

在来種ハラビロカマキリと外来近縁種ムネアカハラビロカマキリ間の 配偶選好性と種間共食い (中間報告)

橘 啓輔 (滋賀県大・院・環境)

滋賀県

はじめに

外来種ムネアカハラビロカマキリ (以下ムネアカと略称、図 1) *Hierodula chinensis* が侵入し定着した地域で、在来近縁種ハラビロカマキリ (以下ハラビロと略称、図 1) *Hierodula patellifera* の排除が報告されており、この原因解明が保全上急がれる。ムネアカは 2000 年代以降に日本への侵入が確認され (藤野ら 2010)、2018 年までには 20 都府県で発見されている (苅部・加賀 2019)。原産国は中国で、輸入竹箒に卵鞘が付着することで侵入していると考えられている (櫻井ら 2018、図 2)。ムネアカとハラビロはともに樹上性の広食性捕食者であり、生活史はよく似ている。ムネアカによるハラビロ排除の報告がなされた地域は神奈川県 (苅部・加賀 2017)、東京都 (松本ら 2016)、愛知県 (間野・宇野 2015) と複数にわたる。特に、間野・宇野 (2015) の報告では、ムネアカの侵入確認からわずか数年でハラビロとの置き変わりが起きたとのことである。よって、ムネアカの侵入および定着がハラビロの排除に関与していると考えられる。

両種の形態的な特徴を比較すると、ムネアカのほうがハラビロよりも体サイズが大きい。また、卵鞘から孵化する時期もムネアカのほうが 1~2 週間程度ハラビロよりも早い (橘 未発表) ため、資源競争やギルド内捕食においてムネアカ有利だと考えられる。しかし、資源競争やギルド内捕食はいずれも敵対種の生息密度が小さくなるほど排除効果も小さくなる特性を持っていることから、数年間で排除が完了するとは考えにくい。実際、排除の主要因を資源競争やギルド内捕食に求め、検討された事例 (松本ら 2016, 間野・宇野 2014) があるものの、いずれも排除の根拠を示すことはできていない。その代わりに、繁殖干渉が有力視されている (松本ら 2016)。

繁殖干渉とは、種間配偶など種間の性的相互作用のうちメスの適応度を減少させることをいい (Gröning and Hochkirch 2008, Burdfield-Steel and Shuker 2011)、近年、生物の分布や資源利用などを説明し得る種間相互作用として注目されるようになった。すなわち、繁殖干渉はオスが近縁異種のメスを配偶相手だと誤認することで引き起こされる現象である。

オスが配偶相手を誤認し、繁殖干渉を引き起こしてしまう理由は、一般にメスと比べて一回の配偶にかけるコストが小さいためである。オスが自身の適応度を最大化させようとするとき、同種のメスにのみ効率的に求愛を繰り返すことが望ましい。しかし、近縁種のメスは同種のメスと似た標識 (種の識別に利用する形質) を持っている場合があるため、オスは同種のメスにのみ求愛しようとする努力をすると、異種のメスと標識の近い同種のメスとの配偶機会を損なってしまうリスクを負うことになる。このようなリスクを回避するために、オスはメスの識別基準を緩和し、異種のメスを受け入れてしまう危険率を増加させることになる (本間ら 2012)。この結果、配偶相手の誤認および繁殖干渉に繋がるのである。

しかし、カマキリ類やクモ類など sexual cannibalism を行う動物のオスにおいては配偶にかけるコストが大きく、オスによる配偶相手の誤認が改善されやすいと考えられる。もし誤って異種のメスへ求愛してしまい、メスに捕食されてしまうと、繁殖機会を喪失してしまうからである。したがって、sexual cannibalism を行う動物においては、世代を重ねる毎に種認識の緩い遺伝が淘汰されることで、オスによるメスの識別基準が強化され、繁殖干渉が生じにくくなってもおかしくない。よって、sexual cannibalism を行う動物種間で繁殖干渉による異種の排除が生じた場合、オスがメスを誤認すること以外にも重要な点があるかもしれない。

ハラビロはフェロモンでオスを誘引することが知られている (Perez 2005) ことから、異種のオスを誘引し、繁殖干渉の機会を増加させている可能性もある。ニュージーランドの在来種 *Orthodera novaezelandiae* のオスが侵入種の *Miomantis caffra* のメスのフェロモンに誘引された事例もある (Fea et al. 2013)。

本研究では、ムネアカによるハラビロ排除の原因を明らかにするため、sexual cannibalism を行う動物である両種において、繁殖干渉は生じるのか、生じるとすると、ムネアカによるハラビロ排除の主要因となり得るのかを検討した。Y字管オルファクトメータを用いた観察にて、各種メスのフェロモンに対するオスの選好性を検証し、ケージ内観察にて異種メスに対するオスの行動と同種メスに対するオスの行動を比較した。

