# 貝形虫類の背甲:構造とクチクラ形成に関する総説

# 山田晋之介

東京大学理学系研究科地球惑星科学専攻

# Review of studies on structure and cuticle formation of ostracod carapace

# Shinnosuke Yamada

Geosphere and Biosphere Science Group, Department of Earth and Planetary Science, The University of Tokyo, Hongo 7-3-1, Bunkyo-ku, Tokyo 113-0033 (shinnosuke@eps.s.u-tokyo. ac.jp)

**Abstract.** Ostracod carapaces are thought to be exceptional materials for understanding on evolution of exoskeleton in arthropods practically, because they are preserved as fossils and have anatomically important features. Nevertheless, more histological understandings of carapace are necessary to exert the high potential subsisting in the carapace features and to understand the evolution of Ostracoda profoundly.

This paper reviews recent knowledge on the structure and cuticle formation of ostracod carapace from the point of histological view. Previous papers on carapace structure have been carried out from the two points of views. One is the biological view to clarify the carapace structure anatomically and the other is the paleontological view to elucidate mainly the structure of hard tissues preserved as fossils. Most of them, however, only focused on descriptions on the microstructures of hard parts. Though ultrastructural studies on the carapace comprising "dead tissues" and "living tissues" should be carried out by means of both SEM and TEM, the number of species treated in these studies is very small. The comprehensive elucidation of carapace as a part of active animal body.

Key words: Arthropoda, exoskeleton, carapace, ultrastructure, cuticle formation, Ostracoda

# はじめに

節足動物は、動物界で最も種多様性の高い分類群であ り, 我々の生活に身近な昆虫類だけでも, 世界で約75万 種以上が記載されている(Wilson, 1993). 生物学の長い 歴史の中で節足動物は優れた研究素材として,多くの研 究者達に扱われており,その結果,分類学のみならず生 態学,発生学,遺伝学など様々な分野で,生物学の進歩 に貢献してきた (McKinnon and Arnot, 1985; Shuster, 1992; Halder et al., 1995; Emlen, 2001). そして, 現在でも 分子生物学の分野において, 節足動物はモデル生物の一 群として扱われている (Ronshaugen et al., 2002; Peel and Akam, 2003; Zhou et al., 2006). このような華々しい活躍 を見せてきた節足動物だが、古生物学という化石を主に 扱う学問では, 化石収集家にも人気の高い三葉虫類を除 くと、それほど重要ではない分類群として扱われてきた. その理由はただひとつ、化石として残るケースが一部の分 類群を除き、稀だからである.しかし、近年の古生物学に おいて, 節足動物が重要視されているのは, 進化生物学上 の大発見となった"カンブリア大爆発"の主要メンバーが

十分に聞き取れているとは言えないのが現状である.

貝形虫類の背甲(carapace)は、一般にその大部分が

節足動物であったからに他ならない.

多くの節足動物の外骨格は, 主にキチン質などの硬タン

パクで構成されており、この場合、発見される殆どの節足

動物の化石は、二次元的な平面に動物体が変形した状態で

保存されている.しかしながら,節足動物の中には炭酸カ

ルシウムを外骨格に取り込み、個体発生の初期段階から強

固な背甲(もしくは背板)を持つ分類群が存在する. それ

らは貝形虫類(Ostracoda)と三葉虫類(Trilobita)であ

る.後者は、節足動物の体制を反映した複雑多様な装甲板

の形状に加え、古生代の絶滅生物ということもあり、非常

に有名な化石節足動物の一群である.しかしながら,絶滅 生物は我々に多大なロマンを与えてくれる反面,化石化の

過程で動物体の大部分を失っているため、その生物像を正 確に捉えるのは困難である.その一方で、先に挙げた貝形

虫類は、知名度という点では三葉虫類に及ばないものの、

彼らに勝るとも劣らぬ種多様性と形態的多様性を持ち,か

つ古生代初期から現在までを生き抜いてきた生物史の生

き証人である.しかし,その証人の声を我々古生物学者は,



図1. 様々な背甲表面装飾. A. Cythere omotenipponica (海生種), B. Neonesidea oligodentata, (海生種), C. Schizocythere kishinouyei (海生 種), D. Xestoleberis hanaii (海生種), E. Keijia demissa (海生種), F. Loxoconcha pulchra (汽水種), G. Melavargula japonica (海生種), H. Cypria reptans (淡水種), I. Bicornucythere bisanensis (海生種), J. Keijcyoidea infralittolaris (海生種), K. Vestalenula cornelia (淡水種), L. Semicytherura kazahana (海生種). 全て左殻. スケールは全て 100 µm.



図 2. 貝形虫類の体制. Podocopa 目貝形虫 *Xestoleberis hanaii* を例に示した. A. 軟体部が付着している右殻, B. 動物体から剥離した左殻, C. 閉殻筋痕, D. 右殻蝶番歯列, E. 左殻蝶番歯列. 破線で囲まれた領域(\*) は軟体部付着域を示す. ILC. 内殻クチクラ, MI. 折り返し構造. スケールは A, B では 100 μm. その他では 50 μm.

方解石で構成されているために,地層中から化石として多 産する.貝形虫類の化石記録は,古生代初期まで遡るこ とができ,海生のものだけで少なくとも5万種が記載され ている(塚越,2004).その背甲の表面には,複雑な彫刻 がしばしば観察され,この特徴は特に海生種で顕著に見 られる(図1).さらに背甲の内側には,閉殻筋(adductor muscle)や付属肢(appendage)を吊す筋肉の付着痕(図 2-C)や,背側縁辺部に左右の殻で噛み合う構造になって いる蝶番歯列(hingement)(図2-D,E)を発達させる分 類群も存在する.背甲には,このような生物体の情報を 含んだ形質が数多く存在するものの,これまでの研究で は,これらの構造を,生物組織学的にアプローチした研 究は著しく少ない(Okada, 1982a; Keyser, 1990; Yamada, 2007a). しかしながら, そのような研究から得られる成 果は,現生種の背甲構造の理解を深めるだけでなく, 化石 標本から細胞レベルの生物体情報を引き出すことを可能 する.本論ではその前段階として,貝形虫類の背甲構造 とその形成に関して,過去の研究と筆者自身のデータを 軸として概説していく.なお,本論で用いる背甲構造に 関する用語は特に断りが無い場合,Yamada *et al.*(2004) と Yamada (2007b)の定義に準ずる.

# 背甲の基本構造

貝形虫類の背甲は、軟体部(図2-A)を包み込んでい る外骨格の一部であり、大多数の分類群において"二枚の 殻"により構成される.背甲は軟体部付着域(attachment region)と、軟体部非付着域(domiciliary region)の2 つの部分に区分することができ、後の説明を簡便に行うた めにここで定義付けをしておく.貝形虫の片方の殻を剥離 して、その裏側を観察した時に、蝶番構造の両端と閉殻筋 痕の最下部を結んだ領域が「軟体部付着域」で(図2-B)、 軟体部はこの面で背甲に癒合している.その背側縁辺部で は蝶番構造が発達しており、領域前方には筋肉痕が密集 している.それ以外の領域は「軟体部非付着域」であり、 この領域において、背甲は外殻と内殻から構成される(図 3).また、成体では腹側縁辺部内側のクチクラを石灰化 している分類群が多い(図2-B).

#### 背甲の微細構造

貝形虫の外皮は一般的な節足動物の外皮と同じく, クチ クラ(外骨格; cuticle)と表皮細胞(epidermis)の2つ の部位から構成される.この2つの部位からなる外皮セッ トが折り返し構造を成すことで、軟体部を包み込む背甲が 形成される. それゆえ背甲の大部分を占める軟体部非付 着域では、2層に重なった表皮細胞が2層のクチクラに挟 まれた構造が発達することになる (図3). このとき, 動 物体外側に位置する1セットを外殻 (outer lamella),内 側のセットを内殻(inner lamella)と呼ぶ(図 3-B). 軟 体部付着域では、内殻は軟体部の外皮と連続するため、 背甲は外殻のみで構成されている.かつては、外殻と内 設は全く別の構造体であり, それらが縁辺部で癒着する ことで背甲が成り立っているという考えが主流だったが (Sylvester-Bradley, 1941; Morkhoven, 1962), Harding (1964)が光学顕微鏡切片の観察によって、背甲は全て連 続した外骨格であることを証明して以来,外殻と内殻の構 造の違いは、同じ外骨格の構造変形に過ぎないと認知され ている (Kornicker, 1969; Hanai and Ikeya, 1991).

外殻は上クチクラ(epicuticle), 原クチクラ(procuticle), 膜層(membranous layer),外表皮細胞(outer epidermal cell)で構成されており,通常化石として保存されるのは, 原クチクラの石灰質部位のみである(図 3-B).また,特 定の種において,外殻の原クチクラはさらに外クチクラ (exocuticle),内クチクラ(endocuticle)に区分される(Bate and East, 1972; Okada, 1982a).一方,内殻は上クチクラ, 原クチクラ,内表皮細胞(inner epidermal cell)から成 り立っており,膜層は確認されていない.これらの構造の 他,外表皮細胞と内表皮細胞の間には,真皮(皮下)細胞 (subdermal cell)が不定形状の細胞として確認されている (Okada, 1982a).



図3. 貝形虫類の背甲構造. Podocopa 目貝形虫 Bicornucythere bisanensis を例に示した. A. 左殻前部を割断して軟体部を剥離 した個体の概略図, B. 背甲割断面の拡大概略図. 化石として保 存されるのは外殻の原クチクラ(灰色部分)だけである.

