

ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* の仔稚魚における 歯胚の出現パターン

中島 経夫

520 滋賀県大津市京町 4-1-1 滋賀県教育委員会事務局文化部文化施設開設準備室

The Appearance Pattern of Tooth Germs in the Round Crucian Carp, *Carassius auratus grandoculis*

Tsuneo Nakajima

Lake Biwa Museum Project Office, Shiga Prefecture Board of Education,
4-1-1 Kyomachi, Otsu 520, Japan

Cyprinid fishes generally replace their teeth alternately and cephalad. The larvae of *Carassius auratus grandoculis* also replace their teeth alternately and cephalad, in a pattern of 4-2-3-1-. However, adults of *Carassius* species replace their teeth from anterior to posterior, in a pattern of 1-2-3-4-1-. So I analyzed the appearance pattern of tooth germs in larvae and juveniles in *Carassius auratus grandoculis*. At stage 5 of the post-larval period, developmental difference is made between both sides. In the pharyngeal dentition on one side developing poorly, the anterior tooth on the fifth replacement wave, tooth ₄[An2] appeared later than the central teeth on following replacement wave, tooth ₅[Po1]. Moreover, the anterior tooth on the seventh replacement wave, tooth ₆[An2], appeared later than the central teeth on the following replacement wave, tooth ₇[Po1], on both sides. The reverse of tooth germ appearance between anterior teeth and central teeth makes a change of replacement pattern from 4-2-3-1-4 to 1-2-3-4-1-. The change of replacement pattern is caused by the confusion of tooth germs of anterior teeth on both sides. *Mylopharyngodon piceus* and *Cyprinus carpio* make a change of replacement patterns in the early juvenile period, too. This change of replacement pattern may be a specialized character among the subfamily Cyprininae.

コイ科魚類の咽頭歯系は生涯を通して歯が交換する多生歯性である。その交換パターンは1つおきの位置に後から前に向って次々に歯胚が現れ、その順に、機能歯が脱落する(Evans and Deubler, 1955; Nakajima, 1979; Nakajima et al., 1981, 1983)。このパターンは、Edmund(1960, 1962)が示した、多生歯性の脊椎動物で一般的に見られるものである。ところが、フナ属 *Carassius* の成魚では、一般的のコイ科魚類とは異なり歯胚が前から後に向って順に現れ、その順に歯が交換する(Nakajima et al., 1986)。しかし、仔魚期の初めには、歯胚は1つ置きの位置に後から前に向って現れる(Nakajima, 1984)。仔魚から成魚にかけての交換パターンの変化がどの時期にどのようにして起るのかはまだわかつていない。そこで、この問題を明らかにするために、仔魚期から稚魚期にかけての歯胚の出現パターンを詳しく解剖した。

材料と方法

解剖に用いたニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* は、滋賀県湖北町石川のニゴロブナの産卵のあった水田のなかで、1977年の6月から7月にかけて採集された仔稚魚である。標本はホルマリン10%水溶液で固定、保存した。

ホルマリン水溶液の中で保存されていた仔稚魚を、1% KOHで透明化し、アリザリン・レッドSで染色した。咽頭骨、定着歯、および歯胚を周囲の軟組織とともに頭部から取りはずし、100%グリセリン中に保存し、観察に供した。解剖に用いた標本は、標準長6.3mmから12.5mmまでの仔稚魚40個体である。なお標準長は、吻端から脊索の後端まで、あるいは下尾軸骨(hypurals)の後端までを計測した。

発生段階は、Nakajima(1979)にしたがい、仔魚期を7

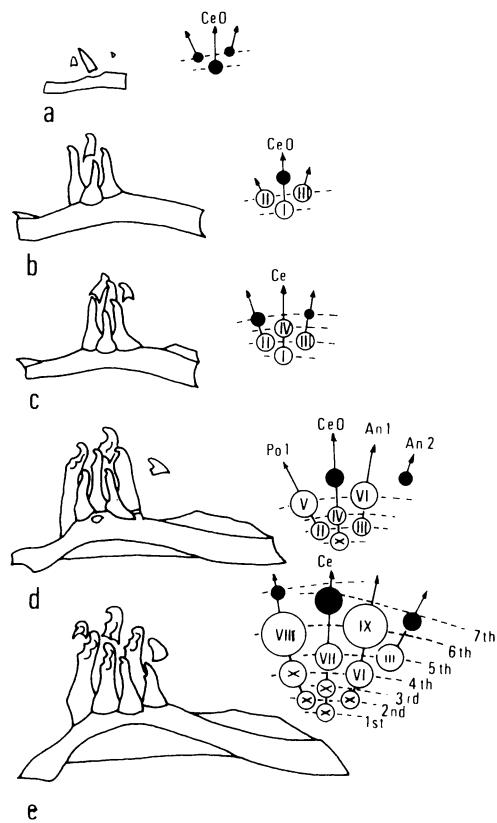


Fig. 1. Development of the larval dentition in *Tribolodon hakonensis* (after Nakajima, 1984).

