

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 5 月 21 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2009～2012

課題番号：21370010

研究課題名（和文） 水生動物群集における左右性の動態と進化

研究課題名（英文） Dynamics and evolution of laterality in aquatic communities

研究代表者

堀 道雄 (HORI MICHIO)

京都大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：40112552

研究成果の概要（和文）：タンガニイカ湖岩礁域の魚類群集、琵琶湖の沖帯魚類群集、およびフィリッピン沿岸域のコウイカとエビの無脊椎動物群集のいずれにおいても、捕食-被食の相互作用によって、各構成種の左右性の比率は 0.5 を中心に数年周期で振動しており、胃内容分析などの手法から、捕食-被食の相互作用による頻度依存淘汰によって動的に維持されていることを解明した。

研究成果の概要（英文）：In the three aquatic animal communities, i.e. littoral fish communities in Lake Tanganyika, pelagic fish communities in Lake Biwa, and littoral invertebrate communities of cuttlefish and shrimp in Philippine Sea, the ratio of laterality in each species oscillates with a period of several years. With the methods such as stomach contents analysis, we have clarified that the laterality in each community is dynamically maintained by the frequency dependent selection through the interactions between predators and their prey.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	4,400,000	1,320,000	5,720,000
2010年度	3,300,000	990,000	4,290,000
2011年度	3,300,000	990,000	4,290,000
2012年度	3,200,000	960,000	4,160,000
総計	14,200,000	4,260,000	18,460,000

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・水生動物群集・頻度依存淘汰・捕食-被食関係・生物多様性・交差捕食・タンガニイカ湖・琵琶湖

1. 研究開始当初の背景

(1) タンガニイカ湖のスケールイータでの発見を端緒とする左右性は、その後、さまざまな水生動物にも共有されていることが明らかとなった。すでに多くの魚類や甲殻類において左右性は広く共有された遺伝的形質であることが示されてきた。

(2) この左右性は捕食者と被食者の相互作用によって構成員の個体群中に動的にいじられていることが予想された。この予想は数理モデルからの解析でも支持されている。

2. 研究の目的

(1)いくつかの代表的な水生動物群集を対象に、構成員の左右性の比率が時間的に変動しながらも維持されていることを示す。

(2)行動観察、行動実験、胃内容分析などの手法を駆使して、その群集レベルでの左右性の比率が、捕食者-被食者の相互作用によって、頻度依存的に維持されていることを実証する。

3. 研究の方法

(1)次の3つの水生動物群集での各個体群の左右性の比率の年変動を追跡した。すなわち、アフリカのタンガニカ湖におけるシクリッドを中心とする沿岸岩礁域の魚類群集、琵琶湖の沖帯におけるハスとアユを主体とする魚類群集、フィリピン海におけるコウイカと被食者のエビ類を主体とする沿岸域の無脊椎動物群集である。これらの群集について定期的に現地調査とサンプル採集を行い、各構成種の左右性の比率の時間的変化を追跡した。

(2)タンガニカ湖と琵琶湖の魚類群集では、捕食者の胃内容を分析し、被食者とそれを食べた捕食者の左右性の対応を分析した。

(3)飼育下でコウイカ類のモンゴイカの行動実験を行い、個体ごとに利きを持つかどうかを分析した。また、その甲を取り出し、その甲の非対称性を計測し、さらに行動の左右差との対応を検討した。

(4)いくつかの魚種とモデル生物のメダカおよびゼブラフィッシュの交配実験を行い、それぞれF1とF2での左右性についての分離比を観測した。モンゴイカにおいても、水槽内での交配実験を行い、F1での左右性の分離比を観測した。

4. 研究成果

(1)タンガニカ湖の沿岸岩礁域魚類群集は約40種のシクリッドからなり、それぞれの種の左右性の比率は、0.5を中心に、0.3-0.7の振幅で、3-4年の周期で振動していた。同じく、琵琶湖のハスとアユの左右性も、0.5を中心に0.4-0.6の振幅で約3.5年の周期で振動していた。この振動は統計的に極めて有意であった。

