

論 説

ニオガイ科二枚貝の機能形態と穿孔基質の関係

田島知幸*・近藤康生**

*名古屋大学環境学研究科地球環境科学専攻・**高知大学理学部自然環境科学科

The relationship between functional shell morphology and nature of the bored substratum in the family Pholadidae (Bivalvia)

Tomoyuki Tajima* and Yasuo Kondo**

* Division of Earth and Environmental Science, Graduate School of Environmental Studies, Nagoya University, Nagoya 464-8602 (tajimat@geobio.eps.nagoya-u.ac.jp); ** Department of Natural Environmental Science, Faculty of Science, Kochi University, Kochi 780-8520 (ykondo@cc.kochi-u.ac.jp).

Abstract. Shell external sculpture of pholadid bivalves was examined for understanding their functional morphology and evolutionary history. It can be classified into the rasp, grater, rake, and spike types by its function. Shell external sculpture other than these four sculpture types is grouped as the "Angel Wing" type (*Cyrtopleura type*) because of resemblance of shell outline and arrangement of ridges where concentric ribs and radial ribs cross. The bored substratum by pholadids can be classified into volcanic rock, consolidated sedimentary rock, semiconsolidated sedimentary rock and unconsolidated sediment, based on kind of rocks and degree of consolidation of sediments. Shell length, height, outline, area of external sculpture and length from shell anterior margin to umbo were measured as parameters that were available in both fossil and living species.

As a result, the following relationships are recognized among the shell size, the shell shape and the hardness of the bored substratum :

1. In pholadids boring into hard substratum, the shell tends to be robust and small oval in outline, and shell external sculpture becomes to be the dense rasp type on the anterior of shell.
2. In pholadids boring into soft substratum, the shell tends to be large, and the shell sculpture extends to nearly posterior-umbonal margin of shell. Two types of shell external sculpture are observed in these bivalves. One is the "Angel Wing" type ; the pholadids with this sculpture type bore into soft substratum and their shells are elliptical in outline. The other is the spike type ; the pholadids with this sculpture type burrow into the unconsolidated sediment and their shells are thin and rectangular in outline.

To review the history of adaptive radiation of the Pholadidae, the fossil pholadids were examined on the basis of correlation between the shell external sculpture and the bored substratum recognized in living species. The result suggests that pholadids with the shell external sculpture of the rasp type appeared as wood-boring bivalves and they have adapted to various lives in hard substratum since Cretaceous. Finally, the pholadids with shell external sculpture of the "Angel Wing" type and the spike type appeared in the Neogene and they have adapted to the soft substratum.

Key words : Bivalve, Pholadidae, Teredinidae, mechanical boring, functional morphology

はじめに

穿孔性二枚貝は砂岩・泥岩・石灰岩などの岩石、サンゴや他の二枚貝・巻き貝の殻、漂流木や海底の沈木などに棲み穴を空けて、その中で一生を過ごす (Turner, 1954, 1955, 1969; Kennedy, 1974; Kelly, 1988)。これらの二枚貝の穿孔方法は大きく二つのタイプが存在する。(1) 足周囲の外殻膜の分泌腺から有機酸を放出して周囲の岩石を溶解する化学的穿孔。(2) 貝殻表面の彫刻を用いて貝殻の開閉・回転・前後運動によって巣穴の壁面を削る機械的穿孔。ニオガイ科

二枚貝は代表的な機械的穿孔者であり、その生活様式や生息場所は、モモガイ (*Parapholas quadrizonata*) やカモメガイ (*Penitella kamakurensis*) が穿孔する玄武岩、安山岩や硬質頁岩 (Masuda and Takezawa, 1968; 増田・松島, 1969; 増田, 1971; 伊藤, 1994; 天野・品田, 1997) のような硬い岩石から、ニオガイ (*Barnea manilensis inornata*) が穿孔する軟質泥岩のような軟らかい岩石、さらに現生において穿孔生活をほとんど放棄したウミタケガイ (*Barnea japonica*) が潜没する干潟や内湾潮下帯の砂泥に至るまでさまざまである。これまでのニオガイ科二枚貝の研究 (分

類学的研究は除く)は、穿孔運動の様式や殻の開閉機構のメカニズム (Nair and Ansell, 1968; Röder, 1977; Seilacher, 1985; Ito, 1999), 巢穴の形態 (雨宮・大島, 1933; Evans, 1968b; Itoigawa, 1963; 糸魚川, 1963), 種内の形態変異 (Evans, 1968a, c; 伊藤, 1994) などの個別的な内容に的を絞ったものが多く, ニオガイ科全般にわたって殻形態や生活様式, 系統進化などを総合的に考察した研究例はほとんどない。

そこで本研究ではニオガイ科に認められるさまざまな殻形態と穿孔基質の関係を明らかにし, その関係に基づいてニオガイ科の適応放散の歴史を復元することを目的とした。殻表面彫刻の形態区分と穿孔される基質の物理的特徴による区分を併せて行い, 殻形態と生活様式の地史的变化を通覧できるように現生標本と化石標本に共通して適用できる計測項目を設定して計測を行った。

殻彫刻形態と穿孔基質の区分

殻彫刻形態の区分

ニオガイ科二枚貝において各々の個体に観察される殻形態は穿孔する基質の硬さによって変化する。たとえば, Evans (1968a, b, c) および Evans and LeMessurier (1972) の一連の研究は, ホンカモメガイ (*Penitella penita*) の穿孔する基質が硬くなると, 個体の成長速度が遅く, 殻サイズが小さくなり, 成長肋間の幅が狭くなることを報告している。また, 伊藤 (1994) は, 日本のカモメガイ類が穿孔する岩石の硬さの違いによる殻形態の変異とその出現頻度の違いを報告している。このような個体レベルで観察される殻形態の差異に対して, ニオガイ科の種以上のタクサ間で共通して観察される殻形態の違いは適応放散の歴史の中で形成されたものであり, 生息環境によって変化するものではない。

上記の考えに基づいて, 6 属 (*Barnea*, *Cyrtopleura*, *Pholas*, *Zirfaea*, *Parapholas*, *Penitella*) のニオガイ科二枚貝の殻形態を観察した。その結果, 殻表面彫刻 (以降, 本文中では「殻彫刻」と呼ぶ) の配列と, 成長肋と放射肋の交点上に存在するとげ状突起 (以降, 本文中では「殻彫刻の刃」と表現する) の形状の違いが種以上のタクサ間で観察される殻形態の明瞭な違いとして挙げられる。このニオガイ科二枚貝の殻彫刻の形態を機能の違いに基づいて四つのタイプ (ヤスリ状・オロシ状・クマデ状・スパイク状) に区分した (図1)。ヤスリ状の

殻彫刻は「金属を削るやすり」のような機能を果たし, 硬い基質を削るのに適した密で細かい魚鱗状の殻彫刻で構成される。オロシ状の殻彫刻は「軟らかいものを削る下ろし金」のような機能を果たし, 軟らかい基質を削るのに適した大きな刃と成長肋間の幅広い魚鱗状の殻彫刻で構成される。クマデ状の殻彫刻は固結の程度の弱い堆積物をかき取るのに適した「熊手」の役割を果たすかぎ爪状の刃で構成

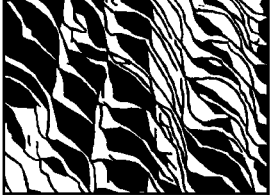
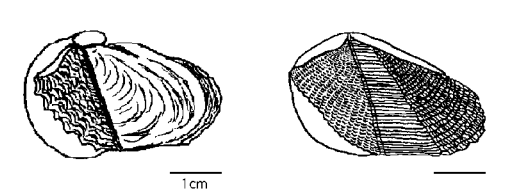

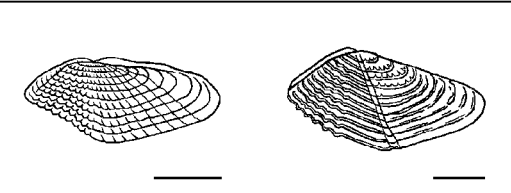
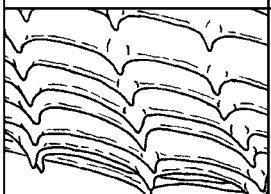
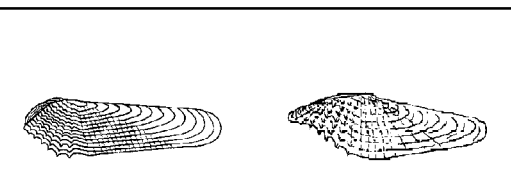

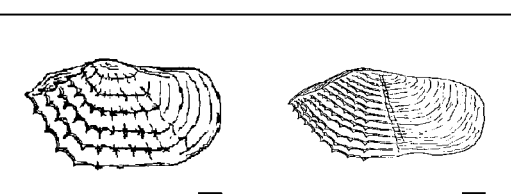

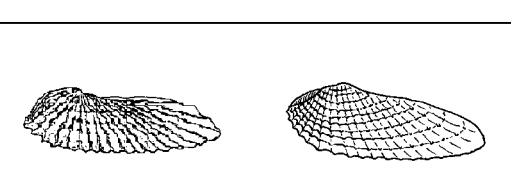
殻彫刻形態	各殻彫刻形態のニオガイ科の実例	
		
<p>ヤスリ状：成長肋間は幅狭く、密で細かい魚鱗状の殻彫刻で構成される</p>	<p><i>Penitella kamakurensis</i></p>	<p><i>Parapholas quadrizonata</i></p>
		
<p>オロシ状：成長肋間は幅広く、魚鱗状の殻彫刻で構成される</p>	<p><i>Barnea manilensis inornata</i></p>	<p><i>Zirfaea subconstricta</i></p>
		
<p>クマデ状：一歩一本が独立した太く丈夫なかぎ爪の刃で殻彫刻は構成される</p>	<p><i>Barnea manilensis</i></p>	<p><i>Barnea similis</i></p>
		
<p>スパイク状：一本一本が独立した薄い板状のとげの刃で殻彫刻は構成される</p>	<p><i>Barnea japonica</i></p>	<p><i>Zirfaea pilsbryi</i></p>
		
<p>ツバサガイ型：殻前方ではシャベル状の刃で、殻後方では顆粒状に遷移する</p>	<p><i>Cyrtopleura costata</i></p>	<p><i>Barnea candida</i></p>

図1. 殻彫刻形態の区分。殻彫刻形態がヤスリ状～スパイク状のいずれにも属さない種は殻形態が類似するので, まとめてツバサガイ型とした。各殻彫刻形態の拡大例には, ヤスリ状: *Penitella kamakurensis*, オロシ状: *Barnea manilensis inornata*, クマデ状: *Barnea manilensis*, スパイク状: *Barnea japonica*, ツバサガイ型: *Cyrtopleura costata* を使用した。

