

在来種ハラビロコマキリと外来近縁種ムネアカハラビロコマキリ間の配偶選好性と種間共食い

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コマキリ（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コマキリ（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）。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か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。また、得られた知見をもとにハラビロ個体群の保全手法を検討した。繁殖干渉は種間の配偶行動の各段階で生じうるため、異種雌雄が出会うまでの過程と異種雌雄が出会った後の過程に分けて観察を行い、同種メスに対する各種オスの行動と比較した。異種雌雄が出会うまでの過程として、各種メスの性フェロモンと視覚情報が異種オスに与える影響を調べた。検証方法として、Y字管オルファクトメータを用いた観察により、各種メスのフェロモンに対するオスの選好性を定量化した。また、性フェロモン以外に視覚情報があつた場合の反応を調べるため、野外大型ケージにてオスによるメスの選好性を観察した。ただし、ページ数の都合上、Y字管オルファクトメータを用いた観察の方法と結果についてはここでの記述を省く。詳しくは中間報告を参照されたい。異種雌雄が出会った後の過程として、異種雌雄間の性的相互作用を観察し、同種雌雄間の場合と比較した。室内ケージにて同種ペアと異種ペアにおける種間配偶や sexual cannibalism を観察した。さらに、種間交尾を経験したメスの適応度を評価した。

材料と方法

採集と飼育

2021年7月22日～8月30日、2022年7月16日～8月31日にかけて、滋賀県、岐阜県、愛知県、神奈川県、茨城県で木の枝葉についたムネアカ、ハラビロの5齢～終齢の幼虫を見つけ捕りした。採集環境はいずれも林縁部や公園などで、下草が生える程度に日光が当

たっていた。

2021年、2022年ともに、採集した個体を持ち帰り、湿らせた脱脂綿とともに、通気用の穴を開けた透明プラカップ（860 mL）へ個別に入れて飼育した。飼育環境は25°C、12時間の明暗サイクルとした。2日毎に、餌としてヨーロッパイエコオロギ *Acheta domestica* (Linnaeus, 1758) 1個体を与え、脱脂綿に水を追加した。

各種オスの配偶者探索行動：性フェロモンに加えて視覚情報がある場合の反応

メスの性フェロモンに加えて、視覚情報もある場合、異種オスを誘引することがあるのかを野外ケージを用いたチョイステストで確かめた。このテストでは、オスをケージ（縦120 cm×横200 cm×高さ160 cm）内で自由に移動できるようにし、同種および別種のメスを提示して、それぞれのメスへの接近や定位を比較した。4コーナーあるケージの内、対となる2コーナーを選び、端の辺から50 cmの位置へビニールテープを貼って、三角柱状になる基準線を描いた。そのコーナー内で高さ約120 cmの位置に洗濯ネット（40×50 cm）を設置した（図2）。その中にメスを入れて、メスの移動範囲を制限した。オスは毎回ケージの中央へ導入した。オスの行動を5秒毎にビデオカメラ（Pro2, MUSON, 深圳）のタイムラプス機能で撮影した。オスがメスのいる基準線内に入ることをメスへの接近、メスのいる洗濯ネット上にとまることをメスへの定位と判断した。

各種オスに提示するメスの組み合わせは同種×別種、別種のみ（対照はblank）の2パターンとし、各16反復の観察を行った。実験は2022年9月16日から10月15日までの間、晴れた日中7時～18時30分の間に行い、1反復あたり4時間撮影した。

オスが基準線内に入って、その中で滞在した時間、洗濯ネット上にとまったオス数、洗濯ネット上に滞在した時間を調べた。

種内および種間における性的相互作用とその影響

操作実験により種内および種間における配偶行動等の性的相互作用を観察し、両者を比較した。メッシュ（目合の大きさ：2mm）で覆ったケージ（415×405×325 mm）の天井に足場としてアキニレ *Ulmus parvifolia* の枝を配置した。ケージは、25°C、12時間の明暗サイクル（明期：560lux）の部屋に置いた。このケージ内に同種ペアあるいは異種ペアを導入した。使用する各個体をケージに入れる直前に、それぞれの体サイズの指標として、前胸背板の長さを定規でmmの単位で測定した。その後、2個体の行動をカメラ（DC041, IIWEY, 深圳またはF480, Madaila, 深圳）で録画した。暗期の録画は赤外線照射して行った。観察終了後に、録画した動画を再生して、オスがメスに乗ったか否か、捕食が起きたか否か、種間交尾が起きたか否かを記録した。行動観察は、ケージへの導入から最長3日間続したが、捕食または種間交尾が起きた場合にはその時点で観察を終了した。

