

一方この仮説は、ウナギの産卵大回遊が「どこからどのような道筋を経て進化してきたのか」という**回遊行動の進化的起源**については何も答えていません。ウナギのなかま(ウナギ目)には、19科146属に分類される820種あまりの現生種(ウナギ科を除いてすべて海産)が知られていますが、彼らが単一の共通祖先種からどのように進化してきたのか(枝分かれしてきたのか)、これまでの研究では明快な答が得られていなかったからです。私たちはこの問いに答えるために、ウナギ目魚類の全19科を含む多数の標本を世界中の海から集め、全56種のミトコンドリアDNAの全長配列(約16,500塩基対)を決定しました。これらの配列を比較分析することによりウナギ目魚類全体の進化の歴史を再構築し、ニホンウナギを含むウナギ属が外洋の中・深層(海底から離れた水深200〜3000m)に生息する祖先種から進化してきたことを強く支持する結果を得ました。

● 研究方法と結果

東京大学海洋研究所の井上潤研究員(現、ロンドン大学)ら塚本勝巳・西田睦教授と千葉県立中央博物館の宮正樹上席研究員の研究グループは、ウナギ目魚類全19科を含む計56種のミトコンドリアDNA全塩基配列(約16,500塩基対)を独自に開発した手法で決定しました。これらの配列をウナギ目の近縁種であるカライワシやソコギスの配列を含めて比較分析し、彼らが単一の共通祖先種からどのような道筋を経て進化してきたのかを示す**系統樹**を構築しました。系統樹の構築にあたっては、DNAの塩基置換モデルを考慮した最新の手法を用い、推定の確からしさを数理的に分析しました。さらに、得られた系統樹上に現生種の生息場所をプロットし、**祖先の生息場所**を最尤法とベイズ法と呼ばれる手法により系統樹上に再構成しました。

分析の結果得られた系統樹は多くの点で予想外のものでした。外見ではウナギ属によく似て、浅海や大陸棚からその斜面にかけて生息するアナゴ、ハモ、ウツボなどはウナギ属とは縁遠く(系統樹上で離れた場所に位置する)、逆にシギウナギ、ノコバウナギ、フウセンウナギ、フクロウナギ、タンガクウナギ、ヤバネウナギなどの**外洋中・深層**(海底から離れた水深200〜3000m)に生息する深海魚がウナギ属に近縁であることがわかりました(図2)。これらの外洋中・深層性種は、巨大な口やくちばしのように変形した顎をもつなど、これまでウナギ属とはまったく縁遠いものと考えられていました。実際、シギウナギとノコバウナギを除く四つの科は、別の目(フウセンウナギ目)として分類する人もいるくらい大変ユニークな存在でした。

ウナギ属がこれらの外洋中・深層種と近縁であることは何を意味するのでしょうか？ 私たちはさらに、**祖先の生息場所**(成長の場)を推定してみました(図2)。その結果、ウナギ属と上記外洋中・深層性種からなるグループの共通祖先種が外洋中・深層に移行した後、シギウナギとノコバウナギの共通祖先種を生み出すまで、彼らの祖先はこの環境にとどまったことが示唆されました。その後、外洋中・深層から淡水という生息場所の劇的な変化が起こり、現在に至ったことが強く示唆されました。この推定の確からしさは確率で表すと99%以上という大変高いものでした。

● 結果から考えられること

生理学的に直面する問題だけでも「**水圧**」や「**浸透圧**」(体内の塩分濃度調整)など、深海から淡水への移動には克服しなければならない問題は山のようにあります。ではなぜ、ウナギ属の祖先はこのように劇的な生息場所の変換を遂げたのでしょうか。

一つの可能性として、ウナギ属が起源したと想定される**熱帯**や**亜熱帯**では、Gross *et al.* (1988)が示したように海より淡水の方が栄養(餌)が豊富であったということです。Grossらは「利用可能な餌の量の南北勾配」と「降河回遊/遡河回遊の出現様式」の対応関係を明瞭に示しましたが、これはニホンウナギの種内にみられる回遊パターンの変異にも当てはまります。海も淡水も餌が比較的豊富な(分布域の北限近くの)**温帯**では、川にのぼらずに海にそのまま居残る「**海ウナギ**」の存在が広く見られるのです(Tsukamoto *et al.* 1998)。したがって、ウナギ属の共

