

香川生物 (Kagawa Seibutsu) (21): 53-62, 1994.

## ニホンアカガエルの幼生における行動の発達

山 本 勉

〒709-43 岡山県勝田郡勝央町石生495 古吉野小学校

Development of behavior in Tadpoles of *Rana japonica*

Tsutomu Yamamoto, Koyoshino Primary School, 495, Ishū, Shōō-chō, Katsuta-gun,  
Okayama Prefecture, 709-43, Japan

**Abstract:** This paper describes an ethogram in tadpoles of *Rana japonica*. The test spawn was taken at Kagawa-cho, Kagawa, reared and hatched in outdoor tank at Kagawa University. Tadpoles were used for experiment from hatching to transforming into the frog. Nine patterns of behavior were observed for ten minutes after adapted tadpoles into the test tank with uniform condition for 30 minutes. Swimming (S), Slow down (Sd), Floating (Fl), Slow up (Sl-up), Eating (E), Breathing (B), Real breathing (Rb), Moving (Mv), and Motion (Mt). Swimming is further divided into four patterns by speed: Full speed swimming (Fs-s), Fast swimming (Fs), Middle swimming (Ms), and Slow swimming (Ss). Four individuals were observed per day from March to May, 1983. Swimming develops on hatching day and increases on the 21th day after hatching. Motion develops on hatching day, Moving appears on the 2nd day after hatching. Both decrease slowly on the 2nd day and the 4th day after hatching, and disappear on the 7th day after hatching. Breathing with Swimming develops on the 8th after hatching. Eating develops on the 21th with Swimming increasing rapidly. Real breathing develops on the 23th. It is twice that Real breathing increases, while Swimming drop decreases. The 41th after hatching, Real breathing is a series of behavior after Full speed swimming. All patterns decrease at forelimb stage. The variety of Slow down and Floating correlate with Swimming. As days pass by, positive thigmotaxis increases from the 3rd week after hatching.

### はじめに

蛙類は幼生時は水中で生活し、変態後には陸上を含む水辺で生活する。発生段階で、徐々に呼吸器系・運動器系の形態が分化する。変態時の形態学・生理学の分野で、発生過程の記述は若干の種で報告されている(市川, 1951)。また、近年 Blaustein & O'Hara (1981, 1982) は

*Rana cascadae* のオタマジャクシを用いて血族認知の研究を発表し、行動学研究者に注目されている。しかし、行動の発生過程が報告された種はない。筆者は、ニホンアカガエル *Rana japonica* 幼生の行動と行動目録(エソグラム)を作成し、行動の発達を明らかにすることを目的として実験を計画した。

今回は、ニホンアカガエルの幼生の行動目録・

行動の発生と発達および行動域について報告する。形態の発生と行動の発達を相互に比較すれば、行動発達の機構と機能をより正確に解明できる。そのため、形態と行動の発生・発達を対応させることが必要であるが、今回は外部形態と行動発達の比較にとどめた。

実験方法

1. 材料

実験は、1983年1月～2月の予備実験に続いて1983年3月～5月にかけて行われた。

実験には、香川県香川郡香川町高桐の果樹園跡において採集されたニホンアカガエルの卵塊を、香川大学教育学部生物学教室と、その東側にある屋外水槽(100×100×100 cm<sup>3</sup>, 100×29×19 cm<sup>3</sup>)で飼育された個体群を用いた。被験オタマジャクシの全長(TL)と体長(BL)は、実験後に毎回測定しFig. 1に示している。

Table 1. Five populations of tadpoles used in the experiment.

Experimental No. of population	Date of collecting	Date of hatching	Water temp.(°C)	Location of breeding tank	Feed
1	1983. 2. 6	1983. 2. 10	5. 5	indoor	spinach-green algae
2 — 1	1983. 2. 11	1983. 2. 13	5. 5	indoor	spinach-green algae
2 — 2	1983. 2. 11	1983. 2. 15*	2. 0	indoor	spinach-green algae
3 — 1	1983. 3. 4	1983. 3. 8	16. 5	outdoor	green algae
3 — 3	1983. 3. 4	1983. 3. 14	16. 5	outdoor	green algae

\*. The spawn of 2-2 group hatched into 1041 tadpoles.

