

# クローン繁殖フナは稀に有性生殖をしながら繁栄 — 遺伝的に多様なクローンフナが存在する謎を解明 —

## 概要

京都大学大学院理学研究科 三品達平 博士課程大学院生（現・理化学研究所）、渡辺勝敏 同准教授、東海大学海洋学部 武島弘彦 特定研究員、琉球大学 西田 睦 学長、長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科 井口 恵一朗 教授を中心とした国際共同研究グループは、雌だけで繁殖するフナの起源を明らかにし、またクローン繁殖であるにも関わらず、大きな遺伝的多様性をもつ理由を突き止めました。

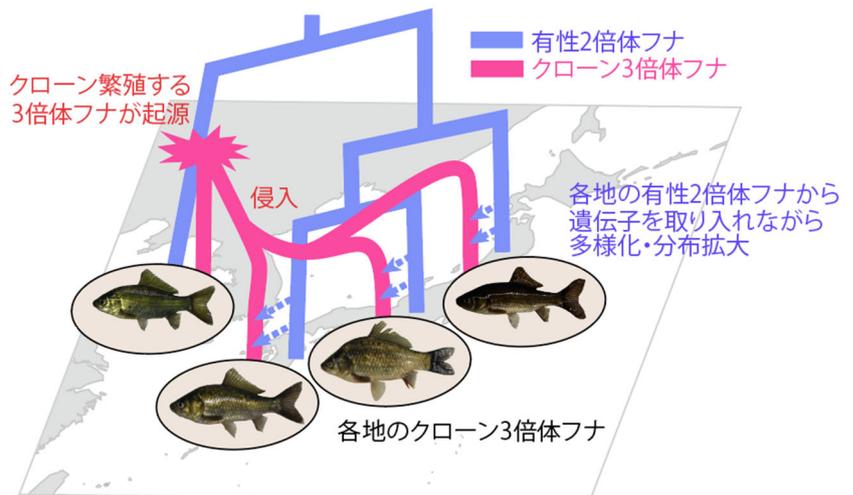
日本人に馴染みの深い淡水魚であるフナ\*には、雄と雌で有性生殖をする通常の2倍体（有性フナ）と雌だけでクローン繁殖をする3倍体（クローンフナ、いわゆるギンプナ）が全国の河川や湖沼で共存しています。研究グループが日本全国やユーラシア大陸から採集されたフナの遺伝子を詳細に比較したところ、(1) 日本のクローンフナはもともと大陸起源で、氷期に日本に侵入した可能性が高いこと、そして(2) クローンフナが稀に日本各地の有性フナと有性生殖し、新たな遺伝子を獲得しながら分布を拡大してきたことが明らかになりました。クローンが有性個体と生殖し、核やミトコンドリアの遺伝子をダイナミックに取り入れながら進化してきた証拠は脊椎動物では初めての発見です。これは「性のあり方」に対する生物観を変える新知見だともいえ、今後、生物において有性生殖がどのように進化してきたのかという大きな謎をひもとく一つの手がかりになると期待されます。

本成果は、2021年11月18日に国際学術誌「Scientific Reports」にオンライン掲載されます。

\*フナ：ここではゲンゴロウフナやヨーロッパフナを除くフナ類の総称



フナ (撮影: 鹿野雄一氏)  
<https://ffish.asia/f/71394>



## 1. 背景

自然界の 99%の真核生物は雄と雌で有性生殖をするといわれています。これほど普遍的な現象にもかかわらず、「有性生殖がなぜ進化して、維持されてきたのか？」という問いは、ダーウィンによって進化論が提唱されて以来まだ解決されていない生物学における大きな謎の一つです。こうした中で、近年進展が著しい DNA 分析技術をクローン繁殖種に適用することで、多くの驚くべきことが分かってきています。こうした新しい知見は、生物における性のあり方、遺伝的多様性がどう創出されるのかといった点において、我々の生命観に変革をもたらしつつあります。

クローン繁殖種の中でも特に興味深い研究対象種の一つが、日本人にとって馴染み深い淡水魚である「フナ」です（図1）。フナの自然集団には、通常の「雄と雌で有性生殖をする2倍体（ $2n$ ）」と「雌のみでクローン繁殖<sup>(注1)</sup>をする3倍体<sup>(注2)</sup>（ $3n$ ）」が存在します。このクローン  $3n$  フナは、「ギンブナ」と呼ばれ、日本の河川や湖沼で最も一般的に見られるフナです。一方で日本の有性  $2n$  フナには、分類に不確かなところはあるものの、オオキンブナ・ニゴロブナ・ナガブナ・キンブナなどと呼ばれるものが含まれます（ここでは、ギンブナも含めフナと総称：*Carassius auratus*グループ）。その他にもゲンゴロウブナが琵琶湖固有種として生息しています。



