

ヒゲクジラの出現 — 歯のあるヒゲクジラ化石と現生種胎児から — *

澤村 寛**

The origin of baleen whale—Comparative morphology of the toothed
Mysticetes and the minke whale fetuses—

SAWAMURA, Hiroshi**

要旨

ヒゲクジラはクジラヒゲや頭蓋の独特の構成なドユニークな形質を持つ。その出現や初期進化の様相を解明するものとして漸新世の歯のあるヒゲクジラが注目されてきた。北海道足寄町産の *Morawanocetus* sp. (AMP14) の頭蓋にクジラヒゲの存在を示唆する形質を見出したので、その検証のために現生ヒゲクジラ類の比較解剖学的・発生学的検討をおこなった。その結果、クジラヒゲは従來說明されてきた「横口蓋ヒゲが変化した」ものではなく、歯肉から発生するものであることがわかった。このことを手がかりにして化石鯨類を見直すことにより、クジラヒゲは *Morawanocetus* において臼歯列の内側に出現し、原鯨類バシロサウルス科の上顎骨の形質とも関連があることが判明した。ヒゲクジラの出現は、クジラヒゲに関連した形質を精査して追求するべきであり、*Morawanocetus* はその重要な経路を担う資料である。

キーワード： クジラヒゲ，ヒゲクジラ，歯のあるヒゲクジラ，ミンククジラ

1. はじめに

ヒゲクジラはそのユニークな摂餌器官＝クジラヒゲ（ヒゲ板，baleen）によって特徴づけられる。現生鯨類では、このクジラヒゲを持つことによってヒゲクジラ亜目が成立し、もうひとつのハクジラ亜目と見かけ上区分することができる。

ヒゲクジラの出現は、始新世末－漸新世初頭の、原鯨類のもっとも後期の種類であるバシロサウルス科ドルドン亜科からの分化にはじまる、と考えられている。前期漸新世の化石資料は稀であるが、後期漸新世には歯のあるヒゲクジラの存在が認知され (Van Valen, 1968)、原鯨類から真正ヒゲクジラ類への移行形として位置づけられるようになった (Barnes, 1976; 1987)。ヒゲクジラ亜目の定義に用いられる頭蓋形質の正確な認識の重要性がたかまった。ヒゲクジ

ラ類の分類形質としての頭蓋の形態は、クジラヒゲを備えることと密接に関連しており、ヒゲクジラの出現は、クジラヒゲがどのように獲得されたかということと不可分であると考えられる。

歯のあるヒゲクジラには複数の科が知られる。そのうち、アエティオケトウス科 Aetiocetidae がクジラヒゲの起源を担うタクサとして注目されてきた (Fordyce and de Muizon, 2001; Fraser and Dooly Jr., 2002; Berta *et al.*, 2006)。何を持ってクジラヒゲの存在の証拠とするかは必ずしも明瞭ではないが、とりあえずしかるべき位置に「栄養孔 nutrient foramen」があれば血管およびその供給を受ける器官、すなわちクジラヒゲが想定できるとする暗黙の了解があり、「栄養孔」を備えた資料の出現が期待されてきた。

北海道足寄町の漸新統川上層群茂螺湾層から産出し

2007年11月6日受付，2008年1月17日受理

* 第25回化石研究会総会で発表

** 〒089-3727 北海道足寄町郊南1丁目 足寄動物化石博物館

Ashoro Museum of Paleontology, Konan-1, Ashoro-cho, Hokkaido, 089-3727, Japan.

E-mail: saw@museum.ashoro.hokkaido.jp



図1 クジラヒゲと頭蓋の関係、および、クジラヒゲの起源に関する従来の説明

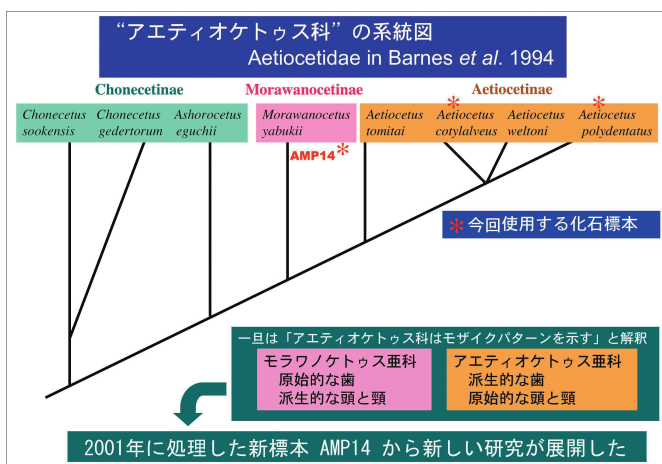


図2 アエティオケトゥス科の系統図

た歯のあるヒゲクジラ、アエティオケトゥス類4標本について、Barnes *et al.* (1994) は、北米産標本とともに系統、機能形態等について検討をおこなった。この段階では、記載したアエティオケトゥス類にはクジラヒゲまたはその前駆の構造物は存在しない、とひとまず結論した。

その後、新しく処理が終わって形態学的検証が可能となった茂螺湾層産出の AMP14 (*Morawanocetus* sp.) に、クジラヒゲの存在がほぼ確実と思われる形質を見いだしたので、現生資料、化石資料とを比較検討しつつ、クジラヒゲ、およびヒゲクジラ出現の様相を追求してきた。第25回化石研究会総会・学術大会で開かれたシンポジウム「ヒゲクジラの進化」において、その経過と現段階の結論・課題を報告した。その際使用したスライドを選択し（一部手直し）、概要を

