

瑞浪市化石博物館研究報告 第 49 号, 51– 58, 6 figs., 1 table.  
Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, no. 49, 51–58, 6 figs., 1 table.  
©2022, Mizunami Fossil Museum  
Manuscript accepted on April 22, 2022; online published on May 13, 2022

— 学術資料 (Scientific data) —

瑞浪層群明世層産 *Kotorapecten egregius* (Itoigawa, 1955) (ミズナミ  
ホタテ) に開けられた八腕目による穿孔捕食痕の発見

安藤佑介\*

\*瑞浪市化石博物館 〒509-6132 岐阜県瑞浪市明世町山野内 1-47

Discovery of the octopod predatory drill holes in the pectinid bivalve  
*Kotorapecten egregius* (Itoigawa, 1955) from the Akeyo Formation  
of the Mizunami Group in Mizunami City, central Japan

Yusuke Ando\*

\*Mizunami Fossil Museum, 1-47 Yamanouchi, Akeyo-cho, Mizunami, Gifu, 509-6132, Japan  
< tyuu-destiny53@hotmail.co.jp >

Abstract

Very small, stereotyped drill holes are found in 15 shells of *Kotorapecten egregius* (Itoigawa), collected from the lower Miocene Akeyo Formation (ca. 18 Ma) of the Mizunami Group in Mizunami City, Gifu, central Japan based upon the examination of the collection of Mizunami Fossil Museum. These drill holes can be assigned to the ichnotaxon *Oichnus ovalis* Bromley, attributed to predation by octopods. These examples are the oldest fossil records of the octopod-predatory drill holes found in Japan.

*Key words:* Early Miocene, octopus, drill holes, ichnofossil, predation

1. はじめに

貝類や十脚類などの海生無脊椎動物化石には、捕食による穿孔痕 (= 穿孔捕食痕) が残されることがある (Robba and Ostinelli, 1975; Klompmaker et al., 2013 など). 穿孔捕食痕は, Bromley (1981, 1993) や Wisshak et al. (2015) をはじめとする研究により様々な形状が識別・整理され, 生痕化石種としての学名が与えられている. 軟体動物のタマガイ科やアッキガイ科腹足類は, accessory boring organ からの分泌物と歯舌で穿孔し, それぞれ特徴的な穿孔捕食痕を残すことがよく知られている. また, 頭足類の八腕目 (タコ目) も捕食時に被食者の殻を穿孔する場合があること

が知られている (藤田, 1916; 浜田, 1974; Nixon et al., 1980; Bromley, 1993; Runham et al., 1997; Harper, 2002; 藤田・山本, 2003 など). 八腕目は, 貝類を捕食時に対象の殻を破壊したり, こじ開けることができない場合は閉殻筋 (貝柱) などの特定の部位に穿孔し, 貫通後に後唾腺分泌液を注入し, 対象を麻痺させたのちに殻を開けて捕食するという (藤田・山本, 2003 など). 腹足類の穿孔捕食痕は主に開口部が真円形であるが (Bromley, 1981 など), 八腕目の穿孔捕食痕は開口部が楕円形または卵円形で穿孔捕食痕の縦断面がすり鉢状を呈する特徴的な形状であり, これらは Bromley (1993) により生痕化石種 *Oichnus ovalis* として記載されている. *Oichnus ovalis* は, 世界各地の白亜紀以降の地層から報告されているが (Klompmaker

et al., 2013; Klompmaker and Landman, 2021 など), 瑞浪市化石博物館に収蔵されている瑞浪層群明世層産 *Kotorapecten egregius* (Itoigawa, 1955) (和名: ミズナミホタテ, 以下和名を用いる) からも発見された. 本生痕化石種は鮮新統以降から多くの記録がなされているが, 中新世以前の記録は少なく (Todd and Harper, 2011; Klompmaker and Landman, 2021 など), なかでも日本において本標本が *O. ovalis* として確実な形状を示すものとして最古の記録となるため報告する. なお, 本論で図示した標本には標本番号 MFM13035~MFM13049 を付与し瑞浪市化石博物館に収蔵する.

