

令和 5 年 6 月 28 日現在

機関番号：34316

研究種目：国際共同研究加速基金（国際共同研究強化(B））

研究期間：2018～2022

課題番号：18KK0208

研究課題名（和文）アフリカの二つの古代湖におけるシクリッド科魚類の摂食戦略の多様化と多種共存機構

研究課題名（英文）Diversification of feeding strategies and coexistence of cichlid fishes in African ancient lakes

研究代表者

丸山 敦（MARUYAMA, Atsushi）

龍谷大学・先端理工学部・教授

研究者番号：70368033

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,700,000円

研究成果の概要（和文）：群集レベルでは、種の食性と口部骨の左右性強度の関係についてデータ蓄積が進んだ一方、希少な食性の新発見にも恵まれた。現地調査制限下ながら、既存の群集動態データをEDM解析に供し、種間の因果関係を抽出した。生息場所選択性の知見更新も行えた。個体レベルでは、 μ CT撮影を活かした口部骨の左右差・個体差の抽出など、当手法の利点が整理できた。内部微細構造を反映した応力の分布、骨密度の推定など、新手法も取り込めた。飼育実験で判明した左右性の発達や要因について公表された。魚体3Dモデルの水中投影を活かした飼育実験に向けては、モデル作成と行動撮影に成功した一方、行動復元の段階では装置トラブルが未解決である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物多様性の把握は、生態系機能の保全に繋がる重要な学術的・社会的意義を伴う。とりわけ、本研究が μ CT撮影や3Dモデル解析で把握した構造の多様性は、バイオメカニクス的な機能の多様性そのものであると思われ、工学的な応用を示唆する。実際、当研究が進展する過程で、複数の機械工学者との交流が始まり、共同研究が脈動しつつある。一方で、群集レベルの研究で得られた知見は、環境変動下にある多様性ホットスポットにおける保全や監視に直接的に貢献するものである。

研究成果の概要（英文）：At the community level, we accumulated data on the relationship between the feeding habits of the species and the strength of laterality in the mouth bones, while we were blessed with new discoveries of rare feeding habits. Existing community dynamics data were subjected to EDM analysis and causal relationships among species were extracted. We also updated our knowledge of habitat selectivity using GIS approaches. At the individual level, advantages of micro-focus CT analysis, including the extraction of left-right and individual differences in the mouth bones, was summarized. Analysis of internal microstructure-based stress distribution and bone density were also incorporated. The development of laterality and factors revealed in breeding experiments were experimentally studied and published. As for underwater projection of fish 3D models in future experiments, model creation and behavior recording were successful, but equipment problems remain unresolved in replicating behaviors.

研究分野：魚類生態学

キーワード：シクリッド 摂食形態 左右性 マイクロフォーカスCT CCM 3Dモデル

1. 研究開始当初の背景

東アフリカのマラウイ湖とタンガニカ湖は、シクリッド科魚類の平行的な適応放散で注目される。これらの湖はそれぞれ約 200 万年前と 1000 万年前に大地溝帯に形成された古代湖で、形成後はそれぞれ固有な魚類群集を進化させてきた。シクリッド科魚類は、口内保育を行うために仔魚期の分散が乏しく、砂地で隔てられてパッチ状に分布する岩礁域に生息する種では、岩礁間の遺伝的な分化が促されやすい。水位変動によって岩礁域の局所群集の分断と統合が繰り返されることで、各湖で数百種からなる多様な種群に進化した。さらに、シクリッド科魚類は特に口部形態が可変的で、1つの科内でありながら種分化とともに多様化した口部形態とそれに対応した多様な摂餌行動がみられる。それによりニッチ(生態学的地位)が細分化されて種間競争が緩和され、他水系に比べ多種の共存が可能になると考えられている。しかし、「口部形態や摂餌戦略はどのように多様化しているか、その多様化はどのように生み出され、定着したか?」という進化・生態学的に重要な問いには依然として答えられていない。筆者らは、次の2問題について取り組むべく研究を開始した。

