

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 12 日現在

機関番号：72101

研究種目：基盤研究(S)

研究期間：2009～2013

課題番号：21227002

研究課題名(和文)新種の出現：種分化と大進化の分子機構

研究課題名(英文)Molecular mechanisms of speciation and macroevolution

研究代表者

岡田 典弘 (OKADA, Norihiro)

公益財団法人国際科学振興財団・その他部局等・主席研究員

研究者番号：60132982

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 113,800,000円、(間接経費) 34,140,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、ビクトリア湖産シクリッドに注目した種分化・種形成に関わる遺伝領域の探索、および哺乳類の脳などの特異的な形態獲得に関与したシス制御配列の進化機構の研究をおこなった。シクリッドに関しては、性決定機構や嗅覚受容体遺伝子の多様化、光受容体遺伝子と体色との相関関係を明らかにし、また異種間交雑種を用いた連鎖群解析により性決定候補領域の特定に成功した。哺乳類に関しては、間脳や脳梁などの形態形成に関与するAmnSINE1由来エンハンサーに関して、その分子メカニズムと獲得過程を明らかにすることができた。本研究で明らかになった生物進化の分子機構は、多くの生物種において普遍的なものであると考えられる。

研究成果の概要(英文)：We investigated the genetic mechanism of speciation by focusing on the Lake Victoria cichlid species and that of the evolution of mammalian morphological characteristics. We found, 1) the unique sex determination system caused by the B chromosome, 2) highly dimorphic allelic diversity of pheromone receptor genes, and 3) the clear correlation between nuptial colors and visual sensitivities tuned by opsins. In addition, by constructing a genetic linkage map, we identified the putative sex determination region in the autosome of the Lake Victoria cichlids. For mammalian evolution, we identified several AmnSINE1-derived distal enhancers for developmental genes expressed in mammalian diencephalon and callosal projection neurons. We revealed the detailed molecular function and evolutionary process of the enhancers. Our findings concerning the molecular mechanisms of speciation and large-scale morphological evolution are expected to be applicable in broad animals in general.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：分科：基礎生物学、細目：生物多様性・分類

キーワード：生物多様性 進化

1. 研究開始当初の背景

生物多様性は種の分化と形成により生み出され獲得されると考えられ、その重要性は多くの研究者に古くから認識されてきた。「新種の出現」がどのような過程を経て起こるのかを解明するためには、(1)自然選択による種分化、および(2)大規模な形態的特徴の獲得の分子機構といった2点を明らかにすることが必要である。しかしこれまでは化石を含めた形態や生態学的なデータと数理モデルを利用した研究が多く、実際の証明は難しいと考えられて来た。そうした状況下で、本研究グループでは(1)東アフリカのビクトリア湖産シクリッドに着目した種分化のDNAレベルでのメカニズム解明、および(2)哺乳類に特徴的な形態形成の分子機構の解明を目指して研究を進めてきた。

(1)ビクトリア湖は、その成立年代が14,000年程前と極めて最近であるため、この湖に生息する500種にもおよぶと考えられている固有のシクリッドは極めて短期間に爆発的な種分化と多様化を起こしてきたと予想されている。実際に、ビクトリア湖のシクリッドでは中立的な変異の多くが種内ばかりでなく種間においても固定されていないことが明らかになっている。よって、シクリッドゲノムにおいて種に特異的に固定した変異を見出せば、それが種の分化と形成に関与した可能性が高いと考えられる。つまり、シクリッドは種の分化と形成に関与した遺伝子を探索するのに適した生物である。我々はこれまでの研究の過程で、顎・歯の形態の多様化、体表模様の多様化、そして特に視覚の適応と種分化に関してDNAレベルでのメカニズムを明らかにしてきた。

(2)各生物群に特徴的な形態形質の新規獲得、例えば哺乳類における脳構造の複雑化や二次口蓋の獲得などは、従来の進化学者によって「大進化」と呼ばれてきた現象である。この分子メカニズムを解明することは新たな分類群の出現機構の謎を解く上で極めて重要な課題であるにもかかわらず、従来は具体的アプローチが非常に困難であるとされてきた。しかし近年のゲノム解析に基づいた哺乳類特異的な非コード保存領域の解析、および哺乳類の遺伝子発現調節エレメントの機能解明といった2つの観点を結びつけることにより、新規形態獲得の分子メカニズム解明に向けた研究が可能になった。我々の先行研究では、哺乳類特異的に保存されたSINEと呼ばれる反復配列が120以上存在し、その一部が哺乳類の脳においてエンハンサー機能を持つことを発見してきた。これにより、哺乳類特異的な保存配列の探索、そのエンハンサー機能と対象遺伝子の同定、およびその発現がもたらす発生学的な機能解析を結び付けることで、脳を代表例として哺乳類特異的な形態進化の解明に向けた研究手法を確立してきた。