#### 背甲の超微細構造

#### 上クチクラ

節足動物の外骨格表面は上クチクラで覆われており、こ のクチクラは一部の寄生性の分類群を除いて、節足動物 門のほとんどの分類群に存在している.節足動物の上ク チクラは、構成する物質や形成時期の違いによっていく つかの層に細分され (Dennell, 1947; Wigglesworth, 1947; Locke, 1964; Weis-Fogh, 1970; Green and Neff, 1972)、そ の機能は伝統的に、原クチクラ保護と動物体の水分保持で あるとされてきた (Price and Holdich, 1980; Powell and Halcrow, 1985). 基本的に構成要素はタンパク質と脂質で あるが、十脚類では上クチクラ内に炭酸塩を含有する種も 確認されている (Felgenhauer, 1992).

貝形虫類の背甲も上クチクラで全体が覆われている.外 殻では上クチクラのみで微小彫刻を形作る場合もあるが, 内殻では平滑な層のみが確認されている(図4).上クチ クラは通常,背甲表面の薄い層として認識されるが,左右



図4. 上クチクラの超微細構造. A~Eは外殻の上クチクラ, F~Hは内殻の上クチクラを示した. A. Cythere omotenipponica, B. Loxoconcha pulchra, C. Keijia demissa, D. Psammocythere sp., E. Schizocythere kishinouyei, F. Cythere omotenipponica, G. Keijcyoidea infralittolaris, H. Cypria reptans, I. Neonesidea oligodentata, J. Aurila hataii. EPC. 上クチクラ, EPC1. 外側上クチクラ, EPC2. 内側上クチクラ, PRC. 原クチクラ, SL. 耳縁. スケールはA, D, Fでは0.5 µm, B, Cでは0.7 µm, E, Hでは0.3 µm, G, Jでは2.0 µm, Iでは8.0 µm.

の背甲が閉じ合わさる縁辺部(自由縁)においては、二枚 の殻が密閉されるようにシールするための有機質突起で ある耳縁 (selvage) を発達させる (図 4-I, J). 上クチク ラはいくつかの層に細分できる(図4-A~4-E). その構 成物質までは同定されていないが、他の節足動物との形態 比較から、安定な形状の層はタンパク質で、不安定な形状 の層は脂質で構成されていると考えられる. これまで貝形 虫の上クチクラを,構成物質が未同定にも関わらず,背甲 表面を覆う"キチンコーティング"と呼称する研究も多 かったが (Kesling, 1951; Morkhoven, 1962), 節足動物の 上クチクラはキチンを含まないのが通例である (Neville, 1975). Okada (1982a) は透過型電子顕微鏡 (TEM) を 用 い た 観察 か ら, Cythere 上科貝形虫 Bicornucythere bisanensis の上クチクラは、3つの層に区分できることを 示し、最も外側の薄層はLocke(1966)で報告された昆虫 類 Calpodes ethlius の上クチクラの cuticulin layer と, その構 造や形成過程が類似することから, 互いの相同性をほのめ かしている.

# 原クチクラ

#### 1. 外殻

節足動物の原クチクラは、切片の染色反応や炭酸塩結晶 の軸方向に基づいて、外クチクラと内クチクラに細分され てきた(Taylor and Richards, 1965; Neville, 1975). この 区分は、原クチクラの構成物質や形成時期の違いを明確に 反映するため、その機能や形成機構を議論するための重 要な指標となる.いくつかの例外が報告されているもの の(Neville, 1975; Price and Holdich, 1980),ほとんどの 分類群で外クチクラは脱皮前に形成されるのに対し、内ク チクラは脱皮後にのみ分泌される(Neville, 1975).また、 前者は脱皮後になめされるが、後者はなめされることなく 形成を完了するといった、生理学的な形成機構の違いも挙 げられる.

貝形虫類の背甲の原クチクラは、外殻と内殻で厚さば かりでなく、その構造が全く異なっており、前者は有機 質基質と方解石から構成されるのに対し、後者は有機質 層のみで成り立っている(図4-F,G,H;図5,図6).これ まで背甲構造に関する研究は、外殻の原クチクラ(一般 的に"殻"として認識されている部位)の微細構造に着



図5. 外殻原クチクラ断面の方解石結晶. A. Xestoleberis hanaii, B. Semicytherura kazahana, C. Vargula hilgendorfii (透明な背甲), D. Vargula hilgendorfii (死後白く濁った背甲). EPC. 外殻上クチクラ, OF. 有機質線維, PRC. 外殻原クチクラ. スケールはA, C では 5.0 μm, B で は 1.5 μm, D では 15 μm.

目したものが大多数を占め、そのほとんどは方解石の結 晶構造の記載のみにとどまっている(Sylvester-Bradley and Benson, 1971; Langer, 1973; Oertli, 1975; Sohn and Kornicker, 1988; Yumoto, 1994; Yumoto, 1995MS). その 一方で、外殻の原クチクラにおける有機質基質構造も、い くつかの研究によって報告されているが、これらも記載的 段階に留まっている(Bate and East, 1972, 1975; Bate and Sheppard, 1982; Smith and Bate, 1983). これらの研究が 行われた背景には、貝形虫類の原クチクラを「外クチクラ」 と「内クチクラ」に区別するという目的がある.

強く石灰化されたクチクラを持ち,微小な体サイズの 貝形虫 Podocopa 目では,外殻の原クチクラに含まれる方 解石の結晶は,葉状や稜柱など様々な形態で観察される (図 5-A, B; Sylvester-Bradley and Benson, 1971; Yumoto, 1994; Yumoto, 1995MS). 一方,ウミホタルに代表され る大型の貝形虫である Myodocopa 目では豊富な有機質基 質の他,粗い粒状の結晶が観察される(図 5-C, D).た だし,Myodocopa 目では個体の死後,外殻クチクラ内に 方解石結晶が析出する事例が報告されており(Sohn and Kornicker, 1969, 1988; Bate and Sheppard, 1982),生体内 で発達している結晶との区別がしばしば困難となるため, 観察標本の作製には注意が必要となる. 貝形虫類の外殻クチクラ内に析出する方解石結晶の構 造は、個体発生を通じて変化するが、その変化は系統内で 保守的であるとする見解もあれば(Yumoto, 1995MS)、 生活様式を反映しているという意見も報告されている (Sohn and Kornicker, 1988). 原クチクラの方解石は、脱 皮後に限定して分泌が行われるので、他の節足動物の外骨 格との相同性に基づいて、外クチクラと内クチクラの認識 を行うのであれば、脱皮前後を通して分泌される有機質基 質の構造で区分するのが妥当であろう.

外殻の原クチクラに含まれる有機質基質は、TEM を用 いた研究によって記載,または図示されており(Jøgensen, 1970; Bate and East, 1972, 1975; Bate and Sheppard, 1982; Smith and Bate, 1983; Okada, 1982a, b; Keyser, 1995), その構造の有無や形態は、分類群間で異なっている. Podocopa 目では、一般に外殻の原クチクラ内では有機質 基質が非常に乏しいが(図 6-C, F)、淡水種や一部の海生 種でのみ、有機質基質が積み重なった構造が観察される (図 6-A, B, E, G). 一方 Myodocopa 目では、強く石灰化 された背甲を持つ Cladocopa 亜目を除いて、外殻原クチ クラ内に有機質基質の格子構造が観察できる(図 6-D). Okada (1982a)は、平滑な背甲を持つ種では有機質基質 の構造が見られ、表面彫刻が著しい種では有機質基質が非



図 6. 外殻 ク チ ク ラ の 有機質基質 と 孔管. A. Cypridopsis vidua, B. Cypria reptans, C. Keijia demissa, D. Melavargula japonica. E. Xestoleberis hanaii, F. Neonesidea oligodentata, G. Vestalenula cornelia. EPC. 上クチクラ, ENDC. 内クチクラ, EXC. 外クチ クラ, PC. 孔管, PRC. 原クチクラ. スケールは A では 0.5 µm, B,G では 0.3 µm, C,E では 1.8 µm, D では 3.3 µm, F では 1.0 µm.

常に乏しいとし、前者でのみ原クチクラを2層に細分でき ると述べた.筆者の観察結果からも、似た傾向が確認さ れており、有機質基質が背甲表面付近に密集することで、 原クチクラの外形を変形させる様な、顕著な彫刻を形作る ことを妨げている可能性が考えられる.

節足動物の原クチクラには、しばしば孔管 (pore canal) と呼ばれる構造が観察されている (Dennell, 1960; Halcrow, 1976; Boxshall, 1992). ここで言う孔管とは、貝形虫類の背甲に開口する感覚子/孔 (pore system)の管 (canal) とは全く異なる器官であり、表皮細胞の頂部膜から原クチクラ内に伸びた管状の原形質のことを指す. 貝形虫類では一部の分類群にのみ、この器官が確認されている. Bate and East (1972) は Cypris 上科の Cypridoposis vidua, Okada (1983a) は Cythere 上科の Xestoleberis sp. と Bairdaia 上科の Neonesidea sp., Keyser (1995) は Leptocythere psammophila の外殻原クチクラ内



図7. 閉殻筋付着部の超微細構造. A. 節足動物における一般 的な筋肉付着部の超微細構造(Caveney, 1969を改変), B. *Perrisocytheridea japonica*, C. *Callistocythere pumila*. BL. 外骨格 基底部, EPC. 上クチクラ, MC. 筋肉細胞, MCF. 微小線維, ML. 膜層, TC. 腱細胞, TF. 張線維, OE. 外表皮細胞, PRC. 原クチクラ, PS. パン状構造. スケールはAでは10 μm, Bで は1.0 μm.