同種ペアについては、ムネアカで21反復、ハラビロ24で反復を設けた。この観察には、オスは毎回未使用の個体を用いたが、ハラビロのメスのうち10個体（4個体は種間交尾を

経験)とムネアカのメスのうち10個体(1個体は種間交尾を経験)は1週間以上前に後述する種間配偶の観察に用いていた。種間配偶の観察は、18ペアのムネアカのメス×ハラビロのオスと、28ペアのハラビロのメス×ムネアカのオスについて行った。この観察では全て未使用の個体を用いた。

種間ペアの行動観察では、結果で示すように、メスがオスを捕食した場合にのみ種間交尾が成立した。捕食が起きたペアの中で種間交尾した頻度を、ムネアカのメス×ハラビロのオスとハラビロのメス×ムネアカのオス間で、フィッシャーの直接確率法を用いて比較した。オスから異種のメスへのマウント行動は種間交尾を成立させることがなく、発生頻度も稀だったため、特に解析を行わなかった。

種間交尾したメスと、後にムネアカのオスとペアにした種内交尾済みのハラビロのメスは、種間交尾または交尾から7日間、透明プラカップ(860 mL)に隔離し、ヨーロッパイエコオロギ *Acheta domestica* Linnaeus, 1758 を2日に1個体与えて飼育した。メスが死亡した場合、あるいは種間交尾直後の段階で明らかな形態の異常が認められた場合は、形態を詳細に観察し、カメラで撮影した。

種間交尾から7日以上生存し、同種オスと再交尾させても死亡しなかったハラビロのメス1個体あるいは、同種オスとだけ交尾したメスについては、交尾後の産卵能力と卵の生存率を調べるため、野外環境での飼育を行った。滋賀県立大学構内に植栽されているソメイヨシノ *Cerasus × yedoensis* (Matsum.) Masam. et S. Suzuki 'Somei-yoshino' の枝にネット(目合2 mm、縦60 cm×横120 cm)をかぶせ、その中にメスを1個体ずつ入れた。メスが産卵あるいは死亡するまで、ヨーロッパイエコオロギを2日に1個体与えた。得られた卵鞘を透明プラカップ(860 mL)に個別に入れ、卵鞘内部の卵が孵化するのを待った。

結果

性フェロモンに加えて視覚情報がある場合の反応

異種メスと同種メスを提示した場合、両種オスともに同種メス側の基準線内での滞在時間が異種メスのそれより長かった。異種側では両種オスともに40分ずつ程度だった。ハラビロのオスが同種メス側の基準線内に滞在した平均時間は171分だったのに対し、ムネアカのオスの同種メス側滞在時間は100分と短かった(図3)。異種メスとブランクを提示した場合、両種オスともに異種メス側の基準線内に滞在した平均時間とブランク側の基準線内に滞在した平均時間は40分ずつ程度で変わらなかった(図3)。

続いて、メスの入ったネットに一回でもとまったオス数と割合を比べる。両種オスに異種メスと同種メスを提示した場合、どちらのオスも異種メスの入ったネットにとまったのは6%(1/16)だった。それに対し、同種メスの入ったネットにとまったのはハラビロのオスで81%(13/16)、ムネアカのオスで38%(6/16)であった(表1)。異種メスとブランクを提示した場合、どの組み合わせにおいても異種メスの入ったネットにとまった割合と何も

入っていない（ブランクの）ネットにとまった割合は変わらなかった。どちらも、それぞれ 1 割程度かそれ未満だった（表 1）。

続いて、メスの入ったネット上に滞在した平均時間の長さを比べる。異種メスと同種メスを提示した場合、両種オスともに異種メスの入ったネット上に滞在した時間はほとんどなく、平均時間はいずれも 10 分未満だった（図 4）。ハラビロのオスが同種メスの入ったネット上で滞在した平均時間は 144 分だった。対して、ムネアカのオスの平均滞在時間は 50 分だった（図 4）。異種メスとブランクを提示した場合は、両種オスともに異種メスの入ったネット上とブランクのネット上のいずれにも滞在することがほとんどなかった。平均時間は 0~10 分程度だった（図 4）。

