

日本産現生種バカガイ科二枚貝の殻形態の比較

横山紀樹¹・近藤康生^{1,2}

(¹高知大学大学院総合人間自然科学研究科理学専攻・²高知大学自然科学系理学部門)

Comparative Analysis of Shell Shape of Some Mactrid Bivalves in Japan

Toshiki Yokoyama¹ and Yasuo Kondo^{1,2}

¹ *Studies in Sciences, Graduate School of Integrated Arts and Sciences, Kochi University;*

² *Sciences Unit, Natural Sciences Cluster, Kochi University*

Abstract : Taxonomic analysis and identification of mactrid bivalves tend to be difficult, because of their poorly-developed shell ornamentation, and this is particularly the case for their fossils in which color patterns are often lacking. To solve this problem, (1) gross shell shape, measured by the ratio of shell length, shell height and shell width, (2) Pallial Sinus Ratio (PSR) and (3) Shell Weight Index (SWI), were measured and evaluated for 8 species of the Mactridae in the Japanese Islands, along with observation of shell characteristics, including hinge teeth. As a result, most of the species are separately plotted on the scattered diagram representing gross shell shape, suggesting adaptation of shell shape for burrowing in different habitats. PSR and SWI are useful for distinguishing the similar species plotted on the similar or overlapping area of the diagram, such as *Mactra chinensis* (juveniles), *M. crossei* and *M. nipponica*; *M. crossei* is found to be heavier, and *Mactra chinensis* shows shallower pallial sinus than the other two species. In addition, functional significance of hinge teeth and phylogenetic significance of the concentric costae developed along the dorsal margin of some of the mactrids are discussed.

キーワード : *Mactra*, バカガイ科, 殻形態, 套線湾入, 殻重量指数

Keywords: *Mactra*, Mactridae, shell shape, pallial sinus, Shell Weight Index.

はじめに

バカガイ科 *Mactridae* は、白亜紀以後、世界各地の浅海域に生息する二枚貝である。本科の二枚貝は、殻表面の装飾や色彩などの特徴に乏しく、殻形態について情報量の多い他の分類群に比べて研究が遅れていることは否めない。しかし、本科の二枚貝は外浜のおもな生息者として二枚貝の進化史上重要な位置を占めてきた点で注目に値する。例えば、著者の一人近藤は、かつて更新世の下総層群産二枚貝化石群集を整理した際、バカガイ科二枚貝がしばしば単独で化石密集層を作り、本科の優占群集を作っていたこと、また、さまざまな堆積環境で形態を変えながら適応放散していることを指摘した(近藤¹⁾)。また、外浜に生息する二枚貝類の地史の変遷を考察する中で、三畳紀から白亜紀にかけての三角貝類や白亜紀から現在にかけてのマルスダレガイ科などと同様、バカガイ科二枚貝は白亜紀以後、特に新生代後期の外浜環境に生息地を確立した種群であることを指摘した(近藤²⁾)。

日本近海では、食用にされるバカガイやウバガイを含め、13属 29種が生息している(波部³⁾ および松隈⁴⁾) が、これらのうちバカガイやシオフキなど日本に生息する7種を含む13種については、遺伝子解析によってその系統関係が明らかにされている(Ni *et al.*⁵⁾)。一方、本科の化石種の分類学的な検討は不十分な状態にあり、化石種と現生種の系統的な関係には不明の点が多い。本研究では、本科の化石種の分類学的・古生態学的研究の基礎的研究として、日本に生息するバカガイ科の現生種8種について、殻形態を観察と計測により検討を行ない、その分類学的、機能形態学的意義を考察した。

計測標本、およびバカガイ科二枚貝の殻の特徴

今回比較に用いたのは、現生種のバカガイ *Mactra chinensis* Philippi, 1846 を 107 標本、シオフキ *Mactra veneriformis* Reev, 1854 を 24 標本、リュウキュウバカガイ *Mactra maculata* Gmelin, 1791 を 23 標本、チゴバカガイ *Mactra nipponica* Kuroda & Habe, 1971 を 25 標本、ヒメバカガイ *Mactra crossei* (Dunker, 1877) を 20 標本、ウバガイ *Pseudocardium sachalinensis* (Schrenck, 1862) を 29 標本、ナガウバガイ *Spisula polynympha* Stimpson, 1860 を 26 標本、アリソガイ *Coelomactra antiquata* (Spengler, 1802) を 6 標本、計 260 標本である(表 1)。これらの学名表記は、波部³⁾に従う。

バカガイ科二枚貝の殻は、形は小型から大型の亜三角形で、薄質でよく膨らむ。殻頂下の主歯は小さく、前後に側歯が発達し、腹縁内面は平滑で套線は湾入するのが特徴である(松隈⁴⁾)。

比較に用いる現生種のうち、バカガイ、シオフキ、リュウキュウバカガイ、チゴバカガイ、ヒメバカガイの5種が *Mactra* 属、ウバガイが *Pseudocardium* 属、ナガウバガイが *Spisula* 属、アリソガイが *Coelomactra* 属に分類される。波部³⁾によれば、*Mactra* 属の殻は中型から大型の卵形から三角形で、やや薄質で膨らむ。また、殻表面の成長輪は殻頂の前後で際立ち、長く強い側歯を持つ。*Pseudocardium* 属の殻は大型の丸みのある三角形で、厚く固い。弾帯受は大きく、側歯は短くて強い。*Spisula* 属の殻は中大型の長い卵形で、殻頂が高まる。弾帯受が広く側歯は強い。*Coelomactra* 属の殻は大型の三角形で薄く、殻頂が高くなり側歯は長い、といった属間での特徴の違いはあるものの、同一属内の細かな特徴の違いによる種の分類は困難を伴う。

