

令和 5 年 6 月 11 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03009

研究課題名（和文）淡水魚類の保全ゲノミクス：自然史と危機診断を結ぶ枠組みの構築

研究課題名（英文）Conservation genomics of freshwater fish: building a framework linking natural history and threat diagnosis

研究代表者

渡辺 勝敏（Watanabe, Katsutoshi）

京都大学・理学研究科・准教授

研究者番号：00324955

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 13,800,000円

研究成果の概要（和文）：本研究は淡水魚類を対象に、全ゲノム分析を基盤にした保全ゲノミクス研究を次の3項目について展開した。（1）絶滅危惧種3種の野生および飼育集団を対象に、自然史の再構築と生息域外でのゲノム変化の推定を行った。（2）種間交雑の適応・保全課題について取り組み、カジカ類において適応的遺伝子浸透の実態を明らかにするとともに、ヒナモロコと人為交雑した近縁種の全ゲノム配列決定等の基本情報の整備を行った。（3）遺伝的多様性の適応意義への理解を深めるため、琵琶湖のヒガイ類の色彩多型の原因遺伝変異を特定し、その時空間的な動態、適応などを総合的に解明した。以上により、ゲノム時代における自然史研究と保全の連携を推進した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、淡水魚類を対象に、ゲノム時代の新しい自然史研究を推し進め、現代社会の重要課題である生物多様性の保全に結び付けることを試みたものである。日進月歩の進展をみせる分析技術やデータ解析手法のもとで、本研究は新規に決定した3種を含む6種の全ゲノム配列を利用し、これまでにはない精度で分布域形成や集団動態の歴史を再構築し、種間交雑や遺伝的多様性の適応的な意義や自然下での実態について、身近な淡水魚類を対象に明らかにした。今後の非モデル生物における進化ゲノミクス研究の可能性を高めるとともに、生息域内、生息域外における今後の保全施策につながる成果を含んでいる。

研究成果の概要（英文）：This study conducted the following conservation genomics research on freshwater fishes based on whole-genome analysis. (1) The natural history of wild populations was reconstructed and genomic changes in captive populations were estimated for three endangered species. (2) Adaptation and conservation challenges associated with interspecific hybridization were investigated by elucidating the extent of adaptive gene introgression in the cottid species and establishing baseline information through whole-genome sequencing of the species that hybridized with Hinamoroko. (3) To improve our understanding of the adaptive significance of genetic diversity, the study identified the causal genetic variation responsible for color polymorphism in the gudgeon species in Lake Biwa and comprehensively elucidated its spatiotemporal dynamics and adaptation. Through these investigations, this research facilitated the integration of natural history research and conservation practice in the genomic era.

研究分野：進化生物学

キーワード：保全遺伝学 淡水魚類 ゲノム分析 小集団化 適応

1. 研究開始当初の背景

生物は「進化する実体」であることを本質とする。近年急速に発展してきた全ゲノム解析技術を基盤とした進化ゲノム科学的(ゲノミクス)アプローチは、自然選択の対象領域や痕跡(強さ、時期)、遺伝的不適応(有害変異、近交・異系交配弱勢)、交雑、人口学的動態などを実証的に解明する新たな可能性を押し広げてきた。現在、生物の本質である進化の予測可能領域を広げるための知的挑戦は新しい段階に入ったといえ、それらの知見は生物多様性の保全にも重要な視座と手段を与える。現在人類は生命史上第6の大量絶滅を引き起こしている。種の保全において遺伝学は重要な位置にあり、近年発展をみせる「保全ゲノミクス」は、絶滅危惧種等のゲノム情報に基づき保全遺伝学の可能性を大幅に拡大する新しい研究・実践分野である。現在、ゲノム時代の新しい自然史研究と保全の連携の強化が必要とされている。

2. 研究の目的

本研究の目的は、絶滅危惧・非モデル生物種(具体的には淡水魚類)を対象に、ゲノミクスのアプローチから種の自然史や進化を顕在化しながら、保全方策の基本となる進化的諸側面を実証的に追究することである。

