

浜名湖水系におけるニホンウナギの接岸遡河生態に関する研究

2010

東京大学 大学院 農学生命科学研究科 水圏生物学専攻

福田野歩人

指導教員 東京大学 教授

塚本勝巳

目次

第1章	緒言	1		
	第1節	生活史と行動	1	
	第2節	回遊	2	
	第3節	ニホンウナギの生活史	3	
	第4節	研究の目的	5	
第2章	色素発達段階	6		
	第1節	色素発現状態		
		第1項	標本観察	9
		第2項	部位間の比較	9
	第2節	色素発達段階区分	15	
	第3節	色素発達過程		
		第1項	飼育・観察	19
		第2項	色素発達の進行順序	19
	第4節	全長・体重・体のプロポーション		
		第1項	標本・形態計測・解析	22
		第2項	色素発達段階に伴う変化	24
	第5節	考察		
		第1項	色素発達段階区分	31
		第2項	全長・体重・体のプロポーション	33
		第3項	シラス・クロコ・黄ウナギの境界	34
第3章	接岸回遊生態	36		
	第1節	接岸の周期性		
		第1項	調査地・物理環境	37
		第2項	採集・標本処理・解析	40
		第3項	年周期・月周期・日周期・潮汐周期	45
		第4項	上げ潮時の出現に関するモデル	47
	第2節	活動リズム		

	第1項	行動実験・解析	55
	第2項	活動リズム	57
	第3節	考察	
	第1項	季節性	57
	第2項	月周性	59
	第3項	日周性・潮周期性	60
	第4項	上げ潮時の回遊タイミング	61
第4章		湖内における回遊生態	63
	第1節	湖口個体と湖奥個体	
	第1項	採集・標本処理・解析	64
	第2項	出現時期	66
	第3項	全長・体重・色素発達段階	69
	第4項	推定日齢	73
	第2節	耳石成長	
	第1項	飼育・標本処理・解析	77
	第2項	生残率・体成長・色素発達段階	80
	第3項	摂餌率	83
	第4項	耳石成長速度	83
	第5項	耳石輪紋数	85
	第3節	考察	
	第1項	水温が耳石成長に与える影響	90
	第2項	摂餌が耳石成長に与える影響	91
	第3項	チェック形成	92
	第4項	輪紋の観察	93
	第5項	体成長と耳石成長の関係	93
	第6項	湖口と湖奥における出現時期と外部形態	94
	第7項	推定日齢から推察した湖内回遊期間とその矛盾	95
	第8項	生態研究への示唆	97
第5章		遡河生態	100
	第1節	湖口接岸個体	
	第1項	採集・標本処理	101

	第2項	全長・体重・肥満度	101
第2節	今川遡上個体		
	第1項	調査地・物理環境	106
	第2項	採集・標本処理・解析	111
	第3項	年齢査定と判別分析	114
	第4項	年齢と分布	118
	第5項	出現時期	118
	第6項	全長・体重・色素発達段階	122
	第7項	色素発達段階ごとの全長・体重・肥満度	127
第3節	江川遡上個体		
	第1項	調査地・物理環境	131
	第2項	採集・標本処理・解析	131
	第3項	年齢	136
	第4項	出現時期	136
	第5項	登坂魚道	139
	第6項	全長・体重・色素発達段階	139
	第7項	色素発達段階ごとの全長・体重・肥満度	149
第4節	岩登り行動		
第5節	摂餌		
第6節	考察		
	第1項	河口における滞留と遡河	163
	第2項	遡河行動と環境要因	163
	第3項	年齢の分布と0年魚の減耗	164
	第4項	全長・体重・色素発達段階	167
	第5項	色素発達段階ごとの全長・体重・肥満度	168
第6章	行動メカニズム		
	第1節	淡水進入行動	
		第1項	塩分勾配
		第2項	外部環境要因と内部要因
	第2節	遡上行動	
		第1項	流水
		第2項	外部環境要因と内部要因
	第3節	脱出行動	

