

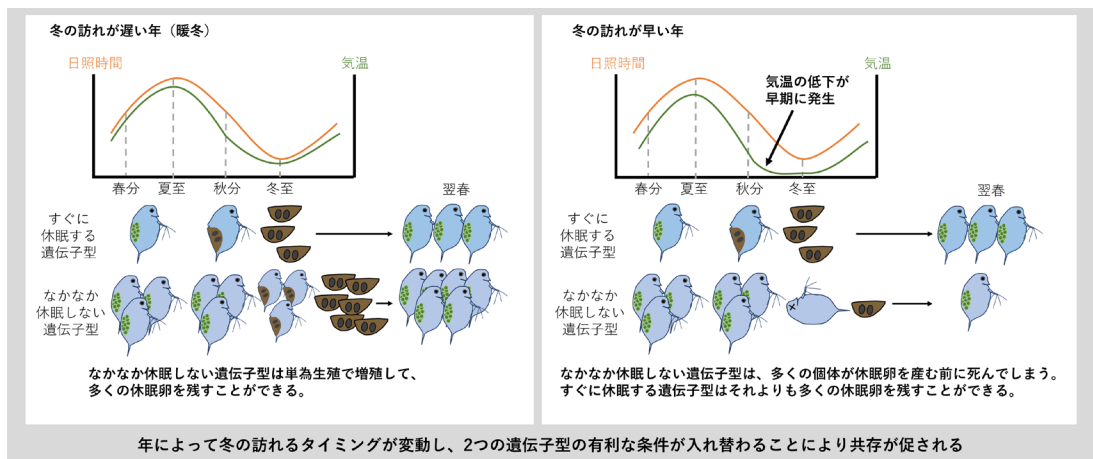
休眠しやすさの違いが維持する遺伝的多様性

—異なる日長応答によるミジンコ2 遺伝子型の共存—

概要

限られた資源をめぐる競争しているにもかかわらず、生物多様性がどのように維持されているのか、という問題は、生態学・進化生物学における重要な研究課題です。植物の種子やプランクトンの休眠卵といった休眠ステージは、変動環境で競争を緩和するストレージ効果という共存機構を促進することが知られています。これまでのストレージ効果についての研究では、休眠から覚めるタイミングの重要性が示されてきた一方で、休眠を始めるタイミングについてはあまり注目されてきませんでした。本研究では、ミジンコ (*Daphnia pulex*) の種内の遺伝的多様性に着眼し、休眠を始めるタイミングに種内で違いがあるかを調べ、それが遺伝子型の共存に寄与するか検証を行いました。本研究では、長野県阿南町の深見池から得られたミジンコの2つの遺伝子型を用いて、培養実験と数理モデルのアプローチからこの検証を試みました。実験の結果、日照時間の長さに反応して休眠を始めるタイミングに違いがあり、「昼が短くなるとすぐ休眠し始める遺伝子型」と、「昼が短くなくてもなかなか休眠しない代わりに、単為生殖で数を増やす遺伝子型」が見られました。更に、数理モデルのシミュレーションにより、冬の訪れが早い年には前者が、遅い年には後者が有利になることでストレージ効果が促進され、休眠を始めるタイミングの違いが2つの遺伝子型の安定共存を可能にすることがわかりました。以上から、従来着眼されていた休眠から覚めるタイミングと同様に、休眠を始めるタイミングも生物多様性の維持に貢献する仕組みとして重要であることが示されました。

本研究は、東京大学大学院総合文化研究科博士課程 大竹裕里恵（当時、現・京大大学生態学研究センター助教）、豪州クイーンズランド大学上級講師 山道真人（当時、現・国立遺伝学研究所 准教授）、東京大学大学院総合文化研究科 吉田丈人准教授（当時、現・東京大学大学院農学生命科学研究科 教授）、東京大学大学院総合文化研究科の修士課程学生2名の共著論文として、2024年2月14日にイギリスの国際学術誌英国王立協会紀要「*Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*」に掲載されました。