2. 研究の目的

それまでの研究背景を踏まえ、本研究課題では「新種の出現」の分子機構を明らかにすることを目的とした。これは種の分化と形成の分子機構、および新規形態獲得の遺伝的メカニズムといった2つの問題に対して、それぞれ(1)東アフリカのビクトリア湖産シクリッド、および(2)哺乳類の脳に代表される組織特異的エンハンサーの獲得を題材としてアプローチするものである。

(1)我々がこれまで明らかにしてきた視覚の適応が引き起こす種分化の機構は、シクリッドの多様性獲得の重要な要因であると考えられるが、シクリッドの多様性は視覚の適応と生殖的隔離のみでは説明できないことも多い。例えばシクリッドの非常に多様化した顎と歯の形態、および適応した視覚に光の情報を送るオスの体色の多様化は、適応や生殖的隔離に関連があると考えられ、種の分化と形成の重要な要因の1つである。また生殖的隔離に嗅覚が関わっているとの報告もされており、嗅覚遺伝子の多様化も種分化に関わっている可能性がある。さらに染色体の進化も生殖的隔離を引き起こすため、種分化に関わった可能性が考えられている。よって本研究では、視覚に加えて嗅覚や染色体、そして顎部形態など様々な形質を包含的に取扱い、その種分化への関与を探ることを大きな目的とした。

(2)哺乳類特有の形態形質として、脳構造の複雑化や二次口蓋の獲得などが挙げられる。これらの獲得に至る要因として、哺乳類の祖先で既存の形態形成遺伝子の発現パターンが改変されたことが重要であると考えられている。近年は様々な哺乳類のゲノム解析が進行中であり、網羅的なシス制御配列の解析が可能であることから、哺乳類特異的なシス制御配列の機能解明を目的とした。特に、これまでAmnSINE1と呼ばれる転移因子に由来するエンハンサーを複数発見しており、例えば間脳におけるFgf8遺伝子のエンハンサー、および終脳におけるSatb2のエンハンサーなどを発見している。これらの詳細な機能解析を進めるとともに、新規のAmnSINE1由来エンハンサーを探索することによって哺乳類特有の形態進化の過程で獲得された発現制御システムを明らかにすることが可能となる。

3. 研究の方法

(1)研究に用いたビクトリア湖産シクリッドのサンプルは、これまで(2004年~2008年)の遠征調査において収集してきた数千個体分のシクリッド筋肉もしくは鱗組織から抽出したDNAを用いた。また、生体についてもビクトリア湖産由来の野生個体を当研

研究室の水槽で飼育したもの（常時千匹程度を飼育管理している）を使用した。DNA 配列の決定については、小規模のものは研究室内に設置されている ABI3130 を用い、次世代シーケンサーを用いた大規模なものについては必要に応じて企業（BGI, TaKaRa）へ外注した。その他、研究の過程でおこなった PCR、クローニング、FISH、集団遺伝解析については一般的な方法を用いた。

(2) 哺乳類に関しては、主にトランスジェニックマウスを用いたエンハンサー解析、およびエンハンサーのノックアウトマウスの解析をおこなってきた。既に発見されていた AmnSINE1 由来のエンハンサー配列と LacZ レポーター遺伝子を導入したトランスジェニックマウスを確立した。さらに LacZ のアッセイ系を利用し、マウスを用いた新規エンハンサーの探索もおこなった。エンハンサー活性と遺伝子発現解析には、マウスの胚を用いた *in situ* hybridization および組織免疫染色をおこなった。またノックアウトマウスの解析にも *in situ* hybridization と組織切片染色をおこなった。

4. 研究成果

(1) シクリッドの種形成研究の成果

B 染色体による性決定の発見
 ピクトリア湖産シクリッドの染色体（核型）の多様化と進化を調べ、ピクトリア湖産シクリッドは 22 対の常染色体に加えて、2 個の余剰な B 染色体が多型状態で存在することが明らかとなった（図 1、Yoshida et al. 2011 PLoS Genet.）。この B 染色体に関する詳細な解析によって、マタンビ島付近に生息するシクリッド *Lithochromis rubripinnis* の集団において、この B 染色体を持つ個体が雌になる現象を見出した（図 2）。B 染色体が性決定に関わる可能性は昆虫などで議論されてきたが、これが脊椎動物においても起きている可能性を示唆した点で非常に大きな発見となった。

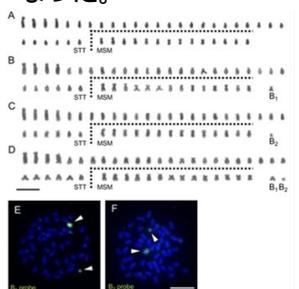


図1. ピクトリア湖産シクリッドの核型とB染色体の存在

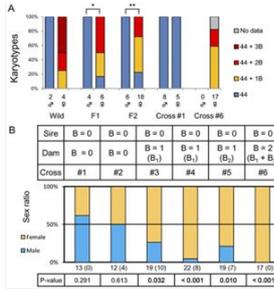


図2. B染色体の保有率と雌化

さらに、この B 染色体に相当する BAC クローン配列を網羅的に決定したところ、内部には多くの反復配列（SINE, LINE など）が存在することが明らかとなり、これは B 染色体が利己的な挙動を示すこれまでの知見と一致した。さらに興味深いことに、この B 染色体

には、多くの反復配列に加えて偽遺伝子化していない遺伝子もいくつか発見されたことから（図 3）、B 染色体上の遺伝子の一部は実

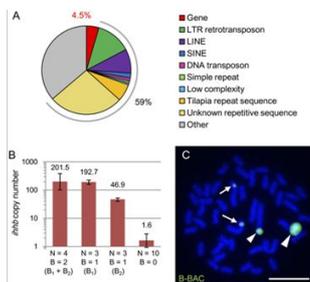


図3. B染色体に含まれる遺伝子の内訳

際の生体内で機能している可能性を強く示唆する結果が得られた。これはこの中の遺伝子が性決定において何らかの機能を果たしている可能性を示唆するものである。

嗅覚受容体 V2R 遺伝子領域の全貌解明

魚類は水に溶解した主にアミノ酸などを嗅覚を用いて感知することで餌の探索をおこなっている。したがって、食性についても大きく多様化を遂げているシクリッドについて、食餌に必須である嗅覚受容を調べることは重要なことと考えられる。そこで我々はアミノ酸受容体をコードする V2R 遺伝子群に着目し、ピクトリア湖産シクリッド *Haplochromis chilotes* についてその遺伝子クラスター領域の DNA 配列の決定をおこなった結果、V2R 遺伝子クラスターは全長約 1Mbp の領域に存在することが明らかとなった（図 4、Nikaido et al. 2013 Genome Biol. Evol.）。また V2R 遺伝子をコードする領域を詳細に調べたところ、*H. chilotes* の V2R 遺伝子数は 61 にも及び、一般のモデル魚種と比較しても、最もその数が多いことが判明した（図 5）。これはシクリッドにおける嗅覚の重要性を示唆しており、シクリッドが視覚のみに大きく依存しているという定説を覆す発見であった。さらに、V2R 遺伝子の進化パターンの解析から、この遺伝子数の増加はより多くの種類のアミノ酸とその関連代謝物の受容を可

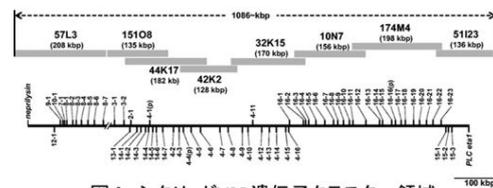


図4. シクリッドV2R遺伝子クラスター領域

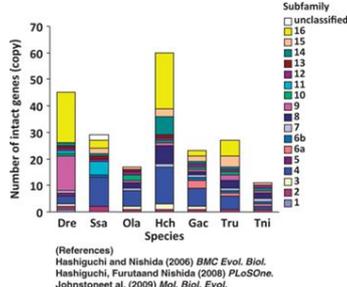


図5. 魚類のV2R遺伝子数の比較

能にしていることが示唆されたことから、シクリッドの嗅覚受容体遺伝子の多様化が食性の多様化にもつながっていると予想された。

嗅覚受容体 V1R 遺伝子の多様化

魚類嗅覚には食餌におけるアミノ酸受容をおこなう V2R 系と、生殖に関わるフェロモ

ン受容をおこなうと予想される V1R 系が存在する。我々は直接的に種の分化に関わる可能性の高い V1R 遺伝子についても大規模な種間比較解析をおこなった。まず魚類では 6 コピー存在する V1R 遺伝子の全てをビクトリア湖産シクリッドにおいて単離し、それらが嗅覚上皮で発現していることを明らかにした (図 6., Ota et al. 2012 GENE)。さらに、そのうち 4 つの V1R 遺伝子について、東アフリカ産シクリッドの進化の過程で急速に非同義置換が蓄積した事を明らかにした (図 7., Nikaido et al. 2014 Genome Biol. Evol.)。これは、フェロモン受容が種間で大きく変化させるような進化圧が働いたと考えられ、種の分化への関与を強く示唆している。また、V1R1 や V1R2 遺伝子については、数百万年前に誕生した二つの対立遺伝子座が、長い期間多型状態で維持されていることが明らかとなった。我々は東アフリカ産シクリッドのゲノム中には古くからの祖先多型が多く存在し、それらが各湖における適応放散時にリクルートされる形で、急速な形態進化を引き起こすゲノム基盤となったのではないかと考えており、これについてはさらなる研究を進める予定である。

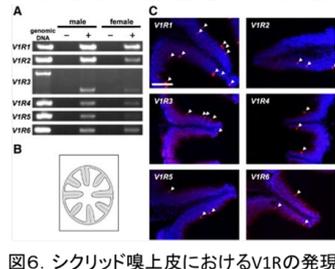


図6. シクリッド嗅上皮におけるV1Rの発現

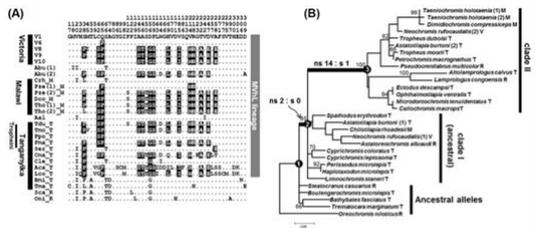


図7. シクリッドV1R2遺伝子における多型の維持と非同義置換の急速な蓄積

視覚の適応と婚姻色との相関性

これまでの感覚主導の種分化に関する研究では、岩場などの立体的な生息環境において、その光環境が段階的に異なる種において視覚の適応が起き、その次に婚姻色の進化が起きることによって種の分化が起きるというモデルを提唱してきたが、実際のビクトリア湖での環境では、砂泥地のようなほぼ均一な環境においても同所的に存在する複数の種が存在する。この場合はすでに分化した複数の種が再度同一の環境に生息するようになった際でも、交雑がおこらなくなった、つまり種の維持が達成されていることになる。この種の維持にどのような機構が働いているのかを調べるために、ビクトリア湖のスペック湾最深部付近のムワブルグに生息する 6 種について、その婚姻色と視覚関連遺伝子オプシンのアリル型およびその吸収波長との相関性を調べた。その結果、まず同所的に存在して

いる 6 種のシクリッドは、そのオプシン遺伝子 LWS と RH1 について、それぞれ吸収波長が異なり種に特異的なアリルを保持していることが明らかとなった (図 8., Miyagi et al. 2012 Mol. Biol. Evol.)。また、各種シクリッドにおける婚姻色の主波長を野生個体写真の画像解析から求めたところ (図 9) 彼らが LWS の吸収波長と相関があることが明らかとなった。以上から同所的に生息するシクリッドが種特異的な光感受性を持ち、婚姻色もその光感受性に対応して種間で分化していることを明らかにすることができた。これらは種多様性の維持に関わっていると考えられ、本研究における重要な知見となった。以上、本研究ではビクトリア湖産シクリッドの進化的な利点を活かし、種分化を達成するメカニズムとして視覚のみならず嗅覚・染色体など多面的に捉えながら研究を進めてきた。そして、DNA レベルで種分化につながる様々な現象を明らかにすることが可能となり、これは今後のさらなる研究の進展につながるものと考えている。

