

鈴木良次，小田原利典，渥美貴文（大阪大学基礎工学部）
曾我部正博（名古屋大学医学部）

はじめに

無尾目両生類のオタマジャクシは魚類ほど明確な Schooling を示さないが，いくつかの種で集団を形成することが知られている。⁽¹⁾⁽²⁾ その際，視覚をはじめさまざまな感覚刺激が集合行動を誘発するものと思われる。

我々が研究対象とするアフリカツメガエルのオタマジャクシ (*Xenopus laevis tadpole*) の集団形成に関する野外データは乏しいが，視覚性の集合，逃避行動について，既にいくつかの報告がなされている。たとえば黒色の塊状物体をオタマジャクシ集団に呈示すると，強い逃避反応が起こり，逃避集団の空間分布は刺激物体の視角的大きさ (Stimulus angular size) に依存するようである。⁽³⁾ これは彼らの天敵である親カエルに対する回避行動 (Avoiding behavior) で種に特有のものではないかと見られている。また仲間との出合わせ実験において，仲間の個体数を変えて呈示すると，オタマジャクシはその数によって，接近，逃避反応を起こす。⁽⁴⁾ (図2) この場合，逃避反応は仲間の個体数が多いほど大きく，刺激群 (仲間) の個体数増加に伴う集団の黒色化が先の回避行動を誘発するのではないかと推測されている。このような仲間の個体数に応じた接近，逃避行動は，オタマジャクシの集団密度の視覚的な認知の問題と関連して興味深いものがある。

以上の背景をもとに，我々は (I) 仲間との出合わせ実験をはじめとして (II) 静止図形刺激を用いた接近，逃

避行動の解析，またこれらの行動における (III) 集団の効果 (IV) 経験 (学習) の効果を明らかにする目的でいくつかの行動実験を行った。

[I] 出合わせ実験による視覚性の接近，逃避行動

方法：アフリカツメガエルのオタマジャクシ (St. 51/52) 一匹を図1のような白色ツヤ消しアクリル水槽に入れ，一端に透明アクリル容器に入れた刺激群 (仲間) を呈示する。上部から TV カメラを通じて，実験区における被験体の行動をタイムラプス VTR に記録する。各条件ごとに被験体を取り替えて10試行行う。

解析：モニター TV の再生画面において，実験区を刺激群からの距離に沿って12区画に等分し，4秒ごと700画面 (約46.7分間) についてオタマジャクシの滞在区画を調べ，空間的な滞在分布を得る。この分布において，刺激側からの累積分布が全体の50%に達した区画の距離を D_p (Preference distance) と定義し，仲間への接近，逃避行動のパラメータとする。 D_p が実験区の長さの半分 (30cm) より小さければ刺激群に接近する行動を取り，逆に，30cm より大きければ逃避行動を示していると解釈する。

結果：図2の Δ は深堀らによるデータ， \circ は今回の追試結果で，ほぼ同じ傾向を得た。

[II] 静止図形を用いた行動解析実験

実験 I に見られる接近，逃避行動のメカニズムの一端を明らかにする目的で静止図形刺激を用いた解析実験を計画した。

II-1 パラメータ D_p による検討

刺激図形として黒色ドットパターンおよび黒色円図形を用いた。ドットパターンは，ひし形配列（ドット数 4）正方形配列（ $n=9$ ）の 2 種を全体のサイズを変えて呈示した。黒色円図形は直径を変えて呈示した。実験方法，解析の手続きは実験 I と同じである。

結果：円形刺激の場合，刺激の大きさの変化に応じて接近，逃避の両方の行動が現れた。（図 3）ドットパターンでは分布サイズの大小によらず接近性の行動が現れたが，ドット数の少ないひし形配列に強い反応を示した。（図 4）

II-2 刺激図形の視角的大きさと接近，逃避反応

実験 II-1 で現れた接近，逃避の 2 つの行動を引き起こす刺激量の認識機構に視角が関与しているとの仮説の下に，図形の視角的大きさと行動の関係を調べてみた。

方法：透明アクリルの小容器に被験体のオタマジャクシを入れ，実験 II-1 と同じ実験区域内で刺激図形から一定の距離に容器を固定し，被験体の行動を VTR に記録する。（図 5）刺激図形には黒色円図形とドットパターンを用い，刺激量を変化させた各条件において被験体を変えて 10 試行，行う。

