

ダンゴムシの意思決定

Decision-making in pill bugs

森山 徹*¹
Tohru Moriyama

*¹ 信州大学
Shinshu University

右田 正夫*²
Masao Migita

*² 滋賀大学
Shiga University

Pill bugs (*Armadillidium vulgare*, Isopoda, Crustacean) were examined in 110 successive T-mazes. When obstacles are present, they tend to move by means of turn alternation which is generally considered adaptive behavior. However, they sometimes move by means of turn repetition. In this study, we investigated whether the direction change which corrects turn repetition to turn alternation results from their decision-making basing on their mental process or from error basing on stochastic process.

1. はじめに

直線路を前進するダンゴムシ個体は、T字路に遭遇すると、左右どちらかに転向し、前進を続ける。その後、再度T字路に遭遇すると、最初のT字路での転向方向とは逆の方向に高確率で転向する。このように、動物のある地点での転向方向が、直前の転向方向の逆になる現象は、微生物から昆虫に至るまで、無脊椎動物において広く観察され、交替性転向反応 (turn alternation) と呼ばれている (Dingle, 1964; Hughes, 1967; Lepley & Rice, 1952; Rice & Lawless, 1956)。

ダンゴムシの属する等脚目 (Isopoda) の動物では、この反応に関する行動学的研究が数多く実施されてきた (Hughes, 1967, 1985, 1987, 2008; 岩田・渡辺, 1957; 川合, 2011; Kupfermann, 1966; Moriyama, 1999; 森山, 2011; 小野・高木, 2006; 渡辺・岩田, 1956)。

反応の機構としては、転向の際に生じる左右の脚への負荷を均衡化しようとする BALM (bilaterally asymmetrical leg movements) 仮説が、現在最も広く受け入れられている (Hughes, 1985, 1989)。例えば、個体がある T 字路で右に曲がると、アウトコーナー側の左脚の運動量が増加し、負荷が増す。すると、左右の脚の負荷を均衡させるため、右脚の運動量が増加し、左脚の運動量が減少する。この時、個体が分岐路に遭遇すると、転向方向は、自ずと最初の分岐点でのそれとは逆の左になる。このように、等脚目の交替性転向反応は、脚の運動量差を入力とする機械的な反応であり、ラットなどの脊椎動物が、前回の転向方向の手がかり (例えば通路の新奇性) を、知覚、注意、記憶、動機づけといった心的機能を用いて参照し、その逆の方向へ転向する「自発的交替行動: spontaneous alternation behavior, SAB (Dember & Richman, 1989; Hughes, 2004; Richman, Dember, & Kim, 1987)」ではないと考えられてきた (Hughes, 1989)。

しかし、ダンゴムシの交替性転向反応は、BALM 以外にも走触性 (Hughes, 1989) や記憶 (Kupfermann, 1966) など、複数の機構が並列的に作用して実現されている可能性が高く (右田・森山, 2005)、これらを統合して転向方向を選択する意思決定機構の存在が予想される。

著者らは、ダンゴムシ個体にT字路を連続して遭遇させた実

験 (Moriyama, 1999) でしばしば観察された、転向方向の変更 (図 1) は、ダンゴムシの意思決定が顕著に反映された現象なのではないかと考えている。転向方向の変更は、個体がT字路において転向した後、次のT字路へ達するまでに停止し、後進で直前のT字路へ引き返し、前回の転向とは逆の方向へ転向することで達成される (図 1)。後進を含むこの一連の行動は BLAM では説明できないため、転向方向の変更は別の機構の働きによって現れると考えられる。

この転向方向の変更は、連続するT字路において、個体が同方向へ転向する反復性転向反応 (turn repetition) (例えば、右転向した後のT字路で、交替性転向反応としての左転向ではなく、右転向する反応) を、交替性転向反応へ修正することができる (上記の例では、2回目の右転向の左転向への変更)。

