

形成異常を示す化石ナミガイの殻体構造とその成因*

—— “軟体動物の古病理学” のための一資料 ——

柴田松太郎**

はじめに

筆者(1992)は、先に化石ナミガイの殻体にみられる形成異常を、肉眼観察によってA~Hの八つの型に分類記載した。本論文ではH型を除いたA~Gの殻体構造の鏡検観察を行ない、その所見にもとづいてそれぞれの成因について考察を試みた。「軟体動物の古病理学的研究」の基礎となれば幸いである。なお、H型については稿を改めて報告する。

本研究においては、日本大学松戸歯学部解剖学教室の小澤幸重教授はじめ、三島弘幸、寒河江登志朗、鈴木久仁博の各氏、その他同教室の多くの方がたの多大なお世話をいただいた。上記の方がたに心からのお礼を申しあげる。

各型の特徴

A型：外表面に陥没痕が認められる。

A₁型：陥没痕の上限および下限が成長線で限られている。

A₂型：陥没痕が成長線を斜めによぎっている。

A₃型：外表面の一部が、とがった障害物の先端で押しこめられたように深く陥没している。

B型：腹縁が葉片状に遊離している。

B₁型：腹縁から後端にかけて遊離している。

B₂型：腹縁の一部が、腹縁にそってふくらみ、腹縁にそって細長く開口している。

B₃型：後端が球状の空洞を形成している。

C型：内層の一部が隆起して稜を形成している。

D型：内層の一部が隆起して瘤を形成している。

E型：殻頂に近い内表面にさざ波状の小じわがみられる。

F型：殻頂に近い内表面に竹箒の先のような放射状条線がみられる。

G型：主として前背縁から後背縁にかけて、吹き出物

様の顆粒がみられる。

使用標本

正常な殻体	IN
A ₁ 型	P73L
B ₁ 型	P8108205B
B ₂ 型	P8108208A
C型	IC, P10
D型	P28, P28R
E型	P27R
F型	P53L
G型	P8A, P8B

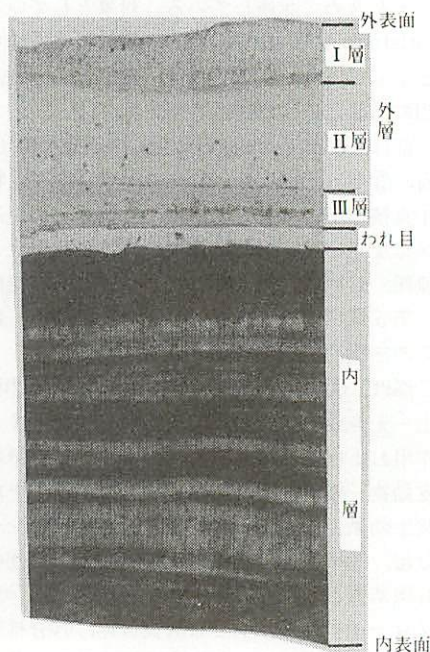


図1 IN (正常殻) の殻体構造
殻頂方向は右側、殻腹方向は左側

Matsutaro Shibata: Considerations on the Causes of the Abnormal Shell Structures of Fossil *Panopea japonica* —A Data for “Palaeopathology of Mollusca”—

