

二、三の貝殻に認められるポリドラの穿孔痕について

柴田松太郎*

Borings found in the shell of some kinds of fossil and recent molluscs bored by *Polydora*

SHIBATA, Matsutaro

Abstract

The writer studied borings made by some kind of *Polydora* in the shells of *Babylonia japonica* (Reeve) collected from the Pleistocene formation, *Crassostrea gigas* (Thunberg) and *Macra* (*M.*) *chinensis* Philippi from the inner site of Tokyo Bay.

In this short paper, he described the morphological characters of them with special remarks on the difference of above three specimens. After the penetration, it makes very thin shell layer secondarily. Especially in case of *Macra* and *Crassostrea*, they make a dome respectively inside of the shell. He made some considerations about the boring behavior of *Polydora* in the shell layer.

Key words: boring, *Polydora*, *Babylonia japonica* (Reeve), *Crassostrea gigas* (Thunberg), *Macra* (*M.*) *chinensis* Philippi

1. まえがき

かつて筆者は穿孔性多毛類ポリドラの穿孔によって形成されたと考えられる貝殻内面に隆起体(貝付き真珠)をもつ化石アカガイについて報告した(柴田, 1996)。その際、隆起体を形成したポリドラの種は、現生ホタテガイに穿孔するポリドラ4種(*Polydora variegata*, *P. websteri*, *P. concharum* および *P. convexa*)の穿孔部位および穿孔痕の形態(森ほか, 1985; 大越・野村, 1990; 大越・大越, 1992)と比較し、それらのどれとも異なるとした。また、かつて正垣(1936)は現生アカガイを穿孔して貝付き真珠を形成させたポリドラについて検討し、ヨーロッパ産の *Polydora ciliata* (Johnston) に近似し、インド産の *P. hornelli* Herdman に酷似するが、若干の点で異なるので今は *Polydora* sp. としておくとのべている。そこで、化石アカガイの殻体に隆起体(貝付き真珠)を形成したポリドラは、現生種のアカガイに貝付き真珠を形成したポリドラと同種と考えられるので、ここでは正垣(1936)を踏襲し *Polydora* sp. とする。

このたびは、ポリドラによって穿孔されたと思われる殻体をもつ化石のバイ、現生種のマガキおよびバカガイについて記載し、さらに考察を深めた。

2. 試料

バイ *Babylonia japonica* (Reeve) : 千葉県印旛郡印旛村印旛沼付近の木下層。

マガキ *Crassostrea gigas* (Thunberg) およびバカガイ *Macra* (*M.*) *chinensis* Philippi : 千葉県千葉市美浜区幕張の浜(人工海浜)

3. 観察結果

1) バイ *Babylonia japonica* (Reeve)

計測: 殻長 = 64mm, 殻径 = 38mm

肉眼観察: 穿孔痕は、殻体の表面を体層の上部、右背面の径約2mmの穿孔痕に始まり、殻体内で約1mmの丸みを帯びた溝が0.5mm以下の間隔をおいて2本並走する(図1-1)。次体層との境界の縫合に沿って後溝直上、さらに軸唇に沿って進み、臍帯にまで達する(図1-2)。殻体内への穿孔は、後溝上部から分岐して外唇上部と、軸唇の中ほど、臍孔のやや上部の2か所で認められる。後溝からは殻口内面の縫合線に沿って穿孔し、殻口内面に二次的に隔壁が形成されている(図1-3, 4)。

顕微鏡の観察: 縫合線を挟む体層と次体層の一部を縦断した鎖線A-Bに沿って作成した薄片について観察

2005年2月2日受付, 2005年6月1日受理

* 〒261-0011 千葉県千葉市美浜区真砂3-16-1-1306

マキガイの軟X線像に見られる穿孔痕の形態に酷似している。幅約1.5mmの穿孔痕のほぼ中央に1本の線(0.1mm以上の幅)が認められること、また穿孔が殻体を貫通したとき、二次的に隔壁を形成することは、現生アカガイ(正垣, 1936)あるいは化石アカガイ(柴田, 1996)にポリドラが穿孔したことによって形成された隆起体と同様な、ポリドラの侵入に対するアカガイ側の宿主反応の結果形成されたものと考えられる。

