The Zoological Society of Japan

動物学雑誌 ZOOLOGICAL MAGAZINE 79: 175—180 (1970)

フイリタマヤスデの活動の行動様式による分析

篠原圭三郎

東京都・東京都立小岩高校

昭和45年3月23日 受領

ABSTRACT

Behavioral Patterns of the Japanese Pill Milliped, *Hyleoglomeris stuxbergi*. Keizaburo SHINOHARA (Koiwa Kōtō-Gakko, Tokyo) *Zool. Mag. 79: 175—180 (1970)*

The Japanese pill milliped, *Hyleoglomeris stuxbergi*, showed photo-orthokinetic, thermo-orthokinetic and photo-klinokinetic responses under various light and temperature conditions. Although this species is nocturnal (Fig. 5-9), over-all activity was stimulated by light (10-2000 *lux*) (Fig. 1-3) and higher temperature (5-41°C) (Fig. 4). But this contradiction is easily explained when the 15 patterns of responses of this species were classified in two categories of positive (favorable) and negative (fugitive) ones (Table 1). The enhancement of activity under a brighter condition was largely due to a decrease of positive response as virtual inactivity. Negative responses as vigilance and defensive responses also increased under the light (Table 2 and Fig. 8). This milliped is nocturnal because it shows negative response in the daytime and positive response in the night.
(Received March 23, 1970)

I. 研究の目的と材料

Proterandria (前雄類) のヤスデの行動については，すでに Shelford (1913) は *Fontaria corruguta* が乾燥によって刺激され，高い湿度の空気中では活動が鈍くなることを指摘し，Moore (1922) は *Iulus* および *Paraiulus* が走触性を示すこと，Klein (1934) は *Iulus* が負の走光性を示すことを報じた。また Cloudsley-Thompson (1951) は *Blaniulus guttulatus*, *Oxidus gracilis* の kinesis (感差反応) や日周活動を研究した (以上は菊地健三 1948, Perttunen 1953 による)。さらに Perttunen (1953) は *Oxidus gracilis*, *Iulus terrestris*, *Schizophylum sabulosum* を用いて湿度条件による反応をしらべ，これらのヤスデには hygro-orthokinesis, hygro-klinokinesis, hygro-klinotaxis があること，湿度反応は種によって最初異なってあらわれ，雌雄の別による差は認められないが *Schizophylum sabulosum* では季節により反応に差を生じ，それが野外における生態のもつ意味と合致することなどを確かめている。

これらの研究によって，ヤスデは他の多くの地中，地表性無脊椎動物と同じく，夜行性を示すことが明らかにされた。このことは筆者自身のフィールドにおける経験とも一致する。しかしヤスデの活動率が乾燥や光の増加によって高められるのに，ヤスデが夜行性を示すことは一見矛盾しているようにおもわれる。筆者は多くのヤスデの飼育および野外における観察を通じて，ヤスデの行動には質的に意味の異なる2つのタイプがあるのではないかと考え，以下に述べるように，行動の諸様式を区別し，それらを環境に対する positive および negative response という新しい概念を用いて分析してみた。

実験に用いた種類は Opisthandria (後雄類) のタマヤスデ属の邦産種 *Hyleoglomeris stuxbergi* ATTEMS フイリタマヤスデで埼玉県東松山市郊外の棲息地から採集した同一 population のもの約400頭を使用した。研究期間は1956年4月～7月で，秋冬期については調べていない。同じ時期に前雄類の1種の *Nedyopus tambanus* ATTEMS タンバアカヤスデでも同様な研究を行い，ほぼ似た結果を示したが，データが不充分なので今回の報告に

NII-Electronic Library Service

The Zoological Society of Japan

は省いた。なおタマヤスデ類は本邦において個体数が少なく，筆者自身ではこの研究以後約14年間に各地から10頭あまりしか採集していない。外見が陸棲等脚類のダンゴムシ *Armadillidium vulgare* に酷似しているが成体でも体がひとまわり以上小さく（フイリタマヤスデの体長は 6～7 *mm*），黒光りすることにより区別できる。