される。スパイク状の殻彫刻は未固結な堆積物の中で滑り止めの「スパイク」の役割を果たすとげ状の刃で構成される。ニオガイ科二枚貝の中には殻彫刻形態が先に区分した四つのタイプのいずれにも属さない種がある。しかし、それらの殻の外形と殻彫刻の外観はよく類似するので、殻形態の特徴から五つ目のタイプ、ツバサガイ型：殻は前後に細長く、殻彫刻は殻全体に広く分布する（例：テンシノツバサガイ (*Cyrtopleura costata*)）としてまとめた（図1）。

穿孔基質の区分

ニオガイ科二枚貝の巣穴の形成とサイズは穿孔する基質の硬さ（基質粒子の固結の程度と剝削の容易さ）と密接に関係がある。Ekdale (1985) および奈良 (2000) は生痕の形成される底質の分類と性質について述べている。本論文ではこの底質の分類を参考に、ニオガイ科二枚貝の穿孔基質を基質粒子の固結度に基づいて、基質が硬く穿孔が困難なものから基質が軟らかく穿孔が容易なものまで四つ（火山岩・固結した堆積岩・半固結の堆積岩・未固結粒子からなる基質、すなわち砂泥底）に区分した。一般に、基質が硬いほど穿孔は困難で、多くのエネルギーを消費する。このため、穿孔基質の硬さと穿孔する二枚貝の形態や生態との関連が生まれる。硬い基質の火山岩および固結した堆積岩はセメンテーションを受け砕屑粒子が完全に固結したロックグラウンド (rockground) に相当する。火山岩の巣穴の形成には長い時間と多くのエネルギーが必要なため、

個体の成長は制限され、巣穴は浅く、サイズは小さくなる。火山岩への穿孔は一部のニオガイ科二枚貝 (*Parapholas* 属, *Penitella* 属) しか行わない (Masuda and Takezawa, 1968; 天野・品田, 1997)。一方、固結した堆積岩は火山岩に比べると一般に軟らかい基質であり、岩石穿孔性のニオガイ科二枚貝がもっとも多く巣穴を形成する基質である。固結した堆積岩には硬質頁岩や砂岩のような硬質堆積岩と軟質泥岩のような軟質堆積岩が含まれる。半固結の堆積岩は、セメンテーションは受けていないが半固結状態にあり、巣穴が形成されるファームグラウンド (firmground) に相当し、粘土質であることが多い。未固結粒子からなる基質は粒度と物理的性質の違いに応じて、砂礫質ならばルーズグラウンド (looseground), 泥質ならばソフトグラウンド (softground), 粘土質できわめて軟らかい場合にはスープグラウンド (soupground) などと呼ばれ、区別されている。今回の区分ではニオガイ科二枚貝が主として穿孔する岩石（一部砂泥）基質に着目した。しかし、一部のニオガイ科二枚貝が穿孔する木片やサンゴ、貝殻などの基質は、岩石基質と性質が異なり区分の基準の統一が困難なため、区分から除外した。

計測方法と材料について

計測項目

ニオガイ科の殻形態と穿孔基質の関係を整理し、それを用いて現生標本と化石標本を分析することで、生息環境の

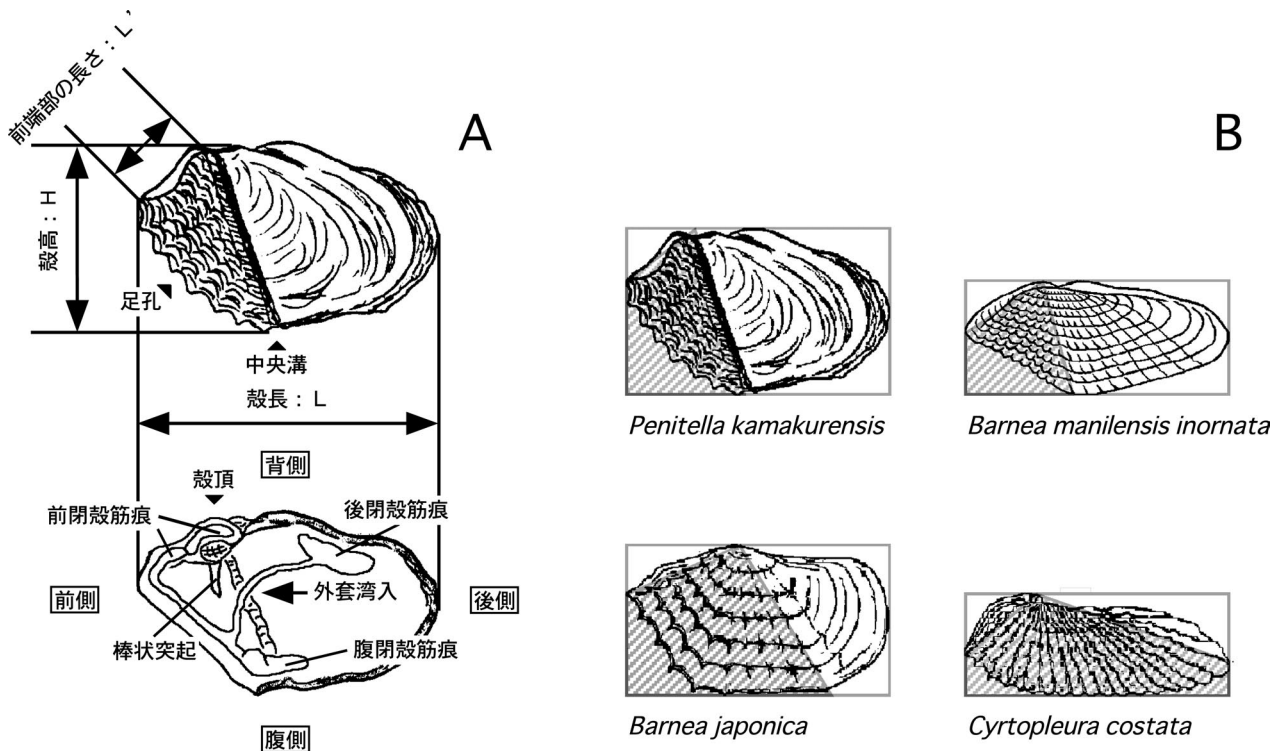


図 2. 計測項目について。A. 計測項目と重要な殻形態の名称。B. 彫刻部分の面積の大きさの求め方の事例。彫刻部分の面積の大きさ (S'/S) : 彫刻部分の面積 S' が殻全体の面積 S に対して占める割合。殻長 L を横軸に、殻高 H を縦軸にとって表した図形の面積を殻全体の面積 S とした。この図形で囲まれた殻の殻頂から殻彫刻が終わる端まで伸ばした直線の両端を終点した範囲で囲まれる図形(斜線部)を彫刻部分の面積 S' とした。

変遷を反映した殻形態と生活様式の地史的变化を通覧できる。硬い基質への穿孔、殻前部の基質を削剥する機能の殻彫刻、機械的穿孔に適した殻形態と運動機構などのニオガイ科二枚貝に見られる基本的な特徴は、最古の化石（ジュラ紀中頃）から現生のものまでほぼ共通している。したがって、現生標本を用いて行った殻彫刻形態と穿孔基質の区分は化石標本にも有効であると判断できる。しかし、外套湾入や棒状突起、閉殻筋痕などの殻内部の構造は化石標本などの保存状態によって観察することが困難な場合があるので、今回の計測では現生標本と化石標本の両方に共通して観察することのできる殻外側の特徴から計測項目を選出した。計測を行った項目は、殻サイズ（殻長と殻高）・殻高 / 殻長比・彫刻部分の面積の大きさ・殻前部部の突出率の四項目である（図2）。殻の大きさは殻長 L と殻高 H によって評価した。殻のおおよその外形は殻高 / 殻長比によって評価した。殻彫刻の発達した部分の殻全体に対する面積の割合を求めるにあたって、計測数値の取り方を簡略化するため、殻長 L と殻高 H で表した図形を殻全体の面積 S とした。そして、この図形で囲まれた殻の殻頂から殻彫刻の終わる両端まで伸ばした直線で囲まれる図形を彫刻部分の面積 S' とした。彫刻部分の面積の大きさは彫刻部分の面積 S' が殻全体の面積 S に対して占める割合によって評価した。殻彫刻の広がりには基本的にニオガイ科の殻の彫刻部分の後端と中央溝、腹閉殻筋痕の位置がほぼ一致するので、これを基準に計測を行えばよい。しかし、ニオガイ亜科 (Pholadinae) の二枚貝では中央溝を認識することが難しく、また、化石標本では保存条件によって殻内部の構造を認識することが困難な場合がある。したがって、これらの標本について今回の計測では目で認識できる明瞭な殻彫刻の広がりの終わりを後端として計測した（図 2の B）。伊藤（1994）は日本のカモメガイ類の殻前縁から殻頂までの距離と硬い基質への穿孔能力の関連について述べている。本研究ではニオガイ科の殻前部部のサイズと穿孔基

質の関係を分析するため、日本に生息するニオガイ科二枚貝で全国に広く分布し、多くの個体を産出する（実際、計測用に多くの個体を採集できた）ものの中から、主に硬い基質に穿孔する *Penitella* 属と主に軟らかい基質に穿孔する *Barnea* 属の二枚貝について殻前部部の突出率を計測した。計測では殻前縁から殻頂までの距離を L' とし、これを殻長 L で割ったものを殻前部部の突出率として評価した。

材料

本研究では日本の現生種と化石種 4 属 12 種と外国産の種 4 属 7 種、合わせて 6 属 19 種のニオガイ科二枚貝（付表 1）について標本の観察と計測を行った。日本産の二枚貝は海岸や露頭で採集を行うときに殻形態と穿孔基質の関係を直接観察することができたが、外国産の種や博物館・個人所有の標本は生息現場の状況を直接観察することができなかつたため、穿孔基質や生態は文献などの情報を参考にした。

伊藤（1994）はカモメガイ (*Penitella kamakurensis*) に穿孔基質の硬さの違いによる殻形態の二型（安山岩や硬質堆積岩に多産する R タイプ、軟質堆積岩に多産する P タイプ）が存在することを報告しており、R タイプが新種である可能性を示唆している。また、Pタイプは Kennedy（1989）および品田・天野（1995）によって *Penitella gabbi* (Tryon, 1863) に同定されている。本研究ではこの分類を支持し、新種とされる Rタイプのカモメガイには便宜上、*Penitella kamakurensis* (Yokoyama, 1922) の種名を使用した。

結果

ニオガイ科の各属の殻彫刻形態と穿孔基質の関係

標本の観察と野外や露頭などから得られた生息場所の情報に基づいてニオガイ科の各属の殻彫刻形態と穿孔基質の関係を整理した（図3）。

		ヤスリ状	オロシ状	クマデ状	スパイク状	ツバサガイ型	殻彫刻形態
							穿孔基底
Pholadinae	<i>Barnea</i>		■				火山岩
	<i>Cyrtopleura</i>		■				固結した堆積岩
	<i>Pholas</i>		■				半固結の堆積岩
	<i>Zirfaea</i>		■				未固結の砂泥
Martesiinae	<i>Parapholas</i>	■	■				火山岩
	<i>Penitella</i>	■	■				固結した堆積岩

