

コイ亜科魚類の咽頭骨および咽頭歯の比較解剖学的研究

— *Procypris*, *Mesocypris*, 瑞浪層群産

コイ属咽頭歯化石について —

小寺 春人*

Comparative study on the pharyngeal bones and their teeth in Subfamily
Cyprininae.

— *Procypris*, *Mesocypris*, and the fossils of the pharyngeal
teeth collected from the Mizunami group —

Haruto KODERA

(Abstract)

The purpose of this paper is the morphological description of pharyngeals and their teeth in Chinese genera *Procypris* and *Cyprinus* (subgenus *Mesocypris*), and the fossil pharyngeal teeth collected from the Miocene Mizunami Group, and discussion of the phylogenical relationship in these fishes.

(1) *Procypris*. The pharyngeal is moderately elongate and the anterior angle undeveloped. Teeth are arranged in three rows (2, 3, 4 / 4, 3, 2). The teeth themselves show a peculiar character: the occlusal surface is performed, not on one side as in other cyprinids, but on both lateral and medial sides in each tooth (except in A₁ tooth). Grooves are constructed on both of these occlusal surfaces; in spite of the peculiarity in the location of the occlusal surfaces, the grooves on these surfaces are structurally homologous with that of *C. carpio*.

(2) *Mesocypris*. The pharyngeal, as a whole, is similar to that of *C. carpio*; however, the pitted surface is rather narrow. The teeth are arranged in four rows (? / 3, 1, 1, 1). Teeth are smaller and less differentiated than those of *C. carpio*. Conclusively, the teeth of *Mesocypris* remain at pre-*carpio* level.

(3) The teeth fossils from the Mizunami Group are studied. Limited to the outline of the occlusal surface, these teeth are identical with that of *C. carpio*; on the other hand, there are some features not identical with that of *carpio* itself in these teeth. Conclusively, the fossil species is classified to the genus *carpio*, but already derived from *carpio*.

Summarizing the result of the present study, *Procypris* is a form specialized from the primitive pre-*Cyprinus* level, while *Mesocypris* is a relict form, remains at pre-*carpio* level in the limitation of the genus *Cyprinus*.

1. 緒 言

筆者の当面の関心は、コイ科魚類にみられる多種多様な形態の咽頭歯が、原始的な円錐歯からいかに形態的分化をとげたものであるかを明らかにすることにある。そのために、形態的分

* 鶴見大学歯学部解剖学教室 School of Dental Medicine, Tsurumi University, Yokohama
1976年11月9日受理

化の最もすすんだコイを材料として研究してきたのであるが、この目的のためには、現生コイ属とその近縁種の比較解剖およびその比較発生学、それに化石の証拠を得ることが不可欠な研究方法である。今回、さいわいにも中国特産のコイ類を得ることができたので、これを機に現生のコイ類全体の咽頭歯を比較することが可能となってきた。今回はそのうち、コイ類の中でも原始の特徴をもった、比較解剖学上重要だと考えられる2種 (*Procypris rabaudi* (TCHANG) と *Cyprinus (Mesocyprinus) micristius* (REGAN)) について述べる他、中新世のコイ化石の一つである瑞浪層群産の咽頭歯化石 (友田, 1974, 友田ら, 1977) についても比較し、咽頭歯からみたところのコイとその近縁種間の系統関係について考察した。

はじめにお断りしておくことは、外部形態については伍献文等 (1964) を参考にしたこと、用語については、咽頭歯の歯種名を ВАСНЕЦОВ (1975) に、咽頭歯の部位の名称を小寺ら (1975, 1976) に、咽頭歯の名称を CHU (1935) に、咽頭骨筋および頭骨名を MATTHES (1963) に従ったことである。

謝辞：中国の魚類標本について研究の機会を与えられ、かつそのご指導をいただいた国立科学博物館動物研究部の友田淑郎博士に感謝の意を表す。また標本の提供をされた中国科学院の伍献文教授、化石標本の研究に便宜をいただいた県立瑞浪高等学校の西本博行氏と同校地学部部員とOBの方々、瑞浪市化石博物館の奥村好次氏に、そして日ごろ研究内容についてご討議いただいている魚類系統学研究グループの皆様に厚くお礼申し上げる。

2. 中国産現生鯉

1. *Procypris rabaudi* (TCHANG)

中国名：岩原鯉。Pl. 43, Figs. 1, 2; Text-fig. 1.