種内での性的相互作用

メスがオスを捕食した後に交尾が成立する場合と、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交尾が成立する場合の 2 通りがあった。ムネアカペアでは全 21 ペア中 19 ペアで交尾が成立し、うち 9 ペアはオスがメスからの捕食を回避して、メスにマウントすることで交尾した（図 5a）。ハラビロペアでは全 24 ペア中 21 ペアで交尾が成立し、うち 3 ペアはオスがメスからの捕食を回避して、メスにマウントすることで交尾した（図 5a）。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。

種間での性的相互作用

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。メスに捕食されたオスは、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。ムネアカのメス×ハラビロのオスの組み合わせでは 18 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（図 5b）。ハラビロのメス×ムネアカのオスの組み合わせでは、全 28 ペア中 21 ペアでメスがオスを捕食し、うち 16 ペアで種間交尾が成立した（図 5b）。ムネアカのオスがハラビロのメスにマウントし、交尾器を伸ばすことが 28 ペア中 5 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。

メスが異種オスを捕食した際に交尾が成立した割合は、ムネアカのメス×ハラビロのオスの組み合わせ（2/18）よりも、ハラビロのメス×ムネアカのオスの組み合わせ（16/21）の方が高く、その差は有意であった（フィッシャー直接確率法: $p < 0.001$ ）。ムネアカのメス×ハラビロのオスの組み合わせでは、前胸部長の差が小さいペアほど種間交尾が成立しやすかった（図 6）。ただし、その傾向をロジスティック回帰分析したところ、有意な差ではなかった（Estimate=1.54, SE=1.20, Z=1.28, $p = 0.199$ ）。一方、ハラビロのメス×ムネアカのオスの組み合わせでは、ロジスティック回帰分析したところ、交尾の成立に及ぼす体サイズ差の効果は小さく、有意ではなかった（Estimate=-0.67, SE=0.58, Z=-1.15, $p = 0.251$ ）。

種間における性的な相互作用がメスに対して外傷など直接的なダメージを与えることも

観察された。この直接的なダメージは、異種オスと出会ったハラビロのメス 5 個体で観察された。うち 3 個体はムネアカのオスにマウントされた個体だった。観察中あるいは観察終了後に死亡した。死亡したメスについて、3 個体とも翅が破れており、1 個体は腹部に傷を負い体液の滲出もみられた。残る 2 個体のハラビロのメスは、ムネアカのオスに捕食された。捕食された部位はいずれも前胸部とその周辺のみであり、それ以外の部位は食べ残されていた。以上のような種間ペアにおけるオスからメスへの直接的なダメージは、ムネアカのメスがハラビロのオスから受けることはなかった。

交尾後のメスの生存率・産卵

同種とのみ交尾したメスの交尾 7 日後の生存率は、どちらの種でも 100%であった (2021 年: ムネアカ N=12, ハラビロ: N=10, 2022 年: ムネアカ N=6, ハラビロ N=7)。ハラビロのメス 3 個体はこの後、ムネアカのオスとペアにしたため、以下の集計から除く。同種オスとの交尾から 7 日以上生存したメスのうち、ムネアカ 16 個体 (2021 年: 11/12 個体, 2022 年: 5/6 個体)、ハラビロ 12 個体 (2021 年: 8/10 個体, 2022 年: 4/4 個体) が、それぞれ 1 つの卵鞘を形成した。2021 年に形成された卵鞘の多く (ムネアカ 10/11, ハラビロ 7/8) から、その後孵化幼虫の出現が確認された (表 2)。2022 年に形成された卵鞘については管理に失敗し、そのいずれからも孵化幼虫の出現が確認されなかった。

種間交尾をした多くのメスの適応度はゼロになった。種間交尾を経験したムネアカのメス 2/2、ハラビロのメス 11/16 は種間交尾から 7 日以内、あるいはその後の同種オスとの再交尾から 7 日以内に卵鞘を形成することなく死亡した。種間交尾から 7 日以内に死亡したメスの個体数は、ムネアカのメス 1 個体とハラビロのメス 8 個体だった。残るムネアカのメス 1 個体とハラビロのメス 3 個体は同種オスとの再交尾から 7 日以内に死亡した。ハラビロのメス 1 個体は同種オスと再交尾させると、再交尾後 18 日目に卵鞘を形成した。しかし、その卵鞘の形態は異常であり、その内部の卵はいずれも孵化しなかった。残るハラビロのメス 4 個体は、種間交尾から 7 日以上生存したが、同種オスと再交尾させることができなかった。これは実験に使えるハラビロのオスの個体数が足りなかったためである。その 4 個体のメスのうち 2 個体は卵鞘を形成せずに死亡し、残りの 2 個体 (2022 年) は卵鞘を形成した (表 2)。したがって、種間交尾と同種オスとの再交尾を両方経験した全てのメスの適応度はゼロだった。