* 第8回化石研究会学術大会において講演

**群馬大学

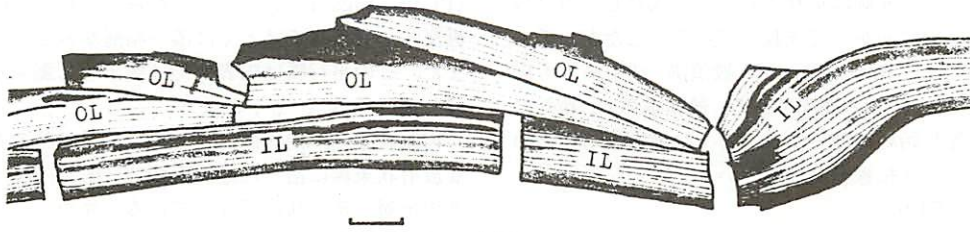


図2

顕微鏡観察の記載

正常な殻体の殻体構造 (IN) 図1

殻頂一殻腹方向の縦断面では、他の二枚貝同様大きく内・外の2層に分けられる。

外層は、 $\times 30$ 程度の拡大では、半透明でほとんど無構造に近いが、 $\times 80$ 程度の拡大では、外層は3層に分けられる。もっとも外表面に近い方から、I層、II層およびIII層と名づける。I層は、あまり明瞭ではないが成長線に垂直なやや粗い柱状構造が発達している*。II層は、 $\times 80$ 程度の拡大でもほとんど無構造である。III層には、成長線にほぼ平行した厚さの薄い成層構造が認められる。

一方、内層は半透明と不透明の薄層の互層（不透明層の方が半透明層より厚い）よりなる成層構造を示す。

$\times 80$ の拡大視野の内層は、外層に接する厚さ約500 μm の範囲で、成長線に垂直な幅60~80 μm の柱状構造が認められる。

さらに、 $\times 300$ 程度に拡大すると、外層のI層では、成長線に垂直な幅約20 μm の柱状構造が認められる*。ほとんど無構造であったII層には径1 μm ぐらいの管状構造が認められる。III層では、成長線に垂直な幅5~6 μm の細い柱状構造がかすかに認められる。

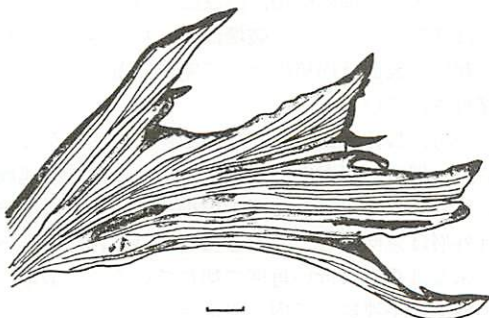


図3

内層については、基本的には $\times 30$ 、 $\times 80$ の鏡検像と大差ないが、半透明層にも不透明層にも、成長線に垂直ななすり模様の非常に細い線が全体的に分布している。

A₁型 (P73L) 図2

A型に属する標本の78.7%をしめるA₁型の代表として試料P73Lについて述べる。図2にみられるように、外層は殻頂から殻腹方向にはねあがって覆瓦状に重なり、図の中央やや右の割れ目（薄片製作中に破損）のところで外層はほとんど90°でスパッと切れて内層と接している。内層は、外層が切れて不連続となっているところで、大きく波うつが連続している。

B₁型 (P8108205B) 図3

殻体本体の腹縁より約1cm殻頂側から、新しい外層が次つぎに内表面側に向かって成長し、断面でみるとあたかも掌を開いたように腹縁が遊離している。遊離しはじめた部分には、とくに障害物もみとめられず、また成長線の乱れもない。遊離した殻体の一部にはややきめの粗い部分がみられるが、その部分で新たな遊離が始まることはない。

B₂型 (P8108208A) 図4

殻体本体の腹縁より約1.5cm殻頂側の外層から、新

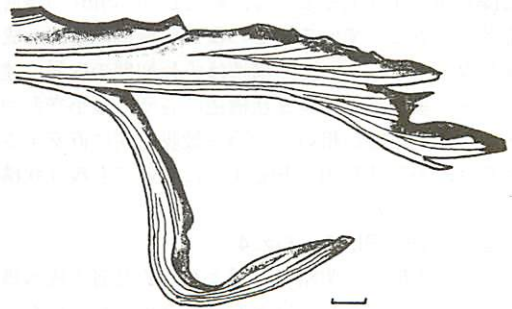


図4

*魚住・鈴木 (1981) は、*Panopea japonica* の外層の破断面を走査型電子顕微鏡で観察して柱状構造を発見し、亜真珠層 (subnacreous layer) と名づけた。Watabe (1988) は鈴木清一が作成した亜真珠層のスケッチを示し、“……a columnar structure consisting of an accumulation of aragonite tablets parallel to the shell surface. Each aragonite tablet is a radial aggregate of five to six units.”と述べている。ただし、魚住・鈴木 (前出) も Watabe (前出) も、内層の構造については何も述べていない。

