

二枚貝の開閉殻運動に関する力学的考察（第1報）： 蝶番軸に就て

三宅, 正人
九州大学農学部水産学教室

<https://doi.org/10.15017/21155>

出版情報：九州大学農学部学藝雑誌. 12 (2), pp.155-164, 1951-08. 九州大学農学部
バージョン：
権利関係：



二枚貝の開閉殻運動に関する力学的考察（第1報）

蝶 番 軸 に 就 て

三 宅 正 人

Studies on the mechanism of the opening and closing
movement of bivalves. 1. On the hinge axis

Masato Miyake

I. 緒 言

二枚貝の開閉殻運動は閉殻筋及び蝶番軸にある靱帯によつて行われている。閉殻筋に就てはカキ、ホタテガイ等は殻のほぼ中心に1個を有するが、アサリ、ハマグリ、シオフキ等は殻の前後に各々1個宛計2個を有している。又靱帯に就ては構造上、形態上から色々の種類が挙げられる。

何れにせよ此の両者の相互作用によつて開閉殻運動が行われるのであるが、此の開殻力及び閉殻力は非常に大きいもので古来注目されて来た所であるにも拘らずその力を計測した人は少く閉殻筋の張力に就ては Vaillant¹⁾, Plateau²⁾, Marceau^{3, 4)}, 田村⁵⁾等、又靱帯の開殻力に就ては Plateau²⁾, Bayliss, Boyland & Ritchie⁶⁾, 田村^{5, 7)}等の諸氏によつて研究されているに過ぎない。之等の報告の内 Marceau⁴⁾によつて明らかにされた閉殻筋の力を第1表に示す。

第1表：各種二枚貝閉殻筋の最高張力 (kg/cm²) (Marceau, 1909).

貝 名	平 滑 筋	横 紋 筋
<i>Anodonta cygnea</i>	5.2	2.0
<i>Ostrea edulis</i>	12.0	0.5
<i>Tapes decussatus</i>	12.6	1.0
<i>Cardium edule</i>	25.0	1.2
<i>Pecten maximus</i>	8.5	—

又 Bayliss, Boyland & Ritchie⁶⁾ 及び田村⁷⁾ により示された靱帯の力は第2表の如くである。

第2表：靱 帯 の 最 高 張 力 (kg/cm²).

<i>Pecten magellanicus</i>	0.3~0.5	Bayliss, Boyland & Ritchie (1930)
<i>Chama imbricata</i> BRODERIP	0.011	} 田村 (1931)
<i>Paphia (Ruditapes) variegata</i> (SOWERBY)	1.151	

又田村⁸⁾の実験によるとイワガキ閉殻筋の張力は7~9 kg/cm²を示しているが、若し人間の腕の筋肉がイワガキの筋肉と同性質のものと仮定すると約1/4 噸の重量を片手にブラ下げて平気であるのみかその重量を数日間上下していることが出来る計算になると言われる⁸⁾。

上に示したような大きい力が働いている開閉殻運動には当然合理的な力の配置が行われねばならない。

然るに此の問題に就て注目し研究した人は甚だ少く Coutance⁹⁾ 以来 Marceau¹⁰⁾ に至る迄3, 4 人の人々に過ぎない。殊に我国では全く研究されたことがなく、又紹介された文献もない状態である。

著者は二枚貝の化学的開設法、即ち化学的に貝を処理して貝より剥身を簡易に大量採取しようとする方法を研究中、二枚貝の開閉殻運動に於ける力の配置に興味を持ち若干研究したので之等の文献を紹介すると共に之等の研究者が解明出来なかつた問題及び触れなかつた問題等に就て明らかにすることの出来た結果を順次報告する次第であるが、本報に於ては開閉殻運動の中心となる蝶番軸に就て観察した結果を述べる。

本論文を草するに当り終始御懇篤な御指導を賜つた恩師富安教授、有益な御助言を賜つた水産生物学教室の内田教授及び塚原学士、理学部物理学教室の原島鮮教授に厚く謝意を表す。又実験に協力された実藤久光氏に謝意を表す。

