

## 魚類の鱗の進化に関する一考察

後藤 仁 敏\*

## 1. まえがき

脊椎動物、とくに魚類の皮膚中に形成される磷酸カルシウムからなる小片を鱗と呼び、体の内部に存在する支持器官である内骨格 endoskeleton に対して、体表を被う外骨格 exoskeleton, dermal skeleton を構成している。

これに対し、陸上生活への適応として発達した爬虫類の鱗は、表皮細胞中にケラチンが集積したもので、角鱗 horny scale, scute とよばれ、組成も由来もまったく異なるものである。鳥類の羽毛、哺乳類の爪・蹄・毛・犀角・鯨鬚などは、角鱗の変化したものと考えられる。しかし、現生の無顎類の円口類では、口に角質歯 horny teeth が発達しており、これは爬虫類の角鱗と相同な起原のものである。個体体制の発達段階の低いものがかなり高等な段階で獲得された形質をもつことは、一見矛盾しているように思われるが、円口類の食性の特殊化にともなう彼らなりの進化の過程で獲得されたものと考えられよう。古生代初頭の甲皮類から現生の円口類まで、実に5億年の歳月があるのだ。

ともあれ、魚類の鱗は、カンブリア紀の最初の魚類、甲皮類の出現とともに発生しており、化石として発見されることも多く、進化と系統を研究する上できわめて重要なものである。また、鱗は機能においてもさまざまに変化してきており、高等動物においても歯や皮骨(膜性骨)として変化した形で受けつがれてきている。

しかし、魚類の鱗は、楯鱗・硬鱗・骨鱗などに分類されているが、それらの間の系統発生的関係や、甲皮類の外骨格との関係、さらには高等動物におけるそれらの変化については、これまで深く論じられたことはほとんどみられない。小論では、系統発生的見地から魚類の鱗の進化について、古生物学・比較解剖・比較組織・発生学の資料をもとに、考察を試みた次第である。

## 2. 鱗の起原

最古の鱗の化石は、北アメリカのワイオミング州北東

のカンブリア紀後期の地層から発見されている異甲類の甲皮の破片である (Repetski, 1978)。異甲類は、甲皮類の最も初期に出現した仲間で、すでに骨性の外骨格をそなえていた。

外骨格の起原を広く動物界に求めれば、無脊椎動物においても、軟体動物の貝殻、サンゴの骨格、節足動物のキチン質または炭酸カルシウムからなる甲殻、さらには原生動物における有孔虫の細胞壁に形成される殻まで、さまざまなものを見ることができる。しかし、高等無脊椎動物の外骨格の多くは、炭酸カルシウムまたはキチン質からなるものが多く、その形成には上皮細胞のみが関与する場合がほとんどである。

脊椎動物の祖先とされている原索動物についてみると、体制上脊椎動物にもっとも近い頭索類のナメクジウオの外皮には、硬組織はまったく存在しない。しかし、Melton and Scott (1972) が報告した「コノドント動物」(後に「コノドント食動物」に変更された)は、石炭紀の原索動物と思われるが、外膜に多数の海綿の骨針に似た sclerite をもつものがあり、その成分はコノドントと同じ磷酸カルシウムではないか、とされている。これが事実とすれば、鱗の起原を原索動物にまでたどることができる可能性を示すものといえよう。

ともあれ、現在のところでは、鱗は最初の脊椎動物の外骨格として出現し、その後の魚類の進化のなかでさまざまに変化したものと考えられる。

## 3. 甲皮類の外骨格

最初の脊椎動物とされている甲皮類の異甲類は、骨様組織からなる甲皮 dermal armour で体表をおおわれていた(図1)。甲皮は、表層が象牙質 dentin の構造をもつ結節、あるいは稜 (Orvig, 1967 による歯状体 odontode) からなり、その下に海綿骨様の梁柱からなる中層、層板骨様の基底層がある(図2)。基底層には、垂直に走る管が貫いている。この中層と基底層を構成する骨様組織は、Gross (1930) によってアス

ビディン aspidin と呼ばれ、無細胞性の骨組織の一種と考えられている。

アスピディンは、真皮のコラーゲン線維に間葉細胞によって磷酸カルシウムが沈着したもので、海水中に多量に含まれていたと考えられるカルシウムの排泄と、エネルギー源として重要な磷酸の貯蔵という機能をあわせもっていたと考えられている (Halstead, 1974)。

表層の象牙質は、哺乳類の歯の象牙質と基本的に同じ構造をもち、中心の髄腔から放射状に象牙細管が走行している。これは、表皮の上皮細胞に面する真皮乳頭中の象牙芽細胞によって形成されるもので、象牙芽細胞はコラーゲン線維の基質を形成しつつ、一本の細胞突起を残しながら後退する。この象牙質は感覚器としての機能をもっており、それはヒトの象牙質が鋭い知覚を感じることからも裏づけられる。水中において、象牙質が原始の皮膚として、体の保護と同時に、外界の変化を感じる役割を果たしていたと考えられている (Halstead, 1974)。

