

令和 5 年 4 月 21 日現在

機関番号：34316

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2022

課題番号：20K15880

研究課題名（和文）植物の遺伝子型間相互作用を介して生じる多様性効果の理論的検討

研究課題名（英文）Theoretical consideration of plant biodiversity effects driven by inter-genotypic interactions

研究代表者

佐藤 安弘（Sato, Yasuhiro）

龍谷大学・公私立大学の部局等・研究員

研究者番号：10777949

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：植物個体間の正の相互作用は、一次生産の向上・節足動物の種多様性の維持・病害虫の抑制といった我々にとって好ましい生態系サービスをもたらす。これらの遺伝的基盤を明らかにするために、本課題では個体間相互作用を考慮したゲノムワイド関連解析を応用して、遺伝的多型が維持され、かつ集団の平均適応度が上昇する条件を理論的に明らかにした。さらに、分断されたサブ集団と二次元平面の2種類の空間構造を考慮することで、植物のみならず動物の遺伝的多型にも応用できる回帰モデルを考案した。これらの成果は全て国際学術誌1報とそれに付随する補足資料にて公表されている(Sato et al. 2023 Evolution)。

研究成果の学術的意義や社会的意義

種内の遺伝的多様性は種多様性や生態系の多様性と並んで生物多様性を成す要素の1つであるものの、その重要性は他2つに比べて社会的な認知が遅れている(例えばLaikre et al. 2020 Scienceなど参照)。本成果は、どのようなときに遺伝的多様性を維持することが有益であるかを基礎のレベルから明らかにした。さらに、これらの学術的基礎を実際のゲノムワイドな多型データに応用できる形に実装した点において、社会的課題への応用に対しても意義があると言えるだろう。

研究成果の概要（英文）：Positive interactions among plant individuals provide favorable ecosystem services, such as increased productivity, the maintenance of arthropod species diversity, and the suppression of pest outbreaks. To elucidate the genetic basis of positive plant-plant interactions, we applied genome-wide association study incorporating inter-individual interactions to theoretically clarify the conditions under which genetic polymorphisms are maintained and mean population fitness is increased. Furthermore, by considering two types of spatial structure, namely, split subpopulations and a two-dimensional continuous space, we developed a regression model that can be applied to genetic polymorphisms not only in plants but also in animals. All these results have been published as a peer-reviewed article and its accompanying supplementary materials (Sato et al. 2023 Evolution).

研究分野：進化生態学

キーワード：遺伝的多様性 選択勾配分析 頻度依存選択 ゲノムワイド関連解析

## 様式 C-19、F-19-1、Z-19（共通）

### 1. 研究開始当初の背景

21 世紀に入って以来、陸上植物の遺伝的多様性が様々な生態系サービスをもたらすことが明らかにされてきた。我々にとって好ましい生態系機能として、一次生産の向上、節足動物の種多様性の維持、病害虫の抑制といった例が挙げられる。近年、次世代シーケンス技術の発展によって、多様性効果をもたらすゲノム領域や原因多型の解析が進んでいる。しかし、個々の遺伝子型間相互作用から多様性効果を予測するためのモデルは存在しなかった。そこで、研究代表者らは、磁場の統計力学モデルであるイジング模型に着目して、植物個体間の相互作用を組み込んだ GWAS を開発し、この新手法を Neighbor GWAS と名付けた (Sato et al. 2021a)。

### 2. 研究の目的

Neighbor GWAS の対象形質に対して、様々な遺伝様式（例：対立遺伝子の優劣性）を仮定することで、遺伝的基盤が多様性効果に与える影響を明らかにすることを当初の狙いとした。

