

トリゴニアの鉸歯における成長過程の考察

吉永 亘希¹・岡本 隆²

(1 九州大学大学院理学府地球惑星科学専攻修士課程 〒 819-0395 福岡県福岡市西区元岡 744)

(2 愛媛大学大学院理工学研究科 〒 791-1133 愛媛県松山市文京町 2-5)

Notes on the growth process of trigoniids hinge teeth.

Koki Yoshinaga¹, Takashi Okamoto²

(1 Department of Earth and Planetary Sciences, Graduate school of Science, Kyushu University, 744 Motoooka, Nishi-ku, Fukuoka 819-0395, Japan)

(2 Graduate school of Science and Engineering, Ehime University, Bunkyo-cho 2-5, Matsuyama, 790-8577, Japan)

Abstract

Bivalv's hinge teeth has a function to interlock two valves each other, and show several typical morphologies depending on the clads. So the hinge teeth system is has been regarded as a important character in order to classify the Order Bivalvia. Schizodont hinge teeth system, in particular, which is typically represented in trigoniids shows a remarkably complex structure. Namely, a comb-like secondary dentition structure composed of many curvilinear striae develops both in the surface of principal teeth in right valve and socket in left valve. This study aims to understand, how the trigoniids' hinge structure is developed with keeping hinge function. As a result of observations, we interpreted that the secondary dentition is added only in the socket, and increase the length by molding shell material in the vacancy between the both valves through shell opening. Schizodont hinge teeth do not develop only in the trigoniids, but also in *Trigonioides*, a Cretaceous non-marine bivalve. This indicates that the structure has been repeatedly formed throughout the evolutionary history of bivalves. Although the schizodont hinge teeth are visually very complex structure, it can be realized as a result of simple growth process.

Keywords: growth line, hinge teeth, morphology, schizodont, secondary dentition, trigoniids.

はじめに

一般的に二枚貝は二枚の殻を持ちそれらを開閉することで水中のプランクトンの捕食や敵からの防御に役立っていることがよく知られている。しかし二枚貝が殻を開閉する際、殻頂の裏側にある鉸歯 (hinge teeth) が重要な役割を果たしていることはあまり知られていない。鉸歯は左右の殻を開閉するための蝶番としての機能を有している構造である (Cox, 1969)。また鉸歯の形態は二枚貝の種類によってさまざまである。例えばアサリやハマグリは異歯型 (Heterodont), タマキガイやアカガイは多歯型 (Taxodont), ホタテは等歯型 (Isodont) などといったように鉸歯の形態はいくつかのタイプに分けられ、二枚貝の分類に古くから用いられ

てきた (Cox, 1969)。鉸歯の中でもトリゴニアの仲間によくみられる裂歯型 (Schizodont) の鉸歯は非常に複雑な構造をしている。二枚貝の鉸歯の成長過程について古くでは Bernard (1895) が異歯型の鉸歯の成長過程を化石から示しているほか、岡本 (2005, 古生物学会講演予稿集) や山形・岡本 (2018, 古生物学会講演予稿集) といった研究があるが裂歯型の鉸歯の詳細な成長過程についての研究は少なく、その独特な特徴の記載 (例えば Newell and Boyd, 1975; Stanley, 1978 など), その機能についての研究 (Yuki, 1994) の後はあまり進展がない。山形・岡本 (2018, 古生物学会講演予稿集) では二枚貝の鉸歯の成長過程をコンピュー

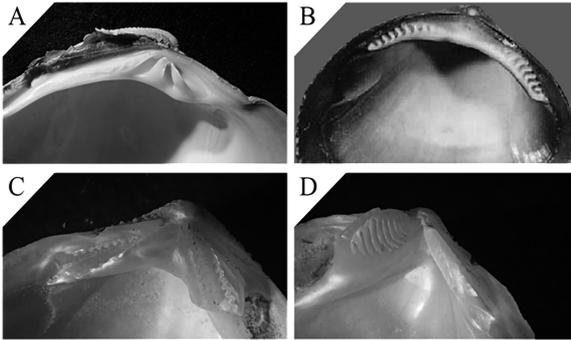


Fig. 1. Some variations of bivalve hinge teeth. A: Heterodont; B: Taxodont; C and D: Left and right valves of Schizodont.

ターシミュレーションにより再現しているが，実物観察による証拠が少ない．トリゴニアの絞歯の成長過程について述べるうえで，実物の詳細な観察は非常に重要な論拠となる．また成長過程の考察は，トリゴニアがいかに複雑な絞歯を蝶番としての機能を果たしながら成長するのかという疑問を解消し，さらに二枚貝の分類，進化を述べるうえで大きな意義がある．本研究ではトリゴニアの絞歯の成長過程に関して現生の標本並びに化石標本を用いた詳細な観察から考察することを目的とする (Fig. 1)．

二枚貝の絞歯について

二枚貝は殻の裏側にある絞歯を用いることで殻を咬み合わせることや開閉することに役立っている．その形態は二枚貝の種類によってさまざまである．アサリやハマグリのような二枚貝は異歯型 (Heterodont) とよばれ右殻の小さな主歯と左殻のそれを受ける歯槽がある．アカガイやタマキガイのような二枚貝は多歯型 (Taxodont) と呼ばれ三日月型の歯が一直線上に並んでいる．ホタテが属するイタヤガイの仲間には等歯型 (Isodont) と呼ばれている．これらの絞歯は形態にかかわらず蝶番としての機能を果たしている (Cox, 1969)．

トリゴニアについて

いわゆるトリゴニアは古異歯亜綱サンカクガイ目サンカクガイ超科に属する二枚貝で古生代デボン紀に出現した (Cox, 1969)．以下，このグループに属する二枚貝をトリゴニアと呼ぶことにする．

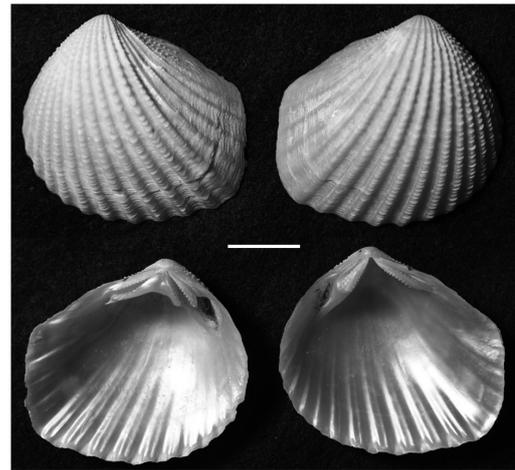


Fig. 2. *Neotrigonia margaritacea* a living trigoniid. Scale bar=1 cm

世界中の海洋で繁栄したがアサリやハマグリといった内生の二枚貝と異なり水管を伸ばすことができない原始的な特徴を持つ (Newell and Boyd, 1975)．中生代白亜紀に最盛期を迎え，世界中の海成層からたくさんの種類が発見されている．中生代末の大量絶滅時に大きく衰退するが現在でもオーストラリア近海に数種が生存している (Daragh, 1986) (Fig. 2)．

