

令和 3 年 5 月 26 日現在

機関番号：12601
研究種目：基盤研究(B) (一般)
研究期間：2018～2020
課題番号：18H02493
研究課題名(和文) 交雑起源の新規集団のゲノム進化に関する包括的研究

研究課題名(英文) Genome evolution in novel hybrid populations

研究代表者

平瀬 祥太郎 (Hirase, Shotaro)

東京大学・大学院農学生命科学研究科(農学部)・助教

研究者番号：90635559

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,900,000円

研究成果の概要(和文)：近年、遺伝的に分化した集団間の交雑がゲノム変異の新たな組み合わせを創出し、多くの種分化に寄与したことが明らかになってきた。本研究では、遺伝的に大きく分化したアゴハゼとシロウオの太平洋系統と日本海系統の交雑集団のゲノム解析を行い、そこでの生物進化の実態について徹底的に調査した。その結果、交雑による表現型の進化、ミトコンドリアゲノムの進化、ミトコンドリアゲノムと核ゲノムの系統関係不一致(mito-nuclear discordance)の形成プロセスなどが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

遺伝的に大きく異なる系統が交雑した瞬間にゲノムでは何が起こるのか？本研究の成果は、このような問いに答えるための重要な情報を提供する。本研究は、日本沿岸の生物集団における過去の地理的隔離とその後の二次的接触・交雑をモデルとしている。これらの成果は、日本列島の豊かな生物多様性が、地理的隔離と交雑というダイナミックな進化プロセスを背景として成立してきた可能性を示し、日本沿岸の生物多様性のホットスポットとしての重要性を強調するものである。

研究成果の概要(英文)：Speciation occurs when one population separates into two which are reproductively isolated; hybridization between these populations is recognized as a process that prevents speciation. Recently, however, hybridization between divergent populations has been recognized as a powerful speciation mechanism and a driving force in generating biodiversity. In this study, to understand the evolutionary process after hybridization, we performed population genomics for the hybrid zone between two divergent lineages, Pacific Ocean and Sea of Japan lineages, of Japanese coastal gobies and demonstrated genomic and phenotypic features of populations in these zones.

研究分野：水圏遺伝生態学

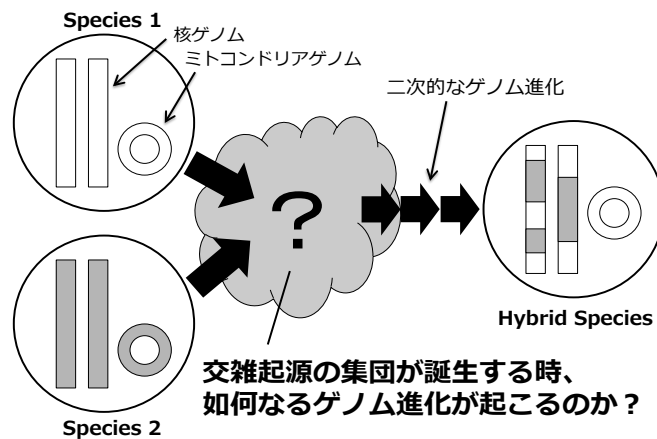
キーワード：二次的接触帯 交雑 ゲノム不適合 雑種分化 全ゲノム ミトコンドリアゲノム 日本海 東シ
ナ海

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

遺伝的に異なる集団(種)間の交雑は、新たなゲノム構成を持つ集団を生み出し、生物多様性を創出する原動力となる。その帰結の際たるものが Hybrid Speciation である。Hybrid Speciation については、これまで、染色体数が倍加し親集団と生殖的に隔離された交雑種が生まれる Allopolyploid Hybrid Speciation がよく調べられてきた。一方で、親集団と染色体数が変わらない交雑種が生まれる Homoploid Hybrid Speciation (HHS) は非常に稀なものと考えられてきたが、近年のゲノム解析技術の発展によって HHS で生じたと考えられる種が徐々に見つかり、新たな重要な種分化メカニズムとして多くの総説で論じられるようになった(例えば、Schumer et al. 2014 Evolution)。