段階に区分した。段階1と2が卵黄を持っている仔魚前期、段階3から7までが卵黄が吸収され、膜鰓が残る仔魚後期である。

仔魚の咽頭歯系に関する用語

咽頭歯の発生についての用語は、Nakajima (1979, 1984, 1987, 1990) や Nakajima and Yue (1989) などにしたがうが、用語が複雑なので簡単に説明しておく。

コイ科魚類の咽頭歯系は、仔魚期と稚魚期以後では歯の配列の仕方などに大きな違いがある。仔魚期の咽頭歯系は、代生歯の歯胚が順次内側に現れ、外側の機能歯が脱落する前に咽頭骨に定着する。その結果、複数列の咽頭歯系となっている (Fig. 1)。Nakajima (1979) は、これを仔魚歯系 (larval dentition) と呼び、一般の歯式で表現される咽頭歯系を成魚歯系 (adult dentition) と呼んで区別した。一般にコイ科魚類の咽頭歯系は、仔魚期の終りから稚魚期の初めにかけて、仔魚歯系から成魚歯系に変

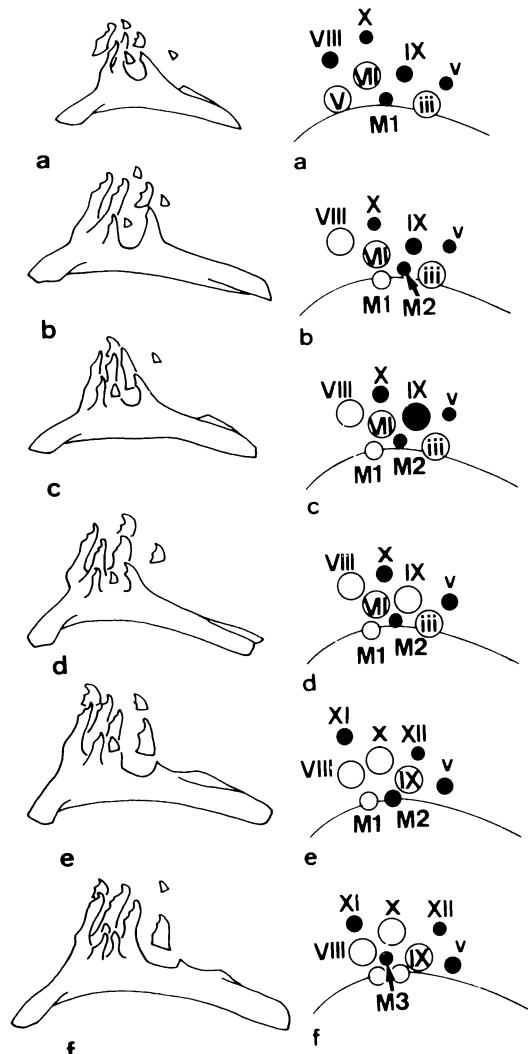


Fig. 2. Formation of the minor row in *Tribolodon hakonensis* (after Nakajima, 1990).

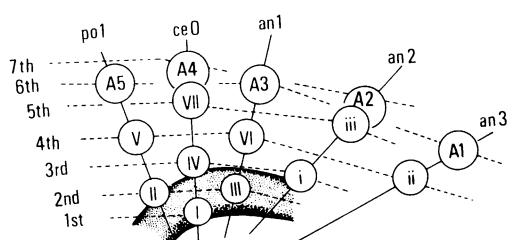


Fig. 3. Appearance and distribution of larval teeth in cyprinid larvae (after Nakajima, 1979).

