

**Evolution of *Shikamaia*, Giant Permian Bivalves  
(Alatoconchidae: Ambonychioidea) from Japan**

**January 2019**

**Kaito ASATO**

## SUMMARY

The taxonomy and paleoecology of the Permian bivalves of the family Alatoconchidae (Ambonychioidea) from Japan are the subject of this thesis. A shell reconstruction based on 19 specimens from the type locality of the middle Permian (Roadian) Lower Member of the Akasaka Limestone in the Akasaka area of central Japan shows that an alatoconchid *Shikamaia akasakaensis* Ozaki, the type species of the genus, exhibits a bamboo leaf-shaped shell form, which the antero-posterior shell length is over 1 m, with a well elevated dorsal crest and upturned wing-like valves in the anterior part of the shell. Because the specimens previously described as *S. akasakaensis* and additional specimens from the Funabuseyama Formation in the Neo area, ca. 30 km NNE of the Akasaka area, differ from *S. akasakaensis* in having a less elevated and shorter dorsal crest and more flattened valves in the anterior part of the shell, the author describes them as a new species *Shikamaia ozakii*. Furthermore four species of *Shikamaia* including two new species are described from the Middle and Upper Member of the Akasaka Limestone. *Saikraconcha*, which is the first record in Japan, is also described.

The shell of the Japanese alatoconchids consists of a very thin outermost prismatic layer that is underlain by a thin layer of fine-grained calcite and a thick layer of coarse-grained calcite, all of which extend to the posterior margin of the shell. The grained layers do not allow sufficient sunlight penetration and reject the previous hypothesis that *Shikamaia* was a photosymbiotic bivalve. Based on the mode of occurrence of *Shikamaia* and other alatoconchids, which dominantly occurs in the oily and odorous black wackestone and the lime mudstone facies, and possessing the ventral gape along the shell commissure, a new scenario that the alatoconchids were chemosymbiotic bivalves is proposed: they may have pumped up H<sub>2</sub>S-rich seawater from deeper sediment layers by siliary movement to nourish

chemoautotrophic bacteria within the animal's soft tissue, similar to the modern chemosymbiotic lucinid bivalves. The carbon isotopic values of the alatoconchid shells are clearly heavier than that of their host rocks reflected isotopic ratio of paleo-DIC (dissolved inorganic carbon) in ambient seawater, suggesting that the alatoconchids have the same isotopic trend of modern chemosymbiotic bivalves hosted by sulfide oxidizing bacteria. This fact imply that alatoconchids were the chemosymbiotic bivalves housed sulfide oxidizing bacteria.

Three types of beak morphology (appressed, crossed, and divergent), which are related to growth pattern of the shell, are recognized in *Shikamaia* from Japan. A trend to increase the ventral surface area of the shell with time is recognized. The factor of the trend is unclear, but increase in the ventral surface area of the shell may have been advantageous for recliner on the soft bottom. Morphological similarity plus the fact that the oldest alatoconchids were distributed in the western Panthalassa seas suggests that the alatoconchid bivalves probably originated from the thick-shelled *Myalina* species in the western Panthalassa seas during late Sakmarian/early Artinskian. They adapted to the reductional environment of the shallow marine where H<sub>2</sub>S-rich water was distributed at the Guadalupian low sea-level/cooling Kamura event, and became larger using rich food. During Roadian and Wordian time, *Saikraconcha* was distributed in the edge of Paleo-Tethys, but *Shikamaia* was also distributed in the Panthalassa seas. In the Capitanian, diversity of both genera decreased and the Alatoconchidae was extinct at the end Guadalupian/Capitanian Kamura cooling event.

The gigantic fossils occur in various taxa of the Akasaka Limestone, and the gigantic scaphopods are described in appendix 1 and the shell size change through the geologic time is discussed in appendix 2.

**Keywords: Akasaka Limestone, Alatoconchidae, chemosymbiotic bivalve, Japan, paleoecology, Permian, *Shikamaia*, taxonomy**

## 論文概要（和文）

地質時代を通じて見られる巨大生物の存在は、現生・化石問わず様々な分類群で認知されやすく、環境との相互関係を示す指標として古くから盛んに研究が行われてきた。生物の巨大化を理解するためには、生息環境に加えてその生物の生態的特性を理解することが重要である。しかし海洋生物においては、時代が古くなるにつれて化石生物の生態的特性が不明瞭であることが多く、体サイズの要因だけでなく化石生物自体の基本的な情報すら明らかになっていることが少ない。

