

ハラアカオバボタルおよびオオシママドボタル幼虫の  
オキナワウスカワマイマイに対する捕食行動

大場信義\*

Feeding habits of the larvae of *Pyrocoelia abdominalis* and  
*P. atripennis* (Coleoptera: Lampyridae)  
to the land snail, *Acusta despecta*

OHBA Nobuyoshi\*

キーワード: ホタル, 捕食行動, 幼虫, ハラアカオバボタル, オオシママドボタル  
Key words: firefly, feeding habits, larva, *Pyrocoelia abdominalis*, *Pyrocoelia atripennis*

野外におけるハラアカオバボタルの幼虫は12月に終齢に達する。一方、オオシママドボタル幼虫は12月に1~2齢が最も多い。さらに両種の幼虫は主となる生息地を違えることで、餌資源の競合が回避されている。室内観察によると、両種の幼虫(L)は陸生巻貝であるオキナワウスカワマイマイ(S)を探すために無作為に歩行するが、Sが至近距離に存在しても、直ぐに定位できない。特に殻の開口部を粘液で作った膜で塞いでいる状態のSにはLの攻撃がみられない。Lの攻撃対象となるSは軟体部を露出した個体であり、LがSに接触すると匂いを感じ、捕食行動が解発されるためと考えられる。SはLに攻撃された直後、殻内に軟体部を引っ込めるといった行動は、Lの攻撃に対する一時的回避に過ぎない。即ち、再び軟体部を露出したSは移動してLから逃れる。

Sは同様に、Lの攻撃を受けると粘液の泡を分泌し、Lの攻撃を回避し、さらに、殻を大きく左右に振る行動によって、殻に取り付いたLを振り落とし、もしくは地面に擦りはぎ落とす。また、粘液玉をLの口器に付着させることによって、Lの摂食行動を阻止する。Sの殻振りはLの攻撃行動が続く間行われ、1回当たりに要する時間は2.7-3.4秒でありほぼ一定している。ハラアカオバボタルでは、LがSの軟体部を咬む行動を1715秒間に11回繰り返すとSは2018秒後に麻痺状態となるが、心臓は鼓動している。殻開口部に白色膜を張ったSを攻撃するときにはSの殻振行動がほとんど見られず、軟体部を殻に引っ込める行動と粘液泡の分泌行動のみが見られる。両種ホタルの幼虫の捕食行動は、基本的に同一である。Lは大あごをSの軟体部に浅く差し込んで約1秒に1回の速さで開閉を繰り返す。この行動は軟体部のほとんどが摂食されるまで継続し、数時間に及ぶことから、大あごでSの軟体部を咬み砕き、Lの口器から分泌される消化液を混ぜ合わせて、消化を効果的に行っていると考えられる。ハラアカオバボタルの場合、Sの心臓は10393秒後においても鼓動し続けている。複数個体のLがSを摂食する時に、優位なLが劣位のLを押し出すが、押し出されたLは再度定位して、摂食行動に割り込む。しかし、優位なLは大あごでSの殻を咬んで引きずり、他のLにSを奪われないように移動するか、腹部を大きく振り、他のLを排除する行動をとる。

The larva of *Pyrocoelia abdominalis* reaches the last instar in the field in December, whereas the 1-2 instar larvae of *P. atripennis* are already abundant in December. In addition, the main habitats of both species are isolated, and so the competition for food resources is absent. Based on laboratory observations, the larva (L) of each species crawls randomly in search of a land snail *Acusta despecta* (S) which

\* 横須賀市自然・人文博物館 Yokosuka City Museum, Yokosuka, 238-0016  
原稿受付 2004年9月28日 横須賀市博物館業績588号

serves as food, but neither is able to orient itself immediately even though S is located at close range. The attack by L is not recognized by S if it has the opening of its shell closed by a cover of white film that is made from mucus. L attacks the S on contacting the body of S. It is thought that L's feeding habit is activated when L senses (smells) the flesh of S. The behavior of S when attacked by L is to withdraw immediately into its shell but this is only an evasive move. S soon puts out its own body and then moves to escapes from L. S also secretes a bubbles of mucus and shakes its shell in trying to avoid the attacking L. Moreover, the feeding behavior of L is obstructed by putting a tiny gem-like mucus on the mouth parts of L. The shaking of the shell continues while L is attacking, and each shaking lasts for 2.7-3.4 seconds. The biting of the body of S takes place at a rate of 11 times in 1715 seconds and S becomes paralyzed after 2018 seconds, but the heart of S continues beating. The shaking behavior is not seen when S has a covering of a white film over the shell opening and is only observed after S's withdrawal into the shell and upon secretion of the mucus bubble. Feeding behavior of both species of larva is basically the same. The L inserts its own mandible into the body of S, repeatedly opening and shutting its mandible at a speed of once a second. This action continues for several hours as L attempts to crush the body of S with its mandible while mixing digestive liquid secreted from the mouth parts. It is thought that the body of S is digested efficiently. Based on observations on the feeding behavior of *P. abdominalis*, the heart of S keeps pulsating even after 10393 seconds. When two or more larvae feed on S, others are pushed aside by a dominant one. The dominant L drags the shell of S with its mandible and moves under a rock or violently shakes the abdomen and takes action to exclude the others.

## はじめに

ホタル類の幼虫の捕食行動は、これまでに国内ではゲンジボタル、ヘイケボタルをはじめとした水生ホタル(大場, 1973, 1974, 1977, 1986, 1988), 半水生のスジグロベニボタル(大場, 2003b, 2004), また陸生ホタルではオキナワオバボタル, ミヤコマドボタル, タテオビクシヒゲボタル, ヒメボタル(大場, 1975, 1976 a, 1976 b, 1978, 1981, 1984), イリオモテボタルに加え, 本論で対象とした2種のホタル類, また, 国外では水生の *Luciola ficta* や陸生の *Lamprigera* sp., *Pteroptyx effugens*, *P. tener*, スリランカの陸生ホタルの1種など多くの観察例がある(大場, 2003b, 2004 Ohba and Sim, 1994, 2000)。その結果, ホタル類の幼虫の食性はきわめて広く, 貝類, ミミズ類, 衰弱した水生昆虫や小動物, 更にヤスデなどを捕食することが明らかになってきた(大場, 1995, 1997 a, 1997 b, 2003b, 2004 Wittmer and Ohba, 1994)。しかし, 一部の幼虫の食性を除き, 詳細な捕食行動についての報告は少なく, 食性や捕食行動の適応進化を明らかにする上で, 各種の幼虫の捕食行動の解明は重要である。

本報告では, 沖縄県西表島と石垣島に同所的に生息するハラアカオバボタルおよびオオシママドボタルの幼虫の捕食行動を上記の目標の第1歩として詳細に観察した。

両種はマドボタル属ホタルであり, 前種の成虫は小型かつ両行性で, 弱く発光するが, 後種は大型かつ夜行性

であり, 強く発光する。発生期は前種が3~5月, 後種は10~1月であり, 両種の成虫が同時に出現することはない。両種の終齢幼虫は前種がきわめて大型であるが, 後種は小型であり, 両種ともに発光するが, 最も捕食行動が活発な終齢幼虫期の出現期が両種で異なる。

しかし, これまでに両種の捕食行動について詳細な観察例がなく, 両種の捕食行動を明らかにすることは, 1) 幼虫が餌にどのように定位するのか, 2) 幼虫の攻撃行動, 3) 餌の麻痺に至るプロセス, 4) 幼虫の摂食行動, 5) 餌の防衛行動, 6) 餌をめぐる幼虫間での競争, 7) 餌資源量と幼虫の捕食量, 8) 餌資源の競合回避システムなどを明らかにすることが期待できる。そこで, これらの類似したホタルの幼虫の捕食行動を野外で目視観察するとともに室内においてVTRカメラで撮影し, 解析を行ったのでその結果を報告する。

## 観察対象および方法

ハラアカオバボタル *Pyrocoelia abdominalis* の幼虫は沖縄県石垣島川平において2000年12月に採集した中齢~終齢幼虫, オオシママドボタル *Pyrocoelia atripennis* の幼虫は西表島祖内において2000年12月に採集した2~3歳の個体を対象とした。各々のホタルの幼虫の捕食行動は主に室内と野外において観察した。野外観察はハラアカオバボタルでは2001年12月に石垣島および西表島, オオシママドボタルは西表島において観察した。しかし, これ以外に, これまで20年間に得られた野外観察の知見も参考にした。室内における捕食行動の観察にはこれ

らの2種のホタル幼虫と最も広くみられるオキナワウスカワマイマイ *Acusta despecta* (Sowerby, 1839) を対象とし、神奈川県横須賀市において室内気温 (15~20℃) で実験観察を行った。オキナワウスカワマイマイは大 (殻径約2 cm)、中 (殻径約1 cm)、小 (殻径約0.5 cm) を観察に供した。

観察用の容器は15×20×6 cmのプラスチック製であり、容器の底に水で湿らせたティッシュペーパーを敷き詰めたものと、湿らせた土を1 cmほど敷き詰めたものを用意し、幼虫や巻貝の活動を促す環境とした。同一条件の観察用容器を2組用意して、オオシママドボタルとハラアカオバボタルの幼虫を放ち、別々に観察した。オオシママドボタルの幼虫は1~7個体、オキナワウスカワマイマイは中、小の1~3個体、ハラアカオバボタルの幼虫は1~4個体 (擬死状態の個体が含まれる)、オキナワウスカワマイマイは小、中、大型1~3個体 (殻開口部に粘液が固まってできた白膜で塞がれている個体が含まれる) を容器に入れて、デジタルビデオカメラで撮影し、行動解析を行った。

