

平成 22 年 5 月 27 日現在

研究種目： 基盤研究 (C)
研究期間： 2007 ~ 2009
課題番号： 19570020
研究課題名 (和文) 水生動物の左右性のダイナミクスと遺伝システムの進化
研究課題名 (英文) The dynamics of laterality in aquatic animals and the evolution of its genetic system
研究代表者 高橋 智 (TAKAHASHI SATOSHI) 奈良女子大学・人間文化研究科・准教授
研究者番号： 70226835

研究成果の概要 (和文)： 左利き遺伝子を持つ卵が左利き遺伝子を持つ精子と受精するのを阻止する不和合性遺伝子を考えた遺伝モデルにより，左利きホモが存在しないということ魚類の飼育交配実験の結果を説明した．捕食者が逆の利きの餌を捕食する交差捕食により左右性の比率が振動するとき，グループ産卵を行う魚でこの不和合性は有利となり進化する．また，ペア産卵を行う魚では不完全な不和合性が進化する．

研究成果の概要 (英文)： Oscillation of laterality frequency by the cross predation favors incompatibility genes against fertilization of lefty gene gemetes, which explains the lack of lefty homozygotes in fish.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007 年度	1,500,000	450,000	1,950,000
2008 年度	1,100,000	330,000	1,430,000
2009 年度	800,000	240,000	1,040,000
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野： 生物学

科研費の分科・細目： 基礎生物学・生態・環境

キーワード： 左右性、不和合性、頻度依存選択、進化、振動

1. 研究開始当初の背景

水生動物の中で魚類の左右非対称性は，本研究分担者の堀道雄によりアフリカのタンガニカ湖に棲息する鱗食魚で発見，記述された．鱗食魚では口の開き方に顕著な左右非対称性が見られ，左利き個体と右利き個体の頻度が 1 : 1 を中心に約 5 年周期で振動している．振動は餌の魚の警戒によって，左利き個体と右利き個体のうち多数派が不利とな

り，非常に強い頻度依存選択が生じるためであることが，データやモデルにより確かめられている．左利き個体と右利き個体はそれらの頻度以外の要因については選択圧に差がないと考えられる(物理的要因等は左利き，右利きに同等に作用することから，この左右非対称性多型の頻度の動態は，純粋にそれら自身の頻度だけによって決まる頻度依存選択の希有な例と考えられる．

左右非対称性の多型はその後鱗食魚だけでなく多くの魚類で確認され、主としてタンガニイカ湖と琵琶湖で左右性多型の動態が継続して調査された結果、数年周期で食性グループごとに同調して振動している傾向があること、捕食被食の関係にあるときには振動の位相が異なっていることなどが明らかとなってきた。捕食者は自身とは逆の利き手の餌をより多く食べるという「交差捕食」が発見され、餌の警戒に加えて交差捕食が、食性グループごとの左右性多型の頻度の振動と捕食被食関係での位相のずれを生むと考えられ、モデルによっても確認されている。さらに近年左右性多型がコウイカでも存在し、頻度が約2年の周期で振動していることがわかった。左右性多型は魚類に限らず、水生動物に普遍的存在し捕食被食の関係を通じて互いの頻度に影響を及ぼし合っていると考えられる。

左右性多型の遺伝様式は口内保育を行う鱗食魚の親子のサンプルから、通常のメンデル遺伝であることが予想された。しかし、鱗食魚ではあるペアが別のペアに子供を預ける「子預け」のために親子関係にない稚魚が混入されることがあるため、厳密な親子関係が示されないため、その後、子預けが生じないように厳密にコントロールされた実験条件下での鱗食魚の親子関係のデータ及びカワヨシノボリなど他の魚での親子関係のデータを調べたところ、右×右からは100%右個体が、右×左からは右個体と左個体がほぼ1:1で、また左×左からは右個体と左個体がほぼ1:2の比率で誕生した。この結果を説明する仮説として、左利き優性のメンデル遺伝だが左利き遺伝子をホモで持つと致死となることが考えられた。しかし、左利きホモが致死となることは選択的に非常に不利になるだけでなく、実際の左×左の卵の孵化率からも考えづらい。

2. 研究の目的

本研究の目的の一つは、魚類の左右性の遺伝様式を説明する仮説「左利きホモの致死」が実験の卵の孵化率を説明できないことから、もう一つの仮説「遺伝的不和合性」を観察、実験と理論を通じて検証していくことである。左利き遺伝子を持った卵と精子が受精しないという遺伝的不和合性によって、孵化率を下げることなく左利きホモ個体が存在しないことを説明できる。

