

穿孔貝とその巣穴の化石

福田 芳生*

はじめに

房総半島北部に広く分布する、今から約10万年前の古東京湾の堆積物からなる木下層中には、各種の穿孔貝による巣穴を伴う礫が含まれている。また、貝類の殻体に穿孔するものがある。それらは生痕化石(trace fossil)の研究領域に入る。ここでは、穿孔貝の化石とその巣穴について Paleobiology の立場から解説を試みることにする。

ニオガイ科の貝類と古生態

ニオガイ科の貝類の殻は多くの場合、長楕円形を呈し、殻頂から起る斜走する浅い溝によって、殻体表面は前区と後区に2分される。この典型的な例を、カモメガイ〔*Pholadidea (Penitella) kamakurensis* (YOKOYAMA)〕の殻に認めることができる(図1)。殻の前区では輪肋と放射肋が発達していて、その両者が交

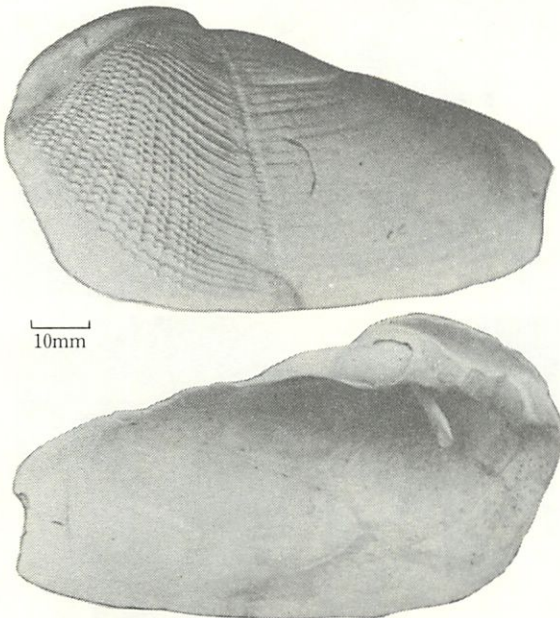


図1 木下層産のカモメガイの化石。上は殻外側、下は内側。殻表のヤスリのある方が前区。

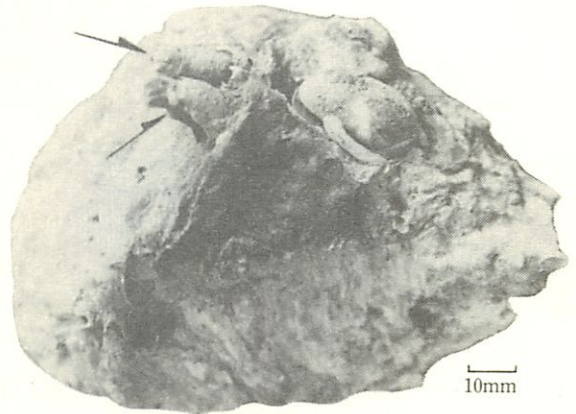


図2 イタボガキの左殻に穿孔するカモメガイ(矢印は石灰化した水管の保護装置)の化石。千葉市谷当町の木下層より産出したもの。

叉することによって、そこにヤスリの刃に似た三角形の突起が形成される。殻の後区と呼ばれる部分は伸長し細くなる。水管の出る後区末端は鈍円を呈して終る。

この後区では殻表の放射肋はほとんど消失し、輪肋が大部分を占めるようになる。生きている個体や死後間もないものでは、暗褐色のごわごわした厚手の殻皮(periostracum)によって覆われるが、前区のヤスリの部分では消失している。

化石では、殻皮は完全に消失する。後区では殻皮が殻体の外方に突出し、1対の水管を包む円筒状の水管板という特別な装置に変わり、それが鉱物化して、あたかも煙突のような外観を呈することがある。

