

酸素同位体比解析から復元された 絶滅種タカハシホタテの生活史

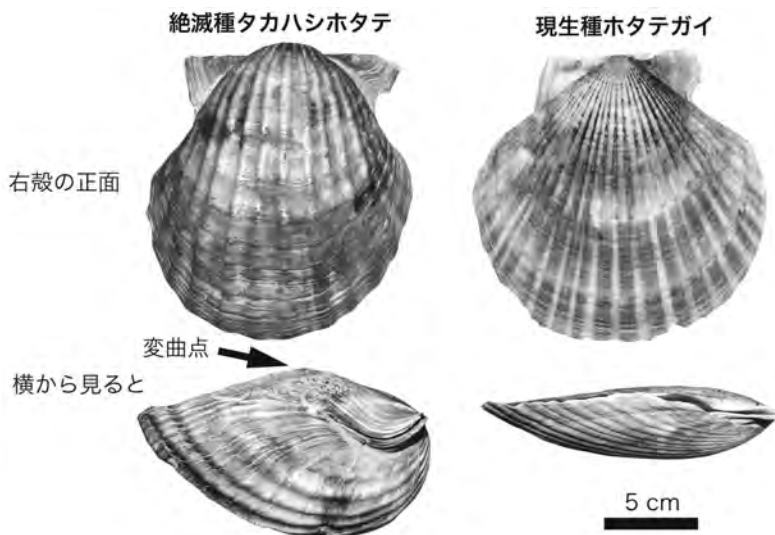
中島 礼¹⁾・鈴木 淳¹⁾・渡邊 剛²⁾・蓑島 佳代¹⁾・外西奈津美¹⁾・川幡 穂高³⁾

1. はじめに

生物の絶対成長を解析するには時間軸の認定が必要ですが、養殖などにより個体成長が詳細にモニタリングされていない場合、その生物の成長段階を知ることは困難です。とくに野生生物や化石標本になると形態だけから時間軸を推定することはさらに困難であるとされてきました。時間軸を明確にする一つの方法として、樹木の年輪や、貝類などのように硬組織を作る生物の骨格表面において観察される成長障害輪(いわゆる成長線)の周期性を認識するという研究が行われてきました(例えばRhoads and Luts, 1980; 佐藤, 2001)。成長障害輪は、一時的・偶発的なイベントによって成長が停止して形成される場合と、その生息環境の季節変化にともなって成長が停止することで形成される場合など多様な要因があります。つ

まり、モニタリングされている生物の成長障害輪の形成を観察することにより、その生物の成長停止の時期や要因を推定することが可能となるのです。また、最近では、水温などの海水の情報を復元できる安定同位体比を炭酸塩からなる硬組織から分析し、成長障害輪の形成情報と合わせて解析するという絶対成長の研究が主流となってきました(Wefer and Berger, 1991; Jones, 1998など)。骨格を形成する化石にこれらの手法を用いることにより、過去の環境変動やその生物の生態・生活史を復元することも可能になるのです。

本論では、ホタテガイ類の絶滅種であるタカハシホタテ(*Fortipecten takahashii*(Yokoyama))の生活史を酸素安定同位体比から解析した研究例(Nakashima et al., 2004)を紹介します。



第1図
絶滅種タカハシホタテ(北海道石狩沼田産)と現生種ホタテガイ(北海道周辺海域産)の比較。横から見ると左殻よりも右殻の膨らみが強いことがわかる。タカハシホタテは現生種のホタテガイよりも膨らみが強く、左殻には変曲点が明瞭にみられる。

