

令和 5 年 6 月 7 日現在

機関番号：32612

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2022

課題番号：19K15901

研究課題名（和文）ダンゴイカ類の高次認知能にみる頭足類の知性進化に関する行動・ゲノム科学的研究

研究課題名（英文）A study utilizing ethological and genomic methods to understand the evolution of intelligence in cephalopods by measuring high cognitive abilities of bobtail squids

研究代表者

杉本 親要（SUGIMOTO, Chikatoshi）

慶應義塾大学・法学部（日吉）・助教

研究者番号：00813718

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 2,900,000円

研究成果の概要（和文）：本研究で得られた成果は、ヒトを含む高度な認知能を有する動物が示すコミュニケーション能と空間認知能という軸が、頭足類全体の認知能を統合的に評価する上でも有効であることを示した点で重要である。また、イカ類からタコ類までの間に認められる認知能の変異に対し、ダンゴイカ類を中間モデルとすることで、簡便かつ効率的に行動学的評価が可能な手法を開発するとともに、ゲノム上を広くカバーした遺伝的差異を検出し、比較検討することで、両者間の関連の可能性を示した点で意義がある。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究により、ヒトを含む幅広い動物と対比可能な高次認知能評価のための指標が得られ、コミュニケーション能と空間認知能の変異や連関に関する新たな知見の解明が進むことから、ヒトの認知障害や子供の認知発達などの理解の深化につながるといった社会的意義がある。また、頭足類の高次認知能を体系的に評価できることから、頭足類の行動や生態の理解を促進する点で、資源管理などの水産学分野への寄与も大きい。さらに、頭足類の高次認知能と関連のあるゲノム領域特定に向けた多くの有用マーカー開発につながることから、無脊椎動物を始め多くの動物の行動とゲノムとの関連理解のための有用な知見となり、ゲノム科学や進化学への貢献も大きい。

研究成果の概要（英文）：In some animals having the higher cognitive abilities including human, we can figure out an axis of the abilities bounded by communication and spatial recognition. To show that the axis is applicable to cephalopods is important in the achievement of this study. In addition, it is also meaningful to establish the easy and effective way evaluating the variation of cognitive abilities among cephalopods along the axis and to show a possibility of relationship between the abilities and genetic background estimated from broader area of genome with the bobtail squids as an intermediate model of cephalopods.

研究分野：海洋動物行動学

キーワード：頭足類 高次認知能 コミュニケーション 空間認知 ダンゴイカ

1. 研究開始当初の背景

イカやタコを含む頭足類は、小型哺乳類レベルの脳や高解像度のレンズ眼という無脊椎動物としては特異な情報収集・処理基盤を有する。また、神経制御可能な無数の色素胞や多数の腕により、多彩なボディパターンを表出することで素早い情報発信も行う。イカ類の多くは、遊泳性であり、生活史の一部もしくは全般において群れを形成するとともにボディパターンを用いた視覚コミュニケーションを得意とする。一方、タコ類の多くは単独性かつ営巣性であり、長い腕を用いた触覚探索による空間認知を得意とする。また、タコ類は、ヒトを含む高度な知性を有する動物に特有の観察学習(他個体の反応のみから学ぶ高度な学習)を示す。貝殻を捨てた軟体動物である頭足類が、なぜこのように発達した「知性」を獲得するに至ったのかは未だ謎である。また、頭足類で初めて解読されたタコ類の全ゲノムには、多くの独自遺伝子に加え、染色体間を自由に動き回り遺伝子発現を制御するトランスポゾンが多量に存在する事実が確認されている。さらに、頭足類ゲノム中では、脊椎動物と比較して多くのRNA編集が広域に渡って見られることも明らかにされている。これらのゲノム特性は、頭足類の高次認知能と強く関連すると考えられる。これらのことから、頭足類の知性の進化過程を明らかにする場合、イカ類とタコ類の間での高次認知能の変異を考慮し、行動学およびゲノム科学の両面から知性進化戦略について調べることが重要と考えられる。

