

273

である接続通路の内壁は素材の木材のままとした。

個体は、まずどちらかのT字通路に入れられた。そして、T字路に突き当たると、左右どちらかの通路を選んだ。更に歩き続けると、そのうち通路は途切れるので、その直前に、ターンテーブルを回し、個体を接続通路へ導いた。個体は接続通路内を進んでもう一方のT字通路に入り、同様にT字路で左右どちらかの通路を選択した(以上図1)。

実験では、12個体それぞれに対し、1日に100試行(以下、1回のT字路への遭遇を「1試行」と呼ぶ)を続けて2日間、計200試行与えた。1日当たりの実験時間は30分以内であった。

各個体が交替性転向をどの程度発現できたかを調べるために、連続する2試行における個体の行動を調べた。まず、個体が最初のT字路で左へ転向した場合を考える。その後、次のT字路まで順調に直進し、右へ転向した場合、L-1と記録した(図2)。この行動は、交替性転向である。これに対し、左へ転向した場合、L-2と記録した(同図)。また、途中で引き返してから、次のT字路で右、あるいは左へ転向した場合、それぞれL-3、L-4と記録した(同図)。個体が最初のT字路で右へ転向した場合にも、同様に、交替性転向であるR-1と、そうでないR-2, 3, 4を記録した(同図)。このように、「変異行動」であるL-2, 3, 4及びR-2, 3, 4が観察された。

各個体における、2日間で行われた200回の試行の結果は、例えば、(R-1)→(L-1)→(R-1)→(L-1)→(R-2)→(R-1)→(L-1)→(R-3)→(L-3)→(R-1)→・・・という200個の記号の列になった。解析のため、この記号列を10個ずつ、計20個のセッションに分けた。そして、各セッションにおけるR-1とL-1の割合を計算した。この割合を、各セッションにおける交替性転向の発現率とした。上記の記号列では、発現率は0.8となる。

各個体の実験結果から、横軸をセッション、縦軸を交替性転向の発現率としたグラフを作成した(図3)。すると、次のような特徴が見られた。まず、発現率が常に高い個体が3匹現れた(図3の(1))。この個体群は、適応的な交替性転向を生成し続けたため、「適応群」と呼んだ。また、反対に、その値が常に低い個体が4匹現れた(同図(2))。

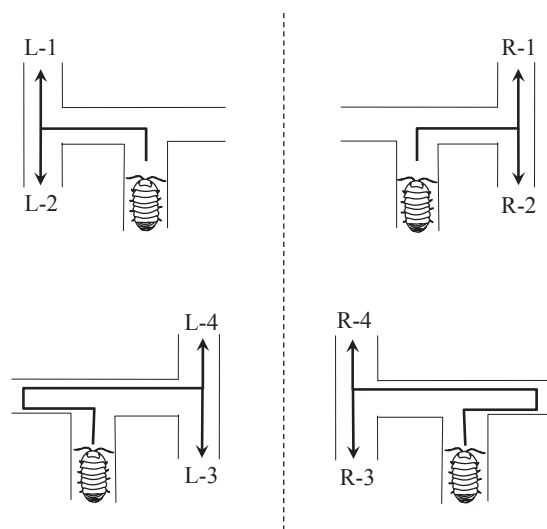


図2 交替性転向と変異行動 L-1, R-1が交替性転向。それ以外は変異行動。

この個体群は、変異行動としてのL-2~4, R-2~4を、交替性転向より高頻度で生成し続けたため、「変異群」と呼んだ。一方、これら2つのタイプと異なり、値が大きく増減する個体が5匹現れた(同図(3))。この個体群は、交替性転向を高頻度で発現させられるにもかかわらず、しばしばそれをやめ、変異行動を発現させたため、「可変群」と呼んだ。

「適応群」、「可変群」それぞれの平均発現率は有意にチャンスレベルより高かった。従って、「可変群」は、交替性転向を適応的行動として獲得していながら、その発現率を短期間で変化させていたことになる。

このように、交替性転向に対する変異行動は「変異群」「可変群」に見られる2つの様式で生成した。これらに属する個体には、交替性転向の生成機構であるBALMに先天的な異常があったのかもしれない。一方、視点を変えれば、「行動を多様化させる能力が高い」とも考えられる。行動を多様化させる能力は、環境が突発的に変化し、既存の本能行動が適応性を失うような場合、新たな適応行動を生み出す原動力になるのではないだろうか。他方、変異行動生成の原因が先天的異常ならば、新たな適応行動は現れないのではないだろうか。次項では、この仮説を検証した実験を紹介する。

