

二枚貝の微細成長縞

大野 照文*

1. はじめに

骨や歯、あるいは貝殻や甲羅などの生物の硬組織には、成長の軌跡である縞模様が見られる。これは硬組織形成に関係する生理活動や外部環境が時々刻々と変動し、でき上がった硬組織が均質ではなく微細構造や組成の異なる層の積み重なりからできているためである。層の積み重なりは硬組織の表面や断面で縞として観察されるので、成長縞と呼ぶことにする。生理活動や環境要因の中で周期的に変動するものがあれば、それを目盛りとして使って生物の成長やそれに関連した様々な現象を追跡することが可能となる。

微細な成長縞の解析の有用性を示したのは Wells (1963) である。彼はサンゴの化石の外壁にみられる節を年輪、それらの間の細かい縞を1日に一つできる日輪であると仮定し、節と節の間の縞の数を数えた。そして4億年前のデボン紀には1年の日数は400日あったと主張した。現在の地球の自転速度の減速率を外挿して得られる推定値と Wells の得た値はきわめてよく一致した。これをきっかけに古生物学だけでなく、生物学、水産学、考古学など様々な分野での微細成長縞の研究が相次いだ。

筆者はこれまで、二枚貝の殻を材料にこの分野の研究を行ってきた。本論では、筆者や多くの他の研究者の成果を参考として、二枚貝の殻の微細な成長縞の形成時間間隔の研究の現状の紹介を行ない、また成長縞研究の今後の展望についても述べてみたい。

2. 生物の硬組織と微細成長縞

生物の骨格は、多くの場合すでにできたものの周りに新しい材料がつけ加わって成長してゆく(付加成長)。このとき生理の変化あるいは外部環境の変動を反映して骨格をつくる構造に成分や配列方向の違い、あるいは表面の凹凸などが生じ、成長縞ができる。無脊椎動物では軟体動物、サンゴ、腕足類、棘皮動物、環形動物、甲殻類(フジツボ)などの骨格、節足動物の体表面、はね(Neville, 1967)などに、また、脊椎動物の鱗、耳石、歯、角、クジラの髭、毛髪(Neville,

1967; Peabody, 1961; Clark, 1974) にも微細成長縞が見られる。原始的な藍藻は藻体やその分泌物と細粒堆積物の薄い層が交互に重なったストロマライトと呼ばれる構造をつくる。

3. 二枚貝の微細成長縞

二枚貝の成長縞が目にとまるのは貝殻の表面(図1上)であるが、最も観察しやすいのは殻の断面である(図1下)。特に套線の外側の部分の微細成長縞は明瞭である。殻断面でみられる微細成長縞は酸によるエッ

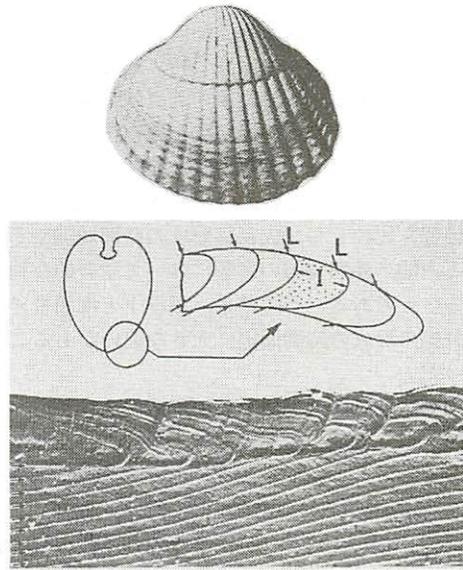


図1 西洋ザルガイ *Cerastoderma edule*。

上：左殻(殻高約1.5cm)。中：殻の断面と一部拡大図(模式図)。小さな矢印で示したのが成長線(その二つをLとラベルしてある)。成長線と線に挟まれた幅の広い部分が成長線(その一つを網をかけた上でIとラベルしてある)。下：セイヨウザルガイの殻の断面の走査型顕微鏡写真。白く細い成長線(一部を矢印でラベル)が明瞭に見える。

チングに対する抵抗力の強い細い縞（成長線；図1中のL）と2本の成長線の間の幅の広い縞（成長輪；図1中のI）の一組から出来ている。微細な成長縞はホタテガイやカキの靱帯の付着部にも見られる（Walossek, 1983；Ohno, 1984）。またホタテガイなどでは殻の外表面で最もよく観察できる。これらについても殻の断面との類推で細い縞や突出部分を成長線、その間の部分を成長輪と呼ぶことにする。

4. 微細成長線の形成リズム

先に述べた Wells の研究をきっかけに様々な分野で微細成長縞の研究が相次いだ。しかし、基礎的な研究は後回しにされ応用的な研究が先行した。筆者の専門である二枚貝についても多くの研究で（Hall *et al.*, 1974；Hall, 1975；Kennish & Olsson, 1975；Kennish, 1978）生息環境の違いに関係なく成長縞は日周期で、つまり1日に一組の成長線と成長輪がつくられると仮定されていた。

最近10年程の間ようやく基礎的な研究が行なわれるようになり、微細な成長縞の形成についての知識が蓄積してきた。このような研究で特に威力を発揮するのは飼育実験である。飼育実験の利点は実験期間中の日数や潮汐の数、期間中の環境要因の変化、実験開始時の個体の大きさ、飼育期間中の成長速度をはじめとする情報を把握でき、これらのデータと形成された縞の数や模様を比較して、成長縞形成の時間間隔やそれに与える内的、外的要因の影響について総合的な判断を下せることである。その結果、潮線下と潮間帯では微細成長縞の形成の時間間隔に大きな違いがあることがわかった。