しい外層が内表面側に垂れ下るように成長し、再び殻本体の腹縁に向かって成長している。したがって、腹縁開口部は3 mm程度、奥(殻頂側)のもっとも広い部分で約5.8mmの間隔である。殻本体の、新たに外層が遊離し始めた部分には、とくに障害物もみとめられず、また成長線の乱れもない。

C型 (IC, P10)

IC (単純な稜) Pl. I, Fig. 3

稜の基底は、内表面に向かってドーム状に突出しており、内部はかなりきめが粗く一部には小さな空洞もみとめられる。この基底ドームをおおって内層特有の成層構造が形成され、次第に山状となる。

P10 (折れ曲った稜) Pl. I, Figs. 1, 2

稜の基底は、内表面に向かってドーム状に突出しており、内部はかなりきめが粗く一部には小さな空洞もみとめられる。この基底ドームの上に急傾斜した稜が形成されている。急傾斜した稜の中心には黒くて太い筋が走り(おそらく有機物が多く、石灰化が悪いので暗くみえるのであろう)、そのまわりに石灰化の良い明るい層がみとめられる。この層の中には、黒くて太い筋から直立する細い暗線がみとめられる。この層の外側には、内層特有の成層構造のはっきりした層がみとめられる。

D型 (P28, P28R)

P28 (殻頂—殻腹方向の縦断面) Pl. II, Figs. 1~3

殻頂直下の殻体には、成長線にほぼ垂直な平行脈が14~5条観察される(Pl. II, Figs. 1-2', 2)。この平行脈の幅は約0.1mmで、平行脈と成長線が交わる部分とはとくに暗色が濃い。平行脈は成長初期の内層に達している。

瘤状に隆起した部分(Pl. II, Figs. 1-3', 3, 4)には、成長方向へせり上るような、幅0.1~0.3mmの薄層が覆瓦状に重なっている。この覆瓦状構造の中にも成長線がみとめられる。この構造は成長初期の内層に達している。また、この覆瓦状構造の各所に微小空洞がみとめられ、組織が粗い。殻頂—殻腹方向に直交する縦断面(P28R, Pl. II, Fig. 4)においても覆瓦状構造がみとめられる。

E型 (P27R) Pl. I, Fig. 4

深部の内層は、明暗の薄層よりなる互層の成層構造を示し、互層の乱れはほとんどみとめられないが、内表面に近づくと多少乱れ、内表面では明らかにさざ波状の凹凸がみとめられる。とくに、凸の部分の内部構造は複雑で、暗線が丸く閉じて不連続となったり、同心円状を示したりする。

F型 (P53L)

殻頂直下の内層に、内表面から殻頂方向に向かって楔型に、幅約0.1mmの平行脈が9~10本観察される

(Pl. III, Figs. 1-2', 2)。これらの平行脈は成長線と直交し、交叉部ではとくに濃い暗層がみとめられる。また、この平行脈は内表面では突出して鋸歯状を示す(Pl. III, Figs. 1-3', 3)。

肉眼観察で、内表面にみとめられた竹箬の先のような放射状条線に沿った縦断面では、0.2~0.3mmの厚さの薄層が覆瓦状に重なっている。また、これら薄層の先端は内表面では突出して鋸歯状を示す。覆瓦状構造を貫く内表面に平行な線(0.4mm間隔)が2本ほどみとめられる。この覆瓦状構造も成長のかなり初期からみとめられる。

G型 (P8A, P8B)

前筋痕上に形成された顆粒(Pl. IV, Figs. 3, 4)。顆粒の形態は球~楕円体状のものまで多様である。大きさは最大のもので内径1.6mm×0.9mm、壁の厚さ0.2mm、小さなもので内径0.6mm×0.4mm、壁の厚さ0.2mmである。写真で明らかのように、顆粒の壁の延長は殻本体に連続し、前背縁の外層を構成している。また、顆粒の壁の構造には、内層にみられるような成層構造がみとめられる。

