

(続紙 1)

京都大学	博士 (理学)	氏名	野村 翔太
論文題目	Evolutionary changes in gene expression profiles associated with coevolution of the male and female genitalia in a ground beetle group (オサムシにおける雌雄交尾器の共進化に関わる遺伝子発現プロファイルの進化的変化)		
(論文内容の要旨)			
<p>豊富な生物多様性を産み出す種分化の仕組みを理解することは進化研究における重要課題の一つである。雌雄の交尾器形態はしばしば近縁種間で顕著な種間差を示し、雌雄間では相関関係や共進化がみられる。交尾器形態の多様化は交尾にかかわる特性の違いを産み出し、種分化の過程において重要な役割を果たす。雌雄の交尾器形態の共進化をもたらす要因は交尾器形態の観察、交尾行動、交尾実験などに基づく比較研究によって推測されている。しかしながら、ゲノム解析、遺伝子解析、発生学的手法を用いて交尾器形態の共進化過程を追跡する試みはなされていない。</p> <p>オサムシ属オオオサムシ亜属は雌雄の対応する交尾器部分（オスの交尾片とメスの膣盲囊）はサイズと形状に顕著な多様性を示す一方で、雌雄間では対応関係が維持されている。種特異的な交尾器形態の遺伝基盤については調査されつつあるが、雌雄の交尾器の共進化に伴う雌雄間での遺伝的変化の相関や、雌雄の交尾器の変化に伴う遺伝的変化と種の分岐の関係については未解明である。</p> <p>本論文では、雌雄の交尾器形成における遺伝子発現プロファイルを雌雄間、種間で調べることによって、オス交尾片とメス膣盲囊の共進化に関わる遺伝的変化を追跡することを試みた。まず、交尾器の形態形成のタイミングを推定するため、マヤサンオサムシの3齢（終齢）幼虫から蛹までのステージにおける交尾器組織での遺伝子発現量を推定した。クラスタリング解析を行い、交尾器形成に関わる遺伝子の発現タイミングを解析した。その解析結果から、交尾器の形態形成に関わる遺伝子発現は前蛹初期に始まり、交尾器の形態形成自体は前蛹後期から蛹初期の間に始まると推定された。次に、雌雄で対応した交尾器の共進化に伴う雌雄間での遺伝的変化の相関を検証するために、交尾器が特に巨大化しているドウキョウオサムシとその近縁種(イワロキオサムシ、マヤサンオサムシ)において、オス交尾片、メス膣盲囊の巨大化にかかわる遺伝子発現の変化を明らかにし、雌雄で比較した。種間で発現量の異なる遺伝子を推定し、重み付き遺伝子共発現ネットワーク解析(WGCNA)を用いて解析したところ、巨大な交尾器の形成には雌雄で共通し、一致した遺伝子発現の変化を示す遺伝子ネットワークが作用していることが示唆された。</p> <p>さらに、交尾器の進化と種の分岐の関係を明らかにするために、交尾器部分（交尾片、膣盲囊）の長さ（以下、交尾器長）が異なる近縁種4種（交尾器が長いミカワオサムシ、アオオサムシと短いカケガワオサムシ、シズオカオサムシ）における、交尾器長の違いにかかわる遺伝子発現の変化を調べ、交尾器長が類似する種は同じような遺伝子発現を示すという仮説を検証した。メスでは膣盲囊長が類似する種間では類似した発現を示す遺伝子が膣盲囊長の違いにかかわるが、オスでは交尾片長が類似する</p>			

種間で類似した発現と異なる発現を示す遺伝子の両方が交尾片長の違いにかかわることが明らかになった。また、交尾器長に対する遺伝子発現の変化は雌雄で異なっていた。

本研究の結果、交尾器長が異なる種間においては雌雄間で異なる遺伝子発現の変化が重要である一方で、極端に巨大化した交尾器においては雌雄で一致した遺伝子発現の変化が重要であることが明らかになった。この結果は交尾器の共進化が雌雄で異なるメカニズムで制御されている場合と共通したメカニズムで制御されている場合があることを示唆している。また、交尾器長が類似する種間では、共通した遺伝子発現変化と独立した遺伝子発現変化の両方が交尾器部分の共進化にかかわることを明らかにした。この結果は種の分岐の前に共通祖先で起こった交尾器進化と、種分化の後で起こった交尾器長の進化を反映している可能性がある。本研究の結果から、雌雄の交尾器の共進化の背景にある複雑な遺伝基盤と進化パターンが明らかになった。

