

氷河作用による地形や水系の変動あるいは近年の人為的な汚染やダム建設などによる回遊の阻止による陸封化が、非寄生性種を進化させる重要な物理的要因であると考えられている (Zanandrea, 1959; Hardisty and Potter, 1971c; Hardisty, 1986). しかし、ダム建設による影響に関しては疑問が投げかけられている (Beamish and Northcote, 1989). というのは、ダム建設により陸封化された *Entosphenus tridentatus* 個体群について、その個体群動態を調査した結果、年を追うごとに宿主への寄生は希になるとともに、幼生の生息も確認されなくなった。この結果は、本個体群の生活様式が従来の寄生性・回遊型から寄生性・淡水型へ移行したが、成熟までは生存できなかったことを意味し、従来言われてきたような急速な陸封化は起こらないことを示唆する (Beamish and Northcote, 1989).

以上に述べてきた非寄生性種の出現要因は、いずれも前節で示した直接派生による種分化プロセスを支持する事例として報告されている。これに対し、Beamish (1985) は、寄生性・回遊型から非寄生性・河川型が出現する過程においては、回遊や寄生に対する本能の喪失、海水中における浸透圧調節能の喪失、および変態後の生存期間の短縮などが必要であり、これらすべての現象が一つの個体群において一度に起こることは困難であると指摘した。そのため、寄生性・回遊型から非寄生性・河川型への直接派生は起こり難く、上述した生態的・生理的変化は中間型としての寄生性・河川型を介して徐々に起こると考えた (Beamish, 1985).

しかし、Beamish (1985) の指摘した困難さに反し、淡水魚類において回遊型個体群内に河川型個体が出現する事例はサケ・マス類 (前川・中野, 1994; 山本ほか, 1996 など)、ウグイ類 (Sakai, 1995)、イトヨ類 (樋口・後藤, 1994) など枚挙に暇がない。中でもサケ・マス類においては、遡河回遊型個体群内における河川型個体の出現機構が古くから議論されてきた (Ricker, 1940; Gross, 1987; 前川・中野, 1994 など)。遡河回遊魚において成長と成熟を保障する環境条件が存在するならば、河川 (あるいは湖沼) での残留は容易に起こると考えられる (Gross, 1987; 後藤, 1994; 原田, 1994 など)。ヤツメウナギ類においても、本節で述べたいずれかの要因により変態前に成熟への引き金が引かれることが起こるなら、カワヤツメ矮小成熟個体の事例のように (Iwata and Hamada, 1985; Yamazaki et al., 1998)、寄生性・回遊型から非寄生性・河川型

が直接生じることは、Beamish (1985) が指摘するほど困難なことではないであろう。

さらに、ヤツメウナギ類においては、産卵行動の際に、吸盤状の口を用いて、石あるいは異性個体に吸い付く必要がある。吸盤状の口は変態に伴い形成されるため、非寄生性個体の出現要因を考える際には、上述した生殖腺発達と共に、変態時期を決定する要因についても今後十分に検討する必要があるだろう。

生殖的隔離の機構

種分化の過程および完結には、対象となる分類群間において生殖的隔離機構が発達し、かつ維持される必要がある (Mayr and Ashlock, 1991; Futuyma, 1998). ヤツメウナギ類種群内では、一般に非寄生性種は同じ種群の寄生性種より上流に生息するため、産卵場所の違いにより両者の出会う機会がない場合が多い。しかし、しばしば同所的な生息および産卵が確認されており、さらには同じ産卵床に両種が出現した例も少なくない (Zanandrea, 1959; Huggins and Tompson, 1970; Hardisty and Potter, 1971c; Holcık, 1986 など)。その際に働く隔離機構の一つとして、前節で触れたように、体サイズに基づく同類交配が挙げられる (Hardisty and Potter, 1971c; Malmqvist, 1983; Beamish and Neville, 1992). 成熟時の体サイズは一般に非寄生性種に比べて寄生性種の方が大型になるため (Hubbs and Potter, 1971; Hardisty, 1986), 仮に両者が同じ産卵場所でも出合っても、体サイズが異なることから両者間では産卵行動、特に放卵・放精時の巻き付きが巧いかないため受精が起きないことが実験条件下で確認されている (Malmqvist, 1983; Beamish and Neville, 1992). ただし、サテライト個体の存在により (Malmqvist, 1983 など)、必ずしも厳密な生殖的隔離が起こり得ないことは先に述べたとおりである。また、自然界での交雑が数例報告されている (例えば、*Lampetra planeri* × *Eudontomyzon mariae*; Holcık and Renaud, 1986).

一方、体サイズに明確な差異が認められないヤツメウナギ類の同所的な生息も報告されているが、それら種間においても交雑は起きていないことが示されている (Huggins and Tompson, 1970; Yamazaki and Goto, 1996, 1997, 1998, in press). ヤツメウナギ類においては、繁殖行動にかかわるフェロモンの存在が報告されていることから (Teeter, 1980; Hardisty, 1986), 同所的な生息種間において

フェロモン等による種特異的認知機構が生殖的隔離機構として働いていると考えられる。この問題に関する研究は、スナヤツメ (*Lethenteron reissneri*) の遺伝的二型 (北方型と南方型) について行われており、その詳細は次章で論じたい。

種分化に伴う表現型形質の進化

寄生性種 (幹種) から非寄生性種への種分化の結果として起こる表現型形質の変化については幾つか知られている。その一つは、種群による程度の違いこそあれ、成熟時における体サイズの小型化である (Hardisty and Potter, 1971c; Potter, 1980; Hardisty, 1986)。

また、筋節数にも変化が認められる。Vladykov and Kott (1979b) によると、*Ichthyomyzon* 属、*Tetrapleurodon* 属および *Eudontomyzon* 属では種分化の結果として筋節数は変化しないかあるいは増加し、一方 *Lethenteron* 属および *Lampetra* 属では減少する。ただし、すべての属において共通する点として、幹種と非寄生性種の分岐年代が古いほど両者間における筋節数の差異も大きいことが指摘されている (Vladykov and Kott, 1979b)。

さらに、非寄生性種において、幹種から分岐した年代の古い非寄生性種は歯が減少し退化しているのに対し、より新しい時代に派生した種では、歯は鋭さを保つか、幹種より発達する傾向が認められるという (Hubbs and Potter, 1971; Hardisty, 1986)。一方、繁殖形質に関しては、少なくともカワヤツメ属では寄生性種に比べて非寄生性種で大卵少産の傾向を示す (山崎, 未発表データ; 次章を参照)。この傾向はほかのヤツメウナギ類においては必ずしも明確には示されていないが (Malmqvist, 1986)、その理由として、これまでは情報が断片的なものに限られており、しかも特定のサテライト種群内を対象とした種間比較は成されていない点が挙げられる。

極東域のカワヤツメ属における分子系統と種分化プロセス

ここまでヤツメウナギ類における分類、系統および種分化に関する研究の現状とその評価および課題を論じてきたように、これらの分野に関する研究は決して少なくはない。しかしこれまでの研究では、諸問題において対象とした分類群が多岐に渡るため、特に種分化プロセスを明らかにする上で、特定の種群を対象とした一連の研究が求め

られていた。そして近年、極東域のカワヤツメ属種群において、これら諸問題について精力的に研究が行われているので、この章で紹介したい。

カワヤツメ属内の有効種

極東域の日本列島、朝鮮半島およびロシア極東域に生息するヤツメウナギ類として、カワヤツメ (*Lethenteron japonicum*)、シベリアヤツメ (*L. kessleri*)、スナヤツメ北方型および南方型 (Northern and Southern forms of *L. reissneri*)、アリナレスナヤツメ (*Eudontomyzon morii*)、そして偶発回遊による考えられるミツバヤツメ (*Entosphenus tridentatus*) が報告されている (Berg, 1931, 1948; Mori, 1936; 宮地, 1940; 佐藤, 1951; Nikolsky and Grygorash, 1969; Hubbs and Potter, 1971; Choi et al., 1984, 1990; Tsuneki and O uji, 1984a; Iwata et al., 1985; Honma and Katoh, 1987; 岩田, 1989; Shim, 1992; Chereshev, 1996; Yamazaki and Goto, 1996, 1997, 1998; Reshetnikov et al., 1997; Yamazaki et al., 1999)。

このうち、朝鮮半島北部の黄海へ注ぐ河川に分布するアリナレスナヤツメに関しては、Berg (1931) により *Eudontomyzon* 属 (記載時は *Lampetra* 属の亜属) の未記載種として記載された。しかし、本種を除く *Eudontomyzon* 属がヨーロッパ地域にのみ生息することから、Hubbs and Potter (1971) はこの帰属に疑問を呈している。また、mtDNA塩基配列データに基づいた系統解析においては、本種を *Lethenteron* 属に帰属させることの妥当性が示されており (山崎, 未発表データ)、今後本種の帰属に関する分類学的検討が必要であろう。

