

これまでの研究の概要

山野上博士は魚類の約半分の種数を含む派生的な魚類のグループであるスズキ類 (Percomorpha), その中でも特にフグ目を対象にして分類体系の確立と進化史の解明というテーマのもとに分子系統学的手法及び比較形態学的手法を用いて研究を進めている. 分類体系の確立とは, 種の学名や種の識別方法, 種間の系統類縁関係を明らかにするもので, あらゆる生物学の基礎となるものである. スズキ類は主に浅海域で爆発的に種分化したグループであり, フグ, ヒラメ, メバル, マサバ, マダイ, マアジ, スズキなど非常になじみの深い魚種を含んでいる. 山野上博士はスズキ類の原始的な一群と考えられている底性魚類であるホタルジャコ科について研究を行い, 種判別に有効な形態形質を新たに提唱し, 5 新種を記載するなど大きな成果を上げた (図 1, Yamanoue and Matsuura, 2001, 2002, 2004, 2007 など).

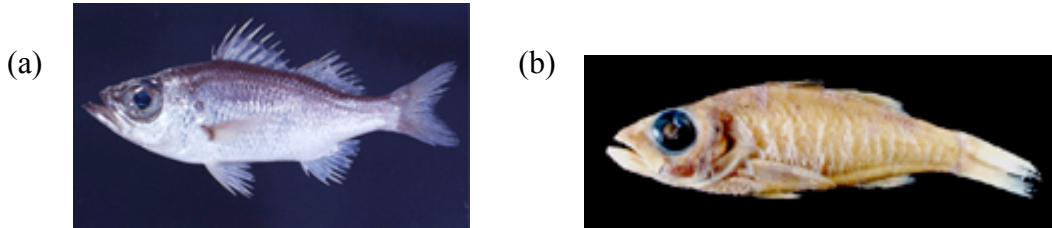


図 1. 山野上博士が記載した南日本からオーストラリアまで広く分布するホタルジャコ科のヒゲオオメハタ *Malakichthys barbatus* Yamanoue & Yoseda, 2001 (a) とフィリピンから採集されたホタルジャコ科の *Acropoma bohollensis* Yamanoue & Matsuura, 2002 (b)

さらにスズキ類の系統類縁関係を調べるためにミトコンドリアゲノム全塩基配列 (ミトゲノム) という非常に長い DNA 配列を用いてフグ目を中心にしてスズキ類の系統解明を行っている. フグ目の系統的位置やフグ目各科の系統関係についてこれまで様々な視点から多くの研究がなされているが, 研究を開始した時点ではいくつかの対立仮説があるものの何れの仮説も定説としてのコンセンサスを得られていない状況だった (Winterbottom 1974, Mok and Shen 1983, Rosen 1984, Tyler and Sorbini 1996; Santini and Tyler 2003, Holcroft 2004, 2005 など). しかし山野上博士の研究の結果, 系統的に離れたグループであると考えられてきたアンコウ目及びヒシダイ亜目がフグ目の姉妹群であることを突き止めた (Yamanoue et al. 2007). さらにフグ目各科の系統関係は腹鰭要素や顎の骨格が単純化しているものほど派生的であると考えられてきたが (Tyler and Sorbini 1996 など), 山野上博士による解析の結果, 深海に生息するグループと浅海・外洋・淡水域に生息するグループの 2 つに大きく分かれるという従来の仮説とは全く異なる結果が得られた (図 2, Yamanoue et al. 2008). これは今まで系統解析に用いられてきた骨格などの単純化は系統を反映しておらず, 2 つの系統が異なる生息域に進出した後, 類似した形質が別々に現れたことを示している.

次に, 山野上博士はミトゲノム解析によりフグ目の中で最も多様性を持ったグループの一つであるモンガラカワハギ上科の系統関係の解明及び過去の仮説の検証を行った. 本上科は全ての種において腹鰭が退化して痕跡的になっているが, 形態形質による系統解析により, この痕跡的な腹鰭要素は系統を反映しており進化の過程で派生的なグループに分岐していくにしたがって退化してきたと考えられていた (Matsuura 1979). しかし, 山野上博士の解析の結果, 腹鰭要素の退化は独立して多くの系統で起っており, グループによっては進化の過程でより複雑化していると考えられる系統も見つかった (Yamanoue et al. 2009a). 腹鰭は魚類の多くのグループで消失しているが, 本グループでは消失することなく痕跡的なままで保存されている. 分岐年