潮線下の二枚貝の微細成長縞の形成

潮線下の二枚貝の微細成長縞の形成の時間間隔には様々なものがある。シャコガイの *Tridacna maxima*（Henocque, 1977, 1980；Ohno, 1985）や *T. crocea*（Ohno, 1985）は飼育日数にほぼ等しい数の微細成長縞を作ることが実験的に確かめられている。*Tridacna* の仲間はその外套膜に光合成を営む渦鞭毛藻を共生させている。飼育日数と微細成長縞の本数の一致は、共生藻の光合成活動の日周期の反映と考えられる。ホタテガイの一種の *Pecten diegensis* と *P. vogdesi* では殻の表面に飼育日数に近い数の成長縞をつくる個体が多い（Clark, 1975）。Clark (1975) は、もともと1日1本の成長縞をつくる *Pecten diegensis* を8時間おきに明暗を繰り返す、いわば1日を16時間に縮めた人工照明下で飼育したところ、実験期間中の16時間サイクルの数に近い成長縞ができたので、*P. diegensis* の微細成長縞の形成には光線の刺激が関与していると述べた。その他、実験の詳細は不明であるが、Wrenn

(1972) もホタテガイの仲間の *Argopecten irradians concentricus* を自然と同じ明暗サイクルで飼育した結果、成長縞が日周期でできると報告している。トリガイ *Fluvia mutica* も飼育日数にほぼ等しい成長縞をつくる（Ohno, 1985）。しかし、この種や *P. vogdesi* については、これが、確実な日周期なのか、またそうとしても周期が内因的な生物時計に起因するのか、環境の日周期変動で維持されているのか確かめられていない。

ホタテガイの *Argopecten circularis*（Clark, 1975）やアカガイ *Scapharca broughtoni*（Ohno, 1985）は実験日数のほぼ2倍近い（つまり、半日に約1つ）微細成長縞をつくる。自然界に存在する周期で半日もっとも近いのは、12.4時間の半日潮の周期である。しかしこれらの二枚貝の成長縞形成が潮汐と因果関係を持つのか、また周期の維持が生物時計によるのか、あるいは環境の変動によるのかどの点をとっても不明で、今後の研究課題である。

また潮線下の二枚貝では、実験期間中に形成された成長縞の数の個体差が大きく、しかもそれが実験日数や潮汐の数など自然界に普通にみられる周期の数とも一致しないので形成の時間間隔が非周期的と考えられる場合も多く知られている。Clark (1975) はホタテガイの *Chlamys hastata hastata*, *C. h. herica*, *Hinnites multirugosus* のように実験日数や実験期間中の潮汐の数と形成された成長縞数の間になんらの相関関係も見られない種の存在を報告している。*Mercenaria mercenaria* の成長縞形成にも周期性がないようである。Thompson (1975) は室内実験を行なって、殻の開閉活動に内的な太陽日（24.0h）や太陰日（24.8h）の周期があるとし、成長縞もこのような周期で形成されると結論した。しかし同様の実験を行なった Gordon & Carriker (1978) は、殻の開閉間隔は個体ごとに5～12.8時間と大きなバラツキがあり、日周期はおろか、なんらの周期性もないことを示した。

ホタテガイについては、微細成長縞形成の頻度と殻の成長速度や水温を比較した研究がある。自然光の下で飼育した *Argopecten irradians* は1日あたり正確に1本の成長縞をつくるが、成長速度が1日あたり150 μm 以下になると一つの成長縞をつくるのに1日以上時間が必要となる（Palmer, 1980）。また *Pecten maximus* では成長縞形成頻度は個体の大きさ、殻の部位、成長の速度、そして特に水温のわずかな違いなどに依存し（Gruffydd, 1981）、とくに水温の影響は大きく、10°Cのときの形成頻度（35日の飼育期間で10から15）は14.5°Cのときのそれ（同期間中に30弱）の半分にしかならない。殻の成長量や水温は季節的な変化をするので、成長縞の形成頻度にも季節による変化がみられるはずである。事実ホタテガイの一種 *Chlamys*

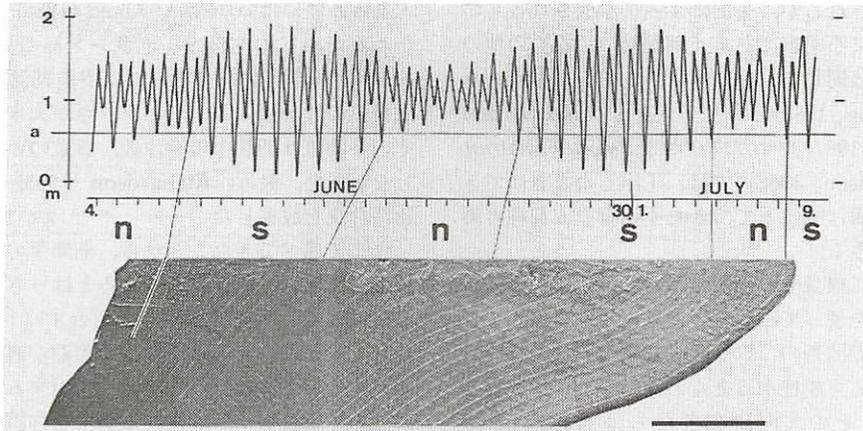


図2 カワラガイ *Fragum unedo* の潮汐成長パターン。

上：実験場所（石垣島川平）での実験期間中（1980年6月～7月）の潮汐と二枚貝の飼育位置(a)。下：実験期間中にできた成長パターン。このカワラガイは大潮(S)のときには毎日干出し、それに応じて明瞭な成長線ができた。小潮(n)のときには長期にわたって連続して水没し、明瞭な成長線をつくらなかった。

