

タンガニカ湖の鱗食いの左右性についてのモデル

A Model on Scale-eater's laterality in Lake Tanganyika

大阪市大・理・数学 高橋智 (Satoshi Takahashi)

和歌山医大・進学過程 堀道雄 (Michio Hori)

Abstract Mouth-opening of scale-eating cichlid in Lake Tanganyika is distorted either rightward or leftwards. Theory of ESS predicts that the frequency of left-handed individuals settles to 0.5. However, data of scale-eaters laterality shows oscillation around 0.5. This laterality dynamics is modeled as a discrete dynamical system. The stability condition of the stationary solution at ESS suggests that the keen switching of prey's guard direction is an essential factor for the oscillation of the frequency of right-handed and left-handed individuals. The model and the data agree well on the period and the amplitude of the oscillation, which strongly indicates that the observed oscillation is a consequence of a strong frequency-dependent selection.

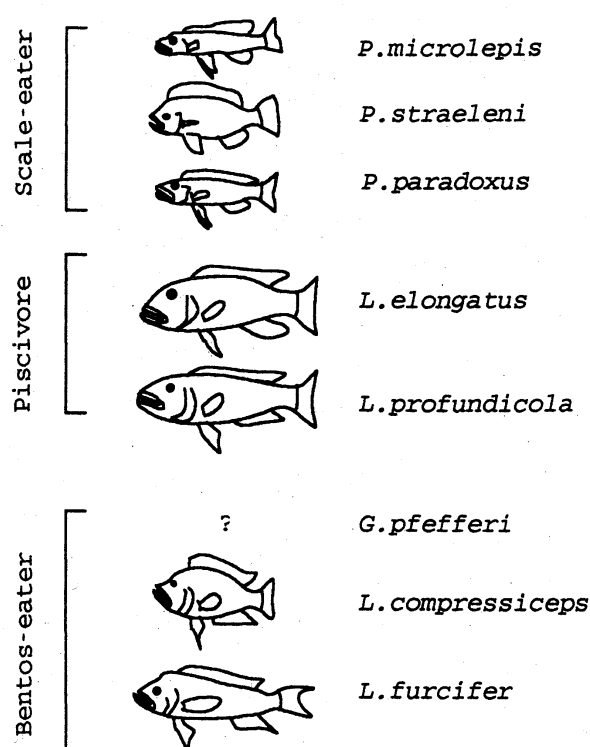


Fig. 1. Fish show more than 90% of similarity of food and food habit. (Hori '87)

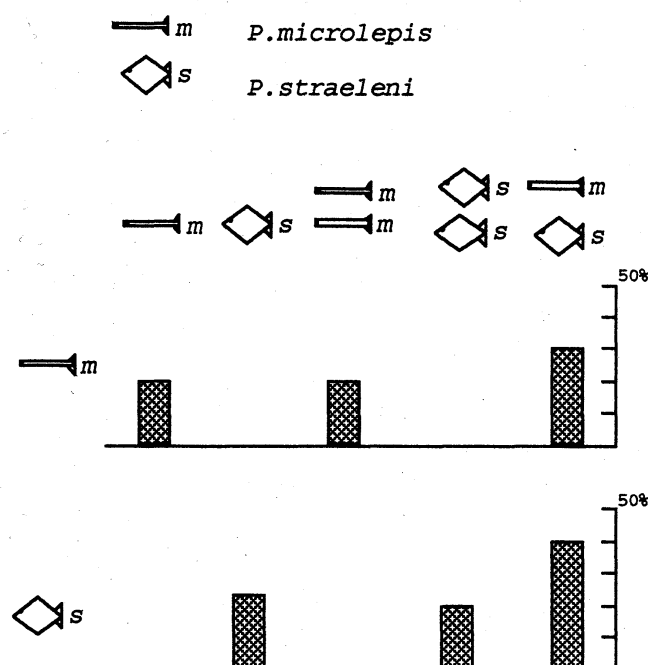


Fig. 2. Hunting success of *P. microlepis* and *P. straeleni* with their foraging situation. (Hori '87)

