

## ガンギエイ目魚類卵殻の比較形態学的研究

石原 元<sup>1</sup>・本間 公也<sup>2</sup>・鄭 忠勲<sup>3</sup>

Comparative morphological study of the egg capsules of skates (Pisces: Rajiformes)

Hajime ISHIHARA<sup>1</sup>・Kimiya HOMMA<sup>2</sup>・Choong-Hoon JEONG<sup>3</sup>

### Abstract

The egg capsules of 65 species of skates, belonging to 19 genera, are examined to reveal the interrelationships within the order Rajiformes. As a result, there might be four basic lineages in the order, i.e., *Bathyraja* group (Arhynchobatidae), *Amblyraja* group (Rajidae), *Dipturus* group (Rajidae) and *Rostroraja* group (Rajidae). The family Anacanthobatidae should be placed between Arhynchobatidae and Rajidae.

**Key words:** beach combing, egg capsules, phylogeny, skates, zoogeography

### はじめに

ガンギエイ類（俗称カスベ類）の卵殻は古来人魚のサイフ（mermaid purse）とよばれ、沿岸での漂着物としてビーチコーミングの対象とされてきた（Nakatsuka and Hanno, 2003）。その一方でガンギエイ類の卵殻を系統解析の材料とする研究は日本で開始されたと見える（Ishiyama, 1950, 1958）。

板鰓亜綱エイ上目(Batoidei)の中で、唯一ガンギエイ目魚類(Rajiformes)の生殖様式が卵生で、これが本目を自然群とみなす根拠の一つともなっている。これまでに約60種のガンギエイ目魚類の卵殻が、多くの著者によって世界中の海域から記載されている。これらの著者が卵殻を記載する動機となったのは、ガンギエイ目魚類の卵殻が形態的に種特異的で、卵殻を見ればその種が同定可能であるためと考えられる。これは同じ軟骨魚類であるギンザメ類（全頭亜綱）にも当てはまるとしている（Dean, 1904; 1906; 1912）。これらの著者達の中でも、特に多数の種の卵殻を記載したのは Clark (1919-22; 1926; 1938) の北東大西洋産、Vladykov (1936) のカナダ

大西洋沿岸産、Whitley (1938) のオーストラリア産、Ishiyama (1950; 1958) の北西太平洋産のガンギエイ目魚類卵殻の研究である。しかし、これら4人の著者の研究も比較的限定された地域の材料に基づいており、グループ間（属または亜属）で卵殻の比較研究を行ってはいない。

現在、ガンギエイ目魚類は3科28のグループ（属または亜属）に分けられている（Compagno, 1999）。しかし、その系統類縁関係に関する研究は McEachran and Compagno (1982), McEachran (1984), McEachran and Miyake (1986), McEachran and Dunn (1998) 等のわずかな研究しかない。また、これらの研究も対象が少数の属に限られていたり、新しい情報により大幅に系統類縁関係の修正を余儀なくされたりしている。

ここではガンギエイ目魚類の卵殻の形態的特徴を分析し、グループ間で比較を行い、系統類縁関係を推定する際の材料とする目的で研究を行った。このため、材料である卵殻は28グループの中から出来る限り多くのグループから得ることが望ましく、ここでは19グループ65種の卵殻を入手した。なお、ガン

<sup>1</sup> 太洋エンジニアリング株式会社 〒104-0031 東京都中央区京橋2-17-7 芳沢ビル; <sup>2</sup> 共和コンクリート工業株式会社 〒060-0808 札幌市北区北八条西3-28札幌エルプラザ; <sup>3</sup> 仁荷大学西海沿岸環境研究センター 〒402-751 大韓民国仁川廣域市南区龍現洞253

<sup>1</sup> Taiyo Engineering Yoshizawa Bldg. 5F 2-17-7 Kyobashi, Chuoh-ku, Tokyo 104-0031 Japan; <sup>2</sup> Kyowa Concrete Industry Sapporo Eru Plaza 3-28 Kitahachijo-nishi, Kita-ku, Sapporo, 060-0808 Japan; <sup>3</sup> West Sea Coastal Environment Research Center, Inha Univ. 253 Yonghyun-Dong, Nam-gu, Inchong 402-751 Korea

