
総 説

現生および化石鯨骨群集－軟体動物を中心として－

天野和孝

上越教育大学地学教室

Recent and fossil whale-fall communities – with special remarks on molluscs

Kazutaka Amano

Department of Geoscience, Joetsu University of Education, 1 Yamayashiki, Joetsu, Niigata, 943-8512 (amano@juen.ac.jp)

Abstract. Recent whale-fall communities from lower sublittoral to bathyal sea environments have been studied in the Pacific and Atlantic Oceans. In contrast, a few fossil whale-fall communities were found from the middle Oligocene to middle Miocene deep-water deposits in Japan and Washington State, USA. It is certain that these communities have acted as dispersal stepping stones for the chemosynthetic species. On the other hand, the hypothesis that the communities acted as evolutionary stepping stones from shallow water to hot vent via cold seep site are controversial. The ecosystem around the whale-bones appeared in the Oligocene. The whale-fall communities are characterized by small mussels as *Adipicola* and *Idas* through time. However, other taxonomic composition have changed from the Oligocene to the Recent. The Oligocene communities include some articulate brachiopods and no vesicomyids, while the Miocene communities in Japan share many common genera including vesicomyids with the Recent communities, other than small limpets and other gastropods. For making clear the evolutionary change of whale-fall communities, it is necessary to find more Recent and fossil wood-fall communities as well as whale-fall communities.

Key words: whale-fall community, evolution, chemosynthesis

はじめに

深海の化学合成群集はLonsdale (1977)の発見以来、光合成を基盤とする大部分の生物とは代謝のエネルギー源が異なることから注目され、世界中の深海底の熱水噴出孔や冷湧水域から発見されてきた。こうした化学合成群集を構成する動物は、体にイオウ酸化菌やメタン酸化菌を共生させ、自らの栄養の大部分またはすべてを共生細菌に依存していることが知られている (Van Dover, 2000 など)。また、最近では浅海域から超深海域までの還元環境下に広く知られるようになり、高密度に生息する生物群集を形成していることが判明している (Tunnicliff *et al.*, 1998; Sibuet and Olu, 1998)。こうした化学合成群集は熱水噴出孔や冷湧水域だけでなく、鯨骨 (Whale-fall) や沈木 (wood-fall) など大型生物の遺骸、石油の掘削井の周囲にも認められることがわかってきた (Van Dover, 2000; Dando and Hartley, 2005)。化学合成群集については日本でも関心が高く、現生の群集についてはKojima (2002)、現生の軟体動物の分類についてはSasaki *et al.* (2005)の総括があるほか、日本ベントス学会誌に特集号 (vol. 58, 2003, p. 16-88) が組まれている。また、化石群集につい

てはMajima *et al.* (2005)による総括とPaleontological Researchに特集号 (vol. 7, no. 4, 2003, p. 277-342) が組まれている。

化学合成群集の化石記録は世界各地から多く報告されている (Campbell, 2006)。熱水域におけるフィラメント状微生物化石のみからなる最古の群集はオーストラリアPilbara Cratonの32.35億年前の地層から知られており (Rasmussen, 2000)、生命の熱水域起源説を支持している。こうした微生物が熱水噴出孔や冷湧水域の大型無脊椎動物と共生するようになったと考えられ、確実な化石化学合成群集は、熱水噴出孔、冷湧水域群集ともに古生代シルル紀から知られている。最古の熱水噴出孔群集はロシア連邦ウラル南部のYaman-Kasy堆積物から (Little *et al.*, 1997)、最古の冷湧水域群集はモロッコのEl Borj堆積物から報告されている (Barbieri *et al.*, 2004)。また、現在知られている世界中の化石熱水噴出孔群集は23と少ないのに対して、化石冷湧水域群集は200以上と推定されている (Little, 2005)。

日本ではこれまでに中生代白亜紀アルビアン期 (106 Ma) から現生まで多くの冷湧水域群集が報告されてきた (間嶋, 1999; Majima *et al.*, 2005)。Majima *et al.* (2005)によれば、

74 の化石冷湧水域群集と 1 化石鯨骨群集がリストアップされているが、その後も上越地域から油ガス田に依存すると思われる冷湧水域群集 (Amano and Kanno, 2005)、北海道から化石鯨骨群集 (Amano and Little, 2005)、常磐地域から冷湧水域群集 (上田ほか, 2005) が追加され、新生代の群集を中心に今後もその産地は増えていく可能性が高い。また、世界的に見た場合、化石冷湧水域群集が白亜紀から現生まで連続して見られる地域は日本以外になく (Campbell, 2006)、しかも Little (2005) の指摘した推定 200 の冷湧水域群集のうち 74 を日本の群集が占めている。このように、冷湧水域群集の進化を検討するために日本は最適のフィールドであるといえる。

一方, Smith *et al.* (1989) により, 現生の鯨骨遺骸に化学合成群集の特徴種が発見されて以来, 北米や北大西洋だけでなく, 日本でも鳥島沖の水深 4036 m (藤岡ほか, 1993; 和田ほか, 1994), 鹿児島県野間岬沖の水深 200 m ~ 250 m (Okutani *et al.*, 2004; Fujiwara *et al.*, 2005; Fujikura *et al.*, 2005) から鯨骨群集が認められている。また, 日本では, これまでに 3 例の化石鯨骨群集が中新統から発見されており (蜂矢, 1992, 1993; Amano and Little, 2005; 天野ほか, 2005; Amano *et al.*, 2005), 日本は現生および化石鯨骨群集を検討する際にも重要なフィールドであるといえる。

日本から産出する化学合成群集のうち, 現生や化石冷湧水域群集については前述したように多くの総括があり, 詳細な研究が行われている。しかし, 現生および化石鯨骨群集についてはこうした総括がない。また, 鯨骨群集に見られる多毛類は化石としては残りにくく, 生痕化石により活動の有無や程度は推定できるものの, 種を特定することは困難である。そこで, 本論文では硬組織があるために化石として残されやすい軟体動物を中心として, 鯨骨群集の研究について総括する。

現生鯨骨群集

群集の発見

生物遺骸に付着するイガイ類に関する初めての分類学的検討は, ニュージーランド沖の水深 800 ~ 2677 m から採取された小型で横長のイガイ類について行われ, キザミバマユイガイ属 (*Idasola=Idas*) やヒラノマクラ属 (*Adipicola*), 新属ワタゾコマクラ属 (*Benthomodiolus*) について, 新種を含む 6 種, 3 種および 2 種がそれぞれ報告された (Dell, 1987)。この中で, ヒラノマクラの一種 (*Adipicola pelagica*) がアゾレス諸島沖から南アフリカ南部までの大西洋の深海底に沈む鯨骨に付着していること, ヒラノマクラ属はキザミバマユイガイ属に類似するものの鉸板部に刻みを持たない点で区別されることが指摘された。腹足類では, ニュージーランド付近の深海の鯨骨から笠貝の新しい科である Osteopeltidae と, 星口動物では, スジホシムシ科の *Phascolosoma saprophagicum* が記載され

ている (Marshall, 1987; Gibbs, 1987)。

Smith *et al.* (1989) により, カリフォルニア沖の Santa Catalina 海盆 (図 1 の地点 6) の水深 1240 m に沈んでいる体長 21 m のシロナガスクジラまたはナガスクジラの鯨骨周辺からオトヒメハマグリ的一种 (*Vesicomya gigas*), ワタゾコウリガイ (*Calyplogena pacifica*), ツキガイモドキ (*Lucinoma annulatum*), ツマリキザミバマユイガイ (*Idas washingtonius*), ムギガイの一種 (*Mitrella permodesta*), ワタゾコシロガサ科 (Cocculinidae) が発見された。また, これらの種にはオトヒメハマグリ類, ワタゾコウリガイ, ツキガイモドキなど化学合成菌を共生させている種が含まれることが指摘され, 鯨骨がこうした種の分布の stepping stone となっている可能性が示唆された (Smith *et al.*, 1989; Smith, 1992)。

その後, 日本付近でも鳥島沖 (図 2 の地点 5) の水深 4036 m からニタリクジラの鯨骨群集が発見された (藤岡



図 1. 北米西部の現生および化石鯨骨群集産地図。1. Olympic 半島 (漸新統 Makah 層上部, Pysht 層下部)。2. Olympic 半島 (漸新統 Pysht 層最上部)。3. Monterey 湾沖。4. San Nicolas 島沖。5. Santa Cruz 海盆。6. Santa Catalina 海盆。7. San Diego トラフ。
Fig. 1. Localities of Recent and fossil whale-fall communities in northwestern America. 1. Olympic Peninsula (Oligocene: upper part of the Makah Formation and lower part of the Pysht Formation). 2. Olympic Peninsula (Oligocene: uppermost part of the Pysht Formation). 3. Off Monterey Bay. 4. Off San Nicolas Island. 5. Santa Cruz Basin. 6. Santa Catalina Basin. 7. San Diego Trough.