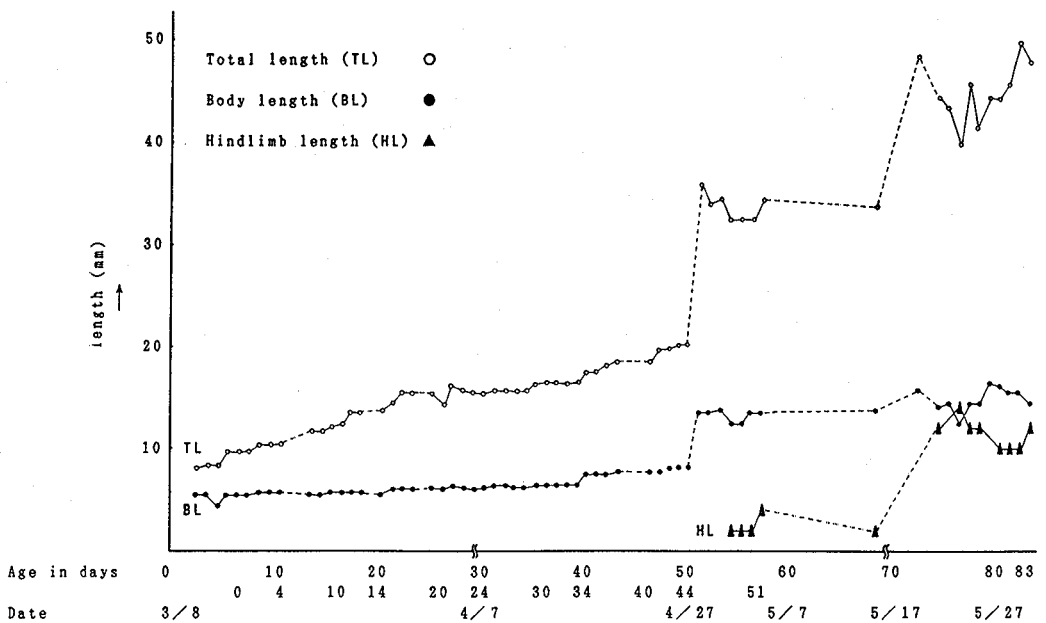


Fig. 1. Diagram showing total length (TL), body length (BL) and hindlimb length (HL) of tadpole used in the experiment.

本種についての形態発生の段階は、田原(1959)や本郷(1981)などが報告したものを用いた。

通常の飼育には緑藻 (*Chlorophyceae*) および2日に1回ゆでたホウレンソウ (*Spinacia oleracea*) を餌として用いた。ただし実験中には、餌を与えなかった。

Table 1 に飼育条件について記述しておく。屋外水槽で飼育されている個体は、水温調整を行わず自然状態に置き、餌として常に緑藻を水槽中に入れておいた。

屋内のガラス水槽 (29×29×44 cm<sup>3</sup>) で飼育されている個体は、個体群ごとに別の水槽で隔離飼育された。ただし後肢が形成され始めると、プラスチック製水槽 (10×20×20 cm<sup>3</sup>) に、水15cmの深さまで入れたものに移した。

水かえは3日に1回行い、24時間以上くみ置きの水道水が用いられた。

## 2. 装置

実験にはプラスチック製水槽 (10×20×20 cm<sup>3</sup>) に24時間くみ置きの水道水 (水温14.5~26.5°C) を深さ15cmまで入れたものを用いた。上記実験水槽は、暗箱 (40×55×60 cm<sup>3</sup>) の中で約12 cmの高さの台の上に置かれた。4個の水槽が互いに接して並べられ、水槽と水槽の間は白紙で仕切られていて隣の水槽が見えないようにされている。なお暗箱の観察面 (55×60 cm<sup>2</sup>) は開放されている。照明としては、水槽中央の水面直上約12cmに、15Wの白色蛍光灯を点じた (Fig. 2)。

## 3. 手順

飼育水槽から任意に選んだ個体を実験水槽に一匹ずつ移し、30分間装置に順応させたのちに実験が開始された。行動の観察記録は1個体につき10分間行われ、2分の間隔をおいて、連続して次の個体の行動観察が行われ、合計4個体の結果が得られた。ただし、1983年2月17日は6個体、5月15日は3個体を用いた。

被験個体は、孵化後1日~83日までの個体が用いられた。それらは卵塊ごとに1, 2-1, 2-2, 3-1, 3-3と呼び区別している (Table 1)。3月8日から28日までは、3-1の個体群を実験に使った。3月29日以降は、3-1の個体群が黒斑紋のできる病気によって死