採集地：四川省巴県木洞鎮，長江（揚子江）。採集年月：1973年5月。

本個体の各部の主要な計測値は以下の通りである（計測法は松原 (1971), 中村 (1963) に従った）。

全長：20.4 cm。体長：16.3 cm。体高：5.8 cm。頭長：4.2 cm。吻長：1.5 cm。眼径：0.9 cm。

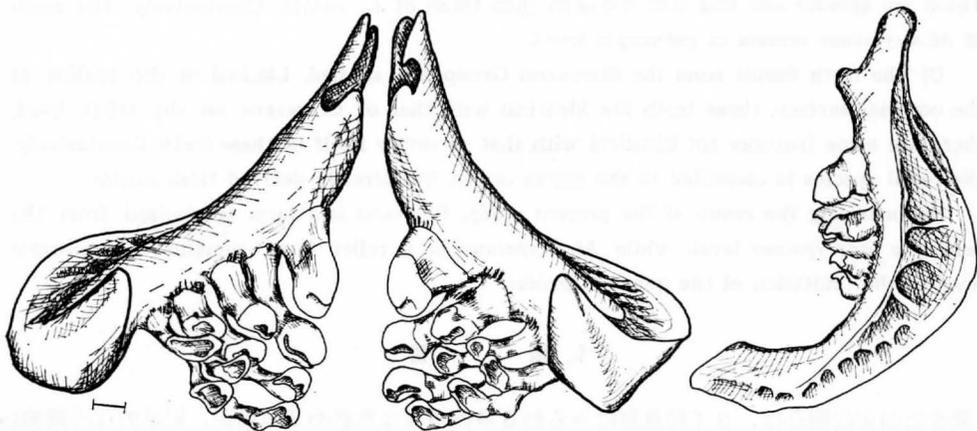


Fig. 1. The pharyngeal bones and their teeth of *Procypris rabaudi* (TCHANG), left; dorsal view, right; lateral view of the right pharyngeal. (scale: 1 mm, and so forth)

両眼間隔：1.6 cm. 尾柄高：2.5 cm. 背鰭鰭条数：3, 22. 臀鰭鰭条数：3, 5. 胸鰭鰭条数：15. 腹鰭鰭条数：10. 鱗数：45, 7/6. 脊椎骨数：42. 腹部脊椎骨数：23. 背鰭前脊椎骨数：10. 鰓耙数：24.

その他の一般的な形質を列記すると、体形は偏側形で、頭部に続く背部の隆起がめだつ。口はいわゆる端位に位置する。上顎の口唇は厚く、突出機構が発達しており、底生動物の捕食に適応しているといえる。口ひげは主上顎骨に2対あって、後位のものが前位のものよりわずかに長い。背鰭と臀鰭の棘条は大そう発達しており、いずれもその後縁が鋸状になっている。鱗は中型で薄い。側線鱗の配列は直線的である。

咽頭骨：咽頭骨の形態については、すでに CHU (1935) によって詳細に述べられているところであるが、その要点とともに *C. carpio* との相違点をまとめてみると以下の通りである。おおまかには *C. carpio* と類似するが、前枝 (anterior libm) は *C. carpio* より長く、背側枝 (posterior libm) は外側方向へねじれている。また有孔面 (pitted surface) は *C. carpio* ほどには発達せず、腹側に突出する前角 (anterior angle) の発達が悪い。その結果、*C. carpio* の三角形の咽頭骨とは異なって丸味のある咽頭骨となっている。これは主として、咽頭骨と底後頭骨の後突起とを結ぶ上背鰓弓挙筋 (retractor arcus branchialis dorsalis inferior) の発達が悪いことによる。さらに前角の突出方向と A_2 歯の植立方向が一直線上にないことも、本種の特徴である。

