

3種の巣穴形成型アリジゴクの比較生態（予報）

松良 俊明

（理学科生物学教室）

アリジゴクは（antlion）は、砂地に巣穴をつくりアリなどの小動物を捕獲する奇妙な昆虫として、古来より人々の注意を引き付けてきた。アリジゴクは普通、脈翅目ウスバカゲロウ科昆虫の幼虫を総称した言葉として用いられているが、大部分のアリジゴクは巣穴をつくらず、砂やシルトの表面下とか、岩や樹皮の表面で大顎を開いたまま餌を待ち伏せしており、巣穴形成型アリジゴクは現在のところ Myrmeleon 属、Hagenomyia 属、Callistoleon 属においてのみ知られているにすぎない。しかし巣穴をつくって待ち伏せするという特異かつ顕著な捕獲行動ゆえ、多くの研究者によりその行動や生態が研究されてきた。

ところで本学の臨海実験実習室のある箱石浜の砂地には、巣穴形成型アリジゴクであるクロコウスバカゲロウ幼虫（Myrmeleon bore）が非常に高密度に生息している。筆者はこのアリジゴクを用い、主として捕食戦略の研究を行ってきた（Matsura, 1986, 1987; 松良, 1989; Matsura & Takano, 1989）。巣穴をつくるアリジゴクは典型的な待ち伏せ型捕食者である。もし多数の小動物が徘徊しているような場所で待ち伏せを続けておれば、餌の頻繁な落下が期待されるが、逆に餌条件の劣悪な場所であれば他の場所へ移動したほうが当然得策であろう。しかしながらクロコウスバカゲロウ幼虫の場合にはこの仮説が当てはまらなかった。たとえ飢え死にしようとも、一度つくった巣穴を放棄することはなかったのである（Matsura, 1987）。筆者は「このアリジゴクは一度巣穴をつくってしまえば、後は餌が落下してくれるのをただひたすらに待つ、あなたまかせの戦略を採用している」と結論づけた。

日本には巣穴形成型アリジゴクは上記の種の他にウスバカゲロウ（Hagenomyia micans）、コウスバカゲロウ（Myrmeleon formicarius）、ハマベウスバカゲロウ（M. solers）、M. acer^註（和名なし）の5種の生息が記録されている。クロコウスバカゲロウで得た結論が他の種でも当てはまるのか、すなわち巣穴形成型アリジゴクはすべてこのような消極的な捕食戦略を採用しているのかどうかを調べるため、筆者はさらにウスバカゲロウ幼虫とコウスバカゲロウ幼虫についてもクロコウスバカゲロウと同様な実験を行ない、飢餓に対する行動的・生理的反応という観点から、3種の捕食戦略を比較した。

^註 本種の成虫は Kuwayama (1964) によって沖縄に生息することが記録されているが、幼虫は日本では未発見である。しかし筆者は本種が巣穴をつくることをオーストラリアにおいて確認した。

材料と方法

巣穴移動についての実験

実験に用いたウスバカゲロウ3令幼虫は、京都市左京区比叡山のきらら坂において採集された（1981年9月21日）。その生息環境は、日のあまり差し込まない山道の両側にできた崖で、細かい山土（シルト）が少し堆積した箇所にも巣穴がつくられていた。生息地のシルトと砂を半々に混合し、適当な水分を補った後、それを容器（13×19×8 cm）に入れた。このウスバカゲロウ幼虫にオオミノガ幼虫を与えて満腹にした後、容器中央に放し、ほぼ毎日、巣穴ができているかどうか、巣穴の直径、巣穴の移動などを、絶食条件下において調べた。

