

クジラに中篩骨はあるか

一島啓人

福井県立恐竜博物館
福井県勝山市村岡町寺尾51-11

要 旨

哺乳類の篩骨は頭蓋のほぼ中央にあり、眼窩や鼻腔の一部を構成する。「篩板」, 「垂直板」, 「篩骨迷路」の3つの要素にしばしば分けられ、垂直板は「(正) 中篩骨」と呼ばれることもある。中篩骨は絶滅種・現生種を問わず、骨鼻中隔及び鼻腔後壁の形成に預かる要素としてハクジラ類に広く認められてきたが、クジラや偶蹄類を含む哺乳類のいくつかの分類群には中篩骨がないという先行研究も存在する。この度、クジラにおける中篩骨の有無を検証するために、現生クジラの新生児および周産期にある胎児と合わせて、系統的に近縁と考えられるイノシシ幼体とウシ新生児の頭蓋の鼻腔と内頭蓋底を構成する骨および軟骨を検討した結果、偶蹄類や鯨類には中篩骨がないという解釈が成り立ちうる。

キーワード：中篩骨, 前蝶形骨, 鋤骨, ハクジラ, 偶蹄類, 篩板, 鼻腔, 骨鼻中隔

ICHISHIMA, Hiroto (2011) Do cetaceans have the mesethmoid? Mem. Fukui Pref. Dinosaur Mus. 10 : 63–75.

The mammalian ethmoid is situated between the walls of the orbits and is bounded dorsally by the frontal, laterally by the maxilla, and ventrally by the vomer and palatine. It consists of four parts: a horizontal or cribriform plate, forming part of the internal cranial base; a median perpendicular plate, constituting part of the nasal septum; and two lateral masses or labyrinths. The perpendicular plate of the ethmoid is also referred to as the mesethmoid. The mesethmoid has widely been recognised in odontocetes, regardless of extant or extinct, but previous studies showed that the mesethmoid was absent in some groups of mammals. The close examination of bones and cartilages forming the internal cranial base of neonatal and perinatal dolphins, infant wild boars, and a newborn calf reveals that it is most likely that the cetaceans have no mesethmoid.

はじめに

ヒトの篩骨 (Os ethmoidale) は、頭蓋正中部に位置し、脳函前壁、眼窩、鼻腔 (Cavum nasi) の一部を構成する。しばしば、「篩板 (Lamina cribrosa)」, 「垂直板 (Lamina perpendicularis)」, 「篩骨迷路 (Labyrinthus ethmoidalis)」の3つの要素に分けられる (e.g., 森ほか, 1982; 藤田, 1998)。篩板には嗅神経を通す多数の小孔が見られ、篩骨迷路は薄い巻紙状の篩骨蜂巢 (Cellulae ethmoidales) を内包する。垂直板は骨鼻口 (Apertura nasi ossea)¹⁾ の奥で鼻腔を左右に分ける骨鼻中隔 (Septum nasi osseum) の一部を構

成し、鼻中隔軟骨 (Cartilago septi nasi) の土台をなす。中篩骨 (あるいは正中篩骨) (mesethmoid) の名でも呼ばれる (西, 1935; ローマー・パーソンズ, 1987)。ヒトや家畜の一部では近位部で篩板と連結し、さらに脳函の内部にまで連続し、鶏冠 (Crista galli) と呼ばれる突起を形成するとされる (Getty, 1975; 加藤, 1976; Sperber, 1992; 川田・醍醐, 1995)。

多くの陸生哺乳類と比べて頭蓋の構造が変化した現生ハクジラでは (Fig. 1), 篩胞 (Ethmoturbinalia)²⁾ や篩板などの嗅覚に関係する構造が失われるか退縮すると同時に著しい変形を遂げ、鼻腔後壁 (脳函前壁) に単純なシート状の骨が形成されるなどの改変が起きた結果、篩胞や篩板を残す漸新世~中新世前期のハクジラの鼻腔の構造と現生ハクジラのそれは容易に対応がつかず状況ではない (Fig. 2)。篩

2011年5月17日受付, 2011年10月18日受理。
Fukui Prefectural Dinosaur Museum
51-11, Terao, Muroko, Katsuyama, Fukui 911-8601, Japan
Phone : +81-779-88-0001, Fax : +81-779-88-8710
E-mail : hiroto.ichishima*dinosaur.pref.fukui.jp
(*を半角@に変えてご入力ください)

1) ヒトの梨状口 (Apertura piriformis) にあたる。

2) Ethmoturbinalia (Ethmoturbinale) に対して「篩骨甲介」の訳語が充てられることもある (e.g., 西, 1935)。

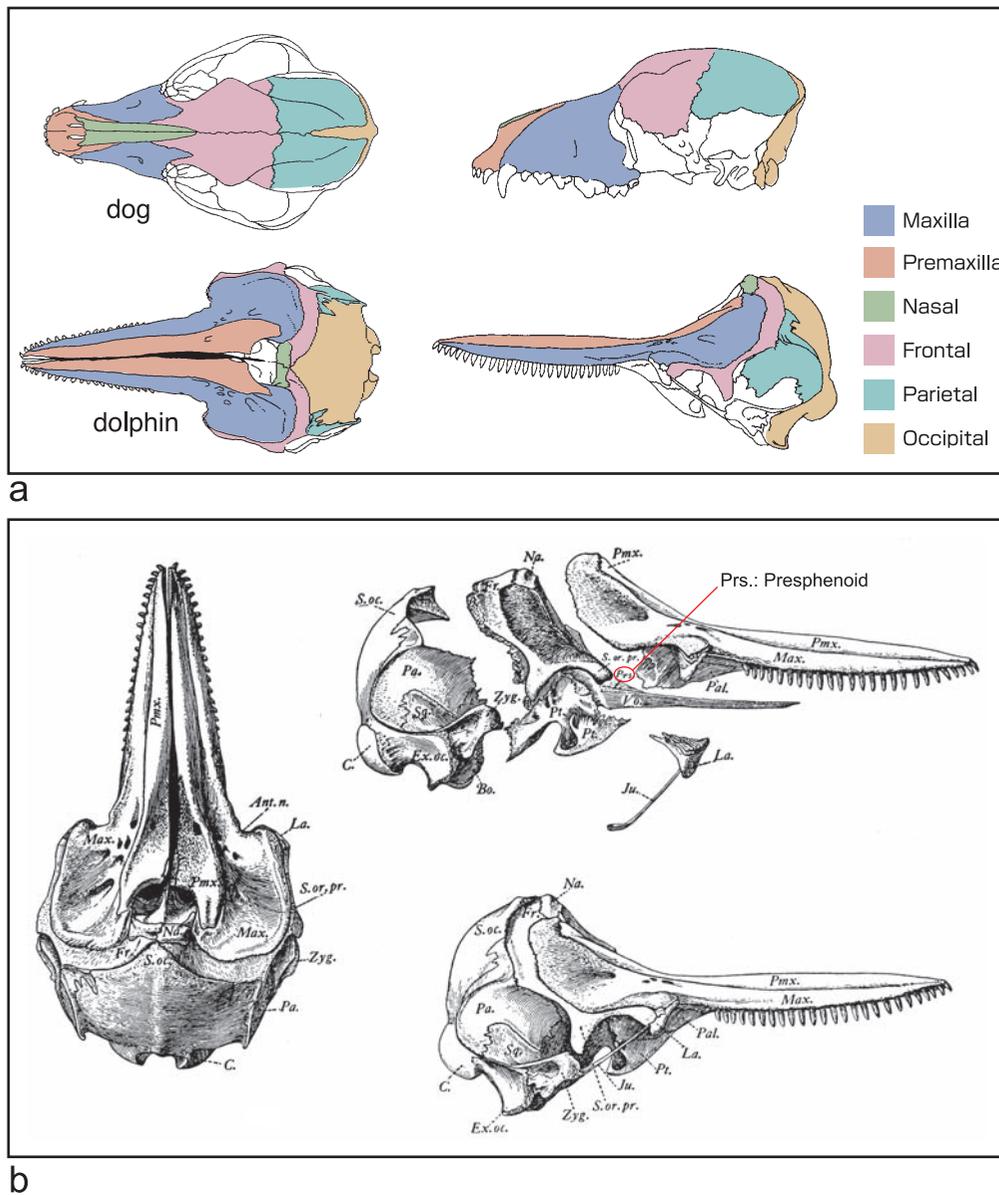
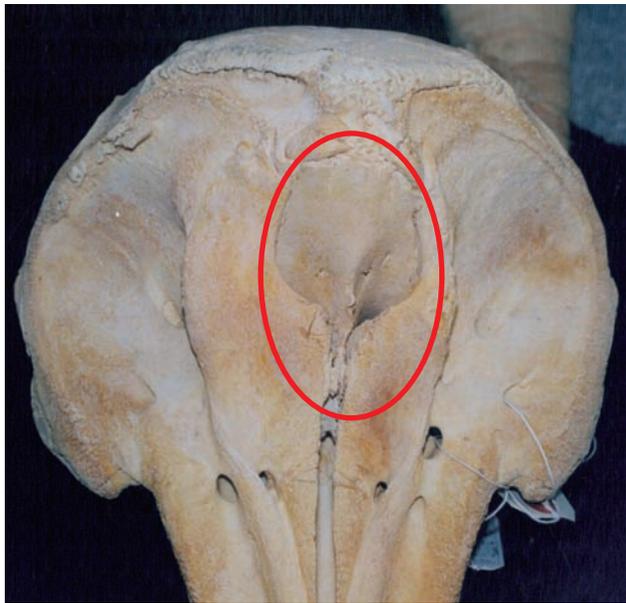


FIGURE 1. a, Comparison of skulls of dog and dolphin; b, Lateral view of disarticulated skull of *Tursiops* (Kellogg, 1928, fig. 3).

