

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 6月 7日現在

機関番号：31201

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2010～2012

課題番号：22570027

研究課題名（和文） 求愛ロボットを駆使した性淘汰の実証研究：シオマネキでの解析

研究課題名（英文） An empirical study for clarifying roles of sexual selections in evolution of male traits of fiddler crabs using robots.

研究代表者

松政 正俊（MATSUMASA MASATOSHI）

岩手医科大学・共通教育センター・教授

研究者番号：50219474

研究成果の概要（和文）：配偶者選択による性淘汰と同性間の性淘汰が、雄の装飾や左右性に与える影響を知るため、左右不相称の性的二型が顕著なシオマネキ（*Uca* 属）を対象とした野外観察・実験、および形態の種間比較を行った。求愛ロボットによる実験は完結できなかったが、社会行動が発達した *Uca lactea* では、利き腕が違う雄間闘争は、利き腕が同じ雄どうしよりも長引く傾向があることが見いだされた。これは *U. vomeris* での結果とは異なり、大型鋏脚の形態における種間差とともに、左右性の維持機構が単一ではない可能性を示唆する。

研究成果の概要（英文）：Field observations and experiments were conducted for fiddler crabs (genus *Uca*) with some comparisons in morphology of their chelae in order to clarify the effects of intra- and inter-sexual selections on evolutions of sexual ornaments and of the laterality. Although the experiments using robots that mimic courtship behaviors of crabs have been incomplete, we found that fights between hetero-claw males tend to last longer than those between homo-claw males in *Uca lactea* that exhibits developed social behaviors. The disagreement of this result for *U. lactea* with that for *U. vomeris* as well as difference in morphology of chelae between the species indicates that the mechanism for maintaining the laterality would differ between *Uca* species.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	1,700,000	510,000	2,210,000
2011年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2012年度	600,000	180,000	780,000
年度			
年度			
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：行動生態・左右不相称・同性間淘汰・配偶者選択

1. 研究開始当初の背景

性淘汰は「生存には役に立ちそうもない、あるいは一見して不利な」形質（装飾 ornament と呼ばれることが多い）を進化させるプロセスとして、「生存に有利な」形質の進化をもたらす自然淘汰とともにダーウィ

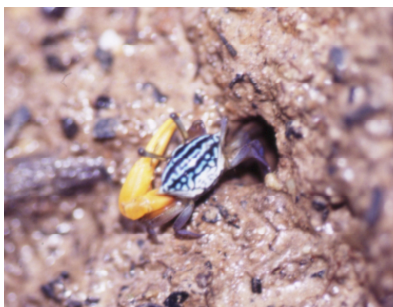
ンによって提唱された。自然淘汰とは対照的に、性淘汰は長らく無視されていたが、その理論的検討が20年程前から急速に進み、人間の行動や心理的発達・言語との関連も重視されてきている。実証的研究も増えつつあるが、それらを総合するためには（1）対象生

物の系統的關係の解明、(2) 配偶相手をめぐる同性間淘汰（多くの場合は雄間で強く働き、闘争を伴う）と異性間淘汰（多くの場合は雌による配偶者選択）の2つのタイプの性淘汰の役割を明らかにする実験的検討、(3) 装飾の効果とそれに伴うコストのトレードオフに係わる遺伝学的検討、および(4) 季節性を考慮した性淘汰の動的な把握が不可欠と考えられている。本研究の対象としたシオマネキ (*Uca* 属) は、野外での観察・操作実験が容易であり、上述の(1)～(4)、特に(2)に関する実証的研究を組み立てやすい生物群の1つである。

Uca 属の雄で大型化する鋏脚は左右の一方のみであり、本研究の対象であるオキナワハクセンシオマネキ (*U. perplexa*) や、南アフリカ～東南アジアに分布する *U. annulipes*、オーストラリアの *U. mjoebergi* など、Crane(1975)のいう“*Uca lactea* complex”では左の鋏脚が大きい「左利き」と右が大きい「右利き」の比率が1:1である。一方、日本にも生息するヒメシオマネキ (*Uca vocans*)、東南アジアの *Uca hesperiae*、オーストラリアの *U. vomeris* などの“*Uca vocans* complex”では左利きが極端に少ない(1~6%)。



求愛中の *Uca perplexa* の雄(左利きの個体)



