

第 28 回 国立環境研究所琵琶湖分室セミナー

「琵琶湖におけるハスとアユの左右性の動態」

日時：2019年9月12日（木）15：00-16：00

セミナー講師：堀 道雄（京都大学名誉教授）

タンガニイカ湖の鱗食魚で見つかった左右性は、個体毎に身体の右側か左側が反対側より発達するという遺伝形質であり、身体能力（筋力や感覚）もそれに対応しており、いわば右利きと左利きとして区別でき、中間の個体はいない。右利き個体は被食者の右体側を襲い、左利き個体は逆側を襲う。個体群内での右利きの比率は平均すれば0.5であるが、0.4～0.6の間を数年周期で振動している（Hori, 1993）。それは被食者の警戒を介した頻度依存選択によると考えられた（Takahashi & Hori, 1994）。2種の鱗食魚が共存する地域では、2種の左右性の比率はほぼ同調して振動している（Hori et al., 2019）。

その後、この左右性は、すべての魚が共有する形質であることが判明した（Hori et al., 2017）。タンガニイカ湖では、沿岸域魚類群集の全ての魚種で、左右性の比率は振動しているように見える。しかし、種数の多い群集では、種間の左右性の関連（動態）を解析することは難しい。

そこで、種構成が単純な琵琶湖の沖帯で、魚食者のハスと被食者のアユの左右性の変動を、今宿付近の定点（定置網の罾）で、1995年から20年間追跡した。その結果、2種の個体群の左右性の比率は、ほぼ数年の周期と0.2の振幅で振動していること、そしてその振動では、ハスの振動をアユが1/4周期の遅れで追いかける形で連動していることが分かった。その振動を産む力は、捕食-被食関係において、交差捕食（ある利き手が逆の利き手の被食者を食べる）が並行捕食（同じ利き手を食べる）より多いという、個体間相互作用の非対称性により生じると考えられた。堅田漁協の協力を得て、沖合のアユを漁獲する沖掬い網漁で混獲されたハスの胃内容から捕食されたアユを取りだし、両者の利きの対応を検討したところ、予想通り、交差捕食が有意に卓越していた。

これらの現象を紹介しながら、種間相互作用としての左右性の動態のメカニズムと意味を論じた。

[参考論文]

Hori, M. 1993. Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science*, 260:216-219.

Hori, M., Nakajima, M. Hata, H., Yasugi, M., Takahashi, S., Nakae, M., Yamaoka, K., Kohda, M., Kitamura, J., Maehata, M., Tanaka, H., Okada, N. and Takeuchi, Y. (2017) Laterality is universal among fishes but increasingly cryptic among derived groups. *Zoological Science*, 34(1):1-8. DOI:10.2108/zs160196

Hori, M., Kohda, M., Awata, S., and Takahashi, S. (2019) Dynamics of Laterality in Lake Tanganyika scale-eaters driven by cross-predation. *symmetry*, 2019, 11(1), 119; <https://doi.org/10.3390/sym11010119> (registering DOI)

Takahashi S. & Hori, M. 1994. Unstable evolutionarily stable strategy and oscillation: a model on lateral asymmetry in scale-eating cichlids. *American Naturalist* 144:1001-1020.

