

## 鱗食魚における利きの獲得過程の全体像を説明 —右利き・左利きの仕組み解明に期待—

名古屋大学大学院理学研究科（研究科長：松本 邦弘）の小田 洋一（おだ よういち）教授および富山大学大学院医学薬学研究部（医学）竹内 勇一（たけうち ゆういち）助教を中心とした共同研究チームは、左右性のモデルとして知られる鱗食性シクリッド科魚類を用いて、捕食行動の利きの獲得過程の全体像を調べ、体の成長とともに利きが強化されることを明らかにしました。

行動の左右性、いわゆる「右利き」「左利き」は、数多くの動物で見られる現象です。右利き・左利きは発達上、どのように獲得されるのでしょうか？利きの研究が最も進んでいるヒトの利き手ですら、獲得メカニズムは長い間謎に包まれたままです。左右性のモデルとして有名なタンガニイカ湖産鱗食性シクリッド科魚類 *Perissodus microlepis*（以後は鱗食魚）の成魚は、個体ごとに口部形態に左右差があり、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明瞭な利きを示します（図1）。一方で、捕食行動の左右性が発達過程でどのように獲得されるか、そのプロセスは不明でした。

本研究チームは、様々な発達段階の鱗食魚（体長 22-115mm）をアフリカ・タンガニイカ湖で採集して、胃の内容分析を行い、摂食した鱗の形状を精査して捕食行動の左右性を解析しました。ウロコを食べ始めた幼魚の胃からは、左右両側からの鱗が出てきました。これは幼魚が獲物の両方向から襲っていたことを意味します。成長が進むと、次第に口部形態の利きと合致した体側の鱗が得られるようになりました。すなわち、右顎が発達した個体は右から襲撃し、左顎が発達した個体は左から襲撃するようになり、捕食行動の利きは体の成長とともに強化されることが明らかになりました。

左右性行動が成長に伴って変化するのは、それを制御する脳内機構も個体発達中に変化しうることを示しています。鱗食魚はほ乳類よりもシンプルな脳をもち、その顕著な利きは襲撃時の胴の屈曲という単純な運動に現れることから、これまでどのモデルでも明らかとなっていない「利きの脳内制御機構」の全貌を解明できると期待されています。

本研究成果は、アメリカ科学雑誌「PLoS ONE」（米国東部時間 1 月 25 日付）にて公開されました。

## 【ポイント】

- ・タンガニイカ湖で採集した鱗食魚の胃から得られた側線鱗の形状から、それが由来する体側を判定し、ウロコを食べ始めた幼魚は獲物の両方向から襲うこと、体の成長とともに次第に口部形態の利きと合致した体側から襲うようになることを明らかにしました。
- ・口部形態の左右差を計測した結果、鱗食前のプランクトン食期でも、その左右差の頻度分布は明瞭な左右二型を示しました。その左右差は体の成長とともに拡大し、成魚では幼魚期の約4倍以上に達していました。
- ・口部形態の左右差は、捕食行動の利きよりも発達上、先に現れていました。
- ・口部形態の左右差が大きいほど、捕食行動の左右性が顕著で、食べていた鱗の総数が多いことが分かりました。

## 【背景】

行動の左右性、いわゆる「利き」は、数多くの動物で見られる現象です。右利き・左利きは発達上、どのように獲得されるのでしょうか？利きの研究が最も進んでいるヒトの利き手ですら、長期的かつ定量的なモニタリングは困難を極めるために限られた状況における報告が多く、獲得メカニズムの全容解明はなされていません。私たちは、際立った左右性を持ち、発達が短期間な動物ならば、利きの変遷を詳細に研究することができると考えました。左右性が顕著として有名なのが、アフリカ・タンガニイカ湖に生息し、他の魚のウロコをはぎ取って食べる鱗食性シクリッド *Perissodus microlepis* (ペリソーダス ミクロレピス 以後、鱗食魚) です (図1)。この魚は口部形態の左右差が著しく、左下顎骨が発達して口が右に開くものを「左利き」、右下顎骨が発達して口が左に開くものを「右利き」と定義されており、一つの種内に明確な2タイプが存在しています (図2)。これまでの野外研究と行動実験から、左利きは被食魚の左体側の鱗を、右利きは右体側の鱗のみを食べるという、形態と行動の対応関係が示されています。また、利き側からの襲撃では、逆側からの襲撃に比べて運動能力が高く捕食成功率も高いことから、人の利き手と非利き手の能力差に相当する現象であると考えられています。ただし、これまでにこの鱗食魚の左右性が詳しく検討されたのは成魚のみで、その獲得プロセスについてほとんど明らかになっていませんでした。

## 【研究の内容】

本研究では、タンガニイカ湖で採集した幼魚から制御までの様々な発育段階の鱗食魚 (体長 22-115mm) をもちいて、捕食行動の利きと口部形態の左右差の発達過程について解析を行いました。今回、シクリッド科魚類の側線鱗の形状から、そのウロコが右体側・左体側

のどちらの体側由来であるかを判定する方法を確立し、捕食行動の利きの程度を推定しました（図3，4）。鱗食開始期の幼魚（体長45mm前後）の胃からは、左右両側からの鱗が出てきたことから、獲物の両方向から襲っていたことが分かりました。成長が進むと、次第に口部形態の利きと合致した体側の鱗ばかりが得られるようになりました。すなわち、右顎が発達した個体は右から襲撃し、左顎が発達した個体は左から襲撃するようになっていたことを意味しています。以上より、捕食行動の利きは、体長とともに強化される事が明らかとなりました（図5）。

一方で、下顎骨の左右差の計測から、鱗食前のプランクトン食期の幼魚（体長22-45mm）においても口部形態の左右差は明瞭でした（左右差は約2%）。その左右差は体の成長とともに大きくなり、成魚では幼魚期の約4倍以上に達していました（左右差は10%以上、図6）。したがって、口部形態の左右差も捕食行動の利きと同様に成長に伴って拡大することが分かりました。これらの結果から、口部形態の左右差は、行動の利きよりも先に現れることが示唆されます。

さらに、下顎骨の左右差が大きいほど多くの鱗を摂食できていました（図7）。これまで議論としては、鱗食魚は左右性を持つ方が摂食にとって有利と述べられてきたわけですが、より強調された左右性が生存上有利に働くことを初めて実証しました。

### 【成果の意義】

発達段階を通じて統一した基準によって利きの獲得過程の解明した、という研究は他に類を見ません。鱗食魚は、卵がふ化してから性成熟するまでは約1年であり、短期間に行動の左右性が洗練されることから、利きの獲得メカニズムを解明するには、非常に優れたモデルと言えます。

鱗食魚の捕食行動の利きは、最初は弱く発達にともなって強化される事が明らかとなりました（図8）。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。また、行動と形態にも対応関係があり、利き手側の方が上腕骨が大きくて重いことが知られています。マウスでも同様の知見があります。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、様々な動物の利きの仕組みには共通性があると考えられます。鱗食魚で得られた知見は、「利き」がどのように脳内で制御されているのか、という長年の謎を統合的に理解する手がかりになると期待されます。

利きが強化される要因としては、捕食の学習・経験により左右性が顕著となった可能性と、単に遺伝的なプログラムによって構築される可能性があり、結論を導くためにはさらに実験が必要です。環境要因と遺伝要因、それらがどのように利きを規定するのでしょうか？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。

### 【用語説明】

・行動の左右性:

「利き腕」や「利き足」など行動において、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。

・側線鱗:

魚類が水圧や水流の変化を感じるための器官がある鱗のこと。シクリッド科魚類には、左右2対ある。

### 【論文名】

Yuichi Takeuchi, Michio Hori, Shinya Tada & Yoichi Oda.

Acquisition of lateralized predation behavior associated with development of mouth asymmetry in a Lake Tanganyika scale-eating cichlid fish. PLoS ONE; Jan. 25, 2016.

DOI: 10.1371/journal.pone.0147476

【図表】

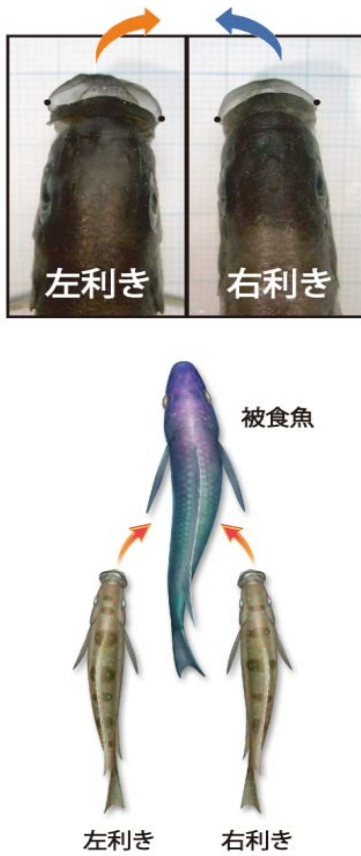


図1. 鱗食魚の口部形態における左右二型。左あごが大きい個体が「左利き」、右あごが大きい個体が「右利き」と定義される。左右の唇端を結ぶ線は、体軸に対し傾いている。下のイラストは口部形態の利きと獲物に対する襲撃方向の関係を表している。

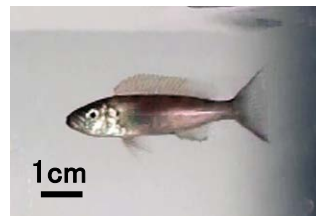


図2. タンガニイカ湖に生息する鱗食性シクリッド *Perissodus microlepis* (撮影者: 太田和孝)。下写真は、鱗食を開始した頃の幼魚。

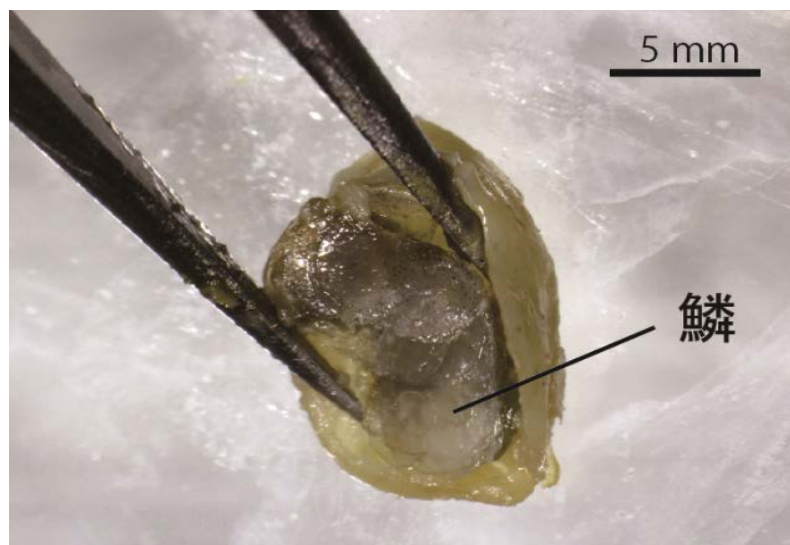


図3. 鱗食魚 (成魚) の胃袋からは、大量のウロコが見つかる。

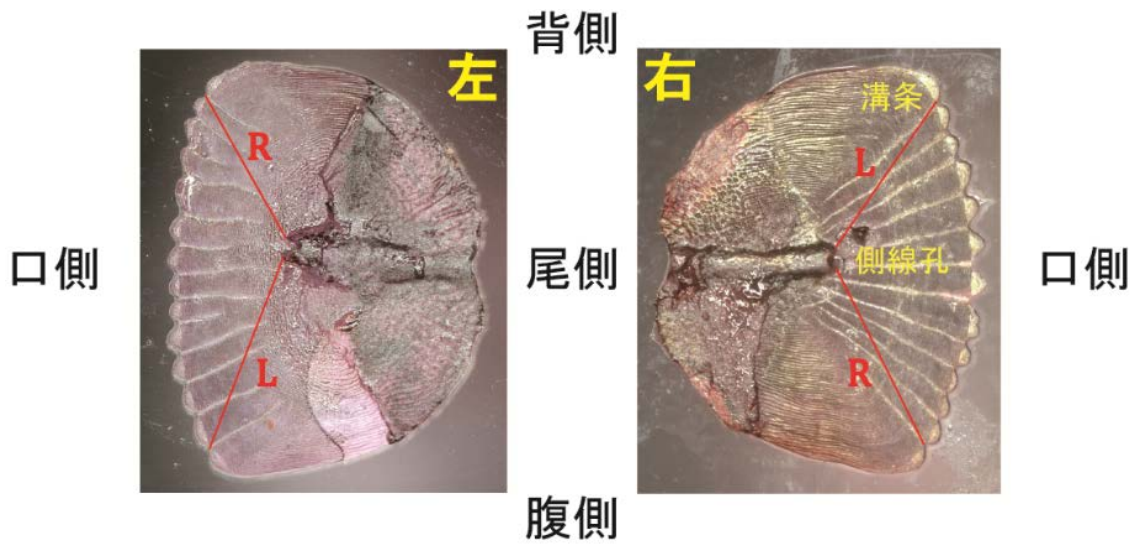


図4. 底生性動物食シクリッド *Cyphotilapia frontosa* の左・右体側の側線鱗。計測部位（赤線部）の長い方が、腹側である。

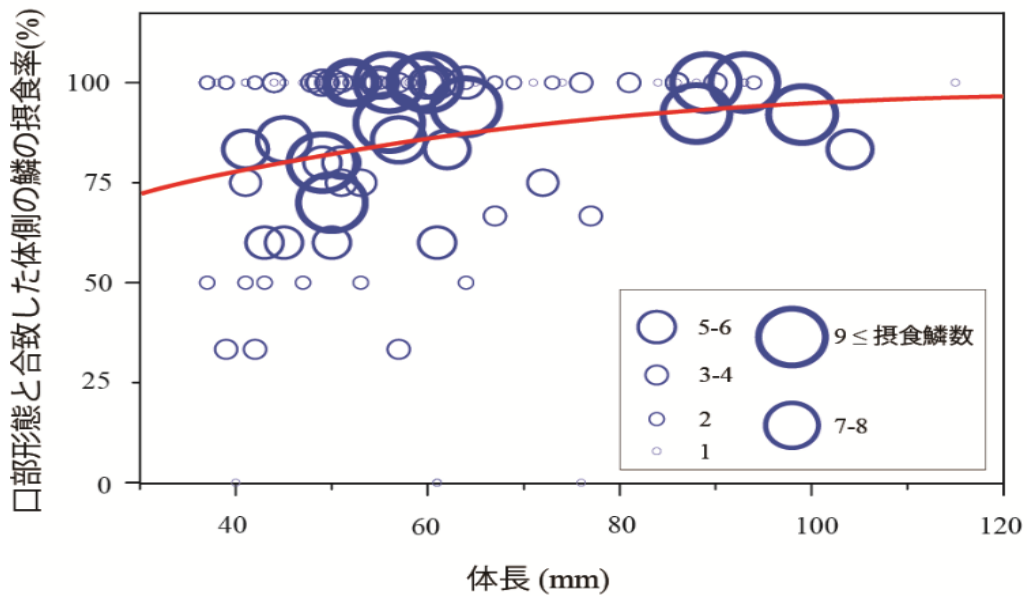


図5. 口部形態と合致した体側の鱗を摂食していた割合と体長の関係。例えば、左利きが左体側の鱗のみを摂食していた場合は、100%にポイントが打たれる。幼魚は両体側の鱗を摂食しており、体の成長に伴って利きと合致した鱗を摂食するようになり、成魚は専ら一方向の体側の鱗のみを摂食していた。



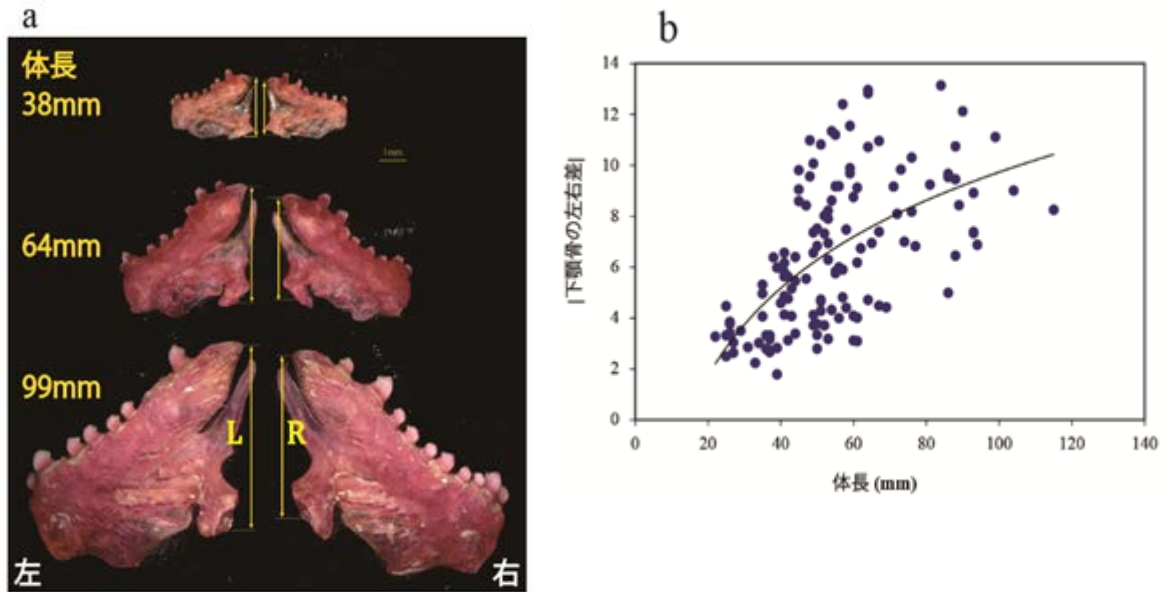


図6. 鱗食魚の左右の下顎骨。3個体とも左顎が大きい「左利き」。  
 右は、その左右差と体長との関係。口部形態の左右差は体長とともに拡大していた。

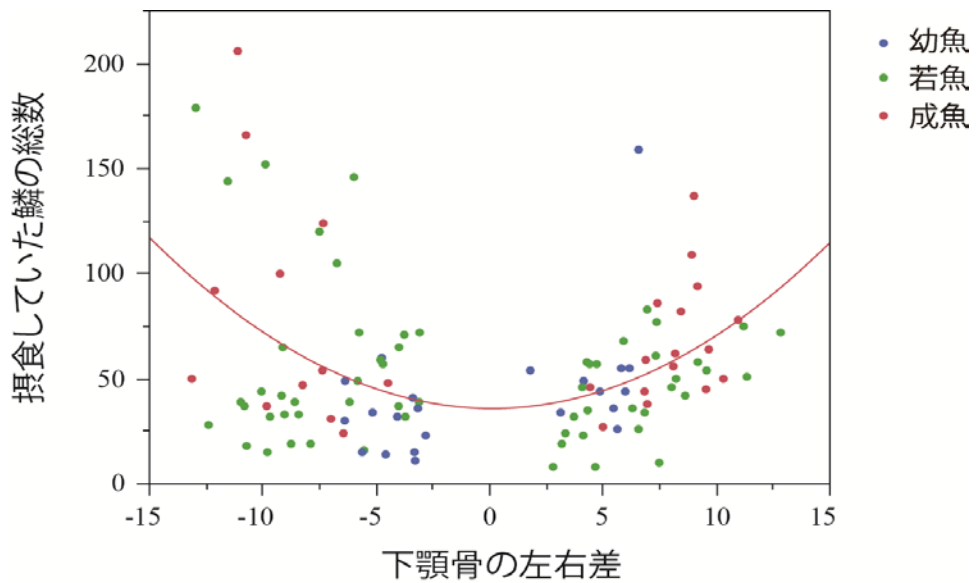


図7. 摂食していた鱗の総数と下顎骨の左右差の関係。口部形態の左右差が大きい個体の方が、より多くの鱗を摂食していた。