に孔管を確認している(図 6-A, E, F).本論の観察においては、これらに加えて Darwinula 上科の Vestalenula cornelia の外殻原クチクラ内に孔管を確認した(図 6-G).いずれの孔管も、他の節足動物のそれとは異なり、表皮細胞との接続を持っていない.筆者の公表データによれば、これら孔管は構造の違いはあれども、他の節足動物のそれと同じく、クチクラ分泌の役割を担っていると思われる. 2.外殻・筋肉付着部

節足動物の筋肉付着部の構造は、クチクラ内の石灰質の 有無で多少異なるが、筋肉線維とクチクラは(微小線維に 富む等)特殊化した表皮細胞を介在して接合するという共 通の構造を持つ(図7-A; Shafiq, 1963; Smith et al., 1969; Kuo et al., 1971; Talbot et al., 1972; Koulish, 1973). 非石 灰質クチクラをもつ分類群と、石灰質クチクラをもつ分類 群での構造の違いは、クチクラと表皮細胞の間に発達する 超微細構造にある. 前者では多くの分類群において、長い 張線維が上クチクラの最内層から原クチクラの基底部ま で伸張しているのに対し(Lai-Fook, 1967; Caveney, 1969; Poquet et al., 1994),後者の場合、蔓脚類では張線維がク チクラ基底部で分岐して、クチクラ内の有機質基質の一部 を形成することが報告されており(Bubel, 1975),貝形虫 類では短い張線維が原クチクラ基底部に密集し、パン状構 造(pan-structure)を発達させることが観察されている(図 7-C; Okada, 1983b).

貝形虫類の背甲内部に見られる筋肉付着部の超微細構造 は、他の節足動物とは著しく異なっており、そのことは 外殻に顕著な筋肉付着痕を形作ることからも伺える(図 2-C).閉殻筋付着部の原クチクラでは、その基底部に短い 張線維(tonofbrils)が密集し、膜層を貫いた状態で外表 皮細胞と原クチクラを接合している(図7-C).これらの 張線維が上クチクラに達することはない.さらに、その張 線維は隣り合った線維同士で結合して、筋肉接合部にパン 状構造を形成する(Okada, 1983b).また、筋肉痕領域の 原クチクラには有機質基質が観察されず、有機質基質は筋 肉痕領域を取り囲むように分布している(図7-B).

# 3. 外殼·蝶番構造

外殻の背側縁辺部では石灰化していないクチクラが、 左右の石灰質クチクラを接合している(図 8-A).この 非石灰質の外殻クチクラは、多くの貝形虫研究者の間 で靱帯(ligament)と呼ばれている(Fassbinder, 1912; Kornicker, 1969).過去の研究では、その他に soft cuticle (Harding, 1964), connecting chitin (Bate and East, 1972), intervalvar cuticle (Jaanusson, 1985)と呼称され ることもあったが、筆者によって行われた、この非石灰 質クチクラの総括的な研究によって(Yamada, 2007b), 使用頻度の高さと用語の簡便性から、名称には靱帯 (ligament)を採用することが提唱されている.

靱帯は上クチクラと原クチクラから構成されており (Yamada, 2007b),他の節足動物の外骨格クチクラ内に見 られるキチン線維の束が,原クチクラ内に観察されるこ とから(図8-C),おそらく靱帯の大部分はキチン質であ ると考えられる(Bate and East, 1972; Keyser, 1995).靱 帯は長い間,その起源が明らかにされておらず,単に背 甲上に存在する体節間膜(arthrodial membrane)である とする意見(Harding, 1964)や,他のクチクラとは独立 であるとする見解(Kornicker, 1969),背甲縁辺部の耳縁 (selvage)と相同であるとする見解(Fassbinder, 1912) が述べられていたが,Yamada(2007a, b)は,靱帯は外 殻クチクラの構造変形として見なすことができる一方で, 脱皮前に形成完了するという他のクチクラとは異なる形 成過程を通過することを明らかにした.

また,多くの貝形虫研究者は靱帯には弾性が無いと考え ているが(Harding, 1964; Smith, 1965; Jaanusson, 1985), いくつかの研究では,弾性を持つ可能性が示唆されている (Kornicker, 1969; Bate and East, 1975; Jaanusson, 1985). しかし,超微細構造や靱帯の配置を解剖学的に確かめてみ



図 8. 蝶番部の超微細構造(Yamada, 2007a, bを改変). 写真は全 て *Loxoconcha pulchra* のものである. A. 蝶番構造, B. 靱帯, C. 靱 帯の超微細構造. EPC. 上クチクラ, HG. 蝶番歯列, LG. 靱帯, PRC. 原クチクラ. スケールはAでは3.0 μm, B, Cでは1.7 μm.

ると、背甲の開殻を担っているという意見は疑わざるを得 ない(Yamada, 2007b). さらに、新しい外殻クチクラの 形成によって、脱皮直前にクチクラは閉殻筋の収縮から解 放されるため、靱帯が弾性を持つことは困難であると言 える(Yamada, 2007a). 靱帯の弾性を実証するためには、 クチクラの化学分析による弾性タンパクのデータが必要 である.

靱帯周辺の原クチクラには有機質基質が豊富に存在し、 それらが靱帯と左右の原クチクラを強固に繋ぎ留めてい る(図8-B). Cythere 上科貝形虫の多くの種では、この 接合部の下方に蝶番歯列と呼ばれる石灰質の噛み合わせ 構造を発達させる(図8-A). 蝶番歯列を形作る原クチク ラは、靱帯の接合面とは独立していて、靱帯と歯列の配 置変化を伴わずに石灰化量を調節するだけで、その歯列 形態を容易に変更することができる(Yamada, 2007c). そのため Cythere 上科貝形虫の蝶番部には、多様な蝶 番歯列が見られ、それらの形態は科や属内で安定である (Sylvester-Bradley, 1956; Hanai, 1961).

# 4. 内殻

強く石灰化された外殻原クチクラとは異なり,内殻の原 クチクラは全く石灰化していない(図4F,G,H).上ク チクラと比べ電子密度が低く,その厚さも外殻の原クチ クラよりも遙かに薄い.その原クチクラの薄さと,全く 石灰化されていないという事実から,内殻クチクラは呼 吸やイオン交換の機能を担っているとされてきた(Claus, 1865; Müller, 1894; Okada, 1982a).Fassbinder (1912)は, 内殻クチクラには呼吸・イオン交換のための小さな孔が 観察できると述べたが,実際の観察データは示されてい なかった.この構造は,Yamada et al. (2004)によって初 めて図示されたが,その機能に関しては明言されていな い.Keyser (1990)は,内殻クチクラが呼吸よりもむしろ, 浸透圧調整に寄与する面が大きいという見解を, 広塩濃度 性の Cyprideis torosa を用いて示唆している. 多くの貝形 虫では, その微小な体サイズゆえに, 拡散のみに依存した 呼吸で代謝を維持することができる(Vannier and Abe, 1995). そのため Myodocopa 目の一部を除き(Vannier et al., 1996; Corbali et al., 2005), 呼吸に特化した器官を 持っておらず, 消去法的に考えていった結果, 内殻クチク ラが呼吸機能を担うのが妥当であるとされている.

### 膜層

鉱物によって鉱化された原クチクラをもつ節足動物 には、原クチクラの最下部に全く鉱化されていない有 機質層をもつ分類群がおり、その有機質の層は膜層 (membranous layer または uncalcified endocuticle)と呼 ばれている(Travis, 1963; Dalingwater and Mutvei, 1991; Wägele, 1992). 膜層が果たす役割はよくわかっていない が、Dillaman and Roer(1980)は十脚類の背甲において、 膜層が原クチクラ石灰化の停止機能を担っている可能性 を示唆している.

貝形虫類の背甲においても、さまざまな分類群で膜層 の発達が確認されているが、淡水種では確認されていな い(Bate and East, 1972, 1975; Yamada, 2006MS). 膜層 は外殻でのみ発達し、内殻では発達しない. その形態は、 電子密度の高い単層のもの(図 9-A; Okada, 1982a)と、 いくつもの薄層が積み重なったラミナ状の形態(図 9-B; Okada, 1983a; Yamada *et al.*, 2004)が報告されていたが、 その他に線維状の形態も確認されている(図 9-C). 膜層 の有無や、その形態は属内で安定であり、かつ系統を隔て て様々な属で確認される. 貝形虫類では、膜層を欠く分類 群(Cypris上科の殆どの種)でも外殻原クチクラの石灰 化は停止することから、膜層が必ずしもクチクラの石灰化 停止機能を担っているわけではないと考えられる.

#### 表皮・真皮細胞

節足動物の外骨格は少数の例外を除いて,基本的に単層 の表皮細胞で裏打ちされている(Neville, 1975).貝形虫 類では,背甲の軟体部非付着領域で,折り返された表皮細 胞が,基底膜を互いに向かわせ2層構造を成している(図 10).外殻を裏打ちする外表皮細胞は,脱皮サイクルに関 係なく細胞内に豊富な分泌顆粒を含んでいる(図 10-A). 脱皮前ステージでは,その厚さが著しく増し,細胞内に はゴルジ体がまばらに出現する(Okada, 1982b; Keyser, 1990; Yamada *et al.*, 2005). Turpen and Angell (1971) は, 背甲内を移動する外表皮細胞を報告している.

また,外表皮細胞は筋肉付着部において,その構造が著 しく変化している(Okada, 1983b).筋肉が付着する領域 では微小線維が密集して発達し,他の細胞小器官は殆ど観 察されない(図7-C).これらの線維は筋線維や原クチク ラ内の張線維と,desmosomeやhemidesmosomeを介し て接合している.