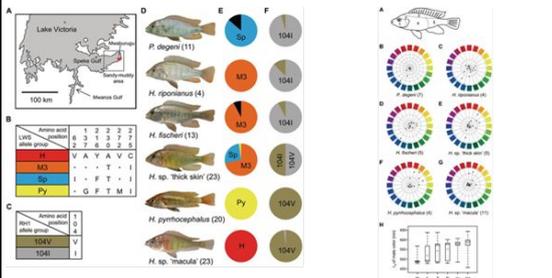


図8. 同所的に生息するシクリッドが持つオプシン遺伝子のアリル型の分化

図9. 同所的に生息するシクリッドにおける婚姻色の主波長

(2) 哺乳類の進化研究の成果

AmnSINE1 の進化的解析

本研究の先行研究では AmnSINE1 に由来する保存領域を 100 ヶ所以上発見していたが、さらに鳥類・爬虫類ゲノムを加えたゲノム解析をおこなった。その結果、AmnSINE1 の位置は遺伝子近傍に偏っていること、また鳥類ゲノムにおいて多くのコピー数が見られることを発見した。また AmnSINE1 由来保存領域のうち 90% が哺乳類の出現以降で保存されるようになったこと、そして AmnSINE1 配列の Deu-domain が特に保存される傾向にあることを明らかにした (図 10, Hirakawa et al. 2009 GENE)。このことは、AmnSINE1 によるエンハンサー機能獲得の多くが哺乳類の祖先で起こったことを意味しており、SINE と哺乳類進化の関連性を解明する好材料となること示すものであった。

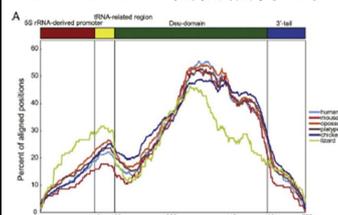


図10. AmnSINE1配列における保存率の高い領域

Fgf8 エンハンサーの解析

網羅的なエンハンサー探索から発見された AS071 と呼ばれる AmnSINE1 由来のエンハンサーに関し、その詳細な機能解析をおこなってきた。この配列はマウス発生過程の間脳背側、間脳側面、視床下部においてエンハンサー活性を示すことを明らかにし、Fgf8 の発現もそれと一致することを明らかにした (図 11、Nakanishi et al. 2012 PLoS ONE)。このことから、哺乳類の間脳における強い Fgf8 の発現には AS071 エンハンサーが関与することが示唆された。また AS071 エンハンサーは少なくとも 3 領域に分割され、それらがエンハンサーのコア配列、および間脳背側・間脳側面・視床下部におけるエンハンサー活性の範囲決定に寄与することを明らかにした (図 12)。1 つのエンハンサーの中に、コアに加えてエンハンサー活性部位の決定に関わる配列が複数存在することを示したのは本研究が初である。こうして哺乳類の脳進化における SINE の寄与を詳細に明らかにすることができ、非常に価値の高い成果となった。

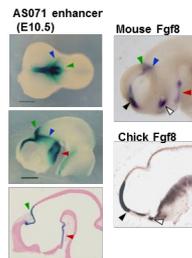


図11. マウス間脳におけるFgf8発現とそのエンハンサー活性

Function	CNE1a	CNE1b	CNE2
Enhancer property	-	+	-
Regional specificity			
DD	-	+	-
LD	+	-	-
Hypo	-	-	+

図12. AS071エンハンサーの領域ごとに異なる機能

Satb2 エンハンサーの解析
AmnSINE1 に由来するエンハンサーの1つとして、大脳新皮質で活性を持つ AS021 配列の解析をおこなってきた。この配列はマウスの胎生後期には大脳新皮質の V-VI 層、特に脳梁投射ニューロンにおいて Satb2 のエンハンサーとして機能することを明らかにした (図 13-14、Tashiro et al. 2011 PLoS ONE)。さらに本研究では、このエンハンサーの結合因子も同定した。Satb2、およびその結合因子はいずれも脳梁形成に必須であることから、AmnSINE1 が哺乳類の祖先でエンハンサー活性を獲得したことによって Satb2 の新たな発現制御機構をもたらし、それが真獣類の脳梁の獲得に寄与したと考えられる。

