

二枚貝にみられる足部の発達

小林 徹 雄*

二枚貝類 (Class Bivalvia) は、別名に斧足類 (Class Pelecypoda) といわれるように、この種の特徴を表わす重要な器官の1つとしての足を備える。これは二枚貝の運動 (移動や掘進) 器官であるとともに、感覚や吸収の機能をもつといわれている。また、足の基部にある分泌腺によって形成される足糸は、付着生活をする種にとって重要な働きをもっている。小論では、二枚貝類の足部にみられるこれらの器官が、この仲間の生活形と密接な関係をもちつつ、相互に関連し合って発達していることについて考察してみたい。

二枚貝にとって重要な器官である足と足糸の発達が、彼等の生活形と密接な関係をもつことは、多くの人々の認めるところでもある。例えば、これまでに提出された二枚貝の生活形の分類の1つである Kaffman (1969) の例をみると、つぎのようになる。

- 1 Epifaunal Bivalvia
 - a Byssate free forms Pteria
 - b Byssate, closely attached, exposed forms
 - solitary Modiolus
 - gregarious Mytilus
 - c Byssate nestlers ... Arca, Barbatia
 - d Byssate fissure dwellers ... Chlamys, Lima
 - e Cemented forms ... Dstrea, Chama
 - f Free living epifauna
 - swimmers Pecten
 - non swimmers Glycymeris
- 2 Semi-ifaunal Bivalve
 - a Mobile detritus feeders ... Solemya

- b Sessile detritus feeders ... Tellina, Nucula
- c Filter feeders Veneridae
- d Borers Lithophaga

これらの生活形の分類表をみても明らかのように、付着種が付着するための重要な器官としては足糸であり、一方、堆積物の上を移動し、堆積物の中へ掘進するための重要な器官としての足がある。岩石の中へ穿孔する種においても、穿孔のために足を使って体を回転させるといわれる。

Yonge (1962) は二枚貝における足糸の進化的意義についてのべている論文で、二枚貝の成体における足糸の存在様式をまとめ、つぎの6群を識別した。

1. 足糸が成体で著しく発達する種類。なお、これらの種類では足糸が動物の体形に強い影響を与えている。..... Anisomyaria · Dreissenacea · Tridacnidae · Sphenia Entodesma
2. 足糸はよく発達するが、殻形の前後の対称性には影響を与えていない種類。..... Arcacea
3. 足糸は小さく、数も少くないが、その働きは大きいとみなされる種類。移動性の種類にもかかわらず、足糸によって垂直に底へ固着する。殻形には影響を与えていない。..... Erycinacea · Sphaeriacea · Carditacea · Cardidea
4. 小さい足糸が働き、岩の裂け目などに住む種類..... Veneracea · Saxicavacea · Gastrochaenacea · Aloidis
5. 足糸は小さく、しかもその機能をはたしていない可能性がある種類。..... Protobranchia · Trigonacea · Astartacea · Gaimardiacea · Iso-cardiacea
6. 足糸を欠く種類。この群に属する種が多い。掘進性である。..... Unionacea · Lucinacea · Chamacea · Mactracea · Cyprinacea Tellinacea ·

Kobayashi, Iwao: Development of foot and byssus in the Bivalvia.

* 新潟大学理学部地質学鉱物学教室

Solenacea・Adesmacea・Pandoracea・Clavagellacea・Septibranchia

これからもわかるように、足糸と足とは二枚貝の生活形に直接的な関連をもつ重要な器官であるといえる。一般に、表棲型の種は足糸を発達させ、一方で内棲型の種は足を発達させている。また、セメントによって殻を固着させる表棲のカキでは足糸を発達させていない。

