化石研究会会誌　　Journal of Fossil Research, Vol. 42(3), 167-174(2010)

［講演録］

魚類の歯の微細構造と発生から化石を読む

笹川一郎*

Fine structure and development of the teeth in extant fish, and their application to fossil study

SASAGAWA, Ichiro*

要旨

魚類の歯の微細構造と発生の研究を紹介し，化石研究会の歩みとの関連について述べた．化石研究会では，70年代から微細構造グループの三本柱，すなわち，各種顕微鏡を駆使した組織・細胞レベルの研究，生化学的分析手法による有機物・分子レベルの研究，X線分析や元素分析などによる結晶・原子レベルの研究が進められ，成果が上がった．長鼻類団体研究会の活動はその代表である．魚類の歯についても，サメ類・コイ類などを中心に微細構造や発生の研究が進んだ．バイオミネラリゼーションの研究が学際的に推進され，微細構造研究者も積極的に参加した．現生魚類の歯の組織構造と発生の研究は，1）個体発生における系統発生の反映を解析する，2）過去の生物の形態や生理，生態の復元に応用する，3）「生きている化石」から過去の生物の形態と発生過程を推測する，ことによって化石の研究に役立つと思われる．歯の微細構造は，化石でも比較的よく保存されているので，現生生物との対比が可能である．現生魚類の研究から得られる情報の意義は，化石研究でもきわめて大きい．生物進化の研究における化石の意味を再認識しながら，引き続き積極的に新しい方法を取り入れていくことが重要であろう．

キーワード：　微細構造，歯の発生，個体発生，エナメル質，エナメロイド，魚類

1．魚類の歯の微細構造と発生を研究したいきさつと化石研究会

高校生のとき，岩波新書の『化石』（井尻，1968a）や講談社ブルーバックスの『よみがえる化石』（大森，1967）を読み，化石や地質を研究する道に進みたいと思っていた．『化石の研究法』（化石研究会編，1971，旧版）の出版は，筆者が大学生の時であった．当時，学生には高価な本だったので，地質調査のサンプル運搬役として雇ってもらい，そのアルバイト代で購入した記憶がある．この時すでに化石研究会（以下化石研）では，微細構造グループの研究の三本柱，すなわち，1）各種顕微鏡を駆使した組織・細胞レベルの研究，2）生化学的分析手法による有機物・分子レベルの研究，3）X線分析や元素分析などによる結晶・原子レベルの研究が推し進められており，成果が現れていた．卒業論文は第四系の地域地質であったが，将来できれば化石の研究をする，という希望も消えなかった．70年代の中ごろに，歯学部解剖学教室に助手として就職できたのが化石研究への道を決定づけたといえる．そこは開校したばかりの新設学部だったため，幸か不幸かほとんどゼロからの出発となった．この時，化石研に属する若手研究者の幾人かが，すでに歯学部や医学部の解剖学教室で研究を進めていたので，化石研の存在はたいへん心強く，おおいに啓発されたものである．『化石の研究法』の旧版から新版（化石研究会編，2000）出版までの約30年間は，筆者にとって学生時代から研究生活前半の期間とほぼ重なる．主な研究対象が歯になったのも，就職先が歯学部なので，地の利を生かすということである．

哺乳類の，なかでも長鼻類化石の研究が盛んであっ

2009年8月31日受付，2010年1月28日受理

＊〒951－8580　新潟市中央区浜浦町1－8　日本歯科大学新潟生命歯学部先端研究センター
Advanced Research Centre, The Nippon Dental University, School of Life Dentistry at Niigata, 1-8 Hamaura-cho, Niigata 951-8580, Japan
E-mail : ichsasgw@ngt.ndu.ac.jp

た．1966年に長鼻類団体研究会（以下長鼻類団研）が発足し，活発に活動した．70年代から90年代には，その成果がマクロからミクロまで次々と公表された．化石の微細構造研究は，束柱類の歯から始まったと聞いたが，この団研で長鼻類の歯と骨の研究が大きく進んだ．長鼻類団研の成果の詳細は，亀井（1991，2000）などに記述されている．さらに，長鼻類化石の研究は現在にも引き継がれている（特集：日本の長鼻類化石の研究はどこまで進んだか，化石研会誌，38(2)，2005, を参照されたい）．

一方，魚類の歯についても，日本ではサメ類を中心に，新生界から化石が多産している．こちらも肉眼での形態分類のみならず，微細構造や個体発生の研究が進んでいた．魚類の歯は構造にかなり多様性があり，また，鱗や骨に近い構造をとるので，初期の硬組織の進化を探るうえで重要である．また，多生歯性であるため，歯の発生の連続的な変化を見ることが容易である．これらにより，サメ・エイ類の顎歯やコイ類の咽頭歯の研究が進んだ．さらに，それらの成果をもとに，関連した普及書や教科書（Halstead 著，後藤・小寺訳，1984；後藤・大泰司編著，1986）が出版された．

