

総 説

化学合成二枚貝の化石記録と進化

天野和孝

上越教育大学地学教室

Fossil records and evolution of chemosynthetic bivalves

Kazutaka Amano

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

Abstract. Fossil records of chemosynthetic bivalve genera have been recognized in Solemyidae, Lucinidae, Kalenteridae, Manzanellidae, Mytilidae, Thyasiridae, and Vesicomyidae. They are reviewed to discuss their evolution. *Nucinella* (Manzanellidae), of which living species has been recently confirmed to harbor chemosymbiotic bacteria has been reported from the Mesozoic and Cenozoic cold-seep carbonates. The certain oldest fossil-record is from the latest Jurassic. Thyasiridae also marked its first appearance from latest Jurassic, but the living genus *Thyasira* first occur from the Albian of Hokkaido. Thyasirid evolution is characterized by appearance of large-sized genus, *Conchoceles*, from the latest Cretaceous (Maastrichtian) and its flourishing during the Cenozoic in the North Pacific. As is the case with Manzanellidae and Thyasiridae mentioned above, most infaunal chemosynthetic bivalves appeared in the latest Jurassic to the late Cretaceous. In contrast, first appearance of epifauna or semi-infauna such as “bathymodiolines” and that of vesicomyids was in the middle Eocene in the northern Pacific. These “new-type” chemosynthetic bivalves might be colonized into pre-existing thyasirid-characteristic communities, and globally expanded its geographic distribution during Miocene. The background of their appearance and expansion has not been made clear, but the first appearance datum of “bathymodiolines” in cold seep sites is inconsistent with the hypothesis that the whale-fall communities acted as evolutionary stepping stones. Moreover the first occurrence datum (middle Eocene) suggest that temporal change from chemosynthetic brachiopod-dominated faunas to bivalve-dominated faunas cannot be so simply explained by replacement in epifaunal niche in the chemosynthetic community because the last occurrence datum of brachiopods in the seep sites was in the Hauterivian. At least from Maastrichtian to the early Eocene time, no epifauna has been found among the chemosynthetic communities.

Key words: bivalves, chemosynthesis, extinction, middle Eocene

はじめに

軟体動物は現生化学合成群集の主要な構成メンバーであり、化石としては250種以上（うち新生代が約200種）の二枚貝綱、腹足綱、多板綱が冷湧水、熱水、鯨骨、沈木に依拠する群集から報告されている（Kiel, 2010）。このうち、現生化学合成二枚貝はSolemyidae, Manzanellidae (= Nucinellidae), Mytilidae, Lucinidae, Thyasiridae, Vesicomyidaeの6科に知られている（表1; Taylor and Glover, 2010）。また、これらの深海域に生息する化学合成二枚貝は、浅海に生息する岩石穿孔性二枚貝と同様、MytilidaeとHeterodontidae中に複数の系統群にわたって認められている。また、絶滅したKalenteridaeでは、*Caspiconcha*が化学合成二枚貝として知られている（Jenkins *et al.*, 2013）。

これらの二枚貝が化学合成戦略者として出現した時代はそれぞれ異なる。科レベルでみると Solemyidaeや Lucinidaeは古生代以降化学合成細菌を獲得した仲間で、冷湧水域には中生代後期以降に適応したとされている（Kiel, 2010）。一方、Manzanellidae, Thyasiridae, Kalenteridaeは、ジュラ紀に冷湧水域に出現した（Hammer *et al.*, 2011; Jenkins *et al.*, 2013）。Mytilidae, Vesicomyidae中の化学合成群集構成種はいずれも北米西岸の中部始新統に最古の記録が認められ、他の二枚貝より新しく冷湧水域に進出したことが知られている（Amano and Kiel, 2007; Amano and Jenkins, 2011a）。

このように各科の二枚貝が化学合成戦略者として出現した時期についてはおよそ判明してきたが、現在も化石記録が増加しつつあり、属レベルでの出現時期についての見解はKiel (2010) の総括以降若干変更されている。本

表1. 化学合成二枚貝と岩石穿孔性二枚貝をふくむ上科・科 (Taylor and Glover, 2010 にもとづく). *化学合成二枚貝, **岩石穿孔性二枚貝

Table 1. Superfamily or family including chemosynthetic and rock-boring bivalves (mainly after Taylor and Glover, 2010). *Chemosynthetic bivalves, **Rock-boring bivalves.

Subclass	Superfamly / Family	C*	R**
Protobranchia	Solemyidae	+	
	Manzanellidae	+	
	Nuculoidea		
	Nuculanoidea		
Pteriomorphia	Arcoidea		+
	Mytiloidea	+	+
	Pterioidea		
	Pectinoidea		
	Limoidea		
Paleoheterodonta	Trigonoidea		
	Unioidea		
Heterodonta	Crassatelloidea		
	Thyasiroidea	+	
	Lucinoidea	+	
	Hiatelloidea		
	Solenoidea		
	Gastrochaenoidea		+
	Galeommatoidea		
	Cardioidea		
	Tellinoidea		
	Myoidea		+
	Dreissenoidae		
	Teredinidae		
	Pholadidae		+
	Sphaeroidea		
	Ungulinoidea		
	Mactroidea		
	Arcticoidea		
	Veneroidea		+
	Glossoidea		
	Vesicomyidae		+
	Corbiculoidae		
	Chamoidea		
Anomalodesmata			

論文では、 Manzanellidae の *Nucinella*, Thyasiridae の *Thyasira* と *Conchocele*, Mytilidae の “Bathymodiolinae”, 大型の Vesicomyidae を対象として化学合成二枚貝についての最近の研究成果を総括し、イギリスのリーズ大学、ニュージーランドのオークランド大学、ニュージーランド国立博物館での標本観察、ニュージーランドでの標本採集をふまえて、それぞれの属の変遷について明らかにする。さらに、古生代から中生代に化学合成群集の主要要素であった腕足類から二枚貝への変遷の原因を考察する。

Nucinella の古生態と時空分布

Manzanellidae に属する *Nucinella* の現生種には殻長

数 mm の小型種と 1–2 cm の大型種が認められる。現生種 *N. maxima* の消化器官の退化、鰓の大きさなどの解剖学的見地から大型種は化学合成細菌を共生すると推測されてきた (Reid, 1980, 1990)。Amano *et al.* (2007) は北海道の上部白亜系カンパニアン階の大曲層から *Nucinella* の大型種（最大殻長 18.4 mm）を *Thyasira tanabei* Kiel, Amano and Jenkins や *Acharax cretacea* Kanie and Nishida, *Myrtea ezoensis* (Nagao), *Miltha* sp. を構成種とする冷湧水群集中から採集し、*Nucinella gigantea* Amano, Jenkins and Hikida として新種記載を行った。その産状は、Reid (1980, 1990) が推測したとおり、本属における化学合成細菌の共生を支持するものであった。最近、Oliver and Taylor (2012) は、オマーン沖の *Nucinella owenensis* Oliver and Taylor と *Huxleyia habooba* Oliver and Taylor の 2 新種より共生細菌を確認し、Reid (1980, 1990) や Amano *et al.* (2007) の予測を実証した。しかし、いずれも殻長 5.9 mm, 2.6 mm と小型種であり、必ずしも体サイズと生活様式が一致するとは限らないことも明らかとなった。