## 2. 産地について

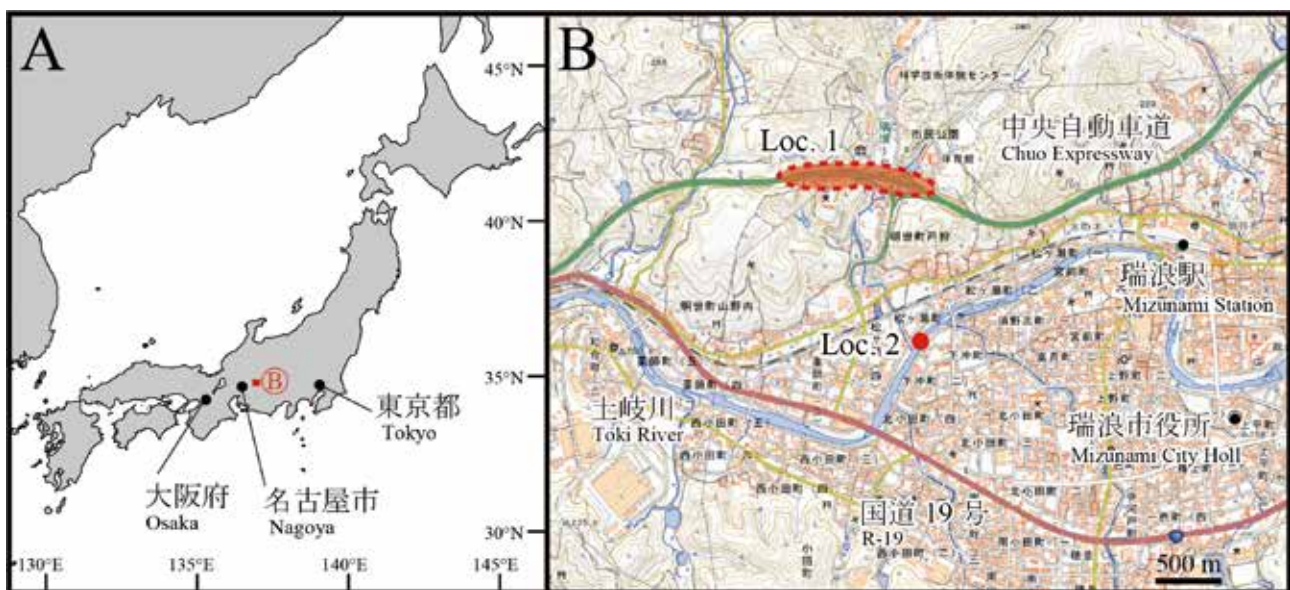
本論で報告する穿孔された瑞浪層群産ミズナミホタテ 15 個体のうち 13 個体は中央自動車道瑞浪インター建設工事に伴う調査で採取された (Fig. 1 の Loc. 1). この調査では数多くの露頭から化石を採取しているため, 標本ごとの詳細な産地や層準の特定が困難であるが, 標本ラベルや母岩の岩相から瑞浪層群明世層山野内部層から採取されたものと推定される. また, この調査で明世層より採取され瑞浪市化石博物館に収蔵されている二枚貝類は 16,285 点にのぼる. 残りの 2 個体は, 瑞浪市化石博物館指定の野外学習地 (Fig. 1 の Loc. 2) から採取され, 層準は山野内部層の下部 (“ウソジミ化石層”) の上位約 1 m) である. なお, 瑞浪層群明世層は前期中新世 (約 18 Ma) の堆積物である (安藤ほか, 2020).

