

貝殻における表面形態と内部構造

中原 皓

明海大学歯学部口腔解剖学教室 番350-02 埼玉県坂戸市けやき台 1-1

(1993年11月24日受理)

Surface Patterns and Inner Structures of
Mollusc Shells

Hiroshi NAKAHARA

Department of Oral Anatomy, Meikai University School of Dentistry
1-1 Keyakidai, Sakado, Saitama 350-02

(Received November 24, 1993)

軟体動物の貝殻は炭酸カルシウムの結晶（アラレ石または方解石）と少量の有機質で構成されている。個々の結晶の形は、真珠層では板状のアラレ石、交差板構造では細長い柱状のアラレ石などさまざまである。貝殻はその内面の一定部分で成長する。この成長表面は変化に富んだ微細形態を示す。特に真珠層では二枚貝と巻貝で著しい差がある。また断面や切片の観察を加えれば、内部の構造とその形成過程を知ることができる。

貝殻は軟体動物の外骨格であって、その外形はさまざまであるが、海岸や市場で普通にみかけるものは二枚貝（おの足綱）と巻貝（腹足綱）の二つのグループに属する。貝殻は蛋白質を主体とする有機質構造を連続相とし、炭酸カルシウムの結晶を含む：結晶はアラレ石（斜方晶系）の場合と方解石（六方晶系）の場合がある。有機質の含有率はさまざまであるが、たとえば真珠層では約5%（重量比）であるのに対し、もう一つの代表的な構造である交差板構造では0.8~0.001%と、目立って少なくなっている。特殊な例として二枚貝の靱帯（二枚の殻をつなぐゴムのような部分）は炭酸カルシウムが少なく、約40%である。こうした成分的な差異と共に、貝殻はその微細構造にも著しい多様性を示す。特に電子顕微鏡ができてからは透過電子顕微鏡（TEM）と走査電子顕微鏡（SEM）を使用して有機質と結晶の両方の構造が、表面、断面、さらに切片の観察によって明らかになってきた。また種々の貝殻構造を比較することによって、強度や弾性など機能との関連や、進化の道筋もしだいにわかってきた。

軟体動物は数億年の歴史を経た大きな動物群で、現生種は二枚貝（おの足綱）、巻貝（腹足綱）を含め7グルー

プに大別される。ほとんどが石灰化した殻をもち、貝殻構造のタイプも細分すると約50種類にもなる。今回すべてを記すことはできないが、多くの研究者により最も代表的な構造とされた真珠層を中心として述べることにする。

真珠層の基本構造

真珠層は美しい真珠光沢を示し、二枚貝の一部と巻貝の一部のほかに頭足綱（タコ、イカの類）に属するオウムガイにもみられる。二枚貝では真珠養殖に使われるアコヤガイやシロチョウガイのほかに、食用となるムラサキイガイ（ムール貝）や淡水産のドブガイなどの殻の内層として真珠層がみられる；ただし殻の外層は稜柱層と呼ぶまったく異なった構造となっている^{1,2)}。巻貝ではサザエ、バテイラ、インダタミ、アワビなどの内層として現れる^{1,3)}。しかし二枚貝、巻貝ともに真珠層をもつグループは少数派で、進化の点からみて原始的な種類が多いといわれている^{3,4)}。

