

# 審査の結果の要旨

氏名 飯島 択郎

本論文では Darwin の時代から 100 年以上にわたり興味をもたれてきたアゲハチョウにおけるベイツ型擬態のなかで、メスにのみ擬態型と非擬態型の種内多型が生じる種であるシロオビアゲハとナガサキアゲハに着目し、どのような分子メカニズムにより獲得され進化してきたのかに焦点を当てて解析が行われている。序論では、擬態に関する広い知見に始まり、チョウにおけるベイツ型擬態にみられる知見を踏まえた上で、シロオビアゲハ・ナガサキアゲハの形態的特徴並びに遺伝的背景を論じている。結果は大きく分けて 2 章に分かれており、1 章では全ゲノム構造解析（東京工業大学・伊藤武彦らとの共同研究）、連鎖解析を介して両アゲハ種の擬態の原因遺伝子座 ( $H$  および  $A$ ) を明らかにし、そこに含まれる遺伝子の構造と発現、擬態型と非擬態型に対応した構造の多型性を解明し、これを基に *supergene* の実体とメス限定ベイツ型擬態の進化プロセスを論じている。2 章はさらに 2 節に分かれており、1 節は両アゲハ種の擬態の原因遺伝子座に含まれる *doublesex* (*dsx*) がメス限定ベイツ型擬態を中心的に制御していると考え、シロオビアゲハを用いた *dsx* アイソフォームの機能解析、*dsx* の標的遺伝子の探索と機能解析から、*dsx* が擬態紋様形成においてどのような役割を果たしているかについて論じている。2 節はシロオビアゲハを用いて遺伝子型 ( $HH$ ,  $Hh$ ,  $hh$ ) ごとに雌雄で掛け合わせを行い、雌雄の遺伝子型ごとの成虫および幼虫への影響を調べ、 $H$  がもたらす成育への影響について論じている。

1 章ではアゲハ二種のベイツ型擬態について、共通する 3 つのことが明らかとなった。

①両原因遺伝子座は常染色体上の *dsx* 近傍の位置にあり、擬態型と非擬態型に対応した相同性の低い 2 種類の配列 (HDR) が存在する。

②HDR は複数の遺伝子 (*UXT*, *U3X*, *dsx*, *Nach-like*) から構成される。

③擬態型の遺伝子は擬態型メスで強く発現している。

これらの事実はこれまで提唱され続けてきた、複数の遺伝子が染色体の一部として挙動を共にする「超遺伝子 (*supergene*) 仮説」と一致しており、*dsx*HDR が *supergene* として機能している可能性を示唆した。これまでの *supergene* の報告では逆位構造の存在が指摘され、*supergene* の維持機構として共に議論されてきた。しかし、今回調べたナガサキアゲハでは、ほぼ同じ原因領域の *supergene* でありながら、逆位を持たない構造をしていることが明らかになった。このことは染色体組換えを抑制し、*supergene* を維持するのに別の新たな機構が介在していることを示唆しており、*supergene* 研究の進展にとって大きな価値をもつ。

2 章 1 節より、*dsx-H* により制御される遺伝子の網羅的解析結果および翅での機能解析から *dsx-H* によって、*abdA* は負に、*Wnt1*, *Wnt6* は正にそれぞれ制御されていることを機能的に証明した。さらに、*Wnt1*, *Wnt6* の機能性と発現様式から、擬態紋様形成メカニズムにつ

いて考察した。これまでの *dsx* 下流で制御されている遺伝子の報告は数えるほどであり、機能解析までされている事例も少ない。さらに、*Wnt1*、*Wnt6* が *dsx* の下流で制御されている事例は報告されておらず、新規性の高い結果といえる。

2章2節では、シロオビアゲハにおける **genotyping** 法を確立し、遺伝子型ごとに人為的に掛け合わせた蝶区を作製後、産卵数・孵化率および次世代の蛹までの生存率に焦点を当てて観察記録した。その結果、*H* を持つ個体 (*HH*、*Hh*) が親の場合、オスではメスの産卵数・孵化率に影響し、メスでは産卵数に影響することが分かった。また、*H* を持つ幼虫個体 (*HH*、*Hh*) が次世代に出現しやすい組み合わせの蝶区になるほど、次世代の蛹までの生存率が悪くなる傾向が見られた。更に、*H* はオスでは翅紋様に影響しておらず、擬態型メスのみ紋様を変化させ、*HH* 個体では *Hh* 個体に比べて、白色領域が赤色領域に置き換わり赤みを増すことが分かった。以上の結果より、*H* 遺伝子座が、翅紋様だけでなく個体の成育・生殖行動など複数の形質にも影響していることが示され、**supergene** として機能している可能性を強く支持する結果となった。

本研究により、これまで原因領域の位置や関与している遺伝子候補さえ分からなかったアゲハ二種のベイツ型擬態について、その原因領域を *dsx* 近傍 (*dsxHDR*) に絞り込むことに成功した。また、擬態の紋様形成に中心的な役割を持つと考えられる *dsx* に関して、その下流での制御機構を含めて詳細に機能解析を行った点は高く評価できる。さらに、同様な表現型をもつ近縁種において異なるタイプの **supergene** 構造をもつことを示した論文はこれまでになく、平行進化のプロセスを探る上で重要な事例と考えられる。今後アゲハ二種に関してベイツ型擬態のさらなる分子の実体が明らかにできれば、**supergene** という進化上の大きなコンセプトに肉薄できるとともに、アゲハチョウ族全般にわたるベイツ型擬態に関わる紋様形成機構の総括的解明につながることを期待される。以上の研究は、論文提出者が主体となって行った研究であり、博士 (生命科学) 学位を授与できると認められる。

以上 1993 字