深海性二枚貝における埋在と付着の意義

Significance for Deep-sea Bivalves of Life-styles Buried in the Sediment or Attached to Objects

大越健嗣¹⁾・*・大越和加²⁾・藤倉克則³⁾¹⁾ 石巻専修大学理工学部, 〒986-8580 石巻市南境新水戸 1²⁾ 東北大学大学院農学研究科, 〒981-8555 仙台市青葉区堤通雨宮町 1-1³⁾ 海洋科学技術センター海洋生態・環境研究部, 〒237-0061 横須賀市夏島町 2-15Kenji OKOSHI¹⁾・*, Waka SATO-OKOSHI²⁾ and Katsunori FUJIKURA³⁾¹⁾ Department of Biotechnology, Ishinomaki Senshu University, 1 Shinmito, Minamisakai, Ishinomaki, Miyagi 986-8580, Japan²⁾ Laboratory of Aquatic Ecology, Division of Environmental Bioremediation, Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, 1-1 Tsutsumidori, Amamiyamachi, Aoba-ku, Sendai 981-8555, Japan³⁾ Japan Marine Science and Technology Center, 2-15 Natsushima-cho, Yokosuka, Kanagawa 237-0061, Japan

Abstract: Bivalves belonging to the families Vesicomidae and Mytilidae, which thrive in deep-sea hydrothermal vents and cold seeps, live in symbiosis with chemoautotrophic bacteria. The present paper discusses the significance of differences in the life-styles of deep-sea bivalves and shallow-water ones, considering both those buried in the sediment and those attached to objects. The life-styles of bivalves that live buried in the sediment in shallow water are shaped by adaptations related to feeding on plankton and detritus, orientation, burrowing, and so on. Mussels living in shallow water use byssus to attach themselves to solid objects for feeding and orientation. The byssus also serves to protect them from strong wave action, preventing them from being swept off the rock surface. Deep-sea clams of the genus *Calypptogena* absorb hydrogen sulfide from the bottom at deep-sea hydrothermal vents and cold seeps. They do not feed on particulate matter. Deep-sea mussels of the genus *Bathymodiolus* attach themselves to chimneys and rocks, and to living and dead shells of the same species. Because of high hydrothermal vent activity, some of the chimneys grow 40 to 50 cm taller within a day. The surface structure of the chimneys and the temperature of their environment vary from day to day. In the case of the wave-free hydrothermal vent environment, tight attachment by byssus provides no advantage. The functional and/or ecological significance of the attachment is most likely different between shallow-water mussels and deep-sea ones.

Key Words: byssus, deep-sea clam, deep-sea mussel, hydrothermal vent, life-style.

深海化学合成生物群集に生息する二枚貝

深海の熱水噴出域や冷水湧出域にはさまざまな分類群に属する生物が発見されている。現在でも次々に新種が記載され、無脊椎動物全体では1991年に236種 (Tunnicliffe 1991, 1992) であったものが1998年には443種 (Tunnicliffe *et al.* 1998) がリストアップされている。軟体動物の二枚貝類はそれら化学合成生物群集の主要な構成種となっているが、これまではシロウリガイ *Calypptogena soyoe* に代表されるオトヒメハマグリ科 *Vesicomidae* の貝類とイガイ科 *Mytilidae* のシカイヒバリガイ属 *Bathymodiolus* の報告が

多く、少数のツキガイ科 *Lucinidae*、ハナシガイ科 *Thyasiridae*、キヌタレガイ科 *Solemyidae* の貝類を除けば、これら2科に属する二枚貝類が化学合成生物群集の主要な構成種であるといえる (奥谷 2000a)。オトヒメハマグリ科の貝類ではアケビガイ *Calypptogena kawamurai* でも生息水深は100 m以深と考えられており、浅海に近縁なものはほとんど生息していない。一方、イガイ科に属するシカイヒバリガイ属は浅海に多くの近縁種が生息している。これまでシロウリガイ属は約20種、シカイヒバリガイ属は約15種が新種として記載されているが、近年もキザミオトヒメハマグリ *Vesicomya crenulomarginata* やヤイバシロウリガイ *Calypptogena (Archivesica) magnocultellus* (Okutani *et al.* 2002) のように次々と新種が報告されており、今後記載が進めば両方で50種を超えるのではないかと考えられる。シロウリガイ属は鰓に硫黄細菌が共生して