咽頭歯：咽頭歯の歯式は、2, 3, 4 / 4, 3, 2 である。各歯列ともに最前方の歯が一番大きく、後方になるに従って小さくなるのが原則ではあるが、各歯の交換時期にずれがあることから順序の異なる場合がふつうである。また後方になるに従って、歯の植立方向が後方へと傾き、それとは反対に歯冠部が前方へ折れ曲って、広い咬合面をつくるようになる。 A_1 歯は最も大きい歯で、他の歯とは形態のタイプがちがっている。その横断面はだ円形で、歯冠は全体に丸味のあるドーム状をなし、尖端を後方に向けそのすぐ後部に浅い凹窩をもち、尖端から凹窩の間で咬合面を形成している。

続く A_2 , A_3 歯は B_1 歯とともに、本属に特異な形態の歯である。すなわち、横断面が半円形で、歯の尖端が鈎状に後方へ向き、尖端の直後には深い溝が尖端を中心に歯の内外側の両方に一続きとなって刻まれている。溝の後縁は歯の後縁としての稜となっている。その結果、咬合面が歯の尖端を中心に内外両側面に対称的に形成された特異な形態を示すことになる。コイ科魚類の咽頭歯にみられる一般的な Metamorphose は、歯の前縁から尖端に至る線を正中線とみたとき、その外側面にのみ咬合面が形成されるのがふつうである。ところが、本属の歯がこのような法則に当てはまらないことは特筆すべきことといえる。

A列の最後位の A_4 歯は、B, C列の最後位の歯とともに、歯の大きさは小さいが A_2 歯のタイプの咬合面がずっと広くなったもので、スプーン状もしくは鈎針様の形態をなしている。この場合も歯軸に対し対称的に咬合面が形成されている。 B_2 歯と C_1 歯は A_2 歯型に入るが、その縮小形である。

以上述べたように、本属の歯は A_1 歯のタイプ (A_1), A_2 歯のタイプ (A_2 , A_3 , B_1 , B_2 , C_1) それに A_4 歯のタイプ (A_4 , B_3 , C_2) に分類することができる。しかしながら、個々の歯種を区別できるほどには形態の分化がみられず、またそれぞれの変異性も大きい。なお、すでに一定の石灰化が進んだ歯胚としては、右側の A_1 , A_2 , A_4 , B_2 , B_3 , C_2 に、左側の A_1 , A_3 , C_2 に認められた。その他に左側の B_3 の脱落歯が認められた。

2. *Cyprinus (Mesocyprinus) micristius* (REGAN)

中国名：中鯉。Pl. 43, Figs. 3, 4; Text-fig. 2.

採集地：雲南省昆明市，滇池。採集年月：1957年9月。

本標本の主要な計測値は以下の通りである。

全長：13.3 cm. 体長：10.2 cm. 体高：3.2 cm. 頭長：3.2 cm. 吻長：1.1 cm. 眼径：0.8 cm. 両眼間隔：1.0 cm. 尾柄高：1.2 cm. 背鰭鰭条数：3, 11. 臀鰭鰭条数：3, 6. 胸鰭鰭条数：17. 腹鰭鰭条数：10. 鱗数：37, 6/5. 脊椎骨数：37. 腹部脊椎骨数：20. 背鰭前脊椎骨数：21. 鰓耙数：19.

