

長鼻類化石と微細構造 (概要)

神谷英利*

Proboscidean fossils and their microstructure (Summary)

KAMIYA, Hidetoshi*

Abstract

The internal texture of the recent and fossil proboscidean teeth was examined from the view point of the tooth development and evolution. Several species of the fossil Proboscidea from Japanese Islands, including genus *Gomphotherium*, *Eostegodon*, *Stegodon*, *Palaeoloxodon* and *Mammuthus*, and two living species, Asian and African elephants were observed by means of optical microscopy and scanning electron microscopy.

In observation, it was focused on the distribution and arrangement of the Hunter-Schreger's bands in enamel concerning multi-layered enamel and the shape and size of the enamel prisms in relation to the phylogeny and the formation of the molar structure.

Key words: Proboscidea, elephant, enamel, microstructure, evolution

1. まえがき

化石の微細構造の研究が日本で本格的に開始されたのは、1960年代の後半からであり、総合研究「化石の微細構造」(代表者:大森昌衛)による研究成果を初めとして、多くの研究成果があげられた。長鼻類化石については、井尻・川井(1948)、井尻(1955)の先駆的な研究があるが、化石研究会の研究グループとして「象団研グループ」が発足し、いろいろな手法による集中的な研究が行われた。その成果は、化石研究会誌第1号に公表されている(象団研グループ, 1968)。

「象団研」はその後、新しい研究者を加えた「長鼻類団研」として研究活動を継続し、その成果は化石研究会誌特別号2号(1985)にまとめられ、さらにその後の成果も含めて「日本の長鼻類化石」(亀井節夫編著, 1991, 築地書館)に盛り込まれている。

諸外国ではBoyd(1971)らによってエナメル質の微細形態の研究が行われて以降、いくつかの研究がされている(Bertrand, 1988; Pfreundlicher, 1988; Koenigswald, 1988; Koenigswald, Rensberger and

Pfreundlicher, 1987; Rensberger and Koenigswald, 1980)。ここでは、筆者が関連してきた範囲における研究の進展状況を中心にその概略を述べる。

2. マクロのレベルにおける観察

長鼻類の臼歯化石を切断し、その断面を観察するとそれぞれの分類群等に応じて断面で見られる内部組織が異なっている。中新世前期のゴンフォテリウム *Gomphotherium*, 鮮新世~更新世のステゴドン *Stegodon*, それ以降のナウマンゾウ *Palaeoloxodon* やマンモス *Mammuthus*, あるいは現生のアジアゾウ *Elephas* やアフリカゾウ *Loxodonta* の間には、明瞭な差異が認められる。エナメル質の厚さ、稜の幅と間隔、稜数、咬板の厚さと数、歯冠セメント質の発達状況などは、断面において肉眼で容易に観察が可能である。

これらは外部形態としての臼歯の構造を直接反映しているものであり、形態的な差異が内部形態として見られるものであるが、外部のみの形態で観察する場合に比して、断面において二次元的に連続して、場合に

2005年11月8日受付、2005年11月14日受理

*〒606-8502 京都市左京区追分町 京都大学大学院理学研究科地質学鉱物学教室

Department of Geology and Mineralogy, Graduate School of Science, Kyoto University, Oiwake-cho, Kyoto 606-8502, Japan

よっては三次元的に各組織の特徴あるいは各組織相互の関係などを観察すること出来るので、非常に重要な観察方法である。日本では標本数が少ない事が多く、ほとんど切断されることがないため、断面の観察をする機会が少ないのは残念であるだけでなく、研究の進展にとって妨げとなることがある。1983年に長鼻類団研グループの有志で、イギリス、オランダ、フランスなどヨーロッパの博物館に所蔵される長鼻類化石標本の観察に行ったことがある。大英自然史博物館 (British Museum of Natural History, 当時) で多数の重要標本を観察した際に、多くの長鼻類臼歯の貴重標本が切断された状態で保管されていたことに、一同大変驚くと同時にうらやましく感じたものである。

臼歯の断面における観察では、ゴンフォテリウムやステゴドン、あるいはエレファスと言った分類的に離れたものでは互いに大きく異なっているのは当然であるが、進化した長鼻類、いわゆる「エレファス段階」のグループ内でも一定の差異が認められる。たとえば、現生のアジアゾウとアフリカゾウでは、臼歯の断面形態はかなり異なっている。また、マンモスやナウマンゾウとの比較においても同様である。このような肉眼的な差異は、あとから述べるように組織学的特徴とも関係しているの、肉眼的な外部形態の観察は非常に重要であると言える。

3. 光学顕微鏡レベルの組織の観察

生物顕微鏡、偏光顕微鏡または低倍率の走査電顕を使用し、長鼻類臼歯の内部組織の観察を行った。このレベルの観察は、無脊椎動物とくに二枚貝の殻体構造の研究で明らかにされたように、基本的な内部組織の解明に非常に有効である。長鼻類化石については、臼歯のエナメル質の厚さ、エナメル質の層構造、エナメル・ゾウゲ境 (E-D 境) の形状、エナメル・セメント境 (E-C 境) の形状、さらにハンター・シュレーゲル条の形態と分布などがよく観察される。また、化石試料の場合には、続成作用による臼歯の変質作用の影響を鏡下で確認することが出来る。地層中で生じた外部からの溶液の浸透と、それによる二次的物質の沈着や溶脱あるいは交代作用による臼歯組織内での物質の入れ替わりを識別することは、化石試料をもとに議論を行う場合に不可欠のものである。