骨をめぐる問題は見過ぎされがちだが、ハクジラの呼吸器や嗅覚器の進化過程を検討する上で興味深い問題を含んでいる。篩骨全体として見れば、ハクジラの外篩骨 (ectethmoid)³⁾ がどのように形作られるかについても興味深い問題であり検討の余地があるが (Cleland, 1862; Kellogg, 1926; Rommel, 1990), 本稿では中篩骨に焦点を絞る。

3) 鳥類に対して用いられる用語であるが、英語圏の脊椎動物関連の文献では、篩骨迷路と相同の構造に対する用語としてしばしば哺乳類においても用いられる (e.g., Kingsley, 1925; Rommel, 1990; Mead and Fordyce, 2009).

ハクジラの中篩骨に関してはこれまで多くの研究者がその存在を認めてきた (e.g., Kellogg, 1923, 1924, 1928; Flynn, 1948; Perrin, 1975; McCann, 1978; Barnes, 1985; Rommel, 1990; Fordyce, 1994, 2002; Hoch, 2000; Ichishima and Kimura, 2005, 2009; Rauschmann et al., 2006; 伊藤, 2008; Mead and Fordyce, 2009; Lambert et al., 2011). それにもかかわらず、ハクジラの中篩骨が、正確には頭蓋のどの辺りの骨を指すのかという基本的な事柄に合意が得られているとは言いがたい (Fig. 3). その大きな理由としては、現生ハクジラの“中篩骨”は成長の比較的早い段階で周囲の骨と癒合してしまい、境界線が極めて不明瞭になってしま



a



b

FIGURE 2. Comparison of skulls with special reference to nasal cavity between modern and extinct odontocete species. a, *Stenella coeruleoalba* (M24645); b, an unnamed Late Oligocene odontocete (AMP 5).

うということがある (Fig. 4)。鯨類の中篩骨は、周囲の骨、とくに前蝶形骨 (Os presphenoidale) との関係が問題となり、以前から議論の対象になっていた。イッカク (*Monodon monoceros*) の胎児の頭蓋を記載した Eales (1950) や頭蓋の縫合が不完全な若いアカボウクジラ (*Ziphius cavirostris*) を調べた Kernan (1918) が、中篩骨と前蝶形骨の間に境界線が見えないとする一方、Flower (1885) はヒレナガゴンドウ (*Globicephala melas*) (Fig. 5) を、Cleland (1862) はハナゴンドウ (*Grampus griseus*)⁴⁾ を例にとり、若い成長段階の頭蓋では前蝶形骨と中篩骨は癒合しているものの両者の境界線は認識できるとしている。

この問題は、単に骨同士の境界線の有無にとどまらず、鯨類に中篩骨が存在するか否かという、より高次の問題に関わるものである。20世紀前半に哺乳類のいくつかの分類群は中篩骨をもたないという研究結果 (Broom, 1926, 1927, 1935) (Fig. 6) が発表されていることはあまり知られていない事実であるが、比較解剖学関係の文献では、Broom の見解が部分的に修正されながらも後代に引き継がれてきたというのもまた事実である (e.g., De Beer, 1937; Roux, 1947; Goodrich, 1958; McDowell, 1958; Romer and Parsons, 1977; Moore, 1981; Novacek, 1993; Kardong, 1998; Giannini et al., 2006)。Broom の見解は、鯨類という一分類群における特定の骨の同定にとどまらず、系統間における骨の出現パターンとその意義といった観点からも重要である。骨格系の問題を論ずる場合、厳密に言えば結合組織全体を考慮すべきではあるが、本研究ではより限定的に肉眼解剖的な骨同士の関係から Broom の解釈の検証を試み、鯨類における骨化した独立の骨としての中篩骨の有無を検討すると同時に、Broom の研究の潜在的な重要性を明らかにしようと思う。中篩骨の有無は鯨類の頭蓋の基本構造を理解することになり、その解釈は化石種にも適用可能で、頭蓋の構造の進化的変化を解明する上で役に立つ。

標本と方法

偶蹄類は上記 Broom の一連の論文の中で中篩骨をもたないグループの一つとされているだけでなく、系統的に鯨類に近いと考えられている (Nikaido et al., 1999; Gingerich et al., 2001; Thewissen et al., 2001)。このことから、偶蹄類の中篩骨の有無を調べることは系統を反映した形態の可能性があると興味深い。鯨類を直接調査するのが最も効果的であることは論をまたないが、今回の研究に適当な成長段階にある鯨類の標本を複数収集するのは容易ではない。偶蹄類を調査することで Broom の見解を追認できれば、彼の論文の信憑性が高まると同時に、系統的に近縁と考えられる偶蹄類の特徴が鯨類の中篩骨の有無を考察する上で重要な役割を果たすと考え、今回は主に偶蹄類を調査の対象として選んだ。

対象とした現生標本の中で軟組織の残る頭部を用いたものは、バンドウイルカ新生児 1 体、推定月齢 2 ヶ月程度のイノシシ (*Sus scrofa*) 2 体、推定月齢 3 ヶ月程度のイノシシ 1 体 (いずれも福井県永平寺町内の山中で捕獲)、ウシ (*Bos taurus*) の新生児 (ホルスタイン種) 1 体である。

体幹から頭を離断した後、剥皮し、10%ホルマリン溶液中で 3 ヶ月程度放置し、その後 50%エタノールで置換した。内部構造の観察には、メスおよびピンセットで咀嚼筋群を切断し、頭蓋から下顎骨を分離してからナイフとノコギリを用いて頭蓋を正中断した。また、現生頭蓋標本としては、国立科学博物館 (新宿)、いしかり砂丘の風資料館収蔵、アメリカ国立自然史 (スミソニアン) 博物館および個人所有のマイルカ科とネズミイルカ科の胎児~幼体標本

4) Cleland (1862) の標本は *Delphinus globiceps* とされており、ヒレナガゴンドウ (*Globicephala melas*) の可能性もある。

