

カマキリの卵期死亡率と死亡要因について

松 良 俊 明

Mortality Rate and Factors during the Egg Stage of a Mantid, *Paratenodera angustipennis* DE SAUSSURE

Toshiaki MATSURA

Received May 1, 1979

カマキリ (*Paratenodera angustipennis* DE SAUSSURE) は京都府南部においては秋の半ば頃 (9月下旬から10月いっぱい) 産卵を行ない、卵で越冬することが知られている。近年都市近郊においてセイタカアワダチソウ (*Solidago altissima* L.) の群落地が多く見かけられるようになり、カマキリの卵塊もその茎上に産み付けられているのがよく観察される。カマキリの卵塊はかたい卵鞘によって保護されているが、カマキリタマゴカツオブシムシ (*Thaumaglossa ovivora* MATSUMURA et YOKOYAMA) やオナガアシブトコバチ (*Padagrion nipponicum* HABU) ——以後前者をカツオブシムシ、後者をコバチと略す——の寄生を受けることが以前より報告されている¹⁾²⁾。しかしそれらの寄生者によってどれ位の量の卵が攻撃されるのか、またそれ以外の要因による卵の死亡数はどれ程なのかはいまだ明らかにされていない。そのためカマキリの生態学的研究の一環として卵期における死亡要因を明らかにしその数量的評価を以下に行った。

なおこの調査をするにあたっていろいろと手助けをお願いした藤田和幸氏 (現在名古屋大学農学部害虫学研究室) と原稿の校閲をしていただいた京都大学農学部昆虫学研究室の久野英二助教授に厚く御礼申し上げます。

材 料 と 方 法

調査地は京都市左京区上高野の水田地帯の一画に位置し、三方が水田、一方が鉄道線路に囲まれた不定形な形をしたセイタカアワダチソウ群落地である (Fig. 1)。1974年の5月23日から25日にかけてこの調査地の中をくまなく歩き、セイタカアワダチソウの茎に産付されたカマキリの卵塊のすべてについてその位置を測量し番号のついたラベルで印をした。この時期の群落地の様相は、葉をすべて落した枯れたセイタカアワダチソウの茎が林立し、その下方に春に伸びてきた新しいセイタカアワダチソウやヤブガラシ、カラスノエンドウ等が繁茂しはじめているといった状態である。そのためこの群落の内部の見通しはよく、カマキリの卵塊はその枯れ

たセイタカアワダチソウの茎の上位にあるので発見することが容易である。

毎回の調査ですべての卵塊を見てまわり、ふ化が行なわれたかどうかを調べた。カマキリは前幼虫とよばれる発育段階で卵鞘より集団で脱出してきたのち脱皮を行ない、親とほとんど同じ形をした1令幼虫となる。前幼虫の尾端についている糸のもう一方の端は卵殻の内側に固着している³⁾ので、ふ化が行なわれた卵は卵鞘に前幼虫の脱皮殻を付着させている。

ふ化が終了した卵塊は実験室に持ち帰り、直径 10cm、高さ 4.5cm のプラスチックカップに個別に入れて室温条件下で飼育し、コバチの羽化時期と羽化数を調べた。羽化してきたコバチは毎日性別にカウントしてとり除いた。ただし羽化開始後3日間だけは雌雄を確認していない。

コバチの羽化が終了してから数か月の間卵塊を放置した後、それらの卵塊を付着面とほぼ平行な面で鋭利な刃で切断し、実体顕微鏡下でカマキリのふ化卵数や死亡数等をカウントした。

結果および考察

1. カマキリ卵塊の空間分布

Fig. 1 にカマキリの卵塊位置を示した。白ぬきの円は何にも寄生を受けていない卵塊を、右半分が黒くぬりつぶされた円はコバチの寄生を受けた卵塊、左半分が黒い円はカツオブシムシに寄生された卵塊を、そして全頭黒くぬりつぶされた円は両方の寄生を受けた卵塊であることを示している。それによると34個のカマキリの卵塊のうち22個がコバチの寄生を受け、13個

