

令和 4 年 6 月 3 日現在

機関番号：17401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2021

課題番号：19K06841

研究課題名(和文)スナガニ類のwavingの起源は、感覚トラップか？

研究課題名(英文)Is the waving of ocy podoid crabs sensory trap?

研究代表者

逸見 泰久 (Henmi, Yasuhisa)

熊本大学・くまもと水循環・減災研究教育センター・教授

研究者番号：40304985

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)：多くのスナガニ類のオスは、ハサミをリズムカルに動かすwavingと呼ばれるディスプレイを行う。ただし、その起源や進化については不明な点が多い。一部の種では、オスがwavingでメスを巣穴に誘引し、巣穴内で交尾を行うなど、wavingは「求愛」の機能を持つ。我々は、『wavingは、巣穴を持たない個体(放浪個体)が一時的に他個体(巣穴個体)の巣穴に逃げ込む時に、ハサミの動きという視覚的刺激に誘引されたのが起源』との仮説の元に研究を続けて、チゴガニ・ハクセンシオマネキなどを用いた研究で、捕食圧の高い状況では、オスや未成熟なメスも、wavingに誘引されることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

スナガニ類のwavingは、科学者だけでなく、一般の人にも興味を持つ、非常に目立つ行動である。しかし、wavingを行わない種類も多く、その起源や進化については不明な点が多かった。本研究は、ハサミモデルやそれをマイコンを使って動かすハサミロボットを用い、それに対する放浪個体(オスや成熟度の異なるメス)の誘引の有無を実験的に調べ、『wavingは、巣穴を持たない個体(放浪個体)が一時的に他個体(巣穴個体)の巣穴に逃げ込む時に、ハサミの動きという視覚的刺激に誘引されたのが起源』であることを示した。

研究成果の概要(英文)：During the breeding season, courting males of many ocy podoids (famously, fiddler crabs) perform claw-waving displays, in which they rhythmically raise, often extend, and lower their chelipeds when they are near their burrows. This conspicuous display sometimes attracts wandering (burrow-less) sexually receptive females to males' burrows where the crabs mate. However, since most of claw waving is not directed to a particular receiver, the display may also attract males and unreceptive females that are searching for new burrows, not mates. We showed that male claws and the claw waving of *Austruca lactea* and *Ilyoplax pusilla* may reveal to unintended receivers the locations of burrows that these crabs can use temporarily as refuges.

研究分野：動物行動学

キーワード：シオマネキ類 waving スナガニ類 求愛ディスプレイ モデル選択実験 行動の進化 行動の起源
干潟

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

スナガニ類は、主に干潟で生活する小型のカニ類で、国内の干潟では、ハクセンシオマネキ、チゴガニ、コメツギガニ、ヤマトオサガニなどが、底質によって住み分けている。これらの種は、各個体が干潟に10~30 cmほどの単純な形の巣穴を掘り(巣穴個体)、潮が引くと巣穴から出て、周辺で活動する。しかし、巣穴を持たずに干潟上を放浪している個体も少なくない(放浪個体)。巣穴は、交尾・産卵・抱卵を行う場所として、捕食や高温・乾燥を避けるシェルターとして重要であるが、放浪個体は巣穴を持たないため、しばしば巣穴を巡って、巣穴個体と争う。また、捕食者(肉食性のカニ類や鳥など)が近づくと、一時的に巣穴個体の巣穴に逃げ込む。

シオマネキ類のいくつかの種は、繁殖期にオスが自分の巣穴の入口に砂泥でできた構造物を作る。Christy (1995)は、「巣穴入口の構造物は、干潟上の小石や泥の塊といったシェルターに擬態したもので、近くを通るメスが捕食の危険を感じると、そこに隠れるために近づく。オスは構造物を使って効率よくメスを巣穴に誘引し、交尾を行っている」という「感覚トラップ仮説」を提唱した。感覚トラップとは、感覚便乗の一種で、摂食や捕食回避などといった繁殖とは無関係な刺激を利用して、オスがメスを誘引して交尾するというものである。セミドームなどがシェルターのみミックなら、そのような構造物を作らない種類や未成熟なメス、あるいはオスも構造物に誘引される可能性がある。その後の研究で、構造物をつくらない種類(Christy et al. 2003, Kim et al. 2017)や未成熟なメス(Chou & Backwell 2016)、さらにはオス(Christy 1995, Kim et al. 2017)も、構造物に誘引される種類があることが確かめられた。