紹介して講演録としたい。

本報告は、一鳥啓人（福井県立恐竜博物館）、伊藤春香（独立行政法人水産研究センター）、石川創・大谷誠司（財団法人日本鯨類研究所）各氏、および足寄動物化石博物館職員との共同研究・作業の成果に拠るものである。シンポジウムの性格上、報告者の独断が含まれることを考え、単名での報告とした。

2. 歯のあるヒゲクジラ

クジラヒゲは、「ヒゲクジラの口蓋から下垂する角質の板（の集合）で、小型の餌生物を濾しとるのに使用され、哺乳類の口蓋に発達する横口蓋ヒダに由来する」と説明されてきた。最初の著者を報告者は承知しないが、基本的な出版物には、横口蓋ヒダ、transverse palatal ridge に由来すると記述されている

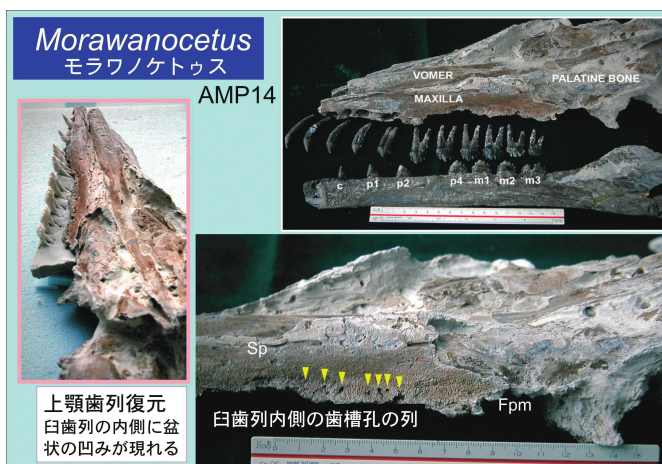


図3 AMP14 (*Morawanocetus* sp.) の歯列復元と歯槽孔

(西脇, 1965; Romer and Parsons, 1977; Rice, 2002). 図1のカバのようによく発達した横口蓋ヒゲは、見かけ上はクジラヒゲの元になる構造に見える。

クジラヒゲはヒゲクジラになってはじめて出現した器官で、歯のあるヒゲクジラが確認されるまでは、初期のヒゲクジラと原鯨類の間には形態的にも時間的にも大きなギャップがあった。

Emlong (1966) が原鯨類として記載した *Aetiocetus cotylalveus* は、Van Valen (1968) によってヒゲクジラ亜目に置き換えられ、歯のあるヒゲクジラの認識がひろまった。

Barnes *et al.* (1994) は、北海道と北米西海岸から産出したアエティオケトゥス科 8 標本を検討した。アエティオケトゥス科を、コーネケトゥス亜科、モラワノケトゥス亜科、アエティオケトゥス亜科の 3 亜科にわけ、図2のような系統図をまとめた。派生的な二つの亜科は、モラワノケトゥス亜科が原始的な歯(異形歯性)と派生的な頭蓋・頸椎を持つのに対して、アエティオケトゥス亜科は派生的な歯(亜同形歯性)と原始的な頭蓋・頸椎を持ち、モザイクパターンを示すと解釈した。三亜科とも、クジラヒゲの存在を示す明確な証拠は確認できず、歯とクジラヒゲの共存はあらたな標本待ちとなった。

AMP14 (足寄動物化石博物館登録番号14) は、2000年になって剖出処理が終了し形態学的検討が可能となった(図3)。縫合が外れて個々の骨の角度がずれ、歯が抜け落ちた状態の頭蓋底(下面にあった頭蓋底が残り、吻部背側面や頭蓋冠は損失していた)と左右下顎骨(左下顎骨には多数の歯が植立)、頸椎、前位肋骨が確認された。右上顎骨・前上顎骨には、前歯部(第1小白歯まで)の歯槽があるものの、臼歯部の

歯槽は破損していた。破損した外側縁付近の上顎骨腹側面は緩くくぼんだ盆状構造を示し、その底には径 1.5mm 程度の孔~裂孔が数 mm 間隔に開口する(図3矢尻マーク)。この孔の列は、歯列の復元モデルでは臼歯歯根の先端部に位置する。歯に向かう上歯槽神経の枝が粘膜下にできたものと解釈し、図3では歯槽孔とした。

上顎の歯列は、歯槽と下顎(左側)に植立した歯をもとに復元した。歯冠形態は、前歯は尖った円錐形、臼歯は副咬頭が発達する亜三角形を示す。前半(切歯から第2小白歯まで)は 2 cm 程度の間隔をもって配列するが、後半は歯間の間隙は小さい。臼歯は全体に外側に凸の湾曲を示し、歯根部は上顎骨外側(歯槽突起)の口腔面にできる窩に沿うように骨(歯槽)に収まる。

上顎骨-口蓋骨縫合(横口蓋縫合)の外側端付近には大口蓋孔(図3, Fpm)が開き、上顎骨腹側面内側半の口蓋溝(Sp)に続く。小孔群を歯槽孔としたのは、この口蓋溝との対比を加えて判断した。

AMP14のこれらの形態を正しく解釈するために、現生資料の比較解剖学的、発生学的な検討をおこなった。

3. 現生種での実証の試み

1) 比較解剖学

(1) 考え方と材料

脊椎動物の器官の相同性を見る際に、末梢神経と個々の器官の支配関係によって判断する伝統的な方法は肉眼解剖のレベルでは依然として有効であると考えられる。さらに、末梢にむかう神経の経路は、骨との関係においても保守的で、本質的な位置関係を維持すると