## 結果

### 1. 野外におけるハラアカオバボタルとオオシママドボタル幼虫の捕食行動

**観察場所:** 沖縄県西表島, **観察日:** 2000年12月 気温16-20℃。

**生息環境:** ハラアカオバボタルは森や林に隣接した人里を中心に生息するが、オオシママドボタルの幼虫はより人間活動が盛んな人里の畑や人家周辺の緑地周辺を中心に生息した。しかし、両種の生息環境は完全に分離されてなく、オオシママドボタルはハラアカオバボタルの生息環境にも僅かながら混生していた。オオシママドボタルの生息域はハラアカオバボタルの生息域よりも畑や草地などの開かれた環境が中心であった。

**生息状況:** ハラアカオバボタルの幼虫の生息域は限定されるが、オオシママドボタルの幼虫は広い範囲に生息した。また、両種ともに弱齢幼虫期はコロニーを形成し、密度高く生息するが、終齢に近い大きさに成長した個体ほど分散して生息する傾向が見られた。

**活動状況:** 両種の幼虫ともに、夜行性であり、発光歩行しながら採餌した。両種の幼虫ともに気温、湿度が高く暗い夜に発光活動し、直前まで降雨である場合に最も活発に発光歩行が観察された。こうした条件では、餌となるオキナワウスカワマイマイも活動していた。降雨がなく、乾燥状態が続くと、オキナワウスカワマイマイは土中もしくは樹皮上で殻開口部に白膜を張り休眠状態とな

り、地表を這う個体は激減した。

**出現最盛期:** これまでの20年以上にわたる目視観察ではハラアカオバボタルの幼虫は12月に終齢に達し、個体密度も高い。一方、オオシママドボタル幼虫は12月に1~2齢が最も多く、成虫では小型であるハラアカオバボタルの幼虫、特に雌の幼虫が大きい時期であった。

**捕食行動:** オオシママドボタルの幼虫 (L) は夜間に無作為に発光歩行し、軟体部を露出したオキナワウスカワマイマイ (S) に出会い接触すると、Sの殻の後方から這い登って定位した。定位されたSは殻を大きく左右に振り回す行動を繰り返した。Lは殻に自身の体を尾脚で固定して前方へ移動し、頭部を伸ばして、Sの頭部背面、後部背面、大触角などを大ごとで咬むといった攻撃を加えた。Sは咬まれた直後、軟体部を殻に引っ込めるが、再び露出させて、粘液の泡を分泌し、殻振と移動行動を繰り返した。Lは粘液泡を口器で吸収し、執拗にSが不動となるまで攻撃を繰り返した。Lの攻撃行動によってSの動きは次第に緩慢となると、LはSの殻を咬んで、岩や石の隙間へSを引きずる行動が見られた。Lの摂食行動は岩や石の隙間において行われた。

基本的にハラアカオバボタルの幼虫も同様な捕食行動が観察された。野外では1個体のSに両種の幼虫が定位し、攻撃、捕食行動をとったという観察例は現在までにない。

**餌サイズ:** オオシママドボタルのLは幼貝~成貝まで様々なサイズのSを捕食した。また、Lはオキナワウスカワマイマイの他に、様々な貝類が捕食されることが観察された。

### 2. 室内における捕食行動

ハラアカオバボタルおよびオオシママドボタルの幼虫の捕食行動の観察結果は第1表と第2表に各々示した。

#### 1) ハラアカオバボタル幼虫2個体の捕食行動 (A)

**観察日:** 2001年1月8日, **観察開始時刻:** 午前10時35分26秒, **観察時間:** 3129秒間。

観察容器内に放した幼虫 (L) は、観察当初は体を硬直させて、不動であった。この擬死状態からオキナワウスカワマイマイ (S) に定位するまでに要した時間は975秒であった。LはSに定位すると尾脚でSの殻に体を固定し、攻撃行動に移った。この行動は2062秒間継続し、Lは殻に乗る体勢で、頭部を伸ばして露出したSの軟体部を咬んだ。SはLに咬まれた直後に軟体部を殻内に引っ込めるが、その後、直ぐに軟体部を再び露出させた。Sは殻に乗ったLを振り落とすために殻を回転させるように左右に振る行動が見られた。この殻の回転行動はLの攻撃行動が続く間1747秒間観察された。こう

した行動の間にLはSの殻を大あごで噛みながら引っ張って、飼育容器内に置いた小さな石の隙間に移動した。この移動行動を挟み、Sの殻振り行動が見られた。この殻振りは左に振り、次に右へ振るという順で繰り返された。1回の殻振りに要する測定値(平均値)例を以下に示す。

観察開始1326秒後は3.4秒( $n=8$ ,  $sd=1.41$ ), 1570秒後は3.3秒( $n=11$ ,  $sd=0.65$ ), 1640秒後は3.1秒( $n=6$ ,  $sd=0.38$ ), 1689秒後は3.3秒( $n=4$ ,  $sd=0.5$ )であった。2個体のLがSに定位すると、2個体間で奪い合いが開始された。大型かつ活発な優位にあるLは他個体Lが接近しないように、腹部を左右に大きく振った(腹振)。Sが不動状態となると、LはSを引っ張り飼育容器内においた小岩や小石などの物陰に運んだ。

#### 2) ハラアカオバボタル幼虫4個体の捕食行動(B)

観察日: 2001年1月8日, 観察開始時刻: 午前10時53分15秒, 観察時間: 1876秒。

3個体のLが小型のSを137秒間攻撃した。Lは頭部を伸ばして、Sの軟体部を咬むとSはその直後に軟体部を殻に引っ込めたが、数秒後には再び露出した。軟体部を咬まれたLは粘液の泡を放出する行動を繰り返した。Lはこの粘液泡と小さな粘液玉が大あごに付着すると、Lは前脚で除去した。その後、LはSが放出した泡を口器で吸収し、Sの軟体部を露出させた。

Sは不動となり、3個体のLはSの殻内に頭部を挿入し、摂食行動をとった。別個体のLがわずかな隙間から頭部を挿入し、摂食した。

しかし、これらのうち1個体のLは大型のLに押し出されたが、再度定位しようとした。

その後、摂食行動をしていたLのなかで最大の個体は、Sの殻を大あごで噛んで引きずる行動を開始した。

#### 3) ハラアカオバボタル幼虫1個体の捕食行動(C)

観察日: 2001年1月8日, 観察開始時刻: 午前10時37分59秒, 観察時間: 1641秒。

観察容器内のLは観察開始時には不動であったが、81秒後には歩行を開始した。Sは243秒後に移動した。Lの定位行動は1641秒後に観察された。LはSに定位した直後にSの軟体部を咬み、攻撃行動が開始された。Sは殻にLが取り付くと、殻を左右に振り回した。

#### 4) ハラアカオバボタル幼虫1個体の捕食行動(D)

観察日: 2001年1月8日, 観察開始時刻: 午前11時24分51秒, 観察時間: 59秒。

観察開始後7秒でLはSに定位した。11秒後にはLの攻撃行動が観察され、Sは殻振り行動を行った。SはLの攻撃を避けるために粘液の泡を分泌するとともに移動し

た。Lは体に付着したSの粘液を除去するために、尾脚でクリーニングした。

#### 5) ハラアカオバボタル幼虫1個体の捕食行動(E)

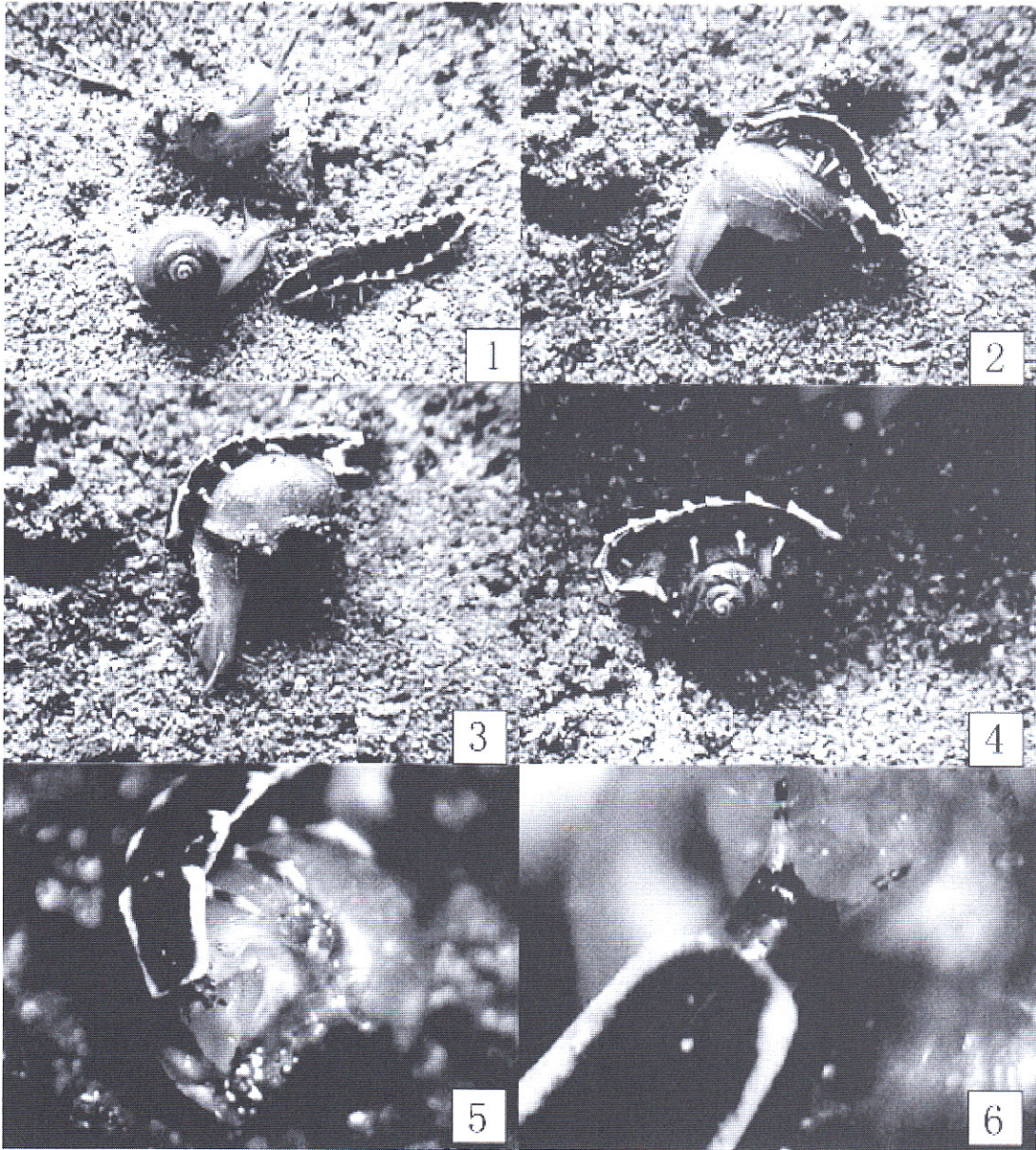
観察日: 2001年1月8日, 観察開始時刻: 午前11時28分17秒, 観察時間: 629秒間。

