

平成 30 年 5 月 31 日現在

機関番号：17401

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2015～2017

課題番号：15K18613

研究課題名(和文) 環境変化を考慮したハクセンシオマネキにおける複数様式シグナルの適応的意義の解明

研究課題名(英文) Adaptive significance of multimodal signalling in male *Austruca lactea* under fluctuating environments

研究代表者

竹下 文雄 (Takeshita, Fumio)

熊本大学・くまもと水循環・減災研究教育センター・特任助教

研究者番号：00723842

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：ハクセンシオマネキのオスにおける複数の求愛シグナルの適応的意義について研究を実施した。メスは時間あたりの求愛音の発音回数が多いオスを好んだ。餌の利用可能性が高いオスでは attraction wave の頻度および血漿ラクトース濃度が増加した。近隣オスの妨害行動によりペア形成率は低下した。物理的な障害物によりメスの配偶者選択に要する時間は増加した。オスの甲と大鉗脚における色の変化パターンは異なった。これらの結果より、オスの各シグナルはメスの配偶者選択の基準として用いられる可能性が高いが、その機能は異なり、それぞれの個体が置かれた社会的・物理的環境下で各シグナルの有効性は異なる可能性が示唆された。

研究成果の概要(英文)：The adaptive significance of multiple signalling in males of *Austruca lactea* was studied. Females preferred males that emit the large number of pulses per time unit. The number of attraction waves and the blood lactate levels increased with the food availability. Courtship interference by neighbor males reduced mating success. Physical obstructs influenced the mate searching duration of females. The pattern of color changes differed between carapace and the large claw of males. These results suggest that the functions differ among multiple signals, although the signals would be utilized in female mate choice as criterions. In addition, these results imply that the effectiveness of each signals differ under social and physical environments.

研究分野：行動生態学

キーワード：求愛行動 シグナル ハクセンシオマネキ 甲殻類 配偶者選択 選好性

### 1. 研究開始当初の背景

干潟に生息するハクセンシオマネキのオスは、求愛ディスプレイや求愛音などの複数のシグナルを用いてメスを誘引する。求愛プロセスは以下の方法で行われる：オスは地表において巣穴入口に作ったセミドームと呼ばれる構造物と、片方の大鉗脚を用いた求愛ディスプレイ（以下、waving とする）により、メスを自身の巣穴近くまで誘引する。メスが巣穴に近づくと、オスは巣穴内部に移動し求愛音を発音する。メスは巣穴入口に一時的に留まった後、巣穴内部に移動する。配偶が成立する場合、メスはそのまま巣穴に留まる。不成立の場合、メスは巣穴を退出し、再び別の配偶相手を探索する。

この求愛プロセスにおいて、オスが用いる waving と求愛音は、それぞれメスの視覚と聴覚といった異なる感覚様式に作用し、配偶者選択におけるメスの意思決定に影響すると考えられる。しかしこれまでのシオマネキ類の繁殖生態に関する研究の多くは waving を中心とした地表での求愛行動に着目しており、求愛音の機能に関する知見はほとんどなかった。

### 2. 研究の目的

なぜ本種のオスは複数の求愛シグナルを用いるのだろうか？その理由として、代表者は「変動する環境では、単一のシグナルではなく、複数のシグナルを用いることで、より機能的・効率的にオスの情報をメスへ伝達できるのではないかと考えた。そこで本研究では、ハクセンシオマネキの求愛シグナルに作用する淘汰圧を整理し、(1) 各シグナルが反映するオスの情報や各シグナルに対するメスの選好性を明らかにすることで、本種におけるシグナル系を包括的に捉えるとともに、(2) 社会的・物理的な環境の変化に着目して複数様式のシグナルの適応的意義を探ることを目的とした。また研究の過程で、本種の繁殖行動における体色の機能の重要性を見出したため、複数の求愛シグナルの一つとして(3) 体色に関する基礎的な生態学的知見の収集を実施した。

