

ハクセンシオマネキの配偶行動と 近隣個体との社会関係

Mating behaviors and social interactions with neighboring individuals in fiddler crabs *Austruca lactea*

北九州市立自然史・歴史博物館学芸員 竹下文雄 (Takeshita, Fumio)

ハクセンシオマネキ *Austruca lactea* は干潟に生息するスナガニ科のカニである。オスは左右どちらかのハサミが極端に大きく、闘争での武器やメスへの求愛のための装飾として使用する (図 1 a)。もう片方のハサミはとても小さく摂餌に使用する。メスはオスと異なり、どちらのハサミも小型である (図 1 b)。雌雄どちらも自身の巣穴を拠点とし、その周辺をなわばりとして生活している。普段はもっぱら小型のハサミで地面の土を器用に掬っては口器に運び、その中に含まれる珪藻などの有機物を濾しとって食べる。

ふたつの交尾様式

私たちが調査を行ってきた熊本県上天草市永浦島の干潟に生息するハクセンシオマネキ個体群では、梅雨明けの6月下旬ごろから本格的に繁殖シーズンが始まる。本種では2種類の交尾様式が知られている (Murai et al. 1987)。ひとつは巣穴を持つオスが近隣の同じく巣穴を持つメスの下を訪れ交尾を行う「地表交尾」である (図 1 c)。オスがメスの巣穴に近づくと、メスは一時的に巣穴の中に逃げ込む。オスが巣穴の入口を歩脚で素早く繰り返し叩くと、メスは巣穴の中から地表に現れ、交尾が生じる。地上での数分間の交尾が終了すると、雌雄はそれぞれ自身の巣穴に戻り、通常通りの生活を再開する。

巣穴内交尾とオスの求愛行動

もうひとつの交尾様式は「巣穴内交尾」と呼ばれる。繁殖の準備ができたメスが自身の巣穴を去り、複数のオスの下を訪れ、最終的に一匹のオスを配偶相手として選ぶ交尾様式である。オスは自身の巣穴にメスを招き入れるために、様々な方法を駆使して求愛を行う。

オスの求愛の中で最も目に留まるのは、その白く大きなハサミを広げ、弧を描くように振る「ウェービング」と呼ばれる求愛ダンスである (図 2)。このウェービングにはメスを誘引する機能があり、メスはウェービングに惹きつけられるようにオスに寄っていく (Murai et al. 2022)。

さらに繁殖期のオスの巣穴にはセミドームと呼ばれる構造物が作られる (図 1 d)。干潟が干出してから数十分のうちに、オスが歩脚で器用に周辺の土をかき集め、巣穴の入り口にこんもりと半球状に盛る。こうした構造物にもメスが巣穴を訪問しやすくなるための機能があるようだ。

オスのウェービングやセミドームに惹かれてメスが近くにやってくると、オスはウェービングをしながら滑り込むように巣穴に移動し、メスを誘導する。メスが巣穴の目前にまでやってくると、オスは小さなハサミ側から巣穴に入る。メスはオスを追いかけてそのまま巣穴に入るか、もしくは入り口付近に留まる。ちょうどこのとき、オスは巣穴の中から「音」を出してメスに求愛する。この音はウシガエルの鳴き声を少し短くしたような「グゥ、グゥ、グゥ」というような音で、およそ500 Hzの長さ0.1秒ほどの音が繰り返し発せられる (図 3)。私たちの実験では、単位時間の発音回数が多いときほど、巣穴入口に留まるメスが内部に移動する確率は増加した (Takeshita & Murai 2016)。そうして巣穴の中に移動したメスは、最終的にオスの巣穴の形状なども評価した上で、ペアを形成するかどうかを決定すると考えられている。このようにハクセンシオマネキでは、オスがウェービングやセミドーム、さらには音といった視覚・聴覚に作用する求愛シグナルを用いてメスに求愛し、メスはそうしたオスの複数のシグナルを評価して配偶相手を選んでいるようだ。



