

演者は20年ほど前に、Gould (1977) のヘテロクロニーのクロックモデルを適用し、これら2種の個体発生における異時性について検討したことがある(後藤 1977, 1981; 前川・後藤 1982)。その結論を要約すると、子孫種と推定されるハナカジカは、祖先種のエゾハナカジカと比較して、個体発生初期(孵化時)では早成性(acceleration)を示し、その後期(性成熟時)では矮小性(proportioned dwarfism)によって特徴づけられるというものであった。

しかし、この結論には以下の2つの問題点が残されていた。一つは、2種の系統関係の確かさと種分化の方向性であり、他の一つは近年における異時性の再定義と再分類(Wiley and Meinhardt 1997)に基づいて、2種間で

の異時性を再検討することである。前者に関しては、アロザイム解析、mt DNAのRFLP解析および塩基配列解析の結果、日本産ヤマノカミ属・カジカ属においてはエゾハナカジカとハナカジカは極めて近縁な姉妹種であることが示されたが、その祖先-子孫関係は必ずしも明確ではない現状にある。

一方、後者については、従来の種分化方向(エゾハナカジカからハナカジカへ分化)に従うと、larval shapeではハナカジカはaccelerationによるperamorphicな形質状態を示し、terminal shapeではpre-displacementとhypomorphosisによるpaedomorphicな形質状態にあるとの見直しが必要であろう。

## 分子系統からみたトミヨ属の形態形成の異時性

高田 啓 介

信州大学理学部

日本産トミヨ属魚類は背棘と鱗板の数によって、イバラトミヨ(*Pungitius pungitius*)、トミヨ(*P. sinensis*)、および、エゾトミヨ(*P. tymensis*)の3種に分類されていた。ところが、最近のアイソザイムを用いた集団遺伝学的研究により、これらの種は、淡水型、雄物型、汽水型、および、エゾトミヨから構成され、それぞれが生殖的に隔離された独立した種であることが明らかにされた。

形態的・遺伝的に他種と最も異なる特徴を有するエゾトミヨをout groupとしてアロザイムデータに基づいてNJ法、Wagner法、およびUPGMA法を用いた系統樹を作成した。3つの樹形は一致し、まず雄物型が分化した後淡水型と汽水型が分化していた。

アロザイムデータに基づくトミヨ属魚類の種分化の過程と、それぞれの種の持つ発生学的特徴を検討するために、これら4種を用い、9つの計数形質の形成過程を比較した。その結果、これらの形質の出現最小体長は汽水型で小さく、淡水型、エゾトミヨそして雄物型の順序で大きくなる傾向があった。エゾトミヨは、他種と比較し

て背鰭軟条や臀鰭軟条の形成期間が長期にわたる傾向もみられた。

種分化に伴う発生変異を検出するためにout groupに用いたエゾトミヨの発生学的特徴を祖先形質とみなし、クロックモデルを用いてこれらの種の発生変異についてこの9形質に注目して検討した。その結果、3種いずれもが成熟年齢はエゾトミヨより促進され後胚発生過程の体サイズには変化はなかった。そして、発生過程では個体発生後期の脱落が起こったと推定された。体サイズの小型化はみられなかったものの、雄物型、汽水型、そして、淡水型は、その祖先型からプロジェネシスにより幼生形態形成を生じる方向へ発生変異を起こした可能性が高い。しかし、今回観察された体格部の発育速度が促進されていることをモデルに反映できなかったことや、分子データ以外で祖先型を設定した場合には今回とは全く異なる発生変異の過程が導かれることなど、このモデルを当てはめる場合の妥当性を詳細に検討しなくてはならないであろう。

## 硬骨魚類の個体発生に見られる異時性とその意義

猿 渡 敏 郎

東京大学海洋研究所

硬骨魚類は、水深10,000m以上の深海底から高山帯の淡水域まで、地球上のありとあらゆる水域に分布している。種数において現世脊椎動物の半数近くを占める魚類は原生脊椎動物中最も繁栄した分類群であるといっても過言ではない。形態も種により様々であるが、それ以上に仔稚魚期の形態は多様性に富んでいる。卵からふ化して成魚と同様の形態を有するまでの初期発育期にはかなりの形態変化が見られる。魚類学の世界では一般にこの形態変化を変態と呼んでいる。そして‘稚魚分類学’という研究分野が古くから存在し、現在もなお仔稚魚期の

記載が盛んに行われている。日本列島周辺海域から報告のある3,600種のうち、1/3弱に当たる1,100種ほどの仔稚魚(少なくとも1ステージの)の形態・発育史に関する情報が蓄積されている。

仔稚魚の同定作業を行う場合、一般には体長を基準とした各部位のプロポーシオン、色素の発現様式、各器官の形成様式等が形質として扱われる。種毎の発育段階の差を査定のための形質として扱っている。つまり、意識することなく異時性と思われる現象を同定に利用してきたわけである。

仔稚魚の形態に関する研究のみが盛んに行われているわけではない。初期生活期における減耗が後の資源変動に大きく影響していることから、特に水産上有用な魚種に関しては初期生活史に関する生態的研究も盛んに行われている。

