

## 第39回（通算第155回）化石研究会総会・学術大会講演抄録

(2021年8月31日（火）、東京都市大学にてオンラインで開催)

## シンポジウム 趣旨説明

## 微細構造に基づく・硬組織の最新研究

世話人：中島保寿（東京都市大学）

近年古生物学においては、光学顕微鏡や電子顕微鏡を用いた古典的な観察手法を発展させてきたほか、シンクロトロン放射光X線CTなどを用いた非破壊の内部観察技術を導入したことにより、化石の微細構造についての理解が飛躍的に進んでいる。さらに、LA-ICPMSやNano-SIMSといった高い空間分解能を有する化学分析機器が生物硬組織やその化石の分析に用いられることにより、化石研究は新たな局面を迎えている。本シンポジウムでは、新しい技術と発想によって発展する化石・硬組織の微細構造解析に基づく最新研究について紹介し、そのさらなる展開について議論したい。

## シンポジウム 講演1

化石骨の微細構造解析によって解明する  
古脊椎動物の成長・生態および進化

中島保寿（東京都市大学）

「骨 (bone)」は、I型コラーゲンを主体とする有機質と生体鉱物であるバイオアパタイトの複合体であり、II型コラーゲンとプロテオグリカンを主成分とする「軟骨」及びそのリン灰化物「石灰化軟骨」とともに脊椎動物を特徴づける組織である。あらゆる骨は骨芽細胞によって形成され、また派生的な脊椎動物の多くでは骨芽細胞自身が骨組織に取り込まれ骨細胞となり、骨代謝やそれを制御するホルモン分泌を担う。有細胞骨はアラダスピス類や骨甲類などの“無顎類”（側系統群）の段階で獲得され、骨組織中のカルシウムやリン酸の再利用を可能にしたとされる。さらに硬骨魚類を含む顎口類では、破骨細胞によって骨が再吸収され、また再度骨芽細胞による骨沈着が起こる、といった再構築（リモデリング）が起こることも多い。再吸収によって生じた骨内腔は、造血組織や脂肪を配置する空間としても利用される。骨形成の様式はコラーゲン質の骨膜や真皮などでリン灰化が起こる「膜

内骨化」が起源とされているが、四足動物を含む硬骨魚類の系統では、軟骨を鋳型として骨形成が行われるもう一つの骨化様式「軟骨内骨化」が知られている。軟骨内骨化は、脊椎動物の進化過程の中でも所謂“板皮類”（“無顎類”同様に側系統群）の段階で獲得された可能性があることも、近年の研究から示されている。こうして獲得された骨組織形成の基本様式は我々四足動物にも受け継がれ、形態形成上の一種の制約として作用している。

一方で脊椎動物の骨は、生活様式の多様化に伴い新たな機能を獲得し、それは骨微細組織にも変化を及ぼした。四足動物の上陸と羊膜類の大型化は、管状骨や骨梁構造により機械組織としての骨の強度を高め、体重支持や運動の効率を向上するのに貢献した。代謝率を高め急速成長を可能にした恐竜や哺乳類では、既存の有血管性の骨を効果的に利用し、強度と沈着速度の両立に成功した。真皮や腱などの結合組織中に生じた新たな骨化物 (metaplastic bone) は、機械組織としてだけでなく、防御・体温調節・種間ディスプレイ等に用いる装置として多様化していった。二次的に水棲適応した羊膜類では、骨は約 $1.9\text{g}/\text{cm}^3$ という高い比重から、体全体の比重を調節し、また重心位置を調整するバラストとして機能している。

東京都市大学古生物学研究室では、羊膜類を主な対象とし、骨組織が基本的構成を保持しながら、また時には逸脱しながら各系統の生理・生態学的特性に応じて変化してきた過程に着目し研究を行っている。骨組織学で取り扱う分類群は消費的サンプリングやマイクロCT解析が可能なものに限られるため、系統網羅的な研究は難しく断片的なデータを得るにとどまっているが、そのような中でも現生生物学や古生物学における基本概念を覆す発見が相次いでいる。本講演では、中生代水棲爬虫類における鉱物化した脊索様組織の発見、三疊紀海棲爬虫類における外骨格要素（皮骨）と内骨格要素（椎骨神経棘）の機能的・構造的融合、そして大型陸棲カメ類における大型恐竜型の骨組織 (lamellar-type fibro-lamellar complex) の発達など、本研究室での成果について未発表の内容も交えながら紹介する。

## μCT や各種分析機器を用いた化石種と現生種における口腔領域の硬組織解析

三島弘幸 (鶴見大学歯学部歯科理工学)

従来古生物学や解剖学分野に用いられてきた実体顕微鏡、光学顕微鏡、電子顕微鏡 (走査電子顕微鏡 SEM や透過電子顕微鏡 TEM) などとは異なる観察あるいは分析手法が近年用いられてきた。X 線コンピュータトモグラフィー (CT: X-ray computed tomography), X 線マイクロコンピュータトモグラフィー (μCT: X-ray micro-computed tomography), 顕微ラマン分光法, X 線分析顕微鏡などの手法である。これら各種機器を用いて, 化石種及び現生種の口腔領域の顎や歯などの硬組織を研究した成果を供覧する。