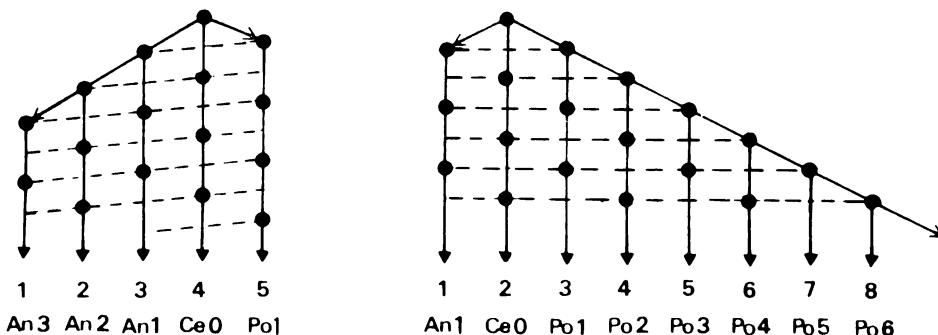


Fig. 4. Appearance of tooth germs in cyprinid (left) and cobitid and catostomid (right) larvae and juveniles (after, Nakajima, 1987).

る (Nakajima, 1984)。

成魚歯系に変る頃、複数列の成魚歯系をもつコイ科魚類では、仔魚歯系とは別系統の副列の歯胚が外側に現れ副列を形成する (Fig. 2; Nakajima, 1979, 1984, 1990)。この時期の咽頭歯系は、歯が混み合ったり、逆に定着歯がほとんどなくなったりする。また、咽頭骨も脱落歯の跡などで多孔性となっている。最初の副列歯の歯胚が現れ、副列が形成され成魚歯系が完成するまでのこのような状態の咽頭歯系を移行歯系 (transitional dentition) と呼んでいる (Nakajima, 1979)。

コイ科魚類では、あたかも波が進むように 1 つ置きの位置に後から前に向って歯が現れる。この同一世代の歯を出現させる“波”を交換波 (replacement wave) という。第 1 交換波が偶数位、第 2 交換波が奇数位というように、偶数位に歯を現す交換波と奇数位に歯を現わす交換波が交互に現れる。この交互に現れる複数の交換波の歯が同時に骨に定着するので、仔魚歯系は複数列となる。ホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* など一般のコイ科魚類では、このパターンが成魚歯系の主列にそのまま引継がれ、4-2-5-3-1-4- という周期で歯が交換する。した

Table 1. Four types of cyprinid larval dentitions according to variation of anterior tooth appearance.

Type	Teeth appeared and tooth position in the adult dentition					Type	Teeth appeared and tooth position in the adult dentition			
A-type	A5	A4 o[Ce0]	A3 1[Po1]	A2 2[Ce0]	A1 3[Po1]	C-type	A4 1[Po1]	A3 o[Ce0]	A2 1[An1]	A1 2[An2]
B-type	A5	A4 o[Ce0]	A3 1[Po1]	A2 2[Ce0]	A1 3[Po1]	D-type	A4 1[Po1]	A3 o[Ce0]	A2 1[An1]	A1 2[An2]

Table 2. Dentitions of 40 individuals of *Carassius auratus grandoculis* observed in the study. Symbols: circle, ankylosed teeth; cross, shedding teeth; numbers, tooth germs in order of development.

Standard length (mm)	Stage	Side	Teeth and developmental order of tooth germs														
			0[Ce0]	1[Po1]	1[An1]	2[Ce0]	2[An2]	3[Po1]	3[An1]	4[Ce0]	4[An2]	5[Po1]	5[An1]	6[Ce0]	6[An2]	7[Po1]	7[An1]
6.3	4	Right	○	○	○	○		1	2								
		Left	○	○	○	○		1	2								
6.4	4	R.	○							1	2						
		L.	○							1	2						
6.5	4	R.	○							1	2						
		L.	○							1	2						
6.7	4	R.	○							1	2						
		L.	○							1	2						
7.2	5	R.	○							○	1	2	3	4			
		L.	○							○	1	2	2				
7.3	5	R.	○							○	1	2	3	4			
		L.	○							○	1	2	2				
7.4	5	R.	○							○	1	2	3				
		L.								○	1	2	1				
7.8	5	R.								○	1	2	1				
		L.								○	1	2	1				
7.9	5	R.								○	1	2	1	3			
		L.								○	2	1					
8.0	5	R.								○	1	2	1				
		L.								○	2	1					
8.1	5	R.								○	1	2	1	3			
		L.								○	1	2	1				
8.2	5	R.								○	1	2	1				
		L.								○	1	2	1				
8.3	5	R.								○	1	2	1	3			
		L.								○	2	1					
8.3	5	R.								○	1	2	1				
		L.								○	1	2	1				
8.7	5	R.								○	1	2	1	2			
		L.								○	2	1	1				
8.8	6	R.								○	1	2	1	3			
		L.								○	2	1	1				
8.8	6	R.								○	2	1	2	3			
		L.								○	1	2	1				
9.0	6	R.								○	2	1	2	3			
		L.								○	1	2	1				