トリゴニアには共通の特徴があり裂歯型 (Schizodont) と呼ばれる独特の絞歯を持つ．これは二枚貝の絞歯の中では最も複雑な構造である．詳細は次項で述べる．

トリゴニアの絞歯

先ほども述べたとおり，トリゴニアの絞歯は裂歯型 (Schizodont) と呼ばれるタイプである．右殻内部には二つの歯板からなるハの字型をした大きな主歯がありその両側には細やかな楕状の刻み模様がある．一方，左殻には右殻の歯を受けるために同じく楕状の刻み模様を持った三つの歯板からなる歯槽 (ソケット) をもつ．楕状の刻み模様は二次歯列 (secondary dentition) と呼ばれている (楨山, 1926; Newell and Boyd, 1975)．二次歯列は弧を描いており，開閉運動の軌跡に対応している (楨山, 1926; Yuki, 1994)．この複雑な歯列により両殻が咬み合い，開閉を強固にしている (楨山, 1926; Newell and Boyd, 1975)．一方，靱帯によって決まる軸と開閉筋によって決まる軸が力学的に適切な位置にあるために滑らかに開閉を行うことができる (Yuki, 1994)．二次歯列は初期

のトリゴニアには見られず，中生代三畳紀に獲得されたと考えられており，二次歯列を持った形態は他の二枚貝には例を見ない特化したものであるとされ，これを用いて分類を行うことはできないと考えられている (Newell and Boyd, 1975; 槇山, 1926; Stanley, 1978). 山形・岡本 (2018, 古生物

学会講演予稿集) では二枚貝の鉸歯をコンピューターシミュレーションで再現している. その際に殻が開いた際にしか成長することができないという制約をつけることで異歯型，多歯型の鉸歯を再現している. 裂歯型に関してはほぼ形態を再現しているが，まだ改良の余地が残されている.

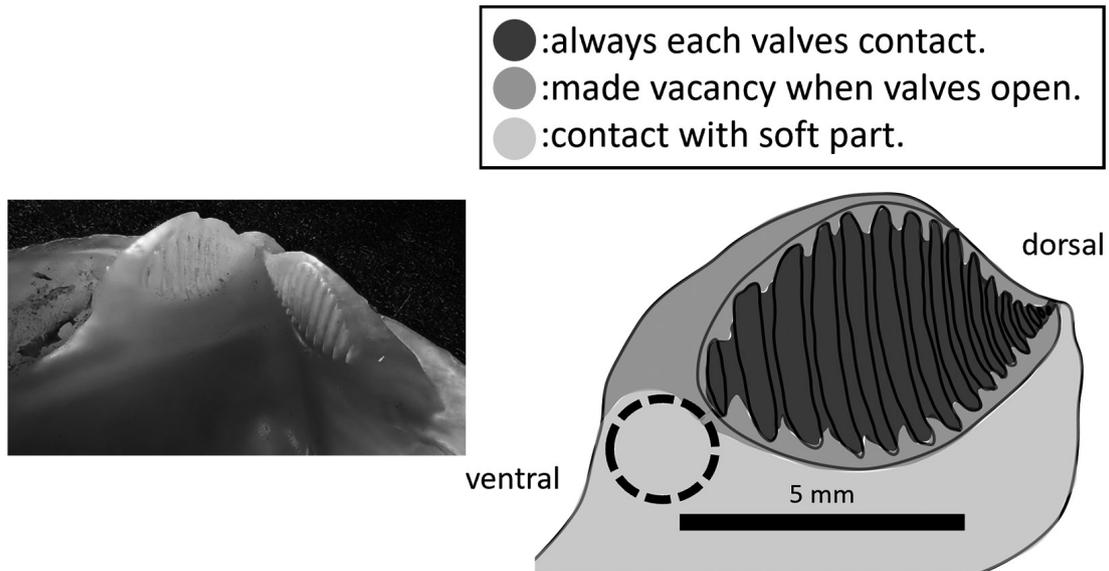


Fig. 3. Sketch of right valve hinge teeth. Hinge teeth are composed of three areas. Broken line shows an area lacking secondary dentition.

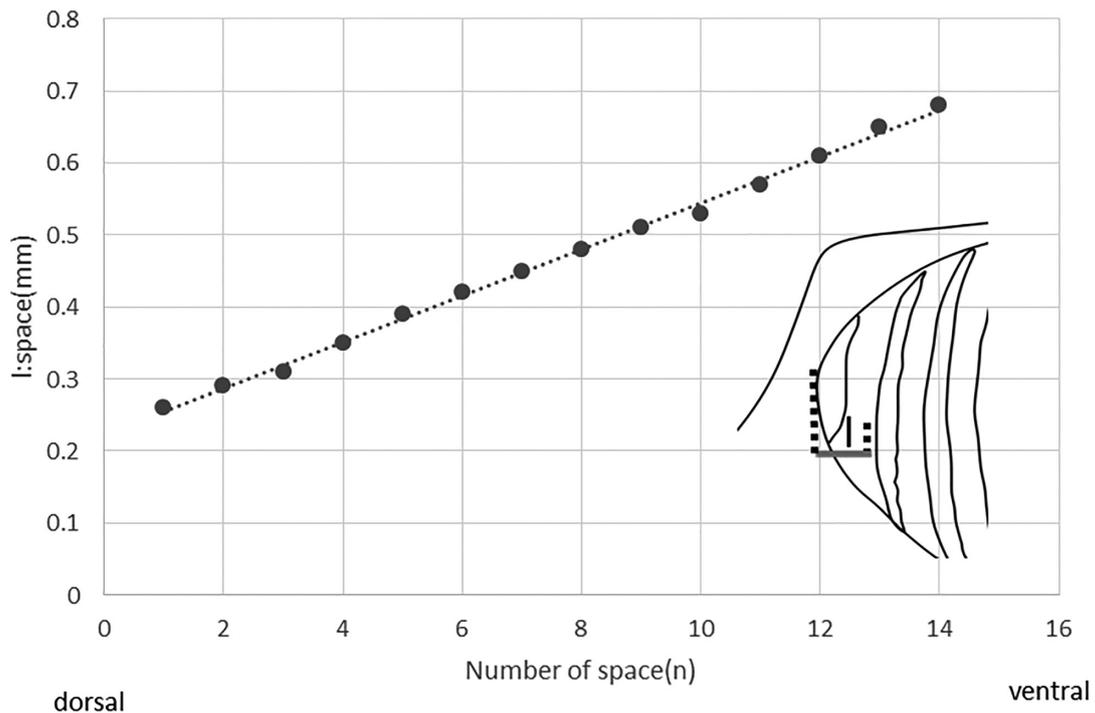


Figure 4. Correlation between the position and spacing of secondary dentition measured in *Neotrigonia margaritacea*.

