

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 6 月 10 日現在

機関番号：82708

研究種目：基盤研究 (C)

研究期間：2008 ~ 2012

課題番号：20570029

研究課題名（和文） フナ類の有性・無性型の共存機構の解明

研究課題名（英文） Research on the coexistence mechanism of the sexual-aseexual form of *Carassius auratus* sp.

研究代表者

箱山 洋 (HAKOYAMA HIROSHI)

独立行政法人・水産総合研究センター・増養殖研究所・内水面研究部・主任研究員

研究者番号：50344320

研究成果の概要（和文）：無性型・有性型からなるフナ類の集団は同所的に共存している。この共存のメカニズムを理解することを目的とした。(1)野外個体群動態から、共存を可能にする3つの仮説（病気、中立、メタ個体群）を棄却した。(2)実験個体群で、有性生殖のオスを作るコストの個体群への影響を初めて実証した。(3)発育段階ごとに、有性・無性型の成長率の違いを明らかにした。結論として、共存メカニズムは出生率の差に関する何らかの要因によることが示唆された。

研究成果の概要（英文）： I studied the coexistence mechanism of the gynogenetic complex of *Carassius auratus*, which includes two types: the sexual and gynogenetic asexual form. (1) I rejected three coexistence hypotheses (the epidemic hypothesis, neutral hypothesis and meta-population hypothesis) based on the data of natural populations. (2) I demonstrated the cost of sex in experimental populations: the growth rate of the asexual population was significantly higher than that of the sexual population. (3) I showed the difference in the growth rate between the sexual and asexual forms. In conclusion, the results suggest that the coexistence mechanism depends on some factors related to the different in the birth rate between the two forms.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2008年度	800,000	240,000	1,040,000
2009年度	700,000	210,000	910,000
2010年度	700,000	210,000	910,000
2011年度	700,000	210,000	910,000
2012年度	700,000	210,000	910,000
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

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：個体群・共存・無性生殖・有性生殖・gynogenesis・*Carassius auratus*

## 1. 研究開始当初の背景

異型配偶子の有性生殖にはオスを作るコストがあるため、増殖率は無性生殖に劣る。有性集団の性比が1:1であれば、増殖率は1/2になる（有性生殖2倍のコスト：Williams 1975; Maynard Smith 1978; Bell 1982）。一

方、フナ類の無性型は雌性発生 gynogenesis であり、無性型の卵の発生には有性型のオスの精子が必要である。この雌性発生ではオスの遺伝子は遺伝的には貢献せず、子供は親のクローンとして誕生する。性以外の形質が同一だとして、これらの制約のみから個体群動

態を考えると、2 倍の増殖率で無性型の比率が増加し、相対的にオスの比率が減少することで産卵できないメスが增える。結果として、全体の個体数は減少していき、両者ともに減るようになる (Hakoyama & Iwasa 2004)。共存を可能にするには、第一に、有性生殖 2 倍のコストを補償するための短期的な有利さが有性集団に必要である。言い換えると、何らかの理由によって有性個体の出生率が大きい、もしくは死亡率が小さいことがあって、増殖率が無性型と大きく変わらない状況が必要である。第二に、無性型と有性型の間で少数者有利の負の密度効果が必要である。一方の比率が大きく減少したときに個体数を回復しやすい仕組みがないと共存できない (Hakoyama & Iwasa 2004; 箱山 2003)。

脊椎動物では魚類・爬虫類・両生類において無性生殖を行なう種が約 100 種程度知られているが、ほぼ全ての無性型が有性型の親種 (2 種の近縁種) の雑種起源であることがわかっている (Vrijenhoek 1994)。したがって、有性集団から無性集団が現れると同時に何らかの共存メカニズムが生じて、有性-無性の混合集団が維持されてきたと考えられる (箱山 2003)。これまで、無性型・有性型の共存メカニズムとして、オスの配偶者選択 (McKay 1971; Moore & McKay 1971; Moore 1975; Løyning & Kirkendal 1996; Hakoyama & Iguchi 2001)、非特異的免疫の違いによる病気を介した共存 (Hakoyama & Iwasa 2004; Hakoyama et al. 2001b)、病気に対する抵抗性が遺伝的組換えによって常に生み出されているとする動的モデル「赤の女王仮説」(Jaenike, 1978; Bell, 1982; Hamilton, 1982) 等が提唱された。このうち、配偶者選択 (Moore 1975, 1976) や非特異的免疫仮説 (Hakoyama & Iwasa 2004) については共存メカニズムとして可能であることが数理モデルによって確かめられている。また、いくつかの無性・有性集団で、それぞれの仮説からの予測がテストされている (例えば、オスの配偶者選択: McKay 1971; Hakoyama & Iguchi 2002、非特異免疫仮説: Hakoyama et al. 2001b、赤の女王: Lively et al. 1990)。しかしながら、個体群の動態を明らかにして、実際に提唱されているメカニズムが共存を実現しているのかを示した研究は未だない。