II. 蝶 番 軸 の 測 定

二枚貝の開閉殻運動の力学を論ずるには先づその運動の中心となる蝶番軸に就て知らねばならない。著者はこの目的を以て数種の二枚貝に就てその蝶番軸の測定を行つた所、或種の双柱類では之が常に固定したものではなく変動性のものであることを見出した。1906 年 Marceau¹¹⁾ が二枚貝の内には開閉殻運動の時貝の前後に於ける殻間の距離が異なるもののあることを認め之を“Le mouvement de bascule”と名付け之は生活機能上合理的であることを認めた。此の運動は一面観方を変え力学的に見ると著者の言うような可変性蝶番軸を持つ貝に起る現象と言ひ得るのである。著者は之に力学的の解明を与え靱帯及び閉殻筋の機能が之を可能ならしめるものであつて、又之は貝の生活によく適合した機構であること等を明らかにした。

なお貝殻のような曲面を持つた目的物を写生するのに適した方法¹²⁾を考案し之等実験の発展を容易ならしめることが出来た。

A. 貝 の 写 生 方 法

生物学実験に於て被写生物を写生するのに2, 3の方法がある。被写生物が平面の場合は写真機によるのが最も適當している。然し被写生物が不鮮明であつたり凹凸のあるもの

を近距離から撮るのは不適當である。万能転写器とか大島¹³⁾により紹介された方法は簡単な原理ではあるが不正確であり且つ操作上疲れ易い。

貝のように曲面を持つた凹凸のある被写生物を正確に写生する為には無限大の距離から之を写生しなければならない（之は殊に此の報告のような場合重要なことであるが章の進むに従つて諒解されることと思う）、又操作が簡単でなければならない。此の目的の為著者は簡易な一原寸写生法を考案したのであるがその詳細に就ては同報告¹²⁾を参照され度い。

B. 蝶番軸の測定法

先づ蝶番軸の構造に就て若干の説明を加えるのが至当と思われるが後文中の実験例に於てその各々に就て詳細に述べてあるから茲では省略する。

アカガイ、コケガラス、タイラギ等のように蝶番軸が一直線に固定しているものは測定する迄もないが、アサリ、ハマグリ、カガミガイ、カキ等は多少曲つた靱帯を有し蝶番の線はどこにあるか分らない。又シオフキ、ホタテガイ、イタヤガイのように柱状の内靱帯を有するものも同様である。

此の場合2枚の貝殻の相接触する線は平面を構成するので2枚の殻は蝶番軸を中心として廻転する2枚の平板と考えることが出来る。従つて蝶番軸の測定には次のような方法が考えられる。即ち (i) Fig. 1, a, b に於て開殻した貝殻の間隔がA点とP点に於て同一であつたとすれば蝶番軸はAPに平行な直線でなければならない。然しカキのように凹凸のある縁を持つた殻では同じ間隔を持つたA, P 両点を求めることは困難なのでこの測定法を少し変更せねばならない。

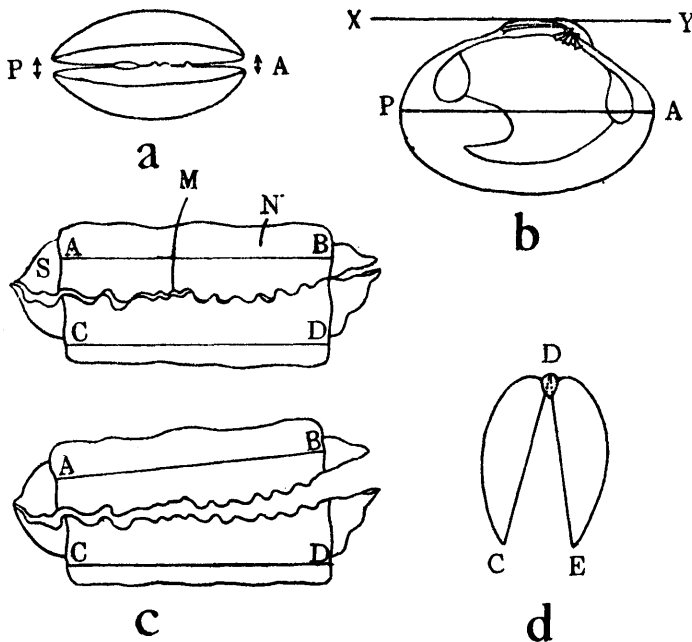


Fig. 1.