観察開始後63秒でLは軟体部を露出したSに定位した(第1図-1)。Lは66秒後に攻撃行動を開始した(第1図-2)。Lは攻撃行動時にSの殻に後方から乗り、前方へ少しずつ移動して、体を尾脚で殻にしっかりと固定しながら、頭部をSの軟体部へ伸ばして、大あごで咬んだ(第1図-3)。SはLの攻撃を受けると殻振り行動を65回以上(殻振り行動を観察していない時間帯があるため)繰り返した。Lの攻撃行動は534秒間続いた。87~119秒の間のSの殻振り所要時間は平均で2.7秒( $n=13$ ,  $sd=0.95$ ), 164~179秒の間では平均2.7秒( $n=7$ ,  $sd=1.1$ ), 432~449秒の間では平均2.9秒( $n=7$ ,  $sd=0.9$ ), 510~525の間では2.8秒( $n=6$ ,  $sd=0.75$ )であった。このSの殻振り行動が繰り返されてもLは振り落とされることは見られなかった。Sは殻振り時には殻を観察容器底面に接するように振り、この場合にはLは擦り落とされる状況に陥っていた。Lの攻撃によってSは衰弱し、殻に取り付いたL(第1図-4)は摂食行動に移った(第1図-5)。Lは大あごをSの軟体部に浅く差し込んで約1秒に1回の速度で開閉運動を繰り返した(第1図-6)。

#### 6) ハラアカオバボタル幼虫1個体の捕食行動(F)

観察日: 2001年1月10日, 観察開始時刻: 午後6時6分37秒, 観察時間: 12411秒。

観察開始後、303秒でLはSの殻に後方から乗り定位した。315秒後にはLの攻撃行動が開始され、LはSの殻の後方から前方へ移動し、大触角を咬んだ。咬まれた直後、Sは軟体部を殻内に引っ込めたが、数秒後には再び露出させた。415秒後に再びLはSを咬むと、Sは粘液泡を分泌させて、ゆっくりと移動したLは殻に乗ってSの頭部を攻撃する機会を待っていた。その後、Lは軟体部を咬む行動を11回繰り返した。SがLに咬まれる軟体部の部位は尾部背面、前方背面、大触角であった。Sは咬まれる度に動作が緩慢となり、軟体部を殻に引っ込める行動も遅くなった。Lの攻撃行動は1715秒間継続し、2018秒後にはSはほとんど不動となったが、半透明の軟体部を透して心臓が鼓動していることが確認された。攻撃行動のなかでLはSの殻を咬み、尾脚で体を固定して後方へ引きずった。移動先は小石や岩などの隙間であった。LがSを引きずる行動は7回観察され、5676秒間に及んだ。この観察では攻撃されたSは殻振り行動が



第1図 ハラアカオバボタル幼虫 (L) のオキナワウスカワマイマイ (S) に対する捕食行動. 1. 歩行開始した幼虫 (L), 2. LはSに定位, 3-4. Sを攻撃するL., 5. 摂食行動を開始したL, 6. 大あごを開閉させてSの軟体部を摂食するL.

ほとんど観察されず、軟体部を殻に引っ込める行動と粘液泡の分泌行動が見られた。また、Lの大あごに粘液玉が付着すると、その除去に前脚を使って行った。Lの摂食時間は10393秒以上であった（VTRカメラによる観察は10393秒で終了した）。Lは大あごを開閉して、不動のSの軟体部を摂食した。Sの心臓は10393秒後においても鼓動し続けていた。約12時間（43200秒）後の目視

観察によるとSはほとんどLに食べつくされて軟体部は消化されてなくなっていた。

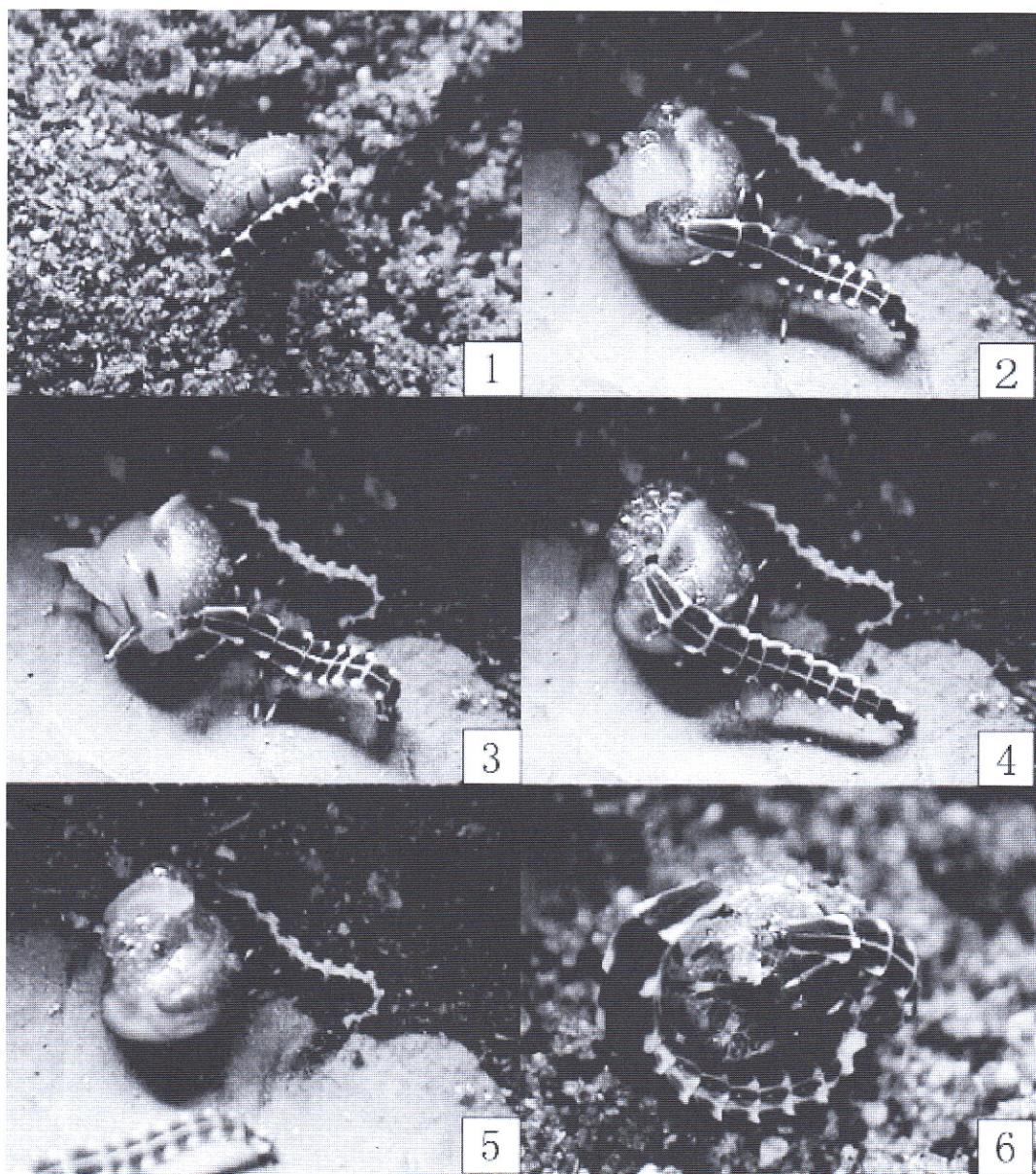
#### 7) オオシマドボタル幼虫2個体の捕食行動 (A)

観察日：2001年1月8日，観察開始時刻：午前11時42分30秒，観察時間：2152秒。

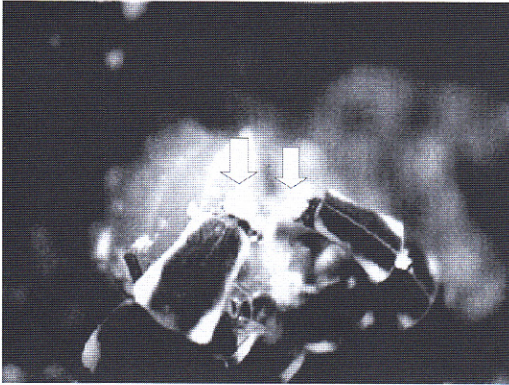
観察開始後，4秒で1個体のLは軟体部を露出したSの殻に這い上がり，尾脚をSの殻に固定してSに定位し

た(第2図-1)。21秒後には別個体のLの攻撃行動が開始され(第2図-2)175秒間続いた。Lは大あごでSの大触角を咬むと(第2図-3)Sは直後に軟体部を殻内に引っ込めると同時にSは粘液の泡を分泌した(第2図-4)。攻撃を加えた個体のLは、この泡によって攻撃を中止し、離れ去った(第2図-5)。しかし、残

った1個体のLと新たに加わった別個体のLが、57秒後に摂食行動を開始し(第2図-6)、2129秒続いた。この摂食行動中にLは大あごに白色の粘液塊が付着し(第3図-1)、それを前脚で除去する行動が見られた。443秒後には大型のLが小型のLを押し出す行動が見られたが、小型Lは再度摂食行動に加わった。588秒後に



第2図 オオシママドボタル幼虫(L)のオキナワウスカワマイマイ(S)に対する捕食行動。1. Sに定位したL, 2. Lに咬まれた直後にSは軟体部を殻内に引っ込めた, 3. Sの大触角を咬んだL, 4. 攻撃されたSは粘液の泡を分泌, 5. 粘液の泡によって攻撃を中止してSから離れたL, 6. 別個体のLが加わり, 泡を口器で吸収。



第3図 オキナワウスカワマイマイ (S) を摂食中のオオシママドボタル幼虫 (L). Lの大あごに付着した粘液球 (矢印).

