

魚類の種内二型(右利き・左利き)の存続機構

A mechanism maintaining lateral dimorphism in fishes

東京大学・海洋研究所・資源解析分野 中嶋 美冬 (NAKAJIMA, Mifuyu)

Fish Population Dynamics, Ocean Research Institute,
University of Tokyo

序論

魚類の種内二型(左右性)とは、体の前後軸を中心線とする右体側と左体側とで、一方が他方より構造的・機能的に優位にあることを言う(生態学会編 生態学事典 2003)。その左右のずれは特に下顎の接続部で顕著であり、左接続部がより前側・腹側・外側にあるために顎が右に開き体が左に曲がる個体を「左利き」、その逆を「右利き」という(Hori 1993; Nakajima et al. 2004)。生態学会編『生態学事典』の「左右性(魚類の)」に記されたとおり、この二型はタンガニイカ湖をはじめとしたいくつかの水域で数十魚種において確認されている(Hori 1993)。親子の利きを調査した結果から、左右性は1遺伝子座2対立遺伝子に支配される左利き優性のメンデル遺伝と考えられている。また、左右性について以下のような興味深い事実が報告されている(堀 2000)。

- 1、種内の利き比率は数年の周期を持って振動する。
- 2、捕食者の利き比率は被食者のそれと位相がずれている。
- 3、捕食者は、自分とは反対の利きの餌個体を主に捕食している。

自分と反対の利きの餌個体を捕食することを交差捕食(Cross Predation)、逆に捕食者が自分と同じ利きの被食者を食べることを並行捕食(Parallel Predation)と呼ぶ(Nakajima et al. 2004 等)。

生物個体の左右非対称性については以下の3つが知られている: 決まった側が集団の絶対多数でより発達する「定向性非対称」(directional asymmetry)、本来左右対称と考えられている形態に見られるわずかな「対称性のゆらぎ」(fluctuating asymmetry)、集団の中に左利きと右利きが共存する「分断性非対称」(antisymmetry)。魚類の左右性は、分断性非対称の一例と考えられる。他の例では非対称性の維持には性淘汰が関与していると

考えられている(Pope 2000)のに対し、左右性は捕食によって維持されていると思われる。

数理モデル

本研究では、交差捕食が魚類の左利きと右利きの共存を維持し、利き比率を振動させる要因であるという仮説を立てた。すなわち、以下のような頻度依存淘汰が起きていると考えた。餌種に左利きが多いとき、それを捕食する種では右利きが有利となり多数派になるため、やがて餌種で左利きが減少して右利きが増え、捕食者では左利きが有利となって増加する。つまり被食者と捕食者において多数派の利きの入れ替わりが繰り返されると予想される。先行研究(Takahashi and Hori 1994, 1998)では利き比率の振動は少数派の有利さが表出する時間遅れによって起こるとしていたのに対し、本研究では捕食者と被食者のサイクルによって起こると考えたのである。

上記の仮説を検証するため、本研究では①1捕食者2被食者の系、②雑食(複数の栄養段階を捕食)のある3種系(図1参照)において、数理モデルを構築した。2種類の食物網において、交差捕食によって各種で多型が維持される条件をロトカ・ボルテラ方程式を応用した遺伝子頻度変動のモデルを用いて検討した。

種 i において、劣性である右利きは対立遺伝子 l_i に、優性である左利きは対立遺伝子 L_i に支配されており、それぞれの対立遺伝子の適応度は w_{l_i} 、 w_{L_i} とする。種 i の右利き遺伝子頻度を p_i とすると、そのダイナミクスは以下のように表すことができる(Nakajima et al. in press)。

$$dp_i / dt = p_i (w_{l_i} - w_i) = p_i (1 - p_i) (w_{l_i} - w_{L_i}) \quad \text{式1}$$