図1 フナ（撮影：鹿野雄一氏, <https://ffish.asia/f/71394>）

このクローン  $3n$  フナは雌性発生と呼ばれる特殊なクローン繁殖をします（図2）。まず  $3n$  は減数分裂<sup>(注3)</sup>を経ない卵をつくります。この卵の発生開始には近縁な有性  $2n$  フナの雄の精子による刺激を必要とするものの、その精子は遺伝的に子孫に全く貢献しないため、生まれた子は雌親のクローンとなります。

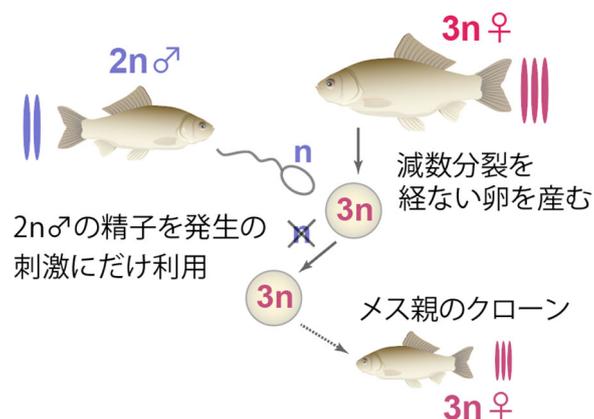


図2 クローン繁殖をするフナの繁殖様式（雌性発生）

このような不思議なクローン繁殖をする 3n フナは、日本だけでなくユーラシア大陸にも広く生息しており、クローン 3n フナがどこで起源したのか、つまり (1) 大陸から侵入したクローン 3n フナの祖先が日本全国に広がったのか、それとも (2) 各地で独立して有性 2n フナから出現したのかについては大きな謎でした。またクローン繁殖であるにも関わらず、各地のクローン 3n フナの間で遺伝的な多様性が見られることも謎でした。

## 2. 研究手法・成果

日本全国、またユーラシア大陸東部の計 100 地点から約 1000 個体ものフナを採集し、ミトコンドリア DNA 塩基配列<sup>(注4)</sup>、核ゲノムの多数遺伝子の塩基配列、網羅的な RNA<sup>(注5)</sup> の塩基配列、マクロサテライト DNA 多型<sup>(注6)</sup> から得られた情報を統合して大規模な比較集団遺伝・系統解析を実施しました。

その結果、核 DNA においては各地の日本産クローン 3n フナは、日本の有性 2n フナとユーラシアのフナが交雑した遺伝的特徴をもつことが明らかになりました。一方で、ユーラシア大陸のクローン 3n フナには日本の有性フナの遺伝的特徴が見いだされませんでした (図 3 左)。そして、クローン 3n フナは、同所的に生息している有性 2n フナと核 DNA やミトコンドリア DNA で遺伝的な類似性が高いことが明らかになりました (図 3 右)。これらの結果から、各地のクローン 3n フナが、共存している有性 2n フナと稀に交雑・生殖し、核 DNA およびミトコンドリア DNA をダイナミックに取り入れてきたことが明らかになりました。

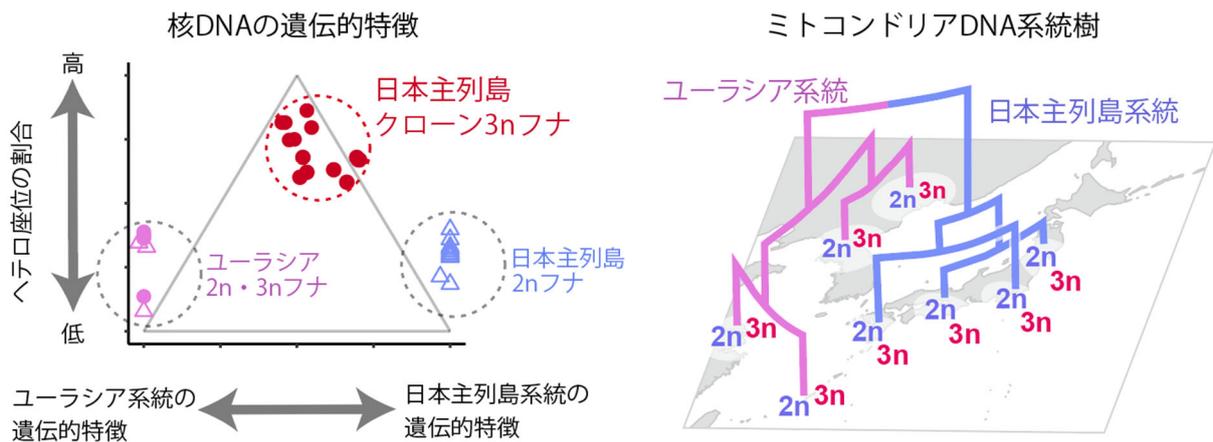


図3 クローン 3n フナの遺伝的特徴。(左) 核 DNA の比較分析の結果、日本各地のクローン 3n フナはすべて、ユーラシアのフナと日本主列島の有性 2n フナの双方の遺伝的特徴をもつハイブリッド様のゲノムをもっていた。●はクローン 3n フナ、△は有性 2n フナ。(右) ミトコンドリア DNA (母系系統) の比較分析の結果、同所的に生息しているクローン 3n フナと有性 2n フナは遺伝的な類似性が高く、各地域で遺伝的な交流があったことを示す。