(2)タンガニカ湖の魚食性魚類6種の胃内容から得られる被食者の小魚の左右性を、それを食べた魚食魚個体の左右性と対応させたところ、魚食魚は自分とは逆の利きの小魚を有意に多く捕食していることが判明した。この「交差捕食の卓越」と名付けた現象は、

捕食者と被食者の双方がそれぞれ捕食と防衛に関して得意な体側を持つと考えれば理解可能で、さらにこの現象によって、左右性の比率が0.5を中心に動的に維持されている理由も明らかである。すなわち、少数派が有利となる頻度依存的淘汰によって、各個体群内での少数派が集団遺伝的に多数派に転じる動態が解明できたのである。魚類の集団レベルでの左右性の動態は、これまで全く知られていない現象であったが、本研究の成果によって、その現象の全貌と生起のメカニズムまでもが解明されたと言える。

(3)飼育下でのモンゴイカにエビを提示して捕食行動を観察したところ、各個体は右か左かに有意に多く旋回することでエビを捕食した。そしてその行動の偏りは、甲の非対称性と対応していた。これはイカにも魚類と同様の左右性が備わっていることを意味する。さらに飼育下での交配実験から、魚類とは異なる形式ではあったが、イカの左右性も遺伝性であることが示された。

(4)フィリピン海のアジアコウイカでは、年4回のサンプリングを継続したが、魚類群集と同じく、左右性の比率は0.3-0.7の振幅と3.5年の周期で、有意な振動をしていた。調査期間の後半からサンプリングを始めた同じ群集中のエビ類2種も、コウイカの周期と同調した周期での振動が認められた。この成果は無脊椎動物の群集でも魚類と同様の左右性が、頻度依存的な捕食-被食の相互作用によって、動的に維持されていることを解明したものであり、極めて独創的な研究成果と評価できる。

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11件)

- ① Yasugi, M. & Hori, M. (2012) Lateralized behavior in the attacks of largemouth bass on *Rhinogobius* gobies corresponding to their morphological antisymmetry. *Journal of Experimental Biology* 215(14):2390-2398. (doi:10.1242/jeb.068155) (査読有り)
- ② Lucky, N. S., Ihara, R., Yamaoka, K., and Hori, M. (2012) Behavioral laterality and morphological

- asymmetry in the cuttlefish, *Sepia lycidas*. *Zoological Science*, 29(5):286-292. (査読有り)
(doi:http://dx.doi.org/10.2108/zsj.29.286)
- ③ Takeuchi Y., Hori M., Oda Y., 2012. Lateralized kinematics of predation behavior in a Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. *PLoS ONE* 7(1): e29272. (doi:10.1371/journal.pone.0029272) (査読有り)
- ④ Hata, H. and Hori, M. 2012. Inheritance patterns of morphological laterality in mouth opening of zebrafish, *Danio rerio*. *Lateralization: Asymmetries of Body, Brain and Cognition* 7:741-754. (doi:10.1080/1357650X.2011.626563) (査読有り)
- ⑤ Hata, H., Takahashi, R., Ashiwa, H., Awata, S., Takeyama, T., and Hori, M. 2012. Inheritance patterns of lateral dimorphism examined by breeding experiments with the Tanganyikan cichlid (*Julidochromis transcriptus*) and the Japanese Medaka (*Oryzias latipes*). *Zoological Science* 29:49-53. (doi:10.2108/zsj.29.49) (査読有り)
- ⑥ Tobo, S., Takeuchi, Y. and Hori, M. 2012. Morphological asymmetry and behavioral laterality in the crayfish, *Procambarus clarkii*. *Ecological Research* 27:53-59. (doi: 10.1007/s11284-011-0867-7) (査読有り)
- ⑦ Hata H., Yasugi M., Hori M., 2011. Jaw laterality and related handedness in the hunting behavior of a scale-eating characin, *Exodon paradoxus*. *PLoS ONE* 6(12): e29349. (doi:10.1371/journal.pone.0029349) (査読有り)
- ⑧ Yasugi, M. & Hori, M. 2011. Predominance of cross-predation between lateral morphs in a largemouth bass and a freshwater goby. *Zoological Science* 28:869-874. (doi:10.2108/zsj.28.869) (査読有り)
- ⑨ Yasugi, M. & Hori, M. 2011. Predominance of cross-predation between lateral morphs in a largemouth bass and a freshwater goby. *Zoological Science* 28:869-874. (doi:10.2108/zsj.28.869) (査読有り)
- ⑩ Hosono, M., Kameda, Wu, S.-P., Asami, T., Kato, M., & Hori, M. 2010. Speciation gene acts for anti-predator adaptation. *Nature Communications* 1:133 | (DOI:10.1038/ncomms1133) (査読有り)
- ⑪ 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* 208:106-111. (doi: 10.1111/j.1600-0633.2010.00408.x) (査読有り)

