

学位論文題名

Genetic differentiation and morphological, life-history  
and reproductive characteristics of *Lethenteron*  
taxa from the Far East

（極東域におけるカワヤツメ属ヤツメウナギ類  
の遺伝的分化および形態、生活史、繁殖形質）

学位論文内容の要旨

極東域に生息するカワヤツメ属 (*Lethenteron*) には、寄生性・回遊型のカワヤツメ (*L. japonicum*) , 非寄生性・淡水型のシベリアヤツメ (*L. kessleri*) およびスナヤツメ (*L. reissneri*) が報告されている (Berg, 1931, 1948 ; Hubbs and Potter, 1971 ; Iwata et al., 1985) 。これら3種は形態的特徴に基づき、それぞれ独立した種として扱われてきた。しかし、種の分類に用いられる形態形質が3者間で必ずしも不連続性を示さないため、種の異同は明確ではない。また一般に、ヤツメウナギ類における種分化は寄生性・回遊型の種から非寄生性・淡水型の種への方向で起きたと考えられている (Zanandrea, 1959 ; Hardisty and Potter, 1971c ; Vladykov and Kott, 1979) 。この仮説を検証するためには、本属内における種間の系統類縁関係を明らかにし、生活史および繁殖形質を比較することにより、種分化のプロセスと要因を明確にする必要がある。しかしカワヤツメ属において、生活史および繁殖形質については十分な研究が行われておらず、特に年齢査定については、近年ヤツメウナギ類でも行われている耳石を用いた解析を行う必要がある。さらにシベリアヤツメおよびスナヤツメにおいては、人為的な移植が行われていないと考えられるため、両者の分布域を明らかにし、その分散プロセスを解明することは、日本列島における淡水魚類相の成立過程を考える上で重要な示唆を与えるものと期待される。

そこで本研究では、日本、韓国およびロシア極東域から採集されたカワヤツメ属について、アロザイムを遺伝的指標に用いた集団解析を行い、Mayr (1963)の生物学的種概念に従い、種の異同について検討した。その結果認められた各種について、種内の遺伝的集団構造、および種間の遺伝的類縁関係の解明を行った。また各種の形態的特徴、生活史、繁殖形質の解明とそれらの種間比較を試みた。以上により得られた結果に基づき、カワヤツメ属種群における種分化プロセスおよび分布域形成パターンを考察した。

アロザイム解析において、調査した15酵素1蛋白質から27遺伝子座が推定され、それらに基づいて集団遺伝学的な解析を行った。その結果、遺伝的組成の異なる4つの分類群が認められた。これら4者は、従来のカワヤツメ、シベリアヤツメ、およびスナヤツメ内に認められた高度に遺伝的分化を遂げた2つの地域集団群（北方および南方集団群）であった。これら4者間の同所的生息地において、対立遺伝子の置換が認められ、生殖的隔離の存在が示唆された。ただしシベリアヤツメとスナヤツメ南方集団群間においては同所的な生息地が認められなかったが、両者は高度に遺伝的分化を遂げていた ( $D=0.584-0.843$ )。それゆえ、4つの分類群はそれぞれ独立した種に相当すると考えられる。ただし、カワヤツメおよびシベリアヤツメの種としての分類学的地位はそれぞれ確立されたが、スナヤツメにおいては、原記載 (Dybowski, 1869) が不十分であるため、今後学名などに関する分類学的な再検討が必要である。

4種のいずれにおいても、各集団の遺伝的変異性は高く、ほとんどの集団が大きな集団サイズを有すると考えられる。また淡水型3種それぞれにおける種内集団間の遺伝的分化の程度は、スナヤツメの遺伝的二型(北方集団群  $G_{ST}=0.499$ , 南方集団群  $G_{ST}=0.653$ ) に比べ、シベリアヤツメ ( $G_{ST}=0.117$ ) で低かった。この結果から、シベリアヤツメはスナヤツメの遺伝的二型に比べてより新しい年代に日本列島へ分布域を広げたと考えられる。

スナヤツメの遺伝的二型間においては、その同所的な生息地において生殖的隔離の存在が認められたが、形態的特徴が極めて類似していたため、両者は隠蔽種に相当すると考えられた。