アコヤガイ（二枚貝）の真珠層をアワビやサザエの真珠層と肉眼で比べても構造上の差は見分けにくい。また断面を拡大しても、平板状のアラレ石の結晶と、きわめ

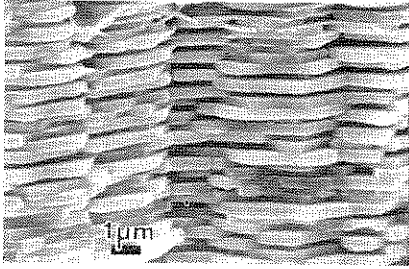


図 1 エビスガイ（巻貝）の真珠層の破断面。走査電子顕微鏡写真（SEM）。アラレ石の板状結晶が上下方向に円柱状に並び、隣り合った円柱の結晶が歯車のかみ合っている

て薄い有機質の層が交互に積み重なった構造を示し（図 1, 4）、二枚貝、巻貝ともに基本的には同じように見える（真珠光沢は平板状結晶が重なってできた層状構造に起因する）。しかし両者の真珠層の成長表面を SEM でみるとまったく異なった形態が観察される（図 2, 5）。成長表面とは貝殻が内部に向かって成長している表面で、アコヤガイでは内面のほぼ全面が成長表面であるのに対し、巻貝では殻口に近い比較的小さい領域が成長表面である。生きている貝では貝殻内面を覆う外套膜と呼ぶ上皮組織があって貝殻物質の分泌を行っている。養殖真珠を作る場合には、他の貝殻で作った小さな球（核）に外套膜の薄片を密着させてアコヤガイなどの体組織の中に植え込む：外套膜は核を取り囲むように成長し、同心円状に真珠層を分泌するのである。

真珠層の成長のしくみ

アワビなど巻貝の真珠層成長表面は、肉眼では滑らかにみえるが SEM を使用すると、約 20 μm の高さの、ほとんど隙間なく並んだピラミッド状突起が認められる^{1,5,6)}。それらのピラミッドの頂角は多くの場合鋭角となっていて、針の山の様相を呈する（図 2）。各ピラミッドは厚さ 0.5 μm 前後のアラレ石の板状結晶の集積である。結晶の形は六角板状の場合が多いが円形に近い場合もある。写真（図 2）で明らかなように頂上に向かってしだいに小型の結晶が積み重なるが厚さは大体同じで、頂上のごく初期の結晶だけが小さな粒状である。ピラミッドの斜面はまっすぐではなく、結晶成長の不揃いによる不整がみられる。この不整によって、ピラミッドが成長してきた円柱間の結合が歯車のかみ合ったような状態となり、真珠層全体の強度を高めることになるのである。

以上述べた巻貝における真珠層成長表面の形状は、かなり前から注目を集めていた⁷⁾。表面の成長の機構については二説があった：一つは結晶と、結晶間の有機質のシートが交互に形成されるとする考え方、もう一つは平

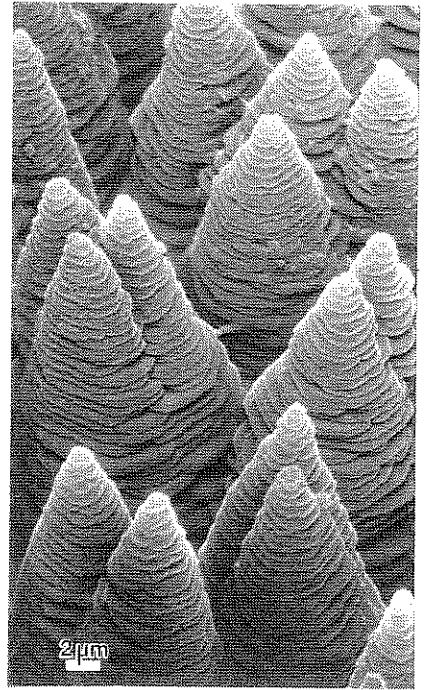


図 2 アワビ（巻貝）の真珠層成長表面（SEM）。アラレ石の板状結晶によるピラミッドがよく発達している

行に並んだ有機質のシートがあらかじめ外套膜外液（外套膜と貝殻表面の間にある粘液）中に形成され、隣り合ったシートの間の空間（コンパートメント）を満たすように結晶が形成されるとする説である。著者は以前に行った二枚貝による観察結果などから後の説を支持していたが、その後巻貝を使った TEM による観察（図 3）からコンパートメントの存在を確認することができた⁸⁾。

ここで TEM による観察の方法を簡単に記す：サザエ、アワビ、イシダミなどの採集直後の新鮮な材料を選び、殻口に近い真珠層成長表面の部位を注意深く切り出してエポキシ系の合成樹脂に包埋し、ダイヤモンドナイフを装備した超マイクロームで切片を作製した。この場合厚さは通常切片（0.1 μm 以下）より厚い 0.1～0.2 μm とした、これはもろいアラレ石を含むためである。超薄切片には、コントラストを上げるため、通常、酢酸ウランとクエン酸鉛による二重の電子染色を施す：しかしこの方法は、有機質構造の観察には適しているが、炭酸カルシウムの結晶が溶失してしまう（図 3）。結晶を残したい場合は無染色切片を使用した（図 8）。

