

## オカダンゴムシの交替性転向反応：通路長・転向方向・転向回数の効果

著者	川合 隆嗣
雑誌名	人文論究
巻	60
号	3
ページ	113-125
発行年	2010-12-10
URL	<a href="http://hdl.handle.net/10236/8538">http://hdl.handle.net/10236/8538</a>

# オカダンゴムシの交替性転向反応

——通路長・転向方向・転向回数の効果——

川 合 隆 嗣

## 1. はじめに

無脊椎動物に広く見られる行動の一つに、交替性転向反応 (**turn alternation**) がある。これは、連続する分岐点があった場合に、一つ目の分岐点で動物がある方向に曲がると、その次の分岐点では前とは逆の方向に曲がる傾向のことをいう (渡辺・岩田, 1956)。このようなジグザグ行動は、ゴキブリ (Wilson & Fowler, 1976)、ワラジムシ (Hughes, 1967, 1985, 2008)、ダンゴムシ (Kupfermann, 1966 ; Moriyama, 1999 ; 小野, 2004 ; 小野・高木, 2006 ; 渡辺・岩田, 1956)、ゾウリムシ (Harvey & Bovell, 2006 ; Lachman & Havlena, 1962 ; Lepley & Rice, 1952)、プラナリア (藤田, 1966 ; Rice & Lawless, 1956 ; Shinkman & Hertzler, 1964) といった動物に見られ、ヒトの精子 (Brugger, Macas, & Ihlemann, 2002) においても観察される。特に、被験体にワラジムシ目の動物を用いた研究が多く、我が国においても 1950 年代から現在に至るまで研究が続けられている。

交替性転向反応の研究には、大きく分けて 2 つの流れがある。一つはその行動が生物の生存上どのような意味を持つのか (究極的要因) を解析することであり、もう一つはその発生メカニズム (至近的要因) を解析することである (小野, 2004)。様々な動物が交替性転向反応を示すことの生存上の意味について考察した研究は多くはないが、Hughes (1967) によれば、障害物を避けたり有害な場所から移動したりといった場合には、ランダムに動くよりも曲が

る方向を交替させた方がよりすばやい脱出が可能であるという。この考えは、逃避場面における歩行時と自発的な歩行時での交替性転向反応の生起率の違いを見た最近の研究（小野・高木，2006）によっても支持されている。この研究では、オカダンゴムシ（*Armadillidium vulgare*）を歩行前にハンドリングすることで逃避的な状況においた条件（逃避的歩行群）と、ハンドリングをせずに自発的に歩かせた条件（自発的歩行群）を比較しているが、逃避的歩行群のほうが、交替性転向反応の生起率が高く、また歩行速度も速かった。また、仮に全ての分岐点で同じ方向に曲がると、その動物は同じ場所を堂々巡りすることしかできなくなってしまうことを考えると、反応を交替させた方が餌場やパートナーに出くわす確率が高くなり、生物にとっては適応的であるといえよう。しかしながら、交替性転向反応を進化的な視点から捉えた研究は現在のところほとんどなく、今後の更なる研究が必要である。

一方、交替性転向反応の発生メカニズムの解明に関する研究は多数存在する。最も初期における研究のいくつかは、Hull (1943) の反応制止（reactive inhibition）の理論を用いてこの反応の説明を試みたが、矛盾点も多く、現在ではこの理論での解釈は行われていない。少なくともワラジムシ目の動物において現在最も有力な仮説とされているのは、Hughes (1985) の BALM (bilaterally asymmetrical leg movements) 仮説である。この仮説では、反応が交替性に現れる原因を、左右の脚の運動量差を均一にするメカニズムが生体に働くためであるとしている。例えば、ある分岐点で右に曲がると左脚を多く使用することになる。すると次には、左右の脚の運動量を均衡にしようとして右脚が活動性を上げる。すなわち、左に曲がるということになる。なお、これら発生メカニズムの研究史に関しては、筆者による総説がある（川合，2010）。しかし、現在まで無脊椎動物における交替性転向反応の発生メカニズムの分析には行動データしか用いられていない。本来ならば、この反応を制御している神経機構の解析も行われるべきであるが、現在のところそのような研究報告は残念ながらほとんどない（小野，2004）。交替性転向反応の発現機構に関する生理学的な研究は今後の進展が待たれる。

