

ゼノキプリス亜科(コイ科)魚類の比較形態学および 瑞浪層群産化石咽頭骨の分類学的位置づけについて

友 田 淑 郎*

Comparative morphology of Cyprinid fishes, the Subfamily Xenocypridinae, with a comment to the systematic position of the fossil pharyngeal bones collected from the Miocene Mizunami group

Yoshio TOMODA*

(Abstract)

Xenocypridinae, consisted of four genera and ten species, is a group of freshwater fishes endemic to the continental East Asia, Formosa and Heinan Islands.

This subfamily was, however, once the most flourished group of fishes at the Miocene lakes of Japan. The next appearance of this subfamily was recognized from the Pliocene lakes in China. These facts inevitably lead necessity of the further historical study of this subfamily to clear the East Asiatic geohistory. In this direction, osteological study of the recent forms should be the first task for the discrimination of the fossil specimens, however, such a work seems not to have come out until the present.

In the present paper the author gives the result of the gross morphological study of the four Chinese species each of which represents the existing genus respectively.

Morphological differences in the pharyngeals, their teeth and the number of tooth series between the recent genera were already recognized by CHU (1935). Based on these differences, CHU proposed a model of evolutionary direction in such a series: (*Xenocypris*, *Plagiognathops*)→*Distoechodon*→*Acanthobrama***. A parallel trend is recognized in the number of gill rakers of these genera.

From the scrutiny of the feeding organs, however, a different interrelationship becomes possible between the recent genera. Moreover, fragmental knowledges obtained from the study of the fossil specimens suggest the existence of extinct genera, which were provided with characters of both Cultrinae and Xenocypridinae.

は じ め に

Xenocypris 亜科魚類の化石は日本各地から広く発見されるため、まず現生種の形態を検討しておくことが必要である。しかしこのグループは日本に現生しないだけでなく、大陸産の標本を検討する機会もないため、研究の進展は困難にぶつかった。友田・小寺・中島・安野(1977)は最近日本の淡水魚類化石について概説を試みたが、こうした事情から本亜科では明

* 国立科学博物館 National Science Museum

** *Pseudobrama* in CHU (1935)

1976年11月9日受理

解に属を決定できない場合が少なくなかった。

今回本亜科の現生するすべての属(4属)を代表する各1種の標本を検討することができたので、その結果のうち、摂餌器官に絞って報告し、前記報告の不備を補足するとともに今後の化石の研究に役立てたいと考えた。

ここに貴重な標本*をお贈り頂いた武漢市の水生生物研究所長・伍献文教授ならびにこの機会を開いて下さった京都大学名誉教授・森 主一博士に深い謝意を表したい。

解剖学的研究

研究に当って

この亜科の魚は背鰭に強大で平滑な棘条をもち、概形では互いに似ている(図版1)。CHU (1935)によれば4属の咽頭骨や咽頭歯には(*Xenocypris*, *Plagiognathops*)→*Distoechodon* →*Acanthobrama* という進化系列があり、後のものほど特殊化がすすんでいるという。本亜科の腹面は属あるいは種によって稜線が多少発達する。口唇には角質縁が発達し、水底に沈澱、あるいは石面に生じた藻類をこれで削りとり、また底生小動物や水生高等植物の枝や葉を食う(楊, 1964)など、生態は属ごとにちがっていて、CHUの提出した一方向への進化という図式とは一致しない。

なおここで検討した標本は各属につき1種であり、個体数は*Distoechodon*は1個体、その他では1種につき2個体づつの結果である。また記述に際しては特別の場合を除きCHU (1935)の術語に従った。

解剖の結果(図版 38-42)

Xenocypris argentea GÜNTHER (Pl. 38, 40).

上顎骨は高さが高く、前半は内側へ折れて左右の上顎骨先端は接近し、前上顎骨を前方から覆っている。前上顎骨は高さが低く、その下縁に沿って角質板が発達し、縁辺部は鋭い。下顎骨を下面からみると前部が左右に離れ、先端部が再び中央へ向って突出し、先端は細い靱帯の紐で結ばれている。下顎骨は前後に短く、その前縁は水平に前方へ向う角質板で縁どられていて前上顎骨の角質板と垂直に対応する。口を大きく開くとき前上顎骨は前下方へ突出し、また口を閉すときは上顎骨の高さが十分高いため、前上顎骨は縁辺の角質板まですっかり上顎骨の中にかくれる。上顎骨の前縁は厚い皮膚でおおわれる。前上顎骨を強力に押し出すように発達した動篩骨(kinethmoid)は大形であり、その上端は頭部背面上へ突出しがちである。以上のような口器の配置の外見に基いて「吻は鈍端で口は下位、鼻孔付近は凹陷する」と従来表現されていたのである。また、化石として発見された場合には口唇の軟い組織は失われやすいため、上顎に比して下顎はかなり後方に退いて現われるにちがいない。

この亜科の各属の咽頭骨および咽頭歯(図版, 40と41)の特徴はCHU (1935)に詳述されている。そこで本文ではとくに注目すべき点に限って述べる。*Xenocypris*属の咽頭骨は、検討した4属のうちでもっとも特異性がいちじるしい。コイ科の他群のものに比べて長く発達した後突起は前突起と鋭角をなし、その先端はほかのものに比べて顕著に拡大して肥厚し、さらに後端近い側面には切れこみがあって、筋(Lab)**の附着部として効果的である。咽頭骨の有

