

サメの歯の構造と発生に関する諸問題*

後 藤 仁 敏**

I ま え が き

筆者は1968年より「サメの歯の古生物学的研究」をテーマとして研究を進めてきた。その一部を本誌第3号に発表した¹⁾が、その中でサメの歯の組織に関する問題についてのべた部分には、その後かなりの文献の見おとしがあることがあきらかになった。

今回はそれをおきなう意味から、できるだけおおくの資料を集め、先学のおこなったサメの歯の構造と発生に関する研究を概括したいと思う。また、その中から重要と思われる問題点をみちびきだし、今後の研究のための参考にできればとも考えた。

したがって、本稿は筆者の研究を進める上での研究ノートの一部というべきものである。本稿の内容は東京医科歯科大学歯学部口腔解剖学教室の研読会において発表したものを骨子としている。日頃から御指導をたまわり、また発表の機会を与えていただいた桐野忠大・一条 尚 両教授、ならびに適切な御注意と御助言をたまわった教室員の方々に、ここに記して深い感謝の意を表する。

なお、浅学のため見おとしした文献や誤って理解した部分もおおくあるかと思われるので、御教示と御注意をいただければ幸である。

II 研究の歴史

1. サメの歯の外層に関する論争

すべての歯の古生物学はOwen(1840-1845)からはじまる、といつてよい。当

* 1972年6月19日受理 Masatoshi GOTO Problems on Structure and development of Shark teeth.

** 東京医科歯科大学歯学部口腔解剖学教室, Masatoshi Goto

時入手できた限りの現生と化石の脊椎動物の歯について、解剖・組織・発生学的に検討している。サメの歯については、外層は象牙細管が歯表に直行する方向にならんで走っているところの硬い、血管のない象牙質、または変形したエナメル質からなり、内層は血管象牙質 (Vaso-dentine) などからできているとしている。

つづいて、Heincke (1873) はエナメル質は歯の先端にあつて、象牙質ほど発達していないとし、サメの歯におけるエナメル質の存在を最初にしめした。これに対し、Leydig (1873) はサメの歯は固有のエナメル質をもたず、その外層は象牙質と同じ性質のものであるとのべた。以後、1972年の現在にいたるまで、サメの歯の外層がエナメル質であるのか、象牙質であるのかをめぐる論争が続けられるのである。

Hertwig (1874) の有名な論文は、サメの歯とウロコすなわち楯鱗 (Placoid-schuppen) は組織学的にも発生学的にも相同なもので、歯はサメのウロコから分化したものであるという仮説を提唱した。また、歯の外層は硬度が大で、もろく、光を強く屈折することからエナメル質であるとした。なお、硬鱗魚と楯鱗魚のウロコの構造については Williamson (1849) が、サメ類の口腔と喉頭の粘膜にみられる楯鱗については Steinhard (1920) が、後には Schmidt (1951) が研究をおこなっている。

Nunn (1882) は、歯の発生において、上皮細胞は基底膜の上に角質層をつくるが、エナメル質はつくらないとのべた。これに対し、Jäckel (1891) はサメの歯の外層は脊椎動物のうちでもっとも原始的なエナメル質で Placoinsschmelz とよんだ。一方、Röse (1898) は象牙質の外側には硝子象牙質 (Vitrodentine) があり、その外表にはエナメル表皮があるだけでエナメル質はないとした。また、Röse (1895) はラブカの歯の発生を観察している。

Tomes (1898) は、数種類の化石と現生の板鰐類と硬鱗魚の歯の構造と発生を詳しく観察している。それらの歯の外層は硝子象牙質でなくエナメル質とよぶが、哺乳類のエナメル質とは異なるものであるとした。すなわち、真性エナメル質とちがう点として、①エナメル質の中に象牙質の基質が入っている、②歯表に平行な層状構造がある、③空隙がある、の3点をあげている。一方、エナメル質と似ている点として、①硬さと光沢、②光の屈折性と偏光性、③脱灰後に残る有機物が少ない、④化石では象牙質の部分が褐色をしめすのに、この部分は白色のままである、⑤リン酸塩がおおく含まれている、の5点をあげている。要するに、物理化学的にはエナメル質に似るか、組織学的にはむしろエナメル質に似ていないのである。

Studnicka(1909)は、サメの歯の外層は硝子象牙質からなり、その中を走る線維はコルフの線維系(Korffsche Fasersystem)に相当するとした。一方、Mummary(1918)は、外層は真性エナメル質であるとするが、象牙小管の突起と歯の表面から入っている2系統の細管が貫くとのべた。また、Herrmann(1922)は、サメの歯は血管象牙質(Vasodentin)・硝子象牙質(Vitrodentin)・内上皮膜(Membrana epithelialis interna)の3要素からなり、エナメル質は存在しないとした。

Tomes(1923)の教科書では、サメの歯のエナメル質は有袋類やその他の魚類のエナメル質とともに有管エナメル質(tubular enamel)に分類されている。Mummary(1924)の教科書では、ネコザメとネズミザメの歯はともに前述の2系統の細管が走るエナメル質と、骨様象牙質(osteodentine)からなるとしている。

Weidenrich(1926)は、歯の外層はエナメル質様の高度に石灰化したものであるが、特殊な結晶化や小柱形成はみられないとした。

Bargmann(1933; 1941)は、ギンザメの歯板の構造を観察し、その外層は硝子象牙質(Vitrodentin)からなるとのべた。一方、Brettnacher(1939)は、全頭類の歯の外層はエナメル質であるとしている。また、Bargmann(1937)は、トビエイの歯板は硝子象牙質と外套象牙質(Manteldentin)からなるとしている。

