

1・2の二枚貝類の靱帯の微細構造

真野 勝友*

軟体動物二枚貝類の靱帯の構造は、殻皮層、外層および内層に大きく層区分される。このほかに、ある種の二枚貝類では外層の外側に接して融合層 (fusion layer) が認められる (Trueman, 1949)。

靱帯部のこの層状構造は基本的には殻体部にみられる層状構造と相対応するもので、両者は相同的なものであると云われている (Owen, Trueman & Yonge, 1953)。靱帯部が殻体部と異なるところは、非石灰質であるということである。しかし、靱帯の一部 (内層) ではある程度の石灰化がみられるので厳密には靱帯部を総して非石灰質と云うわけにはいかない。靱帯内層の石灰質物を構成する鉱物はアメリカガキ (*Crassoetrea virginica*) ではアラレ石であり (Stengel 1965)、また、アコヤガイほかの二枚貝の靱帯部の鉱物もアラレ石である (和田, 1961) という。靱帯部の微細構造の研究は Nakahara & Bevelander (1963) によって *Mytilus*, *Pinctada* について行われ、靱帯内層の構造やその形成機構が明らかにされた。それによると靱帯内層には直径 0.1~0.2 μ の細長い六角柱状のアラレ石の結晶が多数みられる。

靱帯部は機能的に殻体部とは明らかに異なっている。したがって靱帯部の構造はこのような靱帯部の機能的適応と関連しているものとみることができる。しかし、この問題に関しては、まだ研究例がきわめて少ない。靱帯内層の石灰化現象もこのような関係でとらえることもできるが、それには、より多くの種類について、靱帯部の微細構造を明らかにしていかなければならない。ここではこのような観点からみた研究の一例として 1・2 の種類について紹介する。

なお、この研究を行なうにあたって、南カロライナ大学電子顕微鏡センターの渡部啓光氏より多くの御指導をいただいた。また、同センターの方々にも技術的な面でお世話をいただいたので、ここに記して謝意を表す。

* 東京教育大学理学部地質学鉱物学教室

材料と方法・用いた材料は *Mercenaria mercenaria* (L.) と *Brachidontes exustus* (L.) で、いずれもアメリカ合衆国東岸にある大西洋に面したジョージタウン (南カロライナ州) のソルトマーシュで採集した。いずれの種類についても、靱帯部を切り取った小さい材料について、靱帯の内表面、破断面および研磨面を走査型電顕 (日本電子 JEOL SM-U3) で観察した。一部の試料は前もって Clorox (次亜塩素酸ナトリウム 2.5% 溶液) で 10~60 秒間処理した。

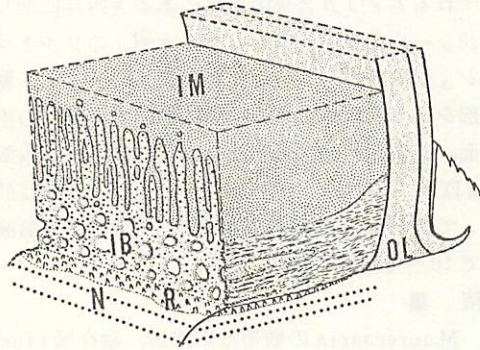
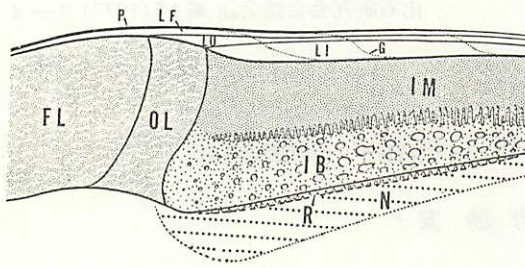
結 果

M. mercenaria の靱帯は殻皮層、融合層 (fusion layer)、外層および内層からなり (図 1-A)、また、*B. exustus* では殻皮層、外層および内層からなっている (図 2)。いずれの種の場合も、石灰化は靱帯内層にのみ認められた。以下の観察は靱帯内層と rim zone (新称) に限って行なった。