種間交尾から 7 日以内、あるいは同種オスとの再交尾から 7 日以内に死亡したメスの交尾器を観察すると、メス尾端周辺では体液の滲出やかさぶたが観察された (ムネアカ: 2, ハラビロ: N=11, 図 7)。一方、同種のオスとのみ交尾した後のメス (ムネアカ: N=18, ハラビロ: N=17) では交尾器の損傷は見つからなかった。

考察

本研究では、配偶時に sexual cannibalism が生じるムネアカとハラビロを対象種とし、2種間に繁殖干渉が生じる可能性とメカニズムを明らかにすることを目的とした。異種雌雄が出会うまでの過程として、Y字管オルファクトメータを用いてメス性フェロモンの影響を調べた。両種のオスともに同種メスの性フェロモンに誘引されたが、異種メスの性フェロモンに誘引されることはなかった（中間報告を参照）。視覚情報も利用できる条件での配偶者選好性を調べるため、野外網室を用いたチョイステストを行った。各種オスともに同種メスへの選好を示したが、異種メスへは示さなかった。異種雌雄が出会った後の過程として、異種ペアの接触後の相互作用を観察するため、小規模なケージを用いて、種内および種間における配偶過程とその後の影響を観察した。両種メスによる sexual cannibalism は相手が異種オスであっても生じること、種間交尾が生じること、種間交尾は全てメスがオスを捕食した後に成立することが示された。種間交尾したメスの多くは死亡した。種間交尾を行ったメスの割合は、ハラビロのほうがムネアカよりも有意に大きかった。また、ハラビロのメスは異種オスからのマウント過程でのダメージや捕食が原因となって死亡することもあった。

ただし、ハラビロのメスが異種オスからのマウント過程で受ける傷や捕食がハラビロ個体群に与える影響は、野外環境では限定的かもしれない。まず、マウントについては、ムネアカのオスが同種メスと異種メスを識別できていない場合に行うはずである。しかし、野外網室でのチョイステストの結果はムネアカのオスがメスの種を識別できていることを示すものだった。したがって、野外環境においてムネアカのオスがハラビロのメスへマウントを行うのは稀であると考えられる。続いて、小規模なケージ実験の結果から、ムネアカのオスがハラビロのメスを捕食する頻度は、マウントする頻度よりさらに稀であると考えられる。むしろ、ハラビロのメスがムネアカのオスを捕食することが多く、これが種間交尾を引き起こし、メスの適応度低下につながった。したがって、ハラビロのメスの適応度を低下させる要因は、主にハラビロのメスがムネアカのオスを捕食することに伴う種間交尾であると考えられる。

以上のような個体間での相互作用が、在来種の個体群サイズを縮小させ、最終的に排除をもたらしているのかについて考察する。繁殖干渉によって外来種が侵入先の在来種を排除する条件は、メスの適応度の減少が外来種から在来種へほぼ一方的に起きる場合であると考えられる。なぜなら、繁殖干渉は頻度依存的な性質をもつことから、メスの適応度の減少が2種間で双方向に同程度の強度で生じる場合は、より個体群サイズが大きいほうの種が有利なためである（Ribeiro and Spielman 1986, Kuno 1992）。外来種は、侵入初期には必ず少数派であるので、在来種から少しでも繁殖干渉を受けるなら、排除され定着できないはずである。今回、ムネアカのメスがハラビロのオスとの種間交尾によって、適応度を減少させることもあったものの、ハラビロ・ムネアカ間の種間交尾率は組み合わせ間で有意に異なり、ムネアカのメスよりもハラビロのメスのほうが異種オスから負の影響を強く受けると考えられた。従って、2種カマキリ間の非対称な性的相互作用がハラビロの排除をもたらした可能