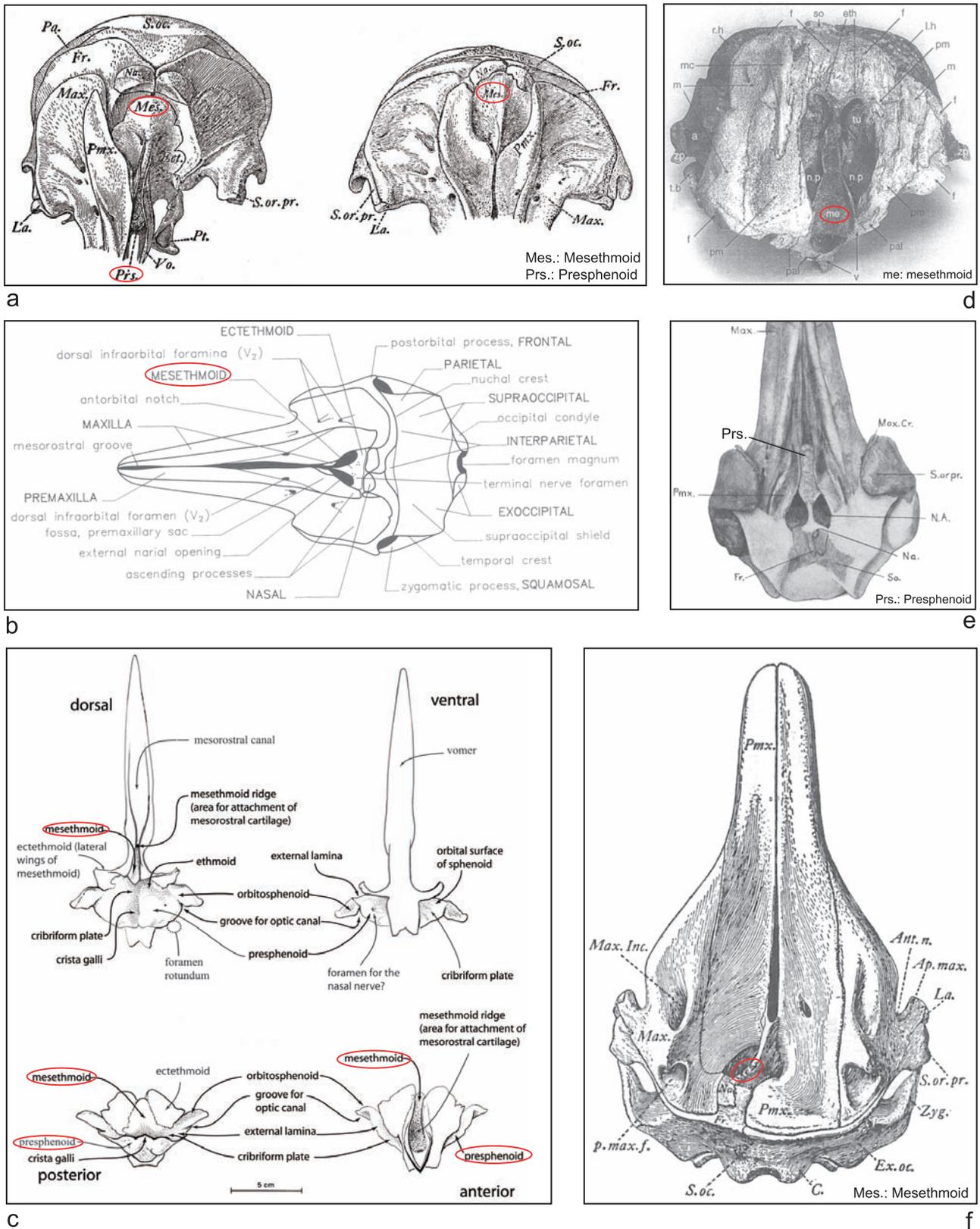
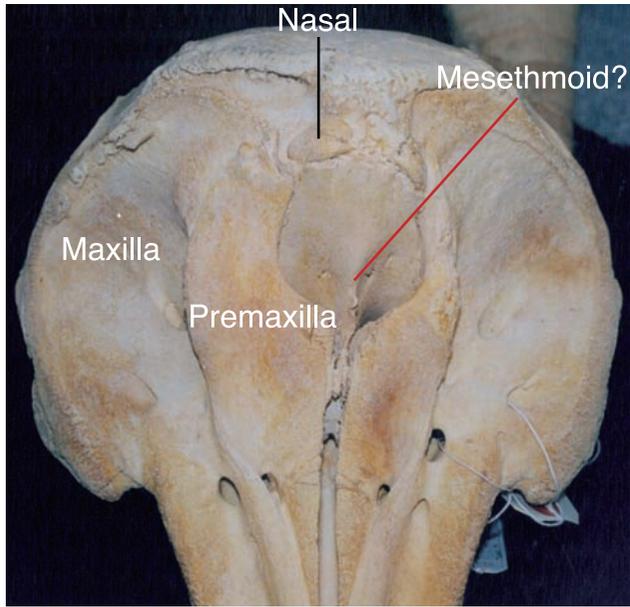
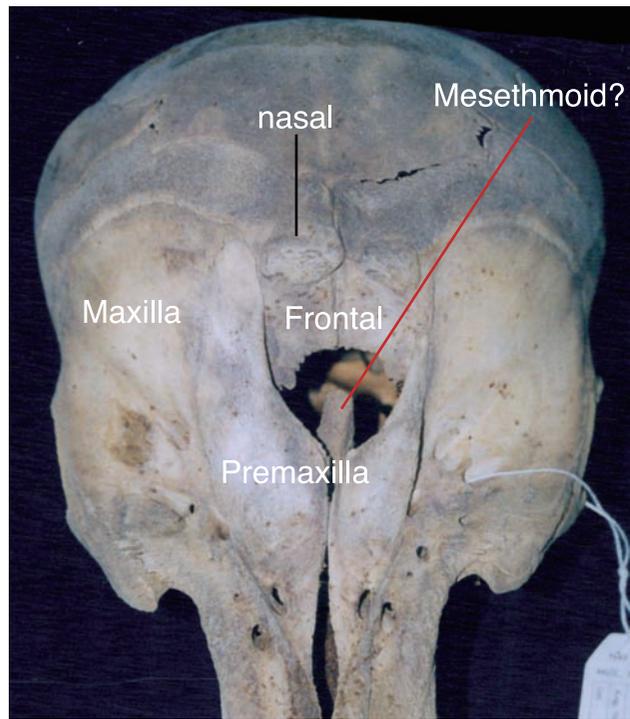


FIGURE 3. Illustrations showing the bones identified as the mesethmoid and presphenoid by various authors. a, *Tursiops truncatus* (Kellogg, 1928, fig. 22) ; b, *Tursiops truncatus* (Rommell, 1990, fig. 2) ; c, *Tursiops truncatus* (modified from Mead and Fordyce, 2009, fig. 8 : USNM 504560) ; d, an unnamed Late Oligocene specimen (Hoch, 2000, fig. 3: MGUH VP 3338) ; e, *Zarhachis flagellator* (modified from Kellogg, 1924, pl. 1: USNM 10485) ; f, *Aulophyseter morricei* (Kellogg, 1928, fig. 14).



a



b

FIGURE 4. Dorsal view of skulls of striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*). a, adult (M24645); b, fetus (M24952).

を参考にした。なお、家畜解剖学では、頭蓋 (Cranium) を頭蓋骨 (Ossa cranii) と顔面骨 (Ossa faciei) に分けているので、本稿もそれに従う (日本獣医解剖学会編, 2000)⁵⁾。骨の様々な構造の名称も同書に依った。標本番号

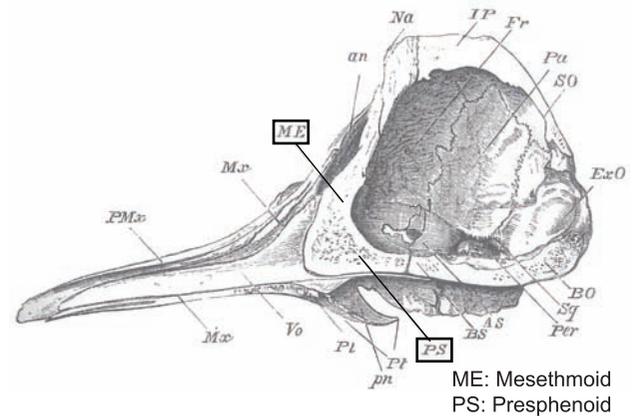


FIGURE 5. Median section of skull of long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) (modified from Flower, 1885, fig. 65).

のアルファベットMは国立科学博物館の海生哺乳類標本を意味する。標本所蔵機関省略記号は以下の通り。AMP: Ashoro Museum of Paleontology (足寄動物化石博物館); MGUH: Geological Museum of Copenhagen University; USNM: United States National Museum (Smithsonian Institution).

観察結果

イノシシ頭部の解剖の結果、内頭蓋底 (Basis cranii interna) を含めた頭蓋正中部を構成する骨は、後ろから順に底後頭骨 (Pars basilaris: 後頭骨底部)⁶⁾、底蝶形骨 (Os basisphenoidale)、前蝶形骨と考えられる。前蝶形骨の前方に独立した骨はなく、成長とともに前蝶形骨 (+篩板) が前上方へ伸びて前頭骨 (Os frontale) と癒合する (Fig. 7)。鶏冠とみられる構造が存在することから、鶏冠は必ずしも中篩骨が脳函内部へ延長した構造 (e.g., 加藤, 1976) というわけではなく、中篩骨とは独立した構造物であることがわかる。ウシでは新生児の段階ですでに前蝶形骨が前頭骨

- 5) 「頭蓋」、「頭蓋骨」、「頭骨」は定義において使われ方が様々で、どれを採用するかを確定しないと混乱の一因となる。岩波生物学辞典第4版[八杉ほか編]では、「頭骨 (ossa cranii)」の項目が立ててあり、「頭蓋の骨の一般的な総称」とあるが、人体解剖学、家畜解剖学ともに ossa cranii は頭蓋骨、すなわち神経頭蓋をつくる骨格を意味する。一方、寺田・藤田(2002)では、「人類学では頭蓋のことを頭骨と呼んでいる…」とあり、頭骨=頭蓋となる。また、コルバート・モラレス(1994)の「訳書の凡例」には、「『頭骨』(下顎を含む広義)と『頭蓋』(下顎を除く狭義)を使い分けた」とある。
- 6) Pars basilarisは、Evans(1993)では basioccipital bone と同義とされる。英語としての basioccipital は古くから使われているが (e.g., Owen, 1848), Os basioccipitale の名称は医学及び獣医学における正式な解剖学用語として表記されていない。「底後頭骨」という和訳は、西(1935)に見える。西(1935)では魚類の「底後頭骨 (Basioccipitale)」を哺乳類の「頭底部」と対比してあるが、同書図26の哺乳類の頭蓋断面図では「底後頭骨」を用いている。岩波生物学辞典第4版[八杉ほか編(2000)]でも「底後頭骨」であるが、文部省学術用語集動物学編(増訂版)では「基後頭骨」とされる。

