

タモロコ咽頭歯の形態分化

佐藤智之¹・木戸裕子²・濱口浩之²・中島経夫³

¹〒525-0001 滋賀県草津市下物町1091 琵琶湖博物館気付 宮津エネルギー研究所水族館

²〒525-0001 滋賀県草津市下物町1091 琵琶湖博物館気付 株式会社新洲

³〒525-0001 滋賀県草津市下物町1091 滋賀県立琵琶湖博物館

(1999年8月10日受付；2000年6月19日改訂；2000年7月10日受理)

キーワード：Gnathopogon, カマツカ亜科, 咽頭歯, 発生

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2000

Tomoyuki Sato, Yuko Kido, Hiroyuki Hamaguchi and Tsuneo Nakajima*. 2000. Morphological differentiation of the pharyngeal teeth in *Gnathopogon elongatus elongatus*. *Japan. J. Ichthyol.*, 47(2): 109–114.

Abstract The appearance sequence of calcified germ teeth and morphological changes in pharyngeal teeth of *Gnathopogon elongatus elongatus* larvae and juveniles, obtained from artificially fertilized eggs of fish caught in a canal in Nagahama City, facing Lake Biwa, are described. The appearance sequence of calcified germ teeth was similar to those in *G. caerulescens*, both species exhibiting the so-called “A-type” pattern. Morphological changes in the pharyngeal teeth were divided into six stages, the first five being similar to comparable stages in *Mylopharyngodon piceus*. However, teeth at the sixth stage differed from those in *M. piceus*, the latter being characterized by a smooth grinding surface.

*Corresponding author: Tsuneo Nakajima, Lake Research Section, Lake Biwa Museum, 1091 Oroshimo-cho, Kusatsu, Shiga, 525-0001 Japan (E-mail: nakajima@lbm.go.jp)

多くの生歯性であるコイ科魚類の咽頭歯は、交換を繰り返して、単純な形態の円錐歯から、種に特有な形態をもつ咽頭歯に変わっていく。この形態変化の過程が系統解析に有効であることが指摘されている (Vasnecov, 1939; 小寺, 1982; Nakajima and Yue, 1989; Nakajima, 1990)。従来、タモロコ属 *Gnathopogon* はカマツカ亜科 Gobioninae に含められていたが (例えば、伍ほか, 1977), Hosoya (1986) が定義したカマツカ亜科からは外され、バルブス亜科に分類されている。また、日本産タモロコ属は、ホンモロコ *G. caerulescens* とタモロコ *G. elongatus elongatus* の2種があり、西日本に広く分布するタモロコから琵琶湖においてホンモロコが分化したとされ、琵琶湖では両種の間に諸形質に形質置換が生じていることが指摘されている (細谷, 1987)。咽頭歯においても琵琶湖ではタモロコとホンモロコの形質は極端に相違し

ているが、他水系のタモロコでは琵琶湖産両種の中間的な形態であるとされている (中島, 1994)。本研究では、琵琶湖産タモロコの咽頭歯の形態形成を明らかにした。

材料と方法

滋賀県長浜市大辰巳の琵琶湖に通じている水路で採集されたタモロコ (琵琶湖博物館登録番号: LBM1210013701~1210013704) を親魚として、人工採卵し、孵出した仔魚を飼育し、仔稚魚標本 (LBM1210013705~1210013720) を作成した。仔稚魚標本から63個体をほぼ体長別に抽出し、咽頭歯観察用の標本 (LBM1210015081~1210015101)とした。なお、体長は万能投影機を用いて吻端から脊索の後端までを測定した。

咽頭歯観察用の標本は、1%KOH水溶液1000 ml にアリザリンレッド・アルコール飽和溶液1.5 ml

を滴下した染色液で染色した。染色された仔稚魚標本から、実体顕微鏡下で咽頭骨を周辺の軟組織とともに摘出し、機能歯、発生途中の歯胚の配置や分布を観察した。

電顕用試料は、摘出した咽頭骨を1%オスミウム酸で再固定し、歯胚とともに軟組織を除去し、アルコールシリーズで脱水し、アセトンに移して風乾した。乾燥標本は、電顕用試料台にのせ、イオンスパッターで金をコーティングし、走査型電子顕微鏡(JSM-5800)で観察した。これら標本の一部は咽頭歯乾燥標本(LBM1210013721~1210013723, LBM1210014078~1210014080)として保管した。

