# ブダイ科魚類数種の咽頭歯の萌出様式

# 村上雅啓\*\* · 楠橋 直\*\* · 安井謙介\*\*\*

The mode of eruption of pharyngeal teeth in some scarid fishes (Labroidei, Perciformes)

Masahiro Murakami\*<sup>+</sup>, Nao Kusuhashi\*\* and Kensuke Yasui\*\*\*

## はじめに

ブダイ類は、温帯から熱帯の浅海域やサンゴ礁域に
多く生息しているスズキ目ベラ亜目ブダイ科 (Scaridae, Labroidei, Perciformes; 中坊, 2013; Nelson et al., 2016 はベラ目 Labriformes としているが本稿では中坊, 2013 の分類に従う)の魚類である。日本近海では、西日本から南日本を中心に 36 種ほどのブダイ類が知られている(中坊, 2013;加藤, 2016).ブダイ類の多くは鮮やかな体色を示し(例えば, Smith, 1956, 1959; Liao et al., 2004;加藤, 2016),顎骨に鳥の嘴状の歯板を備えているものが多い(例えば, Bellwood, 1994; Nelson et al., 2016).

発達した上下の咽頭骨および咽頭歯をもつこともブ ダイ類の目立った特徴の一つであり、それらについて 古くは Cuvier and Valenciennes (1839) や Owen (1840– 1845) らによる記載以来、多くの研究がおこなわれて きた (例えば、Boas, 1879; Schultz, 1958; 服部、1976, 1984; Yamaoka, 1980; Gobalet, 1989; Bellwood, 1994; Carr et al., 2006a, b). ブダイ類と近縁なベラ類(Labridae, Labroidei) も発達した咽頭骨・咽頭歯をもっており (例

えば, Yamaoka, 1978; Liem and Sanderson, 1986), 咽頭 骨形態は比較的ブダイ類のものに類似しているが、一 般にブダイ類のものの方がより発達している.また. ブダイ類の咽頭歯は咽頭歯列の前端(上咽頭歯)ある いは後端(下咽頭歯)から萌出し、後方(上咽頭歯) あるいは前方(下咽頭歯)へ移動するとともに咬耗 して、最終的に摩滅・脱落する(例えば, Cuvier and Valenciennes, 1839 ; Owen, 1840–1845 ; Bellwood, 1994 ; ただし Cuvier and Valenciennes, 1839 は下咽頭歯の移動 方向を間違えている)という"水平交換"をおこなう とされる. Liem and Sanderson (1986) はベラ類の下 咽頭歯も同様に下咽頭骨の後端からのみ萌出すると 述べているが、そうでない場合もあるようで(例え ば、Bellwood, 1994), 我々が確認したイラ (Choerodon azurio)では上下咽頭歯ともに歯板全体から次の歯が 出てくるようであり(第1図),ブダイ類の交換とは 全く異なっている.

我々はこのブダイ類の特異な咽頭骨・咽頭歯に興味 をもち,現在それらの形態の種間比較を進めている. その過程で,特に上咽頭歯の萌出に関して知見を得た ので,これまでにわかった各種の上下咽頭骨・咽頭歯

\*愛媛大学理学部地球科学科. Department of Earth Sciences, Faculty of Science, Ehime University. 2-5 Bunkyo-cho, Matsuyama, Ehime 790-8577, Japan.

\*\* 愛媛大学大学院理工学研究科地球進化学講座. Department of Earth's Evolution and Environment, Graduate School of Science and Engineering, Ehime University. 2-5 Bunkyo-cho, Matsuyama, Ehime 790-8577, Japan.

\*\*\* 豊橋市自然史博物館. Toyohashi Museum of Natural History. 1-238 Oana, Oiwa-cho, Toyohashi, Aichi 441-3147, Japan.

† 現所属:株式会社ファイブドライブ. Present address: Five Drive, Inc. 1-7-7 Uchisaiwai-cho, Chiyoda, Tokyo 100-0011, Japan. Corresponding author: Nao Kusuhashi. E-mail: nkusu@sci.ehime-u.ac.jp

原稿受理 2017 年 12 月 12 日. Manuscript accepted Dec. 12, 2017.

キーワード:アオブダイ,オビブダイ,ヒブダイ,ナンヨウブダイ,ブダイ,上咽頭歯,萌出様式.

Key words : Scarus ovifrons, Scarus schlegeli, Scarus ghobban, Chlorurus microrhinos, Calotomus japonicus, upper pharyngeal teeth, mode of eruption.

原稿受付 2017 年 10 月 30 日. Manuscript received Oct. 30, 2017.



- 第1図. イラ (Choerodon azurio, KRF 0268)の咽頭骨. (a) 右上 咽頭骨と (b) 下咽頭骨の (a1, b1) 咬合面観と (a2, b2) マイクロ CT イメージから AMIRA 5.3.2 で再構成した 前後断面. (a1), (b1) 図の上が前方; (a2), (b2) 図の左 が前方. 小さな矢印は断面の位置を示す. スケールバー は 10 mm.
- Fig. 1. Pharyngeal bones of *Choerodon azurio* (KRF 0268). (a) Right upper and (b) lower pharyngeal bones in (a1, b1) occlusal views and (a2, b2) their anteroposterior sections reconstructed from micro-computed tomography images using AMIRA 5.3.2 software. (a1), (b1) Top to anterior; (a2), (b2) left to anterior. Small arrows indicate the position of each section. Scale bar equals 10 mm.

