

魚類学雑誌 62(1):93-96
2015 年 4 月 25 日発行

2014 年度日本魚類学会シンポジウム

「魚類における適応と種分化の進化遺伝機構 ：研究最前線と今後の展望」の開催報告

魚類を含む野生生物に認められる表現型多様性や種多様性は、いったいどのようなプロセスやメカニズムで創出されたのだろうか。これは自然史研究者を魅了してやまない大きなクエスチョンであると同時に、生物学の複数の分野にまたがる研究課題であり続けている。当然のことながら、自然史学会である魚類学会の会員のなかには、このようなクエスチョンに関心をもたれている方も少なくないのではないだろうか。これまで、興味深い表現型創出の重要な原動力である適応進化と種分化を成立させる生殖隔離の進化生態学的研究はさかんに実施されてきた一方、多様性創出の進化遺伝基盤に関しては、ほぼブラックボックスのままであった。適応や種分化現象をその背景となる DNA の塩基配列の違いに還元することができれば、これまで想定されていなかったような進化機構の発見とともに、適応や種分化に関わる仮説の検証が大きく進展すると考えられる。実際、生物多様性創出に関する進化生態学の代表的教科書として定着している「The Ecology of Adaptive Radiation」(Schulter, 2000)においても、将来の遺伝基盤解明への強い期待が綴られている。このように、古くから、多様性創出の進化遺伝基盤の解明に関心がもたれていなかった訳ではなく、知りたくても技術的に困難であっただけである。したがって、近年の生物学における技術革新によって、エコ(生態)ゲノミクス(Ecological Genomics)やマイクロエボデボ(Micro-Evo-Devo)などと呼ばれる“自然集団における適応進化や生殖隔離の遺伝基盤を探る”分野が台頭してきたのは自然な流れだったと言えるだろう。エコゲノミクスの研究アプローチは、我が国においても、若手を中心に徐々に拡大しつつあり、生態学や進化学のホットな分野の一つになりつつある。このあたりの詳細は、日本生態学会の和文誌連載企画「はじめようエコゲノミクス」(例えば、山道・印南, 2008)や同学会編集の書籍「エコゲノミクスー遺伝子からみた適応ー」(森長・工藤, 2012)などの他の著作物に譲りたいが、魚類においても、その多様性研究が新しい時代を迎えようとしていることは間違いない。そのような背景のもと、本シンポジウムは、魚類を対象とした当該分野の研究最前線を把握するとともに、ますます研究の重要性と実現可能性が高まると予測される非モデル魚類への展開も含めた今後の展望を議論することを目的として開催された。

魚類における高い種多様性、および形態・生態・行動などの著しい表現型多様性には目を見張るものがある。ほとんどの魚類学会会員がこのような多様性に魅了されて研究を開始したといっても過言ではないだろう。しか

し、本シンポジウムは、この分野の現在の到達点、言い換えれば、最先端の研究成果をリアルタイムで共有し、参加者に紹介するために、当該研究のモデルとなっている特定の魚類、もしくはモデルとなりうる魚類を対象とした研究内容のみに絞って実施した。具体的には、以下の4つの魚類である。まず、トゲウオ科のイトヨ類とアフリカ大地溝帯の湖に生息するシクリッド類である。これらは世界的な視点からみても、魚類自然集団の進化研究における現在の両横綱といえる。さらに、伝統的な“ミクロ”生物学のモデルでありながら、自然集団にも興味深い表現型多様性が認められるメダカ類、そして海洋における表現型多様化や種分化研究の候補であることが提唱されているトラフグ属(Yamanoue et al., 2009)である。もちろん、ここでいうモデルとは、分子遺伝学、発生学、細胞生物学などのいわゆる“ミクロ”生物学で扱われているモデル生物という意味ではないが、これらの“進化学的”モデル魚類にも少なくとも以下の共通する条件が備わっていると思われる。(1) 自然集団に興味深い表現型多様性や種多様性が存在する(2) 飼育・育成方法やさまざまな実験の手順などが、少なくともある程度は確立されている(飼育しやすさと研究しやすさ)(3) ゲノム情報が豊富であるという点である。(2)に関しては、“ミクロ”生物学が用いる伝統的モデル生物に必須の条件であり、ゼブラフィッシュに代表される魚類を用いている研究者は非常に多いが(ただし、その研究成果が魚類学会で発表されることはほとんどない)、エコゲノミクスの文脈でより重要なのは(1)、つまり進化学の対象としての面白さである。また、当然のことながら、すべてのモデル系で少なくとも1種においては、全ゲノム情報が利用可能である(Aparicio et al., 2002; Kasahara et al., 2007; Jones et al., 2012; Brawand et al., 2014)。なお、このような趣旨のため、結果的には、他学会を主たる研究発表の場とされている複数の非会員の方にも講演をお願いすることになった。

