

論文の内容の要旨

水圏生物科学 専攻
平成15年度博士課程 進学
氏 名：馬 涛
指導教員名：塚本勝巳

論文題目

Morphological variation and evolution of larval characteristics of congrid leptocephali
in the Indo-Pacific region
(インド-太平洋におけるアナゴ科レプトセファルスの形態の変異と進化)

レプトセファルスはウナギ目 Anguilliformes を含むカライワシ類 Elopomorpha の仔魚期に特有の幼生である。一般に大型で、著しく側偏した透明な体型は、その長い仔魚期間と相俟って、海洋表層環境へ高度に浮遊適応した結果であるといわれている。水産重要種のマアナゴ *Conger myriaster* を含むアナゴ科 Congridae はウナギ目の中でウミヘビ科 Ophichthidae に次いで二番目に大きな科であり、そのレプトセファルスの形態は、体型、色素、消化管長などの形質において極めて多様性が高い。

本科は熱帯から温帯まで広い範囲に分布し、3 亜科（チンアナゴ亜科 Heterocongrinae, アナゴ亜科 Congrinae, ホンメダマアナゴ亜科 Bathymyrinae）32 属に150 種類以上が知られている。成魚の形態に基づいて系統をみると、アナゴ亜科が最も古く、ホンメダマアナゴ亜科とチンアナゴ亜科がその姉妹群であるとする仮説が提唱されている。アナゴ科は成魚の形態に変異が小さいため、分類が最も困難な科のひとつとなっている。

一方、アナゴ科のレプトセファルスは、分類形質の数は少ないものの、それぞれの形質の変異が極めて大きい。このため、ひとつの科として共有形質を見つけることが難しく、その中にまとまりのある属として認識できるグループも少ない。これまで大西洋においては、アナゴ科レプトセファルスの分類に関する研究がいくつかあるが、インド-太平洋域ではそもそも記載された種類数が少なく、またほとんどの種において仔魚と成魚の対応関係もよく分かっていない。均質性の高い成魚の形態は、収斂進化や平行進化の結果と考えられ、多様性の高いレプトセファルスの方が科内の系統関係をより忠実に反映するものと考えられる。しかし、これまで

アナゴ科レプトセファルスの系統に関する研究は少なく、分子技術を用いた研究は皆無である。

そこで本研究では、まずインド-太平洋域から採集された多数のアナゴ科レプトセファルスの形態的多様性を記述し、これらの形態的特徴とミトコンドリア DNA (mtDNA) の部分塩基配列から、アナゴ科レプトセファルスの基本的分類単位 (以下、タクサ) を決定することを目的とした。次に、得られたタクサにアナゴ科の近縁種を加えて、分子遺伝的手法により系統関係を推定し、これに仔魚の形態的特徴をマッピングすることで、各形態形質の進化パターンを明らかにする。以上を総合して、アナゴ科魚類の現行の分類の妥当性を検討し、レプトセファルスの形態における多様性の進化プロセスとその生物学的意義を考察することを狙いとした。

1. 形態形質の多様性と科内のグルーピング

2000-2005 年に亘って行われた 4 回の航海 (東シナ海における KT-00-16 航海, 東インド洋における BJ-03-2 航海, 西北太平洋における KH-04-2 航海, 西南太平洋における KH-04-5 航海) で採集された計 2708 個体のアナゴ科レプトセファルスを用いた。

