

魚類の進化

島本 信夫

はじめに

平成 19 年度大阪支店で実施した勉強会から、魚類の進化に関する勉強会の内容を紹介する。地球上に初めて出現した脊椎動物である魚類は、4 億年以上にわたり水界の覇者として君臨し続けている。その種数は現生種で約 25,000 種 (Nelson, 1994) とされているが、これは全脊椎動物の半数を超え、他の脊椎動物に比べてきわめて形態的変異に富んでいる。地球上に初めて出現した脊椎動物である「無顎類」から、現在地球上の水界のすみずみに適応放散し繁栄する「真骨類」に至る魚類の進化の跡を、モイートマス・マイルズ (1981)、コルバート (1990)、奥野 (1990)、落合ら (1994)、松原ら (1995)、岩井 (2001) を引用しながら、生存競争に重大な影響をもつ運動機能を中心に辿ってみる。

1. 魚類誕生の序章

地球上に脊椎動物が初めて出現するのは、今から約 5 億年前のオルドヴィス紀にさかのぼる。この最初の脊椎動物は「無顎類」呼ばれる原始的な魚類である。46 億年前に地球が誕生して以来、無顎類が出現するまでに 40 億年以上の歳月を要したことになるが、はじめに魚類の誕生に深く結びついてゆくこの間の主な出来事を整理する。

- 46 億年前 地球誕生
- 40 億年前 生命(原核生物)誕生
- 35 億年前 光合成細菌シアノバクテリア出現
- 21 億年前 真核生物出現
- 10 億年前 多細胞生物出現

5 億 8,000 年前 カンブリア爆発(多種多様な海洋生物の爆発的な出現)

5 億年前 無顎類出現

このうち 35 億年前に出現したシアノバクテリアによる光合成の開始は、地球の環境と生命進化にとって特筆すべき現象であった。シアノバクテリアは無尽蔵の太陽エネルギーを利用して水と二酸化炭素から有機物を合成する能力を獲得し、その廃棄物として酸素を放出した。太陽エネルギーを利用する光合成の獲得は、その後の生命進化に大きな可能性を切り開く画期的な出来事であったが、大量の酸素の放出もまたそれまで還元的な環境にあった地球に多くの劇的な変化をもたらした。まず、それまでの黒い海が現在の青い海に変貌したことである。それまでの海は水溶性の二価鉄(Fe^{2+})のためどす黒い色をしていたが、放出される酸素によって二価鉄が徐々に酸化され不溶性の三価鉄(Fe_2O_3)となって海底に沈殿し始めた。そして海水中の鉄のほとんどが沈殿し尽くした約 20 億年前になって現在の青い海となった。第二に、酸素呼吸を行う生物の出現である。それまでのほとんど無酸素下での発酵に比べ、酸素呼吸によるエネルギーの生産効率は約 19 倍と飛躍的に向上し、このことがその後の真核生物、さらには多細胞生物の出現へとつながっていった。第三に、オゾン層の形成である。海水中に放出された酸素はやがて大気中にも供給され、オゾン層を形成した。太陽から地上に容赦なく降り注ぐ紫外線は生物の組織を破壊するきわめて有害なものであるが、オゾン層の形成によって紫外線は遮断され、生物は海

から陸上への進出が可能となった。このようにシアノバクテリアによる光合成の開始と大量の酸素の放出は、地球環境を劇的に変化させ、生命進化を急速に促す最大級の出来事であった(関口, 2001; 大谷・掛川, 2005)。

このように地球環境が生物の生存に適したものと変化してゆく途上の5億8,000年前、カンブリア爆発と呼ばれる生命進化上の画期的な出来事が起こる。それまでは単純な構造の原始的な生命体がわずかに存在していたが、カンブリア紀の短期間(約2,000万年)の間に突如多種多様な海洋生物が爆発的に出現し、今日の地球上にみられる生物の基本構造のほとんどすべてが出揃ってしまった。カンブリア紀に先立つ7億年前の地球は史上最大の氷河に覆われていたが、6億年前になると氷河が溶け出して海水面が上昇し、当時分裂を開始した大陸の間に広大な浅海が出現した。広大な浅海域では植物プランクトンが大繁殖し、その死骸が海底に堆積した。大量の有機物が堆積した海底には当時これを利用する先住者は存在せず、競争相手のいない広大な空間に膨大な有機物を堆積した海底では、やがて空っぽの生態系を埋めるようにさまざまな種が誕生し、爆発的な増加と適応放散が繰り返された(ウォーカー, 2004; 大谷・掛川, 2005)。カンブリア爆発の結果、現在の無脊椎動物のほとんどすべての祖先が出現したが、脊椎動物の出現はオルドビス紀まで待つことになる。

