

IV まとめ

堆積岩中のアミノ酸を分析した時の筆者の経験によると、堆積岩試料20gを加水分解した場合、アミノ酸の溶解液を減圧蒸溜して濃縮すると、研究室の状態(主に塩酸蒸気の有無)・蒸溜水の純度・溶解に要した時間等によって種々ではあるが普通1mg内外のアミノ酸(主に塩化アンモン)がアミノ酸と共に濃縮される。試料20gまでの分析ではこの値が10mgをこえることはほとんどない。したがって実際に堆積岩試料を分析する場合には、脱塩後のアミノ酸の溶解液を約20mlまで濃縮し、*前記の実験にしたがって処理すれば正確な定量値を求められるはずである。なお、水酸化ナトリウムを加える前にフェノールフタレインを1滴加えておくと中和点を知るのに便利である(1規定塩酸を滴下し丁度紅色が消えたところが約pH5である)。またフェノールフタレインを加えておくと、何らかの原因で多量のアンモン塩が存在する場合、蒸溜中に紅色が消えるので、さら

*濃縮過程の適当なところで $\text{SiO}_2 \cdot \text{Al}(\text{OH})_3$ 等の析出物を遠心分離によって除去しておく。

に何滴かの水酸化ナトリウムを追加し完全にアンモニア塩を除くことができる。フェノールフタレインの添加がアミノ酸の定量値に影響しないことは第2表からわかる。

従来おこなってきたアミノ酸分析法に、ここに記したアンモニア塩の除去過程をそう入すると、比較的僅かの労力で正確なアミノ酸定量値をえることができる。またこの操作によって、アミノ酸中にアンモニア塩が入らないよう配慮する努力はかなり軽減される。

引用文献

- 市原優子(1969):堆積岩に含まれているアミノ酸の分析法。地球科学, vol. 23, p. 53-62.
STEVENSON, F. J. and C-N OHENG (1970):Amino acids in sediments :Recovery by acid hydrolysis and quantitative estimation by colorimetric procedure. Geochim. et Cosmochim. Acta, vol. 34, p. 77-88.

化石研究会会誌 第8号(1974)10~16

コノドント動物の発見とその意義

*
後藤仁敏・コノドント団研グループ**

I まえがき

1856年にPanderによって発見されて以来、120年近くの間、なぞの動物であったコノドントの正体が、あきらかにされようとしている。発見者は、モンタナ大学のMeltonで、1969年7月、多くの魚類化石とともに採集された奇妙な化石のなかに、コノドントの集合体が見つかったのである。この発見は、コノドントの

古くからの研究者であるミシガン州立大学のScottにより確認され、同年9月の北米古生物学会議で発表され、世界中の古生物学者をおどろかせた。

MeltonとScottの共同研究は、翌年5月アメリカ地質学会主催のコノドントに関するシンポジウムで公表され、その記録が1973年に出版された。さらに、新しく発見された標本について、Scottが同年別の論文を発表している。

Melton and Scott(1973)の全訳は、コノドント団体研究グループにより、地学団体研究会の「地球科学」誌に近く掲載される予定である。ここでは、コノドント動物の概要と、その古生物学的

* 東京医科歯科大学歯学部第2口腔解剖学教室

** 連絡先:群馬県山田郡大間々町1227

林 信 悟

意義、および脊椎動物の起源との関係について、かんたんに紹介することにしよう。

II 発見されたコノドント動物

Melton and Scott(1973)および Scott(1973)の2つの論文に記載されたコノドント動物の概要は、つぎのようなものである。

1. 産地・産状

産地はアメリカ合衆国モンタナ州中央部のBig Snowy MountainsのLittle Snowy Mountainsである。地層は、Tyler層のBear Gulch Limestone部層であり、その時代は、石炭紀中期、Scott(1973)ではミシシッピ紀最後期、チェスター世とされている。

