

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 9 日現在

機関番号：24402

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570033

研究課題名(和文)協同的一妻多夫魚や血縁型共同繁殖魚の高度な社会の維持機構とその行動基盤の解明

研究課題名(英文) Study on social maintenance and behavior of cooperative breeding fish with related and non-related helpers

研究代表者

幸田 正典 (Kohda, Masanori)

大阪市立大学・理学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：70192052

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,200,000円、(間接経費) 1,260,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、社会的認知性魚類を対象に、自己鏡像認知、顔認知、雌による個体の父性認識操作、推移的推察などを、いずれも実験的に検出することに成功し、高次認知システムが魚類に存在することを強く示すことができた。いずれの成果も魚類では初めての検証事例であり、その成果の意義は極めて高い。

これらの成果は、従来考えられてきた、高次認知機能は大きな終脳サイズや大脳新皮質が不可欠であるとの常識を覆すものであり、脊椎動物の認知様式の見方の見直しをせまるものである。この高次認知機能の存在は、脳神経回路の多くは、硬骨魚類のうち条鰭類と鳥類やほ乳類との神経回路の類似性あるいは保存性の良さと一致するものと捉えられる。

研究成果の概要(英文)：We studied the following themes using cognitive fishes living stable sociality through laboratory experiments, 1) mirror-self-recognition, 2) face recognition, 3) female control of male recognition of paternity, 4) transitive inference, 5) dear enemy effect, so on. Almost all studies were successful. Most were findings for the first time in fish, and indicating that teleost fishes will have much high cognitive abilities than previously regarded, and there will be similarity in these social cognition pattern to those of higher vertebrates such social mammals. specially, the similarity of processes in mirror-self-recognition between the cleaner fish and mammals are noticeable, and further studies are required.

Recently, neuroethology found the neuronsystem similarity through vertebrates from fish to mammals. These similarity will be related to or reflect the similarity of social cognition between these fish and social mammals.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態、環境

キーワード：社会的知性仮説 推移的推察 雌による雄の認識操作 自己鏡像認知 顔認識 意図的騙し 自己認知 魚類

1. 研究開始当初の背景

魚類、両生、八虫類といった変温性脊椎動物の社会行動の研究は、過去30年間は行動生態学の観点、すなわち究極要因にかかわる観点からなされることがほとんどであり、この間、動物行動のメカニズムに関する研究はほぼなされていなかった。一方、「社会的知性仮説」に基づき、魚類においても社会性の高い種では社会認知能力が高いことが予想されているが、実証研究は未だなされていない。社会性の高い魚種での認知能力が高いことが明らかになれば、脊椎動物の認知能力の見直しにも繋がり、その成果の持つ意味は極めて大きいことが期待できる。

2. 研究の目的

本研究は、社会性が高いことが期待できる共同繁殖をするカワスズメ科魚類やそうじ共生を行う珊瑚礁魚であるベラ科のホンソメワケベラを対象に、さまざまな社会的認知能力の解明を目指すことにある。魚類の認知能力が従来考えられていた以上に高いことが示せれば、これまでの動物行動学の基盤に立った行動に見方を一新することにも繋げることができ、脊椎動物の認知能力の系統発生についても従来の見方を覆すことができる。

3. 研究の方法

研究手法は、いずれの課題においても、それぞれの課題に対応させ実験室での水槽飼育実験を行う。それぞれの研究ごとに以下簡潔に説明する。

(1) 自己鏡像認知

ホンソメワケベラは、そうじ共生する魚であり、クライアントとなる多数の魚種の個々の個体と密接な社会関係を構築していることがわかっている。すなわち、極めて社会性の高い魚であり、これまで Bshary 博士らの行動研究から、高い社会性が知られている。特に、普段の彼らの生活で、意図的騙しを行う可能性すら考えられている。ここでは他者と自己という認識を想定することができる。このことから我々は本種が自己鏡像認知できるのではないかと考え、検証実験を実施した。鏡像認知は、ほ乳類や鳥類では確認されているが、魚類では初めての検証例となるし、おそらくこれまでだれも想定していない能力だと思われ、その発見の意義は極めて大きいと期待できる。

実験方法は、45cm に本種を飼育し、45cm x 30 cm の片面2鏡を設置し、鏡像に対する行動をビデオ撮影した。また、ほ乳類での研究でも実施されている、マークテストを行い、自己鏡像認知の能力について検証した。

