

固着性二枚貝カキ類の殻形成と固着機構

山口 啓子*

はじめに

二枚貝類は、化石としての多くの産出があり、化石を利用した研究の中で、特に古環境の推定に重要な役割を果たしてきた。これは、二枚貝類が様々な生活環境に適応して、長い地質時代の中で多用な進化をしてきたからである。二枚貝類の生活範囲は、陸上の湖沼や、汽水域、海では潮間帯から深海までと、広範囲におよんでいる。また、二枚貝類の多様性は、その生活様式にも見られる。中・古生代の二枚貝類は、主に海底の表面で表生生活をしていた。新生代では、アサリやハマグリなどのように、堆積物中に潜る内生生活が代表的となっているが、それらは這う足から潜る足への変化と、水管という器官を獲得することによって発展した生活様式といえる。また、現在でもホタテガイやイガイ類のように表生生活をする種類も決して少なくはない。本稿で取り上げるカキに代表される固着性二枚貝は、表生二枚貝の中でも特殊化したもので、殻などの硬組織で岩に体を固定して姿勢を保持しながら生活する。固着性二枚貝は、その特殊性にもかかわらず、様々な分類群から色々な時代に出現して取れん現象を起こしている (Yonge, 1979)。また、固着機構には、基盤の存在と接着という物理的・化学的な問題が大きく関わっており、適応進化の中で、生活様式がどのように獲得されたのかを考察するのに好適な素材である。その中でもカキ類の祖先は、三畳紀 (Stenzel, 1971) またはペルム紀 (Newell, 1960; Carter, 1990) に出現したといわれている。地質学的にも長い歴史を持つカキ類の現生種 (*Crassostrea gigas*, *Saccostrea mordax*, *S. kegaki*) について、Yamaguchi (1994) では、固着部に見られる独特の殻体構造の形成を、生物体の行動と結びつけた。本稿では、カキ類がどのような機構で固着部を形成し、それを化石記録としてどのように読みとることができるのかを中心に紹介する。

二枚貝の殻は主に炭酸カルシウム (アラレ石または方解石) の結晶からなり、幾分かの有機物を含む。殻

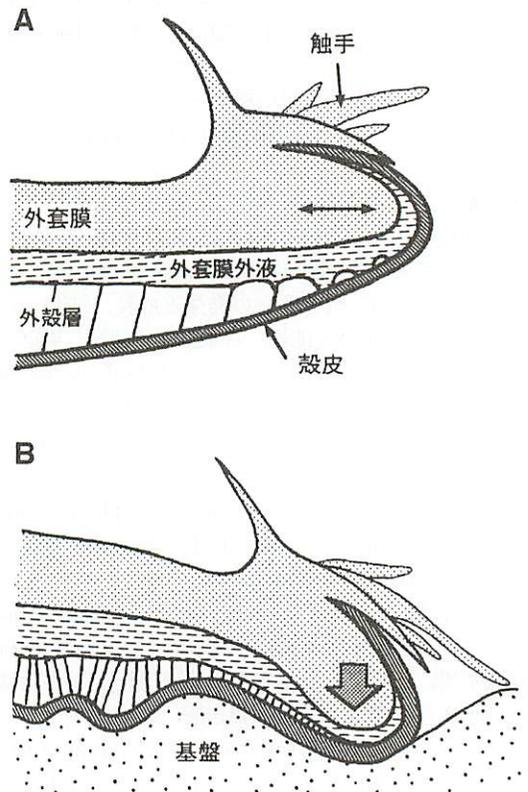


図1 カキの外套膜外縁部と殻成長端の模式断面図。
右に向かって成長。
A) 固着していない部分。矢印は外套膜の動き。
B) 固着している部分。矢印は「押しつけ」。

の最も外側は、殻皮と呼ばれる有機物の薄い膜が被っており、その中に石灰質殻体がある (図1 A)。殻皮は外套膜外縁部で形成され、外界から遮断された空間を作る。その空間に、外套膜表皮細胞から分泌された外套膜外液と呼ばれる結晶成分イオンに過飽和な液体があり、殻皮を石灰化の基盤として石灰質の殻が形成