「摂餌戦略の種間差は、多種共存にどの程度の貢献をしているか?」群集生態学では、「生活要求の似た種は競争排除によって安定共存できない」とするニッチ理論が従来ほど絶対視されておらず、ニッチ分割の貢献度を量的に把握することが現在の課題である。アフリカ古代湖のシクリッド科魚類には藻食種が最も多く、藻食種間の競争は多様化した摂餌戦略によって緩和されている。筆者らがタンガニカ湖で藻食種のなわばり内と胃内容の藻類を分子解析したところ、よく似た口部形態と摂餌行動をもつ種の間でも、食べる藻類が異なっていた。さらに幾何学的形態計測法による魚体の解析では、一見類似した種の間にも、口部形態の多様化が見いだされた。一方、種間の過度なニッチ重複も度々指摘されており、マラウイ湖での筆者らの研究では、十分なニッチ分化の見られない2種は同種個体間のように互いに排斥し合い、一定の距離を置いて一様分布することが示された投稿中。そのため、ニッチ分化の貢献度を量的かつ2湖横断的に把握することが望まれる。この問いに答えるべく、2つの湖で、口部形態と摂餌行動の種間変異(ニッチ分割)と競争強度の関係を検証する。

「種内二型の成因: 左右性は摂餌戦略や食性によってどのように生じ、維持されているか?」口部形態や摂餌戦略に明確な種内多型がみられる一つの例が左右性である。他の魚のウロコをはぎ取って摂食するタンガニカ湖の *Perissodus microlepis* は、口部形態(下顎骨)に顕著な左右非対称性が見られ、口が左に開く個体と右に開く個体の二型がある²⁾。またその形態の利きに対応した方向から襲撃し、より効率的に獲物の鱗を剥ぎ取るという行動の利きがあり、種内多型のモデルとして注目されている。筆者らの研究で、左右性は魚類に広く見出され、特に魚食魚やエビ食魚など、逃げる相手を襲う捕食魚にはより明瞭な利きがあることが示された。また、この二型は遺伝的な基盤を持つことも明らかにした。適応放散によって生じ、類似した遺伝的背景を持ちながらも食性や摂餌戦略を多様化させているマラウイ湖産シクリッド魚類の特性を活かせば、左右性強度と摂餌戦略や食性との関係を、系統情報を考慮しつつ厳密に検証できる。これは、多様化の根本となる種内多型を生み出すダイナミズムを探る研究である。この問いに答えるべく、マラウイ湖で、口部形態や摂餌行動の左右性の強度を摂餌戦略や食性間で比較して検証する。

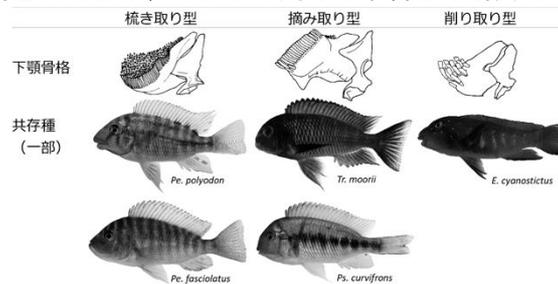


図1. タンガニカ湖に生息する藻食シクリッドの生態型と

下顎骨形態



図2. 鱗食魚の利きと捕食行動の対応関係

2. 研究の目的

目的は、アフリカのシクリッド魚類を対象に、『摂餌戦略の多様化』の実体と道筋を調べて種分化と多種共存への寄与を明らかにすることである。具体的には、「口部形態と摂餌行動の種間変異と競争強度の関係」を検証し、共存におけるニッチ分割の貢献度を量的に示す。「口部形態や摂餌行動の左右性の強弱と摂餌戦略や食性の関係」を示し、種内多型の強弱を決める法則性を求める。

なお、申請段階では3つの問題・目的を設定していたが、交付時の予算減額や海外研究者の動向を踏まえ、2つに絞り込んだことを付記する。

3. 研究の方法

タンガニイカ湖の鱗食魚 *Perissodus microlepis* について^{図2}、右利き 20 個体、左利き 20 個体の頭部のマイクロフォーカス CT 撮影を行った。撮影画像から、下顎の歯骨、角骨、前上顎骨、主上顎骨をセグメンテーションして、3D ランドマークを設置し、幾何学的形態計測法により、各骨について、左右間、利き - 非利き間で、形態の際を解析した^{図3}。

P. microlepis のマイクロ CT 撮影と Voxelcon によるミーゼス応力分析の結果、下顎中央に正面から負荷をかけるシミュレーションにおいて、応力分布に左右差が見られるかどうかを検討した。

左右性の進化を検討するため、タンガニイカ湖の南に位置するマラウィ湖のヒレ食性シクリッド *Genyochromis mento* の左右性を調べた。*G. mento* の下顎骨の左右差を計測し、捕食行動実験を行った。