耳石上の輪紋パターンに基づく年齢査定の結果、回遊型カワヤツメの変態および成熟年齢は淡水型3種のそれらに比べて高いと推察された。また前者には、後者に比べて小卵多産の傾向が認められた。これらの結果から、回遊型カワヤツメでは産卵数を出来るだけ増やすことを、一方の淡水型3種では卵サイズを大きくすることを、それぞれ優先した繁殖戦略が採用されていると考えられた。

スナヤツメの遺伝的二型の同所的生息地の一つである山形県牛渡川で二型の個体群構造と繁殖特性を調査した。その結果、二型のいずれにも底土の粒子サイズが小さいほど生育密度が高くなる傾向が認められたが、生息場所の選択性に二型間で違いは認められなかった。牛渡川は湧水性河川であり、年間を通して生育環境が安定しているため、二型が比較的高密度で、生息場所の選択性をもつことなく共存できると考えられた。また二型のいずれにおいても雄に比べて雌の方が大型（平均約130mm）および高齢（2～4才）で変態していた。この結果から、一般に雄に比べて雌の方が繁殖のコストが高いため、雌では変態を遅らせ、生殖腺を発達させることを優先した生活史戦略が採用されていると考えられる。さらに二型の産卵期には重なりが認められ、両者はそれぞれの型毎に独自に産卵床を形成していたことから、これら二型間には繁殖前隔離機構が働いていると推測された。

ミツバヤツメ (*Entosphenus tridentatus*) を外群として用い、カワヤツメ属4種の系統類縁関係を推定した結果、カワヤツメ、シベリアヤツメおよびスナヤツメ北方集団群の3種間において、比較的低い遺伝的距離 ( $D=0.042-0.394$ ) が示されたので、これら3種は単系統であると考えられた。また本研究において回遊型のカワヤツメに淡水型の生活様式を持つ矮小・早熟個体の出現が認められた。回遊型集団内に矮小な淡水型集団が継続的に出現した場合、両集団間では体サイズに基づく同類交配により、生殖的隔離が強化され、その結果として両者間における遺伝的分化が促進される。このような過程を経ることにより、回遊型の種から淡水型の種への同所的種分化が可能となる。それゆえ上記の3種においても、回遊型のカワヤツメあるいはその祖先種から、淡水型のシベリアヤツメ、およびスナヤツメ北方集団群がそれぞれ矮小・早熟な種として派生したと考えられる。

最後に淡水型3種の起源と分散経路を、現在の分布域と種内集団間の遺伝的分化の程度に基づき推定した。その結果、スナヤツメ南方集団群は韓半島を含むアジア大陸東岸に起源し、日本列島へ南から侵入したと考えられ、その分散は3種の中では最も古くに始まったと考えられる。一方、スナヤツメ北方集団群は北海道と本州中部以北でのみ生息が確認されたことから、約130万年前に日本列島北部に起源し、その後の氷河期に分布を南方へ広げたと考えられる。そしてシベリアヤツメは日本列島北部およびロシア極東域に広く分布していることから、シベリア地方に起源し、青柳（1957）の示したシベリア系淡水魚類の浸潤経路に沿って、日本列島北部に侵入したと考えられる。また本種が本州東北地方へ侵入した時代は、津軽海峡が最後に陸橋となったリス氷期（14～21万年前；小野，1994）以前であると考えられる。

# 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

## Genetic differentiation and morphological, life-history and reproductive characteristics of *Lethenteron* taxa from the Far East

(極東域におけるカワヤツメ属ヤツメウナギ類  
の遺伝的分化および形態、生活史、繁殖形質)

カワヤツメ属ヤツメウナギ類には、内水面の水産資源として重要なカワヤツメが含まれる。カワヤツメは寄生性・回游型の生活様式を示すことが知られているが、生活史や繁殖等の知見が乏しく現在見られる資源の減少に対して適切な対応が困難な状態にある。一方、本属には非寄生・淡水型の生活史をもつシベリアヤツメとスナヤツメが存在するとされており、これら2種は小型で産業的には未利用種であるが、カワヤツメと形態的特徴が類似し、特にアンモシーテス幼生期の個体では形態形質に必ずしも種間で不連続性はみられない。このため、これら3種の種としての異同の再検討、種間の系統類縁関係、種分化様式と極東域での分散経路など、分類学的、進化学的問題の解明が望まれていた。