1 はじめに. タンガニイカ湖はアフリカ中央部の大きな湖のうち、もっとも古く、その魚については、様々な面からの研究が進んでいる。図1に、タンガニイカ湖で、食性の非常にかよった種類をあげた (Hori 1987)。従来、ニッチが異なっていることによって生物の共存が説明されてきた。しかし、これらの魚では、共存を説明するよ

うなニッチの違いはみられない。図2に、鱗食いの仲間の

種間および種内の相互作用

を示した。 *P. Microlepis*-

にとっても、

*P. straeleni*にとっても、

競争者となる他種の存在によって捕食の成功率が大きくなっているのがみられる

(Hori 1987)。これは、

異なった襲い方をする他種の存在によって、餌となる

魚の警戒が分散されるた

めであると考えられてい

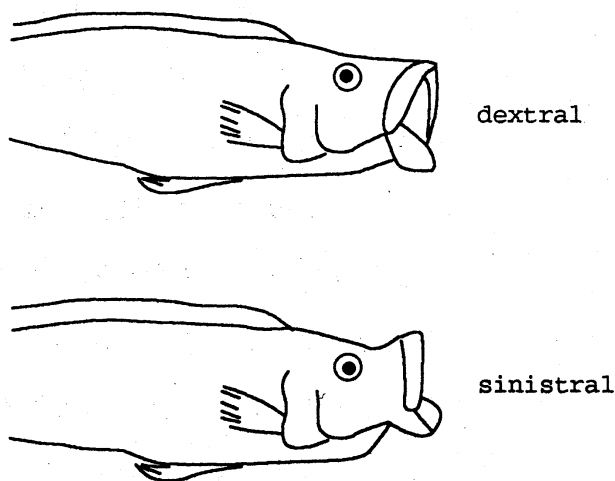


Fig. 3. Sinistral and dextral individual of *P. microlepis* (Hori to appear)

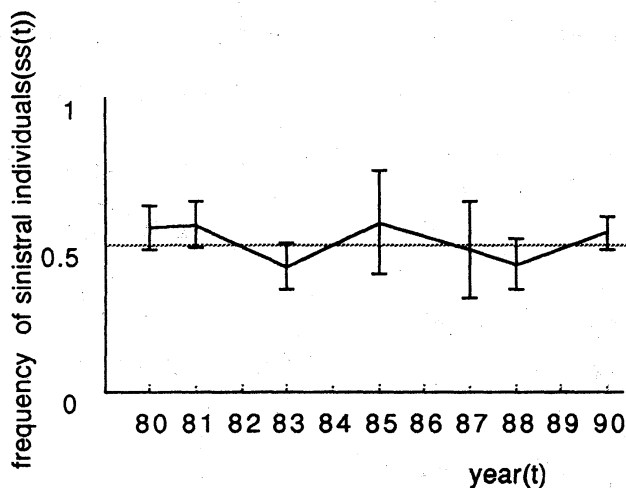


Fig. 4. Frequency of sinistral individuals with 95% confidence intervals.

る。

それでは、同種内での多型がみられる場合、その多型を維持するのに、同様の機構がみられないだろうか。タンガニイカ湖の鱗食いにはすべて口の開き方に左右性がみられる (図3, Hori to appear-

)。 *P. microlepis* のデータによると、左利きと右利きの比率は、ほぼ 1 : 1 で、さらに (1 年ごとでは有意差がないが) ほぼ 5 年周期で振動しているように思われる (図4, Hori to appear)。