第 1 項	シラス期における外部環境要因と内部要因	・ ・ ・ ・	199
第 2 項	クロコ期における外部環境要因と内部要因	・ ・ ・ ・	208
第 4 節	考察		
第 1 項	発育段階が淡水進入行動へ及ぼす影響	・ ・ ・ ・	213
第 2 項	外部環境要因と内部要因が淡水進入行動へ及ぼす影響	・ ・ ・ ・	216
第 3 項	発育段階が遡上行動へ及ぼす影響	・ ・ ・ ・	217
第 4 項	外部環境要因と内部要因が遡上行動へ及ぼす影響	・ ・	217
第 5 項	発育段階, 外部環境要因および内部要因が脱出行動に及ぼす影響	・ ・ ・ ・	218
第 7 章	総合考察	・ ・ ・ ・	219
第 1 節	ニホンウナギの接岸・遡河回遊生態		
第 1 項	産卵場から成育場までの回遊	・ ・ ・ ・	219
第 2 項	接岸・遡河回遊の季節性	・ ・ ・ ・	220
第 3 項	成育場における 0 年魚の分布	・ ・ ・ ・	222
第 2 節	接岸・遡河回遊の行動メカニズム		
第 1 項	3 ステップモデル	・ ・ ・ ・	223
第 2 項	淡水進入と遡上における行動メカニズム	・ ・	224
第 3 項	0 年魚における河川内分布の形成メカニズム	・ ・	225
第 3 節	ウナギ属魚類の回遊多型とその適応的意義		
第 1 項	通し回遊の進化	・ ・ ・ ・	232
第 2 項	サケ科魚類における回遊多型の分化	・ ・ ・ ・	233
第 3 項	ウナギ属魚類における回遊多型の分化	・ ・ ・ ・	234
第 4 項	現生の回遊とその起源	・ ・ ・ ・	238
第 4 節	水産学における研究の意義	・ ・ ・ ・	239
第 5 節	今後の課題	・ ・ ・ ・	240
	謝辞	・ ・ ・ ・	242
	引用文献	・ ・ ・ ・	244
	要旨	・ ・ ・ ・	257

第1章 緒言

第1節 生活史と行動

生活史とは、生物が生まれてから、成長した後、繁殖して死に至るまでの過程をいう。生物の生活史は、様々な自然選択を受け、進化してきた。そのため、次世代により多くの遺伝子を残す個体、すなわち適応度の高い個体の生活史が残ってきたものと考えられる。行動の観点からは、適応度の高い行動をとる個体はその子孫を多く残すため、その行動や性質を司る遺伝子は進化的に広まっていく。逆に言えば、現在の行動は自然選択を受けた結果として、適応的なものが残った結果と考えられる。

生活史を構成する繁殖と成長の様式、あるいは生活史そのものの様式は、しばしば戦略という言葉で表現される (Wootton 1984)。戦略という言葉は、あたかも生物が意識的に結果を考えて行動している、といった印象を与え、誤解を招く恐れがある (嶋田ほか 2005; 森 2007)。しかし、この戦略という言葉には、生物の側の意識的な選択という意味は全くない (嶋田ほか 2005)。あくまで自然選択されて進化した結果、生物がもった性質そのものを示しているだけである。こういう言葉が用いられることによって、「どのような環境条件で、どのような傾向の形質どうしがセットになって進化するか」という適応進化にもとづく問題設定は、より鮮明になった (嶋田ほか 2005)。自然選択を受けた結果残った生活史の様式は、環境に適応して精巧にできていることが多く、戦略という言葉のあてはまりがよいが、生物が目的をもって生活史を送るといった解釈にならないよう注意が必要である。

ある個体にとっての最適な行動は集団内の他の競争者の振る舞いによって変わる場合がある。この時には、同種内にも異なる生活史を持った個体群が現れることがある。こうした生活史多型の共存が維持されることは、ゲーム理論によって説明された (Maynard Smith 1982)。2つの異なる戦略があった場合に、戦略 A の個体数が増え、戦略 B の個体数が減ると、戦略 A の適応度は低くなり、逆に戦略 B の適応度は高くなる。次世代には戦略 A の個体数は減少し、戦略 B の個体数は増加することから、平衡状態となる。このように安定した状態になったものを、進化的に安定な戦略 (Evolutionarily stable strategy, ESS) という。ブルーギルやサケ科魚類では、大きくなってから繁殖に参加する雄と小さい内から繁殖に加わるスニーカーが共存して現れ (Gross 1984; 後藤と前川 1989)、これらは進化的に安定な戦略の代表例である。