本稿では、筆者がオカダンゴムシを用いて行った交替性転向反応の実験を3つ報告する。オカダンゴムシにおける交替性転向反応の研究は、近年再び盛んに行われており（例えば、Moriyama, 1999；右田・森山, 2005；小野, 2004；小野・高木, 2006）、比較心理学的にも注目を浴びつつあるテーマであると言える。

## 2. 交替性転向反応の実験的検討

### 実験に関する用語の解説

多くの交替性転向反応の研究で用いられる迷路の概略図を Fig. 1 に示した。Fig. 1 における出発点は、迷路の入口を意味する。強制転向点は、被験体が体の向きを強制的に転向させる点であり、選択点は被験体が左右のどちらに進むかを選択する点である。選択点において、強制転向点で曲がった方向と逆の方向に高確率で曲がる傾向が被験体に観察された場合、その動物には交替性転向反応が見られるとする。なお、選択点に左右の強制選択ではなく開放面を用いた迷路が用いられることもあるが（例えば、Kupfermann, 1966）、本研究では後述の理由により左右の強制選択点を採用した。

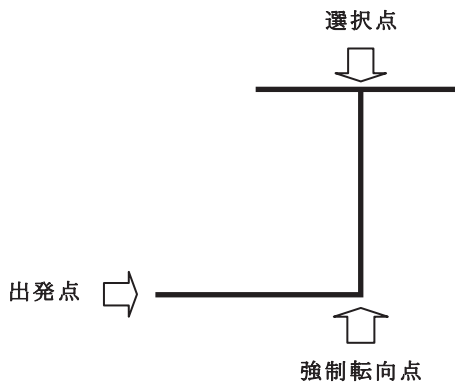


Fig. 1 交替性転向反応の実験で使われる迷路の概略図

## 実験の目的

本研究は、3つの実験からなる。本研究では全ての実験で LEGO®ブロック製の迷路を使用するため、実験1では LEGO®ブロックで作製した迷路でも交替性転向反応が確認できるかどうかを示すことにした。なお、本研究で使用する迷路の選択点は材料である LEGO®ブロックの特性上、全て左右の強制選択とした。また、実験1では、強制転向点から選択点間の距離の増加が交替性転向反応にどのような影響を与えるかを同時に検討した。実験2では、T字型の迷路を用いて、被験体の曲がる傾向に左右の偏りがあるかどうか観察した。実験3では、2回の強制転向点が交替反応に与える影響を見た。

## 方法

### オカダンゴムシについて

本実験で用いる被験体は、節足動物門 (Arthropoda)・甲殻綱 (Crustacea)・ワラジムシ (等脚) 目 (Isopoda)・オカダンゴムシ科 (Armadillidiidae)・オカダンゴムシ (*Armadillidium vulgare*) である。Hughes (1985, 2008) がワラジムシ目の動物を使って多くの報告を行なっているため、本研究もそれにのっとり、ワラジムシ目の動物であり我が国で最も普通な陸棲甲殻類である (渡辺・岩田, 1956) オカダンゴムシを用いることとした。なお、松崎 (2003 a, 2003 b) をもとに、オカダンゴムシの生態ならびに特徴をまとめると以下のごとくである。

ワラジムシ目の動物は、海浜から内陸まで生息域があり、市街地や砂漠に生息するものもある。世界中で約 1500 種以上が知られており、我が国では約 140 種余りが知られている。その中のオカダンゴムシ科に属する動物は、平滑で光沢のある体表面を持ち、全体的に暗褐色である。成虫の体長は 14 mm 程度で、幅はその半分程度である。刺激に反応して体を完全に丸くできるという特徴があり、光を感知する 1 対の複眼と 7 対の脚、2 対の触角 (第 1 触角と第 2 触角) を持つ。第 1 触角は小さいため、通常見えているのは第 2 触角である。オカダンゴムシ科の動物は全世界に分布し、我が国では全国の都市部に生