はじめは長鼻類団研のメンバーとして，ゾウの臼歯の組織を観察していた筆者は，現生魚類の歯の研究へと移っていった．魚類は歯の進化史上では始原的位置にあり，哺乳類とはまた異なるおもしろい問題がいくつもあった．しかし，その時は日本の特に中・古生界から産出する魚類の歯の化石は，外国のものにくらべ量的にきわめて貧弱で，化石の研究で欧米に太刀打ちできるとは思えなかった．一方，周囲を海に囲まれた水産国日本では，現生の魚類は豊富である．材料は手に入りやすく，現生魚類の研究も多方面で行われている．さらに，60〜70年代は電子顕微鏡（電顕）微細構造学が全盛の時で，極端に言うと電鏡で見るものがすべて新知見になった．電顕を用いた比較形態学・発生学も盛んで，歯についても哺乳類のみならず，爬虫類，両生類，魚類が国内外で研究されていた．そこで，現生種を材料に，電顕を武器に細胞生物学の手法で歯の組織・発生を調べてみることにした．その底流には，『化石の研究法』（前掲）にある化石と現生を同様に生物学的に調べる方法，言うならば「現在は過去を解く鍵」，「未来を開く過去」（井尻，1968a）があった．

バイオミネラリゼーションの研究は，生物が作る鉱物化組織の組織構造，発生（形成）などを広くあつかう．脊椎動物の歯や骨から無脊椎動物の外骨格，植物，バクテリアの鉱物化などを含む総合的な学際的領域である．日本では早くから，分野横断的な研究集会がもたれ，化石研の会員，脊椎動物の歯の研究者が積極的に参加していた（荒谷ほか，1963）．詳細は本号の他の論文に譲るが，国際的にはバイオミネラリゼーション研究集会が，1970年から数年に1回の間隔で開催されている．日本で開催された第3回国際会議（1977年に三重・賢島，Omori and Watabe，1980），同じく第6回（1990年に小田原，Suga and Nakahara，1991；Suga and Watabe，1992），第8回（2001年に新潟・黒川，Kobayashi and Ozawa，2004）には歯の微細構造や発生の研究者も多く参加し，国際的な研究の交流を行った．この国際研究集会以外にも，「アジア地域生体鉱物研究集会」が発足した．第1回は1998年に北京の古脊椎動物古人類研究所で開かれ（Kobayashi and Dai，2003），第2回（2004年，清華大学），第3回（2007年，アモイ大学）を経て，2009年には第4回が杭州で開催された．上記のほかにも国際地質学会（IGC），あるいは国内での研究集会がいくつか開催され，その成果が出版されている（大森ほか編，1988；和田・小林，1996；Kobayashi *et al*. eds，1993）．

2．現生魚類の歯の微細構造と発生からわかること

歯の研究を始めたころ，大きな指針となったのが，化石を含めた生物をその進化史のなかで位置づけ，解析するための3つの「座標軸」，すなわち「個体発生」と「（病理も含めた）個体変異」，そして「比較解剖」（井尻，1968a）であった．これは「入門的な，形式論理学的な認識の段階の研究」（井尻，1968a）だが，基本である．しかし，現実には，ある対象をこのひとつの座標軸にそって研究するだけでも並大抵でなく，3つの座標軸は常に気になっているものの，筆者の場合は主に「個体発生」が研究の中心になった．また，3つの座標軸というのは相互に関連しているので，単純に切り離すことができない．その主要な方法をどこに置くか，の話である．

現生魚類の歯の組織構造と発生の研究は，1）個体発生における系統発生の反映を解析する，2）過去の生物の化石として残っていない形態や生理，生態を復元することに応用する，3）「レリック（生きている化石）」から過去の生物の形態と発生過程を推定する，などで化石の研究に利用できると考えている．特に，硬組織レベルでは化石と現生生物の歯はそれほど変わらず，比較しやすいので，現生生物から得られる情報は化石の不完全さを補い，その意義は大きい．

1）稚魚の歯は祖先型

個体発生の過程で進化の道筋が繰り返されるという「反復説」は，80年代まで生物学ではすこぶる不人気

だった．しかし，近頃は正しい面が再評価されてきているようである．様々な動物の発生と同様に，硬骨魚類の顎と歯の形成過程にも，進化の段階の反映と考えられる現象がある．したがって，近縁の現生種の個体発生と，進化の各段階を示す化石を比較することにより，進化の過程をより確かに解析することができる，と思われる．

硬骨魚類アユ *Plecoglossus altivelis* は，日本列島を中心に分布する１科１属１種の，特殊に分化したと言える魚である．この成魚に見られる「なわばり」行動は，氷河時代の生態的レリック（川那部，1972）とされ，また，アユの種の成立と日本列島の形成は切り離せない（友田，1974）とも言われている．仔魚期から稚魚期前半のアユは海で育つが，稚魚期後半には川に遡上し，成魚は川の中流域で「なわばり」を作り，川底の石に付着した藻類を「喰む」生活をする．成魚の顎縁にはこの食性に適した，藻類を削り取る構造をもつ櫛状歯が多数並ぶ．しかし，この櫛状歯は遡上するころようやく生えそろってくるもので，それ以前の仔魚期，稚魚期前半の口腔には，数種の円錐歯群が存在する．円錐歯群には稚魚期後半で脱落・消失するものと，成魚期へ継続するものがある．消失する円錐歯群は，櫛状歯とちょうど入れ替わるような形になる（笹川，1979；Sasagawa and Yoshioka，1980）．このように，アユでは仔稚魚から成魚への個体発生の過程で，歯の状態が大きく変化する（図１）．これは歯の発生の場と形態形成の変化というレベルで，アユの進化の過程が表れている可能性がある，と考えている．最近では，櫛状歯をもつアユの化石が島根県の松江層（中新統）から発見され，現生アユの櫛状歯の成長に伴う形態変化と対比した結果，中新世のアユの櫛状歯は現在よりむしろ形態分化が進んでいることが解った（小寺・友田，2007）．この結果は，アユの進化の時期や過程についての従来の説は再考が必要であることを示唆している．と同時に，化石の研究では現生生物の個体発生との比較がきわめて重要なことも示している．