かつて筆者は、千葉市近郊の谷当町にある木下層から大型のイタボガキ(*Ostrea denselamellosa* LISCHKE)の化石を得たことがある。イタボガキの殻体は海底の礫や貝類に付着する、やや深い皿に似た左殻である。殻表に2本の石灰質の管が突出し、異様な感じを与える(図2)。それはニオガイ科のなかのカモメガイが、イタボガキの殻体に穿孔して巣穴を形成した際、殻外に放出された外套膜の分泌物の固結したものであることがわかった(図3)。この突起はカモメガ

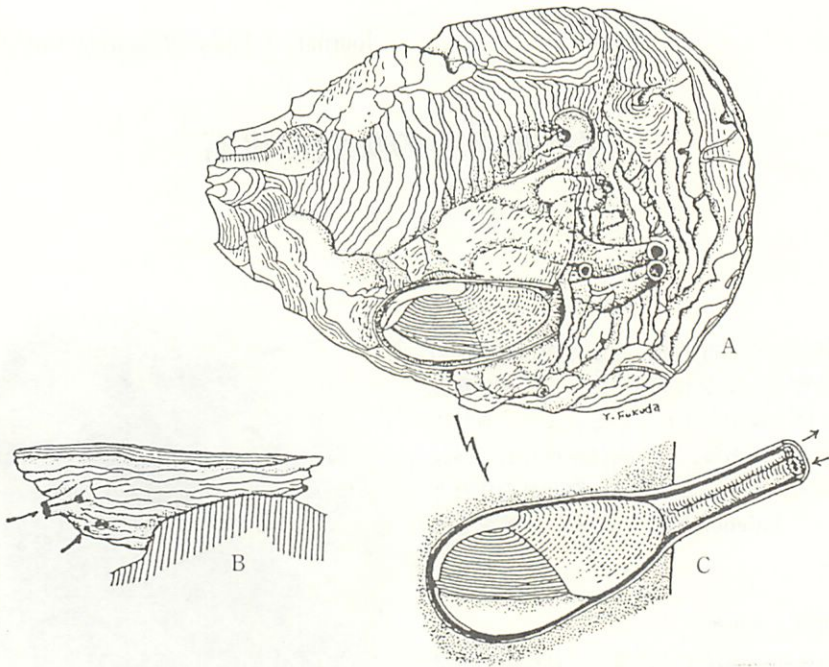


図3 イタボガキに穿孔するカモメガイの古生態を図示する。Aはイタボガキの殻体（左殻）内部のカモメガイ、Bは大型の礫に付着するイタボガキ（矢印はカモメガイの巣穴）、Cは石灰化した煙突状の水管の保護装置とカモメガイ本体（矢印は入水及び出水方向を示す）。

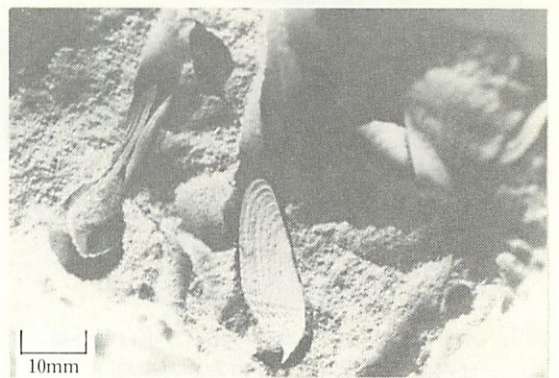
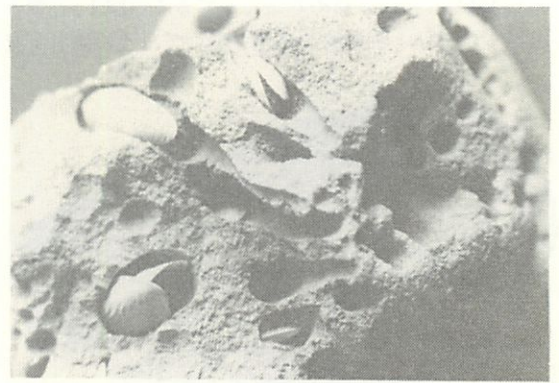


