

機関番号：12608

研究種目：若手研究 (B)

研究期間：2009～2010

課題番号：21770085

研究課題名 (和文)

視覚の適応が引き起こす種分化の分子機構

研究課題名 (英文)

The molecular mechanism of speciation by sensory drive

研究代表者

寺井 洋平 (TERAI YOHEY)

東京工業大学・大学院生命理工学研究科・特任助教

研究者番号：30432016

研究成果の概要 (和文)：

視覚の適応が引き起こす種分化が多くのシクリッドの種で起こってきた共通の現象であることを分子レベルで明らかにすることを目的として研究を行った。ヴィクトリア湖内の様々な深さに生息する様々な種を用いて、それぞれの種が生息光環境に光受容体を適応させていることを、視物質の配列と機能、それぞれの種の生息光環境を用いて解析を行った。その結果、ヴィクトリア湖の種は透明度や深さによって変化する光環境にLWS, RH1のアリルを適応させ進化してきたことが示唆された。またそれぞれの種の婚姻色はその種の視覚に吸収される環境光と最も重なりが大きく、同種に最も目立つことが明らかになった。これらの結果から、視覚の適応が引き起こす種分化がヴィクトリア湖のシクリッドで共通に起こってきた種分化の機構であることが明らかになった。

研究成果の概要 (英文)：

Last a few years, we demonstrated clear-cut examples of sensory drive speciation (adaptation in sensory for signaling systems to different environments cause premating isolation) by showing adaptations of opsins, divergent natural selection on opsins, and divergence in male breeding coloration. Here, we demonstrate that the signatures of sensory drive speciation are commonly observed in Lake Victoria cichlids. We collected species from near the surface to the deepest bottom in Lake Victoria, and analyzed their opsins. Strong natural selection fixed long wavelength sensitive opsin, *LWS*, and *RHI* alleles with different predicted light absorbance properties at different ambient light environments. By expressing and reconstituting them and measuring absorbance, we show that the fixed *LWS* and *RHI* alleles adapt populations to different light environments. The adaptive evolution of the visual system coincides with the evolution in male conspicuous breeding coloration. Our results demonstrate that the male coloration evolving as a consequence of adaptation of visual sensitivities, leading to reproductive isolation of populations.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2010年度	1,700,000	510,000	2,210,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,500,000	1,050,000	4,550,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生物多様性・分類

キーワード：種分化、種形成、適応、光受容体、生殖的隔離

### 1. 研究開始当初の背景

現在地球上には、150万種にも及ぶ生物が陸上、空、海洋、河川、湖沼、地中など様々な環境で繁栄している。生物は環境に適応して非常に多様化した形態や生態を獲得しており、このような多様性は生物進化の過程で獲得されてきたと考えられている。

これまで生物多様性は種分化(1つの種が生殖的隔離と生態的適応を伴い2つ以上の種に分化する現象)により生み出され獲得されると考えられてきた。種分化の重要性は多くの研究者に古くから認識されているが、化石を含めた形態や生態学的な研究からでは推定が多くなり、推定部分を数理モデルにより計算する研究ばかりが発展してきた。そして分子生物学が発展してきた現在では、研究室で作られたショウジョウバエの異種間雑種が不稔になり生殖的隔離を起こす可能性のある遺伝子などは発見されるようになった。しかし、研究室での実験動物を用いた研究では野生の状態でのどのように種分化が起きてきたかを明らかにすることはできない。またトゲウオやビーチマウスの野生集団を用いた研究で適応に関係してきた遺伝子も明らかにされてきた。しかし適応は種分化に必要な生殖的隔離を必ずしも引き起こさないため種分化の研究にはつながっていない。このように種の分化の実際を分子レベルで明らかにすることが達成されていなかった、その最も大きな理由は研究を行う方法が開発されていないためであった。私は以下のようにその方法の開発から研究を進めてきた。

私はこれまでの研究でアフリカのヴィクトリア湖産シクリッドが種分化の分子レベルでの研究に最適な生物であることを示し、

実際にその分子メカニズムを明らかにしてきた。シクリッドはアフリカの湖で短期間に種分化を起こし形態的生態的多様性を獲得してきたことで有名な生物ある。アフリカの湖の中でも特にヴィクトリア湖は、その成立年代が14,000年程前であると明らかにされており、この湖に生息する約500種の固有のシクリッドは爆発的な種分化を起こしてきたことが報告されている。私はこのヴィクトリア湖シクリッドの遺伝的背景を調べ、ヴィクトリア湖のシクリッドでは中立的な変異が種内ばかりでなく種間でも固定されていないことを明らかにした。それはつまり種特異的な変異があった場合、その変異は機能的に種の分化に関与してきた可能性が高いことを意味している。このためシクリッドは関連研究の中でも最も種分化の研究に適している、種分化研究を行うことのできる唯一の生物の系である。次に私は種特異的な変異を見出すことにより、種分化に関与した遺伝子を単離することを試みた。そして視物質のタンパク成分のオプシン遺伝子群の中で、長波長領域に吸収を持つ*LWS*遺伝子が種の分化に関与したことを突き止めた。

次に私は*LWS*遺伝子を用い種分化の分子レベルのメカニズムを明らかにすることを試みた。シクリッドはメスの視覚がオスの婚姻色を認識することにより生殖的隔離が起こり種分化することが知られている。この研究の結果、種分化の際に始めに視覚(光受容体)が生息環境に適応し、次いでオスの婚姻色が適応した光受容体に最も感度よく反応する色に進化し、適応した光受容体とそれに対応した婚姻色により性選択が強くなり生殖的隔離が起こることを明らかにした。つまりシ

クリッドの種分化のメカニズムは、繁殖の際の情報手段（光）を受容する感覚器（光受容体）が生息環境に適応し種分化を引き起こしたことを示している。私はこの種分化のメカニズムを「感覚器の適応により引き起こされる種分化」として提唱した。

多くのシクリッドは婚姻色を持ち、これを配偶者へのシグナルにしていることが知られるため、「感覚器の適応により引き起こされる種分化」は、多くのシクリッドの種で共通の種分化の機構であることが予想される。しかし、このメカニズムはこれまでまだ4種のシクリッドでのみ実証されたただけであった。

## 2. 研究の目的

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て考えられてきた。そして多くの形態学的、生態学的研究、または理論やモデルによる研究が行われてきた。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。私は近年、ヴィクトリア湖産カワズメ科魚類（シクリッド）を用いて、種の分化は視覚の適応によって引き起こされるということを分子レベルで初めて明らかにした。しかし、このことが多くのシクリッドの種で共通の現象であることまでは示すに至っていない。本研究では視覚の適応が引き起こす種分化が多くのシクリッドの種で起こってきた共通の現象であり、生物多様性獲得の最も重要な要因となっていることを分子レベルで明らかにすることを目的としている。

## 3. 研究の方法

始めにヴィクトリア湖内のほぼすべての環境に生息する様々な種を用いて、それぞれ

の種が生息光環境に光受容体を適応させていることを明らかにすることを試みた。サンプルは一つの採集地点から多種が多数個体採集されているものを用い、同所的な種の採集地点については、より物理的な障害が少なく同所的であると考えられる砂泥底を選択した。光受容体はタンパク質成分のオプシンと発色団であるレチナールから構成されている。シクリッドでは8種類のオプシン遺伝子が知られており、そのうち4種類を発現して光受容体を光環境に適応させていることが知られている。そこで始めにこれらのオプシン遺伝子の中で、どのオプシンを発現しているのかを RT-PCR により明らかにした。これによりヴィクトリア湖の種がどのオプシン遺伝子を視覚に用いているか明らかにできた。オプシン遺伝子の配列の解析では様々な環境に生息する多数の種から、用いていることが明らかとなったオプシン遺伝子の配列を決定した。次に種特異的なオプシン遺伝子配列が、種分化の際に選択圧を受けてきたかを解析した。選択圧解析を行うため、オプシン遺伝子の周辺領域の配列を決定した。この周辺領域の配列を各集団からそれぞれ 10 個体程度決定し集団遺伝学的解析を行い、選択を受けた領域を特定した。次に選択圧を受け適応的に進化したオプシンが実際に適応的であるか機能を調べた。機能を調べるために、その遺伝子を培養細胞中で発現させた後にレチナールを取り込ませて視物質を再生させる。視物質の吸収波長を測定することにより種特異的な配列がどのような機能的違いを生じさせるか明らかにできた。また機能とそれぞれの種が生息する環境に存在する光スペクトルを解析することにより、オプシンの適応を明らかにした。

