

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 3 年 6 月 1 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18H02505

研究課題名(和文) 雌によって選好されるゲノム領域の特定：環境依存的優良遺伝子化説の検証に向けて

研究課題名(英文) Detecting genomic regions preferred by females: a test for good gene model

研究代表者

河田 雅圭 (KAWATA, MASAKADO)

東北大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：90204734

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,300,000円

研究成果の概要(和文)：グッピーは、個体ごとにオスの体色および、それを基準としたメスの配偶者選好性に著しい多様性が維持されている。本研究では、野外集団において、交配前および交配後の雌の選好性によって選択されたオスのゲノム領域を特定することを目的とした。解析の結果、各集団で402-434個の候補遺伝子が検出された。候補遺伝子の中には、シグナル形質(体色・鱗)や生存力(免疫・抗酸化)に関する遺伝子がいくつか検出された。免疫および抗酸化に関わる遺伝子は、子どもの生存率向上に関わるgood geneの可能性もある。本研究によりメスの配偶者選好性の進化に関わった可能性のある候補遺伝子を得ることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

雌が派手な雄の装飾形質を選好するのか、についてこれまで多くの研究が行われてきたが、依然その進化的原因は未解明である。これまでの研究では、実際に雌が雄のどのようなゲノム領域の変異を選好しているかが、特定できていなかった。そこで、本研究では、性選択のモデル生物であるグッピーの野外集団のゲノム配列を解析し、実際に雌が交配によって選好しているゲノム領域の特定を行った。本研究により、免疫や抗酸化などの遺伝子が雌によって選好されている候補遺伝子として検出された。その中でも色彩の両方に関わる遺伝子が検出され、性選択における優良遺伝子仮説を強く支持する重要な結果となった。

研究成果の概要(英文)：Guppies maintain a significant diversity in male body color and in female mate preference for male body color. In this study, we aimed to identify the genomic regions of males selected by pre- and post-mating female preferences in the field populations. The analysis detected 402 ~ 434 candidate genes in each population. Among the candidate genes, several genes related to signal traits (body color and fins) and viability (immunity and antioxidation) were detected. Immune and antioxidant genes may be good genes for improving survival in offspring. This study could obtain the candidate genes which might be related to the evolution of mate preference of the female.

研究分野：進化生態学

キーワード：性選択 体色 good gene

1. 研究開始当初の背景

集団内で維持される遺伝的変異や表現型の多様性の存在は、環境変化に対する進化的応答、病気の抵抗性、集団維持に影響する。その維持機構の解明は、進化生態学の長年の重要な課題である。グッピー(*Poecilia reticulata*)は、雄の体色が個体ごとに異なり、その多様性は知られている表現型多型の中で最も顕著なものの一つとして注目されている。それら雄の体色の集団内多様性は、雌による雄の体色(カラスポットなど)に対する選好性に変異があることが原因であると指摘されてきた。しかし、なぜ雌は、雄の体色を選好するのか、またその選好性に多様性があるのか解決されていない。

これまでの研究において、体色および選好性の共進化モデルには、体色が捕食者からの回避能力や採餌能力の正直な指標になっているという優良遺伝子仮説や、将来、より多くのメスと交配できる子どもを得るという runaway 仮説(sexy son モデル)などが提唱されてきた。しかし、これら先行研究では、オスの体色や体色と関連したオスにおける質の違いから推定された表現型レベルの研究が多く、遺伝子レベルで示された研究例はない。これらの仮説を直接的に検証するためには、野外集団において、メスの配偶者選択を含む交配過程を通じ、どのようなオスの遺伝子が子どもに引き継がれているのかを特定する必要がある。

