

# 樹上におけるクロヤマアリと 他種の蟻との関係

## I 「非占有種」(*Formica* 型) と「占有種」(*Lasius* 型)

樹上に食餌を求めて来る蟻類は、その行動によって「*Formica* 型」のものとして「*Lasius* 型」のものに大別できることは筆者の既に報告したところである(関西昆虫学会会報 第8巻, 第2号\*)。「*Lasius* 型」の蟻は集团的に樹上に登り、一定の枝を占領して、他種の蟻の侵入に対しては攻撃をもって酬いるのに対し、「*Formica* 型」の蟻は占有枝を獲得するための集团的行動はほとんど行なわない。むしろ通常は、他種の占有枝といえども相手からの攻撃を避けつつ単独で潜入し、機会を得ては蜜滴を「窃取」するのである。前者の例としてはトビイロケアリ (*Lasius niger* L.), アメミアリ (*Pristomyrmex pungens* MAYR), トビイロシワアリ (*Tetramorium caespitum* subsp. *jacoti* WHEELER) などがあり、後者にはクロヤマアリ (*Formica fusca* var. *japonica* MOTSCHULSKY) やアメイロアリ (*Paratrechina flavipes* F. SMITH) がこれに属する。もっとも後に述べるような理由により「*Lasius* 型」, 「*Formica* 型」なる名称は不適當なように思われるので、以後「*Lasius* 型」の蟻に対して「占有種」, 「*Formica* 型」の蟻に対して「非占有種」なる名称をもって呼ぶこととする。

以上のような行動の相違は次のごとき結果となって現われている。すなわち「占有種」(*Lasius* 型) 同士は通常1本の細枝上には共存できず、たとえ2種類以上の蟻が昇降する枝があるとしてもそれぞれの占拠する細枝は異なっているのに反し、「非占有種」(*Formica* 型) と「占有種」とは1本の細枝上でも空間的に余裕がある限り共存が可能である。今1本の小枝を単位としてその上のクロヤマアリ(非占有種)の個体数をトビイロケアリまたはアメミアリ(占有種)の個体数に対比させて示せば第1表および第1図のごとくなる。この調査は1936年7月京大植物園内の1本のアカシデ枝上において行なったもので、調査場所および樹上の蟻の勢力関係などについては筆者の前報(前掲)に詳述した



ワアリの攻撃を受け樹への昇降を妨げられたためである。その日以後はシワアリが上記2種に代わって占有者となった。

これらの表および図によって明らかなごとく「非占有種」たるクロヤマアリは「占有種」の存否にかかわらず枝上に現われており、この両者の間には「占有種」同士間に見られるような占有枝の分割は行なわれていない。ただし第1図に示されるように、クロヤマアリの個体数は占有者の個体数の増加に従って減少する傾向があるが、これは占有者の増加に伴い攻撃を受ける機会が増し、同時に逃避すべき空間が狭少となるに基づくものと思われる。なおケアリの一定数に対する各枝のクロヤマアリ数が、枝の大きいほど多いという傾向がうかがわれるのは、食餌量の多少による影響以外にもある程度まで上記の空間関係を示しているものと推定される。

以上述べたように、「非占有種」たるクロヤマアリの行動は「占有種」たるトビロケアリやアミメアリとははなはだ異なっているが、これら2つの行動の相違は分類学的の類縁関係には全然関係していないようである。例えばトビロケアリ、アミメアリは亜科を異にするのに対し、クロヤマアリ、トビロケアリは同じ亜科に属する。また同じ *Formica* 属中でも *F. truncorum* var. *jessensis* FOREL などはおそらく「占有種」型に入るのではないかと思われる<sup>7)</sup>。攻撃武器を比較してもクロヤマアリとトビロケアリでは著しい相違はなく、体の大きさについて両型とも大小の体を持つ種類があり画然とした差異は見出されない。ただ「非占有種」に共通な点は行動が敏捷であって敵の攻撃より容易に逃走し得ること、堅固な装甲を持たないことなどであるが、「占有種」の中でもトビロケアリはこれらの点において「非占有種」に近似する。