X 線 CT や X 線 μCT は, 研究対象となる試料を切断や薄片化せず非破壊で解析できる点が特徴である。Eusthenopteron fordi (デボン紀, カナダ産) の X 線 μCT の 3D 画像において, 外骨格の皮骨に凹凸構造の皮骨結節が肉眼像で見るとより明瞭に表現されていた。口腔内部の外翼状骨と口蓋骨に, 上・下顎の歯より大きな歯が存在しているのが CT 像で確認できた。円錐歯であるが, 顎骨中の歯の基部では, CT 像においても迷路状構造の皺壁象牙質が観察できた。顎骨に浅い歯槽が観察された。歯槽には歯根膜がなく, 歯と歯槽骨とが骨結合しているのが認められた。

X 線 CT や X 線 μCT を使用することにより骨の部位や歯種, あるいは種の同定に有効性が確認できた。解析ソフトの進展により異なる組織の組織無機質密度 TMD の定量化が可能になった。本発表では現生のマッコウクジラの歯やヒト小臼歯セメント質, 第三紀中新世ウマ属の歯, 鮮新世海生哺乳類の陰茎骨の例などを供覧する。さらに顕微ラマン分光法を用いることにより, 歯のエナメル質の結晶の同定の一つの手がかりが得られた。

X 線 μCT などの手法により, 白亜紀 Mosasaurs 類化石に原始的な歯槽 (sub-thecodont) が確認できた。歯根膜は介在せず, 顎骨は厚い有細胞セメント質と骨性結合していた。歯槽に埋入している歯根象牙質の厚さは薄かった。象牙質には周期の異なる成長線が確認された。Mosasaurs 類の象牙質の成長線の間隔は Gren & Lindgren (2013) の報告によると, 日周期間隔で 6-34 μm とされている。今回観察された成長線は月齢周期 (28 日周期) や年周期の成長線と考察した。成長線の周期は哺乳類と異なり規則的ではなく, Mosasaurs 類の生体リズム, 特に Ca 代謝リズムが不

規則であることが推定される。歯の支持組織の分類では, 歯槽はワニ類や槽歯類, あるいは哺乳類で存在するとされてきた。しかし, 槽生性結合する動物は白亜紀の海生爬虫類化石においても確認できた。Bardet et al. (2015), Jenkins et al. (2017) や Bertin et al. (2018) などの研究, さらに今回の研究結果から, セメント質や歯槽は中生代には存在していたと考察される。さらに, 歯槽の原型はすでに古生代デボン紀の総鱗類から存在していたと推定される。

## シンポジウム 講演 3

### 化石試料の微小領域分析による古環境・古生態復元

白井厚太郎 (東京大学大気海洋研究所)

化石は過去を紐解く鍵であり, 化学組成・同位体組成から当時の環境や生態を復元できる可能性がある。これまで炭酸塩やリン酸塩骨格の化石について, ミリメートルスケールのバルク分析による環境生態復元は比較的多く行われてきた。例えば, 二枚貝殻や有孔虫などの炭酸塩化石の酸素同位体比から水温や塩分を復元する研究は古環境復元の王道とも言える手法である。リン酸塩骨格化石については, 炭酸塩と比べて分析が難しいため研究例は相対的に少ないものの, リン酸や構造炭酸塩の酸素同位体比からその生息環境を推定したり, 構造炭酸塩の炭素同位体比から食性を推定したりする研究が行われてきた。他にもストロンチウム同位体比による移動履歴推定やカルシウム同位体による食性解析など, 知見の蓄積がある同位体指標については古環境・古生態の理解に多いに貢献してきた。しかし, 化石試料の化学分析により復元できる情報の質は, 初生的な化学・同位体組成がどの程度保存されているか, つまり続成作用の程度に依存するという問題もある。

近年の技術向上により微小領域分析手法の感度・精度が向上したことで, マイクロメートルスケールの化学・同位体組成による古環境・古生態復元の可能性が開けてきた。本講演ではこれまで演者らの研究グループで行ってきた微小領域分析の化石への応用について, 予備的な成果や今後の展望も含めて紹介する。1 つめの例として, 二次元高空間分解能二次イオン質量分析装置を用いたプロトコノドントのウラン鉛年代測定と Sr 同位体比分析について紹介する。中国のカンブリア紀の地層から採取されたプロトコノドントのウラン鉛年代を測定した結果, 約 5.4 億年と 4.7 億年という 2 つの年代を示す部位に分かれ, それぞれ形成年代と続成年代を示していると考えられた。それぞれの部

位で Sr 同位体比組成も有意に異なっていることが明らかとなった。2 つめの例として、ティラノサウルス類の骨の微小領域元素分布の分析結果について紹介する。化石標本の断面について面的な元素分析を行った結果、骨格主成分であるリン酸カルシウム、オステオンの中心部等に局所的に存在する鉄酸化物を含む鉱物、脊椎は炭酸カルシウム、の 3 種の鉱物で構成されていることが明らかとなった。さらに、リン酸カルシウム骨格内でも局所的に Sr や Mg などの変動が見られた。これらの変動要因を特定できれば、古環境・古生態復元に応用できる可能性がある。

分析の空間分解能が向上することで、(1) 骨格微細構造ごとの組成変動による新たな指標開発の可能性、(2) 続成作用の影響が少ない部位を選択的に分析することにより続成作用の影響を低減、(3) 生活史に沿った環境生態履歴の復元の可能性、などのメリットがある。微小領域分析の応用例はまだ多くなく黎明期にあたる研究分野であるが、従来法では埋もれていた新たな情報を化石から発掘できる可能性が期待できる。

