コイ科魚類カワムツ*Nipponocypris temminckii*の骨学的研究

宮田真也・籔本美孝

Reprinted from the
Bulletin of the Kitakyushu Museum of Natural History and Human History
Series A (Natural History)
31 March, 2018

Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist. Hum. Hist., Ser. A, **16**: 5–30, March 31, 2018

コイ科魚類カワムツ*Nipponocypris temminckii*の骨学的研究

宮田真也[1]・籔本美孝[2]

[1]学校法人城西大学水田記念博物館大石化石ギャラリー
[2]北九州市立自然史・歴史博物館

Osteology of the cyprinid fish, *Nipponocypris temminckii* (TEMMINCK and SCHLEGEL, 1846)

Shinya MIYATA[1] and Yoshitaka YABUMOTO[2]

[1]*Oishi Fossils Gallery of Mizuta Memorial Museum, Josai University Educational Corporation, 2-3-20, Hirakawacho, Chiyoda-ku, Tokyo, 102-0093, Japan.*
[2] *Kitakyushu Museum of Natural History and Human History, 2-4-1, Higashida, Yahatahigashi-ku, Kitakyushu, 805-0071, Japan.*

(Received October 31, 2017; accepted January 10, 2018)

ABSTRACT — The osteological features of the cyprinid fish, *Nipponocypris temminckii* are examined and described for studies on fossil cyprinid fishes found in East Asia. As a result of this study, it was found that the pharyngeal, opercle, quadrate - pterygoid fenestra urohyal, and dorsal fin skeleton of *N. temminckii* similar to those of *Candidia barbata*. However sensory canals of the parietal, infraorbital 5 and the dentary of *N. temminckii* differ from those of *C. barbata.*

は じ め に

現生コイ科魚類にはおよそ 367 属 3,006 種が知られており，世界の純淡水魚の中で最も多様化したグループである（NELSON *et al.*, 2016）．膨大な種を抱えるコイ科魚類では，多くの種で形態学的情報が不足しているため，化石・現生種共に系統関係を把握することは容易ではない（CHEN *et al.*, 2005; 籔本ほか，2008, 2009）．

一方，現生コイ科魚類の分子系統学的研究が進むにつれ，分子時計を用いてコイ科魚類を中心とした真骨魚類の分子進化と地史とを関連付けた研究もなされるようになってきた（NAKATANI *et al.*, 2011 など）．分子時計は化石記録の情報に制約されるため化石記録の整備が重要になる（INOUE *et al.*, 2010）．そのためコイ科魚類化石の系統分類学的研究はコイ科魚類における古生物学的研究のみならず分子進化学的研究にも大きな貢献をもたらすことが期待される．

コイ科魚類化石は北米大陸，アフリカ大陸，アジア―ユーラシア大陸で多数報告されている（CAVENDER, 1991）．日本でも数多く報告されており（中島，1986; NAKAJIMA, 1984; NAKAJIMA and HATTORI, 1992; 中島・北林，2002; 友田ほか，1977; 上野，1967; 上野ほか，1975, 2000 など），近年では比較的保存状態の良い全身骨格の化石を用いて，系統分類学的研究がなされるようになっている（YABUMOTO, 2010; YABUMOTO and SAKAMOTO, 2010）．

しかし，膨大なコイ科魚類の化石記録が存在する中でコイ科魚類化石の系統分類学的研究は未だ進んでいるとは言い難く，コイ科魚類の進化史の理解のためにはさらなる研究が必要である．

近年，筆者らはコイ科魚類の中で，ハス類 opsariichthine（CHEN, 1982）に着目している．ハス類は東アジア固有のコイ科魚類のひとつであり，中国，台湾，ベトナム，朝鮮半島，日本列島に生息している（CHEN，1982; 細谷，2013 など）．本類は化石も知られており，中国では広東省三水盆地に分布する下部始新統 Buxin 層からオイカワ属 *Zacco* の化石種 *Z. honggangensis* LI and WANG, 1981（in WANG *et al.*, 1981）が記載されている．日本では石川県の中新統からオイカワ属の 1 種 *Z.* sp.（中島，1975; 友田・中島，1975），大分県の中部更新統野上層からカワムツ *Z. temminckii*（上野ほか，1975; 高橋・奥村，1996）またはカワムツ類似種 *Z.* cf. *Z. temminckii*（上野ほか，2000）などの産出が報告されている．

これらの化石の産出報告以降，本邦では従来カワムツとされていたもののなかで，遺伝的，形態的に差異のある種の存在が明らかになり，HOSOYA *et al.*（2003）によってカワムツとヌマムツに分けられた．さらに朝鮮半島に生息するカワムツでも同様に，カワムツと *Z. koreanus* が識別されるようになった（KIM *et al.*, 2005）．

また，日本列島に生息するオイカワ，カワムツ，ヌマムツおよび，*Z. koreanus* はオイカワ属に属すると考えられてきたが，Chen *et al.*（2008）は分子系統学的研究によってオイカワ属の模式種であるオイカワはハス属 *Opsariichthys* に近縁であること，カワムツとヌマムツはオイカワよりも台湾固有のタイワンアカハラ属 *Candidia* や中国とベトナムに分布する *Parazacco* に近縁であることを明らかにし，カワムツ属 *Nipponocypris* を提唱した．カワムツ属には，模式種であるカワムツのほかはヌマムツ *N. sieboldii* および朝鮮半島固有の *N. koreanus* が含まれる．Tang *et al.*（2010）の分子系統学的研究でもカワムツやヌマムツは，オイカワよりもタイワンアカハラ属に近縁との結果が得られているが，カワムツ属は単系統群を構成せず，本属の取り扱いについてはさらなる分類学的検討が必要とされる（Yin *et al.*, 2016; Ito *et al.*, 2017）．一方，Huang *et al.*（2017）はミトコンドリア DNA の全ゲノム解析の結果から，カワムツ属は単系統群であるとした．これらに従うならば，これまでオイカワ属として記載，報告された化石はその所属について分類学的再検討を行う必要がある．

魚類化石を研究する上では，現生種における骨学的研究が必要である．現生オイカワ属およびその近縁種における骨学的研究は小林・前田（1962）および鈴木・木村（1978）の咽頭骨と咽頭歯，Hows（1980, 1983），藤田（1990）の尾部骨格などがあるが，全身の骨格が詳細に記載されたものは Ashiwa and Hosoya（1998）の *Z. pachycephalus*（現在ではハス属に分類されている：例えば Chen *et al.*, 2008），宮田ほか（2011）の *Z. platypus*，宮田ほか（2012）のタイワンアカハラ *C. barbatus*（*C. barbatus* は *C. barbata* のシノニム ; Ito and Hosoya, 2017）のみであり，現生種に関するさらなる骨学的研究が必要である．

そこで，本研究では分類学的な変更があったハス類の化石の研究のための基礎情報としてカワムツの骨格を詳細に記載する．

材料と方法

カワムツ *Nipponocypris temminckii*，大分県豊後大野市大野川水系原尻の滝，2008 年 8 月，釣りによる採取，KMNH（Kitakyushu Museum of Natural History and Human History）VR 100,134，SL（Standard Length：標準体長）103.2 mm; KMNH VR 100,135，SL 101.4 mm; KMNH VR 100,136，SL 80.7 mm; KMNH VR 100,169, SL 100.1 mm.

以上の標本をもとに河村・細谷（1991）を参考にしながら透明骨格標本を作製し，硬骨のみ染色した．さらに骨格の各部を Ridewood（1905）に従って解剖した．各部をデジタルカメラで撮影し，それぞれの画像を用いて実体顕微鏡で標本を観察しながら Adobe Photoshop 6.0 で図を作成した．なお，骨格の名称は英名・和名共に上野・坂本（2005）を参考にした．骨の各部については須田（1991）を，ウェーバー器官は Dahdul *et al.*（2010）を，側線感覚管の用語は岩井（2005）を，尾部骨格については藤田（1990）を参考にした．背鰭および臀鰭の鰭条の数え方は Hubbs and Lagler（1949）に従い，最後の 2 本の分岐軟条は 1 本と数えた．

骨学的記載

神経頭蓋 Neurocranium
Figs. 1, 3–4

本稿では須田（1991）に従い，**神経頭蓋**を**篩骨域**（ethmoid region），**眼窩域**（orbital region），**耳骨域**（otic region），**後頭骨域**（occipital region）の 4 域に分けて記述する．

篩骨域は神経頭蓋の最前部を占め，**前鋤骨**（prevomer），**前篩骨**（preethmoid），**上篩骨**（supraethmoid），**篩骨**（ethmoid），**側篩骨の前頭部化骨**（POE: prefrontal ossification of lateral ethmoid），**吻骨**（kinethmoid）の 6 種類の骨から構成される．

前鋤骨は篩骨域腹側面の大部分を占め，1 枚の薄い板状の骨である．腹側からの観察では前縁が後方へ緩く湾入し，肥厚する．前部側面には一対の前篩骨がつながる．後方では副蝶形骨が縫合してつながる．

前篩骨は前鋤骨と共に篩骨域の前端を構成し，丸みを帯びた一対の骨からなる．

篩骨は外側面から見ると内側に窪む．前方は前篩骨，腹側は前鋤骨，背側は上篩骨，後方は側篩骨へとつながる．

側篩骨の前頭部化骨は篩骨域の外側を占める左右一対の骨である．腹側面から見ると骨は中央付近で横に張り出している．側篩骨の前頭部化骨の正中線前方では篩骨へ，背側では前頭骨へ，前下方の縁辺部で第 1 眼下骨（涙骨）とつながる．腹側には肥厚した領域があり，この領域で外翼状骨と接する．

上篩骨は 1 枚の薄い板状の骨で，篩骨域後側の天井部分に位置する．前端縁が後方へ湾入する．後方は前頭骨と縫合する．

吻骨は篩骨の前方に少し離れて位置する骨で，短い板状を呈しており，前方は薄い．前方で前上顎骨前端の突起に，外側で主上顎骨に囲まれる．

眼窩域は，**前頭骨**（frontal），**眼窩蝶形骨**（orbitosphenoid），**翼蝶形骨**（pterosphenoid），**副蝶形骨**（parasphenoid）の 4 種類の骨からなる．

前頭骨は，上篩骨と縫合し，眼窩域の天井部分を占める左右一対の骨である．左右の前頭骨は正中線上で縫合する．側縁の前半部と後半部はほぼ直線的で，前半部は体軸にほぼ平行し，後半部は後側方へ向かう．前半部と後半部の間に顕著な切れ込みが見られる．側縁で眼上骨と接する．前頭骨の前端はほぼ直線的で，上篩骨とつながる．後方側縁で翼耳骨，蝶耳骨とつながる．後端は頭頂骨と縫合する．背側表面には眼上管（supraorbital canal）が通る．

眼窩蝶形骨は翼状に左右に広がった上部と，下部の板状部分とに分けられる．側面から見ると下部の両眼窩隔膜（interorbital septum）は薄い板状で，前縁部は弧状に湾入し，後縁基部は切れ込みが見られる．腹側で副蝶形骨とつながる．眼窩蝶形骨上部は前方で側篩骨と，後方で翼蝶形骨につながる．

翼蝶形骨は左右一対の骨からなり，眼窩蝶形骨同様，正中線を境に外側へ翼状に広がる．左右の骨は前部 1/4 が腹側正中線上でつながる．後端で蝶耳骨，前耳骨とつながる．背側で前頭骨とつながる．

副蝶形骨は口腔の背面正中部を占める細長い骨である．

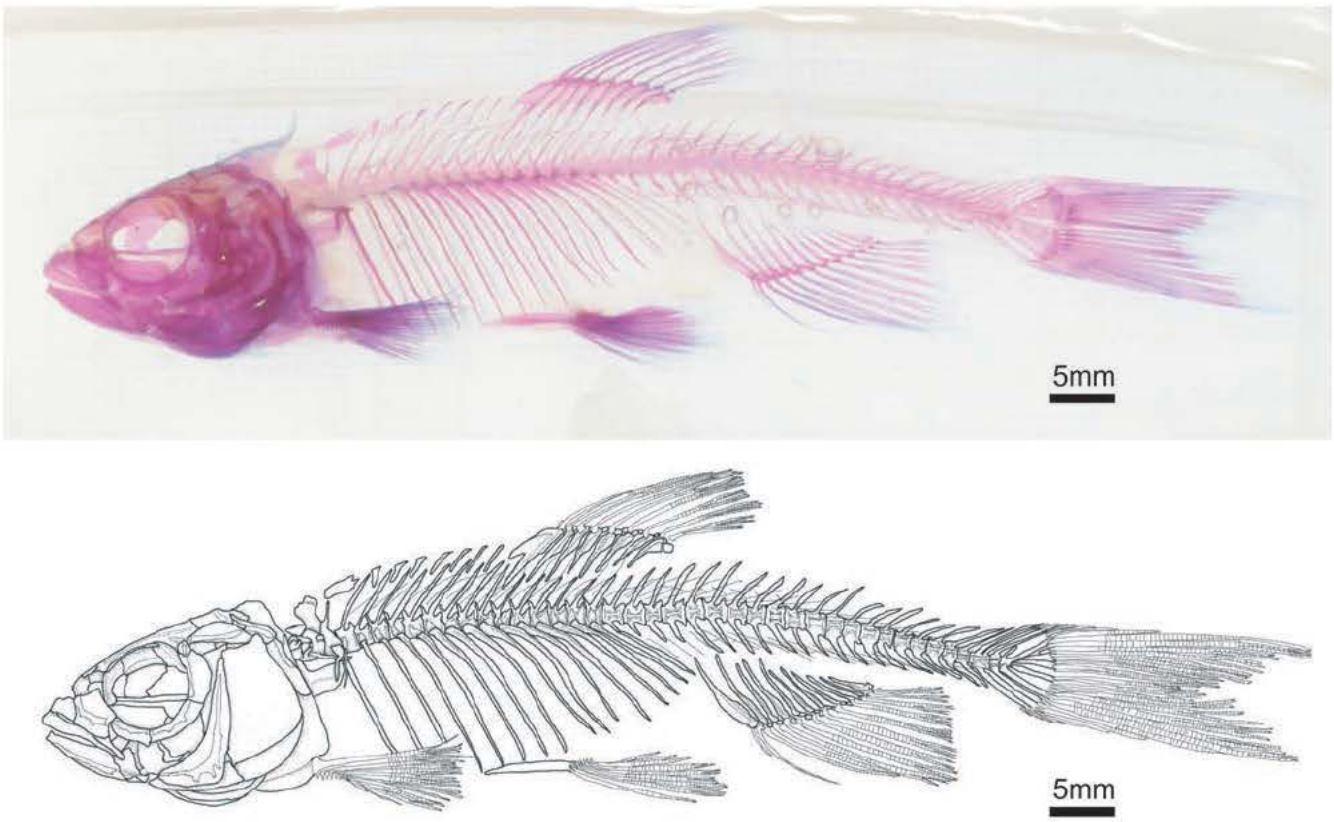


Fig. 1. The cleared and stained specimen (bones red) of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,136).

