

隆起体をもつ化石アカガイと穿孔性多毛類ポリドラとの関係

柴田 松太郎*

はじめに

かつて正垣 (1936) はblister (貝付真珠) を有するアカガイについて報告し、真珠形成に穿孔性多毛類 *Polydora* が関与しているとし、その形態的特徴を記載した。正垣は、この *Polydora* はヨーロッパ産の *P. ciliata* (Johnston) に近似し、インド産の *P. hornelli* Herdman に酷似するが、若干の点でこれらとは異なり、その時点では *Polydora* sp. としておくとした。

筆者は、正垣 (前出) の報告した貝付真珠をもつアカガイによく似た隆起体をもつ化石アカガイ (成田層産) を入手したが、この標本の外表面には穿孔性多毛類 *Polydora* により穿たれたと思われる出入口や溝がみとめられ、正垣 (前出) の報告同様隆起体が *Polydora* の穿孔に対するアカガイの防御反応の結果形成された可能性があるので検討した。

試料と方法

試料: アカガイ *Scapharca broughtonii* (Schrenck) の左殻

産地: 千葉県印旛郡印旛村鶴巻

産出層: 成田層

研究方法: 肉眼観察、軟X線写真の観察および隆起体を殻頂-殻腹方向に縦断した薄片の顕微鏡写真の観察による。

観察所見

1) 肉眼観察

殻体の計測値

殻長: 10cm, 殻高: 9cm, ふくらみ: 3cm

i) 外面観 (図1)

Polydora により穿たれたと思われる出入口が3か所 (Ap_1 , Ap_2 , Ap_3) みとめられる。そのひとつ (Ap_1) は、殻頂と殻腹のほぼ中間、やや後

方よりに位置し、出入口から後方へ約1.8cmの直線状の溝 (Gr) が穿たれている。この溝の幅は約1.2mmで成長線をやや斜めに切っている。他の2つの出入口 (Ap_2 , Ap_3) は後端近くに、約5mmの間隔をおいて放射方向に1列にならんでいる。このうち殻頂側の出入口 (Ap_2) から幅約1mmの溝が成長線を斜めに切って直線状に4.6mm穿たれている。また、殻腹側の出入口 (Ap_3) から、幅約1mmの溝が成長線を斜めに切って、直線状に3.5mm穿たれている。

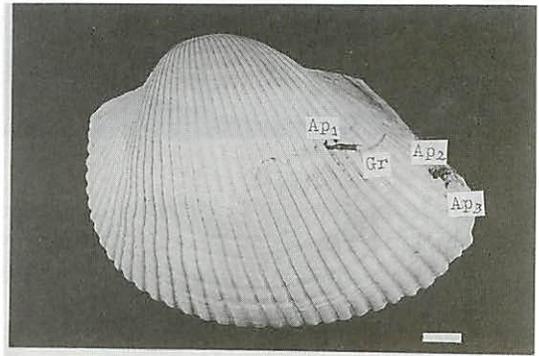


図1 化石アカガイ *Scapharca broughtonii* (Schrenck) の外面。

Ap_1 , Ap_2 , Ap_3 : *Polydora* によって穿たれたと思われる出入口, Gr: *Polydora* によって穿たれたと思われる溝。

左が前方, 右が後方, 上が殻頂方向, 下が殻腹方向。棒の長さは1cm。

ii) 内面観 (図2)

殻頂と殻腹の中間よりやや殻頂よりに時計まわりのうず巻状の隆起体が2段重ねになっている。この隆起体の全体の高さは、内表面から約6mmで、隆起体の基底のひろがりは前後方向に約3.2cm、

Matsutaro Shibata: Relation between fossil *scapharca broughtonii* (Schrenck) having swelling and boring polychaete *Polydora*

第12回化石研究会学術大会にて講演 (1994)

日本地質学会第101年学術大会にて講演 (1994)