の形態的特徴とともに報告したい.

### 試料と方法

研究に用いたのは愛媛県・鹿児島県・沖縄県で捕 獲されたブダイ科アオブダイ属のアオブダイ (Scarus ovifrons) 7 個体,オビブダイ (S. schlegeli) 2 個体,ヒ ダブイ (S. ghobban) 1 個体,ハゲブダイ属のナンヨウ ブダイ (Chlorurus microrhinos) 2 個体,およびブダイ 属のブダイ(Calotomus japonicus)7 個体である(第1表). そのうちアオブダイ1 個体 (KRF 0348) はホルマリン 固定されていたものであるが,それ以外は鮮魚を入手 した.ヒブダイについては,これまでに観察できたの が1 個体のみで,個体変異の検討はできていない.全 ての個体について,中坊 (2013) により種同定を行っ てから,茹でて除肉・水洗・乾燥させ,骨格標本を作 製した.骨格標本はすべて愛媛大学大学院理工学研 究科地球進化学講座の楠橋研究室に所蔵されている (Kusuhashi Laboratory Recent Fish Bone Collection: KRF).

本研究では肉眼での観察に加えて、一部の標本につ

- **第1表**. 本研究で検討したブダイ類の標本. 略号: Isl., 島; KRF, 楠橋研究室現生魚類骨格標本; SL, 標準体長.
- Table 1. Scarid specimens examined in this study. Abbreviations:

   Isl., Island; KRF, Kusuhashi Laboratory Recent Fish Bone

   Collection; SL, standard length.

Specimen	SL	Locality
Scarus ovifrons (アオブダイ)		
KRF 0264	470 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0265	$525~\mathrm{mm}$	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0266	460 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0348	$272~\mathrm{mm}$	Unknown*
0351	452 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0352	628 mm	Ainan, Ehime
0390	$553 \mathrm{~mm}$	Ainan, Ehime
S. schlegeli (オビブダイ)		
KRF 0261	200 mm	Miyako Isl., Okinawa
0262	192 mm	Miyako Isl., Okinawa
S. ghobban (ヒブダイ)		
KRF 0350	500  mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
Chlorurus microrhinos (ナンヨウブダイ)		
KRF 0267	$265~\mathrm{mm}$	Okinawa
0389	260 mm	Okinawa
Calotomus japonicus (ブダイ)		
KRF 0080	345 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0084	305 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0349	254 mm	Shimokoshiki Isl., Kagoshima
0391	372 mm	Ainan, Ehime
0392	363 mm	Ainan, Ehime
0409	355 mm	Ainan, Ehime
0410	375 mm	Ainan, Ehime
* Donated specimen without precise locality information		

\* Donated specimen without precise locality information.

いて国立科学博物館のマイクロフォーカス X 線 CT 装 置 (TXS320-ACTIS, テスコ)によるスキャンをおこなっ た.スキャンはすべて管電圧 180 kV,管電流 200 μA で,ピクセルサイズ 200 μm,ピクセル数 1024 × 1024 の検出器を用いて 0.36°刻みに 360°回転させておこ なった.得られた画像をもとに,兵庫県立人と自然 の博物館において AMIRA 5.3.2 を用いて断面再構成や surface rendering をおこない,内部の構造を確認した.

#### 咽頭骨・咽頭歯の形態

ブダイ類の上咽頭骨(upper pharyngeal bones; = 第 三内咽鰓骨, third infrapharyngobranchial; Nelson, 1967; Bellwood, 1994) は左右一対存在し,側面から見ると三 角形で,左右につぶれた扁平な形状をしている(第2 図-第4図). その背側面の後部約 3/4 程度は滑らかな

神経頭蓋関節面(basicranial condyle of upper pharyngeal, Gobalet, 1989 ; articulation facet of the upper pharyngeal, Bellwood, 1994) となっていて,神経頭蓋の腹側後方, 副蝶形骨 (parasphenoid) の腹側面に存在する (Gobalet, 1989; Bellwood, 1994) 前後に伸びた溝状の咽頭骨関節 面(pharyngeal apophysis, Yamaoka, 1980; basipharyngeal groove, Gobalet, 1989 ; pharyngeal articulation facets of the neurocranium, Bellwood, 1994) (第2図a, b) と関節し ている. 上咽頭骨の前方外側部には, 背側前方へ斜 めに伸びる歯槽突起 (alveolar process; Bellwood, 1994) が存在し、その外側面は平坦な粗面となっている.ま た観察した種の中ではブダイを除く全種で、歯槽突起 の下方, 腹側縁前部の外側に, 腹側ないし腹側やや外 方に突出する小突起が見られた.外側面にはさらに. 咽頭歯萌出部のやや上方から、後方ないし腹側後方へ と伸びる第四上鰓骨関節顆(synovial condyle with fourth epibranchial, Yamaoka, 1980 ; articular condyle of upper pharyngeal-4th epibranchial joint; Bellwood, 1994) がある. 関節顆表面は神経頭蓋関節面同様滑らかである. 上咽 頭骨後縁は薄い板状で、その中程の高さないしやや背 側の部分より後方突起 (posterior projection; Bellwood, 1994)が後方へ突出する、この後方突起は、観察した 種の中ではブダイにおいて最も顕著であった(第4図 f).

