

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：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23370043

研究課題名(和文)シクリッドの飼育個体群と野生個体群を用いたオス色彩二型維持機構の解明

研究課題名(英文)Resolution of a mechanism that maintains male color dimorphism using rearing and wild populations of a cichlid fish

研究代表者

高橋 鉄美(Takahashi, Tetsumi)

京都大学・理学(系)研究科(研究院)・研究員

研究者番号：70432359

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,000,000円、(間接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：集団内多型の維持機構を解明することは、遺伝的多様性の維持と直結するため、進化生物学的・生理学的に重要な課題である。私は、シクリッド魚類のあるグループに見られる集団内オス色彩二型を例に、その維持機構を解明しようとしている。

本研究課題では、飼育個体群を用いた連鎖解析と野生個体群を用いた関連分析を行い、二型を支配する遺伝子が組み換えの制限された狭いゲノム領域に存在することを明らかにした。

しかし、二型の維持機構を解明するには至らなかった。当初、異類交配によって維持されるという仮説を設定していたが、それを支持する結果が得られなかった。このため新たな仮説を提唱し、今後の研究に筋道をつけた。

研究成果の概要(英文)：To resolve a mechanism that maintains intra-population polymorphism is directly linked to maintenance of genetic diversity, and is important in evolutionary biology and physiology. I have been studying the mechanism for maintaining polymorphism using a group of cichlid fish that exhibit male color dimorphism.

In this study, I conducted linkage-analysis using a rearing population and association study using a wild population, and found that the gene responsible for the dimorphism is located on a genome region that experiences reduced recombination.

I failed to resolve the ecological mechanism for maintaining the dimorphism. I had a hypothesis that the dimorphism was maintained by disassortative mating, but I didn't find any positive evidence for this hypothesis. Instead, I proposed a new hypothesis, it will be tested in the future.

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：集団内色彩多型 多型維持機構 生態遺伝 遺伝子探索 国際情報交換 ザンビア共和国

1. 研究開始当初の背景

アフリカ大地溝帯のタンガニカ湖には約 250 種ものシクリッドが生息し、ほとんどが固有種であることから、湖内で爆発的に種分化したと考えられる。これらは、種によって形態や生態が極めて多様であることから、生物多様性の進化およびその維持機構を説明するモデルとして、世界的に注目されている。この多様性を解明する研究は、これまで種間から集団間のレベルに注目して行われて来た。いっぽう、いくつかの種では、集団内の個体間に明瞭な多型が見られる。タンガニカ湖シクリッドの多様性を包括的にかいめいするには、この集団内多型について調査することも重要である。

タンガニカ湖に固有な *Cyprichromis* 属は、岩礁の湖底から 2~3 メートル離れた水中に、数千匹の群れを作る遊泳性のプランクトン食者である。この属に含まれる 5 種のうち 3 種では、群れ内のオスに明瞭な色彩二型が見られ、ほぼ 1:1 の割合で混ざっている。これらは繁殖期に同じ場所で、ときに隣り合って縄張りをつくり、地味で色彩多型のないメスが訪問して産卵する。卵保護は、メスが口の中で行う。

研究開始前の比較形態学的・分子系統学的研究によると、オス色彩二型を示す 3 種は、単系統群を形成することが知られている (Takahashi 2004 *Ichthyological Research* 51:1-4; Brandstatter et al. 2005 *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:384-391)。このことは、オス色彩二型が単一起源で、種分化を経ても維持されてきたことを示している。しかし、その維持機構については、全く分かっていない。

研究開始までに行った *C. leptosoma* を用いた予備的な繁殖実験で、オスが全て黄尾型になる飼育家系のメス (黄尾型の遺伝子を持つメス) と青尾型のオスを交配したところ、F1 世代のオスの全てが青尾型になった。また、F1 同士を掛け合わせて得た F2 世代のオスでは、青尾型と黄尾型の両方が出現した (この予備実験では稚魚の死亡率が高く、色彩型の正確な割合は不明だった)。F1 世代と F2 世代で中間的な色彩が出現しなかったことから、*Cyprichromis* オスの色彩型はメンデル遺伝に従い、青尾型が優性である可能性が考えられる。また、アフリカ古代湖のシクリッドの多くでは、*Cyprichromis* と同様、オスの色彩が派手でメスが地味である。このような種では、特定のオスの色彩に対するメスの好みが強くと、それが少数の遺伝子によって決まっていることが知られている (Haesler and Seehausen 2005 *Proceedings of the Royal Society B* 272:237-245 など)。オスのみに色彩二型が見られ、オス色彩型の間には生息場所や繁殖戦略の違いが見られないことなどを考え合わせ、この研究課題では、*Cyprichromis* のオス色彩二型の維持に異類交配 (異型交配ともいう、disassortative

mating) が関与しているとの仮説を立てた。

2. 研究の目的

本研究は、*Cyprichromis* の色彩二型を支配する遺伝子を探索 (飼育家系を用いた連鎖解析、野生集団を用いた関連分析) し、また二型の維持機構として異類交配が関与しているとの仮説を検証するために行った。

3. 研究の方法

色彩二型の遺伝的基盤を調べるため、F2 世代を作成し、連鎖解析を行った。さらに、連鎖解析で推定した責任遺伝子の存在する領域をさらに狭めるため、野生個体群を用いた関連解析を行った。

