

令和 2 年 6 月 8 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03720

研究課題名(和文) 古代湖・琵琶湖における湖沼適応の起源と集団ゲノミクス

研究課題名(英文) Origin of adaptation and population genomics in the ancient Lake Biwa

研究代表者

渡辺 勝敏 (Watanabe, Katsutoshi)

京都大学・理学研究科・准教授

研究者番号：00324955

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,400,000円

研究成果の概要(和文)：本研究は、温帯古代湖である琵琶湖の固有魚種を対象に、新規環境へ進入した際の適応の遺伝的基盤の獲得プロセスを解明することを目指した。そのために様々な時間スケールで分岐した固有系統を含む複数種群の新規全ゲノム配列の決定を基盤に、遺伝子発現解析、ゲノム網羅比較、原因遺伝子の特定と時空間分布の解明などを行い、琵琶湖の固有な環境(広い沖合/深場/岩礁帯)における魚類の収斂的な適応の遺伝的背景の一端を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の主な学術的意義は、非モデル生物の進化・生態研究において、全ゲノム配列を基盤とした研究展開が現実的で、また効果的であることを示したこと、そして琵琶湖という優れた生物多様性の研究対象において、適応進化の実態、特に原因遺伝変異の特定やその進化動態に関する成果を得たことである。身近な自然から得られたこれらの学術成果は、「進化する実体」からなる生物多様性への理解と関心を高める点で、科学教育や自然保護に関連して、広く社会的意義があるはずである。

研究成果の概要(英文)：This study aimed to elucidate the evolutionary processes of genetic bases of adaptation in fish species endemic to Lake Biwa, an ancient temperate lake. For this purpose, we first determined the whole genome sequences of multiple endemic or related species, which included those diverged over various time scales. Then, we conducted several genomic analyses including those of gene expression, genome-wide comparison, identification of responsible genes and genetic variation, and spatio-temporal distribution of the variation. As the results, several aspects of the genetic background of adaptations to unique environments of Lake Biwa (pelagic/deep/rocky zones) were revealed in this study.

研究分野：進化生物学

キーワード：適応進化 ゲノミクス 淡水魚 古代湖 保有遺伝変異

1. 研究開始当初の背景

世界に 20 前後が知られる古代湖は、「進化の実験場」として、適応放散をはじめとする生物多様性の創出や多種共存の機構に関する至適な研究対象の一つであり、多くの進化・生態学的研究が進められてきた。亜寒帯域のバイカル湖や熱帯域の東アフリカ地溝帯の古代湖群はその代表例であり、特に爆発的適応放散による系統的、生態的多様化に関して多くの研究がなされてきた。

本州中部に位置する琵琶湖は、温帯域に位置する代表的な古代湖である。琵琶湖には 1000 種以上の多様な水生生物が生息するが、そのうち固有種は 60 種程度と、それが数百種にも及ぶバイカル湖やタンガニイカ湖と比べて格段に少なく、一部の貝類を除いて適応放散した species flock が存在しない。魚類については、琵琶湖・周辺水域に生息する約 70 種のうち、系統的に離れた 6 科からわずかずつの計 16 種・亜種が固有群として存在するのみである。この「非・適応放散的固有性」は、限られた系統の顕著な適応放散によらない、しかし明確な適応現象を含む、より一般的な群集における種多様化プロセスを理解する上で、優れた研究対象である。

琵琶湖産魚類における種多様化プロセスには、この湖が約 400 万年の長い「古琵琶湖」としての地質学的・環境的変遷を経てきたこと、一方、大きく深い湖である「現琵琶湖」として成立したのが約 40 万年前（更新世中期）以降と比較的最近であること、そして温帯非氷河地域に位置し、周辺水域との生物相の交流を含む複雑な生物地理的歴史を経てきたことなどが関連しているものと推察される。私たちはこれまで、琵琶湖固有種の分岐が、現琵琶湖が形成された約 40 万年前（更新世中期）以降、および古琵琶湖期である更新世前期～鮮新世の大きく新旧 2 つの時代に起こったことを明らかにし、琵琶湖固有魚類相の多層性を浮き彫りにした。一方、起源の新旧にかかわらず、固有種・非固有種の現生集団は、現琵琶湖の形成開始後、多くは数万年前以降に確立・拡大したと推定され、その中で湖沼適応も進行したと推察された。