またコウスバカゲロウ幼虫は京都市左京区修学院の万珠院の裏山において採集したものである（1986年9月9日）。本種の生息環境は、ウスバカゲロウのそれと異なり、日のよく当たる山腹のガレ地であった。花崗岩からなる乾燥した砂地に巣穴をつくっていた。実験室において本幼虫にオオミノガ幼虫を与えていったん満腹させ、以後絶食にしてその間の巣穴移動に関するデータをウスバカゲロウ同様に得た。容器に入れた砂は、クロコウスバカゲロウの実験と同じ箱石浜の浜砂であった。なおクロコウスバカゲロウ幼虫についてのデータはMatsura（1987）を用いた。

これらの実験はすべて25℃、50-60RH%、16L:8Dの条件下で行われた。

飢餓に対する生理的反応についての実験

飢餓の進行にともない、アリジゴクの呼吸率がどのように変化するかを調べるため、一度満腹にした3令のアリジゴクを絶食条件にさらし、一定の日数間隔で呼吸量を測定した。実験に用いた各アリジゴクの産地と採集日は以下の通りであった。

クロコウスバカゲロウ幼虫：京都府熊野郡箱石浜（1989年9月9日2令幼虫採集。その後3令にする）

ウスバカゲロウ幼虫：京都府信楽町（1989年10月17日3令幼虫採集）

コウスバカゲロウ幼虫：京都府宇治市（1989年10月13日3令幼虫採集）

測定に用いたアリジゴクの個体数は、クロコウスバカゲロウ10匹、ウスバカゲロウ7匹、コウスバカゲロウ6匹であった。

呼吸量の測定約24時間前に、洗浄した浜砂が一定量入った50mlのバイアルに、アリジゴクを各々一匹ずつ入れ、ゴムキャップとバラフィルムで密封した。翌日このバイアル内の空気300 μ lをマイクロシリンジでサンプリングしてクロマトグラフ（島津製作所GC14A）に注入し、酸素消費量を測定した。キャリアガスの流速は50ml/分とし、カラム温度を85度に設定した。またカラム充填剤としてPorapak-QとMolecular Sieve-5Aを用いた。

結 果

巣穴移動率の比較

絶食期間中の生存日数、つまり飢餓に対する耐性はコウスバカゲロウ>クロコウスバカゲロウ>ウスバカゲロウの順になっていた(表1)。最小のウスバカゲロウでさえも平均

表1. 絶食条件下におけるアリジゴクの巣穴移動回数の比較(mean±SE)。

種 名	個体数	生存日数	移動回数/個体	移動回数/個体/10日
<u>M. bore</u>	25	83.9 ± 4.5	0.3 ± 0.1	0.04
<u>M. formicarius</u>	25	146.5 ± 8.4	2.8 ± 0.5	0.16
<u>H. micans</u>	19	55.3 ± 2.6	3.4 ± 0.4	0.62

55. 3日耐えられ、コウスバカゲロウにいたっては約3倍もの絶食に強く、アリジゴクは総じて飢餓に強い昆虫であると言えよう。これらの期間の間、クロコウスバカゲロウはほとんど巣穴移動を行っていないが、コウスバカゲロウ、ウスバカゲロウとも平均して約3回巣穴移動を行った。ただしそれぞれ観察期間が異なるので、一定期間(10日間)あたりの移動回数を計算したら、クロコウスバカゲロウ<コウスバカゲロウ<ウスバカゲロウの順でそれぞれ約4倍の割りで移動頻度が上昇している。つまり滅多に移動しないクロコウスバカゲロウはアリジゴクの中でも特殊なケースであるといえ、頻繁とは決して言えないものの、アリジゴクは飢えてくると巣穴を移動するものらしいのである。