opercularis では季節的に大きく変動する (Broom & Mason, 1978)。5月から8月にかけては1日平均0.81ないし0.94の成長縞ができ、それ以外の時期には1日あたり0.13から0.58の成長縞しか出来ない。形成頻度がこのように大きく変動することは、かりに周期性があるような場合でも、環境条件その他によってはこの周期性が維持されなくなる可能性もあることを示唆している。

潮間帯の二枚貝の微細成長縞の形成

一方、潮間帯の二枚貝の微細成長縞の形成周期には、生息場所での潮汐という外部要因が圧倒的な影響を与えていることがわかってきた。飼育実験の行われる以前に、すでに Le Gall (1970) は、イガイ *Mytilus edulis* の殻の表面に見られる成長縞が12.4時間おきの潮汐周期でできると考えていた。また Evans (1972, 1975) は、潮間帯にすむコケライシカゲガイ *Clinocardium nuttalli* の成長縞の配列様式とすんでいる場所の潮汐カーブを比較し、成長縞は干潮時の貝の干出の記録であると結論していた。

微細成長縞と潮汐の関係は、セイヨウザルガイ *Cerastoderma edule* を材料とした多くの飼育実験を通じて詳しく研究されている。Richardson *et al.* (1979, 1981) は潮間帯で干潮時に必ず干出すような場所では、この貝が飼育期間中の潮汐サイクル数（12.4時間の満ち干の回数）と同じ数の成長縞をつくることを示した。同じ結果は Deith (1983) と Ohno (1985) によっても得られている。Richardson *et al.* (1981) は潮間帯で2つの連続する潮汐サイクルにわたって1時間ごと

に *C. edule* を採集し、最後にできた成長線から腹縁までの距離（すなわち一番新しくできた成長輪の幅）を調べた。成長輪の幅は干潮時から満潮を経て次の干潮の直前まで増加を続け、干潮時の干出の終わり頃に再び殻の縁に成長線が見られるようになる。このことは貝が水没しているときには成長輪ができ、干潮時に干出するときに成長線が形成されることを示している。

ここで問題となるのは、成長縞の形成のペースメーカーは内在的な生物時計か、それとも外因なのかである。潮間帯の中でも相対的な高度によっては毎回の干潮や満潮ごとに必ずしも冠水したり干出したりしない場所がある。潮間帯の二枚貝の殻の成長縞の形成が生物時計に支配されているのか外的刺激に支配されているのかはこのような場所で調べてみればすぐに結論が出る。もし生物時計に支配されているならば、低潮線近くで小潮の時期に干潮時に干上がらないような場所で飼育した二枚貝の殻にも干潮時に対応した成長線が形成されるはずである。実際にはそうではないことは、例えば図2に示されたカワラガイ *Fragum unedo* の殻の成長線形成と潮汐の関係を見れば明らかである (Ohno, 1985)。この二枚貝が育った石垣島の川平湾では潮汐は強い日潮不等を伴い、1日2回の干潮の潮位に大きな差がある。このため飼育された個体は、大潮のときにも1日（太陰日）に一度しか干出せず、小潮のときには数日にわたって連続的に水没した。形成された成長線の配列は、12.4時間ごとの干潮に対応するのではなく1日1度の干出とよく一致している。小潮のとき数日にわたって二枚貝が水没しているときにも

成長線は形成されるが、干出によって形成されるものに比べて格段に不明瞭である。潮間帯の二枚貝の他の種類でも事情は同じで、セイヨウザルガイ *Cerastoderma edule* (Ohno, 1983), アサリ *Tapes philippinarum* (Richardson, 1987) やナガウバガイ *Supisula subtruncata* (Richardson, 1988) では、干出したときにできる明瞭な成長線は潮線下でできた不明瞭な成長線と簡単に区別ができる。

同じ種類の二枚貝で、潮間帯から潮線下までの分布域をもつものを使って潮間帯と潮線下で飼育実験をしても、やはり潮間帯の二枚貝の成長縞形成に生物時計が関与している可能性がほとんどないことが示される。Richardson とその共同研究者たちは上記の *Cerastoderma edule* (Richardson *et al.*, 1980) をはじめ、*Tapes philippinarum* (Richardson, 1987) *Supisula subtruncata* (Richardson, 1988) について潮線下や実験室で常に水没した状態での飼育実験も行ない、その結果、微細成長縞は生物時計の働きで潮汐周期で作られると考えた。ただしこれらの実験で作られた微細成長縞数は個体ごとの変異が非常に大きく、しかも実験期間中の潮汐の数との一致も悪く、彼らの結論を受け

入れるわけにはいかない。Ohno (1985) はこの点を確かめるためドイツのヘルゴランド島の潮線下で、*C. edule* の飼育実験を行なった。実験期間中に作られた成長縞の数は個体間でのバラツキが大きいだけでなく、その平均値は期間中の潮汐数、日数のいずれとも一致しなかった。最近、Richardson (1993) もようやく生物時計説を放棄した。