Peyer(1937)は、サメの歯の外層はエナメル質でなく特殊化した象牙質であると考えた。Schmidt(1940)は偏光顕微鏡を用いてアオザメとミズワニの歯の構造を観察して、外層はエナメル質でなく、象牙質が特殊化した硬象牙質(Durodentin)であるとした。内層はアオザメでは梁柱象牙質(Trabeculardentin)、ミズワニでは普通象牙質(Normodentin)からなるとのべている。つづいてSchmidt(1947)は、トビエイの歯の硬象牙質中には、梁柱象牙質からくる小管が放射線維の中にいた象牙小管として貫いているのを観察した。また、Schmidt(1951)は、サメの楯鱗の外層はエナメル質でなく、硬象牙質であるとした。これらはともに偏光顕微鏡を用いた観察である。

Applebaum(1942)は、ホホジロザメとミズワニの歯の発生を詳しく観察している。その中で、エナメル質は哺乳類と同じように上皮性のエナメル芽細胞によってつくられ、象牙質とは屈折率のちがいで鋭い線によって境されている。このようなサメのエナメル管から、高等動物のエナメル質が由来したと考えた。

日本では、星野(1943)が最初に種々の魚類の歯の構造と運動を比較し、サメの歯は

歯小管が密に分岐している強力な被覆象牙質と、エナメル小柱をもつエナメル質からなるとしている。

2. 「中胚葉性エナメル質」説の登場

以上みたように、1873年から1943年までの論争は、サメの歯の外層がエナメル質であるのか象牙質であるのか、をめぐる争いであり、その中で象牙質であるとする考えから、硝子様象牙質とか硬象牙質という象牙質の概念がつくられてきた。

これに対し、Kvam(1946; 1950; 1953a)は新しいエナメル質の概念をつくりだした。すなわち、魚類の歯の発生においては、歯の先端の有機基質は歯乳頭の産物であるとし、その石灰化によってつくられた歯の外層を中胚葉性エナメル質(mesodermal enamel)とよんだ。この中胚葉性エナメル質は、魚類と両生類、および虫類の一部に存在するものである。その特徴は、①象牙質の形成に先行してつくられる、②基底膜(エナメル象牙境)の歯乳頭側に形成される、ことであるとした。

さらにKvam(1953b)は、アブラツノザメの歯の発生を観察して、歯の外層は中胚葉性エナメル質で、その基質は、歯乳頭の中胚葉性細胞中に存在する原線維が前膠原になったのちコラーゲンに変化してできたものであるとのべている。そして、この中胚葉性エナメル質の内側には、コルプの原線維が象牙質の最上部の形成に関与していることをみとめている。

一方、Lison(1946; 1949; 1954)は、サメの歯の外層は歯乳頭中の色素をもつ細胞の層の外側に形成されることから、外胚葉由来の真性エナメル質であるとしている。

また、Kerr(1955)はアブラツノザメとトラザメの歯の発生を光顕的に観察し、①内エナメル上皮の細胞分化の状態から、この細胞層が象牙芽細胞とともに、エナメル質の形成に関与していると考えた。②エナメル質はその石灰化が始まる前に完全に形成されることから、サメのエナメル質から哺乳類のエナメル質が由来したと考えた。

Poolle(1956)は、カスベの歯とウロコの構造を観察して、それらがエナメロイド(enameloid)と真性象牙質からなるとしている。このエナメロイドの概念は、後にPoolle(1967)でさらに詳しくのべられ、普通化されている。

Gross-Lerner(1957)は、ウバザメの歯の構造と発生を顕微鏡で詳しく観察している。歯はZahnspangeとZahnblattからなり、後者はさらにZahnlamelleとSackellamelleに分けられる。Zahnspangeは表面が薄い硬象牙質によっておお

われ、その内側には外套象牙質が歯髄をとりかこんでいる。Zahnblattは硬象牙質、外套象牙質・梁柱象牙質からなる。これらの硬組織はすべて象牙芽細胞によってつくられるとしている。

西嶋ら(1958)は、ホシザメの歯の表層はヒトのエナメル質によく似た組織からなるが、内層の骨様象牙質からくる線維束によって貫かれているとしている。そして、この組織の表層部はエナメル芽細胞により、深層部は象牙芽細胞によってつくられるという、注目すべき考えをのべている。

Bertin(1958)は、サメの歯はエナメル質または硝子象牙質、真性象牙質、偽象牙質(Pseudodentine)、および骨様象牙質からなるとした。

Schmidt(1958)は、偏光顕微鏡を用いてサメの歯の構造をさらに詳しく観察している。サメの歯には、最表層を薄いterminal dentine(Glanzschicht)がおおい、つぎに象牙細管のterminal tuftsの存在する層があり、さらに放射線維radial fibersとそれに直交して走る縦走線維longitudinal fibersのみられる層があり、その深層部には色素顆粒の層があり、最内層は梁柱象牙質(骨様象牙質)からなるとしている。これは後のSchmidt and Keil(1958; 1971)の教科書においても、種々の例をあげて説明されており、サメの歯の外層はエナメル質でなく、terminal dentineとdurodentineという象牙質の変化したものであるといわれている。

伊法(1960)は、12種類の軟骨魚類の歯を比較解剖学的に研究し、歯は外部象牙質(ヒトの象牙質またはエナメル質に似る)、内部象牙質(象牙質または骨組織・セメント質に似る)の3つの硬組織からなるとのべている。

