

殻体構造による軟体動物系統復元の方法

鈴木清一*・都郷義寛**

I. はじめに

軟体動物の殻体構造 (shell structure) の研究は、古くから様々な分野 (生物学、鉱物学など) で行われていた。古生物学において、系統発生との関連で重視され、現在に至る継続的な研究が行われたのは比較的新しく、Newell (1954) による指摘以後と思われる。以来、各種の殻体における構造記載の蓄積に伴って、殻体構造と系統発生の関連を取り上げた研究も徐々に増加している。しかし、現状では以下に示すように、殻体構造を主要手段にした軟体動物系統の復元という大きな目標には至っていないと言えよう。

これまでの主流となっている研究には、2つの傾向が認められる。1つは、殻体構造を利用して異種群間の類縁性を論ずるものである。例えば、同一 (または類似) の構造を持つ A 群と B 群は近縁であるが、それらとまったく異なる構造の C 群は類縁性に乏しい、という類のものである。これは、相対的な類縁関係を明らかにした貴重なデータではあっても、絶対的な系統関係 (系統樹における位置づけ) を意味するものではない。もう1つは、むしろ他のデータ (他形質や地史的証拠) から編まれた系統を前提として、殻体構造の進化過程 (様式) を考察するという方向である。殻体構造の進化に着目することは、この問題を解明する際の極めて重要なポイントである。しかし、こうして想定された殻体構造の進化を、再び系統の復元に適用することはできないであろう。無論、体系的な研究 (Kobayashi, 1971; Taylor, 1973; Carter, 1980; Shimamoto, 1986 など) では、これらを組合せて総合的に扱っている。しかし、それらの研究方向も、上述した目標に直進しているとは必ずしも思えないのである。

一方、筆者らも含めた一部研究者の間では、目標を真正面に据えた研究方向を探ろうとする試みが着手されている (都郷, 1977, 1984; 鈴木, 1979, 1983; 魚住・鈴木, 1981; 小林, 1981 など)。とは言え、まだ開

始したばかりであるので、定式化された研究方法がある訳ではなく、研究者それぞれに独自の考え方があ

る。以上の状況を踏まえ、今回は筆者らの現段階における試案を述べることにしたい。

II. 殻体構造による系統発生へのアプローチ

軟体動物はその種によって、特定した殻体構造を持っている。同時に、殻体構造には種間での共通性、類似性が認められる。これらは、軟体動物の系統進化に伴って、殻体構造も進化してきたことの反映であると思なせる。したがって、軟体動物の系統発生を殻体構造から組立てることは、殻体構造の進化過程を解明することに他ならない。この解明の方法として、進化上の意義が大きいと評価される形質と対応させて検討することも可能である。しかし、循環論を避けるためには、とりあえず他形質との関連を排除して、殻体構造自体に観点を絞った追求が必要であろう。

具体的には、現生・化石を問わず、種々の殻体構造の間にみられる差異の中に連続的な変化系列を見出し、これを進化発展の系列としてとらえ、方向づけをすることである。この方向づけを決定する方法としては、次の3点が考えられる。第1は、地史的資料から変化方向を見極める方法である。第2は、ある系列の末端に位置する2つの構造について、他系列の構造との比較を行い、相対的に強い共通性を持つ方の末端を原始的であるとみなす方法である。第3は、個体発生の見地から、殻体形成過程および形成機構を通じて変化方向を見出す方法である。筆者らは、第3を主要方法とし、第2を予察的段階で用い、第1を補助手段とすることが最も現実的であり、有効な方法と考えている。その理由については、III章における具体例の中で述べることにする。

ところで、殻体構造とは、どの殻体にもみられる構築構造 (microstructure) ・殻層 (構造) (shell layer) ・成長構造 (growth structure) の他、一部殻

Seiichi Suzuki and Yoshihiro Togo: Application of the shell structure to the study on the molluscan phylogeny.