マングローブ林内の *U. triangularis* の雄(左利き個体; “*Uca lactea* complex” の1種)

これら2つのグループ間では、大型鋏脚の左右比のみならず、社会行動や繁殖生態に違いが見られ、*U. lactea* complex の雄は1個体が1つの巣穴を保持し、大型鋏脚を使って周囲の雄との干渉を繰り返しながら、やはり大型鋏脚を使った求愛ディスプレイで雌を誘

う。研究代表者らは、野外における *U. perplexa* の血中乳酸値の変動から、闘争のみならず求愛に要するエネルギーコストが無視できないこと示し、さらに分担者らの野外実験によって、この求愛シグナルが「条件(状態)依存型ハンディキャップ」により進化したことが支持されている。一方、*U. vocans* complex の種類は巣穴への定着度が低く、大型鋏脚を使ったディスプレイも単純である。いずれのグループについても、大型鋏脚の左右性に対する性淘汰の影響はほとんど検討されていないが、*Uca vomeris* については、雄の利き腕の左右比が、同性間淘汰(雄間闘争による負の頻度依存的淘汰)によっては維持されていないことが代表者と共同研究者の研究で示されている(Backwell et al. 2007, *Proc. Royal Soc. B*, 274: 2723-2729)。

2. 研究の目的

配偶者選択による性淘汰のしくみとしては、ランナウェイ・プロセスや、ハンディキャップ原理などが提唱されているが、その効果をもう1つの性淘汰である同性間淘汰の影響とともに検討した実証的研究はないに等しい。本研究では、性的二型が顕著で、理想的なモデル生物であるシオマネキ (*Uca* 属) を対象とし、雌への求愛と雄間闘争の両方に使われる雄の大型鋏脚の(1)発達程度と(2)左右性に2つのタイプの性淘汰がどのように作用するかを、求愛ロボット(大型鋏脚を振る求愛行動「ウェービング」を再現)を使用した野外実験、利き腕の違いが闘争の結果に与える効果を明らかにする観察・実験、および鋏脚の形態の種間比較によって明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 雄の大型鋏脚の左右比が雌の配偶者選択によって維持されているか否かを明らかにするために、ウェービングを忠実に再現する求愛ロボットを設計・作製し、左利きと右利きの割合を操作した野外実験によって、雌の選択性を明らかにする (*Uca perplexa* と *U. vocans*) 。

Uca lactea complex に属する種類では、雄の求愛行動、すなわちウェービングが同調することが知られており、*U. mjoebergi* では、その周期にわずかに先ん出て鋏を振る「リーディング雄」がその他の「フォローイング雄」よりも雌に選ばれる可能性が高いことが、求愛ロボットを使った実験で実証されている。また、同じく *U. lactea* complex の *U. perplexa* では大型鋏脚をより高く振り上げる雄が雌に選ばれやすいことが明らかにされている。このように、雌は雄の発するシグナルの複数の特徴に反応するので、それらを制御することが可能な求愛ロボットによる

実験が極めて有効となる。

本研究では、*U. perplexa* のビデオおよび本種のウェービングパターンに関する知見をもとに、オーストラリアの技術者にロボット作製を依頼した。この際、大型鋏脚を高く振り上げる「右利きリーディング」と「左利きリーディング」ロボットを各1、これらよりも振り上げ高が若干低い「右利きフォローイング」と「左利きフォローイング」ロボットをそれぞれ4つ準備し、ロボット選択実験に供することとした。

(2) 雄間闘争による負の頻度依存的淘汰が働いているか否か知るため、左利きの雄と右利きの雄の闘争、利き腕が同じ雄同士の闘争をトレースし、いずれの闘争がエスカレートするかを検討した。また、左ないしは右利きの雄を放逐し、その後の行動を追跡して右利きと左利きの雄のいずれに多く闘争を挑む傾向があるかを調べた (*U. lactea*)。

雄の利き腕は、雄間闘争の勝敗に関係しそうであるが、*U. vomeris* ではその影響は無視できることが代表者と共同研究者の研究で示されている。左右比が1:1に維持されている *U. lactea* ではどうであろうか？ この点を明らかにするために、次の観察・実験を行った：