ギエイ目魚類の総種数は現在232種で、少なくとも約50種の未記載種の存在が知られている。

### 材料と方法

研究に使用した卵殻は、筆者らがトロール網漁船から入手したものと、世界中の研究機関から借用したものとがある。母体から取り出して採集した卵殻については同定に問題がないが、卵殻のみの標本の場合には胎仔の発生が進み、同定可能なものに限って材料とした。Table 1に研究に用いた19のグループと、そのグループ内の種数を示した。

卵殻の計測方法は Ishiyama and Ishihara (1977) に従った。卵殻の大きさはその種の親魚の体長と正の相関があり (Ishiyama, 1958)，一定のレンジをもつことでこれも分類の決め手となる。しかし、北大西洋産の *Raja radiata* ではアメリカ側とヨーロッパ側で親魚の体長の相違に伴って卵殻のサイズにも大きな変異があり (Templeman, 1982)，卵殻サイズを分類形質とする際には注意が必要である。

卵殻各部には統一された名称がないので、ここで

各部の名称を定義する (Fig. 1 参照)。卵殻主要部の四角形の部分を Ishiyama (1958) に従って main portion (主部) とよぶ。長さと幅の割合は種によってほぼ決まっており、主部が正方形に近いものから、

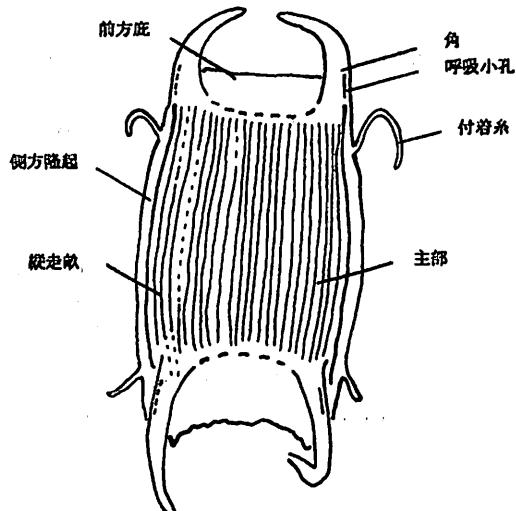


Fig. 1. Hypothesized egg capsule showing components of egg capsule.

Table 1. List of species whose egg-capsules examined in the present study

Genus	Japanese generic name	Number of Speciee	Species
1 <i>Bathyraja</i>	Soko-gangi-ei	17	<i>abyssicola</i> , <i>aleutica</i> , <i>bergi</i> , <i>diploactenia</i> , <i>interrupta</i> , <i>irnasa</i> , <i>maccanni</i> , <i>maculata</i> , <i>matsubarae</i> , <i>minispinosa</i> , <i>parmifera</i> , <i>shumovi</i> , <i>smirnovi</i> , <i>trachoura</i> , <i>trachura</i> , <i>violacea</i>
2 <i>Notoraja</i>	Tobitsuka-ei	2	<i>asperula</i> , <i>tobitukai</i>
3 <i>Pammobatis</i>	None	3	<i>nudis</i> , <i>rubrum</i> , <i>scobina</i>
4 <i>Rhinoraja</i>	Kuji-kasube	4	<i>kujiensis</i> , <i>longicauda</i> , <i>murrayi</i> , <i>odai</i> , <i>tanacetzi</i>
5 <i>Allatroraja</i>	None	1	<i>castelnau</i>
6 <i>Syngnathos</i>	None	1	<i>bona partei</i>
7 <i>Amblyraja</i>	Mitsubishi-kasube	3	<i>doeljituradoi</i> , <i>georgiana</i> , <i>radiata</i>
8 <i>Dipturus</i>	Tengu-ei	7	<i>batis</i> , <i>gigas</i> , <i>kuangtungensis</i> , <i>laevis</i> , <i>macrocauda</i> , <i>nasuta</i> , <i>tengu</i>
9 <i>Fenestraria</i>	Siboga-kasube	1	sp.
10 <i>Leucoraja</i>	None	5	<i>erinacea</i> , <i>fullonica</i> , <i>naevus</i> , <i>ocellata</i> , <i>wallacei</i>
11 <i>Malacoraja</i>	None	1	<i>senta</i>
12 <i>Okamejei</i>	Okame-ei	6	<i>acutispina</i> , <i>boesemani</i> , <i>hollandi</i> , <i>kenojei</i> , <i>meerervoortii</i> , <i>schmidti</i>
13 <i>Raja</i>	Ganngi-ei	4	<i>clavata</i> , <i>microcellata</i> , <i>miralepis</i> , <i>montagui</i>
14 <i>Rajella</i>	Annandale-kasube	3	<i>bigelovii</i> , <i>fuliginea</i> , <i>leopardus</i>
15 <i>Rastroraja</i>	None	1	<i>alba</i>
16 Genus A	—	3	<i>binoculata</i> , <i>pulchra</i> , <i>rhina</i>
17 Genus B	—	1	<i>eglantieria</i>
18 <i>Anacanthobatis</i>	Hoko-kasube	1	<i>ori</i>
19 <i>Cniraja</i>	None	1	<i>parmaculata</i>
Total		65	