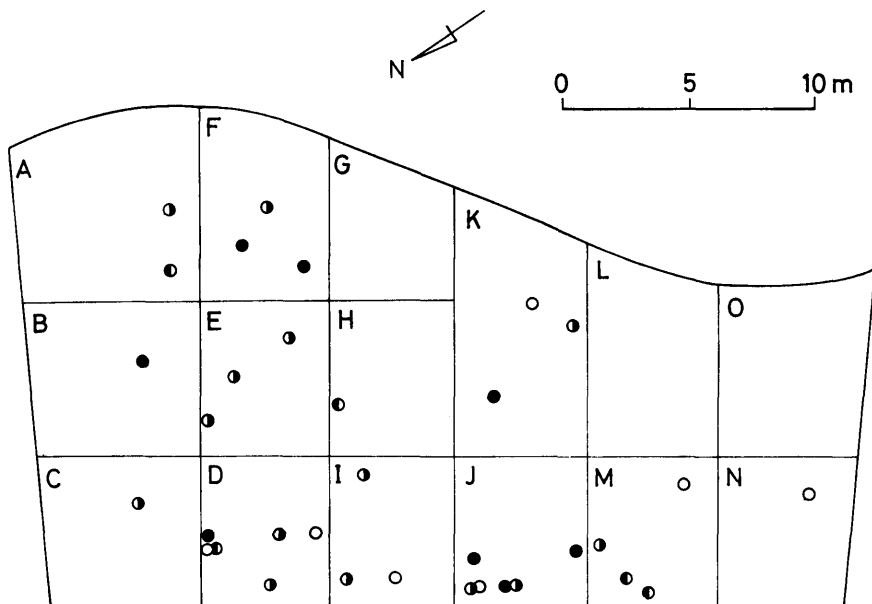


Fig. 1. Distribution of egg-clusters of mantids, *P. angustipennis*, in a study area. ●, the egg-clusters parasitized by both *P. nipponicum* and *T. ovivora*; ◐, parasitized by only *P. nipponicum*; ◑, parasitized by only *T. ovivora*; ○, parasitized by neither.

がカツオブシムシの寄生を受けており、両者に寄生されていない卵塊は全体の約 2 割にあたる 7 個にすぎなかった。

調査地を Fig. 1 に示したように A から O の 15 個のコドラートに区切り、各コドラート内の卵塊数を数え、森下⁴⁾の I_s 指数を計算した (Table 1)。この指数は $I_s=1$ のときはランダム分布を、 $I_s>1$ のときは集中分布を、 $I_s<1$ のときは排列分布であることを示す。Table 1

Table 1. Number of the egg-clusters of mantids and those parasitized by *P. nipponicum* or *T. ovivora* with in each quadrat, and values of I_s -index for them.

Quadrat	No. of egg-clusters of mantids	No. of egg-clusters parasitized by <i>P. nipponicum</i>	No. of egg-clusters parasitized by <i>T. ovivora</i>
A	2	1	1
B	1	1	1
C	1	1	0
D	6	3	2
E	3	3	0
F	3	3	2
G	0	—	—
H	1	0	1
I	3	2	0
J	6	5	3
K	3	2	1
L	0	—	—
M	4	1	2
N	1	0	0
O	0	—	—
Total	34	22	13
Mean	2.27	1.83	1.08
I_s	1.31	1.09	0.92

よりカマキリ卵塊の場合、 $I_s=1.31$ であるのでランダム分布よりやや集中分布的傾向があるといえる。しかし調査地が不定形であるためコドラートの大きさが一定でないこと、サンプル数が小さいこと等により「ランダム分布でない」ということは断言できない。コドラートにとらないで個体間の距離を測り、それをパラメータにして空間分布を解析する方法である間隔法がいくつか提出されている (例えば、Morishita⁵⁾; Clark and Evans⁶⁾; Hopkins and Skellam⁷⁾) が、ここでは Clark-Evans 法によって卵塊の空間分布を再検討してみた。