岐阜県大垣市の中部ペルム系赤坂石灰岩は、巨大な貝類化石を豊富に含む。シカマイア属と呼ばれる二枚貝化石はその代表であるが、その分類や古生態はほとんど解明されていない。本研究では、赤坂石灰岩の貝類巨大化現象の解明に向けて、シカマイア属の分類と古生態を明らかにすることを目的とし、以下の4項目について研究を行った。

- 1) シカマイア・アカサカエンシスの殻形態: シカマイア属の模式種であるシカマイア・アカサカエンシスの殻形態はこれまで不明であったため、シカマイア属各種の分類が困窮していた。模式標本と同産地・層準（赤坂石灰岩下部層）から得られた標本を用いて本種の殻形態を復元したところ、1mを超える巨大な筐の葉状の形態がはじめて明らかとなった。
- 2) シカマイア属の分類: 復元した模式種の殻形態に基づき、赤坂石灰岩中部層・上部層と岐阜県本巣市根尾の舟伏山石灰岩から産したシカマイア属二枚貝の殻形態を復元し比較したところ、新たに未記載の3種を見出した。また、これまで日本から知られていなかったシカマイア属と同じ科に属するサイクラコンカ属を見出す事ができた。この結果、日本におけるシカマイア属は、前期ペルム紀後期（Kungurian）から中期ペルム紀後期（Capitanian）にかけて4種が分布していたことが判明した。
- 3) 貝殻微細構造と産状に基づくシカマイア属の古生態: シカマイア属の古生態について

ては、「光を透過する殻から太陽光を取り入れ、共生する藻類が光合成を行うことで殻を成長させた」とするのが従来の定説であった。本論で記載した5種の貝殻微細構造を観察したところ、殻は光を透過できないことが判明した。また、殻の腹側（地面に接する面）にレンズ状の隙間があることを新たに発見した。シカマイア属は有機物に富む黒色石灰岩から多産し密集層（シカマイア層）を形成する。以上の観察結果から、シカマイア属は、現生のツキガイ科二枚貝類と同様に、ヘドロ状の堆積物から硫化水素に富む海水を取り込み、硫黄酸化細菌を軟体部に共生させることで殻を成長させていたとする新説を提唱した。

- 4) 安定同位体比に基づくシカマイア属の古生態: 現生二枚貝類殻体における安定同位体比特性の研究から、二枚貝類の安定同位体比( $\delta^{13}\text{C}$ )は食性の違いにより4タイプ(濾過食性・光合成共生・メタン細菌共生・硫黄酸化細菌共生)に分かれることが知られている。シカマイア殻体の $\delta^{13}\text{C}$ を測定したところ、硫黄酸化細菌共生に特徴的な値の傾向が示された。このことは、3)の結果と調和的であり、古生態における新説を地球化学分析の観点から検証される結果となった。

本研究により、シカマイア属は光合成共生ではなく、硫黄酸化細菌共生系二枚貝類であった可能性が高いことが判明した。また、黒色有機質石灰岩からの多産、ペルム紀中期の浅海域には硫化水素に富む海水が湧昇していたとする先行研究の結果から、シカマイア属の生息場はヘドロ状の還元的な環境であったと推測される。貝類の殻サイズは餌の量比と関係しているとする先行研究から、シカマイア属は当時の浅海域に広く分布していたと考えられる還元的な環境に適応することで、多量の餌資源を獲得し、その結果、殻サイズが巨大になったと推測できる。

赤坂石灰岩のシカマイア属は、時代の新しい種になるほど殻の腹側の表面積が増加し、新生代中新世の化石種であるタカハシホタテのような冰山戦略を反映させた形態へ変

化していた。この形態変化の要因は不明瞭だが、一連の形態変化は表生において進化的に有利であったと推測される。また、殻頂の形態が3種類に分かれることを見出し、殻頂形態がシカマイア属各種における成長様式を反映している可能性が高いことを示した。シカマイア属を含むアラトコンカ科二枚貝は、同じ上科で表生の二枚貝であるミヤリナ科のうち、殻が肥厚したミヤリナ属に類似することが示唆された。これと古生物地理の結果を統合すると、アラトコンカ科二枚貝は、ペルム紀前期のパンサラッサ海西域の、殻の肥厚したミヤリナ属が起源である可能性が高いと推測された。

本論の付録として、赤坂石灰岩の巨大軟体動物化石群のうち巨大なツノガイ類の記載分類を付録1に、地質時代を通じたツノガイ類の殻サイズ変化とその傾向を付録2に纏めている。

**キーワード：**赤坂石灰岩，アラトコンカ科，化学合成系二枚貝類，日本国，古生態，ペルム紀，シカマイア属，分類