* 連絡先: 〒261 千葉市美浜区3-16-1-1306

放射方向に約2.5cmである。隆起体を細かく観察すると下段のうず巻き（隆起体）は、隆起体の後端から前方に向かって直線状に約1.5cmのび、ここで殻頂方向に向きをかえ、ほぼ直角に2cmのび、半径約1.3cmの円をえがいて前方から殻腹方向に下り、上段のうず巻き（隆起体）となる。上段のうず巻きは、ふたたび殻頂方向に約1.8cmのび、そこから左斜め前方に約1.4cmのびて止まる（E）。

内表面には殻頂直下から殻腹に向かって細い放射条線が多数みとめられ、隆起体の表面にもわずかに放射条線がみとめられる。

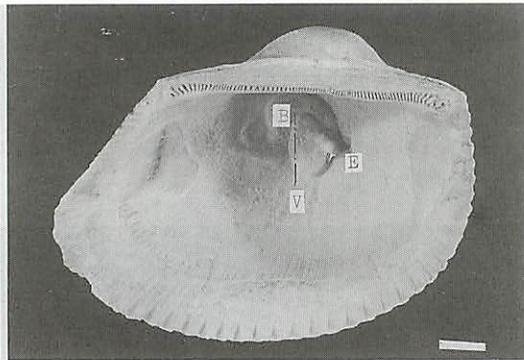


図2 化石アカガイの内表面。

時計まわりに巻いた二重うず巻状の隆起体が内表面のほぼ中央に見える。E：うず巻の末端、V-B：薄片（図4）の断面線的位置、右が前方、左が後方、棒の長さは1cm。

2) 軟X線写真の観察（図3）

隆起体の内部には孔道らしい映像の2つのうず巻きと1つの半円がみとめられる。このうず巻きは幅約1.2mmの孔道らしい映像よりなっており、まず後方から前方に向かって直線状に約1.3cmのび、直径約1.4cmのうずをえがく。つぎに、1本の孔道らしい映像が殻頂に向かってのぼり、直径約2.3cmの円をえがいて、そのまま放射肋にそって直線状に腹縁に向かってくだる。さいごに、殻腹側から後方にまきあがって、殻頂側の頂点から左斜め前方に、直線状に約1.3cmのびたところで止まる（E）。この孔道らしい映像が、後方から最初のうず巻きにはいりこむ直線状の部分の、途中にみとめられる黒い部分（Ap₁）は外表面にみとめられる*Polydora*が穿孔したと思われる出入口（図1のAp₁）に相当する。

Ap₃に始まる孔道らしい映像は腹縁にそって平行に腹縁の全長のほぼ半分にまで達するが、Ap₂

に連なる孔道らしい映像は出入口からそのまま左下腹縁に向かって穿たれ、腹縁近くで止まる。その長さは前者のほぼ半分である。Ap₂に始まる孔道らしい映像はAp₃に始まる孔道らしい映像のほぼなかばで交差しているようにみえる。Ap₂およびAp₃に始まる孔道らしい映像は、ともに隆起体とは無関係な腹縁付近にのみみとめられる。