生活史の中では発育段階ごとに、生物は様々な行動を行う。その行動は長い進化の歴史で環境に適応したものだけが残ったものであり、常に現在の環境の影響を受け、変容し続けている。生活史のある段階で異なる行動をとることにより異なる生活史を送ることになっても、それらの適応度が拮抗していれば、生活史多型として共存も成り立つ。生活史と行動をセットにして研究することは、種のもつ現在の生態や特徴の理解を深めるとともに、その行動が進化の過程で残った機能的な意義（究極要因）を推察することが可能であり、対象種の多面的な理解につながる。

第2節 回遊

魚類の回遊は、その生活史を支える根幹となるものである。回遊とは複数の生息域間の定型的循環移動とされる（塚本, 1994）。一生の内に、川と海の間を行き来する回遊を、特に通し回遊と言う。通し回遊魚は大きく三つに類別され、海を成育場、川を産卵場とする遡河回遊魚、海を産卵場、川を成育場とする降河回遊魚、産卵とは関係なく海と川を行き来する両側回遊魚がある。遡河回遊魚にはサケ・マス類、降河回遊魚にはウナギ属魚類、アユカケ、両側回遊魚にはアユ、ヨシノボリ属、ボウズハゼ属などが含まれる（McDowall 1988）。

実際の種の回遊パターンは、これらの定義に単純にあてはまらず、多型が見られることもある。サクラマスやアメマスといった遡河回遊魚の雄には、海に降りる降海個体と河川に残る残留個体が出現する（Maekawa and Nakano 2002）。降海型の個体は回遊により繁殖時の体サイズを大きくし、一方、残留型の個体の体サイズは小さいが、回遊リスクがない分、高い生残率が見込め、両者の繁殖戦略は異なる（原田 1994）。このように回遊の分岐によって起こる生活史多型は、通し回遊と非通し回遊の混合であり、興味深い現象である。

ウナギ属魚類は一般に海で産卵し、川で成育する降河回遊魚とされている。近年、耳石の微量元素解析により、個体の回遊履歴を推定することが可能となった。すなわち、耳石の核から縁辺部までの Sr:Ca 比を分析することにより、個体がいづ、どの塩分環境に生息していたかが分かるようになった。この手法を用いてウナギ属魚類の回遊履歴を調べた研究では、ウナギ属魚類は成育場として淡水域を用いる一般的な個体とともに、河川に遡上せず一生を汽水域、海域で過ごす個体がいることが明らかとなった（Tsukamoto et al. 1998; Tsukamoto and Arai 2001; Morrison and Secor. 2004; Kotake et al. 2004; Daverat et al. 2006; Lamson et al. 2006; Lamson et al. 2009）。このことから、降河回遊魚であるウナギ属魚類にも、サケ・マス類における河川残留型

に相当する海域残留型がおり、回遊多型のあることが分かってきた。しかし、個体の回遊パターンがどのような要因によって制御されているかといった研究は、サケ・マス類で先駆的に行われてきたが、ウナギ属魚類に関しては立ち後れているのが現状である。

第3節 ニホンウナギの生活史

ニホンウナギ *Anguilla japonica* は西マリアナ諸島西方海域に産卵場を持つ (Tsukamoto 1992; Tsukamoto 2006)。レプトセファルスと呼ばれる透明で柳の葉状の仔魚は、北赤道海流に乗って西へ運ばれる。レプトセファルスは成長に伴い、夜間の水深分布が浅くなり (Otake et al. 1998)、これによりエクマン輸送の影響を受け、黒潮へと乗り換える (Kimura et al. 1994)。黒潮に乗って北へ輸送される過程でシラスウナギ (以下、シラスとする) へ変態し、東アジア一帯の陸域へ接岸する。数年から十数年淡水域で成長し、再び外洋の産卵場へ回帰する。このようなニホンウナギのライフサイクルの概略は明らかとなっているが、河口に至るシラスの接岸回遊や成育場加入初期におけるクロコと呼ばれる色素の発達した稚魚の遡河回遊、親魚の産卵回遊など不明な点も数多く残っている。

