

ニザダイ科魚類の摂食に関わる機能形態学的研究

Functional morphology of the feeding apparatus of Surgeonfishes (Pisces: Acanthuridae)

神 田 優

1996

①

ニザダイ科魚類の摂食に関わる 機能形態学的研究

Functional morphology of the feeding apparatus of
Surgeonfishes (Pisces: Acanthuridae)

1996

東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物科学専攻
平成5年度博士課程入学

神田 優

指導教官 東京大学教授

沖山 宗雄

ニザダイ科魚類の摂食に関わる機能形態学的研究

目次

第1章 緒言	1
第2章 比較形態	4
2.1. 材料と方法	5
2.2. 結果	7
2.2.1. 顎歯の形態および配列	7
2.2.2. 口腔内部の形態	22
2.3. 考察	29
2.3.1. 顎歯の形態および配列	29
2.3.2. 口腔内部の形態	38
第3章 顎歯の交換様式	40
3.1. 材料と方法	41
3.2. 結果	43
3.2.1. 歯胚の形成・発達	43
3.2.2. 顎歯の交換順序	45
3.2.3. 成長に伴う顎歯の交換様式	51
3.3. 考察	53
第4章 摂食行動および食性	58
4.1. 材料と方法	59
4.2. 結果と考察	60
4.2.1 摂食行動と食性	60
4.2.2 分類群と食性の分化	71
第5章 総合考察	74
要約	79
謝辞	84
文献	86
図表	94

第1章 緒言

すでに紀元前3世紀に、アリストテレスは“*Historia animalium* (動物誌)”のなかに、歯は動物の種が違ふといろいろな形態をとるということ、また人間の切歯・犬歯・臼歯が各々用途に応じた形態になっていること、を述べている。歯の形態が動物の食性によく適応していることは、おそらく人間が気づいた適応の最も古い例の一つであろう。

歯は最初に直接使用される消化系器官であり、餌をとらえるのに際して重要な働きをしている。そのため、その形態は食性や摂食行動を反映すると考えられ、古くから多くの研究が行われてきた(Iwai, 1956; Norris et al., 1959; Strasburg, 1963; Fryer, 1972; 上野, 1983; Komada, 1983; Yamaoka, 1983, 1986, 1987; Mochizuki and Fukui, 1983; 柿澤, 1984; Motta, 1988; Kotschal, 1989; 平間, 1991; Purcell and Bellwood, 1993; 柿澤ら, 1994)。

哺乳類を除く、歯の生えている全ての脊椎動物では、一生の間に何回も歯が交換される多生歯性の歯を持っている(Pool and Shellis, 1975; 後藤・大泰司, 1986)。

歯が生えかわるということは、他の多くの器官にみられない特異な形質であるように思われる。歯は通常、摂食器官としての機能のみが取りざたされるが、摂食器官として機能するだけでなく、歯は原始脊椎動物の皮膚に由来し、特にエナメル質の本来の役割が体内の過剰なカルシウムを排泄する事であった事を考えれば、歯の交換は当然のことといえる(Halstead, 1984a, 1984b; 須賀, 1988; 後藤, 1991)。

系統的に歯は皮歯に由来し、歯や皮歯の形態や構造の類似性は現世の板鰐類とくにサメで観察されている。(Pool and Shellis, 1975; 後藤, 1986)。

魚類の顎歯の形態や配列は多様性に富み、古くから多くの関心が寄せられ、食性や摂食行動との関係について様々な論議がなされてきた。しかし多様な形

態を伴った歯がいかにして形成され、どのように交換されるかといった顎歯交換のメカニズムについても必ずしも十分な結果が出されていない。

魚類においては脊椎動物の中で、最も多様な顎歯の交換様式が発達しており、哺乳類や爬虫類などにみられる規則性は魚類にみられる多くの選択枝の一部に過ぎないといわれている。

魚類にみられる多様な顎歯交換のパターンとプロセスには、何が反映されているのかを明らかにするところに本研究の目的はある。歯の形態や配列は魚の系統を反映していると考えられ、分類形質としても重要である(松原, 1955)。また機能(摂食行動)とも密接な関係にあり、顎歯の形態や配列の適応的意義についてもよく議論されている。しかしその顎歯を生み出す機構、つまり顎歯の交換様式については個々の魚種について、興味深い多くの情報が蓄積されてきたにもかかわらず、系統だった研究は少なく、系統類縁関係と機能(摂食行動)がどう反映されているかといったことについては明確な答えは出されていない。

ところで、藻食性魚類にとって、食物である藻類は動物のように逃避することはなく、見つけることは容易である。従って、かれらの摂食面での適応は、食物の探索面ではなく主に食物の処理方法の側面に向けられるため、顎や顎歯、消化管などの構造に現われやすいと考えられる(Keenleyside, 1979)。摂食に関わる形態の多様化に伴って、藻食性魚類の摂食行動にも多様性がみられる

(Jones, 1968; Yamaoka, 1982, 1983, 1986; Takamura, 1983; Purcell and Bellwood, 1993; Kanda and Yamaoka, 1996)。また藻食性魚類は肉食性魚類などと違い、摂食行動も比較的観察しやすく、顎歯と餌もしくは藻類の生えている基質との関係がつかみやすいといった研究をおこなう上での優れた点を有する。

本研究で対象としたニザダイ科魚類は、サンゴ域または岩礁域に群生し、その多くは草食性で(岸本, 1988)、熱帯サンゴ礁域に生息する藻食性魚類の中ではブダイ科、アイゴ科、スズメダイ科などと並ぶ代表的なグループのひとつである。これまでに世界中に6属約72種が確認されており(Randall, 1990; Guisau and Winterbottom, 1993)、単系統性が支持されている(Tyler et al., 1989;

Winterbottom, 1993; Nelson, 1994) (付図-1)。また同一科内に藻食性および動物プランクトン食性といった食性、さらに摂食行動の異なるタイプが存在することなど、系統類縁関係と機能(摂食行動)を検討する上で、優れた特徴を有している。

そこで本研究ではニザダイ科6属17種と、近縁関係にあるアイゴ科魚類3種を対象に、顎歯の形態を中心とする摂食に関わる形態と、顎歯の交換様式および摂食行動との関係について論ずる。

第2章 比較形態

はじめに

顎歯は最初に直接使用される消化系器官であり、餌をとらえるのに際して重要な働きをしている。一般的に顎歯の形態は食性を反映していると考えられており、魚食性のオニカマスでは膠着性の大型の犬歯状歯が発達し、食物をくわえる作用に適応し、岩礁などに付着する生物や固い殻を備える動物を捕食するタイ科魚類などでは臼歯が発達し、食物を破碎する作用に適応している。

本章では同一科内において藻食性およびプランクトン食性を示す、多様な種から構成されているニザダイ科を材料に、摂食に関わる形態を比較観察する。

2.1 材料と方法

本研究ではニザダイ科魚類を主な対象に、ニザダイ属からニザダイ、テングハギ属からテングハギモドキ、ボウズハギ、テングハギ、ミヤコテングハギ、ツマリテングハギ、ナンヨウハギ属からナンヨウハギ、ヒレナガハギ属からヒレナガハギ、クロハギ属からシマハギ、ヒラニザ、スジクロハギ、ナガニザ、ニジハギ、クログチニザ、モンツキハギ、ニセカンランハギ、サザナミハギ属からサザナミハギを材料として用いた。またニザダイ亜目に含まれニザダイ科に近縁であるとされるアイゴ科からは、アイゴ属のハナアイゴ、アミアイゴ、ゴマアイゴを比較の対象として用いた。以上の計2科7属20種について研究をおこなった。本研究に用いた種類、個体数、体長(SL mm)を表1に掲げる。これらの標本は主として沖縄県座間味島および高知県柏島・橋浦にて水中銃、追い込み網等で捕獲した後、直ちに腹腔内に10%中性フォルマリン溶液を注射し、10%中性フォルマリンで固定・保存した。

テングハギ属の後期仔魚は、1994年6月にKH94-2の航海によりマリアナ諸島周辺海域13°N, 140°Eで、クロハギ属の後期仔魚は、1990年9月にKT90-13の航海により種子島東方海域32°31'N, 133°33'Eで採集されたものである。シマハギ後期仔魚と稚魚は1990年7月に沖縄県粟国島で採集されたものである。テングハギ属の後期仔魚は採集後直ちに70%エタノール中に入れ保存された。クロハギ属およびシマハギの後期仔魚・稚魚は採集後直ちに10%フォルマリンで固定したのち、70%エタノール中にて保存されたものである。

魚種の同定は、島田(1993)、真鍋・小沢(1988)に従った。

形態計測についてはすでにJones(1968)が、ニザダイ科魚類の外部形態に関して標準体長、体高、頭長、吻長、眼と口との角度、開口度等を調べているので、本研究では特に顎歯を中心に測定をおこなった。

顎歯の観察は走査電子顕微鏡によりおこなった。観察に先立って、ホルマリン固定された標本は両顎を取りだし水洗したのちエタノールで脱水後、上皮を

ある程度取り除き、5%KOHに浸漬し有機物を溶解した。その後さらに残っている有機質をピンセットで取り除いたのち超音波洗浄器中で数秒間洗浄し、エタノール系列（50・70・80・90・95・99%）とアセトンにより脱水し、デシケータ内で自然乾燥し観察試料とした。

仔稚魚では、上皮等の除去が難しく顎歯を損傷させる恐れがあるため、臨界点乾燥により試料の作成を行った。

顎歯の配列および歯胚の位置については、両顎骨を魚体より取り外し5% KOH 水溶液に浸漬し、アリザリンレッドで硬骨染色したのち、グリセリンに浸漬し透明化標本を作製し、実体顕微鏡下で観察を行った。

ニザダイ科およびアイゴ科魚類の顎歯の形態および配列方向に関する用語についてはBarcl et al (1977)、後藤・大泰司 (1986) に従った (図-1)。顎歯は形態が完成されており、顎骨上に固定され機能しているものを機能歯、形態が未発達で顎骨内に存在するか、もしくは顎骨上に完全には固定されていないものを歯胚と呼んで区別した。

機能歯については、上顎および下顎の顎歯数、相対的な顎歯の大きさ、歯軸部の方向（唇舌方向、近遠心方向）と傾斜角度、歯冠部の形態、歯冠部の磨滅損傷度について調べた。また顎骨上の機能歯の配列、隣接する顎歯との重なり具合についても調べた(表-2)。

口腔内部の形態は、魚体から口部を取り出し、実体顕微鏡下で観察を行い写真撮影した。

2.2 結果

2.2.1 顎歯の形態および配列

ニザダイ科

ニザダイ (ニザダイ属) [図-2,3]

顎歯の形態：本種は上顎に約20本、下顎に約22本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯は下顎歯よりも僅かに大きく、上顎歯の長さは頭長の5.3%、下顎歯は4.7%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で2.3%、下顎歯は1.9%である。両顎歯とも尖頭部は左右対称で、歯冠部は7尖頭に分割され、中央部の3つの尖頭は大きく、縁辺部に進むに従い小型化する。各尖頭部は丸く、尖頭と尖頭との間の隙間(cusp gap)は僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

歯冠部先端は黄褐色を呈す。この特徴はニザダイ科およびアイゴ科の全ての種において共通である。

顎歯の結合：機能歯は顎骨中にある歯足骨を介して顎骨と結合し、機能歯と歯足骨は膠原線維束で結合している。この特徴はニザダイ科全てにおいて共通である。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なりあい、瓦状に配列する。機能歯は上顎歯、下顎歯とも約80°の角度で顎骨に近心傾斜（歯軸が正中線側に傾斜）する。

本種の機能歯は顎骨上の唇側列と舌側列の2つの歯列から生えているが、外見上顎骨上に生えているのは各々の位置で常に1本であるため、全体的にみると1列の機能歯列を形成する。唇側に位置する機能歯は舌側向きに生え、舌側のものは唇側向きに生える。本種の機能歯は多くの場合、2-3本単位の小歯列を唇側と舌側に交互に形成する事があるが、配列には明確な規則性は認められ

ない。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しい。

萌出直前の歯胚は最も磨滅が進んだ機能歯基部の、顎骨に開いた穴（歯導帯孔(gubernaculum)：第4章参照）の中に存在する。その際歯胚は機能歯が唇側に位置している場合には舌側に、機能歯が舌側の場合には唇側でみられる。この特徴はニザダイ科全てにおいて共通である。

本種の稚魚(57.6mm SL)では、顎歯は上顎16本、下顎16本である。上顎歯は11尖頭、下顎歯は7尖頭で尖頭部は成魚同様、ともに左右対称である。歯軸と歯冠部とのなす角度は成魚に較べて小さく、あまり湾曲しない。隣り合う機能歯同士の重なりは小さく、ほとんど近心傾斜はみられない。稚魚では歯胚のサイズが成魚におけるよりも大きい。

テングハギ（テングハギ属）〔図-4〕

顎歯の形態：本種の顎歯は成魚では上顎下顎にそれぞれ約30本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯の形態は左右対称である。顎歯歯軸部断面は円形で、歯冠部にかけて扁平になりやや舌側に湾曲しスプーン状を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の3.5%、下顎歯は3.4%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で1.2%、下顎歯は1.0%で、上顎歯と下顎歯の大きさにはほとんど違いがみられず、比較的小型である。両顎歯とも歯冠部先端は細くなっているが、尖ってはいない。縁辺はほとんど滑らかであるが、僅かに鋸歯状の切縁が形成される。

顎歯の配列：本種では隣接する機能歯間の隙間は広く、重なりあうことはない。機能歯は近心傾斜しない。本種の機能歯は顎骨上の唇側と舌側から生えているが、顎骨上にあるのは各々の位置で常に1本であり、唇側に位置する機能歯は舌側向きに生え、舌側のは唇側に向いて生えており乱杭状を呈すが、全体的にみると1列の機能歯列を形成する。機能歯は多くの場合唇側に2本、舌

側に1本もしくはこの逆のような配列を示すが、同じ側に3本以上連続して並ぶことはない。

各小歯列に属する機能歯歯冠部の磨滅の状態は、機能歯が同じ側に2本並んだときには、常に近心に位置するものがより著しい。

ミヤコテングハギ（テングハギ属） [図-5]

顎歯の形態：本種の顎歯は成魚では上顎下顎にそれぞれ約30本の機能歯を有する。顎歯の形態は左右対称である。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯軸部断面は円形で、歯冠部にかけてやや扁平になると同時に僅かに舌側に湾曲する。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の3.5%、下顎歯は3.6%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で1.3%、下顎歯は1.3%で、上顎歯と下顎歯の大きさにはほとんど違いがみられず、比較的小型である。両顎歯とも歯冠部先端は鈍く耳かき状を呈す。切縁は滑らかである。

顎歯の配列：本種では隣接する機能歯間の隙間は広く、重なりあうことはない。機能歯は近心傾斜しない。本種の機能歯は顎骨上の唇側と舌側から生えているが、顎骨上にあるのは各々の位置で常に1本であり、唇側に位置する機能歯は舌側向きに生え、舌側のは唇側に向いて生えており乱杭状を呈すが、全体的にみると1列の機能歯列を形成する。機能歯はテングハギと同様、多くの場合唇側に2本、舌側に1本もしくはこの逆のような配列を示すが、同じ側に3本以上連続して並ぶことはない。

各小歯列に属する機能歯歯冠部の磨滅の状態はテングハギ同様、機能歯が同じ側に2本並んだときには、常に近心に位置するものがより著しい。

テングハギモドキ（テングハギ属） [図-6]

顎歯の形態：本種の顎歯は成魚では上顎下顎にそれぞれ60-80本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。

顎歯歯軸部断面は円形で、歯冠部にかけて扁平になる。顎歯歯冠部はあまり舌側に湾曲しない。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の1.9%、下顎歯は1.9%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で0.6%、下顎歯は0.5%で、上顎歯と下顎歯の大きさには違いがみられず、非常に小型である。両顎歯とも歯冠部は槍状に尖り、縁辺には細かく鋭い鋸歯状の切縁が形成され、左右対称である。

顎歯の配列：本種では隣接する機能歯間の隙間は広く、重なりあうことはない。機能歯は近心傾斜しない。本種の機能歯の配列や歯冠部の磨滅の状態は、テングハギと同様である。

ボウズハギ（テングハギ属） [図-7]

顎歯の形態：本種は成魚では上顎に80-90本 下顎に70-80本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部はあまり舌側に湾曲しない。顎歯歯冠部には唇舌方向縦に稜線が形成されており断面は菱形を呈すが、歯軸部断面はほぼ円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の1.0%、下顎歯は1.0%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で0.3%、下顎歯は0.3%で、上顎歯と下顎歯の大きさには違いがみられず、非常に小型である。両顎歯とも歯冠部は槍状に尖り、縁辺には細かく鋭い鋸歯状の切縁が左右対称に形成される。鋸歯縁はテングハギモドキと較べると各鋸歯は丸みを帯びる。

顎歯の配列：本種では隣接する機能歯間の隙間は広く、重なりあうことはない。機能歯は近心傾斜しない。本種の機能歯の配列は、テングハギと同様である。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、古くなった機能歯の尖頭部は鋭利に直線的にすり減る。各小歯列に属する機能歯歯冠部の磨滅の状態はテングハギ同様、機能歯が同じ側に2本並んだときには、常に近心に位置するものがより著しい。

ツマリテングハギ（テングハギ属） [図-8]

顎歯の形態：本種の顎歯は成魚では上顎下顎にそれぞれ約50本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯軸部断面は円形で、歯冠部にかけて僅かに扁平になる。顎歯歯冠部は、あまり舌側に湾曲しない。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の2.0%、下顎歯は1.7%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で0.6%、下顎歯は0.5%で、上顎歯は下顎歯よりもやや大きい。両顎歯とも非常に小型である。両顎歯とも歯冠部は槍状に尖り、縁辺には細かく鋭い鋸歯状の切縁が左右対称に形成される。

顎歯の配列：本種では隣接する機能歯間の隙間は広く、重なりあうことはない。機能歯は近心傾斜しない。本種の機能歯の配列や歯冠部の磨滅の状態は、テングハギと同様である。

テングハギ属の一種（ケリス期） [図-9, 10]

テングハギ属の後期仔魚(14.3mm SL)の顎歯は上顎下顎にそれぞれ18本の機能歯を有する。両顎とも各々の機能歯の大きさに違いがあり、上顎歯と下顎歯の大きさの違いは見いだせない。両顎とも歯冠部先端は槍状に尖る。小型の機能歯は円錐歯で歯冠部、歯軸部とも断面は円形であった。中型の機能歯は単尖頭であるが、歯冠部がやや扁平になり、大型のものでは歯冠部が3尖頭に分割されていた。一般に魚類の顎歯は生えかわるごとに大型化する。このため小型の機能歯は最も古く形成され、大型のものほど新しいと考えられる。各機能歯間は大きく空いており、隣接するもの同士重なることはない。両顎歯はともに不倒である。

ナンヨウハギ（ナンヨウハギ属） [図-11]

顎歯の配列：本種は上顎に約16本、下顎に約18本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を

呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の4.1%、下顎歯は3.3%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で2.4%、下顎歯は2.0%である。上顎歯は下顎歯よりも大型である。上顎歯の歯冠部は9尖頭、下顎歯は7尖頭に分割され、両顎歯とも左右対称で中央部が突出する。尖頭は縁辺部に進むに従い小型化する。各尖頭部は丸く、クロハギ属に較べ尖頭間の切れ込みは大きく、鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なりあい、瓦状に配列するが、重なり程度はクロハギ属よりも低い。機能歯はほとんど近心傾斜しない。本種の機能歯は唇側、舌側交互に2本単位の小歯列を形成する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しい。

ヒレナガハギ（ヒレナガハギ属） [図-12]

顎歯の形態：本種は上顎に約14本、下顎に約16本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の5.6%、下顎歯は4.3%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で2.9%、下顎歯は2.4%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的大型である。近心部付近の大型の上顎歯歯冠部は9尖頭であるが遠心部の小型の機能歯では7尖頭である。一方下顎歯は全て5尖頭に分割され、両顎歯とも左右対称で中央部が突出する。尖頭は縁辺部に進むに従い小型化する。各尖頭部は丸く、尖頭間の切れ込みはクロハギ属に較べ深く、鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列：本種の隣接する機能歯はほとんど重なりあわず、近心傾斜はほとんどみられない。本種の機能歯の配列および磨滅の状態はナンヨウハギと同様である。