この象牙質からなる結節は、摩耗によって新しい結節がその上に形成されることが、観察されている (図3) (Halstead, 1969)。このことは、表皮の上皮細胞が象牙芽細胞の誘導能力を失わず、古い結節が損消すると周囲からその上に伸び出して、新しい結節の形成をもたらすものと推定される。同様な再生現象は、デボン紀の扇鰭類や、トリアス紀の軟質類のコスミン鱗 (後述) でも知られている。

オルドビス紀の異甲類には、この象牙質の表面にエナメル質様の構造物が存在していることが知られている。この硬組織は、高度に石灰化しており、象牙質から連続する象牙細管によって貫かれている。これは、魚類の歯の外層を構成する間葉性エナメル質 mesenchymal enamel と同じもので、エナメロイド enameloid、硝子象牙質 vitrodentin、硬象牙質 durodentin などとよばれ、また鱗のものに対してはガノイン質 (硬質) ganoin とよばれている。間葉性エナメル質は、上皮細胞 (エナメル芽細胞) と間葉細胞 (象牙芽細胞) が共に関与して、基底膜の歯乳頭側に求心的に形成され、基質はコラーゲンおよび上皮由来の蛋白質からなり、結晶は高等動物のエナメル質結晶とはほぼ同じ大きさに成長する、といった性質をもつもので、象牙質の表面がエナメル質化したものである (後藤, 1976)。この硬組織は、発達程度はさまざまで、象牙質の表面を保護すると同時に、何らかの感覚器の働きも持っていたものと考えられる。

なお、甲皮類の頭甲類では、甲皮を構成する骨様組織が、互いに連結しあった骨細管をもつ骨細胞腔を含み、進化とともにその最外層の細管が長くなり、象牙質に似た構造を示すことが知られている (図4)。これは、骨から象牙質が進化してきた過程を暗示しているかのよう

であるが、Orvig (1967) は中象牙質 mesodentine と名付けた。また、板皮類の節類の甲皮の結節には、細長い突起をのばした細胞を含む構造物が知られており、これは象牙芽細胞が硬組織中に埋入されたもので、あきらかに象牙質の一種と考えられるが、Orvig (1967) は半象牙質 semidentin とよんでいる (図4)。

異甲類にみられる甲皮の構造は、その他の甲皮類や板皮類にもうけつがれ、さらには原始硬骨魚類のコスミン鱗にもつながるものである。

ところが、異甲類と同様に初期に出現した甲皮類の腔鱗類は、甲皮のアスピディン層がなく、象牙質からなる小鱗を体表に多数もっていた (図5, 6)。その形態と構造は、現生のサメ類の楯鱗にきわめてよく似ており、棘魚類の鱗とも共通しているところが多い。

したがって、はじめから骨性の甲皮があったのではなく、最初はこのような象牙質からなる小鱗があり、後にその基底部が連結して板状の甲皮が形成されたと考える方がより合理的なのではないだろうか。

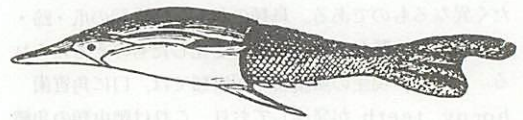


図1 デボン紀の異甲類の *Pteraspis rostrata* の側面 (White, 1935)

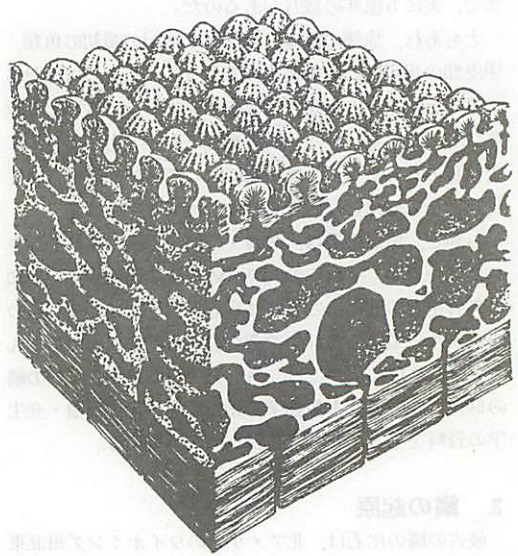


図2 異甲類の甲皮の構造をしめす模式図 (Halstead, 1969)



図3 異甲類の甲皮の断面。古い結節の上に新しい結節が形成されている (Halstead, 1969)

