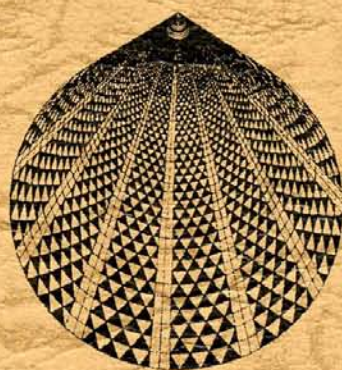


普及講演

1995年6月24日

ホタテガイ類の自然史

A Natural History of Scallops



速水 格
(神奈川県大学)

日本古生物学会144回例会普及講演会

[横須賀市教育委員会と共催]

ホタテガイ類の自然史

A Natural History of Scallops

速水 格（神奈川大学）

はじめに

普及講演をするのは初めてのことで大変不慣れですが、本日はホタテガイ類という皆さんにもなじみの深い動物を題材として、一般的な興味と科学研究の間をつなぐような話ができればと考えます。私はこの40年ほど二枚貝類の研究をしてきましたが、化石・現生を問わずホタテガイ類には特別の関心をもち続けてきました。これを材料として分類・変異・遺伝・生態・機能形態・生活史戦略・進化・生物地理など多方面の面白い研究ができそうだったからです。自画自賛するようで恐縮ですが、これからお話しするように、ホタテガイ類はこのような研究の素材としてとても良い条件を備えています。近いうちにこの講演のようなタイトルで1冊の本を書いてみるつもりです。今日はその準備中の資料などを使って、できるだけ分かりやすく近年の研究の一端を紹介してみようと思います。

ホタテガイ類の話に入る前に、タイトルにある「自然史」という言葉について少し触れておきます。自然史は「自然そのものの多様性や仕組み、さらにその生い立ちを理解しようとする学問である」といえると思います。もちろん古生物学も自然史の1つの重要な分野です。英語のナチュラルヒストリーの訳語ですが、その語源はたいへん古く、古代ローマのプリニウスという人が書いた“*Historia naturalis*”にさかのぼります。当時は進化思想のようなものはなく、ただ静的に「自然を書き記す」という意味に使われました。そのために、ナチュラルヒストリーは「自然誌」と訳すべきだという意見もあります。また、ナチュラルヒストリーはかつて「博物学」と訳されていたこともあって、「古臭い、時代おくれの学問」というイメージが付きまといました。しかし、学問の歴史が古いことと学問が時代おくれかどうかは別の問題です。近年では、自然史は最新の理論や技術を取り入れて自然の仕組みをより深く科学的に理解し、さらに自然と人類の共存を考える総合科学として蘇生しています。その社会的重要性も大きく見直されるようになりました。

自然史は人類にとって最も身近な科学です。また、昔も今もあらゆる自然科学の原点であることに変わりはありません。多くの場合、少年少女の自然科学への興味は、机上の勉強ではなく、自然に対する素朴な知的好奇心を満たす体験的な喜びから始まると思われます。例えば、昆虫や化石を採集し観察したときの感動が探求心のきっかけになるのです。これはファミコンがうまくできた時の一過的な喜びとはかなり質の違うものです。ところが、現在の理科教育と社会情勢はこのような子供の知的好奇心の芽生えを助長することが

できず、盛り沢山の知識の習得を一方向的に押し付け、しばしば理科嫌いの生徒をつくってしまうのはとても残念なことです。自然史の研究・教育を充実させていくことは、国民の文化的意識を向上させるとともに、近ごろ問題になっている「理科離れ」の防止にも大きな効果があると思います。

自然史はたいへん奥深い学問分野ではありますが、観察や研究の対象がいたるところにあり、老若男女や教育のレベルを問わず、誰でも直ちに親しむことができるというすばらしい特質があります。自然史研究の出発点は、既存の書物や情報にあるのではなく、野外で自然を観察したり標本を手にとってみることにあります。自然は未知なる魅力に満ちあふれており、とくに専門的知識がなくても、高価な研究機器や設備を使わなくても、それなりに創意工夫して研究に取り組むことができます。勉強は嫌いでも研究はとても楽しいものです。また、このような研究を進めるために行う自発的な勉強は少しも苦にならないはずです。自然の事象に探求心をもった瞬間にその人は研究者としてスタートできます。アマチュアがこれほど大きく貢献できる科学も珍しいでしょう。どうか多くの方々が自然史に関心をもってわくわくするような知的興奮を味わっていただきたいと思います。

ホタテガイ類とは

ホタテガイ類は軟体動物二枚貝類の1グループで、欧米でいうスキャロップにあたります。扇のような形をしているので、名付けの上手な中国の人々はこの仲間を「海扇」と呼んでいます。分類学的には、イタヤガイ上科 (Pectinacea または Pectinoidea) がこれに相当します。イタヤガイ属 (Pecten) が名称の上で代表となるので、イタヤガイ類とかペクテン類とも呼ばれています。ホタテガイは片方の殻を帆のように立て、風を受けて海面を泳ぐといわれますが、それはウソです。ただし、水中を活発に遊泳する種があることは事実で、たいへん興味深い習性です。

ホタテガイ類は、石油会社のロゴマークをはじめ種々のシンボルとしてもおなじみですが、何とんでも食用になることでよく知られています。日本で広く食用に供されているのは東北・北海道方面で大量に養殖されているホタテガイ (Patinopecten yessoensis) ですが、地方によってはアズマニシキ (Azumapecten farreri) やヒオウギ (Mimachlamys nobilis) も養殖されています。私はとくにグルメというわけではありませんが、イタヤガイ (Pecten albicans) やツキヒガイ (Amusium japonicum) の天然ものも大変美味です。外国でスキャロップ料理に使う中大型の食用種も地域により種属が異なります。例えば英国ではヨーロッパホタテガイ (Pecten giganteus) とセイヨウイタヤガイ (Aequipecten opercularis)、アイスランドではオーロラニシキ (Chlamys islandica)、北米東岸でマゼランツキヒ (Placopecten magellanicus)、北米西岸ではホンホタテガイ (Patinopecten caurinus)、南米西岸ではムラサキイタヤガイ (Argopecten purpuratus) が漁業の対象となっています。いずれの種も美味なのは閉殻筋 (いわゆる貝柱) と外套膜 (ひも) で、内蔵や生殖巣の部分は除去して食することが多いようです。熱帯・亜熱帯の海ではこのような食用にする重要種は少ないようですが、種の多様性には目を見張るものがあります。殻の造形や色彩の美しい種が多いので、収集家には二枚貝の中で最も人気の高いグループになっています。

日本近海には約60種⁽¹⁾、世界には300-400種⁽²⁾のホタテガイ類の現生種が知られています。すべて海生で、大部分の種は陸棚上の浅海に生息していますが、一部の小型種は半深海から深海にも分布しています。殻径が20cmを越える大型種もありますが、わずか2mmにも達しない微小種もあります。岩礫に付着したり固着する種、砂底に横たわって遊泳能力を発達させた種など多様な生活様式が知られ、形態と生態の間には密接な関係が見られます。形の意味を考える上に優れた素材であるといえましょう。化石も世界各地で大変豊富で、ある研究者がつくったホタテガイ類のデータベースには、6564の種名 (異名や無効名も含む) が登録され、その大半は化石種です。日本でも二畳紀以降の各時代の海成堆積物に産出が知られ、とくに第三紀中頃以降の地層からは多数の化石種が記載命名されています。貝類の中では比較的人目をひきやすいグループで、丈夫な殻構造のおかげで化石の保存も良いので、分類や進化の研究が盛んに進められてきました。

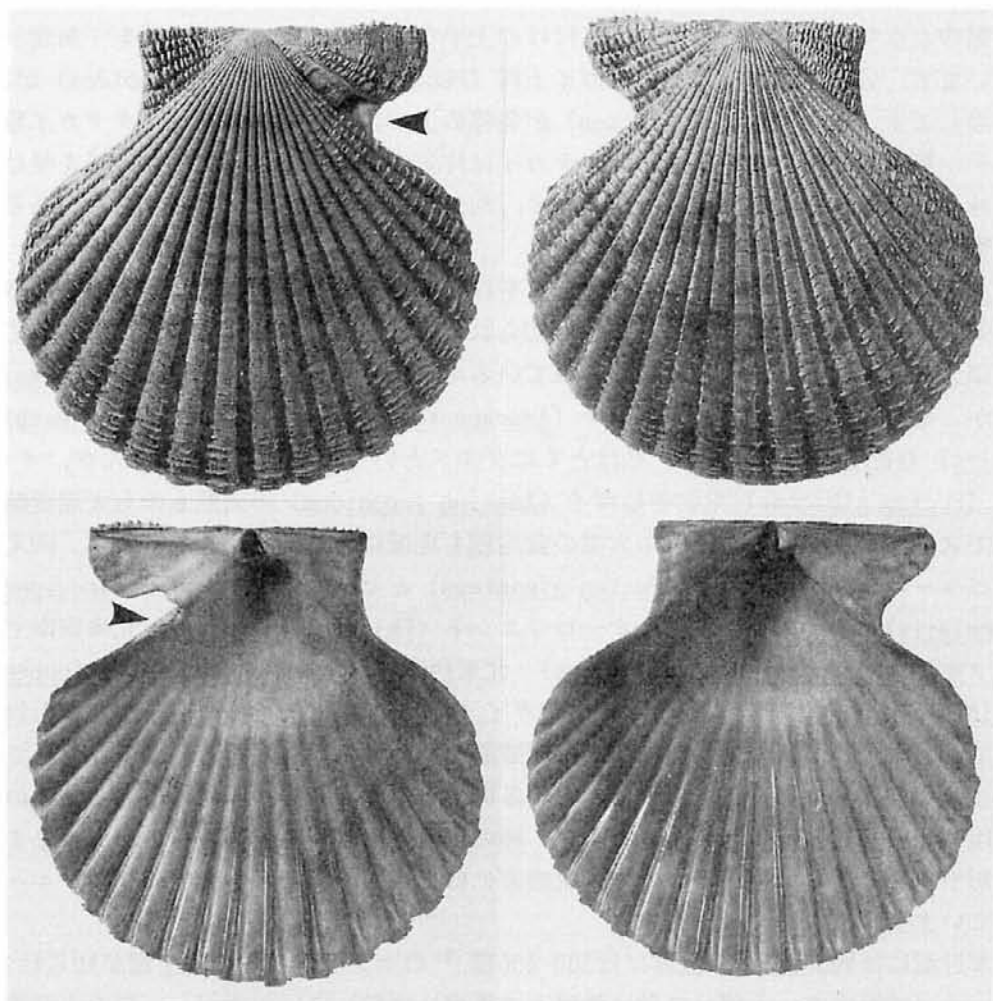


図1. ヒオウギ (*Mimachlamys nobilis*) の殻形態

左上：右殻外面。前耳状部の下に深い足糸湾入(矢印)がある

右上：左殻外面。湾入は右殻ほど深くない

左下：右殻内面。足糸湾入部のディスク側に櫛歯(矢印)が発達する

右下：左殻内面。前耳状部は後耳状部よりも大きく鋭角をなす

この種は南日本の代表的なホタテガイ類で、赤・橙・紫・黄など色彩の変異が著しい。食用になり養殖されている。標本は三重県海山町引本産の天然もの。殻高103ミリ。

ホタテガイ類の形態

二枚貝の殻や化石を調べる時には、まず2枚の殻の方位（前後左右）を決めなければなりません。ホタテガイ類の殻片は扇円形の主部（disk）と前後の耳状の部分（auricles）からなり、主部はほぼ前後対称でも、耳状部は多少とも非対称のことが多いと思います。また、二枚の殻は左右で形状や色彩がかなりちがっているのが普通です。一般には次の点に注目すれば、容易に殻の方位を決定することができます。

- 1) 色彩が左右で異なる種では必ず左側の殻の方が色が濃い。[ホタテガイ類は右殻を底質に接するようにして生活するので、光がよくあたる左殻が濃彩される。ツキヒガイはその極端な例。魚類でもヒラメ・カレイのように同様の現象が見られる]
- 2) 一般に右殻の前側の耳状部の下縁は深く湾入する。[この湾入部から足糸（byssus）を出して地物に付着し、しばしばこの部分に足糸を梳く櫛歯（ctenolium）が発達している。ただし、自由生活をする種では成長にともなって足糸を失い、湾入や櫛歯が退化することが多い]（図1参照）
- 3) 内面の貝柱の付着跡は必ず中央よりもやや後方にある。[ホタテガイ類にも発生の初期には前後2つの閉殻筋（adductor muscles）があるが、前筋は成長にともなって急速に退化し後筋だけが大きく発達する]

化石の研究者や貝類の収集家は殻の形状だけに関心をもつことが多いようですが、軟体部と殻の関係を知っておくと、観察や研究のレベルを一段と高めることができると思います。ホタテガイ類の2枚の殻を開閉する軸は前後の耳状部の背縁にあり、直線的なので、殻の計測をする時はこれを基線にとるとよいでしょう。つまり、この基線に平行する方向の殻サイズを殻長とし、直交する方向のサイズを殻高とします。2枚の殻はこの背縁全体にわたって外靱帯（outer ligament）によってわずかにつながっています。しかし、ホタテガイ類では外靱帯は大変弱く、通常の二枚貝に見られるような殻を開く機能はもっていません。その代わり、殻頂部の内面の垂三角形のくぼみには弾力に富む内靱帯（彈帯ともいう）（resilium）が発達しています。この内靱帯は殻が閉じている時には強く圧縮されているので、閉殻筋の緊張がゆるむと同時に殻を大きく開くように作用します。

ホタテガイ類の閉殻筋をよくみると2つの部分からできていることが分かります。殻の中央寄りの大きな部分がいわゆる速筋（quick muscle）で、横紋筋質の筋繊維からなり、殻の急速な開閉をつかさどります。外側の半月形の部分は遅筋（slow muscle）で、平滑筋質の筋繊維でできており、殻を持続的に閉じておくのに役立っていると考えられています。当然のことですが、殻を急速に開閉することによって活発に遊泳する種は速筋の部分がよく発達しています。閉殻筋が付着していた跡は殻に残るので、化石でもその発達状態を知ることができます。

ホタテガイ類の生体は市場で簡単に手に入りますから、軟体部の特徴を知りたい人はこ

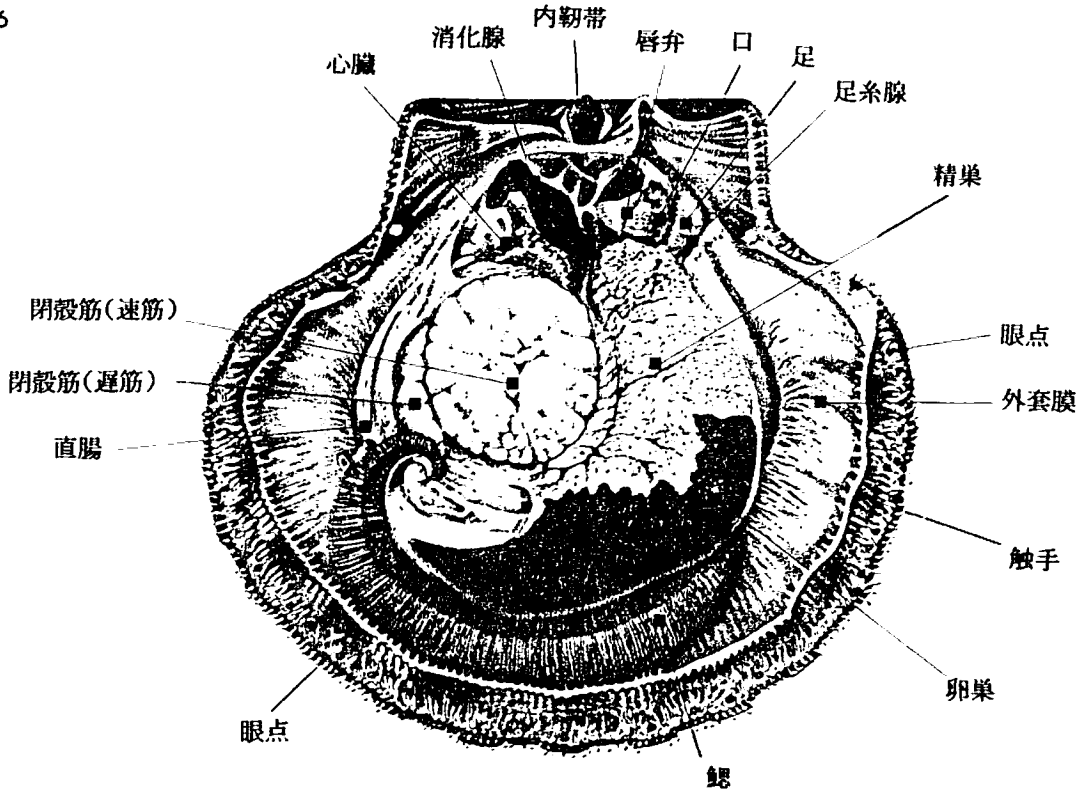


図2. ヨーロッパホタテガイ (*Pecten maximus*) の軟体部 (Rees, 1957 に基づき改作)