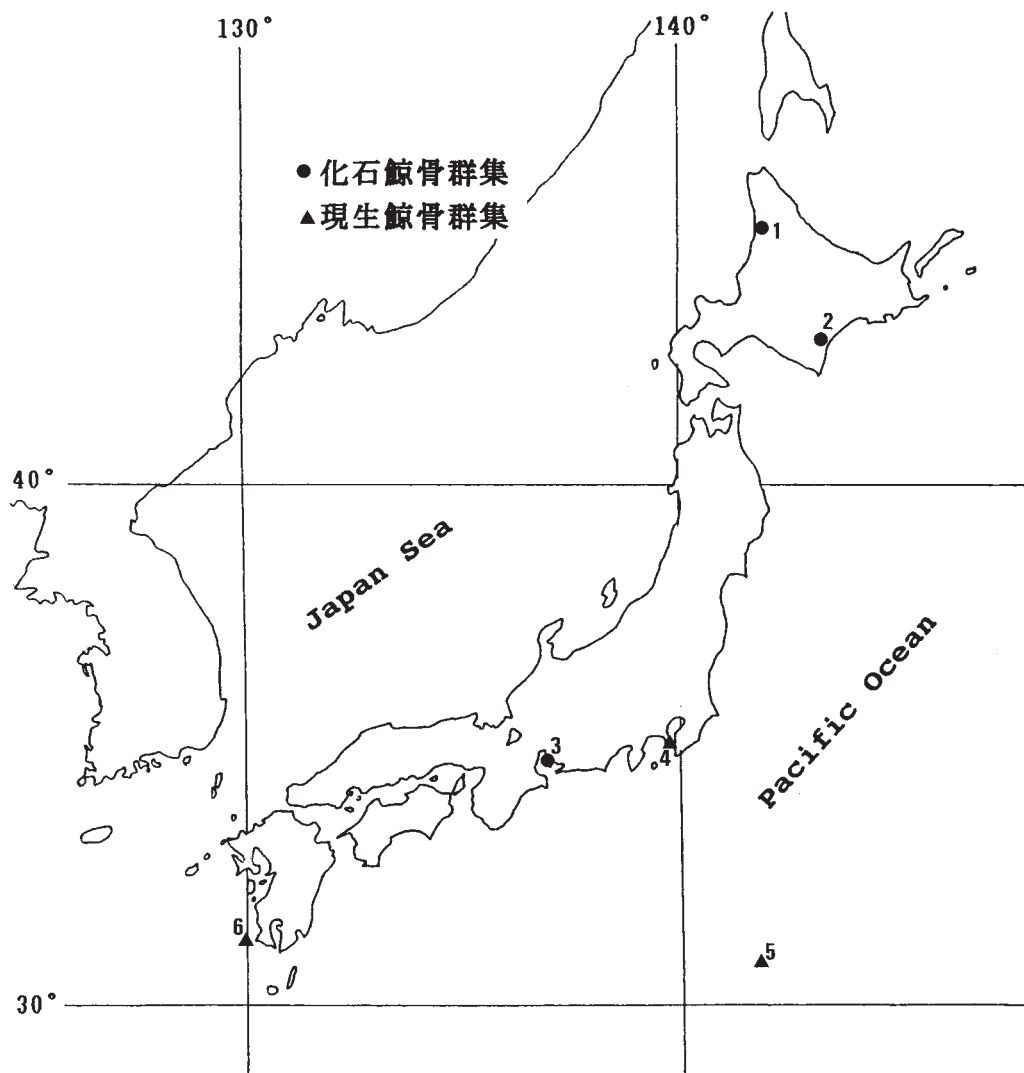


図2. 日本の現生および化石鯨骨群集産地図. 1. 初山別 (中新統築別層上部). 2. 大樹 (中新統ヌビナイ層). 3. 豊浜 (中新統師崎層群豊浜層). 4. 東京湾口. 5. 鳥島沖. 6. 野間岬沖.

Fig. 2. Localities of Recent and fossil whale-fall communities in Japan. 1. Shosanbetsu (Miocene: upper part of the Chikubetsu Formation). 2. Taiki (Miocene: Nupinai Formation). 3. Toyohama (Miocene: Toyohama Formation of Morozaki Group). 4. Mouth of Tokyo Bay. 5. Off Torishima Island. 6. Off Nomamisaki Cape.

ほか, 1993). 和田ほか (1994) ではシンカイコシオリエビとともにシンカイヒバリガイ, シロウリガイ (?), 腹足類が報告され, Naganuma *et al.* (1996) によりシンカイヒバリガイが *Idasola*, 腹足類が Buccinidae と同定された. しかしながら, 詳細な分類学的検討は行われておらず, 今後の検討が必要である. また, 東京湾口 (図2の地点4) の150~200 m 付近で採集された鯨骨にヒラノマクラ (*Adipicola pacifica*) が大量に付着しているのが発見され, ヒラノマクラの原殻の大きさが約400 μm もあり, 浮遊幼生期間がほとんどないと推定されている (土田・煙草谷, 1997). さらに, 2002年1月に鹿児島県大浦町に座礁し, 薩摩半島西方野間岬沖 (図2の地点6) の水深200~250 m に沈められたマッコウクジラの遺骸から化学合成群集が認められている (Okutani *et al.*, 2004). 野間岬

沖では, ヒラノマクラ (*Adipicola pacifica*) やホソヒラノマクラ (*A. crypta*) が発見され (Okutani *et al.*, 2004), さらにアブラキヌタレガイ (*Solemya pervernicosa*) やタマガイ科 (Naticidae) も認められている (藤原義弘, 私信).

生態学的遷移

鯨骨群集では, 鯨遺骸が深海底に沈んだ直後に化学合成群集が見られるわけではない. 鯨骨群集の群集遷移過程は, Santa Catalina 海盆での鯨骨の観察をもとに予測されていた (Benett *et al.*, 1994; Smith *et al.*, 1998). その後, Santa Catalina 海盆の水深1240 m および San Nicolas 島沖 (図1の地点4) の1100 m で発見されたナガスクジラ科の遺骸と San Diego トラフ (図1の地点7) の水深1220 m, Santa Cruz 海盆 (図1の地点5) の水深1670 m

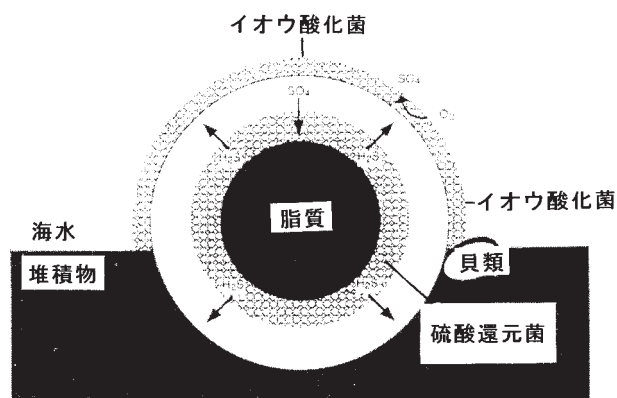


図3. 好イオウ期の鯨骨模式断面 (Smith and Baco, 2003 を改変).
Fig. 3. Schematic cross section of whale bone at the sulphophilic stage (modified from Smith and Baco, 2003).

に投棄されたコクジラの観察から4段階の群集遷移が認められた (Smith *et al.*, 2002). この遷移段階は Smith and Baco (2003) や Smith (in press) により詳細に論じられている. ただし, 以下に述べるそれぞれの遷移段階の期間については鯨の大きさによって若干異なる.

(1) 移動性腐肉食動物期 (Mobile-scavenger stage)

着底後 0.25 ~ 1.5 ヶ月から 0.3 ~ 1.5 年に見られる段階で, 鯨遺骸が腐肉食者により消費される. 腐肉食者としては数百のスタウナギ類 (*Eptatreus deani*), 体長 1.5 ~ 3.5 m のオンデンザメ (*Somniosus pacificus*) が主要な種であるが, Santa Cruz 海盆では 0.5 cm 以下のフトヒゲソコエビ科 (Lyssianassidae) の端脚類が, San Diego トラフではエゾイバラガニ (*Paralomis multispina*) が認められている.

(2) オポチュニスト多産期 (Enrichment-opportunist stage)

着底後 0.3 ~ 4.5 年に見られる段階で, 従属栄養の大型ベントスが骨と骨格から 2 ~ 3 m 以内の有機物に富む堆積物中に密集している時期である. 種多様性は低く, 圧倒的に多いのはノリコイソメ科 (Dorvilleidae), タンザクゴカイ科 (Crysopetallidae) の多毛類で, 未記載種が多い. その他に甲殻類クマ目の一種 (*Cumella* sp.) や新種の腹足類などが発見されている.

(3) 好イオウ期 (Sulphophilic stage)

着底後 2 ~ 51 年に見られる段階で, 化学合成群集が鯨骨周辺に見られ, いわゆる鯨骨群集と呼ばれている. ナガスクジラ科の骨は重さの 60 % 以上が脂質である (Allison *et al.*, 1991). この脂質が腐敗して硫酸還元菌により硫化水素が発生する. 骨の表面や周辺ではイオウ酸化菌が硫化水素を利用してエネルギーを得ている. また, イオウ酸化菌を共生させたベントスが骨の周囲に密集する (図3).