### 3. 研究の方法

既存の集団遺伝学の理論モデルと数値解析やシミュレーションを組み合わせ、多様性効果を増加（もしくは減少）させる遺伝子型の配置や混合比を解析した。

### 4. 研究成果

**初年度：** 初年度は、1 遺伝子座-2 対立遺伝子の量的遺伝子座 (QTL) モデルに着目して、ヘテロ接合体の形質値を近似する方法を提案した。まず、先行研究の Neighbor GWAS (Sato et al. 2021a) を拡張することで、植物個体間の相互作用を考慮した QTL マッピングの手法を開発した。次に、シミュレーションによって原因 QTL の検出力を評価したところ、完全な自殖集団には劣るものの、ヘテロ接合体が多く含まれる集団 (F2 集団など) でも QTL を検出できることが明らかになった。加えて、シロイヌナズナ *Arabidopsis thaliana* の近交組換え系統とキスジノミハムシ *Phyllotreta striolata* を用いて虫害データを新たに取得し、開発した QTL マッピングの手法を実データに適用した。以上の成果は原著論文 1 報として発表されている (Sato et al. 2021b)。初年度に開発した QTL マッピングの新手法は R パッケージの形式で CRAN にも登録されている。しかしながら、過去数十年まで遡って関連研究を調査した結果、本課題の理論的側面のいくつかは既に集団遺伝学の分野で解析されていた (Schneider 2008 等)。そこで次年度は既存の理論モデルをベースにして予定よりも早く実証のステップへと課題を進めた。

**2 年目：** 2 年目は、既存の集団遺伝学モデル (ペアワイズ相互作用モデル: Schneider 2008) と個体間の相互作用を考慮した Neighbor GWAS (Sato et al. 2021a) の関係性を整理した。その結果、個体間の相互作用を考慮した GWAS の標的形質を適応度要素に置き換えて、近傍効果の空間範囲を変えると、頻度依存選択の回帰分析に応用できることが明らかになった。特に標的形質の遺伝継承様式が完全優性の場合には、無性生殖集団を仮定した先行研究 (Sato et al. 2021a) のシミュレーション結果と同様の結論が得られた。拡張した手法を用いて、シロイヌナズナ属 *Arabidopsis halleri* subsp. *gemmifera* におけるトライコーム二型 (Sato & Kudoh 2017) およびアオモンイトトンボ属 *Ischnura elegans* におけるメスの色彩多型 (Takahashi et al. 2014) の実データを再解析したところ、どちらの種においても有意かつ対称な負の頻度依存選択を検出

することができた。このうち *I. elegans* では、負の頻度依存選択の方が方向性選択よりも強く働いており、先行研究で報告された正の多様性効果 (Takahashi et al. 2014) が明瞭に再現できた。

**最終年度：** 最終年度も2年目の方向性を踏襲し、頻度依存選択の集団遺伝モデルをと個体間の相互作用を考慮した Neighbor GWAS (Sato et al. 2021a) を統合した。具体的には、2年次に考案した1遺伝子座の解析を拡張した GWAS シミュレーションを行い、ゲノムワイドな遺伝的多型のデータに対しても新たに提案した回帰モデルが正と負の頻度依存選択を十分に区別できることを明らかにした。また、この回帰モデルは、形質の遺伝様式が完全優性あっても相加的であっても十分に有効であった。さらに、シロイヌナズナ野生系統の花茎数の GWAS データに適用したところ、花茎数と相関が強い多型には対称な負の頻度依存選択に関わるものが多く見られた。

**総括：** 既存の理論に依拠して軌道修正したことで、植物のみならず動物も対象とし、本来の目的としていた遺伝子型間相互作用と多様性効果に加えて多型の維持機構にまで原理を拡張することができた。さらに、考案した解析を実データに応用できる形にも実装できたことから、当初の予想以上の成果が得られたと考えられる。

#### <主な成果>

Sato, Y. et al. (2023) ‘Detecting frequency-dependent selection through the effects of genotype similarity on fitness components’, *Evolution*, 77(4), pp. 1145-1157.

<https://doi.org/10.1093/evolut/qpaa028>

Sato, Y., Takeda, K. and Nagano, A.J. (2021b) ‘Neighbor QTL: an interval mapping method for quantitative trait loci underlying plant neighborhood effects’, *G3 Genes|Genomes|Genetics*, 11(2), jkab017.