される(和田, 1988など). 石灰質殻体は普通, 3~4層の殻層(内殻層・中殻層・外殻層)に分かれ, 各殻層は規則性を持った炭酸カルシウムのいくつかの形態型(稜柱構造, 真珠構造, 交差板構造など)に分類される. この形態型は, 基本的に分類群によって遺伝的に決まっており, 系統進化を反映する形質として注目されてきた(Taylor, 1973; Kobayashi, 1980; 魚住・鈴木, 1981; Carter, 1990など). その形態型の形成を直接コントロールしているのは, 殻体形成時に炭酸カルシウムと同時に分泌される有機物と考えられ, 現在, 様々な有機化学的分析が行なわれ, データが集まりつつある状態である.(佐俣, 1988; Shimamoto, 1993など). 一方, チョーク層のように, 生活に何らかの機能を持つ殻体構造があることも認められている(Chinzei, 1995など). 最近では, 殻体構造の形成が基本的には結晶成長であることから, その構築上の制約などに注目した研究も行われるようになってきた(Ubukata, 1994). しかし, このような二枚貝の硬組織の研究の中で, 殻体構造の形態変化を, 生物の生活環境や行動と結びつけた研究は少ない.

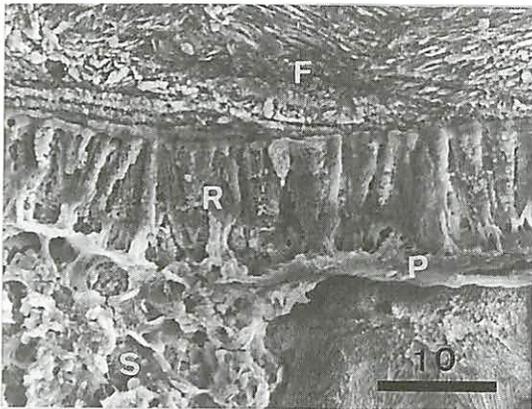


図2 マガキ *Crassostrea gigas* の固着部断面の走査電子顕微鏡写真. 研磨後, 希塩酸でエッチングした. S: 基盤, P: 殻皮, R: Ridge-and-Furrow構造, F: 葉状構造. スケール: $10\mu\text{m}$.

カキの固着部の形成と殻体構造の特徴

カキの固着部の断面を, 走査型電子顕微鏡で観察すると, 基盤の凹凸に沿って殻皮がほぼ均一な厚さで存在し, そのうえに石灰質殻体が形成されていることがわかる(図2). カキの殻皮の厚さは, $1\mu\text{m}$ 以下と非常に薄い. 生体が分泌して間もない殻皮を実体顕微鏡で観察すると, 非常に柔らかいフィルムで, 表面にわずかに粘性がある. この殻皮が一種の接着剤の役

割をしていると考えられる. カキが固着した殻を作っている殻の先端部分を実体顕微鏡で観察すると, 外套膜外縁部が基盤に向かって突き出されて, 基盤にピッタリと密着している様子が観察できる(図1B). これに対し, 固着しないとき, 外套膜外縁部は分泌されたときに波打った殻皮を, のぼすように殻にほぼ平行な動きを見せるが(図1A), その状態で基盤に接触しただけでは, 殻皮は微小な基盤の凹凸に入り込むことはない. 固着した殻を作る部分では, つきだした外套膜外縁部が, 殻皮と殻のできつつある部分を基盤に押しつけて, 圧力を加えているのである(図1B). すなわち, 外套膜外縁部によるこの「押しつけ行動」は, 基盤に殻皮を密着させるために不可欠の行動である.

一方, 外殻層は, 殻皮に続いて形成され, 固着の際には, 殻を基盤に固定する重要な役割を果たす. カキの外殻層は, 普通, 方解石質の稜柱構造であることが知られている(Taylor *et al.* 1969; Carter, 1990). Yamaguchi (1993, 1994) は, カキの固着部では, この外殻層の稜柱構造(図3B)が, 固着機能をもつ構造に変化していることを示した(図3A).