申請者はこの点に注目し、日本、韓国およびロシア極東域をふくむ広い地域から本属魚類を採集し、アロザイムを遺伝指標として集団解析を行うとともに、形態形質、生活史形質、繁殖特性の種間比較を行い上記の諸問題を明らかにしようとした。

申請者は日本各地、韓国、ロシア極東域から採集された総計約 3,000個体の本属標本のアロザイム解析により、従来のカワヤツメ、シベリアヤツメの他に遺伝的に異なるスナヤツメ2分類群を新たに区別できること、このため従来カワヤツメ属に認められていた3分類群を4分類群に分けられることを初めて明らかにした。スナヤツメ2分類群は、生息域が北方域に偏る北方集団群と南方に偏る南方集団群とに分けられること、また同一河川内に生息する場合であっても両群間に遺伝的交流はなく、両群は独立した種に相当すると判断した。このスナヤツメ2集団群は高度に遺伝的分化を遂げているが、形態的には区別できず、魚類では極めてめずらしい隠蔽種に相当するとし種分化を考える上で貴重な資料を提供した。

本研究で明らかにしたカワヤツメ、シベリアヤツメ、スナヤツメ、北方集団群、南方集団群の4分類群は同所的生息地において、対立遺伝子に置換があり、生殖的隔離が推定されることから4群が独立した種であるとした。シベリアヤツメとスナヤツメ南方集団群間では同所的な生息地がなく、遺伝的にも高度に分化していることから両群の分散経路に相違のあることを示唆した。更に淡水型のシベリアヤツメとスナヤツメ北方集団群と南方集団群の3群の内、シベリアヤツメの遺伝的分化の程度が低くシベリアヤツメはスナヤツメの2種に比べて新しい年代に日本列島に分布域を広げたとする考え方を提示した。

本研究では更に耳石上の輪紋パターンから年齢査定を行い変態時期にみられる種間および雌雄間の相違を明らかにした点を評価した。回游型カワヤツメの変態および成熟年齢が淡水型3種に比較して高いこと、前者には小卵多産、後者には大卵少産の傾向を認め、それぞれに異なった繁殖戦略が採用されている点を指摘した。スナヤツメ2種間での生殖的隔離に関しては繁殖場所と生息場所に差はなく両種は共存できること、更に両種の産卵期が重なっていることか

ら両種間に繁殖前隔離機構が存在することを指摘した。この指摘は形態的に区別はできないが両種の繁殖に種の認識上何らかの情報に差のあることを示唆するものであり新しい研究分野を拓くものとして評価した。

本研究は回游型のカワヤツメに遺伝的な差はなく、明らかに遺伝子プールを共有していると考えられる淡水型生活様式を持つ矮少・早熟個体のあることを明らかにした。申請者はこの事実を基に回游型集団内に矮少な淡水型集団が継続的に出現した場合を想定し、両集団間で体サイズに基づく同類交配により、回游型の種から淡水型の種への同所的種分化の可能性を論じ、これまでの回游型カワヤツメから淡水型シベリアヤツメ、スナヤツメへの種分化説を支持する新たな論拠を提示した。申請者は更に韓国、ロシア極東域の資料を加えて本研究で得られたカワヤツメ属4種の系統類縁関係を推定し、カワヤツメ、シベリアヤツメおよびスナヤツメ北方集団群の3種は相互に遺伝的距離が小さいことから、これら3種は単系統群であるとした。また回游型のカワヤツメあるいはその祖先種から、淡水型シベリアヤツメ、およびスナヤツメ北方集団群が矮少・早熟な種として派生したとする新たな考え方を提示した。更にスナヤツメ南方集団群は韓半島を含むアジア大陸東岸を起源とし、その分散は3種の中では最も古く、一方スナヤツメ北方集団群は日本列島北部を起源とし、シベリアヤツメはシベリア地方を起源として日本列島北部に侵入したとする分散仮説を提示して、カワヤツメ属4種についての総合的な論考を行った。

本研究はカワヤツメ属の遺伝的集団構造、種の異同、系統類縁関係および種分化様式、起源と分散経路を自らの資料を基に論じたものとして貴重であり、また資源の回復と保全を計る上でも寄与するところが大きく、審査員一同は博士(水産学)の学位に相当する業績と判定した