サメの分類と生態

谷内 透*

巨大なサメに襲われるシーンはしばしば映画の題材となる。しかしすべてのサメがこのような挙動をすることはない。長大な生物進化史のなかで、種分化のほとんど認められないものと、また種分化がよく進んでいるものがあることは、海洋の環境がいかに多様であることを示しているのではないだろうか。

サメの語源は狭眼であるといわれる⁽¹⁾。漢字では鮫と書き、体をくねくね動かして泳ぐ様に由来する。しかし、サメは交尾をして内部受精をするから、鮫は交わる、すなわち“交尾をする魚”と意識することも可能であろう⁽²⁾。主に西日本でサメを指すフカという言葉は鰻と書くが、多くのサメが胎生であることを考えると、まことに当を得た表現ということになる。このように、漢字の意味からもサメの様々な生態の一端をうかがい知ることができよう。

さて、サメは分類上はふつうの魚が属する硬骨魚綱とは大いに異なり、ギンザメ類（全頭亜綱）とともに軟骨魚綱を形成し、エイ類とともに板鰐綱を構成する。軟骨魚綱の特徴を一口でいえば、その名の通り骨格が軟骨性であるということであるが、このほかにもいろいろな特徴をそなえている。たとえば、うきぶくろがない、少なくとも胎仔の時代にサメ肌の元凶である楯鱗がある、らせん弁をもつ腸がある、交尾器があり受精はすべて体内で行なわれる、尿素やトリメチルアミノオキサイドを多量に含み浸透圧の調節に役立てる、などの生理的生態的な特色を有している。硬骨魚綱とはこのような特徴で区別されるから、その違いは哺乳類と両生類の違いよりも大きいとする説もある⁽³⁾。また、一般に考えられている推測とは逆に、硬骨魚が軟骨魚の祖先とする考えもある⁽⁴⁾。

ところで、サメは同じ軟骨魚の中でもギンザメ

類とは系統的には遠い関係にある。外見上も、ギンザメ類は外鰓孔が1つしかないのに対し、サメ・エイ類は5～7対の鰓孔をもつ⁽⁵⁾。しかし、同じ板鰐類のエイとの区別は必ずしも簡単ではない。一般に、エイ類は体が平べったく、サメ類は流線形をしていると考えれば間違いはないが、両者の中間形をしたものもいる。両者の決定的な違いは、サメの鰓孔はその一部分が少なくとも体側に開いているのに対し、エイの鰓孔は腹面にあるということである⁽⁵⁾。

サメの分類

サメの生態を明らかにするために、まずサメの分類について触れておこう。現在、板鰐類の分類についてはいろいろな考え方がある。サメ目とエイ目に大別する考え⁽⁵⁾は衰退し、カグラザメ目、ネコザメ目、ネズミザメ目、ツノザメ目およびエイ目の5つに分ける考え⁽⁶⁾、またカグラザメ目、ツノザメ目、ノコギリザメ目、カスザメ目、ネズミザメ目、メジロザメ目、テンジクザメ目、ネコザメ目のサメ類8目、トビエイ目、サカタザメ目、ガンギエイ目、ノコギリエイ目、シビレエイ目のエイ類5目に分ける考え⁽⁷⁾などがある。

現在のサメの種類数は世界に約350種⁽⁸⁾、日本近海に約100種が分布する⁽⁶⁾。表1にCadenat et Blache⁽⁹⁾、Compagno⁽⁸⁾、日本魚類学会⁽⁶⁾のものに私見を加えた科ごとの種類数を示した。まず目につくことは、オキシノータス科を除くラブカ科、カグラザメ科、オナガザメ科、ウバザメ科、