上咽頭骨の背側面と後縁は直角に近い角度をなして いるため,腹側面は前方腹側を向いている.腹側面に は咽頭歯が並んで歯板を構成する. 咽頭歯は主に機能 している主歯と、それよりも著しく縮小している痕跡 歯とに分けられる(服部, 1976). 主歯は左右に長く 前後に薄い板状の形状をしていて、前後に列をつくっ て並ぶ. 主歯列の数は1列から3列と種によって異なっ ている (服部, 1976; Bellwood, 1994). 本研究で観察 した種では、ブダイで3列(第4図g),他の種ではす べて1列であった(第2図c;第3図b,f;第4図b). 主歯列が1列の種のうち、アオブダイ、オビブダイ、 ナンヨウブダイでは主歯外側がやや後方を向き, 咬合 面観で咽頭骨の前後軸に対してわずかに斜交する. 一 方でヒブダイでは前後軸とほぼ直交して並んでいる (第3図f). ただし、今回観察できたヒブダイが1個 体であることと,服部(1976)はヒブダイの主歯が咽 頭骨の前後軸とわずかに斜交すると述べていることか ら, 個体変異があるものと思われる. ブダイでは内側 列の主歯は外側が後方を向いて咽頭骨の前後軸と斜交 するのに対し、中央列の主歯はほぼ直交し、外側列の ものはわずかに外側前方を向いて斜交しているようで ある(第4図g).ただし、これについてはやや個体 差が見られた.また、3列の咽頭歯は、横一列に生え るわけではなく、中央列のものが内側・外側のものよ りもやや前方に位置することで、その内外側両端が、 内側列・外側列の前後に並ぶ主歯2本の間に挟まるよ うになっている(こちらもやや個体差がある).この 横に並ぶ3つの主歯を見ると、内側列・中央列のもの はほぼ同じ大きさで、外側のものがそれらより少し小 さい、ブダイ類の上咽頭主歯列は最も原始的な状態で 3列あり、3列未満の種は、その3列から外側の主歯 列より順に縮小・消失したもので、残された主歯列の 外側に痕跡歯をもつ種がある(服部、1976;Bellwood, 1994).なお、主歯列が3列未満の少なくとも一部の 種では、最外側の咽頭歯の縮小が個体成長の過程でも 起こっていることをBellwood(1994)は指摘している.

萌出するまでの主歯は内部に,やはり左右に長く前後に薄い歯髄腔 (pulp cavity: Carr et al. 2006b) をもつが, 萌出後は象牙質と骨によって埋められてしまう (Carr et al., 2006b). また,痕跡歯も含めて,萌出後の歯は dense bone (Carr et al., 2006b) によって上咽頭骨および すでに萌出している咽頭歯と接着されることで,歯板 を構成する. 咬耗が進んだ歯板の後方では,これらの 骨や象牙質が,咽頭歯断面とともに歯板表面に露出す る.

最内側の主歯は歯冠の内側部に内側へと突出する突 起(interdigitating element of medial tooth, Carr et al., 2006b;服部, 1976の言う主歯内側外角の欠刻はおそ らくこれと関係するものだと思われる)をもつことが ある(第2図d,f;第3図c,g;第4図c). この突出 部は上咽頭骨内側端よりもさらに内側へ突き出てい て、左右の咽頭骨が並んだ際に、一方の咽頭歯の突起 が、対応する他方の2枚の咽頭歯の突起の間に入るこ とで、ジッパー状に噛み合う interdigitating 構造を形成 する (例えば, Bellwood, 1994; Carr et al., 2006b) (第 2図c; 第3図b, f; 第4図b). この突起の発達具合 は種によって異なるようで、観察した種の中では、ブ ダイを除くすべての種に見られたが、オビブダイで最 も顕著に発達しており、ナンヨウブダイでも突出部 として見られるが、ヒブダイでは角状部がある程度 で、アオブダイではわずかに内側へ膨らむだけであっ た. ただし、アオブダイの小型個体(KRF 0348)には 角状の小さな突起が認められた(第2図f).小型のも のは1個体だけしか検討できていないので個体変異の 可能性も排除できないが、個体成長に伴って突起が小 さくなっていくのかもしれない. Bellwood (1994) は,



