

アユ, *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK et

SCHLEGELの歯の発生と交換について

笹 川 一 郎 *

1. はじめに

アユ(*Ayu, Plecoglossus altivelis* TEMMINCK et SCHLEGEL)はサケ亜目(Suborder Salmonidae)に属し、ワカサギやシシャモなどの属するキュウリウオ科(Family Osmeridae)に最も近縁であるが、この1種のみでアユ科(Family Plecoglossidae)が設けられ、形態に特徴のある魚である。櫛状歯(Comb-like teeth)は、中でも重要な特徴のひとつである(Chapman, 1941; 松原, 1971)。

アユは成長の過程で口腔内に存在する歯が大きく変化する事が古くから注目されていて、これは食性の転換と密接に関連している。すなわち、仔稚魚期に海で生活している時は動物性プランクトンを摂食し、口腔内には円錐歯が萌出しているが、成長して川に登るころになると、顎骨の変形や舌唇(tongue lappet)の形成が起こり、同時に円錐歯の一部が消失し、代って櫛状歯や前上顎歯(prem-axillary teeth)が萌出して、歯の構成も大きく変化する。こうした変化後、歯と口腔の形態は、川底の石に付着した藻類をけづり取るという食性に良く適応したものになる(松井, 1938; Chapman, 1941a; Iwai, 1956a, 1962; 古野, 1969; 駒田, 1975, 1978)。このような食性の変化と関連した歯の形態の差異や成長過程における変化は非常に興味深いので、本論では食性転換の前の段階の円錐歯と後の段階の櫛状歯と前上顎歯の差異、歯の構成が変化する時の機構、成魚期の食性に良く適応した櫛状歯の形態と交換について検討した。

一方、アユの分布する地域は日本列島(北海道天塩川、湧沸川以南)を中心に、他は朝鮮半島、台湾、中国南部の一部に限られ、アユは日本列島

の河川の特産(固有要素)と言っても良い魚である。さらに、アユの生活史は、日本列島の河川の地理的特徴と深く結びついている。したがって、アユの種の成立と第4紀における日本列島の成立とは切り離せない関係にあると考えられる(友田, 1974)。また、アユの成魚に見られる「なわばり」を作る行動は氷河期の生態的レリックと考えられている(川那部, 1972)。この様に第4紀における日本列島の成立や気候の変動から生み出された魚であるアユの系統発生について、本論では直接の検討はできないが、歯の個体発生を検討することは、系統発生の考察に対し、重要な資料を提供することになると考えられる。

2. 材料と方法

新潟県水産試験場村上支場で人工孵化後飼育中の仔稚魚を、孵化から放流まで、約1カ月おきに採集し、全長8mmから70mmの間(孵化後約1カ月から7カ月まで)を主に使用した。成魚は新潟県内の河川より採集した、孵化後約10カ月と推定される全長80~85mmと150~180mmのもの、および、養殖された全長180~185mmのものを使用した。

材料は10%ホルマリンまたは10%中性ホルマリンで固定後、骨と歯の形成状態を観察するため、アリザリンレッドS染色透明標本を作成、またはソフテックスCSM型で全身の軟X線写真を撮影した。組織学的観察のため、固定後、5%ギ酸で脱灰。通法に従ってパラフィン包埋、連続切片を作製、主にH-E染色、アザン染色をほどこして顕微鏡で観察した。また未脱灰の頭部をポリエステル樹脂に包埋し、薄切し、厚さ40~60μmの研磨標本を作製、マイクロラジオグラムを撮影した。走査電顕による観察のため、10%中性ホルマリン固定、5%グルタルアルデヒド固定、5%グルタルアルデヒドと2%オスミウム酸二重固定の

Sasagawa, I.: The development and replacement of the dentition in Ayu, *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK et SCHLEGEL.

* 日本歯科大学新潟歯学部口腔解剖学教室

表1. 仔稚魚期の成長段階の区分

区 分	全 長 と 月 令	形 態 的 特 徴	東 (1964) との対比
仔 魚 期	・ 8 ~ 20 mm ・ 孵化後約3カ月まで	背鰭, 臀鰭, 脂鰭, 尾鰭が分化する。	$B_1 \cdot B_2$
シラス型 仔 魚 期	・ 20 ~ 45 mm * 1 ・ 2カ月目から6カ月目まで	腹鰭の原基が出現し, 背鰭, 臀鰭の軟条は定数に達する。 歯骨, 上顎骨などの一部が骨化し始める。	$C \cdot D_1$
稚 魚 期	・ 45 ~ 70 mm * 2 ・ 6カ月目から放流まで	骨格系の形成, 鱗の形成がおこる。 体表に色素が多く出現する。	$D_2 \cdot E$

* 1. 月令に重複があるのは個体により成長速度の差があるためである。

* 2. 材料の関係で上限は放流時点までとなっている。

表2. アユの成長にともなう歯の発生と歯数の変化

孵化後 の月令 (月)	歯 種 全 長 (mm)	櫛 状 歯 片 顎 の 櫛 状 歯 数 (1 櫛状歯中の萌出板状歯数)		前 上 顎 歯 萌 出 歯 数 (未萌出歯も 加えた数)	歯骨歯 *	鋤骨歯 *	口 蓋 骨 歯 *	翼 骨 状 歯 *	咽 舌 骨 歯	咽頭歯 *	成 長 の 段 階
1	8-12				T.G.	T.G.	T.G.	T.G.	T.G.		<仔 魚>
2-3	15-20				"	"	"	1-7	0-3		← 腹鰭の出現
2-4	20-25	T.G.	T.G.	T.G.	"	"	"	10-23	3-12	0-11	
3-4	25-30	"	"	"	"	"	"	15-21	13-17	4-17	<シラス型仔魚>
3-5.5	30-35	"	"	"	0-3	"	0-3	23-36	21-30	15-31	
4-5.5	35-40	0-5	"	(0-6)	0-11	0-4	2-5	27-40	28-30	18-19	← 鱗の形成
5-5.7	40-45	7-8	0-4	(3-12)	15-17	2-5	3-5	27-28	27-32	17-28	
6.5-7	45-50	10-12(1-6)	6-8 (1-7)	1 (6-15)	16-30	2-4	1-4	26-50	27-43	23-28	
6.5	50-55	10-13(1-8)	6-10(1-8)	1 (6-15)	10-30	1-4	1-7	23-34	31	25-30	<稚 魚>
6.5	55-60	12-13(4-13)	8-10(1-13)	1 (12-14)	3-10	1-3	0-2	30	46	21	
6.5	60-65	11-12(4-16)	9-10(5-19)	1 (12-15)	9	2	0	41	41	23	
6.5	65-70	14 (3-16)	11-12(3-18)	2 (16)	2	1	1				
10	80-85	12-15(10-20)	13-14(10-22)	4-5 (11-14)	0	0	0	30-60	50-80	16-27	
☆(5.5)	110-115	13 (9-17)	11 (2-18)	7 (19)	0	0	0	48	61	28	<成 魚>
10	150-180	13-15(17-19)	13-15(17-20)	7-13(14-22)	0	0	0	36-52	54-67	12	
10	180-185	13-14(16-20)	13 (16-20)	5-9 (14-15)	0	0	0	41-51	60-68	37	

