

# 論文審査の結果の要旨

氏名 樋渡 智秀

本論文は4章から構成され、第1章は全体の序論、第4章は総合考察に充てられ、研究の核心部分は第2章と第3章になる。第2章は新世界ザルの野生集団に対して、多型的色覚 L-M オプシン遺伝子の種内及び種間の多様性を検証し、第3章は小型類人猿であるテナガザルを対象として遺伝子重複した色覚 L-M オプシン遺伝子の集団遺伝学的解析を行なっている。

第2章において論文提出者は次のことを明らかにした。中南米に生息する新世界ザル類は、2色型と3色型からなる高度な色覚多様性を有する点で色覚の適応的意義を研究する格好のモデル動物といえる。この多様性は X 染色体性単一座位 L-M オプシン遺伝子における対立遺伝子レベルのモーダルシフト、すなわち対立遺伝子多型によりもたらされている。色覚多様性は新世界ザルのすべての科に存在することから、自然選択により維持されていると推測されてきたが、十分な証明はされていなかった。また、野生群の行動観察結果は3色型に有利とされる果実採食においてさえ色覚型間に採食効率の有意差がないことを示しており、色カモフラージュした昆虫の採食においては逆に2色型の有利性を支持している。そこで論文提出者は本当に自然選択が L-M オプシン遺伝子の多様性維持に働いているかを検証した。そのためにコスタリカ共和国サンタロサ国立公園に生息する野生のオマキザル(*Cebus capucinus*)とクモザル(*Ateles geoffroyi*)の群れを対象とし、糞 DNA を用いて、L-M オプシン遺伝子だけでなく、中立進化をすると期待される比較対照として偽遺伝子及び既知の機能遺伝子のイントロンについて集団塩基配列を決定し、塩基配列多様性を L-M オプシン遺伝子と比較解析した。両種とも L-M オプシン遺伝子領域の塩基配列多様性は中立配列のそれより有意に大きく、多様性を維持する自然選択(平衡選択)が L-M オプシン遺伝子に働いていることを初めて明瞭に示した。行動観察の結果と総合するとこの結果は、3色型色覚がすべてに有利ということではなく、多様な色覚が同一社会集団内に共存することが適応的である可能性を示唆している。

第3章において論文提出者は次のことを明らかにした。ヒトを含む狭鼻猿類は L、M、S の3種類の錐体オプシンを持ち、3色型色覚である。L と M オプシン遺伝子は X 染色体上に隣接しており、塩基配列も類似している。ヒトでは L と M オプシン遺伝子間の不等交差による一方の遺伝子の失欠や両遺伝子のキメラが生じている例が多く、いわゆる色覚異常の原因となっている一方、ヒト以外の狭鼻猿類ではそれらは例がないか極めて低頻度と報告されている。しかし、ヒト以外の狭鼻猿類で L-M オプシン遺伝子領域の多型性を塩基配列レベルで多数の個体に対して調査した例は1種のチンパンジーの L オプシンについてのみである。そこで論文提出者は、これまで色覚多型の知見がないテナガザルの3属8種 (*H. lar*, *H. agilis*, *H. muelleri*, *H. klossii*, *H. moloch*, *H. pileatus*, *S. syndactylus*, *N. leucogenys*) 158 個体を対象に、L と M の両方のオプシン遺伝子に対し

て、エクソン 3~5 までのゲノム領域約 3.6 kb を、PCR 法と塩基配列決定によって解析した。その結果、遺伝子欠失やキメラは存在せず、塩基配列の多型性はエクソンがイントロンよりも低いことを明らかにした。これは両遺伝子とも、多くの遺伝子と同様に強い機能制約下にあることを示している。一方、L と M オプシン遺伝子の間の塩基配列の相違ではエクソンはイントロンより高かった。吸収波長に関わるアミノ酸サイトは少数であることから、このことは、L と M オプシン間で塩基配列を均一化させる遺伝子変換が生じており、エクソンでは各遺伝子の機能（吸収波長）の違いを保持する選択圧により、エクソンに生じた遺伝子変換が集団中に残らないことを示唆している。これらのことはヒトとヒト以外の狭鼻猿類においては L-M オプシン遺伝子に対する自然選択の様相が全く異なることを示している。

これらの結果は霊長類全体の色覚進化とヒトにおける色覚多様性の進化的意味を理解する上で重要な発見である。また、これらの発見はほとんど全て論文提出者の実験とデータ解析によるものである。したがって博士（生命科学）の学位を授与できると認める。