このほかにも幾つかの種が報告されてきたが、今日では分類学上無効とされている。例えば、Hatta (1901) は日本列島に広く分布し、小型で成熟するヤツメウナギを *Lampetra mitsukurii* として報告したが、Berg (1931) ではスナヤツメ (*Lethenteron reissneri*) のシノニムとして扱われている。また、Vladykov and Kott (1978) は北海道の渚骨川において採集された個体から *Lethenteron matsubarai* を記載したが、Iwata et al. (1985) によりシベリアヤツメ (*L. kessleri*) のシノニムとされた。さらに、現在認められている種に関しても、過去に様々な学名が採用されてきた経緯がある (工藤・浅田, 1936; 中村, 1963; 富永・上野, 1981など)。

一方、ヤツメウナギ類が顕著な二次性徴、および非成熟時と成熟時における形態変化を示すこと

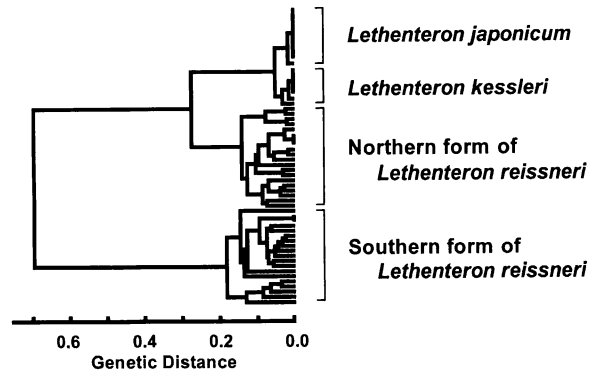


Fig. 4. A UPGMA dendrogram using Nei's unbiased genetic distance for 4 *Lethenteron* taxa from the Far East, based on 27 loci of biochemical genetic markers (modified from Yamazaki and Goto, 1998).

から、成熟前後の個体が異なる分類群として扱われた例も珍しくない(工藤・浅田, 1936)。例えば、カワヤツメの成熟前個体と成熟後個体がそれぞれカワヤツメ大型種(原著では *Lampetra fluviatilis major*)とスナヤツメ大型種(*L. planeri major*)に分類されたり、スナヤツメの成熟前・後の個体がカワヤツメ小型種(*L. f. minor*)とスナヤツメ小型種(*L. p. minor*)にそれぞれ分類されたことがある(佐藤, 1951)。

最近、Yamazaki and Goto (1996, 1998) は、日本列島、朝鮮半島南部およびロシア極東域から採集されたカワヤツメ属(*Lethenteron*)について、アロザイムを遺伝的指標としてその遺伝学的集団構造と遺伝的類縁関係を調べた。まず集団構造解析の結果、従来単一の種として扱われてきたスナヤツメに、高度に遺伝的分化を遂げた二型(北方型と南方型)の存在することが明らかになった。これら二型のうち、北方型は北海道および本州の中部域以北に分布し、南方型は本州のほぼ全域、四国、九州および朝鮮半島南部に生息することが確認された(Yamazaki and Goto, 1996, 1997, 1998; Yamazaki et al., 1999)。両者の分布域は本州中部域で重なり、その重複域の幾つかの河川においては二型の同所的生息地が見い出されている。そして、それらの同所的生息河川では、スナヤツメの二型間に解析に用いた27遺伝子座のうち11遺伝子座において対立遺伝子の置換が認められ、また雑種個体が全く検出されなかったことから、両者間には遺伝子交流が起きていないと判断される(Yamazaki and Goto, 1996, 1998)。また、カワヤツメ、シベリアヤツメ、スナヤツメ北方型および南方型の4分類群

のうち、分布域の重複が認められないシベリアヤツメとスナヤツメ南方型の組み合わせを除くすべての組み合わせにおいて、同所的な生息地が認められ、そこでは分類群間での遺伝子交流が認められていない(Yamazaki and Goto, 1998)。以上の結果は、4つの分類群それぞれの中に生殖的隔離が存在し、Mayr (1963)の生物学的種概念に基づくと、それぞれが独立した種であることを示している。そこで本論文では便宜的に、これら4分類群それぞれを種として扱う。

分子系統関係

極東域に生息するカワヤツメ属の系統関係について初めて言及したのはVladykov and Kott (1979b)であろう。彼らは、寄生性種から非寄生性種が派生したとする考えを基に、寄生性のカワヤツメ(筋節数: 65-72)あるいはその祖先種からスナヤツメ(57-63)、およびシベリアヤツメ(66-70;原著では *Lethenteron matsubarai*)が分化したとし、その種分化の順序はカワヤツメと比べて筋節数がより少ないスナヤツメの方がシベリアヤツメより古いと推定した(Vladykov and Kott, 1979b)。

極東域におけるカワヤツメ属4種の遺伝的類縁関係については、アロザイム解析の結果、カワヤツメとシベリアヤツメが最も近縁な関係にあり(遺伝的距離; $D=0.042-0.090$)、またこれら2種に対するスナヤツメ北方型の近縁性($D=0.163-0.394$)が示されている(Fig. 4; Yamazaki and Goto, 1998)。一方、スナヤツメ南方型は前3者から高度に遺伝的分化を遂げていた($D=0.559-0.926$)。さらに、

ウミヤツメを外群としたmtDNA塩基配列データによる系統解析の結果から、同様の系統関係が示されている(山崎, 未発表データ)。これらの結果は、スナヤツメ南方型の系統的な位置づけを明確にすることに成功していないが、少なくともカワヤツメ、シベリアヤツメおよびスナヤツメ北方型は単系統群であることを示している。この単系統群において、シベリアヤツメはカワヤツメとの遺伝的距離が近いことに加え、種内集団間の分化($G_{ST}=0.117$, $D=0.000-0.061$)もスナヤツメ北方型のそれ($G_{ST}=0.493$, $D=0.000-0.226$)に比べて低い(Yamazaki and Goto, 1998)。したがって、スナヤツメ北方型に比べて、シベリアヤツメは極めて新しい時代にカワヤツメあるいはその祖先種から分岐し分布域を広がったと考えられる。

隠蔽種としてのスナヤツメ二型

スナヤツメ北方型および南方型については、形態学および生態学的に興味深い結果が報告されている。その一つに、両者間における形態的類似性が挙げられる。Yamazaki and Goto (1997)は、日本各地から採集された二型の幼生および成体標本を用いて、筋節数および体各部のプロポーションを比較した結果、幾つかの形質において平均値には統計的な有意差が認められるが、いずれの値の範囲にも重複が存在することを報告している。また、上記形質を説明変量に用いた主成分分析、および歯列や体色などを比較した結果においても、スナヤツメ二型間に明確な差異は認められていない。以上の結果より、スナヤツメ二型は、遺伝学的に遠縁関係にあるにもかかわらず、形態的特徴では判別することが困難なほど酷似するため、隠蔽種(cryptic species, sensu Walker, 1964)に相当すると考えられる(Yamazaki and Goto, 1996, 1997)。隠蔽種の事例は、無脊椎動物では枚挙にいとまがないが(Walker, 1964; Martínez Wells and Henry, 1992a, b, 1998; Mousseau and Howard, 1998; Bryars and Adams, 1999など)、脊椎動物ではカエル類やトカゲ類などに限られる(Matsui and Utsunomiya, 1983; Gerhard et al., 1994; Bruna et al., 1996; Lobo and Espinoza, 1999など)。

また、同所的な生息河川のスナヤツメ二型間には厳密な生殖的隔離が存在するが、成熟時の体サイズにも明確な差異が認められない。このことから、ヤツメウナギ類において最も一般的な生殖的隔離機構である体サイズ依存の同類交配は、スナ

ヤツメ二型間では機能していないと考えられる(Yamazaki and Goto, 1996, 1997, in press)。スナヤツメ二型の同所的な生息地における繁殖生態調査によると(Yamazaki and Goto, in press)、産卵時期は北方型でやや先行するものの、重複する時期があるため、時期的な隔離は十分に機能しない。一方、二型それぞれが独立して産卵群(産卵床で形成される雌雄の群)を形成していたことから、両者間には交配前隔離機構として、種特異的認知機構が働いていると推察される(Yamazaki and Goto, in press)。隠蔽種における識別信号としては、カゲロウ類(Martínez Wells and Henry, 1992a, b, 1998)、コオロギ類(Mousseau and Howard, 1998)およびカエル類(Matsui and Utsunomiya, 1983; Gerhard et al., 1994)において、種特異的な羽音や鳴き声が報告されている。ヤツメウナギ類においても、聴覚、視覚あるいは化学信号(フェロモンなど)等が候補として挙げられるが(Teeter, 1980; Hardisty, 1986; Futuyama, 1998)、その特定には選択交配実験などの今後の調査が必要である。

カワヤツメ属における種分化

ヤツメウナギ類における種分化プロセスの問題に関しては、前章で寄生性・回遊型から非寄生性・河川型が直接派生するプロセスと、中間型としての寄生性・河川型を介するプロセスの2つを論じた。またこれとは反対に、非寄生性・河川型から寄生性・回遊型が生じるとする種分化プロセスが存在する可能性も指摘した。