T.G.: 歯胚 ☆: 人工飼育中に通常よりもいちじるしく成長の進んだ個体の場合

——: 萌出 * : 左右対になっている歯は両方合計した数を表わす。咽頭歯は全部を合計した総数を表わす。

材料を用い、エタノール脱水、酢酸イソアミルで置換、臨界点乾燥、CとAuまたはAuのみ蒸着し、走査電顕で歯の形態、表面構造を観察した。

3. 観察結果

A. 仔稚魚期の形態的变化について

成長段階を示す尺度には全長(total length)を用い、仔稚魚期を全身の形態変化により、表1の様な成長段階に区分した。

B. 歯の形態と発生

アユの口腔内には8種類の歯が存在する。すなわち、翼状骨歯・咽舌骨歯・咽頭歯・鋤骨歯・口蓋骨歯・歯骨歯・櫛状歯・前上顎歯である。これらの歯の発生をまとめると、表2の様になり、代表的な段階の口腔の状態を図1に示す。

この結果より、アユの歯は、形態と発生してから口腔内に存在する期間の差によって、次の3群に区分することができる。

a群：翼状骨歯・咽舌骨歯・咽頭歯

b群：歯骨歯・鋤骨歯・口蓋骨歯

c群：櫛状歯・前上顎歯

次にそれぞれの群の特徴について記載する。

1) 翼状骨歯、咽舌骨歯、咽頭歯

翼状骨歯は中翼状骨(まれに翼状骨)、咽舌骨歯は咽舌骨と上基鰓骨、咽頭歯は第3咽頭鰓骨、第4上鰓骨と第5角鰓骨上に存在する、鉤状または単純な形態の円錐歯で、歯根は基底にある骨と骨性結合する。歯胚は個々に上皮組織が間葉組織に陥入することで発生する。全長15~25mmの仔魚期からシラス型仔魚期の初期にかけて歯胚が発生し、歯が形成される。翼状骨歯・咽舌骨歯は成長が進むに従って歯数を増し、稚魚期の後期から成魚期にかけて数が最も多くなる。咽頭歯は稚魚期に最も歯数が多くなり、成魚ではやや少なくなる傾向がある(図1, 17, 26, 27参照)。

2) 歯骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯

歯骨歯は歯骨、鋤骨歯は鋤骨、口蓋骨歯は口蓋骨上に存在する。単純な形態の円錐歯で、歯根は基底の骨と骨性結合をする。歯胚の発生も先の円錐歯群と同様に、個々に上皮組織が陥入することで始まる。全長15~20mmの仔魚期に最初の歯胚が認められるが、歯が形成され、萌出するのは全長30~40mmの時期である。稚魚期の初期まで歯数は増加する。しかし、全長50~55mmから、歯骨歯は櫛状歯が萌出するため歯骨の上縁が吸収されるの

に伴って近心側より消失し、鋤骨歯と口蓋骨歯は後続の歯胚が形成されず、歯数が減少していく。これらの歯は成魚ではまったく認められない(図1, 5, 8, 12, 13, 16, 24, 25, 27参照)。

3) 櫛状歯、前上顎歯

櫛状歯は上下顎の顎縁、前上顎歯は上顎前端的吻部下縁に存在する。櫛状歯は鉤状の小歯が多数集合して櫛状を呈し、前上顎歯は先端の尖ったシャベル状で、それぞれ独特な形態を示す。また、櫛状歯の歯周組織には特異な構造が認められ、前上顎歯は特別な支持装置を持たず骨と結合もしない。さらに、櫛状歯は特徴のある交換をおこなう。歯胚の発生については、歯堤が伸び出して次々と歯胚を形成し、歯堤でつながれた歯胚の列(歯族, tooth family)を形成する。発生の時期は遅く、歯胚は全長20~25mmで認められるが、硬組織が形成され始めるのは全長35~40mmで、櫛状歯の萌出は全長45~50mm、前上顎歯は最も遅く、全長50~55mmである。これらの歯は成魚において最も発達する(図1, 4, 5, 6, 7, 8, 15, 18, 19, 20, 23参照)。

C. 稚魚期に見られる口腔領域の形態変化

全長45mm以前のシラス型仔魚期では、いわゆるシラス型の体型を呈し、歯の存在する部位の薄い膜性骨以外には骨の形成は見られず、骨格の大部分は軟骨である。口腔内には、翼状骨歯、咽舌骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯、歯骨歯、咽頭歯の各円錐歯が萌出し、上下顎で対向する。

全長45mm以上の稚魚期に入ると、全身の骨格系がほぼ完成され、鱗も形成される。櫛状歯の萌出が始まり、平行して下顎には舌唇が形成される。前上顎吻部が肥大して下顎側に垂れ下がり、下縁に前上顎歯が萌出して来る。一方、歯骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯は歯数が減少、消失する。また、全長60mmでは左右の歯骨は前端正中部が結合し、下顎全体の形は放物線状であるが、全長70mmでは、正中部が開離し始め、成魚では開離が広がり、下顎前端は角ばり、櫛状歯の歯列の存在する顎縁は直線となる。