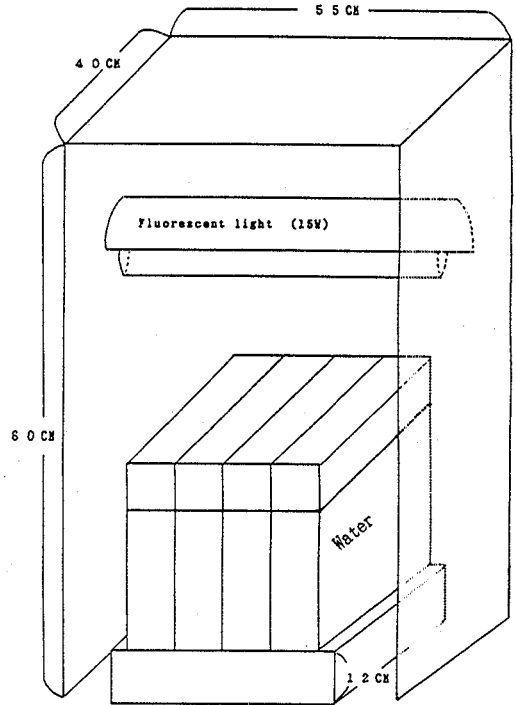


Fig. 2. The experimental apparatus.

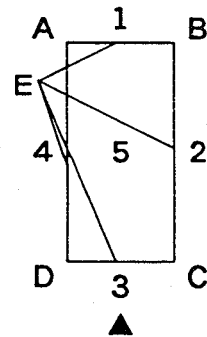


Fig. 3. Division of the area of an experimental tank.

滅したので、3月29日から5月15日までは、3-3の個体群を用いた。孵化後72日から83日までは、前肢出現期にある1, 2-1, 2-2の個体群を実験に用いた。孵化後の日数は、3-1の個体群が孵化した1983年3月8日を0とした。孵化後の日数で、下段の数字は、3月14日に孵化した3-3個体群の孵化後の日数を示し

Table 2. Developmental stage of the tadpole, development and growth of behavior.

Developmental stage	*A	*B	*C	*D	*E	*F	*G	*H	*I	*J
External gill stage anchoil bud stage, B. mantle stage										
Age of days	0	6		20	31		47		68	72...83
Date	3/8	1415	18	21	26	2829	31/2	8	9	15
Population			3-1				3-3			4, 2-1, 2-2*
Stage	I	II	III	IV	V	VI				
Name of stage	Motion stage	Development to breathing stage	Development to eating and real breathing stage	Swimming stage	Increase in full speed swimming stage	Decrease in behavior stage				
Floating	Sticking to the spawn and the test tank.	Dec.	Rapid increase	Dec.		Decrease				
Swimming	Development, insecure swimming	Increase	Drop d	Rapid increase						
Motion	Develop. *K		Developing with the tail waving.	*L						
Moving	Moving the body by turning over it or motion of gill.		Moving the body by swimming		Disappearance					
Slow down	Development, swimming with body standing, slow down afterward.		Dec.	Rapid increase	Increase	Decrease	Increase	Decrease		
Breathing			Development, stability (0~2).		Breathing disappear					
Eating			Develop, inc.		Stability					
Real breathing			Development, increase	Dec.	Increase	Decrease				
Number of times		It is few and no change.		Increase						
Total length		Increase	A few increase	Increase	Increase	Stability				
Body width		A few increase	Fixed	Increase	Increase	Stability				

\* Numbers of other populations which behavior observed. The populations are 3-3b, 1b, 1s, 2-1, 2-2.  
 \*\* The stage of this table quotes from the Normal Developmental Stages of the frog, *Rana japonica* of TAHARA's thesis.  
 \*\*\* Number of times which behavior developed along the wall and on the corner.