HHS をもたらすゲノム進化プロセスを解明するため、これまで、欧米を中心に HHS 由来と考えられる種のゲノム解析が行われてきた。代表的なのはアメリカのヒマワリ属の例であり、両親種のゲノムが約 50% で混ざった上、部分的な組換え抑制・転座によってゲノム再構成が起こっていることが明らかとなった (Rieseberg et al. 2003 Science)。一方、ドクチョウ属では翅の色彩パターンに関連する一部分だけのゲノム浸透によって新種が誕生したことが示唆されている (Kronforst et al. 2013 Cell)。しかしながら、これらのモデル系は既に成立した Hybrid Species を対象としており、種分化後の二次的なゲノム進化の影響を排除することができず(下図)、HHS をもたらすゲノム進化プロセスに直接迫ることはできなかった。すなわち、交雑の瞬間から始まる、HHS をもたらすゲノム進化プロセスを直接捉えることはこれまで出来なかった。



2. 研究の目的

HHS の初期段階に生じるゲノム進化を検証する上で、遺伝的に異なる集団間の交雑によって比較的近年に生じ、尚且つ、新規の遺伝的グループとしてその独自性を維持しているような交雑集団が有効なモデル系となる。我々は、日本列島沿岸に生息する沿岸魚類のアゴハゼと遼河回遊魚のシロウオの分子系統地理研究を遂行し、更新世の日本海隔離で生じた太平洋系統と日本海系統と、最終間氷期以降(約 12 万年前)に生じたと考えられる交雑集団を発見した。本研究は、我々が独自に発見した上記のユニークかつ有効なモデル系を利用し、HHS へと繋がり得る「現在進行形」のゲノム進化の実態を解明することを目的とする。

3. 研究の方法

(1) シロウオの交雑集団の集団ゲノミクス解析と表現型解析

シロウオ日本海系統のリファレンスゲノムを、全ゲノムシーケンスデータによって構築した。太平洋系統と日本海系統、交雑帯の標本集団を RAD シーケンスに供した。取得した SNP 情報に基づき、交雑集団のゲノム組成を推定した。また、2 系統間で遺伝的に異なる形態形質である体サイズ、脊椎骨数を測定し、交雑集団における形態形質の発現パターンを調べた。

(2) アゴハゼの交雑集団の集団ゲノミクス解析

アゴハゼのリファレンスゲノムを全ゲノムシーケンスデータによって構築した。太平洋系統と日本海系統、交雑帯の標本集団について、全ゲノムリシーケンス、RNA シーケンス、RAD シーケンス、ミトゲノムシーケンスを行い、交雑集団周辺におけるゲノム構成について調査した。

アゴハゼの 2 系統の交雑帯は、九州周辺においても形成されていると考えられたが、これまで見つかっていなかった。そこで、九州周辺において網羅的な標本採集を行い、ミトコンドリアゲノムの *cyt b* 領域とマイクロサテライト DNA マーカー、RAD シーケンスによって当該地域における集団構造を調査した。

4. 研究成果

(1) シロウオの交雑集団におけるゲノム・表現型の進化

集団間の地理的分断は遺伝的な分化を引き起こし、時に表現型の分化も伴う。このような集団間で生殖的隔離が完了していない場合、二次的接触で生じる交雑個体や遺伝子浸透は自然選択に晒される。では、このような二次的接触の結末は常に同じなのだろうか？独立した複数の交雑集団の比較研究は、交雑プロセスや環境の違いが交雑集団のゲノム構成や形質の進化を左右するかどうかを検討することができる絶好の材料である。

遡河回遊魚のシロウオは、種内に太平洋系統と日本海系統を有しており、系統間には様々な形質の違いが生じている。しかし、生殖隔離は成立しておらず、常磐・鹿島灘海域と瀬戸内海で独立した交雑集団が形成されている。研究提案者はこれら2つの交雑集団のゲノム構成、表現型を比較した。交雑集団のゲノム構成を推定した結果、常磐・鹿島灘海域の交雑集団は太平洋系統に近いゲノムの混合比を示したのに対し、瀬戸内海周辺の交雑集団のゲノム構成は日本海系統に偏っていた (図 1AB)。このうち、常磐・鹿島灘海域の交雑集団に関しては、太平洋系統とも違う独自のゲノム構成も有していることが示唆された。次に、系統間で形質が異なっている脊椎骨数、体サイズについて調べた。その結果、交雑集団における脊椎骨数のパターンは、ゲノム構成とおおよそ一致した傾向を示した (図 1C)。一方、体サイズについては、ゲノム構成が太平洋系統に近い常磐・鹿島灘の交雑集団が日本海系統の体サイズを示し、ゲノム構成が日本海系統に近い瀬戸内海の交雑集団が中間の体サイズを示すなど、ゲノム構成と対応しない表現型を示した (図 1C)。これらの結果は、交雑集団の進化が環境の違いによって左右され、さらなる多様性が創出されることを示唆している。

