

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：12702

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570269

研究課題名(和文) 感覚器適応種分化の分子機構とその普遍性

研究課題名(英文) The molecular mechanism of speciation by sensory drive and its generality

研究代表者

寺井 洋平 (Terai, Yohey)

総合研究大学院大学・その他の研究科・助教

研究者番号：30432016

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円、(間接経費) 1,260,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では感覚器適応種分化の分子機構とその普遍性を明らかにすることを目的とした。本研究により、カワスズメ科魚類では婚姻色パターン形成関連遺伝子が性選択を受けて種間で分化したことを明らかにした。また、Nothobranchius属魚類では視覚の多様化を明らかにし、この多様化が婚姻色の多様化を形成したと考えられた。本研究により感覚器適応種分化の性選択も含めた全体像が示され、また他種も含めその機構の普遍性が明らかになった。

研究成果の概要(英文)：The aim of this study was to reveal the molecular mechanism of speciation by sensory drive and its generality. In this study, we showed that the morphological genes those may be responsible for the formation of breeding coloration have evolved under sexual selection in cichlids. We also showed the diversity of visual genes that may form the diversity of breeding coloration by sexual selection in Nothobranchius species. According to these results, we demonstrated that the whole mechanism of speciation by sensory drive including sexual selection on the genes responsible for the formation of breeding coloration, and that the generality of this mechanism of speciation by analyzing other fish species.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：進化生物学

キーワード：種分化 環境適応 視覚 婚姻色

1. 研究開始当初の背景

生物多様性は古くから多くの人に興味を持たれ、ダーウィンが進化論を発表して以来、種の分化と形成がその原動力となっていると考えられてきた。しかし、分子生物学が発展した現在になっても種の分化のメカニズムはほとんど明らかになっていなかった。申請者は近年、種の分化は感覚器の適応によって引き起こされるという機構を分子レベルで初めて明らかにした。しかし、1)まだ感覚器が受容するシグナルが性選択により分化することを分子レベルで示すには至っていない。また2)この機構が多くの生物で共通の現象であることも示していない。

2. 研究の目的

本研究では 1)感覚器が受容するシグナルが性選択により分化することを分子レベルで示すこと、2) 感覚器の適応によって引き起こされる種分化の機構が多くの生物で共通の現象であること、の2つの問題を明らかにし、感覚器の適応が引き起こす種分化の全体像を示し、この機構が生物多様性獲得の共通の機構となっていることを分子レベルで示すことを目的とした。

3. 研究の方法

(計画1) カワスズメ科魚類(シクリッド)の婚姻色の分化が性選択により起こることを明らかにする

始めに婚姻色形成遺伝子群を単離するために、シクリッドの婚姻色を呈しているオスの表皮で多く発現し、それを呈していないメスの表皮でほとんど発現しない遺伝子を単離する。オスとメスの表皮からRNAを抽出し、次世代シーケンサーにより配列の決定を行う。決定した配列を元にcDNA配列のdenovo再構築を行いトランスクリプトームを作成する。このトランスクリプトームに次世代シーケンスにより決定した配列をオス、メスそれぞれマッピングし、オスで多く発現する遺伝子を単離する。婚姻色を呈する表皮で多く発現する遺伝子には婚姻色のパタ

ーン形成遺伝子、色素合成遺伝子などが含まれていると予想される。

次に種特異的な婚姻色形成に関わる遺伝領域を明らかにする。婚姻色の異なる2種のシクリッド、それぞれ20個体よりゲノムDNAを抽出し、次世代シーケンサーにより配列を決定する。次にこれらの配列をそれぞれ公開されているシクリッドゲノム配列にマッピングし、種間で分化した多型座位を抽出する。これら多型座位は種間で分化しているため、婚姻色を呈するオスの表皮で多く発現する遺伝子群に分化した多型座位が存在すれば、その遺伝子は種特異的な婚姻色形成に関わる遺伝子である可能性が高い。このような遺伝子とその周辺領域の多型頻度を解析することにより、婚姻色形成遺伝子が性選択により分化してきたことを明らかにできる。

(計画2) 他の生物種でも感覚器適応種分化が起こってきたことを明らかにする

この研究には種と地域集団の分化が多く起こり、またそれら集団間で婚姻色の分化が著しい Nothobranchius 属魚類を用いる。Nothobranchius 属は1年性の魚類で雨期に生じる浅い池に生息し、乾期には耐久卵で干上がった環境を過ごす。このため、それぞれの集団の生息環境に視覚を適応させ、オスの婚姻色は適応した視覚に感度よく受容されるように進化してきたと考えられる。このことから、婚姻色が多様化した Nothobranchius 属の種は、視覚が多様化していると予想される。これまで Nothobranchius 属の視覚関連遺伝子は報告がないため、始めにこの魚類から視覚関連遺伝子の単離を行う。Nothobranchius 属の種の眼から RNA を抽出し、次世代シーケンサーにより配列を決定する。決定した配列を元に cDNA 配列の denovo 再構築を行いトランスクリプトームを作成する。このトランスクリプトームからオプシン遺伝子の配列を相同性検索により単離する。単離したオプシン配列にプライマーを設計し、他種