内殻を裏打ちする内表皮細胞は、多数のミトコンドリア



図 9. 膜層の超微細構造. A. Xestoleberis hanaii, B. Aurila hataii, C. Paracobanocythere sp. EP. 表皮細胞, ML. 膜層, PRC. 原 クチ クラ. スケールは A では 0.2 µm, B, C では 0.5 µm.

を原形質内に持っている(図10-B). これらの細胞小器官 の構成の違いは、2つの表皮細胞の機能の違いを反映して いると考えられている. すなわち、外表皮細胞はクチクラ への(主にクチクラ形成のための)分泌を担い(Rosenfeld, 1979; Okada, 1982a; Keyser and Walter, 2003; Yamada, 2007a),内表皮細胞は呼吸(Okada, 1982a)及び、浸透 圧調整を行う(Keyser, 1990; Aladin, 1993)と推測されて いる. この細胞には、多量の油滴が観察されることもあり (Yamada *et al.*, 2004),栄養貯蓄といった脂肪細胞と同じ 機能を持っている可能性もある.

また、外表皮細胞と内表皮細胞との体腔には、不定形の 真皮細胞が観察されることがある(図10-C).この細胞は 多量の粗面小胞体や、それによって取り囲まれた顆粒を含 み(Okada, 1982a, b)、時折豊富な油滴が細胞内に観察さ れる(図10-C).Okada(1982a)は、細胞小器官の特徴 と supporting fiber によって固定されていないことから、 真皮細胞が体腔内を移動して、表皮細胞に物質供給を行っ ている可能性を挙げている.

外表皮細胞と内表皮細胞は supporting fiber と呼ばれる 線維によって,両細胞の接合面で繋がっている(図 10-A, D; Okada, 1982a; Keyser 2005). + 脚類の鰓や鰓室の細胞内



図 10. 背甲表皮細胞の 超微細構造. A. Cythere omotenipponica, B. Pontocythere japonica, C. Schizocythere kishinouyei, D. Cypridina noctiluca. Asterisk. supporting fiber, IE. 内表皮細胞, ILC. 内殻 クチクラ, ML. 膜層, OE. 外表皮細胞, SB. 真皮細胞. スケールは A, B では 1.5 µm, C では 4.5 µm, D では 1.0 µm.

にも、pillar cell と呼ばれる血体腔を支持している細胞が 報告されている(Taylor and Taylor, 1992). Myodocopa 目の貝形虫では、その背甲内に循環系を持つことが知ら れているが(Abe and Vannier, 1995),循環系は背甲内に 張り巡らされた supporting fiber によって構築されている (図 10-D; Harding, 1964). 一方,Podocopa 目ではこのよ うな循環系の構築は見られず、supporting fiber は表皮細 胞支持の役割のみを担っている.Podocopa 目の貝形虫は、 心臓だけでなく循環系すら発達させず、表皮細胞の間隙 を血体腔として利用し、拡散作用のみで酸素を組織に送っ

表1. 貝形虫類の脱皮サイクル.

	Intermolt stage
Stage C	クチクラと表皮細胞に動的変化は見られない.
	Premolt stage
Stage D1	クチクラと表皮細胞の剥離が起き、その間隙が液体で満たされる。
Stage D2	新しい上クチクラの沈着が始まる。
Stage D3	新しい上クチクラが一連の層として表皮細胞を覆う
Stage D4	新しい原クチクラの有機質基質が分泌される.
	Ecdysis(脱皮)
	Postmolt stage
Stage A	炭酸カルシウムを沈着させ,外殻の原クチクラの鉱化を行う.

ている(Vannier and Abe, 1995).一般に,循環系を持つ 生物はその血流を制御する器官(心臓など)を持ち,その 拍動を調節することで体外環境と自己の組織内の酸素分 圧を一定に保っているが,Podocopa 目の貝形虫は堆積物 中の酸素分圧の最適帯に移動することで,体外環境と自己 の組織内の酸素分圧に差が生じることを回避していると 考えられている(Corbari *et al.*, 2004).

# 背甲(外殻クチクラ)の形成

節足動物は脱皮をして成長する生物であり、その度に外 骨格をゼロから作り上げる. 脱皮の過程に起きる一連の生 理学的・解剖学的イベントは、節足動物の生物学における 大きな関心事であり, 今も多くの研究者の興味を引いてい る. 1960年代に電子顕微鏡技術が導入されて以来,昆虫 類や大型の十脚類を用いて,外骨格の形態形成に関する知 見は積み重ねられてきた(Locke, 1964, 1966; Weis-Fogh, 1970; Compére et al., 1993; Compére 1995). それらの研究 成果を踏まえ, 節足動物の外骨格に発達する彫刻は, 次に 挙げる3つの形成過程のいずれかを通して、形作られるこ とが知られている。一つ目は、表皮細胞内の部位によって クチクラの沈着速度が異なることで,外骨格上に凹凸が形 成される様式である(Locke, 1966). 二つ目は, 表皮細胞 のクチクラ分泌能力が細胞間で異なることで、外骨格上に 凹凸が形成される様式である(Waku, 1978). そして三つ 目は、細胞組織による機械的な力がクチクラに作用するこ とで、外骨格上に歪みが生じる様式である(Noble-Nesbitt, 1963a; Wigglesworth, 1973).

貝形虫類の背甲には様々な彫刻が発達しており,彫刻の 形成過程を知ることで,彫刻から細胞組織の活動を読み取 ることができる.しかし,背甲彫刻の形態形成に関して論 じた研究は非常に少ない.この章では,節足動物の脱皮サ イクルを指標として,貝形虫類の背甲の形態形成を,クチ クラだけでなく細胞組織の活動を含めて概説していく.

# 貝形虫類の脱皮サイクル

節足動物の脱皮過程は、それに伴って起きる動物体の生 理学的変化によって、脱皮前 (premolt)、脱皮 (ecdysis), 脱皮後 (postmolt)、脱皮間 (intermolt)の4つの段階か



図 11. 脱皮前の背甲超微細構造(Yamada, 2007a を改変). 写真は全て *Loxoconcha pulchra* のものである. A. Stage D1 における背甲クチクラ, B. Stage D2 における上クチクラ, C. Stage D2 における背甲自由縁の耳縁. Arrow. 開口分泌, Asterisk. 新しい耳縁, EF. 脱皮液, ES. 脱皮空隙, NEPC. 新しい上クチクラ, OE. 外表皮細胞, OILC. 古い内殻クチクラ, OPRC. 古い原クチクラ. スケールはA では 2.0 µm, B では 0.4 µm, C では 0.9 µm.

ら構成されるサイクルを持っており, 脱皮前から脱皮後の 期間には, さらに細かいステージ (Stage A~E) が設定 されている (Drach and Tchernigovtzeff, 1967). Okada (1982b)は, 十脚類 (Drach, 1939, 1944; Passano, 1960) と昆虫類の研究 (Locke, 1966)を参考に, Cythere 上科 貝形虫 *B. bisanensis* の脱皮サイクルを, クチクラの構造に 基づいて3つのステージに区分した (表1). この区分は, 全ての貝形虫に適用することができる.

昆虫類や十脚類の研究では、Stage E(古いクチクラを 脱ぐ)とStage B(内クチクラの分泌)が設定されている が、貝形虫類においてこれらのステージを認識できた研究 例は報告されていない(Okada, 1982b; Yamada, 2007a). 後述するクチクラ形成の説明は、外殻クチクラに焦点を合 わせて、脱皮サイクルのステージ区分に準じて行ってい く.また、これから紹介する貝形虫類のクチクラ形成過程 は、特に断りがない限り Yamada(2007a)の Cythere 上 科貝形虫 *Loxoconcha pulchra*を用いた記載に基づく.

#### 上クチクラの形成(Stage D1~D3)

個体が脱皮の準備を開始すると(Stage D1),表皮細胞 の頂部膜がクチクラ基底部から剥離する(図 11-A).この とき,外表皮細胞はまだあまり膨れないが,その原形質 内には多量の顆粒が存在し,クチクラと表皮細胞の間隙 (ecdysial space)に向けて開口分泌され(図 11-A),そ こはクチクラの材料となる液体(ecdysial fluid)で満た される.他の節足動物では,この液体に含まれる酵素が古 い内クチクラを溶解してクチクラ材料の再吸収を行うが, 貝形虫類ではそのような現象は認められていない(Turpen and Angell, 1971).

さらに段階が進むと(Stage D2),表皮細胞の頂部膜を 覆うように新しい上クチクラが形成され始める. このとき 新しい上クチクラは、非常に細かい顆粒状物質で構成され ており、まだ一連の層として発達していないが(図11-B), 背甲縁辺部では耳縁を形成しつつある(図11-C). 脱皮前 後において,上クチクラは ecdysial fluid から新しいクチ クラの保護、さらなる上クチクラの分泌といった重要な 役割を一時的に担うことになる. そのための構造として, 昆虫類や十脚類の上クチクラには、物質の通過経路である 微小通路(micro-channel と呼ばれる)が超微細構造とし て確認されているが (Locke, 1966; Powell and Halcrow, 1984; Elliott and Dillaman, 1999), これと似た構造は貝 形虫類においては一切観察されていない(Okada, 1982a; Yamada et al., 2005, Yamada, 2007a). 貝形虫類の背甲で はこれらの経路を介さずに、クチクラ分泌を行っている可 能性も考えられるが、この問題の解決には、上クチクラ超 微細構造の観察を高解像度で行う必要がある.