### 3. 研究の方法

#### (1.1) オスの求愛シグナルに対するメスの選好性

野外でオスの求愛シグナルに対するメスの選好性を検証した。野外で waving を行うオスを対象個体として、プラスチック製のフェンスで囲むとともに、メスを投入する透明ケージをフェンス内に設置した。またオスの巣穴の近くにマイクを設置した。配偶者を探索するメスを採集し、ケージに投入し、数分間の静置後に、ケージから静かに出し、配偶者選択を記録した(図1)。

#### (1.2) オスの複数の求愛シグナルにおける状態依存性

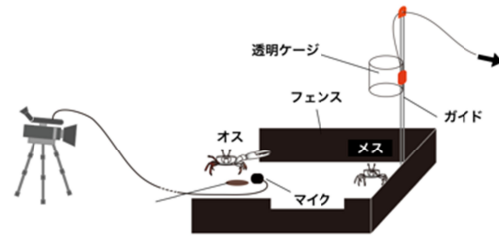


図1. 野外配偶者選択実験の様子

オスの複数の求愛シグナルが質や状態といったオスの情報を反映するか検証するため、野外で栄養条件を三段階に操作して、各シグナルの強度を比較した。野外で求愛を行うオスを選び、その個体を直径 30cm の透明のプラスチックケージで囲った。これらをランダムに餌添加区(淡水魚用フレークをケージ内に撒く)・コントロール区(操作なし)、餌除去区(地表面を 1-2cm ほどスコップで削り取る)に振り分け、2 週間操作を継続した(図2)。オスの求愛シグナルとして、セミドームの形成頻度、小潮・大潮時の attraction wave(不特定多数のメスに向けて行う waving)の頻度、大潮時の courtship wave(接近した特定のメスに向けて行う waving)の頻度、求愛音の発音間隔、生理的コストとして血漿ラクトース濃度を記録した。

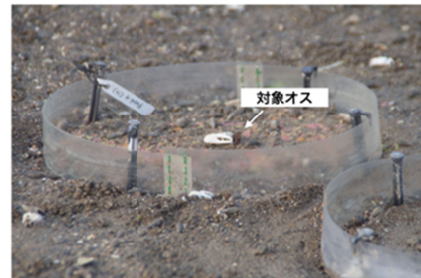


図2. 野外餌操作実験の様子(餌添加区)

#### (2.1) 近隣オスによる妨害行動

野外で本種の配偶行動を観察していると、オスの巣穴にメスが訪問した直後に、近隣のオスが大鉗脚を擦り付けながらそのオスの巣穴へ接近することが頻繁に見られた。そこでこの行動を妨害行動と位置づけ、野外で配偶者選択を行なうメスを追跡してビデオで記録することで、妨害行動の発生頻度と妨害行動の機能について検証した。なお 2017 年度には大鉗脚を擦り付ける妨害行動が巣穴内部での求愛音による雌雄間コミュニケーションを妨害すると仮説をたて、野外実験を行なっている。ただし現在解析の途中であるため、成果は省略する。

#### (2.2) 視覚的な障害物がメスの配偶者選択に及ぼす影響

複数のシグナルの適応的意義として、一方のシグナルが制限される場合に、もう一方のシグナルがその機能を補填する可能性が考

えられる。そこで視覚的な障害物が waving を制限するときに、求愛音がどのように利用され、メスの配偶者選択にどのように影響するか検証した。野外で求愛行動を行うオスを選び、フェンスで囲うとともに、メスを投入する透明ケージをフェンス内に設置した。実験区では、竹ひごを 5cm 間隔で地面に立て、個体の視覚を制限した。野外で配偶者を探索するメスを採集し、ケージに投入し、数分間の静置後にケージから出し、配偶者選択を記録した。実験の様子は全てビデオカメラにて記録した。

### (3) 求愛におけるオスの体色の機能：甲と大鉗脚における色変化の比較

オスの体色における色の変化パターンを記載するため、2つの調査・実験を行なった。まず毎月、野外でオスを 30 個体ほど採集し、採集直後に甲と大鉗脚における体色を計測した。

次に、ストレス環境下での体色の変化を検証するために野外実験を行なった。野外でオスを採集し、採集直後に体色を計測した。その後、採集個体をピーカーに入れて保持することで、ストレス環境下においた。採集してから 10 分後、20 分後、30 分後に繰り返し体色を計測した。

