

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 24 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24405001

研究課題名(和文) 捕食行動における左右性獲得の生態学的・生理学的研究

研究課題名(英文) Ecological and Physiological Basis underlying Acquisition of Behavioral Laterality

研究代表者

小田 洋一(Oda, Yoichi)

名古屋大学・理学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：00144444

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,000,000円

研究成果の概要(和文)：アフリカ・タンガニカ湖に生息し、獲物のサカナの鱗を剥ぎ取って食べる鱗食シクリッド(Perissodus microlepis)は、捕食行動において著しい左右性を示す。本研究では、その左右性が個体の発達過程でどのように獲得されるか、また鱗食に必要な口部形態の発達との関係を調べることを目的とした。幼魚から成魚までさまざまな大きさの鱗食シクリッドの胃内容物と口部形態を解析した結果、口部形態の左右差はプランクトン食の時期からわずかに存在するが、鱗食が始まると明確化し、成長とともにひずんだ口部形態に対応した方向からの襲撃に偏っていくことが示された。

研究成果の概要(英文)：The skewed-mouthed scale-eating cichlid *Perissodus microlepis* in Lake Tanganyika is an attractive model of behavioural laterality: each adult robs scales from its prey fishes' left or right flanks according to the direction in which its mouth is skewed. To investigate the development of behavioural laterality and mouth asymmetry, we analysed stomach contents and lower jaw-bone asymmetry of various-sized *P. microlepis* sampled in the southern tip of the Lake. The shapes of the pored scales found in each specimen's stomach indicated its attack side preference. Early-juveniles (SL <45mm) feeding on zooplankton exhibited slight mouth asymmetry. After scale-eating began, the attack side preference was gradually strengthened, as did mouth asymmetry. Our findings show that mouth asymmetry in *P. microlepis* precedes behavioural laterality, which is established in association with mouth development, and suggest that physical and behavioural lateralities confer a synergistic advantage.

研究分野：神経科学

キーワード：タンガニカ湖 鱗食シクリッド 左右性 口部形態 発達 利き 種内二型 マウスナー細胞

1. 研究開始当初の背景

アフリカ・タンガニカ湖のシクリッド科魚類は、短期間に爆発的な種分化をとげ、その生態や食性は著しく細分化されている。被食魚の鱗を剥ぎ取って食べる鱗食シクリッド (*Perissodus microlepis*) は、捕食行動において顕著な左右性を示す (図1)。我々はこの運動を詳細に解析し、左右性行動の成分と運動力学 (キネティクス) をあきらかにした (Takeuchi et al. 2012)。

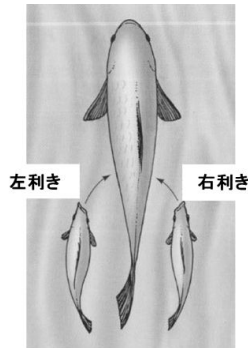


図1. 鱗食魚の利きと捕食行動の関係 (Futuyma 2005)。口部形態と捕食行動の方向に、明確な対応関係がある (Hori 1993)。

2. 研究の目的

本研究では、鱗食シクリッド *P. microlepis* の左右性がどのように獲得されたかを理解することを目的として、(1) タンガニカ湖で採集した稚魚から成魚までの鱗食シクリッドを用いて、口部形態の左右差と捕食行動の左右性を調べ、(2) 捕食行動の左右性に関係することが予想される後脳マウスナー (M) 細胞の細胞形態について、食性の異なるシクリッド2種 (藻類食、ベントス食) と種間比較を行い、(3) 魚類全体の左右性について検討し、(4) M細胞の後脳における回路形成について詳細な電気生理学的解析を行った。

3. 研究の方法

(1) 発達に伴う食性の変化を調べるために、さまざまな体長 (22~115mm) の *P. microlepis* をタンガニカ湖で採集し、直後に固定して胃の内容物を分析した。(2) 口部形態の左右非対称性を計測するためには、口部から取り出した下顎骨をアリザリンレッド溶液で染色し、デジタルマイクロスコープを使って、左右の下顎骨の高さ (歯骨から後関節骨までの距離) を計測した (図2)。(3) 鱗食行動において最も著しい左右差を示す胴の屈曲運動を駆動する後脳のマウスナー (M) 細胞を細胞内染色し、形態を種間で比較した。(4) 発達過程におけるM細胞の特異的な興奮性の獲得とM細胞の後脳内の回路構成を電気生理学的に解析した。