である (Table 2, Fig. 1 & 6~8)。

行動回数は、一つの行動型が開始してから終了するまでを一回とした。

また水槽内の行動域の観察では、壁沿い、角沿いに行動する接触走性 (thigmotaxis) がみられるかどうかを確認するための比較を行った (Fig. 3)。すなわち、側壁沿い (1~4) と、それ以外の空間 (5) に番号をつけた。

結果および考察

今回の実験は、ニホンアカガエルの幼生の行動発達について、発生段階との関係が調べられた。最初に、観察された9つの単位行動型について記載する。なお各単位行動型の発達は、(Table 2, Fig. 4) にそれぞれ示されている。

1. 行動目録

(1) 泳ぎ Swimming, 最速泳 Full speed swimming, 速泳 Fast swimming, 中泳 Middle swimming, 遅泳 Slow swimming。後述の各行動型の前後でみられる遊泳で、泳ぐ速さによって四型に分けることができる。最速泳は約21cm/秒の速さで、後述の呼吸擬似行動や呼吸の前後でみられ、水槽の底と水面の間を垂直に上下する。速泳は、約12cm/秒の速さの泳ぎであり、同じく、呼吸擬似行動、呼吸の前後でよくみられる。中泳は、通常の遊泳で約7cm/秒の速さであり、特に呼吸擬似行動の前後でよくみられる。遅泳は、通常の遊泳で約5cm/

秒の速さであり、摂食行動の前後および水槽底沿いの泳ぎにみられる。

(2) 緩下降 Slow down。水面から水槽の底に向かって約3.1/秒の速さで尾を動かさずに下がっていく行動をいう。このとき、多くの場合は、頭部を斜め下にする姿勢を取る。水面での呼吸擬似行動、呼吸の後にみられることがある。

(3) 浮き Floating。水中もしくは、水面で静止する行動をいう。水中では水面に対して平行か、頭部をやや斜め上にあげる、尾部をやや斜めに上げる、頭部を上にして垂直にするの四姿勢がみられる。水槽の壁沿いでは、壁に対して平行の姿勢がみられる。特に発生の初期 (外鰓期) の段階では、頭部の腹側に吸盤があり、これで壁に吸着するためである。水面では、水面に対して平行か、または頭部を上にする姿勢がみられる。

(4) 緩上昇 Slow up。水面に対して、頭部を斜め上の姿勢で浮力によって水中を上昇する行動をいう。

(5) 摂食行動 Eating。水槽の壁に口器を接して動かすか、もしくは糞を摂食する行動をいう (Fig. 5A)。

(6) 尾上げ Tail up。特に水槽の底沿いで尾を斜め上にあげて摂食する行動をいう (Fig. 5B)。

(7) 呼吸擬似行動 Breathing。水面に定位し、静止する行動をいう。しかし、この行動が呼吸と異なる点は、水面に口器をつけて開閉する動

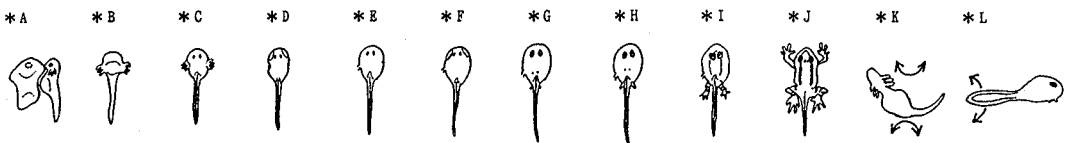


Fig. 4. The developmental stage of *Rana japonica* (Table 2. \*A~\*L).

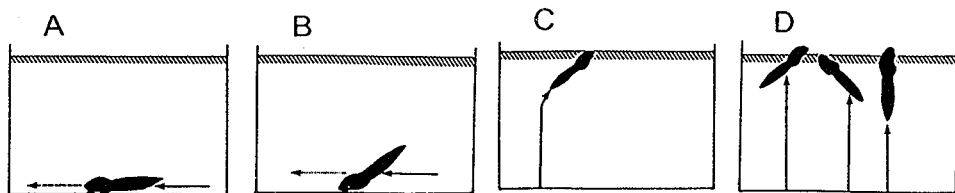


Fig. 5. The model of Eating (A), Eating. Tail up (B), Breathing (C) and Real breathing (D).

