

珠洲市狼煙における穿孔性二枚貝類の巣穴の形態比較

宮崎息吹¹⁾・豊田賢治²⁾・山守瑠奈³⁾

¹⁾京都大学農学部資源生物科学科, 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

²⁾広島大学大学院統合生命科学研究科, 〒739-8528 広島県東広島市鏡山 1-4-4

³⁾京都大学フィールド科学教育研究センター 瀬戸臨海実験所, 〒649-2211 和歌山県西牟婁郡白浜町 459

A comparison of burrow morphology in boring bivalves at Noroshi, Suzu City Ibuki MIYAZAKI¹⁾, Kenji TOYOTA²⁾ and Luna YAMAMORI³⁾

¹⁾Department of Bioresource Science, Faculty of Agriculture, Kyoto University,
Kitashirakawaiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto, 606-8502, Japan.

²⁾Department of Bioresource Science, Graduate School of Integrated Sciences for Life,
Hiroshima University, Kagamiyama 1-4-4, Higashihiroshima, Hiroshima, 739-8528, Japan.

³⁾Seto Marine Biological Laboratory, Kyoto University, 459, Shirahama-city, Nishimuro-gun,
Wakayama, 649-2211, Japan. 2025.

Abstract

Boring bivalves excavate a variety of substrates, such as wood, rock, shells, and clay, through both mechanical and chemical processes, and are recognized as important ecosystem engineers. In Japan, however, interspecific comparisons of burrow morphology among bivalves have not yet been conducted. The 2024 Noto Peninsula Earthquake caused major crustal uplift, raising the rocky coast of Noroshi, Suzu City, Ishikawa Prefecture, by 117–147 cm. The newly exposed boulders and bedrock contained numerous borings made by several species. We therefore compared the burrow morphology of six pholadoid species and one unguinid species inhabiting the uplifted substrates. Measurements included shell length (SL), burrow length (BL), maximum diameter (max D) and minimum diameter (min D). Species were compared using indices such as SL/BL, BL/max D, and a burrow slope-angle index (θ) derived from these measurements. The SL/BL ratio was significantly higher in the unguinid *Phlyctiderma japonicum*, suggesting that differences in boring orientation between unguinids and pholadoids influence burrow form. Among pholadoids, slope angle differed markedly between *Penitella gabbii* and *Pen. aikoae*. Significant differences in the ratio of maximum burrow diameter to burrow length (BL/max D) were also detected between *Parapholas quadrizonata* and *Pen. gabbii*, between *Par. quadrizonata* and *Barnea fragilis*, and between *Pen. aikoae* and *B. fragilis*. Although previous studies have suggested that pholadoid burrow morphology is determined primarily by bedrock type, our findings highlight clear interspecific variation. Additional data on burrow architecture will help clarify the roles of different boring species in substrate modification and habitat formation.

はじめに

穿孔性の二枚貝類は機械的穿孔および化学的穿孔によって、木材や岩石、貝殻、粘土中などの様々な基質に穿孔し、一生をその巣穴の内部で過ごす(雨宮・大島, 1933; 田島・近藤, 2003; TURNER, 1956)。この特性から、一部の穿孔性二枚貝類は、生物侵食によるハビタット創出において重要な役割を果たしていることが知られている(PINN *et al.*, 2008)。このような穿孔性二枚貝類におけるハビタット創出機能を適切に評価するためには、どの種類が、どのような形状の巣穴を作成するかといった基礎情報の把握は不可欠である。しかし、穿孔性二枚貝類の巣穴形態を種間で網羅的に比較した例は少ない。これまでに国外に産する3種のニオガイ科貝類について巣穴形態の比較が行われており、巣穴形態には種間差は見られず、地点間の基質の違いに巣穴形態が影響を受けるとされる(PINN *et al.*, 2005)。日本はニオガイ上科のみで46種にも上るなど、豊かな穿孔性貝類相を有する(芳賀, 2017)。その一方で、それらの巣穴形態を比較した研究はこれまでにない。

