

貝化石の科学

鈴木 清 一

1. はじめに

貝化石は文字通り貝の化石である。貝も化石もよく知られたもので、知らない人はほとんどいない。どちらも良いイメージで受けとめられている。貝は縄文の昔から食糧や装飾品、玩具として人々の生活にとけ込んでいるし、化石は、直接みたことがなくても、恐竜やアンモナイトのような古代の珍しい生物の証拠として新聞やテレビでしばしば報道され、浮世離れたロマンの世界へと導いてくれるからである。ところが、貝化石となると、評判はいま一つである。博物館見学などでも貝化石の展示コーナーは素通りする人が多い（人気のあるアンモナイトも貝化石だが、大半の人は別物と思っている）。貝化石は食べられないし、珍しくもないからであろう。貝と化石の場合には、一方は生活密着型、他方は非現実型として、それぞれのイメージが明白であったのが、貝化石では非生活型で現実型になってしまい、貝と化石のどちらの良いイメージも失われているのである。では、何故に今更「貝化石の科学」なのであろうか。第1には、貝化石は食べられなくても貝であり、珍しくなくても貴重な化石であることを示して、貝化石に向けられた偏見を解消したいからである。第2には、貝化石に秘められた様々な現象の多くは、貝化石に限らず、自然界に広くみられるもので、貝化石を材料に広範な自然科学を学ぶことができるからである。冒頭に、貝も化石もよく知られていると述べたが、厳密には、それらの存在は知られているという意味で用いたつもりである。それらの実体については、案外知られていないのが実状ではなかろうか。

2. 化石とは何か

a. 化石の定義

化石に対しては、それぞれの人に自分なりのイメージがあり、多分それは化石に違いないのだが、「化石とは何か？」と改めて問われると、答えにくいものである。一般に化石は「過去の生物の遺物」と定義されている。単純明快な定義であるが、少々補足説明が必要である。過去といっても、昨日や1週間前を示しているわけではなく、はるかに古い地質時代（有史時代以前）をいう。2番目に、化石はあくまでも生物に関わるものであって、非生物学的に生成されたものや人の手が加えられて創造されたものは化石として扱わない。例えば、波の作用を受けながら形成された地層の表面が文字どおり波打っていることがあり、これを「漣（さざなみ）の化石」と称して観光名所となっているところが各地にみられるが、これは化石ではなく、「漣痕（れんこん）」という堆積構造である。比喩的に用いられたにすぎない。また、石器や土器などの考古学的遺品も化石ではない。かつてのごみ捨て場である貝塚も同様である。3番目に、遺物には生物の遺体（体化石）だけでなく、生活の遺跡（生痕化石）も含まれていることを忘れてはならない。恐竜の化石というと、多くの人はその骨格を思い浮かべるであろうが、足跡なども化石の一部なのであり、後で述べるように、時には遺体以上に重要な役割を果たす場合がある。

ちなみに、化石を研究対象とする分野の学問を古生物学といい、化石学とはいわない。ならば、化

石と古生物は同じ意味なのであろうか？否である。定義にある通り、古生物は過去の生物であり、化石はその遺物である。私たちが直接みることができるのは化石であり、古生物は想像できてもこの目でみることはできないのである。古生物学は化石を題材に古生物やその生活環境を復元するという、ロマンに満ちた分野なのである（近年の古生物学はもっと幅広く、多様なテーマを包括している→化石研究会、2000参照）。

ところで、「化石」という言葉に引きずられて、多くの人は化石は石になっているものという印象があるようである。このためか、護岸工事などで海底から浚渫された堆積物中の貝殻に対して「半化石」なる名称を与えることがある。死んでからかなり時間が経っているが、完全に石化しているわけでもないと判断して、そう呼んだのであろう。気持ちは分かるが、科学的には相応しい用語とはいえない。化石の定義には、石になるか否かは含まれていないからである。

b. 化石の二面性

定義にあるように、化石は（古）生物としての側面を持つと同時に、通常は地層の中に埋もれているので、地層を構成する堆積物の一部でもある。したがって、化石は生物学的な情報と地質学的な情報の両方を私たちに提供することになる。体化石の場合、その生物学的情報とは古生物が生きていた時に備わった特徴であり、古生物の種類や容姿、サイズ、年齢、傷病の経歴などの決め手になる。また、地質学的情報は古生物の死後、堆積物として地層に埋没し、発見されるまでに備わった特徴のことで、堆積場までどのようにして運ばれてきたか、埋没後にどのように変化したかなど、地層形成の要因やプロセスを解明する証拠が残されている。

とはいえ、化石の持つ生物学的情報は、現生生物のそれとは比較にならないほど少ないし、地質学的情報が付加されるほど生物学的情報は減少してゆくのが普通である。このような体化石の限界を補ってくれるのが、生痕化石である。

c. 化石の種類

化石にはどんな種類があるのであろうか。まずは定義に基づいて考えてみると、生物学的区分と地質学的区分があることが分かる。生物学的区分とは、現生生物同様に、生物分類学に基づく区分であり、一般にいう化石の種類とはこれを指す。したがって、化石には分類学上の名称（学名やその和名）が与えられることになる。地質学的区分は遺体や痕跡の残り方による区分であり（表1）、次の4タイプがある。1）生体時のものがそのまま残ったもの（現物化石）、2）岩石や鉱物で交代・置換されたもの（交代化石）、3）岩石に形態の印象型が残ったもの（印象化石）、4）元の状態から質や形が大幅に変化したもの（変質化石）、とくに岩石中から抽出され、分子レベルで生物体に由来することが明らか炭化水素類は化学化石と呼ばれる。