#### シンポジウム 講演 4

### シンクロトロン放射光 X 線マイクロ CT を駆使したデボン紀脊椎動物化石の骨格形態および微細組織構造の解析

平沢達矢 (東京大学理学系研究科地球惑星科学専攻)

現生脊椎動物に見られる基本形態パターンは、顎関節、対鰭、歯、四肢などの進化とともに、デボン紀までに成立した。そのような脊椎動物の初期形態進化過程に関しては、多くの系統は古生代のうちに絶滅したため、現生種の比較形態学的研究のみから理解していくことは不可能である。そのため、骨甲類、ガレアスピス類、(側系統群である)板皮類といったステム顎口類や基盤的硬骨魚類をはじめとするデボン紀までの脊椎動物の化石記録から、それら化石種の系統関係を復元、形態進化過程を解明していくことが求められる。この初期進化過程は新たな骨格組織の獲得もともなっていたため (e.g., Hirasawa and Kuratani 2021)、形態だけでなく骨格組織の微細構造も重要な研究ターゲットである。だが、古生代脊椎動物の中には、骨格形態パターンを既知の脊椎動物グループのものと比較することが非常に困難な化石種も含まれ、その場合は信頼性の高い系統解析は不可能となる (Kuratani and Hirasawa 2016)。

スコットランドの中部デボン系から産出するパレオスポンディルス *Palaeospondylus gunni* もそのような動

物であり、19世紀末の発見以来、数千点の化石が見つかるにもかかわらず、脊椎動物のどの系統に属する動物なのか結論が出ていない。保存状態良好な頭骨の外部形態は円口類ヌタウナギの形態パターンと合致する部分もある (Hirasawa, Oisi and Kuratani 2016)。この問題を解決すべく、私たちの研究グループは、頭骨が完全に母岩に覆われていて欠損部分がない化石標本 2 点について、大型放射光施設 SPring-8 (兵庫県佐用郡佐用町)においてシンクロトロン放射光 X 線マイクロ CT 撮影を行った (分解能 1.46 $\mu\text{m}$ )。結果、従来観察できていなかった骨格形態の詳細な特徴について三次元的にとらえることに成功した。まず、パレオスポンディルスの内耳には三半規管が認められ、円口類ではなく有顎顎口類であることが分かった。これを基準に各骨格要素の相同性を同定すると、頭蓋内関節、頭蓋底孔、舌顎骨関節部を備えた側方突起といった肉鰭類の一般的な特徴が認められ、さらに、発達した基翼状骨突起の存在により基盤的四肢動物であることが示唆された。

また、シンクロトロン放射光 X 線マイクロ CT では、化石のみならず現生種の胚に関しても前処理なしで細胞レベルの組織断層像を得ることが可能である。私たちは、絶滅危惧種オーストラリアハイギョ *Neoceratodus forsteri* の胚発生についてこの手法で研究を展開している (Hirasawa et al. 2021)。得られたオーストラリアハイギョの発生中の骨格組織構造をパレオスポンディルスのものと比較すると、パレオスポンディルスの骨格組織に軟骨小腔、類骨、軟骨膜内骨を同定することができた。これにより、骨格組織構造からもパレオスポンディルスは有顎顎口類であること、とりわけ硬骨魚類系統である可能性が高いことが分かり、骨格形態からの同定と整合的である。

#### 文献

- Kuratani S, Hirasawa T (2016) Nature 532, 447-448.  
Hirasawa T, Oisi Y, Kuratani S (2016) Zoological Letters 2, 20.  
Hirasawa T, Kuratani S (2021) pp. 863-876; in Nuño de la Rosa L & Müller, GB (eds.) Evolutionary Developmental Biology - A Reference Guide, Springer.  
Hirasawa T, et al. (2021) Frontiers in Ecology and Evolution 9, 679633.

## 静岡県静岡市有度丘陵草薙より 産出したナウマンゾウの切歯化石

柴 正博<sup>1,2</sup>・横山謙二<sup>1,2</sup>・宮澤市郎<sup>2</sup>

(1:ふじのくに地球環境史ミュージアム,

2: NPO 静岡県自然史博物館ネットワーク)

長鼻類のほぼ完全な切歯化石が、2019年5月に静岡県静岡市の有度丘陵の草薙から発見された。本標本は、草薙層の基底直下約5mの久能山層最上部の礫層中に挟在する含礫泥層の基底から産出した。草薙層は酸素同位体比ステージ(MIS)5.5の海水準上昇期の堆積物と考えられ、その直前の久能山層最上部はMIS 6.2に相当し、中期更新世末期の約13万年前と考えられる。

本標本は、基部から先端までの切歯の弧長は2,127+mm、直長1,874+mm。先端から100mmの位置の断面は横径51.69mm、背腹径51.69mmであり、楕円形が顕著である。基部付近(先端から2,000mmの位置)の背腹径119.25mm、横径109.95mmで円形に近い。歯髓腔の深さは残存部で595+mmある。中間近くの破断面では、ごく薄いエナメル質と象牙質が認められる。象牙質は外層と内層に2分され、内層には同心円状に2-4mm間隔で成長線が認められる。外側面観では、基部から先端にかけて凹湾曲する。ねじれは弱く、基部から先端に向かって、わずかに左回りにねじれる。切歯の太さは、基部から先端にかけ漸移的に細くなる。