- ① 自然に生じた雄間の闘争を探してビデオに録画し、闘争時間およびエスカレートの状態を闘争ごとに記録した。闘争は巣持ちの雄 (resident) どうしでも、巣持ちの雄と放浪雄 (wanderer) の間でも生じるので、それぞれについて同じ利き腕どうし、利き腕の違う雄どうしの闘争に分けて記録した。
- ② 左利き、ないしは右利きの雄を実験的に放逐し、その雄がいずれの利き腕の巣持ち雄に挑むかを記録した。

なお、当初は雄の利き腕を操作した区画に放浪雄を放逐して行動を記録することを予定していたが、予備実験の段階で限定した区画内での人工的な放浪雄の行動は不自然なものであると判断された。そこで、上記の方法に切り替えて、野外観察・実験を行った。

(3) *Uca lactea* と *U. vomeris* について得られる結果の普遍性を検討するため、同性間淘汰と異性間淘汰の指標となると考えられる大型鋏脚の相対サイズと重量を、*U. lactea* complex の3種および *U. vocans* complex の3種の合計6種で比較・検討した。

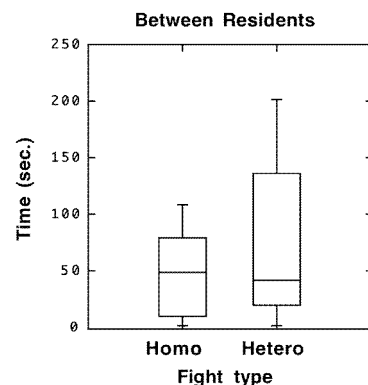
雄の闘争に関しては、武器としての大型鋏脚は重くて頑強で、その武器を扱う筋肉も発

達したほうが有利であろう。一方、雌を惹きつけるウェービングには長い軽い鋏脚のほうが、素早く、高く振るために有利である。こうした観点から、沖縄の *U. perplexa* と *U. vocans*、タイ国の *U. annulipes* と *Uca hesperiae*、オーストラリアの *U. mjoebergi* と *U. vomeris* (それぞれの地域から *U. lactea* complex と *U. vocans* complex の1種を選定) について、甲幅-大型鋏脚長および体湿重 (大型鋏脚の湿重を除く) -大型鋏脚の湿重の関係を調べ、比較した。

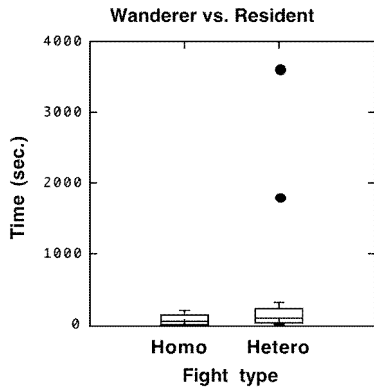
4. 研究成果

(1) ロボットの作成については、オーストラリアの技術者への依頼が残念ながら難しくなってしまう。既に作成されているオーストラリアの *Uca mjoebergi* のロボットを利用した実験を計画したが、研究期間内には成果を得られなかった。しかし、次の (2)・(3) の結果から、*U. mjoebergi* を含む "*Uca lactea* complex" では "*Uca vocans* complex" とは異なり、雄間闘争による同性間の負の頻度依存的淘汰が利き腕の頻度維持に働いている可能性が高いことが判明した。これが雌の配偶者選択にも影響するかは、今後の重要課題である (詳しくは次の項を参照)。

(2) 熊本の *Uca lactea* において、利き腕が同じ雄間と違う雄間の闘争を比較すると、利き腕が同じ雄間の闘争では鋏脚を組みやすいが、利き腕が違う場合は鋏脚を伸ばした状態で組むため、闘争の内容が両者では異なることが分かった。闘争時間は、巣持ちの雄間でも、巣持ちの雄と放浪雄の間でも、利き腕が違う場合に長引く傾向が認められ、特に30分を越えるエスカレートした闘争は、利き腕が違う巣持ちの雄と放浪の雄にのみ見られた。



利き腕が同じ雄どうし (Homo) と利き腕が違う雄どうし (Hetero) の闘争時間 (巣持ちの定住雄間の闘争)



利き腕が同じ雄どうし (Homo) と利き腕が違う雄どうし (Hetero) の闘争時間 (巣持ち雄と放浪雄との闘争)