この他にも化石の種類として、いくつかのタイプがある。後述の示準化石、示相化石はそれぞれ、生物進化や環境への適応という生物学的側面と、地層の形成という地質学的側面の両方を組み合わせた包括的な概念である。また、化石の産状（地層への含まれ方）に注目した現地性化石、異地性化石という用語もしばしば使用される。現地性化石とは古生物が生息していた場所で地層に埋もれて化石

になったもので、異地性化石とは死後に水流などによって運搬されて、生息域とは異なる場所で堆積したものである。体化石の多くは異地性である。これは、岩礁に固着するなど死後も移動しにくい生物や地層への埋没そのものが死因である場合を除き、遺体は他の堆積物とともに、風化、削剥、運搬、沈積という一連の堆積過程を経て地層へ埋没するのが普通だからである。一方、足跡や巣穴など生痕化石の大半は現地性である。これらが風化や削剥を被れば、ただちに消滅してしまい、化石として残らないことはすぐに理解できる。示相化石となるものは、現地性であることを前提にしているので、生痕化石はこの意味でも重要である。ただし、痕跡の作り主（古生物）を特定しにくいという難点もかかえている。

さらには、大型化石と微化石という概念がある。これは、一言でいえばサイズによる区分で、大型化石はその個体の識別・鑑定が肉眼でできるもの、微化石はそれが顕微鏡などの像拡大手段を用いて行われるものである。しかし、大型化石として扱われるもの、例えば貝化石の中には成体であっても体長1mmに満たない種類も含まれるし、逆に微化石の間でも肉眼観察で充分識別できるサイズの種類もあり、厳密な区分基準があるわけではない。ただ、微化石には大型化石にはないいくつかの利点があるため、地層の年代決定や古環境解析など応用面で利用されることが多い。地下深い場所から掘り出されたボーリングコアの調査では、少量の岩石中に多数含まれている微化石が決定的な役割を果たすのである。微化石の研究分野は微古生物学と呼ばれ、古生物学の中で独自の体系を持っている。

表1 化石の地質学的区分（井尻・秋山，1992を一部修正加筆）。

		現物化石	交代化石	印象化石	変質化石
化石 (過去の生物の遺物)	遺体	殻、歯、骨、棘角 石灰藻 有孔虫、珪藻など単細胞生物殻、花粉 凍土中のマンモスタール層中の動物 ミイラ化した動物 岩塩中のバクテリア	殻、歯、骨、棘角 珪化木 バクテリア 心臓、血管	殻、歯、骨、棘角 木の葉 皮膚、鱗	石炭 石油 天然ガス 石灰岩
	生痕	足跡 這い跡 穿孔跡 巣穴 ストロマトライト	胃の内容物 糞	食性 交尾 出産 死	リン鉱（グアノ） イオウ 褐鉄鉱 綉状鉄鉱 琥珀

d. 役に立つ化石

上述のように、化石は様々な情報を持っているので、地球、とくにその表層の歴史を解き明かす古生物学とその応用分野の研究を大いに発展させてきた。人が抱く最大の科学的関心事の一つである生物進化の理論は化石の証拠によって裏打ちされることになる。地層や岩石の生成年代を決めるにはいくつかの方法があるが、化石は地質年代決定の重要な手段となる。すべての化石が有効とはいえないが、例えば、三葉虫が発見されれば、それを含んでいた地層は古生代のものと特定できるのである。

このように、時代決定に有効な化石を示準化石という。また、ある化石はそれを含んでいた地層がどのような環境下で堆積したのか、推察する際の貴重な手がかりとなる。例えば、造礁性サンゴを含む地層は暖かい浅海で堆積したものとみることができる。このように、堆積環境の推察に有効な化石は示相化石と呼ばれる。

化石が役に立つというのは、研究材料としての場合には限らない。実は私たちの日常生活に欠かせない重要な役割を持っているのである。主要なエネルギー源である石油、石炭、天然ガスは、化石燃料と呼ばれる通り、化石そのものなのである。石炭はともかく、石油や天然ガスが化石というのには首を傾げる人もいるだろうが、これらは微生物などからもたらされた有機成分が地層中で変化して生成され、特定の場所に移動集積したものである。石油や天然ガスが生物起源であることは、その分子構造上の特徴から解明されている。このことを理解しても、未だ納得のいかない人は、石油や天然ガスは流体で他の化石のような形がないことを気にしているのではないだろうか。もう一度、化石の定義の項をみてほしい。化石は固体であると限定されていないことに気がつくであろう。

鉱物資源の中にも化石であるものがある。石材やセメントの原料となる石灰岩はサンゴなどの石灰質の骨格を持った生物に由来するものが多い。耐火レンガや七輪の材料である珪藻土は文字通り微小な珪藻の殻化石が密集している堆積岩である。リンや窒素に富む肥料としてペルーなどから輸入しているグアノは海鳥の糞化石である。貝殻化石がニワトリの飼料や土壌改良材に用いられた例もある。かつて生物とは無縁と考えられていた金属鉱石の中にも、化石といえるものがあることが次第に明らかになってきた。現在世界で採掘されている鉄鉱石の90パーセントは縞状鉄鉱層という酸化鉄を含んだ堆積性鉄床のものであるが、形成された時期が約20億年前と大変古く、より新しい時代には形成されていない。このことから、縞状鉄鉱は、地球上に光合成を営む生物が繁栄し始めた頃（光合成は35億年前のシアノバクテリアから始まり、25億年前頃の藻類の出現により活発化した）、それまで海水中にイオンとして蓄積されていた鉄が光合成で排出された酸素と結合して酸化鉄のコロイドとなり、海底に沈積して形成されたという考えが主流になっている。縞状鉄鉱は藻類の生理現象（光合成）の産物であり、生痕化石なのである。火山地帯にみられる硫黄鉄床の一部も、硫黄バクテリアが硫化水素を酸化して沈殿させたものと考えられている。美しい化石は装飾品として昔から親しまれていた。小型のアンモナイトや琥珀（こはく）はペンダント、カフスポタンなどに加工される。ちなみに、琥珀は樹木が排出した樹脂が石化したものであり、生痕化石である。中には、樹脂を吸いにきた昆虫が樹脂に取り込まれてそのまま化石になったものもあり、虫入り琥珀として珍重されている。