1-3. 新たな適応行動の生成

前項の実験の翌日に、各個体を同じ装置に入れ、前日と同じようにT字路を連続して与えた。ただし、今回の実験で

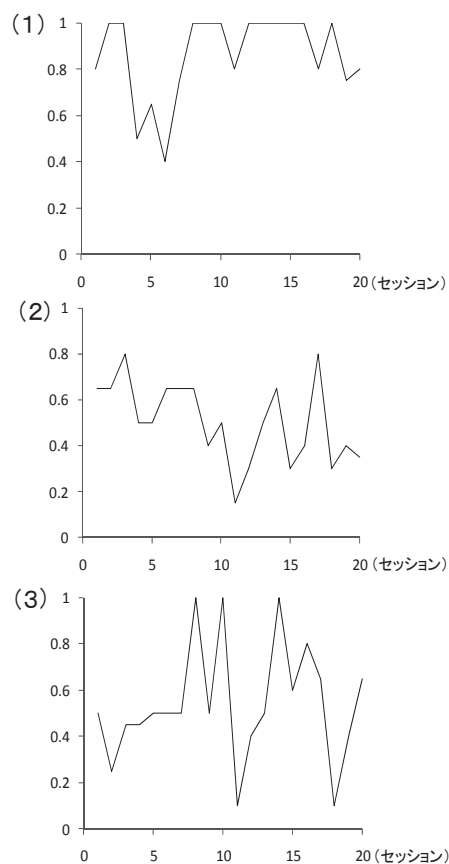


図3 交替性転向の発現率の時間変動 (1) 適応群, (2) 変異群, (3) 可変群。それぞれ典型的な個体の結果。縦軸は発現率、横軸はセッション数。1セッションは10試行。

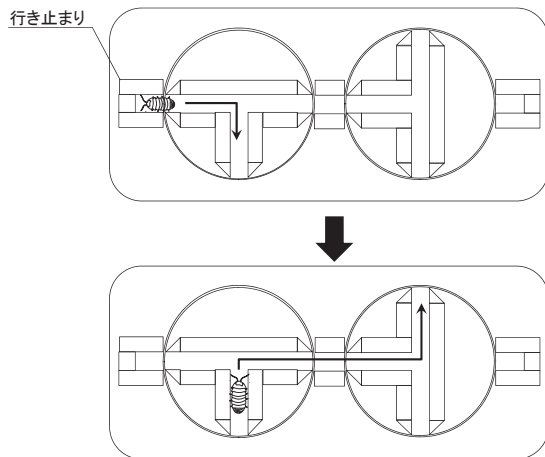


図4 行き止まり実験 上図のように行き止まりに導かれた個体は、矢印のように後退して選択点へ戻る。下図のように落ち着くと、個体は前進後転向し、もう一方のT字路へ導かれる。再び転向すると、行き止まりへ導かれる。

は、51試行目から、手順を次のように変更した。

個体は、T字路で左右どちらかの通路を選択し、もう一方のターンテーブルに移され、同じく左右どちらかの通路を選択した後、初めのターンテーブルへ移されるのではなく、「行き止まり」へ導かれた(図4)。個体は行き止まりで前進が妨げられ、しばらくの間もがくように前後に動いたが、やがて後退し、T字路まで達すると、体の後部を通路に入れ、前進して再びT字路にて左右の通路選択をした。そして、もう一方のターンテーブルへ移され、同じく左右どちらかの通路を選択した後、再び行き止まり部分へ導かれた(以上図4)。このように、この実験では、個体は「2回T字路に遭遇した後1回行き止まりに遭遇する」という条件を繰り返し与えられ、交替性転向を発現しても行き止まりへ達し移動を継続できない、という突発的な環境の変化を与えられた。

実験の結果、可変群の5個体すべてが、行き止まりを数10回経験した後、接続通路の壁を登り、装置の外へ達した。この「壁登り行動」は、新たな適応行動と考えられる。外敵から逃れようと移動する場合、行き止まりに何度も遭遇してまごつく、やがて捕えられてしまうだろう。一方、壁登りという移動は前進を継続させるので、捕獲の危険を回避させるだろう。

適応群、変異群において壁登りを発現したのは、それぞれ0及び1個体であった。壁登り行動の出現率は、可変群と、適応及び変異合一群の間で有意な差があった。このことは、可変群のように、変異行動の出現率を自律的に調整する個体ほど、高い確率で新たな適応行動を生成させることを示している。