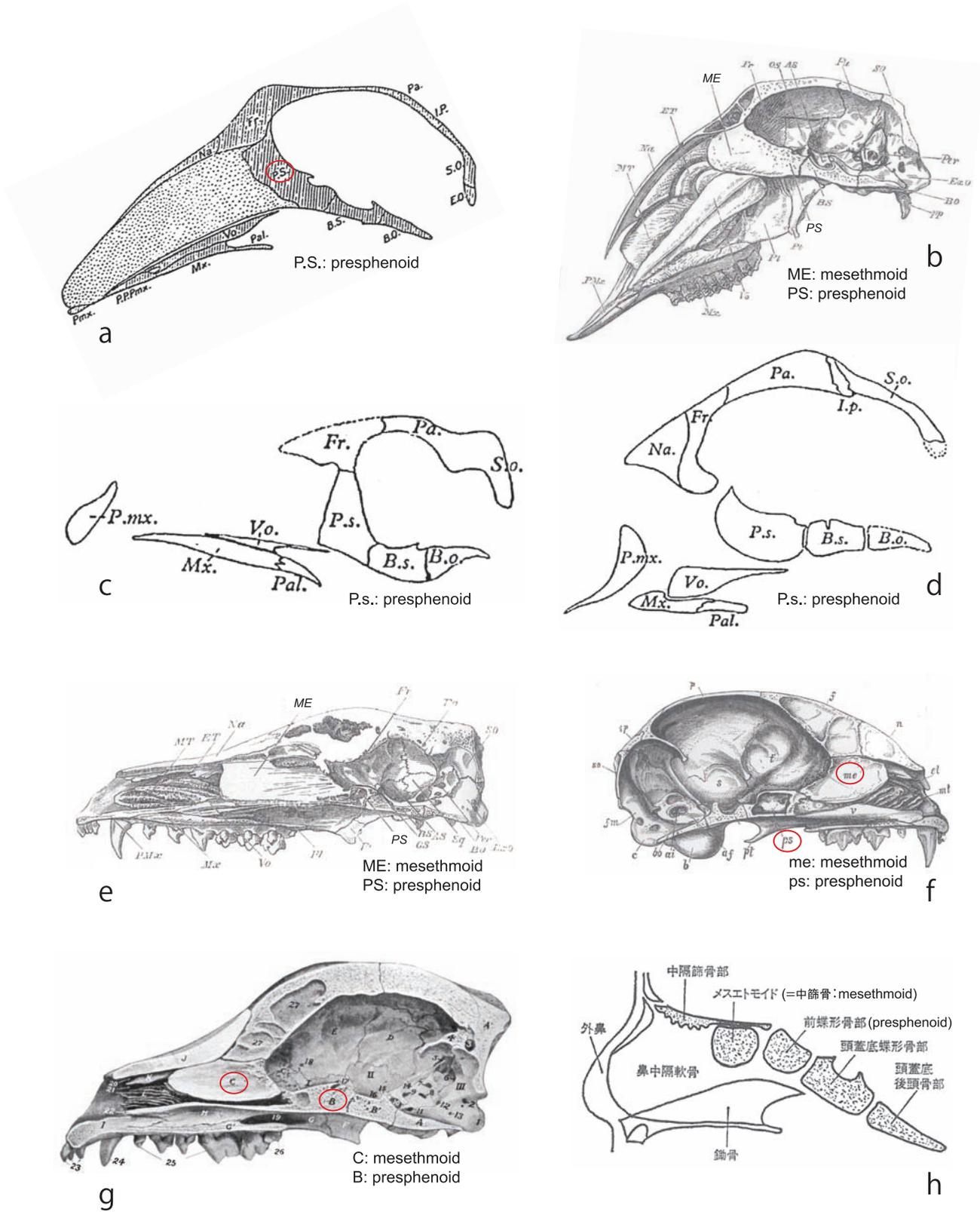


FIGURE 6. Median section of skulls of various groups of mammals. a. goat (Broom, 1926, fig. 4) ; b. sheep (modified from Flower, 1885, fig. 62) ; c. manatee (Broom, 1935, fig. 2) ; d. elephant (Broom, 1935, fig. 2) ; e. Tasmanian tiger (modified from Flower, 1885, fig. 70) ; f. cat (Mivart, 1881, fig. 49) ; g. dog (Getty, 1975, fig. 48-96) ; h. human (modified from 高橋, 1987, 図46).

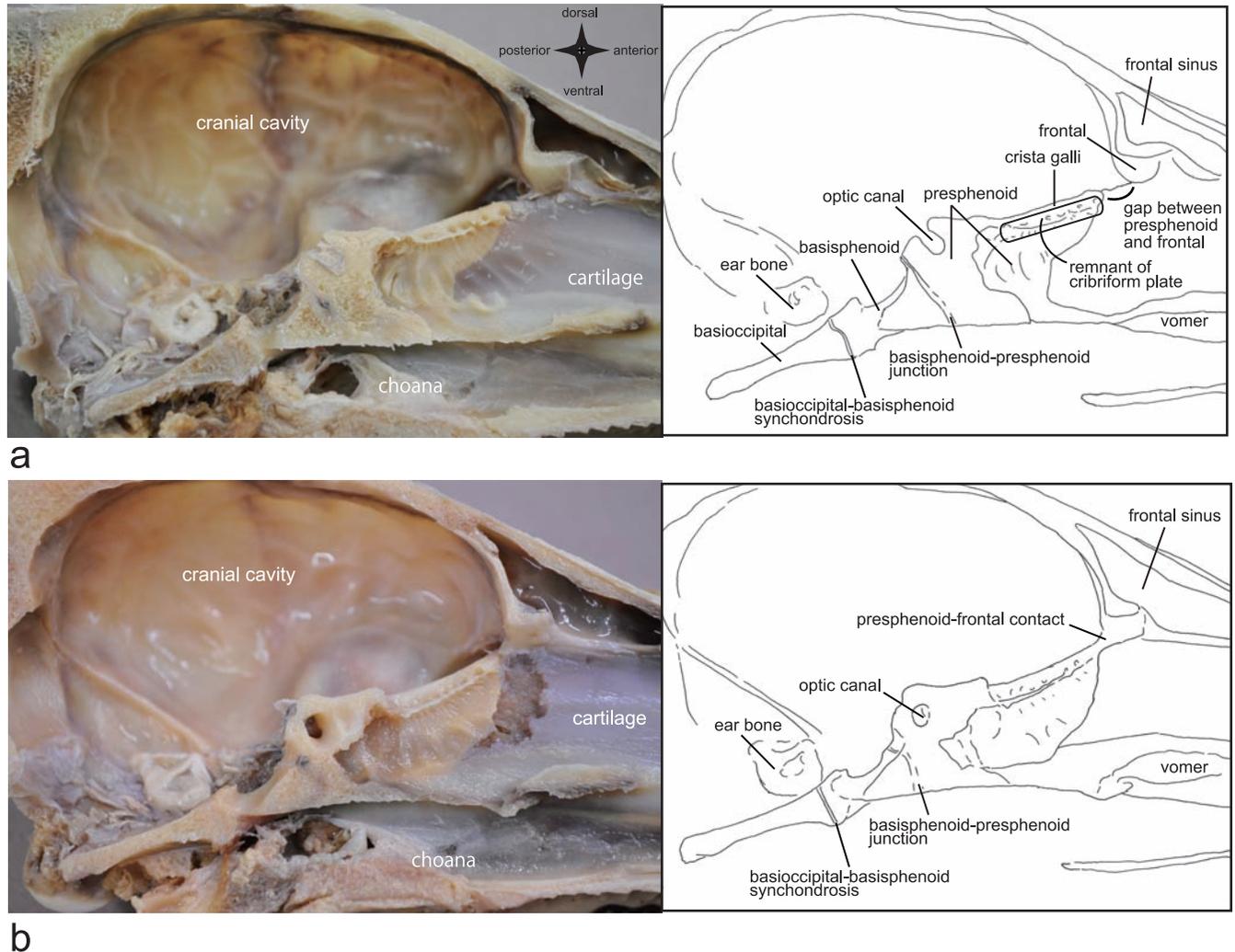
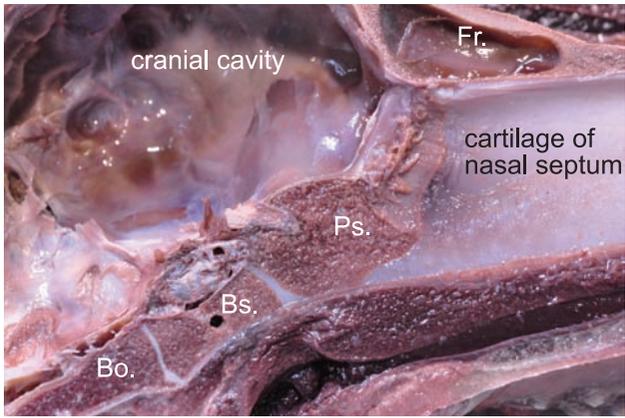


FIGURE 7. Median section of skulls of infant Japanese wild boars (*Sus scrofa leucomystax*). a, photograph and interpretive drawing (skull length : 190 mm) ; b, photograph and interpretive drawing (skull length : 200 mm).

