

鳥類の免疫遺伝子が配偶者選択に影響

～寿命・生涯繁殖成功と遺伝子の関係を小型フクロウ個体群の長期繁殖モニタリングから調査～

ポイント

- ・リュウキュウコノハズクは免疫に関わる遺伝子 MHC が異なる相手を配偶者を選択。
- ・MHC による配偶者選択には自らの仔が多くの子孫を残す可能性を高める機能。
- ・仔の世代が親の配偶者選択の間接的利益を得るかどうかを検証した世界的に貴重な実証例。

概要

北海道大学大学院理学院博士後期課程の澤田 明氏と同理学研究院の高木昌興教授は、国立環境研究所生物・生態系環境研究センターの安藤温子研究員と共同で、主要組織適合遺伝子複合体 (MHC) に基づいた配偶者選択のメカニズムの一端を解明しました。

異性を配偶者とする場合に生じる競争、すなわち性選択において、配偶者の好みがどのように進化するかは大きな難問です。これを説明するいくつかの仮説は、後続の世代がどれだけ多くの子孫を残すことができるか、すなわち適応度の増加を想定します。MHC による配偶者選択は、このような世代間に関連するメカニズムを伴った配偶者選択の代表です。これまでの研究では、MHC による配偶者選択に適応的利益があることの証拠として、親自らの MHC 遺伝子型と自らの適応度との関連を評価してきました。一方で、親自らの MHC による配偶者の選択と、結果として生じる子孫の世代における適応度との関連は、野外の個体群で検証された例はほとんどありません。しかし、後続の世代がどれだけ多くの子孫を残せるかが問題のため、このような子孫の世代を用いた検証は MHC による配偶者を理解するうえでは不可欠です。

研究グループは、沖縄県南大東島に隔離され、一夫一妻で繁殖する小型のフクロウ科の一種であるリュウキュウコノハズク (*Otus elegans interpositus*) 個体群を対象に研究を行った結果、MHC による配偶者選択の証拠を発見しました。しかし、MHC による配偶者選択が自身及び子孫の繁殖成功を高めるという傾向は見出されませんでした。本研究成果は、野外における鳥の個体群において、世代を超えたデータを用いて MHC による配偶者選択の世代間間接的利益の存在を直接調査した非常に稀な実証研究です。配偶者選択による適応度増分を検証した本研究は、MHC による配偶者選択の進化についての理解を深め、今後の研究に大きく貢献するものです。

なお本研究成果は、2020年4月13日(月)公開の *Journal of Evolutionary Biology* 誌にオンライン掲載されました。



巣の雛に餌を運ぶリュウキュウコノハズク

【背景】

配偶者の選好性は、何らかの形質に関して非ランダムに配偶者を選ぶ傾向と定義されます。その選好性がどのように進化するかは、必ずしも明らかではなく進化生物学の謎の一つです。配偶者の選好性、すなわち性選択を理解するには、ある形質を選ぶ個体の適応度上の利益と遺伝的変異が維持される機構が解明される必要があります。

ダーウィン以来、進化生物学者は様々な動物の性選択に関わる形質についての事例を蓄積してきました。体の大きさや色、求愛行動などは、古くより注目されてきた配偶者の選択の指標ですが、遺伝子に基づく機構は近年特に注目されており、脊椎動物の免疫システムに関係する主要組織適合遺伝子複合体 Major Histocompatibility Complex (MHC) はその代表例です。多様な MHC を持つことで免疫能力が高くなり、病原体や寄生虫に対する耐性の範囲が広がるとされます。MHC による配偶者選択は、免疫機能の優れた適応的な仔を残すという間接的利益を生じさせると考えられています。

配偶者選択では、いくつかの動物で実際に MHC が異なる相手を選ぶ傾向があることが知られています。MHC による配偶者選択の存在を実証するには、仔の世代における適応度の向上として間接的利益の存在を示す必要がありますが、これまでほとんど実証されてきませんでした。その理由としては、実証には個体の生涯を追跡し、繁殖成功を長期的に解明しなければならないからです。本研究では、沖縄本島の東 360km の太平洋に位置する南大東島に隔離分布し、一夫一妻で繁殖するリュウキュウコノハズク (*Otus elegans interpositus*) を対象にしました。この個体群は、2002 年から現在に至る約 20 年間にわたって繁殖のモニタリングが行われています。すなわち、個体の生涯にわたる繁殖成功が明らかになっているため、仔の世代における配偶者選択の間接的利益の評価が可能であり、MHC による配偶者選択の研究に理想的な個体群です。

【研究手法】

2016 年に南大東島で繁殖していたリュウキュウコノハズクのつがいを捕獲して DNA を抽出し、MHC class II exon2 の配列を次世代シーケンサーで決定しました。2 個体間の MHC の違いを「2 個体が持つアレルの可能な組み合わせのすべてで求めたアミノ酸置換数の平均値」として定義し Randomization test により、実際のつがいの MHC に関する違いを、つがいのランダム組み換えで作出した仮想つがいの MHC の違いの分布に対して比較しました。また、標識再捕獲法により 2016 年のヒナの 2018 年までの生存履歴に Cormack-Jolly-Seber モデルを確率的プロミング言語 Stan に当てはめました。説明変数は、年齢、性別、初卵日、孵化順、巣の ID、MHC の違いの組み合わせで Pareto Smoothed Importance Sampling Leave One Out (PSIS-LOO) によりモデル選択を行いました。さらに、2002 年から 2018 年までの繁殖モニタリングで生涯の繁殖を追跡できた 22 個体が生涯に残した巣立ち雛の数、すなわち生涯繁殖成功のデータを得ています。そこで一般化線形分析 GLM を用い、応答変数を生涯繁殖成功、説明変数に性別、寿命とし、モデルが寿命を含むかどうかの尤度比検定を行いました。

