

## 体サイズ・密度・季節変化からみたチゴガニ雄の waving 頻度

Waving frequency of male *Ilyoplax pusilla* (Dotillidae) in relation to body size, density and season王子 修<sup>1</sup>・石田正樹<sup>1</sup>・村松大輔<sup>2,3</sup>・和田恵次<sup>4</sup>

Osamu Ohji, Masaki Ishida, Daisuke Muramatsu, and Keiji Wada

**ABSTRACT:** The cheliped waving frequency (number of waves per min) of individual male *Ilyoplax pusilla* (Brachyura, Dotillidae) during the reproductive season was investigated in terms of body size, temperature and season at two sites where the density at one site was ca. 3 times higher than that at the other site. The waving frequency in the high-density site was ca. 1.5 times higher than in the low-density site. The males waved more intensely in the middle reproductive season, but the seasonal change in the waving frequency was not strongly related with the air temperature. There was also no clear association between the body size and the waving frequency, which is contrast with the positive association so far known for several ocypodoid species including *I. pusilla*. Among body size, site (high or low density), temperature and research period, site (i.e. the population density) was the most important factor to predict the waving frequency.

## はじめに

潮間帯に生息するスナガニ上科の種の多くは、鉗脚をリズムカルに振り回す waving display (以下 waving) を、主に繁殖期に示す。この waving には、特定個体に向けて行われる directed waving と、特定相手に向けられない undirected waving があるが、いずれの waving も、雌への求愛と他個体への牽制の意味があるとされている (Crane, 1975)。undirected waving の激しさ (単位時間当たりの頻度) と個体の体サイズとの関係については、正の相関性があることが知られている (Hyatt, 1977; Kawano & Henmi, 2016)。さらに directed waving においては最近、その頻度が高い雄ほど雌に好まれることも明らかになっている (Backwell *et al.*, 1999; Callander *et al.*, 2012; Sanches *et al.*, 2017; Vega-Trejo & Backwell, 2017)。

スナガニ上科コメツキガニ科のチゴガニ *Ilyoplax pusilla* (De Haan, 1835) は、最大甲幅が約 12 mm の小型のカニであり、砂泥性の干潟の中高部に群棲する。本種は、春から夏にかけての繁殖期に主として雄が、頻繁に回転型の waving (Kitaura & Wada, 2006) を行うことが知られている (吉村・和田, 1992)。この waving が頻繁に行われている雄集団には雌が接近しやすいことも知られている (Ohata & Wada, 2009)。また雄が接近中の雌に向けて行う directed waving は、undirected waving に比べて明らかにその頻度が高い (Wada, 1981; 吉村・和田, 1992)。これらのことから、waving の激しさは、雄が雌を誘引する上で重要な役割をもつものとみられる。しかしこの waving の激しさが個体の体サイズや季節によってどのように異なるかは、チゴガニではこれま

<sup>1</sup> 奈良教育大学生物学教室  
〒630-8528 奈良市高畑町  
Nara University of Education, Takabatake, Nara 630-8528, Japan

<sup>2</sup> 奈良教育大学自然環境教育センター  
〒631-8528 奈良市高畑町  
Center of Natural Environment Education, Nara University of Education, Takabatake, Nara 630-8528, Japan

<sup>3</sup> 京都大学野生動物研究センター  
〒606-8203 京都市左京区田中関田町2-24  
Wildlife Research Center of Kyoto University, Tanaka-Sekidencho, Sakyo, Kyoto 606-8203, Japan

<sup>4</sup> いであ(株)大阪支社  
〒559-8519 大阪府住之江区南港北1-24-22  
IDEA Consultants, Inc., 1-24-22 Nanko-kita, Suminoe, Osaka 559-8519, Japan  
E-mail: ilyoplaxkeiji@gmail.com

で詳しく解析された例がない。一方でチゴガニの雄は、実験条件下で周囲の雄個体を多くするとwaving頻度が高くなることが明らかになっている(Ohata & Wada, 2008)。このことから、野外でも密度の高いところでは、低いところよりも個体ごとのwaving頻度が高くなっていることが予測されるが、そのことを示した研究はない。

本研究では、チゴガニの高密度生息地と低密度生息地において、雄個体のwaving頻度を繁殖期間中に調べ、waving頻度に対して、個体の体サイズ、周辺個体の密度、季節変化が与える影響をみることを目的とした。