今まで述べてきたことから、潮間帯の二枚貝は潮汐周期を反映して成長縞をつくるとはっきりと結論できる。ここで、「潮汐周期で」と言わずに「潮汐周期を反映して」と書いたのは、潮汐の周期が直接縞の形成に関与するのではなく、干潮時に干出することによって初めて成長線が形成される事情を強調しておきたいからである。干潮時でも干出しなければ明瞭な成長線はつくられないのである。

潮間帯の二枚貝の干出と成長線形成の関係は季節的にくずれにくいことが *Cerastoderma edule* で確かめられている。Ohno (1985) は、この二枚貝を水温が急激に下がり、それに応じて殻の成長量も小さくなる秋に飼育実験した結果、成長線、成長輪の幅が小さくなるものの、飼育期間中の干出数と等しい数の成長線が

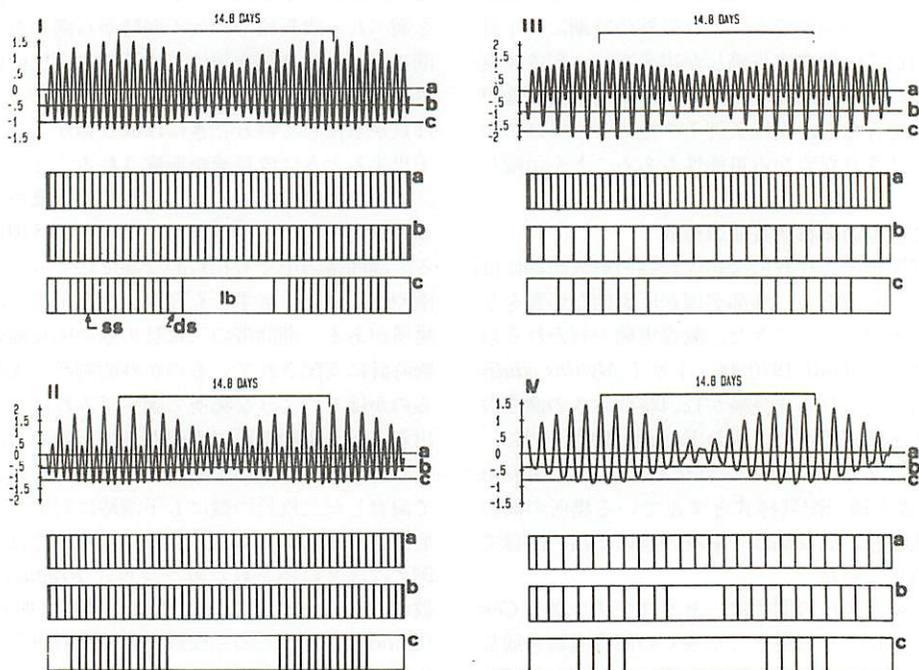


図3 さまざまな潮汐タイプとそれに応じた成長パターン（シュミレーション）。
 a：半日潮，b：満潮位の日潮不等が強い混合潮，c：低潮位の日潮不等が強い混合潮，d：一日潮。それぞれの潮汐タイプについて潮間帯の3つの高度（a，b，c）で出来る成長線パターン（a，b，c）をその下に示す。横長の枠が貝殻で縦線が干出で出来た成長線を示す。図3-c-cと図2下のカワラガイの成長パターンがよく似ていることに注目。

形成されることを確認している。冬の極寒期に殻の成長が停止するときには成長線も成長輪もできず、したがって成長縞形成が停止することは自明のことである。

5. 潮間帯の二枚貝に見られる成長線の配列パターン

潮間帯での成長縞の形成のペースメーカーは潮汐である。潮間帯では二枚貝の殻に干潮時の干出が明瞭な成長線として記録されてゆく。ある干潮時に干出するか否かはその地域の潮汐タイプと潮間帯内での相対的な高さによって違う。このため潮間帯の二枚貝は殻に、潮汐タイプと潮間帯内での高さによって決まる様々な成長線の配列パターンを持つこととなる。任意の潮汐カーブをコンピュータによって描き、そのような潮の干満の見られる潮間帯のさまざまな高さにすむ二枚貝の殻の成長線の配列パターンを予測してみた。図3には4つの典型的な潮汐タイプを示し、それぞれについて3つの違った高さでできる成長線の配列パターンを示してある。

1日に2回潮が干く、半日潮の潮間帯の中潮線付近では、もう一つ特徴的な成長パターンが見られる。図4下のような、太い成長線と細い成長線の繰り返しが見られるのである。昼間と夜間の干出時の気温や底質

の温度の違いが、このような模様のできる原因である。昼間の干出時には太い成長線が、夜間の干出時には細い成長線ができる (Richardson *et al.*, 1981; Ohno, 1985)。半日潮の干潮から次の干潮までの間隔は12.4時間である。このため干潮時間は1日あたり50分づつずれることになり、ある日の正午の干潮は、半月後には真夜中の干潮になってしまう。このため太い線と細い線の出現順序も半月毎に逆転する。半月の間に起こる干潮は、ちょうど1ヵ月あたりの太陰日の数と同じである。