1) 産総研 地質情報研究部門
2) 北海道大学 大学院 理学研究科
3) 東京大学 大学院 新領域創成科学研究科, 海洋研究所

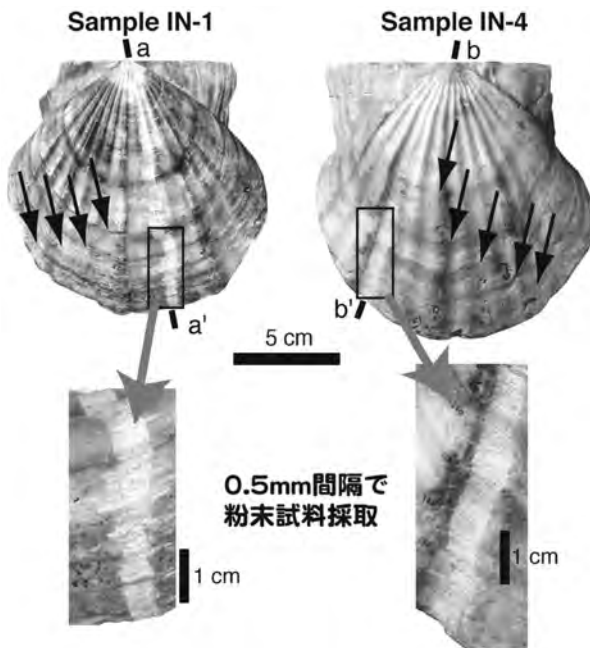
キーワード: 酸素同位体比, タカハシホタテ, ホタテガイ, 生態, 生活史, 成長障害輪

2. タカハシホタテとは

タカハシホタテは、Yokoyama (1930)によりサハリンのマカロフにおけるマルヤマ層から記載された種で、中新世末期から更新世初期の本州北部から北海道、サハリン、カムチャツカにかけて生息していた絶滅二枚貝です (Nakashima, 2002)。左殻は平たく右殻はお椀のように膨らんでいるのが特徴で、両殻とも平らな現生種のコホタテガイ (*Mizuhopecten yessoensis* (Jay)) とは同じホタテガイ類でも全く違う形態です (第1図)。また、殻はとても重厚、両殻合わせて1kg以上ある個体もあります。タカハシホタテは、殻高が7cm前後のサイズになると両殻の膨らみが増し、殻の重量が増していきます (Hayami and Hosoda, 1988)。またタカハシホタテは成長に伴って、殻頂角が小さくなる、閉殻筋の遅筋の部分が大きくなる、前背縁および後背縁の隙間が閉じる、などの特徴があり、現生ホタテガイとは逆の成長パターンを示します。以上のことより、現生ホタテガイは一生泳ぐことができますが、一方、タカハシホタテは、幼貝の時は遊泳でき(遊泳型)、成貝になると殻が重厚になり膨らみが強くなるため遊泳できなくなり、泥質な海底面に横たわるように生活(横臥型)していたと考えられています (Hayami and Hosoda, 1988)。しかし、貝殻形態を解析するだけでは、これ以上の考察はできなかったため、なぜタカハシホタテは特有な形態を持ち、生態変化をしたのか? という疑問は残されたままでした。

3. 研究手法

タカハシホタテの古生態を明らかにするため、貝殻の酸素・炭素安定同位体比の分析を行いました。材料としたのは、北海道雨竜郡沼田町の約550~400万年前の地層から採集された2枚の左殻 (IN1とIN4) です。タカハシホタテとの比較として、2003年に採取された養殖ホタテガイの安定同位体比の測定も行いました。使用したサンプルは、サロマ湖水深4mで耳吊り養殖された3年貝SR1とオホーツク海常呂沖水深40mで地巻き養殖された5年貝AB1です。これらの貝殻の表面にみられる付着生物などを除去して洗浄した後、成長障害輪の位置や強弱を確認しました。そして、デンタルドリルを用いて0.5mm間隔で安定同位体比測定用の粉末試料を採取しました (第2図)。