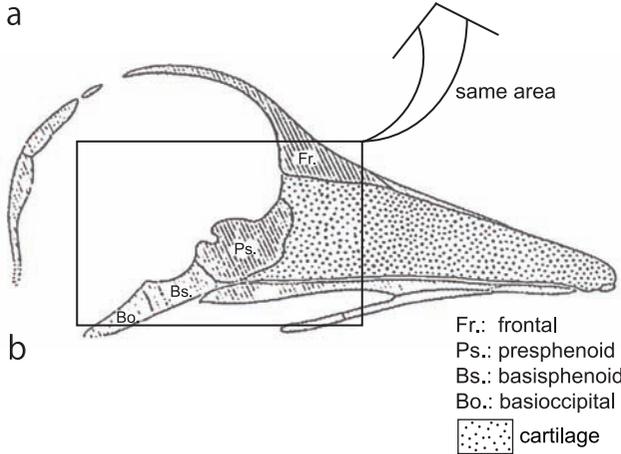
と癒合している (Fig. 8a). 今回の調査対象であるウシ新生児頭蓋とBroom (1926) のウシ胎児の頭蓋正中断面図 (Fig. 8b) を合わせると、前蝶形骨の発達パターンがイノシシと同じように前蝶形骨が前方へ成長し前頭骨と関節することがわかり、さらにBroom (1927) のロバ (*Equus asinus*: 奇蹄類) の頭蓋にも同様の成長パターンが見られる (Fig. 9). ハクジラの頭蓋でも内頭蓋底を構成する骨化した要素は、底後頭骨、底蝶形骨、前蝶形骨の3つと解釈できる (Fig. 10). 上述のように前蝶形骨と中篩骨が癒合した跡が境界線として見えるとする解釈もあるが、この問題に関して筆者がバンドウイルカ (*Tursiops truncatus*), ネズミイルカ (*Phocoena phocoena*), スジイルカ (*Stenella coeruleoalba*), マイルカ (*Delphinus delphis*) の周産期の胎児~幼体の頭蓋を調べたところ、両者が合一している可能性のある一塊の骨の中に境界線は確認できなかった。ヒゲクジラである

クロミンククジラ (*Balaenoptera bonaerensis*) の胎児の正中断した頭蓋でも、骨化要素は底後頭骨、底蝶形骨、前蝶形骨と思われる3つしか観察されない (Fig. 11).

興味深いことに、現生ハクジラ類の胎児や新生児の頭蓋を見ると、骨鼻口にあたる部位が大きく開口しており、成体の状態と大きく異なる。成長が進むにつれて骨化が進み、孔は次第に閉じられる (Fig. 12). あるバンドウイルカ新生児頭部標本では、鼻腔周辺の軟組織が観察できた。骨格標本では通常失われている軟組織が、左右の前頭骨の間に開く骨鼻口を覆うことがわかる (Fig. 13). この結合組織と思われる軟組織の骨化の詳細な過程は明らかでないが、成体における鼻中隔や鼻腔後壁の「鋳型」が、新生児の段階ですでに形作られていることから、それが骨化することによって成体の構造が形成されると推測される。この軟骨様の結合組織は全体で一塊なのか、あるいはいくつかのパーツ

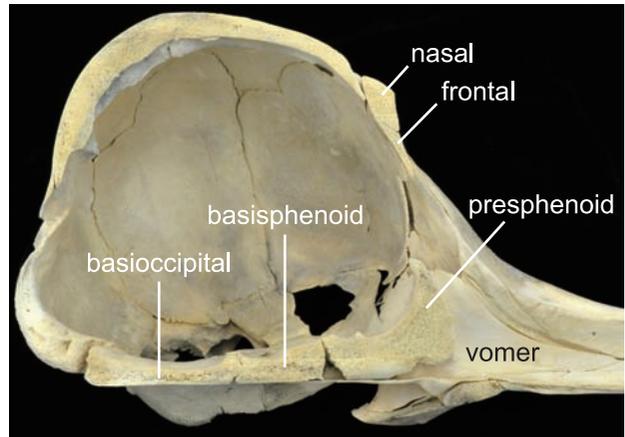


a

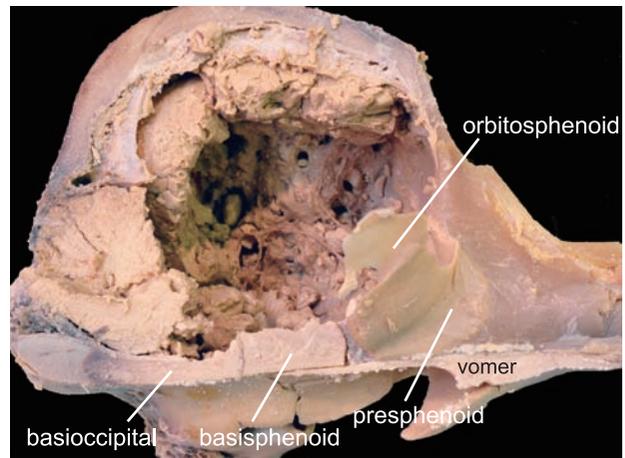


b

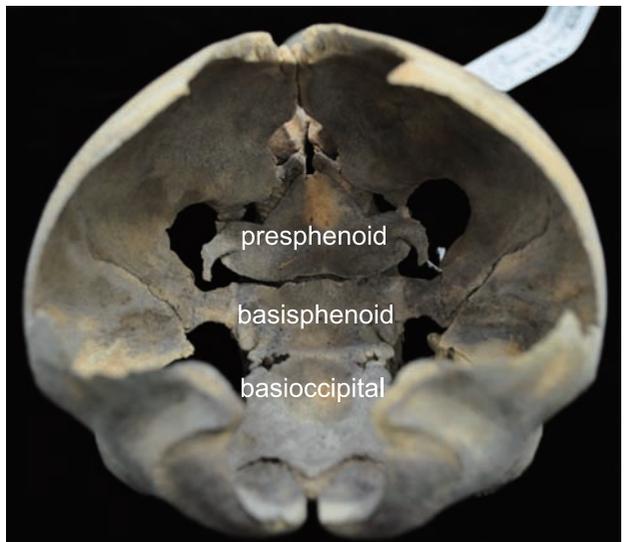
FIGURE 8. Median section of skull of cow calf (*Bos taurus*). a, neonate; b, fetus (Broom, 1926, fig. 3).



a

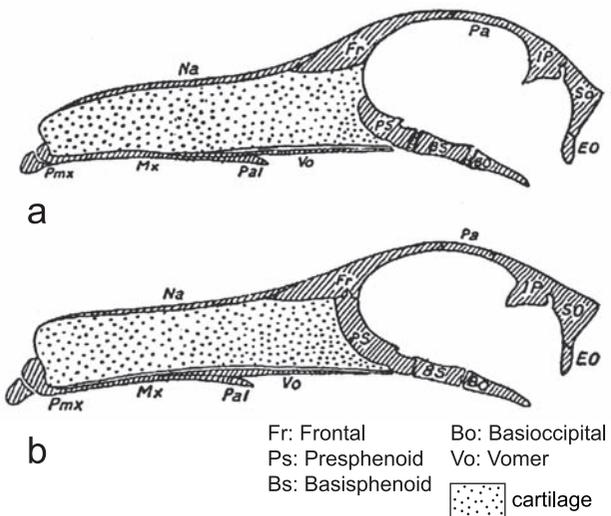


b



c

FIGURE 10. Skulls of young dolphins. Three elements composed of basicranium, basioccipital, basisphenoid, and presphenoid from posterior to anterior, are ossified. No trace of ossified mesethmoid can be found. a, *Tursiops truncatus* (with no number at USNM); b, neonatal *Tursiops truncatus*; c, *Phocoena phocoena* (M27391).



a

b

FIGURE 9. Median section of skull of donkey (Broom, 1927, fig. 4). a, fetus; b, juvenile.