作や、気泡を吐き出す動作をしない点である。この行動型の前後では、摂食行動、水面直下の遊泳などの行動がみられることもある(Fig. 5C)。(8) 呼吸 Real breathing。水面直下に位置し、静止して口器を開閉させるか、もしくは気泡を吐き出す行動をいう。このとき、多くの場合は水面に対して頭を斜め上側にむけ、腹側を上にする姿勢をとる(Fig. 5D)。

(9) 移動 Moving。外鰓の動作もしくは、体を反転することによる移動をいう。ただし、孵化後7日目以降は、水槽の底沿いを泳ぎによって1cm以内だけ移動する行動をいう。

(10) 運動 Motion。孵化後6日以内の体を反らす運動をいう。孵化後7日目以降は、体の一部を動かす運動をいう。

2. 行動の発生と発達 (Fig. 4 & 6~8, Table 2)

2-1 単位行動の発生と発達 (Table 2)

泳ぎの発達を発生段階および他の単位行動型と比較すると、泳ぎを速さによって4種類に分

けることは、今回の結果からはあまり意味のないことが明らかになった。そこで、これらを泳ぎという行動型に統合した。ただし、呼吸や呼吸擬似行動のような前後の行動型に特徴ある行動の展開順序を分析する場合は、泳ぎを4種類の行動型に分ける必要がある。

泳ぎ (Fig. 7)は孵化後1日目から発現し、約2週間目まで2回以下の低い回数である。これは、内部形態がまだ十分に分化しておらず、遊泳能力が備わっていないためと思われる。しかし、孵化後3週間目以降は、第1段階の内部形態の分化が完成に近づき安定してきたため、泳ぎの回数が急速に増加しているのではないだろうか。

また、泳ぎの回数が上下しながらも全体的には増加しているグラフを5日ごとに区切ると、ほぼ5日ごとにピークが現れるのは、泳ぎの発達周期が5日間であるためではなかろうか。今後の検討を要する課題である。

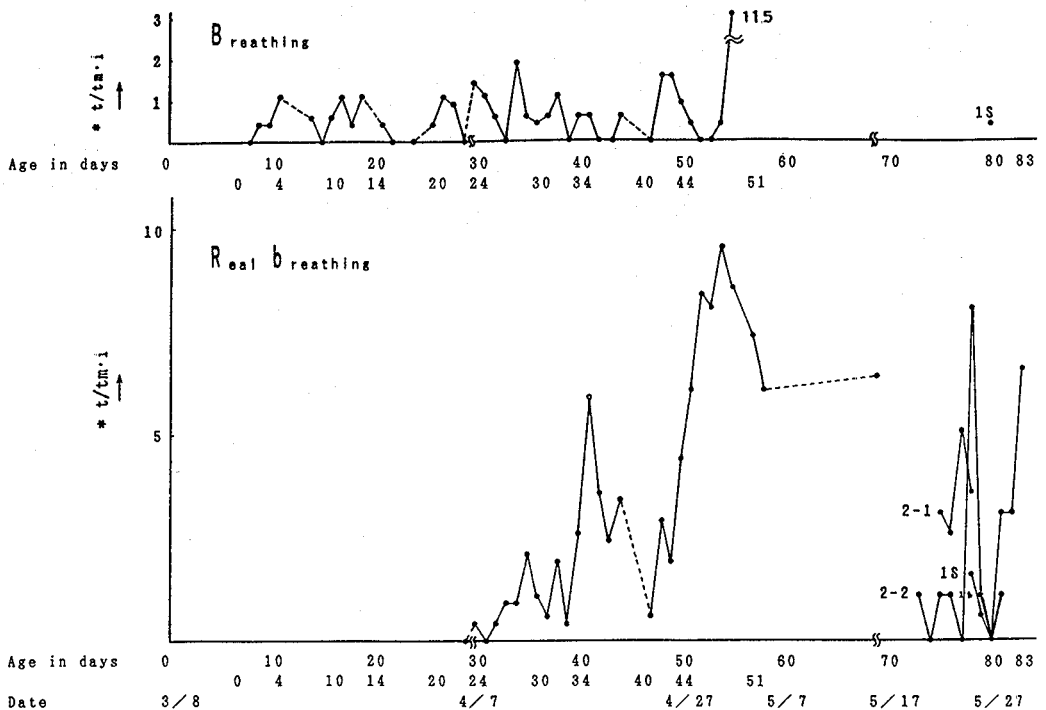


Fig. 6. Number of times which Real breathing (Rb) and Breathing (B) developed for ten minutes per an individual