じっさい、それぞれの年で、左利き、右利きで、少ないほうの型が、より多くの餌をとり、繁殖ペア中の頻度も多く

なっていることが確かめられている。

ここでは、*P. microlepis* の左右性の頻度についてのモデルをつくり、それが振動するための条件、振動周期、および、振幅について調べていく。

2 モデル。 *P. microlepis* については、以下のようなことが確かめられている (Hori to appear)。

(a) 左右性は、右利きが優性の 1 遺伝子座位 2 遺伝子によって決定され

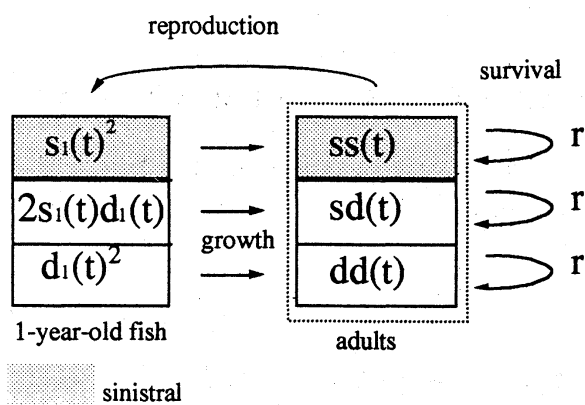


Fig. 5. Scheme of the model

繁殖ペア中の左右性の比率は、それ以外の成熟個体の左右性の比率と逆になっている。

(a), (c) から1才の魚と成熟した魚の遺伝子型をもちいてモデルをつくっていいこととする。また、(b) から個体数ではなく、それぞれの遺伝子型の集団中での頻度で集団の状態を記述することができる。sで左利き(sinistral)の遺伝子を、dで右利き(dextral)の遺伝子をあらわす。ssが左利き、sdとddが右利きとなる。年tでの1才魚、および成魚のss, sd, ddそれぞれの遺伝子型の頻度を $ss_1(t)$, $sd_1(t)$, $dd_1(t)$ および $ss(t)$, $sd(t)$, $dd(t)$ であらわす。1才魚のs遺伝子の頻度を $s_1(t)$ とする。ランダム交配を仮定すると、Hardy-Weinbergの法則から

$$ss_1(t) = s_1(t)^2$$

$$sd_1(t) = 2s_1(t)(1-s_1(t)) \quad (1)$$

$$dd_1(t) = (1-s_1(t))^2$$

となる。成魚の生存率をrとすると、1年後の成魚のそれぞれの遺伝子型の割合は、

$$ss(t+1) = rss(t) + (1-r)ss_1(t)$$

$$sd(t+1) = rsd(t) + (1-r)sd_1(t) \quad (2)$$

ている。

(b) *P. microlepis*の個体

数は非常に安定している。

(c) 成熟までの期間はほぼ2年と考えられている。

(d) 餌の鱗は、左利き、右利きのうち、より少ないほうの型から多く食われている。また、

$$dd(t+1) = rdd(t) + (1-r)dd_1(t)$$

となる。左利きと右利きの割合が $ss:1-ss$ のときの、1 個体あたりの繁殖成功の比を $f(ss):1-f(ss)$ とする。(d) から $f(ss)$ は ss の単調減少関数となり、また、左右の対称性から

$$f(0.5) = 0.5 \quad (3)$$

となる。 $f(ss)$ をもちいて、1 年後の 1 才魚の s 遺伝子の頻度は

$$s(t+1) = \frac{f(ss)ss(t) + 0.5(1-f(ss))sd(t)}{f(ss)ss(t) + (1-f(ss))(sd(t) + dd(t))} \quad (4)$$

とあらわせる。(1), (2), (4) で、モデルが記述された。これから先、

$f(ss)$ の具体的な形は使わずに、 $ss=0.5$ での微分係数

$$f'(0.5) = -d \quad (5)$$

をもちいて解析していく。(d) から $d > 0$ を仮定する。

3 振動の条件. 2 章のモデルで、左右の比率が 1 : 1 の平衡解の安定性を調べる。まず、成魚の s 遺伝子の割合を $s(t)$ とする。平衡解からのずれが小さいときには、成魚の遺伝子型の比率の Hardy-Weinberg 法則からのずれは固有値 $r (< 1)$ で減衰するので、