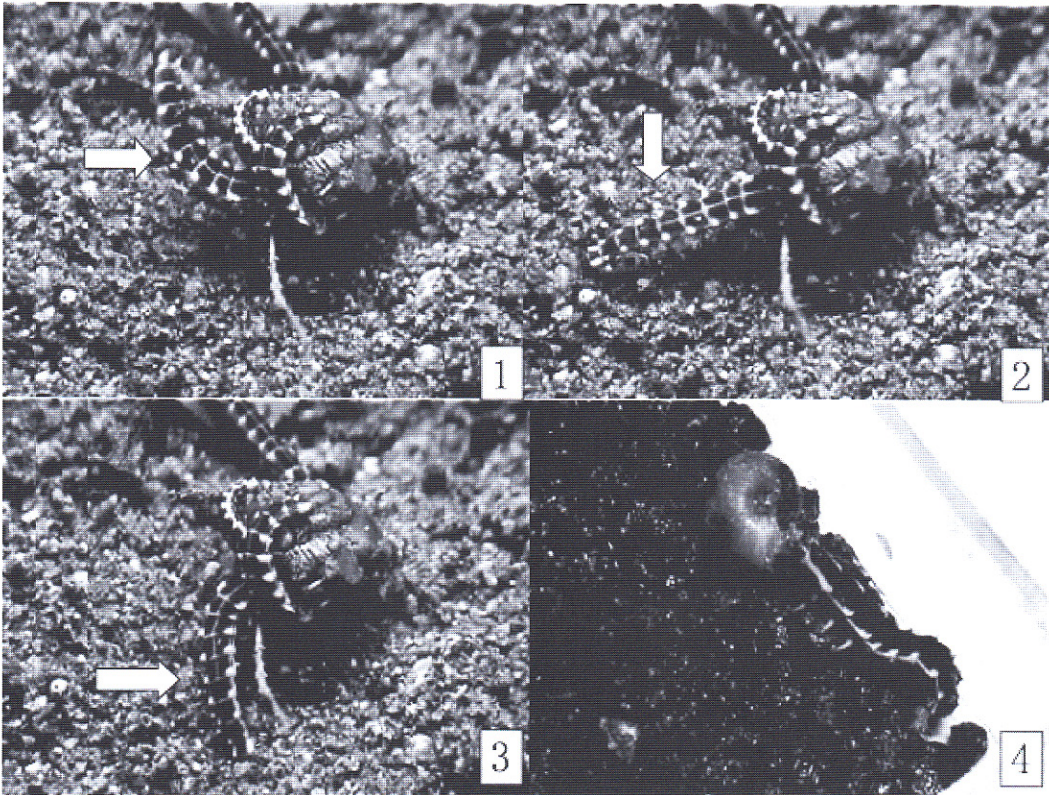
は大型Lは大あごでSの殻を咬んで引きずった。939秒後には大型Lは腹部を大きく振り、小型Lを排除する行動をとった (第4図1~3)。別個体のLが接近したが、

大型Lの腹振り行動によって定位せずに歩き去った。小型Lは大型Lの腹振り行動によって、摂食できなかった。1008秒後には大型Lと小型LがSの奪い合いが頻繁に見られた。大型Lが引きずる場合、小型Lが引きずる場合、両方は引き合う場合などの行動が繰り返された。2個体が同時に摂食行動に入ると、殻に頭部を挿入して隙間をなくし、他のLが摂食に加わろうとしても隙間がなく加われなかった。さらに、腹振り行動によって、他個体の摂食行動はできなかった。この観察ではLがSを引きずる行動が長い時間観察された (第4図-4)。1761秒後にはLは尾脚で体の付着物をクリーニングする行動が観察された。

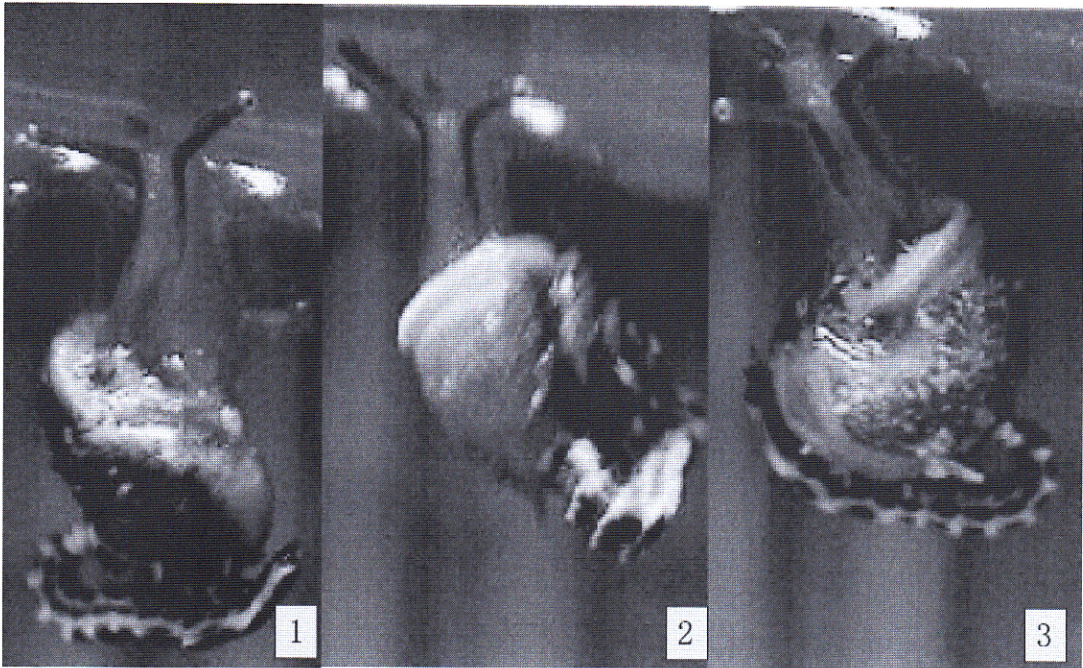
#### 8) オオシママドボタル幼虫1個体の捕食行動 (B)

観察日：2001年1月10日，観察開始時刻：午後5時24分8秒，観察時間：652秒間。

観察開始してから，359秒後にLはSに定位した。372秒後にLは攻撃行動を開始し，Sの軟体部を大あごで咬んだ。Sは咬まれた直後に粘液の泡を頭部から分泌した。



第4図 オオシママドボタル幼虫 (L) の攻撃を受けたオキナワウスカワマイマイ (S) の防衛行動。1-3. Sの腹振り回転行動。矢印で示したLが腹部を上方から下方へ大きく振っている。4. LがSの殻を咬みながら後方へ引きずっている行動。



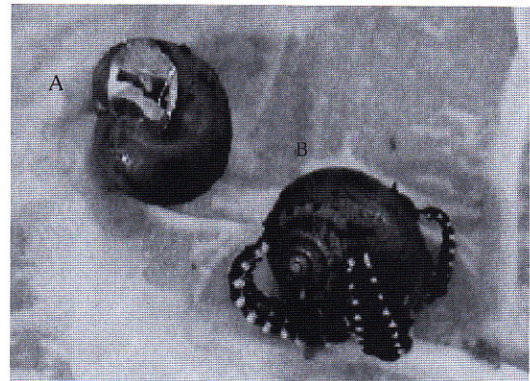
第5図 オオシママドボタル幼虫(L)に定位されたオキナワウスカワマイマイ(S)の殻振防衛行動. 1. Sの殻は左下に向き, 定位したLは右向, 2. 殻は右向, 3. 殻は裏向となり, Lは左向となる.

