

北海道マイマイガにおける遺伝子浸透のコンピューター・シミュレーション

東京薬科大学 生命科学研究科 生態学研究室 五十嵐 章裕

Laboratory of Ecology, School of Life Sciences

Tokyo University of Pharmacy and Life Sciences

<はじめに>

北海道マイマイガ(*Lymantria dispar praeterea*)には、雄が選択的に死亡し次世代が雌のみになる male-killing という現象が確認されている (Higashiura *et al.*, 1999)。male-killing はオカダンゴムシ (*Armadillidium vulgare*) などの節足動物において確認されており、ほとんどの場合 *Wolbachia*, *Rickettsia*, *Spiroplasma*, *Arsenophonus* 等の細胞質共生細菌によって起こるが、マイマイガの場合これらの細菌は存在せず、完全に遺伝的要因によりそれが起こっている。Bogdanowicz *et al.* (2000)は、ミトコンドリア DNA について世界中のマイマイガの系統分析を行った。それによると北海道と本州のマイマイガのミトコンドリア DNA は塩基配列が約 2% も異なり、それら 2 つの系統は約 100 万年前に分歧したと推定されている。ここでは雌の子のみを産む雌を単性雌、性比 1:1 で産む雌を両性雌と呼ぶことにする。単性雌が母性遺伝することから単性雌のミトコンドリア DNA の解析を行ったところ、北海道に生息するにもかかわらず本州型のハプロタイプと同じであった (小野 2004)。このように、北海道に生息するマイマイガは形態的に本州のものとはっきりと違いがあるが、ミトコンドリア DNA ハプロタイプでは北海道型(H)本州型(A)が存在する。Goldschmidt(1934)の交配実験によると、本州のミトコンドリア DNA を持つマイマイガ雌を北海道の雄と掛け合わせ、それを北海道の雄と戻し交配すると雄の子が死に雌ばかりとなる。これは単性雌と同じである。また、北海道のマイマイガ雌と本州のマイマイガ雄を掛け合わせると雌の子が死に雄のみとなる。北海道でも本州型と北海道型ハプロタイプ間の交配はこれと同様の結果になると予想される。本州型と北海道型のハプロタイプのマイマイガは北海道石狩低地帯を挟んでそれぞれ西と東に分布し、石狩低地帯でハイブリッドゾーンを形成している (山口 2005)。元々海峡であった石狩低地帯が陸化してミトコンドリア DNA の塩基配列が約 2% も違う本州型と北海道型が出会ったのは、6 万年前から最終氷期の 1 万 5 千年前だと考えられる。前述のように、本州型の雌と北海道型の雄を掛け合わせると単性雌が生じることからも予想されるように、そのハイブリッドゾーンで単性雌が発見されている。北海道型マイマイガは石狩低地帯以西では一切存在が確認されなかったが、本州型マイマイガは石狩低地帯以東に若干ではあるが単性雌 (male-killing female) という形で侵入していることが野外調査で確認された。この研究では、北海道に生息する 2 つのタイプのマイマイガが出会った時のミトコンドリア DNA の侵入と浸透について簡単な決定論的シミュレーション及び、確率論的シミュレーションを行った結果を発表する。シミュレーションの結果から、本州型マイマイガが石狩低地帯以東に単性雌という形でのみ侵入可能であるということが確認された。

<研究方法>

1、Goldschmidt (1934)の性決定理論

Goldschmidt(1934)は多くのマイマイガの交配実験を行い、マイマイガの性決定には雄性決定因子(M)と雌性決定因子(F)の2つが関係していると考えた。日本では、北海道個体群の性決定因子が最も弱いとされ、本州青森が最も強く、四国・九州と南にいくほど弱い因子になる。

マイマイガの性染色体の組み合わせは、雄でZZ、雌でZWである。雄性決定因子はZ染色体上にある遺伝子であり、雌性決定因子は細胞質に存在する因子で母性遺伝するとGoldschmidt(1934)は考えた。その2つの因子のバランスによってマイマイガの性決定が行われるとしている。交配実験から本州型ミトコンドリアDNAをもつマイマイガは強い雌性決定因子をもち、北海道型ミトコンドリアDNAをもつマイマイガは弱い雌性決定因子をもつことがわかっている。ここでは北海道西部に分布する本州型マイマイガの強い雌性決定因子をF、東部に分布する北海道型マイマイガの弱い雌性決定因子をfとした。性決定される際の因子のバランスは、雌: $F > M$, 雄: $F < MM$ である。北海道マイマイガには異なるミトコンドリアDNAハプロタイプ(本州型ミトコンドリアDNA、北海道型ミトコンドリアDNA)をもつ2つのタイプが生息しているが、ミトコンドリアDNAは母性遺伝するので、2種間による2つのミトコンドリアDNAハプロタイプのダイナミクスはGoldschmidt(1934)の説明した雌性決定因子と同じダイナミクスを示すと考えられる。