以上を背景とし、本研究では「頭足類の高次認知能は行動学的にどのような特徴があり、ゲノム上のどのような特徴と対応する可能性があるのか」という問いを設定する。これまで、観察学習というタコ類の高次認知能を頭足類の知性の代表とする傾向が強く、イカ類とタコ類の間での高次認知能の変異は注目されてこなかった。そこで、頭足類全体の高次認知能を体系的に評価可能であり、ヒトを含む高度な知性を有する動物とも対比可能な認知科学的指標の設定が必要である。また、知見が蓄積しつつある頭足類のゲノム情報を活用するため、高次認知能に関連する可能性のある有用な遺伝マーカーの開発が必要である。

頭足類は飼育が難しく、累代飼育が実現している種は、ダンゴイカ類を含むイカ類の数種に限られる。このため、高次学習能についてゲノム科学の面から探る上で、ダンゴイカ類は安定した飼育実験が可能であるというタコ類にはない大きな強みを有する。また、頭足類の寿命は概ね1年であるが、ダンゴイカ類は半年前後と短いため、他のイカ類にはない利点も有する。本研究のゲノム解析手法の基盤とするRADシーケンシング(RAD-seq)は、次世代シーケンサーを用いてゲノム全体に広く大量に分布する一塩基多型(SNP)を一度に数千から数万検出できる技術であり、非モデル動物への適用も可能である。頭足類へのRAD-seqの適用は、原始的なオウムガイを対象とした集団遺伝学的研究1例のみであり、頭足類ゲノムの機能面を探るためにRAD-seq技術を用いるという点で本研究は独自性を有する。また、本研究により、ゲノムワイドな遺伝マーカーを多量に入手可能であり、高次認知能に関連する有用マーカー開発の可能性も大きいことから、今後の頭足類の行動とゲノムとの関連を調べる研究に対し、機能遺伝子や適応遺伝子の特定のための基盤となるという創造性を有する。

2. 研究の目的

上記問いに対し、本研究では、イカ類とタコ類の中間的な系統的、生態的特性を有するダンゴイカ類をモデルとし、イカ類が得意とするコミュニケーション能とタコ類が得意とする空間認知能の変異および連関に着目し、頭足類の知性進化過程の一端を行動学およびゲノム科学により明らかにすることを目的とする。

本研究の対象とするダンゴイカ類は、底生性であり甲を欠く丸い体と長い腕を持つという、イカ類でありながらタコ類と類似した形態および生態的特徴を有する。また、代表的なイカ類であるコウイカ目とツツイカ目をつなぐ重要な系統的地位を占める。さらに、頭足類の中で最も高い視力を有するとともに、イカ類最高の記憶力を有する。また、細菌が共生する発光器を有しており、色素胞によるボディパターンと共にコミュニケーションに利用している。また、体長数センチメートルの小型のイカ類であるダンゴイカ類は、腕で砂を掴み体にかけることで砂中に隠れる行動を基本としており、潜砂行動を行うために、岩の窪地などにパッチ状に存在する砂地を探索し利用する。このように本研究は、コミュニケーション能と空間認知能を評価指標とすることで、ダンゴイカ類を頭足類全体の高次認知能の変異および連関評価モデルとするという独自性を有する。コミュニケーション能と空間認知能は、ヒトを含む高度な知性を有する動物にも共通する認知能であり、互いに連関することが知られている。本研究において、コミュニケーション能と空間認知能の変異および連関を調べることは、頭足類のみならずのヒトを含む高度な知性を有する動物の高次認知能を評価する研究に対し、有用な対比基準を提供するという創造性を有する。