外洋の産卵場から淡水成育場への加入の成否の鍵を握る接岸回遊はウナギ属魚類の生活史の中でも重要な意味を持つ。松井 (1972) はニホンウナギの生物学的研究に関する総説の中で、シラスの接岸について述べている。これによると、日本におけるシラスの接岸は 10 月から 5 月で、接岸量は冬季の低水温期には水温と相関がある。また、接岸量は大潮時に多く、満月時と新月時には差がないとしている。一方、近年のシラスに関する研究では、耳石解析による仔魚の回遊期間や成長、変態開始期の推定など初期生活史研究に集中し (Tabeta et al. 1987; Tsukamoto, 1990; Cheng and Tzeng 1996; 篠田 2004)、継続的な野外調査に基づくシラスの接岸生態に関する研究は、ほとんど行われていない。ヨーロッパウナギ *A. anguilla* (Creutzberg 1961; Gascuel 1986) とアメリカウナギ *A. rostrata* (McCleave and Kleckner 1982, Wippelhauser and McCleave 1987, 1988) では、シラスが上げ潮時にのみ浮上遊泳を行う選択的潮汐輸送 (Selective Tidal Stream Transport) が報告されているが、ニホンウナギに関する情報はほとんどない。

ニホンウナギのシラス、クロコの生態学的研究を行う際には、最も基礎的な情報である発育段階の記述は不可欠となる。ヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla* では色素発達を基にした段階の区分が行われた (Strubberg 1913, Bertin 1956, Elie 1982)。しか

し、ニホンウナギの色素発達段階には生態研究に応用可能で、かつヨーロッパウナギの色素発達段階と対応するような区分はまだない。そのため、両種間で相違のないことを前提として、ニホンウナギの色素発達過程を記述するのに、ヨーロッパウナギの区分を適用しているのが現状である。

接岸した後、体表に黒色素の沈着したクロコによって行われる遡河回遊もまた、成育場加入初期におけるニホンウナギの生態を把握する上で極めて重要である。耳石微量元素を用いて回遊履歴を調べた研究では、河川に遡上し定着する個体、汽水域および海域に残留し、定着する個体は、成育場に加入したばかりの0年魚で概ね分化すると報告される(横内 2010)。黄ウナギとなった後に海と川を行き来する個体もいるが、0年魚で定着した生息域でそのまま過ごす割合は雌で87%、雄で80%と高い(横内 2010)。このことから、0年魚における成育場での分布形成が回遊多型の分化と深く結びついているものと考えられる。しかし、0年魚における河川内の分布形成の実態、およびそのメカニズムはまだよくわかっていない。

近年になって、ヨーロッパウナギやアメリカウナギにおいて、成育場に加入した初期の生態に関する研究が精力的に行われるようになった(Edeline et al. 2004; Edeline et al. 2007; Edeline 2007; Sullivan et al. 2009; McCleave and Edeline 2009)。その結果、河口に到達したシラスは感潮域の最上流部である潮汐限界域において高密度で分布し、その後、小型の黄ウナギとなると密度が均等になるように分布すること、高い肥満度を持つ個体が上流へと遡上することなどが分かってきた(Edeline et al. 2004; Edeline et al. 2007; Sullivan et al. 2009)。これに対して、ニホンウナギにおける成育場加入直後の生態研究は皆無である。

回遊多型は、沿岸および河口まで到達した個体が河川へ遡上するか、海域に残留するかといった行動によってそもそも生じるものと考えられる。回遊多型の分化を解明するには、接岸・遡河における行動メカニズムを調べる必要がある。ヨーロッパウナギの稚魚では、肥満度の減少が淡水嗜好を弱めること(Edeline et al. 2006)、肥満度の高い個体ほど遊泳する傾向があること(Du Colombier et al. 2007, 2008)、甲状腺ホルモンを投与すると遡上や遊泳の運動活性が高まること(Imbert et al. 2008; Edeline et al. 2005)、などが報告されている。接岸・遡河における行動には様々な要因が影響するものと考えられるが、ニホンウナギの稚魚においては、隠れ家の利用、摂餌行動、水温と運動活性についての実験がわずかにあるのみで(松岡 1971; Dou et al. 2003a, 2003b)、その知見はいまだ乏しい。

