

[総説]

化石研究会微細構造グループにおける研究の歩み
—軟体動物（二枚貝）—

小林巖雄*・真野勝友**

Research walking in the microstructure group of Fossil Res. Soc. Japan
—Mollusks (Bivalvia) —

KOBAYASHI, Iwao* and MANO, Katsutomo**

要旨

化石研究の近代化のために創立された化石研究会が、その創造的な研究活動を推進するために設けた3つのグループの一つである微細構造グループについて記述する。このグループは近代的な科学機器を導入して化石研究の新しい展開を目指すものであった。その一翼を担った筆者等は各種顕微鏡、とりわけ最先端の機器であった透過型・走査型電子顕微鏡を使用して硬組織や化石の微細構造を観察した。

本報告では、軟体動物二枚貝類について行われた研究成果を述べる。その結果、二枚貝の殻は有機基質（タンパク質と糖類など）と生鉱物（アラレ石・方解石）で構成されていて、それらが種に特有な殻の内部組織を構築していることが再確認され、またその構造を残存している化石もあることが明らかになった。

貝殻の組織構造は階層的な観点から、殻層構造、形態型、成長構造、有機基質、生鉱物などに識別できる。さらに、二枚貝の貝殻は貝の成長とともに付加的に大きくなることから、成長構造の中に貝殻の成長記録が記されているし、古くから認められてきた種属に特有な形態型を有していることは、貝殻組織の遺伝的な構造として把握でき、系統発生の記録として読むことが可能な現象である。これらの諸形質は、貝殻の形成機構、石灰化現象、年齢査定、古生態の復元、古環境の復元、貝殻および二枚貝の系統・進化などに関する古生物学的課題を進展させることになるであろう。

キーワード： 二枚貝、殻、微細構造、殻層、形態型、成長構造、生鉱物、有機基質、光学顕微鏡、電子顕微鏡、貝殻形成、貝殻成長、個体発生、系統発生

Key words: Bivalvia, shell, microstructure, shell layer, morphological type, growth structure, biomineral, organic matrix, optic microscope, electron microscope, shell formation, shell growth, ontogeny, phylogeny

1. 研究グループのはじまり

化石研究会（化石研）は創造的な、古生物学近代化の研究活動を推進するための組織を、一刻も早く創立させたいということで1959年に設立された。当時、研究を進めることが必要な分野として、古生物学の中でも、古生態学、化石の微細構造、古生物学的進化論の3分野が上げられ、それまでの分類や記載に終始する古生物学にあきたらない思いの研究者が集まっ

た。1959年11月4日に資源科学研究所で設立総会が開かれ、北海道大学の本庄 丕氏によってフズリナ殻体の微細構造の研究が講演された。続く第1回の例会は東京教育大学理学部において翌1960年5月に開かれ、特別講演として、水産庁真珠研究所の和田浩爾氏による真珠形成にかかわる研究の成果の講演があり、真珠産業にかかわる真珠や真珠母貝の硬組織の微細構造に関する研究が話された。

2009年9月16日受付, 2010年2月3日受理

*新潟県新潟市西区松海が丘3-4-15

**東京都昭島市上川原町3-9-6

初期の微細構造グループの活動は、1963年～1965年の文部省科学研究費総合研究（代表者：大森昌衛）をみると、研究対象は石灰藻、コッコリス、原生動物、腔腸動物、棘皮動物、節足動物、コノドント、軟体動物、腕足動物など、多岐にわたり、分担者・協力者として15人の名前が記されている。

筆者の1人小林は、当時東京教育大学理学研究科修士課程に在学し、仙台周辺に分布する新第三系の層序・古環境の調査研究（指導教官：藤田至則先生）をしていた。古生態学グループの末席にあった。そして同博士課程に進学する際に、諸先生・先輩からの助言、指導もあって、フィールド地質調査から離れて化石の微細構造の研究（指導教官：大森昌衛先生）にテーマを大きく変更した。化石研究会では微細構造グループに加わり、生物学・医歯学分野においても新しい研究手段として導入され始めていた透過型電子顕微鏡を使つての化石、硬組織の研究を開始した。

一方、真野は当時、茨城県霞ヶ浦周辺の第四系の層序・古環境の研究に始まり、千葉県成田市周辺の第四系の調査へと歩を進めていた。このため化石研究会では当初古生態グループに所属していた。この後、東京教育大学理学研究科修士課程に進学し（1964年）、二枚貝類の微細構造の研究に進んだので、微細構造グループにも参加するようになった。当時の二枚貝類化石の微細構造研究ではおもに殻体を中心としたものであったので、研究の対象に蝶番部（系）を選んだ。はじめ二枚貝類の絞歯部について全般的に観察したが、その後多歯類に的を絞って分類学的観点からの研究を行った。この時点ではもっぱら各種の光学顕微鏡を用いた観察に専念したものであった。後に蝶番部（系）の主要部分である靱帯部の微細構造に移った。ここでは光学顕微鏡からはじめ、走査型電子顕微鏡による観察へと進んだ。二枚貝類に関して蝶番部（系）の研究では靱帯に関しての生物学的研究や鉱物学的研究を除いてほとんど報告例が見られなかったので、微細構造については光学顕微鏡レベルでの研究で基礎固めを行うことから始めた。このため生物顕微鏡のほか偏光、反射、位相差、蛍光顕微鏡など各種の顕微鏡による観察を試みた。その後さらに電子顕微鏡（電顕）を中心とする研究へと進めた。

微細構造グループでは研究の手段およびその習得が重要視され、当時開発されつつあったものを含め、古生物学で使用可能な機器が導入された。形態的な微細構造を調べる透過型電子顕微鏡、タンパク質を構成するアミノ酸を分析するペーパークロマトグラフィー、分子構造を調べるX線回折装置が硬組織・化石の研究で、最初に注目された機器であった。これらを使用して、硬組織からなる化石や、現生生物の硬組織の観

察、分析が行われた。

小林の研究の対象は、個人的興味や先生・先輩の薦めもあって、貝殻（軟体動物二枚貝類）を選んだ。電顕は東京教育大学理学部に設置されており、操作を先輩（佐藤敏彦氏）に習った。当時の電顕は手動操作式の排気装置付で、電子銃系のクリーニング、ガラス乾板使用など習得には困難を極めた。

電顕の操作技術や生物分野の知識などの習得には、最先端の研究室で学ぶ必要性を教えられ、会員の推薦を受けて幸いにも三重県賢島の水産庁真珠研究所（指導者：和田浩爾氏）に迎えられた。真珠構造の形成に大きな足跡を残された中原 皓氏、現在も真珠袋・組織培養の研究をつづける町井 昭氏からも教えられた。また、東京歯科大学病理学教室の田熊庄三郎教授、及び日本歯科大学病理学教室の須賀昭一教授の研究室で学ぶ機会が与えられた。その後の硬組織研究を進めることができた。これらの方々には化石研の活動にも積極的に参加され、会員は多くの教示を受けた。1969年の第1回生鉱物形成機構国際シンポジウム（ドイツ）開催以降においても、軟体動物の硬組織研究は日本国内及び国外の多くの研究者によって取り上げられ、成果が蓄積され続けてきた。この研究活動の中でアメリカに滞在しておられる渡部哲光先生の果たされた役割は極めて大きく、私達日本の老若研究者への助言、研究支援、留学生の受け入れなども積極的に行ってくださった。

ここでは、微細構造研究の中でも、顕微鏡を使用した分野を取り上げ、さらに軟体動物の中でも、二枚貝類に焦点を合わせたいと考える。無脊椎動物の貝殻中の有機物質、脊椎動物の歯、骨に関しては、本記念特集号に掲載された報告をお読みいただきたい。さらに、もう一点は東京教育大学及び北海道大学など、日本における古生物学関連の研究成果を中心に振り返ってみるが、それらのすべてを取り上げることができていないことをお断りしたい。

2. 貝殻構造の研究略史と研究目的

貝殻構造の研究略史（Kobayashi, 1971；小林, 2004）をみると、第一段階として1700年代のマイクロスコピストによる観察・記載に始まり、Bøggild（1930）によって貝殻の組織構造の識別とその分類、さらに二枚貝における種的分布が集大成された。この貝殻組織構造は形態的構築構造の違いや、構成する鉱物種の違いから区別できる。識別された組織構造を形態型（morphological type）と呼ぶことにした。