材料と方法

採集と飼育

滋賀県、岐阜県、愛知県の3県で、ハラビロ、ムネアカの5齢～終齢の幼虫を採集した。それらを個別飼育して未交尾の成虫を得た。飼育環境は25°C、12時間の明暗サイクルとした。餌としてヨーロッパイエコオロギ *Acheta domestica* 1個体を2日毎に与えた。

Y字管オルファクトメータを用いた観察

フェロモンによって異種のオスを誘引することがあるのかを、Y字管オルファクトメータを用いたチョイステストで確かめた。このテストでは、メスのフェロモンを含む空気と対照となる空気を流し、オスがどちらに誘引されるかを調べた。各種オスに選択させるメスのフェロモンの組み合わせは、同種×別種、同種×ブランク（空気のみ）、別種×ブランクの3パターンとした。オスの行動を観察し、Y字管の分岐のどちらかに向かった場合に、その空気に誘引されていると評価した。

Y字管実験装置は、空気の流れる上流から、エアーポンプ (e-AIR 9000FB・GEX・東大阪)、活性炭 (20×50mesh, 340mL程度)、流量計 (NFM-V-P-A-10・TEKNE・川崎)、チャンバー (メスまたは空気のみを入れたタッパー, 8.2×12.5×8cm)、Y字管 (内径8cm、全長61cm)、オスがY字管に入るための導入路で構成し、それらをシリコンチューブ (内径

4 mm、全長 120cm) で繋いだ (図 3)。空気の流量は分岐それぞれに 3L/s (計 6L/s) とした。チャンバーにメスを入れ、その上から黒い布を被せて 30 分間静置した。黒い布を被せた理由は 2 つある。1 つは、薄暗い環境または夜間にメスが良くコーリング (フェロモンを放出する行動) を行うとされているためである。もう 1 つは、オスからメスの姿が見えないようにするためである。メスの静置後に Y 字管へオスを導入した。1 回のテスト時間は最大 2 時間とした。2 時間の中にどちらの空気にも向かわなかった場合は、no choice (選択なし) としてテストを終了した。実験時刻は 8 時~18 時の間とした。フェロモン物質のキャリアーを除去するため、テスト毎に Y 字管とチャンバー、シリコンチューブを 70%(v/v) 変性アルコール (エタノール 60.8%、1-プロパノール 5.7%、2-プロパノール 3.4%、蒸留水 30.0%) で 2 回洗浄した。

ムネアカのオスでは、同種×別種の組み合わせで 18 反復、別種×ブランクで 20 反復、同種×ブランクで 18 反復、ハラビロのオスでは、同種×別種の組み合わせで 18 反復、別種×ブランクで 18 反復、同種×ブランクで 20 反復のテストを行った。その結果を二項検定で解析した。No choice の場合は解析から除外した。

ケージ内観察

繁殖干渉の検証を行うために、操作実験により種間における配偶行動等の性的相互作用を観察し、種内の場合と比較した。ケージ (415×405×325mm) 内に異種ペアを導入し、最大 3 日間行動を観察した。ケージの天井には足場としてアキニレの枝を配置した。捕食または種間交尾が起きた場合は観察を終了した。ムネアカのメス×ハラビロのオスの組み合わせを 11 反復、ハラビロのメス×ムネアカのオスの組み合わせを 14 反復設けた。ケージ内での行動をカメラ (DC041・IIWEY・深圳と F480・Madaila・深圳) で録画・観察した。同様に、同種ペアでの配偶行動を、ムネアカ 13 反復、ハラビロ 15 反復について観察を行った。この観察には、種間ペアでの観察に用いたメスのうち、観察から 7 日以内に死亡しなかったメスも用いた。観察項目は、オスがメスに乗るか否か、捕食が起きるか否か、種間交尾が起きるか否かの 3 つとした。

結果

フェロモンの影響

Y 字管オルファクトメータを用いたチョイステストにおいて、どちらの空気も選択しなかった No choice は、2 例のみであった。ムネアカのオスへ別種×ブランクの組み合わせを提示した際に 1 例、ハラビロのオスへ別種×ブランクの組み合わせを提示した際に 1 例生じた。それ以外の 120 例では、オスはいずれかの空気を選択した。

両種ともオスは同種メスのフェロモンを選択する傾向が認められた。同種×別種のメスのフェロモンを提示した場合は、ムネアカとハラビロのオスは、それぞれ同種のメスを 67%