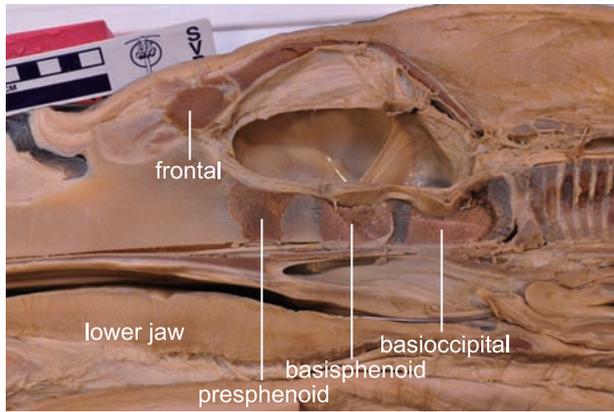


FIGURE 11. Median section of skull of fetal *Balaenoptera bonaerensis*. Three elements composed of basicranium, basioccipital, basisphenoid, and presphenoid from posterior to anterior, are ossified. No ossified mesethmoid are found.

に分けられるのか現段階では明らかでないが、少なくとも前蝶形骨の前方部分は腹側を鋤骨背側の溝に挟まれて存在していることから、一部は偶蹄類や食肉類などの鼻中隔軟骨と相同と言える。鼻中隔軟骨はヒトでは後上方が骨化して篩骨垂直板となるが、鯨類では後方で前蝶形骨と直接接することになる。高橋（1987）が述べた通り、基本的に永久軟骨である鼻中隔軟骨もゆっくりと骨化するようで、ヒゲクジラの頭蓋では成長とともに化骨部が前方に伸長する様子が見られる。

考 察

中篩骨が哺乳類のいくつかの分類群には存在しないという解釈は、前述のように20世紀前半に Broom (1926, 1927, 1935) によって提唱された。Broom によれば中篩骨のない分類群としては単孔類、有袋類、有鱗類、異節類、長鼻類、海牛類、奇蹄類、偶蹄類が挙げられ、鯨類も含まれている。一方、我々ヒトを含む霊長類や翼手類、皮翼類、食虫類、齧歯類、管歯類、岩狸類、食肉類は中篩骨を持つとされる（ただし、Broom の分類は Shoshani and McKenna (1998), Nishihara (2006), Murphy et al. (2007) などによる近年の分類と内容が異なることに注意する必要がある）。中篩骨のない哺乳類では、中篩骨を持つ分類群の中篩骨が占めている空間に前蝶形骨が前方に伸びることで、中篩骨の代わりを果たすと解釈される。しかしながら、Broom の見解はその重要な意義にもかかわらず広く浸透したとは言えず、鯨類や偶蹄類、その他の個別の分類群の記載では、中篩骨の有無は特段問題視されることなく、当然存在するものとして扱われ続けてきた (e.g., Shaw, 1938; Getty, 1975; 松尾・森下, 1985)。バンドウイルカを例にしてハクジラの骨学を詳細に扱った Mead and Fordyce (2009) では、Broom (1926) の解釈に言及しつつも、Broom (1926) 以前の Schulte (1917) や Kellogg (1926) を引用し、ハクジラ類における中篩骨の存在を認めている。しかし、



a



b



c

FIGURE 12. Ontogenetic sequence of skulls of Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* representing the modifications of the posterior wall of the nasal meatus and the osseous nasal opening. a, new born (M27840); b, juvenile (M28357); c, young (M28358).

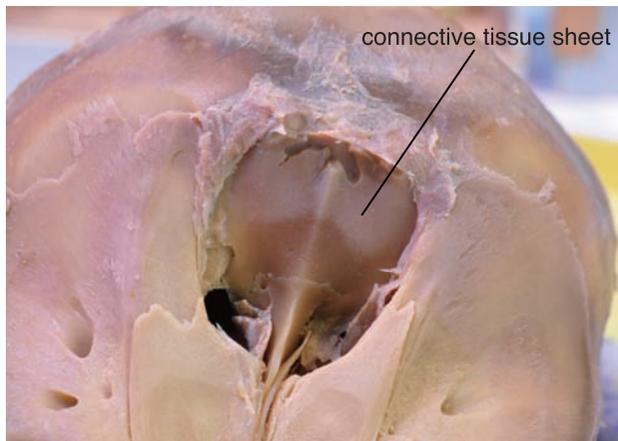
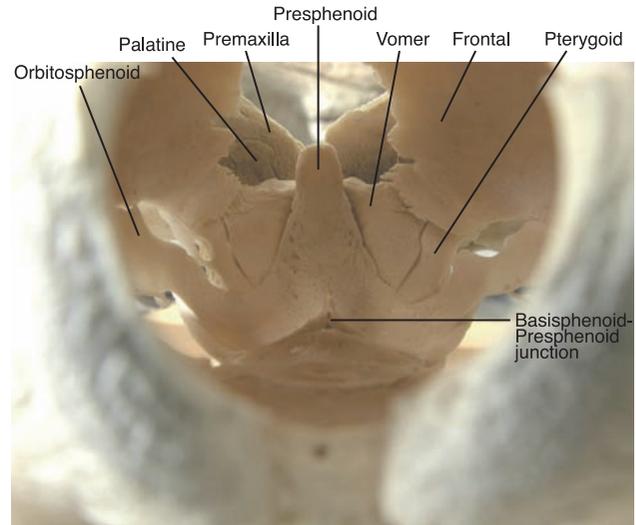


FIGURE 13. Skull of neonatal bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. A sheet of connective tissue covers a single osseous nasal opening.

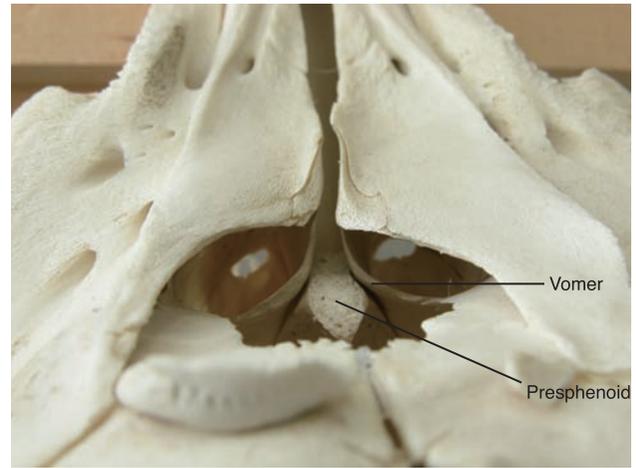
Mead and Fordyce (2009) では, Kellogg (1926) が前蝶形骨と同定した骨を中篩骨としている (Fig. 3).

今回のイノシシ, ウシ, 数種の小型イルカ, ミンククジラの胎児~若齢個体を用いた調査では, Broom の見解を追認する興味深い所見を得た. すなわち, 調査対象の頭蓋正中部の骨化した要素は後ろから底後頭骨, 底蝶形骨, 前蝶形骨であり, 中篩骨とおぼしき独立に骨化した骨は見られない. いずれの分類群においても最後方要素は大後頭孔下縁の形成に預かり, 背面には橋圧痕が見られることから底後頭骨と解釈でき, その前方で関節する骨が底蝶形骨であるのは, 下垂体窩の存在, 上顎神経及び下顎神経を通す滑車状構造が見られること, 外側に翼蝶形骨が広がることから明らかである. 底蝶形骨前方の骨には視神経交叉溝があり, 前蝶形骨であることがわかる. このことは, クジラの胎児~新生児期の鼻腔中央部で鋤骨翼 (Ala vomeris) に挟まれる骨が, 中篩骨ではなく前蝶形骨であることを意味する (Fig. 14). 前蝶形骨が鋤骨翼に挟まれる状態は, ヒトや家畜における蝶形骨吻 (Rostrum sphenoidale) と鋤骨翼の関係にも見られる. ハクジラにおける鼻腔中央部の鋤骨に挟まれた骨を中篩骨とする例は, Fig. 2 に示したように, 現生種では Cleland (1862) や Mead and Fordyce (2009) に, 化石種では Hoch (2000) に見られるが, Kellogg (1924, 1926, 1928) では同骨を現生種, 化石種ともに前蝶形骨と同定している. Rankin (1956) も中篩骨ではなく, 前蝶形骨が前方に延びて鼻腔を左右に分けると考えている.

中篩骨がないということに対する解釈は少なくとも3つあると思われる. (1) 前蝶形骨と中篩骨が個体発生の早い段階で骨化して癒合する, (2) 中篩骨が他の3つと比べて骨化の開始が遅い, (3) 中篩骨が存在しない. (1) と (2) は対象の観察時期の問題である. (1) の立場に立てば, Broom により中篩骨がないとされた分類群は「両者の癒合が極めて早く起こる分類群」と言い換えられることになる. 中篩骨と前蝶形骨の境界部はネコやイヌで (少なくとも底後頭骨と底蝶形骨が癒合していない段階の個体におい



a



b

FIGURE 14. Skull bone elements of neonatal common dolphin *Delphinus delphis*. a, cerebral face of bones forming the anterior wall of the braincase, looking through the foramen magnum; b, dorsal view of the osseous nasal opening.