これまで一部の古代湖で行われてきた魚類の湖沼適応の遺伝的基盤に関する研究は、さまざまな生理・形態形質における進化的反応、またそれらと種分化との関連についての理解を深めてきた。しかし、周辺集団との遺伝的交流が潜在的に可能な状況のもとで、新たな環境における群集が適応進化を伴いながらどのように形成されてきたかについては、十分な理解に至っていない。また、適応が「新規遺伝変異」によってもたらされたか、古い起源をもち、集団に保存されてきた「保有遺伝変異」によって実現されたのかについても、一般的理解が得られていない。さらに湖沼適応の実態については、野生集団における原因遺伝子の機能や進化動態の解明による実証が重要な課題であるが、全ゲノム配列情報が利用できる系が少ないこともあり、大きな方法論的な制約が存在してきた。

琵琶湖の魚類群集は、固有種が対となる河川性の近縁種と側所的または同所的に生息し、湖沼適応の方向性がわかりやすいこと（「沖合」、「深場」、「岩礁」）、また後氷期に生じた氷河湖と違って、起源の古さや形態・生態分化のレベルが異なる分類群が含まれることなどから、地域的な種プールから、長期にわたり、いかに適応進化を伴いながら固有群集が形成されるかを追究するのに適した対象として位置付けることができる。

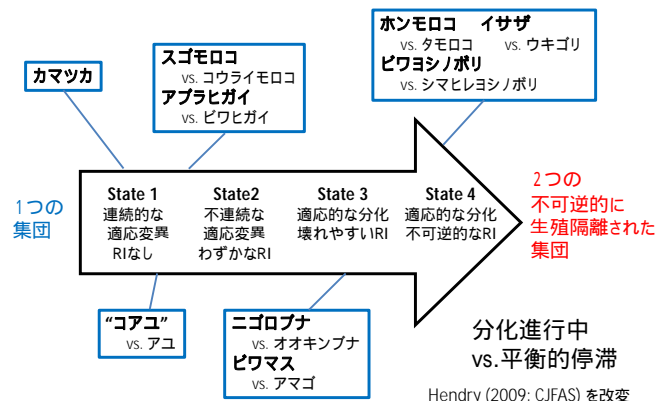


図 1 種分化連続体の中の琵琶湖産魚類

2. 研究の目的

本研究は、温帯古代湖・琵琶湖の固有魚類相を対象に、新規環境への進入に際した適応の遺伝的基盤の獲得プロセスを解明することにより、非・適応放散的、かつ収斂的な固有群集形成の遺伝学的背景を明らかにすることを目指した。そのために、適応軸と系統分岐の新旧が異なる複数の固有種群を対象に、次の 3 つの研究項目の実現を目指した。

(1) 新規ゲノム決定：琵琶湖固有系統のうち、起源の新しい種（現琵琶湖期起源）と古い種（古琵琶湖期起源）について、以下の解析や今後の研究資源とするために、ドラフトゲノムを決定すること。

(2) 適応関連遺伝子の起源：対象固有種とその近縁種について、遺伝子発現解析等に基づく遺伝子網羅的解析を行うことにより、湖沼適応関連候補遺伝子を検出し、その起源と自然選択時期を明らかにすること。

(3) 野生集団における集団ゲノミクス：対象種のうち急速な適応進化が生じたヒガイ類をモデル系として、原因遺伝子の同定、および「新規遺伝変異」vs. 「保有遺伝変異」の検証を含めた野生集団での進化動態を明らかにすること。本群には底質（砂礫、岩礁 = 新規環）に応じた形態や体色の表現型分岐が存在する。

