

特集

干潟のカニからみた生態的特性の多様性

●文：和田恵次（奈良女子大学名誉教授）

戦後、全国の干潟は埋立てなどによる消失と護岸工事や道路建設などによるエコトーン
の分断により、大きく衰退しました。干潟の衰退はそこに棲む生き物の多様性の消失を
も意味するものであり、現存干潟の保全と多様性の保全は大きな課題です。
しかし、一口に多様性保全と言っても、私たち一般市民が持ち合わせている知識や情報
は限られたものでしかありません。今号では、長く干潟に棲むカニ類の社会行動を研究
されてこられた和田恵次先生に生物多様性の新たな視点についてご教示いただきます。

はじめに

近年、生物多様性保全の重要性が社会的にも謳われるようになり、レッドデータブックが国、自治体で出されるようになった。生物多様性は、遺伝子、種、生態系の3つのレベルを含むと言われている。しかしレッドデータブックなどで取り上げられる保全の対象は種が中心である。どれだけ多様な種が生息しているか、どれだけ希少性の高い種が生息しているかでその地域の生物多様性保全上の価値が評価される。私はこの生物多様性の内容として生物が
具え持っている生態的特性の多様性という観点を付け加えたい。いろいろな種がいるというだけでなく、それらの種からいろいろな生態的特性が見出せるという観点である。この小論ではこの点を、干潟のカニを通して示してみたい。

種に特有の行動特性

干潟のカニの中には、他の動物群ではみられない特異な行動を示す種がみられる。甲幅が最大でも12mm程度の小型のカニ、チゴガニ *Ilyoplax pusilla* は、近隣個体の巣穴横に砂泥の山（バリケード）を築いていやがらせをすることが知られている（図1）（Wada, 1984）。このバリケードを築かれた個体は、築かれた後しばらくは自分の活動域をバリケードのない方に片寄せさせる（図

2）。築いた方の個体は相手と闘うことなく、バリケードにより、相手個体が自分の方に寄り付かない結果を作り出しているのである。まさにいやがらせによるなわばり防衛行動である。いやがらせにより相手が自重することを誘発させるという極めて巧妙な行動と言える。

このバリケード構築行動は、主として大型の雄が、自分と同サイズか自分より小さい相手に対して行うもので、季節的には繁殖期の春～夏によく見られている。またつがい形成雄が比較的よく構築する（Ohata & Wada, 2008）ことから、バリケード構築によるなわばり防衛の目的は、餌資源確保というよりも配偶相手獲得にあるものとみられる。自分のなわばりに配偶相手の雌が近づきやすいように近隣の個体を遠ざけておこうというのだ。

発見当初、この行動は他の動物群からは全く知られていないもので、チゴガニ特有の行動とみられていた。しかし筆者はその後チゴガニと同属の他種でもバリケードを造る種がいることを見出した（Kitaura et al., 1998）。韓国西岸から中国中南部に分布する *Ilyoplax dentimerosa*、中国南部からベトナム中北部に分布する *Ilyoplax ningpoensis*、そして東南アジアに分布する

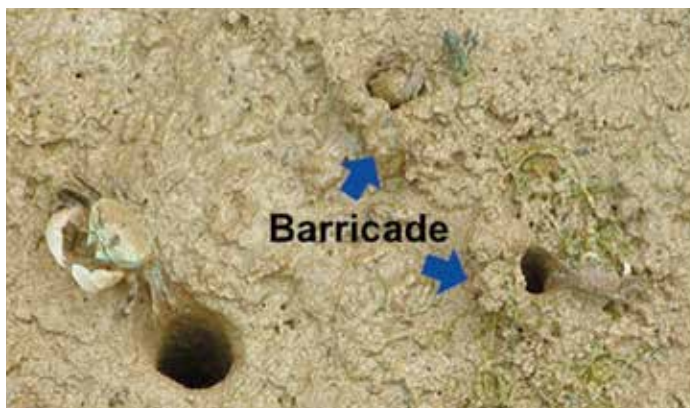


図1 チゴガニが造るバリケード(矢印)