第4節 研究の目的

本研究では、浜名湖とその流入河川（浜名湖水系）におけるニホンウナギの接岸・遡河生態を明らかにすることを目的とした。さらに、室内実験により接岸・遡河における行動を解発させる要因をについて調べ、行動学、生態学の両面からニホンウナギの回遊多型の分化メカニズムについて考察することも狙いとした。

本論文では、まず本章の緒言に続く第2章で、これまで混乱していた色素発達段階について再検討を行い、これに基づいて色素発達段階に伴う形態の変化を詳細に記述した。続いて第3章では、浜名湖の湖口において野外調査を実施し、シラスの接岸回遊と周期的な環境変動との関係を明らかにした。第4章では、湖奥の西神田川河口で採集調査を実施し、出現時期、耳石による推定日齢などを湖口と比較することにより、湖内における移動期間を推定した。加えて、異なる水温、摂餌条件でシラスを飼育し、10℃以下において、耳石成長が停止することを明らかにした。第5章では、浜名湖の流入河川である今川と江川において、野外調査を実施し、遡河回遊による河川内の分布形成過程を明らかにした。第6章では、接岸・遡河に関わる行動として、淡水進入行動、遡上行動、脱出行動の3つをとりあげ、行動実験により、これらの行動を制御する要因を調べた。最後に第7章の総合考察においては、本研究で得られた結果を総合し、ニホンウナギの接岸・遡河回遊の生態、これらの行動メカニズムおよび回遊多型の分化メカニズムについて考察した。

第2章 色素発達段階

色素発達段階の区分は、仔稚魚の発育程度を示す指標として、魚類の生態・生理に関する研究をする際の最も基礎的な情報のひとつとなる。ウナギ属魚類においても、色素発達はレプトセファルスからクロコへ至る発育の過程を区分するのに有効な形質である (Tesch 2003)。ウナギ属魚類では、まずヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla* について色素発達を元にした段階の区分が行われた (Strubberg 1913, Bertin 1956, Elie 1982)。その色素発達段階の区分によると、レプトセファルスから V_A になるまでに脊索上(Nervechord)の内部色素と尾部先端 (Caudal spot) の色素が発現する (Table 2-1-1, 外部形態の名称は Fig. 2-1-1 を参照)。 V_A で変態を完了し、ウナギの体型となり、以降、神経頭蓋上の色素、体前部表皮上および体後部表皮上の外部色素が発達する。このヨーロッパウナギに関する色素発達段階の分類はしばしば他種のウナギ属魚類の生態研究にも用いられている (*A. australis*, *A. dieffenbachia*; Jellyman 1977, 1979; *A. japonica*: Tzeng 1985, Kawakami et al. 1999, 篠田 2004; *A. celebesensis*, *A. marmorata*, *A. bicolor pacifica*: Sugeha et al. 2001)。

ニホンウナギでヨーロッパウナギの色素発達段階を適用するためには、種間の相違を調べ、適用可能であるかを調べる必要がある。Egusa (1972) はヨーロッパウナギとニホンウナギの相違を検討し、ニホンウナギの色素発達段階の区分を行った。しかしながら、本章で後述するように脊索上の内部色素の発達方向や尾部色素と頭蓋上色素の発達順序に誤りのある可能性があり、後の研究で Egusa (1972) の区分を適用した研究はない。そのため、現在は両種間で相違のないことを前提として、ニホンウナギの色素発達過程を記述するのに、ヨーロッパウナギの区分を適用しているのが現状である (Tzeng 1985; Kawakami et al. 1999; Dou et al. 2003a; 篠田 2004; Fukuda et al. 2009)。

本章ではニホンウナギの色素発達過程について再検討を行い、色素発達段階を区分することを目的とした。その発達段階区分を用いて、ニホンウナギにおける全長、体重および体のプロポーションが色素発達段階の経過に伴ってどのように変化するかを調べた。

Table 2-1-1 Pigmentation stages in the European eel, *A. anguilla*, modified from the studies of strubberg (1913), Elie (1982) and Tesch (2003), and additional stages of the Japanese eel, *A. japonica*, from the present study.