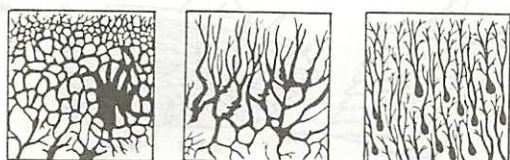


図4 頭甲類の中象牙質 (左, 中) と節類の半象牙質 (右) (Halstead, 1974)

#### 4. サメ類の楯鱗

古代サメ類には、棘魚類や板皮類のほか、板鰓類や全頭類の先祖も含まれる。

板皮類は、甲皮類同様、骨性の甲皮で体がおおわれており、表層の結節は象牙質というより骨に近い構造物からなっている (図7)。節類では、半象牙質からなることは前に述べた。板皮類の甲皮における象牙質の欠如は、硬骨魚類の鱗における象牙質 (コスミン質) の退化と類似した現象といえよう。

棘魚類は、シルル紀後期に出現した最古の有顎脊椎動物であるが、腔鱗類に似た楯鱗様の鱗が全身に存在している。しかし、その構造は複雑で、歯冠は層板状の象牙質、歯根は上部は象牙細管、下部はシャーパー線維とウィリアムソン管を含む骨様組織からなっている (図8)。この鱗は、一生の間、成長し続けたとも考えられており、腔鱗類の小歯の特殊化とも、原始硬骨魚のパレオニクス鱗 (後述) への移行段階とも考えられる。

板鰓類は、現生種ではサメ肌として知られている楯鱗 placoid scale (または皮歯 dermal teeth) で全身がおおわれており、その形成には上皮細胞と間葉細胞が関与し、間葉性エナメル質・象牙質・基底部の骨様組織から構成されており、シャーパー線維によって真皮中に支えられている (図9, 10)。全頭類でも、現生のギンザメ類では退化的だが、古いものでは板鰓類と同様の楯鱗をもっていた。

Stensiö (1962) や Orvig (1951) によれば、初期の「板鰓類」はもっと複雑な構造の鱗をもっており、それが単純化して現在のサメ類の楯鱗が形成されたとい

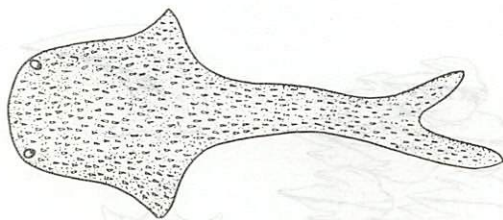


図5 シルル紀の腔鱗類 *Lanarkia spinosa* の背面 (Traquair, 1899)

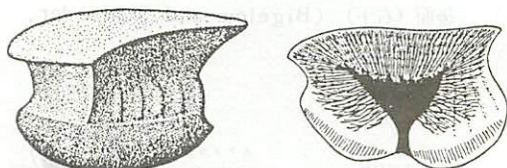


図6 腔鱗類 *Thelodus parvidens* の小鱗の側面 (左) と断面 (右) (Gross, 1966)



図7 デボン紀の板皮類 *Bothriolepis canadensis* の甲皮の構造 (Moy-Thomas and Miles, 1971)

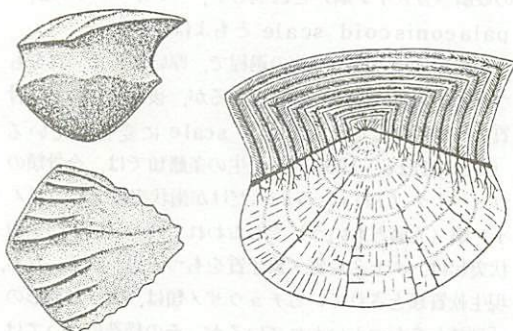


図8 棘魚類の鱗。側面 (左上) と上面 (左下) および断面 (右) (Gross, 1966)

う考えを出している。しかし、腔鱗類の小鱗をみれば、それが現在のサメ類の楯鱗にうけつがれているのであり、古生代の一部の「板鰓類」の鱗は、ある種の特殊化とみるべきではないだろうか。

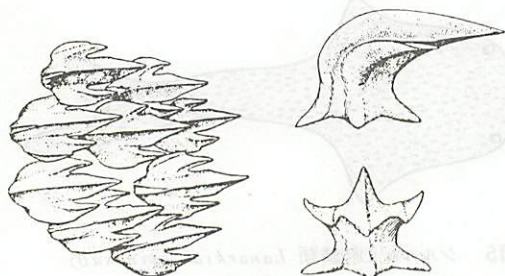


図9 現生のサメ類の楯鱗。上面(左), 側面(右上), 後面(右下) (Bigelow and Schroeder, 1948)