M…殻縁. S…カキ殻.

その為には Fig. 1, c に示すように粘土のような可塑物 (N) を閉じた殻の上に成型し, 任意に AB と CD の二平行線を引いて置けば, 開設した場合左右殻の間隔は此の 2 直線 AB と CD との間隔の増加距離を以て置き換えることが出来るから前と同じ方法で測定を行へ得る. (ii) Fig. 1, b の AP 線に直角の殻の前後方向から両殻を見た場合 Fig. 1, d に示すように殻縁の延長線は CD と ED の如く一点 D に於て交る可きである. 以上の 2 方法により蝶番軸 XY を定めることが出来る (Fig. 1, b).

C. 実 験 結 果

イタボガキ *Ostrea denselamellosa* Lischke (1949 年 2 月博多湾産)

蝶番軸は生きている時も又閉殻筋をナイフで切断した時も同一で Fig. 2, a に示すように内靱帯の方向 XY と一致することが分つた.

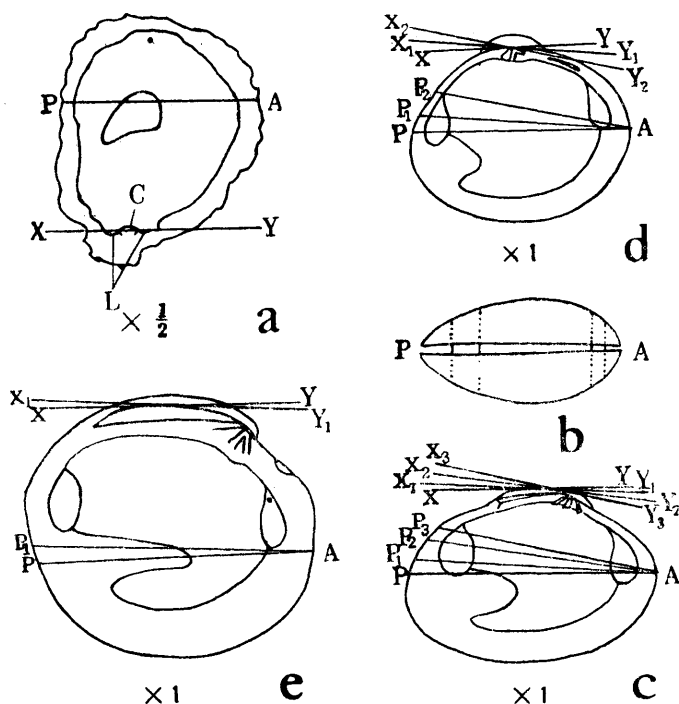


Fig. 2.

a イタボガキ. b, c アサリ.
d シオフキ. e カガミガイ.

アサリ *Paphia philippinarum* (Adams et Reeve) (1949 年 2 月有明海産)

i). 閉殻筋を切断し靱帯の作用のみ受けて開設した場合の蝶番軸 XY は Fig. 1, b のように一般にそれと考えられている線と大体一致する ii) 自然の状態では (i) と異なり生きている貝をよく観察すると Fig. 2, b のように前部より後部の方が広く開設していることが認められる. 即ち (i) の場合同じ間隔を持つ A, P 両点は, 此の場合異なるのであつて P 点では A 点に於けるよりも大きく開いている. 此の現象は Anthony¹⁴⁾ 及び

Marceau¹¹⁾により認められ“Le mouvement de bascule”と呼ばれたものである。後部が前部より大きく開く為には蝶番軸は Fig. 2, c に示す $X_1 Y_1$, $X_2 Y_2$, $X_3 Y_3$ のように XY より多少傾いて存在せねばならない。 $P_1 A$ は PA の測定の時と同じ方法で生きている貝で最も大きく開殻した場合測定したものである。従つて此の場合の蝶番軸は $P_1 A$ に平行な $X_1 Y_1$ となるが之は XY から少しく傾いている（生きている貝では如何に大きく開いても $X_1 Y_1$ が XY と一致することなく常に少しく傾いているものである）。尚 P 点は開殻している貝が漸次閉殻して行くにつれ $P_1, P_2, P_3, \dots$ のように順次移動して行くもので、閉殻の終り（開殻の始めと同じである）には P_3 の如き位置を占め従つて此の際の蝶番軸は $X_3 Y_3$ のように甚だ傾いた位置を占めることになる。