冷湧水群集中から報告された最古の *Nucinella* の化石は、北米西岸オレゴン州の上部三疊系 Rail Cabin Member から “possible *Nucinella*” として Peckmann *et al.* (2011) により図示されている標本であるが、鋸板部の特徴が不明であり、*Nuculidae* である可能性もある。一方、Hammer *et al.* (2011) により、スピッツベルゲン島の最上部ジュラ系から報告されている *Nucinella* sp. の化石は、リーズ大学所蔵の標本を検討したところ、長い前側歯を持ち、多歯を持つことから本属の確実な最古の記録といえる。また最近、和歌山県の牟婁層群田並川層下部（後期始新世～前期漸新世？；鈴木ほか, 2012; 鈴木・福田, 2012）の冷湧水性石灰岩から *Nucinella* sp. 1 個体が採集されている (Amano *et al.*, 2013)。これは、中川町大曲層の化石の産状との類似や、同じ Solemyoidea に属する *Acharax* 属の生息域 (Sahling *et al.*, 2002) から冷湧水域の縁辺部に生息したと推測される。

Thyasira と *Conchocele* の時空分布

冷湧水域の最古の Thyasiridae はスピッツベルゲン島の最上部ジュラ系から報告されている *Thyasira* sp. である (Hammer *et al.*, 2011)。しかし、図示された標本は後部に韌帯が外在するように見え、*Thyasira* 属ではない可能性が高い。北海道三笠市奔別川のアルビアン階の中部蝦夷層群から Kiel *et al.* (2008) により報告された *Thyasira tanabei* Kiel, Amano and Jenkins が確実な *Thyasira* 属の世界最古の化石記録である。この他に、北海道小平町の金尻沢のセノマニアヌ階天狩峠層、中川町のカンパニアン階大曲層の冷湧水サイトから *T. tanabei* が、コニアシアヌ階西知良志内層の最古の現在型沈木群集からも *T. sp.* が産出している (Kiel *et al.*, 2008, 2009)。なお、高知県佐

田石灰岩（サントニアン階～マストリヒシアン階）の “*Thyasira*” *hataii* (Katto and Hattori) は、延原ほか (2008) により指摘されたように、大型で8 cmに達することや褶の数が少ないとことなどから、*Thyasira*属ではなく、新属となる可能性が高い。日本の新生代では、*Thyasira*属が卓越する冷湧水群集は稀で、例外的に *T. nakazawai* Matsumoto (図1) が静岡県の下部中新統童子沢層から特徴的に産出することが知られている (Matsumoto, 1971)。

一方、始新世から現在の北太平洋地域の冷湧水域では、大型の *Conchoceles bisecta* (Conrad) を特徴種とする群集が多く見られ、*Thyasira-Lucinoma-Solemya*群集などとして知られてきた (Hickman, 1984)。*Conchoceles*の最古の記録は南極半島付近のスノーヒル島のマーストリヒシアン階の冷湧水群集から報告されている *C. townsendi* (White) である (Kiel et al., 2008)。原記載では、本種は前縁部が突出し、後部に殻頂からの弱い溝があることで、*C. bisecta* と大きく異なるように描かれている。しかし、イギリスのリーズ大学所蔵のスノーヒル島の標本を見る限りでは前縁部が突出している標本は稀で、全く突出していない *C. bisecta* に類似した標本も見られる。2番目に古い化石記録はグリーンランド西部のダニアン階 *Kangilia* 層から報告されている *C. aff. conradi* (Rosenkrantz) であり、*C. bisecta* に類似している (Rosenkrantz, 1970)。一方、南極に近いニュージーランドでは、北島の暁新統から *Conchoceles* sp. の産出が知られているものの図示されて



図1. 静岡県の下部中新統童子沢層より産出した *Thyasira nakazawai* Matsumoto の完模式標本。スケールは1 cm。

Fig. 1. Holotype of *Thyasira nakazawai* Matsumoto from the lower Miocene Wappazawa Formation in Shizuoka Prefecture. Scale bar = 1 cm

いない (Beu and Maxwell, 1990)。一方、前期中新世の冷湧水群集中からは *Thyasira* sp. が報告されており (Campbell et al., 2008)，オークランド大学所蔵の下部中新統産化石標本中にも *Conchoceles*属は認められていない。

“Bathymodiolinae”的分類と飛び石仮説

Mytilidaeのうち、*Bathymodiolinae*はKenk and Wilson (1985) により、*Bathymodiolus*属の提唱と同時に創設された。その後、Gustafson et al. (1998) により細菌共生をもつことも特徴の1つとして、*Tamu*属も含め、再定義された。Hashimoto and Yamane (2005) は Cosel and Marshall (2003) により提唱された *Gigantidas*属も本亜科に含めている。一部の分子系統学研究者はさらに沈木や鯨骨群集に生息する *Idas*属、*Adipicola*属、*Benthomodiolus*属なども本亜科に含めている (例えば Jones et al., 2006; Dupperon et al., 2009)。しかし、Samadi et al. (2007) は、Mytilidaeの分子系統学的な検討から、以上の各属が *Modiolus modiolus* と単系統群を形成することを指摘し、*Bathymodiolinae*は *Modiolinae*に含められるべきとした。Cosel and Marshall (2010) は、この見解に従い、*Vulcanidas*属を提唱する際に、従来 *Bathymodiolinae*に属するとされてきた属を *Modiolinae*に含めている。本論では、*Idas*属、*Adipicola*属、*Benthomodiolus*属なども含めて “*Bathymodiolinae*” として扱う。さらに、最近の分子系統学的な研究では、*Bathymodiolus*, *Tamu*, *Gigantidas*, *Adipicola crypta* は系統的に近縁であることが判明している (Miyazaki et al., 2010; Lorion et al., 2014)。また、Lorion et al. (2014) によれば10系統 (lineage) に分類されている。また、従来 *Bathymodiolus*として記載されてきた多くの種 (例えば日本近海に生息する *B. japonicus* Hashimoto and Okutaniなど) が、模式種である *B. thermophiles* Kenk and Wilson とは別グループに含められることも判明している (Jones et al., 2006; Iwaski et al., 2006; Miyazaki et al., 2010; Lorion et al., 2014)。しかし、これらは形態的には識別困難であり、特に化石では判別が不可能である。そこで、本論では、形態から従来の *Bathymodiolus*属に含められると考えられる種群を Cosel and Janssen (2008) に従い *Bathymodiolus* (s.l.) として扱う。