3. 研究の方法

(1) 新規ゲノム決定

非モデル生物種の新規ゲノム決定のために、10x Genomics 社の Chromium 合成ロングリード技術を利用した次世代シーケンシングを基本とし、ナノポア社の MinION/PromethION による長鎖シーケンシング、あるいは stLFR + MGI-seq 法を組み合わせ、高品質・低コストの分析手法およびアセンブル解析の枠組みを構築した。それらに基づき、新旧の複数の固有種（あるいは近縁種）を対象にドラフトゲノムを決定した。また複数個体あるいは近縁種については、HiSeq システムを用いたショットガンシーケンシングにより、リシーケンシングを行った。

対象は、起源が新しく明瞭な系統分岐を伴わないグループとして、コイ科ヒガイ類（アブラヒガイ）、スゴモロコ類（スゴモロコ；未完了）、フナ類（ニゴロブナ）、カジカ科カジカ類（ウツセミカジカ琵琶湖型）、現琵琶湖の形成とともに分岐したグループとして、アユ科アユ、ハゼ科ヨシノボリ類（ビワヨシノボリ）、古い起源をもつグループとしてハゼ科ウキゴリ類（イサザ）を選んだ。ゲノムシーケンシングは集団サイズ等も考慮に入れて、一部、近縁種を用いた。

(2) 適応関連遺伝子の起源

対象固有種とその近縁種について、系統地理、歴史人口学、系統ゲノミクス解析、および遺伝子発現解析や pool-seq 法等に基づく遺伝子網羅的解析を行うことにより、系統分岐の歴史再構成や湖沼適応関連候補遺伝子の検出を行い、後者の起源と自然選択時期の推定を試みた。

対象は主にヒガイ類、アユ、ウキゴリ類、カジカ類とした。アユとウキゴリ類については pool-seq 法（多数個体をプールしたゲノムの比較による対象間の差異を検出する手法）を適用した。ヒガイ類については下記(3)の内容に連結する。

(3) 野生集団における集団ゲノミクス

ヒガイ類の中で、岩礁帯にすむ固有種アブラヒガイに特異的に見られる腹部暗色表現型に注目し、原因遺伝子の同定、原因遺伝変異の空間分布（保有遺伝変異の検討）および色彩変異の適応的機能に関する野外実験をもとに、岩礁帯適応の進化動態の解明に取り組んだ。アブラヒガイは分類学的には独立種とされるが、ビワヒガイと中立遺伝標識で区別がつかず、ここでは腹部色彩の多型として扱った。

原因遺伝子の同定は、ビワヒガイ（腹部明色型）とアブラヒガイ（腹部暗色型）の掛け合わせ家系（戻し交配および F₂）に基づく QTL 分析による遺伝様式や原因領域の特定、全ゲノム情報に基づく原因領域内の候補遺伝子の抽出、組織別の遺伝子発現解析、発現変動解析等を組み合わせて行った。原因遺伝変異の起源については、RAD-seq による遺伝子交流の評価、琵琶湖および西日本各地にける変異の分布、リシーケンシングデータに基づく系統地理解析により検討した。野外実験は体色の異なる模型を琵琶湖に設置し（暗色 50+明色 50 体）、その捕食痕を分析した（予備実験）。

4. 研究成果

(1) 新規ゲノム決定

琵琶湖固有種あるいはその近縁種計 6 種について、表 1 のよう比較的高品質なドラフトゲノムが決定され、さらに関連種のリシーケンシングを行った。これらのゲノムデータを参照配列として、以降の解析を行った。

	ゲノム決定種	方法	ゲノムサイズ (Gb)	NG50 (Mb)
ヒガイ類	アブラヒガイ	10X+PromethION+LM	1.10	16.3
フナ類	キンブナ*	10X+MinION+PromethION	1.75	2.27
アユ	リュウキュウアユ*	10X+PromethION	0.50	3.76
カジカ類	ウツセミカジカ	10X+Ref	0.89	25.5
ヨシノボリ類	キバラヨシノボリ*	10X+MinION	1.09	5.14
ウキゴリ類	イサザ	10X	1.18	7.75