殻形態の比較項目と計測

今回の殻形態比較では、殻の観察に加えて、バカガイ科二枚貝の種ごとの殻形態の違いを数値化して明確にするための指標として、殻長・殻高・殻幅の比(以後、概形とする)、套線の湾入率(Pallial Sinus Ratio: PSR)、殻重量指数(Shell Weight Index: SWI)の3つを選んだ。

殻の概形は、殻長(SL)、殻高(SH)、殻幅(SW)から求めた殻長殻高比(SL/SH)と殻高殻幅比(SH/SW)を、それぞれ横軸と縦軸にとり、Stanley⁶⁾が作成した散布図を用いて比較した。個々の標本は、円形で平たい円盤型(disc)、円形でよく膨らむ球型(sphere)、前後に長く平たい小判型(blade)、前後に長くよく膨らむ筒型(cylinder)

の4つのタイプをエンドメンバーとする散布図上にプロットされる。

套線の湾入率は、以下の式のように套線湾入の深さの殻長に対する割合 (套線湾入率 Pallial Sinus Ratio: PSR) によって表す。套線は、殻内面で二枚貝の軟体部を覆っている外套膜が殻に付着していた痕跡で、腹縁付近では腹縁に沿って認められるが、水管のあった殻の後方では内側に湾入している。この套線湾入の深さは水管の長さと同関があり、二枚貝が堆積物に潜る深さとおおむね対応することが知られている (例えば, Kondo⁷⁾。

$$\text{PSR} = \text{套線湾入の深さ} \div \text{SL}$$

(PSR: 套線湾入率, SL: 殻長)

殻重量指数 (SWI) は殻体積に対する殻重量の値を示す指数で、各標本の殻重量を計測し、殻重量指数を算出、それぞれ比較した。殻重量指数は、以下の横川⁸⁾ が用いた計算式に従って算出した。

$$\text{SWI} = \text{殻重量} \div (\text{SL} \times \text{SH} \times \text{SW}) \times 10^5$$

(SWI: 殻重量指数, SL: 殻長, SH: 殻高, SW: 殻幅)

比較に際して、殻の前後方向に最も長い長さを殻長とし、殻長に対して垂直方向で殻頂を通る線の長さを殻高、片殻の膨らみを殻幅として、ノギスを用いてそれぞれ計測した (図 1)。また、套線湾入の深さは、合殻面を水平にし、水平面から垂直に見た時、套線湾入の底から殻の縁までの直線が最大となる長さとし、画像から距離測定が可能なフリーソフト ImageJ を用いて計測した。殻重量は片殻を電子はかりに乗せて測定した。なお、本稿で用いる套線湾入率は、套線湾入をノギスを殻に直接あてて測定した Kondo⁷⁾ の Pallial Sinus Index とは異なる。

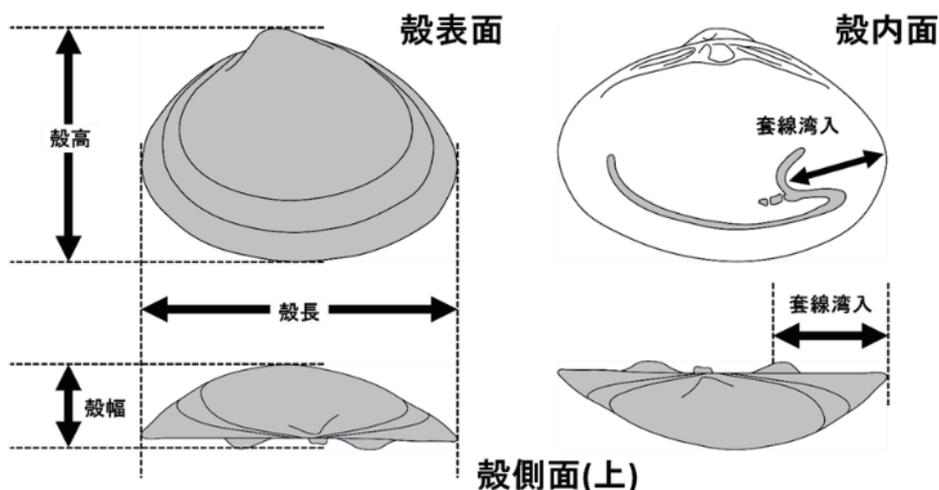


図 1. 殻の測定部位.

表 1. 計測標本とその産地

学名および和名	産地	標本数	学名	産地	標本数		
<i>Mactra chinensis</i> バカガイ	北海道 網走市 ニツ岩	2	<i>Mactra nipponica</i> チゴバカガイ	神奈川県 三浦市 油壺	2		
	北海道 寿都郡 朱太川河口	12		三河湾	23		
	秋田県 男鹿市 安田海岸	4	<i>Mactra crossei</i> ヒメバカガイ	宮崎県 延岡市	14		
	福島県 相馬市 松川浦港	1		愛知県 田原市 渥美半島	6		
	千葉県 いすみ市 長浜海岸	4	<i>Pseudocardium sachalinensis</i> ウバガイ	北海道 網走市 ニツ岩	4		
	千葉県 館山市 北條海岸	4		北海道 有珠湾	6		
	千葉県 木更津市 小櫃川干潟	48		福島県 相馬市 松川浦港	18		
	東京都 木更津沖	12		福島県 いわき市	1		
	香川県 三豊市 仁尾干潟	14		<i>Spisula polynympha</i> ナガウバガイ	福島県 相馬市 松川浦港	26	
	高知県 高岡郡 興津	6			<i>Coelomactra antiquata</i> アリソガイ	愛知県 田原市 渥美半島	6
	<i>Mactra veneriformis</i> シオフキ	千葉県 富津市 富津岬北岸				10	総数
		千葉県 富津市 富津岬干潟	10				
		熊本県 宇土市 半島北岸	2				
福岡県 福津市 津屋崎干潟		2					
<i>Mactra maculata</i> リュウキュウバカガイ	沖縄県 名護市 羽地内海	14					
	沖縄県 小浜島 細崎	4					
	沖縄県 中頭郡 残波岬	3					
	沖縄県 石垣島 川平湾	2					