第2段階は第二次世界大戦後で、日本では戦後復興した真珠養殖産業に伴い、真珠・アコヤガイの貝殻構造の研究が開始された（小林新二郎・渡部哲光、

1959). その後、透過型電子顕微鏡・X線回折装置の利用が生物分野にも浸透し始め、それらを使用した貝殻構造の研究が世界的に広まり、多岐にわたる多くの新知見が蓄積されてきた。やや遅れて微細形態などの研究に欠かせない機器として、走査型電子顕微鏡、X線マイクロアナライザーが登場した。

この時代に化石研究会が発足し40年間以上にわたる研究活動が続けられた。さらに生鉱物形成機構国際会議 (International Symposium on Biomineralization) がこれまでに3回、日本で開かれ、微細構造グループの会員はその開催に当たって重要な役割を果たすと共に、国際的なレベルで研究活動を続け、多くの成果が挙げられてきた。その主要な研究を次項以後で記述する。この時代における日本の研究者の主な著書には小林 新二郎・渡部 (1959), Watabe (1988), 渡部 (1997), 和田 (1999) ほかが挙げられる。

第3段階に入った感があるここ10数年においては、分析機器も高度化し、研究の内容も分子レベルへと進み、一方細胞レベルでの形態形成の課題など、新しい展開が進められている。

軟体動物の貝殻は様々な目的・観点から、様々な分野で研究材料の一つとして取り上げられてきたものである。例えば、石灰化機構、貝殻形成機構、貝類の分類、貝類の系統・進化、貝殻の成長と年令査定、真珠養殖と水産養殖、環境診断、古環境復元などの研究は、古生物学、動物学、植物学、水産学、考古学、薬学、材料科学など多岐にわたる研究者のテーマであった。

微細構造グループの中で顕微鏡を使用し形態を解析したメンバーは、貝殻組織の構造解析・形成機構、それらの石灰化機構、貝殻の進化系列、貝殻構造からみた貝類の系統進化へのアプローチ、貝殻の発生過程や再生時にみられる諸現象とそれらの系統発生との関係、貝殻構造に残る貝の活動履歴などに関する研究成果を挙げてきた。それらの研究は東京教育大学、北海道大学、東北大学、京都大学ほかで育った化石研メンバーによって行われ、また様々な分野の方々との共同研究が進められた。以下に、貝殻の形態的・微細構造、貝殻に残る構造から読みとれる生命現象、貝殻に残された生物学的記録などの研究に関する成果や、到達点を具体的な事例で紹介する。

3. 貝殻の機能と形成

軟体動物の二枚貝は体の左右に一对の、多くは相称的な、あるいは特殊化したと見られる不相称的な貝殻を持ち、ほとんどの種類では、それらが軟体部をすっぽり包み、外界から軟体部を保護している。この貝殻が時に破壊されるが、それは機械的な、化学的な、そ

して生物的な機構によって起こる。さらに、貝は破壊された殻の部分を自分で修復する能力を備えている。この他にも、貝は体の維持などに必要とする元素を貝殻に貯蔵し体液の調節作用を行うこともある (小林, 1996)。

貝殻は殻の内側にある軟体部の最も外側を被う器官である外套膜の働きで形成される。外套膜は外胚葉性の膜状の組織 (上皮組織) を殻側 (外面上皮細胞) と、軟体部がある内側 (内面上皮細胞) に広げ、結合組織がその間を埋めている。このほか、外套膜は神経細胞、筋細胞や腺細胞などからなる。上皮細胞から分泌されるタンパク質や多糖類などの有機基質になる物質が、カルシウムイオン、炭酸イオンなどと共に外套膜と殻との間の空間 (外套膜外空間) に分泌され、殻が形成される (和田, 1999)。このことから、貝殻には貝の細胞が行う様々な代謝活動の履歴の一部が殻体に印される現象もある。貝殻の成長は水温、水質などが特別な状態 (水温の低下・上昇、水質の還元化など) になると停止するが、一生の間続けられる。したがって、殻は付加的に成長し続け、殻には個体の成長の痕、履歴が印され残ることになる。形成された貝殻は種に特有な構造と成長構造を残して、これらの形態から貝の生命現象を読みとることが重要であり、どこまで可能かを具体的に調べるのが、大きな課題であった。

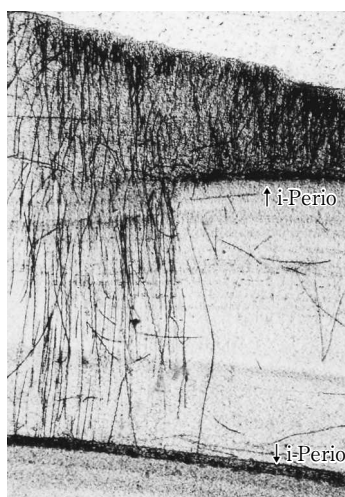
4. 貝殻構造の階層性

そこで、顕微鏡やX線装置などを使用し、現生と化石の貝殻の中に印された組織構造を調べた。その結果、殻層構造、形態型、成長構造、構成鉱物、有機基質、生体分子、さらに元素、同位体が、分析的な研究の対象になることがわかった (小林, 1970)。

殻の層構造は殻の外側から殻皮、外套層、中殻層、筋痕層、内殻層に基本的に識別され、種によってはさらに殻層が増えたり、逆に減少したりしている。これらの層は形成される外套膜の部位が異なる (和田, 1999)。例えば、アコヤガイでは稜柱層の外套層が外套膜縁部にあって、柱状の背の高い外褶外面上皮細胞によって、また真珠層の中殻層が外套膜縁部の外面上皮細胞によって、さらに真珠層からなる内殻層は内側にある外套膜中心部の背丈の低い、扁平な外面上皮細胞によって、それぞれ形成される。

殻層構造は貝殻構造の中で形態型とは異なる単元で、一つ上位の単元とみられる (小林, 1970)。この構造は機能、系統の観点からも考察する意義があり、いくつかの議論がなされている (小林, 1996; 鈴木ほか, 1996)。

殻皮は外套膜の周縁に並ぶ殻皮腺から分泌される有



1



2

図1 殻皮とその機能

- 1：淡水貝の貝殻薄片，放射縦断面．光学顕微鏡写真．寄生生物の侵入は内殻皮（i-Perio）で止まっており，さらに内部への侵入を防止している（イケチョウガイ）．
 2：貝殻はこの図の下に向かって成長する．内殻皮の下に，アラレ石質稜柱層（AP）→真珠層（N）が順次形成され，それが3回繰り返されているのがわかる．カワシシユガイ．

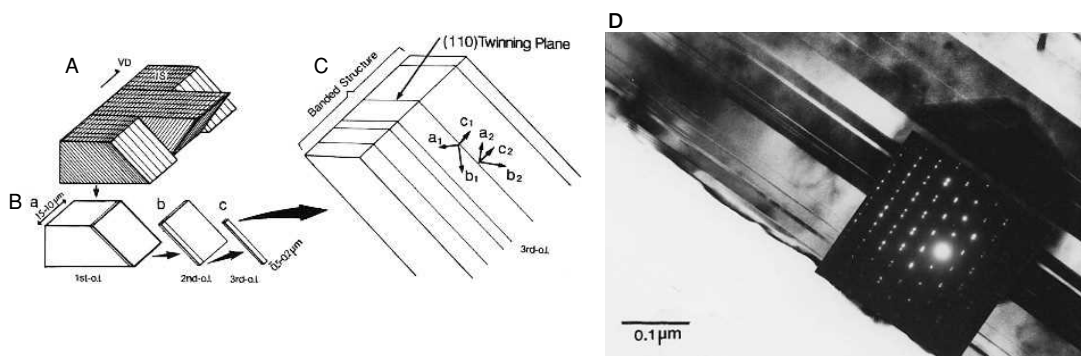


図2 交差板構造の模式図と双晶構造 (Kobayashi and Akai, 1994)

- A：交差板構造の模式図，IS：内表面側，VD：殻の周縁方向
 Ba：第1次薄板， Bb：第2次薄板， Bc：第3次薄板
 C：双晶構造の説明図
 D：第3次薄板に見られる集片双晶構造の透過電顕像と電子線回折像（カリガネガイ）．

機物で形成される膜状の組織である．殻皮が石灰質の殻の強度を増すこと，石灰質からなる殻の溶解を防ぐことのほかに，図1-1では，寄生生物からの攻撃を防ぐことが観察される．最も重要な殻皮の働きは石灰化の基盤になることで，言い換えれば石灰質の殻が形成され始める場になることである（図1，2）．