## 4. 研究成果

### (1.1) オスの求愛シグナルに対するメスの選好性

求愛音に注目したとき、メスの配偶者選択のステージは 2 つに分けることができた。メスが巣穴入り口に留まり、オスの巣穴内部に移動するステージでは、オスの単位時間あたりの発音回数が大きいときほど、メスが巣穴内部に移動する確率は増加した(図 3)。

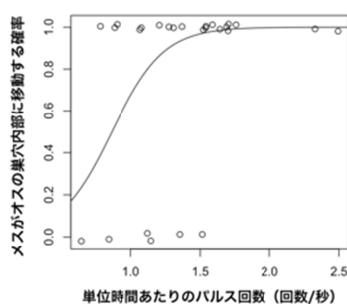


図3. 巣穴入り口での雌の選好性

一方、巣穴内部に移動した後のステージでは、交配の成立と求愛音との関連性は見出せなかった。これらの結果から、本種のメスは配偶者選択のプロセスの一部において、単位時間あたりの求愛音の発音回数を配偶者選択の基準として用いることが示された。

また映像から waving に対するメスの選好性の検証も試みたが、求愛音に対する選好性の検証をより重要視した実験設定であったこともあり、メスの選好性との明確な関連性

は見出せなかった。

### (1.2) オスの複数の求愛シグナルにおける状態依存性

オスの複数の求愛シグナルのうち、attraction wave は餌操作の影響を受け、餌の利用可能性が高い個体ほど、小潮・大潮時両方の attraction wave の回数は増加した(図 4a,b)。一方で、セミドームの作成頻度や courtship wave 回数、求愛音の発音間隔は餌操作の影響を受けなかった。また血漿ラクトース濃度は餌の利用可能性が高い個体ほど増加した。これらの結果は attraction wave がオスの栄養状態を反映するとともに、attraction wave には生理コストがかかることを示唆している。

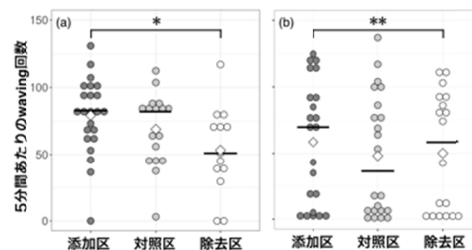


図4. オスの栄養状態と attraction wave の関係。  
(a) 小潮時。(b) 大潮時。

### (2.1) 近隣オスによる妨害行動

野外で配偶者探索を行うメスを追跡し、ペアが成立するまでの雌雄間の相互作用を観察した。最終的に選んだオスの巣穴において、全体で 296 回のメスの巣穴内部への移動を観察し、そのうち近隣個体の妨害行動が 251 回観察された。近隣個体の妨害が生じた場合にペア形成が成立(メスが巣穴内部を訪問後、巣穴からオスが出現した場合をペア形成成立とした)する頻度は、妨害が生じなかった場合にペア形成が成立する頻度と比べて著しく低下した。これは、近隣オス個体の行動が、メスの配偶者選択やオスの求愛を妨害することを示している。

観察された妨害行動の内訳は、大鉗脚を地面に擦り付けて接近する、が 49.4%、歩脚を用いたタッピングが 10.4%、巣穴内部への大鉗脚の挿入が 3.6%であった。

### (2.2) 物理的な障害物が配偶者選択に及ぼす影響

実験を開始してからメスが動き出すまでの経過時間、およびメスがオスの巣穴を訪問するか、もしくはパスするまでに要した時間は視覚的な障害物の有無によって異なり、障害物が存在する場合はどちらの経過時間も増加した。一方、オスによる求愛音は常にメスが巣穴入り口もしくは内部に移動した場合にのみ生じ、操作群間で明確な違いは見られなかった。

### (3) 求愛におけるオスの体色の機能：甲と大鉗脚における色変化の比較

全ての調査期間を通じて、大鉗脚の明度は甲の明度よりも高くなった。また繁殖期と非繁殖期では甲の明度に明瞭な違いが見られ、非繁殖期(5、9月)では甲の明度と体サイズに負の相関が検出されたのに対し(図5a, e)、繁殖期(7月)には正の相関が検出された(図5c)。一方、大鉗脚の明度もまた繁殖期に最も高くなったが、甲ほど大きな変異は見られなかった(図5f-j)。

