

魚類のエナメル質とエナメロイド*

笹川一郎**・石山巳喜夫***

Morphological features on the enamel and enameloid in fish teeth

SASAGAWA, Ichiro** and ISHIYAMA, Mikio***

要旨

歯のエナメル質は哺乳類でよく発達して厚いが、魚類の一部と両生類、爬虫類の歯にも薄層ながら存在する。一方、大部分の魚類にはエナメル質とよく似た組織のエナメロイドがあり、両者の関係は硬組織の進化に関する問題のひとつである。エナメロイドとはエナメル質に類似した機能をもつ歯の表面を覆う高石灰化組織であるが、その発生過程をみると上皮由来のエナメル質とは異なり、上皮と間葉の両者によって形成される。エナメロイドでは象牙芽細胞が主に有機基質を形成する。その後上皮側のエナメル器細胞が有機基質の大部分を吸収・脱却し、同時にミネラルをエナメロイドに輸送して高石灰化層を形成する。この後半は哺乳類のエナメル質形成とよく似ている。エナメロイドの形成様式は魚類の中でも多様で、大きな違いがあり、それぞれの適応と進化の過程を反映していると考えられる。おそらくエナメロイドは魚類で分化し、発達した硬組織であり、魚類のエナメロイドからエナメル質が進化したとは思えない。一方、少数ながらエナメル質を持つ硬骨魚類がいる。肉鰭類のシーラカンス類のみならず、条鰭類のガーやポリプテルスもエナメル質を形成する。このエナメル質はきわめて薄いが、形態は両生類のものによく似ている。エナメルタンパクの遺伝子は魚類ではまだ発見されていないが、形態的に明らかなエナメル質は硬骨魚類の段階から出現するといえる。ガーやポリプテルスではエナメル質（カラーエナメル質）は同じ歯でキャップエナメロイドと共存するが、この場合個体発生の順序が系統発生を表すとは必ずしも言えない。また、ポリプテルスの鱗のガノイン層はエナメルタンパクを含むことからエナメル質と相同と考えられる。

キーワード： エナメル質、エナメロイド、魚類、歯の発生、バイオミネラリゼーション

1. はじめに

化石の研究では限られた歯や骨の化石から可能なかぎり他の部分を復元するが、この時現生生物の形態や機能の知識が必要となる。化石の骨から骨格全体、さらに筋や内臓、皮膚などを付け、体形を復元する。ミクロの段階でも同様に、化石の歯や骨の構造から細胞（軟組織）を復元する。比較する現生生物のなかでも、シャミセンガイやシーラカンスなど古い形態をとどめている現生の遺存種、すなわち「生きている化

石」は過去の生物の形態を推定する為にきわめて重要である。復元された形態や類推される機能・生理は既知の生物と比較され、その古生物は系統樹の上に位置づけられ、進化が探られることになる（化石研究会、2000など参照）。

また、現生生物の個体発生のなかにある系統発生（進化）の反映を探ることも大きな意義がある。ヘッケルは「個体発生は系統発生をくりかえす」としたが単純な繰り返しではなく、個体発生では祖先の持つ構

2007年3月12日受付、2007年6月11日受理

*第126回化石研究会例会で発表

**〒951-8580 新潟市浜浦町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, School of Life Dentistry at Niigata, The Nippon Dental University,

1-8 Hamaura-cho, 951-8580 Niigata, Japan. E-mail: ichsasgw@ngt.ndu.ac.jp

***日本歯科大学新潟生命歯学部解剖学第2講座

Department of Histology, School of Life Dentistry at Niigata, The Nippon Dental University

造が利用されることにより歴史性が反映される、と解される（井尻，2001）。実際に解析する時には個体発生のどの部分が系統発生を反映しているか、化石の証拠とつきあわせてよく吟味しなければいけない。

本論では魚類の歯のエナメル質とエナメロイドを主題とする。エナメル質は脊椎動物の歯の組織のなかでもきわめて明瞭な段階的形態変化をしめし、化石としても残りやすいため、進化の解析に適した材料である。エナメル質の起源は魚類の段階と考えられるが、多くの魚類で発達する高石灰化組織のエナメロイドとの関係が注目される。ここでは軟骨魚類のサメ・エイ類や硬骨魚類での従来の結果に加え、硬骨魚類条鰭類のなかでも原始的な形質をもつとされるガー（*Lepisosteus*，全骨類）とポリプテルス（*Polypterus*，多鰭類）の歯の形態や発生から最近わかった事をもとに記述する。硬骨魚類条鰭類のエナメロイドとエナメル質については以前にも述べたが（笹川，1996），今回はその後の新発見と残されている問題を主に紹介する。

2. 魚類の歯を作る硬組織

ヒトを含む哺乳類の歯を構成する硬組織は、エナメル小柱をもつエナメル質、象牙芽細胞の突起をいれる象牙細管をもつ真正象牙質、およびセメント細胞を含む部分をもつセメント質の三つである。一方、魚類では哺乳類に比べ実に多様な硬組織が歯を作っていることが知られている。その多くが未分化で、中間的な形態を呈する。Ørvig (1967) によると化石を含めた魚類の歯を作る硬組織の分類は表1のようになる。ただし、範囲が魚類に限定されているので、この当時の分類では外胚葉に由来するエナメル質が入っていない（後述するように実際には一部の魚類にもエナメル質が存在する）。また、哺乳類のセメント質に相当する組織は魚類では骨の一部（歯足骨など）になっている。Halstead (1984) にも詳しく説明されているので詳細はそちらをご覧ください。