解析：実験区を 2 区画に等分し，モニター TV の再生画面により 4 秒ごと 350 画面（約 23.4 分間）のオタマジャクシの滞在位置を調べる。刺激図形側

の区画の滞在確率（%）から 50% を引いた値を刺激に対する反応の大きさ R_p (Preference response) として定義する。（接近性反応： $R_p > 0$ ，逃避性反応： $R_p < 0$ ）また実験区画内での視角変化については，刺激図形の中心線にそって 1 次元の変化で近似する。

結果：（A）円図形刺激

円の直径と被験体の位置をそれぞれ変化させて反応を測定し，図 6 の結果を得た。これを図形の視角的大きさを横軸にとって書き変えたものが図 7 である。図 7 では異なる直径の刺激円に対する反応曲線が一致し，接近，逃避行動が円図形の視角的大きさに依存して起こることが明らかになった。またこれらの結果において，視角と刺激からの距離を見積ることにより， D_p をパラメータとした実験 II-1 の結果（図 3）を明快に説明することができる。

（B）ドットパターン刺激

パターンの形状にひし形を採用し，ドットの数と被験体の位置を変化させて反応を測定し，図 8 の結果を得た。これによると，刺激からの平均距離が 15 cm の位置でのみ，ドット数の変化に応じた接近，逃避反応が現れた。ドット数が多くなると ($n=25$) 黒塗りひし形図形に対する反応行動に一致するが，これは先の同サイズの円図形に対する反応行動とも一致する。また別実験でパターン全体のサイズを $1/2$ にした場合は刺激からの平均距離が 7.5 cm の位置にだけ反応が現れることを確認している。これより，各位置での視角を算出すると，ドットパターン刺激に対する行動は，パターンの全体サイズの視角的大きさに依存し，視角がある範囲（約 $30^\circ \sim 60^\circ$ ）において生じることがわかる。これは黒塗り図形とは全く別の行動型であると考えられる。（この場合，ドット間の解像度によって行動型が切り換わるものと思われる）また

これらの結果は、 30° ~ 60° の視角的距離を実験II-1に適用して考察すれば、その結果と矛盾しない。

次に接近、逃避の反応を誘発するパラメータとして、ドットの面積を総和したパターンの面積を仮定し、ドット一個の面積を $1/4$ 、 $1/8$ と変化させ、分布サイズ数、パターンの形状を同じにして反応を測定した。結果はパターンの面積によらず、同じ行動変化を示した。(図9)このことから、これらの行動は、ドットの数、もしくはドットの混み合い度を示す何らかのパラメータによって誘発されているものと思われる。すなわちパターンの密度を認知している可能性が大きい。このパラメータとして、ドット間の平均距離(最も近いドットのエッジ間の平均距離)を仮定して、反応との相関をとってみた。相関係数 $r=0.883$ ($p<0.01$)を得たが、ある距離範囲では接近、逃避の両方の反応が強く重なり、単純に議論できない。

以上の静止図形を用いた実験で明らかになった2つの行動型を、その生態的意味を含めてまとめると表1のようになる。

II-3 視角変化と出合わせ実験

実験I(出合わせ実験)と静止図形を用いた実験との関連性をさぐる意味で、実験II-2と同じ要領で出合わせ実験を行った。結果(図10)は、仲間の数 $N=16,64$ では図7のドット数 $n=17,21$ の行動変化に対応し、刺激群の数が多くなると静的な定常パターンとしての見え方が大きく効いていることが示唆される。 $N=4$ については、パターンは時々刻々非定常的に変化し、個体の運動性も大きく関係するものと思われる。

[III] 逃避行動における集団の効果

黒色円図形($\phi=10$ cm)に対して、集団を被験体とし、その個体数を変えて逃避行動の変化を調べた。結果は個体数の増加に伴い逃避行動が増大した。(図11)これより敵からの逃避における集団の効果という生態的な意味が推測される。