冬の訪れるタイミングが年ごとに変動することで、2 遺伝子型の残せる休眠卵量と競争優位性が変動し、共存が可能になる。

1. 背景

限られた資源をめぐる競争しているにもかかわらず、生物多様性(遺伝的多様性・種多様性)がどのように維持されているのかという問題は、生態学・進化生物学における重要な研究課題です。植物の種子やプランクトンの休眠卵といった休眠ステージは、変動環境において競争を緩和するストレージ効果という共存機構を促進することが知られています。これまでのストレージ効果についての研究では、休眠から覚めるタイミングの重要性が示されてきた一方で、休眠を始めるタイミングについてはあまり注目されてきませんでした。本研究では、日本に生息するミジンコ (*Daphnia pulex*) の遺伝的多様性に着眼しました。ミジンコ類は、普段はメスだけで増殖(単為生殖)し、餌の少ない冬のような不適な環境になると有性生殖をして丈夫な休眠卵を産むことで、冬をしのいで翌春以降に再び増殖を始めます。しかし、日本に生息しているミジンコ (*D. pulex*) の集団は絶対単為生殖性で、メスだけで休眠卵を産むことがわかっています。日本に生息するミジンコ (*D. pulex*) にはいくつかの遺伝的に離れた系統(遺伝子型)がありますが、多くの湖では1つの遺伝子型のみが生息しています。ところが、少数の湖では2つの遺伝子型が共存していることが報告されています。本研究では、長野県阿南町の深見池に生息する2つの遺伝子型に着眼して研究を行いました。

2. 研究手法・成果

本研究では、培養実験と数理モデルのアプローチを用いて、休眠を始めるタイミングの違いがミジンコの2つの遺伝子型の共存を促進するか検証しました。培養実験は、①共培養して単為生殖の速さを評価する実験と、②各遺伝子型の休眠しやすさを評価する実験の2つを行いました。実験には、遺伝子型それぞれにおいて親の異なる7株のミジンコを用いました。実験①(図1)では、2つの遺伝子型のミジンコをそれぞれ同じ個体数だけ瓶に入れ、最初の15日間は餌をやり、その後の15日間は餌をやらずに培養した後、2つの遺伝子型の割合を調べました。この2つの遺伝子型のミジンコは、外見に大きな違いはないため、観察では区別ができません。そこで、DNA情報の分析により、遺伝子型を区別しました。この実験は、日照時間の長い長日条件と、日照時間の短い短日条件で実施しました。実験②(図2)では、ミジンコ1個体を3回抱卵するまで単独で飼育し、抱卵した卵が単為生殖卵か、それとも休眠卵かを調べ、単為生殖卵であった場合は何個体の雌が生まれたかを観測しました。14株の遺伝子型それぞれに対して、2つの日長条件と2つの餌条件の合計4条件で、10個体を飼育観察しました。10個体の内、3回の抱卵で休眠卵を持った個体の割合を休眠の起こりやすさとして評価しました。

実験の結果、「昼が短くなるとすぐ休眠し始める遺伝子型 I」と、「昼が短くなくてもなかなか休眠しない代わりに、単為生殖で数を増やす遺伝子型 II」が存在することが明らかになりました。まず、実験②の結果として、休眠のしやすさに2つの遺伝子型間で違いが見られることがわかりました。遺伝子型 I では短日で餌が少ない条件で休眠卵を持つ個体が多い一方で、遺伝子型 II はいずれの条件でも休眠卵を持つ個体が少ないという傾向がありました。また、休眠卵を持つ個体の割合と単為生殖で生まれた子の個体数の間に負の関係が見られたため、休眠しやすいほど単為生殖で増える速度が遅くなるというトレードオフがあると言えます。一方、実験①の結果、長日条件では30日後の2つの遺伝子型の割合が同等であることが多いのに対して、短日条件では遺伝子型 II の割合が多くなる傾向がありました。これは、遺伝子型 I が短日で餌が少ない環境で休眠を始めたためと考えられます。

