

キクザルガイ科二枚貝に基づく進化古生物学的研究 の可能性

濱田, 直人
九州大学理学部

松隈, 明彦
九州大学理学部

<https://doi.org/10.15017/4494725>

出版情報：九州大学理学部研究報告. 地球惑星科学. 19 (1), pp.93-102, 1995-12-27. 九州大学理学部
バージョン：
権利関係：

キクザルガイ科二枚貝に基づく進化古生物学的研究の可能性 — 殻鉱物に関する新知見と逆転現象研究の意義

濱田直人・松隈明彦

Bivalve family Chamidae and evolutionary paleontology, with special reference
to the shell mineralogy and transposition

Naoto HAMADA and Akihiko MATSUKUMA

Abstract

Chamid bivalves attach themselves to the substratum by the left valve in the normal form or by the right valve in the "inverse" form. However, both forms can occur in some species, including *Pseudochama granti* from California.

It has long been known that almost all chamids have only an aragonitic shell, but *Chama arcana* and *Pseudochama exogyra* have been shown to have both aragonitic and calcitic shell layers. Three additional species with the calcitic layer were recognized by the X-ray diffraction. They are *Chama* sp. from Japan, *C. pellucida* from Peru, and *P. granti*.

For a discussion of the validity of *Pseudochama* Odhner, 1917, it is necessary to determine whether the calcitic layer in both normal and "inverse" forms is produced by homoplasy or synapomorphy.

Although "inverse" forms of Chamidae usually show transposition of both the shells and hinge, the "inverse" form of *C. pulchella* from Australia exhibits transposed shells with the normal dentition. Therefore, transposition of hinge and shell can clearly occur independently of one another. In contrast to the sinistral coiling of gastropods associated with anatomical asymmetry, transposition of the Chamidae is partly associated with the shell secreted by the mantle epithelium, the hinge plate by the mantle isthmus, and anatomical organization. The partial transposition of the heterodont bivalves may be caused by the symmetrical organization and may not produce a reproductive isolation.

In coiled gastropods the organization is highly asymmetrical. It may be suggested that an asymmetrical animal with transposed shell and normal anatomical organization or one with a normal shell with transposed anatomical organization may indeed have limited viability. The transposition in the coiled gastropods may disturb a free interbreeding of the normal and "inverse" forms in the species and be one example of the "hopeful monster", one of explanations of rapid speciation of punctuated-equilibrium theory.

はじめに

キクザルガイ科は、白亜紀に出現した軟体動物門二枚貝綱異齒亜綱に属する不等殻の固着外棲生活を行う

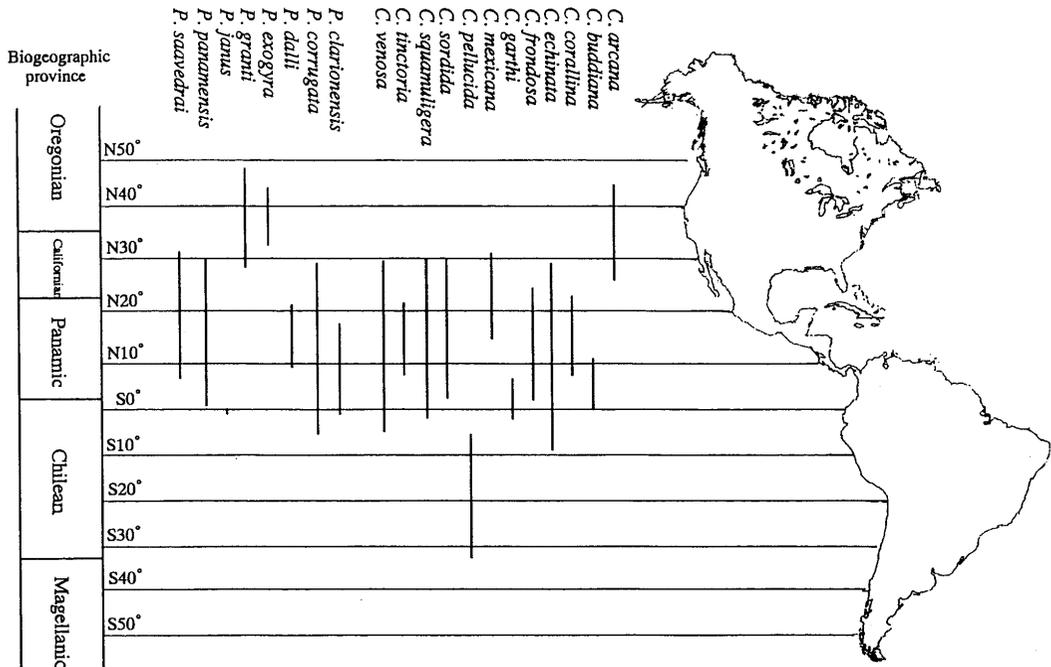
二枚貝である。固着殻は自由殻より膨らみが強く、地物に固着するための同心円肋を持つ。固着生活をするため殻形態の非遺伝的変異が大きく、種の定義が明確でない。同様の生活様式をとるイタボガキ科、ウミギクガイ科と共に、種レベルの分類の世界規模の再検討がほとんどなされておらず、キクザルガイ科の分類は

未だ α 分類の段階にある (REEVE, 1846-47, 1847; LAMY, 1928; BERNARD, 1976; DELSAERDT, 1986). キクザルガイ科の分類学的位置については, 固着生活を行うこと, および pachyodont 型の鉸歯を持つことから中生代の化石群 Hippuritoida に属すとされたが (Cox, 1933, 1960; BOSS, 1982), early dissoconch の鉸歯の特徴や殻構造, 生活様式から最近ではマルスグレガイ目 Veneroida に入れられることが多い (KEEN, 1969; TAYLOR and KENNEDY, 1969; KENNEDY *et al.*, 1970; 波部, 1977, 1994).