“*Bathymodiolinae*”として最古の種は北米ワシントン州の中部始新統 *Humptulips*層の冷湧水群集から産出する “*Bathymodiolus* (s.l.) *willapaensis* (Squires and Goedert)” であるとされてきた (Kiel, 2010)。ただし、本種の模式地は上部始新統の *Bear River deposit* である (Squires and Goedert, 1991)。また、*Humptulips*層産の標本は、上部始新統産の模式標本に比べ、鈍い稜が発達すること、腹縁部がくぼむこと、後方に大きく広がる点で異なり、最近、Kiel and Amano (2013) により *Vulcanidas?* *goederti*

Kiel and Amano とされた。日本では、古第三紀の *Bathymodiolus* (s.l.) 化石の産出は少ないが、*Nucinella* sp. を産出している和歌山県串本町の牟婁層群田並川層下部（後期始新統～前期漸新統？）から “*Modiolus* sp.” が報告されている (Katto and Masuda, 1978)。最近の研究で、本種は北海道の下部漸新統縫別層より産出した *B. inouei* Amano and Jenkins, 2011 に類似するとして、*B. aff. inouei* として再同定された (Amano et al., 2013)。

生物遺骸群集に見られる “*Bathymodiolinae*” の化石としては *Idas* 属と *Adipiccola* 属が挙げられる。*Idas* 属の最古の化石は北米ワシントン州の Lincoln Creek 層の始新世末期の沈木群集から知られている *Idas? olympics* である (Kiel and Goedert, 2007)。本種は Pysht 層下部の前期漸新世の沈木群集、鯨骨群集、魚骨群集、Makah 層の前期漸新世の沈木群集、鯨骨群集、Pysht 層上部、Lincoln Creek 層上部の後期漸新世の沈木群集や冷湧水群集からも産出が知られている (Kiel and Godert, 2006a, b, 2007; Kiel, 2008; Kiel and Amano, 2013)。*Adipiccola* 属は北海道初山別村の中中新統下部の築別層上部の鯨骨群集から *A. chikubetsuensis* (Amano) が知られ、北海道大樹町の中中新統ヌピナイ層の鯨骨群集からも *A. sp.* が報告されている (Amano and Little, 2005; Amano et al., 2007)。

Distel et al. (2000) や Smith and Baco (2003) が提唱した浅海から深海極限域への “進化の飛び石仮説” (Evolutionary stepping-stone hypothesis) は、浅海域に生息していた *Modiolus* 属が沈木群集、鯨骨群集への適応を経て、冷湧水群集、熱水噴出孔群集へと適応進化したとしている。Miyazaki et al. (2010) では細菌の共生様式もふまえて、鯨骨群集の飛び石としての重要性を述べている。実際に、浅海域から生物遺骸群集を経由して冷湧水域、熱水噴出孔群集に適応進化したことは最近の分子系統学的観点からも支持されている (Jones et al., 2006; Samadi et al., 2007; Lorion et al., 2009, 2010; Cosel and Marshall, 2010)。しかし、最古の “*Bathymodiolinae*” は中期始新世の冷湧水域に知られているのに対し、大型の鯨類 *Basilosauridae* が出現したのは後期始新世であり (Fordyce, 2002)，最古の mytilid を伴う鯨骨群集は始新世末期～漸新世初期の Lincoln Creek 層から知られている (Kiel, 2008)。このような化石記録の時代的な矛盾から、鯨骨群集が飛び石としての役割を果たしたという説には疑問が投げかけられている (天野, 2008)。一方、分子系統学的な研究によれば、沈木や鯨骨等の大型生物遺骸群集から冷湧水域、熱水噴出孔群集への適応進化は複数回生じたとされている (Jones et al., 2006; Lorion et al., 2010, 2014)。

北海道中川町のコニアシアン階西知良志内層から報告されている沈木群集からは *Thyasira* が産出するものの、“*Bathymodiolinae*” は認められない (Kiel et al., 2009)。したがって、進化の飛び石仮説を検証するためには、曉

新世～前期始新世の沈木群集の検討が重要となると考えられる。

Vesicomyidae の分類と時空分布

Vesicomyidae の最古の記録は北米ワシントン州の中部始新統 Humptulips 層から産出した “*Archivesica* cf. *tschudi*” である (Amano and Kiel, 2007, 2012)。ただし、徳島県宍喰町の中部始新統室戸半島層群から須槍・山崎 (1987) により図示されている *Crassatellites nov. α of Hatae* (波多江, 1960) は、殻形態や産出層の岩相から、Vesicomyidae の可能性が高い。

Vesicomyidae の化石は、北太平洋地域では大型種群である *Hubertschenckia* 属、*Adulomya* 属 (= *Abyssogena*)、*Archivesica* 属、*Calyptogena* 属や比較的小型種群の *Pliocardia* 属、*Isorropodon* 属の化石が認められている (Amano and Kiel, 2007, 2010, 2011, 2012; Kiel and Amano, 2009)。大型種群のうち、絶滅した *Hubertschenckia* 属を除くと他の属の種は現在も深海域に生息している。最近の分子系統学的研究によれば、*Adulomya* 属 (= *Abyssogena*)、*Archivesica* 属、*Calyptogena* 属はそれぞれ単系統群であることが明らかにされている (Decker et al., 2012; Audzijonyte et al., 2012)。

日本産 Vesicomyidae の大型種群の生存期間を検討した結果、その変遷は次の 3 時階に区分できることが明らかとなった (図2; 天野, 2010; Amano and Jenkins, 2011b)。すなわち、後期始新世～前期漸新世には北海道と和歌山県から *Hubertschenckia* が認められている (Amano and Kiel, 2007; Amano et al., 2013)。前期中新世～中期中新世には *Adulomya* が特徴的に認められ (Amano and Kiel, 2011)，例外的に和歌山県串本町の下部中新統敷屋層から、*Archivesica sakoi* Amano, Jenkins, Ohara and Kiel が報告されている (Amano et al., 2014)。一方、後期中新世～現在は *Archivesica* と *Calyptogena* が主体となった (Amano and Kiel, 2010; Amano and Jenkins, 2011b)。前期中新世～中期中新世に栄えた *Adulomya* 属の現生種は、*A. phaseoliformis* Métivier, Okutani and Ohta が水深 4700 ～ 6400 m, *A. kaikoi* Okutani and Métivier が 3540 ～ 4800 m に生息し、後期中新世以降に主体となった *Archivesica* の生息深度 100 ～ 3835 m や *Calyptogena* の 500 ～ 2000 m よりも深所に生息している (Sasaki et al., 2005)。こうした変遷は、ニュージーランドの北島でも認められ、中新世前期～中期には新属新種 *Notocalyptogena zelandica* Amano, Saether, Little and Campbell が認められ、現生では *Calyptogena* sp. が特徴的で、*Archivesica* sp. を伴う (Amano et al., 2014)。現生で *Archivesica* と *Calyptogena* が認められる点は北太平洋地域と共通するが、*Archivesica* が 1 種のみと北太平洋地域の 8 種、1 亜種 (Amano and Kiel, 2010) に比べ種数や個体数が少ない点で異なる。し

かしながら、少なくとも日本での属の時代的変遷は、古気候変動とは関係がなく今のところその理由は不明である（天野, 2010）。

新生代型化学生合成二枚貝の適応と進化

“Bathymodiolinae”とVesicomyidaeは中期始新世に冷湧水域に出現したいわば新生代型化学生合成二枚貝と言える（図3）。これらの新生代型の分類群が、既に存在して

Stage	I	II	III			Living depth of extant species(m)
Genus \ Age	L.Eocene~E.Oligocene	E.~M. Miocene	L. Miocene~E. Pliocene	L. Pliocene	Recent	
<i>Hubertschenckia</i>	---	---	---	---	---	-
<i>Adulomya</i>	---	---	---	---	---	3500~6400
<i>Archivesica</i>	---	---	---	---	---	100~3835
<i>Calyptogena</i>	---	---	---	---	---	500~2000

図2. 大型“シロウリガイ類”的生存期間と現生種の古水深。
Fig. 2. Geologic range chart of large vesicomyids and depth range of Recent species.