図4 上は生きているカキの殻体に巣穴を形成したカモメガイ。下は巣穴直下の殻に認められる宿主反応（黒色の隆起部）。標本は現生種。

図5 巣穴の内部に穿孔主であるニオガイの遺骸を伴う礫。上は斜め上から見たもの、下は側面。千葉市谷当町の木下層より産出したもの。

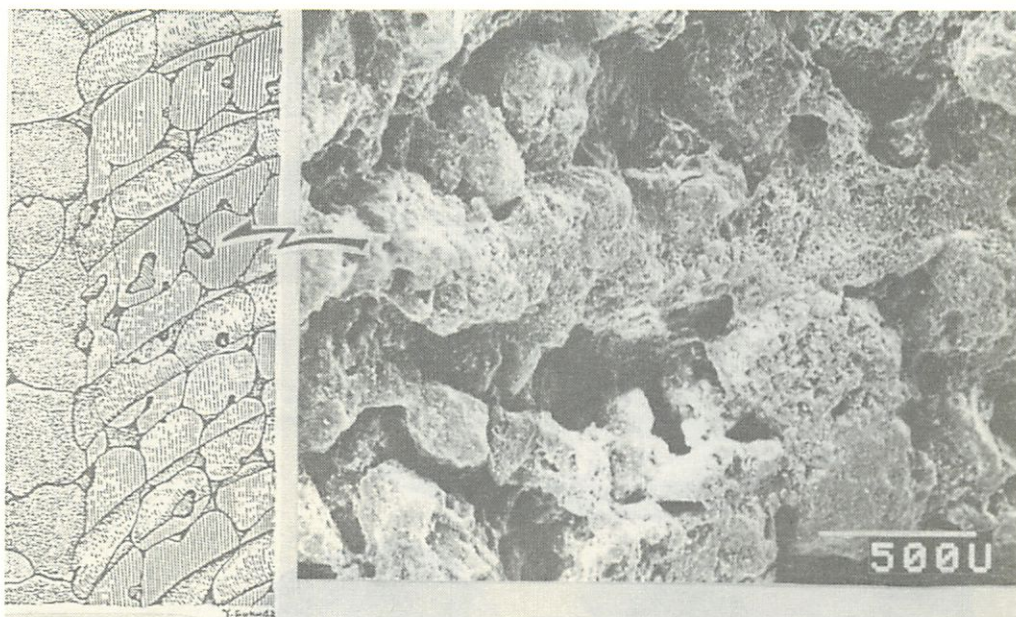


図6 右は走査型電子顕微鏡で観察したニオガイの巢穴の底部に存在する同心円状の擦痕、壁面の突出部がきれいに削られている (uは μ を表す)。左は右の写真を基に擦痕を模式的に描いたもの。

イにとって、大変効果的な水管の保護装置となっている。

生きているカキの殻にカモメガイが穿孔して巢穴を形成した際、巢穴の直下の殻は黒く変色し異常に突出する(図4)。それは穿孔貝が刺激になって、真珠層の部分が特別に厚くなる宿主反応 (host reaction) と呼ばれる現象で、生きている個体にもみ出現する。この宿主反応に基づいて、カモメガイの穿孔が宿主の生息時になされたか否かを知る重要な決め手となる。

カキの殻体のように厚みの限定された物体に穿孔したカモメガイは、概して宿主の殻の成長方向に平行にトックリ型の巢穴を形成する。それは宿主の殻の薄さを相殺しようとする、穿孔貝の行動である。それでも殻の成長は著しく制約される。一方、同じカモメガイでも軟かい岩盤や緻密な泥中に穿孔している個体は、殻長が10cm以上に達し、貝殻に穿孔しているものの5倍以上の値をとる。

どのようにして岩石に穿孔するか

木下層中で最も産出頻度の高い穿孔貝は、ニオガイ科の代表であるニオガイ (*Barnea (Anchoma) manilensis* (PHILIPPI)) である。このニオガイは岩石を摂取するために、硬い礫や岩盤に穴をあけるわけではない。食物はあくまでも珪藻のような植物性プランクトンである。ニオガイは自身の住いを求めて、岩石中に穿孔するというにすぎない。

