

令和 4 年 6 月 20 日現在

機関番号：14601

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2021

課題番号：18K06414

研究課題名(和文)弱者から見た闘争：貧弱な武器を持つオスはどのように闘うのか？

研究課題名(英文) Underdog's perspective: How do poorly armed males fight?

研究代表者

村松 大輔 (MURAMATSU, Daisuke)

奈良教育大学・自然環境教育センター・特任准教授

研究者番号：80635417

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,000,000円

研究成果の概要(和文)：ハクセンシオマネキのオスは左右いずれかのハサミが巨大で、それを武器として戦うが、一部のオスは貧弱な再生型のハサミを持ち、直接的な闘争に弱い。本種の闘争を観察し、その勝敗に影響する要因を調べたところ、ハサミの大きい側が同じ闘争(右対右・左対左)では、貧弱なハサミを持つオスの勝率が低いことが分かった。巨大ハサミのある側が同じだとハサミどうしを噛み合わせやすくなるため、貧弱なハサミを持つオスが引き下がりやすいものと考えられる。これは、貧弱なハサミを持つオスが闘争相手と自分の「利き手」を判断し、行動を変えていることを示している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

弱者には弱者なりの戦い方がある。本研究では、ハクセンシオマネキという小さなカニの闘争を研究することで、貧弱な武器を持つオスがどのように戦い、武器の弱さが露呈するのを防ぐのか、また武器であるハサミが破壊されるリスクを低減させるのかについて示した。さらに、本種のオスが自分自身と闘争相手の武器が左右いずれにあるのかを認識し、それに応じて行動を変化させることも示した。動物の「利き手」が勝敗に与える影響についてデータで示されるのは珍しく、闘争における左右性の意味を探るうえで重要な発見といえる。

研究成果の概要(英文)：Males of the fiddler crab *Austruca lactea* fight with their major claw, which grows on either the left or right side. Some males have a fragile regenerated claw and are weak in direct fights. To investigate how the males with an inferior weapon fight against other males, naturally occurred male-male contests were observed in a wild population of *Austruca lactea*. The results show that males with a regenerated claw are less likely to win when they engage in the same-handed contests (right vs. right or left vs. left). Since the claws of two contestants can be grappled tightly in same-handed contests, males with a fragile regenerated claw may retreat soon. These results indicate that males with an inferior weapon recognize the combination of “handedness” of their own and their opponent and behave accordingly.

研究分野：動物行動学

キーワード：雄間闘争 ブラフ いかさま 騙し シグナル ディスプレイ ハクセンシオマネキ *Austruca lactea*

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

強力な武器を持った動物どうしの戦いは自分の闘争能力を示すシグナルを提示し合う儀式的な闘争から始まることが多い。儀式的闘争を行うことにより、直接闘争が起きた際にどのような結果になるか互いに予測し、負けると判断した側が引き下がることで危険な闘争を避けることができる (Maynard Smith & Harper 2003)。強い側は戦わずして勝ちを収めることができ、弱い側は怪我や死のリスクを避けることができるため、儀式的闘争はどちらの個体にとっても有益である。しかし、自分の闘争能力を偽ったブラフを使う個体の存在が明らかとなったことで (e.g., Backwell et al. 2000)、見かけの闘争能力が実際の闘争能力を反映せず、闘争能力の低い個体がブラフ (はったり) によって勝ちを収める可能性が示された。さらに、研究代表者らの調査により、ブラフの裏をかくような戦術を取る個体の存在が明らかになったことで (Muramatsu & Koga 2016)、動物の儀式的闘争において行われる複雑な駆け引きが知られるようになってきた。

シオマネキ類のオスは儀式的闘争や直接闘争に使われる巨大なハサミを持つ。しかし、そのハサミは捕食者からの攻撃や雄間闘争で失われることがあり (Muramatsu 2010)、その後には筋肉量が少なく外骨格の薄い再生型のハサミが形成される (図 1, Reaney et al. 2008)。再生型の貧弱なハサミを持つ再生型オスは、通常型オスと比べ、直接闘争において不利となる。しかし、他の個体は再生型と通常型のハサミを見分けられないため、儀式的闘争では再生型オスがブラフによって勝ちを収めることも可能である (Backwell et al. 2000; Muramatsu & Koga 2016)。