2. 無顎類の出現

2.1 無顎類の特徴

無顎類は地球上に初めて現れた脊椎動物で、オルドビス紀に出現しデボン紀末期に絶滅した甲皮類と現生種のヤツメウナギに代表される円口類を含んでいる。甲皮類は頭や胸に骨質の重々しい装甲をかぶっていたため、甲冑魚とも呼ばれている(図1・A)。無顎類の最大の特徴は口に顎がないことであった。顎のない口は下向きに開き、海底の泥を水とともに吸い込み、鰓孔から排出して有機物を濾し取っていたと考えられている。硬骨性の骨板や装甲など

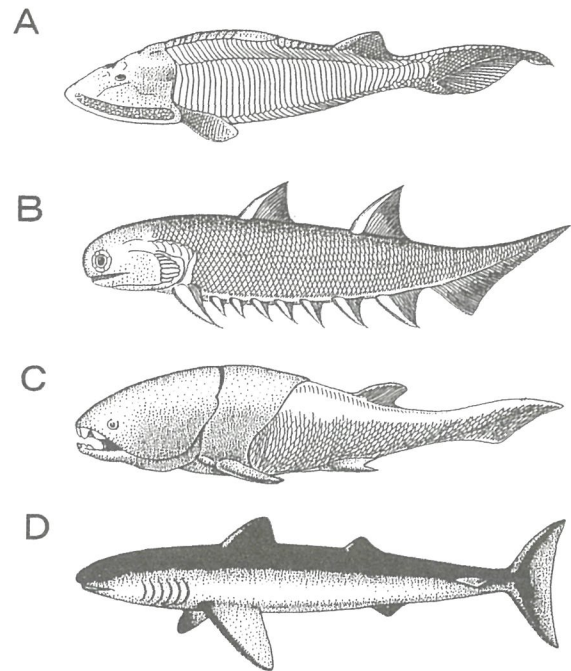


図1 無顎類から軟骨魚類まで(奥野 1990 より)

A: ヘミキクラスピス(無顎類)

B: エウタカントゥス(棘魚類)

C: ココステウス(板皮類)

D: クラドセラケ(最古の軟骨魚類)

の外骨格は発達していたが、内部骨格は軟骨性で生涯を通じて発達程度はきわめて低かった。鰭も現代の魚に比べると未発達で、対鰭(胸鰭、腹鰭)を持たないものが多かった。体は扁平なものが多く、泳ぎは不得意であったと思われる。

2.2 河川への進出と適応

無顎類が出現した当時の海では、頭足類のオウムガイが生態系の頂点に君臨していた。オウムガイは無顎類に比べて格段に進歩した遊泳能力を持ち、主に三葉虫を餌としていたが、無顎類も襲われていたと考えられている。オウムガイに海での発展を阻まれていた無顎類は、当時競争相手のいない生態系の空白地帯であった河川に進出し、遊泳能力をはじめとするさまざまな機能を飛躍的に発展させてゆく。河川で進化を遂げた魚類はその後再び海に戻り、オウムガイに代わって生態系の頂点の地位を獲得して今日の真骨魚類の繁栄へと向かってゆくことになる

が、無顎類が海から河川へと進出するにあたっていくつかの克服すべき課題があった。

まず浸透圧の調整である。無顎類はこの問題を腎臓の働きによって解決した。淡水中では水をほとんど飲まず、鰓で必要な酸素と塩分を吸収する一方、体内に入ってきた水は腎臓で濾して大量の尿として排出することによって体液の浸透圧を調節することに成功した。

次にミネラル不足への対応である。海水中にはカルシウムなどのミネラルが豊富に存在するが、河川では少量しか存在せず、濃度も常に変動している。生存上必須のミネラルの安定供給のため、無顎類はその貯蔵庫としてリン酸カルシウムからなる骨を作った。骨は貝殻と同様カルシウムを主成分とする硬組織であるが、貝殻は炭酸カルシウムで、骨はリン酸カルシウムで作られている。炭酸カルシウムは硬い組織になると溶けにくい性質を持つが、リン酸カルシウムは硬い組織になっても再び血液中に溶かすことができることから、硬い組織をリン酸カルシウムで作ると再利用が可能となる。このように河川に進出した魚類は、骨をカルシウムとリン酸の貯蔵庫とすることによって、環境の変動からくるミネラルの過不足を調整することに成功した。