化石層において、もし運が良ければ大きな泥岩質の

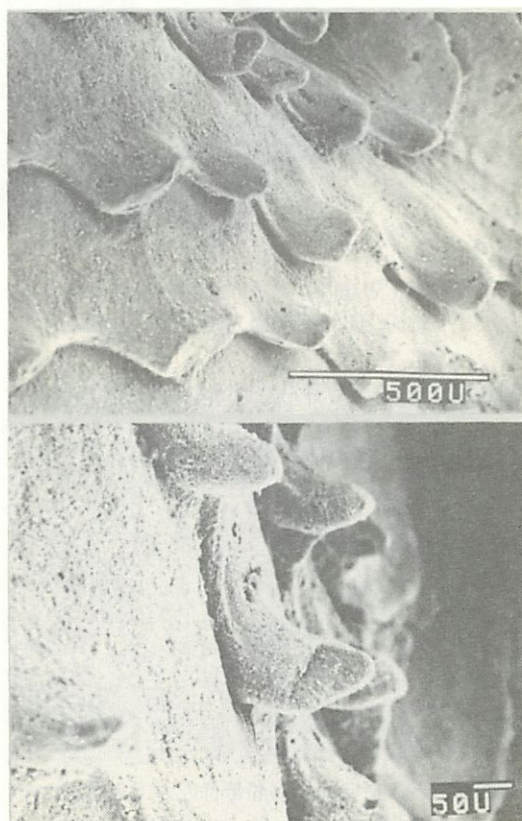


図7 ニオガイの殻前区にあるヤスリ状の突起の走査型電子顕微鏡像。上は低い突起、下は起立した突起 (uは μ を表す)。標本は千葉市谷当町の木下層産のもの。

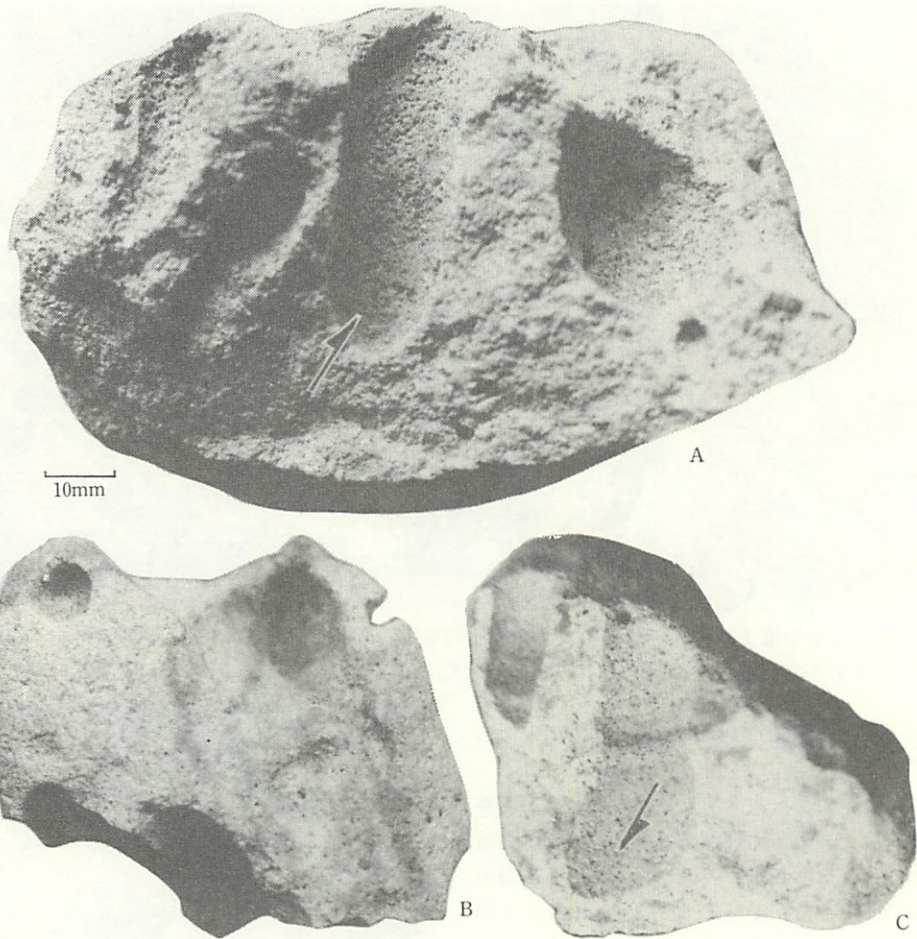


図8 木下層産のニオガイの巣穴を伴う礫。巣穴底部に残存する同心円状の擦痕(矢印)。A,Cは巣穴側面, BはCの巣穴を上側より見たもの(写真左下の黒色部に2個の巣穴の一部が見える)。