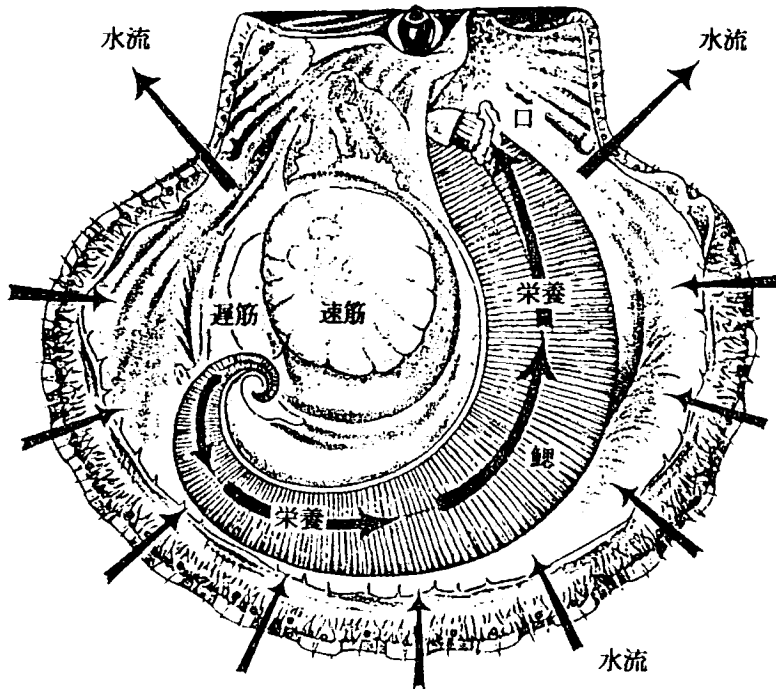


図3. ホタテガイ類の呼吸と採餌. 鰓上の繊毛で水流を起こし、濾しとった植物プランクトンを口に運ぶ (Rees, 1957 に基づき改作)

れを実際に解剖してみるとよいでしょう。左右どちらかの殻の内面と軟体部の間に柔軟性のある金属べらを差し込んで軟体部をはがすとよいのですが、うまく行かなければ、メスなどで閉殻筋を切断してもかまいません。塩酸で殻を全部溶かしてからよく水洗いする手もあります。軟体部は図2に示すように、内蔵塊 (visceral mass)、閉殻筋 (adductor muscle)、外套膜 (mantle)、鰓 (gill)、生殖巣 (gonad) などからできています。片側の外套膜と鰓をピンセットでもち上げながらハサミで除去するとその全貌が観察できます。巻き貝とちがって頭部はなく、また同じ二枚貝でも底質に潜るアサリやハマグリとちがって足や水管は発達していません。

内蔵塊は殻頂部寄りの青黒い部分で、前方の口から後方の肛門に至る消化管がこの中を通り、種々の器官が収まっています (詳細は省略)。腹縁に沿った縞模様があるピラピラした「ひも」が外套膜の遊離部分で、すべての二枚貝はここから浸出する液を通して殻の外層を形成します (殻の内層は内蔵塊を包む外套膜の付着部分で形成される)。多くのホタテガイ類では外套膜の縁辺に沿って多数の触手と感光器官 (眼点) が発達しています。眼点はジントンの粒のように光っているのですぐにわかります。鰓は左右の外套膜腔に一对あって網状に広がり、繊毛運動で水流を起こして酸素呼吸を行うとともに、水中の浮遊生物を漉しとって口に運ぶ働きをします (図3を参照)。

生殖巣は内蔵塊の外周に沿って三日月形に発達し、生殖シーズンには非常に大きくなります。多くのホタテガイ類は雌雄同体で、生殖巣はまず白っぽい精巣が先に成熟します。次いで卵巣が成熟すると生殖巣の中央から先端にかけての部分が鮮やかな橙紅色を呈するようになります。それぞれの個体は時期を違えて放精放卵し、卵は水中で受精して莫大な数の浮遊幼生が生産されます。生殖シーズンが終わると親貝の軟体部の容量は著しく減少し、代謝もかなり低下します。私が調査したヒヨクガイ (*Cryptopecten vesiculosus*) やエゾギンチャク (*Swiftopecten swifti*) では、殻の成長量や膨らみにまでその影響が表れ、夏の生殖シーズン直後にくびれのような強い成長輪が生じています (図4)。この成長輪を数えれば個体のおよその年齢を知ることができそうです。ただし、成長輪ができる原因や性的成熟に要する年数は、種や環境によって異なると思われるので、詳しく調べてみる必要があります。

軟体動物の殻は、発生初期の原殻 I を除き、すべて付加成長により形成されます。外表面の成長線が示すように、殻は腹縁に順次付加されて大きくなります。ただし、これは殻の外層 (outer layer) についてであって、内層 (inner layer) は外套膜の付着部分で殻の内面に積み重なるように形成されます。その結果、殻は次第に大きくなるとともに厚みが増し、ほぼ相似的な成長が保たれることとなります。このことから分かるように、二枚貝類では、幼期の外表の状態は成長した個体の殻頂部に保存され (後の溶解や摩耗がなければ) ますが、幼期の殻の内面の状態は内層に覆われてしまうので観察できません。

ホタテガイ類の殻の外表面にはさまざまな彫刻 (sculpture) が見られます。ほとんどの種に発達するのは放射肋 (radial ribs) で、これは殻頂部から腹縁にかけて放射状に走っています。放射肋は単純なものから、分岐するもの、さらに細い肋が複合するもの、

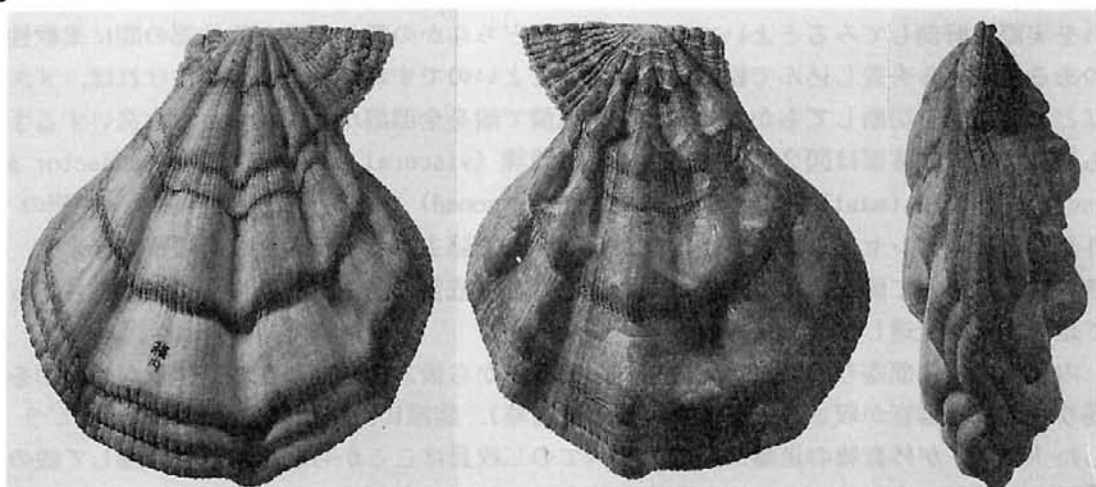


図4. エゾギンチャク (*Swiftopecten swiftii*). 夏季の生殖シーズンの直後に殻の成長が一時休止してくびれのような成長輪ができる。北海道稚内産。殻高105ミリ。

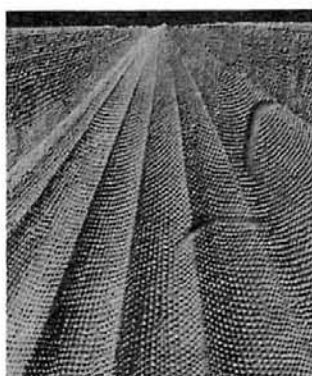


図5. トウキョウホタテの左殻に発達する網目状の微彫刻。木更津産 × 2.



図6. 白亜紀後期の *Camptonectes virgatus* オランダ産。× 2. (Dhondt, 1972 による)

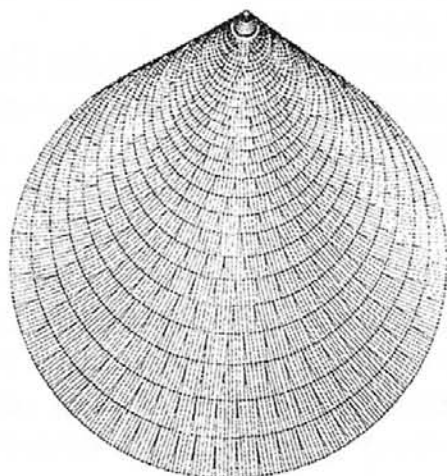
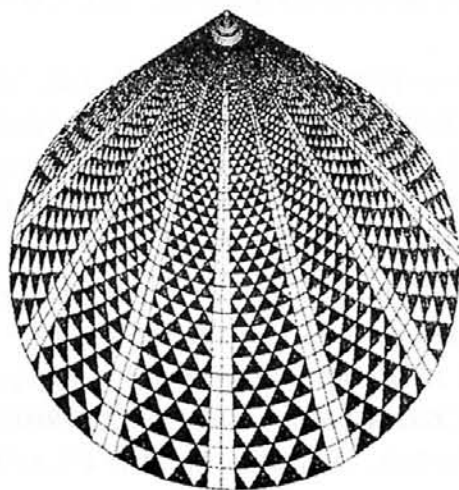


図7. ホタテガイ類の微彫刻（左：網目状彫刻，右：カンプトネクテス条線）のコンピュータ・グラフィックス (Hayami and Okamoto, 1986)

鱗片状の突起を備えるものなど、種によってさまざまな変化があり、分類にしばしば利用されています。機能的には殻の強度を高める効果があると思われます。一部の種にはこれに加えて成長線に平行する共心円肋 (commarginal ribs) が見られます。

この他にホタテガイ類に特徴的に現れる彫刻として、網目彫刻 (shagreen sculpture) とカンプトネクテス条線 (*Camptonectes striae*) があります。網目彫刻はホタテガイや第四紀の絶滅種トウキョウホタテ (*Patinopecten tokyoensis*) の左殻 (とくに幼貝) にごく普通に見られるのでご存じの方も多いと思います (図5)。これは殻表をけさ状に走る斜めの条線が干渉してできるサメ肌状の微彫刻で、顕微鏡で見ると小さな鱗片が五つ目状に (トランプの5の札のように) 配列しているのが分かります。全くの憶測ですが、平坦な海底に生息するホタテガイ類は薄く砂を被ってカムフラージュするので、この彫刻は殻の上面に砂粒を保持しやすくするメリットがあるのではないかと考えています。

カンプトネクテス条線は、中生代の *Camptonectes* 属に典型的に見られる (図6) のでこの名がありますが、現生種でも深海性のハリナデシコ属 (*Delectopecten*) などに肉眼でもはっきり認めることができます。また、同様の条線は多くの浅海生ホタテガイ類のごく幼期の殻表にも出現することが知られています。カンプトネクテス条線は、常に成長線や殻縁に直交する方向に走る (したがって網目彫刻のように交差することはない) こと、1つの殻の上ではほぼ同じ密度で生じることが特徴です。この2つを条件としてコンピュータグラフィックスを試みたところ、実物にきわめて類似した図形を得ることができました⁽³⁾。この条線の成因的な背景はホタテガイ類の殻の微細構造にあるようです。

ほとんどのホタテガイ類の外層は幅数ミクロンの葉片状ホウカイ石の結晶子からなります。現生の多くのホタテガイ類ではこの結晶子がさまざまな方向を向いて積み重なるので、ベニヤ板のような曲げ応力に強い殻が造られています。ところが、中生代の多くのホタテガイ類や現世でもやや原始的な深海種 (ハリナデシコなど) では、結晶子はスレート屋根のように大体規則正しく成長線に直交する方向に並んでいます。これはカンプトネクテス条線に一致する方向であり、このような単純な結晶配列をもつ種にこの条線がよく出現することが分かりました。深海種の殻に透明感があるのも単純な結晶配列に関係があると思っています。

ホタテガイ類の分類

イタヤガイ上科 (Pectinoidea) には、基本となるイタヤガイ科 (Pectinidae) のほかに、深海に多いワタゾコツキヒガイ科 (Propeamussiidae) と中生代の化石に多いエントリウム科 (Entoliidae) を認めて属させる分類が最近では定着しています。そのほかに、ウミギク科 (Spondylidae) やネズミノテ科 (Plicatulidae) などをごの上科に含める人が多いようですが、外観の上では通常のホタテガイ類とはかなり異なりますのでここでは触れません。また、古生代にはアビキュロペクテン科 (Aviculopectinidae) をはじめと

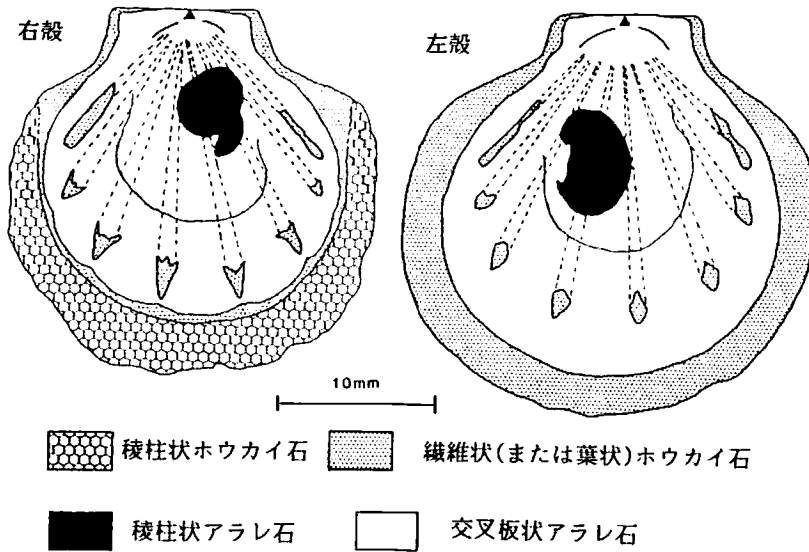


図8. フタソコツキヒガイ科(クラゲツキヒ)の殻内面の構造 (Hayami, 1988)

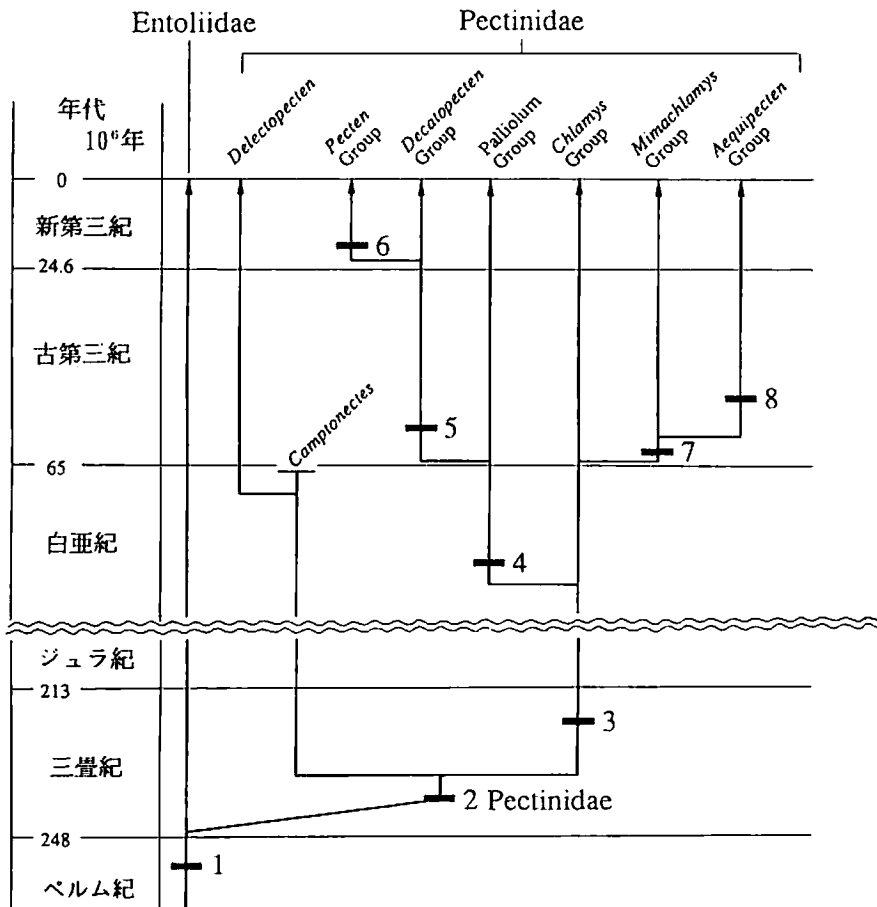


図9. Waller (1991) によるホタテガイ上科の分岐図. 図中の番号は派生的形質で、内靱帯(1)、櫛歯(2)、幼期の殻の微細構造や微彫刻が重視されている。

するホタテガイ類のような形と表面彫刻をもつ二枚貝が繁栄し、かつてはホタテガイ類の祖先であるとされましたが、靱帯の構造が全くちがっている（外靱帯が発達し内靱帯はない）ので、最近では別の上科として扱われます。

イタヤガイ科とワタゾコツキヒガイ科の区別は次表に示すように明瞭です。

| | イタヤガイ科 | ワタゾコツキヒガイ科 |
|--------------------------------|---------------------------------------|---|
| 殻構造 | 左右の殻は外層・内層ともほとんどすべて葉状のホウカイ石からなる | 外層は左殻では葉状のホウカイ石、右殻では稜柱状のホウカイ石からなり、内層は交差板構造を示す |
| 腹縁部 | 成殻は左右ともに柔軟性がない | 稜柱層だけからなる右殻の腹縁部は柔軟で、殻を閉じると反転する |
| 櫛 歯 | 右殻の足糸湾入部に櫛状の小歯が付着種では終生（遊泳種では幼期のみ）発達する | 足糸湾入部に真の櫛歯は生じない（この部分の彫刻が発達して偽の櫛状の突起を造ることはある） |
| 外面彫刻 | ごく幼期の成長段階を除くと左右の殻の彫刻はほぼ同じ | 彫刻は左右の殻で多少とも異なり、放射肋は左殻にだけ出現する |
| 内 肋 (<small>註する處</small>) | 外面の放射肋に対応してペアで生じ、先端は腹縁に達する | 外面彫刻とは無関係に生じ、先端は左右で圧着し腹縁に達しない |
| 外套膜 | 外套膜縁に多数の触手が発達 | 外套膜縁に触手はない |
| 食 性 | すべて植物プランクトン食 | 一部に肉食種があるとされている |
| 生息域 | ほとんどが浅海生で、一部だけが半深海以下に生息する | 多くが半深海・深海生で、一部が浅海の特殊な環境に生息する |