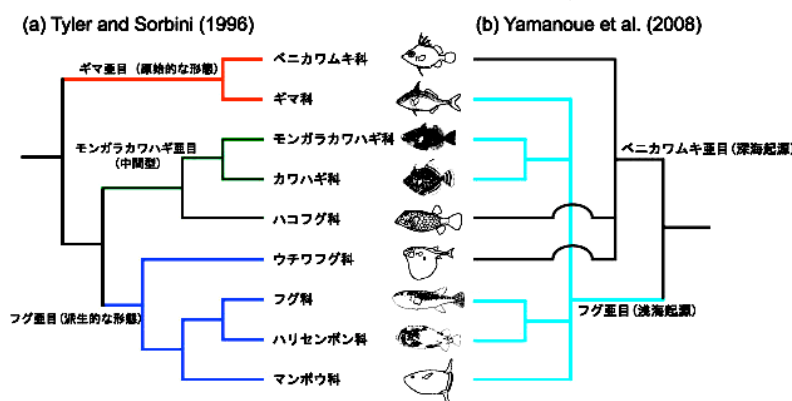


図 2. 形態形質によるフグ目各科の系統仮説 (a) 及びミトコンドリアゲノム全塩基配列による系統仮説 (b) (Yamanoue et al. 2008)

代解析の結果、1億年以上の長期間にわたり痕跡的な状態を保ったまま保存されている可能性が高いことが明らかになった。腹鰭の本来の目的である遊泳には全く役に立っていないことは明らかだが、捕食から逃れるために穴に入って背鰭と腹鰭を広げて体を固定し、捕食から逃れるのに役に立っているようである。また、このグループで観察されている"vibrating"という主に繁殖時に行う行動に腹鰭要素が重要な役割をしていると考えられる。

これらの山野上博士の解析により、フグ目に関する形態形質によって推測された仮説の多くは系統を反映しておらず、逆に形態形質の進化の柔軟性が示された形となった。今後はその形質の機能や遺伝的なバックグラウンドを調査すればさらに興味深いことが得られると考え、これらについても研究を進めている。このように、現在は記載分類やミトゲノム解析だけでなく、スズキ類を題材に核遺伝子や比較解剖を用いた解析、機能形態や分岐年代推定など幅広い視点から研究を進めている。その代表例として、ベイズ法による分岐年代推定法を行い魚類全体の分岐年代が化石記録による推定値よりも大幅に古いことを示した研究 (Yamanoue et al. 2006) や、トラフグ属の分子系統解析及び分岐年代推定からトラフグ属各種が非常に近縁で稔性のある雑種を作ることが強く期待できるため、ゲノム配列が発表されているトラフグを含むトラフグ属全体を脊椎動物の種分化研究のモデル生物として提唱した研究 (図3, Yamanoue et al. 2009b)、真骨魚類の腹鰭は70以上の系統で独立して消失していることや遊泳機能以外の様々な機能を獲得していることを根拠に、腹鰭が真骨魚類の形態や生態の多様化に大きく貢献しているという仮説を提唱した研究 (Yamanoue et al. 2010) などが挙げられる。

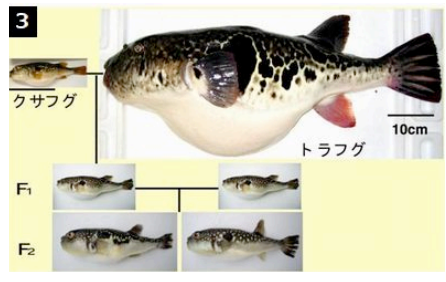
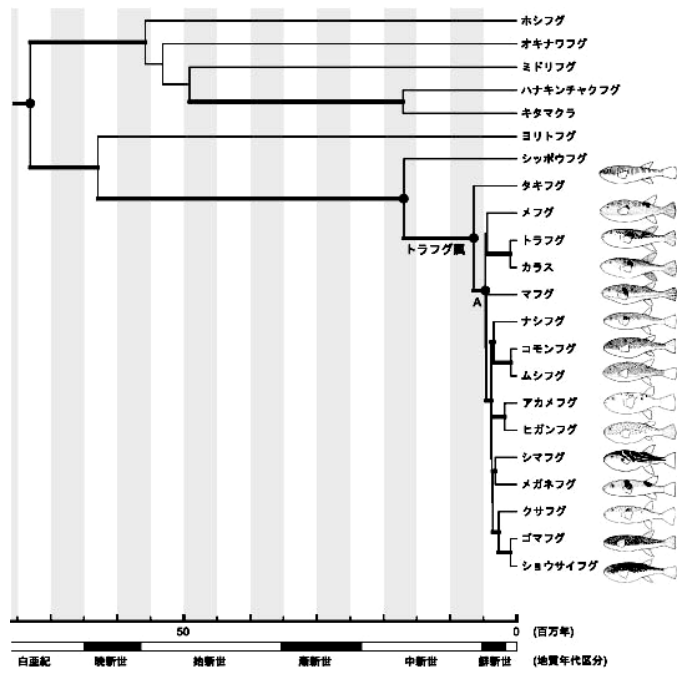