の *Nothobranchius* 属の種の cDNA から オプシン配列を PCR により増幅し配列を決定する。決定した配列の種間比較を行い、アミノ酸配列の多様化とそれに伴う機能の多様化を推定する。可能ならば、オプシン配列から視物質を再構築し吸収波長を測定することにより、実際に機能が多様化しているか明らかにする。婚姻色の異なる種間でオプシン配列が異なり、その機能も異なっていれば、視覚の多様化が婚姻色の多様化を起こしてきたことを明らかにでき、感覚器の適応が引き起こす種分化の機構の普遍性を示すことが可能となる。

4. 研究成果

(計画1) カワスズメ科魚類(シクリッド)の婚姻色の分化が性選択により起こることを明らかにする

始めに婚姻色形成遺伝子群を単離するために、シクリッドの婚姻色を呈しているオスの表皮で多く発現し、それを呈していないメスの表皮でほとんど発現しない遺伝子の単離を試みた。オスとメスの表皮から RNA を抽出し、次世代シーケンサーにより配列の決定をそれぞれ 10 Gb 程度行った。決定した配列を元に cDNA 配列の *denovo* 再構築を行いトランスクリプトームを作成した。このトランスクリプトームに次世代シーケンスにより決定した配列をオス、メスそれぞれマッピングし、オスで多く発現する遺伝子を 400 程度単離した。婚姻色を呈する表皮で多く発現する遺伝子には色素細胞の誘導と分化に関わると報告されている遺伝子や、色素合成に関わる遺伝子が含まれていた。

次に種特異的な婚姻色形成に関わる遺伝領域を明らかにすることを試みた。婚姻色の異なる(赤とオレンジ)2種のシクリッド、それぞれ20個体よりゲノムDNAを抽出し、次世代シーケンサーにより配列をそれぞれ17 Gb程度決定した。次にこれらの配列をそれぞれ公開されているシクリッドゲノム配列にマッピングし、種

間で分化した多型座位を抽出した。これら多型座位は固まって存在しており、種間で分化した領域を形成していた。そしてこのような種特異的な領域は~30程度存在した。婚姻色を呈するオスの表皮で多く発現する遺伝子がこのような領域に存在すれば、その遺伝子は種特異的な婚姻色形成に関わる遺伝子である可能性が高いと予想された。そして実際にこのような領域のうちいくつかに婚姻色を呈するオスの表皮で多く発現する遺伝子が存在した。このような遺伝子とその領域は種間で完全に分化しているが、その周辺領域は種間で多型を共有しており分化が見られなかった。このことから、婚姻色形成遺伝子とそれを含む領域が性選択により分化してきたことが予想された。

(計画2) 他の生物種でも感覚器適応種分化が起こってきたことを明らかにする

この研究には種と地域集団の分化が多く起こり、またそれら集団間で婚姻色の分化が著しい *Nothobranchius* 属魚類を用いた。*Nothobranchius* 属魚類のそれぞれの集団は生息環境に視覚を適応させ、オスの婚姻色は適応した視覚に感度よく受容されるように進化してきたと考えられた。このことから、婚姻色が多様化した *Nothobranchius* 属の種は、視覚が多様化していると予想し研究を行った。これまで *Nothobranchius* 属の視覚関連遺伝子は報告がなかったため、始めにこの魚類から視覚関連遺伝子の単離を行った。*Nothobranchius* 属の種の眼から RNA を抽出し、次世代シーケンサーにより配列を 6 Gb 程度決定した。決定した配列を元に cDNA 配列の *denovo* 再構築を行いトランスクリプトームを作成した。このトランスクリプトームからオプシン遺伝子の配列を相同性検索により単離することを試みた。その結果、SWS1, SWS2, RH2B, RH2A, LWS の5つの色覚オプシンと薄明視に関わる RH1 オプシンの配列の単離に成功した。色覚オプシンの発現量は SWS2, RH2A, LWS が高く、長波長側の吸収に適

したオプシンの組み合わせを用いていることが明らかになった。次に1つのオプシン配列にプライマーを設計し、Nothobranchius 属の他種の cDNA から PCR により増幅し配列を決定したところ、多くのアミノ酸が置換しており、そのうち半数以上がシクリッドにおいて吸収波長の変化に関与していると予想されたアミノ酸位置であった。以上のことから視覚の多様化が婚姻色の多様化を起こしてきたことが予想され、感覚器の適応が引き起こす種分化の機構が普遍性である可能性が高いと考えられる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計12件)

Matsumoto T, Terai Y, Okada N, Tachida H. Sensory drive speciation and patterns of variation at selectively neutral genes Evolutionary Ecology. in press (2014)