この様々な硬組織の組み合わせの中から硬骨魚類肉鰭類（現生ではシーラカンス類，肺魚類）の様式が両生類に受け継がれ、爬虫類を経て哺乳類で発達した、と考えられている。

表1 Ørvig の下等脊椎動物の硬組織の分類概要（Ørvig (1967) より改編，ただし軟骨組織は除いている）

- | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p>1, 有機基質が保持され、その上に石灰化が起こる硬組織。無機結晶は hydroxyapatite.</p> <p>A, 中胚葉領域のどこにでも形成される</p> <p>骨組織 Bone tissue: 骨芽細胞が作り、骨細胞となって封入される</p> <p>B, 上皮で囲まれた場所で形成される</p> <p>1) 象牙質様組織 Dentinous tissue</p> <p>形成細胞が硬組織中にまると残存する（象牙細胞）</p> <p>① Mesodentine（中象牙質）：骨芽細胞と象牙芽細胞の中間形細胞から形成</p> <p>② Semidentine（半象牙質）：極性のある象牙芽細胞から形成</p> <p>2) 象牙質 Dentine (metadentine)</p> <p>象牙芽細胞が形成、その突起が放射状に広がる、細胞体の封入はない</p> <p>① Orthodentine 真正象牙質：</p> <p>Normal orthdentine.</p> <p>Plicidentine 皺壁象牙質 褶曲した真正象牙質</p> <p>Vasodentine 脈管象牙質（血管象牙質）</p> <p>② Pallial dentine: サメ・エイ類の骨様象牙質の外側の緻密な象牙質</p> <p>③ Osteodentine 骨様象牙質：骨単位や骨梁などの骨様の構造をもつ</p> <p>2, 有機基質が脱却され高石灰化となる硬組織。無機結晶は hydroxyapatite か fluorapatite で、結晶の配列はコラーゲン線維の配列を反映する。</p> <p>1) 上皮の直下に形成される</p> <p>Enameloid substance エナメロイド：鱗の表層の ganoine もこれに含まれる</p> <p>2) すでに象牙質や骨がある状態で歯や歯板の表層に形成される</p> <p>Pleromic hard tissue（プレロミン）：</p> <p>全頭類ギンザメの pleromin, 肺魚の petrodentine などが含まれる</p> |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

（日本語の用語は主に後藤・大泰司，1986による）

3. 魚類のエナメロイド

1) エナメロイドとは何か

次にエナメロイド (enameloid) を取り上げる。エナメロイドとは魚類と両生類の幼生の歯の表層にある高石灰化層で「エナメル質に似た層」である。歯の先端 (尖頭) 部分を占めることが多く、cap enameloid あるいは acroclin cap と呼ばれる。表 1 にもあるとおり、歯胚の上皮要素 (エナメル器) の直下に形成され、有機基質にはコラーゲンが存在する。有機基質は形成後半に脱却され、結晶成長が進む。結晶の配列は有機基質のコラーゲン線維の配列を反映する。以下にこの特徴の概略を記述する。なお、魚類のエナメロイドの特徴については他に総説 (笹川, 1993; 1996; Sasagawa, 2002b; Sasagawa *et al.*, 2006; 笹川・石山, 2007) があるので、そちらも参照されたい。

2) エナメロイドの有機基質

有機基質の特徴はコラーゲン線維の存在である。象牙芽細胞由来と上皮細胞由来という二つの説があるが、最終的な決着はついていない。形態的には上皮細胞由来説はやや難点がある。硬骨魚類エナメロイドのコラーゲン線維は形態的・生化学的には哺乳類の I 型コラーゲンに近いとされているが (Prostak *et al.*, 1991), 酸可溶性であり、皮膚にある β 鎖と γ 鎖がなく、 α 鎖のみで構成されるので、おそらく架橋構造が形成されていないと考えられ (Shimoda *et al.*, 1999), 他の部分とは性質がかなり異なるようである。サメ・エイ類ではコラーゲン線維の形態が硬骨魚類とは異なり、I 型様のもの以外に細かい周期縞のある太い線維が存在する。また、サメ・エイ類ではコラーゲンの基質全体に占める割合が硬骨魚類に比べずくない。共に、エナメロイド成熟期にはコラーゲン線維はほぼ完全に分解・消失してしまうのが大きな特徴である。このコラーゲン線維の分解過程について十分解明されてはいないが、エナメロイド中にコラーゲン線維の分解物が認められず、コラーゲナーゼではないエナメロイド基質に特有なプロテアーゼによってテロペプチド (トロポコラーゲンの末端部) の分断が起こっている、と考えられている (Shimoda *et al.*, 1999)。

コラーゲン線維とともに硫酸複合糖質のコンドロイチン硫酸は欠くべからざる成分らしいとされる (小萱, 1996)。成熟期におけるコンドロイチン硫酸の消失時期には種差があり、石灰化の進行と同時に消失する種と後まで残存する種があるという (Kogaya, 1994)。