## 3. 瑞浪層群産 *Oichnus ovalis* の特徴

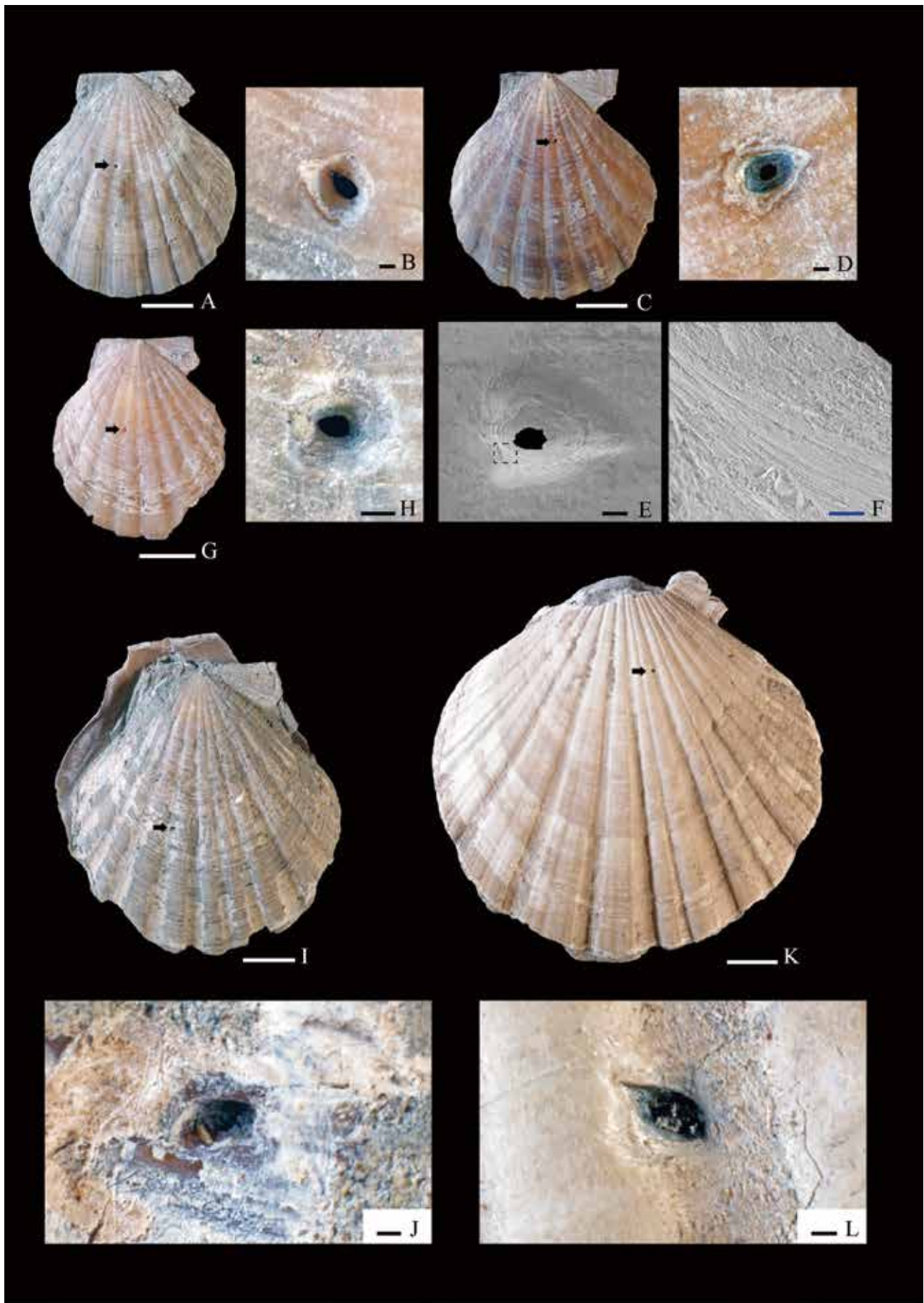
本研究で *Oichnus ovalis* を見出した 15 個体のミズナミホタテ標本と穿孔捕食痕を Figs. 2–5 に, それぞれの標本と穿孔捕食痕の計測値を Table 1 に示す. 電子顕微鏡画像は, 名古屋大学理学部 E 館にある日立ハイテクノロジー社製電界放出型走査電子顕微鏡 SU6600 を用いて撮影されたものである. なお, MFM13049 (Fig. 4H) は展示台に固定して展示されている標本であるため (Fig. 4G), 殻の計測と穿孔捕食痕の拡大撮影は行っていない. Itoigawa (1955) や糸魚川ほか (1981–1982) によれば, ミズナミホタテは個体変異が大きく, 本論で扱う標本も放射肋の数や形態が様々である.

