

令和元年6月3日現在

機関番号：12201

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2015～2018

課題番号：15K18574

研究課題名(和文) 魚類個体の行動の左右非対称性が群れ行動に与える影響

研究課題名(英文) The lateral bias in fish behavior and perception affecting their shoaling

研究代表者

八杉 公基 (Yasugi, Masaki)

宇都宮大学・工学部・研究員

研究者番号：50722790

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,600,000円

研究成果の概要(和文)：メダカの個体レベルでの行動の左右非対称性の検出と行動間の左右差の関連性を解明することを目的とし、摂餌行動・捕食者への反応・同種他個体への反応・経路選択・逃避行動における左右差を調べる実験を行った。丁字路を使った経路選択実験では、全体の25%の個体が左右いずれかに強く偏った選択性を見せた。一方で、多くの個体では刺激から逃避行動開始までの時間に顕著な左右差は見られず、神経機構の左右対称性が示唆された。野外個体の胃内容調査では、プリと被食者の関係に行動と認知の左右非対称性が影響していることが示唆された。また、複数個体を扱う実験を円滑に進めるため、3DCGメダカを使った実験システムを構築した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

「利き」と呼ばれる行動や認知の左右非対称性は、我々を含めた脊椎動物で一般的に見られる現象だと考えられつつある。生理学および遺伝学的な知見の多いメダカでもこれが確認できたことから、この現象の遺伝的な基盤の解明が期待される。また、本研究の結果は、集団の組織化や群れの統一的な移動を可能にする仕組みを理解するにあたり「個体の特性としての左右差」という新たな視点をもたらす。

研究成果の概要(英文)：We investigated the lateral biases in the behaviors and perception of medaka. In the path selection experiment using a double-sided road, 25% of the whole individuals showed strong selectivity biased either to leftward or rightward. On the other hand, in many individuals, no significant difference was seen in the time to induce their escape behavior, which suggests the symmetry of the neural mechanism for this behavior. The result of stomach contents analysis suggested that predator-prey interaction between Japanese amberjack and their prey can be influenced by the lateral biases in their behavior and perception. In addition, in order to facilitate experiments dealing with multiple animals simultaneously, we constructed an experimental system using 3DCG medaka.

研究分野：魚類の個体間相互作用を主とした動物行動学、形態計測と胃内容分析による動物生態学

キーワード：魚類 行動 左右非対称性 生態学

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

動物は必ずしも左右対称に行動するわけではない。例えば人間では、利き手や利き目など、個体によって左右形質の使用頻度に偏りがあることが知られている。このような行動や反応の左右非対称性(利き)は、脳の機能分化と関連付けられ、進化的な由来を探るために様々な動物で検証されてきた。その結果、現在では脊椎動物の全ての綱(哺乳類・鳥類・爬虫類・両生類・魚類)および昆虫で、旋回方向や逃避方向、四肢や感覚器の使用に左右非対称な偏りがあることがわかっている(Rogers & Andrew, 2002)。

このような先行研究のほとんどは、個々の動物における行動の左右非対称性の有無の検証に終始しており、それが自然界でどのような役割を果たしているかを議論した研究はほとんどなかった。そこで研究代表者は魚類を使って、このような行動の左右非対称性が種間の相互作用に与える影響について検討を行い、オオクチバス・ヨシノボリという捕食被食関係では両者の行動および認知の左右非対称性が捕食成功の差を生むこと、そしてこの傾向が捕食者の胃内容分析からも確認できることを明らかにした(Yasugi & Hori 2011, 2012)。

行動の非対称性が影響を及ぼしうるのは、種間の相互作用だけではない。研究代表者は、種内の相互作用への影響を考える材料として「群れ」に着目した。魚類の群れの行動については理論的によく研究されており、各個体が近接する他個体の動きに合わせて自らの行動を微調整することで、群れ全体の動きが決まると考えられている(Huth & Wissel, 1992; 有元, 2007)。先行研究では個体がランダムな動きをすることが前提とされているが、実際はそれぞれの個体が「利き」を持って動いているはずである。その場合、どのようにして移動や逃避などの統一的な動きを実現しているのだろうか。群れの利きの比率を反映した方向性を示して群れが動くのかもしれない。また末廣(1947)が示唆したように、そもそも、同じ行動の方向性を示すどちらか一方の利きだけで群れができる可能性もある。研究代表者は、魚類の多くが経験する「群れ」にスポットを当て、個体の利きが群れ行動という種内相互作用にどのような影響を与えるかを解明すると同時に、「群れる被食者と捕食者」という一般性の高い種間関係を扱うことで、利きの持つ生態学的な役割をより広く理解することを目指した。

