

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 12 日現在

機関番号：16401

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2012

課題番号：21405013

研究課題名（和文）バイカル・カジカ類の著しい適応放散を繁殖生態・初期生活史・遺伝子の多様性から探る

研究課題名（英文）Study on terrific adaptive radiation of Baikal sculpins by biodiversity of the breeding ecology, early life history and genes

研究代表者

木下 泉（KINOSHITA IZUMI）

高知大学・教育研究部総合科学系・教授

研究者番号：60225000

研究成果の概要（和文）：バイカルカジカ類全 3 科 12 属 33 種中，3 科 11 属 27 種についてミトコンドリアゲノムの解析を行ったところ，ほぼ全ての属はそれぞれ単系統群を形成し，信頼できる属間の関係を示す系統樹が得られた．また，プロコッタス属 4 種の浅所から深所への適応放散のプロセスと要因が明らかにされた．沖合種の仔魚の分布をみると，水平的には，*Comephorus* 属は沖合に，*Cottocomephorus* 属は沿岸に分布していた．鉛直的には，後者は表在性であったが，前者は 100 m 以深に分布していた．さらに，昼夜間での鉛直回遊は，両属ともなかった．

研究成果の概要（英文）：Of 33 spp. from 12 gen., three fam. in the Baikal sculpins, 27 species were inferred by analysis of mtDNA and ncDNA sequence data, and each genus shows monophyletic group and forms a phylogenetic tree of reliable relationship. Furthermore, the deep-water sculpins could be one of ancestors for group distributed around the Arctic Zone, and the process of their adaptive radiation was clarified. Larvae of pelagic sculpins had been distributed in layer deeper 100 m offshore and at surface nearshore in *Comephorus* and *Cottocomephorus*, respectively. Two genus hardly showed vertical diel migration. Based on their results, symposium: "Origin, adaptive radiation and speciation of sculpins in Lake Baikal" with 10 papers was convined in September.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	3,500,000	1,050,000	4,550,000
2010 年度	3,300,000	990,000	4,290,000
2011 年度	3,300,000	990,000	4,290,000
2012 年度	4,500,000	1,350,000	5,850,000
	0	0	0
総計	14,600,000	4,380,000	18,980,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生物科学・進化生物学

キーワード：バイカル湖，カジカ類，適応放散，系統進化，遺伝的多様性，シンポジウム

1. 研究開始当初の背景

バイカル湖は，最深部は 1,600 m を超え，世界で最も深い淡水湖であり，その容量は地球上の淡水総量の 20% を占める．さらに，その成り立ちも 5,000 万年前に遡ると言われる．同湖では春先に起こる表層水の深部への沈降により，最深部まで生物が生息できる環境が整っている．そ

の中で，魚類カジカ類は，約 30 種生息しており，それらのほとんどが本湖の固有種である．おそらく流入河川から進入したバイカル・カジカの祖先種は，沿岸浅所から深所まで底を通じて，次々に適応進化し，種分化して行ったに違いない．流入河川から進入したカジカが，まずは底を通じて浅所から深所へと，さらに沿岸底生種から沖

合表層種へと、適応放散して行ったことは間違いないと思われる。これまでの、我々の調査によって、遺伝学的にはバイカル・カジカはほぼ単系統であろうこと、繁殖形態が種による変異が激しいこと、さらにそれに伴い各種の個体発生が著しく多様性に富んでいることが明らかになりつつある。特に、沖合種での初期生活史から、海産カジカでは決してみられない沖合生活のための収斂ならびに幼形進化の興味ある現象を窺うことができる。よって、バイカル・カジカ類の種分化・適応放散には、繁殖形態および初期生活史が重要な要因として関わっていると推測される。これまで、バイカル・カジカ類の種分化・適応放散を繁殖形態および初期生活史の比較から捉えようとする調査・研究は皆無であった。

2. 研究の目的

本課題は、繁殖生態および初期生活史の解明を軸とし、それらによって得られた現象・傾向から適応放散・種分化の機構を類推し、それを遺伝分子学的に実証して行くことが目的である。バイカル湖は約 5,000 万年以上前にできたと言われるが、この年数は、カジカ類が属するカサゴ目魚類が分化した時代にほぼ等しい。海産起源のカジカ類がバイカル湖に入ってから種分化が始まったと考えるならば、バイカルカジカの適応放散は、まさに地球上のカジカ類の種分化の縮図を見ることになる可能性を秘めている。

