等の浮遊・遊泳生物の絶滅率が高いことが知られている (House, 1985; Ramsbottom and Saunders, 1985; Wood, 1999)。今回の検討によって、寒冷化の時期に起きた絶滅事件が、大型の浮遊・遊泳動物のみならず動物プランクトンにまで及んでいたことが明らかになった。

3) 古生代放散虫の最大の絶滅事件

7回の絶滅事件での放散虫の科と属の絶滅率は、イベントによって大きな偏りが認められる。平均すると、各イベントで30%以下の科および20～

40%の属が絶滅した。オルドビス紀前期（イベント1）では科の33%および属の71%が、デボン紀前期/中期境界（イベント4）では科の33%および属の44%が絶滅した顕著な群集の入れ替えがあり、絶滅率が高いので、特に大きな意味をもつと考えられる。

イベント1（オルドビス紀前期）を境にカンブリア紀に繁栄したタイプの放散虫がほぼ絶滅し、その直後にオルドビス～シルル紀に優勢な系統のほとんどが出現した。イベント1は、カンブリア紀型フォーナが衰退し、古生代型フォーナが多様化した時期に相当する（Sepkoski, 1984; Barnes *et al.*, 1996）。例えば、カンブリア紀に繁栄した固着性の筆石や角状コノドントが衰退し、オルドビス紀以降に優勢となった浮遊性の筆石、複歯状・板状コノドント、オウムガイおよび貝形虫が浮遊・遊泳能力を獲得して放散した。

オルドビス～シルル紀に繁栄したタイプの放散虫は、古生代後半から産しないことから、デボン紀前期までに絶滅したと考えられた（Holdsworth, 1977; Nazarov and Ormiston, 1985b）。今回のコンパイルによって、イベント4（デボン紀前期/中期境界）でオルドビス～シルル紀に繁栄したタイプの放散虫がほぼ絶滅し、その直後に古生代後半に優勢な系統が出現したことが明らかとなった。イベント4は、オルドビス～シルル紀に繁栄した浮遊性の筆石の絶滅および無顎類の衰退の時期と、古生代後半に繁栄したアンモナイトおよび顎をもつ大型の棘魚類・板魚類が優勢となった時期に相当する。

VI. ま と め

これまで古生代の絶滅事件は、主として浅海域で堆積した地層から産する底生動物の消長記録に基づいて認定され、その中ではオルドビス紀末とデボン紀後期の事件が強調されてきた。

本研究の結果、古生代に7つの放散虫の絶滅事件がみいだされた。その中で最も大きな放散虫群集の入れ替わりは、オルドビス紀前期（イベント1）とデボン紀前期/中期境界（イベント4）で起きた。この両イベントで、海洋のプランクトン動

物である放散虫に加えて、主要な大型の浮遊・遊泳動物も同時に群集が入れ替わっており、海洋の一次消費者から高次消費者にまで影響が及んでいた。今後、各絶滅事件の原因や環境変化との詳細な対応の検討が必要である。

謝 辞

東京大学総合文化研究科の磯崎行雄教授には、粗稿を見て頂いて貴重な意見を賜った。大阪市立大学理学研究科の桑原希世子博士には、ペルム紀放散虫の文献の収集に御助力頂いた。査読者である筑波大学の指田勝男教授には、放散虫の分類に關しての貴重な御指摘を賜った。記して感謝する。