て) は明瞭であるが (Mivart, 1881; Getty, 1975), ウシは新生児の段階で両者の間に境界線は見当たらない. また, 眼窩蝶形骨と前蝶形骨の境界が残っているハクジラの個体でも中篩骨との境界が (あったとすればであるが) すでに見えないのは, 1つの構造単位とされる眼窩蝶形骨~前蝶形骨よりも, 前蝶形骨~中篩骨という本来別々の構造単位であるはずの骨の結びつきの方が強いことを暗示する. 仮にウシの新生児で前蝶形骨と中篩骨が境界線を残すことなく癒合している状態であるのなら, 両者がそのような早く癒合を遂げる機能的意義を追求するのも興味深い. しかし, 内頭蓋底を構成する他の骨の間には薄いはっきりした軟骨結合があり, 前蝶形骨~中篩骨のみ出生時までに継ぎ目なく癒合するという解釈は妥当性が高くないと思われる. (2) の中篩骨の骨化の開始が遅い可能性であるが, い

くつかの異なる成長段階にあるイノシシの個体を観察する限り、新たな骨化点が篩板前方に発生することはなく、むしろ骨化した前蝶形骨の前方に連続する軟骨が骨化機転により徐々に前背方に成長し前頭骨と関節する (Fig. 7). ヒトやネコの中篩骨が後縁 (ヒトでは上縁) で篩板の正中部と癒合することを考えると (Mivart, 1881; Flower, 1885), イノシシやウシでは幼若個体ですでに篩板の正中部から前蝶形骨が板状の突起として前方へ伸び出している状況から見ても、別の骨化点が現れると考える合理的理由はない。以上の理由から、哺乳類の中には骨化した独立の骨としての中篩骨をもたないグループがいると考えるのが合理的と思われる。今回調査対象としたウシ、イノシシ、クジラがその中に含まれると考えられる。Fig. 6b (ヒツジの頭蓋正中断面) には中篩骨が認められているが、Broom (1926) がヤギの頭蓋 (Fig. 6a) で示したように、Flower (1885) が中篩骨+前蝶形骨とした骨塊は前蝶形骨のみで形成されている可能性がある。Wible (2003) はBroomを引用し、有袋類であるワキアカジネズミオポッサム (*Monodelphis breviceaudata*) の頭蓋に中篩骨はないとしている。

では、ハクジラにおいてしばしば中篩骨とされる鼻腔後壁を構成するシート状の骨は何であろうか。背側まで拡大した鋤骨という解釈もあるが (Cleland, 1862; Kleinenberg et al., 1969), 予察的私見としては、鼻腔後壁のシートの中央部分は篩板と考える。鋤骨は現生ハクジラの異なる成長段階の個体を観察しても、成長とともに背方に伸長する所見が得られないことからおそらく除外できる。脳函前壁を構成する位置関係とともに、前頭骨と前蝶形骨に接合することを考えると、問題の骨が他の哺乳類の篩板と相同と考えることに矛盾はない。鋤骨は膜性骨由来、篩板は軟骨性骨由来であることを考えると、今後‘鋳型’となる軟組織の組織学的/発生学的な詳細を知る必要がある。

今後の課題

中篩骨をもつとされる分類群の若い個体において、中篩骨の骨化のタイミングや位置、出現パターンを知ることは重要である。それらの分類群で、前蝶形骨と中篩骨がある程度の年齢で癒合するかどうかを確認することも必要である。というのも、前蝶形骨と中篩骨の癒合が加齢とともに他の頭蓋底要素に先んじて起こるとすれば、観察対象の動物の年齢如何によっては前蝶形骨と中篩骨を単一の骨として認識しないとも限らないからである。

現在まで観察した中で、イノシシに関しては出生後2ヶ月程度の個体、ウシは新生児がもっとも若いので、両種とも胎児にまで観察対象を広げる必要がある。そうすることで、中篩骨が独自に骨化した後で出生前に前蝶形骨と癒合してひとかたまりの骨となってしまうのか、そもそも中篩骨が発生しないのかを確認できる可能性がある。また、中篩骨を持たないとされる分類群で、篩板の形成過程を明らかにすることも重要である。篩板は篩骨の構造の一つとして分類されるが、独立した骨化点を持たない。ヒトでは篩骨の骨化点は中篩骨と篩骨迷路にあり、篩板はそれぞれの一部から成るとされる。そのため、中篩骨の有無の問題は

篩板がどのように形成されるかという問題と密接に関連する。

ハクジラ類では、肉眼解剖学的に出生以降の成長段階を細かく追うことで、また必要に応じて発生学的/組織学的な調査を含めて、鼻腔後壁を構成する結合組織シートの骨化の詳細を明らかにしなければならない。ハクジラ類における中篩骨の有無の問題は、外篩骨や篩板の有無を含めた篩骨全体の問題として、また鋤骨を含めた頭蓋底から鼻腔の構造全体を理解するにあたって、包括的に取り扱う必要がある。

謝辞

辻 俊之、西垣正男 (両名ともに福井県農林水産部農林水産振興課鳥獣害対策室)、青木克己 (永平寺地区有害捕獲隊長) の各氏には現生イノシシの入手にあたり、大変お世話になった。前田淳一氏 (福井県家畜保健衛生所) はウシ新生児 (死産個体) を、澤村 寛氏 (足寄動物化石博物館) は異なる成長段階にある複数のブタ頭蓋を、学術研究のために快く提供して下さった。クロミンククジラの標本は、財団法人日本鯨類研究所が実施している南極海鯨類捕獲調査 (JARPA II) で収集されたものである。標本の収集にあたり、調査母船日新丸の乗組員と調査員の方々にご協力いただいた。山田 格、田島木綿子 (ともに国立科学博物館動物研究部)、志賀健司 (いしかり砂丘の風資料館)、古沢 仁 (札幌市博物館活動センター)、C. W. Potter (USNM) の各氏からは、各機関所蔵の鯨類骨格標本の閲覧の際に便宜を図っていただいた。伊藤春香氏 (中央水産研究所) は個人所蔵の貴重なマイルカとスジイルカの新生児の頭蓋を快く貸し出して下さり、本研究を進める上で重要なインスピレーションを得る機会を提供して下さった。また、同氏からはバンドウイルカの新生児の液浸標本の提供も受け、本研究の大きな推進力となった。鈴木美和 (日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科)、津曲茂久 (日本大学生物資源科学部獣医学科)、伊藤琢也 (日本大学生物資源科学部獣医学科) の各氏においては、周産期のイヌ個体の入手にお骨折りくださり、ご多忙の中送付等の手続きを行っていただいた。査読者である山田 格、犬塚則久 (東京大学大学院医学系研究科) の両氏からは、本稿を改善するための大変有益なコメントをいただいた。澤村 寛、伊藤春香の両氏は、文献入手の便宜を取りはからって下さったと同時に、筆者のとりとめのない疑問を辛抱強く聞いてくださり、その都度適切な助言と勇気を与えて下さった。以上の方々に記して感謝申し上げる。

引用文献

- Barnes, L. G. 1985. The Late Miocene dolphin *Pithanodelphis* Abel, 1905 (Cetacea: Kentriodontidae) from California. Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County 367: 1-27.
- Broom, R. 1926. On the mammalian presphenoid and mesethmoid bones. Proceedings of the Zoological