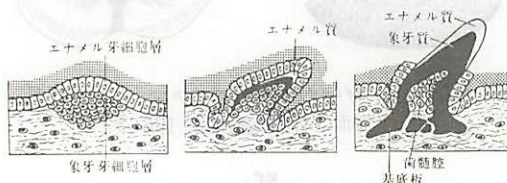


図10 サメ類の楯鱗の発生 (Kraus *et al.*, 1969)

## 5. 硬骨魚類の硬鱗と骨鱗

最古の硬骨魚類である条鰭類の先祖 *Cheirolopolis* は、エナメル質 (ガノイン質 ganoin)・象牙質 (コスミン質 cosmine\*)・基底部の骨質 (イソペディン isopedin とおいう) の三層からなる菱形の鱗をもっている (図11)。この鱗は、ガノイン質をもつことから硬鱗 ganoid scale とおよばれるが、ガーパイクの硬鱗 (ガノイン鱗) と区別して、パレオニスクス鱗 palaeoniscoid scale とおよばれる。

条鰭類はその後の進化の過程で、厚いガノイン質をもつガノイン鱗 (硬鱗) が発達するが、後期のものでは骨質のみが残存した骨鱗 bony scale に変化している (Schultze, 1966)。現生の条鰭類では、全骨類のガーパイク *Lepisosteus* だけが歯状突起をもつガノイン鱗 (光鱗ともいう) でおおわれている (図12)。歯状突起は、エナメル質・象牙質をもつと思われる。なお、現生軟骨類とされているチョウザメ類は、大きな菱形の「硬鱗」をもつといわれているが、その構造については十分研究されていない。

骨鱗には、ニシンやコイにみられる円鱗 cycloid scale と、スズキなどにみられる小棘をそなえる櫛鱗 ctenoid scale が区別されるが、中間的形態のものや、両者をあわせもつもの、また鱗の退化したものもある (図13, 14)。櫛鱗の小棘は、ガーパイクの歯状突起と異なり、単なる骨の小突起である。



図11 デボン紀の条鱗類 *Cheirolopolis trailii* の鱗。上面(左)と断面(右) (Gross, 1966)

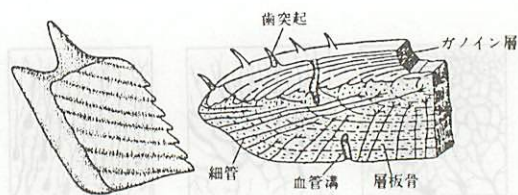


図12 ガノイン鱗の上面(左)とガーパイク *Lepisosteus* の鱗の断面(右) (左: Gross, 1966, 右: Goodrich, 1907)

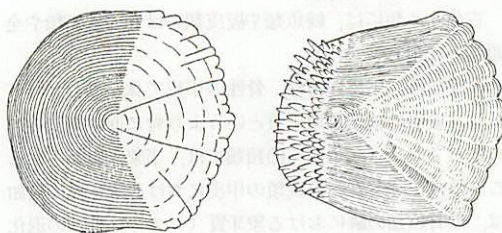


図13 現生の真骨類の円鱗(左)と櫛鱗(右) (左: Geinitz, 1868, 右: Gegenbaur, 1898)

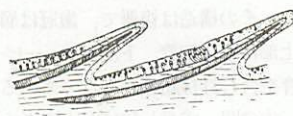


図14 骨鱗をもつ魚類の皮膚の構造 (Ihle, *et al.* 1927)

一方、総鰭類や肺魚類では、古いものはコスミン質の発達した大きなコスミン鱗 cosmoid scale (図15) であるが、現生の肺魚の鱗は骨鱗の円鱗からなっている。現生唯一の総鰭類であるラチメリア *Latimeria* は、円

\*コスミンは、鱗の象牙質をさす場合 (Halstead, 1974) のほか、総鰭類や肺魚類で発達するコスミン鱗におけるエナメル質・象牙質・骨様組織からなる結節全体を示す場合 (Orvig, 1969; Thomson, 1975) がある。小論では前者の意味で用いる。

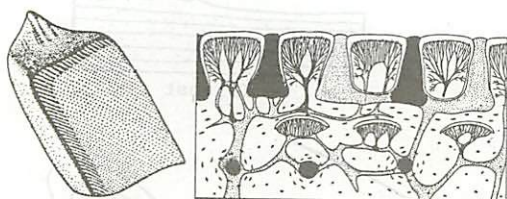


図15 デボン紀の扇鰭類 *Porolepis* の鱗の上面 (左) と断面の拡大 (右) (Gross, 1966)

