

北西太平洋産*Glycymeris yessoensis* (SOWERBY) と北 東太平洋産*Glycymeris subobsoleta* (CARPENTER) と の類縁関係

真田, 千夏
九州大学理学部

松隈, 明彦
九州大学理学部

<https://doi.org/10.15017/4494716>

出版情報：九州大学理学部研究報告. 地球惑星科学. 19 (2), pp.153-163, 1996-12-25. 九州大学理学部
バージョン：
権利関係：

北西太平洋産 *Glycymeris yessoensis* (SOWERBY) と北東太平洋産
Glycymeris subobsoleta (CARPENTER) との類縁関係

真田千夏・松隈明彦

Systematic relationship between *Glycymeris yessoensis* (SOWERBY) and
Glycymeris subobsoleta (CARPENTER) (Mollusca: Bivalvia)

Chinatsu SANADA and Akihiko MATSUKUMA

Abstract

Distributions of the Recent glycymeridid bivalves of the Northwestern Pacific are usually affected by warm currents, i. e. the Kuroshio and Tsushima currents. However, a warm temperate to subboreal species, *Glycymeris yessoensis* (SOWERBY, 1889), shows a unique distribution which has no relation to the warm currents. *Glycymeris subobsoleta* (CARPENTER, 1864) is also distributed far north than other glycymeridid bivalves of the Northeastern Pacific. It is suspected that an ancestor of these two species was continuously distributed from the Northwestern Pacific to the Northeastern Pacific in the warm early Miocene time, and then it migrated into two directions, i. e. the Northwestern and the Northeastern Pacific, and differentiated into *G. yessoensis* and *G. subobsoleta*. In order to verify this hypothesis, we inferred genealogy of the glycymeridids from the Northern Pacific mainly based on morphology of valves and soft parts.

In this study, we used not only qualitative characters but also quantitative characters. We calculated the GOWER's similarity index and clustered the species with unweighted pair-group method by average linkage (UPGMA). Then the result is nearly consistent with a classification of subgenera adopted by former authors, but we think it doesn't show the real genealogy because it is inconsistent with the fossil records.

So that, we tried phylogenetic systematics to get a classification that reflects the genealogy. There are several cladograms due to insufficiency of items of characters. Thereupon, a phylogeny is inferred by adding the order inferred from the fossil records of Glycymerididae and out-group comparison.

According to cladistic consideration, *G. subobsoleta* is closely allied to *G. yessoensis*. This result supports the hypothesis that both species were derived from a common ancestor. Species of the subgenera *Veletuceta*, including *G. albolineata*, *G. vestita* and *G. reevei*, are distinguished from other glycymeridids by the characters of ligament, anus and adductor scars. The cladogram also suggests that both *G. rotunda* and *G. imperialis* are not allied so much to *G. yessoensis* and *Tucetona* species have derived from some species close to *G. rotunda*. The result is in opposition to the present classification of the Glycymerididae.

はじめに

タマキガイ科 Glycymerididae NEWTON, 1922は軟体動物門二枚貝綱翼形亜綱フネガイ目に属する二枚貝で、従来の分類では殻表が平滑なものを *Glycymeris* 属、殻表に肋を持つものを *Tucetona* 属とし、二つのグループに分けられている (NICOL, 1945; 波部, 1977; MATSUKUMA, 1986). 最古の *Glycymeris* 属は白亜紀から産出し、強い肋を持たず靱帯面に山形の溝があるもので (NICOL, 1950), 肋を持つグループは第三紀にはいつてから出現している (NEWELL, 1969; MATSUKUMA, 1986).

タマキガイ科は熱帯から亜寒帯まで世界的に分布するが、熱帯から温帯にかけて分布するものが多い、日本周辺ではほとんどの種が暖流に沿った分布を示している (松隈, 1984; MATSUKUMA, 1984) が、エゾタマキガイ *Glycymeris yessoensis* (SOWERBY, 1889) は、他の北西太平洋産タマキガイ科と異なり、黒潮や対馬暖流の流路に関係ない独特の分布をしている (図1). ま

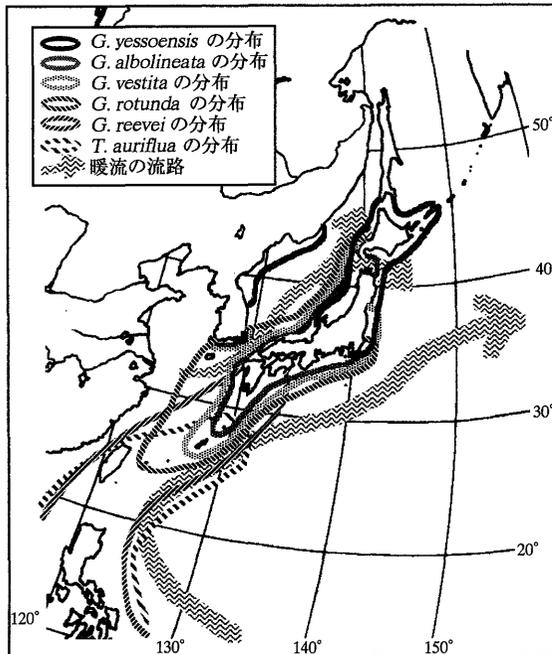


図1 北西太平洋産タマキガイ科の分布. MATSUKUMA (1986) による.

Fig.1 Distributions of the Northwestern Pacific species of the Glycymerididae. From MATSUKUMA (1986).

た、北東太平洋産タマキガイ科では *Glycymeris subobsoleta* (CARPENTER, 1864) が他の北東太平洋産タマキガイ科よりも北方まで分布する (図2).

北太平洋の二枚貝には、太平洋の両岸に同じ種が分布しているものや、種は異なるが近縁な種が分布するものがある。前者にはエゾオオノガイ *Mya truncata* やケショウシラトリガイ *Macoma calcarea* の例が、後者にはホタテガイ *Patinopecten yessoensis* と *Patinopecten caurinus* の例があげられる (BERNARD *et al.*, 1991). *G. yessoensis* と *G. subobsoleta* もまた、これらの種と同様な関係にあるのではないかと考えられ、中新世初期の温暖な時代には北西太平洋～ベーリング海～北東太平洋と連続した分布をしていた一つの種が、その後の寒冷な時代に分布域が南下するとき東西に分断されて、現在の *G. yessoensis* と *G. subobsoleta* へ分化したと予想されている (MATSUKUMA, 1986).

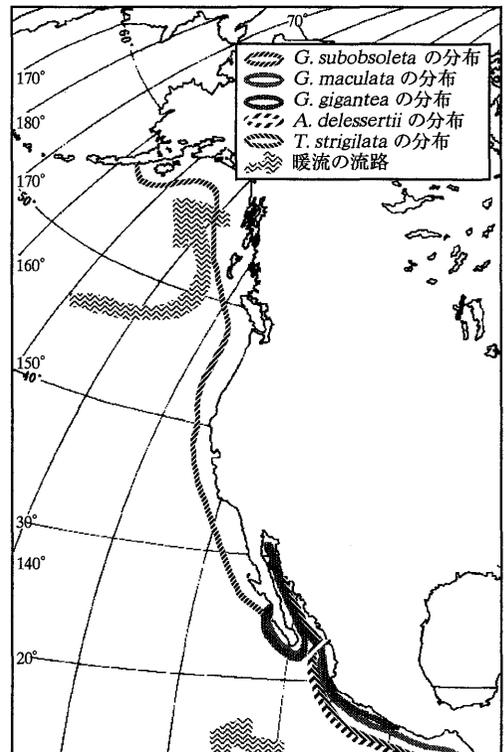


図2 北東太平洋産タマキガイ科の分布. KEEN (1971), COAN *et al.* (MS) による.