後端は基後頭骨まで達する．眼窩域の終わり付近で副蝶形骨翼（parasphenoid wing）が上方に伸びる．

耳骨域は，**蝶耳骨**（autosphenotic），**頭頂骨**（parietal），**前耳骨**（prootic），**翼耳骨**（pterotic），**間在骨**（intercalar），**上耳骨**（epiotic）の 6 種類の骨からなる．

蝶耳骨は耳骨域の上面側部に位置し，側面にやや後下方を向く突起がある．

翼耳骨は耳骨域上部を占める骨である．側背面に管状被骨があり，孔が管両端にある．管状被骨は骨の後端まで伸びる．外側後端に翼耳骨突起（pterotic spine）が発達する．

前耳骨は翼耳骨下方に位置する．前方に三叉神経室（trigemino - facialis chamber）の窪みがある．三叉神経室の外側部は短柱状構造となっており，三叉神経孔（foramen for trigeminal nerve）と顔面神経孔（foramen for facial nerve）がある．後方には外後頭骨，基後頭骨がつながる．

頭頂骨は耳骨域最上前部に位置する左右一対の骨である．長さは前頭骨長の約 1/3 である．後縁部付近には後縁に沿って伸びる上側頭管（supratemporal canal）がある．側線管は，頭頂骨幅の半分以上の所まで伸びるが，左右の側線管の近心端は離れる．外側端部の穴は上側頭骨の側線管と接近する．背側後方に上耳骨，上後頭骨がつながる．

上耳骨は耳骨域の最上後部に位置する一対の骨である．後縁部近心側に突出部がある．前下方で上側頭骨，翼耳骨に，後下方で外後頭骨と関節する．

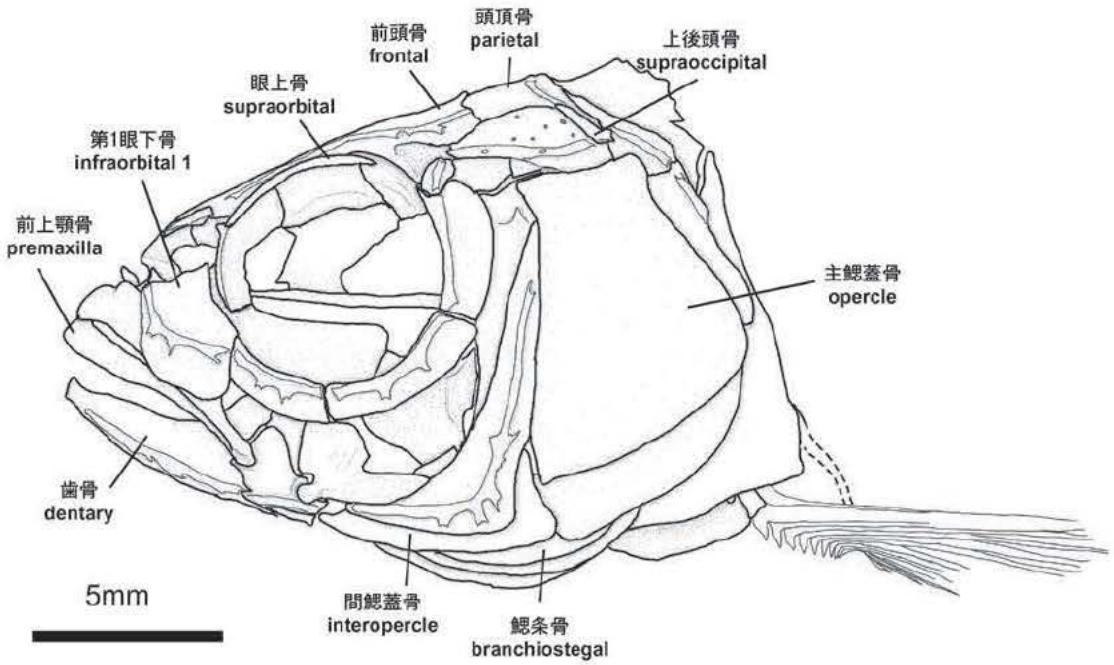
間在骨は翼耳骨の後端と外後頭骨後端と接する薄い板状の骨である．耳骨域を構成する骨の中で最も小さい．

後頭骨域は神経頭蓋の後部を占め，**上後頭骨**（supraoccipital），**外後頭骨**（exoccipital），**基後頭骨**（basioccipital）の 3 種類の骨からなる．

上後頭骨は後頭骨域の後上部を占める 1 個の骨からなる．後方向に板状の稜をなし，左右から上耳骨に挟まれ，下部では左右の外後頭骨と接する．

外後頭骨は後頭骨域の後中央部を占める．外側面または背側面から観察すると左右に貫通する楕円形の孔が見られる．また，背面中央部には脊髄が通る大孔（foramen magnum）がある．

基後頭骨は後頭骨域の下部を占め，後方の第 1 椎体関節面（articulation facet for the 1st centrum）で第 1 椎体と関節する．基部付近には前後が貫通する孔が見られる．第 1 椎体関節面後方に長く伸びる部分があり，側面から見ると台形状を呈しており，背側は肥厚する．腹側から見ると側方へ伸びる小さな丸みを帯びた突起が見られる．



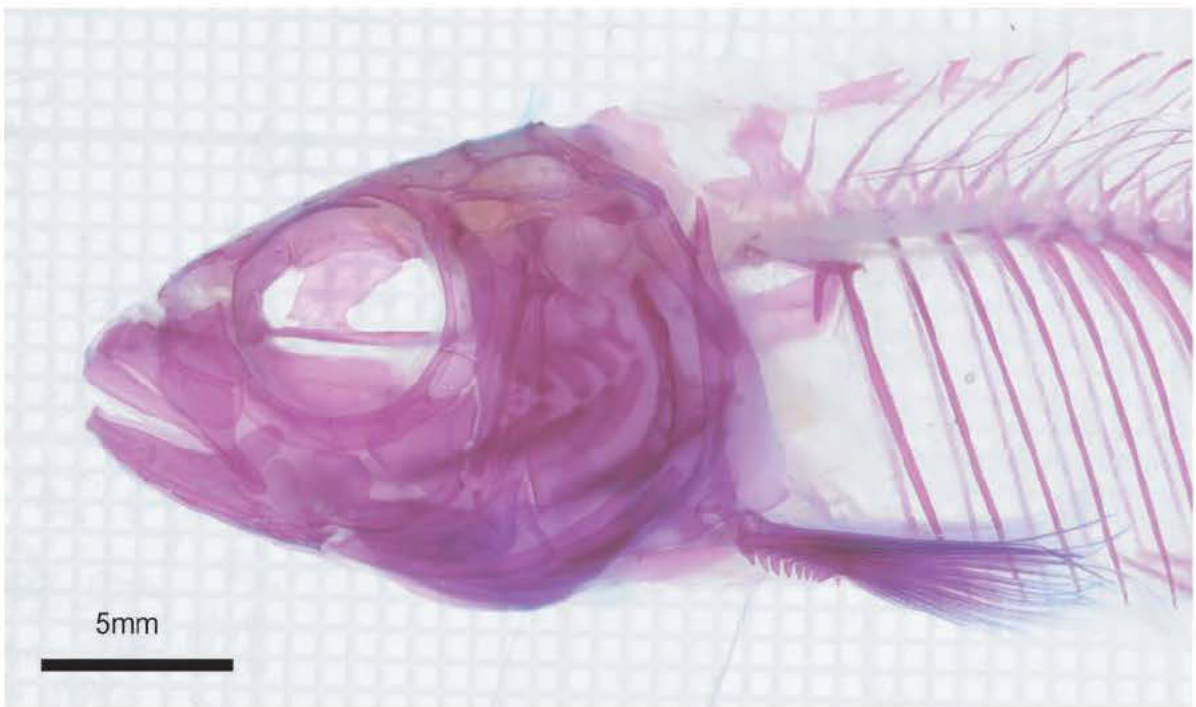


Fig. 2. The head skeleton of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,136).

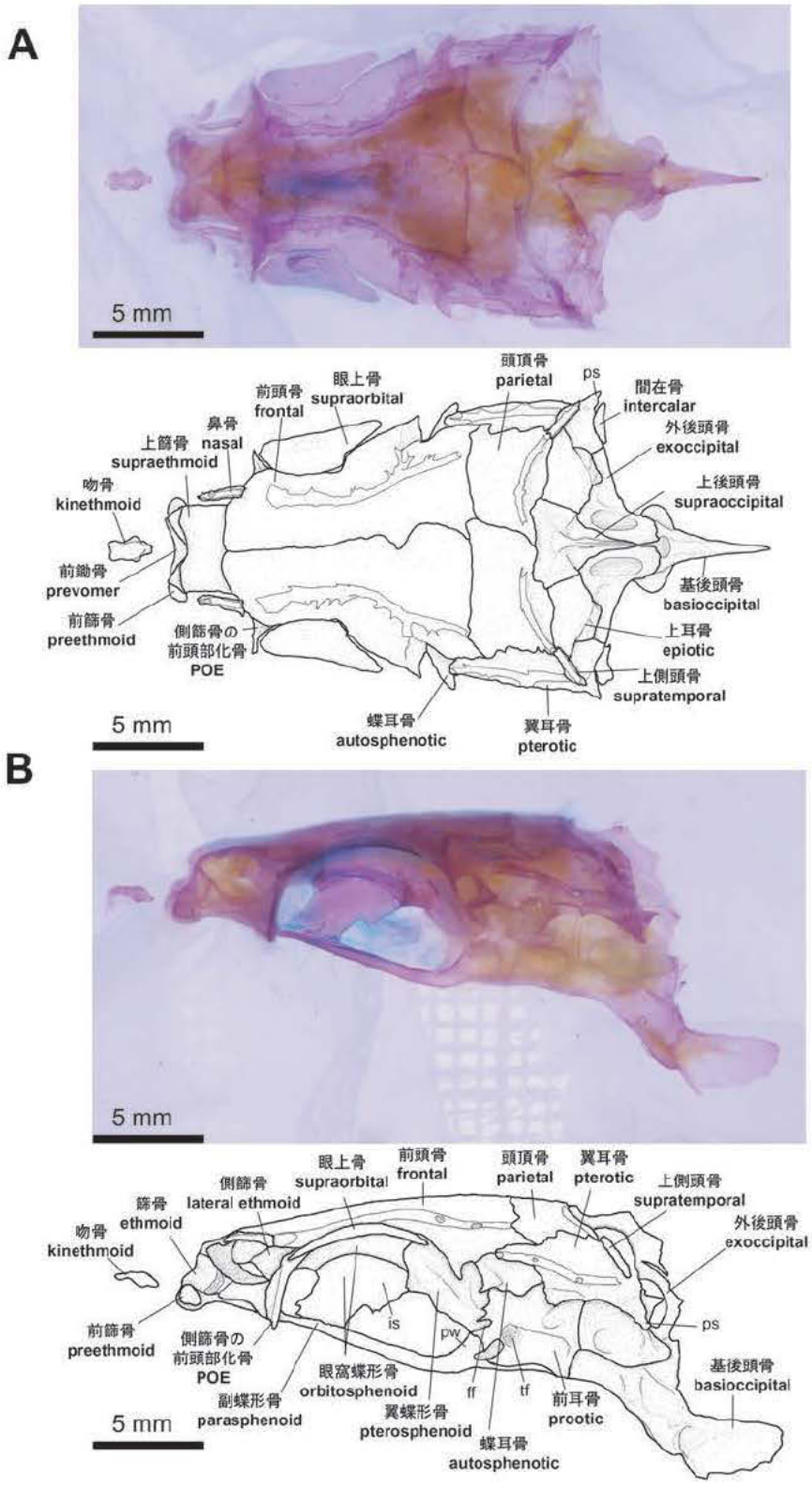


Fig. 3. The cranium of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,134). A, dorsal view; B, lateral view. ff = foramen for facial nerve, is = interorbital septum, ps = pterotic spine, pw = parasphenoid wing, tf = foramen for trigeminal nerve.

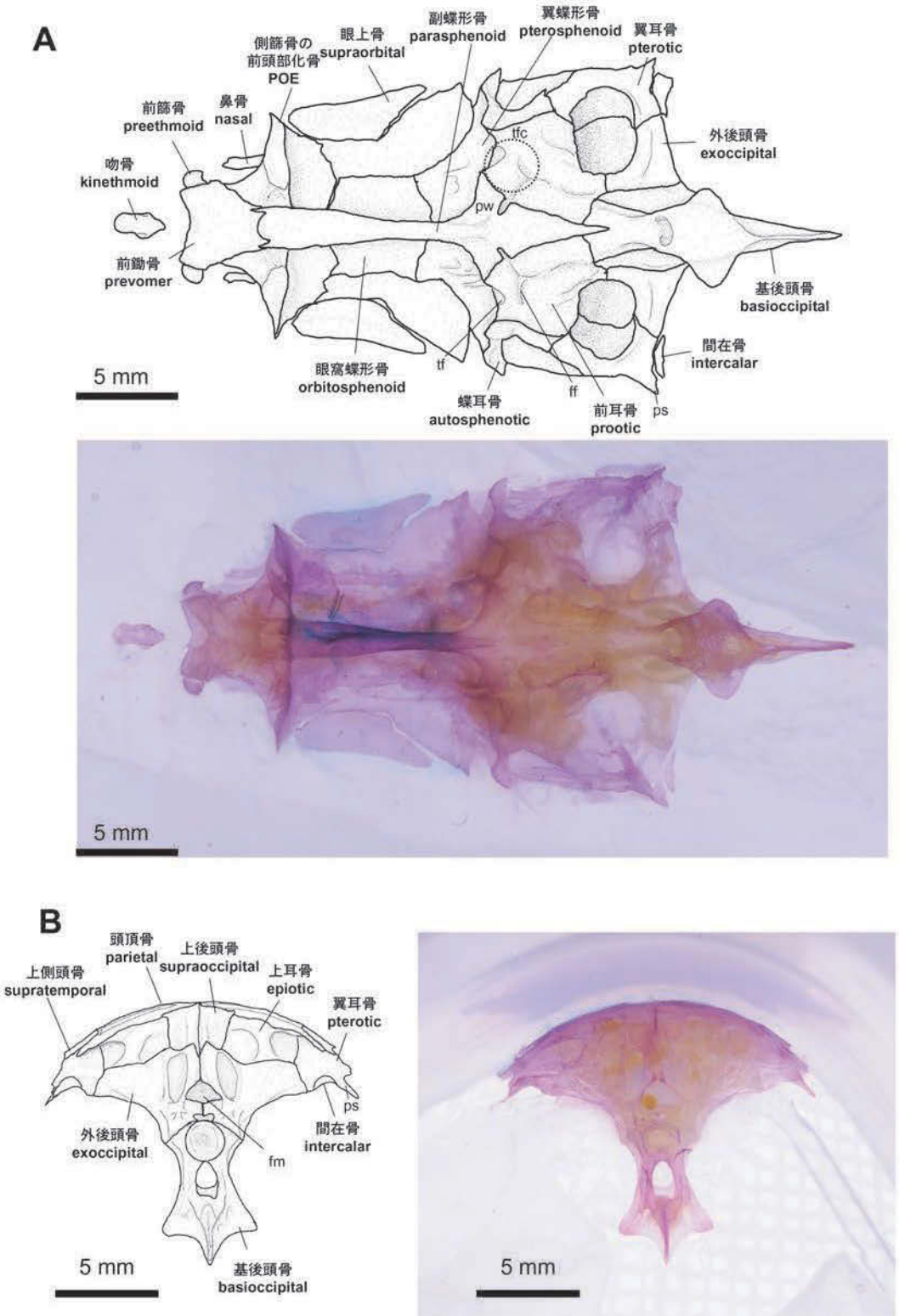


Fig. 4. The cranium of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,134). A, ventral view; B, posterior view. ff = foramen for facial nerve, fm = foramen magnum, ps = pterotic spine, pw = parasphenoid wing, tf = foramen for trigeminal nerve, tfc = trigemino - facialis chamber.

