

板鰓類の進化における歯の適応

Tooth adaptation in the evolution of elasmobranchs

後藤 仁敏*

GOTO Masatoshi*

Abstract

Elasmobranchs have well developed dentitions, and there are wide variations in jaw length and tooth arrangement, form, and structure, as adaptations to dietary habits. It is considered that dermal denticles of elasmobranchs evolved into teeth on the jaws. The morphology and histology of teeth in elasmobranchs from the cladodont and hybodont levels to the modern level are summarized in this paper.

Cladodont level sharks: The jaws of cladodont sharks in the Palaeozoic era are long and the gaps between each tooth family are wide. Each tooth has three or more cusps and consists of a thin enameloid layer, an orthodontine outer layer, and an osteodontine inner layer. The teeth of xenacanthoid sharks have two large side cusps with a serrated margin and one small central cusp, and consist of a thin enameloid layer and orthodontine.

Hybodont level sharks: The jaws of hybodont sharks in the Mesozoic era are rather short and the tooth families are closely spaced. Each tooth has many cusps. Some teeth have low cusps and a wide occlusal surface, and the crown has many striae or plicae. The teeth of *Hybodus* consist of a thin enameloid layer, a thin orthodontine layer, and well-developed osteodontine. However, the teeth of *Asteracanthus* and *Ptychodus* have well-developed plicidentine, while the teeth of *Polyacrodus* are composed of orthodontine.

Modern level sharks and rays: Lamnoid sharks from the Jurassic to Recent have comparatively long jaws and their teeth are arranged in parallel. The teeth show triangular form and consist of an enameloid layer and well-developed osteodontine. Osteodontine may be considered as an adaptation to rapid tooth formation. Carcharhinoid sharks and squaloid sharks have short jaws and their teeth are arranged alternately. The tooth form is triangular with a serrated margin, and the teeth consist of enameloid and orthodontine. Rays have very short jaws and their teeth are arranged closely and alternately. The teeth of many rays are small molar types and consist of enameloid and orthodontine. However, myliobatoid rays have plate-type teeth consisting of enameloid and well-developed plicidentine.

The jaws of elasmobranchs become shorter throughout their evolution, and the tooth arrangement changes from parallel to alternating with the advance of biting function. High cusps, sharp cutting edges, and serrated margins of the teeth in many sharks, such as *Carcharodon*, *Carcharocles*, *Galeocerdo*, and *Carcharhinus*, can be considered as an adaptation to carnivorous habit. Low cusps, a wide occlusal surface, striae or plicae on the crown, and plicidentine in the teeth in some hybodont sharks, *Asteracanthus* and *Ptychodus*, and myliobatoid rays, *Myliobatis*, can be regarded as an adaptation to a hard-shelled invertebrate diet. Small cone-type teeth in *Cetorhinus*, *Megachasma*, and *Rhincodon* can be considered adaptations to a planktonic diet.

The teeth of elasmobranchs show wide variation with adaptation to various dietary habits; investigating the teeth of sharks and rays is therefore an interesting topic.

Key words: adaptation, cladodont, dermal denticle, elasmobranchs, enameloid, evolution, hybodont, orthodontine, osteodontine, plicidentine, rays, sharks, tooth.

* 〒230-8501 横浜市鶴見区鶴見2-1-3 鶴見大学短期大学部歯科衛生科 E-mail: goto-m@tsurumi-u.ac.jp
Department of Dental Hygiene, Tsurumi University, Junior College, 2-1-3 Tsurumi, Tsurumi-Ku, Yokohama 230-8501, Japan.

要 旨

板鰓類は、よく発達した歯をもっており、さまざまな食性に適応したさまざまな顎、歯の配列、歯の形態と構造をそなえている。また、その体表に存在する皮小歯は、基本的に歯と同じ構造をもち、歯は皮小歯から進化したと考えられている。板鰓類の歯と皮小歯は化石として保存されることが多く、わが国からも古生代石炭紀以降の地層から、さまざまな種類が報告されている。本論文では、板鰓類の進化の各段階、すなわちクラドゥス段階、ヒボドゥス段階、現代型段階における歯の形態と構造について総括した。

クラドゥス段階：古生代のクラドゥス段階の板鰓類は、前後に長い顎をもち、歯族間は広く空いており、3咬頭ないしそれ以上の咬頭をもち、薄いエナメロイド、外側の真正象牙質、内側の骨様象牙質、および骨様象牙質と連続する歯根部の骨様組織から構成されている。淡水に適応したクセナカントゥス類では、2つの大きな側咬頭と中央の小さな咬頭をもち、薄いエナメロイドとよく発達した真正象牙質から構成されている。側咬頭には切縁があり、鋸歯をもつものがある。古生代には、板鰓類に近縁な仲間として、顎の正中に近遠心方向に扁平な螺旋状に巻く歯族をもち、顎の側方には敷石状の側歯をもつエウゲノオドゥス類、唇舌方向に薄い花弁状の歯をもつペタロドゥス類も栄えている。これらの仲間の歯は、薄いエナメロイドと骨様象牙質で構成されている。

ヒボドゥス段階：中生代のヒボドゥス段階の板鰓類は、比較的短い顎をもち、歯族は隣り合って並んでいる。歯は多くの咬頭を備える。硬い殻を咬み砕いて食べる仲間では、咬頭は低く、広い咬合面をもち、歯冠には多くの線条や皺襞が存在する。ヒボドゥスでは、薄いエナメロイドと、薄い真正象牙質、よく発達した骨様象牙質から構成されている。しかし、アステラカントゥスやプチコドゥスの歯は、硬い殻をもつ動物を食べるのに適応した皺襞象牙質から構成されている。一方、ポリアクロドゥスは真正象牙質をそなえている。

現代型段階：白亜紀以降進化した、現代型板鰓類は、ネズミザメ類、メジロザメ類、ツノザメ類、エイ類などに分かれて進化した。ネズミザメ類は、比較的長い顎をもち、歯は並行に配列する。歯は三角形で、鋭い切縁をもち、歯冠はエナメロイドとよく発達した骨様象牙質で構成されている。中新世から鮮新世に栄えたオオハザメは史上最大の肉食魚で、鋸歯縁をそなえた三角形の巨大な歯をもち、大型の海生哺乳類も補食できた。メジロザメ類とツノザメ類は、短い顎をもち、歯は密接して交互に配列している。歯は三角形で、鋭い切縁をもち、鋸歯をそなえることも多い。歯冠はエナメロイドと真正象牙質で構成されている。エイ類は非常に短い顎をもち、歯は密接して交互に配列している。多くのエイ類では歯は小さな臼型で、歯冠はエナメロイドと真正象牙質からなる。しかし、トビエイ類では、歯は板状で、歯冠はエナメロイドとよく発達した皺襞象牙質で構成されている。

板鰓類の顎は、進化とともに咬む機能が進歩するのにもなって、前後に短くなり、歯族は次第に近接するようになり、配列は並列型から交互型になる。ホホジロザメ、カルカロクレス、イタチザメ、オオメジロザメなど、多くのサメ類に見られる高い咬頭、鋭い切縁、鋸歯の発達、肉食への適応であると考えられる。一方、ヒボドゥス類やトビエイ類に見られる低い咬頭、広い咬合面、歯冠の線条や皺襞、皺襞象牙質は、硬い殻をもつ動物を食べることへの適応である。また、ウバザメ、ジンベエザメ、メガマウスザメでは、プランクトン食に適応して、鰓による摂食機構が発達した結果、歯は小さな円錐形になっている。

板鰓類は、生態や食性の多様化に適応して、その歯に様々な多様性が見られ、歯の進化と適応を研究する上で、興味深い研究対象となっている。

1. はじめに

私は、板鰓類の歯および皮小歯を対象に、分類学的、生物層位学的（後藤, 1972; 2009a: Goto, 1994; 1996; Goto et al., 1996）、組織学的、生化学的、結晶学的（後藤・橋本, 1976; 後藤, 1978b）、発生学的（後藤・橋本, 1977; 後藤, 1978a; 1999）、病理学的（後藤ほか, 1981; 後藤・佐藤, 2008）、進化学的（後藤, 1976; 1985; 1988; 1993b; 1996; 2003; Goto, 1991; 2004）研究を進めてきた。

とくに、後藤（1985）は、板鰓類における歯の進化と適応について総括している。本論文では、その後の研究もふくめて、板鰓類の進化における歯の適応について総括した。

材料としては、日本産の古生代板鰓類歯化石32種、中生代板鰓類歯化石62種、新生代板鰓類歯化石数百種、外国産の板鰓類の歯化石、および現生の板鰓類の顎と歯を用いた。これらの顎と歯の形態、構造、発生などを比較し、各種の食性などの生態や進化との関係について考察した。一部の種については、脳や鰓の形態も比較検討した。

2. 板鰓類の進化と日本産板鰓類化石

板鰓類の進化と系統分類については、多くの学者によりさまざまな説が唱えられており、近年では分岐法やミトコンドリアDNAなどの分子データにより、多くの情報も

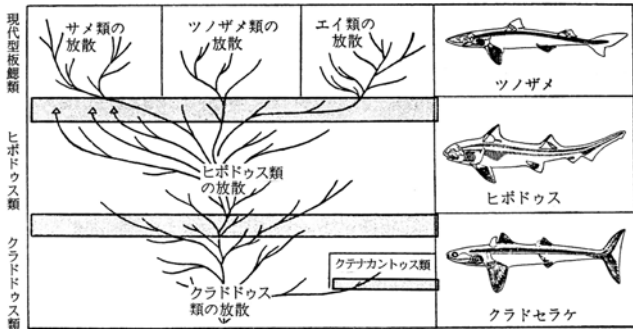


図1. 板鰓類の進化の3段階 (Scheffer, 1967). 左上の3三角形は、ラブカ、ネコザメ、カグラザメを示す。
Fig. 3. Three levels in the evolution of elasmobranchs. The three triangles indicate *Chlamydoselachus*, *Heterodontus* and *Hexanchus*.

たらされている。そのようななかで、Shaeffer (1967) と Schaeffer and Williams (1977) によって提唱された3段階の説は、板鰓類の進化をもっとも適格に表現していると思われる (図1)。

すなわち、板鰓類の進化は、デボン紀からペルム紀まで栄えたクラドドゥス段階 (cladodont level)、石炭紀から白亜紀まで栄えたヒボドゥス段階 (hybodont level)、ジュラ紀から現在まで栄えている現代型段階 (modern level) の3段階に分かれて進化してきたとする説である。それは、日本産の古生代および中生代の地層から産出している板鰓類化石によっても支持されている (図2、表1,2)。

これは、硬骨魚類が古生代型の軟質類 (Chondrostei)、中生代型の全骨類 (Holosteii)、中生代後期から現在まで栄えている真骨類 (Teleostei) の3段階に分かれて進化してきたとする学説と対応している。このうち、一時期、全骨類については Nelson (1994) などによりその存在が否定されたが、最近その復活が提唱されている (Garnde, 2010)。

このうち、クラドドゥス段階の側枝として、淡水生のクテナカントゥス類がある。また、Ginter et al. (2010) は、板鰓亜綱に近い仲間として正軟骨頭 (Euchondrocephali) 亜綱として、オロドゥス類、エウゲノオドゥス類、ペタロドゥス類をまとめている。これらも、古生代における板鰓類からの側枝と考えられる。

また、ヒボドゥス段階の遺存種として、ラブカ、ネコザメ、カグラザメがあるとしている。現代型段階は、サメ類、ツノザメ類、エイ類の3グループに分かれて進化している。

この3段階をとおして、次のような傾向が認められる。
1) 鼻の発達により脳頭蓋が前方に突出する一方で顎が短縮し、口が腹側に開口するようになる (このことから、板鰓類は横口類 plagiostomi と呼ばれることがある)。2) 上顎をつくる口蓋方形軟骨と脳頭蓋との間に舌顎軟骨が介在するようになり、いわゆる両接型 (amphistyl) から舌接型 (hyostyl) に変化する。3) 脊索の周囲で椎体がいろいろな様式で石灰化するようになる (椎体の石灰化様式から、サメ類を星椎類、ツノザメ類を環椎類と呼ぶことがある)。4) 対鰭の骨格が分化する。5) 食性の多様化にともなって、体

| | | | | |
|-----|-----|------|--|---|
| 中生代 | 白亜紀 | 後期 | <i>Hybodus</i> , <i>Ptychodus</i> , <i>Chlamydoselachus</i> , <i>Thrinax</i> , <i>Hexanchus</i> , ? <i>Hexanchus</i> , <i>Notidanodon</i> , <i>Notorhynchus</i> , <i>Heterodontus</i> , <i>Sphenodus</i> , <i>Odontaspis</i> , <i>Anomotodon</i> , <i>Scapanorhynchus</i> , <i>Cretolamna</i> , <i>Cretoxrhina</i> , ? <i>Cretoxrhina</i> , <i>Cretodus</i> , <i>Protolamna</i> , ? <i>Paronomotodon</i> , <i>Squalicorax</i> , <i>Pseudocorax</i> , <i>Paraorhacodus</i> , <i>Centrophoroides</i> , <i>Pristiophorus</i> , <i>Sclerorhynchus</i> , <i>Ischyrrhiza</i> | |
| | | 前期 | <i>Hybodus</i> , <i>Ptychodus</i> , <i>Heteroptychodus</i> , <i>Hyaeobatis</i> , ? <i>Hexanchus</i> , <i>Heterodontus</i> , <i>Odontaspis</i> , <i>Carcharias</i> , <i>Anomotodon</i> , <i>Cretolamna</i> , <i>Cretodus</i> , <i>Leptostrax</i> , <i>Protolamna</i> | |
| | | ジュラ紀 | 後期 | <i>Hybodus</i> |
| | | | 中期 | <i>Hybodus</i> |
| | | | 前期 | <i>Asteracanthus</i> |
| | | 三畳紀 | 後期 | <i>Hybodus</i> , <i>Acrodus</i> |
| | 中期 | | <i>Hybodus</i> , <i>Arctacanthus</i> , <i>Acrodus</i> , <i>Polyacrodus</i> , <i>Synechodus</i> | |
| | 前期 | | <i>Hybodus</i> , <i>Acrodus</i> , <i>hybodontid</i> , <i>Synechodus</i> | |
| | 古生代 | ペルム紀 | 後期 | <i>Cladodus</i> , <i>Orthacanthus</i> , <i>hexanchid</i> , <i>Helicoprion</i> , <i>Helicampodus</i> , 'Neopetalodus' |
| | | | 中期 | <i>Symmorium</i> , ? <i>Symmorium</i> , ? <i>Acrodus</i> , <i>Helicoprion</i> , <i>Helicampodus</i> , <i>Petorodus</i> , <i>Petalorhynchus</i> , 'Neopetalodus' |
| | | | 前期 | <i>Goodrichthys</i> , <i>Symmorium</i> , ? <i>Acrodus</i> , <i>Lissodus</i> , <i>Polyacrodus</i> , <i>Petalodus</i> , ? <i>Serratodus</i> , 'Neopetalodus' |
| | | 石炭紀 | 後期 | <i>Cladodus</i> , <i>Agassizodus</i> , ? <i>Orodus</i> |
| 中期 | | | <i>Petalodus</i> , <i>Janassa</i> | |
| 前期 | | | <i>Petalodus</i> | |

図2. 日本産古生代および中生代板鰓類化石の生物層序 (後藤, 2009b).
Fig. 2. Stratigraphy of the Palaeozoic and Mesozoic elasmobranch remains from Japan.

形も巨大化したり、扁平化したりするなど多様化する。
ところで、日本産の古生代魚類化石は、群馬県桐生市黒保根村八木原の八木原石灰岩 (ペルム紀前期) から産出した *Helicoprion bessonowi* が 永い間唯一のものであった (Yabe, 1903; 後藤, 1972)。しかし、後藤 (1975) が栃木県佐野市葛生町の鍋山層 (ペルム紀中期) およびアド山層 (三畳紀前~中期) から板鰓類の皮小歯 (図3) を発見し、今後の産出を予測して以来、日本各地の古生代および中生代の地層から次々と魚類化石が発見されるようになっている (図2)。

後藤 (2009a) などを整理すると、日本産古生代の板鰓亜綱を6目7科11属16種、正軟骨頭亜綱を3目4科11属15種に分類される (表1)。また、後藤 (2009b) によると、日本産中生代の板鰓亜綱は17目26科42属75種に分類される (表2)。

このように、わが国でも古生代石炭紀から新生代第四紀までの各地質時代の地層から多数の多様な板鰓類化石が産出していることは、わが国の化石資料を対象として古生態学的、古生物地理学的にも、板鰓類の進化が研究できる展望が大きく開けたと言える。さらには、日本近海には、ラブカやネコザメ、カグラザメ類など、さまざまな時代の板鰓類の遺存種が生息しており、それらの研究と合わせると、日本における板鰓類研究の未来は、きわめて豊かなものになると期待される。

3. 板鰓類の皮小歯と歯の特徴

1) 皮小歯と粘膜小歯などの形態と分化

板鰓類の皮膚には、皮小歯 (dermal denticle) または楕鱗 (placoid scale) と呼ばれる鱗が存在し、全体表を被っ

ている。エイ類などでは退化的で、その分布や形態、大きさはさまざまである。

楯鱗とも呼ばれるように、古代ギリシアの兵士が持っていた楯に似た形態で、基本的には、歯冠、歯頸部、基底部の3部から構成されている(図3,4)。歯冠は3つの尖頭をもつことが多いが、一つの場合も、5つ以上の場合もある。

板鰓類の皮小歯は、皮膚に存在して体表を被っているが、同じ構造のものが、口腔から咽頭までの粘膜上にも存在しており、粘膜小歯(mucous membrane denticle)と呼ばれる。メガマウスザメでは、指状の鰓耙(gill raker)の表面に比較的大型の粘膜小歯が存在し(図30参照)、ウバザメでは細長く伸びて櫛状の鰓耙(gill raker)になっており(図32参照)、餌を摂取する機能を果たしている。

皮小歯および粘膜小歯は、部分的に大きく発達して、顎上では歯(tooth)となる。無顎類の鰓弓軟骨の一部が能動的に開閉する上下の顎軟骨に分化するのにもなって、その上の粘膜小歯が大きく発達して歯となったと推定される(図7)。

そのほか皮小歯は、ノコギリザメやノコギリエイでは吻歯(saw tooth)、ネコザメやツノザメ類などでは背鰭棘(dorsal fin spine)となり、アカエイ類では尾棘(sting)にもなっている。ヒボドゥス類(Superfamily Hybodontoidae)では、オスの眼の後上方に頭棘(cephalic spine)がある。

これも皮小歯が発達したものであるが、その機能はよく分かっていない。板鰓類の側線は、皮小歯によって溝の壁が構成されている。

2) 歯の形態

「トラは死して皮を残し。サメは死して歯を残す」と言われるように、板鰓類はよく発達した歯をもっている(後藤, 1981; 1986; 1993a)。

上顎と下顎にふつう数十から数百、多い場合は数千本の歯が生えている。ジンベエザメでは総計8355本もの歯が数えられると報告されている(内田・戸田, 1985)。

歯は、顎の近心から遠心に並ぶだけでなく、唇舌方向にも数列並んでおり、その舌側深部には各發育段階の歯胚が並んでいる。近遠心方向の歯の並びを歯列(dentition)または歯元列(odontosticos)といい、唇舌方向の歯の並びを歯族(tooth family)という。

板鰓類の歯は、個々の歯の大きさは異なるが、ほぼ同じ形態をした同形歯性(homodont)であるが、種類によって、上下顎、顎の近心と遠心でさまざまに形態が変化する異形歯性(heterodont)の傾向が見られる。

ネコザメ *Heterodontus* では、その学名どおり、前歯(anterior tooth)は突出した咬頭をもつ突き刺す歯であるのに対し、後歯(posterior tooth)は広い咬合面をもつ臼状ないし板状の歯で、サザエの貝殻を咬み砕く機能を果た

表1 日本産の古生代板鰓類化石分類表(後藤, 2009a,b)。

Table 1. Classification of the Palaeozoic elasmobranch remains from Japan.