本研究においては、水平的には沿岸底生種から沖合生種へ、ならびに鉛直的には沿岸での浅所種から深所種への各々の適応放散・種分化の実態を明らかにしたい。また、バイカル・カジカ類が単系統か多系統かの命題について確定したい。さらに、それと深く関わるバイカル・カジカ類の起源についても可能ならば新説を提唱したい。

3. 研究の方法

1. 繁殖生態: 沿岸部に設定した定点において、稚魚ネットによる層別水平曳を行い、産卵場の探索および浮遊期での水平・鉛直分布を把握する。得られた仔魚を分類し、発育段階ごとに整理し、発育に伴う輸送・回遊を明らかにする。

2. 系統類縁関係

1) 全体の枠組み: バイカルカジカ類の単系統性をより明らかにするため、核 DNA とミトコンドリア DNA の大規模なデータ(塩基配列データ, あるいは AFLP データ)に基づく、バイカルカジカ類の全体の系統関係を明らかにする。

2) バイカルカジカ類の起源の探索: バイカルカジカ類はカジカ属 (*Cottus*) の多様性の中に nested され、ユーラシア北部・北米に分布するカジカ属魚類と近縁である。そこで、バイカルカジカに加えてカジカ属魚類を網羅的に解析することで、バイカルカジカ類の姉妹群を明らかにする。解析手法は前項と同様である。

3. 深所への適応放散

深湖種プロコッタス属が纏まったグループとして、水深 20-200 m と分布域が広い。これらは深所への適応形質を有していることから、祖先集団から二次的に浅所域に適応したのでであろうと予想される。このプロコッタス属の進化プロセス仮説を検証する。

4. 分類学的再検討

バイカル・カジカ類は、側線感覚器官系を分類形質に使用して、現在、3 科 11 属 33 種に分類され、その内、31 種は本湖に固有種である。しかし、沖合性種間の類縁関係や副系統間の類縁関係の矛盾など、いまだ問題点は多く、バイカル湖以外のカジカ類も含めてそれらの分類体系は再検討を要す。試料は、既存の標本に加えて、刺網、釣、船舶からのドレッジなどで採取する。

4. 研究成果

1. バイカルカジカ類の起源、適応放散と生活史進化

バイカルカジカ類の適応放散のプロセスと要因を明らかにする一環として、本研究では、水深 5 m の浅所から 900 m の深所までの幅広い水深帯に分布し、各種で生息水深が異なっている底生性カジカ類のプロコッタス (*Procottus*) 属 4 種、*P. gotoi* (生息水深 3-150 m)、*P. gurvici* (5-250 m)、*P. jeittelesii* (15-200 m) および *P. major* (50-900 m) を研究対象にして、これらの系統分化パターンが各水深帯への適応放散過程(例えば、浅所から深所へ適応放散したというプロセス)を反映する仮説(図 1)の検証を試みた。

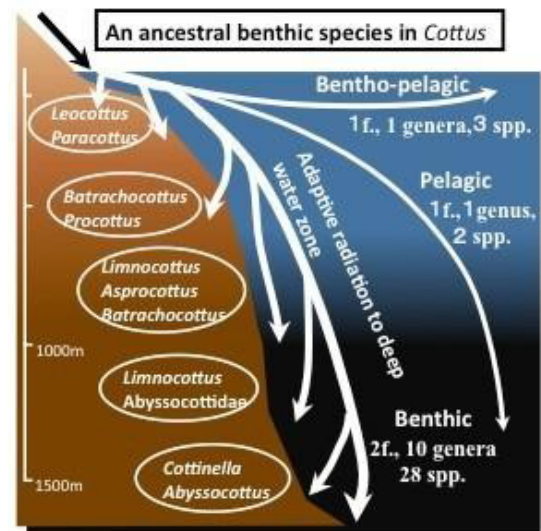


図1 バイカル湖におけるカジカ類の起源と適応放散プロセスの仮説

先ず種ごとに様々な水深帯に生息する本属魚類では、視物質は各種の生息水深の光環境に適応していると予測される。そこで、底生性カジカ類の鉛直方向への適応放散過程を理解するために、これらの *Procottus* 属魚類について、中立マーカー(ミトコンドリアおよび核 DNA の 3 座)の分子系統解析から系統類縁関係の推定を試みるとともに、光量の少ない深所で重要になる

