

二枚貝の個体発生からみた系統発生

小林 巖 雄*

無脊椎動物の中でも、軟体動物は石灰化した貝殻、歯舌および刺などを所持している。それらのなかでも、貝殻はこの分類群の分類形質として重要視されており、系統性をよく保持する部位として認められている。これらの貝殻化石はカンブリア紀以降の地層から数多く産出する。二枚貝、巻貝、頭足類は著しく分化した種類で、数回の大規模な種の分化・発展期を経て現在に至っている。これらの3種類の貝殻は幸いにして付加的に成長する器官であり、初期の幼生期を除けば、個体発生のかなり初期の段階から成殻に保存されることが多い。化石においても、保存さえよければ、個体発生の過程が貝殻およびその内部構造にかなりよく刻み込まれている。とくに、アンモナイトの貝殻では、個体発生の研究が系統と関連させて取り上げられてきた。また、二枚貝や巻貝における研究例も少ないながら見いだせる。これらの場合、反復説に立脚して系統が論じられていることが多いように見受けられる。化石種の系統において、反復説の展開を正しく把握することが課題であると思う。

ここでは、系統発生の問題に関連させて二枚貝類の個体発生におけるいくつかの現象を指摘させていただく。

筆者はかつて化石研究会誌ほかの誌上で二枚貝の貝殻の殻形(小林, 1976)について、また二枚貝の足部(小林, 1979)について、さらに貝殻の内部構造(小林, 1981)について、それらの個体発生を系統的観点から考察したことがある。つぎに、これらを基にして、新しい形質を加えながら、再び考察する。

1. 二枚貝の足部

二枚貝の足は運動器官であり、幼生のベェリージャ一期に発生する。浮遊・遊泳生活をしている幼生期から、変態後海底に降下し、底棲生活にはいる稚貝へと成長する。この稚貝期から成貝期にかけて、足が成長する種類と退化する傾向に進む種類とがある。この現象は貝の生態と密接な関係を持っている。二枚貝には海底を移動したり、掘進したりする種類と海底や礫に付着する種類とがあり、前者は足を大きく発達させて

いるし(ハマグリなど)、後者は足を著しく退化させている(イガイなど)。

さて、この問題にかかわるもう一つ別な器官として足糸がある。これも幼貝の段階で発生し、稚貝が海底に着底すると、貝が付着するときに錨のごとく足糸を利用している。成貝で付着を主とする種類はこの足糸が大きく発達しているのに対して、成体で足を使って移動・潜入する種類は、稚貝で足と足糸を協同させて使用しながらも、個体発生の経過と共に足糸を失い、足を発達させる。すなわち、個体発生の初期の段階では、足と足糸とを協調させて使用しながらも、成貝になるにつれて次第に矛盾する器官(一方が発達すれば、他方が退化する)となっている。足が発達すれば、足糸は退化することである。

この点について、生活形を異にするいくつかの種類で検討してみる。ホタテガイは浮遊性(遊泳性ともいえる)の幼貝期から、変態後底棲の稚貝期になると、足糸で岩塊や岩盤に付着している。このときから足の退化が進行するものと考えられる。成貝になると、砂質の海底に降り、足糸で付着することもなく自由遊泳型の生活にはいる。このとき足は退化し、使うこともできなく、別な手段を使って移動する。個体発生におけるこのような生活型の変化はホタテガイ類に共通する現象とみなされる。この現象はホタテガイ類の先祖の系統発生の過程を反映しているようである。ホタテガイ類の先祖の進化は、足糸付着生活型から自由遊泳型の種類へと進化の道をたどったものと考えられる。

ホタテガイを含むイタヤガイ超科では、足移動・足糸付着生活型→足糸付着生活型→自由遊泳生活型への進化段階が比較個体発生の観点から推論される。この超科の中のカミオニシキ類は2段階目に留まるグループとして受けとめることができる。

つぎに、歯に原始的特徴を残しているフネガイ(超科)類は足移動・足糸付着生活型→足糸付着生活型→足移動生活型への進化の道をたどった種類であろう。より原始的な種類であるフネガイ・エガイ(属)類は2段階目まで、さらに進化した種類であるアカガイ類

Iwao Kobayashi: Bivalvian phylogeny from view point of ontogeny.