文 献

- Afanasieva, M.S. (2000): The Paleozoic radiolarian system. In Afanasieva, M.S. and Vishnevskaya, V.S. eds.: *Radiolarology on the eve of millenia: Achievements and perspectives. Materials of the 11 Radiolarian Seminar*, Moscow, 15-20.
- Aitchison, J.C. (1988): Late Paleozoic radiolarian ages from the Gwydir terrane, New England orogen, eastern Australia. *Geology*, **16**, 793-795.
- Aitchison, J.C. (1990): Significance of Devonian-Carboniferous radiolarians from accretionary terranes of the New England orogen, eastern Australia. *Marine Micropaleontol.*, **15**, 365-378.
- Aitchison, J.C. (1998): A new Lower Ordovician (Arenig) radiolarian fauna from the Ballantrae Complex, Scotland. *Scottish J. Geol.*, **34**, 73-81.
- Aitchison, J.C. and Stratford, J.M.C. (1997): Middle Devonian (Givetian) Radiolaria from eastern New South Wales, Australia: A reassessment of the Hinde (1899) fauna. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **203**, 369-390.
- Aitchison, J.C., Flood, P.G. and Spiller, F.C.P. (1992): Tectonic setting and paleoenvironment of terranes in the southern New England orogen, eastern Australia as constrained by radiolarian biostratigraphy. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. and Palaeoecol.*, **94**, 31-54.
- Aitchison, J.C., Hada, S., Ireland, T. and Yoshikura, S. (1996): Ages of Silurian radiolarians from the Kurosegawa Terrane, Southwest Japan constrained by U/Pb SHRIMP data. *J. Southeast Asian Earth Sci.*, **14**, 53-70.
- Aitchison, J.C., Flood, P.G. and Malpas, J. (1998): Lowermost Ordovician (basal Tremadoc) radiolarians from the Little Port Complex, western Newfoundland. *Geol. Mag.*, **135**, 413-419.
- Aitchison, J.C., Davis, A.M., Stratford, J.M.C. and Spiller, F.C.P. (1999): Lower and Middle Devonian