息、中央～西日本に特に多い。石灰質の土壌を好み、朽木、落葉、石の下などに住む。高湿度を好み、雑食性である。産卵期は4月上旬から9月下旬にかけてあり、2年から数年の寿命を持つものもある。

#### 本研究の被験体について

体長8 mm から16 mm のオカダンゴムシを被験体として用いた。これらは関西学院大学 F 号館裏で採集した。被験体がオカダンゴムシであるかどうかの判断は、布村（1999）の分類方法に基づいて行った。被験体は、大小二つの透明プラスチック製飼育ケージ（大：縦39.5 cm×横25 cm×高さ28 cm、小：縦31.5 cm×横18.0 cm×高さ24.5 cm）のいずれかで、レタスを餌として飼育した。飼育ケージの中には土を敷き詰め、木の枝や落ち葉、石を適宜入れていた。大ケージでは被験体が常時80から100匹、小ケージでは常時50匹程度が飼われていた。ケージには3、4日に一度水ふきで水をやり、湿気を保つように留意した。また、被験体の個体数が減った場合はその都度補充を行った。

#### 装置

本実験は、全て関西学院大学ハミル館別棟動物心理学実験棟内にある実験室で行った。使用した迷路はLEGO®ブロック製で、幅8 mmの通路の両側に高さ20 mmの障壁を設けた。通路と壁に使用したLEGO®ブロックの色は全て白色であった。1つの種類の迷路で、強制転向点での転向方向が左のものと右のものとの2パターンを用意した。迷路は、白色蛍光灯の真下およそ200 cmになるように高さ43 cmの椅子の上に置いた。なお、実験中の室温は $20 \pm 2^{\circ}\text{C}$ であった。

#### 手続き

1つの種類の迷路に対して、強制転向点で左に曲がる条件と、右に曲がる条件でそれぞれ50匹ずつ（計100匹）のデータを取り終わるまで実験を行っ

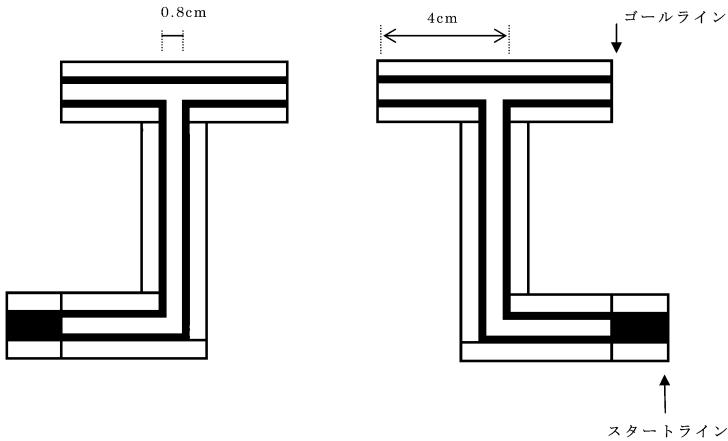


Fig. 2 本実験で用いた迷路の概略図

た。実験前、被験体を1匹ずつ任意のケージからピンセットで拾い上げ、机の上に置いて活動性を確認した。その際、被験体が体を丸くしていた場合は体を伸ばすまで待った。その後、ピンセットを用いて、被験体の頭部先端（触角は含まない）が迷路のスタートラインに重なるように静かに被験体を置き、選択点での転向方向を観察した。被験体の頭部先端がゴールラインに達したところで、転向方向を記録した（Fig. 2 参照）。転向方向の記録が済み次第、被験体を一匹ずつ別の透明プラスチック製ケージ（縦 21 cm × 横 13 cm × 高さ 14 cm）に入れていき、実験終了後に元のケージに戻した。この手続きを各条件で行った。なお、1つの条件で1個体が行うのは1試行のみであった。また、迷路の途中で方向転換や後退をした個体、2分間以上静止して動かなくなった個体はデータから除外した。