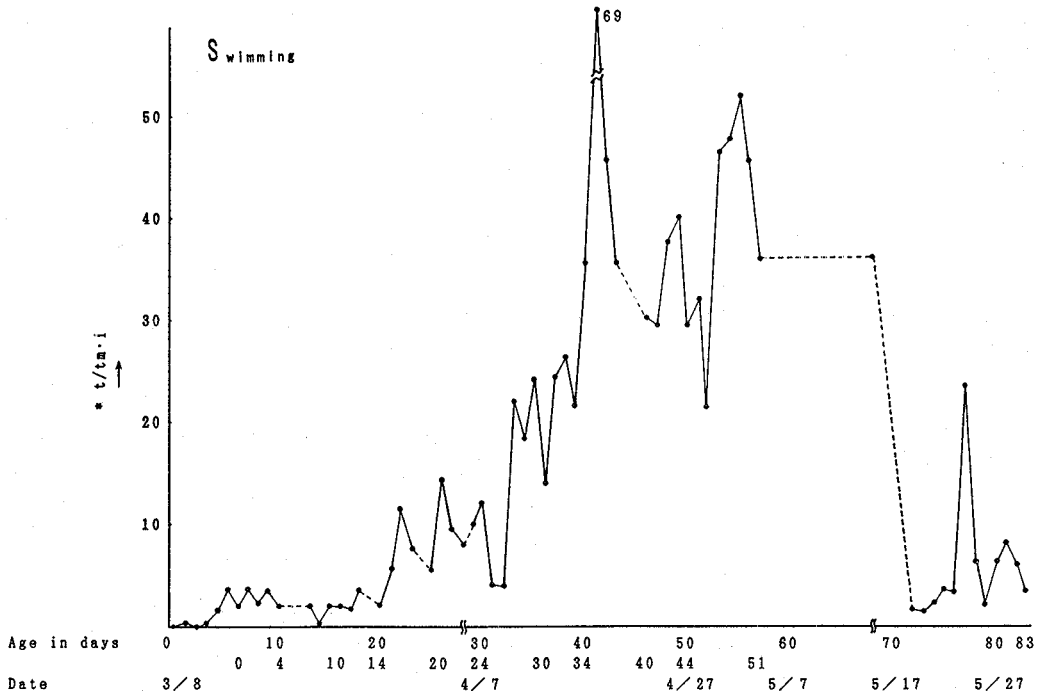


Fig. 7. Number of times which Simming (S) developed for ten minutes per an individual.

孵化日より1週間を越えても、運動、移動の行動が数回現れる。

行動の儀式化 (Huxley, 1923) は、特定の行動型だけは残り、その行動本来の意味とは別の行動の意味を持つことである。したがって、泳ぎの行動のときに現れる移動や尾をふる動作は、孵化後1週間内の運動や移動行動とよく似ているので、初期発生の運動や移動行動は儀式化され、泳ぎ行動へと移っていったと思われる。

また、孵化後11週間目から12週間目にかけて運動が一時増加し、その後減少しているのは、孵化後11週間目を行動における成体への孵化期と考えれば、先に述べた孵化後1週間以内に運動が現れる結果と一致する。

摂食行動が孵化後3週間目に現れて、その後は回数が上下しながらも他の単位行動型と比較すると、安定した回数を保っている。これは、摂食行動は生命を維持する行動で、基本的行動だからである。

呼吸擬似行動 (Fig. 6)は、本来呼吸を目的と

したものではなく、行動様式が似ているだけである。そして呼吸擬似行動が、孵化後1週間目に現れ、その後は行動回数が2回未満を保っていることから、この行動は呼吸の前段階の行動である可能性が高い。

一方、呼吸 (Fig. 6)は一時増加し、その後減少する周期が2回現れる。この理由として呼吸系の形態の分化が2段階に分かれていることが考えられる。このことは、呼吸行動の増減が行動目録の行動型の中で行動回数が最も多い泳ぎ行動の増減とほぼ同時期であることより推測できる。

緩下降と浮きの行動発達は、泳ぎの行動発達によく対応している。これは、無駄な泳ぎを省き、泳ぎのエネルギー効率を高める意味があると考えられる。

孵化後3~8週間目までは、行動全体をみれば泳ぎ (Fig. 7)は増加している。しかし、孵化後25~26日目と37~40日目の2区間では、泳ぎが激減している。一方呼吸は孵化後23日目に発

現し34日目まで増加してそれ以後40日目までは減少し再び40日目から49日目まで増加している。この両者を比較すると次のことが言える。孵化後25~26日目と37~40日目の2区間では、呼吸系の分化が活発に進みオタマジャクシの内部形態の発達が不十分なため、行動回数を減らし、より適応した行動をとるようである。また、全長と体長 (Fig. 1) が、この時期は一定である。このことから外部形態の成長は進まず (Fig. 1) 内部形態の分化が進行しているものと思われる。