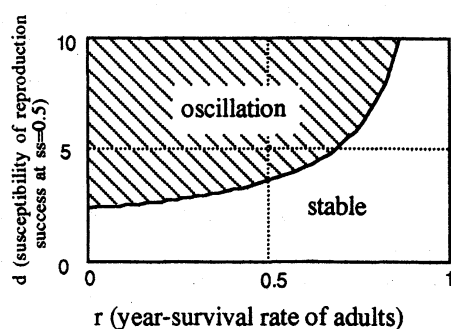
$$\begin{aligned} ss(t) &\approx s(t)^2 \\ sd(t) &\approx 2s(t)(1-s(t)) \end{aligned} \quad (6)$$

$$dd(t) \approx (1-s(t))^2$$

と近似する。平衡解 $s_1(t) = \sqrt{2}/2$, $s(t) = \sqrt{2}/2$ の周りで線型化すると行列

$$\begin{pmatrix} r & 1-r \\ -2(\sqrt{2}-1)d+1 & 0 \end{pmatrix} \quad (7)$$

がえられる。これから、平衡解が不安定になるのは



$$d > \frac{\sqrt{2}+1}{2} \left(\frac{1}{r-1} + 1 \right) \quad (8)$$

をみたす場合であり, そのとき平衡点の周りの固有値は複素数となる. 平衡点が不安定となる (d, r) の領域を図6に示した.

Fig. 6. Stability of the equilibrium

餌の警戒の切り替えは, $ss =$

0.5でもっとも大きいと考えられ,

そこで $f(ss)$ の傾きの絶対値が最大となると予想される. 繁殖ペア中の左右比と, (3) とから, $f(ss)$ の平均変化率の絶対値を求めると, '81年, '87-年, '90年がそれぞれ 1.9, 6.5, 4.9 となる. $|f'(0.5)|$ は平均変化率の絶対値よりも大きいので, 少なくとも 5 以上だと予想される. この時, 図6から, 生存率 r が 0.7 までは, 平衡点は不安定となり, 解は振動することがわかる.

4 振動の周期. (7) の行列の固有値を $\lambda = \rho \exp(i\theta)$ とおく. θ は平衡点の周りで解が 1 年に回転する角度をあらわすので, 振幅が小さいときには, 振動の周期は $2\pi/\theta$ で近似できる. (7) から $\cos\theta = r/(2\rho)$ となるの