岩相は、細粒の石灰岩で、コノドント動物は炭化した印象として発見されている。共産化石としては、多くの軟骨魚類と硬骨魚類、エビ・頭足類腕足類・多毛類などの無脊椎動物、藻類や孢子などの植物がしられている。堆積環境は、Melton(1969)は潟湖成としているが、Scott(1973)は炭酸塩堆積物をともなう沿岸の浅瀬の堆積物であるとのべている。

2. 形態と機能

Melton and Scott(1973)では、4個体、左右8個の標本により、*Lochriea wellsii*(3個体)(図1)と、*Scottognathus elizabethi*(Scott, 1973では*S. elizabethae*と改名)(1個体)(図2)の2属2種がScott(1973)では、3個体の標本により、*Lochriea wellsii*と*Lewistownella lowerae*の2属2種が記載され、これまでに合計3属3種のコノドント動物が発見されている。

それぞれの種は、コノドントの組み合わせがちがうほかは、わずかな相異をのぞいて、ほとんど同じ形態をしている(図3)。

コノドント動物の外形は、前後に長い長卵形ないし紡錘形であり、長さ7.0mm、高さ1.5mm、最大幅5mmである。体は、左右相称で、前・中・後の3部に分けられる。

前部には、口(anterior oral opening)が前下方に開き、背部に2本の線状構造が平行にはしる。そのうち、腹側のものは、多数のギザギザの構造をもち、リン酸塩を含むことから

脊索に似たもの(notostyle)と推定され、背側のものは神経索(antero dorsal nerve cord)と考えられる。これらは前部のみに見られ、中部・後部には続いていない。

中部には、デルタエンテロン(deltaenteron)という長円形の袋、その中央腹側にある円盤状のフェロディスクス(ferrodiscus)、デルタエンテロンの前に斜めにはしるバルバフォルリス(valvaforis)という弧状の構造物などが認められる。バルバフォルリスは、デルタエンテロンの入口を閉じる弁であったと考えられるが、感覚器としての働きもあわせもっていたと思われる。コノドントの集合体は、デルタエンテロンの中に存在しており、一つの標本ではその中央下部でフェロディスクスの上に位置しているが、そこが本来の場所と考えられる。他のものでは、後半全体に分布しているが、それは死後に移動したものと推定される。

デルタエンテロンは、水と食物をいれた消化器



図1 *Lochriea wellsii*. スケールは10mm。(Melton and Scott, 1973より)

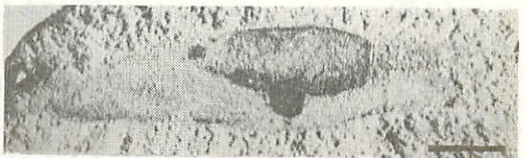


図2 *Scottognathus elizabethi*. スケールは10mm。(Melton and Scott, 1973より)

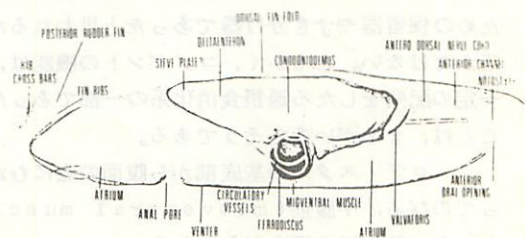


図3. コノドント動物の形態(Melton and Scott, 1973より)

と考えられ、その入口は前方に、出口は後端のふるい板(sieve plate)であったと思われる。フェロディスクスは、直径4~5mmのまっ黒な円盤で、リボン状の構造によりとぐる巻きにとりまかれている。ある標本では、この構造物が左右相称の2つの部分に分かれているのが観察されている。X線マイクロプローブによる分析は、この部分の鉄の含有量が著しく大きいことを示しており、そのことから、この構造物の役割は循環—呼吸系ではないかと推定される。