Stage	<i>A. anguilla</i>	<i>A. japonica</i>
I	Larva, fully grown leptocephalus	
II	Semilarva, pigmentation on the posterior end of the spinal chord	
III	Semilarva, pigmentation on the nervechord becomes more extensive, skin pigment also seen on the tip of the caudal fin	
IV	Semilarva, pigmentation on the nervechord reaches the head	
VA	Metamorphosis complete, eel-like in form, no external pigment (glass eel) except the caudal spot	
VB	No pigmentation on the back, body or tail region, except for the skull, caudal spots and some rostral pigment	V _{B1} Pigmentation on the skull V _{B2} Pigmentation on the anterior surface reaches eyes
VI _{A0}	Postral pigment develops to post-skull	
VI _{A1}	Development of pigmentation along the whole dorsum, postanal dorsolateral pigment develops, no clear mediolateral pigment	
VI _{A2}	No preanal ventrolateral pigment. Postanal development of mediolateral pigment	
VI _{A3}	No preanal entrolateral pigment, Clear preanal development of mediolateral pigment, postanally over almost entire dorsum, pigment rows along the myosepta, and inplaces doubling of the mediolateral melanophores	
VI _{A4}	Clear development of preanal ventrolateral pigmentation. Initially, in places, a doubling of the mediolateral melanophores in the preanal region, postanal pigment between the myosepta in the ventral region, and finally, similar changes in the preanal region	
VI _B	Pigment rows along the myosepta becoming indistinct. Lateral line still recognizable, as are the individual melanophores on the head, behind and below the eyes, and on the lower jaw.	
VII		Completion of guanine deposition on intra-abdominal membrane

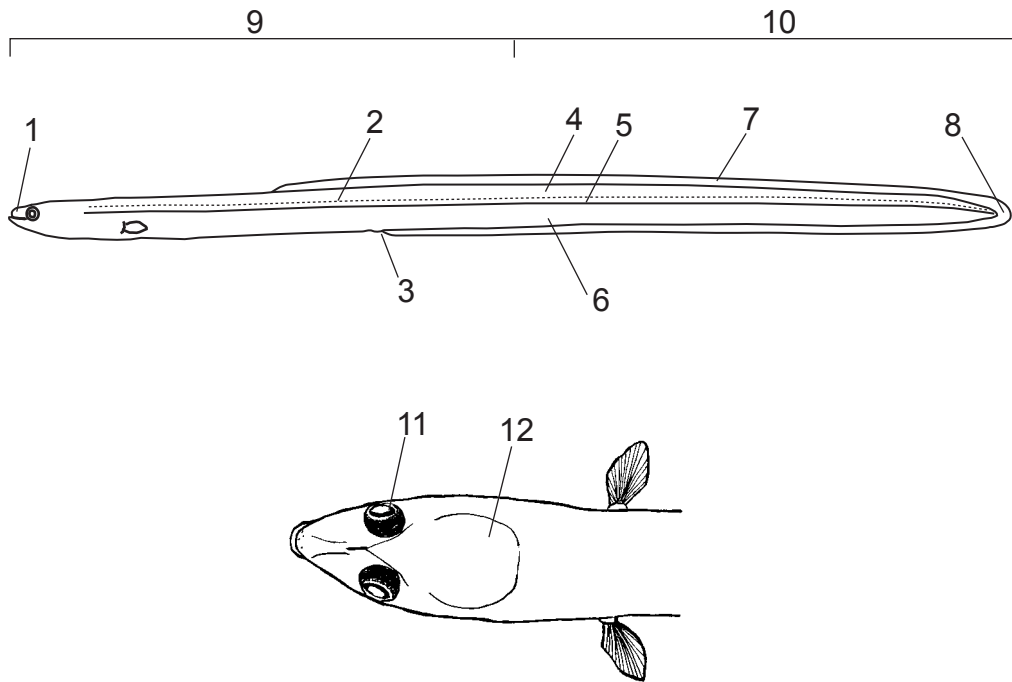


Fig. 2-1-1 Morphology of an eel. 1 Rostrum (吻), 2 Nervechord (脊索), 3 Anus (肛門), 4 Dorsolateral area(体側背面), 5 Mediolateral line (側正中線), 6 Ventrolateral area (体側腹面), 7 Dorsal fin (背鰭), 8 Caudal fin (尾鰭), 9 Anterior body surface (体前部表皮), 10 posterior body surface (体後部表皮), 11 Eye (眼球), 12 Skull (神經頭蓋).