したがって、「占有種」「非占有種」のそれぞれを特徴づける行動の相違を、他の属性の相違と結びつけることは現在の所困難なようである。しかしながらここに考えるべきことは、これらの行動の相違が果たして質的に全然異なったものであるか、あるいはこれらは互に移行し得るものであるかどうかという点であろう。すでに筆者は前報文(前掲)中において「非占有種」(*Formica* 型)といえども1種類のみ集合した場合には「占有種」(*Lasius* 型)に近い行動を示すことが見られると述べたが、この点は蟻類の相互関係を見る際に重要であるのみならず、動物心理学的にもかなり興味ある問題であろうと考えられる。し

たがって筆者は以下においてクロヤマアリのこの種の行動に関する1, 2の観察結果を報告し前報を補うこととした。

## II クロヤマアリの行動に関する観察

1. 1937年7月19日, 晴天, 京大植物園内のヤナギ1種は枝に多くアブラムシを着けて蟻類を吸引していたが, その中の1本にはクロヤマアリのみが昇降していた。15時この樹の上の長さ5 cm, 葉を5枚つけた1本の小枝で観察を行なった。この小枝に集まっているクロヤマアリは約10頭であったが, 筆者は1頭のアミメアリを付近の地表より捕え来り葉の上に放した。アミメアリはしばらく葉上を彷徨した後枝に來り, アブラムシを見出すと共にこれより蜜滴を摂取し始めた。間もなく同じ枝のクロヤマアリの1頭がアミメアリに接近し大顎を開き攻撃姿勢を取った。しかしアミメアリが腹部を横に曲げて特有の攻撃姿勢を示すとクロヤマアリは急いで後へ逃避した。つづいて3頭のクロヤマアリが同様な経緯を経て次々と撃退された。もっともこの中の2頭は接近した際アミメアリの尾端の針を受けたようである。アミメアリはクロヤマアリから受ける攻撃の合間に蜜を摂りあるいは付近を歩き回った。やがてさらに1頭のヤマアリが攻撃を始め同じくアミメアリの反撃を受けたが, この個体は同時に大顎を開いたまま体を上部に持ち上げ, 腹部を体下に入れて腹端を前方に向けこの属の一部に顕著に見られる蟻酸放出の状態と同じ姿勢を示した。すると突然アミメアリは攻撃姿勢を廃して無方向に狂奔し始めた。次いでこのクロヤマアリはアミメアリを追跡しさらに2回蟻酸放出のごとき行動を取ったが, その後追跡は中止され, アミメアリは葉の上に立ち帰った。

筆者はさらに他の1頭のアミメアリを捕え来りこれを枝に放った。この個体も同様に接近するクロヤマアリを針によって退けたが, 先のものに比較すればやや「臆病」で, 出会ったクロヤマアリが退くと共に自らも相手から逃避するとき行動を示した。最後に攻撃して來たクロヤマアリは一度相手の針を受けて瞬時退いたが, 再び大顎を開いてアミメアリに向い, これに飛びついて捕え, 一団となって枝より転落した。

2. 京大農学部構内の内櫓として植えられたカラタチの枝にも1種のアブラムシがつきクロヤマアリが群っていた。1937年9月21日, 晴れた午後, 筆者は1本の枝の上部アブラムシの密集する約40 cmの長さの部分の葉をことごとく

取り去りただ最上部に1枚のみを残した。この作業を行なっている間に枝上のクロヤマアリはことごとく逃れ去って1頭も見えなくなったが、作業を終って間もなく徐々に回復し始め約15分の後にはこの裸の部分のみで50頭に達し、それより後は増加は停止し50~60頭の密度をもって平衡状態に達した。さらに同じ長さの他の1本の枝に同様な作業を行なったが、この方は10分後に14~18頭の密度をもって平衡状態となった。後者の蟻の数が少なかったのはアブラムシ数の少数であったのに基づくようであった。

今最初の枝をA枝とし、後の枝をB枝と呼ぶこととする。

A枝の蟻の密度が平衡状態に達するを待って15時11分残した最上部の葉の上に付近の地表より捕え来た1頭のトビロケアリを置いた。この時まで葉より約10cm下方までの部分(この部分をa部とする)にいたクロヤマアリは継続して9~11頭であった。トビロケアリが枝に達するやクロヤマアリの1頭はたちまちこれを襲い大顎をもって相手の触角を捕え枝を下へと後向きに引きずり始めた。すると他の1頭も肢を捕えてこれに加わった。他の蟻には未だ動揺の気配は見えない。