では移動はどれ位の時間間隔でなされるのであろうか。逆に言うと、アリジゴクは前の巣穴を放棄した後ほとんどすぐに次の新しい意巣穴をつくるので、移動と移動の間隔は「巣穴維持期間」を意味する。図1にウスバカゲロウ(a)とコウスバカゲロウ幼虫(b)の第N回目につくった巣穴の維持日数を示した。クロコウスバカゲロウ幼虫は大部分の個体が1回しか巣穴をつくらなかったため省略した。またコウスバカゲロウ幼虫は個体によっては最大8回、ウスバカゲロウ幼虫で7回巣穴をつくったが、いずれもそれらはごく少数ゆえ6回までの巣穴についてまとめた。コウスバカゲロウのほうがウスバカゲロウよりそれぞれの巣穴を約2倍長く維持しているが、両種とも第1回目の巣穴維持日数が第2回目以降のそれらより有意に長く(1回目と2回目についての分布検定: コウスバカゲロウ、 $P < 0.05$; ウスバカゲロウ、 $P < 0.01$)、以後巣穴移動を繰り返すごとに平均的にみてより維持日数が短くなるという傾向は共通していた。ただしこれはあくまで平均値が示す傾向であって、個体間でバラツキがあり、あるものは第1回目の巣穴維持期間

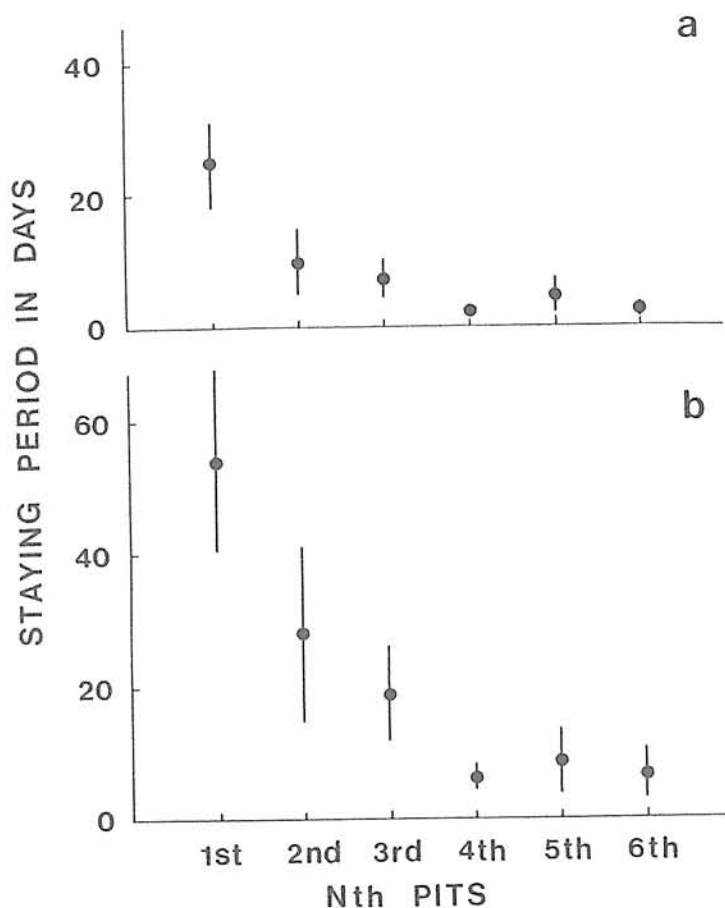


図1. ウスバカゲロウ幼虫 (a) とコウスバカゲロウ幼虫 (b) の巣穴維持期間の比較。
横軸は実験開始後第N回目に来た巣穴を表す。

は極端に短い2回目のそれは最長というのもあった。

巣穴移動を引き起こす至近要因として空腹度が影響しているかどうかを分析するため、絶食期間の延長にともなう巣穴移動の頻度をまとめたのが図2である。「空腹度があるレベル以上に達すれば、そこでの待ち伏せを放棄して他の場所へ巣穴を移動する」という戦略をもしアリジゴクが採用しているならば、移動頻度は、少なくとも第1回目の移動に関しては、ある絶食日数を中心にした山型のカーブを示すはずである。そのような戦略を保持していることの示唆を得られているのはウスバカゲロウだけで（移動の66%（42回）は絶食日数25-45日の間で観察された）、他の2種については空腹度と移動との間に明瞭な関係がみられなかった。