5. 形態型の微細構造解析

二枚貝の薄片を光学・偏光顕微鏡で観察すると，殻の内部には規則的ともいえる模様が見いだされる．そ

の模様は貝殻の内外表面に平行するパターンではないし，種に独特な構造であって，異種間でもほとんど同じ構造からなるものも見いだされる．1700年代のマイクロスコピストがすでにその存在を認めていた．現在知られている形態型の多くが，Bøggild (1930) によって総括された報告の中にすでに記述されている．現在使われている nacreous structure 真珠構造，prismatic st. 稜柱構造，crossed lamellar st. 交差板構造，composite prismatic st. 混合稜柱構造などの形態型のほとんどが，貝類の分類群におけるそれらの

分布とともに記載された。

各貝殻構造の形態・形成機構などは透過型、その後開発された走査型電子顕微鏡によって多くの国内外の研究者は観察・記載し、系統問題までも議論してきた (Wada, 1961; Oberling, 1964; Taylor *et al.*, 1969, 1973; Taylor, 1973; Watabe, 1988; Carter, 1990a, 1990b ほか多数)。筆者ほかは二枚貝の貝殻構造について構造の記載、形態型の分布、形態型の進化系列などについてつぎのような報告・総説・講座 (小林, 1964, 1973a, 1981a, 1996, 2004; Kobayashi, 1969, 1971, 1980・神谷, 2007) で述べてきた。

真珠・稜柱の両構造は最も古くから顕微鏡観察が行われてきた構造である。電子顕微鏡による生鉱物・有機基質の形態観察が最も進み、貝殻の形態学的な形成機構も解明された構造である (Wise, 1969, 1970; Wise and deVilliers, 1971; Mutvei, 1977; Cuif *et al.*, 1983, 1985)。

交差板構造は図2-Aに示されているように、アラレ石質の板状結晶 (第2次薄板) が束となって同一方向に延びている。さらに、第2次薄板の延びる方向が異なる板状結晶の束が交互に並列している (Bøggild, 1930)。Kobayashi (1964)、小林・神谷 (1968) は透過型電顕を用いてこの板状結晶がさらに細かく、細長い柱状の結晶体 (第3次薄板) の集合体であることを観察した。この柱状結晶の大きさが幅 $0.5 \sim 0.2 \mu\text{m}$ であることを測定した。第3次薄板が細かい結晶体からなるタイプを微細交差板構造 (finely crossed lamellar structure) として区別した (小林・

高安, 1995)。この結晶体は電子線回折から単結晶ではなく、集片双晶構造でできていることがわかった (Kobayashi and Akai, 1994; 図2-C, D)。これらの特徴はこの形態型の中では共通するものと判断される。さらに、双晶構造は二枚貝の貝殻をつくるアラレ石質結晶体を構成する構造 (Akai and Kobayashi, 1993) として重要な意義を持つものと考えられる。

混合稜柱構造は交差板構造の第3次薄板とほぼ同じ形態と見られる細長いアラレ石質の結晶体が最小単位となって円錐状に集合した稜柱群からなる構造である (Kobayashi, 1966)。

葉状構造 (Watabe and Wilbur, 1961) はカキの貝殻の内殻層をつくる構造で、結晶体が方解石質であり、細長い板状の形態をしている。マガキの葉状層には数多くの小さい空所が形成され、殻室 (大越ほか, 1986, 1987) と呼ばれている。また、葉状構造のほかにはチョーク構造が認められた。

これらの形態型は特定の殻層に形成されることも明らかにされてきた (小林, 1981b)。

日本および中国・ネパールの更新・鮮新・中新統産の化石二枚貝種においても、貝殻の内部構造が良く保存されている個体がみつかると (Kobayashi and Yu, 1997; Gurung and Kobayashi, 1998)。今後化石種の貝殻構造の研究がさらに進められることを期待する。

6. 管状構造

貝が生きている時に自身が開口した管状構造 (図3) を持つ二枚貝がいる。最初に化石種 *Glycymeris*

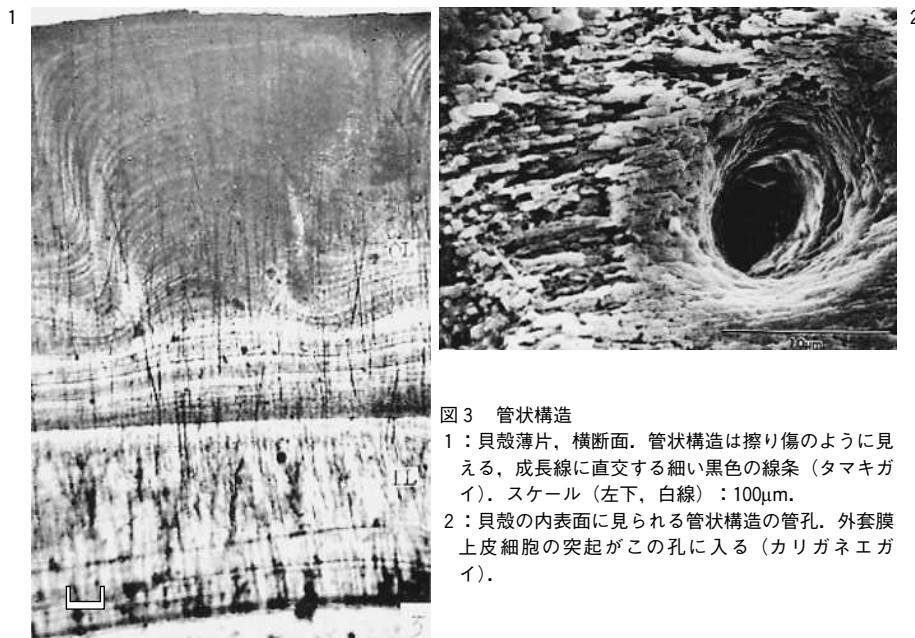


図3 管状構造

1: 貝殻薄片、横断面。管状構造は擦り傷のように見える、成長線に直交する細い黒色の線条 (タマキガイ)。スケール (左下、白線): $100 \mu\text{m}$ 。

2: 貝殻の内表面に見られる管状構造の管孔。外套膜上皮細胞の突起がこの孔に入る (カリガネエガイ)。

で発見され (Omori *et al.*, 1962), *Anadara*, *Arca*, *Barbatia*, *Chama*, *Mytilus* など, その他の種類でも確認された (大森・小林, 1963). カリガネエガイの観察から, この管孔は外套膜の殻側上皮に現れた細胞突起によって殻の縁辺部の殻表から穿孔されつくられる構造であることがわかった (Kobayashi, 1969). 化学的な分泌物の働きで貝殻が溶解されると判断された. 管孔は直線的で殻の表層付近まで到達している. これは腕足貝の管状構造とは形態的にも形成過程も異なる.

柴田 (1971) はこの構造の機能を解明するためにいくつかの実験的研究を試み, その結果, 感覚作用のほか殻皮の再生, 外套膜の固定などの作用も考えられると報告している (柴田, 1981).

小林・大森 (1973) はタマキガイの貝殻に穿孔して寄生する多毛類の孔を薄片で観察中に, 興味深い現象に気がついた. 貝殻に寄生する多毛類は貝殻の縦断面を見ると, 貝殻に亜鈴型の孔を開けている. 開孔された部分にあたる殻の内表面側を見ると, 貝殻が外側にやや張り出すように膨らんでいる. 成長線もこの部分では内表面側に向かって凸にカーブしていることがわかる. この観察から, 多毛類が貝殻を穿孔した部分では内表面がわずかに肥厚し, あたかも貝殻を補強し始めたかのようにみえる. さらに, この肥厚部分の範囲が穿孔のほぼ直下に限定されていることは, 管状構造の細胞が刺激を感受する作用を働かせた可能性を否定できないであろう.

7. 貝殻をつくる有機基質の形態的解析

貝殻の中に含まれる有機基質は電子顕微鏡で1950年代から, 観察されていた. ベルギーの Grégoire らによる一連の研究 (Grégoire *et al.*, 1955ほか) は, 現生軟体動物から化石アンモナイトにいたる有機基質の電子顕微鏡観察であった. その後, Bevelander and Nakahara (1969a, 1969b); Nakahara and Bevelander (1971) はアラレ石質の六角板状の結晶体を取り囲む有機基質が, 結晶成長に先駆けて分泌・配列する姿を見事にとらえた電子顕微鏡像を発表した. これらの研究によって, 稜柱構造とともに真珠構造の形成機構, 結晶の成長などの研究が急展開した.

