

シャコガイの目

川 口 四 郎

Eyes of the Giant Clam

Siro KAWAGUTI

さんご礁を訪れると、生きたシャコガイは巨大で大きく広げた外套の色彩のすばらしさに強い印象を受けることであろう。さらに、この貝が共生藻をもっていて、栄養を自前で賄うこと、また、光や影に敏感に反応することなどを知って驚嘆するにちがいない。

シャコガイの外套は共生藻をもつので、一般に褐色である。その上に、青、緑、赤、乳白など、さまざまな色彩の複雑な模様がある。種類によって、また、大きさによって異なるが、外套縁に沿って、1列または数列にならんで、かなり多数の目がある。しかし、シャゴウは例外で目はない。

シャコガイの目については、約100年前に Brock¹ が、その時代の先端的技術であった組織学的手法をつかって詳細に観察した。ところが、約50年前に有名な豪州の大堡礁での研究で Yonge¹⁴ は、これは内部にある共生藻に日光を供給する“透明体”で、目ではないと報告した。それ以後、この説が一般に信じられている。

その後、Stasek¹³ はエニエトック環礁で、シャコガイの光に対する反応を調べ、これは食害魚から身を守るためのものであると説明した。Yonge の説には疑問をもちながら受け入れ、外套中の他の場所に感光器があると考えた。

現著者⁸は共同研究者とともにヒメジャコの外套縁にある、この“透明体”を電子顕微鏡を用いて超微細構造を調べた。ここには透明なレンズ細胞の他に2種の光感覚細胞があり、また、神経も出ていることなどから目であることを確認することができた。しかし、この目は特異な形態をもっているためか、一般には理解されていない。ここに少し説明を追加して御紹介しよう。

シャコガイの種類と分布

まず、シャコガイとはどんな貝か。第1図に示すように変わった形で、現生のものは、つぎの2属6種である。¹¹

Tridacna gigas (Linné 1758) オオジャコ

T. derasa (Röding 1798) ヒレナシジャコ

T. squamosa Lamarck 1819 ヒレジャコ



第1図 ナガジャコの側面図。右下側に両殻間が大きく開き太い足糸が出て着生

T. maxima (Röding 1798) ナガジャコ

T. crocea Lamarck 1819 ヒメジャコ

Hippopus hippopus (Linné 1758) シャゴウ

長さ1.5m重さ250kgに達する巨大なものはオオジャコで、他のものは最大のもので約50cm。ヒメジャコは最小種で15cmくらいが最大である。

これら6種のシャコガイはすべて印度洋～西南太平洋産である。中でも所謂、南洋地方が分布の中心で種類も多い。奄美、沖縄でも同じで、南ほど種類も分布も多くなるが、ヒレナシジャコ、オオジャコは非常に少なく、主として他の4種がみられる。

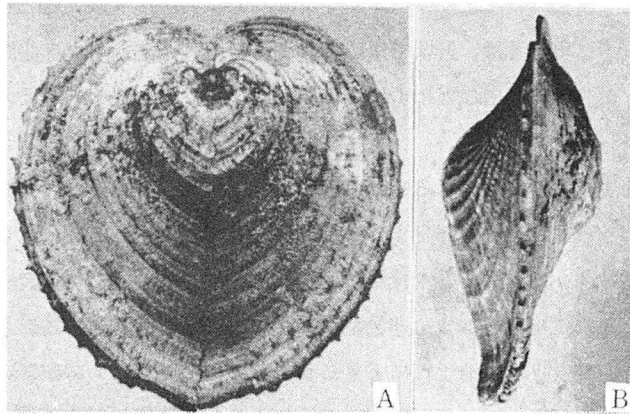
学名の命名者とその年とでも解るように、シャコガイは古くから知られた貝である。ところが、分布は世界におけるさんご礁の分布より、さらに狭い海に限られている。さんご礁は大西洋にもあるが、シャコガイはない。地質学的には比較的新しいものである。さんご礁をつくる主役の造礁さんごも、あまり古いものではなく、中生代三畳紀(約2億3000万年前)以降のものであるが、それよりも、ずっとおくれで新生代第三紀中新世(約2500万年前)に現れた新参者である。¹²

これは共生藻をもつ機構の発達に年月を要したためであろう。そして、殻が非常に変わった形になり、巨大になったと考えられる。しかし、一般に言われるように、シャコガイは共生藻をもつために巨大になったと簡単に説明するのは勇み足である。