左右非対称性の大きな個体の方が、左右相称に近い中間型よりも摂食において有利であることを示す。より極端な複数の表現型が選択的に好まれる状況を「分断淘汰」が働いているという。種内多型が強調される大きな原動力と考えられている。

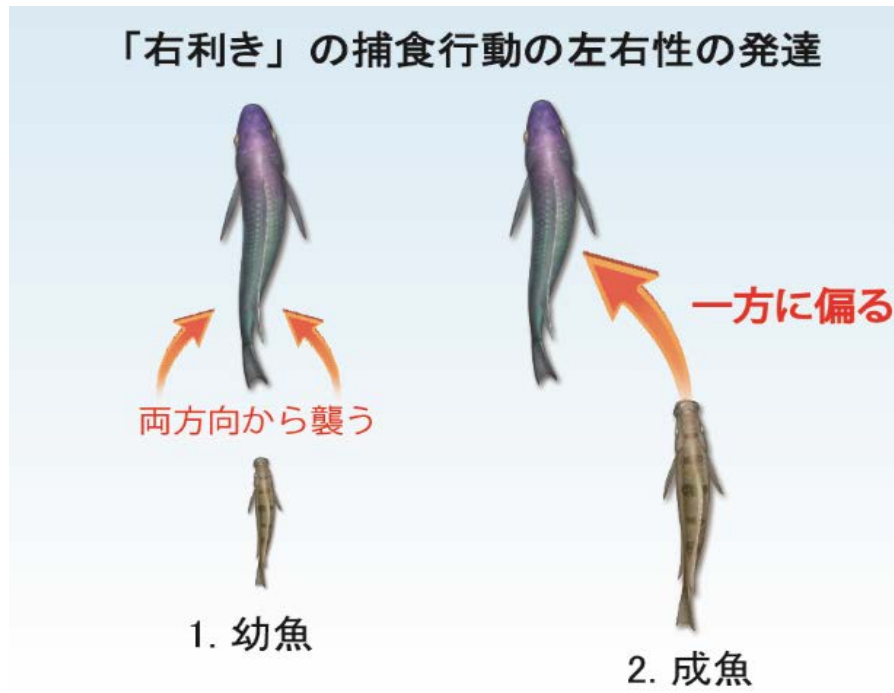


図8. 鱗食魚の捕食行動の左右性の発達モデル。鱗食を開始した幼魚期は両方向から襲うが、成魚になると口部形態と合う方向からのみ襲うようになる。