

カライワシ目魚類 (Elopiformes) の変態様式と葉形仔魚型変態における進化的位置

塚本洋一

〒164-8639 中野区南台1-15-1 東京大学海洋研究所 (電子メール: ytsuka@ori.u-tokyo.ac.jp)

(1998年7月15日受付; 1998年8月28日改訂; 1998年9月4日受理)

キーワード: 変態, 葉形仔魚, シラス型仔魚

魚類学雑誌

Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 1998

Youichi Tsukamoto. 1998. Metamorphic pattern of Elopiformes and its evolutionary position in metamorphosis of leptocephali. *Japan. J. Ichthyol.*, 45(2): 65–75.

Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano, Tokyo 164-8639, Japan (e-mail: ytsuka@ori.u-tokyo.ac.jp)

カライワシ目の系統学的変遷と葉形仔魚の特徴

カライワシ目 (Elopiformes) はカライワシ科カライワシ属 (Elopidae: *Elops*) 約6種およびイセゴイ科イセゴイ属 (Megalopidae: *Megalops*) 2種で構成される小さな分類群で、成魚は主に熱帯・亜熱帯地方の沿岸域に分布している (Nelson, 1994)。カライワシ目は原始的な真骨魚類で、現在ソトイワシ目 (Albuliformes), ソコギス目 (Notacanthiformes), ウナギ目 (Anguilliformes) を含めた4目でカライワシ団 (Cohort Elopomorpha) を構成している (Forey et al., 1996)。

カライワシ目の分類学上の変遷については、古くは成魚の骨学的研究からニシン目 (Clupeiformes) と近縁であるとされ、ニシン上目 (Superorder Clupeomorpha) に含められたり (Gosline, 1971), あるいはカライワシ亜目 (Elopina) としてニシン目に含められていたが (松原, 1955), Greenwood et al. (1966) によって、カライワシ目がウナギ目やソコギス目とひとまとめにしたカライワシ上目 (Superorder Elopomorpha) に編入されたことが注目される。この分類学的位置はカライワシ上目を規定する最も重要な標徴として、幼期の形態である「葉形仔魚期を経る事実」を用いたことから若干の異論も出たが (Gosline, 1971), 現在多くの研究者が基本的にこれに従っている。この分類体系では、

カライワシ目にはカライワシ上科とソトイワシ上科が含まれ、幼期の形態ではカライワシ目の葉形仔魚は発達した尾鰭を有することでカライワシ上目の他の2目の葉形仔魚から明瞭に区別することができた。カライワシ上目内のそれぞれの属の系統的な帰属は混沌としていたが (Greenwood, 1977; Forey, 1973a, b), Robins (1989) はカライワシ下区 (Subdivision Elopomorpha) の目レベルの系統的考察をおこない、カライワシ目からソトイワシ属とギス属を外し、これらとソコギス目を合わせてソトイワシ目とし、ウナギ目からはフウセンウナギ科 (Saccopharyngidae), ヤバネウナギ科 (Cyematidae), フクロウナギ科 (Eurypharyngidae), タンガクウナギ科 (Monognatidae) を外し、これらをフウセンウナギ目 (Saccopharyngiformes) とした。この分類体系は一応カライワシ下区の概念は踏まえてはいるが、より成魚の形態を重視したものとなっている。近年 Forey et al. (1996) は形態学および遺伝学的情報から系統解析をおこなった結果、フウセンウナギ目を認めず、カライワシ団はカライワシ目、ソトイワシ目、ソコギス目、ウナギ目の4目から構成された (Table 1)。また葉形仔魚形態が派生的な形質であることについても研究者により見解が異なっている (Greenwood, 1966; Smith, 1984; Hulet and Robins, 1989; Forey et al., 1996)。例えば Hulet and Robins (1989) では葉形仔魚形態は原始的な形態であるとし、カライワシ団

の概念自体に疑問を投げかけている。このように魚類の系統を考える上で初めて幼期の形質が重視されたカラワイシ目ではあるが、かつて Gosline (1971) が指摘したようにニシン目やネズミギス目を含めた系統類縁関係は完全に解決したとは言えないのが現状である。

カラワイシ目魚類の特徴とされる葉形仔魚の一般的な形態は、1) 体形は一般的に柳葉形で、他の海産仔魚に比べ大型化する; 2) 透明で大きな体に比較して頭部は著しく小さい; 3) 体の表皮と筋節は薄く、体腔内は非細胞性の粘液物質が充満する; 4) 眼と嗅覚器官はよく発達する; 5) 両顎には前傾した歯状歯群がみられる; 6) 変態時に顕著な体長の減少が見られることなどがあげられる (Smith, 1979; Castle, 1984; Leiby, 1984; Richards, 1984; 望岡, 1994)。このように葉形仔魚は特徴的な幼期形態を有しているが成魚との共通形質が少ないために、過去の多くの研究では葉形仔魚期の種査定や外部形態の記載が中心となり、変態に関する研究は変態直前（最大伸長期）の葉形仔魚が多量に採集できる数種に限られていた。この中でカラワイシ目は種数が少なく、幼期の種査定が比較的容易であることや変態直前の個体が沿岸域で容易に採集されることから、ウナギ目などに比べて変態を取り扱った報告が多い。

またカラワイシ目は「葉形仔魚を経る事実」を最

も強い根拠として、現在カラワイシ目に含まれているが、前述のように古くはニシン目と近縁であるとされ (松原, 1955; Gosline, 1971)，幼期の形態もニシン目の幼期形態であるシラス型仔魚といくつかの類似点が知られている (内田, 1966)。シラス型仔魚（一般にはシラスとはカタクチイワシ *Enguraulis japonicus* Temminck & Schlegel, マイワシ *Sardinops melanostictus* Temminck & Schlegel, ウルメイワシ *Etrumeus teres* (De Key) などのニシン目後期仔魚をさすが、本論文ではニシン目に限らずネズミギス目などの後期仔魚も含めてシラス型仔魚と呼ぶ）の形態的特徴は、1) 体形は非常に細長く、黒色素胞の発達が著しく貧弱で、生時の体色は透明に近いこと; 2) 消化管は体の下部を直走し、肛門は著しく後方に開口すること; 3) 発育、特に変態にともなって背鰭・臀鰭および肛門が相対的に前進すること、体高や頭部が著しく増大することなどがあげられる (内田, 1966; 沖山, 1979)。特に成長にともなう背鰭・臀鰭および肛門開口部の前進は、葉形仔魚型変態とシラス型変態に共通した特徴となっている (沖山, 1979, 1980; Smith, 1984)。