シロザケ *Oncorhynchus keta* では稚魚・成魚ともにその顎歯は円錐歯だが，その組織構成は異なってくる．すなわち，川で孵化した後，海へ下るまでの稚魚期の円錐歯は，先端にキャップエナメロイドを有し，象牙質は中に細胞要素をほとんど含まない均質象牙質である．一方，３年間ほど太平洋を回遊した後，産卵のため生まれた川に回帰した成魚の円錐歯では，キャップエナメロイドは見られず，象牙質の大部分は厚い血管象牙質で占められている（Sasagawa，1984）．残念ながらこの途中の経過がわからないが，この現象もことによると歯のエナメロイドや象牙質と

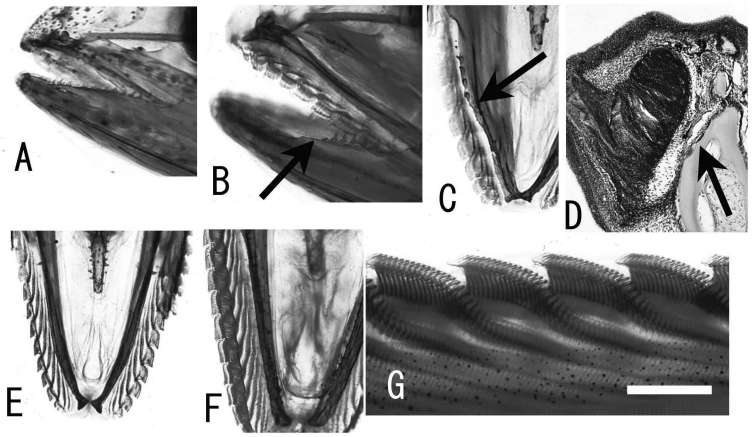

図１．アユの成長に伴う歯の変化．
A：全長45～50mm（稚魚前期），上下顎の左側面観．下顎には近心（前）から遠心（後）へ円錐歯（歯骨歯）が並ぶ．B：全長50～55mm（稚魚），上下顎の左側面観．下顎の円錐歯は近心（前）から吸収されて脱落し（矢印），櫛状歯に替わっている．C：全長55～60mm（稚魚），下顎の上面観．近心（前）から櫛状歯が萌出し，円錐歯（歯骨歯）が脱落している（矢印）．D：全長55～60mm，下顎の前頭断パラフィン切片（HE 染色）．歯骨上部には多数の吸収窩が見られ（矢印）歯骨歯は脱落している．外側（図の左）の色の濃いところは櫛状歯の歯胚群．E：全長65～70mm（稚魚後期），下顎の上面観．円錐形の歯骨歯は完全に消失し，櫛状歯に代わる．このころ川に遡上する．F：全長80～85mm（成魚），下顎の上面観．完成した櫛状歯．G：成魚（全長150～180mm）の櫛状歯の拡大．左側が前，下が下顎の内側．縮尺は１mm．水鳥の頭の様な形をした板状歯が多数集まってひとつの櫛状歯を構成する．前端の板状歯が磨耗・脱落すると後から新しい板状歯がせり上がってくる．櫛状歯は石に付着した藻類を削り取るのに適した構造になっており，アユの独特な食性を担う，アユに特有な歯である．このような仔魚期と稚魚期前期の円錐歯から，稚魚期後期の櫛状歯に代わる経過は，食性の変化と対応した個体発生のなかでの変化というだけでなく，アユの進化の過程を反映している可能性がある（笹川，1979）．A－C，E－G：アリザニンレッド染色透明標本．

いう組織のレベルで，系統発生を反映しているのかもしれない．

進化の過程では，前の形態が土台となり，それが改造されて新しい形態が形成されることが起こる．いわば「過去が未来を開く」と言える．その「過去」の片鱗が，個体発生の中で見えることがある．個体発生の中の「過去」（祖先形）を調べ，化石と対比する研究は今後も重要であろう．

2）自然の行った実験，エナメロイドの形成過程

ここでは，現生魚類の歯にあるエナメロイドという硬組織の発生を細胞生物学的手法で解析し，また，その動物間の比較を行なった研究を紹介する．この研究には，ある硬組織の形成機構を明らかにし，現生動物間での関連を探るという直接的な目的がある．さらにこれは，硬組織だけの化石から，失われた形成細胞や組織を復元するという作業の基礎となり，「現在は過去を解く鍵」の意味がある．