性がある。

非対称な性的相互作用がハラビロ排除を引き起こすと考えられたが、異種の雌雄が出会い、種間交尾に至るまでの過程は本研究では明らかにできなかった。繁殖干渉はオスが異種メスに対して乱婚的に振舞うことで生じるのが一般的である（本間ら 2012, Takakura et al. 2015）。本研究では当初、オスが異種メスの性フェロモンか視覚情報あるいはその両方に誘引されていることが想定していた。しかし、異種メスの性フェロモンと視覚情報のいずれにも、オスが誘引されることはなかった。これは野外で生じていることを実験で再現できていなかったためである可能性もあるが、異種雌雄が出会う方法が別にあるためかもしれない。例えば、オスが異種メスへ積極的に接近しているのではなく、メスが異種オスへ積極的に接近している可能性が挙げられる。カマキリ類のメスはオスを捕食することで産卵数を増加させることができる（Brown and Barry 2016）。同種雌雄間では sexual cannibalism を起こしたとしても多くの場合で交尾が成立した。つまり、メスにとってオスを積極的に捕食することは卵数を増加させ、交尾機会を喪失することもないということである。このため、カマキリ類のメスは積極的にオスを探索し捕食しているのかもしれない。これが両種のメスに当てはまるのだとすると、ムネアカの日本への侵入により 2 種が二次的に接触した場合にも、異種オスを積極的に探索・捕食したとしても不思議ではない。今後の研究では、メスが異種オスへ接近している可能性も考慮しつつ、異種の雌雄が出会う過程を明らかにする必要がある。

Sexual cannibalism はオスにとって高いコストになるため、繁殖干渉を抑制する可能性がある。ハラビロとムネアカの種間でも、sexual cannibalism は雌雄をどのように組み合わせても発生したため、オスの配偶コストは充分高いと判断された。Y 管オルファクトメータを用いた観察で得られた結果のとおり、両種のオスは同種メスにのみ誘引され、同種メスに由来する化学的・視覚的刺激を正確に識別し反応していると考えられた。にもかかわらず、2 種間で繁殖干渉が生じている可能性が高い。室内小型ケージを用いた異種雌雄間の性的相互作用の観察では、種間交尾によってメスの適応度は大きく低下することを示した。この結果と、ムネアカの侵入に伴いハラビロが減少する現象が日本各地で生じていることを考え合わせると、それらの侵入地で繁殖干渉が生じた可能性が大きい。オスの大きな配偶コストが繁殖干渉を抑制しなかった原因として、前述したようにメスが積極的に異種オスへ接近しているのかもしれない。オスは異種メスを識別し避けていても、メス自身が異種オスに積極的に接近していることにより、結果的に繁殖干渉が生じている可能性がある。種間交尾はメスにとっても大きなコストになるが、メスがこれを回避しないのは、ムネアカが 2000 年以降と最近になってから侵入した外来種だ（藤野ら 2010）ということが関係しているのかもしれない。ハラビロにとってもムネアカにとっても、両種が共存する状況はこれまで未経験であった。つまり、進化的な時間スケールで、両種は繁殖成功度に貢献しない相手種との配偶を経験していない。このことから、高いコストがかかるにも関わらず、それぞれの種のメスは異種オスに接近しているのかもしれない。

これまで、繁殖干渉の知見が生物種の保全に応用された事例は見当たらない。これは、繁殖干渉の重要性を指摘されたのが比較的近年であるためかもしれないが、それ以上に繁殖干渉の性質が保全を困難にしているためだと考えられる。それは、繁殖干渉が正のフィードバックを受け、時が経つとともにより強力な異種排除効果をもたらすためである (Ribeiro and Spielman 1986, Kuno 1992)。しかし、ハラビロカマキリ属 2 種間においては事情が異なっているかもしれない。ハラビロ・ムネアカの両種オスがメスの種を識別できていたためである。繁殖干渉はオスが異種メスに対して乱婚的に振舞うことで生じるのが一般的だが (本間ら 2012, Takakura et al. 2015)、これには該当しなかった。両種間においては、ハラビロのメスが異種オスを捕食しなければ、その適応度の大きな損失を免れられることが示唆された。したがって、進化的スケールで十分長い時間を経れば、ハラビロのメスはムネアカのオスを捕食しなくなる可能性がある。しかし、当面は、ムネアカを人為的に捕殺するなどして、ムネアカを低密度に維持するよう努めることが、ハラビロ個体群の存続には必要だろう。

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皆様や秦野市くずはの家関係者の皆様にはハラビロおよびムネアカの採集に協力していただきました。松本和馬博士、並びに間野隆裕氏には先行研究や本研究に協力してくださる方々を紹介していただきました。ここに記して、深く感謝の意を申し上げます。