II. ヤスデの行動様式

II-1. 行動様式の分類　ヤスデのいろいろな行動については若干のものについて知られているが，筆者は次にあげる15の行動様式を区別している。

1. 潜伏 Concealment：地中，落葉下あるいは樹皮下にもぐる行動や潜入した状態。
2. 警戒静止 Vigilance：歩行の姿勢のまま停止し，頭部を腹側へまげて静止する。触角は動かさない。ふつう他個体あるいは他の小動物と出逢った時や軽い振動などの刺激によって行う。
3. 防禦姿勢 Defensive posture：頭部を全く腹側へ巻きこんで球状（タマヤスデ類），円座状（多くの前雄類），“の”の字状（ヒラタヤスデ類）に横倒しに捲曲する。
4. うねり逃避 Twisting escape：敵におそわれたり，水浸しになったときなどにしばしば見られ，はげしい全身の屈伸運動により活発に動いて逃避する。ヒメヤスデ類にもっとも発達し，ヤケヤスデ類にもあるがタマヤスデ類には全くみられない。
5. 休息静止（仮停止）Virtual inactivity：警戒静止とほぼ同体形であるが，短時間の静止で触角がわずかに動いているのが観察される。歩行中に随時おこなわれ，ことに暗所や高湿度の条件下に多く orthokinesis に影響を与える。
6. 摂食 Food-getting：腐植食性であるが，生植物を食べる例も知られている。
7. 脱皮 Molting：脱皮室を作るものと，作らないでおこなうものとがある。
8. 求愛 Courting：タマヤスデ型（篠原 1956）およびヤケヤスデ型（三好 1959）の2つが既知。
9. 交尾 Copulation：タマヤスデ型（篠原 1956）およびヤケヤスデ型に大別でき，後者は前雄類一般の型であるが細部において多少異なっているのが認められる（Causey 1943，篠原 1957，Mauriès 1969）。
10. 交尾拒否 Rejection：雌の行動で，防禦姿勢あるいはうねり逃避の形であらわれる。
11. 産卵 Egg-laying：卵嚢をつくるもの，つくらないもの，育児室の材料のちがいなど多様な分化を見せている。また卵嚢，育児室に1卵のみ産出するものから卵塊とするものまで多様である。
12. 抱卵 Incubation
13. 仔虫保護 Protecting：育児習性をもつヤスデ類でみられ，雄が抱卵・保護する例もある。
14. 歩行 Walking：通常緩慢で，しじゅう方向および速力を変える。つぎの3タイプに分つことが可能である。
    (1) ほふく Creeping
    (2) 疾走 Running
    ：速力が異なるが厳密には区別しがたい。
    (3) クライミング Climbing：よじのぼり行動。歩行中に頭をあげて上方を探る行動をするほか，しばしば樹幹や羽目板にのぼる種がある。おもに前雄類においてみられる。
15. 営巣 Nesting：脱皮室をつくること，および育児室をつくること。全く営巣行動のないヤスデもある。

以上の行動様式からヤスデにおける行動の進化を考えることが可能とおもわれるが，それを検討するに足る材料に乏しいし，また本報告の主旨とも離れるのでここでは述べない。ヤスデの突発的な大群遊はこれらのいくつかが組合ったものと推定されるが，それも現在は不明である。タマヤスデの行動については以上のうち，うねり逃避，抱卵，仔虫保護および営巣はみられない。（しかし産卵の際の卵嚢はプリミチブな育児室と考えることができる）。脱皮は脱皮室をつくらず，地表のくぼみや落葉下などでおこなわれる。交尾拒否は警戒静止または方向転換，あるいは後退（Klinotaxis に類似する）の形でおこる。タマヤスデの求愛，交尾，産卵についてはすでに筆者（1956）が報告してある。

II-2. Positive および negative response と行動様式　従来のヤスデの行動についての研究は活動率（activity），走性（taxis）および感差反応（kinesis）によって分析しているが，後述の実験データならびに筆者がヤスデ類の飼育および野外での観察を通じて考えた結果，ヤスデのいろいろな行動様式をつぎのように positive および negative な response という質的なものに分けてみる必要があると思われる。