極東域のカワヤツメ属においては、最初に述べた直接派生プロセス仮説の採用を支持する幾つかの報告がある。その中で興味ある現象は先に述べたように、寄生性・回遊型のカワヤツメの中に非寄生性・河川型の生活様式を持つと推定される矮小成熟個体が出現することである(Berg, 1931, 1948; Savvaitova and Maksimov, 1979; Iwata and Hamada, 1986; Yamazaki et al., 1998)。Iwata and Hamada (1986)は、北海道南部の1河川から採集されたカワヤツメの変態直後の個体の中に、発達した精巣と非機能的な腸管を有し、体色が銀白色を呈さない雄個体を見出した。これらの特徴は同じ成長段階にあるカワヤツメ銀毛個体とは相反するものであり、本個体は降海せずに河川に留まり、遡上個体と繁殖を行うと推察された(Iwata and Hamada, 1986)。同様の矮小成熟個体の存在は、Berg (1931, 1948) および Savvaitova and Maksi-

mov (1979) によってもロシア極東域から報告されている。

さらに Yamazaki et al. (1998) は、北海道および本州の複数河川において、カワヤツメの雌雄で矮小成熟個体が存在することを報告している。それによると、矮小成熟個体 (全長: TL=138.0-161.2) はカワヤツメ遡上成熟個体 (全長: TL=352.5-431.0) に比べて小型であるが、いずれの個体も体サイズと一部のプロポーシオンを除く形態的特徴およびアロザイム分析により示された遺伝的特徴がカワヤツメと一致する。また、これらの矮小成熟個体には二次性徴の発達が認められ、雄個体は排精状態にあり、雌個体は腹腔内に成熟卵を有した。そして、一部の雌の体表には産卵時に雄によって巻き付かれた際に負ったと推察される傷が認められた。これらの結果は、矮小成熟個体が産卵可能あるいは産卵後の個体であり、Iwata and Hamada (1986) の推測とは異なって、矮小成熟個体のみで産卵群を形成し、繁殖を行う可能性を示唆する (Yamazaki et al., 1998)。

したがって、矮小成熟個体の出現機構および繁殖生態などに不明な部分も残るが、寄生性・回遊型の生活史を持つカワヤツメが、非寄生性・河川型の生活史を持つ個体を産み出す潜在的な能力を有することは間違いない。そして、こうした矮小成熟個体の存在は、非寄生性種への種分化の基盤になる可能性がある。

またカワヤツメ種群においては、その種分化の方向性を支持する事例も認められている。既往の種分化仮説において分化の方向性を決定する根拠の一つに、非寄生性種における腸管内部構造の遺存的な形質状態 (Battle and Hayashida, 1965; Youson, 1981) を前章で紹介した。しかしこれらの報告では、対象種の系統関係が十分に考慮されていなかった。最近、極東域産カワヤツメ属の中で単系統性が明確に示されたカワヤツメ、シベリアヤツメおよびスナヤツメ北方型において、上記と同様の現象が見い出されている (山崎, 未発表データ)。すなわち、カワヤツメの変態期以降の個体では腸管粘膜上皮が顕著に発達した襞状構造を呈するのに対して、シベリアヤツメおよびスナヤツメ北方型でも変態期に限ってわずかに発達した襞状構造が出現する。このような現象は、変態期を境にデトライタス食から寄生性の食性に変化するカワヤツメにおいては寄生生活に適合した形態変化であると考えられるのに対し、変態後に摂餌を停止するシベリアヤツメおよびスナヤツメ北方型では、

機能的な腸管構造を必要としないことから、寄生性祖先種の遺存形質であることを示唆する。したがって、シベリアヤツメおよびスナヤツメ北方型に見られる本形質状態は、この単系統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一つの有力な証拠とみなされる。

そこで、以上に述べた知見にしたがって、極東域のカワヤツメ属種群における種分化プロセスを推定してみたい (Fig. 5)。まず、カワヤツメあるいはその祖先種の寄生性・回遊型個体群内に生活史多型として矮小成熟個体が出現する (Fig. 5-I)。両者は同所的生息域において産卵を行うが、体サイズに基づく同類交配が働くことによって両者間での交配の機会は減ることから、この段階で同所的種分化が起こる可能性もある。しかし、サテライト雄の存在により、遺伝子交流は維持されるであろう (前章も参照)。その後、地形変動による物理的な障壁 (滝など) の出現や気候変動による寄生性・回遊型個体群における回遊範囲の変動などが起き、河川に残留する矮小成熟個体群と海から遡上する寄生性・回遊型個体群の接触が不可能な状態が形成される (Fig. 5-II)。そして、このような状態が長く保たれる間に両者間には遺伝的分化が進むことになる。やがて物理的障壁の消失、あるいは回遊範囲の再変動により矮小成熟型個体群と寄生性・回遊型個体群が二次的に接触する機会を得ても、サイズ依存の同類交配、産卵行動の違いあるいは特異的認知機構の働きにより、両者間の生殖的隔離機構は強化され、遺伝子交流は起こらない (Fig. 5-III)。このようにして、矮小成熟型個体群は独立した遺伝子プールとしての存在、すなわち新しい種 (スナヤツメ北方型あるいはシベリアヤツメ) として確立する。

また、種間の遺伝的距離を考えると、古い年代にスナヤツメ北方型 (あるいはその祖先種) が、より新しい時代にシベリアヤツメがそれぞれ生じたと考えられる (Yamazaki and Goto, 1998)。幾つかの通し回遊性魚類においては、多所的な平行進化により生じた河川性の分類群が報告されている (Goto and Andoh, 1990; Schluter and Nagel, 1995; Schluter, 1998 など)。しかし、スナヤツメ北方型およびシベリアヤツメでは、それぞれの地域集団の遺伝的組成は、いずれも単系統群であることを示している (Yamazaki and Goto, 1998)。これらのことから、カワヤツメ種群においては、上記の種分化プロセスは2回、それぞれ単一地域 (水系) で起きたことが示唆される。

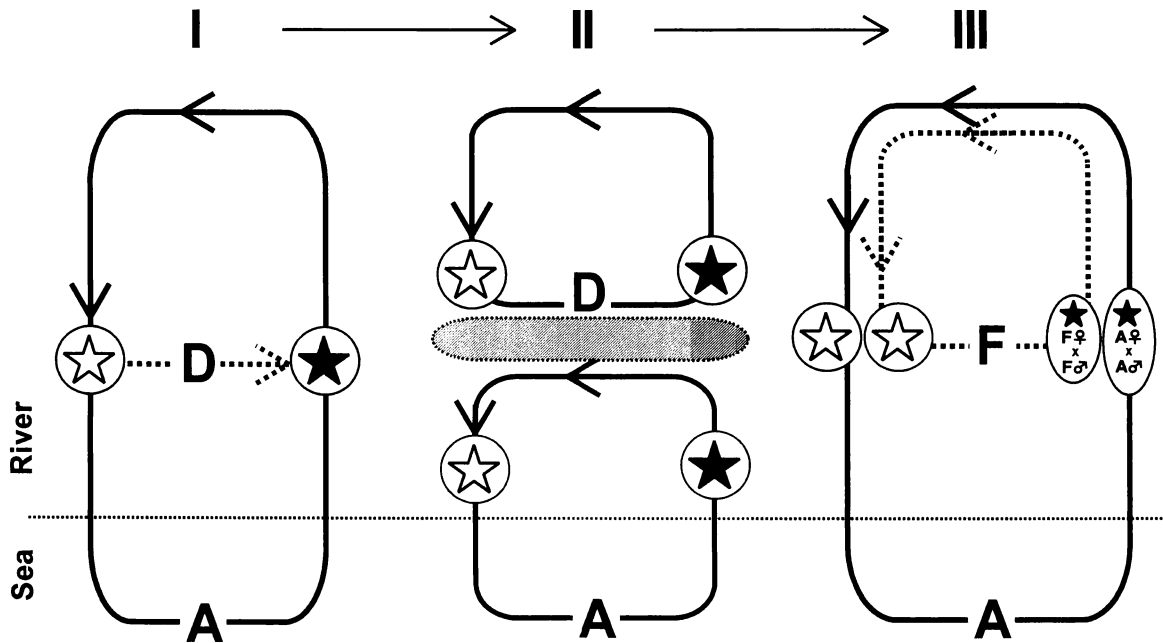


Fig. 5. Schematic diagram showing divergence process of the fluvial lamprey from anadromous *Lethenteron japonicum*. I. The occurrence of the dwarf form (D), which has fluvial life-style, from anadromous form within a single anadromous population (A). II. The occurrence of barrier (shaded bar), by which the dwarf form is prevented to encounter with anadromous form, promoting genetic divergence between two forms. III. When recontacting with anadromous form, the dwarf form develops reproductive isolation based mainly on size assortative mating between the two forms, resulting in the formation of fluvial population (F). Open and solid stars indicate the metamorphosis and spawning, respectively.