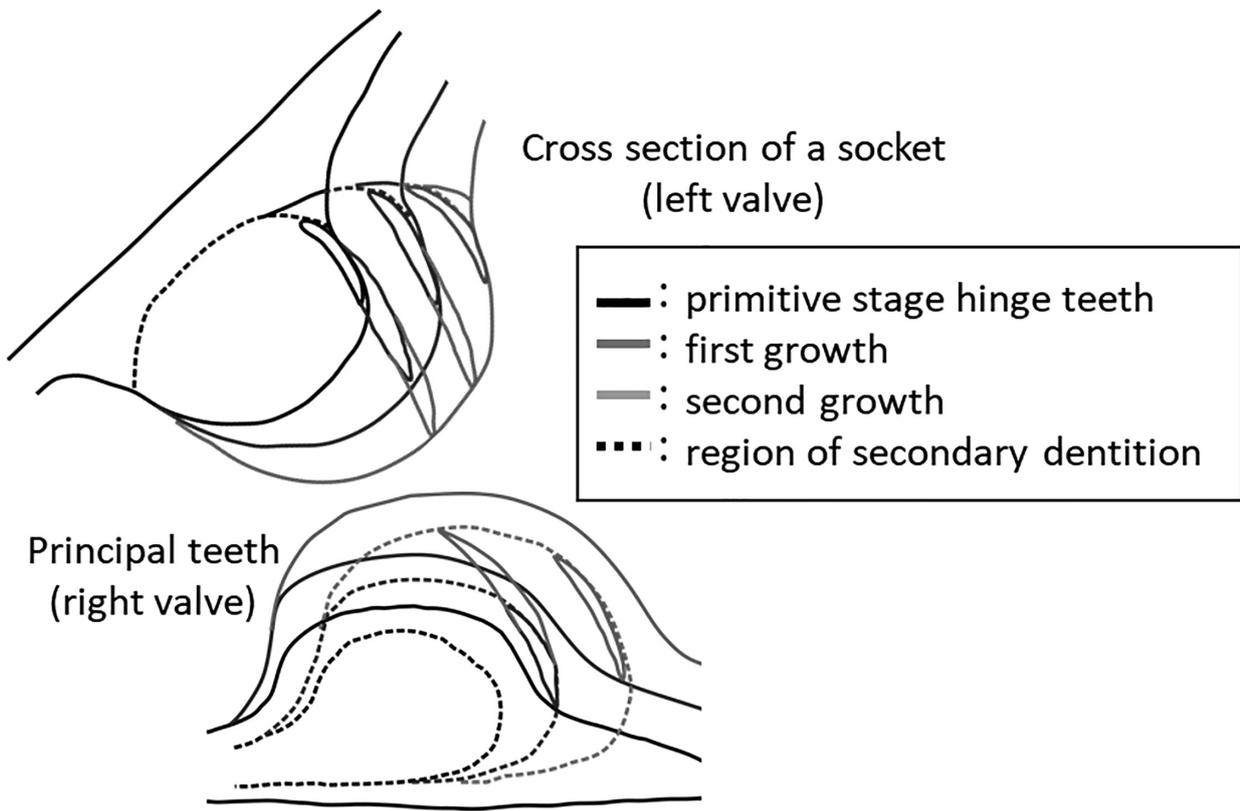


Fig. 5. A Schematic diagram explaining the early ontogeny of hinge teeth. Scale bar=1 cm

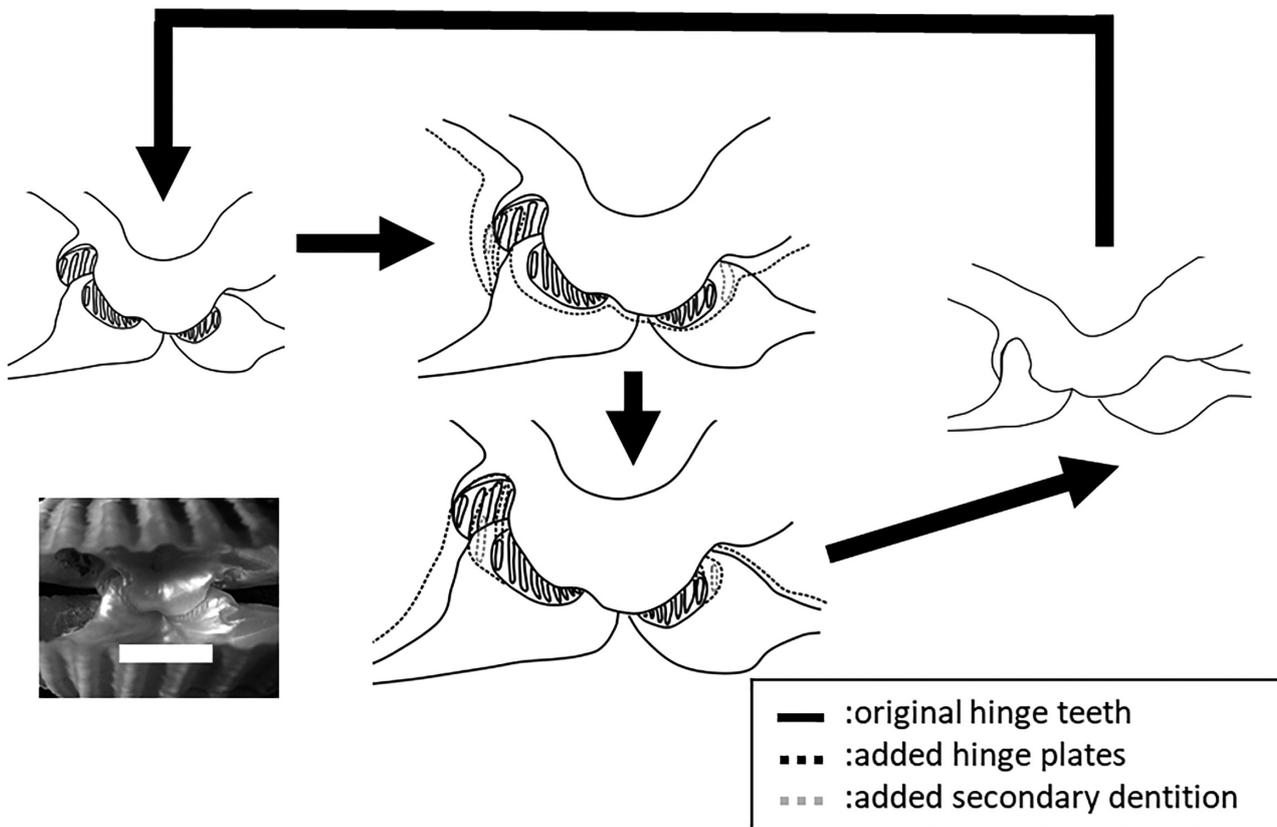


Figure 6. A Schematic diagram explaining the grown-up stage of trigoniids' hinge teeth.