個体群内のすべての個体もしくはそれらからランダムに選んだ個体について、隣接する他個体のうち最も近くにいる個体との距離の平均値を $\bar{r}_A$ 、ランダム分布であるときの個体間の最短距離の期待値を $\bar{r}_E$ とする。両者の比 $R(=\bar{r}_A/\bar{r}_E)$ をとり、 $R=1$ のときはランダム分布、 $R<1$ のときは集中分布、 $R>1$ のときは排列分布ということになる。もし標本の大きさが十

分に大きければ、 $\bar{r}_E$ は次式のような⁹⁾。

$$\bar{r}_E = 1/2\sqrt{\rho}$$

但し ρ は密度である。

Table 2. The values of Clark-Evans's R-index for egg-clusters of mantids and for those parasitized by *P. nipponicum* or *T. ovivora*. They were calculated on the basis of Fig. 1, and so unit for size of area is square millimeters.

	Egg-clusters of mantids	Egg-clusters parasitized by <i>P. nipponicum</i>	Egg-clusters parasitized by <i>T. ovivora</i>
Size of area	23990.5	23990.5	23990.5
N	34	22	13
ρ	1.417×10^{-3}	9.17×10^{-4}	5.42×10^{-4}
$\sqrt{\rho}$	0.0376	0.0303	0.0232
$\bar{r}_A$	13.26	15.00	16.77
$\bar{r}_E$	13.28	16.51	21.48
R	1.00	0.91	0.78

N, the number of measurements of distance; $\bar{r}_A$, the mean of the distance from a given individual to its nearest neighbor; $\bar{r}_E$, the mean distance to nearest neighbor expected in an infinitely large random distribution of density; R, the ratio of $\bar{r}_A$ to $\bar{r}_E$. See text for more details.

Table 2 にその計算結果を示したが、カマキリ卵塊は $R=1.00$ でランダム分布をしていることになった。2つの分析法による結果をまとめれば、カマキリ卵塊はランダム分布もしくは弱い集中分布ということになり、いずれにしても排列分布でないということである。カマキリは solitary な捕食性昆虫であり、個体間に強い排他性がみられるにもかかわらずその卵塊の分布が排列分布を示さなかったということは、①他個体と避けあうほどメスのカマキリ成虫の密度が高くなかった、②すでに産まれた卵塊に対する拒否反応がない、の2点が考えられる。カマキリは室内飼育してみると通常2個の卵塊を産むものが多い（松良、未発表）ので、調査地内にあった卵塊数34を2で割った値の17がそこにいたメスのおよその数である。調査地の面積は約 540m² であったので、延べ滞在したメス成虫の密度は 0.06匹 / m² であり、約 16m² に1匹いたことになる。この値は上記の理由①を支持するのに十分な値であると思われる。②については、拒否反応とは逆に他の卵塊と同一のセイタカアワダチソウの茎に産卵したりあるいは他の卵塊に接して産卵している場合が3例あった。そのためカマキリは他個体が産んだ卵塊を認識できないかもしくは誘引されるかのどちらかであり、他卵塊に対する拒否反応はないと考えられる。

カマキリ卵塊と同様にしてコバチに寄生を受けた卵塊およびカツオブシムシに寄生を受けた卵塊の I_s 指数と R の値を計算した (Table 1, 2)。それによるとコバチ寄生卵塊の I_s 指数は 1.09, R の値は 0.91 とほぼランダム分布に近いものと考えられるが、標本が小さいため断定することはできない。オナガアシブトコバチの野外における生態は現在のところほとんど不明であるが、寄生卵塊が調査地内のある場所に集中して分布することなくほぼ万遍に存在してい

ることから、このコバチは比較的飛翔能力が高いものと予想される。このことは卵塊から羽化してきたコバチを取り除くため室外へ放した時、どの個体もすばやく飛び去っていったという観察事実からも類推できる。

一方カツオブシムシによる寄生卵塊の場合、 l_1 は 0.92 で排列分布、 R は 0.78 で集中分布というように全く相反した結果になった。これは標本が非常に小さかったことによると思われる、結論を導くことはできない。