* Toru TANIUCHI, 東京大学農学部

表 1 サメの科名と種類数

目 名	科 名	種 類 数	
		世 界	日 本
ネコザメ	ネ コ ザ メ	8(2.3)	2(1.9)
カグラザメ	ラ ブ カ	1(0.3)	1(0.9)
	カ グ ラ ザ メ	4(1.2)	4(3.8)
ネズミザメ	オ ナ ガ ザ メ	3(0.9)	3(2.8)
	メ ジ ロ ザ メ	53(15.3)	20(18.9)
	ウ バ ザ メ	1(0.3)	1(0.9)
	ネ ズ ミ ザ メ	5(1.4)	4(3.8)
	ミ ズ ワ ニ	3(0.9)	3(2.8)
	テンジクザメ	31(8.0)	11(10.4)
	オ シ ザ メ	2(0.6)	2(1.9)
	ジンベイザメ	1(0.3)	1(0.9)
	ミツクリザメ	1(0.3)	1(0.9)
	ト ラ ザ メ	86(24.9)	10(9.4)
	シュモクザメ	9(2.6)	3(2.8)
	ド チ ザ メ	47(13.6)	6(5.7)
ツノザメ	キ ク ザ メ	2(0.6)	2(1.9)
	ツ ノ ザ メ	65(18.8)	28(26.4)
	オキシノーダス	5(1.4)	1(0.9)
	ノコギリザメ	6(1.7)	1(0.9)
	カ ス ザ メ	13(3.8)	2(1.9)
計		346	106

() 内は百分率を表わす。配列と目名は“日本産魚名大辞典⁽⁶⁾”に従う。

ミズワニ科, ネズミザメ科, オンザメ科, ジンベイザメ科, ミツクリザメ科など種類数の少ない科のサメはそのほとんどが日本近海に分布するというのである。このことは、これらのサメがほとんど種分化せずに昔ながらの姿や形を留めていることを物語っており、形態的にも珍しいものが多い。また、そのほとんどが 3 m を超す大型種で(図 1), 外洋や深海などの比較的環境が安定した所で生活する。たとえば、ジンベイザメやウバザメは全長 10 m を超す大型種であり⁽¹⁰⁾, ラブカやミツクリザメは水深数百 m の深海域で生活する⁽¹⁰⁾。このように、大きな体と外洋や深海における生活がこれらのサメをコスモポリタンに仕上げたのであろう。

一方、メジロザメ科, テンジクザメ科, トラザメ科, ドチザメ科, ツノザメ科, カスザメ科などは種類数がきわめて多く、また世界に分布する種に較べて日本産がきわめて少ないのが特徴である。このうちのトラザメ科, ドチザメ科, メジロザメ科の 3 科に、オンザメ科とシュモクザメ科の

図 1 サメの大型種と小型種

上はウバザメ, 全長 10 m を超す。下はオオメコビトザメ, 全長 25 cm にしかない。

2 科を加えてメジロザメ目とする考え⁽⁷⁾に従えば、この目がサメ類の半分以上の種を占めることになる。このグループの種分化がいかに著しいかがわかるであろう。一般に、進化の様式はトラザメ科およびオンザメ科→ドチザメ科→メジロザメ科→シュモクザメ科と特殊化したと考えられている。トラザメ科は全長 1 m 未満の小型種が多く、亜寒帯や温帯の沿岸域あるいは深海を棲息地としている。移動力が小さいことと相まって、きわめて地域性が強い。ドチザメ科は餌の豊富な温帯から熱帯の浅海域で種分化を遂げたことから、トラザメ科同様、属数と種数の多いグループである。メジロザメ科のサメは、もっともサメらしい流線形の体型をしており、体の大きなものがほとんどで遊泳力が強い。その多くは食物環の頂点に立つ。中でも、メジロザメ属には 30 種が存在し、その種の分化の著しさを端的に物語っている。

ツノザメ科はメジロザメ目のサメにより餌の豊富な沿岸から条件の劣る深海域に追われたが⁽⁸⁾, その深海で適応放散を行ない、様々な形態や生態

を有するサメを生み出した。深海の生活に適応して発光器をもつ種類もいる。テンジクザメ科は種類数は多いものの、そのほとんどの種は太平洋・インド洋域の浅海域に分布が局限され、特にオーストラリア沿岸に多い。ネコザメ科も同様で、化石種は大西洋から見つかるものの、現生種の分布は太平洋・インド洋域に限定され、しかもその生活場所は岩礁域に限られている。カスザメ科は世界中に分布するが、1つ1つの種はきわめて地域性が強く、進化からとり残されたグループといえよう。以上の4つの科に属するサメは種類数そのものは多いが、いずれも競争力の強いメジロザメ目のサメにより条件の悪い所での生活を強いられ、種分化を遂げたグループということになる。