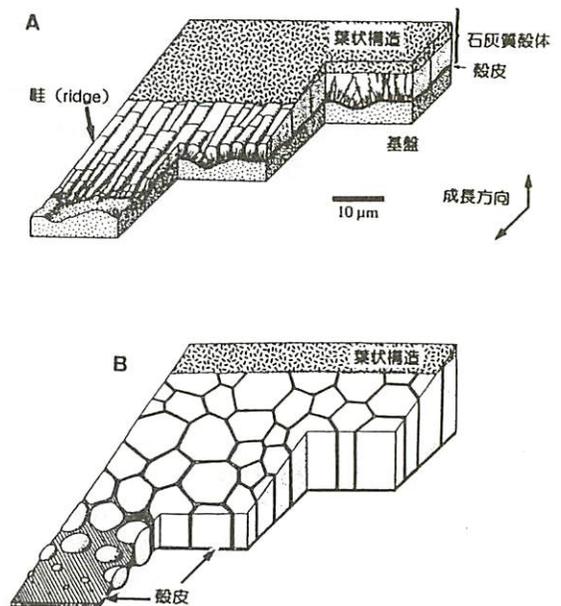


図3 カキの外殻層の構造形成模式図.

- A) 固着部 Ridge-and-Furrow構造.
- B) 非固着部 稜柱構造.

その形態的特徴から、Ridge-and-Furrow構造と名付けた。この構造の特徴は、成長表面を観察すると方解石の微小結晶が成長方向に平行に連続してのび、リッジ（畦）を作っていること、そしてそのリッジの幅と間隔が、 $1\sim 3\ \mu\text{m}$ と狭いことである。固着していない部分では、稜柱構造の結晶の作る単位すなわち稜注が、殻皮にはほぼ垂直に柱状にのび、それらの直径は $10\sim 20\ \mu\text{m}$ である（図3 B）。結晶単位を比べると、Ridge-and-Furrow構造は非常に細かな構造で、基盤の凹凸に殻をよりスムーズに密着させるのに適している。しかも、Ridge-and-Furrow構造では、殻皮上にすでにできているリッジに近接して、次々と新しい微小結晶が成長するため、成長の先端部に常にリッジが連続している（図3 A）。すなわち、成長に伴い、基盤に密着した殻皮を堅いリッジで連続的に固定して、剥がれないようにすることができる。これに対して、稜柱構造では、結晶が殻皮の上に散在的に形成されるため、結晶のでき始めた成長端は柔らかい。これでは、外套膜が引き込む度に殻皮も殻の内側に引き込まれ、もし仮に基盤に接触していても、その都度ひき剥がされ、固着することはできない。このことは、Ridge-and-Furrow構造がカキの固着に不可欠な構造であることを示唆している（詳細は山口、印刷中で紹介している）。

Ridge-and-Furrow構造は、固着部の外殻層に特徴的に見られ、非固着部の外殻層は稜柱構造からなる。固着部と非固着部との漸移部では、Ridge-and-Furrow構造と稜柱構造との間の中間型の構造が存在し、連続的に推移している。また、稜柱構造が成長方向に連続してリッジのように見えたり（radially elongated prismatic structure; Carter, 1990）、逆に、リッジが成長の過程で稜柱状の形態をとることもある。これらのことから、Ridge-and-Furrow構造は、稜柱構造が固着に伴って変化したものであると推察される。

固着のための行動と殻体構造の形態変化

基盤に押しつけられながら形成された殻は、Ridge-and-Furrow構造を示し、固着している。基盤があっても、押しつけられなかった場合、基盤と殻皮が密着せず、固着もせず、Ridge-and-Furrow構造もできない。外套膜が押しつけることと、基盤に殻が固着すること、Ridge-and-Furrow構造が形成されること、それらの間には密接な関係があると予想される。それらの因果関係をより明確に調べるため、Yamaguchi (1994) はカキを飼育して、いくつかの実験をしている。その中で、重要な結果を抜粋すると、

