

## 〔特 集〕

## 二枚貝を例とした個体発生と系統発生についての考察

島 本 昌 憲\*

## 1. はじめに

生物の個体発生と系統発生、および両者の関係は、生物学・古生物学を問わず19世紀以来多方面から研究されてきたテーマである。

これまでの長年にわたる個体発生および系統発生に関する多数の研究については、Gould (1977) などにより総括・紹介されているが、少なくとも次の三つを忘れることはできない。

第一は、Baer (1828) によるニワトリの発生に関する研究からまとめられた命題で、いわゆるフォン・ベーアの法則として知られるものである。すなわち「種々の動物群は個体発生のより初期ほど相互の差異は少なく、もっとも一般的な形質が先に発生し、特殊化した形質は個体発生のより後期になって発生する」という命題で、生物の個体発生にみられる法則性を帰納的に抽出した例として、その意義は大きい。

第二は、Haeckel (1866) の提唱した生物発生原理あるいは反復説として知られる命題で、「個体発生は系統発生の短縮された、かつ急速な反復であり、この反復は遺伝および適応の生理的機能によって規定される」と述べられたものである。この命題が19世紀後期の比較発生学的研究をおおいに刺激した意義は大きい。これらの命題もその後の研究でいろいろな批判を受けたが、個体発生と系統発生の関連性を科学的に論説した点は十分に評価されるべきであろう。

第三は、de Beer (1930, 1940) により分類・区分された「個体発生と系統発生との関係において起こりうる8タイプ」の提示で、いわゆる異時性の8つの概念として知られている。

これらの研究は、個体発生と系統発生の中に何らかの関連性が認められることを示唆した。

個体発生と系統発生を研究するためのアプローチとして可能な方法は多数ある。これまでの研究例や、現段階での研究成果なども含めて、次のような方向が考えられる。

①個体発生過程と系統発生過程を別々に記述した後、両者に認められる共通性・関連性を抽出することによ

り、両者の関係を考察する。

②個体発生に認められる法則性を系統発生に外挿できるような記述法を抽出し、両者の関係を考察する。

前者に属する方法では、古生物学的情報や正確な層位学的情報、分岐分類学的な解析などが有効であろう。後者では最近各分野で研究・議論されるようになってきた、いわゆる形態形成に関する情報が重要視されることになろう。

これらの観点をふまえて、これまで行われてきた多数の研究の中で、二枚貝を研究材料として扱い、個体発生と系統発生を論じた研究例をいくつか紹介し、最近筆者が行っている研究に基づき、個体発生と系統発生の関係を考察するためのアプローチ法についての一試案を述べたい。

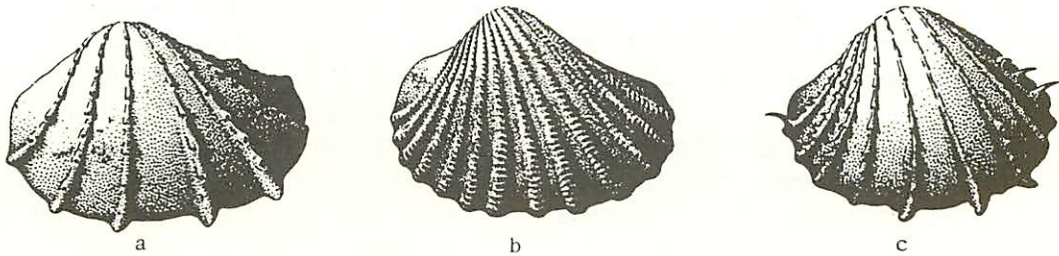
## 2. これまでの研究例の紹介

二枚貝を材料にして個体発生と系統発生の関係を明示した研究例は多くはない。その理由は多数考えられるが、一つには二枚貝の形態全体が比較的単調で、形態的な類似が適応的収斂によるものか、系統的近縁性に起因するものかを決定することが困難である場合が多いことによる。また、これに加えて形態的特徴から成熟などの成長段階を認識することが困難であることなどもその理由であろう。その反面、個体発生と系統発生の関連性を研究する上での利点を備えていることも見逃せない。それは、二枚貝類は石灰質の殻を有し、カンブリア紀以降の地質時代を通じて世界中で普遍的に産出すること。また、殻の成長が付加型成長であるため、個体発生の経過が殻に保存されるなどの点をあげることができる。