10X, 10X Genomics Chromium; LM, 連鎖地図; Ref, 近縁種参照配列をアンカーとして利用

(2) 適応関連遺伝子の起源

いくつかの魚種の系統地理、形態比較研究を踏まえ、まず RNA-seq 法によって得られた発現遺伝子情報に基づく系統ゲノミクス解析から、ウキゴリ類、およびカジカ類で種間交雑に由来する浸透交雑ゲノム領域の抽出と浸透遺伝子の解析を行った。その結果、遺伝子浸透により温度耐性などに関わる適応形質を獲得した可能性が見いだされた。また深場適応に関連したイサザのゲノム解析から、予想された視物質ロドプシンにおける特異な分子進化は生じていないこと、一方、ヘモグロビン機能に関わる新規な適応進化が認められることがわかった。ヒガイ類の岩礁適応については(3)に示す。

Pool-seq 法によりアユの琵琶湖陸封集団と両側回遊集団をゲノム網羅的に比較したところ、20 以上の自然選択痕跡が見いだされた。遺伝子注釈の結果、魚類の繁殖期に深く関わる生体経路に含まれる遺伝子内のアミノ酸置換などに高い頻度差が検出された（琵琶湖集団で多型が固定）。

それぞれの種群でさらに解析・検証を要するが、全ゲノムデータを取得することにより、適用可能な方法論が大幅に拡大したことによって、琵琶湖固有種および近縁種の適応進化の遺伝基盤に関する研究を進展させることができた。

(3) 野生集団における集団ゲノミクス

ヒガイ類の岩礁適応と考えられるアブラヒガイを特徴付ける腹部暗色表現型について、戻し交配・F2家系を用いたRAD-seqやSTRによるQTL分析の結果、1領域の劣性遺伝形質であることがわかった。全ゲノムデータから90遺伝子がこの領域に存在すると予測され、それらには1つの色彩関連遺伝子が含まれていた。この遺伝子には表現型と完全に一致するアミノ酸置換が存在し、機能予測も踏まえて、原因遺伝子の有力候補であることがわかった。

この原因候補遺伝子が関係する色素合成系で発現する複数遺伝子に関して、体表部位別の発現量分析を行ったところ、アブラヒガイ(変異サイト・ホモ)でのみ腹部が暗色となる現象がよく説明された。発現変動解析やアミノ酸置換の探索から、原因候補遺伝子周辺には他の候補は認められなかった。以上から、腹部暗色表現型の原因遺伝変異を高い確度で決定することができた。

琵琶湖全域にわたり、腹部明色型の一部は、ヘテロ接合として腹部暗色原因変異を有していたが、その変異アリルの頻度は岩礁域で高かった。琵琶湖以外でも琵琶湖・淀川水系で稀にこの変異は見つかった。ヒガイ類のうち琵琶湖以西から九州に分布する集団は、「現琵琶湖」の形成以降、複数系統が琵琶湖に侵入したと推定されている。西日本から広く得られたヒガイ類のリシーケンシングデータに基づく系統地理ゲノミクス解析の結果、腹部暗色変異は、琵琶湖から山陽地方の地理範囲に存在した祖先集団の中で生じたものであると推定された。

野外での予備的な模型捕食実験の結果、体色が岩礁域において捕食圧と関連性をもつことが示唆された。岩礁域における腹部暗色変異のアリル頻度の高さは、遺伝子流動の存在下で、捕食者がもたらす自然選択圧によって維持された適応形質である可能性が高いと結論された。