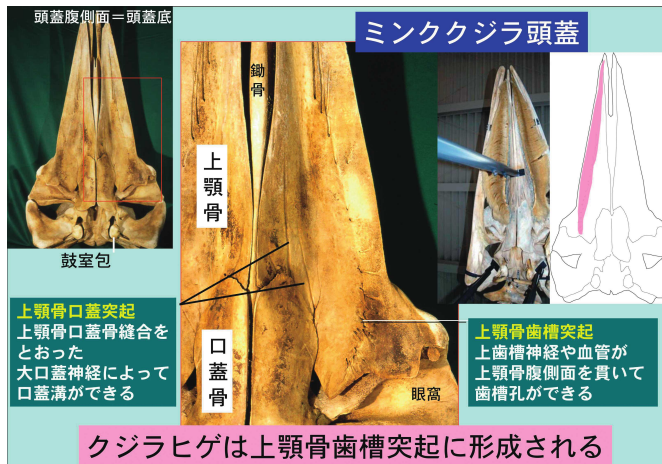


図4 ミンククジラ吻部の骨学

考えられる。この前提のもとで、AMP14に見られた上顎骨腹側面の盆状構造、および、小孔群の正体を明らかにするために、現生ヒゲクジラ頭蓋の骨学的検討をおこなった。

現生ヒゲクジラの観察材料には北海道沿岸に漂着したミンククジラ（コイワシクジラ）*Balaenoptera borealis* の頭蓋を使用した。若い個体のものは上顎骨を分離してその各面を観察できる状態にし、ゾンデを挿入するなどして上顎神経の経路を追跡した。骨の各部位の判定は、ヒトの骨学を規準とし、必要に応じて家畜解剖学も参照した。

(2) 検討結果

ミンククジラの上顎骨（図4）は、ヒゲクジラ固有の変形をしているが、体・面・突起といった基本的な形態や神経経路の孔・溝などの確認は容易であり、ヒトやそのほかの哺乳類との比較は十分に可能である。なお、方向・位置用語は誤解を避けるために一般的な言葉を用いることとする。

ミンククジラ上顎骨の腹側面は、3部に区分できる。

面積が大きいのは盆状のくぼみの領域で、前端から後端にわたり、前方では腹側面の全幅、後方では外側半を占める。ここにクジラヒゲが付着する。その骨表面は粗で、くぼみの幅のやや外側に寄って開口する裂孔が前後に並ぶ。裂孔の開口する方向は、盆状のくぼみの後方部から放射状にひろがる。浅い溝が裂孔を跨ぐように前後方向に伸びる。

上顎骨腹側面後内側には、前方に尖る三角形で緩く膨らむ領域があり、後方は縫合を介して口蓋骨に覆われる。表面は盆状のくぼみにくらべると緻密で、口蓋骨との縫合部から現れた数条の溝が前方にひろがり、

膨らんだ三角形の範囲内で消失する。溝の一部は骨で覆われることがある（個体差・左右差がある）。

後外側には、眼窩下突起および頬骨突起が小さい面をつくる。

上顎骨の後面は二つの面に分かれ、間に大きな管が前方に伸び、複数に分かれて眼窩下管として前面（顔面）に開口する。二つの面のうちの腹側にある面は、上顎骨腹側面の後端の骨板の背側面に相当し、数個の裂孔が前後に並ぶ。この裂孔にゾンデを挿入すると、腹側面の盆状のくぼみに並ぶ多数の裂孔に続く。

ヒトおよび哺乳類と比較すると、ミンククジラ上顎骨腹側面の内側を後方から前方に向かう溝（複数）は口蓋溝（大口蓋神経がつくる）であり、三角形の緩くふくらむ領域は上顎骨口蓋突起の口腔面である。また、上顎骨後面（ヒトでは側頭下面）と腹側面のくぼみに並ぶ裂孔と間の管はヒトや哺乳類の上歯槽神経の経路に相当し、それぞれ歯槽孔と歯槽管であり、盆状のくぼみの範囲は形状がどうあれ上顎骨歯槽突起である。

上顎骨腹側面の外側に位置する緩いくぼみに植立するクジラヒゲは、上顎骨歯槽突起にあることになり、その部分の上皮が特殊化したものであるから、ヒトおよび哺乳類の歯周組織の上皮、すなわち、歯肉上皮に相同であるとみることができる。

解剖学用語では、歯槽管は、神経及び脈管の歯槽枝及び歯枝を容れるすべての管に用いることとなっており（家畜解剖学分会編、1978、家畜解剖学用語、p. 48）、その入口（近位の孔）として歯槽孔の名がある（森ほか、1982、分担解剖学1、p. 84）。さらに拡げて、歯槽突起上にある歯槽管の出口（遠位の孔）も歯槽孔と呼ぶこととする。

表1 クジラヒゲに関する三叉神経の経路と分布

	皮膚・口唇・口腔前庭	歯・歯周組織 クジラヒゲ	固有口腔（口蓋と舌・口腔底）
三叉神経一般	骨を貫く 近位の孔から骨に進入し、遠位の孔から出る	骨を貫く 根尖から歯に進入、歯槽孔から出て歯周組織に	本質的に 骨の外を通る
上顎神経	眼窩下管に進入し、眼窩下孔から皮下へ出る 眼窩下神経	眼窩下管および歯槽管を経て、歯槽突起へ 上歯槽神経	上顎骨と口蓋骨の間を通り、口蓋粘膜下を硬口蓋へ 大口蓋神経
下顎神経	下顎管に進入し、オトガイ孔から皮下へ出る オトガイ神経	下顎管中で分かれて、歯槽部へ 下歯槽神経	下顎骨から離れて走行し、舌粘膜へ 舌神経