結果

殻の観察

今回用いた標本の観察の際、注目したのは背縁部の殻頂周辺に見られる成長脈である。この成長脈は、殻表面に見られ、殻が成長していくにしたがって形成されていくもので、その個体の殻成長の様子を見ることが出来るものである。波部³⁾によれば、*Mactra* 属の殻表面の成長脈は殻頂の前後で際立つとあり、今回の観察においても、*Mactra* 属のバカガイ、シオフキ、チゴバカガイ、ヒメバカガイでは、殻頂の前後で成長脈は際立ち、凹凸が強くシワのように見ることができた。一方、*Pseudocardium* 属のウバガイや *Spisula* 属のナガウバガイ、*Coelomactra* 属のアリソガイでは、成長脈は殻頂の前後で凹凸が強くなり、弱く細い。この成長脈の凹凸は幼貝の場合でも確認でき、チゴバカガイやヒメバカガイのように、成熟サイズが小さい種でも確認できた。成熟サイズの大きなバカガイやシオフキでは成長に伴って顕著になり、殻頂前後だけでなく、殻の縁に沿って殻表面の広い範囲にも見ることができるようになる。しかし、同じ *Mactra* 属に分類されるリュウキュウバカガイは、ウバガイやナガウバガイ、アリソガイと同じように凹凸が強く出ず、成長脈は弱く細い (図 2)。

また、鉸歯にも注目した。二枚貝の鉸歯は二枚の貝殻を噛み合わせる鉸板である。この鉸歯の形状は、二枚貝の種類によって特徴があり、分類する上で重要な形質となっている。バカガイ科は、「へ」の字型の主歯と、前後に長い側歯を持つ。今回用いた 8 種類に共通したのは、バカガイ科を特徴づける鉸歯の形状である。右殻では、殻頂の直下に主歯があり、その後方に弾帯受がある。前後の側歯は鉸板が 2 枚並行して伸びる。左殻では、殻頂の直下に右殻のものよりも一回り小さな主歯があり、同様に弾帯受がその後方にある。前後の側歯は、鉸板が 1 枚伸びる。右殻の主歯の下に左殻の小さな主歯が収まり、右殻の側歯の 2 枚の鉸板の間に左殻の側歯の 1 枚の鉸板が噛み合う。そして今回の観察では、今回用いた 8 種は、属に関わらず、それぞれの側歯の特徴を 2 つの形態に大別できた。8 種の中の *Mactra* 属のバカガイ、チゴバカガイ、ヒメバカガイ、*Spisula* 属のナガウバガイ、*Coelomactra* 属のアリソガイの側歯は、鉸板が細く、側歯の先端が殻の縁に細く収束する。これに対して、*Mactra* 属のシオフキ、リュウキュウバカガイ、*Pseudocardium* 属のウバガイの側歯は鉸板が太く、側歯の先端で大きく下に膨らんでから収束する (図 3)。この膨らみは鉸板が 2 枚ある右殻で顕著である。

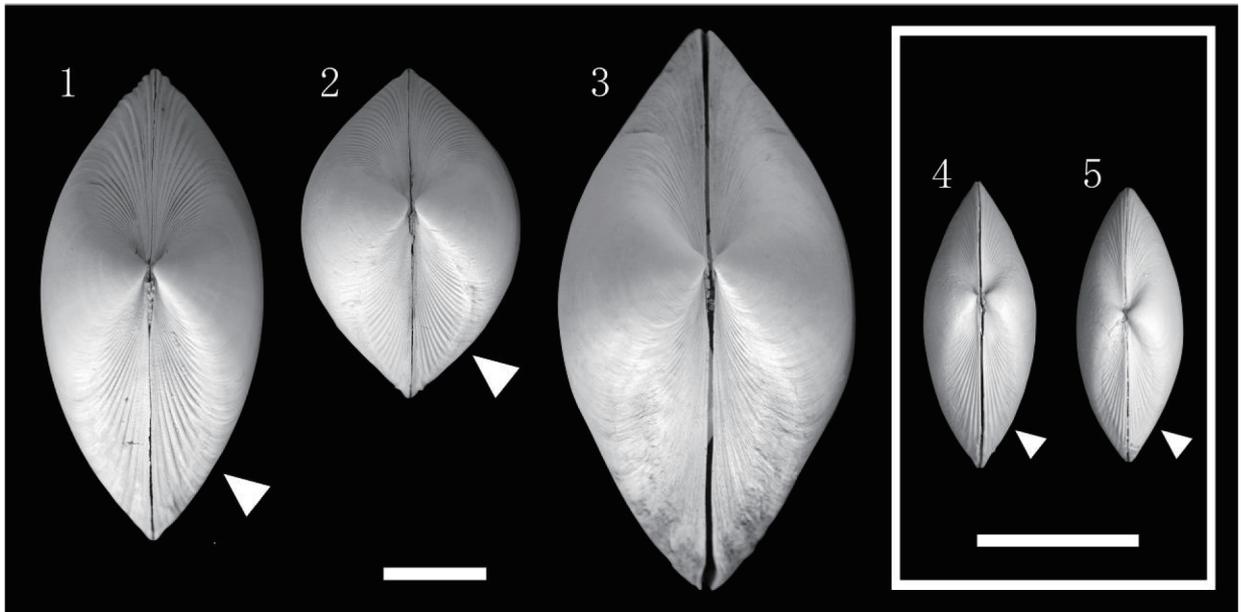


図 2. *Mactra* 属の殻頂前後に見られる成長脈 (殻頂方向からの写真, スケールバーはそれぞれ 10 mm). 1: バカガイ, 2: シオフキ, 3: リュウキュウバカガイ, 4: バカガイ, 5: チゴバカガイ.