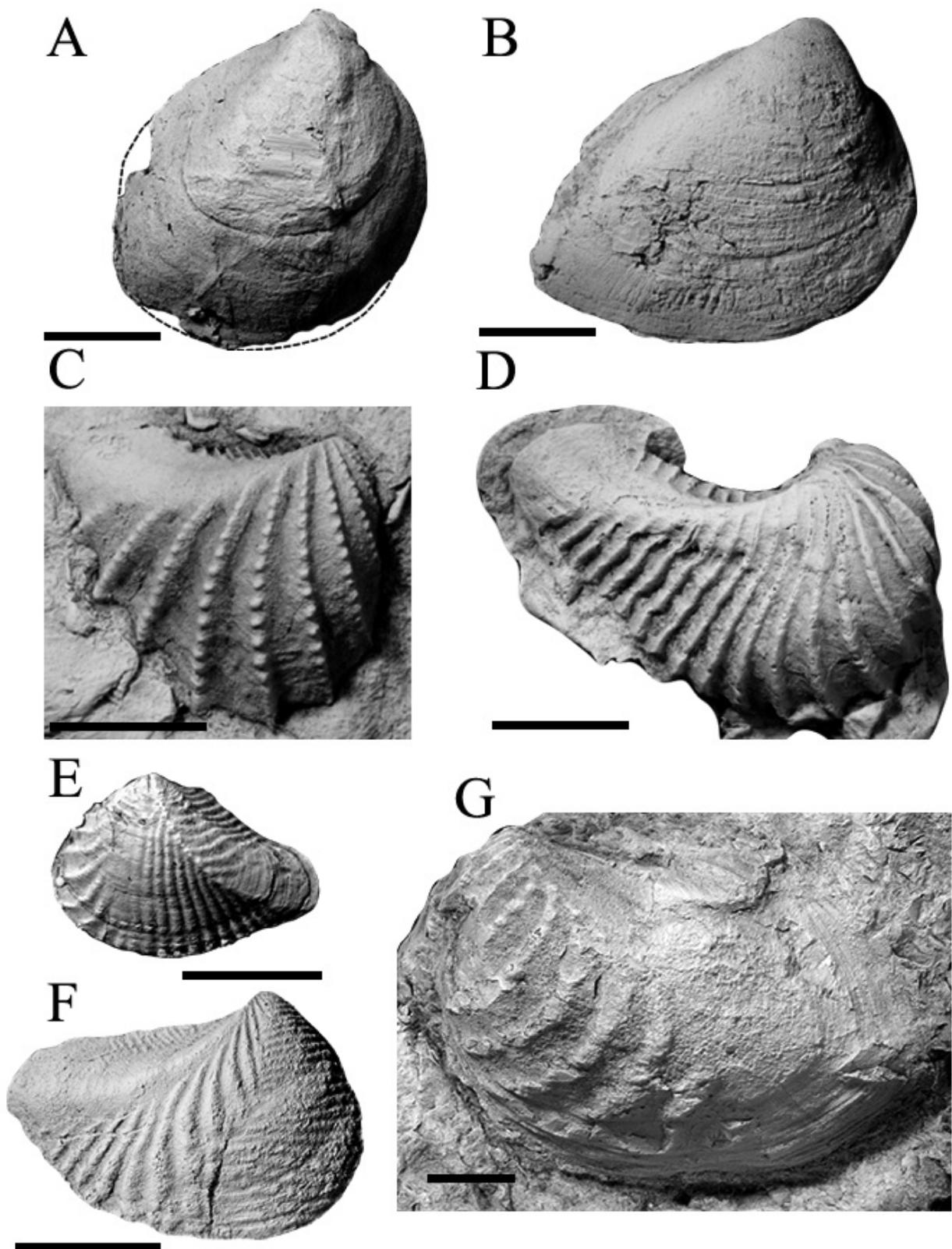


Fig. 7. Fossil materials in this study. **A:** “*Nipponitrigonia tashiroi*.”. Right valve. **B:** *Nipponitrigonia kikuchiana*. Right valve. **C:** *Pterotrigonia ogawai*. Right valve, gum cast of external mold. **D:** *Pterotrigonia pustulosa*. Right valve, gum cast of external mold. **E:** *Apiotrigonia imutensis*. Left valve, gum cast of external mold. **F:** *Apiotrigonia crassoradiata*. Right valve, gum cast of external mold. **G:** *Yaadia obsolete*. Left valve. Scale bar=10 mm.

