

学位論文題名

Life-histories and genetic divergence
in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae)

(ウグイ属魚類の生活史の分岐と遺伝的分化)

学位論文内容の要旨

ウグイ属 *Tribolodon* は、コイ科の中で唯一降海性の種を含む特異なグループである。本属魚類は、日本を中心とした極東地域に分布し、婚姻色の違いや頭部側線感覚管の形質状態から、ウグイ *T. hakonensis*、マルタ *T. brandtii*、エゾウグイ *T. ezoe*、およびウケクチウグイ *T. sp.* の4種に分類されている(中村、1969; Kurawaka, 1977)。そのうち、ウグイには遡河回遊性のものと河川残留性のものがあり、マルタはすべて遡河回遊性、エゾウグイはすべて河川残留性である。ウケクチウグイは、河川残留性で肉食性だといわれている。これら魚類は、同一河川に分布することも少なくない。特に北海道では、ウケクチウグイを除く3種が多数生息しており、交雑魚も確認され、交雑魚の存在が本属魚類の分類をいっそう困難にしていたものと考えられている(Sakai and Hamada, 1985)。

本研究では、北海道産のウグイ、マルタ、およびエゾウグイの生活史を比較し、降海性獲得を中心とした生活史の分岐がどのような過程を経て発現されるかを、発育段階的視点から調査すること、山形県産のウケクチウグイを含めた4種の酵素遺伝子多型から、その遺伝的類縁関係を知ること、酵素遺伝子多型ならびにmtDNAの制限酵素断片長多型(RFLPs)を用いて北海道産3種間について

交雑魚の検出を行い、種間の生殖的隔離の程度を集団遺伝学的に検討すること、さらに、生物地理学的な知見を加えて、本属魚類の種分化過程が、いつどこでどのような生活史の分岐を伴いながら進行してきたかを総合的に考察することを目的とした。

まず、仔魚期（ふ化から稚魚に変態するまで）の発育段階区分を試みた結果、摂餌および遊泳に関する機能の発達を手がかりに5段階（interval）に区分された。

interval I はふ化から黒色素胞が目に出現するまで、II は卵黄を吸収するまでで、河床の砂利中に隠れている。III は鰾の後室が膨らみ、浮上して餌を食べ始め、尾鰭が完成するまで、IV は鰾の前室も膨らみ、腹部に膜鰭が大きく発達して、背鰭およびしり鰭が完成するまでで、まだ直線的な運動しかできない。V では腹部の膜鰭が退縮するのと同時に胸鰭および腹鰭が発達し、より複雑な運動が可能になる。この段階はいわゆる変態期にあたる。仔魚の発育段階においては種間で大きな差異は認められなかった。

稚魚期以降の発育は3段階（interval）に区分され、種間の生活史の大きな差異は稚魚期以降に発現した。すなわち、interval VI はいわゆる稚魚期で、頭部側線感覚管系が完成し、体各部の相対的大きさがほぼ決定する。この段階に、ウグイでは表層摂餌に対する志向性が、マルタおよびエゾウグイでは底層摂餌に対する志向性が強く現れてくる。また、降海性のウグイおよびマルタでは、秋と春に高い塩分耐性を示すようになる。この段階は河川性のウグイ、エゾウグイで3才まで、降海性のウグイ、マルタで2才まで続く。VIIは若魚期で、性的に成熟するまでの段階である。降海性のウグイおよびマルタでは、2才の春に降海し、また冬季に河川へ越冬回遊をするようになる。この段階は、降海性のウグイ、マルタで2-3年、河川性のウグイ、エゾウグイで0-1年である。

VIII は成魚期で、河川性のウグイでは3才から、エゾウグイと降海性のウグイでは4才から、マルタでは5才から始まった。成魚期は、それぞれ数年間続くようであるが、その期間は河川性のもののほうが降海性のものより長い傾向にあった。

北海道鷗川での産卵期はウグイで5月下旬から、マルタで6月上旬から、エゾウグイで6月中旬から始まり、7月上旬まで続いた。産卵は降雨の数日後に集中して、一産卵期に数回行われるが、複数種が同時に産卵する場合でも上記の順で産卵場に現れた。産卵は小数の雌を多くの雄が追尾する形で行われた。小数のウグイおよびエゾウグイの雄がマルタの産卵群に混じることを除けば、ほとんどの場合産卵群の混合は起こらず、このことが交配前生殖的隔離機構として働いていると考えられた。

