

機関番号：14301

研究種目：若手研究 (B)

研究期間：2008～2010

課題番号：20770065

研究課題名 (和文) シクリッドにおけるオス集団内色彩二型の維持機構の解明

研究課題名 (英文) Maintenance of male color dimorphism in a cichlid fish

研究代表者

高橋 鉄美 (TAKAHASHI TETSUMI)

京都大学・理学研究科・研究員 (グローバルCOE)

研究者番号：70432359

研究成果の概要 (和文) : *Cyprichromis* という魚のオスには、同じ集団の中に二つの色彩型が存在する。黄尾型と青尾型である。本研究は、この色彩二型が異型交配によって維持されるとする仮説の検証を目的とする。今回の研究課題では、オス色彩の遺伝的基盤を突き止めるための基礎を構築した。異型交配は進化的・生理学的に注目されている現象である。本研究は、当該分野の発展に貢献することが期待される。

研究成果の概要 (英文) : There are two colour morphs in males of *Cyprichromis* fish, namely, yellow-tail morph and blue-tail morph. The aim of my study is to test the hypothesis that this dimorphism persists through disassortative mating. In the present grant, I laid the groundwork for the search for genes responsible for the male colour. Disassortative mating has received attention in the fields of evolutionary biology and physiology. This study will contribute to the progress of the areas concerned.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2009年度	1,600,000	480,000	2,080,000
2010年度	500,000	150,000	650,000
年度			
年度			
総計	3,200,000	960,000	4160,000

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：生物多様性、進化、集団内多型、タンガニイカ湖、シクリッド、異型交配、色彩多型、エコゲノミクス

1. 研究開始当初の背景

アフリカ大地溝帯のタンガニイカ湖には、約250種ものシクリッド魚類(カスズメ科魚類)が生息する。これらの魚類はほとんどがこの湖に固有であることから、湖内で爆発的に種分化したと考えられる。またこれらは、種類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、多くの成果が挙げられてきた。しかし一方、いくつかの種類では、さらに小さなレベルである集団内に明瞭な多型が見られる。タンガニイカ湖産シクリッドの多様性を包括的に解明するには、この集団内多型について調査することも重要である。

タンガニイカ湖に固有な *Cyprichromis* 属は、岩礁の湖底から数メートル離れた水中に、数千匹からなる群れを作る遊泳生のプラン

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、集団内のオスに明瞭な色彩二型が見られ、一つの群れに混泳する。これら3種は単系統群を作ることから、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と考えられる。しかし、その維持機構については全く分かっていない。

一般に集団内多型は、世代を経るごとに遺伝的浮動の影響などにより、型の数が減少し、遂には一つの型になることが予想される。このため、集団内多型を維持するには、何らかの進化的な力が作用していると考えられる。例えば、常に突然変異や他の集団からの移入によって新たな型が供給されたり、または多様な環境への適応の結果であったりなどが考えられる。しかし *Cyprichromis* の場合、色彩二型がオスにしかみられないこと、オス色彩型間に生態的違い見られないこと、また全ての種において二型（三型やそれ以上ではない）であることなどから、これらの仮説で説明することは難しい。そこで本研究では、別の仮説として、異型交配の可能性を考えた。異型交配とは、異なる型同士が交配して子孫を残すことであり、*Cyprichromis* の場合では、黄尾型オスと青尾型の遺伝子を持ったメス（メスは色彩を発現しないので外見からは分からない）が、また青尾型オスと黄尾型の遺伝子を持ったメスが交配することである。これにより、理論上は色彩二型を維持することができる。私は、「*Cyprichromis* のオス色彩二型が異型交配によって維持されている」とする仮説の検証を目的に、研究を行ってきた。

また本研究には、上記の進化学的意義の他に、生理学的意義も見出すことができる。異型交配は、免疫を司る MHC（ヒトでは HLA）に代表される遺伝的多様性を維持させる機構として、生理学的に注目されている。動物における例は少なく、ネズミ・ヒト・サケなどで実験的に推測されているだけである。これらの種類では、異型交配の基準に匂いを使うと考えられているが（つまり、異なる匂いの個体同士が交配する）、本研究のように異系交配の基準に色彩を使う例は全く知られていない。新しいタイプの異型交配を発見することにより、この現象への理解をより深めることができ、生理学分野への貢献が期待される。

2. 研究の目的

「*Cyprichromis* のオス色彩二型が異型交配によって維持されている」とする仮説を検証するため、本研究課題では、オス色彩の遺伝的基盤を突き止めることを目的とする。これは、異型交配の仮説を検証する上で絶対に必要な、極めて重要な要素である。