こうしてみると、化石は日常生活の非常に広い範囲に登場してきて、想像以上に身近な存在であることに気づくであろう。

3. 貝とは何か

a. 生物学的特徴

軟体動物門に所属する動物のうち、貝殻を保有するものを一般に貝類と呼んでいる。また、無殻の軟体動物も個体発生の早期には貝殻を作り、成体になるにしたがってそれが退化したり、内骨格化することから、軟体動物全体を指して貝類と呼ぶことも多い。体制上の基本的特徴として、体は左右対

称で体節構造はなく、頭、足、腹（内臓部）の区別があり、体の大部分を被う外套膜から貝殻を分泌し、外套腔（外套膜で囲まれた空間）に呼吸器系（鰓）、排泄系、生殖系がある。しかし、分化が進んだグループでは基本体制からかなり変化する傾向もみられ、二枚貝類では頭（中枢神経）を失っている。

発生学的には、卵から孵化してトロコフォア（担輪子幼生）となり、ヴェリジャー（被面子幼生）を経て成体となる。トロコフォア期の存在は環形動物門と共通しており、軟体動物と環形動物は共通の先祖から別れて進化したと考えられている。ヴェリジャー期の存在は軟体動物特有であり、貝殻はこの段階から形成されるが、当初は有機質の殻で鉱物質の沈着は少し遅れて開始するという。この時期に形成される貝殻は原殻と呼ばれ、後に形成される成貝殻とは表面装飾や内部構造が多少異なっている。ちなみに、軟体動物の性機能にはいくつかのタイプがあり、1) ヒトと同様に生涯を通じて雌雄の区別があるもの（雌雄異体型）、2) 同一個体中に卵巣と精巣が形成され、両性が共存するもの（雌雄同体型）、3) 生涯の途上で性が交代するもの（性転換型）などが知られている。

表2 軟体動物の分類、生息域と種数。

軟体動物門 (Phylum Mollusca)	生息域	化石種	現生種	日本現生種
単殻綱 (Monoplacophora : ネオピリナ類)	海	50	4	0
多殻綱 (Polyplacophora : ヒザラガイ類)	海	100	1000	100
無殻綱 (Aplacophora : カセミミズ類)	海	-	165	15
腹足綱 (Gastropoda : 巻貝類)	海, 淡水, 陸上	15000	105000	4000
頭足綱 (Cephalopoda : タコ, イカ, オームガイ)	海	10500	730	200
斧足綱 (Pelecypoda : 二枚貝類)	海, 淡水	15000	20000	1500
掘足綱 (Scaphopoda : ツノガイ類)	海	200	350	60
吻殻綱 (Rostroconchia : 絶滅群)	海	?	-	-

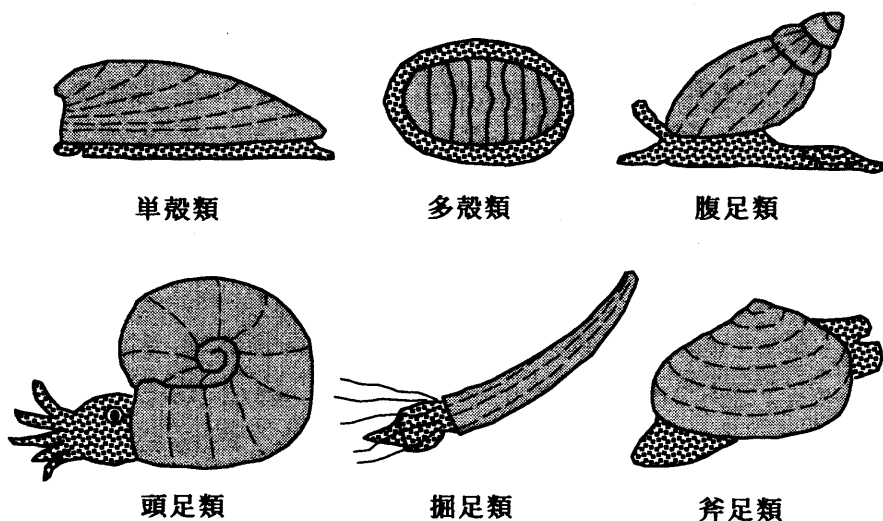


図1 主な軟体動物の形態。

b. 軟体動物の分類と進化

動物界において、軟体動物門は節足動物門に次ぐ大群（約17万種；全動物の11%）であり、化石では最も種数が多い（約4万種；31%）。軟体動物の分類基準には様々な形質が用いられ、本質的には軟組織の形質が重視される。しかし、軟組織が化石になる例は極めて少なく、貝化石として残るのは貝殻の部分だけであることがほとんどである。それでは貝化石の分類学的研究は不可能なのかというと、幸いなことに、貝殻には驚くほど多種類の形質が含まれていて、貝殻に基づく分類法が体系化されている。こうして軟体動物は、化石種のみからなる絶滅群も加えて、8綱に分類される（表2、図1）。