このようなホタテガイ類の科レベルの分類が提唱され定着したのは比較的最近のことです⁽⁴⁾。例えば、少し前までは、殻の内面に内肋があるかどうかで科や亜科を区分していました。しかし、イタヤガイ科（ツキヒガイなど）とワタゾコツキヒガイ科の内肋は、まったく基本的構造や起源が異なっていて、見かけの類似に過ぎないことがわかり、単に内肋のあるなしで科レベルの分類をするのは適当でないことが明らかになりました⁽⁵⁾。また、電子顕微鏡などの発達により、殻の微細構造や発生初期の殻形態が重要な分類形質に取り上げられるようになりました。

一般に生物の分類とは、「多様な生物を高次から低次に向かって細分する」のではなく、「類縁の深い種をまとめて順次高次のグループにまとめる」作業をいいます。進化論のもとでは、多様な生物がたどってきた進化の道筋に沿った分類（系統分類）が理想となります。ところが、系統は直接目で見て確かめることができませんから、系統をよく反映していると思われる形質を重視して分類することになります。いっぽう、生物の形態はしばしば生活様式や生息環境の影響を強く受けるので、時には縁の遠い生物が平行的に進化したり、見かけの類似（収斂）を起こします。分類の専門家でも見かけの類似にだまされると、

とんでもない分類体系を立ててしまうことがあるわけです。ホタテガイ類でも、いかにして収斂を見破るかが妥当な体系を得るための重要なポイントになります。

ホタテガイ類は二枚貝の中では分類に使われる形質が多いグループですが、多くの分類研究者の間で重視する形質が少しずつ異なっていたので、亜科や属レベルの分類はかなり混乱しています。「あちらを立てればこちらが立たず」といったところでしょうか。日本の研究者が通常用いている体系は、残念ながら国際的にはあまり通用していないようです。私も皆さんに誰の分類体系をお薦めすればよいのか迷います。

さらに分類研究者の中には、属を幅広く考える人とこれを細かく限定する人がおります。そのため、ホタテガイという単一の種に対しても、疎分を好む人は *Pecten yessoensis*、中庸の人は *Patinopecten yessoensis*、さらに細分する人は *Mizuhopecten yessoensis* と呼んでいます。どれが正しく、どれが誤りということではありません。これは何もホタテガイ類に限ったことではなく、例えば、ライオンはどうかといいますと、最初の命名者である Linné はライオンをネコ属 (*Felis*) に含め *Felis leo* としましたが、ヒョウ属 (*Panthera*) をネコ属と区別する人は *Panthera leo* と呼び、さらにライオン属 (*Leo*) をヒョウ属から区別して独立属と見なす人は *Leo leo* と呼ぶことになります。また、同じ動物に対してより古い名称が発見されると、これまで使っていた名称が異名となり、種名や属名が変わることがあります。研究者の共通語であるべき学名がこのような不安定なのはたいへん困ったことですが、国際動物命名規約で定められている現行のルール（二名法、先取権の原則など）に従う以上は仕方がありません。

近年、分岐分類法という新しい分類学の理論・方法がかなり普及してきました。これは分類に用いるいろいろな形質が原始的であるか派生的であるかを判断し、それらを組み合わせることで総合的に最も矛盾の少ない分岐図を求め、これに応じた分類を行うものです。具体的な方法については分岐分類学のテキスト⁽⁶⁾で学んでいただきたいと思います。この考え方は、とかく客観性や再現性が疑われがちな従来の分類法に対して、少なくとも分類体系を立てる根拠をはっきり示そうとする試みです。もちろん、多くの議論や批判はありますが、方法が改良されるにつれて次第に支持者が多くなってきました。

分岐図は形質の極性（原始的か派生的か）を決めることができれば現生種だけから作ることもできますが、化石記録を考慮に入れることによってさらに信頼性を高めることができます。ホタテガイ類の場合、Waller という研究者は、殻の外形は生活様式に応じて平行進化や収斂が起こりやすくあまり頼りにはならないが、内鞅帯や櫛歯の発達には発達しない状態に比べて重要な派生的形質であると考え、上科や科レベルの分類に利用しました⁽⁷⁾。さらに、殻の微細構造や発生初期の微細彫刻の極性と化石記録を考えあわせて図9のような分岐図を提示しています。また、別表に Waller が示した体系にインド-西太平洋の重要属を加えて私なりに修正したものをお目かけます。この体系は従来のものとは大幅に異なっていて、未解決の問題や異論があると思いますが、分岐分類学の考え方も取り入れた新しい試みであります。

ホタテガイ科の分類体系

Waller (1991) の体系にインド-西太平洋の重要な化石・現生属を加えて修正.

* は邦産属, ?は分類上の位置にやや疑問がある属. 模式種名の一部は異名とされている.

| 属群 | 属 | 模式種 | 属の分布 |
|---------------|-----------------------------|--------------------------|-------------------------|
| Delectopecten | Delectopecten (ハリナデシコ属)* | <i>D. vancouverensis</i> | 太平洋, インド洋, 北大西洋 (深海) |
| Chlamys | Chlamys (カミオニシキ属)* | <i>C. islandica</i> | 北大西洋, 北太平洋 (冷水域) |
| | Crassadoma (オヒノデシキ属) | <i>C. gigantea</i> | 北東太平洋 (冷水域) |
| | Azumapecten (アズマニシキ属)*? | <i>A. farreri</i> | 北西太平洋, 南西太平洋 (温暖水域) |
| | Swiftopecten (エソキノチャク属)* | <i>S. swifti</i> | 北太平洋 (現在は北西のみ) (冷水域) |
| | Nanaochlamys (ナノキノチャク属)* | <i>N. notoensis</i> | 北西太平洋 (中新世・温水域) |
| | Manupecten (ネコノデシキ属) | <i>M. pesfelis</i> | 北東大西洋, 地中海 (温水域) |
| | Zygochlamys (イトヒキヒヨク属) | <i>Z. geminata</i> | 南太平洋 (冷水域) |
| | Equichlamys (ヒヤシノスガイ属)? | <i>E. bifrons</i> | 南西太平洋 (温水域) |
| | Mesopectum (キノチャクニシキ属) | <i>M. caroli</i> | 南西太平洋 (温水域) |
| Mimachlamys | Patinopecten (ホタテガイ属)* | <i>P. caurinus</i> | 北太平洋 (冷水域) |
| | Fortipecten (タカハシホタテ属)* | <i>F. takahashii</i> | 北西太平洋 (鮮新世・冷水域) |
| | Mimachlamys (ヒオウギ属)* | <i>M. asperrima</i> | インド-西太平洋, 大西洋 (暖温水域) |
| | Coralichlamys (サンゴナデシコ属)* | <i>C. acroporicola</i> | インド-西太平洋 (暖温水域) |
| | Gloripallium (リュウキュウヒオウギ属)* | <i>G. pallium</i> | インド-西太平洋 (暖水域) |
| | Cryptopecten (ヒヨクガイ属)* | <i>C. alli</i> | インド-西太平洋, 西大西洋 (暖温水域) |
| Aequipecten | Excellichlamys (チヒロガイ属)*? | <i>E. spectabilis</i> | インド-西太平洋 (暖水域) |
| | Volachlamys (ヤミノニシキ属)* | <i>V. cummingsi</i> | インド-西太平洋 (暖温水域) |
| | Aequipecten (セイヨウイタヤガイ属) | <i>A. opercularis</i> | 東・西大西洋 (暖温水域) |
| | Argopecten (タイセイヨウヒヨク属) | <i>A. solidulus</i> | 東・西大西洋, 東太平洋 (暖温水域) |
| | Haumea (ウラジロヒヨク属)* | <i>H. juddi</i> | ハワイ・西太平洋 (暖水域) |
| Palliolium | Palliolum (モヨウナデシコ属) | <i>P. incompatibile</i> | 北東大西洋, 地中海 (冷水域) |
| | Pseudamussium (ナナスジニシキ属) | <i>P. pseudamussium</i> | 北東大西洋 (冷水域) |
| | Placopecten (マゼランツキ属) | <i>P. clintonius</i> | 北西大西洋 (冷水域), 日本 (中新世) |
| Decatopecten | Decatopecten (キノチャクガイ属)* | <i>D. plicus</i> | インド-西太平洋 (暖水域) |
| | Comptopallium (リュウキュウオウギ属)* | <i>C. radula</i> | インド-西太平洋 (暖水域) |
| | Semipallium (ニシキヒオウギ属)* | <i>S. tigris</i> | インド-西太平洋 (暖水域) |
| | Anguipecten (ナナツデキノチャク属)* | <i>A. gregoryi</i> | インド-西太平洋 (暖水域) |
| | Flexopecten | <i>F. flexuosus</i> | 東大西洋, 地中海 (温水域) |
| | Nodipecten (コブナデシコ属) | <i>N. nodosus</i> | 大西洋, 東太平洋 (暖水域) |
| Pecten | Pecten (イタヤガイ属)* | <i>P. maximus</i> | 太平洋, 大西洋, インド洋 (暖温水域) |
| | Euvola (イナズマイタヤ属) | <i>E. zigzag</i> | 西大西洋, 東太平洋 (暖水域) |
| | Serratovola (シゼツホタテ属)* | <i>S. tricarinata</i> | インド-西太平洋 (暖水域) |
| | Amusium (ツキヒガイ属)* | <i>A. pleuronectes</i> | 西太平洋 (暖水域) |
| | Amussiopecten (モミヅツキ属)* | <i>A. burdigalensis</i> | 太平洋, 大西洋 (漸新-更新世・暖水域) |
| | Annachlamys (ニシキヒヨク属)*? | <i>A. leoparda</i> | インド-西太平洋 (暖水域) |
| | Pedum | Pedum (ウミギクモドキ属)* | <i>P. spondyloideum</i> |

ホタテガイ類の養殖

日本は魚貝類の栽培漁業がきわめて盛んで、その技術と実績では世界でもずば抜けた先進国であるといえます。養殖の対象とする主な貝類は、食用のためのアワビ類、マガキ、ホタテガイ類、ハマグリ、真珠生産のためのアコヤガイです。ホタテガイ (*Patinopecten yessoensis*) の養殖は、戦前から行われているマガキやアコヤガイに比べると歴史は浅いのですが、近年では日本の水産業の中でかなり大きなウエイトを占めるようになりました。例えば、1987年の生産量は、マガキを抜いて約300,000トン(売上金額にして約740億円で、貝類全体の約40パーセント)に達しています⁽⁸⁾。ホタテガイの養殖の成功は世界に広く伝えられ、外国でも同様の試みが始まっています。私どもの研究は水産学を目的としているわけではありませんが、その知識は基礎的な研究にも役立つことが多いので、ホタテガイ類の栽培漁業について簡単に触れておきましょう。

多くの有用な海産動物は、自然状態でも莫大な数の幼生が生産されるのですが、捕食や食物をめぐる他の生物との種間競争の結果、成長して次世代の生殖に貢献する個体はごく僅かです。つまり、自然の状態では幼期の死亡率が非常に高く歩どまりが悪いのです。濫獲が過ぎるとたちまち資源の枯渇を招くこととなります。栽培漁業は、人為的に幼期の死亡率を低下させることにより、多数の成体を安定的に生産する工夫であるといえます。ホタテガイ類の栽培漁業は、天然の幼生を採取したり、人工的に受精させた幼生を安全な場所である程度まで生育させることに始まります。そして、このような稚貝を放流したり養殖にまわすことにより大量の成貝を育てるものです。

ホタテガイの種苗(図10)の採取は初夏の生殖シーズンに行われ、北海道方面では成貝の殻やタマネギの袋のような布地を海中に吊り下げて浮遊幼生を付着させる方法がとられていました。最近では、各地に「種苗センター」が設けられ、水槽中で生殖巣が発達した親貝に水温変化や紫外線による刺激を与えて放精放卵を誘発させる人為的な種苗の確保が行われていると聞いています。管理水槽での中間的な育成である程度大きくなった稚貝を各地の養殖場に移すのですが、これには「地撒き」、「かご飼い」、「耳吊り」の3つの方法があるようです。「地撒き」はオホーツク海沿岸のサロマ湖やノトロ湖のような半ば閉じた海水湖などで行われている方法で、自然に近い環境で自由生活させ数年後に再捕獲するやり方です。「かご飼い」は北海道の他の地域や陸奥湾などで最も普通に見られる養殖で、数十個体の稚貝を入れた背の低いかごをたくさん重ねてドラム缶をつけた筏から海中に吊り下げ、数年かけて成育させる方法です。遊泳性のホタテガイにとっては不自由なことでしょうが、ヒトデや魚類による捕食を防ぐことができます。「耳吊り」というのは、三陸海岸などで見たことがあります。少し大きくなった幼貝の左殻の足糸湾入部に小穴をあけてテグスを通し、数十個体を綱に巻きつけて筏から吊り下げます。アズマニシキの亜種とされているアカザラガイ (*Azumapecten farreri nipponensis*) もこの方法で養殖されていたことがあります。いずれも死亡率が最も高い幼期を過ぎてから養殖場に移すので、それだけ効率がよいということになります。「かご飼い」や「耳吊り」はかなりの高

密度で養殖しますので、天然ものや「地撒き」に比べると殻には奇形が生じやすいようです。

ヒオウギ (*Mimachlamys nobilis*) の栽培漁業は、量的にはホタテガイに比べるべくもありませんが、色彩多型が美しいこともあって、南日本（とくに志摩半島や紀州方面）ではかなり盛んに行われるようになりました。一般に種苗の生産と成貝の養殖は分業して行われています。種苗センターのような施設では、初夏に生殖巣が成熟した成貝に紫外線を照射して放精放卵を誘発し、管理水槽で多数の幼生が1センチぐらいの稚貝に育つまでを受け持っています。秋期になると稚貝は養殖業者に買い取られ、それぞれの養殖場で2年間ぐらい「かご飼い」されて、7-8センチになると出荷されています。そのほか、地方によっては、イタヤガイ (*Pecten albicans*) やエゾギンチャク (*Swiftopecten swifti*) の養殖も試みられましたが、成功したとはいえないようです。

種々の海産動物は限られた食物資源を分け合っているわけですから、大量に養殖が行われると、ほかの動物の多様性や生体量にも影響が出るはずですが、また、その地方のこれまでの生態系を大きく乱してしまうことがあるかも知れません。また、種苗はかなり遠隔地から運ばれることがある（例えば、東京湾の潮干狩りで採れるアサリやハマグリは、多くが有明海や大陸沿岸からもたらされた稚貝が散布され生育したものです）ので、このような人為の加わった種については、自然集団の生態や地理的変異の研究はあまり意味がなくなってしまうかもしれません。

しかし、栽培漁業の技術と知識は、自然そのものを研究する人にとって参考になることも多いと思われます。養殖が行われる環境は自然環境とは多少とも異なりますが、日本の養殖産業が長年の経験を通じて得た貝類の初期発生・変態・生理・生態・成長などに関する豊富な知見とデータはきわめて貴重であり、自然環境下の動物を理解する上にも役立つことが少なくありません。いつでも年齢や経歴の分かった標本を手に入れることができるのもありがたいことです。また、同じ種苗が異なった地域で養殖されれば、環境が形態や成長に与える影響を考察することができます。海産貝類の遺伝に関する研究はかなり遅れておりますが、このような施設の方々の協力が得られれば、大きく発展すると期待されます。ともかく、養殖の盛んな日本の地の利を生かした自然史研究は大いに進められてよいと考えています。

ホタテガイ類の生態と機能形態

ホタテガイ類は、種によってまた成長段階によって、さまざまな生態を示します。そして生態は殻の形態によく反映されているように思われます。ここでは、生態と形態の関係や形態の機能的な意味について解説し、若干の研究例を紹介しようと思います。

現生のホタテガイ類の生活様式を私なりに大別すると、

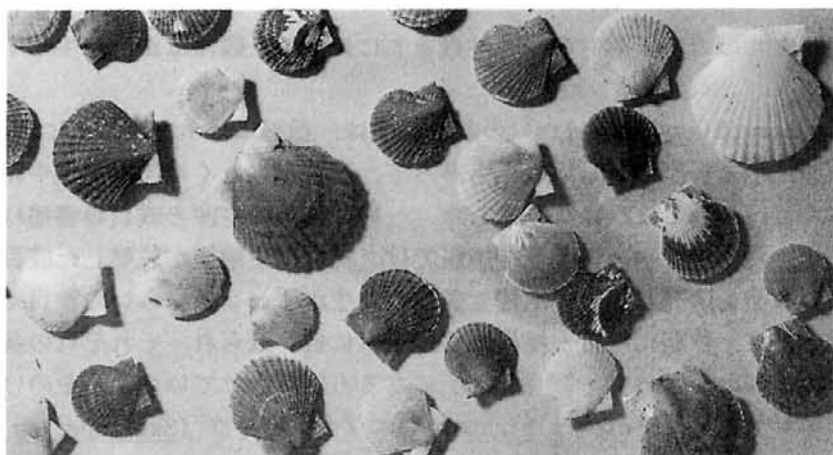


図10. ホタテガイの稚貝。最大の個体の殻高12ミリ。北海道のオホーツク沿岸の海水湖ではこのような稚貝を「地撒き」して養殖する。

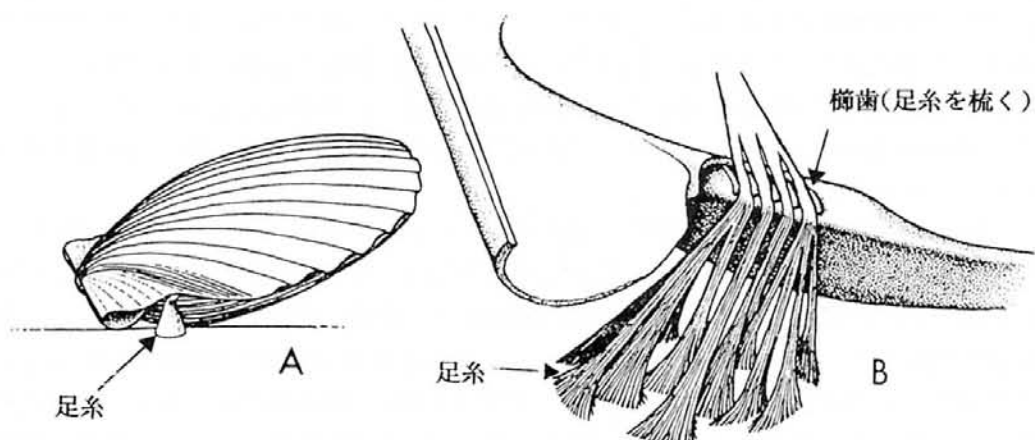


図11. 足糸と櫛歯の機能 (Waller, 1984 による)