この時期の群集は, 以下のような生物種からなる. 1) 骨の表面や内部の多様な従属栄養菌・化学合成菌 (Allison *et al.*, 1991; Deming *et al.*, 1997), 2) 小型で化学合成菌を細胞内共生させているツマリキザミバマユイガイ

(*Idas washingtonius*) (10,000 個体以上が密集) (Benett *et al.*, 1994; Deming *et al.*, 1997), 3) 等脚類 *Ilyarachna profunda* (数 100 ~ 数 1000 個体が密集), 4) ノリコイソメ科 (Dorvilleidae) 多毛類や Pyropeltidae, ワタゾコシロガサ科 (Cocculinidae), ハイカブリニナ科 (Provannidae), ムギガイの一種 (*Mitrella permodesta*) などの腹足類.

また, 化学合成菌の宿主動物, 骨食性動物, 堆積物食性動物, 懸濁物食性動物など多様な食性を持つグループからなるため, 他の還元的深海域に比べて種の多様性が高い (Baco and Smith, 2003).

(4) リーフ期 (Reef stage)

骨中の脂質が消費しつくされ, 単に硬質底としての役割を果たすようになるため, 懸濁物食性動物が卓越すると考えられている. ただし, 大型の鯨ではこの段階に達したものはないので直接の証拠はない.

一方, 前述した野間岬沖の水深 200 ~ 250 m に沈められたマッコウクジラの遺骸では, 1 年 5 ヶ月後にはすでに化学合成群集が認められている (Okutani *et al.*, 2004). また, 2003 年にスウェーデン Kosterfjord の水深 125 m に投棄されたミンククジラ遺骸では, 6 ヶ月で骨格のみ (オポチュニスト多産期) となり, 10 ヶ月後には鯨骨に特有な Siboglinidae 科の多毛類ホネクイハナムシ (*Osedax*) が発見 (好イオウ期) されている (Glover *et al.*, 2005). このようにカリフォルニア沖以外では好イオウ期に入る時期が早い, これは鯨遺骸が小さいことや水深が浅いことによると思われる.

鯨骨群集の固有種

大型の鯨骨から最初に記載された 34 種のうち 26 種の無脊椎動物は基本的に鯨骨群集固有種と考えられている. ツマリキザミバマユイガイ (*Idas washingtonius*) のように 10,000 ~ 20,000 個体以上が 1 つの鯨骨群集内に見られるのに対して, 熱水噴出孔, 冷湧水域, 沈木群集では 1 ~ 10 個体しか見られない種のような “潜在的な固有種 (potential whale-fall specialist)” が 5 種存在するので, これらを加えると 31 種になる (Smith, in press; Glover *et al.*, 2005; 表 1). 主な種群について以下に述べる.

小型イガイ類のキザミバマユイガイ属 (*Idas*) やヒラノマクラ属 (*Adipicola*) はすでに述べたように鯨骨に密集し, 特有な種が見られる. Warén (1991) は *Idas simpsoni* の鉸板を観察し, 幼貝では *Idas* 特有の刻みが見られるが, 成貝では消失するとして *Adipicola* は *Idas* のシノニムであるとした. また, ヒラノマクラ (*Adipicola pacifica*) とホソヒラノマクラ (*A. crypta*) は水管の形態が全く異なることが知られている (Okutani *et al.*, 2004). すなわち, ヒラノマクラではホソヒラノマクラを含む他のイガイ類と異なり, 長い水管を持つ. さらに, ヒラノマクラは 3 種 (うち 1 種のみイオウ酸化型) の菌を鰓に細胞外共生させ, ホソヒラノマクラは他のシンカイヒバリガイ類と同様にイオウ酸化菌を鰓に細胞内共生させていること, また宿主の

表 1. 現生鯨骨群集の固有種 (Smith, in press と Glover *et al.*, 2005). V/S* は熱水噴出孔や冷湧水域群集にもわずかに見られる種.

Table 1. Endemic species of the Recent whale-fall communities (Smith, in press; Glover *et al.*, 2005). V/S*; species rarely found in the vent and seep faunas.

綱	種名	V/S*
Aplacophora	New genus	
Gastropoda	<i>Cocculina craigsmithi</i>	+
	<i>Pyropelta wakefieldi</i>	
	<i>P. corymba</i>	+
	<i>P. musaica</i>	+
	<i>Osteopelta praeceps</i>	
	<i>O. mirabilis</i>	
	<i>Bruciella laevigata</i>	
	<i>B. pruinosa</i>	
	<i>Xylodiscula osteophila</i>	
Bivalvia	<i>Adipicola pelagica</i>	
	<i>A. pacifica</i>	
	<i>Idas pelagicus</i>	
	<i>Idas washingtonius</i>	+
	<i>Axinodon</i> n. sp.	
	Vesicomysidae (n.sp.?)	
Crustacea	<i>Ilyarachna profunda</i>	+
	<i>Paralomis manningi</i>	
Polychaeta	<i>Harmathoe craigsmithi</i>	
	<i>Peinaleopolynoe santacatalina</i>	
	<i>Vigtorniella</i> n. sp.	
	Ampharetidae n. gen. et sp.	
	<i>Asabellides</i> n. sp.	
	<i>Anobothrus</i> n. sp.	
	<i>Osedax frankpressi</i>	
	<i>O. rubipulmus</i>	
	<i>O.</i> n. sp. 3	
	<i>O. mucofloris</i>	
	<i>Palpiphitime</i> n. sp.	
	Dorvilleidae n. sp.	
Phascolosomatidea	<i>Phascolosoma saprophagicum</i>	

表 2. 現生鯨骨群集と現生熱水噴出孔・冷湧水域群集の共通種 (Smith, in press; Glover *et al.*, 2005). V*; 熱水噴出孔群集, S*; 冷湧水域群集.

Table 2. Shared species of the Recent whale-fall communities with the Recent vent and seep faunas (Smith, in press; Glover *et al.*, 2005). V*; vent fauna, S*; seep fauna.

綱	種名	V*	S*
Bivalvia	<i>Vesicomys gigas</i>	+	
Gastropoda	<i>Pyropelta corymba</i>	+	
	<i>Protolira thorvaldssoni</i>	+	
Polychaeta	<i>Bathykurila guaymasensis</i>	+	
Bivalvia	<i>Calyptogena elongata</i>	+	+
	<i>C. pacifica</i>	+	+
	<i>Idas washingtonius</i>	+	+
Gastropoda	<i>Pyropelta musaica</i>	+	+
	<i>Cocculina craigsmithi</i>	+	+
	<i>Eulimella lomana</i>	+	+
Polychaeta	<i>Escarpiia spicata</i>	+	+
Bivalvia	<i>Calyptogena kilmeri</i>		+
Gastropoda	<i>Neoleptopsis</i> sp. ?		+
	<i>Mitrella permodesta</i>		+
	<i>Provanna lomana</i>		+
Crustacea	<i>Ilyarachna profunda</i>		+
	Janiridae sp.		+
Polychaeta	Syllidae sp. A		+
	Sabellidae sp. C		+
	Maldanidae sp. C		+
	Dorvilleidae sp.		+
	<i>Harmothoe craigsmithi</i>		+
Entoprocta	Entoproct sp. B		+
Cnidaria	Octocoral sp. A		+

分子系統解析から、ヒラノマクラがホソヒラノマクラやシンカイヒバリガイ類より原始的であると推定されている (Fujiwara *et al.*, 2005).

多毛類ではウロコムシ科 (Polynoidae), タンザクゴカイ科 (Crysopetallidae), カザリゴカイ科 (Ampharetidae), ノリコイソメ科 (Dorvilleidae) に固有種が見られる. このうち, ノリコイソメ科では 38 種の未同定種があり, 固有種が増える可能性がある (Smith, in press). また, ハオリムシ類を含む Siboglinidae 科では鯨骨に穿孔するホネクイハナムシ (*Osedax*) が太平洋, 大西洋に知られている (Rouse *et al.*, 2004; Glover *et al.*, 2005). Monterey 湾沖 (図 1 の地点 3) で最初に記載されたホネクイハナムシ類 (*Osedax rupiplumus* や *O. frankpressi*) の雌は数 cm のピンク色をした触手を持ち, 矮小雄は 1 mm にも満たない大きさで, 雌のチューブ付近に生息している. 口も消化器官もなく, 菌を共生させている. 最近日本でも前述した野間岬沖の鯨骨群集中からホネクイハナムシ (*Osedax*) が発見されている (Fujikura *et al.*, 2005).

上記のリストには含まれないが, 頭索動物として, 前述した野間岬沖の水深 229 m の鯨骨から新種のゲイコツナメクジウオ (*Asymmetron inferum*) が発見されている (Nishikawa, 2004). ナメクジウオの仲間は浅海の砂底に生息し, プラントンを餌としている (安井・窪川, 2005) が, この種の生態については不明である. また, 今のところ, 頭索動物としては世界で最も深所から報告された種である.