2. 卵死亡要因について

カマキリの卵鞘の中につままっている卵と卵の間は堅い膠質の仕切りがなされており、そのため「材料と方法」で述べたような方向で卵鞘を切断し実体顕微鏡で観察すれば容易に卵数を数えることができた。カマキリの卵の死亡要因としては先に述べたコバチとカツオブシムシの寄生がある。コバチは単寄生者であるので、その羽化数および卵鞘内で羽化せず死んでいる数から、コバチによる寄生卵数がわかる。ここではコバチの羽化数を寄生卵塊を飼育することによって得たが、カマキリ卵鞘に直径 1mm ほどの脱出口を開けて羽化してくるのでその穴の数からも羽化数を知ることができる。カツオブシムシの捕食数については、卵塊が強度な捕食を受けていない場合、食い残し跡から捕食数を知ることができた。しかしカツオブシムシが寄生していた13個の卵塊のうち7個はカツオブシムシ幼虫により完全に食い尽されていて全く捕食卵数がわからなかった。この場合はカマキリの1卵塊当りの平均卵数をもってその捕食数とした。

コバチとカツオブシムシの寄生による死亡要因の他に未受精卵と思われるものおよび原因不明の死亡卵があったが、これらは一括して未ふ化卵とした。さらに1卵塊についてだけ卵塊の上面がネズミらしきものによってかじり取られていたのがあったが、これは一応ネズミによる捕食としておいた。カマキリの卵塊は地面より 2m 位の高さにあり、枯れたセイタカアワダチソウの茎上をその高さまで自由に歩行できるネズミとしてカヤネズミ (*Micromys minutes*) があげられる。事実この調査地のセイタカアワダチソウの茎上でカヤネズミを目撃しているので、おそらくその卵塊はカヤネズミによって食われたものと推察される。

Table 3 に調査地に産付されていたすべての卵塊について、1卵塊当りの卵数、ふ化数、ふ化率、寄生卵数等をまとめた。そのによるとこの調査地におけるカマキリの1卵塊当りの平均卵数は 161.6 ± 17.8 (95%信頼区間) であり、卵塊当りの平均ふ化率は 47.7% であった。

Table 3 をもとにして調査地内に産れたカマキリの総卵数、ふ化数と卵の死亡要因およびそれによる死亡卵数を Table 4 にまとめた。その結果総卵数は 5498 個あり、そのうちふ化したのは半数であった。卵死亡要因のうち影響力の強いものをあげると、カツオブシムシによる捕食、未受精および生理死等による未ふ化卵、コバチによる寄生の順となった。カマキリ卵塊におけるカマキリタマゴカツオブシムシの寄生状態を調べた熊代²⁾の報告によれば、37個の卵塊中10個がカツオブシムシの寄生を受け、それらからはほとんどカマキリがふ化してこなかった。また成富³⁾によれば——具体的なデータをあげていないが——カマキリ類におけるカマキリタマゴカツオブシムシによる被害は著しく、オオカマキリ、カマキリ、ハラビロカマキリ、コカナキリの順に被害率が大であった。

一方コバチについては、先に述べたようにカツオブシムシより寄生卵塊数が大であるにもか

Table 3. Number of eggs, number hatched and dying per egg-cluster of a mantid, *P. angustipennis*.

Egg-cluster	No. of eggs	No. hatched	% hatching	Mortality factor			
				A	B	C	D
1	180	126	70.0	17	0	37	0
2	*	0	0.0	0	+	0	0
3	133	62	46.6	8	10	53	0
4	220	134	60.9	30	0	56	0
5	*	0	0.0	0	+	82	0
6	234	207	88.5	27	0	0	0
7	178	152	85.4	2	24	0	0
8	173	124	71.7	9	0	32	8
9	187	147	78.6	24	0	16	0
10	170	167	98.2	3	0	0	0
11	101	90	89.1	8	0	3	0
12	149	60	40.3	7	0	82	0
13	105	0	0.0	91	0	11	3
14	124	94	75.8	2	23	5	0
15	164	68	41.5	35	0	61	0
16	*	0	0.0	0	+	15	0
17	*	0	0.0	0	+	0	0
18	160	144	90.0	6	0	10	0
19	183	165	90.2	6	0	12	0
20	168	0	0.0	168	0	0	0
21	116	89	76.7	0	5	22	0
22	191	187	97.9	2	0	2	0
23	138	130	94.2	8	0	0	0
24	*	0	0.0	0	+	12	0
25	229	225	98.3	3	0	1	0
26	222	62	27.9	39	83	38	0
27	*	0	0.0	0	+	13	0
28**	127	0	0.0	0	0	0	0
29	152	97	63.8	14	0	41	0
30	211	158	74.9	5	0	29	19
31	120	72	60.0	0	48	0	0
32	*	0	0.0	0	+	0	0
33	189	0	0.0	189	0	0	0
34	40	0	0.0	40	0	0	0