軟骨魚綱 Class Chondrichthyes

板鰓亜綱 Subclass Elasmobranchii

クテナカントゥス目 Order Ctenacanthiformes

クテナカントゥス科 Family Ctenacanthidae: *Cladodus* sp. 1, 2, 3, 4 (石炭紀中期), *Cladodus* sp. (ペルム紀後期), *Goodrichthys* sp. (ペルム紀前期)

シムモリウム目 Order Symmoriformes

シムモリウム科 Family Symmoriidae: *Symmorium* sp., ?*Symmorium* sp. (ペルム紀中期), *Symmorium* sp. (ペルム紀前期)

クセナカントゥス目 Order Xenacanthiformes

クセナカントゥス科 Family Xenacanthidae: *Orthacanthus* sp. (ペルム紀後期)

ヒボドゥス目 Order Hybodontiformes

アクロドゥス科 Family Acrodontidae: ?*Acrodus* sp. (ペルム紀前期), ?*Acrodus* sp. (ペルム紀中期)

ポリアクロドゥス科 Family Polyacrodontidae: *Lissodus* sp. (ペルム紀前期), *Polyacrodus* sp. (ペルム紀前期)

カグラザメ目 Order Hexanchiformes

カグラザメ科 Family Hexanchidae: hexanchidae gen. et sp. indet. (ペルム紀後期)

所属目・科不明の板鰓亜綱 order et fam. indet.

Petrodus sp., ?*Petrodus* sp. (ペルム紀中期)

正軟骨頭亜綱 Subclass Euchondrocephali

エウゲネオドゥス目 Order Eugeneodontiformes

アガシゾドゥス科 Family Agassizodontidae: *Agassizodus* sp. (石炭紀中期), *Helicoprion bessonowi* (ペルム紀中期), *Helicoprion* sp. (ペルム紀後期)

エデストゥス科 Family Edestidae: *Helicampodus* sp. (ペルム紀後期)

オロドゥス目 Order Orodontiformes

オロドゥス科 Family Orodontiformes: ?*Orodus* sp. (石炭紀後期)

ペタロドゥス目 Order Petalodontiformes

ペタロドゥス科 Family Petalodontidae: *Petalorhynchus* sp. (ペルム紀中期), *Petalodus allegheniensis* (石炭紀中期), *Petalodus acuminatus* (ペルム紀前期), *Petalodus* sp. (石炭紀前期), *Janassa* sp. 1, 2 (石炭紀中期), ?*Serratodus* sp. (ペルム紀前期), 'Neopetalodus' sp. 1, 'Neopetalodus' sp. 2 (ペルム紀中期), 'Neopetalodus' sp. 3 (ペルム紀後期)

表2 日本産の中生代板鰓類化石分類表 (後藤, 2009b).

Table 2. Classification of the Mesozoic elasmobranch remains from Japan.

板鰓亜綱 Subclass Elasmobranchii

ヒボドウス目 Order Hybodontiformes

ヒボドウス科 Family Hybodontidae : *Hybodus basamus* (白亜紀前期), *H. sp.* (三畳紀前~後期, ジュラ紀中~後期, 白亜紀前~後期), *Arctacanthus exiguus* (三畳紀中期)

アクロドウス科 Family Acrodontidae : *Acrodus sp.* (三畳紀前~後期), *Asteracanthus somaensis*, *A. sp.* (ジュラ紀前期)

ポリアクロドウス科 Family Polyacrodontidae : *Polyacrodus sp.* (三畳紀中期)

ロンキディオン科 Family Lobnchidiidae : *Lissodus sp.* (三畳紀前期)

テンジクザメ目 Order Orectolobiformes

コモリザメ科 Family Gynglyostomatidae : *Ginglyostoma sp.* (白亜紀後期)

所属不明のヒボドウス目 hybodontid (三畳紀前~中期, ジュラ紀中期)

プチコドウス目 Order Ptychodontiformes

プチコドウス科 Family Ptychodontidae : *Ptychodus paucisulcatus*, *P. decurrens* (白亜紀前期), *P. mammillaris*, *P. latissimus*, *P. rugosus*, *P. sp.* (白亜紀後期), *Heteroptychodus steinmanni*, *H. sp.*, *Hylaeobatis sp.* (白亜紀前期)

シネコドウス目 Order Synechodontiformes

パラエオスピナクス科 Family Paraeospinaxidae : *Synechodus triangulus* (三畳紀中期), *S. sp.* (三畳紀前~中期)

ラブカ目 Oder Chlamydoselachiformes

ラブカ科 Family Chlamydoselachidae : *Chlamydoselachus sp.*, *Thrinax sp.*, *chlamydoselachid* (白亜紀後期)

カグラザメ目 Order Hexanchiformes

カグラザメ科 Family Hexanchidae : *Hexanchus microdon* (白亜紀後期), *?H. microdon* (白亜紀前~後期), *H. aff. microdon*, *Notidanodon dentatus*, *N. cf. dentatus*, *N. ?pectinatus*, *N. cf. lanceolatus*, *N. sp.*, *Notorhynchus sp.* (白亜紀後期)

ネコザメ目 Order Heterodontiformes

ネコザメ科 Family Heterodontidae : *Heterodontus sp.* (白亜紀前~後期)

ネズミザメ目 Order Laminiiformes

オルタコドウス科 Family Orthacodontidae : *Shenodus longidens*, *S. sp.* (白亜紀後期)

ミズワニ科 Family Odontaspidae : *Odontaspis cf. complanata* (白亜紀後期), *O. sp.* (白亜紀前~後期), *?O. sp.* (白亜紀後期), *Carcharias sp.* (白亜紀前期)

ミツクリザメ科 Family Mitsukurinidae : *Anomatodon sp.* (白亜紀前~後期), *Scapanorhynchus raphiodon*, *S. texanus* (白亜紀後期), *S. sp.* (白亜紀前~後期)

クレトキシリナ科 Family Cretoxyrhinidae : *Cretolamna appendiculata appendiculata* (白亜紀前~後期), *?C. a. lata*, *C. cf. appediculata*, *C. cf. woodwardi*, *C. sp.*, *?Cretooxyrhina manteli*, *C. sp.* (白亜紀後期), *Cretodus sp.* (白亜紀前~後期), *Leptostrax biscuspidatus*, *Protolamna sokolovi*, *P. aff. sokolovi* (白亜紀前期), *P. sp.* (白亜紀前~後期)

オナガザメ科 Family Alopidae : *?Paranomatodon angustidens*, *P. sp.* (白亜紀後期)

アナコラックス科 Family Anacoracidae : *Squalicorax cf. falcatus*, *S. cf. kaupi*, *S. cf. pristodontus*, *S. sp.*, *Pseudocorax sp.* (白亜紀後期)

テンジクザメ目 Order Orectolobiformes

コモリザメ科 Family Gynglyostomatidae : *Ginglyostoma sp.* (白亜紀後期)

メジロザメ目 Order Carcharhiniformes

トラザメ科 Family Scyliorhinidae : *Scyliorhinus sp.* (白亜紀後期)

所属目不明

パラエオスピナックス科 Family Palaeospinacidae : *Paraorhtacodus cf. andersoni*, *P. sp.* (白亜紀後期)

ツノザメ目 Order Squaliformes

ツノザメ科 Family Squalidae : *Centrophoroides cf. latidens*, *squalid* (白亜紀後期)

カスザメ目 Order Squatiniformes

カスザメ科 Family Squatinidae : *Squatina sp.* (白亜紀後期)

ノコギリザメ目 Order Pristiophoriformes

ノコギリザメ科 Family Pristiophoridae : *Pristiophorus sp.* (白亜紀後期)

エイ目 Order Rajiformes

サカタザメ科 Family Rhinobatidae : *Rhinobatus sp.* (白亜紀後期)

スクレロリンクス科 Family Sclerorhynchidae : *Sclerorhynchus sp.*, *Ischyrhiza iwakiensis* (白亜紀後期)

トビエイ目 Order Myliobatiformes

アカエイ科 Family Dasyatidae : *dasyatid* (白亜紀後期)

している (後藤, 1989a) (図22参照)。また、カグラザメ類 (Order Hexanchiformes) では、下顎の前歯が多咬頭型の大型の歯であるが、後歯はきわめて小さい。さらに、ネズミザメ類では、前歯 (anterior tooth)、中間歯 (intermediate

tooth)、側歯 (lateral tooth)、後歯 (posterior tooth) が区別できることが多い (後藤ほか, 1984) (図27参照)。

また、種類によっては、顎の正中に正中歯 (median tooth) または接合歯 (sympheal tooth) をもつこともある。

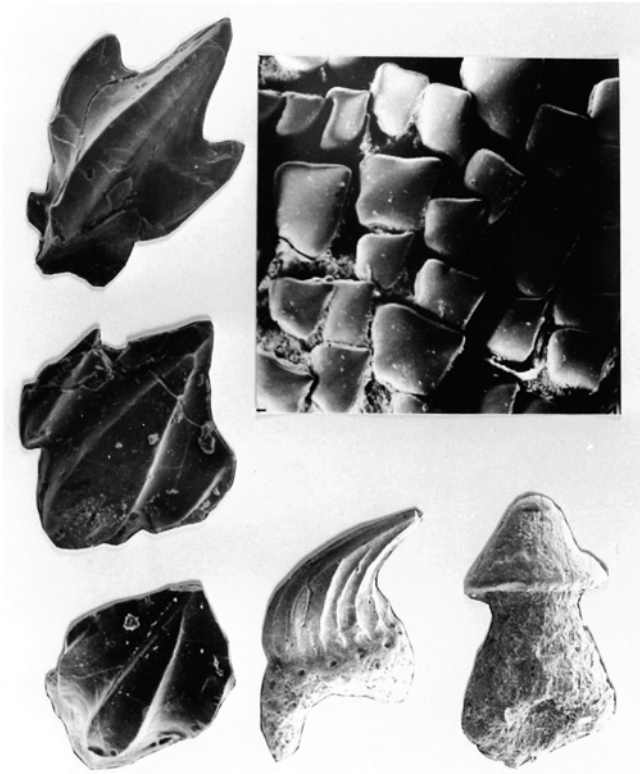


図3. 板鰓類の皮小歯の形態. 右上は現生のドチザメの皮小歯の走査電顕像. その他は, アド山層(三疊紀)産の皮小歯の化石(後藤, 1975).

Fig. 3. Morphology of the dermal denticles of elasmobranchs. Upper right: Dermal denticles of recent *Triakis scyllia*. The others: Dermal denticles from the Adoyama Formation (Triassic).

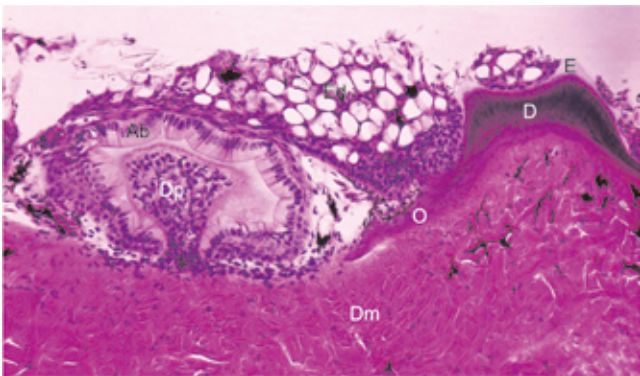


図4. ラブカの皮小歯の発生と構造(HE染色)(後藤・橋本, 1977).

Fig. 4. Development and structure of the dermal denticles of *Chlamydoselachus*.

Ab: エナメル芽細胞 Ameloblasts, D: 象牙質 Dentine, Dm: 真皮 Dermis, Dp: 歯乳頭 Dental papilla, E: エナメルロイド Enameloid, Ed: 表皮 Epidermis, O: 歯根部の骨様組織 Osseous tissue of the root of the tooth.

石炭紀から三疊紀前期まで生息したエウゲネオドオス類では、顎軟骨の接合部に接合歯族が発達していた。

歯は、歯冠(crown)と歯根(root)が区別できる。歯冠の表層はエナメルロイド(enameloid)で構成され、口腔中に露出している(図26のG参照)。歯根は、口腔粘膜中に埋まっ



図5. サメの皮小歯の発生(HE染色)(後藤, 1988).

Fig. 5. Development of the dermal denticle of sharks.

Ab: エナメル芽細胞 Ameloblasts, D: 象牙質 Dentine, Dm: 真皮 Dermis, Dp: 歯乳頭 Dental papilla, Ed: 表皮 Epidermis, O: 歯根部の骨様組織 Osseous tissue of the root of the tooth.

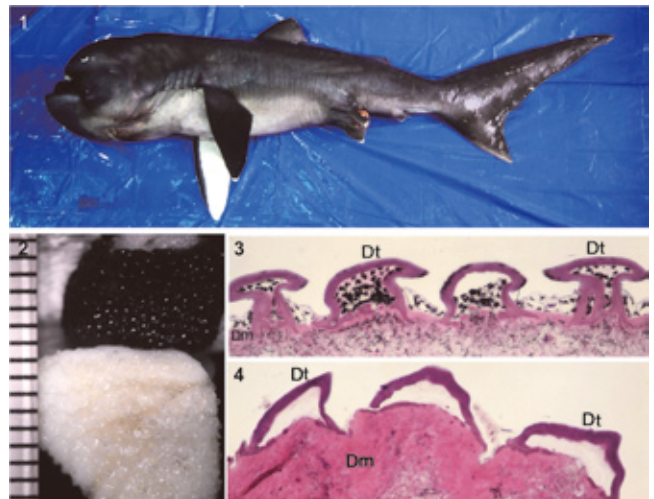


図6. メガマウスザメの左側面(1)と皮膚(2)と皮小歯(3, 4, HE染色)(後藤, 1999). 背面の皮膚は黒いが、腹面は白い。背面の皮小歯(3)の歯髄にメラニン細胞が観察されるが、腹面の皮小歯(4)の歯髄には観察されない。

Fig. 6. Dermal denticles of the megamouth shark, *Megachasma pelagios* (1). The dorsal surface of the skin is black and the ventral surface of the skin is white (2). There are many melanocytes in the dental pulp of the dermal denticles of the dorsal skin (3), while no melanocyte observed in the dental pulp of the dermal denticles of the ventral skin (4). Dt: 皮小歯 Dermal denticle, Dm: 真皮 Dermis.

ており、骨様組織(osseous tissue)で構成されている。歯冠と歯根の移行部を歯頸(neck)といい、歯冠のエナメルロイドと歯根の骨様組織の境界線を歯頸線(cervical line)という。歯冠の歯頸付近の薄いエナメルロイドに被われた部分を歯頸帯(cervical band)とよぶ。

歯冠には、咬頭ないし尖頭(cusp)があり、複数存在す



図7. 無顎類の象牙質結節からサメの皮小歯と歯への進化 (後藤・後藤, 2001).

Fig. 7. Evolution from the dentine tubelcle of agnathans to the dermal denticle and tooth of sharks.