上記のことからカラワイシ目の現在置かれている系統的な位置は、「葉形仔魚の発育段階を経る事実」と「成魚の形態」のどちらを重要視するかで帰属が異なる可能性を有している。また幼期の形態

Table 1. Classifications of elopomorph fishes

Greenwood et al. (1996)	Robins (1989), Nelson (1994)	Forey et al. (1991)
Superorder Elopomorpha	Subdivision Elopomorpha	Cohort Elopomorpha
Order Elopiformes	Order Elopiformes	Order Elopiformes
Suborder Elopidei	Family Elopidae	Family Elopidae
Family Elopidae	Family Megalopidae	Family Megalopidae
Family Megalopidae		
Suborder Albuloidei	Order Albuliformes	Order Albuliformes
Family Albulidae (including Pterothrissidae)	Suborder Albuloidei	Family Albulidae
	Family Albulidae (including Pterothrissidae)	Family Pterothrissidae
Order Notacanthiformes 3 families	Suborder Notacanthoidei 2 families	Order Notacanthiformes Family Notacanthidae
Order Anguilliformes Suborder Anguilloidei 23 families	Order Anguilliformes 3 suborders 15 families	Order Anguilliformes Suborder Anguilloidei 16 families
Suborder Saccopharyngoidei 3 families	Order Saccopharyngiformes 2 suborders 4 families	Suborder Saccopharyngoidei 3 families

もウナギ目などの葉形仔魚とは異なる部分が多く見られることから、カラワイシ目の系統分類に関して今後の研究により一層の発展が待たれるが、この総説では葉形仔魚として一括りにされているカラワイシ目について、初期生活史において目レベルの特徴が現れる最大伸長期から変態期の形態変化を比較することにより、葉形仔魚型変態におけるカラワイシ目の特徴を明らかにしたい。またカラワイシ目と他のカラワイシ目やニシン目を含めた変態様式を整理・比較することにより、葉形仔魚の進化について考察を行いたい。

葉形仔魚の発育段階

葉形仔魚型変態の発育段階の規定は過去多くの研究者によりなされ(Youson, 1988), その中で変態の進行にともない肛門や背鰭, 脊鰭の位置が前進することに注目し, (肛門前筋節数) / (総筋節数)を変態の主要な指標とする方法が、比較的観察が簡便であることや客觀性が高いことからよく用いられてきた。しかし、この方法は変態開始直後の指標としては非常に有効性が高いが、体長がある程度収縮すると値の変化がほとんど認められなくなり、色素胞の形成や担鰭骨などの骨格の発達を複合させる必要性があった(Matsubara, 1942; Castle, 1970, 1984)。また飼育が困難なことから、多くの発育に関する研究は天然水域から採集された標本をもとに行われておらず、主に外部形態、特に体長などの計測形質を使用した発育段階が使用されてきたが、実際には体長などの計測形質の変化が変態期間中に停滞する報告もあり(塚本・沖山, 1993), 葉形仔魚型変態を的確に示す発育段階は存在していないのが現状である。

そこで本論文では、変態期を体長の減少開始からすべての形質が完成し若魚となるまでの期間と規定した。また便宜上の発育段階区分として体長の収縮が開始し変態が始まるまでを「葉形仔魚期」、体長が減少している時期を「体長収縮期」、再び体長が増加する時期を「再成長期」と規定するとともに、葉形仔魚期から変態期に移る葉形仔魚として最も体長が大きくなった付近の時期を「最大伸長期」、変態が開始し最も体長が収縮した付近の時期を「最大収縮期」と呼ぶことにする。なおこれらの段階区分は種間比較のため、葉形仔魚の初期生活史の最大公約数的な枠組みとして便宜上用了るものであって、個体発生にともなう実際の発育段階とは異なるものである。

カラワイシ目魚類の変態

カラワイシ目魚類はイセゴイ科2種とカラワイシ科の約6種が現存する(Nelson, 1994)。イセゴイ科はイセゴイ *Megalops cyprinoides* (Broussonet) とターポン *M. atlanticus* Valenciennes が属している。イセゴイとターポンは非常に近縁な種で外部形態の差異はほとんど見られず、頭蓋骨と鰓の接続などの内部形態に種の特徴が現れている(Greenwood, 1970)。カラワイシ科魚類もイセゴイ科と同様にそれぞれの種の外部形態は非常に類似している。Whitehead (1962) は現存のカラワイシ科魚類を6種 (*Elops saurus* Linnaeus, *E. machnata* Forsskål, *E. affinis* Regan, *E. senegalensis* Regan, *E. lacerta* Valenciennes, *E. hawaiiensis* Regan) 報告しているが、未だ種の規定に混乱が見られるグループである。またカラワイシ目魚類は最大伸長期になると汽水域に進入することや、若齢個体が淡水域で生息することなど生態にも類似点が多く見られる。ここではイセゴイ科イセゴイとターポンおよびカラワイシ科テンパウンダー *E. saurus* とカラワイシ *E. hawaiiensis* の変態期における外部形態の変化について説明し、カラワイシ目の変態様式を明らかにする。

イセゴイ

イセゴイはインド・太平洋の熱帯域から亜熱帯域に分布し、最大体長は1mに達する。我が国での分布は沖縄諸島以南の島嶼域に限られている。また本種は強い塩分耐性を有しており、特に変態期以降は沿岸や河川などの汽水域に進入し、そこで生息する個体が多く見られる。

耳石日周輪の解析(Fig. 1)からイセゴイは葉形仔魚期では1.0 mm/dayの成長を示し、約1ヶ月間の葉形仔魚期を経た後に変態期になる。変態開始から数日内で体は急激に収縮し最大伸長時の約半分になる。その後は約1ヶ月間体長がほとんど変化しない時期が続いた後再成長期となる(塚本・沖山, 1993)。