ハマグリ *Meretrix meretrix* (Linné) (1949年2月有明海産)

之はアサリと全く同じ関係にある。

シオフキ *Mactra Veneriformis* (Reeve) (1949年3月有明海産)

之もアサリと同様である (Fig. 2, d)。

カガミガイ *Dosinia japonica* (Reeve) (1949年3月博多湾産)

之はアサリ、ハマグリ、シオフキ程顯著ではないが矢張蝶番軸は可変性である。Fig. 2, e に示すように閉殻筋を切つた場合の PA 線に比して生きている自然の状態の時の $P_1 A$ 線は僅かな傾きを示すのみである。

又シジミは小さいので此の測定法は行い難いが肉眼的に上と同様の関係のあることは明らかに認められる。

又異柱類のタイラギ、コケガラスのように蝶番軸が真直であるものは測定上問題なく運動にも上のような特異性は認められない。

以上福岡市附近にて入手容易な二枚貝に就て観察した結果を示したが、開閉殻運動の際その運動の中心となる廻転軸が常に一定方向を示さないアサリ、シオフキ、ハマグリ、カガミガイ、シジミ等の二枚貝の蝶番軸を著者は可変性蝶番軸と名付けた（此の可変性蝶番軸を有する二枚貝に於て力学的に最も合理性を要求されるのは靱帯の開殻力が最も強力に働く開殻の始め又は閉殻の終りにあるのでその際の軸をとる可きであると考えますがその測定法は第2報に於て述べる）。

III. 可変性蝶番軸の機構

如何なる機構の下に上記のような特異な開閉殻運動を行い得るかと言うことに就ては二つの理由がある。即ち一つは靱帯の構造であり他の一つは閉殻筋の配置である。以下各例に就て検討する。

A. 靱帯の作用

Marceau¹¹⁾ は“Le mouvement de bascule”を行う貝は短い靱帯を持つており、例えば *Lutraria*, *Mactra*, *Mya*, *Venus** 等に見られると述べたが、アサリ、ハマグリ、カガミガイのように相当長い靱帯を有し乍らこの運動を行い得る貝に対しては之丈の説明では不十分である。よつて著者は次に述べるように詳しく構造を研究した。

i). アサリ

靱帯は Ligament proper 外靱帯と Cartilage 内靱帯とより成り外靱帯は外部から見

えるが非弾性体である。内靱帯は見えないが非常に弾性があり閉殻される時之が圧縮されその反撥力が殻を開かしめようとするものである。今内靱帯の構造を調べようとしてもその著しい弾性の為殻に結合している自然の状態のまま取出すことが出来ないが、著者は靱帯をフォルマリンで硬化せしめることにより之を解決した。この方法で原形のまま取出し

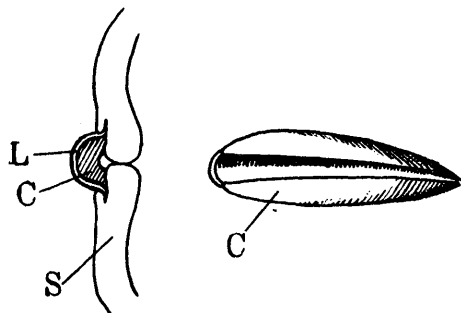


Fig. 3.
L…外靱帯. C…内靱帯. S…殻.