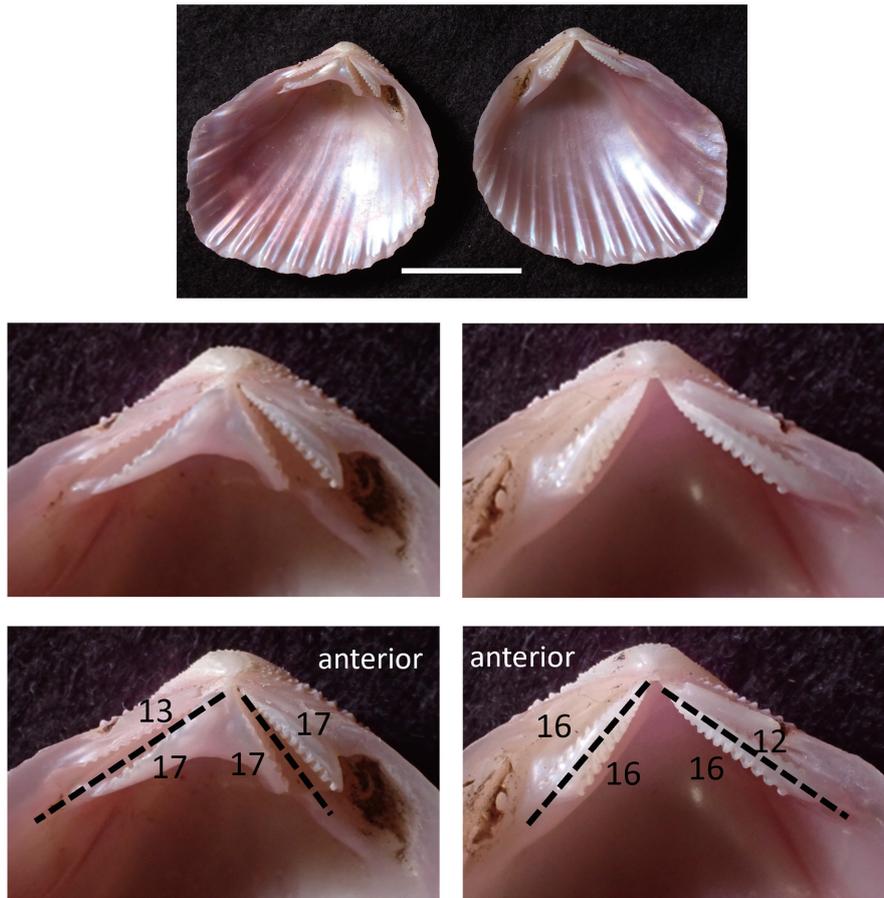


Fig. 8. *Neotrigonia margaritacea*, one of a living trigoniids species and its hinge teeth and shows the number of secondary dentition. Scale bar=10 mm.

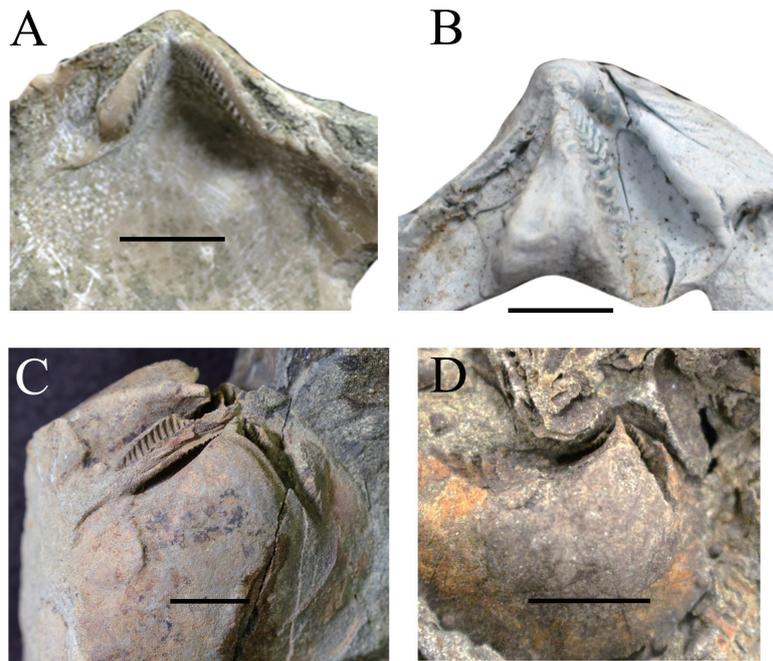


Fig. 9. Hinge teeth of fossil trigoniids. **A:** *Nipponitrigonia kikuchiana*. right valve. **B:** *Yaadia* sp. Left valve, gum cast of inner mold. **C:** “*Nipponitrigonia tashiroi*”. Right valve, inner mold. **D:** *Pterotrigonia ogawai*. Right valve, inner mold. Scale bar=10 mm.

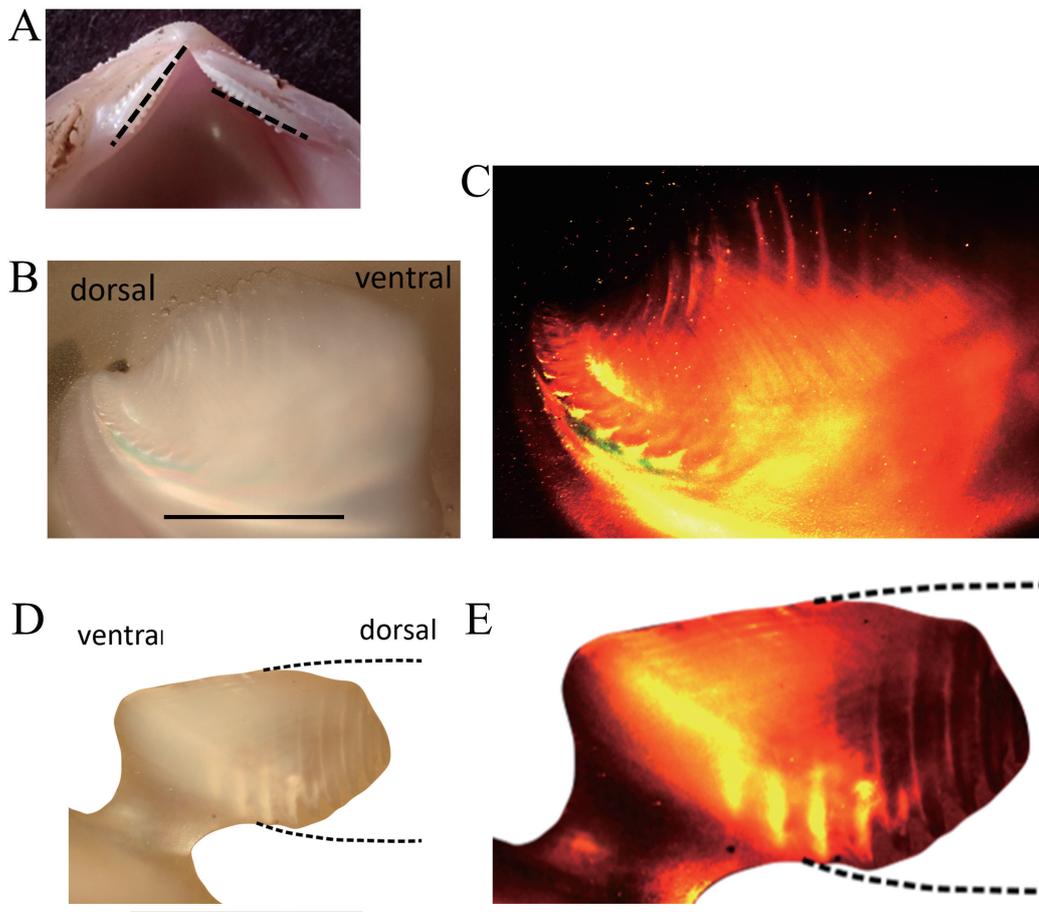


Fig. 10. Cross section of hinge teeth, the right valve of *Neotrigonia bednalli*. **A:** Cut line of hinge teeth. **B:** Anterior tooth cross section of right valve. **C:** Blightness alteration of B. **D:** Posterior tooth cross section of right valve. **E:** Blightness alteration of D. Scale bar=10 mm.