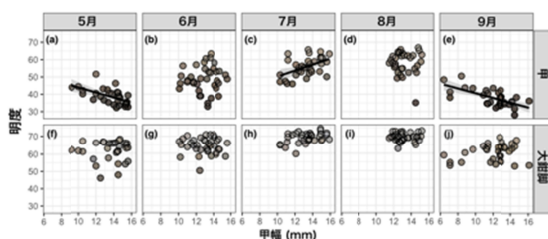


図5. 各月におけるオスの甲と大鉗脚の明度と体サイズの関係。上段は甲(a-e)、下段は大鉗脚(f-j)を示す。

ストレス条件下において、甲の明度は10分以内に大幅に低下したものの(図6a)、大鉗脚の明度はほとんど変化しなかった(図

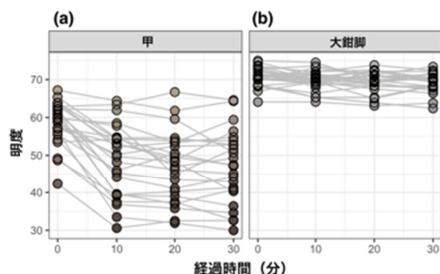


図6. ストレス環境下におけるオスの甲(a)と大鉗脚(b)の明度の時間変化。

6b)。

これらの結果は、色の機能が甲と大鉗脚間で異なることを示唆しており、甲の色は物理環境や社会環境に応じて変化し、一方で大鉗脚の色は比較的安定した情報の伝達の手助けをする可能性が推察された。

全体として、1.1)、1.2)、3)の結果から、オスの求愛音、attraction wave および体色がメスの配偶者選択において機能を持つ可能性が示唆された。しかし状態依存性の程度は各シグナル間で異なることなどから、その機能はシグナル間で異なる可能性が高い。また2.1)2.2)3)より、各個体が置かれた社会的・物理的状況下で各シグナルの有効性は異なることが示唆された。ただし今回の研究では複数シグナルを用いることの直接的な生態学的理由を見出すことはできなかった。本種の配偶行動は「巣穴」という物理環境に制限されるため、その物理環境に応じた配偶者選択プロセスに依存して、オスの複数のシグナルは利用されているのかもしれない。今後は種間比較などにより、本分類群において複数シグナルが利用されることの適応的意義を解明していきたい。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 1件)

Fumio Takeshita, Minoru Murai, The vibrational signals that male fiddler crabs (*Uca lactea*) use to attract females into their burrows. *The Science of Nature*, 103, 2016, 49.

〔学会発表〕(計 4件)

竹下文雄、村井実、ハクセンシオマネキの雄は雌を巣穴内部に誘引するために求愛音を用いる。日本甲殻類学会、2016年10月22日、鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)

竹下文雄、村井実、ハクセンシオマネキ雄の複数の求愛シグナルは栄養状態を反映するか?、日本動物行動学会、2016年11月11日、新潟大学(新潟県新潟市)

竹下文雄、村井実、ハクセンシオマネキの配偶ペア形成率は近隣雄による妨害によって低下する。KOUDOU2017(日本動物行動関連学会・研究会 合同大会)2017年8月30日、東京大学駒場キャンパス(東京都目黒区)

竹下文雄、ハクセンシオマネキにおける音を介した雌雄間コミュニケーション。日本動物学会・九州沖縄植物学会・日本生態学会合同熊本例会、2017年11月25日、熊本大学(熊本県熊本市)

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0件)

取得状況(計 0件)

〔その他〕

ホームページ等

なし

## 6. 研究組織

(1)研究代表者

竹下 文雄(TAKESHITA, Fumio)

熊本大学くまもと水循環・減災研究教育センター・特任助教

研究者番号: 00723842

(2)研究分担者

なし

(3)連携研究者

なし

(4)研究協力者

村井 実(MURAI, Minoru)

熊本大学くまもと水循環・減災研究教育センター・客員研究員