最大伸長期の葉形仔魚(Fig. 2A)は体長約32mm、体は透明で著しく側扁し、頭部は体部に比べ著しく小さい。尾鰭はよく発達するがその他の鰭は原基の状態である(Wade, 1962)。眼や鼻の感覚器官は一応機能的ではあるが、分化の程度は一般海産魚類の卵黄吸収直後のレベルである(Tsukamoto and Okiyama, 1997)。変態が開始すると体部は収縮、肥厚し、それとともに頭部の相対的な大きさが増す。また各鰭の鰭条の発達が始まる。

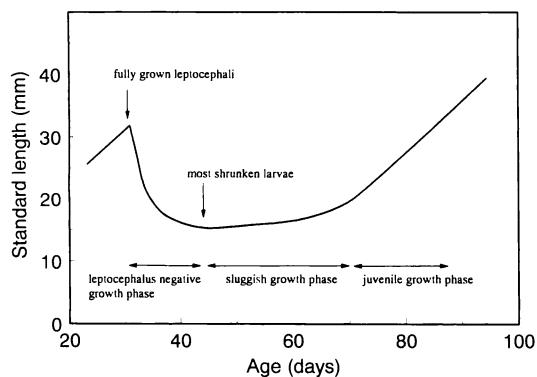


Fig. 1. Early growth of Pacific tarpon, *Megalops cyprinoides*. Modified after Tsukamoto and Okiyama (1993).

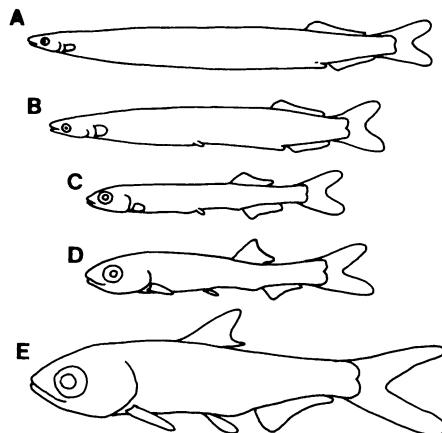


Fig. 2. Schematic illustration of Pacific tarpon, *Megalops cyprinoides* during metamorphosis (redrawn from Tsukamoto and Okiyama, 1997). A) fully grown leptocephalus; B) shrinking larva; C) most shrunken larva; D) juvenile; E) young.

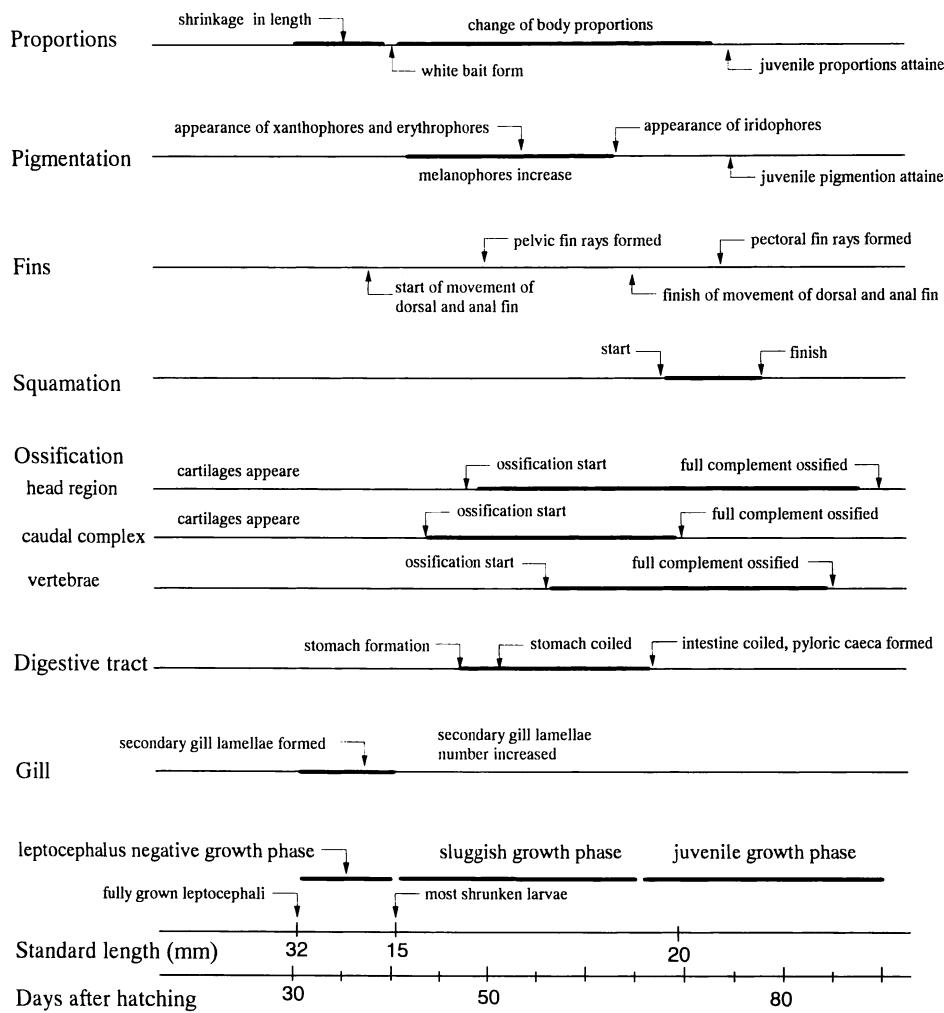


Fig. 3. Summary of organismal development of Pacific tarpon, *Megalops cyprinoides* (after Tsukamoto and Okiyama, 1977). Bold lines indicate the period when the organs are well developed.