2024年1月に発生した能登半島地震により、能登半島においては大規模な地殻変動が生じた(地震調査研究推進本部地震調査委員会, 2024)。これにより、石川県珠洲市狼煙の海岸(37° 31' 40"N, 137° 19' 40"E)においては117-147 cmの海底面の隆起が生じた(宅美, 2024)。2025年4月に実施した予備的な調査により、本地点の干出した転石中および岩盤中に、複数種の二枚貝類による穿孔痕が多数認められた(図1A)。そこで、本研究では、隆起海岸において干出した転石中に見られる穿孔性貝類について、その巣穴形態の種間比較を行った。

材料と方法

石川県珠洲市狼煙の隆起海岸において、隆起により干出した潮下帯の転石をハンマーとタガネを用いて破碎し、内部に穿孔する二枚貝類とその巣穴形態を観察した。調査対象種として、隆起海岸で確認された6種の穿孔性ニオガイ上科貝類(モモガイ *Parapholas quadrizonata* (L. SPENGLER, 1792); 図1B・カモメガイ *Penitella aikoae* KENNEDY, 2025; 図

1C・オニカモメ *Penitella gabbii* (TRYON, 1863); 図1D・ニオガイモドキ *Zirfaea constricta* (G. B. SOWERBY, 1849); 図1E・ニオガイ *Barnea fragilis* (G. B. SOWERBY II, 1849); 図1F・ヨコヤマズガイ *Nettastomella japonica* (YOKOYAMA, 1920); 図1G)および1種の穿孔性フタバシラガイ科貝類(ヤエウメ *Phlyctiderma japonicum* (PILSBRY, 1895); 図1H)を用いた。

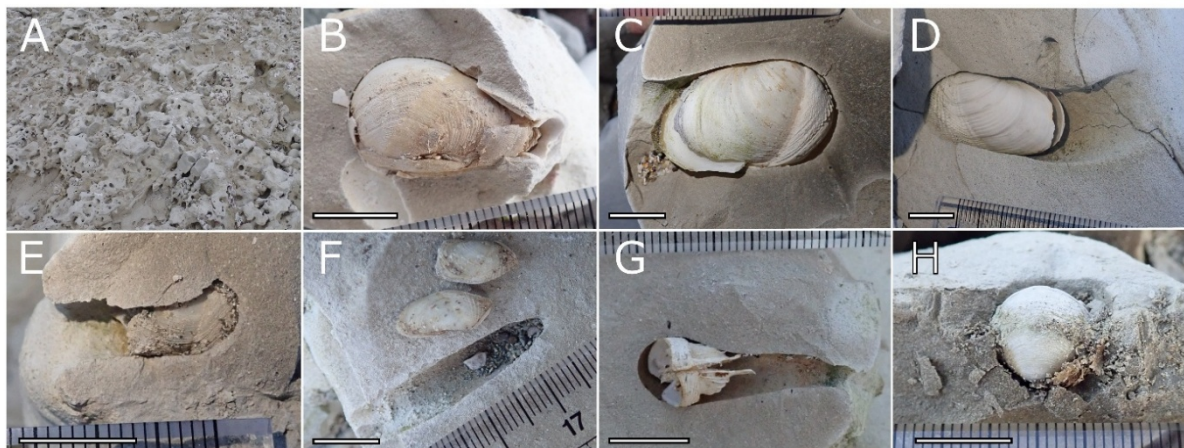


図 1. 調査地および調査種. A: 穿孔性二枚貝類を多く含む岩盤. 岩の表面に多数の巣穴開口部が見られる. B: モモガイ, C: カモメガイ, D: オニカモメ, E: ニオガイモドキ, F: ニオガイ, G: ヨコヤマズガイ, H: ヤエウメ. スケールバーは 10 mm.

これらの7種について、巣穴および内部の二枚貝類の形状を、デジタルカメラ(OLYMPUS TG-5)を使用して、スケールとともに撮影した。調査は、各種についてそれぞれ7個体から11個体行った。なお、転石の破砕を伴う調査は石川県漁業協同組合より許可を経て実施した。

ニオガイ上科貝類は成長に伴い巣穴を拡張していくため、その巣穴は棍棒状の形態を呈することが知られる(KELLY & BROMLEY, 1984; 鈴木ら, 2022)。本調査では、現地で撮影した写真から、各個体について巣穴長(BL)および巣穴内部の最大直径(max D)、最小直径(min D)、内部の貝類の殻長(SL)を、Image Jを使用して小数点以下第3位まで測定した(図2)。