薄明視にかかわる桿体オプシン(RH1)の分子進化パターンを解析し、近縁種間における視物質の適応的分化を明らかにすることを試みた。

その結果、中立遺伝子の系統樹では、4種の系統関係は遺伝子座ごとに異なるうえに、ほとんどの座では種ごとに単系統にならなかった。これは、用いた遺伝子座に含まれる系統発生情報が乏しいことに加えて、系統ソーティングが完了していない、あるいは種間で遺伝子流動があるためと考えられた。一方、機能的なロドプシン(RH1)遺伝子では、ハプロタイプはほぼ種ごとに単系統群を形成した。さらに、種特異的な非同義置換が見られ、その中には視物質の最大吸収波長を変異させる座位(tuning site)のアミノ酸置換も含まれていた。これらの tuning site において、深所に生息する *P. jettelesii* では最大吸収波長を短波長側へシフトさせるようなアミノ酸変異が見られた(図2)。最も深い場所に生息する *P. major* では、上記の変異に加えて、最大吸収波長を 10nm 短波長側へシフトさせるアミノ酸変異であった。これは本属魚類において、各種の生息水深の光環境に応じた視物質の機能的な変異が見られることを示している。このように *Procottus* 属では、中立遺伝子では種間の系統推定が困難なほど近縁な種間であっても、RH1では生息水深に応じて種ごとに適応的分化が見られることが明らかになった。これは、沿岸浅所から水深 1,000 m 以上の深所まで、淡水魚では例を見ない鉛直方向への適応放散を果たしたバイカル湖の底生性カジカ類に見られる特徴的な進化パターンといえる。

以上の結果から、バイカルカジカ類の祖先はロシアの極東域北部や北米の周極域と北部に分布する *Cottus cognatus*, *C. gobio*, *C. bairdii*, *C. extensus* などが属する Uranidea 系統と *Cottus* 系統 (sensu Kinzinger et al., 2005) の1祖先種であると示唆された。また、小型で底生性のプロコッタス属4種における系統関係、および視覚適応に関わるロドプシンでの深層分布の種 (*P. jettelesii* と *P. major*) におけるブルーシフトをもたらすアミノ酸置換の結果から、本属魚類での浅所から深所への適応放散のプロセスと要因が明らかにされた。これらの研究成果は、バイカルカジカ類の起源と適応放散の解明、および種多様性(生物多様性)の創出メカニズムの解明に大きく貢献すると考えられる。

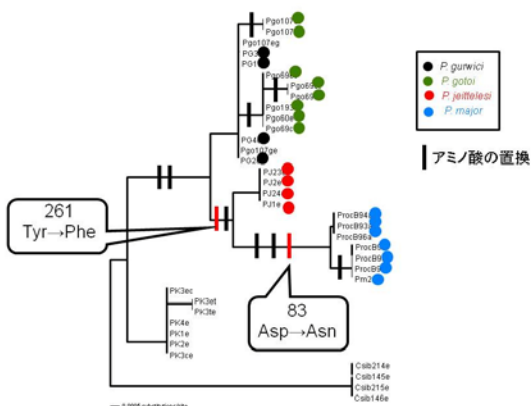


図2 *Procottus*におけるロドプシンの遺伝子系統樹

2. AFLP, ロドプシン遺伝子, および mtDNA シトクロム b 遺伝子を用いた半遊泳性バイカルカジカ仔魚の種判別

Cottomephorus 属はカジカ類において唯一の半底生・半遊泳性生活者であり、バイカル湖のカジカ類の適応進化において極めて特徴的なグループである。本研究では、本属の初期生活史を明らかにするために、様々な分子マーカーを用いて成魚と仔魚の遺伝子型を比較し、仔魚の種判別を試みた。これまでバイカルカジカ類では良質のゲノム DNA 試料が得られなかったが、DNA 試料の固定法を改良し、本年度にはじめて *C. grewingkii*, *C. inermis*, *C. alexandrae* の成魚から良質のゲノム DNA を抽出することができた。これらの成魚と、表層から水深 160-500 m の層での仔魚ネットから得られた仔魚について、AFLP, 核 DNA のロドプシン遺伝子, および mtDNA シトクロム b 遺伝子に基づく系統推定を

