



配布先：文部科学記者会、科学記者会、環境省記者クラブ、環境問題研究会、環境記者会、松本市政記者会、長野市政記者会、長崎大学記者クラブ

2021年10月8日

報道機関 各位

国立大学法人信州大学

国立大学法人長崎大学

豊田ホタルの里ミュージアム

立正大学

高麗大学

韓国国立生物資源研究所

日本列島—朝鮮半島のコオイムシで系統的な距離と生殖的隔離の不一致を発見 「種分化」の途中段階を検出(種多様化の創生段階・創生機構の解明) 日本列島で多様化した系統が大陸へ戻る「逆分散」をゲノムワイドな解析で解明

【研究成果のポイント】

- 生物学一般には「生殖的隔離」の有無に基づき種の識別がなされ（生物学的種概念）、系統的な距離は生殖的隔離の程度とも対応することがよく知られている。しかし、コオイムシ（図1）を対象とした本研究では、この概念には合致しない結果が得られた（世界的にも希少な事例）。
- 形態学的には同種として扱われ、分子系統解析においても単系統群とされる（種を区分するだけの遺伝的ギャップのない）コオイムシ種内において、日本列島内ではオスの交尾器に特異な変異が生じ、日本列島産オスと大陸産メス間での交配ができないレベルにまで進化した（日本列島メスと大陸オス間では交配可）。すなわち、完全な「種分化」には至っていないが、種分化の途中段階にある。
- 通常、種の分化には数十から数百万年という長い時間を要するため、種分化の途中段階がみられること自体が極めて稀である。種分化（=種多様化）機構を現在進行形で理解できる希少かつ重要な事例。
- 日本列島で多様化した系統の一部が大陸へ戻るような「逆分散」したことが、ゲノムワイドな分子系統解析から明らかとなった（多くの生物が、大陸からどう渡来したのかが議論されるなか、逆方向の分散事例は極めて稀な現象）。

【概要】

信州大学学術研究院 理学系（理学部 理学科 生物学コース）・東城幸治教授の研究室では、博士研究員の鈴木智也博士（現：京都大学 地球環境学堂・特定研究員）や谷野宏樹博士（現所属：基礎生物学研究所）、東城研究室出身の関根一希博士（現：立正大学 地球環境科学部・助教、元・韓国 高麗大学）らに加え、学外の

共同研究者である長崎大学 教育学部の大庭伸也准教授、豊田ホタルの里ミュージアムの川野敬介氏、韓国国立生物資源研究所 所長および高麗大学の Bae Yeon Jae 教授らと共に、東アジア地域に広く生息する水生昆虫・コオイムシ *Appasus japonicus*^{*1} を対象に、興味深い進化史の解明に取り組みました。

研究グループでは 2014 年に、ミトコンドリア DNA の分子系統解析結果に基づき、コオイムシが日本列島から大陸へ「逆分散 back dispersal」したことを示唆する成果を米国誌 *Molecular Phylogenetics and Evolution* に発表していました。当時は、核 DNA の適当な遺伝マーカーの探索が困難で、ミトコンドリア DNA を中心とする解析成果の発表にとどまりましたが、本研究では次世代シーケンサーによるゲノムワイドな核 DNA の解析に取り組み、核 DNA の膨大な遺伝情報に基づく信頼性の高いデータが得られました。この結果、コオイムシは日本列島から大陸へと分布域を拡げたこと（すなわち「逆分散」）を強く支持するとともに、対馬海峡の成立（約 300～133 万年前頃）以降、日本列島と大陸の集団間の遺伝的交流が絶たれることを究明しました。

また、当研究グループは、コオイムシのオスの交尾器形態が日本列島集団と大陸集団で異なることを英國誌 *Biological Journal of the Linnean Society* で 2013 年に発表しており、本研究では「交尾器が異なる日本列島集団と大陸集団間で交配が可能か？」について、交配実験によって確認しました。その結果、日本列島産のオスは大陸産のメスと交配できないのに対し、大陸産のオスは日本列島産のメスと交配ができるという不完全な交配隔離機構（= 種分化の途中段階）が確認されました。さらに、近縁種の交尾器形態との比較から、日本列島産コオイムシのオス交尾器形態が派生的であること（交尾器の特殊化は日本列島内で進化し、日本列島の 2 つの遺伝系統内に固定されたこと）も明らかになりました。したがって、①コオイムシは日本列島から大陸へ分布を拡大した後、祖先的な系統である日本列島集団で交尾器形態の進化が生じ、その結果、②日本列島集団と大陸集団の間で種分化が進行中であることが明らかとなりました。コオイムシの種内で祖先的な系統である日本列島集団で新たな形質が進化し、派生的である大陸集団では祖先的な形質が維持されているという点が極めて興味深いものと言えます。