また、遺伝的不和合性がどのようにして、有利となり、進化してきたのかを左右性多型の比率の周期的な振動に着目して明らかにする。これまで調べられた多くの魚類で、左右性多型の頻度は周期的に振動し、その選択圧も少ない頻度の利き手が非常に有利になるという形で大きく変動する。このように選

択圧の大きく変動する状況では一般に、違うタイプの子供を残すという bet-hedging (両賭け)の戦略が有利になることが知られている。遺伝的不和合性を示すようにする遺伝子は左利きの親の子の中の右利きの割合を増やすため、この bet-hedging の効果により、遺伝的不和合性がない場合に比べて有利となり広まっていくことが予想される。

左利き遺伝子を持った卵と精子が受精しないという遺伝的不和合性だけでは、その子の右個体と左個体の比率がほぼ1:2となっていることは説明できない。卵と精子の遺伝子型だけではなく、親の形質も卵と精子の和合性に影響を与えていることが考えられる。どのような種類の和合性が実際の実験データを説明しうるか、また進化的に有利となるか、理論的に説明するだけでなく、子供の左右性の比率に対して母親、父親の利き手がそれぞれどのように影響を及ぼしているか、また子供の左右性の比率がどのようにばらつくかなど、実験的により詳しいデータを調べる。

左右性多型がメンデル遺伝でないことは左右性多型の頻度のダイナミクスにも影響を与える。遺伝的不和合性により左右性の頻度は1:1ではなく、それよりもやや右利きが多くなっている比率を中心に振動することが予想される。振動の中心が1:1からどれだけずれるか、理論的に予想すると同時に、野外で詳しい左右性の頻度の変動データを調査することによりこの遺伝的不和合性の左右性多型ダイナミクスへの影響を調べる。

左右性多型はコウイカやカニなどにも存在するがその遺伝様式はまだ一部しかわかっていない。これまでシオマネキの入れ替え実験により雄個体の左右性は息子の左右性に影響を与えないが、孫の世代の雄の左右性には影響していることがデータにより示されている。このことからカニの左右性の遺伝様式は魚類とはまた異なっていることが予想される。理論的にどのような遺伝様式が観察された左右性の頻度のダイナミクスを説明できるかを調べると同時に、飼育実験等により頭足類や甲殻類の左右性の遺伝様式を明らかにする。

魚類と頭足類、甲殻類の遺伝様式の違いが左右性の頻度のダイナミクスにどのような影響を与えるか、またそれらの間に捕食関係があるときに交差捕食となっていることが知られているが、左右性の頻度のダイナミクスがどのようになるか、理論及び野外調査によって明らかにする。

3. 研究の方法

交配実験の結果から魚類の左右性の遺伝では左利きホモの個体が存在しないと考えられるため、左利き卵の左利き精子との受精

を阻止する様々なタイプの不適合性を考えた。交差捕食による左右性比率の振動と同時に不適合性遺伝子頻度の時間変化を計算機シミュレーションにより調べた。また、生存率、交差捕食の割合等のパラメータの最終的な不適合性遺伝子頻度への影響を調べた。最終的な不適合性遺伝子の割合が最も大きくなる不適合性のモデルに対して、捕食の餌への影響の関数形、産卵様式（グループ産卵かペア産卵か）の影響を調べた。

魚類に多いペア産卵では左利き遺伝子の不適合性は全く広まらないが、左利き卵の左利き精子との受精を完全には阻止しない不完全不適合性モデルを考え、不適合性遺伝子頻度の変化を調べた。また左利き卵の左利き精子との受精を阻止する程度（不適合性の強さ）の進化を考え、どの程度の不適合性が進化的に安定になるかを調べた。

また、左利きホモが存在しないだけでなく、交配実験の結果を全て説明する不適合性のモデルとして親の遺伝子型が右利き卵の精子との不適合性に影響を与える場合も考え、その影響の程度の進化をシミュレーションにより調べた。

カニの左右性の遺伝様式について、雄の左右性がどちらか一方に偏ったときに次年度の加入雄の左右比が1:1となり、2年後以降の加入雄の左右比が偏ることを説明できるモデルとして、母親からの遺伝で息子の左右性が定まる3つのモデル（性染色体モデル、インプリンティングモデル、母性効果モデル）を考え、いずれのモデルが6年間のシオマネキ雄の左右性頻度のダイナミクスのデータを説明できるかを調べた。