* 種々の淡水魚が含まれる。標本の一部は前記の共著論文(1977)の著者らの研究に役立てられて、この論文集に収められるので、本稿とともに参照して頂きたい。

** *Lavator arcus branchialis*. MATHES (1963) による。

孔面 (pitted surface) は4属のうちもっとも彫刻が顕著であり、中央部は深く凹陷する。またこの面の前腕および後腕域には多数の条溝が平行して走っている。有孔面は前突起域で薄い板状隆起を形成しており、前角～後角域はまるく外彎する。

咽頭骨と関連深いものとして基底後頭骨の咽頭突起の構造について述べる。本種では長く後方へ延長した咽頭突起は懸垂骨 (suspensorium) の直前に達し、水平な板状をなして咽頭骨を上後方へ引く筋 (Rabdi)* の付着面を拡大している。咽頭突起基部の板状部は腹面からみると楕円形をなし、その中央部は深くくぼんでいる。基底後頭骨腹面の板状部を被う角質板は中央が浅くくぼむ。咽頭骨の主列歯は先端がやや鉤状に突出して角質板のくぼみに対応する。

咽頭骨の主列歯はいずれも形態が類似する。すなわち、歯はすべて扁平であり、咬合面はゆるく彎曲した凹面をなして先端に向い、面は基部で歯軸と 60° 以上、 $70-80^\circ$ 程度傾斜しているが、鉤状をなした先端付近では歯軸と 45° 以下の鋭角で交る。咬合面の基部はまるく大巾に拡大し、主軸歯の相互間隙はそこでは咬合面の巾より狭い。また主軸歯列の中央域の外面には第2・3列歯が叢生し、さらに左右の咽頭歯列は互いに食いこんでいるため、左右の全歯列は「結合咬合域」(Chu, 1935) としてはたいそう効果的である。

本種の咽頭骨は他に比べてとくに肥厚しているが構造的にはコイの咽頭骨などに比べてもろく、付着あるいは沈澱藻類や小動物を食うといわれる生態 (楊, 1964) と一致する。

Distoechodon tumirostris PETERS (Pl. 38, 41).

頭部は厚い皮膚に被われ、とくに眼より前は肥厚している。上顎骨は前種に似るがいっそう丈が高く、後方は細長く延長する。また内方へ彎曲している左右の上顎骨の前半部は先端が全面的に接近している。前上顎骨は前種より高さが低く帯状で、その前半は前種より鋭く突出した角質板で縁どられ、角質板は前方へ向って彎曲する。このような構造のため、口を開いたとき動篩骨が前上顎骨を下方へ押し下げて角質縁だけが下方へ突出するが、前上顎骨自体は上顎骨の下縁へ現われることがない。吻端は厚い軟組織でおおわれ、上篩骨は前種よりさらに高く突出している。

下顎骨は基部が顕著に肥厚し、前後に短く、下面からみると三角形をなして中央線に向って斜め内方へ突出し、左右の歯骨は細い先端で結合する。歯骨の前縁には軟い肥大した結合組織が発達し、薄くなった前縁の上下両面には角質板がついて唇縁を形成する。口を開いたときには上記の軟い結合組織のため下唇の先端縁の向きは可動的で、上顎の角質板も斜前方へ向うため、口縁は前方一やや下方を向いたくちばしのように働くものと思われる。このことは本種が軟い水生植物の枝や葉を噛りとるのに役立つにちがいない。本種の口裂がとくに大きく横一文字に開くことはこのような噛りとる食性にとって有効である。

咽頭骨は前種に比べて肥厚せず、前突起と後突起のなす角はいつそう鈍く約 90° をなし、有孔面の彫刻は浅い。咽頭骨の巾はやや狭く有孔面の後縁は直線状で前角は鋭く突出するが後角は突出しない。一体しかない標本の解剖の失敗から後突起先端を失ったが、Chu (1935) によれば後突起は長く、先端はまるく拡大しているという。前突起の内側に沿って有孔面が大きく拡張していて多数の小孔が開いている。

基底後頭骨の咽頭突起は前種と異なる棒状をなし、断面は下に頂点をもつ二等辺三角形でその後端はいくぶん腹方へ拡大し、筋 (Rabdi) の付着面は前種ほどは発達しない。咽頭突起基

* Retractor arcus branchialis dorsalis inferior. MATHES (1963) による。

部の板状部は腹面からみると前種と似た輪郭を示すが、くぼみは浅く、これを覆う角質板の表面は平面状をなす。

本種の咽頭歯は2列である。主列歯のうち前方の1~2本は前種あるいは次に述べる *Plagiognathops* に近いが、いっそう後方の歯ではこれらの種と異って咬合面が平面をなし、歯軸をいっそう鋭い角で切り、咬合面は長くて先端には鈎状構造が見られない。副列歯は前種のものとよく似た細いもので2本からなる。

本種の骨格系は前種に比べて一般によく発達し、前鰓蓋骨、側突起や第4椎の肋骨、口蓋骨などはいっそう肥厚している。

Plagiognathops microlepis (BLEEKER) (Pl. 41).