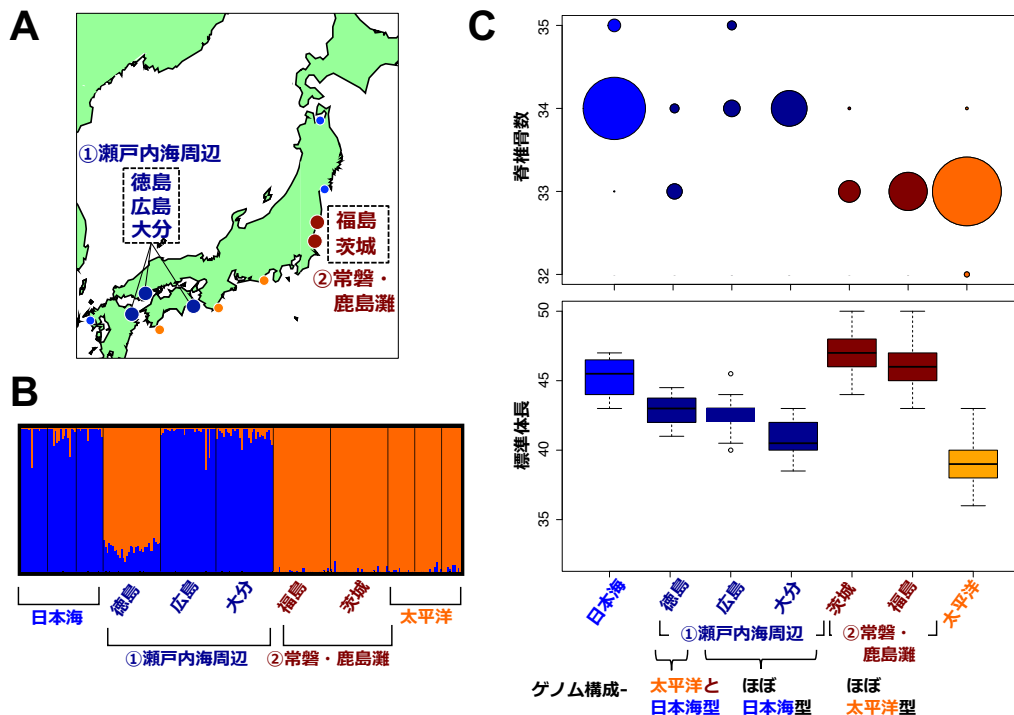


図 1. A. シロウオの標本集団. B. 核 SNP マーカーによるクラスタリング解析の結果. C. 脊椎骨数と標準体長.

(2) アゴハゼの交雑集団におけるミトコンドリア-核ゲノム間不適合の痕跡

独自に進化してきた生物同士が交雑すると、新規なゲノム変異の組み合わせを持つ個体が生まれ、その個体では遺伝子間における正常な相互作用が妨げられることで、生存能力や妊性を低下する。このような現象は「ゲノム不適合」と呼ばれる。ミトコンドリア内に存在するミトコンドリアゲノム (ミトゲノム) と、細胞核内の核ゲノムに存在するミトコンドリア関連遺伝子 (核ミト遺伝子) は、こうした不適合が生じる可能性が高い遺伝子群の1つである。呼吸を介してミトコンドリアがエネルギー生産をする上で、ミトゲノムと核ミト遺伝子間の協調は不可欠であり、なおかつ、それらの遺伝子は協調して働くことができるよう生物ごとに独自に進化しているためである。しかし、野外では、遺伝的に分化した生物集団間の交雑によって、核ゲノムとミトゲノムの新たな組み合わせを持つ集団が形成されている例を数多く報告されており、ミト-核ゲノム不適合が自然界において生じている証拠はほとんど得られていない。