さらに1頭のトビロケアリの葉の上に置いた。クロヤマアリの他の1頭が直ちにこれに躍りかかり相共に枝より落下した。

再び他のケアリを置く。結果は同様である。最初のトビロケアリはこの時既に枝より見えなくなっている(15時15分)。

今度は次々と4頭のアリを葉に置く。1頭を入れさらに次の1頭を置く間に初めのケアリは既にクロヤマアリに捕えられている。4頭の中1頭はクロヤマアリに出会うと共にその肢を掴んだが、ヤマアリは逸走しかけて急に止め、体をねじりケアリの上からその頭部と胸部の間を大顎ではさんだ。ケアリの中2頭は枝の下方に引かれ行きつつある。既に6分経過。他の1頭も2頭の敵に触角および肢を前後より引かれている。a部のクロヤマアリは戦いつつあるものを除けば僅かに2頭となった。A枝全体では依然として約50頭である。さらに2分後ケアリは1頭のみとなったが、この個体は既に戦闘力を失い触角を敵に捕えられ、引かれるままとなっている。12分が経過した。Aのクロヤマアリはやや増加し64頭となる。a部には5頭である。

ケアリを再び入れるが直ちに襲ったヤマアリと共に転落する。今度は10頭を急速に次々と葉の上に置く。再び戦闘が行なわれ1分30秒の後ケアリは6頭となり、さらに30秒にして4頭となる。しかしこの時にはa部ならびにそれより

さらに 5 cm 下方に到る間 (b部) はケアリの占拠地域となり全然クロヤマアリがいなくなりました。残ったケアリは枝を伝いさらに下方に次々と赴かうとし、再び下にいるヤマアリと戦って1分30秒後には1頭のみを上部に残して全滅した。するとクロヤマアリは空虚になった枝の上部へ続々と登りはじめ、1分後には a, b 合計 8 頭を数えるに到った。ケアリの残る 1 頭は登って来るヤマアリに攻撃を加えたがたちまち他の仲間と同じ運命に陥った。

ケア리를さらに10頭、次いでまた4頭を入れる。結果は何れも同じくケアリは次第に下方へと範囲を拡げて行ったが後続部隊がないために次々と仲間を失い結局ことごとく全滅してしまつた。一時枝の上部より駆逐されたヤマアリはケアリが僅少となると共に再び失地を回復した。しかしその数はやや減少し A 枝全体で 35 頭となった。(15時57分)。

偶然にもこの時地表からこの樹へとアミメアリの行列が侵入しはじめた。下方ではアミメアリは何らの抵抗を受けず、漸次登って遂に A 枝にまで入り込んできた。A 枝のクロヤマアリはこの下方から侵入者に対しても攻撃を開始し躍りかかってはアミメアリを掴み共に地上に落ちるものが次々と続いた。しかしヤマアリの中でもアミメアリの攻撃姿勢に出会うとそのまま逃避するものがかかり多く、アミメアリは戦いつつ徐々に枝に侵入することができた。16時20分、A 枝の下半には既に 8 頭のアミメアリが入り、クロヤマアリは総数 31 頭 (下半に 10 頭、上半に 21 頭) が枝に残っていた。

16時50分、アミメアリは 10 数頭に達し、A 枝の各部に居を占めていたが、しかもなおクロヤマアリは a 部に 5、他の部に合計 20 を数えることができた。ここで筆者は再び 1 頭のケア리를さきと同様葉の上に置いてみた。ところが続いて起こつた事態は次に述べるように今までとは全然趣を異にしたのである。ケアリは葉より枝の部に達し、1 頭のヤマアリと出会つた。すると当然攻撃するものと予想されたこのヤマアリは、あたかも他種の占有枝上にある場合と同じく何らの攻撃姿勢を取ることもなく急拠方向を転じて下方に逃れ去つた。続いて 1 頭また 1 頭と合計さらに 3 頭のヤマアリが同様にケア리를認めると共に逸走した。その次の 1 頭は初めて大顎を開き攻撃姿勢を執つたがケアリがさらに接近するとたちまち他のものと同様身を返して走り去つた。このようにしてケアリは極めて安全に次第に下方へと向い A 枝の約 1/3 を降つたが、この時に到つて漸く 1 頭のヤマアリが後より躍りかかり、両者 1 団となつて枝より落下した。ヤマアリの攻撃はもはや枝上のアミメアリに対しても行なわれていないよ