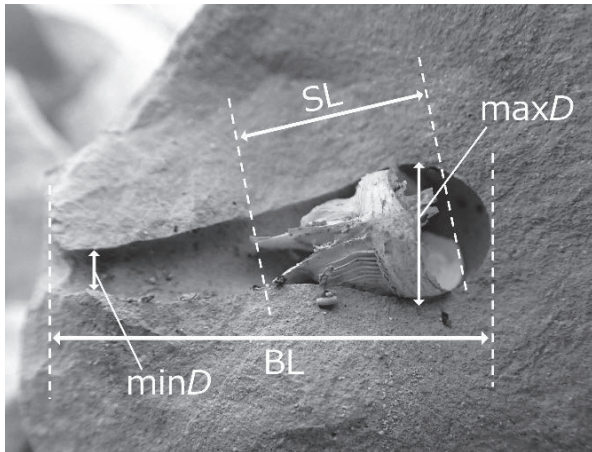


図 2. 本調査における測定項目. SL: 殻長 (Shell length), BL: 巣穴長 (Burrow length), max D : 最大巣穴直径 (max diameter), min D : 最小巣穴直径 (min diameter).

得られたデータから、巣穴長および巣穴形状の種間比較を行った。巣穴長の指標として、殻長と巣穴長の比率(SL/BL)を算出した。巣穴形状の指標は PINN *et al.* (2005)に従い、巣穴の傾斜角 θ (i.e. $\tan \theta = (\max D - \min D)/2BL$) および巣穴の縦横比 (BL/max D)を用いた。

得られたすべてのデータは Shapiro-Wilk 検定により正規性を確認した。正規性が確認されたデータは Bartlett 検定により等分散性を確認した。等分散性が確認されたデータは一元配置分散分析により群間比較を行ったのち、Tukey HSD により多重比較を行った。等分散性が確認されなかったデータは、

Welch's ANOVA による群間比較を行ったのち、Games-Howell 検定による多重比較を行った。正規性が確認されなかった場合は、Kruskal-Wallis 検定により多重比較を行ったのち、Dunn test による事後検定を行い、Holm 補正を行った。

結果

巣穴長の種間比較

調査を実施した7種の SL/BL の平均値を図3に示す。SL/BL はモモガイとヤエウメでやや高く、そのほか5種では同程度であった。

Shapiro-Wilk 検定により、全ての種のデータには正規性が認められた。Bartlett 検定の結果、データには等分散性が認められなかった ($p < 0.05$) ため、Welch's ANOVA による分散分析を行った。分散分析の結果、少なくとも2群において有意差があることが示されたため ($p < 0.01$)、Games-Howell 検定により多重比較を行った結果、カモメガイとヤエウメ ($p < 0.01$)、ニオガイとヤエウメ ($p < 0.01$)、ニオガイモドキとヤエウメ ($p < 0.01$)、オニカモメとヤエウメ ($p < 0.01$) において、殻長/巣穴長比に有意差が認められた。

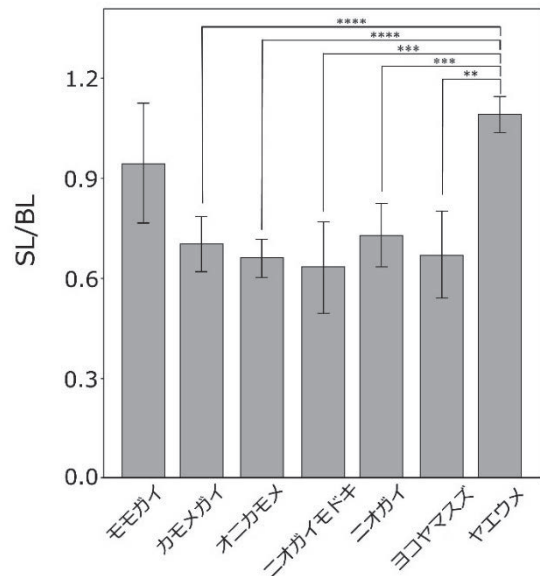


図 3. 穿孔性二枚貝 7 種類の殻長/巣穴長比の平均値 (モモガイ:n=7, カモメガイ:n=11, オニカモメ:n=10, ニオガイモドキ:n=11, ニオガイ:n=11, ヨコヤマスズガイ:n=7, ヤエウメ:n=10). エラーバーは 95%信頼区間を示す. **: $p < 0.05$, ***: $p < 0.005$, ****: $p < 0.0005$.