シマハギ(クロハギ属) [図-13]

顎歯の形態：本種は上顎に約14本、下顎に約20本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の4.7%、下顎歯は3.6%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で2.7%、下顎歯は2.2%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的大型である。上顎歯の歯冠部は11尖頭、下顎歯は7尖頭に分割され、両顎歯とも左右対称で中央部の3つの尖頭部の高さがほぼ等しく、全体として平らである。尖頭部は縁辺部に進むに従い小型化する。各尖頭部は丸く、cusp gapは僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なりあい、瓦状に配列する。上顎歯、下顎歯とも約85°で僅かに近心傾斜がみられる。本種の機能歯は唇側、舌側交互にはほぼ2本単位の小歯列を形成する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部の磨滅は、ヒレナガハギと同様である。

シマハギ(アクロヌルス期) [図-14~19]

本種の後期仔魚(22.6mm SL)では、機能歯は上顎10本、下顎12本で上顎歯は下顎歯よりも大きかった。上顎歯は7尖頭もしくは5尖頭である。下顎歯は大きさや尖頭数に違いがあり、近心から第1番目の機能歯は大型で12尖頭、第2-4番目は中型で7尖頭、第5-6番目は小型で5尖頭である。両顎歯ともに尖頭部は左右対称である。成魚に較べて歯冠部はあまり舌側に湾曲しない。大型の機能歯は新しく生え変わったものと思われる。隣り合う機能歯同士が小さい機能歯同士だとほとんど重ならず、近心傾斜もみられない。つぎに生えかわる歯胚の大きさは、成魚の場合と較べてかなり大きく、古い機能歯の2-2.5倍もある。

変態終了後の稚魚(22.5mm SL)では、機能歯は上顎10本、下顎12本で上顎歯は下顎歯よりも大きかった。両顎歯とも大きさや尖頭数に違いがあり、上顎歯では近心から第1.2番目の機能歯は大型で12尖頭、第3番目以降は小型で7尖頭

である。尖頭は基本的には左右対称であるが、僅かに近心部の尖頭が大きい場合もみられ、変則的であった。下顎は近心部の第1番目の機能歯は大きく、左右対称の7尖頭歯で、第2番目以降は小さく5尖頭であった。成魚に較べて歯冠部はあまり舌側に湾曲しない。隣り合う機能歯同士が小さい機能歯同士だとほとんど重ならず、近心傾斜もみられなかった。大型の機能歯は新しく生え変わったものと思われる。

同じく変態終了後の稚魚(29.2mm SL)でも顎歯の形態はほとんど同じで、若干顎歯の交換が進み大型の機能歯が生えてきているのがみられた。

スジクロハギ(クロハギ属) [図-20]

顎歯の形態：本種は上顎に14-16本、下顎に18-20本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の5.1%、下顎歯は3.8%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で2.6%、下顎歯は2.2%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的大型である。上顎歯の歯冠部は11尖頭、下顎歯は7尖頭に分割され、尖頭部は縁辺部に進むに従い小型化する。上顎歯の尖頭は左右対称で上顎歯冠部は全体的に丸みを帯びる。一方下顎歯の尖頭はやや遠心側に偏り、下顎歯冠部は全体的に平らである。各尖頭部は丸く、*cuspid gap*は僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なりあい、瓦状に配列する。上顎歯は約 80° 、下顎歯は約 77° の角度で近心傾斜する。本種の機能歯は唇側、舌側交互にほぼ本単位の小歯列を形成する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しい。

ニジハギ(クロハギ属) [図-21]

顎歯の形態：本種は上顎に約12本、下顎に約14本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の6.8%、下顎歯は5.4%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で3.8%、下顎歯は3.0%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的大型である。上顎歯の歯冠部は9尖頭、下顎歯は7尖頭に分割され、尖頭部は縁辺部に進むに従い小型化する。上顎歯の尖頭はほぼ左右対称で、下顎歯の尖頭はやや遠心側に偏り、両顎歯とも歯冠部は全体的に平らである。各尖頭部は丸く、cusp gapは僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なりあい、互状に配列する。上顎歯は約87°でほとんど近心傾斜がみられないが、下顎歯は約80°の角度で近心傾斜する。本種の機能歯は唇側、舌側交互にほぼ2本単位の小歯列を形成する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しい。

ナガニザ（クロハギ属） [図-22]

顎歯の形態：本種は上顎に約14本、下顎に約16本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の6.5%、下顎歯は5.0%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で3.4%、下顎歯は2.7%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的大型である。

上顎歯の歯冠部は11尖頭、下顎歯は7尖頭に分割され、尖頭部は縁辺部に進むに従い小型化する。上顎歯の尖頭は左右対称で上顎歯冠部は全体的に丸みを帯びる。一方下顎歯の尖頭は遠心側に偏り、下顎歯冠部は全体的に平らである。各尖頭部は丸く、cusp gapは僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なりあい、瓦状に配列する。機能歯は顎骨の近心向きに上顎歯、下顎歯とも80°の角度で近心傾斜がみられる。本種の機能歯は多くの場合、2-3本単位の小歯列を形成し唇側と舌側に交互に配列する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しい。

クログチニザ（クロハギ属） [図-23]

顎歯の形態：本種は上顎に約16本、下顎に約20本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の5.7%、下顎歯は4.8%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で2.4%、下顎歯は2.2%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的大型である。上顎歯の歯冠部は9尖頭、下顎歯は7尖頭に分割され、尖頭部は縁辺部に進むに従い小型化する。両顎歯とも尖頭は左右対称でなく遠心側に偏る。上顎歯では中央部の3つの尖頭部の高さはほぼ等しく、歯冠部先端は全体的に平らである。一方下顎歯では遠心側の尖頭部は斜め下方に傾斜する。中央部の3つの尖頭部は平らで、両端に移るに従い鋭角になる。cusp gapは僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ大きく重なりあい、瓦状に配列する。機能歯は顎骨の近心向きに上顎歯、下顎歯ともに約70°の角度で著しく近心傾斜する。本種の機能歯は多くの場合、3本単位の小歯列を唇側と舌側に交互に形成する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しい。

ニセカンランハギ（クロハギ属） [図-24]

顎歯の形態：本種は上顎に約16本、下顎に約16本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は

緩やかに舌側に湾曲する。顎歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の5.7%、下顎歯は5.4%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で2.5%、下顎歯は2.3%である。上顎歯は下顎歯よりも僅かに大きく、顎歯は比較的大型である。

上顎歯の歯冠部は11尖頭、下顎歯は9尖頭に分割され、尖頭部は縁辺部に進むに従い小型化する。上顎歯の尖頭は左右対称で上顎歯冠部は全体的に丸みを帯びる。一方下顎歯の尖頭はやや遠心側に偏り、下顎歯冠部は全体的に平らである。各尖頭部は丸く、cusp gapは僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なりあい、瓦状に配列する。上顎歯は約82°の角度であるのに対して、下顎歯は約72°と上顎歯より強く近心傾斜する。本種の機能歯は多くの場合、2-3本単位の小歯列を唇側と舌側に交互に形成する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しい。

モンツキハギ（クロハギ属） [図-25]

顎歯の形態：本種は上顎下顎にそれぞれ約20本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の5.4%、下顎歯は4.2%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で2.5%、下顎歯は2.2%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的大型である。

近心部に位置する上顎歯の尖頭は13尖頭であるが遠心方向に進むに従い11、9尖頭のものもある。下顎歯は全て9尖頭に分割され、尖頭部は縁辺部に進むに従い小型化する。上顎歯の尖頭は左右対称で上顎歯冠部は全体的にやや丸みを帯びる。一方下顎歯の尖頭はやや遠心側に偏り、下顎歯冠部は全体的に平らである。各尖頭部は丸く、cusp gapは僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なり

あい、瓦状に配列する。機能歯は顎骨の近心向きに上顎歯、下顎歯とも約75°の角度で強く近心傾斜する。本種の機能歯は多くの場合、2-3本単位の小歯列を唇側と舌側に交互に形成する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しい。

ヒラニザ（クロハギ属） [図-26]

顎歯の形態：本種は上顎下顎にそれぞれ24-28本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯歯冠部は緩やかに舌側に湾曲する。顎歯歯冠部は幅広く扁平で、歯軸部断面は楕円形を呈す。両顎歯はともに不倒である。上顎歯、下顎歯とも長さは頭長の2.8%で、歯冠部の最大幅は上顎歯、下顎歯とも1.3%である。上顎歯と下顎歯は大きさに差はみられず、顎歯は比較的小型である。

上顎歯歯冠部は11尖頭であるが、下顎歯は7尖頭に分割され、尖頭部は縁辺部に進むに従い小型化する。両顎歯とも尖頭は左右対称で上顎歯歯冠部は中央部が突出し三角形を呈す。下顎歯は上顎歯に較べて幾分丸みを帯びる。各尖頭部は丸く、*cuspl gap*は僅かに窪み、やや鋭い切縁を形成している。

顎歯の配列と機能歯の磨滅：本種の隣接する機能歯はそれぞれ僅かに重なりあい、瓦状に配列する。上顎歯、下顎歯とも隣接する機能歯は重なり合わず、近心傾斜しない。本種の機能歯は多くの場合、2-3本単位の小歯列を唇側と舌側に交互に形成する。各小歯列に属する機能歯の歯冠部には磨滅がみられ、磨滅は各小歯列内で近心に位置するものほど著しいのが観察された。

サザナミハギ（サザナミハギ属） [図-27, 28]

顎歯の形態：本種は上顎下顎にそれぞれ40-50本の機能歯を有する。機能歯は近心部で最も大きく遠心方向にゆくに従い次第に小型化する。顎歯の歯冠部は広く、内側に湾曲しスプーン状を呈す。歯軸部は細長く不倒で、断面は楕円形。顎歯基部では顎骨の唇舌方向に細長い形状を示し、歯冠部に向かうにつれ

て緩やかにねじれ、歯冠部との接点ではほぼ90度回転した、顎骨の近遠心方向に細長い楕円形を示す。上顎歯の長さは頭長の4.0%、下顎歯は6.3%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で0.9%、下顎歯は1.3%である。ニザダイ科魚類の中で唯一、下顎歯が上顎歯よりも大きい特徴をもつ。両顎歯とも尖頭は遠心側のみに形成される。上顎歯では近心部に近いところに位置する機能歯は6尖頭であるが、遠心部に向かうに従って5尖頭となる。下顎歯は4尖頭歯である。両顎歯とも近心側の第1及び第2機能歯は、歯冠部遠心側だけでなく、近心側にも痕跡的な小さな尖頭が2~3存在する。しかしその他の機能歯では近心側縁に尖頭はない。顎歯先端部は足袋の先のように二叉しており、上顎歯では第2、下顎歯では第1尖頭は丸みを帯びた幅広い形状を示すが、縁辺部に進むほど徐々に小さくなってゆく。

cuspid gapは僅かに窪み、切縁はそれほど鋭利でない。

顎歯の配列：本種の機能歯は顎骨上の唇側と舌側から生えているが、顎骨上にあるのは各々の位置で常に1本であり、唇側に位置する機能歯は舌側向きに生え、舌側ものは唇側に向いて生えており、1列の機能歯列を形成する。上顎歯は約75°、下顎歯は約77°の角度で強く近心傾斜する。隣接する機能歯はそれぞれ大きく重なりあい、互状に配列する。両顎とも、機能歯は顎骨上の唇側と舌側に交互に4-5本単位の小歯列を形成し、各歯列内の機能歯では遠心側から近心側に向かうに従って、磨滅の程度が大きくなる。機能歯の歯冠部は直線的に擦り減り、第1、第2尖頭の磨滅が他の尖頭に比べて著しい。最も磨滅した機能歯の尖頭は表面のエナメロイドの層が削られ、その中の象牙質が露出しているものも観察された。

歯胚は機能歯が唇側に位置している場合には、機能歯基部の舌側に、機能歯が舌側の場合には唇側にみられるが、本種の萌出直前の歯胚はそれぞれ各小歯列ごとの最も近心側の位置でほぼ同時にみられる。

本種の稚魚(37.3mm SL)の上顎歯は上顎が破損していたため計数できなかつ

た。下顎歯は28本であった。近心付近の上顎歯は9尖頭もしくは7尖頭で遠心方向に進むに従い7尖頭、5尖頭のものもみられた。上顎歯の尖頭は成魚と異なり、左右対称であった。下顎歯も近心付近では5尖頭であるが、遠心部では3尖頭であった。近心部付近に位置するものと遠心部のものには左右対称なものもみられたが、中には尖頭部が遠心側のみに存在し、近心側の尖頭は消失したのもあった。初期の頃の顎歯は基本的に左右対称で中央の尖頭先端は尖っていた。

成魚と違って歯軸部はそれほど長くなく、歯冠部と歯軸部にねじれが見られない。歯冠部は舌側に僅かに湾曲する。隣接する機能歯同士はほとんど重なり合わず、成魚ほど顕著な近心傾斜はみられなかった。

機能歯の配列は成魚でみられたような規則性が認められなかった。

アイゴ科

ハナアイゴ（アイゴ属） [図-29]

顎歯の形態：本種は上顎下顎ともに約30本の機能歯を有する。機能歯は近心部から遠心方向にゆくに従い少しずつ小型化する。両顎歯はともに不倒である。上顎歯の長さは頭長の2.9%、下顎歯は2.7%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で1.0%、下顎歯は1.1%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的小型である。

両顎歯は大きさの違う左右2つの尖頭に分割される。上顎歯では近心側の尖頭は小さく（側尖頭）、遠心側の尖頭は大きい（主尖頭）。下顎ではこれとは逆に、近心側の尖頭は大きく、遠心側の尖頭は小さい。上顎歯の主尖頭は幾分外側に曲がるが、下顎歯では直線状である。両顎歯とも主尖頭部の外側には小さな欠刻が一つある。左右の尖頭とも先端は尖り、鋭い切縁を形成するが、下顎歯に較べて上顎歯の主尖頭先端はより鋭角に尖る。機能歯の唇側、舌側ともに削られたようになっておりノミ状を呈す。両顎歯とも歯軸は途中で湾曲し、くの字型を呈し、顎骨と結合している機能歯基部は唇舌方向に長い。

顎歯の結合：機能歯基部内は空洞になっており、この部分が顎骨の溝にはま

りこみ強く結合する（槽生性結合）。歯冠部先端は黄褐色を呈す。

顎歯の配列：機能歯は近心傾斜せずに直立し、隣接するもの同士僅かに重なりあい1列の機能歯列を形成する。各機能歯基部の舌側に位置する顎骨には長細い小孔（歯導帯孔）がある。

アマアイゴ（アイゴ属） [図-30]

顎歯の形態：本種もハナアイゴ同様、上顎下顎ともに約30本の機能歯を有し、上顎歯の長さは頭長の3.5%、下顎歯は2.8%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で1.2%、下顎歯は1.2%であり、他の2種よりも若干大型である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的小型である。その他の特徴は基本的にハナアイゴと大差なかった。

ゴマアイゴ（アイゴ属） [図-31]

顎歯の形態：本種は上顎下顎ともに30-40本の機能歯を有し、上顎歯の長さは頭長の2.5%、下顎歯は2.2%で、歯冠部の最大幅は上顎歯で1.0%、下顎歯は1.0%である。上顎歯は下顎歯よりも大きく、顎歯は比較的大型である。その他の特徴は基本的にハナアイゴと大差なかった。

2.2.2 口腔内部の形態

ニザダイ科

ニザダイ（ニザダイ属）〔図-33〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は比較的広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的に白色を呈し、表面に溝は認められない。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけては急勾配である。

ボウズハギ（テングハギ属）〔図-34〕

上顎：本種の口腔内壁は白色を呈し、下に凸に隆起した肉質突起は見られない。上顎口腔内壁先端から口腔弁にかけてはほとんど勾配がない。

下顎：下顎の口腔内壁も白色を呈し、凹型ではなくほぼ水平で、下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけてはほとんど勾配がない。

テングハギモドキ（テングハギ属）〔図-35〕

上顎：本種の口腔内壁は白色を呈し、下に凸に隆起した肉質突起は見られない。上顎口腔内壁先端から口腔弁にかけてはほとんど勾配がない。

下顎：下顎の口腔内壁の形状は、ボウズハギと同様であった。

テングハギ（テングハギ属）〔図-36〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は比較的広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、表面に溝は認められない。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に

下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は凹型ではなく、ほぼ水平で幅広い。下顎口腔内壁も全体的に白色を呈し、表面に溝は認められない。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけてはほとんど勾配がない。

ミヤコテングハギ（テングハギ属） [図-37]

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は比較的広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は凹型ではなく、ほぼ水平で幅広い。下顎口腔内壁は全体的にやや褐色を呈し、表面には僅かに溝が認められる。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけてはほとんど勾配がない。

シマハギ（クロハギ属） [図-38]

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は比較的広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さを上回るか、または同じ程度である。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的に黒色を呈し、上顎隆起部の溝よりもやや大きく深い溝がある。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さを上回るか、または同じ程度である。下顎口腔内壁

先端から口腔弁にかけては急勾配である。

ヒラニザ（クロハギ属）〔図-39〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起があるが、肉質突起の幅は狭く、発達程度は低い。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さと同じ程度かやや低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的にやや褐色を呈し、上顎突起部の溝よりもやや大きく深い溝がある。下顎の口腔内壁は顎歯の高さと同じ程度かやや上に位置する。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけては急勾配である。

ナガニザ（クロハギ属）〔図-40〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は比較的広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりもやや低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁の形状はシマハギと同様であった。

クログチニザ（クロハギ属）〔図-41〕

上顎：本種の上顎には、際立った肉質突起の隆起はないが、幅ひろく全体的に隆起する。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さとほぼ同じ。上顎肉質突起から口腔弁にかけての勾配は緩やかで、全体的に盛り上がる。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的に褐色を呈し、表面に溝は認められない。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけての勾配は緩やかである。

スジクロハギ（クロハギ属） [図-42]

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は比較的広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走るやや大きく深い溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さと同じ程度かやや低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的にやや黒色を呈し、表面に溝は認められない。下顎の肉質部は下顎歯よりも丈が高く、下顎歯よりも上に位置する。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけては急勾配である。

モンツキハギ（クロハギ属） [図-43]

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。際立った肉質突起の隆起はないが、幅ひろく全体的に隆起する。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。上顎肉質突起から口腔弁にかけての勾配は緩やかである。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的に白色を呈し上顎隆起部の溝よりもやや大きく深い溝がある。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけての勾配は緩やかである。

ニセカンランハギ（クロハギ属）〔図-44〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は比較的広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的に白色を呈し、上顎隆起部の溝よりもやや大きく深い溝がある。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけては急勾配である。

ヒレナガハギ（ヒレナガハギ属）〔図-45〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的に黒色を呈し、表面に溝は認められない。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけての勾配は緩やかである。

ナンヨウハギ（ナンヨウハギ属）〔図-46〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起がある。肉質突起の幅は広く、よく発達している。隆起した部分は全体的に白色を呈し、唇舌方向に走る細かい多数の溝がある。咬合時、上顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間に下顎歯と下顎口腔内壁が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型を呈す。下顎口腔内壁は全体的に白色を呈し、表面に溝は認められない。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけては急勾配である。

サザナミハギ（サザナミハギ属）〔図-47〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に隆起した肉質突起があり、全体的にV字型を呈す。肉質突起の幅は狭く柔らかい。隆起した部分は全体的に白色を呈し、細かい多数の小突起がある。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さとほぼ同程度である。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁は上顎とは逆に、窪んだ凹型で全体的にV字型を呈す。下顎口腔内壁は全体的にやや褐色を呈し、溝はない。下顎にはその他のニザダイ科に多く見られるような、口腔内壁の突起は存在しない。下顎口腔内壁先端から口腔弁にかけては急勾配である。

