

“ 生きている化石 ”、*Promanawa* (甲殻類亜門、貝形虫綱) について

田吹 亮一
琉球大学教育学部
花井 哲朗
大阪学院大学法学部

‘The living fossil’ *Promanawa* (Crustacea, Ostracoda)

R. Tabuki
T. Hanai

Promanawa 研究の意義

貝形虫は二枚の殻とその中の 7 対の付属肢を有する動物体からなる。成体のサイズが 1~2mm 内外の微小な甲殻類である。カンブリア紀初期に出現して以来、海や陸水域で繁栄してきた。分類上、8 つの目より構成されるが、内 4 目は古生代にのみ生存した絶滅目である。底生の貝形虫の殻はよく石灰化し、遣がい化石として残りやすいが、ウミボタルのような浮遊性の貝形虫の殻は石灰化の程度が弱く、死後容易に分解する。

Hornibrook (1949) はニュージーランド沖、水深 135m と 175m の海底の表層堆積物より古生代の Palaeocopida 目 (現在は Beyrichicopida 目) に似た直線状の背縁を持つ貝形虫の殻 (遣がい) を数個体発見、報告し、世界中の貝形虫研究者の注目を集めた。Hornibrook はこれらの貝形虫に *Manawa* および *Puncia* の属名を与え、Palaeocopida 目の生き残りと考えたが、現在、この 2 属は *Promanawa* とともに Podocopida 目の Punciacea 上科を構成するとされている。Punciaceans の新第三紀~現世標本がニュージーランド、オーストラリア、日本より、白亜紀標本がドイツより知られている。

貝形虫の二枚の殻は一枚の殻から進化したとする考えがある (Harding, 1965; Kornicker 1969)。この仮説によると、貝形虫進化の初期、一枚殻の背甲の正中線に沿って亀裂が生じ、二枚の殻に分かれるとともに、二枚の殻が合わさる背縁に沿っては蝶番が発達し、両者が噛み合うようになった。*Manawa* のノープリウス幼生の殻が一枚殻であること、本来一枚の殻と考えれば、その分布や成因が説明可能な殻

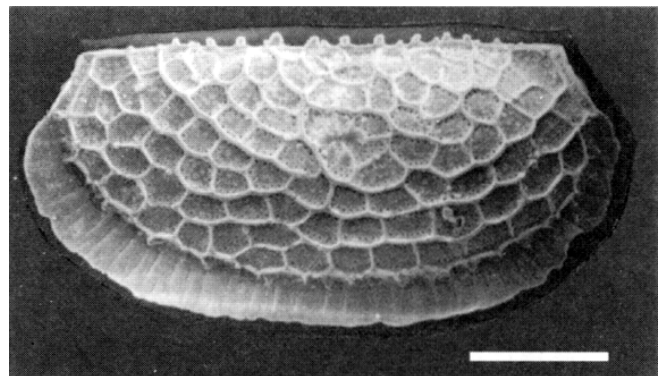


図 1. *Promanawa konishii* (Nohara, 1976)。成体 (雄) の左殻の外側表面。直線状の背縁、フリルに縁どられた腹縁、殻表面を覆う網目模様により特徴付けられる。石西礁において採集された。バーは 100 μ m。

形質が存在することなどがこの仮説を支持する (Hanai and Ikeya 1991)。一枚殻がおおよそ円に近く平たければ、正中線に沿って分かれた二つの殻の各々は直線状の背縁をもつ半円状の形態を示すであろう。実際にそのような形態の殻を持つ貝形虫を多く含む分類群として、古生代にのみ生存した 4 目の他、例外的に Podocopida 目の Punciacea 上科がある (図 1)。半円状の殻形態を有する貝形虫で唯一その行動が観察されている *Manawa* は、二枚の殻を広く開き、左右に振れながらゆっくりと歩く (Swanson 1989a)。一方、現在も生存している貝形虫目では、背縁がゆるくカーブしているか直線状の背縁が相対的に短い。さらに、底生の貝形虫の多くは腹縁が直線に近い。このタイプでは、二枚の殻を広く開けば開く程、背縁に沿って両者の合わさる部分が減少し殻結合上不利になるが、それに対し、殻を広く開かずに済む動物体は体制や生活様式が進化してきたと考えられる。例えば、Podocopida 目 Cytheracea 上科の貝形虫の歩行時の左右殻の開きの角度は 20~30° 内外で (池谷