このような日長に反応した休眠しやすさの違いが、長期的な共存を可能にするのか、数理モデルのシミュレーションにより検証しました。「ミジンコは冬になると休眠する」、「冬の訪れが年によってばらつく」といった仮定に加えて、実験結果に基づいて、「遺伝子型 I は遺伝子型 II よりも早く休眠する」「遺伝子型 II は遺伝子

型Ⅰよりも休眠の開始が遅い分、冬の訪れが遅い場合は多くの休眠卵を残せる」ことを仮定した数理モデルを構築しました（図 3）。この結果、休眠を始めるタイミングがずれていて、冬の訪れの時期がばらついていれば、ストレージ効果が働いて 2 つの遺伝子型が共存することがわかりました。遺伝子型Ⅰは短日条件に鋭敏に反応して休眠を始めるため、冬が早く訪れた年に多くの休眠卵を残すことができます。一方、なかなか休眠しない遺伝子型Ⅱは冬が遅く訪れた年には、長い期間単為生殖を行い多くの休眠卵を残しますが、冬が早く訪れた年には、休眠を始める前に死ぬ個体が多く休眠卵の数は少なくなります。つまり、遺伝子型Ⅰは冬の訪れが早い年、遺伝子型Ⅱは冬の訪れが遅い年にそれぞれ有利になり、ストレージ効果によって安定共存が可能となります。

3. 波及効果、今後の予定

以上の結果より、本研究は、休眠開始タイミングの違いが日長への応答によって起こることを示しました。また、ストレージ効果を介した共存において、これまでに多くの研究で示されていた休眠から覚めるタイミングの違いと同様に、休眠を始めるタイミングの違いも重要な役割を果たすことを示しました。これは、遺伝的多様性や種多様性の維持機構を解明していく上で重要な知見の一つになります。また、本研究で用いた休眠しやすさの違いを取り入れた数理モデルは、他の休眠ステージを持つ生物にも応用できるため、休眠しやすさによる共存への影響の更なる検証を可能にします。

しかしながら、本研究の結果は、培養実験・数理モデルでの検証に基づくものです。自然界において日長応答による休眠を始めるタイミングの違いが共存にどの程度寄与するか、先行研究で報告されていた休眠から覚めるタイミングの違いとの相対的な重要性はどのようなものであるかについては、今後の更なる研究が必要になります。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は、日本学術振興会 特別研究員奨励費（特別研究員 大竹裕里恵、課題番号：18J22937）、文部科学省科学研究費補助金 若手研究（研究代表者：山道真人、課題番号：19K16223）、基盤研究(B)（研究代表者：吉田丈人、課題番号：17H03730、21H02560）の研究助成を受けて実施されました。

<用語解説>

●ストレージ効果：変動環境において、生物多様性が維持される機構の一つ。環境の変動によって、競争している種や遺伝子型の競争優位性が入り替わる状況で、植物の種子や動物プランクトンの休眠卵といった休眠ステージによって競争に不利な環境で個体群を維持することができる場合、ストレージ効果を介した安定共存が可能となる。

●絶対単為生殖性：通常、多くのミジンコ類は、増殖に適した環境ではメスのみで増える単為生殖（クローナル生殖）を行い、増殖に不適な環境では有性生殖を行う。有性生殖では、オスとの受精によって休眠卵が作られる。しかし、絶対単為生殖性の場合には休眠卵もメスのみで産生する。

<研究者のコメント>

ミジンコは、湖沼生態系の食物網において一次生産者と高次消費者を繋ぐ重要な生物であると同時に、飼育や採集が容易なことやクローン繁殖により同じ遺伝子型の個体を得やすいことなど、生態学や進化生物学の研

究上の利点が多い生物です。そのため、これまでも多くの生態学や進化生物学の研究が行われてきましたが、多くの新しい発見はさらなる疑問を生み出してきました。今回の研究は、これまでは異なる種間で実証されることの多かった生活史の違いによる共存の促進が、種内の遺伝的多様性の維持にとっても重要であることを示した点でも面白い研究でした。また、一度休眠卵を産んだミジンコの個体でも次の抱卵では単為生殖卵を産むことを実験で観測し、ミジンコの柔軟な繁殖様式が確認できた点も面白かったです（大竹裕里恵）。