上クチクラが一連の単層を成すと(Stage D3),表皮 細胞と ecdysial space は完全に分離される(図 12-C, D). その後上クチクラは,Stage D4 までに構成する全ての層 を形成する(図 12-E). *L. pulchra* の上クチクラでは,外 層と内層に挟まれた中央の薄層が最後に形成されるが(図 11-B, 12-D, E), *B. bisanensis* の上クチクラは最外層から 順次形成され(Okada, 1982b),*Semicytherura kazahana* の上クチクラは,最外層が最後に形成される(Yamada *et al.*, 2005). これらの報告に基づけば,貝形虫類にお ける上クチクラの形成過程には,他の節足動物の報告例



図 12. 脱皮前の背甲超微細構造(Yamada, 2007a を改変). 写真は全て *Loxoconcha pulchra* のものである. A, B. Stage D3 における外表皮細胞, C. Stage D3 における背甲クチクラ, D. Stage D3 の新しい上クチクラ, E. Stage D4 の新しい上クチクラ. ES. 脱皮空隙, G. 分泌顆粒, GB. ゴルジ体, NEPC. 新しい上クチクラ, NPRC. 新しい原クチクラ, OE. 外表皮細胞. スケールは A, B では 1.0 µm, C では 2.0 µm, D では 1.3 µm, E では 0.4 µm.

(Locke, 1966; Powell and Halcrow, 1984, 1985; Compére, 1995) と同様, いくつかのパターンが存在することが示 唆される.

Stage D2~D4では、外表皮細胞は大きく膨れあがり、 分泌活動を盛んに行うようになる(図 12-A, B). しかし、 表皮細胞の頂部膜には、他の節足動物に見られる微繊毛様 構造(microvillar structure)が観察されない. この構造 は細胞が、上クチクラの小片(plaque)を沈着させる部 位であり(Locke, 1966; Powell and Halcrow, 1985)、上 クチクラの形成において重要な構造であるが、貝形虫類で の報告例は今のところ無い. このように、微繊毛様構造 を伴わず上クチクラを沈着する形成過程が、鰓脚類や陸 生等脚類を扱った研究で報告されている(Halcrow, 1976; Price and Holdich, 1980). これらの事実は、貝形虫類の 上クチクラの形成機構にも、他の節足動物と同様に分類群 によっていくつかの形成過程のパターンがある可能性を 示唆している.

#### 原クチクラの形成(Stage D4-A)

上クチクラの形成が終了すると、その内側に原クチクラ が分泌され始める(Stage D4; 図 12-E). このとき原クチク ラは、まだ石灰化されておらず有機質のみで構成されてい る(図 13-A). 古いクチクラを脱ぐと、原クチクラは急速 に膨れあがって石灰化を開始する(図 13-B). 貝形虫類の 背甲に発達する彫刻の多くは、この段階(Stage A)で形 成を始め、膜層の完成によって形成を完了させる(Stage C). 1. 蝶番構造

貝形虫類の蝶番構造は、石灰質と非石灰質のクチクラから構成されている.同じく二枚殻を持つ節足動物である貝 甲類や枝角類、蔓脚類キプリス幼生の蝶番部は、非石灰 質クチクラが折れ曲がる単純な構造であり(Dahm, 1976; Zafagnini and Zeni, 1987; Yamada, 2006MS)、このよう な複雑な蝶番構造は貝形虫類にのみ確認されている.

外殻原クチクラの大部分は石灰化されるが、靱帯の原ク チクラのみ例外的に石灰化されない. 靱帯の原クチクラ は、Stage D3 から Stage D4 にかけて急速に沈着して、脱



図 13. 脱皮後の背甲超微細構造. 写真 は Loxoconcha pulchra のも のである. A. 脱皮直後の背甲自由縁, B. 脱皮 5 時間後の外殻 クチクラ, EP. 表皮細胞, EPC. 上クチクラ, PRC. 原クチクラ. スケールは A では 2.5 μm, B では 1.7 μm.

皮直前にはその形成を終了する.その以降クチクラの沈着 は一切行われない(図14).これまで靱帯は,節足動物の 体節間膜と同一視されてきたが(Harding, 1964),クチク ラ形成のタイミングが全く異なるため,両クチクラは互 いに全く別の起源を持つと考えられる(Yamada, 2007a). 脱皮後では(Stage A),靱帯の形成を終了した背側表皮 細胞(dorsal epidermal cell)が蝶番歯列の構築に専念す る.蝶番歯列はしばしば,その歯数に個体変異が観察され るのだが(Kamiya, 1992),左右の殻で精巧に噛み合って いる.これは,左右どちらか一方の殻の歯列を先に形作 り,その歯列に合わせて片方の歯列を作り上げるという (図15),他の節足動物のクチクラ形成には見られない複 雑な過程を通過するためである.

蝶番構造を形成する背側表皮細胞は、靱帯と蝶番歯列と いった性質の異なる2種類のクチクラを形成する.おそら く、細胞間で分泌機能を分担するのではなく、細胞の分泌 機能自体が切り替わることで、このような有機質クチクラ と石灰質クチクラが複合した構造を形成するのだと考え られる.同じ現象は、十脚類における体節間膜の形成にも 見られるのだが、その機構はやはりよくわかっていない (Williams *et al.*, 2003).

#### 2. 表面装飾

背甲表面には種ごとに多様な装飾が発達するのだが,



 図 14. 靱帯の形成過程(Yamada, 2007aを改変). 写真は全て Loxoconcha pulchra のものである. A. Stage D2の新しい靱帯, B. Stage D3 初段階の新しい靱帯, C. Stage D3 終段階の新しい靱帯, D. Stage D4の新しい靱帯. Arrow. 櫛状線維, Asterisk. 羽毛状線 維, DE. 背側表皮細胞, NEPC. 新しい上クチクラ, NLG. 新しい 靱帯. スケールは A, C, D では 1.0 µm, B では 0.6 µm.



図 15. 蝶番歯列の形成過程(Yamada, 2007a を改変). 写真は全て Loxoconcha pulchra のものである. A, C, E は右殻蝶番歯列, B, D, F は 左殻蝶番歯列. A~B. 脱皮 5 時間後の蝶番歯列, C~D. 脱皮 15 時間後の蝶番歯列, E~F. 形成完了した蝶番歯列. スケールは 50 µm.

これまでの研究では, *B. bisanensis*の網目彫刻(図16-A) と*S. kazahana*の大稜(図16-B), *Cyprideis torosa*の瘤 (図16-C)の3つの装飾パターンにおける形成過程が報告 されている(Okada, 1982b; Yamada *et al.*, 2005; Keyser, 2005). また, これら組織学的研究の他, Cythere 上科貝 形虫においては, 表面装飾パターン形成の理論形態学的ア プローチも行われている(Tanaka, 2007).

# a. B. bisanensis の網目彫刻

B. bisanensis は背甲表面全体に網状装飾 (reticulation) を発達させている(図16-A).この網状装飾は新たに形 成される際, 脱皮前の後期段階(Stage D3~D4)までに 古い背甲内側に石灰化していない状態で形成される.こ のとき網状装飾の細壁(murus)は、切片上でT字形を 呈する. このT字形クチクラは,外表皮細胞境界の直上 に位置する部位に形成され, 脱皮と共に動物体外側に向 かって伸び,このクチクラ突起を始点として石灰化が始ま る. 十脚類の背甲では、外クチクラと内クチクラで石灰 化の進行過程に違いが報告されているが (Dillaman et al., 2005), 貝形虫類においては, 原クチクラ全体で石灰化が 進行していく、最終的にT字形クチクラはその厚さを増し て,網状装飾の細壁を成す. Okada (1982b) は, T字形 クチクラの形成メカニズムとして、Locke(1966)の細胞 部位でのクチクラ分泌(沈着)速度の違いによる形成機構 を説明に挙げている.

この機構で形成されるクチクラ装飾は節足動物に広く 見られ、それら網状装飾のパターンのほとんどは表皮細胞 の配列を反映している.貝形虫類においては、表皮細胞は 常にクチクラに固定されており、脱皮殻も比較的強固な状 態で脱ぎ捨てられるため、個体発生を通じての網状装飾パ ターンの変化は、表皮細胞の分裂パターンに直接置き換え ることができる(Okada, 1981).

# b. S. kazahana の大稜

Semicytherura kazahana の背甲表面には、大稜と小坑 (pit; 図 16-D) が発達している (図 16-B).小坑は脱皮前の後 期段階 (Stage D4) には形作られており、小坑は一定の 間隔をおいて形成されているのだが、局所的に集中して形 成される部位が存在する.その内側の外表皮細胞は、小坑 を集中形成しながら大きく膨れあがり、新しいクチクラの 外形を大きく歪めることになる.この表皮細胞の膨張とク チクラの歪みは、脱皮後にその外形を維持したまま石灰化 される.結果として背甲表面には大稜が発達し、大稜の表 面には高い密度で小坑が形作られる (図 16-E).

このような形成パターンを通じて発達する装飾は,表皮 細胞の分泌活動に対する外骨格のリアクションの産物で あるため,逆に装飾の発達具合から,表皮細胞の活動をあ る程度類推することができる.

#### c. Cyprideis torosa の瘤

広塩性貝形虫 C. torosa は、汽水域から塩湖まで幅広く 生息し、背甲には小さな窪みだけを持つが、極端な低塩濃 度環境では、背甲表面の定位置に瘤(tubercle)を持つ個 体が確認される(図 16-C; Sandberg, 1964). この瘤の形 成要因に関しては、生息環境に求めるものから遺伝的要因 とするものまで、様々な意見が報告されているが(Kilenyi, 1972)、その多くが生物組織学的実証を伴っていない. Keyser (2005)は、個体が脱皮を行うため表皮細胞の内 圧を高めた際に、表皮細胞同士の supporting fibers による desmosome 結合が破壊されることでクチクラの外形が歪 み、瘤が背甲表面に形成されると推察した. また、そのと きに細胞間結合が破壊される要因は、低塩濃度環境による 体内の Ca 欠乏にあると述べている.