基本的に雌性発生をするクローンと有性個体間で生殖が行われ、クローンが有性個体から核・ミトコンドリアの遺伝子をダイナミックに取り入れて進化してきた証拠は、脊椎動物では初めての発見となります (図 4)。では、クローン繁殖をするはずの 3n フナはどのように有性 2n フナと交雑・生殖するのでしょうか？ この交雑のプロセスはまだ完全には明らかになっていませんが、まず ① 3n の卵が、稀に 2n の精子と受精して 4n の雄個体を生じることがわかっています。次に、② この 4n の雄個体がつくる 2n の精子と、通常の 2n の雌個体がつくる 1n の卵が受精することによって、再びクローン繁殖をする 3n ができると考えられます。

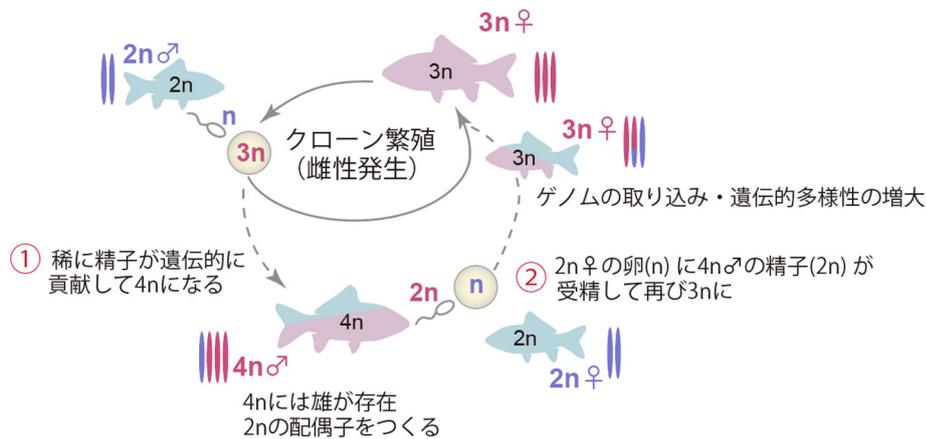


図4. クローン 3n フナが有性 2n フナと交雑・生殖する際の想定されるプロセス

今回の研究の結果から、日本のクローン 3n フナは、ユーラシア大陸で起源し、おそらくおよそ 100 万年前、氷期に日本列島と大陸が地続きになった時に、ユーラシア大陸から日本列島へ侵入した可能性が高いと考えられます。そして、侵入したクローン 3n フナは、日本各地で在来の有性 2n フナと交雑・生殖し、その子孫が再びクローン繁殖をすることで新たな遺伝的多様性を獲得しながら、日本全国へと分布を広げていったと考えられます (図5)。

したがって、最初の謎、つまりクローン 3n フナが大陸起源か、各地で独立に発生したかについては、それらが融合したシナリオが正しかったことになります。しかし、日本のクローン 3n フナが大陸産そのものではなく、ユーラシアの有性 2n フナと日本の有性 2n フナが会った時に交雑したことで、新たにクローン 3n フナが誕生した可能性も否定できません。これは、今後の詳細なゲノム分析によって結論づけられると考えられます。

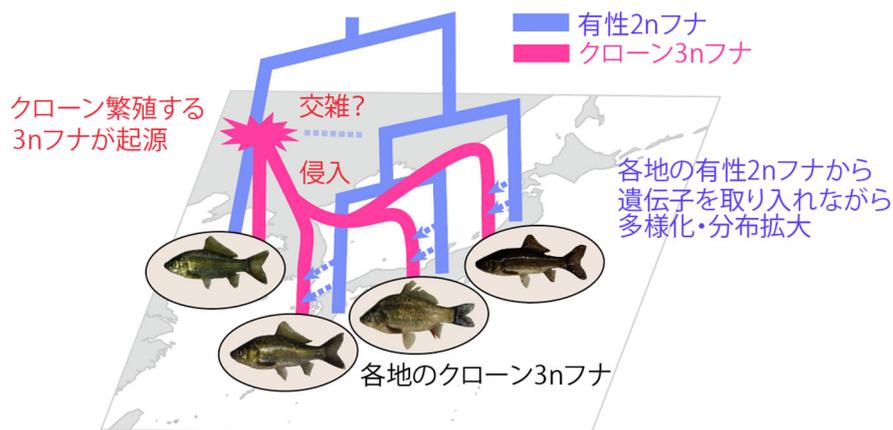


図5 クローン 3n フナの起源と分布拡大。

### 3. 波及効果、今後の予定

クローンであるために遺伝的多様性が乏しいはずのクローン 3n フナが、有性 2n フナ個体から遺伝子を獲得することによってダイナミックにミトコンドリア DNA や核ゲノムの一部を取り入れながら進化してきた証拠は、脊椎動物では初めて観察される新知見であり、有性、無性という二分岐的な性のあり方に対する見方を