縦長の長方形まで種によってほぼ形は一定である。四隅にある突起を Ishiyama (1958) に従って horn (角) とよぶ。Horn の長さは分類上重要な形質と考えられるが、壊れやすいので産出された時の長さを留めていないケースもある。側方の薄い部分を Ishiyama and Ishihara (1977) に従って lateral keel (側方隆起) と名付ける。これが発達するかしないかと、その厚さも重要な分類形質である。前方、後方の薄い部分を Ishiyama and Ishihara (1977) に従って、anterior apron (前方庇), posterior apron (後方庇) と名付ける。これらの発達程度も重要な分類形質で、ゾウカスベ *Dipturus gigas* では apron (庇) が horn (角) と融合するまでに発達している。Lateral keel (側方隆起) の一部が遊離して糸状になったものを Bigelow and Schroeder (1953) に従って tendril (付着糸) と名付ける。Tendril を持つ種は比較的限られており、日本ではコモンカスベ *Raja kenojei* のみに見られる。Horn の付け根、あるいはその先端に海水の取り込み口の孔があり、これを Ishiyama (1958) に従って respiratory fissure (呼

吸小孔) とよぶ。Respiratory fissure の位置は日本のソコガンギエイ属 *Bathyraja* では horn の付け根の部分に、オカメエイ属 *Okamejei* では horn の先端にある。卵殻の表面は縦に走る多くの溝によって粗雑なことがあるが、これを Ishiyama (1958) に従って longitudinal ridge (縦走筋) と名付ける。母体内の卵殻は産卵の際に母体の総排泄孔を傷つけないように纖維状の膜に覆われるが、これをここで silky fibers (綿状糸) と名付ける。Silky fibers は産卵後に徐々に消失する。

## 結 果

以上の卵殻各部の特徴をグループごとに Table 2 に示した。

### 1. ソコガンギエイ属 (*Bathyraja*) の卵殻 (Fig. 2-A)

主部は長さが幅の 2 倍以下とやや縦長である。縦隆起が発達して表面が粗雑で keel の発達が悪い B-I 型 (*Bathyraja* I) と、表面が円滑で keel がよ

