

学 位 論 文 題 名

カジカ種群 (小卵型, 中卵型および大卵型) の集団構造と
進化史

学位論文内容の要旨

日本列島において特徴的に認められる姉妹種群内の淡水両側回遊性魚種と河川性魚種の進化関係は、本列島の淡水魚類の種多様性創出に深く関わる進化プロセスを理解する基盤であるにもかかわらず、それらの集団構造や進化史に焦点を当てた研究は極めて少ない現状にある。

カジカ属(*Cottus*)魚類の中で日本列島において固有に進化したカジカ種群(*Cottus pollux* species complex)は、互いに生活史型と卵サイズが異なり、一生を河川で過ごす河川性のカジカ大卵型 *C. pollux* LE(本州の太平洋・日本海側流入河川および九州・四国の一部の河川の上流域に分布, 卵径: 2.5~3.7mm), 淡水域で孵化し、海での仔魚期を過ごした後、河川へ遡上後さらに成長し産卵する淡水両側回遊性の中卵型 *C. pollux* ME(本州と北海道の日本海側流入河川および九州の有明海に注ぐ河川の中・下流域に分布, 卵径: 2.2~2.8mm), および小卵型 *C. pollux* SE(本州の太平洋側流入河川, および四国の一部の河川の中・下流域に分布, 卵径: 1.4~2.4mm)によって構成されている。これら3型の形態は酷似するが、互いに生殖的隔離が認められ、各々が生物学的種であるとみなされている。その分布域に注目すると、カジカ種群は日本列島に広く分布し、各河川の上流と中・下流において河川性種と淡水両側回遊性種がセットになり分布するという特徴を有している。この生活史の2型のセット関係は他魚種でも少数で見られるが、日本列島全域においてみられるのは本種群のみであることから、日本列島全域において河川性種と淡水両側回遊性種の進化関係を捉えるのには、本種群が最も好適な対象グループであると考えられる。そこで本研究は、淡水両側回遊性種と河川性種の進化関係を理解する上で格好のモデルになるカジカ種群の集団構造の特徴と進化史の解明を目的として行なった。

本研究ではまず、カジカ大卵型と中卵型の形態は酷似し種判別が困難であるとされてきたため、これら2種を判別するための遺伝マーカーの開発を試みた。次に、その遺伝マーカーによって種同定された個体を含むカジカ種群3種の分布域を網羅したサンプルを用い

て、カジカ種群各種の集団構造の把握および集団形成の歴史を究明した。そして、カジカ種群 3 種の系統関係を把握した上で、3 種の系統関係と各種の集団構造の歴史的変遷を統合的に考察することによって、カジカ種群の進化史について詳細に考察した。

カジカ種群 3 種の集団構造

淡水両側回遊性の小卵型と中卵型の各々は、分布域全体にわたり広く交流するわけではなく、いくつかの遺伝グループに分化しており(小卵型は 3 もしくは 4 グループ、中卵型は 5 もしくは 6 グループ)、それらのグループ間においては遺伝子流動がほとんど検出されず、地理的に近接するグループ間でのみ検出されるという特徴を示した。この結果から、2 種における地域的分化は、海流の潮流パターンや湾・半島などの地形に関わる環境条件に起因すると考えられた。これら 2 種間の集団構造パターンや最適なグルーピングにおける全遺伝変異の割合を比較した結果、小卵型は中卵型と比べ、グループ内の河川間でより大きな遺伝子流動を有することが示唆された。そのため、同じ生活史型を有するにもかかわらず、これら 2 種でみられた集団構造の非対称性は、各々の種が成育場として利用する太平洋と日本海的环境要因における違いよりも、2 種の生態的要因の違いによると考えられた。そして、これら 2 種は、分布域全域において均質な集団構造を有する淡水両側回遊性のアユやハゼ目魚類とは異なり、地域グループを有するユニークな淡水両側回遊性種であると考えられる。