(n = 18) と 78% (n = 18) の割合で選択した (図 4)。() また、同種×ブランクを提示した場合は、ムネアカとハラビロのオスは、それぞれ同種メスを 83% (n = 18) と 90% (n = 20) 選択した (図 4)。これらの比はいずれも 0.5 と有意に異ならなかった (二項検定, $p > 0.05$)。別種×ブランクの組み合わせでも、別種メスを有意に選択することはなかった (二項検定, $p > 0.05$)。ムネアカとハラビロのオスが別種のメス選択した割合はそれぞれ 53% (n = 19) と 47% (n = 17) であった (図 4)。

ただし、同種×ブランクの組み合わせで同種メスを選択した割合は、同種×別種の組み合わせで同種メスを選択した割合に比較すると、どちらの種でも十数%あるいはそれ以上小さくなった。

異種メスに対するオスの行動

異種間での交尾は全てメスがオスを捕食した後に成立し、オスがメスへマウントした際には成立しなかった。メスがオスを捕食した場合、オスは頭部や前脚を食べられながら身体の向きを変えて、交尾器を伸ばし、種間交尾に至った (図 5)。ムネアカのメス×ハラビロのオスの組み合わせでは 11 ペア全てでメスがオスを捕食し、うち 2 ペアで種間交尾が成立した。ハラビロのメス×ムネアカのオスの組み合わせでは、全 14 ペア中 11 ペアでメスがオスを捕食し、うち 7 ペアで種間交尾が成立した。種間での交尾成功率は種の組み合わせによって異なり、その差は有意であった (図 6: フィッシャー直接確率法: $p = 0.044$)。異種メスに捕食された際に、ハラビロのオスの交尾器はメスの交尾器まで届かないことが多かったが、ムネアカのオスの交尾器は届いていた (図 7)。ムネアカのメスでもハラビロのメスでも、異種オスとの交尾によって交尾器が損傷を受けることがあった。種間交尾を行ったムネアカのメス 2 個体中 1 個体と、ハラビロのメス 7 個体中 4 個体が 7 日以内に死亡した。死亡したメスの交尾器を観察すると、オスの交尾器が刺さったまま取れなくなったり、緑色の体液が滲み出していたり、滲み出した体液由来だと思われる黒い塊が付着していたりした (図 8)。なお、ムネアカのオスがハラビロのメスにマウントすることが 14 ペア中 2 ペアで見られたものの、この場合には種間交尾は成立しなかった。ハラビロのオスがムネアカのメスにマウントすることはなかった。オスがメスを捕食することもなかった。

同種メスに対するオスの行動

種内での交尾はメスがオスを捕食した後に成立する場合と、オスがメスからの捕食を回避して、メスにマウントした後、交尾器を伸ばすことで成立する場合の 2 通りがあった (図 9)。いずれの場合でも、メスの交尾器が損傷を受けることはなかった。ムネアカペアでは全 13 ペア中 13 ペアで交尾が成立し、うち 8 ペアでオスがメスからの捕食を回避した。なお、全 13 ペアのうち、1 ペアでは種間交尾をした後のムネアカのメスを用いたが、そのメスは同種との交尾の直後に死亡した。ハラビロペアでは全 15 ペア中 13 ペアで交尾が成立し、うち 3 ペアでオスがメスからの捕食を回避した。全 15 ペア中 3 ペアは種間交尾をしたハラ

ビロのメスを用いたが、それらのメスのうち、2 個体は同種オスとの再交尾直後に死亡した。残る 1 個体は再交尾後も死亡することなく卵鞘を形成した。しかし、その卵鞘の形状は異常であり、その内部の卵はいずれも孵化しなかった (図 10)。いずれの種のペアでもオスがメスを捕食することはなかった。

考察

Sexual cannibalism へのオスの対抗適応には 2 種類あり、その内の 1 つがハラビロ・ムネアカ間の繁殖干渉を引き起こしていることと示唆された。種内での配偶行動を観察すると、必ずしもオスはメスに捕食されてから交尾を成立させるわけではなかった。また、オスはメスに捕食されたとしても多くの場合で交尾を成立させることができていた。これらは、オスがメスの捕食を回避して交尾できること、メスに捕食されたとしても交尾できることの 2 種類の対抗適応を示唆している。種間での配偶行動を観察すると、ムネアカのオスがハラビロのメスへマウントすることがあったものの、その際は交尾が成立しなかった。一方、両種ともオスが異種メスに捕食された後に交尾を成立させる場合があった。種間交尾をしたメスの多くが交尾器に異常をきたし死亡したことから、メスに捕食された場合のオスの対抗適応が種間交尾を成立させ、それが繁殖干渉を引き起こすと考えられた。