アイゴ科

ハナイゴ（アイゴ属）〔図-48〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に肥厚した肉質突起がある。特に縫合部付近で盛り上がる。隆起した部分には小突起があり、全体的に白色を呈す。上顎歯と隆起した肉質突起との間隔は広く開いている。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎では縫合部にのみ塊状に肥厚した白色の突起がある。下顎の口腔内壁の高さは顎歯の高さよりも低い。

アミアイゴ（アイゴ属）〔図-49〕

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に肥厚した肉質突起がある。特に縫合部付近で盛り上がる。隆起した部分には小突起があり、全体的に白色を呈す。顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間は深く、咬合するとそこに下顎歯が入り

込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁の形状は、ハナアイゴと同様であった。

ゴマアイゴ（アイゴ属） [図-50]

上顎：本種の上顎には、口腔内壁が下に凸に肥厚した肉質突起がある。縫合部付近だけが特に盛り上がることはない。肉質突起の幅は比較的広く、よく発達している。隆起した部分には小突起があり、全体的に白色を呈す。顎歯と隆起した肉質突起との間の隙間は深く、咬合するとそこに下顎歯が入り込む。上顎肉質突起の高さは顎歯の高さよりも低い。肉質突起から口腔弁にかけては急勾配である。

下顎：下顎の口腔内壁の形状は、ハナアイゴと同様であった。

2.3 考察

2.3.1 顎歯の形態および配列

1) 顎歯の形態

顎歯の数、歯冠部の尖頭数、顎歯の大きさ（長さと同幅）、顎歯の近心傾斜角度を表2にまとめた。さらにニザダイ科および同科各属と、アイゴ科の特徴を下記にまとめた。

A. ニザダイ科魚類の特徴

1. 顎歯は唇側列もしくは舌側列から萌出するが、唇側に位置する機能歯は舌側方向に、舌側のものは唇側方向に傾斜する
2. 機能歯は顎骨上の唇側と舌側から1回置きに交互に生え換わる(第4章参照)
3. 機能歯は顎骨中にある歯足骨を介して顎骨と結合する。機能歯と歯足骨は膠原線維束で結合する
4. 両顎歯とも顎歯は近心部では最も大きく、遠心部に進むに従い小型化する
5. 顎歯の歯冠部先端は黄褐色を呈す

テングハギ属の特徴

1. 両顎歯とも近心傾斜しない
2. 顎歯は隣接するもの同士互いに重なり合わず、顎歯間の隙間は大きく唇舌方向に乱杭状に配列する
3. 上顎歯と下顎歯の形態は同じである
4. 顎歯は比較的小型で不倒である

ニザダイ属・クロハギ属・ヒレナガハギ属・ナンヨウハギ属の特徴

1. 多くの種で顎歯の近心傾斜がみられる
2. ほとんどの種の顎歯は、隣接するもの同士互いに重なり合い互状に並び1列の稜線を形成する

3. 顎歯冠部は左右対称のものと、そうでないものがある
4. 顎歯は扁平で歯冠部には尖頭が発達している
5. ほとんどの種では、上顎歯が下顎歯よりも大型である
6. ほとんどの種の顎歯は比較的大型で不倒である

サザナミハギ属の特徴

1. 両顎歯とも近心傾斜する
2. 両顎歯は、隣接するもの同士互いに重なり合う
3. 両顎歯とも歯冠部の尖頭は遠心側にのみ存在する
4. 両顎歯とも細長く可倒である
5. 上顎歯は下顎歯よりも小型である

B. アイゴ科魚類の特徴

1. 顎歯の配列において機能歯は近心傾斜せずに直立し、隣接するもの同士僅かに重なりあい1列の機能歯列を形成する
2. 顎歯の結合は機能歯基部内の空洞部分が顎骨の溝にはまり込み結合する槽生性結合である
3. 両顎歯とも顎歯は近心部では最も大きく、遠心部に進むに従い小型化する
4. 両顎歯は左右の大きさの違う2つの尖頭に分割される
5. 歯冠部先端は黄褐色を呈す

2) 顎歯の機能形態

顎歯の大きさと数および配列

ニザダイ科では、顎歯は近心部付近では大きいのが、遠心部にいくに従って、小型化する。板鰓類でも一般に近心の顎歯ほど大きく、遠心に向かうにつれて小さくなる。また通常上顎歯の方が下顎歯よりも大きく数も多い傾向がある(後

藤, 1986)。

テングハギ属の顎歯は比較的小型で細長く、数も多い傾向にある。テングハギ属内でも特にテングハギモドキ、ボウズハギ、ツマリテングハギは小型で細長い、多数の顎歯をもつことがわかった。これら3種は動物プランクトンを主食としている(第5章参照)。またこれら3種よりもやや大きい顎歯を有するテングハギと、ミヤコテングハギは藻食性で特に大型の藻類を主食とする(第5章参照)。ニザダイ属、ナンヨウハギ属、ヒレナガハギ属、クロハギ属の顎歯は比較的大型であるが、ナンヨウハギ、ヒレナガハギ、スジクロハギ、ニジハギ、ナガニザは長さの割に幅広い顎歯を有する。また唯一クロハギ属にあってヒラニザだけは小型で多数の顎歯を有する。本種の食性も動物プランクトン食である(第5章参照)。今回扱わなかったがクロハギ属のオハグロハギも本種同様小型の顎歯を有し、食性も同じである(Randall, 1956; Jones, 1968)。サザナミハギ属のサザナミハギは細長く、歯冠部の幅の狭い顎歯を多数有する。

顎歯歯冠部の形状と顎歯の近心傾斜

ニザダイ科魚類の顎歯、特にニザダイ属、クロハギ属、サザナミハギ属の魚の顎歯には近心傾斜がみられた。これら3属の種の顎歯では、歯冠部に尖頭が発達しているが、歯冠部における尖頭部のバランスもしくは歯冠部の形態と近心傾斜角度とは関係があることが認められた。顎歯に近心傾斜がみられないか、もしくは傾斜が僅かな種(テングハギ属、ナンヨウハギ、ヒレナガハギ、シマハギ、ニジハギ、ヒラニザ)では尖頭は左右対称であるのに対して、近心傾斜の認められる種では顎歯遠心部に尖頭が多くなるか、もしくは遠心側の尖頭部は近心側よりも大型化し発達する傾向にあった。テングハギ属を除くニザダイ科魚類の顎歯は、歯冠部が扁平で隣接する顎歯同士が重なり合い、瓦状を呈す特徴をもつ。近心傾斜角度が大きければそれだけ、隣接する顎歯間の重なりは増し、隣り合う顎歯の遠心側に位置するものでは、歯冠部近心側が隣り合う顎歯の陰に隠れ舌側に位置するため、その部分の尖頭部は有効に機能していると

は考えられず、遠心側の尖頭のみが機能するものと考えられる。顎歯は近心傾斜の角度が大きく、かつ歯冠部近心側の尖頭の重なりが大きいほど遠心側の尖頭部の割合が増え、顎歯は遠心側のみが機能するようになると考えられる。その最も特化したものがサザナミハギであり、本種の顎歯歯冠部には遠心側にのみ尖頭がみられ、近心側の尖頭は消失している。

上顎歯と下顎歯とで近心傾斜角度に差があるものでは、これらは上顎歯よりも下顎歯の方がより近心傾斜する傾向にあった。そしてこれらは上顎では尖頭部がほぼ左右対称なのに対し、下顎歯ではより歯冠部遠心側に尖頭の偏りがみられた(スジクロハギ、ニジハギ、ナガニザ、ニセカンランハギ、モンツキハギ)。なおナガニザ、モンツキハギでは上顎歯、下顎歯ともに同じ程度傾斜するし、モンツキハギでは近心傾斜角度が上顎下顎ともにさらに大きく、両顎歯ともより歯冠部遠心側に尖頭の偏りがみられた。

ニザダイ科魚類の顎歯については、Aoyagi, (1943), Randall (1955a, 1955b, 1956), Jones (1968)に形態の記載がみられる。彼らは顎歯の近心傾斜角度については触れていないが、今回扱った以外の種についても顎歯の形態から歯冠部における尖頭の偏りは確認できる。また今回調べたヒレナガハギについては、上顎歯、下顎歯ともに近心傾斜はみられず、尖頭部の偏りはみられなかったが、Randall (1955b)のヒレナガハギ属の顎歯の記載によると、キイロハギやゴマハギ、*Zebrosoma gemmatum*, *Z. xanthurum*, *Z. rostratum*は他のニザダイ科魚類と異なり、上顎歯のみに尖頭部の偏りがみられた。これらの種では上顎歯および下顎歯には近心傾斜がみられるのか今後調べる必要がある。

なおサメ類にみられる尖頭(咬頭)は、一般的に遠心に傾斜する場合が多い(後藤, 1978c)。

切縁の形態と機能

切縁とは歯冠縁辺部に発達する鋭い刃状の部分を指し、サメ類では特によく発達し鋭い鋸歯を備えるものもある。ニザダイ科魚類特に尖頭が発達している

ニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属、サザナミハギ属では、萌出直後の顎歯の尖頭部外縁には鋭い切縁が形成されているが、すぐに磨耗により鈍くなる。しかし藻類などを摂食するのに重要と考えられるのは、尖頭部全体よりもむしろ藻類を挟み込んで切り取ったりちぎったりするのに有効な cusp gap である (Barel et al, 1977; Yamaoka, 1982, 1983, 1987; 瀬能, 1988; Purcell and Bellwood, 1993; Kanda and Yamaoka, 1996)。これらの種では、特に cusp gap の切縁の鋭さが重要と考える。

一方アイゴ科魚類の顎歯はノミ状を呈し、cusp gap のみならず歯冠部縁辺全体に鋭い切縁を形成している。これらは長短2つの尖頭がそれぞれ上顎歯と下顎歯で斜交いに向き合っており、藻類の切断に機能的であると考えられる。

歯軸部の形態と顎歯の機能

ニザダイ科のテングハギ属では全て顎歯歯軸部断面は円形で、ニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属では歯軸部断面は近遠心方向を長径とする楕円形を呈すが、サザナミハギでは歯軸部断面は楕円形であるが、顎歯基部では他の属とは異なり、顎骨の唇舌方向に細長い形状を示し、歯冠部に向かうにつれて緩やかにねじれ、歯冠部との接点ではほぼ90度回転した、顎骨の近遠心方向に細長い楕円形を示す。サザナミハギがこのように独特な形態の顎歯をもつのは、これは摂食時基質を削り取る際に顎歯のしなりを利用するため、顎歯が折れにくくすると同時に、曲がる方向を規定していると考えられる。つまり歯軸基部が顎骨の唇舌方向に細長い形状を示す事によって、摂食時に機能歯が基質から受ける近遠心方向の力に対応して、歯軸部がしなりやすくなるための適応であると考えられる。また歯冠部の尖頭部は顎骨の唇舌方向とほぼ直角の角度を成して、顎骨の遠心方向に向いて形成される。このため尖頭部のある歯冠部全体を基質にあてがうことができるので、より幅広い面積をカバーできる。

タンガニイカ湖の藻食性シクリッド *Petrochromis* 属 (Yamaoka, 1987) や、マラウ

イ湖の藻食性シクリッド *Petrotilapia* 属 (Ribbink et al, 1983)、メジナ科のメジナ、オキナメジナ (Kanda and Yamaoka, 1996) 等の顎歯も細長い歯軸部を持ち、歯冠部が3尖頭に分かれており、歯冠部と歯軸部とは約90°の角度で曲がっており、サザナミハギとよく似た形態を示すが、本種のように歯軸部がねじれるといったような特異な形態はみられない。

顎歯の磨滅と配列

ニザダイ科では機能歯は唇側と舌側から生えているが、唇側に位置する機能歯は舌側方向に傾斜し、舌側に位置するものは唇側方向に傾斜しているため、歯冠部は1列の稜線を形成する。テングハギ属では必ずしもきれいな稜線を描かないが、ニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属では歯冠部は近遠心方向に広がり扁平で、幅広い歯冠部を形成し互いに瓦状に重なり合い、歯間部の隙間は無い。サメ類における顎歯の配列にも様々なパターンが知られているが (Taniuchi, 1970; 後藤・橋本, 1976, 1977)、その中に、ニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属等のように瓦状に配列する種 (Strasburg, 1963) が存在するのは興味深い。

ニザダイ科魚類の各小歯列内では常に近心に位置する機能歯ほど磨滅が激しく、遠心に行くほど少ない傾向が全ての種で共通してみられた。このことから各歯列ごとに、近心に位置する機能歯は最も古く、近心から遠心に向かうに従って機能歯は若くなっていくことが推察される。つまり顎骨上に配列している機能歯は全て同じ世代 (発生時期が同じ) ではなく、様々な古さのものが一定の順序に従い、一緒に配列されていることが考えられる。

顎歯の結合、支持様式

ニザダイ科魚類の機能歯は顎骨中にある歯足骨を介して顎骨と結合し、機能歯と歯足骨は膠原線維束で結合している。これは多くの硬骨魚類や両生類で見られる支持様式である。またアイゴ科魚類では、機能歯基部内の空洞部分が顎

骨の溝にはまり込み結合する槽生性結合である。この結合様式は、基本的に哺乳類にみられる釘植と同様な状態である(後藤・大泰司, 1986)。このようにニザダイ科魚類も、アイゴ科魚類も科レベルで異なった様式によって顎歯が支持されている事は系統学的にも注目される。

歯冠部の着色

ニザダイ科もアイゴ科もともに顎歯歯冠部は黄褐色を呈していた。これは歯冠部を構成しているエナメル質に鉄分 (ferritin 粒子が細胞質全体に密に存在) が沈着したことによるものである(Wakita, 1972; 一條ら, 1974; 須賀, 1988)。

Wakita (1972)は、エナメロイドに鉄が沈着することによってエナメロイドは一段と硬さをまして完成する。鉄の具体的な役割はいまだ不明であるが、エナメル質形成における最後の段階において鉄が重要な役割を果たしているものと思われると述べている。顎歯歯冠部に鉄分の沈着がみられる例は多く、チョウチョウウオ(Motta, 1986)、オキナメジナ、ニザダイ、イシダイ、ハコフグ、イスズミ、ドチザメ(Wakita, 1972)といった魚類のほかヒザラガイやウシノツメ等の貝類の歯舌にも含まれることがわかっており(須賀, 1988; Okoshi, in press)、食性と関係した適応的性状であると考えられている。

歯系図 (顎歯の形態分化)

以上のニザダイ科の顎歯の形態についてまとめ、顎歯の形態がどのように分化していったのか推定し歯系図を作成した(図-31)。なおこの歯系図は、松原(1955)のニザダイ科内の歯系の系統発達についての一考察を参考に作成したものである。

本科魚類歯系の出発点に最も近い型としてテングハギ属のテングハギを想定した。本種の顎歯は円錐形に近いが歯冠部ではやや側扁がみられ、尖頭部は尖っている。また僅かに切縁に鋸歯が認められる。本種は藻食性でもBrowser(第5章参照)に分類され、主として大型藻類を食べる。テングハギモドキ、ボウ

ズハギおよびツマリテングハギの顎歯は、非常に小型で先端がテングハギのように尖り、縁辺にはっきりとした鋸歯が認められる。これら3種の食性はいずれもPlankton feederである。このことから、これら3種はテングハギの顎歯からPlankton食に特化し、顎歯が小型化したものと考えられる。ミヤコテングハギは顎歯全体としてはテングハギに似るが、歯冠部は尖らずやや丸い。本種もテングハギ同様Browserに属する。ニザダイの顎歯は歯冠部が側扁し5尖頭に分かれており、左右対称である。また歯冠部の幅はそれほど広くなく、全体として細身である。これはテングハギよりも、歯冠部先端が円鈍なミヤコテングハギから誘導されたものと考えられる。顎歯の大きさはミヤコテングハギよりも大型になる。本種もBrowserに属するが、より小型の糸状藻類を主食とする。クロハギ属の両顎歯は一般に同形なものが多いが、ヒレナガハギ属やナンヨウハギ属では上顎と下顎は同形とはいえない。このことからこの2属はBrowserであるが、独自の分岐をしたものと考えた。しかし彼らの食性はニザダイ同様糸状藻類を主食とし、先にも述べたようにcusp gapが発達する。クロハギ属はかなりバリエーションがみられ上顎歯、下顎歯とも左右対称なシマハギのような顎歯をもったものが、ニザダイの歯系から誘導されると考えられた。さらにここから、顎歯に近心傾斜がみられるようになり（ニザダイでもみられたが）、その度合いからまず上顎歯は左右対称で下顎歯の尖頭が顎歯遠心部に移るナガニザや、スジクロハギ、ニセカンランハギ、モンツキハギなどの歯系が誘導される。ここではBrowserとともに、糸状藻類と一緒にデトリタスや、sedimentを食べるGrazerが含まれる。顎歯の近心傾斜がさらに進み、尖頭部が顎歯遠心部にかなり偏り、顎歯も延長傾向にあるクログチニザのような歯系をもつものが誘導される。本種はGrazerに属し、幅広くなった歯冠部で糸状藻類と一緒にデトリタスや、sedimentをかき集めて食べる。サザナミハギ属はこの方向で最も高度に特化し、歯軸は細長く伸び、歯冠部は基質に作用する遠心方向のみに尖頭は移り、近心側の尖頭は消失する。また歯軸部と歯冠部は約90°ねじれ、クログチニザ以上にGrazerとして特化する。

このようにしてニザダイ科魚類の顎歯は、大型藻類を食べる形態的特化の低いテングハギ、ミヤコテングハギのような歯系から、片方は顎歯の形態的特化があまり必要とされないPlankton feederの方向に分化し、もう一方では糸状藻類を食べるために顎歯の形態的特化を必要としたBrowserの方向に分化したと考えられる。Browserとして分化した中からさらに、Grazerの方向に分化したのも現れその最終段階にあるのがサザナミハギであると結論した。

2.3.2 口腔内部の形態

ニザダイ科魚類の大半の種の上顎では、口腔内壁が肥厚して下に凸に隆起した肉質突起が認められた。また下顎口腔内壁は上顎とは逆に、凹型に窪む。アイゴ科魚類の上顎口腔内部にも、これと似た構造がみられたことから、このような肉質部の突起はニザダイ科およびアイゴ科魚類に特有なものであることがわかった。

ニザダイ科とアイゴ科は近縁関係にあり、ともにニザダイ亜目に属する単系統群である(Tyler, 1989; Winterbottom, 1993; Nelson, 1994)。しかしアイゴ科よりもよりニザダイ科に近縁であるとされるツノダシ科のツノダシでは、このような特異な形態はみられない事が注目される。

ニザダイ科魚類およびアイゴ科魚類は口腔内壁の発達度の違いで、大きく3つのタイプに分類できる。

1. 肉質突起が際だって隆起しているもの

ニザダイ、テングハギ、ミヤコテングハギ、シマハギ、ナガニザ、スジクロハギ、ニセカンランハギ、ヒレナガハギ、ナンヨウハギ、サザナミハギ、ハナアイゴ、アミアイゴ、ゴマアイゴ

2. 際だった肉質突起の隆起はみられないが、全体的に幅広く隆起しているもの。

クログチニザ、モンツキハギ

3. 肉質突起がみられないか、または発達度が低いもの

ボウズハギ、テングハギモドキ、ヒラニザ

口腔内壁の肉質部の突起にみられる構造は、裁断機の紙押さえのような機能を果たすものと考えられる。つまり水中で不安定な藻類を摂食する際に、餌となる藻類が動かないように顎歯の内側で挟み込み、藻類を固定し引っ張ることにより、顎歯の切縁を有効に利用することができ、より引きちぎりやすく、切

り取りやすくなるものと考えられる。

Yamaoka (1983)はタンガニイカ湖の藻食性シクリッド *Simochromis diagramma* Günther と *Limnotilapia dardennei* (Boulenger) でみられる顎歯の内列歯と外列歯の摂食に関する機能について、これら2種では内列歯に糸状藻類を絡めて、外列歯で刈り取る方式をとっているのではないかと述べている。ニザダイ科およびアイゴ科でみられたような口腔内壁の肉質隆起はみられないが、それに代わるものとしてほぼ同様の機能を果たしていると思われる。