タンガニイカ湖の鱗食魚、*Perissodus microlepis* について、彼らの持つどのような視覚的な特徴が被食者の警戒を引き起こすのかを調べるため、3次元コンピュータグラフィックスを用いて魚の姿形や行動を高い精度で再現した「バーチャルフィッシュ」の作成を進めた。特徴を相互に入れ替えて対照実験を行うことを目的として、*P. microlepis* 以外にも *P. straeleni* と *Cyphotilapia frontosa* の2種を候補に選んだ。手法の詳細は成果に併記する。

4. 研究成果

P. microlepis のマイクロ CT 撮影と幾何学的形態計測法による分析の結果、それぞれの骨について、利き側でどのように形態が発達しているのかが明らかとなった^{図4}。例えば角骨では、利きでは上方突起が背側へ伸長しており、前方突起から上方突起へと繋がる湾曲が強くなることわかった^{図4}。このように、左右性において、顎骨格のどの骨のどの部位がどのように発達しているかが明らかになりつつあり、今後はそれがどのような機能を生じさせているかを考察し、論文にまとめる予定である。

P. microlepis のマイクロ CT 撮影と Voxelcon によるミーゼス応力分析の結果、下顎中央に正面

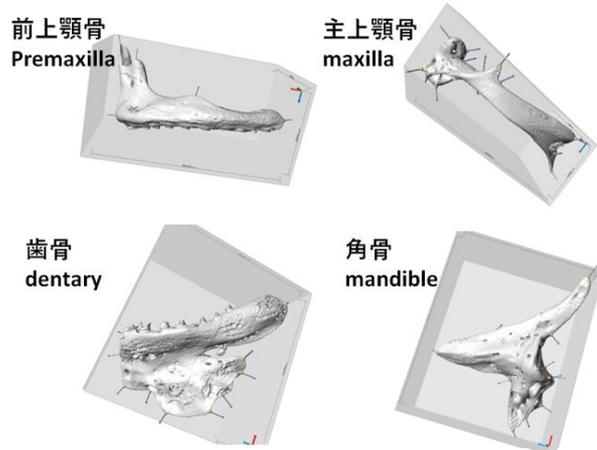


図3. タンガニイカ湖の鱗食魚 *Perissodus microlepis* の顎骨。骨上に打たれた点が幾何学的形態計測で使用されたランドマークを示す。

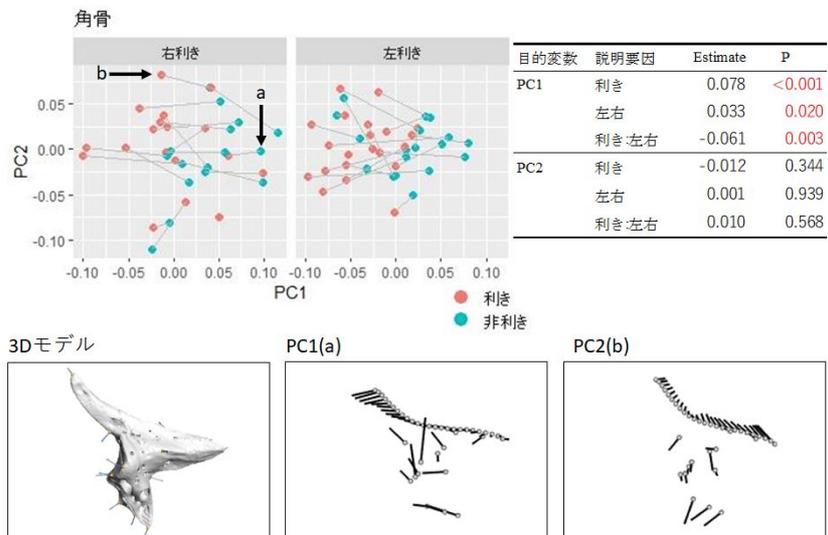


図4. タンガニイカ湖の鱗食魚 *Perissodus microlepis* の角骨について、幾何学的形態計測し形態解析した結果。左上:主成分分析の結果をプロットした散布図、右上:その PC1 と PC2 の値を、利き - 非利き間、左右間で GLMM を用いて解析した結果、下左:角骨の 3D モデル(骨は鏡像対称を作成して右側と一緒に解析)、下右:PC1 軸と PC2 軸が示す形態の変化。

