

平成 30 年 6 月 19 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H05230

研究課題名(和文) 左右性行動獲得の生態学的研究

研究課題名(英文) Ecological study on acquisition of lateralized behavior

研究代表者

小田 洋一 (Oda, Yoichi)

名古屋大学・理学研究科・名誉教授

研究者番号：00144444

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,200,000円

研究成果の概要(和文)：アフリカのタンガニーカ湖とマラウィ湖にそれぞれ生息する鱗食魚(*Perissodus microlepis*, P.m.と*Genyochromis mento*, G.m.)の捕食行動における左右性の獲得過程を理解することを目的とした。これらを採集し、胃内容に含まれる鱗から左右性行動を推定し、下顎形態の左右性との対応を明らかにした。P.m.は人工繁殖に世界で初めて成功し、捕食行動のキネティクスには生得的な左右差があること、捕食経験によりその左右差が発達することを示した。一方、G.m.は鱗/鱗食であることを明らかにし、また初めて水槽内の捕食行動観察に成功し、P.m.に比べて弱い左右性を見出した。

研究成果の概要(英文)：This study aimed to reveal the developmental process of laterality in morphology and feeding behavior of scale-eating cichlids, *Perissodus microlepis* (P.m.) in Lake Tanganyika and *Genyochromis mento* (G.m.) in Lake Malawi. We collected these cichlids and analyzed the scales found inside the stomach and lower jaw morphology of them. Results indicated that both cichlids showed attack side preference corresponding to the left-right difference of mouth morphology. Further, we successfully bred P.m. in aquarium and found that P.m. had an innate kinematic laterality and that the attack side preference was gradually strengthened through scale-eating experience. We also succeeded in observing prey attack of G.m. in aquarium. The degree of attack side preference and the mouth asymmetry of G. m. was relatively weaker than that of P.m. Taken together, it is suggested that these cichlids develop, through experience, the lateralized hunting of prey fish by using their lateralized mouth.

研究分野：神経科学

キーワード：タンガニーカ湖 マラウィ湖 シクリッド 鱗食魚 鱗食魚 左右性 捕食行動 口部形態

## 1. 研究開始当初の背景

我々はさまざまな場面で主に一方の手を使う。このように体の片方を偏って使う右利き・左利きは「行動の左右性」と呼ばれ、生存に関わる行動のパフォーマンスや情報処理能力を強化する重要な形質であると考えられている (Rogers 2000)。行動の左右性は脳機能の左右差 (脳の左右性) と密接に関係するのは間違いないが、脳の構造的・機能的な複雑さから、右利き・左利きの行動制御機構の理解には、全く不十分な段階であった。

脳の左右性や左右非対称な行動は魚類から哺乳類に至るまで広く認められる (Vallortigara & Rogers 2005)。進化の実験室として有名なアフリカ・タンガニカ湖のシクリッド科魚類は、約 1000 万年前に湖が形成されて以来急速な種分化をとげ、現在は 200 種類以上が記載されている (Salzburger et al. 2002)。その生態や形態は多様化し (Coulter, 1991)、食性については主に 8 つのグループに細分化されている (Takeuchi et al. 2010)。その中で、獲物の魚の鱗を剥ぎ取って食べる鱗食シクリッド (*Perissodus microlepis*) は、捕食行動において著しい左右性を示す (Hori, Science 1993)。

鱗食シクリッドの捕食行動の左右性は、他の動物と比較しても著しく偏っており、しかも種内で二型を示す (図 1)。この左右性は個体発生中にどのように獲得されるのだろうか？ 左右性を発現する神経回路の形成や働きは、「遺伝的要因」に依存するとともに、発達過程における経験・学習のような「後天的要因」によって大きく影響をうけると考えられる。

*P. microlepis* の捕食行動が左右性を示すことは、胃に残る被食魚の鱗が片方の体側の

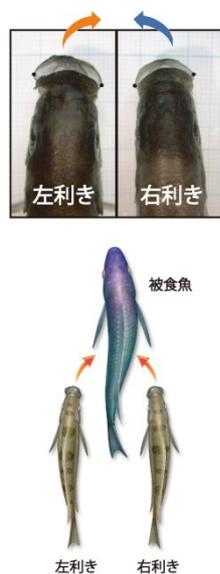


図 1. 鱗食魚の利きと捕食行動の関係。口部形態と襲撃方向に、明確な対応関係がある。

ものみであることや、鱗を剥ぎ取られた被食魚の傷跡の観察から、間接的に推定されていた (Hori, 1993)。しかし、その行動自体は極めて俊敏であるために、左右性行動の詳細は長らく不明であった。