シンポジウムは、11月17日(月)に神奈川県立生命の星・地球博物館の講義室で、著者ら(小北・渡辺)をコンビナーとして、次のプログラムに基づいて実施された。なお、当初は、竹花佑介氏(基礎生物学研究所)に「メダカ近縁種における性決定遺伝子の多様化機構」というタイトルで、メダカ類を対象とした講演をしていたが、残念ながら都合によりキャンセルとなった。しかし、講演の内容は既に原書論文として公表されている(Takehana et al., 2014)。

表現型変異を遺伝的変異へつなぐ方法論

連鎖および連鎖不平衡マッピングによる表現型原因遺伝子の同定

菊池 潔(東京大学水産実験所)

進化学的モデル魚類を用いた適応と種分化研究

シクリッドにおける唇の肥大化の平行進化に関わる遺伝的基盤

二階堂雅人（東京工業大学）
シクリッドの色彩遺伝子の探索

高橋鉄美（国立遺伝学研究所）
メダカ臀鰭の性的二型の進化遺伝機構

北野 潤（国立遺伝学研究所）
行動生態ゲノミクス：イトヨ類における雄繁殖戦略の進化遺伝基盤

小北智之（福井県立大学）
イトヨ集団間における DHA 合成能の変異と淡水進出能
石川麻乃（国立遺伝学研究所）
トラフグ属魚類の表現型とゲノムの多様性

細谷 将（東京大学水産実験所）
Genomic islands：種分化の際にゲノムに出現する種形成の責任領域
寺井洋平（総合研究大学院大学）
トゲウオ科魚類イトヨにおける雑種不稔の原因遺伝子の探索

吉田恒太（国立遺伝学研究所）
非モデル魚類への展開も含めた今後の研究展望
日本の古代湖「琵琶湖」における固有魚類群集の起源と適応

渡辺勝敏（京都大学）
非モデル魚におけるゲノム解読の現状

斉藤憲治（中央水産研究所）
野外魚類の遺伝学は何を目指す？

北野 潤（国立遺伝学研究所）

本シンポジウムは三部構成で行われたが、特に各種のケーススタディを扱った第二部の講演に共通していたのは、対象とする現象の進化機構を明らかにするために、まず表現型変異や生殖隔離の原因遺伝子、ひいては原因 DNA 変異の同定を目指していた点である。一般に、原因遺伝子や原因 DNA 変異の同定のためには、形質遺伝・集団遺伝学的手法、ゲノミクス・トランスクリプトミクス、さまざまな分子生物学実験といった多面的なアプローチが用いられることが多い。シンポジウム参加者のなかには、このような手法に不慣れな方もおられると予想されたため、冒頭に、連鎖解析や QTL 解析といった直感的には理解しにくい形質遺伝学的手法の解説を、菊池氏にお願いした。菊池氏のグループは、近年、このような手法を駆使して、トラフグの性決定遺伝子（と性決定 DNA 変異）を同定されている（Kamiya et al., 2012）。

続く第二部では、それぞれ、ビクトリア湖とタンガニカ湖のシクリッド類を対象に、势力的な進化的研究を行われている二階堂氏と高橋氏による講演があった。両氏の講演とも、多くの魚類学者が興味をもっていると思われる形態的形質（口器形態と色彩）を対象とし、異なった系統で平行（収斂）進化的な多様化が認められる現象を対象とされていた。平行進化の遺伝基盤の解明は、現在の進化学におけるもっともホットな課題の