ハラビロ・ムネアカ間の繁殖干渉が緩和されるためには、両種のオスによるメスの種識別が強化されることに加えて、両種のメスによる識別も強化される必要があるだろう。両種のオスともに同種のメスに対する場合と異種のメスに対する場合で配偶行動が異なっていたことから、ある程度はメスの識別ができていたものと考えられる。しかし、異種のメスに捕食された際に交尾行動を起こさなくなるとは考えにくい。捕食された際はメスの識別基準に関係なく交尾したほうが、誤って同種のメスを拒否してしまうリスクを軽減できるからである。よって、メスによるオスの識別基準が強化され、異種のオスを捕食しなくなる必要がある。メスが異種のオスを配偶相手として認識しているのか、ただ餌として認識しているのかは不明だが、どちらにしても、例えばハラビロのメスなら、自身より小さな個体は捕食するが、大きな個体は捕食しないなどの識別が必要になる。オスによるメス識別とメスによるオス識別の両方がハラビロ・ムネアカ間の繁殖干渉において重要であるといえる。

オスによる異種のメスへのマウントが繁殖干渉として機能しているのかどうかは不明であり、今後検証する必要がある。また、オスは異種のメスのフェロモンに誘引されなかったことから、性フェロモンが種間の性的相互作用を直接的に促進しているとは言えなかった。ただし、Y 字管オルファクトメータを用いたチョイステストにおいて、ブランクよりも異種メスが同種メスの選択割合を低下させたことは、異種の性フェロモンが同種の性フェロモン受容を阻害することを示唆している。

異種ペアにおける種間交尾率の違いは、雌雄の体サイズ差によって生じていると考えられた。ハラビロのメス×ムネアカのオスの組み合わせでは、メスよりもオスのほうが大きいいため、オスの交尾器はメスの交尾器まで届いた。一方、ムネアカのメス×ハラビロのオスの

組み合わせでは、オスよりもメスのほうが大きいため、オスの交尾器がメスの交尾器まで届かないことが多かった（図 6）。この違いが種間交尾率すなわち、繁殖干渉の非対称性を生み、ムネアカによるハラビロ排除を引き起こしていると考えられた。

まとめ

繁殖干渉はオスが近縁異種のメスを配偶相手だと誤認することで引き起こされる現象だとされてきた。しかし、Sexual cannibalism を行うオスにとってメスの誤認はリスクが高いため、繁殖干渉には誤認以外の要素も重要な可能性がある。そこで、ムネアカによるハラビロ排除は繁殖干渉が主因となっているのかを検討した。結果、Sexual cannibalism へのオスの対抗適応には 2 種類あり、その内の 1 つであるメスに食べられても交尾できる適応がハラビロ・ムネアカ間の繁殖干渉、およびムネアカによるハラビロ排除を引き起こしていると示唆された。フェロモンの影響はほとんど見られなかった。繁殖干渉を緩和するためには、オスによるメスの識別のほかに、メスによるオスの識別も必要だろう。

外部での研究報告と成果

本研究の成果は、2021年11月27日に開催された第33回日本環境動物昆虫学会年次大会および、2022年3月15日に開催された第69回日本生態学会大会にて発表した。その結果、日本生態学会大会においてポスター優秀賞（動物群集分野）を受賞した。

- ・第33回日本環境動物昆虫学会年次大会 A-5

「食べられてから始まる繁殖干渉の可能性！？ハラビロカマキリ属2種間の性フェロモンの影響と性的相互作用」

- ・第69回日本生態学会大会 P1-054

「Sexual cannibalism に対抗するオスの適応が近縁種を駆逐する！？（Male adaptation against sexual cannibalism drives out closely related species！？）」

謝辞

本研究を行うにあたり、石川進一朗氏をはじめとする名古屋昆虫同好会の方々に採集協力をいただきました。ここに記して、深く感謝の意を申し上げます。

引用文献

- Gröning J, Hochkirch A (2008) Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology*, 83: 257-282
- Burdfield-Steel ER, Shuker DM (2011) Reproductive interference. *Current Biology*, 21: 450-451
- 本間淳, 岸茂樹, 鈴木紀之, 京極大助 (2012) 繁殖干渉の歴史的な位置づけと行動生態学的な背景. *日本生態学会誌*, 62: 217-224
- 藤野勇馬, 岩崎拓, 市川顕彦 (2010) 福井県敦賀市でハラビロカマキリ属不明種の成虫と卵嚢を採集. *昆虫と自然*, 43(5): 32-34
- 苧部納紀, 加賀玲子 (2019) 神奈川県におけるムネアカハラビロカマキリの新産地と分布拡大に関する生態的知見. *神奈川県立博物館研究報告. 自然科学*, 48: 75-80
- 櫻井博, 苧部治紀, 加賀玲子 (2018) ムネアカハラビロカマキリの非意図的導入事例-中国から輸入された竹箒に付着した卵鞘-. *神奈川県立博物館研究報告 自然科学*, 47: 67-71
- 苧部治紀, 加賀玲子 (2017) 神奈川県西部における外来種ムネアカハラビロカマキリの拡散状況. *神奈川県立博物館研究報告 自然科学*, 46: 71-77
- 松本和馬, 佐藤理絵, 井上大成 (2016) ムネアカハラビロカマキリは侵略的外来種か? *昆虫と自然*, 51(14) : 22-25
- 間野孝裕, 宇野総一 (2014) 豊田市におけるハラビロカマキリとムネアカハラビロカマキリの分布動態と形態について. *矢作川研究*, 18: 41-48
- Perez, B (2005) Calling behaviour in the female praying mantis, *Hierodula patellifer*. *Physiological Entomology*, 30: 42-47
- Fea MP, Stanley MC and Holwell GI (2013) Fatal attraction: sexually cannibalistic invaders attract naive native mantids. *Biology Letters*, 9, 6