キクザルガイ科では, 生活様式や鉸歯が後期発生に伴って変化するため形質状態の方向性を個体発生から推定できるという特徴がある. 鉸歯は左右の殻で異なり, またどちらの殻で固着するかは種ごとに決まっているが, 若干の種では鉸歯および固着殻の逆転が見られる. 殻の逆転とは, 本来左殻固着の種が右殻で固着する, あるいは本来右殻固着の種が左殻で固着する現象を言う. 固着殻の逆転には普通, 膨らみや装飾, 鉸歯の逆転がともなう. 鉸歯の逆転とは, 本来右殻が備えている鉸歯を左殻が持つこと, あるいはその逆を言う. ウンモザルガイ属 *Amphichama* Habe, 1961の種ではきわめて高い頻度で左右の殻の逆転が起こって

る. 殻の逆転は異歯亜綱のいくつかの科で見られ, 逆転に規則的なパターンが見られることから遺伝的にコントロールされていることが予想される (MATSUKUMA 投稿中). 殻や鉸歯の逆転は化石でも観察可能な多型現象であるため, 層準を追って化石個体群を調べることにより, 特定の形質の表現型の地質学的時間スケールでの頻度変化を知ることができる. 特に, 高い頻度で逆転現象が見られるキクザルガイ科は, 速水 (1973) によって指摘された古遺伝学の可能性を追及する良い素材となることが予想される.

軟体動物, 特に腹足綱における体制の逆転現象は生殖的隔離をもたらす場合があり, 種形成が断続的であるという断続平衡説が仮定する急速な種形成の例となる可能性がある. 二枚貝における逆転を腹足類の逆転と比較し, その意義を検討する研究が望まれるが, キクザルガイ科には今のところ種レベルから高次の分類まで様々な未解決の問題が残されている. 本論文では, キクザルガイ科における殻鉸物と殻構造, 殻および鉸歯の逆転に関するこれまでの研究成果を整理し, 進化古生物学的研究の素材とする場合の問題点を議論する.



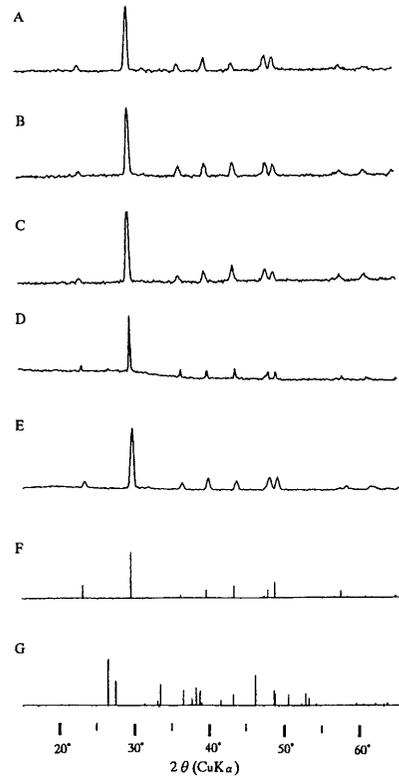
第1図 アメリカ大陸西岸におけるキクザルガイ科現生種の緯度分布.

Fig. 1 Distribution of living species of the Chamidae in the Eastern Pacific.

キクザルガイ科に関するこれまでの知見

殻構造と鉱物：二枚貝のなかで殻構成鉱物としてカルサイトを持つものとして翼形亜綱のハボウキガイ超科、ウグイスガイ超科、イタヤガイ超科、ナミマガシワガイ超科、ミノガイ超科、カキ超科が知られているが、異歯亜綱では中生代に絶滅した Hippuritoidea およびキクザルガイ超科のみである (TAYLOR *et al.*, 1969, 1973)。キクザルガイ科二枚貝は一般にアラゴナイトのみからなる貝殻を持つが、北米西岸に生息する若干の種がカルサイトとアラゴナイトの二種類の鉱物を持つことが知られていた。*Chama arcana* の最外層がカルサイトによって形成されていることを初めて指摘したのは LOWENSTAM (1954a, b, 1963, 1964) である。彼は従来からアラゴナイトとカルサイト両方の殻鉱物を持つ二枚貝について、その比率は温度に関係し、温度の低い環境にすむ種ほど殻全体に占めるカルサイトの割合は多くなるという考えを持っていた。多くのキクザルガイ科の種が熱帯から暖温帯域に分布するのに比べ、*C. arcana* は冷温帯域にまで分布するため (図 1)、カルサイト層はアラゴナイト層が転位してできたものであると考えた。TAYLOR and KENNEDY (1969) は、北米西岸に生息する *C. arcana* の殻構造を調べ、内層 (複合交差板構造)、外層 (交差板構造)、最外層 (稜柱構造) の三層構造であることを報告した。構成鉱物は、内層、外層がアラゴナイト、最外層がカルサイトであった。*C. arcana* の外層はカルサイトからなる最外層を持たない他のキクザルガイ科の外層と構造的に同じで、転位は起こっておらず、むしろ新しく外側にカルサイトの層がつけ加わったと考えた。また彼らは *C. arcana* が熱帯地域をまたいで南北アメリカの太平洋岸に分布していると考え、冷水域の種であるという考え方にも否定的であった。KENNEDY *et al.* (1970) は現生、化石のキクザルガイ科35種についてその殻構造、および殻鉱物の調査を行い、カリフォルニア州沿岸の *Pseudochama exogyra* にも *C. arcana* と同様にカルサイトからなる最外層が存在することを確認した。この二種以外はすべてアラゴナイトのみからなる内・外二層構造であった。