日本においても, 魚住・岩田 (1969a, 1969b), Iwata (1975) は *Mytilus* のせんい稜柱層, 真珠層のコンキオリンの形態を脱灰片の超薄切片や超音波破壊で得た試料を電子顕微鏡で観察した. Suzuki and Uozumi (1981) は走査型電子顕微鏡像によって稜柱層, 混合稜柱層の構築構造と有機基質からなる稜柱鞘を明らかにした. 各形態型における有機基質の形態や構築構造が光学顕微鏡や電子顕微鏡などによって解明

されてきた (小林, 1981b, 2004).

示差熱分析装置を使用して, 形態型別の発熱カーブが測定された結果 (小林, 1973b), 真珠層, 稜柱層, 葉状層, 交差板層でそれぞれ発熱ピークが異なり, 形態型で有機基質に違いがあること, 混合稜柱層の発熱ピークが交差板層のそれに似ていることから有機基質の類似が予測された.

貝殻中の有機物の組織学的な研究は, 1) 貝殻の脱灰組織片を染色する方法, 2) 貝殻の薄片を作成後, その一部分をキレート系の液で脱灰して, 染色する方法によって作成された試料を, 光学・電子顕微鏡で観察することで行われた. 貝殻中の有機基質の存在は, 形態型や成長構造と密接な関係がある. 例えば, 方解石質稜柱構造では稜柱の周囲に好エオシン性の膜状基質が稜柱鞘をなして取り巻き, 好ヘマトキシリン性の横膜が稜柱の中に存在する. アラレ石質の混合稜柱構造では稜柱の周囲 (稜柱鞘) に好ヘマトキシリン性のせんい状基質が存在し, 成長構造にかかわるとみられる好エオシン性の基質 (内基質) が稜柱内に存在する (Kobayashi, 1966; 小林, 1968). 組織学的方法で識別された有機基質と分子生物学的方法で識別された構造性タンパク質とが結びつき始めた (Kobayashi and Samata, 2006).

8. 形態型の種的分布と二枚貝の分類

形態型の種的分布は古くから指摘されてきた (Bøggild, 1930). その指摘は現在でも大局的には変わらないが, 形態型の分類は再検討されている. 二枚貝においては, 1つの科の中での形態型はほとんど同じ組み合わせからなることが多い. ところが, 同じ属とされている中にも, 形態型の組み合わせが異なっていることがある. この多くは異属の可能性が高いものと考えられる.

Taylor (1973), Kobayashi (1980), 小林 (1981b), 魚住・鈴木 (1981) は形態型の進化系列を提案しているが, それぞれ, 原始的な型の位置づけで意見が異なっている. Taylor (1973) は原始的な形態型を稜柱構造と真珠構造にもとめた. 魚住・鈴木 (1981) は pseudogranular st. を, Kobayashi (1980), 小林 (1981b) は原始的な貝殻構造として, 例えば幼生殻にみられるような構造を想定した. また, 発生, 分化, 発展, 消滅の観点から形態型の進化段階を論じた. さらに, 目, 科, 属のような各分類段階の中での進化系列がこれらの論文の中で論じられてきた.

化石種の *Dosinia kaneharai* Yokoyama, 1926 はその他の *Dosinia* 属の種と異なる貝殻構造を持つ. 前者の外殻層は微細交差板構造, 後者のそれは混合稜柱構造からなる (小林・磯貝ほか, 1968). 横山は *Dosinia*

kaneharai を *Dosinia* 属からはずし *Kaneharaia* 属として独立させた (波部, 1977)。

マルスダレガイ科は多種類の二枚貝からなる分類群であり, この中の形態型の組み合わせを調べ, 進化系列を解明する試みがなされてきた。せんい構造, 混合稜柱構造, 交差板構造, 複合 (交差板) 構造, 均質構造の組み合わせからなる 4~5 のタイプに分けられる。殻層構造との関係を調べると, せんい構造ないし混合稜柱構造+交差板構造+均質構造+複合構造の順に外殻層から内殻層へ配列している (小林, 1967)。Shimamoto (1986, 1991) は混合稜柱構造と交差板構造をそれぞれもつ群と, 両構造をもつ群との三つのグループに大別している。さらに, 各構造別に有機基質のアミノ酸組成を分析し比較検討するなど, 分子生物学的研究へと進展させた。

正田 (1996) はこの科の貝殻構造について詳細に検討し, その結果外殻層の最外部に混合稜柱構造を形成する系列と交差板構造を形成する系列に 2 大別し, 2 つの方向に分化したと述べている。前者の系列が多様化した。絶滅種のみに見られた球晶構造を混合稜柱構

造・交差板構造の先駆的な構造として位置づけたし, 本科の多様な殻体構造は単系統起源として認められるとした。

9. 個体発生・再生実験にみられる貝殻構造の形成

貝殻内部構造の形成過程は成長する貝殻の内表面を各種顕微鏡で観察 (図 4) することによってわかる。また, 生貝の貝殻の一部をこわし, 修復される殻を観察すれば, 再生時の殻の形成過程を観察できる (魚住・太田, 1977; 魚住・鈴木, 1978; Uozumi and Suzuki, 1979; 鈴木・魚住, 1979; 鈴木, 1979; 魚住・鈴木, 1981)。これらの観察から, 殻の形成過程, 形成メカニズムを知ることができる。また, 個体発生の資料が蓄積され, これらの比較研究から貝殻構造の系統や二枚貝類の系統に関するアプローチがなされてきた。

再生時における貝殻の形成過程を観察すると, 一般にまず有機質の膜 (殻皮) が分泌・形成され, そこに有機基質となるタンパク質, 多糖類が分泌される。さらに, カルシウムイオンや炭酸イオンが分泌されると

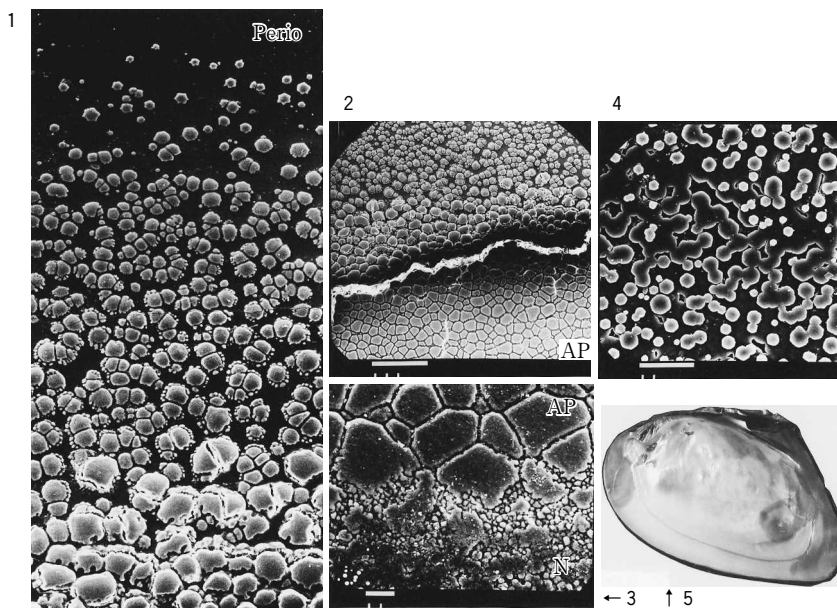


図 4 貝殻の成長内表面に見られる石灰質殻層の形成観察例。走査電顕像 (イケチョウガイ)

貝殻の内表面 (成長面) を殻縁域から内側に向かって観察する (1→4)。結晶はアラレ石からなる。

- 1 : 上側の暗部が殻皮 (Perio) 域。半球状の小さい結晶塊が殻皮の上に形成される。次第に大きくなり, 結晶塊同士が隣接する。一部で小さい結晶粒が大きい結晶塊を取り巻く。結晶塊は小さい結晶体の集合 (半球晶状) からなると考えられる。スケール: 100 μm 。
- 2 : 大きい結晶塊 (結晶体からなる) が密に隣り合う。さらに多角形で蜂の巣型をした典型的な稜柱構造パターンが現われる。スケール: 100 μm 。
- 3 : アラレ石質稜柱層 (AP) から真珠層 (N) への境界。稜柱があたかも侵され真珠層の結晶が沈着していく様に見える。スケール: 10 μm 。
- 4 : 典型的な真珠層の成長パターン。スケール: 10 μm 。
- 5 : 貝殻の内表面