人工的に放浪雄を放逐し、利き腕の違う雄を避けて闘争を挑むかどうかを検討したところ、わずかにその傾向が見られたものの、明確な違いは得られなかった。この点については雄が闘争開始以前に相手の利き腕を認識できるかという点も検討する必要がある、今後の課題の1つとして興味深い。

また、本種を対象とした観察と実験から、雄は全行動時間の70%を、雌を誘引するシグナルと考えられる background waving (BW) に費やし、waving rate はサイズとともに、また放浪雌が増えると増加することが判明した。利き腕の違いが BW に影響するか否かまでは検討できなかったが、自分の detectability を高めて雌を誘引する BW は、放浪雄をも誘引する可能性が高く、雄間闘争にも影響すると考えられる。さらに、代表者らは “*Uca lactea complex*” に近い社会行動を示す *U. beebi* の雄が泥でつくる装飾の雌誘引効果とそれに伴うコストの問題を整理し、装飾自体に要するエネルギーコストは無視できる程小さいものの、雄の質 (状態) を示すシグナルとして機能していることを明らかにした。こうした装飾は、上記の BW と同様に、雌を誘引するのみならず放浪雄をも誘引すると予想され、こうした装飾の効果についても、同性間淘汰と異性間淘汰の2つのタイプの性淘汰の役割・関連を明確にすることが、今後の重要な課題の1つである。

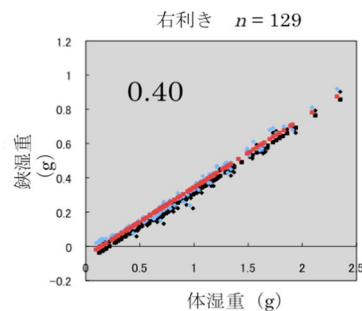
(3) 左右比がほぼ1対1である *U. perplexa* (日本), *U. annulipes* (タイ), *U. mjoenbergi* (オーストラリア), および左利きが少ない *U. vocans* (日本), *U. hesperiae* (タイ), *U. vomeris* (オーストラリア) を対象に、日本とタイの種類についてはそれぞれ2個体群、オーストラリアの種類については1個体群の左右性を調べたところ (検討個体数: 455~1036), 前3種 (“*Uca lactea complex*” と

シオマネキ6種における左利きの割合

Complex	Species		
<i>Uca lactea</i>	<i>perplexa</i>	<i>annulipes</i>	<i>mjoenbergi</i>
	49.9-50.0	51.2-51.7	47.2
<i>Uca vocans</i>	<i>vocans</i>	<i>hesperiae</i>	<i>vomeris</i>
	4.37-5.27	4.00-6.46	1.54

呼ぶ) における左利き個体の割合は 49.2~51.6%, その他の3種 (“*Uca vocans complex*” と呼ぶ) では 1.5~6.4%となり、後者での変動が有意であった (G 検定; $p = 0.0009$)。また、再生肢の割合を調べると、タイの種類以外では “*Uca lactea complex*” での割合が高かった (G 検定; $p < 0.001$)。左利きの割合の同種内個体群間変異は有意ではなかったが、タイの *U. hesperiae* でマージナルであった (G 検定; $p = 0.068$)。コホート間では、日本の *U. vocans* およびタイの *U. annulipes* において左利き個体の割合の変動が有意であった (G 検定; $p < 0.05$)。再生肢の割合は、いずれの個体群においても世代とともに増加していた (G 検定; $p < 0.001$)。

日本の2種について体湿重 (大型足の湿重を除く) と鋏湿重との関係を見ると、“*U. vocans complex*” の *U. vocans* よりも “*U. lactea complex*” の *U. perplexa* において体湿重あたりの鋏湿重の増分は大きく、後者で

