

コイ科魚類咽頭歯における個体発生と系統発生

中島 経夫*

コイ科魚類の仔稚魚の顎は、古生代の軟質類（パレオニスコイド）型、中生代の全骨類（ホロスタイ）型、下等真骨類型、さらに、新生代のコイ科魚類型へと変わってゆく（中島，1980）。かれらの顎のメカニズムの個体発生は、系統発生をみごとに反復していることを、10年前の化石研の例会において述べたことがある。その後、私は、コイ科魚類の咽頭歯を対象として、現生種の個体発生や、新生代層からの化石について、研究をしてきた。本誌が「個体発生と系統発生」について、特集号を組むというので、その両者にかかわる者として投稿させていただくことにした。

ここでは、ヘテロクロニー（異時性）に焦点を絞る、私の研究結果にもとづいた具体的な例を示すつもりである。これらの例が、読者諸賢の議論の材料となれば幸いであると考えている。

なぜ咽頭歯か

コイ科魚類の咽頭歯は、近縁な分類群（ドジョウ科やカストムス科魚類など）から、かれらの特徴づけるものであるばかりでなく、科内の属や種の鑑別にもかかすことができない器官である。しかし、かれらの最初の歯は単純な円錐歯で、交換を繰り返しながら、それぞれの種に特有な形態へ、次第に形を変えてゆく（Vasnev, 1939；中島，1977；小寺，1982）。また、歯の配列なども、個体発生の過程で大きく変化する（Nakajima, 1979b, 1984）。これらの個体発生の様子を、飼育のたやすさから、容易に観察することができる。

一方、可児層群、古琵琶湖層群、さらに珍珠層群をはじめとする日本列島の新第三系や第四系からは、コイ科魚類の咽頭歯化石が多量に産出する（中島，1985, 1987c；Nakajima, 1986；安野，1986）。これらの化石の中には、系統発生を具体的に明らかにすることができる分類群もある。

このようにコイ科魚類の咽頭歯は、個体発生や系統発生を比較的容易に観察できる。これらはまさに、個体発生と系統発生の関係を探る格好な研究材料なのである。

ホンモロコのばあい

まず初めに、タモロコ属 *Gnathopogon* の咽頭歯について述べる。日本列島には、琵琶湖に限定分布するホンモロコ *G. caerulescens* と、西日本に広く分布するタモロコ *G. elongatus* がある。琵琶湖には、ホンモロコとタモロコが同所的に分布している。ホンモロコの咽頭歯は、ヘラジカの角状に広がった咬合面に小突起列が並び、その動きとあわせて動物プランクトン食に適応的である（中島他，1983）。この歯とタモロコの歯を比較してみると、ホンモロコと琵琶湖以外の水系のタモロコの歯は、互いに比較的類似し、琵琶湖のタモロコの歯は、かなり形態を違えていることが分かる（図1）。

ところで、タモロコ属には、タモロコとホンモロコの他にいくつかの種が、中国などに分布している。かれらの咽頭歯は、種ごとにやや形態を違えているが、種の違いを咽頭歯の形態によって明確にすることはできない。そして、かれら全体の咽頭歯の変異は、ほぼタモロコの変異の範囲にはいつている。つまり、小突起列が発達していない一般のカマツカ亜科魚類の歯に近い琵琶湖のタモロコから、小突起の発達した琵琶湖以外の水系のタモロコの歯までいろいろな段階を示している。このタモロコ属の中で、ホンモロコの歯はそ

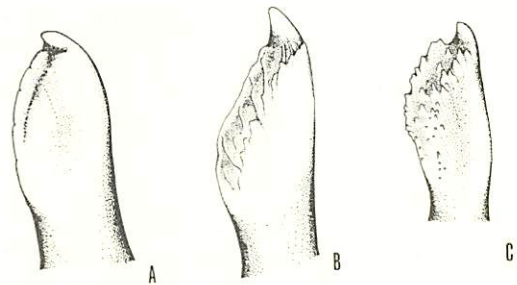


図1 琵琶湖産タモロコ（A）、岐阜県産タモロコ（B）、琵琶湖産ホンモロコ（C）の咽頭歯の比較。琵琶湖産のタモロコは、一般のカマツカ亜科型の咽頭歯である。

Tsuneo Nakajima: Ontogeny and phylogeny in the cyprinid pharyngeal teeth.