さらに、カワヤツメ属4種の繁殖形質(卵サイズとクラッチサイズ)に関する種間比較は、寄生性・回遊型のカワヤツメに比べて、非寄生性・河川型の3種ではいずれも卵サイズが大きく(卵径でおよそ1.2~1.4倍)、クラッチサイズが小さい(およそ100分の1~40分の1)傾向を示す(山崎, 未発表データ)。このような非寄生性・河川型種に共通する繁殖形質の存在は、彼らが生息の場である淡水環境に適応的な繁殖戦略を持つことを示唆する。一般に非寄生性・河川型種は、寄生性・回遊型種に比べて上流域で産卵する傾向があるため(Hardisty and Potter, 1971b; Malmqvist, 1986)、生まれてくる稚仔魚にとってはより過酷な生息環境(餌不足や低水温など)にさらされたため、卵をより大きくし、栄養を持たせる方向に選択が働いたと考えられる(Smith and Fretwell, 1974; Capinera, 1979; Mori, 1987など)。これらのことから、単系統群のカワヤツメ、シベリアヤツメおよびスナヤツメ北方型では、寄生性・回遊型のカワヤツメあるいはその祖先種から、非寄生性・河川型のスナ

ヤツメ北方型あるいはシベリアヤツメの種分化の過程において、成熟体サイズの小型化や卵サイズの大型化などの表現形質の進化が生じたと推察される(Fig. 6)。

分類学的問題

最後に、カワヤツメ属の種における分類学上の問題点を指摘したい。スナヤツメ(*Lethenteron reissneri*)は、Dybowski (1869)によりロシアのアムール川上流域(オノンおよびインゴダ地方)において採集された個体に基づいて記載された(原著では*Petromyzon reissneri*)。しかし、遺伝学的研究において認められたスナヤツメの北方型と南方型は、アムール川中流域を含むロシア極東域の河川においても、いずれも生息が確認されていない(Yamazaki et al., 1999など)。これらの結果から、スナヤツメの二型は本来の*Lethenteron reissneri*とは別種である可能性が高いこと、および*L. reissneri*はアムール川上流域に局所的に分布する種で

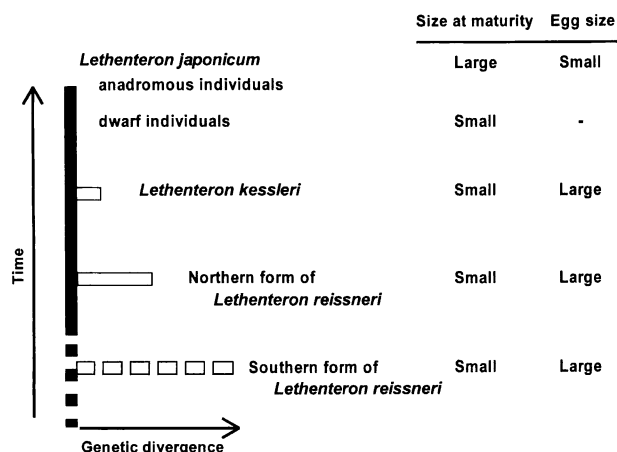


Fig. 6. Schematic diagrams showing the phylogenetic relationships of 4 *Lethenteron* taxa from the Far East deduced from allozyme data, with life-historical and reproductive character states. Solid and opening bars indicate parasitic-anadromous and nonparasitic-fluvial life-history, respectively.

あることが示唆される。Hatta (1901) は北海道および本州に生息する非寄生性種として *Lampetra mitsukurii* を記載した。本種がスナヤツメ二型のいずれかに対応する可能性も考えられるが、その原記載論文には模式産地が明記されておらず、また形態的特徴に関する記載からも本種が二型のいずれに対応するかを特定する情報は得られない。*Lethenteron reissneri* および *Lampetra mitsukurii* のいずれも完模式標本 (holotype) の所在は不明であるが、総模式標本 (syntype) は幾つかの博物館に保管されている (Paepke and Schmidt, 1988 など)。今後それらの標本を精査し、スナヤツメ二型の分類学的位置づけを検討する必要がある。

一方、シベリアヤツメ (*Lethenteron kessleri*) は、Anikin (1905) によりロシアのオビ川から採集された個体に基づいて記載され、それ以降、東部ヨーロッパから極東域のアナディール川にかけての北極海に流れ込む河川、およびサハリン、北海道と本州の一部から報告されている (Berg, 1931, 1948; Hubbs and Potter, 1971; Iwata et al., 1985; Holcık, 1986; Nikiforov et al., 1994; Chereshev, 1996; 山崎・岩田, 1997)。Yamazaki and Goto (1998) は、形態的特徴に基づく種判別の結果、非寄生性種としては *L. reissneri* のみが報告されているロシア沿海州およびアムール川中流域から採集された河川性種集団を、シベリアヤツメ (*L. kessleri*) と査定した。またアロザイム解析の結果、これら集団は北海道およびサハリンから採集されたシベリアヤツメに遺伝的に極めて類似することが明らかになっ

た ($D=0.000-0.061$)。 *L. kessleri* と *L. reissneri* の分類に関しては、これまでも幾つか異論が提示されている (Hubbs and Potter, 1971 など)。両者の識別点は、一般に口盤の歯列における下唇歯の有無 (前種は有、後種は無) とされてきた (Berg, 1931 など)。しかし、Hubbs and Potter (1971) は、Berg (1931) が観察した *L. reissneri* の標本は個体の変態途上の個体であったこと、また一般に歯列には個体変異が存在し、*L. reissneri* でも下唇歯を有する可能性があることから、下唇歯の有無が必ずしも有効な分類形質とは成らないことを指摘した。さらに、*L. reissneri* の原記載では下唇歯についての記述はない (Dybowski, 1869)。以上のことから、*L. kessleri* と *L. reissneri* については、分布域全域を網羅する地点から採集された標本を用いて、形態および遺伝学的な解析を行い、分類体系の再整理を行う必要がある。

今後の課題

ヤツメウナギ類は、脊椎動物の出現の過程において興味深い系統的位置にあることから、様々な生物科学分野で研究対象とされてきた。その中で、本論文でも紹介したように自然史に関する幾多の研究も成され、その多くは “The Biology of Lampreys” (Hardisty and Potter, 1971d, e, 1981a, b, c) にまとめられてきた。その後も精力的に研究が展開されてきたが、分類体系や系統関係など、進化研究の基盤ともいえる分野においては未だに情報が少なく、体系立った学説の構築には至っていない

現状にある。

ヤツメウナギ類は、その形態的多様性が硬骨魚類と比べて低い。従来これらの限られた形態形質のみを分類形質として用いてきたことが、その分類体系に多くの混乱をもたらしたと考えられる。しかし近年では、分子マーカーを用いて種の実態を明らかにし、分類体系の構築に役立てようとする試みも少なくなく(西田, 1999)、ヤツメウナギ類においても、スナヤツメにおける遺伝的二型の発見などで(Yamazaki and Goto, 1996, 1997, 1998)その有効性は示されている。

系統解析についても、従来用いられてきた形質に限られており(齒列など)、客観的な形質評価に欠けるところも多かったことから、同様に分子マーカーを用いた分析が行われるべきであることを強調したい。これまでも、分子マーカーを用いた系統解析は幾つかのヤツメウナギのグループで行われており(Beamish and Withler, 1986; Tagliavini et al., 1994, 1996; Yamazaki and Goto, 1998; Docker et al., 1999)、有用な情報を提供してきた。しかし、未解決な問題も多く残されている(例えば極東域のカワヤツメ属におけるスナヤツメ南方型の系統的位置づけなど)。それらの課題は、取り扱う分類群を増やしたり、解析領域の特性を考慮した分析を行うことにより、今後解決されることが期待される。

また、対象となるグループの種分化プロセスを解明する上でも、そのグループの分類体系および系統関係を明確にする必要がある。その上で、サテライト種群(もし存在するならば)について野外調査や水槽実験など生態学的な観点から研究を進め、異種間の共存機構、生殖的隔離機構を明らかにし、また近年多くの魚類・生物で適用されている生活史進化の概念(後藤, 1994; 前川・中野, 1994; Futuyama, 1998など)に着目しながら、非寄生性・河川型の出現プロセスが直接派生か、中間型を介した派生か、あるいは従来提唱されてきた種分化の方向性自体が妥当であるかなどを、対象とするグループごとに検討する必要がある。

最後に、近年の人為的な環境変化の影響を受け、多くの生物種と同様にヤツメウナギ類においても生息地および生息個体数の減少が懸念されている(Sokolov et al., 1992; Renaud, 1997; Yamazaki et al., 1999など)ことを指摘しておきたい。その最も顕著な事例には、北米に生息していた*Entosphenus minimus*の近年における絶滅(Potter, 1980; Renaud, 1997)を挙げることができる。進化生物学上たい

へん貴重な生物であるヤツメウナギ類を失うことは、我々ヒトを含む脊椎動物のルーツを失うことを意味する。そうならないためにも、生態学および遺伝学的手法により各々の種の生活史特性および個体群構造を把握し、その保全・保護を計る必要がある。

謝 辞

本稿をまとめるにあたり、数多くのご教示をいただいた北海道大学水産学部の山崎文雄名誉教授、および東京大学海洋研究所の西田陸教授に心からお礼申し上げます。東京大学海洋研究所の渡辺勝敏氏には有益な助言をいただいた。また、ニュージーランドのテムズ在住のG. S. Hardy博士には英文を校閲していただいた。さらに、北海道大学水産学部の長井輝美氏には関係論文の収集に協力をいただいた。ここに心から感謝の意を表す。本研究をすすめるにあたり協力していただいた北海道大学水産学部育種培養学講座および東京大学海洋研究所海洋分子生物学部門の方々に深く感謝する。