なお、本研究は、大阪市立大学理学部・大学院理学研究科と北海道大学理学部・大学院理学院の学生諸氏が南大東島において 17 年間にわたり実施してきたリュウキュウコノハズクの繁殖モニタリングを礎とし、国立環境研究所生物・生態系環境研究センターとの共同研究で次世代シーケンサーによる解析が導入され実現したものです。

【研究成果】

実際のつがいの MHC の違いは、ランダム交配、すなわち特別な好みもなくつがい相手を選ぶ場合で予想される値を大きく逸脱し、リュウキュウコノハズクは MHC が異なる相手とつがいになっていることがわかりました (図 1)。標識再捕獲法による解析では、親の MHC の違いによる自身の繁殖成功と仔の生存率への寄与は見出されませんでした。一方、生涯繁殖成功を説明するモデルには寿命が含まれ、有意な正の効果を持ったことから、生存率が高く長生きできる個体は高い適応度を持つことが示唆されました。つまり、親は MHC の異なる相手を選んでいるが、その相手選びを通じて長生きで多産な仔を残せるという従来仮説が仮定する適応的利益を得ているとはいえないと推察されました。これは仔の世代の適応度要素のデータから MHC による配偶者選択の間接的利益を検証した非常に貴重な結果で、世界的にも稀なものです。

【今後への期待】

MHC による配偶者選択の研究は、まだ分類群や生態的特徴などで類型化できるほど情報が整っていません。本研究は MHC による配偶者選択の研究を実施する際の明確な基準を提示しています。今後は、この研究にならって MHC による配偶者選択の研究が進めば、遺伝子による配偶者選択の解明につながると考えられます。また、それぞれの個体は何を指標に MHC の違いを検知できるのかという至近要因解明も今後の課題になります。哺乳類では嗅覚を手がかりに MHC の違いを判別していることが示されており、本研究により鳥類でも MHC による配偶者選択があることが確実になったことで、鳥類における至近要因の解明が鳥類における感覚の研究に拡張されることが期待されます。

論文情報

論文名	Evaluating the existence and benefit of major histocompatibility complex - based mate choice in an isolated owl population (隔離分布するフクロウ科個体群における主要組織適合遺伝子複合体 MHC に基づいた配偶者選択の存在とその配偶者選択の利益の評価)
著者名	澤田 明 ¹ , 安藤温子 ² , 高木昌興 ³ (¹ 北海道大学大学院理学院, ² 国立環境研究所生物・生態系環境研究センター, ³ 北海道大学大学院理学研究院)
雑誌名	<i>Journal of Evolutionary Biology</i>
D O I	10.1111/jeb.13629
公表日	2020 年 4 月 13 日 (月) (オンライン公開)

お問い合わせ先

北海道大学大学院理学研究院 教授 高木昌興 (たかぎまさおき)

T E L 011-706-4463 メール mtakagi@eis.hokudai.ac.jp

U R L <https://hokudaiornithology.wixsite.com/hokudai-ornithology>

配信元

北海道大学総務企画部広報課 (〒060-0808 札幌市北区北 8 条西 5 丁目)

T E L 011-706-2610 F A X 011-706-2092 メール kouhou@jimu.hokudai.ac.jp

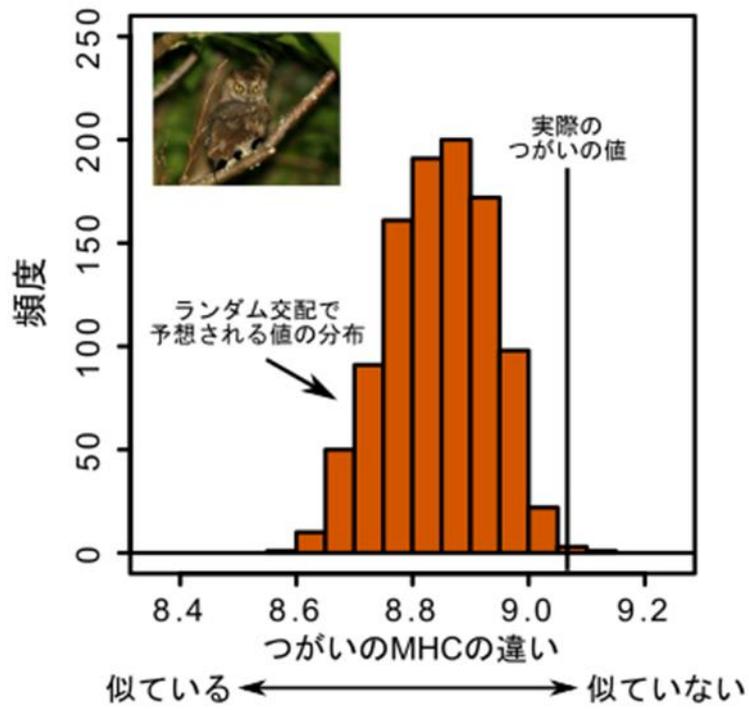


図 1. 実際のつがい関係における MHC の違い（縦線）とつがいの雌雄をランダムに組み合わせた場合の MHC の違いの頻度分布の比較。実際のつがいではランダム交配の分布を大きく逸脱。