4. 研究成果

【1】鱗食シクリッドにおける左右性の発達過程

1) 食性の変遷

タンガニカ湖で採集した鱗食魚の胃内容物からは鱗、動物性プランクトン (ケミジンコ)、藍藻、カゲロウ幼虫、トビケラ幼虫、稚魚、魚卵が認められた。体長別に調べた結果、幼魚 (22-45mm) はプランクトン食もしくはプランクトン食と鱗食の移行期、それ以上の大きさの個体は鱗食であると判断した。

2) 口部形態の左右差の発達

P. microlepis の口部形態 (図2) の左右差の頻度分布は、幼魚~若魚~成魚を通して分断的非対称性モデル (二山分布) で表現され、鱗食になる前からすでに口部形態の左右差が現れていることを示唆した。下顎骨の左右性指数の絶対値は発達に伴って大きくなるだけでなく、分散値も大きくなる (図

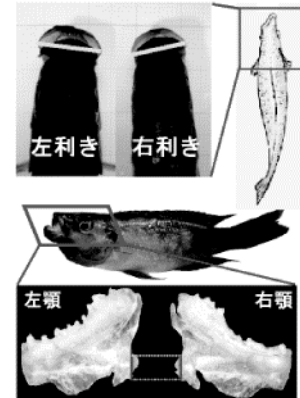


図2. 鱗食魚の口部形態における左右二型。左右の唇端を結んだ線は、体軸に対し傾いている (上)。左利きは左下顎骨が大きい。骨の左右差により、口が一方に捻れて開く。

3)。口部形態の左右差が個体ごとに大きくなる原因には、一方向からの襲撃の繰り返しによる可塑的变化も含まれるのではないかと考える。

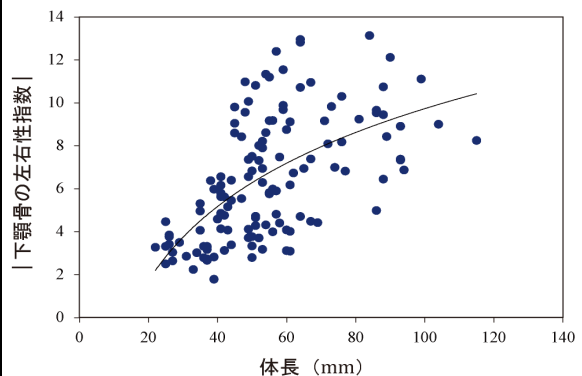


図3. 体長と下顎骨の左右性指数の絶対値との関係。実線は近似曲線を示す。下顎骨の左右差は、体長とともに大きくなっていった。

3) 捕食行動の左右性の発達

シクリッド科魚類の側線鱗は、形状が左右の胴で鏡対称になっている (Hori 1993) ので、摂食した鱗の形状から左右の襲撃方向を割り出し、捕食行動の左右性を推定できる。この手法の妥当性は、野外で鱗食魚に襲撃される藻類食魚 *Tropheus moorii* と肉食魚 *Cyphotilapia frontosa* のサンプルから側線鱗を計測して確認された。鱗食シクリッドの

胃から得られた側線鱗の解析から、成魚では、右側に口が曲がって開く左利き個体はほぼ左体側の鱗のみを、左に向かって口の開く右利き個体はほぼ右体側の鱗のみを摂食していることが示された(図4)。一方、体長の小さな幼魚の胃内容には逆体側の鱗も含まれており、被食魚の左右両方向から襲っていたことを示している。成長に伴い顎形態と合致する体側の鱗を摂食した割合が高くなることから、捕食行動の左右性は発達に伴って強化されると解釈される。ランダムな方向の襲撃から利き側に特化した襲撃にシフトすることは、捕食成功の向上につながり、このポジティブフィードバックによって左右性が顕現化されていくと考えられる。

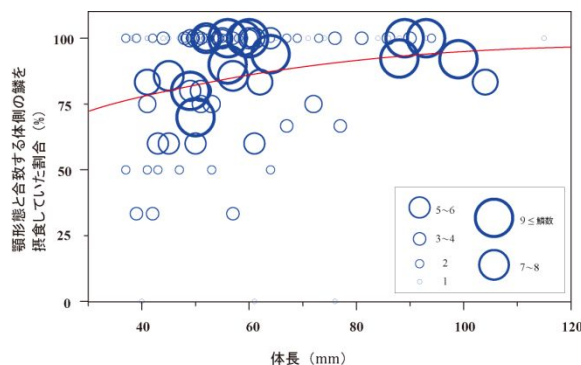


図4. 体長と顎形態と合致する体側の鱗を摂食していた比率の関係。実線は一般化線形混合モデル解析から求められた近似曲線を示す。捕食行動の左右性は、体長に伴って顕著になっていた。