- radiolarian biozonation of the Gamilaroi terrane New England Orogen, eastern Australia. *Micropaleontol.*, **45**, 138–162.
- Amon, E.O., Braun, A. and Chuvashov, B.I. (1990): Lower Permian (Artinskian) Radiolaria from the Sim type section, southern Urals. *Geologica et Palaeontologica*, **24**, 115–137.
- Amon, E.O., Braun, A. and Ivanov, K.S. (1995): Upper Silurian radiolarians from the southern Urals. *Geologica et Palaeontologica*, **29**, 1–17.
- Anderson, O.R. ed. (1983): *Radiolaria*. Springer-Verlag, New York, 355p.
- Barnes, C.R., Fortey, R.A. and Williams, S.H. (1996): The pattern of global bio-events during the Ordovician period. In Walliser, O.H. ed.: *Global events and events stratigraphy*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 139–172.
- Berry, W.B.N. and Boucot, A.J. (1973): Correlation of the African Silurian rocks. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **147**, 1–83.
- Blome, C.D. and Reed, K.M. (1992): Permian and Early (?) Triassic radiolarian faunas from the Grindstone terrane, central Oregon. *J. Paleontol.*, **66**, 351–383.
- Boudry-Sanders, S.Q., Sandberg, C.A., Murchey, B.L. and Harris, A.G. (1999): A late Frasnian (Late Devonian) radiolarians, sponge spicule, and conodont fauna from the Slaven Chert, northern Shoshone Range, Roberts Mountains allochthon, Nevada. *Micropaleontol.*, **45**, 62–68.
- Braun, A. and Budil, P. (1999): A Middle Devonian radiolarian fauna from the Chotec Limestone (Eifelian) of the Prague Basin (Barrandian, Czech Republic). *Geodiversitas*, **21**, 581–592.
- Catalano, R., Stefano, P.D. and Kozur, H. (1991): Permian circum-Pacific deep-water faunas from the western Tethys (Sicily, Italy) – new evidences for the position of the Permian Tethys. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. and Palaeoecol.*, **87**, 75–108.
- Casey, R.E., Wigley, C.R. and Perez-Guzman, A.M. (1983): Biogeographic and ecologic perspective on polycystine radiolarian evolution. *Paleobiology*, **9**, 363–376.
- Cheng, Y.N. (1986): Taxonomic studies on Upper Paleozoic Radiolaria. *National Museum Natural Sci., Taichung, Taiwan, Spec. Publ.*, **1**, 1–311.
- Danelian, T. and Clarkson, E.N.K. (1998): Ordovician Radiolaria from bedded cherts of the Southern Uplands. *Scottish J. Geol.*, **34**, 133–137.
- Droser, M.L., Bottjer, D.J. and Sheehan, P.M. (1997): Evaluating the ecological architecture of major events in the Phanerozoic history of marine invertebrate life. *Geology*, **25**, 167–170.
- Dunham, J.B. and Murphy, M.A. (1976): An occurrence of well preserved radiolaria from the Upper Ordovician (Caradocian), Eureka County, Nevada. *J. Paleontol.*, **50**, 882–887.
- Foreman, H. (1963): Upper Devonian radiolarians from the Huron Member of the Ohio Shale. *Micropaleontol.*, **9**, 267–304.
- Fortey, R.A. and Holdsworth, B.K. (1972): The oldest known well-preserved Radiolaria. *Bollettino della Societa Paleontologica Italiana*, **10**, 35–41.
- Furutani, H. (1983): Middle Palaeozoic Palaeoscenidiidae (Radiolaria) from Mt. Yokokura, Shikoku, Japan. *Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan, N.S.*, **130**, 96–116.
- Furutani, H. (1990): Middle Paleozoic radiolarians from Fukuji area, Gifu Prefecture, central Japan. *J. Earth Sci., Nagoya Univ.*, **37**, 1–56.
- Goodbody, Q.H. (1986): Wenlock Palaeoscenidiidae and Entactiniidae (Radiolaria) from the Cape Phillips Formation of the Canadian Arctic Archipelago. *Micropaleontol.*, **32**, 129–157.
- Goto, H., Umeda, M. and Ishiga, H. (1992): Late Ordovician radiolarians from the Lachlan fold belt, southeastern Australia. *Mem. Fac. Sci., Shimane Univ.*, **26**, 145–170.
- Gourmelon, F. (1987): Radiolaires tournaisiens des nodules phosphates de la Montagne Noire et des Pyrenees Centrales. *Biostratigr. Paleozoique.*, **6**, 1–194.
- Hamada, T. (1958): Japanese Halysitidae. *J. Fac. Sci., Tokyo Univ., Sec. II*, **11**, 91–114.
- Harms, T.A. and Murchey, B.L. (1992): Setting and occurrence of Late Paleozoic radiolarians in the Sylvester allochthon, part of a proto-Pacific ocean floor terrane in the Canadian Cordillera. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. and Palaeoecol.*, **96**, 127–139.
- Hinde, G.J. (1899): On the Radiolaria in the Devonian rocks of New South Wales. *Geol. Soc. Land. Quart. J.*, **55**, 38–64.
- Holdsworth, B.K. (1966): Radiolaria from the Namurian of Derbyshire. *Palaeontology*, **9**, 319–329.
- Holdsworth, B.K. (1977): Paleozoic Radiolaria: stratigraphic distribution in the Atlantic borderlands. In Swain, F.M. ed.: *Stratigraphic micropaleontology of Atlantic basin and borderlands*. Elsevier, New York, 167–184.
- Holdsworth, B.K. and Jones, D.L. (1980): Preliminary radiolarian zonation for Late Devonian through Permian time. *Geology*, **8**, 281–285.
- Holdsworth, B.K., Jones, D.L. and Allison, C. (1978): Upper Devonian radiolarians separated from chert of the Ford Lake Shale, Alaska. *J. Res. U.S. Geol. Surv.*, **6**, 775–788.
- House, M.R. (1985): Correlation of mid-Paleozoic ammonoid evolutionary events with global sedimentary perturbations. *Nature*, **313**, 17–22.
- Ishiga, H. (1986): Late Carboniferous and Permian