巣穴形態の種間比較

ヤエウメの巣穴については破損が大きく、巣穴の最大直径および最小直径を十分測定することができなかった。そのため、巣穴形態についてはニオガイ上科の6種のみで種間比較を行った。

6種の傾斜角 θ の平均値を図4に示す。巣穴傾斜角はモモガイでやや大きく、オニカモメおよびニオガイでやや小さい傾向にあった。

Shapiro-Wilk 検定により、全種のデータには正規性が認められた。Bartlett 検定の結果、データには等分散性が認められた($p = 0.3148$)ため、一元配置分散分析(ANOVA)による分散分析を行った。少なくとも2群において有意差があることが示された($p < 0.05$)ため、Tukey HSDによる多重比較を行った結果、オニカモメとモモガイに有意差が認められた($p < 0.05$)。

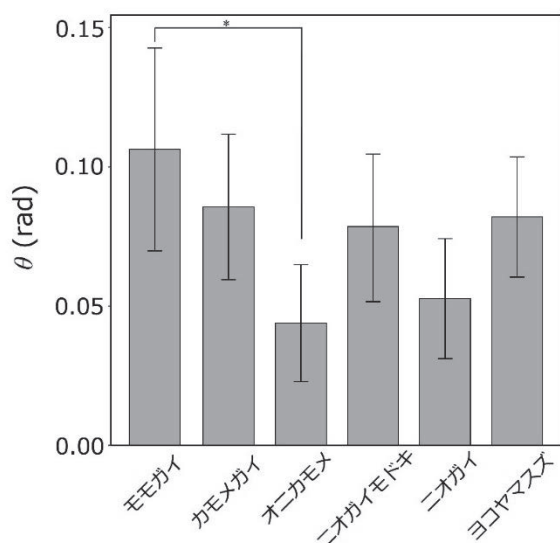


図4. 穿孔性貝類6種類の巣穴傾斜角 θ の平均値(モモガイ:n=7, カモメガイ:n=11, オニカモメ:n=9, ニオガイモドキ:n=9, ニオガイ:n=10, ヨコヤマズガイ:n=7). エラーバーは95%信頼区間を示す.*: $p < 0.05$.

6種の巣穴の縦横比(BL/max D)の平均値を図5に示す。縦横比はモモガイ、カモメガイでやや小さく、ニオガイモドキおよびニオガイでやや大きい傾向にあった。

Shapiro-Wilk 検定により、一部のデータに正規性が認められなかったため、Kruskal-Wallis 検定に

より多重比較を行ったところ、少なくとも2群に有意差が示された($p < 0.017$)そのため、Dunn testによる事後検定を行い、Holm 補正を行った結果、オニカモメとモモガイ($p < 0.05$)、ニオガイとモモガイ($p < 0.01$)、カモメガイとニオガイ($p < 0.05$)に有意差が検出された。

考察

ニオガイ科貝類は、穿孔時に殻の前方を巣穴の底面に向け、後方を巣穴の入り口に向けて生息している(雨宮・大島, 1933)。一方で、フタバシラガイ科のヤエウメは、殻の背側を巣穴の底面に向け、殻口を巣穴の入り口に向けて穿孔している様子が観察された(図1H)。そのため、本種の巣穴長は殻高とほとんど等しい長さとなる。このことにより、本種はニオガイ上科貝類と比較してSL/BLが大きい値をとったと考えられる。

穿孔性ニオガイ類において、穿孔深度の平均はニオガイモドキやニオガイが殻長の2-3倍程度、カモメガイやモモガイが1.5倍程度とされる(雨宮・大島, 1933)。しかし、本調査ではニオガイモドキやニオガイとカモメガイやモモガイに有意な穿孔深度の差異は確認されなかった。今回の調査では成長に伴う穿孔深度の変化を考慮に入れていないことや、本調査が転石の調査であり、岩盤に深く穿孔している個体の巣穴を調査できていないことが、この要因であると考えられる。