4) 適応的な左右二型

鱗食シクリッドが摂食した鱗の数は、体長と下顎骨の左右性指数の両者と正の相関関係があった。体の大きな鱗食魚が小さな鱗食魚よりも、摂食鱗数が多いのは当然であるが、同じ体長でもより顕著な口部形態の左右差をもつ鱗食魚の方が、左右差の小さな鱗食魚よりも多く鱗を摂食していた(図5)。これは顕著な左右差のある口部形態をもつ鱗食魚の方が、高い捕食成功を達成していることを示し、鱗食魚の口部形態の左右差が適応的であることを初めて定量的に実証した。このように極端なタイプが生き残る淘汰を「分断淘汰(disruptive selection)」といい、種内多型の維持に大きな役割を果たすと考えられている(Rueffler et al. 2006)。鱗食魚における口部形態の左右差は、まさに分断淘汰により維持されているのだろう。

以上より 鱗食シクリッドの口部形態の左右差は遺伝的に発現すること、捕食行動の左右性は発達とともに獲得されることが明らかとなった。形態と捕食行動の左右性が極端に偏れば、効率的に鱗を得られることを実証

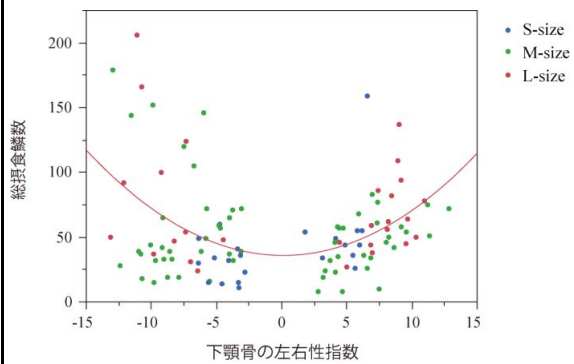


図5. 下顎骨の左右差とその個体が摂食していた鱗の数の関係。どの体長クラスも、形態的非対称性がより大きな個体の方が、小さな個体よりも多くの鱗を摂食していた。

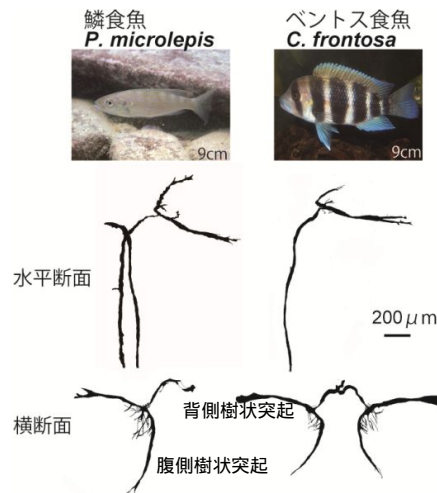


図6. 鱗食魚とベントス食魚のM細胞形態。近縁ながら、樹状突起の広がり方には種間差が見出される。

した。また、下顎骨の左右差の発達には、鱗食経験による可塑的变化の寄与も示唆された。

【2】左右性の進化過程の検討

1) M細胞の種間比較

*P. microlepis*の鱗食行動は、(1)被食魚への接近、(2)回り込み、(3)構え、(4)攻撃における胴の屈曲、(5)捻り、の5つの過程から成り立つが、もっとも迅速な胴の屈曲は、サカナの逃避運動の胴の屈曲と同じ運動キネティクスを持つことから、逃避運動を駆動する後脳のマウスナー(M)細胞が、鱗食行動における胴の屈曲にも関与する可能性が示唆されている(Takeuchi et al., 2012)。それが正しければ、食性の違うシクリッドの間で形態的な差異が見出されるかもしれない。そこで、鱗食シクリッドのM細胞の樹状突起・細胞体・軸索の形態を精査し、食性の異なるシクリッド2種(藻類食: *Tropheus moorii*, ベントス食: *Cyphotilapia frontosa*)のM細胞と比較した(図6)。その結果、鱗食シクリッドの腹側樹状突起の長

