

ヒザラガイ歯舌の形態と摂餌痕跡

松隈, 明彦
九州大学理学部

椿, 豊
深見特許事務所

<https://doi.org/10.15017/4494724>

出版情報：九州大学理学部研究報告．地球惑星科学．19（1），pp.81-92，1995-12-27．九州大学理学部
バージョン：
権利関係：



ヒザラガイ歯舌の形態と摂餌痕跡

松隈明彦・椿 豊*

Radular morphology and feeding tracks of *Liolophura japonica*
(Mollusca : Polyplacophora)

Akihiko MATSUKUMA and Yutaka TSUBAKI*

Abstract

The functional morphology of the radular teeth and feeding tracks of the common Japanese chiton *Liolophura japonica* are investigated. About 90 transverse rows of radular teeth are tangentially placed on a long but narrow radular ribbon. Each transverse row consists of 17 teeth arranged in bilateral symmetry: a central tooth, two central lateral teeth, two major lateral teeth, and two major uncinuses that are spoon-like. Two inner and two outer small lateral teeth are block-like. The major uncinus and the small lateral teeth support the major lateral tooth. Two inner, two middle, and two outer marginal teeth are plate-like and form a side wall of the cylindrical radular ribbon, the anterior part of which serves to lead food down the esophagus.

The major lateral teeth in the 1st to 8th rows have numerous scratches on the cusp and lack the major projection. VTR observations of radular movement show that *L. japonica* has a weaker and a stronger method of grazing. The former is not strong enough to produce feeding tracks on an acrylic or metacrylic sheet in a tank. Analysis of feeding tracks on artificial substrates provides idealized sets of impressions of feeding strokes. A single feeding stroke produces 3 to 5 bilaterally symmetrical chevron-shaped feeding tracks. This evidence suggests that only the cusps of the anterior 4th through 8th major lateral teeth are usually used for feeding.

For these feeding tracks the new ichnogenus *Chitonichnus* with its type ichnospecies *C. liolophurus* (new ichnospecies) is proposed.

The result of X-ray diffraction methods shows that the major lateral of *L. japonica* has a magnetite cusp. The magnetite cusp in chitons may primarily be an adaptation for grazing hard substances.

はじめに

歯舌は、基本的には二枚貝綱を除く現生軟体動物各綱に見られる摂餌器官で、本鰓、坦輪子幼生・被面子幼生などと共に、軟体動物を特徴づける重要な形質である。

軟体動物門多板綱は、ババガゼ類 *Placiphorella* や

Craspedochiton などのように前方に向かって広がった肉帯を持つ少数の肉食性 (McLEAN, 1962; SAITO and OKUTANI, 1989, 1992) のグループを除けば、消化管内に岩屑や岩表面に付着する藻類、フジツボ、貝類の幼貝などを大量に含むことから、生物侵食の重要な担い手であると考えられている (LANGER, 1983; NISHIHAMA et al., 1986)。しかしながら、多板綱の摂餌痕跡に関する研究はほとんどなく (VOIGT, 1977)、化石摂餌痕跡から行為者を推定し、摂餌習性や餌の選択性の進化を論ずる進化古生物学的研究はまだなされていない

い。

多板綱では歯舌の特定の部位に磁鉄鉱のキャップを持つことが知られている (TOMLINSON, 1959; LOWENSTAM, 1962, 1967; TOWE *et al.*, 1963; CAREFOOT, 1965; TOWE & LOWENSTAM, 1967). 磁鉄鉱はモースの硬度階で5.5~6.5であり, アパタイトのみの歯舌歯, あるいは赤鉄鉱や針鉄鉱を含む歯舌歯に比べて硬度が増している (CAREFOOT, 1965). 磁鉄鉱キャップの機能についてはこのほか, 地球磁場を感知し, 海岸で特定の方向を向く, あるいは帰巢に役立てているという説が提唱されている (LOWENSTAM, 1962; TOMLINSON *et al.*, 1980) が, 今のところ十分な証拠は得られておらず, 疑問視する見解もある (EIBSCHUTZ *et al.*, 1967).

本研究では, 日本周辺の温帯潮間帯に多産するヒザラガイの歯舌の形態, 運動と摂餌痕跡の関係を明らかにし, 岩礁に対する生物侵食の重要な担い手である多板綱の化石摂餌痕跡研究のための基礎資料を得ることを目的とする。

材 料

ヒザラガイ *Liolophura japonica* (LISCHKE, 1873) [= *Acanthopleura japonica* (LISCHKE, 1873)] は軟体動物門多板綱ヒザラガイ科に属し, 日本 (北海道南部以南), 朝鮮半島南岸, 中国大陸南岸に最も普通の温帯系種である (TAKI, 1938; QI and MA, 1984; 村上, 1989). 本種は潮間帯上~下部の岩表面の窪み, 節理などに入り, 大きな足で強力に付着している。活動リズ

ムは潮位に関係しており (NISHIHAMA *et al.*, 1986; NISHIHAMA and NOJIMA, 1990), ウスヒザラガイ *Ischnochiton comptus* (GOULD, 1859) に見られるような照度との間の明瞭な関係は認められない (川野 MS1). 殻板は体幅の約3/7, 肉帯表面は褐色と灰白色の先端の丸い小棘により, 横縞ができる。鰓は約50対, 足側面全体に及ぶ。殻板は紫黒色で, 厚く頑丈で, 側域・肋域・背域などの区域分けはない。殻筋痕はハコダテヒザラガイ *Ischnochiton hakodadensis* PILSBRY, 1893と同様である (MATSUKUMA *et al.*, 1991) が更に明瞭で, 各殻板内面には後縁に大きな横断筋痕と後部体側筋痕, 前縁近くに中央縦走筋痕, 左右の縫合板の裏側に前部体側筋痕と斜走筋痕を持つ (図1)。頭板には前縁近くに斜走筋痕と体側筋痕が不分明に分かれた細長い筋肉痕がある。中間板Iには中央に2個の小さな中央縦走筋痕, 中央後縁近くにやや大きな楕円形の収歯舌筋痕がある。殻眼はレンズ眼で, BAXTER and JONES (1981) の多枝状殻眼溝 multiple-branch aesthete channel, および歯隙殻眼溝 slit ray aesthete channel を持つが, 背域殻眼溝 jugal area aesthete channel を欠く (川野 MS2). 殻板, 肉帯上の棘, 歯舌に関する詳細な記載には TAKI (1938) がある。化石殻板は, 殻板表面の区域分け, 殻眼の種類, 殻眼溝の種類を調べるによりヒザラガイの同定が可能である。ヒザラガイの中間板I-VIは, 殻板内面の殻筋痕の形態によりその位置を決めることができる。