スケールイーターの右利きと左利き

*P. microlepis*の右利きと左利き



*P. microlepis*の子育て

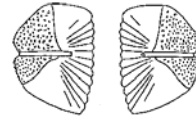


スケールイーターの左右性は遺伝形質

スケールイーターの右利き個体と左利き個体の襲撃方向

鱗の左右性

魚の側線鱗



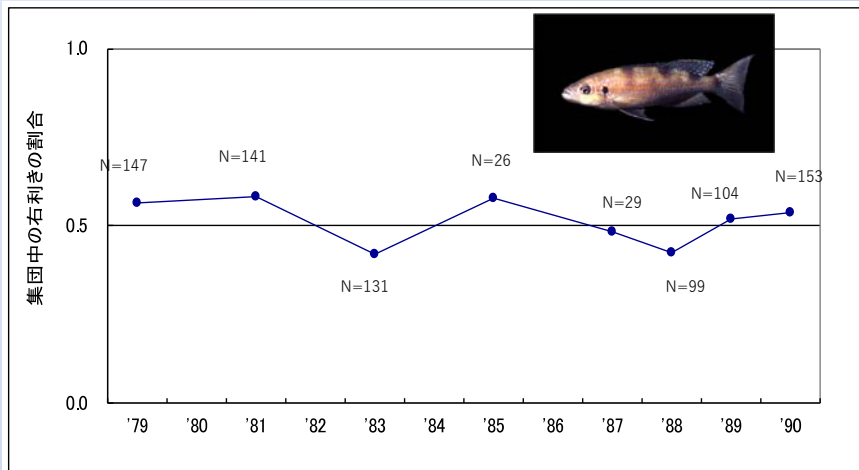
右体側の鱗 左体側の鱗

スケールイーターの胃中の鱗

スケールイーター	解剖したサンプルの数	胃の中の測線鱗の数		
		右の鱗	左の鱗	不明
<i>P. microlepis</i>				
左利き	32	0	139	31
右利き	19	60	0	19
<i>P. straeleni</i>				
左利き	2	0	4	1
右利き	2	2	0	0

左利きは獲物の左体側を襲い、右利きは右体側を襲う。

スケールイーターの左右性の動態 (Luhanga, ZAIRE, 1979-1990)



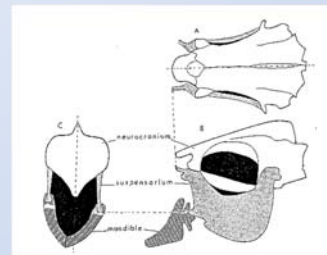
*P. microlepis*の左右性の比率の年変化 (Nはサンプル数)

集団の左右性の比率は、数年周期で振動する。

振動を生じさせる力は、被食者の警戒を介した頻度依存選択。

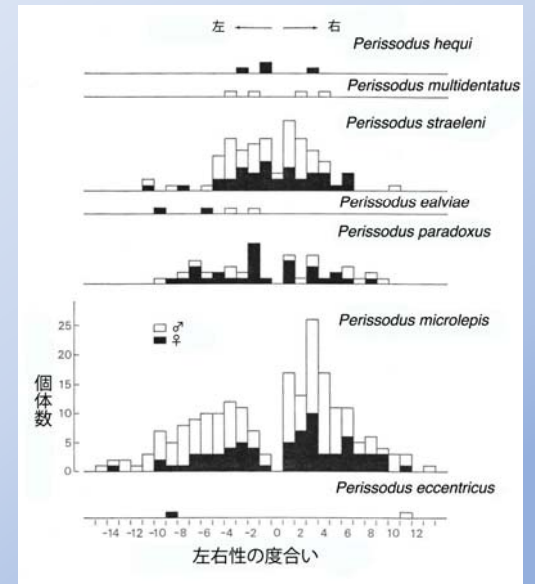
左右性の形態的基盤

頭蓋骨の3次元の歪み



Perissodus eccentricus

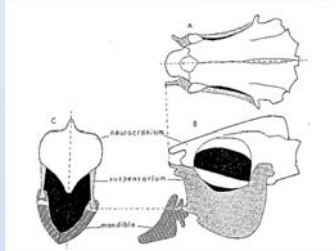
スケールイーターの左右性は、頭蓋骨の3次元での歪み、特に懸垂骨と顎骨の関節部分の3次元的歪みに起因する。



Perissodus 全種が共有する形質

魚類の左右性

頭蓋骨の3次元の歪み



ナマズの頭骨
(背面と腹面)



ハスの頭蓋骨と
脊椎の歪み

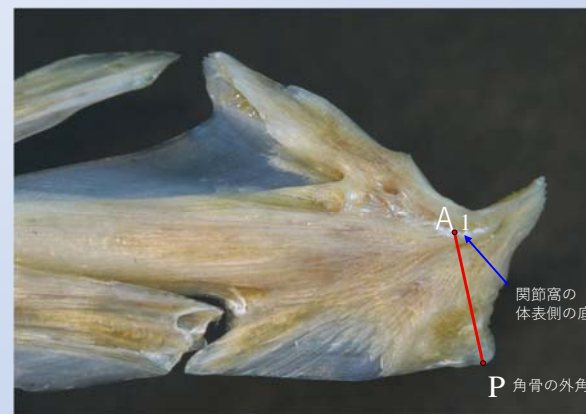


ナマズの下顎関節 (右側と左側)



