

(続紙 1)

京都大学	博 士（理 学）	氏名	古俣慎也
論文題目	The temporal dynamics and mechanisms for maintaining genetically polymorphic female-limited Batesian mimicry in <i>Papilio memnon</i> （ナガサキアゲハにおけるメスに限られたベイツ型擬態多型の時間的動態と維持機構）		
（論文内容の要旨） ベイツ型擬態においては、メスの一部にのみ擬態型と非擬態型の多型があらわれることがあり、遺伝的多型の維持機構を解明する上で興味深い。ナガサキアゲハではメスにのみ擬態型と非擬態型の二型が知られており、オスは単型で非擬態型である。二型は、捕食圧による負の頻度依存選択によって維持されていると考えられている。また、メスにのみ擬態型がみられることについては、メスへの偏った捕食圧、メスの配偶者選択、擬態の生理的成本などによって説明される。しかし、これらの仮説を包括的に実証した例はない。近年、アゲハチョウ属のベイツ型擬態に関連する原因遺伝子が相次いで明らかにされている。ナガサキアゲハの近縁種シロオビアゲハでは、性分化を制御する<i>doublesex (dsx)</i> 遺伝子をふくむ3つの遺伝子が超遺伝子を形成し擬態型の発現を制御していることが明らかにされた。本研究では擬態に関わる遺伝子型を区別した上で、ナガサキアゲハの表現型多型維持機構を野外研究と飼育実験によって明らかにすることを目的とした。 まず、本研究では、ナガサキアゲハにおいても<i>dsx</i>遺伝子における2つのアリルとメスの多型が対応することを明らかにした。さらに、リアルタイムPCRを用いた高解像度融解曲線解析によって、野外・飼育個体の遺伝子型を、ゲノムDNAから簡便に判別する方法を確立した。この手法を用いて、台湾東部の花蓮市において、擬態アリルの頻度動態と擬態のモデル種の個体数を4年にわたって調査した。あわせて、野外における擬態型と非擬態型の体サイズ、ビークマーク率（鳥による捕食圧の指標）、生涯交尾回数（精包数）、野外実験によるオスの擬態型、非擬態型に対する選好性を調べた。その結果、モデル種は春先のみに出現することがわかったが、モデルが稀である、或いは全く存在しない時期であっても擬態アリルの頻度は大きく変化することなく20～50%の範囲内に保たれていることがわかった。このことから擬態アリルに対する負の頻度依存選択の作用が示唆された。また、擬態型と非擬態型について適応度に関連しうる形質値に違いは無かった。さらに、飼育実験によって、遺伝子型の分離比や羽化時の性比、遺伝子型による発育特性の違いなどについて調べた。羽化時の性比はオスにやや性比が偏る場合もあったが、遺伝子型の分離比は予想される比率からずれておらず、遺伝子型間で発育特性や体サイズに違いはなかった。したがって、擬態に関わる遺伝子型間では、幼虫期・蛹期における生存や発育特性には違いがないと考えられる。 本研究は、野外における擬態アリルの時間的動態を調べ、メスに限られたベイツ型擬態多型が季節を通して維持されていることを示し、擬態型・非擬態型の適応度が平衡していることを示唆する知見を得た。本研究で得られた結果は、概ねナガサキアゲハのメスの多型が負の頻度依存選択によって維持されていることを示唆するが、その詳細なプロセスについては明らかになっていない。本研究で得られた結果をもとに、より長期のアリル頻度動態やアリル頻度の地理的変異を対象にした詳細な研究が必要である。			

(論文審査の結果の要旨)

生物集団内における遺伝的多型の維持機構を解明することは、適応的形質の進化動態を理解する上で重要である。本申請論文では、自然選択による形質進化の代表例である、アゲハチョウ科の多型的ベイツ型擬態について、表現型多型制御に関連した遺伝子のアレル配列を同定し、野外でそのアレル頻度の時間的動態を明らかにするとともに、遺伝子型による適応度の差異を比較した。近年、ゲノム科学の発展により、このような擬態多型の遺伝的基盤に関する理解が進み、アゲハチョウ科においても表現型を切り換える遺伝子が特定されはじめている。申請者が研究対象としたナガサキアゲハは、雌だけに擬態型と非擬態型の二型が存在する。ナガサキアゲハに比較的近縁で同様に雌だけに擬態多型をもつシロオビアゲハでは、先行研究により、性的な表現型分化を制御する転写因子*doublesex*遺伝子の2つのアレルが雌の表現型の切り換えを支配することが分かっていた。申請者は、ナガサキアゲハにおいても*doublesex*遺伝子に2つのアレルが存在し、*doublesex*の遺伝子型が擬態二型と完全に一致することを明らかにした。また同時に、シロオビアゲハとの比較によって、*doublesex*遺伝子のアレルの分化がそれぞれの種で独立に起こったことを明らかにした。こうした擬態多型の遺伝的基盤に関する研究をもとに、申請者は個体の*doublesex*遺伝子型を、個体のゲノムDNAから簡便に判定する方法を確立した。この方法では、表現型多型は示さないが雌同様に*doublesex*遺伝子のアレルを保有する雄個体でも遺伝子型を決定できるため、雄が雌より多く採集される野外においても高い精度で集団内のアレル頻度を推定できる。申請者は、二型の雌が存在する台湾において、4年間にわたる野外研究を行って、ナガサキアゲハと擬態のモデルである有毒なアゲハチョウ科3種の個体数変動を調査し、個体のゲノムDNAから、アレル頻度の時間的動態を調べた。また、また、同時に野外において、雌の二型間での雄による配偶者選択の偏り、生存期間・捕食圧の違いについても調査を行った。擬態型のアレル頻度は約20%から50%の範囲で維持されており、長期的にみると、擬態型と非擬態型の雌の適応度には差がないことを明らかにした。この結果は、遺伝的多型の維持機構のひとつである負の頻度依存選択が、擬態多型の維持に関与している可能性を示唆するものであった。また、擬態型の進化を制約する要因として、擬態に関わる色素産生のコストなどが想定されているが、申請者は飼育実験によって卵から成虫までの発育成長過程において、*doublesex*遺伝子型による適応度要素の値の違いはないことを見いだした。

申請者の研究は、雌に限定されたベイツ型擬態多型の遺伝的支配について新たな知見をもたらした。とくに近縁種と同じ遺伝子領域の独立したアレル分化が同じタイプの多型支配に関わっていることを示した点は興味深い。さらに申請者は、擬態多型の時間的動態と表現型による適応度差を擬態アレル頻度によって調べるというこれまでにない研究を行った。その結果、擬態型・非擬態型の適応度が長期的には均衡し、中間的な頻度で擬態型アレルが存続していることを示した。この多型維持の背景にあると考えられる負の頻度依存選択に関しても、その関与を示唆する多くのデータを得た点は十分評価に値する。

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、平成30年1月16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： 年 月 日以降