BERNARD (1976) はアメリカ大陸西岸のキクザルガイ科の分類と分布を再検討した結果、熱帯域にあたるパナマ動物地理区にはカルサイト層を持つ *C. arcana* や *P. exogyra* が全く生息していないことから、LOWENSTAM (1954) の説は再評価されるべきであると指摘した。



第 2 図 キクザルガイ科 5 種の殻最外層 X 線回折パターン。A: *Chama arcana*. B: *Chama pellucida*. C: *Pseudochama exogyra*. D: *Pseudochama granti*. E: *Chama* sp. F: カルサイトの X 線回折図 (JCPDS 24-27). G: アラゴナイトの X 線回折図 (JCPDS 5-453).

Fig. 2 Pattern of X-ray diffraction in five chamid species and two minerals. A: *Chama arcana*. B: *Chama pellucida*. C: *Pseudochama exogyra*. D: *Pseudochama granti*. E: *Chama* sp. F: Calcite (JCPDS 24-27). G: Aragonite (JCPDS 5-453).

固着における二型：キクザルガイ科は放卵・放精された配偶子が水中で受精し、担輪子幼生・被面子幼生のプランクトン生活の後着底する。その後、匍匐期、足糸による緩やかな付着生活を経て固着生活を開始する (ALLEN, 1976; SCARPA and WADA, 1993)。足糸による付着期までの殻は左右対称である。固着殻が左右どちらの殻になるかは種ごとに決まっている。BRODERIP (1835a, b) や REEVE (1846-47, 1847) は左右どちらの殻で固着するかは偶然による考え、固着殻の左右の区別なく一括して分類を行った。

ODHNER (1917, 1919, 1955) は殻形態, 軟体部の詳細な観察を行い, 歯の発生過程, early dissoconch の装飾・大きさ, 消化管の形態などの違いから左殻で固着する種群と右殻で固着する種群は属レベルで分けるべきであると主張した。彼は左殻で固着するグループをキクザルガイ属 *Chama*, 右殻で固着するグループをサルノカシラガイ属 *Pseudochama* とした。それ以来この分類方法はその名称を見ただけでどちらの殻で固着するか理解できるため広く用いられた (KEEN, 1969; ABBOTT, 1974; BERNARD, 1976, 1983 など)。更に, NEVSSKAYA *et al.* (1971) や SCARLATO and STAROBOGATOV (1979) は, 左殻固着種群 (*Chama*) と右殻固着種群 (*Pseudochama*, *Amphichama*, *Arcinella*) では, 胃の構造も異なり, 前者を Chamidae, 後者を Arcinellidae として科レベルで分けるべきであると主張した。

一方, 左殻で固着する種と右殻で固着する種の殻形態は鏡像関係にあるといわれ (LAMY, 1928; DECHASEAUX, 1952; YONGE, 1967), YONGE (1967) や HEALY *et al.* (1993) らは右殻固着の種は左殻固着の種から逆転によりもたらされた, あるいはその逆が起こったと考えた。

殻鉾物と逆転に関する新知見

材料と研究方法: 以下の種について殻構成鉾物, あるいは固着殻の検討を行った。

Chama arcana: LACM68-192, intertidal, Topanga Creek, Los Angeles County, California.

Chama pellucida: LACM74-6, 5-30 ft., Isla Labos de Afuera, Peru.

Chama pulchella: GK. N10101 and SBMNH, 3-5 m, Great Sandy Straits, Frazor Island, southern Queensland, Australia.

Chama sp.: GK. N10103, 福岡県二丈町沖。

Pseudochama exogyra: LACM146880, San Pedro, Los Angeles County, California.

Pseudochama granti: LACM71-168, 49 fms, off Rompiente Point, outer coast of Baja California, Mexico; USNM210671, Catalina Islands, California.

標本の所蔵機関

GK: 九州大学理学部地球惑星科学教室。

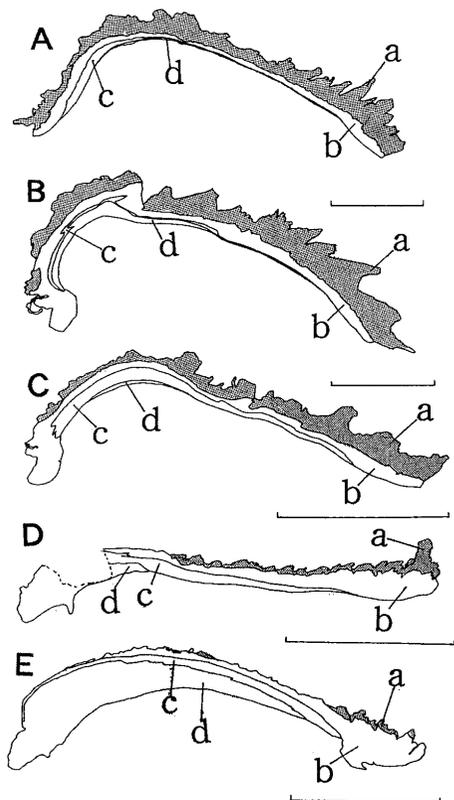
LACM: Los Angeles County Museum of Natural History, California ロスアンジェルス郡立自然史博物館 (カリフォルニア)。

SBMNH: Santa Barbara Museum of Natural History, California サンタバーバラ自然史博物館 (カリフォルニア)。

USNM: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D. C. スミソニアン自然史博物館 (ワシントン, D. C.)。