**Table 1.** Measurements of *Kotorapecten egregius* and *Oichnus ovalis*.

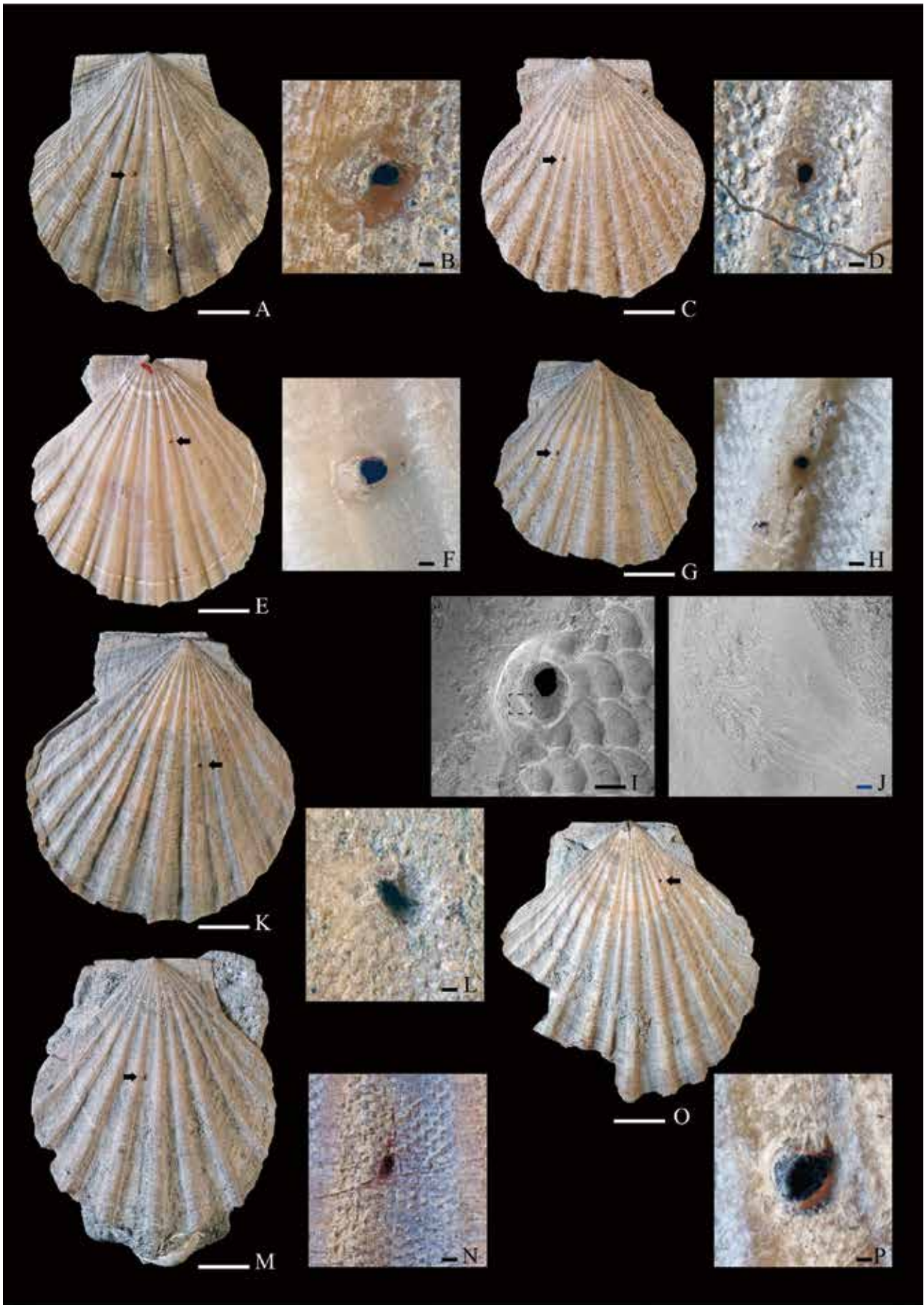
Specimen	Shell (width) (mm)	Shell (length) (mm)	Drilling hole (width) (mm)	Drilling hole (length) (mm)
MFM13035	40.7	45.0	0.92	1.10
MFM13036	40.9	44.6	1.05	1.29
MFM13037	31.1	35.9	0.66	0.69
MFM13038	52.6	59.5	0.93	0.94
MFM13039	78.2	74.98+	0.96	1.04
MFM13040	48.0	51.4	1.35	2.17
MFM13041	30.9	32.8	0.29	0.45
MFM13042	44.1	47.8	0.72	0.83
MFM13043	27.7	28.1	0.51	0.53
MFM13044	51.6	55.6	0.41	0.94
MFM13045	41.6	46.9	0.79	0.95
MFM13046	50.0	54.3	0.98	1.03
MFM13047	41.5	43.4	1.57	0.77
MFM13048	31.2	32.5	0.53	0.69