<論文タイトルと著者>

タイトル：Different photoperiodic responses in diapause induction can promote the maintenance of genetic diversity via the storage effect in *Daphnia pulex*

（休眠移行における日長応答の違いは、*Daphnia pulex*におけるストレージ効果を介した遺伝的多様性の維持を促進し得る）

著者：Yurie Otake, Masato Yamamichi, Yuka Hirata, Haruka Odagiri and Takehito Yoshida

掲載誌： *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* DOI : 10.1098/rspb.2023.1860

< 参考図表 >

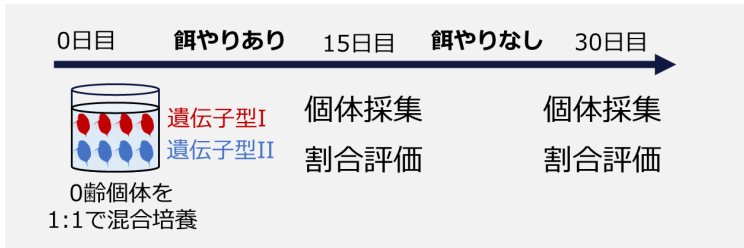


図 1. 実験①：共存条件下での単為生殖の速さの評価

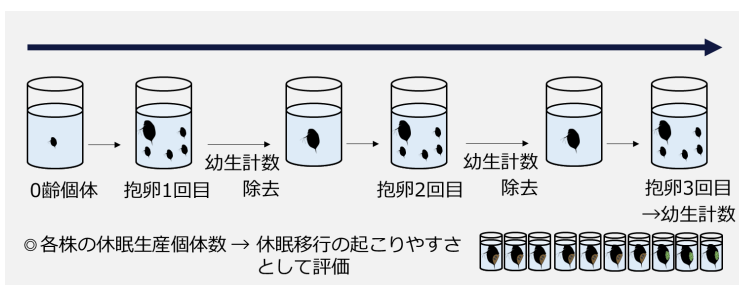


図 2 実験②：休眠しやすさの評価

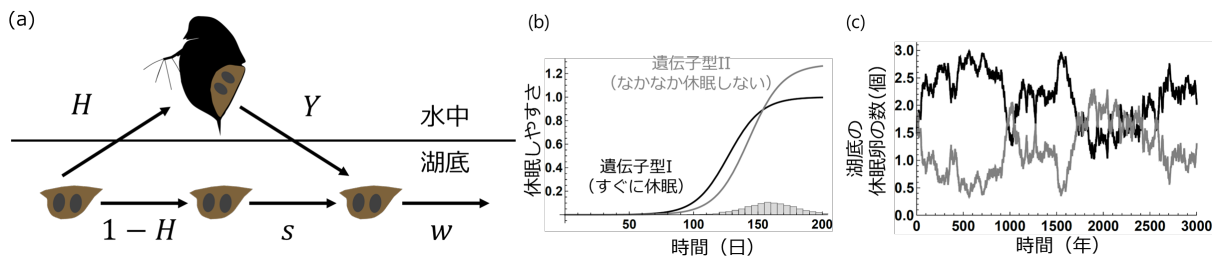


図 3. ミジンコの休眠生活史と数理モデル

(a) ミジンコの休眠生活史：春先に確率 H で孵化し、孵化した個体は秋から冬にかけて休眠卵 Y 個を産む。湖底の休眠卵は確率 s で夏を、確率 w で冬を生きのびる。

(b) 2つの遺伝子型の休眠しやすさの違い：遺伝子型 I は秋から冬にかけてすぐに休眠するが、遺伝子型 II はなかなか休眠しない。右下のヒストグラムは、ミジンコの増殖に適した日数の年ごとの変動を示す。

(c) 湖底における休眠卵数の変動：遺伝子型 I が競争優位な年と、遺伝子型 II が競争優位な年が入れ替わりつつ共存する。