

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 19 日現在

機関番号：14101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440206

研究課題名(和文) 繁殖寄生と関連した卵形の適応進化機構：タナゴ亜科魚類を用いたエコゲノミクス

研究課題名(英文) Adaptive evolution in egg traits associated with brood parasitism: ecological genomics of bitterling fishes

研究代表者

北村 淳一 (Kitamura, Jyun-ichi)

三重大学・生物資源学研究科・リサーチフェロー

研究者番号：00432360

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,100,000円

研究成果の概要(和文)：動物の繁殖寄生は巧妙な繁殖戦略の例として様々な分類群で知られている。このような動物では宿主利用に関する形質に特異的な適応進化が認められ、なかでも卵形質に関するものは興味深いものが多い。本研究では淡水性二枚貝類に繁殖寄生することで有名なタナゴ亜科魚類に認められる顕著な卵形の多様化現象に着目し、これまで解明されていない宿主利用と関連した卵形分化の進化遺伝基盤にアプローチした。5亜種間で顕著な卵形変異を示し、亜種間で妊性のある子孫の作出が可能なタビラ類をモデル系とし、QTL解析によって卵形変異や卵サイズ変異の原因遺伝子座の同定に成功した。

研究成果の概要(英文)：Brood parasitism is one of ingenious reproductive strategies and seen in a variety of animals. In these animals, adaptive evolution in various traits including egg traits occurs in relation to brood parasitism. This study focused adaptive diversification in egg shape of bitterling fishes (Acheilognathinae) that utilize several freshwater mussels as reproductive hosts, and examined evolutionary genetic basis of diversification in egg shape associated with this brood parasitism. A quantitative trait locus (QTL) mapping approach using in this study elucidated the causal loci of variation in egg shape and size within a single bitterling species (*Acheilognathus tabira*) that shows extreme population (i.e., subspecies) divergence in egg traits in relation to host species.

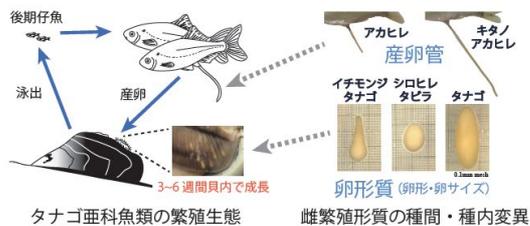
研究分野：進化生態学

キーワード：繁殖寄生 適応進化 QTL解析 繁殖戦略 繁殖形質 魚類

1. 研究開始当初の背景

動物の繁殖寄生は幅広い分類群に認められ、巧妙な繁殖戦略の例として古くから進化(行動)生態学の分野で注目され、多くの研究が行われてきた。このような動物では宿主利用に関する形質に興味深い特異的な適応進化が認められる場合が少なくないが、繁殖寄生の適応進化プロセスやメカニズムを詳細に検討する上で、生態学的アプローチからの究極要因の探索と同時に、宿主利用への適応と関連した形質分化の遺伝基盤の理解は極めて重要である。これまで、特定のモデル生物の自然集団以外に認められる生態学的・進化学的に興味深い形質の遺伝基盤の解明は困難であったが、近年のゲノム科学の発展という生物学の技術革新によって、完全な非モデル生物を対象とした進化生物学的研究は新しいフェーズに移動している。

繁殖寄生と関連した適応進化と考えられる形質には様々なタイプがあるが、卵形質(卵サイズや模様など)には特に顕著なものが多い。タナゴ亜科魚類はこのような現象が認められる代表的な例の一つである。タナゴ類は生きた淡水性二枚貝類(主に、イシガイ類、ドブガイ類)の鰓内に産卵する魚類として有名であるが、宿主からは滋養物を得ず、子の保護のための場所としてのみ利用するのが特徴である。タナゴ類、及び宿主となる二枚貝類はともに数十種類存在し、タナゴ類には宿主利用との関連が想定される形質の多様化が認められる。特に卵形は球形から長楕円形さらに電球型と顕著な種間差が認められ、その原因として系統的制約とともに宿主利用への適応進化が関連していると推察されている。それでは、タナゴ亜科魚類の産卵母貝利用と関連した卵形の適応的分化はどのような遺伝的背景によって達成されているのだろうか。