従って、転向方向の変更が、反復性転向反応から交替性転向反応への修正として生じる頻度が高いならば、ダンゴムシは「事前の転向方向と現在の転向方向を比較し、両者が同じ場合、現在の転向方向を変更する」という、記憶を手がかりとする意思決定機構を備えることが期待される。また、この意思決定は、交替性転向反応の強い動機づけに支えられることで実行されると考えられる。そのような強い動機づけは、その後のT字路での転向方向の選択にも影響を与えると推測される。

本研究では、T字路の連続選択実験を実施し、反復性転向反応の修正が高頻度で生じるか、また、修正後のT字路における交替性転向反応の発現率が向上するかを調べ、ダンゴムシにおける意思決定能の可能性を探った。

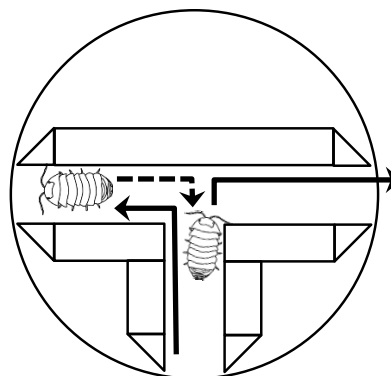


図 1 転向方向の変更
実線：前進，点線：後進

2. 実験

2.1 被験体

オカダンゴムシ(*Armadillidium vulgare*: 甲殻亜門等脚目オカダンゴムシ科)は本州で広く分布し、落ち葉や庭石の下、湿った土の中などで生息する。体長は約 10mm で、色は灰色がかった黒色だがメスは白色の斑点を備えるものが多い。頭部には 2 対の触角(第 1, 第 2 触角)があり、個体は第 2 触角を盛んに動かし、周囲の環境を探る。1 対の複眼も頭部にあり、光を感知する。歩脚は胸節に 7 対、計 14 本ある。中枢神経系は、他の節足動物と同様に、食道、下神経節、胸部神経節といった複数の神経節とそれらを接続する縦連合から成るはじご状神経系を形成している。繁殖期は春と秋の年 2 回である。土中で越冬可能なため、数年に渡って生存できる。機械刺激に対し、体をアルマジロのように球形化させられる。

被験体のオカダンゴムシ 500 個体を自宅の庭(長野県上田市)で採集し、実験室内の飼育容器内で約 3 か月間飼育した。室温は 27°C に保たれた。容器内に敷かれたキムタオルは、霧吹きで水を与えられ、適度な湿気が保たれた。エサとしてニンジン片を 1 週間おきに与えた。投入後 3 日後にニンジン片を除去し、同時にキムタオルも交換した。死亡個体は見つけられ次第取り除かれた。

実験 7 日前に、目視で触角や足の欠けが見られない体長 10 から 11 mm の 51 個体が容器から選ばれ、湿ったキムタオル、ニンジン片の入れられたフタ付シャーレ内で個別に飼育された。実験中の排泄を防ぐため、後半 3 日間エサを与えなかった。

2.2 装置

T 字路の連続選択実験のための連続 T 字迷路は、ターンテーブル式迷路装置(図 2)によって実現された。装置は、T 字通路を上面に備える直径 5cm のターンテーブル 2 台と、接続通路から構成された。両ターンテーブルを、接続通路を挟んで配置し、被験体が両 T 字通路を行き来できるようにした。各通路の幅を 0.8cm、接続通路の長さを 1cm、T 字路間距離を 6cm とした。装置は木製だが、個体が内壁を登るのを防ぐため、通路内壁には透明テフロンシートを貼った。また、個体が適度な摩擦を得て円滑に歩行できるよう、床面に白色のインクジェットプリンタ用紙を貼った。装置を覆うカバーは白色画用紙製で、上面を透明プラスチック板とした(図 2)。



図 2 ターンテーブル式迷路装置

2.3 方法

シャーレ内の実験個体の脚の下に短冊状の画用紙を差し入れて個体を画用紙の上に乗せ、実験者から見て左側の T 字通路の幹部へ投入し、カバーを設置した。個体が T 字路に突き当たり、左右どちらかへ転向し、枝部を歩行し始めたときに、ターンテーブルを回転させ、個体を接続通路経由でもう一方の T 字通路幹部へ導いた。このように、ターンテーブルを回して個体を 2 つの T 字通路へ繰り返し導くことによって、個体に T 字路を連続的に 130 回選択させた。以下では、1 回の選択を 1 試行と呼ぶ。