うであった。

B枝には未だアミメアリが侵入しておらずクロヤマアリのみ依然17, 18頭集合していた。比較のためこの枝に最初に1頭, 次いで2頭また2頭とケアリを置いた。結果はアミメアリ侵入以前のA枝におけると同じく, 何れも直ちにヤマアリの攻撃を受けて下に落されてしまった。

今度はトビロシワアリを地表より拾って来てA枝に置いた。A枝にはなおヤマアリ多く, a, b部のみでも6頭を数えた。体の小さなシワアリはヤマアリの間をゆっくりと通り抜け, 何らの攻撃も受けず下に降りて行った。出会った数頭のヤマアリは皆相手を避けた。その有様はあたかもシワアリの占有枝上における場合と同様であった。これと反対にB枝に置かれた5頭のシワアリは躍りかかったヤマアリのためにたちまち下へ落されてしまった。

筆者は引続きトビロケアリを用いてA, B両枝のクロヤマアリの行動を比較してみた。A枝のヤマアリはやはり, ケアリを認めると共に急いで逃れるのみで, 置かれた4頭のケアリに出会った10数頭のヤマアリの中僅かに2頭が攻撃を試みたに過ぎなかった。B枝ではクロヤマアリの数は減り, 僅かに8頭が残るだけであったが, しかもこれらのヤマアリは次々と置かれるケアリに対し, 出会う度に攻撃を行なった。たびたびケアリを入れる中B枝のヤマアリはなおも減少し遂にはばらばらに3頭が枝上に止まるのみとなったがしかもなおケアリに対する攻撃は止めなかったのである。

やがてB枝にもアミメアリの下方よりの侵入がはじまった。侵入群の先頭がB枝に入った時は枝上のヤマアリはもはや1頭しか残っていなかった。この1頭はアミメアリに対しても数回攻撃に出たが, その都度後者の針による反撃を受け遂に狂奔して最初は上へ, 次いで枝を馳せ降りた。アミメアリの後続部隊は続々と到着し, 枝はことごとくアミメアリによって占められたのであった。

### III 考 察

以上述べた観察例ははなはだ貧弱なものにすぎないが, この中にも興味ありと思われる幾つかの問題を見出すことができるようである。ただしこれらの問題に満足すべき解答を与えることは, 資料の乏しい現在において極めて困難といわざるを得ないが, なお一応の考察を試みた上, 足らざる所は将来の研究によって補うこととしたい。

### 1. クロヤマアリの「占有種」的行動

「非占有種」であるクロヤマアリが攻撃的行動に出ることは、少なくとも他種の占有枝上においては全然見られない所である。しかるに今回の観察例1や観察例2中のB枝あるいはアミアリ侵入以前のA枝のクロヤマアリの行動は明らかに侵入者に対する積極的な攻撃態度を示しており、この点だけについて見れば「占有種」とほとんど異なる所はない。クロヤマアリのこのような行動の相違の基づく所は、少なくとも外見的には自らのみの集団を作っているか否かにあることは明らかであって、同様な相違は単に樹上のみならず地表面においても見ることができる。例えば一般に地表上を彷徨する個体が他種と遭遇すれば、相手が極めて小形のものでない限り急遽これを避けるのが常である<sup>2)</sup> のにかかわらず、地表の食物に群集している時はしばしば接近する他種を攻撃するのが見受けられるし、また多数の個体が地表の同一経路を往復する場合は、時としてその経路上に入り来ったトビロケアリなどを捕えて運び去ることが見られる。なお巣口を窺うものに対してはなほだしい警戒的態度を取り、侵入する個体には攻撃を加えることなどはいうまでもない所である。したがって「非占有種」たるクロヤマアリといえども、他種を混えない集団を作る時には、樹上地表を通じて他種に対する攻撃的行動をなし得ることは明らかである。ただし樹上におけるクロヤマアリの行動が「占有種」のものとは異なる点の一つは、後者が多くの場合群をなして行動するのに対し、前者は集団的結合が微弱で、それぞれの個体はほとんど独立の状態での任意の枝に赴く点にあり、前者が自身のみの群を作るのは他種の存在しない枝に多数の個体がたまたま集合した時に限られている。したがって樹上においてクロヤマアリの攻撃的行動が発現するためには、他種から残された枝の存在が必要となるわけである。