リュウキューアオイ

シャコガイと同じ共生藻をもつ二枚貝がもう一つある。リュウキューアオイである。^{3,5}この貝は第2図に示すように前後に押しつぶされた心臓型で小さく(最大10cm以下)、殻は非常に薄く、やや透明で日光を透過する。⁷僅か2～3mm開くのみで、ほとんど閉じた殻の中で共生藻が生活できるように薄い貝殻である。

このように、共生藻との共生でシャコガイでは巨大な殻となっているのに反して、リュウキュー



第2図 リューキューアオイ A. 後面、こちらを上に向ける B. 側面、左が前、右が後

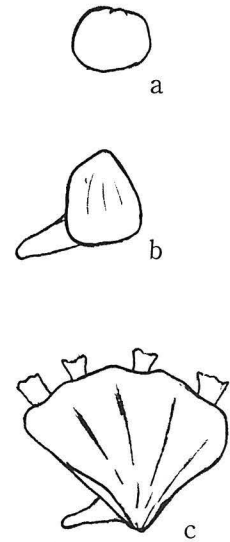
アオイでは殻は非常に薄く透明で光を透過するようになっている。両者で全く異なった変化を示している。

ヒメジャコの発生

殻の巨大化と共生藻との共生はどんな結びつきになっているのであろうか。ヒメジャコの発生を調べてみると、共生関係が成立するのは、殻が成体型になるよりずっと前である。もちろん、卵や受精後間もない幼生には共生藻はない。受精後約10日殻長約0.2mmの浮游生活時に、まず、口から消化管中にとりこまれて共生関係が成立し(第3図a)、つづいてザルガイ型の貝となって、足を伸縮させて飼育器底をはいまわるようになる(第3図b)。この時は殻が透明で共生藻は貝殻に面した外套にまで分布している。1-2カ月後に貝の後部、外套の入出水管のある部が、急に大きくなり、ここに共生藻が大量に増えるとともに、殻もこの部が扇を開くように大きくなり、成体型に近づく(第3図c)。¹²

このようにシャコガイが特有の形になり殻が大きくなるのは、共生と同時に起こったものではなく、共生のあとの適応として起こったものである。このために、一方ではシャコガイのような巨大な殻ができるものが発達し、他方ではリューキューアオイのような薄い透明な殻をもったものができたと考えられる。

ところで、前述の6種のシャコガイは分類学上2属にわけられるが、共にシャコガイ科に含まれる。リューキューアオイ類は1属で、別のザルガイ科に含まれる。1941年リューキューアオイの共生藻が発見されてから、もしや、他の二枚貝でも、こんな例があるのではないかと探し求めたが、今だに他には見いだされない。そし



第3図 ヒメジャコの発生

- a. 殻長0.2mm浮游
- b. 0.5mm足で動く
- c. 4mm逆位定着

で、Yonge¹⁵などはシャコガイとリュウキュウアオイでは共生関係は、それぞれ、別々に発生したと考えているが、現著者は、近頃では、この両者は同じ祖先から発達したものであろうと考えるようになった。その理由などについては稿を改めて述べることにしよう。

共生藻—褐虫藻

シャコガイの共生藻は外套内にある時は直径7～10 μ の球形であるが、体外に出して培養すると、やや長くなり鞭毛をもって運動する渦鞭毛虫となる。褐虫藻とよばれる。約40年前までは造礁さんごと同じように、もっと密接な共生関係にあると信じられていた。自然状態でもシャコガイから排出された褐虫藻はよく運動型に変化することが観察される。また、最初に共生関係が成立する時、食物として消化管にとりこまれるのは運動型のものが多い。

褐虫藻は奇妙な性質があって、運動型になるのは1日の中、正午に近い午前中に限られることが多い。その上、小型で運動が不規則のため観察が困難である。このため、「追試をしても、うまくできない」という申し出を受けたことが幾度もあった。1959年米国で追試され、やっと認められるようになった。⁹

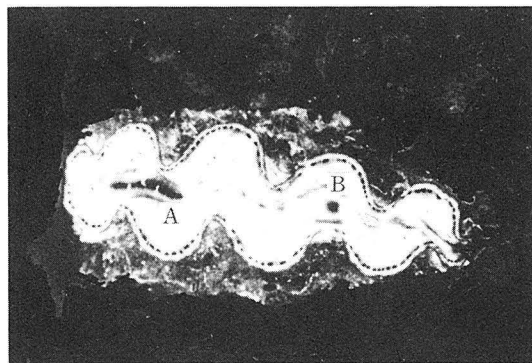
褐虫藻の褐色はペリジニンとよばれる色素によるが、²その他に葉緑素を多量に含む。体表面に添って排列する葉緑体をもつが、その構造は高等植物のものとは異なるものである。⁶