本標本はその大きさや形、特にその曲がりやねじれの特徴により、ナウマンゾウ *Palaeoloxodon naumanni* の右上顎切歯であると同定できる。なお、本標本の産出層準の堆積環境は、堆積相より分流路の発達した扇状地の河口近く、河川流路が塞がれてできた湿地やラグーンのような場所で堆積したと考えられる。

これまでに久能山層から報告されたナウマンゾウの歯化石は、臼歯が2点(土 1958; 横山ほか 2019)と切歯が1点(柴 1991)であり、それらはすべてが有度丘陵東麓の久能山層下部に相当する村松礫シルト部層の基底部(MIS 6.6)からであり、約17.6万年前の年代値がそれらの層準付近から報告されている(Kitamura et al. 2005)。

MIS 6からのナウマンゾウの完全な切歯化石の産出数が少なく、本標本はナウマンゾウ切歯の性差や地理的・時代的な形態的な変異を検討していく上に重要な化石であると考えられる(横山ほか 2020)。

### 文献

Kitamura A, Omura A, Tominaga E, Kameo K, Nara

M (2005) *The Quaternary Research* 44, 177-182.

柴 正博 (1991) 地団研専報 40, 98p

土 隆一 (1958) 地質学雑誌 64, 311-312

横山謙二・柴 正博・宮澤市郎 (2019) 東海自然誌 12, 5-13

横山謙二・柴 正博・宮澤市郎 (2020) 東海自然誌 13, 7-17

### 個人講演 2

## 茨城県日立市の鮮新統初崎層から 産出したクモヒトデ類化石

石田吉明 (東京都杉並区)

角田昭二 (ジオネット日立)

田切美智雄 (日立市郷土博物館)

加藤太一 (茨城県立自然博物館)

中島保寿 (東京都市大学)

茨城県日立市日高町の高磯地域とそこから約6km南方の同市相賀町の初崎地域の二カ所から保存の良いクモヒトデ類化石が合計3個体発見された。これらの化石はいずれも鮮新統日立層群初崎層から産出した。日立層群は下位の中新統多賀層群と海底谷の浸食面を介して接する海底谷埋積物である。初崎層は日立層群上部にみられる層厚約30mの粗粒砂岩層で、高温石英と軟体動物化石を多く含むことで特徴付けられる。高磯地域の化石産出露頭では厚さ10m以上の地層が露出しており、下位より極粗粒砂岩層・高温石英を含む凝灰質粗粒砂岩層・葉理の発達する細粒砂岩層・斜交葉理の発達する砂岩層を挟む砂質泥岩層が堆積している。高磯地域および初崎地域の両地域において、クモヒトデ類化石は高温石英を含む凝灰質粗粒砂岩層から産出しており、ほぼ同じ層準からの産出であると考えられる。

発見された3標本はともに同じ形態の特徴を持つ。どれも体化石で盤と長い腕が残され、背側と口側の両側が観察できる。盤径は30-40mmと大型で、盤は高く、厚く膨れた大きな鱗でおおわれる。輻楯は幅広く中央で相接する。輻楯の間の鱗は末端側が大きく湾曲した三角形を示す。口棘はやや細長く先端は鈍角である。側口板は幅広い長方形を示し基部で相接する。第2口触手孔は大きく口裂の外に位置する。口楯は細長い。腕はまっすぐ伸び、高さが幅を上回る。背腕板は背側に鋭角で突出する。腹腕板は基部で台形、中央部で五角形を示す。側腕板は背腕板と腹腕板により隔てられる。分離した側腕板の内側と外側の縁には8個の小突起がみられる。触手孔は大きく多くの触手鱗が覆われる。腕針は2列あり、先端が尖った短いものが2

本、互いに接触している小さな四角形のものも少なくとも8本認められる。以上の形態の特徴から3標本は *Stegophiura* Perrier, 1893属 (Ophiopyrgidae 科) に属する。これらの標本は膨らんだ大きな盤鱗、尖った背腕板、接触する短い腕針を持つことなどから現生種の *Stegophiura ponderosa* (Lyman, 1878) にきわめてよく似るが、*S. ponderosa* の輻楯の形態、分離した側腕板の突起の形態などが化石とは異なり、初崎層産の標本は新種の可能性が高い。

*Stegophiura* 属の絶滅した種は熊本県の上部白亜系御船層群から *Stegophiura miyazakii* Ishida, et al. 2018 の報告があるのみで、鮮新統初崎層産のものは2例目の最も新しい時代の化石記録となる。

現生の *Stegophiura ponderosa* は下部浅海帯～上部漸深海帯に生息している。さらに初崎層から *Solemya* cf. *tokunagai* などの同様の深度に生息するとされる軟体動物化石も報告されている。初崎層からの標本はほぼ完全な形で残されており現地性と考えられ、比較的深い深度に生息していたと推定される。

#### 個人講演 3

### 鮮新-更新統 古琵琶湖層群と東海層群からの興味深いワニ類の生痕化石の例

岡村喜明 (滋賀県足跡化石研究会)

演者は1988年から主として国内の新生代からの足跡化石を調査してきた。その結果、足跡を残した印跡動物はゾウ類、サイ類、シカ類やイノシシ類などの偶蹄類、ワニ類、鳥類などであることが確認できたが、足跡化石からは印跡動物種を決定するまでには至っていない。そこで、現段階では上記した諸動物の古生態などを探るために、現生で近似種が棲息する環境下で動物相や生態や足跡を調査している。

本発表では、約400数10万年から約40万年前までの湖沼成、河川成の堆積物が経時的にほぼ連続して観察できる古琵琶湖層群と東海層群 (伊勢湾西岸地域) の2層群からの足跡の調査中に発見したワニ類によると考えられる興味深い「生痕化石」について、現生種の生痕などと合わせて供覧する。示す例は、ワニ類の下顎部の跡、上腕部の跡、尾部の跡、趾や爪の跡と考えられる痕跡であるが、水底についた跡 (水中印跡) と考えられる痕跡などは現段階では確証を得る調査法や観察する機会がなく、今後多くの調査と検証法を探らなければならない。また、近年の国内における古足跡学的な発見や研究報告例が少ないことも、古足跡学の将来に大きな危惧を感じる。

#### 個人講演 4

### 久慈層群玉川層の脊椎動物化石の概要

平山 簾 (早稲田大学国際教養学部)

岩手県久慈市に分布する上部白亜系久慈層群玉川層からは脊椎動物化石を多産する。久慈市小久慈では、2012年3月から早稲田大学と久慈琥珀博物館が主体となった共同調査が毎年2度にわたって実施されるなど、2021年8月まで延べ約120日の発掘作業により2400点を超える陸生および海生の脊椎動物化石を玉川層上部のボーンベッド (挟在する火山灰の放射年代は約9000万年前チューロニアン世を示す) より採集した。大半の資料は遊離した骨や歯であるが、ごく稀にカメ類 (*Adocus kohaku*) のまとまった甲羅が見つかっている。これまでに確認した脊椎動物の分類群は以下の通りである。

- 板鰓類 (サメ類) : *Cretolamna*, オオワニザメ科, *Scapanorhynchus*, カスザメ科, ヒボダス上科, およびスクレロリンクス科: 遊離歯や椎骨など449点
- 硬骨魚類未定: 椎骨など89点
- 鱗竜類 (長頸竜): 遊離歯など3点
- 有鱗類 (トカゲ類): 椎体など4点
- コリストデラ類: 椎体など4点
- カメ類: *Adocus* (アドクス科), スッポン科, ナンシュンケリス科, スッポンモドキ科, リンドホルメミス科, およびウミガメ上科: 甲板, 四肢骨, 頭骨など1000点
- ワニ類: 頭骨, 遊離歯, 四肢骨, 鱗板など180点
- 翼竜類: 四肢骨など8点
- 竜脚類: 遊離歯など62点
- 獣脚類: 遊離歯など7点
- 鳥盤類: 遊離歯など14点
- 鳥類?: 四肢骨など5点
- 哺乳類: 遊離歯など6点
- 分類不明: 遊離歯, 骨片など633点

当該地点において30前後の脊椎動物のタクサ (分類群) を確認しており、当時の多様な脊椎動物相の一端がうかがえる。当該地点は、日本の後期白亜紀の最も多様な脊椎動物化石の産地であり、今後の更なる発見が期待される。

## 鹿児島県長島町獅子島の 白亜系御所浦層群から産出した翼竜類化石

中島保寿 (東京都市大学)  
宇都宮聡 (大阪市立自然史博物館)

鹿児島県長島町の獅子島には、白亜系-古第三系が分布し、全域より動物化石が多く産出することで知られている。中でも下部-上部白亜系御所浦層群からは、二枚貝類、腹足類、アンモノイド類などの化石が多産する。獅子島の南西部にある幣申港付近の離島「前島」の対岸に露出する御所浦層群からはこれまで、エラスモサウルス科首長竜類(通称サツマウツノミヤリュウ)の頭部・頸部骨格が産出していることなどから、同口カリティは国内有数の白亜系海生脊椎動物化石産地としても注目されている。

2020年、このサツマウツノミヤリュウ産地付近の生物擾乱の発達する砂質泥岩より、翼竜の肢骨の一部と見られる骨化石断片が発見された。この化石は断面が長径約23mm、短径約16mm、長さ約62mmの楕円筒形の長骨骨幹部で、表面は最大厚み1.2mmほどの薄い筒状の緻密骨に覆われ、内部は泥質のコンクリーションにより満たされ、海綿骨や目立った骨梁構造は確認できなかった。これらの形態学的特徴は翼竜類の四肢骨とよく一致する。ただし本標本の形態は極めて単純な楕円筒状であり、解剖学的な位置を特定するには至っていない。仮に橈骨、尺骨、中手骨ないし第四指骨のいずれかと仮定した場合、骨幹断面の長径は翼開長約4mの翼手竜類 *Anhanguera* に匹敵する。標本は一部コンクリーションに包まれていたが、骨端は摩耗し失われていた。また骨幹の一側面はコンクリーションの外に露出し、摩耗・風化により一部失われていた。骨化石は母岩中には連続しておらず、また一部穿孔痕もみられることから、骨が一度堆積しコンクリーション化したのち、水流による削剥などで海底に露出し摩耗・穿孔されたのち再堆積したものと考えられる。

本標本の産地については、付近には複雑に断層が発達するためいまのところ詳細な層序学的な位置はわかっていないが、同じ露頭の数メートル以内でアンモノイド類 *Graysonites* 属の産出が多数確認されていることから、Cenomanian 最下部にあたる可能性が高い。またサツマウツノミヤリュウ標本の産出した地点とは距離20m以内と近く、岩相も酷似しておりほぼ同層準にあたると思われる。また、層序学的に下位にあたると思われる南側には礫岩や砂質の二枚貝化石密集層など沿岸性の堆積物が頻繁にみられることから、