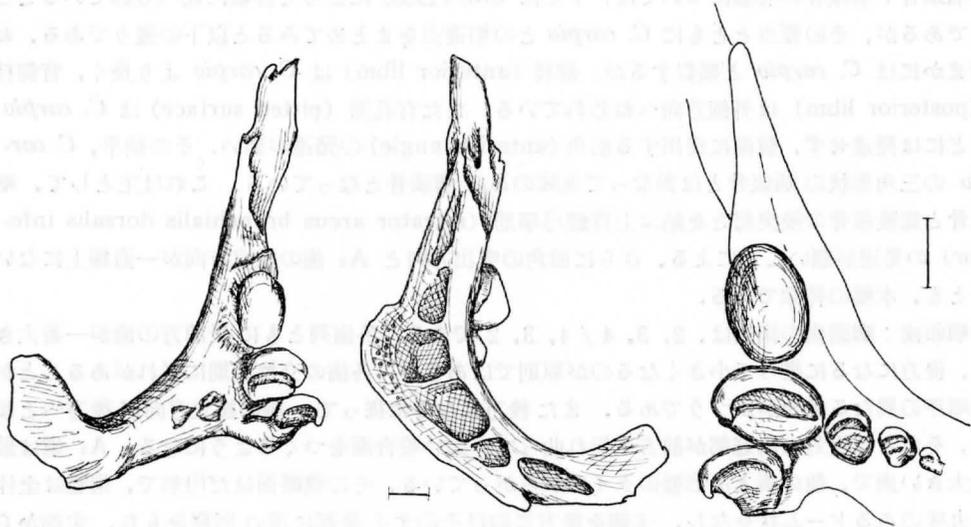


Fig. 2. *Mesocyprinus micristius* (REGAN), left; dorsal view of the left pharyngeal bone, middle; lateral view of the same bone, right; the right pharyngeal teeth.

本種の外形は *C. carpio* と大そう似ているが、*C. carpio* の口が比較的下位よりの端位であるのに対し、本種の口は体軸線上にある端位であることがめだつた相違点である。本種の場合、口器が突出した状態にあっても下方に向かない。口唇は薄い。口ひげは主上顎骨上に2対あって、後位の方が長い。背鰭および臀鰭の棘条は発達しており、その後縁は鋸状になっている。側線鱗の走向は体軸に対して軽く下方に弧を描くのが特徴である。さらに、側線鱗の1つ上位の鱗には黒色素の線があって、側線と並行な一条の線を形成している。

咽頭骨：当標本はすでに左側咽頭歯が割出され、主列の機能歯を残して他の歯は歯胚とともに欠損していた。左側咽頭骨は骨の一部が欠損していたが歯はすべて保存されていた。このような事情から、咽頭骨については左側を、歯は右側のものについて観察した。

本種の咽頭骨は基本的なパターンが *C. carpio* と同じであるが、その各部位の比率にちがいが認められる。以下 *C. carpio* の咽頭骨と比較してみると、本種の咽頭骨は全体に細長くスマートな外形をしており、CHU (1935) に従って咽頭骨/咽頭骨幅の比率をとると、本種が 3.5 であるのに対し、*C. carpio* ではおよそ 1.8 でしかない。これは有孔面の広さのちがいであって、本種ではその発達が悪いことによる。また有孔面下の小窩は、本種の方が大きく数が少ない。今一つの相違点は、前突起から背側枝への背側面 (dorsal surface) の彎曲度が小さく、背側枝が外側方向へねじれていることである。

体長に対する咽頭骨長の比率をみると、両種の間大きな差は認められず、咽頭骨の大きさに両種の差はないものといえる。

咽頭歯：咽頭歯もまた *C. carpio* ときわめて類似しており、一見して区別できるものではない。ところが歯式が $?/3, 1, 1, 1$ と示されるように、4列の歯列をそなえている。伍献文等(1964)によれば、3列の $1, 1, 3/3, 1, 1$ の場合と、本例のように4列、 $1, 1, 1, 3/3, 1, 1, 1$ の場合があるとしている。最外列の D_1 の歯は小型であり、歯の形態も未分化なもので、鈎状の突起をもった円錐形をなし、咬合面の発達が悪い。内側の3列の歯は、*C. carpio* のものとまったく対応しており、ここでも相違点はもっぱら比率上のちがいと細かい形に限られる。