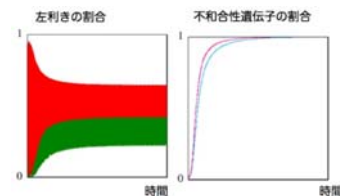
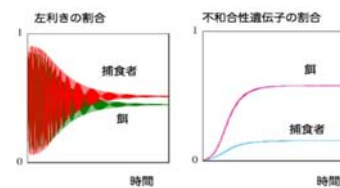
魚類の行動の左右性を調べ、形態の左右性との対応を調べた。またエビに対する捕食や待ち伏せ型の魚の捕食で交差捕食と平行捕食のいずれが卓越するかを調べた。

4. 研究成果

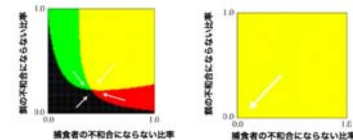
1 捕食者 1 餌系で捕食者が自分と異なる利きの餌を捕食する交差捕食が卓越する系で、左利きホモを阻止する不適合性が進化するかどうかを調べた。左利きホモが生じない不適合性として以下の7つを考えた。(a) 卵と精子のいずれかに不適合性遺伝子が存在すると左利きホモを作らない (b) 卵が不適合性遺伝子を持つと左利き遺伝子を持つ精子と結びつかない (c) 左利き遺伝子と不適合性遺伝子を持つ卵は左利き遺伝子を持つ精子と結びつかない (d) 左利きで不適合性遺伝子を持つ親の卵は左利き遺伝子を持つ精子と結びつかない (e) 左利きで不適合性遺伝子を持つ親の不適合性遺伝子を持つ卵は左利き遺伝子を持つ精子と結びつかない (f) 左利きで不適合性遺伝子を持つ親の左利き遺伝子を持つ卵は左利き遺伝子を持つ

精子と結びつかない (f) 左利きで不適合性遺伝子を持つ親の左利き遺伝子を持つ卵は左利き遺伝子を持つ精子と結びつかず、右利き遺伝子を持つ卵は左利き遺伝子を持つ精子と結びつく確率が小さい。交差捕食により左右性の振動が生じるとき、この中で (b) の不適合性遺伝子を持つ卵が左利き遺伝子を持つ精子と結びつかないとするものが最も不適合性遺伝子が有利となり増加した。

まず集団中の多数の雄が産卵に参加するグループ産卵での不適合性遺伝子の頻度の変化を調べた。交差捕食の割合または捕食の餌への影響が大きくない場合には、不適合性遺伝子の



頻度が増加するに従って左右性多型の頻度の振動が小さくなり、最終的には左右性多型の頻度の振動は停止し、不適合性遺伝子の頻度は中間的な値へと落ち着いた。交差捕食の割合と捕食の餌への影響が大きいとき、左右性多型の頻度の振動は（不適合性遺伝子がない場合よりは小さく）持続し、不適合性遺伝子が最終的に



全体を占め固定した。左右性の振動により左利きホモが存在しない遺伝システムが進化したことになる。

魚類では1匹の雄と雌だけが産卵に参加するペア産卵を行う種も多い。ペア産卵では不適合性遺伝子は不利となり集団中から排除される。これは不適合性遺伝子と左利き遺伝子を持つ卵が受精できない組み合わせが存在するためである。左利き遺伝子を持つ卵が左利き遺伝子を持つ精子と受精することを完全に阻止するのではなく、受精確率を下げる不完全不適合性を考えたモデルでは、ペア産卵でも不適合性が進化する。不完全不適合性モデルで、不適合性が全くない状態から、不適合性の強度を少しずつ変えてどの程度の強さに落ち着くかを調べた。パラメータに応じて唯一の中間的な強さの不適合性にそれぞれ近づくが、交差捕食の割合と捕食の餌への影響が大きく生存率が小さいという左右性の振動がより激しくなる状況で、不適合性の程度が完全に近い強さが有利となり左利

きホモが存在しない遺伝システムが進化することがわかった。

不和合性遺伝子と左利き遺伝子を持つ卵が左利き遺伝子を持つ精子と受精しないモデルで左利きホモが存在しないことは説明できたが、左利きペアの子の左右比が 2:1 でモデルから予測される左右比とは少しずれている。母親の遺伝子型が卵の左利き遺伝子、右利き遺伝子を持つ精子との受精確率に影響を与えるモデルを検討した結果、不和合性遺伝子を持つ母親の左利き遺伝子を持つ卵と右利き遺伝子を持つ卵が、左利き遺伝子を持つ精子と右利き遺伝子を持つ精子と受精する確率の比をそれぞれ 0:1, 1:2 としたときに、交配実験と一致する子の左右比が得られることが分かった。また、右利き遺伝子を持つ卵が、左利き遺伝子を持つ精子と右利き遺伝子を持つ精子と受精する確率の比の進化を考えると、1:2 が安定となる交差捕食の割合、捕食の餌への影響、生存率等のパラメータが存在することがわかった。