- 第2図. アオブダイ(Scarus ovifrons)の骨と咽頭歯. (a)-(e) KRF 0264. (a) 神経頭蓋の腹側面観. (b) 左上咽頭骨の(b1) 外側面観, (b2) 内側面観, および(b3) 背側面観. (c) 左右の上咽頭骨の咬合面観. (d) 右上咽頭歯の前面観. (e) 下咽頭骨の(e1) 左外側面観, (e2) 咬合面観, (e3) 前面観, および(e4) 後面観. (f) KRF 0348 の右上咽頭歯の前面観. (g) KRF 0266 の左右の上咽頭歯を右外 側やや腹方から見たところ. (a), (b3), (c), (e2) 図の上が前方; (b1), (e1), (g) 図の左が前方; (b2) 図の右が前方. 矢印 1 と 2 はそれぞれ咽頭歯内側の突起および不規則に出現する痕跡歯を示す. (c) と (e2) の小さな矢印は第5 図に示した断面 の位置を示す. スケールバーは 10 mm. 略号: accl, 擬鎖骨関節面; acep, 第四上鰓骨関節顆; afup, 神経頭蓋関節面; ap, 歯槽突起; gaa, germinative alveolar area; lh, 側突起; paf, 咽頭骨関節面; pp, 後方突起; vk, 腹方突起.
- Fig. 2. Bones and pharyngeal teeth of *Scarus ovifrons*. (a)–(e) KRF 0264. (a) Neurocranium in ventral view. (b) Left upper pharyngeal bone in (b1) left lateral, (b2) medial, and (b3) dorsal views. (c) Both upper pharyngeal bones in occlusal view. (d) Right upper pharyngeal teeth in anterior view. (e) Lower pharyngeal bone in (e1) left lateral, (e2) occlusal, (e3) anterior, and (e4) posterior views. (f) Right upper pharyngeal teeth of KRF 0348 in anterior view. (g) Both upper pharyngeal teeth of KRF 0266 in ventrolateral view. (a), (b3), (c), (e2) Top to anterior; (b1), (e1), (g) left to anterior; (b2) right to anterior. Arrows 1 and 2 indicate interdigitating elements of the teeth and occasionally present remnant teeth, respectively. Small arrows in (c) and (e2) indicate the position of each section in Fig. 5. Scale bars equal 10 mm. Abbreviations: accl, articulation condyle of the pharyngeal; ap, alveolar process; gaa, germinative alveolar area; lh, lateral horn; paf, pharyngeal articulation facet of the neurocranium; pp, posterior projection; vk, ventral keel.

interdigitating 構造の強さが一般に大型の個体ほど弱い と述べている.主歯の相対的な高さにも種による違い が見られ,ブダイ,ナンヨウブダイやオビブダイでは 主歯高が比較的低いのに対し,アオブダイでは高く, またやや後方へ湾曲している.ヒブダイのものは中間 的な高さで,基部が前後に膨らんでいて,冠側部が急 激に薄くなっていた.

痕跡歯は一般に顆粒状である. 観察した種では、ブ ダイを除くすべての種に痕跡歯が見られた. アオブダ イの痕跡歯がもっとも少なく、あるとすれば、主歯の すぐ外側で前後に並ぶ主歯と主歯の間に出現するが, 出現していないことが多い. その数はせいぜい1個で, 2列以上並ぶことはない.同一個体の左右の上咽頭歯 列で、対応する位置に痕跡歯が見られるというわけで もなく、不規則に出現するようである、また、少なく ともアオブダイの観察個体間においては、痕跡歯数と 個体サイズとの間に明らかな関係はなさそうである. 観察個体中最小だった KRF 0348 では左右の上咽頭骨 にそれぞれ3個,2個の痕跡歯しか見られないのに対 し, それより大きな KRF 0266 の右上咽頭骨には5個 見られる(第2図g;1個は図の範囲外).一方で同じ 個体の左上咽頭骨には1個しか存在せず,また同程度 の個体サイズの KRF 0264 では左0右1 であった(右 の痕跡歯は第4, 第5 萌出主歯の間に見られるが, 非 常に痕跡的で dense bone に埋もれているため、第2図 cでは確認できない). アオブダイ以外の3種では痕跡 歯は基本的に全主歯に対応して規則的に出現し、痕跡 歯列を形成していた.オビブダイとヒブダイでは痕跡 歯列は1列で、アオブダイ同様主歯のすぐ外側、前後 の主歯と主歯の間に痕跡歯が見られる. ヒブダイの痕 跡歯はやや大きく、相対的に高い、ナンヨウブダイで は2列の痕跡歯が見られる.2列の痕跡歯のうち内側 のものは外側のものよりも大きく、前後に並ぶ主歯の 外側部に挟まれるように位置している. 外側の痕跡歯 は、観察できた2個体のうち1個体(KRF 0267)では 内側の痕跡歯の外側部すぐ後方に、内側の痕跡歯と主 歯との間に挟まれるように存在していた(第4図b2). 一方で他の個体(KRF 0389)では主歯の外側で,前後 の内側痕跡歯の中間付近に位置している. またこの個 体の左咽頭歯列においては、その後部の一部で、外側 の痕跡歯が主歯・内側痕跡歯1に対して、2つ前後に 並んで存在していた(第4図e).