桐野(1961)の総説においては、系統発生の立場から脊椎動物の歯の構造と発生についてまとめられている。それによると、脊椎動物のエナメル質は無小柱エナメル質(サメを含む魚類一般)・均質エナメル質(両生類と虫類)・小柱エナメル質(哺乳類)に大別され、魚類のエナメル質の形成ではエナメル器がつくられず、その基質は上皮の側と中胚葉の側の両方からつくられ、石灰分の供給は上皮の側からおこなわれるものが多いとしている。また、象牙質はその構造から真性象牙質(細管象牙質)・象牙質・均質象牙質(硝子象牙質)・脈管象牙質(血管象牙質)・有梁象牙質(梁柱象牙質または骨様象牙質)に分類されるとし、サメの場合は外層象牙質が均質象牙質から、髄周象牙質が有梁象牙質からなるとのべている。このうち、好銀線維が主役として基質をつくるものが外層象牙質、発生が進ん

んで象牙芽の細胞の分化が完成すると主役が象牙芽細胞にうつり、好銀線維とともに基質をつくるのが髄周象牙質であるとしている。

3. 電子顕微鏡による観察の導入

1960年代に入ると、電子顕微鏡の開発により、光学顕微鏡に加えて電子顕微鏡を用いた研究がおこなわれるようになってきた。

北村(1960)および沢田(1960)は、アオザメとテンジクザメの歯の外層を光顕と電顕により観察している。歯の外層は外部象牙質、あるいは外部硬組織とよばれ、象牙小管の走向により内・外2層に区別される。内層にはコラーゲンに似た周期構造をもつ基質線維がみられるのに対し、外層にはケラチンに似た膜状物で包まれ結晶の集合からなる柱状物が観察されたとしている。沢田(1960)は、発生の最後にみられる歯小皮は間葉性のコラーゲン様のものであることから、その内部につくられるサメの歯の硬組織はすべて間葉由来のものであると考えた。

Sasso and Santos(1961)は、ミズワニの歯を電子顕微鏡を用いて観察し、そのエナメル質はヒトと同じアパタイトの微結晶と小柱様の構造をもつ真性エナメル質であり、象牙質は象牙細管中を象牙線維が走るヒトの象牙質と同じ構造をもつものとした。

Johansen and Burriss(1966)は、化石と現生のサメの歯のエナメル質を構成する微結晶の超微構造をあきらかにし、それが高等動物のエナメル質に似たものであると考えた。

Poole(1967)の総説では、軟骨魚類の歯の外層は高等動物のエナメル質と相同なものでなく、外胚葉性中胚葉から由来するもので、エナメロイド(enameloid)という別の硬組織に含まれるものであるとのべられている。この概念は、桐野(1969)およびHalstead(1969)などによってひきつがれている。すなわち桐野(1969)は、哺乳類や爬虫類のエナメル質を狭義のエナメル質とし、魚類にみられるような中胚葉性要素が大きく関与してできるエナメル質をエナメロイドとしている。サメの歯のエナメロイドは内・外2層にわけられ、外層はほぼ均質透明であるが、内層は石灰化度の低い放射線維とそれに直交して走る基質線維が観察される。象牙質は外層が真性象牙質、内層の大部分は骨様象牙質からなっている。また、サメの楯状鱗の表層は薄いエナメロイドでおおわれ、内部の大部分は骨様象牙質であるとしている。

Peyer(1968)の教科書では、エナメル質の4つの基準がしめされている。すなわち、①内エナメル上皮の細胞すなわちエナメル芽細胞によってつくられる、②最後に形成さ

れた層が最表層となるように遠心的につくられる、③中胚葉の領域にはつくられない、④複屈折をしめさない、ことである。したがって、サメの歯の外層はこれらの基準を満足しないため、エナメル質でなく、変形した象牙質の一種であると考えた。

Moss (1968; 1969) は、すべての脊椎動物の外骨格(皮膚骨や皮歯)は相同な過程でつくられ、その過程は "epidermal co-participation hypothesis" で説明できるとしている。すなわち、それらは外胚葉-外胚葉性中胚等の誘導的な相互作用によって形成され、その際、外胚葉がその組織の構造的な特徴を決定する第一義的な力をもつものと考えた。

Salomon (1969) は、メジロザメの歯の象牙質を組織化学的方法で研究した結果、それはヒトの歯の象牙質にきわめてよく似た構造をもつと述べている。

Kemp and Park (1969) は、スミツキザメの歯のエナメル質の発生を電顕により観察し、それは有管エナメル質として発達し、その中にはエナメル質の細長い六角形の微結晶の集合が、コラーゲンの束によってしきられているのがみとめられるとしている。

4. 物理・化学的および生化学的研究

古く平田・外海(1950)は、ホシザメの歯のエナメル質をX線カメラ・無機分析・研磨標本などにより検討している。そして、そのエナメル質はヒトのエナメル質とよく似た結晶化の進んだアパタイトの構造をしめすが、化学成分ではわずかのちがいがみとめられ、組織学的には象牙細管から分岐した細管により貫かれているとしている。

つづいてGlas (1962) は、イタチザメとネズミザメの歯のエナメル質を、マイクロラジオグラフィー・X線回析・赤外線吸収スペクトル・化学分析によって研究している。その結果、サメの歯のエナメル質は、アパタイトの微結晶の形と配列はヒトのエナメル質にきわめてよく似ているが、無機成分のほとんどが純粹の fluorapatite であるとのべている。

Zipkin and Gold (1963) は、現生や化石の種々の動物の歯からクエン酸を検出しており、200万年前のサメの歯の象牙質は0.0353%, エナメル質は0.0047% (ともに乾燥重量) のクエン酸を含むとしている。