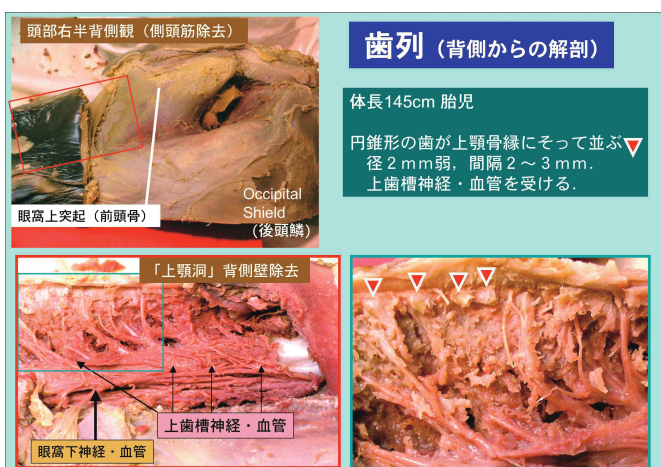


図5 クロミンクジラ胎児の解剖：背側から上歯槽神経を剖出

近年出版された海外の教科書の著述において、多くの著者が、ヒゲクジラ上顎骨腹側面の盆状構造（窩）に並ぶ孔・裂孔を「栄養孔 nutrient foramen」と記述するが、これは誤用である。この用語は、骨髄と外部とを結ぶ栄養血管の通路の骨表面の開口をさすものであって、一般の血管（や神経）の経路をさすには適当ではない。ここでは、上歯槽神経および血管の経路として歯槽孔と呼ぶべきである。

表1に、三叉神経の経路と分布域の関係をしめした。ミンククジラ吻部腹側面は、外側の歯槽突起と内側の口蓋突起に大きく区分できる。ここに見られる形質は歯のあるヒゲクジラにも適用できると考える。

2) 発生学

(1) 考え方と材料

ミンククジラ頭蓋の形態をヒト、および哺乳類と比較することによって、上顎骨腹側面に開口する裂孔の列は上歯槽神経が通る歯槽孔であり、その上に植立するクジラヒゲは歯周組織と捉えることができた。

しかし、骨の形態だけでなく、軟組織を含めた全体の知見が必要と考えたので、日本鯨類研究所が実施す

る南極海での鯨類捕獲調査によって得られたクロミンククジラ *Balaenoptera bonaerensis* 胎児の提供を受け、同研究所の担当者と共同で肉眼解剖による検討をおこなった。

クロミンククジラ胎児において、Ishikawa and Amasaki (1996) は、頭尾長80cmの個体において歯の形成が確認され、100cmで歯の数は最大40個を数え、182cmで歯は吸収されてなくなることを述べた。歯の吸収が始まるとともにクジラヒゲの形成が始まることもつきとめた。この結果を参考にして、頭尾長100-180cmの間の複数の胎児を解剖することにより、クジラヒゲ形成の過程、クジラヒゲと歯との時間的・空間的關係、上顎骨との位置関係、神経・血管分布など、クジラヒゲの由来に関する知見が得られることを期待した。

胎児資料は、調査母船上で胸部以下を離断、胸部内臓を除去し冷凍保存されていたものを帰港後に受け取り、自然解凍の後、5%ホルマリンで8か月間固定してから、70%エタノールに保存した。頭尾長145cmの個体について通常の肉眼的解剖をおこなった。