仔魚期の歯および歯胚の同定は、歯の配置、分布パターン、大きさ、形から同定した。用語および歯種名、歯の位置名は、Nakajima(1979, 1984, 1987, 1990, 1991), 中島ほか(1986)に従った。仔魚歯系の歯の位置については、最初の歯の位置をCe0とし、それより前に向かって、An1, An2, An3とし、後ろに向かって、Po1とした。また、歯種名については、rの位置のn番目の交換波上の歯を,_{n-1}[r]と表記した。

結果

歯胚の出現パターン

歯胚は、前期仔魚の（体長4.5 mm）からアリザリンで染まり、後期仔魚（体長4.8 mm）から咽頭骨に定着した。この時、₀[Ce0]歯と₁[Po1]歯が咽頭骨に定着し、₁[An1]歯が定着寸前であった。₂[Ce0]歯は歯胚の状態であった。体長9.3 mmで副列歯の歯胚が現れ、移行歯系にかわり、後期仔魚の終わりぐらい（体長11.6 mm）までには副列が完成し、成魚歯系になった。

歯胚の出現パターンは、第1交換波に₀[Ce0]歯、第2交換波に₁[Po1]歯、₁[An1]歯、第3交換波に₂[Ce0]歯、₂[An2]歯、第4交換波に₃[Po1]歯、₃[An1]歯、₃[An3]歯、第5交換波に₄[Ce0]歯、₄[An2]歯、第6交換波に₅[Po1]歯、₅[An1]歯、₅[An3]歯が現れ、Nakajima(1984)のA型の仔魚歯系に見られる歯胚出現パターンであった(Fig. 1)。個々の歯は、第1交換波から順に現れ、同一交換波上では、後方位が早く、前方位が遅く現れた(Table 1)。

咽頭歯の形態形成

A5歯族の歯 最初の₁[Po1]歯は、後方に湾曲

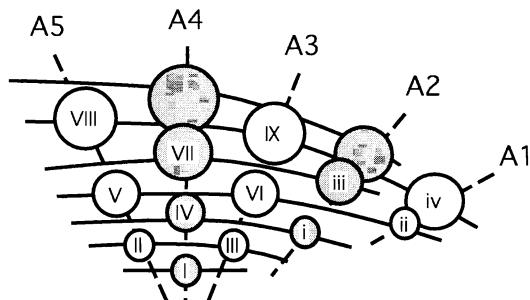


Fig. 1. The pattern of appearance of tooth germs in larvae and juveniles of *Gnathopogon elongatus elongatus*. Solid lines show replacement waves, and broken lines show tooth families. Teeth: I, tooth ₀[Ce0]; II, tooth ₁[Po1]; III, tooth ₁[An1]; IV, tooth ₂[Ce0]; i, tooth ₂[An2]; V, tooth ₃[Po1]; VI, tooth ₃[An1]; ii, tooth ₃[An3]; VII, tooth ₄[Ce0]; iii, tooth ₄[An2]; VIII, tooth ₅[Po1]; IX, tooth ₅[An1]; iv, tooth ₅[An3].

した円錐歯である(Fig. 2-a)。2代目の歯である₃[Po1]歯は歯頸部がねじれ、咬合面がやや外側を向く。歯冠先端に歯鈎があり、その基部からやや外側を向く窪んだ咬合面がある。咬合縁に小突起がある(Fig. 2-b)。3代目の歯である₅[Po1]歯は歯頸部のねじれが著しくなり、外側咬合縁が前縁に、内側咬合縁が後縁になる(Fig. 2-c)。4代目の₇[Po1]歯は、咬合面がやや広がり、咬合縁の小突起が顕著になる(Fig. 2-d)。体長13.0 mmの稚魚では、A5歯(₀[Po1]歯)は、さらに大きくなる(Fig. 2-e)。体長17.8 mm, 21.6 mmの稚魚では、A5歯の咬合面は広がり、ヘラ状の歯冠を呈する。咬合面上には小突起列が見られる(Fig. 2-f, Fig. 3-a)。成魚では、咬耗を激しく受ける歯が多い。咬耗を受けていないA5歯は、相対的に咬合面が狭くなり、咬合面上の小突起列は目立たない(Fig. 3-b)。