3. 研究の方法

(1) 野生集団から採集した個体を用いた関連分析を行い、色彩遺伝子と関連する遺伝子マーカーの探索を行う。マーカーにはマイクロサテライトを用いる。これまで、アフリカのシクリッドから千個以上のマーカーが公表されている。本研究ではこれらを用いる。

(2) 上記の関連分析は野生個体を用いるため、簡便である。しかしその反面、精度が低いという欠点をもつ。そのため、より精度の高い遺伝子探索（連鎖解析）を行うための飼育家系も併せて作成する。大阪在住の熱帯魚愛好家が飼育・繁殖している *Cyprichromis leptosoma* は、オスが全て黄尾型になる。このことから、メスは色彩を発現しないが、黄尾型の遺伝子を持つことが予想される。本研究ではこのメス個体を提供してもらい、青尾型オスと交配させることにより、交配家系を作出する。

(3) オス色彩の遺伝的基盤が明らかとなれば、以下のことを検証する。

① オス色彩を基準に異型交配が行われていれば、オス色彩遺伝子においてホモ過剰となることが予想される。野生のオス個体を用いて、このことを検証する。

② メスにおいても同様に、オス色彩遺伝子においてホモ過剰となることが予想される。野生のメス個体でも同様に検証する。

③ オス色彩二型の見られない種類では、上の二つの仮説は成り立たないことが予想される。よって、*C. zonatus* などオス色彩二型の見られない近縁種を用いて、オス色彩遺伝子がホモ過剰とならないこと（ハーディーワインベルグ平衡に従うこと）を確認する。

4. 研究成果

(1) 黄色の体色や模様は、アフリカのシクリッドの進化と密接な関係があると考えられている。このため、その遺伝的基盤を探索した研究はいくつか行われ、黄色の発現と関連する遺伝子マーカーがいくつか知られている。本研究では、まずそれらのマーカーについて関連分析を行った。その結果、*Cyprichromis coloratus* の黄尾型オスと青尾型オスの間でアレル頻度が有意に異なるマーカーをひとつ発見した。しかし精度が低く、野生集団において、このマーカーがホモ過剰となる証拠は得られなかった。このことは、オス色彩遺伝子とこのマーカーの連鎖が弱いことが原因と考えられる（例えば、染色体上で物理的距離が遠いなど）。もしそうであれば、更なるマーカーを開発して数を増やせば解決できるだろう。しかし、マーカー開発の時間的、経済的コストが高いため、有効な方法とは言えない。米国の研究グループによ

って、近縁種のゲノムが解読されつつある。この成果の発表を待って、マーカーの、または色彩遺伝子そのものの更なる絞り込みを行うのが最も現実的な選択であると考えている。

(2) 精度の高い遺伝子探索（連鎖解析）を行うための飼育では、黄尾型の遺伝子を持つメスと青尾型オスを親世代として、300個体近くのF2（孫世代）を得ることに成功した。当初は繁殖が難しく、なかなかF2を増やすことができなかった。しかし、水槽のレイアウトや繁殖個体の隔離など、さまざまな工夫をすることにより、安定した繁殖を行うことに成功した。現在はまだ未成熟個体が多いが、23年の夏までには、多くの個体が色彩を発現することが期待できる。今のところ、オス49個体が発色し、そのうちの16個体が黄尾型、残りの33個体が青尾型である。F1（子世代）のオスが全て青尾型だったこと、そしてこれまで発色した個体が全て黄尾型もしくは青尾型で、中間型など他の色彩が出現していないことから、青尾型優勢のメンデル遺伝が関係している可能性がある。また、エピスタシス（遺伝子間の相互作用）が関係している可能性も考えられる。今後、さらに成熟オスが増え、分子解析を行うことにより、厳密な結果を得ることが期待できる。この家系は、平成23年度から始まる基盤研究（B）において、連鎖解析に供する。この家系の作出の成功により、本研究の当初の目的である異型交配による二型維持機構の解明に、大きく近づくことができた。

(3) 現地調査において、鱗食シクリッドである *Perissodus microlepis* が、口の開く向きを基準に異型交配を行うことを明らかにした。右向き個体と左向き個体のペアからは、右向きの子供と左向きの子供が1:1に近い割合で生まれることが知られている。このため、この魚の異型交配は、集団内での右向き個体と左向き個体を1:1の割合に維持する働きがあると考えられる。

上の「研究開始当初の背景」で、異型交配には一般に、MHC（HLA）といった遺伝的多型を維持する働きがあると述べたが、これ以外にも、近親交配を避ける働きがあると考えられている。つまり、兄弟姉妹は遺伝的に近く匂いも似ているため、異なる匂いの個体を配偶相手に選ぶことにより、近親交配が避けられるのである。しかし今回発見した *P. microlepis* の例では、近親交配を避ける働きはないようである。つまり、異型交配ペアの子供が右向き:左向き=1:1で集団中の割合とほぼ同じなので、子供は自分の兄弟姉妹と他の個体を見分けることができないためである。このように、二型の異型交配は、これまで知られていた三型以上の複雑な異型