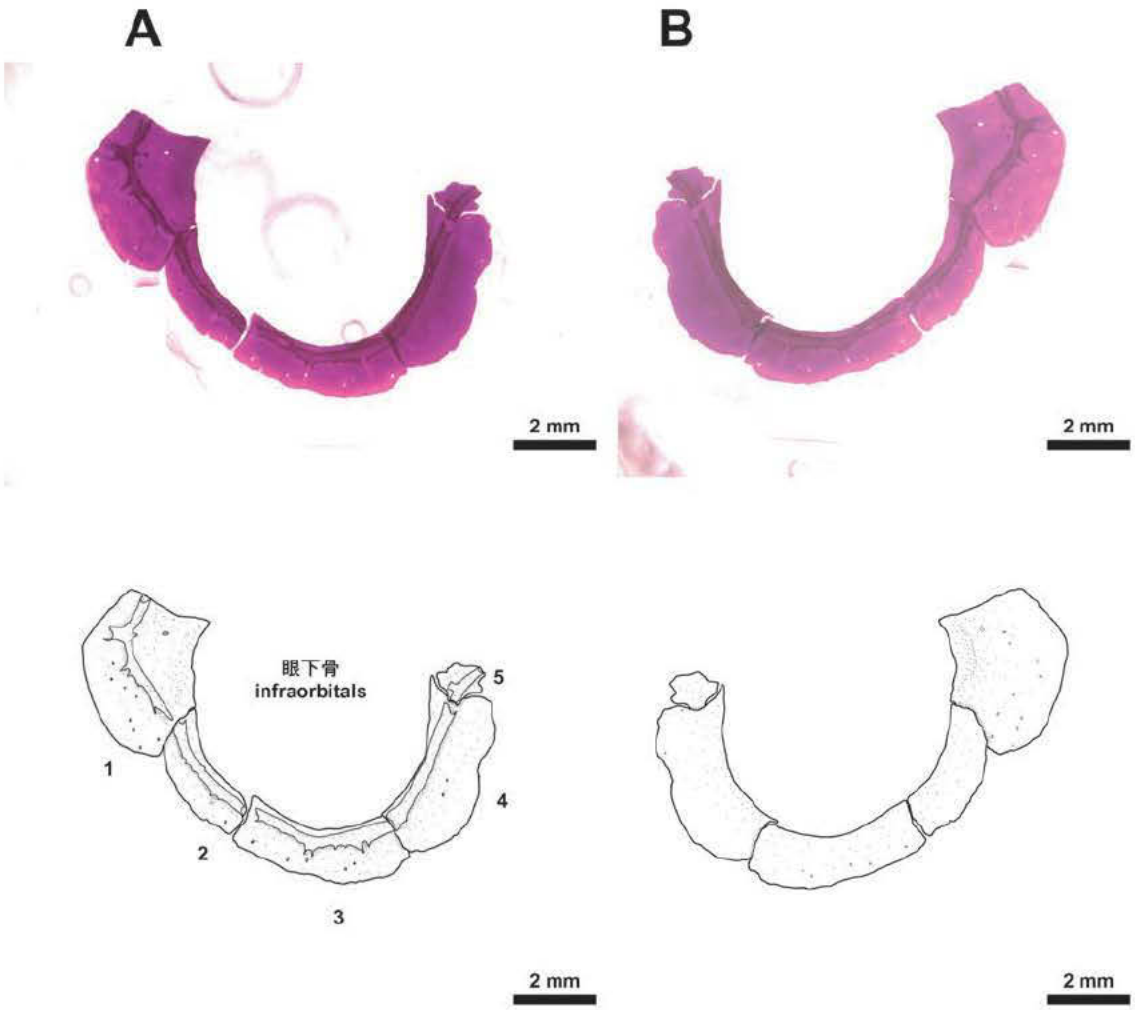


Fig. 5. The infraorbital bones of *Nipponocypris temminckii*. A, outside view; B, inside view (KMNH VR 100,169).

側線感覚管骨 Sensory Canal Bones
Figs. 2, 3, 5

側線感覚管骨は**鼻骨**（nasal），**眼下骨**（infraorbital），**眼上骨**（supraorbital），**上側頭骨**（supratemporal）の 4 種類の骨からなる．

鼻骨は前頭骨の眼上管前端で接する一対の細長い管状の骨で，眼上管の構成要素である．鼻骨前端部は前方へ尖る（Figs. 2, 3）．

眼上骨は前頭骨外側縁と接する一対の細長い板状の骨で，眼窩上縁を覆う．眼上骨の中央付近は最も幅が広く，眼上骨の長さの約 1/3 ほどの幅を持つ．

上側頭骨は一対の管状の骨で，頭頂骨から上側頭管が，翼耳骨から側頭管（temporal canal）が合流し，後側頭骨へと運ばれる（Fig. 2）．

眼下骨は 5 個からなり，眼窩下縁を取り囲む．第 1 眼下骨（涙骨：lachrymal）は眼下骨の中で最も幅が広い骨で五角形を呈し，上縁中央部は背側へ突出する．第 1 眼下骨の眼下管（infraorbital canal）はほぼ中央を通り，前後に開口部がある．感覚管は骨の前後端付近まで伸びる．

第 2 眼下骨は第 3 眼下骨前部とほぼ同じ幅であり，長さは第 1 眼下骨とほぼ同じである．眼下管は中央よりやや背側を通り，前端，後端に開口部がある．第 2 眼下骨の幅は全体にわたってほぼ同じである．

第 3 眼下骨は第 2 眼下骨より長い．幅は第 2 眼下骨とほぼ同じであり，全体にわたって幅はほとんど変わらない．眼下管は背側を通る．開口部は前端，後端にそれぞれ 1 箇所ある．

第 4 眼下骨は第 2・3 眼下骨よりも幅がやや広い．眼下管は前縁近くを通り，下端，上端に開口部が見られる．背縁（上縁）は湾入し，第 5 眼下骨がつながる

第 5 眼下骨は眼下骨のなかでもっとも短い板状の骨で幅も狭い．眼下管は中央よりやや後方を通る．

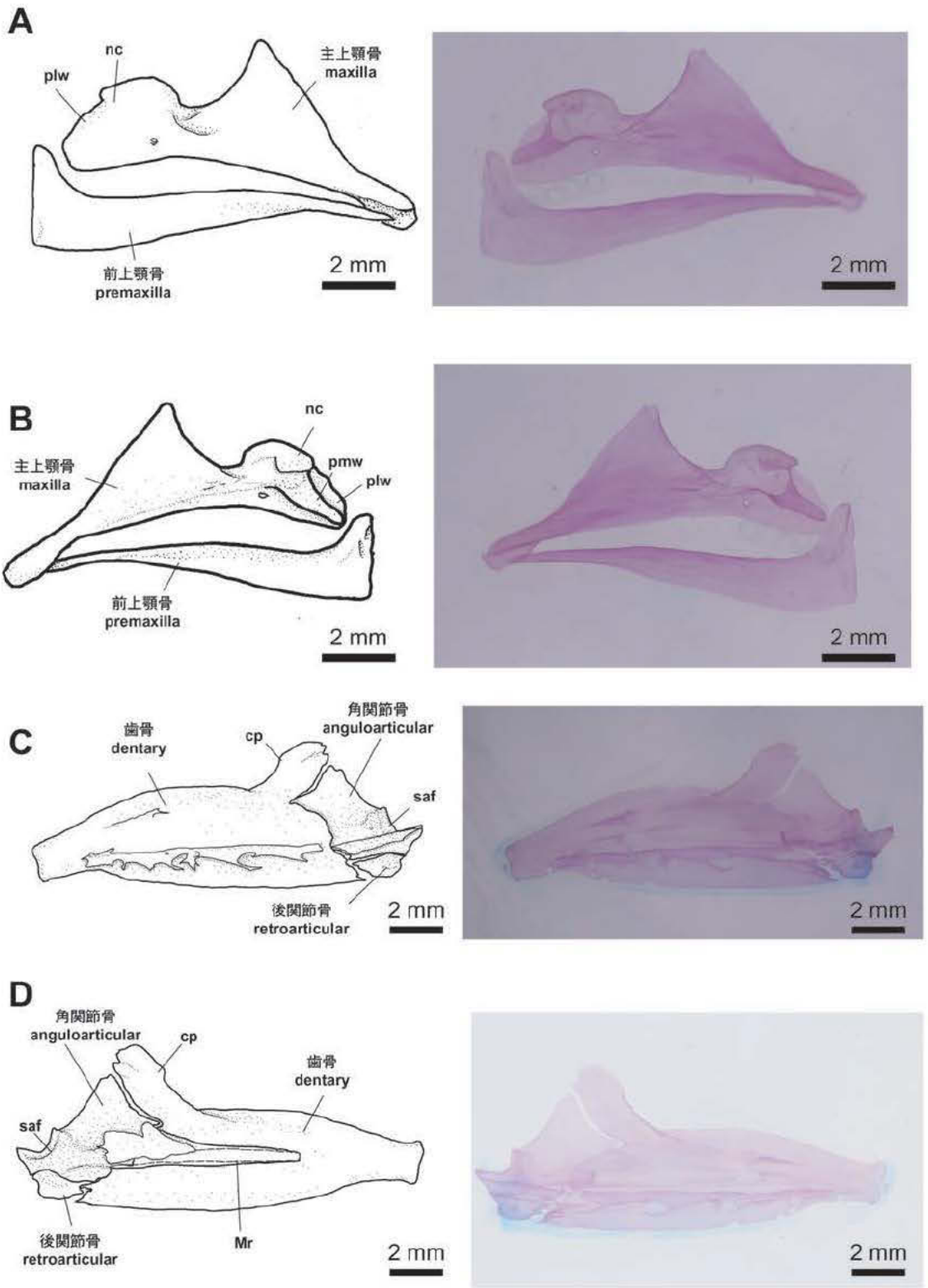


Fig. 6 The upper and lower jaws of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,135). A, outside view of upper jaw; B, inside view of upper jaw; C, outside view of lower jaw; D, inside view of lower jaw. cp = coronoid process, Mr = Meckelian ridge, nc = neurocranial condyle, plw = palatinal wing, pmw = premaxillary wing, saf = suspensorial articulation facet.

顎骨 Jaw Bones
Figs. 2, 6

顎骨は，**前上顎骨**（premaxilla），**主上顎骨**（maxilla），**歯骨**（dentary），**角関節骨**（anguloarticular），**後関節骨**（retroarticular）の 5 種類の骨からなる．

前上顎骨は上顎の前部に位置し，口裂上縁を縁取る．前端部は突起状を呈し，この部分で反対側の前上顎骨とつながる．後方へ向かうほど細くなり，幅が狭くなる．

主上顎骨は上顎の後部を占め，口縁を縁取らない．前端には，外側から**口蓋骨翼**（palatinal wing），**前上顎骨翼**（premaxillary wing）の 2 つの突出部があり，さらに内側の丸みを帯びた突起部は**神経頭蓋顆**（neurocranial condyle）で，前篩骨と関節する．主上顎骨の中央には背側に伸びる三角形の翼状部があり，翼状部の後縁は，ほぼ直線状である．後端は小さな長方形の翼状部があり，ここで前上顎骨と歯骨につながる．

歯骨は口縁下部を縁取る．歯骨先端は截形または僅かに湾入し，先端付近の口縁は直線的で，それより後方はなだらかに丸みを帯びる．後部の内側は凹み，角骨前部の約半分が挿入されている．鉤状突起（coronoid process）は後方に約 45° 傾いている．下顎管（mandibular canal）は中央より下を通り，開口部が前後端及びその間に認められ，後下方に孔が開く．

角関節骨はほぼ三角形の骨で，前半分が歯骨の凹みに挿入されている．内側には**メッケル氏軟骨**（Meckelian cartilage）が横たわり，その後端には**メッケル氏軟骨隆起線**（Meckelian ridge）が続く．後端にある鞍状の**懸垂骨関節面**（suspensorial articulation facet）で方骨と関節する．また，腹側で後関節骨と関節する．側線管は角骨の腹側を通り，前後端に開口部がある．

後関節骨は，角骨の下縁に付着する台形状の骨である．

鰓蓋骨 Opercular Bones
Figs. 2, 7–8

鰓蓋骨は**主鰓蓋骨**（opercle），**下鰓蓋骨**（subopercle），**前鰓蓋骨**（preopercle），**間鰓蓋骨**（interopercle）の 4 種類の骨からなる．

主鰓蓋骨は薄い板状の台形の骨で，背縁と後縁は湾入する．前縁部は肥厚化し，上部内側に舌顎骨窩（hyomandibular socket）があり，舌顎骨と関節する．また，前縁上隅部は前上方に突出する．この外側に主鰓蓋骨管（opercular canal）があり，前鰓蓋管（preopercular canal）とつながる．

前鰓蓋骨は L 字状で，感覚管はおおむね中央付近を通る．前鰓蓋管の開口部は前端および後端にある．

間鰓蓋骨は前鰓蓋骨の下にある三日月状を呈する骨である．先端は尖り，後方へ向かうほど高くなる．

下鰓蓋骨は鰓蓋骨の中で最も内側にある骨で，主鰓蓋骨の下に位置する．三日月状を呈しており，前縁上部は前上方へ突出する．後方になるにつれ幅が狭くなる．

懸垂骨 Suspensorium
Figs. 2, 7–8

懸垂骨は**口蓋骨**（autopalatine），**内翼状骨**（endopterygoid），**外翼状骨**（ectopterygoid），**後翼状骨**（metapterygoid），**方骨**（quadrate），**接続骨**（symplectic），**舌顎骨**（hyomandibular）の 7 種類の骨からなる．

