

## 論文の内容の要旨

論文題目                    Evolutionary biological studies on transition from heterothallism to homothallism based on the comparative analyses of sex-determining regions in the green algal genus *Volvox*

(緑藻ボルボックス属の性染色体領域比較解析による  
ホモタリック種出現の進化生物学的研究)

氏名     山本 荷葉子

### 研究背景

生物の生殖様式転換の進化に関しては、二倍体生物では全ゲノムデータを用いて多くの研究が実施されている。しかし、一倍体性染色体（UV型）を持つ生物においてこのような進化のゲノムレベルの研究はほとんど行われてない。

ボルボックス系列は一倍体の生活環をもつ有性生殖の進化のモデル生物群であり、ヘテロタリック種（遺伝的に性が決定）からホモタリック種（両性の配偶子が同株内に形成）への複数の進化が推測されている[1]。本系列のヘテロタリック種では、両性で遺伝子の組成と並び方の異なる性染色体領域（SDR）を一倍体性染色体の中に持つ(図1)[2-4]。近年のゲノム解読から、ボルボックス系列の有性生殖の様々な進化段階のSDRの詳細が明らかとなり、卵生殖ボルボックス *Volvox carteri* のSDRは同型配偶・異型配偶のSDRと比較して顕著に長い（約1 Mb）[2]（図1）。しかし、ボルボックスにおけるSDRの研究は *V. carteri* 以外存在せず、その進化生物学的意味は不明である。また、近縁なホモタリック種において、ヘテロタリック種SDRからの進化経路は解明されていない。

本研究では、一倍体性染色体をもつ生物におけるホモタリックという生殖様式の進化基盤の解明を目的に、*V. carteri*が所属する単系統群（*Volvox* 属 *Merrillosphaera* 節）の中の、近縁なホモタリック種 *V. africanus* とヘテロタリック種 *V. reticuliferus*（図 1, 2）を用いた。その結果、両種の雄特異的遺伝子オーソログの探索と全ゲノムの比較解析から、ホモタリック種への進化の分子遺伝学的基盤を明らかにした。

## 結果・考察

### I. 雄特異的遺伝子 *MID* の探索と発現解析

ボルボックス系列内に保存的な性特異的遺伝子である *MID* は、卵生殖ボルボックスでは雄性にのみ存在し、生殖細胞の精子束形成に関係する[6,7]。しかし、ホモタリック種において *MID* の存在は不明であった。第一章では、縮重プライマーを用いて *V. africanus* と *V. reticuliferus* の *MID* を探索し、既知のヘテロタリック種のオーソログと比較して機能的制約に差がないことが示された。また半定量的 RT-PCR による発現解析から、*V. africanus* では雄群体での発現上昇と両性群体における発現低下が明らかになった。従って、ホモタリック種においても *MID* は精子束形成へ関与することと、群体の種類に関連した *MID* 発現調節機構が示唆された。

### II. 性染色体領域（SDR）と SDR 相同領域（SDLR）の新規全ゲノム情報からの探索

ボルボックス系列の SDR の探索にはヘテロタリック種の両性の全ゲノムデータが有効である[4]。したがって第二章では、国立遺伝研豊田研究室との共同研究で得た *V. reticuliferus* 雌雄株の全ゲノム情報の比較解析を実施した。その結果、約 1 Mb の SDR が明らかになり、新たに得た RNA-seq 情報から、*V. reticuliferus* の SDR には 24 個の gametolog(雌雄相同遺伝子)と雌雄 3 個ずつの性特異的遺伝子が明らかになった（図 3）。また、ヘテロタリック種 *V. carteri* との比較から、約 1Mb の SDR が *Merrillosphaera* 節の共通祖先で獲得されていたと示唆された。

更にホモタリック種 *V. africanus* で同様に新規全ゲノム情報を得て *V. reticuliferus* のものと比較した結果、*V. africanus* では *V. reticuliferus* の SDR を挟む常染色体周辺領域と相同な領域の間に、約 1 Mb の SDR に類似した領域（SDLR）が明らかになった（図 3）。また、I章で存在が示された *MID* は、同一配列が 5 つ同方向に並んで別の短い contig（short SDLR）にコードされていた。これらの遺伝子について系統解析を行った結果、*V. reticuliferus* の SDR の 24 個の gametolog の中の 20 個の相同遺伝子が *V. africanus* の SDLR に認められ、うち 18 が雌系統、2 が不明であった（図 3）。一方、short SDLR では 3 個の雄 gametolog 由来の偽遺伝子が検出され、これらの 3 個の雌系統の相同遺伝子が SDLR の 20 個中に認められた。また、*V. reticuliferus* の 24 個の gametolog の残りの 4 個のオーソログは常染色体領域に相同な *V. africanus* の contig に散らばって存在することが示され(図 4)、3 個は雄系統、1 個は雌系統と解析された(図 5)。一方、*V. reticuliferus* 雌特異的遺伝子のホモログが 1 個（FUS1）だけ *V. africanus* の SDLR に存在するが、偽遺伝子

であった(図 3)。雄特異的遺伝子のホモログは *MID* 以外に 1 つが (*MTD1*) 常染色体領域に相同な *V. africanus* の contig に認められた (図 4)。

## 総合討論

一倍体性染色体のヘテロタリック種の SDR に相同な SDLR 等が近縁なホモタリック種で初めて明らかになった (図 5)。ホモタリック種 *V. africanus* ではヘテロタリック祖先種の雄の SDR は痕跡的となり、2 個の雄特異的遺伝子 (*MID*、*MTD1*) が認められた。これらの遺伝子が雄性群体や精子形成に大きく関与すると示唆される。これはホモタリック種の *MID* の発現が雄性群体で特に高いという今回の結果とも一致する。一方、*V. africanus* ではヘテロタリック祖先種の雌の gametolog 由来の 18 遺伝子と雌特異的 FUS1 の偽遺伝子が SDLR に存在することが明らかになり、祖先種の雌の SDR (MTF) が大きさを変えずに *V. africanus* の SDLR に進化したと考えられる。従って、*V. africanus* の卵形成等の雌的特徴には SDLR に位置する雌の gametolog 由来の遺伝子群が関係すると推察される。今後、SDLR の雌系統の遺伝子や常染色体相同領域に介在する雄系統の遺伝子の機能について解析するとともに、今回のホモタリック種 *V. africanus* とは系統と性表現が異なる別のホモタリック株を用いた全ゲノム解析を実施することで、ボルボックスのヘテロタリック種からホモタリック種への進化の分子遺伝学的基盤が更に解明されることが考えられる。

## 引用文献

- Hanschen et al. (2018) *Evolution* 72: 386–398  
Ferris et al. (2010) *Science* 328: 351–354  
Hamaji et al. (2016) *G3 (Bethesda)* 6: 1179–1189  
Hamaji et al. (2018) *Commun. Biol.* 1: 17  
Nozaki et al. (2015) *PLoS ONE* 10: e0142632  
Ferris & Goodenough (1997) *Genetics* 146: 859–869  
Geng et al. (2014) *PLoS Biol.* 12: e1001904