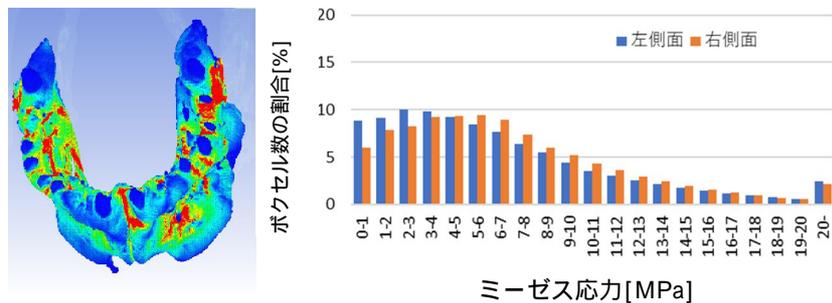


図5. タンガニイカ湖の鱗食魚 *Perissodus microlepis* の口部4骨における、ミーゼス応力の解析結果。左:応力の分布マップ、右:左右のミーゼス応力分布。

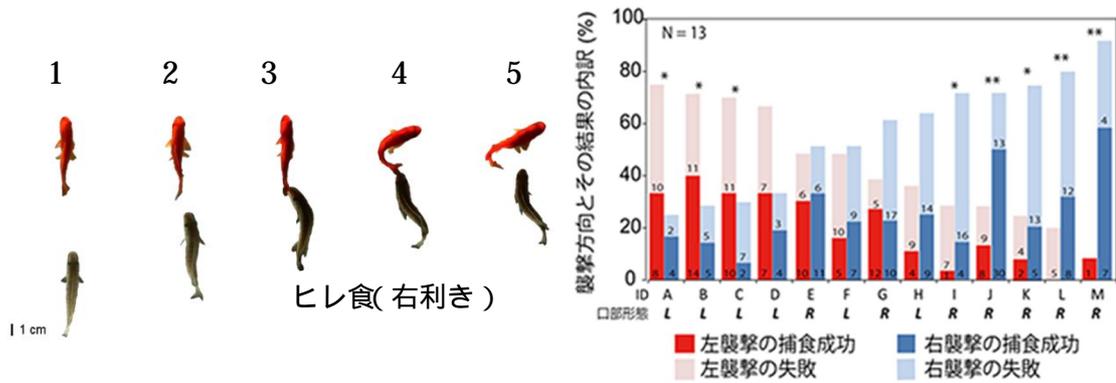


図6. *G. mento*(右利き)のヒレ食行動シーケンス(左)と各個体の襲撃方向の比率(右). 本種は1. 餌魚の背後からゆっくりと底面をつたって接近し, 2. 左右どちらかに回り込んでスピードをあげて近寄り, 3. 頭を傾けて尾びれにかみつき, 4. 胸を左右に屈曲させて, 5. ヒレを噛みちぎる. 左利きの場合, 主に左から襲撃する. 13 個体中 8 個体 (* の個体)で, 襲撃方向に明らかな好みがあり, その方向は下顎骨の左右差を対応があった. 左襲撃の割合を利き間で比較すると, 左利きはランダムよりも有意に左襲撃が多く, 右利きは有意に少なかった. すなわち, 左利きは主に獲物の左から, 右利きは右から襲っていた.

から負荷をかけるシミュレーションにおいて, 各個体の応力分布に左右差が見られることが確認された⁵. 左右差は, 利き側で大きい傾向が見られたが, 分析試料数の制限もあり, 統計学的な検証の結果は現在のところマージナルである. 同等の分析は, マラウイ湖産の藻類食シクリッドや, タンガニイカ湖産の鱗食シクリッドにも拡張されている.

左右性の進化を検討する一環として, マラウイ湖のヒレ食性シクリッド *Genyochromis mento* の左右性を調べた. *G. mento* の下顎骨の高さの違いを計測したところ, その頻度分布は左右対称の個体がほばいない二山型を示し, 個体群中に右利きと左利きがいることが分かった⁶. 左右の下顎骨の高さの違いは平均 3% で, *P. microlepis* の 8% よりも有意に小さかった. 次に *G. mento* の捕食行動を水槽内で 1 時間観察した. ヒレ食行動については, ハイスピードビデオカメラで撮影し, 詳細な運動を記載するとともに遊泳能力を定量化した. *G. mento* は餌魚の尾びれに頻りに噛みついて摂食し, 観察を行った半数以上の個体で襲撃方向に好みがあった (8/14 個体) が, 全個体両方向からの襲撃が見られた. また, この襲撃方向の偏りは開口方向と対応があった. 鱗食の *P. microlepis* では専ら餌魚の一方向から襲うことから, ヒレ食魚も形態・捕食行動に左右性をもつが, 鱗食魚ほど顕著化していないと考えられる (The Journal of Experimental Biology, 222: jeb191676, 2019).