アゴハゼの種内には遺伝的に分化した太平洋系統と日本海系統が存在し、ミトゲノムと核ゲノムとが完全に混ざった交雑集団が、三陸海岸で長い間存続していることが判明していた(図2A)。ミト-核ゲノム不適合が生じると仮定した場合、この交雑集団ではそのような不適合を起こさない遺伝子の組み合わせや変異を持つ個体が自然選択によって多くなり、交雑集団のゲノム構成が変化していると予想される。ゲノム解析の結果、この交雑集団が有する太平洋系統のミトゲノム(太平洋ミトゲノム)の遺伝子において、有意に多い非同義変異が生じており、さらに、これらの変異によって太平洋ミトゲノムの遺伝子の2つのアミノ酸が、日本海系統のミトゲノムのアミノ酸配列に変化していた(図2B)。また、この新しい太平洋ミトゲノム(新太平洋ミトゲノム)は、日本海系統の核ミト遺伝子と一緒に個体に受け継がれている一方、従来の太平洋ミトゲノムは太平洋系統の核ミト遺伝子と受け継がれていた(図2C)。以上の結果から、太平洋ミトゲノムと日本海系統の核ミト遺伝子との不適合が生じ、その不適合を解消するような新太平洋ミトゲノムが、交雑集団に生まれたと結論づけられた。

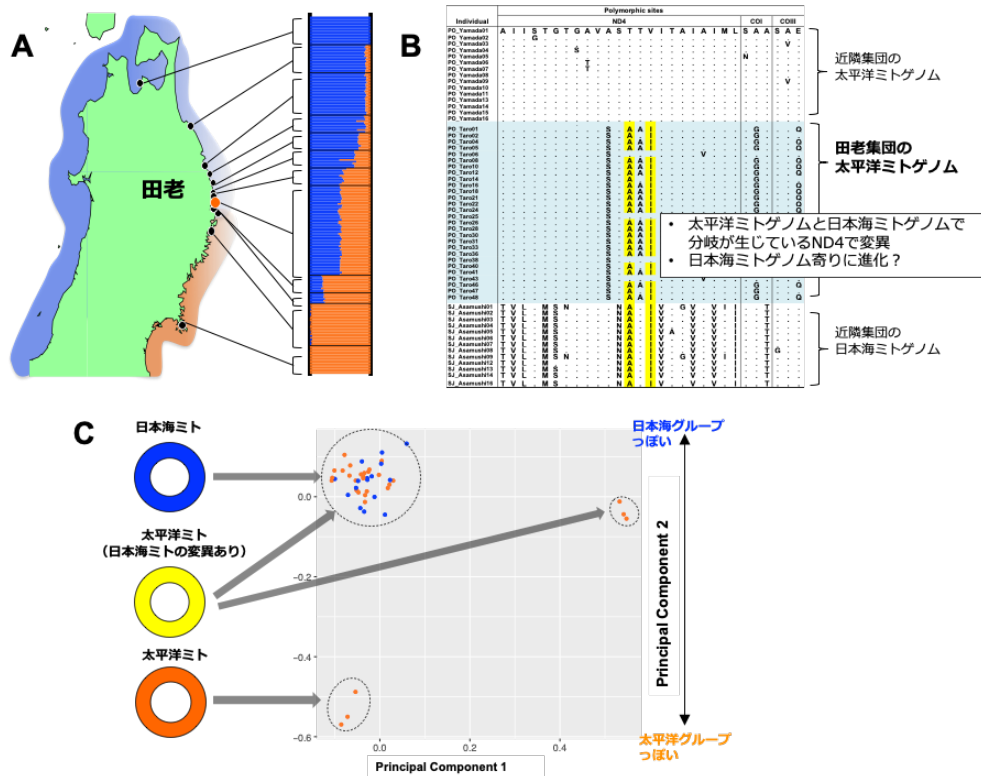


図 2. A. アゴハゼの標本集団と核 SNP マーカーによるクラスタリング解析の結果. B. 田老の交雑集団で観察されたミトコンドリアゲノムの非同義置換. C. 田老の交雑集団の核 SNP マーカーによる主成分分析. ミトコンドリアのタイプと関連したクラスタが検出された.