(1) ハンター・シュレーゲル条 (H-S 条) の形態と分布
一般に哺乳類のエナメル質の断面にはハンター・シュレーゲル条 (H-S 条) と呼ばれる明暗の縞状の構造が見られる。これは、エナメル質を構成するエナメル小柱の配列する方向が一様でないことにより見られるものであり、この条紋の形態が動物の分類群により

異なっていることは、古くから知られている。

現生の長鼻類では H-S 条はあまり発達していない。マンモス、ナウマンゾウなど進化した長鼻類ではこのような傾向が認められる。H-S 条の分布はおもに E-D 境の付近に限られることが多い。また、この場合、H-S 条の形態は直線的ではなく、波状にうねったり、枝分かれしたりして、一定方向に配列することは少ない。

一方、原始的な長鼻類では E-D 境からエナメル質の表層 (外層) にかけて連続的に発達する傾向が認められる。日本で最古の長鼻類とされる中新世前期のゴンフォテリウムでは、臼歯は鈍頭歯であり、エナメル質は厚く最大 5 mm に達する。H-S 条はエナメル質のほぼ全層にわたって明瞭に分布していることが認められる。H-S 条はわずかにうねるが、基本的に直線的であり、その配列方向と E-D 境の成す角度は、臼歯の縦断面で約 70 度である (図 1)。小澤 (1985) によれば、古第三紀のさらに原始的な長鼻類のエナメル質では、この傾向はさらに明瞭とされている。

両者の中間的な臼歯の特徴を持つとされるステゴドンの場合には、形態的特徴に応じていくつかのパターンが認められる。ステゴドン科の中でより原始的なステゴロフォドン *Steglophodon* では、エナメル質は比較的厚く、H-S 条は比較的良く発達している。しかし、ステゴロフォドンの一種で、日本の中新世中期の地層から産出するエオステゴドン *Eostegodon* と呼ばれるものでは、エナメル質の厚さは 3 - 4 mm で比較的薄い (Kamei and Kamiya, 1981)。このエナメル質でも H-S 条は比較的良く発達し、E-D 境からエナメル質表層に向かって分布している。

日本の鮮新世から更新世中期の地層から産出するステゴドンについては以下に述べるような観察がされている。

① *Stegodon miensis* (ミエゾウ) : 鮮新世前・中期のもので、以前はシンシュウゾウ *Stegodon shinshuensis* と呼ばれていた。肩高 4 m におよぶ大型の長鼻類で、臼歯も非常に大きく長さ 40 cm 近くに達するものもある。三重県の古琵琶湖層群下部から臼歯化石が発見されているが、内部組織の検討可能な標本がほとんどないため、臼歯の内部組織に関する知見はほとんど得られていない。

② *Stegodon orientalis* (トウヨウゾウ) : 日本では更新世中期の地層から産出する。産出層準は若い、形態的にはステゴドンの中では原始的な要素を備えている。すなわち、歯冠は低く、エナメル質は厚い、歯冠セメント質はある程度発達している。H-S 条はエナメル質の E-D 境寄りに発達するが、表層側ではあまり発達しない。

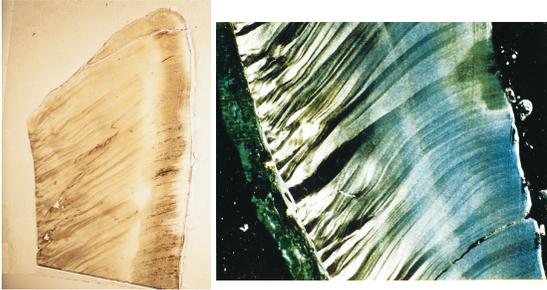


図1 ゴンフォテリウムのエナメル質の光顕による観察像。
(左：開放ニコル，右：クロスニコル) 左右とも左側がE-D境。右側はエナメル質外表面。H-S条はエナメル質のほぼ全層に分布。わずかに湾曲している。

③ *Stegodon aurorae* (アケボノゾウ)：鮮新世後期から更新世前期。臼歯は比較的高歯冠で、稜数は多く、幅が狭い。エナメル質は薄く、歯冠セメント質が良く発達する。そのため、古くは進化したエレファスの祖先的な位置づけがされたこともある。他のステゴドンに比べて小型の長鼻類であり、臼歯も比較的小さい。

エナメル質の薄片、研磨面で縦断面を観察すると、H-S条はE-D境からエナメル質のほぼ2分の1あたりまで認められる。それより外側では不明瞭である。これを横断面（咬合面にほぼ平行な断面）で観察すると、エナメル質のE-D境から約2分の1のあたりまで成長線のような同心円状のパターンが見られる。こ