谷内ら⁽¹¹⁾は、分布パターンを外洋表中層性、沿岸表中層性、沿岸底層性、深海性の4つに区分したが、一般にジンベイザメ科、オナガザメ科、ネズミザメ科、ミズワニ科、メジロザメ科、シュモクザメ科、ドチザメ科の一部は外洋または沿岸の表中層性、カスザメ科、ネコザメ科、テンジクザメ科、ノコギリザメ科、トラザメ科の一部、ドチザメ科の大半のサメは沿岸底層性、カグラザメ科、ラブカ科、ツノザメ科、キクザメ科、オキシノータス科、オンザメ科およびトラザメ科の多くの種は深海性ということになる。

サメの繁殖様式

サメの雄には腹びれの一部分が変化した交尾器があるので、雌雄の区別は外部から容易に判別される。精巣から輸精管に排出された精子は交尾器を通して雌の総排泄孔に入る。受精は雌の卵殻腺か卵殻腺に近い輸卵管（通常サメでは子宮と呼ぶ）で生ずる。受精卵から発達した胚は母体から産み出されるが、その時の胚の形態により、卵生、卵胎生、胎生などという用語がある。しかし、サメでは卵生から胎生への変化が連続的なので、最近では卵胎生の用語は用いず、卵殻に包まれて産出される様式を卵生、親のミニチュアの子供が産み出される様式を胎生と呼ぶ⁽¹²⁾。ここでは Wourms⁽¹³⁾、手島⁽¹⁴⁾に従って、サメ類の生殖様式を考察し

よう。

口絵写真 (p. 447) ②はトラザメの卵殻である。受精後直ちに胚は卵殻に包まれ、母体外に産み出される。トラザメ科のサメは、図のように四隅に長いつるのような突起物があり、これで海藻などに絡みつく。ネコザメの卵殻はらせん状に凹凸があり、トラザメ類の卵殻とはかなり形態を異にする。水温によって異なるが、胎仔が卵殻から外に出るまでには約1年ほどの時間がかかる。ふつう、1つの卵殻内で1個の胎仔が成長するが、エイの類では2個体が見つかることがある。ナガサキトラザメでは、胎仔はふ化してから6~8カ月間体内に留まり、ある程度成長してから卵殻に包まれたまま母体から産み出される。

口絵③はフトツノザメの胎仔である。胎盤を形成しない典型的なサメの繁殖様式で、かつては卵胎生と呼ばれていた。子宮内に胎仔の数と同じ数の隔壁が生じ、胎仔膜に包まれて分娩時まで母体内で成長する。自分の腹側にぶらさがる卵黄を主に栄養源としている。ツノザメ科をはじめとする多くのサメがこのような様式で繁殖する。ただし、ラブカはある程度の大きさになると卵殻から出て母体内で成長するので、この型と卵生との中間型であるといえよう。

口絵④はネズミザメの胎仔である。卵巣から排卵された卵のうち数尾だけが胎仔に発達する。多くの場合、片側の子宮に1尾の胎仔がいるだけであるが、時には2尾のこともある。初期には自己の卵黄のうから栄養を補給するが、やがて排卵される卵を栄養源として成長する。時には、ふ化した胎仔を食べることも観察されている⁽¹⁵⁾。胎仔の腹が食べた卵でふくらんでいるので胃卵黄という。この型の繁殖様式は共喰い型ともいえ、ネズミザメ科、オナガザメ科、ミズワニ科のサメがこのようにして胎仔を成長させる。

口絵⑤はネムリブカの胎仔である。妊娠の中期に胎仔の卵黄のう壁と親の子宮壁がつながり、胎盤を形成し、以後、この胎盤を通して母体から栄養が供給される。この様式のサメとしては、ドチザメ科の一部、メジロザメ科の多くの種、それにシュモクザメ科のサメが含まれる。シュモクザメ