これに対して、河川性の大卵型は、大きな 2 つのクレードを有し、さらに細分化された 5 つのクレードを持つことが示された。また、河川間での遺伝的交流は見られず、ほぼ河川単位で遺伝的な分化が見出された。大卵型と中卵型・小卵型の集団構造の顕著な違いは、河川間で交流を制限される河川性と海を通じた分散が可能な淡水両側回遊性という生活史型の違いに起因すると考えられた。そしてこのことは、互いに形態的に酷似し、また極めて近縁な関係にあるカジカ大卵型と中卵型の集団構造が、種間での初期発育史の違いだけで大きく異なるという結果によって支持された。

カジカ種群の種系統関係と進化史

カジカ小卵型は中卵型・大卵型の祖先系統と姉妹関係にあり、この両者の分化は鮮新世に、そして現在の愛知県や静岡県に相当する地域の太平洋流入河川において起ったと推測された。小卵型の集団構造において集団サイズの拡大が確認されたことから、本種は主に黒潮を輸送媒体として西日本から東日本へ急速に分布域を拡大したと考えられた。また、

中卵型と大卵型の分化は更新世に、そして現在の九州付近に相当する地域で起ったと推測された。中卵型の集団構造において、急速な拡大が確認されたことにより、中卵型は本邦の南方域で海峡が形成されたことに伴って生起した対馬暖流を輸送媒体として、西日本より北日本へ急速に分布域を拡大したものと推察された。さらに、大卵型は更新世の氷期-間氷期で特徴的に見られる海水準変動と関連して海岸平野を通じて西日本から東日本へ侵入したと考えられた。

カジカ種群の生活史進化ステップについては、淡水両側回遊性の祖先種より河川性へ進化し、再び淡水両側回遊性へ分化したとする解釈と、河川性の祖先種より淡水両側回遊性へ一方向的に進化したとする解釈の2つが挙げられる。そして、系統関係と生活史進化ステップの最節約性から判断すると、後者の河川性から淡水両側回遊性へ一方向的に起ったとする考えが妥当であると判断された。このようにカジカ種群の起源種が河川性の生活史型を有していたと仮定すると、卵サイズの小型化により浮遊仔魚の産出が起り、元来の生産性の低い河川から新たに生産性の高い海へ初期個体発生時の成育場を移行させることで、卵サイズが大きく、また直達発生する河川性の生活史から淡水両側回遊性の生活史が進化したと推察された。

西日本の日本海側流入河川で特異的に見られるカジカ大卵型と中卵型の mtDNA の共有

西日本の日本海側流入河川および九州の河川に分布するカジカ大卵型と中卵型において、msDNA では遺伝的分化が認められたが、mtDNA ではハプロタイプの共有もしくは大卵型が中卵型のクレードに含まれるハプロタイプを有していることが示された。この結果から、2種の種分化後に、西日本の日本海側流入河川および九州の河川でのみ種間交雑が起ったと考えられた。さらに、IMモデルを用いた解析から、これら2種間で生じた最近の交雑は約16,000年前であると推測され、この交雑は海水準変動によって引き起こされたと考えられた。

本研究はカジカ種群内で姉妹関係にある淡水両側回遊性種と河川性種の進化関係を分布域全域で捉えた最初の研究である。そして、従来は淡水両側回遊性種から河川性種へ進化したと考えられてきたが、本研究結果により河川性種から淡水両側回遊性種へ進化したことが示唆された。しかしながら、一部の系統関係について高い信頼度を得ることができなかった。そのため、今後、核遺伝子座など他の遺伝マーカーを用いてより精度の高い系統

関係を構築し，その結果と本研究結果を比較・検討することで淡水両側回遊性と河川性の進化関係をより高い信頼度で推定することによって，日本列島の種多様性創出機構の理解をさらに深められると期待される．