る場合は、中央の大型の咬頭を主咬頭 (main cusp) といい、近心ないし遠心の咬頭を副咬頭 (accessory cusp) ないし側咬頭 (lateral cusp) という。咬頭は一般に遠心に傾く。咬頭は肉食性のサメでは鋭く尖っているが、硬い殻をもつ動物をもつものでは低く鈍くなっている。

歯は、唇側面 (labial surface) と舌側面 (lingual surface) を区別することができる。一般に、唇側面は平面で、舌側面は凸面をなす。貝殻を噛み砕くネコザメの後歯やトビエイの歯は、臼状ないし板状の広い咬合面 (occlusal surface) をもつ。

肉食性のサメでは、歯冠の唇側面と舌側面の境界が刃のような鋭い切縁 (cutting edge) となっており、咬頭尖 (apex of cusp) により近心縁 (mesial margin) と遠心縁 (distal margin) に分けられる。遠心縁にはしばしば深い切痕 (notch) を見る。切縁には鋸歯 (serrae) をもつことがある。歯冠の表面には、細い線条 (striae) や皺襞 (plicae) を見ることがある。

歯根は、角張った長方形をなすものと、近心および遠心方向に伸びて分岐するものがある。後者の場合は、近心根 (mesial root) と遠心根 (distal root) を区別できる。歯根の舌側面中央が高まって歯根舌側隆起 (lingual protuberance of the root) をもつもの、そこに栄養溝 (nutritive groove) や栄養孔 (nutritive foramen) を見ることがある。

板鰓類の歯の形態用語については、Cappetta (1987) をもとに矢部・後藤 (1999) は、100以上の日本語用語を提唱している。例えば、板鰓類の歯を咬みつき型 (clutching type)、押し潰し型 (crushing type)、切断型 (cutting

type)、すり潰し型 (grading type)、引き裂き型 (tearing type) など8つの型に分けている。

3) 歯の組織構造と支持様式

板鰓類の歯は、歯冠の表層をつくる高度に石灰化したエナメロイド (enameloid)、歯冠の内層をつくる象牙質 (dentine) と歯髄 (dental pulp)、歯根をつくる骨様組織 (osseous tissue) により構成されている (後藤・橋本, 1976; 後藤, 1985; 1986) (図17)。

エナメロイドは高度に石灰化した硬組織ではあるが、両生類以上の上皮性のエナメル質 (enamel) とは違って、象牙質と同じく間葉性で、象牙質に先立って求心方向に形成される。したがって、エナメロイドと象牙質の境界は、エナメル質と象牙質の境界ほど明瞭ではない。さらに、歯冠の象牙質に連続して歯根の骨様組織が形成されることから、象牙質と歯根の骨様組織との境界は移行的である。真正象牙質 (orthodentine) をもつものでは、象牙質と歯根部の骨様組織の境界は比較的明瞭であるが、ネズミザメ類など骨様象牙質 (osteodentine) をもつ仲間では、歯冠の象牙質と歯根の骨様組織は連続しており、境界はほとんど認められない。また、トビエイやプチコドゥスでは、歯髄が分岐した皺襞象牙質 (plicidentine) が発達している。これは、いわば多数の真正象牙質の集合体で、貝殻など硬い殻をもつ動物を食べるのに適した歯の構造と考えられる。歯根の骨様組織中の小さな髓腔中の軟組織は歯髄につながっており、血管などを含んでいる (図40参照)。

歯は、歯根の骨様組織中の基質線維である膠原線維束が歯根の周囲の線維性結合組織層中にのびることで顎上に支えられている。また、歯頸部の口腔上皮が付着上皮 (attached epithelium) となって歯頸をとりまき、歯を支持している。

4) 皮小歯および粘膜小歯の構造と形成

皮小歯および粘膜小歯は、歯と同じく歯冠の表層をつくるエナメロイド、歯の内層をつくる象牙質と歯髄、基底部をつくる骨様組織で構成されている (後藤・橋本, 1977; 後藤, 1999)。皮小歯および粘膜小歯は、基底部の骨様組織をつくる膠原線維束が伸び出して、皮小歯と真皮、粘膜小歯と粘膜固有層を結ぶことによって支えられている。

皮小歯は表皮と真皮の境界、粘膜小歯は粘膜上皮と粘膜

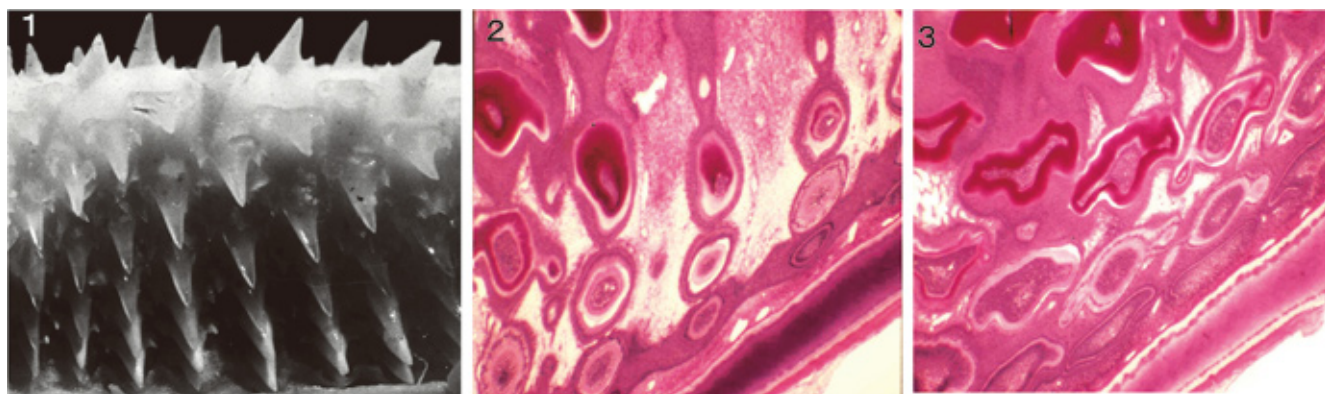


図8. ドチザメの顎の機能歯と歯胚 (1) および水平断 (2,3, HE 染色) (後藤, 1978a).

Fig. 8. Teeth and tooth germs (1) and the horizontal section of jaw (2,3) of the leopard shark, *Triakis scyllium*.

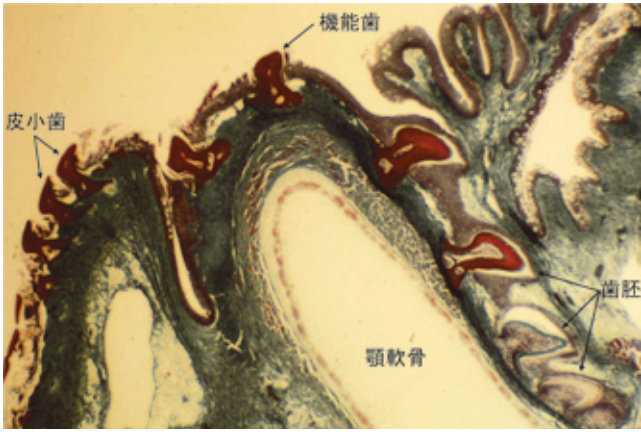


図9. ドチザメの顎の縦断面における歯の発生 (マッソン・ゴールドナー染色) (後藤, 1978a).
Fig. 9. Tooth development in the section of jaw of the leopard shark (Masson-Goldner stain).

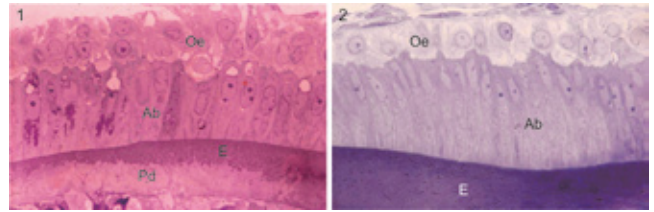


図11. ドチザメの歯のエナメロイド基質形成期の歯胚 (1) とエナメロイド成熟期の歯胚 (2) (トルイジンブルー染色).

Fig. 11. Enameloid matrix formation stage (1) and enameloid maturation stage (2) of the tooth germs of the leopard shark.

Ab: エナメル芽細胞 Ameloblasts, Dp: 歯乳頭 Dental papilla, E: エナメロイド Enameloid, Oe: 外エナメル上皮細胞 outer enamel epithelium cells, Pd: 象牙前質 Predentine.

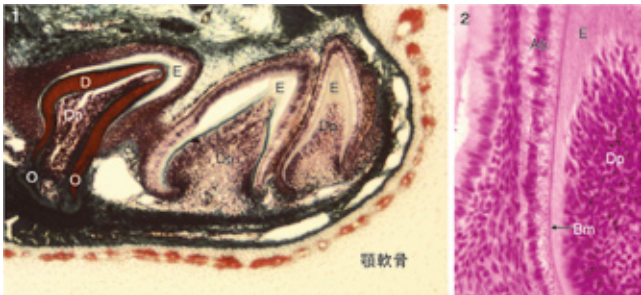


図10. ドチザメの歯の初期発生 (1: マッソン・ゴールドナー染色, 2: PAS 染色) (後藤, 1978a).

Fig. 10. Early development of tooth of the leopard shark. Ab: エナメル芽細胞 Ameloblasts, Bm: 基底膜 Basal lamina, D: 象牙質 Dentine, Dp: 歯乳頭 Dental papilla, E: エナメロイド Enameloid, O: 歯根部の骨様組織 Osseous tissue of the root of the tooth.

固有層の境界で形成される (図4,5)。その原基は、外胚葉由来の表皮、または外胚葉または前腸内胚葉由来の粘膜上皮の基底細胞層が分化した上皮性要素と、真皮または粘膜固有層の乳頭層の間葉性要素からなる。

まず、上皮直下の乳頭層に神経堤由来の外胚葉性間葉細胞が局所的に集まり、その上の上皮基底細胞層を低円柱形の内エナメル上皮 (inner enamel epithelium) に分化させる (図5の1)。その後、内エナメル上皮は乳頭層に陥入してエナメル器 (enamel organ) を形成し、それに囲まれた乳頭層が歯乳頭 (dental papilla) となる (図5の2)。内エナメル上皮細胞は高円柱形のエナメル芽細胞に分化し、歯乳頭の表層の細胞が象牙芽細胞に分化する。象牙芽細胞は後退しつつ、エナメロイド基質、つづいて象牙前質を形成し、エナメロイドと象牙質が石灰化し、中心に歯髓 (dental pulp) が形成される。象牙質に続いて基底部の骨様組織が形成され、膠原線維束によって真皮ないし粘膜固有層中に支えられるようになる (図5の3)。

なお、日光のさす海域に棲む多くの板鰐類では、背側の皮小歯の歯髓中には多くのメラニンを含む色素細胞が認められるが、腹側の皮小歯の歯髓にはメラニン色素が存在し

ない。多くの板鰐類の背側の皮膚が黒く、腹側の皮膚が白のはそのためである (後藤, 1999) (図6)。なお、色素細胞も象牙芽細胞と同じく、神経堤由来の外胚葉性間葉細胞である。

5) 歯の形成・萌出・脱落

板鰐類の歯は、口腔の粘膜小歯が、鰹弓軟骨から顎軟骨が分化するのにもなって、顎上で摂食機能を果たすために発達したものである (後藤, 1986; 後藤・後藤, 2001) (図7)。

板鰐類の歯は、爬虫類以下の動物と同じ、生涯にわたって歯が交換し続ける多生歯性 (polyphyodont) であるが、とくに活発に交換するのが特徴である。萌出している機能歯の舌側深部の粘膜を剥がすと、数列の歯胚 (tooth germ) が唇舌方向に並んでいるのが観察される (図8の1)。また、歯胚の配列に沿った断面を見ると、板状の歯堤 (dental lamina) にそって歯胚が並んでいるのが見える (図8の2,3)。

顎の唇舌方向の断面 (図9, 10, 12, 13) を見ると、機能歯の舌側の口腔上皮が歯堤となって顎軟骨の凹みに向かって舌側深部に陥入しており、その先端に最初期の歯胚が形成され、硬組織の形成にもなって、歯胚は順次、唇側浅層に移動し、歯堤の陥入した位置で回転して萌出し、機能歯となる (後藤・橋本, 1977; 後藤, 1978a; 後藤, 1999)。歯胚は、神経堤由来の外胚葉性間葉細胞である歯乳頭細胞と、外胚葉起源の口腔粘膜上皮から伸び出した歯堤由来のエナメル器から構成されている。

歯の硬組織形成は、まず内エナメル上皮に接する基底膜の歯乳頭側で、象牙芽細胞が後退することによってエナメロイド基質が形成されることから始まる。エナメロイド基質が全層にわたって形成されると、その歯乳頭側に象牙前質が形成される。エナメロイドは深層から表層に向かって、象牙質では表層から深層に向かって石灰化が起こり、エナメロイドと象牙質が形成される。

エナメロイドの形成にもなって、エナメル芽細胞は次第に高円柱形になり、エナメロイド基質形成期には細胞質中に多数のグリコーゲン顆粒の密集が出現する (図10の2, 図11の1) が、石灰化期から成熟期にはさらに高円柱形の細胞となり、エナメロイドの石灰化に関与する (図11の2)。

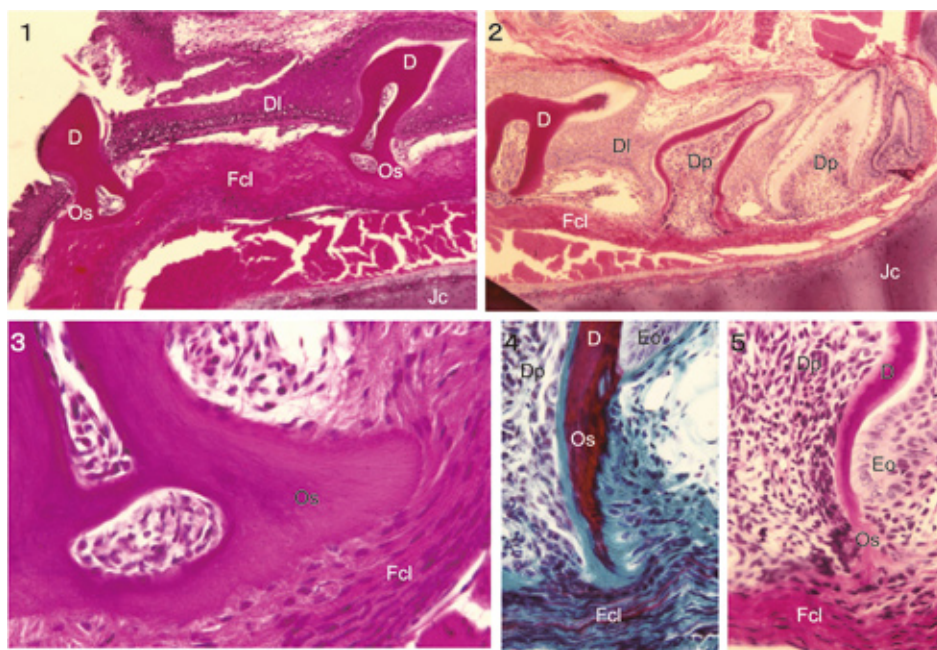


図 12. ドチザメの歯の歯根の形成と歯の萌出. 1~3, 5: HE 染色, 4: マッソン・ゴールドナー染色.

Fig. 12. Root formation and eruption of the tooth of the leopard shark. 1-3: HE stain, 4: Masson-Goldner stain.

D: 象牙質 Dentine, Dl: 歯堤 Dental lamina, Dp: 歯乳頭 Dental papilla, Eo: エナメル器 Enamel organ, Jc: 顎軟骨 Jaw cartilage, Os: 歯根部の骨様組織 Osseous tissue, Fcl: 線維性結合組織層 Fibrous connective tissue layer.

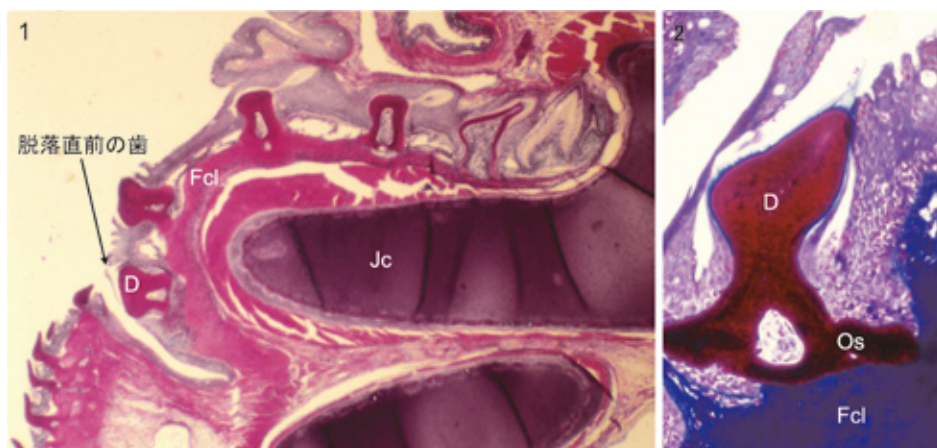


図 13. 脱落直前のドチザメの歯. 1: HE 染色, 2: アザン・マロリー染色.

Fig. 13. Falling tooth of the leopard shark. 1: HE stain, 2: Azan-Mallory stain.

D: 象牙質 Dentine, Jc: 顎軟骨 Jaw cartilage, Os: 歯根部の骨様組織 Osseous tissue, Fcl: 線維性結合組織層 Fibrous connective tissue layer.