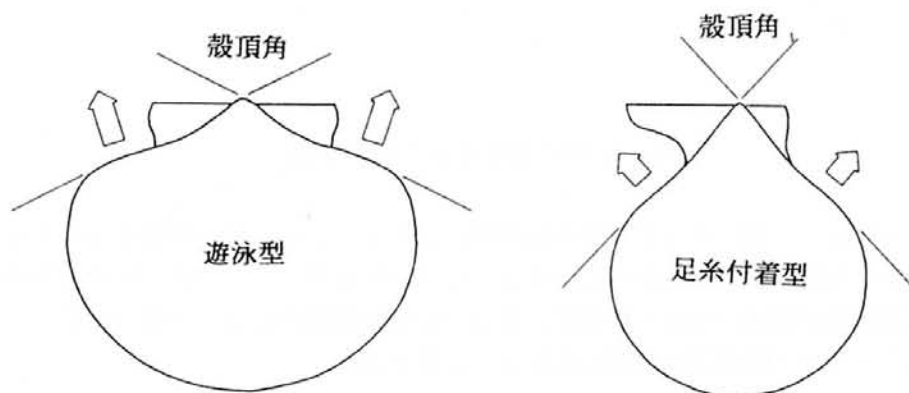


図12. ホタテガイ類の殻形の意味。殻頂角が大きいと噴出する水流の方向が平行に近くなり効率がよくなる (Stanley, 1970 に基づき改作)

- ① 終生足糸で固い地物（岩礁や礫）に付着して生活する足糸付着型
- ② 成長の途中で砂底での自由生活に入り、一時的な遊泳能力をもつ遊泳型
- ③ 成長の途中でカキのように一方の殻片で地物に固着する固着型

となります。この他に、化石では自由生活に入っても遊泳能力をもたず砂底にただ寝そべて生活する横臥型の種があったと考えられています。

ホタテガイ類の浮遊幼生（ベリジャー）は、着底するといった足糸付着型の生活様式をとりますが、成長するとかかなり多くの種が自由生活や固着生活に入り、それに応じた形態上の特徴が出現します。例えば、ホタテガイの稚貝は殻径が10ミリぐらいになるとみずから足糸を切って砂底上の自由生活に移行します。それにもなると足糸湾入と櫛歯は急速に退化し、遊泳に適した殻形をもつようになります。

このような生活様式が密接に関与する成貝の形態的特徴は系統とは必ずしも関係がなく、しばしば平行進化や収斂（見かけの類似）が起こると考えられています。化石の記録をたどると、遊泳型と固着型のホタテガイ類はすべて足糸付着型の祖先に由来していることが明らかです。この生態の進化は多くの系統で平行して生じ、しかもさまざまな時期に繰り返して起こっているようです。見かけの類似はさまざまなレベルで起こると考えられ、系統分類の研究者にとってこの上なくやっかいな現象です。ホタテガイ類の分類研究者もしばしば見かけの類似にだまされてきました。私もその一人です。しかし、だからといって平行進化や収斂は決して意味のない現象ではありません。生活様式が類似しているからこそ見かけの類似が生じるのです。とくに化石種やまだ生態の不明な現生種では、見かけの類似が生活様式を推定するための重要な手がかりになります。

私を含めて何人かの研究者がホタテガイ類の機能形態の研究を行ってきました。近年の成果を総合すると生態と形態の間には次の関係が認められます。

- 1) 足糸付着型は、ヒオウギ、アズマニシキ、エゾギンチャクのように、どちらかという
と縦長で、主部がなす殻頂の角度は比較的小さい種が多い。主部の前背縁と後背縁はほとんど閉じている。成長しても右殻耳状部の下に深い足糸湾入が存続し、櫛歯は退化することがない。櫛歯は足糸を梳き広げていて、足糸が1本によじれて付着姿勢が不安定になるのを防止する機能があると考えられている⁽⁹⁾（図11）。ただし、足糸による付着は恒久的なものではなく、一時的に足糸を切って移動する能力もあることが多くの種で知られている。
- 2) 遊泳型は、ホタテガイ、イタヤガイ、ツキヒガイのように前後の幅の広い（アスペクト比の大きい）種が多く、殻頂角は比較的大きい。遊泳の推力は主部の前背縁と後背縁から水流をジェット噴射することによって得られるので、遊泳種ではこの部分の左右の殻の間が大きく開いている。横幅の広い殻形は遊泳時の揚力／抗力の比を大きくし、ジェット水流の方向を平行に近くして噴射の能率を高める効果がある⁽¹⁰⁾（図12）。殻は一般に薄い。足糸湾入と櫛歯が退化し、耳状部が前後対称に近くなる。遊泳には殻の急速

- な開閉を必要とするので、閉殻筋の速筋がよく発達し、殻に斜めに付着している⁽¹¹⁾。
- 3) 固着型は、種数はあまり多くないが、ヒノデニシキなどで代表される。幼時の生態は足糸付着型と同様で、成員の殻頂部には足糸付着型特有の形態が残されていることが多い。殻は固着後は重厚になる。右殻で固い底質にがっちりセメント固着して岩石の一部のようになる。それ以後は地物表面の起伏に応じて成長するので、カキやウミギクのように殻形が多少とも不定になる。
- 4) 横臥型は地質時代にだけ知られ、ジュラ紀の *Weyla* や白亜紀の *Neithea* がその好例である。一般に殻は重厚で、右殻が強く膨れ、左殻はほぼ平らである。足糸湾入や櫛歯は発達しないか発生のごく初期に退化する。主部と耳状部は前後対称に近いが、一般に縦長で殻頂角は小さい。横臥型の生活が推定される動物はレクライナーと呼ばれ、ホタテガイ類に限らず、中・古生代の多くの二枚貝や腕足類に知られる⁽¹²⁾。半球状に膨れた下側の殻で水を含む柔らかい底質に“浮かんで”生活したと考えられる種は氷山戦略者と呼ばれている⁽¹³⁾。

ホタテガイ類の遊泳は、二枚貝類の中で最も人目をひく逃避行動です。二枚貝の中には、足で海底を蹴ってとび跳ねるもの（例：トリガイ類）や触手を活発に動かして遊泳するもの（例：ハネガイ類）がありますが、水を噴射してその反動で泳ぐのはホタテガイ類だけだと思います。足糸付着型のホタテガイ類が岩礁や礫まじりの海底に多いのに対して、遊泳型のホタテガイ類のほとんどは平坦な砂底に住んでいます。このような砂底の表層は、捕食者に見つかりやすい危険きわまりない場所で、底質に深く潜らないかぎり通常の二枚貝は生存が困難です。二枚貝は平和愛好者で、他の動物に対して何ら攻撃力を持たず、ひたすら2枚の殻で身を守る、いわば専守防衛型の動物です。

遊泳型のホタテガイ類は、天敵のヒトデなどが近づくのを察知すると、2枚の殻を急速に開閉して外套膜腔の水を噴出することにより急角度で離陸し、位置を変えて難を逃れます。この行動は、殻の中に入った砂泥を水流で吹き飛ばすホタテガイ類一般に見られる習性から発展したと考えられています。外套膜縁の多数の眼点が視覚器官として機能するだけでなく、ヒトデが発する物質も感知できることが知られています。テレビなどでそのような遊泳行動をご覧になった方もいることでしょう。この遊泳は、魚やイカの遊泳とはちがいで、見るからにエネルギーを消耗しそうな運動です。貝殻は海水よりもずっと比重が大きいため、殻を激しく開閉することによって揚力を得ていなければすぐに沈んでしまいます。せいぜい数秒間（長い種でも十数秒間）しか持続することができません。疲れて殻の開閉が止むと、貝は水中を木の葉のように落下して着地します。それでも、ホタテガイ類の一部の系列は、緊急時に遊泳できる能力を身につけたことによって平坦な砂底の表層で生活することに成功したのです。

ところが、白亜紀以前の平坦な砂底は、貝類にとってまだ強力な捕食者が少ない比較的平和な環境であったようです。これは現在の海にはほとんど見られない横臥型の形態を示す二枚貝が豊富であったことから推定されます。貝類に対する捕食圧が高まった原因と

しては、貝類の殻を破壊して食べる硬骨魚類や十脚類（とくに強いはさみをもつカニ類）、二枚貝をこじあけて食べるヒトデ類、殻に穴をあけて食べる巻貝（とくにタマガイ類）が白亜紀以後に急増したことがあげられています。Vermeij という研究者はこれを「中生代の海洋変革」と呼びました⁽¹⁴⁾。強力な捕食者の出現に対して、食べられる側（被食者）もすぐにこれに対抗する戦略を生み出しました。二枚貝類では、長い水管を発達させて底質に深く潜るもの、岩や礫にがっちり固着して身を守るもの、武装的な彫刻を発達させたもの（これは巻貝でさらに顕著）が白亜紀を境に急増しています。ホタテガイ類の遊泳行動もこのような捕食者に対する戦略の1つと理解することができます。

私たち研究者は「戦略」という言葉をよく使います。誤解のないようにお願いしたいのですが、これは別に動物の頭脳とか学習を前提としているものではありません。この場合、動物の各個体の行動に変異があって、これに自然選択が働いて有利な方向に進化すると考えればそれでよいのです。

「中生代の海洋変革」の仮説は、海洋動物の形態や生態の変化だけでなく、それらの生息場所の時代的变化も説明するものです。例えば、ワタゾコツキヒガイ科は現在ほとんどが半深海以下に分布が限られておりますが、ジュラ紀ごろには浅海にも多数の種が生息していたと考える証拠があります。イタヤガイ科の深海属である *Delectopecten* とこれに近縁な中生代の絶滅属 *Camptonectes* の関係も同様です。二枚貝以外でもウミユリ類、オキナエビス類など地質時代には浅海に広く栄えていた動物が、現在では捕食圧が比較的低いと考えられる半深海以下に追いやられているケースが少なくありません。

Vermeij は、捕食者と被食者が相互に攻撃と防御の能力を高めあうことをエスカレーション (Escalation) と呼び、貝類の形態・生態進化の重要な原因であると考えました⁽¹⁵⁾。これまで生物進化の研究者は、生物の相互作用が進化にそれほど強い影響を与えたとは考えていなかったように思います。エスカレーションはさらに検証を要する学説ですが、これによって多くの進化現象が説明できると思います。草食恐竜と肉食恐竜が共に大型化したのも相互作用が関係していると思われます。注目されるのは、この学説によって長年にわたって原因の説明がつかなかった進化のトレンド（方向性）の問題を解決する可能性が生まれたことです。古生物研究者は、化石記録にしばしば形態進化のトレンドを認め、その原因をあれこれと考えてきました。古くは生物の内部に方向性をもつ進化を起こさせる力があるとする定向進化説が唱えられ、近年でも地球上の環境が一定の方向に変わっていることに原因を求める学説がありましたが、多くの人是否定的でした。エスカレーションは、これらに代わって、多くの古生物について進化のトレンドを説明する有力な学説になると思います。

機能形態のケーススタディ 1（タカハシホタテ）

ここで私が手がけたホタテガイ類の機能形態の研究を2つほど紹介しておきましょう。

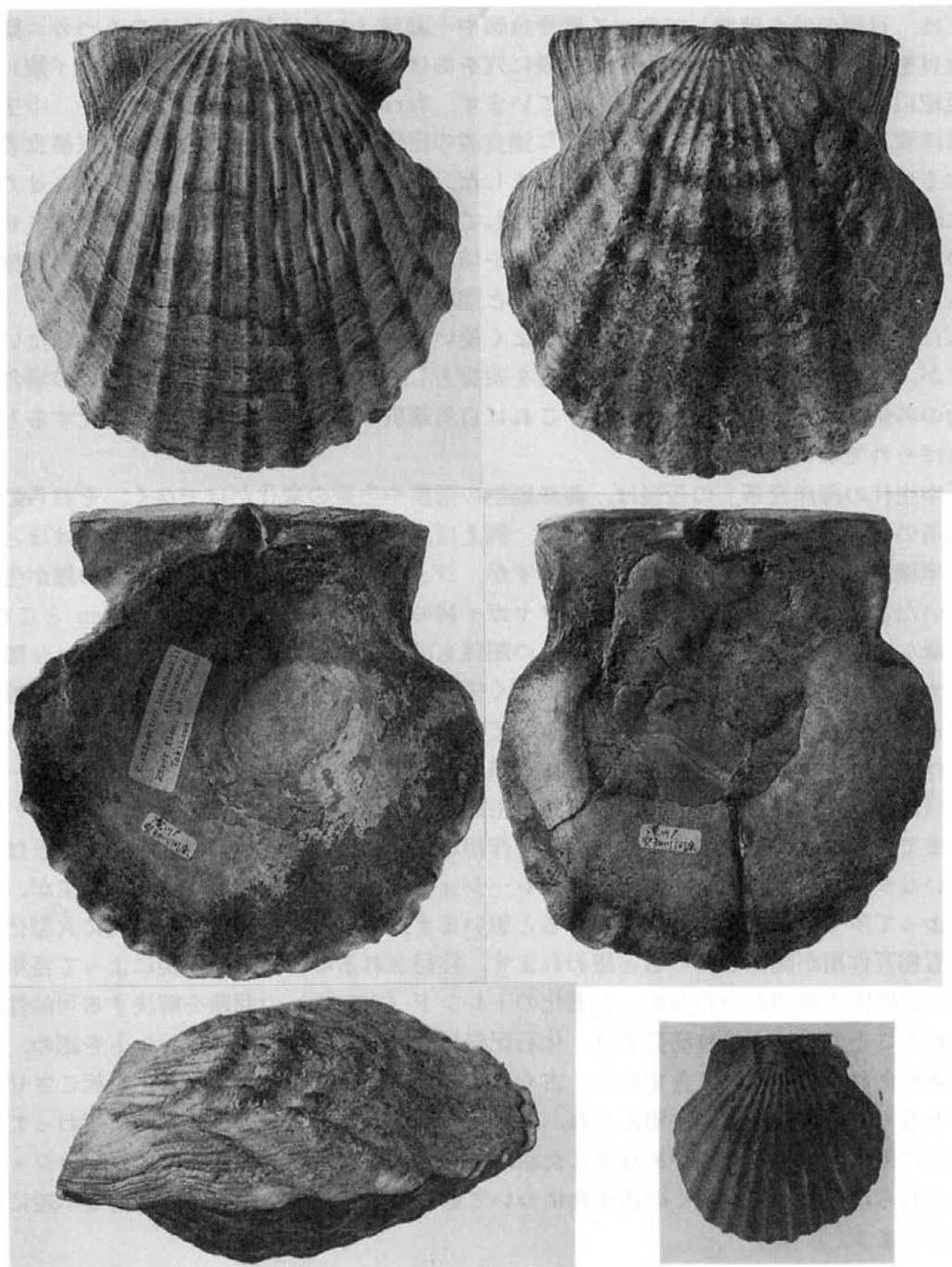


図13. タカシホタテ (*Fortipecten takahashii*) の成貝。滝川産の合併個体で、殻高160ミリ、両殻の重量はちょうど1キロある。左上：右殻外面、右上：左殻外面、左中：右殻内面、右中：右殻内面、左下：前方からのプロフィール。

図14 (右下)。タカシホタテの幼貝。石狩沼田産の合併個体で殻高62ミリ。殻は薄く、膨らみも弱いので別種のようにに見える。ホタテガイの幼貝に似ている。

その1つはサハリンや東北日本の第三紀鮮新世（今から約500万年前）の地層に多産するタカハシホタテ (*Fortipecten takahashii*) の機能形態です。この種は、殻の重量が1キログラムにも達する化け物のようなホタテガイ類で、日本で最も有名な化石の1つに数えられています（図14）。これまでもこの種について多くの論文が書かれてきましたが、古生態や機能形態についてはほとんど未研究でした。

私がタカハシホタテに特別の関心をもったのは、この種が新生代には珍しい横臥型の生活者（氷山戦略者）ではなかろうかと考えたからです。この種は、幼期には現生のホタテガイに似た薄い凸レンズ形の殻形をもつのですが、中期（殻サイズが7センチぐらい）に達すると、成長のパターンが急に大きく変化します。成貝の右殻は半球状に強く膨れ、殻質は左右ともほぼ同じサイズのホタテガイに比べて4倍以上も厚くなります。つまり幼貝は区別が付きにくいぐらいホタテガイによく似ているのに、成長すると全くちがった形になってしまうのです。そこで、まずホタテガイと成長過程を詳しく比較することによって、「氷山戦略の仮説」を検証してみました⁽¹⁶⁾。

ホタテガイは捕食者に襲われたとき、前後の殻のすき間からジェット水流を噴出し、遊泳して難を逃れます。しかし、そのまま相似的に成長したのでは遊泳能力は低下すると思われれます。なぜなら、遊泳に必要な揚力は殻の表面積（サイズの2乗）にほぼ比例して大きくなるはずですが、水中での重量は殻のサイズの3乗に比例して増加するからです⁽¹⁷⁾。もし、成長しても遊泳速度が大きく変わらず、そのままのプロポーションで大きくなるとすれば、揚力/重力の比が次第に小さくなってしまい、やがて泳げなくなるはずです。実際はどうかというと、ホタテガイは、大きくなると捕食者に対してかなり安全になってあまり頻繁には泳がなくなりますが、それでも遊泳能力は終生もち続けています。