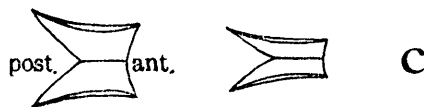
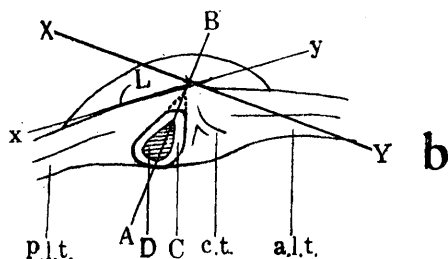
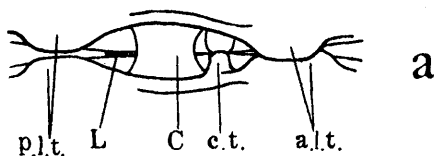


Fig. 4.

a : シオフキ靱帯部を殻の内側より見た図。
b : 蝶番拡大図。 c : 三角柱状の内靱帯を横から見た図。左は開殻し切った時の形、右は圧縮された時の形。 C…内靱帯。 L…外靱帯。 D…Cの切断面。 p.l.t.…側歯。 c.t.…主歯。 a.l.t.…側歯。

得た内靱帯及び殻に結合している靱帯の横断面を Fig. 3 に示す。C型をしたスプリングは嘴の方に(右図のCの右方)近づくにつれ小さくなくなり弾力性の小さくなることが推察出来る。即ち今開いている殻が閉じて来て靱帯が圧縮される時は大きい方は小さい方よりも強く反撥することは当然である。従つて此の際は蝶番軸は漸次 Fig. 2, c の $X_1 Y_1$ より $X_2 Y_2$ $X_3 Y_3$ ……の如く移動することになる。

ii). ハ マ グ リ

之はアサリと全く同様である。

iii). カガミガイ

前二者と構造は同じであるが唯それ等より長くて硬い内靱帯を有するので蝶番軸の可変性は余り顯著ではない。

iv). シ オ フ キ

前三者の場合内靱帯は外靱帯と密接に結合しているがシオフキでは Fig. 4, a, b, c の各図に示したように両者は相離れて存在し殻にある小さい溝に三角柱状の内靱帯が位置している。此の三角柱状の内靱帯は横から見ると Fig. 4, のように原寸に比し閉殻時圧迫された為収縮する度合は、前部(b図のcに於て手前を指す)に於ては原寸の $\frac{1}{2}$ に圧縮されるのに後部は $\frac{2}{3}$ で済む。従つて前部の反撥力は閉殻する程後部のそれより大きくなる。此の事実及び内靱帯の占める方向(Fig. 4, bのAB)を考えれば殻を閉じる程内靱帯の方向に發揮される反撥力は強く出て来るので蝶番軸はXYに近づくことが諒解される。余り閉殻していない時はABの方向に働く開殻力は左程強く發揮されず外靱帯の構造に支配されその方向即ち

xy に近い軸をとることになる。

B. 閉 殻 筋 の 作 用

殻を閉じる閉殻筋も靱帯と同様に可変性の軸に適応した配置をとらねばならない。一般に開閉殻運動は共通の廻転軸を持つ2枚の平板の開閉運動と考えることが出来る。然る時は Fig. 5 に於て次のような関係が成立する。

$$\frac{p}{a} = \frac{D_p}{D_a} \dots \dots \dots (1)$$

但し p は後閉殻筋の長さ、a は前閉殻筋の長さ、O は蝶番軸、D_a は O より前閉殻筋に至る距離、D_p は O より後閉殻筋に至る距離。

此の場合 p 及び a は閉殻筋の平均の長さを示すもので閉殻筋切断面に於ける重心に立てた垂線の長さと考えて良い。D_p、D_a も此の垂線迄の距離とする。此の関係は普通の二枚貝に於て成立することが Marceau⁴⁾

により認められている。然しこの関係は可変性蝶番軸を有する二枚貝には適用出来ないのであつて、此の事実は次の実験例により認めることが出来る。

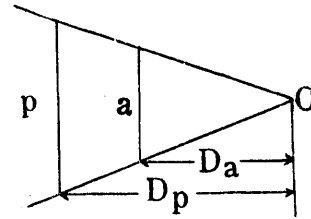


Fig. 5.