左右性は骨格が非対称
であるために現れる

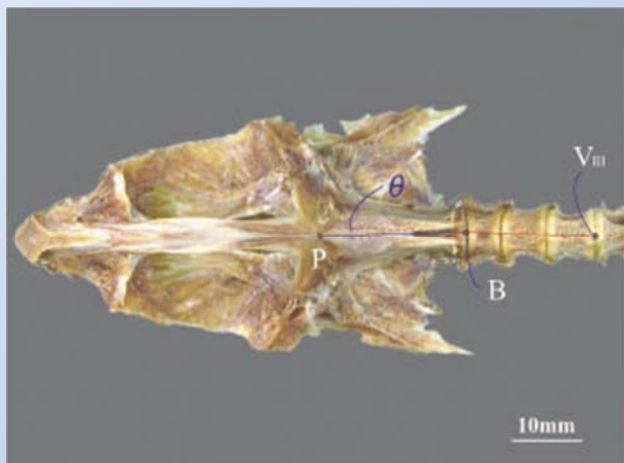
左右性の形態的指標 1 下顎の左右性指数 (IAS)



顎の開き方の歪みは左右の下顎骨の高さの差に起因する。

$$\text{左右性指数 (非対称指数) (IAS; index of asymmetry)} \\ = 2(L-R)/(L+R) \times 100$$

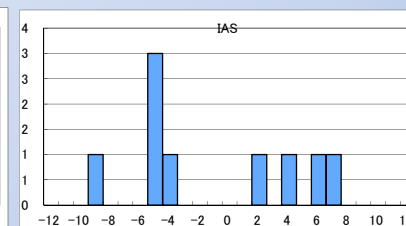
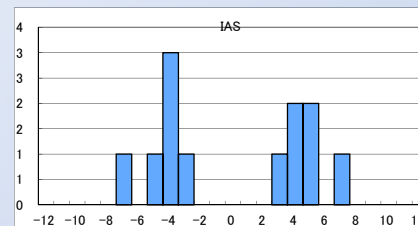
左右性の形態的指標 2 頭骨と背骨の角度



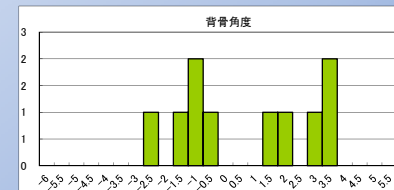
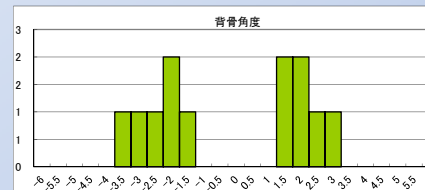
ブリの頭骨と椎骨のなす角度 θ (正の値の個体が右利き)

アユとハスの形態的左右性 — 下顎の左右性指数と頭骨-背骨の角度 —

下顎の左右性指数



頭骨-背骨の角度

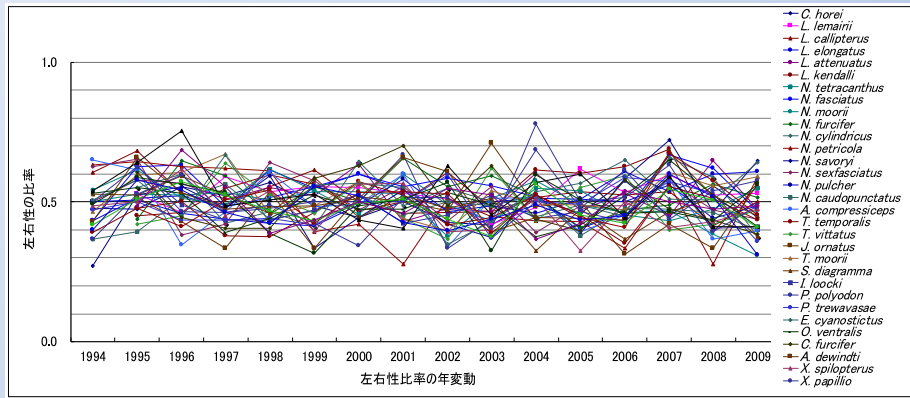


アユ

ハス

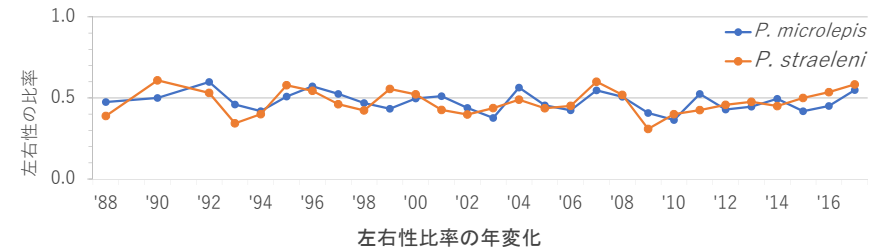
2種はどちらの指標でも反対称 (二山形分布)