(4) まとめ

本研究では、様々な程度で祖先集団から分化した複数種群の固有種を対象に、適応の遺伝基盤、進化的起源、進化動態に関して、全ゲノム配列決定を基盤にした研究を展開した。近年の各種ゲノミクス手法の発展により、比較的ゲノムサイズの大きい非モデル生物の全ゲノム決定が適切に実現されることを示し、今後の研究の基盤を形成することができた。また複数の対象群に対して、遺伝子発現解析、集団構造・人口学的解析等を組み合わせ、湖沼適応や自然選択の実態に関する研究を進展させた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Endo C, Watanabe K	4. 巻 15
2. 論文標題 Morphological variation associated with trophic niche expansion within a lake population of a benthic fish	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 PLoS ONE	6. 最初と最後の頁 e0232114
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0232114	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 Jang-Liaw, N.-H., K. Tominaga, C. Zhang, Y. Zhao, J. Nakajima, N. Onikura and K. Watanabe	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Phylogeography of the Chinese false gudgeon, <i>Abbottina rivularis</i> , in East Asia, with special reference to the origin and artificial disturbance of Japanese populations	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ichthyological Research	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10228-019-00686-w	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 該当する
1. 著者名 Iguchi, K., Y. Matsumoto, Y. Kurita and K. Watanabe	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Adaptive downsizing in the piscivorous cyprinid fish, <i>Opsariichthys uncirostris</i> , facilitates rapid establishment after introduction to a small-scale habitat in Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Biological Invasions	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10530-019-01957-3	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 Watanabe K, Harumi H, Sanada T, Nishida M	4. 巻 65
2. 論文標題 Comparative phylogeography of diadromous and freshwater daces of the genus <i>Tribolodon</i> (Cyprinidae)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ichthyological Research	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10228-018-0624-9	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 渡辺勝敏	4. 巻 50
2. 論文標題 琵琶湖の魚類の生い立ち 分子データからのアプローチ	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 化石研究会誌	6. 最初と最後の頁 71-74
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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20件 (うち招待講演 2件 / うち国際学会 2件)