体長約15 mmの最大収縮期 (Fig. 2B) では未だ体は透明で、化骨も顎部などに限られており、一般的な魚類の変態前仔魚の形態を強く残している。その後色素胞の沈着、頭部や各鰭条の発達など成魚の体形への変化がみられる。成魚と同様のプロポーションとなり鱗が形成され変態が終了するのは再成長期である体長約30 mm (Fig. 2C) である (Wade, 1962)。

変態期における各器官の形成過程を Fig. 3 に示す。葉形仔魚は全ての器官が未熟な状態である。葉形仔魚収縮期では鰓以外の器官発達はほとんどみられず、体長の最収縮時でも外部形態と同様に各器官も仔魚の特徴を強く残している。各器官の発達は成長停滞期 (Sluggish growth phase) と呼ばれる最大収縮期以降に集中してみられる。この時期に仔魚型の未熟な器官が急激に発達し、再成長期で各器官は成魚と同様な形態となる (Tsukamoto and Okiyama, 1997)。

ターポン

本種は大西洋に分布し最大2 m近くに成長する。アメリカ合衆国では遊魚の対象として非常に有名な魚種である。本種はイセゴイと同様に強い塩分耐性を有しており、特に若齢魚では河川などの淡水域に進入し、そこで生息する個体もある。海産魚の中で唯一大西洋から太平洋へパナマ運河を完全通過した魚種として知られている (Hildebrand, 1939)。

本種の葉形仔魚は約0.92 mm/dayの成長を示す (Crabtree et al., 1992)。本種の孵化体長は約6 mm、また最大伸長体長が約26 mmであることから (Breder, 1944)、イセゴイと同様約1ヶ月間の葉形仔魚期を有するものと推定できる。最大伸長期の葉形仔魚 (Fig. 4A) では体は透明で著しく側扁し、頭部は体部に比べ著しく小さい。尾鰭はよく発達するがその他の鰭は原基の状態である。変態開始後の形態変化は前述のイセゴイに非常に類似している (Wade, 1962)。体の収縮とともに頭部の相対的な大きさや体幅が増すが、最小収縮期である体長約15 mm (Fig. 4B) では未だ仔魚形態を強く残している。本種もイセゴイと同様に成長が停滞する時期が存在する (Crabtree, 私信)。その後の再成長期では体高の増加や各鰭の完成などが見られ、体長約24 mmまでには成魚とほぼ同様の体形となる。体長30 mmまでには鱗の形成が完了し成魚と同様の形質を獲得する (Fig. 4C)。

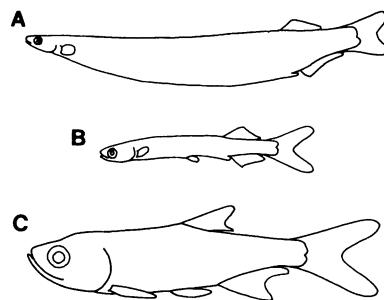


Fig. 4. Schematic illustration of tarpon, *Megalops atlanticus* during metamorphosis (redrawn from Wade, 1962). A) fully grown leptocephalus; B) most shrunken larva; C) young.

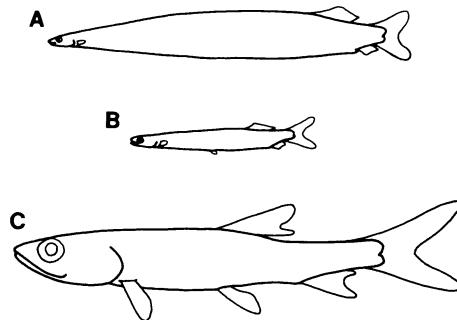


Fig. 5. Schematic illustration of ten-pounder, *Elops saurus* during metamorphosis (redrawn from Gehringer, 1959). A) fully grown leptocephalus; B) most shrunken larva; C) young.

カラワイシ科

カラワイシ科の変態に関しては Gehringer (1959) のテンパウンダーおよび Sato and Yasuda (1980) のカラワイシについての記載がある。最大伸長全長はカラワイシが約37 mm、テンパウンダーが約43 mmである (Fig. 5A)。カラワイシでは葉形仔魚の成長は1.0 mm/dayを示すことから本種の葉形仔魚期は1ヶ月強におよぶものと推定される (Sato and Yasuda, 1980)。最大収縮体長はカラワイシが約20 mm、テンパウンダーが約22 mmでこの段階ではいずれの種も仔魚の形質を強く残している (Fig. 5B)。両種とも主要な形態発育は再成長期以降である。カラワイシでは28 mm、テンパウンダーでは体長約34 mmまでに脊椎骨などの主要骨格が完成するが、未だ仔魚形質を残している。成魚と同様の形態を獲得するのはテンパウンダーでは体長約60 mmである (Fig. 5C)。いずれの種も変態開始直後の急激な体長の収縮および最大収縮期付近の緩慢な体長変化の時期、その後の再成長期の

急激な立ち上がりが報告されている。

変態様式

カラワイシ目は、葉形仔魚としては最小の最大伸長体長(32–40 mm), 非常に短い葉形仔魚期(約1ヶ月), 比較的葉形仔魚期の成長が速く(約1.0 mm/day), 変態時の体長の収縮率が非常に高い(約50%)など共通の特徴を有している。最大伸長期葉形仔魚の器官形成は非常に未熟で眼や鼻などの感覚器官の分化は一般海産魚類の眼に色素胞が沈着した直後の形態に類似している。鰓形成も、尾鰓の形成は葉形仔魚期のかなり初期に観察されるのに対し、背鰓や臀鰓の原基はかなり初期に出現するが発達は葉形仔魚期ではほとんど進行しない。カラワイシ目のこのような葉形仔魚期における器官形成の一時停止現象は、本目の葉形仔魚形態が一般的な魚類における後屈曲期仔魚の段階が特殊化したものであることを強く示唆している。

変態に関してもカラワイシ目は、1) 変態初期に見られる体の急激な収縮、最大収縮期付近の体長変化の停滞時期、その後の成長の急激な増加などの体長変化; 2) シラス型仔魚に類似した最大収縮期の仔魚; 3) 主要な器官形成は最大収縮期以降に見られることなど共通した様式を有する。一方、特に体長の収縮が変態と同義に扱われている葉形仔魚型変態において、カラワイシ目の変態は、1) 体長が収縮する時期と形態形成が進む時期が明瞭に分かれていること; 2) 再成長期の発育は背鰓、臀鰓と肛門の相対的な位置の前進や急激な色素胞の出現をともなうこと; 3) 体高や頭長の相対的な増加が認められることなど一般的なシラス型変態とほぼ同等であるといえる。すなわち、カラワイシ目の変態は特殊化した葉形仔魚形態からシラス型仔魚に類似した形態へ移行する時期とシラス型仔魚形態から成魚の形態へと移行する時期の段階性を有した変態様式をとる。