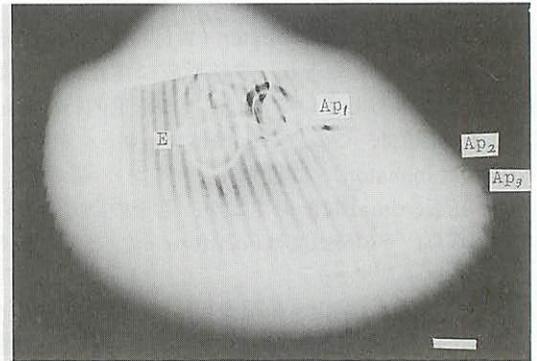


図3 外表面から撮った軟X線写真。

Ap₁：図1のAp₁に相当、E：うず巻の末端（図2のEに相当）左が前方、右が後方、棒の長さは1cm。

3) 隆起体を第2図のB-V方向に切った縦断面薄片の顕微鏡観察（図4）

殻体の本体を構成している内層（OIL）は、外層（OOL）の下位にあって図4左端（殻腹方向）から右端（殻頂方向）まで、ほぼ一定の厚さ（0.3~0.5mm）をたもっている。図4の右方に外層（OOL）の下部と内層（OIL）を切る孔道（直径約2mm）の一部（T）が2mm間隔で並んでいる。また孔道らしいくぼみ（T?）がNILの右端、TILとの接合部近くにもみとめられる。また、内層（OIL）は図4左端で分岐して斜め右下に新しい内層（NIL）を形成している。新しく形成された内層（NIL）の内表面は平滑であるが、空洞LS₂側は凹凸があるため厚さは0.3~0.7mmと一定しない。また、凹凸の波頭間の間隔は1.3~2.6mmと不規則である。とくに谷の部分をよく観察すると、いずれもNILの内表面に平行な構造線を切っている（削っている）のがよく分る。図4左端のOILとNILとの分岐点近くの凹みと、右端のT?の半円形の凹みとではとくに明瞭である。

図4中央から右端にかけてOILとNILのほぼ中央に、最大厚0.1mmの薄い内層（TIL）がみとめられその右端でNILに接続している。

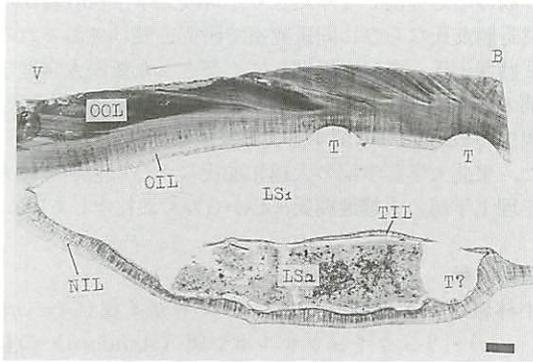


図4 図2の断面線V-Bに沿って切った縦断面。
 B: 殻頂方向, LS₁, LS₂: *Polydora*の住房と思われる空間, NIL: *Polydora*が住房LS₂に住んだときに形成されたと思われる内層, OIL: もともの内層, OOL: もともの外層, T, T?: *Polydora*が穿ったと思われる孔道の一部, TIL: *Polydora*が住房LS₁に住んだときに形成されたと思われる内層, V: 殻腹方向, 上が外面, 下が内面, 棒の長さは1 mm.

考察

本標本の隆起体の形態は正垣 (1936) の報告した現生アカガイの貝付真珠によく似ている。正垣の論文に掲載されている写真によると、*Polydora*の穿孔は殻頂の蝶番に近い外表から始まっているため、内表面においては殻頂直下から隆起が始まり、殻頂と殻腹の間あたりでもっとも隆起している。本標本のばあいは外表面の観察でのべたように、穿孔生物が穿ったと思われる溝 (Gr) にひきつずき、出入口らしい孔 (Ap₁) がみとめられ、その延長方向に内表面の直線状隆起、つづいて2段重ねの隆起体のみとめられる。すなわち、出入口 (Ap₁) は殻体内に穿たれた孔道によって内表面の隆起体に通じているのではないかという可能性が考えられる。そこで、軟X線写真 (図3) を観察すると、後方に位置するうず巻きから直線状に、後方に向ってのびる孔道らしい映像が穿孔生物によって穿たれたと思われる出入口 (Ap₁) に連続していることが確認され肉眼観察による推定が正しいことが証明される。なお、Ap₂およびAp₃から殻体内にのびる孔道らしい映像は、2本とも腹縁に沿ってたがいにほぼ平行に穿たれているが、隆起体には全く達していない。

ところで、軟X線写真 (図3) の示す隆起体内部のうず巻き状構造は、穿孔生物が穿った孔道以外の何ものでもないと考えられるが、その他に隆起体を形成する原因としては、つぎの3つが考えられる。