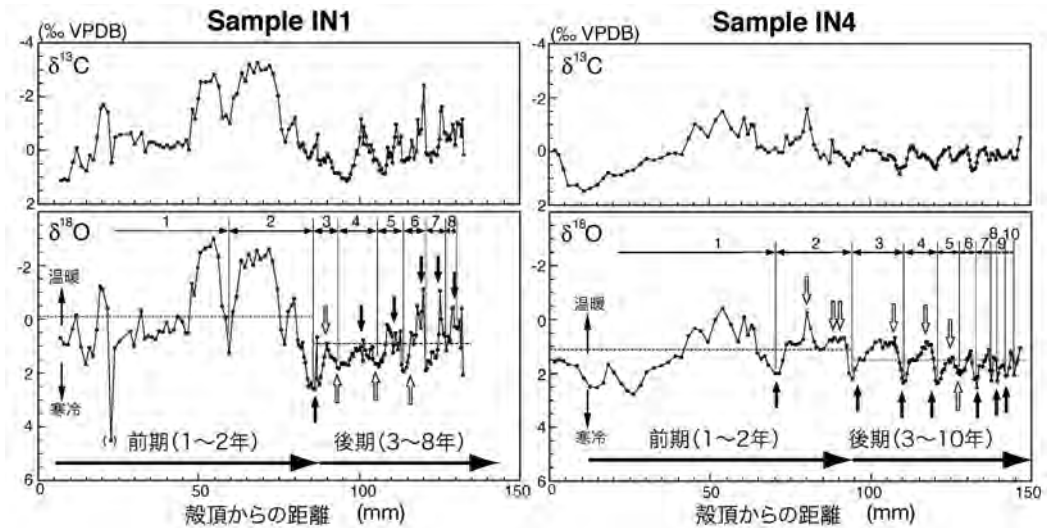
第2図 タカハシホタテ左殻の安定同位体比測定試料の採取した位置。黒矢印は強い成長障害輪の位置。

粉末試料は、タカハシホタテについては、ウッズホール海洋研究所、ホタテガイについては産総研の質量分析計を用いて安定同位体比を測定しました。本論では、ホタテガイ類の成長過程を水温の季節変化と結びつけて議論するために、水温のパラメーターとなる酸素同位体比だけを用いて以下に議論しました。

4. 酸素同位体比の季節変動

酸素同位体比を測定した結果、IN4については約10回、IN1については約8回の山と谷の形態を示す変化がそれぞれ観察されました (第3図)。酸素同位体比は水温のパラメーターとして有用であることが知られており、値が負に振れると水温上昇、正に振れると水温低下を意味します。したがって、この変化は水温が上昇・低下を意味し、この変化は季節変動サイクルを示唆し、IN4は10年、IN1は8年の季節変動を記録しているといえます。

両個体のサイクルの形状をみ比べると、成長と共に酸素同位体比の振幅(変動幅)と波長(成長幅)が減少しているようにみえます。また、各個体のサイクル3



第3図 タカハシホタテの酸素・炭素安定同位体比測定結果. 上段は炭素同位体比, 下段は酸素同位体比. 黒矢印は強い成長障害輪の位置, 白矢印は弱い成長障害輪の位置を示す.

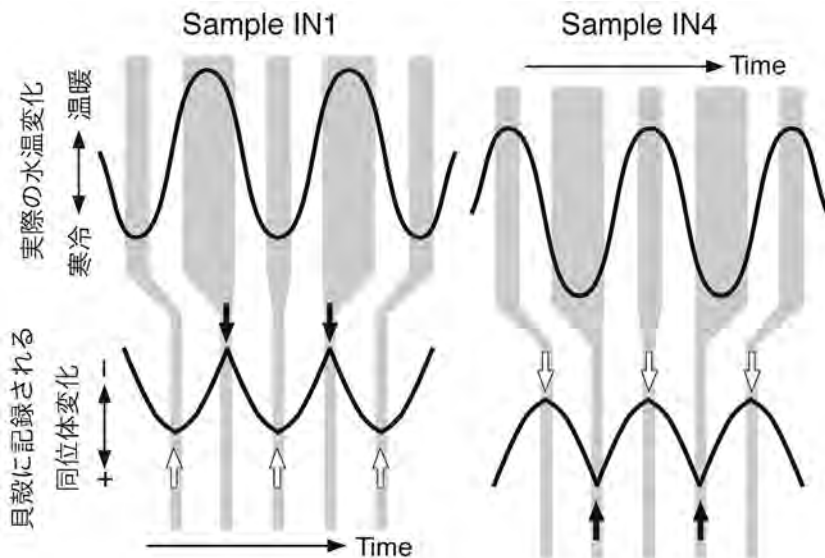
以降の形をみると, IN1は下に凸型をしているのに対し, IN4は上に凸型の形をしているという違いがあります.