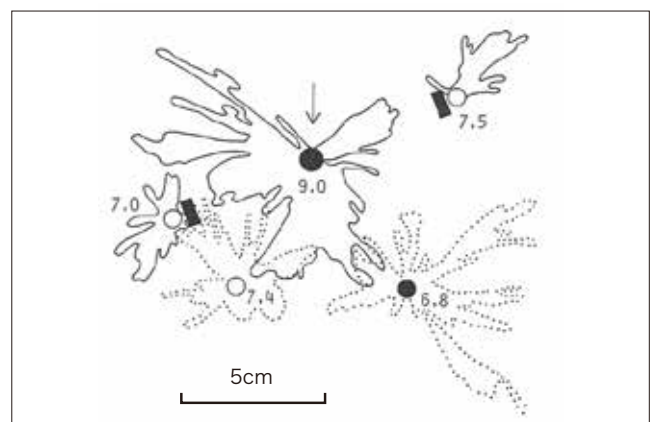


図2 チゴガニのバリケード構築個体(矢印)とその周辺個体の1時間の地上活動域

バリケード(四角印)を造られた個体の活動域はバリケードのない方向に片寄るのに対し、バリケードを取り除かれた個体の活動域にはそのような片寄りはない。丸印(黒:雄、白:雌)は個体の巣穴、数字は個体の甲幅(mm)を示す

*Ilyoplax serrata*の3種である。このうち前2種については、チゴガニと同じようにバリケードが相手個体に対して忌避効果があることがわかっている。しかし現在までのところ、この3種以外にはバリケード構築行動は知られていない。バリケード構築行動は干潟のカニ類の中でもチゴガニ属*Ilyoplax*のみに見られる行動なのである。

もうひとつ干潟のカニで見られるユニークななわばり行動を紹介する。それはヤマトオサガニ *Macrophthalmus japonicus* やヒメヤマトオサガニ *Macrophthalmus banzai* といったオサガニ科の種に見られる個体間のそうじ行動である(図3)。この行動は、自分と同サイズか自分より大きい近隣個体の甲や歩脚の上に付いている泥などを食べるというものである。そうじしてもらう方は、しばらくそうじをさせたままではいるが、ときどき拒否行動を示すこともあり、拒否があるとそこでそうじ行動は終了する。ヒメヤマトオサガニで、このそうじ行動終了後のそうじ個体と被そうじ個体の行動を細かく観察したところ、被そうじ個体が拒否をしなかった場合、51例中38例(74.5%)において被そうじ個体はそうじ個体から離れて自分の巣穴近くにもどり、一方そうじ個体の方はその場で地上活動を継続していたのである(Ueda & Wada, 1996)。被そうじ個体は、そうじしてもらうことで、そうじ個体に活動域を譲っていると言える。さらに興味深いことに、そうじの時間が長いほど、被そうじ個体がそうじ個体に場を譲る頻度が高くなるのである(Fujishima & Wada, 2013)。結局そうじ行動は、そうじする方の個体が、近隣個体に体のそうじを施し、受け手個体がお返しに場を譲ってくれることで自分のなわばりを維持できていると言える。

この個体間そうじ行動は、その後ヤマトオサガニやヒメヤマトオサガニ以外のオサガニ属の多くの種で見られることがわかっている(Kitaura et al., 2006)。しかしそれらの種でも、その行動がヒメヤマトオサガニで明らかにされたようななわばり維持効果をもつかどうかはまだわかっていない。雄個体が交尾前行動として雌個体の体をそうじするのは、オサガニ類以外のスナガニ類でも見られるが、繁殖行動とは関係なく行われる個体間そう