- radiolarian biostratigraphy of Southwest Japan. *J. Geosci., Osaka City Univ.*, **29**, 89-100.
- Ishiga, H. and Leitch, E.C. (1988): Age and significance of Late Devonian radiolarians from the Tamworth Belt, southern New England Fold Belt, eastern Australia. In Iwasaki, M. ed.: *Preliminary report on the geology of the New England Fold Belt, eastern Australia*. Tokushima Press, Tokushima, 61-72.
- Ishiga, H., Leitch, E.C., Naka, T., Watanabe, T. and Iwasaki, M. (1987): Late Devonian Palaeoscenedium from the Hastings Block, New England Fold Belt, Australia. *Earth Sci. (Chikyu Kagaku)*, **41**, 297-302.
- Ishiga, H., Leitch, E.C., Watanabe, T., Naka, T. and Iwasaki, M. (1988): Radiolarian and conodont biostratigraphy of siliceous rocks from the New England Fold Belt. *Aust. J. Earth Sci.*, **35**, 73-80.
- Isozaki, Y., Amisicaray, E.A. and Rillon, A. (1988): Permian, Triassic and Jurassic bedded radiolarian cherts in North Palawan Block, Philippines: Evidence of Late Mesozoic subduction-accretion. *IGCP Project 224*, **3**, 99-115.
- Iwata, K., Schmidt, B.L., Leitch, E.C., Allan, A.D. and Watanabe, T. (1995): Ordovician microfossils from the Ballast Formation (Giralambone Group) of New South Wales. *Aust. J. Earth Sci.*, **42**, 371-376.
- Iwata, K., Sennikov, N.V., Buslov, M.M., Obut, O.T., Shokalskii S.P., Kuznetsov, S.A. and Ermikov, V.D. (1997): Latter Cambrian-Early Ordovician age of the Zasur'ia basalt-siliceous-terrigenous Formation (northwestern part of Gorny Altai). *Russian Geol. Geoph.*, **38**, 1427-1444.
- Kiessling, W. and Tragelehn, H. (1994): Devonian radiolarian faunas of conodont-dated localities in the Frankenwald (Northern Bavaria, Germany). *Festschrift zum 60 Geburtstag von Erik Flügel*, **50**, 219-255.
- Kobayashi, T. and Hamada, T. (1974): Silurian trilobites of Japan in comparison with Asian, Pacific and other faunas. *Palaeontol. Soc. Japan Spec. Pap.*, **18**, 1-155.
- Kozur, H. and Mostler, H. (1989): Radiolarien und Schwammskleren aus dem Unterperm des Vorurals. *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck, Sonderbd.*, **2**, 146-275.
- Kozur, H., Mostler, H. and Repetski, J.E. (1996): Well-preserved Tremadocian primitive Radiolaria from the Windfall Formation of the Antelope Range, Eureka County, Nevada, U.S.A. *Geol. Paläont. Mitt. Innsbruck*, **21**, 245-271.
- Kurihara, T. and Sashida, K. (1999): Reply to comment by J.C. Aitchison on "Occurrence and significance of the Late Silurian and Early to Middle Devonian radiolarians from the Kuzuryu Lake district of the Hida Gaien Belt, Fukui Prefecture, central Japan" (*J. Geol. Soc. Japan*, 104, 845-858). *J. Geol. Soc. Japan*, **105**, 594-595.
- Kurihara, T. and Sashida, K. (2000): Early Silurian (Llandoveryan) radiolarians from the Ise area of the Hida "Gaien" Belt, central Japan. *Paleontol. Res.*, **4**, 147-162.
- Kuwahara, K., Yao, A. and Yamakita, S. (1998): Reexamination of Upper Permian radiolarian biostratigraphy. *Earth Sci. (Chikyu Kagaku)*, **52**, 391-404.
- Li, H.-S. (1994): Middle Silurian radiolarians from Keerhada, Xinjiang. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, **11**, 259-272.
- Li, H.-S. (1995): New genera and species of middle Ordovician Nassellaria and Albaillellaria from Bai-jingsi, Quilian Mountains, China. *Scientia Geologica Sinica*, **4**, 331-346.
- Ling, H.Y. and Forsythe, R.D. (1987): Late Paleozoic Pseudoalbaillellid radiolarians from southernmost Chile and their geological significance. In McKenzie, G.D. ed.: *Gondwana Six; Structure, tectonics and geophysics*. American Geophysical Union, Washington, D.C., 253-260.
- MacDonald, E.W. (1998): Llandovery Secuicollactinae and Rotasphaeridae (Radiolaria) from the Cape Phillips Formation, Cornwallis Island, Arctic Canada. *J. Paleontol.*, **72**, 585-604.
- MacDonald, E.W. (2000): Radiolaria from the Lower Silurian of the Cape Phillips Formation, Arctic Canada. *INTERAD VIII Abstr.*, 48.
- Maletz, J. and Reich, M. (1997): Radiolarians and sponge spicules from the Spirograptus turriculatus Zone (Llandovery, Silurian) of the Siljan district, Dalarna (Sweden). *Greifswalder Geowissenschaftliche Beiträge*, **4**, 101-111.
- Metcalfe, I., Aitchison, J.C. and Stratford, J.M.C. (1997): Lower Devonian (Emsian) microfauna from the Gamilaroi Terrane at Glenrock in the southern New England orogen, New South Wales. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, **118**, 123-130.
- Miller, E.L., Holdsworth, B.K., Whiteford, W.B. and Rogers, D. (1984): Stratigraphy and structure of the Schoonover Sequence, northeastern Nevada; Implications for Paleozoic plate margin tectonics. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, **95**, 1063-1076.
- Murchey, B.L. (1990): Age and depositional setting of siliceous sediments in the upper Paleozoic Havallah sequence near Battle Mountain, Nevada; Implications for the paleogeography and structural evolution of the western margin of North America. *Geol. Soc. Amer. Bull. Spec. Pap.*, **225**, 137-155.
- Nazarov, B.B. (1975): Radiolaria of the Lower-Middle Paleozoic of Kazakhstan. *Tr. Gin Acad. Sci., S.S.S.R.*, **275**, 1-202.
- Nazarov, B.B. and Ormiston, A.R. (1983): Upper Devonian (Frasnian) radiolarian fauna from the