口蓋骨は懸垂骨の前端に位置する．先端は 3 叉で，外側の部分は前上顎骨とつながる．残りは内側の部分で前篩骨を挟み込み，前篩骨と接続する．

内翼状骨は薄い骨で，先端の突出部分に口蓋骨後部が位置する．口蓋骨との関節部分は鞍状になり肥厚する．

外翼状骨は内翼状骨の前部下端につながる骨で，内翼状骨と同様に薄い骨である．上部で内翼状骨，後部で方骨につながる．

方骨は外翼状骨の後ろにつながる扇状の骨で，下顎関節面（ articulation facet for the mandibular）で角骨の懸垂骨関節面と関節する．内面にある溝に接続骨が挿入されている．

接続骨は棒状の骨で，方骨内側にある溝に挿入されている．後端部の幅は他の部分に比べてやや広い．後端には軟骨部がある．

後翼状骨は薄い骨で，中央は外側に凸になる．腹縁は方骨と共に方骨・翼状骨窓（quadrate - pterygoid fenestra of Greenwood *et al*., 1966）を形成するが，下縁部は湾入が見られず，ほぼ直線的である．

舌顎骨は懸垂骨を鰓蓋骨とともに神経頭蓋に結びつける．舌顎骨上部には軟骨性の神経頭蓋前顆（anterior condyle of the hyomandibular for the neurocranium）と神経頭蓋後顆（posterior condyle of the hyomandibular for the neurocranium）がある．前者は蝶耳骨と翼蝶形骨の一部と関節し，後者は蝶耳骨と翼耳骨の一部と関節する．舌顎骨上後部にある関節顆は主鰓蓋骨上部の鞍状部に関節する．下端は接続骨と軟骨で接続する（Harrington, 1955）．

鰓弓 Branchial Arch
Fig. 9

鰓弓は**基舌骨**（basihyal），**基鰓骨**（basibranchial），**下鰓骨**（hypobranchial），**角鰓骨**（ceratobranchial），**上鰓骨**（epibranchial），**内咽鰓骨**（infrapharyngobranchial）の 6 種類の骨から構成される．

基舌骨は鰓弓の最前列にある骨である．側面から観察すると，腹縁が若干丸みを帯びる．

基鰓骨は基舌骨の後に連なる 3 本の細長い骨からなる．第 1 基鰓骨は基鰓骨の中で最も短く，第 2 基鰓骨の半分ほどの長さである．第 2，第 3 基鰓骨はほぼ同じ長さである．側面には下鰓骨がつながる．

下鰓骨は 3 対の骨からなる．第 1 下鰓骨は第 2 下鰓骨とほぼ同じ大きさで，第 1 基鰓骨のほぼ中央の位置でつながる．第 2 下鰓骨は第 2，第 3 基鰓骨の関節部に位置する．第 3 下鰓骨は第 3 基鰓骨のほぼ中央に位置し，細いアーチ状の湾曲した骨で，背側部はやや幅が広くなる．

角鰓骨は 5 対の骨からなり，鰓弓を構成する骨の中でもっとも大きい．角鰓骨は第 1 角鰓骨が最も長い．第 2 ～ 4 角鰓骨は次第に短くなる．第 1 ～ 4 角鰓骨は縁辺部がやや肥厚しており，鰓耙が連なる．上端は各上鰓骨へとつながる．

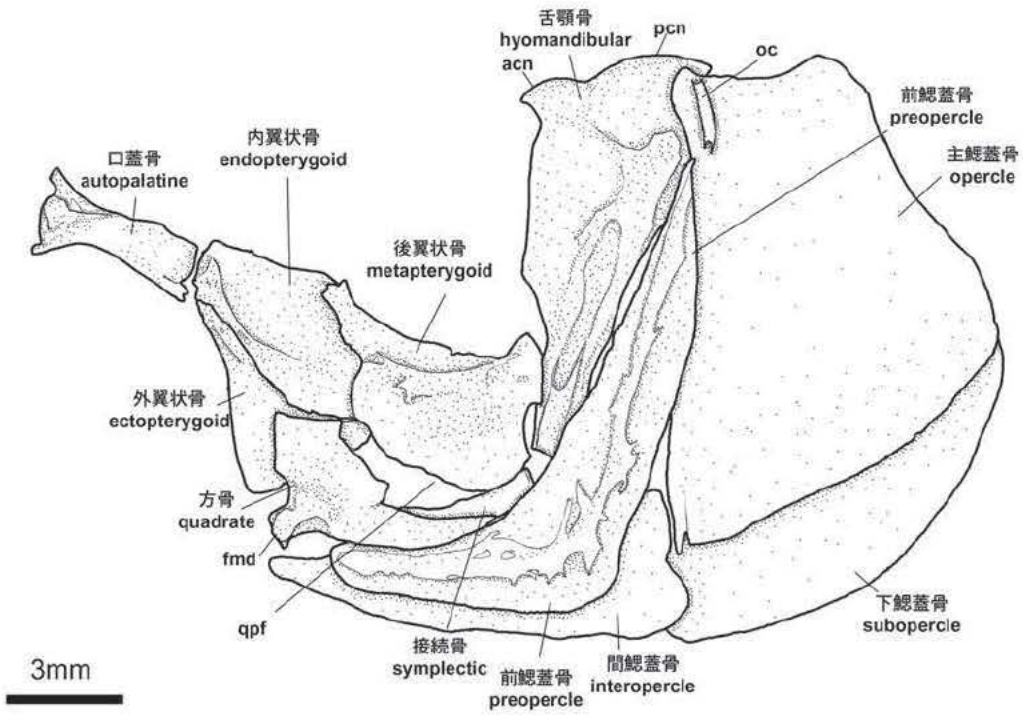


Fig. 7. Outsid view of the opercular bones and suspensorium of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,135). acn = anterior condyle of the hyomandibular for the neurocranium, fmd = articulation facet for the mandibular, oc = opercular canal, pcn = posterior condyle of the hyomandibular for the neurocranium, qpf = quadrate - pterygoid fenestra.

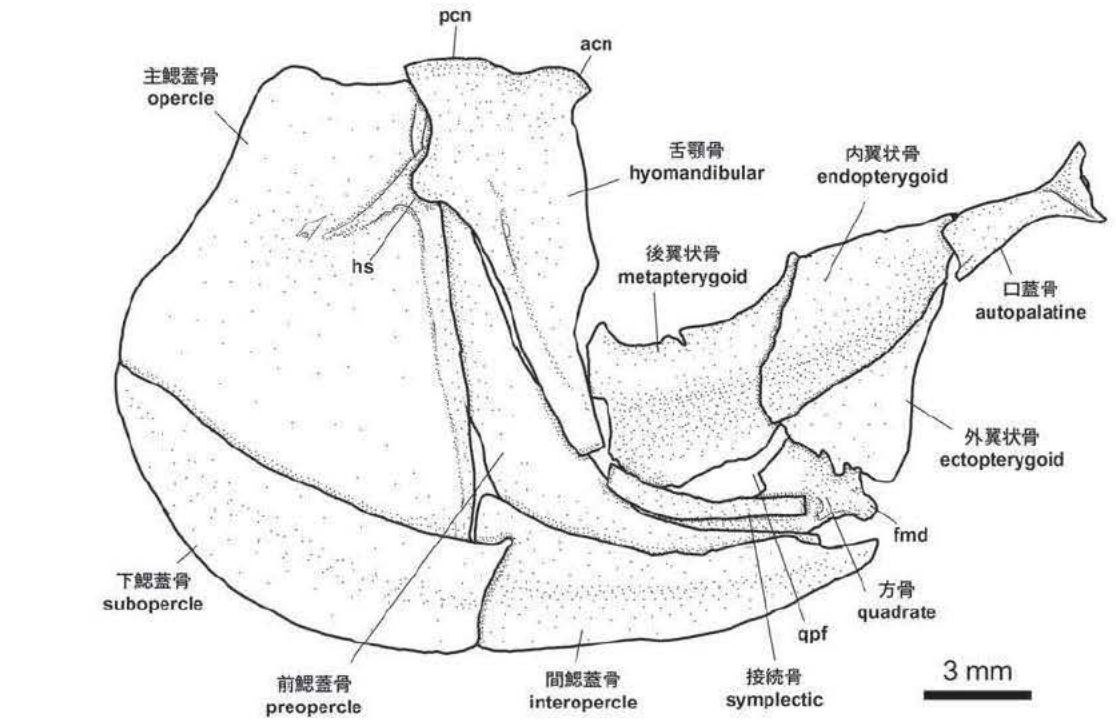


Fig. 8. Inside view of the opercular bones and supensorium of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,135). acn = anterior condyle of the hyomandibular for the neurocranium, fmd = articulation facet for the mandibular, hs = hyomandibular socket, pcn = posterior condyle of the hyomandibular for the neurocranium, qpf = quadrate - pterygoid fenestra.

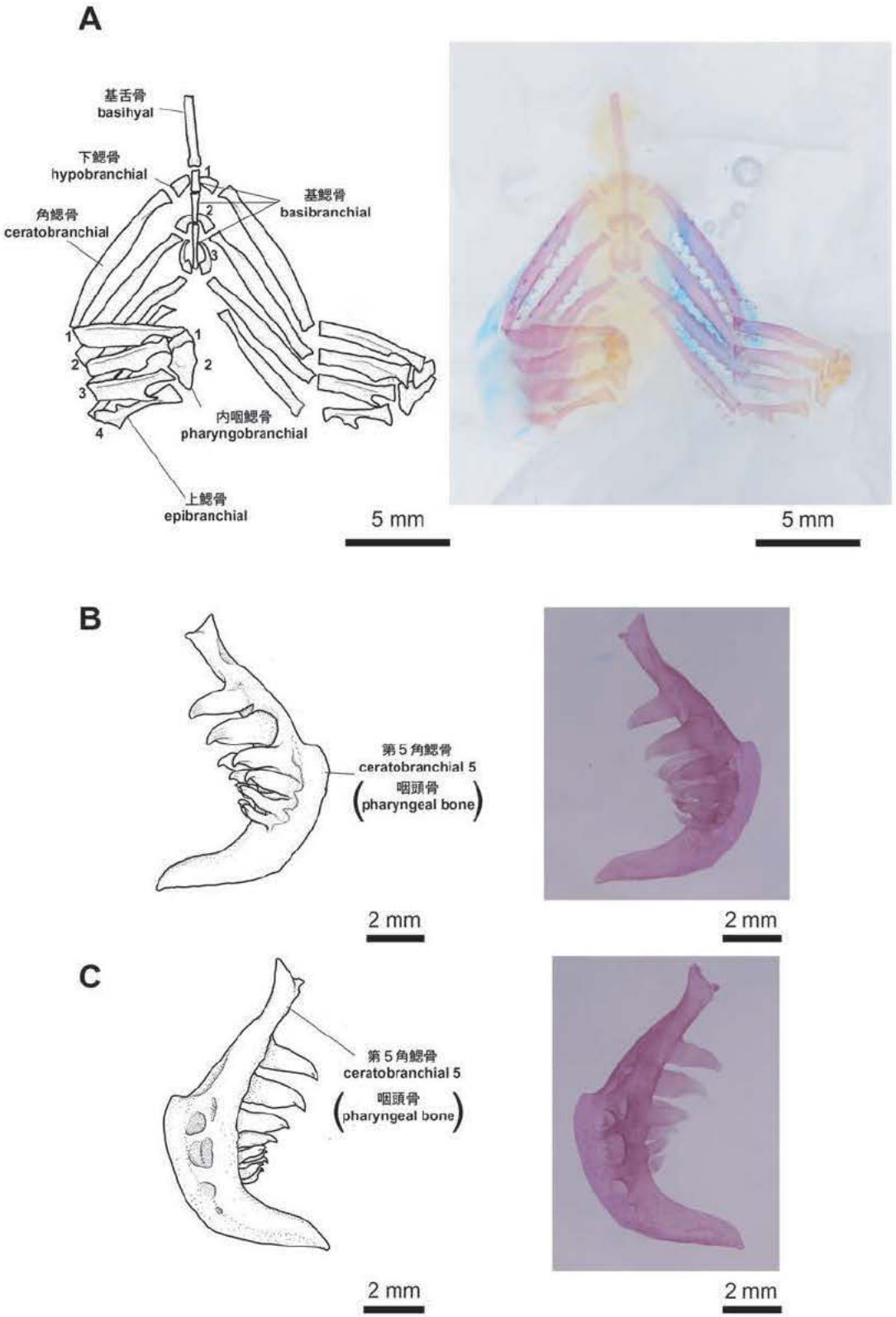


Fig. 9. The gill arches and pharyngeal bone of *Nipponocypris temminckii*. A, dorsal view of the gill arches (KMNH VR 100,135); B and C, ceratobranchial 5 (pharyngeal bone) (KMNH VR 100,134).