## 材料および方法

和歌山県田辺市内之浦(33°41'N, 135°24'E)にある干潟でチゴガニの生息地から生息密度の高いところ(平均潮位に対する高さ: +12 cm)と低いところ(+17~19 cm)を調査地点にした。2地点間の距離は約210 mである。調査は、2019年5~9月の期間に大潮の2日間を8期(I: 5/19・20, II: 6/17・18, III: 7/2・3, IV: 7/16・17, V: 8/1・2, VI: 8/16・17, VII: 8/29・30, VIII: 9/27・28)設けて実施した。ただし7/2と8/16は雨天のためチゴガニの地上活動が見られず、調査は中止した。

各調査日の昼間の最干潮1時間前から2時間後までの時間内で、雄個体のwaving頻度の観測と、地上活動個体の密度測定を行った。地上活動個体の密度は、各調査地点で、25×25 cm<sup>2</sup>の区画をランダムに10個設定し、区画内の地上活動個体数を雄と雄以外(雌または性不明個体)に分けてカウントした。雄個体ごとのwaving頻度は、地上活動個体数をカウントした区画を囲む約4 m<sup>2</sup>の区域内で、任意の雄1個体を選んで2分間waving回数を計測した。計数後はその個体を捕獲し、最大甲幅をノギスで測定した。2分間の観察中、摂餌、帰巢、他個体との干渉などでwavingの見られない時間がある場合は、その経過時間を記録した。

各調査日では、調査開始時、調査開始後90分、調査終了時の3回、地上1.3~1.5 mの気温を測定した。

各個体のwaving頻度に影響を与える要因を調べ

るため、waving雄の割合が45%以上であったI~VII期のデータを用いて、調査地点(高密度域/低密度域)・調査期・調査時の平均気温・個体の甲幅を説明変数とした一般化線形モデルを作成しモデル選択を行った。wavingの計測が中止され、観察時間が2分に満たない場合があったため、観察されたwaving回数を応答変数、観察時間をオフセット項に設定し、目的変数がポアソン分布に従うと仮定して解析を行った。なおwaving回数が0の個体のデータもモデルに組み入れた。帰無モデルを含むすべての説明変数の組み合わせでAIC(赤池情報基準量)を算出して小さい順に並べ、AICが最小のモデルをベストモデルとした。

加えて高密度域と低密度域それぞれでI~VII期の期ごとに、個体の甲幅と1分間あたりに換算したwaving頻度との相関性をSpearmanの順位相関係数により検定した。

## 結果

### 気温と活動個体数・waving個体の割合・waving頻度の季節変化

調査時の気温は、調査期のI~III期が26°C前後で、その後IV~VII期が30°Cを越す高温期となり、VIII期にふたたび26°C前後となった(Fig. 1)。

地上活動個体の平均密度(25×25 cm<sup>2</sup>)は、低密度域では全期間を通じて3~4個体とほぼ同じであったが、高密度域ではI~VII期に11~14個体で、

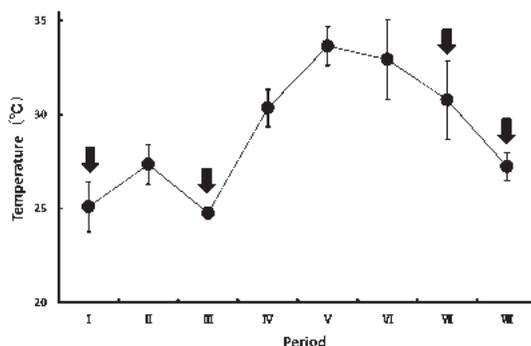


Fig. 1. Air temperature (mean with standard error) in each research period of I to VIII. The arrow indicates that the weather was rainy. The weather on other periods was fine.