酵素および非特異的タンパクを支配する21遺伝子座の遺伝子多型から、種間の遺伝的距離(D値)を求めた結果、マルタはほかの種にそれぞれ等距離に近縁で ($D = 0.245-0.304$)、ウグイはマルタを除く他種とは類縁が遠い ($D = 0.441-0.521$) ことが判明した。降海性および河川性のウグイが別種である証拠は得られなかった。近隣接合法によりクラスター分析を行った結果、まずウグイの系統が、ついでエゾウグイ・ウケクチウグイの系統がウグイ属祖先集団から分かれ、さらにエゾウグイとウケクチウグイが分岐し、マルタはウグイ属祖先集団に直接由来したと考えられた。

酵素遺伝子およびmtDNA遺伝子をマーカーに、北海道鷗川産の稚魚を中心に交雑魚の検出を行った結果、マルタとウグイあるいはエゾウグイとの交雑魚が10%以上も出現し、しかもその84%はマルタを雌親とした雑種であった。一方、ウグイとエゾウグイの交雑魚はわずか0.03%しか得られなかった。これは、3種の産卵群で観察された多少の混合や、遺伝的類縁関係と矛盾しない結

果であった。遺伝子をマーカーにした交雑モデルを考案し、シミュレーションを行った結果、交雑魚によるF1の子孫が少ないことから、雑種崩壊が起こっており、これが交配後生殖的隔離機構として働いているものと推測された。

ウグイ属は典型的な周日本海的分布パターンを示す。なかでもウグイは周日本海全域に分布するが、沿海州から朝鮮半島にかけての大陸側には河川残留型は出現しない。マルタはやはり周日本海的分布を示すが、北半分域に限られている。エゾウグイは北半分域のオホーツク・太平洋側に分布し、さらにウケクチウグイは本州の北陸から東北にかけての一部に分布が限定されている。これらの分布パターンは、少なくともウグイ属の祖先そのものは塩分濃度が薄かった時代の日本海に起源したとしても（西村、1974）、ウグイ、エゾウグイおよびウケクチウグイの分化が、分布域の大陸側ではなく、オホーツク・太平洋側で起こったことを示している。

以上の結果を総合的に考察すると、ウグイ属魚類の種分化過程は以下のように進行したと推測される。まず、ウグイ属の祖先集団が、氷河期に入り江で塩分濃度が薄かった頃の日本海で塩分耐性を獲得し、その後の間氷期に太平洋岸まで分布を広げた。ついで、ウグイの系統が回遊性および河川性の両生活史を持ちつつ、表層摂餌者として、分布域の南西側で分化した。氷河期と間氷期の繰り返しのなかで、ウグイは北方まで分布を広げ、ついには遡河回遊型のものが大陸側まで到達した。次に、分布域の北東側で、エゾウグイの系統が河川性の底層摂餌者として分化した。エゾウグイは、その後氷河期にはより南方まで分布を広げ、間氷期にはまた北へ退くことを繰り返した。最後に、エゾウグイが北方へ退くときに、本州北陸地方に取り残された集団が、肉食性のウケクチウグイとして分化した。そしてマルタは、遡河回遊性で

底層摂餌者として、ウグイ属祖先集団から直接由来した
ものと考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 山 崎 文 雄
副 査 教 授 尼 岡 邦 夫
副 査 助 教 授 後 藤 晃

学 位 論 文 題 名

Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae)

(ウグイ属魚類の生活史の分岐と遺伝的分化)

我国に生息するウグイ属には遡河回遊性と河川残留性を示すウグイ (*Tribolodon hakonensis*) と遡河回遊性のみを示すマルタ (*T. brandti*) と河川残留性のみを示すエゾウグイ (*T. ezoe*) とウケクチウグイ (*T. sp.*) の4種が知られているが、互いに形態的に類似することに加え、種間交雑による形態形質の交錯があって分類が困難なグループとされている。

申請者はこの点に注目して、北海道に生息するウグイ、マルタ、およびエゾウグイの3種を中心に、それぞれの種の発育段階を比較し、更に遺伝子マーカーによって種間の遺伝的類縁性と種間交雑の実態を明らかにすると共に、分布と地史的な情報を加えて種分化の過程を明らかにしようとした。