図3 ヒメヤマトオサガニの個体間そうじ行動

じ行動は、オサガニ科のカニ類でしか知られていない。

地域集団間の行動特性の相違

同一種であっても地域集団によって行動特性が異なることがある。チゴガニの行動特性で見られる例を2つ紹介しよう。上述したバリケード構築行動では、地域集団によって構築頻度が異なることが明らかになっている(Furukawa et al., 2008)。バリケード構築頻度をチゴガニ分布域の北から南までの5地域(宮城県・千葉県・和歌山県・熊本県・奄美大島)で比較したところ、奄美大島では本土の4地域に比べてその頻度がとりわけ低いことが明らかとなった(図4)。そこで巣穴近くにできる砂泥性の構造物に対する反応を本土(和歌山県)と奄美大島との間で比較してみた。チゴガニ各個体の横に人工の砂泥構造物を設置し、10分間の地上活動を観察し、その間構造物を壊したかどうか、壊さなかった場合はその構造物を乗り越えることがあったかをみてみたのである。中大型の雄でみると、構造物を壊した個体は、和歌山県では129個体中39個体(30.2%)であったのに対し、奄美大島では110個体中34個体(30.9%)と比較的似た頻度であった。一方構造物を壊さなかった個体のうち、観察時間中に構造物を乗り越えた個体は、奄美大島では76個体中34個体(44.7%)であったのに対し、和歌山県では90個体中5個体(5.6%)と明らかに頻度が低かった。これより干潟表上に盛り上がりできる構造物に対する忌避性は、バリケードをよく造る和歌山のチゴガニの方が、バリケードをほとんど

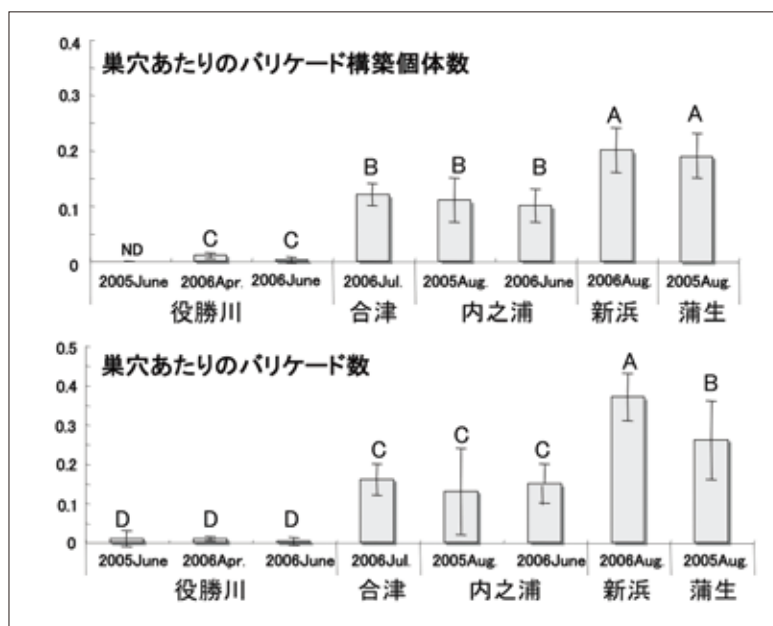


図4 日本各地のチゴガニのバリケード構築頻度

ヒストグラム上の棒線は標準偏差、アルファベットは多重比較による有意な相違の有無(同ジアルファベットは有意な違いなし)を示す。

役勝川:奄美大島、合津:熊本県、内之浦:和歌山県、新浜:千葉県、蒲生:宮城県

ど造らない奄美大島のチゴガニよりも強いと言える。つまり2つの地域集団間で構造物に対する忌避特性に違いがあり、その違いがバリエード構築頻度の地域間差異をつくり出していると考えられるのである。