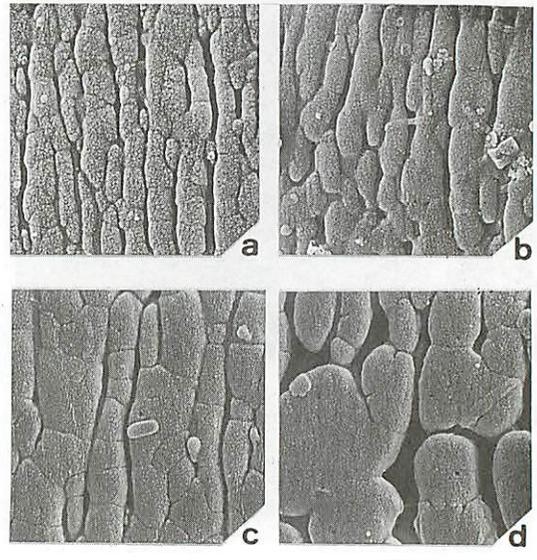
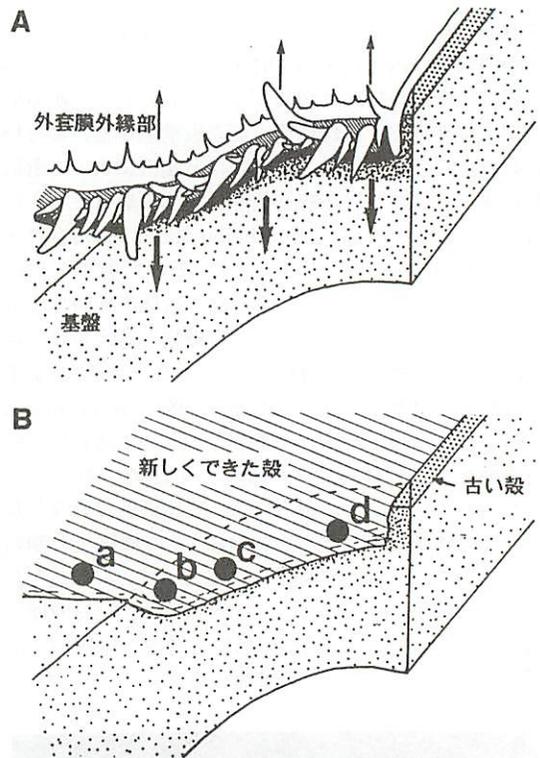


図4 殻の再生実験

A) 殻の成長端で、一部基盤を取り除いたところ。外套膜外縁部は矢印の方向に動きを見せた。

B) 飼育後、形成された殻。a-dの部分の殻の内表面の電子顕微鏡写真を下に示す。右下a-dのスケール： $10\ \mu\text{m}$ 。

- (1) 固着しながら成長しているカキの成長端を基盤ごと一部切除する (図4 A). この部分の殻が再生するとき、基盤が存在しないので、新しくできた殻は固着はしない (図4 B). しかし、外套膜は固着しようとして押しつける行動をしめす (図4 A). (この場合、固着した殻を作る部位がはっきりと決まっているオハグログキが、最も材料として適している。) そこにできた構造は、Ridge-and-Furrow構造と稜柱構造との中間的な構造である (図4 a-d). しかも、押しつけたときに、基盤に近く、より基盤の影響を受けた部分の方が、Ridge-and-Furrow構造に近い形態をしめす (図4 b, c). すなわち、押しつけの圧迫がより強く働くと、よりRidge-and-Furrow構造の特徴が現れる。つまり、押しつけの圧迫効果が、稜柱構造をRidge-and-Furrow構造に変化させているといえる。
- (2) カキ類は全て左殻で固着する。そこで、実験的に、右殻が基盤に接触し、しかも外套膜が殻の成長端を基盤に押しつける状況を作ってやる。すると、殻が固着して、その外殻層にはRidge-and-Furrow構造ができていく。このことは、Ridge-and-Furrow構造を作る能力は左殻だけに分化して特別に発達した能力ではなく、遺伝的には固着能力をもたないはずの右殻でも、基盤があって押しつけ行動をすれば、殻は固着し、Ridge-and-Furrow構造ができることを示す。むしろ、押しつけて殻皮が密着し、そこにRidge-and-Furrow構造が形成されて殻を固定することが、突き詰めれば、押しつけるという行動こそが、カキの固着した殻の形成にとって本質的な要因であるということを示している。

押しつけの効果が、どのように殻体形成機構に作用して、殻体構造が変化をするのかは、明らかにされていない。押しつけの圧力によって、殻皮上に結晶が成長する条件が変わるのかもしれない。あるいは、押しつけに伴って、分泌活動に変化が起こることも考えられる。しかしいずれにせよ、殻を固着させるために外套膜で押しつけるという行動が、殻体構造に変化をもたらしたことは間違いないだろう。また逆に、これらの観察は、Ridge-and-Furrow構造の存在が、その部分を外套膜が押しつけていた行動の証拠となることも示している。