A, Intertility and physiological death; B, predation by *T. ovivora*; C, no. of emerged adult of *P. nipponicum*; D, no. of *P. nipponicum* dying within a egg-cluster.

+, Egg-cluster in which eggs were all eaten by *T. ovivora*.

* Egg-cluster whose number of eggs is indistinct owing to the heavy predation by *T. ovivora*.

** Egg-cluster which was eaten by mice.

Table 4. Mortality factors and numbers dying of eggs of mantids.

	No. of eggs	%
Hatched	2760	50.2
Predation by <i>T. ovivora</i>	1205	21.9
Parasitism by <i>P. nipponicum</i>	663	12.1
Predation by mice	127	2.3
Infertility and physiological death	743	13.5
Total	5498	100.0

かわらず寄生卵数の割合は低かった。このコバチは1匹の成虫が出現するのに1個のカマキリ卵だけを必要とするにすぎない単寄生者であり、メスは堅いカマキリの卵鞘に産卵管をつき立てて卵を産みつけるのでそのエネルギーコストは高いと考えられ、したがってメス1匹あたりの産卵能力はさほど高くはないと思われる。それに対してカツオブシムシは複数個のカマキリ卵を食って成育する捕食者であるので、カツオブシムシ成虫の産卵数が少数であるとしてもそれに寄生を受けたカマキリ卵塊の被害は著しい。しかしカツオブシムシとコバチのどちらがカマキリ卵の死亡要因として普遍的に重要なのかは、年次的な調査か、より多くの調査地点からの卵塊のサンプリングによるかの手段を用いないと結論できないであろう。

寄生者による卵の死亡の他に1匹の幼虫もふ化せずすべての卵が死亡していた卵塊が4個あった。カマキリは未交尾メスも卵塊を産むことが可能であること（松良、未発表）、野外において1卵塊中のすべての卵が死亡する外的要因が考えられないこと、カマキリは特定の空間に限定して生活していない solitary な昆虫であり、比較的密度も低く、しかもメスは他個体に対して非常に排他的であること等の理由から、これらの未ふ化卵塊は未受精卵と考えるのが妥当であろう。

3. カマキリのふ化と寄生者の羽化時期

Fig. 2 にカマキリの卵塊ごとの累積ふ化曲線を示した。カマキリではおのおのの卵塊内の卵が一斉に全部ふ化する場合が多い（松良、未発表）ので、ふ化時期を調べるには卵塊単位で調べてもふ化してきた幼虫単位で調べても結果はほぼ同じになる。Fig. 2 より京都市内におけるカマキリ卵のふ化は5月の終りから6月初めのごく短い期間に行なわれることがわかる。特に6月初めの1週間位の間に大部分がふ化している。

次に Fig. 3 に本調査地内で採集したカマキリ卵塊から羽化したコバチの個体数の時間的変化を示した。コバチはカマキリのふ化終了後数日して羽化し始め、10日後にピークに達した。その後も約2週間にわたって羽化し続けた。ただし6月25日以降はごく少数しか羽化していないので、結局コバチの羽化時期は6月中旬から下旬にかけてであるといえる。またその性比（♀ / (♂ + ♀)）は0.88 (510 / 582) とはるかにメスの方が多かった。