殻鉾物の同定は, 九州大学地球惑星科学教室地球惑星物質科学講座のガンドルフィーカメラによる X 線解折像を基に, JCPDS カードにより行った。

殻構造は, 光学顕微鏡オリンパス BH-2 を用いて



第3図 キクザルガイ科5種の自由殻断面図。各スケールは5mm。A: *Chama arcana*。B: *Chama pellucida*。C: *Chama* sp。D: *Pseudochama exogyra*。E: *Pseudochama granti*。a: 最外層。b: 外層。c: 光輝層。d: 内層。

Fig. 3 Shell layers of the free valve of chamid bivalves. A: *Chama arcana*. B: *Chama pellucida*. C: *Chama* sp. D: *Pseudochama exogyra*. E: *Pseudochama granti*. a: Outermost layer. b: Outer layer. c: Pellucid layer. d: Inner layer. Scale: 5mm.

100~400倍で観察した。

殻鈎物と構造：今回新たに、北米西岸に生息する *Pseudochama granti* と南米太平洋岸の *Chama pellucida*、および日本産の *Chama* sp. にカルサイトからなる最外層が存在することが X 線解折像により確認された(図2)。*Chama arcana*、*C. pellucida*、および福岡産 *Chama* sp. (これらは左殻固着)は厚いカルサイト層を持ち、*P. exogyra*、*P. granti* (これらは右殻固着)は、比較的薄いカルサイト層を持つ(図3)。*Chama arcana* のカルサイト層は内側の内・外二層に比べて厚く、板状輪肋の構造がはっきりしている。最外層と外層の境界は比較的直線的である。*C. pellucida* もこれとほぼ同様のカルサイト層を持っている。

Pseudochama exogyra のカルサイト層は内側の二層に比べて比較的薄く、板状輪肋は *C. arcana* ほど発達

しない。最外層と外層の境界は波打っていて、部分的には最外層と同様の輪郭が観察される。*P. granti* も同様な薄いカルサイト層を持っている。

殻の逆転：*Pseudochama granti* は通常、右殻で固着し、early dissoconch の長さは1.3~2.3mm と大きく(表1)、装飾は同心円肋のみである。カタリナ島産の1個体(USNM210671)はearly dissoconch のサイズ・装飾から本種であることは間違いないが、左殻で固着し、鉸歯も逆転している。

熱帯西太平洋産の現生種 *Chama pulchella* Reeve は、普通左殻が深いカップ型の固着殻で、平たい右殻は蓋状の自由殻である。殻表は白色で、2条の赤褐色の放射色帯を持つ。オーストラリア東岸フレーザー島産の標本では19個体中18個体が左殻で固着し、正常な鉸歯を備えていた。1個体は固着殻が逆転した右殻固

表1 キクザルガイ科2種 (*Chama arcana*, *Pseudochama granti*) の early dissoconch のサイズ。

Table 1 Size of early dissoconch of *Chama arcana* and *Pseudochama granti*.

<i>Chama arcana</i>				<i>Pseudochama granti</i>		
	l (mm)	h (mm)	VALVE	l (mm)	h (mm)	VALVE
	0.6	0.5	R	1.94	1.48	L
	0.62	0.49	R	1.76	1.26	L
	0.54	0.46	R	1.86	1.41	L
	0.63	0.49	R	1.69	1.31	R
	0.55	0.44	R	1.39	1.23	L
	0.52	0.43	R	1.5	1.1	L
	0.58	0.42	R	1.31	1.1	L
	0.6	0.45	R	1.73	1.33	L
	0.56	0.45	R	1.7	1.27	L
	0.52	0.41	R	1.88	1.31	L
	0.52	0.38	R	1.94	1.56	R
	0.53	0.41	R	2.13	1.35	L
	0.47	0.41	R	1.81	1.35	L
	0.58	0.47	R	1.84	1.32	L
	0.47	0.41	R	2.27	1.7	L
	0.6	0.55	R	1.7	1.27	L
	0.56	0.44	R	1.4	1.27	L
	0.47	0.41	R			
	0.6	0.47	R			
	0.58	0.48	R			
	0.55	0.44	R			
平均	0.55	0.45		1.76	1.33	
標準偏差	0.048	0.04		0.255	0.148	

着であるが、鉸歯は正常であった。

考 察

固着形態：HEALY *et al.* (1993) は *Chama pulchella*, *C. ruderalis*, *C. limbula*, *C. fibula* などいくつかの種で正常個体と逆転個体の両型が種内変異として観察されることから、右殻固着種群と左殻固着種群を区別して別属とすることは意味が無いと結論した。しかしながら、種内に固着形態の2型があることが直ちに *Pseudochama* 属の分類学的意義を否定する根拠とはならない。何故なら、2型がある種でも、*Amphichama argentata* Habe & Kuroda, 1952や *A. scutulina* (Poutiers, 1981) など若干の種を除き、一般に逆転個体の頻度はきわめて低く、どちらの殻で固着するかは種の特徴として決まっていること、ODHNER (1917, 1919) は *Pseudochama* を提唱するにあたり、*Chama* と *Pseudochama* では固着殻以外に early dissoconch のサイズと装飾、胃の構造に違いがあることを指摘しており、これらについても検討する必要があるからである。右殻固着の種類が左殻固着の種類から、あるいはその逆が、逆転により多系統的にもたらされたことを証明する研究は今のところ行われていない。