最後に干ばつ対策である。海と異なり河川では乾季に干上がる危険性があり、干ばつに対する適応が要求された。干ばつに直面した魚類は、3つの異なる道を辿った。最初のグループは、干上がる前に泥の中にもぐり、体表から粘液を出して乾燥を防ぎながら乾季が過ぎるのを肺で呼吸しながら耐える。このグループは肺魚として現在も当時の姿で生き続けている。第二のグループは、空気呼吸をする肺を持ち、水中から陸上に進出した。このグループは両生類へと進化し、やがて哺乳類へと大きな進化を見せる。第三のグループは、干上がることのない海に戻り、現代の真骨類へと進化したグループである。海に戻った魚類は河川環境の中で獲得した肺を鰾(うきぶくろ)に転用した。魚類は血液と鰾の間のガス交換によって鰾の容積を変化させ、体の比重を自由に調

節することによって、広くて深い海のすみずみに進出することに成功した。

このようにして無顎類はデボン紀の淡水域に適応放散して繁栄したが、やがて顎をもつ魚類の出現によって、特殊な環境に適応していった円口類以外はデボン紀の末期に絶滅してしまった。

3. 進化する魚類

魚類の分類体系は研究者により異なるが、ここでは松原(1963)に準拠して魚類を大きく無顎類、棘魚類、板皮類、軟骨魚類、硬骨魚類の5綱に区分し、硬骨魚類の分類についてはNelson(1994)、中坊(2000)に準拠した。魚類各綱の盛衰を図2に、その分類系統を図3に示した。

脊椎動物の長い歴史のなかで、顎の発明こそ最も重要なできごとといわれている。顎を持つことによって大きな獲物を捕らえることが可能となり、獲物を見つけるための鋭い感覚器官と獲物を追いつめる強力な運動器官を発達させるとともに、これらを連携させる脳を発達させることによって、魚類ははじめて脊椎動物らしい生き物となった。

顎をもつ最古の魚類である「棘魚類」はシルル紀に出現した。棘魚類は全身を方形の鱗で覆われ、棘のある対鰭を備え、尾鰭以外の鰭はみな前縁にある頑丈な棘に支えられていた(図1・B)。特徴的なこれらの棘は防御器官とともに遊泳器官としても機能していたと考えられている。鰭の水かき部の大半は分節のない骨質の鰭条からなり、現代の魚ほどしなやかではなかったが遊泳能力は格段に進歩した。顎と歯を獲得することによって摂食機構は多様化し、あるものは強固な歯を備え大きな餌を捕食したと考えられている。内部骨格の化骨化は不十分で軟骨性の脊索を備えていた。棘魚類はデボン紀に進化の頂点に達したが、より運動能力の優れた魚類の出現によってペルム紀に絶滅してしまった。