そこで、これまでに行われた具体的な研究例を紹介し、どのような考察がなされてきたかを概観する。

1) *Cardium* 属にみられる例

Nevesskaya (1967) は、東ヨーロッパの中新統サルマチア階より産する *Cardium* 属を研究し、次のような結果を得た。



a—下部サルマチア階産 *Cardium plicatum* の幼貝。殻長5mm。      b—同種の成貝。殻長17mm。      c—中部サルマチア階産 *Cardium fittoni* の成貝。殻長35mm。

図1 *Cardium plicatum* グループの殻 (Nevesskaya, 1967より)。

下部サルマチア階より産出する *Cardium plicatum* の成貝(殻長約17mm)は鱗片で覆われた13~18本の放射肋を持つ(第1図b)。同種の殻長約5mmの幼貝では成貝より少ない8~10本の肋を有し、それらの肋にはとげやとげ状鱗片が認められ(第1図a)、成長するにつれとげ状突起はなくなり、肋の数は新しい肋が付加することにより増加する。一方、中部サルマチア階より産生する *Cardium fittoni* は成長初期においては *C. plicatum* と類似の形態を示すが、殻長が約35mmにまで成長しても肋上のとげやとげ状鱗片は保持され、肋数の増加も8~15本にとどまっている(第1図c)。

上述したような形態変化は時間経過に従い徐々に生じており、Nevesskaya (1967) は *C. plicatum* から *C. fittoni* への変化の説明として、先祖種の幼貝の形質が子孫種の成貝に保持されるという、いわゆるネオテニーによる幼形進化とみなせると結論した。

## 2) *Nanaochlamys* 属にみられる例

Masuda (1960) は日本の北陸地方~東北地方~北海道渡島半島に分布する中新統より産出する *Nanaochlamys* 属を研究し、殻表の肋形成パターンおよび産出層準を検討して、*Nanaochlamys notoensis* から *N. notoensis otutumiensis* へ進化する系列を提示した。また、Sato (1982) は宮城県仙台市付近の中新統茂庭層、大堤層、山入層、および岩手県一戸付近の末の松山層から産出する両種(亜種)の変異を詳細に検討した。その結果は、次のようにまとめることができる。

下部中新統より産出する *Nanaochlamys notoensis* の成長に伴う殻表の放射肋の分岐パターンを記述すると次のようになる。

成長初期(殻高5mm以下)には、頂部が丸く平滑な一次肋が6本(Sato (1982)によれば右殻に6本、左殻に5本)認められ、成長に伴い次のように分岐して行く。一次肋はそれぞれが2分し、さらにそれらの各分岐肋が再び2分あるいは数本に分岐する。また、この分岐時の前後に一次肋や分岐肋の間に肋間肋が挿

入・追加され、成長に伴ってその幅を増加するため、殻高約70~80mmの成貝では各肋の幅がほぼ等しくなる。これらの各肋の間にはさらに細かな条線も認められるため、一層複雑な表面装飾となっている(第2図の1, 2)。以上述べた肋の分岐パターンの特徴は、少なくとも2回の肋の分岐とそれらの肋の間への新しい肋の挿入・付加という過程を経て、肋の数が増加することである。

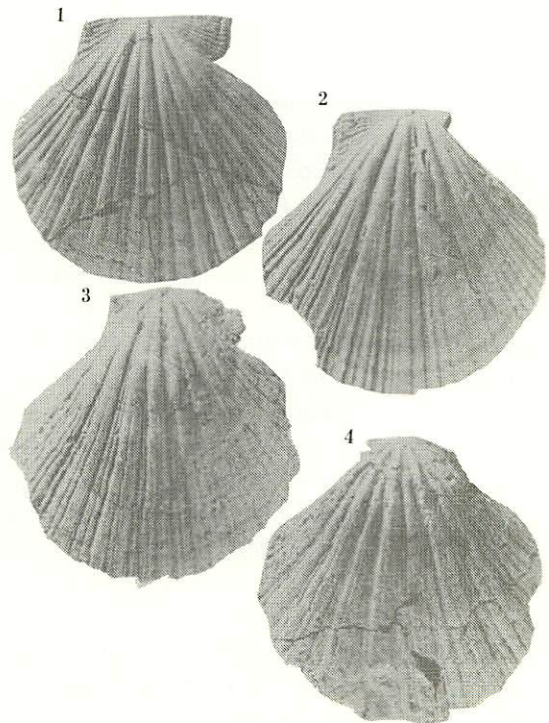


図2 1—*Nanaochlamys notoensis* (Yokoyama), 右殻(正常型), 貝殻橋砂岩部層産。  
2—同種, 右殻(変異型), 貝殻橋砂岩部層産。  
3—*Nanaochlamys notoensis otutumiensis* (Nomura and Hatai), 右殻, 山入層産。  
4—同亜種, 左殻, 山入層産(Sato, 1982より)。

