



Population genetic studies on the evolutionary history of Japanese apricot (*Prunus mume*)

Numaguchi, Koji

(Degree)

博士 (農学)

(Date of Degree)

2020-09-25

(Date of Publication)

2022-09-25

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲第7887号

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1007887>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



博士論文内容の要旨

氏 名 沼口 孝司

専攻・講座 資源生命科学専攻・応用植物学講座

論文題目 (外国語の場合は、その和訳を併記すること。)

Population genetic studies on the evolutionary history of Japanese apricot

(*Prunus mume*)

ウメの進化に関する集団遺伝学的研究

指導教員 石井 尊生

作物の栽培化や品種分化は、劇的な形態変化を伴って、新たな種が生み出される過程である。そのような進化の痕跡は、現存する栽培種集団のゲノム中に見いだすことができ、これまでにイネ、コムギ、トウモロコシなど草本（一年生）作物において、自然（人為）選抜や種間遺伝子流動およびその重要性が数多く指摘されてきた。しかし、木本（多年生）作物では、他殖性、長い世代期間、頻繁な栄養繁殖など特異的な性質に起因する高いヘテロ性が妨げとなり、これまでにそのような研究はほとんど行われてこなかった。本研究では、東アジアの特産果樹であり、日本でも古くから親しまれるウメに着目し、最新の集団遺伝学的手法を用いて、現存する品種群における遺伝的多様性を解明するとともに、本種が同じバラ科サクラ属スモモ亜属のアンズやニホンスモモとの交雑や、地理的分化（中国、日本および台湾）、人々の好み（食用、観賞用など）など様々な影響を受けて迎った複雑な進化の過程を紐解くことを主要な目的とした。

第1章では、ウメの栽培化、起源、利用の歴史、分類について、これまでの研究報告をまとめ、本研究の着想に至った経緯と目的について記載した。

第2章では、ウメの公開ゲノム配列に基づいてマイクロサテライトマーカーを新規に設計し、20個の高多型性マーカーを選抜した。本マーカーセットを用いることで、供試したバラ科サクラ属果樹（ウメ 124 品種およびアンズ、スモモ、モモ、アーモンド各1品種）のうちほとんどの識別が可能であった。得られた遺伝子型データを用いて予備的に集団構造解析を行ったところ、アンズとウメの種間交雑に由来する集団および台湾の品種と一部の観賞用品種（花ウメ）に、その他の品種群からの遺伝的分化が明瞭に認められた。その他の品種群は多くの食用品種（実ウメ）と花ウメを含む2つの雑多なクラスターに分けられたが、はっきりとそれぞれの品種群に対応するものではなかった。これらの結果は、現存するウメの複雑な集団構造の形成には人々の好み、地理的隔離、遺伝子流動、育種など様々な要因が関わっていることを示唆するものと考えられた。

(氏名： 沼口 孝司 No. 2)

第3章では、第2章で得られたマイクロサテライトマーカー遺伝子型データを用いて、近似ベイズ計算(ABC)による日本(実ウメ、小ウメおよび花ウメ)と台湾のウメにおける過去の集団動態の推定を試みた。ABC解析において最も事後確率の高かった集団動態シナリオにおいては、まず日本と台湾のウメ集団が分岐し、続いて花ウメと実ウメが、最後に実ウメと小ウメが日本人の好みに応じて分化したことが示唆された。本結果は粗く推定されたものであるが、まず日本と台湾のウメが地理的隔離によってそれぞれの気候条件に適応し、続いて日本のウメが人々の好みに基づいて分化したことを示唆するものと考えられた。

第4章では、次世代シーケンシング技術により、約15,000座の遺伝子コード領域を含む塩基配列を選択的に解読する手法(ターゲットキャプチャー法)を用いて取得した一塩基多型データを用い、東アジアに現存するウメの集団構造を詳細に解析した。本章では第3章までに用いた日本と台湾のウメに加え、公開されている79の中国のウメのゲノムデータを解析に加えた。主成分分析、ADMIXTURE解析および最尤系統解析を行った結果、バラ科サクラ属スモモ亜属に属する果樹であるウメ、アンズおよびニホンスモモはそれぞれ遺伝的に異なる別種であることが再確認された。興味深いことに、中国と日本のウメはそれぞれ明瞭に異なるクラスターを形成し、第2章では別のクラスターを形成した台湾のウメは日本のウメのクラスターに含まれた。さらに、実ウメ(45品種中36品種)、小ウメ(10品種中9品種)および花ウメ(45品種中25品種)の大半は、それぞれ最尤系統樹中の同じクラスターに属した。これらの結果は、中国と日本のウメの分化が日本と台湾のウメの分化に先立って起こり、続いて同じ遺伝資源に由来する日本のウメが、日本人の好みに応じて分化しつつあることを示すものと推察された。