前期(サイクル1, 2)と後期(サイクル3以降)の冬季の酸素同位体比をみると2‰前後であるのに対し, 夏季に相当する部分の酸素同位体比は, 前期に比べて後期が高くなっており, つまり夏季に相当するデータが欠如していることが推定できます. その結果, 成長幅と酸素同位体比の変動幅が減少したと考えられます. では, なぜ前期と後期で酸素同位体比のサイクルに違いが現れたのでしょうか. 実は, 現生シャコガイでも約10年目に酸素・炭素同位体比の変動幅や成長速度が小さくなるという, タカハシホタテと同じパターンが報告されています (Jones *et al.*, 1986). Jones *et al.* (1986) によれば, 約10年の段階でシャコガイが性成熟を迎えたため, 貝殻形成よりも配偶子形成や産卵に多くのエネルギーを費やすように方針転換をしたと解釈されています. 日本のホタテガイを含む北方系貝類の大半は, 春から夏にかけて産卵をすることや, ホタテガイは2歳(サイクル3に相当)で性成熟を迎えて産卵を開始することが知られています (澄川, 1994; Kosaka and Ito, 2006). これを考慮すると, タカハシホタテも現生シャコガイと同様に, サイクル3以

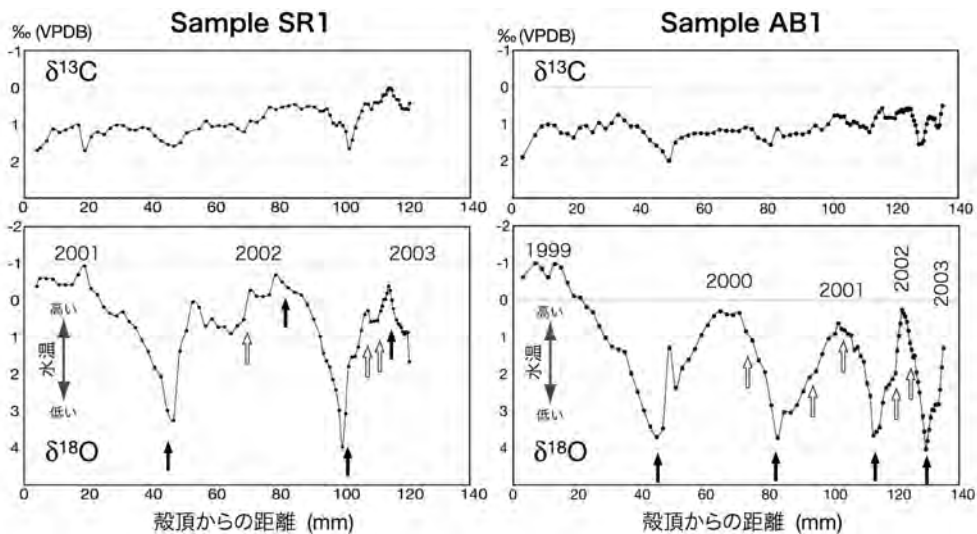
降に産卵を開始したことにより, 貝殻形成よりも産卵にエネルギーが費やされたため, 春から夏の間の成長速度は停滞し, その時期の同位体データが記録されなかったことが推定されます.