これらの潮汐成長パターンは、潮間帯での成長縞解析や考古学や古生物学で扱う生息場所不明の試料中からの潮間帯にすんでいた二枚貝の特定、成長量の見積もりなどに役立てることができよう。また、太い成長線と細い成長線の繰り返しとその順序逆転パターンは1ヵ月の長さ(1月あたりの太陰日の数)の推定にも利用できる。実際に化石二枚貝からも潮汐成長縞が見つかり、それらの解析から7万年前の大阪の潮汐は干潮の潮位に大きな日潮不等のみられる現在の潮汐タイプとは大きく異なり、日潮不等のほとんどない半日潮であったこと、また1500万年前、岐阜県の瑞浪市(図4上)にまで入りこんでいた海でも、潮汐は日潮不等の弱い半日潮であったことなどが明らかにされている (Ohno, 1989)。

6. 微細成長縞形成の生理的メカニズム

二枚貝の殻の微細成長縞模様の形成の時間間隔については以上に述べた。では形成の生理的メカニズムはどのようなものであろうか。残念ながらそのメカニズムは余りよく判っていないのが現状である。

微細成長縞の組成については、成長線は、成長輪に比べて石灰質をより多く含んだ部分だという意見もあるが (Koike, 1980; Deith, 1985)、有機物を成長輪の部分より多く含んでいるために酸によるエッチングに強いのだというのが大方の見方である (Pannella, 1975; Lutz & Rhoads, 1977, 1980)。成長線に有機物が濃集する理由については次のような説がある。二枚貝が殻を閉じている間にその体液は無気呼吸によって酸性になることが知られている (Crenshaw & Neff, 1969)。Lutz & Rhoads (1977) や Gordon & Carrier (1978) らはこの酸性の体液を中和するために殻の内表面が溶かされると考えた。このとき殻の有機成分は溶け去らず表面に留まる。殻の成長が再開されると鉱物成分とともに有機物ももう一度この部分に分泌されるので有機物に富んだ層ができる。これが成長線だといっているのである。しかし、Wilkes (1979), Wilkes & Crenshaw (1979), Crenshaw (1980) は *Mercenaria mercenaria* やヒバリガイの一種 *Geukensia demissa*

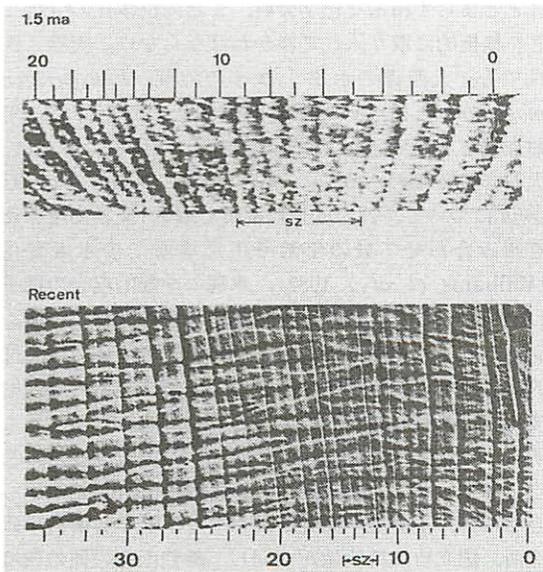


図4 二枚貝の殻の潮汐成長線(電顕写真)。

下は現生の潮間帯にすむ西洋ザルガイのもの。上は1500万年前の潮間帯にすんでいた二枚貝化石のもの(岐阜県瑞浪市産)。写真のような太い成長線と細い成長線のくり返しは干潟に棲む二枚貝の成長線だけに見られる。(画像処理協力: 近畿大学理工学総合研究所の海野和彦先生)

では套線よりも内側では確かに殻の溶解が起こるが、その外側で成長線がもっとも明瞭に観察される部分では溶解が観察されないことを見いだしている。また次のような観察事実も Lutz 達の溶解説に疑問を投げ掛けるものである。*G. demissa* や *Cerastoderma edule* などは干潮時に空气中で殻を開いて空気呼吸する能力がある (Lent, 1969; Boyden, 1972a, b)。干潮時に *C. edule* が殻を開いている様子は Ohno (1985, Abb. 2a) が写真で示した。一方イガイ *Mytilus edulis* は、干潮時にしっかりと殻を閉じることが知られている。この生態からすれば、殻をしっかりと閉じる *M. edulis* は *G. demissa* や *C. edule* よりも明瞭な成長線を殻の中に形成するはずであるが、現実にはそうではない。筆者の観察した限りでは、*G. demissa* や *C. edule* のほうが套線よりも外側の殻の中に明瞭な成長線を持ち、逆に *M. edulis* の同じ部分には成長線はほとんど観察されない。このような事実を前にするとき、Lutz 達の無気呼吸による殻成長線形成説はその説得力を欠くように思われる。しかしこれに代わって成長線の形成の生理的メカニズムを説明する説はないのが現状である。

7. 成長縞解析これからの方向性

ここまで筆者の行った二枚貝の微細成長縞に焦点を絞った紹介を行ってきたが、最後に成長縞研究において今後重要となるであろう方向性についての私見を述べて締めくくりとしたい。