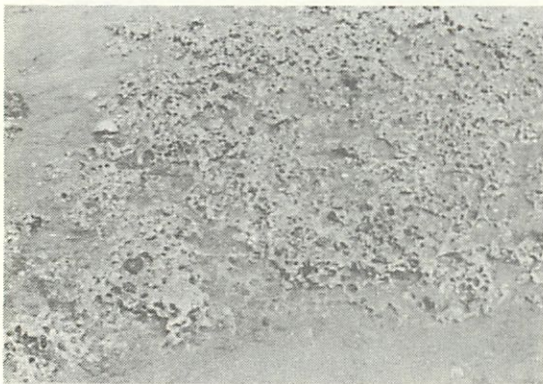


図9 左は有明海の潮間帯付近の緻密な泥に穿孔するニオガイの群集。右は掘り出された泥の一部。巣穴の内部にニオガイが認められる。

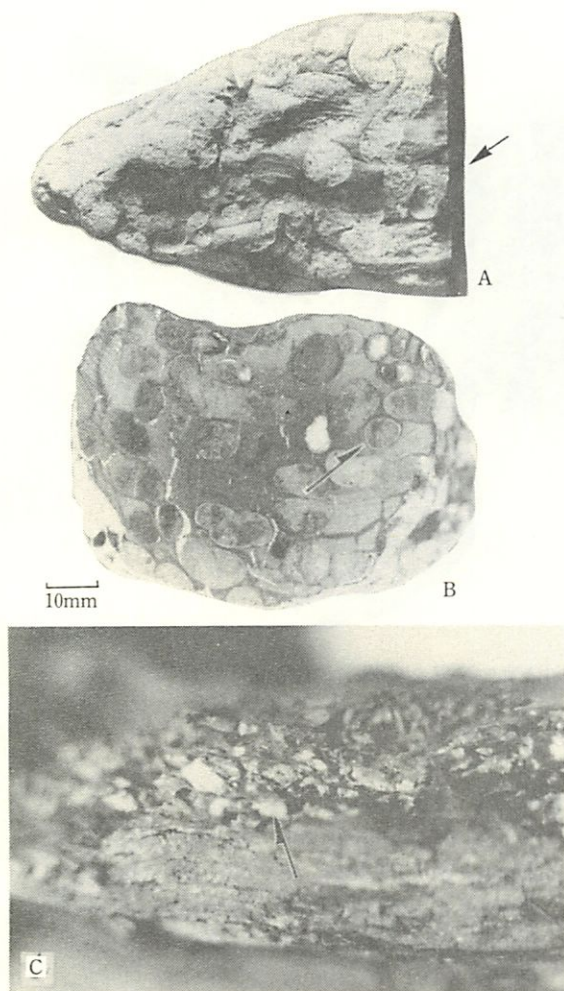


図10 フナクイムシの巣穴の痕。A, Bは北海道の白亜紀後期の地層より産出した濃密なフナクイムシの巣穴の認められる材化石〔Aは側面, BはAの右側断面(矢印)〕。Cは房総半島北部(柏)の更新統後期の地層より産出したフナクイムシの巣穴を伴う材化石。図B, Cの矢印は巣穴周囲の石灰質の分泌物。