Positive response：環境条件が好適な場合にみられる行動

NII-Electronic Library Service

The Zoological Society of Japan

Negative response：環境条件が不利な場合にみられるもので逃避的，忌避的な行動となる。その障害となる条件が除かれれば positive response に移行する。

上述のヤスデの15の行動をこの2つの response にあてはめると，第1表のようになる。

第1表　ヤスデの行動様式の分類

Response	個体維持的		種族維持的
Negative	1. 潜伏 2. 警戒静止 3. 防禦姿勢 4. うねり逃避		10. 交尾拒否
		14. 歩行	
Positive	5. 休息静止 6. 摂食 7. 脱皮		8. 求愛 9. 交尾 11. 産卵 12. 抱卵 13. 仔虫保護
		15. 営巣	

歩行は positive と negative の両方にまたがる行動であり，他の行動様式への移行の行動とみなされる。

III. Kinesis と行動様式

III-1. Photo-orthokinesis と行動様式

(1) 直径 12 *cm* のシャーレに土壌を浅く入れ，そこにタマヤスデを放っておいた。気温は 27.5°C，空気中の相対湿度（R. H.）74%。この条件下では klinokinesis を示すから，単位時間に歩行する距離を測定することが困難なので 1 *cm* を単位距離とし，その通過に要する時間（秒）を測定した。照度は自然光（散乱光）で 100, 700, 1100 ルクス。この結果は図1に示すとおり，照度が高くなることと歩行速度はある程度の相関関係を示す。また光量が少ないほど歩行速度は広い範囲にわたり，ピークを示さない。

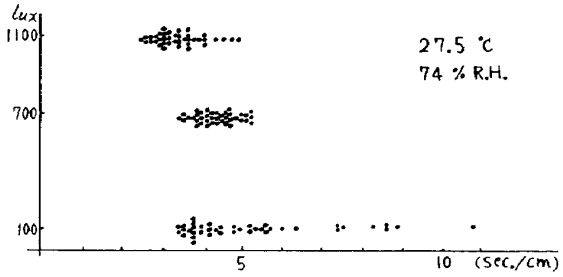

図1　フイリタマヤスデの photo-orthokinesis

(2) 菊池（1947）にしたがって動いている個体と静止している個体の割合を活動率として，28.5°C，R. H. 67～71% の空気の中で自然光の 10～2000 ルクスの下で調べた。この結果は図2に示すように照度が増すと歩行個体が増加し，静止個体は減少するが，その静止しているものの中では警戒静止や防禦姿勢を示すものの割合は増え，休息静止は減少している。このことは次に述べるように，一見静止状態に見えるものの中に質的に異なるものが混っていることを示している。

(3) 上と同様な装置で，気温 27.1～27.8°C，R. H. 74% のもとで螢光燈を使用し，1500 ルクスの明るさに 20 分間順応させたタマヤスデを各 10 頭ずつ放ったシャーレ6個を用意した。3個は対照として 1500 ルクスのままとし，他の3個は適応後 300 ルクスに明るさを減じ，約 50 分後にふたたび 1500 ルクスにもどし，その間のそれぞれの活動率を調べた。その結果は図3に示されている。1500 ルクスにおける活動率はほぼ 73% で，これは (2) で得られた歩行個体の活動率とほぼ等しい。明るさを 300 ルクスにすると活動率は直ちに急速に低下し