図1. ムネアカの写真（左）とハラビロの写真（右）。



図2. 輸入竹ぼうきに付着したムネアカの卵鞘。

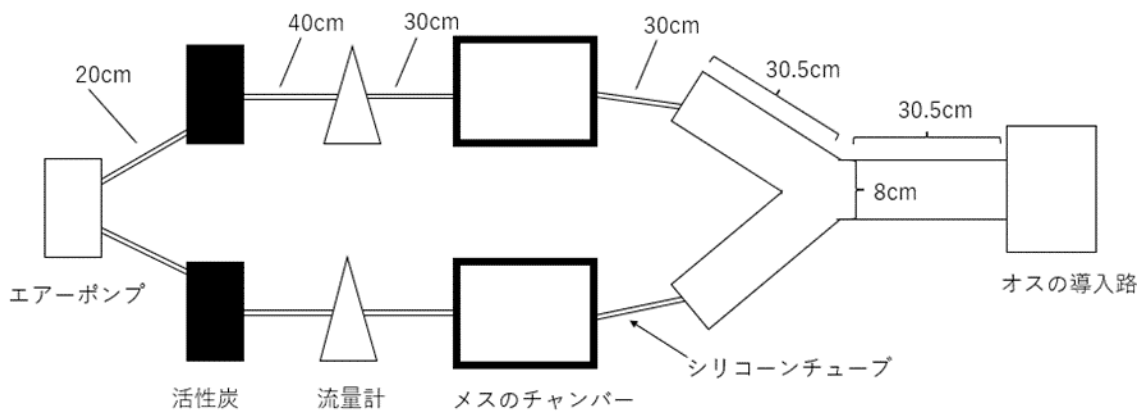
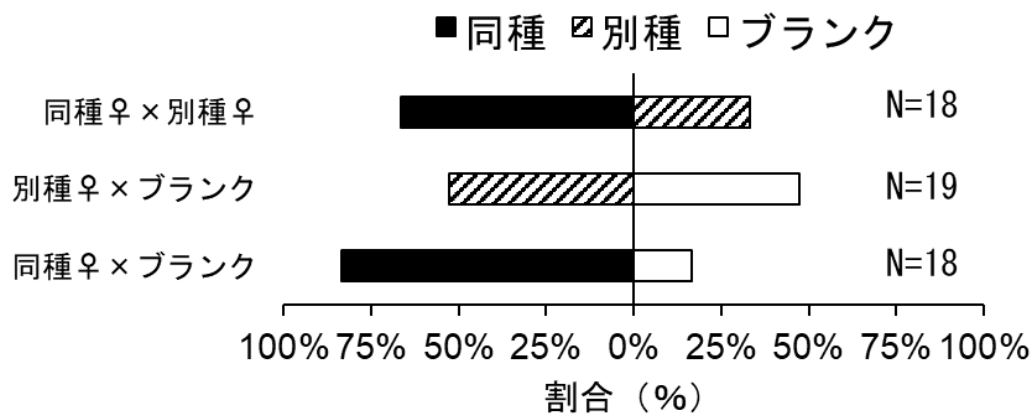
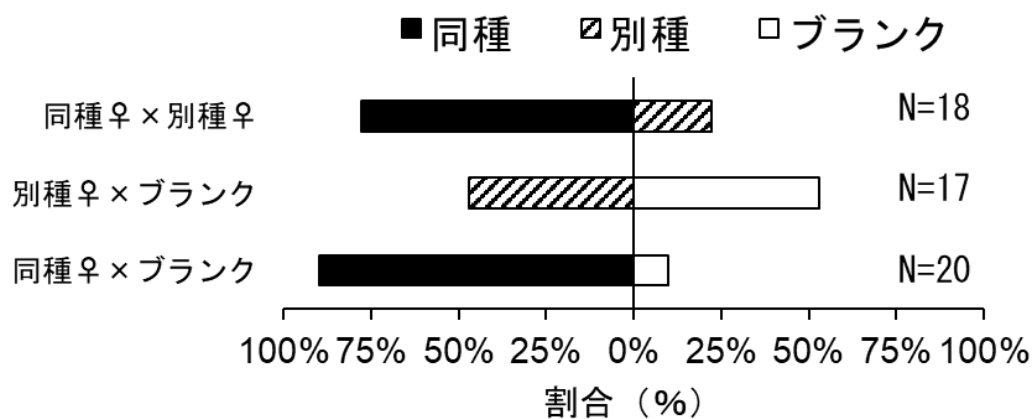