本申請論文は参考論文16篇を添えて提出されており、本論文に関連する多くの研究成果が既に申請者から原著として報告されている。本論文の審査にあたって、審査員は特に次の点を評価した。 1. ウグイ、マルタ、エゾウグイの3種について、個体の発育を仔魚期については5段階、その他稚魚期、若魚期、成魚期の計8段階を明確に区分けして、それぞれの種の発育に伴う特徴を明らかにした。その結果、種間の生活史の大きな差異は稚魚期以降に発現すること、すなわち摂餌行動、塩分耐性にみられる種差は稚魚期に発現し、降海性はウグイとマルタが2才の春に発現するのに対し、エゾウグイでは発現しないことを確かめた。成魚期の開始にも種による差が明確に存在し、ウグイでは3年、エゾウグイでは4年、マルタでは5年から始まることを示し、3種が発育上も種として明確な独自性を保っていることを実証した。 2. ウグイ、マルタ、エゾウグイ3種の繁殖生態について、産卵期はウグイで5月下旬、マルタでは6月上旬、エゾウグイで6月中旬から始まり、降雨の数日後に集中して産卵し、一産卵期に数回産卵することを明らかにした。また、複数種が同時に産卵する場合でも上記の順に産卵場に現れること、少数のウグイおよびエゾウグイの雄がマルタの産卵群に混じることを除けば、ほとんどの場合、産卵群の混合は起こらず、これらの産卵生態に関する観察から、3種

間では交配前生殖的隔離機構の存在することを明らかにした。 3. 酵素および筋漿蛋白を支配する21遺伝子座の遺伝子多型から、種間の遺伝的距離(D値)を求めて、その値を比較した結果、マルタがほかの種にそれぞれ等距離に近縁で、ウグイがマルタを除く他種とは遺伝的類縁性が遠いことを明らかにし、更にウグイにみられる降河型と河川型は遺伝的に区別されるべきではなく、両型は遺伝子プールを共有する同種間の生活多型であることを明らかにした。 4. 酵素遺伝子および母性遺伝をするMt DNAの切断多型を用い、興味ある種間交雑の実態を明らかにした。マルタとウグイおよびマルタとエゾウグイとの交雑魚が北海道鶴川集団内に10%以上出現することを酵素遺伝子型の分析によって確かめ、更にMt DNAの分析によって交雑魚の84%がマルタを雌親とした雑種であること、ウグイとエゾウグイの交雑魚の出現率は0.03%と極めて低いことを明らかにして、産卵期にみられたマルタの産卵群へウグイとエゾウグイの雄が混合することによって交雑のおこることを確かめた。 5. 遺伝子をマーカーにした交雑モデルを考案し、シュミレーションを行って、交雑によるF1の子孫が少ないことから交雑がおこっても、F2以後に雑種崩壊があり、これが交配後生殖的隔離機構として働いて、それぞれの種が維持されていることを示した。 6. 種分化は近隣接合法によるクラスター分析から、先ずウグイ属祖先集団からウグイの系統が、ついでエゾウグイ・ウケクチウグイの系統が分かれ、更にエゾウグイとウケクチウグイが分岐し、マルタはウグイ属祖先集団に直接由来したとする考えを提示した。 7. 上記種分化の様式を日本海の形成過程および4種の分布パターンから総合して考察した。ウグイ属の祖先は塩分濃度の薄かった時代の日本海に起源したとし、氷河期と間氷期の繰り返しの中で、ウグイは北方まで分布を広げ、分布域の北東側でエゾウグイの系統が河川性の底層摂餌者として分化、更にエゾウグイが北方へ退く時に、本州北陸地方に取り残された集団が、食肉性のウケクチウグイとして分化、更にマルタは上記の如く遡河回遊性としてウグイ属祖先集団から直接由来したとするウグイ属魚類の種分化過程を初めて提示した。

以上、本研究はウグイ属魚類の分類にみられた混乱の原因である雑種形成の実態を明らかにすると共に、それぞれの種は交配前および交配後生殖隔離によって、種の独自性を保ち、明確に区別できること、更に種間の遺伝的類縁性と種分化過程を推定し、種分化における交雑の意義を明らかにしたもので、審査員一同は、本研究が博士(水産学)に相当する業績であると判断した。