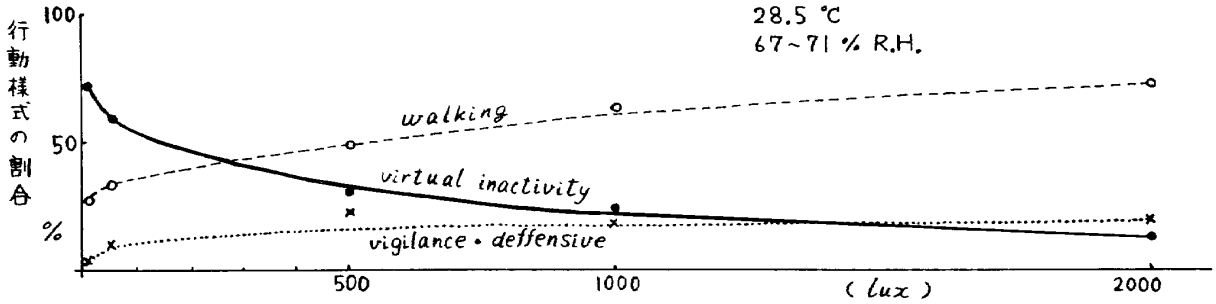

図2　明るさとフイリタマヤスデの行動様式

NII-Electronic Library Service

The Zoological Society of Japan

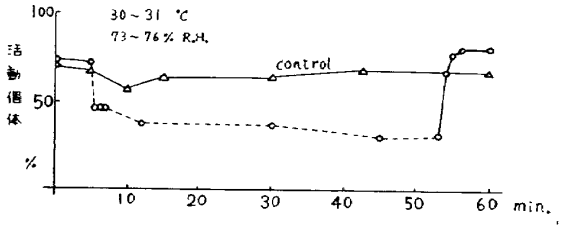

図 3 明るさを変えたときのフイリタマヤスデの行動の割合の変化
△—△— 対照, —○··○·· 明るさを変えたもの
———— 1500 *lux*, ····· 300 *lux*

30～47% (平均 39.3%) を示し，これをふたたび 1500 ルクスにすると活動率も直ちに上昇して約 80% を示した。この間，対照とした 1500 ルクスのままのほうは平均 65% の活動率を示し，ほぼ変化はなかった。300 ルクスにしておいた 48 分間に明確な適応曲線はあらわれなかったが，タマヤスデの自然における棲息環境を考えると，はるかに明る過ぎたものと思われる。

さて，この実験結果を positive および negative response に区別してデータを整理し，第 2 表のようになった。

第 2 表 1500 および 300 ルクスにおけるタマヤスデの positive および negative response の割合 (%)

lux	Activity	(Positive response) Mean of Virtual inactivity	(Negative response) Vigilance·Defensive
1500	73.3%	10.2%	16.4%
300	39.3%	53.3%	7.3%

すなわち，休息静止を警戒静止や防禦姿勢といっしょにして“動かない”という外見上の区別だけで判断すると，明るい方が活動が活発であるようにみえるが，これは警戒静止や防禦姿勢のような静止状態の増加と矛盾する。休息静止を positive response としてみると，活動率 (III-1, (2) と同じ意味の) は，1500 ルクスから 300 ルクスにしたとき急激に減少するが，休息静止の割合が増加して positive response 全体としての割合は増加することとなり，暗所のほうがタマヤスデにとって好適な条件であることを示している。