3. 研究の方法

本研究は、①高次認知能の評価、②高次認知能に関連するゲノム変異の検出、を実施した。

研究項目①では、ダンゴイカ類のコミュニケーション能と空間認知能を評価し、各実験供試個

体の認知特性を分類した。

ダンゴイカ類について、コミュニケーション能および空間認知能を、簡便かつ効果的に評価可能な手法の開発を試みた。その際、両認知能を調べる実験において、互いに関連のある視覚刺激を用いることで両認知能が同じ評価軸に並ぶようにすることを意識した。コミュニケーション能については、LED ライトの点滅パターン（ボディパターンや発光器による視覚コミュニケーションを想定）、空間認知能については、LED ライトの配列による形の異なる図形（空間認知能に関連する物体弁別を想定）を提示する装置を開発するとともに、それぞれの実験条件を検討した。評価手法が定まったのち、それぞれの視覚刺激の弁別と報酬となる行動の関連付けを学習させる訓練および試験を、同一実験個体に対して複数回行うことで、時系列に沿った結果の変化を追跡・評価した。

研究項目②では、研究項目①で得た高次認知能の特性を評価した個体ごとに RAD-seq を実施し、得られた SNP データの個体差を基に、認知能と関連する可能性のある変異を検出した。

研究項目①で行動実験を終えた全ての個体に対し、RAD-seq を実施した。そして、得られた SNP データを基に、系統解析と Structure 解析を実施した。その後、コミュニケーション能および空間認知能に関わる特性の違いが、実験個体間の遺伝的な違いとどのように関係するのかについて検討を加えた。

4. 研究成果

(1)ダンゴイカ類の高次認知能について、コミュニケーション能と空間認知能を評価するための手法開発を行なった。実験では、両認知能を想定した LED ライトの点滅パターン（マル型点滅あり・マル型点滅なし）および図形パターン（マル・バツ型）それぞれと、ダンゴイカ類にとって報酬となる潜砂行動（砂に潜る行動）の結び付きを学習できるかどうか検証した。潜砂行動については、捕食行動といった他の行動と比較して、ダンゴイカ類が優先的に示す行動特性であることを確認したため、餌などの一般的な報酬より適すると判断した。

光源として、ダンゴイカ類の可視光である青緑色（494 nm）の光を、光ファイバーを通して提示することにより、反応をスムーズに引き出すことに成功した。不透明な隔壁により水槽内を2区画に分け、各区画の一番奥の水底付近に光源およびその手前に砂地を設置した。両区画を見通せる水槽の一端は隔壁で覆わず、その位置にスタート地点を設置した。点滅ありまたはマル型の区画を正解とし、他方を不正解として砂地上面に設置した透明板により潜砂不可とした。不正解の砂地を選んだ個体に対しては、罰としてゴムキャップにより体を軽く押しながら、正解の砂地まで誘導した。

複数の実験供試個体へ、1日に1度実験を行ったところ、経過日数に応じて自発的に正解の砂地を選択する個体が増加する傾向が見られた。また、コントロールとして、光源を点灯しない実験では、正解の砂地を選択する個体が減少する傾向が見られた。また、ダンゴイカ類は夜行性であるため、実験装置全体の照度を適度に低くすることで、潜砂行動を効率的に誘導できることを確認した。さらに、実験途中で、実験装置全体の照度を適度に高くする過程を組み込むことで、低照度環境で反応を示さなかった実験個体から、効率的に反応を得られることも確認した。これらのことから、ダンゴイカ類は、光源の点滅および図形パターンと潜砂の連合学習が可能であることが示唆された。このことは、人工的な光刺激の違いをダンゴイカ類が認識することに加え、環境中を把握する際のヒントとして利用可能であることを示している点で重要である。

(2)続いて、統計的に十分な量のデータ数を確保するため、多くの実験個体に対し行動観察を繰り返す必要性から、高次認知能評価のための実験区を複数用意し、複数実験個体の行動観察を同時に行うことのできる装置を準備した。その際、光ファイバーを用いた光信号提示装置では、装置間で提示光源の質にばらつきが生じる可能性が新たに見出された。そのため、光ファイバーではなく、複数装置を一括で制御可能な LED 光源の前に、小さな穴を複数開けた黒色プレートを設置し、穴からのみ光が出る装置に変更した