Fig.2 Distributions of the Northeastern Pacific species of the Glycymerididae. From KEEN (1971) and COAN *et al.* (MS)

この考えを検証するため、殻および軟体部の形態から系統関係の推定を行い、*G. yessoensis* と *G. subobsoleta* が近縁であるかどうか考察した。分類に用いる形質には、定性的形質だけでなく、殻の各部分のプロポーシオンを求めて定量的形質として用いた。従来の分類法では、全体的な形態の類似によって表面的に似たものをグループ化しているため、同形形質を相同形質と見なしている可能性がある。そこで本研究では、系統を反映する分類を得る方法として、分岐分類を試みることにした。また、同時に類似度を用いたクラスターによる分類も行い、従来の分類および分岐分類による結果と比較した。

研究材料

本研究では、以下の標本を用いて殻の各部分の計測および形質の分類を行った。標本の所蔵期間の略号は次の通りである。

BM (NH) : 大英博物館 (自然史博物館), ロンドン.

GK : 九州大学理学部地球惑星科学教室, 福岡.

LACM : ロスアンゼルス郡立博物館, ロスアンゼルス.

NSMT : 国立科学博物館, 東京.

Axinactis delessertii : NSMT, Tres Marias Islands, Nayarits, Mexico, ex LACM A. 2777.

Glycymeris albolineata : GK, 福岡県津屋崎海岸 ; GK, 福岡県糸島郡福吉.

Glycymeris gigantea : NSMT, Conception Bay, Baja California, Mexico ; NSMT, Mazatlan, Mexico, ex LACM HH-1174.

Glycymeris imperialis : NSMT-Mo 60038, 伊豆半島南岸.

Glycymeris maculata : NSMT-Mo 37040, Cape San Lucas, Baja Calif. Sur, Mexico ; NSMT-Mo 60355, Gulf of California, Mexico ; NSMT-Mo 60358, Punta Penasco, Gulf of California, Mexico ; NSMT, Bahia de San Luis Gonzaga, Baja California, Mexico, ex LACM A. 7759 ; NSMT, Northern Mexico, 17° 32.0'N, 101° 28.8'W, 20 meters ; NSMT, Puerto Peñasco, Sonora, Mexico ; NSMT, Magdalena Bay, Baja California, Mexico.

Glycymeris munda : 福岡県糸島郡姫島, 百崎氏標本.

Glycymeris nipponica : NSMT-Mo 59548, 横浜市水取沢, 小柴層, 鮮新世.

Glycymeris pilsbryi : GK, 千葉県木更津市地藏堂, 地藏堂層, 更新世.

Glycymeris reevei : GK.N 1653, Philippines, Cebu ; GK.N 174, Philippines, Cebu ; GK.N 188, 鹿児島湾, 垂水 ; GK.N 190, 沖縄, 久米島イーフビーチ ; GK.N 1884, Philippines, Cebu ; GK, Cebu.

Glycymeris rotunda : NSMT-Mo 60660, Holocene Moeshima Shell Bed, Moeshima, Nishisakurajima-cho, Sakurajima-gun, Kagoshima Pref. ; NSMT-Mo 60808, Amadaiba, 8 km west of Arasaki, (Nagai-cho, Yokosuka City) Sagami Bay, 120-130 m ; GK.N 1650, 熊野灘, 100m ; GK.N 183, 秋田県八森町岩館海岸 ; GK.N 1832, 秋田県八森町岩館海岸 ; GK.N 186, 福岡県糸島郡福吉港 ; GK.N 187, 大分県蒲江小向港 ; GK.N 189, 佐賀県虹の松原 ; GK.N 192, 玄界灘 (糸島郡二丈町福吉港) ; GK.N 2005, 奄美大島

Glycymeris subobsoleta : NSMT-Mo 60362, West end of Terminal Island, east of San Pedro, California ; NSMT-Mo 60398, Head of Selwyn Inlet, Queen Charlotte Island, 80 m ; NSMT, 46 m, Puget Sound, Washington, ex LACM HH-1183 ; NSMT, 800m N of Nahwitti Bar Buoy, off Hope Is., British Columbia, Cowan sta. 741, 50° 54.3'N, 128° 01.7'W, ex LACM 63-24 ; NSMT, British Columbia, 48° 42.0'N, 123° 19.0'W, 55m ; NSMT, Off British Columbia, 49° 07.9'N, 125° 47.0'W, 51m ; NSMT, Off British Columbia, 54° 32.0'N, 133° 25.0'W, 340m ; NSMT, Off British Columbia, 50° 44.1'N, 128° 02.7'W, 26m ; NSMT, Off British Columbia, 50° 33.0'N, 126° 44.7'W, 458m ; NSMT, Off British Columbia, 54° 29.0'N, 132° 10.0'W, 350m ; NSMT, Off British Columbia, 49° 02.0'N, 126° 07.6'W, 373m ; NSMT, Off British Columbia, 33° 02.1'N, 118° 24.1'W, 25 ; NSMT, British Columbia, 32° 47.0'N, 118° 30.4'W, 50m ; NSMT, British Columbia, 50° 49.2'N, 127° 38.3'W, 373m ; NSMT, Puget Sound, Washington ; GK, Vancouver Island.

Glycymeris vestita : GK, 福岡県津屋崎海岸.

Glycymeris yessoensis : GK, 千葉県市原市瀬又, 瀬又層, 更新世 ; GK, 神奈川県横須賀市津久井, 宮田層, 更新世 ; NSMT-Mo 60399, 青森県下北郡 ; NSMT-Mo 61246, 陸奥市近川 ; NSMT-Mo 61264, 福島県相馬郡新地町大戸浜 ; GK, 函館市尻

内町沖, 13-20m.

Tucetona auriflua: BM (NH) 1914. 6. 17. 76, Port Galera, Mindoro Island, Philippines; BM (NH) 1842. 5. 10. 1564, Island of Capul, Philippines; BM (NH) 196726, Island of Capul, Philippines.

Tucetona strigilata: NSMT, Manzanillo, Colima, Mexico, 37 m., ex LACM R-5081.

研究の方法

北太平洋産タマキガイ類の系統を推定するため, (1) 形質状態の分類を行い, (2) 形質状態の分布表から類似度を求め, クラスター化を行った. さらに, (3) 形質状

態の分布表から分岐図を作成した. それぞれの方法を以下で説明する.

(1) 形質状態の分類

タマキガイ科二枚貝が持つ形質のうち, それぞれの種を分けるのに有効であると考えられるものを観察し, 形質状態を分類した. 用いた形質については以下に示す.

殻表: 殻の表面が平滑なもの, 山形のうねをもつもの, 強い肋を持つもの, 強い肋を持つものについては, 肋の形によらず全て一つのグループとした.

殻皮層: ピロード状の毛状の殻皮を持つもの, 膜状の殻皮を持つもの, 膜状の殻皮と毛状の殻皮の両方を持つものの三つにわけた (図3).

靱帯面: タマキガイ科の靱帯は層状靱帯と繊維状靱帯とが交互に並んだ重複靱帯になっているが, 靱帯が殻に接する部分には二つの形態があり, 種によって異なっている. *Glycymeris yessoensis* などでは層状靱帯が靱帯面を削り込むように直接殻に接しており, 靱帯面には山形の溝がある (図4 a). *G. vestita* などでは層

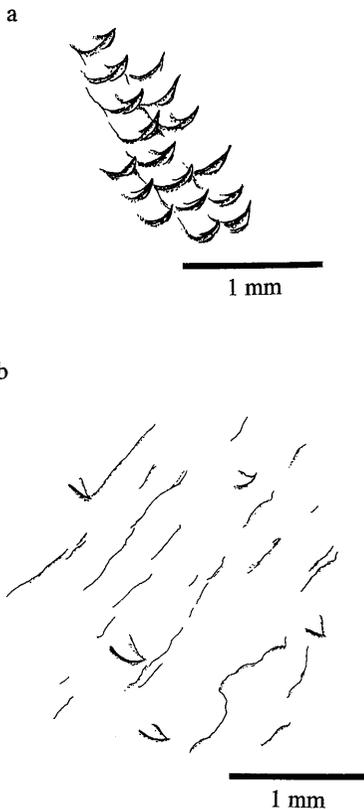


図3 *Glycymeris* 属の殻皮. a: 毛状の殻皮 (*G. vestita*). b: 毛状・膜状の殻皮を持つ状態 (*G. rotunda*).