通祖先種が極端に餌の乏しい熱帯の外洋中・深層を見捨てて、餌の豊富な熱帯の淡水域へと成長の場を移すことは容易に想像できます。ウナギ属の淡水域への侵入を容易にしたもう一つの要因に、当時の淡水域に同じウナギ目の競合者がおらず、生態学的なニッチがすっぽり空いていた可能性もあげられるでしょう。また、ウナギを捕食するような大型魚類もいなかったのかもしれない。

一方、ウナギ属の進化的起源が外洋中・深層であったことを示唆するような状況証拠が近年得られつつあります。これまでの調査により、生まれたての幼生(柳の葉のような形状からレプトセファルスと呼ばれる)がマリアナ諸島沖の西部北太平洋でとれることから、その周辺海域がニホンウナギの産卵場であることがほぼ確実視されていました(Tsukamoto 1992)。しかしながら成熟した成魚はなかなか採集されず、昨年度に水産庁開洋丸によって行われた調査で初めてニホンウナギの雄の成熟個体が同海域の中層の水深 220–280 m で採集されました(Chow *et al.* 2009)。これは、ウナギ属の祖先がかつてこの水深帯を利用して名残ではないかと思われまます。また、今回の研究でウナギ属にもっとも近縁であることが示唆されたシギウナギやノコバウナギ(図 3)が同じ海域で産卵を行っていることも、この推測を支持する有力な証拠となるかもしれません。

ウナギ属の産卵大回遊は、成長の場を(発展的に)栄養豊富な場所に求めると同時に、産卵場所については(保守的に)安全な祖先状態を残していくという、**ウナギ属の二面的な生活史戦略**であるともいえるでしょう。

● 研究の意義

ウナギの産卵大回遊の存在が知られていなかった紀元前の古代ギリシャ時代、**アリストテレス**はウナギの成魚を詳細に観察したにもかかわらず、その体内に卵や生殖器を見つけることができませんでした。そこで彼は、ウナギが雌雄の生殖の結果として生まれるのではなく、泥の中から生じるのではないかと推論しました(有名な自然発生説)。レプトセファルスと呼ばれる仔魚がウナギのものだとわかったのは、それよりだいぶ後の 18–19 世紀に入ってからです。20 世紀初頭になり、デンマークのヨハネス・シュミット博士は北アメリカ大陸東岸に分布するアメリカウナギと、ヨーロッパや地中海沿岸に分布するヨーロッパウナギが共に北大西洋のサルガッソー海で産卵することを突き止めました(Schmidt 1923)。太平洋のニホンウナギの産卵場がマリアナ沖で発見されたのはそれからおよそ 70 年後の 1991 年です(Tsukamoto 1992)。そして昨年度に世界で初めて、ニホンウナギの雄の成熟個体が産卵場として想定された海域で採集されました(Chow *et al.* 2009)。

こうした先人たちの多大な努力にもかかわらず、今回の研究が発表されるまでウナギ属のユニークな大産卵回遊がいったい何に由来するのか、その**進化的起源**は謎に包まれていました。本来、生物進化の直接的な証拠は化石に求めべきですが、回遊のような生物の行動はもちろん化石に残りませんし、ウナギそのものの化石もほとんどありません。そこで登場したのが今回の研究でも用いた**分子系統学**というアプローチです。分子系統学は、遺伝子本体である DNA の塩基配列に刻まれた種間変異を手がかりに生物進化の歴史を再構築します。これらの変異(変化)は多くの世代を経る過程で DNA の塩基配列上に書き込まれてきたもので、その親子を通じた絶えることのない流れは生命の起源までたどることができます。ですから、DNA を適切な方法で比較分析すれば、ウナギのたどってきた進化の歴史を再構成することができるのです。ウナギの形態や生態や生理などを比較しただけでは決した明らかになることのなかったウナギの産卵大回遊の起源について、DNA を用いた分子系統学が見事に応えてくれたのが、今回の研究の大きな意義の一つと言えるでしょう。