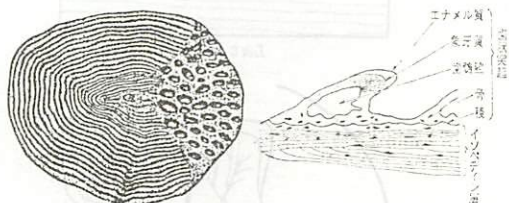


図16 ラチメリア *Latimeria chalumnae* の鱗の上面 (左), および歯状突起の部分の断面 (右) (左: Roux, 1942, 右: Smith et al., 1972)

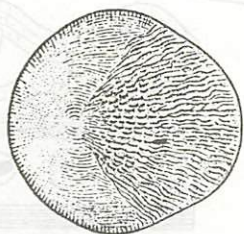


図17 デボン紀後期の扇鰭類 *Eusthenopteron foordi* の円鱗 (Jarvik, 1950)

形の骨質板の上に多数の歯状突起 (エナメル質・象牙質からなる) をもつ大きな鱗をそなえており、これがこの魚を総鰭類に同定する決定的な証拠となった (図16)。この歯状突起こそ、腔鰭類や板鰭類の楯鰭の遺残であると考えられる。総鰭類でも、両生類の先祖と考えられている *Eusthenopteron* では、表層のコスミン質が失われて、骨鱗の円鱗になっている (図17)。

また、総鰭類とも条鰭類ともつかない原始魚類の遺存種である多鰭魚 *Polypterus* は、歯状突起をもつコスミン鱗をそなえている (図18)。その構造は、原始硬骨魚類のパレオニクス鱗にもっとも近いものである。ガノイン質上の歯状突起中の髄腔は、コスミン質下部の髄腔と連続している。ガーパイクのガノイン鱗上の歯状突起も同様なものと考えられるが、これらの歯状突起は楯鱗と相同なものとも思われ、ガノイン質層やコスミン



図18 現生の多鰭魚 *Polypterus bichir* の鱗の構造 (Goodrich, 1907)

質層との系統発生的関係について、今後深く検討する必要がある。

以上のことから、硬骨魚類の鱗は、エナメル質・象牙質をもつ硬鱗と、骨質だけの骨鱗に二分することができる。前者は、先祖型のパレオニクス鱗から、条鰭類ではエナメル質 (ガノイン質) が厚く発達したガノイン鱗が、総鰭類では象牙質 (コスミン質) が発達したコスミン鱗が、それぞれ分化し、後には両グループともエナメル質・象牙質が失われて骨鱗になったと考えるのがもっとも妥当である。ただし、英語では、硬鱗とガノイン鱗はともに "ganoid scale" で区別ができない。これは、広義と狭義に分けて用いるより手がないと思われる。

条鰭類と総鰭類という硬骨魚類の二大グループにおいて、ともにエナメル質や象牙質が失われて骨質の板のみが残存するという鱗の進化がみられることは、非常に興味深いことである。このことは、次のような魚類の体と鱗の成長に関係しているとも考えられる。すなわち、エナメル質と象牙質の形成には、上皮細胞と間葉細胞がともに関与し、これらの細胞は一度形成が完了すると形成能力を失ってしまうが、骨質は間葉細胞のみによって継続的に形成される。したがって、楯鱗や硬鱗・コスミン鱗は成長に伴って脱落 (または吸収) と新生がおこるのに対し、骨鱗は真皮中で生涯成長しつづけるため、形成の速い季節と遅い季節の違いから年輪のような成長線がみとめられ、魚の年令を知る重要な形質となっているのである。

## 6. 高等脊椎動物における鱗の退化と変身

両生類以上の脊椎動物では、エナメル質や象牙質をもつ外骨格は、口腔の歯 teeth として残存するのみで、表層の歯状突起を失なった真皮中の骨片は、硬骨魚類で既にみられる皮骨 dermal bone として骨格の構成要素に組みこまれていくことになる (Moss, 1968)。

