

## 最も多様な淡水性ハゼ科魚類、ヨシノボリ類の進化史を解明 -回遊魚の淡水域への適応進化と大規模な種間交雑-

京都大学大学院理学研究科の山崎 曜 氏（大学院生）、渡辺 勝敏 准教授、東京大学大気海洋研究所の西田 睦 名誉教授（現琉球大学副学長）、兵庫県立川西緑台高校の鈴木 寿之 教諭、岐阜大学地域科学部 向井 貴彦 准教授らの研究グループは、ヨシノボリというハゼ科の淡水魚の系統関係を日本産の全種について初めて解明し、その生活史の適応進化と大規模な種間交雑について明らかにしました。ヨシノボリ類は、世界で最も種数が豊富な淡水性ハゼ類として知られ、日本には18種が分布していることが分かっていました。しかし、それらがどのように多様化してきたのか、その歴史は不明でした。

この成果は、日本時間の5月19日に分子系統学の国際誌「Molecular Phylogenetics and Evolution（分子系統学と進化学）」誌の電子版に掲載されました。

### ポイント

- 世界で最も多様化した淡水性ハゼ類であるヨシノボリ類のうち、**日本産の全18種の系統関係を初めて解明した。**
- **川と海を回遊するタイプの種から、淡水域で一生涯を過ごす種への進化が、少なくとも4回以上起きたと推定された。**この淡水域への適応しやすさが、ヨシノボリ類の顕著な多様性を形作ってきた要因の一つであることが示唆された。
- 淡水性でも、特に河川に進出する場合には、**卵の大きさが大幅に大型化し、止水域に進出した場合には卵が小型化したと推定された。**これはそれぞれの環境への適応と考えられる。
- ヨシノボリ類では約70～250万年前（更新世前期頃）に、**日本産のほぼ全種を巻き込んだ、他の生物では類を見ない程の大規模な種間交雑が起きた可能性が示唆された。**

### 概要

ヨシノボリ類はアジア地域に85種以上、国内では18種が知られ、最も種数が多い淡水性のハゼ科魚類として知られています。川や池、湖など、ありとあらゆる淡水環境に生息しています。しかしヨシノボリ類が示すこれほどまでの種多様性が、どのようにして生まれてきたのかはこれまで謎でした。

この謎を解明するため、分子系統解析<sup>\*</sup>を行うことで、日本産全種のヨシノボリ類の系統関係を初めて解明しました。その結果、彼らの淡水域への適応進化が種多様性の増加に貢献していると推察されました。具体的には、アユやサケのように川と海を回遊する種から、コイのように淡水域で一生涯を過ごす種への進化が4回以上（国外の種を含めるとおそらくさらに多数回）、また淡水性の中でも、河川にすむ種から池にすむ種への進化が1回起きたと推定されました。また淡水性の種の中でも、河川で一生涯を暮らす種では、卵の大きさが大幅に大型化していました。これは孵化した子供が河川環境で生き

ていくための適応進化だと考えられます。一方、池や湖にすむ種では祖先種よりもさらに小さめの卵を産む進化も起こっています（図1）。

また驚くべきことに、約70～250万年前（更新世前期頃）に当時いたほぼ全種を巻き込む、大規模な種間交雑が起きていたことも推定されました。これほどの種数を巻き込んだ種間交雑は他の生物ではほとんど確認されておらず、非常に珍しい現象です。今後は、海外に分布する種も含めてどのように多様化してきたのか、また淡水域への適応進化や種分化が具体的にどのような機構で起きたのかを追究していきたいと考えています。