交配と異なる進化的意義を持っている可能性がある。しかし、それを説明する検証可能な仮説はいまのところない。もしこのことが明らかとなれば、もっと一般的な二型の異型交配である「性」の進化とも関係する壮大なテーマに発展する可能性がある。

この研究は、タンガニカ湖シクリッドにおいて、異型交配が一般的な現象である可能性を示唆し、さらには二型間の異型交配が「性」以外にも起こり得るということを示している。この研究成果は新聞各社で報道され（読売、朝日、毎日、産経など）、ヤフーニュースでも紹介された。

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5件）

(1) Takahashi T and Koblmüller S (2011) The adaptive radiation of cichlid fish in Lake Tanganyika: a morphological perspective. *International Journal of Evolutionary Biology* 2011:Article ID 620754. 査読あり

(2) Takahashi T (2010) Different degrees of lunar synchronization of ovary development between two morphs of a Tanganyikan cichlid fish. *Hydrobiologia* 644:139-143. 査読あり

(3) Morita M, Awata S, Takahashi T, Takemura A and Kohda M (2010) Sperm motility adaptation to ion-differing aquatic environments in the Tanganyikan cichlid, *Astatotilapia burtoni*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 313:169-177. 査読あり

(4) Takahashi T, Watanabe K, Munehara H, Rüber L and Hori M (2009) Evidence for divergent natural selection of a Lake Tanganyika cichlid inferred from repeated radiations in body size. *Molecular Ecology* 18:3110-3119. 査読あり

(5) Takahashi T and Hori M (2008) Evidence of disassortative mating in a Tanganyikan cichlid fish and its role in the maintenance of intra-population dimorphism. *Biology Letters* 4:497-499. 査読あり

〔学会発表〕（計8件）

(1) 高橋鉄美. メスの体サイズが要因の性的サイズ二型（オス>メス）. 日本生態学会第

58 回大会, 札幌コンベンションセンター (札幌), 2011 年 3 月 9 日.

(2) 高橋鉄美. 自由な発想で考える: シクリッドの分類・進化・生態. 2010 年度日本魚類学会奨励賞受賞講演, 三重県文化会館 (三重), 2010 年 9 月 24 日.

(3) Takahashi T. What factors determine body size? A case of a shell-brooding cichlid from Lake Tanganyika. Evolution 2010, Portland State University (Oregon, USA), 28 June 2010.

(4) Takahashi T. Genome mapping of male coloration in a cichlid. The 3rd International Symposium of the Biodiversity and Evolution Global COE Project, Kyoto International Community House (Kyoto), 24 July 2009.

(5) 高橋鉄美. 形態と分子の解析による *Cyathopharynx* 属 (シクリッド) の分類学的再検討. 日本動物分類学会第 45 回大会, 名古屋港水族館 (愛知), 2009 年 6 月 13 日.

(6) 高橋鉄美. カワスズメ科魚類 *Cyathopharynx* 属 2 種の形態的, 遺伝的違い. 2008 年度日本魚類学会年会, 愛媛大学 (松山), 2008 年 9 月 21 日.

(7) 高橋鉄美. 異型交配はどのように進化したのか? あるシクリッドでの場合. 第 10 回日本進化学会大会, 東京大学駒場キャンパス (東京目黒区), 2008 年 8 月 22 日.

(8) 高橋鉄美. 野生集団でみられた異型交配とその役割-モデルによる検証. 日本動物分類学会第 44 回大会, 横浜国立大学 (横浜), 2008 年 6 月 14 日.

[その他]

新聞による報道

(1) 「右向きは左向きがお好き」, 紀伊民放, 2008 年 7 月 8 日.

(2) 「私の彼は左利き」, しんぶん赤旗, 2008 年 6 月 29 日.

(3) 「右利きの魚 左利きとペア」, 読売新聞, 2008 年 6 月 26 日夕刊.

(4) 「この魚「似たもの夫婦」じゃない」, 朝日新聞, 2008 年 6 月 25 日夕刊.

(5) 「右利きの私のカレは左利き」, 毎日新聞, 2008 年 6 月 25 日夕刊.

(6) 「うろこ食べる魚 異型交配」, 産経新聞, 2008 年 6 月 25 日夕刊.

(7) 「わたしの彼は左利き」, 京都新聞, 2008 年 6 月 25 日夕刊.

他多数

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高橋 鉄美 (TAKAHASHI TETSUMI)

京都大学・理学研究科・研究員 (グローバル COE)

研究者番号: 70432359

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし