

機関番号：12601
 研究種目：基盤研究（A）
 研究期間：2007～2010
 課題番号：19207007
 研究課題名（和文） 魚類多様性の進化ダイナミクス：網羅的大規模分子系統樹からのアプローチ
 研究課題名（英文） Evolution of fish diversity: An approach from comprehensive and large-scale molecular phylogenetic analysis
 研究代表者
 西田 睦（NISHIDA MUTSUMI）
 東京大学・大気海洋研究所・教授
 研究者番号：90136896

研究成果の概要（和文）：

脊椎動物最大の種数（約 27,000 種）を擁する魚類が地球上でどのように多様化してきたのかを解明することを目指し、さまざまな魚類のミトコンドリアゲノム全長配列を決定した。その配列データに基づいて重要な多くの魚類グループの分子系統解析を大規模に行った結果、魚類の多様化について多くの斬新な知見を得ることができた。

研究成果の概要（英文）：

To illuminate the pattern of diversification of fishes, the biggest group in the vertebrate with nearly 27,000 species, whole mitochondrial genomes of various fishes have been sequenced. Extensive and intensive molecular phylogenetic analyses of the sequence data obtained provided a number of findings affording various insights into process of diversification of fishes on the earth.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	12,900,000	3,870,000	16,770,000
2008年度	11,500,000	3,450,000	14,950,000
2009年度	10,300,000	3,090,000	13,390,000
2010年度	4,000,000	1,200,000	5,200,000
年度			
総計	38,700,000	11,610,000	50,310,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：進化，魚類，ミトコンドリア DNA，多様性，分子系統，ウナギ，メダカ，トゲウオ

1. 研究開始当初の背景

地球上の生物多様性がどのようにして形成されてきたのかを理解することは、進化生物学の最大の問題の一つであるばかりでなく、合理的な自然保全・管理を考える上での重要な基盤である。この研究課題を達成するには、まず第1に充実した系統枠を得ること、

そして第2にそれに基づいて系統分岐の歴史的パターンを解析することが不可欠である。1990年代に入って分子系統解析が本格的に開始され、系統的理解は深まりつつあるものの、未だ動物界において充実した高次系統樹が確立された事例はほとんどない。そんな中で、申請者らが進めてきた大規模 DNA 分析に基づく研究は、魚類系統学の一つの転

機を迎えさせるに至った。一方、第2の多様化パターン分析についても、分子系統解析が本格的に可能になった1990年代より研究が開始され、高等植物や昆虫などの一部の動物グループを対象にした研究もなされ始めた。しかし、より広範な動物の分類群における本格的な研究はまだ行なわれていないのが実情である。これは、充実した高次分子系統樹がまだ得られていないことに起因する。そこで我々は、魚類を対象にこれまでに積み上げてきた大規模分子系統解析の実績をふまえて、この系統樹をより充実したものにし、それを基礎に系統多様化分析を展望することを考えた。

2. 研究の目的

魚類、中でも条鰭類は地球上のあらゆる水域に生息し、種数で脊椎動物の約半数を占める大動物群である。したがってその多様化の全貌に迫るには、条鰭類全42目を網羅したこれまでの系統研究を土台にこれをさらに発展させ、条鰭類の全431科の主要なものを全て網羅した包括的系統樹が必要である。本課題ではこれの構築を目指すとともに、とくに個々の「目」や「亜目」などの個別のグループの充実した系統像を得ることに力を入れた。それは、個々のグループの系統解析結果が当初予想していたよりもはるかに豊かに魚類の進化史を描き出すものであったからである。そのため、個々の目や亜目を対象に確実に解析を行い、それを積み上げていくことで魚類多様化の全体像を描き出すという戦略を主軸に置く方針とした。

3. 研究の方法

上述の方針に沿って定めた重点的に解析する「目」や「亜目」について、すでに申請者らが構築している日本全国を網羅する充実した魚類標本収集ネットワーク、およびこれまで形成した国際的な協力者の力も借りながら、必要な魚類標本試料の入手を図った。入手された標本試料は、そのミトコンドリアゲノム全塩基配列を我々が開発した200個をこえる魚類汎用プライマーを駆使した迅速配列決定法を用いて決定した。得た塩基配列データは国際DNAデータベースシステムに登録した。

個々の「目」や「亜目」などの分類群を対象とした系統解析と言えども、周辺の多くの魚類のデータとともに解析する必要がある。適切な内群および外群を慎重に選択し系統解析を行った。系統解析は、種々のパラメータ設定を慎重に検討した上で、最尤法を用いて行った。