前背縁上に形成された顆粒(Pl. IV, Figs. 1, 2)。かなり扁平な顆粒で、殻本体の上にも何層にも重なっている。顆粒内部の空洞の形態は、すべて扁平な楕円で、長径1.1mm~0.7mm、短径0.4mm~0.1mm。壁の厚さは0.5mm~0.2mmである。壁の構造には、内層にみられるような成層構造がみとめられる。

殻体の形成異常の成因についての考察

A₁型: この型は、単なる殻体の機械的破壊とそれを修復した生理現象であることは肉眼観察(柴田, 1992)からも明らかである。すなわち、外表面における殻体の一部の破壊、陥没痕に対応して、内表面では隆起しているが、破壊はまったくみとめられず、隆起部の表面は内層によって完全に覆われ滑らかに修復されている。

一方、殻体断面の観察(図2)でも明らかのように、外層は殻腹方向にせり上るような形で不連続的に積み重なっており、図の中央やや右よりの部分では外層は急傾斜し、内層と接している。しかも外層の末端は垂直に近い角度で切れている。内層は、この外層の不連続部で内表面に突出しているが、不連続部の両側はきわめて滑らかに連続している。では、なぜこのような殻体の破壊・陥没現象がナミガイに生じやすいかを、生態面から考察してみる。

Panopea 属は、*Mya* 属・*Tresus* 属および *Lutraria* 属などとともに細砂泥の底質(波部・伊藤, 1965; 千葉県地学教育研究会, 1968; 岡田ほか, 1971; 肥後, 1973; 波部, 1977, 1988)の中に深い穴を掘っ

て、その中でほとんど一生を終える属である (Purchon, 1968; Stanley, 1970)。また、ナミガイの殻体腹縁部は殻の厚さが薄いので割れやすい (Weymouth, 1920) と述べられている。つまり、ナミガイは細砂泥という底質中に深くすんでいるので、大きな外圧をうけやすく、したがって殻の薄い腹縁が破壊されやすいというわけである。

A₁型が90標本中35標本 (38.9%) を占める事実は、以上のようなナミガイの生態をよく反映しているように思われる。

A₂型およびA₃型：この両型については、とくに断面を作り顕微鏡観察は行っていないが、肉眼観察からみて、貝に接して何か障害物が存在し、貝の成長にともなって障害物により圧迫されたために、殻体が破壊された部分を成長過程で修復したと考えられる。

B₁型：この型は、*Placopecten magellanicus* の腹縁が葉片状に遊離する現象 (Naidu, 1971) によく似ており、柴田 (1984) は、疑問を残しながらも一応 Naidu の意見にしたがった。すなわち、形成異常の原因は、単細胞藻類の外殻膜への寄生・繁殖によるものと考えた。しかし、前述のナミガイの生態から明らかのように、浅海生ではあっても内生型で、しかも生涯穴から海底にはいでいることはないといわれているので、*P. magellanicus* のように浅海生で表生型の貝とは異なり、外殻膜への単細胞藻類の寄生・繁殖はありえないと考えられる。したがって、B₁型の成因は *P. magellanicus* の場合とは異なると考えられる。

ひるがえって、この型の発生部位については、前回 (柴田, 1992) 検討した結果によれば、後端のみがもっとも多く (51.7%)、ついで腹縁から後端にかけて (24.1%)、腹縁のみ (17.2%)、前部のみ (6.9%) の順となっており、前2者の合計は75.8%である。

一方、ナミガイの生態は Stanley (前出) によると、ナミガイの後端は大きく開口して、そこから長く太い水管が出ており、両殻の中に引き込まれることがない。しかし、この長く太い水管は、安静を乱されると急速に収縮して、穴のより低い位置に引っ込むという。このように、ナミガイの体の中で運動がもっとも激しい水管の存在する後端、また開口部を上に向けているために底質物質をとりこみやすい後端に形成異常が多発しやすいということは、この型の成因として、水管の運動が大いに関係があるように考えられる。

B₂型 (図4) およびB₃型 (柴田, 1992: Pl. I, Fig. 1, 2 および Pl. II, Figs. 3a, 3b 参照): 巣穴の外壁の一部が崩壊して、底質物質が外殻膜と殻体内表面との間に浸入し、その異物の表面に殻質が沈着した