A4歯族の歯 最初の₀[Ce0]歯と2代目の₂[Ce0]歯は後方に湾曲した円錐歯である(Fig. 2-a)。しかし、個体によっては、₂[Ce0]歯に後方に向いた咬合面が形成され、小突起が見られることもある(Fig. 2-b)。3代目の₄[Ce0]歯は歯頸部がねじれ、咬合面がやや外側を向く。内外側の両咬合縁に小突起が見られる(Fig. 2-b)。4代目の₆[Ce0]歯では、歯頸部のねじれが顕著になり、咬合面が外側を向く(Fig. 2-c, d)。体長13.0 mmの稚魚では、A4歯(₁₀[Ce0]歯)の咬合面がやや広がる(Fig. 2-e)。体長17.8 mmでは、歯が大きくなる(Fig. 2-f)。21.6 mmの稚魚では、咬合面が広がり、歯冠がヘラ状にな

る (Fig. 3-a). 成魚の A4 歯は、 A5 歯と同じような形状をしているが、 A5 歯に比べて咬合面が狭い (Fig. 3-b).

A3 歯族の歯 最初の ${}_1[An1]$ 歯は後方に湾曲した円錐歯である (Fig. 2-a). 2代目の ${}_3[An1]$ 歯には溝状に窪んだ咬合面が形成される。咬合面は後方を向く。内外側の両咬合縁には小突起が並ぶ (Fig. 2-b). 3代目の ${}_5[An1]$ 歯はやや歯頸部がねじれ、咬合面がやや外側を向く (Fig. 2-c). 4代目の ${}_7[An1]$ 歯の形状も ${}_5[An1]$ 歯と変わらない (Fig. 2-d). 体長 13.0 mm の稚魚では、 A3 歯 (${}_5[An1]$ 歯) は歯冠が大きくなり、咬合面の前縁は前方に凸に湾曲し、後縁が不明瞭になるが、歯頸部が著しくねじれることはない (Fig. 2-e). 体長 17.8 mm の稚魚の A3 歯も同様の形状である (Fig. 2-f). 体長 21.6 mm の稚魚では、咬合面がやや広がる (Fig. 3-a). 成魚では、歯冠先端に鈍い大きな歯鉤があり、咬合面は相対的に狭くなる。咬合面の小突起は目立たない (Fig. 3-b).

A2 歯族の歯 1代目の ${}_2[An2]$ 歯、2代目の ${}_4[An2]$ 歯、3代目の ${}_6[An2]$ 歯とも後方に湾曲した円錐歯である (Fig. 2-b, d). 体長 13.0 mm の稚魚では、 A2 歯 (${}_8[An2]$ 歯) は後方に向く咬合面が形成され、内外側の両咬合縁に小突起が並ぶ (Fig. 2-e). 体長 17.8 mm、体長 21.6 mm の稚魚の A2 歯の形状も同様である (Fig. 2-f, Fig. 3-a). 成魚でも、 A2 歯は後方に向く窪んだ咬合面が見られる (Fig. 3-b).

A1 歯族の歯 1代目の ${}_3[An3]$ 歯、2代目の ${}_5[An3]$ 歯、体長 13.0 mm の稚魚の A1 歯 (${}_7[An3]$ 歯) は、ともに後方に湾曲した円錐歯である (Fig. 2-b, c, e). 体長 17.8 mm や 21.6 mm の稚魚の A1 歯には、後方に向く小さな咬合面が見られる (Fig. 2-f, Fig. 3-a). 成魚の A1 歯は円錐歯状で、咬合面があっても小さく後方を向いている (Fig. 3-b).