**Fig. 1.** A, Map showing studied area. B, Details of the collecting sites of the specimens. The scale topographic map “Mizunami” on 1/25,000 scale published by the Geospatial Information Authority of Japan is used as the basic map.



**Fig. 2.** *Oichnus ovalis* in *Kotorapecten egregius*. **A, B**, MFM13035. **C–F**, MFM13036; **F**, close-up view of **E** (Black dotted frame). **G, H**, MFM13037. **I, J**, MFM13038. **K, L**, MFM13039. Figs. 2E and 2F are photographed by SEM (SU6600). Black arrows indicate drill holes. White scale bars = 1.0 cm. Black scale bars = 0.2 mm. Blue scale bar = 0.02 mm.



**Fig. 3.** *Oichnus ovalis* in *Kotorapecten egregius* (continued). **A, B**, MFM13040. **C, D**, MFM13041. **E, F**, MFM13042. **G–J**, MFM13043; **J**, close-up view of **I** (Black dotted frame). **K, L**, MFM13044. **M, N**, MFM13045. **O, P**, MFM13046. Figs. 3I and 3J are photographed by SEM (SU6600). Black arrows indicate drill holes. White scale bars = 1.0 cm. Black scale bars = 0.2 mm. Blue scale bar = 0.02 mm.

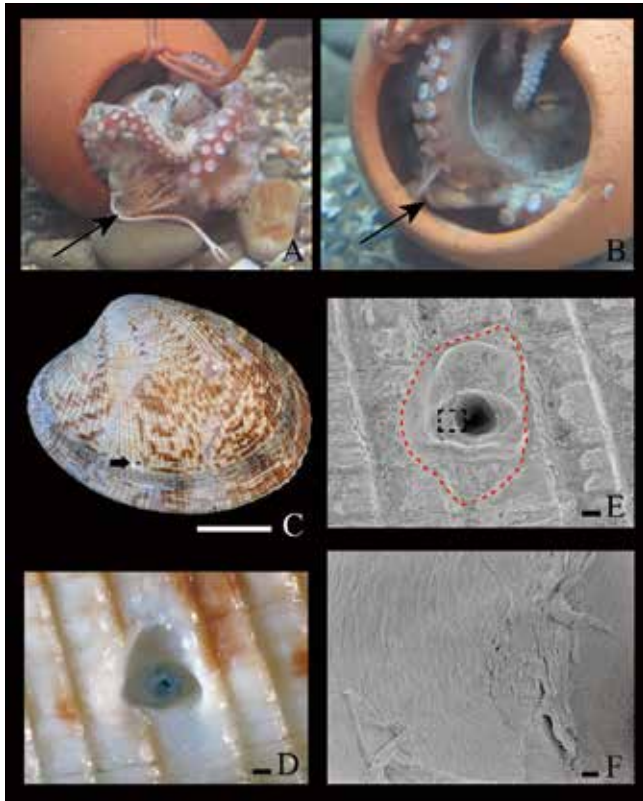


**Fig. 4.** *Oichnus ovalis* in *Kotorapekten egregius* (continued). **A–D**, MFM13047; **D**, close-up view of **C** (Black dotted frame). **E, F**, MFM13048. **G**, exhibition of the MFM13049 (black frame). **H**, close-up view of MFM13049. Figs. 4C and 4D are photographed by SEM (SU6600). Black arrows indicate drill holes. White scale bars = 1.0 cm. Black scale bars = 0.2 mm. Blue scale bar = 0.02 mm.