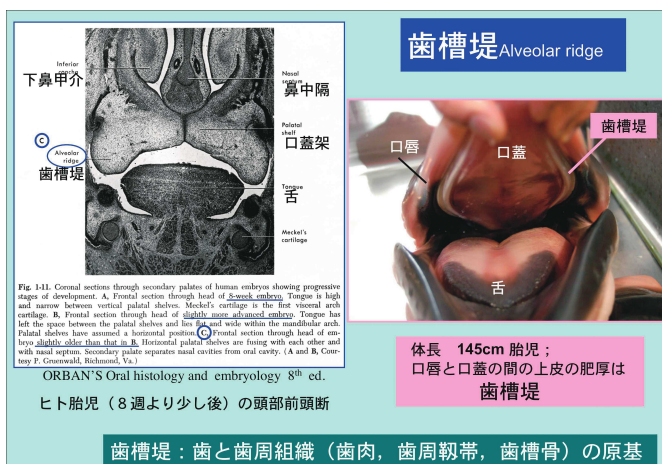


図6 歯槽堤: ヒト (Orban's Oral Histology) とクロミンククジラ胎児の比較

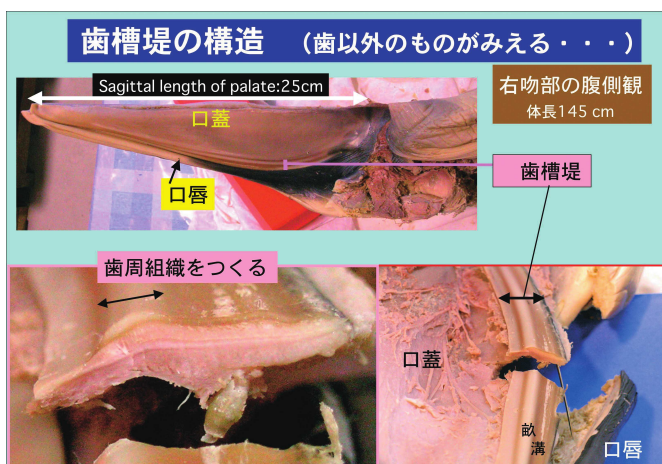


図7 クロミンククジラ胎児吻部: 歯槽堤の構造

また、頭尾長175cmの個体は、ホルマリン固定後エタノールに浸漬して保管している。

(2) 観察結果

体長145cmの胎児頭部の背側から前頭骨眼窩上突起の前半部、および、上顎骨顔面(前面)の骨を取り除くと、前方に向かう眼窩下神経(と血管)があらわれ、その外側に上歯槽神経の多数の枝が上歯神経叢を形成するのを確認した(図5. 太く見えるのは血管系が多いと考えている.)。上顎外側縁近くに、径2mm、高さ3mmほどの歯が2-3mm間隔に配列する(図5に三角形で示した)。

腹側では、平滑な粘膜に覆われた平坦な口蓋が広い面積を占め、外側縁付近に上皮の帯状の肥厚、最外側に口唇が認められる(図6)。口蓋の粘膜下には大口蓋神経(と血管)が後方から前方および前外方に分散

するのが剖出できる。しかし、口蓋-口唇間の上皮肥厚部には進入しない。

帯状の肥厚は、外側の浅い溝と内側の細い畝の内外に二分される。この溝と畝に分かれることは、吻部の幅がもっとも大きい後方4分の1あたりでもっとも顕著となる。内部(粘膜下)に歯列が位置することから溝は歯堤の基部に相当し、畝は歯列の内側の上皮が肥厚したものとみることができる。

ヒトでは、胎生8週のやや後、垂直位にあった口蓋架は一次口腔内で水平位をとって口蓋の形成が始まる。口蓋架が水平になると、その外側で歯と歯周組織の原基である歯槽堤の顕著な膨隆が出現する(Bhussry, 1976)。ミンククジラ145cm胎児の口蓋と口唇の間の帯状の肥厚は歯槽堤である(図6, 7)。

頭尾長175cmの胎児では、歯槽堤は全体にひとつ

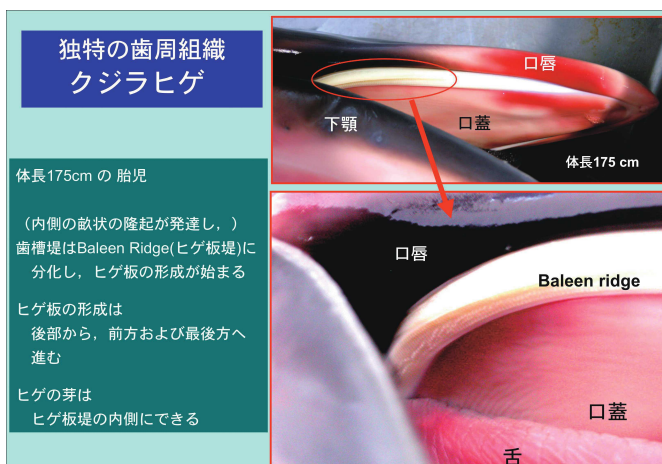


図8 クロミンククジラ胎児におけるクジラヒゲの発生

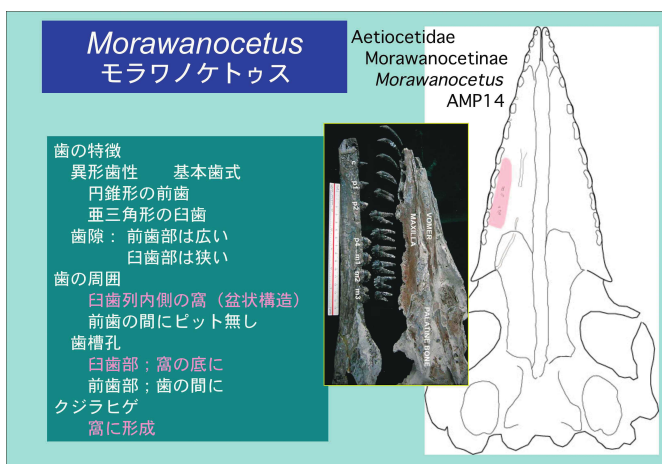


図9 漸新世のヒゲクジラ1: Morawanocetus の歯とその周辺の形質

の畝状の高まりとなり、後方4分の1あたりでもっとも幅が広がって、頂部に明瞭な稜線が形成される。稜線の内側には畝を横断する方向に細いすじ状の高まりが密に配列する。クジラヒゲの「芽」である(図8)。

歯槽堤は、一般には歯と歯周組織の原基である。クジラヒゲの芽は歯槽堤の表面に発生するので、歯周組織のひとつ、すなわち、歯肉に由来するとみることができる。

現生種成体頭蓋、および胎児の比較解剖学的・発生学的検討により、クジラヒゲは、いままで説明されてきた横口蓋ヒゲが変成したものではなく、歯周組織に由来するものであることが明らかになった。