* 新潟大学理学部地質学鉱物学教室

表1 初期個体発生経過の例（アカガイ）（小林，1976）。

発生段階	経過時間	殻形成器官	殻	殻長	歯	殻表など	軟体部	生活形	備考
受精～ 囊胚期	(田中 1971)			(田中 1971)	(田中, 1971)				
トロコフォ ア期 (担輪子期)							前纖毛環 ×	浮(遊泳)	環形動物に 似る (差異:足・殻)
D殻期 ベ エ リ ー ジ ャ ー 期	20h 3 4日 7日 12日	貝殻縁 (外胚葉 の陥入)	クチクラ D殻 (第1原殻) 左右等級	90μ 115	螺旋線は 直線 原基的 交歯数3	楕円状歯	ベエラム 鰓 消化器 肉柱 平衡器 足 同心輪 じん半 剛毛 褐色 色素点 足糸腺	×	軟体動物に 共通 (除く頭足類) 形態的差異 顕われる
変態	22日			260	7 8				
稚貝期	28日		新生殻 左右不等 殻	40mm～ 50mm		放射肋 鱗毛状 殻皮 灰色		足糸付着 自由底棲	種の特徴あ らわれる

は3段階目まで到達した。アカガイ類は稚貝の時期に足糸で礫などによく付着し、成貝になると足で移動し、海底にわずかに潜入するというような個体発生の過程をしめす。

かなりグループを異にするアサリでも個体発生の初期には足移動・足糸付着型の生活をしているが、成体では足を大きく発達させ、足移動型の生活様式にかわる。

このような点から、二枚貝は浮遊・遊泳性の幼貝期の後、底棲生活に入り、いくつかの生活形に分化し、足糸付着生活型、足移動生活型、あるいは自由遊泳生活型へと変化していく。これらは生活型の系統的变化を示唆しているものと考えられる。

2. 二枚貝の閉殻筋（肉柱）

イガイ類は前閉殻筋を退化させ、大きく発達した後閉殻筋を持つのが特徴である。この類の閉殻筋はベエリジャー期の幼貝に発生し、前閉殻筋はやや楕円形で、後閉殻筋は円形をしている(吉田, 1964)。稚貝期にはいると、貝は貝殻を後腹縁の方向に伸ばしはじめ、貝殻の前後はかなり不相称となる。これにともなって前部の閉殻筋は小さくなり、退化の傾向に向かう。

この種類においては、幼貝期に発生した前後の肉柱が基本形態となり、その後の貝の成長方向の違いに関

わって、前閉殻筋の退化、後閉殻筋の発達という個体発生の経過をたどっている。このことは、前後2つの閉殻筋が基本的な形質であることを示している。多くの二枚貝は前後にはほぼ同じ大きさの閉殻筋を所持しており、一般的な形質を持つが、この点からすれば、イガイは特殊化の方向をたどったグループとみなすことができる。すなわち、系統発生的には、前後の閉殻筋→後閉殻筋(特殊化)の様式が認められることになる。

3. 二枚貝の殻形

古生代の *Myalina* という種類では、個体発生における殻形の変化が系統発生の各種の段階を踏まえているという例が報告されているし、多くのほかの種類でもこのような現象が見られることであろうが、十分に検討されていないのが現状のようである。

フネガイ類に属するアカガイは個体発生の初期の段階で殻形を変化させる。稚貝期から成体期にかけて、殻長、殻高、殻幅の増加とともに、全体の形が前後に長い段階から卵形ないし方形へと次第に変化していく。稚貝期の殻は横に長く、中央でくびれるようになり、フネガイやエガイ属に似ている。それが次第にアカガイ型の殻形に移行していく。足部の項で述べたように、この種類は稚貝期には足糸で付着し、成体期になると足で移動するようになる。このような生活型の変化は