穿孔捕食痕はいずれもミズナミホタテ 1 個体につき 1 点あけられている。穿孔捕食痕の形状について、標本により僅かな差異はあるものの、いずれの穿孔もその長辺は 2 mm 未満と非常に小さく (Table 1)、開口部外層及び内層の外形は楕円形、卵円形もし

くはひし形であり、穿孔開口部外層の長辺の両端に浅い三角形状の切れ込みを有する (Fig. 4D)。穿孔の縦断面は開口部外層から内層に向かってすり鉢状に窄まる。15 個体のうち MFM13044 と MFM13045 を除く 13 個体の穿孔は貫通している。

穿孔捕食痕内壁には層状の筋が観察されるが (Figs. 2F, 3J, 4D), Nixon et al. (1980) が示すように穿孔時の傷ではなく殻の葉状構造と見られる。これらの特徴は、八腕目によって穿孔された *O. ovalis* の記載 (Bromley, 1993) に一致し、特に MFM13039 (Fig. 2L) や MFM13047 (Fig. 4B) の形状はそのホロタイプに外観が一致する。したがって、本論で図示した穿孔は全て八腕目によって掘削されたといえる。さらに貫通した穿孔を持ち、離弁状態で産出した個体は八腕目による穿孔が成功し、捕食された可能性が高い。穿孔の大きさと殻の大きさに相関は見られないが (Table 1), この点はすでに Harper (2002) をはじめとする先行研究によって示されており、これを支持する結果となった。



**Fig. 5.** A, B, Observation of *Octopus vulgaris* feeding on live *Ruditapes philippinarum* shell (June 21th, 2014 in Natural History Museum, Kishiwada City). Arrows indicate shell of *R. philippinarum*. C–F, *Oichnus ovalis* in *R. philippinarum*, MFM150002; C, arrow indicates drill hole; F, close-up view of E (Black dotted frame). Figs. 5E and 5F are photographed by SEM (SU6600). Red dotted line shows the drilling area. Scale bar C = 1.0 cm. Scale bars D, E = 0.2 mm. Scale bar F = 0.02 mm.

また、殻表側の穿孔の切れ込みが長辺の両端以外の箇所にもみられものや、殻表側の穿孔周辺が複数の傷によって不規則な形になっているものもある (たとえば Figs. 2D, 2E, 2J, 3B). この要因について Bromley (1993) や Harper (2002) は、八腕目が捕食対象を回転するなど動かした結果によることを示唆している。なお、Fig. 5 は、2014 年 6 月 21 日に筆者がきしわだ自然資料館 (大阪府岸和田市) において飼育されていた *Octopus vulgaris* (マダコ) に紐や接着剤を用いて意図的に両殻を接着し、腕による殻の開閉を困難にした *Ruditapes philippinarum* (アサリ) を与えた時の捕食時の様子と穿孔捕食痕である。穿孔の開口部は楕円形を呈するが、その周囲には不規則な剝削や浸食が見られる (Fig. 5D). 捕食時にマダコは頻繁に殻を動かしており (Figs. 5A, 5B), このことが前述の形になった可能性が高い。

殻表における穿孔捕食痕の分布を Fig. 6 に示す。Harper (2002) はアメリカ合衆国フロリダ州の鮮新統および更新統産イタヤガイ科では左殻のほうが右殻よりも有意に穿孔される個体が多いことを示したが、瑞浪層群産のミズナミホタテでは左殻と右殻の穿孔個体数に大きな違いは見られない。その一因として Harper (2002) の扱ったイタヤガイ科の種 (*Chlamys comparilis* や *Pecten tamiamiensis*) は、右殻の方がより膨らむなど左殻と右殻に形態的差異があるが、ミズナミホタテの左殻と右殻には足糸湾入以外に形態的差異が非常に小さいことが考えられる。また、Harper (2002) ではいずれの標本も殻の中央よりも左右にずれた位置に穿孔捕食痕が集中しているが、ミズナミホタテでは両殻とも穿孔捕食痕は殻の中央にまとまっている (Fig. 6). Doneddu (2009) や Klomp maker and Kittle (2021) をはじめとするこれまでの研究により、八腕目が後唾腺分泌液を標的器官に注入するため貝類の特定の部分に穿孔することが判明しており、ミズナミホタテの場合は殻の中央を八腕目が意図的に狙ったと推測される。