図3. Y字管の模式図。



ムネアカ♂が誘引された割合



ハラビロ♂が誘引された割合

図4. 同種および別種のメスのフェロモンに誘引された割合の比較。

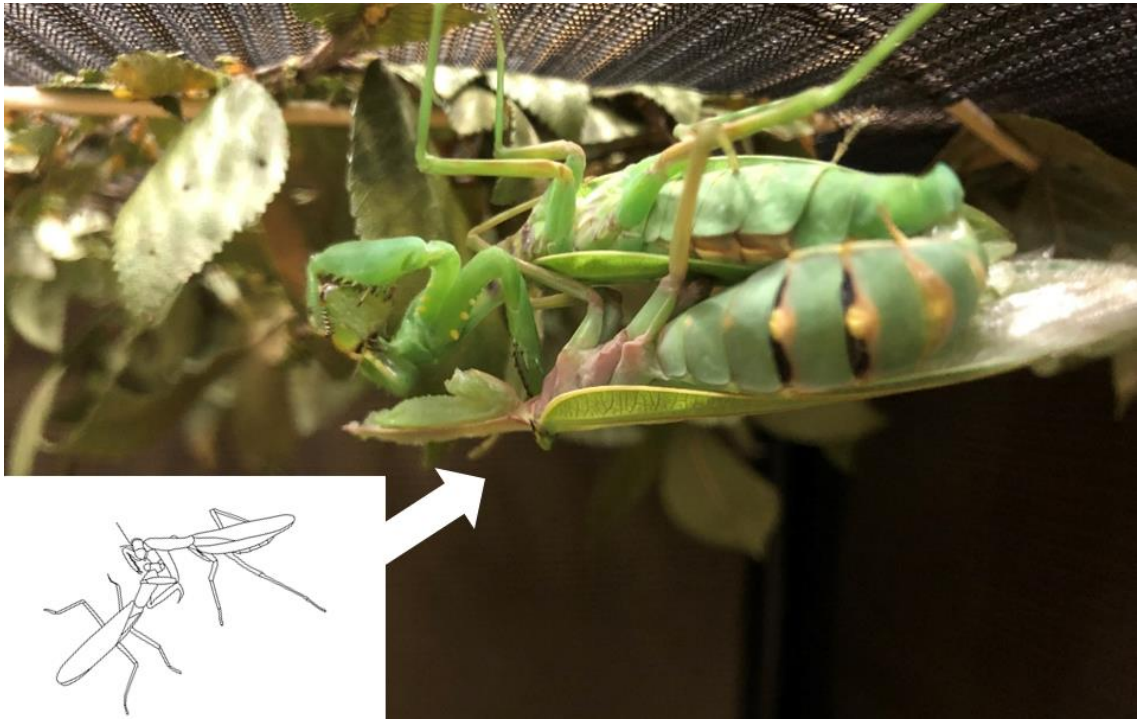


図5. 種間交尾の様子。ハラビロのメスがムネアカのオスを捕食し、種間交尾をされている。

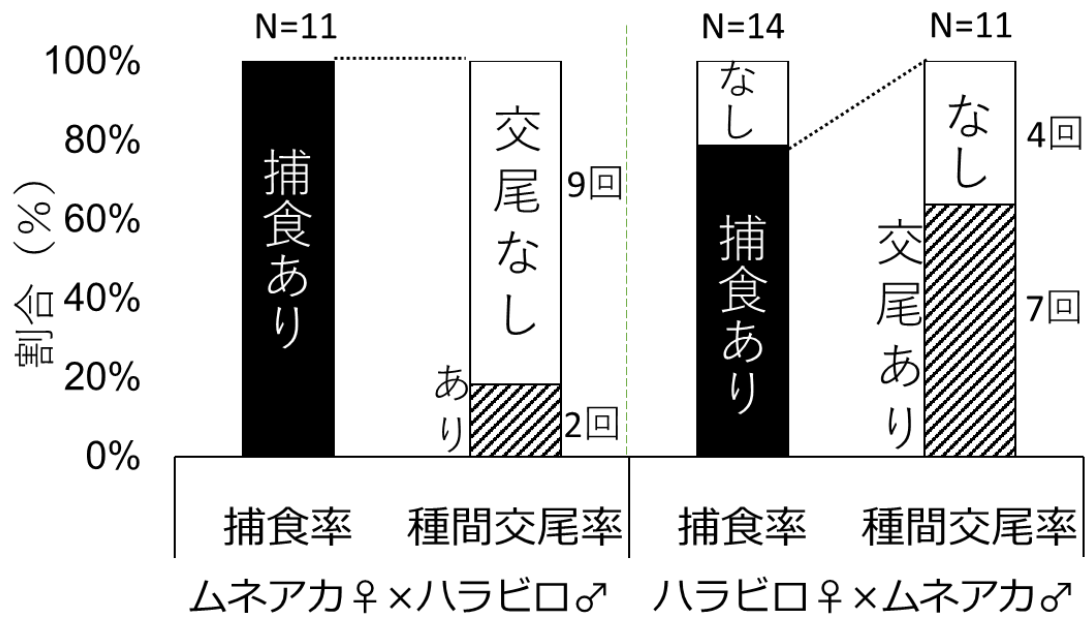