「板皮類」は外部骨格に硬骨をもつ魚類で、シルル紀後期に出現し、さまざまな形態に分化してデボン紀に大いに繁栄した化石種である。体形は基本的に

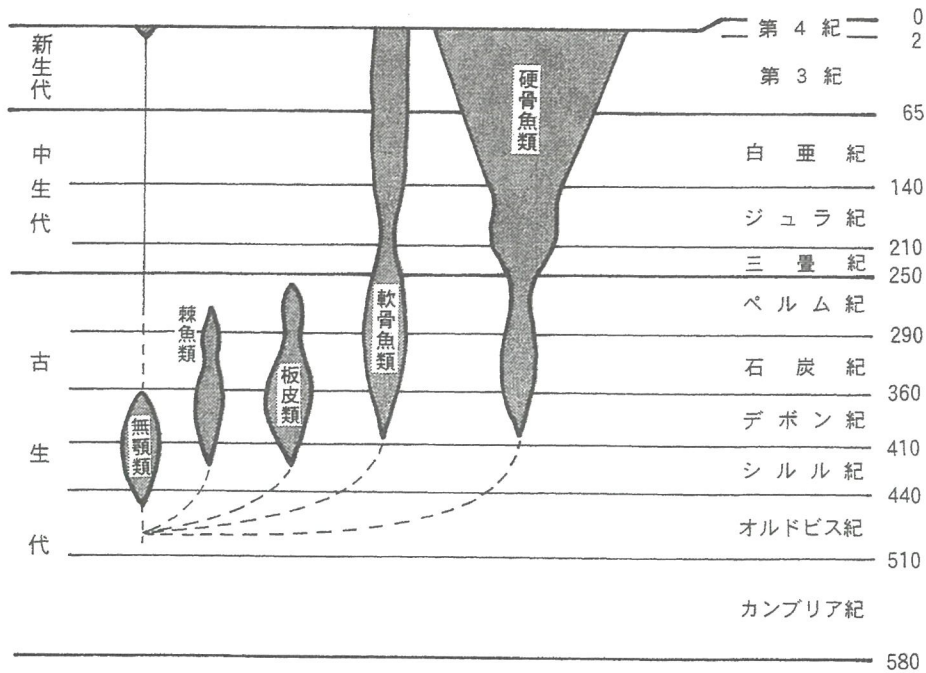


図2 地質時代区分と魚類各綱の盛衰(コルバート 1990 を改変)
 ドット部は各綱の生存期間と相対的な豊富さを示す。年数の単位は百万年。

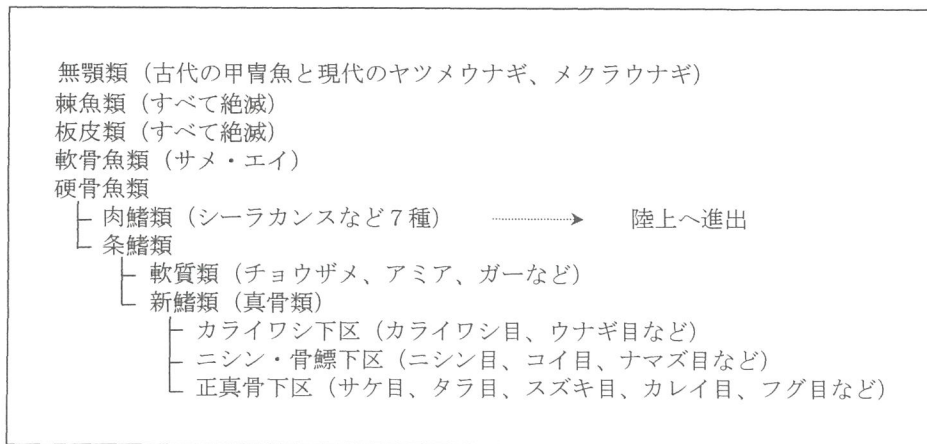


図3 魚類の分類系統
 無顎類から硬骨魚類の5綱は松原(1963)に、硬骨魚類は Nelson(1994)、中坊(2000)に準拠した。

縦扁形で底生生活者であったと考えられている。みごとに化石が残されているココステウス(図1・C)は、頭と胸は強固な装甲に覆われ、口には大きな歯を備えていた。おそらく攻撃的な捕食者であったのだろう。体の内部には軟骨性の脊索と、上下に棘突起のある脊柱が発達していた。鰭は甲皮類より進歩したものの、重そうな頭や胸ではそう活発に泳げたとは思えない。板皮類は海にも進出してデボン紀後

期に進化の頂点に達したが、軟骨魚類と硬骨魚類の出現によってペルム紀に絶滅してしまった。

「軟骨魚類」と「硬骨魚類」はデボン紀にほぼ同時に出現した。軟骨魚類はデボン紀に急速に進化し、古生代の終わりになるとその多くが絶滅したが、中生代に海への移住に成功して再び勢力を盛り返し現代に至っている。最古のサメのクラドセラケ(図1・D)は現生のサメとあまり変わらない形をしている。サ

メは出現した当初から遊泳に適した流線型の体形を備え、当時の板皮類に比べると比較にならないほどスマートで優れた泳ぎ手であった。鱗はよく発達し、機動性と安定性が向上した。鱗は小型の楕円鱗となって体表面に密生する。内部骨格は軟骨性で脊椎骨はよく発達し、椎体と肋骨をもっている。鰾はまだない。軟骨魚類は種数は多くないが、鋭い感覚器官と高度な遊泳能力および強大な顎と歯をもち、さらに体内受精など効率の高い独自の繁殖戦略を獲得し、大型の攻撃的な捕食者として現在も繁栄している。