## 実験 1

### 〈目的および方法〉

強制転向点から選択点間の距離が長くなると、交替性転向反応が起こる確率が減少するということが知られている（たとえば、渡辺・岩田，1956；

Hughes, 1967)。本実験では、まず LEGO®ブロックで作製した迷路においてオカダンゴムシの交替性転向反応が見られるかどうか確かめることを目的とした。次に、強制転向点から選択点間の距離がそれぞれ 4, 8, 16 cm の 3 種類の迷路を用いて、この距離の延長の効果を検討した。具体的には、各条件 100 匹の個体を用い、選択点で左右いずれかに転向した個体のうち、交替性転向反応を示した匹数を記録した。

〈結果および考察〉

実験の結果を Table 1 に示した。強制転向点から選択点間の距離が 4, 8, 16 cm のとき、交替性転向反応を起こした個体数はそれぞれ 100 匹中 99, 88, 89 匹であった。すなわち、LEGO®ブロックで作製した迷路にお

Table 1 実験 1 の結果

	交替する	交替しない
4 cm	99	1
8 cm	88	12
16 cm	89	11

いても交替性転向反応が観察できることが示された。しかし、この距離の効果は、4 cm と 8 cm の間には見られたが、8 cm と 16 cm の間には見られなかった。交替反応を起こした比率に関してそれぞれ  $\chi^2$  検定を行ったところ、4 cm と 8 cm の比較では有意であった ( $\chi^2(1) = 10.00, p < .01$ ) が、8 cm と 16 cm の比較では有意でなかった ( $\chi^2(1) = 0.05$ )。つまり、強制転向点から選択点間の距離が 4 cm から 8 cm に伸びると交替反応は減少するが、8 cm から 16 cm に伸びても交替反応に影響は見られなかった。

強制転向点から選択点間の距離に関して、4 cm と 8 cm の間にだけ交替数に差が見られた。これは、当該距離が長くなるほど交替性転向反応が起こる確率が減少するという先行研究の結果（渡辺・岩田, 1956; Hughes, 1967）と一致しない。特に、渡辺・岩田（1956）はオカダンゴムシを用いた実験で、この距離が 16 cm のときには交替性転向反応が見られなくなるという結果を得ており、本実験の結果と著しく異なる。Kupfermann（1966）は、強制転向点から選択点間の距離の変化はオカダンゴムシの交替性転向反応に影響を及ぼさないとした。しかし、Kupfermann（1966）の実験は、選択点での被験体の転向角度を見た実験であり、本実験とは実験環境に違いがある。また、本



実験は強制転向点から選択点間の距離が 4 cm から 8 cm に長くなった場合にだけ、交替性転向反応の減少を認めた。したがって、本実験の結果は過去の研究から矛盾するものであるため、実験方法に問題があった可能性が考えられる。本実験では、被験体が交替性転向反応を起こして曲がると思われる方向が常に南側に向くように設置されていた。北側に空調設備があり、被験体には空調の風向きと同方向に走行する傾向があった可能性が考えられる。また、オカダンゴムシはそもそも左右どちらかの方向に曲がりやすい傾向があるかもしれない。したがって、実験 2 では強制転向点のない T 字型迷路を用いて方角と左右方向の選択傾向について検討することにした。

## 実験 2

### 〈目的および方法〉

実験 1 では、迷路の配置方向を統制していなかったため、強制転向点から選択点間の距離の効果が特定方角に対する偏好によって遮蔽された可能性がある。また、選択点での左右の選択にはそもそも偏りが存在するのかもしれない。以上の点を考慮し、本実験では、T 字型迷路における被験体の転向方向を観察した。迷路の置き方に関しては、方角の影響を最小化するために、出発点が西側にある場合と東側にある場合を設け、各条件につき 50 匹を使用した。