マガキに穿たれた穿孔口は、直径約1mmの孔道が2つ、狭い間隔を隔てて対になっているのが見られる。また、貝殻内面に形成された隆起体の範囲内に直径約1mmの孔道が2つ、狭い間隔を置いて対をなして認められ、図2-1のもっとも左下の穿孔口から墨汁を注入すると、墨汁はこの開口部に滲みだしてくる。これは、図2-1のもっとも左下の穿孔口と、貝殻内表面に形成された隆起体の範囲内の開口部とは連結していることを示している。すなわち、この開口部から侵入者が侵入し、これに対する宿主反応の結果隆起体が形成されたものと考えられる。したがって、マガキの殻体に形成された隆起体は、正垣(1936)のポリドラによるアカガイの貝付き真珠の形成と酷似しており、マガキの場合もポリドラにより形成されたものと考えられる。

バカガイは、殻体の厚さが0.4mm~0.5mmと薄く、ポリドラは口径1mm内外の孔道を穿つので、バカガイの殻体を穿孔し始めると、穿孔痕は溝とならずに殻体を貫通してしまい、狭い孔隙となる。孔隙が殻頂付近を一周すると、この部分の殻体が切り取られて大きな開口(空間)をつくったと考えられる。かくて、ポリドラは殻体をいきなり貫通してしまったので、宿主のバカガイは宿主反応として二次的に隔壁を形成したものであろう。

現生種では、ホタテガイの殻体を穿孔するポリドラ4種(*Polydora variegata*, *P. websteri*, *P. concharum* および *P. convexa*)がよく知られており、それぞれ穿孔する位置に特徴がある。すなわち、底質表面ではホタテガイは右殻を下に、左殻を上にして生活しているので、ポリドラは海底面に接していない左殻により多く寄生し、成長阻害輪から侵入する。また穿孔痕の形態に特徴があり、それによって種の識別が可能である(森ほか, 1985; 大越・野村, 1990; 大越・大越, 1992)。また、タマキガイ属およびリュウキュウサルボウ属などのように水管をもたない二枚貝類あるいは水管をもっているが浅く潜る二枚貝類は、殻体後縁部あるいは殻体の半分くらいを海底面上に露出したりするので、ポリドラが寄生しやすい(小林・大森, 1973; 近藤, 2001)。

筆者のあつかった化石アカガイ(柴田, 1996)、今回あつかった化石バイ、現生マガキおよびバカガイ、ならびに、小林・大森(1973)のあつかった化石エゾタマキガイおよび現生ベンケイガイの穿孔痕の全長は、上記ホタテガイの場合に比べて、その全長が著しく長く、またその形態はゆるやかな曲線を描いている。さらに、穿孔を開始する位置は大体殻体の後縁部ないし殻頂部付近からである。したがって上記の貝類を穿ったポリドラの種は、少なくともホタテガイを穿孔したポリドラ4種とは異なることは明らかである。

これまで扱ったポリドラの穿孔痕の特徴を見てみると、どの場合も、侵入口からある距離穿孔するとUターンして侵入口に接してすぐ隣にあるいは少し離れて出てくる。Uターンしてから後は、必ず掘り進んできた孔道に沿って屈曲して、孔道の全体的な形態は種によって異なる。例えば、現生種の *Polydora variegata*, *P. websteri*, *P. concharum* および *P. convexa* の軟X線像(大越・野村, 1990; Fig. 2, a~f)や、化石エゾタマキガイおよび現生ベンケイガイの軟X線像(小林・大森, 1973; Pl. VII, Figs. 3, 4, 8, Pl. VIII, Fig. 2)を見ても、穿孔痕の末端は丸みを帯びており、穿孔痕の中央には1本の黒い筋が見える。この黒い筋は行きと帰りの孔道の間に穿孔され残った分離帯で、穿孔痕の末端が丸みを帯びているのはここでUターンしているからであると思われる。

穿孔機構の詳細は明らかではないが、剛毛を用いて穿孔するであろうことは、一部の剛毛が摩耗していることがSEMの画像(Imajima and Sato, 1984)から推定されることで明らかである。

今回あつかった、以上のような特徴をもつポリドラの穿孔方法を模式化すると次のようになる(図3)。すなわち、侵入口から穿孔を始めたポリドラは、宿主の殻体の表面、あるいは殻体内を殻体の湾曲に沿って、大きく蛇行しながら穿孔していく。掘り始めの穿孔痕は1本であるが、ある位置まで掘り進むと、ポリドラは穿孔方向を進んできた方向とは全く逆方向に転換し、今度は最初に掘り進んだ穿孔痕に沿って穿孔し、やがて殻体の外に出る。その場合に、侵入口のすぐ隣に出てくる場合と、若干離れた位置に出る場合がある。