中島：ニゴロアナ仔稚魚の歯胚出現

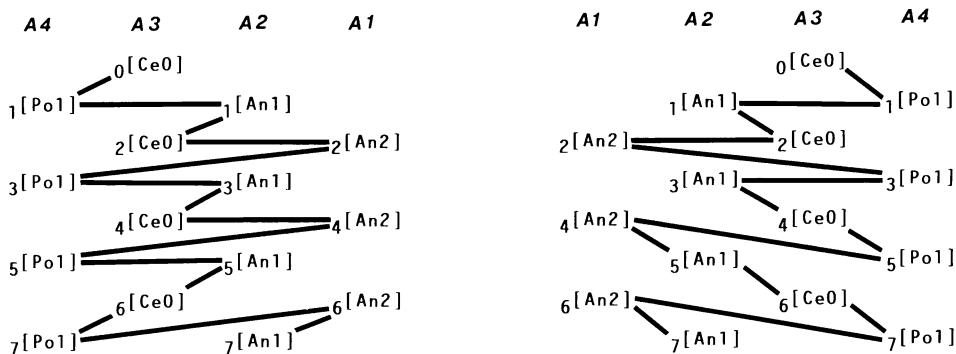


Fig. 5. Appearance order of tooth germs in *Carassius auratus grandoculis*. There are two patterns, one for the dentition developing more rapidly (left) and the other for the dentition in which the development is retarded (right).

がって、成魚歯系の主列は、複数の交換波の歯で構成されているわけで、言い換えるならば、複数列の歯が見かけ上1列に並んでいるにすぎない (Fig. 3; Nakajima, 1979).

第1交換波には1歯のみが現れる。この位置を Ce0 とする。それより前の位置を前に向かって順に、An1, An2, An3, …, 後の位置も後に向かって順に Po1, Po2, Po3, …, とする。ただし、コイ科魚類では Po2 以降の位置に歯は現れず、ドジョウやサッカーコーでは An2 以降の歯は現れない (Fig. 4; Nakajima, 1987)。両者に共通する Po1, Ce0, An1 の3つの位置の歯を中心歯 (central teeth) という。コイ科のみに現れる中央歯より前の位置 (An2, An3, …) の歯を、前方歯 (anterior teeth), ドジョウやサッカーコーのみに現れる中央歯より後の位置 (Po2, Po3, …) の歯を、後方歯 (posterior teeth) と呼ぶ。コイ科魚類は種によって多様な成魚歯系をもつが、仔魚歯系に大きな相違はない。特に、中央歯の出現パターンにはまったく変異がみられず、前方歯にのみ変異が見られる。この変異によって、仔魚歯系は A から D 型の4つのタイプに分けられている (Table 1)。また、成魚歯系主列の歯数は、どのタイプの仔魚歯系をもつかによって決定される (Nakajima, 1984)。

仔魚歯系の個々の歯は、位置 (r) と交換波 (n) によって、 $n_{-1}[r]$ という式で表現される (Nakajima, 1984)。たとえば、 $o[Ce0]$ は最初の歯、つまり、位置 Ce0 の第1交換波の歯である。この番号は成魚歯系の歯にも使えるが、一般に成魚歯系では、何世代目の歯であるか同定できない。

結果

標準長 6.3 mm の個体から、咽頭骨と咽頭歯がアリザリン・レッド S で染色された。このとき、 $o[Ce0]$, $1[Po1]$, $1[An1]$, $2[Ce0]$ の4歯がすでに、両側とも骨に定着していた。さらに、 $2[An2]$ と $3[Po1]$ の2つの歯胚が見られた。2つの歯胚では、 $2[An2]$ の方が発達していた。標準長 6.3 mm から 12.5 mm までの40個体について、咽頭歯系の状態を Table 2 に示した。両側とも An3 の位置に歯が現れず、An2 の最初の歯が $2[An2]$ であることから、仔魚歯系は、Nakajima (1984) の記述したとおり C 型である。