Moss et al. (1964) は、サメの歯のエナメル質と象牙質、コイのウロコに含まれるタンパク質をアミノ酸分析している。サメのエナメル質とコイのウロコの ichthyl-eped in に含まれるタンパク質は、無脊椎動物の外胚葉性のコラーゲンのアミノ酸組成をしめすと考えた。

これに対し、Levine et al. (1966) は、Moss et al. (1964) の分析結果の誤りを正し、サメの成熟したエナメル質に含まれるタンパク質はコラーゲンとも、未成熟のヒトのエナメルタンパクとも、ちがったアミノ酸組成をしめす。すなわち、それはヒトとウシの成熟したエナメル質中のタンパク質に似たアミノ酸組成をしているとのべている。

5. 最近の研究から

Poole (1969; 1971) は、トラザメのエナメロイドの発生を電子顕微鏡で観察し、未成熟のエナメロイドにはコラーゲンがみられ、それが微結晶の沈着にしたがって消失することをみとめている。

Moss (1970) は、アブラツノザメと硬骨魚の歯の発生を光顕的に観察し、網としての魚類は外胚葉起源のエナメル質をもつと結論している。これらのエナメル質は線維性(有管性)のもので、小柱構造をしめさない。また、サメの歯の基底層は無細胞の骨組織からなり、このことから、板鰐類においてその間充織細胞が骨形成能力をもたないとするのは誤りであるとのべた。

これに対し、Grady (1970) はまったく正反対の結論を導いている。すなわち、アブラツノザメ・シユモクザメ・ホシザメなどの5種類の歯の発生を観察した結果、サメの歯の高度に鉱物化した組織はエナメル質でなく変形した象牙質の一種であるとした。そして、歯冠全体の有機基質は基底膜の歯髄側に象牙芽細胞によってつくられ、内エナメル上皮(inner dental epithelium)の役割は①象牙細胞の誘導、②歯冠の形態の決定、③歯を結合組織による吸収から保護する、の3点であるとしている。また、電顕的に歯の先端の有機基質は歯乳頭のまわりの象牙質とはことなるもので、コラーゲンと細網線維を欠いている。これは、Levine et al. (1966) の化学分析の結果と一致している。また、歯の基底層は歯髄でなくまわりの結合組織中から分化した細胞によってつくられ、象牙前質のようなものもみられないことから、この層をつくる細胞はセメント芽細胞とよんでよいとしている。さらに、外胚葉性エナメル質は両生類の幼生にはなく、両生類の親にはじめてみとめられることから、その形成は空気呼吸への適応において、その下の有機成分のおおい象牙質の脱水を防ぐためのものであるのではないかと考えている。

つぎに、Garant (1970) の電顕的研究によれば、アブラツノザメの発生途上の外層は、哺乳類のエナメル質によく似た六角形の微結晶からなり、その集合の間をコラーゲンの束がしきり(palisade)をなして走っているのがみとめられる。このエナメル質の基質

中には微結晶の沈着の場と思われる膜状の小嚢が観察された。一方、歯の内層はヒトの象牙質と同様のコラーゲンからなる象牙前質の石灰化によって形成される。したがって、サメの歯の外層は、変形した象牙質とされるよりも、エナメロイドとされるべきであり、①基底膜の歯乳頭側につくられる、②コラーゲンの束によって貫かれる、ことから、中胚葉起源のものではあるが、その有機基質の由来は不明であり、今後電顕による細胞構造的な研究がおこなわれない限り、中胚葉起源か外胚葉起源かを決定することはできない、と結論している。

Ripa et al. (1972) は、ハナザメの歯のエナメロイドを偏光顕微鏡・マイクロラジオグラフィー・走査型電子顕微鏡・X線回析の方法で研究している。エナメロイドには、放射線維（結晶の束）、縦走線維（結晶の束）、および象牙質から進入している突起の3つの構造物を含んでいるとしている。

6. 歯の交換と発育に関する研究

古くCawston (1938) は、数種のサメの歯の交換と顎の運動について研究している。つづいて、この研究はJames (1953) にうけつがれ、最近ではMoss, S. A. (1967) がハナザメにおける体長と歯の幅との相関関係をあきらかにしている。

7. サメの歯の系統に関する研究

化石のサメの歯を対象とした微細構造的な研究は、Owen (1840-1845) 以来、Tomes (1898), Zipkin and Gold (1963), Schweizer (1964), Johansen and Buriss (1966), Applegate (1967), Slaughter and Steiner (1968) などがある。

一方、サメの歯とウロコの構造から、軟骨魚類の系統や硬組織の進化について考察している研究がある。古くHertwig (1874) は前述のように歯はサメのウロコから由来したものだという説を提唱した。Ørvig (1951; 1966; 1967) は、化石の無顎類・板皮類・板鰓類の外骨格についての組織学的研究にもとづいて、下等脊椎動物における硬組織の進化を追求している。

Radinsky (1961) は、種々の化石と現生の軟骨性魚類の歯の構造の比較により、それらの間の系統関係を論じている。

Glikman (1964) は、サメの歯を2つのタイプにわけ、それによって軟骨魚綱を2つの下綱に分類した。すなわち、第1型 (Osteodonta 下綱) はエナメル質と骨様象牙質からなるもの、第2型 (Orthodonta 下綱) はエナメル質、真性象牙質、歯髄、および根象牙質 (rhizodentine) からなるものである。両者はともに古生代初期に共通の