このようにこの構造は摂食行動および食性と密接な関係にあると考えられるが、摂食行動および食性との関係については第5章で考察する。

第3章 顎歯の交換様式

はじめに

哺乳類を除く、歯の生えている全ての脊椎動物において、歯は一生涯生え換わる多生歯性である。また魚類の一生の成長における特徴は、程度の差こそあるものの、死ぬまで成長し続けるところにある。体のサイズの増加に伴い歯のサイズの平均値も増加する。

魚類の歯は折れたり磨滅などした場合、新しい歯を顎上に次々と供給する機能的な構造となっている点で、極めて特徴的である(矢野, 1980)。

これまでも顎歯の形態や配列は、魚類の分類形質として用いられてきた。しかし顎歯を形成し脱落させる機構、つまり顎歯の交換様式については現在まで様々な魚種についての研究は多くあるものの(Iwai, 1956; Norris, 1959; Strasburg, 1963; Berkovitz, 1975, 1978, 1980; Wakita et al., 1977; Mochizuki and Fukui, 1983; Motta, 1984; Yamaoka, 1986; 依岡, 1988; Luer, 1990; Mochizuki, 1991; 柿澤ら, 1994)、その系統的意義を考慮した総括的な研究は少ない。また系統と機能(摂食行動)が交換様式にどのように反映されているのか、あるいは脊椎動物における顎歯の交換には、交換波(replacement wave)なるものの存在により規則的に交換されるのか、または不規則的に交換されるのか等の問題も今のところはっきりとした答えは出されていない。

本章では系統縁関係を考慮する上で、単系統性が明らかで、さらに摂食行動および食性に多様性がみられるニザダイ科魚類を中心に、比較の対象として姉妹群であるアイゴ科魚類を用いて顎歯の交換様式について調べた。

3.1 材料と方法

顎歯の交換様式の観察には、ニザダイ科のニザダイ（6個体, 193.0mm-209.5mm SL）、テングハギ（8個体, 101.0-345.0mm SL）、テングハギモドキ（6個体, 146.0-350.0mm SL）、ヒレナガハギ（1個体, 183.0mm SL）、ナンヨウハギ（1個体, 170.4mm SL）シマハギ（2個体, 22.6, 109.0mm SL）、ナガニザ（9個体, 107.0--123.0mm SL）、モンツキハギ（7個体, 167.0-235.0mm SL）、クロハギ属（2個体, 4.9-10.3mm SL）、サザナミハギ（15個体, 121.0-176.3mm SL）、アイゴ科のアミアイゴ（2個体, 143.0-158.0mm SL）、ゴマアイゴ（1個体, 280.0mm SL）を用いた。

機能歯の配列および歯胚の観察には、河村・細谷(1991)の改良二重染色法を簡略化して硬骨染色のみを行い、グリセリンに浸漬したのち、実体顕微鏡で検鏡した。

サザナミハギについては顎骨表面を研磨して薄くしたのち透明化標本とし、顎骨中の歯胚の発育段階を確認した。

歯胚の組織学的観察を行うために、両顎の硬組織切片を以下の手順により作成した。上顎および下顎は流水中で一日水洗し、5%トリクロール酢酸液または5%蟻酸液で脱灰後、常法に従い脱水・パラフィン包埋し(塩田, 1973)、厚さ7-10 μ の連続組織切片を作成してHE染色を施したのち、光学顕微鏡および実体顕微鏡で検鏡した。歯胚の発育段階は、顎の水平断切片と機能歯の長軸と平行で顎に垂直な断面切片（以下矢状断切片とする）の2種類の連続切片を作成し、歯胚の見え初めから消失までを観察する事により決定した。組織切片は通常のパラフィン封入では薄切時に顎骨中の歯胚が落ちることが多かったため、パラフィンに封入する際に10数秒間脱気し、組織内へのパラフィンの浸透を促す処理を行った。矢状断切片を作成する際、顎骨は脱灰後あらかじめ機能歯2-3本づつに細かく分割したのち、それぞれを包埋し切片を作成した。

仔稚魚については未脱灰のままエポキシ樹脂包埋し、ダイヤモンドナイフで厚さ1-3 μ の顎の水平断切片を作成、トルイジンブルーで染色したのち、光学顕微鏡で検鏡した。

3.2 結果

3.2.1 顎歯の形成・発育

ニザダイ科

ナガニザの顎歯の発生は、口腔粘膜上皮(oral mucus epithelium)が顎の深部に索状に陥入して形成された歯堤(dental lamina)の先端で開始される(図-51A, B; 付図-2A)。歯堤は顎骨上に開いた歯導帯孔(gubernaclum)から顎骨に陥入する際に歯足骨(pedicle)と顎骨の間を貫通する。この時歯堤の陥入は機能歯が唇側に位置する場合には舌側から、機能歯が舌側に位置する場合には唇側からそれぞれ1本ずつ生ずる。口腔粘膜上皮が内・外エナメル上皮細胞(inner and outer enamel epithelium)に分化すると内エナメル上皮細胞は内側に陥凹しつりがね状を呈し、そこに間葉細胞が集積して歯乳頭(dental papilla)を形成する(図-52A, B; 付図-2C)。内エナメル上皮細胞が背丈を伸ばし始めエナメル芽細胞(ameloblast)に分化すると、歯乳頭表層の細胞は象牙芽細胞(odontblast)に分化する。内エナメル上皮細胞はさらに背丈を伸ばし、これに対応して象牙芽細胞はエナメル基質の形成を開始する(図-53A, B; 付図-2D)。エナメル基質の形成が完了すると、これに連続して象牙芽細胞による象牙質の基質形成が開始され、その後エナメロイドと象牙質(dentine)の石灰化が始まる(図-54A, B; 付図-2E)。エナメロイド石灰期にかけて、内エナメル上皮細胞の背丈は最大となり、エナメロイドの下方部では象牙質の形成ならびに石灰化が進行し、歯軸の形成が進み伸長する(図-55; 付図-2F)。萌出直前の歯胚では歯軸基部に中腔性の歯足骨が形成される(図-56; 付図-2G)。完成された歯胚は、歯足骨が顎骨と結合することによって萌出し機能歯となる。

顎骨内は顎骨表層部よりも骨密度が低く、間隙の多い骨髄で形成されている。歯胚の伸長する側には破骨細胞(osteoclast)がみられ(図-57)、顎骨や古い機能歯の歯足骨を骨吸収してゆくため、顎歯は些細な物理的衝

撃によって脱落する。

ナガニザにおける歯胚の形成・発育段階を、顎骨の水平断面で表す(図-58A, B)。各位置の歯胚はそれぞれ発育段階が異なっているが、機能歯が唇側に位置する場合には歯胚は舌側に、機能歯が舌側に位置する場合には歯胚は唇側に、それぞれ1つずつ形成される。

テングハギ属のテングハギ(図-59A, B, C, D, E)、テングハギモドキ(図-60A, B, C)および、ヒレナガハギ属のヒレナガハギ(図-61A, B, C, D)、ナンヨウハギ属のナンヨウハギ(図-62A, B, C)、クロハギ属のシマハギ(図-63A, B)、モンツキハギ(図-64A, B, C)、サザナミハギ属のサザナミハギ(図-65A, B, C, D)においても顎歯の形成と発育から古い機能歯の脱落、新しい機能歯の萌出にかけての過程はナガニザと同じであった。しかしニザダイ属のニザダイのみ若干の違いがみられた。他の全ての属の顎歯形成に伴う歯堤の陥入は、各々の機能歯ごとに1本であるのに対し、ニザダイでは機能歯の唇側と舌側の2カ所から歯堤が陥入し、それぞれ異なった発育段階の歯胚がみられることがある(図-66A, B, C, D, E)。その場合、機能歯が唇側に位置するときには、必ず舌側の歯胚の方がより発育が進んでおり、先の唇側の機能歯が脱落したあとにはこの歯胚が舌側から萌出する。そのため二つの歯胚は決して同じ発育段階にあることはない。この点が他の属と異なる点である。今回調べたニザダイ科魚類の顎歯の形成と発育から古い機能歯の脱落、新しい機能歯の萌出にかけての過程は、ニザダイとその他の属間で若干の違いがみられたが基本的にはほぼ同じであった。すなわち、種によって若干の違いはあるもののニザダイ科魚類の顎歯は、すべて顎骨上の唇側と舌側から交互に生えかわるといった科レベルで共通した特徴をもつ事が明らかとなった。

アイゴ科

アミアイゴの顎歯の発生も、口腔粘膜上皮が顎の深部に索状に陥入し

て形成された歯堤の先端で開始される。しかし本種はニザダイ科と異なり、両顎骨は機能歯下部で内側に大きく窪んだ形状を示し、その窪みの中に結合組織性の皮膜に包まれた囊状の組織があり、各機能歯ごとに数個の発育段階の異なる歯胚が扇状に並んでいる(図-67)。歯堤は機能歯が結合している顎骨の舌側に整然と並んだ歯導帯孔より顎骨内側に陥入する(図-30C)。個々の歯胚の発育過程はニザダイ科と同じであるが、各歯胚は顎骨内を顎骨舌側から唇側に向かって扇状に順次移動しながら発育する。本種ではニザダイ科と異なり歯足骨は形成されないため、完成された歯胚は、顎歯基部が直接顎骨と結合することによって萌出し機能歯となる(図-30B)。

ゴマアイゴもほぼ同じ過程で顎歯は形成される(図-68)。

3.2.2 顎歯の交換順序

顎歯の形成から萌出までの過程は前項で述べたとおり、ニザダイ科6属全てにおいて共通していた。本項では顎上に配列している機能歯がどのように交換されていくのか、顎歯の交換順序を述べる。

顎歯の交換順序を明らかにするために、まず顎上の各位置ごとにおける歯胚の発育段階を分けた。発育段階の分類は、Wakita et al. (1977)に従い、顎歯の発生初期から萌出までをその発育過程によって以下のような7段階に分けた(付図-2)。

Aステージ：蕾状期

歯胚の初期段階。顎骨中に突出した上皮細胞塊が、上皮細胞でできた歯堤によって口腔粘膜とつながり、その終端が膨らんで形成された状態。

Bステージ：帽状期

顎のより深いところに移動した歯胚で、その先端が陥入した状態。

Cステージ：鐘状期

歯胚の大きさが増し歯胚の上皮細胞が内エナメル上皮と外エナメル上皮に分

化する。しかし硬組織の有機基質はまだ形成されていない。

Dステージ：基質形成期

中胚葉性エナメル質もしくはエナメロイドと呼ばれるエナメル質の有機基質は形成されつつあるが、石灰化は始まっていない。

Eステージ：石灰化期

エナメル基質はその最終的な厚さにまで十分に沈殿し、象牙基質はその内側に形成され始める。象牙基質形成のすぐ後に象牙基質の石灰化は象牙質とエナメル質との接点から求心方向に始まり、その後エナメル質の石灰化は象牙質とエナメロイドとの接点からエナメロイドの表面に向かって遠心方向に進む。外エナメル上皮の階層と内エナメル上皮の階層の外縁は折り返し始める。そして上皮が陥入した乳頭状突起の結合組織内に毛細血管が顕著になる。

Fステージ：成熟期

エナメル質と頭頂の象牙質の石灰化が完了する。基質形成と歯軸の中の石灰化が進む。

Gステージ：完成期

歯軸がほぼ完成し萌出直前状態である。古い顎歯の歯足骨は浸食され、崩壊する。

ニザダイ、テングハギ、テングハギモドキ、ナガニザ、モンツキハギ、サザナミハギの全てにおいて、各々の歯胚の発達段階を上記の特徴によって分類した。また各種ごとに7段階に分類した歯胚の出現頻度をグラフに示した。全ての歯胚が7つの段階を連続的に通過すると仮定すると、各段階の歯胚の出現頻度は、その段階にとどまりまたは通過するのに要する時間に比例する(Gillette, 1955)。この結果から、顎上に配列している各機能歯の位置ごとの歯胚のステージをグラフ上に示した。さらにそれぞれのステージが一つずつ進み、歯胚が機能歯として加入し交換される順序を模式図で表した。

以下に種ごとの顎歯の交換順序について述べる。

サザナミハギ

本種の顎歯は細長く、多数の顎歯をもつ。本種は圧倒的にFステージの歯胚が多く、歯胚全体の約50%を占めたが、ついでGステージが約15%でその他の出現頻度は低かった(図-69)。Fステージは歯軸形成期に相当するため、Fステージに属する歯胚が多いということは、歯軸形成に多くの時間が費やされていることを示し、本種の顎歯歯軸部が特に長いことと関連している。

本種は機能歯4-5本ごとの小歯列を形成し、小歯列は唇側と舌側に交互に並ぶ(図-27)。各機能歯下部にはそれぞれ1つずつ歯胚が準備されており、各小歯列中で遠心部に位置するものから近心部に進むにつれて歯胚の発育は進んでいる(図-65A, B, C)。図-70では各小歯列内にはFステージが2-3連続しているが、Fステージに属する歯胚でも図-71A, B, C, Dにみられるように隣り合う歯胚同士では常に近心に位置するものの方が発育が進んでいることがわかる。そこで図-70のFステージに属する歯胚の発育段階に差を付けたのが図-72である。

本種の顎歯の交換は各々4-5本単位の小歯列中の、最も近心部でほぼ同時に起こるといった規則性をもち、唇側に位置した機能歯のかわりには、舌側から新しい機能歯が萌出する。このため小歯列全体は見かけ上、顎の正中線から遠心部に向かって移動する。図-73は図-72をもとに機能歯の交換されてゆく順序を模式化したものである。近心部と遠心部における小歯列内の顎歯数に端数がみられるのは、魚種ごとに顎歯数が一定で、顎歯の交換が顎の正中線から遠心部に向かって進んでいく為である。本種の顎歯は顎骨内部の高さに較べて非常に長く、歯胚は顎骨中を真っ直ぐ伸長するのではなく、やや近遠心方向に斜めに傾斜した状態で発育する(図-71A, B, C, D)。また最も発育の進んだ歯胚の歯軸末端部は、一つ遠心側の小歯列下部直前にまで達する。さらに最も発育段階の進んだ歯胚の位置する機能歯の歯冠部は、その小歯列中最も磨滅が進んでおり、この磨滅度と歯胚の発育度は相関がみられた(図-27C, D)。このように本種では、各小歯列ごとに近心から遠心方向に向かって顎歯が交換されるという規

則性が見られた。また顎歯は4-5本ごとにほぼ同時に交換されるため、4-5本単位の顎歯で構成される小歯列が維持される。

ニザダイ

本種ではFステージの歯胚が全体の約30%を占め最も多く、ついでE, D, Bがそれぞれ約20-15%で多いがCステージは2.5%で最も少なかった(図-74)。図-75は本種で最も代表的なパターンを示した個体の顎歯の交換様式を、顎を4象限に分けて比較したものである。図-66A, B, C, D, Eはこの個体の下顎水平断面の組織写真である。

本種は各機能歯下部に1つもしくは2つの歯胚を有する。2つの歯胚は発育段階が異なっており、より発育が進んだ歯胚がつぎに機能歯として現れる。顎歯は唇側と舌側から交互に交換されるため、歯胚が唇側に位置する場合には、機能歯は舌側に、歯胚が舌側に位置する場合には機能歯は唇側に位置する。本種の歯胚は顎骨中を下から上に向かって真っ直ぐ伸長するのではなく、やや近遠心方向に斜めに傾斜した状態で発育する(図-76)。このため最も成長した歯胚の、歯軸部末端は隣の顎歯の位置にまで達する。

顎上の機能歯はほぼ2-3本単位の小歯列を形成するが、隣り合う小歯列同士は唇側と舌側に交互に並んでいる。顎上に配列している機能歯は、全て同時期に形成されたのではなくいろいろな異なる古さのものが混じっている。発育のより進んだ歯胚上に位置する機能歯は、歯冠部の磨滅の程度が大きいことから、より長い期間機能してきた事がわかる。さらに各々の小歯列に属する歯胚を比較すると、遠心側の歯胚は必ず近心側よりも若い。このことは全ての小歯列においても共通してみられた。図-75から歯胚の加入つまり機能歯の交換順序を求めると、本種でも、各小歯列ごとに近心から遠心方向に向かって顎歯が交換されるという規則性が見られた。本種の小歯列を構成する顎歯数は、多くの場合2-3本単位

であったが、先のサザナミハギのように一定数に維持されていない例が数例観察された。これは顎歯の偶発的な損傷による抜け落ちの結果、顎歯の交換速度に差が生じたため、顎歯の交換に不規則性が生じたのではないかと考えられた。

テングハギ

本種もニザダイと同様Fステージの歯胚が全体の約30%を占め最も多かったが、ついでE, G, Dがそれぞれ約20-15%で多くB, Cステージは約5-6%で最も少なかった(図-77)。本種の顎歯の交換順序にも、規則性がみられた(図-78)。本種では維持される小歯列当たりの顎歯数が、2本単位と考えられる。しかしながら本種の機能歯の配置は唇側に1本舌側に2本、もしくは唇側に2本舌側に1本などといったように見かけ上、不規則なものであった。もし各小歯列ごとに正確に1本ずつ近心の機能歯が、ほぼ同時に交換されれば2本単位の小歯列は維持され、小歯列は見かけ上、顎の正中線から遠心部に向かって進んでいくであろう。小歯列が2本単位であると考えた根拠は、たとえば顎の近心から遠心に向かって仮に5本の機能歯(A-E)が唇側に2本(A,B)舌側に1本(C)また唇側に2本(D,E)並んでいた場合、唇側の2本単位の小歯列内では、必ず近心側の歯胚(A)が(B)より古いこと、さらに舌側の(C)は(B)よりは古い、つぎの唇側歯列の(D)よりは新しいという事実に基づくものである。このように本種も、各小歯列ごとに近心から遠心に向かって顎歯が交換される規則性が存在するということがわかった。しかし本種でも、偶発的な顎歯の損傷に伴うと思われる抜け落ちの例が見られ、顎歯交換の不規則性が確認された。

テングハギモドキ

本種は今回調べたニザダイ科魚類の中で最も歯数が多く、かつ微細な顎歯を有するために、歯胚のステージを完全に読みとることは難しかった。本種の歯胚は他と同様Fステージが多く、歯胚全体の約35%を占めていた。ついでG, Eが

それぞれ約25-15%で多くその他のステージは少なかった(図-79)。本種もテングハギ同様、維持される小歯列当たりの顎歯数が、2本単位と考えられた。また機能歯の配置もテングハギ同様、唇側に1本舌側に2本、もしくは唇側に2本舌側に1本などといったように見かけ上、不規則なものであった。(図-80)。しかし本種も、各小歯列ごとに近心から遠心に向かって顎歯が交換される規則性が存在するということがわかった。

ナガニザ

本種の顎歯は大きく、数も少なく小歯列数も少なかった。本種でもニザダイと同様Fステージの歯胚が全体の約30%を占め最も多かったが、ついでGが約20%で多く、Cステージは約4%と最も少なかった(図-81)。本種は機能歯2-3本単位の小歯列を形成し、小歯列は唇側と舌側に交互に並ぶ。本種の顎歯の交換も小歯列中の近心部に位置する位置でほぼ同時に起こるため、唇側に位置した機能歯に替わって、舌側から新しい機能歯が萌出する。このため小歯列は見かけ上、顎の正中線から遠心部に向かって進んでいく(図-82)。このように本種も、各小歯列ごとに近心から遠心に向かって顎歯が交換される規則性が存在するということがわかった。また顎歯は2-3本ごとにほぼ同時に交換されるため、2-3本単位の顎歯で構成される小歯列が維持される。

モンツキハギ

本種ではFステージの歯胚が全体の37%を占め最も多く、ついでG、Dが約20%で多く、その他のステージは少なかった(図-83)。本種の顎歯の交換順序もナガニザとほぼ同じで、本種は機能歯2-3本ごとの小歯列を形成し、小歯列は唇側と舌側に交互に並ぶ。本種の顎歯の交換は各々2-3本単位の小歯列の近心部で起こるがナガニザのようにほぼ同時というわけではなかった。このように本種も、各小歯列ごとに近心から遠心に向かっ

て顎歯が交換される規則性が存在することがわかった。また顎歯は多少のずれはあるものの2-3本ごとに交換されるため、2-3本単位の顎歯で構成される小歯列が維持される。しかし本種でも、偶発的な顎歯の損傷に伴うと思われる抜け落ちの例が見られ、顎歯交換の不規則性が確認された(図-84)。