本標本の得られた砂質泥岩は上部陸棚以深で堆積した海進期の堆積物であると解釈できる。

本標本の産状は、再堆積のノジュール、生物擾乱の発達、近傍での脊椎動物化石・アンモノイト化石の産出などで特徴づけられる。同様の産状は北海道三笠地域の蝦夷層群三笠層下部に見られる脊椎動物化石密集層(下部 Cenomanian, *Mantelliceras* 帯)でも見られ、ともに Cenomanian の汎世界的な海進期に大陸棚で形成されたコンデンス・セクションとして脊椎動物化石を選択的に保存し、大規模なボーンベッドを形成していた可能性がある。獅子島は三笠市とともに白亜紀の超温暖期の生物相を記録する極めて重要な産地といえる。

## 個人講演 6

### 小型鯨類における体軸筋および 棘突起形態の観察と化石種への応用

森田直樹・中島保寿(東京都市大学)

偶蹄類を祖先にもつ鯨類は、水棲適応によって身体の構造と運動様式を大きく変化させてきた。四肢は退化し鰭を備え、長い棘突起や横突起をもった椎骨が並び体骨格を形成している。中軸骨格には強靱な筋が連続的に大量に付着しており、背側の筋を収縮させて行うアップストロークと腹側の筋を収縮させて行うダウンストロークを繰り返すことで遊泳を行っている。鯨類の背側の筋や腱の付着部としてはたらく棘突起の傾きは、筋や腱の張力が効率的に作用するよう制約を受けていることが知られている。一般的に鯨類の頸椎から胸椎域の棘突起は後方に傾斜するが、マイルカ上科ネズミイルカ科のイシイルカやコガシラネズミイルカ、北海道天北地域の第三系から産出した化石種の NMV-5 (*Phocoenidae* gen. et sp. indet.) の後部胸椎においては、棘突起は神経弓付近で後方に傾斜し、先端付近で前方に屈曲する。さらに NMV-5 では棘突起先端部が左右方向に肥大する。これらの形態も付着する筋や腱の作用方向が影響していると考えられるが、棘突起に着目した詳細な体軸筋の分布や起始・停止、走向の報告はない。そこで本研究では、マイルカ上科マイルカ科のスジイルカ *Stenella coeruleoalba* の解剖により背側における体軸筋の分布、起始・停止、走向の観察を行い、マイルカ上科の棘突起形態にみられる多様性の機能的意義の解明を試みた。

解剖の結果、背側の筋である最長筋、多裂筋、半棘筋の分布と浅層の腱の詳細な走向が観察でき、後部胸椎の棘突起先端部には前方腹側方向から伸びる浅層の腱が付着することも確認できた。浅層の腱の走向は部

位によって異なり、後部胸椎から前部腰椎域ではより腹側方向から付着していることが明らかになった。このことから、後部胸椎から前部腰椎域の棘突起先端部では、他の部位よりも張力の作用方向がより腹側方向に近づくことと予想される。また骨格標本の計測の結果、後部胸椎において棘突起が後方傾斜し先端付近で前方に屈曲する一部のネズミイルカ科鯨類（現生種のイシイルカとコガシラネズミイルカ、化石種のNMV-5）はネズミイルカ科の中でも後部胸椎の棘突起が高い種であることが分かった。高い棘突起の先端部に浅層の腱が停止する際には、通常よりも張力の作用方向がより腹側方向に近づくことと予想される。一部のネズミイルカ科鯨類に見られる棘突起の前方への屈曲は、先端部に付着する浅層の腱を90°に近い角度で付着させ、効率よく力を伝えるはたらきがあったと考えられる。

NMV-5の後部胸椎から前部腰椎では、棘突起先端部が屈曲するだけでなく、左右に肥大する。これは棘突起側面に付着する多裂筋の付着面積の増加をもたらすだけでなく、オーバーハングした棘突起表面に後方腹外側から伸びる多裂筋を90°に近い角度で付着させることで、より効率よく力を伝えるはたらきがあったと考えられる。NMV-5の特殊な棘突起形態は他にも、棘突起間の隙間を減少させ体幹を固定する効果や、棘間靭帯の付着面積を増やす効果もあったと推測され、現在の小型鯨類にはない独自の適応形であったといえる。

#### 個人講演 7

### 成長パターンの異なる羊膜類動物間に見られる骨細胞形態の差異について

柳田優樹・中島保寿（東京都市大学）

現生の外温性爬虫類においては成長率が生涯を通して次第に低下していくのに対し、鳥類や哺乳類は一定の体サイズに達するまで急速な成長を維持する。脊椎動物の成長パターンを記録しうるものの1つに、骨基質線維（コラーゲン線維）の配向の違いがある。遅い成長に伴ってゆっくりと沈着された骨基質は、線維が平行に隙間無く敷き詰められた parallel-fibred bone (PFB) や微細な層板が重ねられた lamellar-zonal bone (LZB) などの形をとる。対して、急な成長に伴い速く沈着された骨基質は、線維方向がランダムとなる woven bone (WB) や、WB と PFB を含む複合体である fibro-lamellar complex (FLC) の構造をとる。これら骨基質構造と成長率の対応関係を用いれば、成長停止線が観察できない場合でも成長速度を推定でき、さらにこれを応用すると化石骨から絶滅動物