悠久の時間のなかで試行錯誤を繰り返してきた魚類は、硬骨魚類を生み出すことによって完成する。硬骨魚類は現在もっとも繁栄している脊椎動物で、その種数は2万種を越え、脊椎動物全体の約半数を占めている。硬骨魚類はデボン紀中期にはすでに肉鱗類と条鱗類の2大群に分化していた。肉鱗類(図4・A)はシーラカンスや肺魚など、現在世界中に7種しか生存していない。肉鱗類の鱗は骨と筋肉からなり、泳ぐというより歩くのに適した鱗である。この肉鱗類こそ、発達した肺をもち、陸に上がって両生類となり、やがて哺乳類へと進化していった魚である。

さて、魚類の主流となった条鱗類はさらに軟質類と新鱗類の順に進化を遂げていった(Nelson, 1994; 中坊編, 2000)(なお、新鱗類のほとんどが真骨類であるため、本報では真骨類と記載する)。軟質類はデボン紀から白亜紀前期にかけて栄えたが、現在ではチョウザメ、アミア、ガーなど(図4・B～C)数種生息しているのみで、現生の条鱗類はそのほとんどが新鱗類(図4・D)で占められている。

軟質類の体形は流線型で鱗もよく発達していたが、鱗は硬鱗で骨質の基盤の上を硬いエナメル質(ガノイン層)が覆い、非常に厚く硬くまだまだ重装備であった。条鱗類の重くて硬い鱗は、真骨類になって鱗の表面を覆っていた厚いエナメル質をはぎとり、骨質の薄くて軽い円鱗あるいは櫛鱗に改良された。これによって体は軽量で体表は滑らかとなり、体の動きに合わせて屈曲しやすいものとなった。また、水中で敏速に泳ぐためには強い筋肉が必要で、筋肉

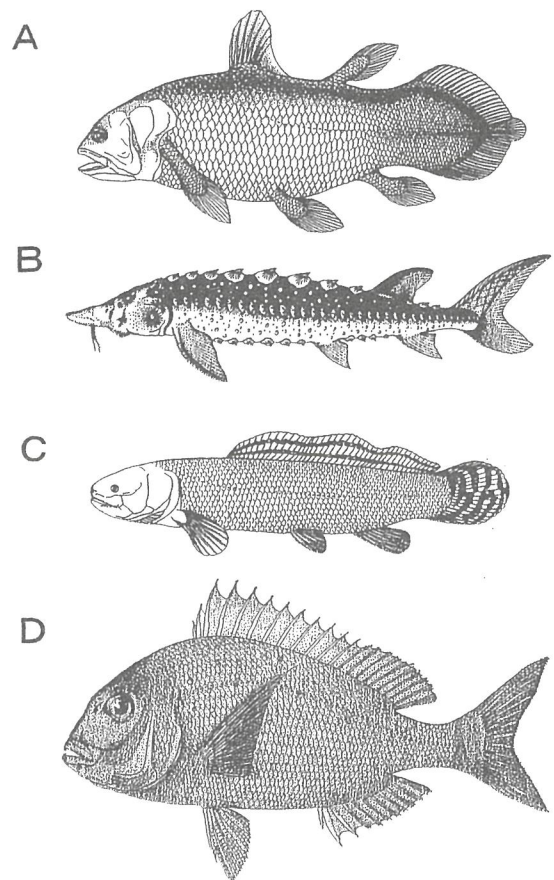


図4 現生の硬骨魚類(A～Cは奥野1990、Dは岡田1969より)

- A: ラティメリア(肉鱗類)
- B: チョウザメ(軟質類)
- C: アミア(軟質類)
- D: マダイ(真骨類)

を支える骨格も硬く頑丈にできていなければならない。軟質類の内部骨格はまだ一部が軟骨性であったが、真骨類になって内部骨格は硬骨化して強力な筋肉をそなえるようになった。尾鱗の変化もこれに並行して、軟質類では異尾だったが、真骨類になってはじめてもっとも大きな推進力を生み出す正尾になった。そして、この変化は比重調整器官として鰾を完成させる必要があった。鰾が完成したのは真骨類になってからである。魚類にとって水中で浮きもせず沈みもしない中性浮力の状態にあることが運動効率上もっとも都合がよい。ところが海水の密度は1.026であるのに対し、タンパク質を主要成分とする魚体の比重は鰾を取り除くと1.06～1.09である