### 〈結果および考察〉

実験の結果を Fig. 3 に示した。左に曲がった個体数の合計は 48 匹で、右に曲がった個体数の合計は 52 匹となった。2 項検定を行った結果、この差は統計的に有意ではなかった。したがって、オカダンゴムシの曲がる傾向に左右の

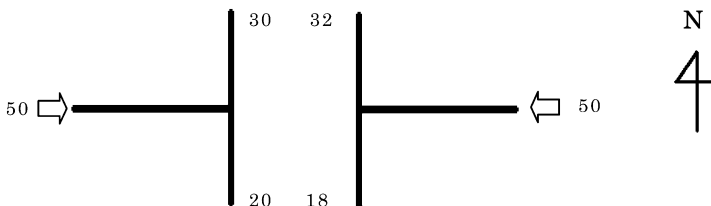


Fig. 3 実験 2 の結果

偏りがなかったことが明らかとなった。一方、北側に曲がった個体数は 62 匹で、南側に曲がった個体数は 38 匹であった。2 項検定を行ったところ、この差は統計的に有意であった ( $p < .05$ )。この結果は、オカダンゴムシが特定の方角を好んで曲がる傾向を持つことを示唆している。

本実験により、強制転向点がない T 字型迷路では、オカダンゴムシの曲がる方向には左右の偏りがなかったことが明らかとなった。この結果から、実験 1 で観察された交替性転向反応は、特定の左右方向への偏りによるものではないことがわかる。また、本実験の結果は、オカダンゴムシが迷路から脱出する際、特定の方角を好んで選択する可能性が示された。方角の影響に関しては、以降の実験においても注意を払う必要があるであろう。

### 実験 3

#### 〈目的および方法〉

被験体に強制転向を 2 回行なわせた場合、交替性転向反応にはどのような影響があるのだろうか。渡辺・岩田 (1956) は、同方向に 2 回強制転向させると交替性転向反応がより顕著に現れることを示した。また、岩田・渡辺 (1957) は強制転向を互いに反対方向に行なわせた場合は、1 回の場合よりも交替性転向反応が弱くなるという結果を得た。つまり、1 回目と 2 回目の強制転向が同方向の場合、2 回目の転向の効果は 1 回目により強められ、1 回目と 2 回目の強制転向が異なる方向の場合には、2 回目の転向の効果は 1 回目により弱められると考えられる (岩田・渡辺, 1957)。本実験では、この現象が LEGO®ブロックにおいても確かめられるか検討した。実験 1 と同様に、各条件 100 匹の個体を用い、選択点で左右いずれかに転向した個体のうち、交替性転向反応を示した匹数を記録した。

#### 〈結果および考察〉

実験結果を Fig. 4 に示した。同方向に 2 回転向した場合、交替性転向反応を起こした個体数は 96 匹で、異なる方向に 2 回転向した場合、交替性転向反応を起こした個体数は 63 匹となった。なお、実験 1 の強制転向点から選択点

