

ヤツメウナギ類における系統分類と種分化研究の 現状と課題

山崎裕治¹・後藤 晃²

¹ 〒164-8639 東京都中野区南台1-15-1 東京大学海洋研究所海洋分子生物学部門

² 〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1 北海道大学大学院水産科学研究科育種生物学講座

(2000年2月6日受付；2000年3月2日改訂；2000年3月15日受理)

キーワード：無顎類，分類ランク，サテライト種群，生活史多型，生殖的隔離機構，系統進化

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2000

Yuji Yamazaki* and Akira Goto. 2000. Present status and perspectives on the phylogenetic systematics and speciation of lampreys. Japan. J. Ichthyol., 47(1): 1-28

Abstract Because lampreys have been considered to be representative of primitive vertebrates, frequent taxonomic, phylogenetic and speciation studies have been made, both before and since the landmark publication, "The Biology of Lampreys" (~1971-81). Primarily because of their low diversity of morphological features (treated as valid taxonomic characteristics), lampreys have been subject to much taxonomic uncertainty. Nevertheless, current phylogenetic hypotheses, based primarily on dentition, have been accepted by many researchers, with only slight modifications, over the last 2-3 decades. However, recent molecular studies of some lamprey groups have demonstrated the potential for a molecular approach to phylogenetic systematics of lampreys and a new basis for evaluation of previously-held hypotheses.

Many lamprey genera are composed of several species characterized by different life-styles, such as parasitic, anadromous and nonparasitic, fluvial. The speciation process proposed in previous studies has been broadly divided into the following patterns: nonparasitic, fluvial species have evolved directly from a parasitic, anadromous species; and some nonparasitic, fluvial species have evolved from an intermediate at the parasitic, fluvial stage, rather than directly from a parasitic, anadromous form. In this review, these two processes and the mechanisms by which nonparasitic forms may have evolved, are discussed.

As a case study, phylogeny and speciation within the Far East monophyletic genus *Lethenteron* is considered. Four *Lethenteron* taxa, *L. japonicum*, *L. kessleri* and the northern and southern forms of *L. reissneri*, should be regarded as discrete species because of the existence of reproductive isolation between all possible pairs of taxa in region of sympatry. In the monophyletic group, comprising the former three species, the nonparasitic fluvial *L. kessleri* and the northern form of *L. reissneri* are both thought to have evolved from ancestral stocks of parasitic, anadromous *L. japonicum*, following the occurrence of precocious dwarf individuals in each ancestral line.

*Corresponding author: Division of Molecular Biology of Marine Organisms, Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164-8639, Japan (e-mail: yatsume@ori.u-tokyo.ac.jp)

ヤツメウナギ類は最も原始的な脊椎動物の一つであり，顎を持たないことから無顎類に含

まれる．現存する無顎類はこのヤツメウナギ類とメクラウナギ類に限られるが，その口の形状から

円口類と呼ばれることが多い。無顎類の仲間は、古生代のシルル紀後期からデボン紀前期（およそ4億2000万年から3億9000万年前）にかけて、最も繁栄したと考えられている (Hardisty, 1986; Forey and Janvier, 1993)。これら無顎類は、脊椎動物が地球上に出現する進化過程において基盤となる系統的位置にあり、生物学全体からみても実に興味深い存在である。一生を海洋で過ごすメクラウナギ類に比べ、ヤツメウナギ類は河川生活期を有するため標本の収集や野外観察が容易である点で研究対象として適している。そのため、生物学関連の幅広い分野においてヤツメウナギ類に関する多くの研究がなされてきた。そうして蓄積された多くの知見は、Hardisty and Potter (1971d, e, 1981a, b, c) の編集による大著 “The Biology of Lampreys” にまとめられている。

また本著以降も、生物学や自然史に関連する分野だけでも多くの研究がなされてきた。例えば、産卵場所・産卵行動 (Malmqvist, 1980, 1983, 1986; Manion and Hanson, 1980; Cochran and Gripenrog, 1992; Sokolov et al., 1992)、受精様式・初期発生 (Langille and Hall, 1988; Tahara, 1988; 岡田, 1989; Kobayashi, 1993; Kobayashi and Yamamoto, 1994; Kobayashi et al., 1994)、環境要因による性決定 (Beamish, 1993; Docker and Beamish, 1994)、体長頻度分布に基づく年齢査定 (Purvis, 1980; Beamish and Medland, 1988)、耳石を用いた年齢査定 (Volk, 1986; Medland and Beamish, 1987; Beamish and Medland, 1988; Beamish and Northcote, 1989)、幼生期の食性 (Maitland, 1980a; Moore and Mallatt, 1980; 片岡・星野, 1983; Sutton and Bowen, 1994 など)、成長・個体群動態 (Morman, 1987; Young et al., 1990; Murdoch et al., 1991; Beamish and Jebbink, 1994; Holmes and Lin, 1994; Weise and Pajos, 1998 など)、変態に伴う形態的および生理的变化 (Bird and Potter, 1979a, 1979b; Youson and Potter, 1979; Lanfranchi et al., 1991)、変態の時期やそれを促す要因 (Purvis, 1980; Cole and Youson, 1981; Medland and Beamish, 1987; Youson et al., 1993; Holmes and Youson, 1994, 1998; Holmes et al., 1994, 1999 など)、寄生様式 (Farmer, 1980; Johnson and Anderson, 1980; Maitland, 1980b; Hardisty, 1986; Swink and Hanson, 1989; Swink, 1991; Roslyi and Novomodnyi, 1996 など)、回遊生態 (Beamish, F. W. H., 1980; Beamish, R. J., 1980; Beamish and Youson, 1987; Beamish and Levings, 1991; Halliday, 1991; Cochran and Marks, 1995)、生殖腺の発達 (Fukayama and

Takahashi, 1982, 1983, 1985; Barannikova et al., 1995, 1996)、産卵数と卵サイズ (Manion and Hanson, 1980; Malmqvist, 1986; Docker and Beamish, 1991; Beamish et al., 1994; Barker et al., 1998)、配偶者選択 (Malmqvist, 1983; Beamish and Neville, 1992)、産卵におけるフェロモンの関与 (Teeter, 1980)、染色体数とDNA量 (Potter and Robinson, 1973, 1981) などに関する研究が精力的に展開されている。

これらの内容について、限られた紙面にすべてを紹介することは困難である。そこで、著者らの研究テーマでもあるヤツメウナギ類の生活史、分類、系統および種分化の問題とそれに関連した内容に話題を絞りたい。まず、Hardisty and Potter (1971d, e, 1981a, b, c) による “The Biology of Lampreys” にまとめられた内容をたたき台として以下に簡単に紹介し、その問題点や疑問点を指摘してから話を進めたいと思う。

ヤツメウナギ類では、すべての種において産卵は河川などの淡水域で行われる。一般的な産卵行動として、はじめに河川中流域の平瀬の礫底に複数の雌雄個体が集まり、口や尾を使い小石や砂礫を取り除き、すり鉢状の窪みを掘って産卵床とする。適度な深さの産卵床が形成されると、雌は産卵床上流側の比較的大きな石に吸い付き、体を固定する。雄はその雌の頭部に吸い付き、雌の下腹部に巻き付く。それと同時に雌雄ともに体を激しく振るわせ、放卵・放精を行う。

卵から孵化した仔魚は約1ヶ月でアンモシーテスと呼ばれる幼生になる。このアンモシーテス幼生には成体と違って眼がない。また口は吸盤状ではなく、円い口にフードが被さった形状を呈する。主に河川中流域の砂泥に潜って、砂泥中や流れてくる藻類、原生動物類およびデトリタスを摂餌する。この幼生生活を数年過ごした後に変態を行う。

ヤツメウナギ類は、一般に変態後の栄養様式から寄生性種と非寄生性種に大別される。寄生性種においては、吸盤状の円い口を使って大型の魚などに吸い付く。そして唾液腺から消化液を出し、血や体液を吸い取り、さらには歯の付いた舌で肉をえぐり取ることもさえある。日本の周辺ではヤツメウナギ類の食害が大きな問題となることは少ないが、北アメリカ大陸の五大湖ではウミヤツメ (*Petromyzon marinus*) による寄生がサケ・マス類に多大な被害を与える。