引用文献

- Brown, W. D. and K. L. Barry (2016) Sexual cannibalism increases male material investment in offspring: quantifying terminal reproductive effort in a praying mantis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283(1833): 20160656.
- Burdfield-Steel, E. R. and D. M. Shuker (2011) Reproductive interference. *Current Biology* 21: 450–451.
- Fea, M. P., M. C. Stanley and G. I. Holwell (2013) Fatal attraction: sexually cannibalistic invaders attract naive native mantids. *Biology Letters* 9: 6.
- 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.
- Gröning, J. and A. Hochkirch (2008) Reproductive interference between animal species. *The Quarterly Review of Biology* 83: 257–282.
- 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.
- 莉部治紀・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.

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.

Kuno, E. (1992) Competitive exclusion through reproductive interference. *Population Ecology* 34: 275–284.

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.

間野孝裕・宇野総一 (2015) 矢作川流域におけるムネアカハラビロカマキリの分布拡大. 矢作川研究 19: 107–112.

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.

Perez, B., 2005. Calling behaviour in the female praying mantis, *Hierodula patellifer*. *Physiological Entomology* 30: 42–47.

Ribeiro, J. M. C. and A. Spielman (1986) The satyr effect: a model predicting parapatry and species extinction. *The American Naturalist* 128: 513–528.

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.

Takakura, K. I., T. Nishida and K. Iwao (2015) Conflicting intersexual mate choices maintain interspecific sexual interactions. *Population Ecology* 57: 261–271.



図 1. ムネアカの写真 (左) とハラビロの写真 (右)。



図2. メスの性フェロモンに加えて、視覚情報もある場合のチョイステストに用いたケージ（120×200×160 cm）。ケージの両脇に洗濯ネットが2つ取り付けられている。テープは基準線を表す。

表1. ネットにとまったオス数と割合

	ネットへとまったオス数	割合
異種メスと同種メスを提示した場合		
ハラビロ♂ (n = 16)		
異種♀	1	0.06
同種♀	13	0.81
ムネアカ♂ (n = 16)		
異種♀	1	0.06
同種♀	6	0.38
異種メスのみを提示した場合		
ハラビロ♂ (n = 16)		
異種♀	2	0.125
ブランク	2	0.125
ムネアカ♂ (n = 16)		
異種♀	1	0.0625
ブランク	0	0