図1 ハクセンシオマネキのオス (a) とメス (b)。地表交尾の様子 (c)。オスの巣穴入り口に作られるセミドーム (d, 矢印)。

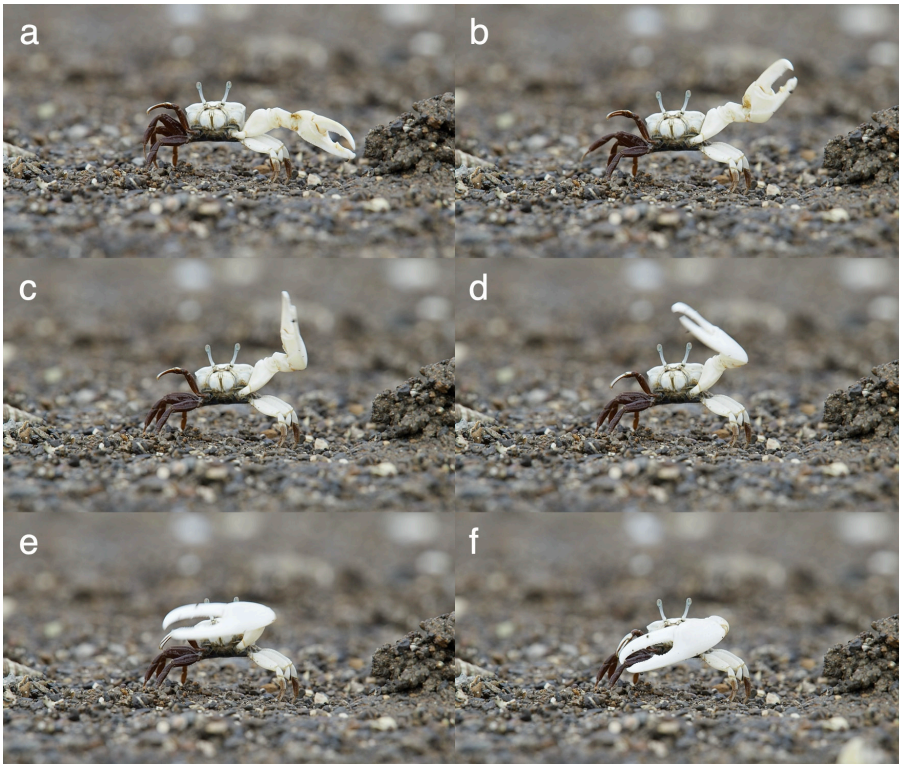


図2 ハクセンシオマネキのウェービングの連続写真。まず大型のハサミを体の横に広げ(a)、そのまま上方に上げ(b)、弧を描くように振る(c, d, e, f)。

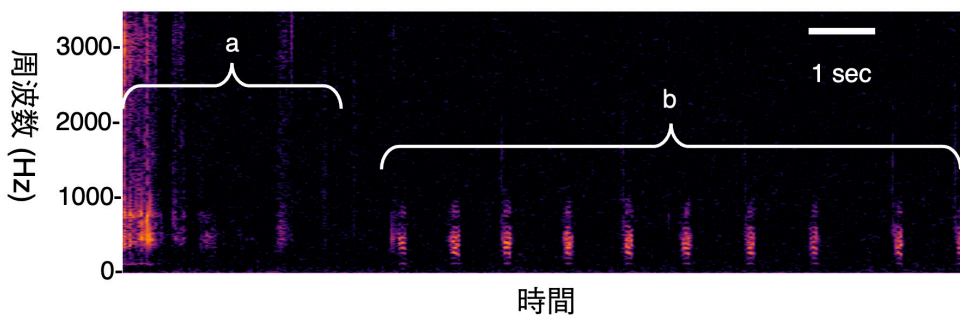


図3 ハクセンシオマネキのオスの求愛音のスペクトログラム。オスは巣穴に移動した後(a)、繰り返し発音する(b)。

近隣個体によるペアの妨害

ようやくメスを巣穴の中に誘導できたとしても、必ずしもペアが成立するわけではない。近隣のオスが邪魔をしにくるのだ。メスが求愛するオスの巣穴に移動すると、地上で同じように求愛していたもののメスの訪問を受けなかった近隣のオスが、大型のハサミを地面に擦り付けながらその巣穴に接近する。なぜかは良く分かっていないものの、このように近隣オスが接近すると、メスは巣穴から出てきてしまう。なかなかメスが出てこないこともある。そのような場合は、妨害オスは大型のハサミを巣穴に突っ込んだり、体ごと巣穴の中に入っていったりする。メスが巣穴から出てくると、妨害オスはすかさずそのメスに求愛し、自身の巣穴へ誘導を試みる。もちろん妨害が失敗することもある。そのようなケースでは、メスではなくオスが巣穴から現れる。そうすると、さっきまで威勢よくハサミを地面に擦り付けていた妨害オスは、すすりごと自身の巣穴に戻っていく。

意外にもこの近隣オスによる妨害の成功率はとても高いようだ。私たちの調査によると、メスが最終的にペアを形成するオスの元に訪問した直後に、近隣オスからの妨害が生じる割合はおよそ86% (68/79) であり、その妨害が生じた68例のうち、メスが巣穴から地表に現れた割合は、およそ71% (48/68) で

あった。つまり、メスが好みのオスの元を訪問してからペアが形成されるまでに、8割以上のペアで近隣オスによる妨害が生じ、そのうち7割ほどで少なくとも一時的にペア形成が阻害された (Takeshita & Murai 2019)。