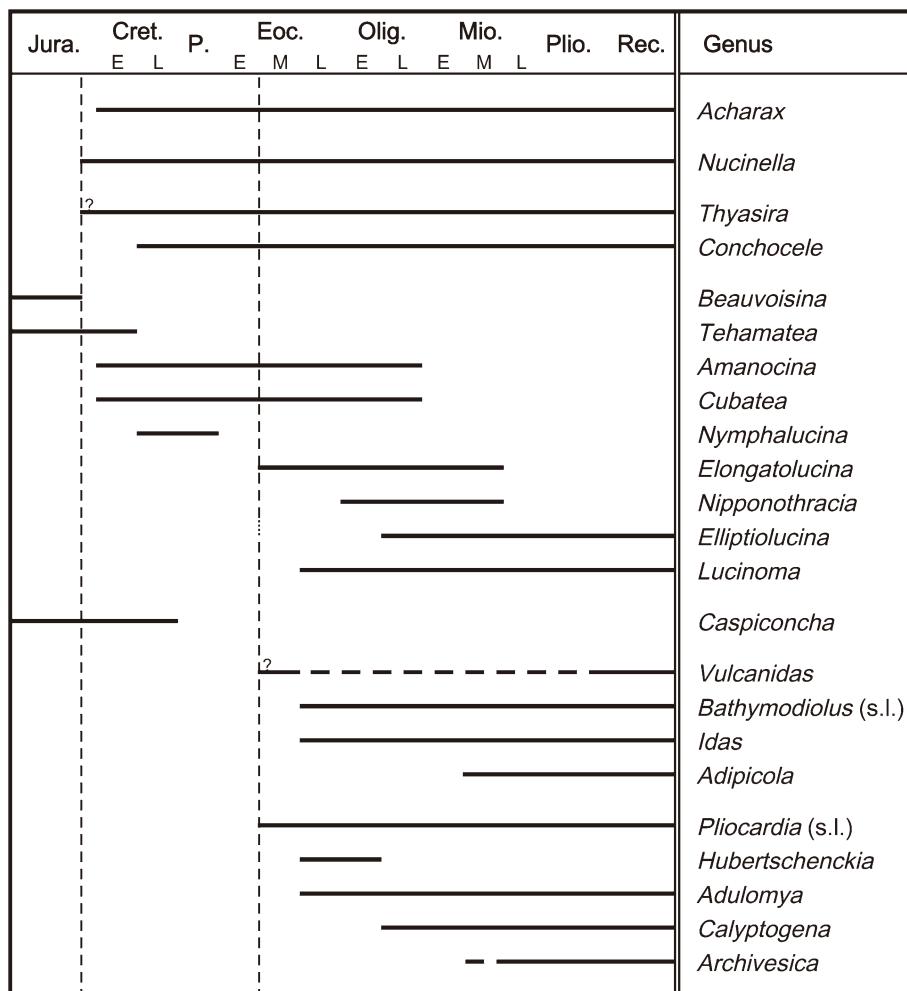


図3. 化学生合成系二枚貝属の生存期間。LucinidaeについてはKiel (2013) を参照。
Fig. 3. Geologic range of chemosynthetic bivalve genera. Data on Lucinidae are referred from Kiel (2013).

いたどのような化学合成群集に加わったのかを検討した。表2は日本、北米西岸ワシントン州、ニュージーランド北島の冷湧水群集の属構成を文献と著者の採集により時代別にまとめたものである。この表から“Bathymodiolinae”はVesicomyidaeと必ず共産していることが分かる。また、VesicomyidaeはThyasiridaeと一緒に産出することが多い。以上から判断すると、白亜紀のThyasiridaeを含む群集に、中期始新世にVesicomyidaeや“Bathymodiolinae”が加わった可能性が高い。しかし、Vesicomyidaeでは“Bathymodiolinae”で提示されたような“飛び石仮説”は分子系統学的観点からも証明されていない(Decker *et al.*, 2012)。仮に、“Bathymodiolinae”に関する“飛び石仮説”が正しいとすれば、両者が中期始新世にほぼ同時期に冷湧水域に適応したのは偶然で、それぞれちがうルートで、Thyasiridaeが生息する冷湧水場に存在した空白のニッチ(Jenkins *et al.*, 2013)に進出したためと解釈できる。

古生物地理的には冷湧水性の炭酸塩岩より産出した *Bathymodiolus* (s.l.) の化石記録や現生種の多様性から判断すると本属は北太平洋起源であり、中新世にニュージーランド、カリブ海、地中海に分布を広げたと考えられる(Amano and Jenkins, 2011a)。分布の拡大時期について

は分子系統学的な推定(Miyazaki *et al.*, 2010)とも一致している。同様に中期始新世に冷湧水群集に出現した Vesicomyidae も化石記録や現生種の高い多様性(例えば Krylova and Sahling, 2006; Audzijonyte *et al.*, 2012)から判断すると北太平洋に起源を持ち、現生種の多様性も高いと考えられる。また、分布拡大時期についても、Bathymodiolinae と同様に中新世と考えられている(Amano and Jenkins, 2011a)。このように北太平洋起源で、中新世に分布を拡大した分類群は二枚貝以外では、腹足類の *Provanna* 属が知られている。*Provanna* は“Bathymodiolinae”と Vesicomyidae よりも起源が古く、北海道小平町のセノマニアヌ階天狩峠層の冷湧水群集に最古の記録を持ち、北米西岸の後期始新統～後期漸新統、北海道東部の前期漸新統に知られている(Kaim *et al.*, 2008, 2009; Squires, 1995; Amano and Jenkins, 2013)。その後、中新世になると分布を拡大し、日本、ニュージーランド、カリブ海から化石の産出が知られている(Gill *et al.*, 2005; Saether *et al.*, 2010; Amano and Little, 2014)。*Provanna* は“Bathymodiolinae”と随伴することが多く(Amano and Jenkins, 2013), *Provanna* と Bathymodiolinae の分布拡大・多様化がほぼ同時に中新世に起きたと考え

表2. 日本、北米西岸、ニュージーランド北島の化学合成群集の属構成。¹⁾ 北米西岸、²⁾ ニュージーランド北島、その他は日本。

Table 2. Generic composition of chemosynthetic communities from Japan, West coast of North America and North Island of New Zealand. Strata with super script letters: ¹⁾ West coast of North America and ²⁾ North Island of New Zealand. Strata without super script letters show Japanese formations.