遊泳型のホタテガイ類では、成長にともなう遊泳能力の低下を防ぐために、① 殻を相対的に薄くして水中重量を軽減する、② 前背部・後背部の殻のすき間を広げる、③ 末広がりになり殻頂角を大きくしたり、耳状部を相対的に小さくして、水流噴出の効率を高める、④ 前後に広い殻に成長して揚力/抗力の比を大きくする、⑤ 閉殻筋の速筋の部分相対的に大きくして、より強い水流を噴出できるようにする、などの調整がしばしば見られます。ホタテガイにも確かにその傾向があります。ところが、タカハシホタテでは成長の中期以後にこのような調整をしている様子が見られません。それどころか、殻は相対的にどんどん重厚になり、左右の殻のすき間は消失し、殻頂角はむしろ小さくなって縦長の外形を示すようになります（図15, 16, 17）。遊泳能力は成長の中期に急速に失われたに違いありません。

タカハシホタテの成貝は耳状部が非常に大きいのが特徴です。しかし、幼貝では耳の大きさはホタテガイとほとんど変わりません。ホタテガイをはじめ活発に遊泳する種では耳状部は成長すると相対的に小さくなります。これは殻の前後の開口部を殻頂部に近づけて、ジェット噴射の効率を高めるメリットがあると思われれます。したがって、この点でもタカハシホタテは遊泳に不向きな方向に成長することが明らかです。また、タカハシホタテの殻の外形は、中生代の横臥型の二枚貝類（例えば、ジュラ紀の *Gryphaea*, *Weyla*, 白亜紀

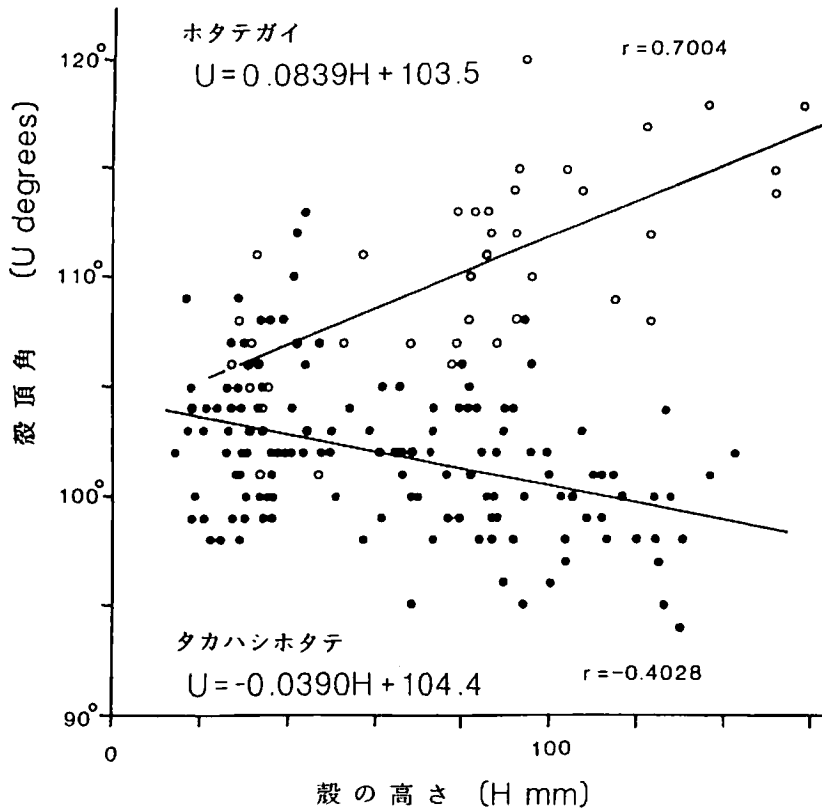


図15. 成長に伴う左殻の殻頂角の変化. ホタテガイでは末広がり大きくなるが, タカハシホタテではむしろ小さくなる. 相関係数 (r) は高くないが有意である (Hayami and Hosoda, 1988)

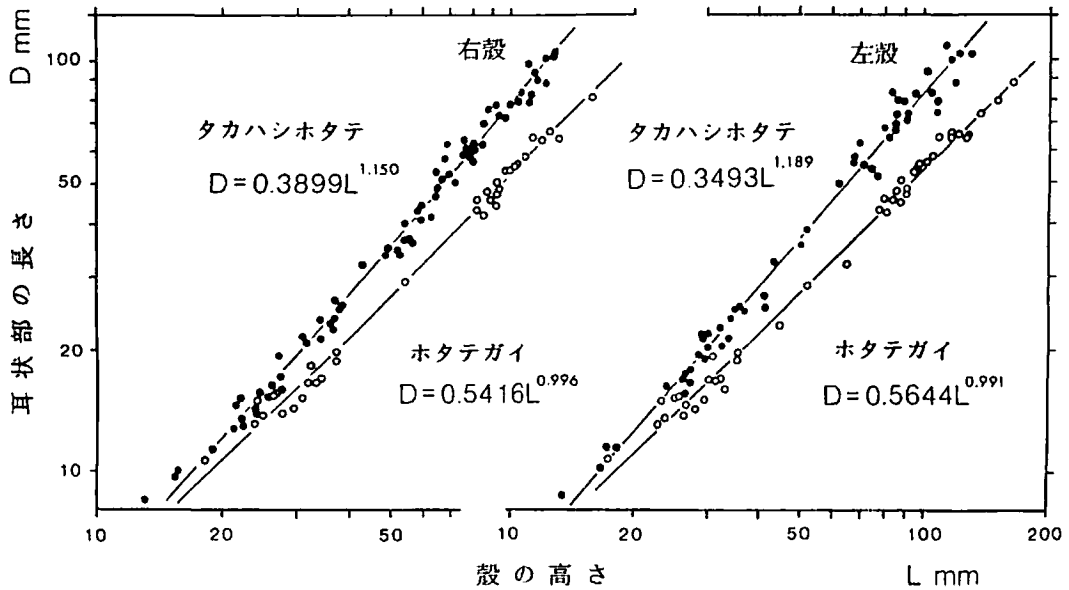


図16. 成長に伴う耳状部の相対的大きさの変化. 両対数グラフで表示. ホタテガイではほとんど変わらないが, タカハシホタテでは著しく大きくなる.

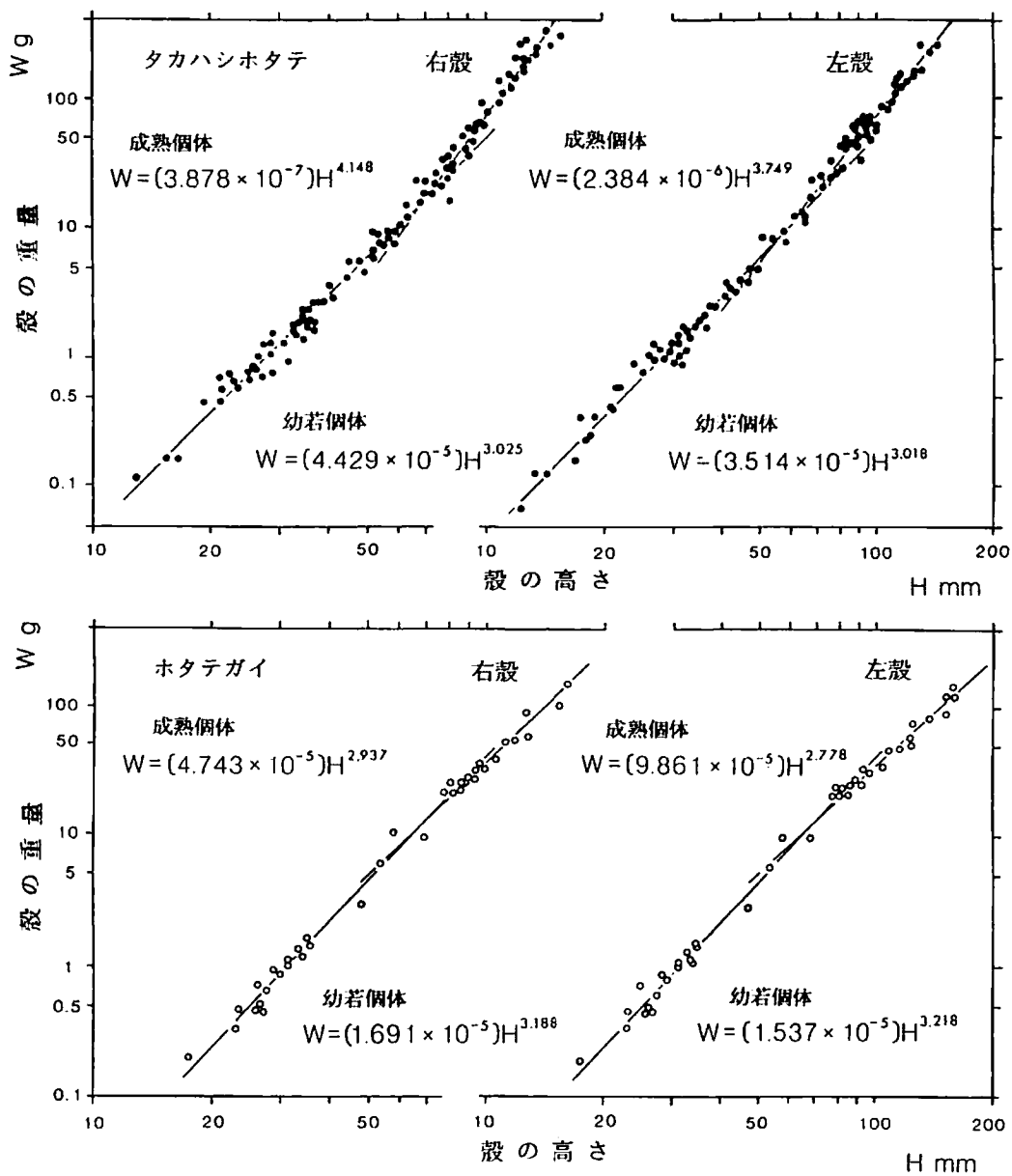


図 17. 成長に伴う殻重量の変化. 両対数グラフで表示. 同じプロポーションで成長すれば, 重量 (W) は高さ (H) の 3 乗に比例するはず. タカハシホタテは成長の途中でパターンが変わり, 著しく重厚な殻をもつようになる (Hayami and Hosoda, 1988)

の *Neithea*) に見かけの上でよく類似しているのが注目されます。

タカハシホタテは絶滅種ですから生態を直接知ることはできませんが、以上の観察結果を総合すると次のように結論できると思います。つまり、この種は幼期にはホタテガイと同様に遊泳して捕食を免れていたが、成長の途中でこの戦略を放棄して横臥型の生活者に変身しました。捕食者に対して、殻を重厚にして、「食べるものなら食ってみよ」と居直ったのです。ただし、足糸付着型から直接横臥型になったのではなく、遊泳型を経て変身したという点では中生代の横臥型二枚貝類とはいささか異なります。

このようにタカハシホタテは、一時的にせよ、中生代型の氷山戦略の復活に成功しました。この進化が比較的捕食圧が低いと考えられる寒冷な海域で起こっているのも興味のあるところです。一時は北西太平洋（本州北部、北海道、サハリン、カムチャッカなど）に広く繁栄しましたが、新生代の海はやはりこのような生活者には厳しかったらしく、鮮新世の終わりまでには絶滅し、第四紀に生き延びることはできませんでした。絶滅の直接的な原因は分かりませんが、以上が私の考えたシナリオです⁽¹⁶⁾。

機能形態のケーススタディ 2 (ツキヒガイ)

たいへんごつくさい形状を示すタカハシホタテとは反対に、今度はホタテガイ類の中で最もスマートで流線形の殻をもつ種について考察してみましょう。異常な形のものばかり扱うようですが、機能形態の研究では極端な形態を示す種の方が調べやすく、より明確な結論が得られると思います。

西太平洋の熱帯-暖温帯の浅海に分布するツキヒガイ属 (*Amusium*) の数種は、ホタテガイ類の中で最も活発な遊泳者として知られています。生息時に下側になる右殻が黄白色であるのに対して上側の左殻は紅色を呈するので、「月日貝」の名があります。ツキヒガイ属の大型種は、最大秒速1.4-1.6メートルで一挙に20メートル以上も水平飛行することが記録されています⁽¹⁸⁾。これは女子水泳の平泳ぎの世界記録を上回る相当なスピードです。これらの遊泳種は比較的薄い流線形の殻をもち、殻の外表面は全く平滑でツルツルしています。その代わり殻の内面に多数の細い放射肋があり、これで殻を補強しているようです。また、ツキヒガイの仲間は何か忌避物質を出しているらしく、老成した個体でも殻の表面にフジツボのような付着生物はほとんど見かけません。

ツキヒガイ類の殻の形状は、工学者も驚くほど水中飛行に適した三次元翼の形をしています(図18)。まず、殻の膨らみが最大になる点は殻の中央付近にあり、通常の二枚貝はもちろん、他の遊泳型のホタテガイ類に比べても前方(腹縁寄り)にあることになります。流線形は膨らみが最大になるポイントを後方よりも前方にもってくるほうが抗力を少なくする効果があります。遊泳時に尾部となる殻頂部や耳状部の断面は後方にシャープに尖っていて、流線の剥離や渦を極力生じないように見事にデザインされています。また、ツキヒガイの殻の接合面は前部と後部で飛行機の翼のように上方にカンバーしています。2枚

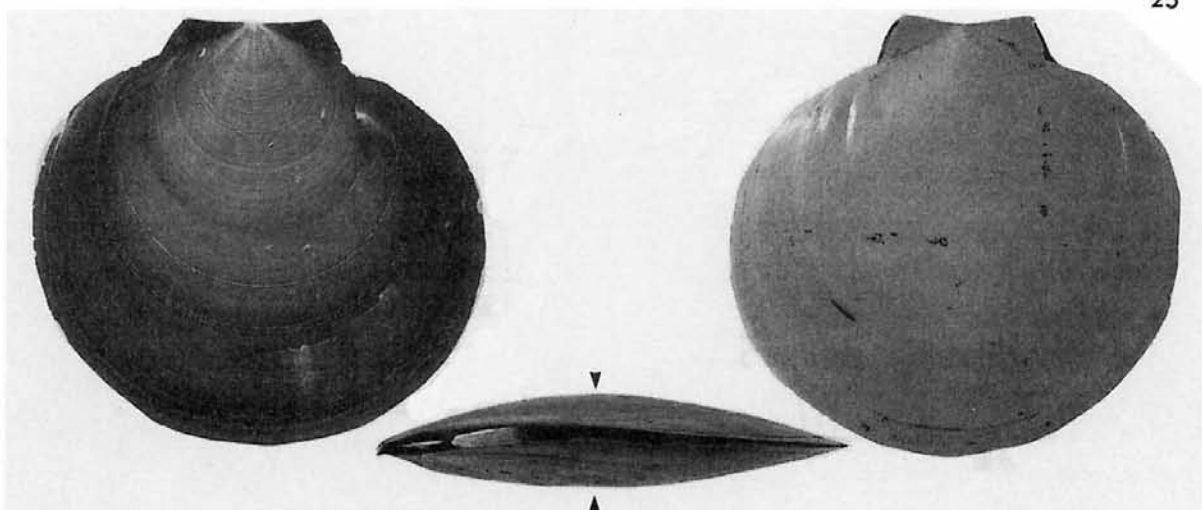


図18. ツキヒガイ (*Amusium japonicum*). 宮崎県通山浜産. 殻高118ミリ. 殻は平滑で優れた翼性能を示す. 膨らみが最大になる点(矢印)がほぼ中央にあることに注意.

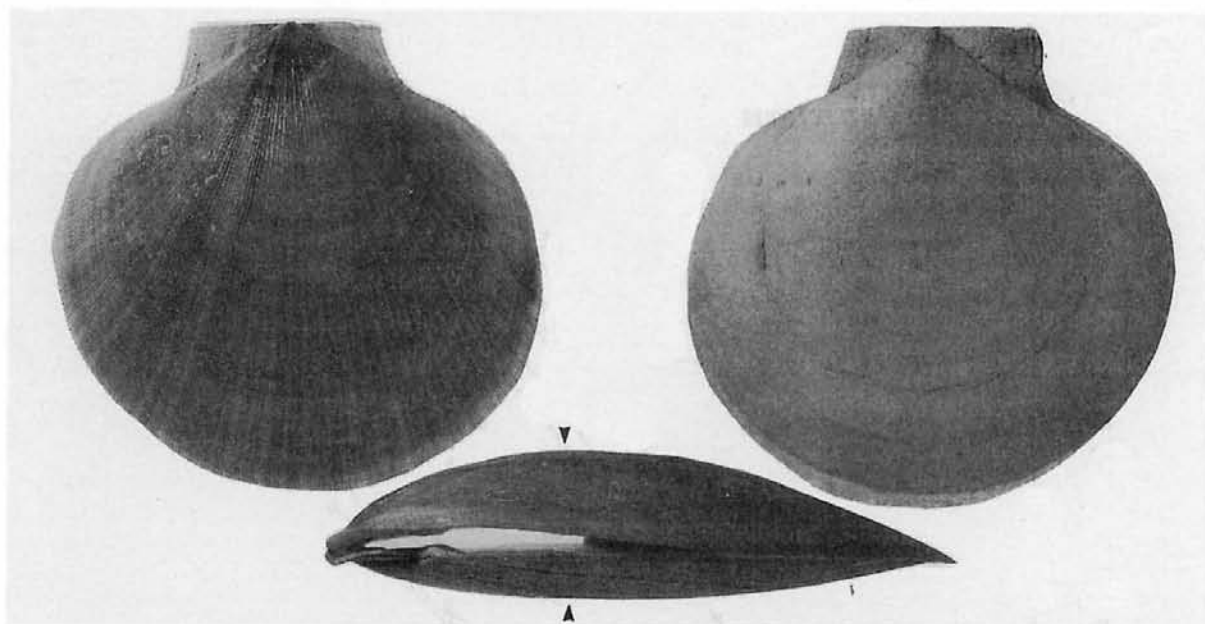


図19. マゼランツキヒ (*Placopecten magellanicus*). 米国メイン州産. 殻高107ミリ. 膨らみが最大になる点は通常のコタテガイ類のように中央よりも殻頂部に寄る.