以上の様な口腔領域の変化は主に全長45~70mmの稚魚期におこる(図1, 4, 5, 6, 7参照)。

D. 櫛状歯の形態、発生および交換について

櫛状歯は肉眼的な形態が「櫛状」に見えるため、その名称が付けられたもので、実際には1本の歯ではなく、多数の小歯が集合して1本の歯の様に

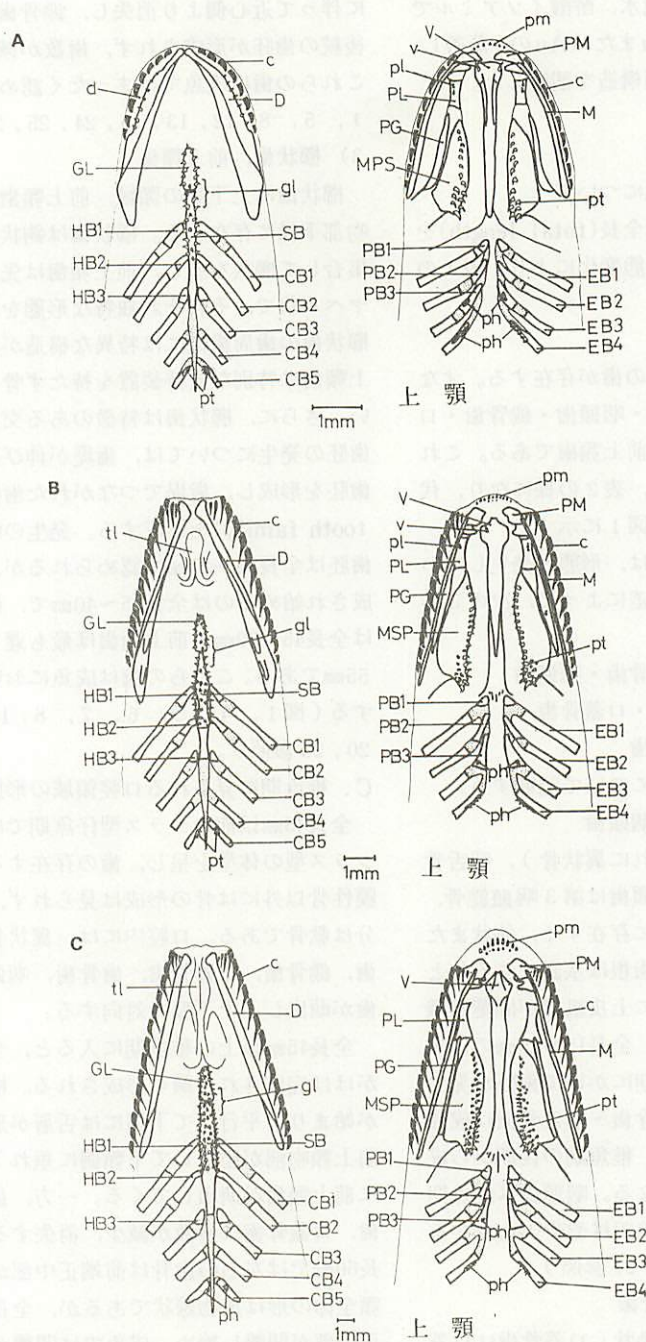


図1. アユの上下顎の形態を示す模式図。(アリザリンレッドS染色標本をもとに描く。) A: 稚魚(全長45~50mm, 孵化後約6.5か月) B: 稚魚(全長65~70mm, 孵化後約6.5か月) C: 成魚(全長80~85mm, 孵化後約10か月)(下顎)背側より見た状態を示す。D: 歯骨, GL: 咽舌骨, SB: 上基鰓骨, HB1~3: 第1~3下鰓骨, CB1~5: 第1~5上鰓骨, c: 櫛状歯, d: 歯骨歯, t1: 舌唇, gl: 咽舌骨歯, ph: 咽頭歯。(上顎)腹側より見た状態を示す。PM: 前上顎骨, M: 上顎骨, V: 鋤骨, PL: 口蓋骨, MSP: 中翼状骨, PG: 翼状骨, PB1~3: 第1~3咽頭鰓骨, EB1~4: 第1~4上鰓骨, pm: 前上顎歯, c: 櫛状歯, v: 鋤骨歯, pl: 口蓋骨歯, pt: 翼状骨歯, ph: 咽頭歯。スケールは1mmを示す。

見えるものである。本論では、櫛状の1群の小歯の集合（機能の単位）を櫛状歯(comb-like teeth), 櫛状歯を構成する1本の歯（解剖学的に1本の歯に相当）を板状歯(plate-like denticle)として記載する。

1) 板状歯の形態

成魚の板状歯の歯冠は板状の鉤型で、先端は細長く尖がり、舌側を向いている。SEM像では、歯冠の唇側から対合側の縁は先端まで厚く膨隆する。唇側の縁から対合側の縁に移行する隅角には、遠心側に小突起が見られる。また、近心面には対合側の縁より分枝して、先端から歯頸方向へ走向する隆線が見られる。歯頸部は唇舌径が小さく、細い。歯根は板状で長く、歯全体の長さの $\frac{3}{4}$ 以上を占める。歯根の歯頸に近い部分は舌側に幅広く突出し、表皮下の疎性結合組織中に存在する密な膠原線維束が付着する。歯根は根尖方向に細くなり、根尖では石灰化した索となる。この索は、およそ直角にその走向をかえ、結合組織中を舌側に進み、顎骨と結合する。歯髓腔は歯の外側と類似した形態を示すが、歯冠では著しく狭く、歯根では広い。根尖孔は歯根が根尖で索となる部位よりやや歯頸側にあり、ここで歯髓腔と歯周組織が交通する（図2, 10, 18, 19, 20参照）。

2) 板状歯の発生

成魚では、萌出した板状歯の舌側の結合組織中に、発生段階を異にした歯胚が約8代にわたり、唇側から舌側に連続する。舌側の歯胚ほど発生初期の段階で、唇側の歯胚ほど発生段階が進む。この一連の歯胚の列は上皮性組織、すなわち歯堤によって唇舌方向に連結されている。前頭断面では、板状歯は歯堤で連なった歯胚の列にそって、舌側から唇側へ向って、歯冠先端を中心として約180°回転して形成され、萌出する様に見える。この歯堤によって唇舌方向に連結された歯胚の列は歯族(tooth family)と考えられる。