- Gogo Formation, Western Australia. *Micropaleontology*, **29**, 454–466.
- Nazarov, B.B. and Ormiston, A.R. (1985a): Radiolaria from the Late Paleozoic of the southern Urals, U.S.S.R. and West Texas, U.S.A. *Micropaleontology*, **31**, 1–54.
- Nazarov, B.B. and Ormiston, A.R. (1985b): Evolution of Radiolaria in the Paleozoic and its correlation with development of other marine fossil groups. *Senckenbergiana Lethaea*, **66**, 203 – 215.
- Nazarov, B.B. and Ormiston, A.R. (1986): Origin and Biostratigraphic Potential of the Stauraxon Polycystine Radiolaria. *Marine Micropaleontol.*, **11**, 33–54.
- Nazarov, B.B. and Ormiston, A.R. (1993): New biostratigraphically important Paleozoic Radiolaria of Eurasia and North America. In Blueford, J.R. and Murchey, B. eds.: *Radiolaria of giant and subgiant fields in Asia*. Micropaleontology Press, New York, 22–60.
- Noble, P.J. (1992): Biostratigraphy of the Caballos Novaculite-Tesnus Formation boundary, Marathon Basin, Texas. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. and Palaeoecol.*, **96**, 141–153.
- Noble, P.J. (1994): Silurian radiolarian zonation for the Caballos Novaculite, Marathon uplift, West Texas. *Bull. Amer. Paleontol.*, **106**, 1–55.
- Noble, P.J. and Aitchison, J.C. (2000): Early Paleozoic radiolarian biozonation. *Geology*, **28**, 367–370.
- Noble, P.J., Kenter, K.B. and McClellan, W. (1997): Early Silurian Radiolaria from northern Nevada, USA. *Marine Micropaleontol.*, **30**, 215–223.
- Noble, P.J., Braun, A. and McClellan, W. (1998): Haploaeniatum faunas (Radiolaria) from the Llandoveryan (Silurian) of Nevada and Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **12**, 705–726.
- Obut O.T. and Iwata, K. (2001): Lower Cambrian Radiolaria from the Shashkunar Formation, Altai Mountains, Russia. *Russian Geol. Geoph.*, **43**, 33–37.
- Ormiston, A.R. and Babcock, L.C. (1979): Follicuculus, new radiolarian genus from the Guadalupian Lamar Limestone of the Delaware Basin. *J. Paleontol.*, **53**, 328–334.
- Racki, G. (1999): Silica-secreting biota and mass extinctions: Survival patterns and processes. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol. and Palaeoecol.*, **154**, 107–132.
- Ramsbottom, W.H.C. and Saunders, W.B. (1986): Evolution and evolutionary biostratigraphy of Carboniferous ammonoids. *J. Paleontol.*, **59**, 123–159.
- Renz, G.W. (1988): Silurian radiolarians of the genus *Ceratoikiscus* from the Canadian Arctic. *Micropaleontology*, **34**, 260–267.
- Renz, G.W. (1990): Ordovician Radiolaria from Nevada and Newfoundland: A comparison at the family level. *Marine Micropaleontol.*, **15**, 393–402.
- Rudenko, V. and Panasenkov, E.S. (1990): A new findings of the Upper Permian radiolarians in Prymorye region. In Zakharov, Y.D., Belyaeva, G.V. and Nikitina, A.P. eds.: *New data on Paleozoic and Mesozoic biostratigraphy of the south Far East*. Far Eastern Branch of the USSR Acad. of Sci., Vladivostok, 117–124.
- Sashida, K., Igo, H., Hisada, K., Nakornsri, N. and Ampornmaha, A. (1993): Occurrence of Paleozoic and Early Mesozoic Radiolaria in Thailand (preliminary report). *J. Southeast Asian Earth Sci.*, **8**, 97–108.
- Sashida, K., Igo, H., Adachi, S., Ueno, K., Nakornsri, N. and Sardud, A. (1998): Late Paleozoic radiolarian faunas from northern and northeastern Thailand. *Sci. Rep. Inst. Geosci. Univ. Tsukuba Sec. B*, **19**, 1–27.
- Saunders, W.B. and Ramsbottom, W.H.C. (1985): The mid-Carboniferous eustatic event. *Geology*, **14**, 208–212.
- Schmidt-Effing, R. (1988): Eine radiolarien-fauna des Famenne (ober-Devon) aus dem Frankenwald (Bayern). *Geologica et Palaeontologica*, **22**, 33–41.
- Scotese, C.R. and McKerrow, W.S. (1990): Revised world maps and introduction. In McKerrow, W.S. and Scotese, C.R. eds.: *Palaeozoic palaeogeography and biogeography*. Geol. Soc. Mem., No. 12, Geol. Soc., London, 1–21.
- Schwartzapfel, J.A. and Holdsworth, B.K. (1996): Upper Devonian and Mississippian radiolarian zonation and biostratigraphy of the Woodford, Sycamore, Caney and Goddard formations, Oklahoma. *Cushman Foundation for Foraminiferal Research, Spec. Publ.*, **33**, 1–275.
- Sepkoski, J.J.Jr. (1984): A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, **10**, 246–267.
- Sepkoski, J.J.Jr. (1996): Patterns of Phanerozoic extinction: A perspective from global data bases. In Walliser, O.H. ed.: *Global events and events stratigraphy in the Phanerozoic*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York, 35–51.
- Sheng, J. and Wang, Y. (1982): Fossil radiolarians from the Middle Devonian Qiziqiao Formation in Xintian of Hunan. *Acta Palaeontologica Sinica*, **21**, 58–62.
- Streel, M., Caputo, M.V., Loboziak, S. and Melo, J.H.G. (2000): Late Frasnian-Famennian climates based on palynomorph analyses and the question of the Late Devonian glaciations. *Earth-Sci. Rev.*, **52**, 121–173.
- Umeda, M. (1997): Late Silurian and Early Devonian