Received 27 Feb. 2003 Accepted 8 May 2003

*: Corresponding author

おり泥中から硫化水素を、シンカイヒバリガイ属は硫黄細菌またはメタン酸化細菌、種によってはその両方が共生しており海水中のメタンや海水由来の硫黄などを取り入れて化学合成を行っている (Nelson and Fisher 1995; Yamanaka et al. 2000; 藤原 2003; 溝田・山中 2003)。

二枚貝の生活様式

二枚貝は進化の過程でさまざまな生活様式を獲得してきた。それらは大きく分けると岩盤や海底表面に付着や固着している表生生活者と砂泥底に埋没したり木材・岩石などに穿孔して生活している内生生活者に分けることができる (Seilacher 1985; 近藤 2001)。浅海に生息する二枚貝類ではシロウリガイ属のように砂や泥中に埋入するタイプ (アサリ *Ruditapes philippinarum* やハマグリ *Meretrix lusoria* など)、シンカイヒバリガイ属のように足糸で基盤に付着するタイプ (ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* やムラサキインコガイ *Septifer virgatus* など) の他にマガキ *Crassostrea gigas* やウミギク *Spondylus barbatus* などのように貝殻で直接基盤に固着するタイプ、さらに岩盤や木材に穴を掘る穿孔者といわれるタイプに大きく分けることができる。埋入する種はもぐる深さやもぐる能力の違いによってさらに細かく分けられている (近藤 2001)。カキのように貝殻で固着するタイプの生活様式をもつ二枚貝は浅海では繁栄しているものが多いが、深海の熱水噴出域や冷水湧出域の化学合成生物群集のリスト (Tunnicliffe et al. 1998) の中にはこのタイプの二枚貝が欠けていることが特徴として挙げられる。また、穿孔者も知られていない。熱水噴出域や冷水湧出域以外の深海の貝類相については、これまでのところ、足糸付着型の二枚貝では水深 3,000 m のビームトロールでワダツミフネガイ *Bentharca asperula* が採集されており (土田 2000)、マメヒバリガイ *Modiolus margaritaceus* やサガミワタゾコエガイ *Bathyrca sagamiensis* も水深数百 m まで分布していることが知られている (奥谷 2000b)。一方、表在固着型といわれる二枚貝はベッコウガキ *Neopycnodonte cochlear* やギンバクイシガキ *Dimya japonica*、オオナデシコ *Spondylus anacanthus* などが水深数 100 m まで分布することが知られているが、1,000 m 以深に生息する種の報告は見あたらない。足糸付着と貝殻による固着の中間型を示すナミマガシワ科 *Anomiidae* でもシマナミマガシワモドキ *Monia umbonata* の 300 m が最深である。以上のことから、足糸付着型二枚貝はバイオマスとしては小さいが、熱水噴出域や冷水湧出域以外の深海底にも少数生息しており、一方、表在固着型二枚貝は、これまでのところ熱水噴出域や冷水湧出域には生息が確認されておらず、それ以外の数百 m までの海底に少数生息しているのみであることがわかる。

固着性二枚貝の進化

ところで、固着性二枚貝は捕食者の増大に対処するものとして進化してきたという説 (Harper 1991) が提出されている。これはヨーロッパイガイ *Mytilus edulis* を足糸で基盤に付着させたものと樹脂で基盤に固着させたものを用意し、ヒトデやカニがどちらを選択し捕食するかという実験を行い、足糸付着の方が有意に捕食されたという結果から、固着様式の進化を捕食者の行動との関連で論じたものである。沖縄トラフの黒島海丘は水深 600~650 m の冷水湧出域が広がり、そこには複数の未記載種のシンカイヒバリガイが生息している (藤倉ら 2003)。生息水深としては固着性二枚貝のギンバクイシガキの最深の生息水深とはほぼ同じレベルであるが固着性二枚貝は発見されていない。二枚貝の捕食者となりうる数種のヒトデやカニは生息している (藤倉ら 2003)。したがって、深海の化学合成生態系の構成要員として固着性二枚貝が欠けていることを Harper (1991) の言うように捕食者との関連だけで説明することは困難であると考えられる。

