



アイナメ属半クローン雑種の正体は ホストを乗り換えて永続するゲノムだった

研究成果のポイント

- ・ 遺伝的多様性が乏しいため、長く生存できないと考えられている半クローンやクローン生物のうち、北海道で「アブラコの合いの子」として知られている雑種が、その欠点を克服するゲノム維持戦略を持っていることが明らかになった。
- ・ 雑種は2系統あり、一つの系統は、もう一方が配偶相手を変えた（ホストスイッチ）時に、ゲノム置換で発生したことがわかった。
- ・ 半クローンゲノムは、ホストスイッチで3種間を渡り歩き、同種ゲノムを有する組み換え世代で半クローンゲノムをリフレッシュし永続できる。

研究成果の概要

異種交配で生まれた雑種が不稔を回避して子孫を残す方法の一つが、クローンあるいは半クローン発生です。北海道に生息するアイナメ属雑種は、世界で6つの種群でしか知られていない半クローン動物の一つで、唯一の海産生物です。半クローンとは、個体発生では両親双方から由来する遺伝子を使うが、配偶子を作る際には父種由来の遺伝子を捨て、母種由来のゲノムだけを子に伝える特殊な遺伝様式のことです。半クローンは、クローン同様に単性であるため増殖率は高いものの、悪性突然変異を排除できないため、系統としては長く続かないと考えられてきました。しかし、アイナメ属半クローンは、母種のスジアイナメと2種いる父種と交配する種を換えながら、組み換え世代でゲノムをリフレッシュしています。このシステムの遺伝学的な証拠を見つけ、アイナメ属半クローンが永続していることを示しました。

論文発表の概要

研究論文名 : Origins of two hemiclinal hybrids among three *Hexagrammos* species (Teleostei: Hexagrammidae): genetic diversification through host switching (アイナメ属半クローン雑種の起源 : ホストスイッチによる遺伝的多様化)
著者 : 宗原弘幸 (北海道大学北方生物圏フィールド科学センター水圏ステーション臼尻水産実験所), 堀田海帆 (北海道大学大学院環境科学院・現 愛媛大学学術支援センター病態機能解析部門), 木村-川口幹子 (北海道大学大学院環境科学院), 山崎 彩 (北海道大学大学院環境科学院)
公表雑誌 : Ecology and Evolution (生態学と進化学の専門誌)
公表日 : 英国時間 2016年9月14日(水) (オンライン公開)

研究成果の概要

(背景)

品種改良を目的として人為的に雑種を作ることもありますが、自然雑種は様々な生物で見つかりません。しかし、多くの場合、両親のゲノムが遺伝的に不和合なため、減数分裂ができず、子孫を残すことができません。自然雑種が子孫を残す方法は、まれに成功する減数分裂で父種と母種が混じり合ったゲノムとして残るか、混じり合わずにクローンまたは半クローン生物になることです(図1)。北海道に生息するアイナメ属雑種は、世界で6つの種群でしか知られていない半クローン動物の一つで、唯一の海産生物です。半クローンとは、個体発生には両親に由来する遺伝子を使うが、配偶子を作る際には父親由来の遺伝子を捨て、母種由来のゲノムだけを子に伝える特殊な遺伝様式のことです。この半クローンゲノムの生残戦略は、他種のゲノムを宿主にして子孫を残す「寄生」です。クローンや半クローンは、単性であるため増殖率は高く、急速に個体群を増やすことが可能です。しかし、減数分裂しないため、悪性突然変異が次第に蓄積し、長く生存できないと考えられていました。そこで、アイナメ属で見つかった2つの半クローンの系統関係と起源を調べました。その結果、半クローンゲノムの驚くべき生残戦略を明らかにできました。

(研究手法)

父種の種名をとってクジメ系雑種、アイナメ系雑種と呼ばれるアイナメ属半クローンは、ともに母種がスジアイナメであることがわかっています。この半クローン2系統とスジアイナメは、臼尻水産実験所周辺に分布しています。様々な方法でアイナメ属魚類を採集し、形態で種を識別しました(図2)。遺伝子試料を採取した後、半クローンの母種核ゲノムが母系で受け継がれることから、母系遺伝するミトコンドリアゲノム(mtDNA)の3遺伝子座を遺伝マーカーにし、DNA鑑定でお馴染みのマイクロサテライトを使って、標本の系統関係を調べました。

(研究成果)