Fig. 3 Periostraca of *Glycymeris* species. a: Hairy periostraca of *G. vestita*. b: Hairy and filmy periostraca of *G. rotunda*.

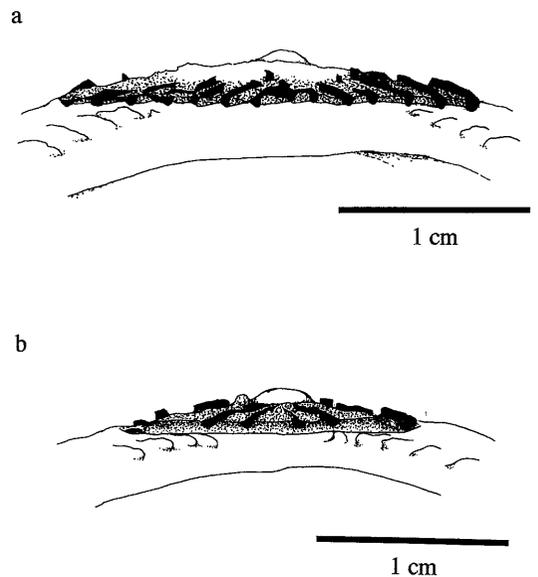


図4 腹側から見た *Glycymeris* 属の靱帯面. a: 靱帯面に溝を持つもの (*G. yessoensis*). b: 靱帯面が平滑なもの (*G. vestita*).

Fig. 4 Ligamental area of *Glycymeris* species. a: Grooved ligamental area of *G. yessoensis*. b: Smooth ligamental area of *G. vestita*.

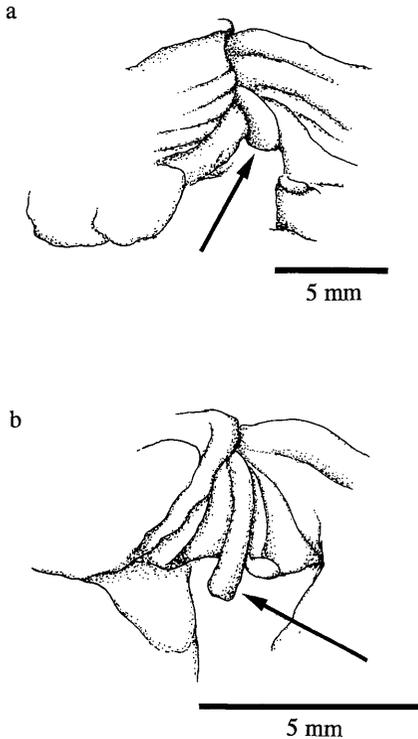


図5 *Glycymeris* 属の肛門。a: 肛門が後閉殻筋上部に固定されるもの (*G. yessoensis*)。b: 肛門が外套腔まではみ出すもの (*G. rotunda*)。

Fig. 5 Anus of *Glycymeris* species. a: Fixed anus of *G. yessoensis*. b: Protruded anus of *G. rotunda*.

状靭帯は繊維状靭帯のなかに浮かんだようになっており、靭帯面には接していない (図4 b)。

肛門の位置: 肛門の先端が後閉殻筋の上に固定されているものと、より長い肛門を持ち、先端が外套腔まではみ出しているものの二つに分けた (図5)。

腹縁鋸歯数 (Nc): 殻頂と、前後閉殻筋内側の境界線と套線が接する点を通る直線 (図6) に挟まれた部分の腹縁鋸歯を数えた。

また、殻の形態を定量的に示すため、次のようにパラメーターを定義して離弁殻片の各部位を計測した (図6)。

殻の長さ (L): 靭帯面の底辺に平行な方向に測定した、殻の最大長。

殻の高さ (H): 靭帯面の底辺に直交する方向に測定した、殻の最大高。

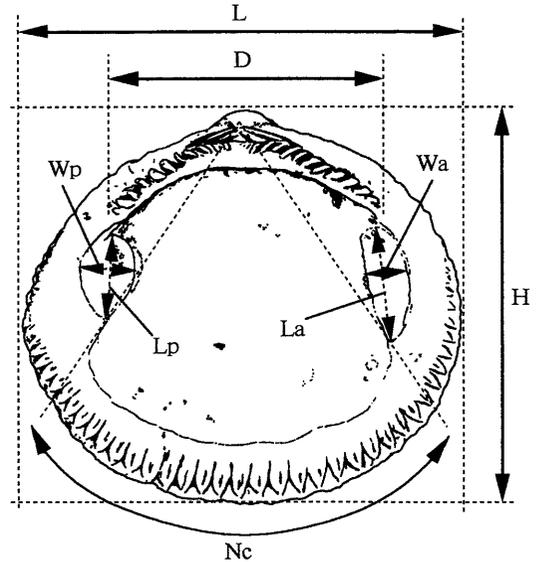


図6 タマキガイ科二枚貝の計測部位。D: 歯板の長さ、H: 殻の高さ、L: 殻の長さ、Nc: 腹縁鋸歯数、La: 前閉殻筋痕の長さ、Lp: 後閉殻筋痕の長さ、Wa: 前閉殻筋痕の幅、Wp: 後閉殻筋痕の幅。

Fig. 6 Measurements of glycymeridid bivalves. D: Length of the dental plate; H: Shell height; L: Shell length; Nc: Number of the crenulations; La: Length of the anterior adductor scar; Wa: Width of the anterior adductor scar; Lp: Length of the posterior adductor scar; Wp: Width of the posterior adductor scar.

殻の最大の厚さ(膨らみ) (C): 殻片の接合面に垂直に測定した、離弁殻の最大の厚さ。

歯板の長さ (D): 靭帯面の底辺に平行な方向に測定した、歯板の最大長。

前閉殻筋痕の長さ (La): 前閉殻筋痕内側の境界線と套線が接する点を通る、前閉殻筋痕の最大長。

前閉殻筋痕の幅 (Wa): La に直交する方向に測定した、前閉殻筋痕の最も広い部分の幅。

後閉殻筋痕の長さ (Lp): 後閉殻筋痕内側の境界線と套線が接する点を通る、後閉殻筋痕の最大長。

後閉殻筋痕の幅 (Wp): Lp に直交する方向に測定した、後閉殻筋痕の最も広い部分の幅。

計測には精密ノギス (精度1/20mmまたは1/100mm) を用いた。

これらの計測値から、殻のプロポーションを示す値

として H/L, C/H, D/L, Lp/La を計算し、それぞれ殻の外形、殻の膨らみ、歯板の長さ、前後閉殻筋痕の長さの比を表す値として用いた。

青森県下北郡産 *Glycymeris yessoensis* の左右の殻の計測値をそれぞれ散布図上にプロットし、左右の殻の形態に有意の差があるかどうか調べた結果、左右の殻にはほとんど形態に差がないことが分かった。t 検定による結果でも、有意の差は認められなかった。この結果から、タマキガイ科二枚貝は左右対称の等殻であり左右の殻を区別しなくてもかまわないと判断し、標本数の少ないものについては左右どちらの標本でも計測に用いることとした。

青森県下北郡産 *G. yessoensis*, 福岡県津屋崎産 *G. albolineata* および *G. vestita* の H/L, C/H, D/L, La/Lp を散布図にしそれぞれ最小二乗法を用いて回帰曲線を描き、 $Y=aX^b$ の形で回帰式を求めると、いずれの式でも b の値が 1 に近いものとなった。このため、個体の大きさによるプロポーションの変化は小さく無視してもかまわないと考え、H/L, C/H, D/L, La/Lp の単純比をその種の形態的特徴として使用した。