クジラヒゲは、ミンククジラ(およびクロミンククジラ)において、胎児期の未萌出の歯列の内側の歯槽

堤上皮から発生し、歯槽堤の後方4分の1のあたりから形成が始まり、成体では上顎骨歯槽突起上に生えそろうことになる。

4. 化石標本の検討

1) 漸新世のヒゲクジラ

現生種での知見を手がかりに、AMP14: *Morawanocetus* sp.の形態を整理すると図9のようになる。

ドルドン類に比べると形態的退化はみられるものの、AMP14の歯列は基本歯式をもつ異形歯性をしめす。歯冠の咬耗は認められない。前歯部の歯間は大きく、臼歯部では小さい。臼歯列内側の上顎骨腹側面には前後に長い盆状の凹みがあり(線画で桃色の範囲)が形成されたとみて間違いはない。機能的には濾しとり

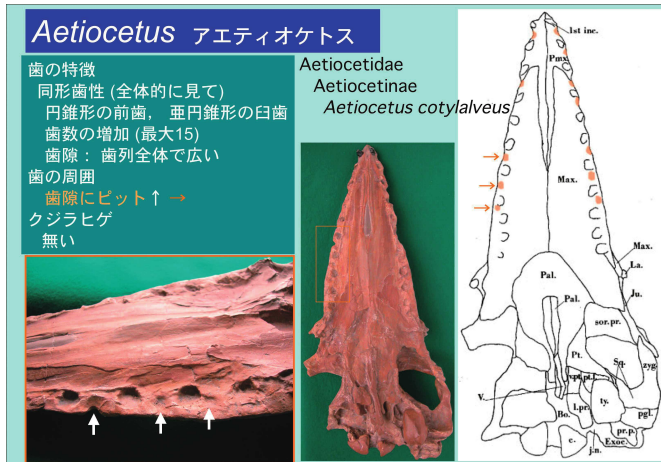


図10 漸新世のヒゲクジラ2：Aetiocetusの歯とその周辺の形質

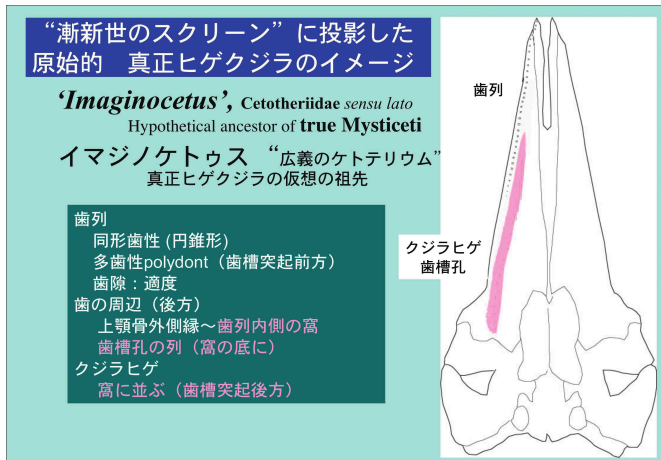


図11 漸新世のヒゲクジラ3：'Imaginocetus'の歯とその周辺の形質

式の摂餌を想定できる。

一方、アエティオケトウス科 Aetiocetidae のもう一つの派生的亜科 Aetiocetinae では様相がことなる。この亜科では、歯は、おおまかに見て同形歯性で、錐状～垂錐状の歯が広い隙間をあけて配列する。模式種 *Aetiocetus cotylalveus* Emlong, 1966では、歯隙に浅いくぼみがあり、対合歯をうけるピットとみられる。歯の間隔をこえるような凹みや歯槽孔は認められない (図10)。隙間をあけて配列した錐状の歯はある程度のサイズの餌動物をかみついで捕獲し丸呑みする摂餌を想定できる。

歯のあるヒゲクジラと真正ヒゲクジラ類をつなぐために、漸新世における真正ヒゲクジラ類の直接の祖先を想定してみた。Imaginocetus と命名した仮想のクジラは、同形歯性 (単咬頭性)、多歯性 (polydont)、歯

列内側の歯肉にクジラヒゲ、歯は近心にクジラヒゲは遠心に偏在 (歯は後方から消失傾向、クジラヒゲは後部から形成)、上顎骨腹側面の歯列内側に近遠心に伸びる盆状のくぼみ、くぼみの底に歯槽孔の列、という形質を持つ (図11)。すなわち、ミンククジラの胎児でみられる歯の形成・吸収とクジラヒゲの後方からの形成という形質を成体において備えている群が存在したという想定である。真正ヒゲクジラの食性をもっていたと想定できる。

2) バシロサウルス類

ヒゲクジラ類の直接の祖先とされるバシロサウルス科の頭蓋には、摂餌機能に関連して、従来あまり重視されなかった興味深い現象がある。顎を閉じたとき、上下の歯列の内外の位置関係が、顎前方と後方とで交差し、前後で「かみ合わせ」が異なることである。