顎の水平断面では、唇舌方向に歯堤で連なった歯胚の列、すなわち歯族が、近遠心方向に多数平行して並んでいる（図2, 3, 10, 11参照）。

3) 板状歯の歯周組織

顎骨と板状歯の歯胚の間から板状歯の歯根側にかけて、および唇側の表皮と萌出した板状歯の歯根の間には、それぞれ「顎骨側緩衝体」「外側緩衝体」（古野, 1969）と呼ばれる特異な疎性結合組織が存在する。萌出した板状歯の索状の歯根は、この疎性結合組織の外側を走向し、顎骨と結合する。顎骨と歯胚の間には血管が豊富に見られる。歯胚の対合側の表皮下疎性結合組織中には密な膠原線維束が存在し、萌出した板状歯の歯根歯頸側の広い突起部に付着し、歯の支持をする（図2,

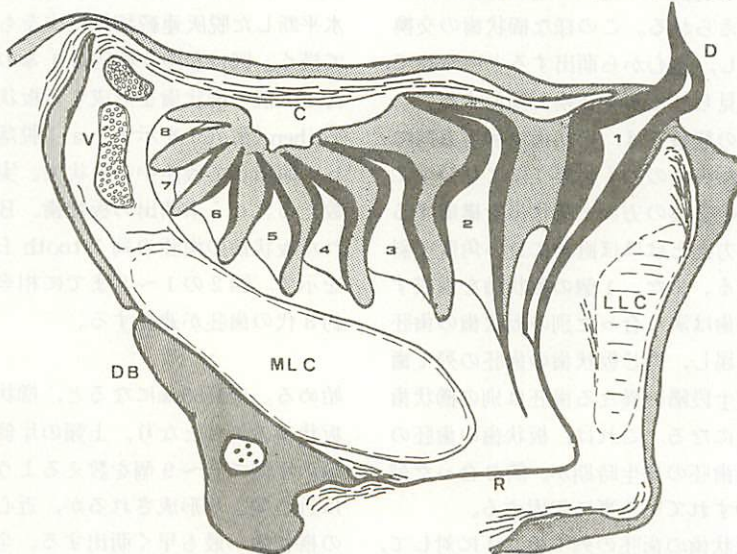


図2. 成魚における板状歯の発生を示す模式図。（顎を前頭断した脱灰連続切片標本をもとに描く。図9, 10参照。）D：板状歯の列。1～8は歯堤によって連続した歯胚で、ひとつのtooth family（歯族）にあたる。1は萌出歯で、顎骨（DB）と結合する。2以下は未萌出歯で、8は最も初期の歯胚である。R：萌出歯の歯根と顎骨を結ぶ石灰化した索（図14参照）。DB：顎骨（歯骨），C：密な膠原線維，V：血管，LLC：外側の疎性結合組織（外側緩衝体），MLC：内側の疎性結合組織（顎骨側緩衝体）。

10 参照)。

4) 櫛状歯の形態

成魚の1個の櫛状歯は上下顎とも、最も近心と最も遠心の歯を除き、ほぼ近遠心方向に整列した16~20本の板状歯によって構成される。この萌出板状歯の内、遠心側の約 $\frac{1}{5}$ は萌出直後の状態を呈し、実際に機能している板状歯は近心側約 $\frac{4}{5}$ と考えられる。

櫛状歯は上下顎の顎縁に1列に並び、成魚では、各顎縁に通常13~14個を数える。したがって、各顎縁には約300本の板状歯が萌出し、並んでいることになる(図7, 18, 19 参照)。

5) 櫛状歯の交換

1個の櫛状歯の最も近心側の板状歯は歯根の中央付近で破折して脱落する。残った歯根の一部は歯冠の脱落后もしばらく顎内に残留する。

一方、透明標本では、1個の櫛状歯の遠心舌側方向に多数の未萌出板状歯が連なっている状態が認められる。この未萌出板状歯の列は遠心側ほど発生初期の歯胚となり、3個遠心側の櫛状歯の舌側部にまで及んでいる。未萌出板状歯の列の最も櫛状歯に近い板状歯は萌出直前の状態を示している。

したがって、櫛状歯は最も近心側の板状歯から脱落し、遠心側に新しく板状歯が萌出し、付け加わることによって交換し、常に一定の歯数を保っているものと考えられる。このような櫛状歯の交換は、近心で脱落し、遠心から萌出するという点で、哺乳類の一部に見られる水平交換と類似する。

顎の水平断面の観察では、板状歯は唇舌方向に歯堤で連結された歯胚の列(歯族)により発生するから、櫛状歯の交換の方向と櫛状歯を構成する板状歯の発生の方向とはほぼ直角に近い角度で斜交することになる。また、1個の櫛状歯を構成する隣接した板状歯は隣り合った別の板状歯の歯胚の列(歯族)に属し、同じ板状歯の歯胚の列(歯族)に属する発生段階の異なる歯胚は別の櫛状歯を構成することになる。これは、板状歯の歯胚の列(歯族)中の歯胚の発生時期が、隣り合った列の間で少しづつずれている事に起因する。

唇舌方向の板状歯の歯胚の列(歯族)に対して、1個の櫛状歯とその遠心舌側に連続する未萌出板状歯の列はZahnreihen(歯列)に相当すると考えられる(図3, 7, 11, 18 参照)。