本研究成果は、8 月 14 日付で、Wiley が発行する *Molecular Ecology* に掲載されました。本研究は、日本学術振興会科研費 (JP20687005, JP23657046, JP16K14807, 285211031, JP26891010, JP19K16209)、公益財団法人河川財団による河川基金 (27-1215-013)、公益財団法人日本科学協会による笹川科学研究助成 (26-529) の助成を受けて実施されました。

【背景】

コオイムシはメスがオスの背に産卵し、オスが卵塊を背負いながら孵化まで世話をを行う水生のカメムシの仲間です（図 1）。当研究グループでは、2005 年からコオイムシを対象とした進化・生態学的研究に取り組み、ミトコンドリア DNA の分子系統解析で日本列島には遺伝的に大きく分化した 2 つの系統が分布しており、この 2 つの系統が祖先的なグループを構成すること、大陸の系統が最も派生的な系統であることから、コオイムシが日本列島から大陸へ逆分散していた可能性を示唆していました。また、コオイムシのオスの交尾器形態が日本列島集団と大陸集団では異なることを明らかにしてきました（図 2）。そして、今回の論文公表は、次世代シーケンサーを用いた最新の遺伝子解析技術（GRAS-Di 法による SNPs 解析）の導入と、韓国の研究者との共同による交配実験を導入したことで、これらの一連の研究を発展させた成果となります。