また、殻の形態は時代や地域によって同一種間で大きく異なる可能性があるため、棄却楕円面の公式 (増山, 1953) を用いて変異の大きさを検討した。ここでは、種によって値にばらつきのあった C/H と D/L の変異の大きさを、各種毎および *G. yessoensis* については産地毎に求めた結果、異なる種では形態に違いがあるが、*G. yessoensis* の形態には鮮新世～現生の標本では大きな違いがないといえる。

以上のことより、Nc, H/L, C/H, D/L, La/Lp の単純比から各種毎の平均値を求め、その値により形態を二つまたは三つに分類した。平均値の区分は次の通りである。

Nc: 12以上のものを“多い”, それ未満のものを“少ない”とした。

H/L: 0.965以上のものを“ほぼ縦横同じ”, 0.915以下のものを“横長”とし、その間の値を取るものを“やや横長”とした。

C/H: 0.31以上のものを膨らみが“強い”, それ未満のものを“弱い”とした。

D/L: 0.68以上のものを“長い”, 0.58以下のものを“短い”とし、その間の値を取るものを“中間”とした。

La/Lp: 0.78以上のものを“前側が長い”, 0.70以下のものを“前後の差小”とし、その間の値を取るものを“中間”とした。

これらの区分による定量的な形質状態と定質的な形質状態の双方をまとめ、九つの形態的特徴について、北西および北東太平洋産タマキガイ科15種の形質分布表を作成した (表1)。

(2)類似度を用いたクラスター化

表1をもとに、観察した形質のうち二つの種で一致する形質がいくつあるか数えて類似度を計算した。殻の膨らみは生息する環境の影響を強く受けられるため、形質数から除外した。類似度には GOWER の一般類似度係数 (Sg) を用いた (西田・佐藤, 1994)。求めた類似度は全く一致しないもの同士では 0、完全に一致するものでは 1 となる。この Sg を 1 から引いた値を非類似度 (1-Sg) とし、非類似度が最も小さいものから順次結合させクラスター化した。クラスター化には算術平均使用非加重ペア・グループ法 (UPGMA) を用いた (西田・佐藤, 1994)。この方法では、任意の二クラスター J, K 間の非類似度 $U_{j,k}$ を次式の形で計算する。

$$U_{j,k} = (1/t_{jk}) \sum_{jk} U_{jk}$$

非類似度 $U_{a,b,c}$ は、 $U_{a,c}$ と $U_{b,c}$ を平均することによって求められる。また、二つの新しいクラスター (a,b), (f,g) 間の非類似度 $U_{(a,b),(f,g)}$ は次式で表される。

$$U_{(a,b),(f,g)} = \frac{1}{4} (U_{a,f} + U_{a,g} + U_{b,f} + U_{b,g})$$

(3)分岐分類

表1にまとめた形質のうち殻の外形と殻の膨らみは環境の影響を受けやすく、同種の個体でも地域差が大きいと考えられるため、これらの二形質を除いた七形質を用いて分岐分類を行った。

分岐分類では、共有祖先に起源したとみられる共有派生形質を持つ分類群はその形質を持たない分類群との共有祖先よりも後から派生したと考える (宮他, 1991)。同一の形質状態は系統発生の過程で一度だけ生じ、複数の系統で平行して同じ形質状態が派生することはないとし、最節約原理を原則として、最も矛盾の少ない分岐図を採用する。この原則に基づき、最も矛盾の少ない分岐図を作成した。このとき、膜状の殻皮は始め毛状と膜状の殻皮を合わせ持つ状態として一度だけ生じ、毛状の殻皮のみを持つ状態は毛状・膜状の殻皮を合わせ持つ状態を経て派生したと仮定した。

今回の研究では最も矛盾の少ない分岐図が複数できたため、外群比較を行って最も信頼性の高いものを推定される系統樹とした。外群にはフネガイ科およびシ

表1 北太平洋産タマキガイ科15種の形態。() は標本からは直接確認できなかったもの。G. munda の肛門の位置は MATSUKUMA (1986) による。G. nipponica は絶滅種のため、軟体部の形質状態は不明。

- * 1 : 横長 : $H/L \leq 0.915$; やや横長 : $0.915 < H/L < 0.965$; ほぼ縦横同じ : $0.965 \leq H/L$
- * 2 : 弱い : $C/H < 0.31$; 強い : $0.31 \leq C/H$
- * 3 : 短い : $D/L \leq 0.58$; 中間 : $0.58 < D/L < 0.68$; 長い : $0.68 \leq D/L$
- * 4 : 前後の差小 : $La/Lp \leq 0.70$; 中間 : $0.70 < La/Lp < 0.78$; 前側が長い : $0.78 \leq La/Lp$
- * 5 : 少ない : $Nc < 12$; 多い : $12 \leq Nc$

Table 1 Character states of Northern Pacific glycymeridids.

	殻表		殻の外形 *1			殻の膨らみ *2		歯板の長さ *3			前後閉殻筋痕の長さの比 *4		殻皮層			靱帯面		肛門の位置		腹縁縷歯数 *5		
	平滑	山形のうね	強い肋	ほぼ縦横同じ	やや横長	横長	強い	弱い	長い	中間	短い	前側が長い	前後の差小	毛状	両方	膜状	溝あり	平滑	固定	はみ出す	多い	少ない
<i>G. yessoensis</i>	○				○			○					○	○			○		○		○	
<i>G. nipponica</i>	○			○				○		○			○	○			○		(○)		○	
<i>G. albolineata</i>	○					○		○		○			○				○		○		○	
<i>G. vestita</i>	○					○		○		○			○				○		○		○	
<i>G. rotunda</i>	○			○				○		○			○		○		○		○		○	
<i>G. reevei</i>	○				○			○		○			○				○		○		○	
<i>G. pilsbryi</i>		○				○		○		○			○		○		○		○		○	
<i>G. imperialis</i>	○				○			○		○			○		○		○		○		○	
<i>G. munda</i>	○				○			○		○			○	○			○		(○)		○	
<i>T. auriflua</i>			○	○				○		○			○			○	○					○
<i>G. suboboleta</i>	○				○			○		○			○	○			○		○		○	
<i>G. maculata</i>	○				○			○		○			○				○		○		○	
<i>G. gigantea</i>	○				○			○		○			○				○		○		○	
<i>A. delessertii</i>			○	○				○		○			○			○	○					○
<i>T. strigilata</i>			○	○				○		○			○			○	○					○

ラスナガイ科を用い、これらの分類群と共通する形質状態を原始形質、共通しない形質状態を派生形質とした。

結果

表1の形態を用いて計算した非類似度を用いて作成したクラスターを図7に示した。このクラスターでは、肋の有無によって大きく二つのグループに分かれ、*G. yessoensis*, *G. nipponica* と *G. rotunda*, *G. imperialis* が近い関係にあることになった。これは、従来考えられてきた亜属を用いた分類とほぼ同様の結果となった。

分岐分類による分岐図を図8に示す。この図では、北東太平洋産の種のうち *G. suboboleta* を除く4種は

軟体部の形質状態が不明なので含めなかった。*T. auriflua* の肛門の位置は今回確認できなかったもので、MATSUKUMA (1986) により *Tucetona* 属は“はみ出す”形の肛門を持つと仮定した。この図では、*G. munda* のはいる位置にはほかにもいくつかのパターンが考えられるが、ここでは代表的なものだけをあげた。これらの分岐図では、最も矛盾の少ないものが複数できた。これは、用いた形質の数が少なすぎるためと考えられる。

この分岐図では、どの場合でも *G. pilsbryi*, *G. munda* をのぞくと大きく分けて次のような四つのグループができた。

A : *G. albolineata*, *G. vestita*, *G. reevei*.