以下に北海道マイマイガの因子を用いた表記を示した。

♀FMW, FmW, fMW, fmW

♂FMM, FMm, Fmm, fMM, fMm, fmm

- ・F, fは母親から遺伝する細胞質因子なので全てのパターンにおいて表記する必要がある。
- ・M, mはZ染色体上の遺伝子であるので雌には1つ、雄には2つ表記する必要がある。
- ・WはW染色体であり、雌しかもたないため雄には表記されない。

ここでfMW, Fmmは本来の性決定因子バランスが崩れてしまっているので致死となる。

fMMについて、この個体が存在するには母親がfとMを持たなければならない。しかし、そのような母親が存在するとしたらfMWのみであり、fMWは致死となる雌なのでfMMは存在しえない。

Goldschmidt(1934)の理論を用いると北海道マイマイガの male-killing について以下のように説明できる。

(1) Honshu female × Hokkaido male (first cross)

♀FMW × ♂fmm → ♀FmW + ♂FMm

(2) Male-killing female × Hokkaido male (back cross)

♀FmW × ♂fmm → ♀FmW + ♂Fmm

ここで♂Fmmは雄本来の性決定因子バランス $F < MM$ と比べると、その関係が逆になっているので致死となる。♀FmWに♂fmm, fMmを掛け合わせると♂Fmmが産まれる。つまり、♀FmW(本州型のミトコンドリアDNAをもち、弱い雄性決定因子をもつ雌)に北海道型ミトコンドリアDNAをもつ雄を掛け合わせるとmale-killingの現象が見られる。

同様にfemale-killingについての説明ができる。

(1) Hokkaido female × Honshu male

♀fmW × ♂FMM → ♀fMW + ♂fMm

♀fmW × ♂FMm → ♀fMW + ♀fmW + ♂fMm + ♂fmm

female-killingは北海道型のミトコンドリアDNAをもつ雌に本州型ミトコンドリアDNAをもつ雄を掛け合わせることによって生じる。♀fmwは本来の性決定因子のバランスと逆の関係になっているので致死となる。

北海道マイマイガについて交配の組み合わせを以下に示した。

- ① ♀FMW × ♂FMM → 2♀FMW + 2♂FMM
- ② ♀FMW × ♂FMm → 1♀FMW + 1♀FmW + 1♂FMM + 1♂FMm
- ③ ♀FMW × ♂fMm → 1♀FMW + 1♀FmW + 1♂FMM + 1♂FMm
- ④ ♀FMW × ♂fmm → 2♀FmW + 2♂FMm
- ⑤ ♀FmW × ♂FMM → 2♀FMW + 2♂FMM
- ⑥ ♀FmW × ♂FMm → 1♀FMW + 1♀FmW + 1♂FMm
- ⑦ ♀FmW × ♂fMm → 1♀FMW + 1♀FmW + 1♂FMm
- ⑧ ♀FmW × ♂fmm → 2♀FmW
- ⑨ ♀fmw × ♂FMM → 2♂fMm
- ⑩ ♀fmw × ♂FMm → 1♀fmw + 1♂fMm + 1♂fmm
- ⑪ ♀fmw × ♂fMm → 1♀fmw + 1♂fMm + 1♂fmm
- ⑫ ♀fmw × ♂fmm → 2♀fmw + 2♂fmm

⑥、⑦、⑧、⑨、⑩、⑪においてmale-killingまたはfemale-killingの現象が見られるが、ここでは致死となる子を表記していない。

2、決定論的シミュレーション

Goldschmidt(1934)の理論より、ここでは北海道に生息するマイマイガを以下のように表記する。

♀FMW, FmW, fmW, fmm

♂FMM, FMm, Fmm, fMM, fMm, fmm

さらに ♀FMW = N_1 、♀FmW = N_2 、♀fmw = N_3 、♂FMM = N_4 、♂FMm = N_5 、♂fMm = N_6 、♂fmm = N_7 、

また $n = \text{step}$ とし、

$$\text{♀ Honshu } N_{1(n+1)} = 2N_{1(n)}N_{4(n)} + N_{1(n)}N_{5(n)} + N_{1(n)}N_{6(n)} + 2N_{2(n)}N_{4(n)} + N_{2(n)}N_{5(n)} + N_{2(n)}N_{6(n)}$$

$$Z_{(n+1)} = \sum_{i=1}^7 N_{i(n+1)}$$

$$P_{i(n+1)} = N_{i(n+1)} / Z_{(n+1)}$$

のように全ての表現型についてモデリングした。Pは全体に対する割合であり、環境収容力を考慮したものと考えた。初期条件としてNに全体に対するその個体の割合を入力し、割合の変化が無くなるまでシミュレーションを行った。