このように足と足糸とは、体内において位置的に極めて接近した器官であるのみか、両者の発達程度は生活形と密接な関連を持つとともに、両者の器官は相互に強く関連しあい、成体では相矛盾する器官として存在するようにみえる。すなわち、成体において足糸を著しく発達させる種（付着種）は足の萎縮（退化的）を生じ、反対に足の著しい発達をみる種は、足糸の萎縮を生じているといえる。両器官を萎縮させている種もある。例えば、自由生活型といわれるホタテガイや、殻を分泌して固着するカキである。

つぎに、足部の発生についてみる。

足は発生の初期段階であるトロコフォア期に外胚葉から生じ、ヴェリジャー期には発達を始め、その末期に足の後端部で起る外胚葉の陥入によって足糸腺を生じるという。足糸腺は足糸を分泌する。この足糸は海底や海藻などに幼生を定着させる働きをもつ。この過程は多くの種でみとめられる一般的な発生経過のようである。浮遊生活から底棲生活へ移行する時期になると、岩盤の上に降りた幼生は足で移動し、足糸で定着する運動をしめす。足糸が貝の移動にも一役かっている例としては、若いイガイ、ジャコガイ、アコヤガイが垂直な崖を登るとき、両者を功に使うという観察もある。この例にみるように、二枚貝では幼生期から底着期にかけて、着底した二枚貝が足による移動と、足糸による定着とを働かせて運動していることは、これらが相補協調的に機能しているといえる。しかし、両者の運動は相矛盾する内容を内在させているものである。

個体発生の過程でみられる足部の変化を調べた吉田(1964)によれば、二枚貝における足部の発生様式が5つのタイプに識別されている。

1. 幼貝は底部に直接着底し、足糸によって底質の中の砂礫などに付着する。成長にしたがって、水管がよく発達し、底質の中に潜入し、それによって足糸が次第に退化する。……アサリ・ハマグ

リ・オオノガイ。

2. 生涯を通して、底質中に潜入しないで、移動するが、その都度、足糸を分泌して付着する。

……イガイ・アコヤガイ。

3. 生涯を通して足糸をもち、移動をあまりしない。……アカガイ・サルボウ

4. 底着生活に移る頃になると、足糸が切れて、その機能を失う。……ホタテガイ

5. 幼貝が底着すると、足糸で付着するが、引続いて左殻が石灰物質の分泌によって岩盤に固着する。……カキ

これらの様式からみてもわかるように、二枚貝の変態后における足と足糸とは、i) 両者が生涯を通して同程度に機能している種類(少数)、ii) 足が成体では発達し、足糸が退化する種類、iii) この逆の関係をもつ種類、iv) 両者を退化させる種類とに分けられる。各群の生活形は、i) が表棲、浅掘進・半内棲、ii) が内棲、iii) とiv) が表棲である。

足と足糸は、個体発生の過程において、その初期では両者が相補的に働いているけれども、成体になると、生活形の定着を進行させる中で両者は相矛盾する器官となることもあり、一方の形態的变化(退化的)までも生じさせているといえる。

足糸の萎縮の速度はつぎの例からみても、生活環境と関連してかわることがわかる。アサリの足糸についての興味深い観察として、吉田・前田(1952)によれば、アサリの成体は足を発達させ、足糸を退化させているが、稚貝期の個体は足糸によって付着する。ときに、殻長3mm以上の成体でも足糸を分泌して、他物に付着する個体もみられるという。このような個体の生活の場は、粗粒堆積物の海底や水流の激しい海底である。

アカガイやホタテガイでは、個体成長の経過とともに浮遊生活→付着生活→自由表棲生活へと主たる生活形をかえていく。付着は両種とも足糸でおこない、移動は足による。成体になると、アカガイは足を著しく発達させ、表棲生活者になる。また、ホタテガイは足糸と足を萎縮させてしまい、移動はジェット流による。

つぎに、足と足糸の発達に関連した系統発生における変化にふれているStanley(1972)の研究をみる。彼はArcoidaの系統進化においてつぎのような経過の生活形の変化を認めている。