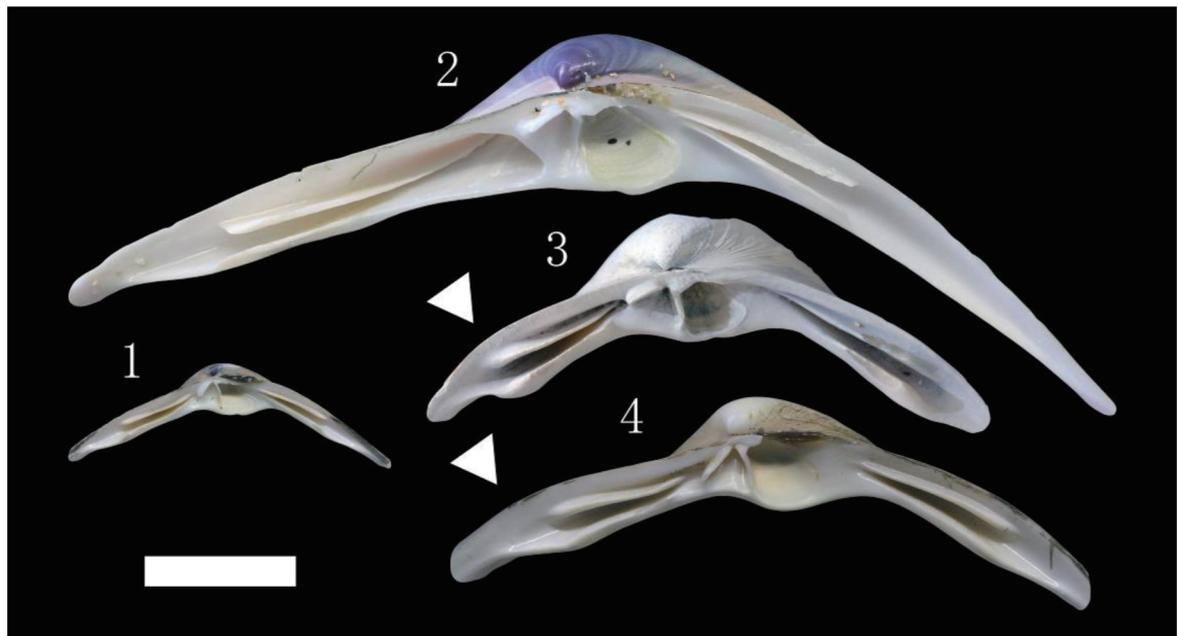


図 3. バカガイ科の鉸歯 (右殻鉸歯の写真, スケールバーは 10 mm). 1: バカガイ, 2: アリソガイ, 3: シオフキ, 4: ウバガイ.

表 2. 標本の計測結果

学名および和名	殻の概形		殻重量指数 SWI	套線の湾入率 (%)
	殻長殻高比 SL/SH	殻高殻幅比 SH/SW		
<i>Mactra chinensis</i> バカガイ	1.26-1.43	2.97-3.86	13.76-20.54	28.37-39.27
<i>Mactra veneriformis</i> シオフキ	1.09-1.26	2.43-3.05	16.58-24.61	27.61-37.11
<i>Mactra maculata</i> リュウキュウバカガイ	1.17-1.29	3.07-3.47	16.61-24.48	22.69-26.39
<i>Mactra nipponica</i> チゴバカガイ	1.35-1.48	3.26-3.72	8.68-19.40	34.86-41.12
<i>Mactra crossei</i> ヒメバカガイ	1.24-1.43	2.78-3.54	16.14-23.60	35.29-41.01
<i>Pseudocardium sachalinensis</i> ウバガイ	1.19-1.31	2.71-3.41	14.91-27.25	32.67-41.14
<i>Spisula polynympha</i> ナガウバガイ	1.31-1.52	3.98-4.87	14.66-24.71	31.53-40.82
<i>Coelomactra antiquata</i> アリソガイ	1.22-1.30	3.20-3.38	10.10-13.76	23.17-24.61

殻の概形

図 4 は、比較に用いた現生種のうち、*Mactra* 属の 5 種の概形を比較した散布図である。この散布図において、バカガイとヒメバカガイのプロットは広い範囲で重複する。この範囲にはチゴバカガイのプロットも重なり、リュウキュウバカガイのプロットも一部重なる。チゴバカガイは、散布図のおおよそ中央にプロットされるバカガイよりも、多少 SL/SH 値が大きく前後に長い傾向にあり、リュウキュウバカガイは、バカガイよりも SL/SH 値が小さく前後に短い傾向にある。5 種の内、シオフキが球型の傾向が強く、最も明瞭に区別できる。

図 5 は、バカガイとシオフキに加え、*Mactra* 属を除く現生種、ウバガイとナガウバガイ、アリソガイの概形の傾向を比較した散布図である。ウバガイは、図 4 のリュウキュウバカガイのプロットの範囲に近い範囲にプロットされるが、リュウキュウバカガイよりもやや SH/SW 値が小さく、膨らみが強い傾向にある。ナガウバガイは、前後に長く膨らみが非常に弱い概形が、バカガイよりも小判型の傾向が強いプロット範囲で示され、数値としても明確に表れた。アリソガイは標本数が少ないが、バカガイよりも SL/SH 値が小さく前後に短い傾向にある。

また、バカガイとチゴバカガイを比較すると、標本中最も小さい殻長 20 mm 前後のバカガイは殻の膨らみを示す SH/SW 値が 3.66 であり、標本中最も大きい殻長 17.6 mm のチゴバカガイは SH/SW 値が 3.72 と、バカガイの方が 0.06 ポイント小さく、わずかに膨らみが大きいことが分かる。

套線湾入率 (PSR)

