

氏 名 清古 貴

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2282 号

学位授与の日付 2021年9月 28日

学位授与の要件 先導科学研究科 生命共生体進化学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Visual adaptation to the aquatic environment in sea snakes

論文審査委員 主 査 木下 充代

生命共生体進化学専攻 准教授

寺井 洋平

生命共生体進化学専攻 助教

颯田 葉子

生命共生体進化学専攻 教授

河村 正二

東京大学 大学院新領域創成科学研究科 教授

(様式3)

博士論文の要旨

氏 名 清古 貴

論文題目 Visual adaptation to the aquatic environment in sea snakes

要旨

Evolutionary transitions from terrestrial to aquatic life history cause drastic changes in sensory systems of amniotes (namely mammals, reptiles, and birds). Indeed, the drastic changes in vision have been reported in many aquatic amniotes, convergently (e.g. lost opsin gene and shifted absorbance spectra between deep divers in cetaceans and pinnipeds). Among amniotes, snakes and mammals share the background about two distinctive features: possessed same number of opsin genes and the presence of fully marine species. Recently, polymorphism in the opsin genes of the full-aquatic sea snakes have been reported. However, those of the amphibious sea snakes have not been examined in detail. Compared with all other aquatic species among the amniotes, only sea snakes have closely related species that are amphibious lifestyle. A comprehensive understanding of vision among sea snakes including amphibious and fully aquatic species is very important for study about adaptation process to the fully aquatic in amniotes.

Here, I investigated opsin genes and visual pigments of sea snakes and terrestrial relatives. I determined the sequences of *SWS1*, *LWS*, and *RH1* genes from one terrestrial, three amphibious and four fully-aquatic elapids. Amino acid replacements at four and one spectra-tuning positions were found in *LWS* and *RH1*, respectively. I measured or predicted absorption of *LWS* and *RH1* pigments with A1-derived retinal. During their evolution, blue shifts of *LWS* pigments had occurred stepwise in amphibious sea snakes and convergently in both amphibious and fully-aquatic species. Considering the ecological characteristics of sea snakes, blue shifted *LWS* pigments may have adapted to deep water or open water environments dominated by blue light.

The evolution of opsins differs between marine mammals (cetaceans and pinnipeds) and sea snakes in two fundamental ways: 1) pseudogenization of opsins in marine mammals; and 2) large blue shifts of LWS pigments in sea snakes, in spite of the great difference in depth of habitat. It may be possible to explain these two differences at the level of photoreceptor cell composition given that cone and rod cells both exist in mammals whereas only cone cells exist in fully-aquatic sea snakes. I hypothesize that the differences in photoreceptor cell compositions may have differentially affected the evolution of opsins in divergent amniote lineages.

博士論文審査結果

Name in Full
氏名 清古 貴

Title
論文題目 Visual adaptation to the aquatic environment in sea snakes

陸生から海洋性への進化を遂げた生物は、生息環境の違いから形態や感覚系が海洋環境に適応した性質を持つように進化したことが報告されている。このような研究はクジラやアザラシなどの海棲哺乳類で行われてきたが、同じ有羊膜類で進化的に最近海棲適応を遂げたウミヘビ類においては研究がなかった。有羊膜類における感覚系の海棲適応とその進化過程の理解を深める上で、海棲適応が進化的に比較的短い時間で起きた生物ではその進化の道筋を辿りやすいと考えられる。そこで出願者はウミヘビ（爬虫類有隣目）の視覚系の進化に注目して感覚系の海棲適応とその進化過程についての研究を行った。

博士論文は、序論・方法・結果・議論からなっており、以下の内容から構成されている。序論では、ウミヘビ類や海棲哺乳類などの海棲有羊膜類の形態的特徴と環境適応及び進化、および視覚生理学的な知見、視覚系の光環境適応を中心に述べている。用いた実験および解析の手法は、分子生物学・進化系統解析・オプシントタンパク質の産生と視物質の再合成の生化学的な実験とデジタルカメラを用いた光環境測定である。ヘビ類は光受容体のタンパク質成分であるオプシン遺伝子を3つ持っており、それらは薄明視を担う

RH1、短波長と長波長の光を吸収する *SWS1*、*LWS* である。出願者は、ウミヘビの近縁種で陸棲種1種、完全海棲と両棲のウミヘビの系統からそれぞれ4種を対象に、上述した3つのオプシン遺伝子の全配列を決定した。配列の解析から、*RH1* に1つ、*LWS* に5つの吸収波長の変化に関わるアミノ酸置換が存在することを見出した。これらの中には、今まで報告のなかった新たなアミノ酸置換が2種類含まれていた。また、これら5箇所のアミノ酸置換のうち4箇所には、正の選択が働いてきたことを進化解析から明らかにし、アミノ酸置換から *RH1* および *LWS* の吸収波長の変化を推測した。これらのことから、ウミヘビは海棲適応に伴う光環境への適応の結果として、視物質が吸収する波長域を進化させてきたことが予想された。実際に視物質の吸収波長に変化があるかを明らかにするため、強制発現したオプシントタンパク質を発色団（レチノール）と結合させて視物質を再合成し、その吸収波長を測定した。*RH1* 視物質では完全海棲と両棲の種で吸収波長の違いが見られ、配列解析の結果からの予測と一致した。また、*LWS* 視物質は1種でしか測定は成功しなかったが、マウスの *RH1* に突然変異を導入して、特定の変異の吸収波長への影響を測定するなどにより、ウミヘビの *LWS* 視物質吸収波長も予測した。さらに、胃内容物の魚種の生息水深からウミヘビの捕食水深の予測も行った。その結果、深く潜水する種と沖合性の種では *LWS* 視物質の吸収極大が短波長側へ大きく変化していた。これらは深い水深と沖合いにおける光環境では、青が主な光の成分となっていることが予測され、実際に沖縄の海での環境中の光成分の分析を行った。その結果、予測どおり深い水深で

は、青が主な光の成分となっており、LWSの吸収極大が短波長側へ大きく変化したのは、このような環境への適応の結果であると考えられた。

本博士論文は、明確な目的と精緻な実験デザインによって海洋性動物の光環境適応を具体的に示し、陸棲から海棲への進化の理解を深める重要な知見となる。博士論文は英語で書かれており一部が国際誌に掲載されていることから出願者は十分な英語能力を持つと判断した。以上により、審査委員会は全員一致で、本博士論文が博士（理学）の授与に十分値するものと判断した。