(2) 共同的一妻多夫の成立における、雌によるの父性認識の操作

子供の遺伝的な親でない個体が子育てに関与する共同繁殖は、家族などの起源を考える上でも興味深い。共同繁殖のうち鳥類でよく知られる共同的一妻多夫の成立要因として雄間のやり取りに注目した「Reproductive skew model」仮説が有力であったが、我々は魚類での事例から、雌の父性の操作が重要な役割を果たしていると主張してきた。さらに、今回は、雌が操作しているのは父性ではなく、の父性認識の操作であることの実証を試みた。

実証に当っては、の産卵行動の中で最も保護行動と相関の高いものを選定し、その産卵行動をが父性認識の指標としていることの傍証を集めた。実験はガラスで作製した巣での産卵行動をビデオ撮影し、行動解析を行った。また、放精行動での精子量を査定した。

(3) 顔認識

社会性のほ乳類では、群内個体の識別に、視覚による顔認識に基づいていることがわかっている。さらにヒトやいくつかの非霊長類ほ乳類でも顔神経が存在することもわかっている。つまり、顔は体のなかで個体識別の指標として、ほ乳類では特別な存在なのである。

社会性の発達した魚類でも視覚により個体識別することが次々に明らかにされてきた。しかし、どこを見て識別しているのか検証例はまったくない。我々は、共同繁殖魚ブルチャーを用い、本種も顔に基づいて視覚で個体識別していることを検証した。方法として、モニター映像を加工処理することで実証研究を行った。

(4) 推移的推察

$A > B$, $B > C$ から $A > C$ を論理的に導くことができる。この能力、推移的推察はサル類など高等なほ乳類やカラス類で知られていた。近年社会性のカワスズメでもこの能力が確認された。我々は系統の異なるカワスズメで簡便な実験手法を用いて、この能力を検証した。その手法は、勝ち癖、負け癖や覗き見効果、聴衆効果を否定することで、水槽実験から推移的推察が存在することを示している。

4. 研究の成果

(1) 自己鏡像認知

ホンソメワケベラに水槽の一面を鏡にしたところ、提示御数日は鏡像に対し攻撃的に振る舞ったが、3-5日の間には鏡像に対する「確認行動」が認められた。この行動は鏡

像と自分との行動の同調性を確認する類人猿などと類似していると考えられる。その後は攻撃は減少し、鏡像を見る頻度は増加した。この鏡像への反応は鏡像認知動物の反応とよく似ている。さらに、マークテストを行ったところ、喉という本人には直接はまったく見えないが、鏡で見えるマークを見た後で、そのマークを鏡で覗き込む頻度が増加したり、さらには喉のマークを水槽の基質で擦る行動が頻繁に認められた。この頻繁な擦り行動は、マークを外部寄生虫とみなし、それを擦り取ろうとする行動とみなすことが妥当であると思われ、この行動は鏡像のマークが自分についていることを認識しており、かつマークの部位が自分の体のどこであるのかも正しく認識していることを示している。本研究は魚類での始めて鏡像認知を検証したものである。

(2) 雌による の父性認識の操作

Kohda et al. (2009)でわれわれは、協同的一妻多夫魚オルナータスの雌は、2 を確保できた場合、巣での産卵場所を上手く選択し、2 に受精させることにより、共同繁殖を巣流すことを示した。ここでは雌が父性の操作だけではなく、 の父性認識を操作していることを示した。

特に は、さまざまな産卵時の行動のうち卵の保護時間と相関するのは、産卵行動回数や産卵 + 擬似産卵行動(雌は産卵するような行動をとるが産卵をしない)回数であることがわかった。すなわち は父性の多さをこれら産卵行動の多さで評価している可能性がある。産卵、擬似産卵行動時の放精量を調べたところ、両者の間で差異がないことがわかった。このことは、 は雌の産卵と擬似産卵行動の区別がつかないことが伺える。メスの擬似産卵行動は、ペア産卵に比べ2 との産卵のとき有意に増えていたし、それは雌が自主的に行っているものであり、雌は擬似産卵を増やすことで、 に、自分の子供が多いと認識操作をしている可能性が示された。