表1 コットコメフォルス属各種のアミノ酸置換部位

種	部位 (サイト)							
	50	68	83	111	166	166	220	259
<i>Cot. grewingkii</i>	V	L	D	L	S	T	F	V
<i>Cot. inermis</i>	I	I	N	M	T	S	S	VI
<i>Cot. alexandrae</i>	I	I	N	M	T	S	S	VI

アミノ酸の略号は以下の通り: D, アスパラギン酸; F, フェニルアラニン; I, イソロイシン; L, ロイシン; M, メチオニン; N, アスパラギン; S, セリン; T, トロペロニン; V, バリン

行った。

Cottomephorus 属の3種の成魚および仔魚のロドプシン遺伝子の塩基配列をアミノ酸配列に翻訳し、3種間で比較したところ、*C. grewingkii* は全ての個体で同一のアミノ酸配列を示し、*C. inermis* と *C. alexandrae* には 259 番目に多型がみられた(表1)。Huntら(1996)により、ロドプシンの最大吸収波長に影響を及ぼすことが示されている 83 番目のアミノ酸は、*C. grewingkii* ではアスパラギン酸であり、*C. inermis* と *C. alexandrae* ではアスパラギンであつ

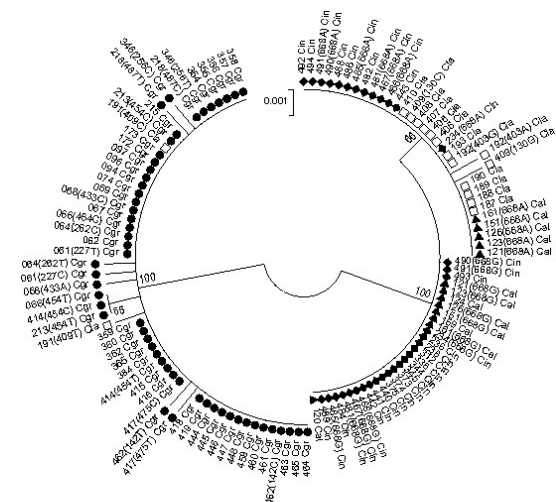


図3 近隣結合法によるロドプシン遺伝子の塩基置換率に基づく系統樹。●は *Cottomephorus grewingkii* (Cgr)の成魚、◆は *C. inermis* (Cin)の成魚、▲は *C. alexandrae* (Cal)の成魚、○はコットコメフォルス属の仔魚(Cla)をそれぞれ示す。各OTUの番号は個体番号を示す。各分岐上の数値はブートストラップ値。

た. この部位にアスパラギンを持つと, 最大吸収波長が短波長側にシフトすることが示されていることから, 後 2 種はより深い生息環境に適応していると考えられる. これら 3 種は AFLP 法および mtDNA のシトクロム *b* 遺伝子の塩基配列によっても種判別を試みたが, これらの分子マーカーでは明瞭に区別することはできなかった.

ロドプシン遺伝子の塩基配列に基づき近隣結合法による系統推定を行ったところ, 13 個体の仔魚のうち 12 個体が深場適応したロドプシンを保有しており, *C. inermis* あるいは *C. alexandrae* の仔魚と考えられた(図 3). これらの仔魚は表層から水深 500 m の層にわたって採集されており, 深場適応した種も, 仔魚期には表層に分布していることが明らかになった. 一方, *C. grewingkii* の仔魚は 1 個体しか採集されず, 浅場に適応した本種が, 仔魚期にどの層に分布するかは今後仔魚の標本数を増やして解明していく必要がある. また, 今回のロドプシン遺伝子の解析では, *C. inermis* と *C. alexandrae* の塩基配列の間に差が無かったため, 今後は AFLP 法などの多数の核ゲノム遺伝子座の多型に基づく種判別法を試みるなどの工夫が必要である.