- 1) 軟体部の病変
- 2) 殻体の機械的破損の修復

3) 外部からの異物のとりこみ

まず1) について検討すると、かつて筆者が化石ナミガイで報告したように、殻体の断面に正常な貝殻構造をよぎる異常な構造がみとめられるはずである (柴田, 1992, 1993) がそれぞれみとめられない。

2) もし殻体の機械的な破損を修復するために形成された構造であるとする、まず、外表面に破損の痕跡がみとめられなければならないが、それがみとめられない。また、破損部を修復したとすればLS₁やLS₂のような空洞はできず、破損箇処に蜜着して内層が再形成されるはずである (柴田, 1992, 1993) がそれもみとめられない。

3) もし外部からの異物の侵入があったとすればその異物が存在しなければならないし、異物をとり囲んで殻体の再形成がみとめられるはずである (柴田, 1989) しかし、異物もみとめられないし、異物をとり囲んだ殻体の再形成もみとめられない。

本標本の隆起体は正垣 (1936) の報告した現生アカガイの貝付真珠と形態的にもよく似ているし、本標本の外表面には穿孔性多毛類*Polydora*によると思われる出入口もみとめられることから、本標本の隆起体の内部にみとめられるうず巻き状構造を形成したのは、*Polydora*であると考えられる。

さて、小林・大森 (1973) は、穿孔痕のある化石エゾタマキガイ、タマキガイ、ベンケイガイ、アカガイおよびサルボウガイについて検討し、これら二枚貝に穿孔痕を形成したのは穿孔性多毛類によるとした。また孔道が殻体を貫通しなくても防御的な反応として殻体を内表面から補強するために、孔道に沿って内層が厚くなることを指摘した。本標本のばあいは隆起体をB-V方向に切った薄片の顕微鏡観察によると (図4) 殻体本体の外層 (OOL) 下部および内層 (OIL) を孔道 (T) が切っていることから、穿孔生物は殻体を貫通してアカガイの軟体部と接触したことが分る。穿孔生物はアカガイの殻体に寄生するだけで、軟体部を捕食しない (大越・大越, 1992) とされているので、宿主のアカガイは防御的に内層 (TIL) を形成して寄生生物はLS₁を住房としていたと考えられる。しかし、TILがひじょうに薄いこと、TILとNILとの間にLS₂が存在することから、寄生生物はLS₁には短期間しか住まわず、LS₂へと侵入した。そのためアカガイはふたたび防御反応としてNILを形成した。NIL形成後も穿孔生物はLS₂を住房として動きまわった形跡がある。それは、NILがTIL側で削られている (NILの平行構造が切られている) ことから分る。NILのTIL側での凹凸が軟X線写真でみられるうず巻き状構造なのではなかろうか。

では、隆起体を形成した穿孔生物が*Polydora*であ

るとして、種が決定できるであろうか。前述したように、正垣 (1936) は、現生のアカガイに貝付真珠を形成した核として *Polydora* sp. を記載した。本標本は化石ではあるが同一種のアカガイであるから、穿孔生物は正垣 (前出) ののべた *Polydora* sp. である可能性は高いと思われるが、それを支持する決定的な証拠はない。また、森ほか (1985)、佐藤 (1988)、大越・野村 (1990) および大越・大越 (1992) らは、現生のホタテガイに寄生する5種の *Polydora* (*P. concharum*, *P. concharum* subsp., *P. convexa*, *P. variegata* および *P. websteri*) について、それらが穿孔した孔道の形態には、それぞれ特徴があって、種の識別が可能であるとの見解を示した。しかし、本標本に穿孔した *Polydora* は軟X線写真で明らかのように孔道の形態が上記5種とは全く異なるので上記の5種のいずれにも該当しないと考えられる。