多くのスナガニ類は、ハサミをリズムカルに動かすwavingと呼ばれるディスプレイを行う。wavingは求愛や威嚇などの機能を持つが、まったく行わない種類(オサガニなど)も多く、その起源や進化については不明な点が多い。いくつかの種類(ハクセンシオマネキやチゴガニなど)では、オスがwavingでメスを巣穴に誘引し、巣穴内で交尾を行う。我々は、『wavingにも感覚トラップが強く関係しており、巣穴を持たない個体(放浪個体)が一時的に他個体の巣穴に逃げ込む時に、ハサミの動きという視覚的刺激に誘引されたのが起源である』との仮説の元に研究を続けている。本研究期間中は、「wavingの感覚トラップ仮説」を立証するため、ハクセンシオマネキ、チゴガニなどを対象に、wavingを行うロボットやwavingの動画等を駆使して研究を進めた。

2. 研究の目的

「wavingの起源」を明らかにすることが研究の目的である。スナガニ類には、まったくwavingを行わない種や、ほとんどwavingを行わない種がいる一方で、多くの種では、種特有のwaving、複雑で激しいwavingが進化している。複雑なwavingは、単純なwavingが生じた後、同種個体の判別やオスの質の評価、オス同士の威嚇などによって進化したと考えられるが、この研究で注目するのは、『なぜハサミを振るようになったか』という点である。我々は、この「wavingの起源」を明らかにするために、静止、単純~複雑なwavingを行うカニロボットや動画を駆使して研究を行っている。

セミドームなどの構造物については、Christy (1995)以降に多くの研究が行われ、「感覚トラップ仮説」が次第に確かなものになってきた。一方、「wavingの感覚トラップ仮説」はChristy & Salmon (1991)が論文中で少し触れた程度で、その後、まったく研究が行われていない。近年、Backwellらは、抱卵メス(Chou & Backwell 2016)や未成熟メス(Peso et al. 2018)がwaving

に誘引されることを示し、「放浪メスが、waving を目印にして巣穴を探すこと」を示唆したが、感覚トラップと関連づけて議論していないのに加えて、我々がチゴガニで明らかにしたように (Sakugawa et al. 2021), 「オスが waving に誘引されること」を示していない。

3. 研究の方法

我々が考える『waving の進化の道筋』は、以下である。

- ① 雄間の闘争を通して、オスのハサミが大型化した。特にシオマネキ類では、オスの片方のハサミが巨大化した。
- ② ハサミが大型化したオスは、放浪個体に対し、メスよりも目立つようになった。オスの巣穴はメスの巣穴よりも大きく、一時的な逃げ場所として適していたため、放浪個体はオスの巣穴に逃げ込むようになった。
- ③ 巣穴に逃げ込んだ放浪個体には、成熟したメスも多く、交尾に至ることもあった。
- ④ 少しでもハサミを動かすオスは目立つため、その巣穴には、より多くの放浪個体が逃げ込んだ。ハサミの動きが大きいほど、誘引される放浪個体は多くなった。
- ⑤ waving が種の判別やオスの質の判定に使われるようになり、複雑化していった。

本研究で明らかにしたいのは、waving の起源、すなわち上記②・④の過程である。以下の方法で、研究を進めた。

- 1) 【放浪個体は、一時的な避難場所としてオスの巣穴を選ぶ (②)】：ハクセンシオマネキ、チゴガニで行った巣穴選択実験では、放浪個体は、空の巣穴よりも、巣穴にそばにオスの標本を置いた巣穴の方により逃げ込んだ (Sakugawa et al. (2021), 逸見未発表)。また、野外で、ハクセンシオマネキの放浪個体を人為的に威嚇すると、大多数がオスの巣穴に逃げ込んだ (逸見未発表)。今後は、チゴガニの放浪個体が、一時的な避難場所としてオスの巣穴を選ぶことを示すと共に、他種のスナガニ類 (シオマネキ, オサガニなど) についても同様の研究を進める。

- 2) 『放浪個体は、巣穴個体のハサミの動きに誘引される (④)』：オスがwavingに誘引されることはチゴガニでは確認済だが (Sakugawa et al. (2021)), 他種のスナガニ類では明らかになっていない。わずかにハサミを動かす、あるいは完全なwavingを行う、ハクセンシオマネキなどのロボットを作成し、モデル選択実験 (図1) を行う。ハクセンシオマネキのwavingは複雑で、申請期間中にロボットを作成するのが難しいときは、野外でハクセンシオマネキのwavingを撮影し、加工した動画を使ってモデル選択実験を行う。