最初に、まず研究対象として興味深いものをあげる。それは、ストロマトライト (stromatolite) の縞である。ストロマトライトとは、主にバクテリアやラン藻などの微細な光合成能力のある原核生物が、成長や生理活動に伴って堆積物を捕捉、固結、あるいは体の周囲に鉱物の沈着を誘発してつくる縞状構造である。ストロマトライトの縞模様の研究の重要性は2つに集約される。一つは、その縞の形成のリズムにある。それは、ラン藻がつくるストロマトライトの微細な縞は、光合成の日周期を反映して1日に1枚形成されるのではないだろうかという期待感からのものである (Pannella, 1976)。もし日周期がみられるならば、年輪と年輪の間の微細な縞の数を数えることによって二枚貝その他の無脊椎動物の出現以前のプレカンブリア代の地球の1年あたりの日数がわかり、この値から潮汐摩擦が原因で起こる地球の自転速度の変化、月と地球間の距離の変動などを具体的に復元できる。最古のストロマトライトは35億年前から知られており (Schopf *et al.*, 1983)、無脊椎動物の骨格からよりもはるかに古い時代の情報をもたらしてくれる。

もう一つの興味は、ストロマトライトを示相化石と

して、プレカンブリア代の海洋環境を明らかに出来ないかという点である。現在の沈着型ストロマトライトの中には、リフトバレー沿いのタンガニーカ湖のように、原始地球にはふつうに見られたであろう環境で形成されるものがある。しかも、沈着型ストロマトライトの方解石は、ラン藻の光合成の副産物である水酸基が水中の HCO_3^- と反応してできた炭酸イオン (CO_3^{2-}) が同じく水中のカルシウムカチオン (Ca^{2+}) と結びついて細胞外で形成される (Merz, 1992)。このため、沈着型ストロマトライトの石灰化は環境、特に水に溶解している物質の組成に大きく影響され、逆に言えば過去の環境の記録計として利用できるはずである。大部分のプレカンブリア代のストロマトライトはこのタイプと考えられている (Kempe and Kazmierczak, 1988)。沈着型ストロマトライトの縞の形成の研究やそれを作ったと考えられるラン藻の研究は、プレカンブリア代の原始海洋環境に復元に貴重な情報をもたらすに違いない。

もう一つの方向は、研究手段に関わるものである。ストロマトライトから過去の海洋環境を調べようとするれば、当然のことながら化学的な情報を取り出すこととなる。ストロマトライトに限らず今後の成長縞の研究は、これまでのように成長線の配列パターンの解析にとどまらず精密な化学分析、また同位体比の分析などを積極的に取り入れてゆかねばならない。実際二枚貝でも、大西洋のホタテガイの仲間、*Placopectgen magellanicus* について酸素同位体比の測定による年齢査定がされている (Krantz *et al.*, 1984)。さらに、大西洋の陸棚のナガウバガイの仲間 *Spisula solidissima* について、殻の成長縞解析と酸素・炭素同位体比を組み合わせて貝の年齢や生息場所での水温変化 (Williams *et al.*, 1982)、水塊の季節的混合の様子 (Arthur *et al.*, 1983) などが明らかにされている。ジャコガイの仲間 *Tridacna maxima* については、性的に成熟する10年目までの貝殻には海水温度の季節的变化を反映した酸素同位体比の変動が見られることも明らかになっている (Jones *et al.*, 1986)。また、スウェーデンでは、最近 Mutvei や Westermark が中心となって、王立工学研究所、ウプサラ大学放射科学研究所、国立自然博物館が共同し、酸性雨その他の環境汚染のモニタリングを主眼として、淡水性 (*Margaritifera margaritifera*, *Unio crassus*, *U. tumidus*, *U. pictorum*) や海水ないし汽水性の二枚貝 (*Arctica islandica*, *Macoma baltica*) を使い、SEM, m-PIXE, ICP-MS などの機器を導入して精力的な研究を開始している (Mutvei, 1993; Mutvei & Westermark, 1993)。その結果、酸性雨の強い水域で育った *Margaritifera* の殻は成長が非常に遅く、傷害輪も多いが、石灰

による中和作業が始まって以来、成長率は数倍になったことが明らかになった (Mutvei, 1993)。また、*Arctica* の殻について、当時の農耕の営みと関連があると考えられる19世紀の初期の数十年間にわたるNとPの増加 (Westermarck *et al.*, 1993) などが明らかになってきた。

このように、生物の成長縞の解析は、縞の配列様式や化学組成変化、同位体比の変動などを組み合わせることによって、12.4時間の時間分解能での生き物の成長や環境変化から、プレカンブリア代の海洋環境や地球と月の関係までを明らかにすることの出来る可能性を持った研究分野である。一方、わが国では亜寒帯から亜熱帯までの海中気候帯に多種、多様な生物が暮らしていて、基礎データを集めるための現生生物の入手が容易である。また、海産生物などの養殖技術に優れている。さらには、電子計算機、電子顕微鏡をはじめとする高度な研究実験機器も比較的身近にある。このような地の利をいかして、今後わが国の若手研究者によって生物成長縞の解明においても世界をリードする研究が行われる可能性はきわめて高いと期待される。