図 1. ハクセンシオマネキの通常型オス(左)と再生型オス(右)
再生型のハサミは細長く、ハサミを閉じる筋肉を収める部分が小さい。

では、再生型オスはどのように戦えばよいであろうか？ 第一に、再生型オスとしては、できるだけ闘争の激化を防ぎ、可能な限り儀式的闘争のみで決着を付ける (相手に引き下がってもらう) ことが望ましいはずである。第二に、もしハサミの噛み合わせが起こりそうなのであれば、できるだけ戦いそのものを避けるか、噛み合わせが起こる前に逃げ出すことが重要となる。ハサミを噛み合わせるような闘争が起きると、ブラフが失敗し、自分のハサミが貧弱であることが露見してしまう。それどころか、外骨格の薄い再生型のハサミが闘争によって壊されてしまう可能性もある。したがって、再生型オスはハサミの噛み合わせを避けつつ、できるだけ儀式的闘争で戦う戦術が有効であると考えられる。ここで重要になるのが、「利き手」の概念である。シオマネキ類では左右いずれかのハサミが巨大化するため、闘争においては同じ利き手の闘争 (右対右、左対左) と逆の利き手の闘争 (右対左、左対右) が起



図 2. 利き手の同じ闘争(左)と利き手が逆の闘争(右)
両者が同じ利き手を持つ場合にはハサミが噛み合わせやすい。

こりうる (図 2)。利き手の同じ闘争ではハサミが噛み合わせやすく、武器の強さが露呈しやすいほか、再生型オスにとってはハサミを破壊されるリスクが高くなると考えられる。したがって、再生型オスは自分と同じ利き手の相手との直接闘争を避けるか、早々に引き下がることで、ハサミを噛み合わせる闘争が起きるリスクを低減することができると考えられる (Muramatsu & Koga 2016)。

2. 研究の目的

本研究では、貧弱な再生型のハサミを持つオスがどのように戦い、相手を欺いて勝つのか、また、どのようにハサミの噛み合わせを防ぐのかについて野生のハクセンシオマネキを対象に観察を行う。また、ハサミの噛み合わせを防ぐ実験操作を行うことにより闘争のエスカレートを防ぎ、再生型オスのブラフについてより詳しく調査することを目的とする。本種の雄間闘争はハサミを武器としたものであるため、ハサミの先を開けないように操作するだけで簡単に闘争のエスカレートを防ぐことができる。通常型オスはブラフを使わないため、実験操作を加えると「ブラフを使わないがハサミを噛み合わせようとするオス」となる。一方、再生型オスは操作前と変わらず「ブラフを用いてハサミの噛み合わせを避けようとするオス」であるため、両者の勝率や勝ち方などを比較することで儀式的闘争におけるブラフの効果を分離して解析できる。つまり、再生型オスによるブラフが、ハサミを噛み合せよ

うとする通常型オスの行動により露見する可能性を下げるわけである。もし意図的なブラフが儀式的闘争において有効なのであれば、操作個体どうしの闘争では再生型オスの勝率が上がると考えられる。

雄間闘争においては、ハサミの形状以外にも様々な要因が勝敗に影響する。たとえば、体サイズや武器サイズが大きければ、儀式的闘争においても直接闘争においても有利であろう。さらに、巣穴を持っているオスと持っていないオスでは、闘争に対するモチベーションが異なり、その結果、巣穴の有無が勝敗に影響する可能性もある。したがって、単に再生型オスの勝率を調べるだけでは、ハサミの形状が勝敗にどう影響するのかを調べることはできない。本研究では、ハサミの形状に加え、体サイズや武器サイズ、巣穴の有無、利き手の組み合わせ、ハサミへの操作の有無が勝敗にどれほど影響するのかモデリングすることにより、通常型オス・再生型オスの勝つ条件について明らかにすることを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 野外調査