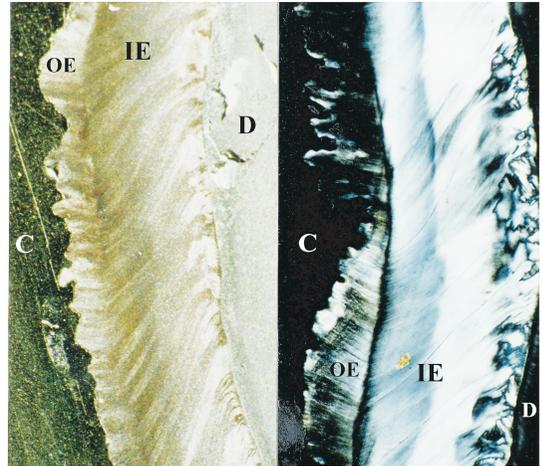


図3 ナウマンゾウ臼歯のエナメル質の光顕観察像。
左図はレプリカ像で、右図は薄片の観察（クロスニコル）。OE：外層，IE：内層。エナメル質外層が明瞭に区分される。D：ゾウゲ質，C：セメント質。咬合面に垂直な断面。

れは、上述の縦断面で見られるH-S条が水平的に現れているためである（図2）。

④ ナウマンゾウ，マンモスゾウと現生のアジアゾウ，アフリカゾウ（ゾウ科の長鼻類）

ナウマンゾウ *Palaeoloxodon naumanni* は更新世後期に日本列島に広く分布していた化石長鼻類で、臼歯の形態はいわゆる板状歯で歯冠は高く、エナメル質は薄

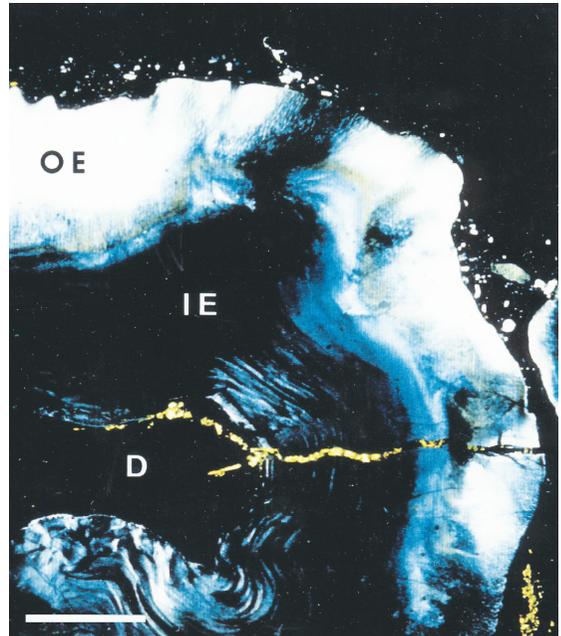
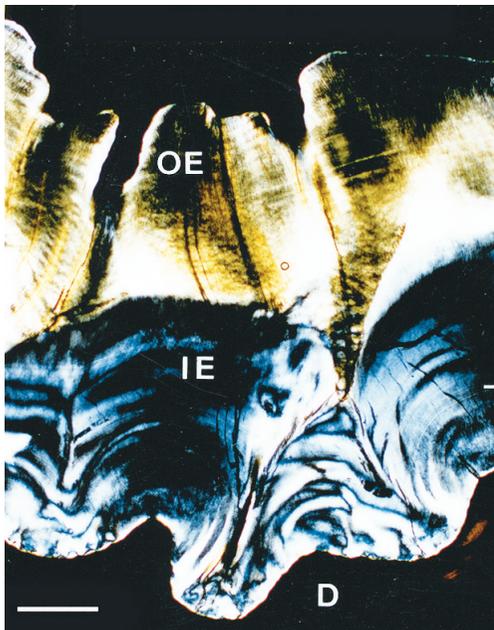


図2 ステゴドンのエナメル質の水平断面の偏光顕微鏡像。

クロスニコル。左：トウヨウゾウ，右：アケボノゾウ。OE：エナメル質外層，IE：エナメル質内層，D：ゾウゲ質。スケールは1 mm。

い(微細構造グループ, 1975)。

ここで扱ったのは、象研グループによって作製された臼歯の大型薄片(作製:東京教育大学地鉱教室技官我妻儀一氏)を含む野尻湖層産の臼歯化石である。

ナウマンゾウの臼歯のエナメル質を鏡下で観察すると、両者とも H-S 条の明暗帯の発達は悪く、E-D 境に近い部分に限られ、かつ方向が一定しない。しかし、エナメル小柱の配列は偏光顕微鏡下で明瞭であり、それはエナメル質の表層付近で急に屈曲する。そのため、鏡下、とくに偏光顕微鏡のもとでは、エナメル質が、E-D 境に接する H-S 条が発達する部分、中央の主要部分、エナメル小柱の配列が異なっている部分の 2 ないし 3 層から出来ているように見える(図 3)。このうち、最外側の小柱の配列の異なる部分は他の部分に比べて薄いのが特徴である。

同じく更新世後期のマンモスゾウ *Mammuthus primigenius* ではエナメル質はさらに薄く、2-3 mm 程度である。マンモスのエナメル質ではナウマンゾウと同様、H-S 条の発達は E-D 境付近に限られており、それ以外の部分ではエナメル小柱の単調な配列が見られる。エナメル質最外側の層は観察した試料ではあまり明瞭でない。