我々は *P. microlepis* の捕食行動を実験室内の水槽で高速度カメラ (毎秒 500 フレーム) を用いて記録し、左右性行動の詳細を解析した。その結果、鱗食魚の典型的な捕食行動は、被食魚への接近、回り込み、構え、胴の屈曲、捻り、の 5 過程で構成されること (図 2)、襲撃方向が著しく偏っていることを見出した。さらに、襲撃方向が開口方向と合致する時に捕食率が高く、最大屈曲角度と最大角速度は利き側が逆側より有意に大きいというキネティクスを明らかにした (Takeuchi et al., PLoS ONE, 2012)。

上記の研究の中で、左右性の神経基盤をあきらかにする試みとして、獲物の鱗を剥ぎ取る際の胴の屈曲運動が、



図 2. *P. microlepis* の捕食行動の時間経過

後脳のマウスナー (M) 細胞で駆動される逃避運動 (Kohashi & Oda, J. Neurosci. 2008; 2012) に酷似している点に着目して、鱗食運動と逃避運動が同じ神経回路を共有しているのではないかという作業仮説を立てた。*P. microlepis* の逃避運動を調べたところ、逃避方向の頻度と運動能力に左右差はなかったため、逃避運動と共有する M 細胞以下の回路には左右差がなく、左右性を決める神経部位は獲物を認知する視覚入力から M 細胞への経路 (おそらく視蓋) に存在すると推定された。これは、これまで生態学および進化学の貴重な標本であった鱗食シクリッドの左右性に関して、神経科学的アプローチがなされた最初の例である。

本研究開始直前に、世界淡水魚園水族館「アクア・トぎふ」(研究代表・波多野順博士) の協力のもと、鱗食シクリッドの実験室ベースでの繁殖に世界で初めて成功した。その結果、安定的に卵や稚魚を自前で確保できるようになり、遺伝学的解析も可能となった。

## 2. 研究の目的

本研究では、アフリカ大地溝帯に存在するタンガニーカ湖とマラウイ湖（図3）で爆発的に種分化したシクリッドを対象にして、個体発達と系統進化における



図3. 東アフリカにおけるタンガニーカ湖とマラウイ湖の調査地

左右性行動の獲得過程を調べることを目的とした。*P. microlepis* の捕食行動の左右性が、発育段階でどのように獲得されるかを調べる。左右性行動は下顎骨の左右性と強い相関があることから、下顎骨の形態的な左右性に連動して脳内機構に左右性が生まれる遺伝的要因と、口部形態の非対称性を利用して発達過程の経験・学習によって左右性行動を獲得する可能性が考えられる。それを検証するために、*P. microlepis* の捕食行動と下顎骨の発達を計測する。本種の稚魚期では下顎骨の左右差が成魚に比べて小さく（図4）、またプランクトン食であり、左右性行動は期待されない。以上の観点から、プランクトン食から鱗食への移行期に焦点を当てて調べる。



図4. 稚魚期の頭骨の非対称性。口は矢印方向に開く。

さらに、マラウイ湖においてタンガニーカ湖と独立に鱗 / 鱗食を獲得した *Genyochromis mento* を対象として、形態と捕食行動の左右性を調べ、タンガニーカの鱗食魚との比較を行う。さらに、藻食や魚食性のシクリッド種についても形態の左右性を調べ、左右差の強度に及ぼす生態学的要因を探索する。