その他のカラワイシ団魚類およびシラス型幼生の変態

カラワイシ団に含まれるソトイワシ目、ソコギス目、ウナギ目については、ソトイワシ目を除いて変態に関する情報は一部の種の外部形態の記載に止まっている。特にウナギ目は19科144属約762種が属し(Nelson, 1994; Forey et al., 1996), 種数ではカラワイシ団の95%以上を占める最も大きなグループであるにもかかわらず、変態に関する

情報は断片的で、変態期における連続的な記載があるのは一部の種に限られており、その全貌が明らかとは言えない。このような理由でここでは、主に最大伸長期の形態的な特徴と外部形態の変化、体の収縮と形態発達のタイミングについて概説する。なおソコギス目に関しては情報がないので本説では割愛する。また葉形仔魚型変態との類似点が多いシラス型変態についても合わせて概説する。

ソトイワシ目

ソトイワシ目魚類はソトイワシ科約23種とギス科の2種が現存する(Nelson, 1994; Forey et al., 1996)。ソトイワシ科に関しては、外部形態の記載(Rasquin, 1955; Alexander, 1961)に止まらず、Pfeilerによる変態期における生理学的な一連の研究があり、葉形仔魚の中では最も変態に関する情報が集積されている(Pfeiler, 1984a-d, 1986, 1987, 1988, 1989, 1991; Pfeiler and Luna, 1984; Pfeiler et al., 1988; Pfeiler and Govoni, 1993)。ソトイワシ科魚類は熱帯・亜熱帯の沿岸域に分布しており、未成魚は一部汽水域や淡水域に進入する。最大伸長期葉形仔魚(Fig. 6A)の体長は*Albula vulpes* (Linnaeus)では体長約65 mm (Rasquin, 1955; Alexander, 1961), カリブ海に生息する種*A. sp.*では約60 mmSL (Pfeiler and Luna, 1984), 太平洋に分布するソトイワシ*A. neoguinaica* Valenciennesでは体長約60–70 mm (内田, 1958a)で、外部形態はいずれの種も互いに非常に類似しており、頭部は小さく、体は強く側扁・伸長しておりほとんど透明である。よく発達した尾鰓を除き、他の鰓は原基の状態である。また肛門は尾柄の直前に開口している。変態開始後の形態変化も非常に類似しており、体長の収縮にともない鰓条の形成や背鰓・臀鰓の前進、頭部の大型化などが見られる。ソトイワシ属の変態の特筆事項としては形態形成が体長の収縮と同時に発現しており、最大収縮期である体長約30 mmでは成魚とほぼ同様の体形となっていることである(Fig. 6B)。その後の再成長期では色素胞の発現や鱗の形成が見られ、体長約60 mmまでには変態が完全に終了する(Fig. 6C)。

ギス科魚類は温帯域の大陸棚から大陸棚斜面に分布するが、生態についてはほとんど不明である。ギス *Istieus gissu* Hilgendorfについては葉形仔魚が黒潮・親潮移行域で多数採集されることや房総半島沖の底曳網で変態期の個体が混獲されているこ

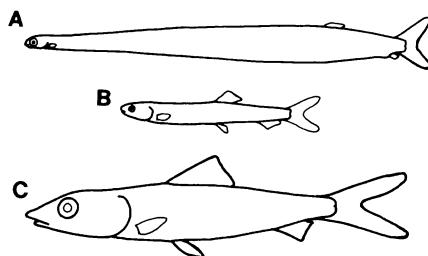


Fig. 6. Schematic illustration of bonefish, *Albula vulpes* (redrawn from Alexander, 1961). A) fully grown leptocephalus; B) most shrunken larva; C) young.

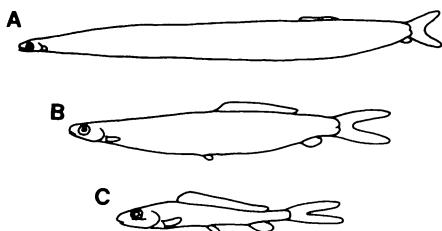


Fig. 7. Schematic illustration of deep-sea bonefish, *Istieus gissu* during metamorphosis (redrawn from Matsubara, 1942). A) fully grown leptocephalus; B) shrinking larva; C) most shrunken juvenile.

とから、葉形仔魚としては極めて高緯度に分布の中心があることが推定される。ギスの最大伸長期葉形仔魚は体長約180 mmで、頭部は小さく、体は強く側扁・伸長しておりほとんど透明である。よく発達した尾鰭を除き、他の鰭は原基の状態である。肛門は尾柄の直前に開口する(Fig. 7A)。体長収縮期では鰭条の形成や背鰭・臀鰭の前進、頭部の大型化などが見られ(Fig. 7B)，最大収縮期である体長71–78 mm (Fig. 7C)では成魚とほぼ同様の体形となっている(Matsubara, 1942)。本種はソトイワシ属とは異なり最大収縮期までに形態が完成し変態が終了する。

ソトイワシ目葉形仔魚型変態の共通の特徴としては、カラワイシ目とは異なり体形の変化が体の収縮と同時に進行しており、最大収縮期には成魚とほぼ同様の体形となっていることがあげられる。また最大伸長期の葉形仔魚の組織学的観察では眼や鼻などの感覚器官も未熟なカラワイシ目と対照的に良く発達している(塙本、未発表)。しかし変態の終了時期はソトイワシ科ではカラワイシ目と同様に再成長期に入ってからであるのに対し、ギス科では最大収縮期である。

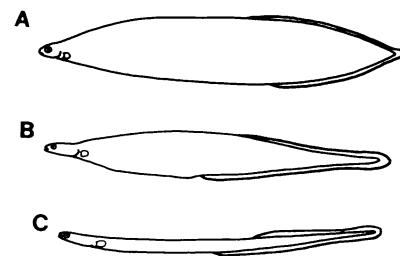


Fig. 8. Schematic illustration of eel, *Anguilla anguilla* during metamorphosis (redrawn from Sterba, 1966). A) fully grown leptocephalus; B) shrinking larva; C) most shrunken juvenile.