生息場所

シャコガイは共生藻をもつので、光の十分にある、さんご礁の浅所にすむ。種類によって、それぞれ生息場所が異なる。ヒメジャコは岸近いさんご岩に穴を掘って、ほとんど全体が埋まって生息する。採り出すには岩をこわすことになる。ナガジャコは外礁の荒波の所で、太い足糸で浅い凹所に附着する。ヒレジャコ、シャゴウは浅い礁湖の枝状さんごなどの間にみられる。両者とも小さい時は足糸をもつが大きくなると失う。オオジャコは外リーフの深みにいる。大きいものでは足糸はなくなる。

ヒメジャコの目

さて、ヒメジャコの目は第4図に示すように外套縁に点々とならぶ。この写真は目をよく認



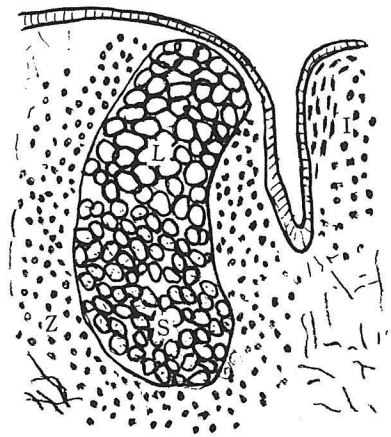
第4図 暗所に1カ月飼って褐虫藻を失い白化したヒメジャコ 外套縁に並ぶ小黒点が目 A. 入水管, B. 出水管

められるように特別な処理をしたものである。約1カ月間暗所に飼育して、大部分の共生藻が放出され、外套が白くなったものである。目の所には、まだ共生藻が残っているので黒く見える。礁上の生きた貝でも注意をすれば目を認められるが、共生藻の褐色のため見にくい。特に写真では判別が困難な場合が多い。幼貝の4mmのものでは外套縁に突起が数本ある。この突起の先端はさらに枝分かれするが、その根元に1つの目がある。

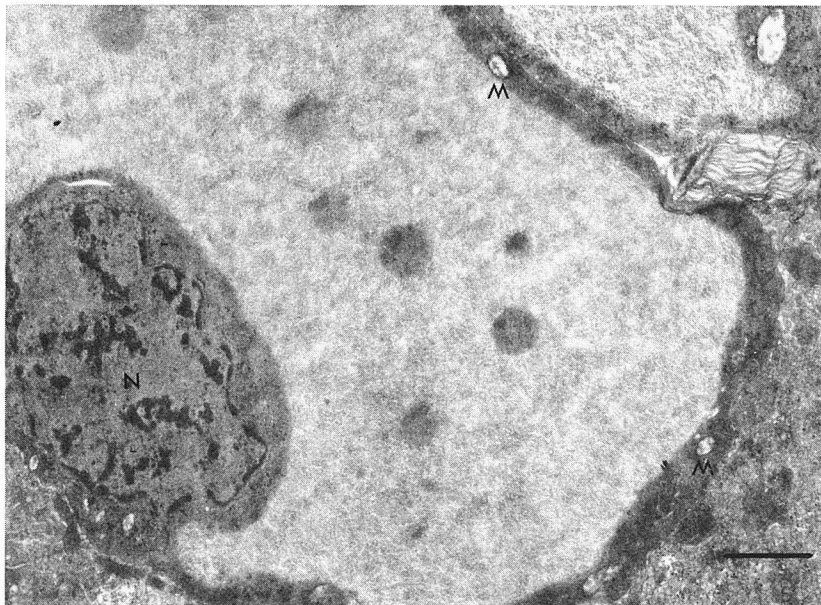
成貝の目は第4図でもみられるように、外側にやや傾いている。外側の表皮が落ちこんでひだになる。目の中央を通る面の切片では第5図に示すようになる。やや透明な小胞で満たされている楕円体が目で、その周りの小黑点は共生藻の群れである。表面に薄い一層の細胞がならぶのが表皮。

目の本体をつくる楕円体の上半部は、やや大きい小胞で満たされる。この小胞はレンズ細胞で電子顕微鏡でみると第6図のようである。完成されたものでは大部分がレンズ質で満たされ、核は下辺部に偏在する。未完成のものでは核の周囲に分泌機構がみられ、レンズ質の形成されることがわかる。

目の下半分は、レンズ細胞よりやや小型の細胞で満たされている。この細胞は、やや不透明で、電顕でみると2種の感覚細胞が区別される。両者とも周辺部に多くの微絨毛を出した感桿