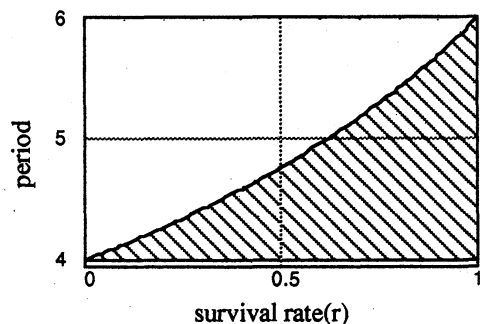


Fig. 7. Oscillation period is within the shaded region

で, θ の範囲は

$$\cos^{-1}(r/2) \leq \theta \leq \pi/2$$

で与えられる. これから, 解の周期は, 4 年と $2\pi/\cos^{-1}(r/2)$ との間, とくに 4 年から 6 年の間となる (図

7). これは, データの 5 年とよく一致する. また, 図7から, 5 年周

期の解をもつためには、生存率 r が約0.6からそれ以上でなければならないことがわかる。

5 振動の振幅. 振動の振幅を求めるために、以下、いくつかの近似を行う。まず、2倍体を1倍体で近似する。すると、(4)式は

$$ss_1(t+1) = \frac{f(ss)ss(t)}{f(ss)ss(t) + (1-f(ss))(1-ss(t))} \quad (9)$$

となる。解のうち4年周期で対称となるもの

$$ss(t+4) = ss(t),$$

$$ss(0) + ss(2) = ss(1) + ss(3) = 1$$

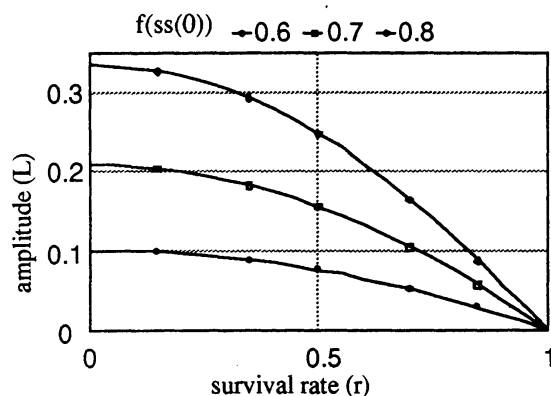
でさらに $ss(0) < ss(3) < 0.5 < ss(1) < ss(2)$ となるものの振幅を求める。振幅 $ss(2) - ss(0)$ を L とおく。

$$ss_1(0) - ss_1(2) = k(ss_1(0) - ss_1(2))$$

とおくと、(2)と(9)から

$$L = -r^2 L + kr(1-r) \frac{2f(ss(0)) - 1 - L}{1 - (2f(ss(0)) - 1)L} + (1-r) \frac{2f(ss(0)) - 1 - L}{1 - (2f(ss(0)) - 1)L} \quad (10)$$

となる。 $k = 1$ としたときに、(10)をみたす L を生存率 r の関数としてあらわしたのが図8である。 k を0.5だけずらしたときに、振幅の変化は



0.01~0.02だった。

$f(ss(0))$ は、実際のデータでは、 $\max_t$

$\{f(ss(t)), 1-f(ss(t))\}$ に対応しているとみることができる。繁殖ペアの左右比から

Fig. 8. Amplitude of the oscillation. The graph is for $f(ss(0)) = 0.6, 0.7$ and 0.8 from below. $\max\{f(ss(t)),$

$1-f(ss(t))$ の値を求めると

$t='81, '87, '90$ でそれぞれ0.63, 0.61, 0.70となる。したがって

$f(ss(0))$ は約0.7程度と思われる。図8から振幅は約0.2以下となる。実際のデータでは振幅が約0.15である。この時図8から生存率は約0.6かそれ以下となる。

6 まとめ。 鱗食いの左右比の振動についてモデルをつくり解析を行った。振動の周期、振幅ともモデルから予測される範囲に実際のデータの値は収まっている。とくに、成魚の年間生存率を0.6とすると、周期、振幅ともデータとよく合致する(図9)。これは、左右比の振動が頻度依存選択により引き起こされていることを示唆する。図6に示されるように、振動が生じるためには、左利きの頻度の変化が繁殖成功の変化にかなり大きく(約2.5倍以上の比で)きいてこなければならない。これは、餌が、右利き左利きのうちより多いほうに警戒を向けるために、左右比が1:1の付近では、餌の警戒の変化が大きいため可能となるのであろう。中枢神経系の発達により、餌が、特定の形質をもった捕食者を警戒することが可能になるとき、鱗食いの左右比の振動のように、それぞれの形質をもつ捕食者の比が振動するのは、一般的な現象のように思われる。

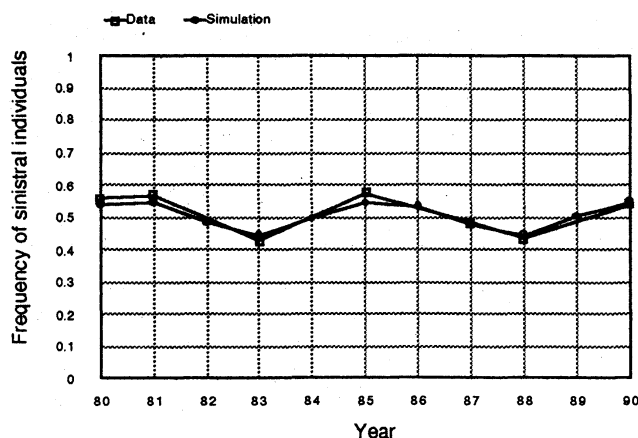


Fig. 9. Comparison between the data and the simulation result.