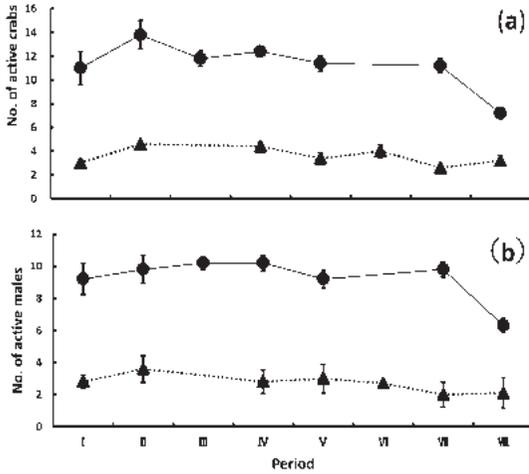


Fig. 2. Number of active crabs (a) and number of active males (b) in the quadrat (25×25 cm<sup>2</sup>) (mean and standard error) at the high-density site (circle, solid line) and the low-density site (triangle, dotted line) in each research period of I to VIII.

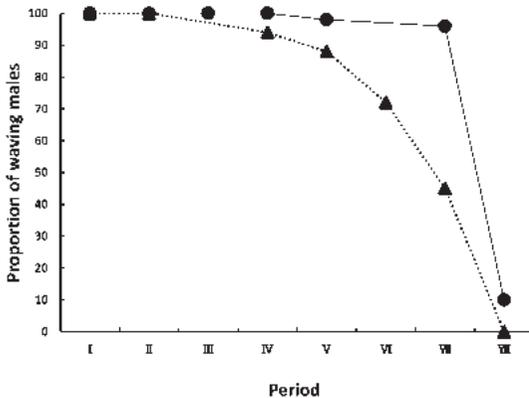


Fig. 3. Proportion of waving males in the active males at the high-density site (circle, solid line) and the low-density site (triangle, dotted line) in each research period of I to VIII.

VIII期のみ7個体前後と低くなった (Fig. 2a). 両地域間の平均密度の相違は有意であった (Sign test,  $n=6, p=0.02$ ). 地上活動中の雄個体の平均密度 (25×25 cm<sup>2</sup>) も、低密度域では全期間を通じて2~4個体とほぼ同じであったが、高密度域ではI~VII期に9~10個体で、VIII期のみ6個体前後と低くなった (Fig. 2b). いずれの調査期とも高密度

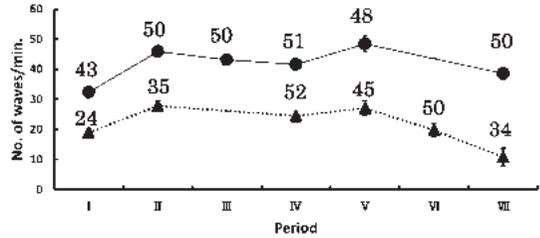


Fig. 4. The average waving frequency (number of waves per min) at the high-density site (circle, solid line) and low-density site (triangle, dotted line) in each research period of I to VII. A numeral and the bar on each plot indicate the number of males examined and the standard error, respectively.

域の方が低密度域よりも高い密度を示したが、とりわけI~VII期は両地域間の違いが顕著で、高密度域が低密度域の約3倍の密度を示した。

雄個体中の waving 個体の割合は、高密度域ではI~VII期までがほぼ100%で、VIII期に10%と急落した (Fig. 3). 一方低密度域では、I~II期は100%であったが、IV期から減り始め、VII期には50%未満まで低下し、VIII期には0%となった (Fig. 3).

waving 個体の割合が45%以上のI~VII期における雄の1分当たりの waving 頻度は、各期の平均値が高密度域で30~50回/分、低密度域で11~28回/分となり、各調査期とも高密度域が低密度域の約1.5倍の高さを示した (Fig. 4).

#### waving 頻度に対する体サイズ・時期・気温・調査地の影響

AICに基づくモデル選択の結果 (Table 1) によると、雄の waving 頻度の予測に最も強く影響していたのは調査地点で、上位1~8のモデルに含まれていた。次に強く影響していたのは調査期で、1~4位のモデルに含まれていた。これら2つの説明変数が入るとAICが小さく、いずれかが欠けると大きくAICが増えた。気温の影響は小さかったものの (ランク1対3, 2対4, 5対7, 9対10, 11対12, 13対14, 15対16), 調査期と調査地を両方含むモデル以外では常にAICを減少させた (ランク5対7, 9対10, 11対12, 13対14, 15対16). 体サイズの影響も小さく (ランク1対2, 3対4, 5対6, 7対8, 9対11, 10対12, 13対

**Table 1.** Values of Akaike's information criterion (AIC), ranked in increasing order calculated from generalized linear models for predicting the waving frequency of adult males (wave/min) with respect to the Site (high- or low-density site), Period (I–VII), and CW (carapace width). Null indicates null model which only contains the intercept.  $\Delta$ AIC indicates the difference of AIC value from the best model.