デルタエンテロンの中央下部のコノドントの集合体がある部分を、コノドントデムス(conodontodemus)とよぶ。この化石のなかで最も復元の困難なのがこの部分であり、いろいろな復元が試みられている。Scott(1942)の従来の説をうらづけて、コノドントの組み合わせが各種・属でことになっており、それが分類の基準とされている。すなわち、Lochriea属ではhindeodellids(8~12個)・ozarkodinid(1~2個)・neoprioniodids(2~3個)・spathognathodids(1~3個)からなり、Scottognathus属では、hindeodellids(22個)・synprionidinids(2個)・ozarkodinids(6個)・idiognathodontids(7個)で、Lewistownella属では、hindeodellids(12個)・ozarkodinids(2個)・neoprioniodids(3個)・cavusgnathids(4個)である(図4)。

これらのコノドントは、有機質の膜でおおわれ筋肉によって作動したと思われる。おそらく、その形態から、プラットフォーム型のコノドントは、食物を消化部分におくための震動器として働きhindeodellidsはむかいあってならび筋肉で結ばれ、消化部分の支持器管として機能したと考えられる。他のものは、食物の粒子をとらえるための保留器やすき分け器であったと思われるが、確かではない。ともかく、コノドントの機能は、一定の配列をしらる過摂食消化系の一部であったことは、まちがいなさそうである。

フェロディスクスの基底部から腹面の底にむかってのびる、中腹筋(mioventral muscle)という、筋肉様の構造がみられる。

中部と後部との中間の腹側縁に肛門(anal pore)がある。これは直径3mmの穴で、デルタ

エンテロンのふるい板から腔(atrium)内に出された水や老廃物は、ここから体外に排出されたと思われる。

後部は広い腔からなり、その後端に尾ビレ(posterior rudder fin)がつきでている。尾ビレは、安定器官と推進器官の役割をもっているらしい。

体の背縁には、わずかなひれひだ(dorsal fin-fold)があり、腹縁には2列のキールが存在している。また、体の表面は、網目をもつ外膜(outer membrane)でおおわれ、S. elizabethaeではそのなかに多数の海綿の骨針に似たマイクロスクレライトを含んでいる。

3. 分類上の位置

Melton and Scott(1973)は、コノドント動物を含めた脊索動物について、つぎのような新しい分類を提唱している。

Phylum Chordata 脊索動物部門
 Subphylum Hemichordata 半索動物亜門
 Subphylum Pogonophora 有鬚動物亜門

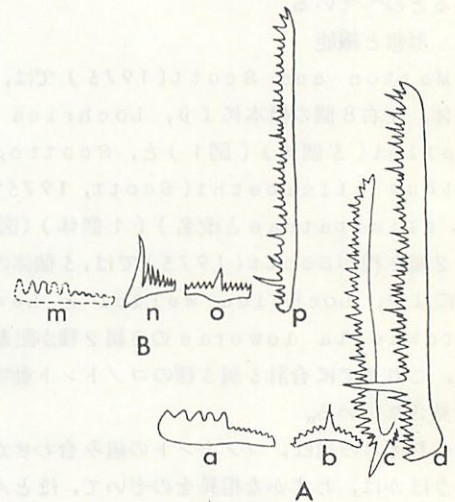


図4. コノドント要素の模式的なスケッチ
 A. Scottognathus elizabethae a, platform; b, ozarkodinid; c, synprioniodid; d, hindeodellid.
 B. Lochriea wellsii: m, platform; n, neoprioniodid; o, ozarkodinid; p, hindeodellid.
 (Melton and Scott, 1973より)

Subphylum Urochordata

尾索動物部亜門

Subphylum Cephalochordata

頭索動物部亜門

Subphylum Conodontochordata

錐齒索動物部亜門

Subphylum Vertebrata

脊椎動物部亜門

ここでは、コノドント動物は既知のどの脊索動物にも分類できないことから、錐齒索動物部亜門という新部亜門がつくられ、頭索動物部亜門と脊椎動物部亜門の間に位置するものとされている。しかし、その系統上の位置には問題が多い。例えば、体の外形・左右相称・肛門より後方の尾・リン酸カルシウムの生産能力などの点では魚類に似ているが、デルタエンテロンやフェロディスクスなどの構造は、魚類や他の動物に相当するものが不明である。また、神経索と脊索様の構造も、それが脊索動物の最も重要な特徴であるにもかかわらず、前部のみに限られているというきわめて特異な状態を示している。