* 福岡教育大学地学教室

** 北海道教育大学岩見沢分校地学研究室

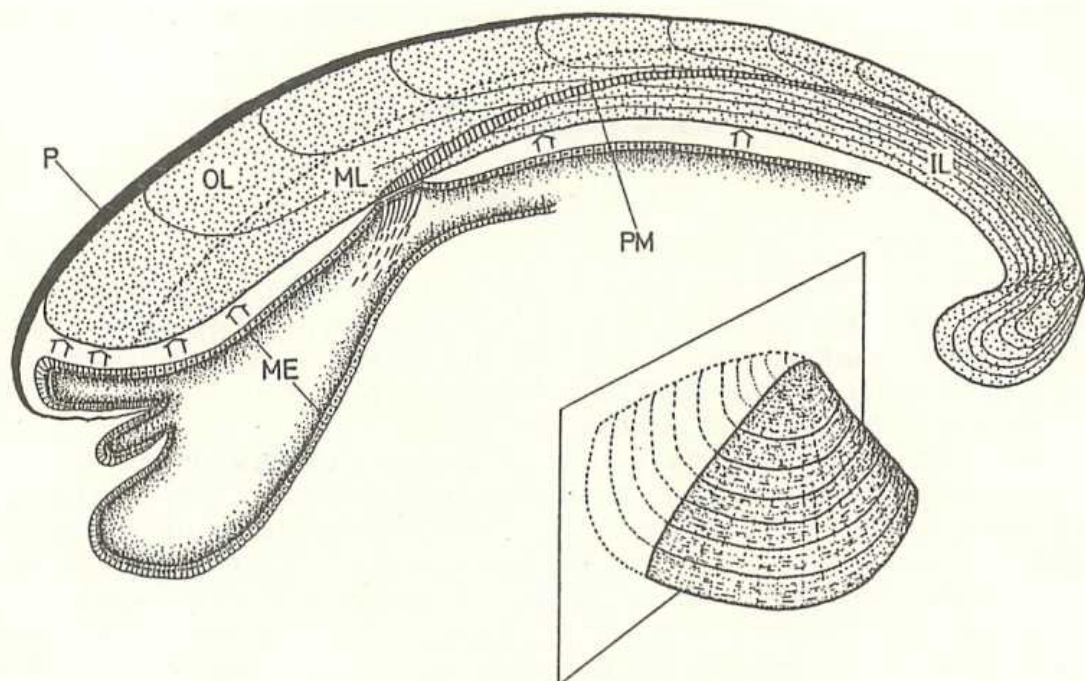


図1. 殻体の構成と外套膜との対応関係(二枚貝)。IL—内層、ME—外套膜上皮組織、ML—中層、OL—外層、P—殻皮、PM—光輝層。

体に発達する管状構造 (canal structure) などを含めた殻体内部に認められるすべての構造の総合物である。すなわち、殻体構造の進化過程とは、各種構造の進化の複合された過程である。したがって、この解明のためには、各種構造を明確に区分した上で、各々の進化発展について検討しなければならない。中でも、殻体構成物 (炭酸塩結晶と有機基質) の配列と種類によって識別される構築構造は、動物種による差異が最も顕著で、進化傾向を明瞭に反映するものである。また、殻体構成物を分泌する外套膜上皮組織との対応で決定される殻層は、外套膜の発達に伴った独自の進化過程を持つと同時に、構築構造の分布位置を示す重要な要素である (図1)。したがって、この2種類の構造の発達過程が殻体構造の進化過程を代表するであろう。

以上の視点にたつて、研究方向を整理すれば、図2のようになる。無論、実際の研究においては、各段階を完全に終了してから次へ進んでいる訳ではなく、一定の見通しがたてば、未完のままでも次の段階に着手している。段階論に陥らないためにも、その方が良いと思われる。また、先の段階で利用される資料が、より早く蓄積されることもしばしばみられる。しかし、いずれにしても、大局的な方向が大幅に変更されることはないであろう。