他の節足動物の外骨格にも、しばしば構造異常のクチ クラ(修復痕など)が確認されることがある(Lai-Fook,



図 16. 形態形成 が論じられた背甲表面装飾. A. Bicornucytehre bisanensis, B. Semicytherura kazahana (Yamada et al., 2004 を改変), C. Cyprideis torosa (Keyser, 2005 を改変), D. S. kazahana の小坑 (Yamada et al., 2005 を改変), E. 大稜上で密集している小坑 (Yamada et al., 2005 を改変). Arrow. 瘤状装飾, Asterisk. 大稜. スケールはA, C では 100 µm, B では 50 µm, D では 1.0 µm, E では 20 µm.

1968; Caveney, 1970; Dillaman and Roer, 1980; Halcrow, 1988). このように個体に起きたアクシデントは、クチク ラに異常な微細構造として記録されていることがあり、こ れらの構造とその形成に関する知見は、化石生物の外骨格 への適用も期待できる.

#### d. Cythere 上科貝形虫の表面装飾パターン

Tanaka (2007) は Cythere 上科貝形虫の 背甲表面装飾 が、多くの種で閉殻筋痕を中心に発達していることに着目 し、大きく4つのパターン (concentric, radial, multiplebracket, smooth) に分類した.彼は、これらの表面装飾 は「脱皮直後の軟らかい殻に連結している閉殻筋の収縮運 動によって形成される」という仮説を立て、仮想的な貝形 虫の背甲をコンピュータ・グラフィクスで描いた.そし て、相対的な振動数と相対的な振幅数を両軸に取った理論 形態空間を作成し、両パラメータをわずかに変化させる だけで、様々な装飾パターンが作り出せることを明らか にした.さらに、実標本からの計測値を上述の形態空間 上にプロットすることで、他の装飾パターンが multiplebracket パターンに隣接していることを示した.これらの 結果から、Cythere 上科貝形虫の表面装飾パターンはホモ プラシーである可能性が高いと考えられる. さらに、彼は concentric パターンを持つものが、他の 装飾パターンよりも相対的に大きな振幅の値を取るが、 相対的な殻の厚さはより薄いことを発見した. すなわち、 concentric パターンを持つ貝形虫の殻は、殻形成のための 材料を少なくして、かつ強度を維持するという機械的な要 求を満たすべく形作られている可能性を示唆した. 上記の モデルは、そのまま絶滅した二枚の殻をもつ節足動物にも 応用することができる. このような理論形態学的研究は、 これまで節足動物を素材として行われておらず、今後さら なる飛躍が期待される.

#### 3. 筋肉付着部

貝形虫類の筋肉付着部は,背甲表面に筋肉痕として残る ことが知られているが,その形成過程を報告した研究は無い.そのため,ここでは他の節足動物の研究例から,節足 動物の筋肉付着部の形成過程を概説した後に,筆者の未出 版データを基にした予察的解釈を述べるに留めておく.

これまで筋肉付着部の形成過程を記載した研究は, 昆 虫類を研究素材に用いて行われてきた(Noble-Nesbitt, 1963b; Lai-Fook, 1967; Caveney, 1969). 個体が脱皮前段 階に入るとクチクラと表皮細胞の剥離が起こるが, 筋肉付



図 17. 閉殻筋付着部の形成過程. 写真は Loxoconcha pulchra のものである. A. Stage D2 における閉殻筋付着部, B. Stage D4 における閉殻筋 付着部. Arrow. 張線維, Asterisk. 新しい上クチクラ, ES. 脱皮空隙, NEPC. 新しい上クチクラ, NPS. 新しいパン状構造, OE. 外表皮細胞, OPRC. 古い原クチクラ, PS. パン状構造. スケールは A では 0.5 µm, B では 0.2 µm.

着部では僅かな剥離空間しか観察されない.このときクチ クラ内の張線維は伸張して,沈着した新しい上クチクラに 繋がる.そこからさらに張線維は伸張し,新しいクチクラ を貫いた状態で,古いクチクラと表皮細胞との結合を脱皮 まで維持する.一方,表皮細胞内では微小線維合成のため のリボソームが密集した状態で出現し,微小線維はわずか に整列した状態となる.その後,脱皮と同時に張線維は切 断され,この段階で初めて古いクチクラと表皮細胞は結合 を解かれる.新しいクチクラ内の張線維が,脱皮後の上ク チクラ沈着によって完全にクチクラに包み込まれること で,筋肉付着部のクチクラ形成は完了する.

貝形虫類においても、昆虫類と同様の形成過程が認めら れる.脱皮前段階に入ると、張線維が伸張して新しい上ク チクラを貫いた状態で、古いクチクラ基底部と表皮細胞の 結合を維持する(図17-A).しかし、張線維は脱皮直前 に切断されてしまい、そこで古いクチクラと表皮細胞は 剥離してしまう.そして脱皮直前にはパン状構造が形成 され、張線維は新しいクチクラの基底部に固定されてい る(図17-B).この脱皮前におけるパン状構造の構築によっ て、平滑な石灰質彫刻が筋肉付着部の外骨格表面に形成さ れるのだと考えられる.これら貝形虫類に見られる形成過 程の独自性は、石灰質のクチクラを持つことに由来してい るのは明白である.貝形虫類の背甲における筋肉痕の形態 形成は、そのまま石灰質の外骨格を持っている絶滅節足動 物の筋肉痕に当てはめることができるため、節足動物にお ける外骨格形成機構の進化を探る重要な知見となる.

#### おわりに

本論では、貝形虫類の背甲構造とその形成についての研 究を,他の節足動物の知見と引き合わせながら概説した. 研究の年代に注目して頂けるとわかるのだが、昆虫類に おける外骨格の解剖組織学は、電子顕微鏡の普及直後の 1960年代から70年代にかけて盛んに行われ、現在ではそ の知見を基礎として分子組織学にまで発展している.しか し、このことは外骨格の解剖組織学が、昆虫類においては 既に完成したことを示しているのではない.現在でも昆虫 類における外骨格の解剖学的新知見は報告され続けてい る. 冒頭で述べた 75 万種という種多様性からも, 昆虫類 の外骨格の組織学的多様性が凄まじいものであることは 想像するに難くない. その一方で、組織学的手法の難度と 細かいサイクルでの標本観察の煩雑さから、一部の研究者 が自分の扱い易い分類群のみを用いるというスタイルで 研究を行ってきたため、節足動物の中で最も多く研究素材 として扱われてきた昆虫類でさえ,解剖組織学の分野では 分類学的網羅性を著しく欠いている状況にある.

本論で扱った貝形虫類は石灰質の背甲を持つため、古生物学者の興味の多くはその背甲に向けられてきた.しか

し,その解剖学的研究の殆どは,硬組織形態の類型的な カテゴリ分けを行ってきただけと言っても過言ではない. 背甲の形態比較を行うことで,我々は約5万種という貝形 虫類の種多様性を認識できるのだが、背甲に見出せるのは 分類学的価値だけではないことは、多くの貝形虫研究者が 理解している. それにも関わらず,背甲の持つ情報を十 分に引き出せていると言い難いのは、我々が「背甲とは 何なのか?」という単純な問いに対して、完璧な解を持っ ていないからである. 貝形虫類の背甲は化石節足動物の理 解に直接結びつく情報を持ち、なおかつ古生代初期まで遡 ることのできる唯一の研究素材である. 貝形虫類の背甲構 造を記載し,その形態形成を解明することは,化石節足動 物を現生種に比肩するレベルで議論することを可能にし, 古生代初期からの現在に至る節足動物の進化への,外骨格 をモデルケースとした高精度のアプローチを実現できる と筆者は確信している.

# 謝辞

本論を完成させるにあたり,静岡大学の塚越哲氏には初 稿を読んで頂き,数々の建設的な御意見を賜ったことに厚 く御礼を申し上げる.東京大学の棚部一成氏には,英文要 旨を添削して頂き深く感謝の意を表す.静岡大学の田中滋 康氏,千葉県立中央博物館の伊左治鎭司氏には,各研究機 関所有の透過型電子顕微鏡を利用させて頂き深く感謝する. また,査読者である島根大学の入月俊明氏及び,匿名査読 者の方には数多くの有益な御意見を,京都大学の田中源吾 氏には改訂原稿の一部に有益な御助言を頂いたことに深く 感謝する.なお,本研究の一部は日本学術振興会の特別研 究員奨励費を用いて行われた.

#### 文献

- Abe, K. and Vannier, J., 1995. Functional morphology and significature of the circulatory system of Ostracoda, exemplified by *Vargula hilgendorfii* (Myodocopida). *Marine Biology*, **124**, 51-58.
- Aladin, N. V., 1993. Salinity tolerance, morphology and physiology of the osmoregulatory organ in Ostracoda with special reference to Ostracoda from the Aral Sea. *In McKenzie*, K. G. and Jones, P. J., *eds.*, *Ostracoda in the earth and life sciences*, 387-403. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Bate, R. H. and East, B. A., 1972. The structure of the ostracode carapace. *Lethaia*, **5**, 177-194.
- Bate, R. H. and East, B. A., 1975. The ultrastructure of the ostracode (Crustacea) intergument. *Bulletins of American Paleontology*, **65**, 529-547.
- Bate, R. H. and Sheppard, L. M., 1982. The shell structure of *Halocypris inflata* (Dana, 1849). *In* Bate, R. H. and Sheppard, L. M., *eds.*, *Fossil and Recent Ostracods*, 25-50. Chichester, Ellis Horwood.
- Boxshall, G. A., 1992. Copepoda. In Harrison, F. W., ed., Microscopic Anatomy of Invertebrates volume 9, 347-384. Wiley-liss, New York.
- Bubel, A., 1975. An ultrastructural study of the mantle of the barnacle, *Elminius modestus* Darwin in relation to shell formation.

Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 20, 287-324.

- Caveney, S., 1969. Muscle attachment related to cuticle architecture in Apterygota. *Journal of Cell Science*, 4, 541-559.
- Caveney, S., 1970. Juvenile hormone and wound modeling of *Tenebrio* cuticle architecture. *Journal of Insect Physiology*, 16, 1087-1107.
- Claus, C., 1865. Über die Organisation der Cypridinen. Zeitschrift fuer Wissenschaftliche Zoologie, Leipzig, 15, 143-154.
- Compére, P., 1995. Fine structure and morphogenesis of the sclerite epicuticle in the Atlantic shore crab *Carcinus maenas*. *Tissue and Cell*, **27**, 525-538.
- Compére, P., Morgan, J. A. and Goffinet, G. 1993. Ultrastructural location of calcium and magnesium during mineralisation of the cuticle of the shore crab, as determined by the K-pyroantimonate method and X-ray microanalysis. *Cell and Tissue Research*, 274, 567-577.
- Corbari, L., Carbonel, P. and Massabuau, J.-C., 2004. How a low tissue O2 strategy could be conserved in early crustaceans: the example of the podocopid ostracods. *The Journal of Experimantal Biology*, 207, 4415-4425.
- Corbari, L., Carbonel, P. and Massabuau, J.-C., 2005. The early life history of tissue oxygenation in crustaceans: the strategy of the myodocopid ostracod *Cylindroleberis mariae*, *The Journal of Experimental Biology*, **208**, 661-670.
- Dahm, E., 1976. The carapace of Cladocera- a morphological comparison of Cladocera and Ostracoda. *Abhandlungen und Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, **18**, 331-336.
- Dalingwater, J. E. and Mutvei, H., 1991. Arthropod Exoskeleton. In Carter, J. G., ed., Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends, Volume 1, 83-96. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Dennell, R., 1947. The occurrence and significance of phenolic hardening in the newly formed cuticle of Crustacea Decapoda. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 134, 485-503.
- Dennell, R., 1960. Integument and exoskeleton. In Waterman, T. H., ed., The physiology of Crustacea, Vol. 1, Metabolism and growth, 449-472. Academic Press, New York.
- Dillaman, R. M. and Roer, R. D., 1980. Carapace repair in the green crab, *Carcinus maenas. Journal of Morphology*, 163, 135-155.
- Dillaman, R. M., Hequembourg, S. and Gay, D. M., 2005. Early pattern of calcification in the dorsal carapace of the blue club, *Callinectes sapidus. Journal of Morphology*, **263**, 356 374.
- Drach, P., 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustaces Decapodes. *Annals Institute of Oceanography (New Series)*, **19**, 103-391.
- Drach, P., 1944. Etude preliminaire sur le cycle d'intermue et son conditionnement hormonal chez *Leander serratus* (Pennant). *Bulletins of Biology France et Belgian*, **78**, 40-62.
- Drach, P. and Tchernigovtzeff, C., 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux crustacés. *Vie Milieu*, **18**, 595-610.
- Elliott, E. A. and Dillaman, R. M., 1999. Formation of the inner branchiostegal cuticle of the blue crab, *Callinectes sapidus*. *Journal of Morphology*, **240**, 267-281.
- Emlen, D. J., 2001, Costs and diversification of exaggerated animal structures. *Science*, 291, 1534-1536.
- Fassbinder, K., 1912. Beiträge zur Kenntnis des SüBwasserostracoden. Zoologie Jahrbbuch des Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, **32**, 533-576.
- Felgenhauer, B. E., 1992. External anatomy and integumentary structures. In Harrison, F. W., ed., Microscopic Anatomy of Invertebrates volume 10, 7-43. Wiley-liss, New York.
- Green, J. P. and Neff, M. R., 1972. A survey of the fine structure of the integument of the fiddler crab. *Tissue and Cell*, 4, 137-171.
- Halcrow, K., 1976. The fine structure of the carapace integument

of Daphnia magna Straus (Crustacea: Branchiopoda). Cell and Tissue Research, 169, 267-276.

- Halcrow, K., 1988. Abesence of epicuticle from the repair cuticle produced by four malacostracan crustaceans. *Journal of Crustacean Biology*, 8, 346-354.
- Halder, G., Callaerts, P. and Gehring, W. J., 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila. Science*, 267, 1788-1792.
- Hanai, T., 1961. Studies on the Ostracoda from Japan: hingement. Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo, 2, 345-377.
- Hanai, T. and Ikeya, N., 1991. Two new genera from Ommamanganji ostracode fauna (Plio-Pleistocene) of Japan-with a discussion of theoretical versus purely descriptive ostracode nomenclature. Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 163, 861-878.
- Harding, J. P., 1964. Crustacean cuticle with reference to the ostracod carapace. In Puri, H., ed., Ostracods as Ecological and Palaeoecological Indicators, 9-31. Pubblicazioni Della Stazione zoological di 33, Napoli.
- Jaanusson, V., 1985. Functional morphology of the shell in platycope ostracods-a study of arrested evolution. *Lethaia*, 18, 73-84.
- Jørgensen, N. O., 1970. Ultrastructure of the some ostracods. The Bulletin of geological Society of Denmark, 20, 79-92.
- Kamiya, T., 1992. Heterochronic dimorphism of Loxoconcha uranouchiensis (Ostracoda) and its implication for speciation. Paleobiology, 18, 221-236.
- Kesling, R. V., 1951. The morphology ostracod molt stages. *Illinois Biological Monographs*, 21, 1-126.
- Keyser, D., 1990. Morphological changes and function of the inner lamella layer of podocopid Ostracoda. *In* Whatley, R. and Maybury, C., *eds.*, *Ostracoda and Global Events*, 401-410. Chapman and Hall, London.
- Keyser, D., 1995. Structural elements on the surface of ostracod shells. *In Riha*, J., *ed.*, *Ostracoda and Biostratigraphy*, 5-10. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Keyser, D., 2005. Histological peculiarities of the noding process in *Cyprideis torosa* (Jones) (Crustacea, Ostracoda). *Hydrobiologia*, 538, 95-106.
- Keyser, D. and Walter, R., 2003. Calcification in ostracodes. *Revista Espanola de Micropaleontologia*, 36, 1-11.
- Kilenyi, T. I., 1972. Transient and balanced genetic polymorphism as an explanation of variable nodding in the ostracode *C. torosa*. *Micropaleontology*, 148, 23-35.
- Kornicker, L. S., 1969. Relationship between the free and attached margin of the myodocopid ostracod shell. *In* Neale, J. W., *ed.*, *The taxonomy, morphology and ecology of the Recent Ostracoda*, 109-135. Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Koulish, S., 1973. Microtubules and muscle attachment in the integument of the Balanidae. *Journal of Morphology*, **140**, 1-14.
- Kuo, J. S., McCully, M. E. and Haggis, G. H., 1971. The fine structure of muscle attachments in an acarid mite *Caloglyphus* mycophagus (Megnin) (Acarina). *Tissue and Cell*, 3, 605-613.
- Lai-Fook, J., 1967. The structure of developing muscle insertions in insects. *Journal of Morphoplogy*, **123**, 503-528.
- Lai-Fook, J., 1968. The fine structure of wound repair in an insect (*Rhodnius prolixus*). Journal of Morphoplogy, **124**, 37-78.
- Langer, W., 1973. Zur Ultrastruktur, Mikromorpholgie und Taphonomie des Ostracoda-Carapax. *Palaeontographica (Abst. A)*, 144, 1-54.
- Locke, M., 1964, The structure and formation of the integument in insects. In Rockstein, M., ed., In Physiology of Insecta, 3, 379-470. Academic Press, New York.
- Locke, M., 1966. The structure and formation of the cuticulin layer in the epicuticle of an insect *Calpodes ethlius* (lepidoptera, Hesperiidae). *Journal of Morphology*, **118**, 461-494.

McKinnon, A. D. and Arnot, G. H., 1985. The developmental

stages of *Gladioferens pectinatus* (Brady, 1899) (Copepoda: Calanoida). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **19**, 21-42.