カニの左右性については、頻度の時間変化についてデータとの 2 乗誤差を最小にするようにパラメータ選んだとき、3 つのモデルのうち X 性染色体上に左右性を定める遺伝子が存在するとするモデルに稚ガニの他の個体群からの移入を考えたものが、最も良くデータを説明することができた。X 染色体モデルではそのままでは雌の左右比が 1:1 とならず、実験データと合わないが、X 染色体の不活性化を考えると雌の左右比 1:1 と矛盾しない結果が得られる。

エビの左右性に対して交配実験の結果メンデル遺伝とは異なる遺伝システムを持つことが推測された。多遺伝子座閾値モデルで実験データに近い比の確率が大きいものがあることがわかった。また、エビ食魚の形態的、捕食、行動の左右性が対応することが示された。闘魚に対してもその行動に左右性があり、形態の左右性と対応することが示された。

水生動物の左右性は、環境条件に関わらず個体群内の頻度だけで系の振る舞いが左右されるので、頻度依存の動態、選択を調べる非常に理想的な系である。特に魚類では左右性多型が普遍的な現象であることが確認されつつあり、交差捕食を通じた左右性の影響が注目されている。しかし左右性多型の次世代への影響を考えるには、この多型の遺伝様式を知る必要がある。子の左右比は優性ホモが致死のメンデル遺伝と同じ分離比となるが、理想的条件で卵の孵化率が高いこと、優性ホモ致死の遺伝的負荷が大きいことなどから優性ホモ致死とは考えづらく、遺伝システムはよくわからない状態であった。今回の研究により魚類の左右性の遺伝メカニズムとそれが進化してきた理由がほぼ解明され

たことになる。

左利きホモを生じない遺伝的不和合性は、左右性多型の比率の振動という個体群動態の特徴によって有利となり進化したと考えられる。高等生物で個体群動態によって遺伝システムが変化したことが実証されたことはほとんどない。左右性の遺伝システムの研究は遺伝システムの進化に対して多くを解明することになるだろう。

エビと魚類とでは左右性の遺伝システムが異なっているだろうことが今回の研究によってわかった。今後イカ等の軟体動物の左右性の遺伝システムが解明されると、左右性に起源がどの分類群で共通でどこまで遡れるかを考察することができるようになるだろう。また、今回明らかになった魚類の左右性遺伝のメカニズムが左右性頻度の振動という個体群動態にどのような影響を与えるのかも今後調べていく必要がある。

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 26 件)

1. Takeuchi Y., Hori M., Omar M., Kohda M. 2010. Lateral bias of agonistic responses to mirror images and morphological asymmetry in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*). *Behavioural Brain Research*, 査読有, 208:106-111.

2. Kohda, M., Heg, D., Makino, Y., Takeyama, T., Shibata, J., Watanabe, K., Munehara, H., Hori, M. & Awata, S. 2009. Living on the wedge: female control of paternity in a cooperatively breeding cichlid. *Proceedings of the Royal Society B*, 査読有, 276:4207-4212.

3. Takahashi, T., Watanabe, K., Munehara, H., Rueber, L., & Hori, M. 2009. Evidence for divergent natural selection in a Lake Tanganyika cichlid fish. *Molecular Ecology*, 査読有, 18:3110-3119

4. S. Yamaguchi, Y. Yusa and S. Yamato, S. Urano, S. Takahashi, Mating group size and evolutionarily stable pattern of sexuality in barnacles, *J. Theor. Biol.*, 査読有, 253 (2008) 61-73.

5. Hosono, M. & Hori, M. 2008. Divergent shell-shape as an anti-predator adaptation in tropical land snails. *The American Naturalist*, 査読有, 171:726-732.

6. Takahashi, T. & Hori, M. 2008. Evidence of disassortative mating in a Tanganyikan cichlid fish and its role in the maintenance of intra-population dimorphism. *Biology Letters*, 査読有, 4:497-499.

7. Takeuchi, Y., Tobo, S. & Hori, M. 2008. Morphological asymmetry of the abdomen and behavioral laterality in atyid shrimp. *Zoological Science*, 査読有, 25(4):355-363.

8. Takeuchi, Y. & Hori, M. 2008. Behavioural laterality in the shrimp-eating cichlid fish, *Neolamprologus fasciatus*, in Lake Tanganyika. *Animal Behaviour*, 査読有, 75:1359-1366.