本試案における主要項目については、以下に新たな章を起して述べることにする。

III. 構築構造の起源と分化について

軟体動物殻体に識別される構築構造は、確定していないが、20種類以上になろう。各構築構造間の系統関係を調べるには、前述のように3つの方法を適用し得る。

1つは、各構築構造の出現期を調べる地史学的方法である。ただし、軟体動物の各綱が分化した古生代初期には、主要構造が出揃っているようであり (Runnegar and Pojeta, 1985)、構造分化が極めて早い時期に完了したことが伺われる。これは、綱レベルで共通してみられる構造が、各綱内では分布が片寄っていることから予想されることである。したがって、この方法はあまり有効とは思われない。

第2の方法は、構築構造を規定する結晶や有機基質の配列・種類などの変化系列間の比較である。しかし、一部を除いて大半は小系列であるため、共通性の確認が困難であったり、共通項目が2つの系列間で交差して認められるなど、現実にはこの方法は適用し難いものである。その原因は、上述のように、初期段階で一挙に分化したためであろう。

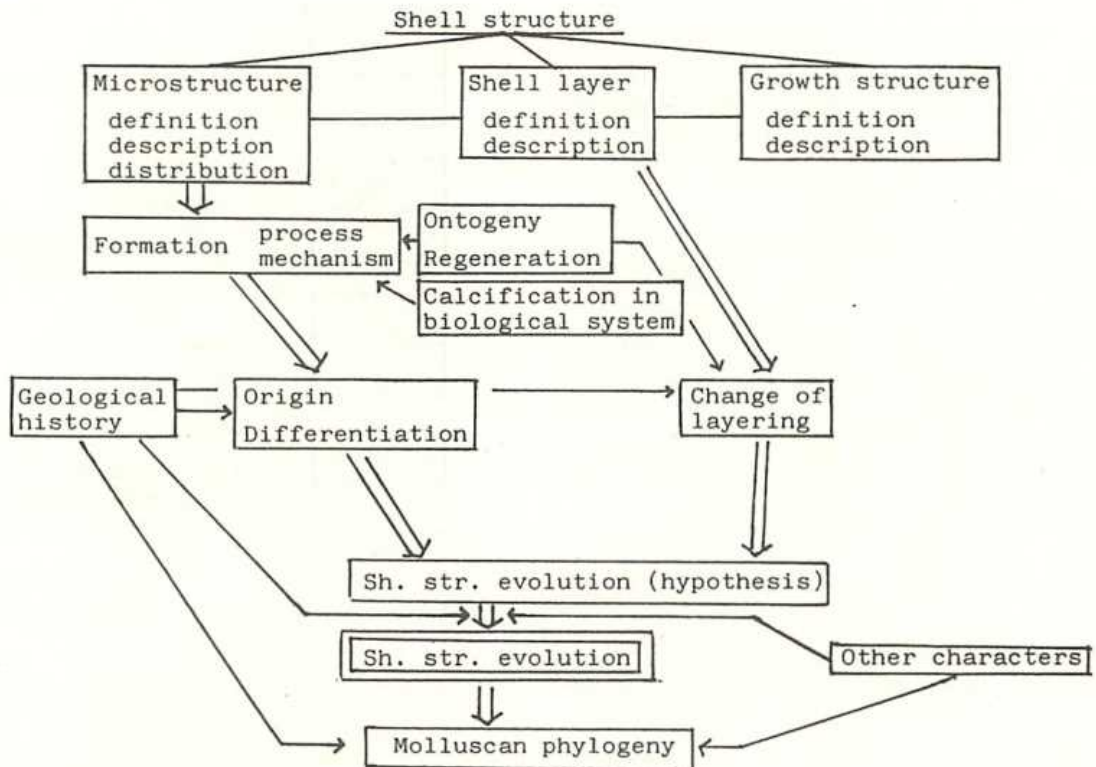


図2. 殻体構造による軟体動物系統復元の方法を示すフローチャート。

第3は、系統発生の再現が個体発生を通して認められるという観点から、構築構造の形成過程（構築構造の個体発生）を解明する方法である。具体的には、各形成過程（特にその前期）にみられる共通の現象に注目して、起源的構造、分化段階などを見出すことや、構造形成のメカニズムの差異から分化方向を探ることなどの作業である。例えば、すべての構造の形成初期に認められる粒状構造は、起源的構造と考えられる。更に、いくつかの構造の形成前期には、球晶状集合体が共通して出現するが、これはそれらの構造に特有な結晶集合体の原型であることが判明している（魚住・鈴木, 1981）。これらは前者の例である。また、結晶配列を規定するメカニズムの1つに幾何学的選別作用があるが、これは多数の結晶が集団をなして成長する場合、結晶同士が互いに成長場を競い合うことで、最終的な配列方向が自動的に決定されることである。いくつかの構造はこの作用の関与の度合で系列化することができる。しかし、結晶の配列規制が有機基質によってなされる真珠構造を、この系列の延長上に置くことは不可能である。これは後者の例である。以上のように、現段階における系統発生へのアプローチのためには、個体発生に着目した方法が最も有効なものと考

えられる。

構築構造形成の観察は、動物の個体発生に伴う殻体形成を通じて行われる。すなわち、殻体の成長表面や発生初期（原殻形成期）の石灰化過程の観察である。なお、原殻の構造を終殻のそれよりも原始的であるとみなして、直接的に構造分化に結びつけることも可能である。しかし、一般にそれらの間に様々な程度の構造的飛躍があり、やはり分化の中間過程を知る手掛かりは形成機構の解明であろう。