1つであるといってもよいだろう。続いて、北野氏と著者の一人（小北）による講演内容は、それぞれ、メダカ類に認められる性的二型レベルの種間変異とイトヨ類に認められる雄の性行動レベルの生態型間変異を対象として、雄の二次性徴（性的形質）や雄の配偶戦略の適応進化の背後にある遺伝基盤を解明しようというものであった。これは、いわゆる“行動生態学”が追いかけてきた現象の進化遺伝機構にアプローチするもので、完全に未開の分野と言えるだろう（小北, 2013）。また、イトヨ類の多様化の進化遺伝機構において国内の研究メッカといえる国立遺伝研・北野研究室に所属する石川氏と吉田氏からは、それぞれ、イトヨ類における新規環境への進出能（海洋から淡水域への進出能）の種間差を生み出す分子遺伝機構とイトヨ姉妹種間に認められる生殖後隔離の原因遺伝子にアプローチする講演があった。石川氏の講演内容は、通し回遊魚において、完全な陸封型が存在する種と存在しない種が存在する現象を理解する重要なヒントを提示しており、魚類学的にも興味深いものであった。吉田氏の講演は、Kitano et al. (2009) の成果を基盤として、これまでほとんど同定されていない自然集団における生殖後隔離の原因遺伝子を探索するもので、明確な仮説のもと、効率的で洗練された研究デザインを用いている点が印象的であった。細谷氏からは、トラフグ属の表現型多様化機構を QTL 解析と全ゲノム情報を用いた比較ゲノミクスで明らかにしようとする試みが紹介され、全ゲノム情報が既に読まれているという以外に、特に研究遂行上の利点（これまでに蓄積された研究資源や実験テクニックなど）が少なかった魚種でも、もうここまでできるとの好例であった。さらに、ビクトリア湖のシクリッド類の視覚適応と種分化に関する研究で既に大きな成果（例えば、Terai et al., 2006）を挙げられている寺井氏の新プロジェクトに関する講演は、今回の講演のなかでは唯一集団ゲノミクスを用いて適応・種分化遺伝子（ゲノム領域）を網羅的に探索しようとするものであった。適応や種分化に関わるゲノム領域は、中立的な領域とは異なる集団遺伝学的挙動を示すため、特にビクトリア湖のシクリッドのように種形成が最近に起こったようなモデル系では、このようなアプローチは極めて有用である。寺井氏が行っているような複数個体の全ゲノム情報を用いた高精度な集団ゲノミクスは、今後ますます適用例が増えていくだろう。この第二部における各講演では、多様性創出の原因遺伝子や原因 DNA 変異の候補が既にかなり絞りこまれている、つまり同定の最終段階に入っているものがほとんどであった。今後数年のうちに原著論文としてその成果が公表されることが期待される。

最後の第三部では、著者の一人である渡辺から、我が国における固有種形成の代表的スポットである琵琶湖の魚類進化研究の展望に関する講演があった。琵琶湖は多様な分類群による非適応放散型の種形成が生じており、エコゲノミクスの視点で言うと、まさに非モデル生物だ

らけと言えよう。現在、著者らを含むグループで本格的な適応と種分化の進化遺伝機構に関する研究が始められたところである。続いて、我が国におけるクロマグロゲノムプロジェクト (Nakamura et al., 2013) の主要メンバーであった斉藤氏から、非モデル生物におけるゲノム解読の現状に関する講演があった。最新の内容を含みながらも、教科書的なわかりやすい講演であり、是非、学生や院生の若手に聞いてもらいたい内容でもあった。魚類学雑誌主任編集委員の立場 (小北) として、本誌に総説として投稿していただきたい内容でもあった。最後に本シンポジウムのトリとして、再度、北野氏による「野外魚類の遺伝学は何を目指す？」という今後の展望についての講演があり (これに関しては後述)、その後総合討論に移った。