副列歯 副列歯の歯胚は体長 9 mm をこえると出現し、体長 11.6 mm をこえると多くの個体で副列歯が咽頭骨に定着する。11.6 mm の仔魚では後方に湾曲した円錐歯である (Fig. 2-c). 11.9 mm の仔魚では、後方に向いた咬合面が形成される (Fig. 2-d). 稚魚でも同様である。成魚では、 B2 歯の咬合面がやや外側を向くが、 B1 歯の咬合面は後方をむいたままである。

考 察

琵琶湖産タモロコの咽頭歯の発生にともなう形態分化の過程は、下記の 6 つの段階に分けることができる。

段階 1：先端が後方に向かって湾曲した円錐歯。 ${}_0[Ce0]$ 歯、 ${}_1[Po1]$ 歯、 ${}_1[An1]$ 歯、 ${}_2[Ce0]$ 歯、 ${}_2[An2]$ 歯、 ${}_3[An3]$ 歯、 ${}_4[An2]$ 歯、 ${}_5[An3]$ 歯、 ${}_6[An2]$ 歯、 ${}_7[An3]$ 歯、仔魚の B 列歯。

段階 2：歯冠先端に歯鉤を持った後方を向く咬合面をもつ歯。 ${}_2[Ce0]$ 歯、 ${}_3[An1]$ 歯、 ${}_8[An2]$ 歯、稚魚および成魚の A2 歯と A1 歯、仔魚から稚魚にか

Table 1. Period, expressed in terms of fish growth, from appearance to fusion to bone of each calcified tooth germ in the larval dentition of *Gnathopogon elongatus elongatus*

Replacement waves	Teeth	Appearance of calcified tooth germ (fish SL in mm)	Fusion to bone of tooth germs (fish SL in mm)
1st replacement wave	${}_0[Ce0]$	—	4.8
2nd replacement wave	${}_1[Po1]$ ${}_1[An1]$	— 4.8	4.8 5.7
3rd replacement wave	${}_2[Ce0]$ ${}_2[An2]$	4.8 5.7	6.4 7.0
4th replacement wave	${}_3[Po1]$ ${}_3[An1]$ ${}_3[An3]$	6.2 6.9 7.0	7.6 8.2 8.6
5th replacement wave	${}_4[Ce0]$ ${}_4[An2]$	8.2 8.6	9.2 9.5
6th replacement wave	${}_5[Po1]$ ${}_5[An1]$ ${}_5[An3]$	9.2 9.3 10.2	10.2 10.4 10.8

—, fish of smaller SL than 4.8 mm not examined.