Rank	Model	AIC	$\Delta$ AIC
1	Site, Period	7196.6	0.0
2	Site, Period, CW	7198.3	1.7
3	Site, Period, Temp	7198.4	1.8
4	Site, Period, Temp, CW	7200.1	3.5
5	Site, Temp	7749.4	552.8
6	Site, Temp, CW	7751.3	554.7
7	Site	7756.9	560.3
8	Site, CW	7758.6	562.0
9	Period, Temp, CW	8231.1	1034.5
10	Period, CW	8360.1	1163.5
11	Period, Temp	8452.4	1255.8
12	Period	8651.3	1454.7
13	Temp, CW	9302.1	2105.5
14	CW	9359.5	2162.9
15	Temp	9605.1	2408.5
16	Null	9672.3	2475.7

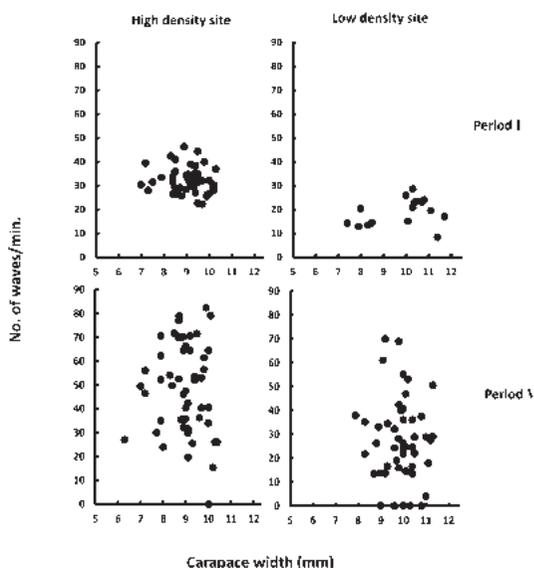
**Table 2.** Coefficient table showing the results of the best model calculated from generalized linear models for predicting the waving frequency of adult males (wave/min). The coefficient for Site (low-density) indicates the intercept difference from high-density site, and the coefficient for Period II–VII respectively indicate the intercept difference from Period I.

	Estimate	SE
Intercept	-0.583	0.019
Period II	0.369	0.024
Period III	0.286	0.029
Period IV	0.257	0.024
Period V	0.413	0.024
Period VI	0.100	0.035
Period VII	0.032	0.026
Site (low)	-0.598	0.016

15, 14対16), 単体ではAICを減少させたものの(ランク14対16), 調査地点との組み合わせでは常にAICを増加させた(ランク1対2, 3対4, 5対6, 7

**Table 3.** Spearman's correlation coefficient between the waving frequency and the carapace width of males in the high-density site and the low-density site in each period of I to VII. Blank indicates no data.

Period	High-density site			Low-density site		
	n	$r_s$	$p$	n	$r_s$	$p$
I	45	-0.16	0.30	16	-0.05	0.75
II	50	-0.07	0.53	30	-0.05	0.61
III	30	0.06	0.73			
IV	51	-0.05	0.57	50	-0.04	0.70
V	50	-0.11	0.43	50	-0.05	0.75
VI				50	-0.06	0.28
VII	50	-0.09	0.37	20	-0.05	0.38



**Fig. 5.** The waving frequency (number of waves per min) relative to carapace width in waving males at the high-density site and the low-density site in the research periods of I and V. Spearman's correlation coefficient:  $r_s = -0.16$ ,  $p = 0.30$  for high-density site in Period I,  $r_s = -0.05$ ,  $p = 0.75$  for low-density site in Period I,  $r_s = -0.11$ ,  $p = 0.43$  for high-density site in Period V,  $r_s = -0.05$ ,  $p = 0.75$  for low-density site in Period V.

対8). ベストモデルには調査地点と調査期の2つが説明変数として含まれていた。ベストモデルの係数表 (Table 2) によると, 低密度域での waving 頻度

が低いほか、調査期II～Vでwaving頻度が高く、その他では低い傾向があった (Fig. 4).