礫に穿たれた巣穴の中に、穿孔主であるニオガイの遺骸が、生息時と少しも変わらない姿を止めている例にぶつかるであろう(図5)。

ニオガイの巣穴は首の長いトックリ型をしていて、底部は半円型を呈して終る。巣穴の断面は円形で、深さは殻長の2倍前後である。現在の海岸を歩いていて、ニオガイの巣穴を伴う礫を拾った際、それを破壊して巣穴の底にあたる部分を丹念に観察すると、同心円状の細かい筋が幾本も走っていることに気付くであろう(図6)。

それは、ニオガイが体内に海水を含んで身体を膨らませ、緩慢に殻を巣穴の内部で回転させ、殻前区のヤスリで岩石を削り取った際に付けられた擦痕なのである。ニオガイの殻は薄く、大変割れ易いものである。しかし、体を海水で満たして岩石中に穿孔するため、水圧によって穿孔時の衝撃が吸収・緩和されるので、殻体前区のヤスリの部分が他よりも特別に硬い必要はない。

筆者はニオガイのヤスリの部分について(図7)、その元素組成を調べたが、結果はカルシウムが大部分で、他の殻体の部分と少しも変りないことを知った。このニオガイによる擦痕は、化石層中の礫でも観察することができる(図8)。

水流の物理的な作用によって礫が削られ、巣穴から一旦外に放り出されたニオガイは、再度穿孔する能力がないため、間もなく死亡する。主のなくなったニオガイの巣穴は、他の動物の良い生息場所となる。また、そのような礫表面にアカフジツボ(*Balanus tintinnabulum rosa* PILSBRY)のコロニーが形成されることがある。

ニオガイは穿孔の対象が限定されていて、岩石や緻密な泥以外(図9)の物体に巣穴を穿つことができない。ところがカモメガイは岩石・貝殻を問わず、海底のあらゆる物体に巣穴を穿って生活することが可能である。このことからすると、カモメガイは大変な適応力を獲得した種と言えよう。

それはカモメガイの方が、生態の進化という点では、はるかに進歩していると考えてよい。そのうえカモメガイは、巣穴の周囲に石灰を分泌して、壁を補強する能力を持っている。石灰分泌による巣穴の壁の補強は、フナクイムシ(*Teredo* sp.)の仲間や(図10)、イシマテ(*Lithophaga (Leiosolenus) curta* (LISCHKE))(図11)においても認めることができる。

穿孔貝は古環境の指標

ニオガイやカモメガイの仲間は、波の静かな潮線付近の礫や岩盤、貝殻に穿孔する。従って、大量の穿孔貝の化石が見つかった時、そこは当時、潮線付近の大変安定した環境であって、岩盤や礫を埋め尽す砂泥の堆積が長期間にわたって、中断していたと考えてよい。