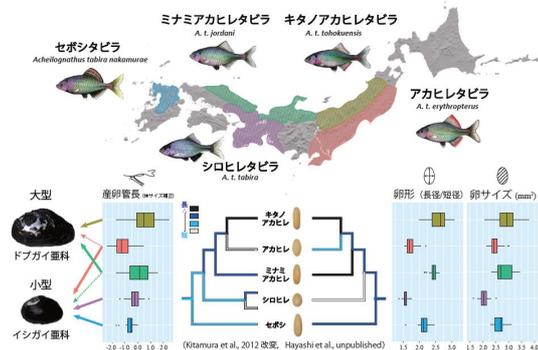
2. 研究の目的

本州と九州に広く分布する日本固有種のタビラ (*Acheilognathus tabira*) の卵形は種内で地理的変異(亜種間変異)が認められ、短楕円形の卵を産む亜種と長楕円形の卵を産む亜種が存在し、タビラが利用できる宿主種や共存するタナゴ類他種の存在もまた地域間で異なっている。タビラには5亜種(セボシタビラ、シロヒレタビラ、ミナミアカヒレタビラ、キタノアカヒレタビラ、アカヒレタビラ)存在するが(Arai et al., 2007) 研究代

表者の分布域を網羅した分子系統地理学的解析によって、長楕円形の卵を産む3亜種と短楕円形を産む2亜種がそれぞれ単系統ではなく、長楕円形から短楕円形への進化がタビラの分化の過程で2度生じたことが判明した(Kitamura et al., 2012)。また、研究代表者と研究分担者は、(1)自然環境において短楕円形の亜種はイシガイ亜科の貝を利用し、長楕円形の亜種はドブガイ亜科の貝を利用する傾向があること、(2)飼育下における産卵母貝選実験によってこのような利用パターンは、タビラ自身の選好性によって生じていること、(3)短楕円形の亜種は、細長い卵形を保有し、主にドブガイ類を利用するタナゴ類他種と共存していること、(4)産卵母貝種における鰓の水路(タビラが卵を産みつける場所)の幅には顕著な種間差があることを既に明らかにしている。これら一連の先行研究によって、細長い卵形を持つタナゴ類他種と共存するタビラ亜種が産卵母貝種の競合を避けるため貝類タイプをシフトしたこと、母貝種のシフトと関連して長楕円形から短楕円形に卵形が進化したこと、卵形進化は母貝の吐出行動(貝の鰓内に産卵された卵が鰓の換水を妨げるというコストをもたらすため、貝類自身による外部への異物(卵)の吐き出しのこと)に対する対抗戦略(鰓の水路へ卵を密着させて吐出を防止)である可能性が示唆された。実際、様々なタナゴ類において、繁殖成功を左右する最も大きな脅威は、産卵直後の母貝による卵の吐出であることが知られている。

本研究では淡水性二枚貝類に繁殖寄生することで有名なタナゴ亜科魚類に認められる顕著な卵形の多様化現象に着目し、特に、タビラ類をモデル系とすることで、これまで解明されていない宿主利用と関連した卵形分化の進化遺伝機構を解明することを目的とした。研究代表者が検出したタビラ類に認められる長楕円形から短楕円形への卵形の複数回進化をモデル系として、形質遺伝学的解析から繁殖寄生と関連した卵形の適応的分化にアプローチした。

タビラ5亜種における産卵母貝利用と関連した雌繁殖形質群の多様化



3. 研究の方法

(1) 野外における卵形変異の解析

野外における亜種固有的な卵形質発現の安定性を検討するために、長楕円形卵を産出するミナミアカヒレタビラと短楕円形卵を産出するシロヒレタビラを対象とし、繁殖期を通じたフィールド調査を行った。繁殖期を通して定期的に完熟卵を採集し、卵形質（卵サイズを卵形）の季節的变化を解析した。