エナメル質の有機基質であるエナメルタンパクがエナメロイド中に存在し、その石灰化に関与している、という説が信じられてきたが、これには異論もある (Ishiyama *et al.*, 1994; Satchell *et al.*, 2002 など)。こ

れらの研究の主な検出手法が哺乳類の各種抗エナメルタンパク抗体による免疫組織化学なので、方法として一定の限界があり、今後有無の判定には別な面からの探求が必要となるだろう。

3) 石灰化と結晶

エナメロイドの初期石灰化は基質形成期の基質中で始まる。硬骨魚類では基質の中に多数の象牙芽細胞由来と考えられる基質小胞が存在し、この中に針状結晶が出現する。真骨類シロザケ、全骨類ガーヤ多鰭類ポリプテルスでは後半では基質小胞由来と考えられる細長いリボン状構造が見られる。石灰化期ではコラーゲン線維に沿って細長い結晶が沈着する。このコラーゲン性石灰化は象牙質側からエナメロイド表面へ向かって進む。石灰化がエナメロイド全体におよぶと、有機基質の分解・脱却が進み、結晶は配向を変えずに成長する。すなわち、石灰化の前半は象牙質や骨と同様であり、後半はエナメル質の成熟期に類似すると言える。一方、サメ・エイ類では基質小胞の代わりに細長いチューブ状小胞が多数存在し、有機基質の半分以上を占める。結晶はこのチューブ状小胞の中に形成される。コラーゲン線維はあるが数が少なく、また、結晶はチューブ状小胞中で成長するらしく、コラーゲン線維に沿う結晶付加は見られない。成熟期では硬骨魚類と同じく有機基質の分解・消失がおり、結晶はさらに成長する。以上のように石灰化様式は硬骨魚類とサメ・エイ類ではかなり異なる (Sasagawa, 1998; 2002a; b)。いずれにせよ、最終的に結晶の大きさは哺乳類のエナメル質結晶に匹敵するようになる、と報告されている (Kawasaki and Fearnhead, 1983)。

魚類のエナメロイドはフッ素を多く含むものが多い。フッ素と鉄の含有率は種差があり、それは生息環境ではなく分類群ごとに決まっている (須賀, 1983; 須賀・小川, 1987; Suga *et al.*, 1992)。形成される結晶はサメ・エイ類と硬骨魚類真骨類ともに一般的には fluoridated carbonatoapatite とされるが、フッ素や炭酸塩の含有率は種によって大きく異なる。サメ・エイ類は真骨類とは違い最初から高濃度 (2.5%) のフッ素を含み、六角柱状の結晶となる。一方、真骨類では最初はリボン状の結晶で、その後フッ素の濃縮度によって変化し、高フッ素グループでは六角柱状になるが、低フッ素グループでは哺乳類のエナメル質結晶に似る。哺乳類に比べ、魚類のエナメロイド結晶では Central dark line はほとんど見られない (Miake *et al.*, 1991)。このような結晶の違いは、関与する細胞の違い、石灰化様式の違いによってもたらされると考えられるが、まだその詳細は不明である。

4) エナメロイド形成細胞

エナメロイドは上皮性のエナメル器の細胞と間葉性

の象牙芽細胞の両者によって形成される。象牙芽細胞は基質形成期には明らかに分泌型の細胞となり、コラーゲン線維や硫酸複合糖質などの有機基質の大部分と基質小胞（硬骨魚類）とチューブ状小胞（サメ・エイ類）を形成する。基質小胞やチューブ状小胞の中での結晶形成も象牙芽細胞が制御していると考えられる。すなわち、前半のエナメロイド形成は象牙芽細胞によって行われる、といっても過言ではない。象牙芽細胞の突起はその後エナメロイドが完成してもその中に残存することが多い。一方、エナメロイドが後半の成熟期に入ると象牙芽細胞はエナメロイドの根側に象牙質を形成する。エナメロイドを作る細胞がそのまま象牙質を作るか、あるいは別な細胞に交代するのかは、まだわからない。エイ類では二種類の象牙芽細胞（歯乳頭細胞）が認められている（Sasagawa, 1995）。

上皮要素のエナメル器の細胞は基質形成期では形態分化は認められるが、その機能はさほど顕著とは言えない。内エナメル上皮細胞（エナメル芽細胞）は硬骨魚類では分泌型細胞になりプロコラーゲン顆粒を持つが、実際にコラーゲンを分泌している証拠がない。ところが、後半の石灰化期から成熟期になると内エナメル上皮細胞は遠心端に刷子縁や膜の陥入が発達し、哺乳類のエナメル質成熟期の刷子縁をもつエナメル芽細胞とよく似た形態をとる。血管がエナメル器に外側から接近し、真骨類ではエナメル器の中に割り込んでいくこともある。物質輸送に関与する酵素類もこの時期のエナメル器の細胞、特に内エナメル上皮細胞に集中して表れる。したがって、エナメロイドの有機基質を分解・脱却し、そこへCaやPを運んでいるのはエナメル器の細胞と考えられる。すなわち、エナメロイド形成の後半では象牙質を作り始める象牙芽細胞にかわって、エナメル器の細胞が哺乳類エナメル質形成の成熟期によく似た機能を発揮し、エナメル質に匹敵する高石灰化層を作る、と思われる（Sasagawa, 1998）。形成過程全体から見ると、エナメロイドは象牙質表層が歯胚上皮細胞の作用を受けて高石灰化層に変化したもの、と見ることが出来る。

