

ハクセンシオマネキの生態, II.

配偶行動

山口 隆 男*

Ecology of a fiddler crab (*Uca lactea*), II

Courtship and mating behaviors

Takao YAMAGUCHI*

Two types of courtship behavior, being entirely different each other, were observed on *Uca lactea*.

1. Surface copulation : The surface copulation was usually observed when the tide was rising or it was near the evening, and when the crabs were in low activities. The copulation took place at the entrance of female's nest. The male suddenly left his nest and walked toward a female, while the female was being fed nearby her nest. When the male reached to the female, he extended the ambulatory legs and vibrated them. The touching of quivering legs may be an important stimulus to the female. The female soon entered into her nest. The male continued the movement of his ambulatory legs and inserted his legs into the female's nest. Then the female appeared and the male stimulated the female by using the ambulatory legs and also the minor cheliped. It seems that the large cheliped plays no specific role in the courtship. Males without large cheliped could copulate as well as the normal males. The time required for copulation ranged from 1 minutes 15 seconds to 7 minutes 45 seconds, the average was 3 minutes 24 seconds. The courting male could keep the memory on the position of the female's nest. It seems that the difference of body color between the male and the female have no specific relation with the surface copulation.

2. Underground copulation : The copulation took place in the nest of male. The wandering female was courted and enticed to the male's nest, by the active waving of male. The courting was observed when the crabs are the most active. When a wandering female came in the vicinity, the male waved very actively with a beckoning manner to the female. And when the female approached to the male, he suddenly entered into his nest, and the female followed him. It seems that the female remained in male's nest at least for 24 hours. There was found no specific relation between the shelter formation and the underground copulation.

U. lactea is a diurnal animal, and there has been observed no nocturnal courting behavior. No sound production was observed in the courtship. The surface copulation, that has been observed more frequently than the underground copulation, is probably the main type in this species.

* 熊本大学合津臨海実験所 (Aitsu Marine Biological Station, Kumamoto University)

はじめに

シオマネキ属 (*Uca*属)は現在非常に繁栄していて、種類も至って多い。CRANE (1966)によれば62種いるということである。種が多いだけでなく、個体数も多く、熱帯、亜熱帯の海浜ではありふれた動物となっている。シオマネキ*の特徴は何んといっても雄の異常に発達した巨大なハサミ脚にある。雌のハサミ脚は小さく、2本共同じ大きさである。しかし、雄のハサミ脚は2本のうちの1本が異常に大きくなっている。その容積や重量が巨大ハサミ脚をのぞいた残りの体全部に匹敵する場合もあるくらいである。巨大ハサミ脚は大きいだけでなく、鮮やかな色彩をしていたり、顆粒状の突起が表面をおおっていたりする。シオマネキが繁栄していることと、巨大ハサミ脚が発達していることとは無関係とは思われない。見たところ、あまりに大きすぎて生活上不便ではないかという感じがするくらいであるが、実際には生活において何等かの働きがあるはずである。

巨大ハサミ脚において目立つのはその運動である。一定の様式で上下や左右に活潑にふり動かされていることがある。この運動は waving とか beckoning とか呼ばれており、古くから良く知られている。日本語のシオマネキ (潮招ねき) という名も、英語の fiddler crab (バイオリンひきカニ) という名もこの運動に由来している。巨大ハサミ脚を有するのは雄のみであること、特有の様式で動かされ、色彩も鮮やかなことが多いことなどからして、まず考えられるのはそれが求愛行動に関係しているのではないかとことである。その点については早くから観察がなされてきている。しかし、今日においてもまだ不明な点が残されている。

筆者はハクセンシオマネキ (*Uca lact ea*) を対象にして数年間配偶行動^{**}についても観察を続けている。その観察結果の概要は既に発表した (YAMAGUCHI, 1971) が、ここではその後明らかにになった事実を追加して、今後に残されている問題点とともに述べることにしたい。

I 配偶行動についての研究小史

シオマネキの配偶行動についての研究の歴史は長く、いろいろな見解がこれ迄に述べられているので研究の小史を箇条書きにして述べることにする。

DARWIN (1871): シオマネキの雌雄間の形態上の差に注目し、求愛行動に関係しているのではないかとふれているが、あまりはっきりしたことは述べていない。

ALCOCK (1892, 1900, 1902): 巨大ハサミ脚は闘争や雌を誘引するのに用いられるとした (PEARSE (1912) からの引用)。

PEARSE (1912): フィリピンにおける観察に基づき、配偶行動と巨大ハサミ脚は無関係と結論した。waving は周囲に雌がいてもいなくても行なわれるし、雄が雌のまわりでダンスをすることがあったが、その際も雄は巨大ハサミ脚でなく、甲の背面ばかり雌に見せていたといったことがその理由である。