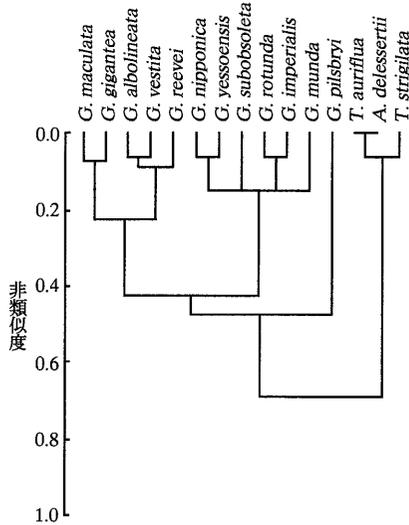


図7 非類似度をもとに、算術平均使用非加重ペア・グループ法を用いて作成したクラスター。縦軸は非類似度(1-Sg)。

Fig. 7 UPGMA phenogram based on the morphological data for the Northern Pacific glycymeridids.

B : *G. subobsoleta*, *G. yessoensis*, *G. nipponica*.

C : *G. rotunda*, *G. imperialis*.

D : *Tucetona* 属。

それぞれのグループは、

A : 靱帯面が平滑である・前後閉殻筋痕の長さの差が大きい・肛門が後閉殻筋上に固定される

B : 肛門が後閉殻筋上に固定される

C : 毛状・膜状両方の殻皮を持つ

D : 強い肋を持つ・膜状の殻皮だけを持つ

のような特徴によって分類できる。

本研究で用いた小柴層の *G. nipponica* 標本は殻表が摩耗しているものが多く、ほとんどの個体では毛状の殻皮があったことを示す放射状の溝が確認できなかった。しかし一部の個体で放射状の溝のような構造が見られたため、*G. nipponica* の殻皮は毛状であると判断した。また、殻皮層、靱帯面の形質が *G. yessoensis* と同じであるため、肛門の位置も *G. yessoensis* と同じく“固定”の形質を持つと仮定し、共にAグループに属するという結果となった。

北東太平洋産 *G. maculata*, *G. gigantea* は肛門の位置が不明だが、靱帯面が平滑であること、閉殻筋痕の長さの差が大きいことから系統を考えるとAグループ

に入れることができる。殻表と殻皮についてもAグループと同じ形質状態を持つ。*Tucetona strigilata*, *Axinactis delessertii* もまた、殻表に強い肋を持つ、殻皮が膜状である、靱帯面に溝を持つ、前後閉殻筋の差が小さいといった形質状態から、*T. auriflua* と同じDグループに含めることができる。

これらの北東太平洋産の種に対し、*G. subobsoleta* は殻表が平滑である、殻皮が毛状である、靱帯面に溝を持つなどの形質状態をもつ。また、肛門の先端が *G. yessoensis* と同様に後閉殻筋上に固定される。この結果、*G. subobsoleta* はどの分岐図の場合でも *G. yessoensis* や *G. nipponica* と同じBグループに属し、他の北東太平洋産の種とは離れた特徴を持つことが分かった。

考 察

本研究で得られた分岐図からは、Bグループ (*Glycymeris yessoensis*, *G. nipponica*, *G. subobsoleta*) がCグループ (*G. rotunda*, *G. imperialis*) と近縁であるという結果は得られず、類似度によるクラスターと一致するものは一つも得られなかった。むしろ、Bグループは肛門が後閉殻筋上に固定される点で、Aグループ (*G. albolineata*, *G. vestita*, *G. reevei*) とより近縁であるように思われる (図8 a, b)。しかし、図8 c は他の三つと大きく異なり、Aグループが他の3グループから最も遠いという結果となった。Aグループは靱帯面が平滑な点だけでなく、前閉殻筋痕が後閉殻筋痕に比べて非常に大きい点でも他のグループと区別できる。

ここで、フネガイ科 Arcidae やシラスナガイ科 Limopsidae の形質状態を用いて外群比較を行った。これらの種の肛門は外套膜腔まではみ出すものが多いことから、タマキガイ科においても“はみ出す”形質状態が原始形質であると考えられる。図8 c はこの仮定と矛盾する。図8 a, b の分岐図は、*Tucetona* 属はCグループの *G. rotunda* や *G. imperialis* と最も近い縁であるという点で共通している。

最古の *Glycymeris* 属は白亜紀から産出し、強い肋を持たず靱帯面に山形の溝がある (NICOL, 1950)。肋を持つグループは第三紀にはいってから出現した (NEWELL, 1969; MATSUKUMA, 1986)。図8 a, b から示される祖先型はこの化石記録と矛盾しない。

図8 a, 図8 b のどちらをとるかは、今回の研究ではデータが少なすぎて決定できなかった。この二つの分岐図を統合して一致しない部分を点線で表したもの

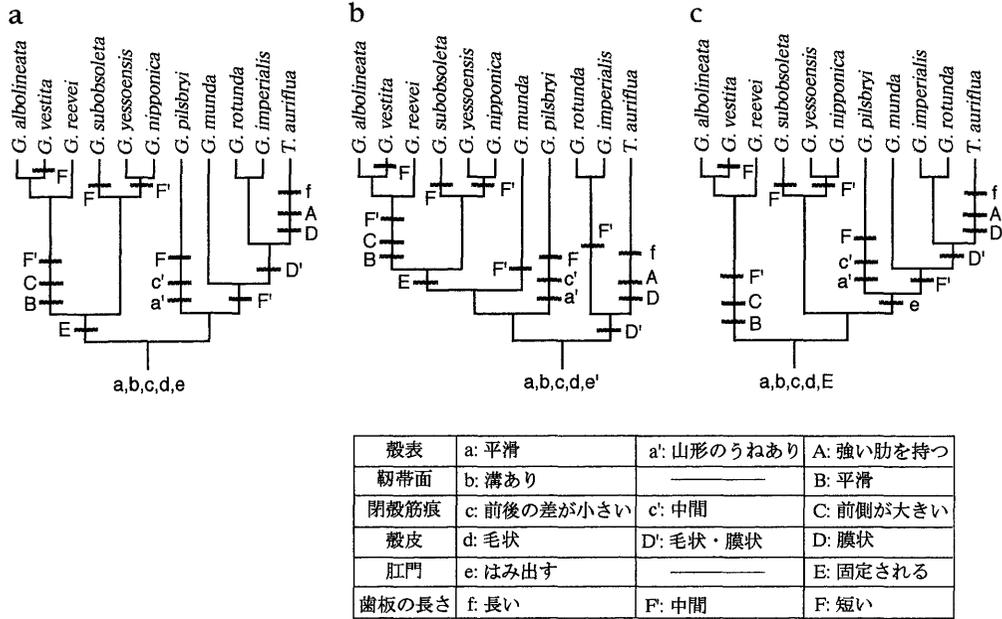


図8 日本周辺タマキガイ科10種に *G. subobsoleta* を加えて作成した分岐図。腹縁鋸歯数は殻表の形質と連動するため省略した。各図で最下部の記号は推定される祖先型の形態を示す。歯板の長さの祖先型はこの分岐図からは推定できない。

Fig. 8 Cladograms based on the morphological data for the Northwestern Pacific glycymeridids and *G. subobsoleta* from the Northeastern Pacific.