象牙質の形成では、有機基質のコラーゲン上にリン灰石の微結晶が沈着する。一方、エナメルイドの形成では、エナメル芽細胞により有機基質と水が脱却され、リン灰石の結晶は比較的大きく成長し、高度に石灰化する。

歯冠の象牙質に続いて、歯根の骨様組織が、内側では象牙質を形成する象牙芽細胞と並んだ細胞によって内側に向かって形成され、外側では周囲の間葉細胞によって外側に向かって形成される。歯根の骨様組織が形成され、その基質の膠原線維束が顎軟骨を取り巻く線維性結合組織層中に進入するようになると、歯は口腔上皮から歯堤が陥入する位置で回転して萌出し、機能歯となる (図12)。

機能歯は、摂食の機能を果たすが、獲物に突き刺さったり、顎の縁にある凹み (唇溝) まで移動すると、歯根が口腔上皮中に入って、結合組織層への支持を失って脱落する (図13)。このような歯の交換様式を車輪交換ないし回転繰り出し型交換とよぶ。

板鰐類の歯や皮小歯の歯冠の表層はエナメルイドという哺乳類では象牙質の表層に相当する層がエナメル質化したものである。また、歯根の骨様組織は、歯根象牙質とセメント質、さらには歯槽骨の性質を合わせもつ原始的な未分

化な組織である。哺乳類の歯の組織は、このような原始的な組織から次第に進化したものと推定される。

4. クラドドゥス段階の歯の特徴

古生代前期に出現したクラドドゥス類 (Superorder Cladodontomorphi) など、古生代に栄えたサメ類をクラドドゥス段階 (cladodont level) とした。現生では唯一ラブカ *Chlamydoselachus* がこの段階の特徴を残している。クラドドゥス段階のサメでは、顎が前後に長く、上顎は放物線形、下顎はV字形をしめし、口が頭の先端近くに開口している (図14, 16)。顎上には多数の歯が配列しているが、各歯族間の間隙は広いのが特徴である。

デボン紀後期のクラドセラケ *Cladoseleche fylei* では、上下顎とも片側に約12の歯族をもち、各歯族は唇舌方向に並ぶ6~7本の歯からなる。下顎には正中歯が存在する (Dean, 1909)。アメリカのエリー湖南岸に分布するクリーヴランド頁岩から産出する標本は、きわめて保存がよく、骨格筋の横紋が観察できる (Dean, 1902)。その胸鰭の形態は基部が太く、先端ほど細くなっているが、これは四肢動物で体肢が形成される初期段階を示している。

歯の形態は、クラドドント型 (cladodont type) といわれる多咬頭歯で、主咬頭の近心側と遠心側に1対から数対の副咬頭をもつ(図15)。歯冠には皺襞が発達するものが多い。おそらく、クラドセラケのような3咬頭型を基本として、5咬頭型や7咬頭型の歯が発達したと考えられる。

現生のラブカ *Chlamydoselachus anguineus* の歯を観察すると、クラドセラケと同様に、主咬頭と近心および遠心の副咬頭との間に小さい結節があり、また、近心および遠心の副咬頭の外側には小さい突起が存在している。これらの結節が発達すれば5咬頭、突起まで発達すれば7咬頭の歯が形成されることになる(後藤・橋本, 1976)。

また、プロタクロドゥス *Protacrodus* では、すでに咬頭が低くなり、咬合面の発達が認められる。一方、淡水域に移行したクセナカントゥス類 (Superorder Xenacanthimoppha) では、中央の主咬頭 (中心咬頭 central cusp) が退化して小さくなり、近心および遠心の副咬頭が大きくなって、切縁に鋸歯が発達するものもある(図15の右上, 18)。

クラドセラケの歯にはエナメロイドがなく、象牙質は外層が真正象牙質、内層が骨様象牙質からなり、内層の骨様象牙質は歯根部の骨様組織に連続しているとされた(図17) (Claypole, 1895; Dean, 1909) が、その後、歯冠の最表層に薄いエナメロイドが存在することが明らかにされている (Reif, 1973)。一方、クセナカントゥス *Xenacanthus* では、中心の歯髓腔から象牙細管が放射状に配列する真正象牙質をもつ(図18)。象牙細管はよく発達し、とくに切縁に向かう部分が太いのが特徴である。また、歯の横断研磨標本では、象牙質には同心円状の成長線が観察された。エナメロイドはきわめて薄い、切縁ではやや発達している。

現生のラブカ *Chlamydoselachus anguineus* は、クラドドゥ

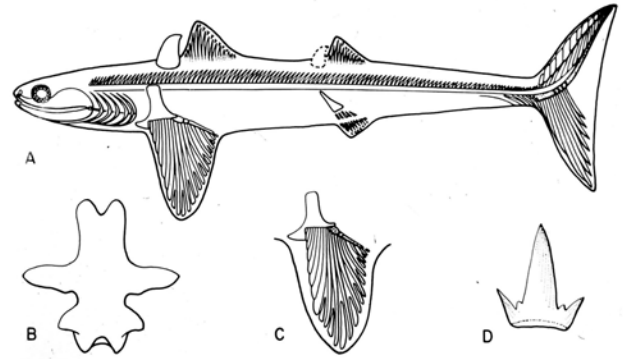


図 14. デボン紀のクラドドゥス段階のクラドセラケの復元図と歯の形態 (Schaeffer and Williams, 1977).
Fig. 14. Restoration and tooth morphology of a Devonian cladodont level shark, *Cladoselache*.
A: 復元図 Restoration, B: 脳頭蓋 Cranium, C: 胸鰭 Pectoral fin, D: 歯 Tooth.

ス段階の特徴を残した遺存種とされており、口が頭の前方に開口し、上顎は放物線形、下顎はV字形の長い顎をもち、顎上での歯の配列、歯族の数、3咬頭型の歯の形態など、クラドセラケときわめてよく似ている(後藤・橋本, 1976)。しかし、これは逆に、クラドセラケがラブカをもとに復元されたことによる、とも言われる(富田武照氏からの私信)。例えば、鰓孔の数はクラドセラケでは5対であるのに、ラブカでは6対あることから、誤って6対とされているという。

しかし、顎や歯の形態が似ていることは間違いなく、その点では、ラブカは現生板鰐類中でもっともクラドドゥス段階のサメ類の特徴を残したサメということが出来る(後藤・橋本, 1976; Ginter and Ivanov, 1992; 1996)。ラブカ

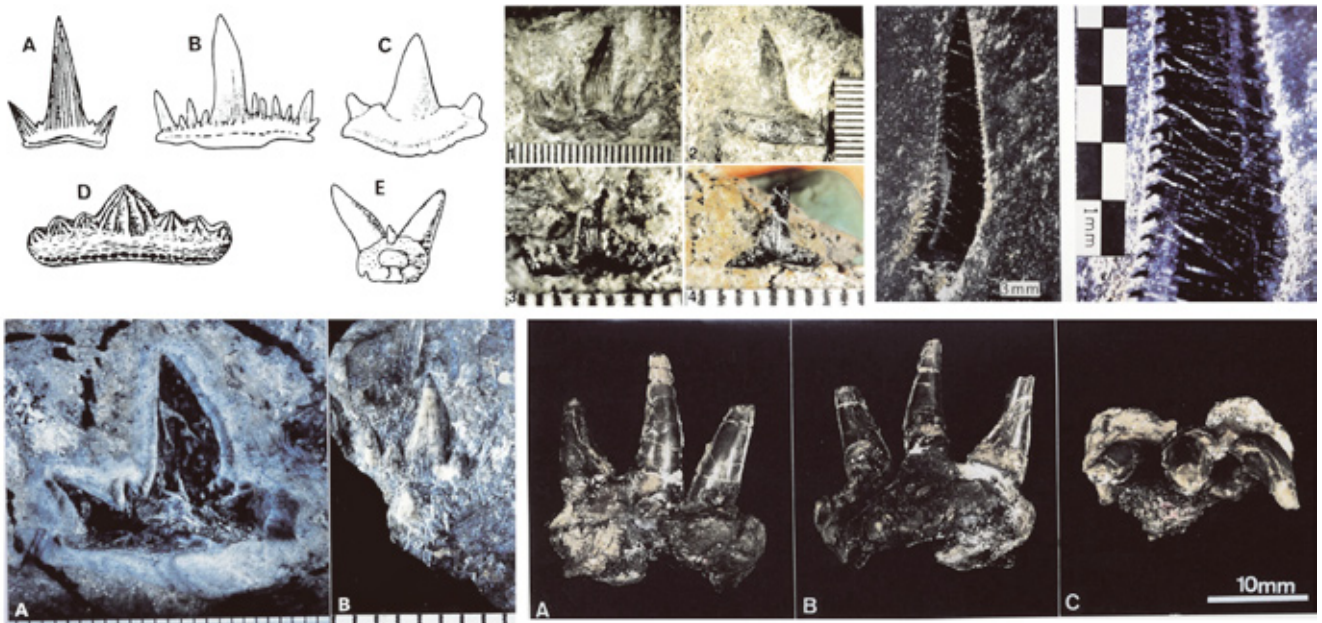


図 15. クラドドゥス段階の歯. 左上: A: *Cladoselache* (Dean, 1909), B, C: *Cladodus* (St. John and Worthen, 1875), D: *Protacrodus* (Gross, 1938), E: *Orthacanthus* (Glikman, 1964b). 上中央: 1 ~ 4: 石炭紀の *Cladodus* の歯化石 (後藤・大倉, 2004), 右上: ペルム紀の *Orthacanthus* (後藤ほか, 2000), 左下: ペルム紀の *Symmorium* と ?*Symmorium* (後藤ほか, 1988), 右下: 白亜紀のラブカ *Chlamydoselachus* (Goto and JCFSTR, 2004).
Fig. 15. Teeth of the cladodont sharks.

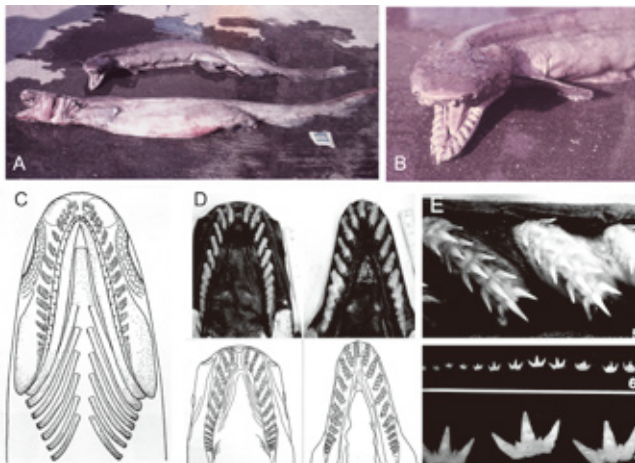


図 16. ラブカとクラドセラケの顎と歯. A: ラブカのオス (上) とメス (下). B: ラブカのオスの顔. C: クラドセラケの頭部復元 (Dean, 1909), D, E: ラブカの顎と歯の配列と形態 (後藤・橋本, 1976)

Fig. 16. The jaws and teeth of the frilled sharks. A: Male (upper) and female (lower), B: A face of male, C: Restoration of *Cladoseleche*, D, E: Jaws and teeth of *Chlamydoselachus*.

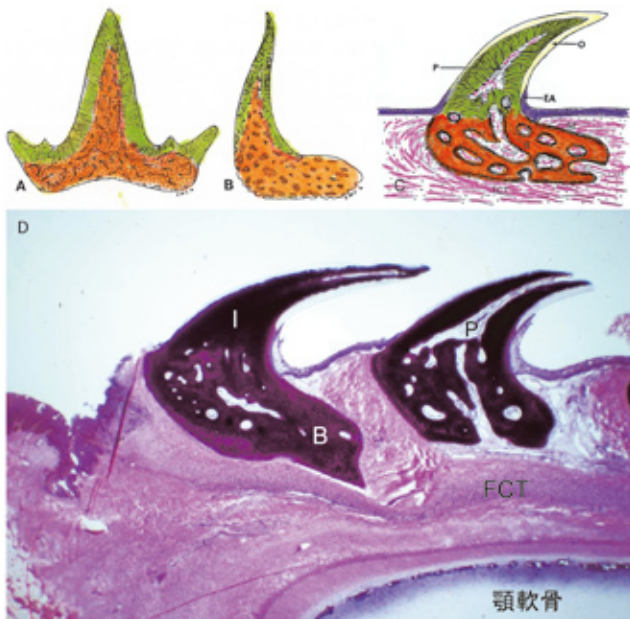


図 17. クラドドウス段階のサメの歯の構造.

Fig. 17. Tooth structure of the cladodont sharks.

A, B: *Cladodus* の歯の縦断面. Longitudinal sections of a tooth of *Cladodus* (Claypole, 1895). 歯は、最表層の薄いエナメロイド、表層の真正象牙質、内層の骨様象牙質とそれに連続する歯根部の骨様組織からなる。The tooth is composed of the outer thin enameloid layer, outer orthodontine layer, inner osteodontine layer and basal osseous tissue. C: ラブカの歯の縦断面像。A longitudinal section of a tooth of *Chlamydoselachus*. O: エナメロイド enameloid, I: 象牙質 dentine, P: 歯髄 dental pulp, B: 骨様組織 osseous tissue, EA: 付着上皮 attached epithelium, FCT: 線維性結合組織層 fibrous connective tissue layer, D: ラブカの顎の縦断切片 A longitudinal section of a jaw of *Chlamydoselachus*. (HE stain, 後藤・橋本, 1976).

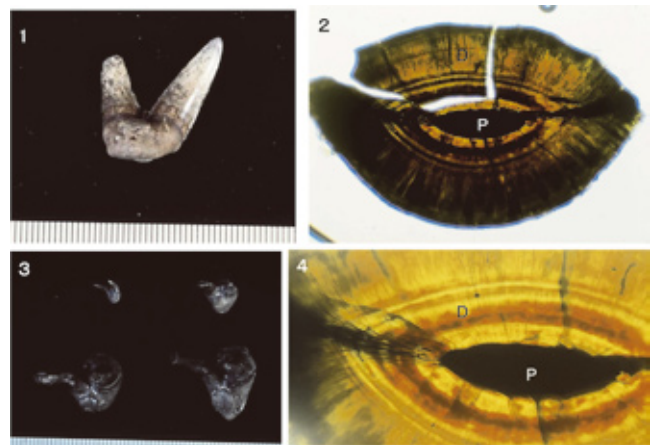


図 18. クセナカントゥス類の歯の形態と構造. 左: 米国産ペルム紀の *Xenacanthus texensis* の歯化石. 側面 (上) と切面 (下). 右: その歯の水平断とその拡大 (後藤, 1985).

Fig. 18. Morphology and structure of the teeth of the xenacanth shark, *Xenacanthus texensis* from the lower Permian of USA. Left: lateral and occlusal sides. Right: Horizontal section. D: 真正象牙質 orthodontine. P: 歯髄 dental pulp.

類 (Order Chlamydoselachiformes) は白亜紀後期から化石が報告されており、わが国からも多くの種が知られている (Goto and JCFSTR, 2004)。白亜紀までは浅海に生息していたが、第三紀以降深海に移行したと推定されている。

ラブカの歯は、歯冠の表層をつくるエナメロイド、歯冠の内層をつくる中心の歯髄から放射状に象牙細管が走る真正象牙質、多数の髓腔を含む基底部の骨様組織から構成されている (図17) (後藤・橋本, 1976)。ただし、象牙細管の発達はクセナカントゥスほどはよくない。

古生代には板鰐類に近い仲間として、オロドゥス類 (Order Orodontiformes)、エウゲノドゥス類 (Order Eugenodontiformes)、ペタロドゥス類 (Order Petalodontiformes) という正軟骨頭類 (Subclass Euchondrocephali) が栄えており、日本の古生代の地層からも歯化石が産出している (表1参照)。

オロドゥス類の *Orodus* では、低い咬頭を3つもつ歯冠をそなえ、おもに歯髄腔が不規則に分岐した皺襞象牙質から構成されている。

エウゲノドゥス類では、硬い殻をもつ動物を食べるために、顎の正中に接合歯族を、両側に咬合面をもつ側歯をそなえる (図19の1,2) (後藤, 1980;1990)。 *Agassizodus* の側歯では、トビエイ類と同じような典型的な皺襞象牙質をもっている。また、 *Helicoprion* では歯の基底部分が唇側に向かって伸び出すことによって歯が顎から脱落せず、顎軟骨の接合部に渦巻き状の接合歯族が発達し、その歯は、最表層の薄いエナメロイド、表層の真正象牙質、歯の大部分をつくる骨様象牙質から構成されている (図19の3~6)。これも獲物の動物の殻を切断するために発達したものと考えられる。

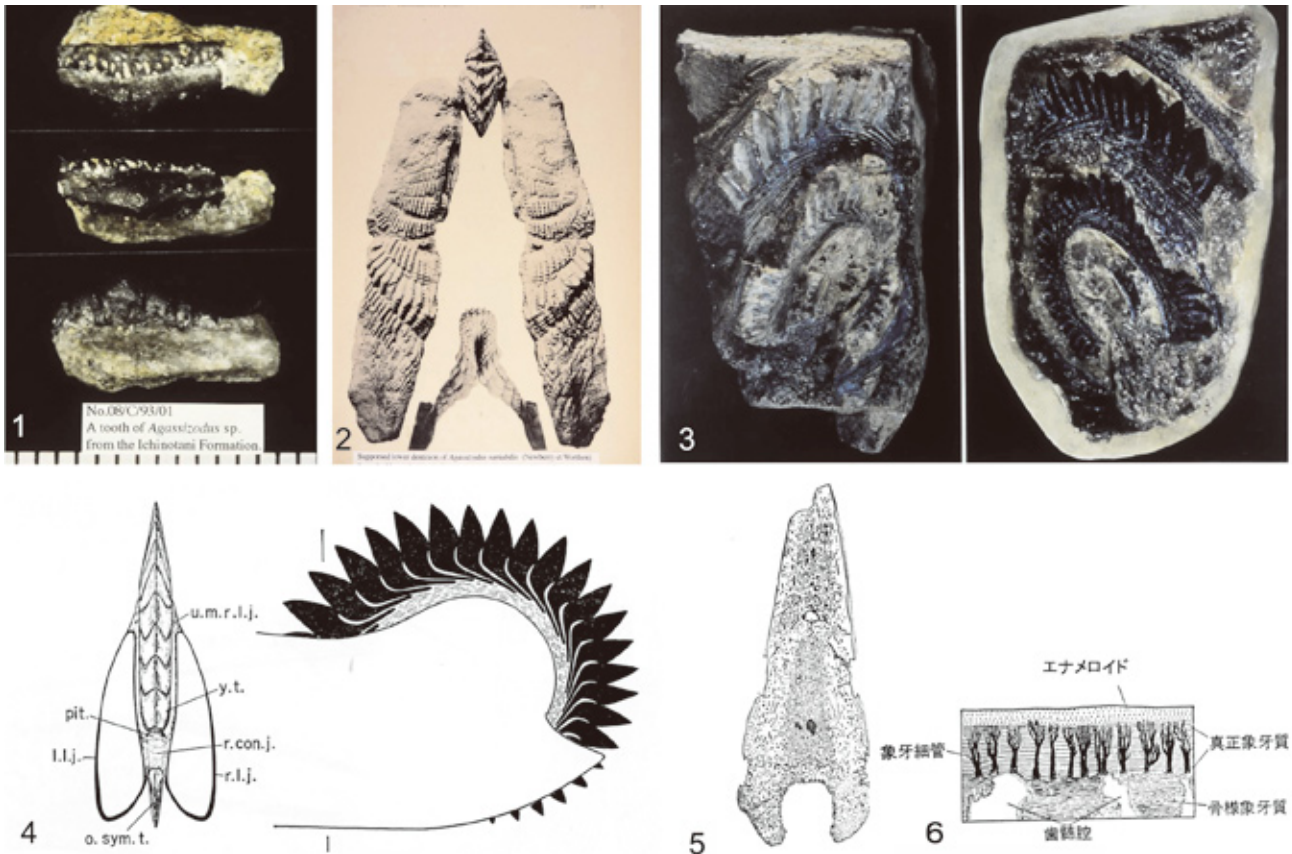


図 19. エウゲネオドゥス類の接合歯の形態と構造。1：福地の一ノ谷層（石炭紀後期）産 *Agassizodus* の側歯（後藤ほか, 2004），2：米国産 *Agassizodus* の顎の復元とネコザメの顎（Eastman, 1903），3：黒沢層（ペルム紀後期）産 *Helicoprion* の接合歯（荒木, 1980），4：ヘリコプリオンの下顎の復元，5, 6：ヘリコプリオンの歯の構造（Bedix-Almgreen, 1966）。

Fig. 19. Morphology and structure of the symphyseal teeth of eugeneodont sharks. 1: A lateral tooth of *Agassizodus* from the Carboniferous. 2: A restoration of a jaw of *Agassizodus* and a jaw of *Heterodontus*, 3: A symphyseal teeth of *Helicoprion* from the upper Permian, 4: A restoration of a lower jaw of *Helicoprion*, 5, 6: Longitudinal sections of a tooth of *Helicoprion*.

