

氏 名	たけ うち ゆう いち 竹 内 勇 一
学位(専攻分野)	博 士 (理 学)
学 位 記 番 号	理 博 第 3295 号
学位授与の日付	平 成 20 年 3 月 24 日
学位授与の要件	学 位 規 則 第 4 条 第 1 項 該 当
研 究 科 ・ 専 攻	理 学 研 究 科 生 物 科 学 専 攻
学 位 論 文 題 目	Dynamics of laterality in shrimp-eating cichlids in Lake Tanganyika (タンガニイカ湖産エビ食シクリッド魚類における左右性の動態)

論文調査委員 (主 査) 教 授 堀 道 雄 教 授 今 福 道 夫 准教授 渡 辺 勝 敏

論 文 内 容 の 要 旨

タンガニイカ湖の鱗食魚で発見され、その後、他の魚類でも知られ始めた形態・行動上の左右非対称性、すなわち左右性は、魚類の捕食や防衛において利きとして発揮され、捕食者-被食者間の動態に影響すると考えられている。本研究は、エビも魚類と同様の左右性を持つこと、およびエビ食魚とエビの種間相互作用も双方の左右性に規定されていることを、タンガニイカ湖産エビ食魚と被食者のヌマエビについての野外調査および実験によって解明した。

第一部では、エビ食魚の捕食行動の左右の偏りと形態の左右性との関係を調べた。エビ食魚 *N. fasciatus* はエビを狙う時に、一方の体側を岩に沿わせる。現地で潜水観察を行い、計44個体を1時間ずつ追跡し、捕食行動時に岩に沿わせた体側を記録した。観察後に各個体を捕獲し、形態上の左右差を調べて、捕食行動との関係を検討した。その結果、全観察個体の行動の偏りの比率は二山型の頻度分布を示し、右利きは左側を、左利きは左側を岩に沿わせることが多かった。一方、この行動の偏りは、対称性のゆらぎと定義された他の4つの計数形質では説明できなかった。さらに、自分の利きと合った捕食行動をとった時は、捕食率が高いことが示唆された。集団中の非対称な捕食行動は、頻度依存的に捕食効率に影響すると考えられた。

第二部では、エビの左右性を実証するため、ヌマエビの形態の左右非対称性とその遺伝性、および逃避行動の左右差を調べた。ヌマエビの腹部は、個体ごとに左に膨らんで尾肢が右に振れているか、右に膨らんで尾肢が左に振れており、それぞれ左型、右型と定義できた。この腹部のねじれ角度の頻度分布は、二山型であった。そして、飼育交配実験によって同じ型同士の親から得られたF1の利きは、親と同じ利きの方が多かったことから、腹部の振れ方向には遺伝的基盤があることが分かった。また、振動刺激による逃避行動実験から、跳躍角度の頻度分布は左右の後方60度付近にピークを持つ明瞭な二山型を描いた。形態との関係をみると、左型は主に左後方へ、右型は右後方へ逃避していた。これらの結果は、エビ類の左右性が魚類の左右性と同様の性質をもち、エビ食魚・エビの双方の個体群動態に影響を及ぼすことを意味している。

第三部では、タンガニイカ湖産エビ食魚5種と主な被食者のヌマエビ1種の左右性の動態を解析した。この湖の南端で1995-2006年の12年間にわたって、各種30個体以上を採集し、年ごとの右利きの比率(左右性の比率)を算出した。このエビを含む全ての種の左右性比率は1:1を中心に振れ幅が0.1-0.2で変動しており、そのうちエビと3種のエビ食魚はいずれも約3年周期で振動していた。また、その3種のエビ食魚は各時点で少数派の利きの方がエビの捕食率が高く、エビ食魚の左右性はエビの捕食に関わる負の頻度依存淘汰で維持されたと考えられた。さらに、その3種中2種のエビ食魚は自分と同じ利きのエビを多く食べる「並行捕食の卓越」という関係性が見られたことから、この現象が左右性の比率を振動させると推察された。本研究は、エビ食魚とエビの双方が左右性を発揮することで、各種が摂食に関する少数派の有利さを共有しエビ食魚の共存が促進されるという、無脊椎動物も含む共通の種内多型が多種共存を促進するという新しい共存機構を提示した。