熱水噴出孔, 冷湧水域群集との共通種

鯨骨群集中には熱水噴出孔, 冷湧水域群集との共通種がそれぞれ 11 種, 20 種報告されている (Smith and Baco, 2003; 表 2). 二枚貝としては, オトヒメハマグリ科 (Vesicomysidae) や前述したイガイ類のツマリキザミバマユイガイ (*Idas washingtonius*) が主な種である. 腹足類としてはカサネワタゾコシロガサの一種 (*Pyropelta musaica*), ワタゾコシロガサの一種 (*Cocculina craigsmithi*), ムギガイの一種 (*Mitrella permodesta*), ハイカブリニナの種類 (*Provanna lomana*), ダイリセキクチキ

レの一種 (*Eulimella lomana*) などが知られている。この他にも等脚類 *Ilyarachna profunda* や多毛類などに共通種が認められている。

オトヒメハマグリ科 (Vesicomysidae) には同胞種が認められており、形態的には区別が付きにくい場合が多い (Vrijenhoek *et al.*, 1994)。このため、オトヒメハマグリ科の種を共通種として扱ってよいかどうかを検討する必要がある。Santa Catalina 海盆の鯨骨群集から 9 個体、San Nicolas 島沖の鯨骨群集から採集された 1 個体のシロウリガイ類のミトコンドリア COI (Cytochrome c oxidase subunit I, シンクローム c 酸化酵素 I) の DNA 塩基配列を解析した結果、Santa Catalina 海盆の 8 個体は Guymas 海盆の熱水噴出孔群集、Juan de Fuca 海嶺の熱水噴出孔群集、Oregon 沈み込み帯の冷湧水域群集に生息するオトヒメハマグリ科の一種 (*V. gigas*) に同定されることが判明した (Baco *et al.*, 1999)。このように鯨骨群集中に熱水噴出孔、冷湧水域群集との共通種が見られる理由として次の 2 つの仮説が挙げられている。1) 熱水噴出孔、冷湧水域群集の二枚貝が環境に対して幅広い耐性を持つため、熱水噴出孔、冷湧水域の環境条件に部分的に共通する鯨骨群集で両方の種が生息できる。2) 熱水噴出孔、冷湧水域群集の二枚貝は環境に対して狭い耐性を持つが、鯨骨群集では環境条件が多様で、熱水噴出孔、冷湧水域の環境条件と部分的に類似するため両群集の種が生息できる。一方、Barry *et al.* (1997) は Monterey Canyon の冷湧水域で、硫化水素濃度の高い湧出中心部付近にシロウリガイの一種 (*Calypptogena kilmeri*) が、硫化水素濃度の低い周縁部にワタゾコウリガイ (*C. pacifica*) が密集していることを指摘し、この 2 種の硫化水素濃度耐性が狭いことを示唆している。Baco *et al.* (1999) はこれを引用し、鯨骨の周囲には硫化水素に富む骨のような硬質底から軟質底まで底質もバラエティーに富むことも加えて仮説 2) を支持している。

化石鯨骨群集

北米産化石鯨骨群集

Smith *et al.* (1989) の発見から 2 年後にワシントン州 Olympic 半島の 3 産地 (図 1 の地点 1) から世界初の化石鯨骨群集が発見された (Squires *et al.*, 1991)。産出したのは漸新世“前期”の Makah 層の化石に乏しいシルト岩中の団塊からで、古水深は下部～中部漸深海帯と推定されている。2 産地の鯨化石は小型 (体長 4 m 以下) のヒゲクジラで、ヒバリガイ属の一種 (*Modiolus* sp. = *Idas* ? sp.) が骨の近傍から、ハナシガイ属 (*Thyasira*) が頭骨内部から発見された。一方、残る 1 産地ではより小型 (2m 以下) のハクジラで、ハンニバルツキガイモドキ (*Lucinoma hannibali*) が肋骨や脊椎骨の周囲から発見された。Squires *et al.* (1991) では鯨が太平洋に出現したのが始新世“末期”であり、進化初期段階の小型の鯨では熱水

噴出孔群集の分散にはあまり役立たなかったと考察している。

その後、上記の産地を含む Makah 層上部の 4 鯨化石 (うち 3 体はヒゲクジラ、1 体はハクジラ) とその上位 (一部同時異相) の Physht 層下部の団塊を含む泥岩 (漸深海帯に堆積) から 4 鯨化石 (うち 3 体はヒゲクジラ、1 体はハクジラ) が発見された (Goedert *et al.*, 1995)。Makah 層の年代は前期漸新世後期～後期漸新世初期とされ、Physht 層下部は漸新世中期とされている。Makah 層からはキザミバマユイガイ属? の一種 (*Idasola* ? sp. = *Idas* ? sp.)、ハナシガイ属の一種 (*Thyasira peruviana* ?、*Thyasira* sp.)、ハンニバルツキガイモドキ? (*Lucinoma hannibali* ?)、スイフガイ属の一種 (*Scaphander* sp.)、タマガイ科 (Naticidae)、エゾバイ科 (Buccinidae) が、Physht 層下部からオウナガイ (*Thyasira bisecta* = *Conchocele bisecta*)、ハナシガイの一種 (*T. peruviana* ?)、キザミバマユイガイ属? の一種 (*Idasola* ? sp.)、タマガイ科 (Naticidae)、腕足動物門有関節綱 (Brachiopoda, Articulata) が報告されている。また、現生の鯨骨群集に見られるオトヒメハマグリ科 (Vesicomysidae) が見られないことが指摘されている。さらに、Goedert *et al.* (1995) では、鯨骨群集は数の少なさから Makah 層、Physht 層堆積時の化学合成群集の分散には役立っていないことが再度強調され、鯨類は始新世前期までは進化していないため白亜紀から始まる化学合成群集の初期進化に影響を及ぼしていないことが論じられている。

Nesbitt (2005) では、Olympic 半島 (図 1 の地点 2) の Physht 層最上部 (漸新世末期) よりヒゲクジラ化石 2 体と随伴する化学合成群集が報告された。古水深は有孔虫化石から外部陸棚～上部漸深海と考えられている。骨化石に接してスエヒロキヌタレガイの一種 (*Acharax dalli*)、ハンニバルツキガイモドキ (*Lucinoma hannibali*)、オウナガイ (*Conchocele disjuncta* = *C. bisecta*) が産出し、大型のムカシウラシマガイの一種 (*Liracassis apta*) が殻口部を骨や沈木に接して産出した。ムカシウラシマガイ属 (*Liracassis*) を含む現生熱帯域のトウカムリ科 (Cassidae) はウニ類を捕食している (Hughes and Hughes, 1981)。しかし、Physht 層最上部からウニ類が産出しないこと、鯨遺骸に密集し、殻口部を骨や沈木に向けて産出したことから、化石個体が突然の無酸素事件で死滅したと解釈し、ムカシウラシマガイ類は鯨の腐敗した肉、脂質に富む骨、鯨骨に伴われる他の無脊椎動物を餌としていたと推定されている。一方、この群集中に鯨骨群集の固有種が見られないこと、腹足類は無酸素事件に敏感に反応すること、地層中にウニ類化石が見られることから、この食性の急激な変化について疑問視する見解もある (Steffen Kiel, 私信)。

以上のように、北米西岸ワシントン州 Olympic 半島の漸新世中期から末期にかけて漸深海域 (一部下部浅海域) に堆積した地層から、鯨骨群集が報告されている。しかし、Squires *et al.* (1991) や Goedert *et al.* (1995) で報告され

ている分類群は、種まで同定されたものが少なく、分類学的な再検討を要する。

日本産化石鯨骨群集

Squires *et al.* (1991) に遅れることわずか 1 年後、愛知県知多半島豊浜（図 2 の地点 3）の中新統師崎層群豊浜層から“シロウリガイ属”の一種（“*Calyptogena*” sp.），“ツキガイモドキ属”の一種（“*Lucinoma*” sp.）の合弁個体が付着しているヒゲクジラの脊椎骨（転石）が報告された（蜂矢，1992）。その後、この化石群が鯨骨群集であることが強調されている（蜂矢，1993）。豊浜層の年代は微化石および古地磁気層序から中新世前期の N6 とされている（伊藤ほか，1999）。このため、北米の鯨骨群集と現生群集の中間的な年代で、日本では今のところ最古の鯨骨群集となる。その後、Amano and Little (2005) では、蜂矢 (1992, 1993) によりシロウリガイ類とされた標本を常磐地域のチタニシロウリガイ (*C. chitanii*) の模式地付近からの標本との比較からチタニシロウリガイに、ツキガイモドキ類とされた標本をハマグリ型の殻を持ち、表面が平滑で、風化面にツキガイモドキ類特有の放射状の模様が見られないことなどからオトヒメハマグリ属？の一種（*Vesicomya* ? sp.）と判断した。また、蜂矢 (1992, 1993) の標本は脊椎骨 1 個体からなる転石であるため、鯨骨群集の産状や全貌が不明である。なお、この蜂矢の報告は化石同好会の出版物に日本語で掲載されたため、Naganuma *et al.* (1996) で引用されたものの、Amano and Little (2005) において再図示され、Majima *et al.* (2005) で引用されるまで欧米の研究者間では注目されなかった。