1993)、動物体はその狭い‘すき間’より付属肢を出し、殻とともに直立した姿勢を保ちながら砂粒や植物の上を歩く。その他、内湾域では底質表層のフロッキュレントレイヤーと呼ばれる有機質層の中を移動したり (池谷 1993)、軽量の殻を有する種は一時的ではあるが泳ぐなど、各々の種の生息場所に応じた移動方法を発達させている。このように同じ底生の貝形虫でも、半円状の原始的形態の殻を有する貝形虫と cytheraceans に代表されるより進化した殻形態の貝形虫とでは殻の開きの程度や歩行様式がだいぶ異なるが、他の生活面でも異なる可能性がある。例えば、従来言われているような外敵や周囲の環境悪化に対する殻の‘防御機能’は、cytheraceans の殻のような二枚の殻が完全に合わさる‘密閉型’の殻が出現するに至り、より効果的になったのかもしれない (少なくとも *Promanawa* については、殻構造上、二枚の殻が完全に合わさることはない (Hanai and Tabuki 1995))。

スウェーデンのカンブリア紀後期の地層より、付属肢が保存された半円状の殻形態を有する Phosphatocopida 目の貝形虫化石が発見され、特にそれらの付属肢が形態的に未分化状態にあることが注目された (Muller 1982)。punciaceans もその点に興味を持たれたが、*Manawa* の付属肢は他の現生の貝形虫同様分化しており (Swanson 1989b)、さらに、*Promanawa* の殻表面に開口する感覚子孔の形態も cytheraceans 同様に分化していることが確認された (Hanai and Tabuki 1995)。すなわち、punciaceans は形態によってその形態の進化速度が異なる事が明らかになった。

以上、punciaceans は貝形虫の生活様式や形態の進化とその進化要因を探る上で重要な研究対象と考えられる。その中で *Promanawa* は *Manawa* と異なり、絶滅した Beyrichicopida 目などに多く見られる殻の腹縁沿いに発達するフリルと呼ばれる突起や殻表面のほぼ全面を覆う網目模様等を有する。又、*Promanawa* は *Manawa* 同様、殻を広く開いて移動すると予想されるが、*Manawa* と異なり空隙の多い軽い殻をもつことからより迅速に歩いたり、泳ぐ可能性がある (Hanai

and Tabuki 1995)。 *Promanawa* の殻形態の機能や生活様式の解明は絶滅した貝形虫の生活を知る上で極めて重要と言えよう。

沖縄における *Promanawa* の現生個体採集の試み

日本においては、沖縄本島の新生代後期の海成層からの *Promanawa* 化石の発見 (Ishizaki 1973; Nohara 1976) を機に *Promanawa* の現生個体採集の気運が高まり、1977年、1980年、1981年に、花井を中心とする3度の研究航海が琉球列島周辺海域で行われた。その結果、数ヶ所の海底の泥質表層堆積物より *Promanawa* の殻を採集した。特に、慶良間諸島北の渡嘉敷海盆の南縁部付近、水深704mの海底堆積物からは、感覚毛付きの‘生々しい’殻を多数得た。一方、ニュージーランドではついに *Manawa staceyi* の現生標本が水深20m程度の極めて浅い砂底の堆積物より得られ、その殻、付属肢、行動等について明らかにされるとともに、詳細な分類学的記載、進化学的考察が行われた (Swanson 1989a, b)。

1990年、田吹を中心として、石垣島、西表島間のサンゴ礁、石西礁での底生貝形虫の生態分布の調査のための試料採取を行ったが、その内、竹富島、小浜島間の礁湖域の2地点の試料より合計3個体の *Promanawa* の殻を発見した。殻には感覚毛が付いており、死後あるいは脱皮後さして時間は経過していないと思われた。最も深い中央部で10mを少し越える程度と極めて浅い礁湖域だが、さらにその周りをサンゴ礁と島に囲まれており、*Promanawa* の殻がその外側のより深い海域より運び込まれるとは考えにくい。すなわち、*Promanawa* がニュージーランドの *Manawa* と同じく、極浅海域に生息している可能性が高まった。そこで、筆者らはプロダイバーの協力を得て、石西礁およびその付近の海域で *Promanawa* の現生個体の採集を試みた。*M. Staceyi* の生息場所の情報を参考に、水深約40mまでの流れの速い粗粒砂ないしレキ底を中心に試料採取を行った。海底で表層堆積物をかき回し、一旦舞い上がった砂、レキのほとんどが沈下した後も水中に漂っているか、ゆっくりと沈下する軽い粒子 (*Promanawa* の生体もその中に期