2019～2021年の6～10月の間、和歌山市和歌浦にある和歌川の河口干潟において、ハクセンシオマネキの野生個体群を対象に野外調査を行った。調査地の約100 m²の範囲を調査区と定め、調査区内にいる背甲の最大幅(甲幅)が10 mm以上のオスを全て捕獲し、甲幅およびハサミ長(大きい方のハサミの長さ)を計測した。捕獲した個体は背甲に耐候性マーカーで個体IDを記入し、その表面を光硬化樹脂で覆うことにより、個体識別を行った。2019年には、50%の確率でランダムに選んだオスを操作個体とし、大きい方のハサミの先を光硬化樹脂で繋いでハサミを開けないようにした。その他のオスはコントロール個体とし、ハサミの先を繋がらない状態で、ハサミの先に光硬化樹脂を接着した。光硬化樹脂が十分に固まったのち、それぞれのオスを捕獲した場所へ戻した。調査区内のオスの個体識別および実験操作が一通り完了したのち、調査区付近にある高さ約50 cmの岩の上に三脚およびビデオカメラを設置し、調査区内で自然に起きた闘争(儀式的闘争および直接闘争を含む、全ての攻撃的交渉)をビデオ撮影した。撮影の際に個体IDを記入した背甲が映像に収められなかった個体は、闘争後にビデオカメラを用いて追跡し、可能な限り個体IDを記録した。また、闘争前後の観察を基に、各個体が巣穴を持っていたか否かについても記録した。

ランダムに選んだオスを操作個体、その他をコントロール個体とする方法では、自然に起きた闘争の約半数が操作個体とコントロール個体の対戦となってしまうため効率が悪く、十分なサンプルサイズが得られないと判断したため、2020年には全ての個体を操作個体、2021年には全ての個体をコントロール個体として調査を継続した。また、2020年と2021年には調査補助員を雇い、捕獲効率を改善した。

(2) データ解析

得られたビデオ映像を解析し、各個体のID、接触の有無、勝敗を記録した。接触の有無は大きい方のハサミどうしが接触したか否かのみを記録し、歩脚のみによる接触は接触なしと判定した。勝敗については、闘争が起きた場所から素早く離れた個体、あるいは巣穴に逃げ込み、背甲全体が巣穴内に隠れた個体を敗者とし、その場に残っていた個体を勝者とした。ただし、勝敗が明らかでないケースもしばしばみられた。たとえば、2個体が闘争中に、いずれかの個体の巣穴へ別の個体が接近した場合には、逃走中の個体が巣穴防衛のために自分の巣穴まで戻ることがあり、その場合は勝敗不明とした。また、潜在的な捕食者であるフタバカクガニなどの接近により、逃走中のオスが巣穴へ逃げ込むこともしばしばあり、それらの場合も勝敗は不明とした。

得られたデータは闘争ごとに集計し、勝敗、各個体の武器サイズ(ハサミ長)、体サイズ(甲幅)、ハサミ形状(再生型・通常型)、利き手(右が大きい・左が大きい)、巣穴の有無(巣持ち・巣なし)、ハサミへの操作の有無(操作・コントロール)の情報を1セットにしてまとめた。計算を容易にするため、通常型オスと再生型オスの闘争では通常型オスをfocal、再生型オスをopponentとした。通常型どうし、あるいは再生型どうしの闘争では、先に個体マークしたオスをfocalとした。これにより、同じペア間で起きた闘争では、常にfocalとopponentが一意に定まる。2個体間の闘争においては、武器や体の絶対サイズではなく、自分と相手の相対サイズが重要となるため、各闘争におけるハサミ長や甲幅では、focalのサイズからopponentのサイズを引いた値を「ハサミ長の差」および「甲幅の差」としてデータ化した。同様に、ハサミ形状や巣穴の有無においてもfocalとopponentそれぞれを組み合わせたカテゴリを「ハサミ形状」および「巣穴の有無」とした。また、利き手の組み合わせにおいては、同じ(右対右、左対左)あるいは逆(右対左、左対右)として記録した。