このうち、単殻綱は原始的な体制をもち、系統的に最も古い群とみなされている。単殻類の貝殻付着筋（貝柱）の発達仕方などに体節構造の名残がみられる、というのが理由の1つである。化石記録からみても、単殻綱は軟体動物の中では最古のグループの1つであり、カンブリア紀最初期（約5億7千万年前）に既にいくつかの種に分化していることが知られている（したがって、軟体動物の出現はより以前、恐らくは原生代末期の6億年前頃までさかのぼると考えられている）。カンブリア紀の間を通じて、この単殻綱から他の綱が次々と分かれていき、オルドビス紀前期（約5億年前）にはすべての綱が出揃ったのである。なお、単殻類は当初は化石のみで知られ、その産出も古生代の地層に限られていたが、1952年に東太平洋の深海（3600 m）から現生種が発見され、その解剖学的所見が明らかにされた。このように、原始的体制を維持したまま生き残っている生物を生きている化石（living fossil）と呼び、系統進化の解明において重視されている。

多くの人が貝といえば巻貝と二枚貝を想像するように、軟体動物の代表的存在はこの2つであり、それぞれ腹足綱、斧足綱と呼ばれる大群である。これらの種数が多いのは様々な理由があるが、生息域の拡大も一因であろう。軟体動物は基本的には海の生物であるが、この2綱には陸域へ進出したグループが含まれている。陸域では地形的な障害によって地理的に隔絶されることが多く、地域毎の個体群が互いに交流することがないために、次第に別種へと分化してしまうのである。離れた湖や河川に棲むものが交流するためには、地殻変動や氷河性海面変動によって海面が低下し、河川がつながるのを待たねばならない。腹足綱のあるものは陸上を自由に徘徊するが、これとて一山越えるのは至難のわざなのである。また、腹足綱、斧足綱は生活様式も多様化している。軟体動物の多くは足を使って底質上を這い回るが、これら2綱中には、この他に、砂泥中に潜るもの、岩礁などに固着するもの、水面を浮遊するもの、水中を遊泳するものもみられる。これも立体的に生息域を拡大したとみることができる。

ところで、水中を遊泳する軟体動物の代表格はやはり頭足綱であろう。この類は活発な運動を保証して、大きな目を持っていることが特徴である。また、足も底質上を這うための器官ではなく、触手としての役割が強くなっている。頭足綱は現生種よりも化石種が圧倒的に多い。これは、中・古生代に繁栄したオームガイ、アンモナイトのグループが白亜紀末（約6千5百万年前）を境に大幅に衰退・絶滅してしまったからである。優れた運動機能を持ちながら、繁栄を続けることができなかったことは大きな謎である。

4. 貝殻の構成物と機能

a. 生鉱物の種類と機能

貝殻のように、生物が作る鉱物を生鉱物（バイオミネラル）といい、生鉱物を作ることを生鉱物化作用（バイオミネラリゼーション）という。この作用には生物制御起因と生物誘発によるものとの2つのタイプがあり、渡部（1997）は次のように定義している：

- 1) 生物制御起因の生鉱物化作用：生物体の生理生化学的活動によって生物体の内外に鉱物体、硬組織が形成される現象で、その活動は鉱物形成を目的に生物体に計画されたものである。
- 2) 生物誘発の生鉱物化作用：生物活動に誘発されて、生物体内外で鉱物が形成されることで、硬組織は発達せず、その生鉱物の構成物質の一部は生物から排泄される場合が多いが、すべて環境中に存在し、生物から直接供給されないケースも含まれる。

つまり、1) は、ある種の生物が生存に必要な何らかの役割を持つ鉱物を作ることであり、貝殻や脊椎動物の骨格のように、生鉱物はその生物特有の種類、形態であることが多い。一方、2) は、生物活動自体は鉱物形成を目的にはしていないが、結果として鉱物形成の一因となることであり、例えば、硫酸還元菌がエネルギー代謝の結果として硫化水素を発生させ、その硫化水素が環境中の鉄イオンと結合して黄鉄鉱を沈殿させることなどはこれに相当する。この場合、黄鉄鉱は硫酸還元菌の生存に特別な役割があるわけではない。このような定義に従えば、生鉱物を作る生物の種類はバクテリアから哺乳類まで極めて多岐にわたり、鉱物の種類も多様であることがうなずける（表3）。また、生鉱物は有機体よりも化石としてはるかに残りやすいので、化石の研究に大いに貢献していることも理解されよう。

ところで、生物制御起因の生鉱物は、一般には生物の体組織の一部であり、生命維持のための役割を持っている。代表的な機能としては生物体の保護と支持があげられる。貝殻、

カニの甲羅、サンゴ骨格など無脊椎動物の外骨格はこれら両機能の典型例である。古生代の始め、約5億数千万年前に有殻無脊椎動物が爆発的に出現・進化したのはこれらの機能を獲得したためとみられている。それまで植物（藻類）や腐泥から栄養摂取を行っていた無脊椎動物の中に食肉の習性がはやりだし、動物間の競争が激しくなって、外敵から身を守るための保護組織や、体制の大型化、機敏な行動などを保証する支持組織が急速に発展したというのである。脊椎動物は支持組織としての脊椎の獲得により、その発展が導き出されたといえる。イネ科植物のプラントオパールも茎を直立させ