総合討論で、元魚類学会会長の西田 睦氏 (琉球大学) から頂いたコメント、「若かったら、このような研究をしたかった」、「このシンポジウムは2年前だったらあまり面白くなかったかもしれない」という言葉は、現在のこの分野の現状を的確に示している。つまり、冒頭でも述べたように、以前はこのような研究は、興味があっても、やりたくても、実施が困難だったのである。この現状を変えた技術革新は、大きく2つある。まず、次世代シーケンサー (NGS) の出現と普及である。実際、本シンポジウムの講演すべてに、NGS 分析の結果が含まれていた (例えば、近縁種・複数個体の全ゲノム解読、QTL 解析のための RAD-seq によるジェノタイプピング、RNA-seq による比較トランスクリプトーム解析など)。NGS の恩恵は、今回のシンポジウムの対象魚のような“進化学的”モデル生物を用いた研究ではもちろんのこと、全ゲノム情報が解読されていない非モデル生物の研究においても果てしなく大きい。斉藤氏の講演にあったように、*de novo* シーケンス自体も以前とは比較にならないほど容易になり、全ゲノム情報が利用できる魚種は年々増えている。もう一つの技術革新は、TALEN 法や CRISPR/Cas9 法といったゲノム編集技術の台頭である。この手法によって、原理的にはあらゆる生物の研究において、マウスなどを除いてこれまで困難であったノックアウトやノックインといった逆遺伝学的手法が導入できるようになった。原因遺伝子や原因 DNA 変異の同定の最終段階で、しばしば逆遺伝学的手法による検証は不可欠であるが、ゲノム編集技術は、これを現実的なものとする。本シンポジウムでは、まだゲノム編集の成果までを明示した講演はなかったが、実験中または実験予定の講演者は多数おられた。これらの2つの技術は、まさに生物学における革命ともいえ、非モデル生物とモデル生物の垣根は急速に低くなりつつある。進化的文脈で野生生物の研究を行っている研究者にとっては、ますます楽しい時代になってきたに違いない。

ところで、今回の講演者は、表現型変異や生殖隔離の遺伝基盤や原因遺伝子 (原因 DNA 変異) の解明そのものを最終目標としている訳ではない。そのクエスチョン

は、野生生物における表現型多様化や種分化のプロセスやメカニズムにある。それでは、遺伝的背景がわかれば、どのようなことができるだろうか？これは、北野氏による最後の講演にもあったように、いくつかのカテゴリーに分けられると思われる。まず、多様性創出の遺伝基盤そのものの理解は、生物の *evolvability* (進化可能性) や自然選択のもとでの進化的応答の予測を可能にする。次に、原因 DNA 変異が同定できれば、ゲノム編集技術を駆使し、原因遺伝子にさまざまな対立遺伝子を人為的に作出することによって、対象とする形質のみに厳密な意味での表現型変異を創出することができる。したがって、このような個体を用いた巧妙な生態・行動実験を行うことによって、適応に関わる究極要因を綿密に探ることや、魚種によっては進化実験によって適応進化を再現することさえも可能になるだろう。また、集団遺伝学を駆使して、有利な対立遺伝子の出現や固定などに関する時空間的な解析を行うことによって、適応進化プロセスに関しても厳密に理解できるようになるだろう。このように、遺伝的背景がわかれば、適応や種分化に関わる仮説の検証が大きく進展することが期待される。つまり、“お話”の段階に留まることが少なくない野生生物の進化機構に関して、実証可能なレベルまで引き上げることを可能とする。

魚類学会でエコゲノミクス関連の研究というと、よく、興味はあるが、実際にやるとなると敷居が高いと言われることが多い。その原因の一つは、用いる研究手法や理論が、伝統的な魚類学では用いないものであることにあるだろう。確かに実際に研究を実施するとなると、“ミクロ”生物学の知識や実験手法を勉強・修得する必要がある。形質遺伝学や集団遺伝学の難しい理論と格闘する必要もある。また、NGS を使うとなれば、そのデータ解析のために、バイオインフォマティクスの勉強は避けて通れない。しかし、両コンビナーも含め、今回の講演者のなかには、もともとこのような分野の研究をしていたわけではない方が多く含まれていた。要は、自然界で多様な魚類が創出されるメカニズムが知りたいというモチベーションで、このような分野に進出しただけである。もちろん、エコゲノミクスのアプローチを導入するにあたり、西田氏が総合討論でコメントされていたように異なる分野間の「横のつながり」がきわめて重要なことはいうまでもない。もし、自身の対象種や研究にこのようなアプローチを導入してみたいと思っているが、敷居が高いと感じられている会員の方がおられれば (若手、中堅、ベテランを問わず)、今回の講演者のどなたにでも連絡をとっていただければと思う。きっと、どなたも丁寧に相談にのっていただけるはずである。きっかけさえ得てしまえば、昔と違い、現在はどのような種を研究対象としていても、使える技術は山のようにある。むしろ、これからは扱う現象そのものの新規性が重要になってくるだろう。