炭酸カルシウムの分子が沈着し、結晶が成長する。この時、有機物の鞘や膜がコンパートメントとして現れ、形態型にみる構造へと成長して行くと言うプロセスが観察される。

10. 貝殻構造から見た貝類の系統進化へのアプローチ

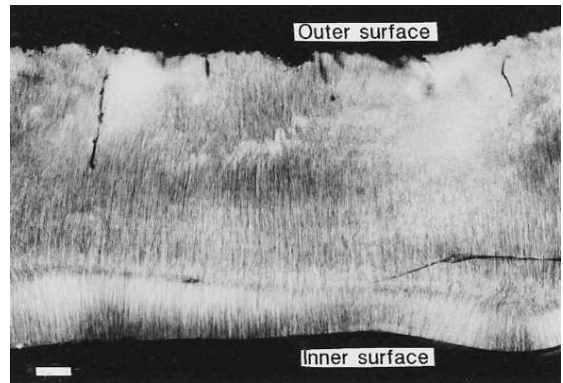
小林 (1981a) はアコヤガイの幼生貝・稚貝の貝殻を調べたが、殻頂期の幼貝は内表面側の表層で、表面に対してその長軸を垂直に向けて並ぶ層があり、その外側では不規則に並ぶ顆粒状構造を観察した。これらはX線分析によるとアラレ石である。さらに稚貝になると、成体の貝殻構造を形成していた。岩田・赤松 (1975) はホタテガイで、幼貝の殻はアラレ石からなり、原殻の構造は微粒原殻構造と呼称された。成体の殻では方解石の葉状構造が形成されるが、幼貝には方解石結晶が確認されていない。これらの現象が一般的ならば、系統的な意義が存在する可能性が高いと考えられる。

ホタテガイ超科で認められるように、足糸付着の *Chlamys* 類から遊泳性のホタテガイ類への進化において、殻層の退化が起こり、形態型の組み合わせが変化した。Waller (1972) は稜柱構造 + 葉状構造 + 交差板構造 + 複合交差板構造からなる種類から、カキのような稜柱構造 + 葉状構造、イタヤガイのような葉状構造 + 交差板構造群、ワタゾコツキヒガイのような稜柱構造 + 交差板構造、そしてホタテガイのような主に葉状構造からなる種へと分化したと考えている。

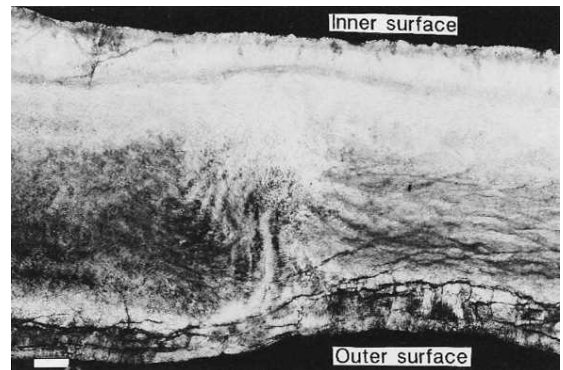
ザルガイ科の貝殻構造 (Kobayashi, 1996) を調べると、キンギョガイ Protocardiinae 亜科の多く、ワダチザルガイ Cardinae 亜科、ザルガイ Trachycardiinae 亜科は交差板構造の外殻層と複合交差板構造の内殻層からなり、一方オオヒシガイ Fraginae 亜科と Protocardiinae 亜科イシカゲガイ *Clinocardium* 属がせいの構造 (最外殻層)、交差板構造 (外殻層)、複合交差板構造 (内殻層) からなる貝殻で、リュウキュウアオイガイ *Corculum* 属、ではさらに透明質稜柱構造 (図5) を加えた。透明質稜柱構造は光を透過する。この貝は外套膜に藻類を寄生させ、サンゴ礁に棲んでいる。貝殻は前後に短縮し、後部を海面側に向けて底着する。この部分の貝殻は透明質稜柱構造で占められている。太陽光を多く受けられる後部に透明質な貝殻構造が形成されるように特殊化した貝と考えられる。

Kobayashi (1980)、小林 (1981b, 2004) は二枚貝の分類群と形態型の組み合わせから、真珠構造群、交差板構造群、葉状構造群に進化系列を大きくわけ、さらにそれぞれの中で見られる分化を考察してきた。

カキが岩礁の岩に殻で付着するメカニズムが Yamaguchi (1994)・山口 (1996) によって解明され



1



2

図5 ザルガイ科リュウキュウアオイガイの貝殻構造：特殊化の例。光学顕微鏡の偏光クロスニコル下

1：海水面側になる貝の後部における貝殻構造は外表面側が交差板構造と透明質稜柱構造からなり、内表面側が透明質稜柱構造からなる。

2：貝の前部における貝殻構造は外表面側がせいの構造で、内表面側が交差板構造からなる。透明質稜柱構造はより光を通す。1、2のスケールは100μm。

た。岩側の外套膜が殻皮を分泌した後、稜柱構造の代わりに Ridge-and-Furrow 構造 (RF 構造) と命名された構造が形成される。RF 構造をつくる畦と溝は方解石の微小な結晶で満たされた柱状をなして、それらが互い違いに並んで1つの層をなしていると言われる。RF 構造は稜柱構造に由来した層で、岩礁に固着するための特殊化、あるいは適応したための構造とみなすことが出来る。

11. 成長構造の解読

硬組織の形成が付加的に進行する生物では、個体成長の履歴が何らかの形で残されている (大野, 1984; Ohno, 1985, 1989; 高安ほか, 1996; Dunca and Mutvei, 2001)。水産業界では古くから成長構造が注目され、なかでも、魚の年令査定のために鱗の成長構

造が調べられた。

貝殻化石では、化石種の *Anadara ninohensis* ニノヘアカガイの縦断面（殻頂から周辺に向い、表面に対して垂直な面）の薄片を作成し観察した結果、その外殻層で周期的な構造変化を読みとることができた（図6；小林，1976a）。殻頂から殻縁に向かって、幅広い混合稜柱構造の殻層と幅の狭い交差板構造の殻層とが繰り返り成長していること、両者を合わせた間隔は周辺に向かって減少していることであった。この状態から判断して、これは年輪的な周期構造（IからX）であろうという仮説を立て、この推論を確かめるために、養殖され年令の判っている現生種 *Scapharca broutonii* アカガイを入手し、薄片下で検鏡した結果、周期構造が年周期を現わしているという結論が得られた（小林，1976b）。化石の貝は約11年間生存し、春、水温が高くなる直前に死んだものと推定された。

ここで、これらの両形態型は変換を起こすことができるほど構造的に近縁であり、その変化が起こるメカニズムは課題として残されている。水温や体温の上昇・降下が誘因なのであろうか。

淡水化石種の *Lamprotula* は厚い殻をつくる。とりわけ、内殻層に形成される真珠層はより厚い柱状真珠層とより薄いシート状真珠層とが交互に繰り返しながら形成されていることが発見された（Kobayashi and Yu, 1997）。

これらの周期的な形態型の変換が起こるメカニズムは今後の課題である。1つの殻層中で形態型が交互に変換する例としては、いくつかの報告（Kobayashi, 1979；Shimamoto, 1991）がある。均質構造と複合交差板構造、均質構造と交差板構造、交差板構造と混合稜柱構造との間で交互に変換する現象が見いだされる。構造的な近縁性を示唆していると考えられる。

12. 靱帯・絞歯の構造と機能

靱帯は殻体の殻頂の接合部にあり、殻体の開閉の役割を担っている。靱帯は一般に外層と内層からなる層状構造を示す。外層（外靱帯）は種類によらず有機質の薄層構造を持ち、強力な弾力性を示す。内層（内靱帯）は石灰質からなるが、有機質を多量に含有するため弾力性も持ち合わせている。靱帯の外形は殻体と同様に種類によって異なり、それに対応して層状構造も変化し、内靱帯は分離し弾帯となる場合がある。

内靱帯の石灰化物については一般に針状のアラレ石結晶からなる（図7-1）こと、しかも殻体部が方解石（カキなど）であっても靱帯の石灰化物はアラレ石で変わらないことが明らかにされている（Stenzel, 1962；Carriker and Palmer, 1979）。このように靱帯の石灰化している内層の結晶鉱物はアラレ石で、形状は $0.2\mu\text{m}$ ±程度の直径で長い針状ないし線維状結晶からなっている（Bevelander and Nakahara, 1969b；Mano and Watabe, 1980）。断面は六角形ないし多角形である。この針状結晶は平行して配列し、それぞれ有機質に囲まれている。このため、内靱帯は弾力性を保っているものと見られる。