本研究で使用した標本は, 福岡県宗像郡津屋崎町恋

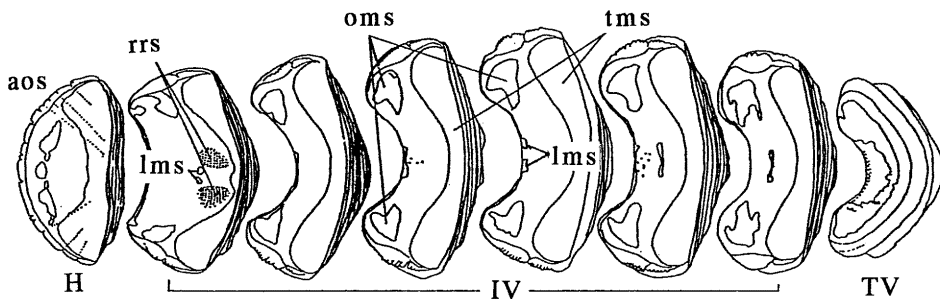


図1 ヒザラガイ殻板内面の殻筋痕。H: 頭板。IV: 中間板。TV: 尾板。aos: 前部斜走筋痕 (+ “体側筋” 痕)。lms: 中央縦走筋痕。oms: 斜走筋痕 (+ 前部体側筋痕)。rrs: 収歯舌筋痕。tms: 横断筋 (+ 後部体側筋痕)。

Fig. 1 Shell muscle scars of *Liolophura japonica*. H: head valve. IV: intermediate valves. TV: tail valve. aos: anterior oblique muscle and anterior dorso-ventral muscle scar. lms: central longitudinal muscle scar. oms: oblique muscle (+ latero-pedal muscle of the anterior group) scar. rrs: dorsal radular retractor muscle scar. tms: transverse muscle (+ latero-pedal muscle of the posterior group) scar.

の浦、粕屋郡新宮町三苦海岸の潮間帯で、1991年4月から1992年3月に採集されたものである。

歯舌膜、および殻板に付着する筋肉については、*Chiton olivaceus* SPENGLER, 1797 (SAMPSON, 1895), *Lepidochiton cinereus* LINNAEUS, 1767 (GRAHAM, 1973), および岩手県鮫町産のハコダテヒザラガイと比較した。

研究方法

歯舌の全体像は、ニコン双眼実体顕微鏡 SMZ10 を用いて 6~50 倍で観察した。また、歯舌歯の表面は走査型電子顕微鏡 JEOL 社 JSM-T100 にて、電子線の加速電圧 15kV で、2 次電子像を観察した。

摂餌活動中の歯舌の動きは、水槽壁を這うヒザラガイの腹面から VTR を用いて口部を撮影し、ビデオおよび写真から検討した。

ヒザラガイ歯舌を構成する鉱物を同定するため、歯舌全体については X 線粉末法、大側歯先端の黒色不透明なキャップの部分についてはガンドルフィーカメラにより回折像を得、JCPDS カードを用いて解析した。歯舌の全組成を調べるため、ヒザラガイ 5 匹の歯舌を併せて粉末にし、スライドガラス上に調整した。測定条件は、CuK α , 36kV, 16mA, 1°/min, 5mm/min, 1000cps, 2sec 0.5°-0.3mm-1°。ガンドルフィーカメラの条件は、CuK α , 36kV, 16mA, 6 時間露出、試料は第 1 列目の大側歯先端の黒色不透明部分を用いた。

摂餌痕跡観察のためアクリル樹脂板、メタクリル樹

脂板を一週間海水に浸して揮発成分を除去した後、水槽の壁に平行に設置して、ヒザラガイの典型的な摂餌痕跡を得た。摂餌痕跡の形態は、実体顕微鏡、生物顕微鏡により観察した。

結果

歯舌の形態：ヒザラガイ歯舌は、腹足類同様、キチン質の細長いベルト状の歯舌膜上に、横一列に 17 本の歯舌歯が並ぶ。歯舌膜上の横列の数は、口部の第 1 列から歯舌鞘最奥部まで縦方向に約 90 列がある (図 2)。歯舌膜の長さ (L mm)、横列数 (N) と、第三殻板 (= 中間板 II) の幅 (W mm) で表したヒザラガイの大きさの間には次の様な関係がある：

$$L = 1.48W + 0.47 \quad (r = 0.94)$$

$$N = 2.53W + 44.3 \quad (r = 0.77)$$

一横列は、中央歯 (C, central tooth) を挟んで外側に向かい、左右対称に中央歯、中側歯 (CL, central lateral tooth)、大側歯 (ML, major lateral tooth)、内小側歯 (ISL, inner small lateral tooth)、外小側歯 (OSL, outer small lateral tooth)、大爪歯 (MU, major uncinus)、内縁歯 (IM, inner marginal tooth)、中縁歯 (MM, median marginal tooth)、外縁歯 (OM, outer marginal tooth) と呼ばれる。C, CL は小型で、ML は全歯舌歯中で最も大きく、MU はそれに次ぐ。C, CL, ML, MU の各歯舌歯はスプーン状、ISL, OSL の 2 歯は小型でブロック状、IM, MM, OM の 3 縁歯は小型で板状である。歯舌歯は一般に褐色を帯びた透明であるが、ML 先端部には黒色の丸いキャップが着い

表 1 ヒザラガイの大きさと歯舌の大きさ。No.: 標本番号 Specimen number,

Table 1 Size of *Liolophura japonica* and its radulae.

D: 横列間の距離 Distance between radular rows (mm), L: 歯舌膜長 Radular ribbon length (mm), N: 横列数 Number of radular rows on the ribbon, W: 第 3 殻板 (= 中間板 II) 幅 Width of the third shell plate (mm).