両生類や爬虫類では、真皮中に骨片が残存するものも

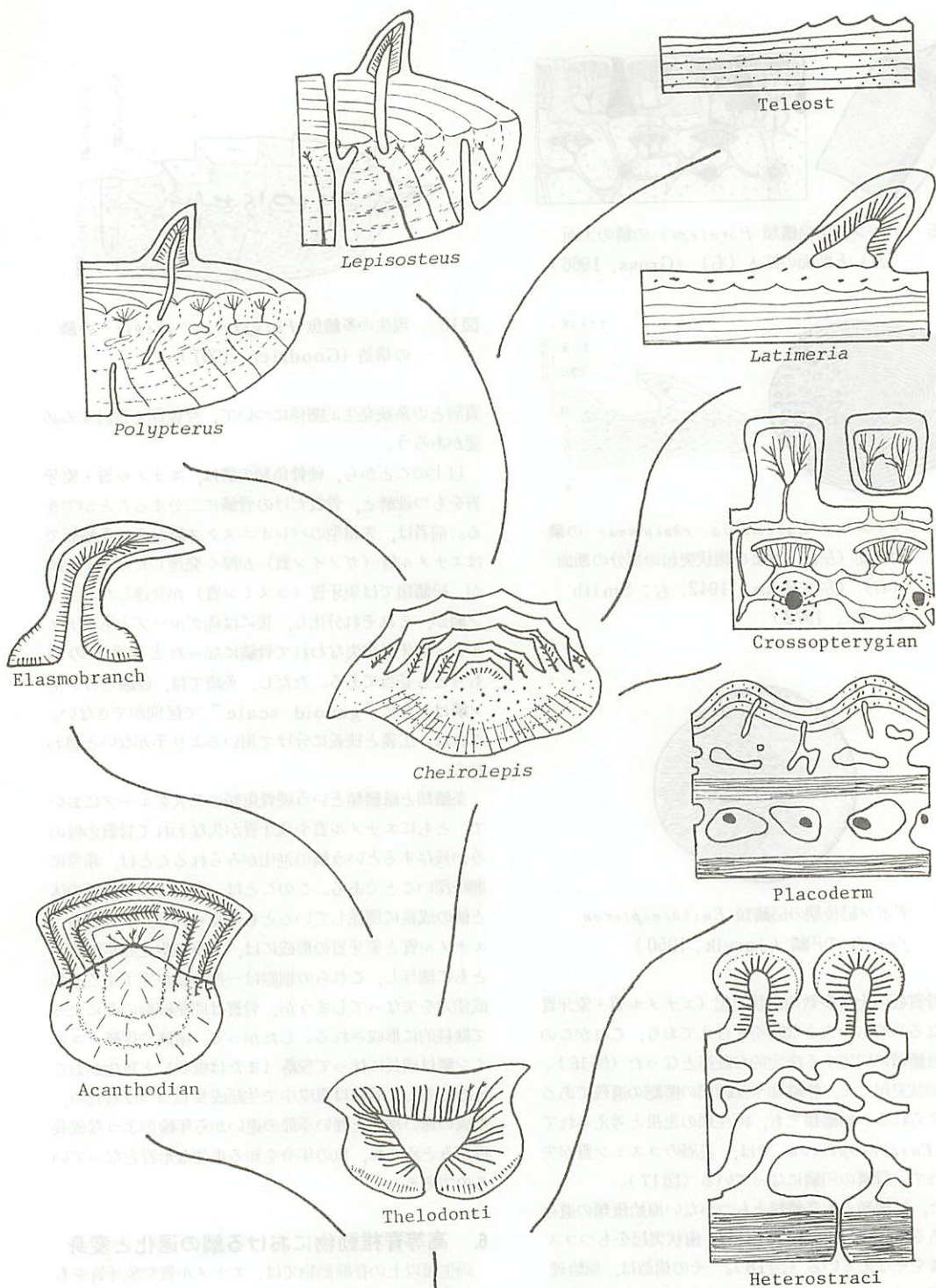


図19 魚類における鱗の進化 (原図)

ある。陸上生活への適応として、これらの動物では表皮の角化がはじまり、爬虫類では多くが真皮中の皮骨で補強された角鱗 *horny scale* をもつ。角鱗は、同じ鱗とよばれても、魚類の鱗とは組成も由来もまったく異なるものである。カメ類では、皮骨が内骨格である椎骨や肋骨と癒合して甲羅をつくり、その上を角鱗がおっている。

皮骨は、結合組織中のコラーゲン線維が直接骨化することから、結合組織性骨あるいは膜性骨 *membrane bone* とよばれ、他の内骨格を構成する骨（軟骨の鋳型が骨によって置換されて形成されることから軟骨性骨 *cartilage bone* という）と区別される。哺乳類では、頭蓋を構成する大部分の骨と、鎖骨が、皮骨すなわち外骨格由来の骨とされている。頭蓋骨を構成する骨は、蝶形骨に代表されるように、膜性骨と軟骨性骨が複雑に結合して形成されるのである（三木，1981）。

一方、外骨格に最初形成された骨は、硬骨魚類の出現とともに、もともと軟骨で構成されていた内骨格に場所を移し、やがて陸上生活にも耐える丈夫な骨格を脊柱や肢骨に形成したのである。これ以後、われわれは文字通り「骨をおって」陸地を歩くことになったのである。内骨格への骨の形成は、陸上での生活のために必要なものであったと考えられる。このことは、最初から最後まで海で泳ぐ生活に適応したサメ類や、中生代以後海生生活に入ったシーラカンス類の内骨格が軟骨からなっていることから、裏づけられている。