内靱帯が殻体に付着している部位（靱帯基底部 ligamental basal part）は有機質が少なく、強度の石灰化現象を示す。その石灰化部の構造は径 $1\sim 5\mu\text{m}$ の多角柱状小プリズムの集合体（図7-2，3）で、互いに平行にあるいは放射状に集合した形態を示すことが多い。ビノスガイ科では種によって著しく多様性を示し、その構造は殻体のそれとも異なる独特のものである（Mano and Watabe, 1980；Mano, 1980, 2003a）。また、この部分に接する殻体部（rim zone）の構造は背の低いプリズム状であり、周辺の殻体部の構造とも異なっている（Mano, 2003b）。

以上のように、内靱帯の構造は靱帯基底部を除き一

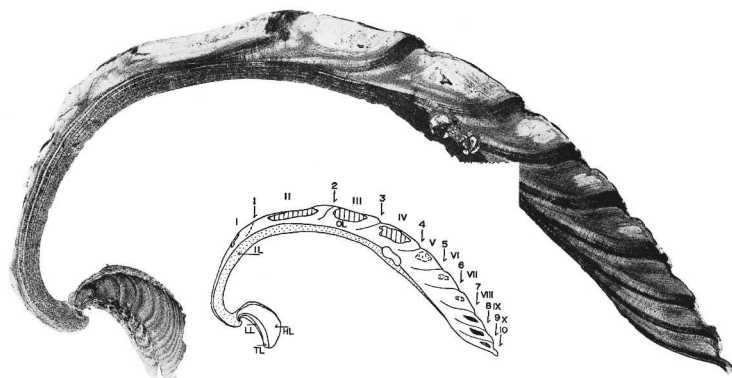


図6 形態型の交代と年齢査定
ニノヘアカガイ、放射断面。殻長：約5 cm。

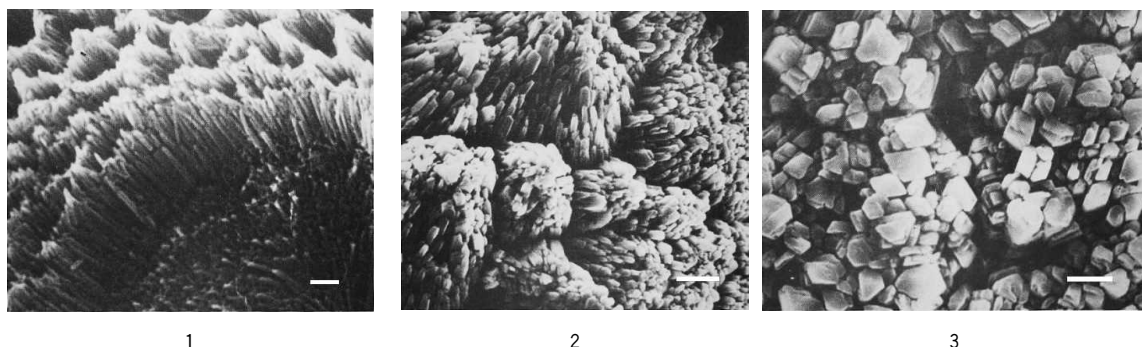


図7 靱帯の構造（走査電顕像）

1. 内靱帯の線維状結晶 スケール：1 μm
2. 内靱帯の靱帯基底部における多角柱状小プリズム構造 スケール：10 μm
3. 同多角柱状プリズムの形状を示す スケール：5 μm

様で、殻体に見られるような構造の多様性は示さない。こうした靱帯の構造はその弾力性のある性質とも相まって、靱帯特有の機能（殻体の開閉作用）と密接に関連している。靱帯基底部や nymph の部分に見られる構造の特徴もこうした靱帯の構造と機能に対応した現れであろう。また、靱帯基底部に見られる強石灰化部の存在は殻体部の組織と弾力性の靱帯内層とを繋ぐ漸移的存在として殻体と靱帯との一体的な殻体系を作り上げていることを示しているといえよう。

以上述べた靱帯の構造は靱帯の起源が殻体にあり、二枚貝類の進化の過程で殻体から変化し、出現したもの（Owen *et al.*, 1953）と考えられている。靱帯は殻体起源でありながら、弾力性を保っている。それは軟体部をまもる殻体部とそれが外部との接点を維持するための役目を持つ靱帯の機能の違いから生じたと見られる。靱帯は弾力性を持ちながら内靱帯に見られるような石灰化の機能もなお保有しているといえよう。それがなぜ線維状のアラレ石なのか、またその配列状態を示すのかなどについては、靱帯全体の形成の機序と共に問題として今後に残されている。

鉸歯部は靱帯とともに殻体の開閉作用に関与していて、多くの種類で鉸歯は殻体の開閉時の安定した運動方向を確保するためのガイド役を有している。鉸歯の形態は二枚貝類の分類の基本形質とみなされているが、その部分の内部構造は比較的単純で、一般に殻体の中殻層の構造に対応している。ただし、多歯類フネガイ科では属ごとに鉸歯構造に多様性が見いだされる。Glycymeris 属は中殻層の構造である交差板構造となっているが、リュウキュウサルボウ（真野・大森, 1969）やその他の属では2次薄板のレベルでの配列構造が同心円状、同心楕円状（図8）、並行、放射状、羽根状などがあることが明らかになっている（真野, 1981）。

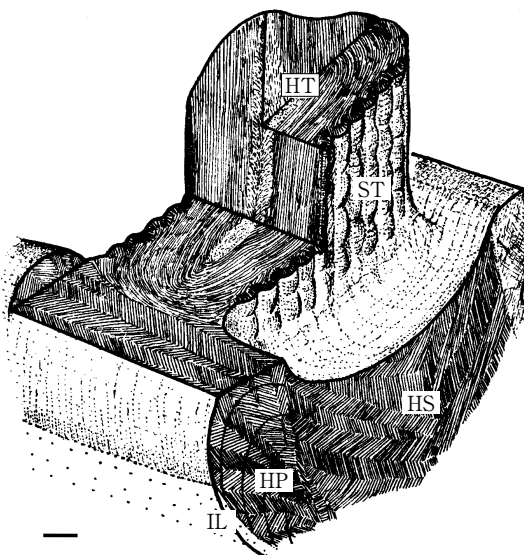


図8 鉸歯構造の一例（真野・大森, 1969）

HT：鉸歯構造（2次薄板の同心楕円状構造）
 HS：歯槽 HP：鉸板 ST：条線 IL：内殻層
 スケール：0.2mm

13. 様々な分野での貝殻構造の応用研究

貝殻の成長構造から貝の採取時期などを解明した考古学における研究（Koike, 1973；小池, 1982）、殻成分を分析し薬として利用する薬学、貝殻構造・貝殻成分の特異性を利用する材料工学、過去の水溫など古環境の推定のための酸素同位体の利用、貝殻に含まれる有害な微量元素の検出など海洋汚染学、炭素同位体による年代測定などが、貝殻を使用して行われてきた。

14. 古生物学分野にかかわる、今後に残された課題

古生物学分野にかかわる今後推進される課題,あるいは新しく開拓される課題が残されている。手が付けられ始めたともいえる化石を対象とする研究,比較個体発生の課題,石灰化機構の分子科学的・生理学的解明の前進,形態形成メカニズムと系統進化,ES細胞から石灰化能細胞への誘導機構,原始細胞からの機能的細胞分化論などが挙げられるであろう。そして多様な生物の出現に至る古生物の進化史解明には,異なる分野からなる学際的研究集団の必要性を一層強く感じる。