文 献

- Arthur, M.A., Williams, D.F. and Jones, D.S. (1983) Seasonal temperature-salinity changes and thermocline development in the mid-Atlantic Bight as recorded by the isotopic composition of bivalves. *Geology*, 11 : 655-659.
- Boyden, C.R. (1972a) Aerial respiration of the cockle *Cerastoderma edule* in relation to temperature. *Comp. Biochem. Physiol.*, 43A : 697-712.
- Boyden, C.R. (1972b) The behavior, survival and respiration of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* in air. *Journal mar. Biol. Ass. U. K.*, 52 : 661-689.
- Broom, M.J. and Mason, J. (1978) Growth and spawning in the pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Mar. Biol.*, 47 : 277-285.
- Clark, G.R. II (1974) Growth lines in invertebrate skeletons. *A. Rev. Earth Planet. Sci.*, 2 : 77-99.
- Clark, G.R. II (1975) Periodic growth and biological rhythms in experimentally grown bivalves. In, *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, ed. by G.D. Rosenberg and S. K. Runcorn, Wiley, London, pp. 103-107.
- Crenshaw, M.A. (1980) Mechanisms of shell formation and dissolution. In, *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*, ed. by D.C. Rhoads and Lutz, R.A., Plenum, N.Y., pp. 115-132.
- Crenshaw, M. and Neff, J.M. (1969) Decalcification at the mantle-shell interface in molluscs. *Am. Zool.*, 9 : 881-885.
- Deith, M.A. (1983) Molluscan calendars : the use of growth-line analysis to establish seasonality of shellfish collection at the Mesolithic site of Morton, Fife. *Journal of Archaeological Science*, 10 : 423-440.
- Deith, M.A. (1985) Composition of tidally deposited growth lines in the shell of edible cockle, *Cerastoderma edule*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 65 : 573-581.
- Evans, J.W. (1972) Tidal growth increments in the cockle *Clinocardium nuttalli*. *Science*, 176 : 416-417.
- Evans, J.W. (1975) Growth and micromorphology of two bivalves exhibiting non daily growth lines. In, *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, ed. by G.D. Rosenberg and S. K. Runcorn, Wiley, London, pp. 119-134.
- Gordon, J. and Carriker, M.R. (1978) Growth lines in a bivalve mollusk : Subdaily patterns and dissolution of the shell. *Science*, 202 : 519-521.
- Gruffydd, LL. D. (1981) Observations on the rate of production of external ridges on the shell of *Pecten maximus* in the Laboratory. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 61 : 401-411.
- Hall, C.A. Jr. (1975) Latitudinal variation in shell growth patterns of bivalve molluscs : implications and problems. In, *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, ed. by G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn, Wiley, London, pp. 163-175.
- Hall, C.A. Jr., Dollase, W.A. and Corbato, C. E. (1974) Shell growth in *Tivela stultorum* (Mawe, 1823) and *Callista chione* (Linnaeus, 1758, Bivalvia) : Annual periodicity, latitudinal differences, and diminution with age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 15 : 33-61.
- Hennoque, Y. (1977) Etude de la croissance de Mollusques Bivalves par examen des stries d'accroissement de leur coquille. *Tridacna maxima-Tapes dequassatus. Diplome del' Ecole Pratique des Hautes Etudes, Laboratoire de Biologie marine et Malacologie*, Paris, p130.

- Hennoque, Y. (1980) Etude du b nitier *Tridacna maxima* (Mollusques-Bivalves) par examen des stries de croissance de sa coquille. *Soc. Zool. Fr., Bull.*, 105 : 309-312.
- Jones, D.S., Williams, D.F. and Romanek, C.S. (1986) Life history of symbiont-bearing giant clams from stable isotope profiles. *Science*, 231 : 46-48.
- Kempe, S. and Kazmierczak, J. (1988) Calcium carbonate supersaturation and the formation of in situ Calcified Stromatolites. In, *Facets of Modern Biogeochemistry.*, ed. by V. Ittekkot, Kempe, S., Michaelis, W. and Spitzzy, A., Springer-Verlag, Berlin, pp. 255-278.
- Kennish, M.J. (1978) Effect of thermal discharges on mortality of *Mercenaria mercenaria* in Barnegat Bay, New Jersey. *Environ. Geol.*, 2 : 223-254.
- Kennish, M. J. and Olsson, R.K. (1975) Effects of thermal discharges on the microstructural growth of *Mercenaria mercenaria*. *Environ. Geol.*, 1 : 41-64.
- Koike, H. (1980) Seasonal dating by growth-line counting of the clam *Meretrix lusoria*. *Univ. Museum, Univ. Tokyo, Bull.*, 18 : 120.
- Krantz, D.E. Jones, D.S. and Williams, D.F. (1984) Growth rates of the sea scallop, *Placopecten magellanicus*, determined from the ¹⁸O/¹⁶O record in shell calcite. *Biol. Bull.*, 167 : 186-199.
- Le Gall, M.P. (1970) Methode d'etude des stries de croissance de *Mytilus edulis* L. mise en evidence du rythme et des modalites de leur formation. *C.r., hebdomadaire Seances Acad. Sci., Paris*, D270 : 509-511.
- Lent, C.M. (1969) Adaptations of the ribbed mussel *Modiolus demissus*, to the intertidal habitat. *Am. Zoologist*, 9 : 283-292.
- Lutz, R.A. and Rhoads, D.C. (1977) Anaerobiosis and a theory of growth line formation. *Science*, 198 : 1222-1227.
- Lutz, R.A. and Rhoads, D.C. (1980) Growth patterns within the molluscan shell : an overview. In, *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*, ed. by D.C. Rhoads and R.A. Lutz, Plenum, New York, pp. 203-254.
- Merz, M.U.E. (1992) The biology of carbonate precipitation by cyanobacteria. *Facies*, 26 : 81-102.
- Mutvei, H. (1993) Structure, chemistry and growth rates in invertebrate skeletons as indicators of environmental changes and pollution in past and recent times. *The Seventh International Symposium on Biomineralization, Monaco, Program and Abstracts* : 56.
- Mutvei, H. and Westermark, T. (1993) Methods for studies of environmental changes by using chemical and structural information in invertebrate skeletons. *ibid.* : 56.
- Neville, A.C. (1967) Daily growth layers in animals and plants. *Biol. Rev.*, 42 : 421-439.
- Ohno, T. (1983) A note on the variability of growth increment formation in the shell of the common cockle *Cerastoderma edule*. In, *Tidal Friction and the Earth's Rotation II*. ed. by P. Brosche and J. Suendermann, J., Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 222-228.
- Ohno, T. (1985) Experimentelle Analysen zur Rhythmik des Schalenwachstums einiger Bivalven und ihre pal obiologische Bedeutung. *Palaeontographica*. Abt. A, 189 : 63-123.
- Ohno, T. (1989) Paleotidal characteristics determined by micro-growth patterns in bivalves. *Palaeontology*, 32 : 237-263.
- Palmer, J.D. (1980) Observations on shell deformities, ultrastructures, and increment formation in the bay scallop *Argopecten irradians*. *Mar. Biol.*, 58 : 15-23.
- Pannella, G. (1975) Paleontological clocks and the history of the Earth's rotation. In, *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, ed. by G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn, Wiley, London, pp. 253-284.
- Pannella, G. (1976) Geophysical inferences from stromatolite lamination. In, *Stromatolites* ed. by Walter, M.R., Elsevier, Amsterdam, pp. 637-685.
- Peabody (1961) Annual growth zones in living and fossil vertebrates. *J. Morphology*, 108 : 11-62.
- Richardson, C.A. (1987) Tidal bands in the shell of the clam *Tapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850). *Proc. R. Soc. Lond.* B230 : 367-387.
- Richardson, C.A. (1988) Tidally produced growth bands in the subtidal bivalve *Spisula subtruncata* (Da Costa). *J. Moll. Stud.*, 54 : 71-82.

