化石研究会会誌5号（１９７２）３６～４５

真多歯目の管状構造とその機能＊

柴　田　松太郎＊＊

ま　え　が　き

筆者は，１９６１年来主として現生のタマキガイおよびサルボウを用いて，管状構造の機能を調べるため，種々の生物実験を行なつてきた。その成果は，地質学会総会の個人講演において，地団研の理論の勉強会の古生物分科会において，あるいは化石研の例会において口頭発表し，また地球科学や資源研彙報に投稿してきた。小論においては，今日まで断片的に発表してきた成果に一本筋を通してまとめを試みた。小論の内容は，さる６月９日東京教育大学化石研ゼミの席上で発表し，同席の諸兄姉からご討論いただいた。ここに，大森昌衛氏をはじめ，教育大化石研ゼミの諸兄姉に厚くお礼申しあげる。また，化石標本を提供してくださつた，地質調査所の田中啓策氏，ならびに東京教育大学の神谷英利氏にもお礼申しあげる。

Ｉ）　形態観察から

真多歯目の管状構造は，内層の表出する部分，すなわち外套線の背側に限られていて，外層の表出する部分，すなわち外套線の腹側には分布しない（大森・小林・柴田，１９６２；大森・小林，１９６３；　Oberling，１９６４；；柴田，１９６５；柴田・小林・貝原，１９６８；小林，１９６９；柴田，１９７０；Wise，１９７１）。真多歯目の管状構造は，一般に貝殻の内表面から外表面まで直線状に，しかし種によっては内層と外層との境界部で傾斜をかえて貫通する。また，管状構造は途中で分岐することがない。とくに，外套線上の管状構造は外表面に達することなく，中途で消失している（柴田，１９７０）。これらの管状構造は生長線を切っている（大森・小林・柴田，１９６２；柴田，１９６５；柴田，１９６８）。

真多歯目の管状構造は，上述のような所見から，外層形成後に二次的に貝殻の内側から穿孔されたものと推定される（Obering，１９６４；Wise，１９６９；小林，１９６９；Wise，１９７１）。管状構造の形成機構は推定の域をでないが，Obering（１９６４）は管状構造は「外套膜上皮細胞の，そしておそらくは外套筋の管状突起によって炭酸カルシウ

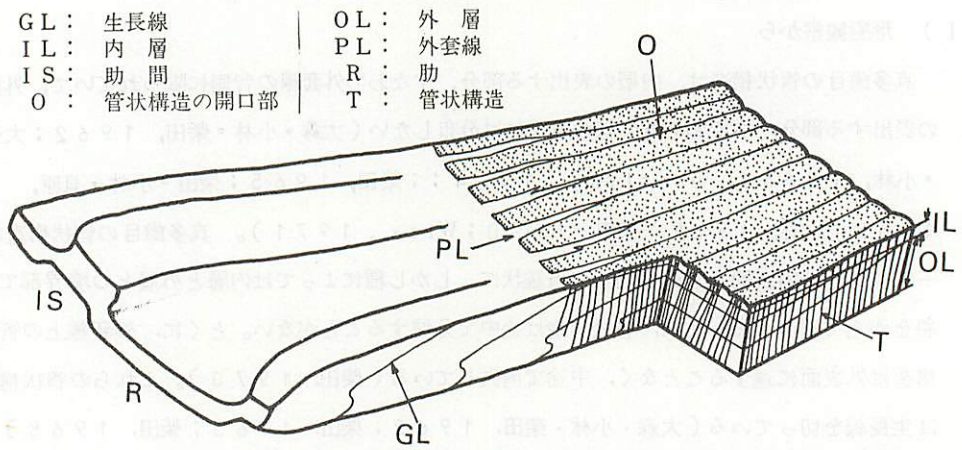
※　１９７２年６月２５日受理

※　東京都立戸山高等学校，Matsutaro SHIBATA

ムの吸収か不沈着のどちらかに由来する」と述べている。Wise（１９６９）は「これら（管状構造）は，貝殻のアラレ石を吸収する外套膜の突起によつて形成される」と述べている。また，小林（１９６９）は外套膜上皮細胞の突起の顕微鏡写真を示し，「外套膜上皮細胞の突起はおそらく，物理的作用によるよりは化学的作用によつて石灰質の貝殻を穿孔する。というのは，突起は硬い貝殻を穿孔するにはあまりにも弱いか軟いからである」と述べている。さらに，Wise（１９７１）は突起らしい形態を示す走査型電子顕微鏡写真を示し，「それら（管状構造）は，吸収によつて形成されたに違いないが，これが生じた正確な機構は不明である」と述べている。