1. 靱帯内層——靱帯内層は *M. mercenaria* と *B. exustus* の両種において、主部と基底部とに 2 分される。主部は有機質に富み、弾力性をもち、暗褐色を呈し、靱帯内層の中央主部を占める。基底部は主部は左右の両側面からはさむように発達し、やゝ白色を呈する。基底部はいわば靱帯内層の基盤に相当するもので内層が殻体に着接する部位にあたるのである。

a. 主部 (main part) ——内層主部はいずれの種類でも有機物を多く含むアラレ石の結晶の集合体である。内表面、破断面および研磨表面ともに、Clorox 処理した試料について、以下の結果が得られた。

内層主部はアラレ石のせんい状の結晶の集合体で、結晶はいずれも内表面に垂直に配列する。アラレ石の結晶の径は 0.1~0.2 μ の六角柱状を呈し、きわめて長い。この長さはおそらく、それぞれの部位における靱帯内層の厚さに相当するものと思われる。Clorox 処理した主部のアラレ石結晶の先端はやゝ先細りとなり、丸味を帯びて終



図説明

図1-A *Mercenaria mercenaria* の靱帯部の構造模式図

図1-B 同部分拡大図

ている。せんい状のアラレ石結晶の間隔は非常に密である。透過形電顕の観察によれば、各アラレ石結晶の間隔はおよそ 0.3μ 以下で、多くの場合 $0.1\sim 0.2\mu$ 位である。また、各アラレ石の結晶は有機物により完全に埋め込まれた状態となって、有機物により隔てられていて、各結晶が直接接することはほとんどない。

b. 基底部 (basal part) — 基底部はアラレ石の細長い長柱状の結晶からなるが、全体として、有機物が少なく、自然表面、断面ともにアラレ石の結晶の形が直接認められる。また、結晶の大きさは、その径が $0.3\sim 5\mu$ の間でいろいろな変化がみられるが、いずれも六角柱状を呈している。これらの結晶の形は主部のせんい状結晶と類似していて、六角柱が基本であるが、基底では形、大きさともに大きく変化する。基底部におけるアラレ石結晶の集合形態は *M.mercenaria* と *B.exustus* とでは異なっている。

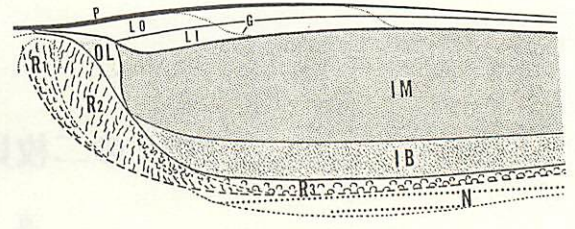


図2 *Brachidontes exustus* の靱帯部の構造模式図

凡例

靱帯内表面：1B：靱帯内層基底部，1M：同主部，OL：靱帯外層，N：nymphae，R、R₁~R₃：rim Zone。靱帯縦断面：G：成長線，LI：靱帯内層，LO：靱帯外層，LF：融合層，P：殻皮層。

M.mercenaria の靱帯内層の基底部では大小の、円筒状の空洞が多く発達し、全体に結晶の密度は低い。結晶の集合は不規則で個々の結晶がときに接するが、集合の中心からやゝ放射状に互いに分離するように発達し、内表面にほぼ垂直に配列する。ときに団塊状の結晶の集合が連なって連鎖状の集合を示すこともある。いずれの場合も、これらの集合では有機物の含有量は少なく、やゝまばらな結晶の集合体であり、弾力性は全くない。

これらアラレ石の結晶の集合体の周辺部は結晶の配列が放射方向に発達することがよくあり、団塊状集合のときは球状の集合を示すこともある。

この球状集合は後述する主部との交指状境界の突出部の基部ではよく見られる。

B.exustus の内層基底部では、 $0.3\sim 5\mu$ の径をもつ六角柱状のアラレ石長柱状結晶からなる。アラレ石結晶は互いに平行な大小の策状の集合となって単位を構成し、これらの単位が多数集合して基底部を構成する。内表でみるこのアラレ石の策状集合は低い円錐状の尖端を呈するので、基底部の内表面は小さい凹凸に富んでいる。多くの場合、策状集合のアラレ石結晶は平行に配列するが、策の中心に収斂するように配列することがある。

内層主部と基底部の境界 — 内層の内表面の観察によると、*Mercenaria* の場合では主部と基底部の境界は明瞭であるが、その境界線は交指状の複雑な波形を呈する。またときに、小さい円形、楕円または長楕円状の主部または基底部が交指状突出部の先端の延長上に分離して、基底部または