なお、本研究の一部は日本学術振興会特別研究員制度の研究助成費(山崎裕治, No. 7706)の援助を受けた。

引 用 文 献

- Abou-Seedo, F. S. and I. C. Potter. 1979. The estuarine phase in the spawning run of the river lamprey *Lampetra fluviatilis*. J. Zool., Lond., 188: 5-25.
- Anikin, V. P. 1905. Opisanie novykh aziatskikh porod ryb. Izvestiya Tomsk. Univ., 27: 1-17. (In Russian.)
- Bailey, R. M. 1980. Comments on the classification and nomenclature of lampreys—an alternative view. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37: 1626-1629.
- Bailey, R. M. 1982. Reply to comment on V. D. Vladykov and E. Kott, 1982. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 1217-1220.
- Barannikova, I. A., A. A. Boev, S. V. Archavskaya and V. P. Dyubin. 1995. Features of hormonal regulation of the reproduction of lamprey, *Lampetra fluviatilis*, during the final period of the sexual cycle. J. Ichthyol., 35: 184-197.
- Barannikova, I. A., A. A. Boev, S. V. Arshavskaya and V. P. Dyubin. 1996. The role of hormonal treatment in stimulating maturation in female river lamprey (*Lampetra fluviatilis* L.) from different populations. J. Ichthyol., 36: 190-196.
- Bardack, D. and R. Zangerl. 1971. Lampreys in the fossil record. Pages 67-84 in M. W. Hardisty and I. C. Potter, eds. The Biology of Lampreys, Vol. 1. Academic Press, London.
- Barker, L. A., B. J. Morrison, B. J. Wicks and F. W. H.

- Beamish. 1998. Potential fecundity of landlocked sea lamprey larvae, *Petromyzon marinus*, with typical and atypical gonads. *Copeia*, 1998: 1070–1075.
- Battle, H. I. and K. Hayashida. 1965. Comparative study of the intraperitoneal alimentary tract of parasitic and non-parasitic lampreys from the Great Lakes region. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 22: 289–306.
- Baxter, E. W. 1956. Observations on the buccal glands of lampreys (Petromyzontidae). *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 127: 95–118.
- Beamish, F. W. H. 1980. Biology of the north American anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1924–1943.
- Beamish, F. W. H. 1993. Environmental sex determination in southern brook lamprey, *Ichthyomyzon gagei*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1299–1307.
- Beamish, F. W. H. and J. A. Jebbink. 1994. Abundance of lamprey larvae and physical habitat. *Env. Biol. Fish.*, 39: 209–214.
- Beamish, F. W. H. and T. E. Medland. 1988. Age determination for lampreys. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 117: 63–71.
- Beamish, F. W. H., P. K. Ott and S. L. Roe. 1994. Interpopulational variation in fecundity and egg size in southern brook lamprey, *Ichthyomyzon gagei*. *Copeia*, 1994: 718–725.
- Beamish, R. J. 1980. Adult biology of the river lamprey (*Lampetra ayresi*) and the Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) from the Pacific Coast of Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1906–1923.
- Beamish, R. J. 1982. *Lampetra macrostomata*, a new species of freshwater parasitic lamprey from the west coast of Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 736–747.
- Beamish, R. J. 1985. Freshwater parasitic lamprey on Vancouver Island and a theory of the evolution of the freshwater parasitic and nonparasitic life history types. Pages 123–140 in R. E. Foreman, A. Gorbman, J. M. Dodd and R. Olsson eds. *Evolutionary Biology of Primitive Fishes*, Plenum Publishing Corporation, New York.
- Beamish, R. J. 1987. Evidence that parasitic and nonparasitic life history types are produced by one population of lamprey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 1779–1782.
- Beamish, R. J. and C. D. Levings. 1991. Abundance and freshwater migrations of the anadromous parasitic lamprey, *Lampetra tridentata*, in a tributary of the Fraser River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 1250–1263.
- Beamish, R. J. and C. E. M. Neville. 1992. The importance of size as an isolating mechanism in lampreys. *Copeia*, 1992: 191–196.
- Beamish, R. J. and T. G. Northcote. 1989. Extinction of a population of anadromous parasitic lamprey, *Lampetra tridentata*, upstream of an impassable dam. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 420–425.
- Beamish, R. J. and R. E. Withler. 1986. A polymorphic population of lampreys that may produce parasitic and a non-parasitic varieties. Pages 31–49 in T. Uyeno, R. Arai, T. Taniguchi and K. Matsuura, eds. *Proceedings of the second international conference on Indo-Pacific fishes*. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
- Beamish, R. J. and J. H. Youson. 1987. Life history and abundance of young adult *Lampetra ayresi* in the Fraser River and their possible impact on salmon and herring stocks in the Strait of Georgia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 525–537.
- Berg, L. S. 1931. A review of the lampreys of the northern hemisphere. *Ann. Mus. Zool. Acad. Sci. USSR.*, 31: 87–116.
- Berg, L. S. 1948. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries: guide to the fauna of the U.S.S.R., Academy of Sciences of the U.S.S.R. Zoological Institute Nos. 29–37. 4th ed. (English translation by O. Ronen, 1962. Israel Program. Sci. Transl. Ltd., Jerusalem. Vol. 1. 496 pp.)
- Bird, D. J. and I. C. Potter. 1979a. Metamorphosis in the paired species of lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch). 1. a description of the timing and stages. *Zool. J. Linn. Soc.*, 65: 127–143.
- Bird, D. J. and I. C. Potter. 1979b. Metamorphosis in the paired species of lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch). 2. quantitative data from body proportions, weights, lengths and sex ratios. *Zool. J. Linn. Soc.*, 65: 145–160.
- Bryars, S. R. and M. Adams. 1999. An allozyme study of the blue swimmer crab, *Portunus pelagicus* (Crustacea: Portunidae), in Australia: stock delineation in southern Australia and evidence for a cryptic species in northern waters. *Mar. Freshwater Res.*, 99: 15–26.
- Bruna, E. M., R. Fisher and T. J. Case. 1996. Morphological and genetic evolution appear decoupled in Pacific skinks (Squamata: Scincidae: *Emoia*). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263: 681–688.
- Capinera, J. L. 1979. Qualitative variation in plants and insects: effect of propagate size on ecological plasticity. *Am. Nat.*, 114: 350–361.
- Carlson, B. M. 1961. A chromatographic analysis of the bound amino acids in lamprey muscle (Petromyzonidae). *J. Exp. Zool.*, 147: 43–56.
- Chereshnev, I. A. 1996. Annotated list of Cyclostomata and Pisces of freshwaters of Arctic and connected territories. *Vopr. Ikhtiol.*, 36: 597–608. (In Russian.)
- Choi, K. C., S. R. Jeon and I. S. Kim. 1984. The atlas of Korean freshwater fishes. *Kor. Ins. Fres. Biol.*, 1–95.
- Choi, K. C., S. R. Jeon, I. S. Kim and Y. M. Son. 1990. Colored illustrations of the freshwater fishes of Korea. Goubunsha, Seoul. 277 pp. (In Korean.)
- Cochran, P. A. and A. P. Gripentrog. 1992. Aggregation and spawning by lampreys (genus *Ichthyomyzon*) beneath cover. *Env. Biol. Fish.*, 33: 381–387.
- Cochran, P. A. and J. E. Marks. 1995. Biology of the silver lamprey, *Ichthyomyzon unicuspis*, in Green Bay and the lower Fox River, with a comparison to the sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Copeia*, 1995: 409–421.
- Cole, W. C. and J. H. Youson. 1981. The effect of pinealectomy, continuous light, and continuous darkness on metamorphosis of anadromous sea lampreys, *Petromyzon mari-*