第 3 表

貝 名	p/a	Dp/Da	研 究 者
<i>Arca granosa</i>	1.16	1.19	Marceau(1909)
<i>Isocardia cor.</i>	1.38	1.66	"
<i>Pectunculus glycymeris</i>	1.22	1.5	"
<i>Pinna rudis</i>	4.0	4.16	"
<i>Volshella metcalfei</i> (Hanley)	2.52	2.92	三 宅 (1950)
<i>Anadara subcrenata</i> (Lischke)	1.43	1.28	"
* <i>Paphia philippinarum</i> (Adams et Reeve)	1.36	0.62	"
* <i>Meretrix meretrix</i> (Linné)	1.75	0.95	"
* <i>Macra veneriformis</i> (Reeve)	1.46	0.85	"
* <i>Dosinia japonica</i> (Reeve)	1.20	0.87	"

*印の貝は何れも可変性蝶番軸を有するものであつて上に示すように(1)式の関係とは一致しない。

著者は之等不一致の原因は蝶番軸の取り方が不当である為と考えた。即ち測定時軸を靱帯の方向 XY (Fig. 2, c, d, e) にとつて考えるからこのような不合理を来するのであつて、可変性蝶番軸を持つ貝では開閉殻運動の最も強力な釣合を要する時は靱帯の性質の示すように閉殻時の終り又は開殻時の始めにあることを考えれば、蝶番軸は Fig. 2, c の X, Y₃, Fig. 2, d の X₂ Y₂ に近い軸と考えるのが至当であらう。アサリ、ハマグリ、シオフキ、カガミガイ等に於て開殻時の最初に於ける軸をとり p/a 及び D_p/D_a を測定して見ると第4表のように両者の値は大體一致することが分る。

第 4 表

	ア サ リ	ハ マ グ リ	シ オ フ キ	カ ガ ミ ガ イ
p/a	1.40	1.70	1.39	1.21
Dp/Da	1.52	1.60	1.45	1.11

即ち可変性蝶番軸を持つ貝では閉殻筋の機能から言えば Fig. 2, c に於ける $X_3 Y_3$ に近い廻転軸が最も有効な働きを持つものと考えられる。一方靱帯の機能から言つても閉殻筋を切離し靱帯のみで開閉させた場合にも開殻の最初と閉殻の終り、即ち最も力の釣合を要する時期には軸は矢張 $X_3 Y_3$ 付近にあるのであつてその後は開殻に伴い靱帯の固有の性質により順次軸が $X_2 Y_2$, $X_1 Y_1$ の如く変化して行くが、靱帯の開殻力は順次微弱化して行くので閉殻筋の開殻力も従つて僅少で済み此の大きく開殻した場合には閉殻筋と靱帯間の力の不釣合も大して問題にならないと思われる。然し元来閉殻筋自身の持つ軸は $X_3 Y_3$ のような位置にあるもの故、最も大きく開殻した時でも閉殻筋を切つて靱帯のみの作用により開殻し切つた場合の軸 XY とは決して一致しない理由も諒解出来る (Fig. 2, c, d, e に於て閉殻筋を切つた時の PA と生きている貝の最も大きく開いた時の $P_1 A$ を比較)。

但し此の関係は可変性蝶番軸を持つ貝には常に当て嵌るものではない。元来蝶番軸の位置を支配する要素は靱帯の構造と機能にあるのであつて、閉殻筋は寧ろ従属的な関係を持つのではないかと考えられる点がある。例えばハマグリにその例外が見られるのであるが可變的に蝶番軸の変らないハマグリがある。之の閉殻筋を切り靱帯のみで開閉殻を行わせても矢張り可變軸的な行動を取らないが、閉殻筋の方はアサリの場合の $X_3 Y_3$ 軸のように傾いた軸を持つように配置されている。之は後天的な原因による靱帯の例外的な行動と認めらる可きものとする。