第一に、本種の歯が咽頭骨長と体長の両方に対する大きさの比が、*C. carpio* の場合よりも小さいことである。すなわち、咽頭骨長/ A_2 歯内外径では *C. carpio* よりも 1.5、同じく体長/ A_2 歯内外径では 10.5 小さな値にあって、全体として本種の咽頭歯が *C. carpio* の小型形といえる。各咽頭歯の計測値についてみると、 A_1 歯は前後に偏側な形状を示し、前後径/内外径の比が 1.4 で、*C. carpio* の平均比 1.3 (標準偏差値 0.08) から外れていることがわかる。 A_1 歯を除いては、このような比率上のちがいは認められなかった。

次に咬合面の輪郭についてみると、 A_1 歯は、ほぼ楕円形であって、*C. carpio* の A_1 歯が後方に幅の広い卵円形で、かつ外面が軽い凹面になっているのとは異なる。さらに A_1 歯の歯根部分が細いのも本種の特徴である。 A_2, A_3 歯の咬合面は両者に共通して、歯の内側縁にある鈎状突起の発達が *C. carpio* に比べて強いといえる。なお本標本には、石灰化のすすんだ歯胚が A_1, A_2, A_3, B_1 に認められた。

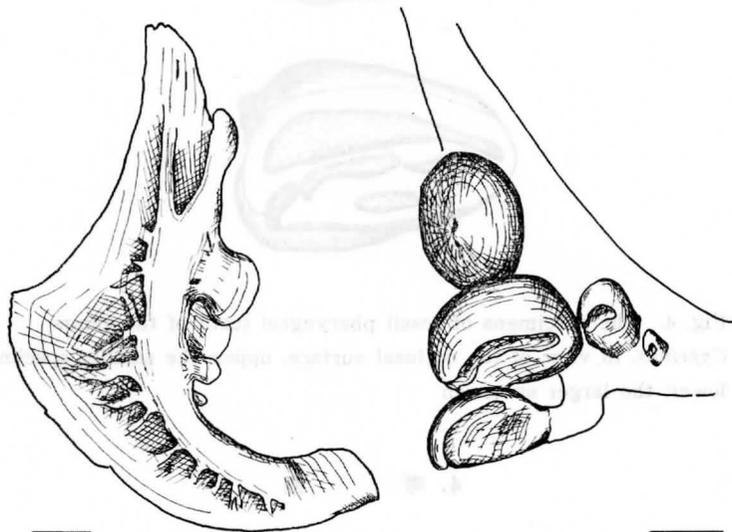


Fig. 3. *Cyprinus carpio* L., left; lateral view of the left pharyngeal bone, right; the right pharyngeal teeth.

3. 瑞浪層群産コイ属の化石咽頭歯 (Text-fig. 4)

ここで扱う化石は、すでに友田(1974)の報告があるので、もっぱら化石咽頭歯の形状についてだけ述べる。化石はあとに述べる理由からコイ属に属する同一種の2個の咽頭歯であり、

ともに右側 A_2 歯と考えられる。化石咽頭歯の全体的な形状は *C. carpio* の A_2 歯に類似するが、次の諸点で異なる。両標本ともに強い咬耗があるものの、*C. carpio* よりは広く平らな咬合面をもつこと。咬合面の内側縁にある鈎状突起の発達が悪いこと。それに歯の内外径/前後径の比に大きなちがいがあがる。すなわち化石の大型標本の方が 1.6、小型標本が 1.7 であるのに対し、現生コイ *C. carpio* の平均値が 1.4 (標準偏差値 0.14) であって、化石種は明かに内外径に長い。これは後外側隅角の外側への突出によるものである。