(Alexandar, 1966)。このため比重調整器官を持たない魚類は沈む傾向にあり、遊泳中常に揚力を得るためのエネルギーを消費し、生息域も浅い海底に限定されるなど、大きな制約を受けていた。硬骨魚類は消化管前部の背面壁が膨出して生じた囊状の器官を、当初は肺として利用し、やがて鰾へと転用した。初期の真骨類は生涯を通じて消化管と鰾をつなぐ気管をもち消化管を通じて外界と連絡している有気管鰾であるが、進化の進んだ真骨類の多くは発生初期に気管が消失して消化管から独立した閉鎖された無気管鰾となり、血液を介してガスを取り入れたり放出したりして鰾の容積を変化させ、体の比重を自由に調整できるようになった(板沢・羽生編, 1991)。鰾は薄膜からなる単純な器官であるが、無気管鰾を完成させることによってはじめて、魚類は水界のすみずみまで生活の場を広げることができるようになった。

真骨類は三疊紀からジュラ紀にかけて出現し、白亜紀からすさまじい進化を開始して現在に至っている。真骨類はさらにカライワシ下区、ニシン・骨鰾下区、正真骨下区の順に進化を遂げてゆく(Nelson, 1994; 中坊編, 2000)。もっとも原始的なグループであるカライワシ下区は、内部骨格や鱗などに軟質類の形質を残しているのに対し、もっとも進化の進んだ正真骨下区では内部骨格は高度に化骨して硬くなり、鱗には棘条が発達する。棘条は鱗を立てたり寝かせたりして遊泳能力を高めるとともに、防御やさらには攻撃の機能も果たすようになった。高等な真骨類ではさらに鱗は薄くなり、無気管鰾を完成し、尾鱗は強固な正尾となり、ますます洗練された遊泳能力を備えていった。一方、運動機能と密接な関わりをもつ摂食機構もより複雑で精巧なものとなっていった。高等な真骨類では顎を形成する骨群と筋肉群の形が多様化し、これらが独立しながら互いに協調してそれぞれの摂食様式に応じた複雑な運動を可能にし、摂食の際に顎を餌の方へ伸出させて餌を吸い込むような機構へと進化していった(William, 1987)。また顎骨や歯の形も多様化し、円錐歯、犬

歯、臼歯、門歯、融合切歯などの顎歯のほか咽頭歯を備えるものも現れた。

さて、無顎類から真骨類に至る形態の変化を運動機能との関連を中心に概観してきた。それぞれのグループはその時代の環境のなかで多様な発展を見せ適応放散したものの、より運動機能の優れた新しいグループの出現によってその生態的地位を奪われていった。各グループの盛衰の鍵は運動機能にあり、魚類の長い進化の跡には「運動機能の向上」という明確な方向性が認められる。顎の発明をきっかけに口をより複雑で精巧な摂食機構に改良し、重装備の外部骨格から軽装備の鱗へと変身し、鱗を機動的で遊泳に適したものと改良し、不完全な軟骨性の内部骨格を硬骨化させてより強力な筋肉を身に付け、比重調整器官として無気管鰾を完成させ、魚類はより洗練された運動機能を獲得してきた。これまで述べてきた魚類の運動機能に関する形態の進化を表1に示した。

4. 真骨魚類にみる究極の適応と限界

真骨魚類の主要目の系統図を図5に示した。真骨類のうちスズキ目は進化の頂点にあり、魚類はもとより全脊椎動物のなかの最大の目(148科、約9,200種、真骨類の約40%)で、形態的にも生態的にも多様性に富んだグループである(Nelson, 1994)。スズキ目の出現によって魚類の進化は一応の完成を見たが、その後もカレイ目やフグ目が出現し、さらなる進化を見せている。

5億年という悠久の時間を経て進化を遂げてきた魚類は、体の構造をさまざまに変化させ、水界のすみずみに適応放散しているが、運動機能の面から見た究極の姿は、スズキ目サバ科マグロ属に表現されているといえる。マグロ属には、キハダ(*Thunnus albacares*)、タイセイヨウマグロ(*T. atlanticus*)、コシナガ(*T. tonggol*)、メバチ(*T. obesus*)、ビンナガ(*T. alalunga*)、ミナミマグロ(*T. maccoyii*)、クロマグロ(*T. thynnus*)の7種が含まれる(松原ら, 1995)。マグロ類は外洋域の食物連鎖の頂点に位置する肉食魚で、

