

令和元年6月11日現在

機関番号：11501

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07432

研究課題名(和文) オスのアメリカザリガニは対オス、対メスで異なる闘争戦略を取る

研究課題名(英文) Different agonistic strategies of male and female crayfish

研究代表者

長山 俊樹 (NAGAYAMA, Toshiki)

山形大学・理学部・教授

研究者番号：80218031

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：オスザリガニは小触角によって他個体の尿中の代謝産物の違いを知覚し、相手の性別を識別、そして、ペアリング相手によりその闘争戦略を大きく変えていた。オス同士では優位個体が劣位個体を追いかけて、敗者を排除、潜在的ライバルを駆逐することは理にかなっている。一方オスはメスを激しく追いかけてまわすことはせず、警戒感を与えず、慎重かつ確実にメスに近づき、交尾成功率を高めていた。このことは、つまり対オス、対メスでの自分の遺伝子を残す可能性を追求するという本能に基づいた合理的戦略と言えることが明らかとなった。また、抱卵メスの攻撃性は高く、母性本能の発現と捉えることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ザリガニの闘争戦略は生得的にプログラムされた定型的なものであるが、ヒトがとる恋愛戦略と極めて似ている。また抱卵メスに対し、オスは一切攻撃を仕掛けないが、非抱卵メスは抱卵メスと激しく闘った。抱卵メスが敗れた場合も、その勝敗がつくまでの時間は極めて長く、ザリガニのメスも母性本能やジェラシーを感じていることが示唆され、研究をさらに遂行することで、ヒト行動の理解につながることを期待できる。

研究成果の概要(英文)：The agonistic strategy of males must change according to the sex of opponents. Also, the agonistic strategy of females is also dependent on their physiological state as to whether they are brooding or not. In this grant, we have analyzed the agonistic encounters between pairs of male and female crayfish in various combinations to reveal the interaction between agonistic and mating behaviours. The agonistic strategy of male animals was different depending on the sex of the opposites. After they became dominant, the males aggressively chased subordinate males with attacks, while they did not attack female opponents. Furthermore, the agonistic behaviour of males changed depending on whether females were ovigerous or not. On the other hand, two females showed intense combats despite being ovigerous or not. Crayfish discriminated the sex of opponents via chemical signals in the urine. However, the dominant and subordinate social order of crayfish had no effect selecting mating partners.

研究分野：行動生理学

キーワード：闘争行動 交尾行動 化学的信号 雌雄識別

1. 研究開始当初の背景

闘争を伴った同種個体間の社会的地位決定とその維持は、無用な殺戮の防止による種の維持、及び集団内の日々の円滑な営みにとって必要不可欠である。オスのザリガニにとって、同種のオスは潜在的ライバルであり、一方、メスは潜在的パートナーとなる。従って二匹が遭遇した際のオスの行動は、対オス、対メスで自ずと異なってくると予想される。オスザリガニが相手の性別やその社会的地位をどのように認知し、相応する闘争行動を可塑的に変化させているのか、その仕組みを行動生理学的に解明することは、ヒトを含めた“攻撃性”の神経基盤の理解にとって非常に重要である。

2. 研究の目的

(1) オス同士の闘争で見られる優劣成立前後でのアプローチからアタックへの接近行動の切り替えを指標に、対メスでオスの闘争戦略がどのように変化しているか行動学的に明らかにする。アタックによる威嚇接近は相手を追い払うという意味では合理的であるが、闘争後メスを配偶行動に誘導したいオスにとって、アタックはむしろ不都合である。闘争中、オスがどのようにメスに接近するかに焦点を当て、定量的行動解析を行う。また、抱卵中のメスの攻撃性は抱卵前に比べ上昇しており、抱卵前・抱卵中のメスに対するオスの戦略変化も併せて検討する。

(2) 相手のどのような感覚信号を頼りに、オスは相手の性別や生理的状态を認知しているのか、行動生理学的に明らかにする。具体的には化学感覚情報を想定しており、視覚・化学感覚どちらかの信号を遮断した実験環境で迷路選択実験を遂行し、その妥当性を検証する。尿中に含まれる性フェロモンのような雌雄を識別できる化学信号の同定を目指し、オス・メス尿の核磁気共鳴装置を用いた分析を行い、性別識別の神経機構解明を目指す。