No.	W	L	D	N
A007	19.05	28.76	0.29	91
A008	13.65	20.05	0.25	-
A009	15.50	24.71	0.27	90
A010	19.70	28.00	0.33	90
A011	17.90	25.75	0.30	-
A012	17.55	27.90	0.31	-
A013	19.70	31.18	0.32	101
A014	17.65	25.06	0.30	84
A015	13.55	20.29	0.28	76

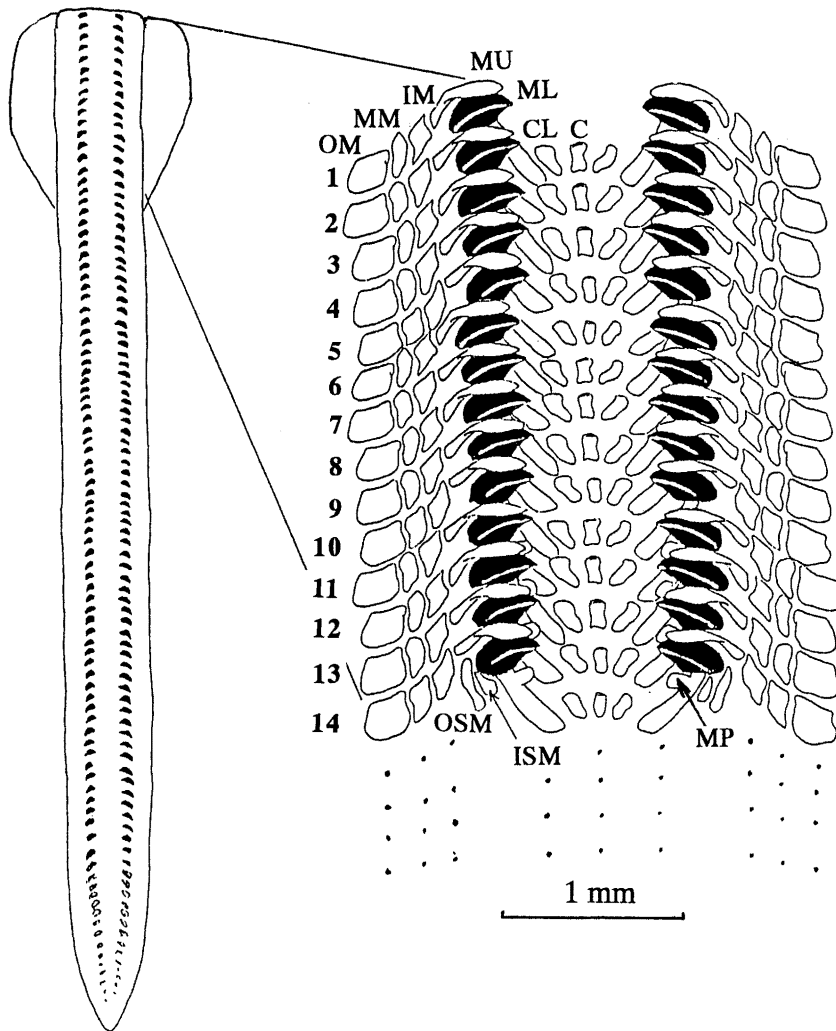


図2 ヒザラガイの歯舌の第1～14列。C：中央歯。CL：中側歯。IM：内側歯。ISM：内小側歯。ML：大側歯。MM：中縁歯。MP：主突起。MU：大爪歯。OM：外縁歯。OSM：外小側歯。

Fig. 2 Radulae in the 1st through 14th rows of *Liolophura japonica*. C: central tooth. CL: central lateral tooth. IM: inner marginal tooth. ISM: inner small marginal tooth. ML: major lateral tooth. MM: median marginal tooth. MP: major projection. MU: major uncinus. OM: outer marginal tooth. OSM: outer small marginal tooth.

ている。ヒザラガイのMLは丸い1歯尖のみで、オオバンヒザラガイ *Cryptochiton stelleri* (MIDDENDORFF, 1847) (KIRSCHVINK and LOWENSTAM, 1979) やエゾヤスリヒザラガイ *Lepidozona albrechti* (SCHRENCK, 1862) (TAKI, 1938) のように複数の歯尖を持たない。左右のキャップの間隔は約1mmである。キャップの色は歯舌膜上の位置によって無色透明から黒色まで変

化する。すなわち、できて間のない第80～90列目の歯舌歯はキャップの部分を含めて無色透明で、小さく、柔らかい。第70～79列目ではキャップは赤褐色透明、第1～69列目では黒色である。第1～79列目の歯舌膜の幅はほぼ一定である。MLにはまた、キャップのすぐ下に中央へ向かって突き出した主突起 (MP, major projection) がある (図3)。通常、第1～8列目のML