古生代：Cyrtodont, Parallelodont …… end-obyssate epibyssate

中生代 : Grammatodont, Cucullaea, early-arcid epibyssate, free burrow
新生代 : Modern arcid epibyssate, free-burrowing

すなわち, cyrtodont, parallelodont から modern arcid への進化で, endobyssate, epibyssate から free burrowing へと進化したものもあるという。Anadara などのこのような進化は, ネオティニーによって説明された。

これらのことから学ぶことは, 足と足糸とは, 稚貝期の個体では相補的な器官として働いているが, 生活形がある方向に固定化するにつれ, 相矛盾する対立した器官となり, いずれか一方が萎縮・発達していく。ときに両者とも萎縮させていくこともある。これらの現象は系統発生の過程においてそれぞれの種で蓄積されてきたことである。生活形に強く関連した足と足糸の発達が, 殻形にも影響を与えているようにみえるし, さらに殻体内部構造との関連からも今後検討してみたいと考

えている。

文 献

- Kaufman, E. G. 1969 : Form, Function and Evolution. In Edby Moore, R. C. Treatise on Invertebrate paleontology (N) Mollusca, pp. 129-205.
Stanley, S. M. 1972 : Functional morphology and evolution of byssally attached bivalve mollusks. Jour. Paleontology, vol. 46, no. 2, pp. 165-212.
吉田裕 1964 : 貝類種苗学. 北隆館, 東京.
吉田裕・前田護 1952 : アサリの足糸について. 日本海水研創立三週年記念論文集.
Yonge, C. M. 1962 : On the primitive significance of the byssus in the bivalvia and its effects in evolution. J. Mar. biol. Ass. U. K., vol. 42, pp. 113-125.

(1979年11月17日受理)

(論文紹介)

Towe, K. M. (1978) :

Tentaculites : Evidence for a brachiopod affinity?

Science, 201, 626-628.

Tentaculites は, オルドビス紀からデボン紀の地層から産する環のついた円錐形の化石である。その系統分類上の位置については, Schlotheim により1820年に最初に記載されて以来, さまざまに論じられてきている未解決の問題である。テナクリテス類は, 環形動物, 軟体動物, 海百合類, 腔腸動物, 有孔虫, 腕足類, 三葉虫類などに含まれてきたが, 最近では軟体動物の頭足類に分類されている。この論文は, いくつかのテナクリテス類が, 腕足動物の有関節類に類縁関係をもつ, 新しい証拠を述べたものである。

カナダとポーランドのデボン紀の地層から産した Tentaculites を材料とし, 殻の破折面についてレプリカ法で, 透過電子顕微鏡により観察し, 殻の微細構造を腕足動物などと比較検討した。

テナクリテス類の殻は, 腕足動物の有関節類のストホメナ目の Pholidostrophia の殻におどろくほど類似しており, 陵と溝をそなえる交差板構造 (cross-bladed fabric) をもつ方解石から構成されている。このような構造は, 軟体動物や蘇苔

虫類の殻ではみられないもので, 腕足動物の有関節類に特徴的なものである。

しかし, Tentaculites の形は, 腕足類とはかなり異なっていることから, 腕足類の殻の一部や棘ではないかとも考えられるが, これを支持する事実はない。筋痕の欠如は, この殻が体全体をいれるものであったことを示しており, ある種のホウキムシ類が石灰化していない管の中を自由に動くことができるのに似ている。

Tentaculites は, 特殊化した腕足類であったのか, 石灰化したホウキムシ類の管であったのであろうか。興味深いことに, 腕足類とホウキムシ類と蘇苔虫類は, 触手動物門として一括されることがあり, それは最近の生化学的資料からも支持されている。殻の微細構造と鉱物学的研究によれば, Tentaculites は軟体動物や環形動物よりも, 腕足動物の有関節類により近縁なものといえる。しかし, 現生のホウキムシ類が石灰化した管をもつことは知られていないので, 比較ができないのは残念なことである。(吉田俊秀・後藤仁敏)