小型標本の咬合面にある溝の走向をみると、前後に並ぶ 2 本の溝が外側のところで連続しており、コの字状となっている。同標本の髓室蓋をみると、溝と対応した明瞭なコの字状の稜がみられる。その形状から判断してこの稜が第 2 象牙質による肥厚でなく、本来の咬合面上の溝に対応した稜と考えられる。一方大型標本の咬合面は咬耗が強く、咬耗による溝も出現しており、本来の溝の走向を知ることは困難である。それでも小型標本にみられるコの字状の溝の走向を考えるのは無理だと思われる。すなわち、大型および小型の両標本は咬合面の輪郭の形状と比率から、同一種のものと考えられるが、咬合面上の溝の走向にちがいがあるとみられる。*Cyprininae* 亜科の A_2 歯をとってみると、平らな咬合面をもちその上に溝をもつ場合は、現生するすべての種が *Cyprinus* 属に統合されることから、本化石を *Cyprinus* sp. とすることが適切だと考えられる。

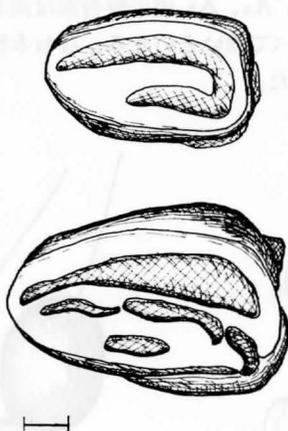


Fig. 4. The specimens of fossil pharyngeal teeth of the genus *Cyprinus*, in view of the occlusal surface, upper; the smaller specimen, lower; the larger specimen

4. 考 察

以上のべてきた 2 種の現生種と 1 種の化石の咽頭歯にみられる特徴をまとめ、歯の形態的分化およびその系統学的意義を評価すると以下の通りである。

1) *Procypris* 属の咽頭歯は特異なものである。歯軸に対しその内側面と外側面の両方にまたがって溝を形成することは、コイ亜科ばかりでなくコイ科全体の歯の分化様式からみて特殊なものである。しかしながら溝のつき方はコイ属にみられる溝と形態学的には相同なものである。よって、本属がコイ亜科の中でもコイ属に近縁であり、かつ歯の形態的分化の初めに特殊化したものであることが、歯に限ってみると考えられる。

2) *Mesocyprinus* 亜属の咽頭歯は *C. carpio* の咽頭歯ときわめて似ており、その限りでは亜属とする必要がないように思われる。ところが本例にみるように4列の歯列をもつ場合があることは、コイ科の咽頭歯の中でも例外的なことであり (CHU, 1935), コイ属の3列の歯列の由来を問題とするうえでも、亜属として区別しておくことは意義のあることと考えている。なお、歯列数や歯数を問題とする場合に、さらに歯の形の問題についても歯胚を考慮しなくてはならない。歯の脱落にともなう欠いていることも多くあるし、咬耗を受ける以前の歯の形を知るうえでも重要だからである。このことは化石の研究にとっても重要であり、常に機能歯と歯胚を区別しなくてはならない。

Mesocyprinus の咽頭歯は *C. carpio* と類似するものの、 A_1 歯は小さく偏側的であること。 A_2 , A_3 歯に鈎状突起が残っていることは、いずれも *C. carpio* への形態的分化の途上に位置しているようにみえる。このことは咽頭骨の形状についても同様に指摘できることで、有孔面の発達が悪く、咽頭骨幅が十分に広がっていないのは、*C. carpio* の三角形の咽頭骨に分化する前段階にあるといえよう。