(3) ザリガニの攻撃性の神経化学的基盤を薬理行動学的に明らかにする。セロトニン等の生体アミンは節足動物のみならず、哺乳類においても、攻撃性のレベル制御に重要な役割を果たしている。ザリガニの闘争戦略は自身の攻撃性の度合いと密接に関連しているはずで、各生体アミンの具体的な役割、及びその信号伝達系を薬理行動実験から検討する。

3. 研究の方法

(1) オス同士、オスとメス、メス同士の闘争過程をエソグラムを作成し、定量的に解析することで、オス、メスの闘争戦略を行動学的に解き明かす。

(2) 二者選択実験を行い、オスが相手の性別を認識区別しているのか、そして外科的な感覚遮断実験から、その手掛かりとなる信号が何なのか解き明かす。オスとメスの尿に含まれる化学物質を核磁気共鳴装置 (NMR) を用いた化学成分比較分析により、解き明かす。

4. 研究成果

(1) ザリガニのオス同士をペアリングすると、優劣成立後、優位となったオスザリガニは相手が身体的に相当劣っていても、attackで劣位オスを追いかけて回した。一方、同じ体サイズのオスとメスザリガニとのペアリングでは、メスは1~3回の短いfightの後、劣位個体様のretreat、tailflipでオスを避けたが、オス是对オスの場合と異なり、メスに対してほとんどattackを示さず、approachのままゆっくりとメスへの接近を繰り返した。またオスと抱卵中のメスのペアリングでは、抱卵メスはオスを避けることなく、逆にオスへ積極的にapproachし、接触、fightを試みたが、オスはそれに対し、反撃することなく無応答、fightが極端にエスカレートすることはなかった。

(2) メス同士のペアリングでは、抱卵前のメス、抱卵中のメスといった生殖ステージの違いに関わらず、全ての組み合わせで個体間の優劣関係が成立し、優位メスは劣位メスに対し、attackで劣位個体を追いかけて回すようになった。抱卵メスと抱卵前メスのペアリングでの抱卵メスの勝率は53%とほぼ互角で、抱卵メスが勝利し易いということではなかった。しかし、抱卵メスが負けたペアの優劣決定までの決着時間は遅くなり、fight回数も多くなる傾向が見られたことから、抱卵はメスの闘争に対する動機づけを高めていることが示唆された。

(3) 優位・劣位といった社会的地位依存的に異性に対する闘争戦略が変化するのか検証したところ、闘争未経験のオス、劣位オスとペアリングした場合と異なり、メスは優位オスの接近を許容し、ほとんど避けることなく高い割合で優位オスと交尾した。一方、劣位となったオスは、オスとのペアでは相手を避け続けたのと対照的に、メス相手であれば自ら積極的にapproachで相手に接近、闘争未経験のオスと同程度の割合で交尾に成功した。闘争未経験のオスザリガニは劣位のオスとのペアリングでは自分のapproachに対し、劣位個体が後退することで、接近行動がattackに切り替わり相手を追いかけるようになったが、劣位メス相手ではそのようなattackへの切り替えが見られず、常にapproachのままメスに接近した。

(4) オスザリガニを被験者に、拘束した同じ体サイズのオスとメスを呈示し、最初に接近する相手の二者選択実験を行った結果、75%の個体が最初オス個体への接近を選択した。眼柄をキャップで覆うことで視覚情報を遮断、あるいは小触角切除により匂い情報を遮断し、二者選択実験を行ったところ、視覚を遮断されたオスは遮断前とほぼ同じ割合でオスに接近したが、嗅覚を遮断されたオスのオス・メス選択はランダムで、性別を識別できなくなっていた。ザリガニの代わりにオス・メスの尿を含ませたスポンジを呈示した場合も、オスは最初にオスの尿を注射したス

ポンジを有意に選択した。オスに対し、抱卵前のメスと抱卵中のメスを同時に呈示すると、オスは抱卵前のメスへと最初に接近した。

(5) 核磁気共鳴法によってオス、抱卵前のメス、抱卵メスの尿中の代謝産物を測定した結果、オスの尿にだけ特異的なピーク、およびオスや抱卵前のメスには見られず、抱卵メスの尿にのみ出現した特異的なピークが検出された。