表3 主な生鉱物の種類と分布。

生 鉱 物		植 物	原 生 動 物	海 綿 動 物	腔 腸 動 物	外 肛 動 物	腕 足 動 物	環 形 動 物	軟 体 動 物	節 足 動 物	棘 皮 動 物	半 索 動 物	脊 椎 動 物
炭 酸 塩	アラレ石	○		○	○	○		○	○	○		○	○
	方解石	○	○	○	○		○	○	○	○			○
	高マグネシウム方解石	○	○	○	○	○		○	○	○	○		○
珪 酸	オパール	○	○	○				○					
磷 酸 塩	ハイドロキシアパタイト						○						○
	フランコライト						○		○				○
	デーライト								○				
硫 酸 塩	石 膏				○								○
	セlestait		○										
	重晶石		?										
酸 化 物	磁鉄鉱								○				
	針鉄鉱			○					○				
	ブルース石	○											
沸 化 物	蛍 石								○	○			
シ ュ ウ 酸 塩	ウェーウエライト ウエデライト									○			○

る役割があるといわれている。このほか、動物の歯は食物摂取に重要であり、骨組織とともにカルシウムの貯蔵の役割を担うこともよく知られている。脊椎動物は方解石またはアラレ石質の耳石を持つが、これは重力を感知して体の平衡を保つための感覚器官である。巻貝の口には歯舌という食物をこすり取るための器官があるが、一部の巻貝の歯舌は磁鉄鉱でできており、方向感覚器の役割もあるという。有肺類（巻貝の一群、いわゆるカタツムリ類）の中には、恋矢（れんし）というアラレ石質の器官を持つものもある。恋矢は交尾中に相手の体に突き刺して刺激を与えるものであり、生殖機能に関係した器官とされている。

b. 貝殻物質

貝殻は外套膜という内臓器官を包んでいる薄い膜状の組織から分泌・形成され、鉱物化した殻質層とその外側を被う有機質の殻皮からなる（二枚貝ではさらに左右の殻を連結する有機質か弱く鉱物化した靱帯がある）。殻皮は外套膜外面を環境から隔離して殻質層の形成場を保証する重要な役割を持ち、どんな種類の貝類でも形成されるが、多くの貝類では、極薄な上に最外面にあるために貝の生存中でもその大半が失われてしまう。殻皮が比較的厚く、十分に成長してからも良好に残っている例は、タニシやドブガイ、シジミなどの淡水生または汽水性の種類に多くみられる。これは、淡水や汽水が大気中の二酸化炭素を多く取り込んで酸性化していることに関係がある（海水は弱アルカリ性である）。鉱物化した殻質層がこれらの環境水にさらされると溶解してしまうので、これを防止するために殻皮が厚く形成されるのである。海生種でも殻皮の厚いものがあるが、この場合の殻皮は別の役割を持っているのであろう。

貝殻の主体である殻質層は炭酸カルシウム結晶がほとんどを占めるが、少量の有機基質（コンキオリン）を含んでいる。有機基質はタンパク質と糖質からなり、タンパク質のアミノ酸組成は貝の種類や後述する構築構造のタイプによって異なる。有機基質には炭酸カルシウム結晶内に含まれるものと、薄膜や網目状繊維を呈して結晶間に挟まれているものがある。結晶内の基質はカルシウムイオンを結合させて結晶の形成を促し、結晶間の基質は結晶の成長方向を規制して特有の結晶形態や配列を決定するといわれている。また、結晶間の基質には、貝殻に弾力性を持たせる役割があるとする説もある。有機基質は殻質層重量の1%前後でしかないが、不可欠の構成物なのである。貝の種類によっては、これらの他に有機性色素を含み、特有の殻色や殻表面の装飾模様を彩る場合がある。

貝殻（殻質層）の炭酸カルシウム結晶は鉱物種としてアラレ石（斜方晶系）と方解石（六方晶系）の2種類がある。貝の種類によって、1) アラレ石だけのもの、2) アラレ石と方解石の両方からなるもの、3) 大半が方解石で少量のアラレ石を含むもの、4) 通常はアラレ石からなり、同種内のある個体群にのみ偶発的に方解石が形成されたもの、など様々である（表4）。しかし、殻質層の鉱物がすべて方解石であるという種類はなく、たとえわずかでもアラレ石が含まれている。貝類全体としてみれば、アラレ石だけのものが圧倒的に多く、方解石を含む貝殻は限定された分類群にみられるにすぎない。また、これまで調べられた限りでは、方解石を持つ貝殻も幼貝期にはアラレ石のみで構成されていることが知られている。これらのことから、アラレ石が貝殻鉱物の基本であり、方解石は、軟体動物の進化の過程で、ある分類群で獲得され、発展した形質とみられている。

表4 貝殻の構成鉱物.

鉱物	軟体動物
アラレ石	単殻類, 多殻類, 頭足類, 掘足類, 多くの腹足類, 多くの斧足類
アラレ石+方解石	一部の腹足類 (カサガイ, サザエ, アワビ, タマキビ, アカニシなど) 一部の斧足類 (イガイ, アコヤガイ, ウミギク, ミノガイなど)
方解石»アラレ石	一部の斧足類 (ホタテガイ, カキなど)
アラレ石 (+方解石)	ツキガイの仲間やアサリの仲間
高マグネシウム方解石	アオイガイ (カイダコの偽殻)