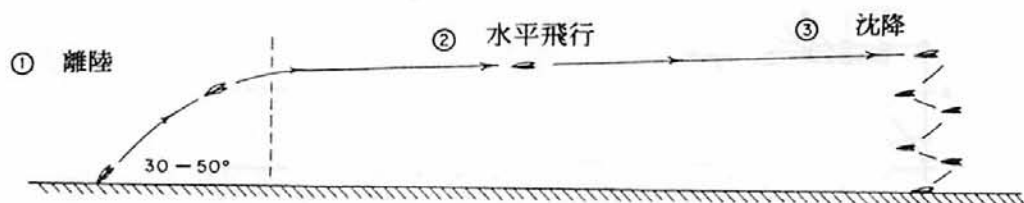


図20. マゼランツキヒの水平飛行 (Caddy, 1968 に基づき改作)

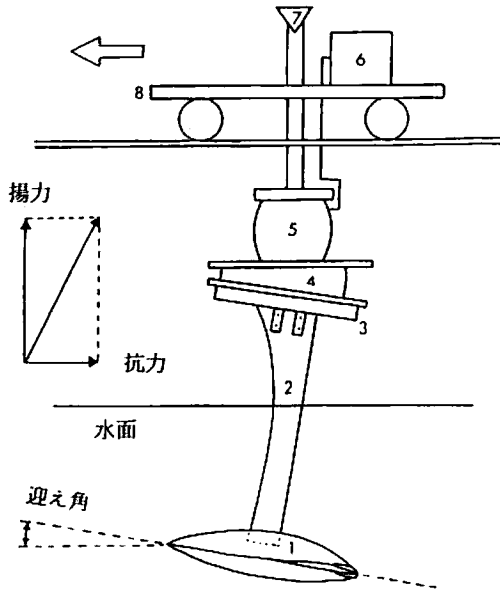
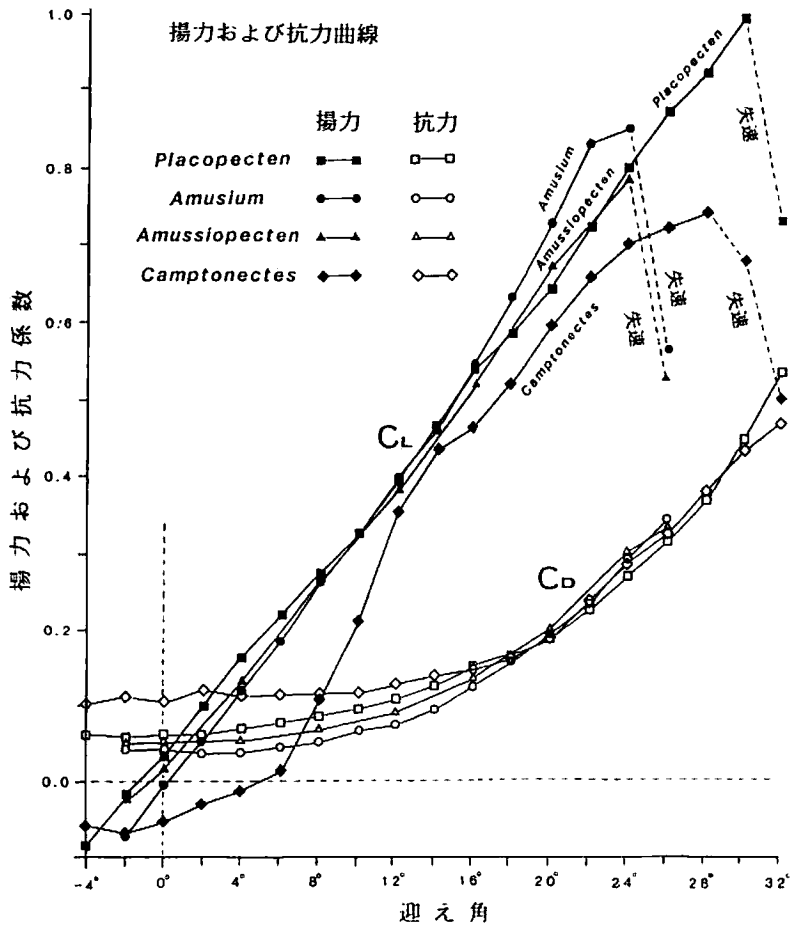


図2 1. 揚力と抗力を測定する水槽実験装置の概念図 (Hayami, 1991)

- 1: 貝標本 (または模型)
- 2: アルミ板
- 3: 木板
- 4: 迎え角調整器
- 5: 三次元検力器
- 6: 増幅器および自動記録器
- 7: 深度および方向調節器
- 8: 電動車



の殻の膨らみ方が微妙にちがうのです。さらに、左殻の殻頂の両側には浅い溝があり、上面を流れる水流を収束させることによって飛行姿勢の安定をはかっているように見えます。

ツキヒガイ属に直接的な系統関係はありませんが、北西大西洋で漁業の対象となっているマゼランツキヒ (*Placopecten magellanicus*) という種 (図19) も秒速0.7メートル程度で数メートルの水平飛行することがよく知られています⁽¹⁹⁾。この種は上側となる左殻が下側になる右殻よりも強く膨れています (図20)。ある研究者は、「殻の上面を下面よりも水が速く流れるので、上面の水圧が下がって揚力が生じ、これを利用して水平飛行するのではないかと考えました。しかし、その揚力が目の水中重量を上回るほど大きいとは思えませんし、ツキヒガイ属では両殻の膨らみはほとんど同じなので、この考えは間違っていたようです。後になって別の研究者がツキヒガイ類の1種の遊泳する姿勢を映画フィルムに撮って発表しました⁽²⁰⁾。これを見ると、ツキヒガイ類は殻の接合面を水平にして泳ぐのではなく、常に水平面に対してある迎え角をもって飛行することが分かります。迎え角をもって遊泳するのであれば、どのような形のホタテガイ類でもある程度の揚力は得られるはずですが、ともかくこれらの遊泳種や多少とも類似した形態を示す化石種の流体力学上の特性を詳しく知りたいと思い、いろいろ工夫して水槽実験を行いました⁽²¹⁾。

使用した装置は東京大学工学部の船舶工学に用いる実験水槽と付属機器です。この水槽は長さが80メートルもある大きなもので、水槽の上を実験機器と観測者を乗せた電動車が好みの速度で走ります。電動車から好みの迎え角をつけた貝標本 (または模型) を水中に吊り下げ、標本が斜め上方に受ける力を検力器で垂直成分 (揚力) と水平成分 (抗力) に分解して電圧に変え増幅して自動記録します (図21参照)。ステレオレコードのカートリッジのようなものを考えていただければ仕組みがわかると思います (これも物理的な力を2方向の成分に分解して電圧に変えアンプで増幅することでは同じです)。

活発な水平飛行が知られているツキヒガイ、マゼランツキヒのほか、遊泳が推定される鮮新世化石のモミジツキヒ (*Anussiopecten praesignis*)、白亜紀の巨大種 *Camptonectes cinctus* について実験してみました。現生種は殻の内部を充填し、化石は壊れやすいのでプラスチックの模型を作り、薄いアルミ板で吊し、迎え角が任意に変えられるアジャスターを介して検力器に取り付けました (調整などの詳しい手順は省略します)。

ところで、流体中で平べったい物体が受ける揚力と抗力は一般に次の式で表されます。

$$\text{揚力} = 1/2 C_L \rho U^2 S \quad \text{抗力} = 1/2 C_D \rho U^2 S$$

(ρ : 媒質の密度, U : 速度, S : 物体の投影面積, C_L : 揚力係数, C_D : 抗力係数)

遊泳には動物体の水中重力を上回る揚力が必要です。軟体部の比重は海水の比重に近いので、動物体の水中重力は殻の重量の6割程度と見積もることができます。揚力と抗力は

◀ 図22. 遊泳型ホタテガイ類の殻の揚力・抗力係数と迎え角の関係。迎え角を大きくするにつれて揚力が直線的に増加するのは、流線の剥離が少なく、殻が翼として良く機能していることを示す。実験速度はいずれも毎秒0.7メートル。(Hayami, 1991)

ともに速度の2乗に比例することが分かっていますから、実験速度と実際に目が泳ぐ速度が違っていてもとくに問題はありません。ここで知りたいのは、 C_L と C_D ですが、 ρ と S は測定できるので、計算によって容易に求めることができます。

実験結果は図22, 23のようになりました。どの種の標本も迎え角を少しずつ大きくしていくと、揚力も増加します。しかし、迎え角がある限界 ($24^\circ - 32^\circ$) を越えると急激に流線の剥離や渦が生じ、揚力がガクンと低下します (これはいわゆる失速です)。注目していただきたいのは、ツキヒガイ、マゼランツキヒ、モミジツキヒの3種は、揚力係数がほとんど変わらず、いずれも迎え角を増すにつれてこれが直線的に伸びていることです。これは失速角以下では流線の剥離が少なく、3種の殻が翼としてよく機能していることを示しています。

これら3種の翼性能の大きな違いはむしろ抗力係数にあります。失速角以下では、どのような迎え角で遊泳しても、ツキヒガイの C_D は最小で、次いでモミジツキヒ、マゼランツキヒの順になります。翼の能率を表す揚力/抗力の比についても同様です。どの種でもこの比が最大になるのは迎え角が $12^\circ - 14^\circ$ の時です。秒速0.5メートルぐらいの速度で遊泳すれば、水中重力に見合う揚力が十分に得られることが分かりました。マゼランツキヒの殻を迎え角ゼロにして動かすとわずかな揚力が生じますが、水中重力に比べるとはるかに小さい力なので、前記の「殻の接合面を水平にする姿勢で泳ぐ」ことはありえないことになりました。また、ツキヒガイ属 (*Amusium*) はモミジツキヒ属 (*Amusiopecten*) から派生したと考えられるので、ツキヒガイは高速の遊泳に適する方向に進化していることが実験からも裏付けられたように思います。

ところが、白亜紀の化石種 *Camptonectes cinctus* は上記の3種とはひどく異なった特性を示しました。この種は殻が薄く表面が平滑なので、遊泳したのではないかと考えて実験してみたのですが、翼としての性能はきわめて悪く、0.3メートル程度の速度で動かしても流線の剥離や渦が生じます。揚力/抗力の比も3種に比べるとはるかに小さく、泳ぐことはできたとしても、水平飛行には適さない形態をもっていると結論されました。

このように、もし2枚の殻が合わさった完全に近い標本が得られれば、化石種でも水槽実験によって遊泳能力を推定できると思います。小型種はこの装置では誤差が大きくなって測定が困難ですが、正確な倍率の模型を作ることができれば (業者に注文するとかかなりの費用がかかりますが)、同様に実験できると思います。この実験的研究はまだ初歩的な段階にあり、今後いくつかの疑問をクリアする必要があります。例えば、ホタテガイ類の遊泳は殻の開閉によって行われるので、殻を開いた瞬間には流体力学上の特性が大きく変わるはずですが、また、ツキヒガイやマゼランツキヒはきわめて安定した姿勢で水平飛行するので、姿勢が乱れた時にこれを復元する機構が存在するはずですが、これを明らかにするには、殻が傾いた時に生じる横揺れモーメントを厳密に測定する必要があります。また、軟体部には姿勢を感知する平衡器官があると思われるので、解剖学的にこれを確かめることも必要です。ここでは、応用科学を逆に基礎科学に応用する試みも有意義ではないかと思ひ、未完の研究ですが紹介してみました。

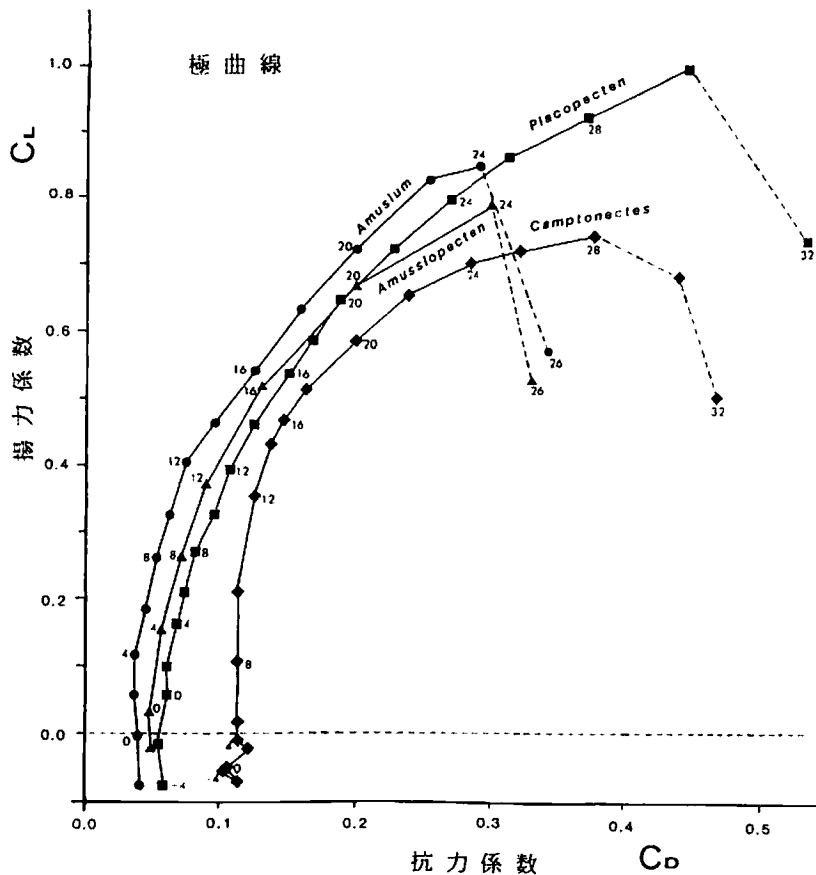


図 23. ホタテガイ類の殻の揚力係数と抗力係数の関係を表す極曲線. 小数字は迎え角. 同じ迎え角では左上にあるほど翼性能がよい (Hayami, 1991)

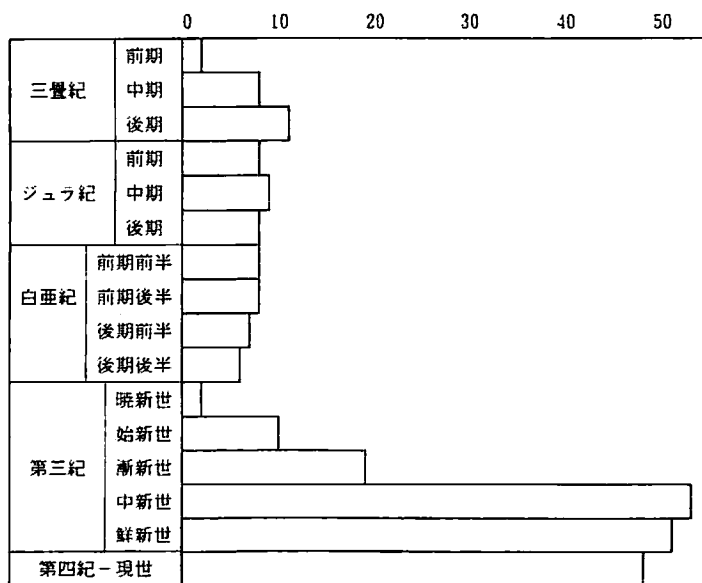


図 24. イタヤガイ類の多様性の時間的变化. 各期間に生存した属の数を示した.