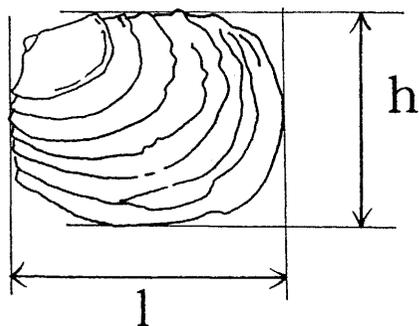
これまで種内に固着の2型があるとされた種についても再検討が必要なものがある。例えば、TAYLOR and KENNEDY (1969) および KENNEDY *et al.* (1970) は、*Chama arcana* と *Pseudochama exogyra* では共に逆転個体が見られると報じた。彼等によれば“*C. arcana* の逆転標本”は *P. exogyra* に、“*P. exogyra* の逆転標本”は *C. arcana* にきわめて類似しており、両種は同種の可能性があるという。しかしながら、*C. arcana* と *P. exogyra* は、固着する殻のほか、殻内面の色、腹縁の刻みの有無、early dissoconch のサイズ・装飾、殻最外層のカルサイト層の厚さなどに明瞭な違いがあり (表1; 図5)、別種であることは明らかである。従って、KENNEDY *et al.* (1969) および TAYLOR and KENNEDY (1970) のいう“*Chama arcana* の逆転個体”は *P. exogyra*、“*Pseudochama exogyra* の逆転個体”は *C. arcana* の単なる同定の誤りである可能性が高い。

ODHNER (1919) や YONGE (1967) はキクザルガイ科の殻の逆転は外套膜の変化のみ起因するものであって、その他の内臓や足などの器官は逆転していないとしている。キクザルガイ科では mantle isthmus によって分泌される鉸歯の部分と、外套膜縁および外套膜中央部によって分泌される鉸歯以外の殻の部分が独立に逆転を起こす例が、今回の *Chama pulchella* を含めてわ

ずかながら知られている (MATSUKUMA 投稿中)。このことは、これまで観察された二枚貝の逆転が部分的な逆転であり、腹足類に見られるような軟体部・硬質部両方にわたる全面的な逆転ではないことを示している。**殻鉸物、固着形態とキクザルガイ科の分類**：キクザルガイ科の属レベル以上の分類では、左殻固着種群と右殻固着種群を属 (*Chama* と *Pseudochama* : ODHNER, 1917など)、あるいは科 (Chamidae と Arcinellidae : NEVESSKAYA *et al.*, 1971など) で分けるべきだという見解と、固着形態には系統分類学的意義はない (HEALY *et al.*, 1993) という見解が対立している。

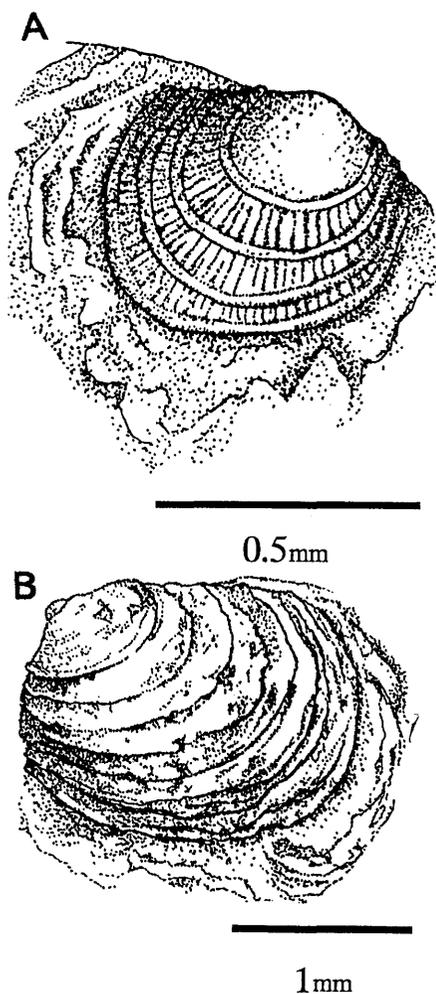
キクザルガイ科では、これまでで殻鉸物が調べられた38種中5種だけがカルサイト層を持っていたが、5種中3種は左殻固着種であり、2種が右殻固着種である。キクザルガイ科のカルサイト層が、この5種の類縁関係をしめす共有派生形質 (synapomorphy) である場合、5種共通の祖先に現れたこの形質は種分化の過程を経て5種全体に広がったことになる (図6B)。この仮定が正しければ、カルサイト層の存在という形質は、逆転現象によって左殻で固着する種から右殻で固着する種に (あるいはその逆に) 伝わったと考えることができる。この場合、左殻固着種群、右殻固着種群ともにアラゴナイトのみからなる殻を持つ種とアラゴナイト・カルサイトの殻を持つ種を含み、右殻固着種群は単系統ではないことになる。しかしながら、カルサイト層の厚さや early dissoconch のサイズ・形態、鉸歯の発生過程など形態学的証拠は左殻固着種群と右殻固着種群の間に系統的な隔りがあることを暗示している。

一方、カルサイト層が左殻固着種群と右殻固着種群



第4図 キクザルガイ科二枚貝の early dissoconch サイズ測定箇所。h: 殻高。1: 殻長

Fig. 4 Measurements in an early dissoconch of chamid bivalve. h: Height. 1: Length.



第5図 キクザルガイ科の early dissoconch. A : *Chama arcana*. B : *Pseudochama granti*.

Fig. 5 Early dissoconch of *Chama arcana* (A) and *Pseudochama granti* (B).