一方、*N. notoensis otutumiensis* の場合の放射肋の分岐パターンは次に示すとおりである。本亜種の分岐パターンは右殻と左殻で異なる点があるので、両殻について述べる。

右殻では成長初期には頂部が丸く平滑な4本 (Sato (1982) によれば6本) の一次肋が認められ、これらの一次肋は各々2本の分岐肋に分岐し、さらに各分岐肋は数本 (Sato (1982) によれば4本) の細肋に分岐する。また、一次肋や各分岐肋の間には細い肋間肋が挿入・追加され、それらの幅は成長に伴い増加するため、殻高約80mmの成貝では各肋の幅がほぼ等しくなる (第2図の3)。

左殻では成長初期には頂部が丸く平滑な一次肋が5本認められる。これらの肋は成長するにつれて、前後の一次肋だけが2分岐し、他は3~4本の細肋に分岐する。また成長初期には一次肋の間には細い条線が認められ、成長中期に一次肋間肋が表われて、さらに成長が進むと2次や3次の肋間肋が一次肋の間に表われる。一次肋間肋も成長が進むと数本の細肋に分岐して、殻高80mm以上の成貝では各肋の幅はほぼ等しくなる (第2図の4)。

本亜種の放射肋分岐パターンを *N. notoensis* のそれと比較すると、成長初期において一次肋が最初に2分岐するまでの過程は両種 (亜種) で共通しているが、その後の分岐パターンは異なっており、本亜種では2度目の分岐は同時に数本の細肋に分岐することによって肋の数が増加することを特徴とする。

このような肋分岐パターンの類似性から、Masuda (1960) は、両種 (亜種) の系統的近縁性を主張し、それぞれの産出層準の上下から *N. notoensis* は *N. notoensis otutumiensis* の先祖型であると結論した。

*Nanaochlamys* 属の研究では、対象となる肋の分岐・出現パターンが複雑で、さらに種内変異が大きいために、両種 (亜種) にみられる各々の肋の間に正確な相同性を認定することが困難であるという問題点があるが、詳細な産出層準や分布域に関するデータに基づき個体発生と系統発生に関連性が考察されている点は見逃せない。

ここで引用した2例は、二枚貝の個体発生と系統発生の関係を考察した研究例のほんの一部で、筆者が先に述べた、個体発生と系統発生を研究するための第一の方法に相当すると考えられる研究例として引用したものである。

### 3. 個体発生を系統発生に外挿するアプローチ法について

二枚貝の個体発生に関する研究は生物学的、水産学

的見地をはじめとして多方面から研究されてきた。また、二枚貝の系統発生に関する研究は、二枚貝類についての分類学的見地から高次分類を如何に構築するかという課題に関連して多数行われてきた (Cox, 1960; Newell, 1965, 1969; Purchon, 1987, など)。しかし、これまでの研究では個体発生と系統発生とを個別に扱ったものが多かった。もちろん Haeckel (1866) の提言以来、個体発生と系統発生を関連づけた研究も多数行われており、Gould (1977) はそれらの研究を総括し、異時性という観点から生物の進化について考察した。また、Alberch *et al.* (1979) は“ontogenetic trajectory”という概念を提示し、個体発生と系統発生における形態変化を比較関連付けようとした。最近 Gunji (1987) は、「位置情報」(Wolpert, 1969) や「生物学的場」(Goodwin, 1982) の概念も導入して、腕足類 Dallinacea 超科の腕骨形成における発生的制約を論じた。これらの研究は個体発生と系統発生との関係を考察する上に多くの示唆を与える。

これまでに筆者は二枚貝マルスダレガイ科に属する種群の殻体構造に着目して研究を行ってきた (Shimamoto, 1986)。その結果、殻体構造の共通性に基つき、大別して三つの種群を認めることができた。しかし、これらの種群が互いに如何なる関連性を持っているかについては充分解明できていない。そこで、個体発生に認められる法則性を系統発生にまで外挿して両者の関連を記述する方法を模索し、二枚貝の個体発生、特にD型期幼生段階以降の鉸歯部の形成に着目して現在研究を進めている。まだこの研究の結論を出すには至っていないが、予察的に鉸歯部形成過程に認められる法則性を述べ、今後の見通しを示したい。