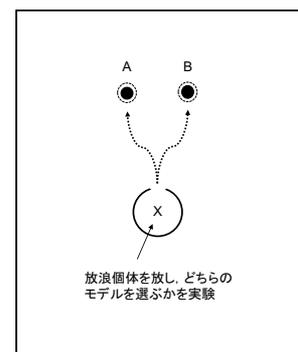


図1 モデル選択実験装置

4. 研究成果

研究期間中に、ハクセンシオマネキについて、主に次の3つのことを明らかにした。

- (1) 放浪個体を驚かすと、非繁殖期においてもオスの巣穴に逃げ込む

干潟を観察者が早足で歩き、放浪個体の巣穴逃避を誘発したところ、非繁殖期 (5月) においても大部分の放浪個体 (雌雄) がオスの巣穴に逃げ込んだ (繁殖期については、2018年に実施)。この結果は、放浪個体が巣穴個体を目印に巣穴に逃げこむこと、また、オスの巣穴への逃げ込みが繁殖とは無関係なことを示している (2021年度の日本ベントス学会・日本プランク

トン学会合同大会で発表)。

(2) 単純なハサミの動きが雌雄の放浪個体を誘引する

巨大ハサミ 2 つを 20 cm の間隔をおいて、左右に配置してモデルとし、片方のハサミのみ、マイコン制御で、上昇 0.4 秒、下降 0.4 秒、休止 0.2 秒で、1 秒に 1 回、振幅 1 cm で上下させ、一方のハサミは、高さ 1 cm で静止した状態に保った。放浪個体 (雌雄) をモデルから 50 cm 離れたところから放った。その結果、繁殖期・非繁殖期とも、大部分の放浪個体 (雌雄) が上下するモデルを選び、また、その多くがモデルに接触した。このハサミの上下の動きは、威嚇の waving に似ており、例え、威嚇であっても、放浪個体がハサミの動きを目印に巣穴に逃げ込むことを示唆している (2020 年度の日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会で発表)。

(3) 差し迫った危険 (捕食圧) があると放浪個体は、オスの巣穴を選択する

直径 60cm の円周上に 16 個の人工巣穴を開け、オスの巨大ハサミ (図 2a) を半分の巣穴の外側に交互に配置した (図 2b)。中央から放浪個体を放し、巨大ハサミのある巣穴とない巣穴のどちらを選択するかを観察した。なお、放浪個体は透明な容器に入れた後に放したが、容器には羽根のないものとあるものを用意

し、羽根のないものは静かに持ち上げ、あるものは地上 10 cm の部分で激しく容器を震動させた (容器の影も地上の放浪個体に当たる=強い威嚇を想定、図 2c, d)。

実験の結果、羽根のある容器で強く威嚇すると、より多くの放浪個体が巨大ハサミのあるモデルを選ぶことがわかった。おそらく、通常、巨大ハサミには威嚇の要素があるが、差し迫った危険 (捕食圧) があると、巨大ハサミを目印に巣穴を選ぶと考えられる。