図 3. ニオガイ科の各属の殻彫刻形態と穿孔基質の関係. 図の作成に当たって、両者の関係を直接観察できなかったものの中で、現生種(外国産)は Turner, 1954, 1969; 増田・松島, 1969; 増田, 1971; 天野・品田, 1997 の文献を、化石種は Itoigawa, 1963; 糸魚川, 1963; Masuda and Takezawa, 1968; Abbott and Carter, 1997 の文献を参考にした。

ニオガイ科二枚貝の中で *Parapholas* 属や *Penitella* 属が含まれるカモメガイモドキ亜科 (Martesiinae) の二枚貝は主に火山岩や固結した堆積岩のような硬い基質を中心に穿孔生活を行い、生活様式の違いを反映した殻彫刻形態の変異が少なく、種数も少ない。それに対して、*Barnea* 属、*Cyrtopleura* 属、*Pholas* 属、*Zirfaea* 属を含むニオガイ亜科 (Pholadinae) の二枚貝はさまざまな種類の基質で穿孔生活を行っており、生活様式を反映した殻彫刻形態の変異が多く、種数も多い。たとえば、この亜科ではテンシノツバサガイ (*Cyrtopleura costata*) のように軟らかい基質で穿孔生活を行うタイプが存在する一方で、ウミタケガイ (*Barnea japonica*) やアメリカウミタケ (*Zirfaea pilsbryi*) のように砂泥底で潜没生活を行うタイプも存在する。

計測結果

今回の計測で得られたニオガイ科の各属のデータから、読み取ることができるニオガイ科二枚貝の殻形態と穿孔基質の関連について以下に述べる。

殻サイズ

ニオガイ科二枚貝では硬い基質に穿孔する種ほど殻サイズが小さくなり、軟らかい基質に穿孔する種ほど殻サイズが大きくなる傾向が認められた (図4~9のA)。たとえば、主に硬い基質に穿孔するニオガイ (*Barnea manilensis inornata*) やモモガイ (*Parapholas quadrizonata*)、カモメガイ (*Penitella kamakurensis*) などは殻長の分布が約 2 ~ 4 cm の範囲に集中する。それに対し、軟らかい基質に生息

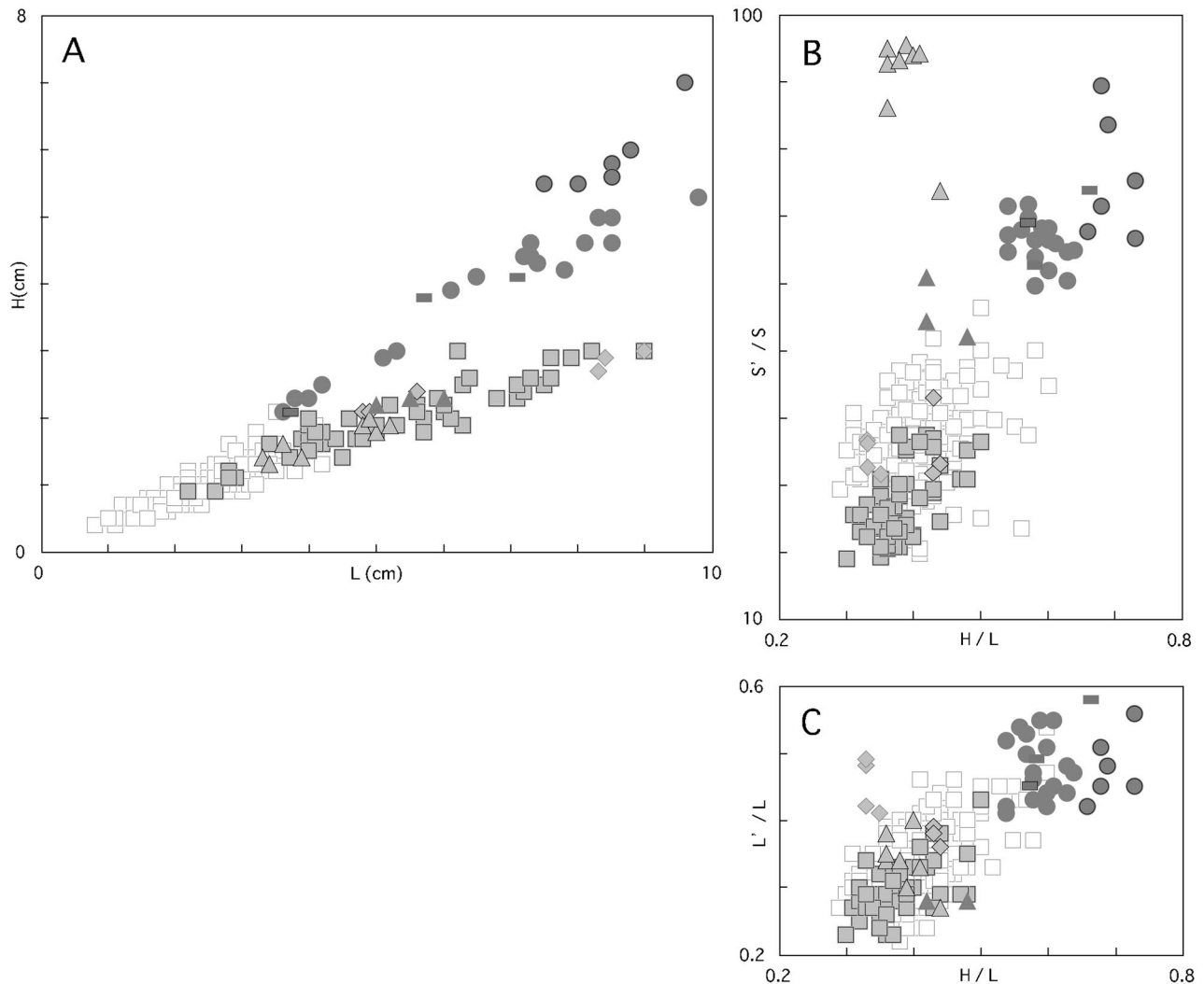


図 4. *Barnea* 属の計測結果. A. 殻サイズ (L=殻長, H=殻高). B. 殻の外形 (H/L) と殻彫刻の広がり (S'/S). C. 殻前端部の突出率 (L'/L). 凡例の枠内の色は各種が主として穿孔する基質の硬さによって色分けした: 固結した堆積岩 (白色), 半固結の堆積岩 (薄い灰色), 砂泥底 (濃い灰色). 各凡例は以下の種と対応する: *Barnea (Anchomasa) manilensis* (□), *Barnea (Anchomasa) manilensis inornata* (□), *Barnea (Anchomasa) similis* (◇), *Barnea (Anchomasa) similis* (化石標本: 更新世) (◇), *Barnea (Barnea) candida* (△), *Barnea (Barnea) sp.* (化石標本: 更新世) (△), *Barnea (Umitakea) dilatata* (○), *Barnea (Umitakea) japonica* (○), *Barnea (Umitakea) japonica* (化石標本: 更新世) (□), *Barnea (Umitakea) japonica* (化石標本: 鮮新世) (□).

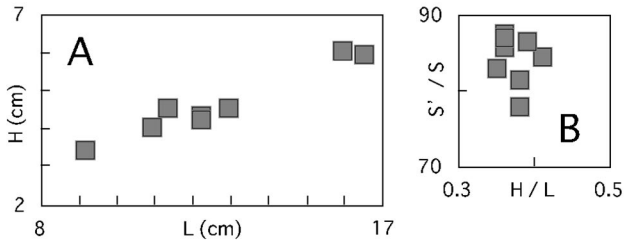


図 5. *Cyrtopleura* 属の計測結果. A. 殻サイズ(L=殻長, H=殻高). B. 殻の外形(H/L)と殻彫刻の広がり(S'/S). 凡例の枠内の色は各種が主として穿孔する基質の硬さによって色分けした: 固結した堆積岩(白色), 半固結の堆積岩(薄い灰色), 砂泥底(濃い灰色). 各凡例は以下の種と対応する: *Cyrtopleura* (*Scobinopholas*) *costata*(□).

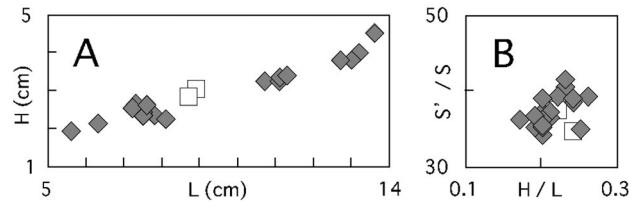


図 6. *Pholas* 属の計測結果. A. 殻サイズ(L=殻長, H=殻高). B. 殻の外形(H/L)と殻彫刻の広がり(S'/S). 凡例の枠内の色は各種が主として穿孔する基質の硬さによって色分けした: 固結した堆積岩(白色), 半固結の堆積岩(薄い灰色), 砂泥底(濃い灰色). 各凡例は以下の種と対応する: *Pholas* (*Pholas*) *ductylus*(□), *Pholas* (*Monothyra*) *orientalis*(◇).

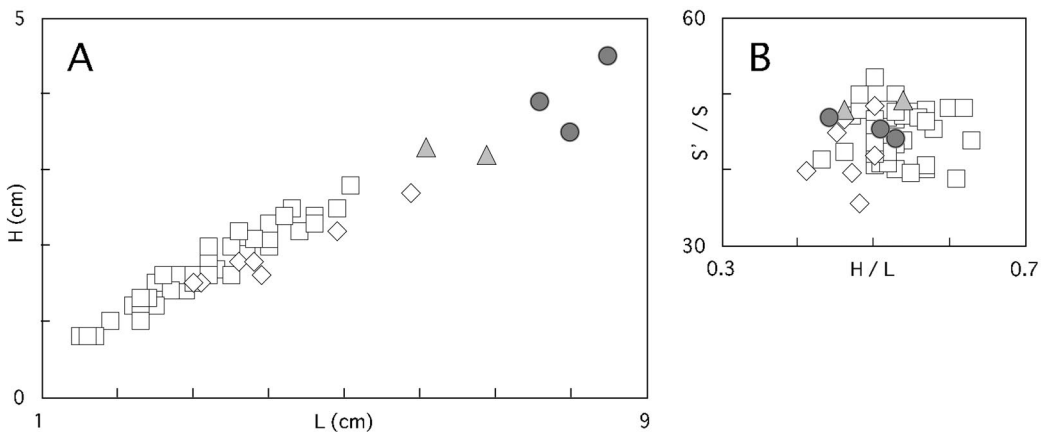


図 7. *Zirfaea* 属の計測結果. A. 殻サイズ(L=殻長, H=殻高). B. 殻の外形(H/L)と殻彫刻の広がり(S'/S). 凡例の枠内の色は各種が主として穿孔する基質の硬さによって色分けした: 固結した堆積岩(白色), 半固結の堆積岩(薄い灰色), 砂泥底(濃い灰色). 各凡例は以下の種と対応する: *Zirfaea subconstricta*(化石標本: 中新世)(◇), *Zirfaea crispata*(△), *Zirfaea* sp.(化石標本: 更新世)(○).