穿孔方向を転換する位置は、*Polydora variegata* に見られるように、ホタテガイの殻体に穿孔した場合、一方の開口部から頭部を、他方の開口部から尾部を露出していることが観察されているので(大越・野村, 1990)、虫体の全長の半分に達した位置と考えられる。

穿孔痕は穿孔方向を転換してからは、2本の孔道が並走し、両者の間に狭い削り残しの分離帯を形成する

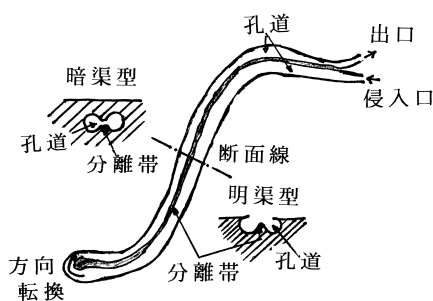


図3. ポリドラの穿孔痕の形成機構を示す模式図。→: 穿孔方向

ようになる。このようになってからのある位置で穿孔痕の断面を見ると、殻体内部を穿孔しているときは暗渠型となり、その断面は亜鈴型を示す。また殻表を穿孔しているときは明渠型となり、その断面は丸い壁面をもつ2本の溝が、1本の狭い分離帯を隔てて並走する。

ポリドラの虫体は非常に柔らかく、貝殻のような身を守るに適したものの中に穿孔して、身を守りながら生活しているとすれば、虫体全体が孔道内に隠れる必要がある。すなわち、虫体の全長と穿孔痕の全長はほぼ等しくなければならない。つまり、穿孔痕の形態のみならず、穿孔痕の全長も種の特徴の一つと考えられる。

正垣 (1936) によると、アカガイの殻体を穿孔するポリドラの虫体を70%のアルコールで固定した標本で、全長が200mm~250mmあり、貝付き真珠内にはポリドラの排泄物と思われる灰黒色の密泥が充満しているという。したがって、柴田 (1996) が報告した化石アカガイに穿孔したポリドラは、化石の殻長が100mmあることから、正垣 (1936) のそれと同種であったとしても、虫体の全長から考えて矛盾はない。化石アカガイの場合も、生息時には、呼吸と摂餌のため常時頭部は出入り口の一つから出していたと思われるが、正垣 (1936) の場合は貝付き真珠のなかに排泄物が充満していたというから、尾部は真珠内に残っていたのかもしれない。

また、野外観察でも、室内飼育実験でも、ポリドラの成体は一度穿孔した貝殻を離れ、他の貝殻に移動することはできないと考えられる (大越・大越, 1992) という。したがって、筆者の扱った化石アカガイ (柴田, 1996)、今回の化石バイ、現生マガキおよびバカガイ、ならびに小林・大森 (1973) のあつかった化石エゾタマキガイ (Pl. VII, Figs. 3, 4, 8) の孔道の全長はかなり長いので、それらの殻体に寄生したポリドラの虫体の全長はかなり長かったと推定され、虫体がそう簡単に移動できそうには思われない。つまり、こ

れら化石の場合も、自己の穿った孔道内に一生定住したであろうことが十分考えられる。

ところで、ポリドラは宿主に対して攻撃的であったであろうか。大越・大越 (1992) は、ポリドラにとってホタテガイの貝殻は、好適な生活基盤であると考えられるとしている。確かに、ポリドラの穿孔が次第に内部におよぶにしたがって、宿主は内側から殻体を肥厚させていたり (小林・大森, 1973; 大越・大越, 1992)、化石アカガイでみられるように、殻体を貫通して虫体が直接外套膜に接すれば、外套膜にとってはこれ以上の刺激はなく、たちどころに石灰沈着を起こし、二次的に隔壁が形成される。この隔壁が外套膜および軟体部を保護するため、ポリドラは決して宿主の軟体部を捕食するのではないことが明らかであろう。したがって、ポリドラは宿主の殻体を穿孔することにより、その穿孔痕を生活の基盤として寄生していたと思われる。

ポリドラによって穿孔された殻体の研究は多くないが、Watanabe and Noda (1995) によって、北海道天塩郡の勇知層産オオマルフミガイ *Cyclocardia crebicosata* (Krause) の殻体に、ポリドラの穿孔痕に類似した化石生痕属 *Caulostreosis* の例が報告されている。