図 6. 捕食率と捕食後の種間交尾率の比較。

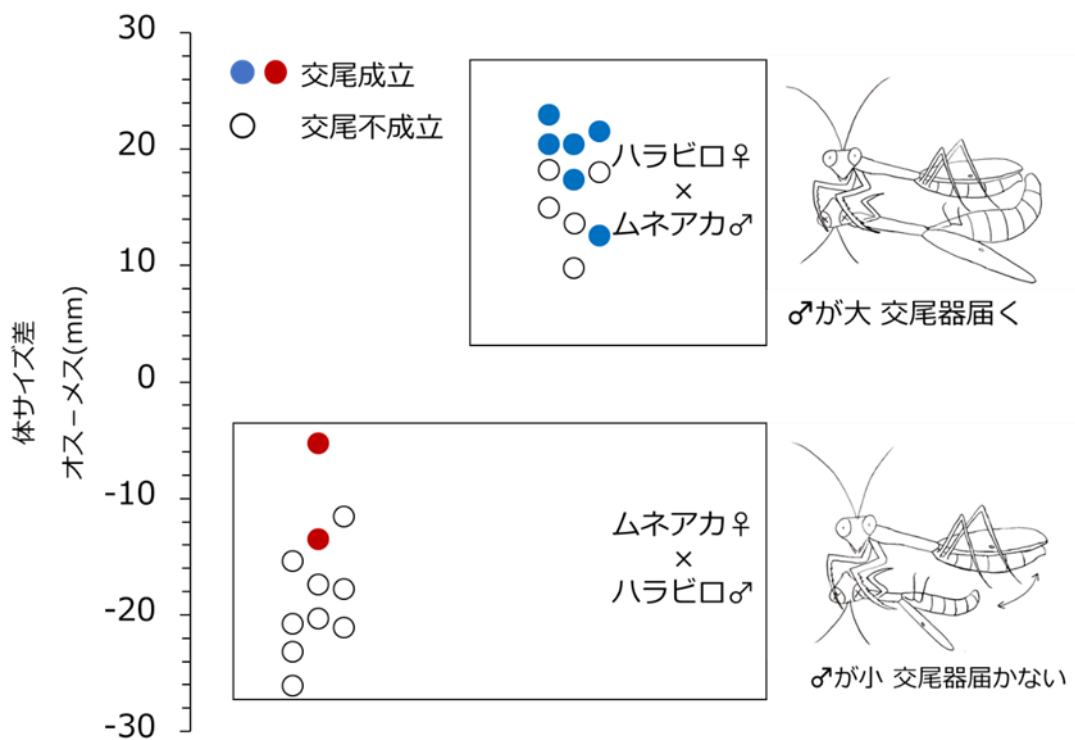


図 7. 異種雌雄ペアの対サイズ比較。プロットは便宜上ずらして表示しており、横軸はない。

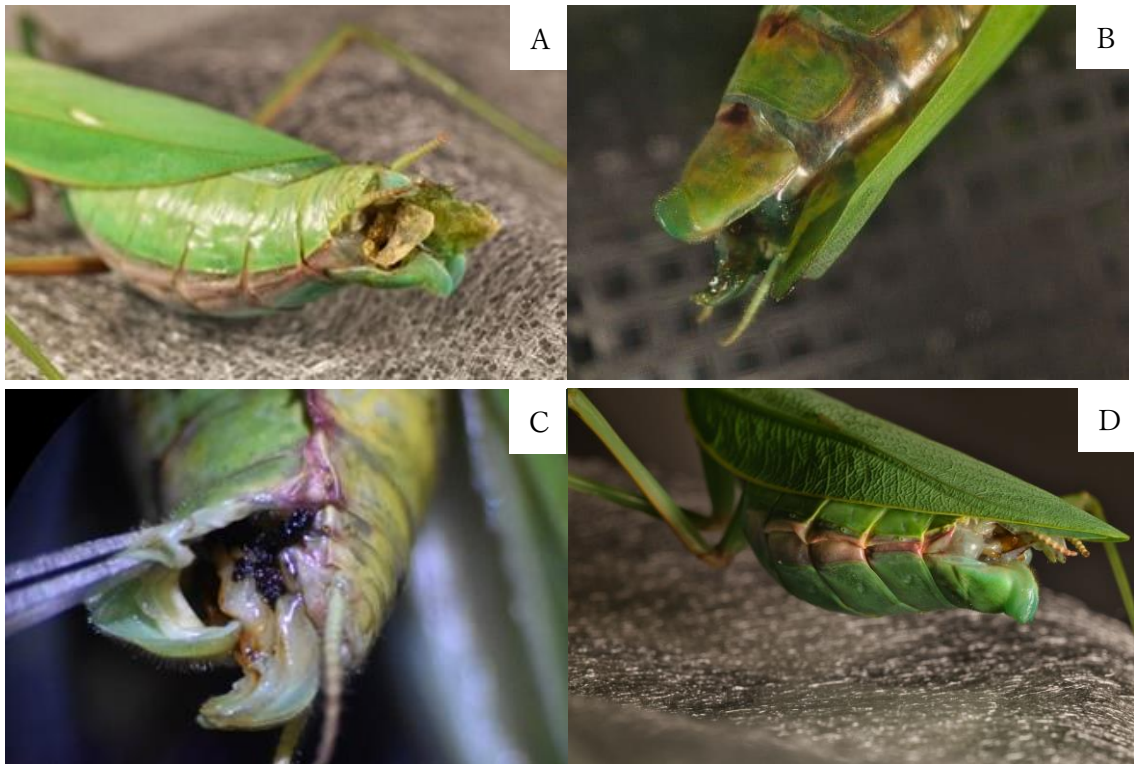