ウナギ目

ウナギ目は非常に多くの種を含み、生態や形態も多様性に富んでいる。そのため既知の数種を持ってウナギ目の変態様式として記述することは不可能である。ここではウナギ目葉形仔魚の形態および変態について例外がない最大公約数的な形態変化の特徴について概説する。ウナギ目葉形仔魚の一般形態は頭部が小さく体は側扁・伸長する。背鰭、尾鰭、臀鰭は連続する(Fig. 8A)。また最大伸长期までには眼や鼻孔などの感覚器官の発達がほぼ完了していることが特徴的である(Hulet, 1978; Smith, 1979; Castle, 1984; Smith, 1989; Charter and Moser, 1996)。これらの器官は最大伸长期以前の葉形仔魚期のかなり早い時期に分化している。また変態に関しては体の収縮と体形の変化が同時に発現し(Fig. 8B)，最大収縮期には成魚と同様の形態へと変化しており(Fig. 8C)，変態がほぼ終了していることはウナギ目葉形仔魚型変態の共通した特徴である(塙田, 1961; 浅野他, 1978; Raju, 1985他)。

シラス型変態

ニシン目やネズミギス目などの仔魚は一般的にシラス型幼生という発育段階を経る(McGowan and Berry, 1984; Richards, 1984)。シラス型幼生は小さな丸い頭部、強く伸長した体形、貧弱な色素発現、体下部を直走する消化管と体の後端付近に開口する肛門などの特徴により定義付けられる(Fig. 9A)。これらの種の多くで変態体長は20–30 mmを越えている。変態期までの発育は葉形仔魚と比較すると漸進的であるが、変態開始直前の仔魚でも海産魚としてはかなり大型であるにもかかわらず、器官形成などの発育は未熟である(Fig.

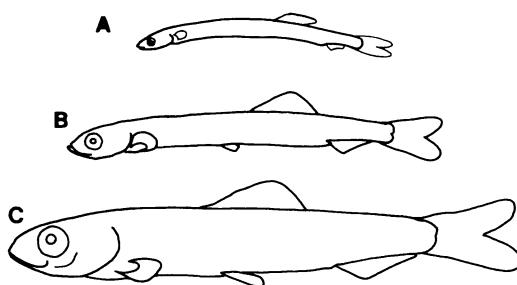


Fig. 9. Schematic illustration of Japanese sardine, *Sardinops melanostictus* (redrawn from Uchida, 1958e). A) whitebait larva; B) larva just before metamorphosis; C) young.

9B). シラス型変態の特長として、変態にともなう背鰭、臀鰭および肛門の相対的位置の前進や体高の著しい増加 (Fig. 9C)，色素胞の急激な沈着などをあげることができる (内田, 1958a-h, 1966; 沖山, 1979; McGowan and Berry, 1984 他)。

葉形仔魚形態および変態様式の比較

最大伸長期の葉形仔魚について、カラワイシ目とソトイワシ目、ウナギ目の形態的な特徴を比較すると (Table 2)，尾鰭の発達や頭部の形状などの外部形態ではカラワイシ目とソトイワシ目が非常に類似している。これに対し眼や鼻の形成ではカラワイシ目の最大伸長期葉形仔魚では非常に未熟であるのに対し、ソトイワシ目とウナギ目ではよく発達している。特にウナギ目ではこれらの器官は葉形仔魚期のかなり早い段階で発達すると考えられる。以上のように最大伸長期に注目した葉形仔魚形態には、外部形態ではカラワイシ目とソトイワシ目の類似性が多く、眼や鼻の発達に見られる感覚器ではソトイワシ目とウナギ目に類似性が見られる。即ち形態面ではカラワイシ目とウナギ目の葉形仔魚は最も異質で、その中間にソトイワシ目が位置しているといえる。

カラワイシ目の変態には、変態期前半に見られる体の収縮とともに葉形仔魚形態が喪失する時期と、後半に見られる一般的な魚類の変態と同様な器官形成が集中する時期の明瞭な段階性が存在する。特に最大収縮期の形態はシラス型仔魚に非常に類似しており、これ以降の再成長期に見られる発育はシラス型変態とほぼ同様である。これに対しソトイワシ目およびウナギ目魚類の変態では、最大収縮期までにソトイワシ目ソトイワシでは体形は一応の完成が認められ、ギス科やウナギ目では化骨や体形の変化など大部分の初期発育はほぼ終了している。ただしソトイワシ目やウナギ目においても諸形態の発育は体の収縮にともない漸進的に起こるのではなく、最大収縮期付近で集中してみられる (窪田, 1961)。以上のように体の収縮と形態形成のタイミングから見た変態様式においても、カラワイシ目、ソトイワシ目、ウナギ目の順に最大収縮期と形態完成の時期のずれが少なくなる傾向が窺える。

葉形仔魚とシラス型仔魚は真骨魚の低位群に見られる形態である。Hulet and Robins (1989) は仔魚形態として葉形仔魚は原始的であり、その中で変態のサイズや葉形仔魚の期間が最も短いイセゴイ属は葉形仔魚の性質を失いつつある状態にあるのではないかと述べている。すなわち葉形仔魚からシラス型仔魚へと進化したという見解である。今回の比較でもカラワイシ目はシラス型仔魚との類似点が多く見られ、カラワイシ目の中では最もシラス型仔魚に近いものであるといえる。しかし、葉形仔魚が原始的であるという見解に対しては、次に述べる理由からイセゴイ属を含むカラワイシ目の変態はむしろシラス型変態から葉形仔魚型変態へ進化する最も初期の段階を強く残しているとみなす方が妥当であると考える。つまりカラワイシ目の孵化仔魚は葉形仔魚の形態をしておらず、前葉形仔魚期 preleptocephalus stage (もしくは前幼歯期 engydontic stage) とよばれる時期を経ること

Table 2. Comparison of leptocephali among Elopomorpha

	Elopiformes	Albuliformes	Anguilliformes
Caudal fin	present	present	vestigial/absent
Head	depressed	depressed	compressed
Teeth	small	small	large
Nostril formation	late (metamorphic stage)	intermediate (fully grown stage)	early (leptocephalus stage)
Eye development	poorly-developed	well-developed	well-developed

が知られており (Leiby, 1979), カライワシ目においても一般的な海産仔魚に類似した発育段階が存在し, その後葉形仔魚形態へと変化する (Breder, 1944). カライワシ目の葉形仔魚期に見られる器官発達の停止はシラス型仔魚の卵黄吸収直後を引き延ばしたものと考えられること, カライワシ目の変態様式が最小収縮後にシラス型変態と非常に類似していることなどからカライワシ目の葉形仔魚期はシラス型仔魚のある一時期を引き延ばしたものであると解釈できる. 葉形仔魚形態がシラス型仔魚の特殊化した形態と仮定した場合に, カライワシ目の変態様式は特殊化した形態から一般的な海産魚類への回帰と一般的な魚類における変態(個体発生)の複合したものから成り立っていると考えられ, シラス型からカライワシ目, ソトイワシ目, ウナギ目へと変態様式に段階性を有することが明らかである. これらの事実から葉形仔魚形態はシラス型形態から進化したもので, カライワシ目はその中で最も古い様式を残しており, ソトイワシ目, ウナギ目へと順に特殊化の度合が強くなると結論付けられる.