一方で、妨害オスは、妨害することでどのような利益を享受しているのだろうか？最終的にペアを形成するオスを訪問する直前にメスが訪問していた別のオス（以下、直前オスと呼ぶ）との相互作用に着目し、妨害が生じていた例数を調べてみると、直前オスの元では67例中48例で妨害が起き、そのうちのおよそ半数 (25/48) が最終的にペアを形成するオスからの妨害だった。つまりペアを形成したオスの一部は、直前オスの求愛を妨害して、メスを強奪することに成功していた (Takeshita & Murai 2019)。

妨害が成功する理由

なぜ近隣オスは接近するだけでペア形成を妨害できるのだろうか？ふたつの可能性が考えられる。ひとつはメスが巣穴の中でオスの形質を評価する際に、妨害によってその評価がうまくできなくなり、配偶者選択を一時的にキャンセルしてしまうという可能性だ。妨害が生じる際、巣穴の中ではオスが「音」でメスに求愛をしている。残念ながら巣穴の中でのメスの意思決

定がオスの音と関連する証拠はまだ得られていないが、メスは求愛の音を介して何らかのオスの情報を配偶者選択の意思決定に利用しているのかもしれない。一方、妨害オスはもっぱら「地面に大型ハサミを擦り付けながら」巣穴に接近する。このときマイクでオスの求愛音を聴いていると、妨害オスがハサミを擦り付ける際に発生するノイズがとても耳障りに聞こえる。もしかするとメスも同じように、妨害オスが生み出すこのノイズによって求愛オスの音をうまく評価できず、一時的に巣穴から退出するのかもしれない。

もうひとつは配偶相手の取り違いの可能性である。メスが巣穴の内部まで訪問しているオスは、少なくともウェービングを評価された配偶「候補者」だ。一方で、妨害オスは、その時点では求愛をするもメスに選ばれなかった個体である。つまりそうした「好みでないオス」が、「いざペアを形成しようとしている好みのオス」の巣穴の中に侵入しようとしている状況だといえる。こうした状況では、メスは好みのオスと好みでない妨害オスを取り違えてペアを形成してしまうかもしれない。そうした取り違えのリスクを避けるために、メスは一時的に巣穴を退出することで妨害オスの侵入を食い止めるのかもしれない。上記2つの仮説は互いに排反な関係にはないので、どちらの仮説も正しいかもしれないし、どちらか一方か、もしくはどちらも正しくないかもしれない。いずれにしても今後の検証が必要である。

捕食者ヒメアシハラガニ

敵は近隣の同種のオスだけではない。同所的に生息する肉食性のカニであるヒメアシハラガニ *Helicana japonica* がしばしばハクセンシオマネキを襲う(図4)。特に、求愛のウェービングや闘争を行う個体ほど、ヒメアシハラガニからの捕食リスクが高まる(Takeshita & Nishiumi 2022)。

交尾・産卵

近隣オスの妨害や捕食者の攻撃をかいくぐり、ようやく配偶相手が決定すると、メスは巣穴の中に滞在したまま、先に巣穴に入っていたオスが地表に現れる。オスは体の半分を巣穴から出し、じっと周囲を伺う。そうしてしばらくすると、近くの地面の土を歩脚でこそぎ取って、巣穴の入口に器用にはめ込み「フタ」をし、巣穴を塞ぐ。

ペアが成立してから数日のうちに交尾・産卵が行われる。メスが産卵を終え、腹部に卵を抱え、オスは巣穴をメスに提供し、自身は巣穴を離れる。オスが出て行った後、メスはすぐにフタをして巣穴に閉じこもる。それからおよそ2週間後の満潮時、卵が孵化しゾエア幼生が海中に放出される。海に放出された幼生は何度か脱皮・変態を繰り返し、数週間後に稚ガニとして干潟に着底する。

おわりに

シオマネキ類はその興味深い形態と行動から、古くから生態学における対象種として国内外で研究されてきた。そのため偉大な先達の研究の積み重ねのおかげで、多くの生態が解明されてきた分類群であると言える。しかし、それでも彼らの求愛行動の進化プロセスや複雑な社会関係など、まだまだ多くの謎が残る。行動生態学は観察が主な研究手法なので、最近の生物学の中では比較的地味な研究分野であるが、その一方で、紙とペンとやる気(できればビデオカメラもあると良い)さえあれば最先端の研究も可能であり、とっつきやすい側面もある。これからも干潟に這いつくばって研究を続け、彼らの興味深い生態を解き明かしていきたい。



図4 干潟に同所的に生息するヒメアシハラガニ。肉食性でしばしばハクセンシオマネキを襲う。

謝辞

本稿で紹介した著者による研究の大部分は村井実博士(琉球大学名誉教授)との共同研究による。また調査においては熊本大学合津マリンステーションのスタッフの方々に多くの便宜を図っていただいた。研究の遂行にあたっては、日本学術振興会科学研究費助成若手研究B(15K1861)および基盤研究C(19K0865)の助成を受けた。深く感謝申し上げる。

引用文献

- Murai M., Goshima S., and Henmi Y. (1987) Analysis of the mating system of the fiddler crab, *Uca lactea*. Anim. Behav. 35: 1334-1342.
- Murai M., Henmi Y., Matsumasa M., Backwell P. R. Y., and Takeshita F. (2022) Attraction waves of male fiddler crabs: a visual display designed for efficacy. J Exp Mar Biol Ecol 546: 151665.
- Takeshita F., and Murai M. (2016) The vibrational signals that male fiddler crabs (*Uca lactea*) use to attract females into their burrows. Sci. Nat. 103: 49.
- Takeshita F., and Murai M. (2019) Courtship interference by neighboring males potentially prevents pairing in fiddler crab *Austruca lactea*. Behav. Ecol. Sociobiol. 73: 164.
- Takeshita F., and Nishiumi N. (2022) Social behaviors elevate predation risk in fiddler crabs: quantitative evidence from field observations. Behav. Ecol. Sociobiol. 76: 162.

書籍紹介—本稿筆者による近刊

カニの歌を聴け—ハクセンシオマネキの恋の駆け引き

竹下文雄著(京都大学学術出版会)
四六並製・192頁
定価: 2,000円+税

京都大学学術出版会から刊行されている新・動物記シリーズの第5巻。灼熱の干潟を這いずり回ってハクセンシオマネキの配偶行動を観察・調査し、得た様々な発見を楽しく描く。ハクセンシオマネキの生態だけでなく、研究の裏話やポストドクならではの苦労話も満載。干潟での海洋生物研究に身を投じた若手研究者の生き様が感じられる必見の一冊。