表 1 魚類の運動機能に関与する形態の進化

甲皮類 無顎類 棘魚類 板皮類 軟骨魚類 硬骨魚類 肉鰭類 (肺魚) 軟骨類 新鰭類 (真骨類)	外部骨格・鱗	内部骨格	顎・歯	鰭	肺・うきぶくろ	備考
甲皮類 (円口類を除く)	頭や胸に硬骨性の骨板や装甲などが発達。	軟骨性で発達程度は低い。	顎を持たない。	未発達で対鰭(胸鰭・腹鰭)を持たないものも多く、遊泳力と安定性に乏しい。	なし	顎のない口から海底の泥を吸い込み、鰓孔から排出して有機物を濾し取っていた。
棘魚類	全身を方形の大きな鱗で覆われていた。	化石は不十分で、軟骨性の脊索を備えていた。	顎を持つ最古の魚類。	棘のある対鰭を備え、前縁にある頑丈な棘に支えられていた。鰭は分節のない骨質の鰭条で、しなやかさに乏しい。	なし	遊泳能力は格段に進歩した。顎と歯を獲得することによって摂食機構は多様化した。
板皮類	頭や胸は強固な装甲に覆われていた。	軟骨性の脊索と、上下に突起のある脊柱が発達。	強固な顎と大きな歯を持つ攻撃的な捕食者。	甲皮類よりも発達したものの、体が重いため活発には泳げなかった。	なし	海にも進出して繁栄したが、遊泳能力は低く、軟骨魚類と硬骨魚類の出現によってペルム紀に絶滅。
軟骨魚類	遊泳に適した流線型の体形を備え、鱗は小型の楕円となつて体表面に密生する。	軟骨性で脊椎骨はよく発達し、椎体と肋骨をもつ。	強大な顎と歯を持つ大型の捕食者。	板状の鰭が発達し、高い機動性と安定性を備える。	なし	大型の攻撃的な捕食者として現在も繁栄している。
硬骨魚類 肉鰭類 (肺魚)				鰭は骨と筋肉からなり、泳ぐよりも歩くのに適している。	発達した肺をもつ。	肺魚は空気呼吸を完成させる。一部は陸に上がって両生類となり、やがて哺乳類へと進化する。
軟骨類	硬鱗で骨質の基盤の上を硬いエナメル質が覆い、非常に厚くて硬い。	化石は進んだが、一部は軟骨性。		鰭の水かき部(軟条部)は分節し、よりしなやかになった。尾鰭は異尾。	無用となつた肺をうきぶくろに転用。	
新鰭類 (真骨類)	鱗の表面を覆っていたエナメル質がなくなり、骨質の薄くて軽いものとなつた。これによつて体は軽量で体表は滑らかとなり、体の動きに合わせて屈曲しやすくなつた。	硬骨化して硬く頑丈なものとなり、強力な筋肉を支えることができる。	顎を形成する骨群と筋肉群が多様化し、摂食機構も複雑で精巧なものとなる。	しなやかな軟条部とそれを支える棘が複合してより機能的になる。尾鰭はもつとも大きな推進力をもつ正尾となる。	消化管とは独立した無気管鰓を完成。血液を介してガス交換し、鰓の容積を変化させ、体の比重を自由に調整することが可能となる。	もつとも洗練された運動機能を獲得し、水界のすみずみまで生活の場を広げて繁栄している。