闘争相手の選択について、また闘争の回避について調査するため、通常型オスどうし、通常型と再生型、再生型どうしの闘争回数をカウントし、闘争が観察された通常型オスと再生型オスの個体数比

率から計算された期待値と比較した。再生型オスが直接闘争を避けるのか調べるため、通常型オスどうしの闘争と、片方あるいは両方が再生型オスの闘争で、接触を伴う闘争と伴わない闘争の回数を比較した。同様に、通常型オスどうしの闘争と再生型オスを含む闘争で、利き手の同じ闘争と逆の闘争の回数を比較した。さらに、接触を伴う闘争のデータを抽出し、そのデータを基に、通常型オスどうしの闘争と再生型オスを含む闘争で、利き手の同じ闘争と逆の闘争の回数を比較した。いずれの場合も、検証には Fisher's exact test を用いた。

勝敗に影響する要因を調べるため、ハサミを開けないように操作した操作個体どうしの闘争データとコントロール個体どうしの闘争データのうち、勝敗が明らかであったデータを抽出した。これらのデータを用いて、focal オスの勝敗を応答変数、ハサミ長の差・甲幅の差・ハサミ形状の組み合わせ・利き手の組み合わせ・巣穴の有無の組み合わせ・実験操作の有無を説明変数とし、個体 ID の組み合わせをランダム要因として、一般化線形混合モデルにより解析を行った。利き手の組み合わせや実験操作の有無が勝敗に与える影響はハサミ形状の組み合わせによって異なる可能性があるため、利き手の組み合わせとハサミ形状の組み合わせの交互作用、および利き手の組み合わせと実験操作の有無の交互作用も説明変数に加えた。甲幅の差とハサミ長の差には高い相関があるため (Muramatsu & Koga 2016)、それらを同時に含むモデルは採用しなかった。説明変数を全てのパターンで組み合わせさせたモデルを生成し、それらのモデルの AIC 値 (赤池情報量規準; Akaike 1974) を計算したのち、小さい順に並べ替え、最も AIC の小さいモデルを最適モデルとした。

4. 研究成果

(1) 捕獲個体数および闘争回数

研究期間を通して 672 個体のオス (通常型 548 個体、再生型 124 個体) を捕獲し、甲幅およびハサミ長を測定したのち、背甲に ID をマークした。そのうちの 350 個体のオスの間で、891 種類の組み合わせによる、のべ 1,794 回の闘争が観察された。

(2) 闘争相手選択

通常型オスどうし、通常型と再生型、再生型どうしの闘争回数は、闘争が観察された通常型オスと再生型オスの比率から計算された期待値とほぼ同じであり、再生型のオスが闘争相手として特に選択されやすいわけではなかった (図 3; Fisher's exact test, $p = 0.763$)。もし本種のオスが再生型のハサミを見抜くことができるのであれば、闘争に弱い再生型オスが狙われやすく、再生型を含む闘争の頻度が高かったはずである。したがって、本種のオスは通常型と再生型のハサミを見分けられていないと推定できる。

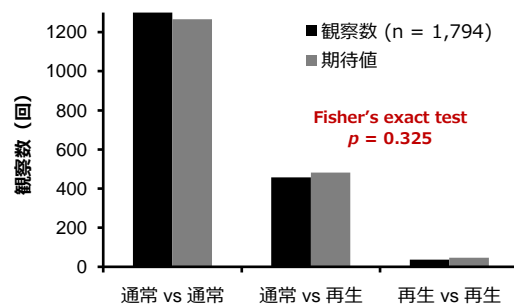


図 3. 闘争の観察数と期待値
観察数と期待値に有意な差はなかった。

通常型オスどうしの闘争では 50.5% (656/1300) が接触を伴う闘争であったが、片方あるいは両方が再生型オスの闘争では 44.9% (222/494) が接触を伴う闘争で、再生型オスが接触を伴う闘争を避けていることが明らかとなった (Fisher's exact test, $p = 0.039$)。しかし、その差はあまり大きくなく、多くの再生型オスが接触を伴う闘争に踏み込んでいたか、踏み込まざるを得なかったことがわかる。