本研究ではまず、既報の仔魚の形態的特徴 (体高, 吻の形, 体側色素パターン, 眼下色素の有無, 消化管長, 背鰭長, 筋節数, 最終垂直血管の筋節上の位置など) によって、採集された本科標本を分類した。その結果、アナゴ科レプトセファルスには本科を特徴づける共有形態形質は全くないことが分かった。消化管長の違いから 3 亜科を分別できた。チンアナゴ亜科は体長の約 72%, アナゴ亜科は 91%、ホンメダマアナゴ亜科は 95%以上であった。アナゴ亜科のほとんどのグループは眼下色素をもち、ホンメダマアナゴ亜科には、外腸を持つタイプと外腸を持たないタイプが認められた。3 亜科は 7 属 (うち 1 属は *Ariosoma* 属とその類似属をまとめた type) に分類できた。すなわち、チンアナゴ亜科の *Heteroconger* 属と *Gorgasia* 属、アナゴ亜科の *Conger* 属、*Gnathophis* 属、*Bathycongrus* 属、*Uroconger* 属、およびホンメダマアナゴ亜科の *Ariosoma*-type である。さらに、細かく各属内をみると、それぞれ 4, 4, 5, 5, 5, 1, 12 の計 36 グループが認められた。これに、同定不能の未知の 10 グループを加え、アナゴ科に総計 46 の形態グループを認めた。

2. タクサの決定

レプトセファルス 396 個体と成魚 3 種 4 個体 (*Ariosoma major*, *Ariosoma shiroanago*, *Uroconger lepturus*) の計 400 個体について、mtDNA 16 S rRNA の部分塩基配列を決定した。既報の 2 種 (クロアナゴ *Conger japonicus*, マアナゴ) のデータを加え、1336 サイトの塩基配列を使って遺伝距離を算出し、近隣結合法によりハプロタイプのグルーピングを行った。

その結果、11 の分岐の深い、大きなクレードが認められ、そのうちの 7 クレードはそれぞれ既知の 7 属 (*Heteroconger* 属, *Gorgasia* 属, *Conger* 属, *Gnathophis* 属, *Bathycongrus* 属, *Uroconger* 属, および *Ariosoma*-type) と一致した。各属間の遺伝距離は 0.1334-0.3250 の範囲にあった。

遺伝子解析で認められた 11 の大きなクレードの中には多数の小さな基本単位となるクレード (以下、分子クレード) があった。これらと上記 46 の形態グループとの対応関係を比較検討し

たところ、計 66 タクサを認識することができた。このうち 36.4%のタクサで形態グループと分子クレードが一对一で過不足なく対応した。しかし 54.5%は 1 つの形態グループの中に複数の分子クレードがあり、逆に 1 つの分子クレードを複数の形態グループが構成する場合も 9.1%あった。複数の分子クレードで構成される形態グループが 50%以上もあるという事実は、今後アナゴ科には数多くの隠弊種や地域集団が発見される可能性のあることを示している。

本章のレプトセファルスの分子データを成魚のそれと比較して、2 種のレプトセファルス *Ariosoma* sp. 7 の一部と *Ariosoma* sp. 8 は、それぞれ *A. major* と *A. shiroanago* であることが分かった。また、東シナ海から採集され、形態的にはこれまでクロアナゴと同定されていたレプトセファルスが、実はマアナゴであることも分かった。形態形質による誤同定の原因は本種の体側色素が発育初期にはなく、成長に伴って発現・発達することが分からなかったためである。また、これは小サイズ (TL \leq 74.0 mm) のマアナゴレプトセファルスの形態と分布の初記載となった。

3. 系統関係

アナゴ科の系統推定のため、本研究で決定したアナゴ科 66 タクサに加え、近縁の他 4 科 (ハモ科 *Muraenesocidae*, シギウナギ科 *Nemichthyidae*, クズアナゴ科 *Nettastomatidae*, ホラアナゴ科 *Synaphobranchidae*) 計 9 種について、mtDNA 16SrRNA の相同領域の部分塩基配列を決定した。既報のウツボ科 *Muraenidae* の 1 種を外群として、他の 3 科 3 種 (ウナギ科 *Anguillidae*, ウミヘビ科, ノコバウナギ科 *Serrivomeridae*) も含む計 79 タクサの 1304 サイトを用いて系統推定を行った。方法は近隣結合法 (NJ, Kimura's 2-parameter), 最節約法 (MP, equal weighting), および最尤法 (ML, GTR+I+) に依った。