歯胚の出現順序は、 $2[Ce0]$ までの4歯は、アリザリン・レッド S で初めて染色される標準長 6.3 mm の個体で、すでに定着していたので、歯胚の出現順序を判断することができない。しかし、ウグイ *Tribolodon hakonensis* など一般のコイ科魚類の例 (Nakajima, 1984) から、 $o[Ce0]$, $1[Po1]$, $1[An1]$, $2[Ce0]$ の順で歯胚が現れると考えられる。標準長 6.7 mm までの4個体については、左右対称的に歯が定着し歯胚が見られた。また、その歯胚の発達程度から各交換波ごとに後から前に向って歯胚が現れることがわかる。標準長 7.2 mm 以上の個体 (36 個体) からは、定着歯の状態、歯胚の数など、左右側の咽頭歯系に発達程度の相違が見られ、22 個体では左側に、14 個体では右側に、咽頭歯系の発達程度に遅れが生じていた。遅れている片側では、第5交換波の前方歯 $4[An2]$ の歯胚の出現が遅れ、次ぎの交換波の後方の中央歯 $5[Po1]$ と逆転していた。第7交換波では、両側とも前方歯 $6[An2]$ の歯胚の出現に遅れが生じ、次ぎの交換波の後方の中央歯 $7[Po1]$ と逆転していた。

仔魚歯系の歯胚の出現パターンを、歯胚の出現順序が判断できる第4交換波以降について、成魚歯系の位置で表現してみる。Po1が成魚歯系のA4, Ce0がA3, An1がA2, An2がA1の位置に相当するから、発達の早い片側では、4-2-3-1-4-2-3-4-1-2-の順になり、遅れている片側では、4-2-3-4-1-2-3-4-1-2-の順になっている。第1交換波から第3交換波までは、3-4-2-3-1であると思われる所以、両側とも初めは1つ置きに後から前に向かうパターン(4-2-3-1-4-)で歯が交換し、前方歯(An2の位置)の遅れから、順に前から後に向かうパターン(1-2-3-4-1-)に変っていることがわかる(Fig. 5)。

考 察

本種の仔魚歯系は、左右側ともC型であるが、標準長7.2 mm以上の個体では、咽頭歯系の発達の程度の差において左右不对称になっている。咽頭歯系の発達の程度が左右で異なる例は、ウグイで知られている(Nakajima, 1990)。ウグイの仔魚歯系は、左側には₃[An3]がないD型、右側には₂[An2]とAn3の位置の歯が現れないB型のB-D型の仔魚歯系をもつ(Nakajima, 1990)。

ところで、Edmund (1960)の歯列説(Zahnreihe theory)に対し、Osborn (1971)は、発生しつつある歯胚は次ぎの歯胚の発生を阻害するという阻害説(inhibition theory)を提唱した。阻害説にしたがうならば、ウグイにおいて₂[An2]や₃[An3]が現れないことは、その後の交換波の歯胚が早くに現れるこを意味する。事実、咽頭歯系の発達は右側が早く(Nakajima, 1990)、成魚歯系でも右側の方が歯の交換頻度が高くなっている(Nakajima et al., 1983)。

ニゴロブナの場合、ウグイと違って左右側で出現する歯に違いがない。しかし、標準長7 mmぐらいの時期に、原因は明らかでないが、左右側のいずれかが先に₄[An2]の歯胚を発生させる。先に現れた₄[An2]の歯胚の影響が反対側におよび、反対側の₄[An2]の歯胚の発生を遅らせるのではないかと考えられる。その結果、発生が遅れた片側では、歯胚の出現順序が逆転し、₅[Po1]がさきに現れることになる。遅れて現れた₄[An2]の歯胚の影響が、今度は逆に、早く発生が進んでいる片側にもおよび、₆[An2]と₇[Po1]の間に逆転を引起している。このようにして、前から後へ順に歯胚が現れるパターンができる。ひとたび前から後に向う歯胚の出現パターンができるると、その後はその順序にしたがうことになり、成魚においてもそのパターンは変わらない。