第5図 ヒメジャコの目の構造図
約×200 L:レンズ S:感覚細胞 I:虹彩胞 Z:褐虫藻



第6図 レンズ細胞の電子顕微鏡写真

型のものである。ここから細い突起が出て、集まって神経となる。

これらの感覚細胞のすぐ隣りに共生藻があって、黒色素細胞などは見いだされない。

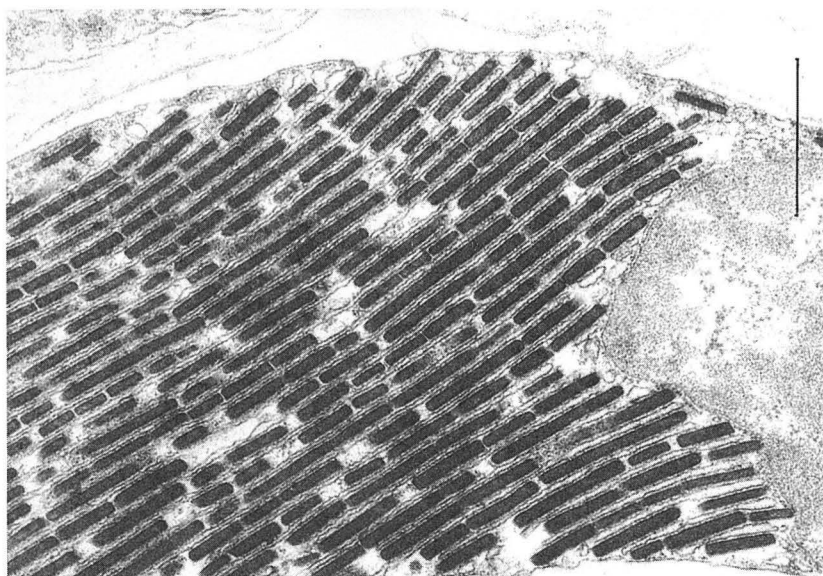
第4図でよくわかるように、目は多数にあるが、小型で、全体に占める容積は非常に小さく、全体の1/1000にも達しないであろう。Yonge の言うように日光を共生藻に供給するとしても、ごく限られたものである。むしろ、目の周囲に共生藻が充満し、余分の日光を吸収する黒色素細胞の代替えとして作用していると考えられる。

言いかえれば、感覚細胞のみで、黒色素細胞がない網膜をもった目である。その上、感覚細胞が層状に並ばず、かたまりとなっている。未発達な目である。このため光学顕微鏡では“網膜”を確認できず“透明体”と考えられた。しかし、未発達ではあるが、いろいろとこの貝の生活に適応した変化を示す目である。ちなみに、イタヤガイの目も網膜には黒色素細胞はないが、感覚細胞はよく発達していて、前向き、後ろ向き二層からできている。

目の上の表皮は薄く光を通しやすくなっている。周辺部の表皮は厚くなっているが、黒色素はない。(イタヤガイの目では、レンズの上の表皮には黒色素はないが、側面には現れる)共生藻のため光が透過しやすいように黒色素を失ってしまった。もっとも大切な目の網膜にさえ、黒色素細胞がなくなり、褐虫藻でおきかえられている。特異な適応を示した目である。

虹彩胞

興味深いのは目の前に現れる表皮のひだの向側である。この部分の表皮下には、一群の虹彩胞がある。もちろん、その下には多くの共生藻が充満している。この虹彩胞の一群は反射体の作用をし、ここに来た光を反射して向こう側の目に送る。このため、ヒメジャコは直射日光を



第7図 ヒメジャコの虹彩胞の電子顕微鏡写真 反射板が規則正しく並ぶ ×22000

遮って影をつくった時に反応を示すばかりでなく、近くを白いものが通っても反応をする。こんな所にまで工夫がこらされているとは全く驚く。

反射体を構成する虹彩胞の電子顕微鏡写真は第7図に示すようである。この細胞の核は一端に偏在し、細胞質全域に厚さ約1000Åの板が約1000Åの間隔をおいて規則正しく排列している。これによって美しい青色となる物理的な構造色である⁶。

同じ虹彩胞が外套全域の表面にあって美しい青色を呈する。青や短波長の光を反射することで、熱帯の海の浅所で多すぎる短波長光から共生藻を守る役目をはたしていると考えられる。もっとも浅所にいるヒメジャコが特に美しい色彩を示すのは、このような理由によるものと思われる。つぎに美しいのが外礁縁にいるナガジャコで、オオジャコがこれにつぐ。やや深い所で枝さんごなどの蔭になるような所にいるヒレジャコ、シャゴウがもっとも地味な色を示す。

シャコガイの利用と保護

シャコガイは巨大な貝であるが成長はおそく、大きくなるのに長い年月を要する。このため、漁獲や観光客などによる採集は、強い影響がある。各地のさんご礁で乱獲による減少が目立っている。