オカダンゴムシは、自然界で真っすぐに立った平坦な壁を登ることがある。ただしそれは、雨上がりの後など、彼らの生息する地面付近の湿度が非常に高いとき、湿度の低い高所へ移動し、体内の過剰な水分を蒸散させるために発現される。

本実験では、実験室の湿度は30から40%と低い状態が保たれた。にもかかわらず、可変群は、壁登り行動を発現さ



図5 複雑条件の水槽 乳白色の寒天基質上にT字型透明プラスチックチューブが等間隔で5個配置された。図は海水を注ぐ前の状態。平坦条件ではチューブがない。

せた。このことは、本実験での壁登り行動は、本来の「高所への移動」が「壁面を利用した移動(あるいは逃避)」へと転用された可能性を示唆する。その場合、この現象は、前適応(preadaptation¹⁾)の実例として解釈できるだろう。

2. オオグソクムシにおける新たな適応行動の可能性

2-1. 本能行動としての巣穴形成

オオグソクムシ(*Bathynomus doederleini*)は、オカダンゴムシと同じ等脚目に属するスナホリムシ科の動物である。ただし、その生息域は海洋の中深層で、水深150から550mの範囲で最もよく捕獲される¹⁶⁾。成体の体長は約10cmで、日本の等脚目の中で最も大きい。歩行用の胸肢と遊泳用の腹肢を有するため移動能力は高く、動物死体を群がって摂食し、短時間で骨格だけにしてしまう¹⁵⁾。

オオグソクムシは、深海底から採取された砂泥、あるいは人工のゼラチン基質が敷き詰められた実験水槽中に放置されると巣穴を掘る^{8,17)}。巣穴形成は、外敵から身を隠すための適応的な本能行動と考えられる。上記の条件の場合、巣穴の長さや内径はそれぞれ体長と体幅のほぼ等倍であり、一時的な避難用と考えられている¹⁷⁾。一方、化石の巣穴の長さは体長の約6倍で、その中央付近には膨大部がある¹¹⁾。長い巣穴の形成にはコストがかかることを考えると、それは一時的な避難ではなく、長期的な滞在に使われると考えられる。このように、穴の構造は、実験室と自然条件(化石の環境)間で異なるが、その原因は明らかになっていない。

これに対し筆者らは、その要因を「基質の表面構造の違い」であると推測した。この動物の生息する海底にはクジラの骨格などが点在することから⁴⁾、その表面構造は所々で複雑であると推測される。我々は、オオグソクムシは、巣穴の入り口が捕食者に見つかりにくい複雑な場所に滞在用の長い穴を、また、採餌などで平坦な場所を移動中に、捕食者に察知されないよう、しばしば避難用の短い穴をそれぞれ掘るのではないかと仮説を立て、これを実験室で検証した¹⁰⁾。その際、巣穴ではなく「窪み」しか掘らないという変異行動を発現する個体群において、新たな適応行動の可能性が見られたので、これを報告する。

2-2. 巣穴の可塑性

実験では、2つの円筒水槽を用意した。いずれの水槽の基質も寒天（直径60cm、深さ30cm）で、水位約10cmになるように海水を満たした。ただし、一方の基質の表面には個体が通過できる程度の直径を有する透明プラスチックチューブ（T字型）を5個配置し（図5）、もう一方には何も置かなかった。前者の水槽を「複雑条件」、後者を「平坦条件」と呼んだ。

6ヶ月間飼育した20匹の個体を10匹ずつ上記の各条件群に分け、各個体を水槽内で6時間放置し、行動をビデオで記録した。ただし、実験室は暗室とし、光源には赤外線投影器、撮影には赤外線感知 CCD カメラ（HOGA 社製）を用いた。

実験の結果、複雑条件では、6個体が各1個、1個体が2個、平坦条件では5個体が各1個、1個体が2個の巣穴を掘り、各条件でそれぞれ計8個、及び、7個の巣穴を確認した（図6）。いずれの巣穴も、体長より長かった。その他の各3、及び4個体は、頭部が入る程度の「窪み」を数個掘るにとどまった。なお、どの個体も頭を先頭にして巣穴を掘り進めた。