Lは頭部を伸ばして攻撃行動を189秒間継続した。408秒後にはSは殻振行動を行って殻に取り付いたLを振り放した(第5図)。Sは104秒間移動した。

#### 9) オオシママドボタル幼虫7個体の捕食行動(C)

観察日: 2001年1月10日, 観察開始時刻: 午後6時10分30秒, 観察時間: 18968秒間。

供試した2個体のSのうち, 1個体は殻開口部に白い粘液でつくられた膜が張られて休止していたもの)観察開始してから491秒後に2個体のLが活動し始めた。2672秒には4個体のLが活動した。2909秒後には7個体全てが活動した。3981秒後に1個体のLは殻開口部に白色膜を張ったS(第6図A)に近づいたが通り過ぎた。14770秒後にLは軟体部を露出した別のSに定位し, 頭部をSの殻内に挿入した。15606秒後には4個体のLがSを摂食した(第6図B)。別の白色膜を張ったSにはLが接近しなかった。15920秒後にこの別個体のSに4個体のLが定位した。18922秒後には5個体のLがSに定位した。定位時間は3002秒に及んだ。この観察ではSの殻振, 泡分泌行動が見られなかった。



第6図 白色膜が張られているオキナワウスカワマイマイ(S). (A)にはオオシママドボタル幼虫(L)は定位しない。軟体部を露出したS(B)に4個体のLが定位して摂食。

#### 考 察

##### 1. 野外におけるハラアカオバボタルおよびオオシママドボタル幼虫の捕食行動

**生息環境:**ハラアカオバボタルは森や林に隣接した人里, オオシママドボタルの幼虫はより人間活動が盛んな人里の畑や人家周辺の緑地を中心に生息するが, 両種の生息環境は完全に分離されていない。



しかし、オオシママドボタルの生息域はハラアカオバボタルの生息域よりも畑や草地などの広がった環境である。

**生息状況：**ハラアカオバボタルの幼虫の生息域は限定されるが、オオシママドボタルの幼虫は広い範囲に生息する。このために、ハラアカオバボタルの生息密度は相対的に高い。

両種ともに1齢～弱齢幼虫はコロニーを形成し、密度高く生息するが、齢を重ねるに従って分散し、生息密度が低下する。これは限られた餌資源量で持続可能な摂食量のバランスを図る適応的な生活様式であると考えられる。弱齢幼虫期には生息個体密度が高くて、1個体当たりの餌資源量が少ないために生息を可能としていると考えられる。

**活動状況：**両種のL、さらにSは、夜行性でありSの活動習性にLは適応させている、

**出現最盛期：**これまでの20年以上にわたる目視観察ではハラアカオバボタルの幼虫は12月に終齢に達し、個体密度も高い。一方、オオシママドボタル幼虫は12月に1～2齢が最も多く、成虫では小型であるハラアカオバボタルの幼虫、特に雌の幼虫が大きい時期であるので、餌資源をめぐる競争はほぼ対等となり、一方的な優位性は認められない。さらに主となる生息地を違えることで野外での餌資源の競合は両種間ではほとんど認められない。

ハラアカオバボタルの成虫が羽化する3～5月にはオオシママドボタル幼虫は最も摂食活動が活発となり、一方オオシママドボタルが羽化する11～1月にはハラアカオバボタルの幼虫の摂食行動が最も活発となる。さらに、蛹期と卵期を考慮すると、ハラアカオバボタルは2～6月、オオシママドボタルでは10～2月が幼虫の生息密度が最も低くなる。こうした、季節的な棲み分けによって、幼虫期の餌をめぐる競合を回避している。

**捕食行動：**オオシママドボタルの幼虫(L)は夜間に無作為に発光歩行し、軟体部を露出したオキナワウスカワマイマイ(S)に出会い、接触すると感触、匂いなどによって攻撃行動が発解されると考えられる。Lに定位されたSは殻を大きく左右に振り回す行動を繰り返す、幼虫を振り落とす例も観察されたことから、殻振りやSの防衛行動と考えられる。

LがSの殻に自身の体を尾脚で固定してから振り落とされないように前方へ頭部を伸ばし、Sの頭部背面、後部背面、大触角などを大あごで咬むといった攻撃は、Sの防衛行動に対抗する適応的な行動様式である。

Sは咬まれた直後、軟体部を殻に引っ込めるが、直ぐ

に再び軟体部を露出させて、粘液の泡を分泌し、殻振と移動を繰り返すことから、この行動はLの攻撃を一時的に回避する効果があると考えられる。Lの攻撃行動によってSの動きは次第に緩慢となり、LはSの殻を咬んで、岩や石の隙間へSを引きずる行動が見られるが、これは他のLにSを奪い取られないように防衛する行動とみなされる。

基本的に両種の幼虫は同様な捕食行動をとる。しかし、野外では同一個体のSに両種の幼虫が定位し、攻撃、捕食行動をとったという観察例はない。

**餌サイズ：**オオシママドボタルのLは幼貝～成貝まで様々なサイズのSを捕食することから、捕食対象となるSはサイズによって規定されていないと考えられる。

#### Lの餌はSだけか

これまでの観察から、両種の幼虫は様々な貝類を捕食することが確認されている。

餌資源としてオオシママドボタルの幼虫は飼育下ではあるが、クモ類の1種を捕食した例がある(大場, 1997a, 2004)。Sがほとんどみられない夜間においてもLが歩行発光活動するが、これはLがS以外の餌を捕食している可能性を示唆している。

## 2. 室内における捕食行動

### 1) ハラアカオバボタルの幼虫

**Lの活動開始時間：**観察容器内に放した幼虫(L)は、観察当初は体を硬直させて、不動であるが、この行動は擬死であり、活動状態に戻る時間は個体によって大きく異なり、今回の観察結果においても63～975秒の変異幅が認められ、これはLの個体差が大きな要因と考えられる。

**Lの定位行動：**観察開始してからLは7～1641後にSへ定位している。定位までの時間が個体によって著しく異なるのは、Lの擬死行動に個体差があるためと考えられる。一旦擬死に陥った幼虫はこれまでの観察で12時間以上不動状態となっていた例もある。しかし、弱齢幼虫であるほど、また活動能力の高い幼虫ほど擬死時間は短く、擬死が起こらない幼虫では、今回得られた観察例のように7秒後には定位に成功している。

**Lの攻撃時間：**LはSに定位すると尾脚でSの殻に体を固定し、攻撃行動に移るが、この行動の継続時間も観察条件によって大きな差が認められ、今回の観察では52-2062秒間である。この要因として1) Sが小型で衰弱している、2) Sが殻開口部を白膜で塞いでいる不活発な状態、3) 複数のLがSを攻撃しているなどがあげられる。Sが1)～3)の状態の場合には、Lに対する防衛行動が十分発揮されないために、短い時間で攻撃行動

が終了し、Lは摂食行動へ移行可能となる。

**Sの防衛行動：**SはLに咬まれた直後に軟体部を殻内に引っ込めるが、その後、直ぐに軟体部を露出させる行動を繰り返す。なぜ攻撃されても再び軟体部を露出するのかの理由は次のように解釈できる。SはLに攻撃された直後、殻内に軟体部を引っ込める行動はLの攻撃行動に対する一時的回避行動であり、この状態のままLは容易に頭部を殻内に挿入して摂食可能である。そのためにSは移動してLから逃れるという行動をとっていると考えられる。Sは軟体部を再度露出したときに、Lから攻撃を避けるために、粘液の泡を分泌し、Lが直接軟体部を攻撃しにくいように行動を適応させ、さらに、殻を大きく左右に振る行動によって、殻に取り付いたLを振り落とし、もしくは地面に擦りはざ落とすといった行動をとっていると考えられる。また、粘液玉をLに付着させることによって、Lの摂食行動を阻止することを適応させたと考えられる。

Sの殻の回転行動はLの攻撃行動が続く間続き、今回の観察でも最長2062秒間観察されたことも以上の考えを支持している。Sの殻振行動は経過時間にほとんど影響されず、2.7～3.4秒でありほぼ一定している。Sの行動の緩慢性を考慮すると、この殻振行動は異例に俊敏である。殻にとり着いたLを振り落とすために、特に俊敏な殻振行動を適応させたと考えられる。

**複数個体LにみられるSの奪い合い：**2個体以上のLがSに定位すると、L間でSの奪い合いが起こる。大型かつ活発で優位なLは他個体のLが接近しないように、腹部を左右に大きく振る（腹振）。今回の観察においても、この行動によって他のLが排除され、また接近できないことが観察されている。

Lの腹振りは他個体のLが接近、もしくは排除し、殻引はSを他のLに奪われないように、安全な場所へ運ぶ行動とみなすことができる。

**LがSを何回咬むとSは不動となるか：**今回の観察例では、Lは軟体部を咬む行動を11回繰り返すとSは不動となる。不動となったSはLの攻撃に対して防衛不能となり、Lの摂食対象となる。SがLに咬まれる軟体部の部位は尾部背面、前方背面、大触角であり、Sは咬まれる度に動作が緩慢となり、軟体部を殻に引っ込める行動も緩慢となる。Lの攻撃行動は1715秒間継続し、2018秒後にはSはほとんど不動となるが、心臓は鼓動している。SはLの11回に及ぶ軟体部を咬む行動によって、麻痺状態に陥ることが明らかになった。即ち、Sが完全に麻痺する時間は2018秒である。この麻痺状態に至るに要するLの咬む回数、所要時間はSのサイズに大きく左右さ

れると考えられる。

**Lの殻引行動体勢：**攻撃行動のなかでLはSの殻を咬んで、引きずる際にLは、尾脚で体を固定して後方へ引きずる。Lの尾脚はSの攻撃時に体をSの殻に固定すると同様に、殻引行動時においても同様な機能を果たしている。

LがSを引きずる行動は今回の観察例のひとつでは7回観察され、5676秒間に及んでいる。

**Sの防衛行動はSの状態によって異なる：**殻開口部に張られた白色膜に穴を開けると、LはSに定位するが、Lが攻撃しても、Sの殻振行動はほとんど観察されず、軟体部を殻に引っ込める行動と粘液泡の分泌行動が見られるのみである。これは、乾燥状態に置かれていたSが白膜を破られてLに突然攻撃されたために、休止状態にあったSが殻振するまでの活動状態に至らなかったためと考えられる。

**Lは長時間Sを生かしたまま摂食する：**Lの摂食時間は10393秒以上である。Lは大あごを開閉して、不動のSの軟体部を摂食するが、Sの心臓は10393秒後においても鼓動し続けている。即ち、LはSを生きた状態で摂食している。約12時間（43200秒）後の目視観察によるとSはほとんどLに食べつくされて軟体部は消化される。