2. 研究の目的

行動観察と室内実験により、魚類の群れ形成や行動において、個体の持つ行動の左右非対称性がどのように現れているかを明らかにする。また野外サンプルの胃内容分析の結果を通して、餌である魚の群れ形成や行動の左右非対称性が捕食者との相互作用の中で果たす役割を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) メダカは稚魚から成魚まで群れを形成することが知られている魚であり、生理学および遺伝学的な知見も大変多く蓄積されている。行動観察と室内実験により、メダカの群れ形成や行動において、個体の持つ行動の左右非対称性がどのように現れているかを明らかにする。まず、各個体の移動、逃避における行動の利きを調べる。次に、それらに群れを形成させ、群れの行動や反応の左右非対称性を検出し、群れの利き比率や反応のきっかけとなる個体の利きとの関連を調べる。また、各個体の行動を追跡して、群れ内での動きの伝播における利きの影響を検討する。

(2) 予備調査によって、ブリの胃内容物には複数種の被食者が見られること、そしてそれらの被食者は種ごとにまとまった数の個体が見られることが明らかとなった。そのため、ブリは被食者の群れを襲って捕食していると推察される。野外採集したブリと、その胃内容から得られた被食者について、行動の利きと対応のある形態の非対称性を計測し、両者の利きの対応関係を調べる。

4. 研究成果

(1) まず群れ行動の実験に先駆けて、メダカの各個体を対象として、摂餌行動・捕食者への反応・同種他個体への反応・経路選択・逃避行動における左右差を調べる実験を行い、個体レベルでの行動の左右非対称性の検出と行動間の左右差の関連性を解明することを目指した。餌としてプリンシュリンプ、捕食者としてオヤニラミを用いて、薄く透明な壁越しに対象を提示した。また、同種他個体への反応を見るために鏡を使用し、経路選択実験では丁字路の左右どちらに進むかをカウントした。逃避行動の誘発にはコンピューターを使用し、水槽に隣接したディスプレイ上で円が拡大する刺激を表示した。経路選択実験では、半数の個体が左右ランダムな選択を示したものの、全体の25%という少なくない個体が、左右

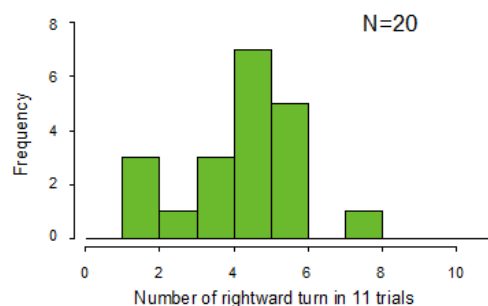


図1. 経路実験における個体の左右選択性

いずれかに強く偏った選択性を見せた(図1)。一方で、円の拡大刺激提示から逃避までにかかった時間(平均フレーム数、300フレーム/秒で記録)は、ほとんどの個体で20フレーム以内の左右差しかなく、明瞭な偏りは見られなかった。これは、目から入った情報が逃避行動を誘発するまでの神経機構に左右差が見られないことを示唆している。

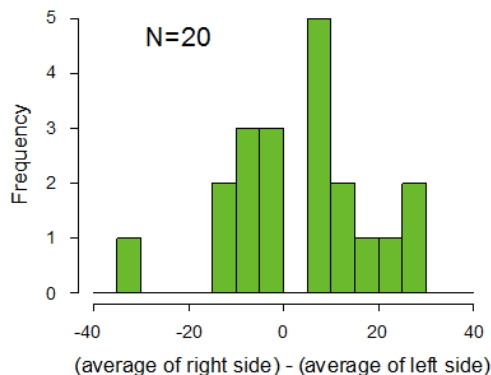


図2. 逃避にかかる時間の左右差

摂餌行動・捕食者への反応・同種他個体への反応については、行動実験は終了している。反応の左右非対称性を客観的に測るためには体軸解析が必須となるが、国内外問わず利用できるソフトウェアが少なく解析が滞っていた。しかしながら、ようやく解決できる目処が立ったため、現在解析を進めているところである。これらの結果は近日中にまとめて論文として発表する予定である。

(2) 研究代表者はこれまで8年間、富山県氷見湾で漁獲されるブリを毎年100個体ずつ収集してきた。胃内容物中の主な魚種は年によって異なるが、マアジ・カタクチイワシ・ヒメジ・オキヒイラギの4種がまとめて得られた。このうちマアジとヒメジについて、胃から出てきた個体と捕食したブリ個体の下顎の左右差を計測し、対応関係を調べたところ、両者とも捕食者と被食者の利きが逆となる交差捕食を示すことが明らかとなった(表1)。すなわち、ブリとその被食者に見られる捕食被食関係にも行動や認知の左右非対称性が関与することが示唆された。以上の結果は出版予定の書籍「Lateral Asymmetry in Animals」で発表した(2章、分担執筆)。

ブリの下顎形態に 見られる左右差	被食者の下顎形態に見られる左右差			
	マアジ		ヒメジ	
	左利き	右利き	左利き	右利き
左利き	5	11	1	4
右利き	15	3	18	3