TEM による観察の結果、予想されたように、結晶形成に先立つ、有機質の膜によって仕切られたコンパートメントの形成が確認された（図 3）。この外套膜外液中に形成される膜（シート）はグリシンとアラニンの多い繊

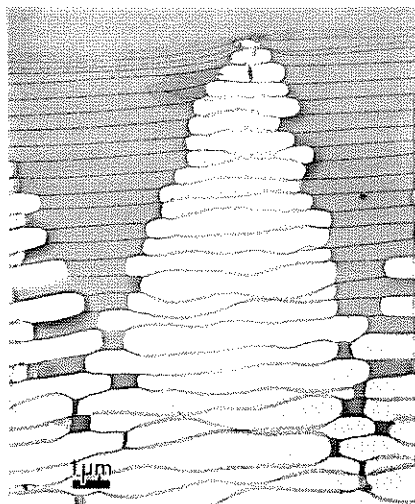


図3 トコブシ（巻貝）の真珠層成長表面の超薄切片。透過電子顕微鏡による写真（TEM）。酢酸ウラニルとクエン酸鉛による二重染色を施したためにアラレ石は溶けて、結晶のあった所は白く抜けている。平行に並んだ有機質のシートで囲まれた空間内で板状結晶が成長する

維性の蛋白からなり、約0.5ミクロンの間隔で平行に並ぶ。“シート”によって仕切られた外套膜外液中の空間（コンパートメント）内に閉じ込められるようにして、アラレ石の板状結晶が成長するのである。なお“コンパートメント”内で成長を続ける結晶の表面を直接覆っている薄く、電子密度のやや高い膜（エンベロープ）が存在する。この膜はアスパラギン酸の多い酸性蛋白で構成されており、結晶成長の誘導と促進の役割をもつものと考えられる^{5,8)}。

二枚貝と巻貝の比較

巻貝の真珠層の内部は前述のように円柱の集合体である；これに対して二枚貝では断面が煉瓦積み状を呈し（図4）、成長表面では結晶がゆるやかな階段状に並んでいる（図5）^{2,4,7)}。結晶が新たに形成される過程を比べると、巻貝の場合はすでに成長を始めている板状結晶の上面中央に結晶核ができて、つぎつぎと表面に対し垂直に積み重なって伸びてゆく方式であるのに対し、二枚貝の場合は板状結晶が斜に積み重なるようになる。構造の強度を考えると、二枚貝の煉瓦積み状は巻貝の円柱状配列に比べて、より強い構造のようにみえる。しかし巻貝の場合も前述の歯車のかみ合ったような円柱間の緊密な結合と、より丈夫な有機質シート（シートの中央にキチン質の薄板を含む^{1,6)}）の存在によって十分の強度を備えているものと思われる。

二枚貝の場合も成長表面の外套膜外液中に有機質の

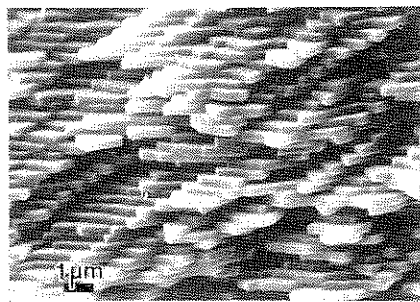


図4 アコヤガイ（二枚貝）の真珠層の破断面（SEM）。煉瓦積み状の結晶配列を示す

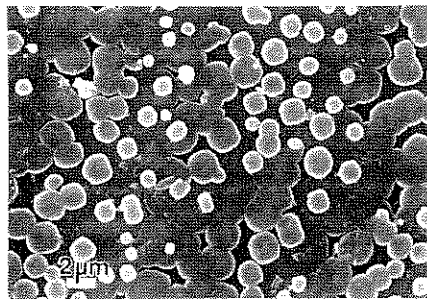


図5 アコヤガイの真珠層（SEM）。図4と同じ材料の成長表面。アラレ石の板状結晶は緩やかな階段状に配列する

シートが現れるが、巻貝のように顕著な多層構造はみられず、外液中に2, 3枚現れる程度である^{1,6)}。巻貝の場合には多層であるうえに表層の何枚かのシートは間隔が狭く、密度の高い表層シート群を形成する（図3）。この構造はかなり丈夫で、貝の軟体部が殻中に引込まれ、成長表面が海水に露出したときにも壊れず、表面保護の役割を果たす^{1,6)}（二枚貝では成長表面が海水中に露出することはない）。