- Richardson, C.A., Crisp, D.J. and Runham, N. W. (1979) Tidally deposited growth bands in the shell of the common cockle, *Cerastoderma edule* (L.). *Malacologia*, 18 : 277-290.
- Richardson, C.A., Crisp, D.J. and Runham, N. W. (1981) Factors influencing shell deposition during a tidal cycle in the intertidal bivalve *Cerastoderma edule*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 61 : 465-476.
- Richardson, C.A. (1993) Exogenous or endogenous control of growth band formation in subtidal bivalve shells ? *Manuscript submitted for publication in the Proceeding of the 7th International Biomineralization, Monaco*.
- Schopf, J.W. and Walter, M.R. (1983) Archaeal microfossils : New evidence of ancient microbes. In, *Earth's Earliest Biosphere. Its Origin and Evolution*. ed. by Schopf, J.M., Princeton University Press, Princeton, NJ., pp. 214-239.
- Thompson, I. (1975) Biological clocks and shell growth in bivalves. In, *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*, ed. by G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn, Wiley, London, pp. 149-162.
- Walossek, D. (1982) Zur Verbreitung, Variabilitaet, Taxonomie, Biologie und Nutzbarkeit von *Chlamys patagonica* (King and Broderip, 1832) (Mollusca : Bivalvia : Pectinidae). *Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades des Fachbereichs Biologie der Universitaet Hamburg*, p 121.
- Wells, J.W. (1963) Coral growth and geochronometry. *Nature*, 197 : 948-950.
- Wilkes, D. (1979) Shell dissolution during anaerobiosis in the atlantic ribbed mussel, *Geukensia demissa*. *Master Thesis, Univ. North Carolina*, p31.
- Wilkes, D. and Crenshaw, M.A. (1979) Formation of a dissolution layer in molluscan shells. In *Electron Microscopy II*, ed. by O. Johari and R. P. Becker, SEM Inc., O'Hare/Illinois, pp. 469-474.
- Williams, D.F., Arthur, M.A., Jones, D.S. and Healy-Williams, N. (1982) Seasonality and mean annual sea surface temperatures from isotopic and sclerochronological records. *Nature*, 296 : 432-434.
- Westermark, T. Carell, B., Mutvei, H., Forberg, S. and Kulakowski, E. (1993). Shells of *Arctica islandica* as marine environmental archives. Methodology and applications of N. European materials. *The Seventh International Symposium on Biomineralization, Monaco, Program and Abstracts* : 56.
- Wrenn, S. (1972) Daily increment formation and synchronization in the shell of the bay scallop. *American Zoologist*, 12 : 32-37.

Abstract

Microscopic growth patterns in various bivalve shells have been used in tracing their growth and in relating them with environmental parameters. They have also been used in determining the number of days per month or per year in the geological past, because such estimations would provide information on the kinetic history of the Earth-Moon system. The prerequisite for such study, the mechanism of the formation of growth lines and increments and the rhythm of growth pattern formation, is not yet well understood. The exceptions are intertidal bivalves, in which tidally formed patterns are easily to be recognized. These patterns do not originate endogenously but through tidal exposures and emergence driven through external tidal fluctuation of sea water.

These tidally formed patterns are useful for the applications mentioned above. Because shelled invertebrate fossils are limited to the Phanerozoic, more effort should be given to decode information contained within the stromatolite of the Precambrian Eon.