深海域では二枚貝類は波や干出にさらされることがない。浅海域では餌となるはずの植物プランクトンも深海にはいない。細菌と共生することにより摂餌活動そのものの活性がないかまたは低い。深海は暗黒で低温の環境が連続し、年変動や季節変化もほとんどなく、ある意味では安定した環境である。一方、高圧といった特殊な条件も付加される。したがって、深海の化学合成生物群集の一員になるには、浅海から深海底へのルート、さらにバクテリアとの共生関係の成立、浅海とは異なる物理化学的な環境の中での成長と再生産の成功というさまざまなハードルがある。イガイ科二枚貝の深海への進出は、最初は沈木、次に鯨骨をへて冷水湧出域へと進出し、最後に熱水域に到達したということが遺伝子による解析結果をもとに提出されている (Greene 2002)。他の生物も同様なルートで進出した可能性が指摘されており、もしそうだとすると固着性二枚貝では最初のステップすら踏み出していないことになる。潮間帯や浅海域ではマガキとムラサキイガイ、あるいはイワガキ *Crassostrea nippona* とイガイ *Mytilus coruscus* というようにそれぞれのニッチが一部重なるように固着性と足糸付着性の二枚貝が対をなすように生息しており、しかも両者とも個体数が多い。貝類の深海底への進出のプロセスには長い時間が必要で、その中で起こってきたことについては未だ不明な点が多いが、化学合成生物群集の中には固着性の深海性フジツボ類 (Yamaguchi and Newman 1990; Yamaguchi 1998; Newman 2000; 渡部 2003) が少数知られており、岩盤やチムニーなどの固着基盤も存在する。カキ型固着性二枚貝の進出がこれまでなかったことは化学合成生物群集の特性を考える上で看過できない問題と考えられる。

Fig. 1. Deep-sea clam *Calyptogena solidissima* partly buried in the sediment at a cold seep in the Kuroshima Knolls.

埋在と付着の意味

シロウリガイ類はガラパゴスシロウリガイ *Calyptogena magnifica* など一部の種を除けば一般に貝殻の前半部を泥中に埋没させて生活している (Fig. 1)。また、シンカイヒバリガイ属は足糸を張ることにより海底の岩盤やチムニー、同種他個体、同種あるいは別種の死殻、殻皮などに付着して生活している (Fig. 2)。浅海に生息する二枚貝が泥中に埋在するのは、捕食者から逃れる、泥中に定位し一定方向に足や水管などを向けることにより移動や海底表面のデトリタスあるいは海底直上のプランクトンなどを取り入れる (近藤 2001)、干出時に水分を保持する、あるいは波浪などにより打ち上げられるのを防ぐなどのメリットが考えられる。しかし、深海に生息するシロウリガイが埋在するのは泥中から硫化水素を得ることが一義的であると考えられ、波浪による洗い出しなど浅海域で重要となる環境要因はその生存にほとんどクリティカルではないと思われる。一方、潮間帯に生息するイガイ科の二枚貝は足糸を張り、同種個体が群集を作りマット状に岩盤表面に付着し被覆することにより、干出時の温度変化を抑え、水分を保持し、波による岩盤からの引き離しを防ぐほか、新規加入個体を捕食者から保護するなどのメリットを得ている (Paine 1974; Suchanek 1992)。また、ヨーロッパイガイやホンヒバリガイ *Modiolus modiolus* では足糸の生産に関与する要因が調べられており、ヨーロッパイガイでは水の攪乱頻度や水流の速さが足糸生産に大きな影響を与え波や水流が強い場合は足糸数が多くなることが報告されている (Price 1980, 1982; Young 1985)。砂や泥中に半埋没状態で生息するホンヒバリガイでは足糸のアンカー機能が報告されている (Meadows and Shand 1989)。その他、小型個体では足糸を切断して移動することや捕食者を含む巻貝を足糸

で絡め取り動けなくするなどの報告もある (Day *et al.* 1991; 岩崎 1999)。このようにイガイ科の浅海種では複数の足糸の機能が報告されているが、「足糸を張ることにより動かない」ということが最も重要な要因であると考えられる。

変化する熱水噴出域の付着基盤

ところが、チムニーが林立し 200°C 以上にもなる熱水が噴出する熱水噴出域は、1 日に数 10 cm 以上もチムニーが成長することや噴出孔の位置が数日で変わるといったこともしばしば起こるものと考えられる。したがって、足糸で付着するシンカイヒバリガイ属の付着基盤は絶えず変化しているといっても過言ではない。足糸を張ったチムニーが崩れたり付着した近傍から突然熱水が噴き出してくるといったことは希なことではないと思われる。そのような中で、ムラサキインコガイのように多数の足糸をしっかりと張るという動かないあるいは動けない戦略は、逆にデメリットが大きいであろう。むしろ必要に応じて移動しなければならない。沖縄トラフの熱水域に生息するヘイトウシンカイヒバリガイ *Bathymodiolus platifrons* は、研究用に設置したネットの上に短期間に大型個体が付着していることがある。また、採集した小型のヘイトウシンカイヒバリガイを船上のバットに海水とともに収容すると足を出して移動し、バットの縁や同種他個体の貝殻に数時間のうちに足糸を張ること (Fig. 3) が観察されている。これらのことは、熱水噴出孔付近ではヘイトウシンカイヒバリガイは着底後足糸を張りずっと 1 か所にとどまるのではなく、付着環境の変化にあわせて必要に応じて足糸を切断して移動していることを示唆している。熱水噴出域では、このような付着・切断・移動が必要であり、したがって、このような環境がカキのような固着性二枚貝の熱水噴出域への進出を