## 2. 研究の目的

(1) 5 年間、全国複数の生息地において、フナ類の有性型・無性型の比の変化を調査し、負の頻度依存性があるかをテストする。各地の有性型と無性型の比率は変異があるだけでなく時間変化する可能性が高い。有性・無性型の比に負の頻度依存性があるとなれば、数の少ないタイプが増加傾向を持ち、数の多い

タイプが減少傾向を持つことが予測され、有性無性型の比率の時間変化から検定できる。(2) 半野外・室内実験個体群を用いて個体群動態を長期的に観察し、共存が可能か、少数者有利の密度効果があるのかを明らかにする。

(3) 室内実験で発育段階をコントロールした実験を行い、有性型・無性型の死亡・成長率の違いを明らかにする。

## 3. 研究の方法

(1) 野外個体群調査: 諏訪湖を中心として、全国 13 カ所の湖沼・河川から、野外のサンプルを収集した (一カ所につき  $n=50-100$  程度)。サンプル個体の体長・体重・性・倍数性などの測定を行い、その変動傾向を分析した。また、共存を可能にする仮説として、病気仮説、中立仮説、メタ個体群共存仮説についてデータから検証した。

(2) 実験個体群: 半野外 (約 17 トンの池を 8 つ) および室内 (約 2 トンの池を 7 つ) の実験個体群を設立し、個体数・出生死亡・有性無性型の比率・体長・体重の測定を 4 年間行った。初期個体として、半野外池には有性型と無性型の稚魚 180 尾を 1:4 (4 池) もしくは 4:1 (4 池) の割合で導入し、室内池には有性型 6 個体・無性型 6 個体をそれぞれ導入した。負の密度効果があるとすれば、時間とともに少数であったタイプの個体数が増加することが予想される。

(3) 有性型・無性型の成長率の比較実験: 飼育環境、発育ステージの異なる 3 つの実験系で有性・無性型の体サイズを測定し成長の違いを検討した。(I) 稚魚競争実験: 日長と水温を制御した水槽 (45cm $\times$ 3) に一腹子の生後一ヶ月の稚魚を (a) 有性型 100 尾、(b) 無性型 100 尾、(c) 有性型 50 尾、無性型 50 尾 (混群) 導入した ( $n=7$ )。導入後 4 ヶ月で取り上げ体長・体重・倍数性を測定した。(II) 室内実験個体群: 日長と水温を制御した水槽 (2ton $\times$ 7) に有性型と無性型の成魚を導入し、1 年間飼育後、再生産して加入した個体も含めて体長・体重・倍数性を測定した。

(III) 半野外実験個体群: 自然河川から取水し日長と水温等は自然環境の池 (17ton $\times$ 8) に有性型と無性型の稚魚を導入し、2 年間飼育後、再生産個体も含めて体長・体重・倍数性を測定した。分散分析と事後検定から二倍体・三倍体・四倍体 (生まれた子供に四倍体がいる) の体長比較を行い、メタ・アナリシスを用いて全体の傾向を検定した。

## 4. 研究成果

(1) 野外個体群調査: (1-1) 病気仮説の検証: Hakoyama & Iwasa 2004 の病気モデルで仮定している無性型の高い死亡率が野外個体群で観察できるのかを調べた。諏訪湖のフ

ナ類について年齢査定を行い、安定年齢分布を仮定して、有性型・無性型の各年齢群の死亡率を比較したが、有意差は検出されなかった。(1-2)中立仮説の検証：中立仮説（何らかの理由で有性・無性で適応度の違いがない場合、個体数が多ければ、絶滅に長い時間を要するため共存が観察される）では、有性無性型の比率に大規模な時間変化は観察されないはずである。1997・1998年の諏訪湖の有性無性比を2006-2008年のそれと比較したところ、10年前に多数派であった有性型が、現在では少数派になっており、モデルの予測は支持されなかった。有性無性型の比率は動的に時間変化していることが明らかとなった。(1-3)メタ個体群共存仮説：Kokko *et al.* (2008)は、地域の絶滅と再コロニー化から共存を説明するメタ個体群共存仮説を提案した。メタ個体群共存仮説は、有性型のみで地域個体群が存在することを予測する。この予測をデータからテストした。結果として、13地域の個体群の有性・無性型の比率は地域間で大きく異なった。また、有性型（二倍体）のみからなる地域個体群はなく、Kokko *et al.* (2008)のメタ個体群の構造を介した共存の仮説は支持されなかった。魚類の生息地は水系で大きく隔たっているため、頻繁な地域間の移動は起こりにくいことが、メタ個体群共存仮説が支持されなかった理由であろう。地域間で倍数性比に大きな違いがあるのは、環境との対応だけでなく、諏訪湖で見られた時間的な変動の一時点を観察した結果の可能性もある。(1-4)負の頻度依存淘汰については、野外データからは統計的に検出されなかった。(2)実験個体群：実験個体群では、初期頻度によらずに無性型の比率が個体群中で増加した。新規個体加入率について有性無性間で頻度依存性は検出されなかった。観察された無性型の増殖率は大きく、有性生殖のオスを作るコストの個体群への影響を初めて実証した。数十世代のうちに実験個体群は絶滅すると考えられる。少数派が増殖の上で有利になる効果が観察されなかったことは、実験系では共存は難しいことを示唆している。すなわち、実験系では考慮していない要因が自然個体群での共存を可能にしている。(3)有性型・無性型の成長率の比較実験：稚魚競争実験・室内実験個体群・半野外実験個体群において、分散分析と事後検定から2N, 3N, 4Nの体長比較を行い、メタ・アナリシスを用いて全体の傾向を検定した。結果、全体として3N>2N>4Nの順で有意に体長が大きい事がわかった。特に3Nと4Nの体長差は高度に有意であり、かつ実験間の heterogeneity は有意でなかったことから、三倍体よりも四倍体の体長が小さいことの信頼性は高い。ただし effect size は  $r=0.13$  程度でさほど大きくはない。四倍体の体長が小さいことは四