3.2.3 成長に伴う顎歯の交換様式

第3章で述べたようにニザダイ科魚類の顎歯は、形態が複雑で多様性に富むことが明らかとなったが、各種における顎歯の形態は成長に応じて変化することがわかった。そこで本項では形態がおおきく変化するなかで、顎歯はどのように交換されるのかについて調べた。

クロハギ属の一種のアクロヌルス期に属する後期仔魚で体長4.9mmの個体では、下顎上には顎歯断面から推定するに小型の円錐歯状の機能歯が、顎の左右に5本ずつ計10本存在した(図-85A)。顎骨を水平に上部から下部に切り進めると、最も近心に位置する左右の機能歯下部の唇側に、歯冠部が数尖頭に分かれた歯胚の存在が確認された(図-85B)。この歯胚の発育段階はFステージで、歯冠部の幅は機能歯の約3倍であった(図-85C)。さらに各歯胚の左右の遠心側唇側にはCステージの歯胚の形成が確認された(図-85D)。

同じくクロハギ属の一種の後期仔魚で体長10.3mmの個体では、すでに多尖頭化しているやや大型の機能歯が左右の顎の近心側に2本ずつ計4本有り、その遠心部にはやや小型の機能歯が約5本ずつ存在した(図-86A)。左下顎の第3番目には機能歯の唇側に第1、2番目よりもより大型のFステージの歯胚がみられた(図-86B)。また第2番目の機能歯舌側にはBステージの歯胚が確認された。顎骨を水平に上部から下部にさらに切り進めると、それぞれの位置で様々な発育段階の歯胚が確認された(図-86C, D, E, F)。

アクロヌルス期のシマハギ後期仔魚、体長22.6mmの個体の右下顎を観察した。同個体の左上顎歯の形態は第2章で述べたように、上顎歯は7尖頭もしくは5尖頭である。下顎歯は大きさや尖頭数に違いがあり、近心から第1番目の機能歯は大型で12尖頭、第2-4番目は中型で7尖頭、第5-6番目は小型で5尖頭であった。

右下顎には近心から1-5番目までは大型の機能歯が舌側に、6,7番目の機能歯は唇側に、8番目は舌側に並んでいる(図-87A)。1-3番目の機能歯唇側に1本と、6,7番目の機能歯舌側にそれぞれ1本ずつの歯胚の形成が確認された(図-87B)。さらに顎骨下部に切り進めると1本目の機能歯舌側と4番目、5番目の機能歯唇側に歯胚が現れた(図-87C)。連続切片を全て観察すると、近心から遠心にかけての歯胚は、舌側、唇側、唇側、唇側、舌側、舌側の順に配列し、隣り合う顎歯は互いに少しづつ重なりながら瓦状に配列するという、クロハギ属の特徴を表していた。发育段階は近心からD、F、F、D、F、Eの各ステージに分かれていることがわかった。

以上の結果から仔魚期の顎歯は、发育の初期段階では小型の顎歯をもち、隣り合う顎歯が互いに重なり合うことはないが、個体の成長に伴って顎歯が交換されてゆくと、古い機能歯よりもかなり大きな歯胚を形成し、次第に隣り合う顎歯同士が重なり合って瓦状に配列する成魚と同じ配置を示すことがわかった。さらに仔魚期でも顎歯の交換は成魚と同様に、機能歯が唇側に位置する場合には舌側から、機能歯が舌側に位置する場合には歯胚は唇側から萌出するということが明らかとなった。

3.3 考察

爬虫類以下の脊椎動物は、一生の間に何回も歯が生えかわる多生歯性の歯をもっている。爬虫類では、ひとつおきの位置で顎の後方から前方に向かって顎歯の交換の波が進むパターンが一般にみられるが、種々の動物でいろいろのパターンが存在する。化石爬虫類を中心に、顎歯の交換パターンを研究したEdmund (1960, 1962)は、“Zahnreihe”理論という仮説を提唱し、脊椎動物の顎歯の交換を一般的に説明しようと試みた。彼はあたかも“刺激”が歯堤に沿って伝わっていくように歯系全体が行動し、その“刺激”が歯の生えるべき位置に達すると、それが歯胚の形成を誘発するのだと考えた。そして一つの“刺激”によって発生を促される歯群を“Zahnreihe”と呼んだ。彼はまた顎歯交換のパターンの在り方はもっぱら“刺激”の継起的なタイミングに依存することを説明した。もし、継起的な刺激が、顎歯の位置で丁度2本間隔で刺激が次々に伝わるとすれば、顎歯の交換はメジロザメ類の交換パターンのように、正確に1本置きにほぼ一斉に生えかわることになる。そのタイミングが僅かにずれて、2つの刺激の間の距離が2単位より大きく、たとえば5/2であれば一般の爬虫類でみられるような、1つおきの位置で後ろから前に向かって生えかわるパターンになる。これに対して刺激の距離が2単位より短く、3/2であると1つおきの位置で前から後ろに向かって生えかわるパターンになる。このように“刺激”の間隔を換えることにより、いろいろなパターンを説明している。しかしこの説の中で仮定した“Zahnreihe”の“刺激”はあくまで仮説的なものである。

これに対してOsborn (1971)は、より具体的なものによって交換が調節されているとする仮説を提出した。彼は歯堤の各位置は、歯胚を形成する能力を一度獲得してしまえば、常にそれを保持していて、発生しつつある歯胚がこれを抑制していると考えた。従ってある位置に歯胚が形成

されると、それはその位置および隣接する位置に抑制作用を及ぼし、その歯胚がある程度大きくなるまでは、隣接する位置に歯胚は形成されない。このように彼は各位置での調節を重要視した。

Edmund (1962)の説に従えば、顎歯は必ず顎の先端正中部から形成されなければならないが、Osborn (1971)の説では、歯堤が形成され歯の発生能力をもてば、どの位置からでも歯の形成が始まることになる。

ニザダイ科魚類を中心に、顎歯の交換様式を明らかにした結果、顎歯の形成機構についてはニザダイ科魚類では全ての属において共通で、それは歯胚が顎骨上のそれぞれの位置において、唇側と舌側から交互に発生するというものであった。一方近縁関係にあるアイゴ科魚類では、顎上の各位置ごとに数個の扇状に配列した発育段階の異なる歯胚を形成し、ニザダイ科魚類とは全く異なるものであることが明らかとなった。また、ニザダイのように1本の機能歯下部の唇側と舌側の両側から、それぞれ1つずつ計2つの歯胚が形成される場合においても、2つが同じ発生段階にある例は全くみられなかった。つまり機能歯が唇側にある場合には、舌側の歯胚が唇側のものよりも発育が進んでいる。このことは顎歯の萌出が唇側と舌側から交互に連続的におこなわれるように正確にコントロールされていて、各々の機能歯や歯胚の存在がそのつぎに萌出する歯胚の発達を抑制していることを示していると考えられる。

顎歯の配列を調べた結果、観察した全ての種で小歯列を構成する顎歯数に違いはあるものの、顎骨上の唇側と舌側交互に小歯列を形成する事が明らかとなった。各小歯列を構成する顎歯数には下記のような3つのタイプが存在することがわかった。

1. 1ないし2本の顎歯からなる小歯列を構成するもの
(テングハギ属)
2. 2ないし3本の顎歯からなる小歯列を構成するもの
(ニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属)
3. 4ないし5本の顎歯からなる小歯列を構成するもの

(サザナミハギ属)

この小歯列を構成する顎歯数について、最も多くの顎歯から構成される小歯列をもつサザナミハギを例にとって考察する。

先に記載したようにサザナミハギの顎歯は顎骨の高さ(歯槽のスペース)の割に長く、顎骨に垂直に発育を続けると、顎歯が完成する前に顎骨表面に萌出してしまふ。本種の歯胚が顎骨の中でやや斜めに位置することによって、長い歯軸の完成が可能となっている。さらに萌出直前の最も発育の進んだ歯胚の歯軸部は、隣接する遠心側の小歯列下部直近にまで達する。サザナミハギでは、小歯列を構成する顎歯数を4-5本単位とすることで、その幅に相当する長い歯軸を持つ機能歯を発達させることを可能にしていると考えられる。その他の種でもサザナミハギ同様、歯胚は顎骨中でやや斜めに発育する。このように小歯列を構成する顎歯の数を決定しているのが、各顎歯の長さであるとする、比較的顎歯の短いテングハギ属では小歯列を構成する顎歯数が1-2本と少なく、中間の長さをもつニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属では顎歯2-3本で構成される小歯列をもつことが説明できる。各小歯列を構成する顎歯数が少ないと、顎歯の交換が各小歯列ごとにほぼ同時に起こらなければ、1小歯列当たりの顎歯数にばらつきが生じ、見かけ上各小歯列を構成する機能歯数に明瞭な規則性が存在しないように見える。

ニザダイ科の顎歯の交換は、歯胚形成を促す“刺激”(交換波: replacement wave)が各小歯列で近心から遠心に向かって進むことによりおこなわれている可能性が示唆された。しかしこの“刺激”の存在を確認することは困難である。

ニザダイでは、顎歯2-3本単位で小歯列が構成されていることが多くみられたが、必ずしも交換順序に明瞭な規則性は認められなかった。このように交換順序に見かけ上の不規則さは認められたにも関わらず、各小歯列内ではほとんどの場合、近心に位置する歯胚の方が遠心に位置する歯胚に較べて発育段階がより進んでいることが確認された。このことは基本的には各歯列ごとに近心から遠心にかけての顎歯の交換波のようなものが存在しているのかもしれないと

いう事を示唆しているが、見かけ上の交換順序の不規則性は、偶発的な機能歯の損傷などの理由により生じたのかもしれない。このことはWakita et al. (1977)もニザダイで、ある機能歯の歯足骨が十分に浸食されていない状態で、すでに次の顎歯が前の機能歯の歯足骨のそばから萌出し始めているいくつかの例を確認しており、これらの観察から機能歯の偶発的でふつうでない抜け落ちが生じていることを報告している。Edmund (1960)の考えによると、つぎの交換波がこの位置に達するまで、このような歯抜けの状態では放置されねばならない。このような状態は、摂食機能上かなりのマイナスである。しかしながらOsborn (1971)の歯胚形成抑制圏の考えによると、ある位置で機能歯が偶然抜け落ちた時には、その位置の抑制作用が消失してその位置では近接した顎歯よりも早く顎歯の交換が起こる。なぜならその抜けた位置における抑制作用は近接な顎歯とは無関係であるからである。ニザダイでみられたこのような例はOsbornの考えを支持するものである。このような偶然による機能歯の抜け落ちなどが起こることによって、本来存在する顎歯交換の規則性が不明瞭になったのではないかと考えられる。

今回調べた結果、顎歯の交換様式に特に規則性がみられたのは、サザナミハギ属のサザナミハギであった。本種はGrazerに属し(第5章参照)、口を大きく開き、機能歯列全体を岩などの基質に押し当て、表面を削り取るもしくは鋤きとるような摂食行動を示す。このため各機能歯が基質から受ける摩擦は均等であると考えられ、個々の機能歯の偶発的な顎歯の損傷などは生じにくいと考えられる。一方ニザダイ属のニザダイや、テングハギ属のテングハギ等はBrowserに属し(第5章参照)、口はあまり開けずに口の一部で藻類を摘み、頭部を振ることによって藻類を引きちぎるような摂食行動を示す。このため餌の藻類または基質から受ける力は、全ての機能歯において均一であるとは考えられず、個々の機能歯における偶発的な機能歯の損傷による抜け落ちなどの可能性も考えられる。

顎歯の交換に規則性がみられる種には、サザナミハギのほか、同様な摂食行

動を示し、機能歯列全体を一つの熊手の様に使い、細長い顎歯を有するイソギンポ科のヤエヤマギンポ(神田, 1993)や、多数の機能歯列を有するメジナ科のオキナメジナ(Kanda and Yamaoka, 1996)も挙げられる。

ゆえに顎歯の交換順序に規則性がみられやすいのは、このような偶然による機能歯の損傷や抜け落ちが生じにくい様な、摂食行動をとる種であると結論づけられる。

偶発的もしくは通常でない顎歯の抜け落ちがない場合は、顎にそって通過する歯胚形成の“刺激”は、Edmund (1960)によるZahnreihe仮説によって予想されたパターンに従って進む。このようにEdmundの仮説は、下等脊椎動物における基本的で乱されていない状態での顎歯の交換様式を説明するものであると考えられる。

第4章 摂食行動および食性

はじめに

ニザダイ科魚類はサンゴ域または岩礁域に群生し、その多くは藻食性で（岸本, 1988）、熱帯サンゴ礁域に生息する藻食性魚類の中ではブダイ科、アイゴ科、スズメダイ科などと並ぶ代表的なグループである(Randall, 1961a)。

これらのサンゴ礁及び岩礁性魚類の摂食生態に関する研究は、これまでに多くの研究者によって行われており（奥野, 1956; Hiatt and Strasburg, 1960; Jones, 1968; Hobson, 1974; 橋本, 1977; Smith, 1978; 具島, 1981; Sano et al., 1984）、個々の種の食性に関する情報はかなり蓄積しつつある。

Jones (1968)はニザダイ科魚類を摂食行動および食性から、GrazerとBrowserおよび, Zooplankton Feederの3タイプに分けた。彼の定義によると、Grazerとは摂食に際して、餌の藻類と一緒に大量の基質を摂取するものを示し、Browserとは厳密な意味での藻食性を意味し、底生性の多細胞藻類を噛みとったり、引きちぎったりする事によって摂取し、その際基質の無機物を含まない（もしくは含んでも非常に希な）ものを指す。またKeenleyside (1979)は藻食性魚類をGrazer、Browser、Phytoplanktivoreの3つに分類した。彼の定義によると、Grazerとは基質表面を削り取るか擦りとることによって基質から藻類を分離し、遊離した藻類を口で吸い込む。もしくは基質の一部を噛みとる、餌の選択性が低い摂食方法を示す魚を意味する。Browserとは餌をかじり取ることに関して行動学的特化がほとんど見られず、一般的に背丈の高い植物の葉や茎もしくは藻類葉状体を食べ、植物の一部を効果的に噛み取る為に適応した様々な口や歯を持つ魚のことで、餌の選択性が高い摂食方法を示す魚を意味する。本章ではニザダイ科魚類およびアイゴ科魚類をJones (1968)のタイプ分けに従い1) Grazer, 2) Browser, 3) Zooplankton feederの大きく3タイプに分け、さらに詳細な摂食行動の観察により、それぞれの摂食場所や餌との関係を考察する。

4.1 材料と方法

ニザダイ科およびアイゴ科魚類の摂食行動を調べるために、1993年6月-7月に沖縄県座間味島、1994年8月に高知県柏島・橘浦のサンゴ礁および岩礁域において調査を行った。摂食行動の観察には、SCUBA潜水による目視観察の他に、水中ビデオを用いて行動の記録をとった。(1) 座間味島は沖縄島の南西部に位置する慶良間諸島の一つで、主として観察を行った古座間味ビーチは、砂地とサンゴ岩礁が混在し、波当たりは比較的穏やかで、水深は1.5-10mである。視程は高く、平均して15-20m位であった。(2) 柏島は高知県南西部に位置し、周囲を岩礁および造礁サンゴに囲まれた島で、観察を行った竜が浜は、開けた内湾性のビーチで波当たりは比較的穏やかで、ゴロタ石の斜面から下に砂地が点在し、水深は1-10mである。ここの視程は高く、平均して10-20m位であった。(3) 柏島でのもう一つの観察区である勤崎は柏島の対岸に位置し、水深5mから40mまで一気に落ちる切り立った岩礁域が広がる外洋性の磯場で、岩盤には藻類のほか、ナンヨウキサンゴやウミトサカ類等の無脊椎動物が多数附着しており、波当たりは激しい場所である。勤崎周辺にはマダイやハマチなどの養殖小割が設置され、潮の流れによってしばしば浮遊物が多く流れて来ることがあったが、基本的には透明度は良い方で、視程は10-30mであった。(4) 橘浦は柏島より少し内湾性で宿毛湾に位置する。ここでの観察区は水深15mまでの砂地の中に岩礁および造礁サンゴが点在する場所で、波当たりは幾分激しい場所である。この場所の周辺にもマダイやハマチなどの養殖小割が設置され、潮の流れによってしばしば浮遊物が多く流れて来ることがあった。視程は少し低く5-15m位であった。

フィールドでの観察の他に、東京都葛西臨海水族園の水槽中の飼育個体における摂食行動の観察も、補足的に行った。

食性については今回十分な分析ができなかったので、Hiatt and Strasburg (1960)、Jones (1968)、橋本 (1977)、Sano et al. (1984)らから食性のデータを引用した。

4.2 結果と考察

4.2.1 摂食行動と食性

ニザダイ科およびアイゴ科魚類は、食性によって1) Grazer、2) Browser、3) Zooplankton feederにそれぞれ分けて各種ごとに記述し、その結果を表3にまとめた。

1) Grazer

ニザダイ科

ニセカンランハギ (クロハギ属)

摂食行動：ニセカンランハギは、岩盤や砂底地を主な摂食場所としており、摂食に際しては、頭部をやや下方に向け、口部から腹部前方部にかけてが基質に擦るくらいの低い姿勢を保つ。砂などの堆積物が多いところで摂食するときには、口をあまり開けず、口先を左右どちらか一方に軽く振りながら糸状藻類を摘み取ると同時に、堆積している砂粒などと一緒に吸い込んでいるような行動が観察された。岩盤上の堆積物のないところでは、口先を左右どちらか一方に振り糸状藻類を摘み取る動作が、砂底地の時よりも若干大きく感じられた。

食性：Jones (1968)はHawaiiとJohnston Islandにおいてニザダイ科4属20種の生息場所、遊泳・摂食行動、食性、および摂食に関わる形態的特徴などを調査した。彼は本種がSand patchを主な摂食場所とし、附着珪藻やデトリタスを多量の石灰物質とともに摂食する種であるが、ときどき、糸状藻類を多量に摂食すると報告している。橋本 (1977) は南西諸島におけるサンゴ礁性魚類の食性について調査した。彼は本種の消化管内容物が紅藻類 (フジマツモ科、イバラノリ科、フジマツモ科) を主とする藻類で占められており、その他、緑藻類 (イワズタ科)、石灰質粒子や砂も含まれると報告している。Sano et al. (1984)もこれらと同様の結果を報告している。

モンツキハギ (クロハギ属)

摂食行動：モンツキハギの摂食行動が見られたのは、死サンゴのがれき表面

に砂がつもったような砂底地であった。本種は通常、数個体の群れを形成して行動する。摂食に際しては、頭部をやや下方に向け、口部から腹部前方部にかけてが、基質に擦るくらいの低い姿勢を保ち、口先を軽く左右どちらか一方に少し振りながらあまり基質から口を離さずに、比較的狭い範囲を連続して移動しながらつつくような動作を見せる。その際口はあまり大きく開かずに、糸状藻類と一緒に砂ごとつまみ上げて吸引する様な行動が観察された。

食性：橋本(1977)は本種がlagoon, marginal reef, reef slopeを主なHabitatとし、通常群れを成して行動しており、消化管内容物は紅藻類(フジマツモ科、ワツナギソウ科、イバラノリ科、サンゴモ科)、緑藻類(ハネモ科、ウキオリソウ科)を主とする藻類で占められており、その他、多量の石灰質粒子や砂も含まれると報告している。Sano et al. (1984)は採集した1個体ではデトリタス、砂、石灰質粒子を主として摂食しており、糸状藻類は少なかったことを報告している。Hiatt and Strasburg (1960)やJones (1968)の結果もこれと一致する。

クログチニザ(クロハギ属)

摂食行動：クログチニザの摂食行動は観察できなかった。しかしMyers (1989)によると本種はlagoonやseaward reefの水深4-60mのサンゴが混じった場所や、岩場もしくはReefの底面や縁辺部の砂底域を好み、通常単独で生息するとしている。またKuitert (1993)は、本種は沿岸浅海域で通常単独で岩や砂の上の藻類をgrazingすると述べている。