アジアゾウ *Elephas maximus* (現生) : アジアゾウの臼歯のエナメル質では、光学顕微鏡の下でもエナメル小柱の配列が比較的明瞭に観察できる。H-S 条の分布は E-D 境からエナメル質全層の約 3 分の 1 の範囲であるが、時により約 2 分の 1 に達することがある。最外層は扱った試料では明瞭ではない。E-C 境はきわめて不規則な凹凸の形状であるため、エナメル質最外層があまり残されていない可能性もある。

アフリカゾウ *Loxodonta africana* (現生) : アフリカゾウでは、同じ現生の長鼻類であるにもかかわらず、そのエナメル質の組織はアジアゾウとはやや異なっている。H-S 条は E-D 境近くで良く発達するが、さらに外側へ向かってエナメル質全層厚の 80-90% あたりまで明瞭に認められる。エナメル質の最外側に近い部分では認められない。

このように、同じゾウ科の長鼻類であっても H-S 条の発達状況などエナメル質の組織の特徴にかなりの差異があることが判る。その差異をさらに明らかにするため、走査電顕により、これらゾウ科の 4 種の臼歯エナメル質を観察した。この結果については別章で述べる。

(2) エナメル質の多層構造

上に述べたように、長鼻類の臼歯のエナメル質は原始的なものでは単一の層であるが、進化した段階になると見かけ上、2 層あるいは 3 層になっている。この

いわばエナメル質の多層化は長鼻類の進化に伴って生じたものと考えられているが、ゴンフォテリウムとエレファスの中間的な形態を持つステゴドンに段階に至って初めて現れたものである (Saegusa, 1996)。

トウヨウゾウ、アケボノゾウの臼歯の水平断面の薄片を偏光顕微鏡で観察すると、エナメル質の内層と外層の区分が明瞭に識別される。内層には明暗の縞模様が見られるが、これは H-S 条の分布を横断面で見ているものである。外層にはそれは見られず、代わりにあまり明瞭でない層状の構造が見られる。これはエナメル質の成長に伴って形成された構造と考えられる。薄片でなく、研磨面を軽くエッチングして金蒸着をほどこして反射顕微鏡で観察することによっても、内層・外層の特徴はよく観察される。走査電顕で観察するための試料をそのまま利用できるので便利である。

既に述べたように、ステゴドンの臼歯のエナメルでは、H-S 条は E-D 境からエナメル質全層の約 2 分の 1 付近まで発達するのみで、それから表層側はエナメル小柱の単調な配列となっており、その差異がエナメル質の 2 層構造の原因となっている。この 2 層はそれぞれエナメル質の内層および外層と呼ばれる(図 2)。臼歯の咬合面で咬耗したエナメル質の表面を観察すると、エナメル質の表面が平滑でなく、段差があ

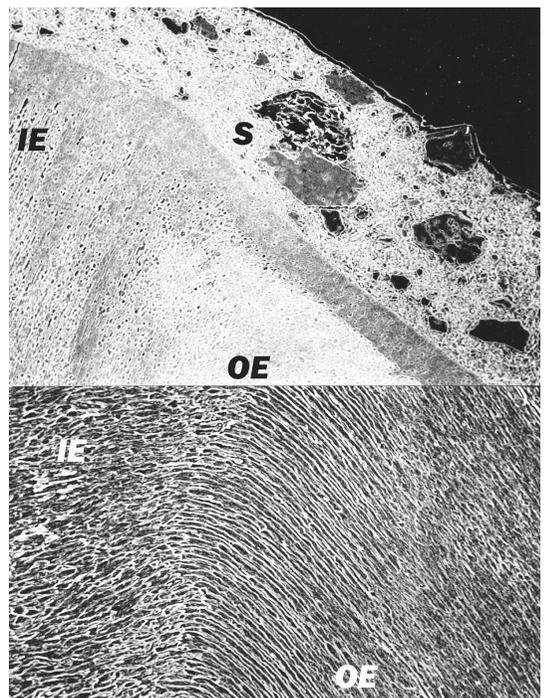


図 4 アケボノゾウの臼歯エナメルにおける内層と外層の組織走査電顕像。OE: エナメル質外層、IE: エナメル質内層。S: 化石が含まれていた堆積岩。

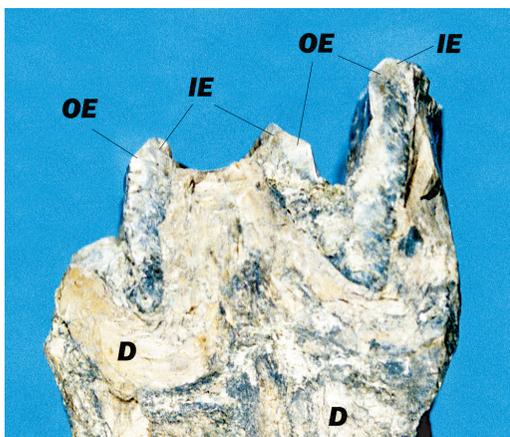


図5 ステゴドン(トウヨウゾウ)の臼歯の咬合面に見られるエナメル質の断面。
OE: エナメル質外層, IE: エナメル質内層, D: ゴウゲ質。内層の部分より突出している。