なおクロヤマアリの攻撃方法の相手による相違を比較すると、アミアリに対する時はかなり消極的でその効果も相手を駆逐するのに必ずしも充分ではないように思われるが、トビロケアリに対する時は著しく積極的で急激な動作によってこれを捕える。この点はあたかもトビロケアリ占有枝上において侵入したアミアリに対するケアリの行動とクロヤマアリに対する行動との相違に近似しているのは興味深い。さらにクロヤマアリ集合枝上に置かれたアミアリ、トビロケアリの行動は、「占有種」の占有枝に置かれた場合に比して、もしも擬人的な言い方が許されるならば、相手を「恐れる」ことが幾分少ないように思われる。このような相手の相違による行動の相違は心理学的の間

題として興味あると共に、また食物獲得のための相互の争いとその結果に対してある程度の役割を演じているものとして注意に値するであろう。

## 2. クロヤマアリの「占有種」的行動より「非占有種」的行動への移行

観察例2中に述べた所の、下方よりのアミメアリの侵入とそれに伴うクロヤマアリの行動の変化は、「非占有種」が自らのみの地区で行なう行動と他種占有枝上において行なう行動との移行の経路を示すものとしてはなほだ興味あるものと思われる。アミメアリ侵入の当初において枝上のクロヤマアリが侵入者に対して幾分の攻撃を試みた点は人工的にアミメアリを置いた場合と大差なく、未だ「占有種」的行動が保持されていたことを示している。しかるにアミメアリが侵入に成功し枝の上に入り来るに及んでからは、侵入者の数が未だ少数であるにもかかわらず（クロヤマアリ25頭に対するアミメアリ10数頭）、人工的に置かれたトビイロケアリやシワアリに対するクロヤマアリの「地区防衛」とでもいうべき「占有種」的行動は既にかかなり消失し、他種占有枝上におけると同様の「非占有種」的行動がたちまち顕著となっている。もっともこの場合、クロヤマアリの行動の変化がアミメアリ侵入の直接的影響によるものではなく、ヤマアリ自身の群の大きさやその他何らかの原因に基づくものではないかとも考えられないことはないが、B枝において僅か数頭のクロヤマアリといえどもケアリに向かって攻撃的行動に出ているのに反し、アミメアリ侵入後のA枝では群をなす多数のクロヤマアリが1頭のケアリより逃げ去っている事実に徴して、この場合のヤマアリの行動の変化が群の大きさによるものでないことは明らかであり、アミメアリ侵入の直接刺戟によるとする以外にその原因を見出し難い。すなわちアミメアリが侵入し、クロヤマアリに混じて枝の各所に位置したことがクロヤマアリの行動を変化せしめた直接原因であり、その結果としてあたかもクロヤマアリがアミメアリ占有枝上に赴いた場合と同様な状態にまで立到ったものと考えざるを得ないのである。

それではクロヤマアリの行動変化が何故に下方より侵入したアミメアリによってのみ起こされ、人工的に置いた数種の蟻によっては起こされなかったかが次に問題となろう。この点については筆者の上記の観察のみからは未だ十分な解答は与えられないようである。しかし両者の場合を比較すると、人工的に置かれたケアリはたとい数頭を同時に置いた場合といえどもクロヤマアリ群中に混入せず、それらのみで枝の一部を占拠するごとき状態となり、これに対す

るクロヤマアリも枝の下方で自らのみの集団を作っている。しかるに下方より侵入したアミメアリは、最初こそヤマアリの抵抗を受けてヤマアリ群中に直ちには入り得なかったが、終にはそれぞれの個体が枝の各所に位置し、全然クロヤマアリと混合した形で侵入を完成している。一般にクロヤマアリが「非占有種」的行動をなす場合は、他種の占有枝上において占有者と混合した状態にあることを考え合せば、現在の問題たる行動の変化も侵入者がヤマアリ群中に混合するか否かに影響される点が多大であると考えられる。この点を確かめるためには、クロヤマアリ集合枝に置くにアミメアリのごとき小形の蟻の多数をもってするか、あるいはケアリのごとくやや大なる蟻を置く場合には太い枝、あるいは多くの葉をつけた枝を実験場所として試みるべきであるが、筆者は未だこれを試みる機会を持たないため、ここには以上の推定を述べるに止まる。