アリジゴクは新たな巣穴をつくる時、最初の日には小さい巣穴であるが日がたつにつれその直径を拡大してゆき、ある一定サイズに達するとそれ以降は目立った増減がなくなる

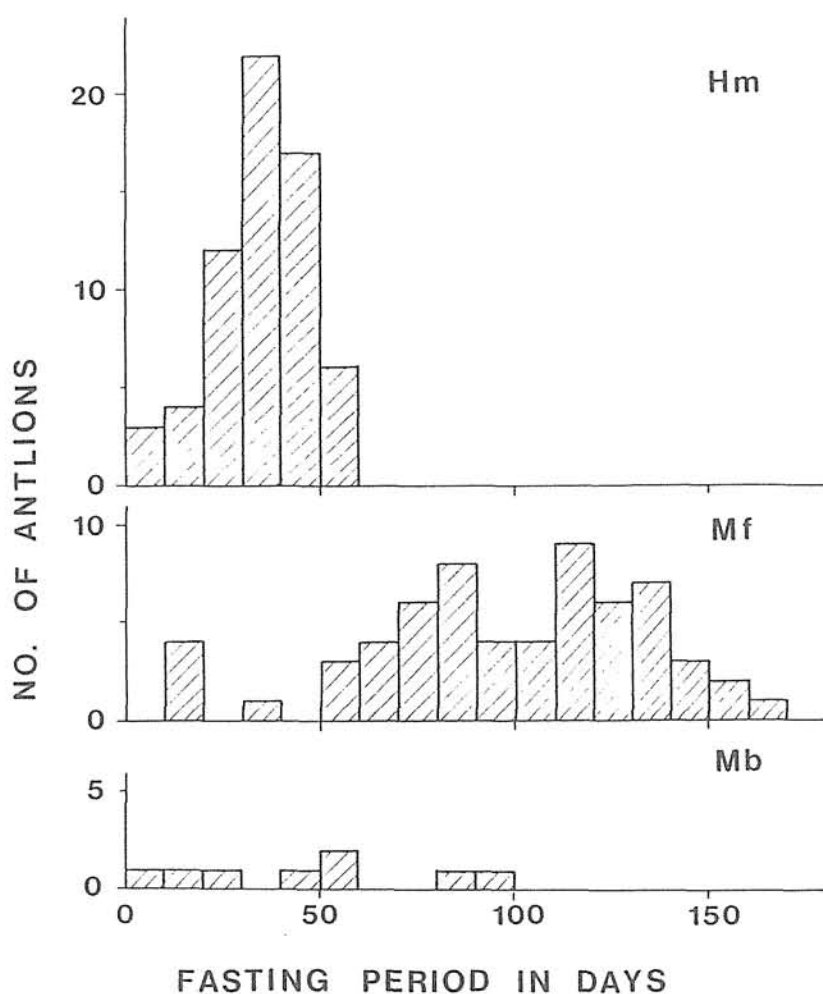


図2. 絶食期間の延長にともなう、巣穴移動の頻度分布の比較。

Hm, ウスバカゲロウ; Mf, コウスバカゲロウ; Mb, クロコウスバカゲロウ

というパターンを示す。このときの一定サイズの巣穴を「最大巣穴サイズ」と称すると、ウスバカゲロウ幼虫（図3a）もコウスバカゲロウ幼虫（図3b）も、ともに巣穴移動を繰り返すたびに最大巣穴サイズを小さくしていくことがわかる。特にその減少割合はウスバカゲロウ幼虫のほうが大きく、たとえば第7回目につくった巣穴サイズは最初につくったものの約20%しかないのである。