陸水生態系は世界的に高いリスクに直面しており、日本の汽水・淡水魚類は、環境省のレッドデータブックにおいて最もリスト掲載率が高い生物群の一つである。本研究は、複数の淡水魚類を対象に、継代飼育集団が活用できる点に重点を置きながら、保全ゲノミクスのアプローチが威力を発揮する次の3項目を柱に実証研究を展開することを当初の目的とした。

(1) 野生集団と継代飼育集団の比較解析：生態やハビタット特性が類似または対照的で、継代飼育集団が利用可能な複数の希少淡水魚類を対象とし、全ゲノムデータに基づき、野生集団の歴史的動態、および野生・飼育集団の遺伝的多様性と適応・近交弱勢のゲノム基盤を解明する。

(2) 自然・人為交雑系の適応・不適応のゲノム解析：自然および人為の影響で近縁種と交雑した対象種におけるゲノム構成を明らかにし、適応と不適応のゲノム基盤を解明することにより、遺伝的攪乱を受けた種の最善の管理策を見いだす。

(3) 遺伝的多様性の進化的重要性の実証：適応進化に関連した形質の原因遺伝子の空間分布を複数の地理スケールで明らかにし、保有遺伝変異(standing genetic variation; SGV) 遺伝子流動、適応の進化・保全上の重要性を明示する。

3. 研究の方法

進化・保全に重要な「適応」、「交雑」、「遺伝的多様性」に関わる3項目に関して、以下の方法で研究を進めることを計画した。

(1) 野生集団と継代飼育集団の比較解析：生態やハビタット特性が類似または対照的で、継代飼育集団が利用可能な下記3種の希少淡水魚類を主な対象とし、全ゲノムデータに基づく野生集団の歴史的動態、および野生・飼育集団の遺伝的多様性と適応・近交弱勢のゲノム基盤の解明を目指した。

対象種：【汎濫原性】・・・アユモドキ(アユモドキ科) イタセンパラ(コイ科)
【中・上流性】・・・ネコギギ(ギギ科)
その他

ドラフトゲノムの決定：各種について新規全ゲノム決定を行った(合成ロングリード+ショートリードシーケンシング)。さらに高精度ロングリードと染色体立体配座捕捉法(Hi-C)を組み合わせた染色体レベルゲノム決定が研究期間中に利用可能となったことを踏まえ、染色体レベルの高品質全ゲノム参照配列も各種について取得した(一部、他プロジェクトとの共同)。

野生集団：各対象種の各地域集団から計数十個体の全ゲノムリシーケンシングを行い、遺伝的集団構造、多様性、歴史集団動態(PSMC、MSMC、PopSizeABC等)の解析を行い、近年および歴史的な集団の遺伝特性の推定を行った。

飼育集団：各対象種の保全事業に関係した継代飼育集団について、全ゲノム・リシーケンシング分析を行い、遺伝的多様性や遺伝特性の変化についての解析を行うこととした。ただし、経費

配分と解析優先度の調整に基づき、一部の継代飼育集団の分析のみを行うこととなった。

(2) 自然・人為交雑系の適応・不適応のゲノム解析：自然および人為の影響で近縁種と交雑した対象種におけるゲノム構成を明らかにし、適応および不適応のゲノム基盤を明らかにすることにより、遺伝的攪乱を受けた種の管理に必要な情報を得ることを目指した。

対象種：【自然交雑】・・・カジカ淡水型(カジカ科); 同属別種のカジカ中卵型と交雑
【人為交雑】・・・ヒナモロコ(コイ科); 台湾産の同属種と保全事業の過程で交雑

自然交雑：先行プロジェクトで取得したカジカ類の全ゲノム配列を利用し、RNA-seq や全ゲノム・リシーケンシング解析により、近縁種(中卵型)からの高温耐性に関する適応的遺伝子浸透の存在について飼育実験も交えて検証した。

人為交雑：国内では九州北西部にのみ分布するヒナモロコは、2000年代前半に保全集団に台湾産の同属別種が混入し、純粋な集団が絶滅した。同属種の新規全ゲノム決定(1個体)とリシーケンシングに基づき、ヒナモロコゲノムの *in silico* 復元やゲノムの混合様式の解析を計画した。ただし、経費配分と解析優先度の調整に基づき、全ゲノム決定のみを実施することとした(合成ロングリード+ショートリード)。