5) エナメロイドの多様性

以上から一口にエナメロイドといっても、その構成や形成過程には大きな差異があることが解る。まず、軟骨魚類板鰓類（サメ・エイ類）と硬骨魚類ではかなりの違いが認められ、その有機基質、石灰化の過程、歯胚細胞の形態がかなり異なる（笹川, 1993; 1996; Sasagawa, 2002b）。さらに、硬骨魚類の中でも「生きている化石」の多鰭類のポリプテルス類、全骨類のガーと現在繁栄している真骨類の間にも違いがある。すなわち、ガーでは中間層細胞が認められるなど、エナメル器の細胞の構成と形態にかなり違いが認められ

る。この違いはそれぞれの適応と進化の過程を反映していると考えられる。しかし、高石灰化層のエナメロイドを形成するという機能は同じであり、内エナメル上皮細胞遠心端の膜の陥入や酵素活性など機能的な拘束を受ける面では類似すると思われる（Sasagawa and Ishiyama, 2002; 2005a; b）。機能の類似により形態が似る収斂現象が部分的にあると思われる。エナメロイドに大きな多様性があることは、魚類の中で分化し発達した硬組織であることを意味していると思われる。

4. 魚類のエナメル質

Ørving (1967) の分類にはエナメル質は入っていないが、実際には一部の魚類にも薄層ながらもエナメル質が存在すると考えられる。数種類の条鰭類の歯の歯軸部にはカラーエナメル質（collar enamel）という組織が認められる。また、肉鰭類の現生魚類であるシーラカンス類、肺魚類でもその歯や歯板の表層にエナメル質が存在する。

条鰭類の歯軸部のカラーエナメル質、肉鰭類のシーラカンス類の顎歯および肺魚類の歯板のエナメル質は共に厚さ数 μm の範囲で、その微細構造はよく似ている。すなわち、細長い結晶がほぼエナメル質表面に垂直に配列し、エナメル小柱が見られない無小柱エナメル質（aprismatic enamel）を構成する。しばしば、表面にほぼ平行に走る縞構造が見られ、これは成長線と考えられる。エナメル質と象牙質との境界は明瞭である（Smith, 1978; Shellis and Poole, 1978; 笹川ほか1985; Probst *et al.*, 1989; Smith, 1989; Ishiyama *et al.*, 1999; Kemp, 2003）。形態学的解析のよると硬骨魚類の段階ですでにエナメル質が発現していると見なされる。

条鰭類のカラーエナメル質と肺魚のエナメル質は哺乳類の抗エナメルタンパク抗体（抗Amelogenin抗体など）に反応し、哺乳類のエナメルタンパクによく似た物質が存在すると考えられている（Ishiyama *et al.*, 1994, 1999; Satchell *et al.*, 2000; Diekwisch *et al.*, 2002）。エナメルタンパクのなかでも約90%を占めるというAmelogeninの遺伝子は両生類までは発見されているが（Toyosawa *et al.*, 1998; Ishiyama *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2005）、魚類ではまだ見つからない。また最近、硬骨魚類真骨類のフグのSCPP（Secretory calcium-binding Phospho-Protein）遺伝子の中にはAmelogeninは無いが、エナメルタンパクに似た性質をもつSCPP2, SCPP4, SCPP5があり、エナメル質様組織の形成に関与していると考えられている（Kawasaki *et al.*, 2005; 川崎, 2007）。魚類のエナメル質の有機基質とその遺伝子の実体については今

後さらに研究が進むものと考えられる。

5. 魚類のエナメル質とエナメロイドの関係

エナメル質とエナメロイドの関係についての諸説 (Smith, 1992) は以前紹介したが (笹川, 1996), 表 2 に再録する。

さらに最近, 歯の中では外套 (外表) 象牙質が個体発生でも系統発生でも最初の硬組織であるから (Baume, 1980), エナメロイドはこの外套象牙質から二次的に変化したものであり, また, エナメロイドとエナメル質はそれぞれ独自に進化した (Kogaya, 1994; 1995; 小萱, 1996), という考えがある。エナメロイドとエナメル質の関係に限定してみると, 1) エナメロイドを基盤にその上にエナメル質が連続的に形成される, 2) エナメロイドとエナメル質は本来別な組織である, に大別できると思われる。いわば, 1) は連続説, 2) は分離説である。

確かに, 脊椎動物の歯の進化を巨視的に見ると, 歯の表面の高石灰化組織は魚類ではエナメロイドであり, 両生類以上はそれがエナメル質となり, 哺乳類で発達することになる。しかし, 硬組織発生のレベルでは完成したエナメロイドの上に明瞭なエナメル質が付加形成される例やエナメロイドとエナメル質の中間形があるかどうかが問題となる。硬骨魚類の完成したエナメロイド表層にはエナメル質様構造は見られない (Sasagawa, 1997)。サメ・エイ類のエナメロイド最表層には薄いエナメル質相当層があるとされる (shiny layer, Poole, 1971; 須賀ほか, 1978; Slavkin and Diekwisch, 1996)。しかし, もしそれが上皮由来の石灰化した歯小皮様の層ならばそれは歯小皮であって, エナメル質ではない。有尾両生類幼生のエナメロイドの表層にはエナメル質がある (Bolte and Clemen, 1992; Wistuba *et al.*, 2002 など), また無い (Smith and Miles, 1971; Kogaya, 1995; 1999 など) とされ, はっきりしない。さらに, いまだにエナメロ