接着の原理と殻の固着

Yamaguchi (1994) のなかでは、殻の接着性については議論していない。一般に、二つの異質の物体を強く結びつける接着には、普通、何らかの接着剤が作用する。その接着剤は、しっかりと固着させる場合、はじめ流動性があり、その後、固化する物質が適していることが知られている。これは、物と物が「くっつく」ためには、その境界面に分子間力が働く距離にまで、構成する分子が接近することが必要条件となるからである。普通、自然界にある固体物質の表面にはかなりの凹凸があり、そのような二つの固体 (この場合、基盤と殻) 表面を分子間力の働くレベルで接触させることは、不可能である。その隙間を埋めて、二つの固体をつなぐには、流動性があり、両面に広く接触の可能な接着剤が有効となるのである。そして、流動性が後になくなり、それ自体の強度があり、架橋結合により固化する有機高分子化合物が、接着剤として適しているわけである (Waite, 1983aなど)。

そして、カキの固着においても、そういった有機化合物が実際に活躍している。特に、固着開始時の機構

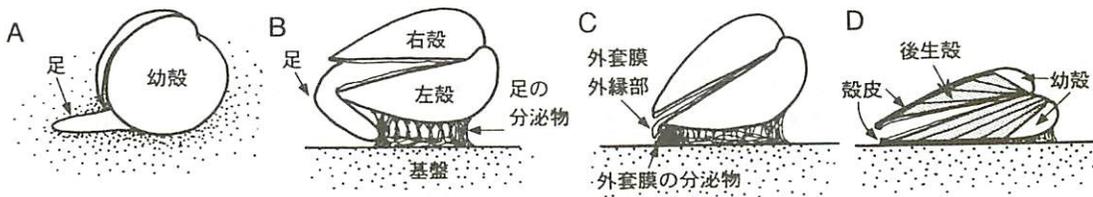


図5 カキの固着活動の個体発生上の推移。

- A) ベディベリジャー期、基盤上を匍匐して、固着場所を選択。
 B) ベディベリジャー期末期、足からの分泌物を左殻と基盤の間に塗り付けて殻を固定。
 C) 変態して、足がなくなるころ、外套膜外縁部からの分泌物を殻縁辺部と基盤の間に塗り付ける。
 D) 後生殻を押しつけながら形成。
 B・Cは、Cranfield (1974) を改変。A～C: 幼殻の大きさは250 μ m前後。Dのみスケールが異なる。

については、Prytherch (1934), Cranfield (1973a, b, c, 1974, 1975) などにより、詳しい研究が行われている。カキも、他の二枚貝類と同様、数週間の浮遊幼生期間を経て、着底する。ペディベリジャー幼生と呼ばれるこの時期のカキは、足を持ち、それによって基盤上を匍匐し、固着場所を選択する(図5A)。場所を決めた幼生は、足から有機物を分泌し、それをセメント物質として左殻と基盤の間に塗りつけ、幼殻を固定する(図5B)。この分泌物は繊維状で、主に、糖類・タンパク質からなる、おそらく足糸と同起源のものと考えられる。

幼殻が基盤に固定された後、足は消失するが、次に、外套膜から分泌される有機物が、やはり繊維状のセメント物質として、幼殻と基盤の間に付加される(図5C)。これは、おそらく次の殻による固着へ移行する準備となっていると考えられる。

Harper (1992) は、固着開始後、数週間のカキの稚殻の固着部について、殻皮の外に形成される石灰質外部セメントの存在を報告した。それによると、カキの殻皮には透過性があり、殻皮を通して基盤との間ににじみでた外套膜外液が結晶したものが石灰質セメントとして見られるという。このセメントはスライドグラスで人工的に作った基盤の凹みと殻皮の隙間を埋め、このセメントが殻を基盤に接着させていると論文は主張している。しかし、実際の基盤上で観察すると、Yamaguchi (1994) が示したように、基盤の凹部の埋積は主にRidge-and-Furrow構造の外殻層と、その上に形成される葉状構造およびチョーク層によって埋められていることが多い。外部セメントは、固着部の全面に見られるわけでもなく、このセメントのみで固着が達成されることは考えがたい。

殻が固定された後は、先に述べたように、殻を形成する外套膜外縁部が殻皮を押しつけながら成長する(図5D)。殻皮は分泌後間もない時は非常に柔らかく、その後、架橋結合により固化することが知られている(Waite, 1983b)。現在までのところ、固着部に注目した殻皮の有機化学的な詳しい分析は行われていない。しかし、基盤に密着するとき、殻皮の表面が半液状であれば、十分接着作用があると考えられる。その前のステップ(図5C)と併せて考えると、このとき外套膜が殻皮の表面に、接着物質を付加させている可能性もある。また、Harperのいう外部セメントも働いて、これらが総合的に機能しているのかもしれない。今後の詳しい報告が待たれる。