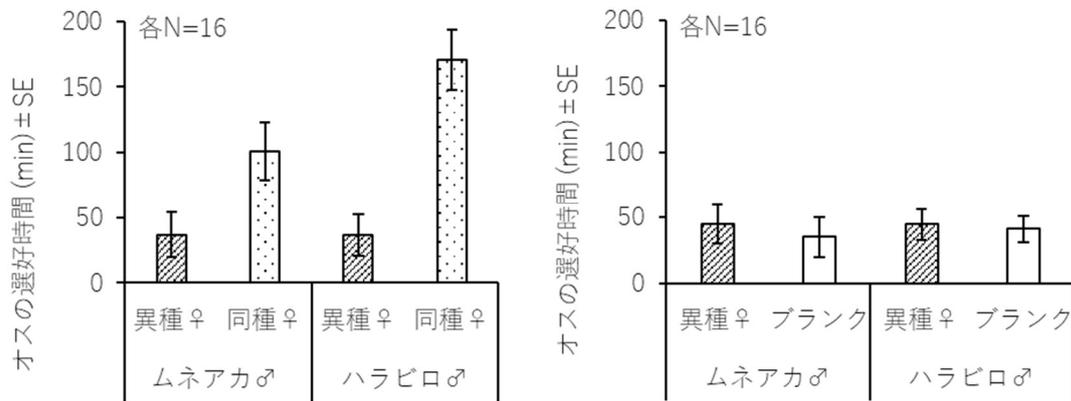


図3. 各種オスが基準線内に滞在した時間。異種メスと同種メスを提示した場合（左）と異種メスとブランクを提示した場合（右）。

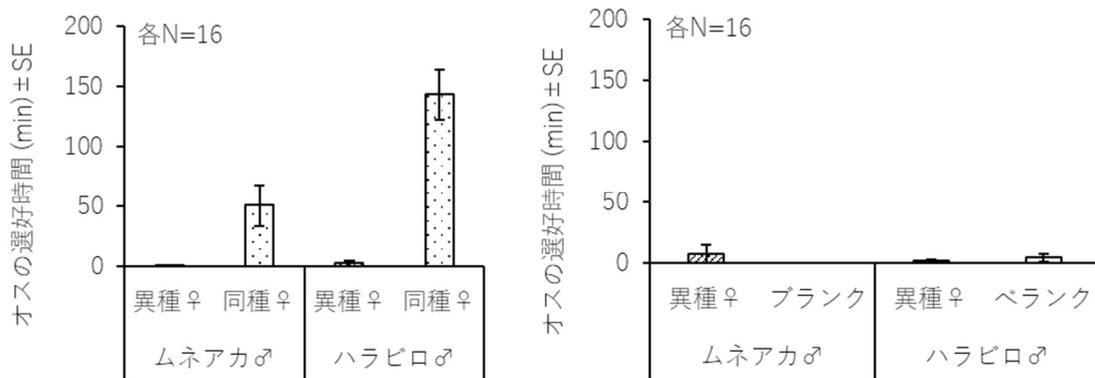


図4. 各種オスがネット上に滞在した時間。異種メスと同種メスを提示した場合（左）と異種メスとブランクを提示した場合（右）。

表2. ケージ内観察の結果。同系統のメスは同系統のオスと一度だけ交尾する機会があった。
異種間ペアで7日以上生存したメスには同種オスとの交尾機会を与えた。

ペアの組み合わせ (メス×オス)	ペア数		交尾したメス数			卵鞘数*1	
	総合計	交尾した	死亡*2	生存*3	判定不可*4	形成した*5	孵化した*6
同種ペア							
ムネアカ×ムネアカ	20	18	0	18+0	-	11+5	10
ハラビロ×ハラビロ	20	17	0	14+3	-	8+4	7
異種ペア							
ムネアカ×ハラビロ	18	2	1+1	0	-	-	-
ハラビロ×ムネアカ	28	16	8+3	1	4	1+0	0

*1 メス1個体あたりの卵鞘数は最大で1であったため、生産された卵鞘の数は卵鞘を生産したメスの数と同じである

*2 交尾後7日以内に死亡したメスの数。異種オスと交尾し、7日間生存したメスにはその後、同種オスとの交尾の機会を与えた。m+nは異種オスとの種間交尾から7日以内にm個体、同種オスとの再交尾から7日以内にn個体のメスが死亡したことを示す。

*3 最後の交尾から7日以上生存したメスの数。異種ペアの場合は、同種のオスとの2回目の交尾後、7日以上生存したメス数。m+nについて、mは同種とのみ交尾した個体数、nは同種との交尾の後に異種との相互作用を観察するために用いられた個体数を示す。nの個体は異種オスとの相互作用によって全て死亡した。