イド中に上皮由来のエナメルタンパクがあるかどうか確認できない。

象牙質の最表層 (外套 (外表) 象牙質あるいはその一部) がエナメロイドと相同な部分であることは大方の認めるところである。両生類ではエナメル質と象牙質の間に, 象牙質の最表層として厚さ1.5 μ mほどの原始的なエナメロイド (primitive enameloid) が存在するとされ (川崎・田中, 1987), また, 哺乳類でも同様にエナメル質と象牙質の間に薄いエナメロイドがあるとされる (Fearnhead, 1979)。しかし, 両生類や哺乳類の象牙質の最表層と魚類のエナメロイドは由来は同じだが, 完成した形ではもはや同じ組織ではない。哺乳類のエナメル象牙境ではコラーゲンにエナメル質結晶が乗るとされるが, 魚類のエナメロイドの大型結晶とコラーゲンは共存しない。したがって, 哺乳類のエナメル象牙境の外套象牙質表層を魚類のエナメロイドと同様に「エナメロイド」と呼ぶのは, 起源が同じという意味だけに限定されよう。

先に述べたエナメロイドの多様性からみても, Smith (1992) や小萱 (1996) の言うようにエナメル質とエナメロイドは最初からそれぞれ独自の進化過程を持っていると考えられる。すくなくとも完成した歯の形態をみるかぎりでは, 条鰭類の collar 部分や肉鰭類の歯のようにエナメル質があるところではその下に顕著なエナメロイドは出現せず, 逆にサメ・エイ類や条鰭類の先端部分のように発達したエナメロイドがあるところではその上にエナメル質が存在しない関係のように思われる。

エナメル質とエナメロイドの関係を考える時, 両者が共存する硬骨魚類条鰭類ガ어의構造と発生過程は示唆的である。ここでは歯の先端部を覆う帽状のキャップエナメロイドとその歯根側表面を覆うカラーエナメル質に区分され, エナメロイドとエナメル質の境界ではエナメル質がエナメロイドを覆う形になる。エナメロイド領域では内エナメル上皮細胞はエナメロイド石

表2 エナメル質とエナメロイドの関係についての諸説 (Smith, 1992)

- 1) エナメロイドが原始的な硬組織で, エナメル質はエナメロイドと置きかわるようになら後に発達した (Poole, 1967; Reif, 1979)。エナメル質は始めエナメロイドを覆う薄層として出現した。真骨類では主に石灰化した歯小皮 (cuticle) として存在する (Shellis and Miles, 1974; 1976)。エナメル質は肉鰭類で厚くなった。エナメロイドは同時に退化して, 哺乳類では外套 (外表) 象牙質の von Korff 層として残存する (Kawasaki and Fearnhead, 1983)。
- 2) エナメル質とエナメロイドは硬骨魚類の二つのグループでそれぞれ独立に進化した。エナメル質は肉鰭類において, そこに起源をもつ硬組織として出現し, 条鰭類には存在しない。条鰭類ではエナメロイドのみが発達した。したがって, エナメル質とエナメロイドの有無はクラデスティックな分析に利用できる (Rosen *et al.*, 1981; Schultze, 1986)。
- 3) エナメル質は原始的な硬組織であって, 少なくともオルドビス紀中期の無顎類ではエナメロイドと同時に存在している (Smith *et al.*, 1990)。エナメル質もエナメロイドも同程度にきわめて古い硬組織である。エナメロイドは条鰭類では発達したが, 肉鰭類では発達しなかった。

灰化期に Amelogenin 陽性の反応を示す分泌顆粒を持つという。ただし、この反応はエナメロイド基質には見られないので、分泌顆粒の内容が外に出ないよう阻まれているらしい (Ishiyama *et al.*, 2001)。この独自のエナメル質層は作らない上皮細胞が後半では吸収・分解を行い、物質輸送の機能が哺乳類並みに発達して、エナメロイドが形成される。一方、カラーエナメル質では一定の厚さ(数ミクロン程度)のエナメル質基質が分泌され、石灰化が起こるが、エナメロイドほどの大型の結晶形成は進まない。エナメル芽細胞の形態分化もあまり顕著とはいえず、上皮細胞における分泌機能、吸収・分解機能共に存在はするが弱いと思われる (Ishiyama *et al.*, 1999)。おそらく、このばあいエナメル器上皮細胞と象牙芽細胞との相互作用による硬組織形成機構はキャプエナメロイド領域とカラーエナメル質領域でかなり異なるのであろう。ここからも、エナメロイドは象牙質の表層(外套象牙質)が主に上皮組織の吸収・分解機能、物質輸送の機能によって修飾され変化したもの、エナメル質はそれとは別にエナメロイドを含めた象牙質を覆う上皮組織による産物、ということが支持される。硬骨魚類の条鰭類でもキャプエナメロイド(すなわち外套象牙質)が出来てからカラーエナメル質が形成される。