5. ヒボドゥス段階の歯の特徴

ヒボドゥス類 (Order Hybodontiformes) に代表される古生代後期から中生代に栄えた板鰓類をヒボドゥス段階 (hybodont level) とした。現生のネコザメなどがこの段階の特徴を残している。クラドドゥス段階のサメよりも、顎がやや短くなり、顎の形態は半円形になっているものが多い (図20,21)。各歯族間の間隙はなくなり、顎上で歯は密接して配列するようになる (図22) (Maisey, 1982; 1983)。

歯の形態は、基本的には多咬頭型であるが、ヒボドゥス *Hybodus* では、近心端と遠心端が歯根側に伸びて歯全体が咬頭側に凸の弓形を示すのが特徴である。また、アクロドゥス *Acrodus* やアステラカントゥス *Asteracanthus*、さらにはプチコドゥス *Ptychodus* のように、咬頭が低くなり、広い咬合面が発達し、硬い殻をもつ動物を咬み砕くための臼形ないし板状の歯をもつものが進化している (図23, 24)。プチコドゥスの歯の形態は、現生のシノノメサカタザメ *Rhynchanostoma* の歯によく似ている (後藤, 1984c) (図24)。そのような歯では咬合面に皺襞や線条が発達しているものが多い。

ヒボドゥスの歯冠は、薄いエナメロイドに被われ、象牙

質は象牙細管が発達した真正象牙質からなる薄い外層と、髓腔が不規則に分岐する骨様象牙質からなる内層から構成されている (図25の A,B)。この骨様象牙質は、皺襞象牙質にも似た構造をしめし、未分化な皺襞象牙質とも考えられる。内層の骨様象牙質は歯根部の骨様組織に連続している (Agassiz, 1833-45)。

また、アクロドゥスの歯は、最表層は薄いエナメロイドからなり、象牙質は真正象牙質からなる外層と、歯冠の大部分をつくるやや未分化な皺襞象牙質から構成されている (Owen, 1840-45)。アステラカントゥスの歯では、皺襞象牙質がきわめてよく発達している。さらに、プチコドゥスの歯は、薄いエナメロイドで被われ、よく発達した皺襞象牙質から構成されている (図25の C,D) (Agassiz, 1833-45; Owen, 1840-45)。プチコドゥスのエナメロイドと皺襞象牙質の間には、プレロミン (pleromic hard tissue) が存在するという報告もある (Reif, 1973)。一方、ポリアクロドゥス *Polyacrodus* の歯では、真正象牙質をもつことが明らかにされている (Johnson, 1981)。

現生のネコザメ *Heterodontus* は、サザエやカキを食べているが、その外形はヒボドゥスにきわめてよく似ている (図

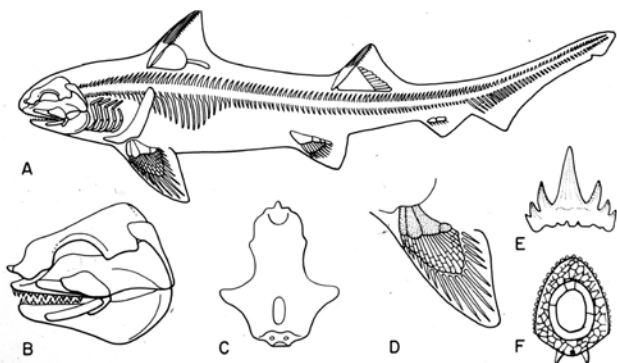


図 20. ヒボドゥス段階の復元と歯の形態 (Schaeffer and Williams, 1977).

Fig. 20. Restoration and tooth morphology of a hybodont level shark, *Hybodus* sp..

A: 骨格の復元 Restoration of skeletons, B: 頭蓋の側面 Lateral view of the cranium, C: 頭蓋の背面 Dorsal view of the cranium, D: 胸鰭の骨格 Pectoral fin skeleton, E: 歯 A tooth, F: 背鰭棘の横断面 A transversal section of a dorsal fin spine.

21)。顎の形態は、V字形に近く、歯は密に配列しており、後歯部は敷石状に並んでいる。歯の形態は、その学名のとおり異形歯性 (heterodont) で、前歯はヒボドゥスに似た突き出た咬頭をもつが、後歯はアクロドゥスやアステラカントゥスのような臼形ないし板状の歯となっている (図 22の C,D)。

すなわち、前歯は高い主咬頭と1対の副咬頭をもつが、後歯は直方体で粒状構造や近遠心方向の隆線の発達した広い咬合面をもつ。歯の構造も、前歯と後歯で異なり、前歯はやや厚いエナメロイドと骨様象牙質からなる (伊法, 1960) が、後歯はエナメロイドとやや発達した皺襞象牙質から構成されている (Agassiz, 1833-45; Owen, 1840-45)。エナメロイドは歯表に直角方向に微結晶が配列する表層と、微結晶の束が各種方向に錯走する深層に区別される (Reif, 1973)。

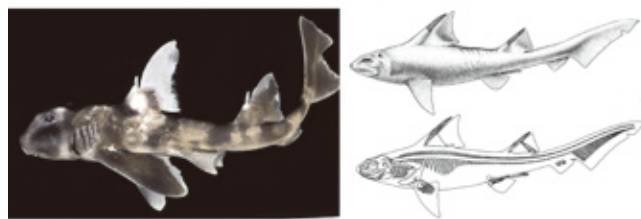


図 21. 現生のネコザメ (後藤, 1989) とヒボドゥスの復元図 (Maisey, 1982).

Fig. 21. *Heterodontus* and restoration of *Hybodus*.

また、現生のカグラザメ類 (Order Hexanchiformes) は、鰓孔の数が6~7対であるなど、ラブカにも似た特徴をもち、原始的なサメの遺存種と考えられる。ラブカとは違って、吻部は突出して、口は腹側に開口する。やや長い顎をもち、歯の形態は上顎と下顎、前歯と後歯でかなり異なっている。下顎の前歯は、唇舌方向に扁平で近遠心方向に長い多咬頭型の歯をもつことが特徴である。歯の構造は、やや厚いエナメロイドと、真正象牙質、歯根部の骨様組織から構成されている (伊法, 1960)。

6. 現代型段階の歯の特徴

ジュラ紀以降、世界の海洋に栄えた板鰐類で、現生の約500~800種の大部分が現代型段階 (modern level) である。嗅脳の発達により吻部が突出し、口は腹側に開口している (図26)。顎は相対的に短くなり、咬む機能は発達している。歯は肉食に適応して、鋭い切縁や咬頭をそなえたり、食性によってさまざまに変化している。その分類には諸説があるが、ここでは便宜的に幾つかのグループに分けて述べる。

1) ネズミザメ類の歯

ネズミザメ類 (Order Lamniformes) は、顎が相対的に長くて、放物線形を示し、各歯族は重なることなく、並列型 (parallel type) に歯が配列している。歯の形態は、一般に肉食に適応して鋭い切縁と咬頭をそなえている。前歯、中間歯、側歯、後歯が区別されることが多いのが特徴であ

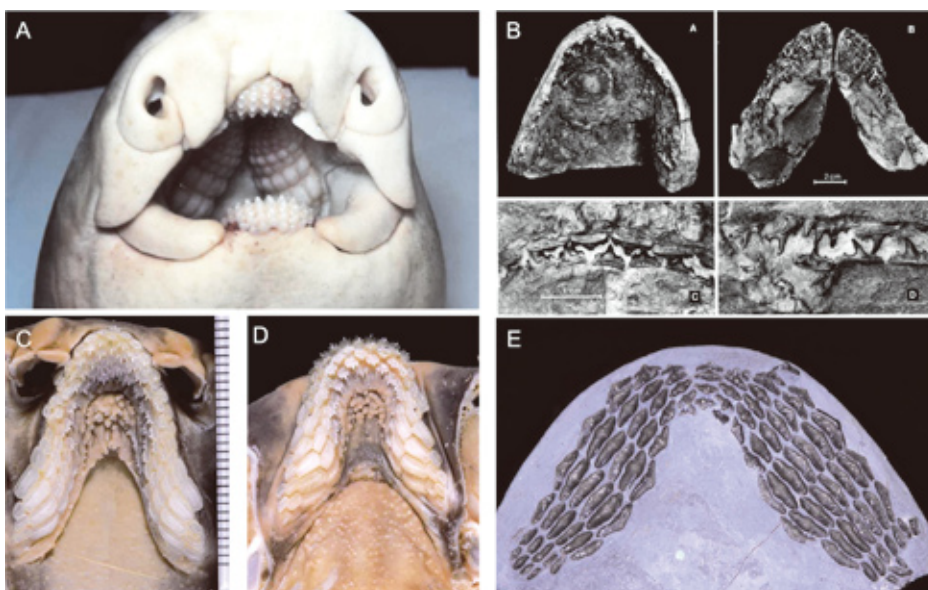


図 22. ネコザメとヒボドゥス類の顎と歯。

Fig. 22. The jaws and teeth of *Heterodontus* and hybodont sharks.

A: シマネコザメの口 Mouth of *Heterodontus*, B: ヒボドゥスの顎と歯 Jaws and teeth of *Hybodus* (Maisey, 1983), C,D: ネコザメの上顎 (C) と下顎 (D) Upper and lower jaws of *Heterodontus*, E: アクロドゥスの歯列 Dentition of *Acrodus annigiae*.

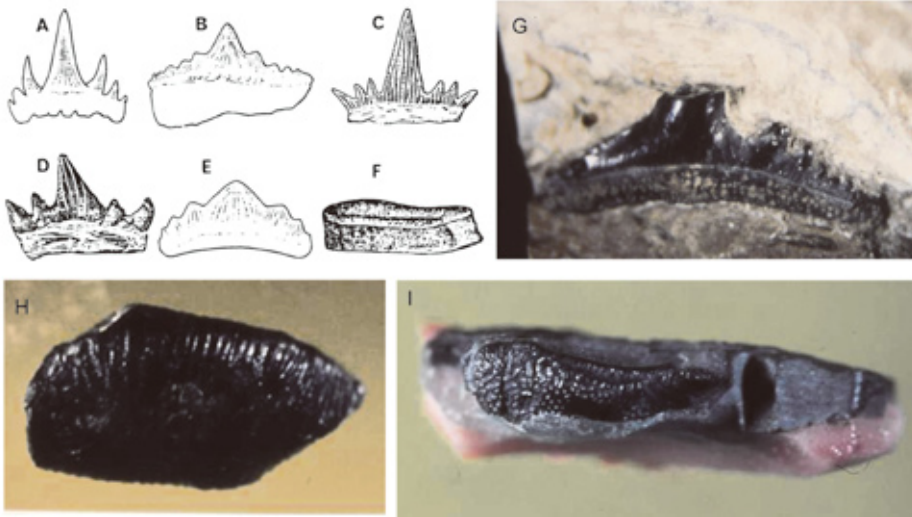


図 23. ヒボドウス類の歯.

Fig. 23. Teeth of the hybodont sharks.

A, B : *Hybodus* (Woodward, 1889), C : *Ctenacanthus* (Moy-Thomas, 1936), D : *Goodrichthyes*, E : *Acrodus* (Woodward, 1889), F : *Asteracanthus* (Zittel, 1918), G : 夜久野層群 (三疊紀中期) 産の *Hybodus*, H : 難波江層群 (三疊紀後期) 産の *Acrodus*. I : 志津川層群 (ジュラ紀前期) 産の *Asteracanthus* (G ~ I : 後藤ほか, 1991)

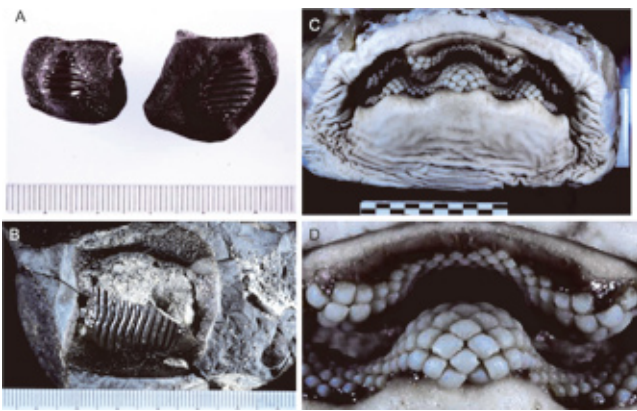


図 24. プチコドウスとシノノメサカタザメの歯.

Fig. 24. Teeth of *Ptychodus* and *Rhyna ancylostoma*.

A, B : 蝦夷層群 (白亜紀後期) 産の *Ptychodus* の歯化石 (中生代サメ化石研究会, 1977), C, D : 現生のシノノメサカタザメ *Rhyna* の顎と歯 (後藤, 1984c).

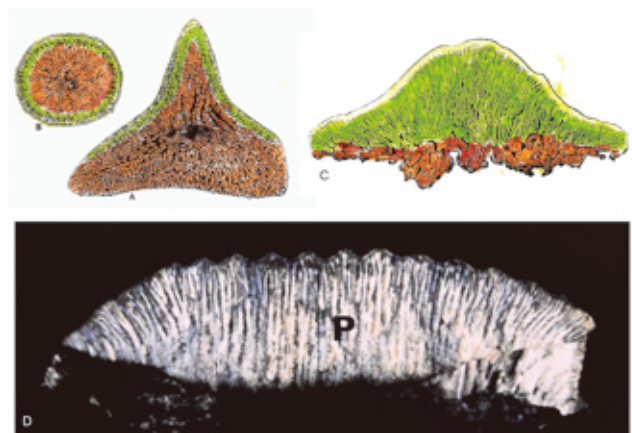


図 25. ヒボドウス類の歯の構造.

Fig. 25. Tooth structure of the hybodont sharks.

A, B : *Hybodus mougeoti* (Agassiz, 1833-45), C : *Ptychodus mammilaris* (Agassiz, 1833-45), D : 蝦夷層群 (白亜紀後期) 産の *Ptychodus* の皺襞象牙質 Plicidentine (P).

る (図27)。日本でも白亜紀以降の地層から歯化石が多数発見されている (図2, 表2参照)

細長い咬頭と1対の小さな副咬頭をもつミツクリザメ *Mitsukurina* やオオワニ *Odontaspis*、または近遠心的に扁平な幅の広い主咬頭と1対の副咬頭をもつネズミザメ *Lamna* を基本形とし、副咬頭のないアオザメ *Isurus* や切縁に鋸歯の発達したホホジロザメ *Carcharodon carcharias* が進化している (後藤ほか, 1984) (図27)。現在のホホジロザメはもっとも獐猛な「人食いザメ (man-eater)」として恐れられている。

なかでも、中新世から鮮新世に栄えたオオハザメ *Carcharocles megalodon* は高さ15cmにも達する巨大な鋸歯縁をもつ三角形の歯で有名な史上最大の肉食魚である (後藤, 1984b; 1989b) (図28)。

また、プランクトン食に適応したメガマウスザメ *Megachasma pelagios* では、多数の粘膜小歯で被われた指状の鰓耙をもち、鰓による捕食のため、歯は小型化し、とくに上顎の正中付近では退化して消失している (Yabumoto et al., 1997) (図30)。さらにプランクトン食に適応したウ

バザメ *Cetorhinus maximus* では、粘膜小歯から発達した長い鰓耙をもち、鰓による捕食をするために、歯は退化して小さな円錐形になっている (図32)。なお、ウバザメでは粘膜小歯が長く発達した鰓耙が形成されて鰓による捕食の機構が進化した結果、顎を空けたままで水中を泳いでプランクトンを口腔に吸い込むようになったため、顎の開閉をしなくなり、そのために脳が退化したと考えられ、脳は小型化している (佐藤やす子氏からの私信) (図32の4)。

ネズミザメ類では、骨様象牙質がきわめてよく発達している (後藤, 1978b; 1985)。歯冠部の骨様象牙質と歯根部の骨様組織は移行的で、その境界は不明瞭である (図29, 31の3~5)。このような骨様象牙質がなぜネズミザメ類で発達したのかは不明である。しかし、骨様象牙質は象牙芽細胞が並行して後退するのではなく、エナメル器の下端で象牙芽細胞が誘導され、その後、歯乳頭の各部分に移動して多くの場所で同時に象牙質を形成することにより、つくられる (図31の3~5)。したがって、真正象牙質よりも象牙質を速く形成することができる。骨様象牙質は、歯の硬組織を速く形成するための構造ではないかと、考えられる。

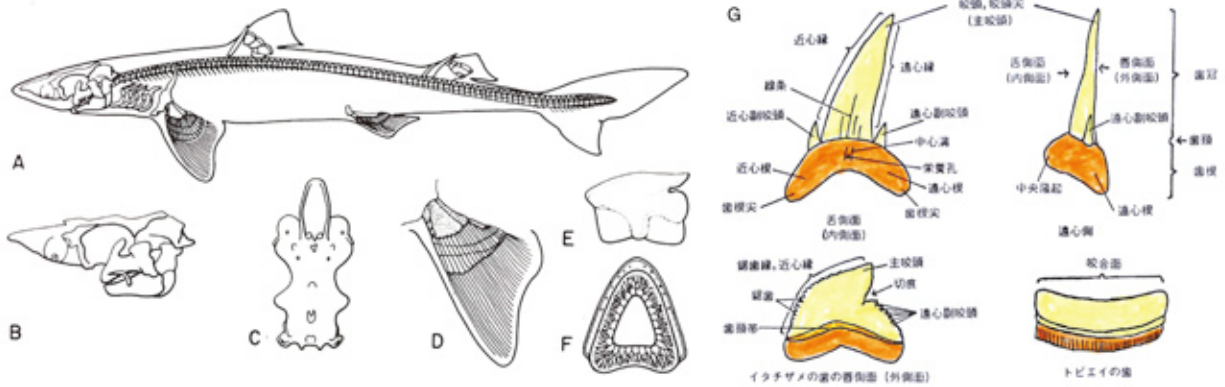


図 26. 現代型段階の外部形態と歯の形態.