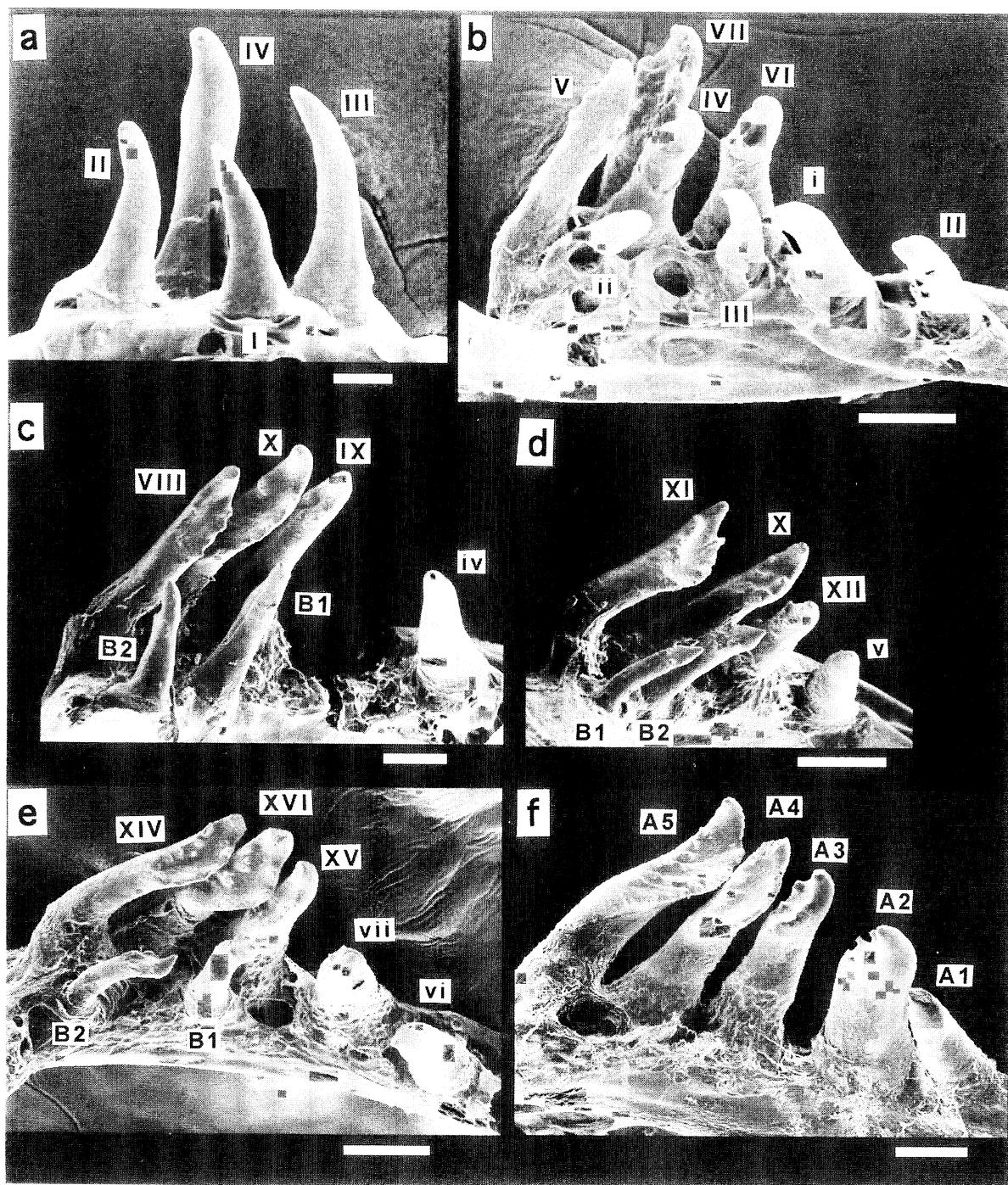


Fig. 2. The pharyngeal dentition in larvae and juveniles of *Gnathopogon elongatus elongatus*. a) larva, 6.7 mm SL, LBM1210015083, scale bar 0.02 mm; b) larva, 8.8 mm SL, LBM1210015085, scale bar 0.05 mm; c) larva, 11.6 mm SL, LMB1210015092, scale bar 0.05 mm; d) larva, 11.9 mm SL, LBM1210015093, scale bar 0.1 mm; e) juvenile, 13.0 mm SL, LBM1210015099, scale bar 0.1 mm; f) juvenile, 17.8 mm SL, LBM1210015096, scale bar 0.1 mm. Tooth symbols, I-IX, and i-iv are defined in Figure 1; other tooth symbols: X, tooth ₆[Ce0]; v, tooth ₆[An2]; XI, tooth ₇[Po1]; XII, tooth ₇[An1]; vi, tooth ₇[An3]; XIII, tooth ₈[Ce0]; vii, tooth ₈[An2]; XIV, tooth ₉[Po1]; XV, tooth ₉[An1].

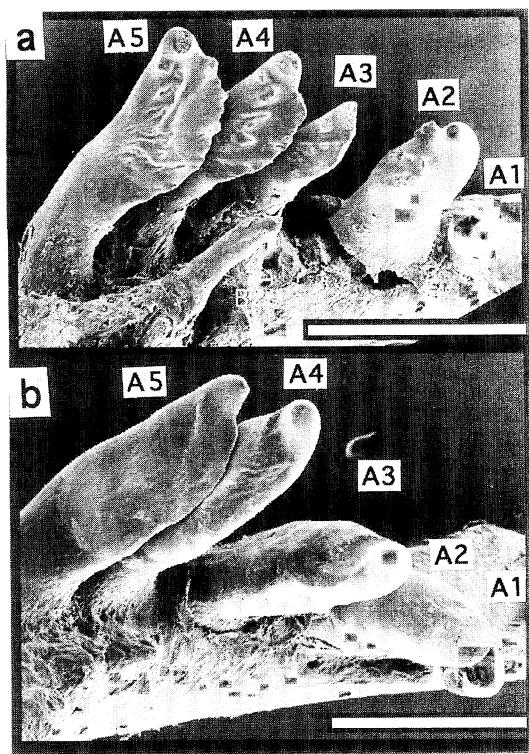


Fig. 3. The pharyngeal dentition in a juvenile *Gnathopogon elongatus elongatus*, 21.6 mm SL (above, LBM1210014079) and in an adult, 84.8 mm SL (below, LBM1210013722).