多くの点で前2種の中間的特徴をもっているため、三番目に記述する。ただし全般的にみて *Xenocypris* にはるかに近い。本種の頭部は厚い皮膚におおわれている。口器の骨格は *Xenocypris* とほとんど一致している。咽頭骨は *Xenocypris* とよく似ているが、後突起の先端には顕著な拡大部や切れこみなどを欠いている。また有孔面の中央の凹陷はやや浅く、前突起の内側縁の板状拡張部は *Distoechodon* と同様に発達する。有孔面の前腕域には平行した条溝構造を欠き、有孔面から背面 (dorsal surface) にかけて同様の構造が発達する。

基底後頭骨の咽頭突起は *Distoechodon* のものときわめて類似するがその先端は拡大しない。またその基部の板状部は *Distoechodon* と同形で角質板の腹面は平面状である。

咽頭歯は *Xenocypris argentea* と似ているが先端にはこの種にみられる程度の鈎状突起は形成されず、咬合面はいっそう平面的であり、その他の特徴、歯列の状態は *Xenocypris* と一致する。

Acanthobrama simoni BLEEKER (Pl. 39, 41).

口器の特徴は上に述べた3属とは異なり *Culter* 亜科との中間に位置する。すなわち前上顎骨はよく突出し、その下縁には角質板を欠いている。上顎骨の前部が上記の諸種ほど発達していないため口を閉じたとき前上顎骨は上顎骨より前方に突出する。前上顎骨の先端には多くのコイ科魚類のように発達した上向突起が見られる。

下顎骨は他のコイ科魚類に比べれば短く、前縁は角質板で縁どられている。下顎を下面からみると口裂は本亜科の特徴を示して横に裂けている。何れにせよ口はたいそう小さい。

咽頭骨の特徴は前記の諸種とは異なり、細く薄くできていて有孔面はたいそう浅く、平行した条溝などの彫刻は見られない。前突起と後突起の先端は薄く拡大し、前突起の内側に沿って有孔面がやや拡張して板状構造を形成している。前角は特徴的に長く突出している。

基底後頭骨の咽頭突起は太く短くて断面は梯形をなし、後方へ向い弧を描いて下向し、その先端は水平に大きく拡大して短形の平面部を形成する。平面部の両端付近に筋 (Lab) が付着する。基底後頭骨基部の板状部は腹面からみると大きなハート形をなし、これを被う角質板面は平面をなす。

咽頭歯はたいそう細長く、咬合面はすべて平面をなし歯軸の方向と近い角度をもつため、咽頭歯は竹槍状をなし、後方の歯ではこの傾向が強い。ただし前部の歯だけは咬合面が歯軸とかなり大きな角で交る例もあり、45°に達する例も見られた。

この属の他の大きな特徴は発達した腹部のキール、やや大形の鱗、120—150個という鰓耙数であって、本種はゼノキプリス亜科の特徴をもっているとはいえ、中層のプランクトン食者として発達したものであり、前3属とは異なる進化の方向を辿ったものである。

ま と め

摂餌器官について比較をすすめた結果、ここに検討した4属には CHU (1935) の提出したような進化傾向は認められなかった。むしろ *Acanthobrama* を除けば、残る3属の関係は密接であるように思われた。なお化石の鑑別に関して一言すれば一本の歯だけから属を決めることは危険が多い。むしろ特徴のとらえやすい咽頭骨を求め、歯と共に総合判断をすることが不可欠であるといえよう。

化石について (図版, 42)

日本のゼノキプリス亜科魚類の化石は中新世、とくにその前期に多い (友田 他, 1977)。瑞浪層群の中村層の化石についていえば、図に示すように *Xenocypris* 型および *Distoechodon* 型の咽頭歯や咽頭骨の一部などが見出されている。

次に沓岐島の台島期の化石に触れる。ここでは全身が比較的良好に保存されたものが多く、その一つには *Distoechodon* 型の咽頭歯が数個発見された。また全身の形態が破壊した他の一標本には喉頭歯列が保存され、前者と歯形が一致したため二者を同一種と推定した。ところで第一の標本は口を前方へ突出した状態にあって下顎骨は前上顎骨と共に前方へ突出している。これは現生のこの属では起り得ないことである (Pl. 38 参照)。なお、ここに引用した第一標本の吻部の保存は完全とはいえない。しかし、さらに保存のよい標本によってこの観察が確認されたならば、沓岐の化石種は咽頭歯の特徴では現生の *Distoechodon* 属と同一形態に達しながら口器の特徴では *Culter* 亜科の特徴をとどめていたと結論されよう。

なお沓岐島よりさらに古い中新世初期の瑞浪層群の堆積した時代には *Distoechodon* 型の咽頭骨や咽頭歯を備えた種がすでに繁栄していたことを忘れてはならない。なお進化のレベルという点で、瑞浪層群から得られた、*Acanthobrama* 型に近い1ヶの咽頭骨の存在は注目される。