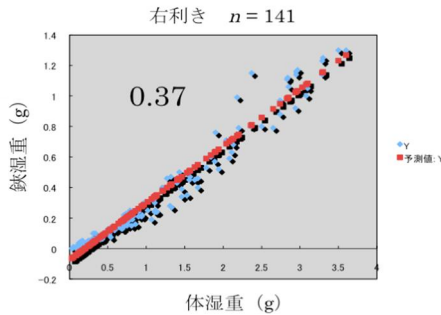


Uca perplexa 雄個体の体湿重と鋏湿重との関係

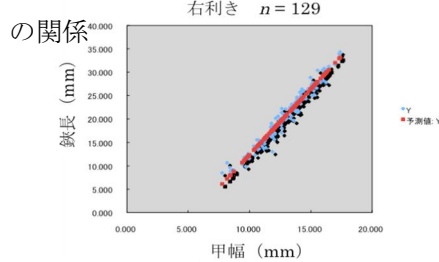
の鋏脚の大型化が顕著であった。さらに、鋏長/甲幅、鋏湿重/鋏長を求めて比較すると、いずれの種類でも利き腕による有意な違いは認められず、*U. vocans* ではそれぞれ平均が 1.30 と 0.019g/mm、*U. perplexa* では 1.64 と 0.016g/mm、となり、後者の大型鋏脚には長い、軽い方向への選択がかかっていると考えられた。

これまでの研究で、オーストラリアの *U.*

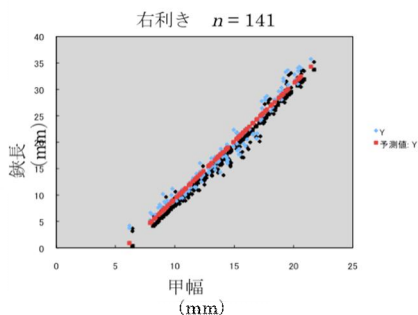
vomeris では雄間の闘争に利き腕(左右性)は影響しないとされているが、上述の熊本の *U.*



Uca perplexa 雄個体の体湿重と鉗湿重と



Uca perplexa 雄個体の甲幅と鉗長との関係



Uca vocans 雄個体の甲幅と鉗長との関係

lactea における雄間闘争に関する検討結果と合わせて考えると、“*Uca lactea* complex”では利き腕の頻度は、異性間淘汰の影響は明らかにできなかったものの、少なくとも同性間淘汰によって維持され、利き腕の大型化(発達程度)は同性間淘汰と異性間淘汰の両者による可能性が本研究結果から示唆される。ただし、(2)で述べたように、同性間淘汰と異性間淘汰の働きは独立ではない。こうした場合、今回は十分には実施できなかった場合、今回は十分には実施できなかった操作実験が有効であるが、その結果の解釈には自然状態での雄間闘争や求愛に関する情報が不可欠である。シオマネキの雄間闘争については比較的多くの研究があるが、利き腕の影響を検討した野外観察および実験例は

未だ極めて少ない。今回の *Uca lactea* における結果が *U. vomeris* についての結果と異なることは、左右性の維持機構が1つでないことを示唆し、その他の生物(例えば、巻貝の殻形態やほ乳類の利き腕等)の左右性の進化を考えるうえでも、極めて重要な知見を提供するものである。

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3件)

- 1) Matsumasa, M., Murai, M., Christy, J. H. (in press) A low-cost sexual ornament reliably signals male condition in the fiddler crab *Uca beebei*. *Animal Behaviour*. 査読あり。
- 2) Gittenberger, E., Hamann, T. D., Asami, T. (2012) Chiral speciation in terrestrial pulmonate snails. *PLoS One* 7. 10.1371/journal.pone.0034005. 査読あり。
- 3) Noshita, K., Asami, T., Ubukata, T. (2012) Functional constraints on coiling geometry and aperture inclination in gastropods. *Paleobiology* 38: 322-334. 査読あり。

[学会発表] (計2件)

- 1) 松政正俊・村井実・逸見泰久. シオマネキの左右性と雄間闘争. 日本甲殻類学会第50回大会(2012年10月20日)熊本大学.
- 2) 村井実・逸見泰久・松政正俊. ハクセンシオマネキの雌誘引シグナル background waving のコスト. 日本甲殻類学会第50回大会(2012年10月20日)熊本大学.

6. 研究組織

(1) 研究代表者

松政 正俊 (MATSUMASA MASATOSHI)
岩手医科大学・共通教育センター・教授
研究者番号: 50219474

(2) 研究分担者

浅見 崇比呂 (ASAMI TAKAHIRO)
信州大学・理学部・教授
研究者番号: 10222598

(3) 連携研究者

村井 実 (MURAI MINORU)
琉球大学・熱帯生物圏研究センター・名誉教授
研究者番号: 80117267