アラレ石と方解石は化学的には同質でCaCO₃であり、両者が異なるのは結晶構造（とそれに伴う物性）である。このような関係を同質異像または多形といい、通常は温度や圧力などの物理学的条件に従って、結晶構造（鉱物種）が決定される。地球表層の低温・低圧の環境下では、方解石が形成されるのが普通で、アラレ石は温泉沈殿物のような特殊な条件での生成物にみられるにすぎない。しかし、生鉱物としてのアラレ石は、貝殻に限らず、多様な生物の硬組織に認められる。この理由の正確なところは不明であるが、有機基質が関与している可能性が高い。有機基質は上述した役割以外に、鉱物種の決定権も担っているものと考えられるのである。なお、生鉱物としての方解石には、カルシウムの一部（一般に数%~20%程度）がマグネシウムで置き換えられた高マグネシウム方解石と、マグネシウムや他の元素をほとんど含有しない低マグネシウム方解石の2つのタイプがあるが、貝殻を構成する方解石は後者の低マグネシウム方解石である。ただ、アオイガイという頭足類のカイダコが作る殻は、例外的に高マグネシウム方解石からなり、アラレ石もまったく含まれていない。アオイガイはカイダコの足が変形した部分から分泌され、他の貝殻のように外套膜からではない。このため、アオイガイは一般の貝殻とは区別して偽殻と呼ばれるが、構成鉱物の性質からも貝殻とは異質なものであることがいえそうである。

ところで、同一種の貝殻は大きくても小さくてもほとんど同じ形をしている。変態後の成長過程において形を変えることはない。この現象は生物の成長一般に共通することである。普通、生物の体は、風船が膨らむように、体の各部分が均等な割合に成長することで同じ形を維持している。人の骨のような硬組織においても、骨中の細胞が骨を作り替えながら、同様の成長様式で形を保っている。しかし、貝殻は生物体の外に分泌される無細胞の組織で作られ替えることができない。古い貝殻の上に新しい貝殻物質を次々と付け加えて成長してゆく、いわば、雪だるまのように成長するのである（付加成長という）。このタイプの成長様式をとりながら、貝殻の形が一定なのは、等角らせん状に巻くためである。この形は腹足類や頭足類に典型的であるが、他の軟体動物にも当てはまる。二枚貝の殻形は極端に開いたらせんとみなされる。

5. 貝殻の内部構造

一般に、貝殻（殻質層）内部の微細構造を総称して貝殻構造（殻体構造：shell structure）と呼び、殻層構造、構築構造、成長構造、管状構造の4種類が識別されている（図2）。

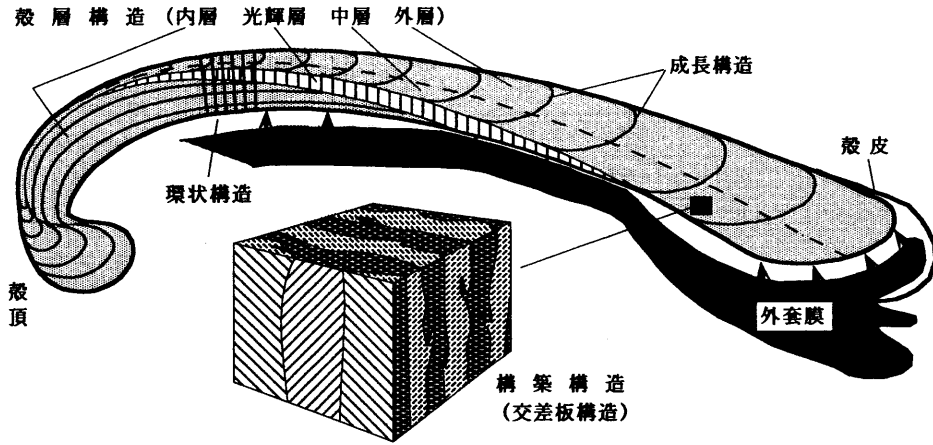


図2 二枚貝殻の模式断面図.

a. 殻層構造

二枚貝の殻の内面をみると、殻の中央部と周辺部で違った質感を持つものがある。このような貝殻を割って断面をみると、内部が均質ではなく、いくつかの層に分かれていることが肉眼でも分かる。この層を殻層といい、殻層の累積様式を殻層構造という。二枚貝では、殻の外側から内側に向かい、外層、中層、光輝層、内層に区分される。

巻貝ではカサガイ類など一部はこれと同じ構造であるが、大半は光輝層が形成されない。また、外層と内層の2殻層のものもみられる。他の軟体動物でも、2～4殻層に区分される。殻層構造は、各殻層が外套膜の異なる部分から分泌され、その形成方向や様式の違いに起因して生ずる構造である。光輝層は外套膜が貝殻に密着する套線部と筋痕部で形成される。外層は外套膜の周縁部から分泌され、中層は套線部と周縁部の間の部分で形成される。一方、内層は套線部よりも内側の広範な中央部分で形成される。

殻質層内部に殻層構造が生じたのは何故であろうか。各殻層の厚さの変化に注目す

表5 構築構造とその主要分布。

構築構造	単殻類	多殻類	腹足類	頭足類	斧足類	掘足類
粒状構造 (アアレ石)			○		○	
均質構造			○		○	○?
アアレ石稜柱構造					○	
混合稜柱構造			○		○	
放射状稜柱構造	○	○	○	○	○	
不規則稜柱構造	○		○	○	○	○
光輝構造			○	○	○	
繊維構造			○		○	
柱状真珠構造	○		○	○	○	
シート状真珠構造					○	
重真珠構造					○	
交差板構造	○	○?	○		○	○
微交差板構造					○	
原交差板構造			○			
複合交差板構造			○		○	
粒状構造 (方解石)			○		○	
方解石稜柱構造					○	
繊維稜柱構造			○		○	
葉状構造	○		○		○	
ブロック構造			○		○	