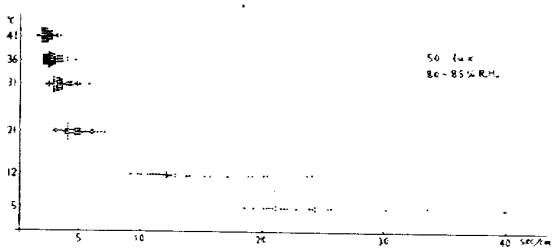

図 4 フイリタマヤスデの thermo-orthokinesis

III-2. Thermo-orthokinesis と行動様式 R.H. 80～85%，50 ルクスの条件下で上記 (1) と同様の方法を用いて 5～41°C における歩行速度を測定した。結果は図 4 に示されているとおり，高温下では歩速範囲が狭く，明確に山形をなすが，12°C および 5°C ではピークを示さず歩行速度は広い範囲にわたっていて，明らかな orthokinesis を示した。また，温度と歩行速度には相関関係が認められた。なおこの実験中に次の 2 つのことが特に注目された。(1) 21°C, 12°C, 5°C では歩行中の 2 個体が出逢ったときに，しばしば一方が警戒静止をし，他方がそれを乗りこえてゆくのが観察されたが，36°C と 41°C においてはたがいに静止せずよけて通るようになる。(2) 41°C においては実験開始後 15 分後に約半数の個体がおきあがれずもがいており，さらに 45 個体中，実験中に倒死したもの 1，実験終了後倒死したもの 4 頭があり，これは 11% に相当する。ヤスデではないが似た生活形をもつムカデ類の *Pachymerium ferrugineum* の高温致死範囲は 37～40°C にある (Palmén et Rantala 1954) ことを考慮すると，これはタマヤスデの高温致死限界にあると思われる。さて，36°C と 41°C における歩行速度は著しく促進されており，これは negative response であるところの疾走がなされているものとみなされる。それが低温 (5～21°C) ではおもに positive なほふくがおこなわれ，他個体と出逢った時に警戒静止という形で negative な response があらわれたものと思われる。

IV. Positive および negative response の日周変化

直径 35 *cm* のテラリウムに棲息地から採取した腐植土をいれ，そこにタマヤスデを多数放って飼育し，地上に現われた個体数をしらべて活動のめやすとした。(タマヤスデの摂食，脱皮，求愛，交尾，産卵などの行動はほとんど地表でおこなわれるので，この数値が直接活動率をあらわしている)。そ