Fig. 26. Morphology of the body and tooth in the modern level elasmobranchs.

A ~ F: ツノザメ *Squalus* の骨格 Skeleton (A), 頭蓋の側面 Cranium in lateral view (B), 頭蓋の背面 Cranium in dorsal view (C), 胸鰭 Pectoral fin (D), 歯 Tooth (E), 背鰭棘の断面 Transversal section of dorsal fin spine (F) (Schaeffer and Williams, 1977), G: 現代型板鰐類の歯の形態用語 Terminology of recent elasmobranch tooth (後藤, 1985).

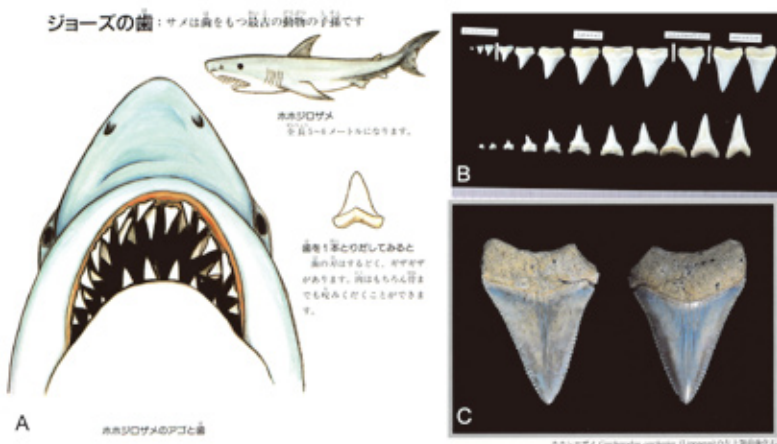


図 27. ネズミザメ類のホホジロザメの顎と歯.

Fig. 27. The jaws and teeth of the lamnoid sharks, *Carcharodon carcharias*.

A: ホホジロザメの外形と顎と歯 (後藤・後藤, 2001), B: ホホジロザメの歯列 (後藤ほか, 1984), C: ホホジロザメの歯化石 (後藤ほか, 1984)

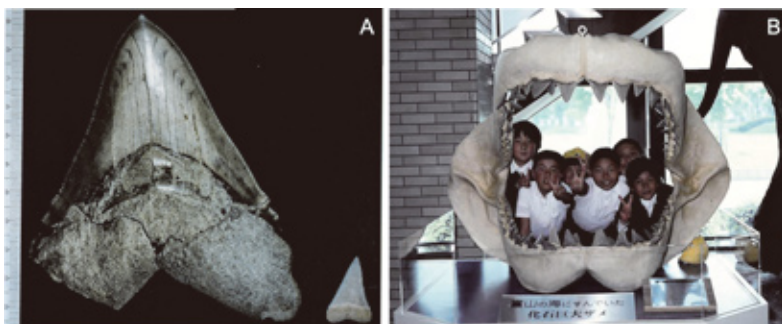


図 28. オオハザメの歯の形態と顎の復元.

Fig. 28. The morphology of jaws and teeth of *Carcharocles megalodon*.

A: オオハザメの歯とホホジロザメの歯 Teeth of *Carcharocles megalodon* and *Carcharodon carcharias* (後藤, 1984b), B: 富山市博物館におけるオオハザメの顎の復元 Restoration of the jaws of *Carcharocles megalodon* (後藤, 1989b).

2) メジロザメ類の歯

メジロザメ類 (Order Carcharhiniformes) は、短い半円形の顎と、隣接する歯族が互いに半世代ずつずれて並ぶという交互型 (alternative type) の歯の配列をもつ。歯は、肉食に適応して、一般に三角形をしめし、切縁には鋸歯をもつものが多い。上・下顎または下顎だけに小型の正中歯をもつほかは、歯の形態に違いは見られず、歯種はほとんど区別できない。種類が多い割りには、歯の形態にさほど大きな違いのないことが特徴である。新生代第三紀以降、世界の海に栄えはじめ、現在なお種分化の過程にあるもっとも現代的な進化した肉食性のサメである。その一部は、淡水域にも進出している。

なかでも、オオメジロザメ *Carcharhinus leucus* やイタチザメ *Gareocercus cuvier* は、ホホジロザメと並んで「人食いザメ」として知られている。イタチザメでは、鋸歯縁の発達した主咬頭の遠心に切痕と多数の遠心副咬頭があるという特徴的な形態の歯をもつ。また、メジロザメ類の多くのサメでは、上顎の歯は幅が広く、下顎の歯は細長いのが特徴であるが、イタチザメでは、上下顎での歯の形態的差異がほとんど見られないのが特徴である。また、現在の太平洋の遠洋でもっとも多く生息しているヨシキリザメ *Prionace glauca* は遊泳に適したスマートな体形をもち、顎は前後に短い半円形で、鋸歯縁の発達した遠心にカーブする単咬頭の歯が交互型に配列している (図35)。トンカチのように頭部が左右に飛び出したシュモクザメ *Shyrna* の歯は、歯冠が遠心に傾き、遠心縁に切痕があるのが特徴である。カマヒレザメ *Hemipristis* はとくに

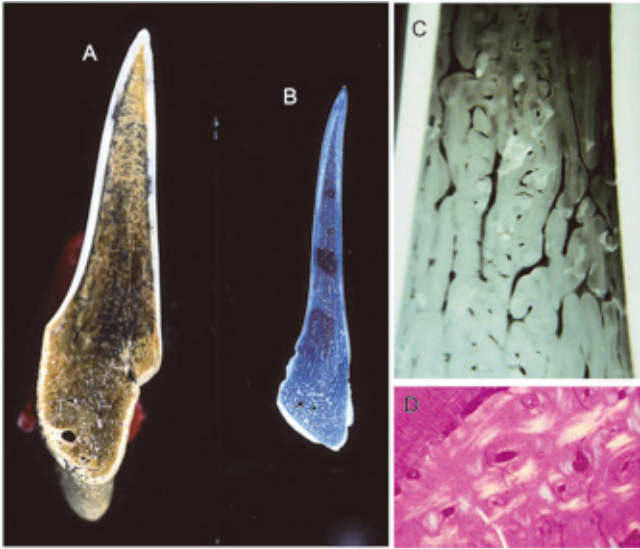


図 29. ネズミザメ類の歯の構造。
 Fig. 29. Tooth structure of the lamnoid sharks.
 A,B: 化石と現生のホホジロザメの歯の縦断面
 Longitudinal sections of fossil and recent *Carcharodon carcharias*, C: ホホジロザメの歯の顕微X線像
 Microradiograph of a tooth of *Carcharodon carcharias*, D: アオザメの歯の横断面の偏光顕微鏡像
 Polarizing microscopy of a tooth of *Isurus oxyrinchus* (後藤, 1985).

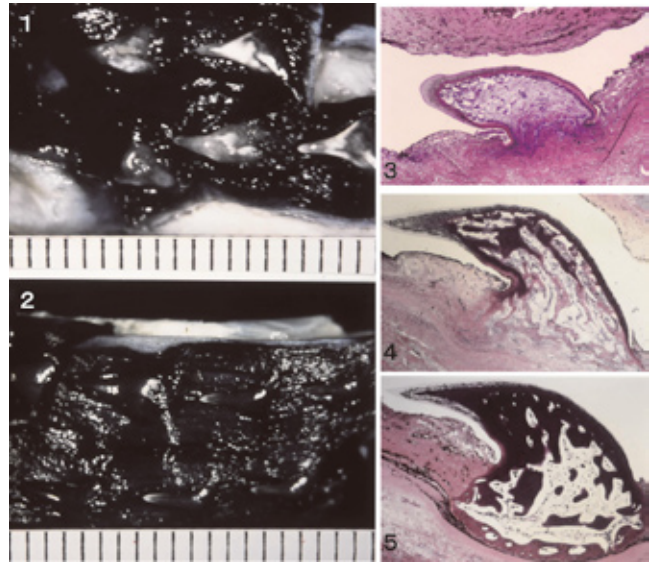


図 31. メガマウスザメの歯（骨様象牙質）の発生（後藤, 1999）。
 Fig. 31. Development and structure of the tooth (osteodentine) of the megamouth shark.
 1: 上顎歯 Upper teeth, 2: 下顎歯 Lower teeth, 3: 初期歯胚 Early tooth germ, 4: 中期歯胚 Middle tooth germ, 5: 機能歯 Functional tooth.

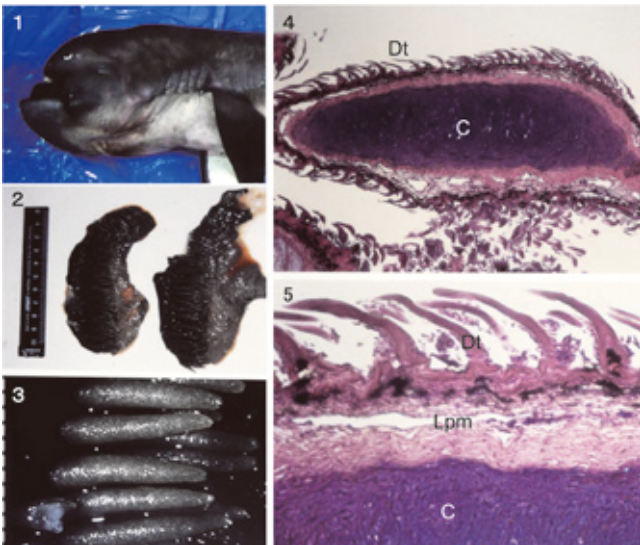


図 30. メガマウスザメの鰓耙（後藤, 1999）。
 Fig. 30. Gill rakers of the megamouth shark, *Megachasma pelagios*.
 1: 頭部の側面 Lateral view of the head region, 2: 鰓耙
 Gill rakers, 3: 鰓耙の拡大 Enlargement of gill rakers, 4: 鰓耙の横断面 A transversal section of a gill raker, 5: 鰓耙の表層 An outer layer of a gill raker. C: 軟骨 Cartilage, Dt: 粘膜小歯 Mucous membrane denticle, Lpm: 粘膜固有層 Lamina propria mucosae.

鋸歯がよく発達した歯をもつ。

歯の構造は、象牙細管がよく発達した真正象牙質をもつのが特徴である（後藤, 1978b; 1985）。中心の管状ないし三角形の歯髓から放射状に象牙細管が配列している。象牙質と歯根部の骨様組織との境界は、きわめて明瞭である（図

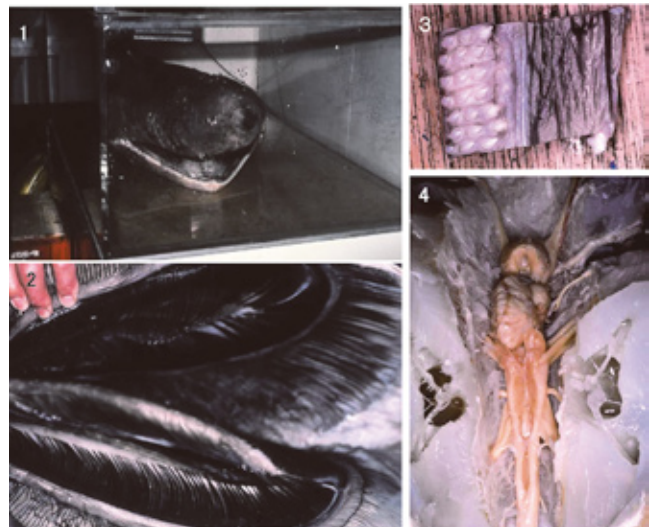


図 32. ウバザメの鰓耙と歯（下田海中水族館）。
 Fig. 32. Gill raker, teeth and brain of the basking shark, *Cetorhinus maximus* (Shimoda Aquarium)
 1: ウバザメ Basking shark (Ellis, 1975), 2: 長い鰓耙 Long gill rakers, 3: 小さな歯 tiny teeth, 4: 小さな脳 small brain.

35の4, 36)。

トラザメ類やドチザメ類の歯は、象牙細管の発達さはほどよくないが、真正象牙質をもっている。しかし、カマヒレザメ類のカマヒレザメでは真正象牙質をもつが、*Dirrhizodon* では骨様象牙質をもつことが報告されている (Compagno, 1973)。

テンジクザメ類 (Order Orectolobiformes) のジンベエ



図 33. ジンベエザメの鰓耙。

Fig. 33. Gill raker of the whale shark, *Rhincodon typus*.

1: ジンベエザメ (沖縄美ら海水族館) A whale shark (Okinawa Aquarium), 2: ジンベエザメの鰓の配列 (のどじま水族館) Gills of whale shark (Notojima Aquarium). 3: 鰓を透かしてみるとスポンジ状であることが分かる Spongy like structure of a gill.

ザメ *Rhincodon typus* は、メガマウスザメやウバザメと同じくプランクトン食であるが、指状や櫛状ではなくスポンジ状の鰓耙が発達している (図33)。歯は小さいが数は多く、上顎の左側に1689本、右側に1786本、下顎の左側に2434本、右側に2476本、総計8385本もあると報告されている (内田・戸田, 1985)。ジンベエザメはウバザメとは違って、摂食時に顎を開閉させる。そのため、脳は大きく発達している (佐藤やす子氏からの私信) (図34)。

3) ツノザメ類の歯

ツノザメ類 (Order Squaliformes) は、ネコザメと同じく、背鰭棘をもつことからその名がある。現在では深海域に生息するものが多く、深海に棲むものでは全身が暗色の皮膚で被われている。顎は短い半円形ないし開いたV字形で、歯は交互型の配列をしている。比較的小型の三角形の歯をもち、唇側中央部のエナメロイドが歯根側に突出する歯をもつのが特徴である。歯は同形歯性で、歯種の区別は明瞭ではない。ヨロイザメ *Dalatias* は、下顎にペン先形の歯をもつ。

歯の構造は、真正象牙質をもつとされている (Agassiz, 1833-45; 伊法, 1960)。

4) エイ類の歯

エイ類 (Order Rajiformes) は、ツノザメ類から進化してからだ扁平になり、胸鰭と頭部が癒合した仲間である。一般に、顎はきわめて短く、交互型に密接して配列する小さな臼型の歯をもつが、トビエイ類 (Family Myliobatidae) では、広い平坦な咬合面をもつ板状の大型の歯が敷石状に並んでいる (図37の1,2)。シノノメサカタザメ *Rhina ancylostoma* では、白亜紀のプチコドゥスに似た皺襞の発達した菱形の歯をもつ (後藤, 1984c) (図24参照)。

歯の構造は、真正象牙質をもつものが多いが、トビエイ類では皺襞象牙質が発達している (後藤, 1985)。プチコドゥスは皺襞象牙質をもっていたが、現生のシノノメサカタザ

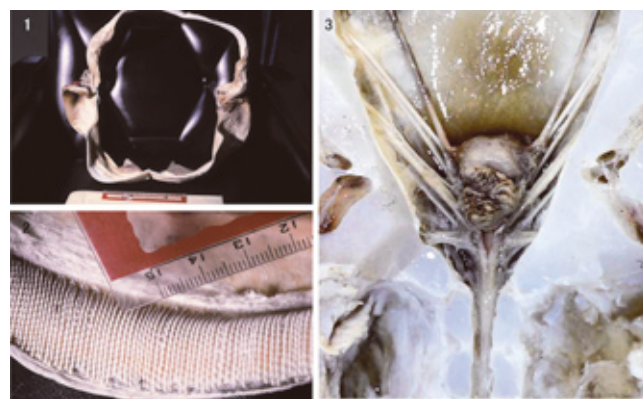


図 34. ジンベエザメの歯と脳。

Fig. 34. Jaws and teeth of a whale shark, *Rhincodon typus*.