*4 異種オスとの種間交尾から7日以上生存したが、同種オスとの再交尾をしていないメスの数。

*5 m+nは2021年度に形成された卵鞘の数をm、2022年度に形成された卵鞘の数をnとして示す。

*6 2021年度に形成された卵鞘のうち、内部の卵が孵化した数を示す。2022年度に形成された卵鞘については、孵化までの期間を経っていないため、評価できない。

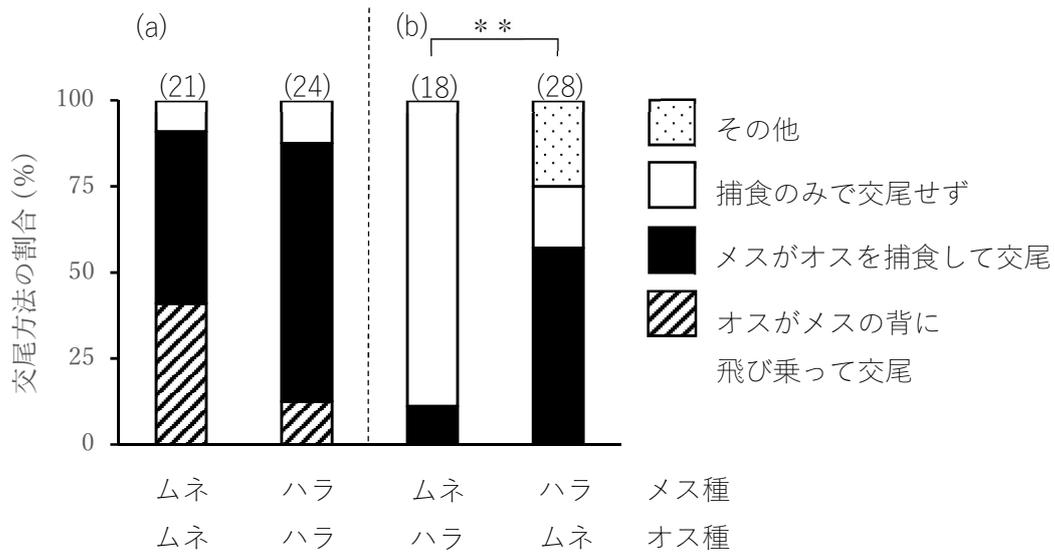


図 5. 種内および種間での交尾方法。(a): 同種ペアを表す。(b): 異種ペアを表す。ムネアカのメス×ハラビロのオス、ハラビロのメス×ムネアカのオス間の「メスが捕食して交尾」の回数と「捕食のみで交尾せず」の回数をフィッシャーの直接確率法で検定した。* *は有意差 ($p < 0.01$) があることを示している。ハラビロのメスとムネアカのオスの組み合わせにおける「その他」の項目は、オスがメスを捕食した割合、オスによるマウント過程でメスがケガを負って死亡した割合、捕食やケガによる死亡がなく、実験が終了した割合の合計である。

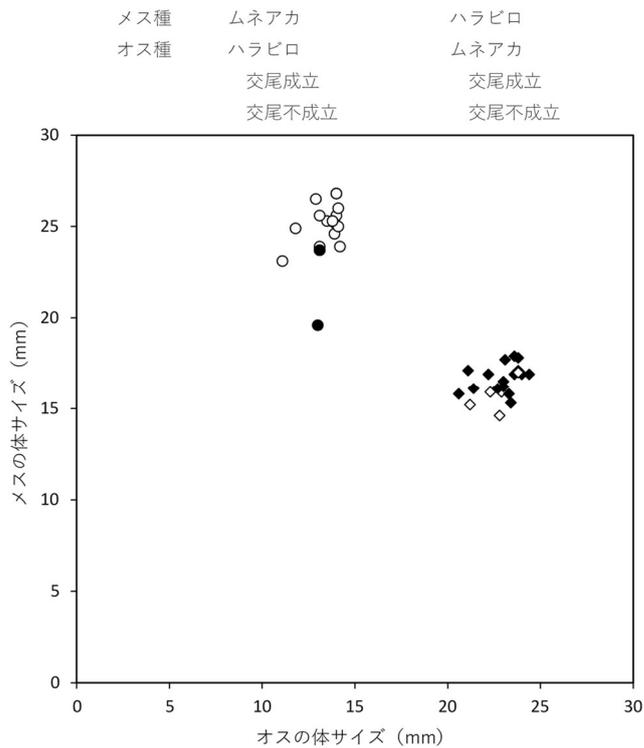


図 6. 雌が雄を捕食した異種間ペアにおける両性の前胸背の長さの関係。丸印はムネアカのメスとハラビロのオスのペア、菱形はハラビロのメスとムネアカのオスのペアをそれぞれ表す。塗りつぶしたマーカーは交尾に成功したペア、白抜きのマーカーは交尾しなかったペアをそれぞれ表す。

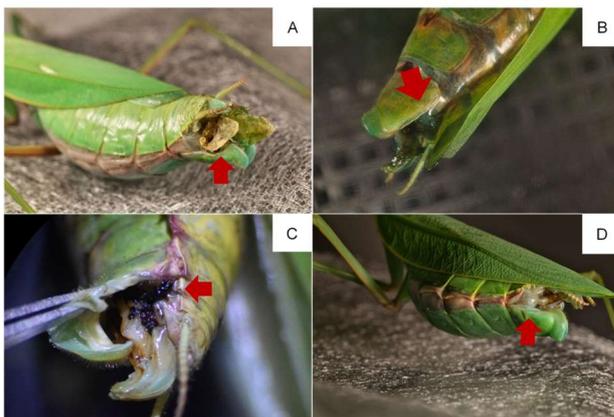


図 7. 種間交尾によって交尾器異常が認められたメスの交尾器。A: オスの交尾器の残存 (ムネアカのメス)。B: 体液滲出 (ハラビロのメス)。C: 滲出した体液由来のかさぶた状の黒い塊 (ハラビロのメス)。D: 対照としての同種オスと交尾後の腹部 (ハラビロのメス)。同種オスとの交尾後は数時間～数日間メスの交尾器が開いた状態となり、精包がつまっている様子がみられる。