寄生性ヤツメウナギ種は変態後回遊する。その際の回遊場所は様々であり、海洋、湖沼および大

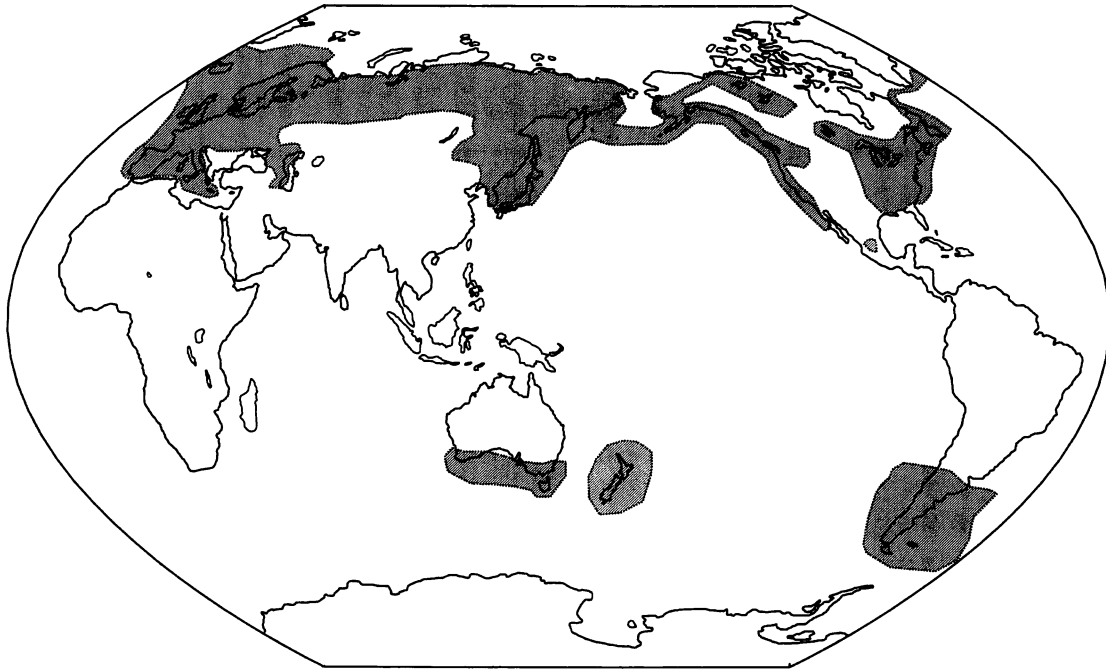


Fig. 1. Distribution (shaded area) of the lamprey genera in the world (after Hubbs and Potter, 1971 with slight modifications).

河川への回遊が知られている。また回遊範囲は、一般に体サイズが大型な種ほど、より外洋まで回遊すると推測されている。こうした寄生生活の後、産卵のために河川上流部へ遡上する。一方、非寄生性種は変態後に寄生生活をするのではなく、変態期には腸が糸のように細く退縮することから、摂餌すらしていないと推察される。非寄生性種においても、変態から産卵までの間に産卵場所を目指して同じ水系内を上流へ移動する場合もあるが、その距離は短く、通常数km程度と言われている。ヤツメウナギ類は、すべての種が一度の成熟・産卵の後に死亡する一回繁殖者である。

ヤツメウナギ類の生息域は南北両半球それぞれの中高緯度地域にわたる (Fig. 1)。“The Biology of Lampreys”には、北半球から1科7属27種、南半球から2科2属4種がそれぞれ掲載されている。こうした分布と生息種数の情報に加えて、それぞれの分類群において、分類体系の変遷の経緯が簡潔にまとめられている。また系統関係については、歯列などの外部形態を始め、内部形態、染色体、生態的特徴などから、南北両半球のヤツメウナギ類の系統関係を推定すると共に、主に歯列の多様性の程度にしたがって、北半球に生息するすべての属間における系統進化パターンを論じている。

また、種分化に関しては、ペア種群における研究例を中心に紹介している。その中で種分化の方向性や種分化の機構と要因、さらに生殖的隔離機構について論じられている。特に、寄生性・回遊型種から非寄生性・河川型が生じる種分化過程として、前者から後者が直接派生するプロセスと、寄生性・河川型を経由するプロセスが紹介されており、加えてそれらプロセスを引き起こす要因についても幾つか想定されている。

“The Biology of Lampreys”では、豊富な引用文献を扱い、また多様な研究報告が紹介されており、今日においてもヤツメウナギ類の研究を行う上でその情報価値は高い。しかし、本著で紹介された系統分類や種分化の分野において幾つかの問題も残る。まず、ヤツメウナギ類においては形態的な多様性が低く、分類体系の構築に用いられている形質数が少ない上に形質状態において不連続性が認められない場合が多い。そのため混乱が多く、その後の研究において種の異同も少なからず生じている。同様に系統関係に関しても、限られた情報に対する恣意的な評価に基づき系統関係を推定している感が否めない。また属上カテゴリーの系統関係に興味が集まっており、属内種間の系統関係(類縁関係)に関する知見に乏しい。種分化に

関しては、これは現在においても同様であるが、種分化の方向性に関して幾つかの根拠が示されているものの、一方向の種分化を前提として論議が組み立てられている。また研究対象としている種類が限られており、特定のグループで認められた現象をヤツメウナギ類で普遍的な現象と見なしている場合もある。さらに対象種の系統関係、特に単系統性を十分に考慮せずに扱っている場合もある。

これらの諸問題を解決するために、近年多くの研究がなされ、幾つかの問題解決と幾多の知見が蓄積されつつある。そこで本論文では、ヤツメウナギ類の分類、系統および種分化について、それぞれの項目ごとに章を設け、これまでの研究を総括し、評価や見解を示したい。その後、極東域のカワヤツメ属種群において、系統分類および種分化の問題を解明するために、遺伝、形態、生態など幅広い分野について近年精力的に行われている一連の研究 (Yamazaki and Goto, 1996, 1997, 1998; Yamazaki et al., 1998 など) を紹介したい。そして最後に今後の研究課題について考察したい。なお、本論文においては、便宜的に Renaud (1997) で用いられた分類体系に従った。また、ヤツメウナギ類の歯列に関する用語は主に英名は Hardisty (1986)、和名は岩田 (1993) による和訳に従った (Fig. 2)。

分類体系

Hubbs and Potter (1971) は、“The Biology of Lampreys” の中で、現存するヤツメウナギ類の有効種として1目3科9属31種を挙げている。しかし、それ以前およびそれ以降今日に至るまで、科、属および種の各ランクにおける分類体系は決して不動のものではなかった。その最たる理由は、形態的多様性に乏しいヤツメウナギ類において、形態形質のみに頼った分類が試みられてきたことにある。それと同時に、分割主義あるいは統合主義といった分類学的哲学が研究者により異なったためでもある。そこで本章では、ランクごとに分類体系の変遷とその問題点を示したい。

科以上のカテゴリー

現存するヤツメウナギ類が一つの目 (ヤツメウナギ目: Petromyzontiformes) にまとめられることは、これまで一致した見解である (Hubbs and Potter, 1971; Holcık, 1986; Nelson, 1994)。しかし、ヤツメウナギ目内における科あるいは亜科のランク分け

には、これまで諸説提唱されてきた。

ヤツメウナギ目内の高次分類は一般に形態学および解剖学的研究に基づいて行われてきたが、北半球に生息するヤツメウナギ類が単一のグループに分類されるという見解は定説になっている (Hubbs and Potter, 1971)。一方、南半球に生息する *Geotria* 属から成るグループと南半球の *Mordacia* 属から成るグループに関しては、両者をまとめて一つのグループとみなす見解も示されてきたが、両者の単系統性が疑問視され (次章を参照)、現在では北半球のグループ、南半球の *Geotria* グループおよび *Mordacia* グループの3者を対等な分類単位と見なす見解が一般に受け入れられている (Hubbs and Potter, 1971)。