2-2 行動発生の全体像

オタマジャクシの行動は、孵化直後から発現する。孵化すると、卵塊に吸着し、時々運動が

行われる。また、速泳しその後、緩下降する個体が少数ではあるが、観察される。

孵化後1週間は、外鰓期で腹部に吸盤があり定性吸着生活をしており、泳ぐときに尾鰭をふる行動の起源と考えられる運動や、泳ぎのこま切れである移動行動がみられる。しかし、これらの行動も孵化後1週間以内で徐々に減少し消滅する。

これらの行動が基となって泳ぎの行動へ移って行くと考えられる。そして、筋力の向上や眼球形成など、形態の発達に伴って孵化後3週間目からは、泳ぎが急増し前肢出現期の前まで増加する。内鰓が形成され始める孵化から1週間

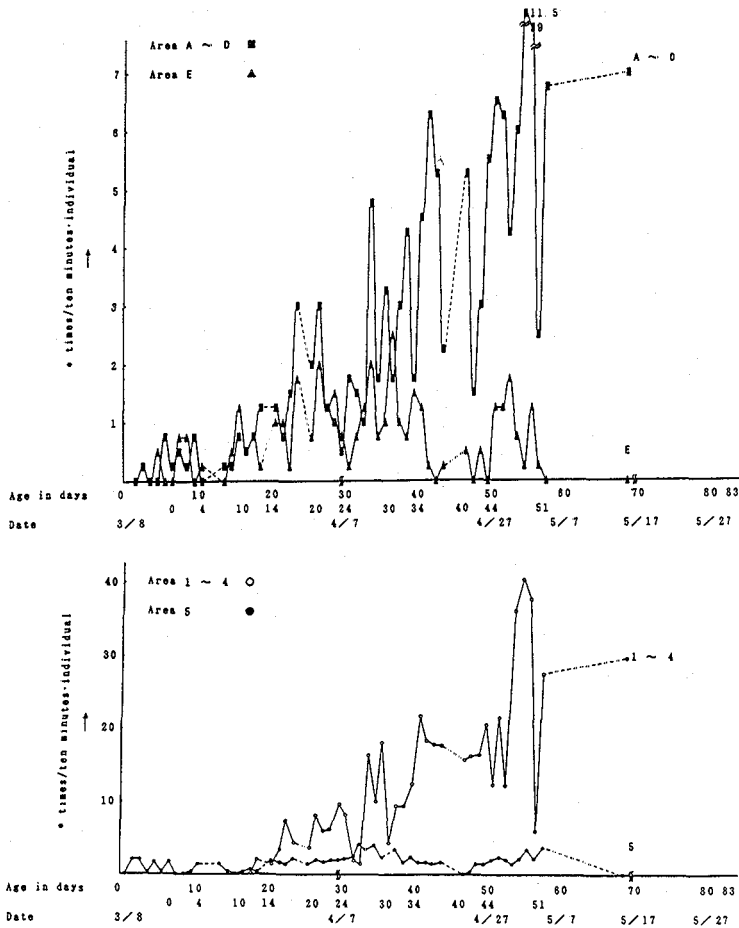


Fig. 8. Number of times which behavior developed for ten minutes per an individual at 1~4·5, A~D·E (see Fig. 3).

The scale of area A~E is eight times larger than area 1~5.



後になると、運動・移動の行動がほぼ消滅するに従って、泳ぎが徐々にみられた。この行動にあわせて、呼吸の前段階と考えられる呼吸擬似行動が現れてくる。

内部形態の分化に伴って、孵化後4週間目で呼吸がみられた。孵化後6週間目に入ると呼吸の前に最速泳する意図運動(intention movement)がみられる。これは、後肢および肺の形成が完成に近づき、後肢を使って最速泳して捕食者に狙われる危険を減少させるための適応行動の現れではないだろうか。

摂食行動においては、孵化後3週間目から泳ぎが急増するに伴い、摂食行動もこれに対応して出現する。これは、餌を探すためには泳ぐ必要があり、そのため泳ぎ行動が急増する孵化後3週間目から摂食行動が現れたものと思われる。