魚類の多様な分化過程を反映してか，魚類では歯を構成する硬組織や歯胚の構造には大きな違いが存在する．哺乳類の歯の分化に先立つこのような硬組織の多様性は，主に古生代・中生代の脊椎動物の進化の中で自然が行った「実験」とも言える．その「実験」を解析し，歯とそれを作る硬組織の形成機構について，初期段階での進化を探ることが目的である．現生魚類では，細胞や組織によって硬組織が形成される過程を観察できる．しかし，化石では細胞や軟らかい組織はまず残らない．そこで，現生生物の結果を応用し，残された化石の組織から，その形成細胞・組織の分化程度を推定するのである．特に歯は，上皮と間葉という二つの組織から形成される器官であり，進化における両組織の相互作用の発展を，形成された硬組織の比較から推定することも期待される．

魚類の歯の表層には，エナメロイドという哺乳類のエナメル質によく似た高度に鉱物化した層がある．エナメル質は歯胚上皮細胞が形成する上皮性組織だが，エナメロイドは本来象牙質の最表層部にあたり，形成の前半は間葉側の象牙芽細胞が主に関与する．エナメロイドはその形成の後半で，上皮細胞による修飾を受けてエナメル質様の組織となる．従来，この上皮細胞の関与をどう評価するかで，名前の付け方まで研究者によって異なっていた．大別すると，上皮細胞の関与を重視する場合は「エナメル質」，重視しない場合は「象牙質」の一部（硬象牙質，硝子象牙質など），両者の中間に「エナメロイド」「アクロディン」「アダメロイド」などが位置した．要するに，エナメロイド形成においては上皮細胞の役割が重要な焦点であり，これは現在でもまだ十分に解明されたわけではない．微細構造や組織化学的な観察によると，上皮細胞はエナメロイド形成後半に有機基質の分解と脱却，Ca 輸送の働きをしていることがわかる（図 2）．しかし，さらに詳細な機構は不明で，形成前半に上皮細胞が合成する上皮性コラーゲン線維がエナメロイドに分泌されているのか，という疑問も未解決である．一方，上皮細胞側のみならず，象牙芽細胞の機能やエナメロイドの有機基質の性質も重要なのだが，こちらの方にはあまり手が付いていない．たとえば，はたして同じ象牙芽細胞がエナメロイドと象牙質の両方を形成するのか否か，さらに，基質のコラーゲン線維もエナメロイドのものは酸可溶性で特殊な線維とされているが，詳細はまだ不明である．

生物が鉱物を作り，組織する仕組みを探るバイオミネラリゼーション研究の視点からみると，鉱物化様式の進化の解明が期待される．魚類のエナメロイドや象牙質の鉱物化開始時には，基質小胞のような単位膜に囲まれた構造が出現し，そこで最初の結晶形成が起こるように見える．しかし，その形態は一様ではない．たとえば，サメ・エイ類のエナメロイドでは細長いチューブ状小胞が多数出現し，その中に早い時期から大型の結晶ができてくる．その後のコラーゲン線維に沿う結晶集積は不明瞭である．一方，サメ・エイ類でも象牙質の初期鉱物化期には，丸い基質小胞が出てくる．硬骨魚類ではエナメロイドと象牙質の両方に基質小胞が現われる．硬骨魚類のエナメロイドでは初期鉱物化部位の基質小胞に針状結晶が見られ，次に有機基質のコラーゲン線維に沿う薄い結晶の集積が進行し全体に広がる．その後コラーゲン線維が分解・消失し，それにともない結晶の成長が進み，最終的にエナメル質様の組織となる（図 3）．基質小胞やチューブ状小胞などの細胞由来の構造における結晶形成の仕組み，その後結晶集積がすすむ場でのコラーゲン線維や非コラーゲン性タンパク質，プロテオグリカンなどの有機基質のあり様と役割，さらにその間の相互関係も古くて新しい課題である．

エナメロイドとひとくくりにされることが多いが，その形成過程における組織構造と形成細胞の形態の差異から，サメ・エイ類と硬骨魚類のエナメロイドは区別すべきである（笹川，1993；1996；笹川・石山，2007a；b）．また，硬組織のみならず歯胚上皮性要素（エナメル器）の細胞構築にも多様性が認められる（図 4）．おそらく，サメ・エイ類，硬骨魚類のそれぞれの中でもエナメロイド形成にはかなり多様性があると推定される．しかし，全体像はまだよくわかっていない．