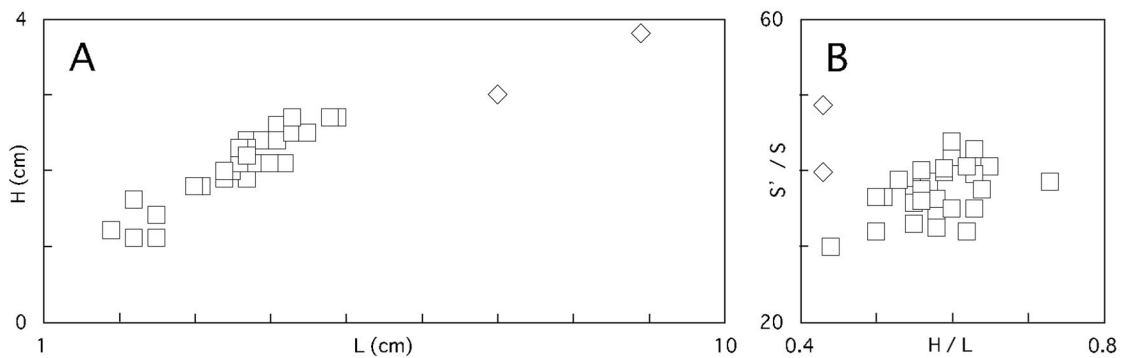


図 8. *Parapholas* 属の計測結果. A. 殻サイズ(L=殻長, H=殻高). B. 殻の外形(H/L)と殻彫刻の広がり(S'/S). 凡例の枠内の色は各種が主として穿孔する基質の硬さによって色分けした: 固結した堆積岩(白色), 半固結の堆積岩(薄い灰色), 砂泥底(濃い灰色). 各凡例は以下の種と対応する: *Parapholas quadrizonata*(□), *Parapholas minoensis*(化石標本: 中新世)(◇).

するスパイク状の殻彫刻を持つ二枚貝 (*Barnea dilatata*, *Barnea japonica*, *Zirfaea* sp.) やツバサガイ型の二枚貝 (*Cyrtopleura costata*, *Pholas orientalis*) は殻長が 10 cm 前後かそれ以上に達する。

殻の外形と殻彫刻の広がり

モモガイ (*Parapholas quadrizonata*) やカモメガイ (*Penitella kamakurensis*) などの主として硬い基質に穿孔する種では H/L が大きくなり、実際に観察される殻の外形は卵形で、殻彫刻の広がりには殻前方に集中する (図1, 図4~9の B)。軟らかい基質に穿孔する種では彫刻部分は殻後方へ広がり、殻の外形は二つのタイプに分かれる。一つは砂泥底に潜没するウミタケガイ (*Barnea japonica*) のようなタイプで、これらは H/L が大きく、実際に観察される殻の外形は箱形で、殻後端は丸くなく、先端を垂直に切り落とした形状を成す。もう一つは軟らかい基質に穿孔するクマデ状の殻彫刻を持つ二枚貝 (*Barnea manilensis*, *Barnea similis*) やツバサガイ型の二枚貝 (*Barnea candida*, *Cyrtopleura costata*, *Pholas orientalis*) で、これらは H/L が小さく、実際に観察される殻の外形は前後に細長い楕円形である。

殻前端部の突出率

計測を行ったニオガイ科の二属のうち、カモメガイモドキ亜科 (Martesiinae) に属する *Penitella* 属の二枚貝では硬い基質に穿孔する種ほど殻前端部の距離が短くなり、軟らかい基質に穿孔する種ほど殻前端部がより突出する傾向が認められた (図9の C)。逆に、ニオガイ亜科 (Pholadinae) に属する *Barnea* 属の二枚貝では硬い基質に穿孔する種ほど殻前端部の距離が長くなり、軟らかい基質に穿孔する種ほど殻前端部の距離が短くなる傾向が認められた (図4の C)。また、計測を行ったニオガイ (*Barnea manilensis inornata*) の個体群の中でも同様の傾向が見られ、より軟らかい基質に穿孔する個体ほど殻前端部の距離が短くなり、殻が薄くもろくなることを確認した。

考察

殻前端部の突出率と穿孔能力について

伊藤 (1994) は、日本のカモメガイ類では殻前端部の距離が短いほど穿孔運動を行うための力を効率良く伝搬できるので、硬い岩石への穿孔に都合が良いと述べており、今回得られた *Penitella* 属の計測結果はこれに整合的である。

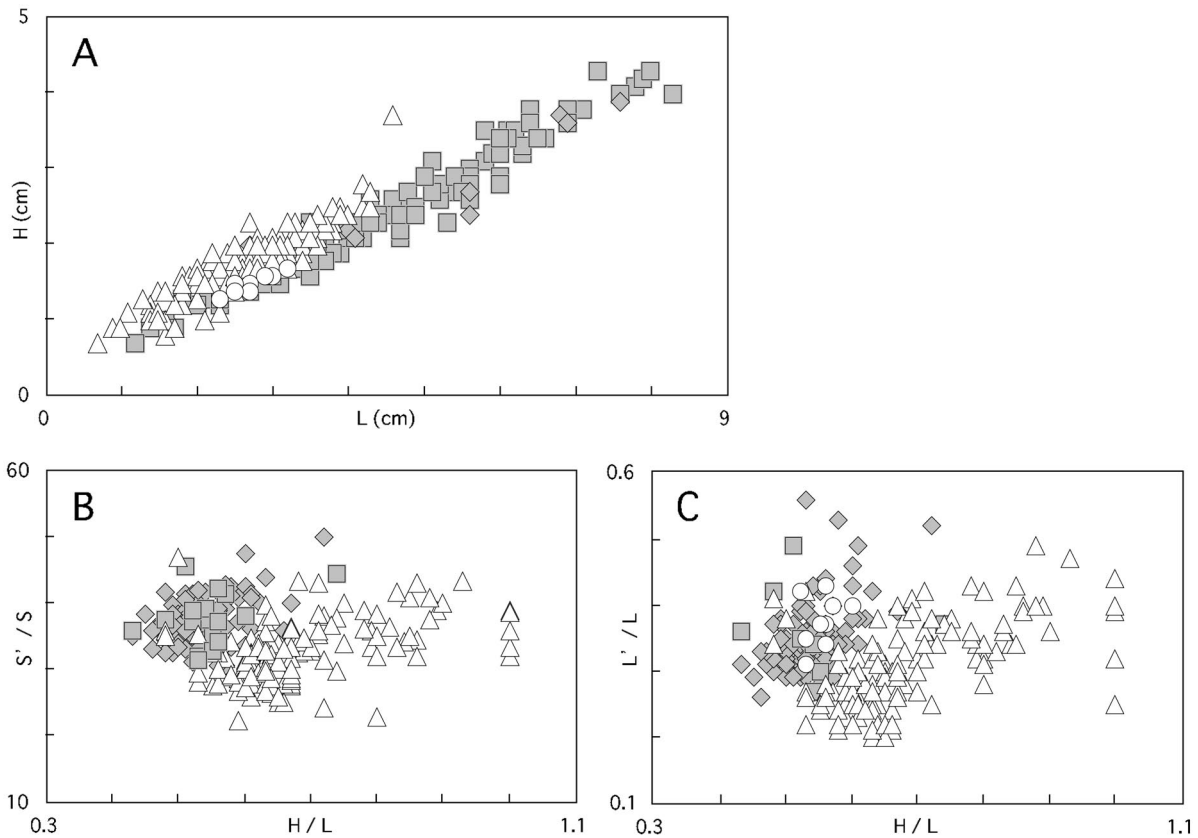


図 9. *Penitella* 属の計測結果. A. 殻サイズ (L=殻長, H=殻高). B. 殻の外形 (H/L) と殻彫刻の広がり (S'/S). C. 殻前端部の突出率 (L'/L). 凡例の枠内の色は各種が主として穿孔する基質の硬さによって色分けした: 固結した堆積岩 (白色), 半固結の堆積岩 (薄い灰色), 砂泥底 (濃い灰色). 各凡例は以下の種と対応する: *Penitella gabbi* (□), *Penitella chishimana* (◇), *Penitella kamakurensis* (△), *Penitella* sp. (化石標本: 中新世) (○).

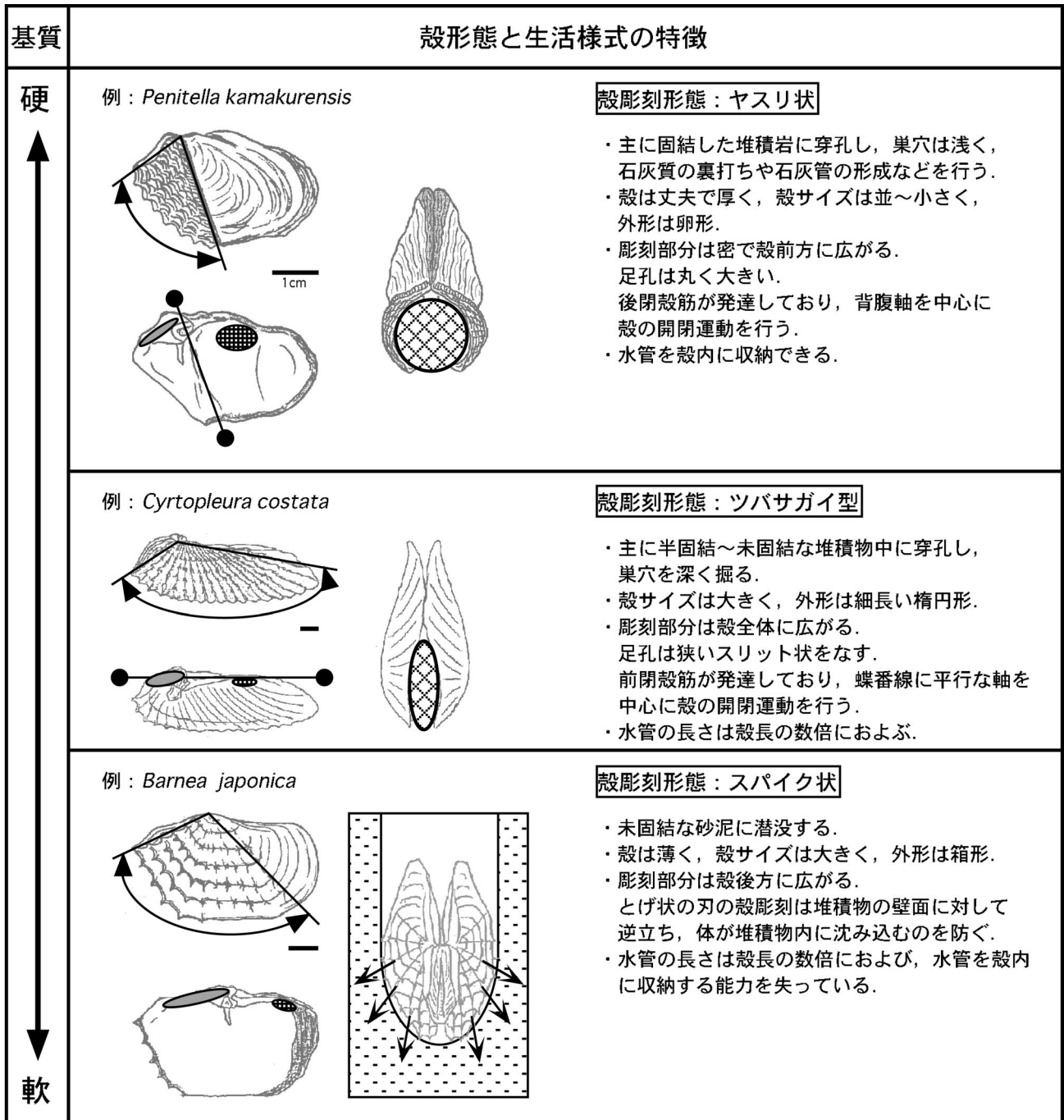
また, Ito (1999) は, *Barnea* 属を含むニオガイ亜科 (Pholadinae) の二枚貝ではカモメガイモドキ亜科 (Martesiinae) の後閉殻筋が中心となる前開き穿孔運動と異なり, 殻内部の殻前端部から殻頂にかけて位置する前閉殻筋が穿孔運動の中心となる (腹開き穿孔運動) と述べている. ゆえに, 今回の *Barnea* 属の計測結果に対して, この属の二枚貝の場合, より硬い基質に穿孔するためには前閉殻筋の発達が必要であり, そのためにこの部分の面積が広くなり殻前端部の距離