(図1)。複数の小さな穴は、光ファイバーを用いた装置と同様マル型もしくはバツ型に並べ、図形パターンの違いおよび点滅パターンの違いを実験個体に提示できるようにした。改良を加えた新たな装置では、LED 光源の点滅パターン（マル型点滅あり・マル型点滅なし）および図形パターン（マル・バツ型）と潜砂行動の連合学習を調べることに加え、マル型と信号なしの組合せを新たに追加することで、LED 光源そのものの信号としての有効性も検証し、本実験手法の妥当性を確かめた。

気候条件などの理由により、計画段階で想定していた種の準備が困難であった時期があり、代替種も実験に加えることで、予定種と代替種との比較検討も実施した。予定種および代替種のダンゴイカ類は、両者共に全ての信号の組



図1. 連合学習実験装置

表 1. 予定種 (B) と代替種 (P) ダンゴイカ類の高次認知能に関わる連合学習実験結果

ID	total ex.	1. Dark condition				2. Light condition				3. Push to correct	
		Chose correct (bury/sit)	Chose wrong (try to bury/sit)	Chose correct area (swim/sit on the mat)	Chose wrong area (swim/sit on the mat)	Chose correct (bury/sit)	Chose wrong (try to bury/sit)	Chose correct area (swim/sit on the mat)	Chose wrong area (swim/sit on the mat)	bury /sit	not bury /sit
B1	16	3	0	1	0	4	4	0	0	5	1
B2	16	2	1	0	0	4	5	0	0	8	1
B3	20	6	1	0	0	5	5	0	1	8	0
B4	14	2	1	0	0	2	3	0	0	10	0
B5	10	1	0	0	0	5	2	0	0	4	0
B6	4	2	0	0	0	0	2	0	0	2	0
B7	4	0	0	0	0	1	1	0	1	3	0
B8	4	1	0	0	0	0	1	0	1	3	0
B9	4	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0
B10	4	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0
B11	4	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0
B12	4	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0
B13	4	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0
B14	4	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0
B15	4	0	0	0	0	3	0	0	1	1	0
P1	20	4	0	2	0	1	2	1	4	4	6
P2	20	10	0	0	0	6	0	2	2	2	0
P3	16	8	1	0	0	0	0	3	3	2	3
P4	20	1	0	5	1	2	0	5	5	3	2
P5	20	8	0	1	0	2	0	2	1	7	0
P6	11	5	0	0	0	1	0	0	2	4	1
P7	7	2	0	1	0	0	1	1	2	0	3
P8	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
P9	4	0	1	0	0	0	1	1	0	2	0
P10	4	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0
P11	4	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
P12	4	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0
P13	4	0	0	1	0	0	1	0	1	2	0

合せについて連合学習の成立の可能性を示した。また、正しい信号に辿りつくための試行錯誤の多寡や学習速度が個体により顕著に異なる様子が捉えられた (表 1)。代替種の体サイズは、光信号の直径よりひと回り小さく、予定種はひと回り大きかったことから、提示刺激サイズの検討も新たな課題として浮上した。また、代替種について、本試験の1ヶ月前に予備試験を経験した個体は、初見の個体に比べ学習成立傾向が高かったことから、学習経験の長期記憶に関わる新たな知見も得られた。

研究成果(1)も含む一連の研究で開発した手法は、同一の実験装置で容易に点滅刺激と図形刺激を提示可能であり、コミュニケーション能と空間認知能という異なる認知能を関連性の高い刺激源で評価できるという強みがある。国内外を通し、ダンゴイカ類の行動知見は乏しく認知能に関連するデータも限られている。本研究は、ダンゴイカ類の認知能に関する新たな知見となるのみならず、コミュニケーション能と空間認知能という、ヒトを含む高次脊椎動物の認知能と直接対比可能な軸で、頭足類全体の認知能を評価するための足がかりを築いた点で画期的である。今後、他のイカ類やタコ類でも同様の評価軸に従い知見を得ることで、これまで散発的な傾向の強かった頭足類の認知能に関する知見を、統合的に比較できるようになるという意義がある。それは、無脊椎動物と脊椎動物の間での認知能比較の深化に貢献することから、動物界全体の認知能進化に関する知見を得るための大きなきっかけとなる可能性も有する。