外群7種を含む系統解析から、半クローンとスジアイナメは単系統をなし、半クローン2系統のうちクジメ系雑種では、多系統を示す複数の遺伝子型(ハプロタイプ)が観察されました。一方、アイナメ系雑種では、mtDNA、核ゲノムともに母種ゲノムが遺伝的に均一でした。しかも、クジメ系雑種の一つのハプロタイプと一致し、スジアイナメと類似するものは観察されませんでした(図3)。このことから、アイナメ系雑種は、クジメ系雑種がホストスイッチと呼ばれる配偶種を換える交配で出現した雑種であり、ゲノムの親種間の直接の交雑で生じた雑種ではなかったことがわかりました。こうした雑種形成は通常では考えられませんが、半クローン雑種では父親ゲノムを世代交代でそっくり置換できるため、このような「変身」が可能だったのです。ホストスイッチが起きたのは、数千~数万年前で、現存するアイナメ系雑種は全てその時の子孫であることもわかりました。

クジメ系雑種は多系統を示しましたが、半クローンは、世界で6例しかない非常にまれな現象です。本当に多系統であったのか、十分に検討する必要があります。そこで、半クローンを母種のスジアイナメと交配させ、スジアイナメのゲノムを2対持ったスジアイナメを作り出し、その遺伝様式を調べ、純正のスジアイナメ同様に組み換えした配偶子を作りました。これは、半クローン遺伝子を含んだゲノムは、スジアイナメ世代を経て、リフレッシュできることを意味します。つまり、半クローンゲノムは、雑種である間は減数分裂しないため、悪性突然変異の蓄積が避けられませんが、スジアイナメにホストスイッチすることで、クリーンになれる手段があるのです。その後の世代で交雑すれば、

半クローンに戻ることができます。このようにスジアイナメの半クローンゲノムは、他の2種に「寄生」しながら、永続できることがわかりました（図4）。スジアイナメは、アイナメ属の他種と重なりながら、カナダ、アリューシャン列島、カムチャツカ半島、千島列島、極東沿岸に至るまで広く分布する広域種です。過去の環境変化に対し、その時代に適応した他種のゲノムに寄生しながら、北太平洋沿岸を征服してきたのかもしれませんが。

（今後への期待）

生物全体では、半クローンやクローン生物はわずかで、多くの種が組み換えする有性生物です。これは、地史的レベルで種が長く生残するには、環境変化や寄生生物に対し、組み換えにより遺伝的多様性を作り出すことが有効だからと考えられています。半クローン生物の進化研究は、この定説に対する挑戦です。アイナメ属の半クローン遺伝子がたった一度の突然変異で出現したとすると、それがいつの時代だったのかを明らかにする必要があります。また、この特殊な遺伝様式が雑種の親種間の遺伝的な和合性のバランスによるものではなく、関与する遺伝子があることが初めて明らかになったのもアイナメ属半クローンです。半クローンを発現する遺伝子を突き止め、発現する仕組みを明らかにすることができれば、希少生物のゲノムの維持をはじめとして様々な応用研究が可能になります。アイナメ属雑種は日本で自然繁殖する唯一の半クローンです。雑種が生息する沿岸環境を保全し、この貴重な遺伝子資源を次世代に残していきたいと思えます。

お問い合わせ先

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター 准教授 宗原 弘幸（むねはら ひろゆき）
Tel・Fax : 0138-25-5088 E-mail : hm@fsc.hokudai.ac.jp
ホームページ : <http://www.hokudai.ac.jp/fsc/usujiri/usujiri.html>