食性：本種の消化管内容物を調べたところ、胃および腸管内は糸状藻類のほか多量の砂、石灰質粒子で満たされていた。

サザナミハギ(サザナミハギ属)

摂食行動および食性：サザナミハギは、平らな岩盤状だけでなく、海中で不安定なウミウチワ類等の藻類の表面や、凹凸の激しい死サンゴの表面で摂食しているところは観察されたが、砂底地での摂食行動は観察されなかった。また

波当たりが激しく、堆積物がないような岩場やサンゴ礁でも、本種は観察されなかった。摂食に際しては、頭部をやや下方に向け、口を大きく開け(180度近く開口)、歯帯全体を基質面におしあてて糸状藻類を掻き集め鋤きとると同時に、基質面の堆積物ごと吸い込んで摂食しているように観察された。同属の *Ctenochaetus hawaiiensis* は水族館内で餌にコマツナを与えたところ、他のニザダイ科魚類(Browser)は盛んにこれをついばんだが、本種はいっこうにコマツナを食べようとせず、水槽内の岩の表面に堆積している他のニザダイ科魚類の糞と思われるものをかき集めて摂食していた。

Hiatt and Strasburg (1960)は、Marshall Islandsにおいて本種はlagoonやseaward reefの水深6-20ftの浅場に生息し、岩や死サンゴの上で摂食するのはみられるが、サンゴに隣接した、砂地に生えている藻類を摂食することは滅多になかったと報告しており、消化管内容物には石灰質粒子と一緒に糸状藻類も含まれていると報告している。Jones (1968)も同属の *Ctenochaetus strigosus* や *C. hawaiiensis* が岩や死サンゴの上で摂食するのはみられたが、砂底域で摂食するところは観察されなかったと報告している。橋本 (1977) は本種がlagoon, marginal reef, reef slope等の水深10m以浅を主なHabitat (生息場所) とし、群れを成して生息しており、消化管内容物はほとんど全てが藻類で占められていたこと、および餌の内訳は紅藻類 (フジマツモ科、イワズタ科、イギス科、サンゴモ科)、緑藻類 (アオサ科、ハネモ科) を主とする藻類で占められており、その他、多くの石灰質粒子や砂も含まれると報告している。Randall (1955a)は *C. strigosus* の水槽内での摂食実験を行い、その結果この種の繊細な顎歯は糸状藻類を噛みきるには効果的ではないが、糸状藻類を絡み採ることができること述べている。彼はさらにそれらを削り取る事によって含まれるのと同様の、吸い込む機構の可能性についても述べている。しかしPurcell and Bellwood (1993)は、サザナミハギの上顎と下顎が基質上では噛み合わない事から、本種は摂食時に強力な口内吸引を用いることができないと指摘している。さらに、特徴的な顎歯の使い方について、多くの剛毛状の歯は基質を引っかき取るときに広範囲の基質と、均一もし

くは不均一に接触するが、鋤きとる行動は弱いこと、角度を持った歯冠部では末端の尖頭が水平な基質表面から効果的に餌を鋤きとるのに有効であるが、その他の尖頭部は藻類の葉体から付着藻類を鋤きとるのに使われること、およびこの様な歯の形とV字型の下顎は芝生状の藻類を効果的に摘み取るのに限定されるようにみえること等を考察している。

Jones (1968)は、*C. strigosus*や*C. hawaiiensis*の顎歯について、上顎歯と下顎歯が相対するほうきのように機能し、それらを使ってReef上の細かいsedimentを掃き集め、吸い込む。本種の顎歯はでこぼこした岩の表面を削り取る事を可能にし、藻類の若芽を鋤きとると同時に、デトリタスや付着珪藻も摂食する事ができると述べている。

サザナミハギは藻類などの他にも他の魚類の糞をも摂食する事が知られている。魚類の糞が、彼らの食物源として十分な有機物を包含していることは、実験室でデトリタス食者がそれらを摂食する事により支持されている(Johannes and Satomi, 1966)。Robertson (1982)はサザナミハギが摂食縄張りをもち、それはしばしばメガネクロハギやニジハギの縄張りとは重なること、およびサザナミハギが両種の排泄する糞の内、糞食を行う魚によって消費される糞の約40%を取り込んでいる事を指摘した。

2) Browser

ニザダイ (ニザダイ属)

摂食行動：ニザダイは砂などの堆積物の少ない岩盤上を主な摂食場所としている。本種は集団で岩盤の平面部や斜面に生えている糸状藻類や、葉状藻類などを摂食する。摂食に際しては、口を余り開けず口の先端部で、藻類を挟み頭部を弱く横に一回振ることによって藻類をつみとる。

食性：奥野 (1956)は和歌山県の田辺湾において、そこに生息する磯魚のすみ場・食性・行動からみた生活様式を調べたなかで、本種の胃内容物が柔らかい海藻 (カヤモノリや紅藻類および付着珪藻) で満たされていると報告している。

具島(1981)も鹿児島県口永良部島における磯魚の摂食生態を調査したなかで、本種の胃内容物は小型藻類のみで、基質表面をかじったものとみられる砂粒は全くみられなかったと報告している。

テングハギ(テングハギ属)

摂食行動：テングハギはサンゴ礁や、岩場を絶えずうろついているのがよく見かけられる。本種は摂食に際して、サンゴの基部や岩盤上に付着している藻類が糸状藻類のように小型のときは、直接葉体をかじりとるが、大型の場合には、葉体の柔らかい部分を口内に吸い込みながら口先で挟み、頭部を強く横に振ってちぎり取る。小型個体は糸状藻類をよく摂食しているが、大型個体になるとより大型の葉状藻類を摂食しているのが観察された。水族館内で餌にコマツナを与えた場合には、頭部を強く横に振ってちぎり取る行動が見られたが、海苔を与えた場合は吸い込むだけの行動が観察された。

食性：Hiatt and Strasburg (1960)はMarshall Islandsにおける本種の食性について、サンゴや平らな岩の上に生える大きな海藻を専食するbrowserであると述べている。Jones (1968)は本種の餌が、葉状藻類特に、ハイオウギ属の褐藻類が生育している場所ではこれを専食しており、その他ホンダワラ属、アミジグサ属なども食べていると報告している。橋本(1977)は本種はreef slope, Spurのサンゴのよく発達した水深10m以深を単独で行動していることが多く、消化管内容物は褐藻(ホンダワラ科、アミジグサ科)を主とする藻類で占められており、石灰質粒子や砂は全く含まれていないと報告している。

ミヤコテングハギ(テングハギ属)

摂食行動：ミヤコテングハギもサンゴ礁や、岩場を絶えずうろついているのがよく見かけられる。本種の摂食行動は、テングハギとほぼ同じである。本種も基質に付着している藻類が微少な場合には、基質ごとかじり取るが、このときは頭部を横に振ってちぎり取るような行動は示さない。より大型の藻類を摂

食する場合は、葉体の柔らかい部分を口内に吸い込みながら口先で挟み、頭部を強く横に振ってちぎり取る。水族館内において、サンゴに付着している糸状藻類を摂食する場合と、餌にコマツナを与えた場合にもこれと同様な行動が見られた。

食性：Jones (1968)によると本種も、テングハギとほぼ同様な食性を示す事が報告されている。橋本(1977)は本種reef slope, Spurのサンゴのよく発達した水深10m以深を主なHabitatとし、消化管内容物は全て褐藻(アミジグサ科、クロガシラ科)と紅藻(フジマツモ科、ワツナギソウ科、イバラノリ科、イギス科)を主とする藻類で占められており、石灰質粒子や砂は全く含まれていないと報告している。

シマハギ(クロハギ属)

摂食行動：シマハギは単独で摂食を行っているときもあれば、集団で摂食を行う場合もある。Barlow (1974)は、縄張りを持つナガニザと縄張りを持たない本種との関係について、摂食場所にナガニザが少ない場合には、本種は単独で摂食を行うが、ナガニザの密度が高い場合にはナガニザからの攻撃を避けるために、群れを形成して摂食を行うと報告している。本種の摂食行動は観察できなかったが、大群でサンゴ礁のまわりを移動する場面は観察された。

食性：橋本(1977)は本種がlagoon, marginal reefを主なHabitatとしており、昼間は中層を群をなして生息していることが多い。消化管内容物は全て藻類でしめられており、藻類の内訳は紅藻類(フジマツモ科、ワツナギソウ科、イバラノリ科)、緑藻類(アオモグサ科、ウキオリソウ科、アオサ科)褐藻類(アミジグサ科、シオミドロ科、クロガシラ科)を主とする藻類であったと報告している。

Hiatt and Strasburg (1960)はMarshall Islandsにおける本種の食性について、岩、死サンゴに生育する藻類を摂食する厳密な意味での藻食性魚類であると述べている。Randall (1961b)は本種の仔魚期から成魚期に移行するまでの食性を詳し

く調査した。彼によるとアクロノルス期では、少量の甲殻類の外肢やノープリウス、多毛類の幼生などのZooplanktonが食べられており、幼魚になるとごく少量の細かい糸状藻類やleptopel (see Fox et al., 1952)を食べようになる。そして成魚に移行するにつれて細かい糸状藻類へと食性が移行していく。

ニジハギ (クロハギ属)

摂食行動：ニジハギはsurge zoneの比較的波当たりの激しい浅場を主なHabitatとしており、通常単独で生息していることが多かった。また本種は摂食縄張りを形成し(Choat and Bellwood, 1985)、そこに進入してくる他の藻食性魚類(シマズメダイ、シチセンスズメダイ、ナガニザ)に対して激しい攻撃がみられた。しかし藻食性であってもサザナミハギに対しては攻撃がみられなかった。本種は摂食に際して、口をあまり開けずに小刻みに開閉しながら、頭部を僅かに左右に振ることによって、基質に付着している糸状藻類を摘み取る。

食性：橋本(1977)は本種がmarginal reefの底近くを主なHabitatとし、通常単独で生息していることが多いこと、および消化管内容物は紅藻類(イバラノリ科、ワツナギソウ科)を主とする藻類で占められていると述べているが、同論文の表からみた限りにおいて、石灰質粒子や砂もかなり含まれていることがわかる。しかしHiatt and Strasburg(1960)は、Marshall Islandsにおける本種の食性は藻食性としており、石灰質粒子や砂は含まれていないと報告している。Sano et al.(1984)も本種はほとんど糸状藻類のみを摂食しており、砂や石灰質粒子は全く認められなかったと述べている。

ナガニザ (クロハギ属)

摂食行動：ナガニザは摂食縄張りを形成するが(Barlow, 1974a)、サザナミハギとは競合せず、しばしば近くで摂食しているのがみられたが、攻撃しているところは一度も観察されなかった。ナガニザの摂食行動は、砂などの堆積物がみられない岩盤の上や側面でみられた。その際本種は口を余り開けずに口の先

端部で、口先を小刻みに左右に振りながら、基質の表面のほぼ同じ場所をコツコツとこずくように摂食する行動を示した。

食性：橋本（1977）は本種がlagoon, marginal reefを主なHabitatとし、通常群れを成して生息している。消化管内容物は紅藻類（ワツナギソウ科、フジマツモ科、サンゴモ科）を主とする藻類で占められており、石灰質粒子や砂はほとんど含まれていないと述べている。Sano et al. (1984)は本種の餌のほとんどが糸状藻類であると述べている。Jones (1968)もこれと同様な報告をしている。

スジクロハギ（クロハギ属）

摂食行動および食性：スジクロハギの摂食行動は観察できなかった。

なおJones (1968)は本種が波当たりの激しいsurge zoneに生息し、波が岩にあたり砕けるときには摂食をやめ、次の波が来るまでの流れがゆるむ数秒間の間に摂食を行い、糸状藻類を餌とする事を報告している。

ヒレナガハギ（ヒレナガハギ属）

摂食行動：本種は前方に突出した口部を、岩の割れ目やサンゴの隙間等に差し込んで、他のニザダイ類が摂食できないような場所の糸状藻類や小型の葉状藻類をも摂食する。その際、口はあまり大きく開かず、藻類を口先で摘み、僅かに頭部を横に振り摘み取る。

食性：橋本（1977）は本種がlagoon内で枝状サンゴが発達したところ、またはreef slopeで盤状サンゴが発達したところを主なHabitatとし、消化管内容物は紅藻類（フジマツモ科、イバラノリ科、ワツナギソウ科等）を主とする藻類で占められており、石灰質粒子や砂などは含まれないと述べている。Hiatt and Strasburg (1960)、Jones (1968)、Sano et al. (1984)もこれと同じ結果であった。

ナンヨウハギ（ナンヨウハギ属）

摂食行動：本種は、口をあまり開けずにサンゴの根元や岩盤に付着している

糸状藻類を口先で摘み、僅かに頭部を振ってちぎり取る摂食行動を示す。

食性：Randall (1990)は、本種はZooplankton Feederであると述べている。

Kuiter (1993)は、本種が通常は基質上に群れを成してZooplanktonを摂食するが、成魚では底生藻類も食べると述べている。

アイゴ科

アミアイゴ (アイゴ属)

摂食行動：アミアイゴは摂食するにはほとんどの場合群れで行動するが、同科の他種と共に群れを形成することは少ない(具島, 1981)。本種は岩などの基質や死んだ枝サンゴ上に生えている付着藻類を、口先で摘みとって摂食する。しかしbrowserのニザダイ類のように藻類を口先で摘んで、頭部を横に振ってちぎり取るといった動作はみられず、両顎歯の咬合によって切り取っているように見える。一回の摂食動作を終えたあとには、からだを少し後ろに引いて基質から口を離し、口をすばやくもぐもぐと動かす摂食行動も観察された。また口を基質から離れた際に遊離した藻類は、吸い込むことによって口に入れ、ここでもまた口をすばやくモグモグと動かす行動が観察された。

Bryan (1975)は本種の摂食行動を水槽内とフィールドの両方において観察した。それによると本種は短くすばやく摘み取りを行い、その後少し後ろに引いて藻類を引っ張ったり、切り取ったりして食べる。また時折頭部をすばやく横に振って引きちぎる動作も観察されたと述べている。

食性：Sano et al. (1984)によると、本種の食性ほとんどが藻類であった。しかし藻類以外に多種類の動物質の餌を食べていたが、これらは摂食する際、付随的に食べられたものと考察している。Bryan (1975)は実験室内において62種類の藻類を与えた結果、(1) *Enteromorpha compressa* (ヒラアオノリ)、(2) *Murrayella pericladus*、(3) *Chondria repens* (フジマツモ科)、(4) *Boodlea composita* (アオモグサ科)、(5) *Cladophopsis membranacea* (アオモグサ科)、(6) *Acanthophora spicifera* (フジマツモ科)、(7) *Centroceros clavulatum* (トゲイギス)

の順に良く食べられたことを報告している。

ハナアイゴ (アイゴ属)

摂食行動：ハナアイゴもアミアイゴと基本的に同様の摂食行動を示す。本種も摂食する際にはほとんどの場合群れで行動し、しばしば他の藻食性のブダイ科やニザダイ科魚類と混群を形成し(具島, 1981)、縄張りをもつ藻食性のスズメダイ科魚類の縄張り内に進入し(岡本, 1979)、すばやく摂食を開始し、短時間の内に摂食を終え、またつぎの場所に移動する。

食性：Sano et al. (1984)は、本種の食性は全て藻類(葉状藻類70%、糸状藻類30%)であったと報告している。

ゴマアイゴ (アイゴ属)

摂食行動：本種は摂食を行う際にときどき群れを形成するが、構成数は数個体で少なく、多くの場合単独で摂食を行う。本種もアミアイゴと基本的に同様の摂食行動を示す。また海産種子植物のウミヒルモ(*Halophila ovalis*)を摂食する際には、砂の表面にでている葉体部(長さ約2cm)を、口先で摘んで砂中から引きずりだし、口に入れ数回もぐもぐと口をすばやく動かす行動がみられた。

食性：諸喜田ら(1988)は本種が、稚魚や若魚の段階でマングローブ域に比較的多く出現し、藻類(付着珪藻、糸状藻類、コケモドキ)等を多食しており、その他藻類と一緒に食べたと思われる底生カイアシ類、端脚類、砂粒なども出現したと報告している。

3) Zooplankton feeder

テングハギモドキ (テングハギ属)

摂食行動および食性：テングハギモドキの摂食行動は十分には観察できなかったが、Reef外縁の水流の強い中層域でかなり大きな群れを形成して、Zooplanktonを摂食しているようであった。

Jones (1968)は、本種は一過性の群れで現れ、時折摂食のためにバラバラになりまた群れを形成する。餌はほとんどが甲殻類のコペポダやカニのゾエア、メガロパ、ミススなどで、その他にも浮遊魚卵やクラゲ類も含まれていたと述べている。Hobson (1974)も本種の食性については、ほぼJones (1968)と同様の結果であったと報告しているが、限られたデータとしながらも水中に漂っている糸状藻類の葉片もまた、重要な餌である可能性があると述べている。

ボウズハギ (テングハギ属)

食性：ボウズハギの摂食行動は観察できなかったが、Debelius and Baensch (1994)は本種の餌は、藻類や固着性の底生動物およびZooplanktonであると述べている。

ツマリテングハギ (テングハギ属)

食性：ツマリテングハギの摂食行動は観察できなかったが、Randall (1990)は、本種は未成魚のときは底生藻類を餌とするが、成魚になるにつれて主要な餌がZooplanktonにシフトすると述べている。

ヒラニザ (クロハギ属)

摂食行動：ヒラニザはreef slopeのそれほど水流の激しくない、懸濁した水中で数個体から数十個体の群れを形成し、Zooplanktonを摂食していた。摂食に際しては、個々のZooplanktonを眼で確認しながら、口の吸引力を利用してと思われるような動作で、餌に向かってすばやく突進し、口を開け閉めして摂食する行動が観察された。また本種は、しばしばメジナやニザダイの群れの中に混じっているのが観察された。

食性：Myers (1989)は本種は切り立ったreef slopeのしばしば濁った水中で群れを形成し、主にZooplanktonを摂食すると述べている。

4.2.2 分類群と食性の分化

1) 属間にみられる食性および摂食行動の違い

Jones (1968)によると、Hawaiiに生息するBrowserに属するニザダイ科魚類は約160属の海藻を食べているが、胃内容物から出現する頻度が高かったのはそのうち約40属であった。テングハギ属のテングハギ、ミヤコテングハギは岩礁やサンゴ礁上に生育している大型の葉状体を食べる。一方ヒレナガハギ属のキイロハギやヒレナガハギ、クロハギ属のメガネクロハギ、ゴマニザ、スジクロハギ、ナガニザ、*A. achilles*, *A. nigroris*, *A. sandvicensis*は主に小型の糸状藻類を主食とし、ときにテングハギとの間で餌の種類が重複することがあっても、小型で未熟な藻類を食べる傾向があると報告している。今回の摂食行動の観察より、Browserに属するニザダイ属やヒレナガハギ属、クロハギ属、テングハギ属の魚では共通して、摂食時に口先で藻類を摘んだ状態で頭部を横に振ってちぎりとる行動がみられたが、テングハギ属のテングハギとミヤコテングハギにみられるような頭部の強い振りは、他のニザダイ科にはみられないものであった。このことも以上のような餌の違いを反映しているものと考えられる。

Kanda and Yamaoka (1996)はメジナ科3種の摂食行動と食性との関係について、クロメジナとメジナはBrowserに属し、摂食時口をあまり大きく開けずに付着藻類の葉体部を口先で摘み、頭部を横に振ることによって引きちぎる事を報告している。このような摂食行動は、ニザダイ科魚類を含むBrowserに属する藻食性魚類に多くみられる(Bryan, 1975; Yamaoka, 1983; 1993)。一方オキナメジナはGrazerに属し、摂食時口を大きく開口し、歯帯全体を基質に押し当てて糸状藻類を鋤きとる。その際岩の表面に堆積している砂粒や石灰質粒子も一緒に取り込まれる事を報告している。このような摂食行動はGrazerに属する藻食性魚類によくみられ(Yamaoka, 1982, 1983, 1987; 神田, 1993)、サザナミハギと類似していた。

Jones (1968)は、Grazerに属するクロハギ属とサザナミハギ属との消化管内容物の違いについては、腸管内容物のsedimentの粒子のサイズに差がみられ、ク