図3. トラフグの系統関係と分岐年代 (左) (Yamanoue et al. 2009b) トラフグ属をモデルシステムとして行われている研究例. (クサフグとトラフグのハイブリッド: 東大付属水産実験所 HP より) (上)

参考文献

Yamanoue, Y. and Yoseda, K. (2001) A new species of the genus *Malakichthys* (Perciformes: Acropomatidae) from Japan. *Ichthyological Research* 48: 257-261.

Yamanoue, Y. and Matsuura, K. (2001) Description of two new acropomatid species of the genus *Malakichthys* (Teleostei: Perciformes) from Australia. *Bulletin of Marine Science* 69: 1139-1147.

Yamanoue, Y. and Matsuura, K. (2002) A new species of the genus *Acropoma* (Perciformes: Acropomatidae) from the Philippines. *Ichthyological Research* 48: 21-24.

Yamanoue, Y. and Matsuura, K. (2004) Review of the genus *Malakichthys* (Perciformes: Acropomatidae) with the description of a new species. *Journal of Fish Biology* 65: 511-529.

Yamanoue, Y., Miya, M., Inoue, J.G., Matsuura, K., and Nishida, M. (2006) The mitochondrial genome of spotted green pufferfish *Tetraodon nigroviridis* (Teleostei: Tetraodontiformes) and divergence time estimation among model organisms in fishes. *Genes and Genetic Systems* 81: 29-39.

Yamanoue, Y., Miya, M., Matsuura, K., Yagishita, N., Mabuchi, K., Sakai, H., Katoh, M., and Nishida, M. (2007) Phylogenetic position of the tetraodontiform fishes in higher teleosts: Bayesian inferences based on 44 whole mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 81-101.

Yamanoue, Y. and Matsuura, K. (2007) *Doederleinia gracilispinis* (Fowler, 1943), a junior synonym of *Doederleinia berycoides* (Hilgendorf, 1879), with a taxonomic review of the genus. *Ichthyological Research* 54: 404-411.

Yamanoue, Y., Miya, M., Matsuura, K., Katoh, M., Sakai, H., and Nishida, M. (2008) A new perspective on phylogeny and evolution of tetraodontiform fishes (Pisces: Acanthopterygii) based on whole mitochondrial genome sequences: basal ecological diversification? *BMC Evolutionary Biology* 8: 212.

Yamanoue, Y., Miya, M., Matsuura, K., Sakai, H., Katoh, M., and Nishida, M. (2009a) Unique patterns of pelvic fin evolution: a case study of balistoid fishes (Pisces: Tetraodontiformes) based on whole mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50: 179-189.

Yamanoue, Y., Miya, M., Matsuura, K., Miyazawa, S., Tsukamoto, N., Doi, H., Takahashi, H., Mabuchi, K., Nishida, M., and Sakai, H. (2009b) Explosive speciation of *Takifugu*: another use of fugu as a model system for evolutionary biology. *Molecular Biology and Evolution* 26:623-629.

Yamanoue, Y., Setiamarga, D. H. E., and Matsuura, K. (2010) Pelvic fins in teleosts: structure, function and evolution. *Journal of Fish Biology* 77: 1173-1208.

Yamanoue, Y., Miya, M., Doi, H., Mabuchi, K., Sakai, H., and Nishida, M. (2011) Multiple invasions into freshwater by pufferfishes (Teleostei: Tetraodontidae): a mitochondrial perspective. *PLoS ONE*, 6: e17410.