[学会発表] (計 10 件)

- ① 畑啓生, 田辺晶史, 山本哲史, 大久保智司, 東樹宏和, 宮下英明, 幸田正典, 堀道雄. タンガニイカ湖のなわばり性シクリッド類の多種共存:メタゲノミックス解析を用いたシクリッド類の藻食性における特殊化と種間の多様化の解明. 日本生態学会第 60 回大会, 2013 年 3 月 8 日, 静岡県コンベンションアーツセンター (静岡県).
- ② 竹内勇一, 堀道雄, 小田洋一. 鱗食魚シクリッドが示す左右非対称な捕食行動の獲得過程. 日本生態学会第 60 回大会, 2013 年 3 月 8 日, 静岡県コンベンションアーツセンター (静岡県).
- ③ 八杉公基, 堀道雄. アンコウ背鰭の左右非対称性から考える並行捕食の卓越メカニズム. 日本生態学会第 60 回大会, 2013 年 3 月 7 日, 静岡県コンベンションアーツセンター (静岡県).
- ④ 竹内勇一, 渡邊貴樹, 堀道雄, 小田洋一. 鱗食魚シクリッドにおける視覚に依存した捕食行動の左右性. 日本生態学会第 59 回大会, 2012 年 3 月 21 日, 龍谷大学瀬田キャンパス (滋賀県).
- ⑤ 竹内勇一, 堀道雄, 小田洋一. 鱗食魚シクリッドの右利き・左利きにおける捕食行動の運動解析. 日本生態学会第 58 回大会, 2011 年 3 月 9 日, 札幌コンベンションセンター (北海道).
- ⑥ 竹内勇一, 堀道雄, 小田洋一. 鱗食魚における捕食の行動学的解析: 著

- しい左右二型. 日本動物行動学会第 29 回沖繩大会, 2010年11月20日, 沖縄県男女共同参画センター (沖縄県).
- ⑦竹内勇一、越智晴基、幸田正典、Syinyinza Danny, 堀道雄. アフリカ・タンガニイカ湖沿岸における魚類群集の過去20年間での変遷. 日本動物学会第81回大会 2010年9月25日, 東京大学駒場キャンパス (東京都).
- ⑧ Yuichi Takeuchi, Michio Hori, Omar Myint, Masanori Kohda. Correlation between the lateralized eye use during agonistic response and its morphological asymmetry in Siamese fighting fish. 9th International Congress of Neuroethology. August 3rd, 2010, Salamanca, Spain.
- ⑨八杉公基, 堀道雄. アンコウとその被食者の間に見られる左右性の影響. 第57回日本生態学会, 2010年3月18日, 東京大学駒場キャンパス (東京都).
- ⑩竹内勇一, 堀道雄, Omar Myint, 幸田正典. 闘魚の形態的左右非対称性に対応した威嚇誇示. 第57回日本生態学会, 2010年3月17日, 東京大学駒場キャンパス (東京都).

[図書] (計1件)

- ① 幸田正典 (共著) 2010 「魚類生態学の基礎」恒星社厚生閣, 総ページ317, 担当ページ第4章『社会』27-41, 第2章『なわばり』251-263.

[その他]

ホームページ等

<http://terra.zool.kyoto-u.ac.jp/homepage/public/research.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

堀 道雄 (HORI MICHIO)

京都大学・大学院理学研究科・教授

研究者番号：40112552

(2) 研究分担者

山岡 耕作 (YAMAOKA KOSAKU)

高知大学・大学院黒潮科学研究科・教授

研究者番号：20200587

幸田 正典 (KOHDA MASANORI)

大阪市立大学・大学院理学研究科・教授