けてのB列歯、成魚のB1歯。

段階3：歯頸部がややねじれ咬合面がやや外側を向く。咬合面が窪む。内外両側の咬合縁に違いがあまりみられない。₃[Po1]歯、₄[Ce0]歯、₅[An1]歯、₇[An1]歯、稚魚から成魚のA3歯、成魚のB2歯。

段階4：歯頸部のねじれが著しくなり、咬合面が外側を向く、咬合縁の突起が目立ち、咬合面の窪みが顕著になる。歯冠は前方に凸の湾曲をし、咬合面が外側を向く。外側咬合縁が前縁に、内側咬合縁が後縁になる。前縁と後縁の違いはあまりない。₅[Po1]歯、₆[Ce0]歯、₇[Po1]歯、₈[Ce0]歯、₉[Po1]歯、₁₀[Ce0]歯。

段階5：歯頸部のねじれがさらに著しくなり、前縁は鋭く、前方に凸に湾曲する。咬合面は滑らかに後方側面に移行するため後縁は目立たなくなる。咬合面は窪み、小突起が並ぶ。歯全体の形状はヘラ状になる。稚魚のA5歯、A4歯。

段階6：咬合面が相対的にせばまり、咬合面の小突起が目立たなくなる。成魚のA5歯、A4歯。

Nakajima and Yue (1995) は、アオウオ *Mylopharyngodon piceus* の咽頭歯の形態分化について電顕的に観察し、咽頭歯の発生段階を8つのステージに分け、さまざまなコイ科魚類の咽頭歯の

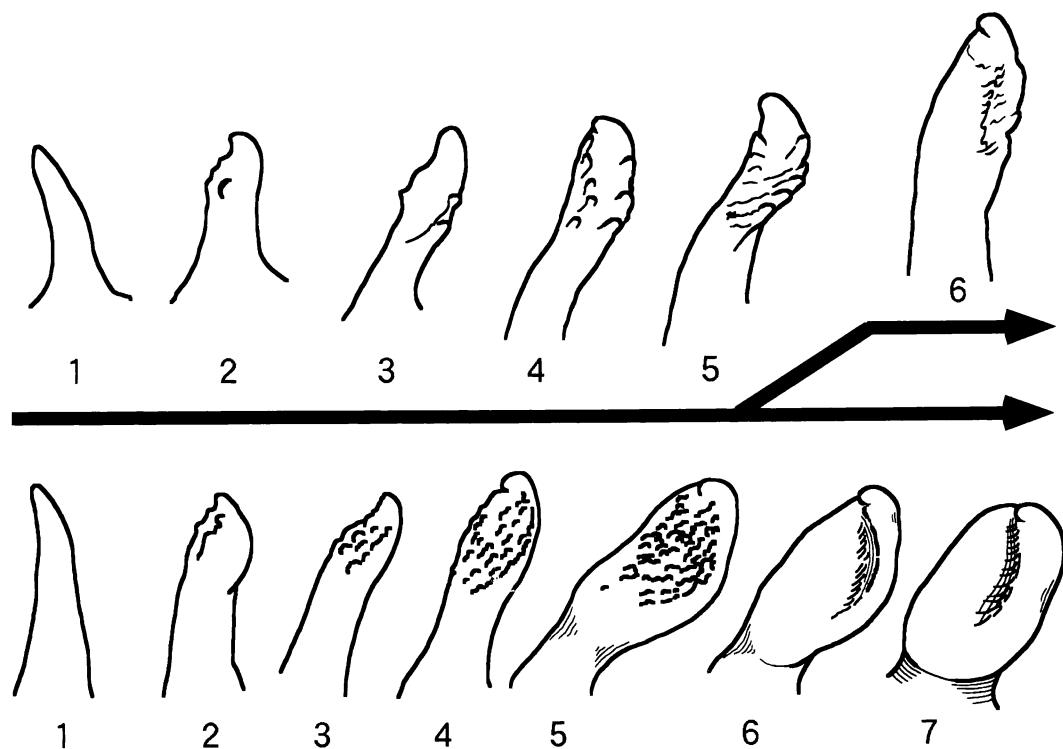


Fig. 4. Comparison between tooth generalized tooth development processes of *Gnathopogon elongatus elongatus* (above) and *Mylopharyngodon piceus* (below). Numbers show developmental stages.