北海道北西部初山別村の露頭（図 2 の地点 1）からは“マユイガイ属”（“*Adula*”）の新種が報告されていたが（Amano, 1984）、この露頭からの化石を再検討したところ、化石鯨骨群集であることが判明した（Amano and Little, 2005）。採集された標本は中新統築別層上部のシルト岩中の団塊より産出している。団塊の基質は珪質軟泥起源を思わせる微化石（珪藻、放散虫が多く、底生有孔虫を伴う）のみからなり、珪藻化石から中期中新世初期の *Denticulopsis lauta* 帯上部に対比される可能性が高いことが判明している（柳沢幸夫，私信）。また、底生有孔虫から古水深は中部漸深海帯とされている（米谷ほか，1982）。ここでは周囲のシルト岩中にはほとんど化石が産出せず、ヒゲクジラの頭骨や肋骨の周囲には合弁の二枚貝や小型の腹足類が密集して付着している。特に多いのは小型のヒラノマクラガイの一種（*Adipicola chikubetsuensis*）（図 4）である。このほかハイカブリニナ属の一種（*Provanna* sp.）、シロウリガイ属の一種（*Calyptogena* sp.）、キヌタレガイ属の一種（*Solemya* sp.）などが識別された。このうち、ハイカブリニナ属の化石は日本では初めての報告である。さらに、薄片観察により、骨組織の表面に黄鉄鉱が、また、多くの微小な穿孔痕（径 2～5 μm、長さ 75 μm）が見られた。こうした黄鉄鉱や微小な穿孔痕は前述した現生の深海の



図 4. *Adipicola chikubetsuensis* の産状（wb, 鯨骨の骨片）。

Fig. 4. Occurrence of fossil *Adipicola chikubetsuensis* (wb, fragment of whale bone)

鯨骨にも認められている（Allison *et al.*, 1991）。微小な穿孔痕は骨の外表面や骨片に限られるが、どのような生物が穿孔したかは不明である。

ごく最近、北海道東部大樹町（図 2 の地点 2）の中部中新統ヌピナイ層の泥岩中の団塊からハクジラに伴う鯨骨群集が発見された（天野ほか，2005；Amano *et al.*, 2005）。ここでは冷湧水域群集との共通種であるチタニシロウリガイ（*Calyptogena chitanii*）やカワダオトヒメハマグリ（*Vesicomya kawadai*）がヒラノマクラガイ属の一種（*Adipicola* sp.）よりも卓越している。また、オウナガイ（*Conchocele bisecta*）やハイカブリニナ属？の一種（*Provanna* ? sp.）をわずかに随伴している。二枚貝の多くは離弁しているが、骨の近傍から産出し、周囲では化石に乏しいことを考慮すると鯨骨群集に相当すると考えられる。また、骨の表面には一部を除き、初山別で見られたような微小な穿孔痕は見られない（天野ほか，2005；Amano *et al.*, 2005）。

このように、日本からは前期～中期中新世の群集が発見されており、今後も発見される可能性が高いといえる。こうした意味からも深海で堆積したと思われる鯨骨化石周囲の注意深い観察が望まれる。

研究の意義

鯨骨群集は次の 3 つの観点からの研究が必要であり、意義があると思われる。1) Smith *et al.* (1989) で主張されたように、鯨骨が熱水噴出孔や冷湧水域の化学合成群集にとって分散の際の“stepping stone”（飛び石）となっているかどうか。2) イガイ類などのような浅海性種は一旦鯨

遺骸や沈木などの生物遺骸に適応し、その後深海域の熱水噴出孔や冷湧水域に適応したとする見解がある (Distel *et al.*, 2000 ; Smith and Baco, 2003). つまり、生物遺骸が深海の化学合成群集への進化の stepping stone として役立ったかどうか。3) 鯨骨群集を含む生物遺骸群集自体がどのように進化したのかといった点である。それぞれの観点からの研究の現状について以下に述べる。

分布の stepping stone

Smith *et al.* (1989) により鯨骨が熱水噴出孔、冷湧水域群集の分散について stepping stone となっている可能性が指摘されて以来、こうした可能性が幾つか示唆されている。一般にシンカイヒバリガイ属 (*Bathymodiolus*) などを除く熱水噴出孔、冷湧水域群集の軟体動物の幼生は非プランクトン栄養型が多く、浮遊期間は短い (Gustafson and Lutz, 1994)。例えば、鯨骨群集中にも見られるオトヒメハマグリ科 (Vesicomyidae)、ハイカブリニナ属 (*Provanna*)、カサネワタゾコシロガサ属 (*Pylopelta*) の幼生は、非プランクトン栄養型であることが知られている (Lutz *et al.*, 1984 ; Tyler and Young, 1999 ; Warén and Ponder, 1991 ; Gustafson and Lutz, 1994)。それにもかかわらず、ミトコンドリア COI の DNA 塩基配列から、シロウリガイ属 (*Calyptogena*) は数度にわたり太平洋の東西で遺伝的交流があったことが示唆されている (Kojima *et al.*, 2004)。既に、Baco *et al.* (1999) により証明されたように鯨骨群集と近隣の熱水噴出孔、冷湧水域群集とは遺伝的交流が見られる。このため、Kojima *et al.* (2004) は特にシロウリガイの一種 (*C. kilmeri*) の分散に関して、鯨骨が stepping stone となったことを示唆した。Smith and Baco (2003) によれば、オポーチュニスト多産期、好イオウ期の鯨骨遺骸は最も近距離で 5 ~ 13 km と推定されており、stepping stone としての役割を果たせそうな距離ではある。

日本産化石についてみると、下部中新統の師崎層群と中部中新統のスピナイ層の鯨骨群集、常磐地域の下部中新統平層本谷泥岩部層の冷湧水域 (?) 群集 (鎌田, 1996) とはチタニシロウリガイ (*Calyptogena chitanii*) やカワダオトヒメハマグリ (*Vesicomya kawadai*) が共通する。形態種ではあるが、共通種が見られることから分散の stepping stone としての役割を果たしていた可能性はある。もし鯨骨群集が分散の stepping stone としての役割を果たしているとするれば、特に中新世以降の日本産と北米産のオトヒメハマグリ科化石に共通種がある可能性があり、今後比較検討していく必要がある。

進化の stepping stone

イガイ科二枚貝は多くの種が浅海域に分布している。一方、シンカイヒバリガイ属 (*Bathymodiolus*) のように熱水噴出孔や冷湧水域に適応した種も含まれる。熱水噴出孔域や冷湧水域のシンカイヒバリガイ属 (*Bathymodiolus*) やイガイ科の一属 (*Tamu*) は、18SrRNA の塩基配列に基

づく鯨骨や沈木のキザミバマユイガイ属 (*Idas*) やヒラノマクラ属 (*Adipicola*) と単系統群に含まれることから、鯨骨や沈木が浅海域から熱水噴出孔、冷湧水域への進化の stepping stone としての役割を果たしたことが示唆されている (Distel *et al.*, 2000)。また、イガイ類のミトコンドリア 16S と COI の DNA 塩基配列から、イガイ類は沈木から鯨骨、冷湧水域を経て熱水噴出孔域へと進化適応したこと、浅海域から 30 Ma 以降にこれらの環境に進出し、この時期はオトヒメハマグリ科 (Vesicomyidae) や大型の鯨が多様化する時期と一致していることが指摘されている (Smith and Baco, 2003)。

しかしながら、Amano and Little (2005) により、Smith and Baco (2003) の結論と化石記録には相違みられることが指摘されている。まず、冷湧水域のシロウリガイ属 (*Calyptogena*) 化石はすでに北海道の白亜紀アルビアン期 (106 Ma) から報告されている (蟹江ほか, 1993)。また、冷湧水域からのイガイ科 (Mytilidae) の化石はジュラ紀後期 (150 Ma) から報告され (Little and Vrijenhoek, 2003)、最古のシンカイヒバリガイの一種 (*Bathymodiolus willapaensis*) が北米ワシントン州の中部始新統 Humptulips 層の冷湧水域群集から報告されている (Goedert and Squires, 1990 ; Kiel, 2006)。Prothero (2001) によれば、Humptulips 層の年代は 47 ~ 49 Ma であり、Basilosauridae などの大型鯨類が出現する以前にシンカイヒバリガイ属 (*Bathymodiolus*) が出現していたことになる。さらに、最古の沈木群集は北米ワシントン州の上部始新統 Lincoln Creek 層より産出し、その中にキザミバマユイガイ属 (*Idas*) が発見されている (Kiel and Goedert, 2005)。このことから冷湧水域群集にシンカイヒバリガイ属 (*Bathymodiolus*) が出現した後に沈木群集にキザミバマユイガイ属 (*Idas*) が出現したことになる。Kiel (2005) では、これらのデータから鯨骨群集の構成分類群のうちスエヒロキヌタレガイ属 (*Acharax*) やオウナガイ属 (*Conchocele*) は冷湧水域群集に、キザミバマユイガイ属 (*Idas*) は沈木群集に由来するとし、鯨骨群集が進化の stepping stone としての役割を果たしていないことが強調されている。