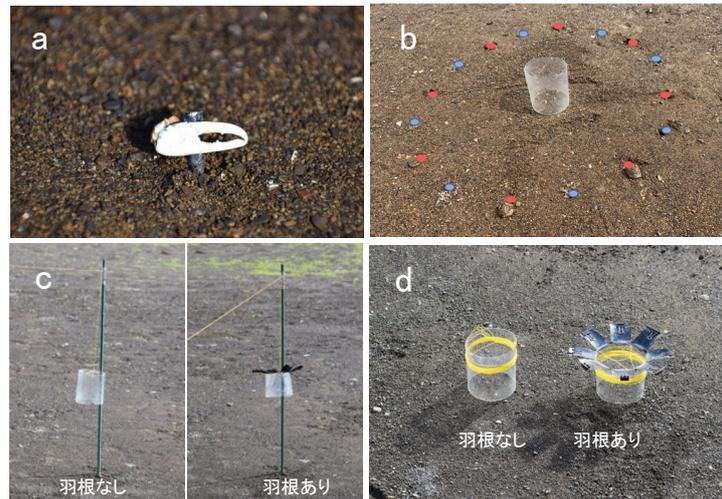


図 2 異なる捕食圧を想定したモデル選択実験装置

以上の結果より、放浪個体が巣穴個体を目印に巣穴に逃げこむこと、また、オスの巣穴への逃げ込みが繁殖とは無関係なことが次第に明らかになってきた。このように、『waving は、巣穴を持たない個体 (放浪個体) が一時的に他個体 (巣穴個体) の巣穴に逃げ込む時に、ハサミの動きという視覚的刺激に誘引されたのが起源』の傍証が次第に揃ってきた。ただし、ハサミの動きが何に擬態しているのかは明らかになっておらず、『waving の感覚トラップ仮説』については、不明のままである。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 4件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Sung, C. H., Hsiao, S. T., Wang, L. J., Henmi, Y., & Huang, C. W.	4. 巻 5
2. 論文標題 The complete mitochondrial genome of <i>Meretrix lusoria</i> (Bivalvia: Veneroida: Veneridae) from Kumamoto, Japan.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mitochondrial DNA Part B	6. 最初と最後の頁 2451, 2453
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/23802359.2020.1778555	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Tokuyama, T., Shy, J. Y., Lin, H. C., Henmi, Y., Mather, P., Hughes, J., Tsuchiya, M., Imai, H.	4. 巻 49
2. 論文標題 Genetic population structure of the fiddler crab <i>Austruca lactea</i> (De Haan, 1835) based on mitochondrial DNA control region sequences.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Crustacean Research	6. 最初と最後の頁 141, 153
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18353/crustacea.49.0_141	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する
1. 著者名 Takeshita, F., Maekawa, T., & Henmi, Y.	4. 巻 1
2. 論文標題 Growth rate is temperature dependent, but the proportion of resource allocation between the growth and gonads is not, in early adult stage of the lancelet <i>Branchiostoma japonicum</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Marine Ecology	6. 最初と最後の頁 e12628
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/maec.12628	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Sakugawa, N., Kasamura, K., Christy, JH., Henmi, Y.	4. 巻 1
2. 論文標題 Claws and claw waving attract both sexes in the dotillid crab <i>Ilyoplax pusilla</i> .	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Ethology	6. 最初と最後の頁 1, 5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10164-021-00692-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Kobayashi S, Yamada K, Yoshino K, Henmi Y	4. 巻 1
2. 論文標題 Longitudinal Distribution Patterns of Brachyuran Crab (Crustacea, Decapoda) Community along Tidal Rivers Flowing into the Inner Area of Ariake Bay.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 2019 International Conference on Climate Change, Disaster Management and Environmental Sustainability. Kumamoto, Japan (Proceedings).	6. 最初と最後の頁 523, 532
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Murai, M., Henmi, Y., Matsumasa, M., Backwell, P. R., Takeshita, F.	4. 巻 546
2. 論文標題 Attraction waves of male fiddler crabs: A visual display designed for efficacy.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Experimental Marine Biology and Ecology	6. 最初と最後の頁 151665
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jembe.2021.151665	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計9件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 中村爽・逸見泰久
2. 発表標題 干潟の熱ストレスがハクセンシオマネキの行動に与える影響
3. 学会等名 日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 村井実・逸見泰久・松政雅俊・P.R.Y. Backwell
2. 発表標題 ハクセンシオマネキの誘引ダンス：求愛ダンスとどう違うか？
3. 学会等名 日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 逸見泰久・笠村啓司
2. 発表標題 Wavingの起源は、感覚トラップか？ 1.単純なハサミの動きが雌雄の放浪個体を誘引する.
3. 学会等名 日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 森田正太郎・逸見泰久
2. 発表標題 ハクセンシオマネキ放浪個体の逃避行動：他個体の動きに応じた逃避.
3. 学会等名 日本甲殻類学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 逸見泰久・笠村啓司
2. 発表標題 Wavingの起源は、感覚トラップか？ 1. 単純なハサミの動きが雌雄の放浪個体を誘引する.n.
3. 学会等名 日本甲殻類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 逸見泰久・笠村啓司・佐久川尚人
2. 発表標題 Wavingの起源は、感覚トラップか？ 2. チゴガニのwavingは放浪オスをも誘引する.
3. 学会等名 日本甲殻類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 森田正太郎・逸見泰久
2. 発表標題 ハクセンシオマネキの放浪個体は、巣穴の持ち主を目印に逃げ込む巣穴を決める。
3. 学会等名 日本甲殻類学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kobayashi S, Yamada K, Yoshino K, Henmi Y
2. 発表標題 Longitudinal Distribution Patterns of Brachyuran Crab (Crustacea, Decapoda) Community along Tidal Rivers Flowing into the Inner Area of Ariake Bay.
3. 学会等名 2019 International Conference on Climate Change, Disaster Management and Environmental Sustainability. Kumamoto, Japan. (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 逸見泰久・永田亘・森田正太郎
2. 発表標題 ハクセンシオマネキの放浪個体は、オスの巣穴に逃避する。
3. 学会等名 本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 Inaba K, Hall-Spencer JM, Henmi Y, Arakaki S, Asakura A, Kawamura M, Kamiya M, Sato TP, Shimanaga M, Nakano H, Ishida K, Nakayama T.	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer	5. 総ページ数 367
3. 書名 Japanese Marine Life -A Practical Training Guide in Marine Biology- (Animal Behavior pp. 205-222 を担当)	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------