化石に残されたカキの押しつけ行動

これらの固着部を形成する物質のうち、有機物の接着剤は、残念ながら化石として観察される可能性が低い。化石に残りやすいのは、先に述べたRidge-and-

Furrow構造および、Harperの報告した石灰質外部セメントであろう。しかしこの外部セメントは、ほぼ無機的に形成されるため、固着部の石灰質岩片や、石灰質の再結晶物などとの区別が難しい。Todd (1993) はジュラ紀のカキの一種*Deltoideum delta* (Gryphaeaの仲間) について、殻が固着したり、殻の表面に外殻層が鱗片を作っているところに注目して、そのカキ殻の中に閉じこめられた表生の付着生物を観察した。その中で、Toddは殻の外面に炭酸カルシウムの層があるとし、Harper Layerとして報告している。しかし、これは、殻皮の存在に誘発された、炭酸カルシウムが再結晶した部分ともみえる。

一方、このToddの論文の中には、Ridge-and-Furrow構造を見いだすことができた。彼が論文中に示した化石カキの殻の外表面の写真で、Plate 2 - 4 bは明らかに現在と同じ稜柱構造を示し、これに対してFig. 4 b, cでは、Ridge-and-Furrow構造に相当する殻体構造を見ることができる。Toddは、論文では、これを“zooid”としているが、後にRidge-and-Furrow構造だろうとみとめている(私信)。ここで示された写真は、明らかに、稜柱構造とその変化したRidge-and-Furrow構造が、ジュラ紀のカキにも形成されていたことを示している。先に示したように、固着した殻を形成するには押しつけが不可欠であり、押しつけるとRidge-and-Furrow構造ができる。すなわち、このことはジュラ紀のカキも現在と同じ押しつけ行動を行って、固着した殻を作っていたことを示唆している。

終わりに

Yonge (1979) が指摘したように、カキに代表される固着性二枚貝は、様々な分類群から様々な時代に独立に出現して取れん現象を起こしている。他の固着性二枚貝でも、多少の違いはあれ基本的には、はじめ足糸を利用して殻を固定し、固着開始後は、殻の形成部を押しつけて、殻の形成方法をそのまま利用して固着している(ただし石灰質の足糸で固着するナミマガシワの仲間をのぞく)。これらは、すなわち、既存の器官を利用して、行動を変化させることによって、その利用法を変え、固着を達成している。殻による固着では、特別な器官の発達は必要ない。固着性二枚貝の取れん現象は、このような行動の変化が、二枚貝が生活様式を変化させるきっかけとして、比較的起こりやすい進化過程だったことを意味するのではないだろうか。

文献

Carter, J. G. (1990) Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. Van Nostrand Reinhold, New York, 832pp.