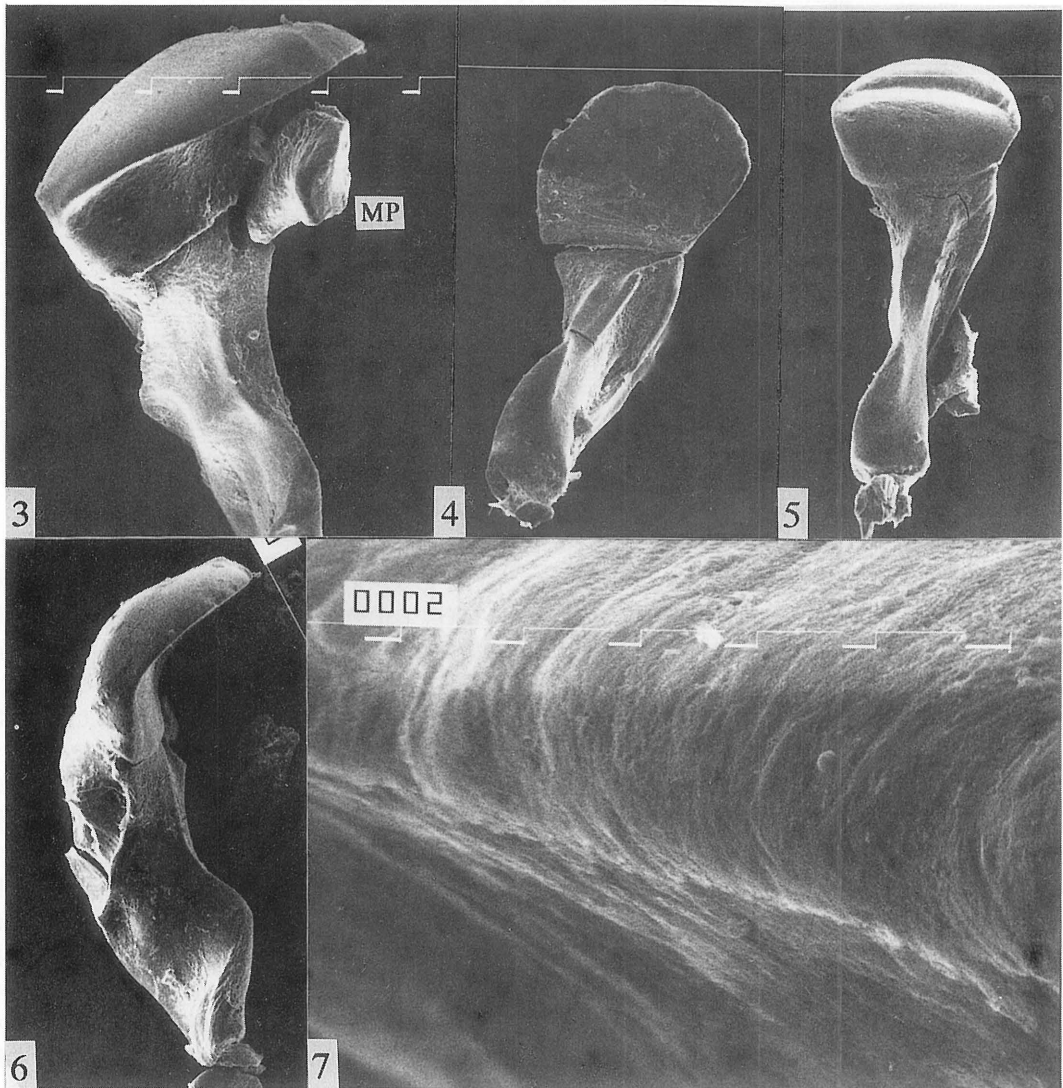


図3-7 大側歯先端の磁鉄鉱キャップ。3：第9列目の磁鉄鉱キャップ。×150。4：第1列目の磁鉄鉱キャップ。×100。5：第5列目の磁鉄鉱キャップ。×100。6：第3列目の磁鉄鉱キャップ。×100。7：第1列目の磁鉄鉱キャップの縁部。×2000。MP：主突起。

Figs. 3-7 Magnetite cap of the major lateral tooth of *Liolophura japonica*. 3: Magnetite cap in the 9th row. 4: Magnetite cap in the 1st row. 5: Magnetite cap in the 5th row. 6: Magnetite cap in the 3rd row. 7: Edge of magnetite cap in the 1st row. MP: Major projection of major lateral tooth.

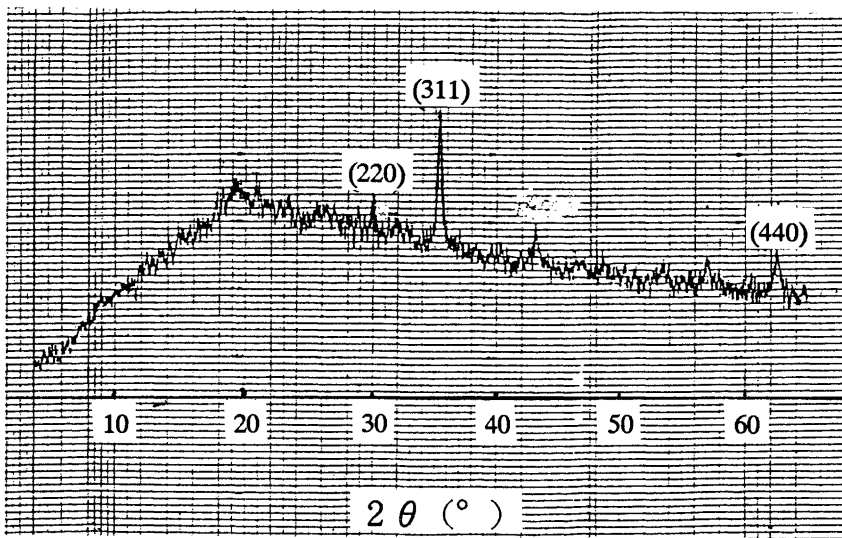


図8 ヒザラガイ歯舌歯全体のX-線粉末法による解折像。

Fig. 8 Pattern of X-ray diffraction of whole radular feeth of *Liolophura japonica*.

ではMPが欠損している。電子顕微鏡を用いたML先端のキャップの観察によれば、第1～8列目では多数の平行した擦り傷が観察され、キャップの縁は摩耗している(図4-7)。一方、第9列目より後方の新しい歯舌歯のキャップは擦り傷は無く、まだ鋭いエッジを保っている(図3)。

歯舌膜は体内では歯舌鞘に包まれており、背面が切れた筒状をしている。筒状の歯舌膜は口腔では、先端部が開き、歯舌膜下の2個の歯舌膜軟骨を包むように折り返されている。

歯舌を構成する鉱物：ヒザラガイ歯舌全体について、X-線粉末法により、回折像を得た(図8)。最も強いピークは $2\theta=35.4^{\circ}$ 付近に現れ、そのほか 30.0° 、 62.4° 付近にもピークがある。これらはそれぞれ磁鉄鉱の(311)、(440)、(220)面のピークに相当すると思われる。第1列目のML先端の黒色キャップのガンドルフィーカメラによる解折像の解析結果を表2に示す。この場合も、最も強いピークは $2\theta=35.5^{\circ}$ 付近に現れる。解折像からは、明瞭な磁鉄鉱のピークのほか、アパタイト鉱物のもと思われる数本の弱いピークが得られた。

歯舌の運動：水槽の壁面を移動中のヒザラガイ口部の歯舌歯の動きをML先端の黒色部に着目して観察した結果、2種類の動きがあることが判明した。即ち、壁面に押し当てられた第1～9列目の黒色部がほぼ同一の軌跡を通り、左右から中央へ移動する場合(図9

B)と、第5～8列目の黒色部が徐々に位置を変えながら左右から中央へ移動する場合(図9A)である。前者の場合は歯舌歯が壁面を削る音が聞こえないが、後者の場合はガリガリという擦過音が聞こえる。

ヒザラガイの摂餌痕跡：アクリル樹脂板上の摂餌痕跡は滑らかな直線状とならず、小さな段差をともなう独特の形態をしており(図10)、メタクリル樹脂板上の摂餌痕跡は、滑らかな直線状である(図11-12)。摂餌痕跡の各部分は一般に一本の溝であるが、稀に2本の溝からなるものがある(図11-13, tb)。どちらの樹脂板上でも、1回の摂餌痕跡はハの字を3～5個積み重ねた形をしている。アクリル樹脂板上の左側の痕跡は左から右へ、右側の痕跡は右から左へ左右対称の小さな段差がついている。メタクリル樹脂板上の痕跡は、左側の痕跡は左端が切断状で、右端へ向かって徐々に細くなり、右側の痕跡は、右端が切断状で、左端へ向かって徐々に細くなる。即ち、アクリル樹脂板上、メタクリル樹脂板上、どちらの樹脂板上の傷も左右対称である。摂餌痕跡の幅は約2mm、左右の痕跡の間隔は1mm、前後の痕跡の間隔は約0.25mmである。

新生痕タクサの記載

メタクリル樹脂板上のヒザラガイの摂餌痕跡を模式として、新生痕タクサ *Chitonichnus liolophurus* MATSUKUMA and TSUBAKI (n. ichnogen. and n. ichnosp.) を提唱する。

Chitonichnus n. ichnogen.