調査地にあった卵塊は6月15日までは全部実験室に持ち帰られたが、それらの卵塊からのカツオブシムシの羽化は6月12日に3匹みただけであった。それゆえカツオブシムシの羽化時期は6月12日以前であり、事実5月28日から6月11日にかけて調査の時にカツオブシムシの成

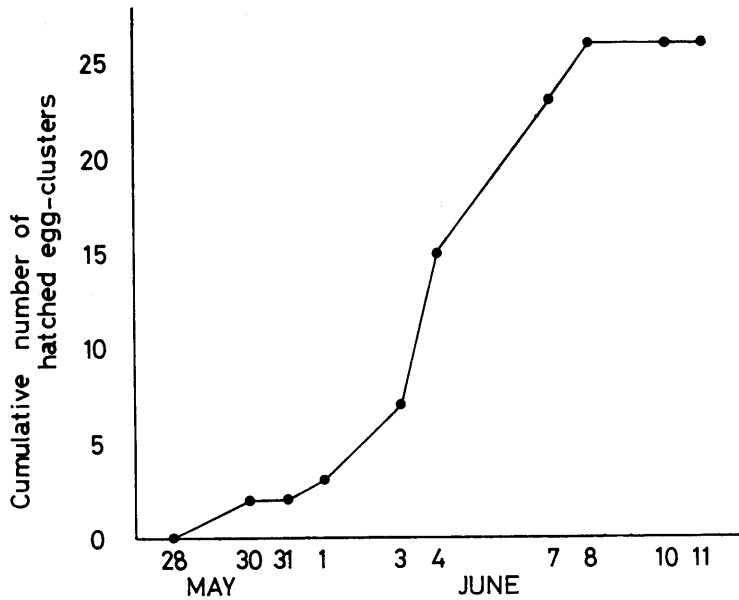


Fig. 2. Seasonal trends of the cumulative number of hatched egg-clusters of the mantids.

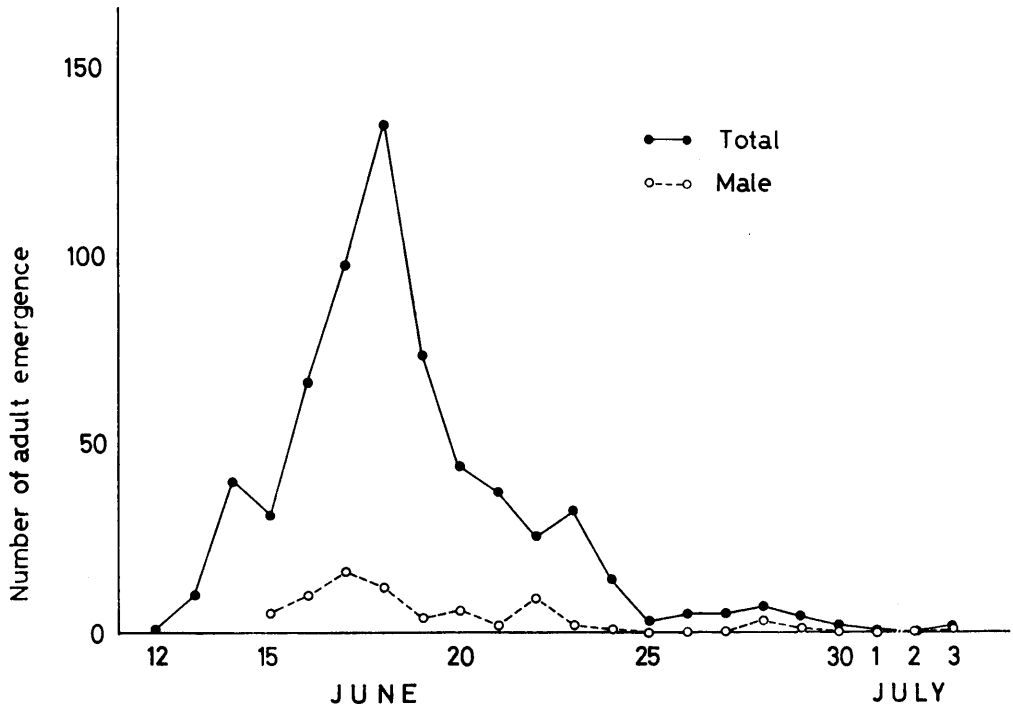


Fig. 3. Seasonal trends of the adult emergence of *P. nipponicum*.