引用文献

- Akai, J. and Kobayashi, I. (1993) Microtwinning in the aragonitic shell layers of mollusks observed. In: Kobayashi, I., Mutvei, H. and Sahni, A. (eds) *Structure, Formation and Evolution of Fossil Hard Tissues*, pp.47-54, Tokai Univ. Press.
- Bevelander, G. and Nakahara, H. (1969a) An electron microscope study of the formation of the nacreous layer in the shell of certain Bivalve Molluscs. *Calc. Tiss. Res.* **3**, 84-92
- Bevelander, G. and Nakahara, H. (1969b) An electron microscope study of the formation of the ligament of *Mytilus edulis* and *Pinctada radiata*. *Calc. Tiss. Res.* **4**, 101-112.
- Bøggild, O.B. (1930) The shell structure of the mollusks. *K. danske. Vidensk. Selsk. Skr. Copenhagen* **2**, 232-325.
- Carriker, M.R. and Palmer, R.E. (1979) A new mineralized layer in the hinge of the oyster. *Science* **206**, 691-693.
- Carter, J.G. (1990a) Shell microstructural data for the Bivalvia. In: Carter, J.G. (ed) *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, Vol. I, pp.297-411, Van Nostrand Reinhold New York.
- Carter, J.G. (1990b) Evolutionary significance of the shell microstructure in the Palaeotaxodonta, Pteriomorphia and Isofilibranchia (Bivalvia: Mollusca). In: Carter, J.G. (ed) : *Skeletal Biomineralization : Patterns, Processes and Evolutionary Trends*, Vol. I, pp.136-296, Van Nostrand Reinhold New York.
- Cuif, J.-P., Dauphin, Y., Denis, A., Gaspard, D. and Keller, J.P. (1983) Étude des caractéristiques de la phase minérale dans les structures prismatiques du test de quelques Mollusques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^{esér.}, 5, section A, n°3, 679-717.
- Cuif, J.-P., Denis, A. and Triclot M.-P. (1985) Ultrastructure de la couche externe du test d'un Veneracea : *Dosinia ponderosa* (Gray, 1838) (Mollusque, Lamellibranche). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^{esér.}, 7, section A, n°4, 741-759.
- Dunca, E. and Mutvei, H. (2001) Comparison of microgrowth pattern in *Margaritifera margaritifera* shells from south and north Sweden. *American Malacological Bulletin* **16** (1/2), 239-250.
- Grégoire, C. Duchateau, G. and Florkin, M. (1955) La trame protidique des nacres et des perles. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Tome **31**, 1-36.
- Gurung, D. and Kobayashi, I. (1998) Shell microstructure of the Late Miocene freshwater unionid *Parreysia binaiensis* (Mollusca : Bivalvia) from Nepal. *Sci. Rep. Niigata Univ. Ser. E (Geology)* **13**, 43-54.
- 波部忠重 (1977) 日本産軟体動物分類学 二枚貝綱／掘足綱. 北隆館, 東京, 372頁.
- 疋田吉識 (1996) マルスダレガイ科二枚貝の殻体構造とその分化. *地質学雑誌* **102** (10), 847-865
- Iwata, K. (1975) Ultrastructure of the conchiolin matrices in molluscan nacreous layer. *Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. IV*, **17** (1), 173-229.
- 岩田圭示・赤松守雄 (1975) ホタテガイの浮遊性原殻に関する研究. 北海道開拓記念館調査報告 (**10**), 11-17.
- 神谷英利 (2007) 化石の微細構造の研究. *地球科学* **61**, 209-216.
- Kobayashi, I. (1964) Microscopical observations on the shell structure of bivalvia-part I *Barbatia obtusoides* (Nyst)-. *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. C*, (**82**), 295-301.
- 小林巖雄 (1964) 二枚貝の貝殻構造概説. *地球科学* **73**, 1-12.
- Kobayashi, I. (1966) Submicroscopic observations on the shell structure of bivalvia-part II *Dosinia (Phacosoma) japonica* Reeve-. *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. C* (**88**), 189-210.
- 小林巖雄 (1967) マルスダレガイ科 (二枚貝) の貝殻構造. 柴田秀賢教授退官記念論文集, 324-328.
- 小林巖雄 (1968) 二枚貝における貝殻組織の構造形態と有機基質の性質との関係. *Venus* **27** (3), 111-122.
- Kobayashi, I. (1969) Internal microstructure of the shell of Bivalve Molluscs. *Am. Zoologist* **9**, 663-672.
- 小林巖雄 (1970) 貝殻構造に関する考察. *化石研究会誌* (**3**), 19-22.
- Kobayashi, I. (1971) Internal shell microstructure of recent bivalvian molluscs. *Sci. Rep. Niigata Univ.*,

- Ser.E, Geol. Mineral. (2), 27-50.
- 小林巖雄 (1973a) 二枚貝 (斧足類) の貝殻内部構造. 海洋科学 **5** (11), 48-53.
- 小林巖雄 (1973b) 二枚貝の貝殻における示差熱分析結果の1資料. 化石研究会会誌 (7), 1-4.
- 小林巖雄 (1976a) *Anadara ninoensis* (Otuka) の殻体の成長過程における内部構造の変化について. 地質学雑誌 **82** (7), 441-447.
- 小林巖雄 (1976b) アカガイ *Anadara broughtonii* (Schrenck) の殻体外殻層の内部構造. *Venus* **35** (2), 63-72.
- Kobayashi, I. (1979) Internal shell structure of *Saxidomus purpuratus* (Sowerby), Bivalvia. *Sci. Rep. Niigata Univ., Ser.E, Geol. Mineral.* (5), 87-105.
- Kobayashi, I. (1980) Various patterns of biomineralization and its phylogenetic significances in bivalve mollusks. In: Omori, M. and Watabe, N. (eds) *The mechanisms of biomineralization in animals and plants*. pp.145-155. Tokai University Press, Tokyo.
- 小林巖雄 (1981a) アコヤガイの幼生期・稚貝期における殻体の内部構造. 地球科学 **35** (5), 245-252.
- 小林巖雄 (1981b) 軟体動物の殻体内部構造とその古生物学的意義 —とくに、二枚貝について. 波部忠重・大森昌衛編, 軟体動物の研究 (大森昌衛教授還暦記念論文集) 47-62頁, 大森昌衛教授還暦記念論文集刊行会, 新潟.
- Kobayashi, I. (1996) Shell microstructure and biomineralization of Cardiidae, Bivalvia. In: Allemand, D. and Cuif, J-P. (eds) *Biomineralization 93, 7-Biomineralization and fossil data.*, Bull. 1'Inst. Océano., Monaco, 277-285.
- 小林巖雄 (1996) 貝殻の機能と生物的情報. 和田浩爾・小林巖雄編, 海洋生物の石灰化と硬組織, 205-218頁, 東海大出版, 東京.
- 小林巖雄 (2004) 7. 二枚貝類の貝殻内部構造と進化. 小澤智生・瀬戸口烈司・速水 格編, 古生物の科学 4 古生物の進化, 139-174頁, 朝倉書店, 東京.
- Kobayashi, I. and Akai, J. (1994) Twinned aragonite crystals found in the bivalvian crossed lamellar shell structure. *Jour. Geol. Soc. Japan.* **100** (2), 177-180.
- 小林巖雄・磯貝文男・大森昌衛 (1968) 貝殻組織からみた *Dosinia Kaneharai* とその他の *Dosinia* 類との類縁関係に関する問題. 地質学雑誌 **74** (9), 473-478.
- 小林巖雄・神谷英利 (1968) 二枚貝における貝殻の内部構造 (第3報) *Anadara* 属. 地質学雑誌 **74** (7), 351-362.
- 小林巖雄・大森昌衛 (1973) タマキガイ属 (*Glycymeris*)・リュウキュウサルボウ属 (*Anadara*) の化石にみられる多毛類による穿孔. *Venus* **32** (3), 70-80.
- Kobayashi, I. and Samata, T. (2006) Bivalve shell structure and organic matrix. *Materials Science and Engineering*, **C26**, 692-698.
- 小林巖雄・高安克己 (1995) 汽水棲シジミ類2種の殻体内部構造. LAGUNA (汽水域研究) (2), 33-51.
- Kobayashi, I. and Yu, Q. (1997) Shell preservation of Pleistocene freshwater bivalvian mollusk from China. *Proc. 30th Int'l. Geol. Congr.* **12**, 161-171.
- 小林新二郎・渡部哲光 (1959) 真珠の研究. 技報堂, 東京, 280頁.
- Koike, H. (1973) Daily growth lines of the clam *Meretrix lusoria*-a basic study for the estimation of prehistoric seasonal gathering. *J. Anthropol. Soc. Nippon* **81**, 122.
- 小池裕子 (1982) 日本海北陸地域産ハマグリ類の貝殻成長分析. 第四紀研究 **21** (3), 273-282.
- Mano, K. (1980) Scanning electron microscopy of the calcified ligament of some mollusks. In: Omori, M. and Watabe, N. (eds) *The mechanisms of Biomineralization in Animals and Plants*, pp.99-106, Tokai Univ. Press, Tokyo.
- 真野勝友 (1981) 二枚貝類の蝶番系における構造と機能. 波部忠重・大森昌衛編, 軟体動物の研究 (大森昌衛教授還暦記念論文集) 79-94頁, 大森昌衛教授還暦記念論文集刊行会, 新潟.
- Mano, K. (2003a) Ultrastructure of ligaments of Bivalvian fossil. In: Kobayashi, I. and Dai Y. (eds) *J. Fossil Research, Special Is.*, no.3, 37-47.
- Mano, K. (2003b) The ultrastructures of the ligament of fossil Taxodont species. In: Kobayashi, I. and Ozawa, H. (eds) *Biomineralization: Formation, Diversity, Evolution and Application, Proceedings of the 8th International Symposium on Biomineralization*, pp.92-97, Tokai Univ. Press, Kanagawa.
- 真野勝友・大森昌衛 (1969) 二枚貝多歯類における鉸歯部の構造の観察-1. *Anadara* リュウキュウサルボウ属の鉸歯構造. *Venus* **27**, 141-152.
- Mano, K. and Watabe, N. (1980) Scanning electron microscope observations on the calcified layers of ligament of *Mercenaria mercenaria* (L.) and *Brachidontes exustus* (L.) (Pelecypoda). *Biomineralization* **10**, 39-48.
- Mutvei, H. (1977) The nacreous layer in *Mytilus*, *Nucula*, and *Unio* (Bivalvia). *Calcif. Tiss. Res.* **24**, 11-18.
- Nakahara, H. and Bevelander, G. (1971) The formation