(3) 遺伝的多様性の進化的重要性の実証：先行プロジェクトにより、琵琶湖の岩礁域固有色彩型で“アブラヒガイ”の重要な適応形質である暗色彩の原因候補遺伝子を、QTL、全ゲノム決定、発現変動解析等に基づき、1遺伝子座の1塩基多型にまで絞り込んだ(劣性ホモ形質)。この変異はSGVとして岩礁域以外に生息する集団にも低頻度で保有されている。琵琶湖および分布域全体にわたる多数個体のリシーケンシング、および縮約ゲノム解析による集団ゲノミクス分析、および *in vivo* における検証に基づき、原因遺伝変異の進化動態を解明することを目指した。

4. 研究成果

(1) 野生集団と継代飼育集団の比較解析

アユモドキ

合成ロングリード+ショートリードによるドラフトゲノムを決定した上で、さらに高品質の染色体レベル新規全ゲノムを決定した(アセンブリサイズ:0.55 Gb; 他プロジェクトとの共同)。

近畿地方と山陽地方の2地域5集団(継代飼育・野生絶滅集団を含む)から計44個体の全ゲノムリシーケンシングデータを得た。それらに基づく集団構造・デモグラフィックモデリング分析の結果、まず2地域の集団に分化し、遺伝子流動を経ながら各集団が独自の遺伝的特性を有するに至ったと推定された。PSMCとMSMC分析から、本種集団(特に近畿集団)は最終氷期開始前後に拡大を始め、その後すべての集団が最終氷期中期から最終氷期極大期にかけて縮小したと推定された。氾濫原に適応した本種において、冷涼・乾燥的な氷期が各集団で共通した集団サイズの減少をもたらした可能性がある。一方、その後温暖な環境下で再拡大するパターンが示された。

約30年間継代飼育された集団はゲノムレベルで近交度が増し、絶滅した野生集団と近いと推定される現存野生集団から明瞭な分化を示した。飼育集団(あるいは加えて野生集団)の遺伝的多様性の低下や遺伝的浮動の影響と推定され、各遺伝子レベルでの分析を実施しているところである。

イタセンバラ

先行プロジェクトで取得したドラフトゲノム(0.81 Gb)を基盤に、全3地域集団(大阪、濃尾、富山)から野生・飼育集団計24個体のリシーケンシングデータを取得し、解析を行った。

3地域集団は明瞭にゲノムレベルの遺伝的分化を示し、デモグラフィックモデリングにより遺伝子流動を加味して推定された分岐の順序は、(大阪(濃尾 富山))となり、ミトコンドリアDNAとは異なる結果となった。PSMC、MSMC、PopSizeABC分析から、いずれも最終氷期における集団サイズの縮小が示された。氾濫原に適応した本種において、冷涼・乾燥的な氷期が、各集団で共通した集団サイズの減少をもたらした可能性がある。また集団縮小は後氷期まで続いたが、地域集団間で縮小パターンや程度に差異が見られた。さらにより近年の人為的影響と関連づけられる集団動態にも差異があり、特に大阪集団で大きな人為的影響が示唆された。

現在の集団の遺伝的多様性は、大阪集団が最も高く、次いで、濃尾集団、富山集団の順に低下した。大阪と濃尾の継代飼育集団に関しては、少なくともゲノム全体のレベルで目立った遺伝的多様性は認められなかった。

ネコギギ

合成ロングリード+ショートリードによるドラフトゲノムを決定した上で、さらに高品質の染色体レベル新規全ゲノムを決定した(0.67 Gb; 他プロジェクトとの共同)。分布域(伊勢湾周辺)を網羅する10水系からの集団サンプルに関する約130個体の縮約ゲノムデータと約40個

体の全ゲノムリシーケンシングデータに基づき、集団構造を明らかにした。さらに一部集団について PSMC および MSMC 法により、歴史的集団動態を推定した。

縮約ゲノムデータによって、ミトコンドリアゲノムやマイクロサテライト DNA では見いだせなかった集団分化パターンが明瞭に推定され、本種の地域集団は伊勢湾周辺域を流域とした古水系に存在した1つの集団に由来し、最終氷期に集団分化が生じたと推定された。PSMC、MSMC 分析から、本種は最終氷期には集団縮小を示し、その後、いくつかの地域集団が異なるパターンで拡大したことがわかった。