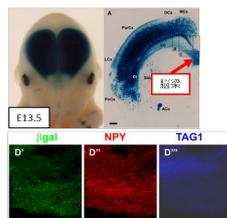


図13. 大脳新皮質および脳梁におけるAS021のエンハンサー活性

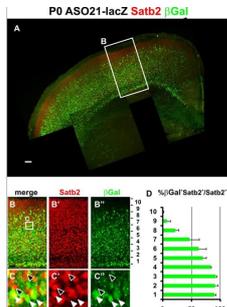


図14. 大脳新皮質深層におけるAS021エンハンサー活性とSatb2発現の一致

このように、本研究では AmnSINE1 を基盤としたシス制御配列の獲得機構と、それがもたらした哺乳類特有の形態進化との関連性を明らかにすることができた。本研究で確立された実験系を今後応用することで、哺乳類の新規形態の獲得機構の一般性を解明する

ことに大きく貢献できると期待される。

(3) 総括

以上のように、本研究課題では種形成の過程では染色体レベルで種ごとに多様化しており、さらに嗅覚や視覚に代表される感覚器官で発現する遺伝子配列とその機能の多様化メカニズムを明らかにすることができた。さらに大規模な形態進化を遂げる際は、一般に単一遺伝子の変化のみでは説明が困難である場合が多く、本研究で示されたようにエンハンサーなどのシス制御配列を複数獲得することが重要である。このように本研究では、生物進化に關与する遺伝的要因は多面的であり、進化の各ステップにおいて重要な要因がそれぞれ異なることを明らかにした。こうした発見は生物進化学を統合的に理解する上で重要な成果であったと言える。

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 35 件) 以下、一部を記載
1. Nikaido M, Ota T, Hirata T, Satta Y, Saito Y, Aibara M, Mzighani SI, Hagino-Yamagishi K, Sturmbauer C, Okada N. Multiple episodic evolution events in V1R receptor genes of East-African cichlids. *Genome Biol. Evol.*, in press (2014) 査読有
 2. Nikaido M et al. (27 co-authors) Coelacanth genomes reveal signatures for evolutionary transition from water to land. *Genome Res.* 23:1740-1748. (2013) 査読有、DOI: doi: 10.1101/gr.158105.113
 3. Nikaido M, Suzuki H, Toyoda A, Fujiyama A, Hagino-Yamagishi K, Kocher TD, Carleton KL, Okada N. Lineage specific expansion of V2R receptor (Olfc) genes in cichlids may contribute to diversification in amino acid detection. *Genome Biol. Evol.* 5: 711-722. (2013) 査読有、DOI: 10.1093/gbe/evt041
 4. Nakanishi A, Kobayashi N, Suzuki-Hirano A, Nishihara H, Sasaki T, Hirakawa M, Sumiyama K, Shimogori T, Okada N. A SINE-Derived Element Constitutes a Unique Modular Enhancer for Mammalian Diencephalic Fgf8. *PLoS One.* 7:e43785. (2012) 査読有、DOI: 10.1371/journal.pone.0043785
 5. Miyagi R, Terai Y, Aibara M, Sugawara T, Imai H, Tachida H, Mzighani SI, Okitsu T, Wada A, Okada N. Correlation between nuptial colors and visual sensitivities tuned by opsins leads to species richness in sympatric Lake Victoria cichlid fishes. *Mol Biol Evol.* 29:3281-96 (2012) 査読有、DOI: 10.1093/molbev/mss139
 6. Tashiro K, Teissier A, Kobayashi N, Nakanishi A, Sasaki T, Yan K, Tarabykin V, Vigier L, Sumiyama K, Hirakawa M, Nishihara H, Pierani A, Okada N A