通常型オスどうしの闘争では 47.9% (623/1300) が利き手の同じ闘争であったが、片方あるいは両方が再生型オスの闘争では 46.6% (230/494) が利き手の同じ闘争で、統計的に有意な差はなかったことから (Fisher's exact test, $p = 0.634$)、再生型オスが同じ利き手の対戦相手を避けているとは言えなかった。しかし、接触を伴う闘争のみを抽出して調べたところ、通常型オスどうしの闘争では 49.8% (327/656) が利き手の同じ闘争であったが、片方あるいは両方が再生型オスの闘争では 42.3% (94/222) が利き手の同じ闘争であったため、再生型オスは利き手が同じ相手との接触を避けている傾向がみられた。ただし、統計的に有意な差は検出されなかった (Fisher's exact test, $p = 0.062$)。

(3) 勝敗に影響をおよぼす要因

勝敗が明らかであった 930 回分の闘争データを基にして、勝敗に影響をおよぼす要因を一般化線形混合モデルにより解析した。AIC を小さい順に並べた AIC ランキング表によると、上位 10 位のモデルにはいずれもハサミ形状の組み合わせと巣穴の有無の組み合わせが含まれていたため (表 1)、これらの説明は勝敗に与える影響が大きかったものと推測される。また、甲幅の差・利き手の組み合わせ・ハサミへの実験操作の有無も上位のモデルにしばしば含まれていた (表 1)。しかし、ハサミへの実験操作が含まれるモデルとそうでないモデルを比較すると、いずれの場合も実験操作を含むモデルの方が AIC 値が大きく、ハサミへの実験操作が勝敗にあまり影響していないことがわかる (表 1)。

表 1. AIC ランキング表 (上位 10 位)

順位	AIC 値	モデル
1	729	甲幅, 利き手, ハサミ形状, 巣穴
2	730	甲幅, ハサミ形状, 巣穴
3	731	甲幅, 利き手, ハサミ形状, 実験操作, 巣穴
4	731	甲幅, 利き手, ハサミ形状, 巣穴, ハサミ形状×利き手
5	731	甲幅, ハサミ形状, 実験操作, 巣穴
6	733	甲幅, 利き手, ハサミ形状, 実験操作, 巣穴, ハサミ形状×利き手
7	734	甲幅, 利き手, ハサミ形状, 実験操作, 巣穴, ハサミ形状×実験操作
8	735	甲幅, ハサミ形状, 実験操作, 巣穴, ハサミ形状×実験操作
9	737	甲幅, 利き手, ハサミ形状, 実験操作, 巣穴, ハサミ形状×利き手, ハサミ形状×実験操作
10	737	ハサミ長, ハサミ形状, 巣穴

甲幅は甲幅の差、利き手は利き手の組み合わせ、ハサミ形状はハサミ形状の組み合わせ、巣穴は巣穴の有無の組み合わせ、実験操作はハサミへの実験操作の有無、ハサミ長はハサミ長の差、×は説明変数間の交互作用を示す。

最適モデルには甲幅の差・利き手の組み合わせ・ハサミ形状の組み合わせ・巣穴の組み合わせの 4 つが説明変数に含まれていた (表 1)。最適モデルの係数表では、甲幅の差が大きいほど (focal の体サイズが相対的に大きいほど) focal の勝率が高くなること、focal が通常型オスで、opponent が再生型オスの場合は、両者が通常型の闘争よりも focal の勝率が高いこと、両者が再生型オスの場合は両者が通常型の闘争よりも focal の勝率が高いこと、focal が巣持ちで opponent が巣なしの場合は、両者が巣持ちの闘争よりも focal の勝率が低いこと、focal が巣なしで opponent が巣持ちの場合は、両者が巣持ちの闘争よりも focal の勝率が高いこと、両者ともに巣なしの場合は、両者が巣持ちの闘争よりも focal の勝率が高いことが示された (表 2)。ただし、focal と opponent の条件が同じである場合 (再生 vs 再生, 巣なし vs 巣なし) の係数値は、各条件の影響を示すものではないため、議論に値しない。