(3) 研究成果(2)において実施した行動観察実験を終えた個体について、予定種および代替種を含む全ての個体より、外套膜や腕の筋組織から DNA を抽出し RAD-seq 解析を行った。RAD-seq 解析では、クオリティフィルタリングの結果得られた 35-77 万リードを用い、系統解析 (得られた DNA 断片上の遺伝子配列の比較により標本間の遺伝的な類縁関係を推定する手法) と Structure 解析 (統計的な確率モデルにより、標本を任意の数の集まりに割り振ることで遺伝的組成を推定する方法) を実施した。行動実験の結果と RAD-seq 解析の結果を比較したところ、予定種および代替種の双方について、連合学習の成立が相対的に強く認められた個体 (行動実験内で正解の視覚刺激の区画にある砂場で潜砂および着底行動を示した度合いが他個体より高い) は、系統樹上で同じクラスター内に属する傾向が認められた (表 1 および図 2)。また、Structure 解析の結

果、代替種では、9つの集まりに個体を割り振ったところ、そのような個体が共通に特定の遺伝組成を有する傾向があることが認められた（表1および図3）。これらの結果から、ダンゴイカ類において、高次認知能に関わる遺伝子配列の存在が示唆される。

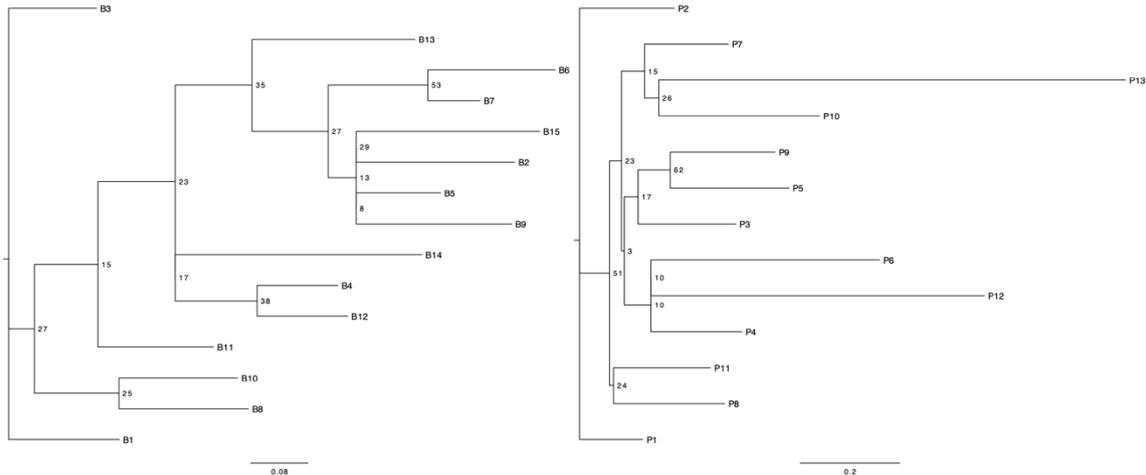


図2. 予定種（左）と代替種（右）ダンゴイカ類の系統解析結果

本研究成果は、研究成果(1)および(2)において開発した、ダンゴイカ類の高次認知能を調べる手法を用いることで得られた認知特性が、有意に評価できていることを示すとともに、遺伝的背景との関連の可能性を示した点で重要である。このように、認知能データと遺伝子データを関連付ける研究は、頭足類では例がなく、他の動物でも少ないことから、非常にインパクトがある。本研究の計画段階において、ダンゴイカ類は、イカ類とタコ類に中間的な生態的特性を有することから、前者が得意とするコミュニケーション能と後者が得意とする空間認知能を当分に有すると予想した。研究成果(1)および(2)より、その予測が正しいとともに、研究成果(3)により、ダンゴイカ類が両認知能を等しく使えるものの、その使用割合には個体差があり特定の遺伝的背景と関連する可能性があることを示した点で意義がある。また、今回得られたゲノム全体に渡る一塩基多型情報は、今後、頭足類の高次認知能に関わる有用マーカー開発の基盤となり、その進化的背景解明を加速させることにつながる重要な知見である。