以上の問題は現生の4属の比較解剖をすすめていくうちに新たに現われてきた問題であり、瑞浪以外の各地の化石についてはまだ再検討するゆとりがなかった。そこで以上に述べた範囲の魚類の化石については慎重を期し、ここでは咽頭骨や歯にもとづいて *Distoechodon* 型および *Xenocypris* 型の二型を認めて取扱うこととし、*Acanthobrama* 型のものについてはさらに慎重に検討を重ねた後に公表することとしたい。このような約束によって前に報告した日本のゼノキプリス亜科の化石を再録すれば、友田ら (1977) に掲げた種は差当たり次のように訂正する必要がある。

産 地	友田・他 (1977)	改 正
沓 岐 島	? <i>Xenocypris</i> cf. <i>yūshensis</i>	<i>Distoechodon</i> 型
長 崎 県 志 々 岐 島	? <i>Xenocypris</i> cf. <i>yūshensis</i>	? <i>Distoechodon</i> 型
静 岡 県 谷 下	<i>Distoechodon</i> sp.	<i>Xenocypris</i> 型

引 用 文 献

- CHU, Y. T. (1935), Comparative Studies on the Scales and on the Pharyngeals and Their Teeth in Chinese Cyprinids, with Particular Reference to Taxonomy and Evolution. *Biol. Bull. St. John's Univ.*, No. 2, iii+225 p., XXX Pls.
- MATTHES, H. (1963), A Comparative Study of the Feeding Mechanisms of Some African Cyprinidae (Pisces, Cypriniformes). *Bijdragen tot de Dierkunde*, vol. 33, p. 1-35, 12 Pls.
- 友田淑郎 (1974), 瑞浪層群産硬骨魚類化石, 瑞浪市化石博物館報告, No. 1, p. 239-242, Pls. 75-78.
- 友田淑郎・小寺春人・中島経夫・安野敏勝 (1977), 日本の新生代淡水魚類相, 日本の第四紀内陸盆地, 地質学論集 (投稿中).
- 上野輝弥 (1965), 静岡県産鯉科魚類の化石と“化石種”の問題, 動物分類学会誌, I, p. 27-29.
- 楊 千 榮 (1964), 密鯉亜科 *Xenocyprininae*=(*Chondrostominae*). 伍献文等著, 中国鯉科魚類, 上卷, 上海技術出版社, 上海.

種 名	出 典	備 考
<i>Xenocypris</i>	友田・中島 (1977)	
<i>Xenocypris cf. yashiroi</i>	友田・中島 (1977)	
<i>Xenocypris</i>	友田・中島 (1977)	
<i>Xenocypris</i>	友田・中島 (1977)	
<i>Xenocypris</i>	友田・中島 (1977)	

Plate

Plate 37

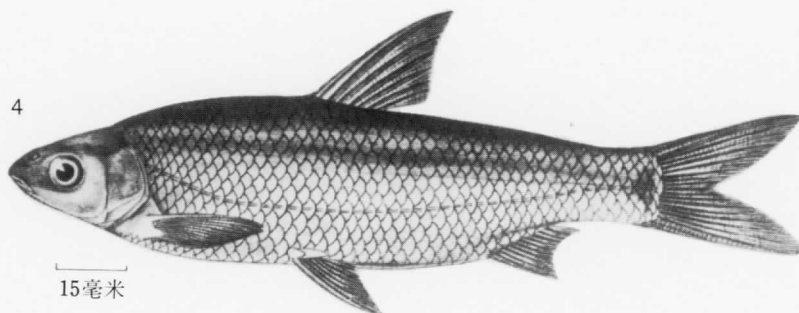
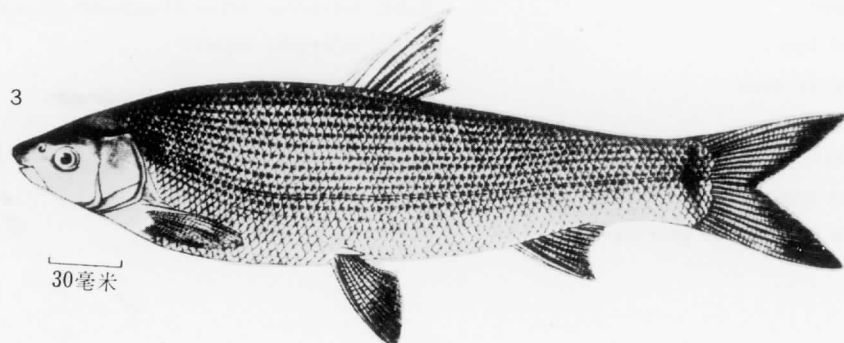
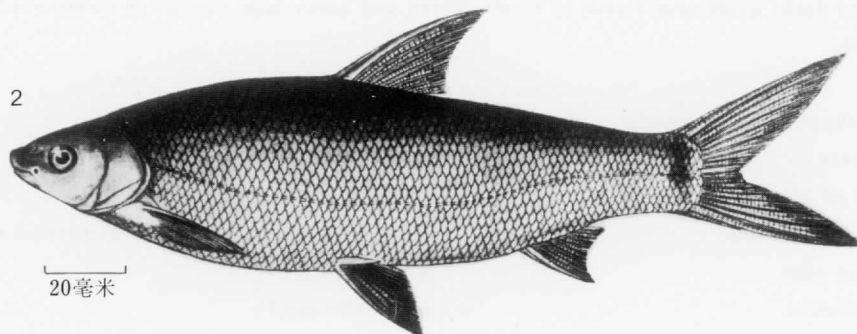
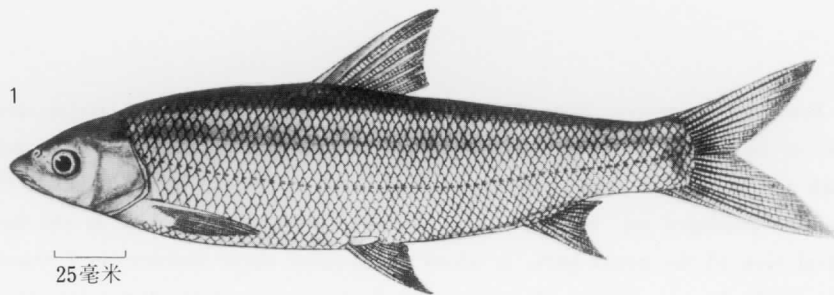
Species represents the recent Chinese Xenocyprinid genera (adopted from YAN, 1965).