これら3グループにおける科あるいは亜科へのランク分けに関して、Potter and Strahan (1968) は3者それぞれが同一科内の亜科に相当すると論じている。これに対し、Whitley (1932) と Hubbs (1947) は各グループの形態的な特異性から、3者がそれぞれ独立した科に相当すると見なした。その後、Hubbs and Potter (1971) は既往の知見に加えて、成熟に伴う形態変化や産卵時期の行動様式の違い、さらにヘモグロビンの電気泳動パターン (Potter and Nicol, 1968) および染色体数 (Potter and Robinson, 1971) に基づき、3者がそれぞれ独立した科 (Petromyzontidae, Geotriidae および Mordaciidae) に相当すると結論づけた。さらに Potter (1986) は、外部形態、歯列、内分泌器官の構造および染色体に関する報告および独自の新情報から、3者をそれぞれ独立した科として扱うことを妥当とみなした。これらの見解は概ね受け入れられてきた (Potter, 1980; Holcık, 1986 など)。しかし、Bailey (1980) は分類学的検討が十分なされていないとする見解に立脚して、ヤツメウナギ類を1科3亜科 (Petromyzontinae, Geotriinae および Mordaciinae) に分類すべきであると主張した。これを踏襲して、Nelson (1994) もヤツメウナギ類を1科3亜科として扱っている。

一方、北半球の Petromyzontidae 科あるいは Petromyzontinae 亜科をさらに細分化して扱うこともある。例えば、Petromyzontidae 科は Petromyzontinae 亜科 (*Ichthyomyzon* 属, *Petromyzon* 属および *Caspiomyzon* 属), Entospheninae 亜科 (*Entosphenus* 属と *Tetrapleurodon* 属) および Lampetrinae 亜科 (*Lampetra* 属, *Lethenteron* 属および *Eudontomyzon* 属) の3亜科に分類された (Vladykov, 1972; Vladykov and Kott, 1976, 1979b; Hardisty, 1986)。しか

し、Hubbs and Potter (1971) および Potter (1980) は *Entosphenus* (上記分類では Entospheninae 亜科) を *Lampetra* 属 (同 Lampetrinae 亜科) の亜属として扱っており、上記の分類体系とは全く見解が異なる。この両者の見解を包括する分類体系として、Bailey (1980, 1982) は北半球のヤツメウナギ類 (彼らは Petromyzontinae 亜科としている) を2つのグループ、すなわち Petromyzontini 族 (上記の Petromyzontinae 亜科と一致) と Lampetrini 族 (上記の Entospheninae 亜科と Lampetrinae 亜科を含む) に分ける概念を提唱した。この概念は Nelson (1994) に受け入れられたが、決して異論がないわけではない (Vladykov and Kott, 1982a など)。

属・亜属のランク

ヤツメウナギ類において、種を属あるいは亜属へ配属させる際には、主に成体の口盤上における

歯の形状および配列が重視され、このほかに体色、背鰭の形状および口盤の大きさも分類形質として用いられてきた (Hubbs and Potter, 1971)。

北半球に生息するヤツメウナギ類における属・亜属名の変遷を、近年用いられている名称が出そろった Creaser and Hubbs (1922) 以降について Table 1 に示す。ここに示すような属・亜属ランクの分類における混乱は、これらのランクの定義そのものが存在しないためにもたらされたものである。現代の分類学においては、種・亜種ランクの決定には (研究者によって見解が異なるにせよ) 様々な定義 (種概念) が提唱されている (馬渡, 1994; Futuyma, 1998)。その一方、種より上のカテゴリー (種超カテゴリー) の決定においては、種・亜種ランクにおける定義のようなものはなく、各研究者が形質を独自に重みづけることによりランクの決定が行われている (馬渡, 1994)。

Bailey (1980) はヤツメウナギ類における分類の

Table 1. Historical changes of the genus and subgenus (in parentheses) names used for the northern hemisphere lampreys by some recent authors

Creaser and Hubbs (1922)	Berg (1931)	Hubbs and Potter (1971)	Vladykov and Kott (1979b)	Bailey (1980)
<i>Ichthyomyzon</i>	<i>Ichthyomyzon</i>	<i>Ichthyomyzon</i>	<i>Ichthyomyzon</i>	—
<i>Petromyzon</i> (<i>Petromyzon</i>)	<i>Petromyzon</i>	<i>Petromyzon</i>	<i>Petromyzon</i>	—
<i>Petromyzon</i> (<i>Caspiomyzon</i>)	<i>Caspiomyzon</i>	<i>Caspiomyzon</i>	<i>Caspiomyzon</i>	—
<i>Entosphenus</i> (<i>Entosphenus</i>)	<i>Entosphenus</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Entosphenus</i>)	<i>Entosphenus</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Entosphenus</i>)
<i>Entosphenus</i> (<i>Tetrapleurodon</i>)	—	<i>Tetrapleurodon</i>	<i>Tetrapleurodon</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Tetrapleurodon</i>)
<i>Lampetra</i> (<i>Lampetra</i>)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lampetra</i> (<i>Lampetra</i>)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lampetra</i> (<i>Lampetra</i>)
<i>Lampetra</i> (<i>Okkelbergia</i>)	—	<i>Okkelbergia</i>	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lampetra</i> (<i>Okkelbergia</i>)
<i>Entosphenus</i> (<i>Lethenteron</i>)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lampetra</i> (<i>Lethenteron</i>)	<i>Lethenteron</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Lethenteron</i>)
<i>Petromyzon</i> (<i>Eudontomyzon</i>)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Eudontomyzon</i>	<i>Eudontomyzon</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Eudontomyzon</i>)

Potter (1980)	Robins et al. (1980)	Hardisty (1986)	Nelson (1994)	Renaud (1997)
<i>Ichthyomyzon</i>	<i>Ichthyomyzon</i>	<i>Ichthyomyzon</i>	<i>Ichthyomyzon</i>	<i>Ichthyomyzon</i>
<i>Petromyzon</i>	<i>Petromyzon</i>	<i>Petromyzon</i>	<i>Petromyzon</i>	<i>Petromyzon</i>
<i>Caspiomyzon</i>	—	<i>Caspiomyzon</i>	<i>Caspiomyzon</i>	<i>Caspiomyzon</i>
<i>Lampetra</i> (<i>Entosphenus</i>)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Entosphenus</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Entosphenus</i>)	<i>Entosphenus</i>
<i>Tetrapleurodon</i>	—	<i>Tetrapleurodon</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Tetrapleurodon</i>)	<i>Tetrapleurodon</i>
<i>Lampetra</i> (<i>Lampetra</i> , in part)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lampetra</i> (<i>Lampetra</i>)	<i>Lampetra</i> (in part)
<i>Lampetra</i> (<i>Lampetra</i> , in part)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lampetra</i> (<i>Okkelbergia</i>)	<i>Lampetra</i> (in part)
<i>Lampetra</i> (<i>Lethenteron</i>)	<i>Lampetra</i> (in part)	<i>Lethenteron</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Lethenteron</i>)	<i>Lethenteron</i>
<i>Eudontomyzon</i>	—	<i>Eudontomyzon</i>	<i>Lampetra</i> (<i>Eudontomyzon</i>)	<i>Eudontomyzon</i>

—: non-description.

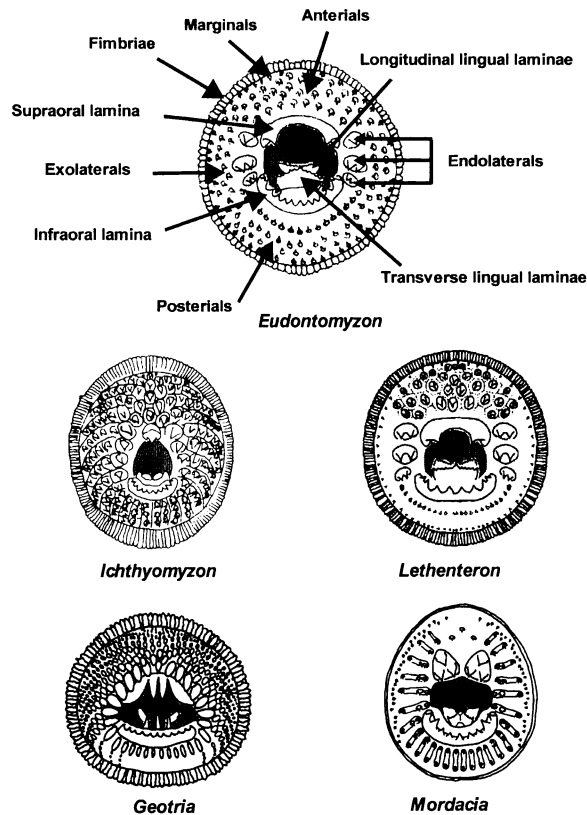


Fig. 2. Schematic diagrams showing the dentition of lamprey, with guide to the terminology used in this paper. Shaded portion indicates the oesophageal opening.