科の胎盤には“ほおずき”のような付属物が突出し、呼吸の補助をしていると考えられている⁽¹⁶⁾。トガリアンコウザメでは発生の初期に胎盤を形成する⁽¹⁴⁾。サメ類中もっとも進化した繁殖様式である。

このように、サメ類はきわめて特異な繁殖様式を発展させてきた。長い進化の歴史（祖先型はおよそ3億年前のデボン紀に出現した⁽¹⁷⁾）を生き続けたのも、このような繁殖方法を発達させてきたためであろう。ただし、胎仔の数はきわめて少なく、多い場合でもアメリカ産とオーストラリア産のエイラクブカの平均35尾と28尾、あるいはヨシキリザメの26尾、少ない場合は胃卵黄型の2尾であるが、多くは平均10尾以下である⁽¹⁸⁾。妊娠期間は、多くは10カ月から1年であるが、アブラツノザメでは22～24カ月の妊娠期間を有する。マグロ類のような大型硬骨魚が数百万粒の卵を産むのとは異なり、親の保護がゆき届いているために胎仔の数は少なくてすむことになる。

サメの食性

サメ類が進化の歴史を生き抜いてきた他の要因はその食性にあろう。サメ類は一般に、肉食性のどう猛な生物として捉えられがちであるが、多様な食物環境に応じて様々な食物摂取様式がある。サメ類の捕食様式を類別すれば⁽¹⁹⁾、かみつぎ型、吸い込み型、切断型、飲み込み型、かみ砕き型、ろ過型などに分けられよう。しかし、これらの様式には厳密な区別をつけがたい。むしろ食性を区分する上では、歯の形態から食物の摂取方法を論じたほうが説明がしやすい。また、歯は軟骨類の化石として唯一の手がかりとなることが多く、分類学上も重要な形質となっているので、ここでは図2（次頁）を参考にして歯の形や機能に基づいて食性を分析することとしよう。

図2を見てもわかる通り、どのサメの歯も後方に予備の歯列が控えている。図2-①を除けば、最前列のせいぜい2列が直立するぐらいで、他は後方にねている。ここでは、直立した歯を作用歯、予備の歯を未使用歯と呼ぶことにしよう。ふつうは作用歯の後方に6～10列ほどの未使用歯

があり、これら未使用歯は顎の膜の上に載って前方にせり出す仕掛けになっている。いわば、未使用歯はベルトコンベアに載って口の方前にせり出してくると思えばよい。作用歯は未使用歯に押し出されるようにして前方にずり落ちることになる。実験ではホンザメ類で約10日、レモンザメでは8日ほどで抜け落ちる⁽²⁰⁾。

図2-①はホンザメの歯である。臼歯状の歯が舗道に敷きつめた石のように並んでいるのが特徴である。見るからにかみつぶしに適した歯であることがわかる。実際、硬い殻で被われたエビやカニなどをよく食べている⁽²¹⁾。ヤドカリの出現率も高いが、その宿貝は見つかっていない⁽²¹⁾。この型の歯はサメでは少数派であるが、エイではアカエイ科を筆頭に多数派を形成する。ネコザメでは歯の機能が分化し、前方の歯は門歯状、側方の歯は臼歯状になっている⁽¹⁰⁾。すなわち、前方の歯で餌を捕え、後方の歯でこれをかみ砕くのに適した顎をもつ。捕食様式からみれば、かみつぎ型とかみつぶし型の混合型といえよう。

図2-②はフトツノザメの歯である。尖頭が極端に傾いてほとんど横になり、隣接の歯とその根元で接している。この型の歯は切断やえぐり取りに適しているといえよう。特にダルマザメの歯はその先端が鋭利になっていて、他の海産大型動物の肉をえぐり取るのに便利な歯をしている。クジラ類や大型の魚類には、しばしばクレーター状の傷口が見つかるが、ダルマザメにより肉をえぐられた跡というのが通説である⁽¹⁰⁾。ツノザメ科のサメは上下の顎の一方、または両方にこのような歯をもつものが多い。他の型の歯では、最前列の歯はばらばらに抜け落ちるが、この型の歯は1列がほぼ同時に脱落し、新しい歯に変わる⁽²⁰⁾。