エナメロイドとエナメル質はどちらも古い組織かはわからないが、エナメル質の起源については原索動物と推定されるコノドント動物の摂食装置と考えられる化石器官(コノドント)にエナメル質がすでに認められるという報告 (Sansom *et al.*, 1992)がある。現生生物では硬骨魚類条鰭類と肉鰭類からは確かに存在すると考えられる。したがって、エナメル質の有無で肉鰭類と条鰭類を区分することもできない。

6. 歯と鱗

サメ類の顎歯と鱗(楯鱗)とは構造がきわめて似ており、古くから歯は顎の形成に伴い無顎類の皮甲から進化した、というのが定説であった (Peyer, 1968; 田畑ほか, 2007など)。しかし、顎の形成以前にすでに鱗とは別に歯の構造が認められるという化石の研究 (Smith and Coates, 2000; Johanson and Smith, 2003)から、最近この定説には一石が投げられている。

いずれにせよ魚類の歯と鱗は構造や組織がよく似ているのは事実である。現在繁栄している硬骨魚類の真骨類の鱗ではエナメル質・エナメロイドや象牙質は退化し、単純な骨組織のみの骨鱗であるが、現生のサメ類の楯鱗、肉鰭類シーラカンスの鱗には象牙質やエナメロイドが認められる (Smith *et al.*, 1972)。Ørving (1967)では鱗のガノイン層(ganoine)はエナメロ

イドの一種となっているが(表1)、条鰭類ガーヤポリプテルスの硬鱗の表層にあるガノイン層は形態的類似と、また Amelogenin の抗体と反応することから近年ではエナメル質とされている (Sire, 1995; Zylberberg *et al.*, 1997; Kogaya, 1997)。ガーヤポリプテルスでは歯のみならず鱗にもエナメル質が存在することになる。直接同じ遺伝子によって制御されなくても、歯と鱗の硬組織はいわば素材が同じと考えられ、その形成の相関関係は今後も重要な問題である。

謝辞

この研究の一部は日本学術振興財団科学研究費補助金(基盤C; 09671857, 16591844)により行った。

引用文献

- Baume, L. J. (1980) *The Biology of Pulp and Dentine*. Monographs in Oral Science, 8, Karger, Basel, 246 pp.
- Bolte, M. and Clemen, G. (1992) The enamel of larval and adult teeth of *Ambystoma mexicanum* Shaw (Urodela: Ambystomatidae) – a SEM study. *Zool. Anz.* **228**, 167-173.
- Diekwisch, T. G. H., Berman, B. J., Anderton, X., Gurinsky, B., Ortega, A. J., Satchell, P. G., Williams, M., Arumugham, C., Luan, X., McIntosh, J. E., Yamane, A., Carlson, D. S., Sire, J.-Y. and Shuler, C. F. (2002) Membranes, minerals, and proteins of developing vertebrate enamel. *Microsc. Res. Tech.* **59**, 373-395.
- Fearnhead, R. W. (1979) Matrix-mineral relationships in enamel tissues. *J. Dent. Res.* **58** (B), 909-916.
- 後藤仁敏・大泰司紀之編 (1986) 歯の比較解剖学。医歯薬出版、東京、268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 (2001) 古生物学的進化論の体系 (要旨)。化石研究会双書、1号、32頁。
- Ishiyama, M., Inage, T., Shimokawa, H. and Yoshie, S. (1994) Immunocytochemical detection of enamel proteins in dental matrix of certain fishes. *Bulletin de l'Institut oceanographique, Monaco* **14**, 1, 175-182.
- Ishiyama, M., Mikami, M., Shimokawa, H. and Oida, S. (1998) Amelogenin protein in tooth germs of the snake *Elaphe quadrivirgata*, immunohistochemistry, cloning and cDNA sequence. *Arch. Histol. Cytol.* **61**, 467-474.