に、北東太平洋産の種を加えた分岐図を図9に示した。

以上の結果から、*G. yessoensis* は北西太平洋産タマキガイ科のなかでは *G. nipponica* とともに独立したグループを形成し、他のグループとは異なった祖先を持つと考えられる。また、北東太平洋産の種の内では *G. subobsoleta* が他の種とは離れた特徴を持ち、北東太平洋産の種よりもむしろ北西太平洋産の *G. yessoensis* や *G. nipponica* に近縁であると思われる。この結果は当初の仮定に一致する。

本研究では用いた形質数が非常に少なかったため、一つの形質状態が変わっただけで分類が大きく変わる可能性がある。分岐分類に用いた形質のうち、殻表の肋の有無、腹縁鋸歯数、韧带面の溝の有無、前後閉殻筋痕の長さの比については形質の分類に間違いはないと思われる。しかし、殻皮層の形質状態は、毛状の殻皮に分類したものが全て同じ状態といえるものかどうか、膜状の殻皮が全て同じ起源を持つかどうかなど、不明な点が多い。また、肛門の先端の位置については

観察した標本が少ないため、用いた標本がその種の持つ形質状態を代表するものかどうかや疑問が残った。今後は軟体部の形質状態が確認できる標本をより多く観察し、分類に用いる形質数を増やして今回不明だった部分を含め、分岐図の信頼性を高める必要がある。また、今回は同じ形質状態として分類したものでも、より詳しく観察することで、異なる形質状態に分類できるものがないか再検討すべきと思われる。

今後、アイソザイムを用いて得られた分子生物学的データを形質として加え、本研究で得られた結果との比較、検討を行う予定である。

まとめ

北太平洋産タマキガイ科二枚貝について殻および軟体部の形態による分岐分類を行った結果、北西太平洋産 *Glycymeris yessoensis* は他の現生 *Glycymeris* 属とは異なる祖先を持ち、従来同じ亜属に属するとされていた *G. rotunda*, *G. imperialis* とはあまり近縁でない

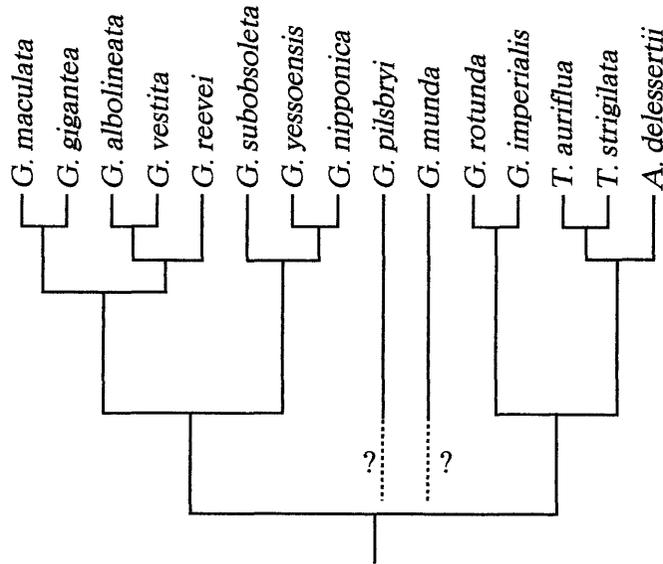


図9 図8から推定される北太平洋産タマキガイ科の系統図。点線部分は系統関係が不明。

Fig. 9 Phylogenetic hypothesis for the Northern Pacific glycymeridids.

ことが分かった。*Tucetona* 属は *Glycymeris* 属とは大きく異なる形質を持つが、系統上は *G. rotunda*, *G. imperialis* と近いという結果となった。また、*Veletuceta* 亜属に属するとされる *G. albolineata*, *G. vestita*, *G. reevei* は、靱帯面の特徴だけでなく、前閉殻筋痕が非常に大きい点でも他の *Glycymeris* 属の種と区別できることが分かった。

北東太平洋産 *G. subobsoleta* は他の北東太平洋産 *Glycymeris* 属よりも北西太平洋産の *G. yessoensis* と近縁であるという結果となった。*G. yessoensis* についても、鮮新世の *G. nipponica* を除けば他の北西太平洋産の種よりもむしろ、*G. subobsoleta* により近縁である。この結果は、*G. yessoensis* と *G. subobsoleta* は共通の祖先から分化したとする考えを支持するものである。

今後は分岐図の信頼性を高めるため、形質状態の分類を再検討し、また形質数を増やす必要がある。

謝 辞

本研究を進めるに当たり、九州大学理学部地球惑星科学科生物圏進化学講座の鹿島薫助教授、石橋毅博士、下山正一博士には懇切な御指導、御助言をいただいた。

柳田壽一九州大学名誉教授には原稿を査読していただいた。早川惺子には終始大変御世話になった。国立科学博物館動物研究部の斎藤寛博士、窪寺恒巳博士には、貴重な標本を貸していただき、研究の便宜を図っていただいた。百崎義隆氏（福岡市）には貴重な標本を貸していただいた。日本海洋データセンターの方々には、海水温・海流に関する文献を提供していただいた。以上の方々に厚く御礼申し上げる。

引用文献

- BERNARD, F. R., MCKINNELL, S. M. and JAMIESON, G. S. (1991): Distribution and zoogeography of the Bivalvia of the Eastern Pacific Ocean. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, (112), 60pp.
- COAN, E. V., SCOTT, P. H. and BERNARD, F. R. (MS): *Bivalve seashells of Western North America — Marine bivalve mollusks from Arctic Alaska to Baja California*. Santa Barbara Mus. Nat. Hist.
- 波部忠重 (1977): 日本産軟体動物分類学。二枚貝綱/掘足綱。xiii+372pp., 72pls., 北隆館, 東京。
- HEATH, H. (1941): The anatomy of the pelecypod family Arcidae. *Trans. Amer. Phil. Soc., New Ser.*, 31, pt. 5, pp. 287-319, pls. 1-22.
- KEEN, A. M. (1941): *Sea Shells of Tropical West America. Marine Mollusks from Baja California to Peru*.

- 2nd ed., Stanford Univ. Press.
- 増山元三郎 (1953) : 少数例のまとめ方, 270pp., 河出書房, 東京.
- 松隈明彦 (1984) : タマキガイ類の時空分布. In 小高民夫編 : 研究連絡誌「日本産新生代貝類の起源と移動」研究資料集, pp.8-11, 起源と移動総研事務局.
- MATSUKUMA, A. (1984) : Taxonomic consideration of type-material of *Glycymeris albolineata* (LISCHKE) (Mollusca : Bivalvia). *Mem. Natn. Sci. Mus., Tokyo.*, (17), pp. 119-130, pl. 7.
- MATSUKUMA, A. (1986) : Cenozoic glycymeridid bivalves of Japan. *Palaeont. Soc. Japan, Spec. Pap.*, 29, pp. 77-94, pls.5-6.
- NEWELL, N. D. (1969) : Family Glycymeridae Newton, 1922. In MOORE, R. C. (ed.) : *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part N, 1, pp.N267-N269, figs. C12-C13, The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas.
- NICOL, D. (1945) : Genera and subgenera of the pelecypod family Glycymeridae. *Jour. Paleont.*, 19(6), pp. 616-621.
- NICOL, D. (1950) : Origin of the pelecypod family Glycymeridae. *Jour. Paleont.*, 24 (1), pp. 89-98.
- 西田秀郎・佐藤嗣二 (訳) (1994) : スニース, P. H. A.・ソール, R. R., 数理分類学. 696pp., 内田老鶴圃, 東京.
- 宮正樹・西田周平・沖山宗雄 (訳) (1991) : ワイリー, E. O., 系統分類学一分岐分類の理論と実際. 528pp., 文一総合出版, 東京.