主部の中に散在することがある。この波状境界は靱帯の後端では内層上に認められず、その境界は不明瞭となる。

B. exustus の場合は、主部と基底部の境界は不明瞭のことが多い。この境界域では、主部の細かいアラレ石結晶の集合の中に基部の1~3 μ の径を有するアラレ石結晶が散在し、あるいは基部に主部の細かいアラレ石結晶が小さい集合をなくして散在することもある。主部と基底部との境界線はこのように明瞭ではないが全体的に直線状をなしている。

2. rim zone rim zone は靱帯と nymphae の間にあるきわめて狭く、薄い層状の部分である。

M. mercenaria の rim zone の発達は不規則かつ不明瞭であることが多い。構造は六角柱状のアラレ石結晶が互いに交差して円錐状の集合形態を示す。結晶は1~2 μ の径をもち、正六角柱状で比較的一定した形を有する。結晶の密度は高くなく、結晶間にやゝ間隙を有する。

rim zone の内表面は隣接する靱帯の内表面とほぼ直交する。断面では、rim zone は靱帯内層基部におおわれることが明らかに認められ両者を構成する結晶はその境界線で斜交し、基部により、rim zone の結晶の発達が阻まれた関係を示す。

B. exustus の rim zone の構造は“稜柱状”構造をもつが、これは発達する部位により異なる。

B. exustus の rim zone は靱帯側端部では、靱帯外層および内層に接して発達する。この部位の rim zone は3つの subzone に区分される(図2)。

subzone 1 は真珠構造にやゝ類似し、うすい層状構造を示す。これははじめ垂六角、多角形ないし不定形のうすい結晶の形成からはじまり、板状となる。この板の厚さは1 μ 以上で、真珠構造の板状よりやゝ厚い層状構造をつくる。

subzone 2 は subzone 1 に接し、靱帯外層から内層にかけて接する部分にみられる。この構造は板状から短かい稜柱状構造をもつこれら板、ないし稜柱を取りまくように細い浅い溝が不規則に発達する。

subzone 3 はいわゆる稜柱状構造で、背の低い六角~多角形の稜柱状アラレ石結晶の集合体である。六角柱状結晶はときに互いに連なり、板状となる。このような場合はあたかも、厚い真珠構造のようにみられる。

検 討

1. 靱帯内層の細分について

M. mercenaria と B. exustus の靱帯内層は主部および基底部の2つの部位に細分された。主部は有機物を多く含み、0.1~0.2 μ ほど一定の太さのせんい状のアラレ石結晶の集合体で弾力性があり、基部は有機物は少なく、0.3~5 μ の径をもつ六角柱状のアラレ石結晶のやゝまばらな集合体で、弾力性は全くない。これらの特長は M. mercenaria、B. exustus とともに共通なものであった。

Nakahara & Bevelander (1969) の靱帯の微細構造の報告にみられる靱帯内層は本論での内層主部にあたるもので、その構造は全く同じと云える。したがって、今までの報告を総合する限りでは、靱帯内層(主部)は二枚貝のいろいろな種類で類似の構造をもっているといえる。一方、内層基部の報告はほとんどみられない。光学顕微鏡による観察では、主部と基底部の構造的差異は明らかにできない。このため、Trueman (1949) (1), (6), (7) はいくつかの二枚貝の靱帯の構造の報告のなかで、内層を明瞭に細分するまでに至っていない。しかし、Pecten や Mytilus の研究で、靱帯内層基部に当る部位をそれぞれ、lateral part あるいは ligament ridge と呼んでいるが、これらの部位に対する見解は示されなかった。本論ではこれらの点についての見解も後に述べる。

2. rim zone

rim zone は従来の二枚貝類の貝殻構造の研究では報告されていない。

靱帯に隣接して nymphae がある。nymphae は形態的には殻体内表面上にみられ、1つの特長がある形質を示している。その構造は殻体の中殻層のものと同じである。

rim zone は nymphae の上にあり、その一部分を構成するが、靱帯に接して、その周辺部に限って分布し、構造も nymphae とは異なっている。このことは、nymphae も靱帯の存在と関係ある殻体の一部であるが、rim zone は靱帯と構造的により密接な関係をもった殻体の小部分と考えられる。rim zone は有機物の含有量が少なく、構成鉱物であるアラレ石の集合も高い密度となっている。この点では靱帯の各部よりも高い石灰化度を示しており、殻体部により近い性質を有していると云えよう。

rim zone の構造は M. mercenaria および B. exustus の間で違いがみられるように、種類による違いが認められる。これは、rim zone が靱帯に