4. 生態

コノドント動物の形態は、それが植物性プランクトンをおもな餌としていた、自由遊泳性の動物であったことを示している。海生であることは昔からいわれてきたが、底生ではなく、わずかな浮力で水の表面近くを泳ぎまわり、大群をつくって生活していたと思われる。そのために、潮流や海流によって海洋のどのようなところにも運ばれて世界中に分布する化石となることができた。

Bear Gulch Limestone を堆積させたような当時の海の浅瀬には、たくさんの生物があつまり、コノドント動物はプランクトンを食べ小さな魚はコノドント動物を食べていた、といった生態系が存在していたことが推定される。

III 古生物学的意義

今回のコノドント動物の発見は、1954年の化石のなかからとりだしたアミノ酸の発見につぐ、「戦後の古生物学上の二つ目の大事件」である（井尻正二会員の話、1974年8月6日付「赤旗」）といわれている。では、いったいどのような理由から「大事件」なのであろうか、その古生物学的意義について考えてみよう。

その第一は、コノドント動物は、動物の進化の

なかで永い間失なわれた環とされてきた、原索動物と無顎類の間をうめる中間種ではないか、という考えがある程度まで証明されたことである。例えば、Halstead(1969)*は、脊索動物の系統樹のなかで「Conodontophorida」を翼鰓類などの「原索動物」と、異甲類などの無顎類の間におき、脊索動物の進化のなかでの一段階としての体制をもつものと考えていた。今回の発見は、この考えをほぼうらづけるものとなった。

第二は、従来のコノドントの分類が根底からくつがえされたことである。すなわち、4種類の異なる形態のコノドントが同一個体から発見され、コノドントはそれらの組み合わせが協力して一連の機能をはたすことが、あきらかになったためである。このことは、これまでのコノドントの分類は、器官の名前を種名としてあつかってきたことになり、哺乳類でいえば、同一種の犬歯と小白歯にちがった種名を与えていたようなことになる**。Scott(1943)は古くから、コノドントの分類はその組み合わせによらねばならないと提唱してきたが、今回の発見はこの考えの正しさをみごとに証明したわけである。コノドント動物でコノドントの組み合わせが分類の基準とされることが多いこととよく似ている。このことは、さらに、これまでのコノドントを示準化石として用いた地層の分帯や年代決定が、すべて再検討されなければならなくなったことも意味している。

第三は、コノドントの器官としての形態や機能さらに硬組織としての構造や性質が、一層大きな問題となってあらわれてきたことである。Pander(1856)がサメの歯と考えて以来、植物から各種の無脊椎動物の諸器官、脊椎動物の歯やウロコまで、ありとあらゆる生物に分類されたコノドントは、ついに、脊索動物の消化器の一部として、体の内部に存在していたことが判明したのである。コノドントは、歯でもウロコでもなく、ろ過摂食消化器の一部の支持器官であったのである。最近、Pietzner et al.(1968)や

* 本書は、現在日本の若い脊椎動物研究者たちにより、集団的に翻訳作業が進められている。

** サメ類でも、上・下顎あるいは顎の前方と後方で歯の形が異なるような種では、上顎歯と下顎歯で、あるいは前歯と側歯で、化石に別々の種名が与えられていた例がある。

Barnes et al. (1973) などの研究により、コノドントの超微構造や物理化学的性質が明らかになってきたが、その方面の研究とも関連して、コノドントの器官としての形態・機能、硬組織としての特徴の生物学的位置づけ、形成過程や石灰化などの問題が、今後あきらかにされなければならなくなった。

IV 脊椎動物の起源との関係

最後に、今回の発見がなげかけたもっとも大きな問題である、脊椎動物の起源とコノドント動物の関係についてふれてみよう。

一般に、脊椎動物の起源という古生物学上の大きな問題にとりくむには、直接的な手がかりとなる化石の資料を探しだす方法と、現生生物について比較研究、とくにその発生過程をしらべる方法の2つがあり、さらにこれらを総合していろいろな仮説をたてていくのである。