混乱の原因として次の3点を指摘した。すなわち、1) 形質の違いについての評価基準の不一致（不合意）、2) 種やグループ間の系統関係が解明されていないかあるいは解釈が異なること、および3) 分割主義 (splitting) と統合主義 (lumping) という分類学的哲学の違いである。第一の項目については、属・亜属ランクにおける主要な分類形質は歯列であり、具体的には、上口歯盤 (supraoral lamina) の形状 (尖頭の数)、内側唇歯 (endolaterals) の数と形状、上唇歯 (anterials)・外側唇歯 (exolaterals)・下唇歯 (posterials) の数 (密度)、そしてこれらの歯の鋭さが着目点となる (Hubbs and Potter, 1971 など、歯列の名称はFig. 2参照)、しかし、これらの歯列には個体変異 (内側唇歯の尖頭数や上・外側・下唇歯数の違い) や成熟に伴う退化 (鋭さの違い) が認められるため (Hubbs and Potter, 1971 など)、研究者間の形質評価の違いや用いた個体の成熟状態の違いにより分類に混乱がもたらされたと考えられる。

属・亜属ランクの分類を混乱させた2つ目の原

因である系統類縁関係の不確かさに関しては、それが歯列の状態からいわゆる伝統的な手法に基づいて主観的に推察されてきたことに問題があると指摘される (詳細は後述)。そして3つ目の分類学的哲学の違いについては、彼ら自身も認めるように Vladykov and Kott (1979b, 1982a) は分割派で、Bailey (1980, 1982) は統合派であり、それぞれの立場の正当性に関して幾多の議論が成されてきた。また、これらの議論と時を同じくして、アメリカ魚類学会 (American Fisheries Society) により、学名・用語に関する基準が提唱された (Robins et al., 1980)。しかし、この提案はヤツメウナギ類の分類では実態に即していないと考える研究者も多く、再検討の必要性が指摘されている (Beamish, 1982 など)。

一方、南半球に生息するヤツメウナギ類のうち、Geotriidae科には *Macrophthalmia* 属、*Velasia* 属および *Exomegas* 属など、いくつかの属が提唱されてきた (Hubbs and Potter, 1971; Nelson, 1994)。しかし、いずれもある特定の成長段階の個体 (上記そ

れぞれ、変態直後、産卵遡上および成熟途中の個体)に基づいて提唱されたものであり、Hubbs and Potter (1971)により*Geotria*属にまとめられて以降、本属のみが認められている。同様に、Mordaciidae科においても*Mordacia*属と*Caragola*属が提唱されたが、両属はその後に*Mordacia*属の1属にまとめられ、今日に至っている (Hubbs and Potter, 1971; Potter, 1980)。

種・亜種ランク

南北両半球に生息するヤツメウナギ類全体の種・亜種を整理した Hubbs and Potter (1971) は、有効種として31種を認めている。その後、Potter (1980)は39種を、そしてNelson (1994)は41種(近年に絶滅が確認された種も含む)をそれぞれ認めている。ただしNelson (1994)では、属内の種数は示されているが、種名(種小名)は明記されておらず、どの種が有効であるかは不明である。最近では、北半球に生息するヤツメウナギ類に限るが、Renaud (1997)が種名(種小名)を明記して、34種を掲載した。彼の見解は Eschmeyer (1998)により編集された“Catalog of Fishes”のそれとも概ね適合しておりその妥当性が伺える。ただし、Kottelat (1997)は *Lethenteron japonicum* に対し、*L. camtschaticum*が先取権を持つと主張し、Eschmeyer (1998)も *Lethenteron japonicum* に *L. camtschaticum* を採用している。しかし、二名法で記載されていないという理由により今日まで用いられることが少なく(Holcík, 1986)、本論文においても *L. japonicum* を採用した。一方、南半球のヤツメウナギ類として、Hubbs and Potter (1971)、Potter (1980, 1986) および Nelson (1994) のいずれによっても4種の存在が認められている。以上のことから、現存するヤツメウナギ類の有効種は北半球に34種、南半球に4種で、合計38種であると判断される (Table 2)。

これまでの分類体系の変遷には、研究者間による意見の相違が少なからず認められる。例えば、Potter (1980)以降に限っても種の異同に関する多くの論文が発表されている (Beamish, 1982; Vladykov and Kott, 1982a; Vladykov et al., 1982; Iwata et al., 1985; Holcík and Renaud, 1986; Renaud and Holcík, 1988など)。分類体系にこのような混乱を生じさせる原因として、Bailey (1980)の指摘を前節で紹介した。しかしその根元には、分類形質として主に用いられる形態形質(外部および内部形

態)の多様性がヤツメウナギ類では硬骨魚類に比べて低いことに起因する難点が存在すると考えられる。すなわち、ほとんどの分類形質においてその計測値が近縁な種間では重複するのである (Hubbs and Potter, 1971)。このことは、約2億8千万年前に生息していたと考えられるヤツメウナギ類の化石 (*Mayomyzon pieckoensis*)の主要な形態的特徴が、現存種のそれと極めて類似していることにも表れている (Bardack and Zangerl, 1971)。

そこで、近年にヤツメウナギ類の種分類に対し有効性が指摘されている分類形質について紹介する。ヤツメウナギ類における種分類では、歯列、筋節数、体各部のプロポーシオン、そして成熟時の全長などの形質が従来用いられてきた (Hubbs and Potter, 1971)。後述するように、ヤツメウナギ類には、同一地域に生息し形態的特徴が類似する寄生性種と非寄生性種からなる種群(サテライト種群)が存在する。そしてこれらの種群では、上記したほとんどの形質において種間で値の重複が認められるため、種判別が難しい。しかし、アンモシーテス幼生雌個体の持つ卵母細胞数が一般に寄生性種と非寄生性種間で異なること、および成熟時には非寄生性種に比べて寄生性種の方が大型になることにより、両者の識別(種判別)が可能であると報告されている (Hubbs and Potter, 1971; Vladykov and Kott, 1979b)。

近年、Vladykov and Kott (1982b)と Kott et al. (1988)は、北半球に生息するヤツメウナギ類の非寄生性種の分類に関して、成熟雄個体の生殖突起(urogenital papilla)の長さが有効な形質であると報告している。また、内鬚(velar tentacles)の形状やその触糸の数は幾つかの記載論文で示されており、北半球に生息するヤツメウナギ類の分類形質としてその有効性が指摘されている (Vladykov and Kott, 1976, 1979a; Vladykov et al., 1982; Hardisty, 1986; Salewski et al., 1996など)。さらに、これまで個別に比較されてきた体各部のプロポーシオンについても、主成分分析法を用いると、*Entosphenus macrostoma*(原著では*Lampetra*属)の記載論文 (Beamish, 1982)、およびメキシコ産 *Tetrapleurodon* 属2種の形態比較 (Lyons et al., 1996)で示されたように有効であることが明らかになっている。

上述した分類形質は、主に変態後の個体を対象としているため、アンモシーテス幼生の種判別には支障を来す場合が多かった。これに対し、Richards et al. (1982)は、カナダ西部に生息するヤツメウナギ類 (*Entosphenus tridentatus*, *E. macros-*

toma, *Lampetra richardsoni* および *L. ayresi*) のアンモシーテス幼生について、頭部、尾部および口腔内における黒色素胞の分布パターンに基づく種判別を試み、それらの形質が従来用いられている筋節数や体各部のプロポーシヨンよりアンモシーテ

ス幼生の段階における種判別に有効であると指摘している。

以上の形態学的方法に加えて、近年では生化学的および遺伝学的手法を用いて種判別を行った研究がいくつか報告されている。Potter and Nicol

Table 2. List of presently-living lamprey species with reference to life-history patterns and distributions. Taxonomic status is used mainly according to Renaud (1997)