[IV] 隔離飼育個体を用いた経験の効果

隔離飼育個体を用いて、出合わせ実験、円図形刺激による実験を行った。隔離飼育個体の特徴として、行動の活動度が極めて低いことがあげられる。この種の実験データとしてはさらに厳密な検討を要するが、仲間との出合わせ実験では接近、逃避の反応が全く見られない。一方、円形刺激に対しては集団飼育個体とほぼ同じ反応が現れた。このことから、円形刺激に対する反応は生得的なものであるが、運動性の仲間を視覚刺激とする反応には、ある種の経験が必要なものと考えられる。さらに隔離飼育個体の視覚的な環境条件をより厳密にするために白色不透明な容器(A)と、内側に黒色ドットを貼りつけた容器(B)の2種に分けて飼育した。しかし、いずれも行動の活動度が異常に低く、正常なコントロールが得られないまま実験を中止した。ただし個体の成長について、2~4週間測定を行ったところ、常にBの個体の方がAよりも有意($P<0.01$)に成長が速く、視覚体験が成長にPositiveな効果を及ぼすという興味深い結果を得たことをつけ加えておく。

おわりに

本実験により、オタマジャクシの視

角に依存した接近、逃避の2つの行動型が明らかになった。本実験で議論した密度の認知は、密度効果における直接的要因ではなく、集団形成のための集団の持つ吸引（排斥）力としての意味をもつものと思われる。密度認知のパラメータに関しては、対称的なドットパターンを用いて検討したが、他の種々の刺激パターンによる解析が望まれる。しかし非対称なパターンを用いる場合、ドットの分散とか、全体サイズの変化など、様々なパラメータが同時に混入し、議論が難しくなることも考えられる。また刺激図形の「動き」と反応の関係を明らかにする必要もある。

隔離飼育個体については、個体の活動度の低下により十分なデータが得ら

れなかった。試行数、測定時間等を考慮した実験方法の改良が今後の課題である。

文献

- (1) Wassersug, R.J (1981) An analysis of structure for tadpoles. Behav. Ecol. 9:15-22.
- (2) Salthe, S.N (1973) Reproductive biology of the amphibia. pp310-521, New York Academic Press.
- (3) 重国泰祐 (1981) 大阪大学 人間科学部 卒業論文。
- (4) 深堀明彦 (1984) 大阪大学 人間科学部 修士論文。

表1

	行動型 A	行動型 B
	非分割刺激 (黒塗り円, ひし形図形)	分割刺激 (ドットパターン)
反応行動	接近, 逃避	接近, 逃避
行動を誘発する パラメータ	刺激図形の視 角的大きさ θ_0 .(Critical angle) $=14^\circ \sim 16^\circ$ $\theta < \theta_0$... 接近 $\theta > \theta_0$... 逃避	1. パターン全体の 視角的大きさ。 ($30^\circ \sim 60^\circ$ 領域のみ) 2. パターン密度 パターンの面積で はなく、パターン の混み合い度を表 すあるパラメータ
生態的意味	仲間への接近 敵からの逃避	適当な密度集団を 構成する上での集 団の持つ視覚的誘 因, 排斥性