ると、外・中層と光輝層は貝殻の頂部から成長端に向けて次第に厚くなっているのに対し、内層はむしろ頂部（殻頂）の方で厚い。この結果、貝殻はどの部分でもほぼ同じ厚さになっている。これは貝殻の基本機能が生物体の保護であることを考慮すると、重要な意味を持つことになる。つまり、内層は他の殻層が薄い部分を内張りして補強し、保護機能の効果を高めているのである。他の殻層についても、外層は表面装飾の多様化を促し、逆に中層はその内面を円滑化するなど異なる機能が考えられている（鈴木他、1996）。殻層構造は、付加成長という強い規制の中で、貝殻が多角的な機能を持つことに関連して、生じたものではないだろうか。

b. 構築構造

貝殻を構成している鉱物結晶や有機基質は、マイクロメートル（ μm ）サイズの微小なものである。構築構造は、この貝殻構成物が特定の規則性を保って沈着するために生ずる構造である。その種類は20種類程度が知られており（表5）、結晶の種類、形態、サイズ、配列様式や、有機基質の種類および賦存様式などで識別される（図3）。構築構造の識別には、通常は、光学顕微鏡や電子顕微鏡が必要であるが、真珠構造や葉状構造などは、その光沢から肉眼的な判断が可能である。真珠構造の名称は文字通り装飾品の真珠に由来するものであるが、真珠は真珠構造を作る能力のある貝が、丸い形の貝殻を作ったものであるから、驚くにあたらない。天然真珠は外套膜と貝殻の間に偶然に侵入した粒子を核にして貝殻物質が沈着したものである。養殖真珠は、貝のいろいろな器官の中に、貝殻を球状に削った核とともに他の貝から切り取った外套膜片を移植して発育させ、核の周りに新たに貝殻を作らせたものである。

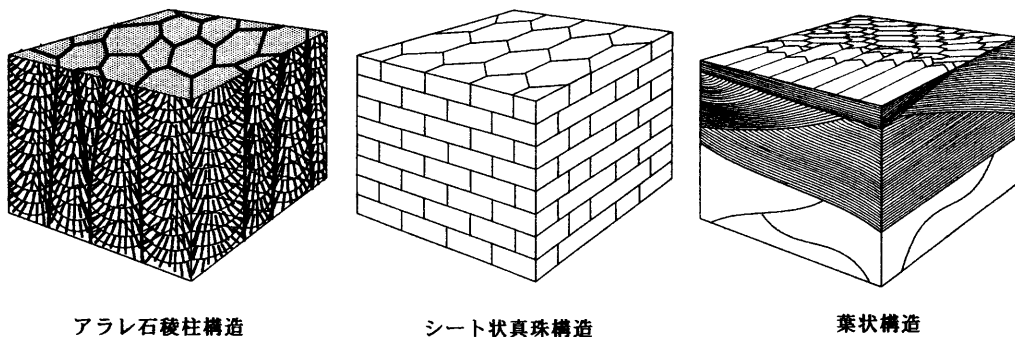


図3 構築構造の結晶形態と配列を示す模式図。

なお、構築構造の種類が20種類に及ぶことは驚異的である。このような多様化は他の硬組織にはみられない。しかも、どの殻層がどの構築構造からなるかは貝の種類によって特定しており、現生二枚貝だけでも、50近い構造組み合わせパターンが認められている（魚住・鈴木、1981）。これらのことから、貝殻はその外部形質だけでなく、内部構造にも、系統進化の跡を潜ませているとみなされるのである。二枚貝の場合、全層アラレ石質粒状構造からなる組み合わせを起源として、真珠構造を含む組み合わせの系列と交差板構造を含む組み合わせの系列に2分化したと考えられている。真珠構造の系列には岩礁に固着して生活する種が多く、交差板構造の系列には砂泥中に潜る種が多い。貝が真珠構造を作るのは、

美しく着飾るためではなく、機械的強度に優れているためであろう。ただし、この構造の形成には、有機基質を多量に必要とし、これを合成するエネルギー消費の大きいことが難点である。一方、交差板構造は細長い結晶を並べて薄板を作り、その薄板を結晶の向きをかえて何枚も張り合わせたような構造で、ベニヤ板のようにになっている（図4）。このため、機械的強度は比較的高いが、真珠構造には及ばない。しかし、有機基質は少量しか含まれておらず、エネルギー消費は小さい。それぞれ一長一短がある。2系列への分化はどちらを選択するか、その選択の結果ではないだろうか。興味のあるところだが、詳細は不明である。

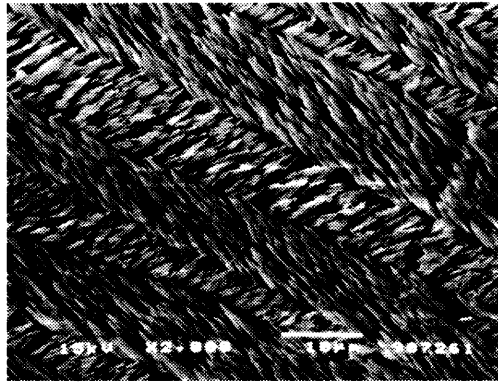


図4 交差板構造の走査型電子顕微鏡写真。

c. 成長構造

成長構造は貝殻の付加成長の際に、付加速度（分泌速度）が一樣でないために形成される。樹木の年輪などと同様である。一般に、成長が速い時に鉱物結晶の相対量が多く、遅い時に有機基質の相対量が多くなる。このため、貝殻の断面では明暗の縞状バンドとして観察され、成長線と呼ばれる。貝殻の種類によっては、断面ばかりでなく、外表面でもみられる。殻の輪郭と相似形の曲線が、殻の頂部を起点に成長端に向かって多数並んでいるので、誰にでも直ぐに識別できる。このタイプの成長構造は、構築構造の結晶配列と重複して形成され、アラレ石稜柱構造にみられるように、構築構造の要素の1つになっている場合と、交差板構造のように、構築構造に無関係の場合があり、後者の場合は構築構造の識別を困難にすることもある。また、2種類の構築構造が交互に累積して成長構造をなすタイプもあり、多様である。