変えるものです。また、従来、クローン繁殖をする生物は遺伝的多様性が乏しく、進化の袋小路と考えられてきました。しかしながら、クローン 3n フナは有性 2n フナと稀に交雑・生殖することで高い遺伝的多様性を獲得し、維持してきました。クローン繁殖でありながら高い遺伝的多様性をもつことで、クローン 3n フナは日本・ユーラシア大陸の様々な環境の河川や湖沼に広く進出し、繁栄することができたものと考えられます。こうした特異な存在であるクローン 3n フナを対象とした研究を進めることで、今後、広く生物において雄と雌がどのように進化してきたのかの謎をひもとく一つの手がかりが得られるものと期待されます。

#### 4. 研究プロジェクトについて

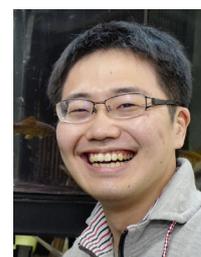
本研究は日本学術振興会・科学研究補助金（26291079、26250044、17H03720、18H01330、18J00928、21K14919、20H03009、15J02066）、および東京農業大学 生物資源ゲノム解析拠点の助成を受けておこなわれました。

##### <用語解説>

- (注1) **クローン繁殖**：生まれる子が親と遺伝的に同一となる繁殖
- (注2) **3倍体**：両親それぞれの配偶子から1セットのゲノムを受け取る生物を2倍体という。3倍体は3セットのゲノムをもつ。
- (注3) **減数分裂**：細胞あたりの染色体数を半減させる分裂で、卵子や精子など配偶子を生み出す際に行われる。
- (注4) **ミトコンドリア DNA**：核の染色体と異なり、細胞質にあるミトコンドリアの中にある DNA で、母系遺伝する（つまり、母親のみから受け継がれる）。
- (注5) **RNA**：リボ核酸。DNA の遺伝情報を鋳型として合成された核酸で、遺伝子の発現、つまりタンパク質を合成する過程で重要な役割をはたす。一部のウイルスには RNA を遺伝物質とするものもある。
- (注6) **マイクロサテライト DNA 多型**：ゲノム中に散在する、2から数塩基の単純な繰り返し配列(ATATATAT...など)の反復数の多型。高い多型性をもつ遺伝マーカーとして、犯罪捜査などで個人特定にも使用される。

##### <研究者のコメント>

フナを求めて日本全国をめぐり、ひたすら実験やデータ解析に没頭することで、驚きの繁殖様式を発見することができました。謎に満ちたクローン繁殖をする3倍体フナは、日本全国で見られます。近くの水辺でぜひフナを探してみてください。まだまだ面白い現象がたくさん隠れていると思います。(三品)



##### <論文タイトルと著者>

タイトル：Interploidy gene flow involving the sexual-aseexual cycle facilitates the diversification of gynogenetic triploid *Carassius* fish (有性-無性の生殖サイクルを伴う倍数性間の遺伝子流動が雌性発生3倍体フナの多様化を促進する)

著者：Tappei Mishina, Hirohiko Takeshima, Mikumi Takada, Kei'ichiro Iguchi, Chunguang Zhang, Yahui Zhao, Ryouka Kawahara-Miki, Yasuyuki Hashiguchi, Ryoichi Tabata, Takeshi Sasaki, Mutsumi Nishida, Katsutoshi Watanabe  
三品達平（京都大学大学院理学研究科、現：理化学研究所 生命機能科学研究センター）

武島弘彦（総合地球環境学研究所、現：東海大学海洋学部）

高田未来美（東京大学大気海洋研究所）

井口恵一郎（長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科）

Chunguang Zhang（中国科学院動物研究所）

Yahui Zhao（中国科学院動物研究所）

川原玲香（東京農業大学 生物資源ゲノム解析センター）

橋口康之（大阪医科薬科大学）

田畑諒一（京都大学大学院理学研究科、現：滋賀県立琵琶湖博物館）

佐々木剛（東京農業大学農学部）

西田睦（琉球大学）

渡辺勝敏（京都大学大学院理学研究科）

掲 載 誌：Scientific Reports DOI：10.1038/s41598-021-01754-w