第5章では、第4章で得られた一塩基多型データを用い、ウメの地理的分化(中国、日本および台湾)および人々の好み(日本の実ウメおよび花ウメ)による分集団化に関与す

(氏名： 沼口 孝司 No. 3)

る遺伝領域(選択的な多様性の一掃: selective sweep)を推定した。さらに、ウメにおいてアンズやニホンスモモからの種間遺伝子流動が認められるゲノム断片の物理的位置を推定することを試みた。Selective sweepの検出には、2つの方法、すなわち塩基多様度の減少を検出する方法およびハプロタイプブロックの延伸を検出する方法を用いた。その結果、ウメにおいては、前者よりも後者の方がselective sweepの検出力および精度が高いことが示された。このことは木本(多年生)作物においては、選抜を受けた対立遺伝子(アリル)の多くは完全には固定されず、ヘテロに維持されていることを示唆した。検出された領域には、環境や人々の好みへの適応に関与する可能性のある候補遺伝子群が座乗した。一方で、ゲノム断片毎に連続的な集団構造解析(主成分分析、ADMIXTURE解析およびJost's *D*解析)を行ったところ、ウメとその近縁種(アンズおよびニホンスモモ)との間に種間遺伝子流動が認められる領域が多数検出された。重要なことに、これらの領域はしばしば強いselective sweepを伴っていた。このことは、ウメは進化の過程で、しばしば他のスモモ亜属の種から適応にとって有利な遺伝子に移入してきたことを示唆するものであった。

第6章では、以上の結果を要約するとともに、ウメの進化における種間遺伝子流動や自然(人為)選択の重要性など本研究の意義について考察した。

氏名	沼口 孝司		
論文 題目	Population genetic studies on the evolutionary history of Japanese apricot (<i>Prunus mume</i>) ウメの進化に関する集団遺伝学的研究		
審査委員	区分	職名	氏名
	主査	教授	石井 尊生
	副査	教授	安田 剛志
	副査	准教授	片山 寛則
	副査	准教授	石川 亮
	副査		
要 旨			
<p>作物の栽培化や品種分化は、劇的な形態変化を伴って、新たな種が生み出される過程である。そのような進化の痕跡は、現存する栽培種集団のゲノム中に見いだすことができ、これまでにイネ、コムギ、トウモロコシなど草本（一年生）作物において、自然（人為）選抜や種間遺伝子流動およびその重要性が数多く指摘されてきた。しかし、木本（多年生）作物では、他殖性、長い世代期間、頻繁な栄養繁殖など特異的な性質に起因する高いヘテロ性が妨げとなり、これまでにそのような研究はほとんど行われてこなかった。本研究では、東アジアの特産果樹であり、日本でも古くから親しまれるウメに着目し、最新の集団遺伝学的手法を用いて、現存する品種群における遺伝的多様性を解明するとともに、本種が同じバラ科サクラ属スモモ亜属のアンズやニホンスモモとの交雑や、地理的分化（中国、日本および台湾）、人々の好み（食用、観賞用など）など様々な影響を受けて辿った複雑な進化の過程を紐解くことを主要な目的としている。</p> <p>第 1 章では、ウメの栽培化、起源、利用の歴史、分類について、これまでの研究報告をまとめ、本研究の着想に至った経緯と目的について記載している。</p> <p>第 2 章では、ウメの公開ゲノム配列に基づいてマイクロサテライトマーカーを新規に設計し、20 個の高多型性マーカーを選抜している。また、本マーカーセットを用いると、供試したバラ科サクラ属果樹（ウメ 124 品種およびアンズ、スモモ、モモ、アーモンド各 1 品種）のうちほとんどの識別が可能であることを示している。さらに、得られた遺伝子型データを用いて集団構造解析を行うと、アンズとウメの種間交雑に由来する集団および台湾の品種、一部の観賞用品種（花ウメ）がそれぞれ、その他の品種群から遺伝的に分化していることを示している。その他の品種群は多くの食用品種（実ウメ）と花ウメを含む 2 つの雑多なクラスターに分けられるが、はっきりとそれぞれの品種群に対応するものは認められていない。これらの結果より、現存するウメの複雑な集団構造の形成には人々の好み、地理的隔離、遺伝子流動、育種など様々な要因が関わっていることを示唆している。</p> <p>第 3 章では、第 2 章で得られたマイクロサテライトマーカー遺伝子型データを用いて、近似ベイズ計算 (ABC) による日本（実ウメ、小ウメおよび花ウメ）と台湾のウメにおける過去の集団動態の推定を試み</p>			