(3) ミトコンドリア-核ゲノム間不一致を示す東シナ海系統の発見

九州周辺で新たに採集したアゴハゼ標本について集団遺伝学的解析を行った。その結果、九州周辺には既知の日本海系統と太平洋系統に加え、東シナ海沿岸に分布する第3の系統(東シナ海系統)が存在することを初めて明らかとなった。この東シナ海系統は、ミトコンドリアゲノムは太平洋系統から分岐した系統であるのに対し、核ゲノムは日本海系統に近縁であるという顕著なミトコンドリア-核ゲノム間不一致(mito-nuclear discordance)を示した(図3A)。さらに、各3系統の分布境界部にあたる九州北部には各系統間の交雑帯が複数存在することも示され、九州周辺には複数回の隔離と交雑を伴った複雑な集団構造が存在することが明らかとなった(図3B)。核SNP座を用いたデモグラフィックモデリング等の解析では、東シナ海系統の核ゲノムは大部分が日本海系統由来であるが、わずかに太平洋系統由来のゲノム領域も有していることと、太平洋系統から古くに分岐した“古東シナ海系統”が日本海系統と交雑することで、現在の東シナ海系統が形成された可能性が示唆された(図3C)。

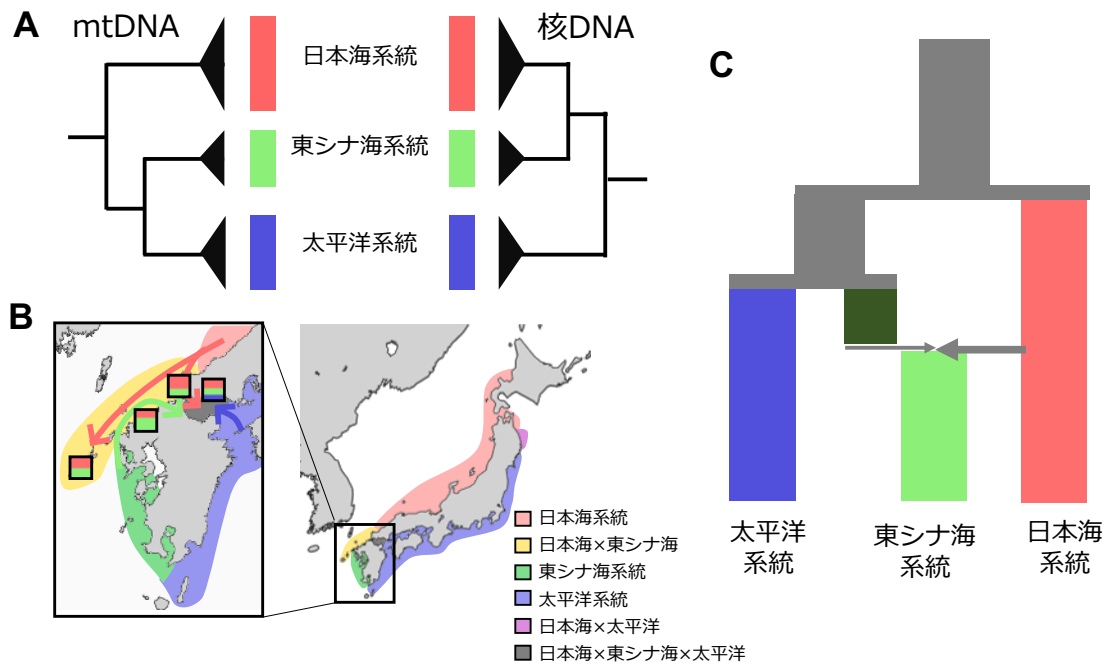


図 3. A. アゴハゼの東シナ海系統における mito-nuclear discordance. **B.** 九州周辺で発見された複数の交雑集団. **C.** 推定されたアゴハゼの東シナ海系統の形成プロセス.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Shotaro Hirase, Ayumi Tezuka, Atsushi J. Nagano, Mana Sato, Sho Hosoya, Kiyoshi Kikuchi, Wataru Iwasaki	4. 巻 75
2. 論文標題 Integrative genomic phylogeography reveals signs of mitonuclear incompatibility in a natural hybrid goby population	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Evolution	6. 最初と最後の頁 176 ~ 194
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/evo.14120	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Shuya Kato, Seiji Arakaki, Kiyoshi Kikuchi, Shotaro Hirase	4. 巻 68
2. 論文標題 Complex phylogeographic patterns in the intertidal goby <i>Chaenogobius annularis</i> around Kyushu Island as a boundary zone of three different seas	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ichthyological Research	6. 最初と最後の頁 86 ~ 100
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10228-020-00772-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Hirase S, Tezuka A, Nagano JA, Kikuchi K, Iwasaki W	4. 巻 67
2. 論文標題 Genetic isolation by distance in the yellowfin goby populations revealed by RAD sequencing	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ichthyological Research	6. 最初と最後の頁 98-104
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10228-019-00709-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Hirase S, Kokita T, Nagano JA, Kikuchi K	4. 巻 124
2. 論文標題 Genomic and phenotypic consequences of two independent secondary contact zones between allopatric lineages of the anadromous ice goby <i>Leucopsarion petersii</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Heredity	6. 最初と最後の頁 223-235