- Chinzei, K. (1995) Adaptive significance of the lightweight shell structure in soft bottom oysters. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **195**, 217 - 227.
- Cranfield, H. J. (1973a) A study of the morphology, ultrastructure, and histochemistry of the foot of the pediveliger of *Ostrea edulis*. *Mar. Biol.*, **22**, 187 - 202.
- Cranfield, H. J. (1973b) Observations on the behavior of the pediveliger of *Ostrea edulis* during attachment and cementing. *Mar. Biol.*, **22**, 203 - 209.
- Cranfield, H. J. (1973c) Observations on the function of the glands of the foot of the pediveliger of *Ostrea edulis* during settlement. *Mar. Biol.* **22**, 210 - 223.
- Cranfield, H. J. (1974) Observations on the morphology of the mantle folds of the pediveliger of *Ostrea edulis* L. and their function during settlement. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **54**, 1 - 12.
- Cranfield, H. J. (1975) The ultrastructure and histochemistry of the larval cement of *Ostrea edulis* L. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **55**, 497 - 503.
- Harper, E. M. (1992) Post-larval cementation in the Ostreidae and its implication for other cementing bivalvia. *Journal of Molluscan Studies*, **58**, 37 - 47.
- Kobayashi, I. (1980) Various Patterns of biomineralization and its phylogenetic significances in bivalve molluscs. In : *The Mechanisms of Biomineralization in Animals and Plants*. M. Omori and N. Watabe (eds.), Tokai Univ. Press, Tokyo, 145 - 155.
- Newell, N. D. (1960) The origin of the oysters. In : *Report of 21th Session of International Geological Congress, Part XXII*. Norden, 81 - 86.
- Prytherch, H. F. (1934) The role of copper in the setting, metamorphosis, and distribution of American oyster, *Ostrea virginica*. *Ecol. Monogr.*, **4**, 49 - 107.
- 佐俣哲郎 (1988) 硬組織中のタンパク質についての比較生化学. 海洋生物の石灰化と系統進化, 大森・須賀・後藤編, 東海大学出版会, 183 - 202.
- Shimamoto, M. (1993) Shell microstructure and amino acid composition of organic matrix from Venerid Shell. In : *Structure, Formation and Evolution of Fossil Hard Tissues*, Kobayashi, I *et al.* (eds.), Tokai Univ. Press, Tokyo, 89 - 97.
- Stenzel, H. B. (1971) Oysters. In : *Treatise on Invertebrate Paleontology, part N. Mollusca 6, Bivalvia*, vol. 3., R. C. Moore (ed.), Geological Society of American Inc. and University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas, 953 - 1224.
- Taylor, J. D. (1973) The structural evolution of the bivalve shell. *Palaeontology*, **163**, 519 - 534.
- Taylor, J. D., Kennedy, J. M., and Hall, A. (1969) The shell structure and mineralogy of the Bivalvia-Introduction, Nucleacea-Trigoneacea. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.*, [suppl.] **3**, 1 - 125.
- Todd, J. A. (1993) The bivalve shell as a preservation trap, as illustrated by the Late Jurassic gryphaeid *Deltoideum delta* (Smith). *Scripta Geol., Spec. Issue 2*, 417 - 433.
- Ubukata, T. (1994) Architectural constraints on the morphogenesis of prismatic structure in Bivalvia. *Palaeontology*, **37**(2), 241 - 261.
- 魚住 悟・鈴木清一 (1981) 二枚貝における殻体構造の進化. 軟体動物の研究, 大森昌衛教授還暦記念論文集, 波部・大森 監修 63 - 77.
- 和田浩爾 (1988) 二枚貝の殻体の石灰化と過飽和度. 海洋生物の石灰化と系統進化, 大森・須賀・後藤編, 東海大学出版会, 135 - 146.
- Waite, J. H. (1983a) Adhesion in byssally attached bivalves. *Biol. Rev.*, **58**, 209 - 231.
- Waite, J. H. (1983b) Quinone-tanned scleroproteins. In : *Metabolic Biochemistry and Molecular Biomechanics*, Wilbur, K. M. (ed.), Academic Press, New York, 467 - 504.
- Yamaguchi, K. (1993) Cementation and related shell structure in oysters (Expanded Abstract). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* **190**, 347 - 348.
- Yamaguchi, K. (1994) Shell structure and behaviour related to cementation in oysters. *Mar. Biol.*, **118**, 89 - 100.
- 山口啓子 (印刷中) 二枚貝の固着機構と硬組織の機能. 海洋生物の石灰化と硬組織, 和田・小林 編, 東海大学出版会.
- Yonge, C. M. (1979) Cementation in bivalves. In : *Pathways in Malacology*. S. van der Spoel, A. C. van Bruggen, and J. Lever (eds.), dr. W. Junk b. v., Scheltema, and Holkema, Utrecht, 83 - 106.

Abstract

Although the cementation is a culmination of epifaunal life, the cementing bivalves have occurred independently among variable taxa and geological ages. The mechanism of shell cementation and modification of shell structure are discussed and related to the mantle behavior in oysters. SEM observations revealed that at the place of cementation, the prismatic structure of the outer layer is modified to the "ridge-and-furrow structure", which is functional for cementation. Experiments showed that the effect of the pressing action of the mantle margin forms this modification, and also makes the cemented shell. The formation of the ridge-and-furrow structure is recognized in a Jurassic oyster, *Deltoideum delta*. This suggests that the mantle margin of Jurassic oysters also pressed the shell margin to form the cemented shell. It appears that oysters needed no special organ but only behavioral changes to get into new cementing life.