#### 1) 二枚貝マルスダレガイ科における鉸歯部形成過程

二枚貝異歯亜綱に属する種の鉸歯形成過程およびその進化過程に関する研究は Bernard (1895), Casey (1952) などによってまとめられて以降、主に中生代の二枚貝化石に基づき研究されてきた。彼らによれば、主歯は前側歯から分化して形成されると結論されている (第3図)。

筆者はマルスダレガイ科に属するアサリ (*Ruditapes philippinarum*) とチョウセンハマグリ (*Meretrix lamarckii*) の母貝から採卵・受精させた幼生を飼育し、鉸歯の個体発生を観察した。波部 (1977) によれば、マルスダレガイ科は13の亜科に細分されており、アサリとチョウセンハマグリはそれぞれリュウキュウアサリ亜科、ハマグリ亜科に属する種である。リュウキュウアサリ亜科に属する種の鉸歯は3主歯があり、側歯を欠くことを特徴とする。小月面および楯面が認

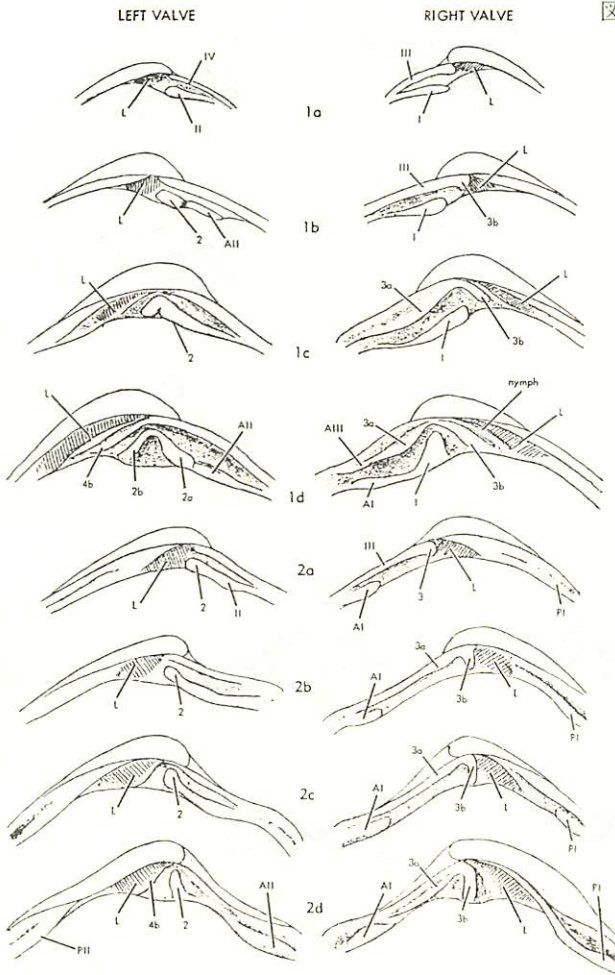


図3 鉸歯部の個体発生。

1—コルビキュロイド (=シレノイド) 型, *Gouldia deshayesiana* (Basterot), 1a: 0.4 mm, 1b: 0.64mm, 1c: 0.96mm, 1d: 1.2mm.  
 2—ウルチノイド型, *Loripes neglecta* (Defrance), 2a: 0.32mm, 2b: 0.48mm, 2c: 0.64mm, 2d: 0.96mm.  
 L: 靱帯, 1, 2a, 2b, 3a, 3b, 4b: 主歯, AI, AII, AIII: 前側歯, PI, PII: 後側歯, nymph: 歯丘 (Bernard, 1895より)。

められることも本亜科の特徴である。一方、ハマグリ亜科の鉸歯は3主歯と前側歯が発達し、本亜科に属する種には小月面も楯面も認められない。このように分類学的に亜科レベルで異なる両種の鉸歯部の個体発生の特徴を次に述べる。

先ずアサリについては、主歯は従来考えられていたように前側歯から分化形成されるのではなく、前側歯とは無関係に分泌形成されることが判明し、前側歯は個体発生を通じて形成されないことが明らかとなった(第4図)。