先祖から分かれ、第1型は中生代に栄え、第2型は新生代になって栄えたものとしている。

前にも述べたが、Moss(1969)は、口腔の外胚葉-外胚葉性中胚葉の誘導的相互作用について系統発生的および比較解剖学的な観点から考察している。すなわち、脊椎動物の化石の記録から、歯牙発生は外胚葉-外胚葉性中胚葉の相互作用の最も初期の産物であるとし、他の脊椎動物の外骨格の形成もそれと相同の過程でおこなわれ、この相互作用はさらに一般的な外胚葉と中胚葉の内的関連のひとつとして考えられることから、歯牙発生の起源を系統発生的にとらえられるとのべている。

III ま と め

以上のような研究の歴史と現状から、つぎのような点が指摘できる。

すなわち、サメの歯とウロコは歯の比較解剖、比較発生、および古生物学上で、この130年間、常にきわめて重要な存在であったということである。いいかえれば、歯の起源と進化を解明する上で、サメの歯とウロコほど注目すべきものはない、と考えられる。

サメの歯の構造と発生に関する問題のなかで、その外層がエナメル質であるか象牙質であるかをめぐる論争が最も中心的なものであったし、現在でも未解決の問題である。

象牙質であるという説は、古くLeydig(1873)によつてはじめられ、硝子象牙質であるとした人に、Rose(1898), Studincka(1909), Herrmann(1922), Bargmann(1933; 1937; 1941)がいる。Peyer(1937; 1968)は特殊化した象牙質とした。つづいて、硬象牙質であるとしている説に、Schmidt(1940; 1947; 1951), Gross-Lerner(1957)があり、後にSchmidt(1958), Schmidt and Keil(1958; 1971)は、古くNunn(1882)はその外側に terminal dentine があるとしている。

発生学的に上皮の細胞によつてつくられないものであるとし、沢田(1960)は中胚葉性の産物と考え、最近ではGrady(1970)が象牙芽細胞のみによつてつくられるとのべている。

エナメル質であるとする説は、古くHeincke(1873)によつてとなえられ、Hertwig(1874), Jäckel(1891), Brethnacher(1939)によつてひきつがれた。Tomes(1898; 1923)は哺乳類のエナメル質とはちがう有管エナメル質とし、Mummary(1918; 1924)は2系統の線維をもつ真性エナメル質とのべた。

その中でエナメル小柱がないとした人にWeidenreich(1926)が、存在するとする

人に星野(1943)が、電顕的に小柱様構造をみとめた人にSasso and Santos (1961)がいる。

発生学的に、エナメル芽細胞によってつくられる外胚葉性のエナメル質であるとする説に、Applebaum(1942), Lison(1946; 1949; 1954), 最近のMoss (1970)がある。

Kvam(1946; 1950; 1953a; 1953b)は、エナメル質であるが中胚葉由来の基質によってつくられるものとし、中胚葉性エナメル質という用語をとなえた。これは後に、中胚葉性要素が大きく関与してできるエナメル質であるエナメロイドとして、Poole (1956; 1967)によって広められ、現在ではおおくの研究者によってエナメロイドとよばれるようになった。

一方、発生学的に、Kerr(1955)はエナメル芽細胞と象牙芽細胞がともに関与して形成されるものと考えた。また、西嶋ら(1958)はその表層部はエナメル芽細胞により、深層部は象牙芽細胞によってつくられるとしている。組織学的には、伊法(1960)は外部象牙質はサメの種類によって、①象牙質に似るもの、②エナメル質に似るもの、③その内層は象牙質に外層はエナメル質に似るもの、があるとしている。つづいて、北村(1960)と沢田(1960)は、電顕的にその内層にはコラーゲン様の基質線維が、外層にはケラチン様の膜につつまれた結晶の充満した柱状物がみられるとした。

物理・化学的には、平田・外海(1950)とGlas(1962)によって、エナメル質にきわめてよく似たものとされ、Levine et al.(1966)はその基質はエナメルタンパクに似たものであるとのべている。

最近の電子顕微鏡的観察によれば、その微結晶の形や大きさはエナメル質にきわめてよく似たものだが、その基質はコラーゲンであることがみとめられている(Kemp and Park, 1969; Poole, 1969; 1971; Garant, 1970)。その中で、Grady(1970)は歯の先端が非コラーゲンの基質からなるのを観察している。また、Garant(1970)は、その基質中に由来不明の小嚢を観察し、外胚葉起源か中胚葉起源かを決定するためには、その発生を細胞構造的に研究しなければならないとのべている。

以上のことから、今後この問題の解決のためには、サメの歯とウロコについて組織学および発生学的研究を物理・化学および生化学的研究と結合しつつ進めることが必要で、その中でもとくにエナメル芽細胞と象牙芽細胞の分化に注目することが重要ではないかと結論できる。

さらに、現生だけでなく化石のサメの歯とウロコも研究の対象とし、Hertwig(1874)

・桐野(1959; 1969)・rvig(1957)・Radinsky(1961)・Gli-
kman(1964)・Moss(1968; 1969)・Halstead(1969)などの研究
を総合的に発展させ、歯と硬組織の起源と進化を解明することが今後の大きな問題となってい
る。そのような研究を進めることによって生物の進化を細胞レベルであきらかにできるのでは
ないかと考えられる。