タンガニイカ湖の魚類群集における左右性の動態 沿岸岩礁域での40種の左右性の比率の変動



左右性の比率は振幅0.3-0.7で3-5年周期の振動をする。

タンガニイカ湖のスケールイータ2種の左右性の動態



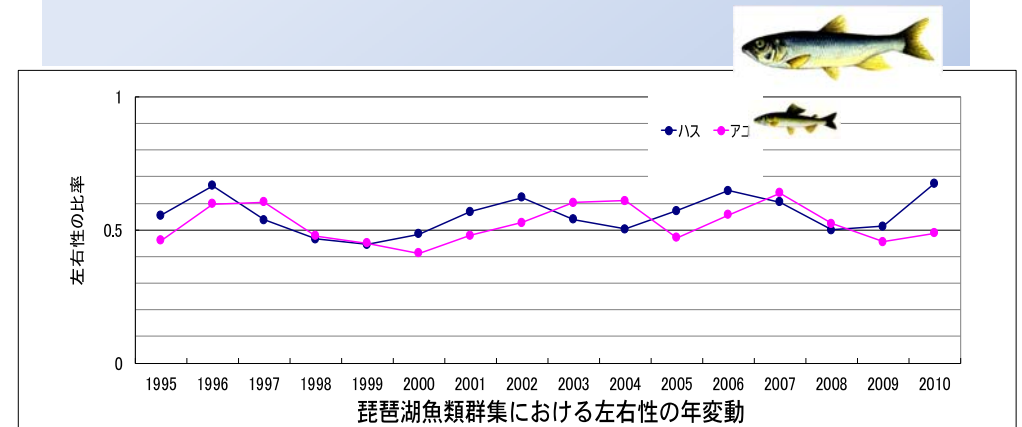
左右性の比率はやはり振幅0.3-0.7で3-5年周期の振動をする。

琵琶湖の定置網（魴）



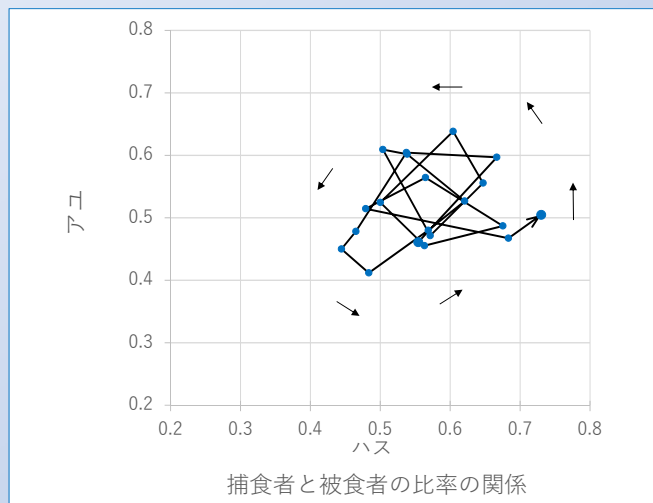
赤野井湾の魴。写真提供：国立環境研究所琵琶湖分室

ハスとアユにおける左右性の比率の振動



まず捕食者の比率が変化し、被食者が後を追う。

ハスとアユの左右性の比率の関係



2者の比率は反時計回り、すなわちハスの比率の変化をアユの比率がおよそ1/4周期程度の遅れで追いかけている。

ハスの胃内容分析



獲れたてのハスを固定すれば、胃に未消化のアユが入っている場合もある。

他の捕食者-被食者系における左右性の対応関係



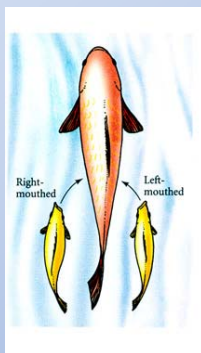
ハスの胃内容からのアユ
(琵琶湖、沖すくい網、'03~'13)

ハス	アユ	
	右利き	左利き
右利き	7	20
左利き	24	9



スケールイーターの捕食行動
(タンガニイカ湖での水中観察と捕獲による、'05~'18)

	被食魚	
	右利き	左利き
<i>P. microlepis</i>		
右利き	3	19
左利き	25	6



	被食魚	
	右利き	左利き
<i>P. straeleni</i>		
右利き	4	21
左利き	21	4

いずれも交差捕食が卓越する。

謝辞

八杉公基, 渡辺勝敏, 高橋智, 北村淳一, 前畑政善, 田端諒一, 三品達平, 足羽寛, 井上栄壮, 小宮竹史, 堅田漁協共同組合, 棗田孝晴, 武端力, 和邇漁協協同組合