

## 堀 道雄

動物の左右性は、ヒトを含む高等動物の個体の行動上の右か左かの優位性（利き）を、主に脳の機能分化と関連させて、欧州の研究者を中心に研究されてきた。そこでは迷路実験などでの個体の行動の偏りに焦点が当てられ、形態の非対称性、および集団中の利きの割合などの生態的観点に注意は向けられていない。受賞者の堀は、共同研究者とともに、魚をはじめ、活発で大形の水生動物には行動と共に形態上の右利きと左利きが普遍的に存在し、集団中の二型として維持されていることを発見した。その維持機構として、捕食という局面で負の頻度依存選択が働くことを示唆した。その予想は、集団の利きの比率が動的に変動しながら、二型が安定的に維持されていることを長期の野外調で示すことで裏づけられた。堀らの研究は次の3つに要約される。

堀は、まずアフリカの湖において他の魚の鱗を剥ぎ取って餌とする鱗食魚で、個体ごとの顎の開閉方向に右か左かの非対称性があり、襲う方向について右利きか左利きが存在することを発見した。この形質は遺伝形質で、中間的な個体はいない。そして、調査地での左右性の比率（右利き個体の割合）は数年周期で振動していた。それを引き起こす力として、被食者の警戒を介した、時間的遅れを伴う、負の頻度依存選択が考えられた。それは左右性の比率に応じて不利になるように働く集団遺伝学的な力で、個体群の遺伝的組成をたえず変化させる。堀らは数理モデルでこの因果関係を検証した。なお、この種内二型の維持機構は、異なった捕食行動を持つ捕食者の多種共存（多様性維持）機構と共通する。

この研究の後、堀らは、他の魚類も、程度の差はあるものの同様の形態と行動の左右性を持つことを次々と明らかにした。さらに、現生魚類の全 64 目の代表種について厳密な計測を行い、全てがこの形態の左右性を持つことを実証した。そして、左右性が種間相互作用に及ぼす効果を見るべく、魚種の少ない琵琶湖の沖帯で、捕食-被食関係にあるハスとアユの左右性の比率を 20 年間追跡したところ、二種の比率は位相のずれた数年周期の振動を示した。その機構を解明するために、ハスの胃から捕食されたアユを取りだし、個々の利きの対応関係を調べた。二者が同じ利きの場合を並行捕食、逆の場合を交差捕食と呼ぶ。もし並行捕食と交差捕食が同じ程度で生じていれば、捕食において互いの利きは無関係であるが、ハスとアユの間では交差捕食が卓越していた。この状況では、両種の左右性の比率は、時間的遅れを伴う負の頻度依存的な捕食によって動的に維持される。交差捕食が卓越する機構は、水槽でブラックバスによるヨシノボリの捕食を動画撮影して解析した。その結果、被食者は自分の利きとは反対側の体側の後方に隙が生じ、その方向から接近する捕食者（被食者とは逆の利き）に捕まり易いことが示された。逆に、待ち伏せ型の捕食者であるアンコウの胃内容分析では、並行捕食が卓越していた。

さらに、堀らは、甲殻類のエビやカニと頭足類のコウイカも、同様の左右性を持つことを解明した。エビ類は、尾部や頭胸部が個体ごとに正中線から右か左かにわずかに反っており、その差異の頻度分布は有意な二山型となり、右型と左型に区別できる。そしてこの二型は逃避の方向と対応していた。エビ食の魚の胃内容を分析したところ、並行捕食が卓越しており、また野外における二者の左右性の比率は振動していた。カニ類においても、甲羅の厳密な測定によってどのカニも左右二型を持つことが示された。そしてカニ食のカニ、およびカニ食の魚（カサゴ類）の野外調査の両方で並行捕食の卓越が実証され、動物の種類にかかわらず、正面からの捕食では並行捕食が、後ろからの捕食では交差捕食が卓越することが明らかとなった。コウイカでも、甲の反りは有意な二山型を示し、右型か左型かが判別できる。そして、右型は餌のエビに対して右側に回り込み、左型は反対側に回り込むという利きを示した。そこでコウイカと餌となるエビの個体群の左右性の比率を、ある海域で 10 年間追跡したところ、二者の左右性の比率はハスとアユと同様、位相のずれた数年周期の振動を示した。