5. 成長障害輪の形成

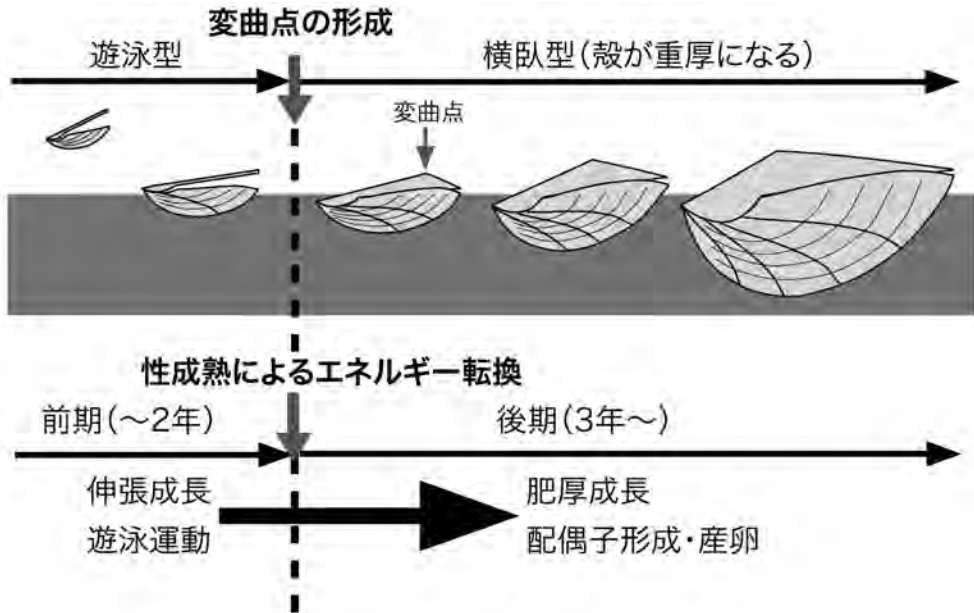
成長障害輪の位置をみると, 強い障害輪はIN1ではサイクルの夏季部分に, IN4では冬季部分に位置しており, どちらもサイクルの形状の尖った部分に位置しています(第3図). 一方, 弱い障害輪はIN1では冬季部分に, IN4では夏季部分におよそ位置しており, サイクルの形状の丸い部分に位置しています(第3図). それぞれの位置が確認されることから, 両個体共に夏と冬に成長が停止あるいは遅滞したことが推定されます. また, 強い障害輪の位置から, IN1は夏季, IN4は冬季の成長停止が顕著であったことが考えられます(第4図). 強い成長障害輪の形成時期の違いは, 両個体の周囲の水温の違いによると推定されます. つまり, IN1の生息環境の水温がIN4の環境よりも相対的に高かったため, IN1の夏季の成長停止が顕著で, 逆にIN4の冬季の成長停止が顕著であったと考えられます.



第4図 成長停止時期、水温変化、実際に貝殻に記録される酸素同位体比変化の関係。黒矢印は強い成長障害輪の位置、白矢印は弱い成長障害輪の位置を示す。灰色の部分は成長停止時期で、その幅は期間を意味する。成長停止期間が異なれば、貝殻に記録される同位体変化や障害輪の強弱が変わってくる。



第5図 現生種ホタテガイの酸素・炭素安定同位体比測定結果。上段は炭素同位体比、下段は酸素同位体比。黒矢印は強い成長障害輪の位置、白矢印は弱い成長障害輪の位置を示す。



第6図 タカハシホタテの生態変化。性成熟を迎えて産卵を開始することにより、夏季には殻成長よりも産卵にエネルギーを費やしたと推定される。その結果、遊泳型から横臥型へと生態を変化させたことが考えられる。

6. 現生ホタテガイの酸素安定同位体比変動

酸素同位体比を測定した結果、SR1、AB1ともに、それぞれ3年、5年の年サイクルがみられました(第5図)。両個体ともに冬季の水温が低下する時期に強い成長障害輪が見られます(第5図)。どちらの生息環境でもあるオホーツク海は、冬季には表面が凍結するほど水温が低下するため、この時期には成長が停止し、強い成長障害輪が形成されることが推定されます。一方、夏季にも障害輪がみられますが、これらは一時的な水温上昇に起因するのかもしれませんが、現生種のホタテガイは3年目に産卵を開始する場合がほとんどですが(Kosaka and Ito, 2006)、酸素同位体比からはタカハシホタテのような変動幅の減少はみられません。ホタテガイは一生遊泳能力を持ち続ける種であり、生態の変化がないため、タカハシホタテのような変動幅の変化がないと思われます。AB1の1999年と2000年以降の夏季の水温が違うのは、AB1は1999年にサロマ湖の水深4mの海水中で養殖され、2000年に常呂沖水深40mに地捲きされたためであり、それぞれの生息環境の水温の違いを意味することが

考えられます。

7. タカハシホタテの生活史

タカハシホタテの貝殻の酸素同位体比の解析から、タカハシホタテの成長は前期(1~2年)と後期(3年以上)に分けられ、生態が大きく変化したことが分かりました。つまり、3年目から産卵を開始することで、夏季には貝殻成長が停滞したということがわかりました。