で別々に生じた同形形質 (homoplasy) である場合 (図 6 A), この 5 種間に類縁関係は存在しないことになる。しかし今度は, なぜカルサイト層を持つ種の多くが東太平洋という限られた地域に生息するのかということに対する説明が必要になる。固着形式の分類学的意義を確定するためには, LOWENSTAM (1954a ほか) のアラゴナイトからカルサイトへの転移説の検証, 電子顕微鏡を用いたカルサイト層の微細構造の観察など同形形質である可能性の検討が必要である。またそれと同時に発生, 生活様式, 解剖学的形質, early dis-

soconch などの他の殻形質, 化石記録などの情報を収集し, 総合的に判断する事が必要である。今のところ 2 つの仮説のうちどちらを採るべきか十分なデータは集まっていない。従って, 今後, 十分なデータが集まるまでは左殻固着種を *Chama*, 右殻固着種を *Pseudochama* として分類することが妥当と考えられる。

逆転現象研究の意義: 生物進化は, 遺伝学的には交配集団の遺伝子組成の時間的变化と定義される。進化の総合説では, 小さな遺伝的組成の変化が時間の経過に伴い徐々に積み重ねられ, 元の集団と変化した集団との間で生殖的隔離が起こるほどその差異が大きくなったとき種分化が完成すると考える。このような, 進化の漸移観に対し, ELDRIDGE and GOULD (1972) は, 化石の進化パターンの研究から, 進化は種分化が急速に起こる変革の時期と, ほとんど変化しない安定の時期からなるという断続平衡 (区切り平衡) 説を提唱した。断続平衡説は, 進化のパターンを研究する多くの古生物学者から支持されているが, なぜ種分化の初期では進化速度が極めて大きいのかというメカニズムを説明する必要がある。

エルドリッジとグールドは短期間での新しい種の形成を, 異所的種分化に伴う“創設者効果 founder effect” (MAYR, 1963) によって説明しようとした。古生物学では進化速度はしばしば, 形態変化量/時間と定義されるが, 断続平衡説で問題としている進化速度は, 種形成に関するものであり, 生殖的隔離の程度/時間と定義すべきである。種形成レベルの進化には, 10~数百 (?) の遺伝子が関与すると言われる (駒井, 1963) が, 生殖的隔離が成立することと形態的相違の大きさは直接的には関係がない。即ち, 生殖的隔離をもたらすような突然変異が一回起これば種は一挙に形成され得る。ゴールドシュミットは, 地理的亜種間の違いが量的なものであるのに対し, 種間の相違は質的であることから, 亜種間の相違が甚だしくなって種になるのではなく, 種間の相違は全面的突然変異により一挙に完成したという“前途有望な怪物説”を唱えた。しかしながら一般には種間の相違は形態, 生理, 習性など多岐にわたり, これらの違いが少数の突然変異で一挙にできたとは考えられない (駒井, 1963)。大突然変異説は, 今のところ倍数体の例を除いて支持されていない。

軟体動物では, 腹足類の殻と体制, 二枚貝の殻や鈹歯などに逆転現象が見られる。モノアラガイでは種内に右旋性個体および左旋性個体の 2 型が存在する。左旋性個体では螺旋卵割の方向が右旋性個体と逆転して

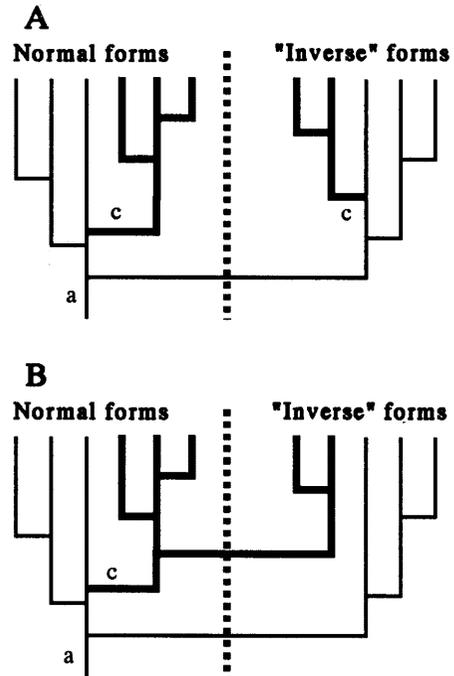
おり、発生にともなって形成される器官の構造、配置が全て逆転している。したがって、モノアラガイの逆転は殻と軟体部がともに逆転する全逆転といえることができる。螺旋状の殻を持つ腹足類の体制は著しく非対称である。左右対称に配置されていた殻筋や鰓、肛門などは一方が退化し、あるいは位置や大きさが著しく非対称となっている。非対称な体制の腹足類では、殻のみの逆転、あるいは軟体部のみの逆転という部分逆転は殻と軟体部の不適合をもたらす、生存に著しく不利だと考えられる。一方、二枚貝は基本的には殻、軟体部とも左右対称である。したがって、二枚貝では殻のみの逆転、軟体部のみの逆転、あるいは殻・軟体部両方の逆転いずれの場合も殻と軟体部の不適合は起こらず、生存しうると考えられる。従って、二枚貝ではこれまで全逆転の例は報告されていないが、今後発見される可能性は高い。

交尾によって生殖を行う腹足類の有肺類では、突然変異による交尾器の配置の逆転が正常個体との間の交尾を妨げることが認められており(浅見, 1994)、逆転が生殖的隔離をもたらす“期待される怪物”である可能性がある。キクザルガイ科の逆転現象は、生殖的隔離に結び付くものではないが、種内変異として固着の2型をもたらすものである。左殻固着種内の右殻固着個体、右殻固着種内の左殻固着個体の存在は、キクザルガイ科における右殻固着種群、あるいは左殻固着種群が多系統的に作られた可能性を示唆するものであるが、まだ十分な議論はなされていない。今後、種内の多型から種分化が起こった可能性を検討する研究が必要である。遺伝的多型現象と考えられる殻および鉸歯の逆転の研究は、進化を化石個体群内の遺伝子構成の時間的変化として捕える研究の良い素材となると考えられる。

