

ナナホシテントウ成虫の餌探索行動: 地域集中型探索行動の 解発刺激と持続時間

中 牟 田 潔

名古屋大学農学部

Area-Concentrated Search in Adult *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae): Releasing Stimuli and Decision of Giving-Up Time. Kiyoshi NAKAMUTA (Laboratory of Applied Entomology and Nematology, Faculty of Agriculture, Nagoya University, Nagoya 464, Japan). *Jpn. J. Appl. Ent. Zool.* 29: 55-60 (1985)

To identify the cue eliciting the switchover in the searching behavior of *Coccinella septempunctata*, the duration of area-concentrated search (GUT: giving-up time) was determined by the method described by NAKAMUTA (1982) after each of the following five feeding stimuli was provided: (a) contact with an aphid (*Myzus persicae*), (b) biting an aphid (an aphid was immediately removed after the beetle bit the prey), (c) consumption of an aphid, (d) contact with an agar block (ca. 2×2×2 mm), (e) consumption of an agar block with a droplet of aphid body fluid on it. Switchover in searching behavior was observed in every case. It is suggested that the contact with a prey rather than its consumption is the cue that elicits the switchover. On the other hand, the GUT varied with the feeding stimulus ($a \approx d < b < e < c$). The GUT was positively correlated with the feeding time of an aphid which represented the size of the prey consumed. To determine whether the GUT was controlled by the amount or by the size of the prey consumed, the GUT was measured after the ladybeetle had fed successively on a large and a small aphid (Sequence A) and after it had fed on a small followed by a large aphid (Sequence B). Although the beetle consumed the same amount of aphids both in Sequence A and B, the beetle showed a longer GUT in Sequence B than in Sequence A. Therefore, it can be concluded that the GUT is determined by the size of the prey most recently consumed, which is not consistent with the predictions based on the classical patch use model developed by CHARNOV (1976).

緒 言

多くの捕食性テントウムシ類で、餌を摂食することにより探索行動が広域型から地域集中型 (area-concentrated searching) へ切り替わることが知られている (FLEISCHNER, 1950; BANKS, 1957, DIXON, 1959; ROWLANDS and CHAPIN, 1978; NAKAMUTA, 1982; MURAKAMI and TSUBAKI, 1984)。すなわち、餌を捕獲するまでは広範な場所を直線的に動いて餌を探索する (広域型)。ところが、一度餌を捕食すると、餌捕獲前よりも探索速度を低下させ、より頻繁に方向転換をすることにより、餌を捕食した場所の近くで次の餌を探索するようになる (地域集中型)。そして、地域集中型の探索を行っても次の餌を発見できないと、探索行動は比較的短時間で再び広域型に戻る (MARKS, 1977; NAKAMUTA, 1982)。さらに、テントウムシ類は探索行動を広域型から地域集中型へ切り換

えることにより、餌発見効率を高めていることが明らかにされた (MURAKAMI and TSUBAKI, 1984)。しかし、広域型から地域集中型への探索行動の切り換えがどのような刺激によって引き起こされるのか、また地域集中型の探索行動の時間 (以下 GUT (giving-up time) と呼ぶ) が何によって決定されるのかは明らかでない。最適採餌戦略理論の研究によれば、いくつかの餌パッチからなるひとつのハビタット内の平均餌捕獲率が上昇するにつれてパッチ内での GUT は短くなることが知られている (CHARNOV, 1976)。平均餌捕獲率が空腹度によって評価できるとするならば、空腹度が高いほど GUT が長くなるはずである。クサカゲロウの一種 *Chrysopa carnea* の幼虫 (BOND, 1980) やナナホシテントウ *Coccinella septempunctata* の幼虫 (CARTER and DIXON, 1982) では、空腹度と GUT の関係がこの理論によって説明された。しかし、ナナホシテントウ成虫では 24 時間絶食させたあ

とに異なる数の餌を摂食しても、GUT が一定の傾向で変化することはなかったので、GUT が空腹度によって決まっているとは考えにくい (NAKAMUTA, 1982)。