ロハギ属は粒子のきめが粗いのに対して、サザナミハギ属では粒子のきめが細かく、シルト状であることを挙げている。これはGrazerに属するクロハギ属は、砂底地を主な摂食場所とするのに対して、サザナミハギは砂底地では摂食せず、細かい堆積物のある岩盤上や、死サンゴ表面を主な摂食場所としている事に起因するもので、摂食場所の違いを反映しているものと考えられる。

2) 口の位置と摂食行動との関係

Randall (1961b)は*Acanthurus sandvicensis*の摂食における刺激の実験の中で、本種は視覚と嗅覚によって餌を選択すると述べている。フィールドでの観察によると、多くのニザダイ科魚類における餌の選択には、視覚が重要な働きを持っているように思われる(Jones, 1968)。Jones (1968)はニザダイ科魚類の眼と口との角度に注目し、その角度が小さいもの、すなわち口が高い位置にあり、眼の位置に近くなるもの(テングハギ、ミヤコテングハギ、ヒレナガハギ)は、前方の餌をよく認識することができ、個々の藻類の柔らかい部分を選択する能力が高い事を指摘している。これら3種はともに餌の選択性の高いBrowserである。

Yamaoka (1982)はアフリカのタンガニカ湖に生息するシクリッド *Petrochromis* 属の下顎に対する上顎の突出度と、摂食行動との関係について調べた。本属魚類はともにgrazerで、両顎には細長い顎歯が多数生えており、これらで形成される歯帯を基質に押し当てて、岩の表面の付着藻類を削り取って食べる。摂食行動に入る際の体軸と基質との角度は、上顎が下顎よりも突出している種(つまり口が下方方向に開口するもの)ではより小さな角度で基質と接触し、上顎と下顎との突出度に差がなくなるにつれて(口が前方方向に開口する)、次第に大きな角度で基質と接触すると述べている。また同じくタンガニカ湖に生息するシクリッド、*Eretmodus cyanostictus*は口がやや腹側に開口し、岩表面の藻類を削り取るのに、体軸を基質面とほぼ水平にして摂食する(Yamaoka, 1986)。本研究によると、Grazerであるニセカンランハギとモンツキハギは口の位置がより腹面にあり、口が下方方向に開口し、砂底地での摂食時には基質と腹

部との距離は短く、常に腹部が基質に擦る様な状態を保つため、基質への進入角度は小さい傾向にあった。さらに一回の摂食行動の中で何度も摘み取りを繰り返して行った。しかしニセカンランハギは、堆積物の少ない岩盤上に生えている糸状藻類を食べるときには、より大きな角度で基質に進入し、一回の摂食行動の中で1回の摘み取りを行うのが観察された。

3. ニザダイ科およびアイゴ科の摂食行動および食性の分化

ニザダイ科魚類は熱帯サンゴ礁域を中心に、多くの種が生息しているが、これらは摂食行動や食性において多様に分化していることが明らかとなった。一方比較の対象としたアイゴ科魚類には摂食行動、食性ともにニザダイ科ほど多様性がみられず、Browserでも特に藻類を切り取って摂食する方向に特化した科であることがうかがわれた。このような摂食行動および食性の分化と、摂食器官との関係については第5章の総合考察で述べる。

第5章 総合考察

本研究の目的の一つは、ニザダイ科魚類の摂食に関わる顎歯を中心とした形態と、摂食行動および食性との関係を明らかにすることである。

もう一つは、本科が6属から構成される単系統群であるが、同一科内に藻食性および動物プランクトン食性といった異なる食性を示し、さらに摂食行動の異なるタイプが存在するといった点に着目し、本科魚類における顎歯の交換様式と系統あるいは機能（摂食行動）との関係を明らかにすることである。

1. 顎歯の形態と摂食行動および食性との関係

ニザダイ科魚類およびアイゴ科魚類を1) Grazer, 2) Browser, 3) Zooplankton feederの大きく3タイプに分け、顎歯および口腔内肉質突起の形態と摂食行動との関係を考察する。

1) Grazer

クロハギ属とサザナミハギ属とは、同じGrazerに属していても顎歯の形態だけでなく、摂食行動や生息場所にも違いが認められた。両者間には腸管内容物のsediment粒子のサイズに差がみられ、クロハギ属は粒子のきめが粗いのに対して、サザナミハギ属では粒子のきめが細かく、シルト状であった。これはクロハギ属は、砂底地を主な摂食場所とするのに対して、サザナミハギ属は砂底地では摂食せずに、細かい堆積物のある岩盤上や、死サンゴ表面を主な摂食場所としている摂食場所の違いを反映しているものと考えられる。

サザナミハギ属のサザナミハギの顎歯は、細長い歯軸部と近心傾斜して遠心側のみに尖頭部をもつ歯冠部で構成され、基質上の糸状藻類をデトリタスと一緒にかき集めるようにして摂食するのに適した形態となっている。一方クロハギ属に属するニセカンランハギとモンツキハギ、クログチニザの機能歯は機能歯基部では唇側と舌側から生えているが、唇側に位置する機能歯は舌側方向に傾斜し、舌側に位置するものは唇側方向に傾斜し、歯冠部は1列の稜線を形成

する。これら3種の機能歯は近心傾斜し尖頭部は歯冠部遠心側に偏り、互いに瓦状に重なり合うことによって、歯間部の隙間を無くしており、同じクロハギ属のBrowserに属する種よりは、顎歯が少し細長い傾向にある。この傾向は図-32の歯系図にみられるように、Grazerとして最も特化したと考えられる、サザナミハギの顎歯の形態にみられるような細長い歯軸部と、歯冠部遠心側のみに尖頭がみられるといった方向に特化しつつある事を表していると考えられる。

なお場所によってはBrowser的行動もとるクロハギ属のニセカンランハギでは、口腔内肉質突起は発達しているが、その他の2種ではあまり発達していない。この形質はサザナミハギでは発達していたが、その他の種とは形態が少し異なっており、その他の種のものよりやや柔らかく、表面は小突起で覆われる。本種は口を閉じた際に、上顎と下顎が完全には塞がらないことから、このような形態は、他種でみられるような藻類を押しさえるというよりはむしろ、口の中に入った微細な藻類やsedimentを外に逃さないように蓋をするといったように、適応しているものと思われる。

2) Browser

テングハギ属のテングハギとミヤコテングハギは岩礁やサンゴ礁上に生育している大型藻類の葉状体を食べる。テングハギとミヤコテングハギでは、各顎歯は細長い円錐歯状で、顎骨上の唇側と舌側から生え、歯間部の隙間は広く、歯冠部は乱杭状に配列している。また顎歯歯冠部の切縁はあまり発達していないため、切縁を使って切り取ったりするには適さず、小型の糸状藻類は利用しにくいと考えられる。しかし顎歯は乱杭状であるため葉体との接触面積は広がり、葉体を挟みつまむには適している。そのためこれらの種は口先で葉体を挟んだままで、大きく頭部を振ることによって大型藻類の葉状体を引きちぎり、または破り取って食べるのに適応していると考えられる。このときの頭部の強い振りは他のニザダイ科にはみられないものである。これら顎歯の形態と配列、口腔内肉質突起の形態、および摂食行動は、本種の食性を極めてよく反映して

いる。

一方小型の糸状藻類を主食とするニザダイ属のニザダイ、ヒレナガハギ属のヒレナガハギ、ナンヨウハギ属のナンヨウハギ、クロハギ属のスジクロハギ、ナガニザ、シマハギ、ニジハギでは歯冠部は1列の稜線を形成する。歯冠部は近遠心方向に広がり扁平で、幅広い歯冠部を形成し互いに瓦状に重なり合うことによって、歯間部の隙間を無くしている。また歯冠部は多尖頭に分かれており、摂食に際しては尖頭と尖頭との間のcusp gapに微少な糸状藻類を挟み込み、cusp gap縁辺部の切縁を利用して引きちぎる摂食様式を取るため、大型の藻類よりも小型の糸状藻類を摂食することに適応している。またそれぞれの顎歯冠部が1列の稜線を描くことは、餌に働く力が一直線上に集中するため、稜線自体が1枚の刃物のように作用し、糸状藻類を切り取ったり摘み取ったりする上でより機能的であると考えられる(Yamaoka, 1983)。これら顎歯の形態と配列および摂食行動の特徴が以上のような餌の違いに強く反映されている事は明らかである。

アイゴ科魚類は小型の糸状藻類や葉状藻類を、口先で摘みとって摂食する。しかしBrowserのニザダイ類のように藻類を口先で摘んで、頭部を横に振ってちぎり取るといった動作はみられず、両顎歯の咬合によって切り取って摂食する。その際口腔内肉質突起で藻類を押さえているようである。

本科魚類の顎歯冠部の切縁は鋭くノミ状を呈し、長短2つの尖頭から構成されるが、上顎歯と下顎歯は長短が逆になるように咬合する。

Yamaoka (1983, 1993)はBrowserに属するタンガニイカ湖の藻食性シクリッド *Simochromis diagramma* Güntherと *Limnotilapia dardennei* (Boulenger)の顎歯の形態、特に歯冠部の尖頭の大きさの差について考察した。それによるとこれら2種はともに2尖頭歯をもつが、歯冠部の2つの尖頭の大きさがはっきりと異なり、体の中心に近い方の尖頭が大きい。この2種は摂食時に頭部を左右に振って藻類を引きちぎるが、糸状藻類を噛みきるために主要な役割を果たしているのが、体の中心に近い大きい尖頭の内側の切縁だとすると、顎歯の配列は正中面に対

して左右対称なので、頭部を振ることによって糸状藻類を効率よく噛み切るには、1回ごとの噛みつきで、左右どちらかの顎歯しか使っていないことになる。と述べているが、切縁の鋭さについては詳しく言及されていない。上述のようにアイゴ科魚類も大きさの違う大きな2つの尖頭部を有し、鋭い切縁を形成しているが、摂食時頭部を左右に振ってちぎることはない。このことは切縁の切れ味が鋭いことを示唆しているように思われる。

3) Zooplankton feeder

テングハギ属のテングハギモドキ、ツマリテングハギ、ボウズハギおよび、クロハギ属のヒラニザは、中層にいるZooplanktonを個別に捕食する。これら4種はともに微細な顎歯を有し、口腔内肉質部の発達も認められなかった。

以上をまとめると、ニザダイ科魚類は6属から成り、それぞれの属内でも食性の異なる種が存在するなど、食性において極めて多様性に富むグループであることが明らかとなった。クロハギ属とサザナミハギ属とは、同じGrazerに属していても顎歯の形態だけでなく、摂食行動や生息場所にも違いが認められた。Browserに属するテングハギ属のテングハギやミヤコテングハギは大型の葉状体を食べ、一方ヒレナガハギ属のヒレナガハギ、クロハギ属のシマハギ、ニジハギ、ナガニザ、スジクロハギは主に小型の糸状藻類を主食とし、餌となる藻類の選択性に違いがあった。摂食行動のほか、顎歯の歯冠部の形態や配列様式さらにニザダイ科、アイゴ科に特有な口腔内肉質突起の形態に関して種間で差がみられ、藻類を摘み取ったり引きちぎったりする事に対する適応の程度に違いがあることが明らかとなった。

2. 顎歯の交換様式と系統および機能（摂食行動）との関係

本研究では単系統群であるニザダイ科に属する6属のうち、摂食様式の異なる6種類、すなわちGrazerに属するサザナミハギ属のサザナミハギ、クロハギ属

に属するモンツキハギ、Browserに属するニザダイ属のニザダイ、テングハギ属のテングハギ、クロハギ属に属するナガニザ、およびZooplankton feederに属するテングハギ属のテングハギモドキについてそれぞれの顎歯の交換様式を調べることにより、系統関係と機能（摂食行動）が顎歯の交換様式にどのように関与しているかを明らかにした。

顎歯の形成機構については、ニザダイ科魚類では全ての属で共通した様式、すなわち顎骨上の機能歯の位置している側の向かいから（機能歯が唇側に位置する場合には、歯胚は舌側に、また機能歯が舌側に位置する場合には、歯胚は唇側に）それぞれ歯胚は形成され萌出する事がわかった。このことから顎歯の形成機構は科レベルでの共通した特徴であることが明らかとなった。

一方顎歯の交換順序についても、属ごとに小歯列を構成する顎歯数に違いはあるものの、通常各小歯列の最も近心に位置する顎歯がほぼ同時に交換されるという規則性が認められた。小歯列を構成する顎歯数はテングハギ属では1-2本、ニザダイ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属、クロハギ属では2-3本、サザナミハギ属では4-5本と属ごとに異なる3タイプに分かれ、系統関係を反映していたが、特に摂食行動を反映しているとは思えなかった。しかしながらニザダイやテングハギ、テングハギモドキでは、この機能歯列がときどき不明瞭になることが観察された。これは顎歯の偶発的な脱落などが起こることによって、本来存在する顎歯交換の規則性が不明瞭になったのではないかと考えられた。したがって顎歯の交換順序にみられる規則性と不規則性は、摂食行動に関連した顎歯の脱落の相対的頻度に起因するものと推測された。しかしこのような偶発的な顎歯の抜け落ちなどは自然状態では通常、頻繁におこるものではないため、実際に顎歯の交換に不規則性がみられるということ、すなわち抜け落ちなどのために顎歯の交換速度に差が生じるのかどうかについては、今後顎歯を抜歯するなどして、実験的に確かめる必要がある。

要約

藻食性魚類にとって、食物である藻類は動物のように逃避することはなく、見つけることは容易である。従って、かれらの摂食面での適応は、食物の探索面ではなく主に食物の処理方法の側面に向けられるため、顎や顎歯、消化管などの構造に現われやすいと考えられる。摂食に関わる形態の多様化に伴って、藻食性魚類の摂食行動も様々に変化する。

魚類の歯の形や配列は多様性に富み、古くから多くの関心が寄せられ、食性や摂食行動との関係について様々な論議がなされてきた。しかし多様な形態を伴った歯がいかにして形成され、どのように交換されるかといったメカニズムについては必ずしも十分な研究は行われていない。

ニザダイ科魚類は、浅海サンゴ礁域では最もよく目につく生息数の多いグループのひとつで、ニザダイ属、テングハギ属、クロハギ属、ナンヨウハギ属、ヒレナガハギ属、サザナミハギ属の6属から構成される単系統群であるが、同一科内に藻食性および動物プランクトン食性といった食性、さらに摂食行動の異なるタイプが存在することなど、系統類縁関係と機能(摂食行動)との関係を検討する上で、優れた特徴を有している。

本研究では、ニザダイ科魚類を主な対象として、顎歯の交換様式と系統あるいは機能(摂食行動)との関係を明らかにする事を目的とした。まず6属17種について顎歯を中心とした口部の形態および顎歯の交換様式を解剖学的、組織学的手法を用いることによって明らかにし、さらにこれらの結果と摂食行動および食性との関係を検討した。

1. 摂食行動および食性

ニザダイ科魚類は食性と摂食行動で以下のように分類された。

A) 藻食性：

A1) Grazer：ニセカンランハギ、モンツキハギ、クログチニザ、サザナミハギ

A2) Browser：ニザダイ、テングハギ、ミヤコテングハギ、シマハギ、ニジハギ、ナガニザ、スジクロハギ、ヒレナガハギ、ナンヨウハギ

B) 動物プランクトン食性：ヒラニザ、テングハギモドキ、ボウズハギ、ツマリテングハギ

なおGrazerは基質表面を削り取るか擦り取ることによって基質から藻類を分離し、遊離した藻類を口で吸い込む。もしくは基質の一部を嘔みと

る、餌の選択性が低い摂食方法を示す魚を意味する。Browserは餌をかじり取ることにに関して行動学的特化がほとんど見られず、一般的に藻類葉状体を食べ、植物の一部を効果的に噛み取る為に適応した様々な口や歯を持つ魚のことで、餌の選択性が高い摂食方法を示す魚を意味する。なお摂食時の顎および顎歯の使い方は、それぞれの種によって違いが見られた。

2. 顎歯の形態および配列

2.1 顎歯の形態

- 1) テングハギ属では湾曲せず、不倒の多数の顎歯をもつ(テングハギ、ミヤコテングハギでは上顎下顎にそれぞれ約30本づつ、テングハギモドキでは約60-80本づつ、ボウズハギでは上顎約80-90本、下顎約70-80本)。ボウズハギ、テングハギモドキの顎歯歯冠部は尖っており細かい鋸歯縁が形成されているが、テングハギやミヤコテングハギでは鋸歯縁はほとんど無いあるいは全くなく、先端部はテングハギでは尖っているが、ミヤコテングハギでは鈍くなっている。
- 2) ニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属の顎歯は、幅広く内側に湾曲し、不倒である。これらの顎歯は一般に大型で、上下顎歯ともほとんど20本前後である。顎歯歯冠部には複数の尖頭がみられる。尖頭数は種ごとに、また上顎・下顎間で、あるいは成長段階によっても異なることがあるが、上顎歯が下顎歯よりも多くの尖頭をもつ場合が多い。これらの顎歯の各尖頭部は丸く鈍くなっているが、各尖頭と尖頭との隙間(cusp gap)ではやや鋭い切縁を形成している。これらの顎歯の形状は糸状藻類などの細かい藻類をcusp gapに挟み込んで引きちぎって摂食するのに適したものである。
- 3) サザナミハギ属の顎歯では、歯軸部は可倒で細長く、歯冠部は広く内側に湾曲する。また歯冠部に複数の尖頭を有するが、上顎下顎ともに遠心側(後側縁)にのみ存在し、片側のみ基質と接触する。このような顎歯の形状は糸状藻類等の細かい藻類を鋤きとるだけでなく、デトリタスなどの堆積物をかき集めて摂食するのに適したものと考えられる。
- 4) ニザダイ科に近縁なアイゴ科魚類(ハナアイゴ、アミアイゴ、ゴマアイゴ)の顎歯は、上顎歯は3尖頭(ほぼ2尖頭)で遠心側が長く近心側(顎骨縫合部に近い側)が短い尖頭を形成するのに対し、下顎歯は2尖頭で上顎歯とは逆に、近心側が長く遠心側が短い尖頭を有する。両顎歯とも切縁は鋭く、鋭利なノミ状を呈す。上顎歯と下顎歯はお互いに咬合する際に、鋭

利な切縁で藻類を切り取るのに適した構造をしている。

2.2 顎歯の配列および結合様式

ニザダイ科魚類の共通した特徴として、

- (1) 顎上に唇側列(外側)と舌側列(内側)の2列の小歯列をもつ。しかし機能歯は2列のどちらか一方から萌出しているため、見かけ上1列の機能歯列を形成している。
- (2) 各小歯列の構成顎歯数は属ごとに異なっている。小歯列を構成する顎歯数は3タイプに分けられ、テングハギ属では1-2本、ニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属では2-3本、サザナミハギ属では4-5本である。
- (3) 顎歯は顎骨近心部付近では大きく、遠心部に向かうに従って小型化する傾向にある。
- (4) 顎歯は基部にある歯足骨で顎骨と結合している、などの点があげられる。またニザダイ属、クロハギ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属、サザナミハギ属では、顎歯は近心傾斜(顎骨縫合部方向に傾斜)し、歯冠部の尖頭部分が隣り合う顎歯同士で互いに瓦状に重なり合う。一方テングハギ属では顎歯の近心傾斜は見られず、隣り合う顎歯同士は重なり合わない。

アイゴ科では、顎歯は顎上に1列に整然と隙間なく並ぶ。

3. 顎歯の交換様式

本研究では、顎歯がどのように形成されるのかという(1)顎歯の形成機構と、顎上に並んだ顎歯がどのような順序で交換されてゆくのかという(2)顎歯の交換順序の2つをあわせて顎歯の交換様式と定義した。顎歯の交換様式を明らかにするために、両顎骨を顎骨に対して水平方向と、垂直方向の2方向から切り、連続組織切片を作成した。