## <研究の詳細>

### 背景

ヨシノボリ類はハゼ科の淡水魚で、他の淡水性ハゼと一緒に「ゴリ」という総称で一般に知られています。「ヨシノボリ」の中には、日本産だけでも18もの種が含まれていることが知られています。ヨシノボリ類は川や池、湖など、ありとあらゆる淡水環境に生息しており、またすむ環境に対応して生活史が異なることが知られています。例えば、日本産ヨシノボリ類18種のうち約半数はアユやサケのように海と川を回遊することが知られています。いっぽうで残りの半数の種は海に下らず、コイなどのように河川や湖などで一生を過ごします。特に興味深いのが、回遊する種類や湖で一生を過ごす種に比べ、河川で一生を過ごす種の卵が大型化していることです。これは、河川環境で仔魚が生き残るための適応だと言われています。このようにさまざまな生活史をもつ多くの種を含むヨシノボリ類ですが、それらがどのように多様化してきたかはこれまで多くが不明でした。そこで本研究では、核DNA<sup>\*</sup>の6遺伝子座とミトコンドリアDNA<sup>\*</sup>の3遺伝子座の塩基配列データを用いた分子系統解析<sup>\*</sup>を行うことで、彼らの進化の歴史を推定しました。

### 結果

核DNAの系統樹から、日本産のヨシノボリ類の多様化は、淡水域への適応に伴う生活史や卵の大きさなどの形質の柔軟な変化が重要な役割を果たしてきたことが示唆されました。具体的には、回遊性の種から淡水性の種への進化が、4回以上起きていることが示唆されました（図2）。また淡水域、特に河川への進出に伴って、卵の大型化が少なくとも3回以上起きていることが分かりました。（図3）。一方で湖や池などの止水環境への進出には祖先種よりも小さな卵を産む進化も起きていることも分かりました（図1）。これらの卵サイズ進化は、それぞれの環境への適応と考えられます

また驚いたことに、ミトコンドリアDNAに基づく系統樹と核DNAに基づく系統樹の比較から、70～250万年前（更新世前期頃）に当時いたほとんどの種を巻き込むほどの大規模な種間交雑が起きていたことが判明しました。具体的には、小笠原諸島に分布するオガサワラヨシノボリは、核DNAの系統樹では比較的最近に分岐したことが示されましたが、ミトコンドリアDNAに基づく系統樹では日本産で最も古くに分岐したことが示さ

れました（図4）。つまりこれは、オガサワラヨシノボリが分岐した後に、他の日本産の全種が関係する種間交雑が生じ、その際にある1種類のミトコンドリアDNAが他種に遺伝子浸透<sup>\*</sup>したことで説明ができます。このように十数種をも巻き込んだ種間交雑は、あまり知られておらず、珍しい現象と言えます。

## 展望

ヨシノボリ類のように、人間のごく身近に生息している魚にも実は面白い歴史が隠されていることを今回の研究で示すことができました。今後は、海外に分布する70以上とも言われるヨシノボリの種がどのように多様化してきたのか、またどのようにして淡水域への適応進化や種分化が起きるのかを追究していきたいと考えています。