図1. コオイムシの成虫（右は卵塊を背負っているオス）。

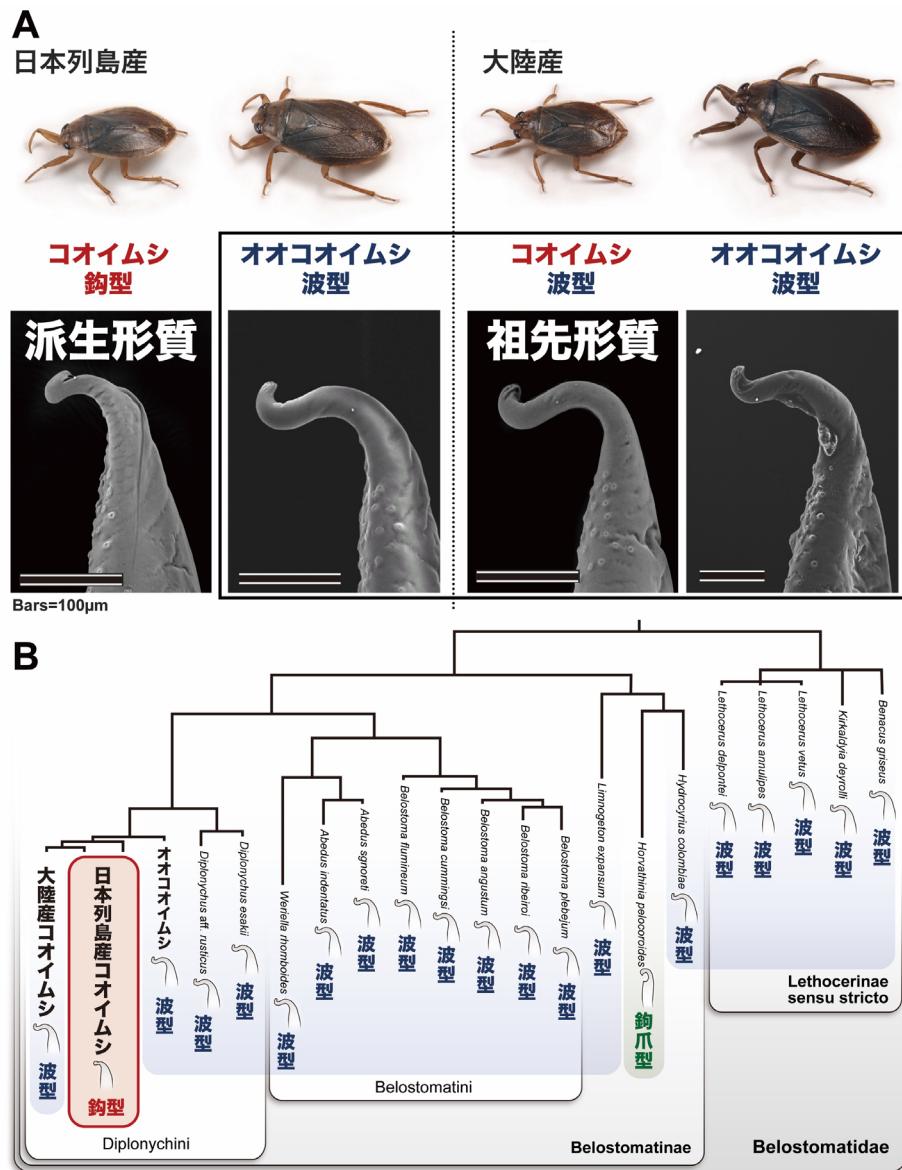


図2. 日本列島産コオイムシとオオコオイムシ、朝鮮半島（大陸）産コオイムシとオオコオイムシの交尾器形態（A）と、コオイムシ科の系統関係に交尾器形態をマッピングした結果（B）。日本列島産コオイムシの交尾器形態（鈎型）は近縁種のオオコオイムシやコオイムシ科の別種と比較して特殊であることから、派生的な形質であると考えられる。

【研究手法・成果】

1. 分子系統解析

これまでの研究から、広島県三原市ではミトコンドリア DNA の解析に基づく 2 系統が混生しており、日本列島内で遺伝的分化が生じた系統間の二次的接触が生じたことが示唆されていました。そこで本研究では、まず日本列島内のミトコンドリア DNA 系統間の二次的接触の中心地域を確認するため、中国地方のサンプルを新たに追加解析しました。その結果、山口県柳井市周辺がミトコンドリア DNA 系統の二次的接触の中心地域であることが明らかとなりました（図 3）。さらに、本研究では核 DNA の分子系統解析を実施するに当たり、核 DNA 中に多数存在する一塩基多型（SNPs）のデータを用いました。SNPs の探索にはいくつか方法がありますが、本研究では GRAS-Di 法という手法を採用しています。GRAS-Di 法はトヨタ自動車株式会社が開発した新規解技術で、比較的低コストで大量の SNPs を探索できることが特徴です。この手法を導入したこと、11,241 箇所の SNPs を探索することに成功し、このデータセットを用いて分子系統解析を実施した結果、これまでにミトコンドリア DNA から示唆されていた日本列島から大陸への「逆分散」現象を強く支持する結果が得られました（図 4）。