筆者は，管状構造の形成機構について，上述の諸見解を支持するものであるが，多少補足して述べればつぎのようになる。すなわち，外套膜上皮細胞突起の先端から有機酸が分泌され，それによつて殻体が脱灰されて管状構造が形成されていくものと考えられる。しかし，その詳細は今後明らかにしていかなければならない。

第１図　サルボウの外套線付近の拡大図の説明



サルボウでは，第１図に示したように，外套線付近では，管状構造の開口部は，数個が外套線にほぼ平行に一列をなして分布しているが，殻頂方向で次第に規則性を失う。

筆者は，サルボウの外套線付近の内層の分布する部分を研磨すると，殻頂方向ほど管状構造の新しい開口部が現われてくることを発見した（柴田，１９７１Ｃ）。また，それ以前に，サルボウの殻体の外表面に，エオシン溶液を付着させると，エオシン溶液が内表面の開口部からしみだしてくることを発見した（柴田・小林・貝原，１９６８）。さらに，外表面からしみこ

んだエオシン溶液が，内表面までしみださずに，内層のある深さのところでとまつてしまうことを観察している。

以上のような事実から，筆者は，管状構造の形成は，基本的には外套線付近で発生する外套膜上皮細胞突起によつて，前述のような形成機構で行なわれるものと考えているが，突起は必らずしも生涯を通じてその位置に存在するものではなく，切損あるいは吸収されて消失するものがある。そのばあい，外套膜簿膜部から分泌される貝殻物質の沈着によつて管状構造の開口部がおおわれる。また，突起の存在する部分では，突起は周囲から沈着する貝殻物質によつて埋めたてらる(Wise，1969，1971)。しかし，前述したように，管状構造の開口部の数は，外套線付近よりも殻頂側で多く，また開口部の分布のしかたは，外套線付近で規則的で，殻頂側で雑然としている。このことは，外套膜上皮細胞突起の発生が，外套付近のみではないことを示している。

ところで，Oberling(1964)は，管状構造の分布によって，つぎのように分類した。すなわち，

1) endostracum＊にのみ管状構造が存在するもの……Mytilidae, Lucinidae, Chamidae

2) endostracum およびmesostracum＊ に管状構造が存在するもの……Carditidae, Lyonsidae

3)三層＊全層に管状構造が明らかに存在するもの……Spondylidae

4)外套線にとり囲まれた範囲にのみ管状構造が存在するもの……Arcacea

5)その他……Pectinidaeのあるもの，Pinnidaeおよびその他の科

そして，彼は上にあげたもののうち，Arcacea とMeleagrinidaeのあるもののほかは，おそらく殻体の形成とほとんど同時に形成されたものであろうと述べている。

今日までに発表されたもの，および筆者が研究したもので，管状構造が外套線によつてとり囲まれた範囲にのみ分布するものは，表1に示すようにいずれも真多歯目に属するものばかりである。

＊ endostracum：外套線以内の内表面を形成する。

mesostracum：内表面にあつて，外套線の外側および棲番を形成する。

ectostracum：周縁を含め，殻体の石灰質部の外表面を形成する。

表1　今日までに調べられた管状構造をもつ真多歯目

	Geological age	Reporter
Family Parallelodontidae		
Grammatodon sachalinensis Grammatodom sp.	late Cret.	SHIBATA(1971c)
	do.	SHIBATA
Family Cucullaeidae		
Cucullaea acuticarinata	do.	SHIBATA
Family Arcidae		
Arca boucardi	recent	OMORI et al.(1962)
A.naviculoris	do.	OMORI et al.(1962) KOBAYASHI (1969)
A.truncata	-----	OBERLING(1964)
Barbatia bicolorata	recent	OMORI et al.(1962)
B.obtusoides	do.	KOBAYASHI(1964, 1969)
Anadara multicostata	recent	OBERLING(1964)
A.notabilis	-----	WISE(1969, 1971)
A.uozumii	Pliocene	SHIBATA(1971c)
Scapharca broughtonii	recent	KOBAYASHI(1969)
S.subcrenata	do.	SHIBATA et al.(1968)
Tegillarca granosa	do.	OMORI et al.(1962)
Noetia ponderosa	do.	OBERLING(1964)
Family Glycymeridae		
Glycymeris albolineata	recent	SHIBATA(1970)
G.cisshuensis	Oligocene	SHIBATA(1971c)
G.csassa	Pliocene	SHIBATA(1971c)
G.densilineata	early Cret.	SHIBATA