る場合がしばしば観察される。通常、内層が突出しており、外層はこれより一段低くなっている。この咬合面に見られるエナメル質の形状は古くから知られてお

り、段差構造 (Step Structure, Stufenbildung) と呼ばれる。これは、エナメル質における H-S 条の発達とエナメル小柱の配列に伴うエナメル質の二層構造に基づくものであることが明らかである (Kamiya, 1991; 1993)。

進化した長鼻類であるエレファス・グループのナウマンゾウやマンモスではすでに述べた通り、エナメル小柱の配列の差異により形成される外層がステゴドンに比べてかなり薄い。そのため、鏡下では外層が認められても咬合面のエナメル質表面には段差構造を識別することは困難である。以上述べたエナメル質内層と外層における H-S 条とエナメル小柱の配列の特徴は走査電顕で観察すると、きわめて明瞭に認められる。アケボノゾウではエナメル質の約 2 分の 1 までは H-S 条の分布が明瞭に認められるが、その先でエナメル小柱の配列方向は急激に変化し、ほぼ平行な小柱の配列となる (図 4)。

咬合面上でエナメル質外層が内層に比べて低くなっているのは、相対的に内層よりも外層の方が摩耗しやすい事に起因すると考えられるから、エナメル質の内層と外層における組織の差異が影響していると考えら

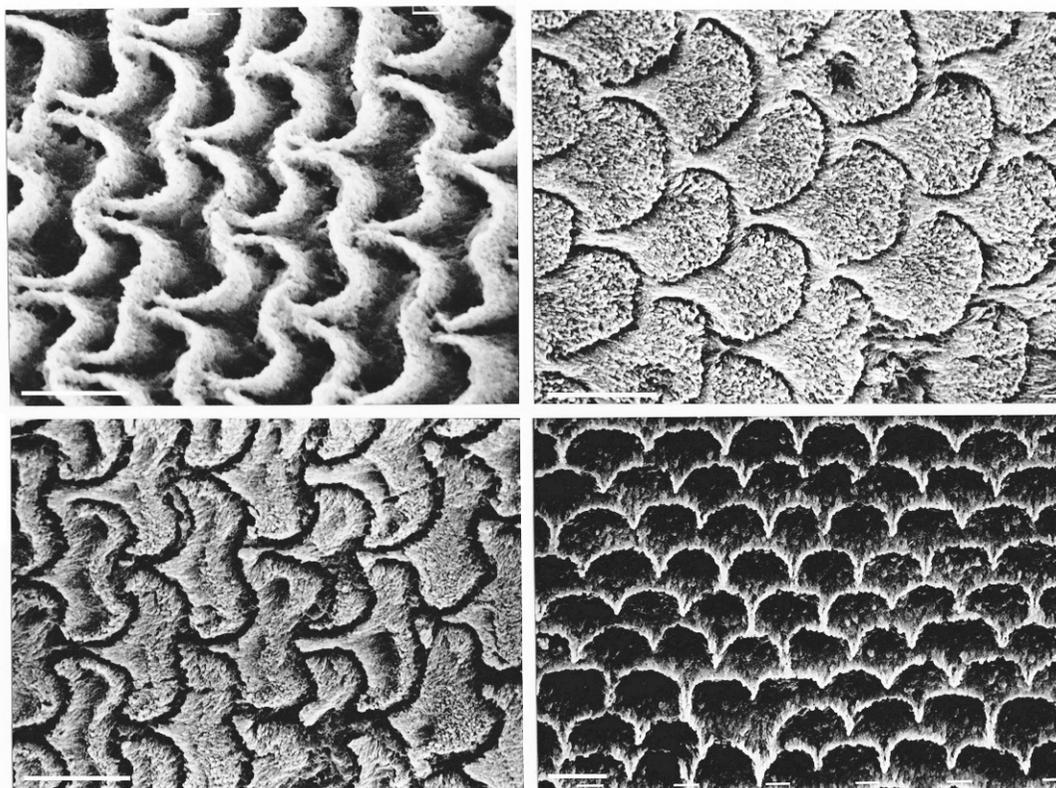


図6 エナメル小柱の横断面の形態。
右上: ゴンフォテリウム, 右下: エオステゴドン, 左上: ナウマンゾウ, 左下: アジヤゾウ。走査電顕像。スケールは 5 μ m。

れる。エナメル質でH-S条の発達している部分は、エナメル小柱からなる帯状の配列単位が異なった向きに組み合わさって出来ているため、外側の小柱が単調に平行配列している部分よりも、機械的な摩耗に対して抵抗性が高いと考えられる。ステゴドンにおけるエナメル質の内層、外層に対応する形で咬合面上の段差構造が存在するのは、このような内部組織の特徴にもとづくものと考えられる。