【参考図】

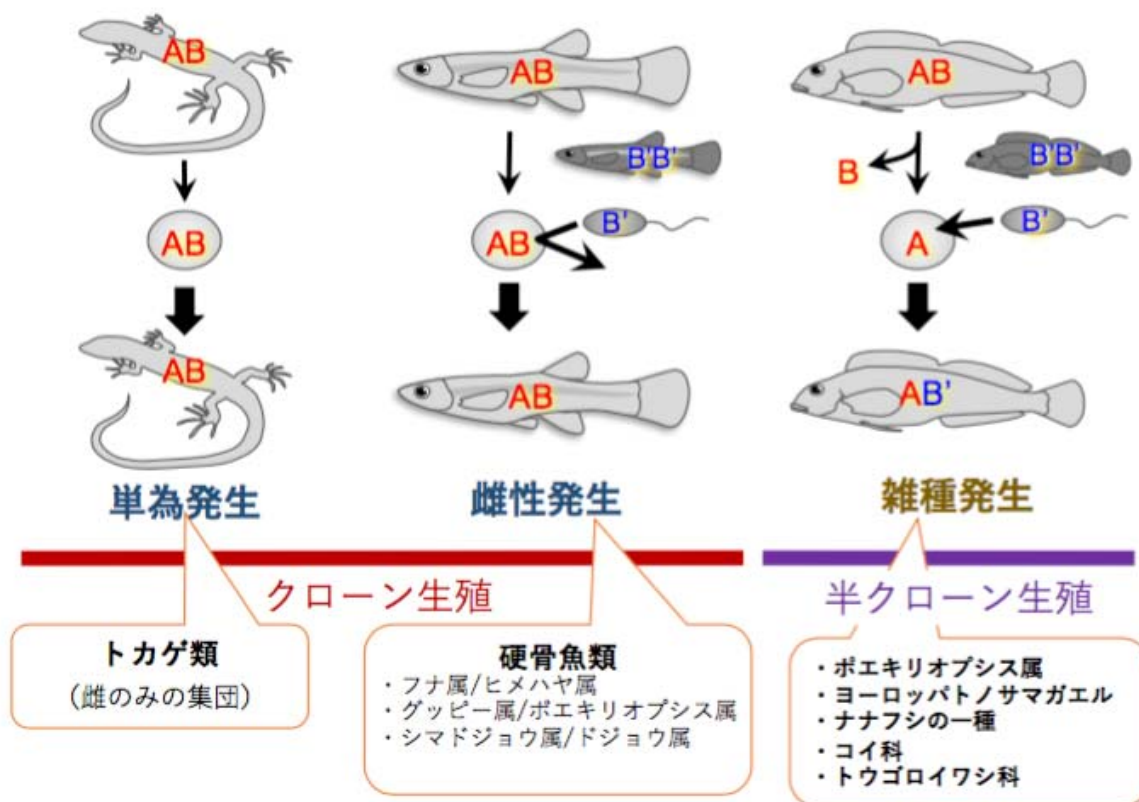


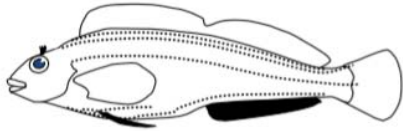
図 1) 交雑を起源とするクローン生殖と半クローン生殖の模式図

(左) 体細胞分裂と同じように配偶子から個体発生する単為発生。北米産のトカゲ類で知られている。

(中央) 体細胞と同じゲノム組成の配偶子を生み、多種の精子の侵入の刺激で発生開始する雌性発生。大沼のギンブナなど淡水魚数種で知られている。

(右) 配偶子形成の過程で、片親のゲノムを排除した卵が精子と受精して精子ゲノムを取り込み発生する雑種発生。魚類の他、蛙類、昆虫など6種群で知られている。

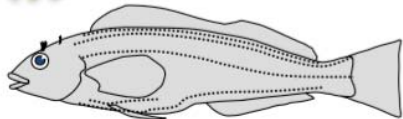
スジアイナメ



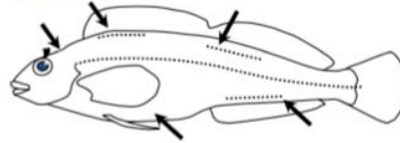
クジメ



アイナメ



クジメ系雑種



アイナメ系雑種

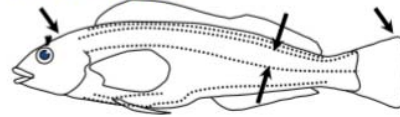


図2) 本研究材料3種と雑種の形態的特徴を示す模式図

クジメは側線が1本で、他の2種は5本。クジメ系雑種の側線は3本だったり、途切れたりしている。アイナメ系雑種は、尾部の形状、第2側線と第3側線の鱗列数、眼上皮弁がスジアイナメとアイナメの中間値をとる。写真は、婚姻色を呈すアイナメの雄。本種は、北海道では「アブラコ」と呼ばれ、釣り人や居酒屋ではお馴染みの魚。

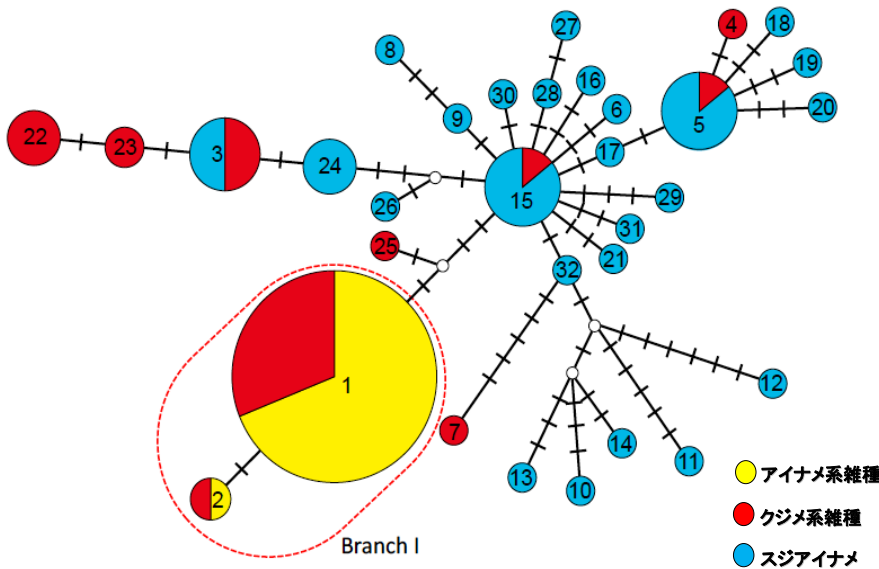


図3) ミトコンドリア遺伝子ハプロタイプネットワーク図とマイクロサテライト解析

アイナメ系雑種の全個体は、母系由来の遺伝子がスジアイナメと共有せず、クジメ系雑種の一つと一致したことから（点線で結んだ楕円）、「クジメ系雑種のホストスイッチがアイナメ系雑種の起源」であることがわかった。図中の数字はハプロタイプ番号、円の大きさは、各ハプロタイプの相対的な個体数を表す。

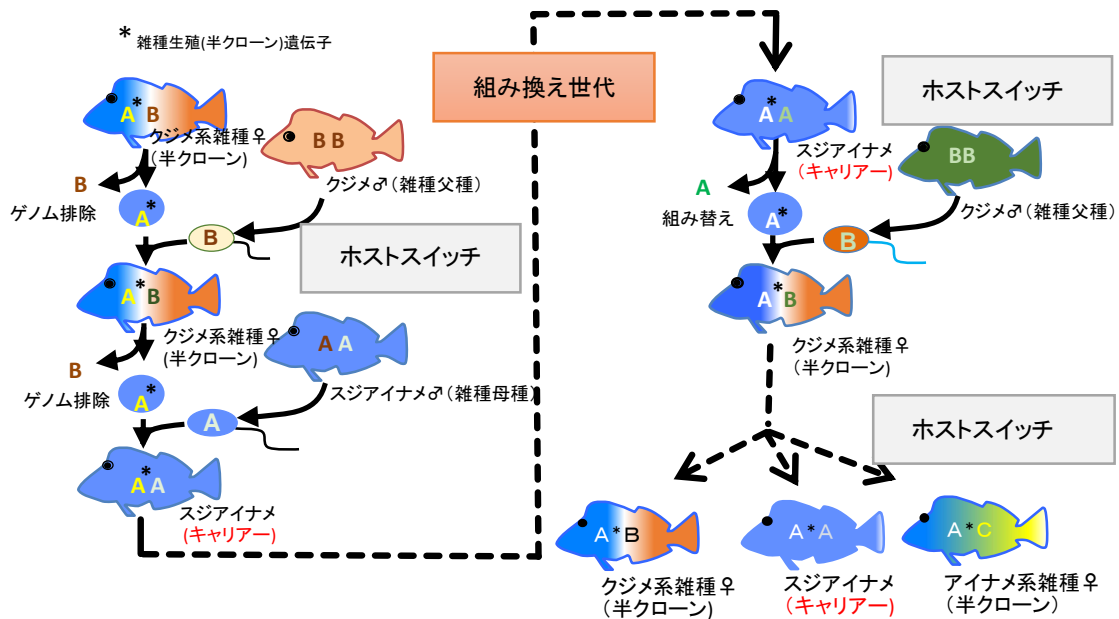


図4) クジメ系雑種から始まる半クローンゲノムのアイナメ属内での動態を表す模式図

スジアイナメを母種、クジメを父種とするクジメ系半クローン雑種は、クジメと戻し交配で半クローンゲノムを子孫に残す。スジアイナメにホストスイッチすると、スジアイナメとなる。このスジアイナメは半クローン遺伝子を持つが、ゲノム不和合性がないため減数分裂する。この世代の間に、半クローンゲノムに蓄積した悪性変異を掃除できる。その後、クジメと交雑すると、新たなクジメ系半クローンが生まれる。半クローンゲノムは、クジメ、スジアイナメ、アイナメとホストスイッチを繰り返し、遺伝的多様性を回復させて永続できる。