## 3. 研究の方法

本研究では、行動の左右性の発達基盤を研究するモデルとして、タンガニーカ湖とマラウイ湖のシクリッドの捕食行動と口部形態における左右性を解析する。〔1〕捕食行動

の左右性の発達を調べるため、稚魚から成魚までの鱗食魚の胃内容分析と捕食行動計測を行い、各個体の下顎骨の左右差との対応を調べる。〔2〕野外採集した個体群については、胃に含まれる被食魚の側線鱗から攻撃の左右差を推定し、さらに人工繁殖で得た稚魚を対象にして、水槽内での捕食行動を高速度カメラを用いて計測する。〔3〕捕食行動の左右性の獲得とその要因をあきらかにするため、プランクトン食から鱗食への移行期の魚で捕食行動を解析する。〔4〕口部形態の左右差の獲得要因を検討するため、飼育下のさまざまな日齢の鱗食魚個体を対象として、鱗食経験と口部形態の関係を調べる。〔5〕左右性の進化を明らかにするため、マラウイ湖に生息しタンガニーカ湖とは独立に鱗(ヒレ) / 鱗食を獲得したシクリッド (*Genyochromis mento* など) の左右性を解析する。〔6〕これらの野外調査と室内実験の分析から、アフリカのシクリッド科魚類がどのように左右性を獲得し発展させてきたのかを検討し、左右性の起源と進化史における意義を明らかにする。また、〔7〕マラウイ湖の魚食魚 *Buccochromis heterotaenia* と藻食魚 *Metriaclima zebra* を対象に下顎における左右非対称性を計測し、食性における左右性の生態学的意義を明らかにする。

## 4. 研究成果

個体の発達過程における左右性の獲得に関しては、まず、タンガニーカ湖で採集したさまざまな大きさの *P. microlepis* の胃内容物と下顎骨の形態を調べた。その結果、プランクトン食期から鱗食に移行直後には、すでに下顎骨には小さな左右差があるが、胃から見いだされる被食魚の鱗から、鱗食期初期には獲物の左右両方向から襲撃しており、その後発達にともなって利き側に偏ることが示唆された (Takeuchi et al., 2016)。次に、人工繁殖で得た鱗食魚 *P. microlepis* を用いて、捕食行動の発達を実験的に解析した。孵化後から固形飼料のみで飼育した鱗食未経験の幼魚に、初めて餌魚を与えて鱗食行動を観察すると、最初は獲物を両方向から襲い、その後捕食経験を重ねると、襲撃方向は次第に発達する口部形態の左右性に対応した方向に偏ることが見いだされた (図5)。この結果は野外研究を支持する。一方、鱗食経験を与えず固形飼料の

みで成長させると、捕食行動の左右性は発達しない。また驚くべきことに、襲撃時に見られる胸の屈曲運動は、幼魚の最初の鱗食から、口部形態と対応した方向で高い能力が発揮されることが運動解析から明らかになった(Takeuchi & Oda, 2017)。以上より、鱗食魚には生得的に捕食に有利な方向があり、鱗食経験による学習を通じてランダムであった襲撃方向が有利方向へと統一され、効率的に鱗食できるようになると考えられる。

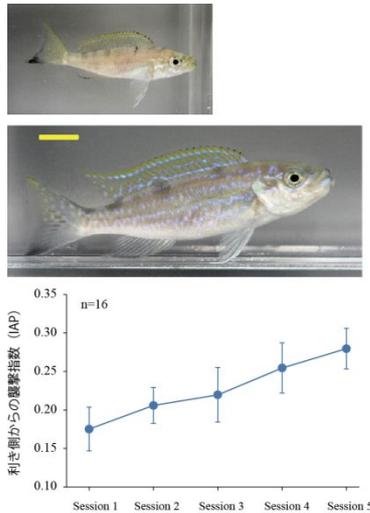


図5. 鱗食魚の幼魚と成魚. 実験回数と襲撃方向の偏りの変遷. 捕食経験にともなって襲撃方向の偏りが強くなる

マラウイ湖での現地調査では、マラウイ大学との共同研究を行い、新たな鱗食魚種に加え、魚食魚と藻食魚にも対象を広げ、潜水観察と採集を行った。マラウイ湖の鱗食魚 *Genyochromis mento* には、タンガニーカ湖の鱗食性シクリッドに比べると弱いですが、顎骨形態と捕食行動に明瞭な左右性が見いだされた。