氏名	沼口 孝司
<p>ている。ABC 解析において最も事後確率の高かった集団動態シナリオにおいては、まず日本と台湾のウメ集団が分岐し、続いて花ウメと実ウメが、最後に実ウメと小ウメが分化したことを示している。このことは、まず日本と台湾のウメが地理的隔離によってそれぞれの気候条件に適応し、続いて日本のウメが人々の好みに応じて分化したことを示唆するものである。</p> <p>第 4 章では、次世代シーケンシング技術により、約 15,000 座の遺伝子コード領域を含む塩基配列を選択的に解読する手法（ターゲットキャプチャー法）により取得した一塩基多型データを用い、東アジアに現存するウメの集団構造を詳細に解析している。本章では第 3 章までに用いた日本と台湾のウメ品種に加え、公開されている中国の 79 品種のゲノムデータを解析に加えている。そして、主成分分析、ADMIXTURE 解析および最尤系統解析により、バラ科サクラ属スモモ亜属に属する果樹であるウメ、アンズおよびニホンスモモはそれぞれ遺伝的に異なる別種であることを再確認している。興味深いことに、中国と日本のウメはそれぞれ明瞭に異なるクラスターを形成し、第 2 章では別のクラスターを形成した台湾のウメは日本のウメのクラスターに含まれていた。さらに、実ウメ（45 品種中 36 品種）、小ウメ（10 品種中 9 品種）および花ウメ（45 品種中 25 品種）の大半は、それぞれ最尤系統樹中の同じクラスターに属していた。これらの結果は、中国と日本のウメの分化が日本と台湾のウメの分化に先立って起こり、続いて日本のウメが、日本人の好みに応じて分化しつつあることを示すものである。</p> <p>第 5 章では、第 4 章で得られた一塩基多型データを用い、ウメの地理的分化（中国、日本および台湾）および人々の好み（日本の実ウメおよび花ウメ）による分集団化に関与する遺伝領域（選択的な多様性の一掃：selective sweep）を推定している。さらに、ウメにおいてアンズやニホンスモモからの種間遺伝子流動が認められるゲノム断片の物理的位置を推定することを試みている。Selective sweep の検出には、塩基多様度の減少を検出する方法およびハプロタイプブロックの延伸を検出する方法を用いている。その結果、ウメにおいては、前者よりも後者の方が検出された selective sweep の検出力および精度が高いことを示している。また、木本（多年生）作物においては、選抜を受けた対立遺伝子（アレル）の多くは完全には固定されず、ヘテロに維持されていることを示唆している。検出された領域には、環境や人々の好みへの適応に関与する候補遺伝子群が座乗していると考えられる。さらに、ゲノム断片毎に連続的な集団構造解析（主成分分析、ADMIXTURE 解析および Jost's <i>D</i> 解析）により、ウメとその近縁種（アンズおよびニホンスモモ）との間に種間遺伝子流動が認められる領域を多数検出している。重要なことに、これらの領域にはしばしば強い selective sweep が認められている。このことは、ウメは進化の過程で、しばしば他のスモモ亜属の種から適応に有利な遺伝子を移入してきたことを示唆するものである。</p> <p>第 6 章では、以上の結果を要約するとともに、ウメの進化における種間遺伝子流動や自然（人為）選択の重要性など本研究の意義について考察している。</p> <p>以上のように本研究は、日本および中国のウメ品種を材料とし、集団遺伝学的手法を用いて、ウメの栽培化と品種分化について詳細に解析したものであり、ウメの遺伝・育種学分野において重要な知見を得たものとして価値ある集積であると認める。よって、学位申請者の 沼口 孝司 は、博士（農学）の学位を得る資格があると認める。</p>	