<https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab017>

#### <引用文献>

Sato, Y. et al. (2021a) ‘Neighbor GWAS: incorporating neighbor genotypic identity into genome-wide association studies of field herbivory’, *Heredity*, 126(4), pp. 597-614. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-00401-w>

Sato, Y. and Kudoh, H. (2017) ‘Herbivore-Mediated Interaction Promotes the Maintenance of Trichome Dimorphism through Negative Frequency-Dependent Selection’, *The American Naturalist*, 190(3), pp. E67-E77. <https://doi.org/10.1086/692603>

Takahashi, Y. et al. (2014) ‘Evolution of increased phenotypic diversity enhances population performance by reducing sexual harassment in damselflies’, *Nature Communications*, 5. <https://doi.org/10.1038/ncomms5468>

Schneider, K.A. (2008) ‘Maximization principles for frequency-dependent selection I: the one-locus two-allele case’, *Theoretical Population Biology*, 74(3), pp. 251-262. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2008.07.006>

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Takimoto Hironori, Sato Yasuhiro, Nagano Atsushi J., Shimizu Kentaro K., Kanagawa Akihiro	4. 巻 66
2. 論文標題 Using a two-stage convolutional neural network to rapidly identify tiny herbivorous beetles in the field	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecological Informatics	6. 最初と最後の頁 101466 ~ 101466
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ecoinf.2021.101466	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 Yasuhiro, Takeda Kazuya, Nagano Atsushi J	4. 巻 11
2. 論文標題 Neighbor QTL: an interval mapping method for quantitative trait loci underlying plant neighborhood effects	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 G3 Genes Genomes Genetics	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/g3journal/jkab017	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 Yasuhiro, Takahashi Yuma, Xu Chongmeng, Shimizu Kentaro K	4. 巻 77
2. 論文標題 Detecting frequency-dependent selection through the effects of genotype similarity on fitness components	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Evolution	6. 最初と最後の頁 1145 ~ 1157
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/evolut/qpado28	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 該当する
1. 著者名 Sato Yasuhiro, Takahashi Yuma, Xu Chongmeng, Shimizu Kentaro K.	4. 巻 502782
2. 論文標題 Detecting frequency-dependent selection through the effects of genotype similarity on fitness components	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 502782
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1101/2022.08.10.502782	査読の有無 無
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 該当する

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 2件）

1. 発表者名 佐藤安弘
2. 発表標題 正の連合効果をもたらす植物のゲノム基盤とその拡張可能性
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 佐藤安弘、武田和也、永野惇
2. 発表標題 近傍個体を考慮したQTL解析の開発と虫害への応用
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Sato Y, Takahashi Y, Xu C, Shimizu KK
2. 発表標題 Detecting frequency-dependent selection using a genetic marker regression of fitness components
3. 学会等名 The 2022 Congress of the European Society for Evolutionary Biology（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 Yasuhiro Sato, Rie Shimizu-Inatsugi, Kazuya Takeda, Atsushi J. Nagano, Kentaro K. Shimizu
2. 発表標題 Keystone genotype pairs increase plant resistance to herbivory
3. 学会等名 Gordon Research Conference: Plant-Herbivore Interaction 2023（国際学会）
4. 発表年 2023年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

Other computer programs, online resources, and open datasets: rNeighborQTL package (<https://cran.r-project.org/package=rNeighborQTL>); "Vignette: Regression model of FDS" (<https://yassato.github.io/RegressionFDS/>) associated with Sato et al. (2023) Evolution; Dryad Dataset from Sato et al. (2023) Evolution (<https://doi.org/10.5061/dryad.zs7h44jdv>)

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
研究協力者	永野 惇  (Nagano Atsushi)  (00619877)	龍谷大学・農学部・教授    (34316)	慶應義塾大学・先端生命科学研究所・特任教授(兼任)
研究協力者	清水 健太郎  (Shimizu Kentaro)	横浜市立大学・木原生物学研究所・客員教授    (22701)	チューリッヒ大学・教授(兼任)

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			
スイス	チューリッヒ大学			