6) 櫛状歯の発生

全長45~50mmの稚魚では板状歯の先端が萌出し

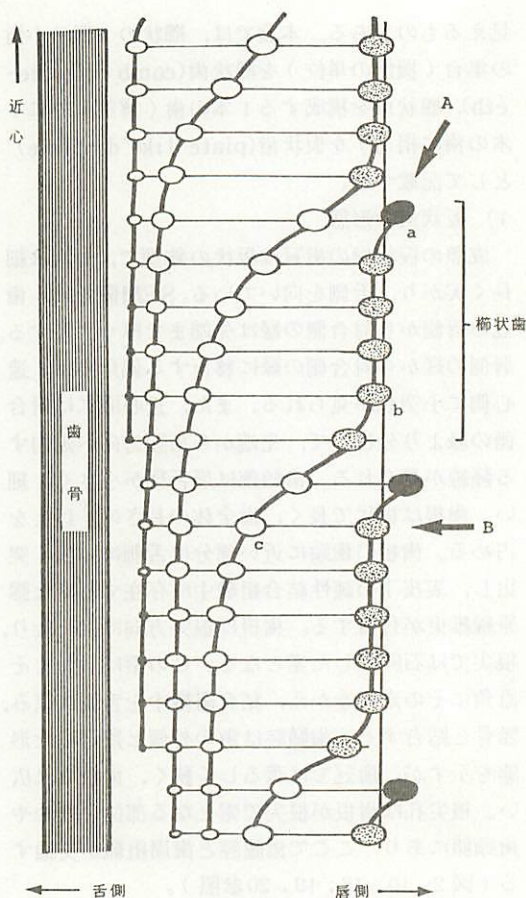


図3. 櫛状歯の発生と交換を示す模式図。(顎を水平断した脱灰連続切片標本をもとに、簡略化して描く。図11参照。) 楕円は1本の板状歯を表す。A: 1個の櫛状歯を形成する板状歯の列, Zahnreihen(歯列)を示す。a: 脱落直前の板状歯。b: 萌出して機能中の板状歯。実際には約18本を数える。c: 未萌出の板状歯。B: 歯堤で連結された板状歯の歯胚の列: tooth family(歯族)を示す。図2の1~8までに相当する。実際には約8代の歯胚が連続する。

始める。全長55mmになると、櫛状歯は10本ほどの板状歯の集合となり、上顎の片側で10~12個、下顎の片側で6~9個を数えるようになる。櫛状歯は近心側より形成されるが、近心側の2~6番目の櫛状歯が最も早く萌出する。全長55~60mmでは、上顎の片側で12~13個、下顎の片側で8~9個を数え、1個の櫛状歯中の萌出板状歯数も上顎4~13本、下顎1~13本となる。この時期に萌出する板状歯の形態は、早く萌出した歯ほど先端が細長く伸長せず、歯冠の膨隆も明瞭でなく、単に円錐

歯を近遠心的に圧扁して板状にしたような形を示す。遅く萌出する歯では、先端が細長く伸長する傾向は認められるが、歯冠の膨隆は少なく、全体に扁平である。全長65~70mmの稚魚では、上下顎の櫛状歯を構成する板状歯数は近心の櫛状歯で11~15本、中央で12~18本、遠心で7~8本を数えるようになる。板状歯の形態は成魚の形に接近する(表2, 図14, 21, 22, 25 参照)。

4. 考 察

A. 櫛状歯の発生と食性の転換について

櫛状歯の形態は、アユの成魚が示す岩に付着した藻類をけづり取るという摂食方法に、機能的に非常に良く適応している。この櫛状歯の歯列が顎縁に形成され始めるのは全長55mmをすぎた頃である。一方、アユが川に登り、動物食から植物食へ転換するのは4.5~8.5 cmの頃で、多くは5~6 cmであるから(松原, 1976)、およそ顎縁に櫛状歯列が形成される頃に川へ登ると言うことができる。

海に下らず、琵琶湖などの湖に生息する陸封型のアユ(コアユ)の場合も成長の途中で歯の変化が起こり、食性の転換が起こる(松原, 1976)。しかし、海産アユに比較して櫛状歯の形成がやや遅れ(駒田, 1977)、鋤骨歯、口蓋骨歯、齒骨歯の脱落時期も遅く(Iwai, 1955; 駒田, 1978)、川に登らず一生湖にいるアユは歯の発育状態が稚魚に近い(堀井, 1950)など、歯の変化が遅くなる傾向が認められ、さらに、食性転換を起こす時期も体長75mm以上(松原, 1976)である。

また、川に登らず、一生を海で過ごす場合でも、歯は普通のアユと変化なく、櫛状歯も同様に形成される(Iwai, 1962)。

以上の事より、生活史の差異にかかわらず、アユの稚魚期における歯と口腔の変化と、それにもとづく食性の転換は、アユの成長における最も基本的な過程であり、系統分類上の特徴でもあると考えられる。さらに、この基本的な過程が、陸封型のアユに認められる様に、生活史の差異によって時期的な差を生じていることは興味深いことである。生活史の違いが、歯の変化の過程や歯の形態にどのような変化をもたらしているか、詳細は今後の課題である。

B. 櫛状歯、前上顎歯と円錐歯の比較

特異な形態を示す櫛状歯の板状歯と前上顎歯が、

齒骨歯や鋤骨歯などの円錐歯とは別な部位で歯胚が発生し、多少時期はずれるものの並行して発育することから、齒骨歯や鋤骨歯などの円錐歯の歯胚の一部が分離して生じた歯ではなく、まったく独立して新たに形成されている事は注目すべきである。

また、円錐歯が基底部の骨と直接骨性結合するのに対し、板状歯は萌出時に細長い索で顎骨と結合するのみで、歯根の大部分は特異な歯周組織によって支持され、前上顎歯の歯根は周囲の結合組織で支持され、骨との結合は見られない。板状歯や前上顎歯の様に、歯根が直接骨と接合せず、主に結合組織によって支持される例は、サケ科の舌歯などにも見られるが(滝口, 1972a; b)、硬骨魚類では少なく(peyer, 1968)、軟骨魚類の歯や楯鱗と類似する。

円錐歯の歯胚間に歯堤は形成されないのに対し、板状歯と前上顎歯の場合は歯堤が形成され、その先端に新しい歯胚が次々と発生する。アユの場合、板状歯と前上顎歯の歯胚に歯堤が見られることは、これらの歯の直下に骨が存在せず、歯が直下の骨と骨性結合しない事、さらに、顎縁に規則正しい歯列を形成する事と深く関係すると考えられる。

この様に、円錐歯は硬骨魚類に多く見られる一般的で、原始的な形態を示す歯であり、一方、板状歯と前上顎歯は歯の形態、歯周組織、植立方法、交換方法などにそれぞれ特徴があり、アユの食性に適応して発達した、特殊化した歯と考えられる。