次いで光環境に適応した光受容体が感度よく受容できる色に婚姻色が進化したこと

を明らかにすることを試みた。オスの婚姻色が反射する光の成分は、生息する光環境においてメスの光受容体に最も高感度で検出されるように進化してきていると考えられている。そのためオスの婚姻色の反射スペクトルの解析を行った。しかし、この方法がヴィクトリア湖のシクリッドでは困難であったため、現地で採集時に撮られた写真を用いて婚姻色の解析を行った。そして解析した婚姻色、それぞれの種のオプシンより再構築した吸収波長スペクトル、それぞれの種が生息する光環境スペクトルを解析することにより、光受容体の適応により引き起こされる生殖的隔離を視覚関連遺伝子より示し、種分化を分子レベルで明らかにすることを試みた。

#### 4. 研究成果

始めにヴィクトリア湖内の様々な深さに生息する様々な種を用いて、それぞれの種が生息光環境に光受容体を適応させていることを明らかにすることを試みた。これらの種の中で生体を研究に用いることのできる種で発現しているオプシン遺伝子を調べたところ、短波長側から SWS2A, RH2A $\alpha$ , RH2A $\beta$ , LWS の色覚のオプシンと、薄明視に用いる RH1 を用いていることが明らかになった。次にこれらのオプシンの配列を多種多個体から決定したところ、LWS と RH1 が種特異的に分化していることが明らかになった。また、LWS 遺伝子上流と下流の配列を決定し、集団遺伝学的に解析したところ、これらの分化が自然選択により起こったことが明らかになった。次に分化したオプシンの機能を調べるために視物質の再構築を行った。淡水魚は A1 だけでなく A2 レチナールも発色団に用いることが知られており、これを用いて LWS 視物質の吸収波長の測定を行った。その結果、LWS の光受容体の最大吸収波長は A1 で 535-559 nm、A2 で 568-611 nm の範囲で異なった最大

吸収波長を持つことが明らかになり、それぞれの種が LWS 視物質の機能を多様化させてきたことが明らかになった。また、薄明視で働く光受容体、RH1 についても同様に A1, A2 レチナールを用いた光受容体の構築と吸収波長の測定を行った。その結果、深い生息水深の種から浅い生息水深の種になるにつれて、RH1 のアシルが遷移し最大吸収波長は長波長側から短波長側にシフトする (A1: 515-502 nm, A2: 539-522 nm) ことが明らかになった。これらのことからヴィクトリア湖の種は透明度や深さによって変化する光環境に LWS, RH1 のアシルを適応させ進化してきたことが示唆された。

次にこれら視物質の吸収波長の違いが生息光環境に適応的であるか解析を行った。始めにこれまでヴィクトリア湖の様々な透明度、深さで測定を行った水中の環境光スペクトルの解析を行った。その結果、透明度により光の減衰率が透明度ごとに、またそれぞれの波長ごとに異なることが明らかになった。この波長ごとに異なった光の減衰率が異なった透明度異なった深さで、そこにだけ存在する環境光を作り出し、水中の多様な光環境を生み出している明らかになった。次にそれぞれの深さと透明度の環境光に生息する種が、視覚をその環境光に適応させているか解析を行った。解析は本研究で明らかになったすべての LWS 視物質の吸収波長を用い、それぞれの環境光をどの種の視物質が一番効率よく吸収できるかを算出して行った。その結果、それぞれの種がもつ LWS 視物質はその種が生息する光環境で最も効率よく光を吸収することができることが明らかになった。つまり、それぞれの種が限られた光の成分が存在する環境で効率よく光を吸収できるように視覚を適応させてきたことが明らかになった。最後にそれぞ