さは、3種の中で最も長かった。M細胞の腹側樹状突起は視覚情報を、側方樹状突起は聴覚情報を受け取ることから、以上の樹状突起の形状の差は、鱗食魚がより視覚に依存した生態を持つことを反映していると考えられる。左右差に関しては、現在検討中である。

2) 左右性の進化

タンガニイカ湖の鱗食シクリッドで口部形態に左右差の発見された(Hori 1993)のを発端として、淡水産・海水産の様々な魚類でも形態的左右非対称性が報告されている。本研究では、魚類の左右性の普遍性を検討するために、魚類全62目について、各目につき1つの代表種を選んで、骨標本から口部形態と頭部形態の左右差を調べた。その結果、どの種にも程度の違いはあるが形態的左右非対称性が見出された。形態的左右差の大きさは系統関係を反映しており、古代魚は左右差が大きく、進化的に新しいスズキ目では左右差が小さい(図7)。したがって、この形態的左右非対称性は魚類全般が共有する形質であり、その起源は魚類が現れる前であることが示唆された(Hori et al., submitted)。

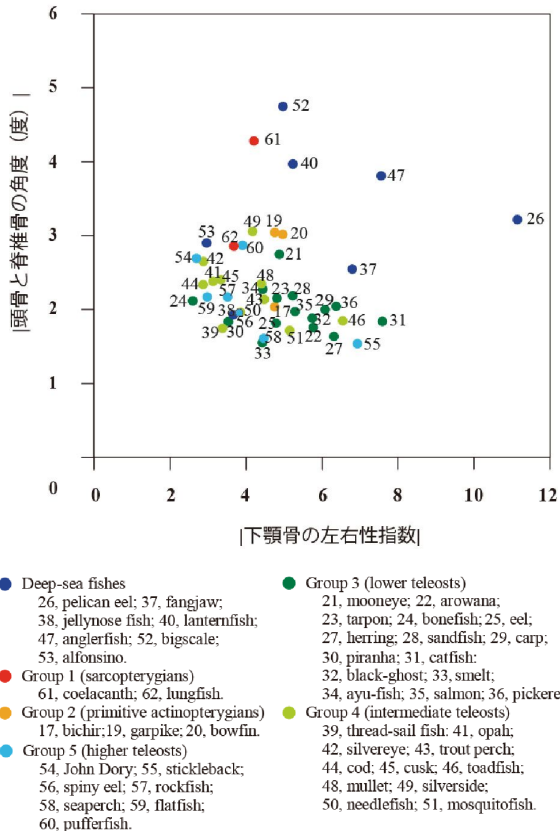


図7. 硬骨魚における下顎骨の左右差と頭部の左右差の関係。古代魚と深海魚が大きな左右性を持つ。

【3】鱗食行動を駆動するM細胞神経回路

鱗食シクリッドが獲物を目でとらえ、攻撃のために胴を素早く屈曲させる神経回路としては、M細胞以外の網様体脊髄路

(reticulospinal, RS)ニューロン群も含まれる。キンギョやゼブラフィッシュのRSニューロン群は後脳の片側に100~150個存在し、それぞれ形態学的に同定されている。古くよりRSニューロン群は発生初期の後脳の分節構造を保って配置され、しかも同じ形態学的特徴をもつRSニューロンが隣接する分節に繰り返されていることが注目され、機能的にも関係があるのではないかと考えられてきた(Metcalf et al., 1986)。

本研究では、第4分節に存在するM細胞と第4~6分節に存在する他のRSニューロンとの結合様式を、キンギョを対象にして電気生理学的に調べた。その結果、M細胞から他のRSニューロン群に一方向のシナプス結合が存在し、その結合様式は形態学的相同性を反映することを見出した(図8, Neki et al., 2014)。すなわち、M細胞と同様に発生初期に生まれ後脳の背側に左右1対ずつ存在するMiD群にはM細胞から同側には抑制性入力、反対側には1例を除いて興奮性入力を与え、遅く生まれ後脳の腹側にクラスターとして存在するMiV群には、左右ともに強い興奮性シナプス結合を与える。その結合様式から、鱗食行動においてM細胞とともに背側のMiD群は左右対称的に活動して胴の素早い屈曲に寄与し、腹側のMiV群はその後早い遊泳運動に関与すると推定した。このようにM細胞とともに後脳RSニューロン群も鱗食行動で活動する可能性が示唆され、それらの活動の左右差が鱗食行動における胴の屈曲のキネティクスの差に反映されると想定される。