より密接な関係をもっているとは云え、なお、殻体部の種類による構造の違いが反映しているものと考えられる。

3. rim zone と basal part のもつ意義以上のようにより内層の main part のアラレ石結晶はそれぞれの結晶の間に有機物の層があり、結晶間の直接の結びつきはない。これが main part の弾力性をもつ理由であろう。一方、basal part はアラレ石結晶の全体の密度は少ないが、有機物も少なく個々の結晶は互いに接し、強く結びついている。このため、basal part には弾力性はなくなっている。これはかえって、basal part が殻体部によく密接することとなっている。一方、main part と basal part とは両者を構成するアラレ石結晶の配列が互いに平行しており、このため、両者間の結合は構造上調和的となっている。

なお、*M. mercenaria* では basal part の石灰化は靱帯外層の基部が殻体に着接する上で堅固な基盤を提供していることもみのがせない。

rim zone は構造的には殻体部と異なるが、石灰化度からみれば殻体部とほとんど変わらない。構造上はむしろ basal part に近似することもあり、この点、構造上では basal part への連結性が一応考えられる。とくに *B. exustus* の場合は rim zone 1~3 の構造が殻体側より靱帯側に向けて変化し、rim zone の中でそれぞれの側に近いところではその構造に類似したものとなっている点はこのことを物語っている。

このように、rim zone の存在は靱帯の殻体部への調和的でより堅固な着接のために有効なものであろう。

4. 以上検討してきたように、靱帯内層の構造はその機能との関連性が強く指摘できよう。

しかしなお、この点については検討されねばならない問題であるが、靱帯の機能はまたその“形態”と密接な関連を有しているため、形態と構造の関連で検討してみる必要があろう。靱帯の機能はその二枚貝の生態とも関連があり、系統分類では近い関係にある種類でも、その生態によっては靱帯の機能も変化し、それが構造の上に反映してくるものと考えられるので、各分類群における貝殻構造をも考慮におき、靱帯の構造について検討していかねばならない。

文 献

- (1) Trueman, E. R.: The ligament of *Tellina tenuis*. Proc. Zool. Soc. London, 119, 719 (1949)
- (2) Owen, G., Trueman, E. and Yonge, C. M.: The ligament in the Lamellibranches. Nature, 171 : 73 (1953)
- (3) Stenzell, H. B.: Aragonite in the resilium of oysters. Science, 136: 1121 (1962)
- (4) Wada, K.: Crystal growth of molluscan shells. Bull. nat. Pearl Res. Lab., 7: 703 (1961)
- (5) Bevelander, G. and Nakahara, H.: An electron microscope study of the formation of the ligament of *Mytilus edulis* and *Pinctada radiata*. Calc. Tiss. Res. 4: 101 (1969)
- (6) Trueman, E. R.: Observation on the ligament of *Mytilus edulis*. Quart. J. micr. Sci., 91 : 225 (1950)
- (5) Trueman, E. R.: The ligament of *Pecten*. Quart. J. micr. Sci., 94: 193 (1953)

(1977年1月27日 受理)

論文紹介

M. R. Zimmerman and R. H. Tedford (1976) :

Hisotologic Structures Preserved for 21,000 Years, Science, 194, 183-184.

アラスカ産の後期洪積世の哺乳動物のミイラ(一度凍結したのちに乾燥したもの)の組織標本を水和し、組織学的検討をおこなった。

マンモスゾウ(21,300年前)の筋では、骨格筋の特徴である横紋が確認できた。ウサギ(15,000~25,000年前)の肝臓では、肝門部の線維性組織がみられた。:

大部分の組織は、完全に分解し、部分的にバクテリアの小塊におきかわっていた。

この結果、凍結乾燥(ミイラ化)の過程が一定の保存効果をもち、上のような標本が、古病理学的、古生物学的な研究にたえることが判明した。また、大部分の組織が破壊されていたことは、遺体は動物の死後急速に凍土層に埋まるのではなく、それ以前に、組織の腐敗・分解がおこるだけの時間が経過したことを示している。

(沢村 寛)