4. 研究成果

研究は順調に進捗し、研究期間の4年の間に70報の論文を査読付きジャーナルに公表することができ、系統学・魚類多様性生物学にさらに重要な貢献を追加することができた。ここではスペースも限られているので、主な成果のいくつかに絞ってその要点を記す。

(1) ゲノムが解読された実験動物であるメダカを含むメダカ亜目は、ダツ類に近いという説とカダヤシ類に近いという説があったが、これまでの短い部分塩基配列に基づく解析では統計的に信頼のおける結果が得られていなかった。今回、ミトゲノム全長塩基配列に基づく解析を行ったところ、メダカ亜目は、カダヤシ類より、サンマやトビウオを含むダツ類により近いことが高い信頼性を持って提示された。更に、これらのスズキ類内部における系統的位置に注目すると、メダカやサンマ、トビウオ、カダヤシを含むトウゴロウイワシ系は、適応放散のモデル生物として注目されているシクリッド類とかなり近縁であることが判明した (Setiamarga et al., 2008)。

(2) 同じく実験動物としてゲノムも解読されて注目されている魚類にイトヨがある、本種はトゲウオ目に含まれるが、本目はイトヨのが属するトゲウオ亜目と、タツノオトシゴやウミテングを含むヨウジウオ亜目とから構成されている。これらに含まれる全ての科の代表について、ミトコンドリアゲノムに基づく系統解析を行ったところ、トゲウオ亜目とヨウジウオ亜目はスズキ類内で全く独立に進化したものであることが判明した。この成果は、実験生物として重要なトゲウオの進化を考える上で非常に重要なものである (Kawahara et al., 2007)。

(3) トゲウオの系統的位置に関しても新たな知見が得られた。これまでトゲウオ科の中で最も初期に分化したのは、これと姉妹群関係にあるクダヤガラ類と類似した細長い体型を持つ *S. spinachia* であると考えられていたが、ミトコンドリアゲノム全長配列と11個の核遺伝子に基づいた解析を行ったところ *S. spinachia* は、トゲウオ科の中で最も派生的な種として位置づけられた。この結果は、トゲウオ科魚類の進化的柔軟性を示しており、今後トゲウオ類のゲノム進化を検証する上で非常に興味深い知見であるといえる (Kawahara et al., 2009)。

(4) ウナギ科ウナギ属魚類は、海域で産卵し淡水域で成長する。とくに東アジアの淡水

域に生息する「ニホンウナギ」は、3000 km 以上離れたグアム島沖まで産卵回遊することで有名である。産卵場と生育場との間を回遊する水生生物では、祖先の生息場所は現在の産卵場であると想定されることが多く、ウナギ科魚類についても、これまで漠然と祖先は海に生息していたと考えられてきた。しかし、この仮説をサポートする証拠はなかった。そこで我々は、ウナギ科が属するウナギ目の全 19 科を網羅した分子系統解析を世界で初めておこなった。その結果、ウナギ科魚類は、外洋中・深層に生息するフウセンウナギ類、シギウナギ科、ノコバウナギ科を含む大きなクレードの内部に位置づけられることが判明した。この系統関係にもとづいて祖先種の生息地を復元したところ、ウナギ科の祖先は深海域に生息していた可能性が非常に高いという結果が得られた。以上の成果は、ウナギの祖先が深海に生息していたという仮説に、世界で初めて系統学的証拠を与える非常に意義深いものとなった (Inoue et al., 2010)。

(5) ベラ亜目魚類の系統学的実体を解明した成果も特筆すべきものである。このグループは、サンゴ礁域で多様な食性の種へ分化したベラ類と、アフリカの古代湖で適応放散したシクリッド類を含んでいる。これらは、喉に特殊な顎 (咽頭顎) を共通して持つことで共通の祖先から進化したグループとされてきたが、ミトコンドリアゲノムに基づく系統解析を行ったところ、ベラ類とシクリッド類は、スズキ類の内部で全く独立に進化したことが判明した。この成果は、「ベラ亜目」の分類学的再検討の必要性を示しているだけでなく、「特殊な咽頭顎の進化は、様々な食性への特殊化を可能にしたキーイノベーションである」という有名な進化仮説を歴史的な再現性の点で支持するものであり、進化生物学上も非常に重要な成果である (Mabuchi et al., 2007)。