本論文では、実験1で、餌との接触、餌の捕獲、餌の摂食、ダミー餌との接触あるいはダミー餌の摂食という5種の刺激のいずれかを与えたあと GUT を測定し、一連の捕食の過程のどの段階で探索行動の切換えが解発されるかを検討する。実験2では GUT が餌の大きさと関係していることを明らかにし、実験3で GUT を決定しているのは餌の大きさそのものなのか空腹度なのかを検討する。

本文に入るに先立ち、本稿を校閲いただいた名古屋大学農学部 樺 宜高博士、齋藤哲夫教授に厚くお礼申し上げます。また本研究の遂行に際し討議に加わっていただいた名古屋大学農学部害虫学教室の諸兄にお礼申し上げます。なお、本研究の一部は日本学術振興会奨励研究員としての援助をうけて行った。

方法 と 結果

用いたナナホシテントウ *Coccinella septempunctata* L. とモモアカアブラムシ *Myzus persicae* (SULZER) は、NAKAMUTA (1983) と同じ方法で飼育した。

以下の実験はいずれもナナホシテントウの活動がみられる10時から17時の間に、 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ の恒温室で行い、供試したナナホシテントウには実験前24時間餌を与えなかった。

GUT は以下のように定義した。餌あるいはそれに類似した摂食刺激を NAKAMUTA (1982) と同じ観察装置のできるだけ中央付近で与え、刺激を受けたあとナナホシテントウが餌探索歩行を開始したら、その時点から Fig.

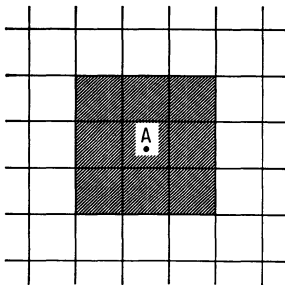


Fig. 1. Definition of the "vicinity" of prey detection. "A" indicates the site of prey detection. Hatched area represents the "vicinity" of prey detection. The duration of area-concentrated search (GUT: giving-up time) is defined as the duration of search within the "vicinity" after prey detection. The size of each square is 2×2 cm.

1で定義した“周辺”(vicinity)から移出するまでの時間をストップウォッチで測定し、これをGUTとした。本来GUTとは捕食者があるパッチで最後に捕獲した餌を処理してから、そのパッチを立ち去るまでの時間であるが、現実には“パッチ”の厳密な定義が困難なために、GUTの定義も便宜的なものにならざるをえない。ここでは、Fig.1で示した“周辺”をテントウムシが認識するパッチとみなし、そこから移出するまでの時間をGUTと考えた。したがって、人為的に定める“周辺”の定義によってGUTが影響をうけることは否めないが、同じ面積の仮想的パッチをもとにGUTの相対的な値を比較するかぎりにおいては議論の誤りは生じないと考えられる。

実験 1. 地域集中型の探索行動の解発刺激

方法：ナナホシテントウに以下の5種類の刺激を与え、GUTを測定した。

a) 餌との接触：ピンセットではさんだモモアカアブラムシ無翅成虫1頭をナナホシテントウの口器に接触させ、ナナホシテントウがこれにかみつく前に取り除いた。

b) 餌の捕獲：a)と同じ方法でモモアカアブラムシ無翅成虫1頭をナナホシテントウに接触させ、ナナホシテントウがこれに大腮でかみついたら、すぐにアブラムシを取り除いた。したがって、ナナホシテントウは餌をまったく摂食していないか、摂食していてもごくわずかな量である。

c) 餌の摂食：a)と同じ方法でモモアカアブラムシ無翅成虫1頭を与え、これを残さず摂食させた。

d) ダミー餌と接触：寒天ブロックをピンセットではさんでナナホシテントウの口器に接触させた。寒天ブロックは2.5%の寒天粉末(和光純薬工業株式会社製)を含み、ナイフで約 $2 \times 2 \times 2$ mmに切り出したものである。

e) アブラムシの体液をつけたダミー餌の摂食：モモアカアブラムシ無翅成虫をピンセットでつぶしその体液をd)で用いたのと同じ寒天ブロックの表面につけたものを与え、摂食させた。なお、モモアカアブラムシの体液をつけた寒天ブロックが、ナナホシテントウの摂食行動をひきおこすことはすでにわかっている (NAKAMUTA, 1984)。

対照として、ナナホシテントウに刺激を与えずに装置内に放した1分後から、そのときにナナホシテントウがいた区画の“周辺”から移出するまでの時間を測定した。各実験には10頭ずつのナナホシテントウを供試し