また、殻体再生実験により、構造形成機構を調べる方法もある。この方法は、非石灰化段階から構造形成完了まで連続的に観察できるなど、様々な利点がある。一方で、再生現象が系統性を反映するか否かの議論もあろう。筆者らは、この直接的な関係については答えることができない。しかし、再生実験において形成されるのは、動物自身による真の構築構造であって、人工的なまがい物でないことは事実である。もし、再生実験による検討が否定されるならば、個体発生と系統発生の関係も再考せねばならないものと理解されよう。

ところで、生体系における石灰化現象は、軟体動物殻体に限らず、多くの生物の種々の組織に認められる。これらの石灰化組織の比較研究も、構造形成（特にそ

のメカニズム)の解明に有力な手掛かりを提供する。最近、筆者らは、腹足類の石灰化蓋の観察から、殻体における基本構造の1つである混合稜柱構造の形成において、結晶の核形成と成長の割合の精密な調整が要求されることを提案した(鈴木・都郷, 印刷中)。

IV. 系統発生における殻層変化について

殻層は、それを分泌形成する外套膜部位との対応で区別されるものである。しかし、一般に殻層毎に構築構造が異なることが多いので、実際の殻体観察では、構築構造間の接合境界を殻層の境界とみなして区分するのが通例である。特に外套膜部位との対応関係を認識し難い腹足類殻体においては、最内層を除き、そのようにせざるを得ないのが現状である。このため従来の研究では、殻層を単に構築構造の分布様式としてとらえ、両者の本質的な区別が曖昧なまま使用される傾向があったように思われる。例えば、殻体構造の進化過程における構築構造組合せの単純化(組合せ数の減少)という現象は、殻層の消失として解釈されている(Taylor, 1973)。しかし、この現象は殻層の消失に限らなくても、複数の殻層において構築構造の分化が同一段階に達した、とも解釈できる。どちらが正しいかの判断には、構築構造とは明確に区別した殻層独自の、系統発生における変化過程を明らかにすることが必要であろう。そのためには、殻体形成過程における殻層変化を調べる以外に、あまり有効な方法はないようである。

筆者らは、構築構造組合せの変化を伴うような殻層変化パターンとして、図3に示した4種類を想定している。このうち、1は構築構造の分化現象であって、殻層自身の変化ではない。このパターンは二枚貝殻体などで比較的多く観察されている。殻層の付加(2)および消失(3)についてはまだ確認されていないが、その複合現象である置換(4)は、クロアワビの終殻においてその例が知られている(鈴木, 1983)。