Age	Formation	vesicomyid	mytilid	thyasirid	solemyid	lucinid	Data source
Cretaceous	Middle Yezo G.			<i>Thyasira</i>	<i>Acharax</i>	<i>Amanocina</i>	This study
	Tenkaritoge F.			<i>Thyasira</i>	<i>solemyid</i>	<i>Amanocina</i> <i>Miltha?</i>	This study
Eocene	Humptulips F. ¹⁾	<i>Pliocardia?</i>	<i>Bathymodiolus</i>	<i>Conchocele</i>	<i>Acharax</i>		Goedert and Squires (1990)
	Poronai F.	<i>Hubertschenckia</i>		<i>Conchocele</i>			Amano and Jenkins (2007)
	Tappu F.	<i>Hubertschenckia</i>		<i>Conchocele</i>		<i>Epilucina</i>	This study
	Lincoln Creek F. (Bear Creek d.) ¹⁾	<i>Adulomya</i>	<i>Bathymodiolus</i>		<i>Acharax</i>		Goedert and Squires (1990)
	Wagonwheel F. ¹⁾	<i>Pliocardia?</i>		<i>Conchocele</i>			Squires and Gring (1996)
Oligocene	Nuibetsu F.	<i>Hubertschenckia</i>	<i>Bathymodiolus</i>	<i>Conchocele</i>	<i>Acharax</i>	<i>Lucinoma</i>	This study
	Lincoln Creek F. (Knappton d.) ¹⁾	“Archivesica”		<i>Conchocele</i>		<i>Nipponothracia</i>	Kiel (2010)
Miocene	Kokozura F.	<i>Adulomya</i>		<i>Conchocele</i>	<i>Acharax</i>	<i>Lucinoma</i> <i>Nipponothracia</i>	This study
	Shikiya F.	<i>Adulomya</i> <i>Archivesica?</i>				<i>Lucinoma</i>	This study
	Nupinai F.	<i>Adulomya</i> <i>Pliocardia</i>		<i>Conchocele</i>	<i>Acharax</i>		This study
	Honya F.	<i>Adulomya</i> <i>Pliocardia</i>		<i>Conchocele</i>			This study
	Ihungia L.S. Ugly Hill ²⁾	<i>Notocalyptogena</i>	<i>Bathymodiolus</i> <i>Gigantidas</i>			<i>Lucinoma</i>	This study
	Bexhaven L.S. Moonlight North ²⁾	<i>Notocalyptogena</i> <i>Pliocardia?</i>	<i>Bathymodiolus</i> <i>Gigantidas</i>	<i>Thyasira</i>	<i>Acharax</i>	<i>Lucinoma</i>	This study
	Bessho F.	<i>Adulomya</i>	<i>Bathymodiolus</i>	<i>Conchocele</i>		<i>Nipponothracia</i>	This study
	Astoria F. ¹⁾	<i>Pliocardia?</i>		<i>Conchocele</i>	<i>Acharax</i>		Kiel (2010)
	Ogaya F.	<i>Adulomya</i>	<i>Bathymodiolus</i>	<i>Conchocele</i>			Amano <i>et al.</i> (2010)
	Morai F.	<i>Calyptogena</i>		<i>Conchocele</i>	<i>Acharax</i>		Amano (2003)
Pliocene	Toyama F.	<i>Calyptogena</i>		<i>Conchocele</i>		<i>Lucinoma</i>	Suzuki (2007)
	Akaishi F.	<i>Calyptogena</i>					Amano and Jenkins (2011b)
	Kurokura	<i>Archivesica</i>		<i>Conchocele</i>			This study
	Nadachi	<i>Calyptogena</i>		<i>Conchocele</i>	<i>Acharax</i>	<i>Lucinoma</i>	Amano and Kanno (1991)

られる。

属レベルでは中期始新世以降に出現した“Bathymodiolinae”とVesicomyidaeであるが、化石記録に残されている現生種は後期中新世から知られる*Calyptogena pacifica* Dallと鮮新世以降に出現した*Archivesica kawamurai* (Kuroda)のみであり (Amano and Jenkins, 2011b), “Bathymodiolinae”的現生種は化石としては発見されていない。

化学合成腕足類と化学合成二枚貝の関係

デボン紀～白亜紀前期（オーテリビアン期）の冷湧水域はRhynchonellida目Dimerelloidea上科の腕足類が主要構成要素を占めていた (Campbell and Bottjer, 1995; Sandy, 2010)。冷湧水域ではジュラ紀後期に二枚貝による腕足類のニッチの置き換えが開始された (Campbell and Bottjer, 1995; Little and Vrijenhoek, 2003; Campbell, 2006)。しかしながら、図3に示したようにジュラ紀後期～白亜紀後期に冷湧水サイトに出現した二枚貝は、*Acharax* (Solemyidae), *Nucinella* (Manzanellidae), *Beauvoisina* (Lucinidae), *Tehamatea* (Lucinidae), *Amanocina* (Lucinidae), *Cubatea* (Lucinidae), *Nymphalucina* (Lucinidae), *Thyasira* (Thyasiridae), *Conchocele* (Thyasiridae), *Caspiconcha* (Kalenteridae)であるが、表生生活者は*Caspiconcha* (Campbell *et al.*, 1993; Jenkins *et al.*, 2013)のみであり、他の二枚貝はすべて内生生活者である。したがって、*Caspiconcha*属のみで表生生活者である腕足類のニッチをすべて置き換えたとは考えにくい。また、冷湧水域での表生生活者ないし半内生生活者の二枚貝のニッチは、少なくとも白亜紀マストリヒシアン期～前期始新世まで空白であった (Jenkins *et al.*, 2013)。

腕足類を含む化学合成生物の絶滅に関しては、仮説のひとつとして、無酸素事変による影響が提唱されている。Jacobs and Lindberg (1998) は深海性の動物群がセノマニアン・チューロニアン境界、暁新世末期 (PETM; Paleocene/Eocene thermal maximum) の無酸素事変により絶滅したと主張した。一方、Kiel and Little (2006) では化石記録から無酸素事変により絶滅した属がないことからこれを否定している。しかし、分子生物学の研究者からは、無酸素事変が化学合成群集の進化に影響していることが指摘されており (Chevaldonné *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 2006; Vrijenhoek, 2013)，特にPETMとの関係について今後の検討が必要である。

おわりに

化学合成二枚貝の時代変化についてこれまでに明らかにされたことをまとめると、以下のような。

(1) *Nucinella*は化学合成系二枚貝の構成メンバーであることが確実となり、ジュラ紀末期に出現したことが明らかとなった。

(2) Thyasiridaeが冷湧水域に出現したのはジュラ紀末期であり、*Thyasira*は白亜紀アルビアン期に出現した。また、*Conchocele*は白亜紀末期に出現した。