Fig. 1. *Xenocypris argentea* GÜNTHER

Fig. 2. *Plagiognathops microlepis* (BLEEKER)

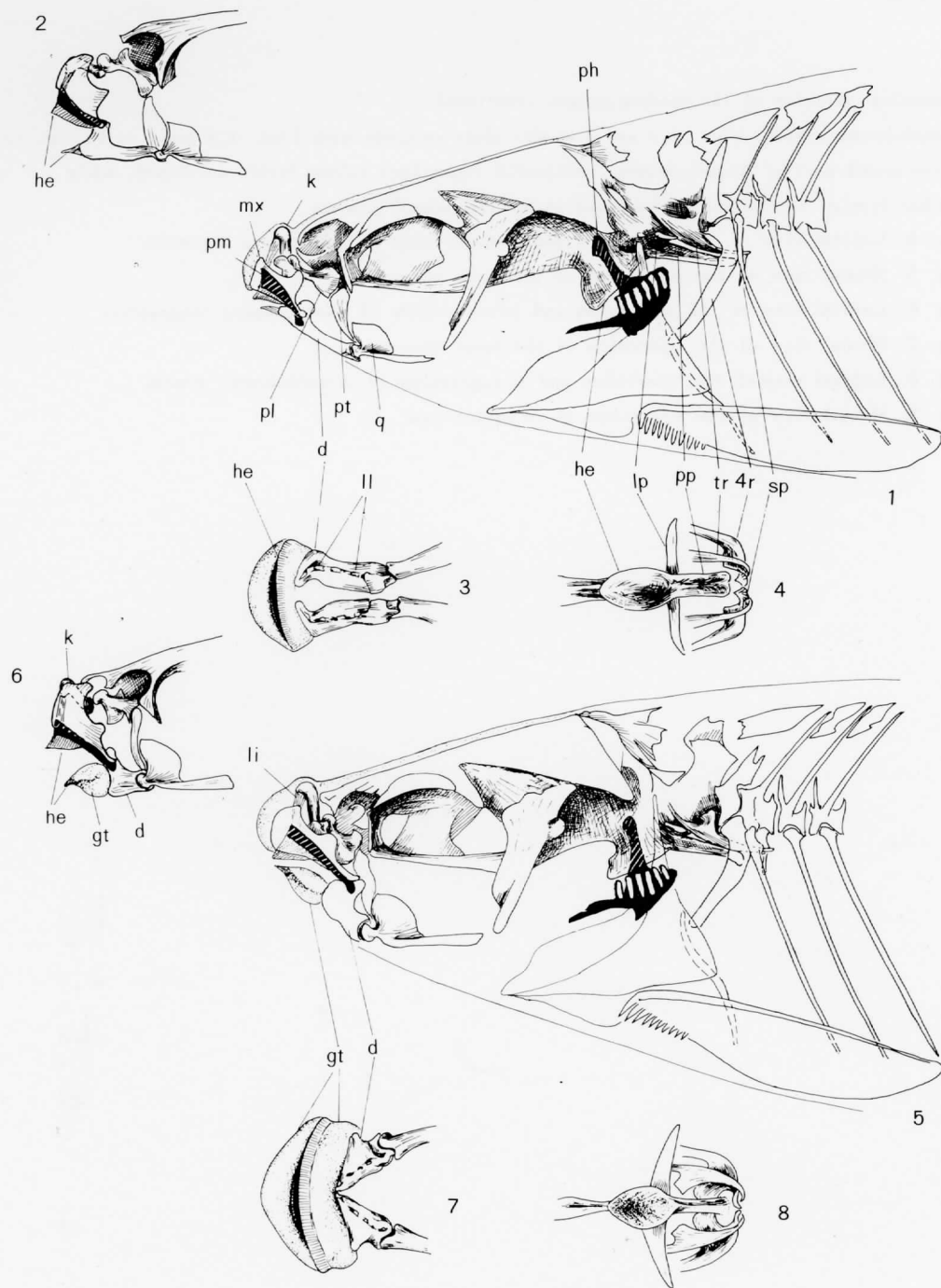
Fig. 3. *Distoechodon tumirostris* PETERS