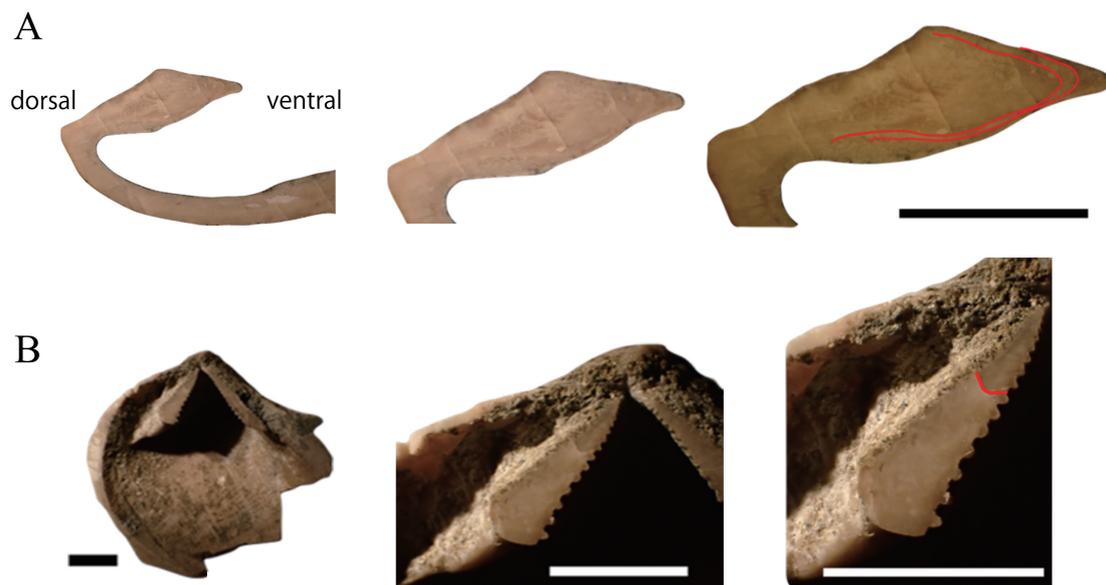


Fig. 11. Cross section of hinge teeth, *Nipponitrigonia kikuchiana*. **A:** Left valve cross section. **B:** Right valve cross section. Scale bar=10 mm.

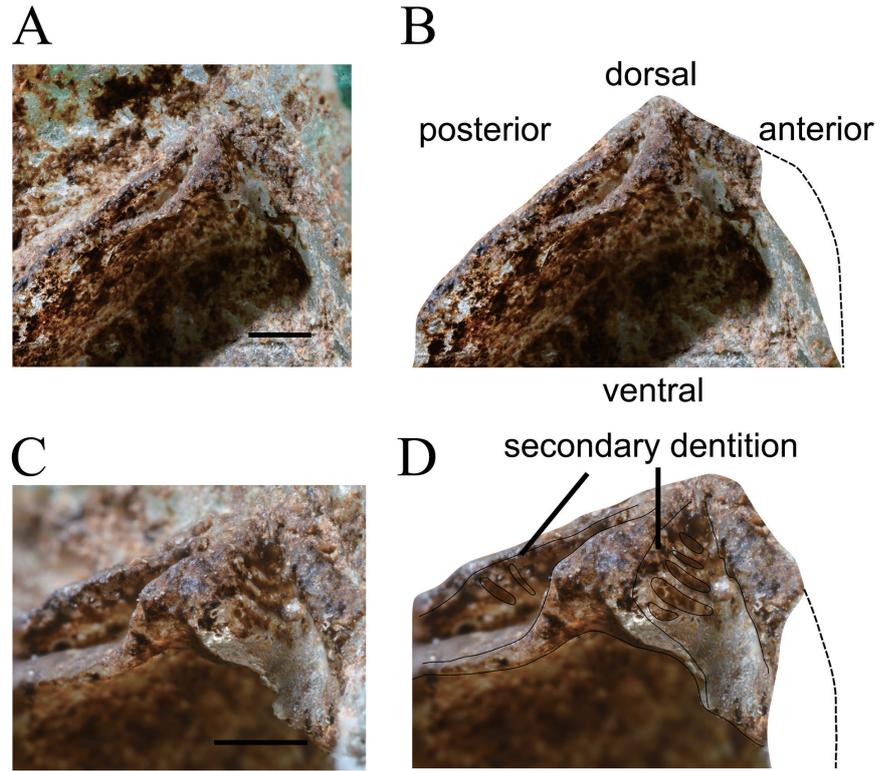


Fig. 12. Juvenile hinge teeth of *Apiotrigonia imutensis* left valve. **A:** Photograph of resin cast. **B:** General outline of photo A. **C:** Secondary dentition. **D:** Line drawing of photo C. Scale bar=1 mm.