チゴガニにおける行動特性の地域変異のもうひとつの例は、はさみ脚を中心とした全身のリズミカルな運動 waving display である。繁殖期になると、主として雄が、この waving display を行うのが干潟のスナガニ類で普遍的に見られる。この waving の機能は雌への求愛と他の雄への牽制の2つがあるとされている。チゴガニの waving display は、両方のはさみ脚を外から内に振り回すのが繰り返される。この振り回しの途中、はさみ部が最も上位にくるところで、はさみ脚が完全に伸び切る場合(伸脚型)と屈曲したままの場合(非伸脚型)が認められる(図5)。集団中でこの伸脚型を執った個体の割合を、宮城県・千葉県・和歌山県・熊本県・奄美大島・沖縄島の6地域で比較してみたところ、奄美大島のチゴガニだけが伸脚型を執る個体が際立って多いことがわかった(図6)(Yamada et al., 2009)。

奄美大島のチゴガニでみられた伸脚型多用の waving display は、奄美大島の集団に固有の行動特性なのか、それともその集団を取り囲む環境条件がつくり出すものなのだろうか。その点を明らかにするため、奄美大島のチゴガニを和歌山の干潟にもってきてそこで waving display がどのようにされるか、また反対に和歌山のチゴガニを奄美大島の干潟にもってきてそこで waving display がどのようにされるかをみてみた(Zayasu & Wada, 2010)。その結果、和歌山のチゴガニは元の生息地でも、移された奄美大島の干潟でも、伸脚型を執ることはほとんどなかったのに対し、奄美大島のチゴガニは

元の生息地でも、移された和歌山の干潟でも、伸脚型を頻繁に執ったのである。このことから、伸脚型を奄美大島のチゴガニがよく執り、和歌山のチゴガニはあまり執らないという行動特性は、それぞれの地域集団に固有のものであると言える。

地域集団間の繁殖特性の相違

西南日本の泥干潟に分布する稀少種シオマネキ *Tubuca arcuata* (図7) では、沖縄島の集団と本土の集団との間で繁殖特性上の相違点がみられる(Aoki et al., 2010)。沖縄のシオマネキは本土のシオマネキに比べて最大サイズが12%ほど小さく(甲幅32mm vs 36mm)、そのため繁殖開始サイズも小さい(甲幅12mm vs 20mm)。また求愛行動も徳島では4月~7月まで見られるのに対し、沖縄では6月~9月の夏季と1月~3月までの冬季の2期見られる。同じように waving 個体の頻度も、徳島では6月~7月に見られるのに対し、沖縄では、頻度は徳島に比べて低いものの、10月・11月を除いたすべての月で見られ、ピークが夏季と冬季の2期見られる。雌雄間でのつがい形成の様式も異なり、徳島と熊本では地表交尾(図7)と地下交尾の両方の様式が見られるのに対し、沖縄では地表交尾しか観察されないのである。

北海道から沖縄までの広い範囲に分布域をもつ汽水性のカニ、アリアケモドキ *Deiratonotus cristatus* (図8) では、日本の集団が遺伝的に大きく3つのグループに分かれることが分かっている(図9)(Kawamoto et al., 2012)。ひとつは日本の本土太平洋沿岸域に位置するグループ、もうひとつは北海道と北部九州・瀬戸内海のグループ、そして3つめが奄美大島のグループである。この第一のグループに属する和歌山県の集団、第二のグループに属す