継代飼育集団については、新たに取得した染色体レベルゲノムに基づいて詳細な解析を進めているところである。

(2) 自然・人為交雑系の適応・不適応のゲノム解析

自然交雑

カジカ淡水型の高温環境への適応進化における中卵型との種間交雑の意義を明らかにすることを目的とし、淡水型・中卵型の RNA-seq および全ゲノム・リシーケンシングデータを約 50 個体について取得した。水槽実験の結果、より下流(高温域)にすむ中卵型のミトコンドリアを遺伝子浸透により獲得した淡水型個体は、ミトコンドリア浸透のない淡水型個体よりも高水温下で高い生存能力を示した。

ゲノム網羅的な浸透解析の結果、淡水型と中卵型の間で大規模な交雑が認められ、両者間の交雑が過去に繰り返されてきたことが明らかとなった。淡水型への浸透領域には高水温への適応関連遺伝子が含まれており、本種の集団維持における交雑の利益(高温適応変異の獲得)が示唆された。一方で淡水型-中卵型間の現代的な浸透交雑は示されなかったため、現在はダムなどの人工構造物が移動障壁となり浸透交雑を阻害している可能性がある。これらの結果より、本種の保全には自然交雑を介した適応進化を可能にするような河川環境を維持する必要性が強調される。

人為交雑

ヒナモロコと交雑しその純系を失わせる原因となった台湾産キクチヒナモロコのドラフトゲノムを合成ロングリード+ショートリードにより決定した(0.77 Gb)。日本に導入された後者の遺伝的多様性は mtDNA レベルでは低く(単型的)。今後、両種や交雑個体のリシーケンシングデータを比較解析することにより、ヒナモロコのゲノムの推定が可能となり、交雑個体のゲノム特性も明らかにされうる。

(3) 遺伝的多様性の進化的重要性の実証

色彩多型の原因 DNA 変異

先行プロジェクトにおいて、QTL マッピングやゲノムワイド関連解析などの形質遺伝学的解析、in silico での機能予測、哺乳動物細胞を用いた in vitro での機構解析から、琵琶湖のヒガイ集団に存在する色彩多型の原因候補変異(ある色彩関連遺伝子の1つの非同義 SNP)を特定した。これらの情報を基盤として、本研究では、この原因候補変異が真の原因変異であることを、ゲノム編集によるゼブラフィッシュスワップ変異体の表現型解析から検証した。ヒガイ集団に存在する色彩多型は、通常のカウンターシェーディング色彩型(CS型;“ピワヒガイ”)とカウンターシェーディング色彩が喪失した暗色型(非CS型;“アブラヒガイ”)と見なされる。非CS型の色彩はこの色彩関連遺伝子のジスルフィド結合に関与するシステインの置換による機能不全型変異によって創出されていることが強く示唆されていた。

CS 色彩を示すゼブラフィッシュ野生型を用いて、CRISPR/Cas9 システムによって、該当の座位をヒガイ非CS型の塩基に置換したところ、このスワップ変異体は非CS型の色彩を示すことが判明した。以上の in vivo での機能解析を加えることによって、ヒガイ色彩多型の原因変異の同定を完了した。

色彩多型の進化史と進化プロセス

ヒガイ類の色彩多型の進化史および進化プロセスを描き出すために、まず縮約ゲノムデータに基づき異質な底質環境にすむ集団間での遺伝子流動の存在を明らかにした。そしてCS型と非CS型の多数の野生個体の全ゲノムリシーケンシングデータを取得し、これらのデータセットを用いた集団ゲノミクス解析を実施した。祖先組換えモデル(Ancstral recombination graph)による非CS型アリのルの起源推定を行ったところ、このアリのルは、最終氷期にCS型アリのル(祖先型)から琵琶湖内で de novo で進化したと推定された。次に、CS型と非CS型のゲノムを比較したところ、非CSゲノムの上記の原因遺伝子周辺に特異的に顕著な selective sweep が確認され、この暗色型の色彩が琵琶湖環境(岩礁帯)への適応進化の産物であるというこれまでの予測が集団遺伝学的に支持された。ヒガイ類の色彩多型を模したワックス製モデルを用いた野外捕食実験の結果も踏まえると、琵琶湖におけるヒガイ類の色彩多型は、沿岸域に存在する環境異質性(砂底・岩礁帯)が進化的駆動因となっていることが強く示唆された。