Kuroiwa A, Terai Y, Kobayashi N, Yoshida K, Suzuki M, Nakanishi A, Matsuda Y, Watanabe M, Okada N. Construction of chromosome markers from the Lake Victoria cichlid *Paralabidochromis chilotes* and their application to comparative mapping. Cytogenet. Genome Res. 142: 112-120 (2014)

Miyagi R, Terai Y. The diversity of male nuptial coloration leads to species diversity in Lake Victoria cichlids. Genes & Genetic Systems 88: 145-154 (2013)

Takeda M, Kusumi J, Mizoiri S, Aibara M, Mzighani IS, Sato T, Terai Y, Okada N, Tachida H. Genetic Structure of Pelagic and Littoral Cichlid Fishes from Lake

Victoria. PLoS ONE 8: e74088. doi:10.1371/journal.pone.0074088 (2013)

Miyagi R, Terai Y, Aibara M, Mizoiri S, Sugawara T, Imai H, Tachida H, Okitsu T, Wada A and Okada N. Correlation between Nuptial Colors and Visual Sensitivities Tuned by Opsins Leads to Species Richness in Sympatric Lake Victoria Cichlid Fishes. (2012) Mol Biol Evol. 11: 3281-3296.

寺井洋平、米澤隆弘、長谷川政美 斑な世界を形作る遺伝子たち
BIOSTORY、vol. 18: 28-45 (2012)

寺井洋平、岡田典弘 視覚の適応が引き起こす種分化の機構 Sensory Drive
生物の科学「遺伝」、第66巻 第2号 (2012)

寺井洋平、岡田典弘
シクリッドの視覚の適応と種分化
現代の生態学9巻「淡水生態学のフロンティア」(共立出版)
2012年

寺井洋平
進化学事典(共立出版)
48章「種分化」48.1章「異所的種分化」48.2章「同所的、側所的種分化」
2012年

Terai, Y., Okada, N.
Speciation by sensory drive in cichlid fishes in “From genes to animal behavior: social structures, personalities, communication by color” (2011) (Miho Inoue-Murayama, Shoji Kawamura, Alexander Weiss eds.)

Yoshida K, Terai Y, Mizoiri S, Aibara M, Nishihara H, et al. B Chromosomes Have a Functional Effect on Female Sex Determination in Lake Victoria Cichlid Fishes. (2011) PLoS Genet. 7(8): e1002203

Nagai H., Terai Y. (共同筆頭著者), Sugawara T., Imai H., Nishihara H., Horii M., Okada N. Reverse evolution in RH1 for adaptation of cichlids to water depth in Lake Tanganyika. (2011) Mol Biol Evol. 6: 1769-1776.

〔学会発表〕(計7件)

本研究関連の発表のみ抜粋

寺井洋平: シクリッドを用いた適応と種分化の研究、第17回みちのく進化生物セミナー、2013年6月 東北大学、宮城

Yohey Terai: Visual adaptation drives speciation in cichlid fish, One day lecture: "Molecular Biology and Beyond", 2013年10月 ボゴール農科大学、インドネシア

寺井洋平、大波純一、宮城竜太郎、相原光人、岡田典弘: ゲノムワイドな種分化関連領域の探索、日本進化学会第15回大会、2013年8月、筑波大学、茨城

寺井洋平、大波純一、宮城竜太郎、相原光人、岡田典弘: ゲノムワイドな種分化関連領域の探索、日本遺伝学会第85回大会、2013年9月、筑波大学、茨城

Yohey Terai, Ryutaro Miyagi, Shinji Mizoiri, Semvua I. Mzighani, Mitsuto Aibara, Takashi Okitsu, Akimori Wada, Tohru Sugawara, Hiroo Imai, Norihiro Okada. Commonality of speciation by sensory drive revealed by its signatures in Lake Victoria cichlid fishes 日本遺伝学会第84回大会、2012年9月、九州大学、福岡

Yohey Terai, Ryutaro Miyagi, Shinji Mizoiri, Semvua I. Mzighani, Mitsuto Aibara, Takashi Okitsu, Akimori Wada, Tohru Sugawara, Hiroo Imai, Norihiro Okada

Opsins: the adaptive molecules that drive speciation of Lake Victoria cichlids in the various light environments. 日本進化学会第13回大会、2011年8月、京都大学、京都

Yohey Terai, Ryutaro Miyagi, Shinji Mizoiri, Semvua I. Mzighani, Mitsuto Aibara, Takashi Okitsu, Akimori Wada, Tohru Sugawara, Hiroo Imai, Norihiro Okada

Speciation of deep-water cichlids in the limited light environment in Lake Victoria. SMBE 2011、2011年8月、京都大学、京都

〔図書〕(計0件)

〔産業財産権〕
出願状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況(計0件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕
ホームページ等
<http://adaptive-speciation.com>

6. 研究組織
(1)研究代表者
寺井洋平 (総合研究大学院大学 先端科学研究科)

研究者番号: 30432016

(2)研究分担者
なし

(3)連携研究者
なし