ま と め

キクザルガイ科二枚貝には、左殻で固着する種、右殻で固着する種、左右どちらの殻でも固着する種の3群がある。early dissoconchのサイズ・装飾、鉸歯は、右殻で固着する種群と左殻で固着する種群で差異がある。*Pseudochama granti*は基本的には右殻で固着する種であるが、種内の変異として稀に左殻で固着する標本がある。

これまで、現生・化石キクザルガイ類では北米西岸の *Chama arcana*, *Pseudochama exogyra* の2種でカルサイト層が知られていた。今回新たに南米西岸の *C. pellucida*, 北米西岸の *P. granti*, および日本産の



第6図 キクザルガイ科の系統に関する2仮説と殻鉱物。A: 左殻固着種群 (normal forms) と右殻固着種群 (inverse forms) がそれぞれ系統的まとまりを持つ場合。B: 右殻固着種群が多系統的な場合。a: アラゴナイト。c: カルサイト。

Fig. 6 Hypothetical phylogenetic trees of the Chamidae and shell mineralogy. A: The calcitic layer in both normal and "inverse" forms is produced by synapomorphy. B: The calcitic layer in both normal and "inverse" forms is produced by homoplasy. a: Aragonite. c: Calcite.

Chama sp.の3種が殻最外層にカルサイトでできた稜柱層を持つことが分かった。カルサイトを持つ種が右殻固着3種、左殻固着2種と両型にまたがることから、(1)カルサイト層が共有派生形質であるか、(2)同形形質である、2通りの場合が考えられる。共有派生形質の場合、左殻固着種から右殻固着種への逆転がキクザルガイ科の系統発生の過程で起こったと推定される。カルサイトを持たない多くの種に右殻固着型が存在することから、逆転は複数回起こった、すなわちキクザルガイ科における右殻固着は多系統的であると考えられ、*Pseudochama*は分類単位としての意味を持たないことになる。同形形質の場合、キクザルガイ科を、固着形態およびその他の形質の共通性に基づき *Chama*

と *Pseudochama* に分けることには分類学的な意味がある。キクザルガイ科のカルサイト層がどちらの場合に当たるか、現在までのところ十分なデータは集まっていない。電子顕微鏡を用いたカルサイト層の微細構造の観察、発生、生態、軟体部・硬質部の形態等の総合的検討が必要である。

これまで知られている二枚貝の逆転は貝殻、鉸齒、軟体部などの部分的逆転であり、腹足類に見られるような完全な逆転ではない。基本的には左右対称な体制を持つ二枚貝では、殻と軟体部の一方だけが逆転した場合でも生存に重大な影響を受けないが、非対称な体制の腹足類では殻と軟体部が同時に逆転しない限り各器官が正常に機能を果たせない。このため、腹足類では全逆転だけが存在し、二枚貝類では全逆転、部分逆転両方が存在すると考えられる。腹足類の全逆転は生殖的隔離をもたらす可能性があるが、二枚貝の部分逆転にはその可能性がなく、種内の多型の形成に寄与していると思われる。

キクザルガイ科二枚貝は、種内変異としての固着に関する多型から種分化が起こった可能性を検討する研究、および化石個体群の遺伝子構成の時間的変化研究の良い素材となる。

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絶えずご指導・ご鞭撻をいただいた。X線解析では、中牟田義博博士のお世話になった。キクザルガイ科標本の検討では、Dr. James McLEAN (LACM), Mr. Paul SCOTT (SBMNH), 佐藤勝義氏 (福岡市) のお世話になった。これらの方々を中心に感謝の意を表す。