3) 以上、咽頭歯と咽頭骨の形態的分化程度から3種類のコイを比較したが、瑞浪層群産の化石咽頭歯を単純にこの中に位置づけるのは大そう危険なことである。しかし次の諸点を指摘することができる。化石咽頭歯の咬合面の輪郭はコイ属の範疇に入ること。歯の内側縁にある鈎状突起の分化は、*Mesocyprinus* のレベルよりもすすんでいること。外側面の後外側隅角の外側への突出や、溝の走向パターンの特異性は、ある種の特異化が考えられること。以上のことから、化石を *Cyprinus carpio* とは別種の *Cyprinus* sp. としておくのが適切と考えている。

以上のことから、コイの咽頭歯の形態的分化という問題に対し、現生の近縁種の間で異なった段階の原始形態を保持していることが明らかになった。一方、歴史的にはすでに中新世において、コイ *C. carpio* とは別に特殊化した咽頭歯をもつ種のいたことも明らかとなった。すでに筆者らが報告してきたように、コイが中新世初期には出現していたこと (友田ら, 1973, 1977), そしてその咽頭歯化石にみいだされた特徴から、その基本パターンは中新世以前に形成されたもので、中国産のコイ近縁種はその形成途上の遺存種と考えることができるのである。今後比較発生学の面から、この問題はいつそう明らかとなるであろう。

文 献

- Васнецов, В. В. (1939), Эволюция глоточных Зубов карповых Рыб. Издательство Академии Наук СССР, Москва. 1, p. 436-491.
- 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. Jhon's Univ.*, No. 2, iii+225 p., Pl. I-XXX, 上海.
- 伍献文 等 (1964), 中国鯉科魚類志. 上卷, 1-228 p., Pl. 1-78. 上海科学技術出版社, 上海.
- 小寺春人・中村 喬 (1975), 古琵琶湖層群産コイ属化石について. 地質雑, vol. 81, p. 591-594.
- ・橋本 巖 (1976), コイ咽頭歯の硬組織構造について. 鶴見歯学, vol. 2 (1), p. 59-67.
- MATTHES, H. (1963), A Comparative Study of the Feeding Mechanism of Some African Cyprinidae (Pisces, Cypriniformes). *Bij. Drogen tot de Dierk.* 33, p. 1-36.
- 松原喜代松 (1971), 魚類の形態と検索 I. 石崎書店, 東京.
- 中村守純 (1963), 原色淡水魚類検索図鑑. 北隆館, 東京.

友田淑郎・中島経夫・小寺春人 (1973), 志岐長者原産魚類化石, 第一報. 化石研究会会誌, No. 7, p. 11-20.

—— (1974), 瑞浪群産硬骨魚類化石, 瑞浪市化石博物館報告, No. 1, p. 239-242, Pl. 75-78.

——・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).

参考文献

Baronnet, H. H. (1930) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Journal of Paleontology*, 4, p. 430-431.

Chen, Y. T. (1955) Comparative studies on the dentition and on the phylogeny and their teeth in Chinese *Gomphus* with particular reference to taxonomy and evolution. *Acta Zool. Sinica*, No. 1, p. 1-22.

—— (1957) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 4, p. 33-34.

—— (1958) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 5, p. 33-34.

—— (1962) A comparative study of the feeding mechanism of some African *Gomphus* (Plecoptera). *Acta Zool. Sinica*, vol. 9, p. 1-20.

—— (1971) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 18, p. 33-34.

—— (1972) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 19, p. 33-34.

—— (1973) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 20, p. 33-34.

—— (1974) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 21, p. 33-34.

—— (1975) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 22, p. 33-34.

—— (1976) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 23, p. 33-34.

—— (1977) *Gomphus cyphoides* sp. nov. *Acta Zool. Sinica*, vol. 24, p. 33-34.

Plate

Plate 43

Fig. 1. The specimen of *Procypris rabaudi* (TCHANG) investigated in this paper.

Fig. 2. *Procypris rabaudi* (TCHANG) after WU, H. W. (1964).

Fig. 3. The specimen of *Mesocyprinus micristis* (REGAN) investigated in this paper.

Fig. 4. *Mesocyprinus micristis* (REGAN) after WU, H. W. (1964).