(a)

(b)

Fig. 2. (a) Deep-sea mussel *Bathymodiolus platifrons* attached to the rock surface of a hydrothermal vent of the Hatoma Knoll. Small snails *Lepetodrilus* sp. are attached to the mussel shell. (b) Byssus at higher magnification.

阻む要因のひとつになっているのかもしれない。

しかし、冷水湧出域では付着基盤が毎日のように変化するということはあまり考えられない。したがって比較的安定した基盤が存在しており固着性生物の進出は可能と考えられるが、実際には生息がみられない。このことから基盤の安定性だけから固着性生物の深海への進出の有無を論じるのも早計であると思われる。逆に足糸をもつことにより付着も移動も可能というイガイ科貝類の特性が熱水噴出域や冷水湧出域、さらには深海そのものへの進出に有利であったのか、あるいは他の要因が重要なのかという視点か

らの検討が必要であろう。

帯状分布の成因

泥中への埋在と基盤への付着、それらは浅海でも深海でも足や足糸といった同じ器官により行われる。しかし浅海と深海では環境が異なる。足も足糸も浅海での機能と深海での機能は異なる可能性があるということは容易に想像がつく。熱水噴出域ではチムニーの先端から根元までの間に生物の帯状分布が認められる。鳩間海丘では噴出口付近に

Fig. 3. Byssus formed by deep-sea mussels (*Bathymodiolus* sp., short-type) artificially cultivated for 24 hrs at 4°C (about 2–3 threads).

はゴエモンコシオリエビ *Shinkaia crosnieri* が蟄集し、そこから少し離れてヘイトウシンカイヒバリガイが多数付着している。しかし、この帯状分布も潮間帯の帯状分布とは成因が異なる。潮間帯では海水面の上下による干出と冠水が生物の分布に大きく関わるが、深海では熱水や冷水がどこから出てくるのかといった噴出口の位置やその温度、組成、さらにチムニーの成長によって付着基盤が移動したり増大したり、倒壊によって基盤が消失するという動きのなかで帯状分布が決定されるものと考えられる。また、潮間帯で重要な上下のレベルではなく噴出口からの距離が生物の分布に影響するため、「上下」や「帯状」という概念では括りきれないという点も指摘しておかなければならない。

深海はたしかに特殊な環境である。しかし、ヘイトウシンカイヒバリガイは基本的にはイガイ科二枚貝に特有の貝殻微細構造と炭酸カルシウムの結晶形をあわせもち (Okoshi *et al.* unpublished data)、足糸を張り付着するという浅海に生息する近縁種と同様の生活様式を有しており、一見、外部形態や構造、行動はコンサバティブに見える。しかし、上述のように同じ形態、同じ行動であっても浅海種と深海種ではその機能は異なった意味をもっている可能性がある。分布の成立も潮間帯とは全く異なる要因が関与している。これまで化学合成生物群集を構成する生物は「地球を食べる」という特殊性に関心が集中し、一見浅海種と類似の形態や生態についてはその機能の解析が十分に行われてこなかったように思う。今後はそれらの解析を進めるとともに、浅海域、中層域、深海域といったそれぞれのサブシステムの解析だけにとどまらず、それらをつないだもっとグローバルな解析を積極的に進めていくことが必要である。