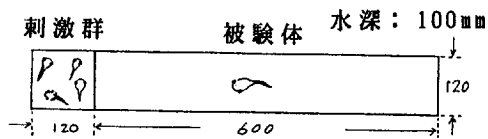


図1 出合わせ実験

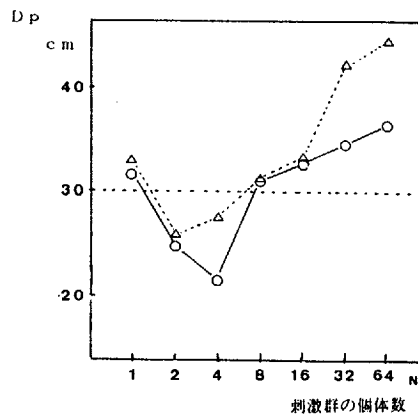


図2 出合わせ実験による集合，逃避行動

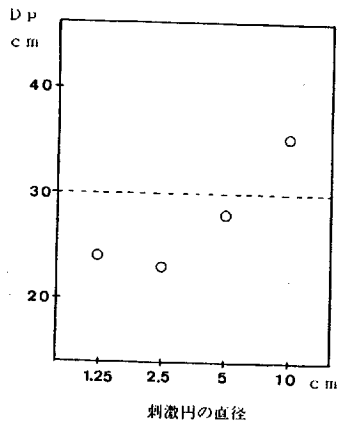


図3 円形刺激に対する行動

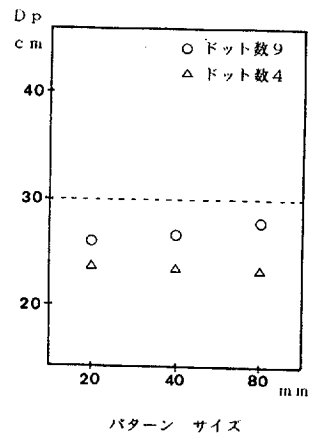


図4 ドットパターン刺激に対する行動

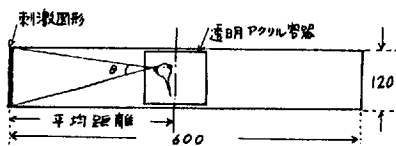


図5 視角による実験

円の直径
 ○ $\phi = 2.5 \text{ cm}$
 △ $\phi = 5.0 \text{ cm}$
 □ $\phi = 10 \text{ cm}$

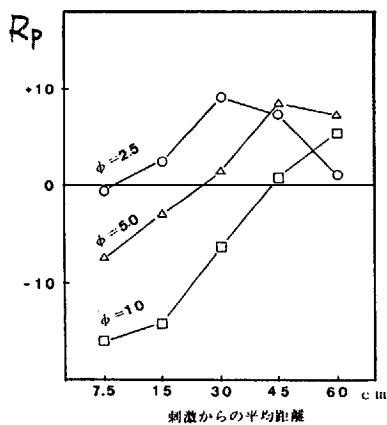


図6 円図形に対する反応

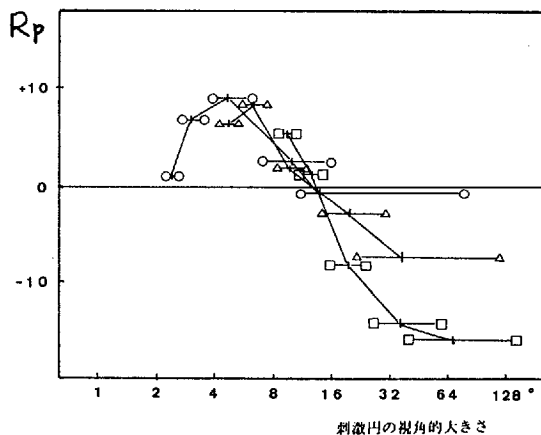


図7 視角と反応の関係

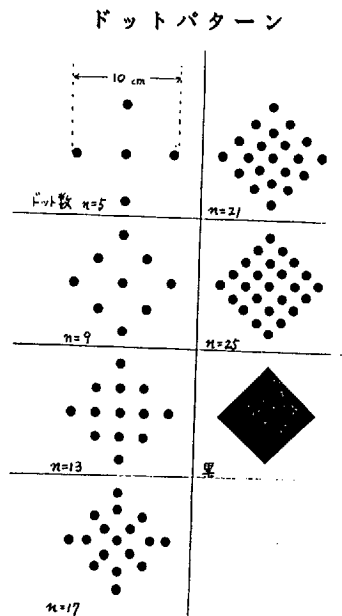
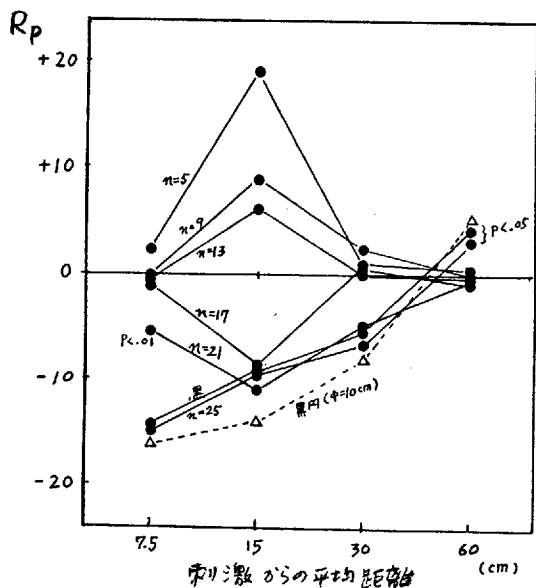