上咽頭歯が萌出して歯板を形成しているのは腹側 面の後部約 2/3 ~ 3/5 程度で,それより前方は薄い骨 壁で覆われた洞状部 (germinative alveolar area/region; Gobalet, 1989; Bellwood, 1994) となっている. この洞 状部の内部には, 複数の未萌出歯が萌出歯同様前後に 並んで入っている. 腹側の骨壁は薄く, しばしば小さ な孔が開いている. 観察した種の中では, ブダイとオ ビブダイでは, この部分に比較的大きな孔が, 主歯列・ 痕跡歯列の前方に前後に並んで規則的に開いていた (第3図 b1, 第4 図 g).

下咽頭骨 (lower pharyngeal bone; = 癒合した第五 角 鰓 骨; fifth ceratobranchials; Nelson, 1967; Bellwood, 1994)は背側面に前後に長い長円形の歯板を備えてい る(第2図e2;第3図d,h;第4図d). ただし観察し た種の中でブダイの歯板だけは前後に短く、相対的に 左右に幅広い(第4図i2). 歯板基部の側面(ブダイ 以外ではやや後方の側面)からは左右側方に側突起(服 部, 1976; muscular process, Gobalet, 1989; lateral horn, Bellwood, 1994) が突出する. その外側端はやや背側へ 湾曲して、その内側面・外側面両方が粗面状の筋付着 部となっている. またその外側後端部には、外側やや 後方を向く楕円形の擬鎖骨関節面(posterolateral facet of the pharyngocleithral joint, Gobalet, 1989; articulation condyle of the pharyngo-cleithral joint, Bellwood, 1994)  $\vartheta^{\$}$ ある. 擬鎖骨関節面の表面は平坦かつ滑らかで、この 関節面で擬鎖骨前部にある関節面と関節している.下 咽頭骨にはさらに,腹側中央の前端より腹側前方へ 伸びるへら状の腹方突起(服部, 1984; keel, Gobalet, 1989; ventral keel, Bellwood, 1994) がある. これらの側 突起や腹方突起の形状には種間で差が見られるようで あるが、種内の個体差もあるようなので、もう少し観 察個体数を増やして検討しなければならない. 下咽頭 骨には上咽頭骨と違い、未萌出歯が並んで入っている 前後に長い洞状部はなく、歯板下方に洞状部があり、 そこに未萌出歯が入っている. そして下咽頭歯は下咽 頭骨の後端より萌出する. 下咽頭骨後面は, 上咽頭骨 の前方腹側面同様に薄い骨壁でできていて、そこには しばしば孔や背腹方向に伸びた溝状の孔が開いている (第2図e4).

下咽頭歯の形態は上咽頭歯(主歯)に類似している が、同一個体で見ると上咽頭歯よりも小さい.また、 少なくともアオブダイでは、咽頭歯後面基部が大きく 抉れており、そのため咬耗が進んでこの部分まで到達 すると、咬合面観で歯の断面が後方に開いて、前後に 潰れた C 字型となる(第 2 図 c2).下咽頭歯は上咽頭 歯と異なり前後に並んだ歯列は形成しない.その代わ り、外側ほど前方に位置し、咬合面観が前方に開いた U字型の横列を形成する.そのため中央部の咽頭歯は



- 第3図. (a)-(d) オビブダイ (Scarus schlegeli, KRF 0262) と (e)-(h) ヒブダイ (S. ghobban, KRF 0350)の咽頭骨と咽頭菌. (a), (e) 左 上咽頭骨の外側面観. (b), (f) 左右の上咽頭骨を (b1, f1) 咬合面および (b2, f2) 右外側やや腹方から見たところ. (c), (g) 右上咽頭菌の前面観. (d), (h) 下咽頭骨の咬合面観. (a), (b2), (e), (f2) 図の左が前方; (b1), (d), (f1), (h) 図の上が前方. 矢印1 は咽頭菌内側の突起を示す. (b1) と (d) の小さな矢印は第5 図に示した断面の位置を示す. (c) と (g) のスケールバーは 5 mm, 他は 10 mm. 略号については第2 図を参照.
- Fig. 3. Pharyngeal bones and teeth of (a)–(d) Scarus schlegeli (KRF 0262) and (e)–(h) S. ghobban (KRF 0350). (a), (e) Left upper pharyngeal bone in left lateral view. (b), (f) Both upper pharyngeal bones in (b1, f1) occlusal and (b2, f2) ventrolateral views. (c), (g) Right upper pharyngeal teeth in anterior views. (d), (h) Lower pharyngeal bone in occlusal view. (a), (b2), (e), (f2) Left to anterior; (b1), (d), (f1), (h) top to anterior. Arrows 1 indicate interdigitating elements of the teeth. Small arrows in (b1) and (d) indicate the position of each section in Fig. 5. Scale bars for (c) and (g) equal 5 mm and the others equal 10 mm. Abbreviations: see Fig. 2.