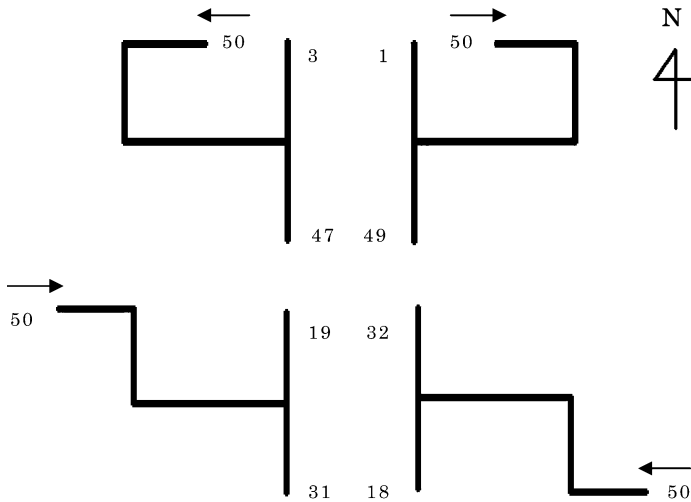


Fig. 4 実験3の結果

間の距離が 8 cm で強制転向点が 1 回の迷路においては交替性転向反応を起こした個体数が 88 匹であった。したがって、1 回目の転向は同方向への 2 回目の転向の効果を強め、異なる方向への 2 回目の転向の効果を弱めていると考えられる。この比率の差に関して  $\chi^2$  検定を行ったところ、有意であった ( $\chi^2(2) = 40.75, p < .01$ )。したがって、LEGO®ブロックの迷路を用いても、岩田・渡辺 (1957) の結果と同様の結果を得ることができた。

本実験により、強制転向点が 2 つある場合のオカダンゴムシの交替性転向反応に関して以下の点が明らかとなった。すなわち、選択点に先立つ 2 回の強制転向が同方向の場合、2 回目の強制転向の効果は 1 回目により強められ、2 回の強制転向が互いに逆方向であった場合は、2 回目の強制転向の効果は 1 回目により弱められる。なお、本実験では迷路の途中で反応を止め、出発点まで後退する個体が非常に多かった。特に、同方向への 2 回目の転向点で反応を止め後退する個体が多数おり、実験データを取るのに大変苦労した。また、本実験では実験者の不備により、同方向へ 2 回強制転向する迷路において角度の統制が取れていなかった。今後はこの点に留意して実験を行なう必要がある。

るであろう。

### 全体的考察

本研究は、LEGO®ブロック製の迷路を用いて交替性転向反応の研究を行なうことが可能であることを示した点に価値がある。しかしながら、実験を行なう上での問題点も浮き彫りとなった。そもそも本研究では、被験体の飼育環境や実験設備、実験手続きにおいて最善の状況であったとはいいがたく、データの信頼性にまったく問題がないとはいえない。たとえば、用意した2つの飼育ケージは大きさが異なり、中に入れている木の葉や枝・石などの環境が統一されていない。これらの環境の差が交替反応に与える影響は微弱であろうが、最善の飼育方法ではなかった。また、迷路を置く位置が椅子の上であったことに加え、空調設備の影響を遮断するような措置が何も取られていなかった。迷路周囲の視覚刺激に関しても統一されていない。さらに、臭いの影響を考慮に入れていなかった。被験体が繰り返し通った走路には何らかの臭い手がかりが残ると考えられる。これらの臭いの影響はできる限り最小化されるべきである。ただし、こうした点が本研究の結果に大きなバイアスをもたらしたとは考えにくい。本研究の後に、これらの点について統制した上で、本研究の実験1と3について追試を行ったところ、ほぼ同様の結果が得られているからである（川合・中島, 2010）。

### 3. おわりに

本研究で報告した3つの実験は、交替性転向反応が容易に確認できる現象であることを強く示している。しかし、これらの実験を行うにあたっては、統制すべき点がたくさんある。今後の研究では、そうした点に十分配慮して実験計画を立てる必要がある。また、この反応のメカニズムに関するより洗練された仮説の提案、数理モデルの構築やその検証、神経機構の解析などは今後の課題として残されている。本稿では詳しく述べなかったが、反応を交替させる

傾向は、無脊椎動物だけでなく、ヒトやラットなどの脊椎動物においても観察される。この場合は自発的交替行動 (spontaneous alternation behavior) と呼ばれ、無脊椎動物のそれとは区別されるが (Hughes, 1989), 現象としては同じである。このように、同じ行動傾向が単細胞生物のような原始的な生き物からヒトのような高等動物まで幅広く見られるということは、それが生物にとって非常に重要な意味を持つものであることを示唆しており、非常に興味深い。なお、生物種によって異なると考えられる発生メカニズムの解析に加えて、この行動傾向が持つ進化的な意味についても今後研究が行なわれ、理解が進むことが期待される。