- radiolarians from the Konomori area in the Kurosegawa Terrane, Southwest Japan. *Earth Sci. (Chikyū Kagaku)*, **51**, 413-32.
- Umeda, M. (1998a): Early to Middle Devonian Ceratoikiscidae (Radiolaria) from the Yokokurayama Group in the Kurosegawa Terrane, Southwest Japan. *Paleontol. Res.*, **2**, 96-107.
- Umeda, M. (1998b): Upper Silurian to Middle Devonian radiolarian zones of the Yokokurayama and Konomori areas in the Kurosegawa Belt, Southwest Japan. *The Island Arc*, **7**, 637-646.
- Umeda, M. (1999): Upper Silurian to Middle Devonian radiolarian zones of the Yokokurayama and Konomori areas in the Kurosegawa Belt, Southwest Japan: Reply. *The Island Arc*, **8**, 538.
- Umeda, M., Goto, H. and Ishiga, H. (1992): Middle Ordovician radiolarians from the Lachlan fold belt, southeastern Australia. *Mem. Fac. Sci., Shimane Univ.*, **26**, 131-140.
- Wakamatsu, H., Sugiyama, K. and Furutani, H. (1990): Silurian and Devonian radiolarians from the Kurosegawa Tectonic Zone, Southwest Japan. *J. Earth Sci., Nagoya Univ.*, **37**, 157-192.
- Walliser, O.H. (1996): Global events in the Devonian and Carboniferous. In Walliser, O.H. ed.: *Global events and events stratigraphy*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 225-250.
- Wang, Y. (1991): On progress in the study of Paleozoic radiolarians in China. *Acta Micropaleontologica Sinica*, **8**, 237-251.
- Webby, B.D. and Blom, W.M. (1986): The first well-preserved radiolarians from the Ordovician of Australia. *J. Paleontol.*, **60**, 145-157.
- Won, M.-Z. (1983): Radiolaren aus dem Unterkarbon des Rheinischen Schiefergebirges (Germany). *Palaeontographica*, **182**, 116-175.
- Won, M.-Z. (1991): Lower Carboniferous radiolarians from siliceous boulders. *J. Paleontol. Soc. Korea*, **7**, 77-105.
- Won, M.-Z. and Below, R. (1999): Cambrian Radiolaria from the Georgina Basin, Queensland, Australia. *Micropaleontology*, **45**, 325-363.
- Wood, R. ed. (1999): *Reef evolution*. Oxford Univ. Press, New York, 414p.
- Xiping, D., Knoll, A.H. and Lipps, J.H. (1997): Late Cambrian Radiolaria from Hunan, China. *J. Paleontol.*, **71**, 753-758.