深海のメガベントスの生産量の把握と今後の展望

浅海の干潟や岩礁域では、埋在性や付着性二枚貝の埋在や付着といった個々の機能を含め、生物群集の機能解析が進んでいる。しかし、深海の化学合成生物群集においては無機的環境（熱水や冷湧水の成分）、生産者（細菌）、消費者（ベントス）という連鎖構造を現存量と生産量を把握して系統的に解析した研究はこれまでにない。そこで、著者らは化学合成生態系の機能解析を目的として、メガベントスであるこれら二枚貝の生産に関わる要因についてさまざまな角度から研究を進めている（藤倉ら 2001, 2003）。干潟や岩礁域とは異なり、深海は生物の現存量を把握するという生物生産の基礎を押さえることすら難しい。現存量見積もりを目的とした深海底にコドラートを設置し (Fig. 4)、写真・ビデオ、そしてスラップガンによる単位面積あたりに生息する個体の全個体採集 (Fig. 4) を組み合わせた新しい解析法を検討するとともに、蛍光色素やストロンチウムによる貝殻へのマーキング法（大越 2001; Sato-Okoshi & Okoshi 2002; Fujikura *et al.* in press; Okoshi in press）による成長速度解析などを現在進めている。また、走査型電子顕微鏡による貝殻微細構造の観察、X線回折法による貝殻を構成する炭酸カルシウムの結晶形の解析を炭酸塩補償深度以深に生息するナラクハナシガイ *Maorithyas hadalis* (Fujikura *et al.* 1999) やナラクシロウリガイ *Calyptogena fossa-japonica*、ナギナタシロウリガイ *Calyptogena phaseoliformis* を含めて検討を進めている。さらに、埋在性二枚貝については定位の有無とその意味、足や水管の機能などについて浅海種と比較しながら検討を進めるとともに付着性二枚貝

(a)

(b)

Fig. 4. (a) Deep-sea mussels (*Bathymodiolus* sp., long-type) in a 30×30 cm² quadrant awaiting enumeration. (b) Collecting the sample from the quadrant with a slurp gun.

の行動の解析、固着や穿孔性二枚貝の探索などを行っている。これらの結果を総合して化学合成生態系の構造と機能を把握するための基礎的知見を得たいと考えている。

謝 辞：海洋科学技術センター「しんかい2000」運航チームおよび支援母船「なつしま」乗組員の皆様のご協力と匿名のレビューアーの有益なコメントに感謝いたします。

引用文献

- Day, R. W., A. Barkai and P. A. Wickens 1991. Trapping of three drilling whelks by two species of mussel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 149: 109–122.
- Fujikura, K., S. Kojima, K. Tamaki, Y. Maki, J. Hunt and T. Okutani 1999. The deepest chemosynthesis-based community yet discovered from the hadal zone, 7326 m deep, in the Japan Trench. *Marine Ecology Progress Series*, 190: 17–26.
- 藤倉克則・藤原義弘・石橋純一郎・片岡 聡・小松徹史・前澤優子・牧 陽之助・宮崎淳一・三宅裕志・岡本和洋・土田真二・Lazlo G. Toth・大越健嗣・山口寿之・山本啓之・山中寿朗・渡部 元・渡部裕美・Susanne Zielinski・加藤憲二 2001. 沖縄トラフ第四与那国海丘と鳩間海丘における「しんかい2000」システムによる熱水生態系調査報告. *JAMSTEC Journal of Deep Sea Research*, 19: 141–154.
- 藤倉克則・青木美澄・藤原義弘・林信亮・今村牧子・石橋純一郎・岩瀬良一・加藤憲二・小坂紋子・町山栄章・三宅裕志・宮崎淳一・溝田智俊・森本祐介・長沼 毅・中山典子・岡本和洋・大越健嗣・大越和加・奥谷喬司・佐藤知子・Lazlo G. Toth・土田真二・角皆 潤・若松弥記・渡部裕美・山中寿朗・山本啓之 2003. 「しんかい2000 システム」による南西諸島海域鳩間海丘・黒島海丘の化学合成生態系調査（生物・地球化学統合調査）. *JAMSTEC Journal of Deep Sea Research*, 20: 21–30.
- Fujikura, K., K. Okoshi and T. Naganuma. Use of strontium as a