今回は筆者自身の研究については何もふれなかったが、以上のような系統発生(広い意味の
古生物学)の立場から、サメの歯とウロコの研究を進めてゆきたいと思う。

文 献

- Applebaum, E. (1942). Enamel of shark teeth. *J. Dent. Res.*, 21, 251-257.
- Applegate, S. P. (1967). A survey of shark hard parts. in: *Shark, skates, and rays* (John Hopkins Press, Baltimore), 37-67.
- Bargmann, w. (1933). Die Zahnplatten von *Chimaera monstrosa*. *Z. Zellforsch.*, 19, 537-561.
- (1937). Zur Frage der Homologisierung von Schmelz und Vitrodentin. *Z. Zellforsch.*, 27, 493-499.
- (1941). Über den Feinbau der Zahnplatten von *Chimaera monstrosa*. *Anat. Anz.*, 92, 180-183.
- Bertin, L. (1958). Denticules cufanes et dents. in: *Traite de zoologie* (Masson Paris), 13, 505-531.
- Brettnacher, H. (1939). Aufbau und Struktur der Holocephalenzähne. *Z. mikr.-anat. Forsch.*, 46.
- Cawston, F. G. (1938). Succession of teeth in sharks, Selachii. *Brit. Dent. J.*, 65, 573-580.

- Garant, P.R. (1970). An electron microscopic study of the crystal-matrix relationship in the teeth of the dogfish. *Squalus acanthias* L.. *J. Ultrastr. Res.*, 30, 441-449.
- Glas, J.-E. (1962). Studies on the ultrastructure of dental enamel. VI. Crystal chemistry of sharks teeth. *Odont. Revy*, 13, 315-326.
- Glikman, L.S. (1964). The Paleogene Selachians and their stratigraphical importance (Akad. Nauk., Moscow). (in Russian).
- Grady, J.E. (1970). Tooth development in sharks. *Archs. oral Biol.*, 15, 613-619.
- Gross-Lerner, H. (1957). Über Bau und Entwicklung der Reusenzähne von *Cefrhinus maximus* GUNNER. *Z. Zellforsch.*, 46, 357-386.
- Halstead, L.B. (1969). The pattern of vertebrate evolution (Oliver & Boyd, Edinburgh).
- Heincke, F. (1873). Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere. *Z. Wiss. Zool.*, 23, 495-591.
- Hermann, B. (1922). Die harten Zahngewebe der Vertebraten unter besonderer Berücksichtigung der Schmelz-Dentin-Streitfrage der Selachierzähne. *Corr.-Blatt Zahnartzte*, 48, 16-27, 30-61, 58-84.
- Hertwig, O. (1874). Über Bau und Entwicklung der Selachier. *Jena. Z. Natur.*, 8, 331-404.
- 平田俊一・外海啓一 (1950). 魚類, 板鰓目, 軟骨類の歯の enamel 質についての物理化学的研究. 第1報ホシザメ (*Cynias mazano*).
- 齒科医学, 14, 156-161.
- 星野恒夫 (1943). 魚類歯牙の構造に就て知見補遺 (演旨). 北越医学会雑誌, 58, 976.
- 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, 6(I), 1981-2002.
- James, W.W. (1953). The succession of teeth in Elasmobranch-

- chs. *Proc. zool.-Soc.-Lond.* , 123 , 419-474.
- Jäckel, O. (1891). Über mikroskopische Untersuchungen in Gebiet der Paläontologie.
- N.J.Min.Geol.Pal.* , 1 , 178-198.
- Johansen, E. and Burriss, J. (1966). Comparative ultra-structural study of crystallites from enamel of fossilized and intact shark teeth (Abstr. no. 79.). *Proc. int. Ass. dent. Res.* , 57.
- Kemp, N.E. and J.H. Park (1969). Fine structure of enamel and collagen in the crown of mineralizing teeth of the shark *Carcharhinus menisorrhah* (Abstr.). *Anat. Rec.* , 163 , 210 (Ab).
- Kerr, T. (1955). Development and structure of the teeth in the dogfish, *Squalus acanthias* L. and *Scyliorhynchus caniculus* L..
- Proc. zool. Soc. Lond.* , 125 , 95-114.
- 北村正和 (1960). アオザメの歯の光顕像と電顕像について, 三重医学, 4, 6(III) , 2198-2208.
- 桐野忠大 (1961). 歯ができるまで (その4). 系統発生立場から, 歯界展望, 18, 1447-1458.
- (1969). 歯の硬組織の比較発生.
- 魚類, 両生類, 爬虫類について (未完).
- 硬組織研究 (医歯薬出版, 東京), 361-381.
- Kvam, T. (1946). Comparative study of the ontogenetic and phylogenetic development of enamel. *Norske Tandlaegeforen*, 56, Suppl. , 1-198.
- (1950). The development of mesodermal enamel on piscine teeth. *K. norske vidensk. Selsk. Forh.* , 23 , 1-115.
- (1953a). The phylogenetic transition from mesodermal

- to ectodermal enamel.
- K. norske vidensk. Selsk. Forh., 26, 83-84.
- (1953b). On the development of dentin in fish. *J. Dent. Res.*, 32, 280-286.
- Levine, P.T., M.J., Glimcher, J.M., Seyer, J.I. Huddleston and J.W. Hein (1966).
Noncollagenous nature of the proteins of shark enamel.
Science, 154, 1192-1194.
- Leydig, F. (1873). Die Zähne einheimischer Schlangen nach Bau und Entwicklung. *Arch. mikr. Anat.*, 9, 1-35.
- Lison, L. (1946). Sur la nature de l'email dentaire chez les Selaciens. *C. r. Soc. Biol. Paris*, 140, 1239-1240.
- (1949). Recherches sur l'histogenèse de l'email dentaire chez les Selachiens. *Arch. Biol.* 60, 111-135.
- (1954) Les dents. in *Traité de zoologie* (Masson, Paris) 12, 791-853.
- Moss, M.L. (1968). Comparative anatomy of vertebrate demal bone and teeth. I. The epidermal co-participation hypothesis. *Acta anat.*, 71, 128-208.
- (1969). Phylogeny and comparative anatomy of oral ectodermal-ectomesenchymal inductive interactions. *J. Dent. Res. Suppl.* no. 5, 48, 732-737.
- (1970). Enamel and bone in shark teeth: with a note on fibrous enamel in fishes. *Acta anat.*, 77, 161-187.
- , S.J. Jones and K.A. Piez (1964).
Calcified ectodermal collagens of shark tooth enamel and teleost scale. *Science*, 145, 940-942.
- Moss, S.A. (1967). Tooth replacement in the lemon shark, *Negapion brevirostris*. in *Shark, skates, and rays* (John Hopkins Press, Baltimore), 319-329.