謝 辞

学生時代から研究に対しご指導とご鞭撻を承った東京大学海洋研究所の沖山宗雄名誉教授に謹んで感謝の意を表する. また, 原稿を修正するにあたって貴重なご意見を頂いた校閲者の方々に深く感謝の意を表す.

引 用 文 献

- Alexander, E. C. 1961. A contribution to the life history, biology and geographical distribution of the bonefish *Albula vulpes* (Linnaeus). *Danna Rep.*, 53: 1–51.
- 浅野博利・久保喜計・吉松定昭. 1978. 飼育実験におけるマアナゴ葉形幼生の形態変化と行動について. 近畿大学農学部紀要, 11: 25–31.
- Breder, C. M., Jr. 1944. Material for study of the life history of *Tarpon atlanticus*. *Zoologica*, 29: 217–252.
- Castle, P. H. 1970. Distribution, larval growth, and metamorphosis of the eel *Derichthys serpentinus* Gill, 1884 (Pisces: Derichthyidae). *Copeia*, 1970: 444–452.
- Castle, P. H. J. 1984. Notacanthiformes and Anguilliformes: Development. Pages 62–93 in H. G. Moser, W. J. Richard, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Spec. Publ. 1.
- Charter, S. R. and H. G. Moser. 1996. Anguilliformes. Pages 86–87 in H. G. Moser, ed. *The early stages of fish in the California Current region*. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations, Atlas No. 33.
- Crabtree, R. E., E. C. Cry, R. E. Bishop, L. M. Falkenstein and J. M. Dean. 1992. Age and growth of tarpon, *Megalops cyprinoides*, larvae in the eastern Gulf of Mexico, with notes on relative abundance and probable spawning areas. *Env. Biol. Fish.*, 35: 361–370.
- Forey, P. L. 1973a. A revision of the Elopiformes fishes, fossil and recent. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, Suppl. 10: 1–222.
- Forey, P. L. 1973b. Relationships of Elopomorpha. Pages 351–368 in P. H. Greenwood, R. S. Miles and C. Paterson eds. *Interrelationships of fishes*. *J. Limm. Soc. (Zool.)*, 53, Suppl. 1.
- Forey, P. L., D. T. Littlewood, P. Ritchie and A. Meyer. 1996. Interrelationships of elopomorph fishes. Pages 175–191 in M. L. Stiassny, L. R. Parenti and G. D. Johnson eds. *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego.
- Gehringer, J. W. 1959. Early development and metamorphosis of the ten-pounder *Elops saurus* Linnaeus. *Fish. Bull.*, 59: 615–647.
- Gosline, W. A. 1971 Functional morphology and classification of teleostean fishes. Univ. Press of Hawaii, Honolulu, 208 pp.
- Greenwood, P. H. 1970. Scull and swimbladder connections in fishes of the family Megalopidae. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 19: 121–135.
- Greenwood, P. H. 1977. Notes on anatomy and classification of elopomorph fishes. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 32: 65–102.
- Greenwood, P. H., D. E. Rosen, S. H. Weitzman and G. S. Myers. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 131: 339–456.
- Hildebrand, S. F. 1939. The Panama canal as a passage way for fishes, with list and remarks on the fishes and invertebrates observed. *Zoologica*, 24: 15–45.
- Hulet, W. H. 1978. Structure and functional development of the eel leptocephalous *Ariosoma baleicum* (De La Roche, 1809). *Pilos. Trans. R. Soc. Lond.*, 282: 107–138.
- Hulet, W. H. and C. R. Robins. 1989. The evolutionary significance of the leptocephalus larvae. Pages 669–677 in E. B. Böhlke, ed. *Fishes of the western North Atlantic*. Mem. Sears Found. Mar. Res. 1. Pt. 9.
- 窪田三朗. 1961. マアナゴの生態・成長・変態に関する研究. 三重県立大学水産学部紀要, 5: 190–370. pls. 1–66.
- Leiby, M. M. 1979. Leptocephalus larvae of the eel family Ophichthidae. I. *Ophichthus gomesi* Castelnau. *Bull. Mar. Sci.*, 29: 329–343.
- Leiby, M. M. 1984. Ophichthidae: development and relationships. Pages 102–108 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. *Ontogeny and systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Spec. Publ. 1.
- Matsubara, K. 1942. On the metamorphosis of a clupeoid fish *Pterothrissus gissu* Hilgendorf. *J. Imp. Fish. Inst.*, 35: 1–16+pl. 1.