G. hokkaidoensis	do.	SHIBATA
G. idensis	Miocene	SHIBATA(1971c)
G. multicostatus	-----	OBERLING(1964)
G. retunda	Pliocene	SHIBATA(1971c)
G. vestita	recent	OMORI et al.(1962)
	Pleistocene	SHIBATA(1965)
	recent	KOBAYASHI(1969)
G. yessoensis	-----	KOBAYASHI(1969)
Glycymeris sp.	-----	KOBAYASHI(1969)

また，殻体形成とほとんど同時に形成されると思われる管状構造を有するものを，二枚貝の分類表に記入してみると表2のようになる。表2をみると，管状構造が殻体形成後に形成されたと思われるものは真多歯目のみで，例外的なものを含めても，Isofiljibranchiaのごく一部のもの（Mleagrinidaeのあるもの）のみである。その他のものはすべて殻体形成とほとんど同時に形成されると考えられるものである。

このほか，腕足貝および多殻板類には管状構造が認められ，殻体の形成とともに外套膜上皮細胞突起が内部にとりこまれるようにして形成されると考えられている（Williams，1956；Mutvei，1963；Owen and Williams，1968）。

大森ら（1962），小林（1969）および大森（1971）らは，管状構造を形成した外套膜上皮細胞突起は外胚葉性であることから，その機能は腕足貝や多殻板類のそれと相同であろうと推定している。しかし，前述したように，真多歯目以外の二枚貝ならびに腕足貝や多殻板類の管状構造の形成機構と異なるので，その機能も当然前者と後者とでは異なるものと考えられる（柴田，1970）。

筆者（1965）は，タマキガイの管状構造が生長線を切つていることから，殻体形成にとつては主要な役割りを果しているものではないことを指摘し，その後（1968），管状構造は退行的器官かもしれないと述べた。大森（1971）も，これらの貝の殻体の発達という前進的進化からみれば，管状構造の形成は逆行した退行的形質といえると述べている。

しかし，検討したかぎりでは，真多歯目に属するすべての種々，また時代的には白亜紀前期から現世に至るすべての時代のものに管状構造が存在し，しかもその存在のしかたが全く同一であるということから，管状構造は真多歯目にとつては，より基本的な形質と考えられる（柴田，1971c）。

表　2

管状構造を有する二枚貝類

Class	Subclass	Order	Suborder	Tubules
Pelecypoda	Protobranchia	Lipodontida Paleodontida		
	Pteriomorphia	Eutaxodonta		調べた限りでは，あらゆる種に存在。 殻体形成後に形成。
		Dysodonta	Isofilibranchia	Mytilidae，Pinnidaeともに存在。 殻体形成と同時に形成。
			Ptericonchida	Pteridaeのあるもの，Pectinidaeのあるもの，Spondylidae，Limidaeのあるものに存在。 殻体形成と同時に形成。
			Calloconchida	
	Eulamelli-branchia	Paleoheterodonta		
		Heterodonta	Pachydontina	Chanidaeに存在。 殻体形成と同時に形成。
			Astartidontina	
			Pliodontina	Sphaeriidae，Veneridaeのあるものに存在。 殻体形成と同時に形成。
			Oligodontina	Mactridaeのあるものに存在。 殻体形成と同時に形成。
		Anomalodesmacea		Lyonsidaeに存在。 殻体形成と同時に形成。
		Septibranchia		