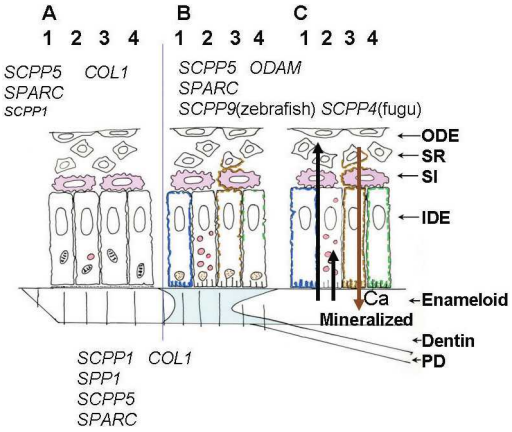

図２．エナメロイド形成における歯胚上皮細胞（エナメル器）の役割．
エナメロイド基質形成期(A)では，象牙芽細胞によってコラーゲン線維に富む有機基質が形成される．エナメロイドに接する内エナメル上皮細胞は長い円柱状の分泌型細胞になり，プロコラーゲンを含む顆粒を持つ．しかし，この上皮性コラーゲン線維がエナメロイド中に分泌されるかどうかは，まだ確認されていない．鉱物化期(B)では，新たに形成され始めた象牙質に接する深層側から鉱物化が進行し，エナメロイド表面にいたる．同時に，エナメロイド有機基質の分解・脱却が始まる．成熟期(C)では，大きな結晶が密にエナメロイドを満たしている．脱灰すると有機基質はほとんど見えない．鉱物化期と成熟期の内エナメル上皮細胞は，遠心端に刷子縁を持つ吸収型の細胞に変わる．各種加水分解酵素の活性局在は細胞の機能を表す，と考えられる．これらは基質形成期の上皮細胞には認められないが，鉱物化期と成熟期では明瞭に検出される．ALPase(1)と K-NPPase(4)は内エナメル上皮細胞の細胞膜に局在し，分解された有機基質の輸送に関与していると思われる．ACPase(2)は内エナメル上皮細胞中の顆粒に強い活性があり，有機基質の分解に関与していると考えられる．Ca-ATPase(3)は内エナメル上皮細胞と中間層細胞の細胞膜に強い活性があり，エナメロイドへのカルシウム輸送に関係していると思われる．これらより，エナメロイド形成の前半は主に象牙芽細胞により基質形成が行われるが，鉱物化期・成熟期では象牙芽細胞は象牙質形成に従事するようになり，代わって上皮細胞が有機基質の分解・脱却，カルシウム輸送などを行い，エナメル質様の高密度に鉱物化した層が形成される，と考えられる．主な硬組織形成関連遺伝子の発現については，歯胚上皮細胞では *SCPP 5* と *SPARC* が通して発現するほか，基質形成期には *SCPP 1* と *COL 1* が，鉱物化期と成熟期には *ODAM* と *SCPP 9*（ゼブラフィッシュ）あるいは *SCPP 4*（フグ）が発現する．*ODAM* は魚類から哺乳類まで上皮側に発現が認められる．一方，象牙芽細胞側では，*SCPP 1*，*SPP 1*，*SCPP 5*，*SPARC*，*COL 1* が発現する．
A：エナメロイド基質形成期，B：同鉱物化期，C：同成熟期．1：ALPase，2：ACPase，3：Ca-ATPase，4：K-NPPase．
IDE：内エナメル上皮細胞，ODE：外エナメル上皮細胞，PD：象牙前質，SI：中間層細胞，SR：星状網細胞（エナメル髄）．形態と組織化学による結果は主にガー（Sasagawa and Ishiyama，2005）を，遺伝子発現はゼブラフィッシュ（Kawasaki，2009）をそれぞれ基にした．

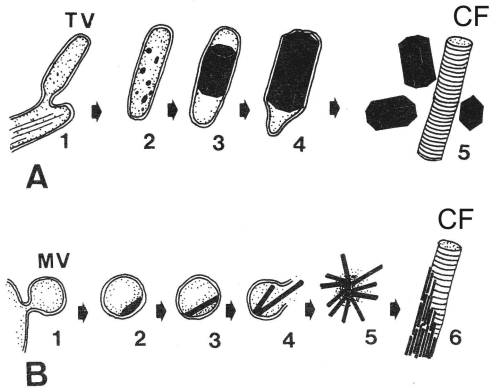

図３．エナメロイドの初期鉱物化の違いを示す模式図（笹川，1993より引用）．
A：サメ・エイ類．象牙芽細胞の一部からチューブ状小胞（TV）が形成される(1)．チューブ状小胞中に結晶の核が形成され(2)，小胞の中で成長して明瞭な細長い結晶となる(3,4)．有機基質にはコラーゲン線維（CF）も存在するが，すでに六角柱状となった結晶はそのまま成長し，コラーゲン線維に沿うような結晶集積，すなわち「コラーゲン性石灰化」を示すことはない(5)．B：真骨魚類（テラピア，コイ，キュウセンベラなど）．基質形成期に象牙芽細胞の一部から基質小胞（MV）が形成される(1)．基質小胞中に結晶の核が形成され(2)，微小な針状結晶が成長し(3)，基質小胞の膜を破り，外に出る(4)．壊れた基質小胞を中心にした毬栗状に見える結晶の集積がある(5)．つぎにコラーゲン線維（CF）に沿う結晶集積がおこり，これが鉱物化期のエナメロイドの主たる鉱物化である(6)．真骨魚類の場合は最初，前駆的に「基質小胞性石灰化」が起こり，次に主たる鉱物化として「コラーゲン性石灰化」が続く．これは哺乳類の骨や象牙質と共通した鉱物化進行パターンといえる．