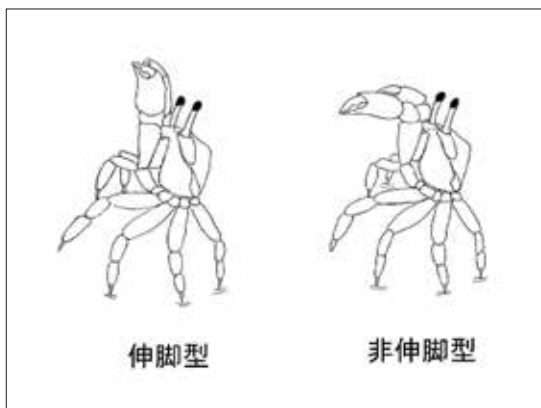


図5 チゴガニの waving display にみられる2つのタイプ
はさみ脚が最上位にくるときにはさみ脚が伸び切る場合(左)と屈曲したままの場合(右)がある

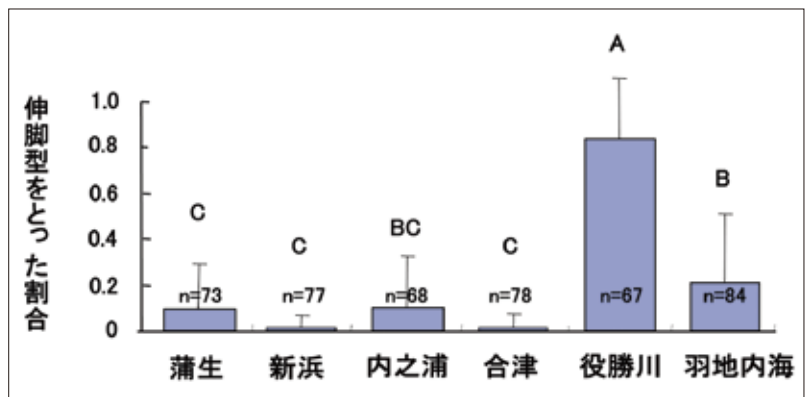


図6 日本各地のチゴガニの waving display における伸脚型をとる割合

ヒストグラムの棒線は標準偏差、アルファベットは多重比較による有意相違の有無を示す。
n: 調査個体数 蒲生:宮城県、新浜:千葉県、内之浦:和歌山県、合津:熊本県、役勝川:奄美大島、羽地内海:沖縄島

る徳島県の集団、そして第三のグループになる奄美大島の集団の3者間で1年間の個体群組成を調べたところ、抱卵雌が見つかる時期が、徳島と奄美大島では主に冬季であるのに対し、和歌山ではむしろ春から夏にかけてであった。つまり和歌山では温暖期が繁殖期なのに、徳島と奄美大島では寒冷期が繁殖期になるという全く逆の繁殖期間をもっていた。特に和歌山と徳島は比較的近接した位置にありながら、そこに分布しているアリアケモドキは遺伝的にも繁殖特性においても大きく異なっていたというのは興味深い。



図7 地表交尾中のシオマネキ



図8 アリアケモドキ

結び

チゴガニのバリケード構築行動やヒメヤマトオサガニの個体間そうじ行動は、無脊椎動物では考えにくい高度な社会行動である。そのようなユニークな行動を具え持つ種が存在していることに意味がある。その種がいなくなれば、ユニークな行動特性も失われるからである。

同一種であっても地域集団によってその生態的特性が異なることも示された。そもそも種は多くの地域集団(個体群)から成っているのであれば、その生物的属性が地域間で異なるというのは至極当然のことである。種の保全を考える際、地域集団をベースにすることの重要性を教えてくれるひとつの視点である。