瑞浪層群からは、500 種を超える貝類化石が産出しているが (糸魚川ほか, 1981–1982), *O. ovalis* が見出されたのはミズナミホタテのみである。この要因として、標本の選択的な採取、化石の保存状態による見落とし、たまたまミズナミホタテに開けられた穿孔捕食痕が識別しやすかった、という人為的影響があるかもしれない。しかしながら、八腕目は極めて高度な認知行動を示し、捕食にも嗜好性が見られるため (浜田, 1974; Fiorito et al., 1990; 池田, 2004 など), 瑞浪層群産貝類の中でも特定の種が八腕目によって選択的に穿孔・捕

食された可能性もあり、そのうちの一種がミズナミホタテであったと考えられる。

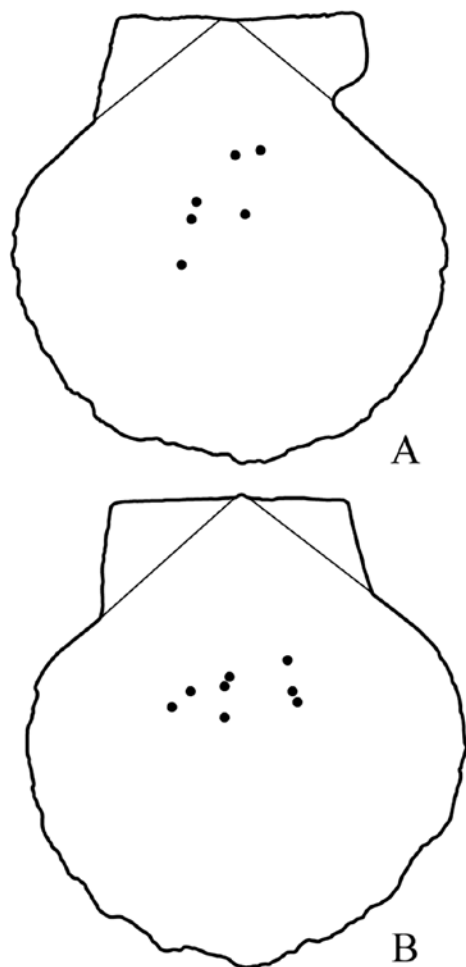


Fig. 6. The distribution of *Oichnus ovalis* in *Kotorapecten egregius*. A, right valve. B, left valve.

#### 4. 謝辞

本研究に使用した標本のうち MFM13047 は小林伸明氏(愛知県蒲郡市), MFM13048 は山根不可止氏(瑞浪市)によって採取されたものであり, 標本を寄贈していただいたお二方には深くお礼申し上げます。八腕目の穿孔捕食痕に関する文献を提供していただいた A. A. Klompmaker 博士(The University of Alabama), 電子顕微鏡の使用を快諾していただいた名古屋大学理学部の林 誠司博士, マダコによる捕食観察の機会を提供していただいたきしわだ自然資料館の方々に感謝の意を示します。