ために、横長あるいは球状の空洞が形成された可能性が大きい。

一方、殻体断面の観察 (図3および図4) によっても、遊離を始めた部位に外来の障害物の存在とか、殻体内部にうがたれた藻類の糸状体の存在などがみとめられず、また成長線の乱れもみとめられない。したがって、殻体内に異物を取りこんだためとか、糸状体によって殻体に微細管がうがたれたため、あるいは、外殻膜上皮の病変による現象とは考えられない。

B型の成因の究明は、今後も引き続き行ないたいと考えている。

C型: IC (Pl. I, Fig. 3) のような、高さの低い山型の稜は、内層を形成する外殻膜 (套線より内側の外殻膜) の偶然によるしわの形成が原因と考えられる。すなわち何らかの原因で外殻膜にしわができると、その空間に粗粒な結晶が生じ、部分的に小さな空洞を生じる。こうして稜の基底が形成され、そのドームの上に正常な内層が次つぎに形成されたものである。

P10 (Pl. I, Figs. 1, 2) のように殻体本体の内層の一部が遊離して、かなり傾斜した稜を形成する場合も、基本的には外殻膜が何らかの原因でしわ (ただし、この場合はかなり大きなしわ) を生じたことに始まると考えられる。P10の場合の稜の形成過程を図によって説明すると次のようになる (図5)。すなわち、

- ①初期: 外殻膜に大きなしわが生じたため、しわが二重に折りたたまれ、基底部にドーム状の空間ができる。この空間を急速に埋めるため粗粒な結晶が生じ、一部には小さな空洞も生じることがある。一方、二重に折りたたまれた外殻膜のあいだには有機物が分泌された。
- ②中期: この有機物を基質にして石灰化が始まった。したがって、内部構造はまだ内層らしくない。
- ③末期: さらに、その外側に正常な内層が形成された。

D型: 元来平滑であるべき内表面の一部に瘤状の隆起がみとめられる (Pl. II, Figs. 1-3', 3) ということは、明らかに異常である。しかも、肉眼観察によってもその表面に規則的な条線がみとめられ (柴田, 1992)、瘤状隆起の内部にも何らかの構造の存在が予測された。断面の観察によって、予測されたとおり、殻腹方向にせり上った覆瓦状構造がみとめられ、しかもこの構造は内層深部に及んでおり、幼貝の時代からこの構造が形成され始めていたことを物語っている。また、この覆瓦状構造に対応して殻頂直下の殻体内部に、正常な殻体ではみとめられない、平行

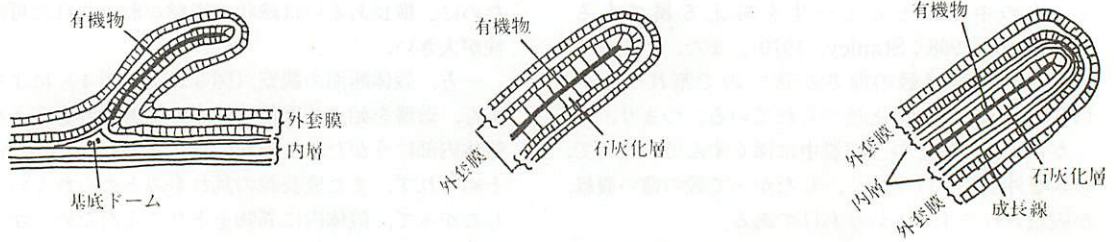


図5 傾斜した稜 (P10) の形成過程を示した模式図

脈が観察され、それは内層深部にまで達している。以上の観察により、瘤状隆起部内の覆瓦状構造の形成と、殻頂直下の平行脈の形成は密接な関連があるものと考えられる。この両構造の形成は、ともに発生初期に外套膜の一部に生じた病変によるものと考えられ、幼貝から成貝に至るまで継続したものと推定される。