1. 発表者名 早崎佑亮・三品達平・伊藤僚祐・渡辺勝敏・小宮竹史・小北智之
2. 発表標題 琵琶湖水系のヒガイ類における暗色型原因アリル頻度の空間的動態
3. 学会等名 第52回日本魚類学会年会 (高知大学, 高知)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡辺勝敏・伊藤僚祐・三品達平・池谷幸樹・上原一彦・森誠一
2. 発表標題 イタセンバラの全ゲノム決定に基づく歴史集団動態の推定
3. 学会等名 第52回日本魚類学会年会 (高知大学, 高知)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 田畑諒一・富永浩史・中島淳・鬼倉徳雄・Sang-Ki KIM・Jeong-Nam YU・日比野友亮・柿岡諒・渡辺勝敏
2. 発表標題 ニゴイとコウライニゴイの遺伝的集団構造と系統地理
3. 学会等名 第52回日本魚類学会年会 (高知大学, 高知)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 三品達平・井口恵一朗・武島弘彦・橋口康之・西田睦・渡辺勝敏
2. 発表標題 フナ類における無性型3倍体の起源とゲノム多様性
3. 学会等名 第52回日本魚類学会年会（高知大学，高知）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 佐藤健介・山崎曜・渡辺勝敏
2. 発表標題 ビワヨシノボリの集団構造，形態的多様性，および近縁種との遺伝的關係
3. 学会等名 第52回日本魚類学会年会（高知大学，高知）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡辺勝敏
2. 発表標題 琵琶湖における魚類の適応進化（シンポジウム：古代湖における魚類の適応進化と種多様性創出）
3. 学会等名 第52回日本魚類学会年会（高知大学，高知）（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 田中翔大・田畑諒一・森本直記・渡辺勝敏
2. 発表標題 3次元幾何学的形態測定法を用いた琵琶湖産魚類の形態適応に関する研究
3. 学会等名 第67回日本生態学会大会（名城大学天白キャンパス，名古屋）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 田畑諒一・渡辺勝敏
2. 発表標題 MIG-seq 法から推定された琵琶湖産魚類の遺伝的集団構造
3. 学会等名 第51回日本魚類学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 山崎曜・鈴木寿之・藍澤正宏・向井貴彦・渡辺勝敏
2. 発表標題 日本産トウヨシノボリ種群の遺伝的類縁関係と集団構造
3. 学会等名 第51回日本魚類学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 小北智之・早崎佑亮・柿岡諒・三品達平・松田征也・渡辺勝敏
2. 発表標題 ヒガイ類における色彩多型の原因遺伝子領域のゲノム解析
3. 学会等名 第51回日本魚類学会年会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Watanabe, K.
2. 発表標題 Origin and adaptation of freshwater fishes in Lake Biwa
3. 学会等名 The 2nd Kyoto University-Universitat Hamburg Symposium 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ito, R., T. Mishina, H. Takeshima, D. Takahara and K. Watanabe
2. 発表標題 Adaptive introgression facilitates colonization of high-temperature environments in the Japanese fluvial sculpin <i>Cottus pollux</i>
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Endo, C. and K. Watanabe
2. 発表標題 The relationship between mouthpart variation and ecological characteristics in a single population of the pike gudgeon <i>Pseudogobio esocinus</i>
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 渡辺勝敏
2. 発表標題 琵琶湖の固有魚類の起源と適応：分子学的アプローチ
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 伊藤僚祐・三品達平・武島弘彦・渡辺勝敏
2. 発表標題 ゲノムワイドに探る種間交雑に伴う淡水カジカの適応進化
3. 学会等名 第65回日本生態学会大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 近藤剛毅・神谷 慧・釣部翔平・伊藤僚祐・三品達平・渡辺勝敏・小北智之
2. 発表標題 ウキゴリ類におけるヘモグロビン遺伝子群の分子進化：琵琶湖固有種イサザに検出された正の選択
3. 学会等名 第50回日本魚類学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 三品達平・武島弘彦・高田未来美・井口恵一朗・川原玲香・橋口康之・田畑諒一・佐々木剛・西田 睦・渡辺勝敏
2. 発表標題 “稀な性”と倍数性を越えた遺伝子流動がもたらす3倍体フナの進化と多様性
3. 学会等名 第50回日本魚類学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 田畑諒一・渡辺勝敏
2. 発表標題 MIG-seq法による縮約的ゲノムデータに基づく琵琶湖産魚類の人口学的歴史
3. 学会等名 第50回日本魚類学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 上野浩太郎・木下直樹・柿岡 諒・永野 惇・松田征也・渡辺勝敏・小北智之
2. 発表標題 琵琶湖産ヒガイ類における色彩多型の進化遺伝基盤
3. 学会等名 第50回日本魚類学会年会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Ito R, Mishina T, Harada S, Tabata R, Watanabe K
2. 発表標題 Molecular evolutionary patterns of the Rhodopsin in the goby <i>Gymnogobius</i> , with special reference to convergence and introgression
3. 学会等名 The 2017 Congress of the European Society for Evolutionary Biology (Groningen, Netherlands) (国際学会)
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 渡辺勝敏	4. 発行年 2017年
2. 出版社 恒星社厚生閣	5. 総ページ数 377
3. 書名 21章 適応と種分化 . pp. 282-299. 魚類学 (矢部 衛・桑村哲生・都木靖彰編)	

〔産業財産権〕

〔その他〕

BIFAG : 古代湖「琵琶湖」魚類多様性研究 https://sites.google.com/site/bifagweb/home GEDIMAP : 淡水魚遺伝的多様性データベース http://gedimap.zool.kyoto-u.ac.jp
--

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	武島 弘彦 (Takeshima Hirohiko) (50573086)	総合地球環境学研究所・研究部・外来研究員 (64303)	

6. 研究組織（つづき）

	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)	
研究分担者	橋口 康之 (Hashiguchi Yasuyuki) (70436517)	大阪医科大学・医学部・講師 (34401)	
連携研究者	柿岡 諒 (Kakioka Ryo) (40712055)	国立遺伝学研究所・集団遺伝研究系・博士研究員 (63801)	