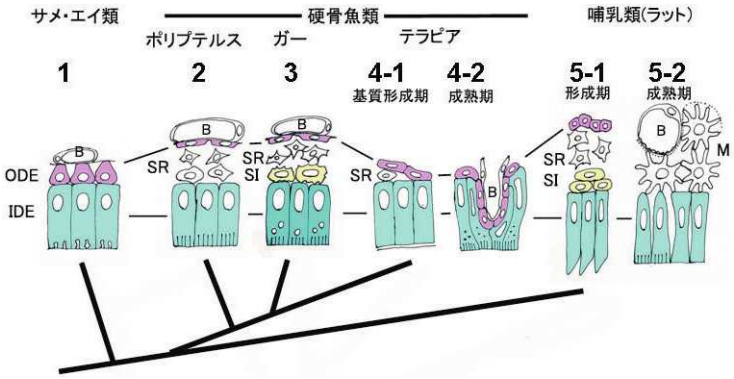

図４．歯胚上皮性要素（エナメル器）の構成の違いを示す模式図．
１：サメ・エイ類（ネコザメ，アカエイ，ヒラタエイなど）．内エナメル上皮細胞層（IDE）と外エナメル上皮細胞層（ODE）の二層よりなる．２：硬骨魚類ポリプテルス．内外エナメル上皮細胞の間に星状網細胞（エナメル髄）（SR）が介在する．３：硬骨魚類ガー．内外エナメル上皮細胞の間に星状網細胞（エナメル髄）があり，さらに中間層細胞（SI）が認められる（Sasagawa and Ishiyama, 2002）．４：真骨類（テラピアなど）．4-1 は基質形成期で，基本は内外エナメル上皮細胞層の二層だが，部分的に星状網細胞（エナメル髄）が介在する．4-2 は成熟期で，内外エナメル上皮細胞層の二層よりなり，内エナメル上皮細胞層まで血管が外エナメル上皮細胞を伴って進入する．５：哺乳類（ラットなど）．5-1 は基質形成期で，遠心端にトームスの突起を持つエナメル芽細胞（内エナメル上皮細胞）と中間層細胞，星状網細胞（エナメル髄），外エナメル上皮細胞で構成される．5-2 は成熟期で，遠心端に刷子縁を持つ型（左２個）と刷子縁を持たない型（右の２個）からなるエナメル芽細胞層，および血管（B）が進入する星状の乳頭層細胞（M）よりなる．わずかな例であるが，それでもこのような違いが認められる．おそらく，魚類の歯胚の構造と歯の形成過程にはかなり多様性があると，推定される．また，硬骨魚類の歯胚上皮性要素は内外エナメル上皮細胞層の２層からなるだけでなく，その間に星状網や中間層があるのがむしろ基本形かもしれない．以前，中間層細胞は厚いエナメル質を持つ哺乳類にだけ存在する，といわれたこともあるが，そうではない．内エナメル上皮細胞層（IDE）と外エナメル上皮細胞層（ODE）をそれぞれ線で横に結び，対比している．下の太線は概略的な系統関係を示す．

３）エナメル質の起源は魚類か

シーラカンスなどに代表される「レリック（relic, 生きている化石）」は，何千万年，場合によっては何億年もあまり形態が変わらず，生き延びている生物である．このような生物は，過去の生物の形を垣間見せてくれるので，進化の過程を調べる時たいへん重要になるのは言うまでもない（井尻，1968b；1976）．また，不思議な事に，「レリック」では進化が停滞している．その仕組みは今も不明であるという．ここでは，「レリック」を中心に取り上げ，主にその形態を比較する研究について述べる．

歯の表層を覆うエナメル質は，哺乳類で著しく分化し，発展した．一方，そのエナメル質の起源は魚類の中に求められる，と思われる．エナメル質の原型は，「レリック」とされる総鰭類のシーラカンスや肺魚，さらに条鰭類でも古典的な形態を残したポリプテルス（軟質類）やガー（新鰭類）の歯の表層にある高度に鉱物化した層から推定される（図５）．さらに，化石魚類の歯の同様な構造とも対比される．

シーラカンスや肺魚のエナメル質，条鰭類の歯根をおおうカラーエナメル質，両生類のエナメル質および化石魚類のエナメル質はきわめて薄いのであるが，次のような形態的な特徴を共有している．すなわち，①エナメル質の厚さは共に５μm 前後，②細長い結晶がその長軸をほぼそろえて，表面に垂直に配列し，結晶の大きさは象牙質と大差ないが密に詰まっている，③エナメル小柱は見られない（無小柱エナメル質），④有機基質はコラーゲン線維を含まない，⑤断面には成長線と考えられる表面にほぼ平行な複数の縞が認められる，⑥象牙質との境界が明瞭である（笹川ほか，1985；笹川・石山，2007b；2009）．

これら魚類のエナメル質は形態的には両生類のそれと連続的だが，有機基質の相同性についてはまだ確認されていない．エナメル質の有機基質であるエナメルタンパクの遺伝子は，両生類では検出できるが，現生魚類からはまだ発見されていないからである．ただし，哺乳類のエナメルタンパクの抗体と免疫反応をする物質が，魚類のカラーエナメル質に存在することが報告されている（Sasagawa *et al*., 2009）．硬組織の示す形態と，有機基質および細胞機能との相関関係が現在問題となっている．