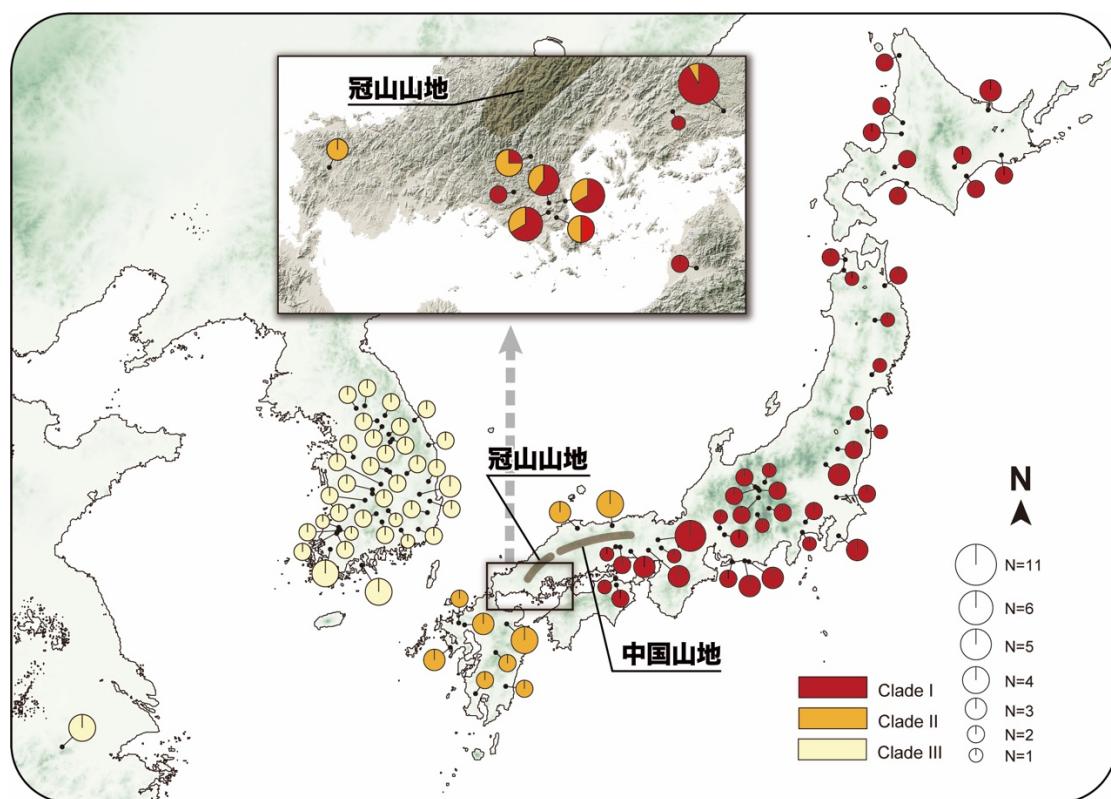


図 3. ミトコンドリア DNA の解析結果。中国地方で Clade I と Clade II が混生している。

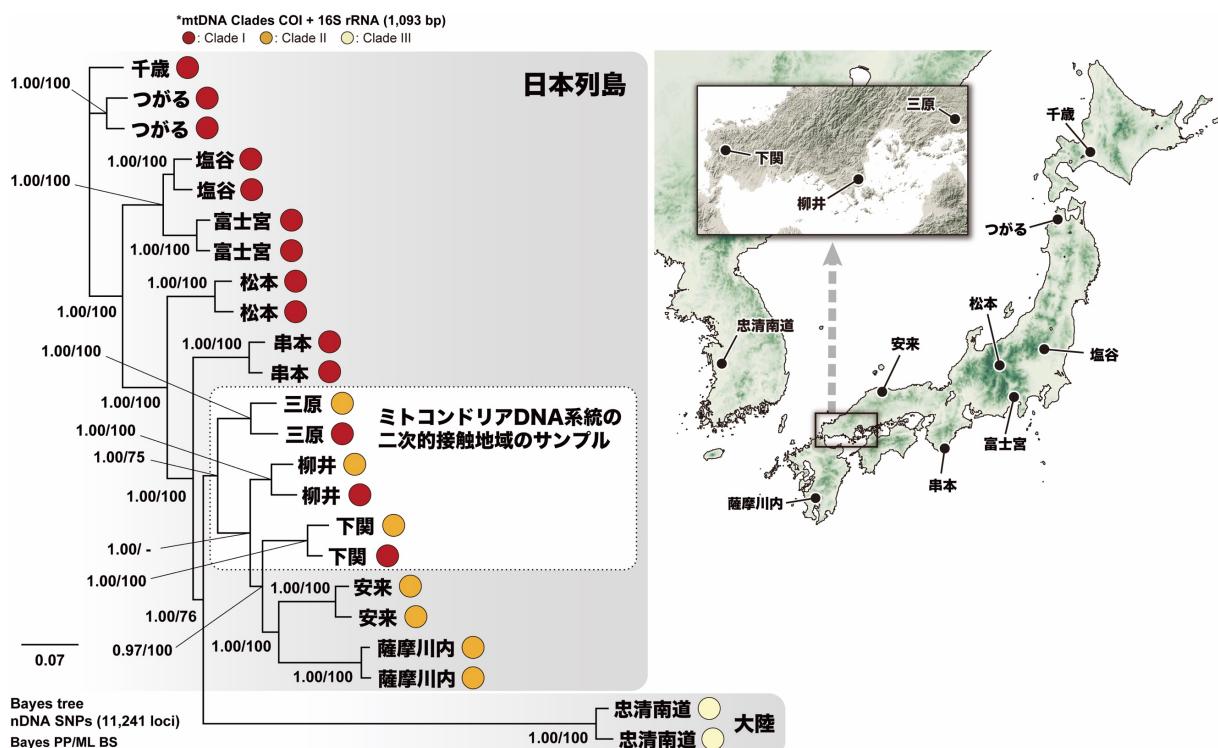
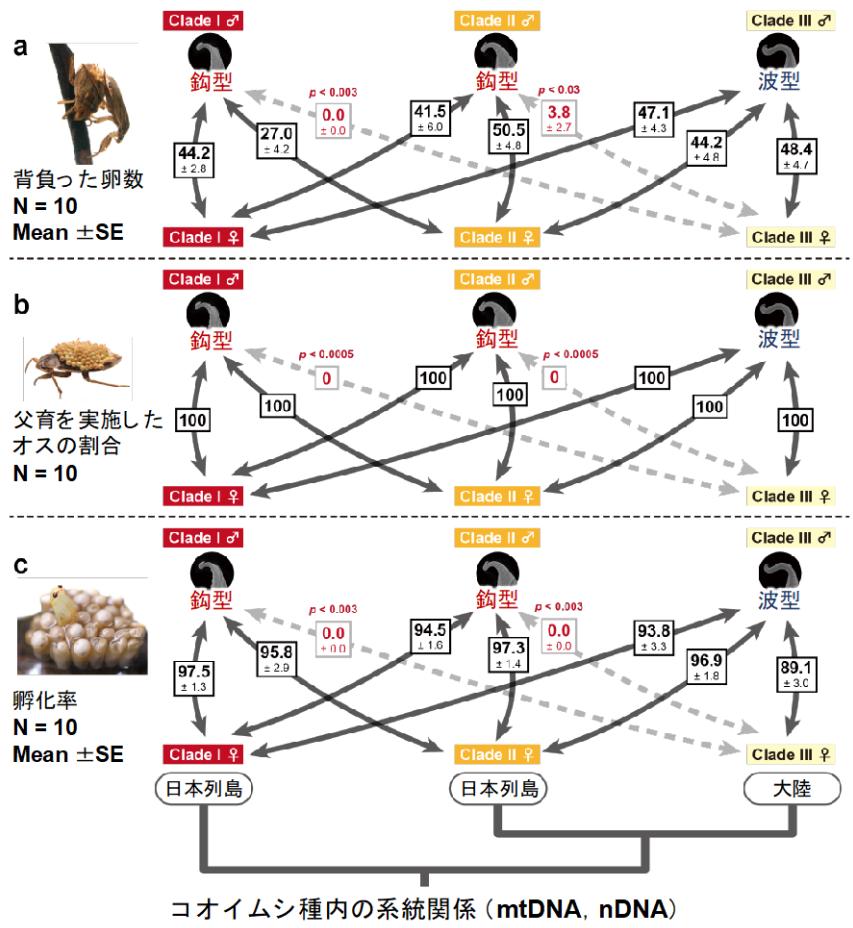


図4. 核DNA (SNPs) に基づく分子系統解析結果.

2. 交配実験

本研究では、オスの交尾器形態が異なるコオイムシの日本列島集団と大陸集団間で交配が可能か否かについて、交配実験を実施して確認しました。研究グループでは約6年前から様々な遺伝系統群を継代飼育しており、今回の交配実験に際しては、ミトコンドリアDNAの系統解析において遺伝的に大きく分化していることが明らかとなっていた3つの系統 (Clade I, II, III) について未交尾のメスを準備しました。その上で、3つの系統の全ての組み合わせで10反復の交配実験を実施しました。その結果、大陸産のオスは日本列島産のメスと交尾が可能であるものの、逆の組み合わせ (日本列島産のオスと大陸産のメス) では交尾を試みるもの精子の受け渡しができず (交尾器の形態が異なることが原因)、交配が不可能であることが明らかとなりました (図5)。また、大陸産のオスと日本列島産のメスの組み合わせでは、交尾後の卵の発生・孵化も正常に進むことから、日本列島と大陸の集団間には不完全な生殖隔離機構²が成立していることが明らかとなりました (図5)。一方で、日本列島内においてミトコンドリアDNAに基づく解析から遺伝的に大きく分化している2系統 (Clade I, II) 間では、何れの組み合わせにおいても正常に交配が可能であることが確認されました。

