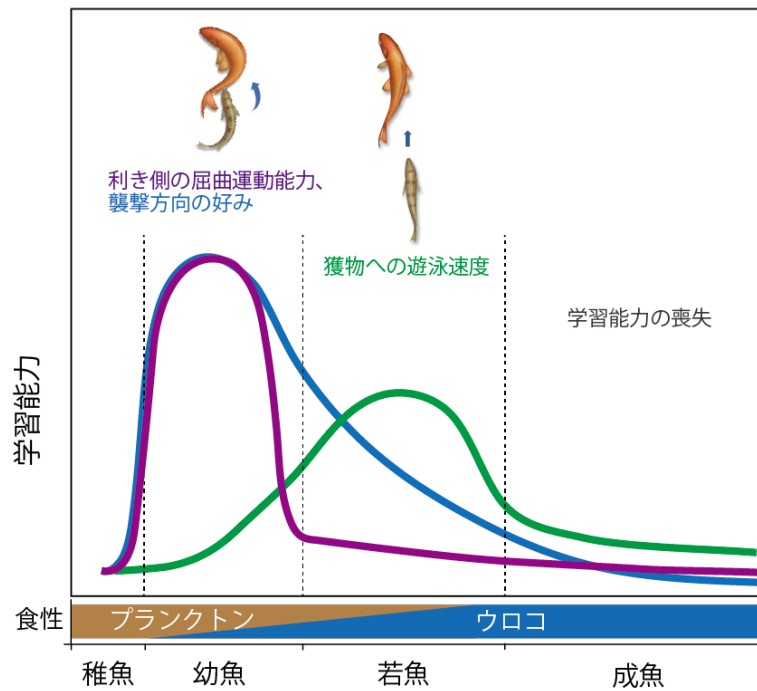




利きの獲得能力には感受性期がある 鱗食魚の行動実験で実証

私たちの利き手のように、数多くの動物たちにも、身体の左右一方をよく使う利き現象が見られます。利きは正確で力強い運動を生み出し、生存上有利に働くと考えられています。利きは発達段階のいつ・どのように獲得されるのでしょうか？一般に利きの確立過程を明らかにするには、長期にわたる追跡調査、遺伝要因の解析や生後発達における経験のコントロールが必要で、どのようなルールに基づいて利きが獲得されるのかは、長年の謎でした。

国立大学法人東海国立大学機構 名古屋大学の小田洋一 名誉教授(現、国際機構特任教授)、富山大学学術研究部医学系の竹内勇一 助教、医学部医学科3年生(研究医養成プログラム)樋口祐那さん、および世界淡水魚園水族館アクア・トぎふの池谷幸樹 館長と田上正隆 学芸員で構成される研究グループは、ヒトの利き手に相当するほど顕著な利きを示す事で知られるアフリカ・タンガニイカ湖の鱗食性シクリッド科魚類(*Perissodus microlepis*、以下、鱗食魚)を用いて、利きの獲得メカニズムを検証しました。鱗食魚は、獲物の魚のウロコをはぎとって食べる捕食行動において、獲物の右から狙う「右利き」と左から狙う「左利き」がいます。私たちは、人工繁殖で得た鱗食魚の幼魚(4ヶ月齢)、若魚(8ヶ月齢)、成魚(12ヶ月齢)を用いて、行動実験を行いました。その結果、本来鱗食を開始する幼魚期の鱗食経験によって襲撃方向と運動能力の右利き・左利きが獲得され、若魚期ではその学習能力が大幅に減少し、成魚期から始めた鱗食経験では利きが全く現れないことから、利きの獲得能力には感受性期(sensitive phase)があることを実証しました。また、幼魚期や成魚期では利きの学習効果がみられない一方、若魚期では鱗食経験によって獲物への接近速度が増加するため、異なる発達段階でそれぞれ別の捕食スキルが獲得されることも明らかにしました。

鳴禽類の歌やヒトの言語は、発達初期に限定された学習により急激に上達します。今回の結果から、魚類の利きも同様に、特定の時期における経験学習に依存して獲得されることが初めて分かりました。鱗食魚の利きは非常に明瞭で、それを制御する入力から出力までの脳神経系が想定できます。今後は、利き獲得の感受性期に関わる脳内制御機構を解明したいと考えています。本研究成果は、英国科学雑誌「Scientific Reports」(英国時間1月14日付)にて公開されました。

■ ポイント

- ・アフリカ・タンガニカ湖に生息する鱗食性シクリッド科魚類 (*Perissodus microlepis*) の成魚は、獲物の鱗を右から狙う右利きと左から狙う左利きがいて、「利き」の動物モデルとして注目されていましたが、利きが個体の発達段階のいつどのように獲得されるのかは不明でした。実験の鍵となるのは、発達の各段階の鱗食魚を対象にして、利き獲得に対する鱗食経験の効果を調べることです。我々は人工ふ化した個体を用いて、この問題にチャレンジしました。非常に難しいとされる鱗食魚の繁殖を、世界淡水魚園水族館「アクア・トコぎふ」(各務原市)で成功させ、その繁殖個体を個別隔離して人工飼料で飼育して発達のさまざまな時期に鱗食経験をさせ、利き獲得に対する効果を調べました(同水族館で生体展示中)。
- ・鱗食という行為自体は、幼魚から成魚までのいつからでも始められるにもかかわらず、獲物への襲撃方向の好みと利き側での運動能力の優位性の両方は、鱗食を開始する幼魚期における経験学習によってのみ獲得されました。
- ・若魚期では鱗食経験によって獲物に接近する際の接近速度を速めていました。一方で、成魚期での経験は、利きの獲得や捕食成功にほとんど貢献していませんでした。
- ・これらの発見は、利きの確立には感受性期があるという証拠を示すだけでなく、発達に応じた経験学習で異なる捕食スキルを獲得することを示しています。

■ 研究背景と内容

私たちは字を書いたりボールを投げたりなど、精巧で力強い動作をするときには、どちらか片方の手を使い、その手を「利き手」といいます。右利き・左利きといった「行動の左右性」は、ヒト以外にも様々な動物に広く見られる現象ですが、利き獲得に対する経験の重要性とその時期特異性は想像されながらも、実験的検証の難しさから、利きの獲得メカニズムは長い間謎のままでした。今回、我々は行動の左右性のモデルとして注目される、鱗食性シクリッド科魚類 *Perissodus microlepis* (鱗食魚) を対象にして、利き獲得に対する鱗食経験の影響を、発達段階を追って調べました。

鱗食魚はタンガニカ湖に生息し、獲物となる魚の鱗を食べて栄養源としていますが、口が右側に傾いて開く個体と左側に傾いて開く個体が、同種の中に存在します(図1)。右顎が大きくて左に

口が開く「右利き個体」は獲物の右体側の鱗を、左顎が大きくて右に口が開く「左利き個体」は獲物の左体側を好んで狙います。ヒトの利き手も鱗食魚の利きも、両極端な表現型を同種内でもつため、その制御システムは共通した点が多いと推察されています。

この鱗食魚の利き獲得のメカニズムを調べるために、「アクア・トギふ」(各務原市)と共同で、この魚の繁殖を行い、利きの確立における経験学習の影響を詳しく解析しました(図2)。ふ化してから人工飼料のみで個別飼育した鱗食未経験の①幼魚(プランクトン食から鱗食への移行期に相当、4ヶ月齢)、②若魚(プランクトン食と鱗食の混合食期に相当、8ヶ月齢)、③成魚(本来鱗食を専門、12ヶ月齢)を用いて、以下の行動実験を行いました。

- (1) 鱗食未経験の鱗食魚(幼魚、若魚、成魚)と餌魚(キンギョ)を1匹ずつ水槽に入れて、生まれて初めての鱗食行動を観察しました。発育段階にかかわらず、鱗食魚はこれまでに見たこともないキンギョを獲物として自発的に襲いかかりました。鱗食の意欲は幼魚が最も高く(図2)、幼魚でのみ、生得的な襲撃方向の好みが見られました(図3)。
- (2) 同様の捕食行動実験を数日おきに、あと4回繰り返して行い、襲撃方向の変化を観察しました。幼魚は、獲物に高い興味をもち、襲撃方向だけでなく、利き側での屈曲運動能力も学習によって発達させて、捕食成功率を向上させていました(図3、4、5、6)。すなわち、実験時間5時間という短期間で利きを獲得したと言えます。幼魚期は、野外成魚でみられるような迅速で正確な捕食行動を身につける準備期間と考えられます。
- (3) 若魚から始めた鱗食経験では、襲撃方向の利きを獲得した個体が減少し、利き側での屈曲運動能力の優位性は見られませんでした。驚いたことに、若魚では鱗食経験によって獲物に接近する際の接近速度を速めており、これは餌魚に襲いかかるタイミングを計ることを学び、捕食成功率の向上に繋がると示唆されます。すなわち、幼魚と若魚では経験によって、捕食行動の異なる側面を学習していました(図6)。
- (4) 成魚まで人工飼料で育てると、そもそも鱗食に対する興味が減少し、実験5回目(Session 5)までの経験では襲撃方向の好みも運動能力の向上も起こらず、捕食成功率は向上しませんでした。

行動学習が可能な特定の期間は、一般に感受性期(sensitive phase)と呼ばれ、その結果は生涯にわたって永続的に残ります。我々の研究で示された証拠は、利きの獲得は、幼魚期で学習能力のピークを迎え、その後徐々に低下し、成魚期までには完全に失われる感受性期があることを示しています(図7)。似たような事例が、鳥類における自分の種の歌の確立過程やヒトの言語獲得でも知られています。また、ヒトは何歳になっても新たなことを学習可能ですが、その効率は年齢によって大きく異なることは、誰しも経験があるでしょう。これらを総合すると、利きや発声コミュニケーションのような複雑な行動の確立には、特定の発達段階における経験学習が不可欠、という共通メカニズムの存在を彷彿とさせます。さらに、我々の研究は、「ティンバーゲンの4つのなぜ」の一つでありながら、動物行動学の研究では特に遅れをとっている、「行動の発達」に対して学習能力の感受性期に関わるという重要な提案をしています。

■研究の成果と今後の展開

本研究は、(1)動物の右利き・左利きの確立に、発達初期に限定された経験学習が引き金となることを初めて実験的に実証しました。

(2)襲撃方向の好みと利き側での屈曲運動能力の優位性は幼魚期での鱗食経験によって、獲物への接近速度の向上は若魚期での鱗食経験によってもたらされるという、異なる発達段階で別の捕食スキルを獲得することを明らかにしました。

ヒトの利き手も、幼少期においては利き手は曖昧であることや、年齢を経ると利き手の度合いが強くなる、といった報告があります。理論上、同じ種内に2タイプが存在するには、遺伝的な問題や発生上の制約を乗り越える必要があるため、利きの仕組みには種間で共通性があると考えられます。鱗食魚の捕食行動に関わる脳神経系は、入力から出力までがすでに想定されており、私たちは「利きの獲得」に関わる脳内制御機構を理解する研究に着手しています。右利きと左利きの研究を進めることは、いくつもの生物学的に重要な問題の解決に繋がると考えています。

【用語解説】

・行動の左右性：「利き手(腕)」や「利き足」などのように、行動において左右どちらかの四肢を好んで使ったり、どちらか一方向から行動したりする現象のこと。一般に、利き側で行動した方が、結果として得られるパフォーマンス(たとえば成績)や反応速度が高い。

【論文情報】

掲載雑誌:Scientific Reports

URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-021-04588-8>

論文名:Experience-dependent learning of behavioral laterality in the scale-eating cichlid *Perissodus microlepis* occurs during the early developmental stage

著者:Yuichi Takeuchi, Yuna Higuchi, Koki Ikeya, Masataka Tagami and Yoichi Oda

竹内 勇一(富山大学学術研究部医学系助教)、樋口 祐那(富山大学医学部医学科3年)、池谷 幸樹(世界淡水魚園水族館アクア・トトギス館長)、田上 正隆(世界淡水魚園水族館アクア・トトギス学芸員)、小田 洋一(名古屋大学名誉教授・特任教授)

公開日:2022年1月14日19時(日本時間)

DOI : 10.1038/s41598-021-04588-8

URL :

【図表】

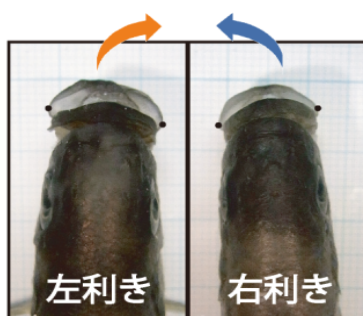


図1. 鱗食魚の右利き・左利き(頭部背面)。左あごが大きい個体が「左利き」、右あごが大きい個体が「右利き」と定義される。左右の唇端を結ぶ線は、体軸に対し傾いている。

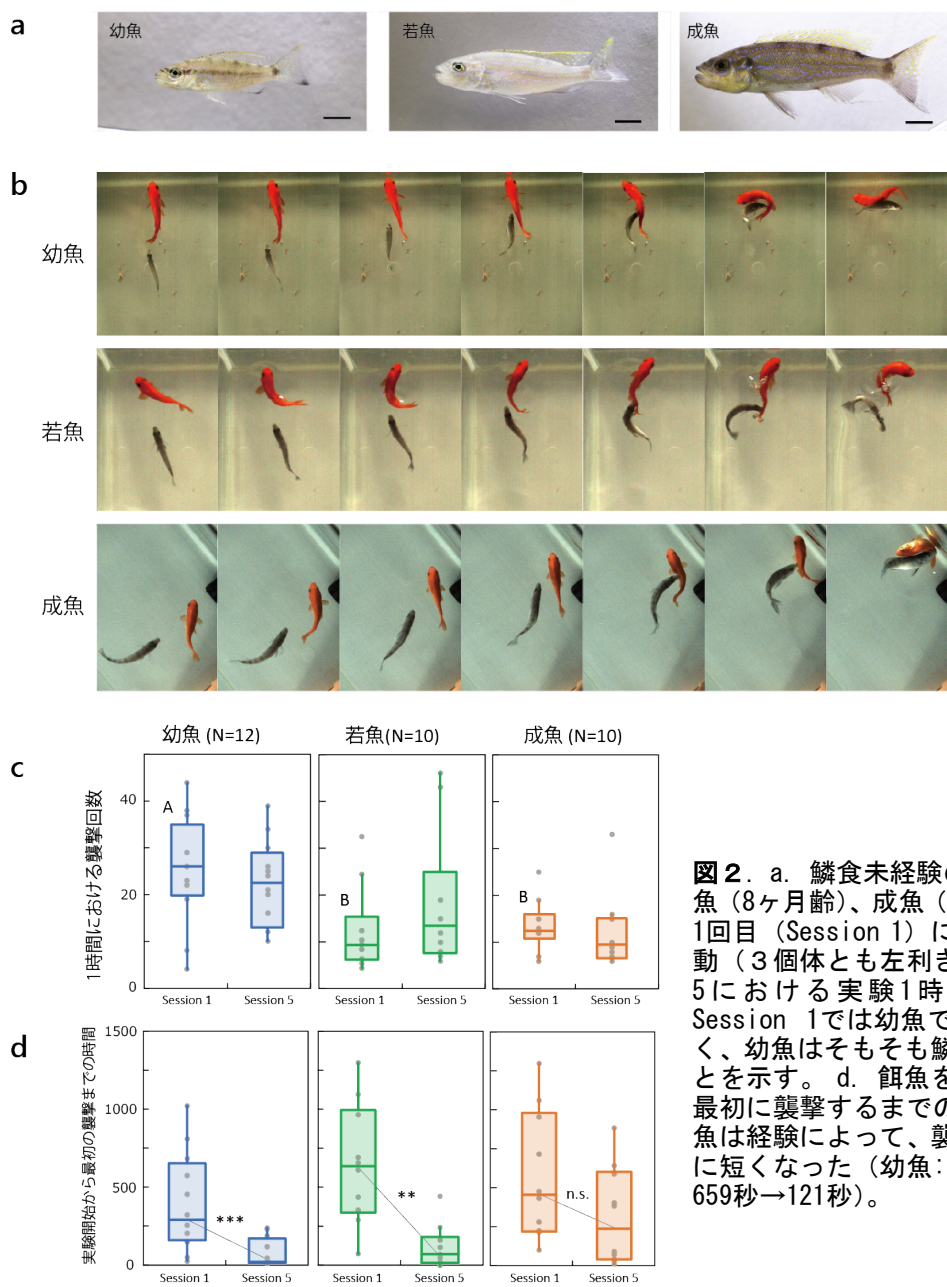


図 2. a. 鱗食未経験の幼魚 (4ヶ月齢)、若魚 (8ヶ月齢)、成魚 (12ヶ月齢)。b. 実験1回目 (Session 1) における一連の捕食行動 (3個体とも左利き)。c. Session 1と5における実験1時間での襲撃回数。Session 1では幼魚で有意に襲撃回数が高く、幼魚はそもそも鱗食への関心が高いことを示す。d. 餌魚を水槽に導入してから最初に襲撃するまでの時間 (秒)。幼魚と若魚は経験によって、襲撃までの時間が有意に短くなった (幼魚: 397秒→75秒、若魚: 659秒→121秒)。

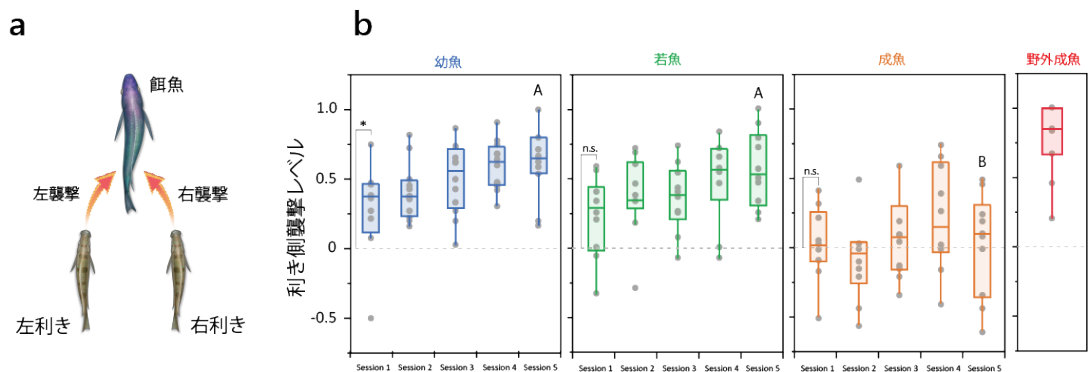
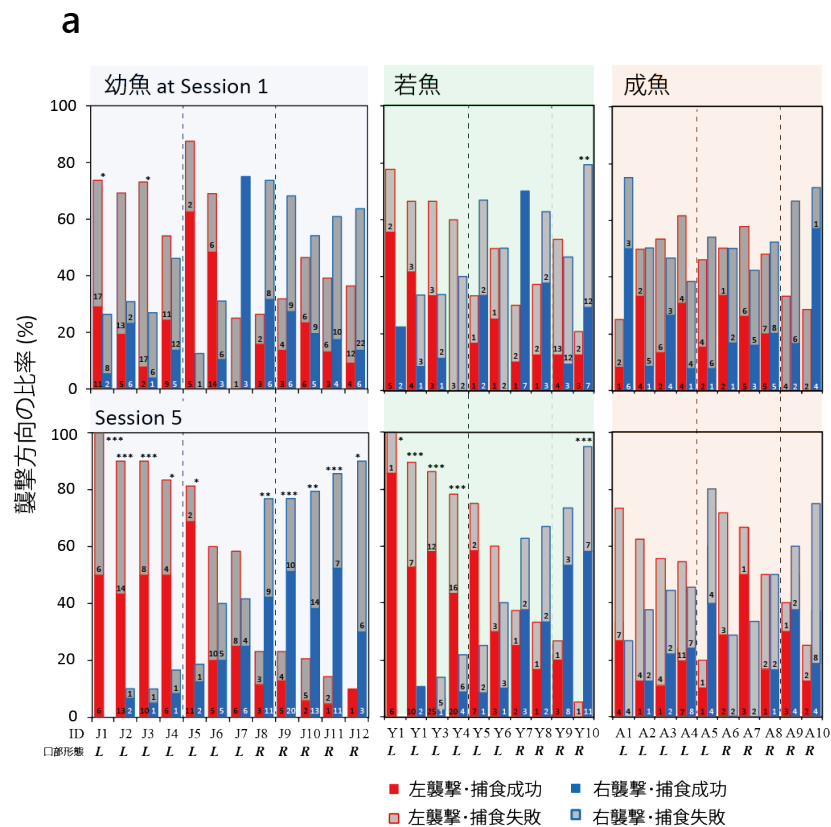


図3. a. 口部形態の利きと獲物に対する襲撃方向の関係。 b. Session 1~5における利き側からの襲撃レベル。Session 1では、幼魚のみランダム0よりも有意に高い値を示した。これは幼魚が襲撃方向に生得的な利きをもつことを意味する。幼魚と若魚は実験回数とともに利き側襲撃が増えたが、成魚ではそのような関係性が見られなかった。結果的に、Session5では成魚よりも幼魚は5.8倍、若魚は6.2倍も利き側から襲撃した。右端は野生成魚の値を示す(Takeuchi et al. 2012)。



b

	Session 1	Session 2	Session 3	Session 4	Session 5
幼魚 (N=12)	2	4	8	10	10
若魚 (N=10)	1	1	2	6	5
成魚 (N=10)	0	0	0	1	0

図4. 3つの発達段階におけるSession 1と5における各個体の襲撃方向の比率。幼魚はSession 5において12個体中10個体で有意な襲撃方向の偏りを示し、若魚は10個体中5個体で有意な偏りを示した。つまり、幼魚の方が若魚よりも利きの獲得能力が高いと考えられる。一方で、成魚は観察個体の全てで襲撃方向の偏りは見られなかった。 b. 各Sessionにおける襲撃方向に有意な偏りがあった個体数 (二項検定、 $p < 0.05$)。

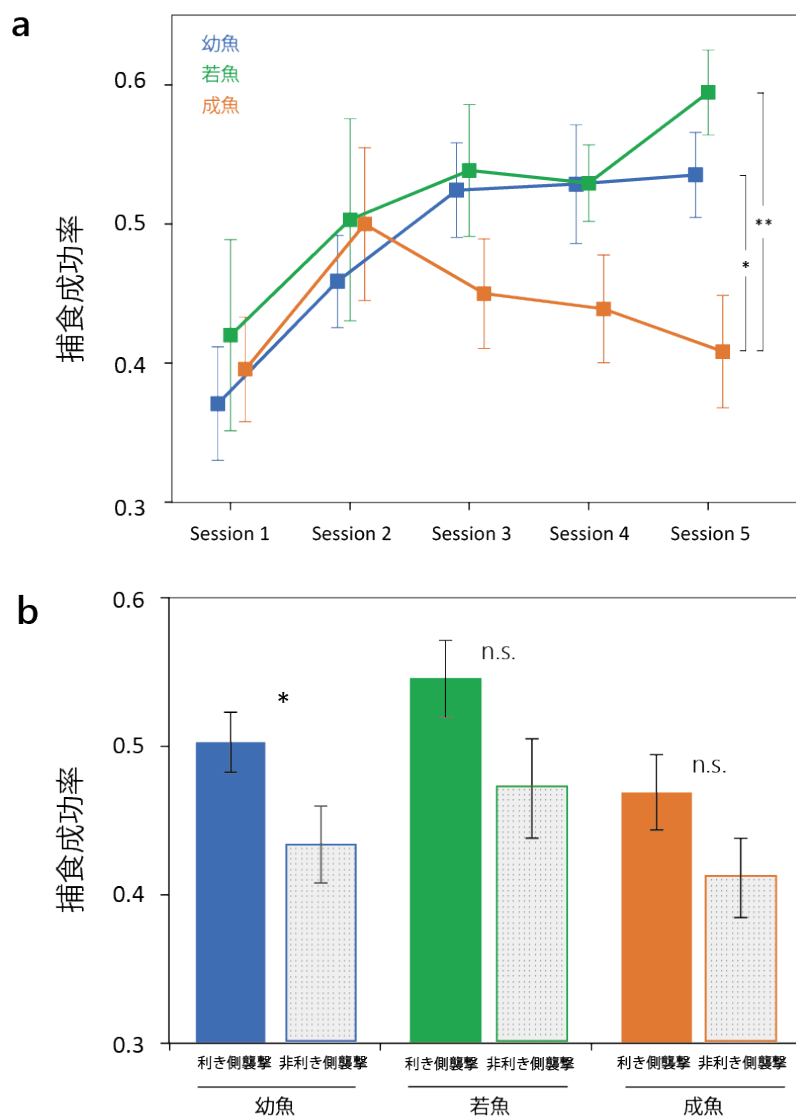


図5. a. Session 1~5の捕食成功率の変化。幼魚と若魚は鱗食経験とともに捕食成功率が向上したが、成魚では見られなかった。結果的に、Session5の捕食成功率は成魚と比べて幼魚は1.3倍、若魚は1.5倍にまで向上した。b. 利き側と非利き側からの捕食成功率の違い。幼魚においては、襲撃成功率は口部形態の利きと対応する方向からの襲撃の方が非利き側からよりも高いことが見出された。したがって、襲撃方向と捕食結果を関連づけて学習すると考えられる。