図 6 は、套線湾入率を比較した散布図である。全体として、成長すると套線湾入率は減少し、散布図のプロットは右肩下がりとなる種が目立つ。例えば、ナガウバガイやウバガイなど他の中～大型種は成長に伴って套線湾入率が小さくなる。これに対して、対象とした 8 種のうち、シオフキとヒメバカガイの小型の 2 種は、成長に伴って套線湾入率が増加する傾向が認められた。

図 4 の概形比較の散布図でプロットの範囲が重なり概形の傾向に近い種について、同じ殻長の標本を比較すると、*Mactra* 属のバカガイ、ヒメバカガイでは、殻長 21 mm 前後のとき、バカガイは 32.9-36.7%、ヒメバカガイは 36.3-41.0% であり、ヒメバカガイの方が套線湾入率が高い。また、ヒメバカガイとチゴバカガイの比較では、全

個体で套線湾入率を比べるとほとんど差がないが、殻長 14 mm 前後に限定すると、ヒメバカガイは 35.6–37.0%、チゴバカガイは 34.9–41.1%であり、チゴバカガイの方が套線湾入率がやや大きい。さらに、同じく *Mactra* 属で、図 4 の概形比較の散布図でプロットの範囲がバカガイやヒメバカガイと一部重なったリュウキュウバカガイは、22.7–26.0%と今回用いた *Mactra* 属現生種の中でも套線湾入率が群を抜いて小さい。*Coelomactra* 属現生種のアリソガイはさらに小さく、今回計測した種のなかで套線湾入率が最小であった。

殻重量指数 (SWI)

図 7 は、殻重量指数を比較した散布図である。全体的な傾向として、成長すると殻重量指数は増加し、散布図のプロットは右肩上がりとなっている。しかし、対象とした 8 種の内リュウキュウバカガイとヒメバカガイの 2 種は、成長に伴って、殻重量指数が大きくなり、殻が重くなっている。

図 4 の概形比較の散布図でプロットの範囲が重なる殻の概形の傾向が近い種について、同じ殻長の標本を比較すると、*Mactra* 属のバカガイ、ヒメバカガイは、殻長 21 mm 前後のとき、バカガイは 14.0–15.2、ヒメバカガイは 16.6–19.0 であり、ヒメバカガイの方が殻重量指数が大きい。また、バカガイとリュウキュウバカガイを殻長 45 mm 前後で比べると、バカガイは 14.0–17.0、リュウキュウバカガイは 20.1–21.1 であり、リュウキュウバカガイの方が殻重量指数が大きい。さらに、Kuroda & Habe⁹⁾ は、幼貝のバカガイはチゴバカガイよりも薄い殻を持つと記載したが、図 7 では、標本中最も小さい殻長 20 mm 前後のバカガイは 13.9–14.0 であり、標本中最も大きい殻長 17.6 mm のチゴバカガイが 19.4 と、バカガイはチゴバカガイよりも殻が軽く、今回の計測結果は原記載と一致した。

考察

殻の概形、套線湾入率、殻重量指数

今回の計測の結果、それぞれの種の殻の概形の傾向が明らかとなった。

球型の傾向が強いシオフキや、小判型の傾向が強いナガウバガイなど、特徴の強い種の判別は比較的容易である一方、散布図上のプロットの範囲が重なる *Mactra* 属のバカガイ、リュウキュウバカガイ、チゴバカガイ、ヒメバカガイなどは、概形のみでの判別は難しい。しかし、同じ殻長の標本で比べた場合、ヒメバカガイの套線湾入率はバカガイの値に比べて大きく、チゴバカガイの套線湾入率はヒメバカガイの値よりもさらに大きい傾向がある。逆に、リュウキュウバカガイの套線湾入率は、*Mactra* 属現生種の中でも最も小さい。さらに、ヒメバカガイやリュウキュウバカガイの殻重量指数はバカガイの値に比べて大きい。このように、外見で同定が難しい種も套線湾入率や殻重量指数で区別することが可能であることが分かった。

今回明らかになった、日本産 *Mactra* 属における套線湾入率や殻重量指数の違いは、上記のように種の識別に有用であるだけでなく、生息環境の違いを反映した機能形態学的な意味もあると考えられる。例えば、外洋に面した開放海岸の前浜に分布するヒメバカガイが、より安定した外浜や内湾砂底を生息場所とするバカガイに比べて、套線湾入率が大きく、長い水管を有することは、前浜における流れによる洗掘を回避するための適応として理解できる。また、ヒメバカガイの殻重量指数がバカガイより大きく、比重を大きくしていることも、やはり前浜における流れによって生息地から運ばれることを回避するための適応と考えられる。ちなみにこれらの特徴は、多くのフジノハナガイ科 *Donacidae* に見られる特徴と一致することから、前浜に生息する二枚貝共通の特徴として一般化できる可能性がある。