下端は第 1 ～ 3 角鰓骨はそれぞれ下鰓骨とつながるが，第 4 角鰓骨は下鰓骨とは繋がらない．第 4 角鰓骨後方には第 5 角鰓骨（咽頭骨，pharyngeal）がつながる．第 5 角鰓骨は 1 対の三日月状をした骨で，咽頭歯がある．咽頭歯は 3 列で，先端が鉤状に曲がる．第 5 角鰓骨を腹側面から観察すると孔が 5 ～ 6 つあり，中央付近にある 2 つの孔が大きい．

上鰓骨は 4 つの骨からなり，角鰓骨の上部に位置する．長さは各角鰓骨の約半分ほどである．第 1，第 2 上鰓骨は角鰓骨側の 2/3 が広くなっており，内咽鰓骨側 1/3 は急激に細くなる．第 1, 第 2 上鰓骨の上端は第 1 内咽頭骨につながる．第 3，第 4 上鰓骨には中央に上を向いた鉤状の靭帯付着突起（levator process）がある．上端は第 2 内咽鰓骨に接続する．

内咽鰓骨は 2 対の骨からなる．第 1 内咽鰓骨は丸みを帯びた台形状を呈する小さな骨である．第 1 内咽鰓骨前方のへこみの部分に第 1 上鰓骨が関節し，下方に第 2 上鰓骨がつながる．第 2 内咽鰓骨は丸みを帯びた小さな骨である．第 2 内咽鰓骨下方には第 3，4 上鰓骨がつながる．

舌弓 Hyoid Arch
Figs. 10–12

舌弓は**下舌骨**（hypohyal），**前角舌骨**（anterior ceratohyal of Britz and Conway, 2009），**後角舌骨**（posterior ceratohyal of Britz and Conway, 2009），**間舌骨**（interhyal），**鰓条骨**（branchiostegal）と**尾舌骨**（urohyal）の 6 種類の骨からなる．

下舌骨は舌弓の最前部に位置し，**下位下舌骨**（lower hypohyal）と**上位下舌骨**（upper hypohyal）からなる．上位下舌骨は内側を向いたアーチ状の骨で，前端は下位下舌骨，後端は前角舌骨と関節する．下位下舌骨は上位下舌骨よりもやや大きい．下舌骨の後端は前角舌骨と関節する．

前角舌骨は舌弓の中で最も大きな骨である．前角舌骨は前部 1/3 のところが幅が狭く，後部が幅広くなっている．腹側の縁はほぼ直線的で，第 1 鰓条骨の先端部が関節する部分は僅かに突出する．背縁は厚みがあり，上位下舌骨との関節面付近に角舌窓（fch：fenstra on the ceratohyal）がある．角舌窓は内側面にあいており，背側に貫通する．

後角舌骨はほぼ三角形の骨で，前端部が広く，前角舌骨と接する．背縁および前縁は厚みがある．後角舌骨の後方に間舌骨関節面（articulation facet for the interhyal）の窪みがあり，そこで間舌骨と関節する．

間舌骨は短い棒状の骨で，舌弓を構成している骨の中で最も小さい．下端はやや丸みお帯び，後角舌骨の間舌骨関節面と関節し，上端は懸垂骨の舌顎骨と接続骨の出会うところに関節する．

鰓条骨は 3 本のアーチ状の骨から構成される．第 1 鰓条骨は前端に背側を向く小さな突出部があり，そこで前角舌骨に関節する．第 2 鰓条骨は全体的になだらかなアーチ状を呈するが，前部の幅が第 1 鰓条骨よりも広く丸みを帯びる．背側はやや厚みがあり，先端は前角舌骨の関節面で結ばれる．第 3 鰓条骨もアーチ状の骨であるが，前部約 1/3 は幅が狭く緩い括れがある．背側はやや厚みがあり，前端は前角下骨と後角舌骨の関節面に関節するが、前端縁に突起は見られない．

尾舌骨は左右の舌弓の間で，鰓弓の下方の正中線上に位置する．下縁に沿って突縁が左右に発達する．前端は左右に二叉する．側面から観察すると背側へ伸びる翼状部が緩やかに上がり，後縁部は後方に丸みを帯び，下端付近で湾入する．

脊椎骨 Vertebrae
Figs. 1, 13

脊椎骨（vertebrae）は 21 個の**腹椎**（abdominal vertebrae）と 22 個の尾椎（caudal vertebrae）の合計 43 個からなる（腹椎は，21 ～ 23，尾椎は 19 ～ 22，椎骨全体で 42 ～ 44 の個体変異がある；Hosoya *et al*., 2003）．第 1 椎体は基後頭骨と関節する．

腹椎には横突起（parapophysis）があり，第 1 ～ 4 横突起は**ウェーバー器官**（Weberian ossicles）を構成する骨の一部となっているため独特な形をしている．第 5 ～ 16 横突起は短く塊状で，肋骨（rib）が関節する．第 17 ～ 21 横突起は腹側に延び，細い肋骨が関節する．第 20 ～ 21 では左右の横突起が中央でつながり互いに癒合している．

肋骨は第 5 ～ 19 腹椎にある細長いアーチ状の骨である．最後の 3 つの腹椎に肋骨はない．外側縁が肥厚し，その内側は翼状で，基部（横突起との関節部）に向かうに従って広くなる．最後の 3 つの肋骨は肉間骨に類似しており，横突起との関節は見られない．第 5 椎体の肋骨は横突起とゆるく関節する．第 5 椎体以降の肋骨は腹側に向かうに従って幅が狭くなり先端は尖る．

尾椎には横突起は認められず，腹側に血管弓門（haemal arch）があり，先端が血管棘（haemal spine）となり細長くなる．尾椎の最後部は尾鰭椎前第 1 椎体であり，第 1 尾鰭椎と癒合する．尾椎および腹椎の背側には神経弓門（neural arch）があり，先端が神経棘（neural spine）となり細くなる．神経弓門は椎体と癒合するが，第 5 椎体の神経弓門は椎体と癒合しない．

椎体は前後の椎骨と関節するための関節突起があり，神経弓門前端に前神経関節突起（松原ほか，1979; 落合（編），1987; 前神経顆突起：松原，1971）（anterior neural zygapophysis），後端には後神経関節突起（松原ほか，1979; 落合（編），1987; 後神経顆突起：松原，1971）（posterior neural zygapophysis）が認められる．特に前方になるにつれ前神経関節突起は次第に発達するが，第 5 椎体の前神経関節突起は第 6 椎体のものよりは小さい．

ウェーバー器官は　第 1 ～ 4 腹椎，横突起，神経弓，肋骨などが変化したもので，**結骨**（claustrum），**挿入骨**（intercalarium），**舟状骨**（scaphium），**三脚骨**（tripus），os suspensorium の 5 種類の骨からなる．

舟状骨は菱形をしており，後端が背側へ鋭く突出する．突出部分は第 2 上神経棘（supraneural 2 bone）と第 3 神経弓門の間まで伸びる．結骨とともに第 1 椎体の上方にある．

結骨は第 2 上神経棘前縁で舟状骨の内側に位置する一対の骨である．

挿入骨は細長くカーブした小さな骨である．後端は尖り，第 3 神経弓門まで伸びる．

三脚骨は鉤状を呈し，後部で内側へ向かって緩やかにカーブし，第 5 椎体まで伸びる．三脚骨基底部は第 3 椎体に緩

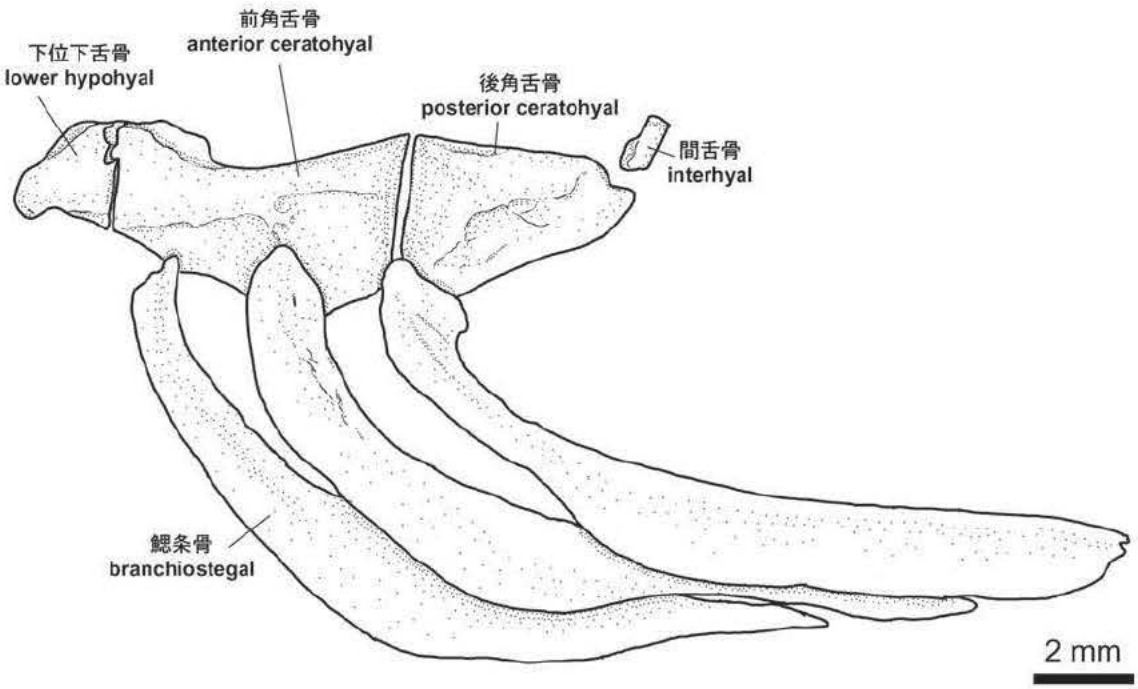


Fig. 10. Outside view of the hyoid arches of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,135).

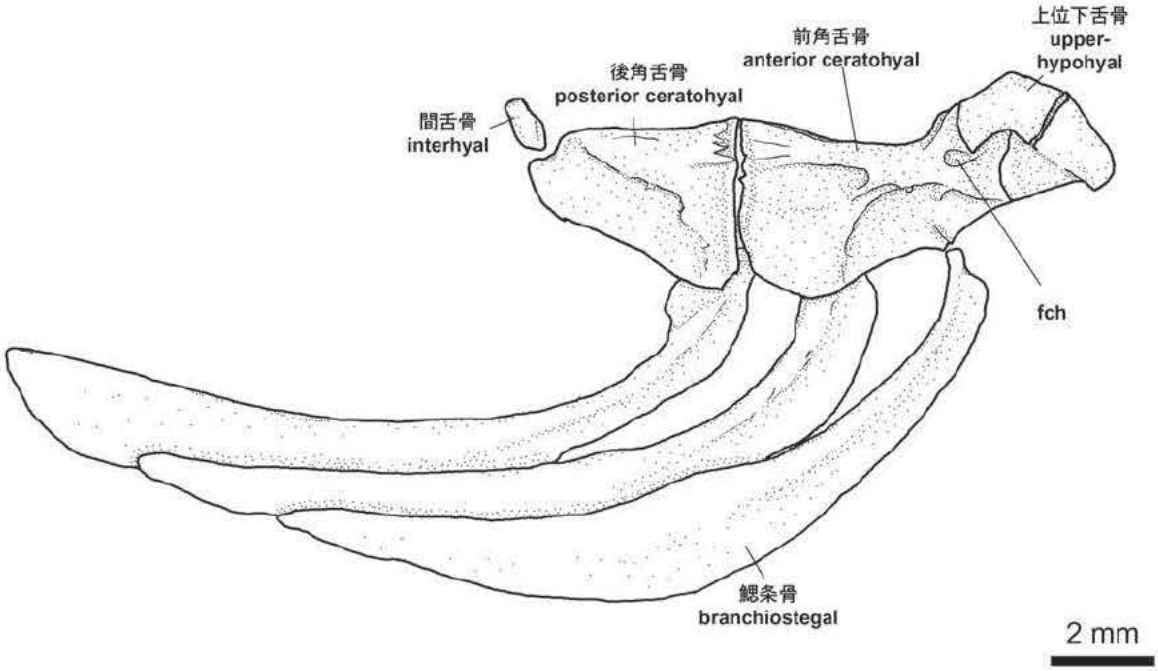


Fig. 11. Inside view of the hyoid arches of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,135). fch = fenstra on the ceratohyal.

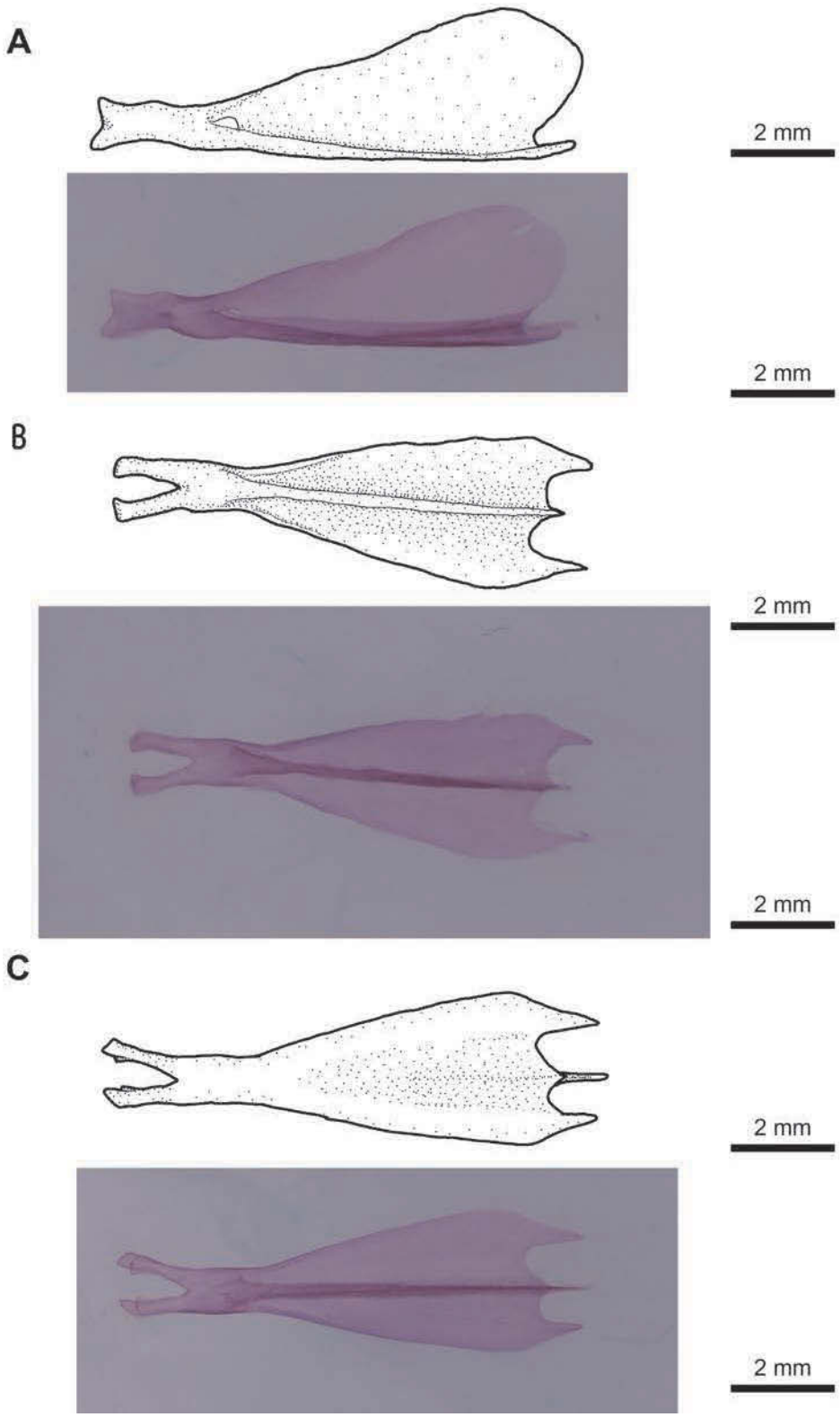


Fig. 12. The urohyal of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,135). A, lateral view of urohyal; B, dorsal view of urohyal; C, ventral view of urohyal.