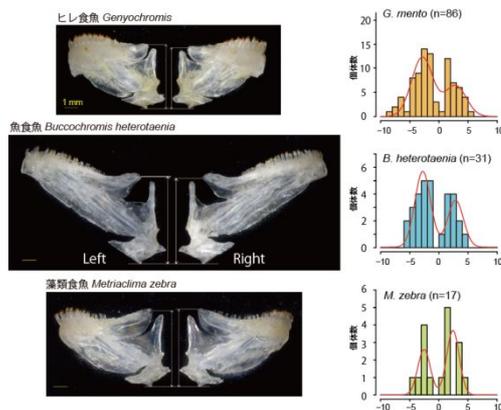


図6. マラウイ湖産のシクリッド3種の下顎骨とその左右差の頻度分布。

さらに、魚食魚 *Buccochromis heterotaenia* と藻食魚 *Metriaclima zebra* にも顎骨形態に左右性が見られたが、*P. microlepis* に比べて極めて小さいことも明らかにされた(図6)。これ

らのマラウイ湖のシクリッド類は祖先を一つにし、およそ200万年の間に多様化した種群であり、この発見は、左右性行動の獲得についてより一般化した理解へと繋がると期待される。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者, 研究分担者および連携研究者には下線)

[雑誌論文](計15件)

1. Takeuchi Y., Oda Y. Lateralized scale-eating behaviour of cichlid is acquired by learning to use the naturally stronger side. **Scientific Reports** 7: 1-9, 2017 (doi: 10.1038/s41598-017-09342-7) (査読有)

2. Hata H., Sogabe, A., Tada, S., Nishimoto, R., Nakano, R., Kohya, N., Takeshima, H., Kawanishi, R. Molecular phylogeny of obligate fish-parasites of the family Cymothoidae (Isopoda, Crustacea): Evolution of the attachment mode to host fish and the habitat shift from saline water to freshwater. **Marine Biology** 164: 1-15, 2017 (doi: 0.1007/s00227-017-3138-5) (査読有)

3. Sakuragi S., Niwa F., Oda Y., Mikoshiba K., Bannai H. Astroglial  $Ca^{2+}$  signaling is generated by the coordination of IP3R and storeoperated  $Ca^{2+}$  channels. **Biochemical and Biophysical Research Communications** 486: 879-885, 2017 (doi: 10.1016/j.bbrc.2017.03.096) (査読有)

4. Hori, M., Nakajima, M., Hata H., Yasugi, M., Takahashi, S., Nakae, M., Yamaoka, K., Kohda, M., Kitamura, J., Maehata, M., Tanaka, H., Okada, N., Takeuchi, Y. Laterality is universal among fishes but increasingly cryptic among derived groups. **Zoological Science** 34:267 - 274, 2017 (doi: 10.2108/zs160196) (査読有)

5. Ochi, H., Awata, S., Hata H., Kohda, M. A Tanganyikan cichlid *Neolamprologus mustax* selectively exploits territories of another cichlid. **Hydrobiologia** 791: 103-114, 2017 (doi: 0.1007/s10750-016-2822-7) (査読有)

6. Watanabe T., Shimazaki T., Oda Y. Coordinated expression of two types of low-threshold  $K^{+}$  channels establishes unique single spiking of Mauthner cells among segmentally homologous neurons in