調査期・調査地点ごとの体サイズとwaving頻度との関係においても、両者間に有意な相関はみられなかった (Table 3, Fig. 5).

## 考 察

本調査地のチゴガニでは、wavingを行う雄個体の割合は、調査期間の5～9月まででは、5～8月に高い割合を示したが、9月になって急激に少なくなった。同じ調査地でチゴガニのwaving個体の頻度を4月から10月まで調べた吉村・和田 (1992) は、waving個体の割合は4～7月まで高く、8月には急激に少なくなるとしている。つまりwavingの盛んな時期が、2019年には27年前に比べて約1ヶ月後期に伸びたことになる。このことは本種の繁殖期に年変異が存在することを示している。

雄個体が示すwavingの頻度 (1分当たりのwaving回数) は、waving個体の割合が高い5～8月でも時期的な変異がみられた。すなわち6～7月は比較的頻度が高く、5月と8月はこれよりも低い傾向がみられた。これに対し調査時の気温は5月から7月初旬まで比較的低温で、7月中旬から8月までは比較的高く、waving頻度の調査期による違いは気温の変化とは必ずしも対応していない。実際、一般化線形モデルによる解析結果からも、waving頻度に対する気温の影響は細微であることが示された。シオマネキ類の1種 *Leptuca pugilator* では、個体の敏捷性が、外気温が35℃付近までは温度の上昇に伴って高まることが知られている (Allen *et al.*, 2012)。しかしチゴガニ雄の示すwavingの激しさの時期的な変化は、外気温の時期的な変化にはほとんど影響を受けていなかった。おそらく25～35℃の範囲であれば、wavingの激しさは外気温に影響されることなく同様に行われているものとみられる。

吉村・和田 (1992) は、特定雌個体に向けて行うdirected wavingについてその頻度の季節変化を調べているが、それによると5～6月初旬まで比較的低く、6月下旬～7月下旬まで高く、今回見られたundirected wavingの頻度の季節変化とよく似ている。つまり雄の雌に対する求愛行動、つまりdirected

wavingが激しい時期に、undirected wavingも活発になっていると言える。

wavingの頻度は、高密度域と低密度域とで明らかな違いがみられ、高密度域の方が低密度域よりも激しくwavingが行われていた。実際、一般化線形モデルによるwaving頻度の予測には、高密度域か低密度域かの違いが最も強く影響することが示された。チゴガニでは、周辺の雄個体の数が多いほどwavingの頻度が増加することが知られている (Ohata & Wada, 2008)。高密度域では、周辺雄個体が多くなって個々の雄個体のwaving頻度が高まっていたものと考えられる。さらにチゴガニでは、wavingが近隣個体間で同調する特性がある (Aizawa, 1998) が、この特性が高密度域でのwaving頻度の高さに関与しているとみられることもできる。すなわち、高密度域の方がwaving頻度の高い個体が存在する確率が高くなり、密度の直接的な効果がなかったとしても、激しくwavingする個体に周りが同調する結果、集団全体のwaving頻度は高くなっているとみることが可能である。

waving頻度と個体の体サイズとの関係については、シオマネキ類の *L. pugilator* で、体サイズとwaving頻度とが正の相関性を示すことが明らかにされている (Hyatt, 1977)。ハクセンシオマネキ *Austruca lactea* でも、undirected wavingのcircular wavingは、体サイズと正の相関性がある (Muramatsu, 2011)。またオキナワハクセンシオマネキ *Austruca perplexa* のdirected wavingを、大型個体と小型個体と比較したところ大型個体の方が頻度が高いとされている (Tina & Muramatsu, 2019)。さらにチゴガニでも、Kawano & Henmi (2016) は、雄の体サイズが大きいほどwaving頻度が高いことを示している。ところが今回の結果からは、チゴガニの雄のwaving頻度は体サイズと明瞭な関係がみられず、両者間には有意な相関が見出せなかった。同じチゴガニでありながら、このような違いが見られた原因として、waving頻度の調査時間 (単位時間) の違いがあるものと思われる。今回の調査で示されたwaving頻度の調査時間は2分なのに対し、Kawano & Henmi (2016) で示されたwaving頻度の単位時間は10分と長い。今回示された2分間内のデータには、waving以外の行動は含まれていないのに対し、Kawano &