二型維持機構の解明に関しては、異類交配が関係しているとの仮説を検証するため、二型遺伝子のアリルの分布、および水槽を用いたメスの配偶者選択実験を行った。

4. 研究成果

連鎖解析および関連分析により、色彩二型の責任遺伝子が 1 遺伝子座 2 アリルのメンデル遺伝に従うこと、またその遺伝子が 160 kbp 程度の組み換えが制限された領域に存在することが明らかとなった。この成果は、同様の研究と比較すると、とても精度の高いものである。精度の高い解析が可能となったのは、本研究が開始される直前にソフトウェア stacks がリリースされたことが大きく関係している。このソフトウェアを用いると、次世代シーケンサーから出力された restriction site associated DNA sequence (RAD-seq) のデータを比較的簡単に解析することができる。このため、RAD-seq を行って大量の SNPs マーカーを作成し、同時に遺伝子型の推定をすることが可能となった。これによって密度の高いマーカーを用いることができ、遺伝子探索の精度を飛躍的に高めることができた。

また、得られた結果を NCBI に登録されている *Oreochromis niloticus* のゲノム配列と比較し、責任遺伝子が存在することが分かった 160 kbp 程度の領域に 9 つの遺伝子が存在することが分かった。これらの候補遺伝子から色彩二型の責任遺伝子を絞り込むことは、今後の課題である。

いっぽう本研究課題では、二型の維持機構を解明するには至らなかった。もし異類交配が行われていれば、色彩二型遺伝子がハーディーワインベルグ平衡から逸脱することが予想される。しかし、実際には逸脱していなかった。また、配偶者選択実験においても、異類交配を支持する結果は得られなかった。

そこで本研究では、その代わりとして新たな仮説を提唱し、コンピューターシミュレーションで二型が維持されることを示した。この仮説は「二型」ということに注目したものである。なお、この仮説はまだ未発表である。発表するには、更なる検証が必要である。

本研究は、タンガニカ湖シクリッドの多様性を解明する一環で行っている。そのような観点から、*Cyprichromis* の多型維持機構の解明以外の研究も並行して行った。

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 8 件)

Takahashi T, Koblmüller S (2011) The adaptive radiation of cichlid fish in Lake Tanganyika: a morphological perspective. *International Journal of Evolutionary Biology* 2011:620754. doi:10.4061/2011/620754

Takahashi T, Hori M (2012) Genetic and morphological evidence implies existence of two sympatric species in *Cyathopharynx furcifer* (Teleostei, Cichlidae) from Lake Tanganyika. *International Journal of Evolutionary Biology* 2012:980879. doi:10.1155/2012/980879

Takahashi T, Ochi H, Kohda M, Hori M (2012) Invisible pair bonds detected by molecular analyses. *Biology Letters* 8:355-357. doi:10.1098/rsbl.2011.1006

Takahashi T, Ota K, Kohda M, Hori M (2012) Some evidence for different ecological pressures that constrain male and female body size. *Hydrobiologia* 684:35-44. doi:10.1007/s10750-011-0961-4

Takahashi T, Sota T, Hori M (2013) Genetic basis of male colour dimorphism in a Lake Tanganyika cichlid fish. *Molecular Ecology* 22:3049-3060. doi:10.1111/mec.12120

Winkelmann K, Genner MJ, Takahashi T, Rüber L (2014) Competition-driven speciation in cichlid fish. *Nature Communications* 5:3412. doi:10.1038/ncomms4412

Takahashi T (2014) Greenwoodchromini Takahashi from Lake Tanganyika is a junior synonym of *Limnochromini* Poll (Perciformes: Cichlidae). *Journal of Fish Biology* 84:929-936. doi:10.1111/jfb.12309

Takahashi T, Koblmüller S (2014) A new species of *Petrochromis* (Perciformes: Cichlidae) from Lake Tanganyika. *Ichthyological Research* online first. doi:10.1007/s10228-014-0396-9

[学会発表](計 6 件)

Takahashi T (July, 2011) Evolution of small body size and sexual size dimorphism in a shell-brooding cichlid fish. The 5th International Symposium of the Biodiversity and Evolution Global COE Program, Clock Tower Centennial Hall, Kyoto University (Kyoto).

高橋鉄美 (2011 年 10 月) 夫婦は似てる? 似てない? ある一夫一妻魚のはなし. 第 27 回個体群生態学会大会企画シンポジウム「形態測定学と生態学の融合: 生物進化を考えるインターフェース」, 岡山大学(岡山市).

高橋鉄美 (2012 年 3 月) シクリッドにおける形態の雌雄差. 日本生態学会第 59 回大会自由集会「道具としての『形態測定学』: 量的 phenotyping の活用法」, 龍谷大学(大津市).

高橋鉄美 (2012 年 9 月) 熱帯域の古代湖におけるシクリッド類の進化. 2012 年度日本魚類学会年会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の起源, 適応放散と種分化」, 水産大学校(下関市).

高橋鉄美 (2013 年 3 月) シクリッドの貝住み適応と種分化. 日本生態学会第 60 回大会自由集会「“種” に至る局所的応」, 静岡県コンベンションアーツセンター(静岡市).

高橋鉄美 (2013 年 9 月) シクリッド魚類における色彩の生態的・進化的役割. 第 84 回日本動物学会「第 9 回色彩細胞シンポジウム」, 岡山大学(岡山市).

[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

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高橋 鉄美 (京都大学研究員)

研究者番号 : 70432359

(2) 研究分担者

曾田 貞滋 (京都大学教授)

研究者番号 : 00192625

(3) 連携研究者

なし ()

研究者番号 :