(3) 顔認知機

共同繁殖魚プルチャーは視覚で個体識別することが示されていた。本種では、全身のなかで顔の模様で識別することが明らかになった。体のどの部分を見て識別するのか、魚類では始めての実証例である。さらに、視覚で個体識別する種の体模様、顔模様、鱗模様を調べたところ、顔模様は個体変異が発達していることが明らかになってきた。このことは、魚類の個体識別でも顔模様が利用されていることが多いことを示唆している。

このように、さらに、モデルを見せた場合、魚はまず、顔をみていること、そしてモデルを見てすぐに(長くても2秒以内)知っている個体か見知らぬ個体なのかを識別できることが明らかになった。このことから、「顔認識のための神経」が発達している可能性が

考えられた。この仮説はほ乳類などの顔認識神経との関連で興味深い。

(4) 推移的推察

オルナータスで、劣位個体が自分より優位個体を負かす個体は、直接対戦しなくても自分より優位であることを推察できることが示された。同時に、本種では、winner/loser効果や eavesdropping 効果は働かないことが示された。このことからおよびこれまでの研究例の種間比較から、個体識別が発達している種類では、個体の優位さの推定の曖昧な、評価方法は採用されていない可能性が示唆された。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 16 件)

Ota, K., Awata, S., Morita, M., Yokoyama, R. & Kohda, M. (2014) Territorial males can sire more offspring in nests with smaller doors in the cichlid *Lamprologus lemairii*. *Journal of Heredity*, 査読有, doi:10.1093/jhered/esu009

Ota, K., Awata, S., Morita, M., & Kohda, M. (2013) Sneaker males are not necessarily similar to females in colour in a sexually monochromatic cichlid. *Journal of Zoology*. (Print ISSN 0952-8369), 査読有, doi:10.1111/jzo.12125

Hata, T., Takahashi, R., Ashiwa, H., Awata, S., Takeyama, T., Kohda, M., Hori, M. (2012). Inheritance patterns of lateral dimorphism examined by breeding experiments with the Tanganyikan Cichlid (*Julidochromis*

transcriptus) and the Japanese Medaka (*Oryzias latipes*). *Zoological Science*, 29: 49-53. 査読有

Ochi, H., Awata, S., Kohda, M. (2012). Differential attack by a cichlid fish on resident and non-resident fish of another cichlid species. *Behaviour* 149: 99-109. 査読有

Takahashi, T., Ota, K., Kohda, M., Hori, M. (2012). Some evidence for different ecological pressures that constrain male and female body size. *Hydrobiologia* 684: 35-44. 査読有

Takahashi, T., Ochi, H., Kohda, M., Hori, M.

2012. Invisible pair bonds detected by molecular analyses. *Biology Letters*, 8: 355-357 doi:10.1098/rsbl.2011.1006 査読有

Ota, K., Aibara, M., Morita, M., Awata, S., Hori, M. & Kohda, M. (2012) Alternative reproductive tactics in the shell-brooding Lake Tanganyika cichlid *Neolamprologus brevis*. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2012, Article ID 193235, doi.org/10.1155/2012/193235 査読有

11 Ota, K., Hori, M., Kohda, M. (2012). Testes investment along a vertical depth gradient in an herbivorous fish. *Ethology* 118: 683-693. 査読有

Matsumoto S, Takeyama T, Ohnishi N, Kohda M (2011) Mating system and size-advantage in mating in a protogynous swamp eel *Monopterus albus* with paternal care in a semi natural habitat. *Zoological Science*, 28: 360-367. doi.org/10.2108/zsj.28.360 査読有

Myint O, Takeyama T, Okuda N, Ohnishi N, Kohda M (2011) Mate availability facilitates cannibalistic behavior of a paternal nest brooding fish: effects of timing during brood cycle. *Behaviour*, 48: 247-264. 査読有

Ota K, Kohda M (2011) Social status-dependent nest choice of territorial males under reproductive parasitism in a Lake Tanganyika cichlid *Telmatochromis vittatus* <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1095-8649.2010.02872.x/full>. *J Fish Biology*, 78: 700-712. DOI: 10.1111/j.1095-8649.2010.02872.x 査読有

Ota K, Kohda M, Sato T (2011) Why are reproductively parasitic fish males so small? – influence of tactic-specific selection. *Naturwissenschaften*, 97: 1113-1116 DOI 10.1007/s00114-010-0725-4 査読有