Fig. 4. *Acanthobrama simoni* BLEEKER



Figs. 1-4. *Xenocypris argentea*, Figs. 5-8. *Distoechodon tumirostris*. 1 & 5: lateral view of the anterior part of body; several bones are taken off to expose the pharyngeal and the mouth regions. 2 & 6: mouth part protruded; in *Xenocypris*, premaxilla not a little developed out; in *Distoechodon*, sharp horny edge developed out, but the narrow belt-like premaxilla remained at the maxilla level. 3 & 7: ventral view of the mouth part, in which the peculiar short dentary (in 7 especially) and horny margin of the lip are showed. Anterior part of the snout and the lower jaw are consisted of thick gelatinous tissue. 4 & 8: ventral view of the pharyngeal process of the basioccipital. Peculiarities of *Xenocypris* seem to be intensified in *Distoechodon*. Premaxilla and pharyngeals are showed dark, gelatinous tissue is finely dotted and horny edge of lips is finely shadowed respectively.

Cp	cleitho-pharyngeus muscle	pb	pharyngobranchial
d	dentary	ph	pharyngeal
dk	disk of pharyngeal process	pm	premaxilla
gt	gelatinous tissue	pp	pharyngeal process of basioccipital
he	horny edge	p	palatine
k	kinethmoid	pt	pterygoid
Lab	levator <i>arcus branchialis</i> muscle	q	quadrate
li	ligament	Rabdi	retractor <i>arcus branchialis dorsalis</i> <i>inferialis</i> muscle
ll	lateral line	rt	rudimentary teeth
lp	lateral process	sp	suspensoria
mx	maxilla	te	pharyngeal teeth
oc	oral cavity	tr	tripus
po	palatal organ	4r	rib of 4th vertebra
pa	pad on the disk of pharyngeal process		



Anatomical sketches of the feeding organs—continued.

Acanthobrama simoni. Figs. 1, 2 and 3 in this plate coincide with Figs. 1, 3 and 4 in Pl. 38.

In the mouth part of *Acanthobrama*, subfamilial characters rather feebly developed, while another type of specialization developed in the pharyngeal process.

Fig. 4. Lateral view of the operculum and preoperculum of *Xenocypris argentea*.

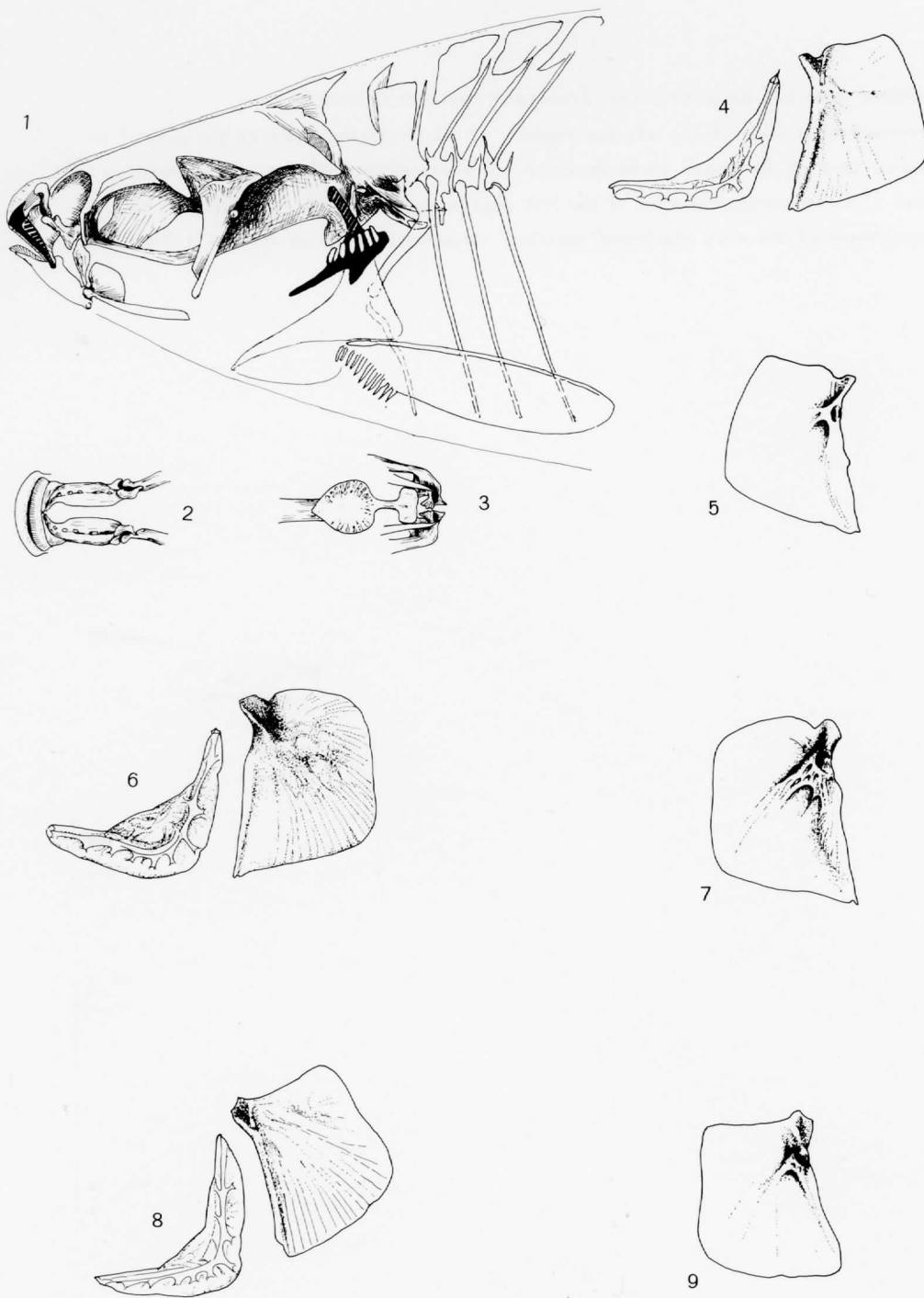
Fig. 5. Mesial view of the operculum of the same species