論文審査の結果の要旨

熱帯生物群集の高い多様性は最も生態学的な興味をひく現象の一つであり、それは魚類群集においても例外ではない。一方で、魚類の左右性は、捕食や防衛で利きとして発揮され、捕食者と被食者の動態に影響するが、それによって双方の個体群は安定すると考えられている。本研究では、タンガニイカ湖での綿密な野外調査と室内実験から、エビの左右性を立証し、エビ食魚とヌマエビの捕食被食関係に対する左右性の影響と、双方の左右性の動態を解明した。

まず第二章で、捕食時に左右非対称な行動を示すエビ食魚 *N. fasciatus* では、その行動の偏りが個体の下顎骨の左右非対称性に対応していることを明らかにした。また、この捕食行動は全体の約1/3の個体が有意な偏りを示し、その個体数はランダムに捕食すると仮定した個体群中の有意な偏りを持つ個体数よりも極めて多いことが分かった。さらに、少数派の利きである右利きの捕食成功率が、多数派の左利きよりも有意に高かったことから、個体群中に見られる個体ごとの左右非対称な捕食行動は、頻度依存的に捕食効率に影響すると考えられた。エビ食者の左右性が詳細に研究されたのは、本研究が初めてである。

つぎに第三章で、ヌマエビの左右性を形態学的・行動学的・遺伝学的という3つの側面から解析した。すなわち、ヌマエビの腹部は個体ごとに左か右に捩れており、腹部の捩れ角度の頻度分布は二山型になること、振動刺激によって誘発されたヌマエビの逃避方向は左右後方のどちらかであり、その逃避方向は個体の腹部の捩れ方向と対応していること、交配実験によってF1の利きの頻度は親の利きの組み合わせに有意に依存することから、腹部の捩れ方向は遺伝的基盤をもつことを解明した。この研究は、知見の少ないエビの左右性を統一的に解明した初の試みである。

これらの成果を踏まえ、第四章では、タンガニイカ湖産エビ食魚とヌマエビの相互作用について調べた。まず、各種のエビ食魚の基本的な生態を調べるために、永久コドラートによる個体群密度の推定と、胃内容分析を行った。その結果、各種の個体群密度は年ごとに変化しているものの、常に多い種や少ない種といったパターンが存在することが分かった。また、胃内容物中のエビの割合は種ごとに異なっており、約90%以上がエビである種から、その比率が約30%にとどまる種まで多様であることが明らかになった。次に、エビ食魚5種とエビ1種の右利きの比率（左右性の比率）の動態を調べてみると、その比率は0.5を中心に変動し、5種中3種のエビ食魚とヌマエビはどの種も約3年周期で振動していた。その3種のエビ食魚は、個体群密度が高く餌資源をエビに強く依存した種であり、それらのエビ食魚は各時点での少数派の利きの方が多数派の利きよりもエビを有意に多く捕食していたので、その左右二型はエビの捕食に関わる負の頻度依存淘汰で維持されていることが示唆された。また、その3種中2種のエビ食魚では自分と同じ利きのエビを多く食べる「並行捕食の卓越」という関係が見いだされ、その捕食被食関係によって左右性の比率の振動が駆動されると考えられた。本研究は、エビ食魚とエビの双方が左右性を発揮することで、各種が摂食に関する少数派の有利さを共有しエビ食魚の共存が促進されるという、無脊椎動物も含む共通の種内多型が多種共存を促進するという新しい共存機構を提示した。また、種内二型の頻度のサイクルを同じギルド内の多種で検出し、その二型の維持機構が負の頻度依存淘汰であることを明らかにした点は高く評価でき、今後の研究に大きな影響を与えるものと予想された。

よって本研究は博士（理学）の学位論文として価値あるものとして認める。なお、論文内容とそれに関連した分野について試問を行った結果、合格と認めた。