(6) ナギナタナマズ科 (アロワナ目) 魚類は、アフリカとアジアに分布しているが、中間地帯の中東に分布せず、化石も見つからず、その分布パターンの形成史は謎に包まれている。ミトコンドリアゲノム全長配列に基づいて系統解析と分岐年代推定を行った結果、ナギナタナマズ科魚類アフリカ起源説が支持され、アフリカとアジアのナギナタナマズの分岐年代は 133 Mya と推定された。アジア・ナギナタナマズはアフリカ・ナギナタナマズと分岐した後、インド亜大陸に乗って北上し、アジアに到達したと考えられ、非常にダイナミックな多様化の過程が存在したことが推察された (Inoue et al., 2009)。

これらの他にも、体サイズの極端な小型化が繰り返し起こったことを明らかにしたニシン目の解析、主要系統群の起源が南アジアであることをつきとめたコイ目の解析、3 科に分けられていた魚が一つのグループであったことの発見など、興味深い多くの成果が得られている。これらを総合し、条鰭類を軸にした魚類の多様化のパターンについて、考察を進めている。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 70 件)

1. Yamanoue, Y., 他 5 名 (6 番目). Multiple invasions into freshwater by pufferfishes (Teleostei: Tetraodontidae): a mitogenomic perspective. *PLoS ONE*, 6: e17410, 2011, 査読有.
2. Lavoué, S., 他 5 名 (6 番目). Remarkable morphological stasis in an extant vertebrate despite tens of millions of years of divergence. *Proc. Roy. Soc. B*, 278:1003-1008, 2011, 査読有.
3. Satoh, T. P., 他 4 名 (5 番目). Transfer RNA gene arrangement and codon usage in vertebrate mitochondrial genomes: a new insight into gene order conservation. *BMC Genomics*, 11:479, 2010, 査読有.
4. Inoue, J. G., 他 9 名 (9 番目). Deep-ocean origin of the freshwater eels. *Biol. Lett.*, 6:363-366, 2010, 査読有.
5. Lavoué, S., M. Miya, and M. Nishida. Mitochondrial phylogenomics of anchovies (family Engraulidae) and recurrent origins of pronounced miniaturization in the order Clupeiformes. *Mol. Phylogen. Evol.*, 56:480-486, 2010, 査読有.
6. Miya, M., 他 9 名 (10 番目). Evolutionary history of anglerfishes (Teleostei: Lophiiformes): a mitogenomic perspective. *BMC Evol. Biol.*, 10:58, 2010, 査読有.
7. Poulsen, J. Y., 他 5 名 (6 番目). Higher and lower-level relationships of the deep-sea fish order Alepocephaliformes (Teleostei: Otocephala) inferred from whole mitogenome sequences. *Biol. J. Linn. Soc.*, 98:923-936, 2009, 査読有.
8. Setiamarga, D. H. E., 他 7 名 (8 番目). Divergence time of the two regional medaka populations in Japan as a new time scale for comparative genomics of vertebrates. *Biol. Lett.*, 5:812-816, 2009, 査読有.