*朝日大学歯学部口腔解剖学第2講座

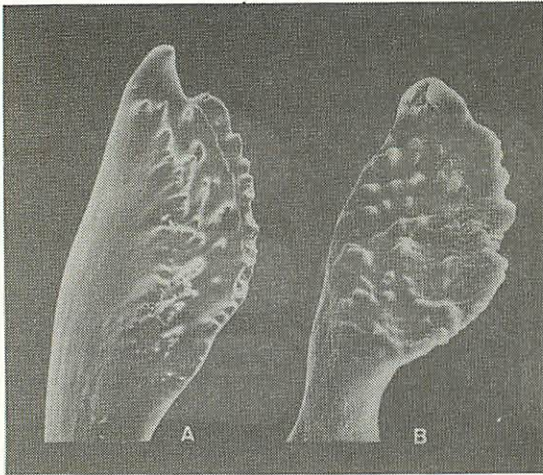


図2 ホンモロコの成魚(A)とニゴロブナ仔魚(B)の咽頭歯。両者とも、幅広くひろがった咬合面とその上を走る小突起列を備えている。

の範囲を越えて、小突起列がきわめて発達している。日本には、変異の大きいタモロコと、きわだった特徴をもつホンモロコが分布しているわけである。

日本産タモロコ属の歯を、個体発生の観点から比較してみたい。しかし、残念ながらタモロコの咽頭歯の個体発生をまだ観察していないので、かれらと類縁関係が近いカマツカ亜科やコイ亜科魚類の咽頭歯の個体発生を参考にしてみる。

コイ亜科魚類のフナやコイの仔魚期における咽頭歯は、円錐歯、ロシシスカス(ウグイ)段階をへて、広い咬合面に小突起列がよく発達した歯となる。この歯はホンモロコの成魚のものによく類似している(図2)。ピワヒガイ、ニゴイなどのカマツカ亜科魚類の仔魚も同様な歯をもつ。その後、稚魚期になると、ニゴイやヒガイなどでは、一般のカマツカ亜科型の歯に交換され、突起列はなくなってしまふ。また、フナやコイでは、仔魚期から稚魚期にかけて、突起列をもった歯から、フナやコイに共通の段階をへて、それぞれの種に特有な歯に変わってゆく。

これらの個体発生の序列にしたがうと、ホンモロコ、琵琶湖以外の水系のタモロコ、琵琶湖のタモロコという順に、日本産タモロコ属の咽頭歯を並べることができる。ホンモロコがタモロコ型の祖先から分化したことには異論のないところである(細谷, 1987)から、ホンモロコは、個体発生初期の段階でみられる歯の特徴を、成魚になっても留めていることになる。つまり、ホンモロコでは、個体発生における形態形成に遅滞が起り、個体発生後期の段階を捨ててしまったことになる(図3)。

ホンモロコが琵琶湖で分化したメカニズムについて

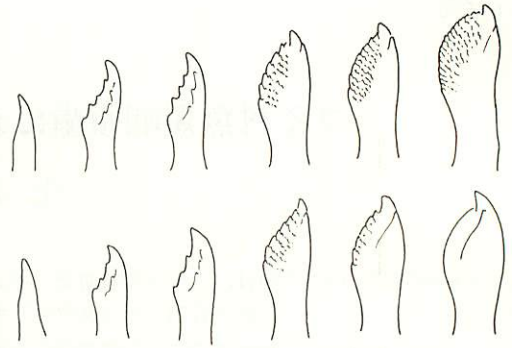


図3 ホンモロコの個体発生における遅滞。ホンモロコの咽頭歯の個体発生(上)と仮想的祖先種の咽頭歯の個体発生(下)。個体発生は左から右へ進む。祖先種では、突起列がなくなり、咬合面は平滑になる。子孫種(ホンモロコ)では、その特徴を成魚まで留める。

は、すでに何回か述べている(中島, 1979a, 1983, 1987a)ので、ここでは詳しくは述べないことにする。ただ簡単に述べるならば、かれらの生活を含めた個体発生の中に生じた必然性が、系統発生にも生じたのである。つまり、かれらの仔稚魚が示していた変異性は、新しい環境(琵琶湖の動物プランクトンの豊かな広い沖合)を求めていたともいえる。

コイのばあい

次に、コイ属 *Cyprinus* の咽頭歯について述べることにする。コイ属咽頭歯系は、一般に1, 1, 3-3, 1, 1の歯式で示されるように片側3列5本の歯が配列する。このうち主列の2番目のA2歯は臼歯状の咬合面をもち、その上に溝が走っている。この歯の形態は、種を鑑別するさいに有効なてがかりになるような特殊な形状をしている。