- Ishiyama, M., Inage, T. and Shimokawa, H. (1999) An immunocytochemical study of amelogenin proteins in the developing tooth enamel of the gar-pike, *Lepisosteus oculatus* (Holostei, Actinopterygii). *Arch. Histol. Cytol.* **62**, 191-197.
- Ishiyama, M., Inage, T. and Shimokawa, H. (2001) Abortive secretion of an enamel matrix in the inner enamel epithelial cells during an ameloid formation in the gar-pike, *Lepisosteus oculatus* (Holostei, Actinopterygii). *Arch. Histol. Cytol.* **64**, 99-107.
- Johanson, Z. and Smith, M. M. (2003) Placoderm fishes, pharyngeal denticles, and the vertebrate dentition. *J. Morphol.* **257**, 289-307.
- 化石研究会編(2000) 化石の研究法. 共立出版, 東京, 388頁.
- Kawasaki, K. and Fearnhead, R. W. (1983) Comparative histology of tooth enamel and ameloid. In : Suga, S. (ed) *Mechanisms of Tooth Enamel Formation*, pp. 229-238, Quintessence, Tokyo.
- 川崎堅三・田中 秀 (1987) 両生類のエナメル質. 須賀昭一編 : エナメル質, その形成, 構造, 組成と進化, 266-272頁, クインテッセンス出版, 東京
- Kawasaki, K., Suzuki, T. and Weiss K. M. (2005) Phenogenetic drift in evolution : The changing genetic basis of vertebrate teeth. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 18063-18068.
- 川崎和彦 (2007) 脊椎動物の硬組織と石灰化遺伝子の進化. *細胞* **39**, 71-74.
- Kemp, A. (2003) Ultrastructure of developing tooth plates in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* (Osteichthyes : Dipnoi). *Tissue Cell* **35**, 401-426.
- Kogaya, Y. (1994) Sulfated glycoconjugates in amelogenesis. *Progr. Histochem. Cytochem.* **29**, 1-110.
- Kogaya, Y. (1995) Development of the hypermineralized tissue covering the tips of the larval urodele (*Triturus pyrrhogaster*) teeth and distribution pattern of sulfated glycoconjugates. *Archs. Comp. Biol. Tooth Enamel* **4**, 15-20.
- 小萱康德 (1996) 上皮性硬組織形成と硫酸化複合糖質. 和田浩爾・小林巖雄編著 : 海洋生物の石灰化と硬組織, 127-142頁, 東海大学出版, 東京.
- Kogaya, Y. (1997) Histochemical and immunohistochemical characterization of the ganoine layer of *Polypterus senegalus*. *Archs. Comp. Biol. Tooth Enamel* **5**, 23-29.
- Kogaya, Y. (1999) Immunohistochemical localisation of amelogenin-like proteins and type I collagen and histochemical demonstration of sulfated glycoconjugates in developing ameloid and enamel matrices of the larval urodele (*Triturus pyrrhogaster*) teeth. *J. Anat.* **195**, 455-464.
- Miake, Y., Aoba, T., Moreno, E. C., Shimoda, S., Prostack, K. and Suga, S. (1991) Ultrastructural studies on crystal growth of ameloid minerals in elasmobranch and teleost fish. *Calcif. Tissue Int.* **48**, 204-217.
- Ørvig, T. (1967) Phylogeny of tooth tissue : evolution of some calcified tissues in early vertebrates. In : Miles, A. E. W. (ed) *Structural and Chemical Organization of Teeth, vol.1*, pp. 45-110, Academic Press, New York.
- Peyer, B. (1968) *Comparative Odontology*. University of Chicago Press, Chicago, 321 pp.
- Poole, D. F. G. (1967) Phylogeny of tooth tissues : ameloid and enamel in recent vertebrates, with a note on the history of cementum. In : Miles, A. E. W. (ed) *Structural and Chemical Organization of Teeth, vol.1*, pp. 111-149, Academic Press, New York.
- Poole, D. F. G. (1971) An introduction to the phylogeny of calcified tissues. In : Dahlberg, A. A. (ed) *Dental Morphology and Evolution*. pp. 65-79, University of Chicago Press, Chicago.
- Prostack, K., Seifert, P. and Skobe, Z. (1989) Ultrastructure of developing teeth in the gar pike, (*Lepisosteus*). In : Fearnhead, R. W. (ed) *Tooth enamel V*. pp. 188-192, Florence, Yokohama.
- Prostack, K., Seifert, P. and Skobe, Z. (1991) Tooth matrix formation and mineralization in extant fishes. In : Suga, S. and Nakahara, H. (eds) *Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems*, pp. 465-469, Springer-Verlag, Tokyo.
- Reif, W.-E. (1979) Structural convergences between ameloid of actinopterygian teeth and shark teeth. *Scanning Electron Microscopy, 1979 II*, 547-554.
- Rosen, D. E., Forey, P. L., Gardiner, B. G. and Patterson, C. (1981) Lungfishes, tetrapods paleontology and pleisiomorphy. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* **167**, 163-275.
- 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・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.
- 笹川一郎 (1993) 板鰓類のエナメロイドの特徴. 化石