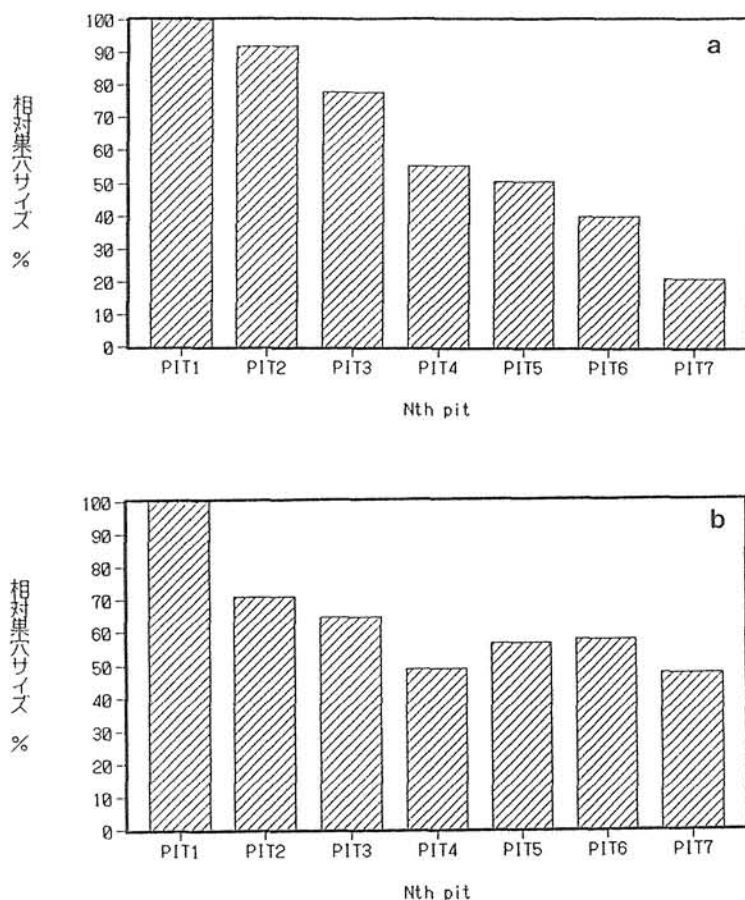


図3. ウスバカゲロウ幼虫 (a) とコウスバカゲロウ幼虫 (b) の、絶食開始後第N回目
にできた巣穴サイズの比較。巣穴サイズは、第1回目にできた巣穴の直径に対する比
率で表した。

絶食条件下における呼吸率の変化

以上で、飢餓にさらされたときの3種のアリジゴクの行動的反応の違いが明かにされたが、個体の内部での反応に差異はないのであろうか。まず絶食条件下での体重減少パターンを3種で比較してみよう(図4)。絶食開始後数日間の体重減少はクロコウスバカゲロウにおいて著しく、コウスバカゲロウとウスバカゲロウは全く同じ減少割合であった。アリジゴクは幼虫期間中は不消化排出物(糞)を一切出さないが、代謝終産物(尿)は排出する。クロコウスバカゲロウにみられる急激な体重減少は、尿量が他の2種よりかなり多い。つまりそれだけ餌の消化速度が速いということを示していよう。急激な初期の体重減少後、絶食期間の進行とともに体重は3種ともゆっくり減少する。けれどウスバカゲロウにおける絶食後20日以降のその減少率は、他の2種よりずっと大きい。それだけ消耗が