- Mammalian Conserved Element Derived from SINE Displays Enhancer Properties Recapitulating Satb2 Expression in Early-Born Callosal Projection Neurons. *PLoS One* 6(12):e28497. (2011) 査読有、DOI: 10.1371/journal.pone.0028497
7. Nikaido M, Sasaki T, Emerson JJ, Aibara M, Mzighani SI, Budeba YL, Ngatunga BP, Iwata M, Abe Y, Li WH, Okada N. Genetically distinct coelacanth population off the northern Tanzanian coast. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 108:18009-13 (2011) 査読有、DOI: 10.1073/pnas.1115675108
 8. Yoshida K, Terai Y, Mizoiri S, Aibara M, Nishihara H, Watanabe M, Kuroiwa A, Hirai H, Hirai Y, Matsuda Y, Okada N. B chromosomes have a functional effect on female sex determination in lake victoria cichlid fishes. *PLoS Genet*. 2011 7(8):e1002203. (2011) 査読有、DOI: 10.1371/journal.pgen.1002203
 9. Nagai H, Terai Y, Sugawara T, Imai H, Nishihara H, Horii M, Okada N. Reverse evolution in RH1 for adaptation of cichlids to water depth in Lake Tanganyika. *Mol Biol Evol*. 28:1769-76. (2011) 査読有、DOI: 10.1093/molbev/msq344
 10. Okada N, Sasaki T, Shimogori T, Nishihara H. Emergence of mammals by emergency: exaptation. *Genes Cells*. Aug;15(8):801-12. (2010) 査読有、DOI: 10.1111/j.1365-2443.2010.01429.x
 11. Sugawara T, Imai H, Nikaido M, Imamoto Y, Okada N. Vertebrate Rhodopsin Adaptation to Dim Light via Rapid Meta-II Intermediate Formation. *Mol Biol Evol*. 27(3):506-19. (2010) 査読有、DOI: 10.1093/molbev/msp252
 12. Mzighani SI, Nikaido M, Takeda M, Seehausen O, Budeba YL, Ngatunga BP, Katunzi EFB, Aibara M, Mizoiri S, Sato T, Tachida H, Okada N. Genetic Variation and Demographic History of the Laparogramma Cichlid Species Group of Lake Victoria-An Analysis Based on SINEs and Mitochondrial DNA. *Gene*. 450:39-47. (2010) 査読有、DOI: 10.1016/j.gene.2009.10.002
 13. Suzuki J, Yamaguchi K, Kajikawa M, Ichiyangi K, Adachi N, Koyama H, Takeda S, Okada N. Genetic evidence that the non-homologous end-joining repair pathway is involved in LINE retrotransposition. *PLoS Genet*. 5:e1000461. (2009) 査読有、DOI: 10.1371/journal.pgen.1000461
 14. Nishihara H, Maruyama S, Okada N. Retroposon analysis and recent geological data suggest near-simultaneous divergence of the three superorders of mammals. *Proc Natl Acad Sci USA*. Mar 31;106(13):5235-40 (2009) 査読有、DOI: 10.1073/pnas.0809297106
 15. Hirakawa M, Nishihara H, Kanehisa M, Okada N. Characterization and evolutionary landscape of AmnSINE1 in Amniota genomes. *Gene* Jul 15;441(1-2):100-10 (2009) 査読有、DOI: 10.1016/j.gene.2008.12.009
- 〔学会発表〕(計 11 件) 以下、一部を記載
1. Norihiro Okada “Exaptation by Emergency Hypothesis” 63rd FUJIHARA SEMINAR -- A new horizon of retroposon research, 2012 年 8 月 3 日, Kyoto.
 2. Norihiro Okada “Mammalian exaptation burst” Genomic Impact of Eukaryotic Transposable Elements”, 2012 年 2 月 25 日、アシロマ (招待講演)
 3. Norihiro Okada “Speciation by Sensory Drive : its Generality in Cichlids of Lake Victoria” Molecular Evolution in the Genomic Era. 2011 年 9 月 30 日、ローマ (招待講演)
 4. Norihiro Okada “SINE Exaptation Reprogramming the Mammalian Brain” FASEB Summer Research Conferences. 2011 年 8 月 11 日、アメリカ (招待講演)
- 〔図書〕(計 1 件)
- 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. 46-60 (2012)
- ## 6 . 研究組織
- (1)研究代表者
岡田 典弘 (OKADA, Norihiro)
国際科学振興財団・主席研究員
研究者番号：60132982
- (2)研究分担者
二階堂 雅人 (NIKAIDO, Masato)
東京工業大学・大学院生命理工学研究科・助教
研究者番号：70432010
- 西原 秀典 (NISHIHARA, Hidenori)
東京工業大学・大学院生命理工学研究科・助教
研究者番号：10450727
- 梶川 正樹 (KAJIKAWA, Masaki)
東京工業大学・大学院生命理工学研究科・講師
研究者番号：90361766
(平成 21～24 年度)
- 寺井 洋平 (TERAI, Yohey)
総合研究大学院大学・助教
研究者番号：30432016
(平成 21～23 年度)