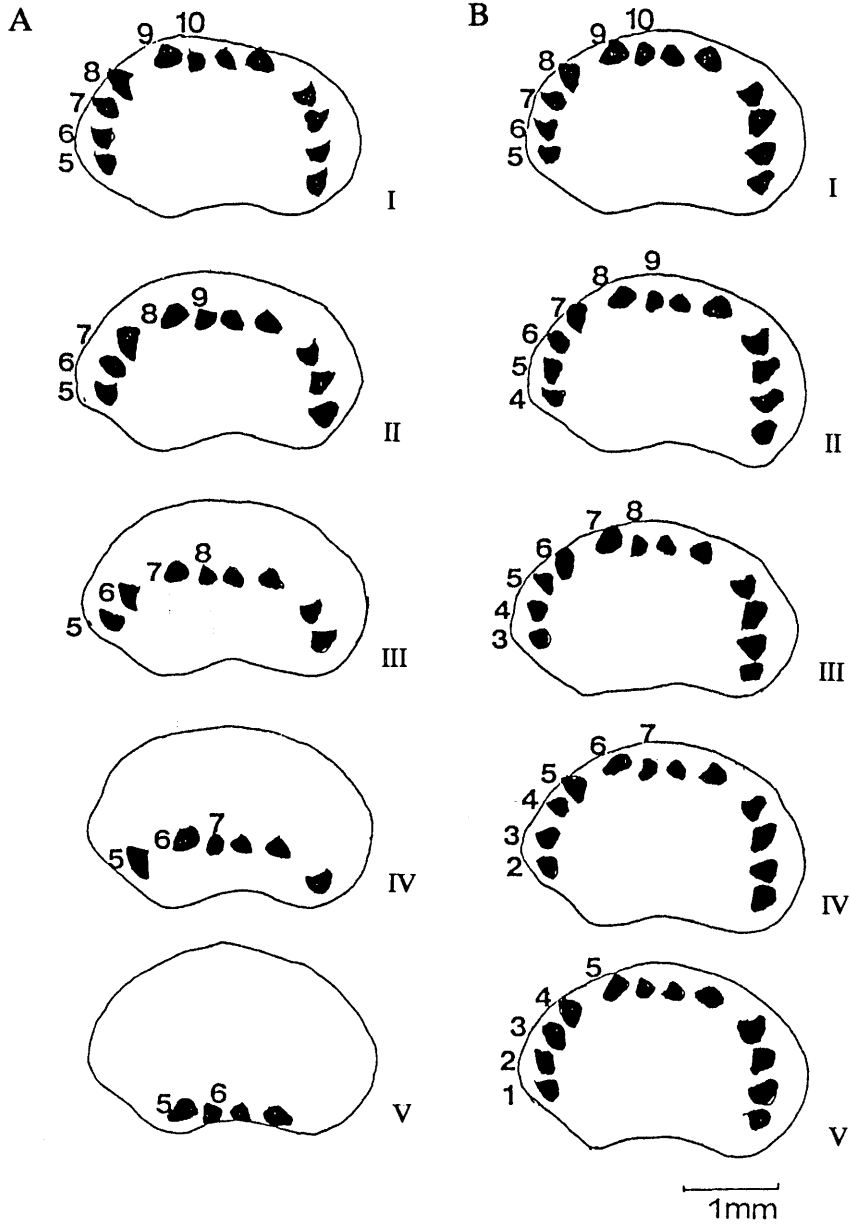


図9 摂餌中のヒザラガイの第5～10列目の磁鉄鉱キャップの動き。A：強い噛み方。B：弱い噛み方。

Fig. 9 Two types of grazing and the magnetite cap movement in the 5th through 10th rows. A: A stronger method of grazing. B: A weaker method of grazing.

Type Ichnospecies : *Chitonichnus liolophurus* MATSUKUMA and TSUBAKI, n. ichnosp.

Diagnosis : A set of bilaterally symmetrical grooves with 3 to 5 chevron-shaped tiny striae arranged in tangential rows. The striae are oriented perpendicular to the symmetrical axis.

Derivation of Name : Combination of both chiton and ichnos.

Chitonichnus liolophurus MATSUKUMA and TSUBAKI n. ichnosp.

(Figs. 10-13)

Type Series : Holotype, GK-N10102, a set of feeding tracks on an acrylic sheet produced by *Liolophura japonica* in tank.

Diagnosis : 3 to 5 bilaterally symmetrical chevron-shaped tracks consisting of straight furrows or scratches engraved into the substratum. The scratches are widest at the outer extremity and narrowest at the inner extremity.

Derivation of Name : *Chitonichnus liolophurus* is produced by *Liolophura japonica*.

Remarks : The cusps of the anterior 4th through 8th major lateral teeth of *Liolophura japonica* are usually used for engraving.

考 察

腹足類の歯舌によって形成される摂餌痕跡は習性の多様化、餌のサイズ・質、生物侵食に関する研究に直接的資料を提供することから、HICKMAN and MORRIS (1985)など多くの研究がなされてきた。一方、多板綱の歯舌の形態は、腹足類に比べると多様性に乏しく、食性もババガゼ類などわずかな肉食性の種類を除けば、岩表面の藻類を掻き取って食べる植物食であるとして、生態学や機能形態学の面からあまり研究されなかった。しかしながら、消化管内容物の検討を行った PIERCY (1987)は、東太平洋の同所性多板綱6種の生活圏と食性の関係を調べ、微小な生活圏や餌の種類に住み分けと食い分けが存在することを示した。ヒザラガイ歯舌の機能形態学的研究は、同所的に生活する他のヒザラガイ類の歯舌と比較することにより、微妙な食い分けの存在を裏付ける資料を提供することになる。