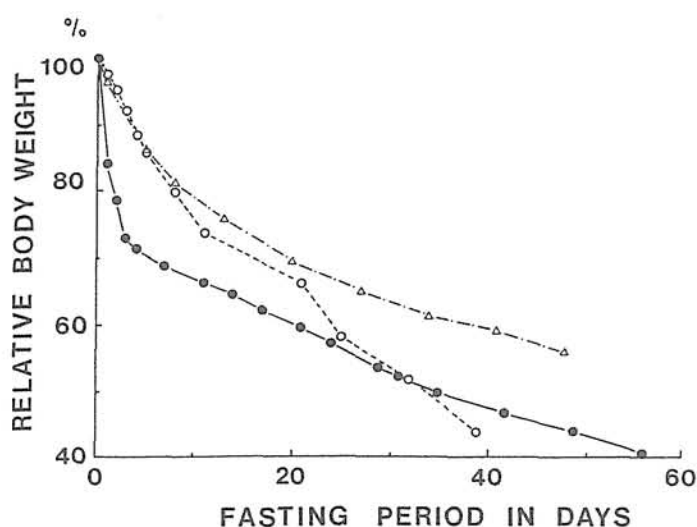


図4. 絶食条件下におけるアリジゴク3種の体重減少パターンの比較。体重は、満腹時の体重を100としたときの相対体重で表した。

○, ウスバカゲロウ; △, コウスバカゲロウ; ●, クロコウスバカゲロウ

表2. アリジゴク3種の絶食条件下における呼吸率 (mean±S.E.) の減少度合の比較。

種 名	標本数	呼吸率 ($\mu\text{l O}_2/\text{g/h}$)		
		満腹時 (a)	飢餓時 (b)	% b / a
<u>H. micans</u>	7	262.8 ± 9.2	81.5 ± 17.6	31.0
<u>M. formicarius</u>	6	187.3 ± 22.1	40.5 ± 1.7	21.6
<u>M. bore</u>	10	355.7 ± 16.1	42.9 ± 5.2	12.1