虫がカマキリの卵塊にとまっているのが観察された。

寄生者の産卵時期については、コバチでは5月28日から6月3日にかけて産卵しているのが観察された。コバチの産卵がみられた卵塊について産卵日と羽化時期との差をとればおよその発育日数がわかる。その結果コバチのそれは13日から30日の間にあると推定できた。またカツオブシムシについては年2回の発生といわれており^{8)*}、幼虫態で越冬が行なわれるので、産卵は前年度の秋であろう。なお両種とも羽化してから次の産卵までの長い期間をどのようにして生活しているのかは全く不明である。

要 約

カマキリ (*Paratenodera angustipennis* DE SAUSSURE) の卵期における死亡率と死亡要因を知るためにセイタカアワダチソウ群落地でカマキリの卵塊を調査した。得られた結果を要約すると次の通りである。

1. カマキリ卵塊の空間分布はほぼランダム分布であった。
2. 群落地内に産まれたカマキリの総卵数は5498個でふ化数はその半分にとどまった。死亡要因として影響力の強い順に並べると、カマキリタマゴカツオブシムシ (*Thaumaglossa ovi-vora* MATSUMURA et YOKOYAMA) 幼虫による卵捕食、未受精および生理死、オナガアシプトコバチ (*Padagrion nipponicum* HABU) による卵寄生、ネズミによる捕食、というようになった。
3. カマキリのふ化は大部分が6月上旬の短期間のうちに行なわれる。一方オナガアシプトコバチの羽化時期は6月中旬から下旬で、カマキリタマゴカツオブシムシの羽化は6月中旬には終了していた。

文 献

- 1) 成富信敏 (1933). 蟷螂科4種の卵期について. 応用動物, 第5巻: 103—110.
- 2) 熊代三郎 (1938). カマキリタマゴカツオブシムシについて. 応用動物, 第6巻: 254—256.
- 3) 山崎柄根 (1976). カマキリのふ化とカマキリの糸. インセクトリウム, 第13巻: 124—127.
- 4) Morishita, M. (1959). Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Facul. Sci. Kyushu Univ. Ser. E, 2: 215—235.
- 5) ——— (1954). Estimation of population density by spacing method. Mem. Facul. Sci. Kyushu Univ. Ser. E, 1: 188—197.
- 6) Clark, P. J. and Evans, F. C. (1954). Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35: 445—453.
- 7) Hopkins, B. and Skellam, J. G. (1954). A new method for determining the type of distribution of plant individuals. Ann. Bot. Lond. N. S., 18: 213—227.
- 8) 石井五郎 (1937). カマキリタマゴカツオブシムシの生活史及習性. 蚕試報告, 9: 151—165.
- 9) 桐谷圭治 (1959). カマキリタマゴカツオブシムシの産卵習性. 生態昆虫, 7: 111—116.

* 桐谷⁹⁾からの間接引用。

Summary

In order to clarify the mortality rate and factors during the egg stage of a mantid, *Paratenodera angustipennis* DE SAUSSURE, researches were performed in a field plot of which vegetation mainly consisted of goldenrods, *Solidago altissima*. Results obtained are summarized as follows.

1. The spatial distribution of egg-clusters of the mantids showed a nearly random pattern.
2. Total number of eggs laid by the mantids in the study area was 5498, and about a half of them hatched. The mortality factors detected were, in order of the intensity of influence, predation by larvae of *Thaumaglossa ovivora*, infertility and physiological death, parasitism by *Padagrion nipponicum*, and predation by mice.
3. The period of egg-hatching in the mantids was early in June, and that of the adult emergence in *P. nipponicum* was from middle to late June. The adult emergence of *T. ovivora* ended by mid-June.