- 松原喜代松. 1955. 魚類の形態と検索 I. 石崎書店, 東京. xi+789 pp.
- McGowan, M. F. and F. H. Berry. 1984. Clupeiformes: Development and Relationships. Pages 108–126 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Spec. Publ. 1.
- 望岡典隆. 1994. ウナギレプトケファルスの形態と分類. 月刊海洋, 26: 299–301.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world, 3rd ed. Wiley-Interscience, New York, XVii+600 pp.
- 沖山宗雄. 1979. 稚魚分類学入門③イワシ型変態と近似現象. 海洋と生物 3, 1: 61–66.
- 沖山宗雄. 1980. 稚魚分類学入門④ウナギ型変態. 海洋と生物 6, 2: 62–68.
- Patterson, C. and D. E. Rosen. 1977. Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 158: 83–172.
- Pfeiler, E. 1984a. Inshore migration, seasonal distribution and size of larval bonefish, *Albula*, in the Gulf of California. Env. Biol. Fish., 10: 117–122.
- Pfeiler, E. 1984b. Changes in water and salt content during metamorphosis of larval bonefish (*Albula*). Bull. Mar. Sci., 34: 177–184.
- Pfeiler, E. 1984c. Effect of salinity on water and salt balance in metamorphosing bonefish (*Albula*) leptocephali. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 82: 183–190.
- Pfeiler, E. 1984d. Glycosaminoglycan breakdown during metamorphosis of larval bonefish *Albula*. Mar. Biol. Lett., 5: 241–249.
- Pfeiler, E. 1986. Towards an explanation of the developmental strategy in leptocephalous larvae of marine teleost fishes. Env. Biol. Fish., 15: 3–13.
- Pfeiler, E. 1987. Free amino acids in metamorphosing bonefish (*Albula* sp.) leptocephali. Fish. Physiol. Biochem., 4: 27–36.
- Pfeiler, E. 1988. Isolation and partial characterization of a novel keratan sulfate proteoglycan from metamorphosing bonefish (*Albula*) larvae. Fish. Physiol. Biochem., 4: 175–187.
- Pfeiler, E. 1989. Sensory systems and behavior of premetamorphic and metamorphic leptocephalus larvae. Brain Behav. Ecol., 34: 25–34.
- Pfeiler, E. 1991. Glycosaminoglycan composition of anguilliform and elopiform leptocephali. J. Fish. Biol., 38: 533–540.
- Pfeiler, E. and J. J. Govoni. 1993. Metabolic rates in early life history stages of elopomorph fishes. Biol. Bull., 185: 277–283.
- Pfeiler, E. and A. Luna. 1984. Changes in biochemical composition and energy utilization during metamorphosis of leptocephalus larvae of bonefish (*Albula*). Env. Biol. Fish., 10: 243–251.
- Pfeiler, E., M. A. Mendoza and F. A. Manrique. 1988. Premetamorphic bonefish (*Albula* sp.) leptocephali from the Gulf of California with comments on life history. Env. Biol. Fish., 21: 241–249.
- Raju, S. N. 1985. Congrid eels of the eastern Pacific and key to their leptocephali. NOAA Tech. Rep. NMFS 22, 19 pp.
- Rasquin, P. 1955. Observations of the metamorphosis of the bone fish, *Albula vulpes* (Linnaeus). J. Morphol., 97: 77–109.
- Richards, W. J. 1984. Gonorynchiformes: Development and Relationships. Pages 138–139 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Spec. Publ. 1.
- Robins, C. R. 1989. The phylogenetic relationships of the Anguilliform fishes. Pages 9–23 in E. B. Böhlke, ed. Fishes of the western North Atlantic. Mem Sears Found. Mar. Res. 1. Pt. 9.
- Sato, M. and F. Yasuda. 1980. Metamorphosis of leptocephali of the ten-pounder, *Elops hawaiiensis*, from Ishigaki Island, Japan. Japan. J. Ichthyol., 26: 315–324.
- Smith, D. G. 1979. Guide to leptocephali (Elopiformes, Anguilliformes and Notacanthiformes). NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 424, 39 pp.
- Smith, D. G. 1984. Elopiformes, Notacanthiformes and Anguilliformes: Relationships. Pages 94–102 in H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall, Jr. and S. L. Richardson, eds. Ontogeny and systematics of fishes. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Spec. Publ. 1.
- Smith, D. G. 1989. Introduction to leptocephali. Pages 657–668 in E. B. Böhlke, ed. Fishes of the western North Atlantic. Mem Sears Found. Mar. Res. 1. Pt. 9.
- Sterba, G. 1966. Freshwater fishes of the world. Studio Vista, London. 879 pp.
- 塚本洋一・沖山宗雄. 1993. イセゴイの初期生活史における成長様式. 魚類学雑誌, 39: 379–386.
- Tsukamoto, Y. and Okiyama, M. 1997. Metamorphosis of the Pacific tarpon, *Megalops cyprinoides* (Elopiformes, Megalopidae) with remarks on development patterns in the Elopomorpha. Bull. Mar. Sci., 60: 23–36.
- 内田恵太郎. 1958a. ハイレン(イセゴイ)・カライワシ・ソトイワシのLeptocephalus型幼期. 内田恵太郎・今井貞彦・水戸敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛(編), pp. 1–3, pl. 1. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡.
- 内田恵太郎. 1958b. コノシロの卵および仔・稚魚. 内田恵太郎・今井貞彦・水戸敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛(編), pp. 3–5, pls. 2–4. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡.
- 内田恵太郎. 1958c. ウルメイワシの卵および仔・稚魚. 内田恵太郎・今井貞彦・水戸敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛(編), pp. 5–7, pls. 5–6. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡.
- 内田恵太郎. 1958d. ニシンの卵および仔・稚魚. 内田

- 惠太郎・今井貞彦・水戸 敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛(編), pp. 7-10, pls. 8-9. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡.
- 内田恵太郎. 1958e. マイワシの卵および仔・稚魚. 内田恵太郎・今井貞彦・水戸 敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛(編), pp. 10-13, pls. 10-11. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡.
- 内田恵太郎. 1958f. サッパの仔・稚魚. 内田恵太郎・今井貞彦・水戸 敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛(編), pp. 13-15, pls. 12-13. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡.
- 内田恵太郎. 1958g. ヒラの卵および仔・稚魚. 内田恵太郎・今井貞彦・水戸 敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛(編), pp. 15-17, pls. 14-15. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡.
- 内田恵太郎. 1958h. カタクチイワシの卵および仔・稚魚. 内田恵太郎・今井貞彦・水戸 敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛(編), pp. 17-18, pls. 16-17. 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集. 九州大学農学部水産学第二教室, 福岡.
- 内田恵太郎. 1966. 魚類の変態. 久米又三(編), pp. 115-122. 脊椎動物発生学. 培風館, 東京.
- Wade, R. A. 1962. The biology of the tarpon, *Megalops atlanticus*, and the ox-eye, *Megalops cyprinoides*, with emphasis on larval development. Bull. Mar. Sci. the Gulf and Caribbean, 12: 545-622.
- Whitehead, P. J. P. 1962. The species of *Elops* (Pisces: Elopidae). Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 13, 5: 321-329.
- Youson, J. H. 1988. First metamorphosis. Pages 135-196 in W. S. Hoar and D. J. Randall eds. Fish physiology, vol. XI. The physiology of developing fish, part B, viviparity and posthatching juveniles. Academic press, London.