巻貝は成長表面が狭いため、殻全体が二枚貝と同じ割合の成長を保つためには成長表面のより速い成長が必要となる。板状結晶の側方への成長速度が等しいとすれば、巻貝のピラミッド式は二枚貝に比べ真珠層全体の成長が速くなるはずである。この点でもピラミッド式成長は巻貝の場合に巧妙に適応した機構といえる。

葉状構造と呼ぶ、真珠層と似た層状の結晶配列を示す構造が、カキ、ホタテガイなど二枚貝の一部にみられる。表面はスレートぶきの屋根のようで（図6）、弱い真珠光沢をもつことがある。結晶は方解石である。

貝殻構造のさまざま

軟体動物の貝殻には数億年の進化の結果として、実に変化に富んだ構造の分化がみられる。アコヤガイなどの

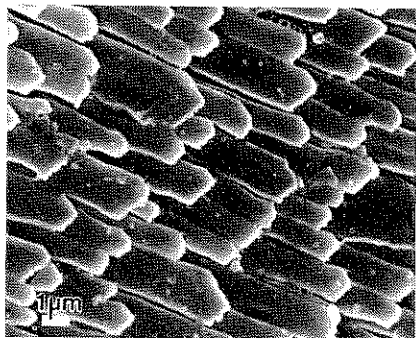


図 6 ホタテガイの内層（葉状構造）の成長表面（SEM）。結晶は方解石で、断面は真珠層に似た層状構造となる

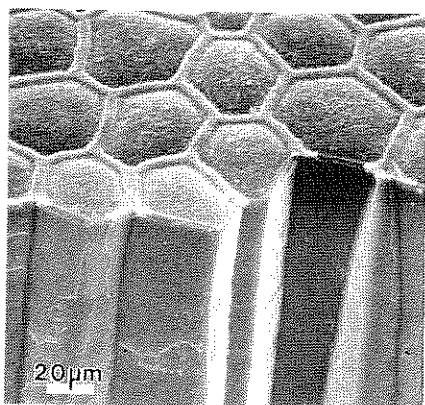


図 7 タイラギ（二枚貝）の稜柱層の表面（上半分）と破断面（下）（SEM）。方解石を主成分とする多角柱（稜柱）が平行に並び、その間にはちの巣状の有機質構造（稜柱間質）がある

二枚貝にみられる稜柱層は、真珠層と反対に、外層として現れるが、水を含んだ有機質がはちの巣のような形になり、多角柱の空間を方解石（時にはアラレ石）が埋めている（図 7）^{2,4)}。稜柱層はややフレキシブルな性質をもつ。さらに弾性の顕著な構造は内靱帯である。これは二枚貝の二枚の殻をつなぐ部分で、黒褐色を呈する。水分の多い有機質が大部分を占め、径 $0.2\mu\text{m}$ 以下の平行に並んだアラレ石の六角柱が埋入されている（図 8）。内靱帯は特殊な分化をとげた貝殻構造の一部で、閉殻筋（貝柱）の殻を閉じようとする力に対抗して、常に二枚の殻を開けようとする力を与えている¹⁾。

貝殻構造の中で最も進化した、しかも最も多くのグループにみられるものは初めに少し述べた交差板構造である。これは他の構造に比べ有機質の含量が小さいが、実際に切片で微細構造をみても、真珠層の場合の“エンペロープ”に相当する結晶を覆う薄膜が存在するだけ