- Society of London 1926: 257–264.
- Broom, R. 1927. Some further points on the structure of the mammalian basicranial axis. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1927: 233–244.
- Broom, R. 1935. A further contribution to our knowledge of the structure of the mammalian basicranial axis. *Annals of the Transvaal Museum* 18: 33–36.
- Cleland, J. 1862. On the relations of the vomer, ethmoid, and intermaxillary bones. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 152: 289–321.
- De Beer, G. R. 1985 [1937]. *The Development of the Vertebrate Skull*. Clarendon Press, Oxford. Reprint. University of Chicago Press, Chicago, 554 pp., pls. 1–143.
- Eales, N. B. The skull of the foetal narwhal, *Monodon monoceros* L. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 235: 1–33.
- Evans, H. E. 1993. *Miller's Anatomy of the Dog*, 3rd edition. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1113 pp.
- Flower, W. H. 1885. *An introduction to the osteology of the Mammalia*, 3rd edition. MacMillan and Co., London, 382 pp.
- Flynn, T. T. 1948. Description of *Prosqualodon davidi* Flynn, a fossil cetacean from Tasmania. *Transactions of the Zoological Society of London* 26: 153–197, pls. 1–6.
- Fordyce, R. E. 1994. *Waipatia maerewhenua*, new genus and new species (Waipatiidae, new family), an archaic Late Oligocene dolphin (Cetacea: Odontoceti: Platanistoidea) from New Zealand; pp. 147–176 in A. Berta and T. A. Deméré (eds.), *Contributions in Marine Mammal Paleontology Honoring Frank C. Whitmore, Jr.* *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29.
- Fordyce, R. E. 2002. *Simocetus rayi* (Odontoceti: Simocetidae, new family): a bizzar new archaic Oligocene dolphin from the eastern North Pacific; pp. 185–222 in R. J. Emry (ed.), *Cenozoic Mammals of Land and Sea: tributes to the career of Clayton E. Ray*. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 93.
- 藤田恒太郎, 1998. *人体解剖学改訂第41版*. 南江堂, 東京, 589 pp.
- Getty, R. 1975. *Sisson and Grossman's The Anatomy of the Domestic Animals*, 5th edition. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 2095 pp.
- Giannini, N. P., J. R. Wible and N. B. Simmons. 2006. On the cranial osteology of Chiroptera. I. *Pteropus* (Megachiroptera: Pteropodidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 295: 1–134.
- Gingerich, P. D., M. ul-Haq, I. S. Zalmout, I. H. Khan and M. S. Malkani. 2001. Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan. *Science* 293: 2239–2242.
- Goodrich, E. S. 1958. *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. Dover Publications Inc., New York, 837 pp.
- Hoch, E. 2000. Olfaction in whales: evidence from a young odontocete of the Late Oligocene North Sea. *Historical Biology* 14: 67–89.
- Ichishima, H., and M. Kimura. 2005. *Haborophocoena toyoshimai*, a new Early Pliocene porpoise (Cetacea; Phocoenidae) from Hokkaido, Japan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 655–664.
- Ichishima, H., and M. Kimura. 2009. A new species of *Haborophocoena*, an Early Pliocene phocoenid cetacean from Hokkaido, Japan. *Marine Mammal Science* 25: 855–874.
- 伊藤春香, 2008. クジラの形態; pp. 78–132, 村山司 (編), 鯨類学. 東海大学出版会, 神奈川.
- Kardong, K. V. 1998. *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*, 2nd edition. WCB McGraw-Hill, Boston, 747 pp.
- 加藤嘉太郎, 1976. *家畜比較解剖図説 (増訂改版)*. 養賢堂, 東京, 669 pp.
- 川田信平・醍醐正行, 1995. *図説家畜比較解剖学 (上巻) (新訂増補)*. 文永堂出版, 東京, 365 pp.
- Kellogg, A. R. 1923. Description of two squalodonts recently discovered in the Calvert Cliffs, Maryland; and notes on the shark toothed cetaceans. *Proceedings of the United States National Museum* 62: 1–69, pls. 1–20.
- Kellogg, A. R. 1924. A fossil porpoise from the Calvert Formation of Maryland. *Proceedings of the United States National Museum* 63: 1–39, pls. 1–18.
- Kellogg, A. R. 1926. Supplementary observations on the skull of the fossil porpoise *Zarhachis flagellator* Cope. *Proceedings of the United States National Museum* 67: 1–18, pls. 1–5.
- Kellogg, A. R. 1928. The history of whales—their adaptation to life in the water. *The Quarterly Review of Biology* 3: 29–76, 174–208.
- Kernan, J. D. 1918. The skull of *Ziphius cavirostris*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 38: 349–394.
- Kingsley, J. S. 1925. The vertebrate skeleton from the developmental standpoint. P. Blakiston's son & Co., Philadelphia, 337 pp.
- Kleinenberg, S. E., A. V. Yablokov, B. M. Bel'kovich and M. N. Tarasevich. 1969. Belukha. Opyt monograficheskogo issledovaniya vida [Beluga (*Delphinapterus leucas*) investigation of the species.] Moscow. (Translated from Russian by Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1969.)
- コルバート, エドウィン H.・マイケル モラレス. 1994. (田隅本生監訳) *脊椎動物の進化*. 築地書館, 東京, 554 pp. (Colbert, E. H., and M. Morales. 1991. *Evolution of the Vertebrates*, 4th edition. John Wiley & Sons, Inc., New York, 470 pp.)

- Lambert, O., V. de Buffrénil and C. de Muizon. 2011. Rostral densification in beaked whales: diverse processes for a similar pattern. *Comptes Rendus Palevol* 10: 453–468.
- 松尾信一・森下芳臣, 1985. ニホンカモシカ (*Capricornus crispus*) の骨格に関する研究. IV 頭蓋 (頭蓋骨・顔面骨) について. 信州大学農学部紀要 22: 99–138.
- McCann, C. 1978. Notes on the foetal skull of *Mesoplodon stejnegeri*. *Scientific Reports of the Whales Research Institute* 28: 107–117.
- McDowell, S. B. 1958. The Greater Antillean insectivores. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 115: 113–214.
- Mead, J. G., and R. E. Fordyce. 2009. The therian skull—a lexicon with emphasis on the odontocetes. *Smithsonian Contribution of Zoology* 627: 1–248.
- Mivart, G. 1881. *The Cat*. John Murray, London, 557 pp.
- 文部省, 1988. 学術用語集 動物学編 (増訂版). 丸善, 東京, 1122 pp.
- Moore, W. J. 1981. *The Mammalian Skull*. Cambridge University Press, Cambridge, 369 pp.
- 森 於菟・小川鼎三・大内 弘・森 富・村上宅郎, 1982. 分担解剖学 1. 金原出版株式会社, 東京, 466 pp.
- Murphy, W. J., T. H. Pringle, T. A. Crider, M. S. Springer and W. Miller. 2007. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny. *Genomic Research* 17: 413–421.
- 日本獣医解剖学会編, 2000. 獣医解剖・組織・発生学用語. 日本中央競馬会, 東京, 1644 pp.
- Nikaido, M., A. P. Rooney and N. Okada. 1999. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proceedings of National Academy of Sciences* 96: 10261–10266.
- 西 成甫, 1935. 比較解剖学. 岩波全書, 東京, 158 pp.
- Nishihara, H., M. Hasegawa and N. Okada. 2006. Pegasoferae, an unexpected mammalian clade revealed by tracking ancient retroposon insertions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 9929–9934.
- Novacek, M. J. 1993. Patterns of diversity in the mammalian skull; pp. 438–545 in J. Hanken and B. K. Hall (eds.), *The Skull*. Volume 2, Patterns of Structural and Systematic Diversity. University of Chicago Press, Chicago, 566 pp.
- Owen, R. 1848. On the archetype and homologies of the vertebrate skeleton. Richard and John E. Taylor, London, 203 pp.
- Perrin, W. F. 1975. Variation of spotted and spinner porpoise (genus *Stenella*) in the eastern tropical Pacific and Hawaii. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography* 21: 1–206.
- Rankin, J. J. 1956. The structure of the skull of the beaked whale, *Mesoplodon gervaisi* Deslongchamps. *Journal of Morphology* 99: 329–357.
- Rauschmann, M. A., S. Huggenberger, L. S. Kossatz and H. H. A. Oelschläger. 2006. Head morphology in perinatal dolphins: a window into phylogeny and ontogeny. *Journal of Morphology* 267: 1295–1315.
- Romer, A. S., and T. S. Parsons. 1977. *The Vertebrate Body*, 5th edition. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 624 pp.
- ローマー, A. S., ・ T. S. パーソンズ, 1987. (平光厲司訳) 脊椎動物のからだ<その比較解剖学>. 法政大学出版局, 東京, 617 pp. (Romer, A. S., and T. S. Parsons. 1977. *The Vertebrate Body*, 5th edition. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 624 pp.)
- Rommel, S. A. 1990. Osteology of the bottlenose dolphin; pp. 29–49 in S. Leatherwood and R. R. Reeves (eds.), *The Bottlenose Dolphin*. Academic Press, San Diego, 653 pp.
- Roux, G. 1947. The cranial development of certain Ethiopian “insectivores” and its bearing on the mutual affinities of the group. *Acta Zoologica* 28: 165–397.
- Schulte, H. v. W. 1917. The skull of *Kogia breviceps* Blainv. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 37: 361–404, pls. 35–43.
- Shaw, T.-H. 1938. The skull of Chinese finless porpoise. *Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology, Zoological Series*, 8: 373–385.
- Shoshani, J., and M. C. McKenna. 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 572–584.
- Sperber, G. H. 1992. (江藤一洋・後藤仁敏訳) 頭蓋顔面の発生—正常と異常—. 医歯薬出版株式会社, 東京, 288 pp. (Sperber, G. H. 1989. *Craniofacial Embryology*, 4th edition. Wright, London).
- 高橋 良, 1987. 鼻はなぜあるのか. 築地書館, 東京, 239 pp.
- 寺田春水・藤田恒夫, 2002. 骨学実習の手引き. 南山堂, 東京, 158 pp.
- Thewissen, J. G. M., E. M. Williams, L. J. Roe and S. T. Hussain. 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413: 277–281.
- 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆編, 2000. 岩波生物学辞典 第4版. 岩波書店, 東京, 2027 pp.
- Wible, J. R. 2003. On the cranial osteology of the short-tailed opossum *Monodelphis brevicaudata* (Didelphidae, Marsupialia). *Annals of Carnegie Museum* 72: 137–202.