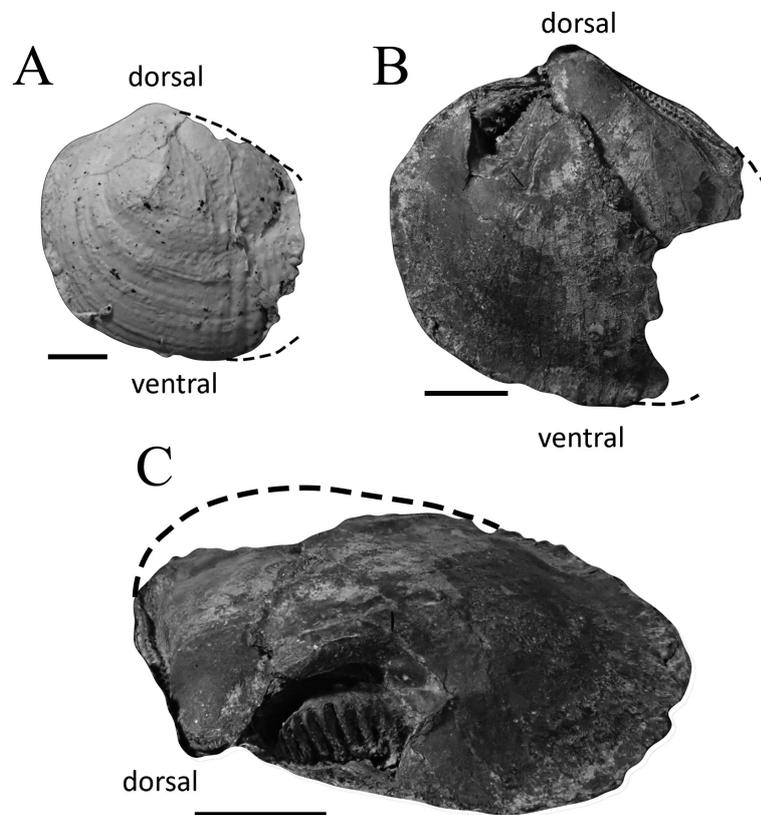


Fig. 13. Specimen of *Trigonioides* cf. *goshouraensis* left valve. **A:** Gum cast of external mold. **B:** General outline of inner mold. **C:** Inner mold of hinge teeth and secondary dentition. Scale bar=10 mm.

材料および方法

本研究には現生種の *Neotrigonia margaritacea* (Lamarck), *Neotrigonia bednalli* (Verco), 化石種の *Pterotrigonia ogawai* (Yehara), *Pterotrigonia pustulosa* (Nagao), *Nipponitrigonia kikuchiana* (Yokoyama), “*Nipponitrigonia tashiroi*” Matsuda (ms), *Apiotrigonia crassoradiata* Nakano, *Apiotrigonia imutensis* (Tashiro), *Yaadia obsoleta* (Kobayashi and Amano) を用いた。化石種において *P. ogawai*, *P. pustulosa*, “*N. tashiroi*” は“中部”白亜系御所浦層群江の口層から, *N. kikuchiana* は下部白亜系宮古層群田野畑層から *A. crassoradiata*, *Y. obsoleta* は上部白亜系和泉層群基底部, 上部白亜系姫浦層群からそれぞれ産出したもの, *A. imutensis* は姫浦層群のみから産出したものを使用した。化石標本において印象化石で型取りが可能なものには歯科用のシリコンゴムを用いて型取りを行った (Fig. 7)。そしてこれらトリゴニアの鉸歯の詳細な観察, スケッチといった外観からの観察, 鉸歯の断面観察を行った。外観からの観察においては現生の標本, 化石標本を顕微鏡下で観察した。また断面観察においては現生の *N. bednalli* の右殻 2 標本を樹脂に封入し鉸歯の中心以降まで 800 番の研磨粉で研磨した。化石標本の *N. kikuchiana* についても右殻, 左殻の 2 標本を現生標本と同様に研磨した。化石標本の断面観察には再結晶の進んでいない標本を選んだ (Fig. 7)。

実体顕微鏡観察の結果

現生種の観察の結果以下のような特徴がみられた。鉸歯は両殻が常に接している部分, 殻が開くと空間ができる部分, 軟体部がある部分に分かれている。これは Newell and Boyd (1975) の解剖図も参考にした結果である。右殻にみられる主歯の二次歯列は殻頂部及び腹縁側にはない部分が存在し, 腹縁側の二次歯列は一部分しかない (Fig. 3)。また二次歯列の間隔は腹縁側へ向かうにつれ一定の割合で大きくなる (Fig. 4)。二次歯列の本数は個体ごとに異なるが前方の歯板の両側では同じ本数であり, 後方の歯板では内側の二次歯列の本数が外側よりも本数多く, 内側の本数と前方の歯板の二次歯列の本数は同じである (Fig. 8)。

左殻のソケットには腹縁側の二次歯列がない部分がなく, 二次歯列の本数が右殻の歯板のそれよ

り一本多い。ここから左殻のソケットの二次歯列の腹縁側の最後の一本は右殻の歯板の腹縁側の二次歯列のないスペースに対応する。

化石種においても上記で記した現生種の鉸歯の特徴と同様の特徴が観察できたので, 化石標本からも鉸歯の成長過程を考察することができる (Fig. 9)。

断面の観察結果

現生種 *N. bednalli* の右殻の前方および後方の歯板の切断面, 殻の残っている化石種 *N. kikuchiana* の化石の右殻の主歯および左殻のソケットの切断面を観察した。

まず *N. bednalli* の切断面には左殻の方向に追加される成長線がみられた。成長線は二次歯列を切りながら追加されており, 腹側に位置する最も若い二次歯列は常に成長途上の状態である。つまり成長線の腹縁側に必ず成長途上の二次歯列が追加されている。後方の歯板も同様に二次歯列を切りながら左殻の方向に追加される成長線が観察された (Fig. 10)。次に化石種 *N. kikuchiana* の右殻については, 現生種とは異なる断面で観察したがそこで観察された成長線は腹縁側へ向かって追加されており, 現生種の成長線とも整合的であった。また左殻に関しても右殻方向へ向かい追加される成長線が観察された (Fig. 11)。

成長過程の考察

右殻の主歯の二次歯列は左殻のソケットの溝に対応する。同様にソケットの二次歯列は右殻の主歯の溝に対応している。しかしソケットの最後の二次歯列は右殻の主歯の二次歯列のない腹縁側のスペースに対応している。また成長線は互いの殻の方向へ追加されている。

以上の観察結果からトリゴニアの鉸歯の成長に関して, トリゴニアの鉸歯は左殻のソケットにのみ二次歯列を追加し, その他の鉸歯の部分は互いの殻を用いて殻物質の充填によるコピーで作られているという仮説を導きだした。

二次歯列のない右殻の主歯と二次歯列が一本のみの左殻のソケットをもつ初期条件を仮定する。その初期条件で殻が開いた際にしか成長できない制約と左殻にしか発達途上の二次歯列を追加できない制約を付加する。以上のルールでの成長を考

える。成長時、両殻は開きソケットに二次歯列を追加する。この時ソケットの最初の二次歯列と新しくできた二次歯列の間は溝になる。ここに殻物質を充填すると左殻のソケットと右殻の主歯に空いた空間に新しい主歯が形成される。またソケットも同様に右殻の主歯の両側の二次歯列を用いることで新しいソケットが完成する (Fig. 4)。このモデルは左殻のソケットの二次歯列が右殻の主歯より一本多い観察結果や二枚貝の外殻膜が右殻と左殻に一つずつある事実とよく合致する。また成長線の広がり方からも整合的であり、蝶番としての機能も維持することができる。この成長過程を繰り返すことによってトリゴニアの鉸歯を形作ることができる。鉸歯の成長は殻の成長と同じく右殻、左殻ほぼ同時に起きていると考えられる (Fig. 5)。

一方、幼年殻で二次歯列の本数が少ない標本も実際に見つかっている。Fig. 12は *A. imutensis* の左殻、つまりソケットが観察できる標本で、殻の形態が未発達であることから幼年殻と判断した (Tashiro, 1972 を参照)。この標本のソケットにみられる二次歯列の本数は5本であり、成殻の鉸歯にみられる二次歯列の本数よりも少ない。この標本からトリゴニアが二次歯列の本数を成長に伴い増やしていることがわかる。

以上より、左殻への二次歯列の追加及びコピーによるトリゴニアの鉸歯の形成は、見かけは複雑だが比較的単純な成長過程である可能性が高い。

裂歯型の鉸歯の進化の上での再現度

トリゴニアの鉸歯は二枚貝の鉸歯の中でも非常に複雑であり、現在ではトリゴニアにしか見られない。しかし二枚貝の進化の中で再現された例が存在する。前期白亜紀～中期白亜紀の淡水生二枚貝 *Trigonioides* (Kobayashi and Suzuki, 1936) はトリゴニアの鉸歯と非常によく類似した鉸歯を持つ。*Trigonioides* はカワシンジュガイ目、いわゆるイシガイの仲間属に属し殻表のV字と逆のV字を組み合わせたような装飾が特徴的な種類でトリゴニアとは直接の類縁関係はない。しかしその鉸歯についてはトリゴニアのように右殻に二つの大きな主歯、左殻にソケットを持ちその両側には二次歯列を持つ (Fig. 13)。

両者の鉸歯の類似は90年以上前から着目されて

おりかつてはトリゴニアの仲間が淡水域へ進化したものだと考えられていたほどである (Kobayashi and Suzuki, 1936)。しかし *Trigonioides* の鉸歯の進化の過程が淡水生二枚貝の *Unio* 属に近いことから現在はカワシンジュガイ目だと考えられている (田村, 1979)。よってこの鉸歯は収れんによって獲得されたものでありトリゴニア型の鉸歯が二枚貝の進化の中で複数回再現されたものである。トリゴニア型の鉸歯は、比較的単純な成長をするので、系統が異なるグループでも比較的容易に獲得できる形質なのではないかと考えられる。

まとめ

本研究によりトリゴニアの鉸歯における詳細な観察と鉸歯の成長線の観察によってこれまで報告のなかった鉸歯の成長過程を明らかにした。これにより、トリゴニアの鉸歯の見かけは非常に複雑であるが二次歯列の追加並びにコピーを繰り返す単純な成長ルールに従っていることがわかった。またその単純さ故、この形態は二枚貝の進化の歴史の中で繰り返し発達し、鉸歯を用いた系統分類を困難なものにしている可能性がある。さらに山形・岡本 (2018) で再現された裂歯型の鉸歯の成長モデルは大局的には妥当であるものの、二次歯列の対称性や二次歯列のない部分の欠如などの点を再現しきれておらず、まだ改良する余地が残されている。今回の研究では裂歯型の鉸歯が具現すべきいくつかの特徴を指摘した。今後はこのような特徴を再現できる成長モデルへの改良を通じて、裂歯型の鉸歯が出現した過程を明らかにすることが期待される。

謝辞

天草市立御所浦白亜紀資料館の廣瀬浩司学芸員をはじめ、スタッフの方々には現地での野外活動の補助、標本提供並びに貴重な意見をいただいた。愛媛大学大学院理工学研究科の楠橋直准教授からは宮古層群の *N. kikuchiana* の標本を提供していただき、研磨標本の作成時に助言を承った。また、堀利栄教授にはご討論願ひ、有意義なご意見を承った。匿名査読者からは本稿の改良について貴重なご意見をいただいた。また九州大学総合研究博物館の伊藤泰弘准教授並びにアンモ・ゼミの皆さまにはたくさんのご意見をいただき、本稿執

筆の糧となった。さらに研究員の大山 望氏には写真撮影の際にご指導いただいた。千葉県立中央博物館の伊左治鎮司学芸員には *Trigoniids* の鉸歯の写真数十枚と貴重な意見をいただいた。また愛媛大学大学院理工学研究科の脇山涼輔氏、朝永悠斗氏、成田佳南氏には調査の補助、現生の二枚貝をたくさん提供していただき二枚貝の鉸歯について勉強することができた。その他地質ゼミで意見をくださった方々、調査で一緒させていただいた学生の皆さまには多くの意見をいただき研究の糧となった。また御所浦島での調査の際、宿泊場所としてエンジョイもりえだの森枝ふさ子氏並びに森枝祐史氏には大変お世話になった。以上の方々に心から謝意を表する。

引用文献

- Bernard F. (1895): Première note sur la développement et la morphologie de la coquille chez les lamellibranches. *Bulletin de la société géologique de France*, series 3, **23**, 104-154.
- Cox, L.R., et al., (1969): *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N, Mollusca 6, Bivalvia* (2 vols.). 952p. Geological Society of America and University Kansas.
- Darragh, A. T. (1986): The Cainozoic Trigoniidae of Australia. *Alcheringa (An Australasian Journal of Paleontology)*, **10**, 1-34.
- Kobayashi, T. and Suzuki, K. (1936): Non-marine shells of the Naktong-Wakino Series. *Japanese Journal of Geology and Geography*, 13 (3-4), 234-257.
- 槇山次郎 (1926): ネオトリゴニアの観察よりトリゴニアの進化に及ぶ. *地質学雑誌*, **33**, 389-394.
- Newell, N. D. and Boyd, D. W. (1975): Parallel evolution in early Trigoniacean bivalves. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (154), 55-162.
- 岡本 隆 (2005): 二枚貝の歯の形成に関する理論形態学的研究 (予察). 日本古生物学会 2005 年年会予稿集, 個人講演, (58).
- Stanley, S. M. (1978): Aspect of the adaptive morphology and evolution of the Trigoniidae. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, **284**, 247-258.
- Tashiro, M. (1972): On the surface ornamentation of the pennatae trigoniids, and on three new species of the trigoniids from the Himenoura group, Kyushu, Japan. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (86), 325-339.
- 田村 実 (1979): 日本の白亜紀非海棲二枚貝化石について. *熊本地学会誌*, (61), 1-16.
- 山形 依舞・岡本 隆 (2018): 二枚貝の蝶番構造を再現する幾何モデル. 日本古生物学会 2018 年年会予稿集, 35.
- Yuki, Y. (1994): An inquiry into the mechanics of trigoniid hinge system. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (176), 650-660.

(2021 年 11 月 22 日受理)