条件間での巣穴の長さを比較するために、それぞれの巣穴の長さを掘った個体の体長で割り、その比を求めた。すると、複雑、平坦条件での比の平均値は、それぞれ 2.5 ± 0.1 、及び 1.8 ± 0.3 となり、前者の巣穴の方が後者に比べ有意に長かった。また、複雑条件での半数の巣穴の途中には、転回の繰り返しによって膨大部が生じていた（図7）。膨大部のある巣穴は、ない巣穴に比べ有意に長かった。

巣穴内部で転回した個体は、頭を先頭にして入口へ向かい、第2触角の先端が外部へ出る程度の位置で数十分留まった（図8）。この行動は、外敵から身を隠しつつ餌の到来を待つ「sit and wait」という採餌戦略として、小型深海生等脚目 *Natatolana borealis* においても観察されてきた¹⁸⁾。基質表面の複雑な構造は、巣穴の入口だけでなく、sit and wait 中のオオグソクムシの触角が捕食者に察知されることも防ぐであろう。

以上のように、我々は、オオグソクムシが海底の表面構造の違いを察知し、巣穴の構造を変えることを実験的に示すことができた。巣穴のような体外構造を含め、行動や体の構造といった表現型を環境の変動に応じて迅速に変化させる特性は「表現型可塑性 (phenotypic plasticity)」として知られている。例えば、バルチックシラトリ (*Macoma balthica*) という



図6 巣穴の例 個体は頭を先頭にて穴を掘る。

貝では、捕食者のいる条件では巣穴を深く、また、いない条件では浅くするという巣穴の可塑性が報告されている³⁾。我々の実験では、オオグソクムシは、外敵のいない条件でも巣穴の構造を変化させることが明らかになった。

2-3. 新たな適応行動の可能性

ところで、複雑な基質表面は、巣穴や触角だけでなく、個体自身をも外敵に察知されにくくするであろう。基質があまりにも固い、あるいは脆い環境に遭遇し、巣穴を形成できない場合、個体は基質表面の構造、例えばクジラの骨格の内部で生活するといった新たな適応行動を迅速に生成するのが得策だろう。このような行動は、前節のダンゴムシの結果から、変異行動を高頻度で生成する個体によって生成される可能性が高い。

本実験の複雑条件において、巣穴ではなく「窪み」しか作らなかった3匹の個体は変異群と考えられる。窪みは彼らの身を完全には隠さないで、外敵に容易に察知されることから、非適応的な構造物である。よって、本能行動としての巣穴形成を途中で止め、窪みしか作らない行動は、変異行動である。

興味深いことに、この変異群の、チューブ1個あたりの平均滞在時間は 157 ± 27 秒、巣穴を掘った他の個体群のそれは 78 ± 19 秒であり、変異群のほうが、有意に長くチューブ内

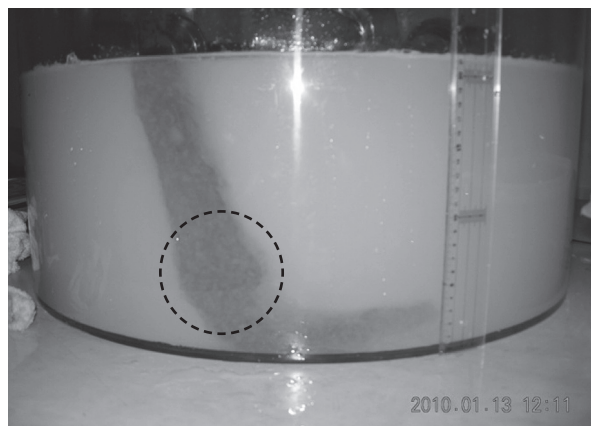


図7 複雑条件での巣穴の例 実験後、観察のため、緑色に着色された柔らかい寒天が巣穴に注入された。図の巣穴の長さは体長の約3倍。底部で屈曲している。点線で囲まれた部分が膨大部。

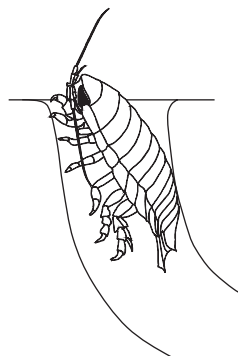


図8 Sit and waitの様子 巣穴から触角だけを水中に出し、しばしばゆるやかに揺らした。

に滞在したことがわかった。また、チューブ内で転回し、入口で sit and wait を示したり、尾部からチューブへ進入したりする行動も、変異群ではしばしば観察された。変異群は、チューブ、すなわち基質表面自体を巣穴として使用するという新たな適応行動を生成した可能性がある。このような行動は、今後、巣穴形成に不適切な基質を用いるといった実験によって、より明瞭に現れることが期待される。