その結果、得られた NJ 樹は他の系統樹と大きく異なり、MP 樹と ML 樹の樹形はほぼ一致した。そこで、MP と ML の厳密合意樹を作成してみると、アナゴ科の中にハモ科、グズアナゴ科およびウミヘビ科が組み込まれ、アナゴ科はこれまで考えられていたような単系統ではないことが分かった。樹形を詳しく見ると、熱帯に生息しているチンアナゴ亜科と未知のタクサの *Congrinae* sp. 1 から成るクレード I (以下系統クレード) が最も早く分岐し、その後大きな 2 つの系統クレードに分かれた。そのうち系統クレード II は、*Ariosoma*-type (ホンメダマアナゴ亜科) と *Ophisurus* 属 (ウミヘビ科) から成り、さらに *Ariosoma*-type は外腸タイプと非外腸タイプの 2 つに分かれた。もう 1 つの系統クレード III では、*Conger* 属が最初に分岐し、続いてアナゴ亜科の他属が派生した。この系統クレード III の中に、*Saurenhelys* 属 (クズアナゴ科) と *Muraenesox* 属 (ハモ科) も含まれることが明らかになった。このようなチンアナゴ亜科が最も古く、次にホンメダマアナゴ亜科とアナゴ亜科が後に派生したとするアナゴ科内部の派生順序は、アナゴ亜科が最も古いとする従来の系統仮説とは一致しなかった。

4. 形態の進化パターン

MP と ML の厳密合意樹の上に、6 つの形態形質 (体側色素パターン, 消化管長, 背鰭長, 吻

の形、眼下色素、および体高) のマッピングを行い、アナゴ科とその近縁種のレプトセファルスの形態形質の進化パターンを調べた。

体側色素パターンはひとつのクレードにまとまることはなく、それぞれ多系統的に出現した。体側色素の内、筋隔色素をもつものは全ての系統クレードに、また筋節色素をもつものは系統クレード I と II に出現した。脊索付近の体側深部にある内部色素を持つものは系統クレード II のみに出現し、またこのクレードの中には色素の退化した、あるいは全く色素がないタクサも出現した。一般的に体側色素は一列であるが、複数化したものもあり、これらは全ての系統クレードに散在した。

アナゴ科 3 亜科の重要な形態形質である消化管長は、アナゴ科の進化の過程で増大する傾向が見られた。逆に、背鰭長は一般に進化に伴って減少する傾向が見られた。吻の形は 2 つのタイプがあり、突出型が全ての系統クレードに出現したのに対して、丸型はアナゴ亜科のいくつかのタクサに限られた。眼下色素は未知のタクサの *Congrinae* sp. e 以外のすべてのアナゴ亜科に見られた。アナゴ科の体高は一般に低い、系統クレード II には *Gnathophis* 属など非常に体高の高いものから、*Conger* 属、*Uroconger* 属など、より伸長したものまで幅広く出現し、大きな変異が見られた。

以上の結果から、アナゴ科とその近縁種のレプトセファルスにおいて、消化管長、背鰭長や眼下色素などの形質は系統関係をよく反映するものと考えられた。特に *Ariosoma*-type の中で、外腸タイプと非外腸タイプが明瞭に 2 分岐し、体サイズの増大とともに、その栄養要求を満たすために非外腸の通常型レプトセファルスから外腸タイプが出現したことは重要である。仔魚の成長と初期生活史戦略の変化とともに種分化が起こり、これに伴って消化管の伸張が生じたものと考えられた。

本研究は形態と分子データの両方を使って、大きな形態的多様性を示すアナゴ科レプトセファルスを分類し、その系統解析から、アナゴ科の多系統性と仔魚の形態形質の進化パターンを明らかにしたものである。中でも、消化管長はアナゴ科レプトセファルスの長距離、長期間の回遊生態に対応して進化してきた形質と推測された。また、アナゴ科レプトセファルスの形態形質は成魚のそれらより系統関係をより正しく反映するものと考えられ、従来の本科の分類学や系統学は再検討の必要があると考えられた。今後は更に解析に供するアナゴ科内および他科のタクサ数を増やすとともに、仔魚の初期生活史研究も含めて、本科の進化過程を明らかにする必要がある。