図8 ドットパターンに対する反応

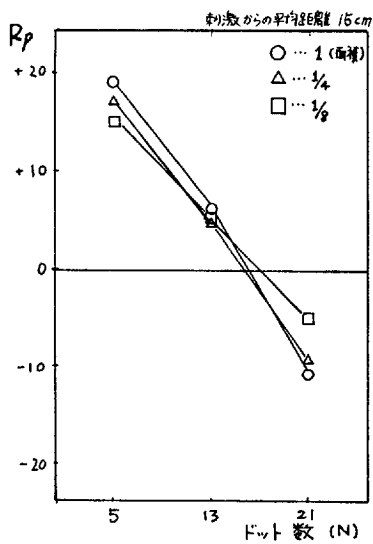


図9 パターンの面積に対する反応

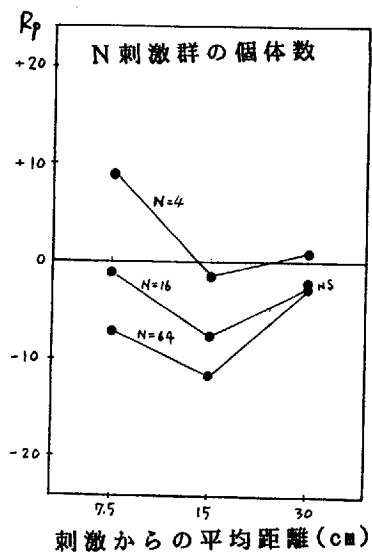


図10 出合わせ実験

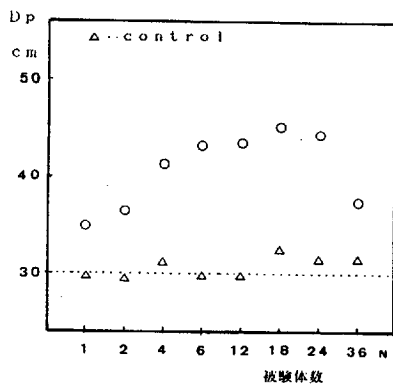
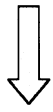
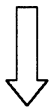


図11 逃避行動における集団の行動
刺激：黒色円図形 $\phi = 10\text{cm}$



検索用テキスト OCR(光学的文字認識)ソフト使用

論文の一部ですが、認識率の関係で誤字が含まれる場合があります



はじめに

無尾目両生類のオタマジャクシは魚類ほど明確な Schooling を示さないが、いくつかの種で集団を形成することが知られている。その際、視覚をはじめさまざまな感覚刺激が集合行動を誘発するものと思われる。

我々が研究対象とするアフリカツメガエルのオタマジャクシ (*Xenopus laevis* tadpole) の集団形成に関する野外データは乏しいが、視覚性の集合、逃避行動について、既にいくつかの報告がなされている。たとえば黒色の塊状物体をオタマジャクシ集団に呈示すると、強い逃避反応が起こり、逃避集団の空間分布は刺激物体の視角的大きさ (Stimulus angular size) に依存するようである。これは彼らの天敵である親カエルに対する回避行動 (Avoiding behavior) で種に特有のものではないかと見られている。また仲間との出合わせ実験において、仲間の個体数を変えて呈示すると、オタマジャクシはその数によって、接近、逃避反応を起こす。(図 2) この場合、逃避反応は仲間の個体数が多いほど大きく、刺激群(仲間)の個体数増加に伴う集団の黒色化が先の回避行動を誘発するのではないかと推測されている。このような仲間の個体数に応じた接近、逃避行動は、オタマジャクシの集団密度の視覚的な認知の問題と関連して興味深いものがある。

以上の背景をもとに、我々は(1)仲間との出合わせ実験をはじめとして()静止図形刺激を用いた接近、逃避行動の解析、またこれらの行動における()集団の効果()経験(学習)の効果을明らかにする目的でいくつかの行動実験を行った。