E型：内表面にみとめられるさざ波状の微小な凹凸で、これを断面で観察すると、Pl. I, Fig. 4のように、さざ波の波頭に相当する部分では、内層特有の平行な成層構造が乱れ、谷に相当する凹の部分では乱れがみられないことから、この構造の形成は、病的なものではなく、外套膜の偶然に生じた微小なしわによって形成されたものと考えられる。

F型：D型同様外套膜上皮の病変によって形成されたものと考えられる。この型も、D型同様肉眼的にも異常な形態であり、内部構造もある程度推定できた。断面の観察によると (Pl. III, Figs. 1~3), 内層特有の成層構造をよぎって、殻腹方向にせり上るような覆瓦状構造がみとめられる。また、殻頂直下の壳体 (Pl. III, Figs. 1-2', 2) に平行脈がみとめられ、肉眼観察ではD型とはかなり異なるが内部構造では、D型と非常によく似ている。ただ、内部構造で異なる点は、F型の場合、覆瓦状構造の先端および平行脈の先端が、いずれも内表面に突出して鋸歯状 (Pl. III, Figs. 1-3', 3) を示す点のみである。F型の場合も、覆瓦状構造の形成と、平行脈の形成とは密接な関連性があるように考えられ、その形成も幼貝時代にはじまり成貝に至るまで継続したと考えられる。

G型：P8Aは、顆粒が前筋痕上から前背縁にかけて形成されている標本である。断面の観察によると、顆粒の壁の延長が前背縁を形成する壳体本体に連続し、その一部を構成している (Pl. IV, Figs. 3, 4)。また、P8Bは、顆粒が前背縁上に形成されている標本で、正常な壳体の上に顆粒が形成されている (Pl. IV, Figs. 1, 2)。なお、標本P8 (左殻) とP7 (右殻) とは合弁で、ともに前筋痕から前背縁にかけて顆粒

が形成されている。

以上のような観察の結果、顆粒は前閉殻筋から外套膜縁にかけての病変によって形成されたものと考えられる。また、この病変は成貝になってからのものと推定される。

結論と要約

以上の考察を要約すると、A~G型の成因は次のようにまとめられる。

A₁型：外圧による機械的な壳体の破壊と、その修復によって形成されたものと考えられる。

A₂型および**A₃型**：貝に接して存在した障害物が、貝の成長にもなって外套膜の上皮組織を圧迫するようになり、その結果形成異常を示すに至ったと考えられる。

B₁型：断面の顕微鏡観察からは、外套膜上皮の病変による結果とは考えられない。しかし、この型の形成部位が、後端および後端から腹縁にかけて、75.8%を占めることから、この型の成因が何らかの刺激による水管の異常な収縮運動と関連があることを示唆しているように思われる。

B₂型および**B₃型**：その形態から、底質を構成している物質をつつみこんだために形成された可能性が大きいので、他の二枚貝などの資料も参考にしながら今後検討していきたい。