以上の結果から、コオイムシでは日本列島から大陸への逆分散が生じた後、日本列島内で交尾器に変異が生じ、日本列島内における系統間の交雑によって派生的な交尾器形態が固定されたと考えられます。また、この交尾器形態の変異が引き金となって日本列島と大陸の集団間の不完全な生殖隔離機構が成立しており、コオイムシは現在、新たな種分化の途中段階にあると考えられます (図6)。



コオイムシ種内の系統関係 (mtDNA, nDNA)

図5. コオイムシにおける各系統間の交配実験結果.



図6. 本研究から明らかになったコオイムシの進化史.

【波及効果・今後の予定】

本研究の成果は、「生物の種分化・多様化がどのようにして生じるのか?」という生物学の大きな問い合わせを紐解くための重要なピースになると言えます。加えて、生物学最大の命題である「種」の定義・概念にも一石を投じる重要な知見です。現在、最も広く受け入れられている「生物学的種概念」は「生殖的な隔離の有無」を基盤としていますが、この研究では、系統進化のプロセスと生殖的隔離の程度が一致しないという、極めて希少かつ興味深い事象を明らかにしました。「種概念」や「種分化」研究における重要な研究成果になると考えられます。

また、現段階では交配実験はオス1個体に対してメス1個体のペアで実施していますが、それぞれが異なる系統や交尾器形態の異なる相手を選択できるような条件下での交配実験を実施することにより、仮に自然下で異集団間の二次的接触が生じた際にどのような現象が起きるのかという点まで明らかにすることができると考えられます。さらに、大陸のコオイムシとオオコオイムシは交尾器の形態が酷似しており、実験室内で種間交雑が生じることが確認できていますので、日本列島におけるコオイムシの交尾器形態の変異は、オオコオイムシとの繁殖干渉^{*3}が要因となっている可能性が考えられます。当研究グループでは、今後、以上のような点についてさらに詳細に追究していく予定です。

【用語解説】

*¹ コオイムシ *Appasus japonicus*

東アジアに分布し、日本列島には北海道から九州まで広く生息するが、都市開発などによりレッドリストに登録する地域もある。交尾後に、メスはオスの背に産卵し、オスが子(卵)を背負って世話をすることから「子負い虫(コオイムシ)」という和名が付けられている。

*² 生殖隔離機構

交尾器の形態や、繁殖期、あるいは繁殖行動などで異種(系統)間の交配を隔離する機構。交配前に異種間であることに気付くものの場合は生殖前隔離、交配後に受精が生じない場合は交配後隔離という。

*³ 繁殖干渉

ある種の生物が交配を行う過程において、適応度の低下をもたらす他種等との相互作用のこと。

【論文タイトルと著者】

タイトル : Genome-wide molecular phylogenetic analyses and mating experiments which reveal the evolutionary history and an intermediate stage of speciation of a giant water bug

著 者 : Tomoya Suzuki, Koki Yano, Shin-ya Ohba, Keisuke Kawano, Kazuki Sekine, Yeon Jae Bae, Koji Tojo

掲載誌 : Molecular Ecology

URL : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/mec.16120>

責任著者 : 鈴木智也・東城幸治

【問い合わせ先】

〈研究内容に関する問い合わせ先〉

信州大学学術研究院理学系（理学部理学科生物学コース）

教授 東城幸治

Tel : 0263-37-3341 , 0263-37-3142 E-mail : ktojo@shinshu-u.ac.jp

博士研究員 鈴木智也（京都大学地球環境学堂 特定研究員）

E-mail : suzuki.tomoya.5j@kyoto-u.ac.jp

〈報道に関する問い合わせ先〉

国立大学法人信州大学 総務部総務課広報室

〒390-8621 長野県松本市旭 3-1-1

Tel : 0263-37-3056 Fax : 0263-37-2182 E-mail : shinhp@shinshu-u.ac.jp

〈配信元〉

国立大学法人長崎大学 広報戦略本部

〒852-8521 長崎市文教町 1-14

TEL : 095-819-2868 E-mail : kouhou@m1.nagasaki-u.ac.jp