- 研究会誌 **26**, 28-41.
- Sasagawa, I. (1995) Evidence of two types of odontoblasts during dentinogenesis in elasmobranchs. *Connect. Tissue Res.* **33**, 223-229
- 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・小林巖雄編著: 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. (1997) Fine structure of the cap enameloid and of the dental epithelial cells during enameloid mineralisation and early maturation stages in the tilapia, a teleost. *J. Anat.* **190**, 589-600.
- Sasagawa, I. (1998) Mechanisms of mineralization in the enameloid of elasmobranchs and teleosts. *Connect. Tissue Res.* **39**, 511-518.
- Sasagawa, I. (2002 a) Fine structural and cytochemical observations of dental epithelial cells during the enameloid formation stages in red sting rays, *Dasyatis akajei*. *J. Morphol.* **252**, 170-182.
- Sasagawa I. (2002b) Mineralization patterns in elasmobranch fish. *Microsc. Res. Tech.* **59**, 396-407.
- 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 a) Fine structural and cytochemical mapping of enamel organ during the enameloid formation stages in gars, *Lepisosteus oculatus*, Actinopterygii. *Archs. oral Biol.* **50**, 373-391.
- Sasagawa, I. and Ishiyama, M. (2005 b) Fine structural and cytochemical observations on the dental epithelial cells during cap enameloid formation stages in *Polypterus senegalus*, a bony fish (Actinopterygii). *Connect. Tissue Res.* **46**, 33-52.
- Sasagawa, I., Ishiyama, M. and Akai, J. (2006) Cellular influence in the formation of enameloid during odontogenesis in bony fishes. *Materials Sci. Engineering C* **26**, 630-634.
- 笹川一郎・石山巳喜夫 (2007) エナメロイドの特徴と形成機構. *細胞* **39**, 61-63.
- Satchell, P. G., Shuler, C. F. and Diekwisch, T. G. H. (2000) True enamel covering in teeth of the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri*. *Cell Tissue Res.* **299**, 27-37.
- Satchell, P. G., Anderton, X., Ryu, O. H., Luan, X., Ortega, A. J., Opamen, R., Berman, B. J., Witherspoon, D. E., Gutmann, J. L., Yamane, A., Zeichner-David, M., Simmer, J. P., Shuler, C. F. and Diekwisch, T. G. H. (2002) Conservation and variation in enamel protein distribution during vertebrate tooth development. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* **294**, 91-106.
- Schultze, H. P. (1986) Dipnoans as sarcopterygians. *J. Morphol., Suppl* **1**, 39-74.
- Shellis, R. P. and Miles, A. E. W. (1974) Autoradiographic study of the formation of enameloid and dentine matrices in teleost fishes using tritiated amino acid. *Proc. R. Soc. Lond. B* **185**, 51-72.
- Shellis, R. P. and Miles, A. E. W. (1976) Observations with the electron microscope on enameloid formation in common eel (*Anguilla anguilla*; Teleostei). *Proc. R. Soc. Lond. B* **194**, 253-269.
- Shelis, R. P. and Poole, D. F. G. (1978) The structure of the dental hard tissues of the Coelacanthid fish *Latimeria chalumnae* Smith. *Archs. oral Biol.* **23**, 1105-1113.
- Shimoda, S., Tanabe, T., Fukae, M. and Kawasaki, K. (1999) Degradation of collagen in developing enameloid of sea bream. *J. Hard Tissue Biol.* **8**, 6-8.
- Sire, J. -Y. (1995) Ganoine formation in the scales of primitive actinopterygian fishes, Lepisosteids and Polypterids. *Connect. Tissue Res.* **33**, 535-544.
- Slavkin, H. C. and Diekwisch, T. (1996) Evolution in tooth developmental biology: of morphology and molecules. *Anat. Rec.* **245**, 131-150.
- Smith, M. M. (1978) Enamel in the oral teeth of *Latimeria chalumnae* (Pisces: Actinistian): A scanning electron microscope study. *J. Zool. Lond.* **185**, 355-369.
- 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.
- Smith, M. M. and Coates, M. I. (2000) Evolutionary origins of teeth and jaws: developmental models and phylogenetic patterns, In: Teaford M. F., Smith M.M. and Ferguson, M. W. J. (eds) *Development, Function and Evolution of Teeth*, pp.133-151, Cambridge University Press, Cambridge.
- Smith, M. M. and Hall, B. K. (1990) Development and

- evolutionary origins of vertebrate skeletogenic and odontogenic tissues. *Biol. Rev.* **65**, 277-373.
- Smith, M. M., Hobdell, M. H. and Miller, W. A. (1972) The structure of the scales of *Latimeria chalumnae*. *J. Zool. Lond.* **167**, 501-509.
- Smith, M. M. and Miles, A. E. W. (1971) The ultrastructure of odontogenesis in larval and adult urodeles; differentiation of the dental epithelial cells. *Z. Zellforsch.* **121**, 470-498.
- 須賀昭一・和田浩爾・小川正昭 (1978) サメの形成期ならびに成熟した enameloid の石灰化像と弗素分布. 歯基礎誌 **20**, 1-15.
- 須賀昭一 (1983) エナメロイドのフッ素含量と魚の系統, エナメル質形成機構の進化へのアプローチ. 歯基礎誌 **25**, 419-436.
- 須賀昭一・小川正明 (1987) 魚の歯のエナメロイドの石灰化と微量元素. 須賀昭一編: エナメル質, その形成, 構造, 組成と進化, 247-265頁, クインテッセンス出版, 東京.
- Suga, S., Taki, Y. and Ogawa, M. (1992) Iron in the enameloid of perciform fish. *J. Dent. Res.* **71**, 1316-1325.
- Toyosawa, S., O'hUigin, C., Figueroa, F., Tichy, H. and Klein, J. (1998) Identification and characterization of amelogenin genes in monotremes, reptiles, and amphibians. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**, 13056-13061.
- 田畑 純・鈴木信雄・服部淳彦 (2007) 魚鱗: 硬組織研究と再生研究のフロンティア. 細胞 **39**, 55-57.
- Wang, X., Ito, Y., Luan, X., Yamane, A. and Diekwisch, T. G. H. (2005) Amelogenin sequence and enamel biomineralization in *Rana pipiens*. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* **304B**, 177-186.
- Wistuba, J., Greven, H. and Clemen, G. (2002) Development of larval and transformed teeth in *Ambystoma mexicanum* (Urodela, Amphibia): an ultrastructural study. *Tissue Cell* **34**, 14-27.
- Zylberberg, L., Sire, J.-Y. and Nanci, A. (1997) Immunodetection of amelogenin-like proteins in the ganoine of experimentally regenerating scales of *Calamoichys calabaricus*, a primitive actinopterygian fish. *Anat. Rec.* **249**, 86-95.