古琵琶湖層群とりわけ下位の伊賀累層の大山田粘土層からはコイ属が優占する化石群集が見つかり、多くの化石A2歯が発見されている。さらに、時代ごとにコイ属のA2歯が見つかる。これらの化石A2歯を時代ごとに並べてみると、歯に丸みが増し(内外径/前後径比が小さくなる)、その幅広くなってゆく咬合面の上に溝を増す方向に進んでいる(図4)。現生種のコイ *C. carpio* のA2歯の個体発生においても、同様な現象が報告されている(小寺, 1982)。つまり、コイの咽頭歯における個体発生は、系統発生を反復していることになる。さらに、伊賀累層産の化石A2歯を小さい順に並べれば、当時の個体発生がわかる。それと現在の個体発生を比較してみる。すると、系統発生の過程で、個体発生に形態形成の促進が起り、新しい形質を個体発生の後期につけ加えていることがわかる(図5)。

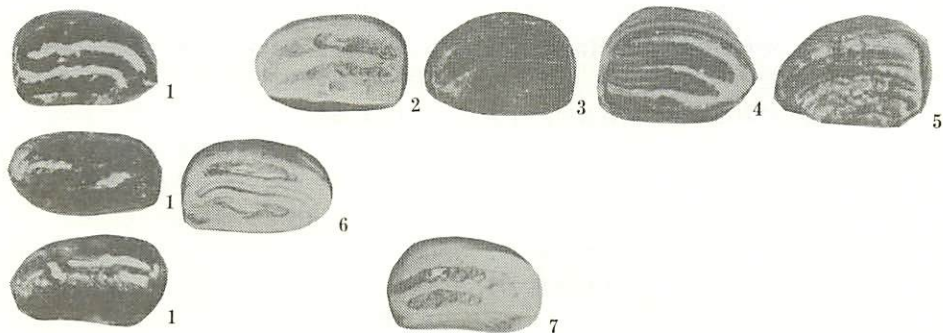


図4 第二瀬戸内の堆積物で見られるコイ属 A2 歯の化石。1) 古琵琶湖層群伊賀累層産 (鮮新世), 2) 古琵琶湖層群甲賀累層産 (鮮新世), 3) 玖珠層群 (鮮新世), 4) 玖珠層群 (更新世), 5) 古琵琶湖層群堅田累層 (更新世; 琵琶湖自然史研究会1986より), 6) 古琵琶湖層群甲賀累層 (鮮新世), 7) 古琵琶湖層群蒲生累層 (鮮新世)。1 ~ 5の系列は, 次第に現生種のコイ *C. carpio* の A2 歯になってゆく様子がわかる。

コイの系統発生の過程で, 個体発生に形態形成の促進を起こさせたのは, ホンモロコの場合と同様にかねらの餌とかかわっている。コイの主な餌はタニシ類であり, その貝殻をつぶすには, 幅の広く溝の多い歯のほうが有利である。有利な形質を個体発生の早い時期に出現させたほうが子孫をより残すことになる。その結果, 古琵琶湖では, 鮮新世の成魚の形質 (A2歯の特徴: 細い, 溝が1~2) が, 更新世や現世のものでは, 稚魚や幼魚に現われ, 個体発生のその後の段階に, 新しい形質 (A2歯の特徴: 丸い, 溝が3~4) を付加させている。

幼形進化と反復

ホンモロコとコイの咽頭歯で見られた進化の2つの

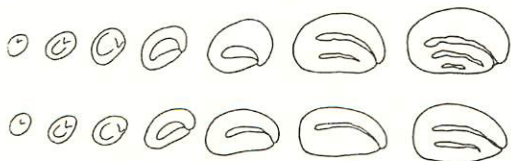


図5 コイの個体発生における促進。現生種のコイ A2 歯の個体発生 (上; 小寺, 1982に加筆) と鮮新世におけるコイ属 A2 歯の仮想的個体発生 (下)。祖先種の成魚や幼魚の状態が, 子孫種 (コイ) では, 稚魚や幼魚で現われている。