Table 2. Comparison of egg capsules of 19 groups

Family	Genus	Condition of Surface	Shape of horns	Length of post. horns	Keel	Position of resp. fissures	Types
Arhynchobatidae	<i>Bathyraja</i> type 1	rough	depressed	moderate	-	middle	B-I
	<i>Bathyraja</i> type 2	smooth	depressed	moderate	+	middle	B-II
	<i>Notoraja</i>	smooth	circular	long	-	tip; middle	B-II
	<i>Psammobatis</i>	smooth	circular	long	-	near tip; base	B-II
	<i>Rhinoraja</i>	rough	depressed	moderate	-	middle	B-I
	<i>Atlantoraja</i>	smooth	circular	long	+	tip; middle	B-II
	<i>Sympterygia</i>	rough	depressed	short	-	middle	B-I
Anacanthobatidae	<i>Anacanthobatis</i>	smooth	circular	long	-	tip; middle	B-II
	<i>Cruriraja</i>	smooth	circular	long	-	tip; base	B-II
Rajidae	<i>Amblyraja</i>	smooth; rough	circular	moderate	+	near tip; base	A-I
	<i>Dipturus</i> type 1	smooth	circular	moderate	-	tip	D-I
	<i>Dipturus</i> type 2	smooth	obscure	short	+	tip	D-II
	Genus A type 1	smooth	circular	moderate	-	tip	D-I
	Genus A type 2	smooth	obscure	short	+	tip	D-III
	Genus B	smooth	circular	moderate	-	tip	D-I
	<i>Fenestraja</i>	smooth	circular	long	-	tip; base	B-II
	<i>Leucoraja</i>	smooth	circular	long	-	tip; middle	D-I
	<i>Malacoraja</i>	smooth	circular	moderate	+	tip; near tip	D-I
	<i>Okamejei</i>	smooth	circular	moderate	-	tip	D-I
	<i>Raja</i>	smooth	circular	moderate	-	tip	D-I
	<i>Rajella</i>	smooth	circular	long	-	tip; middle	D-I
	<i>Raja leopardus</i>	smooth	depressed	short	+	middle	D-I
	<i>Rostroraja</i>	rough	depressed	long	+	base	R-I