(3) 表生生活者および半内生生活者であるVesicomyidaeや“Bathymodiolinae”は、中期始新世に北太平洋に出現した。これらの分類群は白亜紀のThyasiridaeを含む群集に加わった可能性が高い。

(4) 鯨類よりも古い化石記録をもつことから、鯨骨群集が“Bathymodiolinae”にとって“進化の飛び石”としての役割を果たしたかについては疑問である。

(5) 内生生活者の化学合成二枚貝類 (*Acharax*, *Nucinella*, *Beauvoisina*, *Tehamatea*, *Amanocina*, *Cubatea*, *Nymphalucina*, *Thyasira*, *Conchocele*など) はジュラ紀後期～白亜紀後期に出現した。

今後は化石記録がほぼ空白となっている暁新世～前期始新世の冷湧水域、沈木群集の検討を進め、新生代型二枚貝類の出現時期の詳細な検討とその原因追及を進めることが必要である。

謝辞

ゲッティンゲン大学のS. Kiel博士、リーズ大学のC.T.S. Little博士、オークランド大学のK. A. Campbell博士、ニュージーランド国立博物館のB. Marshall博士、金沢大学のロバート・ジェンキンズ博士には化学合成二枚貝の共同研究を行う上でお世話になった。静岡大学の延原尊美教授と九州大学の前田晴良教授には本稿を査読いただいた。北海道帯広市の井上清和氏、和歌山県串本町の左向幸雄氏には貴重な化石標本や情報を提供いただいた。以上の諸氏に厚く御礼申し上げる。また、本研究での調査のために科学研究補助金、基盤研究 (C) 23540546を使用させていただいた。

文献

- Amano, K., 2003. Predatory gastropod drill holes in upper Miocene cold seep bivalves, Hokkaido, Japan. *The Veliger*, **46**, 90–96.
- 天野和孝, 2008. 化石からみた鯨骨群集の進化. 月刊海洋, **40**, 262–269.
- 天野和孝, 2010. 日本産シロウツガイ類化石の分類と分布. 生物の科学 遺伝, **64**, 33–38.
- Amano, K. and Jenkins, R.G., 2007. Eocene drill holes in cold-seep bivalves of Hokkaido, northern Japan. *Marine Ecology*, **28**, 108–114.
- Amano, K. and Jenkins, R.G., 2011a. New fossil *Bathymodiolus* (s. l.) (Mytilidae, Bivalvia) from Oligocene seep-carbonates in eastern Hokkaido, Japan - with remarks on the evolution of *Bathymodiolus* (s. l.). *The Nautilus*, **125**, 29–35.
- Amano, K. and Jenkins, R.G., 2011b. Fossil records of extant vesicomyid species from Japan. *Venus*, **69**, 163–176.