2. 研究の目的

本研究では、実際の野外集団を用いて、メスの配偶者選好により、子どもに遺伝するオスのゲノム領域を特定することを目的とした。沖縄県に移入してから60年以上経っている野外集団において、野外で交配したメスをサンプリングし、実験室内で子どもを産ませた。これらの野外集団からサンプリングしたオスとメス集団、メスから生まれた子どもにおける集団のゲノム中の SNP(一塩基多型)のアレル頻度を pool-seq という解析手法を用いて推定することにより、配偶者選好性に関わる遺伝領域の検出をおこなった。本研究で検出を試みるのは、メスの配偶者選択を含む交配前と交配後の両方の交配過程を通じて、最終的に交配成功したオスのゲノム領域である。そのため、本研究では、交配前のメスの配偶者選択による影響を強く受けたゲノム領域が検出されることが予測される。本研究は特に、以下の2つの推定をおこなった。第一に、交配前と交配後の両方の選択を通じてメスによって選ばれ、子どもに遺伝したオスの交配成功に関わるゲノム領域を推定した。第二に、河川環境やオスの形質の傾向が異なる3地点の野外集団を用いて、オスの交配成功に関わったと推定されるゲノム領域の比較をおこなった。

3. 研究の方法

本研究では、河川環境やオスの体色の傾向が異なる3地点(CHB 集団・BOJ 集団・ISA 集団)の野外集団を用いて、親世代と子世代の全ゲノム DNA 解析をおこなった。その結果、得られた親世代のアレル頻度を用いて、シミュレーションをおこない、ランダム交配を仮定した場合の子世代のアレル頻度の分布を得た。次にその分布と実際の子世代のアレル頻度を用いて P 値を算出した(方法の概念図を図1に示した)。さらに、算出された P 値を用いて、window 解析をおこなった。window 中に含まれる全 SNP の P 値の平均をスコアとし、上位1%の window 領域を交配成功に関わるピーク領域とした。また、ピーク領域に含まれていた遺伝子を交配成功に関わる候補遺伝子とした。この候補遺伝子に機能的な偏りがあるかを調べるために、GO エンリッチメント解析(Biological Process の GOterm のみを使用)をおこなった。また、候補遺伝子のうち、シグナル形質(色・鱗)、生存力(免疫・抗酸化)に関わることが知られている遺伝子があるかどうかを調べた。

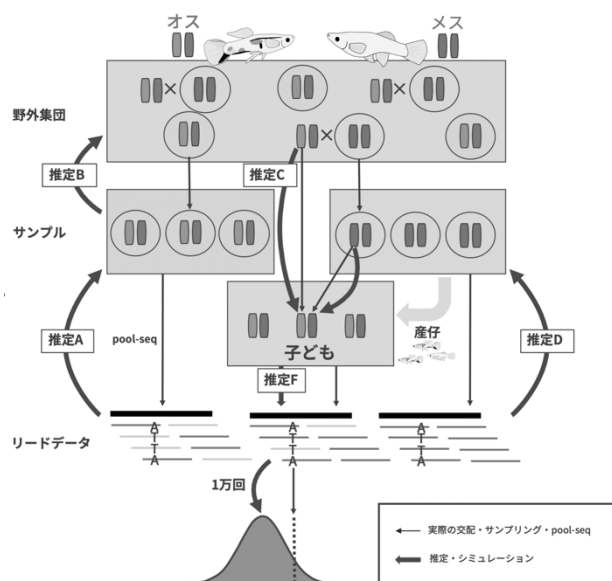


図1 ランダム交配からの逸脱度をSNPサイトごとに計算した概念図

4. 研究成果

Window 解析の結果、各集団において、ゲノム上の様々な位置にピーク領域が検出されていた。window の上位1%にあたるピーク領域には、ISA 集団で402個、CHB 集団で415個、BOJ 集団で434個の候補遺伝子が含まれていた。また、3集団では、共通のゲノム領域は検出されていない

かったが、2 集団間では、BOJ 集団と CHB 集団で 33 個、BOJ 集団と ISA 集団で 7 個、CHB 集団と ISA 集団で 24 個、共通のゲノム領域が検出された。