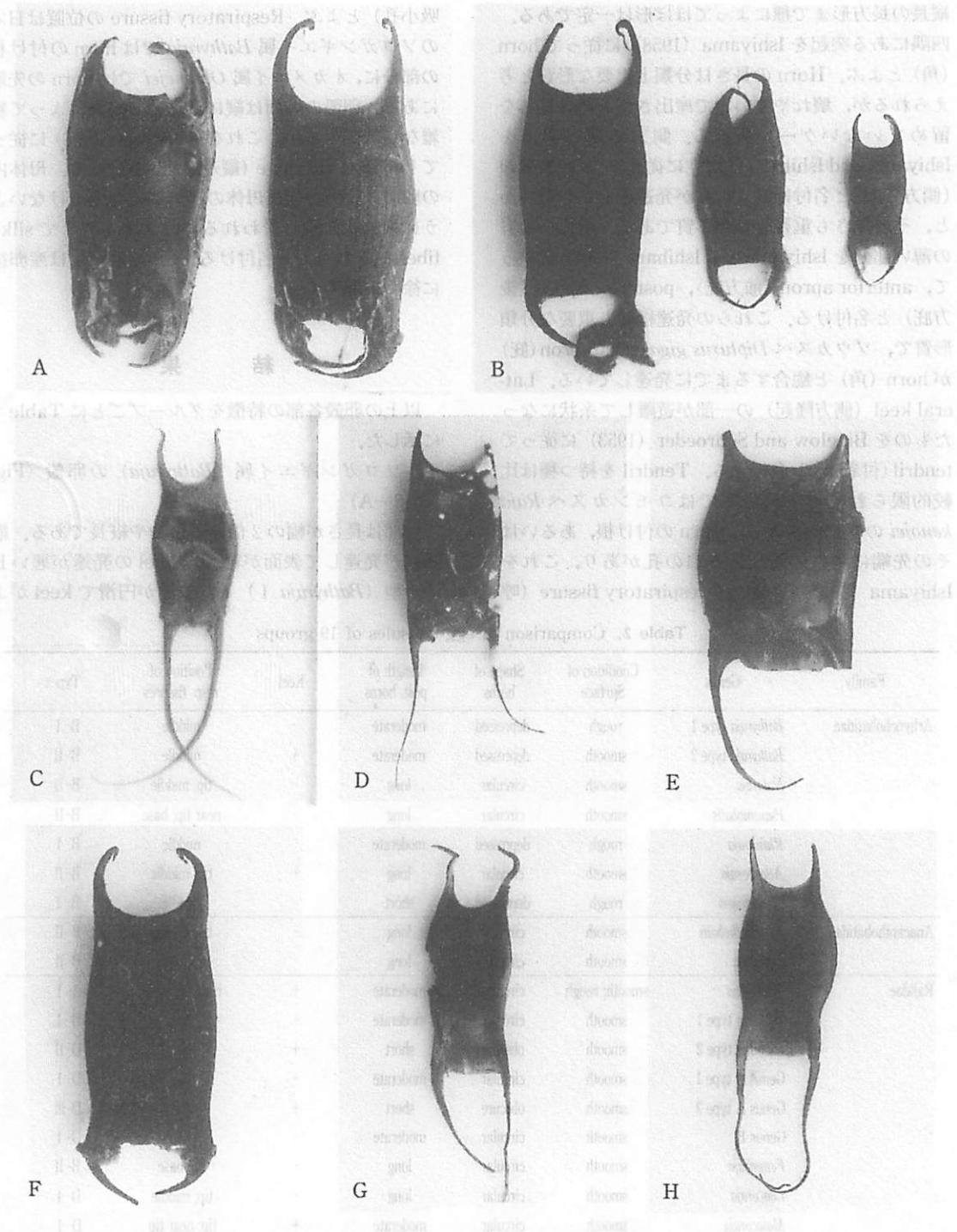


Fig. 2. A: Egg capsules of the genus *Bathyraja*. Left. Type B-II, *B. smirnovi*; Right. Type B-I, *B. aleutica*; B: Egg capsules of the genus *Rhinoraja*. Left. *Rh. kuijensis*; Center. *Rh. longicauda*; Right. *Rh. odai*; C: Egg capsule of *Notoraja asperula*; D: Egg capsule of *Psammobatis scobina*; E: Egg capsule of *Atlantoraja castelnau*; F:Egg capsule of *Sympterygia bonapartei*; G: Egg capsule of *Anacanthobatis ori*; H: Egg capsule of *Cruriraja parcomaculata*.

く発達する B-II (*Bathyraja* II型) に分けられる。Horns の根元は堅固で、その断面は平坦である。Posterior horns は anterior horns よりも長い。Anterior horns の先端は螺旋状で、posterior horns の先端は纖維状である。Respiratory fissure は horns の中間部にある。大部分の種の卵殻は B-I 型に属するが、5種、ペーリングカスペ、ツノカスペ、ドブカスペ、マツバラエイ、キタノカスペの卵殻は B-II 型に属する。

### 2. トビツカエイ属 (*Notoraja*) の卵殻 (Fig. 2-C)

主部は長さが幅の2倍以上と縦長である。Horns の断面は円形で、posterior horns の長さは卵殻幅の約2~3倍と長い。Respiratory fissure は horns の中間部にある。表面は円滑で、ソコガンギエイ属卵殻のB-II型と同じ形態を示す。

### 3. *Psammobatis* 属の卵殻 (Fig. 2-D)

主部は長さが幅の2倍以上と縦長である。Horns の断面は円形。Posterior horns は全体が纖維状で、その長さは卵殻幅の約1.5倍と長い。Anterior horns はやや短い。Lateral keel はやや発達する。Respiratory fissure は anterior horns では先端付近に、posterior horns では根元付近にある。表面は円滑で、ソコガンギエイ属卵殻のB-II型と同じ形態を示す。

### 4. クジカスペ属 (*Rhinoraja*) の卵殻 (Fig. 2-B)

ソコガンギエイ属の B-I 型の卵殻と同じ形態を示す。

### 5. *Atlantoraja* 属の卵殻 (Fig. 2-E)

主部は長さが幅の2倍以下とやや縦長である。Horns の断面は円形で、posterior horns は卵殻幅の1.5倍とやや長い。Respiratory fissure は anterior horns では先端に、posterior horns では中間部にある。Lateral keel と Apron はやや発達する。表面は円滑でソコガンギエイ属の B-II 型の卵殻と同じ形態を示す。