- the zebrafish hindbrain. **eNeuro** 4: NEURO. 0249~17, 2017 (org/10.1523/ENEURO.0249-17.2017) (査読有)
7. Igawa, M., Hata, H., Kato, M. Reciprocal symbiont. **PLoS ONE** 12: e0169825, 2017 (doi: 10.1371/journal.pone.0169825) (査読有)
8. Tada, S., Hori, M., Yamaoka, K., Hata, H. Diversification of functional morphology in herbivorous cichlids (*Perciformes: Cichlidae*) of the tribe Tropheini in Lake Tanganyika. **Hydrobiologia** 791: 83-101, 2017 (doi: 10.1007/s10750-016-2761-3) (査読有)
9. Takahashi M., Inoue M., Tanimoto M., Kohashi T., Oda Y. Short-term desensitization of fast escape behavior associated with suppression of Mauthner cell activity in larval zebrafish. **Neuroscience Research** 121: 29-36, 2017 (doi: 10.1016/j.neures.2017.03.008) (査読有)
10. Ichijo H., Nakamura T., Kawaguchi M., Takeuchi Y. An evolutionary hypothesis of binary opposition in functional incompatibility about habenular asymmetry in vertebrates. **Frontiers in Neuroscience** 10: 595, 2017 (doi: 10.3389/fnins.2016.00595) (査読有)
11. Niwa F., Sakuragi S., Kobayashi A., Takagi S., Oda Y., Bannai H., Mikoshiba K. Dissection of local Ca<sup>2+</sup> signals inside cytosol by ER-targeted Ca<sup>2+</sup> indicator. **Biochemical and Biophysical Research Communications** 479: 67-73, 2016 (doi: 10.1016/j.bbrc.2016.09.034) (査読有)
12. Hata, H., Ochi, H. Depth and substratum differentiations among coexisting herbivorous cichlids in Lake Tanganyika. **Royal Society Open Science** 3: 160229, 2016 (doi: 10.1098/rsos.160229) (査読有)
13. Kawanishi, R., Sogabe, A., Nishimoto, R., Hata, H. Spatial variation in the parasitic isopod load of the Japanese halfbeak in western Japan. **Diseases of Aquatic Organisms** 122: 13-19, 2016 (査読有)
14. Takeuchi, Y., Hori, M., Tada, S., Oda, Y. Acquisition of lateralized predation behavior associated with development of mouth asymmetry in a Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. **PLoS ONE** 11: e0147476, 2016 (doi: 10.1371/journal.pone.0147476) (査読有)
15. Hata, H., Shibata, J., Omori, K., Kohda, M., Hori, M. Depth segregation and diet disparity revealed by stable isotope analyses in the coexisting herbivorous cichlids in Lake Tanganyika. **Zoological Letters** 1: 15, 2015 (doi: 10.1186/s40851-015-0016-1) (査読有)
- 〔学会発表〕(計 15 件)
1. 竹内勇一, 畑啓生, 丸山敦, 山田拓人, 西川巧馬, Richard Zatha, Bosco Rusuwa, 小田洋一 マラウイ湖産ヒレ食シクリッドの捕食行動の左右性 第 65 回日本生態学会 2018 年 3 月 15 日(札幌)
  2. 西川巧馬, 丸山敦, 畑啓生, Richard Zatha, Bosco Rusuwa, 小田洋一, 竹内勇一 魚食・鱗食・ヒレ食のシクリッド 3 種における口部形態の左右差の比較 第 65 回日本生態学会 2018 年 3 月 16 日(札幌)
  3. 竹内勇一, 畑啓生, 丸山敦, 山田拓人, 西川巧馬, Richard Zatha, Bosco Rusuwa, 小田洋一 マラウイ湖に生息するヒレ食シクリッドの左右性 第 88 回日本動物学会 2017 年 9 月 21 日(富山)
  4. 竹内勇一 鱗食魚の発達過程における捕食行動の左右性の獲得 第 3 回ユニークな少数派実験動物を扱う若手が最先端アプローチを勉強する会(招待講演) 2017 年 8 月 25-26 日(岡崎)
  5. 竹内勇一, 小田洋一 鱗食性シクリッドにおける鱗食経験により獲得される捕食行動の左右性 第 40 回日本神経科学学会 2017 年 7 月 20-23 日(千葉)
  6. 畑啓生, 曾我部篤, 川西亮太 魚類絶対寄生性のウオノエ科等脚類の系統進化: 寄生様式の多様化と淡水域への侵出 第 64 回日本生態学会 2017 年 3 月 16 日(東京)
  7. 竹内勇一, 小田洋一 タンガニーカ湖産鱗食魚における鱗食経験に基づく行動の左右性の強化 第 64 回日本生態学会 2017 年 3 月 14 日(東京)
  8. 竹内勇一, 小田洋一 鱗食性シクリッドにおける発達を通じた捕食行動の左右性の獲得 第 39 回日本神経科学学会(国際学会)2016 年 7 月 20 日(横浜)

9. 竹内勇一, 北野潤, 石川麻乃, 小田洋一  
RNA-Seq による鱗食魚の利きの発現に関わる  
遺伝子の探索 第 63 回日本生態学会 2016 年  
3 月 20 日(仙台)