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

有性生殖を行う生物において、雌雄の繁殖形質における共進化は、個体群間の生殖隔離を生じさせ、種分化を促進する進化過程として重要である。雌雄形質の共進化には協調的な選択圧による場合と対立的な選択圧による場合があるが、同一のゲノムに支配されている雌雄の形質が、協調的・対立的な選択圧のもとで、どのような遺伝的メカニズムによって共進化するのかを理解することは、進化生物学において重要な課題である。体内受精を行う動物における雌雄の交尾器は、近縁な種の間でも顕著な形態変異を示すと同時に、雌雄間の形・サイズの適合性を示し、雌雄間の繁殖形質における共進化の代表的な例である。日本列島固有のオサムシ属オオオサムシ亜属は、「錠と鍵」のような対応関係にある雌雄の交尾器部分（雄の交尾片と雌の膈盲囊）が、種ごとに異なる形とサイズに進化することによって多数の種に分かれている。申請者は、オオオサムシ亜属の近縁種間における著しい交尾器部分の形態差、とくにサイズの違いに注目して、その遺伝的基盤を、遺伝子発現プロファイルの比較から明らかにすることを試みた。遺伝子発現を比較するために必要なゲノム配列は先行研究で得られているドウキョウオサムシのゲノム配列と、申請者自身がアセンブルしたシズオカオサムシのゲノム配列を用いている。申請者はまず交尾器形態形成に関連した遺伝子発現のタイミングを明らかにするために、マヤサンオサムシの3齢（終齢）から蛹の交尾器相当部分の遺伝子発現を調べ、前蛹となる3齢の後期から蛹期に交尾器形成に関連する遺伝子発現が見られることを明らかにした。この結果に基づいて、交尾器がとくに巨大化したドウキョウオサムシとその近縁2種、イワキオサムシ、マヤサンオサムシの遺伝子発現を比較し、交尾器の巨大化には雌雄で共通した遺伝子ネットワークにおける共通の遺伝子発現プロファイルが関与していることを明らかにした。続いて、交尾器部分の長い2種（ミカワオサムシ、アオオサムシ）と短い2種（カケガワオサムシ、シズオカオサムシ）を含む分岐群に着目し、交尾器サイズの類似性に対応した遺伝子発現の違いが見られるかを検証した。その結果、雌においては、1つの遺伝子群の一定の遺伝子発現プロファイルの違いが膈盲囊の長短に関係していたが、雄では交尾片長が類似する種間で類似した発現を示す遺伝子群と、異なる発現を示す遺伝子群の両方が交尾片長の違いにかかわることが明らかになった。また、交尾器長に関連した遺伝子発現プロファイルの変化は雌雄で異なっていた。これらの結果から、極端なサイズ共進化に雌雄で共通した遺伝子発現変化が関与している一方で、より小規模なサイズ共進化は雌雄独立の遺伝子発現変化で生じ、また種間の遺伝子発現変化は、雌においては種間で共通する傾向があるが、雄では種により異なることが示唆された。このような共進化の特性は、雌雄の交尾器形態の遺伝的基盤の違いと、関与する選択圧の違い（雌雄に共通した種間交雑回避か、性的対立か）に関係していると考察された。

申請者の研究は、これまでほとんど手付かずであった雌雄の繁殖形質の共進化メカニズムの解明に取り組んだパイオニア的な研究であり、共進化の背景にある複雑な遺伝子発現変化を明らかにした新規性のある研究成果として評価できる。本研究で明らか

かにされた遺伝子ネットワークと発現変動遺伝子の情報をもとに、雌雄交尾器の共進化メカニズムの解明が大きく進展することが期待される。よって、本論文は博士（理学）の学位論文として価値あるものと認める。また、令和4年1月11日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。

要旨公表可能日： 令和4年 月 日以降