食性と形態の関係を探索する過程で, 前例を知らない食性の発見という幸運にも恵まれた. シクリッド類は, アフリカと南米の淡水域に生息し, 様々な生態や形態を獲得することで爆発的種分化をとげた. その食性は実に多様で, 藻類食, プランクトン食, デトリタス食, 魚食, エビ食, 鱗食など, 厳密に細分化されている. 今回, 私たちはマラウイ湖に生息する *Docimodus evelynae* が *Labeo cylindricus* の追星を摂食するという奇妙な習性を発見した⁷. 体長 50 ~ 109mm の *D. evelynae* は, どのサイズクラスにおいても, 白い謎の物体が胃内容物の 30% 以上を占めていた. 形態計測や質量分析の結果, 白い謎の物体が *Labeo cylindricus* の追星である可能性が高いことが分かった. さらにカロリー計算の結果, 消化できれば魚食やエビ食と同等の熱量を獲得できると示唆された. 追星食はこれまでに他の魚種においても知られていない新規な食性でといえる.

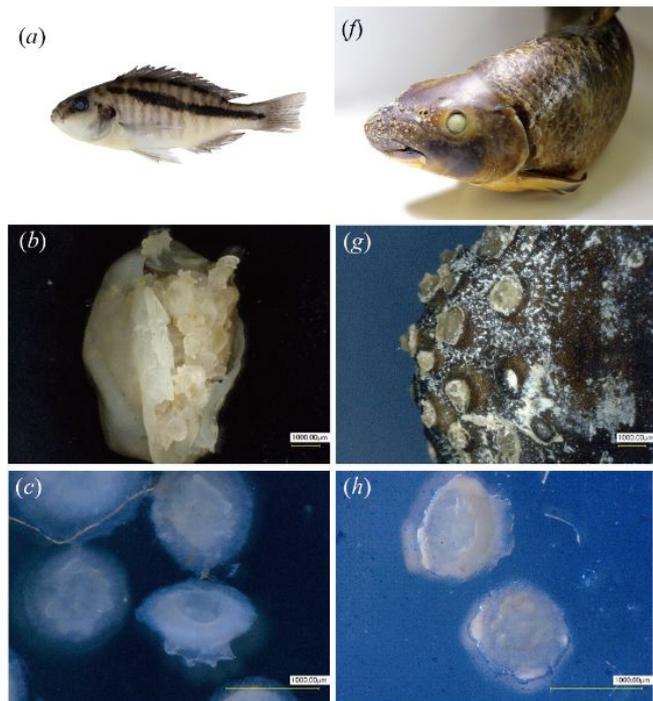


図7. 前例を聞かない食性の証拠写真, すなわち, 胃内容物分析対象の *Docimodus evelynae* 魚体(a)と胃内容物(b)および未知だった物体(c), およびその持主と推定された *Labeo cylindricus* 魚体(f)と追星(g, h).

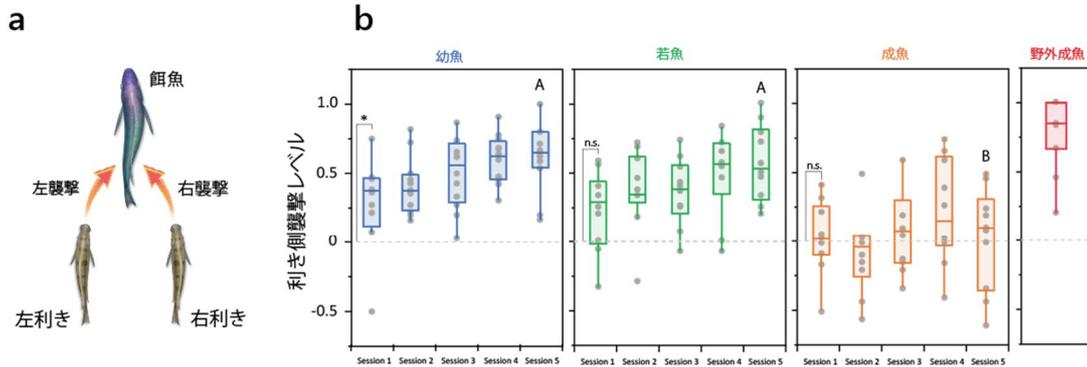


図8. 口部形態の利きと獲物に対する襲撃方向の関係。b. Session 1~5における利き側からの襲撃レベル。Session 1では、幼魚のみランダムに0よりも有意に高い値を示した。これは幼魚が襲撃方向に生得的な利きをもつことを意味する。幼魚と若魚は実験回数とともに利き側襲撃が増えたが、成魚ではそのような関係性が見られなかった。結果的に、Session5では成魚よりも幼魚は5.8倍、若魚は6.2倍も利き側から襲撃した。右端は野生成魚の値を示す(Takeuchi et al. 2012)。