3、確率論的シミュレーション

メンデルの遺伝法則、及び Goldschmidt(1934)の理論から以下のような式を全ての表現型について考え

た。これを1つがいの雄雌から産まれる子供の数とし、それぞれのダイナミクスを調べた。

$$\text{♀FMW} \times \text{♂FMM} \rightarrow 2\text{♀FMW} + 2\text{♂FMM}$$

環境収容力は考慮せず、指数関数的に繁殖を行うものとし、繁殖は100%成功するものとした。またマイマイガの分散は考えず、ある1地点での交配が繰り返されるものとした。初期条件はある1地点に何頭のマイマイガが存在するかを具体的な数値で入力し、個体数に応じて交配相手を選ぶようにしてランダムに交配させた。

<結果及び考察>

決定論的シミュレーションの結果から、初期条件として北海道型マイマイガが85.1%の時と85.2%の時との間に北海道型マイマイガが存続するかないかの境界線が存在した。初期条件として北海道マイマイガが85.1%以下になると北海道型マイマイガは絶滅して本州型マイマイガのみ生存し、85.2%以上になると北海道型の存続が確認され、本州型は単性雌でのみ分布拡大が可能であるという結果が得られた。また確率論的シミュレーションの結果からも、初期条件において北海道型84%、本州型16%の周辺に同様の境界線が存在した。Goldschmidt(1934)の説明するmale-killing, female-killingの発生メカニズムを考えても、北海道型マイマイガが本州型マイマイガに比べて不利なのは明らかであったが、北海道型が生き残る場合、本州型は単性雌♀FmWの形でしか生息できないことは非常に興味深い。これらのことより、本州型が単性雌として北海道型マイマイガの生息地へ分布拡大する可能性があると言える。野外調査の結果から単性雌は石狩低地帯周辺で発見されており、石狩低地帯以東に若干ではあるが単性雌の分布拡大が確認されている。傾向としては、今回のシミュレーション結果は実際の野外調査のデータとよく似た傾向を示した。しかし、本州型マイマイガと北海道型マイマイガが約2万年前に出会ったとされていることを考えると、単性雌の広がりが遅いようにも感じられる。今回のシミュレーションではマイマイガの分散は考えていないために、マイマイガの詳しい分布様式が説明しきれていないことも考えられ、そのことを明らかにするためにもマイマイガの分散要素を取り入れ新たに解析する必要がある。また、本州型の初期の個体数によって、生存する北海道型の分布率が異なるという結果も、単性雌♀FmWが一様に石狩低地帯以東に分布していないことに関係していると考えられる。北海道型と本州型が共存する際にはある一定の比率で分布することがないということは、単性雌♀FmWの分布が北海道型の個体数によって変動し、複雑な分布様式をなしていると思われる。

今回のシミュレーション結果は、本州型が単性雌♀FmWとしてのみ石狩低地帯以東に侵入可能であること、また北海道型が石狩低地帯以西に侵入するのが困難であることを示した。このことは実際に北海道で起こっている現象によく似た結果である。現在の両型の分布の境界は石狩低地帯にあるが、本州型は単性雌としてわずかに東へ分布している。しかし、本州型雄は境界より東には分布していない。北海道型個体の分布は境界で突然途切れ、西には分布していない。今回の結果から本州型の単性雌としての分布拡大が予想できるが、雄については本州雄の東への分布拡大が困難であるため、北海道型が絶滅することはないであろう。

<参考文献>

Bogdanowicz, S. M., Schaefer, P. W., and Harrison R. G. (2000). Mitochondrial DNA Variation among Worldwide

- Populations of Gypsy Moths, *Lymantria dispar*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **15** : 487-495
- Goldschmidt, R.(1934). *Lymantria Bibliogr. Genet.* **11** : 1-185
- Higashiura, Y., Ishihara, M., and Schaefer, P.W. (1999). Sex ratio distortion and severe inbreeding depression in the gypsy moth *Lymantria dispar* L. in Hokkaido, Japan. *Heredity*. **83** : 290-297
- Inoue, H.(1982). *Lymantriidae. Moths of Japan. Vol.1:Text*(Ed. By H.Inoue, S.Sugi, H.Kuroko, S.Moriuti&A.Kawabe), pp.628-638.Kodansha, Tokyo.
- 小野菜々子. (2004). 北海道における male-killing 系統マイマイガのミトコンドリア DNA ハプロタイプの解析. 東京薬科大学 生命科学研究科 修士論文
- 山口博史. (2005). 北海道マイマイガの遺伝的構造と雄性致死現象発現メカニズムの解明. 東京薬科大学 生命科学研究科 修士論文