3. ミトコンドリアゲノム全長解析による系統解析

バイカルカジカ類の分子データに基づく既往の系統解析において, もっとも網羅的かつ信頼性の高い研究は Kontula et al. (2003) である. この先行研究では, バイカルカジカ類全 33 種 3 科 12 属(シデレワ 2011 にもとづく)のうち 22 種 3 科 11 属について, ミトコンドリアゲノムの Cyt-b 遺伝子領域 1,141 bp, ATPase 8 および 6 遺伝子領域 841 bp, 調節領域 852-857 bp の合計 約 2,800 bp に基づき系統解析が行われた. バイカルカジカ類は他のカジカ属の内部において単系統群を形成すること, 形態に基づく分類から現在はカジカ科に含まれているバ

表 2 バイカルカジカの科, 属, 種と本研究・先行研究で解析に含まれた種のリスト

科	属	種	系統解析	
			Kontula et al. (2003) 約 2,800 bp Cyt-b, ATP8&6, CR	本研究 約 16,500 bp mtDNA 全長
カジカ科	バイラコッタス属	<i>Batrachocottus baicalensis</i>	+	+
		<i>Batrachocottus nikolskii</i>	+	+
		<i>Batrachocottus falci</i>	+	+
		<i>Batrachocottus multiradiatus</i>	+	+
		<i>Batrachocottus grewingkii</i>	+	+
コトコメフォルス属		<i>Cottocomephorus grewingkii</i>	+	+
		<i>Cottocomephorus alexandrae</i>	+	+
		<i>Cottocomephorus inermis</i>	+	+
ハラコッタス属		<i>Paracottus kneri</i>	+	+
		<i>Leocottus kessleri</i>	+	+
コメフォルス科	コメフォルス属	<i>Comephorus baicalensis</i>	+	+
		<i>Comephorus dybowskii</i>	+	+
アビソコッタス科	アビソコッタス属	<i>Abyssocottus elochii</i>	+	+
		<i>Abyssocottus gibbosus</i>	+	+
アスプロコッタス属		<i>Abyssocottus korschelti</i>	+	+
		<i>Asprocottus abyssalis</i>	+	+
		<i>Asprocottus faerzenstamni</i>	+	+
		<i>Asprocottus kojakovi</i>	+	+
		<i>Asprocottus kojakovi minor</i>	+	+
		<i>Asprocottus parmaferus</i>	+	+
		<i>Asprocottus platycephalus</i>	+	+
		<i>Asprocottus pulcher</i>	+	+
		<i>Cyphocottus megalops</i>	+	+
		<i>Cyphocottus eurystomus</i>	+	+
コッチイナラ属		<i>Cottinella boulingieri</i>	+	+
		<i>Limnocottus bergianus</i>	+	+
リムノコッタス属		<i>Limnocottus godlewskii</i>	+	+
		<i>Limnocottus griseus</i>	+	+
		<i>Limnocottus pallidus</i>	+	+
ネオコッタス属		<i>Neocottus werestschagini</i>	+	+
		<i>Neocottus thermalis</i>	+	+
プロコッタス属		<i>Procottus jellefsii</i>	+	+
		<i>Procottus gotzi</i>	+	+
		<i>Procottus gunwici</i>	+	+
		<i>Procottus major</i>	+	+

トラコッタス属(*Batrachocottus nikolskii* と *B. nikolskii*) がアビソコッタス科の内部に位置づけられること等が比較的高い統計サポート値をもって示されたが, 解析された種数が全種数の 7 割にも満たないこと, 属間の系統関係が明瞭に解けていないことから, バイカルカジカ類の系統関係は, その大枠すら未だ不明であるといつてよい. 属間の系統関係が解けないのは, おそらくこれらの分岐が急速に起こったためだと推測されているが, 一方で解析上の問題として, 用いた塩基配列の長さ(約 2,800 bp)が不足していた可能性も十分に考えられる. ミトコンドリアゲノムを利用した魚類の系統解析では, 解析に用いる配列の長さをゲノムのほぼ全長まで延ばすことにより, 解析の解像度が飛躍的に高まること多くの研究例で示されている.