成長構造には、バイオリズムに伴って周期的に形成されるものの他、準周期性のものおよび非周期性のものが認められる。周期性のものでは、地球の自転、公転による日周期、年周期、月の公転（潮汐）による隔週周期、月周期などがある。準周期性のものは産卵時に形成されるものが知られている。非周期性のものは、主に嵐や害敵の攻撃によってダメージを受け、一時的に成長が停止することに起因する。このような因果関係から、成長構造は貝の年令査定や生活史の解明に利用されている。

d. 管状構造

貝殻内表面から外表面側に延びる管状体（細長い空洞）の集合からなる構造である。二枚貝や多板類の特定のグループにだけ発達する。管状構造は一度形成された貝殻を溶解して作られるので、他の

内部構造とは異なる性格を持っている。生体時には管状体内に外套膜上皮細胞の一部が入り込んでおり、死後に空洞化する。アカガイやベンケイガイなどでは管状体が外表面まで貫通しており、一種の感覚器官と考えられている。一方、ホタテガイなどでは筋痕部に集中して分布し、外表面まで貫通しないことから、貝殻と外套膜を固着する機能を持つと推測されている。

6. 貝化石の保存

a. 化石化過程

古生物の死から化石として発見されるまでの全過程を化石化過程という。地層に埋没するまでの前半の過程と、埋没後の後半の過程に分けられる。前半の過程では、堆積粒子として漂流中に磨耗、溶解、微生物の穿孔などによって貝殻物質や内部構造が次第に失われていく。実は生産された貝殻の大半はこの過程で消失してしまう。そうでなければ、地球表面は貝殻で埋もれてしまうはずである。生産数のほんの一部が次の過程に進むことになる。後半の過程では、続成作用に伴う圧碎、溶解、変質などによって貝殻そのものや内部構造の消失がさらに進行する。続成作用は、地層の累積による埋没深度の増大によって、当初未固結の堆積粒子が固結して堆積岩となるプロセスやメカニズムのことである。堆積岩の形成は、一見貝化石の保存に好都合のように思えるが、この段階でも破壊から逃れることはできないのである。過去の膨大な数の個体の中から、相次ぐ危機をすり抜けて現代のある日に偶然に発見された個体、それが私たちが目にする貝化石なのである。こうしてみれば、ありふれた貝化石といえども、いかに貴重なものか判断できるであろう。無論、これは貝化石に限ったことではなく、化石一般にあてはまることである。

b. 貝化石の内部構造

化石の残り方にいくつかの種類があることは前述したが、内部構造をみることができるのは、通常は現物化石である。貝(殻)化石の場合、炭酸カルシウムが残っていて見かけが現生貝と大して変わらないため、現物化石として扱われているものは結構多い。しかし、実際にはそれが真に現物であることの方がむしろ少なく、既に変質してしまったものであることの方が多い。とくにアラレ石質の貝殻は続成作用で容易に方解石に変化し、この際に大半の構造が消失する。当然ながら、古い地質時代の化石ほど、内部構造は保存不良となる。このような厳しい制約があるにも関わらず、貝化石をこまめに調べてみると、内部構造を保存しているものがある。1つは堆積環境や埋没環境を通じて様々な保存条件を例外的にクリアしてきた現物化石であり、もう1つは埋没の初期に、内部構造を残したまま、安定な他の鉱物で交代された化石である。構造を保存する交代化石として、珪化(石英による交代)、緑泥石化、海緑石化、重晶石化、黄鉄鉱化などのタイプが知られている(図5)。



図5 珪化した二枚貝化石にみられる交差板構造。偏光顕微鏡クロスニコル像。写真の長辺の長さが0.6 mm。

これらの化石は内部構造という生物学的な情報ばかりでなく、その形成条件に関わる堆積環境や埋没環境についての情報も提供してくれることになるので、大変貴重なものといえよう。

7. おわりに

上述したように、貝化石はかつて貝という生物であったと同時に死後は地層に埋没して岩石の一部として今日まで残ったものである。元々、貝殻自体が生物であり鉱物でもあるので、貝化石は極めて多様な側面を持っている。したがって、必然的に貝化石の研究テーマは多方面にわたることになる。本章では、筆者の専門領域である貝化石の微細構造を主体にしながらも、貝化石研究の多彩な内容を紹介しようと試みたつもりである。しかし、そのすべてにふれることは筆者の能力を越えており、省略した項目も数多い。この章のタイトルをみて、世界的に珍しい貝化石の話題かと思った人には期待はずれだったかも知れない。ともかくも、珍しくない貝化石も、科学研究の題材としては、宝石並みの価値を持っていることを理解していただければ幸いである。

文 献

- 井尻正二・秋山雅彦（編著），1992．化石の世界，214 pp. 大月書店，東京．
- 化石研究会（編），2000．化石の研究法，388 pp. 共立出版，東京．
- 鈴木清一・都郷義寛・疋田吉識，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，179-190，東海大学出版会，東京．
- 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（監），軟体動物の研究，63-77，大森昌衛教授還暦記念論文集刊行会，新潟．
- 渡部哲光，1997．バイオミネラリゼーション，180 pp. 東海大学出版会，東京，