Fig. 6. Lateral view of the operculum and preoperculum of *Distoechodon tumirostris*.

Fig. 7. Mesial view of the operculum of the same species.

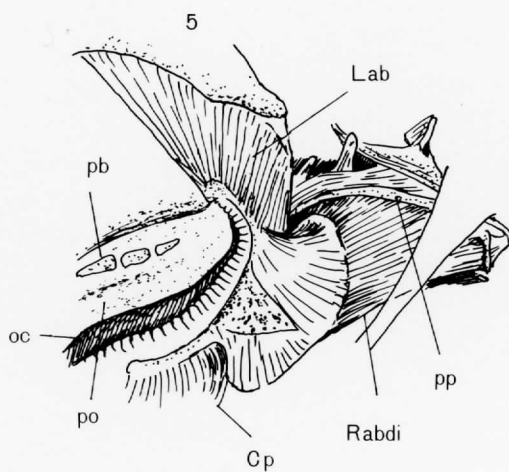
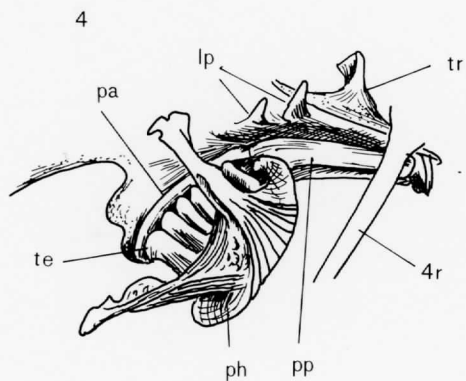
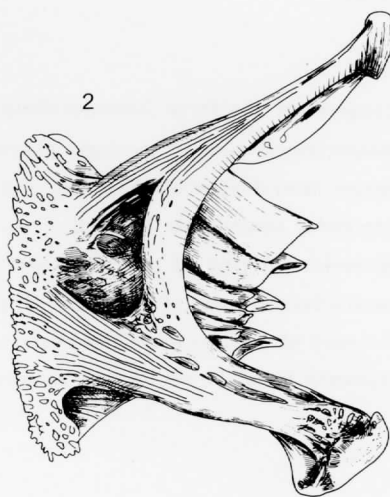
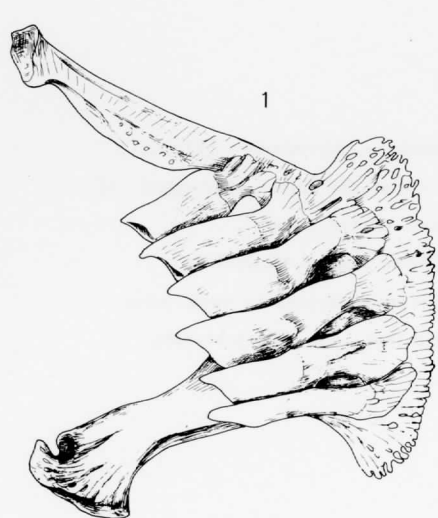
Fig. 8. Lateral view of the operculum and preoperculum of *Acanthobrama simoni*.

Fig. 9. Mesial view of the operculum of *Acanthobrama*



Pharyngeal bone and its situation of *Xenocypris argentea* GÜNTHER.

- 1 : ventro-lateral view of the left pharyngeal. 2 : dorso-lateral view of the same.
3 : dorsal view of the same; whole dentition and masticating surfaces are showed in this figure. 4 : ventro-lateral view of the left pharyngeal in natural situation.
5 : attachment of the main pharyngeal muscles; situation is same as showed in Fig. 4.



Pharyngeals of the three Xenocypridinid genera.