V. 地史学的資料の評価と使用について

系統発生の研究において、化石の存在は否定できない絶対的な価値を持つものである。しかし、断片的な記録しか得られていない現状では、地史学的資料(特に層序学的データ)のみに頼る研究には限界がある。それ故に筆者らの場合は、古生物学の立場から、現生動物を主要材料にした殻体構造の研究に従事している訳である。それでも、化石から得られた、一定の条件を満たした信頼性の高いデータは積極的に活用する必要がある。ここで言う条件とは、層序学的確実性は当然として、他に次の2つである。1つは、化石化作用におけるオリジナルの構造の保存である。とりわけ、

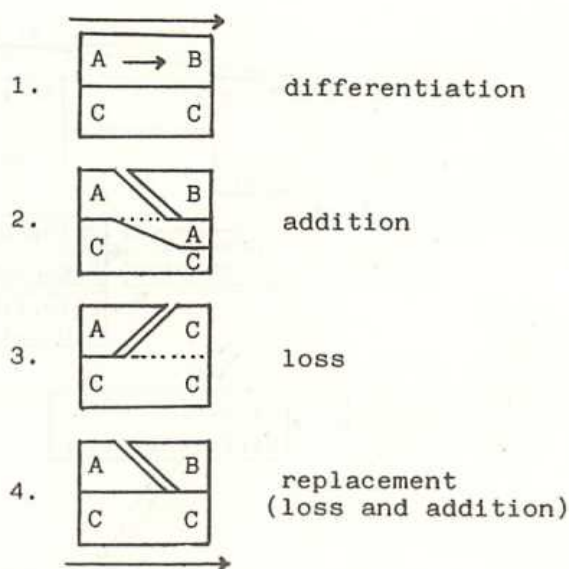


図3. 構築構造組合せの変化を伴う殻層変化パターン。

二次的に生成された変質構造との区別は厳密でなければならない。他の1つは、他の研究者によって公表されたデータの、利用者自身による再検討である。特に、構築名などは明確な定義の下に使用されているか、化石化に伴う構造変化は十分に考慮されているか、などのチェックは重要である。

筆者らの試案(図2)においては、地史学的資料は3つの段階で使用される。しかし、同一資料がくり返して使われるのではなく、各段階で使用される資料は、内容が各々異なっている。第1段階では、“どの構築構造がどの時代に存在したか”というように、個別の構築と地質時代の直接的な対応が強調され、どの殻体に存在するか(存在様式)は考慮しなくても良い。言わば、組織レベルのデータが主に使用される。第2段階では、仮想された殻体構造の進化が正しいか否かの検討のために、使用される内容である。したがって、“ある地質時代にはA構築とB構築が同一殻体中に共存していた”などのように、存在様式が重要なポイントである。これは個体レベルの内容と言えよう。第3段階は、種レベルの内容である。具体的には、“〇〇時代に生存した××種の殻体構造は△△である”ということが、データとして使用される。

VI. おわりに

系統発生の研究には、研究者の専門分野(の特性)と理論的背景によって、種々の道があろう。筆者らの場合、前者については、個人的興味と置かれた研究条件などにより、半ば自動的に選択されたものである。

一方、後者については、この方面の学習不足もあって特定の立場に立ち得ない状況にある。しかも、これまでに構築構造の分化や殻体構造の進化に関して、部分的に考察し得るようになったとは言え、研究の主体は構造記載や個体発生レベルのものであるのが現状である。したがって、前述した研究法は、筆者らがこれまでの研究経験に基づいて試案したものであって、筆者ら自身によっても、理論的に、また実証的に整理されたものではない。恐らく、多くの誤りや追加すべき事項があると考えられる。今回の公表を機会に各方面からのご批判を仰ぎ、より有効な方法へと改良してゆきたいと思う次第である。

文 献

- Carter, J.G. (1980) Environmental and biological controls of bivalve shell mineralogy and microstructure. In Rhoads, D.C. and Lutz, R.A. eds., Skeletal Growth of Aquatic Organisms, 69-113. Plenum Press, New York.
- 小林巖雄 (1981) 軟体動物の殻体内部構造とその古生物学的意義—とくに、二枚貝類について—, 波部忠重・大森昌衛監修, 軟体動物の研究, 47-62, 大森昌衛教授還暦記念論文集刊行会, 新潟.
- Kobayashi, I. (1971) Internal shell microstructure of recent bivalvian molluscs. Sci. Rep. Niigata Univ., Ser. E, 2, 27-50.
- Newell, N.D. (1954) Status of invertebrate Paleontology, V. Mollusca: Pelecypoda. Bull.