れの種のオスが呈する婚姻色が生息する環境光で目立つか、つまり環境光を効率よく反射し、かつ適応した視覚に効率よく吸収される光を反射しているかを解析した。解析は婚姻色を16の部位に分け、その色を主波長に変換して波長の分布を求め、その分布と視覚により吸収される環境光の分布の重なりを算出することにより行った。その結果、それぞれの種の婚姻色はその種の視覚に吸収される環境光と最も重なりが大きく、同種に最も目立つことが明らかになった。これらの結果から、視覚の適応が引き起こす種分化がヴィクトリア湖のシクリッドで共通に起こってきた種分化の機構であることが明らかになった。

#### 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2件)

1. Nagai H., Terai Y. (共同筆頭著者), Sugawara T., Imai H., Nishihara H., Hori M., Okada N.

Reverse evolution in *RHI* for adaptation of cichlids to water depth in Lake Tanganyika.

*Molecular Biology and Evolution* in press. (2011) 査読あり

2. Maeda K., Takeda M., Kamiya K., Aibara M., Mzighani S. I., Nishida M., Mizoiri S., Sato T., Terai Y., Okada N., Tachida H. Population structure of two closely related pelagic cichlids in Lake Victoria, *Haplochromis pyrrhocephalus* and *H. laparogramma*. *Gene* 441, 67-73. (2009) 査読あり

[学会発表] (計5件)

1. 寺井洋平、宮城竜太郎、溝入真治、相原

光人、Semvua I. Mzighani、菅原亨、今井啓雄、岡田典弘

シクリッドの視覚の適応的な多様化と種分化

日本動物学会

2010年9月24日

東京大学(東京)

2. 寺井洋平、宮城竜太郎、溝入真治、相原光人、Semvua I. Mzighani、沖津貴志、和田昭盛、菅原亨、今井啓雄、岡田典弘  
生息環境での光の受容効率からみたシクリッドのオプシンの適応と種分化

日本進化学会

2010年8月4日

東京工業大学(東京)

3. 寺井洋平、宮城竜太郎、溝入真治、相原光人、Semvua I. Mzighani、菅原亨、今井啓雄、岡田典弘  
光環境への視覚適応が引き起こすシクリッドの種分化

種生物学会

2009年12月13日

八王子セミナーハウス(八王子)

4. 寺井洋平、宮城竜太郎、溝入真治、相原光人、Semvua I. Mzighani、菅原亨、今井啓雄、岡田典弘  
水深による光環境の変化への視覚の適応と婚姻色の進化と種の分化

日本魚類学会

2009年10月10日

東京海洋大学(品川)

5. 寺井洋平、宮城竜太郎、溝入真治、相原光人、Semvua I. Mzighani、菅原亨、今井啓雄、岡田典弘、

水深による光環境の変化への視覚の適応と  
婚姻色の進化と種の分化

日本進化学会

2009年9月3日

北海道大学（札幌）

〔図書〕（計4件）

1. 寺井洋平、岡田典弘

共立出版

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」

2011年出版予定

2. 寺井洋平、岡田典弘

文一総合出版

環境が生み出す新しい種：光環境への適応が  
もたらすシクリッドの種分化

種生物学会単行本「生き物の眼をとおして覗く世界」

2011年出版予定

3. 寺井洋平

共立出版

進化学事典

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」

2011年出版予定

4. Terai, Y., Okada, N.

Springer Japan

Speciation by sensory drive in cichlid  
fishes in “From genes to animal behavior:  
social structures, personalities,  
communication by color” (2010)

pp. 311-328

6. 研究組織

(1) 研究代表者

寺井 洋平 (TERAI YOHEY)

東京工業大学・大学院生命理工学研究科・

特任助教

研究者番号：30432016