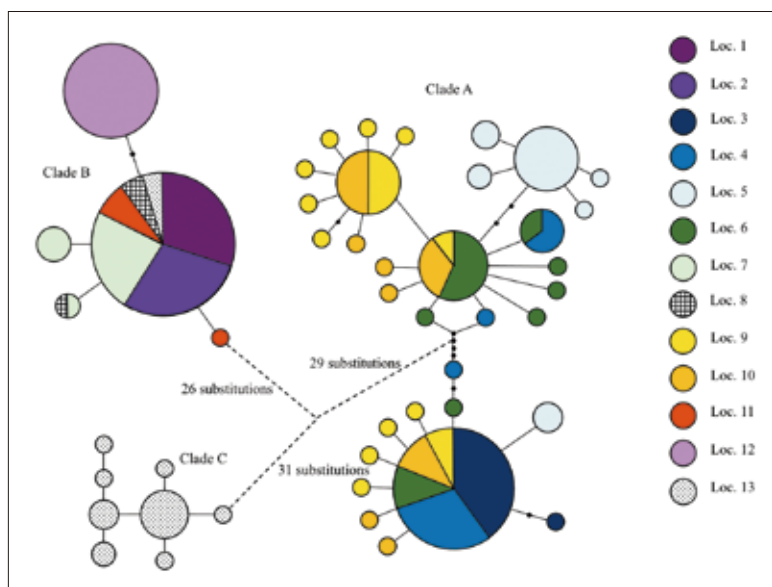


図9 アリアケモドキのミトコンドリアDNA COI領域のハプロタイプネットワーク

円の大きさはそのハプロタイプをもった個体の多さを、円内の色は個々の地域集団を示す。Loc.1/2:北海道、Loc.3:岩手県、Loc.4:宮城県、Loc.5:神奈川県、Loc.6:和歌山県、Loc.7:徳島県、Loc.8:岡山県、Loc.9/10:高知県、Loc.11:佐賀県、Loc.12:熊本県、Loc.13:奄美大島。Loc.3, 4, 5, 6, 9, 10がClade Aを、Loc.1, 2, 7, 8, 11, 12がClade Bを、Loc.13がClade Cをそれぞれ構成する

引用文献

- Aoki, M., Watanabe, Y., Imai, H., Kamada, M. & Wada, K. 2010. Interpopulation variations in life history traits in the fiddler crab *Uca arcuata*. *Journal of Crustacean Biology*, 30: 607-614.
- Aoki, M., Nakagawa, Y., Kawamoto, M. & Wada, K. 2012. Population divergence of the sentinel crab *Macrophthalmus banzai* is consistent with regional breeding season differences. *Zoological Science*, 29: 821-826.
- Fujishima, Y. & Wada, K. 2013. Allocleaning behavior by the sentinel crab *Macrophthalmus banzai*: a case of mutual cooperation. *Journal of Ethology*, 31: 219-221.
- Furukawa, F., Yamada, A., Ohata, M. & Wada, K. 2008. Geographic variation of barricade-building behaviour in the intertidal brachyuran crab *Ilyoplax pusilla*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88: 967-973.
- Kawamoto, M., Wada, K., Kawane, M. & Kamada, M. 2012. Population subdivision of the brackish-water crab *Deiratonotus cristatus* on the Japanese coast. *Zoological Science*, 29: 21-29.
- Kitaura, J., Wada, K. & Nishida, M. 1998. Molecular phylogeny and evolution of unique mud-using territorial behavior in ocypodid crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Molecular Biology and Evolution*, 15: 626-637.
- Kitaura, J., Nishida, M. & Wada, K. 2006. The evolution of social behaviour in sentinel crabs (*Macrophthalmus*): implications from molecular phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 45-59.
- Ohata, M. & Wada, K. 2008. Is barricade building behavior linked to pair formation in the dotillid crab *Ilyoplax pusilla*? *Crustacean Research*, 37: 63-66.
- Wada, K. 1984. Barricade building in *Ilyoplax pusillus* (De Haan) (Crustacea: Brachyura). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 83: 73-88.
- Ueda, K. & Wada, K. 1996. Allocleaning in an intertidal ocypodid crab, *Macrophthalmus banzai*. *Journal of Ethology*, 14: 45-52.
- Zayasu, Y. & Wada, K. 2010. A translocation experiment explains regional differences in the waving display of the intertidal brachyuran crab *Ilyoplax pusilla*. *Journal of Ethology*, 28: 189-194.



和田 恵次

わだ けいじ

奈良女子大学名誉教授 理学博士

1950年和歌山市生まれ。京都大学理学部助手、奈良女子大学助教授・教授を経て2016年退職。現在いであ株式会社大阪支社技術顧問。東北大学時代から干潟のベントスの生態研究に打ち込む。日本で最初の干潟のレッドデータブックを主宰(1996年)。主著「干潟の自然史 砂と泥に生きる動物たち」(京都大学学術出版会 2000年)、「海洋ベントスの生態学」(東海大学出版会 2003年)、「日本のカニ学 川から海岸までの生態研究史」(東海大学出版部 2017年)、「汽水域に生きる巻貝たち その生態研究史と保全」(東海大学出版部 2018年)など。