そこで本プロジェクトでは, 解析に用いる塩基配列をミトコンドリアゲノムの全長にまで広げ, さらに解析に含める種の網羅度を 8 割以上にすることにより, バイカルカジカ類の系統関係の大枠を明らかにすることを試みた. 東京大学大気海洋研究所の西田睦名誉教授と馬淵浩司助教の協力により, 先行研究では解析されなかった 7 種を新たに加え(しかし, 先行研究では解析された 2 種を含めることはできなかった), 全 33 種中 27 種(3 科 11 属)を解析することが可能となった(表 2 参照). 全ての種についてミトコンドリアゲノムの全長配列(約 16,500 bp)を得ることに成功し, バイカル湖外の 2 種のカジカ属魚類を外群として系統解析を行ったところ, ほぼ全ての属(例外一つあり)はそれぞれ高い統計的確度で単系統群を形成し, 属間の系統関係の多くも高い統計値でサポートされる系統樹が得られた. この系統樹は, バイカルカジカの適応放散過程を議論する際に, 非常に強力な基礎データを提供するものである.

4. 沖合性カジカ類の分布生態

Comephoridae 科の *Comephorus* 属 2 種(*C. baicalensis*, *C. dybowskii*) および Cottidae 科の *Cottocomephorus* 属 3 種(*C. alexandrae*, *C. grewingkii*, *C. inermis*) の個体発生および初期分布生態に着目し, 2007 年から本湖南部に赴き, 稚魚ネットによって調査を行ってきた. 水深が 1,400 m 以上ある空間で, 2009 年まではわずかながら鉛直的に 200 m までのほんの表層しか把握できなかったが, 2010 年からはバイカル湖博物館所属の R.V. テレシコフを運用することによって, 仔魚を水深 1,200 m から層別に採集でき, さらにそれを昼夜で比較することもできた. また, 稚魚ネット曳網に伴って, 水深 500 m までの物理・化学環境(水温, 濁度, クロロフィル *a*, 溶存酸素, 光量子)も可能な限り計測した.

Comephorus 属と *Cottocomephorus* 属の仔魚は, 形態的には把握でき, 前者は 2 タイプに分けることができた. しかし, 後者は単一種なのか複数種なのか今のところ分からない. いずれにして