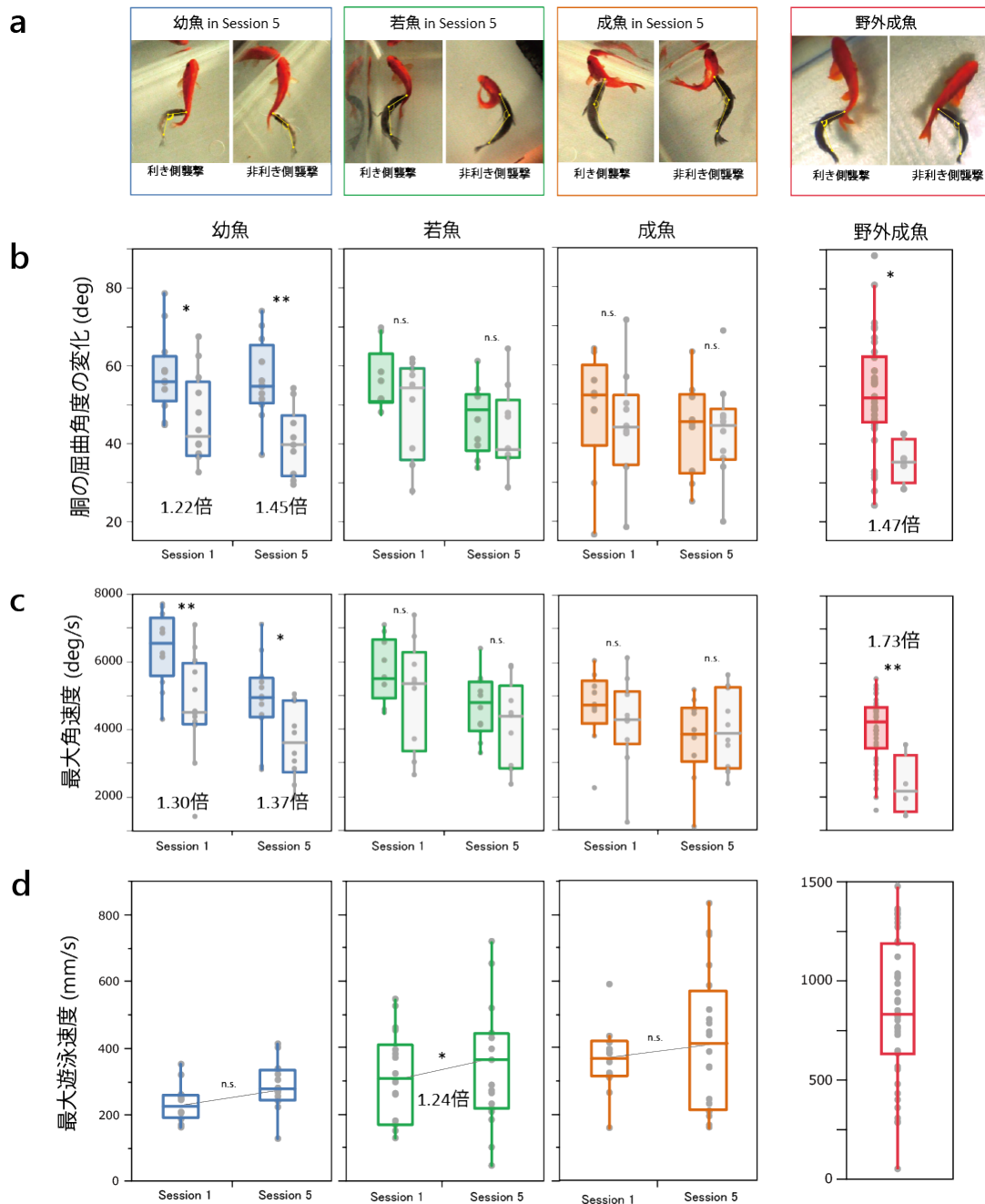


図6. 利き側襲撃と非利き側襲撃の運動学的差異。a. Session 5における3匹の左利き（幼魚、若魚、成魚）における利き側襲撃と非利き側襲撃の屈曲運動。右端の画像は野生成魚による捕食の様子。b. Session 1および5における襲撃時の胸の屈曲角度の振幅。c. 最大角速度。d. 餌魚への最大接近速度。右端に野生成魚の値を示す。襲撃時に見られる胸の屈曲運動（屈曲変化量、最大角速度）は、幼魚では生まれて初めて行う捕食実験から、口部形態と対応した方向で高い能力が発揮され、鱗食経験により、その左右差は維持もしくは拡大していた。一方で、若魚や成魚ではそのような生得的な左右差はみられず、経験による効果もなかった。若魚でのみ、最大遊泳速度が経験で増加していた。

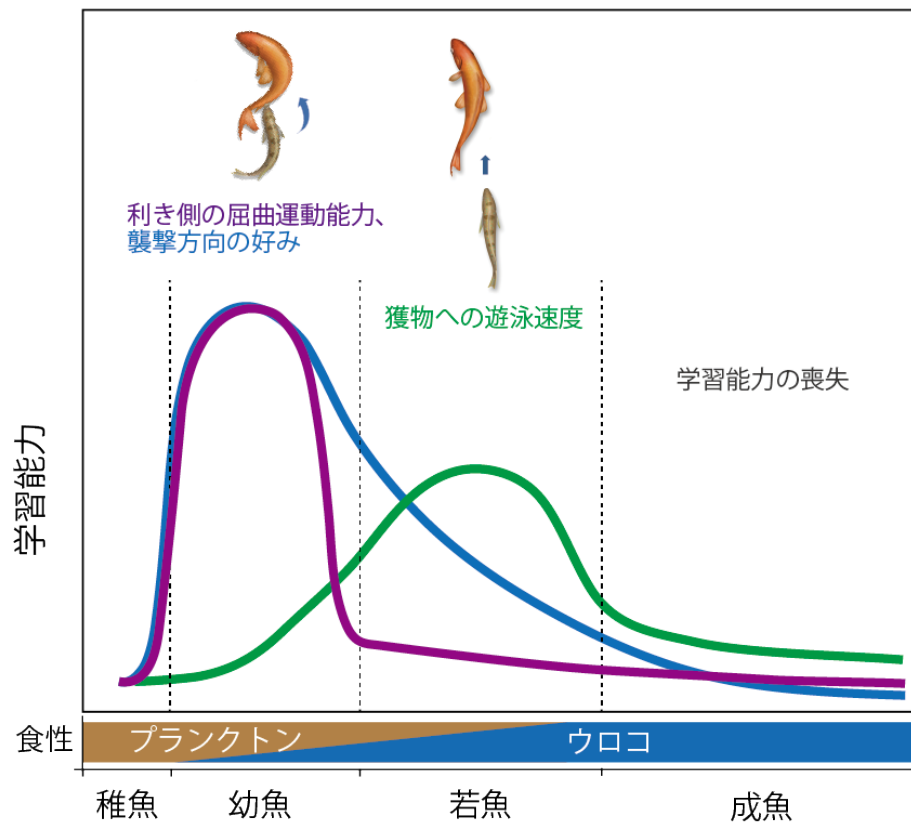


図7. 利き獲得の学習能力の感受性期モデル。鱗食を開始した幼魚は利き側屈曲運動能力と襲撃方向の好みに生得的な利きを示し、鱗食経験によってその利きが確立される。若魚では襲撃方向の好みの学習能力が低下して、利きを獲得できる個体が減少する反面、獲物への遊泳速度という別の捕食スキルを獲得することで、捕食成功率が向上する。成魚は、獲物を攻撃する意欲を大きく失っており、2つの捕食スキルを習得できない。つまり、発育初期での経験学習が、その後の採餌行動の基礎となると示唆される。