待される) をプランクトンネットにより採取した。又、その近辺の藻類、サンゴ、岩礁、サンゴレキの上の有機質ないし無機質粒子も試料とした。1993年から1995年まで合計3度試料採取を行い、多数の貝形虫生体標本を得たが、*Promanawa* については殻さえ発見できなかった。*M. staceyi* 同様、その個体密度の低さも *Promanawa* の現生個体採集を困難にしている一因と考えられる。1995年には、その北の渡嘉敷海盆南縁部で多数の殻が見つかった慶良間諸島周辺海域においても *Promanawa* の採集を試みた。渡嘉敷海盆の *Promanawa* のは殻形質で判断する限り、石西礁の種と同一種と考えられることから、これらの殻は生息域の慶良間諸島周辺のサンゴ礁海域より急深の渡嘉敷海盆に流れ込んだと推測した。慶良間諸島周辺海域の海流ないし潮流のデータ (第十一管区海上保安部 1980) を調べた結果、*Promanawa* の微小な殻を運搬し、渡嘉敷海盆に '流し込む' 営力として北向きの潮流が流速、流向の点で重要であることを確認した。1995年6月21~23日の3日間、渡嘉敷海盆南縁部に近い座間味島周辺の水深8~32mの、比較の流れが速く、底質が砂ないしサンゴレキの6ヶ所を選んで試料を採取した (図2)。残念ながら *Promanawa* の発見には至らなかったが、今回得られた海底地形、底質、貝形虫群集等に関する情報を参考に、慶良間諸島周辺海域での *Promanawa* の現生個体採集に、再度チャレンジしたいと考えている。

謝 辞

座間味島周辺での調査、試料採取、検鏡等の室内作業に際し、阿嘉島臨海研究所の下池和幸氏、岩尾研二氏、大矢正樹氏には全面的な御協力を頂きました。深く御礼申し上げます。また、大橋秀一氏 ((株) 海洋マリンプラニング (那覇市))、原實氏 (マリンショップT&M (石垣市))、藤井成児氏 (フジマリンサービス (石垣市)) には1994年以来、試料採取等で御協力を頂いております。この場をお借りして御礼申し上げます。



図2. 座間味島周辺海域での *Promanawa* 用試料の採取地点

引用文献

- 第十一管区海上保安本部 1980. 南西諸島慶良間海峡付近海潮流観測報告. 1-49.
- Hanai, T. and N. Ikeya. 1991. Two new genera from the Omma-Manganji ostracod fauna (Plio-Pleistocene) of Japan with a discussion of theoretical versus purely descriptive ostracod nomenclature. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S.*, 163: 861-878.
- Hanai, T. and R. Tabuki. 1995. Shell structure of *Promanawa*. Discussion on the Bauplan of podocypid Ostracoda. *Mitt. hamb. zool. Mus. inst.* 92: 259-272.
- Harding, J. P. 1965. Crustacean cuticle with reference to the ostracod carapace. In: Puri, H. S. (ed) *Ostracods as ecological and palaeoecological indicators*. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 33, suppl. : 9-31.
- Hornibrook, N. de B. 1949. A new family of living Ostracoda with striking resemblances to some Palaeozoic Beyrichiidae. *Trans. Roy. Soc. N. Z.* 77(4): 469-471.
- 池谷仙之 1993. 日本沿岸の内湾性貝形虫類の特徴. *アーバンクボタ*. 32: 26-29.
- Ishizaki, K. 1973. Discovery of the Family Punciidae, Ostracoda (Crustacea), from Okinawa Island, Japan. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, 2nd Ser.(Geol.), spec. vol.6: 403-405.
- Kornicker, L. S. 1969. Relationship between the free and attached margins of the mydocypid ostracod shell. In: Neale, J. M.(ed) *The taxonomy, morphology and ecology of Recent Ostracoda*. 109-135.
- Muller, K. J. 1982. *Hesslandona unisulcata* sp. nov. with phosphatised appendages from Upper Cambrian "Orsten" of Sweden. In Bate, R. H. *et al.*(ed) *Fossil and Recent Ostracods*. 276-304.
- Nohara, T. 1976. Ostracoda of the genus *Manawa* from the Pleistocene Chinen sands of Okinawa-jima. *Geological studies of the Ryukyu Island*. 1: 75-78.
- Swanson, K. M. 1989a. Ostracod phylogeny and evolution a manawan perspective. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*. 113: 11-20.
- Swanson, K. M. 1989b. *Manawa staceyi* n. sp. (Punciidae, Ostracoda): soft anatomy and ontogeny. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*. 113: 235-249.