また, 原稿を査読していただいた国立科学博物館名誉研究員の加瀬友喜博士には深く感謝申し上げます。

#### 5. 引用文献

- 安藤佑介・荒岡大輔・吉村寿紘・西本昌司・中島礼. 2020. 下部中新統瑞浪層群明世層産二枚貝 *Crenomytilus grayanus* (エゾイガイ) のストロンチウム同位体年代. 瑞浪市化石博物館研究報告 47: 89–93.  
DOI: 10.50897/bmfm.47.0\_89
- Bromley, R. G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geologica Hispanica* 16: 55–64.
- Bromley, R. G. 1993. Predation habits of octopus past and present and a new ichnospecies, *Oichnus ovalis*. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 40: 167–173.  
DOI: 10.37570/bgsd-1993-40-07
- Doneddu, M. 2009. Perforazioni sulle conchiglie di *Luria lurida* (Gastropoda: Cypraeidae) ad opera di *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopodidae). *Bollettino Malacologico* 45(1): 9–14.
- Fiorito, G., C. von Planta, and P. Scotto. 1990. Problem solving ability of *Octopus vulgaris* Lamarck (Mollusca, Cephalopoda). *Behavioral and Neural Biology* 53(2): 217–230.  
DOI: 10.1016/0163-1047(90)90441-8
- 藤田輔世. 1916. マダコの眞珠介穿孔に就て. *動物学雑誌* 28: 250–257.
- 藤田恒雄・山本 淳. 2003. 海岸に打ち上がったアワビ貝殻から推定したマダコによるアワビの食害について. *福島県水産試験場研究報告* 11: 1–10.
- 池田 譲. 2004. 頭足類の社会性と知性基盤. *日本水産学会誌* 70(5): 783–784.  
DOI: 10.2331/suisan.70.783
- 浜田サツ子. 1974. マダコ *Octopus vulgaris* Cuvier の貝類捕食習性. *貝類学雑誌* 33(3): 138–143.  
DOI: 10.18941/venusjlm.33.3\_138
- Harper, E. M. 2002. Plio-Pleistocene Octopod Drilling Behavior in Scallops from Florida. *Palaios* 17: 292–295.  
DOI:10.1669/08831351(2002)017<0292:PPODBI>2.0.CO;2
- Itoigawa, J. 1955. Molluscan fauna from the Mizunami Group in the Iwamura Basin. *Memoirs of the College of Science, Kyoto University, Series B* 22(2): 127–143.
- 糸魚川淳二・柴田 博・西本博行・奥村好次. 1981–1982. 瑞浪層群の化石 2. 貝類(軟体動物). 瑞浪市化石博物館専報 3: 3-A, 1–52. 3-B, 1–330.

- Klompaker, A. A., and B. A. Kittle. 2021. Inferring octopodid and gastropod behavior from their Pliocene Pleistocene cowrie prey (Gastropoda: Cypraeidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 567: 11 p.  
DOI: 10.1016/j.palaeo.2021.110251
- Klompaker, A. A., and N. H. Landman. 2021. Octopodoidea as predators near the end of the Mesozoic Marine Revolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 132: 894–899.  
DOI: 10.1093/biolinnean/blab001
- Klompaker, A. A., H. Karasawa, R. W. Portell, R. H. B. Fraaije, and Y. Ando. 2013. An overview of predation evidence found on fossil decapod crustaceans with new examples of drill holes attributed to gastropods and octopods. *Palaios* 28(9): 599–613.  
DOI: 10.2110/palo.2013.p13-26r
- Nixon, M., E. Maconnachie, and P. G. T. Howell. 1980. The effects on shells of drilling by *Octopus*. *Journal of Zoology, London* 191(1): 75–88.  
DOI: 10.1111/j.1469-7998.1980.tb01450.x
- Robba, E., and F. Ostinelli. 1975. Testimonianze di predazione sui molluschi Pliocenici di Albenga. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, Milano 81(3): 309–372.
- Runham, N. W., C. J. Bailey, M. Carr, C. A. Evans, and S. Malham. 1997. Hole drilling in crab and gastropod shells by *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798). *Scientia Marina* 61: 67–76.
- Todd, J. A., and E. M. Harper. 2011. Stereotypic boring behaviour inferred from the earliest known octopod feeding traces: early Eocene, southern England. *Lethaia* 44: 214–222.  
DOI: 10.1111/j.1502-3931.2010.00237.x
- Wisshak, M., A. Kroh, M. Bertling, D. Knaust, J. K. Nielsen, J. W. M. Jagt, C. Neumann, and K. S. S. Nielsen. 2015. In defence of an iconic ichnogenus – *Oichnus* Bromley, 1981. *Annales Societatis Grologorum Poloniae* 85: 445–451.  
DOI: 10.14241/asgp.2015.029