- Mummary, J.H. (1918). On the structure and development of tubular enamel of the Sparidal and Labridal. *Phil. Trans. Roy. Soc., Ser. B*, 208, 251-269.
- (1924). The microscopic and general anatomy of the teeth, human and comparative. 2nd ed. (Humphrey milford Oxford Univ. Press, London).
- 西嶋庄次郎・赤井三千男・伊法正雄 (1958). はしざめの歯牙硬組織微細構造について, 阪大歯誌, 3, 1, 98-104.
- Nunn, M. (1882). On the development of the enamel of the teeth of the vertebrates. *Proc. Roy. Soc. London.*, 34, 156.
- Owen, R. (1840-1845). Odontography. 2 vol. (Hippolyte Bailliere, London).
- r vig, T. (1951). Histologic studies of placoderms and fossil elasmobranchs. 1. The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. *Ark. Zool.* [2] 2, 321-454.
- (1966). Histologic studies of Ostracoderms, Placoderms and fossil Elasmobranchs. 2. On the dermal Skeleton of two Late Palaeozoic Elasmobranchs. *Ark. zool.*, 19, 1-39.
- (1967). Phylogeny of tooth tissue: evolution of some calcified tissues in early vertebrates. in Stuctural and chemical organization of teeth (Academic Press, New York), vol. 1, 45-110.
- Payne, J.L. (1938). Some notes concerning the jaws and teeth of fishes. *Brit. Dent. Journ.*, 64, 337-370.
- Peyer, B. (1937). Zahne und Gebiss. in Handbuch der Vergleichlich Anatomie (Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg), vol. 3, 49-114.

- (1968). Comparative odontology(Univ.Chicago Press , Chicago and London).
- Poole , D.F.G.(1956). The fine structure of the scales and teeth of *Raja clavata*. *Quart.J. micr. Sci.*, 97 , 99-107.
- (1967). Phylogeny of tooth tissues:enameloid and enamel in recent vertebrates , with a note on the history of cementum. in Structural and chemical organization of teeth(Academic Press , New York) , vol. 1 , 111-149.
- (1969). Collagen in dogfish enameloid(Abstr.).*J.Dent. Res.* , 48 , 1119.
- (1971). An introduction to the phylogeny of calcified tissues. in Dental morphology and evolution (Univ.Chicago Press , Chicago and London) , 65-79.
- Radinsky , L.(1961). Tooth histology as a taxonomic criterion for cartilaginous fishes. *J. Morph.* , 109 , 73-92.
- Röse , C.(1895). Über die Zahnentwicklung von *Chlamydoselache anguineus* Garm. *Morph. Arb.* , 4 , 193-206.
- (1898). Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirtbeltiere. *Anat. Anz.* , 14 , 21-31.
- Ripa , L.W. , A.J.Gwinnett , C. Guzman , D. Legler(1972). Microstructural and microradiographic qualities of lemon shark enameloid. *Archs oral Biol.* , 17 .163-173.
- Salomon , C.D.(1969). Dentin of *Carcharhinus milberti* (Shark):A comparative histological and histochemical study. *J.Dent.Res.* , 48, 196-205.
- Sasso , W.D.and H.D.S.Santos(1961). Electron microscopy of enamel and dentine of the *Odontaspis*(Selachii). *J.Dent.Res.* , 40 , 49-57.

- 沢田節生(1960). テンジクザメの歯の光顕像と電顕像. 歯の発生と外部硬組織の外層部に
見られる柱状構造物について, 三重医学, 4, 6(II), 2375-2388。
- Schmidt, W.J. (1940). Polarisations optische Untersuchung
schmelzartiger Aussenschichten des Zahnbeins von Fischen.
II. Das
porzellanartige Dentine (Durodentine) der Selachier. Z.
Zellforsch., 30, 235-272.
- (1947). Polarisationsoptische Untersuchung schmelzar-
tiger Außenschichten des Zahnbeines von Fischen. III. Das
Durodentin von *Myliobatis*. Z. Zellforsch., 34, 165-178.
- (1951). Polarisationsoptische Untersuchung Schmelzar-
tiger Außenschichten des Zahnbeines von Fischen. IV. Der
abgebliche Schmelz der Placoidschuppen. Z. Zellforsch.,
36, 198-221.
- (1958). Faserung und Durodentin-Metaplasie bei Fisc-
hzähnen. Anat.
Anz., 105, 349-359.
- Schmidt, W.J. and A. Keil (1958). Die gesunden und erkrank-
ten Zahngewebe des Menschen und der Wirbeltiere im
Polarisationsmikroskop. (Hanser, München).
- Schmidt, W.J. and A. Keil (1971). Polarizing microscopy of
dental tissue (Pergamon Press, Oxford).
- Schweizer, R. (1964). Die Elasmobranchier und Holocephalen
aus den Nusplinger Plattenkalken. Palaeontographica, Abt
A, 123 58-110.
- Slaughter, B.H. and M. Steiner (1968).
Notes on rostral teeth of ganopristine sawfishes. J.
Daleout., 42, 233-239.
- Steinhard, O. (1902). Über Placoidschuppen in der Mund- und
Rachenhöhle der Plagiostomer.