### 6. *Sypterygia* 属の卵殻 (Fig. 2-F)

主部は長さが幅の2倍以上と縦長である。Anterior horns は posterior horns とほぼ同じ長さである。表面は粗雑でソコガンギエイ属の B-I 型の卵殻と同じ形態を示す。

### 7. ホコカスペ属 (*Anacanthobatis*) の卵殻 (Fig. 2-G)

主部は長さが幅の2倍以上と縦長である。Horns の断面は円形で、posterior horns の長さは卵殻幅の約2倍と長い。Respiratory fissure は anterior horns の先端と、posterior horns の中間部にある。

Posterior apron がよく発達する。表面は円滑である。

### 8. *Cruriraja* 属の卵殻 (Fig. 2-H)

主部は長さが幅の2倍以上と縦長である。Horns の断面は円形で、posterior horns の長さは卵殻幅の約2倍と長い。Respiratory fissure は anterior horns の先端と、posterior horns の根元にある。表面はほぼ円滑であるが、弱い縦走歓がある。

### 9. ミツボシカスペ属 (*Amblyraja*) の卵殻 (Fig. 3-A)

主部は長さが幅の2倍以下である *Amblyraja radiata* から2倍以上の *Amblyraja doeljuraadoi* まで変異に富む。Horns の断面は円形で、posterior horns は anterior horns よりも長いが、卵殻幅の1.5倍よりは短い。Respiratory fissure は anterior horns の先端付近と、posterior horns の根元にある。Lateral keel は幅広く、薄くて半透明である。表面は円滑か、または粗雑である。ミツボシカスペ属10種は形態が保守的であることが知られており、卵殻においても同様に共通の形態を示す。これを A-I 型と定義する。

### 10. テングエイ属 (*Dipturus*) の卵殻 (Fig. 3-C)

2つの型の卵殻がある。D-I 型 (*Dipturus* I) は他の多くのガンギエイ科 Rajidae の卵殻と同じ形態であり、ガンギエイ、キツネカスペ、テングカスペの卵殻が該当する (Fig. 3-C 左)。D-II 型 (*Dipturus* II) は apron と lateral keel が非常によく発達して horns を覆い、全体として長方形であり、ヨーロッパ産の *Dipturus batis*、日本産のゾウカスペ、ニュージーランド産の *Dipturus nasuta* がこれに該当する (Fig. 3-C 右)。これら2つの型はいずれも表面が円滑で、respiratory fissure が horns の先端にある。

### 11. Genus A の卵殻 (Fig. 3B; 3D)

2つの型の卵殻がある。D-I 型はテングエイ属の D-I 型と同じであり、アメリカ西岸産の *Raja rhina*、*Raja velezi* などが該当する (Fig. 3-B)。D-III 型 (*Dipturus* III) は D-II 型から更に特殊化が進み、lateral keel の中間部がえぐれ、胎仔の数も2以上である。日本産のメガネカスペ *Raja pulchra*、アメリカ西岸産の *Raja binoculata* (学名はメガネの意味) が D-III 型に該当する (Fig. 3-D)。D-II 型も D-III 型もいずれも表面が円滑で、respiratory fissure が horns の先端にある。