Species	Parasitism	Diadromous ¹	Satellite species ²	Distribution	
<i>Ichthyomyzon unicuspis</i>	Hubbs and Trautman, 1937	yes	C	1	North-eastern America
<i>fossor</i>	Reighard and Cummins, 1916	no	D	1	North-eastern America
<i>castaneus</i>	Girard, 1858	yes	C	2	North-eastern America
<i>gagei</i>	Hubbs and Trautman, 1937	no	D	2	North-eastern America
<i>bdellium</i>	Jordan, 1885	yes	C	3	Ohio River
<i>greeleyi</i>	Hubbs and Trautman, 1937	no	D	3	Ohio River
<i>Petromyzon marinus</i>	Linnaeus, 1758	yes	A, B, C		Northern America and Europe
<i>Caspiomyzon wagneri</i>	(Kessler, 1870)	yes	A		Basin of the Caspian Sea
<i>Entosphenus tridentatus</i>	(Richardson, 1836)	yes	A, B, C	4	North-western America and Eurasia
<i>similis</i>	Vladykov and Kott, 1979	yes	C		North-western America and Eurasia
<i>minus</i>	(Bond and Kan, 1973)	yes	C		Milar lake, Oregon
<i>lethophagus</i>	Hubbs, 1971	no	D	4	North-western America and Eurasia
<i>folletti</i>	Vladykov and Kott, 1976	no	D		North-western America and Eurasia
<i>hubbsi</i>	Vladykov and Kott, 1976	no	D		North-western America and Eurasia
<i>macrostomus</i>	(Beamish, 1982)	yes	C		North-western America and Eurasia
<i>Tetrapleurodon spadiceus</i>	(Bean, 1887)	yes	B, C	5	Mexico
<i>geminis</i>	Alvarez, 1966	no	D	5	Mexico
<i>Lampetra fluviatilis</i>	(Linnaeus, 1758)	yes	A, B, C	6	Western Europe
<i>planeri</i>	(Bloch, 1784)	no	D	6	Western Europe
<i>ayresi</i>	(Gunther, 1870)	yes	A	7	North-western America and Eurasia
<i>richardsoni</i>	Vladykov and Follet, 1965	no	D	7	North-western America and Eurasia
<i>aepyptera</i>	(Abbott, 1860)	no	D	7	Ohio River
<i>pacifica</i>	Vladykov, 1973	no	D	7	North-western America and Eurasia
<i>lanceolata</i>	Kux and Steiner, 1972	no	D		South of Black Sea
<i>Lethenteron japonicum</i>	(Martens, 1868)	yes	A	8, 9, 10?	North-western America and Eurasia
<i>kessleri</i>	(Anikin, 1905)	no	D	8	Eurasia
<i>reissneri</i>	(Dybowski, 1869)	no	D	8	Eurasia
<i>alaskense</i>	Vladykov and Kott, 1977	no	D	9	North-western America
<i>appendix</i>	(Dekay, 1842)	no	D		North-eastern America
<i>zanandreae</i>	(Vladykov, 1955)	no	D	10?	Northern Italy
<i>Eudontomyzon danfordi</i>	Regan, 1911	yes	C	11	Danube basin
<i>mariae</i>	(Berg, 1931)	no	D	11	Eastern Europe
<i>hellenicus</i>	Vladykov et al., 1982	no	D		South-eastern Europe
<i>morii</i>	Berg, 1931	yes?	C		Korean Peninsula
<i>Geotria australis</i>	Gray, 1851	yes	A		Australia, New Zealand, Chile and Argentina
<i>Mordacia mordax</i>	(Richardson, 1846)	yes	A	12	Australia and Tasmania
<i>praecox</i>	Potter, 1968	no	D	12	Australia
<i>lapicida</i>	(Gray, 1851)	yes	A		Southern America

¹ A: anadromous, B: lacustrine, C: potadromous, D: non-diadromous.

² Satellite species are consistent with species indicated by same number, as shown in Vladykov and Kott (1979b) and Potter (1980).

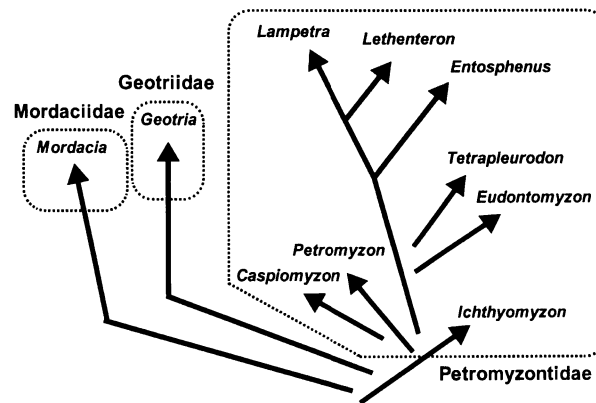


Fig. 3. Phylogenetic scheme of the evolution of lampreys (modified after Hubbs and Potter, 1971).

(1968) はヘモグロビンの電気泳動パターンの違いにより、南半球に生息するヤツメウナギ類の *Mordacia mordax* と *M. praecox* の判別が可能であることを示した。また、アロザイム (Beamish and Whithler, 1986; Yamazaki and Goto, 1996, 1998) およびミトコンドリア DNA (Tagliavini et al., 1994, 1996) を遺伝的指標として用いた種判別の試みも行われている。特にアロザイム解析により明らかにされたスナヤツメ二型の事例 (Yamazaki and Goto, 1996 など) に関しては後に詳述する。

近年、形態形質のみを用いたヤツメウナギ類の分類の限界 (Bailey, 1980; Kottelat, 1997 など)、および研究者の個人的な見解に基づく分類手法の問題性が指摘されている (Vladykov and Kott, 1982a)。そこで今後のヤツメウナギ類における種・亜種ランクの認識については、Bailey (1980) が指摘したように、生態的特性を明らかにすることが必要であると考えられる。また同時に、スナヤツメ二型の研究例 (Yamazaki and Goto, 1996, 1997) が示すように、遺伝学的特性に着目することが有効であろう。

系 統 関 係

系統関係は、Hubbs (1925) の説を原案として、“The Biology of Lampreys” の中で Hubbs and Potter (1971) によって歯列に基づいて示された (Fig. 3)。それ以降、属・亜属ランクの扱いが多少変更されたことを除いて、その系統関係が支持されてきた (Potter, 1980, 1986; Hardisty, 1986)。また、近年の分子系統学的手法の発展に伴い、徐々にではあるが、ヤツメウナギ類においてもこの手法を用いた解析が行われるようになってきた。本章では、南

北両半球における属間の系統関係、および近年幾つか報告されている属内種間の系統関係を紹介したい。

北半球のヤツメウナギ類

Hubbs and Potter (1971) は系統関係を論じる上で、北半球に生息するヤツメウナギ類を大きく3つのグループ (便宜的にグループ A, B, C と呼ぶ) に分けている。そのうち、*Ichthyomyzon* 属、*Petromyzon* 属および *Caspiomyzon* 属から成るグループ A は、最も原始的な分類群と見なされた。その理由としては、これら3属における歯列の特徴が、上唇歯、内・外側唇歯および下唇歯が口腔開口部を中心に翼を広げた様に配置されていること、および上口歯板が上記の各唇歯における歯と類似し、他属で認められるような幅の広い形状を呈さないことで共通するためであるとされている (Fig. 2; Hubbs and Potter, 1971 など)。そして、3属の中では *Ichthyomyzon* 属が最も原始的な属であり、本属に類似した歯列を示す *Petromyzon* 属および *Caspiomyzon* 属を前者から派生したグループであるとす。この *Ichthyomyzon* 属が最も原始的なグループであるとする根拠には、翼状に並ぶ歯がすべて単尖頭で単調な歯列を持つことが挙げられている (Hubbs and Potter, 1971)。また、ほとんどのヤツメウナギ類が二基の背鰭を有するのに対し、*Ichthyomyzon* 属のみ背鰭が一基であること、および多くの遺存種の生息が報告されているミシシッピ川流域にはヤツメウナギ類では本属のみが生息する事実もその根拠とされている (Hubbs and Potter, 1971; Hardisty, 1986)。

上述した *Ichthyomyzon* 属, *Petromyzon* 属および *Caspiomyzon* 属の3属(グループA)を除く北半球のヤツメウナギ類は, 大きく2つのグループ(BとC)に分けられ, いずれのグループも前記の3属に比べて新しい時代に派生した分類群であると考えられている(Hubbs and Potter, 1971; Potter, 1980; Hardisty, 1986). グループBは *Eudontomyzon* 属と *Tetrapleurodon* 属から成る. このグループにおける歯列の特徴を見ると, グループAに比べて上口歯板および内側唇歯が大型化している. また, 上唇歯, 外側唇歯および下唇歯における歯は小型化するが, これらの歯列が翼状に並ぶ特徴は保持されている. もう一つのグループCには, *Entosphenus* 属, *Lethenteron* 属および *Lampetra* 属が含まれ, 本グループにおいても, 上口歯板および内側唇歯の顕著な大型化が認められる(Fig. 2). また, 内側唇歯を除いた各唇歯では歯数が減少し, 上唇歯のみが翼状の配列を保持する.

以上に述べた3つのグループは, 見解によって亜科あるいは族として扱われることもある. しかし, 前章の科以上のカテゴリーの節で述べたとおり, グループBとCの分類には異論がある. それは, *Entosphenus* 属と *Tetrapleurodon* 属から成るグループと, *Lampetra* 属, *Lethenteron* 属および *Eudontomyzon* 属から成るグループをそれぞれ単系統群とする見解である(Vladykov and Follet, 1967; Vladykov and Kott, 1979bなど). このような違いの主な原因は, 不連続性を明確に示さない歯列を形質に用いて系統関係を推定しているためであると考えられる. また, Hubbs and Potter (1971) 自身によっても, 必ずしも各グループの単系統性が示されてるわけではない. これらから, ヤツメウナギ類における属間の系統関係は未だ明らかにされていないのが現状と言えよう.

南半球のヤツメウナギ類

南半球に生息する *Geotria* 属と *Mordacia* 属には, 口盤状の歯列が翼状に並ぶ特徴が共通して認められる(Fig. 2). この特徴は, 北半球において最も原始的なグループと考えられている *Ichthyomyzon* 属を含むグループAの特徴と一致する(Hubbs and Potter, 1971; Potter, 1986). こうした事例から, Hubbs and Potter (1971) は, 現存するヤツメウナギ類の祖先グループは翼状に並ぶ歯列を有したであろうと推察した. しかし, *Geotria* 属と *Mordacia* 属はそれぞれ北半球のヤツメウナギ類と比べて極め

て特殊化した歯列も持っている(Fig. 2; Hubbs and Potter, 1971; Potter, 1986). すなわち, *Geotria* 属は, 上・側・下唇歯各域に丸みを帯びた歯を有する点では *Caspiomyzon* 属に類似するが, 上口歯板の両端がへら状に発達し transverse lingual lamina が三又状を呈する点は特異である(Fig. 2). 一方の *Mordacia* 属では, 上口歯板が2基に分かれ, 上・側・下唇歯各域には複数の尖頭を持ち, 基底部が伸張した歯が口腔開口部の周りに放射状に並ぶ. このほかに, 内分泌器官の構造や配置においても, *Geotria* 属と *Mordacia* 属はそれぞれ北半球のヤツメウナギ類と比較して著しい特殊化が認められている(Potter, 1986). このような特殊化した形質を有する *Geotria* 属と *Mordacia* 属が, 北半球のヤツメウナギ類とどのような系統関係にあるのかは, 形態形質の情報だけでは解析が困難である.

ヤツメウナギ類の系統関係は核型からも論じられている. しかし, その染色体がほかの魚類と比べて微小であり, 鮮明な染色体像を得ることが困難であったため, 同種内においてすら染色体数が大きく異なる報告も認められ, 混乱が続いていた(Potter and Robinson, 1971). そこで, Potter and Robinson (1981) はエアードライ法により得られた情報のみを採用し, 系統関係を推定した. それによると, 北半球に生息するヤツメウナギ類(*Petromyzontidae* 科, $2n = \text{ca. } 160\text{--}175$) に比べ, 南半球の *Geotria* 属(*Geotriidae* 科, $2n = 174\text{--}184$) は染色体数がやや多く, いずれも端部接合型染色体を多く持つ. 一方, 両者に比べて *Mordacia* 属(*Mordaciidae* 科, $2n = 76$) では遥かに少ない染色体数を示し, 中部および次中部接合型染色体が卓越する. 以上の結果より, *Mordacia* 属が示す核型は染色体融合の結果であり, ほかのヤツメウナギ類と類似した核型を持った祖先グループから派生したものであると考えられる(Potter and Robinson, 1981; Potter, 1986).

以上に示したように, *Geotria* 属と *Mordacia* 属がそれぞれ顕著に特殊化した形質を有することから, ヤツメウナギ類全体でみても, *Ichthyomyzon* 属を含むグループが最も祖先グループに近く, それら祖先グループから *Geotria* 属と *Mordacia* 属がそれぞれ異なる時代に独立に起源したと考えられている(Hubbs and Potter, 1971; Potter, 1980, 1986). ここで示された系統仮説のうち, *Geotria* 属と *Mordacia* 属の独立起源に関しては, 形態的特徴や核型から判断すると妥当であると考えられるが, グループおよび属間の祖先・子孫関係などには疑問

も残る。そのため今後分子遺伝学的なアプローチにより、この仮説が検証されることが期待される。

属内の系統関係

ヤツメウナギ類における属内種間の系統関係として、Vladykov and Kott (1979b) はサテライト種群という概念を提唱し、その種群内における種間の系統関係を筋節数に基づいて論じている。サテライト種群とは、1つの寄生性種と、1つあるいは複数の非寄生性種から構成され、前者から後者が派生したとする考えを前提とする（詳細は種分化の章を参照）。Vladykov and Kott (1979b) はそれらの種群において、寄生性種に近い値の筋節数を有する非寄生性種ほど寄生性種と近縁な類縁関係にあると考えた。また、寄生性種に比べてより少数かつ短い内鬚を持つ、あるいは異所的な分布を示す非寄生性種ほど遠縁な関係にあると考えた (Vladykov and Kott, 1979b)。

上述の報告のほか、属内の系統関係としては、核型 (Potter and Robinson, 1971) やアミノ酸組成 (Carlson, 1961) に基づく検討も試みられたが、明確な結論は下されておらず、より詳細な系統関係については次の分子系統に関する研究を待つしかない (Hubbs and Potter, 1971 も参照)。

分子系統

これまで述べてきたように、ヤツメウナギ類では分類に用いることができる形態形質およびその変異性に乏しく、多くの魚類で行われているように、多数の形態形質を調べ、それを分岐分類学的手法に基づいて系統推定を行うことは困難な状況にある。また、これまでの報告では、祖先・子孫関係の推定において、例えば単純な歯列から複雑なものへ進化したとみなされるなど (Hubbs and Potter, 1971)、極性決定の客観性に欠けていたことも否めない。そこで、ヤツメウナギ類の系統関係を明らかにするために、近年その有効性および重要性が指摘されている分子遺伝学的アプローチ (西田, 1999) が必要である。

遺伝学的アプローチによる系統関係の研究は、これまで幾つかのヤツメウナギグループで行われてきた。例えば、アロザイム解析に基づいた研究としては、カナダ西部に生息するヤツメウナギ類 (Beamish and Withler, 1986) や極東域のカワヤツメ属 (Yamazaki and Goto, 1998) について報告されている (後者の事例については後章で詳述する)。ま

た、Tagliavini et al. (1994, 1996) は、イタリアに生息するヤツメウナギ類 (*Lethenteron zanandreaei* と *Lampetra planeri*) の系統関係を、ミトコンドリア DNA (mtDNA) の塩基配列データに基づいて推定している。これら2種に *Eudontomyzon mariae* と北米東部の河川から採集されたウミヤツメ *Petromyzon marinus* を加えて解析した結果、種間の塩基置換数が、硬骨魚類種間のそれと比べて少ないことが示された。そしてこれらの結果から、イタリア東部域 (アドリア海周辺水域) への *Lethenteron* 属および *Lampetra* 属ヤツメウナギ類の侵入が、従来考えられていた中新世中期あるいは後期 (およそ500万年前まで) ではなく、より新しい更新世 (およそ160万年~1万年前) に起きたと結論づけられた (Tagliavini et al., 1994, 1996)。

最近、Docker et al. (1999) は、*Entosphenus* 属5種、*Lampetra* 属4種および *Lethenteron* 属2種 (原著ではいずれも *Lampetra* 属の亜属として扱われている) の系統関係を mtDNA 塩基配列データに基づいて推定した。その結果、*Entosphenus hubbsi* は、ほかの *Entosphenus* 属の種よりも *Lampetra ayresii* および *L. richardsoni* に近縁であることが示された。また、*Lampetra* 属の単系統性が支持されないなど、従来の歯列に基づく属ランクの分類にいくつかの問題点が提示された。ただし、上記3属に属する20種のうち、解析に用いられたのは11種に限られたため、すべての対象種を用いた解析により、その系統関係の解明が待たれるところである。

以上示したように、分子遺伝学的アプローチによって、ヤツメウナギ類の系統関係に関する有益な情報が提示されている。しかし、いずれの報告においても扱っている分類群および地域が限られている。また、対象生物群の分岐時期に合わせて適切な分析対象領域を選ぶ必要があるが (西田, 1999)、上記の研究においてはその検討が十分になされているとは言い難い。系統関係の把握こそが進化プロセスを解析することの基礎となることから、今後、ヤツメウナギ類全体を対象とした系統関係を適切な分析領域を用いた分子遺伝学的手法により解明することが望まれる。

サテライト種群および種分化プロセス

ヤツメウナギ類の種分化プロセスに関する研究は、古くは Hubbs (1925) まで遡ることができる。以来、幾多の議論がなされ今日に至っている。ヤツメウナギ類の種分化仮説として、同一サテライト種群内において、寄生性種から非寄生性種へと

いう分化プロセスが提唱されている。そこでこの章では、まずサテライト種群の概念を示し、次に種分化の方向性、種分化プロセス、非寄生性種の出現、そして生殖的隔離機構に関する事例をいくつか紹介し、最後に種分化に伴う表現型形質の進化について検討する。

サテライト種群

ヤツメウナギ類の種分化プロセスを考える際に、ペア種群 (paired species) あるいはサテライト種群 (satellite species) の概念がよく持ち出される。ペア種群とは、「同一地域に生息する形態的特徴の類似する種群から成り、一方は変態後に寄生生活を行って、その後に成熟する種 (寄生性種) であり、他方は変態直後に成熟して、寄生生活を送らない種である」と定義される (Zanandrea, 1959)。

Zanandrea (1959) はペア種群として6組の種群例を示したが、そのほとんどの場合、寄生性種と非寄生性種が1種ずつから構成されている。それに対し、Vladykov and Kott (1979b) は、*Lethenteron* 属、*Lampetra* 属および *Eudontomyzon* 属ではペア種群の条件を満たすが、寄生性種1種に対し複数の非寄生性種が存在することを指摘した。そこで、寄生性種を幹種 (stem species)、それに対する非寄生性種をサテライト種 (satellite species) とするサテライト種群という概念を提唱した (Vladykov and Kott, 1979b)。また、異なる大陸の双方にまたがって生息している寄生性種の中には、それぞれの大陸で別々の非寄生性種との間でサテライト種群を構成しているものがある。例えば、寄生性のカワヤツメ (*Lethenteron japonicum*) は、ユーラシア大陸では非寄生性のシベリアヤツメおよびスナヤツメ北方型の2種と (Yamazaki and Goto, 1998)、一方北アメリカ大陸では非寄生性の *L. alaskense*、*L. lamoteni* および *L. meridionale* の3種 (ただし、今日では後2者は無効種、Eschmeyer, 1998 参照) とそれぞれ種群を形成している (Vladykov and Kott, 1979b)。Vladykov and Kott (1979b) はこのような寄生性種の重複も含めて延べ9組のサテライト種群を示し、その後 Potter (1980) はさらに3組の種群を追加している (Table 2; ただし、原著ではペア種群と呼んでいる)。このペアあるいはサテライト種群の用語に関しては、Vladykov and Kott (1979b) は寄生性種1種と非寄生性種1種の場合もサテライト種群として認めていることから、一般にはサテライト種群を用いることが妥当であろう。

現生するヤツメウナギ類においては、非寄生性種だけから構成される属は存在せず、すべての属は寄生性種のみ (*Petromyzon* 属、*Caspiomyzon* 属および *Geotria* 属)、あるいは寄生性種と非寄生性種の両方で構成される。ほとんどの場合、同一水系あるいは周辺地域に幹種に相当する寄生性種とサテライト種に当たる非寄生性種が生息するが、一部の非寄生性種では、その幹種に当たる寄生性種が近隣地域に生息しない場合もある (Hardisty and Potter, 1971c; Vladykov and Kott, 1979b, Potter, 1980)。そのような場合、寄生性種は少なくとも非寄生性種を派生させた時期には該当地域に生息していたが、その後に絶滅したか、あるいは気候変動の影響により分布域を変えてしまった (例えば、温暖化による分布範囲の北上) と考えられる (Hardisty and Potter, 1971c; Hardisty, 1986)。

種群内における種分化の方向性

それぞれのサテライト種群内では、寄生性種から非寄生性種へ分化したと考えられている (Hubbs, 1925; Zanandrea, 1959; Hardisty and Potter, 1971c; Vladykov and Kott, 1979b; Potter, 1980; Beamish, 1985; Hardisty, 1986)。その方向性の根拠として、唾液腺 (口腔腺 buccal gland) と腸管内部構造が注目されている。一般に、唾液腺は寄生性種の変態後に形成され、細胞分解・溶解に関わる酵素や溶液を分泌する能力を持つことから、寄生時に宿主の体組織を溶かすなどの重要な役割を果たすと考えられている (Hardisty and Potter, 1971b)。しかし、一部の非寄生性種でも唾液腺を持つことが報告されている (Baxter, 1956)。また腸管内部構造については、変態期以降の寄生性種では腸管内部の粘膜上皮は著しく発達した襞状構造を呈し、寄生生活において摂取した栄養素の吸収や浸透圧調節の機能を有すると考えられている (Battle and Hayashida, 1965; Youson, 1981; Tsuneki and Ouji, 1984b; 山崎, 未発表データ)。そして唾液腺の場合と同様に、このような腸管粘膜上皮の発達した襞状構造は一部の非寄生性種の変態期に観察される (Battle and Hayashida, 1965; Youson, 1981; Tsuneki and Ouji, 1984b; 山崎, 未発表データ)。以上に示した2つの形質のそれぞれは、非寄生性のヤツメウナギ類ではその生活にとって機能的な必要性を有しないことから、寄生性種の遺存形質であると推察される。換言すれば、非寄生性種に認められたこれらの形質状態は、種群における種分化が寄生性種か

ら非寄生性種の方向で起きたことを支持する証拠であると考えられる (Baxter, 1956; Hardisty and Potter, 1971b; Youson, 1981).

このヤツメウナギ類における種分化の方向性については, Hubbs (1925) により最初に提唱されて以来異を唱える研究者は現れず, 盲目的とも言えるほどに支持されてきた. 上述の2つの根拠があるにしても, 今後その確実性を系統学および生物地理学的知見も踏まえた多くの情報で検証する必要があるであろう.

種分化プロセス

“The Biology of Lampreys” が編集された当時, サテライト種の分化の萌芽については, 後述する何らかの要因により, 寄生性・回遊型種の個体群中に非寄生性・河川型個体が直接的に生じるとする考えが有力であった (Hardisty and Potter, 1971c). この直接派生プロセスの仮説は, いずれも現存の寄生性種と非寄生性種間における生活史パターン (幼生や成体の期間) あるいは生殖腺の発達状況からの推察であったため (Hardisty and Potter, 1971c), 本仮説の直接的という点に対して異議を唱える研究者も少なくなかった (Beamish, 1985 など). しかし, その具体的な事例として, カワヤツメで生活史多型の出現が最近報告され (Iwata and Hamada, 1986; Yamazaki et al., 1998), 本プロセスの信憑性が高まった.

本種分化プロセスでは, まず寄生性・回遊型個体群内に非寄生性・河川型の雌雄個体が出現する. 変態直後に成熟した後者の個体は, 通常その後の成長が削除されるため, 前者に比べて成熟時の体サイズが小型化 (矮小化) する. この段階では, 大型 (通常) 成熟の寄生性・回遊型個体群内に矮小成熟の非寄生性・河川型個体が共存することになる. しかし, ヤツメウナギ類には生殖的隔離機構の一つとして体サイズ依存の同類交配がある (詳細は後述). この機構が厳密に働くとすれば, 大型個体と矮小個体それぞれの間でのみ産卵が成立する. そのため, 仮に両者の産卵が同所的に行われたとしても, 両型間に遺伝子交流が生じず, 生殖的に隔離された二つの個体群 (種) が成立することになる. すなわち, この種分化プロセスは同所的種分化の可能性を示している. 同所的種分化の可能性の具体的な事例は宿主特異性を示す昆虫類で報告されてきた (Mayr and Ashlock, 1991; Futuyama, 1998). また魚類では, ベニザケ類 (Ricker,

1940, 1959; Foote and Larkin, 1988; Foote et al., 1989; Wood and Foote, 1996), およびイトヨ類 (Schluter, 1998 など) における同所的種分化の可能性が示唆されている. しかし, 同所的種分化においては, 分岐したグループ間における生殖的隔離の確立が困難であるとの指摘が多い (Futuyma, 1998). ヤツメウナギ類においても, 産卵群に小型のサテライト雄が加わる事例が報告されている (Malmqvist, 1983 など). このようなサテライト個体が存在する場合, 大型グループと小型グループ間にはバイパス的に遺伝子交流が生じるため, グループの分岐は起こらない. この場合, 同所的種分化が起こり得たか否かは疑問である. その一方, 寄生性・回遊型個体と非寄生性・河川型個体の遭遇が妨げられる状況が生じた場合, 両者の分岐はより起こりやすくなる. 遭遇を妨げる要因としては, 河川における物理的な障壁 (滝など) の出現や, 気候変動による海洋における回遊範囲の変動などが考えられる. そして, 寄生性・回遊型個体と非寄生性・河川型個体の遭遇が妨げられている期間に, 両者間に十分な遺伝的分化が進むと, その後両者が再び遭遇する機会を得ても, 体サイズ依存の同類交配, 種特異的な産卵行動や認知機構により生殖的隔離が強化され, 両者間での交配は起こらない. そのため, 両者はそれぞれ独立した存在 (種) として成立するであろう.

これに対し, 非寄生性・河川型種が生じる過程において, 中間段階を経ると考える研究者も少なくない. Zanandrea (1959) はドナウ川水系に生息するヤツメウナギ類を例に, 種分化のプロセスを以下のように説明した. まず, 支流で幼生期を過ごし, 変態後本流へ回遊し寄生生活を行う種が存在する. 次に種分化の途中段階として, この種の一部の個体群が寄生生活を保持しながらも, 本流への回遊を止める. 最後に, この回遊を停止した個体群は変態後に寄生生活をせずに繁殖する生活様式を獲得する, というプロセスである. そして Zanandrea (1959) は, ここでいう途中段階の事例として, ドナウ川に生息する *Eudontomyzon danfordi* を挙げ, この種から非寄生性種の *E. d. vladikovii* (ただし今日では *E. mariae* のシノニム; Holcik and Renaud, 1986 など) が派生したと論じている.

また Beamish (1985, 1987) も, 一部の非寄生性種は, 寄生性・遡河回遊型種から直接派生するのではなく, 中間的な寄生性・河川型の段階を経て進化すると考えた. 彼は, カナダ・バンクーバー

島の Morrison Creek に生息する非寄生性種 *Lampetra richardsoni* に変異型 (*L. r. var. marifuga*) の存在を認めた。この変異型は、同一地点に生息する非寄生型とは異なって変態後に銀毛し、機能的な腸管と著しく発達した歯列をもつ (Youson and Beamish, 1991)。また飼育条件下では、非寄生型に比べて変態後1年間長く生存し、寄生性の生活を営み (Beamish, 1985; Beamish and Withler, 1986)、成体における腸管および造血組織などの組織学的構造にも顕著な違いが認められたという (Youson and Beamish, 1991)。これら多型の遺伝的特徴を調べた結果、同一地点に生息する非寄生型と変異型間では遺伝的差異が認められず、両者間では遺伝子交流が起きていると推察された (Beamish and Withler, 1986)。また、*L. richardsoni* は寄生性種 *L. ayresi* とサテライト種群を構成するが (Vladykov and Kott, 1979b)、後者は Morrison Creek には生息せず、*L. r. var. marifuga* は少なくとも1977年から生息が確認されている。したがって、近年の両者の自然交雑により *L. r. var. marifuga* が出現したとは考え難い (Beamish, 1987)。以上の結果から、Morrison Creek における非寄生性の *L. richardsoni* と寄生性の *L. r. var. marifuga* は単一個体群から生じていると考えられ、先の種分化仮説を支持する事例とみなされた (Beamish, 1987)。

しかし、本個体群においては、非寄生型では生殖腺が正常に発達するのに対し、寄生型は偏った性比と生殖腺の異常な発達を示すことから、非寄生型がこの個体群における本来の(祖先的な)生活様式であると彼自身考えている (Beamish, 1985; Beamish and Withler, 1986 など)。それゆえ、非寄生性種が寄生性の変異型を派生させたことになり、Beamish (1985, 1987) 自身が採用している種分化プロセスとは相反することになるが、残念ながらこの矛盾については彼は何ら言及していない。これらの事例から判断すると、従来とは反対方向の、非寄生性種から寄生性種へという種分化の方向性が存在する可能性も考えられ、今後その検討も必要であろう。

これらのほかに、種分化過程における中間型の事例として、寄生性・回遊型種 *Lampetra fluviatilis* において、変態後に短期間(1年間程度)の寄生・回遊を行い、小型で成熟する *praecox* 型 (*Lampetra fluviatilis* f. *praecox*) が古くから知られている (Berg, 1931; Abou-Seedo and Potter, 1979; Holcık, 1986)。また、Morris (1989) も *L. fluviatilis* に寄生性・河川型の矮小成熟型個体の存在を報告している。You-

son and Beamish (1991) はこのほかにも幾つかの事例を紹介しており、主流を占めていた寄生性・回遊型から非寄生性・河川型が直接派生したとする従来の仮説よりも、中間型を介したプロセスの方が具体的な事例が多いため、ヤツメウナギ類の種分化においては後者のプロセスがむしろ主流であると考えている。ただし、種分化プロセスが論じられているのはヤツメウナギ類では一部のグループに限られており、今後ほかのグループに関してもいずれのプロセスが採用されるかを解明する必要があるだろう。

非寄生性種の出現要因

非寄生性種の出現を促す生理学的要因として、Zanandrea (1959) は下垂体前葉領域の作用(異常)により、幼生期における生殖腺の成熟が促進されることを挙げている。このプロセスは、非寄生性種において成熟までの期間が短縮されることから、プロジェネシス現象であると指摘されている (Zanandrea, 1959; Hardisty and Potter, 1971c)。また、通常より発達した生殖腺を持つ幼生個体が報告されているが (Hardisty and Potter, 1971c; Vladykov, 1985)、本個体が幼形発生を示した個体であるか否かについては異論もある (Vladykov, 1985)。

一方、寄生性種において幼生期間が延長し、その間の十分な栄養により体サイズの伸張と生殖腺の発育が進み、変態後の栄養(寄生)の必要性が次第に減少する、すなわちネオテニー現象を示す事例もある (Hardisty and Potter, 1971c; Vladykov and Kott, 1979b; Hardisty, 1986)。このような事例として、寄生性の *Lampetra fluviatilis* と非寄生性の *L. planeri* からなる種群において、体長頻度分布による年齢推定ではあるが、後者の方が前者より1から2年間長く幼生期を過ごすことが示されている (Hardisty and Huggins, 1970; Hardisty and Potter, 1971a, b)。また、Vladykov and Kott (1979b) は、すべてのサテライト種群内で寄生性種に比べ非寄生性種における幼生期の延長が起きていると予測した。同様に Hardisty (1986) は、一般に同一種群内では非寄生性種の方が大きな体サイズで変態すると述べている。しかし、日本列島に生息するカワヤツメ属種群においては、種間で明確な差がないか、あるいは逆に寄生性種のカワヤツメにおいて幼生期間の延長と変態体サイズの大型化が認められる (Iwata et al., 1985; 山崎, 未発表データ)。

このほか、宿主の欠乏による寄生生活の停止や、