図2-③はイタチザメの歯である。メジロザメ科、シュモクザメ科の典型的な歯といえよう。歯が三角形に近く、その縁辺が多くの場合ぎざぎざになっているのが特徴である。この鋸状の縁辺が餌にかみついたり、切断したりするのに役立つ。人を襲うことで悪名高いホホジロザメも、この型の歯をもつ。しかし、獲物をかみ切るというよりは、むしろ丸飲みにすることが多い。大きな獲物

図 2 サメ類の歯

①ホンザメ, ②フトツノザメ, ③イタチザメ,
④シロワニ, ⑤ウバザメ

でもせいぜい2～3個に切断して丸飲みにする。
胃袋を調べると、丸のままの魚が見つかることが多い。

図2-④はシロワニの歯である。先がきりのように尖った牙状の歯をもつ。イタチザメの歯とは形が異なるが、獲物にかみつき、これを丸飲みにするという意味では捕食様式はほぼ同じと考えてよい。ネズミザメ科、ミズワニ科のサメがこの型の歯を有する。丸飲み型の捕食様式をもつサメは

下顎を突出させて獲物を飲み込む⁽¹⁹⁾。

図2-⑤はウバザメの歯である。眼の大きさに較べて歯がいかに小さいかがわかるであろう。ジンベイザメと並ぶプランクトンフィーダーで、鰓の骨についた長い^{さいは}鰓耙で餌をこし取って食べる。ウバザメはプランクトンの少ない冬期には鰓耙が抜けて冬眠するといわれるが、これに疑問を呈する意見もある⁽²²⁾。このほか、テンジクザメのように餌を吸い込んで捕食するサメもいる。

文 献

- 1) 谷内 透：“鯨——The Sharks”，ダイビングワールド社，1976，p. 36.
- 2) 矢野憲一：“鯨の世界”，新潮社，1976，p. 13.
- 3) P. Budker：“The Life of Sharks”，The World Naturalist, 1971, p. 8.
- 4) A. S. Romer：“Vertebrate Paleontology”，Univ. Chicago Press, 1966, p. 38.
- 5) 松原喜代松：“魚類の形態と検索”，石崎書店，1955，p. 99.
- 6) 日本魚類学会(編)：“日本産魚名大辞典”，三省堂，1981，p. 454.
- 7) L. J. V. Compagno：Am. Zool., 17, 321 (1977).
- 8) L. J. V. Compagno：Oceanus, 24(3), 5 (1982).
- 9) J. Cadenat & J. Blache：“Requins de Méditerranée et d'Atlantique”，ORSTOM, 1981, 330 pp.
- 10) J. I. Castro：“The Sharks of North American Waters”，Texas A. & M. Univ. Press, 1983, 180 pp.
- 11) 谷内 透，水江一弘，田中 彰：‘サメ類の分布と移動’，‘海洋の生物過程’，丸茂隆三編，恒星社厚生閣，1984，p. 186.
- 12) 谷内 透，須山三千三(編)：“資源生物としてのサメ・エイ類”，恒星社厚生閣，1984，p. 134
- 13) J. P. Wourms：Am. Zool., 17, 379 (1977).
- 14) 千島和之：‘生殖’，‘資源生物としてのサメ・エイ類’，谷内 透，須山三千三編，恒星社厚生閣，1984，p. 60.
- 15) A. J. Bass, J. D'aubrey & N. Kistnasamy：Invest. Rep. Oceanogr. Res. Inst., 33, 15 (1975).
- 16) P. W. Gilbert：Oceanus, 24 (3), 39 (1982).
- 17) H. W. McCormick, T. Allen & W. E. Young：“Shadows in the Sea”，Chilton Books, 1964, p. 205.
- 18) 谷内 透：海洋科学, 100, 48 (1978)
- 19) S. A. Moss：Am. Zool., 17, 362 (1977).
- 20) P. W. Gilbert, R. H. Mathewson & D. P. Rall：“Sharks, Skates and Rays”，John Hopkins Press, 1967, p. 319.
- 21) 谷内 透，黒田信久，能勢幸雄：日本水産学会誌, 49, 1332 (1983).
- 22) T. H. Lineaweaver III & R. H. Backus：“The Natural History of Sharks”，Lippincott, 1969, p. 123.