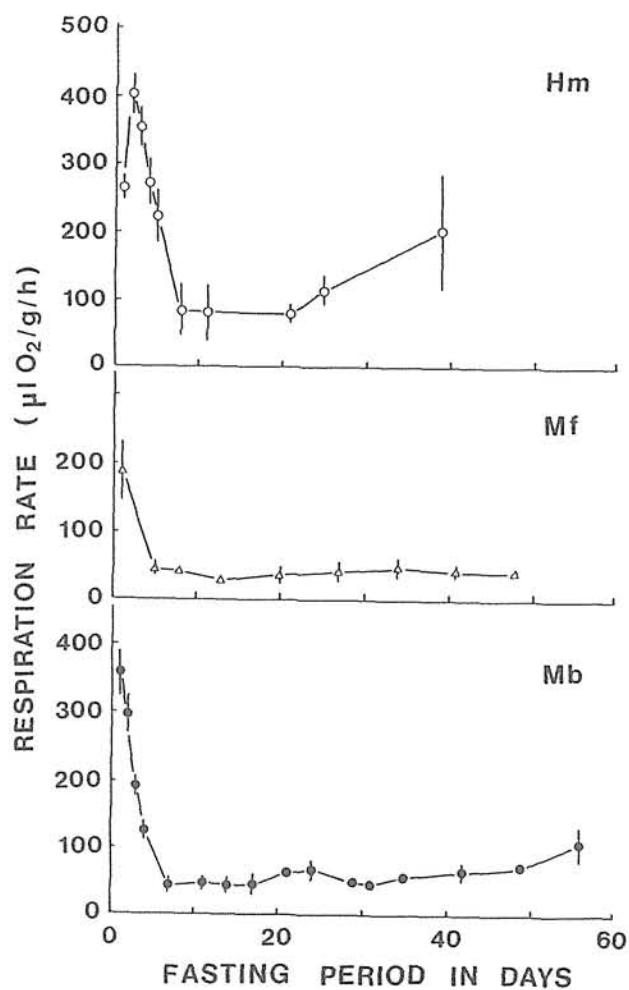


図5. アリジゴク3種の、絶食にともなう呼吸率の減少パターンの比較。

Hm, ウスバカゲロウ; Mf, コウスバカゲロウ; Mb, クロコウスバカゲロウ

速かったということである。

図5はウスバカゲロウ（上）、コウスバカゲロウ（中）、クロコウスバカゲロウ（下）の飢餓に伴う呼吸率の変化を示したものである。先ほどの体重減少のパターンからして、アリジゴクによって摂取された餌はおおよそ1週間以内で消化され尽くされるものと思われるが、ちょうどこの消化期間内における呼吸率はどの種においても高い。絶食開始後1週間位たち消化管内に食物がなくなった頃から、すなわち完全な飢餓が始まってから以降、3種とも呼吸率を大きく低下させた。そして低下した呼吸率はコウスバカゲロウとクロコウスバカゲロウにおいては、絶食期間中その後も低レベルをずっと維持し続けたが、ウスバカゲロウの代謝率は再び上昇した。この飢餓に伴う呼吸率の低下度合を3種で比較してみた（表2）。満腹後1週間目における呼吸率を飢餓時のそれとみなし、満腹時の値に対する相対値で示したものである。その結果、飢餓時における相対呼吸率はウスバカゲロウ>コウスバカゲロウ>クロコウスバカゲロウの順で小さくなり、この順序は移動頻度の高低順序と同じになった。つまり呼吸率の低下度合の大きいアリジゴクほど巣穴移動回数が少ないということである。

考 察

本研究の第一目的は、「いかに飢えようとも決して巣穴移動しないクロコウスバカゲロウ幼虫の捕食戦略」が他の巣穴形成型アリジゴクにおいても同様に採用されているどうかを知ることにあつた。実験結果からそれは否定された。種によって絶食期間中における巣穴移動率に差があり、クロコウスバカゲロウは3種の中でも最も移動率の低い種であつた。絶食期間中における巣穴移動率と呼吸率の低下度合との間には逆の相関が得られたが、このことは、飢えがいかに進行しようとも同じ場所でじっと耐えることを保証するメカニズムとして、クロコウスバカゲロウでみられたような呼吸率の大幅な低下が重要であることを示している。捕食者は植食性動物と違い、一般に飢餓に遭遇するチャンスが高く、それを呼吸率の低下によってしのぐといわれている（たとえば、田中、1987）。飢餓時の呼吸率を満腹時でのそれとの百分率で表し、クロコウスバカゲロウの値（12.1%）やコウスバカゲロウの値（21.6%）と他の捕食性節足動物のそれと比較してみよう（表3）。アリジゴクの呼吸率の低下度合は他の捕食者に比べてきわめて大きく、かれらがいかに飢餓に対して適応的な能力をもっているかがわかる。

ウスバカゲロウ幼虫は、3種の中では呼吸率の低下度合が最も小さかったけれど、逆に飢餓の進行にともなうより頻繁に巣穴移動を行った。コウスバカゲロウ幼虫もクロコウスバカゲロウに比べれば巣穴移動の頻度が高かつたものの、最初につくった巣穴を以後のものに比べてより長期間維持する（図1）という傾向の存在以外、どのような法則で巣穴移動をくりかえすのかははっきりしなかつた（図2）。それに対し、ウスバカゲロウの巣穴移動の66%は絶食開始後25~45日の間に起こり、一定期間餌が得られなければ移動してみるという戦略の存在がうかがえる。ただ本実験からは巣穴移動の至近要因について

表3 . 捕食性節足動物の飢餓条件下における呼吸量の変化(田中(1987)より)。

種 名	呼吸量の変化★ (%)	文 献
カヤシマグモの一種 (<i>Filistata hibernalis</i>)	60	Anderson, 1974
ウズキコモリグモ (<i>Pardosa astrigera</i>)	53	田中, 1987
ムカデの一種 (<i>Nadabius coloradensis</i>)	55 - 75	Riddle, 1976
ナナホシテントウ (<i>Coccinella septempunctata</i>)	59	Tanaka & Ito, 1982
カマキリ (<i>Tenodera angustipennis</i>)	73	Matsura, 1981