Mus. Comp. Zool. Harv., 112, 161-172.

Runnegar, B. and Pojeta, J. (1985) Origin and diversification of the Mollusca. In Trueman, E.R. and Clarke, M.R. eds., The Mollusca, Vol. 10, 1-57. Acad. Press, New York.

Shimamoto, M. (1986) Shell microstructure of the Veneridae (Bivalvia) and its phylogenetic implications. Tohoku Univ., Sci. Rep., 2nd ser. (Geol.), 56, 1-39.

鈴木清一 (1979) *Mytilus edulis* (斧足類) の再生有機膜殻体の鉱物化, 地質雑, 85, 669-678.

——— (1983) *Haliotis discus* (原始腹足類) の終殻及び再生殻体の殻体構造と鉱物—特に外層の“ブロック構造”について—, 同上, 89, 433-442.

———・都郷義寛 (印刷中) 腹足類 (リュウテンサザエ科) の石灰化蓋の構築構造, 地球科学.

Taylor, J.D. (1973) The structural evolution of the bivalve shell. Palaeontology, 16, 519-534.

都郷義寛 (1977) 海棲腹足類原殻および終殻最内層の貝殻構造, 地質雑, 83, 567-573.

Togo, Y. (1984) Scanning electron microscopy of larval and early postlarval shells in the freshwater snail, *Cipangopaludina japonica* (v. Martens) (Mesogastropoda, Viviparidae). J. Geol. Soc. Japan, 90, 565-576.

魚住 悟・鈴木清一 (1981) 二枚貝における殻体構造の進化, 波部忠重・大森昌衛監修, 軟体動物の研究, 63-77, 大森昌衛教授還暦記念論文集刊行会, 新潟.

◆本の紹介◆

歯の比較解剖学

後藤仁敏・大泰司紀之編

石山巳喜夫, 伊藤徹魯, 犬塚則久, 大泰司紀之, 後藤仁敏, 駒田格知, 笹川一郎, 佐藤 巖, 茂原信生, 瀬戸口烈司, 花村 肇, 前田喜四雄共著
医歯薬出版 K・K 7,000円

著者の多くが、化石研のメンバーや化石に関係した人であることに気がつく。

そのため、化石研究者に配慮した本ができあがっている。

なによりうれしいのは、図が大変多く、図の多くが各動物の歯列をそのままにして歯の克明なスケッチがなされていることである。

したがって、各動物の歯列がどうなって、歯がどういう形をしているか、図鑑的にわかるようになっている。

また、歯の記載に必要な用語の説明が図でわかりやすくかかれていて、歯の化石を研究するものにとっては必携の書である。

項目の主なところを追ってみると、歯の定義、歯の形態用語、エナメル質、歯の交換、軟骨魚類の歯、両生類の歯、爬虫類の歯 (恐竜を含む) が第1～第4章まで書かれており、第5章哺乳類の歯では、哺乳類21目の歯が前にのべたようにていねいに図入りで説明してある。

第6章では、歯の進化、人類の歯の進化でまとめてあり、興味のつきない構成になっている。

なお、著書割引 (2割引) の方法があり、電話またはハガキで後藤仁敏氏に連絡すると、出版社より、直接請求書付で本が送られることになっている (1冊でも可) 後藤仁敏氏の住所・電話は次のとおり。

〒230横浜市鶴見区鶴見2-1-3 鶴見大学歯学部

Tel 045-581-1001

(堀川秀夫)