タンガニカ湖の鱗食性シクリッド科鱗食魚 *Perissodus microlepis* を用いて、利きの獲得メカニズムの検証も行った。人工繁殖で得た鱗食魚の幼魚(生後4ヶ月)、若魚(生後8ヶ月)、成魚(生後12ヶ月)を用いて、行動実験を行った。その結果、本来鱗食を開始する幼魚期の鱗食経験によって襲撃方向と運動能力の右利き・左利きが獲得され、若魚期ではその学習能力が大幅に減少し、成魚期から始めた鱗食経験では利きが全く現れないことから、利きの獲得能力には感受性期(sensitive period)があることを実証した。また、若魚期では鱗食経験によって獲物への接近速度が増加する一方、幼魚や成魚ではその学習効果がみられないことから、異なる発達段階でそれぞれ別の捕食スキルが獲得されることも明らかにした(Scientific Reports. 12: 723, 2022)。

その他、鱗食魚の利きとその神経基盤に関する英著を分担執筆した(Lateral Asymmetry in Animals: Predator-Prey Interactions, Dynamics, and Evolution (Ecological Research Monographs), 2022)、また、利きの発達過程に関する総説をまとめた(Zoological Science. 40(2):160-167, 2023)。

「バーチャルフィッシュ」の適用に向けた取り組みにおいては、画像識別に特化し80種類の物体の特徴を検出できるニューラルネットワークYOLO v3を用いて、飼育水槽を撮影した画像から *P. microlepis* を検出できるニューラルネットワークを作成した。*P. microlepis* がキンギョを襲う26秒間の動画から122枚のフレームを抽出し、ソフトウェア上で *P. microlepis* とキンギョの位置をアノテーションした後、YOLO v3に追加学習させた。その結果、4か月間の成長や飼育環境の変化に対しても頑健に *P. microlepis* とキンギョを検出できるネットワークを作成することができた^{図9}。

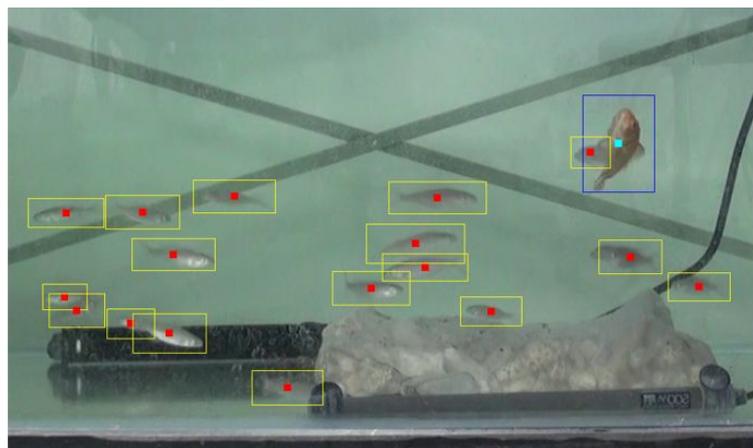


図9. ニューラルネットワークにより水槽内の *P. microlepis* とキンギョが検出される様子

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計14件（うち査読付論文 13件 / うち国際共著 3件 / うちオープンアクセス 1件）