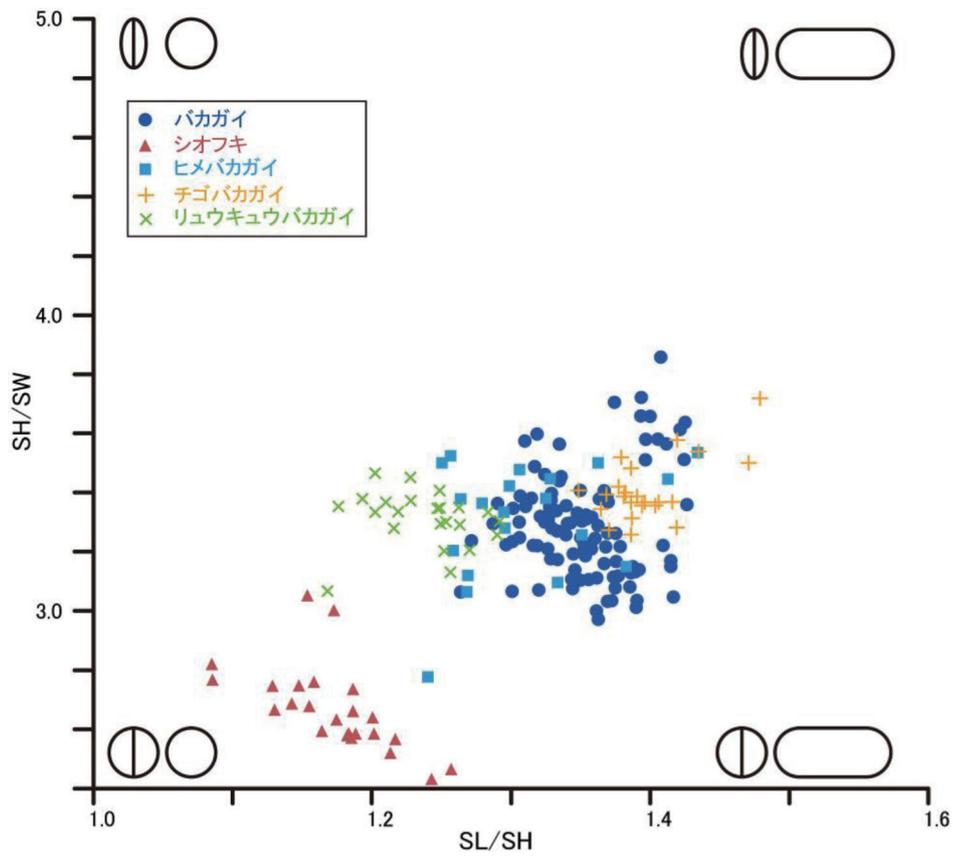


図 4. *Mactra* 属 5 種の概形比較散布図.

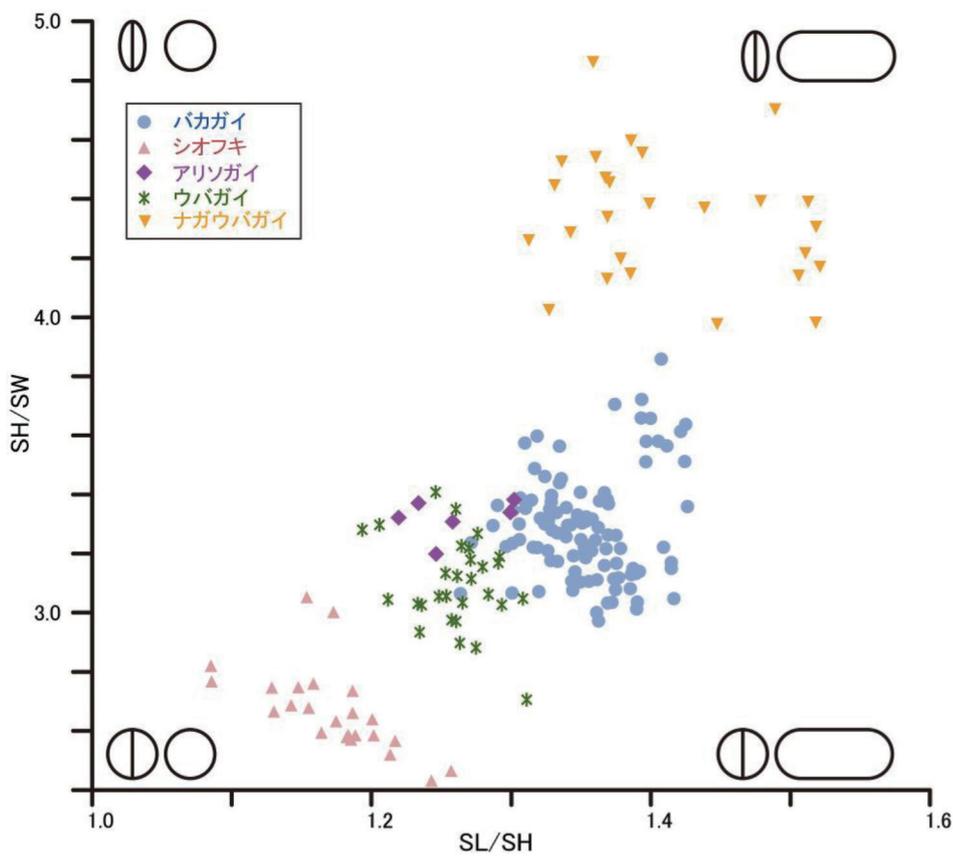


図 5. *Mactra* 属以外の 3 種とバカガイ, シオフキの概形比較散布図.