３．化石は進化の証人

「化石」というキーワードのない進化の研究が多い．遺伝子に代表される分子生命科学が近年著しく発展し，それと器官，組織，細胞，分子を扱う方法が多角的に連携，融合して研究が進められている．遺伝学と発生学が結びつき，遺伝子の分子進化を基に，動物

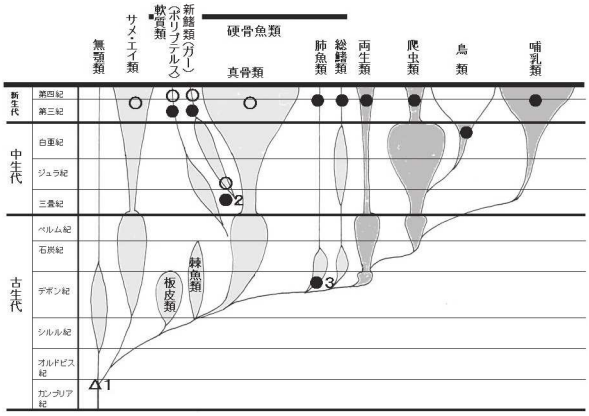

図５．脊椎動物におけるエナメロイドとエナメル質の分布（Shellis，1981；Benton，1997を参考に，Sasagawa *et al*., 2009より一部改編）．
○はエナメロイド，●はエナメル質を示す．カンブリア紀後期の「△１」はコノドント（Sansom *et al*., 1992）を意味する．ここからエナメル質であれば，エナメル質の起源は大きく遡ることになるが，現在賛否両論がある．三畳紀の条鰭類の「●２」は Smith（1992），デボン紀の肺魚類・総鰭類の「●３」は Smith（1989）による．魚類の中でエナメル質が出現する，という説を支持する化石の証拠となっている．魚類の「レリック」である条鰭類のポリプテルスとガー，総鰭類のシーラカンスと肺魚にエナメル質が認められる（本文参照）．ポリプテルスとガーではエナメル質とエナメロイドが同じ歯に共存することになる（○●で示す）．大別すると図の左側，サメ・エイ類から真骨魚類まではエナメロイドと象牙質の歯（一部エナメル質がある），右側の肺魚類と総鰭類から哺乳類まではエナメル質と象牙質の歯を持つことになる．両生類と爬虫類のエナメル質は厚さが薄く，大部分はエナメル小柱を持たないなど，内部構造も単純である．鳥類は白亜紀までは歯があり，エナメル質もあった．エナメル質が厚くなり，エナメル小柱やシュレーゲル条などの構造が発達するのは哺乳類になってからである．

の発生や形態形成をとらえる進化発生生物学はそのよい例である．化石がないと進化の研究ができないわけではない．しかし，化石は進化の直接の「証人」である．化石の研究と，遺伝子を基礎に現生生物をあつかう進化発生生物学などは共に相補いながら，進化の実態を解明するのである．ただ現在，化石研究や比較形態学の膨大な成果が，進化発生生物学に携わる若い研究者にうまく継承されているかというと，必ずしもそうではないようである．古生物学者が，比較解剖学を学生に教えながら，化石を発掘して研究すると同時に，現生動物を用いた進化発生学の実験も行うことがめずらしくない時代になった．これからの化石研究者には，生物進化における化石の意味を再確認しながら化石の研究を大いにすすめ，また，いっそう積極的に現代生物学の新しい方法を取り入れていくことが求められている．そのためには，研究者間の交流がさらに重要となるだろう．50年たって内容は変化しても，姿勢は変わらない，と言える．

引用文献

荒谷真平，井尻正二，桐野忠大，三村　二，須賀昭一，田熊庄三郎，和田浩爾編（1963）硬組織研究―歯の形成を中心として．医歯薬出版，東京，611頁．

Benton, M. J.（1997）*Vertebrate Palaeontology*, 2nd ed, Chapman & Hall, London, 452pp.

後藤仁敏，大泰司紀之編著（1986）歯の比較解剖学．医歯薬出版，東京，266頁．

Halstead, L. B. 著，後藤仁敏・小寺春人訳（1984）硬組織の起源と進化―分子レベルから骨格系までの形態と機能．共立出版，東京，198頁．

井尻正二（1968a）化石．岩波新書，岩波書店，東京，223頁．

井尻正二（1968b）文明のなかの未開，人と文明３．築地書館，東京，296頁．

井尻正二（1976）独創の方法．玉川選書，玉川大学出版部，東京，207頁．

亀井節夫（編著）（1991）日本の長鼻類化石．築地書館，東京，273頁．

亀井節夫（2000）「日本の長鼻類化石」とそれ以後．地球科学 **54**，211-230．

化石研究会編（1971）化石の研究法．共立出版，東京，710頁．

化石研究会編（2000）化石の研究法―採集から最新の解析法まで．共立出版，東京，388頁．

川那部浩哉（1972）アユの社会構造の進化史的意義について．日本生態学会誌 **22**，141-149．

Kawasaki, K.（2009）The SCPP gene repertoire in bony vertebrates and graded differences in mineralized tissues. *Dev. Genes Evol*. **219**, 147-157.