Ota K, Heg D, Hori M, Kohda M (2011) Sperm phenotypic plasticity in a shell-brooding

cichlid: a territorial male's counterstrategy against spawning takeover. *Behavioral Ecology*. 21: 1293-1300. 査読有

Myint O, Takeyama T, Ohnishi N, Tsujimoto H, Kohda M (2011) Mate availability to males affects female choice in a fish with paternal care: female counterstrategies against filial cannibalism. *Journal of Ethology*. 29: 153-159. DOI: 10.1007/s10164-010-0238-9 査読有

Ota, K., Kohda, M., Hori M, Sato T. (2011). Parker's sneak-guard model revisited: why do reproductively parasitic males heavily invest in testes? *Naturwissenschaften* 98: 837-843. 査読有

Ota, K., Hori, M., Kohda, M. (2011). Changes in reproductive life-history strategies in response to nest density in a shell-brooding cichlid, *Telmatochromis vittatus*. *Naturwissenschaften* 99: 23-31. 査読有

〔学会発表〕(計 15 件)

幸田正典、李寧、山内孝太、武山智博 ホンソメワケベラの自己鏡像認知 (日本生態学会、広島国際会議場、2014年3月16日)

幸田正典、堀田崇、安房田智司、武山智博 ホンソメワケベラの自己鏡像認知：たっぷり見せますビデオ映像 (日本動物行動学会32回大会、広島大学、2013年11月30日)

武山智博、波崎直子、幸田正典 オスの保護卵食は性比ではなく実効性比の偏りによって促進される (日本動物行動学会32回大会、広島大学、2013年11月30日-12月1日)

幸田正典 魚類と鳥類における共同の一妻多夫 (日本進化学会、京都大学 2011年7月29日)

李寧、山内孝太、幸田正典 協同の一妻多夫魚の雌の夜の父性認識の操作：実証的証拠の検討 (日本動物行動学会32回大会、広島大学、2013年11月30日-12月1日)

堀田崇、幸田正典 魚類における優劣関係の記憶 (日本動物行動学会32回大会、広島大学、2013年11月30-31日)

野々垣初音、幸田正典 同じ巢で同時産卵するヘビギンポ雌の配偶者選択 (日本動物行動学会32回大会 広島大学、2013年11月30-31日)

幸田正典 やっぱ顔やで (第9回サイエンスカフェ 須磨水族園、2013年10月19日)

Kohda M, Hotta T, Takeyama T, Awata S, Asai J, Jordan L Mirror self-recognition in fish (IEC: International Ethological Conference, Newcastle, UK, 5th August, 2013)

Kohda M Individual identification through facial recognition in social fish: similarity to mammals (The 35th Annual Meeting of The Japanese Society for Comparative Physiology and Biochemistry, 13th July, 2013)

幸田正典 本当は賢い魚たち(公開シンポジウム:日本動物行動学会31回大会、奈良女子大学、2012年11月20日)

堀田崇、幸田正典 魚類における推移的推察(日本動物行動学会31回大会、奈良女子大学、2012年11月19-20日)

谷山雅美、小坂直也、幸田正典 魚類における顔認知(日本動物行動学会31回大会、奈良女子大学、2012年11月20日)

Kohda M, Hotta T, Takeyama T, Awata S, Asai J, Jordan L Mirror self-recognition in cleaner wrasse (ISBE: International Society of Behavioral Ecology, 15th August, 2012, Lund Sweden)

Hotta T, Kohda M Transitive inference of social status in a cichlid (ISBE: International Society of Behavioral Ecology, 12-13th August, 2012, Lund Sweden)

〔図書〕(計 2 件)

堀道雄、神崎譲、幸田正典、曾田貞滋(共訳)2012年 生態学 個体から生態系へ [原著第4版](ベゴン,ハーパー,タウンゼント著)987頁

幸田正典(共著)生物学実験への招待。2014年(大阪公立大学共同出版会)280頁
分担頁:222-240頁

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
出願年月日:
国内外の別:

取得状況(計 0 件)

名称:
発明者:
権利者:
種類:
番号:
取得年月日:
国内外の別:

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織
(1)研究代表者
幸田 正典 (Masanori Kohda)

研究者番号:70192052

(2)研究分担者
なし ()

研究者番号:

(3)連携研究者
アレキサンダー ジョーダン
(Alexander Jordan)

研究者番号:

武山智博 (Tomohiro Takeyama)

研究者番号:70452266