なお侵入者によるクロヤマアリの行動の変化は必ずしも1本の枝上の全個体に一齐に現われるものではなく、たとい多くの個体が「非占有種」的行動を示すようになってもおかつ一部「占有種」的行動の個体が残る場合のあることは先に述べた観察によって明らかである。これにはもちろん侵入者の個体数の多少が関係しているではあろうけれども、それにしてもこのような行動の変化を起こさないあるいは起こす程度の少ない個体が見られるのは、果たして侵入者に直接接触しなかったためであるか、あるいは既に接触した他の個体の行動による刺戟を受けなかったためであるか、あるいは同一刺戟を受けてもそれに対する反応の程度に個体差が著しいためであるかなどの諸点で未だ問題は残されている。

### 3. 「非占有種」と「占有種」の差異

以上述べた所によって明らかのごとく、「非占有種」といっても常に「非占有種」的行動のみ行なうものではなく、場合によっては「占有種」的行動をも示すものである。この点からいえば「非占有種」、「占有種」たる区別も必ずしも本質的に画然たるものであることはいい難い。両者の差異として最も重要な点は前述のごとく、「占有種」は樹上において常に集団的に枝の占有を行なうのに対し、「非占有種」は専らに蜜の窃取を行ない、たまたま他種の存在しない枝に集合する時のみはじめて「地区防衛力」を発揮する点にあるわけであるが、この差異は要するに群行動を行なう性質の大小に帰着するもののごとくである。例えば「非占有種」が一般に占有枝を持たないことは、これらが

群行動性に乏しくて集団が形成され難く、その結果占有枝の獲得あるいは防衛の積極的行動が開発されるに到らないのに基づくと考えられるようである。なお、一度枝上に作られた集団といえども他種が混入すれば、たちまち「地区防衛」の積極的行動力を喪失することは、混入が刺戟となって集団としての結合が破られたことを示すもののように思われる。

かくのごとく2つの型の相違がそれぞれの種類の群行動性の大小に基づくものとすれば、中間の群行動性を有する種類にあっては当然「非占有種」と「占有種」の両者の中間的性質を示すであろうことが推定される。筆者は今の所、明らかに中間型の蟻となすべきものを知らないが、もしもかかるものが存在するものとすれば、それはおそらく蜜の窃取を行なうと同時に多少は他種を攻撃して占有枝を獲得せんとする行動をも示すであろう。

終りに臨み原稿御校閲の労を賜った春川教授、山内年彦氏、今西錦司氏ならびに種々有益なる御忠言を頂いた渋谷寿夫氏に厚く御礼申上げる次第である。

## 摘 要

1. 樹上へ食餌を求めて来る蟻類は「占有種」と「非占有種」に大別できる。1本の樹に数種の蟻が登る場合「占有種」はそれぞれ集団的に枝を占有し侵入者を攻撃するが、「非占有種」はこのような占有枝を持たず他種の占有枝から蜜滴を窃取する。したがって1本の細枝上では「占有種」同士は共存ができないが「占有種」と「非占有種」とは共存可能である。

2. 「非占有種」であるクロヤマアリについて観察した所では、この種が1種類のみ枝上に集合すれば「占有種」と同じように侵入者を攻撃するのが見られた。しかしこの枝に「占有種」であるアミメアリ群が侵入しクロヤマアリ群中に混入すると共に、クロヤマアリの行動は変化し他種の占有枝上にいる場合と同じような「非占有種」的行動を示すようになった。

3. 「占有種」、「非占有種」の差異は結局それぞれの種類の持つ群行動性の大小に基づくものと考えられる。「非占有種」が一般に占有枝を持たないことは、これらが群行動性に乏しいために集団を作り難く、したがって群を作ることによってのみ発揮し得る「占有枝防衛力」が現われないためであると解される。

## 註

- 1) [79頁] これらの点から見て「*Formica* 型」「*Lasius* 型」なる名称は不適當であると考えられる。
  - 2) [84頁] 「占有種」でも地表上では同様な傾向を見ることができる。
- \* [77頁] 本書 5-17 頁に収録。