例は, ヘテロクロニーの2つのカテゴリーが, 系統発生の過程で個体発生に具体的に生じたものである。ホンモロコの場合, 形態形成に遅滞が生じ仔稚魚の形質を成魚まで留めることによって, 新しい種が誕生した。コイのばあい, 形態形成に促進が起こり, 発生後期に新しい形質を付加させて, 新しい種が誕生した。後者のような進化を反復と呼び, 前者を幼形進化と呼んでいる。このように1つの器官に着目して, 幼形進化あるいは反復であると, カテゴリーに分ける作業をしているかぎりにおいては, ことは簡単である。しかし, 生物の進化はそれほど単純ではない。反復や幼形進化は, その種がたどった進化の歴史の中で, 器官ごとに, あるいは同一器官においても, モザイク状に起こっているはずである。そこで, もう少し詳しく, 咽頭歯の個体発生について考えてみることにする。紙面の都合で咽頭歯系についての用語などについて詳しく説明することができない。これから述べることをより理解していただくためには, すでに公表されている研究 (Nakajima, 1979b, 1984, 1987b; 中島他, 1986など) を参考にさせていただきたい。

コイ科魚類と, ドジョウ科およびカトストムス科魚類の咽頭歯の個体発生を比較して, 発生の最初期の歯の配列の共通性から, 3者に共通の祖先型が推定されている。これによると, コイ科魚類の仔魚歯系は, それに最も近いものである (Nakajima, 1987b)。この仔魚歯系について少し考えてみる。コイ科魚類では, ど

のような成魚歯系をもつものでも、お互いに同じような仔魚歯系をもっている。仔魚期のおわりから稚魚期のはじめにかけて、コイ科魚類の咽頭歯系は成魚歯系に変わり、それぞれの種に特有な歯の配列をもつようになる。この時初めて、かれらの咽頭歯系は、コイ科魚類に独特なものになったといえる。

コイ科魚類の仔魚歯系における歯の歯族数は、今までの観察では5までであり、ドジョウ科のドジョウやシマドジョウでは、仔魚期のおわりにおける歯族数はおよそ10である。さらに、ドジョウ科やカストムス科魚類はもとより一般の魚類の歯族数は、稚魚期になっても増加しつづける。これに対し、コイ科魚類では、稚魚期のはじめまでに増加が停止し、数が決定してしまう。これは、推定した祖先型に対して、あるいは他の分類群に比べ、形態形成に遅滞が起きていることになる。その結果、コイ科魚類の咽頭歯系はドジョウ科などに比べ貧歯性となっている。つまり、コイ科魚類における貧歯性の咽頭歯系は、幼形進化の結果であるといえる。

コイ科魚類の仔魚では、咽頭骨に定着している歯の数は、歯族数よりも多くなっている。これは、少ない歯族数を補償するかのようになり、古い機能歯と新しい代生歯が同時に骨に定着し、複数列の仔魚歯系になっているからである。また逆に、祖先型に近い複数列の状態を留めていたために、遅滞を起こしたのかもしれない。しかしながら、ここで重要なことは、コイ科魚類の仔魚歯系は、あれほど様々な成魚歯系をもつ種の間で、歯の形態や配列などに大きな違いがないことである (Nakajima, 1984)。そして、この複数列の仔魚歯系と結びついて、コイ科魚類に特有な成魚歯系ができることである。

コイ科魚類は、仔魚期の間、複数列の仔魚歯系を留めていることによって、幅の広い生歯面を咽頭骨に形成させた。このことは、ドジョウ科やカストムス科魚類との大きな違いである。そして、この幅の広い生歯面に、コイ科魚類だけの特徴である副列歯を定着させることができたわけである。

さらに、少ない歯で機能的に有効な働きをさせるためには、個々の歯を大きくし、意匠をこらさなければならぬ。また、その逆にそれをするだけの余裕ができたとも考えられる。具体的には、仔魚期の間、ドジョウ科やカストムス科魚類では、円錐歯のままであるのに対し、コイ科魚類では、咬合面を備えるコイ科魚類だけがもつロイスカス (ウグイ) 段階の歯になる。

さらに、コイ科魚類の様々な種では、この段階の後に、新しい形質を付け加えて、種に特有な複雑歯性の咽頭歯を形成している。かれらの個体発生に見られる

咽頭歯の形態形成は、まさに反復の例であるといえる。また、個々の歯の形態の複雑化が進むと、かれらの貧歯性の傾向はさらに著しくなってゆく。例えば、クセノキプリス亜科などで見られる例で、歯列数を減らす仕方である。かれらは、歯の形態の特殊化が進んだものでは、副列を再びなくしている。もう一つは、コイに見られる例で、列数を減らさず1列内の歯数を減らす仕方である。歯の形態の特殊化と貧歯性は、個体発生後期への新しい形質を付加させ、歯の形態が特殊化してゆく過程と、祖先種の成魚にあった形質が消失してゆく過程である。ここでは、その両者が結びついていることになる。