歯板の前後軸に対してほぼ直交するのに対し,外側の ものは斜交している.この横列を構成する咽頭歯数は, 観察した種では,ブダイで6枚であり,その他の種で は5枚であった.これら横列の咽頭歯は,外側のもの ほど小さく,下咽頭骨後端よりほぼ同時に萌出するよ うである.萌出後は上咽頭歯同様, dense bone によっ て下咽頭骨およびすでに萌出している咽頭歯と接着される. 萌出する咽頭歯は, 直前の対応する咽頭歯より も, 咽頭歯左右幅の半分だけ左あるいは右にずれる. そのため咬合面観では, 咽頭歯が互い違いに組み合わ されている(例えば, Cuvier and Valenciennes, 1839). 観察した種では, ブダイとアオブダイの大型個体を除



- 第4図. (a)-(e) ナンヨウブダイ (Chlorurus microrhinos) と (f)-(i) ブダイ (Calotomus japonicus, KRF 0080)の咽頭骨と咽頭歯. (a)-(d) KRF 0267. (a) 左上咽頭骨の外側面観. (b) 左右の上咽頭骨を (b1) 咬合面および (b2) 右外側やや腹方から見たところ. (c) 右上咽頭歯の前面観. (d) 下咽頭骨の咬合面観. この標本の腹方突起は破損している. (e) KRF 0389 の左右の上咽頭歯を左 外側やや腹方から見たところ. (f) 左上咽頭骨の (f1) 外側面観, (f2) 内側面観, および (f3) 背側面観. (g) 左右の上咽頭骨 の咬合面観. (h) 右上咽頭骨の前面観. (i) 下咽頭骨の (i1) 左外側面観および (i2) 咬合面観. (a), (b2), (f1), (i1) 図の左が 前方; (b1), (d), (g), (i2) 図の上が前方; (e), (f2) 図の右が前方. 矢印 1 と 2 はそれぞれ咽頭歯内側の突起および不 規則に出現している二重の痕跡歯を示す. (b1), (d), (g), (i2) の小さな矢印は第5 図に示した断面の位置を示す. (c) のス ケールバーは 5 mm, 他は 10 mm. 略号については第2 図を参照.
- Fig. 4. Pharyngeal bones and teeth of (a)–(e) *Chlorurus microrhinos* and (f)–(i) *Calotomus japonicus* (KRF 0080). (a)–(d) KRF 0267. (a) Left upper pharyngeal bone in left lateral view. (b) Both upper pharyngeal bones in (b1) occlusal and (b2) ventrolateral views. (c) Right upper pharyngeal teeth in anterior view. (d) Lower pharyngeal bone in occlusal view. Note that the ventral keel of the specimen is broken. (e) Both upper pharyngeal teeth of KRF 0389 in ventrolateral view. (f) Left upper pharyngeal bone in (f1) left lateral, (f2) medial, and (f3) dorsal views. (g) Both upper pharyngeal bones in occlusal view. (h) Right upper pharyngeal bone in anterior view.
  (i) Lower pharyngeal bone in (i1) left lateral and (i2) occlusal views. (a), (b2), (f1), (i1) Left to anterior; (b1), (d), (f3), (g), (i2) top to anterior; (e), (f2) right to anterior. Arrows 1 and 2 indicate interdigitating elements of the teeth and occasionally present double remnant teeth, respectively. Small arrows in (b1), (d), (g), (i2) indicate the position of each section in Fig. 5. Scale bar for (c) equals 5 mm and the others equal 10 mm. Abbreviations: see Fig. 2.

いて,歯板の左右幅が後方へ広がっていた(第3図d, h;第4図d). これは成長に伴って後方の咽頭歯ほど 大きくなり,そのため横列の幅が広くなっていくため だと考えられる. なお, Bellwood (1994) は上咽頭歯 列について同様のことを報告している.

#### 咽頭歯の萌出様式

上咽頭骨の矢状断面(第5図a, c, e, g, i)を見ると, 咽頭骨前部腹側にある洞状部内に複数の未萌出歯が前 後に並んでいることがわかる.これらの未萌出歯は, どの種においても,前方のものよりも後方のものの方 が厚みがあり,またはっきりと写っていることから, より形成が進んでいるように見える.したがって,ブ ダイ類の上咽頭歯は、洞状部の前部で形成され始め、 形成を続けながら後方へと移動すると考えられる.最 後方の未萌出歯と萌出歯とでは、矢状断面を観察した いずれの種でも萌出歯の方がその先端がやや後方を向 いていることから、上咽頭歯はわずかに後方に回転し ながら萌出する可能性が高い.ただし、骨格標本にし た際に、洞状部の未萌出歯以外の組織は失われており、 未萌出歯は洞状部内で動いてしまう可能性もあるた め、この点についてはさらに検討が必要である.

ブダイ以外の4種では、咽頭歯は萌出時に内側へも 回転する(第6図).それによって、咽頭歯内側の突 出部が咽頭骨内側端よりもさらに内側に出て、左右の 咽頭歯の interdigitating 構造を形成する.この回転は特 に咽頭歯内側の突出部が発達したオビブダイやナンヨ