NII-Electronic Library Service

The Zoological Society of Japan

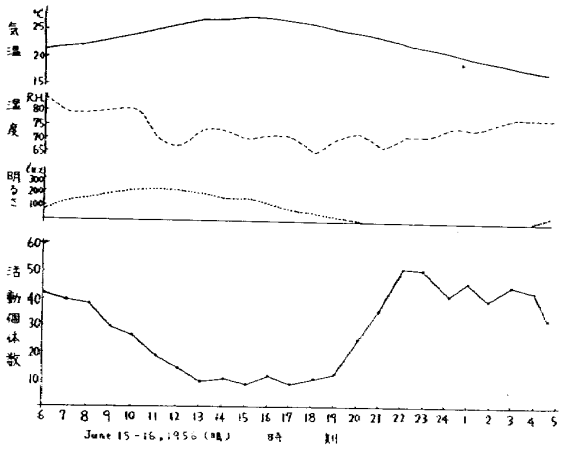

図 5 フイリタマヤスデの日周活動の1例（室内テラリウム）

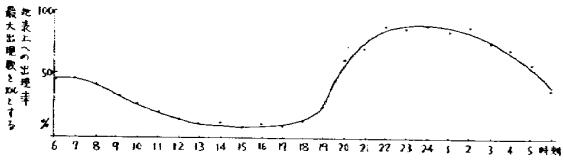

図 6 フイリタマヤスデの地表上への出現率の日周変化

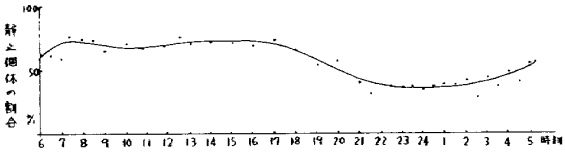

図 7 フイリタマヤスデの地表上の個体のうち，静止個体の割合の日周変化

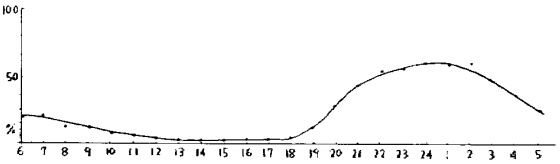

図 8 フイリタマヤスデの positive response の日周変化

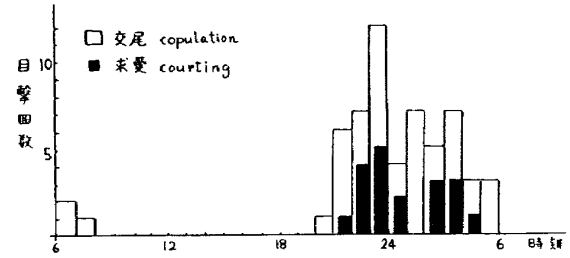

図 9 フイリタマヤスデの生殖行動の日周変化

の1例は図5で，明確な夜行性を示した。8回の日周活動のデータにもとずき，最大出現数に対する地表上への出現率の日変化は図6に示すように，きれいな夜行性を示している。このことは夜間（暗所）での活動の高いことを意味する。図6に用いたデータの中で，地表上に出現した個体のうち静止個体（休息静止，警戒静止および防禦姿勢）の割合をしらべると図7のような結果を示す。すなわち日中の静止個体の割合は 70% 前後になり，それらの大部分はほとんど地表のくぼみに半地中的な状態で静止しているのが認められたが，それはいずれも negative response を示すものである。夜間においては静止個体の割合は 35% 前後を占めている。この中には休息静止も含まれているから negative なものだけに限ってみると割合はさらに低くなるはずであるが，暗所では休息静止と警戒静止との見分けがむづかしいので，一応この数値をもとに描いた日周活動を図8に示した。これは休息静止を含まない positive response の日周変化を示している。このグラフからタマヤスデは日中の positive response が 3% 以下で，全体としては完全に negative response を示し，夜間には positive response が 60% 以上（休息静止を考慮にいれると，たぶん 80% 以上）となり，negative response は 30% 以下で日周活動と完全に一致する。このことは別にしらべた positive response の一部である生殖行動（求愛，交尾）の日周変化（図 9）とも一致している。

要　　約

1. フイリタマヤスデ *Hyleoglomeris stuxbergi* は photo-orthokinesis, thermo-orthokinesis を有しなお photo-klinokinesis も示す。

2. ヤスデの行動様式を15に区分し，さらにそれを環境条件に対する positive および negative response にまとめ，それを用いてフイリタマヤスデの行動を分析した。

3. フイリタマヤスデは日中 negative response を示し，夜間に positive response が増大することが夜行性を示す理由である。

謝　　辞

本稿をまとめるにあたり，原稿を閲読され細部にわたって多くの懇切なご指導を賜った東京農工大学教授日高敏隆博士に厚く感謝いたします。

NII-Electronic Library Service

The Zoological Society of Japan

文　　献

CAUSEY, N. B. (1943) Studies on the life-history and the ecology of the hothouse millipede, *Orthomorpha gracilis*. *Amer. Midl. Nat.* 2: 670-682.

菊池健三 (1947) ミツカドヤドカリ (*Eupagurus trigonocheirus*) の photo- および hidro-orthokinesis とその生態. 動物学雑誌 57: 61-63.

——— (1948) 動物の行動. 河出書房, 東京. p. 139.

PERTTUNEN, V. (1953) Reactions of diplopods to the relative humidity of the air, Investigation on *Orthomorpha gracilis*, *Iulus terrestris* and *Schizophyllum sabulosum*. *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fennicae "Vanamo"* 16: 1-69.

PALMÉN, E. AND M. RANTALA (1954) On the life-history and ecology of *Pachymerium ferrugineum* (C. L. KOCH). *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fennicae "Vanamo"* 16, 3.

篠原圭三郎 (1956) タマヤスデの交尾と産卵. 採集と飼育 18: 339-340.

——— (1957) アカヤスデの交尾・卵・幼生. 採集と飼育 19: 361-362.

OHBA, S. (1957) Photo-orthokinetic behaviors of *Monodonta labio*, a littoral sea-snail. *Biol. Jour. Okayama Univ.* 3: 123-149.

三好保徳 (1959) 日本の倍足類. 東亜蜘蛛学会, 大阪. pp. 187-191.

庫本 正・松本満鶴 (1967) エトウオビヤスデおよびエダオビヤスデの生殖習性. 秋吉台科博報 4: 67-76.

MAURIÈS, J. P. (1969) Observations sur la biologie (sexualité, périodomorphose) de *Typhloblaniulus lorifer consoranensis* BROLEMANN. *Ann. Speleologie.* 24: 495-504.

NII-Electronic Library Service