(2001年3月21日受付, 2001年9月18日受理)

付表 Appendix

Spumellaria 亚目	Entactinaria 亚目		Stauraxonaria 亚目	Nassellaria 亚目	Albaillellaria 亚目
Anakrusidae 科	Haplentactiniidae 科	Entactiniidae 科	Archaeopyramiside 科	Archocyrtidae 科	Albaillellidae 科
<i>Anakrusa</i> 属	<i>Haplentactinia</i> 属	<i>Apophysisphaera</i> 属	<i>Archaeopyramisa</i> 属	<i>Archocyrtium</i> 属	<i>Albaillella</i> 属
Echidniniidae 科	<i>Haploaeniatum</i> 属	<i>Astroentactinia</i> 属	<i>Brianellium</i> 属	<i>Cerarchocyrtium</i> 属	<i>Follicucullus</i> 属
<i>Aitchisonellum</i> 属	<i>Syntagentactinia</i> 属	<i>Belowea</i> 属	Deflandrellidae 科	<i>Cyrtisphaeractenium</i> 属	<i>Haplodiacanthus</i> 属
<i>Echidnina</i> 属	Palaeoscenidiidae 科	<i>Callela</i> 属	<i>Deflandrella</i> 属	<i>Deflandrellium</i> 属	<i>Huasha</i> 属
<i>Parechidnina</i> 属	<i>Deflantrica</i> 属	<i>Copicyntra</i> 属	<i>Praedeflandrella</i> 属	<i>Mostlerium</i> 属	<i>Lapidopiscum</i> 属
Grandetorturiidae 科	<i>Goodbodium</i> 属	<i>Copicyntroides</i> 属	Latentifistulidae 科	<i>Robotium</i> 属	<i>Neobaillella</i> 属
<i>Grandetortula</i> 属	<i>Magnisphaera</i> 属	<i>Copiellintra</i> 属	<i>Ishigaum</i> 属	<i>Staurentactinia</i> 属	<i>Protoalbaillella</i> 属
Inaniguttidae 科	<i>Pactarentinia</i> 属	<i>Duplexia</i> 属	<i>Latentifistula</i> 属	Corythoecidae 科	<i>Pseudoalbaillella</i> 属
<i>Aciferopylorum</i> 属	<i>Palaeoscenidium</i> 属	<i>Hegleria</i> 属	<i>Latentifistula</i> 属	<i>Arrectoalatus</i> 属	Ceratoikiscidae 科
<i>Cessipylorum</i> 属	<i>Tlecerina</i> 属	<i>Holdsworthum</i> 属	<i>Polyfistula</i> 属	<i>Camptoalatus</i> 属	<i>Ceratoikiscum</i> 属
<i>Fusalfanus</i> 属	Palaeospiculumidae 科	<i>Helioentactinia</i> 属	<i>Triactofenestrella</i> 属	<i>Cornum</i> 属	<i>Circulaforma</i> 属
<i>Futobari</i> 属	<i>Palaeospiculum</i> 属	<i>Insolitignum</i> 属	<i>Quadriremis</i> 属	<i>Corythoecia</i> 属	<i>Glanta</i> 属
<i>Inanibigutta</i> 属	Protoentactiniidae 科	<i>Kashiwara</i> 属	<i>Quinqueremis</i> 属	Popofskyellidae 科	<i>Helenifore</i> 属
<i>Inanigutta</i> 属	<i>Archeoentactinia</i> 属	<i>Magnentactinia</i> 属	Ormistoneae 科	<i>Cyrtentactinia</i> 属	<i>Holoeciscus</i> 属