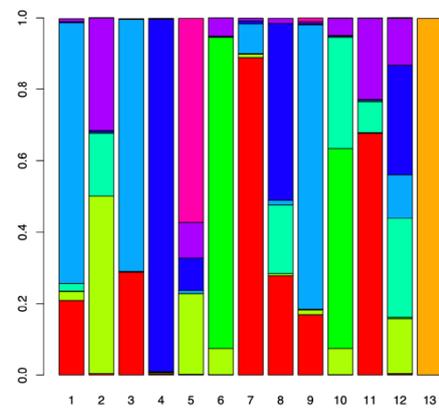


図3. 代替種ダンゴイカ類のstructure解析結果

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 4件）

1. 著者名 Sanchez Gustavo, Fernandez-Alvarez Fernando A., Taite Morag, Sugimoto Chikatoshi, Jolly Jeffrey, Simakov Oleg, Marletaz Ferdinand, Allcock Louise, Rokhsar Daniel S.	4. 巻 4
2. 論文標題 Phylogenomics illuminates the evolution of bobtail and bottletail squid (order Sepiolida)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s42003-021-02348-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する
1. 著者名 Ikeshima-Kataoka Hiroko, Sugimoto Chikatoshi, Tsubokawa Tatsuya	4. 巻 23
2. 論文標題 Integrin Signaling in the Central Nervous System in Animals and Human Brain Diseases	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 International Journal of Molecular Sciences	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/ijms23031435	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 SUGIMOTO CHIKATOSHI	4. 巻 69
2. 論文標題 アオリイカ群れのソーシャルネットワークにみるイカ類社会性の基盤	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Japanese Journal of Animal Psychology	6. 最初と最後の頁 147 ~ 159
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2502/janip.69.1.12	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Sanchez Gustavo, Jolly Jeffrey, Reid Amanda, Sugimoto Chikatoshi, Azama Chika, Marletaz Ferdinand, Simakov Oleg, Rokhsar Daniel S.	4. 巻 2
2. 論文標題 New bobtail squid (Sepiolidae: Sepiolinae) from the Ryukyu islands revealed by molecular and morphological analysis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Communications Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s42003-019-0661-6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計5件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 Sugimoto Chikatoshi
2. 発表標題 Social structures and functions in squid schools
3. 学会等名 Emergence of Cooperation and Organization in Groups of Animals and Non-living Objects (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 杉本親要・Daniel Rokhsar
2. 発表標題 LED発光刺激を用いたダンゴイカ類の空間認知能およびコミュニケーション能の評価
3. 学会等名 令和3年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 杉本親要・Jeffrey Jolly・Gustavo Sanchez・Daniel Rokhsar
2. 発表標題 ダンゴイカ類の発生過程における光環境が孵化後の行動表出に与える影響
3. 学会等名 日本動物行動学会第38回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 杉本親要・Jeffrey Jolly・Daniel Rokhsar
2. 発表標題 ダンゴイカ類の認知能検証に対する光ファイバーによる刺激提示の有効性の検討
3. 学会等名 令和2年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 杉本親要
2. 発表標題 イカがつなく ゲノム-環境-行動 沖縄-アジア-世界
3. 学会等名 第4回おきなわマリンサイエンスワークショップ
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 峯水 亮、池田 菜津美、杉本 親要	4. 発行年 2020年
2. 出版社 ポプラ社	5. 総ページ数 32
3. 書名 タコとイカはどうちがう？	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関