図5は咬合面に直交する臼歯の断面である。エナメル質の咬合面における断面では外層が内層に比べてより咬耗が進んでいることが明らかである。

4. 走査電顕による観察

光顕でエナメル質に観察されるH-S条は、エナメル質を構成する基本単位であるエナメル小柱の互いに異なる配列によって形成されるが、電顕による観察ではそれが明瞭に認められる(小澤, 1974)。

(1) 臼歯のエナメル質のエナメル小柱

長鼻類の臼歯のエナメル質を構成するエナメル小柱の横断面の形態は、一般に原始的なものではアーチ形あるいは鍵穴形であるのに対し、進化した長鼻類では横長形あるいは「イチョウの葉形」である(小澤, 1978)。イチョウの葉形と言うのは、横長形の中央にくびれがあって、植物のイチョウの葉の形に似るものを言う。中新世のゴンフォテリウムでは横断面はほとんどがアーチ形であるが、進化した長鼻類であるナウマンゾウ、マンモス、アジアゾウ、アフリカゾウでは、横長形やイチョウの葉形が卓越する(図6)。しかし、エナメル質の場所によっては、アーチ形が多く見られることもある。とくに、E-D境やE-C境付近ではこのような傾向が強い。

中間的な形態を示すステゴドンのエナメル質はいろいろな特徴を持っている。

ステゴドンの先祖と考えられるステゴロフォドンの一種で、日本の中新世前・中期の地層から産出する

表1 ゾウ科の長鼻類におけるエナメル小柱のサイズ

	幅の平均(μm)		長さの平均(μm)	
	アーチ形	イチョウの葉形	アーチ形	イチョウの葉形
ナウマンゾウ	7.1	8.1	8.8	8.2
マンモス	8.6	10.1	12.0	8.4
アジアゾウ	8.0	9.3	9.6	8.3
アフリカゾウ	6.5	7.7	9.2	6.9

Eostegodon pseudolatidens では、H-S条の発達は顕著ではないが、比較的直線的である。エナメル小柱はおもにアーチ形の横断面形を示すが、イチョウの葉形に類似するものもわずかに見られる(Kamei and Kamiya, 1981)。

ステゴドンでは鮮新世のミエゾウ *Stegodon miensis* と更新世中期のトウヨウゾウ *Stegodon orientalis* ではいずれの場合もエナメル小柱の横断面形は主としてアーチ形であり、横長形は少ない。しかし、アケボノゾウ *Stegodon aurorae* では横長形のエナメル小柱の横断面が一般的に認められる。横断面の長径は約8mmで、他のステゴドンの場合に比して大きい。アケボノゾウのエナメル質でも横長形のほかにアーチ形も存在している。この点で、原始的なものとの進化的なものとの中間的な特徴を持っていると言うことが出来る(Kamiya and Taruno, 1988)。

エナメル質が適当に破断された断面で観察すると、エナメル小柱の形態が立体的に観察される。当然のことではあるが、横断面がアーチ形の小柱は、小柱のどの部分の横断面においてもアーチ形を示し、横断面の形が横長な小柱はどの部分で横断面を見ても横長な形をしている。また、横断面を電顕で観察すると、非常に細い「針状」または「線維状」のさらに小さな構成単位が配列している。これは、エナメル質の主要構成鉱物であるアパタイト(燐灰石)から成る結晶体である。保存状態の良い臼歯化石では電顕下でこれが良く識別できるが、保存が良好でない化石試料の場合には、これら結晶体は識別できないことが多い。

(2) ゾウ科の臼歯エナメル質に見られる多様性

光顕による観察のところでも述べたように、ナウマンゾウ、マンモス、アジアゾウ、アフリカゾウなどは、ゾウ科に属する進化した長鼻類であるが、それらの臼

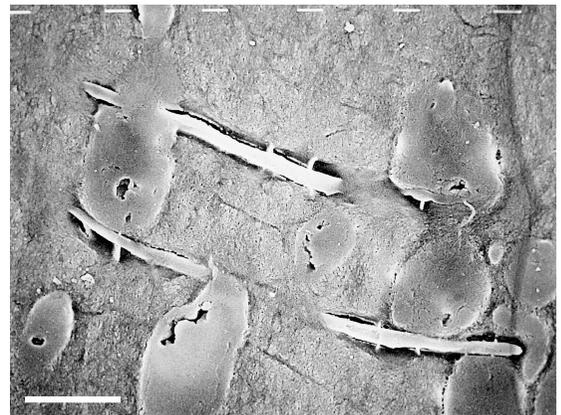


図7 トウヨウゾウ臼歯に見られるゾウゲ細管とゾウゲ線維。側枝が出ているのが認められる。スケールは10 μm。

歯のエナメル質の組織をくわしく比較するとそれぞれに固有の特徴があり、単にゾウ科と言うことだけで一括できない多様性がある。肉眼的な臼歯の断面のパターンやエナメル質の厚さ、咬板の数における差異や、アフリカゾウではH-S条が良く発達するが、他のものでは発達しないなどH-S条の発達状況においても差異がある。