文献

- Ayala, F. J., and C. A. Campbell. 1974. Frequency-dependent selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5:115-138.
- Clarke, B. 1962. Natural selection in mixed colonies of *Cepaea nemoralis* and *Cepaea hortensis*. *Heredity* 22:117-39.
- Dominey, W. J. 1980. Female mimicry in male bluegill sunfish - a genetic polymorphism?. *Nature* 284:546-548.
- Ehrman, L. 1967. Further studies in genotype frequency and mating success in *Drosophila*. *Am. Nat.* 101:415-24.
- Gayley, T. W., and R. E. Michod. 1990. Modification of genetic constraints on frequency-dependent selection. *Am. Nat.* 136:406-427.
- Haldane, J.B.S. 1955. On the biochemistry of heterosis, and the stabilization of polymorphisms. *Proc. Roy. Soc. London B* 144:217-220.
- Hori, M., K. Yamaoka and K. Takamura 1983. Abundance and micro-distribution of cichlid fishes on a rocky shore of Lake Tanganyika. *Afr. Stud. Monogr.* 3:25-38.
- Hori, M. 1983. Feeding ecology of thirteen species of

- Lamprologus* (Teleostei; Cichlidae) Coexisting at a Rocky shore of Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan* 20:129-149.
- . 1987. Mutualism and commensalism in a fish community in Lake Tanganyika. S. Kawano, J. H. Connell and T. Hidaka(eds.), *Evolution and coadaptation in biotic communities*, pp.219-239, Univ. of Tokyo Press, Tokyo.
- . (1991a). Feeding relationships among cichlid fishes in Lake Tanganyika: effects of intra- and interspecific variations of feeding behaviour on their coexistence. *Ecology international* 19:89-101.
- . (1991b). スケールイーターの共存. 数理科学 No. 342 (1991 December): 74-77.
- . (to appear). Frequency-dependent selection on the laterality of a scale-eating cichlid in Lake Tanganyika.
- Kohda, M. 1989. Feeding habits of *Lamprologus savoryi* (Teleostei: Cichlidae) with reference to its social behaviour. *Physiol. Ecol. Japan* 23:1-15.
- Kojima, K. 1971. Is there a constant fitness value for a given genotype? No! *Evolution* 25:281-285.
- Lessard, S. 1984. Evolutionary dynamics in frequency-dependent two-phenotype models. *Theor. Popul. Biol.* 25:210-234.

- Maynard Smith, J., and G. R. Price. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15-18.
- Nshombo, M., Y. Yanagisawa, and M. Nagoshi. 1985. Scale-eating in *Perissodus microlepis* (Cichlidae) and change of its food habits with growth. *Japan J. Ichthyol.* 32(1):66-73.
- Paulson, D. R. 1973. Predator polymorphism and apostatic selection. *Evolution* 27:269-277.
- Shuster, S. M., and M. J. Wade. 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature* 350:608-610.
- Takahashi, S., and M. Hori. (to appear). Unstable Ess and oscillation — a model on scale-eating fish's laterality.
- Turner, J. R. G. 1980. Oscillations of frequency in Batesian mimics, hawks and doves, and other simple frequency-dependent polymorphisms. *Heredity* 45:113-126.
- Yanagisawa, Y., M. Nshombo, M. Nishida, and Y. Niimura. 1990. Sexual Dichromatism and feeding habits of the scale-eater *Plecodus straeleni* (Cichlidae, Teleostei) in Lake Tanganyika. *J. Ethol.* 8:25-28.