10. 竹内勇一, 小田洋一 鱗食魚における捕食  
行動の左右性の確立に関わる内的外的要因  
第 86 回日本動物学会 2015 年 9 月 17 日 (新  
潟)

11. 竹内勇一 タンガニーカ湖産鱗食魚におけ  
る行動の左右性の神経基盤 第 1 回ユニークな  
少数派実験動物を扱う若手が最先端アプ  
ローチを勉強する会(招待講演)2015 年 8 月 18-19  
日(岡崎)

12. Hata H., Kohda M., Hori M. Depth  
segregation and diet disparity among  
sympatric herbivorous cichlids in the same  
ecomorphs in Lake Tanganyika: long-term  
field observation, pyrosequencing and  
stable isotope analyses on algal farms and  
stomach contents. Cichlid Science(招待講演)  
(国際学会) 2015 年 9 月 7-8 日 (Graz,  
Austria)

13. 畑啓生 世界の古代湖～魚たちの楽園～  
坂の上の雲ミュージアム 大学連携市民講座「世  
界を見よう,世界を知ろう」(招待講演)2015 年 8  
月 29 日(松山)

14. 竹内勇一, 堀道雄, 多田真也, 小田洋一  
鱗食魚における捕食行動の左右性の獲得～野  
外調査と行動実験による検証～第 38 回日本神  
経科学学会(国際学会)2015 年 7 月 28 日(神戸)

15. 畑啓生 メタゲノミクスが明かした適応放散し  
たアフリカンシクリッドにおける餌資源分割 NGS  
現場の会 2015 年 7 月 2 日(つくば)

〔図書〕(計 4 件)

1. 竹内勇一 右利き,左利きどうして違う?「調  
べる学習子ども年鑑 2018」223(81), 2018

2. 畑 啓生 生き様の魚類学:魚の一生を科学  
する 240(111-128), 2016 東海大学出版会

3. Hata, H., Ceccarelli, D. Biology of  
damselfishes. 340(153-167), 2016, CRC  
Press

4. 竹内勇一 ブレインサイエンス レビュー2015  
256(165-189), 2016 クバプロ社

〔産業財産権〕

なし

〔その他〕

ホームページ等

<http://en.nagoya-u.ac.jp/research/activities/news/2017/09/handedness-in-scale-eating-fish-nature-and-nurture.html>

<http://monoist.atmarkit.co.jp/mn/articles/1602/18/news016.html>

[https://scienceportal.jst.go.jp/clip/20170929\\_01.html](https://scienceportal.jst.go.jp/clip/20170929_01.html)

<https://academist-cf.com/journal/?p=6161>

<http://www.sciencenewsline.com/news/2017091416420043.html>

[http://en.nagoya-u.ac.jp/research/activities/news/20160226oda\\_sheds\\_light.html](http://en.nagoya-u.ac.jp/research/activities/news/20160226oda_sheds_light.html)

<http://bio.sci.ehime-u.ac.jp/ecology/hata.html>

<http://www.sciencenewsline.com/summary/2016022615390010.html>

新聞報道等

1. Science Newsline Biology (他 9 報),  
'Handedness' in Scale-eating Fish: Nature  
And Nurture. (September 14, 2017)

2. 日本経済新聞 他 10 紙 魚の利き手 経験が  
影響(2017 年 8 月 22 日朝刊)

3. Natural history magazine, Lateral Move:  
Laterality in fish may be guided by their  
anatomy. (May, 2016)

4. 富山新聞 他 1 紙 魚の右利き,左利き 成長  
すると傾向顕著に(2016 年 1 月 29 日朝刊)

5. 朝日新聞 魚,進化の実験室(2016 年 1 月 24  
日朝刊)

6 . 研究組織

( 1 ) 研究代表者

小田 洋一 (Oda, Yoichi)

名古屋大学・理学研究科・名誉教授  
研究者番号:00144444

( 2 ) 研究分担者

畑 啓生 (Hata, Hiroki)

愛媛大学・理工学研究科・准教授  
研究者番号:00510512

竹内 勇一 (Takeuchi, Yuichi)

富山大学・医学研究部・助教  
研究者番号:40508884