そこで、オオマルフミガイの殻体にみられる穿孔痕 *Caulostreosis* isp. と、エゾタマキガイおよびベンケイガイの殻体にみられる穿孔痕 (小林・大森, 1973) を比較すると、前者の溝 (穿孔痕) の幅は非常に太いように見えるが、穿孔痕の幅は1mm前後でほとんど変わらない。つまり、オオマルフミガイは、殻体が小さいために穿孔痕の幅が相対的に太く見えるのである。穿孔痕 *Caulostreosis* isp. の形態はエゾタマキガイおよびベンケイガイにみられる穿孔痕 (小林・大森, 1973) のそれに類似しているが、穿孔痕の全長を比較すると、*Caulostrepsis* isp. の方が明らかに短いので、両者は恐らく種を異にすると考えられる。

その他、ポリドラ以外の生物による穿孔については、タマガイ科の貝類によるオオマルフミガイへの殻体にみられる穿孔痕 (化石生痕属 *Oichnus*) についての報告 (Watanabe and Noda, 1995)、鹿児島県桜島郡西桜島町燃島の高燃貝殻層 (更新統最上部) から産出した、ヒヨクガイ *Cryptopecten vesiculosus* (Dunker) およびナデシコガイ *Chlamys* (*Coralichlamys*) *irregularis* (Sowerby) にみられる穿孔痕についての報告がある (Matsukuma, 1978)。Matsukuma (1978) はこれらの穿孔痕が、いろいろな証拠から、現生のカツラガイ科腹足類、特にカツラガイ *Capulus dilatatus* A. Adams による穿孔痕に極めてよく似ており、燃島産ヒヨクガイ、ナデシコガイにみられる穿孔痕は、およそ

らく同種によるものと推定している。

また, Leighton (2003) は, アメリカ, Ohio 州の Silica 頁岩 (デボン紀中期, Givetian) 産の腕足類 *Pholidostrophia* 属の殻にみられる, 捕食のための直径 0.5mm~1.3mm の微小な穿孔痕 (*Oichnus strophia*) の例を報告している。

さらに, Hoffmeister ほか (2003) は New Mexico 州サクラメント山の Grapevine Canyon の石灰岩 (ペンシルベニア紀後期 Virgilian) から採集された腕足類 *Cardiarina cordata* Cooper (大きさ 2 mm 以下) を斜めに穿つ穿孔痕 (直径 0.2mm 以下) について報告している。

謝辞

金 光男氏からは穿孔についての貴重な文献を提供していただいた。また, 大森昌衛氏からは本論文に対して貴重なご意見をいただいたうえ, 文献まで提供していただいた。ここに両氏に対し深甚な謝意を表するものである。

引用文献

- Hoffmeister, A. P., Kowalewski, M., Bambach, R. K. and Baumiller, T. K. (2003) Intense drilling in the Carboniferous brachiopod *Cardiarina cordata* Cooper, 1956. *Lethaia* **36**, 107-117.
- Imajima, M. and Sato, W. (1984) A New Species of *Polydora* (Polychaeta, Spionidae) Collected from Abashiri Bay, Hokkaido. *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo*, Ser. A, **10**(2), 57-62.
- 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.
- 近藤康生 (2001) 二枚貝類の生活様式とその進化. 池谷仙之・棚部一成編: 古生物の科学 **3**, 149-168.
- Leighton, L. R. (2003) Morphological response of prey to drilling predation in the Middle Devonian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **201**, 221-234.
- 正垣幸男 (1936) 赤貝の真珠の核, *Polychaeta*. 科学 **6**, 275-276.
- Matsukuma, A. (1978) Fossil Boreholes Made by Shell-Boring Predators or Commensals I. Boreholes of Caplid Gastropods. *Venus* **37**(1), 29-45.
- 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. 日水誌 **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), 1593-1598.
- 大越和加・大越健嗣 (1992) ポリドラとホタテガイー穿孔と防御の生物学. 海洋と生物 **14**(2), 113-119.
- 柴田松太郎 (1996) 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. 化石研究会会誌 **29**, 25-28.
- Watanabe, R. and Noda, H. (1995) Notes on *Polydora*-like borings in the shells of *Cyclocardia crebricostata* (Mollusca, Bivalvia) from the Pliocene Yuchi Formation in the northern part of Hokkaido, Japan. *Ann. Rep., Inst. Geosci., Univ. Tsukuba* **21**, 45-51.