- Amano, K. and Jenkins, R.G., 2013. A new *Provanna* (Gastropoda: Provannidae) from an Oligocene seep deposit in eastern Hokkaido, Japan. *Paleontological Research*, **17**, 325–329.
- Amano, K., Jenkins, R.G., Aikawa, M. and Nobuhara, T., 2010. A Miocene chemosynthetic community from the Ogaya Formation in Joetsu: Evidence for depth-related ecologic control among fossil seep communities in the Japan Sea back-arc basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **286**, 164–170.
- Amano, K., Jenkins, R.G. and Hikida, Y., 2007a. A new gigantic *Nucinella* (Bivalvia: Solemyoida) from the Cretaceous cold-seep deposit in Hokkaido, northern Japan. *The Veliger*, **49**, 84–90.
- Amano, K., Jenkins, R.G., Ohara, M. and Kiel, S., 2014a. Miocene vesicomyid species (Bivalvia) from Wakayama in southern Honshu, Japan. *The Nautilus*, **128**, 9–17.
- Amano, K., Jenkins, R.G., Sako, Y., Ohara, M. and Kiel, S., 2013. A Paleogene deep-sea methane-seep community from Honshu, Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **387**, 126–133.
- 天野和孝・菅野三郎, 1991. 新潟県上越市西部の鮮新世貝化石群集の構成と構造. 化石 (日本古生物学会), (51), 1–14.
- Amano, K. and Kiel, S., 2007. Fossil vesicomyid bivalves from the North Pacific region. *The Veliger*, **49**, 270–293.
- Amano, K. and Kiel, S., 2010. Taxonomy and distribution of *Archivesica* (Bivalvia: Vesicomyidae) in Japan. *The Nautilus*, **124**, 155–165.
- Amano, K. and Kiel, S., 2011. Fossil *Adulomysa* (Vesicomyidae, Bivalvia) from Japan. *The Veliger*, **51**, 76–90.
- Amano, K. and Kiel, S., 2012. Two Neogene vesicomyid species (Bivalvia) from Japan and their biogeographic implications. *The Nautilus*, **126**, 79–85.
- Amano, K. and Little, C.T.S., 2005. Miocene whale-fall community from Hokkaido, northern Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **215**, 345–356.
- Amano, K. and Little, C.T.S., 2014. Miocene abyssochrysoid gastropod *Provanna* from Japanese seep and whale-fall sites. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**, 163–172.
- Amano, K., Little, C.T.S. and Inoue, K., 2007b. A new Miocene whale-fall community from Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **247**, 236–242.
- Amano, K., Saether, K.P., Little, C.T.S. and Campbell, K.A., 2014b. Fossil vesicomyid bivalves from Miocene hydrocarbon seep sites, North Island, New Zealand. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**, 421–428.
- Audzijonyte, A., Krylova, E.M., Sahling, H. and Vrijenhoek, R.C., 2012. Molecular taxonomy reveals broad trans-oceanic distributions and high species diversity of deep-sea clams (Bivalvia: Vesciomyidae: Pliocardinae) in chemosynthetic environments. *Systematics and Biodiversity*, **10**, 403–415.
- Beu, A.G. and Maxwell, P.A. 1990. Cenozoic Mollusca of New Zealand. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, **58**, 1–518.
- Campbell, K.A., 2006. Hydrocarbon seep and hydrothermal vent paleoenvironments and paleontology: Past developments and future research directions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **232**, 362–407.
- Campbell, K.A. and Bottjer, D.J., 1995. Brachiopods and chemosymbiotic bivalves in Phanerozoic hydrothermal vent and cold-seep paleoenvironments. *Geology*, **23**, 321–324.
- Campbell, K.A., Carlson, C. and Bottjer, D.J., 1993. Fossil cold seep limestone and associated chemosynthetic macroinvertebrate faunas, Jurassic – Cretaceous Great Valley Group, California. In, Graham, S.A. and Lowe, D.R., eds., *Advances in the Sedimentary Geology of the Great Valley Group, Sacramento Valley, California*, 37–50. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Pacific Section, Los Angeles.
- Campbell, K.A., Francis, D.A., Collins, M., Gregory, M.R., Nelson, C.S., Greinert, J. and Aharon, P., 2008. Hydrocarbon seep-carbonates of a Miocene forearc (East Coast Basin), North Island, New Zealand. *Sedimentary Geology*, **204**, 83–105.
- Chevaldonné, P., Jollivet, D., Desbruyères, D., Lutz, R.A. and Vrijenhoek, R.C., 2002. Sister-species of eastern Pacific hydrothermal-vent worms (Ampharetidae, Alvinellidae, Vestimentifera) provide new mitochondrial clock calibration. *Cahiers de Biologie Marine*, **43**, 367–370.
- Cosel, R. von and Janssen, R., 2008. *Bathymodiolus* mussels of the *Bathymodiolus* (s. l.) *childressi* clade from methane seeps near Edison Seamount, New Ireland, Papua New Guinea (Bivalvia: Mytilidae). *Archiv für Molluskenkunde*, **137**, 195–224.
- Cosel, R. von and Marshall, B.A., 2003. Two new species of large mussels (Bivalvia: Mytilidae) from active submarine volcanoes and a cold seep off the eastern North Island of New Zealand, with description of a new genus. *The Nautilus*, **117**, 31–46.
- Cosel, R. von and Marshall, B.A., 2010. A new genus and species of large mussel (Bivalvia: Mytilidae) from the Kermadec Ridge. *Tuhinga: Records of the Museum of New Zealand Te Papa Tongarewa*, **21**, 59–73.
- Decker, C., Olu, K., Cunha, R.L. and Arnaud-Haond, S., 2012. Phylogeny and diversification patterns among vesicomyid bivalves. *PLoS ONE*, **7**(4), 1–8.
- Distel, D.L., Baco, A.R., Chuang, E., Morrill, W., Cavanaugh, C. and Smith, C.R., 2000. Do mussels take wooden steps to deep-sea vents? *Nature*, **403**, 725–726.
- Duperron, S., Lorion, J., Samadi, S., Gros, O. and Gaill, F., 2009. Symbioses between deep-sea mussels (Mytilidae: Bathymodiolinae) and chemosynthetic bacteria: diversity, function and evolution. *Cahiers de Biologie Marine*, **332**, 298–310.
- Fordyce, R.E., 2002. Cetacean evolution. In Perrin, W.F., Würsig, B. and Thewissen, J.G.M., eds., *Encyclopediea of marine mammals*, 214–220. Academic Press, San Diego.
- Gill, F.L., Harding, I.C., Little, C.T.S. and Todd, J.A., 2005. Palaeogene and Neogene cold seep communities in Barbados, Trinidad and Venezuela: an overview. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **227**, 191–209.
- 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.
- Gustafson, R.G., Turner, R.D., Lutz, R.A. and Vrijenhoek, R.C., 1998. A new genus and five new species of mussels (Bivalvia, Mytilidae) from deep-sea sulfide/hydrocarbon seeps in the Gulf of Mexico. *Malacologia*, **40**, 63–112.
- Hammer, Ø., Nakrem, H.A., Little, C.T.S., Hryniewicz, K., Sandy, M.R., Hurum, J.H., Druckenmiller, P., Knutsen, E.M. and Høyberget, M., 2011. Hydrocarbon seeps close to the Jurassic-Cretaceous boundary, Svalbard. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **306**, 15–26.
- Hashimoto, J. and Yamane, T., 2005. A new species of *Gigantidas* (Bivalvia: Mytilidae) from a vent site on the Karikata Seamount southwest of the Ogasawara (Bonin) Islands, southern Japan. *Venus*, **64**, 1–10.
- 波多江信広, 1960. 天草下島南半部の地質と地質構造. 鹿児島大學理科報告, **9**, 61–107.
- Hickman, C., 1984. Composition, structure, ecology, and evolution of six Cenozoic deep-water mollusk communities. *Journal of Paleontology*, **58**, 1215–1234.
- Iwasaki, H., Kyuno, A., Shintaku, M., Fujita, Y., Fujiwara, Y., Fujikura, K., Hashimoto, J., Martins, L.O., Gebruk, A. and Miyazaki, J.-I., 2006. Evolutionary relationships of deepsea mussels inferred by mitochondrial DNA sequences. *Marine Biology*, **149**, 1111–1122.
- Jacobs, D.K. and Lindberg, D.R., 1998. Oxygen and evolutionary patterns in the sea: onshore/offshore trends and recent recruitment of deep-sea faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*