- **第5図**. (a)-(e) アオブダイ (Scarus ovifrons), (e)-(f) オビブダイ (S. schlegeli, KRF 0262), (g)-(h) ナンヨウブダイ (Chlorurus microrhinos, KRF 0267), および (i)-(j) ブダイ (Calotomus japonicus, KRF 0080) の咽頭骨の矢状断面. マイクロ CT イメージから AMIRA 5.3.2 で再構成したもの. (a)-(b) KRF 0264, (c)-(d) KRF 0348. (a), (c), (e), (g), (i) 左上咽頭骨; (b), (d), (f), (h), (j) 下咽頭骨. 図の左が前方. スケールバーは 10 mm. (c) と (d) 以外の断面の位置は第 2 図から第 4 図に示した.
- Fig. 5. Sagittal sections of pharyngeal bones of (a)–(d) Scarus ovifrons, (e)–(f) S. schlegeli (KRF 0262), (g)–(h) Chlorurus microrhinos (KRF 0267), and (i)–(j) Calotomus japonicus (KRF 0080) reconstructed from micro-computed tomography images using AMIRA 5.3.2 software. (a)–(b) KRF 0264, (c)–(d) KRF 0348. (a), (c), (e), (g), (i) Left upper pharyngeal bones; (b), (d), (f), (h), (j) lower pharyngeal bones. Left to anterior. Scale bars equal 10 mm. The position of each section except for (c) and (d) is indicated in Figs. 2–4.

ウブダイで顕著である.これらの種では未萌出歯は突 出部を腹側やや内方へ向けて傾いて並んでいて(第6 図 c, d), 萌出時に内側へ回転することで, 突出部が 内側を向く.突出部の発達の弱いアオブダイ(第6図a, b) やヒブダイでも,回転角はオビブダイ・ナンヨウ ブダイほどではないものの,やはり回転はしているよ うである.ブダイにおいてこのような顕著な回転が見 られるかどうかは,まだ十分に検討できていない.し かしブダイでも内側主歯の内側縁は,わずかに咽頭骨 内側面よりも内側に出ているから,同様の回転をして いるか,あるいはそもそもやや内側へ向かって萌出す るかのいずれかであると考えられる.

観察した種の内で、オビブダイ・ナンヨウブダイ・ ブダイでは上咽頭骨の洞状部腹側の骨壁(≒未萌出歯 の先端)と萌出歯板基部がほぼ同じ高さにある(第5 図 e, g, i). そのため未萌出歯の先端と萌出した咽頭 歯の先端との間に、咽頭歯の高さ程度の段差がある. したがって咽頭歯は萌出時に腹方へやや大きく飛び出 すことになる、ブダイの場合、咽頭歯自体が低いため、 この段差はあまり目立たないが、やはり咽頭歯の高さ 程度飛び出して萌出する、ヒブダイは矢状断面の観察 をおこなっていないが、オビブダイ・ナンヨウブダイ に近い状況のようである.一方でアオブダイの場合は、 咽頭歯が高く、また洞状部腹側の骨壁が歯板基部より も高い位置にあるため、段差はかなり小さく、わずか に腹側へ出るだけで萌出歯と並ぶことができる(第5 図 a). ただし、小型の個体(KRF 0348)では他の個 体よりも少し大きな段差(第5図c)が見られたので, 個体成長に伴って段差が小さくなるのかもしれない.

下咽頭骨(第5図b, d, f, h, j)では, 咽頭歯の 形成は咽頭骨後方下部の洞状部下方で始まるようであ る. アオブダイやオビブダイでは, 咽頭歯は洞状部内 に先端を後方に向けて横たわった状態で、上下に重な るように収まっており、上のものほど形成が進んでい る. そして最終的に先端が背側を向くように大きく回 転しながら萌出する. Suga et al. (1992)の示したオオ モンハゲブダイ (Chlorurus bowersi; 文献中では Scarus bowersi とされている)の下咽頭骨断面(第1図b)に も、上下に重なってはいないものの横たわった咽頭歯 が確認できる. ナンヨウブダイやブダイでは、洞状部 が咽頭歯の大きさに対して背腹に広くなっていて、最 下方の咽頭歯は横たわらずに立っているように見える (第5図h, j). また、断面に見える未萌出歯を見る限 り、洞状部後方下部において立った状態で形成が始ま り、それらが前上方へと移動するにつれて先端を後方



- 第6図. (a)-(b) アオブダイ (Scarus ovifrons), (c) オビブダイ (S. schlegeli, KRF 0262), および (d) ナンヨウブダイ (Chlorurus microrhinos, KRF 0267)の右上咽頭歯の前 面観.マイクロ CT イメージから AMIRA 5.3.2 で再構 成したもの. (a) KRF 0264, (b) KRF 0348. 黒い矢印は 最前方の萌出歯を, (a)の灰色の矢印は萌出途中のも のを示す. (c)の最後方の未萌出歯は動いてしまって いる.スケールバーは 2 mm.
- Fig. 6. Right upper pharyngeal teeth of (a)–(b) Scarus ovifrons, (c) S. schlegeli (KRF 0262), and (d) Chlorurus microrhinos (KRF 0267) in anterior view reconstructed from microcomputed tomography images using AMIRA 5.3.2 software.
  (a) KRF 0264, (b) KRF 0348. Black arrows indicate the anteriormost erupted tooth, and gray arrow in (a) indicates erupting one. Note that the posteriormost unerupted tooth in (c) is displaced. Scale bars equal 2 mm.

けて横たわっていき,横たわった状態で今度は上後方 へ移動して,萌出時に再び先端を背側へ向けるように 回転して立ち上がるようである.ただしこの点につい ては,上咽頭歯同様,骨格標本の洞状部内で動いてし まっている可能性も完全には排除できない.今後さら に個体数を増やして検討したい.