さらに走査電顕で観察し、エナメル小柱の形態を比較した。進化した長鼻類では、エナメル小柱の横断面の形は横長形あるいはイチヨウの葉形が卓越していた。しかし、アーチ形の横断面を持つ小柱も少なからず存在する。それらの大きさを走査電顕のもとで計測して比較した結果が表1である。その値を見ると、イチヨウの葉形、アーチ形の両方で、アフリカゾウが最も幅が小であり、マンモスで最も大である。アジアゾウ、ナウマンゾウはその中間的な値となる。長さについても同様の傾向が見られる(Kamiya and Kato, 2003, 2004)。

エナメル小柱は長鼻類の進化とともに大型化する傾向があるとされる(小澤, 1978)が、その点で言えばマンモスがより進化的な組織の形質を持っていると考えることも可能である。

(3) 切歯(キバ)のエナメル質の構造

切歯のエナメル質は原始的な長鼻類では比較的良く発達し、化石においても残存していることがあるが、進化した長鼻類とくに化石の試料ではそれを観察することは非常に難しい。南米産のキュビエロニウス *Cuvieronius* の切歯のエナメル質の観察結果では、エナメル質は薄く切歯の片面のみに付着するように存在する。エナメル小柱はE-D境にほぼ垂直に配列しており、横断面の形態は多角形から円形を示し、臼歯のエナメル小柱の形態とは非常に異なっている。また、その直径は5-7ミクロンメートルであり、臼歯を構成するエナメル小柱よりも小型である(小澤, 1982; 神谷, 1985)。

(4) ゾウゲ質の観察

ゾウゲ質は臼歯の主要部分を構成する部分であるが、きわだって特徴的な組織が少ないため、長鼻類の臼歯においてはくわしい検討はあまりされていない。ここでは臼歯化石に残存するゾウゲ細管を走査電顕により観察した結果について述べる。

エナメル質に比べゾウゲ質は有機物を多く含み鉱物化の度合いが低いため、化石試料では一般に内部組織の保存はあまり良くない。しかし、時により非常の保存程度の良いゾウゲ質のある臼歯化石を見いだすことが出来る。京都市深草の大阪層群から産出したトウヨ

ウゾウの臼歯はゾウゲ質の保存が良く、くわしい組織の観察に耐えるものである。光顕による薄片観察ではゾウゲ質内に、ゾウゲ細管が多数走っているのが認められ、さらに走査電顕で観察すると、きわめて多くのゾウゲ細管の配列が明瞭に観察された。

ゾウゲ細管の径は2-3mmで、弱酸で腐食した面では層下細管の周囲の部分が突出した状態で観察された。さらに、ゾウゲ細管内にゾウゲ線維と思われる組織が観察された。ところどころで枝分かれをしており、ゾウゲ線維の化石と考えられる。線維の径は1-1.5ミクロンメートルであり、分岐する枝の部分の径は0.2-0.3ミクロンメートルと非常に細い(図7)。また、ほかの試料ではゾウゲ細管の周囲の沈着物がみられず、ゾウゲ線維と考えられるものが単独で管内に存在している例も認められた。この場合も、線維の径は1-2ミクロンメートルであり、分岐する枝の部分は径0.3ミクロンメートル程度であった。また、ここでは省略するが、進化した長鼻類の臼歯に特徴的な歯冠セメント質の観察も行われており、系統的意義や続成作用による変質についての考察がされている(小澤ほか, 1975; 小澤・神谷, 1985; 小林, 1985)。

5. 化石にみられる続成作用による変化

化石は地層の中に埋没している間にいろいろな原因によって変質する。温度、圧力などのほかに、地下水部では地下水を始めとする地中を浸透する溶液と接することにより、歯、骨、貝殻など生物の硬組織は短時間内でもその化学組成、鉱物組成、有機組成、組織などが大きく変化する(神谷, 1981)。

更新世前期のアケボノゾウの臼歯化石の薄片を観察すると、エナメル質、ゾウゲ質とも不透明の黒色物質を含んでいる。鏡下ではこれらの物質は0.5mm以下のきわめて小さな斑点状を示し、エナメル小柱やゾウゲ細管などの臼歯の初生的な組織に沿って配列していることが多い。ゾウゲ質では時として、長径が1mm以上に達する大きな黒色物質も認められる。このような、黒色物質は臼歯が地層に埋没中に二次的に沈着して形成されたものと考えられる。

これとは別に、エナメル質外層には黒みがかった帯状の部分が連続して見られる。分布はエナメル質外層内に限られており、観察した標本では最大でも外層と内層の境界部までで、内層に及ぶことはなかった。前述の不透明・黒色の沈着物の分布もこの帯の外側に限られており、地層中で臼歯化石に浸透した地下水などの溶液の前線(前面)にあたると考えられる(神谷, 1987)。

6. その他の特徴

以上述べたのは長鼻類の臼歯の外部形態とそれに関連した内部組織の特徴が中心であるが、これ以外にも多くの課題がある。その中には、かつては積極的に取り組まれたが、現在ではほとんど研究が行われていないものもある。ここではそれらについては、研究課題を列記することとする。

- (1) 鉱物学的, 結晶学的研究
歯を構成するアパタイトの特徴
- (2) 化学組成に関する研究
初生的な元素分布
続成作用にともなう化学組成の変化
- (3) 有機物の研究
組織化学的研究
化石中のコラーゲン線維
生化学的研究