1: ジンベエザメの上下顎 (沖縄美ら海水族館) Jaws of a whale shark (Okinawa Aquarium), 2: 下顎歯の拡大 Lower teeth, 3: 大きな脳 (のどじま水族館) Large brain (Notojima Aquarium)

メは真正象牙質である (Owen, 1840-45; 後藤, 1985)。

トビエイ類の皺襞象牙質は、横断面が楕円形の円柱形をしめす象牙質単位 (denteon) の集合により構成されている (図37の3~6)。各象牙質単位は真正象牙質であり、トビエイ類の皺襞象牙質は多数の真正象牙質の集合体で構成されているともいえる。このような皺襞象牙質は、貝類など硬い殻をもつ動物を食べるのに適応した歯の構造とみることができる。

なお、現代型板鰓類の歯冠の表層を構成するエナメロイドは、光沢のある薄い最表層、微結晶が平行に配列する中層、微結晶の束が各種方向に錯走して配列する深層に区分される (Reif, 1973; 後藤, 1978a)。

7. まとめ

1) 歯の配列様式の進化

板鰓類の最初期のグループであるデボン紀のクラドドゥス類では、顎は前後に長く、放物線形をしめし、顎上に多数の歯が配列している。各歯族間には間隙を空けて配列している。このような配列は、現生のラブカにみられることから、ラブカ型と呼ぶ (後藤, 1985)。

一方、現代型板鰓類でも、ネズミザメ類は比較的前後に長い顎をもち、並列型の歯の配列をもつものが多い。さらに、もっとも進化したメジロザメ類やツノザメ類は、前後に短い半円形の顎をもち、隣接する歯は半世代ずつずれた交互型の歯の配列をしている。

したがって、板鰓類の顎は、咬む機能の進化とともに短縮化し、それにもなって歯の配列様式が、ラブカ型から並列型へ、並列型から交互型へと変化してきたとみることができる (図38)。

2) 歯の形態の進化

板鰓類の歯の形態は、古生代に栄えたクラドドゥス段階から中生代のヒボドゥス段階、白亜紀以降の現代型段階に分かれて、さまざまに進化してきた (図39)。

3咬頭型であるクラドドゥス型から、副咬頭の増加により、

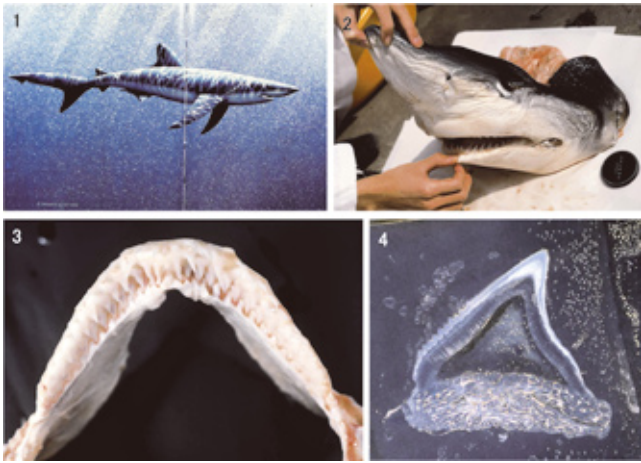


図 35. メジロザメ類とその顎と歯の形態。

Fig. 35. Tooth morphology of the carcharhionid sharks.

1: もっともスマートなサメ, ヨシキリザメ *Prionace glauca* (Ellis, 1975), 2: ヨシキリザメの頭部 Head of *Prionace glauca*, 3: ヨシキリザメの下顎 Lower jaw of *Prionace glauca*, 4: メジロザメの上顎歯の縦断面 A longitudinal section of an upper tooth of *Carcharhinus*.

5咬頭型や7咬頭型の歯が進化した。一方、淡水域に進化したクセナカントゥス類では、中央の主咬頭が退化して、近心および遠心の副咬頭が発達している。

また、進化の各段階で、硬い殻をもつ動物を食べるのに適応した咬頭が低く、広い咬合面の発達した臼型ないし板状の歯が出現している。クラドゥス段階のプロタクロドゥス *Protacrodus*、ヒボドゥス段階のアクロドゥス *Acrodus*、アステラカントゥス *Asteracanthus*、プチコドゥス *Ptychodus*、現代型段階のエイ類、とくにトビエイ *Myliobatis* である。

これらの臼型や板状の歯では、咬合面に皺襞や線条が発達したり、内部構造が皺襞象牙質になっている。これらの形質も、硬い殻を咬み砕くための適応である。

また、ネズミザメ類では、肉食に適応して歯が巨大化し、鋸歯縁が発達したホホジロザメ *Carcharodon* やオオハザメ *Carcharocles* が進化する一方で、プランクトン食に適応して鰓把が発達し、歯が小型化するメガマウスザメ *Megachasma* やウバザメ *Cetorhinus* という、歯の進化の両

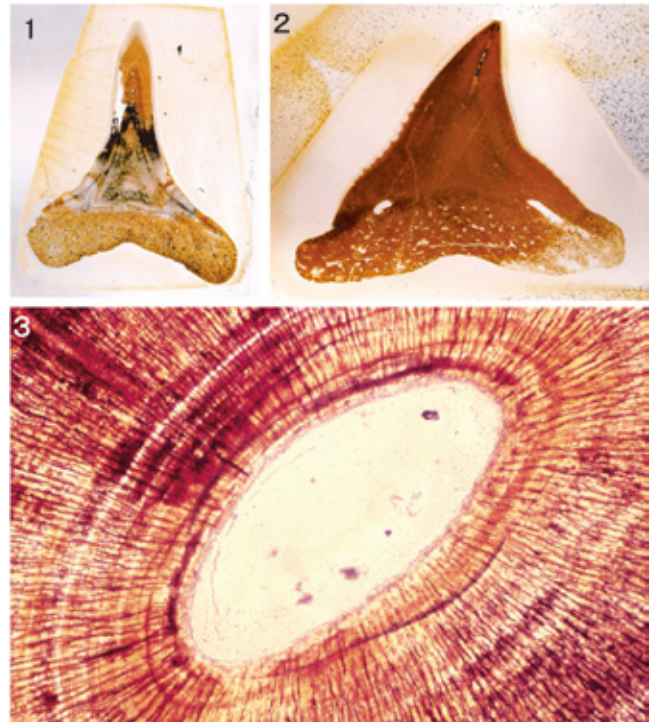


図 36. 現生と化石のメジロザメの歯（真正象牙質）の構造（後藤, 1985）。

Fig. 36. Tooth structure of orthodontine of the extant and fossil *Carcharhinus*.

1: 中新世のメジロザメの下顎歯の縦断面 A longitudinal section of a fossil lower tooth, 2: 中新世のメジロザメの上顎歯の縦断面 A longitudinal section of a fossil lower tooth, 3: 中新世のメジロザメの歯の横断面 A transversal section of a fossil tooth.

極がみとめられる。

歯冠の形態的特徴として、主咬頭、副咬頭、結節、切縁、鋸歯、切痕、線条、皺襞、粒状構造などの発達が見られる。突き出た鋭い咬頭、鋭い切縁、近心側および遠心側への歯根の突出は、肉食、おもに魚類やイカ類を食べることへの適応と考えられる。切縁における鋸歯の発達は、肉食でも「人食いザメ」と呼ばれるホホジロザメ、イタチザメ、オオメジロザメというサメにみられることから、哺乳類食、肉

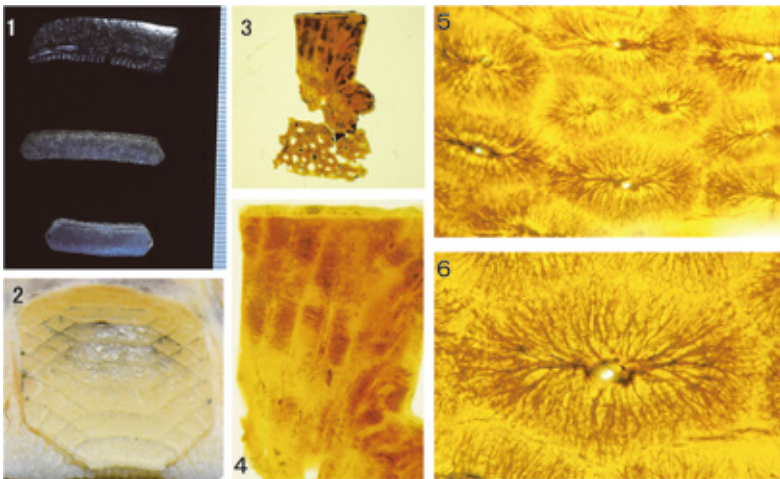


図 37. トビエイの歯の形態と構造（皺襞象牙質）（後藤, 1985; 1993）。

Fig. 37. Tooth morphology and structure (plicidentine) of the myliobatoid ray, *Myliobatis*.

1: 歯化石（中新世） Fossil teeth, 2: 現生の歯 Recent teeth, 3: 歯の縦断面 A longitudinal section of a tooth. 4: 縦断面の拡大 An enlargement of a longitudinal section, 5: 歯の横断面 A transversal section of a tooth, 6: 横断面の拡大 An enlargement of a transversal section.

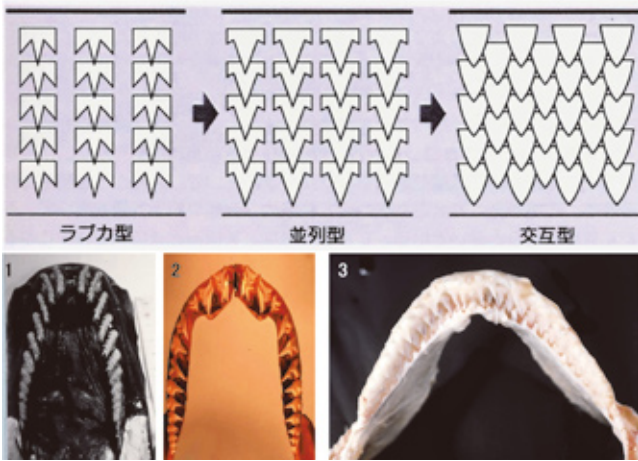


図 38. 板鰓類の歯の配列の進化 (後藤・橋本, 1976; 後藤, 1993a).

Fig. 38. Evolution of tooth arrangement in the elasmobranch evolution.

1: ラブカ *Chlamydoselachus*, 2: アオザメ *Isurus*, 3: ヨシキリザメ *Prionace*

だけでなく骨まで噛み砕くことへの適応と思われる。

また、咬頭に細い線条がみられるのは、クラドゥス類や、ヒボドゥス類、ミツクリザメ類などであることから、原始的な形質と考えられる。

さらに、低くて鈍い咬頭、広い咬合面、臼型や板状の歯、咬合面における皺襞や粒状構造は、硬い殻をもつ動物を噛み砕くことへの適応と思われる。

3) 歯の組織構造の進化

板鰓類の歯は、基本的に歯冠の表層をつくるエナメロイド、内層をつくる象牙質と歯髄、歯根部の骨様組織により構成されている。このうち、エナメロイドの組織構造にも進化がみられることが明らかにされている (Reif, 1973) が、もっとも多様性に富むのは象牙質の構造である。

板鰓類の象牙質は、真正象牙質、骨様象牙質、皺襞象牙質という3種類の象牙質がみられる (図40)。真正象牙質では、異甲類の象牙質結節から哺乳類の歯までの象牙質と同様に、中心の歯髄からエナメロイドとの境界まで、一部はエナメロイド中まで、象牙細管が放射状に配列している (Halstead, 1984; 後藤, 1988; Goto, 1993)。骨様象牙質では、象牙細管の発達はよくなく、歯髄は不規則に分岐し、歯根部の骨様組織に移行している。皺襞象牙質は、歯髄が規則的に分岐し、それぞれの歯髄から放射状に象牙細管が配列している。

真正象牙質は、古生代のクセナカントゥス類や、現生のメジロザメ類でよく発達している。その他のサメ類では、象牙細管がさほど発達せず、まばらで、分岐していることが多い。このような象牙質は皮小歯にもみられる (後藤, 1999)。

骨様象牙質は、現生のネズミザメ類で発達している。骨様象牙質をもつ歯では、歯根部の骨様組織とは連続的で境界は不明瞭になっている。

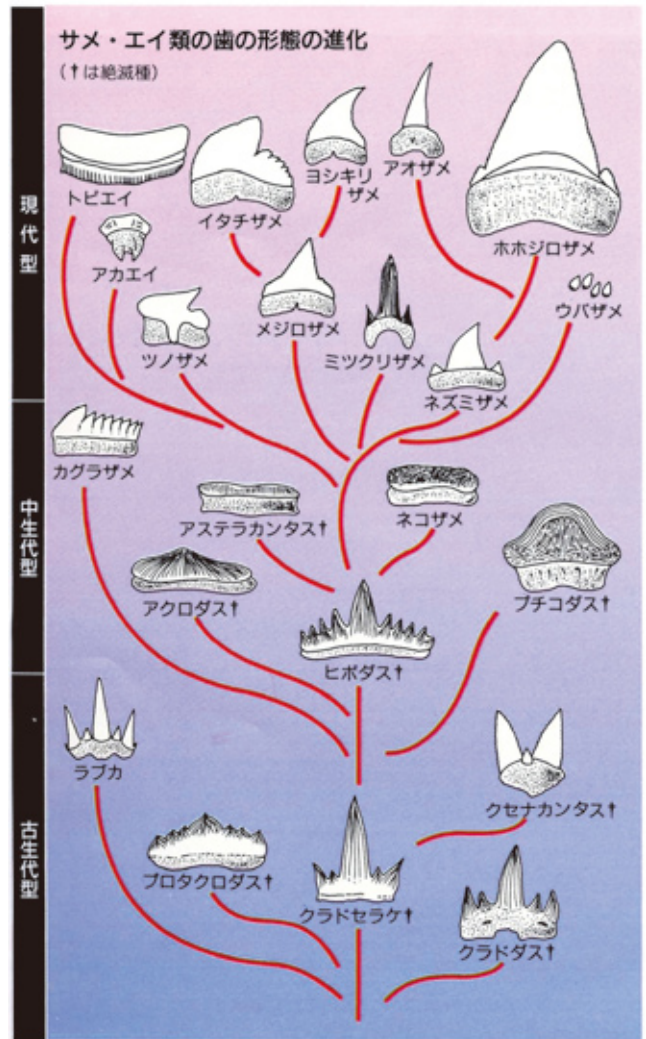


図 39. 板鰓類の進化における歯の形態の適応 (後藤, 1993a).

Fig. 39. Adaptation of tooth morphology in elasmobranch evolution.

皺襞象牙質は、ヒボドゥス段階のアステラカントゥス *Asteracanthus* とプチコドゥス *Ptychodus*、現代型段階のトビエイ *Myliobatis* でよく発達している。

しかし、クラドゥス *Cladodus* のように外層に真正象牙質、内層に骨様象牙質をもつもの、ヒボドゥス *Hybodus* のように骨様象牙質でも未分化な皺襞象牙質とも考えられるもの、アクロドゥス *Acrodus* のように外層が真正象牙質、内層が未分化な皺襞象牙質からなるものもあり、かならずしも3種類が明瞭に区別される訳ではない。

このうち、皺襞象牙質は、石炭紀の全頭類であるコマトドゥス *Chomatodus* やプサンモドゥス *Psammodus*、コクリオドゥス *Cochliodus* や現生のギンザメ類のカロリンカス *Callorhynchus* にも知られている (Agassiz, 1833-45)。皺襞象牙質は、咬合面の発達した臼形や板状の歯にみられ、硬い殻をもつ動物を食べるための力学的構造と考えられる。しかし、硬骨魚類のガーバイク、古生代の両生類の迷歯類、爬虫類のオオトカゲや魚竜類、哺乳類のツチブタにみられる皺襞象牙質では、歯髄が中心の管状の部分から放射状に

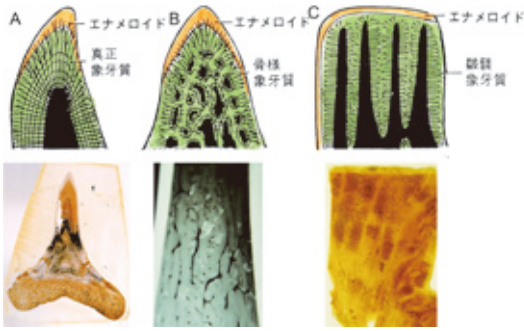


図 40. 板鰐類の3種の象牙質 (Halstead, 1984; 後藤, 1993b).

Fig. 40. Three types of dentine in elasmobranch tooth.

A: 真正象牙質 Orthodentine, B: 骨様象牙質 Osteodentine, C: 皺襞象牙質 Plicidentine.

分岐しており、系統的にも機能的にもやや異なるものと考えられる。その違いの解明は今後の課題である。

また、骨様象牙質も、硬骨魚類のサラワなど、哺乳類のツチクジラ、シロネズミの切歯の先端部などでも知られている。また、ヒトでも咬耗などの刺激により歯髄表層に形成される第二象牙質ないし修復象牙質も、骨様象牙質の一種と考えられる。さらに、象牙質形成不全症でも似た構造が認められる (石川・秋吉, 1978)。

板鰐類の歯の形成では、エナメロイド基質の形成に引き続いて象牙前質の形成が始まり、続いてエナメロイドと象牙質の石灰化が始まる。真正象牙質をもつものでは、象牙質は象牙芽細胞がその突起を象牙細管中に伸ばしつつ並んで後退し、最後は中央の歯髄中に集まることで放射状の象牙細管の配列が形成される (後藤・橋本, 1977; 後藤, 1978a)。骨様象牙質をもつネズミザメやメガマウスザメでは、エナメロイド基質の形成後、象牙芽細胞はエナメル器の基底端で誘導された後、歯乳頭の各地に移動して、それぞれの場所で同時に象牙質の形成を形成し、多数の不規則に分かれた歯髄中に入ることによって多数の髓腔をもつ骨様象牙質が形成される (柿沢, 1984; 後藤, 1999)。このことから、骨様象牙質は、短時間で速く象牙質を形成する方法と考えられる。

かつて Glikman (1964a,b) は、象牙質の組織構造の違いにもとづいて、板鰐類を真正象牙質類 (Orthodonts) と骨様象牙質類 (Osteodonts) に2分するという独特な分類を提唱した。この説はその後否定されたが、歯の組織構造の系統的、機能的な意味を考察することは、今後の重要な研究課題といえる。板鰐類の進化における歯の形態と構造を模式的に表わすと図41のようになる。

この図は私の研究の到達点を示す概念図であり、多くの誤りや広大な未解明の部分を含んでいる。今後の研究により、その誤りが是正され、解明が進展することを期待したい。

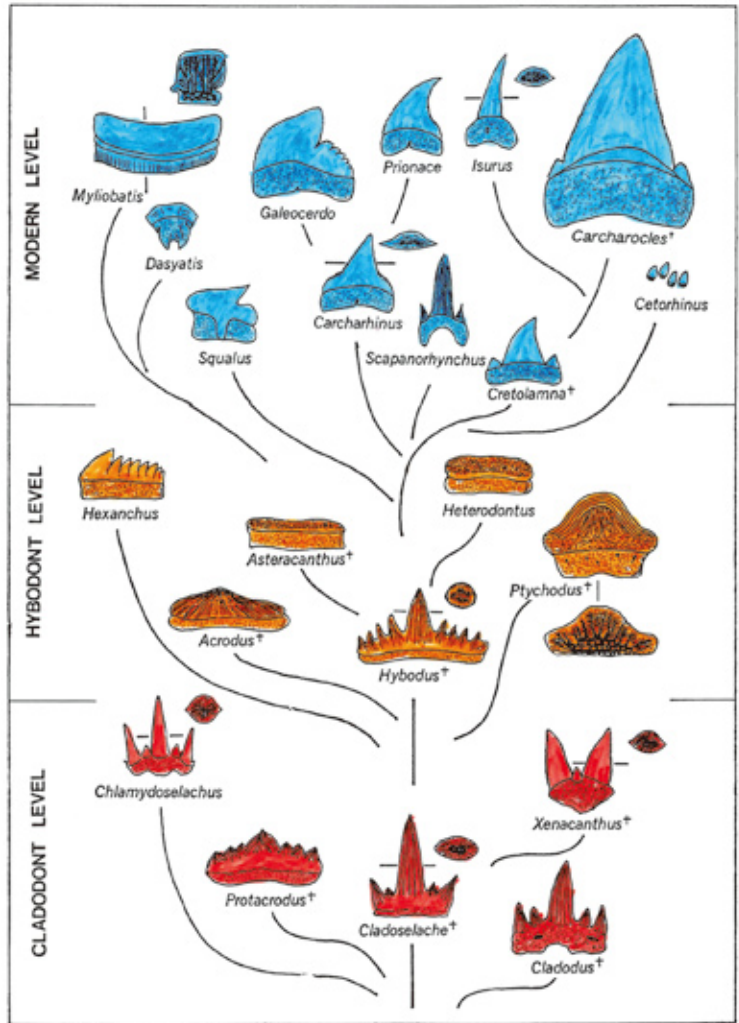


図 41. 板鰐類の進化における歯の構造の適応 (後藤, 1985 を改編).
Fig. 41. Adaptation of tooth structure in elasmobranch evolution.