#### 謝 辞

本稿は著者の一人村上の愛媛大学理学部における卒 業研究の一部をまとめたものである.ブダイ類標本の 入手には,三宅優佳氏(熊本大学),塩釜三郎氏,小 村太陽氏をはじめとする薩摩川内市鹿島の皆様,隈本 剛氏(宮古島市),神田 優氏(黒潮実感センター), 藤田知右氏(愛南漁協),堀 利栄氏(愛媛大学),小 松俊文氏(熊本大学)にご協力いただいた.咽頭骨の CT スキャンには坂田智佐子氏(国立科学博物館), 對 比地孝亘氏(東京大学)と 真鍋 真氏(国立科学博物 館)に大変お世話になった. CT スキャンデータの解 析には兵庫県立人と自然の博物館の AMIRA を使用し た. Romain Amiot 氏(フランス国立科学研究センター) にはフランス語文献の読解を手伝っていただいた.記 して感謝の意を表する.

## 引用文献

- Bellwood, D. R., 1994. A phylogenetic study of the parrotfishes family Scaridae (Pisces: Labroidei), with a revision of genera. *Records of the Australian Museum*, Supplement **20**: 1–72.
- Boas, J. E. V., 1879. Die Z\u00e4hne der Scaroiden. Zeitschrift f\u00fcr Wissenschaftliche Zoologie, 32: 189–215.
- Carr, A., Kemp, A., Tibbetts, I., Truss, R. and Drennan, J., 2006a. Microstructure of pharyngeal tooth enameloid in the parrotfish *Scarus rivulatus* (Pisces: Scaridae). *Journal of Microscopy*, 221: 8–16.
- Carr, A., Tibbetts, I. R., Kemp, A., Truss, R. and Drennan, J., 2006b. Inferring parrotfish (Teleostei: Scaridae) pharyngeal mill function from dental morphology, wear, and microstructure. *Journal of Morphology*, 267: 1147–1156.
- Cuvier, G. and Valenciennes, A., 1839. *Histoire Naturelle des Poissons, Tome 14*. Pitois-Levrault, Paris, 464 p.
- Gobalet, K. W., 1989. Morphology of the parrotfish pharyngeal jaw apparatus. *American Zoologist*, **29**: 319–331.
- 服部 仁, 1976. 沖縄・奄美の貝塚から出土したブダイ科魚類 の咽頭骨. 魚類学雑誌, 22:221-226.
- 服部 仁, 1984. アオブダイ Scarus ovifrons とその synonym と された Scarus viridifucatus の形態比較. 魚類学雑誌, 31: 188–192.
- 加藤昌一, 2016. ネイチャーウォッチングガイドブック ベラ & ブダイ. 誠文堂新光社, 東京, 319 p.
- Liao, Y.-C., Chen, L.-S., Shao, K.-T. and Chen, I.-S., 2004. A review of parrotfishes (Perciformes: Scaridae) of Taiwan with descriptions of four new records and one doubtful species. *Zoological Studies*, 43: 519–536.
- Liem, K. F. and Sanderson, L., 1986. The pharyngeal jaw apparatus of labrid fishes: A functional morphological perspective. *Journal of Morphology*, 187: 143–158.
- 中坊徹次(編), 2013. 日本産魚類検索 全種の同定 第三版. 東海大学出版会,秦野, 2428 p.
- Nelson, J. G., 1967. Gill arches of some teleostean fishes of the families Girellidae, Pomacentridae, Embiotocidae, Labridae and Scaridae.

Journal of Natural History, 1: 289-293.

- Nelson, J. S., Grande, T. C. and Wilson, M. V. H., 2016. Fishes of the World, 5th ed. John Wiley & Sons, Hoboken, 707 p.
- Owen, R., 1840–1845. Odontography; or, a Treatise on the Comparative Anatomy of the Teeth; Their Physiological Relations, Mode of Development, and Microscopic Structure, in the Vertebrate Animals. Hippolyte Baillier, London, 655 p.
- Schultz, L. P., 1958. Review of the parrotfishes family Scaridae. United States National Museum Bulletin, 214: 1–143.
- Smith, J. L. B., 1956. The parrot fishes of the family Callydontidae of the western Indian Ocean. *Ichthyological Bulletin, Rhodes* University, (1): 1–23.
- Smith, J. L. B., 1959. The identity of *Scarus gibbus* Ruppell, 1828 and of other parrotfishes of the family Callyodontidae from the red sea and the western Indian Ocean. *Ichthyological Bulletin, Rhodes University*, (16): 265–282.
- Suga, S., Taki, Y. and Ogawa, M., 1992. Iron in the enameloid of perciform fish. *Journal of Dental Research*, 71: 1316–1325.
- Yamaoka, K., 1978. Pharyngeal jaw structure in labrid fish. Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 24: 409–426.
- Yamaoka, K., 1980. Some pharyngeal jaw muscles of Calotomus japonicus (Scaridae, Pisces). Publications of the Seto Marine Biological Laboratory, 25: 315–322.