## <参考図>

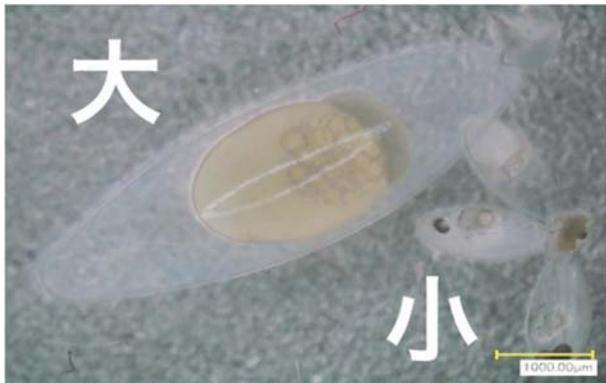


図1 河川性種(カワヨシノボリ)の大型卵と止水生種(トウカイヨシノボリ)の小型卵の比較。スケールは1mm。

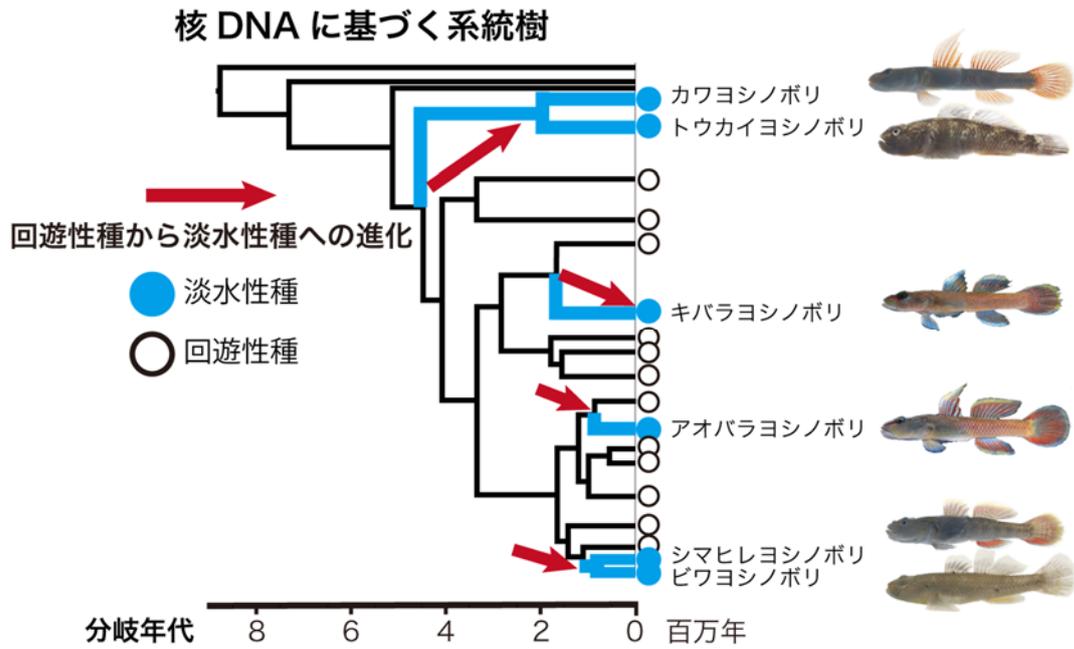


図 2 核 DNA に基づく日本産ヨシノボリ類の系統関係. 回遊性種から淡水性種への進化が 4 回以上生じたと推定された。

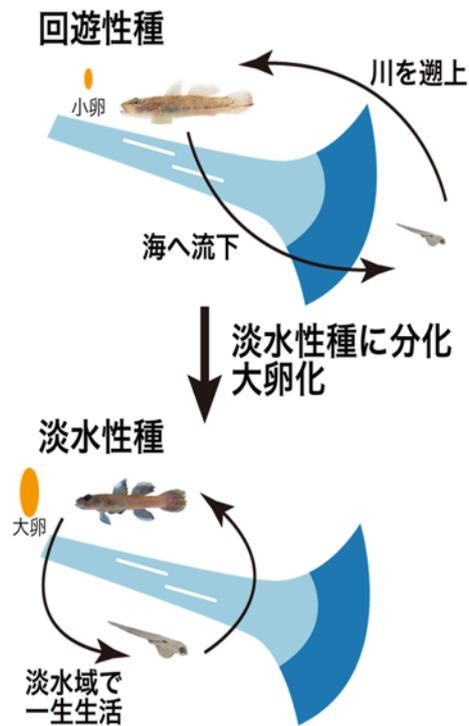


図 3 淡水性の種への分化の概略図。

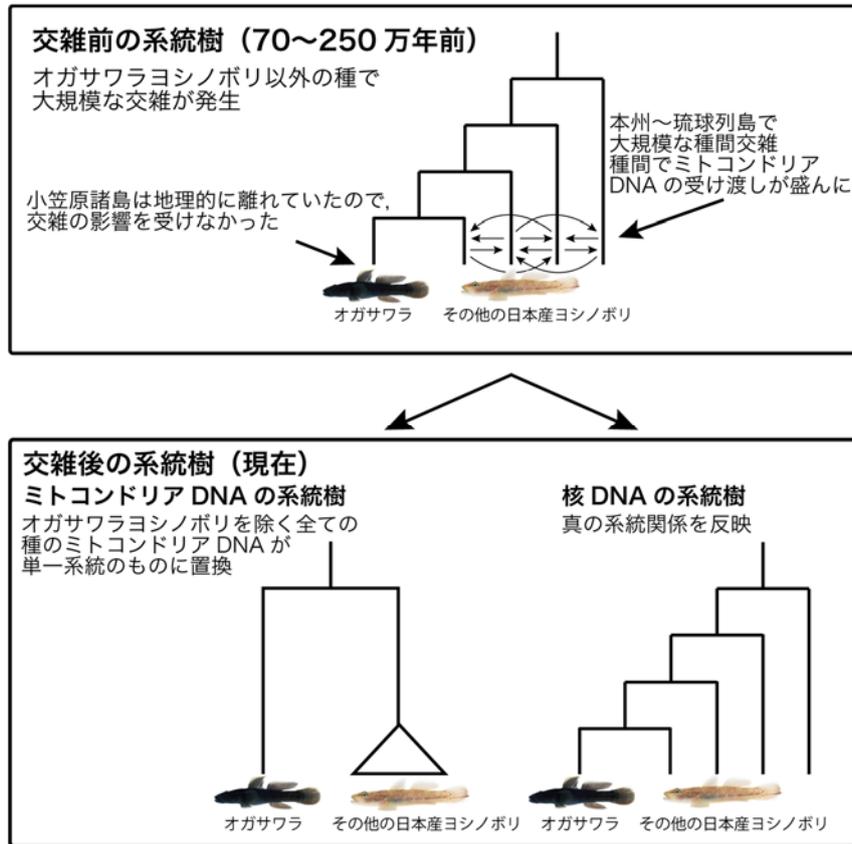


図4 核DNAの系統樹とミトコンドリアの系統樹の違いから、過去の大規模な種間交雑が起きたと考えられた。一般に、核DNAよりも、ミトコンドリアDNAで遺伝子浸透による置換が起きやすいとされている。

### <用語>

#### 核DNA

細胞の核に含まれ、生物の設計図となるDNAを指します。

#### ミトコンドリアDNA

細胞内でエネルギーを生産するミトコンドリアが独自に保有するDNAを指します。遺伝子浸透などがなければ、普通は種の系統関係とミトコンドリアDNAの系統関係は一致します。

#### 分子系統推定

DNAは4種類の物質、アデニン(A)、チミン(チミン)、グアニン(G)、シトシン(C)が順番に並んでできています。そして、進化の歴史の中でその並びが少しずつ変わっていくことが知られています。分子系統解析では、種間でDNAの配列の違いを比較することで、どれくらい昔に、どのような順番で種が分岐してきたかを推定します。