各実験開始前に、壁面のシート表面をキムワイプで拭いた。また、床面の用紙を貼り換えた。実験の様子は、装置上方に設置されたデジタルビデオカメラ(Panasonic HDC HS-9)で記録された。実験者は、デジタルビデオカメラの撮影像をモニターテレビで見ながら装置を操作した。

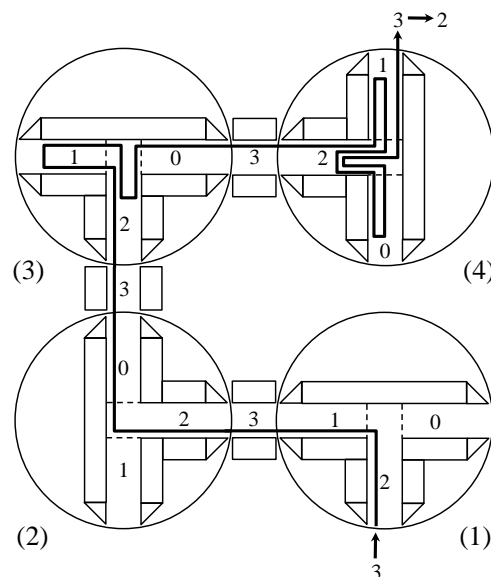
室温を 27°C、湿度を 40%、装置カバー上面の照度を 35Lx に設定した。各個体は一度だけ使用された。実験終了後、すべての個体は生息地に返された。

3. 結果

実験開始時に脱皮が判明した場合、また、実験途中で個体が 1 分間停止した場合、実験を中止した。その結果、130 回の試行をこなしたのは 36 個体となった。各実験時間は約 20 分であった。各個体の最初の 20 試行を省き、110 試行を解析に用いた。統計的解析には解析ソフトウェア、エクセル統計 2010(社会情報サービス社製)を用いた。

3.1 転向の種類と交替性転向反応の出現率

観察された転向は、変更なしの左及び右転向(L 及び R)、1 回の変更を伴う左及び右転向(RL 及び LR)、2 回の変更を伴う



(1) L: 2-1-3-2 (2) R: 2-0-3-2
(3) LR: 2-1-0-3-2 (4) LRL: 2-1-0-1-3-2

$RL = \{RL, LRL\}$, $LR = \{LR, RLR\}$
 $L = \{L, RL\}$, $R = \{R, LR\}$

図 3 転向の種類 (1)から(4)はその例

左及び右転向(LRL及びRLR)の6種類であった(図3)。変更を伴う左及び右転向をまとめる場合、RL, LR, また、変更の有無にかかわらず、結果として生じた左及び右転向をまとめる場合L, Rとそれぞれ表記した(同図)。

連続する2試行から、交替性転向反応をL-R, R-L, また、反復性転向反応をL-L, R-Rと表記した(表1)。転向方向の変更を伴わない交替性転向反応をL-R及びR-L, また、反復性転向反応をL-L及びR-Rと表記した(同表)。転向方向の変更を伴う交替性転向反応及び反復性転向反応(それぞれ6種類)の表記は、同表の通りとした。

交替性転向反応(L-R, R-L)の出現率は、82.6%で、50%を有意に上回り($\chi^2 = 1670.13, df = 1, P << 0.001$)、また、固定型の連続T字迷路装置を用いた先行研究(小野・高木, 2006)で得られた78.0%との間に有意な差はなかった。この結果は、可動式の迷路でも、固定式の迷路と同様に、交替性転向反応が高確率で生じることを示している。