復帰後間もない奄美大島では、非常に沢山のヒメジャコ、ナガジャコが見られたが、最近では、ほとんどなくなった。土地の人は以前は食べなかったそうである。実際に、島の料理の本にも、ウニやヒザラガイの料理は書かれているが、シャコガイの料理はない。褐虫藻類には有毒なものがあって、いつの日か中毒さわぎがあって、奄美では食べなくなったのかも知れない。

シャコガイの外套は少し苦味がある。これは共生藻のためである。共生藻は外套の中に縦にならんだ血とう中につまっている。それで、外套の表面を刃物でそぎ、もむと共生藻が押し出される。こうして食べると苦味も少なくなる。

シャコガイは殻は巨大であるが肉は小さい。特に大形種に著しい。肉が比較的多く一ぱん美味なのはヒメジャコである。最近では、もっぱら、この種が漁獲されている。

沖縄各島では乱獲の影響はさらに顕著で、多くの漁民が遠くの島々まで出漁したり、地元の人たちの絶えまない漁獲で激減して、見つけるのに苦労するほどになった。

このような状態を少しでも改善しようと、つぎのような対策が実施さえるようになったのは喜ばしいことである。

特定区域を保護水面として漁獲を禁止して繁殖につとめる。石垣島の川平で、実施して5年。ほぼ自然状態に近いまでにヒメジャコが増えて、すばらしい状況となっている。付近にも繁殖の萌が現れている。

そればかりではない。人工受精によって種苗の大量生産にも成功して養殖を実施するまでにいった。少し明るさかもどったようである。さらに大規模に実施して沖縄、奄美のさんご礁を、もっと広く南洋全域のさんご礁をシャコガイで一ぱいにし、美しい自然をとりもどし、新鮮で豊かなみりをうけられるよう望みたい。

要 旨

シャコガイの目は特異なもので、レンズ細胞、感覚細胞はあるが黒色色素胞はなく、共生藻で代替えされている。目に光を導く反射板もある。シャコガイの共生藻との関係、発生、増殖などについて述べた。

文 献

1. Brock, J. 1888 Über die sogenannten Augen von Tridacna und das Vorkommen von Pseudochlorophyllkörpern im Gefäßsystem der Muscheln. Z. wiss. Zool. 46 270-288.
2. Jeffrey, S. W. and F. T. Haxo 1968 Photosynthetic pigments of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae) from corals and clams. Biol. Bull. 135, 149-165.
3. 川口四郎 1941 リューキューアオヒ *Corculum cardissa* (L.) と *Zooxanthella* 科学南洋 3, 179-180.
4. Kawaguti, S. 1944 On the physiology of reef corals VII *Zooxanthella* of the reef corals is *Gymnodinium* sp. Dinoflagellata, its culture in vitro. Palao Trop. Biol. Sta. St. 2, 675-679.
5. Kawaguti, S. 1950 Observations on the heart shell, *Corculum cardissa* (L.) and its associated zooxanthellae. Paci. Sci. 4, 43-49.
6. 1966 Electron microscopy on the mantle of the giant clam with special references to zooxanthellae and iridophores. Biol. J. Okayama Univ. 12, 81-92.
7. 1968 Electron microscopy on zooxanthellae in the mantle and gill of the heart shell. *ibid.* 14, 1-11.
8. Kawaguti, S. & K. Mabuchi, 1969 Electron microscopy on the eyes of the giant clam *ibid.* 15, 87-100.
9. McLaughlin, J. J. A., & P. A. Zahl, 1959 Axenic zooxanthellae from various invertebrate hosts. Ann. New York Acad. Sci. 77, 55-72.
10. 村越正慶 1978 ヒメジャコの発生 沖縄生物学会誌 16, 29-34.
11. Rosewater, J., 1965 The family Tridacnidae in the Indo-Pacific. Indo-Pacific Mollusca, 1, 347-394.
12. Stasek, C. R. 1961 The form, growth, and evolution of the Tridacnidae (giant clams). Arch. de Zool. Exp. et Gen. 101, 1-40.
13. Stasek, C. R. 1965 Behavioral adaptation of the giant clam *Tridacna maxima* to the presence of grazing fishes. The Veliger 8, 29-35.
14. Yonge, C. M. 1936 Mode of life, feeding, digestion and symbiosis with zooxanthellae in the Tridacnidae. Sci. Rep. Gr. Barrier Reef. Exp. 1, 283-321.
15. Yonge, C. M. 1975 Giant clams. Scientific Amer. Apr. 96-105.