次に、前側歯を有するチョウセンハマグリ (*Meretrix lamarckii*) についての観察結果は第5図に示した。第5図からわかるように、本種においては前側歯が分泌形成されるに先立って主歯が分泌され、主歯の分化がほぼ完了する時期に至って初めて前側歯が形成されることが判明した。同様な結果はバカガイ科に属するウバガイ (*Pseudocardium sachalinensis*) でも確かめら

れた。したがって鉸歯の形成過程は従来考えられていたように前側歯から主歯が分化形成されるのではなく、主歯が先に分泌形成を開始した後、前側歯が分泌されることが明らかとなった。

## 2) 鉸歯の個体発生過程を系統発生に外挿するための今後の課題

筆者が現時点までに明らかにした結果は前述したとおりであり、個体発生と系統発生の関係を考察する研究はやっと始まったばかりである。そこで、今後の課題をまとめると次のようになる。

①主歯と前側歯との形成順序が判明したので、個体発生の過程で前側歯が形成されないことの意義を明らかにし、鉸歯形成過程における法則性を明確にする。

②鉸歯形成過程における法則性から、鉸歯の進化過程を推定する。

③いろいろなタイプの鉸歯を持つグループの出現順

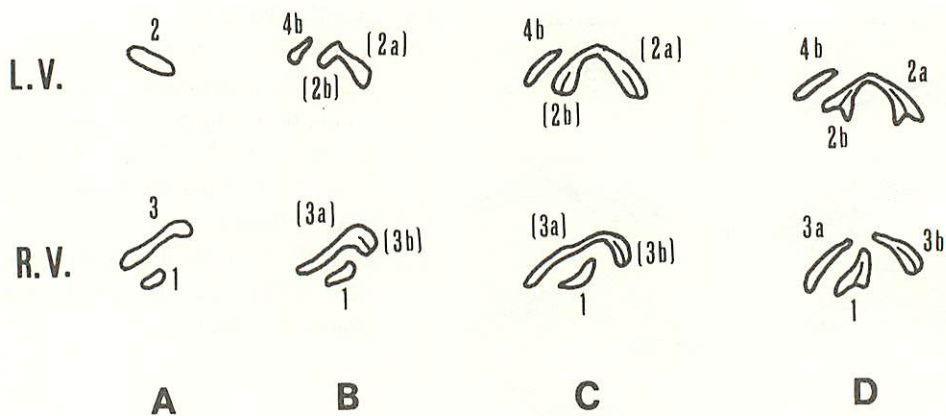


図4 アサリ (*Ruditapes philippinarum*) の鉸歯の発生過程。

L.V.—左殻, R.V.—右殻, A: 殻長0.3~0.5mm B: 0.8mm C: 1mm D: 2.5mm 1, 2a, 2b, 3a, 3b, 4b: 主歯。

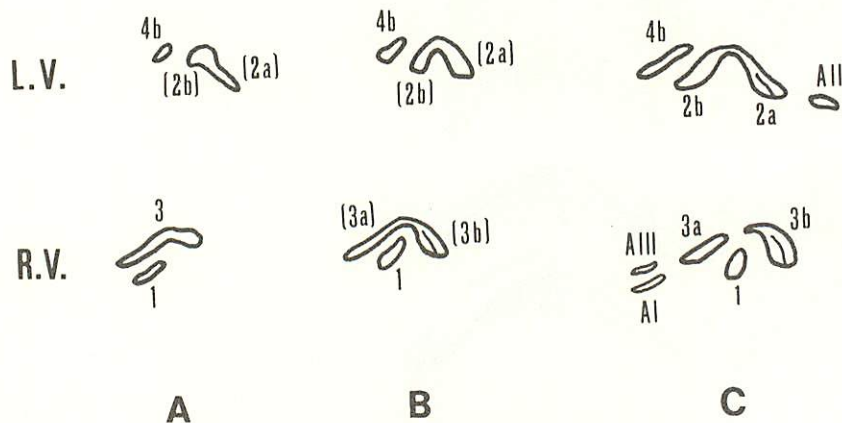


図5 チョウセンハマグリ (*Meretrix lamarchii*) の鉸歯の発生過程。

L.V.—左殻, R.V.—右殻, A: 殻長0.6mm B: 0.7~0.8mm C: 1mm 1, 2a, 2b, 3a, 3b, 4b: 主歯, AI, AII, AIII: 前側歯。