(4) まとめ

本研究では、ゲノム時代の新しい自然史研究と保全の連携を推進めるために、進化・保全の両方において重要な「適応」、「交雑」、「遺伝的多様性」に関わる3項目を研究の柱にして、多角的に研究を進めた。その結果、モデル生物種以外の淡水魚類におけるゲノム情報基盤の拡大が行われ、絶滅危惧種の自然史・進理解や飼育集団の遺伝学的評価が進められた。また種間交雑や遺伝的多様性の適応的意義に関する実証的な研究を包括的に進め、身近な淡水魚類における進化生物学的な価値や興味深さを顕在化することができた。今回得られた高精度なゲノムデータや関連する一連の研究手法は、今後の自然史・保全研究のさらなる発展や連携強化に役立っていくと考えられる。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Ido Keita, Abe Tsukasa, Iwata Akihisa, Watanabe Katsutoshi	4. 巻 70
2. 論文標題 The origin and population divergence of <i>Parabotia curtus</i> (Botiidae: Cypriniformes), a relict loach in Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Ichthyological Research	6. 最初と最後の頁 256 ~ 267
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10228-022-00884-z	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 Mishina Tappei, Nomoto Kazuhiro, Machida Yoshiyasu, Hariu Tsutomu, Watanabe Katsutoshi	4. 巻 17
2. 論文標題 Origin of scarlet gynogenetic triploid <i>Carassius</i> fish: Implications for conservation of the sexual?gynogenetic complex	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0276390
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1371/journal.pone.0276390	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 Mishina Tappei, Takeshima Hirohiko, Takada Mikumi, Iguchi Kei'ichiro, Zhang Chunguang, Zhao Yahui, Kawahara-Miki Ryouka, Hashiguchi Yasuyuki, Tabata Ryoichi, Sasaki Takeshi, Nishida Mutsumi, Watanabe Katsutoshi	4. 巻 11
2. 論文標題 Interploidy gene flow involving the sexual-asexual cycle facilitates the diversification of gynogenetic triploid <i>Carassius</i> fish	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 22485
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-021-01754-w	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 該当する

1. 著者名 Kokita Tomoyuki, Ueno Kohtaro, Yamasaki Yo Y., Matsuda Masanari, Tabata Ryoichi, Nagano Atsushi J., Mishina Tappei, Watanabe Katsutoshi	4. 巻 11
2. 論文標題 Gudgeon fish with and without genetically determined countershading coexist in heterogeneous littoral environments of an ancient lake	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 13283 ~ 13294
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ece3.8050	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 -