**摂食時におけるLの大あごの開閉の機能：**Lは摂食時に大あごを約1秒に1回開閉を繰り返す。この開閉によって、Sの軟体部は咬み碎かれるとともに、幼虫の口器から分泌される消化液を混ぜ合わせる機能を有していると考えられる。この結果、Sの軟体部は効率的に消化される。

## 2. オオシママドボタル幼虫

**Sへの定位行動：**観察開始後、4～18922秒でLはSに定位している。この時間の差はLが擬死状態に陥っているか否かの状態による差が反映されている。擬死している時間はLの個体差の著しく大きいことを示している。

**Lの攻撃行動とSの防衛行動：**擬死しないLは観察開始後、最も短い観察例では4秒後に攻撃行動が開始されている。攻撃行動は415秒間続き、LがSの軟体部を咬むとSはその直後に軟体部を殻内に引っ込めるという行動を繰り返す。即ち、Sは咬まれた直後に一時的な防衛行動として軟体部を殻に引っ込めていると考えられる。Sは軟体部を露出させて、Lから逃れるために移動することで、Lからの攻撃を回避するように行動を適応させていると考えられる。Lが大あごでSの軟体部を咬むとSは粘液の泡を分泌する行動は、移動する過程で軟体部

を露出した時に、Lの攻撃行動を防御するように行動進化したと考えられる。更に、Sの殻振行動も同様なこととして考えられる。Sの大きさに対してLの大きさが小さい場合には、複数個体のLが攻撃するほうが、摂食の成功率は高くなると考えられる。

Sが殻振行動や移動する間もなく、57秒後には2個体のLの摂食行動が開始され、2129秒継続し、Sの防御行動が及ばなかったことを示している。しかし、この摂食行動中にLは大あごに粘液玉が付着し、それを前脚で除去する行動が見られることから、そうした事態におけるLからの攻撃を抑制する機能が備わっていると考えられる。

**Sが麻痺状態に至る所要時間：**Sが2個体のLに攻撃されてから、麻痺状態に至る所要時間は415秒であるが、Sの大きさ、攻撃するLの個体数、Sのおかれた状態によって異なると予想される。特に、弱齢で小型のLは1～4個体でSを攻撃する行動がしばしば見られる。野外では、弱齢幼虫はコロニーを形成し、齢を重ねるに従い分散する。即ち弱齢幼虫期ほどLの生息密度が高く、餌サイズの選択の余地がない場合に、複数個体のLが1個体のSを攻撃する。このことにより1個体の弱齢幼虫はSを麻痺させる能力が低いが、複数個体であれば、その能力を高めることが可能となる。

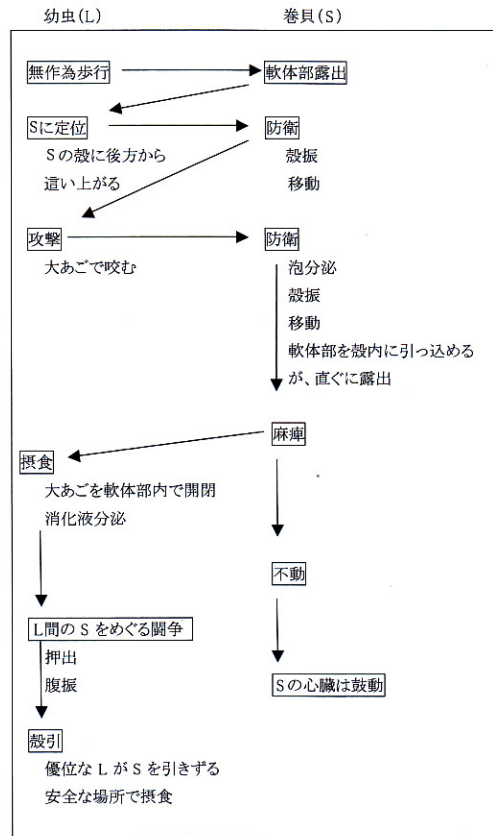
### 3. ハラアカオバボタルおよびオオシママドボタルの幼虫に共通する捕食行動の特徴

**Lの定位行動と攻撃行動：**両種の幼虫の捕食行動は行動回数、その所要時間などにおいて相違が見られるものの、基本的に同一と考えられた。捕食行動の一連の様式は第7図の通りである。

**LはSにどのように定位するか：**Lは無作為に観察容器内を歩行し、Sが3 cm以内の至近距離にあっても、直ぐに定位しない。また、一旦はSに定位しても、数秒後には離れる行動も観察される。特に殻の開閉口を粘液で作った膜で塞いでいる状態のSにはLは攻撃しない。

Lが攻撃対象としたSは軟体部を露出した個体であり、Lは歩行中に出会い接触した個体である。以上のことからLは無作為歩行するなかで偶然至近距離で出会い接触した場合に限りSに定位していると考えられる。LがSに接触すると匂いを感じ、捕食行動が解発されると考えられる。従って、殻開口部が白膜でふさがったSにはLが定位しないのは、LがSに至近距離にあって、また接触しても、軟体部に接触できないために、攻撃、摂食行動が解発されにくことが原因していると考えられる。

**Lが攻撃するSの部位：**LはSの攻撃時に咬み付く部位は、軟体部背面各所であるが、頭部にある大触角が衰



第7図 ハラアカオバボタルおよびオオシママドボタル幼虫の捕食行動様式。

弱させる上で効果的な部位であると考えられる。

**Lの攻撃体勢：**Lは殻の後方から乗る体勢で、頭部を伸ばして露出したSの軟体部を咬む。この際にLはSの殻に尾脚で自身の体を固定し、Sの頭部、特に大触角を攻撃する。この行動様式はSが防御行動、移動をはかっても、常に最良の攻撃の機会を確保できることに加え、Sの頭部の攻撃はSを効果的に衰弱させる最適な部位であるためと考えられる。

**Lの摂食行動：**Lは大あごをSの軟体部に浅く差し込んで開閉を繰り返す、1回に所要する大あごの開閉時間は約1秒である。この行動は軟体部のほとんどが摂食されるまで継続し、数時間に及ぶことから、大あごでSの軟体部を咬み砕き、Lの口器から分泌される消化液を混ぜ合わせて、消化を効果的に行っていると考えられる。

摂食行動は1個体～4個体のLが1個体のSの殻に頭部を挿入して行われ、小型のSでは1個体のL、大型のSでは2個体以上、弱齢では4個体以上のLが摂食する。Sの殻の開閉部面積が何個体のLが摂食可能であるのか

を決定している。

**Lのクリーニング行動**：Lは尾脚で体の付着物をクリーニングする。これらの行動には尾脚の柔軟な動きが不可欠であり、そうした機能を進化させたと考えられる。付着物は粘液泡や粘液玉であり、これらは空気に触れると固化して、口器の開閉機能を損ね、もしくは摂食行動を不能にする可能性が高い。さらに、付着物からの病原菌などの感染を防衛する機能もあると考えられる。

**Lの攻撃行動とSの防衛行動**：LがSの軟体部を咬むとSはその直後に軟体部を殻内に引っ込めるといった行動を繰り返す。即ち、Sは咬まれた直後に一時的な防衛行動として軟体部を殻に引っ込めていると考えられる。Sは軟体部を露出させて、Lから逃れるために移動することで、Lからの攻撃を回避するように行動を適応させていると考えられる。

Lが大あごでSの軟体部を咬むとSは粘液の泡を分泌する行動は、移動する過程で軟体部を露出した時に、Lの攻撃行動を防衛するように行動進化したと考えられる。更に、Sの殻振行動も同様なこととして考えられる。Sの大きさに対してLの大きさが小さい場合には、複数個体のLが攻撃するほうが、摂食の成功率は高くなると考えられる。

一例をあげれば、Sが殻振行動や移動する間もなく、57秒後には2個体のLの摂食行動が開始され、2129秒継続し、Sの防衛行動が及ばなかったことを示している。しかし、この摂食行動中にLは大あごに粘液玉が付着し、それを前脚で除去する行動が見られることから、そうした事態におけるLからの攻撃を抑制する機能が備わっていると考えられる。

**複数のLの個体間でみられるSの奪い合い**：Lが他のLを押し出すが、押し出されたLは再度摂食行動に加わる。しかし、優位なLは大あごでSの殻を咬んで引きずり、他のLにSを奪われぬように移動するか、腹部を大きく振り、他のLを排除する行動をとる。

このような状態にあるLに別個体のLが接近しても、腹振行動によって定位させないことから、明らかに、この行動は他のLを排除していると考えられる。

Sに定位したLの個体数が多い程、別個体のL間でSの奪い合いが頻繁に起こる。

**Sの殻を引っ張るLの行動**：摂食行動が開始されてから、LはSの殻の開口部縁を大あごで挟み、尾脚で観察容器底に体を固定して、後方へSを引っ張り移動する。移動先は岩や石の隙間であり、そこで摂食行動が継続される。この行動は他のLにSを奪われることを回避することを目的としていると考えられる。