前肢出現期に入ると、各単位行動型の行動回数は、泳ぎと摂食行動は10回以下、その他の単位行動型は5回以下に減少する。これは内的分化が急速に進み、変態後の新しい形態に合った適応行動を取るために、これまでの行動が抑制され、全ての単位行動型の行動回数が減少しているのではないだろうか。今後の内部形態の組織学研究と行動との比較によって明らかにされる課題である。

2-3 水槽内の行動域と発生の関係 (Fig. 3 & 8)

接触走性の傾向を、側壁沿い(1~4)と、それ以外の水中空間(5)とによって比較すると、孵化後約2週間までは、行動回数にほとんど差はみられない。しかし、孵化後3週間目から7週間目までは、領域1~4の行動回数が急速に増加傾向を示すのに対して、領域5の行動回数は4回未満の状態を保っている。このことから、孵化後3週間目から7週間目までは、正の接触走性に支配される時期といえる。

角沿い(A~D)と、水槽の底面に垂直な壁沿いの場所(E)とを比較すると孵化後2週間目までは、ともに行動回数が1回未満で差は認められない。しかし、孵化後3~7週間目まではA~Dの行動回数は上下しながらも10回近くまで増

加するのに対して、Eの行動回数は、ほぼ1回以下であり、正の接触走性については1~4と5の比較の場合と一致している。

## 摘 要

ニホンアカガエル *Rana japonica* 幼生の行動目録(ethogram)を作成し、行動の発達を明らかにした。卵塊は香川県香川町で採集し、香川大学の屋外水槽で孵化させ飼育し、実験に用いた。被験動物は、孵化直後からカエルに変態するまでのオタマジャクシを用い、光条件の統一された実験水槽に30分間順応させた後、10分間にみられる全ての行動を観察記録した。観察は、1983年3月から5月にかけて、1日4個体以上について行った。得られた結果は以下の通りである。

1. 以下の9種類の単位行動型が記録された。泳ぎ(S)、緩下降(Sd)、浮き(Fl)、緩上昇(Sl-up)、摂食行動(E)、呼吸擬似行動(B)、呼吸(Rb)、移動(Mv)、運動(Mt)。

泳ぎは速さによってさらに次の4型に細分される。最速泳(Fs-s)、速泳(Fs)、中泳(Ms)、遅泳(Ss)。

2. 運動は孵化した日に、移動は孵化後2日目に発現し、それぞれ孵化後7日目には消滅している。いずれも泳ぎの前段階の行動である。

3. 孵化後8日目に、泳ぎを伴う呼吸擬似行動が発現する。

4. 泳ぎが急増する孵化後21日目から、摂食行動が発現する。

5. 孵化後23日目に呼吸がみられる。泳ぎの回数が急速に減少し、呼吸が増加する時期が2回ある。これは呼吸器系の形態分化が2回に分かれていることを示唆している。

6. 孵化後41日目になると、最速泳の後に呼吸が連続して起こる。最速泳は、呼吸の意図運動(intention movement)である。

7. 前肢出現期になると、すべての単位行動が減少している。おそらく内部形態の急速な分化と関係がある。

8. 緩下降と浮きの行動の増減は、泳ぎの行動の増減と対応している。

9. 孵化後3週間目以後では、壁沿いや角沿いで行動する回数が、日数の経過に従って増加する。

10. 接触走性については、側壁沿いと角沿いの行動について、正の接触走性がみられる。

### 謝 辞

この報告をまとめるにあたり、終始懇篤なる御指導をいただいた植松辰美香川大学名誉教授また御協力くださった生物学教室諸氏にたいし深く感謝の意を表する。

### 引 用 文 献

Blaustein, A. R. & O' Hara, R. K. 1981. An investigation of sibling recognition in *Rana cascadae* tadpoles. *Anim. Behav.* 29: 1121-

1126.

Blaustein, A. R. & O, Hara, R. K. 1982. Kin recognition *Rana cascadae* tadpoles: maternal and paternal effects. *Anim. Behav.* 30: 1151-1157.

本郷敏夫. 1981. オタマジャクシの歯列の観察. 教材生物ニュース 68: 72-75.

Huxley, J. S. 1923. Courtship activities in the Red-Throated Diver: Together with a discussion of the evolution of courtship in Birds. *J. Linnean Soc. London, Zool.* 53: 253-292.

市川 衛. 1951. 蛙学. 裳華房, 239 pp.

田原 胖. 1959. ニホンアカガエルの正常発生段階表 I : 初期発生 (Stage 1-25). 実験形態学誌 13: 49-60.