Table 1. Means of giving-up time after different feeding stimuli

| Types of feeding stimuli | Mean±SD (sec) |
|---|-----------------------|
| Before prey capture (control) | 2.1±0.7 ^a |
| a) Contact with an aphid | 5.3±2.0 ^b |
| b) Capture of an aphid | 12.9±6.2 ^c |
| c) Consumption of an aphid | 19.8±9.6 ^d |
| d) Contact with an agar block | 5.4±2.1 ^b |
| e) Consumption of an agar block with aphid body fluid on it | 16.7±7.3 ^c |

Means followed by the different letters are significantly different at 0.05 level by the COCHRAN-Cox's *t*-test.

た。

結果：Table 1 に各刺激を与えた後の GUT を示した。5 種のうちのどの刺激を与えても、GUT は、対照区よりも有意に長くなった ($p < 0.001$, COCHRAN-Cox の *t*-検定)。このことから、ここで用いた 5 種の刺激はいずれも広域型から地域集中型への探索行動の切換えを解発すると考えられる。モモアカアブラムシに接触した場合と、寒天ブロックに接触した場合との GUT の間には有意な差がなかった。またモモアカアブラムシに一度だけかみついた場合の GUT は、モモアカアブラムシに接触した場合や寒天ブロックに接触した場合の GUT よりも有意に長かった。GUT は、モモアカアブラムシの体液を付着させた寒天ブロックを摂食させた場合にはさらに長くなり、生きたモモアカアブラムシを摂食させた場合にもっとも長くなった。

実験 2. 摂食した餌の大きさと GUT の関係

方法：この実験は摂食した餌の大きさとその後の GUT との関係を見るために行った。餌をナナホシテントウに与え、摂食しはじめてから終わるまでの時間をストップウォッチで測定した。そのあと、ナナホシテントウが探索を始めたなら、GUT を測定した。餌はモモアカアブラムシ 2 齢あるいは 3 齢幼虫とモモアカアブラムシの体液をつけた約 2×2×2 mm の寒天ブロックを用いた。実験のくり返し数はそれぞれ 16, 20 である。この実験に先だって、あらかじめ体重を測定しておいたモモアカアブラムシ 1 頭をナナホシテントウに与え、摂食し終わるまでの時間をストップウォッチで測定することによって、餌の大きさとそれを摂食するのに要する時間の関係を明らかにした。アブラムシの体重は、直示天びん (M1-20 A, 長計量器製作所) を用いて測定した。

結果：モモアカアブラムシの 2, 3 齢幼虫, あるいはモモアカアブラムシの体液をつけた寒天ブロックを摂食するのに要する時間と GUT の間には、Fig. 2 に示すように正の相関がみられ、餌を摂食するのに時間がかかる

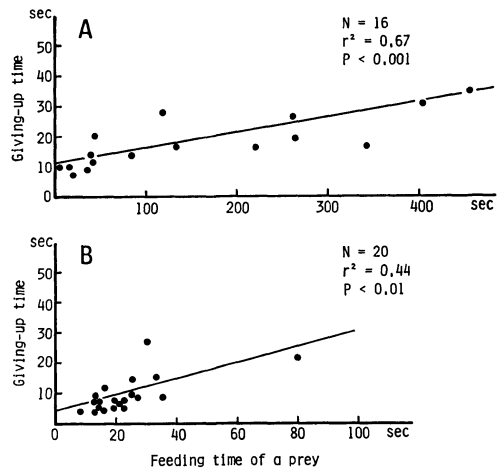


Fig. 2. Correlation between giving-up time and feeding time of a dummy prey (A) and an aphid prey, *Myzus persicae* (B).

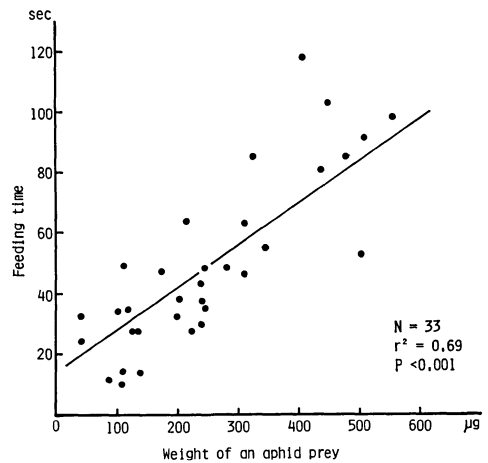


Fig. 3. Relation between feeding time and weight of an aphid prey.