ニオガイ上科における巣穴の形態比較からは、モモガイやニオガイの巣穴の形状が、他の巣穴に比べて特徴的であることが示唆された。モモガイは不完全な石灰質の棲管を作り(芳賀, 2017)、棲管と貝殻の間隙が小さい(図1B)。また、ニオガイは縦に細長く、開口部のくびれの程度が小さい巣穴を持つ(図1F)。これらは、今回調査した他種の巣穴においては全く見られないか、少数の個体のみしか持たない特徴である。このような巣穴形態の差異が、比較結果に反映されたものと考えられる。

先行研究において、ニオガイ科貝類の巣穴形態は種や個体密度ではなく、基盤岩の影響を受けると

される(PINN *et al.*, 2005)。しかし、本研究によって、ニオガイ上科を含む複数の穿孔性二枚貝類において、巣穴形態に種間差がある可能性が示された。一方で、本調査では対象個体数が限られていたため、成長段階に伴う巣穴形態や穿孔深度の変化を評価することができなかった。実際に、ニオガイ科の一部の種では、成長に伴い穿孔様式を変化させることが知られており(ITO, 1999)、成長に伴って巣穴の形状が変化する可能性は十分に想定される。穿孔性二枚貝類が担う生物侵食機能の実態を解明するためには、定量的な巣穴形態の差異の評価が不可欠である。今後は観察個体数を増やし、それぞれの種の巣穴形態についての情報を蓄積していくことにより、これらの穿孔性貝類が基質の改変やハビタット創出に果たす役割を把握する必要がある。

謝辞

本調査にあたり、新潟大学大学院 自然科学研究科の宮崎勝己氏、佐藤佑哉氏には調査に協力いただいた。石川県漁業協同組合には、当該地点での調査許可をいただいた。のと海洋ふれあいセンターの東出幸真氏には、調査許可の取得にご協力いただいたほか、文献を提供いただいた。この場を借りて深謝申し上げる。本研究は JSPS 科研費 JP23K14263 (代表: 山守瑠奈) の助成を受けて実施された。

引用文献

- 雨宮育作・大島泰夫, 1933. 岩石穿孔二枚貝に就て. 植物及動物, **1**: 1271–1282.
- 芳賀拓真, 2017. ニオガイ科. in: 奥谷喬司(編著), 日本近海産貝類図鑑 第二版. 1270 pp. 東海大学出版部, 神奈川.
- ITO, Y. 1999: Ontogenetic changes in boring behavior by the rock-boring bivalve, *Barnea manilensis* (Pholadidae). *The Veliger* **42** (2), 157–168.
- 地震調査研究推進本部地震調査委員会, 2024. 令和6年能登半島地震の評価, 52 pp.

<https://www.static.jish>

[in.go.jp/resource/monthly/2024/20240101_noto_3.pdf](https://www.static.jish.in.go.jp/resource/monthly/2024/20240101_noto_3.pdf) (2025-11-25 最終閲覧).

- KELLY, S. R. A. and BROMLEY, R. G., 1984. Ichnological nomenclature of clavate borings. *Palaeontology* **27**: 793–807.
- PINN, E. H., RICHARDSON, C. A., THOMPSON, R. C., HAWKINS, S. J., 2005. Burrow morphology, biometry, age and growth of piddocks (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae) on the south coast of England. *Marine Biology* **147**, 943–953.
- PINN, E.H. & THOMPSON, R.C. & HAWKINS, S., 2008: Piddocks (Mollusca: Bivalvia: Pholadidae) increase topographical complexity and species diversity in the intertidal. *Marine Ecology-progress Series*, **355**: 173–182.
- 鈴木明彦・圓谷昂史・久保見幸, 2022. 北海道余市町浜中海岸の流紋岩礫へ穿孔したカモメガイとその穿孔痕. 漂着物学会誌, **20**: 13–18.
- 田島知幸・近藤康生, 2003. ニオガイ科二枚貝の機能形態と穿孔基質の関係. 化石, **73**: 5–19.
- 宅美克基, 2024. 令和6年1月1日発生能登半島地震による隆起状況写真. 栄光書房, 石川県金沢市.
- TURNER, R. D., 1954. The family Pholadidae in the western Atlantic and the eastern Pacific, Part I – Pholadidae. *Johnsonia*, **3**: 1–64.