Arch. Naturgesch. 69.

Studnicka, F.K. (1969). Zur Lösung der Denfinfrage. *Anat. Anz.*, 34, 481.

Tomes, C.S. (1898). Upon the structure and development of the enamel of elasmobranch fishes. *Phil. Trans. R. Soc., Ser. B*, 190, 443-464.

—— (1923). A manual of dental anatomy. Human and comparative. 8th ed. (Churchill, London).

Weidenreich, F. (1926). Knochenstudien 5. Über den Schmelz der Wirbeltiere und seine Beziehungen zum Zahnbein. *Z. Anat. Entw. Gesch.*, 79, 292-351.

Widdowson, T.W. (1939). Special or dental anatomy and physiology and dental histology. Human and Comparative. vol. II, Comparative dental anatomy. 6th ed. (Johnbale, sons. & curnow, London).

Williamson, W.C. (1849). On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish.

Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 139, 435-475.

Zipkin, I. and R.S. Gold (1963). The citrate content of teeth. *Proc. Soc. Exptl. Biol. Med.*, 113, 580-584.

頁	行	誤	正
19	29	管から,	質から,
20	6	硝子様象牙質	硝子象牙質
	10	および 虫類の一部に	および爬虫類の一部に
	27	普通化されている。	普遍化されている。
21	9	(Pseu dodentine)	(Pseudodentine)
	21	に似る)の3つの硬組織	に似る), 基底部象牙質(骨組織・セメント質に似る)の3つの硬組織
	24	均質エナメル質(両生類と 虫類)	均質エナメル質(両生類と爬虫類)
	27	・ 象牙質	・ 緻密象牙質
22	1	象牙芽の細胞	象牙芽細胞
	9	包まれ結晶	包まれた結晶
23	6	—— 外胚葉性中胚等の	—— 外胚葉性中胚葉の
25	22	Ørvig(1951;	Ørvig(1951;
26	20	は, 古く(Nunn(1882)はその外側に	は, その外側に
	22	発生学的に	古くNunn(1882)は発生学的に
28	1	・ rvig(1957)	Ørvig(1967)
29	3	<i>acanthias</i> L.	<i>acanthias</i> L.
	8	stratigraphical	stratigraphical
	9	<i>Archs. oral</i>	<i>Archs. oral</i>
	12	<i>Cetrhinus</i>	<i>Cetrhinus</i>
	20	<i>Corr-Blatt Zahnartzte</i>	<i>Corr-Blatt Zahnartzte</i>
30	11	<i>Anat. Rec.</i>	<i>Anat. Rec.</i>
	15	<i>culus</i> L.	<i>culus</i> L.
	21	(1969)。	(1969)。
	25	<i>Norske Tandlaegeforen.</i>	<i>Norske Tandlaegeforen</i>
	28	<i>K.norsk vidensk.</i>	<i>K.norske vidensk. Selsk. Forh.</i>
	29	<i>Selsk. Forh.</i>	
	2	<i>K.norske vidensk. Selsk. Forh.</i>	<i>K.norske vidensk. Selsk. Forh.</i>
	3	<i>J. Dent.</i>	<i>J. Dent.</i>

頁	行	誤	正
	8	<i>Suence</i>	<i>Science</i>
	10	Ban	Bau
	12	C. r. Soc. Biol. Paris	<i>C. r. Soc. Biol. Paris</i>
	19	<i>Acta anat.</i>	<i>Acta. anat.</i>
	22	<i>Res. Suppl.</i>	<i>Res. Suppl.</i>
	25	S. J. Jonen	Moss, M. L., S. J. Jones
	27	<i>Science</i>	<i>Science</i>
	30	Baltimorf	Baltimore
32	14	rvig, T. (1951)	Ørvig, T. (1951)
	17	Ark. Zool.	<i>Ark. Zool.</i>
33	4	<i>Raja clavata</i>	<i>Raja clavata</i>
	16	carfila ginous	cartilaginous
	16	<i>J. Morph.</i>	<i>J. Morph.</i>
	30	pis(Selachii)	<i>pis(Selachii)</i>
34	6, 7	Z. Zellforsch.	<i>Z. Zellforsch.</i>
	10		
	13	abgebliche	angebliche
	24	Potaeontgraphica	<i>Paleontographica</i>
	28	<i>Dalcoout.</i>	<i>Paleont.</i>
35	2, 3	Anat. Anz.	<i>Anat. Anz.</i>
	11	Z. Anat. Entw. Gesch.	<i>Z. Anat. Entw. Gesch.</i>
	15	sons. r curnow	sons & curnow
	21	<i>Proc. Soc.</i>	<i>Proc. Soc.</i>

次の頁の行と行を続ける

28頁の9行と10行, 17行と18行, 20行と21行, 25行と26行。

29頁の24行と25行。

30頁の3行と4行, 15行と16行, 21行と22行と23行, 28行と29行。

31頁の1行と2行, 6行と7行, 25行と26行。

32頁の7行と8行, 10行と11行, 15行と16行, 20行と21行。

33頁の4行と5行, 28行と29行。

34頁の5行と6行, 16行と17行, 26行と27行, 30行と35頁の1行。

35頁の10行と11行, 18行と19行。