<i>Inanihella</i> 属	<i>Fungomacula</i> 属	<i>Meschedea</i> 属	<i>Nazarovella</i> 属	<i>Kantollum</i> 属	<i>Protoceratoikiscum</i> 属
<i>Kalimnasphaera</i> 属	<i>Noblella</i> 属	<i>Palacantholithus</i> 属	<i>Ormistonella</i> 属	<i>Popofskyellum</i> 属	<i>Protoholoeciscus</i> 属
<i>Orbiculopylorum</i> 属	<i>Protoentactinia</i> 属	<i>Palaeoephippium</i> 属	<i>Pseudotormentus</i> 属	<i>Totollum</i> 属	<i>Rhaphidociclicus</i> 属
<i>Oriundogutta</i> 属	Pseudorotasphaeridae 科	<i>Palaeopyramidium</i> 属	Ouakidae 科	Proventocitiidae 科	
<i>Zadrappolus</i> 属	<i>Pseudorotasphaera</i> 属	<i>Palaeothalomnus</i> 属	<i>Ouaka</i> 属	<i>Proventocitum</i> 属	
Orbiculiformidae 科	Rotasphaeridae 科	<i>Palaeotrifidus</i> 属	<i>Trilacertus</i> 属	Pylentonemidae 科	
<i>Klaengspongos</i> 属	<i>Diparvapia</i> 属	<i>Palaeotripus</i> 属	Ruzhencevispongidae 科	<i>Pylentonema</i> 属	
Palaeoactinosphaeridae 科	<i>Parvalanapila</i> 属	<i>Pluristratoentactinia</i> 属	<i>Latentidiota</i> 属	<i>Quadrapesus</i> 属	
<i>Palaeoactinosphaera</i> 属	<i>Rotasphaera</i> 属	<i>Polyentactinia</i> 属	<i>Ruzhencevispongos</i> 属		
<i>Stylactinosphaera</i> 属	<i>Secuicollacta</i> 属	<i>Somphoentactinia</i> 属	Tormentidae 科		
Phacodiscidae 科	Incertae Sedis 科	<i>Spongentactinia</i> 属	<i>Foremanhelena</i> 属		
<i>Eostylodictya</i> 属	<i>Duodecimentactinia</i> 属	<i>Spongiotripus</i> 属	<i>Octatormentum</i> 属		
<i>Sphaerodiscus</i> 属	<i>Multientactinia</i> 属	<i>Stigmosphaerostylus</i> 属	<i>Rectormentum</i> 属		
Sponguridae 科	<i>Palaeodecaradium</i> 属	<i>Tetracircinata</i> 属	<i>Scharfenbergia</i> 属		
<i>Bipylspongia</i> 属	<i>Palhindeolithus</i> 属	<i>Tetragregnon</i> 属	<i>Tetratormentum</i> 属		
<i>Devoniglansus</i> 属	<i>Xiphachistrella</i> 属	<i>Tetrentactinia</i> 属	<i>Tormentum</i> 属		
<i>Praespongocoelia</i> 属	<i>Xiphocladella</i> 属	<i>Thecoentactinia</i> 属	<i>Triplanospongos</i> 属		
<i>Pseudospongoprunum</i> 属		<i>Triacenosphaera</i> 属			
<i>Stylosphaera</i> 属		<i>Trilonche</i> 属			
Incertae Sedis 科		<i>Uberinterna</i> 属			
<i>Cenosphaera</i> 属					
<i>Intracarpus</i> 属					
<i>Srakaeosphaera</i> 属					