が長くなるのが理由として考えられる.

殻形態と生活様式について

ニオガイ科二枚貝は生活様式から次の三つのタイプに区分できる (図10). (1) 主に硬い基質に穿孔するタイプ. (2) 主に軟らかい基質に穿孔するタイプ. (3) 穿孔生活をほとんど放棄して軟らかい基質で潜没生活を行うタイプ.

これらの生活様式と二枚貝の殻形態の間には密接な関係



 : 殻彫刻の広がり
  : 殻の開閉の中心軸
  : 前閉殻筋痕
  : 後閉殻筋痕
  : 足孔

図 10. 殻形態と生活様式.

があり、異なる硬さの基質に適応した結果として説明可能である。たとえば、硬い基質に穿孔するタイプの殻彫刻はヤスリ状で、巣穴が破壊される確率が低く生存率などが高い反面、基質が硬いために利用できる生活空間が制限され、穿孔それ自体に生活のエネルギーの多くを費やさなければならぬ。その結果、成長速度は遅く、殻サイズは小さくなり、殻形態は硬い基質をより効率良く削剥するための道具として発達することになる。逆に、軟らかい基質に穿孔するタイプの殻彫刻はツバサガイ型で、基質の硬さによる制約が少ない分、成長速度は速く体や殻サイズは大きくなる。しかし、巣穴が破壊されたり捕食されたりする確率が高くなるので、殻を厚く丈夫にし、巣穴を深く掘り、それに合わせて体の機能を変化させている。また、穿孔生活をほとんど放棄して軟らかい基質で潜没生活を行うタイプの殻彫刻はスパイク状で、生活様式が変化した結果、殻の道具としての機能が根本的に異なっている。すなわち、基質の硬さによって受ける制約がないので、体サイズが大きくなり、体を基質内に深く沈めることで捕食の危険を回避し、殻や彫刻の形態は体が軟らかい基質内で沈み込むことを防ぐ滑り止めの役割を果たすように変化し、殻自体も薄く軽量化されている。

ウミタケガイ型二枚貝について

日本のウミタケガイ (*Barnea japonica*) には、後期鮮新世の凝灰質シルト岩に巣穴を伴う化石の産出が報告されている (Masuda and Takezawa, 1961)。しかし、現生のウミタケガイ (*Barnea japonica*) が穿孔生活をするのはこれまで知られておらず、多少とも固結した堆積岩に生息しているという報告もこれまででなされていない。また、*Zirfaea* 属にも明瞭なとげ状の刃の殻彫刻とウミタケガイ (*Barnea japonica*) によく似た体構造 (大きな殻、収縮して殻内に収納できない太く長い水管など) を持つ二枚貝が二種存在する。一種は主に半固結の基質で穿孔生活を行う *Zirfaea crispata* で、もう一種は主に砂泥底で潜没生活を行うアメリカウミタケ (*Zirfaea pilsbryi*) である。Turner (1954) によると、この二種では前者が穿孔生活に適した殻形態 (厚みのある殻、卵形の殻外形、両殻の後部腹縁が互いに接し合わないなど) を保持しているのに対して、後者はより潜没生活に適応した殻形態 (薄くもろい殻、両殻の後部腹縁が互いに接し合う、円筒状の殻後部など) を獲得している。以上の点を踏まえると、ウミタケガイ (*Barnea japonica*) のようなスパイク状の殻彫刻を持つニオガイ科二枚貝はもともと軟らかい基質 (軟質堆積岩) で穿孔生活を行っていたが、時代の経過と共に生活場所をより軟らかい基質 (半固結の堆積岩・砂泥底) へ拡大し、その過程で殻彫刻の機能を変化させ、現生においては穿孔生活をほとんど放棄し、砂泥底で潜没生活をするようになった先祖帰りの新しいタイプであると考えられる。

殻彫刻形態の区分による化石記録の整理

従来、ニオガイ科の進化史は「ニオガイ科では他の二枚貝類と同様の貝殻の開閉運動を行い軟らかい基質に穿孔する二枚貝が先に出現し、その後、背腹軸に沿って貝殻の開閉運動を行い硬い基質や木材に穿孔する二枚貝が出現した」 (Nair and Ansell, 1968; Hoagland and Turner, 1981; Seilacher, 1985) と考えられてきた。しかし、Kennedy (1974, 1993) や Kelly (1988) が整理した化石記録は、カモメガイモドキ亜科 (Martesiinae) の二枚貝がジュラ紀から、ニオガイ亜科 (Pholadinae) の二枚貝が白亜紀から化石が産出することを報告している。また、Ito (1999) は、ニオガイ (*Barnea manilensis inornata*) の個体発生上の穿孔様式の変化に基づいた研究の中で、「ニオガイ科では背腹軸を中心とする貝殻の開閉によって穿孔運動を行うカモメガイモドキ亜科 (Martesiinae) の二枚貝が先に出現し、その後、蝶番線を通る水平軸を中心とする貝殻の開閉によって穿孔運動を行うニオガイ亜科 (Pholadinae) の二枚貝が出現した」という考えを示唆している。このようなニオガイ科の適応放散の歴史に対して、研究結果から得られた殻形態と穿孔基質の関係の視点から復元を試み、本研究で採用した生活様式に基づく殻彫刻形態の区分を使用して世界で産出するニオガイ科の化石記録を整理し直した。ニオガイ科二枚貝の現生種と化石種合わせて 15 の亜属を含む 28 の属 (殻彫刻形態の各区分ごとに重複する属あり) の産出記録を殻彫刻形態の区分に従って整理し、各殻彫刻形態に区分できる属数の時代的変遷をまとめた (図 11)。今回、直接観察することのできた巣穴を伴う、もしくは原地性の化石標本の殻形態と産出した地層の岩相の関係は現生種の殻形態と穿孔基質の関係に一致した。また、文献を通じて記録を整理した化石種については、現生種の殻形態と穿孔基質の関係を基礎に化石の殻形態や殻彫刻形態の特徴、巣穴化石の有無、化石を産出した地層の岩相などの情報から総合的に判断し、属の殻彫刻形態の区分を行った。

この図よりニオガイ科では硬い基質を効率良く削ることのできるヤスリ状の殻彫刻を持つ二枚貝が最も多く、化石記録も他の殻彫刻タイプより古いことが読み取れる。ヤスリ状の殻彫刻を持つ二枚貝には岩石基質に穿孔する属以外に、木材やサンゴ、貝殻といった他の基質に穿孔する属が存在する (付表 2, 3)。これら岩石以外の基質に穿孔する二枚貝は基本的に穿孔基質となる生物の内部 (木片・サンゴ骨格・貝殻) に保存された状態で産出するので、穿孔主の特定および殻形態と穿孔基質の関係を直接観察することが容易である。今回の分析では岩石基質に穿孔するニオガイ科二枚貝について殻彫刻形態の区分を行った。しかし、さらに現生種のニオガイ上科 (Pholadacea) のヤスリ状の殻彫刻を持つ二枚貝を直接観察してみると、それらを岩石を削剥する (*Parapholas* 属, *Penitella* 属など) タイプと木材を削るタイプ (*Martesia* 属, *Teredinidae* など) の二つに区分することできる。両者ともヤスリ状としての基本的な殻彫刻形態と硬い基質を効率良く削る機能の面は共通して