現生のイガイ科について分子生物学的な詳細な検討が行われており、ミトコンドリア COI の DNA 塩基配列から日本近海と南太平洋 Manus 海盆のシンカイヒバリガイ属 (*Bathymodiolus*) 4 種は、熱水噴出孔、冷湧水域の個体群で遺伝的な差がないことが示されている (Miyazaki *et al.*, 2004)。また、Jones *et al.* (2006) では、21 種のシンカイヒバリガイ亜科 (Bathymodiolinae) の核 18S, 28SrRNA とミトコンドリア ND4, COI が検討され、シンカイヒバリガイ亜科は全体的に見ると浅海から深海に適応した種へ進化したように見えるが、一部浅海に再適応した種があることや冷湧水域に生息するキザミバマユイガイの一種 (*I. macdonaldi*) と鯨骨に主として生息するツマリキザミバマユイガイ (*I. washingtonius*) が遺伝的に近縁

であることが示されている。

以上のような古生物学的データや現生の分子生物学的なデータからすると、Smith and Baco (2003) の進化に伴う生息場所の変化や鯨骨の進化における stepping stone の役割を強調した仮説は疑わしいものがある。ただし、Fujiwara *et al.* (2005) において鯨骨に固有なヒラノマクラ (*A. pacifica*) がシンカイヒバリガイ属 (*Bathymodiolus*) などよりも原始的であることが指摘されている点や Jones *et al.* (2006) の結果を考慮すると、今後始新世中期以前の沈木群集中からキザミバマユイガイ属 (*Idas*) などが発見される可能性も否定できない。

生物遺骸群集と群集進化

鯨類が出現する以前の時代にも大型の脊椎動物遺骸周辺から軟体動物が産出し、鯨骨群集と似たような動物遺骸群集が存在した可能性が示唆されている。Martill *et al.* (1991) では、ヨーロッパの中生代の魚竜 *Ophthalmosaurus* の周囲から始新世の冷水水域群集中に知られる掘足類 *Prodentalium* が産出すること、ジュラ紀の Oxford Clay の頸長竜骨格周辺からエゾシラオガイ科の合弁の *Nicaniella* (*Trautscholdia*) sp. が産出していることが報告されている。また、この他にも中生代には大型の爬虫類や魚類が生息していたため、これらも鯨骨の代わりになり得ることが推測されている。その後、Hogler (1994) では、ジュラ紀の魚竜化石の周辺に生痕化石 *Chondrites* が密集していたとした Kauffman (1981) を引用し、魚竜遺骸が動物遺骸群集にあたることを推測されている。しかし、この論文は Martill and Taylor (1995) により、あまりに推論的である点が批判されている。いずれにせよ、Martill *et al.* (1991) の軟体動物種はいずれも明確な化学合成群集の構成分類群とは言えず、中生代の大型の脊椎動物が鯨骨の代わりをしていたのかは疑わしい。Little (2005) では、こうした違いは鯨骨中に含まれる大量の脂質が中生代の大型脊椎動物中にはなかったためと推測されている。実際、現生で牛や豚の骨を用いた投棄実験では、それぞれ菌や近傍の冷水水域群集に由来する少量のシロウリガイ属の一種 (*Calypotgena* sp.) の付着が報告されているのみである (Kitazato and Shirayama, 1996; Naganuma *et al.*, 2001)。なお、ニュージーランドの中部始新統 Waihao Greensand (水深 150 ~ 250 m) 中の団塊から得られたオサガメ類の一種 (*Delmochelys* sp.) の周辺から鯨骨に固有な笠貝 *Osteopelta* cf. *mirabilis* が報告されている (Marshall, 1994)。沈木群集や鯨骨群集との関連から興味深い報告であるが、1 個体のみであり、標本が図示されていない。

これまでの検討から鯨骨群集が出現以来、その分類群の構成を変化させてきたことが明らかとなっている (Goedert *et al.*, 1995; Amano and Little, 2005)。漸新世から現在までみられる分類群は鯨骨群集を特徴づけるキザミバマユイガイ属 (*Idas*) やヒラノマクラ属 (*Adipicola*) のような小型のイガイ類、キヌタレガイ類 (*Solemya* s.l.)、捕食者の

表3. 鯨骨群集の構成分類群の時代的变化。Ol1; 中部漸新統 Makah 層上部, Pysht 層下部, Ol2; 上部漸新統 Pysht 層最上部, Mo; 下部中新統師崎層群豊浜層, Ch; 中部中新統下部築別層, Nu; 中部中新統ヌビナイ層, To; 鳥島沖, No; 野間岬沖, Ca; カリフォルニア沖。

Table 3. Temporal change of taxa consisting of whale-fall communities. Ol1; upper part of the Makah Formation and lower part of the Pysht Formation (middle Oligocene), Ol2; uppermost part of the Pysht Formation (upper Oligocene), Mo; lower Miocene Toyohama Formation of Morozaki Group, Ch; lower middle Miocene Chikubetsu Formation, Nu; middle Miocene Nupinai Formation, To; Off Torishima, No; Off Nomamisaki Cape, Ca; Off California.

綱	時代 科または属	漸新世		中新世			現生		
		Ol1	Ol2	Mo	Sh	Re	To	No	Ca
Articulata	Unknown	●							
Gastropoda	<i>Liracassis</i>		●						
Bivalvia	<i>Lucinoma</i>	●	●						
Gastropoda	Cylichnidae	●			●				
Bivalvia	<i>Conchocele</i>	●	●			●			
Gastropoda	Naticidae	●			●			●	
	Buccinidae	●			●		●		
Bivalvia	<i>Solemya</i> (s.l.)		●		●			●	
	<i>Adipicola</i> / <i>Idas</i>	●			●	●	●	●	●
Bivalvia	<i>Vesicomys</i>			●	●	●			●
	<i>Calypotgena</i>			●	●	●			●
Gastropoda	<i>Provanna</i>				●	●			●
Gastropoda	<i>Pyropelta</i>								●
	<i>Cocculina</i>								●
	<i>Mitrella</i>								●
	<i>Eulimella</i>								●

タマガイ科 (Naticidae)、腐肉食者ないし捕食者であるエゾバイ科 (Buccinidae) である (表3)。中新世以降は大きな変化はないが、現生の群集に見られるような小型の笠貝類などは中新世の鯨骨群集からは発見されていない。また、漸新世の群集はこうした小型の笠貝類、ハイカブリニナ属 (*Provanna*) などの腹足類やオトヒメハマグリ科 (*Vesicomys*) 二枚貝を欠き、腕足類を伴う点で中新世以降と大きく異なる。腕足類はシルル紀から白亜紀前期まで熱水噴出孔、冷水水域群集の主要な構成分類群であったが、その後衰退し、オトヒメハマグリ科 (*Vesicomys*) やシンカイヒバリガイ亜科 (*Bathymodiolinae*) などの二枚貝類に交代したことが知られている (Little and Vrijenhoek, 2003; Campbell, 2006)。そうした意味から漸新世鯨骨群集からの腕足類の産出は興味が持たれる。

鯨骨群集の出現は漸新世中期 (30 Ma) 以降のことであり、生態系としては時代的に新しく出現したといえる。また、前述したように大型の鯨類が出現したのは始新世中期以降であるので出現時期が明確に区切られるという利点を持っている。なお、北米の始新世後期の鯨遺骸からは鯨骨群集が発見されていない (Steffen Kiel, 私信)。始新世から漸新世にかけて、鯨類では遠洋域、極地域への進出、濾過摂食性の獲得など生態的な進化があったことが知られており (Fordyce, 2002)、鯨類の出現と鯨骨群集出現

の間のタイムラグはこうした生態的な進化に伴う漸新世以降の大量の脂質の獲得時期を意味する可能性もある。

鯨骨群集のような新しい生態系の成立過程を考慮する上で、沈木群集の持つ意味も大きい。前述したように化石記録や分子生物学的な観点からも沈木群集のイガイ類は鯨骨群集の祖先的なものと考えられるからである。残念ながら日本では Hasegawa (1997) により駿河湾の沈木に見られる腹足類の報告がなされているのみで、化石群集の報告は一例もない。今後、新たな化石鯨骨群集や沈木群集の発見が期待されるが、そのためには深海域の鯨類や沈木など、生物遺骸化石のクリーニングには細心の注意が必要である。