どの骨が外骨格由来であるが、内骨格起原であるかは、系統発生的に意味があるだけでない。ヒトの病的奇形において、外骨格の先天異常は鎖骨頭蓋骨異骨症 *cleidocranial dysostosis* として知られており、本症では皮骨由来の骨のみが特異的に形成不全あるいは欠如するのである。

内骨格として骨が利用されるようになると同時に、骨を構成するカルシウムは、それまでは生体にとって不要な異物（毒物）であったのに、生体にとって必要不可欠なものとなった。そして、骨格は磷酸だけでなく、カルシウムの貯蔵という新しい機能をもつようになったと考えられる。しかし、それと同時にカルシウム代謝の異常による疾病や、体内へのカルシウムの異常沈着（尿石・胆石・前立腺結石・結核・動脈硬化など）という病気を背負うことにもなったのであろう。

## 7. 鱗の進化についての総括

以上の考察をもとに、鱗の進化についての著者の考えをまとめると、次のような点が指摘できる（図19）。

1) 鱗の原形は、同じ甲皮類でも異甲類の甲皮ではなく、腔鱗類の小鱗にたどることができ、現代のサメ類の楯鱗はそれをそのまま受けついでたものである。

2) 棘魚類の鱗は、腔鱗類の小鱗が複雑化したもので、原始条鱗類の硬鱗（パレオニクス鱗）への移行段階とも考えられる。

3) 異甲類や頭甲類の甲皮と原始総鱗類のコスミン鱗とは類似した構造であるが、それぞれの段階での小鱗または楯鱗の基底層の癒合によって形成されたものである。

4) 板皮類の甲皮は、異甲類などの甲皮から表層の結節（歯状体）が退化することによって形成されたものである。

5) 中生代型条鱗類のガノイン鱗は、原始総鱗類のコスミン鱗とともに、パレオニクス鱗からの特殊化であり、両グループともさらに後期のものでは、表層の構造物が退化して骨鱗になっている。

6) 現生の多鱗魚はコスミン鱗をもち、最も原始的な硬骨魚類の鱗を残すものといえる。しかし、その歯状突起は、ガーパイクのガノイン鱗の歯状突起と共に、鱗との系統発生的関係について解明する必要がある。

7) 唯一の現生総鱗類ラメリアの鱗は、コスミン鱗から骨鱗への移行段階を示すものである。また、その歯状突起は腔鱗類や板鰓類の楯鱗の遺残である。

8) 進化した総鱗類の骨鱗は、高等脊椎動物では皮骨として受けつがれ、内骨格の骨化の進行とともに、骨格の構成要素に組みこまれてきた。

9) 古代サメ類で獲得された顎上の歯は、甲皮類の外骨格を構成していた象牙質からなる歯状体（小鱗または結節）から由来したもので、われわれの歯は原始魚類の外骨格の唯一の遺残とみることができる。

10) 歯の構成要素であるエナメル質・象牙質の起原は、古生代初期の甲皮類の外骨格に求めることができ、その最初の機能は体の保護と感覚器であったと考えられる。

以上は、まだ私見にとどまるものであり、不勉強のため見当違いや誤りも多くあると思われるので、会員諸氏の御教示と御討論を切にお願いする次第である。なお、鱗から歯への進化については、次の機会に論じたいと思っている。

## 文 献

- Bigelow, H. B. and Schroeder, W. C.  
(1948): *Fishes of the Western North Atlantic*. Mem. Sea. Found. Mar. Res., No. 1, Yale Univ. (New Haven).  
Bystrow, A. P. (1939): Zahnstruktur der Crossopterygier. *Acta Zool.*, 20, 283-338.  
——— (1957): The microstructure of dermal bones in arthrodires. *Acta Zool.*, 38, 239-275.  
Denison, R. H. (1963): The early history