GO エンリッチメント解析では、グッピーの GOterm を用いた場合、CHB 集団の Molecular Function(MF)と Cellular Component(CC)のカテゴリーに関して、有意に濃縮された GOterm が検出された。MF には、transferase activity, transferring hexosyl groups の GOterm をもつ 5 個の遺伝子 (P=0.016)、CC として integral component of membrane の GOterm をもつ 120 個の遺伝子 (P<0.001) と membrane の GOterm をもつ 124 個の遺伝子 (P<0.001)、postsynaptic membrane の GOterm をもつ 7 個の遺伝子 (P=0.016) が検出された。ISA 集団と BOJ 集団においては、有意に濃縮された GOterm は検出されなかった。一方、メダカとゼブラフィッシュの GOterm を用いた場合には、ISA 集団で CC、CHB 集団で Biological Process(BP)と MF と CC、BOJ 集団で、BP のカテゴリーをもつ遺伝子が各集団で有意に濃縮されていた。ISA 集団では CC カテゴリーの bicellular tight junction という GOterm をもつ 11 個の遺伝子 (P<0.001) と cell junction の GOterm をもつ 15 個の遺伝子 (P=0.003) が有意に濃縮されていた。CHB 集団では、BP の protein maturation by iron-sulfur cluster transfer という GOterm をもつ 3 個の遺伝子 (P=0.017)、また MF として gulucuronosyltransferase activity の GOterm をもつ 5 個の遺伝子 (P=0.03) と transferase activity, transferring hexosyl groups の GOterm をもつ 6 個の遺伝子 (P=0.043)、CC の integral component of membrane の GOterm をもつ 146 個の遺伝子 (P=0.01) と membrane の GOterm をもつ 154 個の遺伝子 (P=0.01) が有意に濃縮されていた。また、BOJ 集団では transport という GOterm をもつ 42 個の遺伝子 (P=0.021) が有意に濃縮されていた。

候補遺伝子のうち、体色・鱗・免疫・抗酸化・視覚・嗅覚・精子に関わることが知られている遺伝子が各集団で検出された。グッピーの GOterm を用いた場合には、全集団でシグナル形質である体色、good gene の候補である免疫と抗酸化に関わる遺伝子が検出され、シグナル形質である鱗は ISA 集団と CHB 集団、メスの選好性に関わる視覚は CHB 集団と BOJ 集団の 2 集団で検出された。また、メスの選好性あるいは交配後選択により選択された精子、メスの選好性に関わる嗅覚に関連する遺伝子は、全集団で検出されなかった。グッピーの GOterm を用いた場合のこれら遺伝子の位置とその機能を図 2 に示した。一方、メダカとゼブラフィッシュの GOterm を用いた場合には、メスの選好性あるいは交配後選択により選択された精子は CHB 集団、メスの選好性に関わる嗅覚は BOJ 集団で検出されなかったが、それ以外のシグナル形質である体色と鱗、good gene の候補である免疫と抗酸化、メスの選好性に関わる視覚の遺伝子は、全集団で検出された。