上記の交替性転向反応のうち、転向方向の変更を伴わないものは68.4%、変更を伴うものは14.2%で、後者の発現率は、比較的低いことがわかった。

3.2 反復性転向反応の修正率

左転向から右転向への変更(LR)が、左反復性転向反応(L-L)を交替性転向反応(L-LR)へ修正する機能を有するかどうかを調べるため、L-L直後のLRの発現率と、R-L(すなわち、交替性転向反応)直後のLRの発現率(すなわち、交替性転向反応R-Lを反復性転向反応R-LRにしてしまう確率)を比較した(表2)。すると、L-L直後のLRの発現率(31.6%)が、R-L直後のLRの発現率(3.8%)より有意に高かった($\chi^2 = 275.3, df = 1, P << 0.001$)。

同様に、右転向から左転向への変更(RL)が、右反復性転向反応(R-R)を交替性転向反応(R-RL)へ修正する機能を有するかどうかを調べるため、R-R直後のRLの発現率と、L-R(すなわち、交替性転向反応)直後のRLの発現率(すなわち、交替性転向反応L-Rを反復性転向反応L-RLにしてしまう確率)を比較した(表2)。すると、R-R直後のRLの発現率(23.8%)が、L-R直後のRLの発現率(2.6%)より有意に高かった($\chi^2 = 263.1, df = 1, P << 0.001$)。

これらの結果は、転向方向の変更が、交替性転向反応ではなく、反復性転向反応の直後に生じ易く、反復性転向反応を交

替性転向反応へ積極的に修正する機能を有することを示している。

3.3 修正後の交替性転向反応の発現率

左反復性転向反応(L-L)を交替性転向反応(L-LR)へ修正したLRが、続くT字路での交替性転向反応の発現率を高める傾向があるかどうかを調べるため、L-LR直後、及び、R-LR直後のLの発現率を比較した(表3)。すると、L-LR直後のLの発現率(94.1%)の方が、R-LR直後の発現率(75%)より有意に高かった($\chi^2 = 12.5, df = 1, P < 0.0005$)。

同様に、右反復性転向反応(R-R)を交替性転向反応(R-RL)へ修正したRLが、続くT字路での交替性転向反応の発現率を高める傾向があるかどうかを調べるため、R-RL直後、及び、L-RL直後のRの発現率を比較したが、両者に有意な差はなかった(それぞれ95%, 92.9%, 表3)。

一方、LR, RLの結果を合わせ、反復性転向反応を交替性転向反応へ修正した転向方向の変更が、続くT字路での交替性転向反応の発現率を高める傾向があるかどうかを調べると、交替性転向反応への変更直後の交替性転向反応の発現率(94.6%)の方が、反復性転向反応への変更直後の交替性転向反応の発現率(82.1%)がより有意に高かった($\chi^2 = 13.9, df = 1, P < 0.0005$)。

これらの結果は、反復性転向反応を交替性転向反応へ修正する転向方向の変更は、続くT字路での転向方向の選択へも影響を与え、交替性転向反応の発現率を高める機能を有することを示している。

4. 考察

連続T字迷路内で生じる転向方向の変更は、反復性転向反応から交替性転向反応への修正として生じる確率が高いことがわかった。この結果は、ダンゴムシが「事前の転向方向と現在の転向方向を比較し、両者が同じ場合、現在の転向方向を変更する」という、記憶を手がかりとする意思決定機構を備えることを示唆する。

また、反復性転向反応の修正が、後続の交替性転向反応の発現率を向上させた結果は、ダンゴムシにおける意思決定が、交替性転向反応の強い動機づけに支えられており、この強い動機づけが、後続の交替性転向反応の発現にも影響を与えることを示唆する。

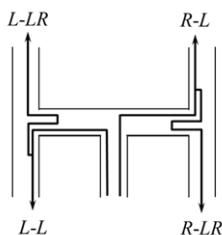
表1 各種交替性転向反応、反復性転向反応の発現率

	Turn alternation: L-R, R-L				Turn repetition: L-L, R-R			
	Without direction change (Turn alternation)		With direction change		Without direction change (Turn repetition)		With direction change	
	L-R	R-L	L-LR, RL-R, RL-LR	R-RL, LR-L, LR-RL	L-L	R-R	L-RL, RL-L, RL-RL	R-LR, LR-R, LR-LR
%	34.3	34.1	7.0	7.2	4.4	9.6	1.3	2.1
Frequency	1346	1339	275	282	174	375	50	83
Total								
%			82.6				17.4	
Frequency			3242				682	
Total (Multiple T-maze: Ono & Takagi, 2006)								
%			78.0				22.0	
Frequency			96				27	