C型：内層を形成する外套膜がしわをつくったために稜が形成されるようになったと考えられる。

D型：内層を形成する外套膜の発生初期の病変によるもので、幼貝時に始まり成貝に至るまで継続した結果形成されたと考えられる。

E型：内層を形成する外套膜が何らかの原因で、生じた微小なしわによって形成されたものと考えられる。

F型：内層を形成する外套膜の発生初期の病変によるもので、幼貝時に始まり成貝に至るまで継続した結果形成されたと考えられる。

G型：成貝となってから発生した前閉殻筋から外套膜縁にかけての病変によるものと考えられる。

文 献

- 千葉県地学教育研究会(1968):千葉県地学図集, 二枚貝編, 1-90.
- 波部忠重(1977):日本産軟体動物分類学, 二枚貝綱・掘足綱, 図鑑の北隆館, 東京, 372p.
- (1988):学研生物図鑑, 貝, II, 学習研究社, 東京, 294p.
- 波部忠重・伊藤潔(1965):原色世界貝類図鑑I, 保育社, 東京, 176p.
- 肥後俊一編(1973):日本列島周辺海産貝類総目録, 長崎県生物学会, 長崎, 397p.
- Merrill, A.S., Posgay, J.A. and Nichy, F.E.(1961): Annual marks on shell and ligament of sea scallop (*Placopecten magellanicus*). *Fish Bull.*, 65(2), 299-311.
- Naidu, K.S.(1971): Infection of the giant scallop *Placopecten magellanicus* from Newfoundland with an endozoic alga. *Jour. Invertebr. Pathol.*, 17, 145-157.
- 岡田要・内田清之助・内田亨監修(1971):新日本動物図鑑, 中, 北隆館, 東京, 803p.
- Purchon, R.D.(1968): The biology of the mollusca. Pergamon Press, 1-560.
- 柴田松太郎(1984):木下層産の変形ナミガイについて, 日本地質学会第91年学術大会講演要旨
- (1992):化石ナミガイにみられる形成異常の分類, 化石研究会会誌, 25, 15-24.
- Stanley, S.M.(1970): Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca), The Geological Society of America Inc. *Memoir* 125, 296 p.
- 魚住悟・鈴木清一(1981):二枚貝における殻体構造の進化, 軟体動物の研究(大森昌衛教授還暦記念論文集), 63-77.
- Watabe, N.(Ed. in Chief K.M. Wilbur)(1988): Shell Structure. The Mollusca, 69-104.
- Weymouth, F.W.(1920): The edible clams, mussels and scallops of California. California Fish and Game Comm., *Fish Bull.*, 4, 63-65.

図版の説明

Pl. I

Fig. 1 C型(P10) 殻頂(左)一殻腹(右)方向の縦断面 ×6 b:殻頂 g:成長線

Fig. 2 傾斜した稜(Fig. 1の□で囲った部分)の拡大写真 ×25 殻頂方向は右側, 殻腹方向は左側 g:成長線

Fig. 3 C型(IC) 殻頂(左)一殻腹(右)方向の縦断面 ×14 直立した稜 g:成長線

Fig. 4 E型(P27R) 上部の波うった面が内表面 殻頂一殻腹方向に直交する縦断面 ×30 g:成長線

Pl. II

Fig. 1 D型(P28) 殻頂(右)一殻腹(左)方向の縦断面 ×6 b:殻頂内表面は上, 外表面は下

Fig. 2 殻頂直下(Fig. 1の2'の部分)の拡大写真 ×20 左側が内表面, 右側が外表面方向 左右に走る平行線が平行脈, 上下方向の逆「く」の字の線が成長線

Fig. 3 瘤状隆起(Fig. 1の3'の部分)の拡大写真 ×13 上側が内表面, 下側が外表面 g:成長線, i:覆瓦状構造 下側の左右に走る平行線は正常な成長線

Fig. 4 瘤状隆起(Fig. 3)と直交する方向の縦断面 ×14 上が内表面, 下が外表面方向 p:微小空洞 i:覆瓦状構造

Pl. III

Fig. 1 F型(P28) 殻頂(左)一殻腹(右)方向の縦断面 ×6 上が内表面, 下が外表面 b:殻頂

Fig. 2 殻頂直下(Fig. 1の2')の拡大写真 ×28 右が内表面, 左が外表面方向 左右に走る平行線が平行脈, 「く」の字型の線が成長線

Fig. 3 Fig. 1の3'の部分の拡大写真 ×16 覆瓦状に重なる薄層の先端が内表面で鋸歯状を示す 殻頂は左, 殻腹は右 上が内表面, 下が外表面 g:成長線 i:覆瓦状構造

Pl. IV

Fig. 1 G型(P8B) ×6 前背縁上に形成された顆粒状構造物, 上が内表面 d:前背縁 s:殻体本体 gr:顆粒状構造物 p:空洞 w:壁

Fig. 2 顆粒状構造物(Fig. 1)の拡大写真 ×16 略記号はFig. 1に同じ

Fig. 3 G型(P8A) 前筋痕上に形成された顆粒状構造物 上が内表面, 右が前端 ×7 e:前端 他の略記号はFig. 1に同じ

Fig. 4 顆粒状構造物(Fig. 3の□で囲んだ部分)の拡大写真 ×30 右上は内表面, 右下は前端 略記号はFig. 1に同じ