- and growth of the prismatic layer of *Pinctada radiata*. *Calc. Tiss. Res.* **7**, 31-45.
- Oberling, J.J. (1964) Observations on some structural features of the pelecypod shell. *Mitt. Naturf. Ges. Bern* **20**, 1-63.
- 大野照文 (1984) 大阪湾沿岸ボーリングコア中の二枚貝に見いだされた潮汐パターンについて. *NOM* (1), 41-49.
- Ohno, T. (1985) Experimentelle Analysen zur Rhythmik des Schalenwachstums einiger Bivalvien unter Jahre. *Palaeobiologische Bedeutung. Palaeontographica, Abt. A*, **189**, 63-123.
- Ohno, T. (1989) Palaeotidal characteristics determined by micro-growth patterns in Bivalves. *Palaeontology* **32**(2), 237-263.
- 大越健嗣・森 勝義・野村 正 (1986) わが国のカキ養殖場における殻室形成 マガキの分布と特性. *水産増殖* **33**(4), 182-188.
- 大越健嗣・菅原義雄・野村 正 (1987) マガキにおける殻室形成の顕微鏡的観察. *Venus* **46**(4), 237-249.
- Omori, M., Kobayashi, I. and Shibata, M. (1962) Preliminary report on the shell structure of *Glycymeris vestita* (Dunker). *Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. C*, **8**, 197-202.
- 大森昌衛・小林巖雄 (1963) ワシノハ (*Arca navicularis* Bruguière) およびウミギク (*Spondylus barbatus* Reeve) の殻にみいだされた管状構造について. *Venus* **22**(3), 274-280.
- Owen, G., Trueman, E. and Yonge, C.M. (1953) The ligament in the Lamellibranchia. *Nature* **171**, 73-75.
- 柴田松太郎 (1971) サルボウの貝殻に認められる管状構造の機能に関する実験的研究 (その3). *地球科学* **25**, 239-244.
- 柴田松太郎 (1981) フネガイ目の殻体に認められる管状構造. 波部忠重・大森昌衛編, 軟体動物の研究 (大森昌衛教授還暦記念論文集) 95-99頁, 大森昌衛教授還暦記念論文集刊行会, 新潟.
- Shimamoto, M. (1986) Shell microstructure of the Veneridae (Bivalvia) and its phylogenetic implications. *Tohoku Univ., Sci. Rep., 2nd Ser. (Geol.)* **56**, 1-39.
- Shimamoto, M. (1991) Coexistence of different shell microstructure types in a single shell layer of the Veneridae (Bivalvia, Mollusca). In: Suga, S. and Nakahara, H. (eds) *Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems*, pp. 421-425, Springer-Verlag Tokyo.
- Stenzel, H.B. (1962) Aragonite in the resilium of oysters. *Science* **136**, 1121-1122.
- 鈴木清一 (1979) *Mytilus edulis* (斧足類) の再生有機膜殻体の鉱物化. *地質学雑誌* **85**(11), 669-678.
- 鈴木清一・都郷義寛・疋田吉織 (1996) 軟体動物における殻層とその機能. 和田浩爾・小林巖雄編, 海洋生物の石灰化と硬組織, 179-189頁, 東海大出版, 東京.
- 鈴木清一・魚住 悟 (1979) ムラサキガイ (*Mytilus edulis*) の再生有機膜殻体の発達に伴う組織化学的变化. *地球科学* **33**(4), 200-207.
- Suzuki, S. and Uozumi, S. (1981) Organic components of prismatic layers in molluscan shells. *Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. IV* **20**(1), 7-20.
- 高安克巳・小林巖雄・森田浩史・中村幹雄 (1996) 宍道湖産ヤマトシジミ殻体の微細成長縞の観察. *LAGUNA* (汽水域研究) **3**, 103-110.
- Taylor, J.D. (1973) The structural evolution of the bivalve shell. *Paleontology* **16**, 519-534.
- Taylor, J.D., Kennedy, W.J. and Hall, A. (1969) The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. Introduction Nucleacea - Trigonacea. *Bull. British Mus. Zoology, Supplement* **3**, 1-125.
- Taylor, J.D., Kennedy, W.J. and Hall, A. (1973) The shell structure and mineralogy of the Bivalvia. II Lucinacea - Clavagellacea conclusion. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.)* **22**, 255-294.
- Yamaguchi, K. (1994) Shell structure and behaviour related to cementation in oysters. *Marine Biology* **118**, 89-100.
- 山口啓子 (1996) 二枚貝の固着機構と硬組織の機能. 和田浩爾・小林巖雄編, 海洋生物の石灰化と硬組織, 191-204頁, 東海大学出版, 東京.
- 魚住 悟・岩田圭示 (1969a) 石灰質組織の基礎的研究 そのⅠ: *Mytilus coruscus* Gould のコンキオリン超微構造. *地球科学* **23**(1), 1-6.
- 魚住 悟・岩田圭示 (1969b) 石灰質組織の基礎的研究 そのⅡ—化石および現生 *Mytilus* の稜柱層の有機基質の比較組織構造—. *地質学雑誌* **75**(8), 417-424.
- 魚住 悟・太田茂志 (1977) 海生軟体動物再生殻体における初期鉱物化機構のSEM, EPMAによる研究. *地質学雑誌* **83**(7), 425-432.
- 魚住 悟・鈴木清一 (1978) *Mytilus edulis* (斧足類) の殻体再生初期における有機膜殻体. *地球科学* **32**(3), 113-119.
- Uozumi, S. and Suzuki, S. (1979) "Organic membrane-shell" and initial calcification in shell regeneration. *Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. IV*, **19**(1-2), 37-74.

- 魚住 悟・鈴木清一 (1981) 二枚貝における殻体構造の進化. 波部忠重・大森昌衛編, 軟体動物の研究 (大森昌衛教授還暦記念論文集), 63-77頁, 大森昌衛教授還暦記念論文集刊行会, 新潟.
- Wada, K. (1961) Crystal growth of molluscan shells. *Bull. Nat. Pearl Res. Lab.* **7**, 703-828.
- 和田浩爾 (1999) 真珠の科学—真珠のできる仕組みと見分け方—. 真珠新聞社, 東京, 336頁.
- Waller, T.R. (1972) The functional significance of some shell microstructures in the Pectinacea (Mollusca Bivalvia). *24th IGC, Sec.* **7**, 48-56.
- Watabe, N. (1988) Shell Structure. In: Trueman, E.R. and Clark, M.R. (eds) *The Mollusca, Vol. 11 Form and Function*, pp.69-104, Academic Press.
- 渡部哲光 (1997) バイオミネラリゼーション 生物が鉱物をつくることの不思議. 東海大出版, 東京, 180頁.
- Watabe, N. and Wilbur, K.M. (1961) Studies on shell formation. IX. An electron microscope study of crystal layer formation in the oyster. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **9**, 761-772.
- Wise, S.W. (1969) Study of molluscan shell ultrastructures. Scanning electron microscopy / 1969, *Proc. Sec. Annual Scan. Electr. Micros. Symp. IIT Res. Inst.* (ed. Johari, O.), 205-216.
- Wise, S.W. (1970) Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother-of-pearl) in Pelecypods, Gastropods, and Cephalopods. *Eclogae Geologicae Helvetiae* **63**(3), 775-797.
- Wise, S.W. and deVilliers, J. (1971) Scanning electron microscopy of molluscan shell ultrastructures : screw dislocations in pelecypod nacre. *Trans. Amer. Micros. Soc.* **90**(3), 376-380.