

論文の内容の要旨

水圏生物科学専攻
平成15年度博士課程 進学
氏名 中嶋 美冬
指導教員名 白木原 國雄

論文題目

A theoretical study of population dynamics and frequency dependent selection due to asymmetric predation in laterally dimorphic fishes

魚類における左右非対称捕食による左右二型の頻度依存淘汰と個体群動態についての理論的研究

序論

生物多様性の保護が世界的な緊急課題となっている現在では、その多様性が維持される仕組みの理解が求められている。その仕組みのひとつとして、集団中の遺伝子や形質の頻度によって適応度が変化して起こる「頻度依存淘汰」が挙げられる。本研究では、魚類の右利きと左利きと呼ばれる種内二型を題材として、種内多型のうち少数派であるものの適応度が高くなる頻度依存淘汰が捕食によって起こり、多型が維持されることを、理論的に示すことを目的とした。

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。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。この二型はタンガニカ湖をはじめとした幾つかの水域で数十魚種において確認されている。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。

- 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変動周期は同じだが位相がずれている。
- 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)と定義する。

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。

上記の仮説を検証するため、まず個体群動態モデルを構築した。対象とした食物網は1捕食者1被食者の系および雑食(複数の栄養段階を捕食)のある3種系(図1参照)である。このモデルは各種の右利きと左利きの個体群の動態を記述するものであるために、1種について2本の数式が必要であり、数学的に式を解析するのが困難であった。さらに多くの種について検討するため、遺伝様式を限定してしまふ代わりに1種について1本の数式で表すことができる、1遺伝子座2対立遺伝子のメンデル遺伝を表した遺伝子頻度変動のモデルを構築した。まず、同じ栄養段階の種の利き比率がどう振動するかを見るために1捕食者2被食者の系について、次に個体群動態モデルと同じく雑食のある3種系について、最後に6種からなる2栄養段階の食物網について解析を行った。また、遺伝子頻度のランダムな変動である遺伝的浮動を考慮したシミュレーションを行い、それが利き比率振動に与える影響を調べた。

個体群動態モデル

モデルの対象とした食物網は1捕食者2被食者系および雑食を含む3栄養段階の系(図1参照)。

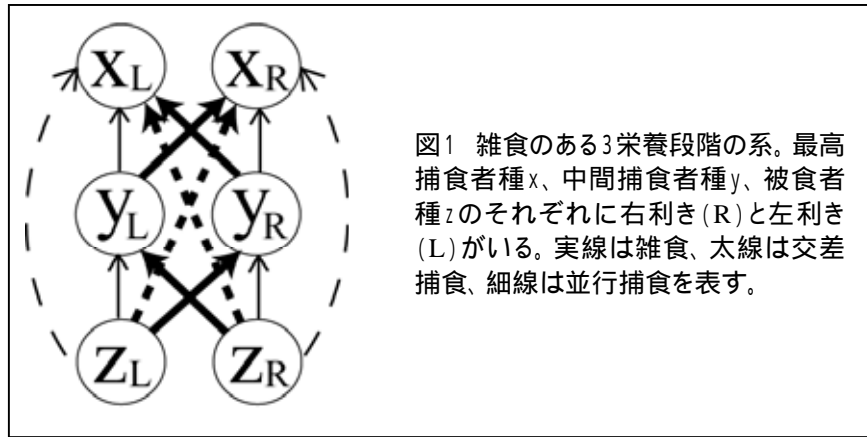


図1 雑食のある3栄養段階の系。最高捕食者種x、中間捕食者種y、被食者種zのそれぞれに右利き(R)と左利き(L)がいる。実線は雑食、太線は交差捕食、細線は並行捕食を表す。

個体群動態モデルの詳細を、1捕食者2被食者系を例にして以下に示す。また式中の記号の説明は表1に記した。

捕食者 種 y

$$dy_R / dt = [m(C_{yz}z_L + P_{yz}z_R) - d]y_R$$

$$dy_L / dt = [m(C_{yz}z_R + P_{yz}z_L) - d]y_L$$

被食者 種 z

$$\frac{dz_R}{dt} = \left[r \left(1 - \frac{z_R + z_L}{K} \right) - C_{yz}y_L - P_{yz}y_R \right] z_R$$

$$\frac{dz_L}{dt} = \left[r \left(1 - \frac{z_R + z_L}{K} \right) - C_{yz}y_R - P_{yz}y_L \right] z_L$$

表1 個体群動態モデル中の記号の説明

記号	意味
i_R, i_L	それぞれ、種 i の右利きおよび左利き 個体群密度
m	代謝率
C_{ij}	種 i の種 j に対する交差捕食効率
P_{ij}	種 i の種 j に対する並行捕食効率
d	死亡率
r	内的自然増加率
K	環境収容量

数学的解析および数値シミュレーションに際しては、食物網に関わらず、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。

まず、1捕食者1被食者の系については、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。この平衡点は全域安定であることを、リアプノフ関数から示した。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。このとき、数値シミュレーションの結果では、種内での利き比率は周期的に振動し、捕食者と被食者では 1/4 周期の遅れがあった(図2)。これは通常のロトカボルテラの被食者・捕食者系と同様であり、また自然界での利き比率の振動を再現していた。