- of the vertebrate calcified skeleton. Clin. Orthop., 31, 141-152.
- Gegenbaur, C. (1898): Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Wilhelm Engelmann (Leipzig).
- Geinitz, H. B. (1868): Die fossilen Fischschuppen and dem Plänerkalk in Strehlen. Denks. Ges. Nat.-Heilkunde, 33-48.
- Goodrich, E. S. (1907): On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification. Proc. Zool. Soc. London, 1907, 751-774.
- 後藤仁敏 (1975): 本邦のペルム系および三畳系からの魚類化石群の発見 —— 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.
- (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.
- ・橋本 巖 (1977): 生きている古代魚ラブカ *Chlamydoselachus arguireus* の歯に関する研究. II. 歯と皮歯の発生について. 歯基礎誌, 19, 159-175.
- (1978): 歯および皮歯からみた板鰐類の進化と系統. 海洋科学, 10, 98-105.
- Gross, W. (1930): Die Fische des mittleren Old Red Süd-Livlands. Geol. Paläont. Abh., N. F., 18, 1-34.
- (1935): Histologische Studien am Aussenskelett fossiler Agnathen und Fische. Palaeontographica, 83, Abt. A, 1-60.
- (1957): Mundzähne und Hautzähne der Acanthodier und Arthrodiren. *ibid.*, 109, 1-40.
- (1966): Kleine Schuppenkunde. N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 125, 29-48.
- Halstead, L. B. (1969): The Pattern of Vertebrate Evolution. Oliver & Boyd (Edinburgh).
- (1969): Calcified tissues in the earliest vertebrates. Calc. Tiss. Res., 3, 107-124.
- (1974): Vertebrate Hard Tissues. Wykeham (London).
- Hertwig, O. (1874): Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jena. Z. Naturw., 8, 331-404.
- (1876-1882): Ueber das Hautskelet der Fische. Morph. Jb., 2, 328-395; 5, 1-23; 7, 1-42.
- Ihle, J. E. W., Kamper, P. N., Nierstrasz, H. F. und Versluys, J. (1927): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Julius Springer (Berlin).
- Jarvik, E. (1950): Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegeners Halvö (East Greenland). II. Crossopterygii. Med. Gronl., 96, 1-132.
- Kerr, T. (1952): The scales of primitive living actinopterygians. Proc. Zool. Soc. London, 122, 55-78.
- Klaatsch, H. (1890): Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jb., 16, 97-196, 209-258.
- Kraus, B. S., Jordan, R. E. and Abrams, L. (1969): Dental Anatomy and Occlusion, Williams and Wilkins (Baltimore).
- 松原喜代松・落合 明・岩井 保 (1970): 魚類学, 上・下, 改訂版, 恒社厚生閣版 (東京).
- Melton, W. and Scott, H. (1973): Conodont-bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana. Geol. Soc. Amer., spec. paper, 141, 31-65.
- 三木成夫 (1981): 脊椎動物の Phylogenie. 古生物学各論第4巻, 築地書館 (東京).
- Moss, M. L. (1968): Comparative anatomy of vertebrate dermal bone and teeth. 1. The epidermal co-participation hypothesis. Acta Anat., 71, 178-208.
- Moy-Thomas, J. A. and Miles, R. S. (1971): Palaeozoic Fishes. Chapman and Hall (London).
- Orvig, 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, 321-454.
- (1967): Phylogeny of tooth tissues: Evolution of some calcified

- tissues in early vertebrates. Structure and Chemical Organization of teeth, Academic Press (New York).
- (1969): Cosmine and cosmine growth. *Lethaia*, 2, 241–260.
- (1977): A survey of odontodes ('dermal teeth') from developmental, structural, functional, and phyletic point of view. *Problems in Vertebrate Evolution*, Academic Press (New York).
- Reif, W.-E. (1978): Types of morphogenesis of the dermal skeleton in fossil sharks. *Paläont. Z.*, 52, 110–128.
- Repetski, J. E. (1978): A fish from the Upper Cambrian of North America. *Science*, 200, 529–531.
- Roux, G. H. (1942): The microscopic anatomy of the *Latimeria* scale. *S. Afr. J. Med. Sci. Biol. Suppl.*, 7, 1–18.
- Schaeffer, B. (1977): The dermal skeleton in fishes. *Problems in Vertebrate Evolution*, Academic Press (New York).
- Schultze, H.-P. (1966): Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Übergang von Ganoid-zu Rundschuppen). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 126, 232–314.
- Stensiö, E. (1962): Origine et Nature des écailles placoides et des dents. *Problèmes Actuels de Paléontologie*, C. N. R. S. (Paris).
- Smith, M. M., Hobbell, M. H. and Miller, W. A. (1972): The structure of the scales of *Latimeria chalumnae*. *J. Zool. London*, 167, 501–509.
- (1977): The microstructure of the dentition and dermal ornament of three dipnoans from the Devonian of Western Australia: A contribution towards dipnoan interrelation, and morphogenesis, growth and adaptation of the skeletal tissues. *Phil. Trans. R. Soc., (B)*, 281, 29–72.
- Thomson, K. S. (1975): On the biology of cosmine. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ.*, 40, 1–59.
- Traquair, R. H. (1899): On *Thelodus pagei* (Powrie) from the Old Red Sandstone of Forfarshire. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 39, 591–602.
- White, E. I. (1935): The ostracoderm *Pteraspis* and the relationships of the agnathous vertebrates. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B)*, 225, 381–457.
- Williamson, W. C. (1849): On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 139, 435–475.

(1982年11月12日受理)



Baross, J. K., Dunn, C. N., Ward, A. J. and ...  
 最初の脊椎動物の出現  
 の山火の火災に於ける湖の