序を化石記録から判読し、②の推定を検証する。

このような手順に基づき、個体発生にみられる法則性を抽出し、これを系統発生に外挿することによって、両者の関連性を考察したい。

#### 4. おわりに

個体発生と系統発生を研究するために可能な方法として二つのアプローチを取り上げ、それぞれに相当するとみなされる研究例を紹介した。もちろん、この両アプローチが根本的に全く異なる訳ではなく、また優劣をつけるべきものでもない。両アプローチにはそれぞれの特性があり、扱う研究対象によっても重点の置き方は異なるだろう。さらに両アプローチ以外の方法や研究例もあり、今後も考案されると予想される。

いずれにせよ、個体発生と系統発生という古くて新しいテーマに対し、表現型レベルで考察を加えようとする限り、生物が示す形態変化について単なる経過の復元に終ることなく、その原因も含めた、進化的意義の解明を目指して研究を進めたいと考えている。多方面からの御意見御批判を戴ければ幸いである。

最後に、このような機会を与えて下さった化石研究会誌編集委員会の方々に深く感謝いたします。本稿をまとめるにあたり、当教室の森啓教授、小笠原憲四郎助教授には有益な御助言を賜りました。また当教室の大学院生諸氏には度重なる議論に付き合っていただいた。記して感謝の意を表します。

文 献

- Alberch, P., Gould, S.J., Oster, G.F. and Wake, D.B., 1979: Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5, 296-317.
- Baer, K.E. von, 1828: *Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion*. 264p., Bornträger, Königsberg.
- Bernard, F., 1895: Première note sur le développement et la morphologie de la coquille chez les lamellibranches. *Bull. Soc. Géol. Frances*, 3 sér., 23, 104-154.
- Casey, R., 1952: Some genera and subgenera, mainly new, of Mesozoic heterodont lamellibranchs. *Proc. Malac. Soc. London*, 29, 121-176.
- Cox, L.R., 1960: Thoughts on the classification of the Bivalvia. *Proc. Malacol. Soc. London*, 34, 60-88.
- de Beer, G.R., 1930: *Embryology and Evolution*. 116 p., Clarendon Press, Oxford.
- de Beer, G.R., 1940: *Embryos and Ancestors*. 108p., Clarendon Press, Oxford.
- Goodwin, B.C., 1982: Development and evolution. *Jour. Theor. Biol.*, 97, 43-55.
- Gould, S.J., 1977: *Ontogeny and Phylogeny*. 501p., Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- Gunji, Y., 1987: Metamorphosis of the loop in Cenozoic dallinacean brachiopods and its developmental constraint. *Lethaia*, 20, 239-255.
- 波部忠重, 1977: 日本産軟体動物分類学 二枚貝綱/掘足綱. 372p. 北隆館, 東京.
- Haeckel, E., 1866: *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. 2 vols., 574p., 462p., Georg Reimer, Berlin.
- Masuda, K., 1960: On the morphogenesis of *Nanaochlamys*. *Sci. Rep., Tohoku Univ., Sendai, Japan, 2nd Ser. (Geol.), Spec. Vol. 4*, 371-383.
- Nevekkaya, L.A., 1967: Problems of species differentiation in light of paleontological data. *Paleont. Jour.*, 1, 1-17.
- Newell, N.D., 1965: Classification of the Bivalvia. *Amer. Mus. Novitates*, 2206, 1-25.
- Newell, N.D., 1969: Classification of Bivalvia. In Cox, L.R. et al. eds., *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part N, Mollusca 6, Bivalvia*, 205-224, Geol. Soc. Amer., Inc. and Univ. Kansas.
- Purchon, R.D., 1987: Classification and evolution of the Bivalvia: an analytical study. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B316, 277-302.
- Sato, Y., 1982: Redescription of *Nanaochlamys notoensis* (Yokoyama) and *Nanaochlamys notoensis otutumiensis* (Nomura and Hatai) (Paleontological study of the molluscan fauna from the Moniwa Formation, Part-1). *Saito Hon Kai Mus., Res. Bull.*, 50, 37-64.
- Shimamoto, M., 1986: Shell microstructure of the Veneridae (Bivalvia) and its phylogenetic implications. *Sci. Rep., Tohoku Univ., 2nd Ser. (Geol.)*, 56, 1-39.
- Wolpert, L., 1969: Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. *Jour. Theor. Biol.*, 25, 1-47.

(1988年11月28日 受理)