鱗食シクリッド(*Perissodus microlepis*)の左右性行動は、20年以上前の生態学的研究で見出された。鱗食行動における顕著な左右性は、ヒトを含めて多くの動物の「利き」のモデルとして注目される。本研究では、その左右性行動の発達および形態学的発達との対応を明らかにし、さらに左右性行動を進化と神経基盤の観点からも調べてきた。これらの成果が少しずつ蓄積されてきた先には、我々が長年追い求めてきた「利き」の謎を解く鍵を手に入れるのではないかと期待している。

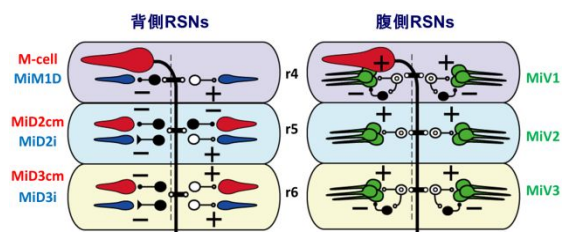


図8. マウスナー細胞(M-cell)と他の網様体脊髄路ニューロンとの結合様式。

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 代表的なものを示す.
以下同様)

1. Takeuchi, Y., Hori, M., Oda, Y.
Lateralized kinematics of predation behavior in a Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. *PLoS ONE* 7, e29272 (2012)
2. Kohashi, T., Nakata, N., Oda, Y.
Effective sensory modality activating an escape triggering neuron switches during early development in zebrafish. *J. Neurosci.* 32, 5810-20 (2012)
3. Neki, D., Nakayama, H., Fujii T, Matsui-Furusho, H., Oda, Y.
Functional motifs composed of morphologically homologous neurons repeated in the hindbrain segments. *J. Neurosci.* 34, 3291-3302 (2014)
4. Watanabe, T., Shimazaki, T., Mishiro, A., Suzuki, T., Hirata, H., Tanimoto, M., Oda Y. Coexpression of auxiliary Kvb2 subunits with Kv1.1 channels is required for developmental acquisition of unique firing properties of zebrafish Mauthner cells. *J. Neurophysiol.* 111, 1153-1164 (2014)
5. Hata, H., Tanabe, A., Yamamoto, S., Toju, H., Kohda, M., and Hori, M.
Disparity among sympatric herbivorous cichlids in the same ecomorphs in Lake Tanganyika: amplicon pyrosequences on algal farms and stomach contents. *BMC Biology.* 2014 29;12(1)(2014)

[学会発表](計39件)

1. Takeuchi, Y., Hori, M., Oda, Y.
Mechanism of lateralized predation behavior in a Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. The 14th International Behavioral Ecology Congress. 2012.8 Lund University Lund, Sweden
2. Oda, Y. Acquisition of the sense of hearing during development, Department of Neuroscience Seminar, Albert Einstein University 2012.10 New York. (招待講演)
3. Oda, Y. Functional architecture of

zebrafish hindbrain network revealed by calcium imaging during behavior. IBRO School of Neuroscience 2012 program, Monash University Sunway Campus 2012.11 Kuala Lumpur, Malaysia. (招待講演)

4. Takeuchi, Y., Hori, M., Oda, Y.
Increased behavioral laterality and mouth morphology with development in Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. 11th International congress of Neuroethology 2014.7.28-8.1 Sapporo, Japan

[図書](計6件)

1. 堀道雄(監訳), 神崎護・幸田正典・曾田貞滋(校閲責任) M. Begon, J.L. Harper, C.R. Townsend 著「生態学-個体・個体群・群集の科学」(原著第4版) 京都大学学術出版会(2013)
2. 竹内勇一 右利きと左利きの脳内制御機構 ブレインサイエンス・レビュー 2015 クバプロ(2015)

[産業財産権]

出願状況(計0件)

取得状況(計0件)

[その他]

<http://www.bio.nagoya-u.ac.jp/~m7home/>

6. 研究組織

(1)研究代表者

小田 洋一(Oda, Yoichi)
名古屋大学・大学院理学研究科・教授
研究者番号: 00144444

(2)研究分担者

堀 道雄(Hori, Michio)
京都大学・大学院理学研究科・名誉教授
研究者番号: 40112552

(3)研究分担者

竹内 勇一(Takeuchi, Yuichi)
富山大学・大学院医学薬学研究部(医学)・助教
研究者番号: 40508884