C. 個体発生における歯の発生の系統発生的考察

ヴァスネツォフはコイ科の魚の咽頭歯の個体発生を形態学的に追うことによって、類縁関係のみならず系統発生を追求する研究に発展したが(友田, 1978)、アユの歯の個体発生の過程にも類縁関係、さらに系統発生を反映していると考えられる事がいくつか認められる。

1) 歯の発生時期の差

櫛状歯と前上顎歯の歯胚の発生と萌出が円錐歯より遅い事は、これらのアユに特徴的な歯が円錐歯より系統発生的に新しく出現したことを示していると考えられる。

2) 円錐歯の存在意義と植立位置の近縁魚類との共通性

食性転換前の動物プランクトンを摂食している時、口腔内には円錐歯のみが存在するが、その機

能的役割には疑問がある。仔魚がコペポードの様な大型プランクトンを捕食する時は両顎の開閉によって行なうので (Iwai, 1964), この様な場合は円錐歯の機能的存在意義が成立する。しかし、咽舌骨歯と翼状骨歯は舌唇や粘膜で歯冠部まで被覆され、歯としての機能を果たしていないと考えられ (駒田, 1978), 歯骨歯も同様に先端が露出するのみで大部分が上皮におおわれ、鋤骨歯と口蓋骨歯は歯数が少ない上に、特に鋤骨歯では腹側に口蓋膜が存在するため、ともに形態的には十分捕食の機能をはたしているとは考えられない。円錐歯の捕食にはたす機能的役割はあるとしても著しく小さいものと考えられる。むしろ、これら円錐歯の存在は系統分類上重要な意義があると考えられる。

chapman (1941b) はキュウリウオ科の特徴のひとつとして、翼状骨歯、咽舌骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯を有する事をあげている。アユの歯骨歯はキュウリウオ科の歯骨歯と相同であると考えられる。さらに、咽頭歯もワカサギ *Hypomesus olidus* (PALLAS) ではアユと同位置に認められ、他のキュウリウオ科の魚も共通すると思われる。この様にアユとキュウリウオ科の間では円錐歯の植立位置の共通性が高い。

野村 (1953), 橋本ら (1976a, b) によると、鋤骨歯、口蓋骨歯、咽舌骨歯はサケ科の魚に共通する。さらに、歯骨歯、咽頭歯も共通すると考えられる。サケ科の魚においても、キュウリウオ科にはおよばないが、アユと共通する円錐歯が多く見られると言える。

また、駒田 (1978) によると、上主上顎骨歯が湖産アユの一部に認められるとのことであるが、この歯は他の魚の上顎歯の一部に相当すると考えられる。

この様に、アユの円錐歯の植立位置は近縁な魚類と共通性が高く、系統分類上の位置と良く相関していると考えられる。

3) 鋤骨歯と口蓋骨歯について

アユの鋤骨歯と口蓋骨歯についての報告は少ない (Temminck と Schlegel の記載を引用した Chapman, 1941a ; 松井, 1938 ; 駒田, 1978), これらの歯は口腔内に存在する期間が短く、数も少ないため、多くの場合見のがされている。

キュウリウオ科では、鋤骨歯は属の段階での分

類の重要な形質となっている (Chapman, 1941b)。すなわち、キュウリウオ属 (*Osmerus*) の鋤骨歯は 1 ~ 2 本の犬歯状歯で、シシャモ属 (*Spirinchus*), ワカサギ属 (*Hypomesus*), カラフトシシャモ属 (*Mallotus*) では数本の小円錐歯列となる。この鋤骨歯の形態より比較すると、アユはキュウリウオ科の中でもキュウリウオ属に近いことになる。

また、同じくサケ科の場合でも鋤骨の形態と鋤骨歯の配列は属および属内の重要な分類形質とされている (野村, 1953)。この観点より、アユはサケ科の中でもイトウ属、イワナ属に近いと考えられている (駒田, 1978)。

前述の様に、鋤骨歯と口蓋骨歯には機能的な存在意義はまず無いものと考えられ、一方、系統分類上は非常に重要な形質であることから、鋤骨歯と口蓋骨歯の成長過程での発生と消失は明らかに系統発生を反映した現象と考えられる。さらに、歯骨歯と上主上顎骨歯 (駒田, 1978) についても同様に理解できる。

4) 板状歯の形態変化

稚魚期の最初に萌出してくる板状歯は円錐歯を近遠心方向に圧縮して板状にした様な形態を示すが、発生の進行に伴ない、萌出する板状歯の形態はしだいに変化し、先端が細長く舌側に延び、歯冠が強く鉤状に曲がり、膨隆も増し、成魚の板状歯の特徴的な形態に成る。この板状歯の形態変化について、Iwai (1956a) は棒状→シャベル状→先端がするどい棘状、となる変化として記載し、駒田 (1975) は「細長い板状」から「柄がゆっくりと反曲したスプー状」の形態に変化し、さらに、全体に大きさが増し、力強い板状歯の形態へと変化すると記載している。

いずれにせよ、最初に萌出する板状歯は円錐歯を板状にした様な、細長い板状の歯であり、これは櫛状歯を構成する板状歯の形態がアユの系統発生の初期には円錐歯を板状にした様な単純な形態で、その後、現在の成魚に見られる様な特徴的な形態に変化してきたことを示していると考えられる。

D. 櫛状歯の交換について

板状歯が整然と並んだ櫛状歯の形態、顎縁上の櫛状歯の数や櫛状歯を構成する板状歯の数がほぼ定まっていることは、規則正しい機構によって板

状歯の交換が制御されていると考えなければ説明できない。この板状歯の整然とした交換機構は Edmund(1960)の Zahnreihen の仮説で良く説明できる例と考えられる。すなわち、1 個の櫛状歯を構成する板状歯列とその遠心舌側に連続する未萌出板状歯の列が Zahnreihen (歯列)に相当し、Zahnreihen とほぼ直交し、歯堤によって連結された板状歯の歯胚の列が tooth family (歯族)である。Zahnreihen は近心側より一定の間隔で発生し、ひとつの Zahnreihen に対応して 1 個の櫛状歯が形成される。先に形成された櫛状歯はしだいに遠心側へ移動し、顎縁には櫛状歯列が形成される。櫛状歯の数は顎縁の近遠心長の制限で 13 個前後にとどまるが、Zahnreihen は 13 列を越えて次々と発生すると考えられる。さらに、櫛状歯を構成する板状歯の数は Zahnreihen の間隔によって決定されると考えられる。