引用文献

- ABBOTT, R. T. (1974): *American seashells*, 2nd ed. 663 pp., Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- ALLEN, J. A. (1976): On the biology and functional morphology of *Chama gryphoides* Linne (Bivalvia: Chamidae). *Vie et Milieu*, ser. A, **26**(2), 243-260.
- 浅見崇比呂 (1994): 遺伝。波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎 (編): 軟体動物学概説, 177-215, サイエンス社, 東京。
- BERNARD, F. R. (1976): Living Chamidae of the eastern Pacific (Bivalvia: Heterodonta). *Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, (278), 1-43.
- BERNARD, F. R. (1983): Catalogue of the living Bivalvia of the eastern Pacific Ocean: Bering Strait to Cape Horn. *Canadian Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, **61**, 1-102.
- BOSS, K. J. (1982): Mollusca. In Parker, S. P. (ed.): *Synopsis and classification of living organisms*, vol. 1, 945-1166, McGraw-Hill, New York etc.
- BRODERIP, W. J. (1835a): Description of some species of *Chama*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, for **1834**, 148-151.
- BRODERIP, W. J., (1835b). On the genus *Chama*, Brug., with descriptions of some species apparently not hitherto characterized. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, **1**, 301-306, pls. 38-39.
- COX, L. R. (1933): The evolutionary history of the rudists, with a report of the demonstration at the British Museum (Natural History), on Saturday, February 17th, 1933. *Proc. Geologists' Assoc.*, **44**(4), 379-388.
- COX, L. R. (1960): Thoughts on the classification of the Bivalvia. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, **34**(2), 60-88.
- DECHASEAUX, C. (1952): Classe des lamellibranches. In Piveteau, J. (ed.): *Traite de paleontologie*, vol. 2, 220-364, Masson et Cie, Paris.
- DELSAERDT, A. (1986): Red Sea malacology 1. Revision of the Chamidae of the Red Sea. *Gloria Maris*, **25**(3), 73-126, pls. 1-8.
- ELDRIDGE, N. and GOULD, S. J. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradialism. In Schopf, T. J. M. (ed.): *Models in paleobiology*, 82-115, Freeman, Cooper & Co., San Francisco.
- 波部忠重, 1977. 日本産軟体動物分類学。二枚貝綱/掘足綱。372pp., 72pls., 図鑑の北隆館, 東京。
- 波部忠重, 1994. 第2章 分類。二枚貝綱。波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎 (編): 軟体動物学概説, 87-122, サイエンス社, 東京。
- 速水格 (1973): 古遺伝学の可能性。地質雑, **78**(9), 495-506.
- HEALY, J. M., LAMPRELL, K. L. & STANISIC, J. (1993): Description of a new species of *Chama* from the Gulf of Carpentaria with comments on *Pseudochama Odhner* (Mollusca: Bivalvia: Chamidae). *Mem. Queensland Mus.*, **33**(1), 211-216.
- KEEN, M. (1969): Superfamily Chamacea Lamarck, 1809. In MOORE, R. C. (ed.): *Treatise on invertebrate paleontology*, part N Mollusca 6, Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas Press, New York & Kansas, **2**, 518-519.
- KENNEDY, W. J., MORRIS, N. J., and TAYLOR, J. D. (1970): The shell structure, mineralogy and relationships of the Chamidae (Bivalvia). *Palaeontology*, **13**, 379-413, 8 pls.
- 駒井 卓 (1963): 遺伝学に基づく生物の進化, 526 pp., 培風館, 東京。
- LAMY, E., 1928. Revision des *Chama* vivants du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. *Jour. de Conchyl.*, **71**, 293-383.
- LOWENSTAM, H. A. (1954a): Environmental relationships of modification compositions of certain carbonate-secreting marine invertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **40**, 39-48.
- LOWENSTAM, H. A. (1954b): Factors affecting the aragonite: calcite ratios in carbonate-secreting marine organisms. *Journ. Geol.*, **62**, 284-322.
- LOWENSTAM, H. A. (1963): Biological problems relating

- to the composition and diagenesis of sediments. In Donney, T. W. (ed.): *The earth sciences: Problems and progress in current research*, 138–195, Univ. Chicago Press, Chicago.
- LOWENSTAM, H. A. (1964): Coexisting calcites and aragonites from skeletal carbonates of marine organisms and their strontium and magnesium contents. In Miyake, Y. and Koyama, T. (eds.): *Recent researches in the fields of hydrosphere, atmosphere and nuclear geochemistry*, 373–404, Maruzen, Tokyo.
- MATSUKUMA, A. (in press): Transposed hinge, a polymorphism of bivalve shells. *Jour. Moll. Stud.*
- MATSUKUMA, A. (in press): A new genus and four new species of Chamidae (Mollusca: Bivalvia) from the Indo-West Pacific with reference to transposed shells. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat., Paris.*
- MAYR, E. (1963): *Animal species and evolution*. 797 pp, Harvard Univ. Press, Cambridge.
- NEVESSKAYA, L. A., SCARLATO, O. A., STAROBOGATOV, I. I. and EBERZIN, A. G. (1971): New representation of a system of Bivalvia (Mollusca). *Jour. Paleont.*, (2), 3–20.
- ODHNER, N. H. (1917): Results of Dr. E. Mjoebergs Swedish scientific expeditions to Australia 1910–1913. XII. Mollusca. *Kungl. Svenskapsakad. Handl.*, 52(16), 1–115, pls. 1–3.
- ODHNER, N. H. (1919): Studies on the morphology, the taxonomy and the relations of Recent Chamidae. *Kungl. Svenskapsakad. Handl.*, 59(3), 1–102, pls. 1–7.
- ODHNER, N. H. (1955): Some notes on *Pseudochama. Nautilus*, 69, 1–6.
- POUTIERS, J. M. (1981): Mollusques: Bivalves. In Crosnier, A. (ed.): *Resultas des Campagnes MUSOR-STOM 1*, 325–356, pls. 1–4, Museum National d' Histoire Naturelle, Paris.
- REEVE, L. A. (1846–1847): Monographs of genus *Chama*. *Conch. Icon.*, 4, *Chama* pls. 1–5, *Chama* spp. 1–28 (Dec. 1846): *Chama* pls. 6–9, *Chama* spp. 29–55 (Jan. 1847).
- REEVE, L. A., (1847): Descriptions of new species of *Chama*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, part 14, for 1846, 117–120.
- SCARLATO, O. A. and STAROBOGATOV, Y. I. (1979): General evolutionary patterns and the system of the class Bivalvia. *Proc. Zool. Inst. Acad. Sci. USSR*, 80, 5–38.
- SCARPA, J. and WADA, K. (1994): Early development of the Japanese jewel box, *Chama japonica* Lamarck, 1819, under laboratory conditions. *Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult.*, 23, 27–31.
- TAYLOR, J. D. and KENNEDY, W. J. (1969): The shell structure and mineralogy of *Chama pellucida* Broderip. *Veliger*, 11, 391–398.
- TAYLOR, J. D., KENNEDY, W. J. and HALL, A. (1969): The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction, Nuculacea - Trigonacea. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool., Suppl.*, (3), 1–125, pls. 1–29.
- TAYLOR, J. D., KENNEDY, W. J. and HALL, A. (1973): The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Part II. Lucinacea - Clavagellacea - Conclusions. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 22(9), 255–294, pls. 1–15.
- YONGE, C. M. (1967): Form, habit and evolution in the Chamidae (Bivalvia) with reference to conditions in the rudists (Hippuritacea). *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, [B], 252(775), 49–105.