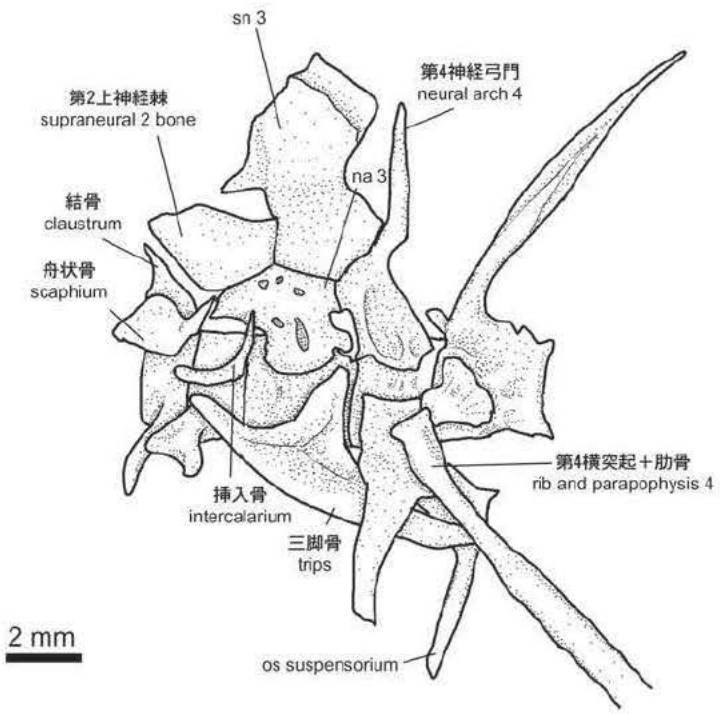


Fig. 13. The Weberian ossicles of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,134). na3 = neural arch 3, sn3 = supraneural 3 bone.

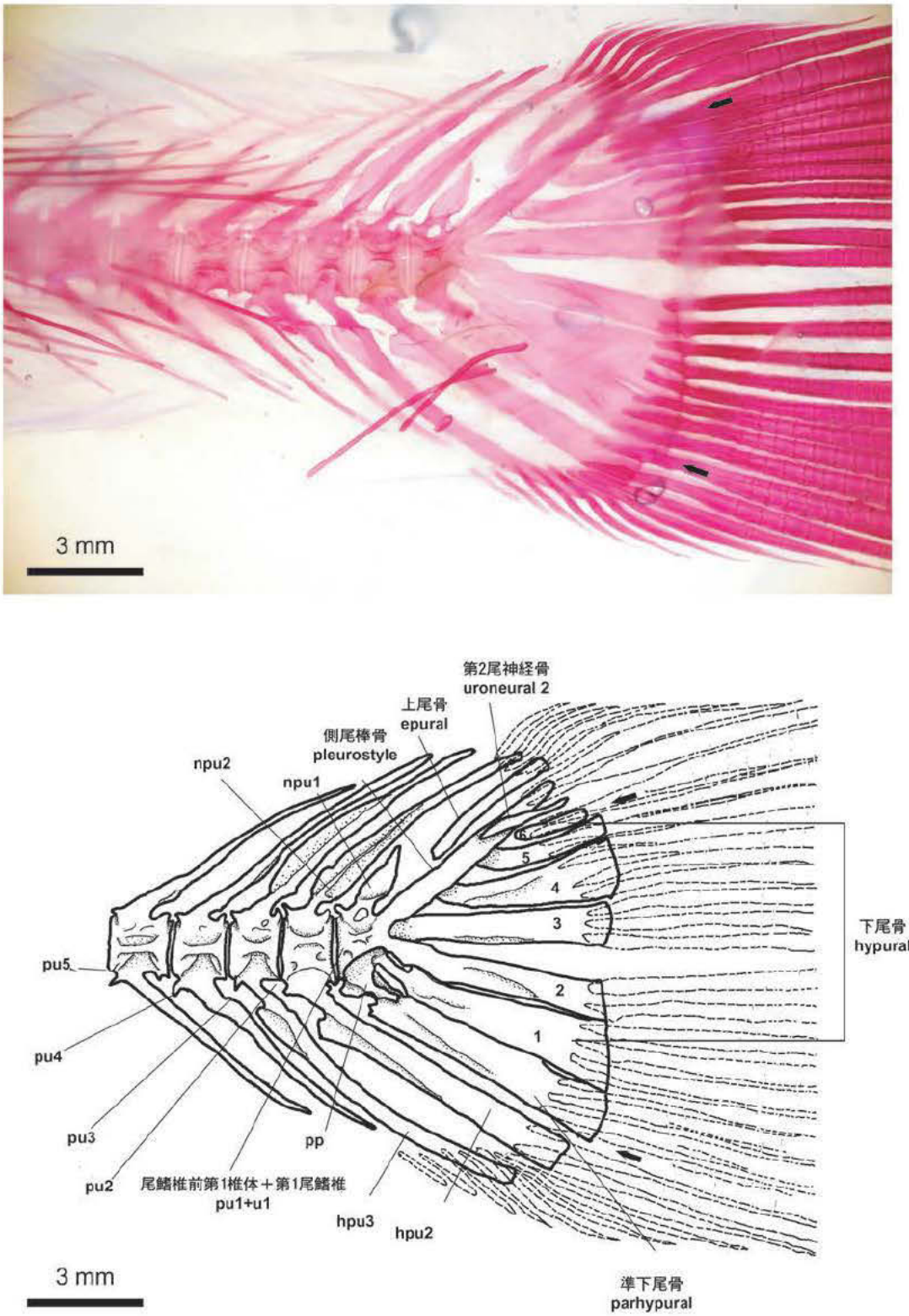


Fig. 14. The caudal skeleton of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,134). Arrows indicate longest fin rays of upper and lower lobes of caudal fin. hpu = haemal spine of preural centrum, npu = neural spine of preural centrum, pp = hypurapophysis, pu1 + u1 = first preural centrum + first ural vertebra, pu2–5 = preural centrum 2–5.

く関節する．

第 4 椎体の横突起と，肋骨は癒合しており，先端部分は尖らない．中央付近で内側に **os suspensorium** が分岐する．os suspensorium は先端が尖る．

第 2 上神経棘は丸みを帯びた台形をしており背側縁はやや丸みを帯びる．第 3 上神経棘背側前縁はとさか状をしている．

第 3 神経弓門は上部の幅が広くなり第 2，3 上神経棘と接する．中央付近に楕円形の窓がある．

第 1 横突起は第 2 横突起よりも短く約半分ほどの長さで，側方に延び，先端が尖る．第 2 横突起は第 1 横突起同様側方に伸びるが，幅が第 1 横突起の約 2 倍ある．

尾鰭骨格 Caudal Fin Skeleton

Fig. 14

尾鰭骨格は**尾鰭椎前椎体**（preuralcentrum），**側尾棒骨**（pleurostyle），**上尾骨**（epural），**下尾骨**（hypural），**準下尾骨**（parhypural）の 5 種類の骨からなる．

第 1 尾鰭椎（first ural vertebra）は**尾鰭椎前第 1 椎体**（first preural centrum）に癒合する．また，幅の広い短く先の尖った尾鰭椎前第 1 椎体神経棘（npu1: neural spine of preural centrum 1）が認められる．第 1 尾神経骨（uroneural 1）は尾鰭椎前第 1 椎体＋第 1 尾鰭椎（以下 pu1＋u1 とする）に癒合し，**側尾棒骨**（pleurostyle）となる．

第 2 尾神経骨は細長い一対の骨で側尾棒骨の上部 1/3 付近のところで外側に位置する．

上尾骨は 1 つの骨からなる．尾鰭椎前椎体第 2 神経棘と側尾棒骨の間に位置し，下部はやや幅が広くなっている．

下尾骨は 6 つの骨から構成される．第 1 〜 3 下尾骨はほぼ同じ長さであるが第 4 〜 6 下尾骨は次第に短くなり，前端が側尾棒骨にはさまれる．第 1 下尾骨は後方になるにつれ次第に広くなり，第 2 下尾骨の約 3 倍の広さがある．第 2 下尾骨は pu1＋u1 と癒合し，第 3 下尾骨とほぼ同じ広さである．第 3 下尾骨は前部で，pu1＋u1 と関節する．前部と後部で幅はほとんど変化しない．第 4 下尾骨は側尾棒骨の前 1/3 で関節する骨で，後方に向うほど幅が広くなり，第 1 下尾骨とほぼ同じ幅か，若干狭い．第 6 下尾骨が最も短く，第 4 下尾骨の約 1/2 の長さである．

準下尾骨は基部で第 1 下尾骨と癒合し，最後の椎体（pu1＋u1）と関節する．また，準下尾骨の基部には下尾骨側突起（pp：hypurapophysis）がある．

尾鰭椎前第 2 椎体神経棘は基部の神経弓門を介して尾鰭椎前第 2 椎体に癒合する．尾鰭椎前第 2 椎体神経棘の前方は翼状部が前方約 1/2，尾鰭椎前第 3 椎体神経棘は前方 1/2 まで広がる．

尾鰭椎前第 2 椎体血管棘（hpu2：haemal spine of preural centrum 2）の基部は第 2 尾鰭椎前椎体と関節し，翼状部は基部から下方 1/3 まで伸びる．尾鰭椎前第 3 椎体血管棘より前方の血管棘は，全て基部で椎体と癒合し，翼状部は前方の血管棘のものほど幅，大きさ共に小さくなり，やがて見られなくなる．

肉間骨 Intermuscular Bones

Figs. 1, 15

肉間骨（intermuscular bone）は**上肋骨**（epipleural）と脊椎の神経弓上の**上神経骨**（epineural），**上神経棘**（supraneural bone）の 3 種類がある．

上肋骨は後方の肋骨から始まり，尾鰭椎前第 3 椎体付近から発するもので終わる．前方の数本は短い 1 本の骨であるが，臀鰭基底付近のものは前部が 2 本に枝分かれし，二叉となる．分岐点は中央より前方にあり，枝は前方と内側に伸びる．臀鰭基底より後方の上肋骨は 1 本の細長い骨となる．

上神経骨は頭骨直後に始まり，尾鰭椎前椎体第 2 椎体から発するもので終わる．細長い骨で中央より前方の数本は短い 1 本の骨である．背鰭基部付近のものより後方の上神経骨は，前方に分岐点があり，前部が二叉する．枝は前方と内側に伸びる．また，最後尾の 2 本は後端が緩く二叉する．

上神経棘はウェーバー器官を構成する第 2 〜 3 上神経棘を除いて背鰭前方に 8 本ある．上神経棘の各部は接触しない．前方にある神経棘は細長い板状で，第 3 上神経棘と第 5 神経棘との間に位置する．それより後方のものは次第に細長く，先端が尖るようになる．また，個々の神経棘との間に位置する．

背鰭骨格 Dorsal Fin Skeleton

Figs. 1, 16

背鰭は前方 3 本の不分岐軟条と後方の 7 本の分岐軟条からなる．

第 1 不分岐軟条は小棘状，第 2 不分岐軟条の長さは第 3 不分岐軟条の長さの約半分である．第 2 および第 3 不分岐軟条には分節が認められる．また，第 1 不分岐軟条は第 1 近担鰭骨と接し，第 2 不分岐軟条は第 1 近担鰭骨と関節する．それ以降は 1 本の鰭条に 1 つの近担鰭骨が対応する．

担鰭骨（pterygiophore）は**近担鰭骨**（proximal pterygiophore），**間担鰭骨**（median pterygiophore）と**遠担鰭骨**（distal pterygiophore）の 3 種類の骨からなる．

近担鰭骨は，前後に翼をなす．第 1 近担鰭骨は二叉し，前位の叉が短い．近担鰭骨は後方になるにつれ短くなる．第 1 〜 3 近担鰭骨後方には遠担鰭骨がつながる．第 3 近担鰭骨より後方の近担鰭骨と遠担鰭骨の間には間担鰭骨がつながる．

遠担鰭骨は一対の小骨で，前位は幅が広い．遠位端は軟条基部にはさまれるように関節する．

間担鰭骨は鼓状を呈する．最後の間担鰭骨には 2 つの関節面があり，背側には遠担鰭骨，腹側には不規則な形状をした背鰭終端骨（stay）がつながる．

臀鰭骨格 Anal Fin Skeleton

Figs. 1, 16

臀鰭は不分岐軟条 3 本と 10 本の分岐軟条からなる．第 1 不分岐軟条は分節がないが，残りの 2 つは分節が認められる．

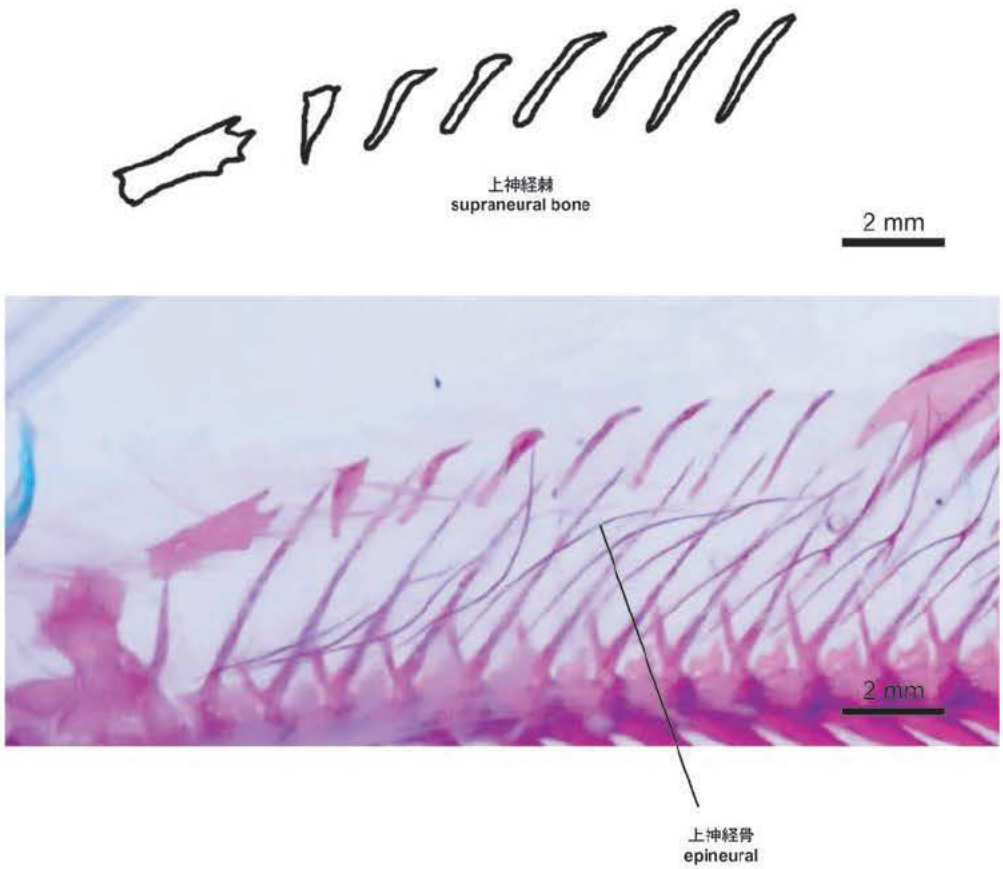


Fig. 15. The supraneural bones and epineurals of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,134).