- nus L. J. Exp. Zool., 218: 397–404.
- Creaser, C. W. and C. L. Hubbs. 1922. A revision of the holarctic lampreys. Occas. pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, 120: 1–14.
- Docker, M. F. and F. W. H. Beamish. 1991. Growth, fecundity, and egg size of least brook lamprey, *Lampetra aepyptera*. Env. Biol. Fish., 31: 219–227.
- Docker, M. F. and F. W. H. Beamish. 1994. Age, growth, and sex ratio among populations of least brook lamprey, *Lampetra aepyptera*, larvae: an argument for environmental sex determination. Env. Biol. Fish., 41: 191–205.
- Docker, M. F., J. H. Youson, R. J. Beamish and R. H. Devlin. 1999. Phylogeny of the lamprey genus *Lampetra* inferred from mitochondrial cytochrome *b* and ND3 gene sequences. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 56: 2340–2349.
- Dybowski, B. N. 1869. Vorläufige Mittheilungen über Fischfauna des Ononflusses und des Ingoda in Transbaikalin. Verh. Zool.-bot. Ges. Win., 19: 945–958 (In German.)
- Eschmeyer, W. N. 1998. Catalog of fishes, Vol. 1–3. California Academy of Sciences, San Francisco.
- Farmer, G. J. 1980. Biology and physiology of feeding in adult lampreys. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37: 1751–1761.
- Foote, C. J. and P. A. Larkin. 1988. The role of male choice in the assortative mating of anadromous and non-anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Behaviour, 106: 43–62.
- Foote, C. J., C. C. Wood and R. E. Withler. 1989. Biochemical genetic comparison of sockeye salmon and kokanee, the anadromous and nonanadromous forms of *Oncorhynchus nerka*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46: 149–158.
- Forey, P. and P. Janvier. 1993. Agnathans and the origin of jawed vertebrates. Nature, 361: 129–134.
- Fukayama, S. and H. Takahashi. 1982. Sex differentiation and development of the gonad in the Japanese river lamprey, *Lampetra japonica*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 33: 206–216.
- Fukayama, S. and H. Takahashi. 1983. Sex differentiation and development of the gonad in the sand lamprey, *Lampetra reissneri*. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 34: 279–290.
- Fukayama, S. and H. Takahashi. 1985. Changes in serum levels of estradiol-17 β and testosterone in the Japanese River lamprey, *Lampetra japonica*, in the course of sexual maturation. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 36: 163–169.
- Futuyma, D. J. 1998. Evolutionary Biology. 3rd. eds. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts. 763 pp.
- Gerhardt, H. C., M. B. Ptacek, L. Barnett and K. G. Torke. 1994. Hybridization in the diploid-tetraploid treefrogs *Hyla chrysoscelis* and *Hyla versicolor*. Copeia, 1994: 51–59.
- 後藤 晃. 1994. 通し回遊魚の陸封と種分化—特に多所的種分化と同所的種分化に関連して—. 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司 (編). 222–241 pp. 川と海を回遊する魚—生活史と進化—. 東海大学出版会, 東京.
- Goto, A. and T. Andoh. 1990. Genetic divergence between the sibling species of river-sculpins, *Cottus amblystomopsis* and *C. nozawae*, with special reference to speciation. Env. Biol. Fish., 28: 257–266.
- Gross, M. R. 1987. Evolution of diadromy in fishes. American Fisheries Society Symposium, 1: 14–25.
- Halliday, R. G. 1991. Marine distribution of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the Northwest Atlantic. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48: 832–842.
- 原田泰志. 1994. 通し回遊進化の生活史モデル. 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司 (編). 186–205 pp. 川と海を回遊する魚—生活史と進化—. 東海大学出版会, 東京.
- Hardisty, M. W. 1986. General introduction to lampreys. Pages 19–83 in J. Holcík, ed. The freshwater fishes of Europe-I-Petromyzontiformes. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Hardisty, M. W. and R. J. Huggins. 1970. Larval growth in the river lamprey *Lampetra fluviatilis* L. J. Zool., 161: 549–559.
- Hardisty, M. W. and I. C. Potter. 1971a. The behaviour, ecology and growth of larval lampreys. Pages 85–125 in M. W. Hardisty and I. C. Potter, eds. The Biology of Lampreys, Vol. 1. Academic Press, London.
- Hardisty, M. W. and I. C. Potter. 1971b. The general biology of adult lampreys. Pages 127–206 in M. W. Hardisty and I. C. Potter, eds. The Biology of Lampreys, Vol. 1. Academic Press, London.
- Hardisty, M. W. and I. C. Potter. 1971c. Paired species. Pages 249–277 in M. W. Hardisty and I. C. Potter, eds. The Biology of Lampreys, Vol. 1. Academic Press, London.
- Hardisty, M. W. and I. C. Potter. 1971d. The Biology of Lampreys, Vol. 1. Academic Press, London. 423 pp.
- Hardisty, M. W. and I. C. Potter. 1971e. The Biology of Lampreys, Vol. 2. Academic Press, London. 466 pp.
- Hardisty, M. W. and I. C. Potter. 1981a. The Biology of Lampreys, Vol. 3. Academic Press, London. 469 pp.
- Hardisty, M. W. and I. C. Potter. 1981b. The Biology of Lampreys, Vol. 4A. Academic Press, London. 305 pp.
- Hardisty, M. W. and I. C. Potter. 1981c. The Biology of Lampreys, Vol. 4B. Academic Press, London. 275 pp.
- Hatta, S. 1901. On the lampreys of Japan together with notes on specimen of lamprey from Siberia. Annotes Zool. Japan., 4: 21–29.
- 樋口正仁・後藤 晃. 1994. イトヨの集団構造と分化プロセス. 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司 (編). 114–126 pp. 川と海を回遊する魚—生活史と進化—. 東海大学出版会, 東京.
- Holcík, J. 1986. The freshwater fishes of Europe-I-Petromyzontiformes. AULA-Verlag, Wiesbaden. 313 pp.
- Holcík, J. and C. B. Renaud. 1986. *Eudontomyzon mariae* (Berg, 1931). Pages 19–83 in J. Holcík, ed. The freshwater fishes of Europe-I-Petromyzontiformes. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- Holmes, J. A. and P. Lin. 1994. Thermal niche of larval sea lamprey, *Petromyzon marinus*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 51: 253–262.
- Holmes, J. A. and J. H. Youson. 1994. Fall condition factor and temperature influence the incidence of metamorphosis in sea lampreys, *Petromyzon marinus*. Can. J. Zool., 72: 1134–1140.

- Holmes, J. A. and J. H. Youson. 1998. Extreme and optimal temperatures for metamorphosis in sea lampreys. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 127: 206–211.
- Holmes, J. A., F. W. H. Beamish, J. G. Seelye, S. A. Sower and J. H. Youson. 1994. Long-term influence of water temperature, photoperiod, and food deprivation on metamorphosis of sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 2045–2051.
- Holmes, J. A., H. Chu, S. A. Khanam, R. G. Manzon and J. H. Youson. 1999. Spontaneous and induced metamorphosis in the American brook lamprey, *Lampetra appendix*. *Can. J. Zool.*, 77: 959–971.
- Honma, Y. and H. Katoh. 1987. Notes on the Pacific lamprey, *Lampetra tridentatus* (Richardson), caught in the branches of Naka River in Tochigi Prefecture, Japan. *Rep. Sado Mar. Biol. Stat., Niigata Univ.*, 17: 13–19.
- Hubbs, C. L. 1925. The life cycle and growth of lampreys. *Pap. Mich. Acad. Sci.*, 4: 587–603.
- Hubbs, C. L. 1947. Cyclostomata or Marsipobranchii. *Encycl. Brit.*, 6: 921–922.
- Hubbs, C. L. and I. C. Potter, 1971. Distribution, phylogeny and taxonomy. Pages 1–84 in M. W. Hardisty and I. C. Potter, eds. *The Biology of Lampreys*, Vol. 1. Academic Press, London.
- Huggins, R. J. and A. Thompson. 1970. Communal spawning of brook and river lampreys, *Lampetra planeri* Bloch and *Lampetra fluviatilis* L. *J. Fish Biol.*, 2: 53–54.
- 岩田明久. 1989. ヤツメウナギ類. 川那部浩哉・水野信彦 (編), 30–40 pp. 日本の淡水魚. 山と溪谷社, 東京.
- 岩田明久. 1993. ヤツメウナギ目ヤツメウナギ科. 中坊徹次 (編), 85–86 pp. 日本産魚類検索. 東海大学出版会, 東京.
- Iwata, A. and K. Hamada. 1986. A dwarf male of the arctic lamprey, *Lethenteron japonicum* from the Assabu River, Hokkaido, Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 37: 17–22.
- Iwata, A., A. Goto and K. Hamada. 1985. A review of the siberian lamprey, *Lethenteron kessleri*, in Hokkaido, Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 36: 182–190.
- Johnson, B. G. H. and W. C. Anderson. 1980. Predatory-phase sea lampreys (*Petromyzon marinus*) in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 2007–2020.
- 片岡哲夫・星野正邦. 1983. カワヤツメの増殖に関する研究—III—幼生の飼育及びその河川生態について—. *新潟県内水試調査研報*, 10: 21–30.
- Kobayashi, W. 1993. Effect of osmolality on the motility of sperm from the lamprey, *Lampetra japonica*. *Zool. Sci.*, 10: 281–285.
- Kobayashi, W. and T. S. Yamamoto. 1994. Fertilization of the lamprey (*Lampetra japonica*) eggs: implication of the presence of fast and permanent blocks against polyspermy. *J. Exp. Zool.*, 269: 166–176.
- Kobayashi, W., Y. Baba, T. Shimozawa and T. S. Yamamoto. 1994. The fertilization potential provides a fast block to polyspermy in lamprey eggs. *Dev. Biol.*, 161: 552–562.
- Kott, E., C. B. Renaud and V. D. Vladykov. 1988. The urogenital papilla in the holarctic lamprey (Petromyzontidae). *Env. Biol. Fish.*, 23: 37–43.
- Kottelat, M. 1997. European freshwater fishes. *Biol. Bratislava*, 52 Supl. 5: 1–271.
- 工藤得安・浅田豊麿. 1936. ヤツメの双態に就いて. *動物学雑誌*, 48: 521–533.
- Lanfranchi, G., S. Odorizzi, P. Laveder and G. Valle. 1991. Different globin messenger RNAs are present before and after the metamorphosis in *Lampetra zanandreae*. *Dev. Biol.*, 145: 367–373.
- Langille, R. M. and B. K. Hall. 1988. Artificial fertilization, rearing, and timing of stages of embryonic development of the sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. *Can. J. Zool.*, 66: 549–554.
- Lobo, E. and R. E. Espinoza. 1999. Two new cryptic species of *Liolaemus* (Iguania: Tropiduridae) from Northwestern Argentina: resolution of the purported reproductive bimodality of *Liolaemus alticolor*. *Copeia*, 1999: 122–140.
- Lyons, J., I. J. Polaco and P. A. Cochran. 1996. Morphological variation among the Mexican lampreys (Petromyzontidae: *Lampetra*: subgenus *Tetrapleurodon*). *Southwest. Natur.*, 41: 365–374.
- 前川光司・中野繁. 1994. 遡河回遊から河川生活へ. 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司 (編), 206–220 pp. 川と海を回遊する魚—生活史と進化—. 東海大学出版会, 東京.
- Maitland, P. S. 1980a. Review of the ecology of lampreys in northern Europe. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1944–1952.
- Maitland, P. S. 1980b. Scarring of whitefish (*Coregonus lavaretus*) by European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) in Loch Lomond, Scotland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1981–1988.
- Malmqvist, B. 1980. The spawning migration of the brook lamprey, *Lampetra planeri* Bloch, in a South Swedish stream. *J. Fish Biol.*, 16: 105–114.
- Malmqvist, B. 1983. Breeding behaviour of brook lampreys *Lampetra planeri*: experiments on mate choice. *Oikos*, 41: 43–48.
- Malmqvist, B. 1986. Reproductive ecology of lampreys. Pages 20–30 in T. Uyeno, R. Arai, T. Taniguchi and K. Matsuura, eds. *Proceedings of the second international conference on Indo-Pacific fishes*. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
- Manion, P. J. and L. H. Hanson. 1980. Spawning behavior and fecundity of lampreys from the upper three Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1635–1640.
- Martínez Wells, M. and C. S. Henry. 1992a. Behavioral responses of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysoperla*) to synthetic mating songs. *Anim. Behav.*, 44: 641–652.
- Martínez Wells, M. and C. S. Henry. 1992b. The role of courtship songs in reproductive isolation among populations of green lacewings of the genus *Chrysoperla* (Neuroptera: Chrysopidae). *Evolution*, 46: 31–43.
- Martínez Wells, M. and C. S. Henry. 1998. Songs, reproductive isolation, and speciation in cryptic species of insects, a case study using green lacewings. Pages 217–233 in D. J.