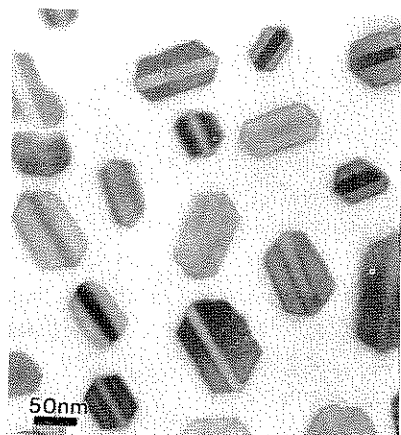


図 8 ハマガリの内靱帯の無染色切片（TEM）。平行に並んだ六角柱状のアラレ石が、水分の多い有機質中に埋入している。この切片は結晶の長軸に対し直角に切れている。結晶中心部に現れる明暗の逆転は双晶構造による

で、“シート”に相当する構造はまったくみられない；多くの場合内層として現れる。二枚貝でもアカガイのグループなどはこの構造を主体としているが、巻貝で真珠光沢をもたないもの（ホラガイ、イモガイ、陸産のカタツムリなど）はほとんどが交差板構造を有する。構造の基本単位となる結晶は細長いアラレ石（横断面は矩形に近く、約 $0.1 \times 0.4\mu\text{m}$ ）で、この結晶の束が互いに一定の角度で交差しながら積層構造を作っている^{1,5,9)}。有機質構造は少ないが、ほとんどアラレ石の結晶だけで強固な構造が作られている。交差板構造を SEM で観察する場合、破断面では斜に交差した結晶配列をみることができ、成長表面はかすかに縞模様を示すだけである（図 9）。交差板構造はきわめて少量の有機質の働きによ

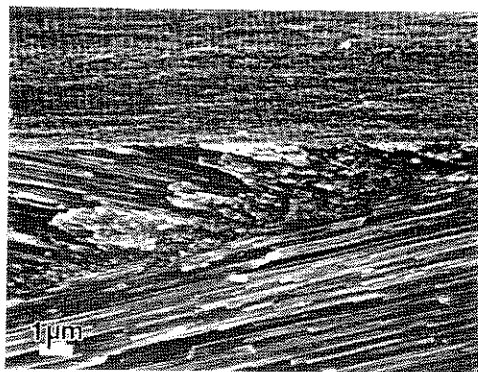


図 9 ウノアシ（腹足綱）の交差板構造（SEM）。図の下部は破断面で、アラレ石の細長い結晶の束が交互に並んでいる。上部 1/3 は成長表面でかすかな縞模様がみえる

って、複雑に入り組んだ構造を形成する点で、真珠層などに比べてはるかに効率よく作られた貝殻構造と考えられる。

おわりに

貝殻の主成分である炭酸カルシウム（アラレ石、方解石など）は生物界で最も普通の生体鉱物で、貝殻のほかサンゴ、ウニの殻、鳥の卵殻などにみられる。現在約 60 種の生体鉱物⁸⁾が知られているが、炭酸カルシウムと共にヒドロキシアパタイト（骨や歯の硬組織に含まれる）が最も重要なものである。これらが生体内で形成される機構（バイオミネラリゼーション）については多くの分野（生物、地学、医・歯学、化学など）の人々の密接な協力によって解明の努力が続けられている。中でも貝殻、特に真珠層は、単純で規則的な構成によって常に研究者の興味を引き付け、この分野で最も多くの成果をもたらした材料の一つである。今回述べた微細形態と共に、化学、結晶学などの研究も進められており、今後の進展が期待される。

文 献

- 1) 中原 皓：“海洋生物の石灰化と系統進化”（大森昌衛ほか編，東海大学出版会，1988）p. 87.
- 2) 和田浩爾：“真珠，そのできる仕組みと見分け方”（全国宝石学協会，1982）.
- 3) 都郷義寛，鈴木清一：“海洋生物の石灰化と系統進化”（大森昌衛ほか編，東海大学出版会，1988）p. 113.
- 4) 小林巖雄：“海洋生物の石灰化と系統進化”（大森昌衛ほか編，東海大学出版会，1988）p. 97.
- 5) H. Nakahara: *Venus* (Jap. J. Malac.) **38**, 205 (1979).
- 6) H. Nakahara: “Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems” (ed. by S. Suga and H. Nakahara, Springer-Verlag, Tokyo, 1991) p. 343.
- 7) S. W. Wise: *Eclogae Geologicae Helveticae* **63**, 775 (1970).
- 8) H. A. Lowenstam and S. Weiner: “On Biomineralization” (Oxford Univ. Press, 1989).