ほど、その場所の近くで次の餌を探す時間が長くなった。また、ナナホシテントウが 1 頭の餌を摂食するのに要する時間は、餌の体重と直線関係があり (Fig. 3), 摂食時間は餌の大きさを反映していると考えられる。したがって、GUT は摂食した餌が大きいほど長くなると考えられる。

実験 3. GUT の決定要因

方法：実験 2 の結果から、GUT は摂食した餌が大きいほど長くなることがわかった。この要因として、i) 摂食量のちがいが、ii) 摂食した餌の大きさのちがいが考えられる。そこで、どちらの要因によるのかを明らかにするために、大きさの異なる 2 頭のアブラムシを順序を

変えて摂食させた場合に GUT に差が生じるかどうかを検討した。すなわち、最初に前もって直示天びんで体重を測定してある大小 2 頭のモモアカアブラムシを大→小の順序 (Sequence A) で 24 時間絶食させたナナホシテントウに与えたあと、GUT を測定した。そのあとモモアカアブラムシを十分量与えて飽食させ、再び 24 時間絶食させる。そして、今度はモモアカアブラムシを小→大の順序 (Sequence B) でナナホシテントウに摂食させ、GUT を測定した。与えた 2 頭の餌の大きさは、大きいほうが約 550 μg 、小さいほうが約 250 μg である。GUT を決定しているのが摂食量であれば 2 回の GUT の測定値に差がなく、餌の大きさであれば GUT に差がみられるはずである。実験には 11 頭のナナホシテントウを用いた。

結果：大きさの異なるモモアカアブラムシを 2 頭連続して摂食させた場合、GUT は供試した 11 頭中 8 頭で 1 頭目に大きい餌を摂食したときよりも、2 頭目に大きい餌を摂食したときのほうが長かった。全個体の平均でも 1 頭目に大きい餌を摂食したときよりも 2 頭目に大きい餌を摂食したときのほうが有意に長かった ($p < 0.05$, WILCOXON の符号順位検定法, Fig. 4)。総摂食量 (アブラムシ 2 頭の体重を加えた値) は同じで、大小のアブラムシを与えた順序だけが逆なので、GUT の長さを決定しているのは 2 頭目の餌の大きさであると考えられる。

考 察

ナナホシテントウの探索行動の地域集中型への切換えは餌を摂食しなくても、餌に接触したり、餌に一度かみついただけでも可能であった。また、寒天ブロックに接

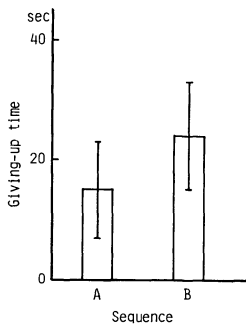


Fig. 4. Giving-up time of a lady beetle after the consumption of two aphids of different size. The lady beetle was fed A: first large aphid then small; B: vice versa. Means of giving-up time differed significantly between the Sequence A and B ($p < 0.05$, WILCOXON's signed-ranks test). Bars represent standard deviation.

触したり、アブラムシの体液をつけた寒天ブロックを摂食したときにもみられた。テントウムシ類に限らず捕食者の探索行動に関する従来の研究は、餌の摂食による探索行動の変化に注目し、変化したあとの行動の解析に主眼がおかれていた (たとえば, SMITH, 1974 a, b)。餌を摂食しなくても探索行動の切換えがおこる例はほとんど知られておらず、クサカゲロウの一種 *C. carnea* の幼虫が餌のアブラムシに一度かみつただけで探索行動を切り換えることが知られているにすぎない (BOND, 1980)。ナナホシテントウの餌捕獲効率は、頭部で餌に接触したとき 98%、前肢で接触したときに 45% であり、ナナホシテントウが接触した餌をすべて捕獲できるわけではないから (NAKAMUTA, 1983)、餌を摂食しなくても接触刺激によって餌を認知しただけでも探索行動が切り替わることは、意味のあることだと考えられる。