(4) 勝率

最適モデルの係数表から巣持ちの通常型オスと巣持ちの再生型オスの対戦を用いてグラフを描画すると、両者の甲幅に差がない場合、利き手が同じ闘争における通常型オスの勝率は 85.6%、利き手が逆の闘争における通常型オスの勝率は 74.3% となった (図 4)。この勝率の差を甲幅の差に換算すると、利き手が同じ対戦と利き手が逆の対戦では 0.34 mm の差となる。これを再生型オスの視点から見ると、彼らが通常型オスと対戦する場合、利き手が同じ対戦相手と戦う場合の勝率は、利き手が逆で、甲幅が 0.34 mm 大きい相手と戦う場合の勝率と等しくなることを示している。闘争の勝敗はいずれかの個体が逃げることで決定するため、再生型オスは対戦相手が自分と同じ利き手の場合には弱気になり、退却しやすいことがわかる。したがって、これらの結果は再生型オスが自分と同じ利き手の相手との直接闘争を避けるか、早々に引き下がるという仮説を支持する。

以上の結果から、ハクセンシオマネキの再生型オスは自分自身の利き手と対戦相手の利き手の組み合わせを認識し、それに応じて行動を変えていることがうかがえる。動物が闘争における利き手の組み合わせを認識し、それらが行動を変化させることや、勝敗に影響をおよぼすことがデータで示されるのは非常に珍しく、闘争における左右性の意味を探るうえで重要な発見といえる。

表 2. 最適モデルの係数表

モデルの変数	係数 ± 標準誤差
切片	0.2298 ± 0.3777
甲幅の差	2.1437 ± 0.3674
利き手 (同じ)	0.7225 ± 0.4603
ハサミ形状 (通常 vs 再生)	0.8299 ± 0.5263
ハサミ形状 (再生 vs 再生)	7.0102 ± 2.4422
巣穴 (あり vs なし)	-1.4442 ± 0.5283
巣穴 (なし vs あり)	0.9415 ± 0.5624
巣穴 (なし vs なし)	-0.7462 ± 0.7016

利き手 (同じ) は利き手の同じ闘争、ハサミ形状 (通常 vs 再生) は通常型オスと再生型オスの対戦、ハサミ形状 (再生 vs 再生) は再生型オスどうしの対戦、巣穴 (あり vs なし) は巣持ちオスと巣なしオスの対戦、巣穴 (なし vs あり) は巣なしオスと巣持ちオスの対戦、巣穴 (なし vs なし) は巣なしオスどうしの対戦を示す。

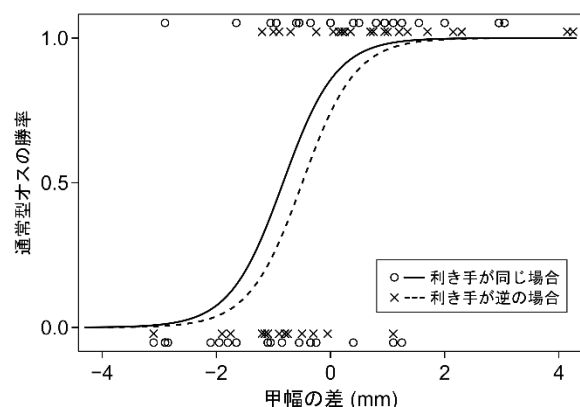


図 4. 通常型 vs. 再生型の闘争における通常型オスの勝率
甲幅の差は通常型オスの甲幅-再生型オスの甲幅を示す。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 Daisuke Muramatsu
2. 発表標題 Testing counter-bluff tactics in fiddler crab contests
3. 学会等名 Animal Behavior Society 2020
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>https://www.researchgate.net/profile/Fahmida-Tina</p>
--

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