

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.