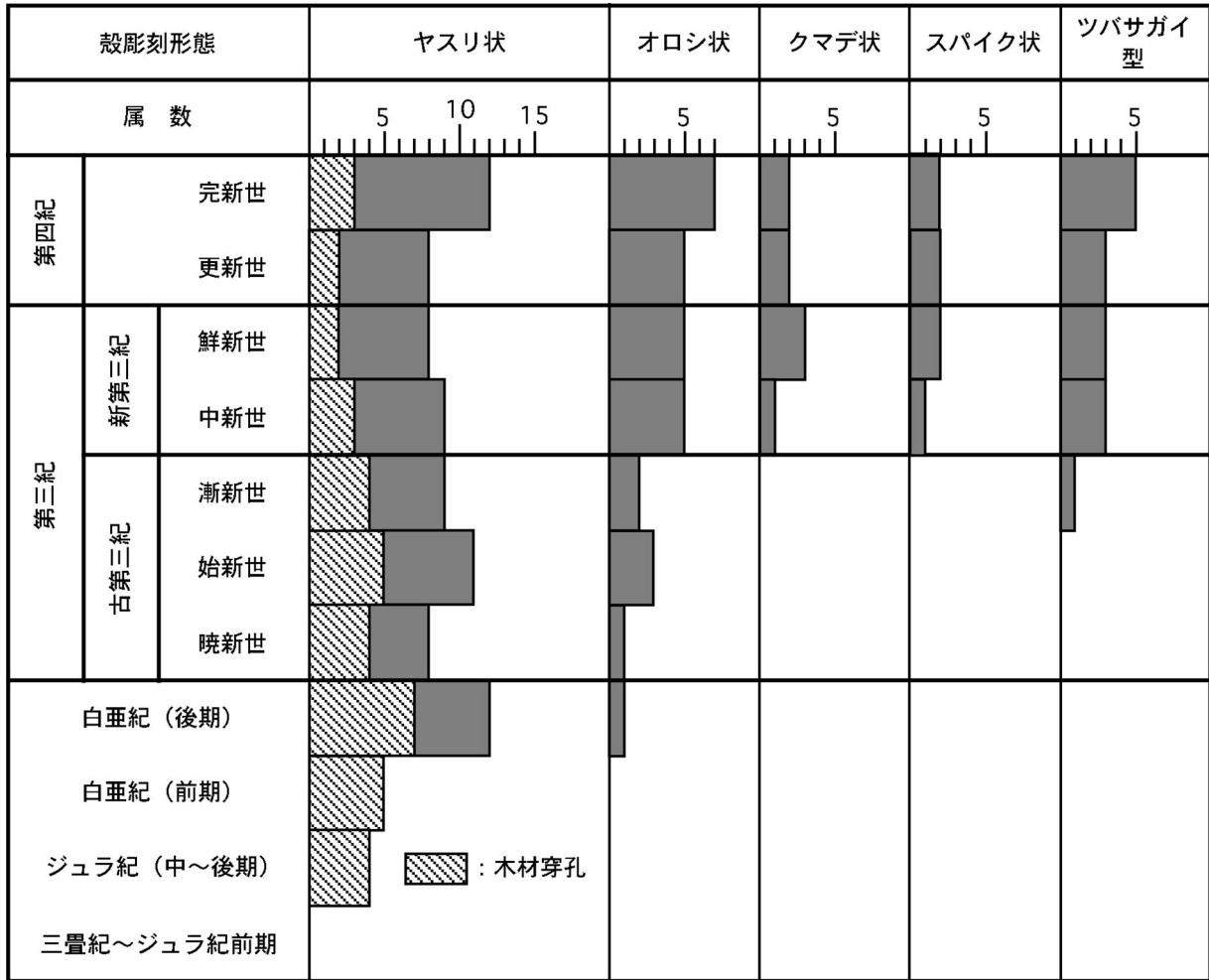


図 11. ニオガイ科の属(亜属)の殻彫刻形態と産出年代. ニオガイ科の各属(亜属)の殻彫刻形態と産出年代は付表 2 のデータをもとに作成した.

いるが、両者の間には穿孔する基質の種類に合わせた殻彫刻の機能的な違いが存在することを観察できる。岩石基質を削るタイプのヤスリ状の殻彫刻は岩石の粒子の削剥を目的としているので、彫刻の刃は大きく背が高く、成長肋間は狭く、殻彫刻は鱗の重なり合い構造を形成する(図1)。それに対して、木材を削るタイプのヤスリ状の殻彫刻は木材の繊維を削り出すためののみ状の刃で構成され、密で細かい(図12)。また、ニオガイ科の岩石穿孔性二枚貝や木材に穿孔するだけの *Martesia* 属などの二枚貝に比べて、同じ木材穿孔を行うキクイガイ亜科(Xylophagainae)やフナクタイムシ科(Teredinidae)の二枚貝では、殻の球形化(H/Lは約0.9~1.2)、後閉殻筋の肥大、木材穿孔に適した蠕虫状の形状をした身体の獲得、腐食し壊れやすい木材基質の破損に備えた石灰質棲管の形成などの木材穿孔により適応した変化が見られるだけでなく、Hoagland and Turner (1981)や Kelly (1988)によると、これらの二枚貝は削り出した木屑を食用に摂取し、それを盲腸に貯蔵し、消化することができる。木材以外の有機基質(サンゴ・貝殻)に穿孔するヤスリ状の殻彫刻を持つ二枚貝では次のような殻の特徴が見られる。サンゴに穿孔する *Jouannetia* 亜属の二

枚貝は、他のニオガイ科二枚貝に比べて殻が前後に著しく短縮しており(H/Lは約1.3、突出した被板の形成による成貝の殻外形は球状)、成貝は右殻にのみ大きな水管板を形成し、殻内部に前・後閉殻筋が付着する薄板を備えている(図12)。カキやアワビなどの貝殻に穿孔する二枚貝(*Aspidopholas* 属, *Parapholas* 属, *Penitella* 属など)は、同属の岩石基質に穿孔する種に比べて、殻が矮小化(成貝の殻長約1~2cm)する。また、サンゴや貝殻に穿孔するニオガイ科二枚貝の殻彫刻は摩耗や損傷がほとんど見られず、一部有機酸を使用した化学的穿孔を行う可能性も示唆されている(Smith, 1969; Morton, 1985, 1986)が、詳細な生態は不明である。

以上の点を踏まえてニオガイ科の適応放散を整理すると、ニオガイ科二枚貝では Kennedy (1974)や Kelly (1988)で整理された化石記録や Ito (1999)のニオガイ科二枚貝の個体発生の研究で示唆された通り、最初に木材穿孔を行う属が出現したと考えられる。そして、この中からヤスリ状の殻彫刻形態を持つ属が出現し、白亜紀後期以降になって固結した堆積岩、火山岩、サンゴや貝殻といった多様な基質へ適応していった。硬い基質へ穿孔可能なヤスリ状や

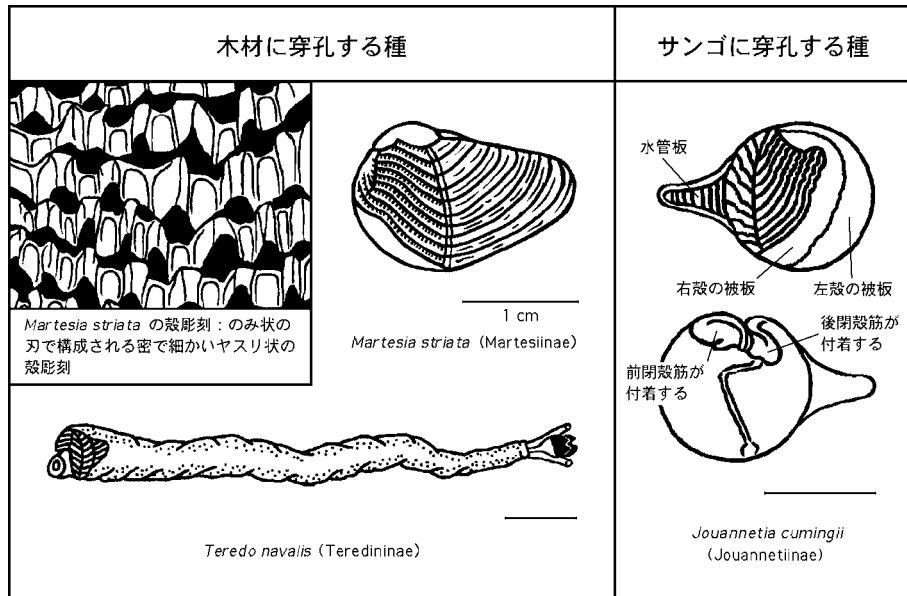


図12. 岩石以外の基質に穿孔するヤスリ状の殻彫刻を持つ種. *Jouannetia cumingii* の上図は右殻の外側, 下図は右殻の内側を示す.

オロシ状といった殻彫刻形態が白亜紀後期に出現した後、さらに、軟らかい基質（半固結の堆積岩、未固結の砂泥）に効率良く穿孔もしくは潜没することのできるツバサガイ型、スパイク状などの新しい殻彫刻形態と生活様式を持った属が出現し、ニオガイ科二枚貝の生息環境を広げていったと考えられる。特に軟らかい基質に適したツバサガイ型、スパイク状などの殻彫刻形態は主に新第三紀に入って出現したと考えられる。

謝辞

本論文をまとめるにあたり、名古屋大学環境学研究科小澤智生教授には非常に有益な指導と助言を頂いた。また、本研究を行うにあたり、東京大学総合研究博物館の伊藤泰弘博士には非常に有益な助言を頂き、文献の貸与・複写に関して便宜を計っていただいた。千葉県立中央博物館の黒住耐二博士、東京大学総合研究博物館の金沢謙一博士、国立科学博物館の斉藤寛博士、瑞浪市化石博物館の奥村好次氏、豊橋市自然史博物館の井澤伸恵氏、徳島県立博物館の中尾賢一氏には標本の閲覧に関して便宜を計っていただいた。名古屋大学環境学研究科地質・地球生物学講座生物圏進化学グループの皆様には非常に有益な助言を頂き、文献の貸与、複写に関して便宜を計っていただいた。船山展孝氏には標本の貸与に関して便宜を計っていただき、標本の収集、和歌山県での調査とサンプリングに際して、非常に有益な助言と協力を頂いた。また、匿名査読者による閲覧と非常に有益な指摘によって原稿を大きく改善することができた。御世話になった方々にこの場をお借りして心より厚く御礼申し上げます。

文献

Abbott, T. S. and Carter, M. R., 1997. Macrofossil associations from Mid-Pleistocene cyclothems, Castlecliff section, New Zealand: Implications for sequence stratigraphy. *Palaios*, **12**, 188-210.

天野和孝・品田やよい, 1997. 岩石穿孔性二枚貝の示相化石教材としての意義. *地学教育*, **50**, 189-195.

雨宮育作・大島泰雄, 1933. 岩石穿孔二枚貝類に就て. *植物及動物*, **1**, 1271-1282.

Beu, A. G. and Maxwell, P. A., 1990. Cenozoic mollusca of New Zealand. *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin*, **58**, 1-454.

Ekdale, A. A., 1985. Paleoeology of the marine endobenthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **50** 63-81.

Evans, J. W., 1968a. Factors modifying the morphology of the rock-boring clams, *Penitella penita* (Conrad, 1837). *Proceedings of the malacological Society of London*, **38**, 111-119.

Evans, J. W., 1968b. The effect of rock hardness and other factors on the shape of the burrow of the rock-boring clam, *Penitella penita*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **4**, 271-278.

Evans, J. W., 1968c. Growth rate of the rock-boring clam *Penitella penita* (Conrad, 1837) in relation to hardness of rock and other factors. *Ecology*, **49**, 619-628.

Evans, J. W., and LeMessurier, M. H., 1972. Functional micromorphology and circadian growth of the rock-boring clam *Penitella penita*. *Canadian Journal of Zoology*, **50**, 1251-1258.

Gardner, J., 1943. Mollusca from the Miocene and Lower Pliocene of Virginia and north Carolina Part 1. Pelecypoda. *U. S. Geological Survey Professional Paper*, **199-A**, 1-144, pl.1-23, Washington.

Hoagland, K. E. and Turner, R., 1981. Evolution and adaptive Radiation of wood-boring bivalves (Pholadacea). *Malacologia*, **21**, 111-148.

伊藤泰弘, 1994. 穿孔性二枚貝カモメガイの形態変異と岩石の硬さとの関係. *日本ベントス学会誌*, (47), 23-36.

Ito, Y., 1999. Ontogenetic changes in boring behavior by the rock-boring bivalve, *Barnea manilensis* (Pholadidae). *The Veliger*, **42**, 157-168.

Itoigawa, J., 1963. Miocene rock- and wood-boring bivalves and their burrows from the Mizunami Group, central Japan. *The Journal of Earth Science, Nagoya University*, **11**, 101-123.