また、ナナホシテントウでは GUT が刺激の種類によって異なり、アブラムシの摂食 > アブラムシの体液をつけた寒天ブロックの摂食 > アブラムシの捕獲 > アブラムシと接触 > 寒天ブロックと接触の順で短くなった。これは“アブラムシの摂食”という刺激によく似た刺激のあとほど GUT が長くなることを示唆している。

さらに、実験 3 ではナナホシテントウ成虫の GUT は直前に摂食した餌の大きさによって決定されていることが示された。直前の餌に関する刺激情報をその後の行動の決定に利用している例は他の昆虫でも知られている。ナナホシテントウと同様にアブラムシの捕食者であるヒラタアブの一種 *Syrphus balteatus* の幼虫ではアブラムシを摂食させる時間が長いほど、GUT が長くなる (CHANDLER, 1969)。待伏せ型の捕食者であるルリボシヤンマ属の一種 *Aeschna cyanea* の幼虫は、ダミーの餌に対しても下唇を伸ばしてこれを捕獲しようと試みるが、ダミー餌をとりのぞいても餌の消失した場所へしばらく頭部を定位しつづける。この定位の持続時間は餌によく似たダミーほど長くなる傾向があった (ETIENNE, 1972)。

また、捕食性の昆虫ではないが、クロキンバエ *Phormia regina* は餌を食べたあとその近辺ではげしくせん回する。そしてこのせん回の持続時間は、餌であるショ糖液の濃度が濃いほど長くなる (DETHIER, 1957; NELSON, 1977)。

さらに、餌探索だけでなく交尾相手の探索の場合にも同様なことが知られている。チャバネゴキブリ *Blattella germanica* の雄は雌の性フェロモンを認知するとその付近にとどまって雌を探すが、このときフェロモン濃度が高いほど探索時間が長くなる傾向がある (SCHAL et al.,

1983)。

これらのことから、多くの昆虫が餌や交尾相手などを探すときに、地域集中型の探索を行い、その時間は刺激源の価値に関する直前の情報にもっとも影響されていると考えられる。最適採餌戦略理論ではいくつかの餌パッチで構成されるハビタット内で採餌を行う全知の捕食者を想定し、最適な捕食者はハビタット内の平均の餌獲得速度に応じて GUT を決定するのであろうと結論されている (KREBS et al., 1983 ; CHARNOV, 1976)。しかし、このためには捕食者がハビタット全体の質を知っているという仮定が成り立たねばならず、テントウムシのような昆虫の捕食者にはあてはまりにくい。また、空腹度をハビタット全体の質に関する情報とみなすのにも無理があるように考えられる。これに対して、HASSELL and MAY (1974) や MURDOCH and OATEN (1975) はハビタットの質を知らない捕食者では、GUT は自然選択によって遺伝的に固定されているだろうと考え、摂食経験には左右されずつねに一定であるという条件での捕食モデルを提案している。しかし、上に述べたように、テントウムシをはじめとしているいろいろな種で直前の餌の質を手がかりに GUT が決定されていることが明らかになってきた。このことがどのような適応の意味があるかを研究するのはこれからの課題であるが、少なくとも GUT が餌の条件によって変化すること、最適採餌戦略理論による仮定とは異なった機構で決定されていることは今回の結果から明らかであろう。

摘 要

ナナホシテントウの餌探索行動が広域型から地域集中型へ切り替わるための刺激と、地域集中型の探索の時間 (GUT) の決定要因を検討した。

ナナホシテントウに、a) 餌との接触、b) 餌の捕獲、c) 餌の摂食、d) 寒天ブロックのダミー餌との接触、e) アブラムシの体液をつけたダミー餌の摂食の5種の刺激のいずれかを与えて GUT を測定し、刺激を与えなかった場合の GUT と比較した。GUT は、上記5種のどの刺激を与えた場合にも刺激を与えなかった場合より長く、 $a \approx d < b < e < c$ の順で長くなった。探索行動の切換えは、餌を摂食しなくても餌と接触するだけでもひきおこされると考えられる。

また、GUT は、餌を摂食するのに要する時間が長いほど長かった。餌の摂食時間は餌の大きさと直線関係があるので、摂食した餌が大きいほど GUT は長くなると考えられる。大きさの異なるアブラムシを2頭連続して