そもそも、エコゲノミクスの研究対象として、魚類の

示す驚異的な多様性はきわめて魅力的なものである。つまり、面白い表現型や種はいくらでも存在するのだ。このような多様性の記載は、魚類学会の会員によって行われたものも少なくなく、魚類学会は、野生魚類の多様性研究におけるシーズの宝庫とも言える。これからのこの分野では、間違いなくさまざまな新知見が得られるだろうし、今、魚類を使ってほんとうに面白いことができつつある。数年後、現在、非モデルと呼ばれている魚類を対象とした本格的なエコゲノミクス研究のシンポジウムをできるぐらいの新規参入があれば、本シンポジウムの目的はほぼ達成されたと言えるだろう。

引用文献

- Aparicio, S., J. Chapman, E. Stupka, N. Putnam, J. M. Chia, P. Dehal, A. Christoffels, S. Rash, S. Hoon, A. Smit, M. D. Gelpke, J. Roach, T. Oh, I. Y. Ho, M. Wong, C. Detter, F. Verhoef, P. Predki, A. Tay, S. Lucas, P. Richardson, S. F. Smith, M. S. Clark, Y. J. Edwards, N. Doggett, A. Zharkikh, S. V. Tavtigian, D. Pruss, M. Barnstead, C. Evans, H. Baden, J. Powell, G. Glusman, L. Rowen, L. Hood, Y. H. Tan, G. Elgar, T. Hawkins, B. Venkatesh, D. Rokhsar and S. Brenner. 2002. Whole-genome shotgun assembly and analysis of the genome of *Fugu rubripes*. *Science*, 297: 1301–1310.
- Brawand, D., C. E. Wagner, Y. I. Li, M. Malinsky, I. Keller, S. Fan, O. Simakov, A. Y. Ng, Z. W. Lim, E. Bezault, J. Turner-Maier, J. Johnson, R. Alcazar, H. J. Noh, P. Russell, B. Aken, J. Alföldi, C. Amemiya, N. Azzouzi, J. F. Baroiller, F. Barloy-Hubler, A. Berlin, R. Bloomquist, K. L. Carleton, M. A. Conte, H. D'Cotta, O. Eshel, L. Gaffney, F. Galibert, H. F. Gante, S. Gnerre, L. Greuter, R. Guyon, N. S. Haddad, W. Haerty, R. M. Harris, H. A. Hofmann, T. Hourlier, G. Hulata, D. B. Jaffe, M. Lara, A. P. Lee, I. MacCallum, S. Mwaiko, M. Nikaido, H. Nishihara, C. Ozouf-Costaz, D. J. Penman, D. Przybylski, M. Rakotomanga, S. C. Renn, F. J. Ribeiro, M. Ron, W. Salzburger, L. Sanchez-Pulido, M. E. Santos, S. Searle, T. Sharpe, R. Swofford, F. J. Tan, L. Williams, S. Young, S. Yin, N. Okada, T. D. Kocher, E. A. Miska, E. S. Lander, B. Venkatesh, R. D. Fernald, A. Meyer, C. P. Ponting, J. T. Streebman, K. Lindblad-Toh, O. Seehausen and F. Di Palma. 2014. The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. *Nature*, 513: 375–381.
- Jones, F. C., M. G. Grabherr, Y. F. Chan, P. Russell, E. Mauceli, J. Johnson, R. Swofford, M. Pirun, M. C. Zody, S. White, E. Birney, S. Searle, J. Schmutz, J. Grimwood, M. C. Dickson, R. M. Myers, C. T. Miller, B. R. Summers, A. K. Knecht, S. D. Brady, H. Zhang, A. A. Pollen, T. Howes, C. Amemiya, Broad Institute Genome Sequencing Platform & Whole Genome Assembly Team, J. Baldwin, T. Bloom, D. B. Jaffe, R. Nicol, J. Wilkinson, E. S. Lander, F. Di Palma, K. Lindblad-Toh and D. M. Kingsley. 2012. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks. *Nature*, 484: 55–61.
- Kamiya, T., W. Kai, S. Tasumi, A. Oka, T. Matsunaga, N. Mizuno, M. Fujita, H. Suetake, S. Suzuki, S. Hosoya, S. Tohari, S. Brenner, T. Miyadai, B. Venkatesh, Y. Suzuki and K. Kikuchi. 2012. A trans-species missense SNP in *Amhr2* is associated with sex determination in the tiger pufferfish, *Takifugu rubripes* (fugu). *PLoS Genet.*, 8: e1002798.