- of the United States of America, **95**, 9396–9401.
- Jenkins, R.G., Kaim, A., Little, C.T.S., Iba, Y., Tanabe, K. and Campbell, K.A., 2013. Worldwide distribution of the modiomorphid bivalve genus *Caspiconcha* in late Mesozoic hydrocarbon seeps. *Acta Palaeontologica Polonica*, **58**, 357–382.
- 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.
- Kaim, A., Jenkins, R.G. and Hikida, Y., 2009. Gastropods from Late Cretaceous Omagari and Yasukawa hydrocarbon seep deposits in the Nakagawa area, Hokkaido, Japan. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54**, 463–490.
- Kaim, A., Jenkins, R.G. and Warén, A. 2008. Provannid and provannid-like gastropods from the Late Cretaceous cold seeps of Hokkaido (Japan) and the fossil record of the Provannidae (Gastropoda: Abyssochrysoidea). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **154**, 421–436.
- Katto, J. and Masuda, K., 1978. Tertiary Mollusca from the southern part of Kii Peninsula, Wakayama Prefecture, Southwest Japan. *Research Reports of the Kochi University, Natural Science*, **27**, 97–105.
- Kenk, V.C. and Wilson, B.R., 1985. A new mussel (Bivalvia, Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos Rift Zone. *Malacologia*, **26**, 253–271.
- Kiel, S., 2008. Fossil evidence for micro- and macrofaunal utilization of large nekton-falls: Examples from early Cenozoic deep-water sediments in Washington State, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **267**, 161–174.
- Kiel, S., 2010. 8. The fossil record of vent and seep mollusks. In Kiel, S., ed., *The vent and seep biota. Aspects from microbes and ecosystems*, 255–277. Springer Dordrecht Heiderberg London New York.
- Kiel, S., 2013. Lucinid bivalves from ancient methane seeps. *Journal of Molluscan Studies*, **79**, 346–363.
- Kiel, S. and Amano, K., 2010. Oligocene and Miocene vesicomyid bivalves from Katalla District, southern Alaska. *The Veliger*, **51**, 76–84.
- Kiel, S. and Amano, K., 2013. The earliest bathymodiolin mussels: An evaluation of Eocene and Oligocene taxa from deep-sea methane seep deposits in western Washington State, USA. *Journal of Paleontology*, **87**, 589–602.
- Kiel, S., Amano, K., Hikida, Y. and Jenkins, R.G., 2009. Wood-fall associations from Late Cretaceous deep-water sediments of Hokkaido, Japan. *Lethaia*, **42**, 74–82.
- Kiel, S., Amano, K., Jenkins, R.G., 2008. Bivalves from Cretaceous cold-seep deposits on Hokkaido, Japan. *Acta Palaeontologica Polonica*, **53**, 525–537.
- Kiel, S. and Goedert, J.L., 2006a. Deep-sea food bonanzas: Early Cenozoic whale-fall communities resemble wood-fall rather than seep communities. *Proceedings of the Royal Society B*, **273**, 2625–2631.
- Kiel, S. and Goedert, J.L., 2006b. A wood-fall association from Late Eocene deep-water sediments of Washington State, USA. *Palaios*, **21**, 548–556.
- Kiel, S. and Goedert, J.L., 2007. Six new mollusk species associated with biogenic substrates in Cenozoic deep-water sediments in Washington State, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52**, 41–52.
- Kiel, S. and Little, C.T.S., 2006. Cold-seep mollusks are older than the general marine mollusk fauna. *Science*, **313**, 1429–1431.
- Krylova, E.M. and Sahling, H., 2006. Recent bivalve molluscs of the genus *Calyptogena* (Vesicomyidae). *Journal of Molluscan Studies*, **72**, 359–395.
- Little, C.T.S. and Vrijenhoek, R.C., 2003. Are hydrothermal vent animals living fossils? *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 582–588.
- Lorion, J., Buge, B., Cruaud, C. and Samadi S., 2010. New insights into diversity and evolution of deep-sea Mytilidae (Mollusca: Bivalvia). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **57**, 71–83.
- Lorion, J., Duperron, S., Gros, O., Cruaud, C. and Samadi, S., 2009. Several deep-sea mussels and their associated symbionts are able to live both on wood and on whale falls. *Proceedings of the Royal Society, Ser. B*, **276**, 177–185.
- Lorion, J., Kiel, S., Faure, B., Kawato, M., Ho, S.Y.W., Marshall, B., Tsushima, S., Miyazaki, J.I., Fujiwara, Y., 2014. Adaptive radiation of chemosymbiotic deep-sea mussels. *Proceedings of the Royal Society, B*, **281**, 20132972; doi:10.1098/rspb.2013.2972.
- Matsumoto, E., 1971. Oligocene molluscs from the Setogawa Group in central Japan. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo*, **14**, 661–669.
- Miyazaki, J.I., Martins, L.D., Fujita, Y., Matsumoto, H., and Fujiwara, Y., 2010. Evolutionary process of deep-sea *Bathymodiolus* mussels. *PLoS ONE*, **5**, 1–11.
- 延原尊美・恩田大学・菊池直樹・近藤康生・松原 啓・天野和孝・ジェンキンズ ロバート・疋田吉識・間嶋隆一, 2008. 高知県四万十市の上部白亜系佐田石灰岩の岩相と化石群集. 化石, **84**, 47–60.
- Oliver, P.G. and Taylor, J.D., 2012. Bacterial symbiosis in the Nucinellidae (Bivalvia: Solemyida) with descriptions of two species. *Journal of Molluscan Studies*, **78**, 81–91.
- Peckmann, J., Kiel, S., Sandy, M.R., Taylor, D.G. and Goedert, J.L., 2011. Mass occurrences of the brachiopod *Halorella* in Late Triassic methane-seep deposits, eastern Oregon. *Journal of Geology*, **119**, 207–220.
- Reid, R.G.B. 1980. Aspects of the biology of a gutless species of *Solemya* (Bivalvia: Protobranchia). *Canadian Journal of Zoology*, **58**, 386–393.
- Reid, R.G.B. 1990. Evolutionary implications of sulphide oxidizing symbioses in bivalves. In, Morton, B., ed., *The Bivalvia*, 127–140. Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Rosenkrantz, A., 1970. Marine Upper Cretaceous and Lowermost Tertiary deposits in West Greenland. Investigations before and since 1938. *Meddelelser fra Dansk Geologisk Forening*, **19**, 406–453.
- Saether, K., Little, C.T.S. and Campbell, K.A., 2010. A new fossil provannid gastropod from Miocene hydrocarbon seep deposits, East Coast Basin, North Island, New Zealand. *Acta Palaeontologica Polonica*, **55**, 507–517.
- Sahling, H., Rickert, D., Lee, R.W., Linke, P. and Suess, E., 2002. Macrofaunal community structure and sulfide flux at gas hydrate deposits from Cascadia convergent margin, NE Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, **231**, 121–138.
- Samadi, S., Quemere, E., Lorion, J., Tillier, A., Cosel, R., Lopez, P., Cruaud, C., Couloux, A., and Boisselier-Dubayle, M.-C., 2007. Molecular phylogeny in mytilids supports the wooden steps to deep-sea vents hypothesis. *Comptes Rendus Biologies*, **330**, 446–456.
- Sandy, M. R., 2010. 9. Brachiopods from ancient hydrocarbon seeps and hydrothermal vents. In Kiel, S., ed., *The vent and seep biota. Aspects from microbes and ecosystems*, 255–277. Springer Dordrecht Heiderberg London New York.
- 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*, **64**, 87–133.
- Squires, R.L., 1995. First fossil species of the chemosynthetic – community gastropod *Provanna*: localized cold – seep limestones in Upper Eocene and Oligocene rocks, Washington. *The Veliger*, **38**, 30–36.
- Squires, R.L. and Goedert, J.L., 1991. New late Eocene mollusks from localized limestone deposits formed by subduction-related methane seeps, southwestern Washington. *Journal of Paleontology*, **65**, 412–416.
- Squires, R.L. and Gring, M.P., 1996. Late Eocene chemosynthetic?

- bivalves from suspect cold seeps, *Paleontology*, **70**, 63–73.
- Smith, C.R. and Baco, A.R., 2003. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanography and Marine Biology*, **41**, 311–354.
- 須槍和巳・山崎哲司, 1987. 徳島県四万十帯北帯と南帯の境界—安芸構造線の再検討—. 徳島大学教養部紀要. 自然科学, **20**, 37–46.
- 鈴木明彦, 2007. III – 3. 貝化石. 札幌市博物館活動センター編, 札幌市大型動物化石総合調査報告書～サッポロカイギュウとその時代の解明～. 69–75. 札幌市.
- 鈴木博之・福田修武, 2012. 紀伊半島四万十付加体の古第三紀放散虫化石. 地学団体研究会専報, (59), 237–247.
- 鈴木博之・中屋志津男・福田修武, 2012. 半婁付加シーカエンス (半婁層群) の層序と構造—中部始新統～下部中新統の付加帶. 地学団体研究会専報, (59), 71–86.
- Taylor, J.D. and Glover, E.A., 2010. 5. Chemosynthetic bivalves. In Kiel, S., ed., *The vent and seep biota. Aspects from microbes and ecosystems*, 255–277. Springer Dordrecht Heiderberg London New York.
- Vrijenhoek, R.C., 2013. On the instability and evolutionary age of deep-sea chemosynthetic communities. *Deep-Sea Research II*, **92**, 192–200.

(2013年7月27日受付, 2014年1月20日受理)