- growth marker for estimation of microscopic growth rate in a bivalve. *Marine Ecology Progress Series*, in press.
- 藤原義弘 2003. 化学合成共生システム—ベントスと共生細菌の密接な関係. 日本ベントス学会誌, 58: 26–33.
- Greene, K. 2002. Mussels on the move. *Science*, 295: 1821–1822.
- Harper, E. M. 1991. The role of predation in the evolution of cementation in bivalves. *Palaeontology*, 34: 455–460.
- 岩崎敬二 1999. 貝のパラダイス, 東海大学出版会, 東京, 294 pp.
- 近藤康生 2001. 二枚貝類の生活様式とその進化. 池谷仙之・棚部一成(編), 古生物の科学(第3巻), 古生物の生活史, 朝倉書店, 東京, pp. 149–168.
- Meadows, P. S., P. Shand 1989. Experimental analysis of byssus thread production by *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* in sediments. *Marine Biology*, 101: 219–226.
- 溝田智俊・山中寿朗 2003. 深海化学合成生物群集から出現するベントスのエネルギー獲得戦略: 軟体部の炭素, 窒素および硫黄の安定同位体組成による解析, 日本ベントス学会誌, 58: 56–69.
- Nelson, D. C. and C. R. Fisher 1995. Chemoautotrophic and methanotrophic endosymbiotic bacteria at deep-sea vents and seeps. In, *The Microbiology of the Deep-Sea Hydrothermal Vents*, Karl, D. M. (ed.), CRC Press, New York, pp. 125–167.
- Newman, W. A. 2000. A new genus and species of barnacle (Cirripedia, Verrucimorpha) associated with vents of the Lau Back-Arc Basin: its gross morphology, inferred first juvenile stage and affinities. *Zoosystema*, 22: 71–84.
- 大越健嗣 2001. 貝殻・貝の歯・ゴカイの歯, 成山堂書店, 東京, 164 pp.
- Okoshi, K. Analyses of hard tissue formation by fluorescent substances in mollusks. *Proceedings of the Eighth International Symposium on Biomineralization*, in press.
- 奥谷喬司 2000a. 化学合成軟体動物研究のフロンティア. 総特集 軟体動物学—動向と将来—, 月刊海洋, 号外, pp. 140–145.
- 奥谷喬司 2000b. 日本近海産貝類図鑑, 東海大学出版会, 東京, 1173 pp.
- Okutani, T., S. Kojima and N. Iwasaki 2002. New and known vesicomyid bivalves recently collected from the western and central Nankai Trough off Shikoku and Honshu, by Deep Sea Research Systems of Japan Marine Science and Technology Center. *Venus*, 61: 129–140.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure, experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15: 93–120.
- Price, H. A. 1980. Seasonal variation in the strength of byssal attachment of the common mussel *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 60: 1035–1037.
- Price, H. A. 1982. An analysis of factors determining seasonal variation in the byssal attachment strength of *Mytilus edulis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 62: 147–155.
- Sato-Okoshi, W. and K. Okoshi 2002. Application of fluorescent substance to the analysis of growth performance in Antarctic bivalve, *Laternula elliptica*. *Polar Bioscience*, 15: 66–74.
- Seilacher, A. 1985. Bivalve morphology and function. In, *Mollusks, Notes for a Short Course*, Broadhead, T. W. (ed.), University of Tennessee, Department of Geological Science, Studies in Geology, 13: 88–101.
- Suchanek, T. H. 1992. Extreme biodiversity in the marine environment: mussel bed communities of *Mytilus californianus*. *Northwest Environment Journal*, 8: 150–152.
- 土田英治 2000. 我が国における深海性貝類研究の現状 総特集 軟体動物学—動向と将来—, 月刊海洋, 号外, pp. 25–39.
- Tunnicliffe, V. 1991. The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 29: 319–407.
- Tunnicliffe, V. 1992. The nature and origin of the modern hydrothermal vent fauna. *Palaos*, 7: 338–350.
- Tunnicliffe, V., A. G. McArthur and D. McHugh 1998. A biogeographical perspective of the deep-sea hydrothermal vent fauna. *Advances in Marine Biology*, 34: 355–422.
- 渡部裕美 2003. 西太平洋の化学合成生物群集における分散と進化: 熱水噴出域における進化的研究の対象生物としてのハナカゴ類. 日本ベントス学会誌, 58: 44–49.
- Yamaguchi, T. and W. A. Newman 1990. A new and primitive barnacle (Cirripedia: Balanomorphs) from the North Fiji Basin abyssal hydrothermal field, and its evolutionary implications. *Pacific Science*, 44: 135–155.
- Yamaguchi, T. 1998. Review of *Chionelasmus darwini* (Pilsbry, 1907) (Cirripedia: Balanomorphs): A comparison between the Pacific and Indian Ocean populations. *Species Diversity*, 3: 117–131.
- Yamanaka, T., C. Mizota, Y. Maki, K. Fujikura and H. Chiba 2000. Sulfur isotope composition of soft tissues of deep-sea mussels, *Bathymodiolus* spp., in Japanese waters. *Benthos Research*, 55: 63–68.
- Young, G. A. 1985. Byssus-thread production by the mussel *Mytilus edulis*: effects of environmental factors. *Marine Ecology Progress Series*, 24: 267–271.