## 文 献

- 大場信義 1973. ゲンジボタルおよびヘイケボタルの小型水槽での飼育経過報告 (I). 横須賀市博物館雑報, (18): 1-5.
- 大場信義 1974. ゲンジボタルおよびヘイケボタルの小型水槽での飼育経過報告 (2), 横須賀市博物館雑報, (19): 1-7.
- 大場信義 1975. ヒメボタル *Hotaria parvula* の生活史. 横須賀市博雑報, (21): 5-8.
- 大場信義 1976 a. ヒメボタル *Hotaria parvula* の生活史 (II). 同前, (22): 12-17.
- 大場信義 1976 b. ムネクリイロボタルの形態と活動習性について. 横須賀市博物館研報 (自然科学), (23): 35-45.
- 大場信義 1977. ゲンジボタル及びヘイケボタル幼虫の代用餌の検討. 横須賀市博物館館報, (23): 16-20.
- 大場信義 1978. ヒメボタルの生活. インセクトリウム, 15(6): 32-36.
- 大場信義 1981. 沖縄産ホタル類の形態と生態予報 (II). 横須賀市博物館館報, (27): 8-11.
- 大場信義 1984. お正月に飛ぶホタルーオオシママドボタルー. インセクトリウム, 21(1): 4-10.
- 大場信義 1986. ヘイケボタルの生活. インセクトリウム, 23 (6): 4-10.
- 大場信義 1988. ゲンジボタル. 198ページ. 文一総合出版.
- Ohba N. and Sim S.H. 1994. The morphology and life cycle of *Pteroptyx valida* (Coleoptera: Lampyridae) in Singapore. *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (42): 1-11.
- 大場信義 1995. イリオモテボタルの幼虫はどのようにヤスデを捕食するのか. 日本動物行動学会第14回大会発表要旨集: 27.
- 大場信義 1997 a. ホタル研究20年の歩み. インセクトリウム, 34 (5): 4-18.
- 大場信義 1997 b. イリオモテボタルの飼育. 横須賀市博物館研究報告 (自然科学), (45): 51-55.
- 大場信義 2003 a. ホタルの木. 94ページ. どうぶつ社, 東京.
- 大場信義 2003 b. ホタルの生態と発光コミュニケーションの多様性. 月刊海洋, 35 (9): 596-605.
- 大場信義 2004. ホタル点滅の不思議ー地球の奇跡. 199ページ. 横須賀市市自然・人文博物館.
- Ohba N. and S. Sim 2000. Biological notes and rearing of *Lamprigera* sp. from West Sumatra (Coleoptera: Lampyridae). *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.*, (47): 23-30.
- Witmer W. and Ohba N. 1994. Neue Rhagophthalmidae (Coleoptera) aus China und benachbarten Landern, *Japan. Jour. Ent.*, 62(2): 341-355.

第1表 オオシママドボタル幼虫 (L) のオキナワウスカワマイマイ (S) に対する捕食行動.

積算時間 (秒)	所要時間 (秒)	オオシママドボタルの捕食行動 (A)
4	4	2個体のLはSに接近
21	17	1個体のLはSの頭部を咬む。Sは殻に軟体部を引っ込める
23	2	Sは頭部を出す
32	9	LはSの軟体部を咬む。Sは殻に軟体部を引っ込める
57	25	2個体のLはSの軟体部を摂食。Sは軟体部を殻に引っ込めている
75	18	別の2個体のLがSに接近し、直ぐに去る
117	42	Lの大あごに粘液玉が付着
179	62	Sは粘液泡を放出
233	54	2個体のLは粘液泡を吸収
402	169	Lは粘液玉を前脚で外す
419	17	2個体のLはSの軟体部を摂食
443	24	2個体のうち大型のLは小型Lを押しつける行動をとる
454	11	大型Lは小型Lを押し出そうとする
473	19	大型Lは小型Lの下側に入り、追い出す行動をとる
503	30	2個体のLはSの軟体部を摂食
537	34	大型Lは摂食行動を優位に保つ。小型Lは僅かな隙間に入り込み摂食行動をとる
588	51	大型Lは小型Lを押し出す
762	174	2個体のLはSの軟体部を摂食
821	59	再び小型Lは大型Lに押し出される
908	87	大型LはSの殻を引きずる
939	31	大型Lは腹部を大きく振り、小型Lを排除する行動をとる
946	7	大型LはSの殻を引きずる
988	42	大型Lは腹部を大きく振る
997	9	別個体のLがSに接近するが、大型Lの腹部振り行動によって歩き去る
1005	8	大型Lの腹部振り行動で小型LはSを摂食できない
1008	3	大型LはSの殻を引きずる
1085	77	小型LもSの殻を引きずる
1120	35	大型と小型LはSの殻を互いに引っ張り合う
1204	84	小型LはSの殻を引きずる
1223	19	大型Lは外れる
1287	64	小型LはSの殻を引きずる
1290	3	小型LはSの殻を引きずる
1344	54	別個体のLが定位するが、その後離れる。小型Lは腹部を振る
1415	71	2個体のLは不動となる
1422	7	2個体のLはSを摂食
1442	20	別個体のLがSに接近。Lは腹部を大きく振り他のLを排除
1444	2	LはSを独占。他のLはSに近づくことができない
1487	43	LはSの殻に頭部を挿入し、他のLを入り込ませない
1494	7	小型の別個体のLがSを奪い入れ替わる
1564	70	別個体のLが接近するが、2Lが殻に頭部を挿入していて、他個体が
1592	28	他個体のLが入る余地がないように2個体のLがSの殻に頭部を挿入腹部振り行動
1663	71	1個体のLはSの殻を引きずり移動。
1694	31	1個体のLはSから外れる。残った1個体のLはSを引きずる
1719	25	2個体のLがSから離脱
1741	22	離脱2個体どうしてSの奪い合い
1761	20	離脱2個体は尾脚で自身の汚れをクリーニング
1780	19	1個体のLは離脱。再度取り付く。小型のLは激しく腹部を振る
1786	6	別個体のLがSに取り付く
1823	37	小型LはSの殻を引きずる
1950	127	1個体のLはSから離脱。小型LはSを引きずる
2026	76	小型LはSを引きずる
2152	126	小型LはSを引きずる

\*大型L：体長約25mm, 小型L：体長約17mm, L：体長約20mm

積算時間 (秒)	所要時間 (秒)	オオシママドボタルの捕食行動 (B)
78	78	Sは軟体部を殻から出す
93	15	小型LがSに接近して接触
277	184	LはSの殻に取りつくが直ぐに離れる
328	51	Sは移動
359	31	1個体のLがSの殻に取りつく
372	13	LはSの頭部を咬む。Sは泡を放出
405	33	Sは頭部を伸ばす
408	3	Sは殻を右回転
412	4	Sは殻を左回転
416	4	LはSの軟体部を咬む。Sは殻を右回転
470	54	Sは殻を左回転。Lは落とされる
475	5	小型LがSに接近して接触。Sは泡を放出
506	31	Sは頭部を伸ばす
548	42	Sは殻を左右に回転。移動
652	104	Sは移動
		Sは移動。6個体のLが接近

積算時間 (秒)	所要時間 (秒)	オオシママドボタルの捕食行動 (C)
451	451	5個体のLは不動
491	40	2個体L動きは始める
2672	2181	4個体L動く
2909	237	7個体L動く。Sを1個体置く
3235	326	Lは容器内を歩く
3299	64	小型LはSに接近し、去る
3732	433	再びLは接近し、去る
3981	249	別個体LがSに定位。Sは膜をはっている
4830	849	Lは不動
4995	165	Lは離れる
14770	9775	小型LはSに定位。LはSの殻に頭部を挿入。頭部を差し込んでいるが、離れる
15606	836	3個体のLはSを摂食
15865	259	1個体LはSから外れる
15867	2	別個体のSはふたをしている。Lは接近しない
15883	16	Lが接近
15902	19	Lが接近しSの殻に取りつく
15918	16	Lは外れる
15920	2	別個体のSに4個体のLが定位
18922	3002	5個体のLがSに定位
18968	46	4個体のLがSに定位

第2表 ハラアカオバボタル幼虫 (L) のオキナワウスカワマイマイ (S) に対する捕食行動。

積算時間 (秒)	所要時間 (秒)	ハラアカオバボタル幼虫の捕食行動 (A)
16	16	Lは仮死状態
112	96	L動きだす
912	800	Lは歩行開始
975	63	LがSの殻に取り付く
		Lは尾脚で体を固定し、Sの軟体部を咬む
1290	315	LはSの殻にとりついたまま、攻撃を続ける
		LはSの殻にとりついている
1293	3	Sは殻を左回転
1300	7	Sは殻を右回転
1320	20	Sは移動
1323	3	Lは攻撃行動ができない
1326	3	Sは殻を左回転
1328	2	Sは殻を右回転
1332	4	Sは殻を左回転
1337	5	Sは殻を右回転
1341	4	Sは殻を左回転
1342	1	Sは殻を右回転しながら移動
1347	5	Sは殻を左回転
1362	15	Sは殻を右回転
1366	4	Sは殻を左回転
1369	3	Sは殻を右回転
1371	2	Sは殻を左回転
1527	156	Sは殻を右回転と右回転を繰り返す
1567	40	2個体LがSの殻に取りつく。Sは殻を左回転
		SはLを地面にこすり落とす行動をとる
1570	3	Sは殻を左回転
1573	3	Sは殻を右回転
1577	4	Sは殻を左回転
1580	3	Sは殻を右回転
1584	4	Sは殻を左回転
1587	3	Sは殻を右回転
1590	3	Sは殻を左回転
1594	4	Sは殻を右回転
1596	2	Sは殻を左回転
1599	3	Sは殻を右回転。2個体LはSの殻に取り付いている
1603	4	Sは殻を左回転
1637	34	Sは殻を右回転し移動
1640	3	Sは移動
1644	4	Sは殻を左回転
1647	3	Sは殻を右回転。2個体LはSの殻に取り付いている
1650	3	Sは殻を左回転
1653	3	Sは殻を右回転
1656	3	Sは殻を左回転
1659	3	Sは殻を右回転
1670	11	Sは殻を左回転
1682	12	Sは移動
1685	3	Sは殻を回転
1689	4	Sは殻を左回転
1692	3	Sは殻を右回転
1695	3	Sは殻を左回転
1701	6	Sは殻を右回転。大型のLが接近
1710	9	Sは殻を右回転
3037	1327	Sは殻を左回転と右回転を繰り返す
3080	43	Sに2個体のLが接近し、Sを捕りあう
3129	49	1個体のLが優位。他のLが近づかないように腹部を左右に振り回す
		LはSの軟体部を口器で咬み、引きずる
		LはSを観察容器壁を引き上げる