の成長パターンを推定することも可能となる。しかし日本列島から産出する化石骨においては、続成過程で骨基質のアパタイトが再結晶を起し線維の方向性が失われてしまうことも多く、上記の手法を一部の古脊椎動物に應用することを阻んでいる。

そこで本研究では、線維の方向以外の成長速度の推定方法を確立する上で、変成した化石にもしばしば保存されている「骨小腔」に着目した。骨小腔は骨基質の元となる類骨の沈着を担う「骨芽細胞」が沈着過程の類骨に取り込まれてできる「骨細胞」のための空間であり、「骨小管」によって互いに連絡している。過去の研究においては、WB、PFB、LZBの間で骨小腔の形状が異なることが示唆されている。このような背景から本研究では、定量的なデータに基づき骨基質の成長速度と骨細胞形態の関係について確かめることを目的とした。

研究試料としては、骨組織観察の容易なサイズであることを条件に、様々な骨形成速度の非鳥類爬虫類・鳥類・哺乳類の計7種（グリーンイグアナ、ワニガメ、ミズオオトカゲ、イリエワニ、オサガメ、ニワトリ、ニホンジカ）から大腿骨または上腕骨を選定した。各骨の骨幹中央の横断面で骨組織の薄片を作成し、偏光顕微鏡を用いて観察および写真撮影を行ったのち、画像から骨細胞形態を楕円に近似し、短径及び長径を計測した。その結果、沈着速度が遅いとみられる骨基質ほど、そこに含まれる骨細胞の横断面における短径/長径の値が小さくなる傾向が確認された。またPFBおよびLZBにおいては、骨小腔横断面の長軸方向は線維走行と一致する傾向にあった。これらの傾向は、PFBおよびLZBでは骨芽細胞が一定方向に配向する線維の沈着に適した形態と配置をとった結果であると考えられる。また本研究の結果より、成長パターン復元の手がかりとなる骨基質の沈着過程を骨小腔形態から推定できる可能性があるといえる。今後、本手法は保存不良な化石骨を用いた古脊椎動物の成長速度推定への応用も期待できる。

#### 個人講演 8

### ウシの臼歯に見られた 新型の異常歯である分割歯

小寺 稔（鶴見大学歯学部解剖）  
小寺春人  
澤村 寛（足寄動物化石博物館）

哺乳類の歯には多様な歯の異常例が知られている。形態の異常や数の異常、位置、萌出時期、咬合の異常などがある。これらの異常からは、歯の形態形成の法

則を探求する手がかりを得ることができる。すなわち偶然に生じた自然の実験発生の例として見ることができる。形態形成の法則は形態進化の理解にも欠かせないものである。ここでは、これまでに報告例のないタイプの歯数と形態に関わる異常歯を報告する。

屠場から入手したウシの左下顎骨に、第2大臼歯がおよそ近-遠心に2分割した2本の歯として植立していた例が見られた。この2本の歯はそれぞれに1本の歯根をもち、歯冠形態は大きく変形しているものの近心と遠心のそれぞれの形態をもっていた。この2本の歯は、元は1本の歯としてあったものが二次的に破折などにより分割されたものではない。マイクロCTの観察から2本の歯は各1本の歯としての形態をもつ。すなわち、歯冠にはエナメル質が周囲をとりまき、さらに歯冠および歯根セメント質が取り巻いている。これより、1本の第2大臼歯が、形態的に近心半と遠心半に分裂した2本の独立歯になっていることが明らかである。ただし各2本の歯はともに頰側の歯冠部に形成異常が見られた。

これまでに報告されている歯の異常のなかに、このような例はない。すなわち、既知の歯数異常における歯数の過剰の場合は、たとえば小白歯に加えて矮小化した小白歯の形態をもった過剰歯が出現するなどがある。しかし、1本の歯の形態が分割された2本の独立した歯の例は報告がない。この2本の歯を「分割歯」と称することとする。

なお、分割歯と同一個体の反対側の右下顎骨第2大臼歯は、1本の歯であるが歯冠に形成不全が見られ、あたかも左側の分割した2本の歯が結合した形態をしている。

この分割歯の成因は、歯冠形態の基本構造が決定したあとの1つの歯胚が、病的な影響を含めた歯胚への外因により、歯胚が2つに分裂し、分裂した歯胚がそれぞれに1つの歯胚形態に修復したことが推測された。ゆえに、1つのエナメル器から2つの歯が形成される可能性を示唆している。

## 個人講演9

### 脊椎動物の進化での歯の エナメル質とエナメロイド形成

笹川一郎 (新潟大学自然科学研究科環境科学)

脊椎動物の歯冠表面を覆う硬組織にはエナメル質とエナメロイドがある。エナメル質は硬骨魚類肉鱗類から認められ、哺乳類で厚くなり組織構造も複雑化する。エナメロイドは主に軟骨魚類サメ・エイ類と硬骨魚類条鱗類に存在する。