プロフィール

石本 真 (Makoto Ishimoto) 大正14年2月12日生<略歴>昭和21年東京大学理学部化学科卒業/22年同大学理学部化学科助手/34年同生物化学科助教授/42年北海道大学薬学部教授，現在にいたる<研究テーマと抱負>嫌気的呼吸，硫黄代謝と生命の進化を結びつけて，生化学的，生態学的に研究してゆきたい<趣味>音楽 (ルネサンス，バロック．リコーダー，ヴィオラダガンバ演奏)

乾 博 (Hiroshi Inui) 昭和31年3月9日生<略歴>昭和53年大阪府立大学農学部農芸化学科卒業/59年同大学大学院博士課程修了/同年学術振興会奨励研究員，現在にいたる<研究テーマと抱負>ミドリムシ (*Euglena*) のワックスエステル発酵の代謝機構，特に酸素感受性ビルビン酸脱水素酵素について．できれば，*Euglena* の進化上の位置を明らかにしたい<趣味>読書

川内 浩司 (Hiroshi Kawauchi) Vol.20, No.6, p. 366 参照

川村美笑子 (Mieko Kawamura) 昭和24年3月5日生<略歴>昭和46年高知女子大学卒業/同年同大学助手/52年大

阪市立大学大学院前期博士課程進学/54年同大学院修了/同年東北大学大学院後期博士課程進学/56年同大学院中退/同年同大学助手，現在にいたる．57年農博<研究テーマと抱負>消化管の形態および機能に対する栄養条件の影響に関する研究<趣味>旅をすること，映画を観ること，音楽を楽しむこと

北村 勲平 (Kumpei Kitamura) 昭和15年8月20日生<略歴>昭和39年京都大学農学部農芸化学科卒業/同年キリンビール(株)入社，研究所勤務/57年同社開発科学研究所所長代理，現在にいたる<研究テーマと抱負>幅広い微生物の利用に興味がある．特に新規酵素，有用物質の探索<趣味>溪流釣り，山歩き

木村 修一 (Shuichi Kimura) Vol. 12, No.8, p. 531 参照

黒津 敏嗣 (Toshitsugu Kurotsu) 昭和17年1月22日生<略歴>昭和41年京都府立大学農学部農芸化学科卒業/46年京都大学理学研究科博士課程中退/同年科学技術庁放射線医学総合研究所研究員/50年兵庫医科大学大学生化学教室助手，現在にいたる．この間，56年西独ベルリン

工科大学研究員として留学<研究テーマと抱負>抗生物質生産の調節に関する研究および胞子形成期の細胞内プロテオシスとその調節機構の研究<趣味>音楽鑑賞

桑本 融 (Tooru Kuwamoto) 昭和5年11月19日生<略歴>昭和28年京都大学理学部化学科卒業/36年同大学理学部助手，理博/39年同講師/40年助教授，現在にいたる<研究テーマと抱負>海洋における化学種の溶存状態，気化性金属キレートの実験化学

月向 邦彦 (Kunihiko Gekko) 昭和17年7月26日生<略歴>昭和41年広島大学理学部化学科卒業/43年同大学大学院修士課程修了/同年愛知教育大学勤務/46年名古屋大学農学部食品工業化学科助手，現在にいたる．46年理博 (広島大学)．この間，50年より2年間米国Brandeis大学留学<研究テーマと抱負>生体高分子の水和現象に興味を持ち，その構造安定性や機能との関係を明らかにしようとしている<趣味>クラシックギターと囲碁