謝辞

本論文の粗稿を読んでいただき、適切なコメントをいただいた海洋研究開発機構の藤倉克則氏と藤原義弘氏、横浜国立大学の間嶋隆一氏、静岡大学の延原尊美氏に深く感謝する。また、産業技術総合研究所の柳沢幸夫氏からは築別層産鯨骨化石の珪藻化石年代をご検討いただいた。Leeds 大学の Steffen Kiel 氏、広島大学の長沼毅氏、海洋研究開発機構の北里洋氏、群馬県立自然史博物館の木村敏之氏からは鯨骨や鯨類の進化に関する情報をいただき、日本古生物学会の化学合成群集研究グループ (CHIM ; Chemosynthesis Informal Meeting) の方々からは有益なコメントをいただいた。記してお礼申し上げる。

文献

- Allison, P. A., Smith, C. R., Kukert, H., Deming, J. W. and Bennett, B. A., 1991. Deep-water taphonomy of vertebrate carcasses: a whale skeleton in the bathyal Santa Barbara Basin. *Paleobiology*, **17**, 78-89.
- Amano, K., 1984. Two species of Mytilidae (Bivalvia) from the Miocene deposits in Hokkaido, Japan. *Venus (Journal of the Malacological Society of Japan)*, **43**, 183-188.
- Amano, K. and Kanno, S., 2005. *Calyptogena* (Bivalvia: Vesicomidae) from Neogene strata in the Joetsu District, Niigata Prefecture, Central Japan. *Veliger*, **47**, 202-212.
- Amano, K. and Little, C. T. S., 2005. Miocene whale-fall community from Hokkaido, northern Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **215**, 345-356.
- 天野和孝・Little, C. T. S.・井上清和, 2005. 日本産化石鯨骨群集。日本貝類学会平成 17 年度大会研究発表要旨集, 12.
- Amano, K., Little, C. T. S. and Inoue, K., 2005. Miocene fossil whale-fall communities from Japan. *Abstract of 3rd International Symposium on Hydrothermal Vents and Seep Biology*, 158.
- Baco, A. R. and Smith, C. R., 2003. High species richness in deep-sea chemoautotrophic whale skeleton communities. *Marine Ecology Progress Series*, **260**, 109-114.
- Baco, A. R., Smith, C. R., Peek, A. S., Roderick, G. K., Vrijenhoek, R. C., 1999. The phylogenetic relationships of whale-fall vesicomyid clams based on mitochondrial COI DNA sequences. *Marine Ecology Progress Series*, **182**, 137-147.
- Barbieri, R., Ori, G. G. and Cavalazzi, B., 2004. A Silurian cold-seep ecosystem from the Middle Atlas, Morocco. *Palaios*, **19**,

527-542.

- Barry, J. K., Kochevar, R. E. and Baxter, C. H., 1997. The influence of pore-water chemistry and physiology in the distribution of vesicomyid clams at cold seeps in Monterey Bay: Implications for patterns of chemosynthetic community organization. *Limnology and Oceanography*, **42**, 318-328.
- Bennett, B. A., Smith, C. R., Glaser, B. and Maybaum, H. L., 1994. Faunal community structure of a chemoautotrophic assemblage on whale bones in the deep northeast Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **108**, 205-223.
- Campbell, K. A., 2006. Hydrocarbon seep and hydrothermal vent paleoenvironments and paleontology: Past developments and future research directions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **232**, 362-407.
- Dando, P. R. and Hartley, J. P., 2005. Colonisation and species succession of a seep-type community on an oil-coated drill cuttings pile in the North Sea. *Abstract of the 3rd International Symposium on Hydrothermal Vents and Seep Biology*, 13.
- Dell, R. K., 1987. Mollusca of the Family Mytilidae (Bivalvia) associated with organic remains from deep water off New Zealand, with revisions of the genera *Adipicola* Dautzenberg, 1927 and *Idasola* Iredale, 1915. *National Museum of New Zealand Records*, **3**, 17-36.
- Deming, J. W., Reysenbach, A. L., Macko, S. A. and Smith, C. R., 1997. Evidence for the microbial basis of a chemoautotrophic invertebrate community at a whale fall on the deep seafloor: Bone-colonizing bacteria and invertebrate endosymbionts. *Microscopy Research and Technique*, **37**, 162-170.
- Distel, D. L., Baco, A. R., Chuang, E., Morril, W., Cavanaugh, C. and Smith, C., 2000. Do mussels take wooden steps to deep-sea vents? *Nature*, **403**, 725-726.
- Fordyce, R. E., 2002. Cetacean evolution. In Perrin, W. F., Würsig, B. and Thewissen, J. G. M., eds., *Encyclopedia of Marine Mammals*, 214-220. Academic Press, San Diego.
- Fujikura, K., Fujiwara, Y. and Kawato, M., 2005. Occurrence of *Osedax* (Polychaeta: Siboglinidae) associated with whale carcass around Japan. *Abstract of the 3rd International Symposium on Hydrothermal Vents and Seep Biology*, 166.
- 藤岡換太郎・和田秀樹・岡野肇, 1993. 鳥島海山の鯨骨に群がる深海生物群集 - 深海 6500 による新しい発見 -. 地学雑誌, **102**, 507-517.
- Fujiwara, Y., Kawato, M., Uematsu, K., Fujita, Y., Miyazaki, J. and Fujikura, K., 2005. Extracellular symbiosis in a deep-sea mussel on whale falls. *Abstract of the 3rd International Symposium on Hydrothermal Vents and Seep Biology*, 11.
- Gibbs, P. E., 1987. A new species of *Phascolosoma* (Sipuncula) associated with a decaying whale's skull trawled at 880 m depth in the southwest Pacific. *New Zealand Journal of Zoology*, **14**, 135-137.
- Glover, A. G., Källström, B., Smith, C. R. and Dahlgren, T. G., 2005. World-wide whale worms? A new species of *Osedax* from the shallow north Atlantic. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, **272**, 2587-2592.
- Goedert, J. L. and Squires, R. L., 1990. Eocene deep-sea communities in localized limestones formed by subduction-related methane seeps, southwestern Washington. *Geology*, **18**, 1182-1185.
- Goedert, J. L., Squires, R. L. and Barnes, L. G., 1995. Paleocology of whale-fall habitats from deep-water Oligocene rocks, Olympic Peninsula, Washington state. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **118**, 151-158.
- Gustafson, R. G. and Lutz, R. A., 1994. Molluscan life history traits at deep-sea hydrothermal vents and cold methane/sulfide seeps. In Young, C. M., and Eckelbarger, K. J., eds., *Reproduction, Larval Biology and Recruitment of the Deep-sea Benthos*, 76-97. Columbia University Press, New York.
- 蜂矢喜一郎, 1992. 師崎層群からみつかったユニークな還元環境生