エナメル質 (true enamel) は歯胚上皮細胞によって形成され、アメロゲニン (AMEL) が主たる基質タンパクである。一方、硬骨魚類条鱗類の歯の歯頸部表層カラーガノイン (collar ganoine) とガノイン鱗表層ガノイン (ganoine) はエナメル質様硬組織で、同様に上皮細胞により形成されるが SCPP5 が主たる基質タンパクである。系統発生の解析では、ガノインは基幹条鱗類で、エナメル質は基幹肉鱗類でそれぞれ出現し、祖先型エナメル質は基幹硬骨魚類で現れることが示唆される。したがって、基幹硬骨魚類の祖先型エナメル質から肉鱗類と条鱗類の系統でエナメル質とガノインが分化したと考えられる。なお、エナメリン (ENAM) とアメロプラスチン (AMBN) は両方に共通して存在するので、この祖先型エナメル質に起源が求められる。

エナメロイドは上皮と外胚葉性間葉の両方が形成にかかわる硬組織であり、完成後の形態は系統の違いがあってもよく似ている。しかし、発生過程の差異と関与する基質タンパク・遺伝子の違いから、サメ・エイ類、硬骨魚類条鱗類、両生類 (幼生) のそれぞれのエナメロイドは別な硬組織と考えられる。硬骨魚類条鱗類ではエナメロイド (アクロディン acrodin) とカラーガノイン、鱗ガノインが共存する。条鱗類ガノインのアクロディン形成では、歯胚上皮由来の SPCC5 がアクロディン基質に含まれているので、SCPP 遺伝子はガノインのみならずアクロディン形成にも関わっている。一方、肉鱗類の系統ではエナメル質が歯の表面を覆い、エナメロイドは一般には見られない。有尾両生類幼生では歯の先端にエナメロイドが形成されてからエナメル質に覆われる。このエナメロイド基質に AMEL は存在しないとされる。両生類幼生のエナメロイド形成は条鱗類のアクロディンのそれとは区別され、それぞれの系統でエナメロイドが独自に形成されたと考えられる。また、軟骨魚類では SCPP 遺伝子は認められていない。当然、エナメロイド形成への関与もない。現生サメ・エイ類のエナメロイドは硬骨魚類のそれとはやや異なった形成過程を示す。系統解析でも、軟骨魚類のエナメロイドは条鱗類のアクロディンとは独立に進化したことが示唆される。

## 文献

Sasagawa et al. (2019) *Connect Tissue Res* 60, 291-303  
Kawasaki et al. (2021) *iScience* 24, Jan 22

---

 化石にみる種の起源
 

---

犬塚則久 (古脊椎動物研究所)

化石は進化の事実の唯一の具体的証拠だが、ダーウィンの『種の起源』には化石のデータが少ないことが欠点とされている。ここではこれまでに扱った化石から哺乳類の種分化に関わる事例を紹介する。

東柱目はパレオパラドキシア科とデスモスチルス科に分けられ、それぞれ原始型から進化型への進化傾向がつかめた。原始型の *Ashoria* や *Behemotops* の臼歯は丘状歯で、のちに *Paleoparadoxia* や *Desmostylus* の柱状歯に進化した。目という分類群では生息地やロコモーションがまず決まり、のちに食性で多様化した。この傾向は鯨類や翼手目、ネコ科等、ほかの分類群にもみられるので目や科が下位の分類群に分化する時の一般則といえる。

次はゾウ科が4属に分化した時の例で、ナウマンゾウ (*Palaeoloxodon* 属) の頭の化石にもとづく。当時は系統分類上の位置が問題で、アジアゾウ (*Elephas* 属) とアフリカゾウ (*Loxodonta* 属) のどちらに近いかで対立していた。従来の方法では解けなかったので、共通先祖から両属が分岐する様をイメージした。反復説にもとづき、現生の頭骨を年齢順に形の変り方を追った結果、頭の輪切りの形で現生2種の最大の違いと、頭全体からみた前後短縮という形態変化の方向性が得られた。この頭の前後短縮という傾向はそれまでの長鼻類全体と共通で、頭の支持にとって合理的

である。同様にパレオロクソドン属でも共通先祖から牙の重心を頭の方に引きつけるのに好都合な形で種分化した。以上の共通先祖が4属に分化した時やパレオロクソドン属が種分化した時には、大きな頭や重い牙の支持という共通の課題に対してどう頭の形を変えるかという対応の違いで分化したように見受けられる。こうした分化様式は「多形化」とでもよんで適応放散から区別すべきと考える。

最後はパレオパラドキシア属の種分化である。前期中新世には亜熱帯域にある中部日本に *P. media* が生息した。中期中新世初頭になると、最も水温が上昇して東北日本南部まで熱帯域となり、*P. media* が分布を広げた。東北地方と道南部は亜熱帯域となり、そこに大型の *P. tabatai* が現われた。中期中新世の中頃になると寒冷化が始まり、14 Ma ごろには *P. tabatai* が広く生き残ったのに対し、*P. media* の化石は乏しくなる。*P. tabatai* が *P. media* から種分化したとすると、母種のなかに生息地の地形や景観にこだわった個体群と体感水温にこだわった個体群がいたように見える。元の生息地に留まった *P. media* はより高温に適応するようになり、反対に *P. tabatai* のほうは中期中新世の冷涼化に適応したので、中頃の寒冷期に一部はもともと寒流系の *Desmostylus* と共存するようになった。

種分化は次のように一般化できる。外界の変化に対して個体群によって別の対応をする。先祖から受け継いだ課題を解決したものが生残る (放散の法則)。新種は母種とは別の地域に分布を広げる (移動の法則)。このほか、相関の法則、特殊化漸増の法則などが成り立つ。