- Morkhoven, F. P. C. M. van, 1962. Post-Palaeozoic Ostracoda: Their morphology, Taxonomy and economic use, volume 1. 204p., Elsevier, Amsterdam.
- Müller, G. W., 1894. Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-abschnitte. Fauna und flora des Golfes von Neapel und der Wissenschaften Meeres-abschnitte. *Herausgegeben von der zoologischen station zu Neapel*, **21**, 1-404.
- Neville, A. C., 1975. Biology of arthropod cuticle. In Hoar, W. S., Jacobs, J., Langer, H. and Lindauer, M., eds., Zoophysiology and Ecology, volume 4, 439p., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Noble-Nesbitt, J., 1963a. The fully formed intermolt cuticle and associated structure of *Podura aquatica* (Collembola). *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **104**, 253-270.
- Noble-Nesbitt, J., 1963b. The cuticle and associated structures of Podura at the moult. Quarterly Journal of Microscopical Science, 104, 369-391.
- Oertli, H. J., 1975. The conservation of ostracode tests Observations made under the scanning electron microscope. In Swain F. M., ed., Biology and Paleobiology of Ostracoda, A Symposium: Bulletins of American Paleontology, 65, 549-554.
- Okada, Y., 1981. Development of cell arrangement in ostracod carapaces. *Paleobiology*, 7, 276-280.
- Okada, Y., 1982a. Ultrastructure and pattern of the carapace of *Bicornucythere bisanensis* (Ostracoda, Crustacea). University Museum, University of Tokyo, Bulletin, 20, 229-255.
- Okada, Y., 1982b. Structure and cuticle formation of the reticulated carapace of the ostracode *Bicornucythere bisanensis*. *Lethaia*, **15**, 85-101.
- Okada, Y., 1983a. Ultrastructure and functions of pores of ostracodes. In Maddock, R. F., ed., Applications of Ostracoda, 640-648. The Department of Geosciences University of Houston-University Park Houston, Taxas.
- Okada, Y., 1983b. Muscle scars and structure of the muscle attachment in the carapace of the ostracode *Bicornucythere bisanensis*. *Micropaleontology*, **29**, 66-77.
- Passano, L. M., 1960. Molting and its control. In Waterman, T. H., ed., The physiology of Crustacea, volume 1, Metabolism and growth, 473-536. Academic Press, New York.
- Peel, A. and Akam, M., 2003. Evolution of segmentation: rolling back the clock. *Current Biology*, 13, R708-710.
- Poquet, M., Ribes, E., Bozzo, M. G. and Durfort M., 1994. Ultrastructure and cytochemistry of the integument of *Modiolicola gracilis*, parasitic copepod in mussel gills (*Mytilus* galloprovincialis and Mytilus edulis). Journal of Morphology, 221, 87-99.
- Powell, C. V. L. and Halcrow, K., 1984. The formation of surface microscales in *Idotea baltica* (Pallas) (Crustacea; Isopoda). *Canadian Journal of Zoology*, **62**, 567-572.
- Powell, C. V. L. and Halcrow, K., 1985. Formation of the epicuticle in a marine isopod, *Idotea baltica* (Pallas). *Journal of Crustacean Biology*, 5, 439-448.
- Price, J. B. and Holdich, D. M., 1980. The formation of the epicuticle and associated structure in *Oniscus asellus* (Crustacea, Isopoda). *Zoomorphologie*, 94, 321-332.
- Ronshaugen, M., McGinnis, N. and McGinnis, W., 2002. Hox protein mutation and macroevolution of the insect body plan. *Nature*, **717**, 914-917.
- Rosenfeld, A., 1979. Structure and secretion of the carapace in some living ostracodes. *Lethaia*, **12**, 353-360.
- Sandberg, P., 1964. Larva-adult relationships in some species of the ostracode genus *Haplocytheridea*. *Micropaleontology*, **10**, 357-368.
- Shafiq, S. A., 1963. Electron microscopical studies on the indirect flight muscles of *Drosophila melanogaster*. I. Structure of the

myofibrils. Journal of Cell Biology, 17, 351-362.

- Shuster, M. S., 1992. The reproductive behaviour of  $\alpha$  -,  $\beta$  and  $\gamma$  male morphs in paracerceis sculpta, a marine isopod crustacean. *Behaviour*, **121**, 231-257.
- Smith, D. S., Järlfors, U. and Russell, F. E., 1969. The fine structure of muscle attachments in a spider (*Latrodectus mactans*, Fabr.). *Tissue and Cell*, 1, 673-687.
- Smith, R. N., 1965. Musculature and muscle scars of *Chlamydotheca* arcuata (Sars) and *Cypridopsis vidua* (O. F. Müller) (Ostracoda-Cyprididae). In Kesling, R. V., Darby, D. G., Smith, R. N. and Hall. D. D., eds., Four reports of ostracod investigations conducted under National Science Foundation Project GB-26, University of Michigan Museum of Paleontology, Special Publication Report, 4, 1-41.
- Smith, T. M. and Bate, R. H., 1983. The shell of the ostracod Halocypris inflata (Dana, 1849) examined by the ion beam etch technique. Journal of Micropaleontology, 2, 105-110.
- Sohn, I. G. and Kornicker, L. S., 1969. Significance of calcareous nodules in myodocopid ostracod carapaces. *In Neale*, J. W., ed., *The taxonomy, morphology and ecology of the Recent Ostracoda*, 99-111. Edinburgh, Oliver and Boyd.
- Sohn, I. G. and Kornicker, L. S., 1988. Ultrastructure of Myodocopid Shells (Ostracoda). In Hanai, T., Ikeya, N. and Ishizaki, K., eds., Evolutionary biology of Ostracoda, its fundamentals and applications, 243-258. Kodansha, Tokyo.
- Sylvester-Bradley, P. C., 1941. Shell structure of the Ostracoda. *The Annals and Magazine of Natural History, 11th series,* **8**, 1-33.
- Sylvester-Bradley, P. C., 1956. The structure, evolution and nomenclature of the ostracode hinge. *British Museum (Natural History)*, *Bulletin Geology*, **3**, 1-21.
- Sylvester-Bradley, P. C. and Benson, R. H., 1971. Terminology for surface features in ornate ostracodes. *Lethaia*, 4, 249-286.
- Talbot, P., Clark, W. H., Jr. and Lawrence, A. L., 1972. Ultrastructural observations of the muscle insertion and modified branchiostegite epidermis in the larval brown shrimp, *Penaeus* aztecus. Tissue and Cell, 4, 613-628.
- Tanaka, G., 2007. Kinematics of adductor muscle and pattern formation of various shell ornamentations in marine and brackish water ostracods. *Palaeontological Research*, **11**, 123-133.
- Taylor, R. L. and Richard, A. G., 1965. Integumentary changes during moulting of arthropods with special reference to the subcuticle and ecdysial memebrane. *Journal of Morphology*, 116, 1-22.
- Taylor, H. H. and Taylor, E. W., 1992. Gills and Lungs: The Exchange of Gases and Ions. *In* Harrison, F. W. and Humes, A. G., *eds.*, *Microscopic Anatomy of Invertebrates Volume 10*, 203-293. Wiley-liss, New York.
- Travis, D. F., 1963. Structural features of mineralization from tissue to macromolecular levels of organization in the decapod Crustacea. Annals New York Academy of Sciences, 109, 177-245.
- 塚越 哲,2004. 種多様性研究と古生物学:間隙性貝形虫類を例として.化石,(75),18-23.
- Turpen, J. B. and Angell, R. W., 1971. Aspect of molting and calcification in the ostracod *Heterocypris*. *Biological Bulletin*, 140, 331-338.

- Vannier, J. and Abe, K., 1995. Size, Body plan and Respiration in the Ostracoda. *Palaeontology*, 38, 843-873.
- Vannier, J., Abe, K. and Ikuta, K., 1996. Gills of Cylindroleberidid ostracodes exemplified by *Leuroleberis surugaenisis* from Japan. *Journal of Crustacean Biology*, 16, 453-468.
- Waku Y., 1978. Fine structure and metamorphosis of the wax gland cells in a psyllid insect, *Anomoneura mori* Schwartz (Homoptera). *Journal of Morphology*, **158**, 243-274.
- Wägele, J.-W., 1992. Isopoda. In Harrison, F. W. and Humes, A. G., eds., Microscopic Anatomy of Invertebrates Volume 9, 529-617. Wileyliss, New York.
- Weis-Fogh, T., 1970. Structrure and formation of insect cuticle. In Neville, A. C., ed., Insect Ultrastructure, 165-185. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Wigglesworth, V. B., 1947. The epicuticle of in an insect, *Rhodnius Prolixus* (Hemiptera). *Proceedings of the Royal Society of London*. *Series B*, **134**, 163-181.
- Wigglesworth, V. B., 1973. The role of the epidermal cells in moulding the surface patterns of the cuticle in *Rhodnius* (Hemiptera). *Journal of Cell Science*, **12**, 683-705.
- Williams, C. L., Dillaman, R. M., Elliott, E. A. and Gay, D. M., 2003. Formation of the arthrodial membrane in the blue crab, *Callinectes sapidus. Journal of Morphology*, **256**, 260-269.
- Wilson, E. O., 1993. *The Diversity of Life*. 448p., W. W. Norton & Company, New York.
- Yamada, S., 2006MS. Evolution of the carapace structure in Ostracoda (Crustacea: Arthropoda). Doctor thesis, Shizuoka University, 154p.
- Yamada, S., 2007a. Formation of the Hinge in the Podocopan Ostracode Loxoconcha pulchra. Journal of Morphology, 268, 442-456.
- Yamada, S., 2007b. Ultrastructure of the carapace margin in the Ostracoda (Arthropoda: Crustacea). *Hydrobiologia*, 585, 201-211.
- Yamada, S., 2007c. Structure and evolution of podocopan ostracod hinges. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92, 41-62.
- Yamada, S., Tsukagoshi, A. and Ikeya, N., 2004. Ultrastructure of the carapace in some *Semicytherura* species (Ostracoda: Crustacea). *Micropaleontology*, **50**, 381-389.
- Yamada, S., Tsukagoshi, A. and Ikeya, N., 2005. Carapace formation of the podocopid ostracodes *Semicytherura* species (Crustacea: Ostracoda). *Lethaia*, 38, 1-11.
- Yumoto, M., 1994. The shell structure of the carapace in Xestoleberis hanaii Ishizaki (Crustacea, Ostracoda). Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series, 176, 638-649.
- Yumoto, M., 1995MS. Shell microstructure of carapace in podocopid Ostracoda (Crustacea). *Doctor thesis, Kumamoto University*, 133p.
- Zaffagnini, F. and Zeni, C., 1987. Ultrastructural investigations on the labral glands of *Daphnia obtusa* (Crustacea, Cladocera). *Journal of Morphology*, **193**, 23-33.
- Zhou, X., Oi, F. M. and Scharf, M. E., 2006. Social exploitation of hexamerin: RNAi reveals a major caste-regulatory factor in termites. *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **103**, 4499-4504.