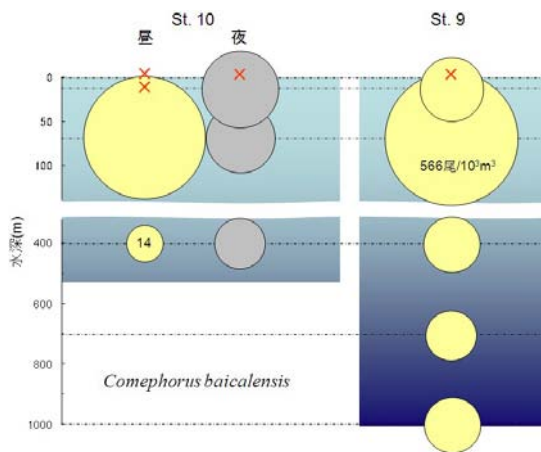


図4 *C. baicalensis* 仔魚の水平・鉛直分布の昼夜変化

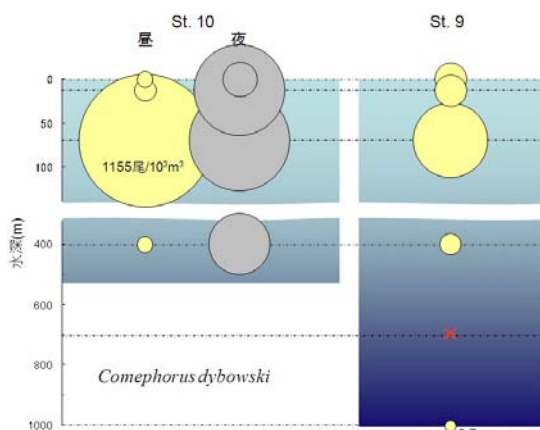


図5 *C. dybowskii* 仔魚の水平・鉛直分布の昼夜変化

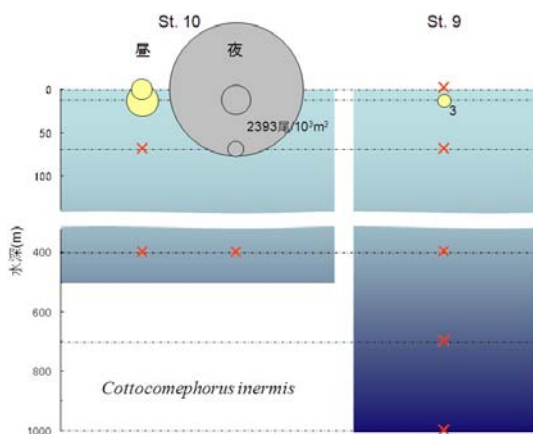


図6 *C. inermis* 仔魚の水平・鉛直分布の昼夜変化も、両者の仔魚は、海産を含む他水域のカジカ類のそれらとは形態的に全く異なっていた。

一方、彼らの分布は対照的に異なっていた。水平的には、*Comephorus* 属は沖合に、*Cottocomephorus* 属はごく沿岸に分布していた。鉛直的には、後者はまさに表在性仔魚で、水深5mですらほとんど分布しなかった。ところが、前者は100m以深に分布し、鉛直分布を昼夜間で比較すると、海域で普通みられる分布層の鉛直的拡散または鉛直回遊は、両属ともに特に見せ

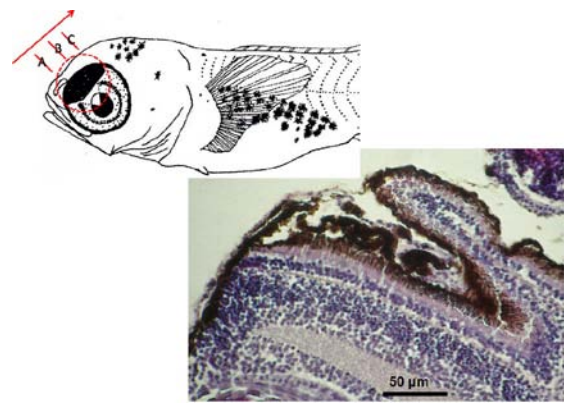


図7 *Cottocomephorus* 属仔魚の眼前上部にみられる隆起構造とその組織像。

なかった(図4-6)。

本湖沿岸種の中で、小卵から未発育で孵化し、仔魚期、唯一比較的沖合に拡散する *Leocottus kesslerii* の個体発生と分布生態と今回の2属との間で、共通点はほとんど見出せなかった。従って、両属の特異な個体発生は、系統的よりもむしろ幼期生態での特化と考えるべきであろう。

Cottocomephorus 属に、眼の前上方部に黒色素胞が密に分布した隆起構造が仔魚期を通じてみられた(図7)。組織学的にみると、紫外線から眼を防御するサングラス的、しかも可動的なものであることが明らかになった。これは、本属仔魚の強い表層への依存を示している。

5. 国際シンポジウムの開催

4年間のまとめと今後の展開のために、ロシア人研究者2名を含む12題からなる国際シンポジウム:バイカル湖におけるカジカ類の起源、適応放散と種分化(Origin, adaptive radiation and speciation of sculpins in Lake Baikal)を9月に下関で開催した(コンピーナー:後藤晃・木下泉)。

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4件)

- ① Tsukagoshi H, Sakai K, Yamamoto, K, Goto A, Non-indigenous amphidromous sculpin *Cottus pollux* small-egg type (Teleostei: Cottidae) detected in rivers entering the Sea of Japan off Honshu Island, Japan, Ichthyol. Res., 査読有, Vol. 60, 2013, 93-97.
- ② Sideleva VG, Goto A, Description of new species *Cottus kolymensis*. J. Ichthyol., 査読有, Vol. 52, 2012, 1-7.
- ③ Tsukagoshi H, Yokoyama R, Goto A, Mitochondrial DNA analysis reveals a unique population structure of the amphidromous sculpin *Cottus pollux* middle-egg type (Teleostei: Cottidae), Mol. Phyl. Evol., 査読有, Vol. 60, 2011, 265-270.
- ④ Sideleva, VG, Goto A, Species status and

redescription of three species of the group *Cottus poecilopus* (Cottidae) from Eurasia. J. Ichthyol., 査読有, Vol. 49, 2009, 599-613.