糸魚川淳二, 1963. 中新世穿孔性貝類およびその生痕の化石. *地球科学*, **67**, 1-12.

- Kelly, S. R. A., 1988. Cretaceous wood-boring bivalves from western Antarctica with a review of the Mesozoic Pholadidae. *Palaentology*, **31**, 341-372.
- Kennedy, G. L., 1974. West American Cenozoic Pholadidae (Mollusca: Bivalvia). *San Diego Society of Natural History Memoirs*, **8**, 2-127.
- Kennedy, G. L., 1989. Status of *Penitella Gabbi* (Tryon, 1863) in the Eastern and Western Pacific, and Description of the Previously Misidentified Eastern Pacific Species (Bivalvia: Pholadidae). *The Veliger*, **32**, 313-319.
- Kennedy, G. L., 1993. New Cretaceous and Tertiary Pholadidae (Mollusca: Bivalvia) from California. *Journal of Paleontology*, **67**, 397-404.
- Masuda, K. and Takezawa, R., 1961. On an interesting sand-pipe from the environs of Sendai, Miyagi prefecture, northwest Honshu, Japan. *Saito Ho-on Kai Museum Research Bulletin*, **30**, 39-46.
- Masuda, K. and Takezawa, R., 1968. Sandpipes penetrating igneous rocks in the environs of Sendai, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (72), 351-362.
- 増田孝一郎・松島義章, 1969. 神奈川真鶴岬の火山岩に穿孔する二枚貝について. *Venus*, **28**, 101-108.
- 増田孝一郎, 1971. 火山岩に穿孔する二枚貝について. *地学研究*, **22**, 371-375.
- Morton, B. S., 1971. A note on *Martesia striata* (Pholadidae) tunneling into plastic piping in Hong Kong. *Malacological Review*, **4**, 207-208.
- Morton, B. S., 1985. A pallial boring grand in *Barnea manilensis* (Bivalvia: Pholadidae). In Morton, B. and Dudgeon, D. eds., *Proceedings of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong, 1983*, 191-197, Hong Kong University Press, Hong Kong.
- Morton, B. S., 1986. The biology and functional morphology of the coral-boring *Jouannetia cumingii* (Bivalvia: Pholadacea). *Journal of Zoology, Series A (London)*, **208**, 339-366.
- Nair, N. B. and Ansell, A. D., 1968. The mechanism of boring in *Zirfaea crispata* (L.). (Bivalvia: Pholadidae). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **170**, 155-173.
- 奈良正和, 2000. 生痕化石から読む古生態・古環境. 奈良正和 (編), *ダイナミック古生態学 古環境と化石底生群集との相互作用*, 69-95, 日本古生物学会.
- Okamoto, M. and Habe, T., 1987. Description of *Nipponopholas satoi* n. gen. & n. sp. (Bivalvia: Pholadidae). *Venus*, **46**, 133-136.
- 大森昌衛・福田芳生, 1976. マガキの殻体に穿孔しているモモガイの古生態について—千葉市谷当町の上岩橋層上部に発達しているカキ礁の研究(第1報)—. *地球科学*, **30**, 9-14.
- Röder, H., 1977. Zur Beziehung zwischen Konstruktion und Substrat bei mechanisch bohrenden Bohrmuscheln (Pholadidae, Terebrinidae). *Senckenbergiana maritima*, **9**, 105-213.
- Seilacher, A., 1985. Bivalve morphology and function. In Bottjer, D. J., Hickman, C. S. and Ward, P. D. eds., *Mollusks - Note for a short course*, 88-101, University of Tennessee, Knoxville, Tennessee.
- 品田やよい・天野和孝, 1995. 更新世前期の大桑・万願寺動物群中の岩石穿孔性二枚貝化石群集. *化石*, **58**, 10-19.
- Smith, E. H., 1969. Functional morphology of *Penitella conradi* relative to shell penetration. *American Zoologist*, **9**, 869-880.
- Stephenson, R. W., 1952. Large invertebrate fossils of the Woodbine Formation (Cenomanian) of Texas. *U.S. Geological Survey Professional Paper*, **242**, 1-226, pl. 8-59.
- Suter, H., 1917. Description of new Tertiary mollusca occurring in New Zealand, accompanied by a few notes on necessary changes in nomenclature. Part I. *New Zealand Geological Survey Bulletin*, **5**, 1-93, pl. 1-13, Wellington.
- Turner, R. D., 1954. The family Pholadidae in the western Atlantic and the eastern Pacific, Part I - Pholadinae. *Johnsonia*, **3**, 1-64.
- Turner, R. D., 1955. The family Pholadidae in the western Atlantic and the eastern Pacific, Part II - Martesiinae, Jouannetiinae and Xylophaginae. *Johnsonia*, **3**, 65-160.
- Turner, R. D., 1969. Superfamily Pholadacea Lamarck. In Moore, R. E. ed., *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N (Volume 2), Mollusca 6, Bivalvia*, N702-741. The Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas.
- Wong, P. S., 1982. The morphology and population dynamics of *Aspidopholas obtecta* (Bivalvia: Pholadidae) boring into the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Hong Kong. *Journal of Zoology, London*, **198**, 495-513.

(2002年6月25日受付, 2002年12月19日受理)



付表1. 測定を行った種の個体数と殻彫刻形態, 測定を行った標本は現地で採集した標本と個人・博物館所蔵の標本に分けてリストした, 表中で産出年代の明記されていないものは全て現生の個体である, 個人・博物館所蔵の標本についてはラベルの産地を明記した(産地表示のないものは明記していない).

日本種	測定した個体数			産地	産出年代	地層	所蔵
PHOLADINAE : ニオガイ亜科	現生種	化石種	殻彫刻形態				
<i>Barnea</i> : ニオガイ属							
<i>Barnea (Anchomasa) manilensis</i>	2		クマデ状	沖縄県 照間			
: オニオガイ	14		クマデ状	沖縄県 名城			
		2	クマデ状	熊本県 御所浦島	完新世		
	1		クマデ状	沖縄県 羽地内海			個人所有標本
	2		クマデ状	沖縄県 残派岬			個人所有標本
	4		クマデ状	沖縄県 豊見城			個人所有標本
	3		クマデ状	高知県			国立科学博物館
	10		クマデ状	沖縄県			国立科学博物館
	16		クマデ状				東京大学総合研究博物館
<i>Barnea (Anchomasa) manilensis inornata</i>	3		オロシ状	千葉県 太東崎			
: ニオガイ	11		オロシ状	神奈川県 七里ヶ浜			
	1		オロシ状	石川県 能登			
	17		オロシ状	石川県 松任海浜公園			
	22		オロシ状	静岡県 御前崎			
	2		オロシ状	愛知県 内海			
	14		オロシ状	愛知県 野間			
	7		オロシ状	愛知県 南知多			
	83		オロシ状	和歌山県 田辺			
		8	オロシ状	千葉県 太東崎	完新世		
		2	オロシ状	千葉県 香	完新世	沼サンゴ層	
	5		オロシ状	千葉県 塩見			個人所有標本
	1		オロシ状	千葉県 西江見			千葉県立中央博物館
	3		オロシ状	千葉県 美浜区 人工海浜			千葉県立中央博物館
	8		オロシ状	神奈川県 横須賀			千葉県立中央博物館
	20		オロシ状	新潟県 佐渡島			国立科学博物館
	4		オロシ状	神奈川県 馬堀			国立科学博物館
	4		オロシ状	相模湾			国立科学博物館
	5		オロシ状	山口県			国立科学博物館
	18		オロシ状				東京大学総合研究博物館
	4		オロシ状				徳島県立博物館
<i>Barnea (Barnea) sp.</i>	3		ツバサガイ型	石川県	前期更新世	大桑層	
<i>Barnea (Umitakea) japonica</i> : ウミタケガイ		1	スパイク状	愛知県 赤羽根	前期更新世	瀨美層群高松泥層	
	1		スパイク状	有明海			個人所有標本
	2		スパイク状	有明海			千葉県立中央博物館
	1		スパイク状	広島県 井手吉			国立科学博物館
	9		スパイク状	有明海			国立科学博物館
	3		スパイク状	有明海			豊橋市自然史博物館
	3		スパイク状				豊橋市自然史博物館
		2	スパイク状	高知県	鮮新世	唐ノ浜層群穴内層	個人所有標本
<i>Zirfaea</i> : ニオガイモドキ属							
<i>Zirfaea subcostricta</i> : ニオガイモドキ	1		オロシ状	千葉県 小湊			
	2		オロシ状	千葉県 保田			
	1		オロシ状	神奈川県 七里ヶ浜			
	3		オロシ状	石川県 能登			
	1		オロシ状	静岡県 御前崎			
	1		オロシ状	愛知県 知多			
	3		オロシ状	和歌山県 田辺			
		3	オロシ状	千葉県 太東崎	完新世		
		1	オロシ状	千葉県 西郷	完新世	沼サンゴ層	
	2		オロシ状	千葉県 太東崎			千葉県立中央博物館
	5		オロシ状	神奈川県 本牧			国立科学博物館
	5		オロシ状	神奈川県 松輪			国立科学博物館
	2		オロシ状	相模湾			国立科学博物館
	4		オロシ状	紀伊			国立科学博物館
	6		オロシ状				東京大学総合研究博物館
		7	オロシ状	岐阜県	前期中新世	瑞浪層群宿洞砂岩層	瑞浪市化石博物館
<i>Zirfaea sp.</i>	3		スパイク状	石川県	前期更新世	大桑層	
MARTESINAE : カモメガイモドキ亜科							
<i>Parapholas</i> : モモガイ属							
<i>Parapholas quadrizonata</i> : モモガイ	12		ヤスリ状	和歌山県 田辺			
	3		ヤスリ状	神奈川県 松輪			国立科学博物館
	7		ヤスリ状	神奈川県 葉山			国立科学博物館
	2		ヤスリ状	相模湾			国立科学博物館
	4		ヤスリ状	紀伊			国立科学博物館
	3		ヤスリ状	長崎県 福江島			国立科学博物館
	1		ヤスリ状	紀伊南部			豊橋市自然史博物館
<i>Parapholas minoensis</i>		2	ヤスリ状	岐阜県	前期中新世	瑞浪層群宿洞砂岩層	瑞浪市化石博物館

付表 1(つづき)

<i>Penitella</i> : カモメガイ属						
<i>Penitella chisimana</i> : チシマカモメガイ	1	ヤスリ状	禰太 垂庭湾			国立科学博物館
	2	ヤスリ状	北海道 白糠沖			国立科学博物館
	2	ヤスリ状	北海道 釧路			国立科学博物館
	3	ヤスリ状	千島列島			徳島県立博物館
<i>Penitella gabbi</i>	2	ヤスリ状	千葉県 塩見			
	10	ヤスリ状	神奈川県 七里ヶ浜			
	9	ヤスリ状	石川県 松任海浜公園			
	22	ヤスリ状	静岡県 御前崎			
	4	ヤスリ状	福島県 いわき			
	5	ヤスリ状	愛知県 一色			
	3	ヤスリ状	千葉県 太東崎			個人所有標本
	1	ヤスリ状	千葉県 吉尾			個人所有標本
	2	ヤスリ状	千葉県 大房岬			千葉県立中央博物館
	1	ヤスリ状				千葉県立中央博物館
	2	ヤスリ状	北海道 釧路			千葉県立中央博物館
	28	ヤスリ状	千葉県 銚子			千葉県立中央博物館
	3	ヤスリ状	神奈川県 荒崎			国立科学博物館
	3	ヤスリ状	神奈川県 稲村ヶ崎			国立科学博物館
	2	ヤスリ状	静岡県 下田			国立科学博物館
2	ヤスリ状	静岡県 御前崎			国立科学博物館	
14	ヤスリ状				国立科学博物館	
2	ヤスリ状	北海道 稚内			国立科学博物館	
1	ヤスリ状	静岡県 御前崎			東京大学総合研究博物館	
1	ヤスリ状	静岡県 御前崎			豊橋市自然史博物館	
15	ヤスリ状	愛知県 野間			豊橋市自然史博物館	
<i>Penitella kamakurensis</i> : カモメガイ	27	ヤスリ状	愛知県 小野浦			
	47	ヤスリ状	和歌山県 田辺			
	1	ヤスリ状	愛知県 一色			個人所有標本
	3	ヤスリ状	兵庫県 淡路島			個人所有標本
	1	ヤスリ状	神奈川県 横須賀			千葉県立中央博物館
	6	ヤスリ状	神奈川県 松輪			国立科学博物館
	4	ヤスリ状	神奈川県 葉山			国立科学博物館
	9	ヤスリ状	相模湾			国立科学博物館
	2	ヤスリ状	三河湾			国立科学博物館
	9	ヤスリ状				東京大学総合研究博物館
	2	ヤスリ状	神奈川県 横須賀			豊橋市自然史博物館
	3	ヤスリ状	神奈川県 逗子			豊橋市自然史博物館
	1	ヤスリ状	愛知県 知多			豊橋市自然史博物館
	1	ヤスリ状	愛知県 野間			豊橋市自然史博物館
	1	ヤスリ状	香川県 豊浜			豊橋市自然史博物館
2	ヤスリ状				豊橋市自然史博物館	
<i>Penitella</i> sp.	9	ヤスリ状	岐阜県	前期中新世 瑞浪層群洞洞砂岩層		瑞浪市化石博物館
外国種						
PHOLADINAE : ニオガイ亜科						
<i>Barnea</i> : ニオガイ属						
<i>Barnea (Anchomasa) similis</i> : マオリニオガイ	3	クマデ状	ニュージーランド			個人所有標本
	4	クマデ状	ニュージーランド	更新世	シェークスピア層群	個人所有標本
<i>Barnea (Barnea) candida</i> : ヨーロッパニオガイ	1	ツバサガイ型	イギリス			個人所有標本
	2	ツバサガイ型	スペイン			個人所有標本
	2	ツバサガイ型				個人所有標本
	3	ツバサガイ型				東京大学総合研究博物館
<i>Barnea (Umitakea) dilatata</i> : タイワンウミタケ	5	スパイク状				千葉県立中央博物館
	3	スパイク状				国立科学博物館
<i>Cyrtopleura</i> : テンシノツバサ属						
<i>Cyrtopleura (Schobinopholas) costata</i> : テンシノツバサガイ	3	ツバサガイ型				個人所有標本
	2	ツバサガイ型				千葉県立中央博物館
	1	ツバサガイ型	アメリカ合衆国 フロリダ州			国立科学博物館
	1	ツバサガイ型				東京大学総合研究博物館
1	ツバサガイ型				豊橋市自然史博物館	
<i>Pholas</i> : ヒカリニオガイ属						
<i>Pholas (Monothyra) orientalis</i> : ベガサスノツバサガイ	3	ツバサガイ型				個人所有標本
	1	ツバサガイ型				千葉県立中央博物館
	9	ツバサガイ型				国立科学博物館
	3	ツバサガイ型	インドネシア カリマンタン島			豊橋市自然史博物館
	2	ツバサガイ型	インドネシア バンダルスリプガ湾			豊橋市自然史博物館
<i>Pholas (Pholas) dactylus</i> : ヒカリニオガイ	2	オロシ状				東京大学総合研究博物館
<i>Zirfaea</i> : ニオガイモドキ属						
<i>Zirfaea crispata</i>	2	クマデ状				東京大学総合研究博物館

付表2. ニオガイ科の属(亜属)の殻彫刻形態と産出年代(※キクイガイ亜科は除く)。ニオガイ科の各属の殻彫刻形態の区分と産出年代、穿孔基質は **敢**Suter, 1917; **柑**Gardner, 1943; **桓**Stephenson, 1952; **棺**Turner, 1954; **款**同, 1955; **歛**同, 1969; **汗**Masuda and Takezawa, 1961; **漢**同, 1968; **澗**増田・松島, 1969; **灌**増田, 1971; **環**Itoigawa, 1963; **甘**Morton, 1971; **監**同, 1986; **看**Kennedy, 1974; **竿**同, 1993; **管**大森・福田, 1976; **簡**Hoagland and Tumer, 1981; **緜**Wong, 1982; **缶**Okamoto and Habe, 1987; **翰**Kelly, 1988; **肝**Bew and Maxwell, 1990; **艦**天野・品田, 1997; **莞**Abbott and Carter, 1997 の文献と観察をもとに作成した。

殻彫刻形態	亜科	属(亜属)	亜属	産出年代	穿孔基質(岩石)	穿孔基質(その他)	判断材料とした文献	
ヤスリ状	Pholadinae	<i>Clavipholas</i>		白亜紀後期			(20)	
				完新世	硬質堆積岩	(木材)	(19)	
	Martesiinae	<i>Aspidopholas</i>		始新世, 完新世	軟質堆積岩, 粘土	貝殻, サンゴ	(6), (13), (18)	
				完新世		貝殻(木材?)	(5), (6)	
				中新世			(6)	
				白亜紀後期		木材	(6), (20)	
				始新世			(6)	
				完新世		木材	(5), (6)	
			<i>Martesia</i>	<i>Martesia</i>	石炭紀?, ジュラ紀~完新世	石灰質岩	木材(プラスチック)	(2), (5), (6), (12), (13), (20)
			<i>Martesia</i>	<i>Paramartesia</i>	始新世		木材	(6), (14)
			<i>Martesia</i>	<i>Particoma</i>	石炭紀?, ジュラ紀~完新世		木材(貝殻)	(2), (5), (6), (14), (18), (20)
			<i>Opertochasma</i>		ジュラ紀後期~漸新世		木材	(3), (6), (14), (20)
			<i>Parapholas</i>		白亜紀後期~完新世	玄武岩, 硬質堆積岩, 軟質堆積岩, 粘土	貝殻	(5), (6), (11), (14), (16), (20), (21), (22)
			<i>Penitella</i>		漸新世~完新世	安山岩, 硬質堆積岩, 軟質堆積岩	貝殻	(5), (6), (8), (9), (10), (14)
			<i>Ramsetia</i>		白亜紀後期			(6), (20)
			<i>Teredina</i>		白亜紀後期~中新世中期		木材	(6), (20)
	<i>Turnus</i>		ジュラ紀中期~白亜紀		木材	(6), (14), (20)		
	<i>Xylophomya</i>		白亜紀		木材	(6), (20)		
	Jouannetiinae	<i>Jouannetia</i>	<i>Jouannetia</i>	白亜紀後期~完新世	軟質堆積岩, 石灰質岩	サンゴ	(5), (6), (11), (13), (14), (20)	
			<i>Pholadopsis</i>	白亜紀後期~完新世	軟質堆積岩	サンゴ	(5), (6), (14), (20)	
			<i>Nettastomella</i>	鮮新世~完新世	軟質堆積岩		(5), (6), (14), (15)	
<i>Scyphomya</i>			第三紀~完新世			(6)		
オロシ状	Pholadinae	<i>Barnea</i>	<i>Anchomasa</i>	白亜紀後期~完新世	軟質堆積岩	木材	(3), (4), (6), (14), (15), (17), (20), (21)	
			<i>Cyrtopleura</i>	完新世	軟質堆積岩		(4), (6)	
			<i>Pholas</i>	中新世~完新世	軟質堆積岩		(4), (6)	
			<i>Zirfaea</i>	中新世~完新世	軟質堆積岩	(木材)	(2), (4), (11)	
	Martesiinae	<i>Chaceia</i>		中新世~完新世	軟質堆積岩, 粘土		(5), (6), (14), (15)	
				始新世	砂泥		(6)	
			<i>Pholadidea</i>	始新世~完新世	軟質堆積岩, 砂泥	(木材)	(1), (5), (6), (11), (21)	
			<i>Pholadidea</i>	完新世	砂泥	(木材)	(1), (5), (6), (14)	
クマデ状	Pholadinae	<i>Barnea</i>	<i>Anchomasa</i>	鮮新世~完新世	軟質堆積岩		(21), (23)	
			<i>Umitakea</i>	鮮新世	凝灰質シルト岩		(7)	
			<i>Zirfaea</i>	中新世~完新世	砂泥		(4), (6), (14)	
スパイク状	Pholadinae	<i>Barnea</i>	<i>Umitakea</i>	鮮新世~完新世	砂泥		(6)	
			<i>Zirfaea</i>	中新世~完新世	砂泥, 粘土		(4), (6), (14)	
ツバサガイ型	Pholadinae	<i>Barnea</i>	<i>Barnea</i>	中新世~完新世	軟質堆積岩		(4), (6)	
			<i>Cyrtopleura</i>	<i>Scobinopholas</i>	中新世~完新世	砂泥		(2), (4), (6), (14)
			<i>Pholas</i>	<i>Monothyra</i>	完新世	砂泥		(6)
			<i>Pholas</i>	<i>Thovana</i>	中新世~完新世	砂泥		(4), (6), (14)
			<i>Talona</i>		完新世			(6)
			<i>Zirtona</i>		漸新世			(1), (6)

付表3. キクイガイ亜科とフナクイムシ科(亜科)の殻彫刻形態と産出年代, キクイガイ亜科とフナクイムシ科の殻彫刻形態と産出年代, 穿孔基質は **敢**Turner, 1955; **柑**同, 1969; **桓**Kennedy, 1974; **棺**Kelly, 1988 の文献と観察をもとに作成した。

殻彫刻タイプ	科	亜科	時代	穿孔基質(岩石)	穿孔基質(その他)	判断材料とした文献
ヤスリ状	Pholadidae	Xylophaginae	白亜紀後期~完新世		木材, ケーブル	(1), (2), (3), (4)
ヤスリ状	Teredinidae	Bankiinae	暁新世~完新世		木材	(2)
		Teredininae	始新世~完新世		木材	(2)
		Zachsiinae	完新世		海草の地下茎	(2)
		Kuphinae	始新世?, 完新世	砂泥	木材?	(2)