表1. ブリと被食者の間に見られる左右非対称性の対応関係

(3) 研究代表者は(1)の実験を進める過程で、本研究の要である捕食者や同種他個体といった複数個体を同時に扱う実験の難しさを再認識した。複数個体を扱う実験では、互いに興味を向けるタイミングを調整するのが難しく、実験の成否を偶然に頼る部分が大きくなってしまふ。これを解決するための画期的な手段として、研究代表者は「バーチャルメダカを用いた魚類の認知実験」に着目した。1990年代後半以降の動物の認知実験では、事前に撮影・録画した動物の映像をディスプレイなどで再生し、実験個体に提示する方法が考案されてきた。近年では、録画データよりも編集が容易な三次元コンピューターグラフィックスで作成したバーチャルフィッシュを利用した研究が興りつつある。研究代表者が当時在籍していた基礎生物学研究所 神経生理学研究室の渡辺英治准教授はバーチャルフィッシュを用いた研究の第一人者である。そこで渡辺准教授指導のもと、バーチャルメダカを用いた実験技術の習得と実験システムの構築に着手した。その過程で、共同研究者として2報の論文を発表した。ひとつは、メダカが色、形、動きといった複数の情報を駆使して同種他個体を認識していること、特に動きの中でも水槽内を泳ぎ回る動きの中に、同種としてメダカを誘引する情報が含まれていることを明らかにした論文である。もうひとつは、メダカが色を知覚する能力は季節によって大きく変動することを示した論文である。また、研究代表者が独自に進めた行動実験においても、自分に向かって来ようとするバーチャルメダカに対してメダカが激しく反応するという結果が得られた。このような相手の姿勢による反応の違いは、提示実験を進めるうえで非常に重要な情報となる。この結果についても、論文として国際誌に投稿する準備を進めている。そして論文に先駆けて、バーチャルフィッシュの作成マニュアルを Figshare 上で公開した。

さらに、研究代表者はニューラルネットワークを用いた深層学習の研究にも着手した。これは、先に実施した行動実験データを使い、本物のメダカの動きを学習させることで、バーチャルメダカの動きをより本物らしく再現できると期待している。こちらも、共同研究者として1報の学術論文を発表した。以上の成果は本研究の遂行だけでなく、今後の認知行動実験手法の発展に大きく貢献できると考えている。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計3件)

- Watanabe Eiji, Kitaoka Akiyoshi, Sakamoto Kiwako, Yasugi Masaki, Tanaka Kenta, Illusory Motion Reproduced by Deep Neural Networks Trained for Prediction, *Frontiers in Psychology*, 査読有, Vol 9, 2018, 345, DOI: 10.3389/fpsyg.2018.00345
- Nakayasu Tomohiro, Yasugi Masaki, Shiraiishi Soma, Uchida Seiichi, Watanabe Eiji,

Three-dimensional computer graphic animations for studying social approach behaviour in medaka fish: Effects of systematic manipulation of morphological and motion cues、PLOS ONE、査読有、Vol 12、2017、e0175059、DOI: 10.1371/journal.pone.0175059

Shimmura Tsuyoshi、Nakayama Tomoya、Shinomiya Ai、Fukamachi Shoji、Yasugi Masaki、Watanabe Eiji、Shimo Takayuki、Senga Takumi、Nishimura Toshiya、Tanaka Minoru、Kamei Yasuhiro、Naruse Kiyoshi、Yoshimura Takashi、Dynamic plasticity in phototransduction regulates seasonal changes in color perception、Nature Communications、査読有、Vol 8、2017、412、DOI: 10.1038/s41467-017-00432-8

〔学会発表〕(計4件)

八杉公基、渡辺英治、Medaka fish follow up the virtual conspecific turning its face toward them、第41回日本神経科学大会、2018年

Masaki Yasugi、Eiji Watanabe、The application of 3D virtual fish to the study about fish cognition、IMID2018(招待講演)(国際学会)、2018年

八杉公基、渡辺英治、Detection of behavioral elements which trigger the social approach behavior in medaka fish、第40回日本神経科学大会、2017年

八杉公基、渡辺英治、メダカの視覚、逃避反応における左右非対称性、第39回日本神経科学大会、2016年

〔図書〕(計1件)

公益社団法人日本動物学会、丸善出版、動物学の百科事典、2018年、800(分担執筆)

〔産業財産権〕

出願状況(計 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年：
国内外の別：

取得状況(計 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年：
国内外の別：

〔その他〕

3DCG Medaka Fish Creation Manual (in Japanese) <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5947066>、(in English) <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.5947339>

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：

ローマ字氏名：

所属研究機関名：

部局名：

職名：

研究者番号(8桁)：

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：

ローマ字氏名：

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。