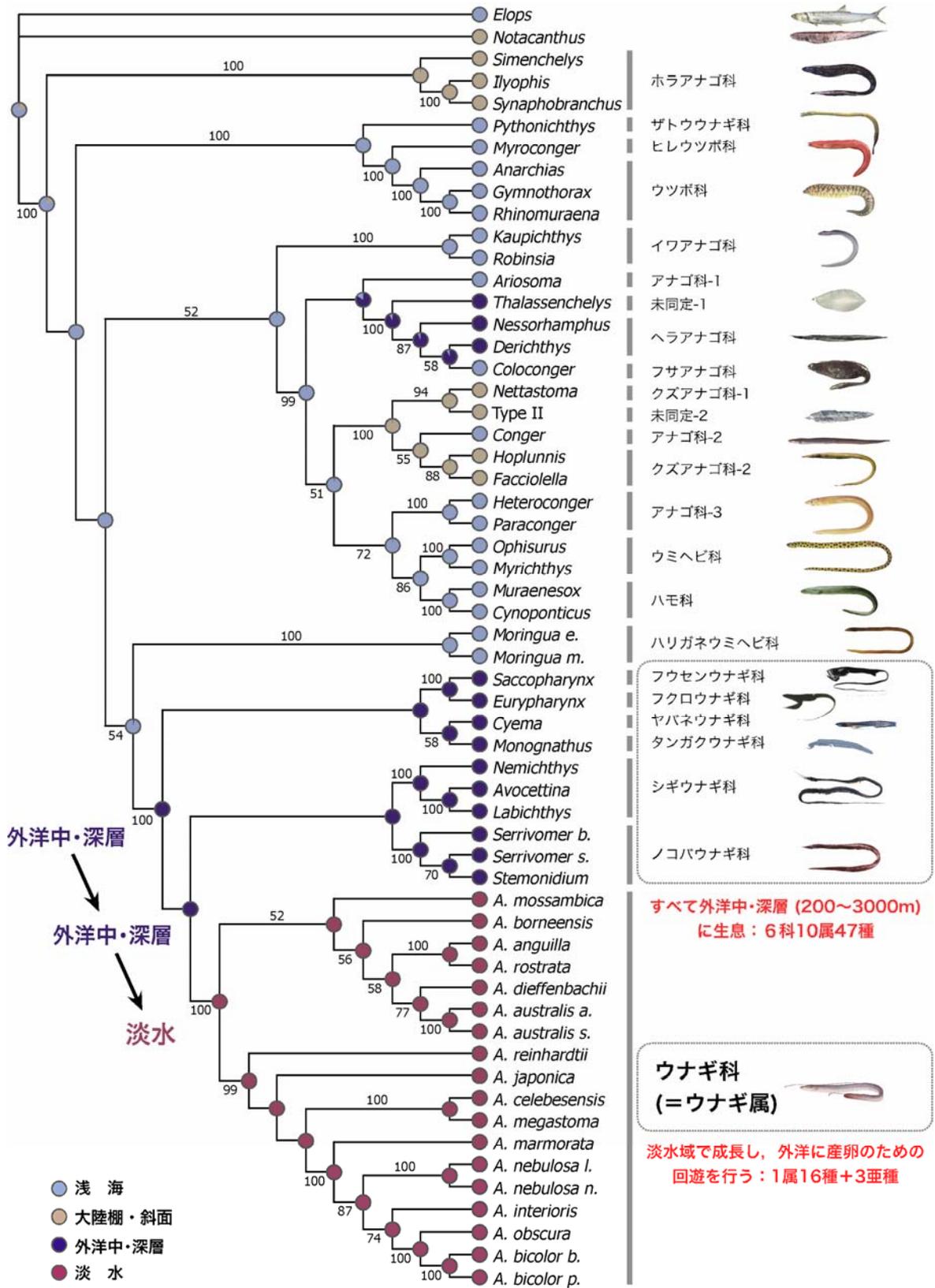


図2. ウナギ目魚類56種のミトコンドリアゲノム全長配列を用いて推定された最尤系統樹. 数字は1000回の試行に基づくブーツストラップ確率. 現生種の生息場所(浅海/大陸棚・斜面/外洋中・深層/淡水の四つに分類)に基づき, 祖先の生息場所を最尤法を用いて再構成した(推定結果とその確からしさを系統樹内の円に示す).