摂食させた場合、GUT は、1頭目に大きい餌を摂食したときよりも2頭目に大きい餌を摂食したときのほうが有意に長かった。したがって、GUT の長さは総摂食量が同じ場合、あとのほうの餌の大きさによって決定されていると考えられる。

引用文献

- BANKS, C.J. (1957) The behaviour of individual coccinellid larvae on plants. *Br. J. Anim. Behav.* **5**: 12—24.
- BOND, A.B. (1980) Optimal foraging in a uniform habitat: the search mechanism of the green lacewing. *Anim. Behav.* **28**: 10—19.
- CARTER, M.C. and A.F.G. DIXON (1982) Habitat quality and the foraging behaviour of coccinellid larvae. *J. Anim. Ecol.* **51**: 865—878.
- CHANDLER, A.E.F. (1969) Locomotory behaviour of first instar larvae of aphidophagous syrphidae (Diptera) after contact with aphids. *Anim. Behav.* **17**: 673—678.
- CHARNOV, E.L. (1976) Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* **9**: 129—136.
- DETHIER, V.G. (1957) Communication by insects: physiology of dancing. *Science* **125**: 331—336.
- DIXON, A.F.G. (1959) An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia decempunctata* (L.). *J. Anim. Ecol.* **28**: 259—281.
- ETIENNE, A.S. (1972) The behaviour of the dragonfly larva, *Aeschna cyanea* M. after a short presentation of a prey. *Anim. Behav.* **20**: 724—731.
- FLESCHNER, C.A. (1950) Studies on searching capacity of the larvae of three predators of the citrus red mite. *Hilgardia* **20**: 233—265.
- HASSELL, M.P. and R.M. MAY (1974) Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* **43**: 567—594.
- KREBS, J.R., D.W. STEPHENS and W.J. SUTHERLAND (1983) Perspectives in optimal foraging. *In: Perspectives in Ornithology.* (G.A. CLARK and A.H. BRUSH, eds.), New York: Cambridge Univ. Press, pp. 165—221.
- MARKS, R.J. (1977) Laboratory studies of plant searching behaviour by *Coccinella septempunctata* L. larvae. *Bull. Entomol. Res.* **67**: 235—241.
- MURAKAMI, Y. and Y. TSUBAKI (1984) Searching efficiency of the lady beetle *Coccinella septempunctata* larvae in uniform and patchy environments. *J. Ethol.* **2**: 1—6.
- MURDOCH, W.W. and A. OATEN (1975) Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.* **9**: 2—131.
- NAKAMUTA, K. (1982) Switchover in searching behavior of

- the ladybeetle, *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera : Coccinellidae) caused by prey consumption. Appl. Ent. Zool. **17** : 501—506.
- NAKAMUTA, K. (1983) Sequence of predatory behavior of the ladybeetle, *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera : Coccinellidae) on the green peach aphid, *Myzus persicae* SULZER (Homoptera : Aphididae). Appl. Ent. Zool. **18** : 559—561.
- NAKAMUTA, K. (1984) Aphid body fluid stimulates feeding of a predatory ladybeetle, *Coccinella septempunctata* (Coleoptera : Coccinellidae). Appl. Ent. Zool. **19** : 123—125.
- NELSON, M. (1977) The blowfly's dance : role in the regulation of food intake. J. Insect Physiol. **23** : 603—611.
- ROWLANDS, M.L.J. and J.W. CHAPIN (1978) Prey searching behavior in adults of *Hippodamia convergens* (Coleoptera : Coccinellidae). J. Georgia Entomol. Soc. **13** : 309—315.
- SCHAL, C., T.R. TOBIN, J.L. SURBER, G. VOGEL, M.K. TOURTELLOT, R.A. LEBAN, R. SIZEMORE and W.J. BELL (1983) Search strategy of sex pheromone-stimulated male German cockroaches. J. Insect Physiol. **27** : 575—579.
- SMITH, J.N.M. (1974 a) The food searching behaviour of two European thrushes. I. Description and analysis of search paths. Behaviour **48** : 276—302.
- SMITH, J.N.M. (1974 b) The food searching behaviour of two European thrushes. II. The adaptiveness of the search patterns. Behaviour **49** : 1—61.
-