倍体の死亡率が野外において高いことの原因の一つかもしれない。2つの室内実験では、体長・体重ともに無性型が有性型よりも大きかった。一方、半野外実験個体群では、体長・体重ともに有性型が無性型よりも大きかったため有性型に増殖上の有利さがあった。野外に近い環境とコントロールした環境とでは共存の可能性に違いがあると推察される。

## 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)

[学会発表] (計13件)

- ① 児玉紗希江、松本忠夫、箱山 洋、魚類の量的形質の遺伝的基盤：フナ類の体高に着目して、日本生態学会、2013年3月7日、静岡県コンベンションアーツセンター
- ② 箱山 洋、フナ類の有性型・無性型集団の遺伝子交流システム、日本生態学会、2013年3月5日、静岡県コンベンションアーツセンター
- ③ 箱山 洋、他、フナ類無性型のクローン多型の起源と維持、平成22年度日本水産学会中部支部大会、平成22年11月26日、静岡県水産技術研究所
- ④ 箱山 洋、他、フナ類有性・無性型の地域差について：メタ個体群共存仮説の検証、平成22年度日本水産学会中部支部大会、平成22年11月26日、静岡県水産技術研究所
- ⑤ 箱山 洋、他、フナ類有性・無性型の実験個体群動態、平成22年度日本水産学会中部支部大会、平成22年11月26日、静岡県水産技術研究所
- ⑥ 箱山 洋、フナ類の有性・無性集団の遺伝子交流、ワークショップ「性(せい)か雌(し)か…それが問題だ!～有性生殖と無性生殖を行き来する生物から性の進化を考える～」企画者：木村幹子(東北大)・箱山 洋(中央水研/東京海洋大)、第12回日本進化学会大会 平成2

2年8月3日、東京工業大学大岡山キャンパス

⑦箱山 洋,他、無性型の多型維持のメカニズム：フナ類の有性，無性の共存研究  
III、第57回日本生態学会大会、平成22年3月17日、東京大学

⑧箱山 洋,他、無性型の多型維持のメカニズム：フナ類の有性，無性の共存研究  
II、第57回日本生態学会大会、平成22年3月17日、東京大学

⑨箱山 洋,他、無性型の多型維持のメカニズム：フナ類の有性，無性の共存研究  
I、第57回日本生態学会大会、平成22年3月17日、東京大学

⑩箱山 洋、フナ類の有性・無性型：有性・無性型の共存および無性型多型の維持のメカニズム、公募シンポジウム「性の進化と個体群：進化理論とフナ類有性・無性型の共存系」企画者：箱山 洋、第25回個体群生態学会大会、平成21年10月18日、同志社大学

⑪ H. Hakoyama, Population dynamics of a sexual-aseexual complex of Crucian carp, *Carassius auratus*. The 10th International Congress of Ecology, August 17, 2009, Brisbane, Australia.

⑫箱山 洋,他、有性生殖・無性生殖の共存：10年スケールでの有性型・無性型フナの個体群構造の変化、第56回日本生態学会大会、平成21年3月21日、岩手県立大学

⑬箱山 洋,他、有性・無性型のフナの競争実験：成長差および4倍体の出生・生残率の分析、平成20年度日本水産学会中部支部大会、平成20年11月21日、上田市ホテル祥園

〔図書〕(計2件)

①日本進化学会 編、共立出版、進化学事典(生態学的データの解析, 統計モデリング, 数理モデリング, ベイズ法)、2012、996

②共著、東京化学同人、行動生物学辞典 (ip press)

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

箱山 洋 (HAKOYAMA HIROSHI)

独立行政法人・水産総合研究センター・増養殖研究所・内水面研究部・主任研究員  
研究者番号：50344320