Henmi (2016) の10分間の観察時間には waving 以外の行動 (例えば摂餌行動) を取る場合が含まれている可能性がある。今回観察された waving 頻度と体サイズとの関係は、地上活動を waving に専念させている場合には、大型個体も小型個体も同じ激しさで waving をしていることを示すものである。大型個体も小型個体も同じ頻度で waving するのは、チゴガニのもっている waving の同調機能 (Aizawa, 1998) が関わっているとみることができる。すなわち waving を周囲の個体と合わせようとする結果、小型個体も大型個体も waving 頻度が似てくるのである。

## 謝 辞

本研究を進めるに当たり、助言や調査協力をいただいた奈良教育大学の辻野 亮博士と同大学細胞生物学研究室の皆様、並びに野外調査で様々な援助をいただいた京都大学瀬戸臨海実験所の皆様に厚くお礼申し上げます。また2名の匿名査読者の方と編集委員の石原様からは原稿に対して貴重なご意見を賜った。記して謝意を表する。

## 文 献

- Aizawa, N., 1998. Synchronous waving in an ocypodid crab, *Ilyoplax pusilla*: analyses of response patterns to video and real crabs. *Marine Biology*, 131: 523–532.
- Allen, B. J., Rodgers, B., Tuan, Y., & Levinton, J. S., 2012. Size-dependent temperature and desiccation constraints on performance capacity: Implications for sexual selection in a fiddler crab. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 438: 93–99.
- Backwell, P. R. Y., Jennions, M. D., Christy, J. H., & Passmore, N. I., 1999. Female choice in the synchronously waving fiddler crab *Uca annulipes*. *Ethology*, 105: 415–421.
- Callander, S., Jennions, M. D., & Backwell, P. R. Y., 2012. The effect of claw size and wave rate on female choice in a fiddler crab. *Journal of Ethology*, 30: 151–155.
- Crane, J., 1975. Fiddler crabs of the world (Ocypodidae: genus *Uca*). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 736pp.
- Hyatt, G. W., 1977. Field studies of size-dependent changes in waving display and other behavior in the fiddler crab, *Uca pugilator* (Brachyura, Ocypodidae). *Marine Behavior and Physiology*, 4: 283–292.
- Kawano, Y., & Henmi, Y., 2016. Female preference for large waving claws in the dotillid crab *Ilyoplax pusilla*. *Journal of Ethology*, 34: 255–261.
- Kitaura, J., & Wada, K., 2006. Evolution of waving display in brachyuran crabs of the genus *Ilyoplax*. *Journal of Crustacean Biology*, 26: 455–462.
- Muramatsu, D., 2011. The function of the four types of waving display in *Uca lactea*: Effects of audience, sand structure and body size. *Ethology*, 117: 408–415.
- Ohata, M., & Wada, K., 2008. The effect of neighbors' sex on waving frequency by male *Ilyoplax pusilla* (Brachyura: Dotillidae). *Journal of Crustacean Biology*, 28: 216–219.
- Ohata, M., & Wada, K., 2009. Are females of *Ilyoplax pusilla* (Brachyura: Dotillidae) attracted to groups having more waving males? *Journal of Ethology*, 27: 191–194.
- Sanches, F. H. C., Costa, T. M., Barreto, R. E., & Backwell, P. R. Y., 2017. Faster male displays and less complex choice are more attractive to female fiddler crabs as they reduce search cost. *Animal Behaviour*, 124: 119–123.
- Tina, F. W., & Muramatsu, D., 2019. Size-dependent mating preference of the male fiddler crab *Austruca perplexa*. *Ethology*, 126: 68–75.
- Vega-Trejo, R., & Backwell, P. R. Y., 2017. Testing female preference under more natural conditions: a case study on a fiddler crab. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71: 81.
- Wada, K., 1981. Growth, breeding, and recruitment in *Scopimera globosa* and *Ilyoplax pusillus* (Crustacea: Ocypodidae) in the estuary of Waka River, middle Japan. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 26: 243–259.
- 吉村 郊子・和田恵次, 1992, チゴガニにおける繁殖活動の季節性. *Research on Crustacea*, 21: 125–138.