

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 8 日現在

機関番号：10101

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2015

課題番号：26650151

研究課題名(和文) 環境要因と性の相互作用による表現型の発現制御とその進化

研究課題名(英文) The mechanisms and evolution of phenotypic regulations by the interactions between sexual and environmental factors

研究代表者

三浦 徹 (Miura, Toru)

北海道大学・地球環境科学研究科(研究院)・准教授

研究者番号：00332594

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：本研究課題は、性的二型と環境による表現型可塑性・表現型多型に焦点を当て、いかにして表現型調節が行われているのかについて研究が進められた。シロアリ類、アブラムシ類、クワガタムシ類において、多くの成果が得られた。シロアリのカースト分化に関しては、オオシロアリやタカサゴシロアリにおいて性により分化経路が異なる場合に幼若ホルモンがその間に関与していることや、異性による繁殖虫分化誘導などが具体的に示された。アブラムシでは、性決定様式や配偶子形成に関わる知見が蓄積され、クワガタムシではトランスクリプトーム解析などにより、性決定因子が網羅的に決定され、いくつかについては機能解析が行われた。

研究成果の概要(英文)：In this research project, focusing on sexual dimorphism and phenotypic plasticity (polyphenism), a number of researches on the phenotypic regulations were carried out, and as the results, many insights and new findings were obtained through the studies using termites, aphids and stag beetles. In the termite caste differentiation, the juvenile hormone action is strongly involved in the sexually biased caste differentiation pathways. In aphids, mechanisms of sex determination and of gamete formation were revealed. In stag beetles, transcriptomic analyses revealed a series of sex-determination factors, on some of which functional assays were carried out.

研究分野：生態発生学

キーワード：表現型可塑性 性的二型 環境要因 性決定因子 内分泌因子 配偶子形成

1. 研究開始当初の背景

様々な生物種のゲノム情報が解読されるようになった昨今、膨大な情報を利用して進化や発生、またそれらがどのように環境の影響を受けるのかについての研究がさかんになされている。一方、性決定や性発現の様式についても分子レベルで細かな実態が明らかになりつつある。しかし、表現型発現の実態を見ると、環境条件に依存した発現と性差発現には、その様式に類似点があるだけでなく、その両者が巧みに関連し合って発現する事例が多く見られる。代表的な例に、一部の爬虫類の性決定様式が発生時の温度条件に依存すること、そして温度依存性決定と遺伝的性決定は進化的に複数回スイッチしていることが知られる。また、昆虫類をはじめ多くの表現型可塑性を示す生物において、環境に対する表現型の応答が雌雄で異なる例が見られる。例えばクワガタ類では、オスのみで大顎が発達するだけでなく、栄養条件に対する大顎形態の可塑性はオスのみに見られる。逆にアブラムシ類では、メスのみで環境に応じた様々なモルフが出現する。

2. 研究の目的

本研究計画では、いくつかの昆虫種を対象として、性の情報と環境情報の統合様式について、それらをどのように協調させて表現型発現しているのかを探る。そのために、まずは対象種での性と環境による表現型発現動態を形態および組織レベルで整理する。その上で、既に入手可及な遺伝子情報を駆使して、性決定因子・内分泌因子等を同定し、それらの発現解析を行うことで、双方の経路の発現動態を詳細に調査し、重要と思われる遺伝子をRNA干渉法などによりノックダウンすることで相互の経路(性決定と表現型可塑性)がどのようにクロストークしているのかを考察する。

3. 研究の方法

本研究計画では、「クワガタのオスに見られる可塑性な大顎伸長」「アリ類のメスのみで見られるカースト多型」「シロアリ類の性特異的な兵隊分化」の3つを主要なテーマと

して研究を進める。まずは、性によって異なる表現型可塑性を形態レベルで詳細に分析し、環境条件と表現型値の関係を示すリアクションノームを描くことで、性間の環境応答性の違いを整理する。それを基礎データとして、表現型発現に際して、性決定因子(特にdsx 遺伝子)や内分泌因子(幼若ホルモン、インスリン)、神経伝達物質(生体アミン)の発現動態を、リアルタイム定量PCRやLC-MSによる物質定量により詳細に把握する。更に、両者の相互作用を知るため、RNA干渉法や阻害剤を用いた機能解析を行うことで、性決定カスケードと表現型可塑性過程のクロストークについて掘り下げる。これらを対象とする3つの現象間で比較するとともに、他の系統での昆虫類とも比較することで、性と環境による表現型発現機構の共通原理と進化過程について、考察を行っていく。

4. 研究成果

当初の計画通り、複数の動物(特に昆虫種)の系統において、性と環境条件による表現型発現機構に取り組み、いくつかの重要な事実を導くことに成功した。以前より取り組んでいるオオシロアリのカースト分化機構においては特に、繁殖虫の不在時に出現する幼形補充生殖虫(ネオテニック)の分化機構について飛躍的に進展した。性比をコントロールしてネオテニック誘導実験を行ったところ、オスのネオテニックとメスのネオテニックはその分化誘導のしくみが異なることが示唆され、現在どのように雌雄による繁殖カースト分化の制御機構が働いているのかを調べている。この過程で、繁殖虫不在のコロニーを人為的に作成することにより、比較的容易にネオテニックの誘導が可能であることが明らかとなり、繁殖虫分化研究に大きく貢献した。

またタカサゴシロアリでは雌雄によってカースト分化経路がことなるが、これが幼若ホルモン濃度が雌雄によって異なることが原因であることを明らかにした。また、兵隊カーストでは忌避物質を額腺突起から噴射するが、この器官の筋肉系の作用機序を明らかにし、進化過程について考察を深めることができた。