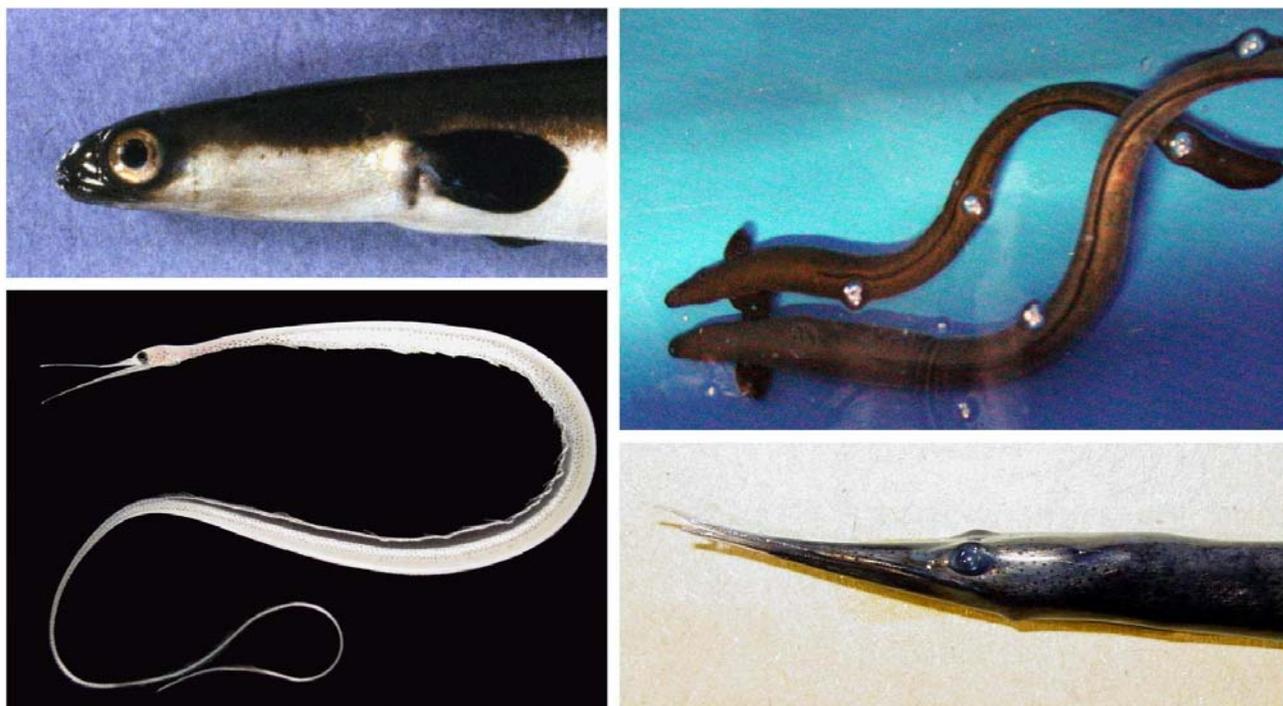


図3. (左上から時計回りに) 1) 産卵回遊のために眼が著しく大きくなったアメリカウナギ; 2) 水槽を泳ぐニホンウナギ; 外洋中・深層種である 3) シギウナギと 4) ノコバウナギの標本写真. いずれも Miller & Tsukamoto (2004) から引用.