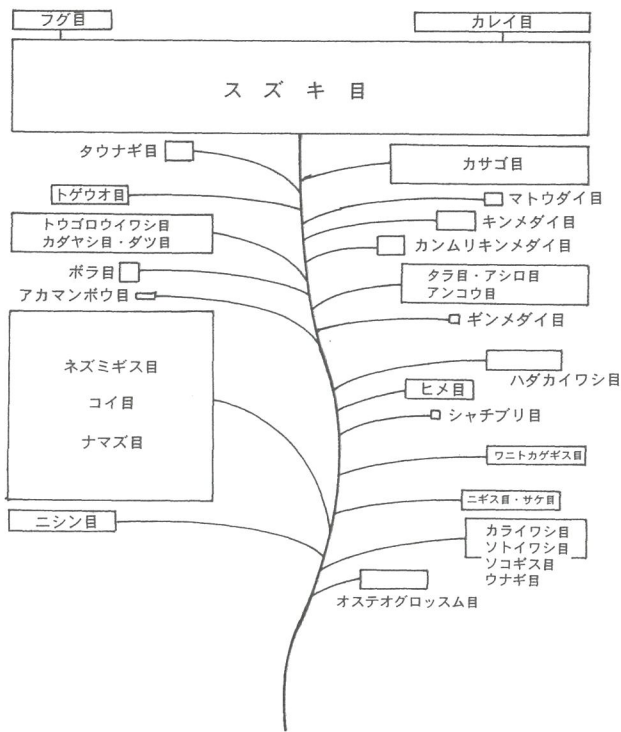


図5 真骨魚類の主要目の系統樹(Nelson 1994 を改変) ブロックの大きさは種数の相対的な大きさを示す。

世界の温帯から熱帯域に広く分布し、その行動範囲はきわめて広い。形態的には外洋を生活圏として、高速で長距離を大回遊するための種々の適応がみられる。具体的には、大型で紡錘形の体形、表皮に埋め込まれた鱗、鰭をたたみ込む溝、小離鰭や尾柄隆起の発達、強大な尾鰭、長距離遊泳に適した赤色筋(血合筋)の発達、奇網と呼ばれる毛細血管叢の発達などである。マグロ類は体の構造をこのように変化させることによって、最も高度に発達した遊泳能力を獲得した。クロマグロでは巡航速度は時速 30 ~ 60 km、最大速度は時速 160 km といわれている(中村, 1990)。魚類が目指してきた「運動機能の向上」という進化の究極の位置にあり、頂点を極めた魚類といえる。

その一方、マグロ類は卓越した運動機能を維持するため、大量のエネルギー(餌・酸素)を必要とする。しかしながら、水中の酸素濃度はきわめて低い(大気中の 210 cc/L に対し 5 cc/L)、大量の酸素を取り入れるために常に泳ぎ続けることが必要で、泳

ぎを止めると酸素不足のため死亡する。進化の王道を極めたマグロ類は、卓越した遊泳能力を得る代償として、常に泳ぎ続けることを宿命づけられた。

真骨魚類は洗練された運動機能を獲得し、特殊な環境にも体の構造をきめ細かく適応させ、水界のすみずみまで生活の場を広げて繁栄している。スズキ目の出現と適応放散によって魚類の進化は一応の完成を見たが、その後もカレイ目とフグ目が出現し、さらなる進化を見せている。しかしながら、脊椎動物のなかでは最も脳の発達程度が低く、陸上から再び海に戻った海産哺乳動物と比較すると、生物としての限界は明らかである。その原因として、まず水の抵抗がきわめて大きいことから、運動機能を高めるためには流線型以外の形態を取り得なかったこと、さらに水中の酸素濃度は陸上に比べてきわめて低いため、酸素を大量に必要とする脳を十分に発達させることができなかったこと、などが考えられる。

参考文献

Alexander R. M., 1966, Physical aspects of swimbladder function. Biol. Rev., 41; pp. 141-176.
 モイートマス J. A., R. S. マイルズ, 岩井保・細谷和海 訳. 1981. 古生代の魚類. 恒星社厚生閣, pp. 294.
 ウォーカー G. 渡会圭子訳. 2004. スノーボール・アース. 早川書房, pp. 293.
 William A. G. 1987. Jaw structure and movement in higher Teleostean fishes. Jap. Jour. Ichthyology, 34 (1); pp. 21-32.
 コルバート E.H. 田隅本生訳. 1990. 新版脊椎動物の進化学(上)魚類の出現から爬虫類時代まで. 築地書館, pp. 314.
 板沢靖男・羽生功編. 1991. 魚類生理学. 恒星社厚生閣, pp. 621.
 岩井保. 2001. 水産脊椎動物 II 魚類, 新水産学全集 4, 恒星社厚生閣, pp. 336.
 松原喜代松. 1963. 魚類. 動物系統分類学 9(上・下). 中山書店, pp. 531.
 松原喜代松・落合明・岩井保. 1995. 新版魚類学(上).

- 恒星社厚生閣, pp. 375.
- 中坊徹次編. 2000. 日本産魚類検索全種の同定第二版. 東海大学出版会, pp. 1748.
- 中村幸昭. 1990. マグロは時速160キロで泳ぐ. PHP研究所, pp. 45-48.
- Nelson J. S. 1994. Fishes of the World (third edition), John Wiley & Sons, xvii+600pp.
- 岡田要. 1969. 新日本動物図鑑(下). 北隆館, pp. 763.
- 奥野良之助. 1990. さかな陸に上る一魚から人間までの歴史-. 創元社, pp. 427.
- 大谷栄治・掛川武. 2005. 地球・生命—その起源と進化. 共立出版, pp. 196.
- 落合明・本間義治・水戸敏・林知夫. 1994. 検証の魚学—魚に魅せられて—. 緑書房, pp. 315.
- 関口理郎. 2001. 成層圏オゾンが生物を守る. 成山堂書店, pp. 162.