アブラムシにおいても、繁殖多型の仕組み

について、特に有性世代への切り替えに際し、オス産生時での染色体放出やオス個体の精子形成の仕組みについて新たな知見を得た。

また、クワガタムシは雌雄で大きな形態差があることは周知の事実であり、当研究室でもメタリフェルホソアカクワガタにおける大顎形態発達機構の雌雄差について研究を推し進めてきており、性決定因子と内分泌因子のクロストークについて明らかにした。また、大顎伸長の過程で Fat/Hippo シグナル経路が関与していることが発現機能解析から明らかとされ、大規模トランスクリプトーム解析により、性決定遺伝子群を網羅的に同定し、発現機能解析を行うことに成功した。これにより、ショウジョウバエなどで知られる上流遺伝子はクワガタの性決定には寄与しないが、いくつかの遺伝子は性差発現に大きく寄与することが明らかとなった。

これらの結果のいくつかは既に国際誌に発表・掲載されており、他のものについても投稿中あるいは投稿準備中である。

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 13 件)

Ishikawa Y, Aonuma H, Sasaki K, Miura T (2016) Tyraminergetic and octopaminergic modulation of defensive behavior in termite soldier. PLoS One 11: in press. 査読有

Gotoh H, Zinna RA, Warren I, DeNieu M, Niimi T, Dworkin I, Emlen DJ, Miura T, Lavine LC (2016) Identification and functional analyses of sex determination genes in the sexually dimorphic stag beetle *Cyclommatus metallifer*. BMC Genomics 17: 250. 査読有

Toga K, Hanmoto S, Suzuki R, Watanabe D, Miura T, Maekawa K (2016) Sexual difference in juvenile-hormone titer in workers leads to sex-biased soldier differentiation in termites. J Insect Physiol 87 63-70. 査読有

Kaji T, Keiler J, Bourguignon T, Miura T (2016) Functional transformation series and the evolutionary origin of novel forms: Evidence from a remarkable termite defensive organ. Evol Dev 18: 78-88. 査読有

Sugime Y, Ogawa K, Watanabe D, Shimoji H, Koshikawa S, Miura T (2015) Expansion of presoldier cuticle contributes to head elongation

during soldier differentiation in termites. Sci Nat 102: 71. 査読有

Gotoh H, Hust JA, Miura T, Niimi T, Emlen DJ, Lavine LC (2015) The Fat/Hippo signaling pathway links within-disc morphogen patterning to whole-animal signals during phenotypically plastic growth in insects. Dev Dynamics 244: 1039-1045. 査読有

Okada Y, Sasaki K, Miyazaki S, Shimoji H, Tsuji K, Miura T (2015) Social dominance and reproductive differentiation mediated by the dopaminergic signaling in a queenless ant. J Exp Biol 218: 1091-1098. 査読有

Saiki R, Gotoh H, Toga K, Miura T, Maekawa K (2015) High juvenile hormone titer and abdominal activation of the JH signaling may induce reproduction of termite neotenics. Insect Mol Biol 24: 432-441. 査読有

Lin GW, Cook CE, Miura T, Chang CC (2014) Posterior localization of ApVas1 positions the preformed germ plasm in the sexual oviparous pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. EvoDevo 5: 18.

Miyazaki S, Okada Y, Miyakawa H, Tokuda G, Cornette R, Koshikawa S, Maekawa K, Miura T (2014) Sexually dimorphic body color is regulated by sex-specific expression of yellow gene in ponerine ant, *Diacamma* sp. PLoS One 9: e92875. 査読有

Watanabe D, Gotoh H, Miura T, Maekawa K (2014) Social interactions affecting caste development through physiological actions in termites. Frontiers in Physiology 5: 127. 査読有

Ogawa K, Miura T (2014) Aphid polyphenisms: trans-generational developmental regulation through viviparity. Frontiers in Physiology 5: 1. 査読有

Gotoh H, Miyakawa H, Ishikawa A, Ishikawa Y, Sugime Y, Emlen DJ, Lavine LC, Miura T (2014) Developmental link between sex and nutrition: doublesex regulates sex-specific mandible growth via juvenile hormone signaling in stag beetles. PLoS Genetics 10: e1004098. 査読有

[学会発表](計 4 件)

三浦徹 (2015) 昆虫における表現型多型：多型分化の生理発生基盤。日本動物学会第 8 6 回新潟大会。朱鷺メッセ(新潟県新潟市)。

三浦徹 (2015) シロアリにおけるカースト分化の生理発生機構とその進化：社会生理学からソシオゲノミクスへ。日本動物学会第 8 5 回仙台大会。東北大学(宮城県仙台市)。

Sugime Y, Ogawa K, Watanabe D, Shimoji H, Koshikawa S, Miura T (2014) Role of presoldier cuticle in the soldier-specific morphogenesis in termites. International Union for the Study of Social Insects. Cairns (オーストラリア).

Watanabe D, Matsunami M, Hayashi Y, Shigenobu S, Miura T, Maekawa K (2014) Transcriptomics on social interactions in termites: effects of caste presence. International Union for the Study of Social Insects. Cairns (オーストラリア).

〔図書〕(計1件)

三浦徹 (2016) 表現型可塑性の生物学：生態発生学入門．日本評論社．216頁．

〔産業財産権〕

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

〔その他〕

ホームページ等

<http://noah.ees.hokudai.ac.jp/~miu/>

6．研究組織

(1)研究代表者

三浦 徹 (Toru Miura)

北海道大学・大学院地球環境科学研究院・
准教授

研究者番号：00332594

(2)研究分担者 なし

(3)連携研究者 なし