9. Takahashi, R., Watanabe, K., Nishida, M. & Hori, M. 2007. Evolution of deeding socialization in Tanganyikan scale-eating cichlids: a molecular phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology*, 査読有, 7:195.

10. Hori, M., Ochi, H. & Kohda, M. 2007. Inheritance pattern of lateral dimorphism in two cichlids of the scale eater *Perrisodus microlepis* and the herbivore *Neolamprologus moorii* in Lake Tanganyika. *Zoological Science*, 査読有, 24:489-492.

11. Takahashi, R., Moriwaki, T. & Hori, M. 2007. Foraging behaviour and functional morphology of two scale-eating cichlids from Lake Tanganyika. *Journal of Fish Biology*, 査読有, 70:1458-1469.

12. Hosono, M., Asami, T. & Hori, M. 2007. Right-handed snakes: convergent evolution of asymmetry for functional specialization. *Biology Letters*, 査読有, 3(2):169-172.

[学会発表] (計 27 件)

1. 竹内勇一, 鬮魚の形態的左右非対称性に対応した威嚇誇示, 日本生態学会, 2010年3月17日, 東京.

2. 八杉公基, アンコウとその被食者の間に見られる左右性の影響, 日本生態学会, 2010年3月17日, 東京

3. 高橋智, 左右比の振動は左利きホモをな

くす? 魚類左右性の遺伝システムとその進化, 数理生物学会, 2009年9月10日, 東京.

4. Takahashi, S., Cross predation induces the evolution of homozygote incompatibilities in the lateral asymmetry genetics of the fish, The 10th International Congress of Ecology, 2009年8月18日, Brisbane, Australia.

5. Kobayashi, M., Models of genetic system of the cheliped handedness in a fiddler crab, The 10th International Congress of Ecology, 2009年8月17日, Brisbane, Australia.

6. Yata, M., Models of genetic system about atyid shrimps, *Limnocaridina latipes*, The 10th International Congress of Ecology, 2009年8月18日, Brisbane, Australia.

7. 平尾隆, コウイカ類の形態における左右非対称性とその比率の動態, 日本生態学会, 2009年3月, 岩手県立大学

8. 松井彰子, カダヤシ科魚類における行動の左右性と形態の反対称性, 日本生態学会, 2009年3月, 岩手県立大学

9. 八杉公基. 室内実験で観察された魚類の捕食行動、逃避行動の左右性. 日本生態学会. 2009年3月. 岩手県立大学

10. 寺西肇, ヤマトオサガニ個体群における左右性比率の変動, 日本生態学会, 2009年3月, 岩手県立大学

11. Takahashi, R. Evolution of the lateral asymmetry in Tanganyikan scale eating cichlids. The 1st International Symposium of the Biodiversity Global COE Project "from Genome to Ecosystem" 19-20, March, 2008, Kyoto.

12. Takeuchi, Y. Dynamics of laterality among five shrimp-eating cichlids and their prey shrimp in Lake Tanganyika. The 1st International Symposium of the Biodiversity Global COE Project "from Genome to Ecosystem" 19-20, March, 2008, Kyoto.

13. Teranishi, H. The lateral asymmetry of crabs and its effect on the predator-prey interaction. The 1st International Symposium of the Biodiversity Global COE Project "from

Genome to Ecosystem” 19-20, March, 2008, Kyoto.

14. Ihara, R. “Laterality of behavioral and morphological features in *Sepia lycidas*” 7th International Symposium Cephalopods – Present and Past. Sep.14-16, 2007. Sapporo.

15. 高橋智. 左利きホモはなぜ存在しない? 左右性の遺伝システムの進化. 日本進化学会, 2007年8月, 京都.

[図書] (計1件)

1. 堀道雄 (松本忠夫・長谷川真理子編), 培風館, シリーズ 21 世紀の動物科学第 11 巻「生態と環境」, 2007, 51-95.

[産業財産権]

○出願状況 (計0件)

○取得状況 (計0件)

[その他]

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

高橋 智 (TAKAHASHI SATOSHI)
奈良女子大学・人間文化研究科・准教授
研究者番号: 70226835

(2) 研究分担者

和田 恵次 (WADA KEIJI)
奈良女子大学・共生科学センター・教授
研究者番号: 80127159

堀 道雄 (HORI MICHIO)
京都大学・理学研究科・教授
研究者番号: 40112552

幸田 正典 (KOU DA MASANORI)
大阪市立大学・理学研究科・教授
研究者番号: 70192052