- Howard and S. H. Berlocher, eds. Endless forms, species and speciation. Oxford University Press, New York.
- Matsui, M. and T. Utsunomiya. 1983. Mating call characteristics of the frogs of the subgenus *Babina* with reference to their relationship with *Rana adenopleura*. *J. Herpetol.*, 17: 32–37.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, Cambridge. 797 pp.
- Mayr, E. and P. D. Ashlock. 1991. Principles of systematic zoology. 2nd ed. McGraw-Hill, INC., New York. 475 pp.
- 馬渡俊輔. 1994. 動物分類学の論理. 東京大学出版会, 東京. 233 pp.
- Medland, T. E. and F. W. H. Beamish. 1987. Age validation for the mountain brook lamprey, *Ichthyomyzon greeleyi*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 901–904.
- 宮地傳三郎. 1940. 満州産淡水魚類. 関東州及満州国陸水生物調査書, 22–88.
- Moore, J. W. and J. M. Mallatt. 1980. Feeding of larval lamprey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1658–1664.
- Mori, S. 1987. Divergence in reproductive ecology of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Japan. J. Ichthyol.*, 34: 165–175.
- Mori, T. 1936. Studies on the geographical distribution of freshwater fishes in Chosen. *Bull. Biogeog. Soc. Japan*, 6: 35–61.
- Morman, R. H. 1987. Relationships of density to growth and metamorphosis of caged larval sea lampreys, *Petromyzon marinus* Linnaeus, in Michigan streams. *J. Fish Biol.*, 30: 173–181.
- Morris, K. H. 1989. A multivariate morphometric and meristic description of a population of freshwater-feeding river lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L.), from Loch Lomond, Scotland. *Zool. J. Linn. Soc.*, 96: 357–371.
- Murdoch, S. P., F. W. H. Beamish and M. F. Docker. 1991. Laboratory study of growth and interspecific competition in larval lampreys. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120: 653–656.
- Mousseau, T. A. and D. J. Howard. 1998. Genetic variation in cricket calling song across a hybrid zone between two sibling species. *Evolution*, 52: 1104–1110.
- 中村守純. 1963. 原色淡水魚類検索図鑑. 北隆館, 東京. 260 pp.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the World, 3rd ed. John Wiley and Sons, Inc., New York. 600 pp.
- Nikiforov, S. N., A. F. Grishin, A. V. Zakharov and G. N. Shelepakha. 1994. The composition of Ichthyofauna and distribution of fish in the basins of the Poronai and Tym's Rivers (Sakhalin). *J. Ichthyol.*, 37: 351–359.
- Nikolsky, G. V. and V. A. Grygorash. 1969. Pisces of the USSR. Moscow, Mysl, 447 pp. (In Russian.)
- 西田 睦. 1999. 自然史研究における分子的アプローチ. 松浦啓一・宮 正樹(編), pp. 99–116. 魚類の自然史. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 岡田節人. 1989. 円口類. 岡田節人(編), pp. 215–247. 脊椎動物の発生. 培風館, 東京.
- Paepke, H. J. and K. Schmidt. 1988. Critical catalogue of the types of the fish collection of the Zoological Museum Berlin, part 2: Agnatha, Chondrichthyes. *Mitt. Zool. Mus. Berl.*, 64: 155–189.
- Potter, I. C. 1980. The Petromyzoniformes with particular reference to paired species. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1595–1615.
- Potter, I. C. 1986. The distinctive characteristics of southern hemisphere lampreys (Geotriidae and Mordaciidae). Indo-Pacific fish biology. Pages 9–19 in T. Uyeno, R. Arai, T. Taniguchi and M. Matsuura, eds. Proceedings of the second international conference on Indo-Pacific fishes. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
- Potter, I. C. and P. I. Nicol. 1968. Electrophoretic studies on the haemoglobins of Australian lampreys. *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 46: 639–641.
- Potter, I. C. and E. S. Robinson. 1971. The chromosomes. Pages 279–293 in M. W. Hardisty and I. C. Potter, eds. The Biology of Lampreys, Vol. 1. Academic Press, London.
- Potter, I. C. and E. S. Robinson. 1973. The chromosomes of the cyclostomes. Pages 179–207 in A. B. Chiarelli and E. Capanna, eds. Cytotaxonomy and vertebrate evolution. Academic Press, London.
- Potter, I. C. and E. S. Robinson. 1981. New developments in vertebrate cytotaxonomy V. cytotaxonomy of lampreys. *Genetica*, 56: 149–151.
- Potter, I. C. and R. Strahan. 1968. The taxonomy of the lampreys *Geotria* and *Mordacia* and their distribution in Australia. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 179: 229–240.
- Purvis, H. A. 1980. Effects of temperature on metamorphosis and the age and length at metamorphosis in sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1827–1834.
- Renaud, C. B. 1997. Conservation status of Northern Hemisphere lampreys (Petromyzontidae). *J. Appl. Ichthyol.*, 13: 143–148.
- Renaud, C. B. and J. Holcik. 1988. *Lampetra* (*Eudontomyzon*) *gracilis*, a synonym of *Eudontomyzon danfordi*. *Env. Biol. Fish.*, 23: 127–130.
- Reshetniklov, Y. S., N. G. Bogutskaya, E. D. Vasil'eva, E. A. Dorofeeva, A. M. Naseka, O. A. Popova, K. A. Savvaitova, V. G. Sideleva and L. I. Sokolov. 1997. An annotated check-list of the freshwater fishes of Russia. *J. Ichthyol.*, 37: 687–736.
- Richards, J. E., R. J. Beamish and F. W. H. Beamish. 1982. Descriptions and keys for ammocoetes of lampreys from British Columbia, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1484–1495.
- Ricker, R. E. 1940. On the origin of kokanee, a freshwater type of sockeye salmon. *Trans. R. Soc. Can.*, 34: 121–135.
- Richer, R. E. 1959. Additional observations concerning residual sockeye and kokanee (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 16: 897–902.
- Robins, C. R., R. M. Bailey, C. E. Bond, J. R. Brooker, E. A. Lachner, R. N. Lea and W. B. Scott. 1980. A list of common and scientific names of fishes from the United States and Canada. 4th ed. *Am. Fish. Soc. Spec. Pub.*, 12: 1–174.
- Roslyi, Y. S. and G. V. Novomodnyi. 1996. Elimination of fry of salmon of the genus *Ocorhynchus* from the Amur