| | |
|--|-------------------------|
| 1. 著者名 Takeuchi Y., Higuchi Y., Ikeya K., Tagami M., Oda Y. | 4. 巻 12 |
| 2. 論文標題 Experience-dependent learning of behavioral laterality in the scale-eating cichlid <i>Perissodus microlepis</i> occurs during the early developmental stage | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Scientific Reports | 6. 最初と最後の頁 723 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-021-04588-8 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Hata H., Ogasawara K., Yamashita N. | 4. 巻 - |
| 2. 論文標題 Population decline of an endangered unionid, <i>Pronodularia japonensis</i> , in streams is revealed by eDNA and conventional monitoring approaches | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Hydrobiologia | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10750-022-04852-6 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |
| 1. 著者名 Sogabe A., Murano C., Morii R., Ikeda H., Hata H. | 4. 巻 6 |
| 2. 論文標題 Complete mitochondrial genome of the Japanese field vole <i>Microtus montebelli</i> (Milne-Edwards, 1872) (Rodentia: Arvicolinae) | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Mitochondrial DNA Part B | 6. 最初と最後の頁 2717-2718 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/23802359.2021.1917315 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |
| 1. 著者名 畑 啓生、東垣 大祐、小笠原 康太、松本 浩司、山本 貴仁、村上 裕、中島 淳、井上 幹生 | 4. 巻 26 |
| 2. 論文標題 愛媛県の農業用土水路における絶滅危惧種マツカサガイ残存個体群 | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 保全生態学研究 | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18960/hozen.2111 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Sawada, H., Fujiwara, S., Tanaka, R., Yonekura, R., Maruyama, A. | 4. 巻 30 |
| 2. 論文標題 Turnover rates for muscle, mucus, and ovary tissues of ayu fish (<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>) in multiple stages determined through carbon and nitrogen stable isotope analyses | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Ecology of Freshwater Fish | 6. 最初と最後の頁 466-477 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/eff.12597 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|------------------------|
| 1. 著者名 Hori Michio, Kitamura Jyun-ichi, Maehata Masayoshi, Takahashi Satoshi, Yasugi Masaki | 4. 巻 38 |
| 2. 論文標題 Dynamics of Laterality in Relation to the Predator?Prey Interaction between the Piscivorous Chub "Hasu" and Its Prey "Ayu" in Lake Biwa | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Zoological Science | 6. 最初と最後の頁 in press |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2108/zs200155 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Hiroki Hata, Yohsuke Uemura, Kaito Ouchi | 4. 巻 66 |
| 2. 論文標題 Decline of unionid mussels enhances hybridisation of native and introduced bitterling fish species through competition for breeding substrate | 5. 発行年 2021年 |
| 3. 雑誌名 Freshwater Biology | 6. 最初と最後の頁 189-201 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/fwb.13629 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|---------------------|
| 1. 著者名 Hiroki Hata, Shota Takano, Hiroyuki Masuhara | 4. 巻 10 |
| 2. 論文標題 Herbivorous damselfishes expand their territories after causing white scars on <i>Porites</i> corals | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Scientific Reports | 6. 最初と最後の頁 16172 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-020-73232-8 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である) | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Sawada, H., Shigeta, K., Kawakami, M., Yuma, M., Maruyama, A. | 4. 巻 96 |
| 2. 論文標題 Isotope analysis reveals proportional change and site-selection variation of river- and lake-produced eggs of a landlocked migratory fish | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Fish Biology | 6. 最初と最後の頁 168-174 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jfb.14200 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|---------------------------|
| 1. 著者名 Tsuji Satsuki, Maruyama Atsushi, Miya Masaki, Ushio Masayuki, Sato Hirotohi, Minamoto Toshifumi, Yamanaka Hiroki | 4. 巻 20 |
| 2. 論文標題 Environmental DNA analysis shows high potential as a tool for estimating intraspecific genetic diversity in a wild fish population | 5. 発行年 2020年 |
| 3. 雑誌名 Molecular Ecology Resources | 6. 最初と最後の頁 1248 ~ 1258 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1755-0998.13165 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Kawakami, M., Zatha, R., Rusuwa, B., Maruyama, A. | 4. 巻 28 |
| 2. 論文標題 Degree of feeding niche overlap uniformizes the distribution of interspecific territories in a Malawian cichlid community | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Ecology of Freshwater Fish | 6. 最初と最後の頁 247-256 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/eff.12448 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 該当する |

| | |
|--|-----------------|
| 1. 著者名 八杉 公基 | 4. 巻 6月号 |
| 2. 論文標題 動物実験用の空中ディスプレイシステムの開発 | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 月刊OPTRONICS | 6. 最初と最後の頁 - |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

| | |
|---|-------------------------|
| 1. 著者名 Takeuchi, Y., Hata, H., Maruyama, A., Yamada, T., Nishikawa, T., Fukui, M., Zatha, R., Rusuwa, B., Oda, Y | 4. 巻 222 |
| 2. 論文標題 Specialized movement and laterality of fin-biting behaviour in <i>Genyochromis mento</i> in Lake Malawi | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Journal of Experimental Biology | 6. 最初と最後の頁 jeb191676 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.191676 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 該当する |

| | |
|--|-----------------------|
| 1. 著者名 Kawakami, M., Zatha, R., Rusuwa, B., Maruyama, A. | 4. 巻 28 |
| 2. 論文標題 Degree of feeding niche overlap uniformizes the distribution of interspecific territories in a Malawian cichlid community | 5. 発行年 2019年 |
| 3. 雑誌名 Ecology of Freshwater Fish | 6. 最初と最後の頁 247-256 |
| 掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/eff.12448 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 該当する |