また、波が荒く礫や貝殻が絶えずゴロゴロと転がるような場所であったなら、穿孔貝はとても硬い岩石や貝殻に巣穴を穿つ余裕はなかったであろう。

終りに

よく人から、生痕化石とは一体どのようなものか、教えて下さいと言われることがある。そのような時、筆者は海岸に行ったことがあるか否か聞くことにして

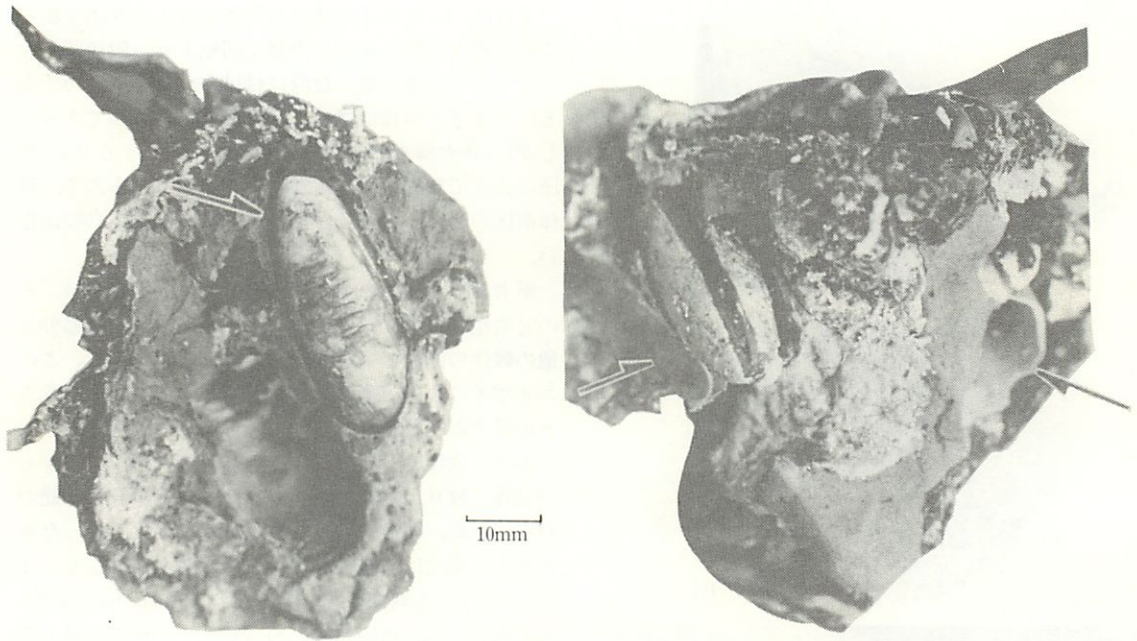


図11 泥岩中に巣穴を形成するイシマテ。矢印は巣穴の壁を補強する石灰質の分泌物。

いる。その理由は海岸に行ったことのある人は、一度ならず岩盤や礫の表面に丸い沢山の穴があいている例に、出くわしたことがあるに違いないからである。その小孔こそ穿孔貝によってあけられた巣穴であり、生活の痕すなわち生痕そのものだからである。

それが化石層中のものであれば、生痕化石ということになる。本邦の新生代中新世以降の地層では、穿孔貝による生痕化石は珍らしくない。丸い穴のあいた礫を見つけたならば、こんな石ころなどと言わないで、是非しっかり観察し研究レポートに仕上げてもらいた

いものである。

参考文献

- Evans, J.W.: *Veliger*, 10: 148~151 (1967).
 Evans, J.W.: *Ecology*, 49: 156~159 (1968).
 福田芳生: 生痕化石の世界, 築地書館, (1981).
 Smith, E.H.: *Amer. Zool.*, 9: 869~880 (1969).
 Turner, R.D.: *Johnsonia*, 3: 1~63 (1954).
 (1988年5月11日受理)

<8ページより>

れは、おそらく成長速度と作用の仕方に関係しているのであろう。*Orodromes* の胚子の大腿骨の近位端と遠位端は、石灰化軟骨で構成される骨頭が発達している。それは、骨端軟骨が比較的小さいことを示している。

これとは逆に、*Maiasaura* の大腿骨の骨端表面は、海綿質からなる骨幹部の表面をおおう薄い石灰化軟骨からつくられている。骨頭の最近位端のみ存在し、他の部分は海綿質からなっている。十分に骨化した骨頭は、全長1m近くに成長した個体になってみられる。

Maiasaura は卵が孵化するまで、すなわち全長が1.5m近くになるまで、不活発な状態でおり、その成体は

最大全長8mにまで成長する。一方、*Orodromes* は孵化以前から早熟であり、成体は2.5mまで成長する。

ハドロサウルス類は、未成熟なヒナをもつ鳥のように、その胚子や幼体はただ成長するだけで、骨頭の形成は巣立ちの時までにおこる。それに対し、ヒプシロホドン類では、成長が早く進み、成体はあまり大きくならない。その幼体は、成体と同じように行動できるように、よく形成された骨を必要としているのであろう。

(後藤仁敏)