積算時間 (秒)	所要時間 (秒)	ハラアカオバボタル幼虫の捕食行動 (B)
9	9	小型Sに小型L 3個体が攻撃 S泡を放出
26	17	LはSの軟体部(背側)を咬む Sは体をくねらせ殻を右回転させる。泡を放出
86	60	LはS頭部を攻撃。Sは軟体部を殻に引っ込めて泡を放出 2個体のLはSを攻撃。Sは多量の泡をふいて攻撃を防衛
137	51	泡と粘液がLの口器に付着。Lはこれを除去する行動をとる
166	29	3個体のLは泡を吸収
331	165	1個体のLはSの軟体部を摂食
340	9	LはSが分泌した泡粘液を吸収
346	6	Sは不動状態となり咬まれるままとなる
361	15	LはSの殻内に頭部を挿入
385	24	泡はなくなり、LがSの殻に頭部を挿入
420	35	2個体のLがSの殻に頭部を挿入。Sをひきずり移動する行動をとる
453	33	3個体のLが頭部をSの殻に挿入
468	15	別個体のLが僅かな隙間からSの軟体部を咬む
483	15	3個体のLのうち1個体が押し出される
566	83	押し出されたLは最接近
666	100	4個体のLがSの殻に頭部を挿入。このうち大型LはSの殻を引きずる
772	106	4個体のLがSに接近
1731	959	LはSの殻を引きずる
1876	145	S、Lともに不動 2個体のLはSを襲う

積算時間 (秒)	所要時間 (秒)	ハラアカオバボタル幼虫の捕食行動 (C)
81	81	Lは歩行開始
127	46	Sを放す
243	116	Sは活動開始
268	25	
503	235	大型のLの直近をSが通過。Lは不動
1634	1131	Lの2個体は不動
1641	7	大型LはSの殻にとりつく Sは殻を回転

積算時間 (秒)	所要時間 (秒)	ハラアカオバボタル幼虫の捕食行動 (D)
4	4	Sは移動 1個体のLが接近
7	3	LがSの頭部に接近
11	4	Sは殻を回転
21	10	S逃避移動、泡を放出
31	10	LはSの殻後方へ移動
59	28	LはSの軟体部へ接近 Sは殻を回転して逃避。Lは尾脚で体をクリーニング

積算時間 (秒)	所要時間 (秒)	ハラアカオバボタル幼虫の捕食行動 (E)
10	10	LはSの殻にとりつく。Sは軟体部を露出
43	33	SにLが接近
50	7	Sは泡を放出して殻内に軟体部を引っ込める
56	6	LはSから離れる
60	4	Sに別個体のLが接近
63	3	LはSにとりつく。Sは殻を左右に回転
66	3	Sは殻を右回転
69	3	Sは殻を左回転
73	4	Sは殻を右回転



84	11	Sは殻を右回転
87	3	Sは殻を左回転
91	4	Sは殻を右回転
93	2	Sは殻を左回転
96	3	Sは殻を右回転
97	1	Sは殻を左回転
99	2	Sは殻を右回転
102	3	Sは殻を左回転
104	2	Sは殻を右回転
108	4	Sは殻を左回転
110	2	Sは殻を右回転
112	2	Sは殻を左回転
115	3	Sは殻を右回転
119	4	Sは殻を左回転
127	8	Sは移動
160	33	LはSの軟体部後方を咬む
162	2	Sは移動
164	2	Sは殻を左回転
166	2	Sは殻を右回転
171	5	Sは殻を左回転
173	2	Sは殻を右回転
176	3	Sは殻を左回転
179	3	Sは殻を左回転
190	11	Sは殻を右回転
203	13	Sは移動
214	11	LはSの軟体部後方を咬む
224	10	Sは殻を左回転。LはSの前方へ移動
232	8	Sは移動
242	10	Sは殻を右回転
244	2	Sは移動
249	5	Sは殻を左回転
263	14	Sは殻を右回転。殻を地面にこするように回転させてLを落とそうとする行動をとる
271	8	Sは移動
275	4	Sは殻を右回転
279	4	Sは移動
287	8	Sは殻を右回転
289	2	Sは殻を左回転
346	57	Sは殻を右回転と左回転を繰り返す
353	7	Sは殻を左回転
356	3	Sは殻を右回転
365	9	Sは殻を左回転
367	2	Sは殻を右回転
381	14	Sは殻を左回転
383	2	Sは殻を左回転と右回転を繰り返す
392	9	Sは殻を右回転
419	27	別個体のLが接近し、離れる
429	10	LはSの背後から前方へ移動
432	3	Sは殻を右回転
434	2	Sは殻を左回転
438	4	Sは殻を右回転
440	2	Sは殻を左回転
442	2	Sは殻を右回転
446	4	Sは殻を左回転
449	3	Sは殻を右回転
465	16	Sは殻を左回転と右回転を繰り返す
497	32	Sは殻を左回転。SはLがとりついたらそのまま移動
499	2	Sは殻を右回転
508	9	Sは殻を左回転

510	2	Sは殻を右回転。移動
512	2	Sは殻を左回転
515	3	Sは殻を右回転
518	3	Sは殻を左回転
522	4	Sは殻を右回転
525	3	Sは殻を左回転
556	31	Sは殻を左回転
559	3	Sは殻を左回転
561	2	Sは殻を右回転
575	14	Sは殻を左回転。Lは地面でこすられる
577	2	LはSの前方へ移動
597	20	Sは殻を右回転
629	32	別個体のL接近し、離れる LはSの下

---

 積算時間 (秒) 所要時間 (秒) ハラアカオバボタル幼虫の捕食行動 (F)
 

---

266	266	Sは移動。
303	37	LはSの殻に取りつく
315	12	LはSの頭部を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める
326	11	Sは頭部を出す
330	4	Sは殻を右回転
387	57	Sは殻を左回転
389	2	Sは殻を右回転
415	26	LはSの頭部を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める
434	19	Sは軟体部を出し、泡を放出
445	11	LはSの軟体部(背)を咬む。Sは泡を放出
465	20	Sは頭部を出す
557	92	Sは移動。動きは鈍い
560	3	LはSの頭部への攻撃機会を待っている。Sの心臓部は鼓動
573	13	LはSの頭部を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める
626	53	Sは軟体部を出し、泡を放出
666	40	LはSの目を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める
686	20	Sは軟体部を出す
714	28	LはSの頭部を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める
718	4	LはSを咬む。Sは泡を放出
722	4	Sは殻をくねらせる。Lは外套膜を咬む
727	5	Sは殻をくねらす
776	49	LはSの尾部を咬む。Sは軟体部を引っ込めない。Sの心臓は鼓動
791	15	LはSの頭部を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める
811	20	Sは頭部を出す
822	11	LはSの頭部を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める。Sは泡をふく
874	52	LはSの頭部を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める。Lの大あごに 粘液球付着
927	53	LはSの軟体部(背)を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込める
996	69	Sはほとんど不動となる。Sの心臓は鼓動
1042	46	Lは大あごをゆっくり開閉を繰り返しSの軟体部を摂食
1077	35	Lは軟体部を咬む。Sは軟体部を殻に引っ込めるが動作は鈍い
1098	21	LはSの軟体部を咬む。Sは軟体部を少し殻に引っ込めるが 動作が鈍い
1244	146	Lは大あごをゆっくり開閉を繰り返しSの軟体部を摂食。Sの 心臓は鼓動
1416	172	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込めるが 動作は鈍い
1468	52	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込めるが 動作は鈍い
1477	9	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込めるが 動作は鈍い

1497	20	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込めるが動作は鈍い
1526	29	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込めるが動作は鈍い 再びわずかに軟体部を出す
1565	39	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込めるが動作は鈍い
1603	38	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込めるが動作は鈍い。再びわずかに軟体部を出す
1646	43	LはSの軟体部を咬む。Lの大あごに粘液球付着。Sは僅かに軟体部を引っ込める
1658	12	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込めるが動作は鈍い。Lの大あごに付着していた粘液球はとれる
1679	21	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込める
1702	23	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込める
1719	17	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込める
1766	47	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込める
1878	112	Sは不動であるが、心臓は鼓動
1928	50	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込める
2018	90	LはSの軟体部を咬む。Sは僅かに軟体部を殻に引っ込める
2223	205	Lは頭部を伸ばしてから手前に戻し、なめるような行動をとる。Sは不動であるが、心臓は鼓動
2465	242	LはSを摂食。Sの心臓は鼓動
2841	376	LはSを摂食。Sの心臓は鼓動
2982	141	LはSを摂食。Sの心臓は鼓動
3419	437	Lは不動のまま大あごを開閉しSを摂食。Sは不動であるが、心臓は鼓動
5200	1781	Lは頭部を伸ばしてから手前に戻し、なめるような行動をとる。Sは不動であるが、心臓は鼓動
5378	178	LはSの殻を引きずる
5482	104	LはSの殻を引きずる
7939	2457	LはSの殻を引きずる
7958	19	Lは大あごを開閉してSの軟体部を摂食。Sは不動であるが心臓は鼓動
8468	510	Lは1秒間に1回の速さで大あごを開閉して、Sの軟体部を摂食
8726	258	Lは大あごを開閉してSの軟体部を摂食。Sは不動
8797	71	LはSを摂食。Sは不動
8803	6	LはSを摂食
9204	401	LはSを摂食
9443	239	LはSから外れる
9474	31	Lは再びSを摂食
12411	2937	LはSの殻を引きずる引きずる Lは不動。Sも不動であるが、心臓は僅かに動く