〔学会発表〕 計16件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 井戸啓太, 阿部司, 岩田明久, 伊藤僚祐, 田畑諒一, 渡辺勝敏
2. 発表標題 全ゲノムデータから推定されたアユモドキ (<i>Parabotia curtus</i>) の歴史的集団動態と集団構造
3. 学会等名 日本魚類学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 柳川実桜, 野原健司, 梁田椋也, 三品達平, 橋口康之, 安房田智司, 井口恵一朗, 西田睦, 武島弘彦
2. 発表標題 絶滅危惧魚類リュウキュウアユのゲノム特性
3. 学会等名 日本魚類学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 橋口康之, 斉藤憲治
2. 発表標題 ゼニタナゴのドラフトゲノム決定及び食性関連遺伝子群の解析
3. 学会等名 日本魚類学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 伊藤僚祐, 三品達平, 武島弘彦, 田原大輔, 渡辺勝敏
2. 発表標題 カジカ (<i>Cottus pollux</i>) 種群における遺伝子浸透と高水温適応の関連性
3. 学会等名 日本魚類学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小北智之
2. 発表標題 日本の非モデル魚を用いた本格的な生態ゲノミクス研究
3. 学会等名 日本魚類学会年会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 水野ひなの, 中山耕至, 秋田鉄也, 橋口康之, 大杉奉功, 武島弘彦
2. 発表標題 Detailed kinship estimation for detecting bias among breeding families in a reintroduced population of endangered bagrid catfish, <i>Tachysurus Ichikawai</i>
3. 学会等名 個体群生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 奥村健太, 野原健司, 井戸啓太, 坂本正吾, 稲川崇史, 沖津二郎, 松崎厚史, 佐々木良浩, 大杉奉功, 秋田鉄也, 田原大輔, 武島弘彦
2. 発表標題 ダム湖の外來魚オオクチバスにおける新たな駆除効果の評価方法の開発;大規模DNA分析を用いた高精度近親関係解析による個体数推定法の適用
3. 学会等名 応用生態工学会研究発表会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 井戸啓太, 阿部司, 岩田明久, 田畑諒一, 伊藤僚祐, 渡辺勝敏
2. 発表標題 氾濫原依存性淡水魚アユモドキの集団形成史: 全ゲノムデータによる再構築
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 大貫溪介, 田畑諒一, 西田睦, 渡辺勝敏
2. 発表標題 ゲノムワイドデータに基づく絶滅危惧淡水魚ネコギギの遺伝的集団構造と歴史集団動態
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 大貫溪介・伊藤僚祐・三品達平・橋口康之・池谷幸樹・上原一彦・西尾正輝・田畑諒一・森 誠一・渡辺勝敏
2. 発表標題 ゲノムワイドデータに基づくイタセンパラの集団分化と歴史集団動態の推定
3. 学会等名 第55回日本魚類学会年会（ウェブ大会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 井戸啓太・阿部 司・岩田明久・田畑諒一・山崎 曜・鹿野雄一・伊藤僚祐・渡辺勝敏
2. 発表標題 ゲノムワイドデータから推定されたアユモドキの集団構造と歴史的個体群動態
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会（オンライン・福岡）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 大貫溪介・伊藤僚祐・三品達平・橋口康之・池谷幸樹・上原一彦・西尾正輝・田畑諒一・森 誠一・渡辺勝敏
2. 発表標題 氾濫原性淡水魚イタセンパラの分布域形成：全ゲノムデータに基づく集団解析
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会（オンライン・福岡）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 橋口康之
2. 発表標題 硬骨魚類における嗅覚受容体遺伝子の多様性：生活史との関連に着目して
3. 学会等名 日本進化学会第23回東京大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 橋口康之・井上順治・中島 淳
2. 発表標題 魚類におけるフェロモン受容体OR114の起源と分子進化
3. 学会等名 第55回日本魚類学会年会（ウェブ大会）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 早崎佑亮・三品達平・柿岡諒・伊藤僚祐・山崎曜・小宮竹史・田畑諒一・渡辺勝敏・小北智之
2. 発表標題 琵琶湖産ヒガイ属における非カウンターシェーディングの進化
3. 学会等名 第54回日本魚類学会年会（ウェブ大会）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 早崎佑亮・三品達平・柿岡諒・山崎曜・田畑諒一・永野惇・伊藤僚祐・小宮竹史・渡辺勝敏・小北智之
2. 発表標題 不均一な湖沼環境における非カウンターシェーディング原因アリルの進化的維持
3. 学会等名 日本生態学会第68回全国大会（オンライン・岡山）
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計2件

1. 著者名 Kokita, T.	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 454
3. 書名 Adaptive phenotypic divergence in fishes of Japan: potential model systems for ecological and evolutionary genomics. In: Kai, Y., H. Motomura and K. Matsuura (edn) Fish diversity of Japan, pp. 237-261.	

1. 著者名 Tabata, R.	4. 発行年 2022年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 454
3. 書名 Lake Biwa and the phylogeography of freshwater fishes in Japan. In: Kai, Y., H. Motomura and K. Matsuura (edn) Fish diversity of Japan, pp. 205-218.	

〔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	小北 智之 (Kokita Tomoyuki) (60372835)	九州大学・農学研究院・教授 (17102)	
研究分担者	武島 弘彦 (Takeshima Hirohiko) (50573086)	福井県立大学・海洋生物資源学部・客員研究員 (23401)	
研究分担者	橋口 康之 (Hashiguchi Yasuyuki) (70436517)	大阪医科薬科大学・医学部・講師 (34401)	

6. 研究組織（つづき）

	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	田畑 諒一 (Tabata Ryoichi) (00793308)	滋賀県立琵琶湖博物館・研究部・学芸員 (84202)	

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