どの食物網においても全種に右利きと左利きがいるとし、交差捕食は並行捕食よりも捕食効率が高いとした。以下にその詳細を記す。

①1捕食者2被食者の系

唯一の共存平衡点は種内の利き比率が 1/2、すなわち各種で右利き:左利き=1:1 となる点であった。線形近似して局所安定性を解析したところ、この平衡点は中立安定であった。

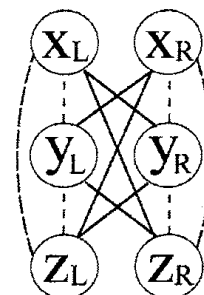


図1 種x、種y、種zの3種捕食系。
xはyとzを捕食し、さらにyはzを捕食する。各種の右利き、左利きをそれぞれXR、XL、YR、YL、ZR、ZLとした。

リヤプノフ関数は見つかっておらず、大局安定性は未だ示されていない。このとき、種内での利き比率は周期的に振動し、被食者2種の振動は位相が一致していた(図2)。これは遺伝的浮動を考慮した計算機実験においてもほぼ同様であった。遺伝的浮動の効果は振動周期と振幅に表れた。時系列解析の結果、遺伝的浮動による遺伝子頻度の不確実性が大きいと周期は長くなり、また振幅が大きくなることがわかった。内的自然増加率が大きい種や捕食圧が高い種においても同様であった。並行捕食効率が交差捕食効率に近づくと、周期性のない不規則な振動が得られた。

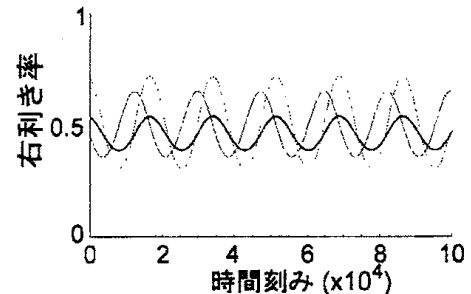


図2 1捕食者2被食者系のシミュレーション結果。細実線：捕食者種x、太実線：被食者種y、点線：被食者種z

②雑食のある3種系

①と同様に、共存平衡点では各種内の利き比率が1/2であった。この平衡点は不安定渦状点であった。計算機実験の結果、平衡点の周囲にリミットサイクルが出現した。このとき、種内での利き比率は周期的に振動し、3種の位相はずれていた。これは遺伝的浮動を考慮した計算機実験においても同様であった。遺伝的浮動の効果は①と同様であった。 x_R, y_L, z_R, z_L のみが正であるように、被食者には右利きと左利きがいるが捕食者2種ではそれぞれどちらかの利きしかいない系は安定ではなく、捕食者が二型になるか絶滅した。また、野外で得られたデータとは逆に、並行捕食のほうが交差捕食よりも小さいと仮定した場合、共存平衡点は鞍点であり、右利きと左利きの個体群は共存しないことがわかった。

参考文献

- Hori M (1993) Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale eating cichlid fish. *Science* 260:216-219
- Nakajima M, Matsuda H, Hori M (2004) Persistence and fluctuation of lateral dimorphism in fishes. *Am Nat* 163:692-698
- Nakajima M, Matsuda H, Hori M (in press) A Population Genetic Model for Lateral Dimorphism Frequency in Fishes. *Popul Ecol*
- Pope DS (2000) Testing function of fiddler crab waving by manipulating social context. *Behav Ecol Sociobiol* 47:432-437
- Takahashi S, Hori M (1994) Unstable evolutionary stable strategy and oscillation: a model of lateral asymmetry in scale-eating cichlids. *Am Nat* 144:1001-1020
- Takahashi S, Hori M (1998) Oscillation maintains polymorphisms - a model of lateral asymmetry in two competing scale-eating cichlids. *J theor Biol* 195:1-12
- 堀道雄 (2000) 「群集の多様性と安定化機構」In: 佐藤宏明ら編著「群集生態学の現在」京都大学学術出版会