まとめ

生物の進化の多くは、個体発生における形態形成のタイミングのずれ (異時性) によって生じる (Gould, 1977) といわれている。しかしながら、ある種の出現が、幼形進化あるいは反復によるというように単純に解釈するのではなく、一般に、異時性の2つのカテゴリーの複雑な組み合わせによって生じている、ということ忘れてはならない。このように解釈するならば、祖先種の成体をもつ形質がそのまま孫種の幼体に現われることはなく、その逆もありえるということを容易に理解できるはずである。このことをよく理解したうえで、現生種の個体発生を観察するならば、その中に系統発生を見ることがもできるかもしれないし、その逆に、化石の系列の中に個体発生の将来を見ることがもできるかもしれないのである。

文献

- 琵琶湖自然史研究会 (1986) 琵琶湖南西岸の古琵琶湖層群の淡水生化石群集, 瑞浪市化石博物館研究報告, 13: 57-103.
- Gould, S.J. (1977) *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, 501 pp.
- 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, 日本の淡水魚類—その分布, 変異, 種分化をめぐって, 東海大出版会, pp.31-40.
- 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 (1977) コイ科魚類の咽頭歯の発生と交換パターン, 植物分類地理, 28 (4-6): 186-190.
- 中島経夫 (1979a) 大氷河時代の琵琶湖のコイ, 井尻正二編, 大氷河時代, 東海大出版会, pp.87-97.
- Nakajima, T. (1979b) The development and replacement pattern of the pharyngeal dentition in the Japanese cyprinid fish, *Gnathopogon coeruleus*. *Copeia*, 1979 (1): 22-28.
- 中島経夫 (1980) コイ科魚類における摂餌器官の個体

- 発生. 日本魚類学会年会講演要旨, p.5.
- 中島経夫 (1983) びわ湖のコイ科魚類. 動物と自然, 13(9) : 16-22.
- Nakajima, T. (1984) Larval vs. adult pharyngeal dentition in some Japanese cyprinid fish. J. Dent. Res., 63(9) : 1140-1146.
- 中島経夫 (1985) 三重県大山田村地域の古琵琶湖層群伊賀累層産コイ科魚類咽頭歯化石. 地団研専報29号, 瀬戸内区の特性, pp.65-70.
- Nakajima, T. (1986) Pliocene cyprinid pharyngeal teeth from Japan and East Asia Neogene cyprinid zoogeography. in *Indo-Pacific Fish Biology*, eds. by Uyeno, T. et al., Ichthyol. Soc. Japan, pp.502-513.
- 中島経夫 (1987a) 琵琶湖における魚類相の成立と種分化. 水野信彦・後藤晃編, 日本の淡水魚類—その分布, 変異, 種分化をめぐって, 東海大出版会, pp.215-229.
- Nakajima, T. (1987b) Development of pharyngeal dentition in the cobitid fishes, *Misgurnus anguillicaudatus* and *Cobitis biwae*, with a consideration of evolution of cypriniform dentitions. *Copeia*, 1987(1) : 208-213.
- 中島経夫 (1987c) 大分県玖珠層群産コイ科魚類化石. 瑞浪市化石博物館研究報告, 14 : 103-112.
- 中島経夫・堀田善彦・曾根万里 (1983) コイ科魚類における咽頭歯の形態と咽頭骨の咬合運動についての比較形態学的研究. I. タビラ *Acheilognathus tabira* とホンモロコ *Gnathopogon caerulescens*. 歯基礎雑, 25(2) : 463-470.
- 中島経夫・曾根万里・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. 岐歯雑, 25(2) : 463-470.
- Vasnev, V. (1939) Evolution of pharyngeal teeth in Cyprinidae. À la mémoire de A.N. Severtzoff, *Mem. Acad. Sci. USSR*, 1 : 439-491.
- 安野敏勝 (1986) 日本の後期新生代産のコイ科魚類の古生物学的研究. 福井県立羽水高研究集録, (4) : 61-82.

(1988年12月16日受理)