ホタテガイ類の化石記録と形態進化

貝類の殻は化石に保存されやすく、古生物研究のよい対象となります。ホタテガイ類はその中でも抜群に良好な化石記録を誇っています。化石採集を行う時、ほかの貝類は壊れやすくともホタテガイ類の殻だけは完全な形でとり出せることが多いようです。これはホタテガイ類の化石が記載の対象になりやすいことでもあります。殻の大部分がきわめて丈夫で安定な葉状ホウカイ石からできていることによると思われます。

内靱帯の発達で特徴づけられるイタヤガイ上科 (Pectinoidea) は、石炭紀-二疊紀の *Pernopecten* 属に始まると考えられています (日本でも赤坂石灰岩に産出します)。これは中生代に栄えたエントリウム科 (Entoliidae) に引き継がれましたが、現在ではその子孫はほとんど見ることはできません。三疊紀になるとイタヤガイ科 (Pectinidae) とワタゾコツキヒガイ科 (Propeamussiidae) が出現し、ともに浅海の貝類群にふつうに見られるようになりました。イタヤガイ科は、深い足糸湾入と櫛歯の発達で特徴づけられ、新生代の *Chlamys* のグループと *Delectopecten* のグループにそれぞれ直接的なつながりをもつ *Praechlamys* と *Camptonectes* が中生代を通じて重要な根幹になりました。私の考えでは、日本の中生界で *Chlamys* とされている種のほとんどは *Praechlamys* に属します。白亜紀に入ると氷山戦略をとる *Neithea* が繁栄しましたが、この属の殻の基本構造はむしろウミギク科 (Spondylidae) に共通する点が多く、最近ではネイシア科 (Neitheidae) としてイタヤガイ科とは科レベルで区別する人が多くなりました。

白亜紀末の大量絶滅時にはホタテガイ類も大きな打撃を受けたらしく、第三紀初頭には多様性が激減しています (図24)。しかし、辛うじて生き残ったイタヤガイ科の少数の系列から再び適応放散が始まり、遊泳種も出現して、中新世から現在にかけて最大の繁栄期を迎えました。日本の新第三系でも種名を覚えきれないほど多数の化石種が記載・命名されています⁽²²⁾。いっぽう、殻構造が脆弱なワタゾコツキヒガイ科は、白亜紀以後になると次第に浅海から駆逐され、半深海から深海に追い込まれました。この仲間は「生きている化石」の1つとみなされています。しかし、現在の浅海でも特殊な環境にはこの科の微小種の生息が知られるようになりました。例えば、私どもが近年調査を続けているサンゴ礁周辺の海底洞窟には、ワタゾコツキヒガイ科が5種 (すべて新種) も発見され、無数の個体が生息しているのが確認されました⁽²³⁾。これに対してイタヤガイ科の生貝は1種も発見されませんでした。海底洞窟の古めかしい動物群とその特異な生活史戦略は大変興味のもたれる研究課題ですが、時間の都合でここでは触れないことにします。

化石記録に見られるホタテガイ類の進化のあらまは以上の通りですが、個々の進化の系列をたどるとなると、これは一筋縄では行かない仕事です。化石を時代の順に並べて系統を復元すればよいのですが、ホタテガイ類といえども、過去の種がすべて化石に保存されているわけではありません。また、一般に進化が起こる場はきわめて広いはずですから、1地方の資料だけで形態進化を論じるのも適当ではありません。理想的にはそれぞれの時期における種の分布域全体をカバーする標本資料を広く集め、地理的な変異も十分調査し

た上で結論しなければなりません。異なった「種」の間を結んで系統を考察する研究は、主観が入りやすく、十分に注意して行う必要があります。研究者がたった1つの進化系列を復元するのに5年も10年も時間がかかるわけがお分かりいただけると思います。

化石記録がよいと思われるホタテガイ類でも、このような観点から十分に検討を加えた進化史の研究例は多いとはいえません。また、私の知る限りでは、系列の分化を具体的に実証した研究はまだほとんど行われていないのが現状です。ここでは、同じ系列の中で生じた形態変化の研究例を2つほど紹介するにとどめます。

形態進化のケーススタディ 1 (Chesapecten)

米国東海岸の平野部 (Coastal Plain) は地殻変動の少ない地域で、安定した基盤の上に比較的連続性のよい後期新生代の海成層が分布しています。この地域に産する化石ホタテガイ類の中で形態進化がよく追跡された系列に Chesapecten 属があります。この属は、すでに絶滅した大型ホタテガイ類の1系列で、強く内面にまで凹凸が刻まれる1次肋とその上や間隙に発達する細かい鱗片に覆われた2次肋で特徴づけられます。中新世前期から鮮新世後期まで形を大きく変えながら存続し、古くから多くの種が識別されてきました。最近の研究では、本属は5ないし6種に区分され、全体として1つの単純な進化系列を構成していると考えられています^(24, 25)。

Chesapecten の形態進化でとくに興味深いのは、初期の種 (C. coccymelus) が典型的な足糸付着型の形態をとる (例えば深い足糸湾入や櫛歯が終生退化しない) のに対して、後期の種 (C. jeffersonius や C. madisonius) は明らかに遊泳型の形態を示していることです (図25)。つまり、後期の種の成員では、足糸湾入や櫛歯は完全に退化し、殻頂角が著しく大きくなっています。足糸付着型から遊泳型への進化はホタテガイ類の多くの系列で平行的に起こっているようですが、これほど具体的にその過程が示されている例は珍しいと思います。

また、Chesapecten の進化系列 (とくに初期から中期) では、1次放射肋の数が時間の経過とともに一方的に減少しているように見受けられます。初期の種は17-19本の1次肋をもつのにに対して、中後期の種ではその数がしばしば10本以下になります。一般にホタテガイ類の多くの系列では放射肋数は進化にともなって減少する傾向があります。日本産のイタヤガイ (Pecten albicans) や後述のヒヨクガイとかヤミノニシキの進化系列にもこの方向性が見られます。これは真のホタテガイ類ではありませんが、後期三畳紀の重要な示準化石であるモノチス (Monotis) でも放射肋数は時間の経過とともに顕著に減少し、ついには全く消失することがよく知られています⁽²⁶⁾。しかし、なぜこのような普遍的な傾向が生じるのかは分かっていません。

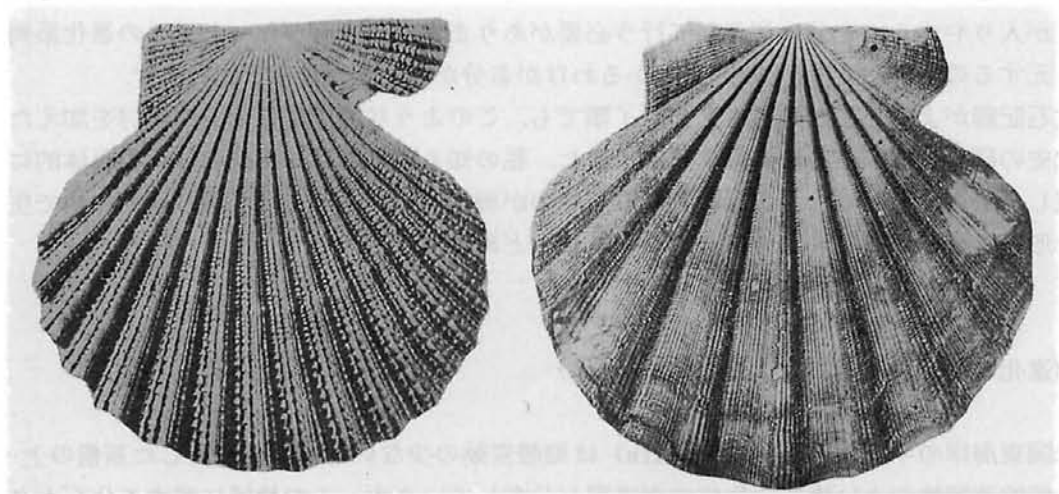


図25. Chesapeecten の初期の種（左 x1.2）は Chlamys に似た足糸付着型の形態を示すが、末期の種（右 x0.6）は足糸湾入や櫛歯が退化して遊泳型の形態をとる。米国メリーランド州産化石。（Gibson, 1987 による）

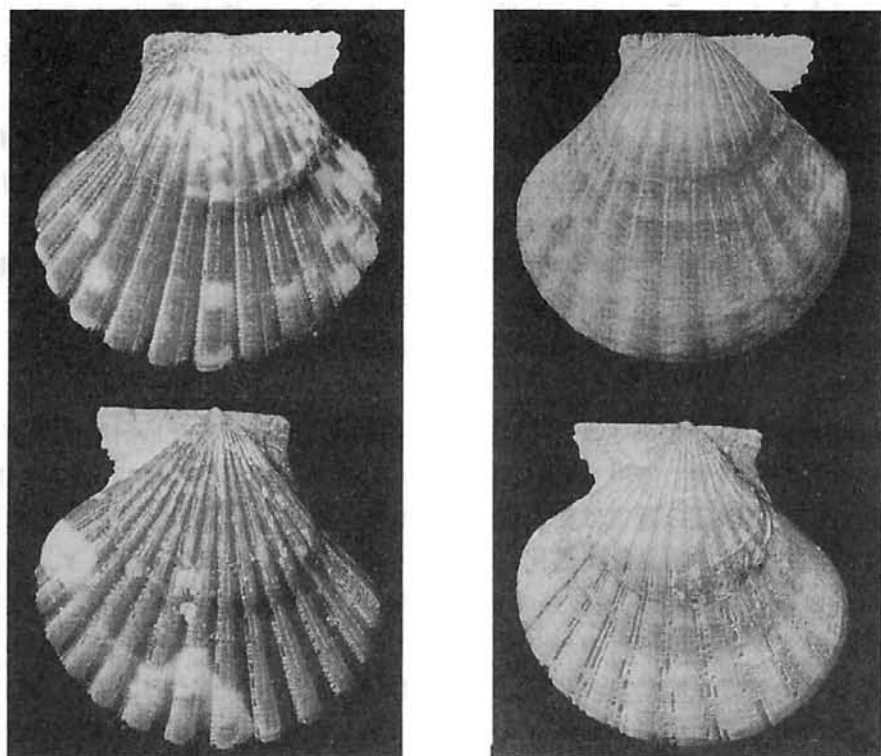


図26. ヒョクガイ (*Cryptopecten vesiculosus*) の2型現象。ヒョクガイの個体群には放射肋の強い個体（Q型，左）と弱い個体（R型，右）が共存している。中間的な個体はない。標本はいずれも伊勢湾口の安乗沖産で、殻高約20ミリ。

形態進化のケーススタディ2（ヒヨクガイ）

次に一風変わった形態進化の研究例を紹介します。これは私が10年ほどかけて明らかにしたもので⁽²⁷⁾、いくつかの普及書にも出てくるのでご存じの方もいるかも知れません。

ヒヨクガイ (*Cryptopecten vesiculosus*) は足糸付着型の小型ホタテガイ類で、黒潮および対馬海流の影響が強い下部浅海（水深100メートル前後）の砂礫底の貝類群を代表する種として知られています。化石も各地の前期鮮新世以降の地層に豊富に産し、進化研究のよい材料になると考えられます。

この種の現生標本（複数個体）を観察すると面白いことに気づきます。放射肋が高く角ばったタイプの表現型（Q型と呼ぶ）と低くならかなタイプの表現型（R型と呼ぶ）がはっきりと区別され、中間的な個体は1つも見られません（図26）。この形態の違いは誰にでもすぐわかります。マージャンの盲牌のように指でさわってみるだけでも容易に区別できます。中間の個体がないと、これを理由にして安易に種を区分する人が多いようですが、この場合にはどの産地でも2つのタイプの個体が伴うので、種を分けるのは「ちょっと待った」ほうがよいと考えました。相模湾の城ヶ島沖などで繰り返し採集した多数の個体（生貝・死殻）からなる集団標本を統計的に調べると次のようなことが明らかになりました。

- 1) 相模湾の集団標本で知られるR型の相対頻度は常に40-45パーセントで、きわめて安定している。
- 2) 殻のサイズ、縦横比、色彩、耳状部の形状と彫刻、放射肋数など、他の形質には2型の間に統計的に有意の差が見られない。
- 3) 2つの型の成熟個体はいずれも同じ季節（夏季）に生殖巣が発達する。

これらの事実は、Q型個体とR型個体の間に生殖的な隔離はない、つまりこの2型は同じ個体群（population）の内部に見られる不連続的な変異（多型現象）であることを示しています。とくに生殖シーズン的一致は重要な傍証になります。個体群は生物の生活の単元で、分類学的に認定される最小単位ですから、2つの型の形態がどれだけ違っていても種や亜種のレベルで区分するのは不適當です。多型現象は多くの動物に知られておりますが、二枚貝類では、色彩の不連続変異を除くと、これほど明確な事例に出会ったのはおそらく私が初めてでした。

2型の相対頻度は地理的にはかなり変化します。R型個体は関東から東海沿岸や伊豆七島では全体の40パーセント程度を占めますが、九州沖、東シナ海、日本海沿岸では20-30パーセントに低下します。つまり地理的クライン（cline）が存在することになります。

化石でもこの2型は容易に区別され、中間的な個体は全く見られません。房総半島の更新世の地層にはしばしばヒヨクガイの化石が密集して産出します。木更津市東部の地蔵堂と当日の化石層ではそれぞれ1000個体以上の集団標本を採集して調べましたが、R型の相

対頻度は約15パーセントで、現在の相模湾の標本に比べてかなり低いことが分かりました。さらに時代をさかのぼると、鮮新世や更新世前期（50万年以前）の集団標本にはR型個体は全く見られず、全部Q型個体から構成されていることが判明しました（図27）。

この2型現象は対立遺伝子による変異であると考えられますが、その背景はまだよく分かっていません。メンデルのように交配実験で優劣を決めるのが望ましいのですが、F₂の世代まで生貝を長期にわたって飼育することはとても困難です。しかし、これまでに得られた全国的な資料を総合すると、ヒヨクガイの進化について次のように結論できると思えます。

- 1) ヒヨクガイの進化系列は単一で、鮮新世前期までさかのぼることができる。
- 2) もともと存在していた表現型（野生型）はQ型で、R型は突然変異型と考えることができる。
- 3) 更新世後期（50-30万年前）に個体群の中に突然変異型個体が出現し、何らかの原因（自然選択またはランダム変動）でこれが増加して現在に及んでいる。
- 4) この進化過程は遺伝子頻度の上では連続的であっても、形態の上では飛躍的である。つまり、Q型からR型に形態が漸移的に変わるのではなく、Q型がR型に置換される形で進行している。
- 5) この表現型の置換は、九州、東シナ海、日本海沿岸では、関東や東海地方沿岸に比べてかなり遅れて進行している。

以上が私の解釈を加えたヒヨクガイの進化過程のあらましです。このような殻の形態に現れる多型現象は、よく調べられていないだけで、ほかの貝類にもかなりあるのではないかと思います。ホタテガイ類では、ヒヨクガイに類似した殻表彫刻の2型がヤミノニシキ (*Volachlamys hirasei*) に存在します⁽²⁸⁾。この場合には彫刻の強い方の表現型はアワジチヒロ (*Volachlamys awajiensis*) と呼ばれて分類学的にも区別されていました。もちろん、同じ個体群を構成するのですから、同一種であり、亜種として区別するのも誤りです。そのほか私の知る限りでは、地中海西部のタイセイヨウヒヨク (*Argopecten solidulus*) やニュージーランドのヒメモオリニシキ ("*Chlamys*" *dieffenbachi*) の個体群に彫刻に関する明らかな2型が認められました。色彩の不連続変異はさらに普遍的で、とくに暖温水域の多くの種に見られます。

近年、進化学界では形態の断続的変化が問題になっています。これまで、多くの研究者は「形態は徐々に変わる」という暗黙の了解のもとに進化を理解してきたが、実際には化石が示す形態進化は断続的であり、長い期間の安定と急速な変化の繰り返しであるというのです⁽²⁹⁾。その原因はいろいろ考えられていますが、私がヒヨクガイの資料に基づいて提起した「表現型置換」も化石に見られる断続的進化の原因を（全部とはいませんが）説明するモデルになると思っています。問題は一発の突然変異でどれだけ大きな形態差が生じるかですが、分類学質の評価次第では、これまでに別の種や属として扱われてきた形

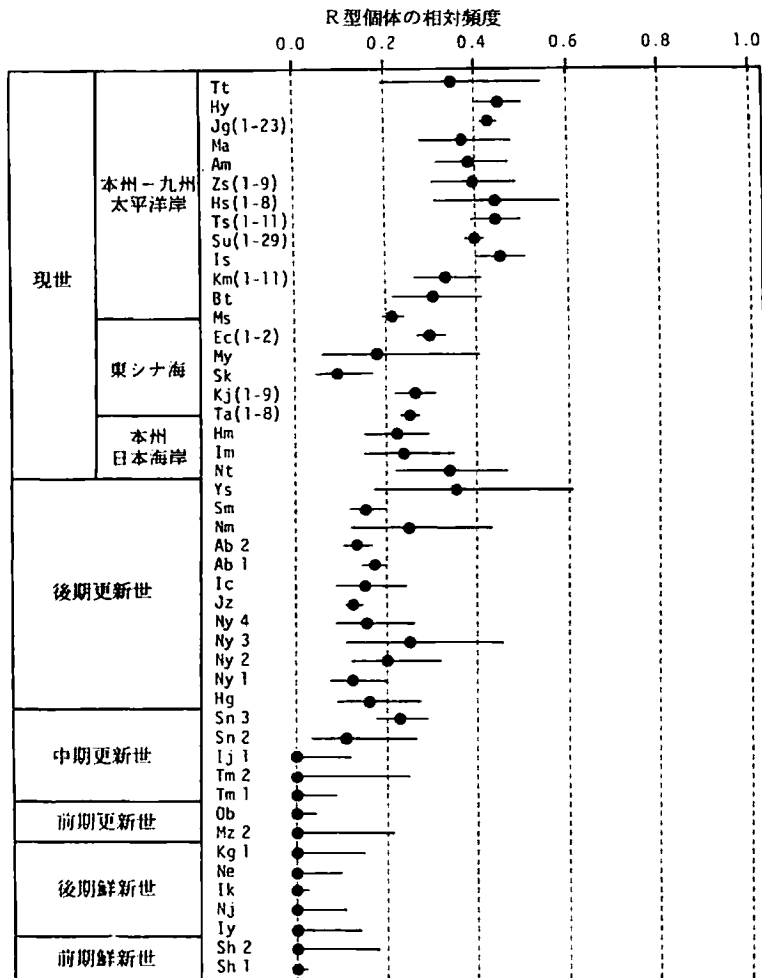


図 27. 現生および化石ヒヨクガイ集団にみられる R 型個体の相対頻度. 記号は各サンプルを表す. 横線は 95パーセント信頼区間 (Hayami, 1984)

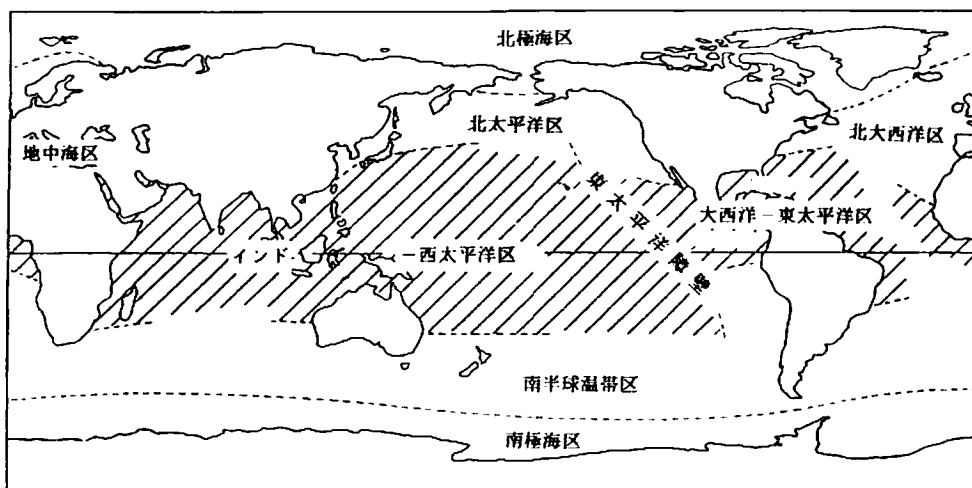


図 28. Ekman (1953) による浅海の海洋動物地理区系. Ekman は地図では表示しなかったが, およそこのような区分を行った. 多くの分類群にあてはまる.