表2 反復性転向反応修正の確率とその様子 (L-LRの例)

Probability of correction (%)	
from repetition to alternation	from alternation to repetition
$(L-LR) / (L-LR + L-L)$ 31.6 ^a	$(R-LR) / (R-LR + R-L)$ 3.8 ^b
$(R-RL) / (R-RL + R-R)$ 23.8 ^c	$(L-RL) / (L-RL + L-R)$ 2.6 ^d
26.5 ^e	Total 3.2 ^f

$P < 0.001$ between a and b ($\chi^2 = 275.3, df = 1$)
 $P < 0.001$ between c and d ($\chi^2 = 263.1, df = 1$)
 $P < 0.001$ between e and f ($\chi^2 = 520.0, df = 1$)



今後、転向の時系列データをより詳細に調べ、転向方向の変更がどのようなタイミングで生じるのか、また、転向の系列全体が生態学的にどのような意味を有するのかを明らかにしながら、ダンゴムシの意思決定のメカニズムにアプローチしていきたい。

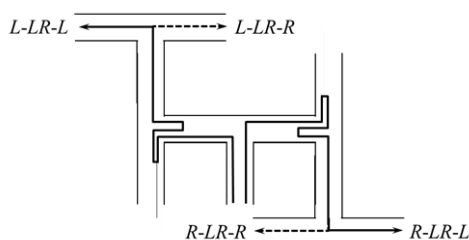
参考文献

Dember, D. W., & Richman, C. L. 1989 Spontaneous Alternation Behavior. Springer, New York.
 Dingle, H. 1964 Correcting behaviour in mealworms (Tenebrio) and the rejection of a previous hypothesis. Animal Behaviour, 12, 137-139.
 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. 1987 Mechanisms for turn alternation in four invertebrate species. Behavioural Processes, 14, 89-103.
 Hughes, R. N. 1989 Phylogenetic comparisons. In W. N. Dember, & C. L. Richman (Eds), Spontaneous alternation behavior. New York: Springer. Pp.39-57.
 Hughes, R. N. 2004 The value of spontaneous alternation behavior (SAB) as a test of retention in pharmacological investigations of memory. Neuroscience and Biobehavioral reviews, 28, 497-505.
 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.
 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 直進性と転向性 動物心理学年報, 7, 53-56.
 川合隆嗣 2011 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 動物心理学研究, 61, 1, 83-93.

表3 反復性転向反応修正後の交替性転向反応の発現率とその様子 (L-LR-Lの例)

Probability of alternation (%)	
after corrected alternation	after corrected repetition
$(L-LR-L) / (L-LR-L + L-LR-R)$ 94.1 ^a	$(R-LR-L) / (R-LR-L + R-LR-R)$ 75 ^b
$(R-RL-R) / (R-RL-R + R-RL-L)$ 95	$(L-RL-R) / (L-RL-R + L-RL-L)$ 92.9
94.6 ^c	Total 82.1 ^d

$P < 0.0005$ between a and b ($\chi^2 = 12.5, df = 1$)
 $P < 0.0005$ between c and d ($\chi^2 = 13.9, df = 1$)



Kupfermann, I. 1966 Turn alternation in the pill bug (*Armadillidium vulgare*). Animal Behaviour, 14, 68-72.
 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.
 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.
 森山徹 2011 ダンゴムシに心はあるのか PHP 研究所.
 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 dorocephala*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 50, 105-108.
 Richman, C. L., Dember, W. N., & Kim, P. 1986 Spontaneous alternation behavior in animals: A review. Current Psychological Research & Reviews, 5, 358-391.
 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.