- Kasahara, M., K. Naruse, S. Sasaki, Y. Nakatani, W. Qu, B. Ahsan, T. Yamada, Y. Nagayasu, K. Doi, Y. Kasai, T. Jindo, D. Kobayashi, A. Shimada, A. Toyoda, Y. Kuroki, A. Fujiyama, T. Sasaki, A. Shimizu, S. Asakawa, N. Shimizu, S. Hashimoto, J. Yang, Y. Lee, K. Matsushima, S. Sugano, M. Sakaizumi, T. Narita, K. Ohishi, S. Haga, F. Ohta, H. Nomoto, K. Nogata, T. Morishita, T. Endo, T. Shin-I, H. Takeda, S. Morishita and Y. Kohara. 2007. The medaka draft genome and insights into vertebrate genome evolution. *Nature*, 447: 714–719.
- Kitano, J., J. A. Ross, S. Mori, M. Kume, F. C. Jones, Y. F. Chan, D. M. Absher, J. Grimwood, J. Schmutz, R. M. Myers, D. M. Kingsley and C. L. Peichel. 2009. A role for a neo-sex chromosome in stickleback speciation. *Nature*, 461: 1079–1083.
- 小北智之. 2013. 行動生態ゲノミクス—適応進化の遺伝基盤を探索. 桑村哲生・安房田智司 (編), pp. 222–239. 魚類行動生態学入門. 東海大学出版会, 秦野.
- 森長真一・工藤 洋 (編). 2012. エコゲノミクス—遺伝子からみた適応— (シリーズ現代の生態学 7). 共立出版, 東京. 320 pp.
- Nakamura, Y., K. Mori, K. Saitoh, K. Oshima, M. Mekuchi, T. Sugaya, Y. Shigenobu, N. Ojima, S. Muta, A. Fujiwara, M. Yasuike, I. Oohara, H. Hirakawa, V. S. Chowdhury, T. Kobayashi, K. Nakajima, M. Sano, T. Wada, K. Tashiro, K. Ikeo, M. Hattori, S. Kuhara, T. Gojobori and K. Inouye. 2013. Evolutionary changes of multiple visual pigment genes in the complete genome of Pacific bluefin tuna. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 110: 11061–11066.
- Schluter, D. 2000. The ecology of adaptive radiation. Oxford University Press, Oxford. 288 pp.
- Takehana, Y., M. Matsuda, T. Myosho, M. L. Suster, K. Kawakami, T. Shin-I, Y. Kohara, Y. Kuroki, A. Toyoda, A. Fujiyama, S. Hamaguchi, M. Sakaizumi and K. Naruse. 2014. Co-option of *Sox3* as the male-determining factor on the Y chromosome in the fish *Oryzias latipes*. *Nat. Commun.*, 5: 4157.
- Terai, Y., O. Seehausen, T. Sasaki, K. Takahashi, S. Mizoiri, T. Sugawara, T. Sato, M. Watanabe, N. Konijnendijk, H. D. Mrosso, H. Tachida, H. Imai, Y. Shichida and N. Okada. 2006. Divergent selection on opsins drives incipient speciation in Lake Victoria cichlids. *PLoS Biol.*, 4: e433.
- 山道真人・印南秀樹. 2008. 始めよう！エコゲノミクス (1) 局所適応と形質の分化. 日本生態学会誌, 58: 241–247.
- Yamanoue, Y., M. Miya, K. Matsuura, S. Miyazawa, N. Tsukamoto, H. Doi, H. Takahashi, K. Mabuchi, M. Nishida and H. Sakai. 2009. Explosive speciation of *Takifugu*: another use of *fugu* as a model system for evolutionary biology. *Mol. Biol. Evol.*, 26: 623–629.

(小北智之 Tomoyuki Kokita: 〒917-0003 福井県小浜市学園町 1-1 福井県立大学海洋生物資源学部 e-mail: kokita@fpu.ac.jp; 渡辺勝敏 Katsutoshi Watanabe: 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町 京都大学大学院理学研究科 e-mail: watanak@terra.zool.kyoto-u.ac.jp)