謝辞

この論文の内容は、2004年9月28日に沖縄美ら海水族館が主催した“An International Symposium: Elasmobranch Studies, Present Achievement and Future Advancement”で講演した。講演に招待して下さった内田詮三前館長、および討論に参加された方々に厚くお礼を申しあげる。また、論文をまとめるにあたり、地学団体研究会、化石研究会、日本板鰐類研究会、サメの歯化石研究会の会員諸氏、とくに、久家直之、木曾太郎、島田賢舟、矢部美生、中野雄介、成田夏麻、野村正純、大倉正敏、山岸悠、高桑祐司、金子正彦、田中猛、富田武照、鈴木秀史、牛村英里の各氏には、貴重な標本や資料を提供していただいたり、有益な討論や貴重なご意見をいただいた。佐藤やす子氏には板鰐類の脳についてご教示を得た。Emma Longhorn 氏には英文要旨を校閲していただいた。これらの諸氏に深謝の意を表す。

文献

Agassiz, L. (1833-45) Recherches sur les poissons fossils. 5 vols., Neuchâtel, Soleure.
荒木英夫 (1980) 宮城県気仙沼市より軟骨魚類ヘリコプリオ

- ン属化石の発見. 地質学雑誌, 86, 135-137.
- Bedix-Almgreen S. E. (1960) New investigation on Helicoprion from the Phosphoria Formation of south-east Idaho, U.S.A.. Dan Vidensk Selsk. Biol., Skr., 14 (5), 1-85.
- Cappetta, H. (1987) Handbook of Paleichthyology, Vol. 3B, Chondrichthyes II. 1-193, Gustav Fisher, Stuttgart.
- Claypole, E. W. (1895) On the structure of the teeth of Devonian cladodont sharks. Proc. Amer. Micros., 16, 191-195, pl.1-4.
- Compagno, L. J. V. (1973) Interrelationship of living elasmobranchs. In Greenwood, P. H., Miles, R. S. and Patterson, C., eds., Interrelationships of Fishes, 15-61, pl.1-2, Academic Press, London.
- 中生代サメ化石研究グループ (1977) 日本産白亜紀板鰐類化石 (第1報). 瑞浪市化石博物館研究報告, 4, 119-138.
- Dean, B. (1902) Preservation of muscle-fibres in sharks of the Cleveland Shale. Amer. Geol., 30, 277-278, pl. VIII-IX.
- Dean, B. (1909) Studies on the the fossil fishes (sharks, chimaeroids and arthrodiros) . Mem. Amer. Nat. Hist., 9, 211-287, pl.26-41.
- Eastman, C. R. (1903) Carboniferous fishes from the central western states. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, 39 163-226, pl.1-58.
- Ellis, R. (1975) The Book of Sharks. Grosset & Dunlap, 136-137, New York.
- Ginter, M. and Ivanov, A. (1992) Devonian phoebodont shark teeth. Acta Palaeontol. Polon., 37, 55-75.
- Ginter, M. and Ivanov, A. (1996) Relationships of *Phoebodus*. Modern Geology, 20, 263-274.
- Ginter, M., Hampe, O. and Duffin, C. (2010) Handbook of Paleichthyology Volume 3D Chondrichthyes Paleozoic Elasmobranchii: Teeth. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 1-168.
- Glikman, L. C. (1964a) Akuli Paleogena I ix Stratiraficheskoe Znatyenie. Izdatelistbo Nauka Moskwa. (in Russian)
- Glikman, L. C. (1964b) Podlass Elasmobranchii. Akulobie. In Obrucheb, D. B. ed., Osnobi Paleontologii 11 tom., 196-237 tab. 1-6, Izdatelistbo Nauka, gena, Moskwa. (in Russian)
- 後藤仁敏 (1972) 日本化石産軟骨魚類に関する一総括. 地質学雑誌, 78, 585-600.
- 後藤仁敏 (1975) 本邦のペルム紀および三畳紀からの魚類化石の発見—栃木県葛生町唐沢より産出したサメ類の皮歯および魚類の歯について. 地球科学, 29, 72-74.
- 後藤仁敏 (1976) サメの歯の発生と脊椎動物における歯の系統発生に関する一考察. 地球科学, 30, 206-221.
- 後藤仁敏 (1978a) ドチザメの歯に関する組織発生学的研究. 口腔病学会雑誌, 45, 527-584.
- 後藤仁敏 (1978b) 現生および化石サメの歯に関する組織学的・生化学的研究. 鶴見歯学, 4, 85-104.
- 後藤仁敏 (1980) ヘリコプリオンの復元について. 化石研究会会誌, 13, 35-46.
- 後藤仁敏 (1981) 軟骨魚類. 亀井節夫・大森昌衛・後藤仁敏編, 古生物学各論・第4巻・脊椎動物化石, 92-109, 築地書館, 東京.
- 後藤仁敏 (1984a) 栃木県葛生町の鍋山層 (ペルム紀中期) から軟骨魚類ベタロダス類の歯化石の発見. 地球科学, 38 (3), ii-142.
- 後藤仁敏 (1984b) “天狗の爪” —じつは化石巨大鮫の歯化石. The Dental, 2, 703.
- 後藤仁敏 (1984c) 東雲坂田鮫のアゴと“白歯”. The Dental, 3, 115.
- 後藤仁敏 (1985) 板鰐類における歯の進化と適応. 地団研専報, 30, 19-35.
- 後藤仁敏 (1986) 軟骨魚類. 後藤仁敏・大森昌衛編, 歯の比較解剖学, 47-63, 医歯薬出版, 東京.
- 後藤仁敏 (1988) サメ類の歯の発生と脊椎動物における硬組織の系統発生. 大森昌衛・須賀昭一・後藤仁敏編, 海洋生物の石灰化と系統進化, 219-246, 東海大学出版会, 東京.
- 後藤仁敏 (1989a) ネコザメ—特集原始ザメ. 採集と飼育, 51 (2), 64-67.
- 後藤仁敏 (1989b) 化石巨大ザメ *Carcharodon megalodon* の顎の復元. 化石研究会会誌, 22, 7-13.
- 後藤仁敏 (1990) 古生代軟骨魚類エデスツスの正中歯列. 地球科学, 44 (4), i-ii.
- 後藤仁敏 (1993a) 歯でわかるサメの進化. 週刊朝日百科・動物たちの地球, 85, 4, 8-9.
- 後藤仁敏 (1993b) 魚類の歯と鱗の硬組織の起源と進化. 月刊海洋, 25, 628-637.
- 後藤仁敏 (1994) 日本産の古生代・中生代魚類化石について. 地団研専報, 43, 1-16.
- 後藤仁敏 (1996) 脊椎動物における骨格組織の起源と進化. 和田浩爾・小林巖雄編, 海洋生物の石灰化と硬組織, 249-267, 東海大学出版会, 東京.
- 後藤仁敏 (1999) メガマウスザメ No.7♂の歯・皮小歯・粘膜小歯・鰓把の組織学的構造について. ACBTE (エナメル質比較発生学懇話会記録), 6, 9-18.
- 後藤仁敏 (2003) 歯の起源と進化. Clinical Calcium, 13, 500-505.
- 後藤仁敏 (2009a) 日本産の古生代魚類化石に関する総括. 鶴見大学紀要, 46 (3), 21-36.
- 後藤仁敏 (2009b) 歯化石からみた板鰐類の進化. 月刊海洋, 号外52, 87-99.
- 後藤仁敏・後藤美樹子 (2001) 歯のはなし・なんの歯この歯. 医歯薬出版, 1-28, 東京.
- 後藤仁敏・橋本 巖 (1976) 生きている古代魚ラプカ *Chlamydoselachus anguineus* の歯に関する研究. I. 歯の形態・構造・組成について. 歯科基礎医学会雑誌, 18, 362-377.
- 後藤仁敏・橋本 巖 (1977) 生きている古代魚ラプカ *Chlamydoselachus anguineus* の歯に関する研究. II. 歯と皮歯の発生について. 歯科基礎医学会雑誌, 19, 159-175.
- 後藤仁敏・兼子尚知・鈴木雄太郎・大倉正敏 (2000) 本邦古生界からのクセナカントゥス類の歯化石の発見. 地質学雑誌, 106, 737-742.
- 後藤仁敏・菊地隆男・関本真一・野間達郎 (1984) 上総・下総層群 (鮮新世～更新世) から産したホホジロザメの歯化石. 地球科学, 38, 420-426.
- 後藤仁敏・久家直之・蜂矢喜一郎 (1991) 日本産ヒボドゥス上科板鰐類3属の歯化石について. 地質学雑誌, 97, 743-750, pl.I-II.
- 後藤仁敏・大倉正敏 (2004) 岐阜県上宝村福地の石炭系およびペルム系から産出した軟骨魚類の歯化石. 地球科学, 58, 215-228.
- 後藤仁敏・大倉正敏・小川 浩 (1988) 赤坂石灰岩 (ペルム紀中期) から発見された軟骨魚類の歯および皮歯化石. 地球科学, 42, 290-297.
- 後藤仁敏・佐藤やす子 (2008) ヨシキリザメの前部二重体5例の比較解剖学的研究—とくに二顔体の脳の状態について. 鶴見大学紀要, 45 (3), 95-111.
- 後藤仁敏・谷内 透・久家直之・岩田宗彦 (1981) 日本近海で

- 採集されたトシキリザメの二頭体奇形標本4例. 魚類学雑誌, 28, 157-165.
- Goto, M. (1991) Evolutionary trends of the tooth structure in chondrichthyes. Suga, S. and Nakahara, H. eds., Mechanisms and Phylogeny of Mineralization in Biological Systems, 447-451, Springer-Verlag, Tokyo.
- Goto, M. (1993) Origin and evolution of skeletal tissues in vertebrates. Kobayashi, I., Mutvei, H., and Sahni, A. eds., Structure, Formation and Evolution of Fossil Hard Tissues, 101-106, Tokai University Press, Tokyo.
- Goto, M. (1994) Palaeozoic and early Mesozoic fish faunas of the Japanese Islands. The Island Arc, 3, 247-254.
- Goto, M. (1996) Palaeozoic fish remains from Japan. Japan Contribution to the IGCP, 1996, 51-60.
- Goto, M. (2004) Five critical points in the evolution of vertebrate tooth. In Kobayashi, I. and Ozawa, H. eds., Biomineralization (BIOM2001) : Formation, Diversity, Evolution and Application, 62-65, Tokai University Press, Kanagawa.
- Goto, M. and The Japanese Club for Fossil Shark Tooth Research (2004) Tooth remains of chlamydoselachian sharks from Japan and their phylogeny and paleoecology. Earth Science (Chikyu Kagaku) , 58, 361-371.
- Goto, M., Uyeno, T. and Yabumoto, Y. (1996) Summary of Mesozoic elasmobranch remains from Japan. Arratia, G. and Viohl, G. eds., Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology, 73-82, Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.
- Grande, L. (2010) An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holostei. Amer. Soc. Ichthol. Herpetol., Spec. Publ. 6, 1-871.
- Gross, W. (1938) Das Kopfskelet von *Cladodus wildungensis*. II. Teil. Der Kieferbogen. Senckenbergiana, 20, 123-145.
- Halstead, L. B., 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. 1-199, 共立出版, 東京.
- 伊法正雄 (1960) サメ科魚類の歯の比較解剖学的研究. 三重医学, 4, 1981-2002, pl.1-12.
- 石川梧朗・秋吉正豊 (1978) 口腔病理学 I. 永末書店, 102-105, 東京.
- Ishiyama, M., Sasagawa, I. and Akai, J. (1984) The inorganic content of pleromin in tooth plates of the living holocephalan, *Chimaera phantasma*, consists of a crystalline calcium phosphate known as β -Ca₃(PO)₂ (whitlockite). Arch. histol. Jap., 47, 89-94.
- Jaekel, O. (1899) Ueber die organisation der Petalodonten, Z. Dtsch. Geol. Ges., 51, 258-298.
- Johnson, G. D. (1981) Hybodontoides (Chondrichthyes) from the Wichita-Albany Group (Early Permian) of Texas. Jour. Vertebrate Paleontology, 1, 1-41.
- 柿沢佳子 (1984) ネズミザメ *Lamna ditropis* Hubbs et Follett の歯について. 日大歯学, 58, 59-69.
- Lund, R. (1986) The diversity and relationships of the Holocephali. In Uyeno, T. et al. eds., Indo-Pacific Fish Biology. The Ichthyological Society of Japan, Tokyo, 97-106.
- Lund, R. (1989) New petalodonts (Chondrichthyes) from the upper Mississippian Bear Gulch Limestone (Namurian E2b) of Montana. Jour. Vertebrate Paleontology, 9, 350-368.
- Maisey, J. G. (1982) The anatomy and interrelationships of Mesozoic hybodont sharks. Amer. Mus. Novitates, 2724, 1-48.
- Maisey, J. G. (1983) Cranial anatomy of *Hybodus basanus* Egerton from the Lower Cretaceous of England. Amer. Mus. Novitates, 2758, 1-64.
- Moy-Thomas, J. A. (1936) The structure and affinities of the fossil elasmobranch fishes from the Lower Carboniferous rocks of Glencartholm, Eskdale. Proc. Zool. Soc. London, 2, 761-788.
- Moy-Thomas, J. A. (1939) The early evolution and relationships of the elasmobranchs. Biol. Rev., 14, 1-26.
- Nelson J. S. (1994) The Fishes of the World. 3rd Ed. John Wiley & Sons, 1-600, New York. .
- Owen, R. (1840-45) Odontography. 2 vols., Hippolite Bailliere, London.
- Patterson, C. (1965) The phylogeny of the toothplates of chimaeroid fishes. Zool. Jour. Linnean Soc, 106, 33-61.
- Patterson, C. (1992,) Interrelation of the chimaeroids. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 249, 101-219.
- Reif, W-E. (1973) Morphologie und Ultrastruktur der Hai-"Schmelze". Zoologica Scripta, 2, 231-250.
- Schaeffer, B. (1967) Comments on elasmobranch evolution. In Gilbert, P. W., Mathewson, R. F., and Rall, D. P. eds., Sharks, Skates and Rays, 3-35, John Hopkins, Baltimore.
- Schaeffer, B. and Williams, M. E. (1977) Relationships of fossil and living elasmobranchs. Amer. Zool., 17, 293-302.
- Schaumburg, G. (1979) Neue Kenntnisse über die Anatomie von *Janassa bituminosa* (Schlotheim) , Holocephali, Chondrichthyes aus dem permischen Kuopferschiefer. Paläont. Z., 53, 334-346.
- Stahl, B. J. (1999) Handbook of Paleichthyology Volume 4 Chondrichthyes III Holocephali. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 1-164.
- St. John, O. H. and Worthen, A. H. (1875) Description of fossil fishes. Geol. Surv. Illinois, 6, 245-488.
- 内田詮三・戸田 実 (1985) ジンベエザメの内部形態について. 板鯨類研究連絡会報, 21, 26.
- Woodward, A. S. (1889) Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part 1. British Museum (Natural History), London.
- Yabe, H. (1903) On a fusulina-limestone with *Helicoplion* in Japan. Jour. Geol. Soc. Tokyo, 10, 1-13.
- 矢部英生・後藤仁敏 (1999) 板鯨類の歯に関する用語. 化石研究会誌, 32, 14-20.
- Yabumoto, Y., Goto, M., Yano, K. and Uyeno, T. (1997) Dentition of female megamouth, *Megachasma pelagios*, from Hakata Bay, Japan. Yano, K., Morrissey, J. F., Yabumoto, Y. and Nakaya, K., eds., Biology of the Megamouth Shark, 63-75, Tokai University Press, Tokyo.
- Zangerl, R. (1981) Handbook of Paleichthyology Volume 3A Chondrichthyes I Paleozoic Elasmobranchii. Gustav Fisher, Stuttgart, 1-115.
- Zittel, K. A. von (1918) Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) II. Vertebrata. 3Auf., Von R. Olenborg, München.