PEARSE (1914 a, b): 北アメリカのシオマネキ類を観察し、前の見解を改めて *U. pugilat or* では雌を誘引するのに waving が用いられていると報告した。雄は自分の巢孔の傍らにいて、雌が近くにくくと、極めて活潑に巨大ハサミ脚を動かし、雌を巢孔へ誘引しようとした。巨大ハサミ脚で雌をとらえることはなかったが、雌を巢孔へおし入れようとするがあった。雌が雄の巢孔へはいるのを数回観察したと述べ、交尾は巢孔の中で行なわれるらしいとしている。室内に持帰った *U. pugilat or* で交尾を観察したが、その際巨大ハサミ脚は用いられなかったと報告している。

* 本文においてはシオマネキ属のカニという一般的な意味で「シオマネキ」と記している。 *Uca arcuata* (標準名シオマネキ) を指すのではない。

** 本文に用いる配偶行動とは交尾に先立って行なわれる諸行動 (求愛行動等の交尾前行動) と交尾行動とを含めた一連の行動の全体を意味している。

VERWEY (1930) : ジャワの干潟でカニの研究を行なったが特に *U. signatus* について詳細な観察をしている。巨大ハサミ脚は配偶行動と無関係であるとはっきり結論している。食物の確保のために巣孔の周辺が防衛されねばならず、waving はテリトリーを示すためのもので、いわば鳥のさえずりのようなものだとした。

CRANE (1941) : パナマに棲息する多種類のシオマネキを調査した。彼女はシオマネキの交尾は雄の巣孔の中で行なわれるに違いないという先入観を持って観察をしている。7種において waving に誘引された雌が雄の巣孔にはいるのを観察した。又、3種について合計5例の交尾を観察したが、いずれも雌の巣孔の入口のところで行なわれた。彼女はこれは雌が早目に興奮してしまったための例外的なものだと説明している。

GRAY (1942) : 北アメリカの *U. minax* を研究した。巨大ハサミ脚や waving が雌を誘引するものとは認められず、それらの主な役割は巣孔や食物の防衛であると結論した。

BURKENROAD (1947) : シオマネキは昼間にしか活動しないと思われていたが、*U. pugilator* は夜間にも盛んに摂食活動を行なうことを見出した。それだけでなく、夜間に干潟の表面で交尾をしているのを11例観察した。交尾個体は互いにしっかりと抱き合っていて、拾い上げても離れないほどであった。waving は夜間には全く観察されなかった。昼間には観察を重ねても交尾は見出せず、わずかに雄に招かれて雌が巣孔にはいるのが1例だけ見つかった。こうしたことから交尾は主に夜間に巣孔外で行なわれるのであろうと述べている。

彼はさらに *U. pugilator* の雄が発音をすることを発見した。発音は主に夜間に行なわれ、巣孔の入口の傍らに雄がいて、巨大ハサミ脚をけいれんするかのように振動させ、タイコを鳴らすような音を発した。巣孔を離れて放浪個体となっている雄は発音をしなかった。昼間でも発音が行なわれることがあったが夜間と異って巣孔の外では発音は観察されなかった。発音するのは雌を活潑な beckoning によって自分の巣孔の近くまで誘引してきた雄で、巣孔の中には入りこみ、入口附近から音を発した。

PETERS (1955) : エルサルバドルで多くの種について研究を行なった。waving はテリトリー防衛に役立っていることは確実であるとしている。しかし、それが生殖に関係しているかどうかについては否定的な意見を述べている。

ALTEVOGT (1955, 1957) : インドのシオマネキについて生態の研究を行ない、配偶行動についても100例以上を観察して種によって差があることをはじめて明らかにした。*U. marionis* では雄が雌を追いかけてつかまえ、巣孔の外で交尾をした。雌をとらえると雄は歩脚を用いて雌を誘導して交尾の姿勢をとらせた。交尾時間は2~4分であった。*U. annulipes* では雄は活潑な waving をして雌を巣孔へと誘った。その際、歩脚を曲げて体を低くする動作も観察された。雌が巣孔に滞っている時間は8~10分であった。雌が巣孔のところまで来ていながら中へはいらないこともあったが、そうした場合には雄が巣孔から飛出してきて、すこぶる活潑に waving をしたり、体がかがめたりした。ごく稀に、そうした場合に巣孔の外で交尾が行なわれることがあった。彼は巣孔の中で実際に交尾をしている状態を確認してはいないが、行動から判断して、*U. annulipes* が巣孔内で交尾を行なうと断定的に述べている。配偶行動はこのように種によって異っているわけであり、交尾が行なわれる場所も異っている。1つは表面交尾 (oberirdische Kopulation), もう1つは地下つまり巣孔内交尾 (unterirdische Kopulation) である。彼は又、waving にはテリトリー誇示の働きはないと述べている。

CRANE (1957) : 50種以上のシオマネキの waving の比較を行なって、waving には大別して2つのパターンがあると述べた。又、シオマネキは額の巾が狭いものと広いものの2群に分けられ、これとwaving のパターンが結びついていると考えた。そして、額の巾が狭い種は原始的で単純なパターンの waving をし、巣孔外で交尾し、額の巾が広い種はより進化していて waving も複雑で、巣孔内で交尾をするとした。