1. 化石の資料から

最古の脊椎動物である無顎類の化石は、ロシアとアメリカのオルドビス紀前期～中期の地層から発見されている。甲皮類のものと思われるトゲや甲皮の破片である。しかし、甲皮類が栄えたのは、シルル紀からデボン紀にかけてであった。

一方、無脊椎動物では、ウニなどの棘皮動物の化石はカンブリア紀前期から、フデイシ類はカンブリア紀中期からシルル紀末まで知られている。なかでも、ポーランドのオルドビス系からは、翼鰓類・フデイシ類・有鬚類・頭盤虫類などの多数の原索動物の化石が発見されており、原索動物が栄えたのはオルドビス紀からシルル紀であったと思われる。

コノドントの化石は、カンブリア紀後期から三疊紀までの地層から発見されていることから、出現および繁栄の時代も、原索動物と無顎類の間にあるといえる。(図5)

2. 現生動物との比較

コノドント動物は、現在の段階ではまだまだあまりにも不確かな要素が多く、他の動物とも十分な比較ができない。しかし、その体制を種々の脊索動物と比較してみると表1のようになる。

すなわち、脊索動物の一般的特徴として、脊索様の構造物・背側の神経索・肛門より後の尾・ろ

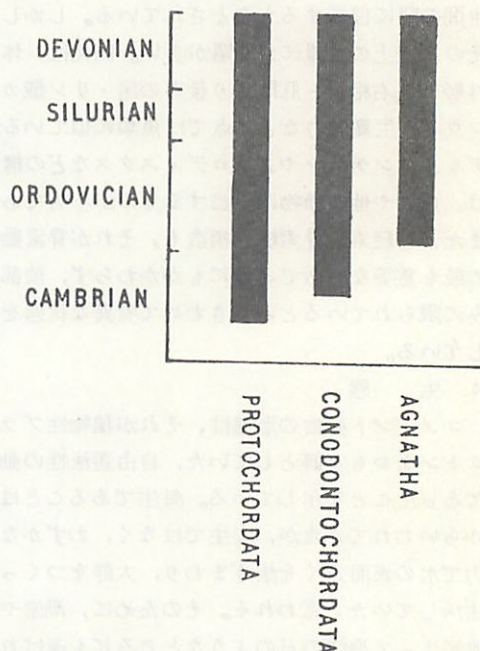


図5. 原索動物・コノドント動物・無顎類の出現した時代

	脊索	脊柱	頭蓋骨	肛門より後の尾	体節筋	背側の神経管	感覚器	ろ過摂食
翼鰓類								△
腸鰓類						△		○
有鬚類								
被囊類								○
被囊類の幼生	○			○	△	○	△	△
頭索類	○			○	○	○	△	○
コノドント動物	○			○	?	○	?	○
無顎類	○	△	○	○	○	○	○	○
有顎動物	○	○	○	○	○	○	○	○

表1. 脊索動物の体制の比較 (Halstead, 1969 を改変)

過摂食消化器がある。さらに、頭索類より無頸類に近い進んだ特徴としては、リン酸カルシウムの生産能力をもつこと、外膜にマイクロクレライトをもつことがあげられる。マイクロクレライトのような皮膚における硬組織形成能力は、甲皮類の甲皮として無頸類にうけつがれたものとも考えられる。また、脊索と背側神経索との関係を見ると、頭索類では脊索が頭の先端にまでつきだして、神経管の頭部での発達（脳形成）が妨げられているのに対し、コノドント動物では神経索は脊索より前にのびており、神経索の前部が発達する可能性が維持されているのが重要な特徴である。しかし、この神経管が脊索動物の特徴である中空の神経管であったかどうかは不明である。

その反面、特殊な性質として、脊索と神経索が前部のみに限られていること、フェロディスクという他の動物でみられない、循環-呼吸系と思われる構造をもつことなどがあげられる。その他呼吸器・泌尿-生殖系・感覚器・体節・発生などについては、まったくわかっていないわけで、コノドント動物の体制については、まだまだ今後解決されるべき問題がきわめて多いのである。