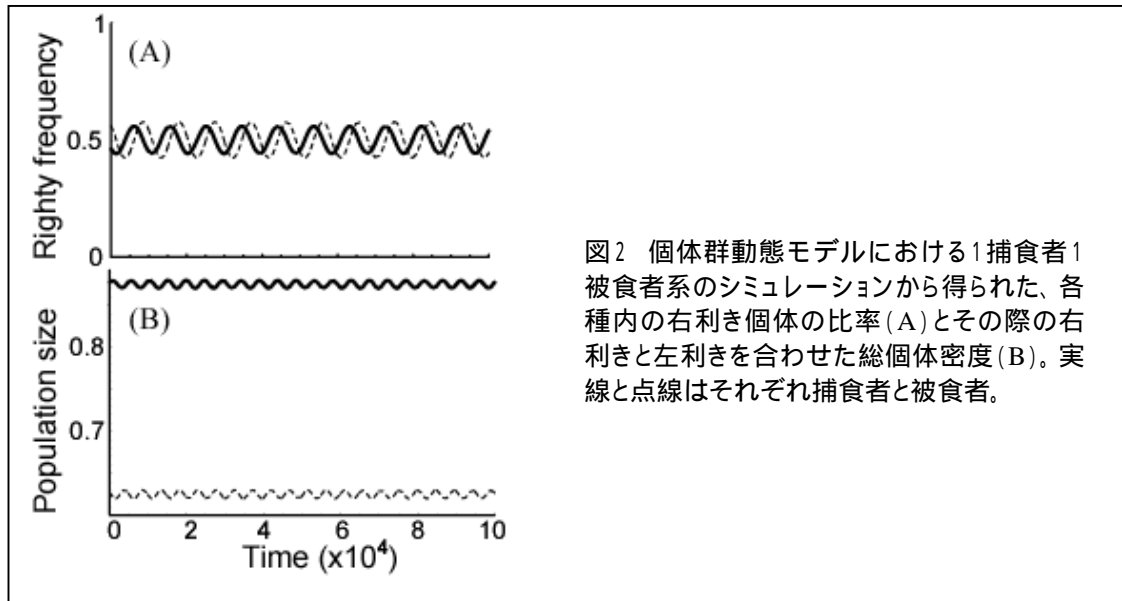


図2 個体群動態モデルにおける1捕食者1被食者系のシミュレーションから得られた、各種内の右利き個体の比率(A)とその際の右利きと左利きを合わせた総個体密度(B)。実線と点線はそれぞれ捕食者と被食者。

雑食のある3種系でも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。数値シミュレーションの結果、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。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ない系は安定ではなく、捕食者が二型になるか絶滅した。

遺伝子頻度動態モデル

種*i*において、劣性である右利き是对立遺伝子 l_i に、優性である左利き是对立遺伝子 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。

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

対立遺伝子の適応度は個体の適応度に依存する。左利き個体と右利き個体の適応度をそれぞれ f_i , g_i とすると、 $w_{L_i} = p_i g_i + (1 - p_i) f_i$ および $w_{l_i} = p_i f_i + (1 - p_i) g_i$ と表される。 f_i , g_i は個体群動態モデル右辺の大括弧内と同様に定義した。

まず、1捕食者2被食者の系においては、共存平衡点では各種内の利き比率が 1/2 であった。リヤブ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。系の挙動は個体群動態モデルと同様に、被食者と捕食者でともに利き比率の周期的な振動が見られ、また被食者2種の位相は一致していた。これは遺伝的浮動を考慮した数値シミュレーション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。

雑食のある3種系においては、個体群動態モデルでの結果を数学的に裏付ける解析結果を得た。すなわち、共存平衡点では各種内の利き比率が 1/2 であり、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。遺伝的浮動の効果は、1捕食者2被食者の系と同様であった。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。

最後に、6種からなる2段階の食物網(3捕食者3被食者系)における、捕食を通じた利き比率の振動への間接効果について、遺伝子頻度動態モデルを用いた数値シミュレーションによって検討した。捕食者は被食者を共有せず、被食者間のみ競争がある場合にも、利き比率振動の周期性はやや失われた。その傾向は内的自然増加率が小さい被食者と、死亡率が小さい捕食者で顕著であった。さらに捕

食者のうち1種が被食者2種を利用する食物網では、周期性は大きく失われた。しかしより複雑な食物網である、捕食者3種のうち2種が被食者を共有する食物網においては、周期性は回復した。このように、同じ食物網内にいる種の個体密度の増減が各種の利き比率振動に間接的に働き、予想外の効果をもたらすことがわかった。

考察

本研究では、交差捕食を介した頻度依存淘汰によって、左右二型が維持されその比率が振動することが示唆された。先行研究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ことを示した。

また、交差捕食が食物網内の他種の個体密度や利き比率に予想外の影響を与えること、および、どちらかの利きしかない種を含んだ食物網は不安定であることが示唆された。したがって、種苗放流等でこのような種が既存の食物網に侵入した場合、直接には関係のない種にも利き比率や個体数の変化などの影響を及ぼすと考えられる。

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：左右どちらか特定の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のに対し、左右性は捕食によって維持されていることが本研究によって示唆された。

交差捕食が多く見られる理由は明らかではないが、餌に向かう際や捕食者から逃げる際の進行方向と利きが関係していると考えられる。オオクチバスでは頭が左(右)を向く右(左)利き個体は、左(右)へダッシュしたほうが右(左)へ行くよりも速いという実験報告がある。また、生餌を用いて釣獲した実験を行ったところ、釣り上げられた個体は得意な方向へダッシュしていたことが示唆された。

現在では魚類以外の水生動物にも左右性があると考えられており、本研究で示した頻度依存淘汰が自然界の広い範囲で起きている可能性がある。二型が維持される仕組みをより深く理解するために、左右性の起源などの解明が待たれる。