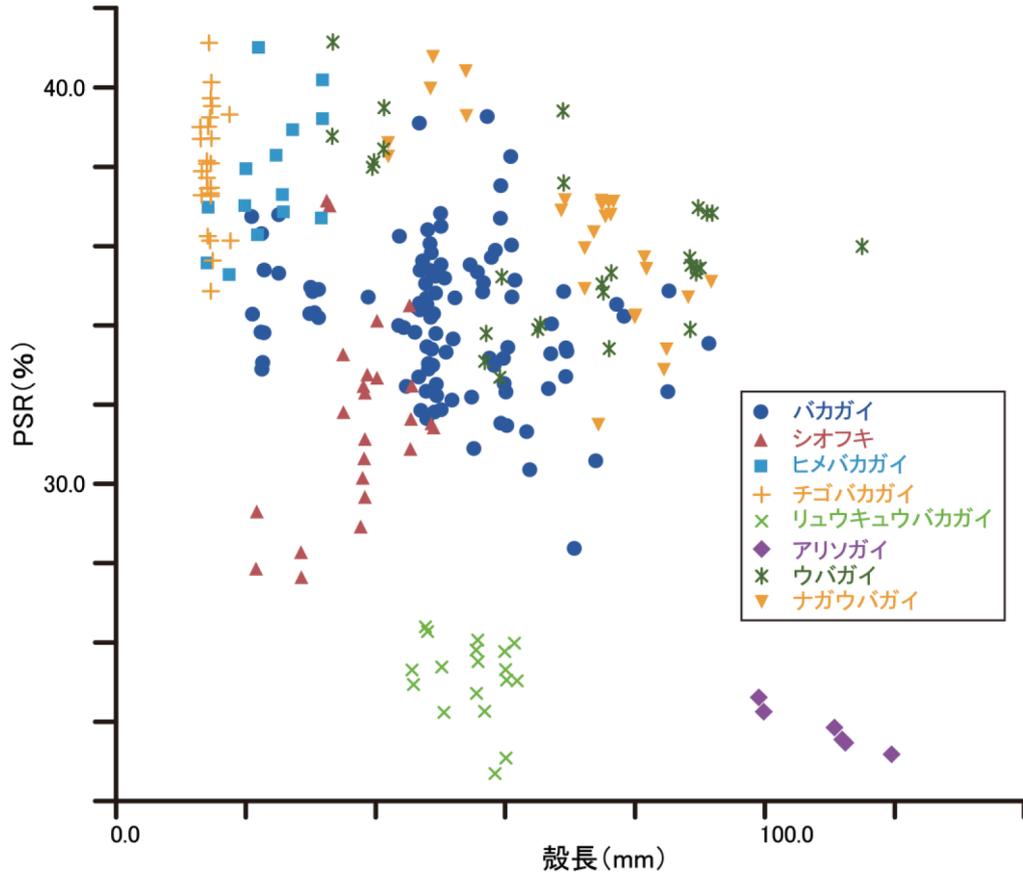


図 6. 套線湾入率 (PSR) の比較散布図.

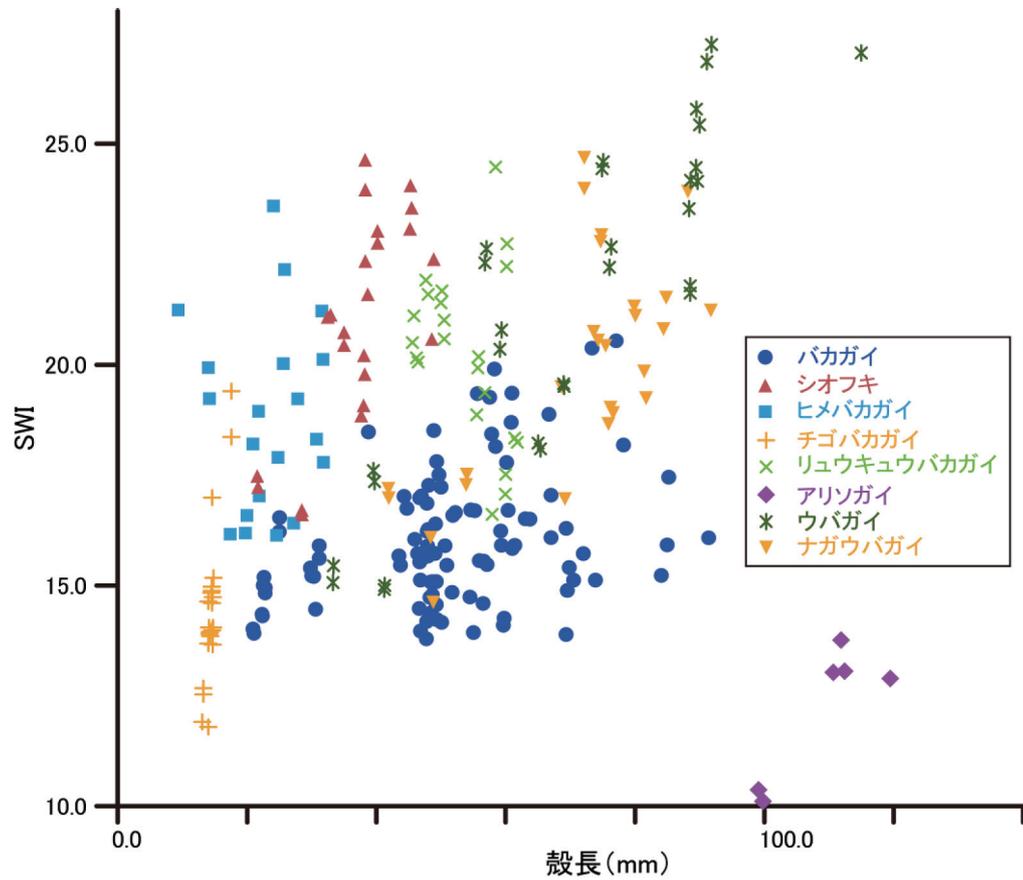


図 7. 殻重量指数 (SWI) の比較散布図.

系統的に近く、リュウキュウバカガイとウバガイも系統的に近い。しかし、バカガイと系統的に最も近いシオフキは、バカガイとは異なる側歯の形状を持つ。よって、殻頂前後の成長脈の場合とは異なり、バカガイ科の側歯の差異は系統関係を反映する形質とは考えられない。一方、シオフキ、リュウキュウバカガイ、ウバガイの3種は、概形の比較においてSL/SH値が小さく、SH/SW値も小さい球型の傾向が共通である。さらに、これら3種は成長に伴って殻重量指数が特に大きくなっており、殻がよく膨らんで重いという特徴も共通である。3種の側歯の形状は、この特徴を持つ殻を噛み合わせ、支えるために、側歯の鉸板が太く大きくなっていると考えられ、バカガイ科の側歯は系統関係を反映する形質ではなく、その種の生息環境への適応を反映した特徴であると推定できる。