3. 脊椎動物の起源に関する仮説

著名な古脊椎動物学者であるRomer(1959)は、脊椎動物の起源を図6のような仮説をたてて説明している。

これによると、まず定着性で羽状の触手をのばして餌をとる海百合類は翼鰓類のようなタイプの動物から、同じく定着性だが穴のあいた咽頭、すなわち鰓でろ過して餌をとる被囊類（ホヤの仲間）の先祖があらわれる。このタイプの動物は、幼生の時には尾をもって泳ぎまわることができ、この幼生が幼形成熟をおこして、成体になっても自由遊泳性の頭索類（ナメクジウオの仲間）型の動物に進化した。そして、このような動物から、ろ過摂食性の原始脊椎動物が出現したというのである。

このような考えから、Romer(1970)は、図7のような体制をもつ動物が、脊椎動物の基本型であるとしている。これによると、脊椎動物の体は、栄養-生殖の働きをおこなう内臓性器官（visceral）（黒の部分）と、感覚-運動の働きをおこなう体性器官（somatic）の合わさったものとみなすことができる。このうち、内臓性器官（植物性器官ともいう）は、おもにろ過摂食性のため口からつづく鰓（咽頭）と腸からなり、

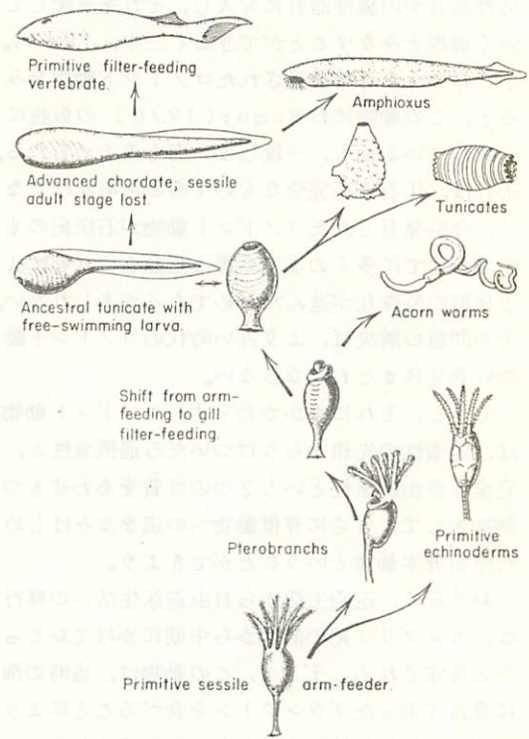


図6 脊椎動物の起源に関する仮説

(Romer, 1959)

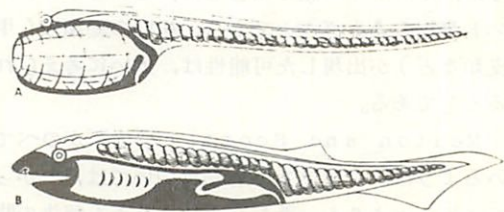


図7 脊椎動物の基本的体制。A：原始的な脊索動物（ホヤの幼生をモデルとする）、B：より進んだ段階の脊椎動物、(Romer, 1970より)

体性器官（動物性器官ともいう）は、その背側から肛門より後にのびる尾にかけて位置している感覚器・神経管・脊索・体筋筋から構成されている。これらを歴史的にみれば、前者は被囊類のような定着生活により獲得されたもので、後者はのちの自由遊泳生活によって新しくつけ加わったものといえる（Halstead, 1969）。そして、この矛盾した2つの性質は、その後の脊椎動物の進化の過程でさまざまに変化・交流していくのであるが、窮極的には、それは哺乳類さらにヒトのもつ著しく発達した脳で代表されるように、

体性器官が内臓性器官に介入し、それを支配していく過程とみなすことができる(三木, 1968)。

このような目で発見されたコノドント動物をみると、この動物にはRomer(1970)の仮説に一致している面も、一致しない面もみとめられる。それは、化石が不完全なものであるためだけでなく、今回発見されたコノドント動物が石炭紀のもので、すでに多くのより高等な魚類との共存により体制の特殊化が進んだためであるかもしれない。その問題の解決は、より古い時代のコノドント動物の発見にまたねばならない。