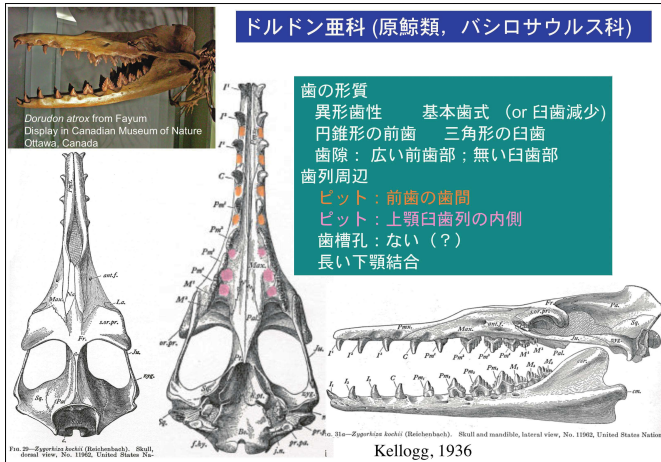


図12 原鯨類ドルドンの歯とその周辺の形質

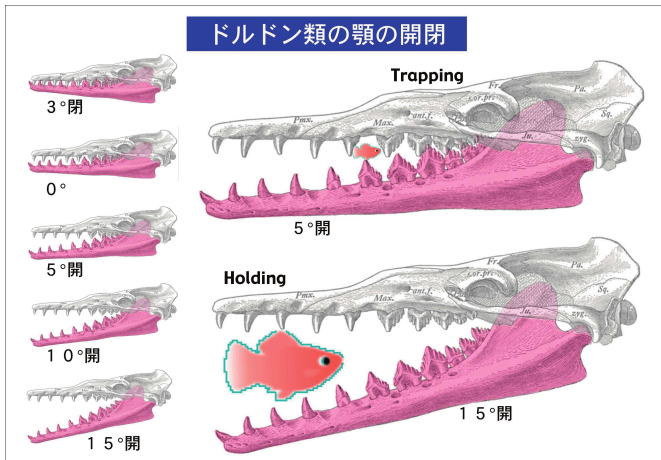


図13 ドルドンの推定摂餌様式

ドルドンの前方の歯の間には大きな間隙があり、顎を閉じると上下の歯は指交関係になり、向き合う顎骨の歯隙の外側に歯の先端が収まる凹みができる(図12, 橙色で示した。Kellogg (1936) は、上顎の凹みに対して pits for reception of mandibular teeth と記述している)。ところが、下顎の歯列は、上顎第1小白歯と第2小白歯の間の間隙から内側に移り、上顎臼歯部内側の上顎骨腹側面に深い凹みを形成する(図12, 桃色で示した。おなじく、cavity for reception of apex of mandibular Pm 2 との記述がある)。このように、ドルドンでは、上下の歯は、前方では互い違いに配列することにより、後方では内外に位置をずらすことにより、顎を閉じたとき上下の歯は互いに接触することはない。

ドルドンにおいては、顎前半部が前後に長く幅が狭

いことや、閉口時に位置を誘導する食肉類の犬歯のような大きな歯がないことから、下顎を側方にずらして臼歯部で餌動物を剪断することは考えにくい。Kellogg (1936) が図示したドルドンの頭蓋は下顎を水平に引き下げた状態で描かれている(図12)。図上で、下顎を関節状態に戻し、顎の開閉を試してみた(図13)。図中の、「0°」としたものは、下顎を平行移動し顎関節を関節状態にしたものである。その上下の小さい図では、「0°」を基準に僅かずつ顎を開閉させた(最上段の「3°」閉じた図では顎は完全には閉じていない)。大きな図で示したように、下顎を閉じた状態から20°ほど開くとある程度大型の餌動物を噛んで保持することができる。突き刺すように強く噛んだか、柔らかく捕らえるにとどまったかについては確かな見解はないが、おそらく、大きなものをちぎるこ

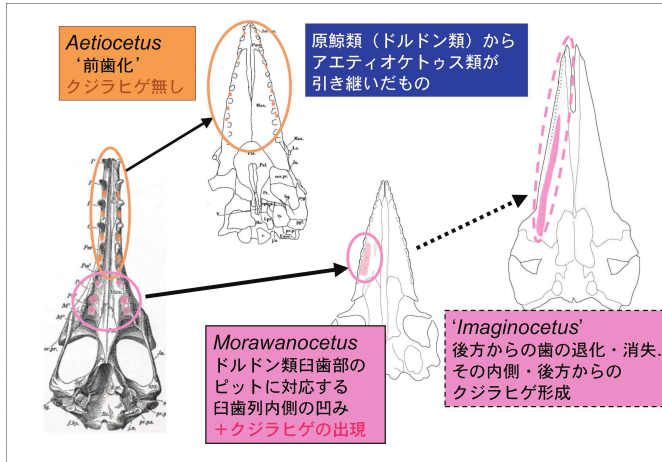


図14 原鯨類から歯のあるヒゲクジラが引き継いだもの

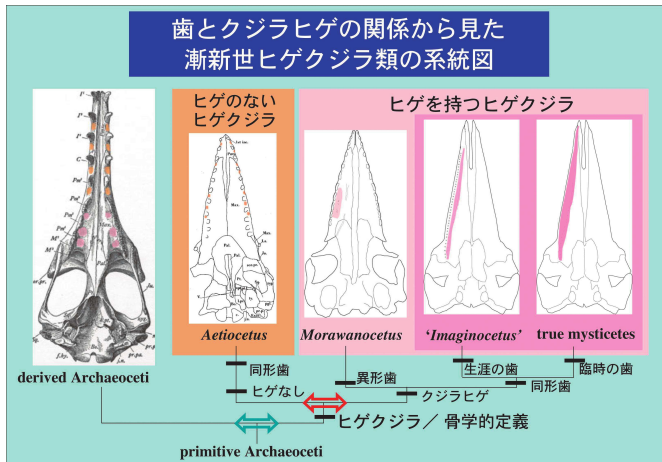


図15 歯とクジラヒゲの関係からみた漸新世ヒゲクジラ類の系統図

とはせず、一口で飲み込める大きさの餌動物を捕獲したと見ている。一方、「5°開」の図に示したように餌動物が小さい場合は、前歯でも臼歯でも歯で噛むことは困難である。小さい餌動物を捕獲するには、顎を数度開いた状態で、臼歯の三角形の歯冠が上下の歯で交互に並び、かつ、歯列として内外の関係にあることを利用して、口腔内にトラップすることができる。群れを捉える方式 (lunge feeding) も泳ぎながらすくい取る方式 (skim feeding) もありうる。