さて、次に酸素同位体比の解析結果と貝殻形態の特徴を比較してみましょう。生態が変化する前期と後期の境界の位置(殻高8~9cm)には、貝殻が内側に曲がる変曲点がみられます(第1図)。この変曲点は、Hayami and Hosoda(1988)の貝殻形態解析によれば、ちょうどタカハシホタテの生態が遊泳型から横臥型に変わる時期にあたります。つまり、性成熟して3年目から産卵を開始することがきっかけで、遊泳型から横臥型へと生態を変化させたのです(第6図)。その理由は、貝殻を伸張方向へ成長させて遊泳能力を高めていくことよりも、子孫繁栄のため産卵にエネル

ギーを費やすことに決めたからなのです。しかし一方で、遊泳能力を捨てたタカハシホタテは捕食者から逃れることが出来なくなります。そこでタカハシホタテは、捕食者から逃げる必要がないように殻を重厚にしたのです。タカハシホタテの特徴である重厚で膨らみのある殻は、海底面において水力学的に安定な状態を維持することに有効です。また、右殻の強い膨らみは、軟体部の体積の増加、つまり子孫繁栄のための卵を大量に蓄えるためであったのかもしれませんが。

タカハシホタテは中新世末期の約700万年前に出現し、北西太平洋の浅海域で繁栄し、更新世初期の約100万年前に急激な寒冷化のため絶滅したことが指摘されました(Nakashima, 2002)。また、鮮新世には遊泳能力を一生持ち続ける現生種のホタテガイも出現し、浅海域に生息していました。泳げないタカハシホタテは絶滅し、泳げるホタテガイは現在までも生息しているという事実は、タカハシホタテの生活戦略が失敗だったという可能性も無いとはいえないでしょう。

謝辞：サロマ湖養殖漁業共同組合の前川公彦さん、北海道立網走水産試験場の桑原康裕さんには、現生ホタテガイの試料を提供していただきました。ウッズホール海洋研究所のD. Ostermannさんには安定同位体比の測定をしていただきました。以上の方々に厚くお礼申し上げます。

文 献

Hayami, I. and Hosoda, I. (1988) : *Fortipecten takahashii*, a reclining pectinid from the Pliocene of north Japan. *Palaeontology*, 31,

419-444.

Jones, D. S. (1998) : Isotopic determination of growth and longevity in fossil and modern invertebrates. In *Isotope Paleobiology and Paleoeology* (Norris, R. D. and Corfield, R. M., eds.), The Paleontological Society Papers, 4, 37-67.

Jones, D. S., Williams, D. F. and Romanek, C. S. (1986) : Life history of symbiont-bearing giant clams from stable isotope profiles. *Science*, 231, 46-48.

Kosaka, Y. and Ito, H. (2006) : Chapter 22, Japan. In *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture* (Shumway, S. E. and Parsons, G. J. eds.), 1093-1141, Elsevier, Amsterdam.

Nakashima, R. (2002) : Geographic distribution of the late Cenozoic bivalve *Fortipecten* in the northwestern Pacific. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 186, 261-274.

Nakashima, R., Suzuki, A. and Watanabe, T. (2004) : Life history of the Pliocene scallop *Fortipecten*, based on oxygen and carbon isotope profiles. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 211, 299-307.

Rhoads, D. C. and Lutz, R. A. (1980) : *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*. 750 p., Plenum Press, New York, London.

佐藤慎一(2001) : 絶対成長。池谷仙之・棚部一成編, *古生物の科学* 3 古生物の生活史, 朝倉書店, 東京, 46-72.

澄川精吾(1994) : 性と生殖。波部忠重, 奥谷喬司, 西脇三郎編, *軟体動物学概説*, 上巻, サイエントリスト社, 東京, 159-176.

Wefer, G. and Berger, W. B. (1991) : Isotope paleontology: growth and composition of extant calcareous species. *Marine Geology*, 100, 207-248.

Yokoyama, M. (1930) : Tertiary Mollusca from South Karafto. *Journal of the Faculty of Science, Tokyo Imperial University, Section 2*, 2, 407-418, pls. 77-80.

NAKASHIMA Rei, SUZUKI Atsushi, WATANABE Tsuyoshi, MINOSHIMA Kayo, HOKANISHI Natsumi and KAWAHATA Hodaka (2007) : Life history of the extinct scallop *Fortipecten takahashii*, reconstructed from oxygen isotope analysis.

<受付：2006年12月22日>