今回，北海道産の*Glycymeris hokkaidoensis*（白亜紀後期）および*G. densilineata*（宮古層群産，白亜紀前期）を検討したが，これとて例外ではなく，管状構造を有し，外套線より殻頂側にしか存在しない。*Glycymeris* 属は白亜紀から出現するので，これら両種は，Glycymeris属のうちでもつとも原始的な種である。その，原始的な種にすでに管状構造が存在するばかりでなく，その分布が外套線より殻頂側である，ということはやはりこの構造が真多歯目にとつて，より基本的なものであることを裏づけるものである。

このような観点から，筆者（１９７０）はベンケイガイの刻点の形成は，特殊化した外套膜上皮細胞突起によるものと考えた。すなわち，ベンケイガイをGlycymeridaeの中でも特殊化した種であると系統分類上考えている。

Ⅱ） 生物実験から

筆者は，現生サルボウを用いて管状構造の機能を研究するに当つて，呼吸に関係があるのではないかと考えていた（小林ら，１９６７；柴田，１９６８；柴田ら，１９６８）。しかし，現生サルボウの殻体の外表面に歯科用セメントを塗布面積や部位をかえて塗布し，水槽内でのサルボウの生存期間としらべた。その結果，予測に反し歯科用セメントの塗布面積および部位と生存期間との間には，何ら相関関係が認められないことが分つた。したがつて，管状構造は呼吸に積極的に関与するものではないと考えている（柴田，１９７１ａ）。

筆者（１９６８）は，また上記の実験と並行して，現生サルボウの殻体の外表面に青酸カリ溶液を付着させ，それが管状構造を通じて軟体部にまでしみこむかどうかをしらべる実験を試みた。その結果，軟体部からシアンイオンが検出され，シアンイオンが管状構造を通じて軟体部へしみこむことが確認された。さらに，筆者（１９７１ｂ）は，現生サルボウの殻体の外表面に，底部を斜めに切断したアンプルを固定し，アンプル内に純水を封入した。このようにして，サルボウを数日間水槽内で生活させると，アンプル内の溶液からカルシウムイオン，塩素イオン，炭酸イオンおよび有機物が検出されることを確かめた。この事実から，筆者は体液の一部が管状構造を通じて外部へしみだしてきたものと考えた。しかし，管状構造が特別な分泌器官であるとか，あるいは排泄器官であるとは考えられない。上述の実験結果が滲透圧の差によるものとすれば，感覚器官の可能性があることも指摘した。しかし，目下のところそれを証明する方法がみあたらない。

続いて，筆者（１９７１Ｃ）は，現生サルボウの外套膜を外套線から剝離して，貝がどのような反応を示すかをしらべた。その結果，外套膜とくにその後部を外套線から剝離すると，貝

はもどらなくなつたり，またもぐつたとしても短時日のうちにはいだしてしまい，衰弱しやがて死亡することが分つた。また，一度剝離された外套膜は，外套線にもと通り付着することがなく，剝離したままである。ところが，アサリやハマグリは外套膜を外套線から剝離しても，水管を有しているためか，平常と変ることなく底質中にもぐる。しかも，一度剝離された外套膜が再び大体もとの外套線の位置に付着することが明らかとなつた。このような実験結果から，サルボウとアサリやハマグリとの違いを考えてみると，サルボウには水管がなく，アサリやハマグリには水管がある点である。サルボウは水管をもたないため，底質中深くもぐることはできず，殻長に等しい深さだけもぐり，外套膜縁を1，2カ所が閉じて水管様の孔をつくり，海水の出し入れをしている。したがつて，外套膜が外套線から剝離されると，外套膜縁を閉じあわせることができなくなり，また一度管状構造から引きぬかれた外套膜上皮細胞突起は，もとの管状構造におさまらないため，外套膜は再び殻体内表面に付着せず，したがつて呼吸および摂餌に困難を来たし，衰弱の結果死亡するものと考えられる。すなわち，外套膜上皮細胞突起は，外套膜を殻体内表面に付着させるのにかなり重要な役割りをもつているものと考えざるをえない。

その他，衰弱したサルボウの殻体の外表面には殻皮がはげおちているものがないので，管状構造（したがつて外套膜上皮細胞突起）は，殻皮を殻体の外表面に付着させるのに何らかの役割りを果しているかも知れない。

III）要　　約

真多歯目に属する種は，しらべた限りでは，化石種・現生種をとわずすべて管状構造を有しており，しかもその分布範囲は，外套線以内であつて，管状構造の形成は殻体形成後である。