これら(1)から(5)の結果から、ザリガニは相手の性別によって行動を変化させること、メスの攻撃性は生理状態の違いによって変化すること、優位・劣位といった社会的地位に伴う行動もまた対オス、対メスで異なること、オスは小触角で相手の尿中の代謝産物の違いを検出し、相手の化学情報のみで雌雄の識別を行っていることを明らかにした。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 10 件)

Kazuya Takahashi, Erika Yamaguchi, Naoyuki Fujiyama and Toshiki Nagayama (2019) The effects of shelter quality and prior residence on marmorkrebs (marbled crayfish). *Journal of Experimental Biology* 査読有 222:jeb197301
doi:10.1242/jeb.197301

Nozomi Kato, Naoyuki Fujiyama and Toshiki Nagayama (2018) Enhancement of habituation during escape swimming in starved crayfish. *Journal of Comparative Physiology A* 査読有 204:999-1005
<https://doi.org/10.1007/s00359-018-1298-5>

Toshiki Abe, Naoyuki Fujiyama, Hiroshi Tomimatsu and Toshiki Nagayama (2018) Age- dependent and social status-dependent behavioural plasticity of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Animal Behaviour* 査読有 141:1-7
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.05.003>

Misaki Yoshida, Toshiki Nagayama and Philip Newland (2018) Nitric oxide-mediated intersegmental modulation of cycle frequency in the crayfish swimmeret system. *Biology Open* 査読有 7:bio032789
doi:10.1242/bio/032789

Yuto Momohara, Hitoshi Aonuma and Toshiki Nagayama (2018) Tyraminergetic modulation of gonistic outcomes in crayfish. *Journal of comparative Physiology A* 査読有 204:465-473
<https://doi.org/10.1007/s00359-018-1255-3>

Chihiro Shiratori, Nanoka Suzuki, Yuto Momohara, Kyosuke Shiraishi, Hitoshi Aonuma and Toshiki Nagayama (2017) *European Journal of Neuroscience* 査読有 46:1863-1874
doi:10.1111/ejn.13632

Kazuya Takahashi and Toshiki Nagayama (2016) Shelter preference in the Marmorkrebs (marbled

crayfish). Behaviour 査読有 153:1913-1930

DOI 10.1163/1568539X-00003399

Yuto Momohara, Hiroki Minami, Akihiro Kanai and Toshiki Nagayama (2016) Role of cAMP signalling in winner and loser effects in crayfish agonistic encounters. European Journal of Neuroscience 査読有 44:1886-1895

doi:10.1111/ejn.13259

Susumu Watanabe, Yuto Momohara, Hiroki Minami and Toshiki Nagayama (2016) Two types of orienting behaviour during agonistic encounters in the crayfish *Procambarus clarkii* (Decapoda: Cambaridae). Journal of Crustacean Biology 査読有 36(2):147-153

DOI:10.1163/1937240X-00002411

Azusa Kasuya and Toshiki Nagayama (2016) Habituation of backward escape swimming in the Marbled crayfish. Zoological Science 査読有 33:6-12

doi:10.2108/zs150099

[学会発表](計6件)

阿部俊暉、長山俊樹 (2018) ザリガニ回避行動の地位依存的切り替えのシナプス可塑性 日本動物学会第89回札幌大会

井淵健吾、長山俊樹 (2018) ザリガニ闘争行動時のドーパミンの効果は濃度依存的に切り替わる 日本動物学会第89回札幌大会

井淵健吾、長山俊樹 (2017) ザリガニ闘争時のドーパミンの効果 日本動物学会第88回富山大会

阿部俊暉、長山俊樹 (2017) コオロギ回避行動の齢依存・地位依存的可塑性 日本動物学会第88回富山大会

Taiga Oyama and Toshiki Nagayama (2016) Agonistic strategies of crayfish changed according to the sex of opponent crayfish. 日本比較生理生化学会第38回大会玉川大学東京

Yuto Momohara and Toshiki Nagayama (2016) Dominant status-dependent modulation of nonspiking interneurons in the terminal abdominal ganglion of the crayfish 日本比較生理生化学会第38回大会玉川大学東京

[図書](計1件)

長山俊樹 (2017) ザリガニの闘争行動：勝者・敗者効果と生体アミン 比較内分科学 143(160):27-31