9. Inoue, J. G., Y. Kumazawa, M. Miya, and M. Nishida. The historical biogeography of the freshwater knifefishes using mitogenomic approaches: A Mesozoic origin of the Asian notopterids (Actinopterygii: Osteoglossomorpha). *Mol. Phylogen. Evol.*, 51: 486–499, 2009, 査読有.
 10. Mayden, R. L., 他 14 名 (15 番目). Reconstructing the phylogenetic relationships of the earth's most diverse clade of freshwater fishes – Order Cypriniformes (Actinopterygii: Ostariophysii): A case study using multiple nuclear loci and the mitochondrial genome. *Mol. Phylogen. Evol.*, 51: 500–514, 2009, 査読有.
 11. Yamanoue, Y., 他 9 名 (9 番目). Explosive speciation of *Takifugu*: another use of *fugu* as a model system for evolutionary biology. *Mol. Biol. Evol.*, 26: 623–629, 2009, 査読有.
 12. Yamanoue, Y., 他 5 名 (6 番目). Unique patterns of pelvic fin evolution: a case study of balistoid fishes (Pisces: Tetraodontiformes) based on whole mitochondrial genome sequences. *Mol. Phylogen. Evol.*, 50: 179–189, 2009, 査読有.
 13. Kawahara, R., 他 4 名 (5 番目). Stickleback phylogenies resolved: Evidence from mitochondrial genomes and 11 nuclear genes. *Mol. Phylogen. Evol.*, 50: 401–404, 2009, 査読有.
 14. Johnson, G. D., 他 6 名 (6 番目). Deep-sea mystery solved: astonishing larval transformations and extreme sexual dimorphism unite three fish families. *Biol. Lett.*, 5: 235–239, 2009, 査読有.
 15. Setiamarga, D., H. E., 他 6 名 (7 番目). Interrelationships of Atherinomorpha (medakas, flyingfishes, killifishes, silversides, and their relatives): The first evidence based on whole mitogenome sequences. *Mol. Phylogen. Evol.*, 49: 598–605, 2008, 査読有.
 16. Azuma, Y., 他 4 名 (5 番目). Mitogenomic evaluation of the historical biogeography of cichlids toward reliable dating of teleostean divergences. *BMC Evol. Biol.*, 8: 215, 2008, 査読有.
 17. Yamanoue, Y., 他 5 名 (6 番目). A new perspective on phylogeny and evolution of tetraodontiform fishes (Pisces: Acanthopterygii) based on whole mitochondrial genome sequences: Basal ecological diversification? *BMC Evol. Biol.*, 8: 212, 2008, 査読有.
 18. Lavoué, S., 他 4 名 (5 番目). Monophyly, phylogenetic position and inter-familial relationships of the Alepocephaliformes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences. *Mol. Phylogen. Evol.*, 47: 1111–1121, 2008, 査読有.
 19. Kawahara, R., 他 7 名 (8 番目). Interrelationships of the 11 gasterosteiform families (sticklebacks, pipefishes, and their relatives): a new perspective based on whole mitogenome sequences from 75 higher teleosts. *Mol. Phylogen. Evol.*, 46: 224–236, 2008, 査読有.
 20. Miya, M., 他 5 名 (5 番目). Mitochondrial genome and a nuclear gene indicate a novel phylogenetic position of deep-sea tube-eye fish (Stylephoridae). *Ichthyol. Res.*, 54: 323–332, 2007, 査読有.
 21. Yamanoue, Y., 他 7 名 (8 番目). Phylogenetic position of tetraodontiform fishes within the higher teleosts: Bayesian inferences based on 44 whole mitochondrial genome sequences. *Mol. Phylogen. Evol.*, 45: 89–101, 2007, 査読有.
 22. Lavoué, S., 他 4 名 (5 番目). Phylogenetic relationships among anchovies, sardines, herrings and their relatives (Clupeiformes), inferred from whole mitogenome sequences. *Mol. Phylogen. Evol.*, 43: 1096–1105, 2007, 査読有.
 23. Mabuchi, K., M. Miya, Y. Azuma, and M. Nishida. Independent evolution of the specialized pharyngeal jaw apparatus in cichlid and labrid fishes. *BMC Evol. Biol.*, 7:10, 2007, 査読有.
- [学会発表] (計 117 件)
1. 2010 年 8 月 4 日 西田 睦: 魚類の進化に関する分子系統学的研究. 日本進化学会、東京工業大学大岡山キャンパス、東京。(日本進化学会賞受賞講演)
 2. 2010 年 2 月 6 日 Nishida, M.: Molecular phylogenetic approach to the diversity of fishes. International symposium "Toward developing global genetic diversity assessments", Kushu University, Fukuoka. (Invited Lecture)
 3. 2008 年 9 月 6 日 西田 睦: 魚類の進化を探る: その多様性への多面的アプローチ. 本部企画シンポジウム「観察から研究へ」,

日本動物学会大会, 福岡大学, 福岡. (招待講演)

4. 2007年12月4~7日 Nishida, M. : Molecular phylogeny-based approach to evolution of fishes. Asia-Africa Evolution Meeting. Seimeinomori Resort Nihon Aerobics Center, Chiba.

[図書] (計 4 件)

1. 西田 睦(編著):『海洋の生命史—生命は海でどのように進化したか』, 東海大学出版会, 2009, pp.420.

[その他]

ホームページ等

大気海洋研究所 海洋生命科学部門 分子海洋生物学分野 西田睦研究室ホームページ

<http://darwin.ori.u-tokyo.ac.jp/Nishida1ab/>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

西田 睦 (NISHIDA MUTSUMI)

東京大学・大気海洋研究所・教授

研究者番号：90136896

(2) 研究分担者

馬渕 浩司 (MABUCHI KOHJI)

東京大学・大気海洋研究所・助教

研究者番号：50401295

宮 正樹 (MIYA MASAKI)

千葉県立中央博物館・動物研究科・上席研究員

研究者番号：30250137

(3) 連携研究者

()

研究者番号：