真田千夏・松隈明彦

Glycymeris yessoensis と *G. subobsolata* との類縁関係

第 1 ~ 4 図版

第1図版説明

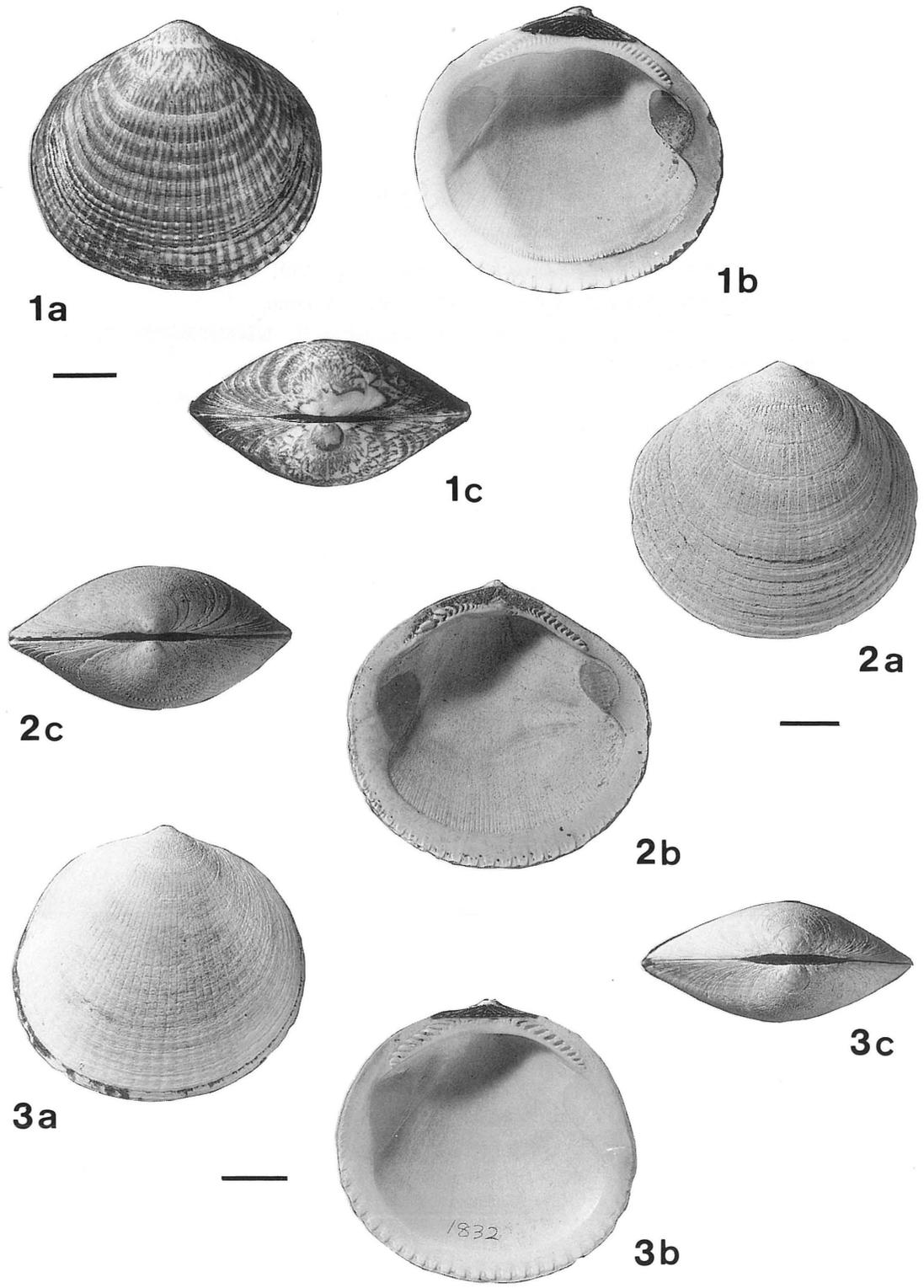
Explanation of Plate 1

Figs. 1-2. エゾタマキガイ *Glycymeris yessoensis* (SOWERBY, 1889).

1a-c : NSMT-Mo 60399. 青森県下北郡産, 現生. 国立科学博物館収蔵. L 49.21mm.

2a-c : 千葉県市原市, 瀬又層上段, 更新世. 九州大学収蔵. L 52.64mm.

Figs. 3a-c. ベニグリガイ *Glycymeris rotunda* (DUNKER, 1882). 秋田県八森町岩館産, 現世. 九州大学収蔵. L 47.03mm.



第2図版説明

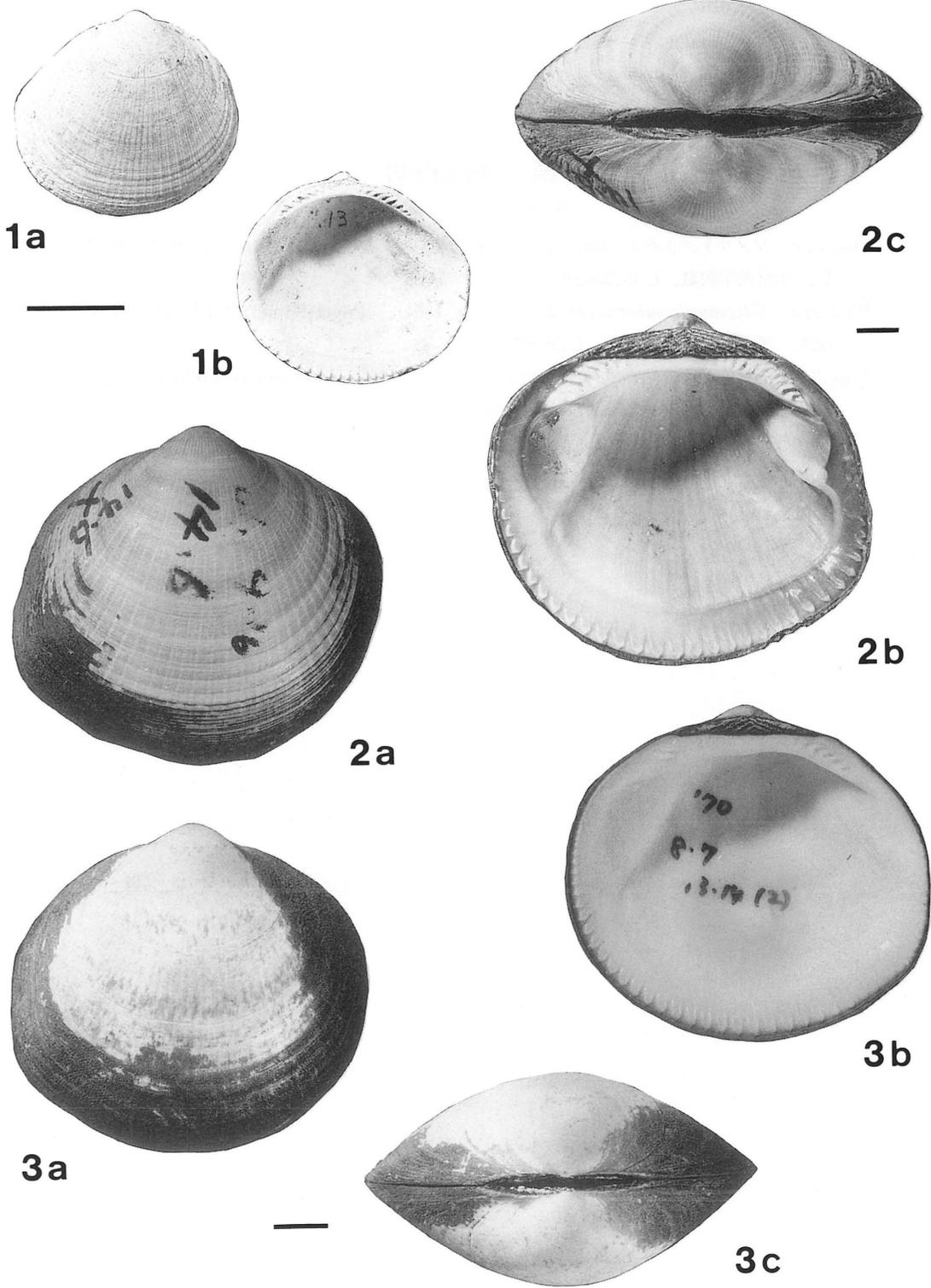
Explanation of Plate 2

Figs. 1a,b. ピロウドタマキガイ *Glycymeris pilsbryi* (YOKOYAMA, 1920).

千葉県木更津市, 地藏堂層, 更新世. 九州大学収蔵. L 23.41mm.

Figs. 2a-c. ベンケイガイ *Glycymeris albolineata* (LISCHKE, 1872). 福岡県津屋崎海岸産, 現生. 九州大学収蔵. L 88.45mm.