引用文献

- Bertrand, P. (1988) Evolution of the structure of the enamel in the primitive Proboscidea : aspect from phylogeny and function. *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle Paris (serie C)* **53**, 109-124. (in French)
- Boyde, A.. (1971) Comparative histology of mammalian teeth. In : Dahlberg, A. A. (ed). *Dental morphology and evolution*, pp. 81-94, The University of Chicago Press, Chicago.
- 井尻正二・川井尚文(1948)長鼻類の歯の組織について. 東京科学博物館研究報告 **23**, 1-6.
- 井尻正二(1955)化石の歯の結晶学的考察. 地質学雑誌 **61**, 180-182.
- 亀井節夫(1991)「日本の長鼻類化石」, 築地書館, 東京, 273pp.
- 神谷英利(1981)ナウマンゾウ臼歯のエナメル質における変質作用. 地球科学 **35**, 198-203.
- Kamei, T. and Kamiya, H. (1981) On the fossil teeth of *Stegolophodon pseudolaidens* (Yabe) from the Miocene bed of the Abukuma Mountains. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineralogy* **57**, 165-176.
- 神谷英利(1985)長鼻類の切歯(牙)のエナメル質の内部構造. 化石研会誌, 特別号 no. 2, 51-53.
- 神谷英利(1987)アカシゾウの臼歯における続成変化. 秋山雅彦編: 文部省科学研究費総合研究報告書, 化石化機構と系統発生へのアプローチ, 47-50.
- Kamiya, H. and Taruno, H. (1988) Tooth structure in *Stegolophodon*, *Eostegodon* and *Stegodon* (Proboscidea, Mammalia) their phylogenetic relation. *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle Paris (serie C)* **53**, 233-240.
- Kamiya, H. (1991) Development of enamel layer observed in some fossil proboscideans. In : Suga, S. and Nakahara, H. (eds.) *Mechanisms and phylogeny of mineralization in biological systems*, pp.483-487, Springer Verlag, Tokyo.
- Kamiya, H. (1993) The enamel texture of the fossil molar of so-called "Parastegodon", advanced stegodont, Proboscidea, Mammalia. In : Mutvei, S. and Kobayashi, I. (eds.) *Microstructure and Phylogeny of Hard Tissues*, pp.111-117, Tokai Univ. Press, Kanagawa.
- Kamiya, H. and Kato, K. (2003) Enamel texture in some species of *Elephas*, evolved Proboscidea. *Journal of Fossil Research, Special Is.*, no. 3, 1-5.
- Kamiya, H. and Kato, K. (2004) Comparison of enamel texture in the recent and fossil modern elephants, evolved Proboscidea. In : Kobayashi, I. and Ozawa, H. (eds.) *Biom mineralization (BIOM 2001) : formation, diversity, evolution and application*, pp.85-87. Tokai University Press, Kanagawa.
- von Koenigswald, W. (1988) Enamel modification in enlarged front teeth among mammals and the various possible reinforcements of the enamel. *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle Paris (serie C)* **53**, 145-168
- von Koenigswald, W., Rensberger, J. M. and Pfretzschner, H. U. (1987) Changes in tooth enamel of mammals allowing increased diet diversity. *Nature* **378**, 150-152.
- 小澤幸重(1974)長鼻類の歯の電子顕微鏡による観察. 地球科学 **28**, 51-56.
- 小澤幸重(1978)長鼻類の歯の組織学. 口腔病学会誌 **45**, 585-606.
- 小澤幸重(1982)アジアゾウ (*Elephas maximus*) の切歯(牙)の組織学的研究. 地球科学 **36**, 231-239.
- 小澤幸重・神谷英利(1985)長鼻類における歯冠セメント質の発達. 化石研会誌, 特別号 no. 2, 54-57.
- 小澤幸重・神谷英利・高木弘雄・鈴木久仁博・三島弘幸・久貫由里代・寒河江登志朗・平山勝憲・赤石茂・杉田和美(1993)ゾウの臼歯歯冠セメント質の形成について. 日大口腔科学 **19**, 52-56.
- 小林巖雄 (1985) 長鼻類臼歯におけるセメント質組織の構造. 化石研会誌, 特別号 no. 2, 58-62.
- 微細構造グループ(1975)ナウマンゾウの臼歯の微細構造. 野尻湖発掘調査団著: 「野尻湖の発掘1962-1973」, pp.176-183, 共立出版, 東京.

- Pfretzschner, H. U. (1988) Structural reinforcement and crack propagation in enamel. *Memoires du Museum national d'Histoire naturelle Paris* (serie C) **53**, 133-144.
- Rensberger, J. M. and von Koenigswald, W. (1980) Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. *Paleobiology* **6**, 477-495.
- Saegusa, H. (1996) Occlusal motion and the phylogeny of Stegodontidae and Elephantidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**, 3, (Suppl.), 62A (Abstracts of papers of fifty-sixth annual meeting).
- 象団研グループ (1968) ナウマン象 (*Elephas naumanni*) の象牙の組織学的・生化学的研究 (その1). 化石研会誌, no. 1, 30-34.