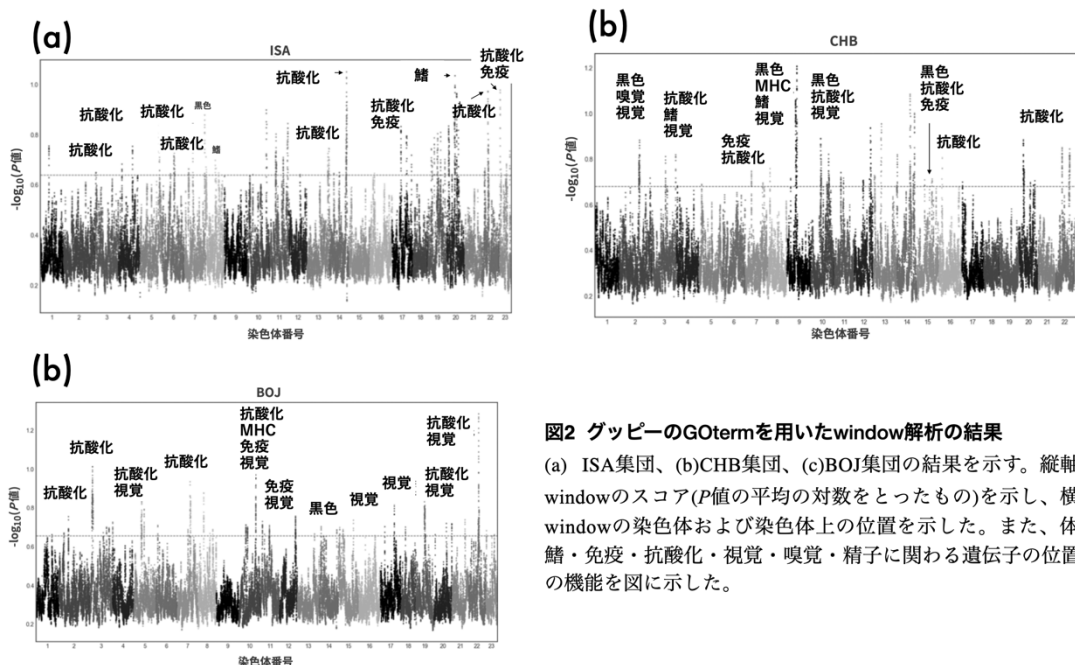


図2 グッピーのGOtermを用いたwindow解析の結果

(a) ISA集団、(b)CHB集団、(c)BOJ集団の結果を示す。縦軸に各windowのスコア(P値の平均の対数をとったもの)を示し、横軸にwindowの染色体および染色体上の位置を示した。また、体色・鱗・免疫・抗酸化・視覚・嗅覚・精子に関わる遺伝子の位置とその機能を図に示した。

2 集団で共通に検出された遺伝子の中には、メダカとゼブラフィッシュの GOterm を用いた場合、CHB 集団と BOJ 集団の 2 集団間において、免疫と鱗に関わることが知られている遺伝子が検出された。また、BOJ 集団と ISA 集団および CHB 集団と ISA 集団の 2 集団間では、本研究において注目した体色・鱗・免疫・抗酸化・視覚・嗅覚・精子に関わることが知られている遺伝子は検出されなかった。一方、グッピーの GOterm を用いた場合には、これらの機能に関わる遺伝子は集団間で共通に検出されなかった。さらに、オレンジスポットに参与する遺伝子は、GOterm

で定義された遺伝子の中に含まれていなかったが、CHB 集団と BOJ 集団で、オレンジスポットの形成に関わる *csflra* という遺伝子が検出された。また、CHB 集団と BOJ 集団で共通に検出された *csflra*、免疫と鰭に関わる遺伝子は 10 番染色体上の比較的近い位置で検出された。

本研究の結果は、オスの交配成功によって子どもに伝えられた上位 1% の window を検出し、その中に含まれる遺伝子を候補遺伝子とした。そのため、実際に選好された遺伝子に連鎖している遺伝子も含まれていると思われる。本研究で検出された window および遺伝子は、異なる染色体上の様々な領域に位置すること、また、3 集団で共通のゲノム領域が検出されなかったことから、オスの交配成功に関わる遺伝子は特定の遺伝子ではなく、複数の領域にある多様な遺伝子であり、環境やその他の状況で変化する可能性が示唆される。また、交配成功に関わったオスの候補遺伝子の中には、各集団でシグナル形質や生存力に関わる遺伝子がいくつか検出された。これらのうち、全集団で検出された免疫および抗酸化に関わる遺伝子は、子どもの生存率向上に関わる *good gene* の可能性がある。また、全集団で黒色素色素に関する遺伝子が検出された。グッピーでは、黒色の体色がメスによって選好されることが知られ、黒色の面積が大きいオスほど、寄生虫や病原体への抵抗性が高いことが示されていることから、黒色に関連する遺伝子は *good gene* を示す指標となっている可能性がある。また、シグナル形質として鰭に関わる遺伝子が検出された。先行研究では、尾鰭の長いオスほどメスに選好される一方で、遊泳能力は低いことから捕食リスクを増大させ、生存には不利であると考えられており、*sexy son* モデルと関連するかもしれない。本研究により、遺伝子レベルで見てもメスの配偶者選好性は集団間ごとに特異的であることが示され、メスの配偶者選好性の進化に関わった可能性のある候補遺伝子を得ることができた。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Yusuke Sakai, Shoji Kawamura, and Masakado Kawata	4. 巻 115
2. 論文標題 Genetic and plastic variation in opsin gene expression, light sensitivity, and female response to visual signals in the guppy	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America	6. 最初と最後の頁 12247-12252.
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1073/pnas.1706730115	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Sato, A., Kawata, M	4. 巻 13
2. 論文標題 Genetic segregation for male body coloration and female mate preference in the guppy.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 BMC Res Notes	6. 最初と最後の頁 49
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1186/s13104-020-4909-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 （ローマ字氏名） （研究者番号）	所属研究機関・部局・職 （機関番号）	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------