このように、前から後に向う交換パターンに変る例は、本種の他にも知られている。アオウオ *Mylopharyngodon piceus* では、左右で出現する歯に違いがあり、仔魚歯系はD-A型である(中島・楽, 1990, 日本魚類学会第23回年会講演要旨)。したがって、左側に₂[An2]や₃[An3]が現ないので、第5交換波から歯胚の現れる時期が右側よりも早くなる。その結果、左側の咽頭歯系の発達が遅れてくる。とくに、前方歯の第5交換波の₄[An2]は、次ぎの交換波の2つの中央歯、₅[Po1]と₆[An1]と逆転している。右側でも第7交換波の前方歯₆[An2]が、次ぎの交換波の2つの中央歯、₇[Po1]と₈[An1]と逆転している。その後、両側とも前方歯の出現の遅れが著しくなり、一般のコイ科魚類とは異なるパターンの交換をくりかえす(中島・楽, 1990)。本種とアオウオで見られる前方歯の出現の遅れと、次ぎの交換波の中央歯との逆転は、左右側の前方の歯の混み合いによって説明することができる。

さらに、コイ *Cyprinus carpio* でも交換パターンが稚魚期に変っている。コイの稚魚歯系は、ニゴロブナと同じC-C型で、歯族(tooth family)数が4であり、成魚の主列歯数3と一致しない(小寺, 1982; Nakajima, 1984)。Po1の位置の歯が第8交換波までの4世代の歯は出現するが、第10交換波から歯胚が現れない(小寺, 1982)からである。小寺(1982)によれば、第2交換波から第9交換波までの歯胚の出現順序は、4-2-3-1-4-という1つ置きの後から前へ向ったパターンであり、第9交換波からは、3-1-2-3-1-2-3-となり、前から後へという順になっている。

コイ亜科に含められると考えられるアオウオ(中島・楽, 1990)やコイ、フナ属において、咽頭歯の交換パターンが前から後に変ることが注目される。この特徴はコイ亜科魚類の共通の特徴である可能性がある。

謝 辞

標本の採集にあたって、お世話をなった滋賀県浅井郡湖北町の漁業者、故石川忠昭氏に哀悼を込めて深謝の意を表する。

引 用 文 献

- Edmund, A. G. 1960. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrate. Roy. Ont. Mus., Life Sci. Div., Contr. 52: 1-190.
Edmund, A. G. 1962. Sequence and rate of tooth replacement in the Crocodilia. Roy. Ont. Mus., Life Sci.

- Div., Contr. 56: 1-42.
- Evans, H. E. and E. E. Deubler, Jr. 1955. Pharyngeal tooth replacement in *Semotilus atromaculatus* and *Clinostomus elongatus*, two species of cyprinid fishes. Copeia, 1955: 31-41.
- 小寺春夫. 1982. コイ咽頭歯の形態分化に関する研究. 鶴見歯学, 8: 179-212.
- Nakajima, T. 1979. The development of the pharyngeal dentition in a Japanese cyprinid fish, *Gnathopogon coerulescens*. Copeia, 1979: 22-28.
- Nakajima, T. 1984. Larval vs. adult pharyngeal dentition in some Japanese cyprinid fishes. J. Dent. Res., 63: 1140-1146.
- Nakajima, T. 1987. Development of the pharyngeal dentition in the cobitid fishes, *Misgurnus anguillicaudatus* and *Cobitis biwae*, with a consideration of evolution of cypriniform dentitions. Copeia, 1987: 208-213.
- Nakajima, T. 1990. Morphogenesis of the pharyngeal teeth in the Japanese dace, *Tribolodon hakonensis*. J. Morph., 204: 1-9.
- Nakajima, T., M. Sugitou, M. Nakahara and M. Ozaki. 1981. An analysis on the pattern of tooth replacement in the cyprinid fish, *Rhodeus ocellatus ocellatus*. Jpn. J. Oral. Biol., 23: 893-895.
- Nakajima, T., H. Yoshida, B. Sone and Y. Hotta. 1983. Replacement pattern of the pharyngeal teeth in cyprinid fish, *Tribolodon hakonensis*. Jpn. J. Oral. Biol., 25: 801-803.
- Nakajima, T., H. Yoshida, Y. Hotta and B. Sone. 1986. Tooth replacements in the crucian carps, the genus *Carassius* of the family Cyprinidae. Jpn. J. Oral. Biol., 28: 37-374.
- Nakajima, T. and P.-Q. Yue. 1989. Development of the pharyngeal teeth in the big head, *Aristichthys nobilis*. Japan. J. Ichthyol., 36: 42-47.
- Osborn, J. W. 1971. The ontogeny of tooth succession in *Lacerta vivipara* Jacquin (1987). Proc. R. Soc. Lond., Ser. B, 179: 261-289.

(Received August 12, 1990; accepted May 17, 1991)