3. 結語

本稿では、オカダンゴムシやオオグソクムシが変異行動を生成する能力を備え、それによって、環境が突発的に変動する際、新たな適応行動を生成できることを、行動実験で示唆した。一方、変異行動がどのようなメカニズムで生成するのかという問題は、今後の課題である。

動物心理学者の Papini は、2010 年、ネオダーウィニズムの推進者の一人だった Dobzhansky の言葉 “Nothing in biology makes sense except in the light of evolution²⁾” を借り “Nothing makes sense in neuroscience, except in the light of behavior” と述べた¹⁴⁾。変異行動の生成メカニズムの解明は、動物行動学と神経行動学、生理学が新たに結束し、取り組むに値する課題になるだろうか。

謝 辞

本稿で紹介された実験の一部は、平成19年度科学振興調整費、平成20年度科学研究費補助金20500236、平成23年度科学研究費助成事業23650134の助成を受けて実施された。篠塚（西尾）知恵氏からいただいた研究全体に対するコメントは、本稿をまとめるにあたり大いに手助けとなった。

参考文献

- 1) Bock, W. J.: *Evol.*, 13, 194-211 (1959)
- 2) Dobzhansky, Th.: *Amer. Biol. Teach.*, 35, 125-129 (1973)
- 3) Edelaar, P. I. M.: *Geol. Soc. Lond. Spec. Pub.*, 177, 451-458 (2000)
- 4) Gage, D. G. & Tyler, P. A.: *Deep-sea Biology*, Cambridge Univ. Pr. (1991)
- 5) Hughes, R.N.: *Anim. Learn. Behav.*, 13, 253-260 (1985)
- 6) Hughes, R. N.: *Behav. Process.*, 14, 89-103 (1987)
- 7) Hughes, R. N.: *Spontaneous Alternation Behavior*, Springer, (1989)
- 8) Iwasaki, M., Ohata, A., Okada, Y., Sekiguchi, H. & Niida,

- A.: *J. Exp. Biol.*, 204, 3411-3423 (2001)
- 9) Kupfermann, I.: *Anim. Behav.*, 14, 68-72 (1966)
- 10) Matsui, T., Moriyama, T., & Kato, R.: *Zool. Sci.* (accepted)
- 11) Matsuoka, K., Koide, K.: *Bull. Mizunami Fossil. Mus.*, 7, 51-58 (1980)
- 12) Moriyama, T.: *Intl. J. Comp. Psychol.*, 12, 153-170 (1999)
- 13) 小野知洋, 高木百合子: *日本応用動物行動学会誌*, 50, 325-330 (2006)
- 14) Papini, M.: *Abst. 15th Intl. Soc. Comp. Psychol.*, pp21 (2010)
- 15) Sekiguchi, H., Yamaguchi, Y. & Kobayashi, H.: *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 8, 11-17 (1981)
- 16) Sekiguchi, H., Yamaguchi, Y., & Kobayashi, H.: *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 48, 499-504 (1982)
- 17) Sekiguchi, H.: *Proc. Jap. Soc. Sys. Zool.*, 31, 26-29 (1985)
- 18) Taylor, A. C. & Moore, P. G.: *Mar. Biol.*, 123, 805-814 (1995)
- 19) 寺田美奈子, 大島康行: *早稲田大学教育学部学術研究一生物・地学篇*, 19, 17-34, 1970
- 20) 渡辺宗孝, 岩田清二: *動物心理学年報*, 6, 75-81 (1956)

Abstract

From the perspective of variant behaviors

Tohru MORIYAMA, Young Researchers Empowerment Center, Shinshu University, 3-15-1 Tokida, Ueda, Nagano 386-8567, Japan

While instinctive behavior is adaptive for animals in terms of survival and reproductive success, we sometimes find non-adaptive variant behaviors in observing instinctive behaviors. However, the questions “How are variant behaviors generated?” and “What is the functional meaning of the mechanism of variant behaviors?” have not been focused in ethology. Especially in neuroethology and physiology, variant behaviors seem to have been excluded for investigation of the neural mechanism of instinctive behaviors. In the present paper, by the behavioral experiments of pill bug and giant isopod, we illustrate that animals have capacity to generate variant behaviors and can create novel adaptive behaviors by the capacity when their surroundings change for a short time.

Keywords: adaptation, giant isopod, instinctive behavior, pill bug, variant behavior