これは、板状歯の歯胚は顎の近心側より発生し、遠心側へ発生が進行していく事、櫛状歯の交換においては、近心側の板状歯が脱落、遠心側の板状歯が萌出し、櫛状歯全体としては遠心側へ移動している事などから支持される。

魚の歯の場合、顎縁上の機能歯のいくつかが同じ Zahnreihen に属することがあることは、Wakita ら (1977) によっても指摘されており、アユの場合、それが櫛状歯という形態的な単位を形成し、明らかに認められるものと考えられる (図 3 参照)。

5. 結 論

1. アユの口腔には 8 種類の歯が認められるが、発生時期、形態、交換様式の差異によって次の 3 群に区分できる。

a 群：翼状骨歯、咽舌骨歯、咽頭歯。

b 群：歯骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯。

c 群：櫛状歯、前上顎歯。

2. 翼状骨歯、咽舌骨歯、咽頭歯、歯骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯は円錐歯で、歯根は基底の骨と骨性結合する。歯胚は上皮が個々に間葉組織に陥入することによって発生し、歯胚間が歯堤によって連結されることはない。これらの円錐歯の歯胚は櫛状歯、前上顎歯の歯胚と同時に、やや先行して発生し、萌出は早い。

3. 櫛状歯は成魚の食性に良く適応した形態を呈し、特徴ある支持組織を持つ。前上顎歯も独特な形態を呈し、歯根は骨と結合せず、周囲の結合組

織で支持される。歯胚は歯堤によって連結され、歯族 (tooth family) を形成する。これらの歯は円錐歯より遅く発生、萌出し、成魚で最も発達する。

4. 歯骨歯は櫛状歯の萌出に伴ない、歯骨上縁が吸収されることで顎の近心側から消失し、ほぼ同時に鋤骨歯、口蓋骨歯は後続の歯胚が形成されずに消失する。歯骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯は成魚では見られない。

5. 歯骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯が消失する時期は、櫛状歯列が形成される時期とはほぼ一致し、アユが川に登り、食性転換を起こす時期にほぼ相当する。

6. 円錐歯の捕食機能より見た存在意義は低く、むしろ、植立位置や形態は系統分類上の重要な形質と考えられる。特に、歯骨歯、鋤骨歯、口蓋骨歯の成長過程における発生と消失は系統発生を強く反映していると考えられる。

7. 櫛状歯を構成する板状歯は成魚では独特な形態を示すが、稚魚期に萌出する板状歯は円錐歯を板状にした様な形態を呈し、成長段階が進むに従いがい、成魚型の板状歯に変化する。これは系統発生的に板状歯の形態は円錐歯を板状にした様な形から変化してきたことを示していると考えられる。

8. 櫛状歯の交換方法は Zahnreihen の仮説 (Edmund, 1960) が良くあてはまる例と考えられる。1 個の櫛状歯がひとつの Zahnreihen に相当し、Zahnreihen の間隔が 1 個の櫛状歯を構成する板状歯の数を決定すると考えられる。

(謝 辞)

材料を心よく提供していただいた新潟県水産試験場村上支場の小山茂生氏ほか所員の方々、有益な助言を与えていただき、材料採集の便宜をはかっていただいた新潟大学理学部の本間義治博士、北見建彦氏ほか新潟大学理学部附属臨海実験場の所員の方々に厚く御礼申し上げます。

本研究には昭和 52 年度文部省科学研究費補助金 (奨励研究 A, 課題番号 277527) を使用した。

文 献

東幹夫 (1964); びわ湖におけるアユの生活史—発育段階的研究の試み—, 生理生態, 12, 55—71.
Chapman, W. H. (1941a); The osteology and relationships of the isospondylous fish, pl-ecoglossus altivelis T. et S., J. Morph., 68,

- 425—455.
- Chapman, W. H. (1941b) ; The osteology and relationships of the osmerid fishes. Ibid. 69, 279—301.
- Edmund, A. G. (1960) ; Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. Life. Sci. Div. Contrib., 52, Royal Ontario Museum.
- 古野秀実 (1969) ; アユ "Ayu" の歯に関する研究, 九州歯会誌, 23, 221—233.
- 橋本敏, 後藤仁敏, 小寺春人, 井上考二 (1976a) ; ニジマス (*Salmo gairdneri irideus* GIBBONS) の咽頭の 2 群の歯について, 歯基礎誌, 18, 349—361.
- 橋本敏, 後藤仁敏, 小寺春人, 井上考二 (1976b) ; サケ科魚類咽頭の歯の分布について, 口病誌, 43, 332—349.
- 堀井正雄 (1950) ; 成長速度を異にするアユの口部形態の差異, 歯科学雑誌, 7, 3—8.
- Iwai, T. (1955) ; Osteological annotations on the skull of the landlocked "Ayu", *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK and SCHLEGEL, Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 21(5), 310—313.
- (1956a) ; Development of the comb-like teeth in a salmonoid fish, *Plecoglossus altivelis* T. et S., Ibid. 22, 12—15.
- (1956b) ; Branchial skeleton of the landlocked "Ayu", *Plecoglossus altivelis* T. et S., Ibid. 22, 459—462.
- (1962) ; Study of the *Plecoglossus altivelis* problem; embryology and histophysiology of digestive and osmoregulatory organ, Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ., 2, 1—101.
- (1964) ; Feeding and ciliary conveying mechanisms in larvae of salmonoid fish, *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK et SCHLEGEL, Seiriseitai, 12, 38—44.
- 川那部浩哉 (1972) ; アユの社会構造の進化史的意義について, 日本生態学会誌, 22(3), 141—149.
- 駒田格知 (1974) ; アユの口部形態の性差および成長に伴う差異について, 岐歯学誌, 2, 21—28.
- (1975) ; *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK et SCHLEGEL の歯に関する研究, [1] 板状歯 (Banjoshi) の成長について, 岐歯学誌, 3, 39—48.
- (1977) ; *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK et SCHLEGEL の歯に関する研究, (2) 板状歯 (分離小歯) および鱗の海産アユと湖産アユ間の形態差異について, 歯基礎誌, 19, 342—348.
- (1978) ; アユの成長に関する研究, 一特に相対成長および口部, 歯系の成長について, 岐歯学誌, 6(2), 80—128.
- 松原喜代松 (1971) ; 動物系統分類学, 9 (中), 中山書店.
- , 落合明 (1976) ; 魚類学 (下), 恒星社厚生閣.
- 松井魁 (1938) ; 鮎 (*Plecoglossus altivelis* T. & S.) の消化系の発達と食性の関係, 水産研究誌, 33, 457—469.
- 野村稔 (1953) ; サケ科魚類の口腔にある分類形質に就いて, 魚類学誌, 2, 261—270.
- Peyer, B. (1968) ; Comparative odontology, The University of Chicago Press.
- 滝口励司 (1972a) ; 硬骨魚類の舌歯に関する形態学的研究, I. サケ科: 1. マスノスケの舌歯, 歯基礎誌, 14, 16—20.
- , 清水教之, 後藤清 (1972b) ; 硬骨魚類の舌歯に関する形態学的研究, I. サケ科: 2. ベニマスの舌歯, 歯基礎誌, 14, 487—494.
- 友田淑郎 (1974) ; 私信.
- (1978) ; 形態学の方法 (その 1) — 硬骨魚類の系統学的研究方法 (ヴァスネツォフ, 1936) の紹介, 化石研会誌, 15, 11—19.
- Wakita, M., K. Itoh and S. Kobayashi (1977) ; Tooth replacement in the teleost fish *Prionurus microlepidotus* Lacepede, J. Morph., 153, 129—142.