Glycymeris 属の出現は白亜紀であるが，宮古層群産の*Glycymeris decilineata* は，白亜紀前期のもので，したがつてこの種はもつとも原始的な*Glycymeris* 属の一種である。この，もつとも原始的な種に，すでに管状構造が存在し，その分布は現生種のものとまつたく同じである。ということは，結局管状構造は，真多歯目にとつて基本的な構造のひとつと考えられる。

従来，真多歯目の管状構造の機能は，形態の類似性から，真多歯目以外の管状構造を有する二枚貝，腕足貝あるいは多殻板類の管状構造の機能と相同であると考えられてきたが，前者の管状構造の形成機構と後者のそれが異なるので，それらの機能も異なると考えるのが妥当であろう。

生物実験の結果から，管状構造の機能は

1）呼吸に重要な役割を果しているとは考えられない。

2）管状構造を通じてイオンや有機物の出入，あるいは体液の滲出がみとめられるが，特別な分泌器官あるいは排泄器官とは考えられない。感覚器官の可能性はあるが，証明の方法がない。

3）腕足貝や多殻板類の管状構造が，感覚器官であるとすれば，真多歯目の管状構造は，前述の考えをおしすすめるならば，感覚器官の可能性は少い。

4）外套膜を殻体の内表面に付着させるのにかなり重要な役割りを果しているものと考えられる。

5）殻皮を殻体の外表面に付着させておくのに多少のかかわりをもつているかもしれない。

引　用　文　献

Kobayashi，I.（1969）：Internal Microstructure of the Shell of Bivalve Molluscs，*Am. Zool.*，9，663-672.

小林巌雄・堀田進・柴田松太郎（1967）：古生物学における近代化の歩み，地球科学，21，4，22-25.

Mutvei，H，（1963）：On the Shell Secretion in non-Cepharula with notes on the Shell Secretion in non-Cephalopod Molluscs，*Ark. f. Zool. Bd.* 16，*nr.* 14，222-278.

Oberling，J.J.（1964）：Observations on some stractural feafures of the pelecypod shell，*Mitt. Natur. Ges. Bern*，201-63.

Omori，M.，I. KOBAYASHI and M. SHIBATA（1962）：Preliminary report on the shell structure of *Glycymeris vestita*（DUNKER），*Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku*，*Sec. C*，77，197-202.

大森昌衛・小林巌雄（1963）：ワシノハ（*Arca navicularis* BRUGUIERE）およびウミギク（*Spondylus barbatus* REEVE）の殻にみいだされた管状構造につい

て，*Venus*(*Jap.Jour.Malac.*)，22，3，274-280.
大森昌衛（１９７１）：二枚貝の貝殻構造に関する研究の現状，地質雑，７７，９，575-584.
Owen，G.and A.Williams(1969)：The caecum of articulate Brachiopoda，*Proc.Roy.Soc.B.* 172，187-201.
柴田松太郎（１９６５）：*Glycymeris vestita*(DUNKER)のコンキオリンの構造について，地球科学，８１，１３-１６.
柴田松太郎・小林巌雄・貝原久（１９６８）：硬組織の構造と機能，地質学論案，３，45-56.
————（１９７０）：ベンケイガイの刻点について，地球射学，２４，５，１６７-１７０.
————（１９７１ａ）：サルボウの貝殻にみとめられる管状構造の機能に関する実験的研究（その１），資源研彙報，７５，１０３-１０８.
————（１９７１ｂ）：idid(その２)，資源研彙報，７５，１０９-１１２.
————（１９７１ｃ）：idid(その３)，地球科学，２５，６，２３９-２４４.
内田亨（１９７２）：谷津・内田　動物分類名辞典，中山書店，東京，１-１４１１.
Williams，A.(1956)：The Calcareous shell of the Brachiopoda and its importance to their classification，*Biol. Rev.*，31，3，243-287.
Wise，S.W.(1969)：Study of molluscan shell ultrastructures Scanning Electron Microscopy 1969，*Illinois Inst.Tech. Res.Inst.*，*Chicago*，205-216.
————(1971)：Shell structure of the taxodont pelecypod *Anadara notabilis* (RÖDING)，*Ecl.Geol.Helv.*，64，1，1-12.