IV. 可変性蝶番軸の生態学的考察

多くの二枚貝は実際には曝露した状態ではなく砂や泥の中に半ば埋つた形で棲息し殻から水管を砂や泥の上に届くように出している。之等の水管は動物をして安全に埋没した状態に置き乍ら呼吸や食物摂取の為の新鮮な水流を得せしめるものであるが、アサリ、シオフキ、ハマグリ、カガミガイのように水管を長く出し得る種類の貝では pallial sinus が大きく且つ或るものは水管のある殻の後部が失り水管を格納するのに都合良くなつている。之等の知られた事実の外に Marceau¹¹⁾ は之等の貝では開閉殻の際後部が前部より大きく開くようになっており水管の出し入れに都合良くなつていると述べたが著者も同様のことを認めた。即ち一般にアサリ、ハマグリ、シオフキ、シジミ等では少し開殻すると前部より大きく開いている後部から先づ水管を突出して来る。次に開殻の度合が大きくなり腹部が適当に開くと今度はここから足を出すようになる。閉殻の時は之と反対のことが起る。この習性は上記の貝の開閉殻機構によく合致したもので、即ち上の実験により開殻の初期では蝶番軸は Fig. 2, C の場合 $X_3 Y_3$ 付近にあり最初に開く点は水管の出入口に近い所であるが、開殻の後期には軸は XY に近く最も開く点は腹部となり足を出すのに都合が

良いこととなる。

斯くの如く之等の貝の有する可変性蝶番軸が習性に適応した開閉殻運動を取らしめることは面白い事実である。

V. 摘 要

1. 数種の二枚貝の蝶番軸を測定しアサリ、ハマグリ、シオフキ、カガミガイ、シジミ等では之が変動性のものであることを認め之を可変性蝶番軸と名付けた。
2. 可変性蝶番軸の機構を探り之は靱帯と閉殻筋の共同作用に基くことを明らかにした。
3. 可変性蝶番軸の機能は貝の習性によく適応していることを認めた。

文 献

1. Vaillant, L.: Ann. des Sc. nat. Zoologie, 5^e série 4, 65 (1865)*.
2. Plateau, F.: Arch. de Zool. expér. et gén., 2^e série 2, 144 (1884).
3. Marceau, M. F.: C. R. Acad. Sc. Paris, 141, 278 (1905).
4. Marceau, M. F.: Arch. de Zool. expér. et gén., 5^m série 2, 295 (1909).
5. 田村 正: Sc. Rep. of Tohoku Imp. Univ., 4th series 4, 259 (1929).
6. Bayliss, L. E., Boyland, E. & Ritchie, A. d.: Roy. Soc. Proc. (B), 106, 363 (1930).
7. 田村 正: Sc. Rep. of Tohoku Imp. Univ., 4th series 6, 347 (1931).
8. 畑井 新喜司: 牡蠣の生理, 62 (1931).
9. Coutance, A.: De l'énergie et de la structure musculaire chez les Mollusques acéphales. (Paris) (1878).*
10. Marceau, M. F.: Mém. Mus. Hist. nat. Belg., (2) 3, 941 (1936).
11. Marceau, M. F.: C. R. Acad. Sc. Paris, 143, 303 (1906).
12. 三宅正人: 科学, 20, 519 (1950).
13. 大島 広: 植動, 11, 347 (1943).
14. Anthony, R.: Bull. Soc. Ph. lom. de Paris, 9^e sér. 6, n° 3 (1904)*.

*Marceau⁴⁾による。

(九州大学農学部水産化学教室)

R é s u m é

It is well-known that the adductor muscles of bivalves have a remarkably strong power to close the shells, and it can easily be inferred that there exist some proper mutual relations between the shells and the arrangement of the adductor muscles in opening and closing the valves so effectively.

To solve this problem from the viewpoint of dynamics, the following two ways can be suggested.

A). Research of the nature and relative position of the two components of the muscle, *i. e.* smooth muscle and striated muscle.

B). Research of the dispositions of the anterior and posterior adductor

muscles in relation to the whole system of the shell.

Up to the present no systematic explanation has been given to these points. In dealing with this subject it is first of all necessary to determine the line of hinge axis that roles as the rotation axis of the shell movement, and then to proceed to the question of the movement itself.

Having measured the hinge axis of several kinds of bivalves, the author found that these axes did not always indicate a constant line but a variable one. The author named the latter "variable hinge axis". The mechanism of this variable hinge axis is made possible by the conjugated function of the ligament and the adductor muscles.