〔学会発表〕 計15件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

| |
|--|
| 1. 発表者名 竹内勇一、樋口祐那、渡邊貴樹、小田洋一 |
| 2. 発表標題 鱗食魚 <i>Perissodus microlepis</i> の捕食行動に重要な利き眼 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第69回大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 丸林菜々子、八杉公墓、小田洋一、竹内勇一 |
| 2. 発表標題 摂食経験に応じて変化するタンガニイカ湖産鱗食魚の捕食行動と下顎骨形態 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第69回大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 樋口祐那、池谷幸樹、田上正隆、小田洋一、竹内勇一 |
| 2. 発表標題 鱗食魚における利きの成立過程と発達段階依存的な捕食スキルの獲得 |
| 3. 学会等名 日本動物学会第92回大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Mvula, A., Maruyama A. |
| 2. 発表標題 Exploring the use of micro-computed tomography (μ CT) as a tool for studying phenotypic variation in fish populations |
| 3. 学会等名 日本生態学会第69回大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 畑啓生, 山下尚希, 渡辺椋太 |
| 2. 発表標題 灌漑用水路を生息場所とする流水性イシガイ類マツカサガイの環境DNAを用いた保全 |
| 3. 学会等名 日本生態学会第69回大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 畑啓生、小笠原康太、山下尚希 |
| 2. 発表標題 環境DNAと従来のモニタリング手法で明らかになった絶滅危惧種のイシガイ科二枚貝個体群の縮小 |
| 3. 学会等名 環境DNA学会第4回大会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 谷口倫太郎, 山下尚希, 畑 啓生, 橋口 康之, 武山 智博 |
| 2. 発表標題 自然分布域におけるヤリタナゴとアブラボテの交雑 |
| 3. 学会等名 魚類学会第55回年会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 竹内勇一、小田洋一 |
| 2. 発表標題 鱗食性シクリッドにおける捕食行動の利き獲得に関わる学習と発達依存性 |
| 3. 学会等名 日本生態学会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---------------------------------|
| 1. 発表者名 竹内勇一、小田洋一 |
| 2. 発表標題 鱗食魚の利き獲得における発達依存的な効果 |
| 3. 学会等名 日本動物行動学会 |
| 4. 発表年 2020年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 竹内勇一、小田洋一 |
| 2. 発表標題 鱗食性シクリッドで見られる利き獲得の学習効果には臨界期がある |
| 3. 学会等名 日本生態学会 |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 竹内勇一, 畑啓生, 丸山敦, 山田拓人, 西川巧馬, 福井眞生子, Zatha Richard, Rusuwa Bosco, 小田洋一 |
| 2. 発表標題 マラウヰ湖産ヒレ食シクリッド科魚類の捕食行動の特殊性と左右性 |
| 3. 学会等名 日本神経科学会 |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 畑啓生 |
| 2. 発表標題 タンガニイカ湖における藻食魚類の機能形態にみられる多様化と局所適応 |
| 3. 学会等名 日本生態学会 第66回大会(神戸) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--------------------------------------|
| 1. 発表者名 竹内勇一, 石川麻乃, 小田洋一, 北野潤 |
| 2. 発表標題 鱗食魚における右脳/左脳に特有な発現を示す遺伝子群 |
| 3. 学会等名 日本生態学会 第66回大会(神戸) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 竹内勇一 |
| 2. 発表標題 右利き・左利きの発現メカニズム |
| 3. 学会等名 生命融合科学教育部シンポジウム「神経科学が解き明かす動物の行動：機能の変容と疾患」(富山) |
| 4. 発表年 2019年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 竹内勇一 |
| 2. 発表標題 鱗食性シクリッド科魚類の「利き」の発現に関わる後天的影響 |
| 3. 学会等名 北陸エビジェネティクス研究会（富山） |
| 4. 発表年 2018年 |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

| | 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|-------|---|--|----|
| 研究分担者 | 畑 啓生 (Hata Hiroki) (00510512) | 愛媛大学・理工学研究科(理学系)・准教授 (16301) | |
| 研究分担者 | 竹内 勇一 (Takeuchi Yuichi) (40508884) | 富山大学・学術研究部医学系・助教 (13201) | |
| 研究分担者 | Z I A D I F a b i e n n e (Ziadi Fabienne) (00787294) | 沖縄科学技術大学院大学・物理生物学ユニット・技術員 (38005) | |
| 研究分担者 | 八杉 公基 (Yasugi Masaki) (50722790) | 宇都宮大学・工学部・研究員 (12201) | |

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8 . 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

| 共同研究相手国 | 相手方研究機関 |
|---------|---------|
|---------|---------|