D-II 型と D-III 型は D-I 型から進化したと考えられ、海底に横たわることに対してより適応が進

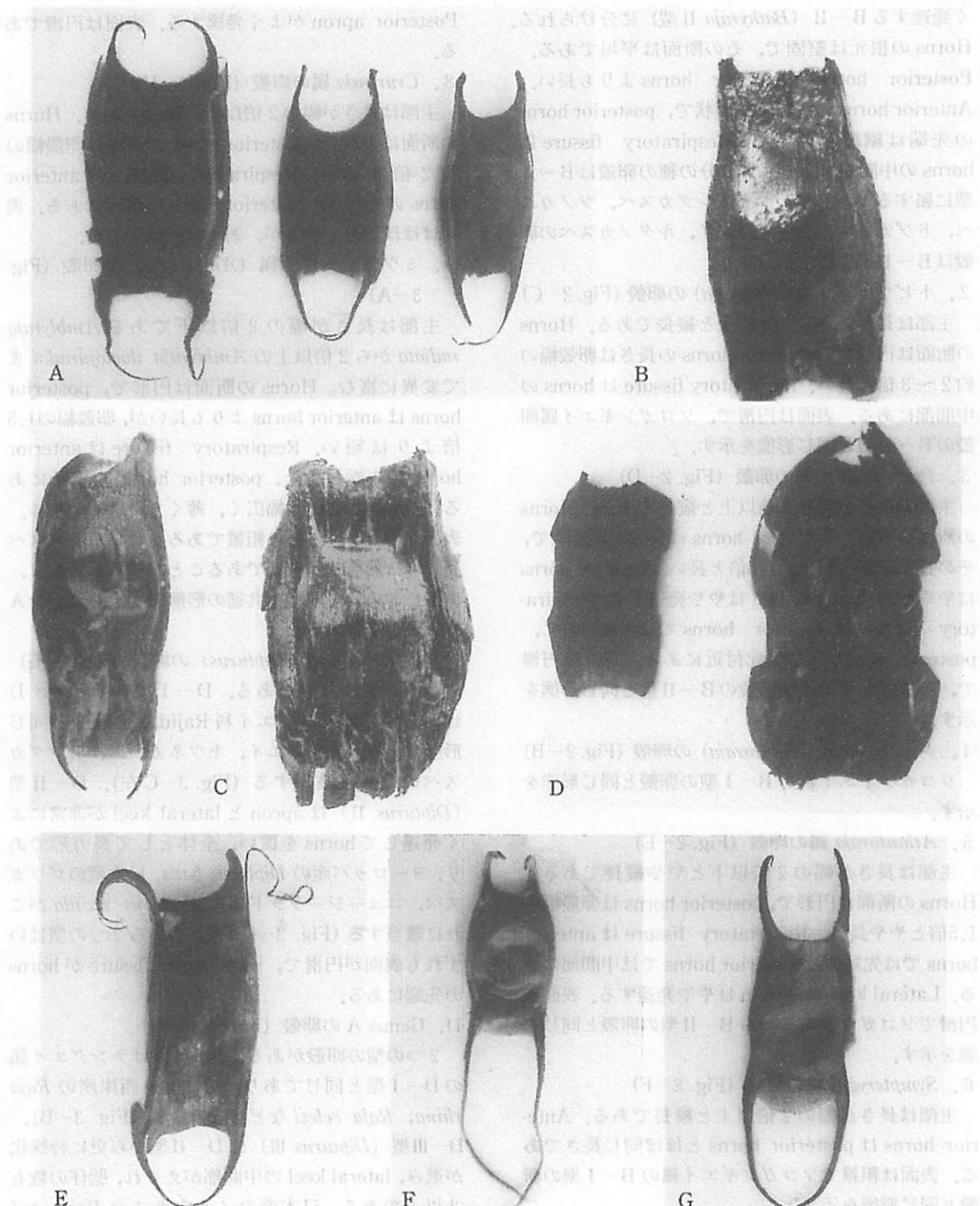


Fig. 3. A: Egg capsules of the genus *Amblyraja*. Left. *A. georgiana*; Center. *A. radiata*; Right. *A. doeljurodoi*; B: Egg capsule of the subgenus A, *Raja rhina*; C: Egg capsules of the genus *Dipturus*. Left, *D. macrocauda*; Right, *D. gigas*; D: Egg capsules of the subgenus A, Left, *Raja pulchra*; Right, *Raja binoculata*; E: Egg capsules of the subgenus B, *Raja eglanteria*; F: Egg capsules of the genus *Fenestraja*, *Fenestraja* sp.; G: Egg capsules of the genus *Leucoraja*. *L. fullonica*.