担鰭骨（pterygiophore）は**近担鰭骨**（proximal pterygiophore），**間担鰭骨**（median pterygiophore）と**遠担鰭骨**（distal pterygiophore）の 3 種類の骨からなる．

近担鰭骨は 11 本見られ，前後に翼をなす．第 1 近担鰭骨が担鰭骨のなかで最も長く，前翼が基部から 3/5 のところまで広がっている．第 2 近担鰭骨以降，近担鰭骨は順に短くなる．また，第 2 近担鰭骨以降の翼状部における前翼，後翼の幅はほぼ同じである．

遠担鰭骨は小型の米粒状の骨で，前端の幅は後端の幅よりも広い．遠担鰭骨遠位端は軟条基底部にはさまれる．

間担鰭骨は長方形を呈しており，第 4 近担鰭骨以降，近担鰭骨と遠担鰭骨の間にある．後端はやや鼓状を呈し，そこで遠担鰭骨と関節する．最後方の間担鰭骨は背側に三角形をした臀鰭終端骨（stay）となり，腹側に遠担鰭骨がつながる．

肩帯 Shoulder Girdle
Fig. 17

肩帯は**後側頭骨**（posttemporal），**上擬鎖骨**（supracleithrum），**擬鎖骨**（cleithrum），**肩甲骨**（scapula），**中烏口骨**（mesocoracoid），**烏口骨**（coracoid），**射出骨**（pectoral radial of Britz and Conway, 2009），**後擬鎖骨**（postcleithrum）の 8 種類の骨と 15 本の胸鰭軟条からなる（胸鰭軟条は 14～15 本の範囲である；Hosoya *et al.*, 2003）．

後側頭骨は肩帯の最上部に位置する骨で，背側に突起が伸びる．突起の先端部分は鋭くとがり，上耳骨，翼耳骨とつながる．後側頭骨の後縁部に後側頭管があり，上側頭骨と上擬鎖骨の管に連絡する．

上擬鎖骨は後側頭骨の下につながる細長い骨で，上端は小さな鉤状となり，後側頭骨とつながる．上部半分の後縁部は後側頭管の構成要素となる管があり，後側頭骨の管と連絡する．

擬鎖骨は肩帯を構成する骨の中で最も大きい骨で，肩帯前縁の大部分を縁取り，L 字状を呈する．下部では内側と外側に突縁がある．擬鎖骨上縁部の突出は認められない．

肩甲骨は肩帯のほぼ中央に位置する．上縁で擬鎖骨内側と中烏口骨，前縁部で擬鎖骨の突縁とつながり，下縁で烏口骨，中烏口骨末端部とつながる．後縁下部で第 1 射出骨と関節する．中央部には肩甲骨孔（sf：scapula foramen）がみられる．

烏口骨は肩帯の下部を占める．後縁は擬鎖骨内側の突縁と接する．後端上隅部は第 2 射出骨と関節し，上縁後部で中烏口骨，肩甲骨とつながる．烏口骨と擬鎖骨の間には楕円形の窓がある．

中烏口骨は細長い棘状の骨で上部は擬鎖骨と接する．下

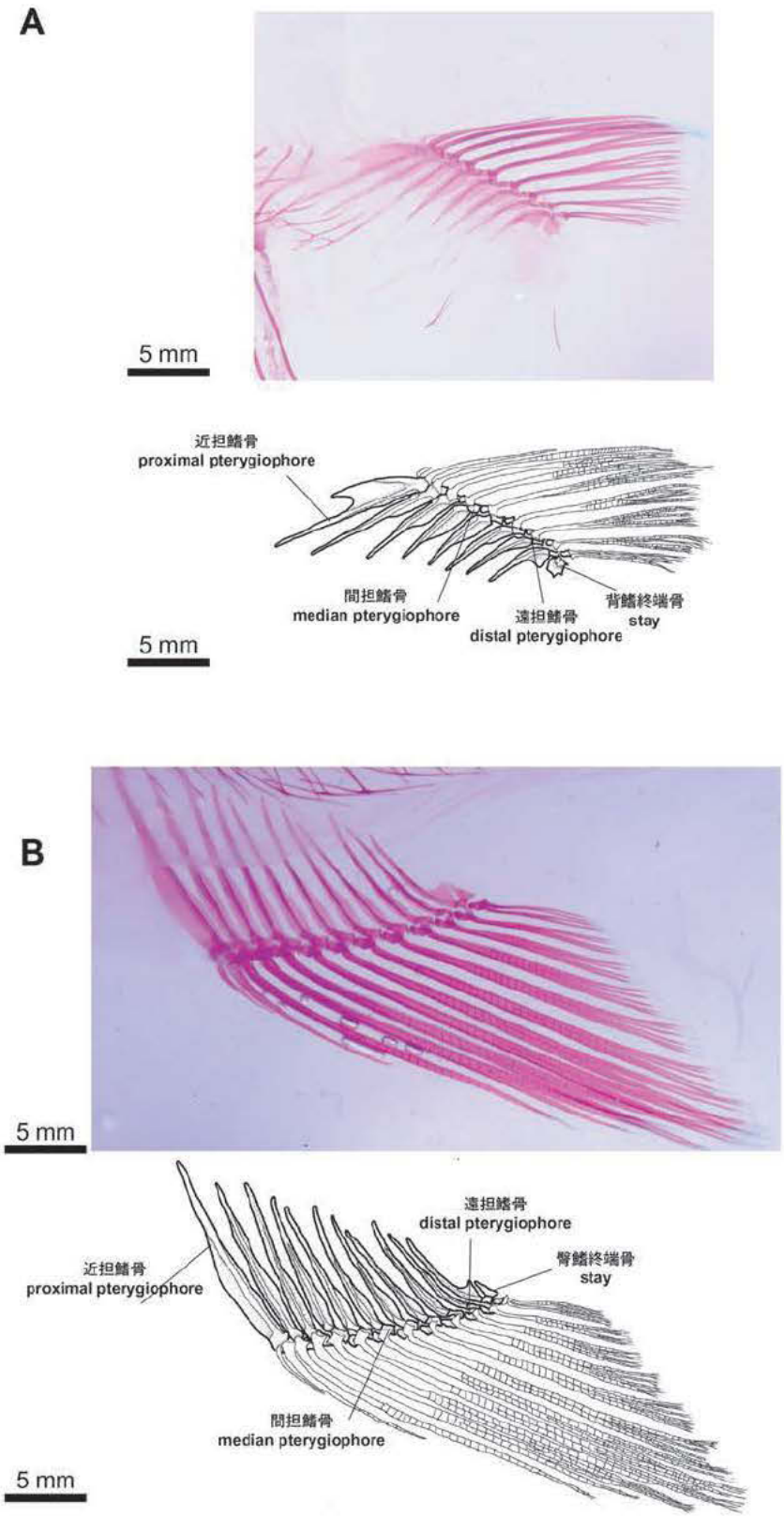


Fig. 16. The dorsal and anal fins of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,134). A, doral fin; B, anal fin.

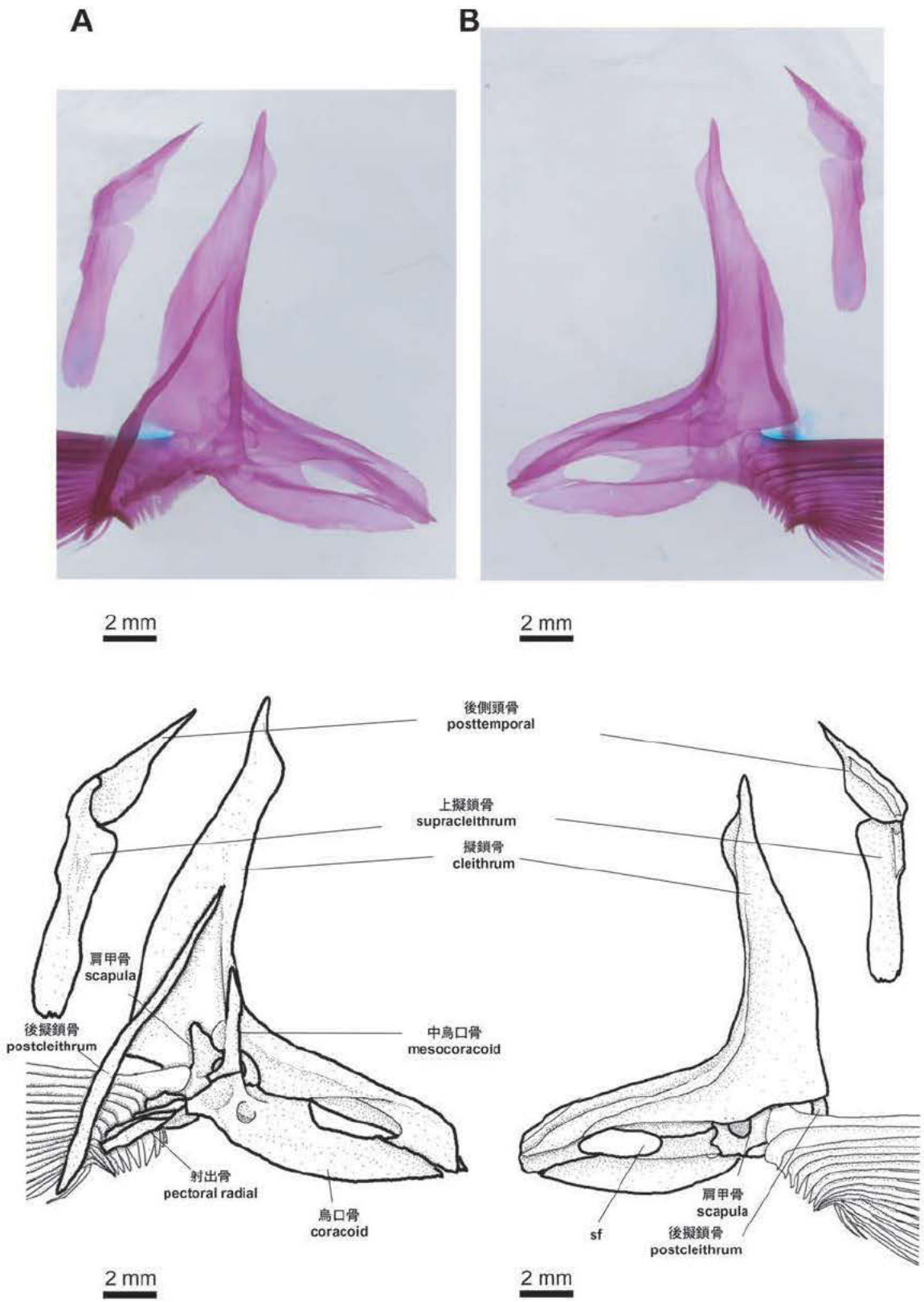


Fig. 17. The shoulder girdle of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,134). A, inside view; B, outside view. sf = scapula foramen.

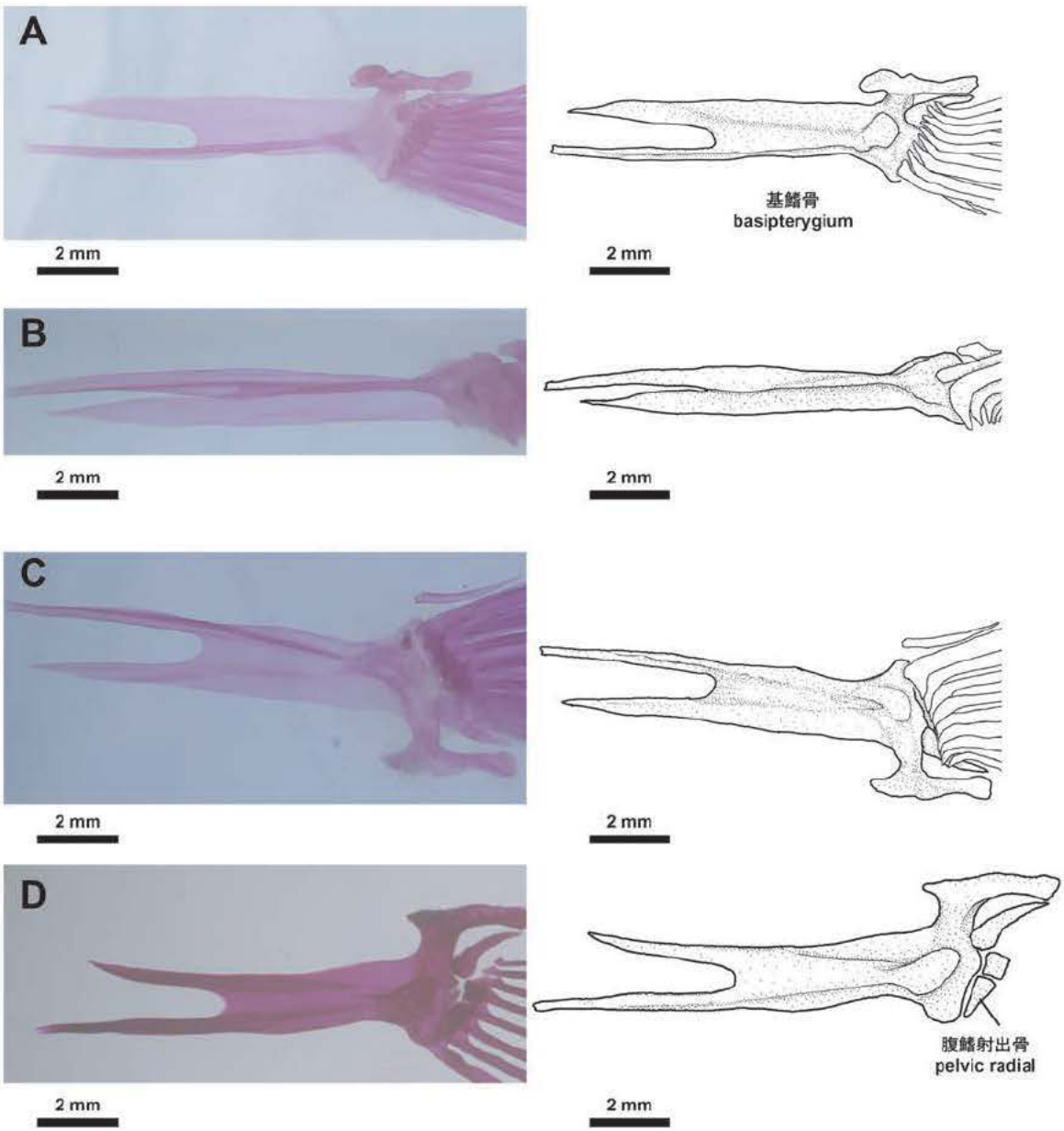


Fig. 18. The pelvic girdle of *Nipponocypris temminckii* (KMNH VR 100,134). A, dorsal view (KMNH VR 100,134); B, lateral view (KMNH VR 100,134); C, ventral view; D, ventral view without fin rays (KMNH VR 100,169).