形態分化が、その個々の発生段階でみられることを示した。その中でホンモロコ *G. caerulescens* の成魚の咽頭歯は、アオウオの発生段階5に相当する歯であることを示している。琵琶湖産タモロコの咽頭歯は、琵琶湖産ホンモロコや他水系産タモロコの咽頭歯にくらべ、咬合面上の小突起が少なく、咬合面も広くない（中島、1994）。しかし、琵琶湖産タモロコにおいても、咽頭歯咬合面上の小突起の発達は、仔魚期における咽頭歯の発生段階5で観察される。また琵琶湖産タモロコの咽頭歯は、アオウオの発生段階5から分化していることがわかる。琵琶湖産ホンモロコとタモロコの中間を示す他水系産タモロコの咽頭歯もアオウオの発生段階5から分化すると推定される。アオウオでは、ヘラ状の咽頭歯の咬合面が滑らかになり、発生段階6になる。この段階のアオウオの咽頭歯は、カマツカ亜科のニゴイ *Hemibarbus barbus* の成魚で見られる歯である（Nakajima and Yue, 1995）。しかし本種では、アオウオの発生段階6に相当する段階の歯にはならないで、タモロコの成魚の独自な歯になることが分かった（Fig. 4）。

Hosoya (1986) によって、カマツカ亜科から除かれた、モツゴ属 *Pseudorasbora*, ヒガイ属 *Sarcocheilichthys*, ムギツク属 *Pungtungia* の咽頭歯やバルブス亜科の咽頭歯の発生を比較することによって、タモロコ属の分類学的位置の決定に貢献できると考えられる。

謝 辞

本研究を進めるにあたって、写真等の整理をしていただいた廣谷幸子さんに感謝する。本研究の一部には、琵琶湖博物館総合研究費を使用した。

引 用 文 献

Hosoya, K. 1986. Interrelationships of the Gobioninae (Cyprinidae). Pages 484–501 in T. Uyeno, R. Arai, T.

- Taniuchi and K. Matsuura, eds. Indo Pacific fish biology: Proceedings of the Second International Conference on Indo-Pacific Fishes. Ichthyol. Soc. Japan, Tokyo.
- 細谷和海. 1987. タモロコ属魚類の系統と形質置換. 水野信彦・後藤晃(編), pp. 31–40, 日本の淡水魚類. 東海大学出版会, 東京.
- 小寺春人. 1982. コイ咽頭歯の形態分化に関する研究. 鶴見歯学, 8: 179–212.
- 中島経夫. 1994. コイ科魚類. 琵琶湖自然史研究会(編), pp. 235–275. 琵琶湖の自然史. 八坂書房, 東京.
- Nakajima, T. 1979. The development of the pharyngeal dentition in a Japanese cyprinid fish, *Gnathopogon caerulescens*. 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., 205: 155–163.
- 中島経夫, 1991, 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. 魚類学雑誌, 38: 219–226.
- 中島経夫・曾根萬里・堀田善彦・加藤隆朗. 1986. 個体発生にもとづくコイ科魚類咽頭歯系の歯式と歯の記号についての考察. 岐阜歯科学会誌, 13: 287–296.
- Nakajima, T. and P.-Q. Yue. 1989. Development of the pharyngeal teeth in the big head, *Aristichthys nobilis* (Cyprinidae). Japan. J. Ichthyol., 36: 42–47.
- Nakajima, T. and P.-Q. Yue. 1995. Morphological changes in development of pharyngeal teeth in *Mylopharyngodon piceus*. Chin. J. Oceanol. Limnol., 13: 271–161.
- Vasnecov, V. V. 1939. Evolution of the pharyngeal teeth in Cyprinidae. A la memoire de A. N. Severzoff, 1: 439–491. (In Russian.)
- 伍文献・林人端・陳景星・陳湘彝・何名巨・黃宏金・羅雲林・樂佩琦・陳宜瑜・曹文宣. 1977. 中国鯉科魚類志 下巻. 598pp. 上海人民出版, 上海.