図版1 (Plate1) の説明

- 図4. 稚魚(全長45mm)の下顎。C: 櫛状歯, D: 歯骨歯, G: 咽舌骨歯。アリザニンレッドS染色透明標本。×10。
- 図5. 稚魚(全長55mm)の下顎。歯骨歯は近心側より消失している。C: 櫛状歯, D: 歯骨歯, アリザニンレッドS染色透明標本。×10。
- 図6. 稚魚(全長60~65mm)の下顎。歯骨歯は見られなくなる。アリザニンレッドS染色透明標本。×8。
- 図7. 成魚(全長80~85mm)の下顎。完成した櫛状歯の歯列が見られる。歯骨は正中が開離して直線状になる。アリザニンレッドS染色透明標本。×5。
- 図8. 稚魚(全長45mm)の下顎を取りのぞいて, 上顎を腹側より見る。C: 櫛状歯, PA: 口蓋骨歯, PR: 前上顎歯, V: 鋤骨歯。×12。
- 図9. 成魚(全長80~85mm)の板状歯の歯胚部。頭部の前頭断面。U: 上顎, L: 下顎。アザン染色。×20。
- 図10. 成魚(全長80~85mm)の板状歯の歯胚部。図9の下顎を拡大。図2参照。LA: 唇側, LI: 舌側。アザン染色。×50。
- 図11. 成魚(全長80~85mm)の板状歯の歯胚部。顎の水平断面。図3参照。LA: 唇側, LI: 舌側。アザン染色。×50。

図版2 (Plate2) の説明

- 図12. 稚魚(全長55~60mm)の下顎の板状歯歯胚部。前頭断。最初の板状歯が萌出して, 歯根が歯骨と結合する。歯骨上縁唇側は破壊, 吸収されている。H-E染色。×100。
- 図13. 図12の拡大。歯骨上縁唇側部が破壊, 吸収されている状態を示す。矢印はハウシッポ窩と破骨細胞を示す。×300。
- 図14. 稚魚(全長45~50mm)の萌出直前の上顎板状歯。歯根は石灰化した索で顎骨と結合している。歯冠の形態は円錐歯に類似する。2代目の板状歯の形成が認められる。前頭断。研磨標本。40μ。microradiogram。6.45KV。3 mA。5分。×100。
- 図15. 稚魚(全長45~50mm)の前上顎歯歯胚。矢状断。2代目の歯胚の形成が認められる。アザン染色。×300。
- 図16. 稚魚(全長50~55mm)の萌出した歯骨歯。矢状断。図24参照。H-E染色。×100。
- 図17. 稚魚(全長50~55mm)の萌出した翼状骨歯と歯胚。H-E染色。×100。

図版3 (Plate3) の説明

- 図18. 成魚(全長150~180mm)の櫛状歯。遠心舌側のやや上方より見る。SEM像。×96。
- 図19. 成魚(全長150~180mm)の櫛状歯。唇側のやや近心側より見る。SEM像。×150。
- 図20. 成魚(全長150~180mm)の櫛状歯。対合側上方より見る。矢印の方向は近心側を示す。SEM像。×240。
- 図21. 稚魚(全長50~55mm)の萌出直後の櫛状歯。対合側より見る。板状で, 先端が細長く伸長せず, 歯冠の膨隆も少ない。SEM像。×750。
- 図22. 稚魚(全長65~70mm)の上顎中央部の櫛状歯。遠心舌側より見る。成魚にくらべ, 先端が伸長せず, 膨隆も少ない。SEM像。×380。
- 図23. 成魚(全長150~180mm)の前上顎歯。唇側面は大きく凹面となる。矢印の方向は前方, 唇側を示す。SEM像。×180。

図版4 (Plate4) の説明

- 図24. 稚魚(全長50~55mm)の歯骨歯列。上皮の鞘につつまれ, 先端のみ露出する。SEM像。×450。
- 図25. 稚魚(全長60~65mm)の歯骨歯と櫛状歯。櫛状歯は萌出してまもない状態を示す。D: 歯骨歯, C: 櫛状歯。対合側より見る。矢印の方向は近心側を示す。SEM像。×156。
- 図26. 成魚(全長55~60mm)の咽舌骨歯。歯冠の約半分が露出する。SEM像。×100。
- 図27. 稚魚(全長55~60mm)の鋤骨歯。歯冠の大部分が上皮におおわれている。SEM像。×600。
- 図28. 稚魚(全長55~60mm)の翼状骨歯。SEM像。×360。