第1節 色素発現状態

第1項 標本観察

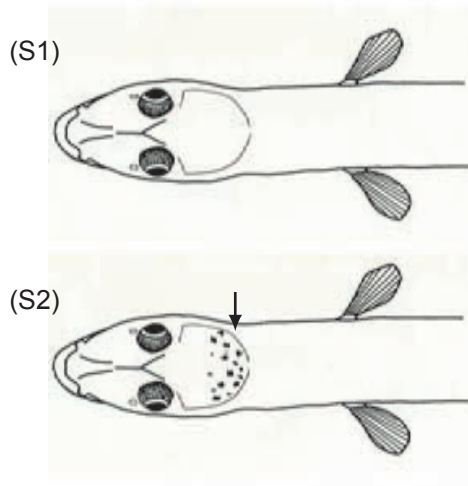
色素発現状態を観察するため、2003年～2005年に浜名湖の湖口（第三鉄橋）と西神田川で採集した計412個体のニホンウナギ稚魚を用いた（Table 3-1-1, Table 4-1-2）。これらの個体は、表皮に色素がほとんど発現していないものから体全体に発現しているものまで様々な色素発達段階を含んでいた。採集した個体はすぐに東京大学農学生命科学研究科附属水産実験所（以下、東大水産実験所）に持ち帰り、冷凍保存した。後日、解凍して、実体顕微鏡下（NIKON SMZ-U）で、黒色色素の発現状態を観察した。黒色色素の観察は4つの部位（神経頭蓋上部、脊索、体前部表皮、体後部表皮）に着目して行った。脊索、神経頭蓋上部、体前部表皮および体後部表皮における色素の発達段階について、各部位間で相関があるかを調べるため、Spearmanの順位相関を求めた。

第2項 部位間の比較

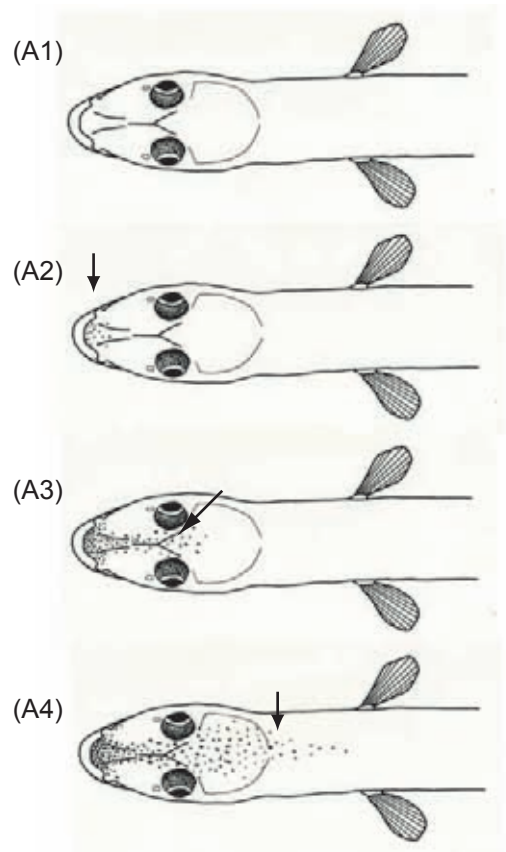
色素発現の観察に用いた野外標本はいずれも形態は成魚と同じウナギ型（Eel-like form）であり、ヨーロッパウナギにおける V_A 以降に相当するものであった（Table 2-1-1）。