(1) 顎歯の形成：歯胚の形成機構はニザダイ科魚類全ての属で同じであった。つまり機能歯は顎骨上の唇側か舌側のどちらかに位置する。古い機能歯が唇側に位置している場合では、舌側の口腔上皮が顎骨内に陥入する事によって、新しい歯胚が形成される。その歯胚が成長して、古い機能歯の歯髓周辺の血管を圧迫し、その結果歯髓の萎縮がおこる。またそれと併行して、破骨細胞が機能歯の基底部分で歯足骨(ニザダイ科魚類は顎歯基部にある歯足骨で顎骨と結合している)を吸収し、機能歯の脱落を容易にする。その結果、新しい機能歯は舌側に萌出し、古い唇側の機能歯

は脱落する。このようにニザダイ科魚類の顎歯の萌出は、唇側と舌側から交互に行われる。

(2) 顎歯の交換：各顎歯の次に生えてくる歯胚の発達度を調べた結果、各小歯列の近心側に位置する歯胚は、遠心側のものよりもより発達段階が進んでいることから、ニザダイ科における顎歯の交換は、各小歯列ごとに近心側に位置するものから順に生えかわることがわかった。また、属ごとに小歯列を構成する機能歯数に違いはあるものの、各小歯列を構成する機能歯数はほぼ一定で、かつ最も近心側に位置する歯胚の発達段階がほぼ等しいことから、それぞれの小歯列の近心側に位置する機能歯はほぼ同時に交換されるという規則性が認められた。しかし種によっては時折顎歯の交換順序に不規則性が見られることもあった。これは顎歯の偶発的な抜け落ちなどが起こることによって生じたものではないかと考えられた。従って顎歯の交換順序に見られる規則性と不規則性は、摂食行動に関連した顎歯の脱落の相対的頻度に起因するものと推測された。

一方アイゴ科魚類ではニザダイ科とは異なり、歯列は一列であった。顎歯の交換は、顎骨の舌側下部に並ぶ多数の発達段階の異なる歯胚の“車輪交換”によって行われることが明らかとなった。

4. 総合考察

ニザダイ科魚類は摂食に関わる器官(顎歯や、口部の構造など)に関して、極めて多様に富んだグループで、さらにそのような形態に応じて様々な摂食行動および食性をもつことが明らかとなった。また顎歯の交換様式において、顎歯の形成機構はニザダイ科全てに共通であり、近縁のアイゴ科とは異なることが明らかとなった。このことから顎歯の形成機構は、科レベルでの系統を反映した形質である事が判明した。また、顎歯の交換順序についても、属ごとに小歯列を構成する顎歯数に違いはあるものの、通常各小歯列の最も近心に位置する顎歯がほぼ同時に交換されるという規則性が認められた。小歯列を構成する顎歯数はテングハギ属では1-2本、ニザダイ属、ヒレナガハギ属、ナンヨウハギ属、クロハギ属では2-3本、サザナミハギ属では4-5本と属ごとに異なる3タイプに分かれ、系統関係を反映していたが、特に摂食行動を反映しているとは思えなかった。しかし通常でない偶発的な顎歯の抜け落ちなどによって生じる顎歯交換の不規則性については、摂食行動に関連した顎歯の脱落の相対的頻度に起因するものと推測された。

つまりニザダイ科における顎歯の交換様式には、機能(摂食行動)的側

謝辞

本研究を進めるにあたり、御指導御鞭撻を賜り、研究の楽しさを教えて下さった東京大学海洋研究所沖山宗雄教授に心より御礼申し上げます。また研究について多くの助言と励ましを頂いた高知大学海洋生物教育研究センター教授山岡耕作博士、東京大学海洋研究所教授塚本勝巳博士、同助教授渡邊良朗博士、同助手大竹二雄博士、千葉県立博物館望月賢二博士、宮内庁侍従職岩田明久博士に深く感謝する。

歯学関係の知識をご教授下さり、多くの助言を頂いた鶴見大学歯学部助教授後藤仁敏博士、北海道大学歯学部助教授脇田 稔博士に深謝する。

沖縄県座間味島および高知県柏島・橘浦でのフィールド調査を進めるにあたり、船、潜水用タンクおよび宿泊施設等において多大な協力をして下さった、ダイビングアドバイザー・オイコスの高瀬進氏、宮原正峻氏、大月ダイビングサービスの北代正男氏、橘浦漁港の中野正夫氏に感謝申し上げます。

水槽内におけるニザダイ科魚類の摂食行動の観察に御協力下さり、かつ貴重な標本をお譲り下さった、東京都葛西臨海水族園の荒井 寛氏をはじめとする職員の方々に感謝する。

また、貴重な標本を採集し送って下さった琉球大学海洋学部助手鹿谷法一博士、同学生佐藤寛之氏、鹿児島大学海洋生態研究会の出羽慎一氏、国営沖縄記念公園水族館の戸田 実氏に感謝する。また横須賀市自然博物館の林 公義博士からは貴重な標本を快く貸与して頂き、多くの助言も頂いた。合わせて感謝する。

東京大学海洋研究所資源生物部門在籍の（あるいは在籍された）猿渡敏郎博士、原 政子技官、大矢真知子技官、瀬能 宏博士、塚本洋一博士、栗田 豊博士、赤川 泉博士、益田玲爾博士、および同研究所COE研究員西川 淳博士には、多くの御指導御協力と暖かい励ましを頂いた。また切磋琢磨の楽しい学生生活を共にした、阪倉良孝、広瀬太郎、高橋一生、崎山徳起、加藤久嗣、渡

部諭史、山口素臣の諸氏にも、心より感謝する。

最後にこれまでの長い間、研究に理解を示し学生生活を続けさせてくれた両親に精一杯の感謝を捧げる。

引用文献

- Aoyagi, H. 1943. Coral Fishes, Maruzen Co., Tokyo, xii+224 pp. 37pls.
- Barel, C. D. N., M. J. P. V. Oijen, F. Witte and E. L. M. Witte-Maas. 1977. An introduction to the taxonomy and morphology of the Haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. *Neth. J. Zool.*, 27: 333-389.
- Barlow, G. W. 1974. Extraspecific imposition of social grouping among surgeonfishes (Pisces: Acanthuridae). *J. Zool. Lond.*, 174: 333-340.
- Berkovitz, B. K. B. 1975. Observations on tooth replacement in piranhas (Characidae). *Archs. Oral Biol.*, 20: 53-56.
- Berkovitz, B. K. B. and R. P. Scellis. 1978. A longitudinal study of tooth succession in piranhas (Pisces: Characidae), with an analysis of the tooth replacement cycle. *J. Zool., Lond.*, 184: 545-561.
- Berkovitz, B. K. B. 1980. The effect of age on tooth replacement patterns in piranhas (Pisces: Characidae). *Archs. Oral. Biol.*, 25: 833-835.
- Bryan, P. G. 1975. Food habits, functional intestinal morphology and assimilation efficiency of the rabbitfish *Siganus spinus* (Pisces: Siganidae) on Guam. *Pac. Sci.*, 29: 269-277.
- Choat, J. H. and D. R. Bellwood. 1985. Interactions amongst herbivorous fishes on a coral reef: influence of spatial variation. *Mar. Biol.*, 89: 221-234.
- Ebeling, A. W. 1957. The dentition of Eastern Pacific mullets, with special reference to adaptation and taxonomy. *Copeia*, 1957: 173-185.
- Edmund, A. G. 1960. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *Contr. Life Sci. Div. R. Ont. Mus.*, 52: 1-190.
- Edmund, A. G. 1962. Sequence and rate of tooth replacement in the crocodilia. *Contrib. R. Ont. Mus. Life Sci. Div.*, 56: 1-42.

- Fox, D. L., J. D. Isaacs and E. F. Corcoran. 1952. Marine leptocephal, its recovery, measurement and distribution. *J. Mar. Res.*, 11: 29-46.
- Fryer, G. and T. D. Iles. 1972. Feeding habit. Pages 641 in G. Fryer and T. D. Iles, eds. *The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa*. Oliver and Boyd, London.
- 後藤仁敏. 1978a. 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. 1978b. ドチザメの歯に関する組織発生的研究. 口腔病学会雑誌, 45: 527-584.
- 後藤仁敏. 1978c. 歯および皮歯からみた板鰐類の進化と系統. 海洋科学, 10: 26-33.
- 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. 歯科基礎医学雑誌, 18: 362-377.
- 後藤仁敏・大泰司 紀之. 1986. 歯の比較解剖学. 医歯薬出版株式会社, 東京. 268 pp.
- 後藤仁敏. 1991. 脊椎動物における硬組織の進化. Pages 93-124. 柴谷篤弘・長野 敬・養老孟司. 進化, 形態学からみた進化. 東京大学出版会, 東京.
- Guiasu, R. C. and R. Winterbottom. 1993. Osteological evidence for the phylogeny of recent genera of surgeonfishes (Percomorpha, Acanthuridae). *Copeia*, 1993: 300-312.
- 具島健二. 1981. 口永良部島における磯魚の摂餌生態に関する研究. *J. Fac. Appl. Biol. Sci. Hiroshima Univ.*, 20: 35-63.
- ホールステッド, L.B. 1984a. 脊椎動物の進化様式. (田隅本生監訳). 法政大学出版局, 東京. 276 pp.
- Halstead, L. B. 1984b. 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. (後藤仁敏・小寺春人訳). 共立出版株式会社, 東京. 198 pp.

- 橋本 惇. 1977. 南西諸島に於ける珊瑚礁魚類の食性について. *Oikos*, 18: 1-122.
- Hiatt, W. R. and D. W. Strasburg. 1960. Ecology of Marshall Islands fishes. *Ecol. Monogr.*, 30: 65-127.
- 平間崇弘. 1991. ボウズハゼの下顎歯・唇歯・咽頭歯の発生・萌出・脱落について. *日大歯学*, 65: 800-810.
- Hobson, E. S. 1974. Feeding relationships of teleostean fishes on coral reef in Kona, Hawaii. *Fish. Bull.*, 72: 915-1032.
- 一條 尚・小沢幸重・後藤仁敏・山下靖雄. 1974. 魚類の歯の構造と発生. 歯界展望 (臨時増刊), 43: 1123-1126.
- Iwai, T. 1956. Development of the comb-like teeth in a Salmonid Fish, *Plecoglossus altivelis* Temminck et Schlegel. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 22: 12-15.
- Johannes, R. E. and M. Satomi. 1966. Composition and nutritive value of faecal pellets of a marine crustacean. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 191-197.
- Jones, R. S. 1968. Ecological relationships in Hawaiian and Johnston Island Acanthuridae (Surgeonfishes). *Micronesica*, 4: 309-361.
- 柿澤佳子・斉藤 登・嶋田真幸・兼松宏太・姜 宜・戸田善久. 1994. ルリボウズハゼ *Sicyopterus macrostetholepis* の上顎歯について. *日大歯学*, 68: 626-632.
- 河村功一・細谷和海. 1991. 改良二重染色法による魚類透明骨格標本の作成. 養殖研報, 20: 11-18.
- 神田 優. 1993. 岩礁性藻食性魚類の摂食に関する生態・形態学的研究. 高知大学農学研究科修士学位論文.
- Kanda, M. and K. Yamaoka. 1996. Tooth and gut morphology in relation to feeding in three girellid species (Perciformes, Girellidae) from Southern Japan. *Neth. J. Zool.*, 45 (in press).

- Keenleyside, M. H. A. 1979. Diversity and adaptation in fish behaviour. in W. S. Hoar, B. Hoellodobler, K. Johansen, H. Langer and M. Lindauer, eds. Zoophysiology. Springer-Verlag, New York, xiii+208 pp.
- 岸本浩和. 1988. ニザダイ亜目. Pages 220-224. 益田 一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝彌・吉野哲夫編. 日本産魚類大図鑑. 東海大学出版会, 東京.
- Komada, N. 1983. Development and shedding of teeth on jaw bones in adult smelt, *Hypomesus transpacific nipponensis*. Zool. Mag., 92: 231-237.
- Kotrschal, K. 1989. Trophic ecomorphology in eastern Pacific blennioid fishes: character transformation of oral jaws and associated change of their biological roles. Env. Biol. Fish., 24: 199-218.
- Kuitert, R. H. 1993. Coastal Fishes of South-eastern Austraria, University of Hawaii Press, Honolulu, 437 pp.
- 真鍋卓己・小沢貴和. 1988. ニザダイ科. Pages 640-649. 沖山宗雄. 日本産稚魚図鑑. 東海大学出版会, 東京.
- 松原 喜代松. 1955. 魚類の形態と検索, pt. 2, 石崎書店, 東京, 1605 pp.
- Mochizuki, K. and F. Shojiro. 1983. Development and replacement of upper jaw teeth in gobiid Fish, *Sicyopterus japonicus*. Japan. J. Ichthyol., 30: 27-36.
- Motta, P. J. 1984. Tooth attachment, replacement, and growth in the butterflyfish, *Chaetodon milliaris* (Chaetodontidae, Perciformes). Can. J. Zool., 62: 183-189.
- Motta, P. J. 1986. A quantitative analysis of ferric iron in butterflyfish teeth (Chaetodontidae, Perciformes) and the relationship to feeding ecology. Can.J.Zool., 65: 106-112.
- Motta, P. J. 1988. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes (Perciformes, Chetodontidae): an ecomorphological approach. Env. Biol. Fish., 22: 39-67.

- Myers, R. F. 1989. Suborder Acanthuroidei. Pages 244-253 in R. F. Myers, ed.
Micronesian Reef Fishes. Coral graphics, Guam.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the World, John Wiley & Sons, New York, 600 pp.
- Norris, K. S. and J. H. Prescott. 1959. Jaw structure and tooth replacement in the
Opaleye, *Girella nigricans* (Ayres) with notes on other species. Copeia, 1959:
275-283.
- 岡本一志. 1979. 音で侵入者を追い、海藻を養殖する魚 (ハナナガスズメダイの
行動と生活) . アニマ, 76: 38-43.
- Okoshi, K. and T. Ishii. 1995. Concentrations on elements in the radular teeth of
limpets, chitons and other marine mollusks. J. Mar. Biotechnol., in press.
- 奥野良之助. 1956. すみ場, 食性, 行動からみた磯魚の生活様式. 京大生理生態
業績, 80: 1-15.
- Osborn, J. W. 1971. The ontogeny of tooth succession in *Lacerta vivipara* Jacquin
(1787). Proc. R. Soc. Lond. B., 179: 261-289.
- Poole, D. F. G. and R. P. Shellis. 1975. Eruption tooth movements in non-mammalian
vertebrates. Pages 65-79 in D. F. G. Poole and M.V.Stack, eds. The Eruption
and Occlusion of Teeth. Butterworths, London.
- Purcell, S. W. and D. R. Bellwood. 1993. A functional analysis of food procurement in
two surgeonfish species, *Acanthurus nigrofuscus* and *Ctenochaetus striatus*
(Acanthuridae). Env. Biol. Fish., 37: 139-159.
- Randall, J. E. 1955a. A revision of the surgeon fish genus *Ctenochaetus*, family
Acanthuridae, with descriptions of five new species. Zoologica: New York
Zoological Society, 40: 149-166.
- Randall, J. E. 1955b. A revision of the surgeon fish genera *Zebrosoma* and
Paracanthurus. Pac. Sci., 9: 396-412.
- Randall, J. E. 1956. A revision of the surgeon fish genus *Acanthurus*. Pac. Sci., 10:
159-235.

- Randall, J. E. 1961a. A contribution to the biology of the convict surgeonfish of the Hawaiian Islands, *Acanthurus triostegus sandvicensis*. Pac. Sci., 15: 215-272.
- Randall, J. E. 1961b. Overgrazing of algae by herbivorous marine fishes. Ecology, 42: 812.
- Randall, J. E. 1965. Grazing effect on sea grasses by herbivorous reef fishes in the West Indies. Ecology, 89: 9-16.
- Randall, J. E. 1990. Surgeonfishes Family Acanthuridae. Pages 419-433 in J. E. Randall, G. R. Allen and R. C. Steene, eds. Fishes of the Great Barrier Reef and Coral Sea. University of Hawaii Press, Singapore.
- Ribbink, A. J., B. A. Marsh, A. C. Marsh, A. C. Ribbink and B. J. Sharp. 1983. A preliminary survey of the cichlid fishes of rocky habitats in Lake Malawi. S. Afr. J. Zool., 18: 149-310.
- Sano, M., M. Shimizu and Y. Nose. 1984. Food habits of teleostean reef fishes in Okinawa Island, Southern Japan. The University Museum, The University of Tokyo Bulletin, 25: 1-128.
- 瀬能 宏. 1988. 世界産ボラ科魚類の系統分類学的研究. 東京大学農学系研究科博士学位論文.
- 島田和彦. 1993. ニザダイ亜目. Pages 1117-1131. 中坊徹次編. 日本産魚類検索. 一全種の同定. 東海大学出版会, 東京.
- 塩田研次. 1973. 第1編 光顕レベルでの観察法. Pages 19-41. 須賀昭一・田熊庄三郎・佐々木 哲編. 歯の研究法構造と組成. 医歯薬出版株式会社, 東京.
- 諸喜田茂充・天久尊哉・吉田裕之・盛島秀紀. 1988. マングローブ生態系の動態と保全に関する基礎研究. p.61-76. 文部省「環境科学」特別研究. マングローブ生態系研究班. 「環境科学」研究報告書.
- Smith, C. L. 1978. Coral reef fish communities: a compromise view. Env. Biol. Fish., 3: 109-128.

- Strasburg, D. W. 1963. The diet and dentition of *Isistius brasiliensis*, with remarks on tooth replacement in other sharks. *Copeia*, 1963: 33-40.
- 須賀昭一. 1988. 歯に含まれる微量元素と動物の系統進化. Pages 271-301. 大森昌衛・須賀昭一・後藤仁敏. 海洋生物の石灰化と系統進化. 東海大学出版会, 東京.
- Takamura, K. 1983. Interspecific relationship between two aufwuchs eaters *Petrochromis polyodon* and *Tropheus moorei* (Cichlidae) of Lake Tanganyika, with a discussion on an evolution and function of symbiotic relationships. *Physiol. Ecol. Japan*, 20: 59-69.
- Taniuchi, T. 1970. Variation in the teeth of the sand shark, *Odontaspis taurus* (Rafinesque) taken from the East China. *Jpn. J. Ichthyol.*, 17: 37-44.
- Tyler, J. C., G. D. Johnson, I. Nakamura and B. B. Collette. 1989. Morphology of *Luvarus imperialis* (Luvaridae), with a phylogenetic analysis of the Acanthuroidei (Pisces). *Smithson. Contr. Zool.*, 485: 1-78.
- 上野輝彌. 1983. 魚類の歯にみられる適応と進化 (I). *科学と実験*, 10: 48-54.
- Wakita, M. 1972. On the granules in ameloblasts during amelogenesis in fish teeth. *J. Jap. Stomatol. Soc.*, 39: 524-525.
- Wakita, M., K. Itoh and S. Kobayashi. 1977. Tooth replacement in the teleost fish, *Prionurus microlepidotus* Lacepede. *J. Morph.*, 153: 129-142.
- Winterbottom, R. 1993. Myological evidence for the phylogeny of recent genera of Surgeonfishes (Percomorpha, Acanthuridae), with comments on the Acanthuroidei. *Copeia*, 1993: 21-39.
- Winterbottom, R. and D. A. McLennan. 1993. Cladogram versatility: evolution and biogeography of acanthuroid fishes. *Evolution*, 47: 1557-1571.

- Yamaoka, K. 1982. Morphology and feeding behaviour of five species of genus *Petrochromis* (Teleostei, Cichlidae). *Physiol. Ecol. Japan*, 19: 57-75.
- Yamaoka, K. 1983. Feeding behaviour and dental morphology of algae scraping cichlids (Pisces: Teleostei) in Lake Tanganyika. *Afr. Stud. Monog.*, 4: 77-89.
- Yamaoka, K., M. Hori and S. Kuratani. 1986. Ecomorphology of feeding in goby-like cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan*, 23: 17-29.
- Yamaoka, K. 1987. Comparative osteology of the jaw of algal-feeding cichlids (Pisces, Teleostei) from Lake Tanganyika. *Usa Mar. Biol. Institute*, 9: 87-137.
- 山岡耕作. 1993. 第5章 藻類食魚の適応と食い分け. Pages 105-119. 堀 道雄編. タンガニカ湖の魚たち 多様性の謎を探る. 平凡社, 東京.