図8. 交尾器に異常をきたした種間交尾後のメス。A:オスの交尾器が残存。B:緑色の体液滲出。C:黒い塊（滲み出した体液由来？）が付着。D:同種間で交尾をした場合（正常）。交尾後数日間メスの交尾器が開いていて、中に精包が詰まった状態になる。

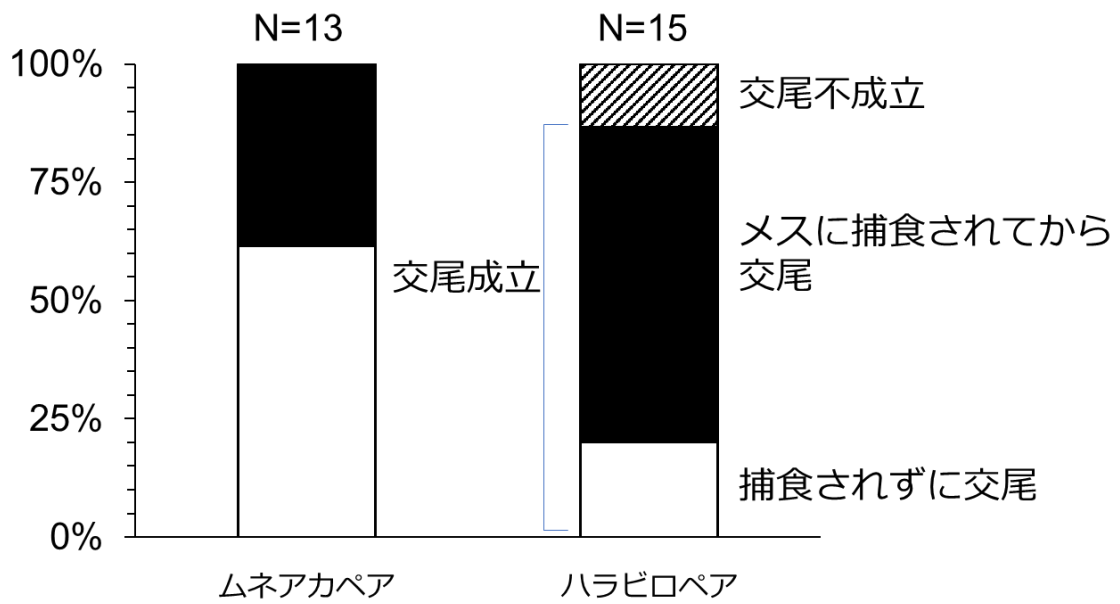


図9. 種内交尾内訳。



図 10. 種間交尾後のメスが生んだ卵鞘（左）と通常の卵鞘（右）。