3) ヒゲクジラの出現

バシロサウルス科の異形歯性・咬合様式を機能的に解釈すると、前歯での「かみつき」と臼歯での「濾しとり」の2様式を想定できる。ここから分化したアエティオケトゥス類において二つの亜科の摂餌機能は図14のように考えられる。

Aetiocetus は、ドルドン類の前歯の形態と機能を全顎に広げ、ほぼ同形歯性・錐状歯でかみつき食を發展させた (前歯化)。一方、*Morawanocetus* は臼歯部の機能を發展させ、臼歯内側に新しい器官「クジラヒゲ」を創出して「濾しとり食」に向かった。

Morawanocetus における濾しとり食が出現すると、歯の形態の単純化・顎の拡張による多歯性 (polydont) の出現・後方からの歯の消失・後方からのクジラヒゲ域の拡張が起こって急速に真正ヒゲクジラに進化していった、とのストーリーが描ける (図14)。

ヒゲクジラ出現期、すなわち、漸新世におけるヒゲクジラの系統図を図15のように試作した。ヒゲクジラの出現においてクジラヒゲの形成が要となるとの前提のもとに、原鯨類との分岐はヒゲクジラを規定する骨学的形質のみを考慮する (緑色矢印)。次の段階で、

原鯨類最後のバシロサウルス科で出現した「濾しとり食」を発展させる方向と、そうでない方向の二つに分岐する(赤色矢印)。

5. まとめ

歯のあるヒゲクジラは、原鯨類から真正ヒゲクジラ類への移行の実態を明らかにする存在として注目されてきた。期待された「栄養孔」は、AMP14で確認することができた。しかし、その意義を生かすには、現生種の形質を正しく認識直す必要があり、骨学的再検討、胎児の解剖などの成果が重要な役割を果たした。また、新しく判明した歯のあるヒゲクジラの形質を軸に、原鯨類から分化して漸新世に多様化を見せた初期のヒゲクジラ類の機能的評価や系統についても展開できる可能性を得ることができた。

今後は、取り組んできたテーマについてより精密な検討を進めるとともに、地球規模の環境変化とからむ漸新世の古生態学、クジラヒゲ形成の発生学や分子生物学など、多様な視点から総合的にヒゲクジラの出現を追求することが課題である。

最後に、丁寧な査読の上、有益な助言をいただいた笹川一郎氏(日本歯科大学)に厚く御礼申し上げる。

引用文献

- Barnes, L. G. (1976) Outline of eastern North Pacific fossil cetacean assemblages. *Systematic Zoology* **25**, 321-343.
- Barnes, L. G. (1987) Aetiocetus and Chonecetus, primitive Oligocene toothed mysticetes and the origin of baleen whales. *J. Vert. Paleont.* **7** (Suppl. To 3), 10A.
- Barnes, L. G., Kimura, M., Furusawa, H. and Sawamura, H. (1994) Classification and distribution of Oligocene Aetiocetidae (Mammalia; Cetacea; Mysticeti) from western North America and Japan. *The Island Arc* **3**, 392-431.
- Berta, A., Sumich, J. L. and Kovacs, K. M. (2006) *Marine Mammals – Evolutionary Biology*. 2nd ed., Elsevier, Burlington, 547 pp.
- Bhussry, B. R. (1976) Development and growth of teeth. In: Barsker, S. N. (ed) *Orban's Oral histology and embryology*, pp. 23-44, C.V. Mosby, Saint Louis.
- Emlong, D. P. (1966) A new archaic cetacean from the Oligocene of northwest Oregon. *Bull. Museum of Natural History, Univ. Oregon.* **3**, 1-51.
- Fordyce, E. and de Muizon, C. (2001) Evolutionary history of cetaceans: a review. In: Mazin, J.-M. and de Buffrénil, V. (eds) *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*, pp. 169-233, Verlag Dr. Friedrich, München.
- Fraser and Dooly, Jr. (2002) Baleen Whales, Archaic. In: Perrin, W. F., Würsig, B. and Thewissen, J. G. M. (eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*, pp. 73-75, Academic Press, San Diego.
- Ishikawa, H. and Amasaki, H. (1996) Development and physiological degradation of tooth buds and development of rudiment of baleen plate in southern minke whale, *Balaenoptera acutorostrata*. *J. Veterinary Med. Sci.* **57**, 665-670.
- 家畜解剖学分科会編 (1978) 家畜解剖学用語, 中央競馬会弘済会, 東京, 355頁.
- Kellogg, A. R. (1936) A review of the archaeoceti. *Carnegie Institution of Washington Publication* **482**, 1-366.
- 西脇昌治 (1965) 鯨類・鯨脚類, 東大出版会, 東京, 439頁.
- 森 於菟・小川鼎三・大内 弘・森 富 (1982) 総説・骨学・靱帯学・筋学. 分担解剖学1. 金原出版, 東京, 437頁.
- Rice, D. W. (2002) Baleen. In: Perrin, W. F., Würsig, B. and Thewissen, J. G. M. (eds) *Encyclopedia of Marine Mammals*, pp. 61-62 Academic Press, San Diego.
- Romer, A. S. and Parsons, T. S. (1977) *The vertebrate body*, 5th ed., Saunders, Philadelphia, 624 pp.
- Van Valen, L. (1968) Monophyly or diphyly in the origin of whale. *Evolution* **22**, 37-41.