〔学会発表〕(計 16 件)

- ①木下泉, バイカル湖沖合カジカの初期生活史-タンガニイカアカメ・ニシンと比較して, 稚魚研究会, 2012.12.8, アオッサ(福井市).
- ②後藤晃, バイカルカジカ類の研究経緯と概要, 魚類学会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の起源, 適応放散と種分化」, 2012.9.24, 水産大(下関市).
- ③後藤晃, バイカルカジカ類の起源と系統関係, 魚類学会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の起源, 適応放散と種分化」, 2012.9.24, 水産大(下関市).
- ④木下泉, バイカルカジカ類の遊泳性魚類における仔稚魚の形態と分布の特徴, 魚類学会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の起源, 適応放散と種分化」, 2012.9.24, 水産大(下関市).
- ⑤宗原弘幸, 浅水性バイカルカジカ類の生態, 魚類学会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の起源, 適応放散と種分化」, 2012.9.24, 水産大(下関市).
- ⑥横山良太, 底生性カジカ類の適応放散と種分化:プロコッタス属, 魚類学会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の起源, 適応放散と種分化」, 2012.9.24, 水産大(下関市).
- ⑦高橋洋, 半遊泳性カジカ類の適応放散と種分化:コトコメフォルス属, 魚類学会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の起源, 適応放散と種分化」, 2012.9.24, 水産大(下関市).
- ⑧馬渕浩司, バイカルカジカ類の種間系統を解く試みから, 魚類学会シンポジウム「バイカル湖におけるカジカ類の起源, 適応放散と種分化」, 2012.9.24, 水産大(下関市).
- ⑨Goto A, Origin, phylogeny and adaptive radiation of sculpin species flock in Lake Baikal. 14th European Congress of Ichthyology, 2012.7.3, Liege, ノルウェー.
- ⑩後藤晃, 本州東部の日本海側流入河川で見出された国内移入のカジカ小卵型, 日本魚類学会, 2011.10.1, 弘前大(青森市).
- ⑪木下泉, バイカル湖固有種で沖合表層性カジカ, コトコメフォルス属仔稚魚の形態及び分類, 稚魚研究会, 2010.11.27, 九州大(福岡市).
- ⑫横山良太, ミトコンドリア DNA およびマイクロサテライト DNA を用いたカジカ種群の網羅的系統解析, 日本魚類学会, 2010.9.24, 三重県文化会館(津市).
- ⑬横山良太, カジカ類の水深に応じた適応放散: *Procotus* 属 4 種の分子系統, 日本魚類学会, 2010.9.24, 三重県文化会館(津市).
- ⑭横山良太, シベリア地域の淡水魚類の分布

域形成史:カジカ属 *Cottus sibiricus* を例にして, 日本魚類学会, 2009.10.11, 東京海洋大(東京都).

- ⑮横山良太, ミトコンドリア DNA の塩基配列データに基づくカジカ種群両側回遊性 2 種の集団構造の非対称性, 日本魚類学会, 2009.10.11, 東京海洋大(東京都).
- ⑯宗原弘幸, カジカ科魚類の同属内から見つかった交尾種と非交尾種, 日本魚類学会, 2009.10.11, 東京海洋大(東京都).

〔図書〕(計 3 件)

- ①宗原弘幸, 後藤晃, 他(編), 東海大出版会, カジカ類の多様性-適応と進化, 2011, 276.
- ②横山良太, 後藤晃, 東海大出版会, 淡水カジカ類の分子系統と生活史進化, in カジカ類の多様性-適応と進化(宗原弘幸, 後藤晃, 他編), 2011, 43-65.
- ③宗原弘幸, 東海大出版会, 生態進化から見たカジカ類の適応放散とそのプロセス, in カジカ類の多様性-適応と進化(宗原弘幸, 後藤晃, 他編), 2011, 85-120.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

木下 泉 (KINOSHITA IZUMI)
高知大学・教育研究部総合科学系・教授
研究者番号: 60225000

(2) 研究分担者

酒井 治己 (SAKAI HARUMI)
(独)水産大学校・水産学研究所・教授
研究者番号: 80399659
宗原 弘幸 (MUNEHARA HIROYUKI)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授
研究者番号: 80212249
高橋 洋 (TAKAHASHI HIROSHI)
(独)水産大学校・水産学研究所・助教
研究者番号: 90399650
後藤 晃 (GOTO AKIRA)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授
研究者番号: 30111165
(H23→H24: 研究協力者)
横山 良太 (YOKOYAMA RYOTA)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・学術研究員
研究者番号: 40532403
(H23→H24: 研究協力者)

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者

馬渕 浩司 (MABUCHI KOHJI)
東京大学・大気海洋研究所・助教
研究者番号: 50401295