- River by the Pacific lamprey *Lampetra japonica* and by other predatory fish in the early marine period of life. *J. Ichthyol.*, 36: 46–50.
- Sakai, H. 1995. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 42: 1–98.
- Salewski, V., B. Kappus and C. B. Renaud. 1996. Velar tentacles as a taxonomic character in central European lampreys. *Acta Univ. Carolinae Biol.*, 39: 215–229.
- 佐藤信一. 1951. 北海道に於けるヤツメに関する考察. 北海道大学水産学部研究彙報, 1: 54–62.
- Savvaitova, K. A. and V. A. Maksimov. 1979. The spawning of the arctic lamprey of the genus *Lampetra* in connection with the problem of the taxonomic status of small forms. *J. Ichthyol.*, 19: 555–559.
- Schluter, D. 1998. Ecological causes of speciation. Pages 114–129 in D. J. Howard and S. H. Berlocher, eds. *Endless forms, species and speciation*. Oxford University Press, New York.
- Schluter, D. and L. Nagel. 1995. Parallel speciation by natural selection. *Am. Natul.*, 146: 292–301.
- Shim, J. H. 1992. A systematic study on the genus *Lampetra* (Agnatha, Petromyzontidae) from Korea. Doctoral thesis. Chonbuk National University, 152 pp. (In Korean with English summary.)
- Smith, C. C. and S. D. Fretwell. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.*, 108: 499–506.
- Sokolov, L. I., Y. A. Tsepkin and Y. R. Barabanova. 1992. Reproductive ecology of the western brook lamprey, *Lampetra planeri* (Petromyzontidae). *J. Ichthyol.*, 32: 145–150.
- Sutton, T. M. and S. H. Bowen. 1994. Significance of organic detritus in the diet of larval lampreys in the Great Lakes basin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 2380–2387.
- Swink, W. D. 1991. Host-size selection by parasitic sea lampreys. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120: 637–643.
- Swink, W. D. and L. H. Hanson. 1989. Survival of rainbow trout and lake trout after sea lamprey attack. *North Am. J. Fish. Manag.*, 9: 35–40.
- Tagliavini, J., P. Mariottini, G. Gandolfi and F. Conterio. 1996. Mitochondrial variability of non-parasitic Italian lampreys. *Acta Naturalia de L'Ateneo Parmense*, 29: 47–55.
- Tagliavini, J. T., R. Tizzi, F. Conterio, P. Mariottini and G. Gandolfi. 1994. Mitochondrial DNA sequences in three genera of Italian lampreys. *Boll. Zool.*, 61: 331–333.
- Tahara, Y. 1988. Normal stages of development in the lamprey, *Lampetra reissneri* (Dybowski). *Zool. Sci.*, 109–118.
- Teeter, J. 1980. Pheromone communication in sea lampreys (*Petromyzon marinus*): implications for population management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 2123–2132.
- 富永義昭・上野輝彌. 1981. 日本産魚類リスト. Pages 437–574 in 日本魚類学会編, 日本産魚名大辞典. 三省堂, 東京.
- Tsuneki, K. and M. Ouji. 1984a. Morphometric changes during growth of the brook lamprey *Lampetra reissneri*. *Japan. J. Ichthyol.*, 31: 38–46.
- Tsuneki, K. and M. Ouji. 1984b. Histological changes of several organs during growth of the brook lamprey *Lampetra reissneri*. *Japan. J. Ichthyol.*, 31: 167–180.
- Vladykov, V. D. 1972. Sous-division en trois sous-famille des lamproises de l'hémisphère-nord de la famille Petromyzonidae. *Assoc. Can. Fr. Av. Sci.*, 39: 148. (In French.)
- Vladykov, V. D. 1985. Does neoteny occur in holarctic lamprey (Petromyzontidae)? *Syllogeus*, 57: 1–13.
- Vladykov, V. D. and W. I. Follett. 1967. The teeth of lampreys (Petromyzonidae): their terminology and use in a key to the holarctic genera. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 24: 1067–1075.
- Vladykov, V. D. and E. Kott. 1976. The taxonomic significance of velar tentacles in holarctic lamprey (Petromyzonidae). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 40: 787–789.
- Vladykov, V. D. and E. Kott. 1978. A new nonparasitic species of *Lethenteron* Creaser and Hubbs 1922 (Petromyzonidae) from Hokkaido, Japan. *Can. J. Zool.*, 56: 1792–1800.
- Vladykov, V. D. and E. Kott. 1979a. A new parasitic species of the holarctic lamprey genus *Entosphenus* Gill, 1862 (Petromyzonidae) from Klamath River, in California and Oregon. *Can. J. Zool.*, 57: 808–823.
- Vladykov, V. D. and E. Kott. 1979b. Satellite species among the holarctic lampreys (Petromyzonidae). *Can. J. Zool.*, 57: 860–867.
- Vladykov, V. D. and E. Kott. 1982a. Comment on Reeve M. Bailey's view of lamprey systematics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1215–1220.
- Vladykov, V. D. and E. Kott. 1982b. Correct scientific names for the least brook lamprey and the American brook lamprey (Petromyzontidae). *Can. J. Zool.*, 60: 856–864.
- Vladykov, V. D., C. B. Renaud, E. Kott and R. S. Economidis. 1982. A new nonparasitic species of Holarctic lamprey, genus *Eudontomyzon* Regan 1911 (Petromyzontidae), from Greece. *Can. J. Zool.*, 60: 2897–2915.
- Volk, E. C. 1986. Use of calcareous otic elements (stololiths) to determine age of sea lamprey ammocoetes (*Petromyzon marinus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 718–722.
- Walker, T. J. 1964. Cryptic species among sound-producing ensiferan Orthoptera (Gryllidae and Tettigoniidae). *Quart. Rev. Biol.*, 39: 345–355.
- Weise, J. G. and T. A. Pajos. 1998. Intraspecific competition between larval sea lamprey year-class as Salem Creek was recolonized, 1990–1994, after a lampricide application. *North Am. J. Fish. Manag.*, 18: 561–568.
- Whitley, G. P. 1932. The lancelets and lampreys of Australia. *Aust. Zool.*, 7: 256–264.
- Wood, C. C. and C. J. Foote. 1996. Evidence for sympatric genetic divergence of anadromous and nonanadromous morphs of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Evolution*, 50: 1265–1279.
- 山本祥一郎・高橋芳明・北野 聡・後藤 晃. 1996. 北海道南部の河川におけるアメマスの河川残留型雌. 魚類学雑誌, 43: 101–104.
- Yamazaki, Y. and A. Goto. 1996. Genetic differentiation of *Lethenteron reissneri* populations, with reference to the

- existence of discrete taxonomic entities. *Ichthyol. Res.*, 43: 283–299.
- Yamazaki, Y. and A. Goto. 1997. Morphometric and meristic characteristics of two groups of *Lethenteron reissneri*. *Ichthyol. Res.*, 44: 15–25.
- Yamazaki, Y. and A. Goto. 1998. Genetic structure and differentiation of four *Lethenteron* taxa from the Far East, deduced from allozyme analysis. *Env. Biol. Fish.*, 52: 149–161.
- Yamazaki, Y. and A. Goto. In press. Breeding season and nesting assemblages in two forms of *Lethenteron reissneri*, with reference to reproductive isolating mechanisms. *Ichthyol. Res.*
- 山崎裕治・岩田明久. 1997. シベリアヤツメの本州における初記録. *魚類学雑誌*, 44: 51–55.
- Yamazaki, Y., H. Sugiyama and A. Goto. 1998. Mature dwarf males and females of the arctic lamprey, *Lethenteron japonicum*. *Ichthyol. Res.*, 45: 404–408.
- Yamazaki, Y., A. Goto, H. K. Byeon and S. R. Jeon. 1999. Geographical distribution patterns of the two genetically divergent forms of *Lethenteron reissneri* (Pisces: Petromyzontidae). *Biogeography*, 1: 49–56.
- Young, R. J., J. R. M. Kelso and J. G. Weise. 1990. Occurrence, relative abundance, and size of landlocked sea lamprey (*Petromyzon marinus*) ammocoetes in relation to stream characteristics in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1773–1778.
- Youson, J. H. 1981. The alimentary canal. Pages 95–189 in M. W. Hardisty and I. C. Potter, eds. *The Biology of Lampreys*, Vol. 3. Academic Press, London.
- Youson, J. H. and R. J. Beamish. 1991. Comparison of the internal morphology of adults of a population of lampreys that contains a nonparasitic life-history type, *Lampetra richardsoni*, and a potentially parasitic form, *L. richardsoni* var. *marifuga*. *Can. J. Zool.*, 69: 628–637.
- Youson, J. H. and I. C. Potter. 1979. A description of the stages in the metamorphosis of the anadromous sea lamprey, *Petromyzon marinus* L. *Can. J. Zool.*, 57: 1808–1817.
- Youson, J. H., J. A. Holmes, J. A. Guchardi, J. G. Seelye, R. E. Beaver, J. E. Gersmehl, S. A. Sower and F. W. H. Beamish. 1993. Importance of condition factor and the influence of water temperature and photoperiod on metamorphosis of sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 2448–2456.
- Zanandrea, G. 1959. Speciation among lampreys. *Nature*, 184: 380.