学位論文審査の要旨

主 査	特任教授	阿 部 周 一
副 査	教 授	荒 井 克 俊
副 査	教 授	埴 山 雅 秀
副 査	特任教授	後 藤 晃（北海道教育大学函館校）

学 位 論 文 題 名

カジカ種群（小卵型、中卵型および大卵型）の集団構造と 進化史

淡水魚類の種多様性ホットスポットの一つである日本列島には、世界的にも特異的な淡水両側回遊性種と河川性種が姉妹関係にある幾つかのグループが、カジカ属とヨシノボリ属に見出されている。しかし、これらのユニークな魚類グループに関する集団構造の特徴やそれぞれの種の進化史の解明に焦点を当てた研究は極めて少なく、その理解は乏しい現状にある。そこで本研究は、その一つにあたるグループで3種（小卵型、中卵型と大卵型）からなるカジカ種群（*Cottus pollux* species complex）を研究対象にして、各々の種の遺伝的集団構造の特徴とその形成要因を明らかにするとともに、分子系統データと生活史形質情報を統合的に解析することによって各種の進化史および本種群における生活史進化の方向性を解明する目的で行われた。

本研究ではまず、カジカ中卵型と大卵型の形態が極めてよく類似するために、個体レベルでの種判別が困難であったことから、これら両種を判別する遺伝マーカーの開発を行った。次に、その遺伝マーカーを使用して種同定を行った個体を含むカジカ種群3種の分布域を網羅したサンプルを用いて、本種群の各種の集団構造および集団形成の歴史を明らかにすることを試みた。そして、遺伝マーカーを用いて、カジカ種群3種の系統関係を解析した上で、これらの種間の種系統関係と生活史形質情報を統合的に検討して、カジカ種群の進化史および本種群における生活史進化の方向性についての考察を行った。

その結果、1）形態的に酷似するために採集個体の種判別が困難であるカジカ大卵型と中卵型について、種判別に有効なマイクロサテライト（ms）DNA マーカーの開発に成功した。2）ミトコンドリア（mt）DNA と msDNA マーカーを用いた集団解析によって、淡水両側回遊性の生活史を持つカジカ小卵型と中卵型のいずれにも幾つかの遺伝的地域グループが存在することが初めて見出された。そして、2 種間の集団構造パターンや最適なグルーピングにおける各階層の遺伝変異の割合を比較した結果、小卵型は中卵型と比べ、グループ内の河川間でより大きな遺伝子流動を有することが示めされた。この2 種でみられた集団構造の非対称性は、両者が同じ生活史型であることから、それ以外の生態的差異に起

因すると考えられた。一方、河川性のカジカ大卵型は大きな2つのクレードを有し、さらに細分化された5つのサブクレードを持つこと、およびほぼ河川単位で遺伝的分化が生じていることが見出された。このような小卵型・中卵型と大卵型における集団構造の顕著な違いは、前者では仔魚期に海洋で高い分散力を有するに対して、後者では一生を河川で生活するために分散力が著しく低いことに起因すると考えられた。3) 2つの DNA マーカーを用いた種間の系統解析によって、カジカ種群は単系統群であり、カジカ小卵型は中卵型・大卵型と姉妹関係にあること、および中卵型は大卵型と姉妹関係にあることが示された。この結果に基づいて、カジカ種群の祖先集団は河川性の生活史を有していたこと、およびその河川性の祖先種から鮮新世に現在の西日本に相当する地域において小卵型が分化し、その後の更新世後期に現在の九州付近に相当する地域において、中卵型と大卵型の共通祖先系統から両種が分化したと推定された。これらのことから、従来の仮説とは異なり、本種群での生活史進化は、河川性から淡水両側回遊性への方で生じたことが高い信頼度で示唆された。4) 西日本の日本海側流入河川および九州の河川に分布するカジカ大卵型集団と中卵型集団において、msDNA マーカーでは遺伝的分化が認められるが、mtDNA ではハプロタイプが共有されるかもしくは大卵型集団が中卵型のクレードに含まれるハプロタイプを有していることが見出された。このことから、2種に、西日本の日本海側流入河川および九州の河川でのみ種間交雑が起ったと考えられ、また IM モデルを用いた解析から、最近の交雑は約16,000年前であったと推測された。

本研究は、カジカ種群（小卵型、中卵型、大卵型の3種）における種多様性創出機構としての種分化プロセスを明らかにするとともに、その進化史の方向が従来の仮説とは異なり、河川性の祖先種から2種の淡水両側回遊性種が形成されたという信頼性の高い仮説を提唱した点で、学術的に高く評価される。よって審査員一同は申請者が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。