以上のように、硬骨魚類の仔稚魚の発育期に関する情報と研究は着実に蓄積されてきている。しかし、現在行われている研究は、‘現世の状態の記載と考察’にとどまっている。特に初期生活史研究のうち、生態的研究は単一種を対象にしたものがほとんどであり、種間比較より導かれるそれぞれの種にとって特異な発育史や生態の持つ適応上の意義に関する考察はほとんど行われていない。また、そのような形態、生態、発育の様式を獲得するに至った過程に関する考察はほとんど行われていない。ここに異時性の概念を導入したらどうなるであろうか。

まず異時性の議論をする上で必要となる系統であるが、

魚類の系統に関する研究は他の分類群と比べると比較的情報が蓄積されている。また、分子系統解析も盛んに行われている。最大の難関は令査定であろう。70年代に、硬骨魚類の耳石扁平石に刻まれている輪紋が日周輪であることが確認され、多くの魚種で実証されている。しかし、日令査定を行うには耳石の除去による標本の破壊が伴う。また仔稚魚の標本はホルマリン固定・保存のものが多く、耳石が失われているものが多い。次善の策として、発育段階毎の比較が考えられる。仔稚魚の発育段階の区分とその定義については諸説あるが、現在 Balon の定義に多少手を加えたものにほぼ落ち着いてきている。本発表においては、従来行われてきた硬骨魚類の仔稚魚の発育史に関する研究に異時性の概念を導入し、そこから導かれる新たな研究の方向性について、キュウリウオ科のシシャモ (*Spirinchus lanceolatus*) を例に紹介していく。

## Heterochrony in the evolution of teleostean nervous systems

James S. Albert

日本医科大学

Karl Ernst von Baer (1828) was the first to recognize the general pattern that animal embryos develop from the general to the specific. Ernst Haeckel regarded this pattern as evidence for his so-called "biogenetic law", that "ontogeny recapitulates phylogeny" s. Haeckel called exceptions to this pattern heterochrony (L. hetero=different, chronos=time). Walter Garstang (1922) proposed that phenotypic evolution may be viewed as a change in the developmental program that descendants inherit from their ancestors. His student Gavin de Beer (1958) used this perspective to classify phenotypic variations by their mode of developmental modification, referring to all differences in ontogeny as heterochrony. Under this view, recapitulation results from a history of modifications which extend the ancestral ontogeny (hypermorphosis). Pere Alberch and colleagues (Alberch 1980) systematized this model by postulating the existence of three developmental parameters (a, b, and k), variations of which may result in six patterns of heterochrony. Reilly et al. (1997) propose a new terminology, which they claim improves the logic of previous schemes. Here I review the use of this terminology, using studies on the evolution of the nervous system in teleost fishes (Albert et al. 1999). Examples from both the peripheral and central nervous system are used to illustrate three main points. 1. Discrete models of development which code morphogenetic differentiation into stages, are more common in the neural literature, than are continuous models, which use measurements of size and/or shape (Northcutt 1992, 1995). 2. Using the morphology at the onset of sexual maturity to define "terminal shape" works only when sexual maturity is the mechanism for asymptotic growth. In many teleost fishes, growth, and even sexual differentiation are strongly influenced by environmental and social conditions. In several groups phenotypic changes associated with metamorphosis and sexuality are mediated by olfactory or visual cues and neuroendocrine re-

sponses in the preoptic area and hypothalamus. 3. Heterochrony results in patterns of developmental variation, and there are no grounds to use different terms for similar patterns within and between species. We recognize a distinction between intra- and inter-specific comparisons because different evolutionary processes operate at these scales. For example, selection and drift may operate within species, whereas speciation and extinction operate among species. Heterochrony is useful because it provides a conceptual link between developmental variation and phenotypic differences at any scale.

### Literature Cited

- Alberch, P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *Am. Zool.* 20: 653-667.
- Albert, J. S., Froese, R. and Bauchot, R. 1999. Diversity of brain size in fishes: preliminary analysis of a database including 1174 species in 45 orders. *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference, Noumea, New Caledonia*, in press.
- de Beer, G. R. 1958. *Embryos and Ancestors*. Oxford University Press, London.
- Garstang, W. 1922. The theory of recapitulation: a critical re-statement of the biogenetic law. *Zool. J. Linn. Soc. Lond.* 35: 81-101.
- Northcutt, R. G. 1992. The phylogeny of octavolateralisontogenies: A reaffirmation of Garstang's phylogenetic hypothesis. *In The Evolutionary Biology of Hearing*. Webster, D.B., Fay, R. R. and Popper, A. N. (eds.), pp. 21-47. Springer-Verlag, New York.
- Northcutt, R. G. 1995. The forebrain of gnathostomes: In search of a morphotype. *Brain, Behav. Evol.* 46: 275-318.
- von Baer, K. E. 1828. *Über Entwicklungsgeschichte der Thier. Beobachtung und Reflexion.* 3 vols. Borntrager, Königsberg.