Kobayashi, I. and Dai, Y.(eds)(2003) Biomineral and Hard Tissue. 化石研会誌 特別号 第3号, 68頁.

Kobayashi, I., Mutvei, H. and Sahni, A.(eds)(1993) *Structure, Formation and Evolution of Fossil Hard Tissues. Proceedings of the Symposium : Structure, Formation and Evolution of Fossil Hard Tissues in the 29th IGC, Kyoto 1992*. Tokai University Press, Tokyo, 214pp.

Kobayashi, I. and Ozawa, H.(eds)(2004) *Biomineralization* (*BIOM* 2001), *Formation, Diversity, Evolution and Application.* Tokai University Press, Kanagawa, 399 pp.

小寺春人・友田淑郎(2007)松江層アユ化石の歯について. 化石研会誌 **40**, 94-95.

大森昌衛(1967)よみがえる化石. 講談社ブルーバックス, 講談社, 東京, 246頁.

大森昌衛・須賀昭一・後藤仁敏編(1988)海洋生物の石灰化と系統進化. 東海大学出版, 東京, 305頁.

Omori, M. and Watabe, N.(eds)(1980) *The Mechanisms of Biomineralization in Animals and Plants－Proceedings of the 3rd International Biomineralization Symposium*. Tokai University Press, Tokyo, 310pp.

Sansom, I. J., Smith, M. P., Armstrong, H. A. and Smith, M. M(1992)Presence of the earliest vertebrate hard tissue in conodonts. *Science* **256**, 1308-1311.

笹川一郎(1979)アユ, *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK et SCHLEGEL の歯の発生と交換について. 化石研会誌 **12**, 53-67.

Sasagawa, I.(1984)Formation of cap enameloid in the jaw teeth of dog salmon, *Oncorhynchus keta*. *Japanese Journal of Oral Biology* **26**, 477-495.

笹川一郎(1993)板鰓類のエナメロイドの特徴. 化石研会誌 **26**, 28-41.

笹川一郎(1996)硬骨魚類条鰭類の歯のエナメロイドと上皮性エナメル質. 和田浩爾・小林巖雄編, 海洋生物の石灰化と硬組織, 219-240頁, 東海大学出版, 東京.

Sasagawa, I and Ishiyama, M(2002)Fine structure and Ca-ATPase activity of the stratum intermedium cells during odontogenesis in gars, *Lepisosteus*, Actinopterygii. *Connect. Tissue Res*. **43**, 505-508.

Sasagawa, I. and Ishiyama, M.(2005)Fine structural and cytochemical mapping of enamel organ during the enameloid formation stages in gars, *Lepisosteus oculatus*, Actinopterygii. *Archs. oral Biol*. **50**, 373-391.

笹川一郎・石山巳喜夫(2007a)エナメロイドの特徴と形成機構. 細胞 **39**, 61-63.

笹川一郎・石山巳喜夫(2007b)魚類のエナメル質とエナメロイド. 化石研会誌 **40**, 6-14.

笹川一郎・石山巳喜夫(2009)魚類のエナメル質—エナメル質の起源について—. エナメル質比較発生学懇話会著, エナメル質, 形成, 構造, 遺伝, 再生, 起源と進化, 15-25頁, わかば出版, 東京.

笹川一郎・石山巳喜夫・小寺春人(1985)シーラカンス(*Latimeria chalumnae*)の鰓弓の歯の微細構造. 地球科学 **39**, 105-115.

Sasagawa, I., Ishiyama, M., Yokosuka, H., Mikami, M. and Uchida, T.(2009)Tooth enamel and enameloid in actinopterygian fish. *Frontiers of Materials Science in China* **3**(**2**), 174-182.

Sasagawa, I. and Yoshioka, T.(1980)On the dentition of the Ayu, *Plecoglossus altivelis*, TEMMINCK et SCHLEGEL. In : Omori, M. and Watabe, N.(eds) *The Mechanisms of Biomineralization in Animals and Plants. Proceedings of the Third International Biomineralization Symposium*. pp221-228, Tokai Univ. Press, Tokyo.

Shellis, P.(1981)Evolution, Dental Tissues, In : Osborn, J. W.(ed) *Dental Anatomy and Embryology*, pp.155-165, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Smith, M. M.(1989)Distribution and variation in enamel structure in the oral teeth of sarcopterygians : its significance for the evolution of a protoprismatic enamel. *Historical Biology* **3**, 97-126.

Smith, M. M.(1992)Microstructure and evolution of enamel amongst osteichthyan fishes and early tetrapods. In : Smith. P. and Tchernov, E.(eds) *Structure, Function and Evolution of Teeth*, pp.73-101, Freund Publishing House, London.

Suga, S. and Nakahara, H.(eds)(1991) *Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems*. Springer Verlag, 517pp.

Suga, S. and Watabe, N.(eds)(1992) *Hard Tissue Mineralization and Demineralization*. Springer－Verlag, 197pp.

友田淑郎(1974)私信.

和田浩爾・小林巖雄(編著)(1996)海洋生物の石灰化と硬組織. 東海大学出版, 東京, 318頁.