殻形の変化とも対応している現象と受けとめられる。さらに、この個体発生にみとめられる変化は系統発生への反映であると推測され、フネガイ類の進化については議論されているので、あわせて多くの種類について具体的に検討していく必要がある。

4. 二枚貝の歯

二枚貝類の歯についても興味ある問題が展開されるが、別な機会に議論させていただくことにする。ただ、イガイ類の歯をみると、幼貝の段階から歯数が次第に増加し、多歯となり、その後貝殻成長に変化を起こす稚貝期から歯数が減少をはじめるといふ報告がある(吉田, 1964)。この現象も系統発生を反映したものとみるならば、化石において検討してみる価値があるであろう。

5. 貝殻の内部構造

最後になるが、筆者はかつてアコヤガイの貝殻について、個体発生観点から検討したことがある(小林, 1981)。

この結論の一つは、個体発生の過程においてみられる生体鉱物の変化に関してである。

アコヤガイの幼貝期にはアラゴナイトのみが沈着し、貝殻が形成されるが、稚貝期になるとアラゴナイトと同時に方解石が沈着して、成体と同様な貝殻が形成されるようになる。個体発生におけるこの現象はアコヤガイだけにみられることではなく、分類群を異にするホタテガイにおいても存在する現象である(岩田・赤松, 1975)。この段階的現象が系統発生への反映である可能性を論じたことがある。二枚貝はアラゴナイトの結晶を沈着する能力を最初に持っていたが、遅れて方解石も同時に沈着する能力を獲得したのであるという考えである。二枚貝においては、方解石を沈着する能力を備える種類はかなり限定されたグループであり、多くのものはアラゴナイトのみを沈着するグループである。方解石の結晶は稜柱構造やせみ稜柱構造など限られた形態型を構築しており、有機基質も他の形態型の構造と異なるものである。

第2の点は貝殻の形態的・内部構造(形態型)に関することである。

幼貝の貝殻にみられる生体結晶はアラゴナイトの微

少な方形ないし粒状のものであるが、稚貝になると貝殻は成体と同じ結晶で構築されるようになり、かつそれらの配列もほとんど変わらなくなる。このことを一つの根拠として、貝殻内部構造の系統進化について、従来の考えとは異なる提案をしたことがある(Kobayashi, 1980)。それは10数種類に識別される形態型のなかで、真珠構造と稜柱構造が最も原始的で基本であるとする考えに対して(Taylor, 1973)、これらも分化した段階のものであることを示した。

二枚貝の個体発生にみられる諸現象の中のいくつかのことについて、系統発生への反映であるとみられることを取り上げてみた。これらが二枚貝の進化史—系統発生においていかに展開されてきたものか、化石上の証拠をもとに検討していく必要がある。また、化石に残されている個体発生に関する現象の研究を蓄積することは意義が大きいものと考えられる。

文 献

- 岩田圭示・赤松守雄(1975) ホタテガイ (*Patinopecten yessoensis*) の浮遊性原殻に関する研究。北海道開拓記念館調査報告, 10, 11-17.
- 小林巖雄(1976) アカガイ(二枚貝)の初期個体発生について。化石研究会会誌, 11, 7-10.
- 小林巖雄(1979) 二枚貝にみられる足部の発達。化石研究会会誌, 12, 45-47.
- Kobayashi, I. (1980) Various patterns of biomineralization and its phylogenetic significances in bivalve molluscs. In Omori and Watabe, eds. *Biom mineralization mechanisms in animals and plants*, 145-155. Tokai University Press, Tokyo.
- 小林巖雄(1981) アコヤガイの幼生期・稚貝期における殻体の内部構造。地球科学, 35, 245-252.
- 田中弥太郎(1971) 軟体動物幼生の研究—III。アカガイ。貝類学雑誌, 30, 29-34.
- Taylor, J.D. (1973) The structural evolution of the bivalve shell. *Palaeontology*, 16, 519-534.
- 吉田 裕(1964) 貝類種苗学, p. 221, 北隆館, 東京。

(1989年1月13日受理)