しかし、それにもかかわらず、コノドント動物は、定着性の先祖からうけついでろ過摂食性と、完全な自由遊泳性という2つの性質をあわせもつ動物として、まさに脊椎動物への道を歩みはじめた原始脊索動物ということができよう。

おそらく、定着生活から自由遊泳生活への移行は、カンブリア紀の前期から中期にかけておこったと推定される。そして、この動物は、当時の海に豊富であったプランクトンを食べることにより、安定した生態的地位をしめることに成功したのであろう(ただし、それは中生代になって高等な魚類が海洋中に栄えだすまでのことであるが)。さらに、オルドビス紀のはじめに、これらのコノドント動物のあるグループから、初期の無顎類(甲皮類など)が出現した可能性は、大いに考えられることである。

Melton and Scott(1973)がのべているように、コノドント動物については、わかっていることよりも、新しく提起された未解決の問題の方が、はるかに多いといわざるをえない。しかし、我々はここにのべたコノドントの研究から、古生物学の研究方法のもっともよい例を学ぶとすることができることを確信している。それは地質学的方法と生物学的方法を結合していく方法であり、現生生物と古生物を総合していく方法であり、形態から機能をあきらかにしていく方法であり、さらに理論的な方法で得られた仮説を化石の証拠によって証明していく方法である。コノドントは、我々に実に多くのことを教えているように思われる。

引用文献

- Barnes, G. R., D. B. Sass and E. A. Monros(1973): Ultrastructure of some Ordovician conodonts. Geol. Soc. Amer., Spec. Paper 141, 1-30.
- Halstead, L. B. (1969): The pattern of vertebrate evolution. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Melton, W. G. (1969): A new dorypterid fish from Central Montana. Northwest Science, 43, 4, 196-286.
- Melton, W. and H. W. Scott(1973): Conodont-bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana. Geol. Soc. Amer., Spec. Paper 141, 31-65.
- 三木成夫(1968): ヒトのからだ. 原色現代科学大辞典. 人間. 学習研究社, 東京, 105-184.
- Pander, C. H. (1856): Monographie der fossilen Fische des silurischen systems der russisch-baltischen Gouvernements. Akad. Wiss. St. Petersburg, 1-91.
- Pietzer, H., J. Vahl, H. Werner and W. Ziegler(1968): Zur chemischen Zusammensetzung und Mikromorphologie der Conodonten. Palaeontographica, Abt. A, 128, 115-152.
- Romer, A. S. (1959): The vertebrate story. Univ. Chicago Press, Chicago.
- (1970): The vertebrate body. 4th ed. Saunders, Philadelphia.
- Scott, H. W. (1942): Conodont assemblages from the Heath Formation, Montana. J. Paleontology, 16, 293-300.
- (1973): New conodont-chordata from the Bear Gulch Limestone (Namurian, Montana). Publ. Museum, Michigan State Univ., Paleont. Ser., 1, 2, 81-100.

正誤表

誤

正

頁	左右	行	誤	正
11	左	29	の2属2種が"Scott (1973)	の2属2種が Scott (1973)
12	左	16	コバントの種み合わせが	コバントの種み合わせが
12	右	5	posterior rudder fin)	posterior rudder fin)
12	右	9	fin—(fold)	fin fold)
13	左	2	尾索動物亜門	尾索動物亜門
13	左	3	Cephalochordata	Cephalochordata
13	左	12	亜門の間は	亜門の間は
13	右	23	とされたことが	とされたのは哺乳類を"化石で"適が重要な分 類形態とされたことが
14	左	21	されている。甲皮類の	されている。甲皮類の
14	巻1	右1	了過摂食	了過摂食消化器
15	左	13	この神経管が	この神経管が
15	左	28	海百合類は翼鯨類の	海百合類は翼鯨類の