Figs. 3a-c. タマキガイ *Glycymeris vestita* (DUNKER, 1877). 福岡県津屋崎海岸産, 現生. 九州大学収蔵. L 69.00mm.



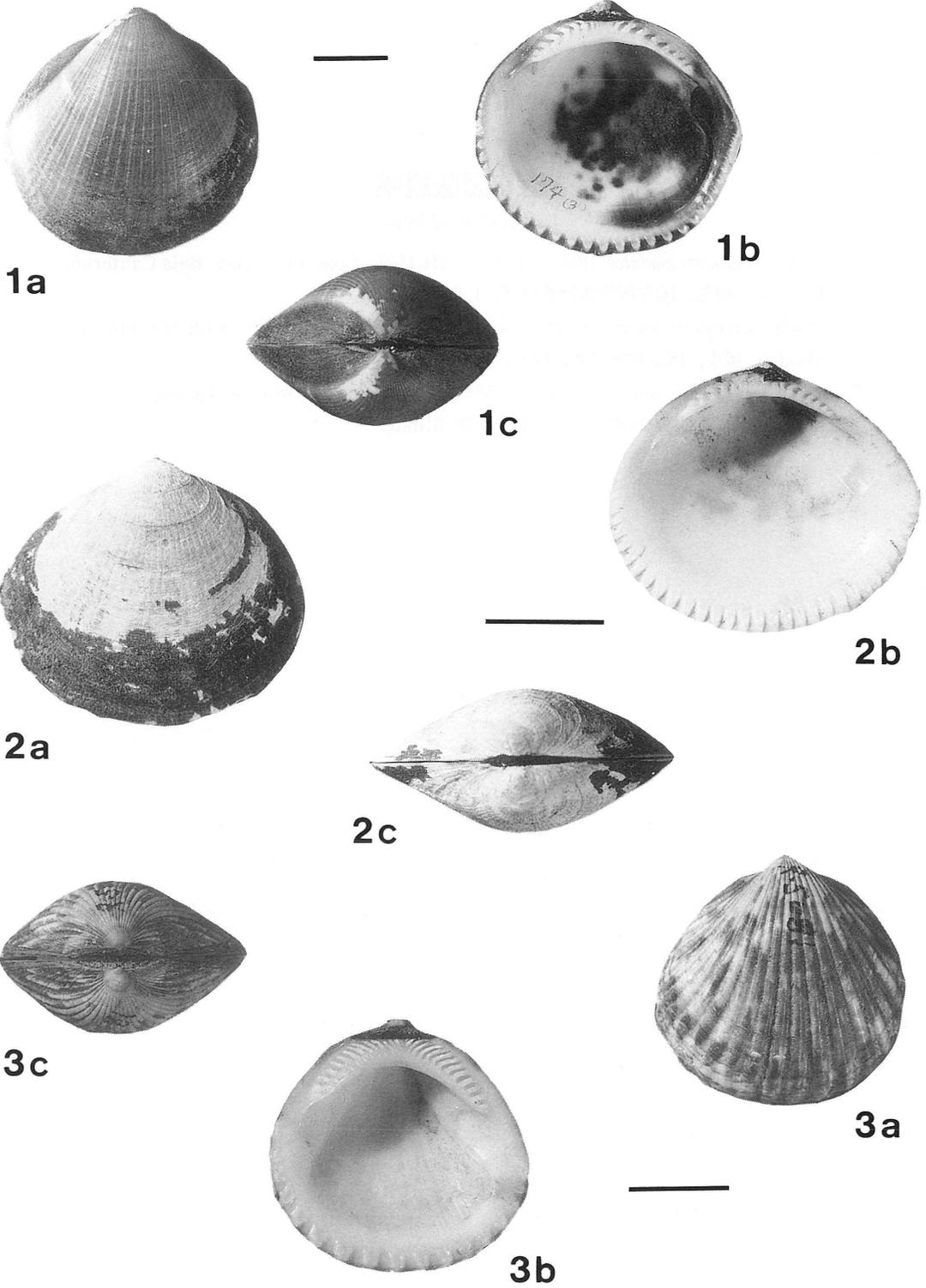
第3図版説明

Explanation of Plate 3

Figs. 1a-c. ソメワケグリガイ *Glycymeris reevei* (MAYER, 1868). フィリピン, セブ島産, 現生. 九州大学収蔵. L 35.32mm.

Figs. 2a-c. *Glycymeris subobsoleta* (CARPENTER, 1864). Puget Sound, Washington, USA, 現生. 国立科学博物館収蔵. L 26.62mm.

Figs. 3a-c. *Tucetona strigilata* (SOWERBY, 1833). R-5081. Manzanillo, Colima, Mexico, 現生. 国立科学博物館収蔵. L 25.74mm.



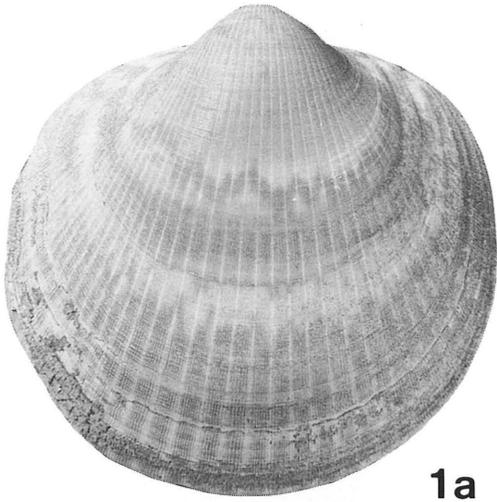
第 4 図版説明

Explanation of Plate 4

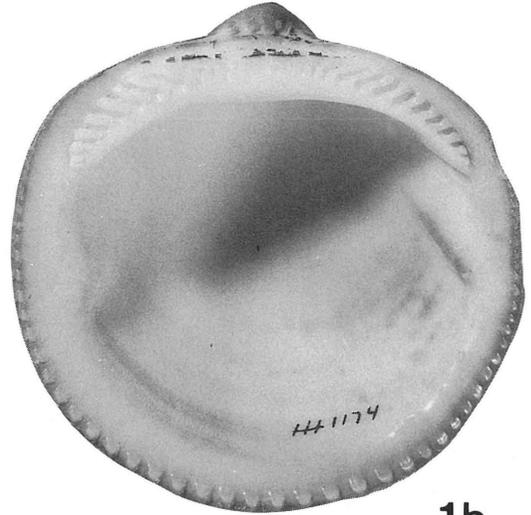
Figs. 1a-c. *Glycymeris gigantea* (REEVE, 1843). HH-1174. Conception Bay, Baja California, Mexico, 現生. 国立科学博物館収蔵. L 66.04mm.

Figs. 2a,b. *Glycymeris maculata* (BRODERIP, 1832). NSMT-Mo 60355. Gulf of California, Mexico, 現生. 国立科学博物館収蔵. L 33.09mm.

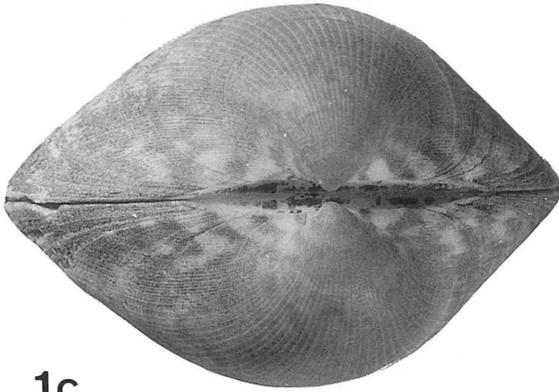
Figs. 3a,b. *Axinactis delessertii* (REEVE, 1843). A.2777. Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico, 現生. 国立科学博物館収蔵. L 30.31mm.



1a



1b



1c



3a



2b



2a



3b