#### 注

本論文を執筆するにあたり、中島定彦教授のご指導をいただきました。ここに感謝致します。

#### 引用文献

- Brugger, P., Macas, E., & Ihlemann, J. (2002). Do sperm cells remember? *Behavioural Brain Research*, 136, 325–328.
- 藤田統 (1966). プラナリアの自発的交替行動. 動物心理学年報, 16, 47.
- Harvey, A. W., & Bovell N. K. A. (2006). Spontaneous alternation behavior in *Paramecium*. *Learning & Behavior*, 34, 361–365.
- Hughes, R. N. (1967). Turn alternation in woodlice (*Porcellio scaber*). *Animal Behaviour*, 15, 282–286.
- Hughes, R. N. (1985). Mechanisms for turn alternation in woodlice (*Porcellio scaber*): The role of bilaterally asymmetrical leg movements. *Animal Learning & Behavior*, 13, 253–260.
- Hughes, R. N. (2008). An intra-species demonstration of the independence of distance and time in turn alternation of the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*. *Behavioural Processes*, 78, 38–43.
- Hull, C. L. (1943). *Principles of behavior*. New York: Appleton-Century.
- 岩田清二・渡辺宗孝 (1957). ダンゴムシにおける交替性転向反応 (3) 先行転向の影響. 動物心理学年報, 7, 57–60.
- 川合隆嗣 (2010). 無脊椎動物における交替性転向反応研究の展開と問題点について. 投稿中

- 川合隆嗣・中島定彦 (2010). オカダンゴムシの交替性転向反応－通路長・転向回数・転向角度の効果－. 日本心理学会第74回大会発表論文集, p.997.
- Kupfermann, I. (1966). Turn alternation in the pill bug (*Armadillidium vulgare*). *Animal Behaviour*, 14, 68–72.
- Lachman, S. J., & Havlena, J. M. (1962). Reactive inhibition in the paramecium. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 55, 972–973.
- Lepley, W. M., & Rice, G. E. (1952). Behavior variability in paramecia as a function of guided act sequences. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 45, 283–286.
- 松崎沙和子 (2003 a). ワラジムシ類. 佐藤仁彦 (編), 生活害虫の事典 (pp.307–308). 東京:朝倉書店.
- 松崎沙和子 (2003 b). ダンゴムシ類. 佐藤仁彦 (編), 生活害虫の事典 (pp.308–309). 東京:朝倉書店.
- 右田正夫・森山徹 (2005). 動物行動における擬合理性のモデル化: オカダンゴムシの交替性転向反応における認知的側面のシミュレーション. *認知科学*, 12, 207–220.
- Moriyama, T. (1999). Decision-making and turn alternation in pill bugs (*Armadillidium vulgare*). *International Journal of Comparative Psychology*, 12, 153–170.
- 布村昇 (1999). 甲殻類 Crustacea・ワラジムシ目 (等脚目) Isopoda. 青木淳一 (編), 日本産土壌動物－分類のための図解検索 Pictorial Keys to Soil Animals of Japan (pp.569–625). 東京:東海大学出版会.
- 小野知洋 (2004). ダンゴムシはジグザグが好き! オカダンゴムシの交替性転向反応. *科学と生物*, 42, 733–738.
- 小野知洋・高木百合香 (2006). オカダンゴムシの交替性転向反応とその逃避行動としての意味. *日本応用動物昆虫学会誌*, 50, 325–330.
- Rice, G. E., & Lawless, R. H. (1956). Behavior variability and reactive inhibition in the maze behavior of *Planaria dorotocephala*. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 50, 105–108.
- Shinkman, P. G., & Hertzler, D. R. (1964). Maze alternation in the planarian, *Dugesia tigrina*. *Psychonomic Science*, 1, 407–408.
- 渡辺宗孝・岩田清二. (1956). ダンゴムシにおける交替性転向反応. *動物心理学年報*, 6, 75–82.
- Wilson, M. M., & Fowler, H. (1976). Variables affecting alternation behavior in the cockroach, *Blatta orientalis*. *Animal Learning & Behavior*, 4, 490–494.