腹足類歯舌の運動について、一横列の歯舌歯は歯舌の対称軸にほぼ直角に左右から中央へ向かう (ANKEL, 1938)ことが知られていた。さらに近年、VTRを用いた摂餌行動の観察や固定した口部のSEM観察により、折り返し円筒モデル (MORRIS and HICKMAN, 1981; HICKMAN and MORRIS, 1985)が提唱された。これらの研究から歯舌歯の左右から中央への動きは、広がった歯舌膜が収歯舌筋の収縮により歯舌鞘内に引き込まれ、

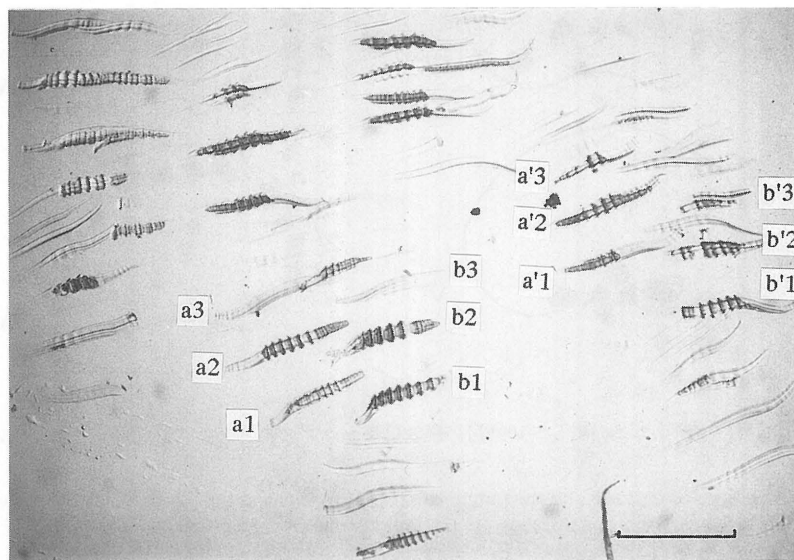


図10 アクリル樹脂板上のヒザラガイの摂餌痕跡。スケールは0.5mm。

Fig. 10 Feeding tracks produced by *Liolophura japonica* on acrylic sheet. Scale: 0.5mm.

円筒状に丸められる過程で起こることが明らかになった。アクリル板上に付けられたヒザラガイの摂餌痕跡は小さな段差をもなっている。これは歯舌歯が樹脂にめり込み、引っかかりながら移動した結果である。小段差をもとに歯舌歯の運動の方向を調べると、ヒザラガイにおいても歯舌歯の動きは腹足類と同様外側から中央へ向かうことが分かる。

多板綱の摂餌では通常、歯舌膜先端の7、8横列の歯舌歯が使用されるといわれていた (CAREFOOT, 1965)。SEMによるヒザラガイ歯舌の擦過痕および主突起の破損状態の観察もこの見解を支持しているように見える。しかしながら、今回実験室内で得られたヒザラガイの1回の歯舌膜の動きによる摂餌痕跡は、3～5個の左右対称なハの字を重ねた形をしている。したがって、擦過痕を持つ先端から8列目までの歯舌歯のうち、実際に摂餌に使用されるのは第4～8列目の歯舌歯であり、先端付近の第1～4列目の歯舌歯はかつて摂餌に使用され、現在は使用されていない廃棄直前の歯であると考えられる。

腹足類の *Tegula funebris* (A. Adams, 1854) の摂餌痕跡の研究では、同一横列中の5、6本の縁歯が餌表面を削ること、削る強さは内側主縁歯 (dominant inner marginal tooth) が最も強く、外側の縁歯ほど弱くなることが分かっている (HICKMAN and MORRIS, 1985)。樹脂板上のヒザラガイの摂餌痕跡の横幅は約2mm、前後の歯舌歯の傷跡の間隔は約0.25mmであることから、これらの摂餌痕跡はML先端の黒色の磁鉄鉱キャップによってつけられたと考えられる。即ち、ヒザラガイでは藻類を岩ごと掻き取る働きはMLだけが行っている。摂餌痕跡の各掻き傷は通常1本の溝でできているが、稀に2本の溝からなるものがある (図11-13, th)。ヒザラガイのMLは1歯尖であるから、2本の溝がある痕跡はおそらく歯尖に部分的な欠損のある歯舌歯により形成されたものと考えられる。歯舌膜上の左右の磁鉄鉱キャップの間隔は1mmであるが、伸歯舌筋 (radular protractor muscle) と軟骨 (radular cartilage) により歯舌が樹脂板に押し付けられる (GRAHAM, 1973) とき、MLは左右に倒れて幅2mmに広がり、収歯舌筋の収縮により歯舌膜が押し付けられたまま体内に引き込まれるとき倒れたMLは起き上がりながら掻き傷をつけたと推定される。ヒザラガイの口球に付属した歯舌を動かす筋肉は *Chiton olivaceus* Spengler, 1797 (SAMPSON, 1895)、*Lepidochiton cinereus* Linnaeus, 1767 (GRAHAM, 1973)、およびハコダテヒザラガイと同様に、基本的には左右対

称に配置しており、典型的な摂餌痕跡は左右対称となることが予想される。

ヒザラガイでは、歯舌膜上のC, CL, ML, MUの各歯舌歯はスプーン状、ISL, OSLの2歯はブロック状、IM, MM, OMの3縁歯は板状である。摂餌痕の観察から、スプーン状の歯舌歯のうち先端に黒色の磁鉄鉱キャップを持つMLが痕跡を残すような強い掻き取りを、C, CL, MUの各歯舌歯は痕跡を残さないような弱い掻き取りをおこなっているとおもわれる。ブロック状のISL, OSLはMLの支えの役割を果たし、板状のIM, MM, OMの3歯舌歯は掻き取られた岩屑や有機物片を食道へ送る通路の壁を構成している。多板綱の歯式は中央歯、側歯、縁歯からなるとして、歯式 $6 + 2 + 1 + 2 + 6$ で表されるが、縁歯を形態と機能から支えの歯と壁を作る歯に分けて、 $3 + 3 + 2 + 1 + 2 + 3 + 3$ と表現することも可能である。

Acanthopleura echinata (Barnes, 1824) のMLの先端部分の研究では、黒色部分 (磁鉄鉱)、灰色部分 (レピドクロサイト)、橙赤色部分 (アパタイト鉱物) が報告されている (LOWENSTAM, 1967)。ヒザラガイ歯舌のX線解析から、ML先端の黒色部分は磁鉄鉱を含んでいることが確認された。ガンドルフィーカメラの結果はまた、ヒザラガイ歯舌にハイドロオキシアパタイトの存在も示唆している。MLの先端では、黒色、白色、茶色の3部分が観察されることから、*Acanthopleura echinata* 同様、レピドクロサイトを含むことが予想される。