★ 絶食前の呼吸率に対する比率で表した。

特定することはできない。

では飢餓の進行にともない移動頻度においてクロコウスバカゲロウとウスバカゲロウでかくも異なるのはなぜだろうか。その原因として、ハビタットの無機적および生物的要素の違いが考えられる。クロコウスバカゲロウのハビタットは海岸砂丘地で、上に何の覆いもなく直射日光の当たるような場所である。雨が降れば当然巣穴は崩れるが、乾燥も早く、再び同じ場所で巣穴を維持することができる。また巣穴が埋まるほど強い風が吹くこともない。つまり、より均質で安定した環境といえる。これに対し、ウスバカゲロウのハビタットは、山道の片側にできた崖地、大木の根元、大岩の窪地などであり、一度雨が降ればシルトが乾燥するのに何日もかかり、雨や風によってシルトが上部から巣穴に落下しやすい。つまり不均質で不安定な環境であるといえる。さらに餌となる小動物の密度という生物的環境要素の視点から両者を比較してみよう。いま、観察した全巣穴数に対し餌を摂食中のアリジゴクの個体数の比率を「捕食観察率」と定義すれば、この値が大きいほどその環境は良好な餌条件を有するといえよう。筆者はクロコウスバカゲロウについては京都市伏見区の浄水場跡地と箱石浜の2カ所においてこの捕食観察率を得ている。前者での値は4.3% (n=26; 1982年の調査)、後者では2.6% (n=14; 1982年の調査)であった。一方1985年6月1日から1986年6月20日までの一年間に万珠院裏山において調査した結果、ウスバカゲロウの平均捕食観察率は1.8% (n=15)であった。たった3カ所からのデータゆえ、断定はできないが、ウスバカゲロウの生息場所の餌条件はクロコウスバカゲロウに比べより劣悪である可能性がある。

ウスバカゲロウのハビタットのように、頻繁にシルトが降り注いだり、あるいは土そのものが雨で流されたりして不安定な環境であれば、アリジゴクの移動のポテンシャルは高

いと思われる。さらに餌条件も悪いとあれば、いつまでも同じ場所で待ち伏せを続けるより、移動したほうが得策であろう。不均質環境ということから、移動先が今までとがらりと変わった餌条件の場所ということも期待できる。これに対しクロコウスバカゲロウ幼虫のハビタットは安定しており、どこへ移動したとしてもさほど餌条件に差がないほど均質である可能性が高い。また餌密度も比較的高いため、じっと待っておれば餌はそのうちやって来よう。このようにハビタットの質的な違いが、クロコウスバカゲロウ幼虫とウスバカゲロウ幼虫の間での捕食戦略の違いを決定しているのではなかろうか。

謝 辞

ウスバカゲロウ幼虫についての実験においては、卒業生の田中八千代さんに、またクロコウスバカゲロウの呼吸率の実験においては卒業生の村尾智裕君の助力を得た。両君のご助力に対し、厚く御礼申し上げる。

引用文献

- Anderson, J.F. (1974) Responses to starvation in the spiders Lycosa lenta Hentz and Filistata hibernalis (Hentz). Ecology 55:576-585.
- Matsura, T. (1981) Responses to starvation in a mantis, Paratenodera angustipennis (S.). Oecologia 50:291-295.
- Matsura, T. (1986) The feeding ecology of the pit-making ant lion larva, Myrmelcon bore: feeding rate and species composition of prey in a habitat. Ecol. Res. 1:15-24.
- Matsura, T. (1987) An experimental study on the foraging behavior of a pit-building antlion larva, Myrmeleon bore. Res. Popul. Ecol. 29:17-26.
- 松良 俊明 (1989) 砂丘のアリジゴク. 218pp. 思索社 (東京).
- Matsura, T. and H. Takano (1989) Pit-relocation of antlion larvae in relation to their density. Res. Popul. Ecol. 31:225-234.
- Riddle, W.A. (1976) Respiratory metabolism of the centipede Nadabius coloradensis (Cockerell): influence of temperature, season and starvation. Comp. Biochem. Physiol. 55A:147-151.
- 田中 幸一 (1987) クモ類の採餌に関する生理生態学的研究. 名古屋大学農学部博士論文. 161pp.
- Tanaka, K. and Y. Ito (1982) Different response in respiration between predaceous and phytophagous lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) to starvation. Res. Popul. Ecol. 24:132-141.