(2) QTL 解析による原因遺伝子座の同定

卵形変異の原因遺伝子座を検出するために、姉妹群であり、妊性がある子孫を作出可能なキタノアカヒレタビラ（長楕円形卵を産出亜種）とアカヒレタビラ（短楕円形卵を産出亜種）を用いた QTL 解析を行った。両亜種の F₂ 交雑家系を作出し、成熟した F₂ 世代の雌から完熟卵を採取し、完熟卵の表現型計測（フェノタイプング：卵サイズと卵形）を実施した。これらの表現型計測した F₂ 個体において、double digest RAD sequencing（ddRAD-seq）によるゲノム全体をカバーする SNP マーカーのジェノタイプングを行なった。このような ddRAD-seq ライブラリーは次世代シーケンサー HiSeq2000 を用いてシーケンスした。これらの表現型と遺伝子型のデータセットを用いて、QTL マッピングにより卵形質変異の原因遺伝子座の検出を行った。



4. 研究成果

(1) 野外における卵形変異の解析

長楕円形卵（大きな卵サイズ）を産出するミナミアカヒレタビラ、短楕円形卵（小さな卵サイズ）を産出するシロヒレタビラとともに、完熟卵のサイズは季節的に変化し、繁殖期初期の卵サイズが大きく、繁殖期後期にむけて卵サイズが小さくなる現象が認められた。このような卵サイズの季節変化には多くの魚種で報告されているように環境水温が大きく関与していることが示唆された。このような季節変化を考慮しても、ミナミアカヒレタビラの卵サイズはシロヒレタビラよりも大きい傾向があった。その一方で卵形の季節変化は両亜種とも認められず、卵形の形質発現の安定性が確認された。このように、卵形は環境要因の影響をほとんど受けず、強い遺伝子支配を受けていることが明らかとなった。

(2) QTL 解析による原因遺伝子座の同定

キタノアカヒレタビラ（長楕円形卵を産出亜種）とアカヒレタビラ（短楕円形卵を産出亜種）の F₂ 交雑家系のジェノタイプング結果を用いて、291 個の RAD-SNP による連鎖地図を作成したところ、21 連鎖群が得られた。作成した連鎖地図をもとにして、QTL マッピングを実施したところ、卵サイズ、卵形ともにそれぞれ 1 つの有意な QTL が検出された。

また、これらの QTL が表現型分散の大部分を説明するものではなかったことから、他の遺伝子座の関与も示唆されたが、これらの QTL 領域には卵形質変異の重要な遺伝子が存在すると思われる。また、卵サイズと卵形の QTL は別の連鎖群にマッピングされたことから、卵形変異と卵サイズ変異が異なった進化遺伝基盤によって達成されていることが示唆された。

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 0 件)

〔学会発表〕(計 3 件)

林 寿樹、北村淳一、小北智之、タビラ類における雌繁殖形質の適応的多様化機構、日本魚類学会 2016 年度年会シンポジウム「タナゴ亜科魚類の生態とそれらを象徴とした持続可能な流水生態系保全の理論と実践」、2016 年 9 月 23 日から 26 日、岐阜大学（岐阜県・岐阜市）
【発表予定（確定済）】

林 寿樹、北村淳一、永野 惇、手塚あゆみ、小北智之、タナゴ亜科魚類における繁殖寄生と関連した卵形質の遺伝的分化、日本生態学会第 63 回全国大会、2016 年 3 月 22 日、仙台国際センター（宮城県・仙台市）

林 寿樹、北村淳一、西尾正輝、寺内大貴、笠間浩一郎、小北智之、タビラ類における産卵母貝選択性と繁殖形質の遺伝的分化、日本魚類学会 2014 年度年会、2014 年 11 月 15 日、神奈川県立生命の星・地球博物館（神奈川県・小田原市）

〔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 なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

北村 淳一 (KITAMURA Jyun-ichi)

三重大学・生物資源研究科・リサーチフェ
ロー

研究者番号：00432360

(2) 研究分担者

小北 智之 (KOKITA Tomoyuki)

福井県立大学・海洋生物資源学部・准教授
研究者番号：60372835

(3) 連携研究者

()

研究者番号：