結 論

ヒザラガイの歯舌では、横一列に17本の歯舌歯が左右対称に並び、口部から歯舌鞘最奥部まで歯舌膜上には約90横列がある。横1列の歯舌歯中ではスプーン型の大側歯MLが最も大きく、先端には磁鉄鉱のできた丸い1歯尖のみのキャップを持つ。

ヒザラガイの歯舌の動きには岩石表面に摂餌痕跡を残す強い掻き取りと痕跡の残らない弱い掻き取りがある。水槽内に設置された樹脂板で得られた理想的なヒザラガイの摂餌痕跡は、左右対称のハの字形の痕跡が3～5個重なった形をしている。摂餌痕跡のサイズ、間隔から判断すると、ヒザラガイでは、腹足類の *Tegula funebris* 等と異なり、摂餌痕跡をつけるのはMLの磁鉄鉱キャップの部分だけである。

ヒザラガイ歯舌膜上には約90横列の歯舌歯があるが、これらすべてが一時に摂餌に使われるわけではない。大側歯内側の主突起の欠損状態、磁鉄鉱キャップ表面

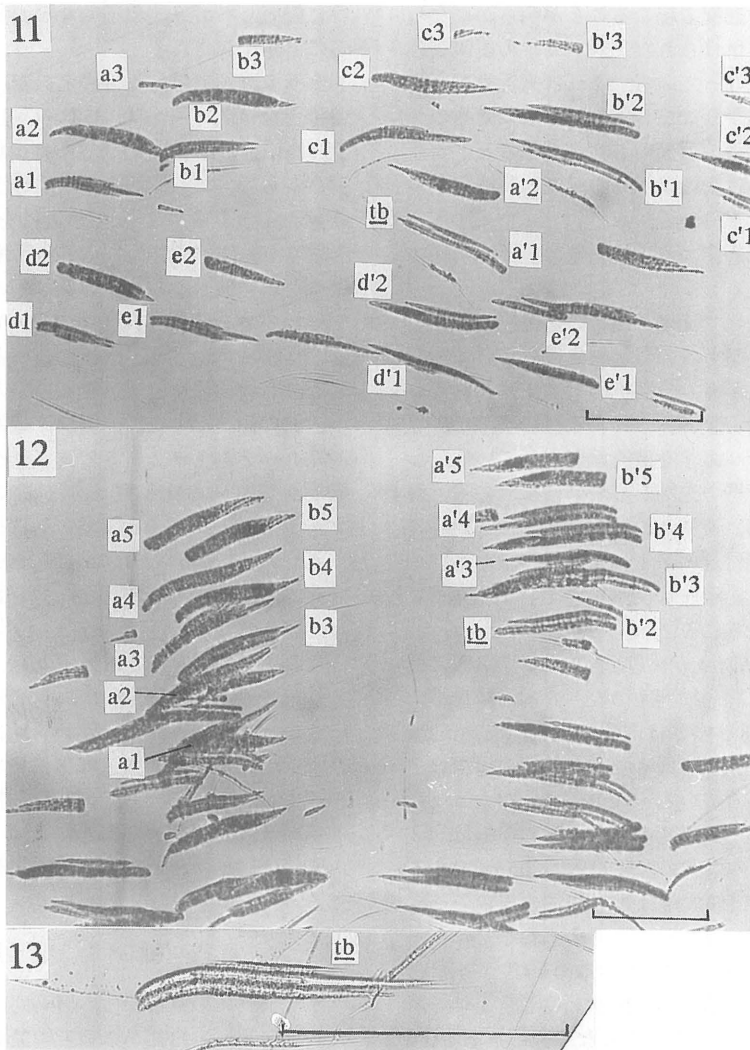


図11-13 メタクリル板上のヒザラガイの摂餌痕跡。tb：2本の細い溝からなる摂餌痕跡。スケールは全て0.5mm。

Figs. 11-13 Feeding tracks produced by *Liolophura japonica* on metacrylic sheet. 11: Five sets of feeding tracks on metacrylic sheet. Scale: 0.5mm. 12: Two sets of feeding tracks produced by two strokes of scratching. Scale: 0.5mm. 13: A track with double scratches (tb) possibly produced by a chipped cusp. Scale: 0.5mm.

の掻き傷の有無、一回の歯舌膜の動きにより水槽中で樹脂板上に作られた摂餌痕の数から判断すると、最先端の第1～4列は現在は使用されず、廃棄を待つ部分であり、実際に岩石表面を掻き取るのに使用されているのは、先端から第4～8列だけである。それよりも奥の第9～90列目の歯舌膜は将来の使用に備えていると考えられる。

歯舌膜は体内では円筒状に丸められ、先端は口部で広げられ、歯舌膜軟骨を挟んで折り返される。伸歯舌筋の収縮で歯舌膜が歯舌膜軟骨に押し付けられると、大側歯は左右に倒れ、先端の磁鉄鉱キャップの間隔は押し広げられる。収縮歯舌筋の収縮によって歯舌膜が体内に引き込まれると、倒れていた大側歯は立ち上がり、左右から中央へ向かって動く。第4～8列目の大側歯

表2 大側歯先端黒色部のガンドルフィーカメラによる X 線解析.

Table 2 X-ray diffraction pattern of the cap of the major lateral tooth obtained by Gandolfi Camera.

2θ (°)	d (Å)	Intensity	JCPDS card	
			d (Å)	鉱物 (結晶面)
35.5	2.5286	very strong	2.532	magnetite (311)
31.9	2.8053	strong	2.814	hydroxyapatite (211)
30.8	2.9029	medium	2.967	magnetite (220)
26.0	3.4269	weak	3.44	hydroxyapatite (002)
43.0	2.1034	very weak	2.148	hydroxyapatite (311)
47.0	1.9333	very weak	1.943	hydroxyapatite (222)
53.0	1.7277	very weak	1.7146	magnetite (422)
57.0	1.6156	weak	1.6158	magnetite (511)
62.4	1.4881	medium	1.4845	magnetite (440)

先端の磁鉄鉱キャップが左右から中央へ向かって動くことにより、ハの字形の掻き傷が縦に3~5個積み重なった摂餌痕跡が形成される。これらの摂餌痕跡は下のものほど早く形成された前方の大側歯で作られる。

ヒザラガイの摂餌痕跡を模式種として、新生痕タクサ *Chitonichnus liolophura* Matsukuma and Tsubaki, n. ichnogen. and n. ichnosp. を提唱する。

今回、実験室内で典型的なヒザラガイの摂餌痕跡が得られたことにより、化石あるいは地層中の岩石表面の摂餌痕跡の同定が可能となった。

謝辞：本研究を進めるにあたり、九州大学柳田寿一教授には、終始懇切丁寧にご指導、ご助言いただいた。長年にわたり、化石腕足類の系統分類学的、生層序学的研究に携わってこられた柳田教授のご退官にあたり、本論文をささげ、先生のご功績をたたえ、感謝の意を表す。X線分析に関しては中牟田義博博士（九州大学）、走査型電子顕微鏡の使用では小川勇二郎教授（筑波大学）のお世話になった。Richard G. Bromley 教授（コペンハーゲン大学）、奥谷喬司教授（日本大学）、斎藤寛博士（国立科学博物館）および David Robinson 博士（フィラデルフィア科学アカデミー）には原稿の査読をお願いし、種々ご教授いただいた。これらの方々に、記して感謝の意を表す。

引用文献

BAXTER, J. M. and JONES, A. M. (1981): Valve structure and growth in the chiton *Lepidochitona cinereus* (Poly-

placophora: Ischnochitonidae). *Jour. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **61**, 65-78.

CAREFOOT, T. H. (1965): Magnetite in the radula of the Polyplacophora. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, **36**, 203-213.

EIBSCHUTZ, M., FREI, E. H. and GORODETSKY, G. (1967): Nature of the magnetic radulae in chitons from Eilat on the Red Sea. *Nature*, **216**, 1138-1139.

GRAHAM, A. (1973): The anatomical basis of function in the buccal mass of prosobranch and amphineuran molluscs. *Jour. Zool.*, **169**, 317-348.

HICKMAN, C. S. and MORRIS, T. E. (1985): Gastropod feeding tracks as a source of data in analysis of the functional morphology of radulae. *Veliger*, **27**(4), 357-365.

川野祐一 (MS1): ウスヒザラガイの活動リズムと光感覚器官。九州大学理学部地質学教室卒業論文, 32pp.

川野祐一 (MS2): ヒザラガイ類の殻板の形態および内部構造。九州大学大学院理学研究科修士論文。

KIRSCHVINK, J. L. and LOWENSTAM, H. A. (1979): Mineralization and magnetization of chiton teeth: paleomagnetic, sedimentologic, and biologic implications of organic magnetite. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **44**, 193-204.

LANGER, P. D. (1983): Diet analysis for three subtidal coexisting chitons from the northwestern Atlantic. *Veliger*, **25**(4), 370-377.

LOWENSTAM, H. A. (1962): Magnetite in denticle capping in Recent chitons. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, **73**, 435-438.

LOWENSTAM, H. A. (1967): Lepidocrocite, an apatite mineral, and magnetite in teeth of chitons (Polyplacophora). *Science*, **156**, 1373-1375.

MATSUKUMA, A., ITO, K., IGARASHI, S. and TAKAGAWA, K. (1991): Taxonomy and zoogeography of some remarkable bivalves and chitons of northern Hokkaido, Japan. *Mem. Nat. Sci. Mus. Tokyo*, (24), 67-80.

- MCLEAN, J. H. (1962): Feeding behaviour of the chiton *Praciphorella*. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, **35**(1), 23-26.
- MORRIS, T. E. and HICKMAN, C. S. (1981): A method for artificially protruding gastropod radulae and a new model of radula function. *Veliger*, **24**(2), 85-90.
- 村上汐里 (1989): 日本産現生ヒザラガイ類の分布. 日本ベントス研究会誌, (37), 65-71.
- NISHIHAMA, S. and NOJIMA, S. (1990): Laboratory experiment on the activity rhythm and the homing of the chiton *Acanthopleura japonica*. *Pub. Amakusa Mar. Biol. Lab.*, **10**(2), 135-144.
- NISHIHAMA, S., NOJIMA, S., and KIKUCHI, T. (1986): Distribution, diet and activity of a chiton *Liolophura japonica* (Lischke), in Amakusa, west Kyushu. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab., Kyushu Univ.*, **8**(2), 113-123.
- PIERCY, R. D. (1987): Habitat and food preferences in six Eastern Pacific chiton species (Mollusca: Polyplacophora). *Veliger*, **29**(4), 388-393.
- 斉鍾彦・馬綉同・謝玉坎・林碧萍 (1984): 南海島沿岸軟体動物名録. 熱帯海洋研究, 1-22. [QI, Z., MA, X., XIE, Y. and LIN, B. (1984): A preliminary checklist of marine molluscs from Hainan Island. *Stud. Trop. Oceanol.*, 1-22.]
- SAITO, H. and OKUTANI, T. (1989): Revision of shallow-water species of the genus *Placiphorella* (Polyplacophora: Mopaliidae) from Japan. *Veliger*, **32**(2), 209-227.
- SAITO, H. and OKUTANI, T. (1992): Carniborous habits of two species of the genus *Craspedochiton* (Polyplacophora: Acanthochitonidae). *Jour. Malac. Soc. Aust.*, **13**, 55-63.
- SAMPSON, L. V. (1895): The musculature of chiton. *Jour. Morph.*, **11**(3), 595-629, pls. 31-33.
- TAKI, Is. (1938): Studies on chitons of Mutsu Bay with general discussion on chitons of Japan. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, ser. 4, **12**, 323-423.
- TOMLINSON, J. T. (1959): Magnetic properties of chiton radulae. *Veliger*, **2**(2), 36.
- TOMLINSON, J. T., REILLY, D. and BALLERING, R. (1980): Magnetic radular teeth and geomagnetic responses in chiton. *Veliger*, **23**(2), 167-170.
- TOWE, K. M. and LOWENSTAM, H. A. (1967): Ultrastructure and development of iron mineralization in the radula teeth of *Cryptochiton stelleri* (Mollusca). *Jour. Ultrastr. Res.*, **17**, 1-13.
- TOWE, K. M., LOWENSTAM, H. A. and NESSON (1963): Invertebrate ferritin: occurrence in Mollusca. *Science*, **142**, 63-64.
- VOIGT, E. (1977): On grazing traces produced by the radula of fossil and Recent gastropods and chitons. In CRIMES, T. P. and HARPER, J. C. (eds.): *Trace Fossils 2*, pp. 335-346, Seel House Press, Liverpool.