態群の間で置換が起こっている可能性も否定できないと思います。

かってドイツの Goldschmidt という人は、新しい種は大規模な突然変異によって一挙に生じるという学説（「期待される怪物」と呼んだ）を唱えました。この考えは英語圏の研究者から嘲笑されましたが、突発的に新しい種が生じるのではなく、個体群の変異を通じて新しい形態が飛躍的に生じることは現代の進化学説に何ら矛盾するものではありません。話がやや専門的になりましたが、このヒヨクガイが示す現象の意義をいくらかでも理解していただければ幸いです。

ホタテガイ類の生物地理

別表に示したように、ホタテガイ類の属や属群は、限られた地理的分布を示すことが多く、海洋動物地理区のよい指標になります。また、暖水性起源と冷水性起源のグループにも比較的是っきり分けられるように思います。もちろん、分類が異なると結論も大きく変わってくると思いますが、ここでは前記の Waller の分類体系に沿って大きなスケールでの生物地理をいくらか考察してみることにします。

世界の浅海の動物地理区系を次のように分けたのはスウェーデンの海洋学者 Ekman で、この区分は現在でもほとんどそのまま踏襲されています⁽³⁰⁾ (図28)。

- ① インド-西太平洋区 (熱帯・亜熱帯)
- ② 大西洋-東太平洋区 (熱帯・亜熱帯)
- ③ 北太平洋区 (冷温帯)
- ④ 南半球温帯区 (温帯)
- ⑤ 北大西洋区 (冷温帯)
- ⑥ 地中海区 (温帯)
- ⑦ 北極海区 (寒帯)
- ⑧ 南極海区 (寒帯)

この動物地理区は主として底生魚類、甲殻類、棘皮動物の分布に基づいて区分されたのですが、貝類の分布にも実によくあてはまります。ホタテガイ類についても2つ以上の地理区にまたがって分布する属もありますが、大部分の属とほとんどの種はこのどれかの地理区に分布が限られ、それぞれの地理区を特徴づけています。

インド-西太平洋区は、東はハワイ諸島やイースター島、西は東アフリカ沿岸や紅海にまでおよぶ低緯度の広大な海域を占めています。サンゴ礁がよく発達している海域とよく一致し、ホタテガイ類では、Gloripallium、Volachlamys、Decatopecten、Comptopallium、Semipallium、Anguipecten、Excellichlamys、Amusium、Annachlamys などの多様な種が分布しています。Ekman が指摘したように太平洋には中部より東寄りに「東太平洋障壁」があって、これらの属は一つもアメリカ側には達していません。Cryptopecten が大西洋（カリブ海）と共通するのは、かって東西に通じていたテチス海の暖水系動物群の名ごり

であろうかと思えます。テチス海は、中新世までにインド大陸とユーラシア大陸の合体により東西に分断されました。なお、*Amusium* はカリブ海にも分布するとされていましたが、Waller⁽⁵⁾によるとカリブ海の種は *Euvola* に含めることができ、西太平洋の種との類似は収斂の可能性が高いようです。

東太平洋の熱帯・亜熱帯域の動物群がむしろ大西洋に類似している事実 (Ekman は同じ地理区としてまとめた) は、パナマ地峡の成立による海域の分断が比較的新しい (約300万年前) からです。貝類でも地峡部の両側に多くの姉妹種のペアが知られています⁽³¹⁾。ホタテガイ類では *Argopecten*, *Nodipecten* 属が南北アメリカの両側に分布し、この地理区を特徴づけています。

北太平洋の冷温帯の海域は全体として1つの地理区を形成しますが、アジア側と北米側でかなり貝類の構成種が異なっています。これは寒冷な時期にベーリング海峡付近の海水温があまりに低くなって共通種の分布域が東西に分断された結果であると考えられます。*Patinopecten* も東西で種が違い、亜属や属のレベルで分ける人もいます。*Swiftopecten* の化石は北米側でも豊富ですが、現生種の分布はアジア側に限られています。これは地域絶滅の好例です。面白いと思うのは、オーロラニシキ (*Chlamys islandica*) の分布で、これは北大西洋区との共通種です。おそらくいくらか温暖な時期に北大西洋から北極海・ベーリング海峡を経て北太平洋に分布を広げてきたものと思われます。説明に苦しむのは *Placopecten* の分布です。この属の現生種は北西大西洋の冷温水域に分布が限られますが、日本の中新世の地層に暖温水系の貝類に伴って数種の産出が報告されています⁽¹⁹⁾。形態的に非常によく似ておりますが、収斂の可能性も検討してみる必要がありそうです。

日本列島は、インド-西太平洋区と北太平洋区の境界付近に位置し、南西部には暖水系のホタテガイ類の種属 (例えば *Mimachlamys*, *Decatopecten*, *Amusium*) が分布するのに対して、北東部では冷水系の種属 (例えば *Chlamys*, *Swiftopecten*, *Patinopecten*) が卓越しています。その2つの大きな海洋動物地理区の境界 (亜熱帯前線という) は本州の太平洋岸では比較的シャープで黒潮と親潮が交錯する銚子付近にあります。これは、近ごろ人工衛星からの赤外線写真によって作られる表層水の温度分布図からも明らかに読み取ることができます。これに対して、日本海沿岸では対馬海流が北上するにつれて徐々に水温が下がるために、動物群も暖水性から冷水性に漸移的に変化しています。地質時代の温暖な時期 (例えば、中新世の中頃) や縄文時代にはこの亜熱帯前線が現在よりもずっと北方にあったと考える証拠があります。

浅海性のホタテガイ類の属群や属が強い地域性を示すのに対して、深海性の属は広域に分布するものが多く、調査が不十分なこともあって、ほかの貝類を見ても地理区系はあまりはっきりしません。例えば、白亜紀後期からしぶとく生き残っている *Delectopecten* は、太平洋と大西洋にほとんど見分けのつかない種が広く分布しています。

現在の海洋動物の地理的分布は、大陸の分裂・移動・衝突や海水準変動にともなう海域の分断や融合と海流系の変化などの歴史的事変を背負っていると考えられます。いっぽう、貝類のような底生動物でも浮遊幼生はかなり大きな移住能力をもっています。海洋動物の

分布は、これらのさまざまな原因によって変化してきました。実際に移住の時期や経路が復元できる場合もあるとは思いますが、私の感じでは、現生種とその直接の祖先にあたる化石種の分布が大きく食い違っていることは少ないと思います。ホタテガイ類でもほとんどの属の地理的分布は地質時代と現在で基本的には変わっていません。もちろん、種属の地域的な絶滅や温暖化・寒冷化に伴う動物地理区の境界の彷徨（北上や南下）は絶えず起こっていると考えられ、実証することも可能です。

最近では、中新世以降の海洋の水溫変化が化石動物群の変遷と酸素同位体分析の両面から検討されるようになりました。日本列島では数回の温暖な時期があったと考えられていて、そのたびに南方海域から亜熱帯性の動物群がもたらされています。ホタテガイ類では、産出する種は時代とともに変わりますが、*Mimachlamys*, *Gloripallium*, *Cryptopecten*, *Amussiopecten* などが代表的な暖水系の属で、これらの主要な分布域は常に熱帯・亜熱帯海域にあって、温暖な時期に一部の種が北上してきたと思われます。もちろん、これらのホタテガイ類の諸属には他の多くの暖流系の動物化石が伴っています。

これまで多くの動物地理の研究者は、それぞれの分類群について、最古の化石記録が知られた地域をその分類群の起源地とし、そこからの移住経路を復元しようと努力してきました。しかし、海洋生物の場合これはなかなか困難な課題です。また、化石の記録はたいへん不完全なものです。属のレベルで歴史的な海洋動物地理を考察する時には、散発的に知られている種を時代の順につないで起源地からの移住経路を推定するよりも、地理的な分断や地域的な絶滅、それに海流系や水溫の変動などの要因を考えあわせて分布を説明するほうに歩があるように思います。これは従来の分散生物地理学に代わる最近の分断生物地理学の考え方でもあります⁽³²⁾

おわりに

以上、ホタテガイ類というポピュラーな動物を題材として、一般的な形態や生態の概説に始まり、まだ論文には書いていないような偏見に満ちた解釈まで含めて雑多な話をしてきました。たった1つの生物や化石のグループでも、分類はもとより、海洋生態、機能形態、進化、生物地理など、見方によってさまざまな方向の研究ができ、普遍的な課題にも貢献できることを示したつもりです。私はこの仲間に特別の愛着をもっておりますが、ほかのどのような分類群でも興味をもって掘り下げれば、きっと興奮を呼ぶような新知見が得られるでしょう。この講演と小冊子がほんの少しでも自然史への招待に役立てば幸いです。なお、参考文献は一般の方々にはあまりなじみのない論文や専門書が多いと思いますので、内容の要点を付記しました。

参 考 文 献

- 1) 波部忠重. 1977. 日本産軟体動物分類学. 二枚貝綱／掘足綱. 372p. 北隆館, 東京.
[本邦産の二枚貝類と掘足類を網羅した分類書で, すべての属・亜属の形態的特徴とそれらに属する全種の水平・垂直分布が示されている]
- 2) Rombouts, A. 1991. Guidebook to Pecten Shells. Recent Pectinidae and Propeamussiidae of the World. 157p. Oegstgeest, Universal Book Service/Dr W. Backhuys. [世界中のホタテガイ類の多様性を概説した普及書で, 主要種のカラー写真を掲載]
- 3) Hayami, I. and Okamoto, T. 1986. Geometric regularity of some oblique sculptures in pectinid and other bivalves: recognition by computer simulations. Paleobiology, 12: 433-449. [コンピュータ・グラフィクスによるホタテガイ類その他の二枚貝類の殻表彫刻の解析]
- 4) Waller, T. R. 1972. The functional significance of some shell microstructures in the Pectinacea (Mollusca: Bivalvia). Intern. Geol. Congress, 24th Session, Montreal, 7 (Paleontology): 48-56. [ホタテガイ類の殻の殻層構造の機能的意義, とくにイタヤガイ科とワタソコフキガイ科の殻構造の違いを明らかにした論文]
- 5) Hayami, I. 1988. Functional and taxonomic implications of internal ribs of Propeamussium. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, n. s., (150): 476-490. [ワタソコフキガイ類の分類形質の評価, ツキヒガイ類と内肋を共有するように見えるのは見かけの類似であることを指摘]
- 6) E. O. ワイリー. ほか (宮 正樹訳). 1991. 系統分類学入門—分岐分類の基礎と応用. 201p. 文一総合出版. [分岐分類法の基本的な理論と方法の平易な解説書で, 練習問題も理解に役立つ]
- 7) Waller, T. R. 1991. Evolutionary relationships among commercial scallops (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae). In Shumway, S. E. (ed.) Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. 1-73. Elsevier, Amsterdam. [水産資源として利用されているホタテガイ類の系統, 形態, 発生, 生理, 生態, 行動, 分布, 遺伝, 養殖などを総合的に解説した専門書の中の1論文で, 分岐分類法を取り入れた新しい分類体系を提示]
- 8) Ito, H. 1991. Fisheries and aquaculture: Japan. In Shumway, S. E. (ed.) Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture. 1017-1055. Elsevier, Amsterdam. [上記の専門書の中で, 日本のホタテガイ類の養殖について解説]
- 9) Waller, T. R. 1984. The ctenolium of scallop shells: functional morphology and evolution of a key family-level character in the Pectinacea (Mollusca: Bivalvia). Malacologia, 25: 203-219. [歯歯の機能と分類学上の重要性を明らかにした論文]
- 10) Stanley, S. M. 1970. Shell form and life habits of the Bivalvia (Mollusca). Geol. Soc. America, Memoir 125: 1-296. [米国大西洋岸の二枚貝各種について形態と生活様式の関係を検討した論文で, 二枚貝の機能形態学を確立した著述]
- 11) Thayer, C. W. 1972. Adaptive features of swimming monomyarian bivalves (Mollusca). Forma et Functio, 5: 1-32. [遊泳性のホタテガイ類の開殻筋の連筋の部分が殻に斜めに付着していることを指摘し, その機能的意味を明らかにした論文]
- 12) Seilacher, A. 1985. Bivalve morphology and function. In Bottjer, D. J., Hickman, C. S. and Ward, P. D. (org.) Mollusks: Notes for a Short Course.

- 88-101. Univ. Tennessee. Dept. Geol. Sci., Studies in Geology 13. [1985年にフロリダで行われたショートコース用のテキストの中の1論文で、化石・現生二枚貝の形態と機能の関係をユニークな視点から論じた]
- 13) Jablonski, D. and Bottjer, D. J. 1983, Soft-bottom epifaunal suspension-feeding assemblages in the Late Cretaceous. In Tevesz, M. J. S. and McCall, P. L. (ed.) Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities. 747-812. Plenum. [底生生物群集にみられる生物間の相互作用に関する論文集の中の1篇で、白亜紀の平坦底の群集を論じ、横臥型(氷山戦略)の貝類の存在を示す]
- 14) Vermeij, G. J. 1977. The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. Paleobiology, 3: 245-258. [中生代の海洋変革を最初に学説として提起し、貝類の進化研究に大きな影響を与えた論文]
- 15) Vermeij, G. J. 1987. Evolution and Escalation. An Ecological History of Life. 527p. Princeton Univ. Press. [捕食者と被食者の戦略競争が貝類などの形態や生態の進化の重要な要因であると位置づけ、多くの傍証を示した名著]
- 16) Hayami, I. and Hosoda, I. 1988. Fortipecten takahashii, a reclining pectinid from the Pliocene of north Japan. Palaeontology, 31: 419-444. [タカハシホタテが新生代には珍しい横臥型(氷山戦略型)の二枚貝であることを比較形態学から検証した論文]
- 17) Gould, S. J. 1971. Muscular mechanics and the ontogeny of swimming in scallops. Palaeontology, 14: 61-94. [ホタテガイ類の遊泳行動のメカニズムを理論的に研究して解釈した論文]
- 18) Joll, L. M. 1989. Swimming behaviour of the saucer scallop Amusium balloti (Mollusca: Pectinidae). Marine Biology, 102: 299-305. [ナノヨウツキヒの水平飛行を現地で観察し、速度や飛距離を測定]
- 19) Caddy, J. F. 1968. Underwater observations on scallop (Placopecten magellanicus) behaviour and drag efficiency. Jour. Fish. Res. Board of Canada, 25: 2123-2141. [マゼラウツキヒの水平飛行行動を水中観察した記録]
- 20) Morton, B. 1980. Swimming in Amusium pleuronectes (Bivalvia: Pectinidae). Jour. Zool. London, 190: 375-404. [タカサゴフキヒの水平飛行行動の詳しい観察、特に飛行の姿勢を明らかにした論文]
- 21) Hayami, I. 1991. Living and fossil scallop shells as airfoils: an experimental study. Paleobiology, 17: 1-18. [水槽実験により遊泳型の化石・現生ホタテガイ類の殻の流体力学上の特性を測定し、遊泳行動のメカニズムと進化を論じた]
- 22) Masuda, K. 1962. Tertiary Pectinidae of Japan. Sci. Rep. Tohoku Univ., 2nd ser., 33: 117-238. [日本産第三紀の化石ホタテガイ類を分類学的に集めた論文]
- 23) Hayami, I. and Kase, T. 1993. Submarine cave Bivalvia from the Ryukyu Islands: systematics and evolutionary significance. Bull. Univ. Mus. Univ. Tokyo, (35): 1-133. [琉球の海底洞窟に産する二枚貝類を記載し、その特徴と進化の意義を論じた。その大要は岩波書店の「科学」64巻、9号、561-569, 1994年に掲載]
- 24) Ward, L. W. and Blackwelder, B. W. 1975. Chesapecten, a new genus of Pectinidae (Mollusca: Bivalvia) from the Miocene and Pliocene of eastern North America. U. S. Geol. Surv., Prof. Paper 861: 1-24. [Chesapecten を新属として提唱し、系統を復]

元した論文]

- 25) Gibson, T. G. 1987. Miocene and Pliocene Pectinidae (Bivalvia) from the Lee Creek Mine and adjacent areas. Smithsonian Contribution to Paleobiology, 61: 31-112. [Chesapecten を含む米国大西洋岸の中新世-鮮新世の化石よクガイ類の生層序学的記述]
- 26) Ando, H. 1987. Paleobiological study of the Late Triassic Bivalve Monotis from Japan. Bull. Univ. Mus. Univ. Tokyo, (30): 1-110. [日本産の三畳紀モノチス属の分類と形態進化の総括]
- 27) Hayami, I. 1984. Natural history and evolution of Cryptopecten (a Cenozoic-Recent pectinid genus). Bull. Univ. Mus. Univ. Tokyo, (24): 1-149. [ヒヨクガイ属の分類と形態進化の総括, とくにヒヨクガイの個体群にみられる2型現象の解析]
- 28) 速水 格. 1985. 日本産ヤミノニシキ類の分類と進化(予察). 貝類学雑誌, 44: 3-13. [ヤミノニシキに見られる2型現象の予察的研究]
- 29) Eldredge, N. and Gould, S. J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative model to phyletic gradualism. In Schopf, T. J. M. (ed.) Models in Paleobiology, 82-115. Freeman, San Francisco. [断続説の提唱となった論文で, 進化学界に大きなインパクトを与えた]
- 30) Ekman, S. 1953. Zoogeography of the Sea, 417p. Sedgwick and Jackson, London. [世界の海洋動物地理区を動物群の特徴に基づいて区分した重要な古典]
- 31) Keen, A. Myra. 1971. Sea Shells of Tropical West America, 2nd ed, 1064p. Stanford Univ. Press. [北米太平洋岸の貝類群の分類の集大成で, カリブ海嶺との多くの姉妹種を例示]
- 32) Hayami, I. 1989. Outlook on the post-Paleozoic historical biogeography of pectionids in the western Pacific region. Nature and Culture, Univ. Mus. Univ. Tokyo, (1): 3-25. [西太平洋海域における三畳紀以後のよクガイ類の地理的分布を概括し, 古生物地理の方法を論じた]