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41437-019-0239-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計11件（うち招待講演 2件 / うち国際学会 3件）

1. 発表者名 加藤 柊也、新垣 誠司、永野 惇、菊池 潔、平瀬 祥太郎
2. 発表標題 Mito-nuclear discordanceを示すアゴハゼ東シナ海系統の形成史
3. 学会等名 令和3年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 平瀬 祥太郎、菊池 潔、永野 惇、小北 智之
2. 発表標題 シロウオ日本海系統における緯度適応と集団ゲノミクス解析
3. 学会等名 令和3年度日本水産学会春季大会（ウェブ大会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 平瀬 祥太郎、菊池 潔、永野 惇、小北 智之
2. 発表標題 シロウオ日本海系統における遺伝子流動下での局所適応
3. 学会等名 第53回日本魚類学会年会（ウェブ大会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 加藤 柊也、新垣 誠司、永野 惇、菊池 潔、平瀬 祥太郎
2. 発表標題 九州沿岸に着目したドロメとアゴハゼの比較集団ゲノミクス解析
3. 学会等名 第53回日本魚類学会年会（ウェブ大会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 加藤 柊也, 新垣誠司, 菊池 潔, 平瀬祥太郎
2. 発表標題 九州周辺におけるアゴハゼの分子系統地理
3. 学会等名 第52回魚類学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Shotaro Hirase, Ayumi Tezuka, Atsushi J. Nagano, Mana Sato, Sho Hosoya, Kiyoshi Kikuchi, Wataru Iwasaki
2. 発表標題 Mitonuclear incompatibilities promoted mitogenome evolution
3. 学会等名 Stickleback2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shotaro Hirase, Ayumi Tezuka, Atsushi J. Nagano, Mana Sato, Sho Hosoya, Kiyoshi Kikuchi, Wataru Iwasaki
2. 発表標題 Mitonuclear incompatibilities promoted mitogenome evolution in a hybrid population
3. 学会等名 Evolution2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shotaro Hirase, Ayumi Tezuka, Atsushi J. Nagano, Mana Sato, Sho Hosoya, Kiyoshi Kikuchi, Wataru Iwasaki
2. 発表標題 Mitonuclear incompatibilities promoted mitogenome evolution in a hybrid population
3. 学会等名 The 46th Naito Conference (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 平瀬祥太郎
2. 発表標題 “進化の実験場”としての日本列島：魚類の交雑集団のゲノミクス
3. 学会等名 第51回魚類学会年会 創立50周年記念シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 平瀬祥太郎
2. 発表標題 アゴハゼ2グループの交雑集団の全ゲノム解析
3. 学会等名 第66回 日本生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤耕平・小北智之・永野 惇・菊池 潔・平瀬祥太郎
2. 発表標題 シロウオの五島集団の高い遺伝的固有性
3. 学会等名 平成31年度 日本水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	岩崎 渉 (Iwasaki Wataru) (50545019)	東京大学・大学院新領域創成科学研究科・教授 (12601)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	小北 智之 (Kokita Tomoyuki) (60372835)	福井県立大学・海洋生物資源学部・准教授 (23401)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関