脊索、神経頭蓋上部、体前部表皮および体後部表皮における色素発達状態は2～4段階に分類した（Fig. 2-1-2）。ここで各部位における色素発達段階の境界指標は、神経頭蓋上部、体前部表皮および体後部表皮では色素発現のない状態（A1, S1, P1）をそれぞれ第一段階とし、各部位の色素発達段階にはヨーロッパウナギの色素発達段階において境界指標として用いられる色素発達状態（N1, N3, A2, A4, S2, P2, P3）を採用した。さらに、ヨーロッパウナギの色素発達段階における境界指標としては用いられていないが、容易に判別できる状態（N2, A3）も加えた。神経頭蓋上部における色素発達状態は2段階に分類し（Fig. 2-1-2 (1)）、神経頭蓋上部に色素が発現していない段階（S1）、神経頭蓋上部に色素が発現している段階（S2, ヨーロッパウナギの V_B 境界指標, Table 2-1-1）の2段階とした。体前部表皮における色素発達状態は4段階に分類し（Fig. 2-1-2 (2)）、吻部に色素が発現していない段階（A1）、吻部に色素が発現した段階（A2, ヨーロッパウナギの V_B 境界指標, Table 2-1-1）、吻から延びる色素が眼球の中心を結ぶ線より後方に到達した段階（A3）、吻から延びる色素が神経頭蓋後端より後方に到達した段階（A4, ヨーロッパウナギの V_{A0} 境界指標, Table 2-1-1）の4段階とした。脊索における色素発達状態は3段階に分類し（Fig. 2-1-2, (3)）、脊索上の色素が後

(1) Skull



(2) Anterior body surface

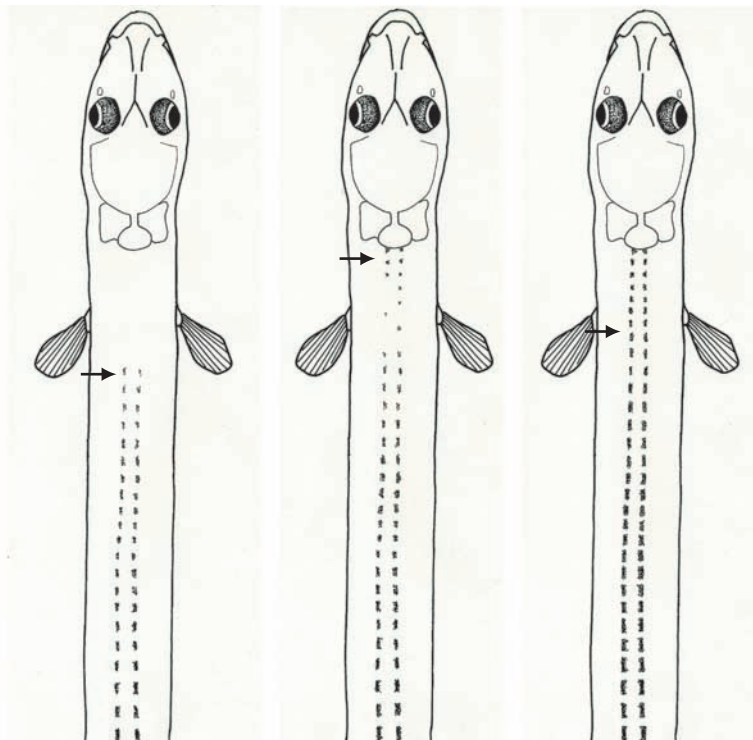


(3) Nervechord

(N1)

(N2)

(N3)



(4) Posterior body surface

(P1)

(P2)

(P3)

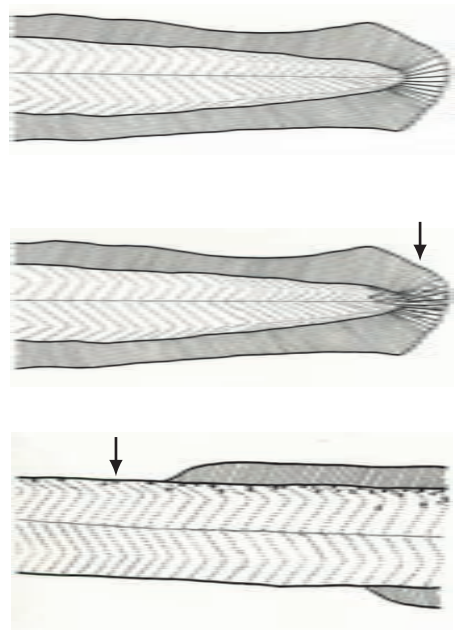


Fig. 2-1-2 Pigmentation phases on (1) the skull (S1, S2), (2) the anterior body surface (A1, A2, A3, A4), (3) the nervechord (N1, N2, N3) and (4) the posterior body surface (P1, P2, P3). Arrows show the important pigmentation to distinguish each phase.