## 遺伝子浸透

それぞれ別々の歴史を辿ってきたA種とB種の間で交雑が起きることで、B種の遺伝子がA種に入り込んでしまうことを遺伝子浸透と言います。ミトコンドリアDNAのように母方からのみ伝わる遺伝子の場合、時として、A種のミトコンドリア遺伝子が丸々B種のものに置き換えることもあります。その場合、A種とB種が別種であるにも関わらず、ミトコンドリアの系統樹では非常に近い関係にあると推定されてしまいます。一般に核DNAは、ミトコンドリアDNAほど遺伝子浸透による置換がおきにくいことがわかっています。ヨシノボリ類では種間交雑により、ほぼ全種のミトコンドリアDNAがある1種のものに置換してしまったと考えられます。

## <論文情報>

タイトル

Phylogeny, hybridization, and life history evolution of *Rhinogobius* gobies in Japan, inferred from multiple nuclear gene sequences

(和訳：複数の各遺伝子塩基配列に基づく日本産ヨシノボリ属魚類の系統、交雑、および生活史進化)

著者

Yo Y. Yamasaki, Mutsumi Nishida, Toshiyuki Suzuki, Takahiko Mukai, Katsutoshi Watanabe (山崎 曜、西田 睦、鈴木寿之、向井貴彦、渡辺勝敏)

雑誌名・号・doi

Molecular Phylogenetics and Evolution, 90, 20-33. doi:

10.1016/j.ympev.2015.04.012

出版社：エルゼビア（オランダ・アムステルダム）

論文の入手

<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1055790315001141>