アカガイには内層および外層を貫く管状構造の存在が知られている。この管状構造のなかには外套膜上皮突起が存在しており、その機能については幾多の意見が存在する。小林・大森 (1973) は、管状構造をもつタマキガイ属やリュウキュウサルボウ属に属する化石で *Polydora* に穿孔された試料の研究で孔道にそって内層の厚さが厚くなっている現象を、管状構造 (あるいは外套膜上皮突起) との関連で考える必要があると指摘しているが、この指摘は重要であると思われる。

さらに、隆起体すなわち新しい内層 (TIL および NIL) にも管状構造がみとめられるので、その形成機構を考えると重要な示唆を与えているように思われる。

結 論

- (1) 穿孔生物は穿孔性多毛類 *Polydora* であると考えられる。
- (2) 隆起体は *Polydora* (寄生主) の穿孔に対するアカガイ (宿主) の防御反応の結果として形成されたと考えられる。
- (3) 隆起体は *Polydora* の住房であったと考えられる。
- (4) この *Polydora* は、正垣 (1936) の *Polydora* sp. に同定される可能性が大きいですが、本体が残っていないので将来の問題として残される。

謝 辞

研究の場を提供していただき、またいろいろな機器類の使用を許可して下さった日本大学松戸歯学部の小澤幸重氏、軟X線写真の撮影にあたりお世話いただき、また文献の複写に便宜をはかって下さった同大学の三島弘幸氏、顕微鏡写真の撮影に便宜をはかって下さった同大学の鈴木久仁博氏、化石の包埋、薄片

作成の場を提供して下さった筑波大学学校教育部の真野勝友氏ならびに同研究室で研究を続けておられる武藤博士氏、資料を提供して下さった新潟大学理学部の小林巖雄氏および麻布大学名誉教授の大森昌衛氏、現生の *Polydora* に関する文献を多数提供して下さった、東北大学農学部の大越和加氏ならびに石巻専修大学理工学部の大越健嗣氏に心から厚くお礼申しあげる。

引用文献

- 小林巖雄・大森昌衛 (1973) タマキガイ属 (*Glycymeris*)・リュウキュウサルボウ属 (*Anadara*) の化石にみられる多毛類による穿孔, *Venus*, 32 (3), 70 - 82.
- 正垣幸男 (1936) 赤貝の真珠の核・Polychaeta, 科学, 6, 275 - 276.
- 森勝義・佐藤和加・野村正・今島実 (1985) オホーツク海沿岸、特に網走海域のホタテガイにおける穿孔性多毛環虫 *Polydora* 属の侵蝕状況, *Bull. Jap. Sci. Fish.*, 51 (3), 371 - 380.
- 大越和加・野村正 (1990) 穿孔性多毛類 *Polydora* 属による北海道、東北地方沿岸のホタテガイの侵蝕状況, *日水誌*, 56 (10), 10, 1593 - 1598.
- ・大越健嗣 (1992) ポリドラとホタテガイ, *海洋と生物*, 79 (14), 2, 113 - 119.
- 佐藤和加 (1988) 日本産穿孔性多毛類 *Polydora* 属の種, 生活史, 侵蝕状況に関する研究, 博士論文内容要旨, 1 - 10.
- Shibata, M. (1989) Sand Grains Trapped in the Shell of *Anadara* (*Scapharca*) *subcrenata*, *Venus*, 48 (3), 195 - 197.
- 柴田松太郎 (1992) 化石ナミガイにみられる殻体の形成異常の分類, *化石研究会会誌*, 25, 15 - 25.
- (1993) 形成異常を示す化石ナミガイの殻体構造とその成因, *化石研究会会誌*, 26, 8 - 17.

Abstract

Relation between the swelling found on the inner shell surface of *Scapharca broughtonii* (Schrenck) from Narita Formation and boring polychaete *Polydora* was examined by three methods, that is observation by the naked eyes, observation using X-ray photograph and microscopic observation on the vertical thin section.

It is thought that the swelling was made as the result of protective reaction against the invasion of *Polydora*. Identification of the species of *Polydora* remains to be solved in the future.