- 物群集. 化石の友 (東海化石研究会), (39), 37-41.
- 蜂矢喜一郎, 1993. 9. 哺乳類. 東海化石師崎層群刊行会編, 師崎層群の化石—愛知県の化石 (第2集), pp. 263-266. 東海化石同好会, 名古屋.
- Hasegawa, K., 1997. Sunken wood-associated gastropods collected from Suruga Bay, Pacific side of central Honshu, Japan, with descriptions of 12 new species. *National Science Museum Monographs*, (12), 59-123.
- Hogler, J. A., 1994. Speculations on the role of marine reptile deadfalls in Mesozoic deep-sea paleoecology. *Palaio*, **9**, 42-47.
- Hughes, R. N. and Hughes, H. P., 1981. Morphological and behavioural aspects of feeding in the Cassidae (Tonnacea, Mesogastropoda). *Malacologia*, **20**, 385-402.
- 伊藤知佳・入月俊明・岩井雅夫, 1999. 第一瀬戸内区中新統 (師崎, 岩村, 富草層群) の珪藻示準化石と地質年代. 地質学雑誌, **105**, 152-155.
- Jones, W. J., Won, Y.-J., Maas, P. A. Y., Smith, P. J., Lutz, R. A. and Vrijenhoek, R. C., 2006. Evolution of habitat use by deep-sea mussels. *Marine Biology*, **148**, 841-851.
- 鎌田泰彦, 1996. 福島・茨城県常磐地域の第三系研究における今後の課題 (その2—常磐地域の新第三系の形成). 平地学同好会会報, (21), 3-20.
- 蟹江康光・吉川幸叙・坂井民江・高橋武美, 1993. 北海道三笠市の白亜系から発見された冷水水依存の化学合成軟体動物コミュニティ. 横須賀市立博物館研究報告 (自然), (41), 31-36.
- Kauffman, E. G., 1981. Ecological reappraisal of the German Posidonienschiefer (Toarcian) and the stagnant basin model. In Gray, J., Boucot, A. J. and Berry, W. B. N., eds., *Communities of the Past*, 311-381. Hutchinson Ross, Stoudsberg.
- Kiel, S., 2005. Immigration into chemosynthetic ecosystems: The last 150 million years. *Abstract of the 3rd International Symposium on Hydrothermal Vents and Seep Biology*, 1.
- Kiel, S., 2006. New records and species of mollusks from Tertiary cold-seep carbonates in Washington State, USA. *Journal of Paleontology*, **80**, 121-137.
- Kiel, S. and Goedert, J. L., 2005. An exceptionally diverse wood-fall community from Late Eocene deep-water sediments in Washington State, USA. *Abstract of the 3rd International Symposium on Hydrothermal Vents and Seep Biology*, 160.
- Kitazato, H. and Shirayama, Y., 1996. Rapid creation of a reduced environment and an early stage of a chemosynthetic community on cattle bones at the deep-sea bottom in Sagami Bay, central Japan. *Vie Milieu*, **46**, 1-5.
- Kojima, S., 2002. Deep-sea chemoautosynthesis-based communities in the northwestern Pacific. *Journal of Oceanography*, **58**, 343-363.
- Kojima, S., Fujikura, K. and Okutani, T., 2004. Multiple trans-Pacific migrations of deep-sea vent/seep-endemic bivalves in the family Vesicomyidae. *Molecular Phylogenetics Evolution*, **32**, 396-406.
- Little, C. T. S., 2005. Deep time perspectives on chemosynthetic communities (vents, seeps and whale-falls). *Abstract of 3rd International Symposium on Hydrothermal Vents and Seep Biology*, 2.
- Little, C. T. S., Herrington, R. J., Masslennikov, V. V., Morris, N. J. and Zaykov, V. V., 1997. Silurian hydrothermal-vent community from the southern Urals, Russia. *Nature*, **385**, 146-148.
- Little, C. T. S. and Vrijenhoek, R. C., 2003. Are hydrothermal vent animals living fossils? *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 582-588.
- Lonsdale, P., 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-Sea Research*, **24**, 857-863.
- Lutz, R., Jablonski, D. and Turner, R., 1984. Larval development and dispersal at deep-sea hydrothermal vents. *Science*, **226**, 1451-1453.
- 米谷盛寿郎・古田土俊夫・生路幸生・嶋崎統五, 1982. 天北〜築別・羽幌両地域の第三系微化石層序の問題. 棚井敏雅編, 北海道新第三系生層序の諸問題, 23-32. 北海道大学, 札幌.
- 間嶋隆一, 1999. 日本の新生代化学合成群集の産状. 地質学論集, (54), 117-129.
- Majima, R., Nobuhara, T. and Kitazaki, T., 2005. Review of fossil chemosynthetic assemblages in Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **227**, 86-123.
- Marshall, B. A., 1987. Osteopeltidae (Mollusca: Gastropoda): a new family of limpets associated with whale bone in the deep sea. *Journal of Molluscan Studies*, **53**, 121-127.
- Marshall, B. A., 1994. Deep-sea gastropods from the New Zealand region associated with recent whale bones and an Eocene turtle. *Nature*, **108**, 1-8.
- Martill, D. M., Cruickshank, A. R. I. and Taylor, M. A., 1991. Dispersal via whale bones. *Nature*, **351**, 193.
- Martill, D. M. and Taylor, M. A., 1995. Speculations on the role of marine reptile deadfalls in Mesozoic deep-sea paleoecology: Comment. *Palaio*, **10**, 96-97.
- Miyazaki, J., -I., Shintaku, M., Kyuno, A., Fujiwara, Y., Hashimoto, J. and Iwasaki, H., 2004. Phylogenetic relationships of deep-sea mussels of the genus *Bathymodiolus* (Bivalvia: Mytilidae). *Marine Biology*, **144**, 527-535.
- Naganuma, T., Hattori, M., Akimoto, K., Hashimoto, J., Momma, H. and Meisel, C. J., 2001. Apparent microfloral response to organic degradation on bathyal seafloor: an analysis based on sediment fatty acids. *Marine Ecology*, **22**, 267-282.
- Naganuma, T., Wada, H. and Fujioka, K., 1996. Biological community and sediment fatty acids associated with the deep-sea whale skeleton at the Torishima Seamount. *Journal of Oceanography*, **52**, 1-15.
- Nesbitt, E. A., 2005. A novel trophic relationship between cassid gastropods and mysticete whale carcasses. *Lethaia*, **38**, 17-25.
- Nishikawa, T., 2004. A new deep-water Lancelet (Cephalocordata) from off Cape Nomamisaki, SW Japan, with a proposal of the revised system recovering the genus *Assymetron*. *Zoological Science*, **21**, 1131-1136.
- Okutani, T., Fujiwara, Y., Fujikura, K., Miyake, H. and Kawato, M., 2004. A mass aggregation of the mussel *Adipicola pacifica* (Bivalvia: Mytilidae) on submerged whale bones. *Venus (Journal of the Malacological Society of Japan)*, **63**, 61-64.
- Prothero, D. R., 2001. Chronostratigraphic calibration of the Pacific coast Cenozoic: A summary. In Prothero, D. R., ed., *Magnetic Stratigraphy of the Pacific Coast Cenozoic*, 377-394. Pacific Section SEPM, Book 91.
- Rasmussen, B., 2000. Filamentous microfossils in a 3235-million-year-old volcanogenic massive sulfide deposit. *Nature*, **405**, 676-679.
- Rouse, G. W., Goffredi, S. K. and Vrijenhoek, R. C., 2004. *Osedax*: Bone-eating marine worms with dwarf males. *Science*, **305**, 668-671.
- Sasaki, T., Okutani, T. and Fujikura, K., 2005. Molluscs from hydrothermal vents and cold seeps in Japan: A review of taxa recorded in twenty recent years (1984-2004). *Venus (Journal of the Malacological Society of Japan)*, **64**, 87-133.
- Sibuet, M. and Olu, K., 1998. Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. *Deep-Sea Research, Part II*, **45**, 517-567.
- Smith, C. R., 1992. Whale falls: chemosynthesis on the deep-sea floor. *Oceanus*, **36**, 74-78.
- Smith, C. R., in press. Bigger is better: The role of whales as detritus in marine ecosystems. In Estes, J., ed., *Whales, Whaling and Marine Ecosystems*. University of California Press.
- Smith, C. R. and Baco, A. R., 2003. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, **41**, 311-354.
- Smith, C. R., Baco, A. R. and Glover, A. G., 2002. Faunal succession on replicate deep-sea whale falls: time scales and vent-seep affinities. *Cahiers de Marine Biologie*, **43**, 293-297.
- Smith, C. R., Kukert, H., Wheatcroft, R. A., Jumars, P. A. and Deming, J. W., 1989. Vent fauna on whale remains. *Nature*, **341**,

- 27-28.
- Smith, C. R., Maybaum, H. L., Baco, A. R., Pope, R. H., Carpenter, S. D., Yager, P. L., Macko, S. A. and Deming, J. W., 1998. Sediment community structure around a whale skeleton in the deep Northeast Pacific: Macrofaunal, microbial and bioturbation effects. *Deep Sea Research, Part II*, **45**, 335-364.
- Squires, R. L., Goedert, J. L. and Barnes, L. G., 1991. Whale carcasses. *Nature*, **349**, 574.
- 土田英治・煙草谷優夫, 1997. 東京湾口で採集された鯨骨に群がる深海二枚貝. *Venus (Journal of the Malacological Society of Japan)*, **56**, 77-78.
- Tunnicliffe, V., McArthur, A. G. and Mchugh, D., 1998. A biogeographical perspective of the deep-sea hydrothermal vent fauna. *Advances in Marine Biology*, **34**, 353-442.
- Tyler, P. A. and Young, C. M., 1999. Reproduction and dispersal at vents and cold seeps. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, **79**, 193-208.
- 上田庸平・ジェンキンス, ロバート G・安藤寿男・横山芳春, 2005. 常磐堆積盆外側陸棚におけるメタン起源の炭酸塩コンクリーションと化学合成群集: 茨城県北部中新統高久層群九面層の例. 化石 (日本古生物学会), (78), 47-58.
- Van Dover, C. L., 2000. *The Ecology of Deep-sea Hydrothermal Vents*. 424pp., Princeton University Press, Princeton.
- Vrijenhoek, R. C., Schutz, S. J., Gustafson, R. G. and Lutz, R. A., 1994. Cryptic species of deep-sea clams (Mollusca: Bivalvia: Vesicomyidae) from hydrothermal vent and cold-water seep environments. *Deep-Sea Research, Part II*, **41**, 1171-1189.
- 和田秀樹・長沼毅・藤岡換太郎・北里洋・河村公隆・赤沢保彦, 1994. 鳥島鯨骨動物群集 (TOWBAC) の発見とその意義—「しんかい 6500」による再訪潜航結果—. JAMSTEC 深海研究, (10), 37-47.
- Warén, A., 1991. New and little known Mollusca from Iceland and Scandinavia. *Sarsia*, **76**, 53-124.
- Warén, A. and Ponder, W. F., 1991. New species, anatomy, and systematic position of the hydrothermal vent and hydrocarbon seep gastropod family Provannidae n. fam. (Caenogastropoda). *Zoologica Scripta*, **20**, 56-102.
- 安井金也・窪川かおる, 2005. ナメクジウオー頭索動物の生物学. 276 pp., 東大出版会, 東京.