端はこぶ状になっており，烏口骨と接する．

後擬鎖骨は擬鎖骨内側に付着する細長い骨である．緩いS字形に湾曲し両端が尖る．

射出骨は4つの小さな骨からなる．

腰帯 Pelvic Girdle

Fig. 18

腰帯は，体の腹側部のほぼ中央にある一対の骨で，3つの**腹鰭射出骨**（pelvic radial）と，**基鰭骨**（basipterygium）からなる．

基鰭骨の前端約 1/2 は二叉になっており叉の外側が内側よりやや長い．後端にある突起（ischiac prosess）は細長い棒状の形をしており，その突起で左右の基鰭骨が接する．

腹鰭射出骨は 3 つあり，その中で内側のものは鉤状を呈し，内側に反る．残りの 2 つは粒状である．腹鰭射出骨は鰭条基部で挟まれる．

鰭条は 2 本の不分岐軟条と 8 本の分岐軟条からなり，全てに分節が認められる．基部で担鰭骨，基鰭骨を挟み込む．

ま と め

コイ科ハス類化石の研究のためにカワムツ属のカワムツ *N. temminckii* の骨格について図示し，記載を行った．

近縁のタイワンアカハラ（宮田ほか，2012）と比較したところ，主鰓蓋骨の後縁が緩やかに湾入する，尾舌骨の背後角が丸みを帯びる，咽頭歯列が 3 列である，方骨・翼状骨窓が見られる，背鰭近担鰭骨数が 8 である，背鰭第 1 鰭条が小棘状であるといった形質を共有する．

しかし，カワムツはタイワンアカハラとは，両側の頭頂骨の側線管がつながらないこと（タイワンアカハラはつながる場合がある），前頭骨側縁に明瞭な切れ込みがあること（タイワンアカハラは前頭骨側縁に切れ込みがない），第 5 眼下骨の幅が狭いこと（タイワンアカハラは広い），主上顎骨の翼状部が三角形を呈していること（タイワンアカハラは台形を呈する），歯骨の側線管の孔が後下方に向くこと（タイワンアカハラでは側方に孔が開く），カワムツは主鰓蓋骨に主鰓蓋骨管が認められること（タイワンアカハラは主鰓蓋骨管が認められない）で異なる．

本研究に用いた材料は 1 地点 4 個体の標本であり，本種の地域的な差や個体変異，雌雄差といったものをカバーするものではないが，これまでのところ本種の化石と比較しうる精度の骨学的記載や図がないため，本研究は古生物学的研究を進める上で参考になるものと考える．

謝　辞

本研究を行なうにあたり，国立科学博物館の上野輝彌博士には原稿のご高閲をたまわり，貴重なご意見をいただいた．早稲田大学教育・総合科学学術院の故平野弘道教授には常日頃からご指導いただいた．また，大分大学教育福祉科学部の三次徳二博士には現生標本採集の際，様々な便宜を図っていただいた．新世界の富田伊織氏，元東京海洋大学大学院の鵜川　亮氏には透明標本作成について有益な御助言をいただいた．旧平野研究室の諸学兄には常日頃から御討論して下さった．水産大学校の須田有輔博士および匿名査読者からは数多くのご助言を承り粗稿が大幅に改善された．以上の方々に深く感謝の意を表する．

文　献

Ashiwa, H. and Hosoya, K. 1998. Osteology of *Zacco pachycephalus*, sensu Jordan and Evermann (1903), with special reference to its systematic position. *Environmental Biology of Fishes*, **52**: 163–171.

Britz, R. and Conway, K. W. 2009. Osteology of *Paedocypris*, a miniature and highly developmentally truncated fish (Teleostei: Ostariophysi: Cyprinidae). *Journal of Morphology*, **270**: 389–412.

Cavender, T. M. 1991. The fossil record of the Cyprinidae. In: Winfield, I. J. and Nelson, J. S. (eds), *Cyprinid Fishes: Systematics, Biology and Exploitation*. Chapman and Hall, London, pp. 34–54.

Chen, G. J., Fang, F. and Chan, M. M. 2005. A new cyprinid closely related to cultrins + xenocyprins from the mid-Tertiary of south China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25** (3): 492–501.

Chen, I. S., Wu, J. H. and Hsu, C. H. 2008. The taxonomy and phylogeny of *Candidia* (Teleostei: Cyprinidae) from Taiwan, with description of a new species and comment on a new genus. *The Raffles Bulletin of Zoology*, **19**: 203–214.

Chen, I. Y. 1982. A revision of opsariichthine cyprinid fishes. *Oceanologi et Limnologia Sinica*,**13**: 293–298 (in Chinese with English abstract).

Dahdul, W. M., Lundberg, J. G., Midford, P. E., Balhoff, J. P., Lapp, H., Vision, T. J., Haendel, M. A., Westerfield, N. and Mabee, P. M. 2010. Teleost anatomy ontology: Anatomical representation for the genomics age. *Systematic Biology*, **59**: 369–383.

藤田　清．1990．魚類尾部骨格の比較形態図説．東海大学出版会，東京，xii + 897 pp.

Greenwood, P. H., Rosen, D. E., Weitzman, S. H. and Myers, G. S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **131**: 341–455.

Harrington, R. W. 1955. The osteocranium of the American cyprinid fish, *Notropis bifrenatus*, with annotated synonymy of teleost skull bones. *Copeia*, **4**: 267–290.

細谷和海．2013．中坊徹次編，日本産魚類検索全種の同定第三版．コイ科：308–327, 1813–1819. 東海大学出版会，東京，2530 pp.

Hosoya, K., Ashiwa, H., Watanabe, M., Mizuguchi, K. Y. and Okazaki, T. 2003. *Zacoo sieboldii*, a species distinct from *Z. temminkii* (Cyprinidae). *Ichthyological Research*, **50**: 1–8.

Hows, D. J. 1980. The anatomy, phylogeny and classification of bariliine cyprinid fishes. *Bulletin of the British Museum Natural History*, **37**: 129–198.

Hows, D. J. 1983. Additional notes on bariliine cyprinid fishes. *Bulletin of the British Museum Natural History*, **45**: 95–101.

Huang, S. P., Wang, F. Y. and Wang, T. Y. 2017. Molecular phylogeny of the *Opsariichthys* group (Teleostei: Cypriniformes) based on complete mitochondrial genomes. *Zoological Studies*, **56**: 40, 13 pp.

Hubbs, C. L. and Lagler, K. F. 1949. Fishes of the Great Lakes region (Revised Edition). Revised by G. R. Smith. University Michigan Press., xvii + 179 pp.

Inoue, J. G., Donoghue, P. C. J. and Yang, Z. 2010. The impact of the representation of fossil calibration on Bayesian estimation of species divergence times. *Systematic Biology*, **59**: 74–89.

Ito, T. and Hosoya, K. 2017. Re-examination of the syntypes of *Candidia barbata* (Teleostei: Cyprinidae). *Ichthyological Research*, **64**: 256–260.

Ito, T., Fukuda, T., Morimune, T. and Hosoya, K. 2017. Evolution of the connection patterns of the cephalic lateral line canal system and its use to diagnose opsariichthyin cyprinid fishes (Teleostei, Cyprinidae). *ZooKeys*, **718**: 115–131.

岩井　保. 2005. 魚類学入門. 恒星社厚生閣, 東京, 220 pp.

Jordan, D. S. 1919. Description of a new fossil fish from Japan. *Proceedings of the California Academy of Sciences, 4th series*, **9**: 271–272.

河村功一・細谷和海. 1991. 改良二重染色法による魚類透明骨格標本の作製. 養殖研究所研究報告, **20**: 11–18.

Kim, I. S., Oh, M. K. and Hosoya, K. 2005. A new species of cyprinid fish, *Zacco koreanus* with redescription of *Z. temminckii* (Cyprinidae) from Korea. *Korean Journal of Ichtyology*, **17**: 1–7.

小林久雄・前田　孟. 1962. 日本産ウグイ亜科とコイ亜科魚類の咽頭骨と咽頭歯について. 動物学雑誌, **71**: 307–312.

松原喜代松. 1971. 魚類の形態と検索 II, 第2版. 石崎書店, 東京, v + 791–1605 pp.

松原喜代松·落合　明·岩井　保. 1979. 新版魚類学(上). 恒星社厚生閣, 東京, vii + 375 pp.

宮田真也・籔本美孝・平野弘道. 2011. コイ科魚類オイカワ *Zacco platypus*（Temminck and Schlegel, 1846）の骨学的研究. 北九州市立自然史・歴史博物館研究報告, A 類, (9): 137–155.

宮田真也・籔本美孝・平野弘道. 2012. コイ科魚類タイワンアカハラ *Candidia barbatus*（Regan, 1908）の骨学的研究. 北九州市立自然史・歴史博物館研究報告, A 類, (10): 101–121.

中島経夫. 1975. 金沢市巽閣所蔵のコイ科魚類化石. 地球科学, **29**: 192–195.

中島経夫. 1986. 奄芸層群楠原累層産コイ科魚類咽頭歯化石 − 古琵琶湖層群コイ科魚類相との比較. 瑞浪市化石博物館研究報告, (13): 105–114.

Nakajima, T. 1984. A new species of cyprinid fish, *Hypophthalmichthys okuyamai*, from the early Pliocene Iga Formation of the Kobiwako Group. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, (11): 69–72.

Nakajima, T. and Hattori, N. 1992. A new species of the cyprinid fish, *Cyprinus* (*Cyprinus*) *stridentatus*, from the Pleistocene Katata Formation of the Kobiwako Group in Otsu City, Shiga Prefecture, Central Japan. *Earth Science*, **46**: 235–240.

中島経夫・北林栄一. 2002. 大分県安心院盆地の鮮新統津房川層から産出したコイ科魚類咽頭歯化石. 琵琶湖博物館研究調査報告書, (18): 57–65.

Nakatani, M., Miya, M., Mabuchi, K., Saitoh, K. and Nishida, M. 2011. Evolutionary history of Otophysi (Teleostei), a major clade of the modern freshwater fishes:Pangaean origin and Mesozoic radiation. *BMC Evolutionary Biology*, **11**: 177.

Nelson, J. S., Grande, T. C. and Wilson, M. H. V. 2016. Fishes of the world, fifth edition. John Wiley and Sons, Inc., New Jersey, 752 pp.

落合　明. 1987. 魚類解剖学, 水産養殖学講座第 1 巻. 緑書房, 東京, ii + iii + 347 pp.

Patterson, C. 1975. The braincase of pholidophorid and leptolepid fishes, with a review of the actinopterygian braincase. *The Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **269**: 275–597.

Rainboth, W. J. 1991. Cyprinids of South East Asia. In: Winfield, I. J. and Nelson, J. S. (eds), *Cyprinid Fishes: Systematics*, *Biology and Exploitation.* Chapman and Hall, London, pp. 156–210.

Ridewood, W. G. 1905. On the cranial osteology of the fishes of the families Elopidae and Albulidae with remarks on the morphology of the skull in lower teleostean fishes generally. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **2**: 35–81.

須田有輔. 1991. 日本産マアジ *Trachurus japonicus* の骨格系. 北九州市立自然史博物館研究報告, (10): 53–89.

鈴木　清・木村清志. 1978. オイカワ属魚類の摂餌に関する形態学的研究. 魚類学雑誌, **24**: 251–260.

高橋聡子・奥村　清. 1996. 大分県玖珠盆地野上層産魚類化石 . 地学研究, **45**: 199–208.

Tang, K. L., Agnew, M. K., Chen, W. J., Hirt, M. V., Sado, T., Schneider, L. M., Freyhof, J., Sulaiman, Z., Swartz, E., Vidthayanon, C., Miya, M., Saitoh, K., Simons, A. M., Wood, R. M. and Mayden, R. L. 2010. Systematics of the subfamily Danioninae (Teleostei: Cypriniformes: Cyprinidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **57**: 189–214.

Temminck, G. J. and Schlegel, H. 1846. Pisces in Siebold's Fauna Japonica. Lugduni Batavorum, Leiden, 323 pp.

友田淑郎・中島経夫. 1975. オイカワ属（*Zacco*）の化石について − 金沢市成巽閣所蔵の魚類化石続報. 瑞浪市化石博物館研究報告, **2**: 85–90.

友田淑郎・小寺春人・中島経夫・安野敏勝. 1977. 日本の新生代淡水魚類相. 地質学論集, (14): 221–243.

上野輝弥. 1967. 栃木県塩原産コイ科魚類の化石について. 資源科学研究所彙報, **69**: 131–134.

上野輝彌・木村精朗・長谷川善和. 1975. 大分県玖珠盆地産新生代後期淡水魚類化石. 国立科学博物館専門報告, **8**: 57–66.

上野輝彌・坂本一男. 2005. 新版 魚の分類の図鑑 − 世界の魚の種類を考える. 東海大学出版会, 東京, 159 pp.

上野輝彌・籔本美孝・北林栄一・青木建論・冨田幸光. 2000. 玖珠盆地（大分県）中期更新世湖成層の古魚類学的調査. 国立科学博物館専門報告, **32**: 55–75.

Wang, J., Li, G. and Wang, J. 1981. The early Tertiary fossil fishes from Sanshui and its adjacent basin, Beijing, China. *Guangdong Science Press*, **160**: 1–100.

籔本美孝・坂本陽子・刘　焕章. 2008. コイ科魚類 *Hemiculter leucisculus* の骨学的研究. 北九州市立自然

史・歴史博物館研究報告，A 類, (6): 33–48.
籔本美孝・坂本陽子・刘　焕章. 2009. コイ科魚類 *Xenocypris argentea* の骨学的研究. 北九州市立自然史・歴史博物館研究報告，A 類, (8): 69–86.
Yabumoto, Y. 2010. *Ikiculter chojabaruensis*, a new genus and species of cyprinid fish from the Miocene of Iki Island, Nagasaki, Japan. *Paleontological Research*, **14**: 277–292.
Yabumoto, Y. and Sakamoto, Y. 2010. Revision of *Iquius nipponicus* Jordan 1919 (Teleostei: Cyprinidae) from the Miocene of Iki Island, Nagasaki, Japan and its phylogenetic position. *Ichthyological Research*, **57**: 286–297.
Yin, W., Cao, K., He, H. and Fu, C. 2016 Four complete mitochondrial genomes of the genera *Candidia*, *Opsariichthys*, and *Zacco* (Cypriniformes: Cyprinidae). *Mitochondrial DNA. Part A, DNA Mapping, Sequencing and Analysis*, **27**: 4613–4614.