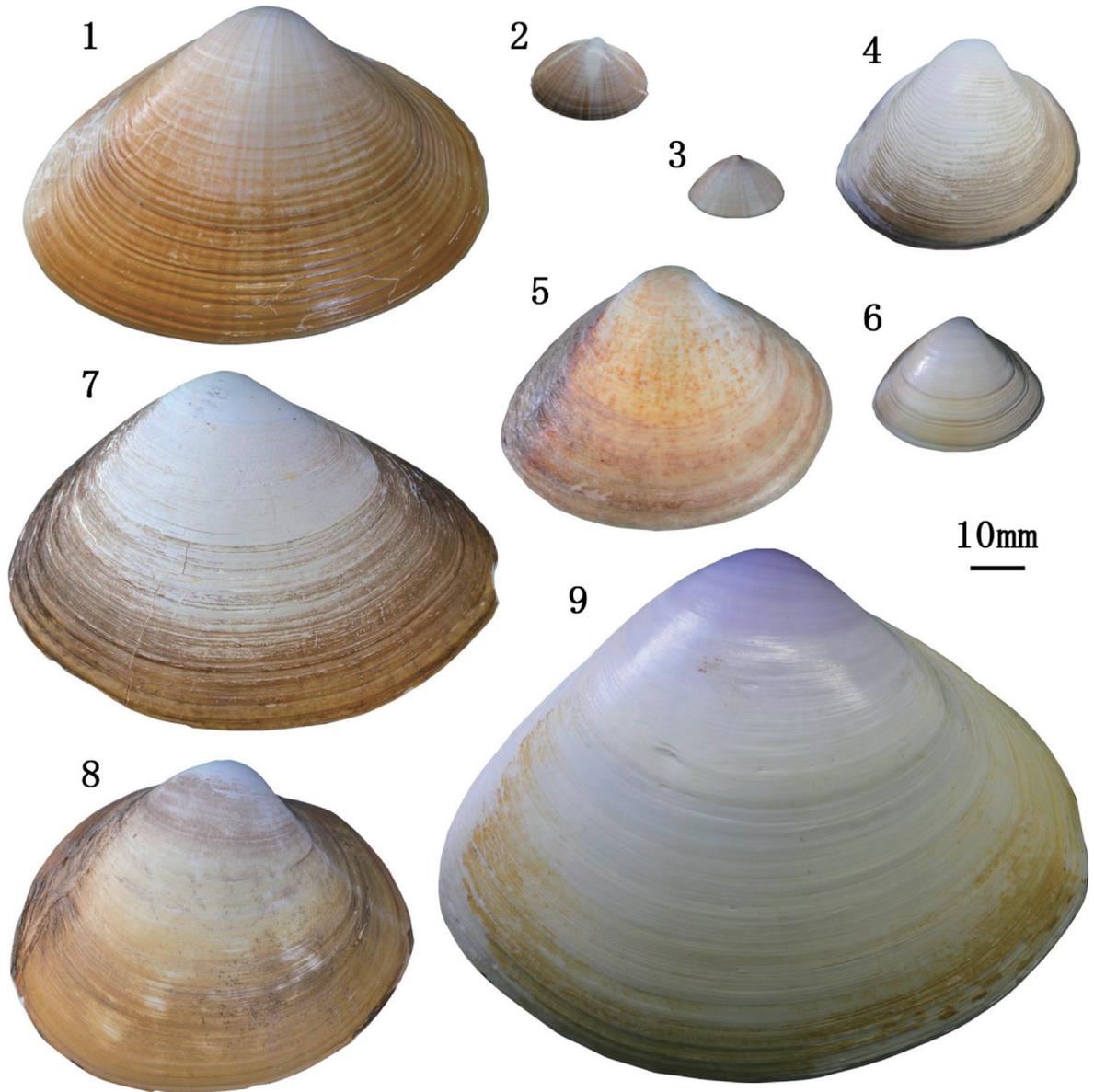


図9. 計測したバカガイ科二枚貝. 1-2: バカガイ, 3: チゴバカガイ, 4: シオフキ, 5: リュウキュウバカガイ, 6: ヒメバカガイ, 7: ナガウバガイ, 8: ウバガイ, 9: アリソガイ.

謝辞: 本研究を進めるにあたり、本学大学院生で同じ研究室に所属する山岡勇太さん、中山健太郎さん、下岡宗大さんには、ご助言、ご指導などご協力をしていただいた。記して、謝意を表す。

引用文献

- 1) 近藤康生, 木更津市とその周辺に分布する更新統下総層群, 特に下部層の非対称型海進海退サイクルに見られる貝類群集の特徴. 千葉県立中央博物館研究報告特別号, (4): 23-36. (2001)
- 2) 近藤康生, 二枚貝類の生活様式とその進化. 池谷仙之・棚部一成(編) 「古生物の科学(第3巻), 古生物の生活史」, pp.149-168, 朝倉書店, 東京. (2001)
- 3) 波部忠重, 日本産軟体動物分類学 二枚貝綱/掘足綱, p.178-186, 図鑑の北隆館, 東京. (1997)
- 4) 松隈明彦, バカガイ科. 日本近海産貝類図鑑, 奥谷喬司(編), p.963-967, 東海大出版会, 東京. (2000)
- 5) Ni, L., Li, Q., Kong, L., Huang, S. and Li, L., DNA barcoding and phylogeny in the family Mactridae (Bivalvia: Heterodonta): Evidence for cryptic species. *Biochemical Systematics and Ecology*, 44, 164-172. (2012)
- 6) Stanley, S. M. Relation of shell form to life habits in the Bivalvia (Mollusca). 296p., The Geological Society of America, Memoir 125. (1970)
- 7) Kondo, Y., Burrowing depth of infaunal bivalves—observation of living species and its relation to shell morphology. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series* (148): 306-323. (1987)
- 8) 横川浩治, アサリの形態変異とその遺伝的特徴. *Venus, Journal of the Malacological Society of Japan*, 57, 121-132. (1998)
- 9) 黒田徳米・波部忠重・大山 桂, 相模湾産貝類, p.436, 丸善株式会社, 東京. (1971)

平成28年(2016)10月12日受理

平成28年(2016)12月31日発行