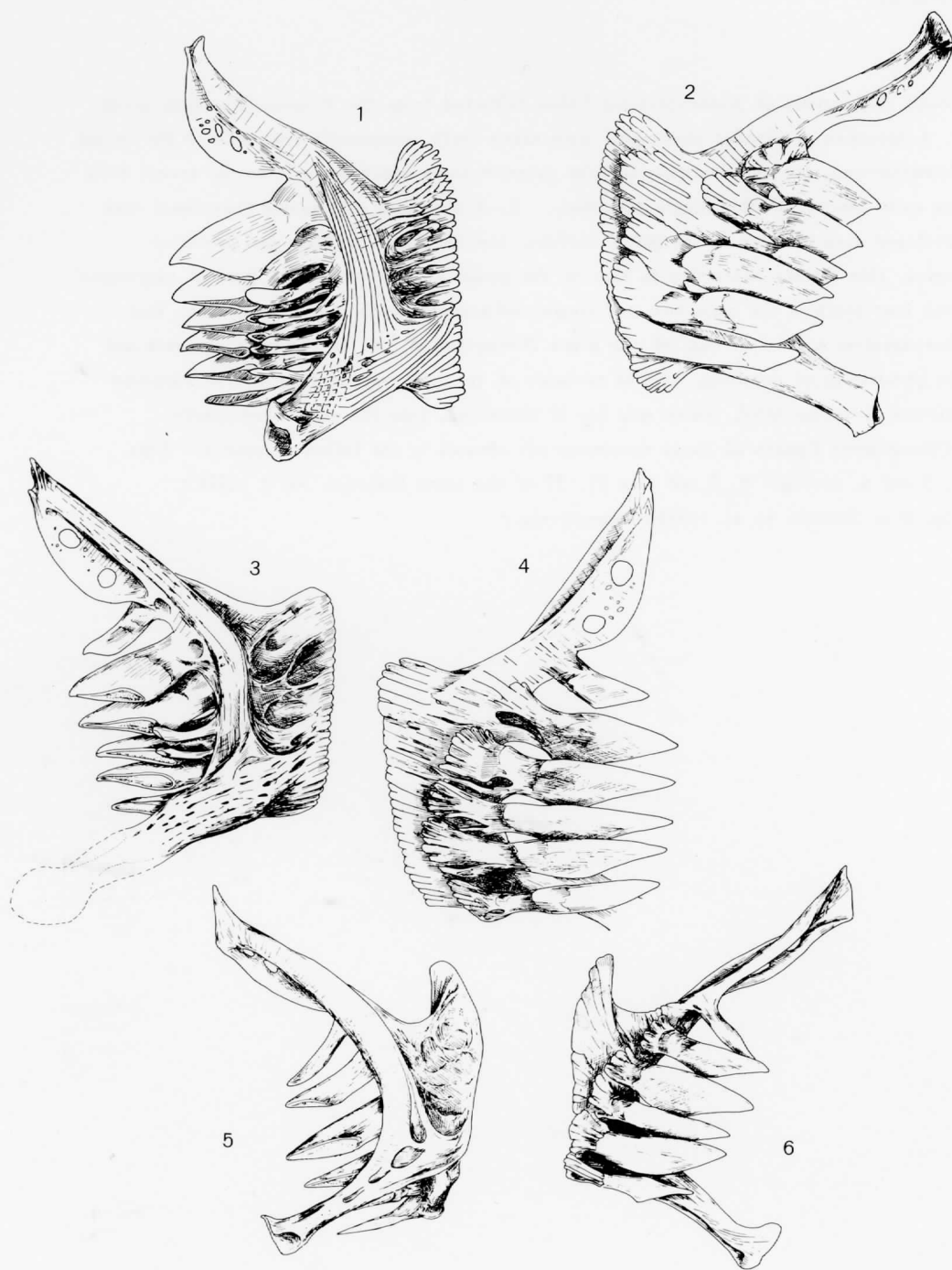
1 : antero-dorsal view of the right pharyngeal of *Plagiognathops microlepis* (BLEKER).

2 : ventro-lateral view of the same. 3 : dorso-lateral view of the right pharyngeal of *Distoechodon tumirostris* PETERS. 4 : ventro-lateral view of the same.

5 : dorso-lateral view of the right pharyngeal of *Acanthobrama simoni* BLEEKER.

6 : ventro-lateral view of the same. Figures represent micro-structure in each form.

In the case of *Distoechodon tumirostris*, the posterior tip lost, and this lost part is presumed from the photograph showed in CHU (1935).



Fossil pharyngeals of Xenocypridinid fishes collected from the Miocene Mizunami group.

1. A specimen of slender pharyngeal with sharp teeth, supposedly referable to the recent *Acanthobrama*, but the dentition and the anterior angle characteristic to the recent form are quite obscure in this single specimen. 2. A specimen of massive pharyngeal with developed deep cavities in the pitted surface, and developed anterior and posterior angles; this closely resembles to that of the genus *Xenocypris*. 3. A part of pharyngeal with four teeth in the main row and single rudimentary tooth in the outer row; this pharyngeal is similar to that of the genus *Distoechodon*. 4. In the form of teeth and the peculiarity of dentition, this is probably of the wide spread form of the Japanese Miocene Xenocypridinid, which may be, if classified, into the genus *Xenocypris*.

(Photographic figures of these specimens are showed in the following papers: Figs.

1, 3 and 4, in Figs. 4, 3 and 5 in Pl. 77 of the same Bulletin, No. 1 (1974);

Fig. 2 in TOMODA et al. (1976) respectively.)