ALTEVOGT (1959) : ヨーロッパに棲息する唯一のシオマネキであるところの *U. tangeri* について調査し、waving によって雌は雄の巣孔に誘引され、巣孔内で交尾をするが、表面交尾も稀にはあると述べて

いる。又、発音習性もあり、wavingにはテリトリー誇示の役割はないと述べている。

HAGEN (1962) : 同じく *U. tangeri* についてより詳細に研究を行なった。巢孔内交尾の他に表面交尾も多数例観察している。夜間にも交尾が行なわれ、2様式が共にみられたが表面交尾の方が多かった。この種は額の中が広い種なのでCRANE (1957) の見解はあてはまらない。

SALMON & STOUT (1962) : *U. pugilator* を用いて性の識別がどのようにしてなされるかを研究し、巨大ハサミ脚の有無によることを示した。巨大ハサミ脚を欠いた雄は雌と見なされて誘引の対象になり、雌に附着させると攻撃されることがわかった。又、巨大ハサミ脚が発音の道具になっていることも確認した。

CRANE (1966) : waving やその他の行動についての綜説を書き、それらが儀式化されていることを述べた。発音による display にもいろいろあり、巨大ハサミ脚を砂面におしつけながらふるわせる場合、歩脚の表面にある小さな突起をこすり合わせる場合、小さいハサミ脚の附根にある振動膜をふるわせる場合がある。さらに泡を吹く場合も発音とされ、侵入者に警告を与える役割があると述べている。又、ハクセンシオマネキ (*U. lactea*) の発音を録音したことを述べているが、それがどのようなものなのかは示されていない。

SALMON (1965, 1967), SALMON & ATSAIDES (1968) : 彼等は発音と交尾の関係について詳細な一連の研究を発表した。研究の重点は発音におかれ、入念に観察されている。彼等は配偶行動が *U. tangeri* では3様式、*U. pugilator* では2様式あると述べている。1つの種について正常な配偶行動の様式が複数あるという事実を認めたのは彼等が最初である。*U. minax* は発音をせず、*U. pugnax* では地域差があって、発音が認められる地方と、認められない地方があると報告している。発音のみならず、歩脚を用いた触覚による刺激があることを報告し、発音と触覚刺激とが結びついて複雑な行動様式ができていたことを述べている。ただ、シオマネキの聴覚についての検討は十分にはなされていない。

このように研究が進むにつれて配偶行動が実に複雑なものであることが明らかになってきた。初期の研究においては巨大ハサミ脚と交尾の関係が否定されたことがあった。その原因は第一に waving が周囲に雌がいなくても行なわれることがある (PEARSE, 1912; ALTEVOGT, 1959; SALMON, 1965) し、雌の方も waving に反応を示さないことが多いというような行動面でのムダや反応のおそい点にあったと考えられる。そうしたことが waving の役割を知る上で障害になったと思われる。第二は種によっては生殖活動は1年のうちの限られた時期にしか行なわれない (ALTEVOGT, 1959; HAGEN, 1962; SALMON, 1965; YAMAGUCHI, 1971) ため、非生殖期に調査をしても結論はでてこないためである。

II ハクセンシオマネキの配偶行動

筆者の研究の重点はハクセンシオマネキの個体群の構造とその変動、および個体群がどのように維持されるかといったことにある。しかし、そうしたことを研究するためには生活についても十分に知る必要があり、従って生活においてもっとも重要な生殖活動、とりわけその中心をなす配偶行動を解明する必要が生じてくることになる。

観察は主として1969～71年に行なった。当初は配偶行動の実体がなかなか把握できなかった。それは waving が雌が周囲にいても行なわれたり、交尾が行なわれる時刻が当初の予想と全く異っていたこと、配偶行動に2種類の様式(表面様式、巢孔内様式)があって、交尾の場所も2通りがあった(表面交尾、および巢孔内交尾)ことなどによる。ハクセンシオマネキの配偶行動を他種のものと比較した場合、本質的な差はないが異なる点もいろいろある。又、これ迄の報告はいずれもとらえ方が浅く、発音であるとか waving とかいったことが強調されて、配偶行動そのものを全体的に把握する努力はあまりなされていないようである。

A. 表面様式

この様式の配偶行動はCRANE (1943) によって早くから報告されているが、当初は例外的なものとして、

その後もあまり関心が持たれず、必ずしも十分には調査されていない。故に、行動についてはやや詳細に記述することにする。観察回数は1967年1回、1968年1回、1969年75回、1970年9回であり、1971年にも数回観察した。観察地点は主として合津臨海実験所に設けたB観察地（山口、1970）である。期間は主に7月下旬～8月下旬であった。

(i) 交尾が行なわれた時刻：活動が低下している頃に行なわれた。ハクセンシオマネキは昼行性であるから夕方には活動が低下する。又、日中であっても潮が棲息地近く迄満ちてくると活動は低下する。そのような時に交尾が行なわれる。Fig. 1に日没時を中心とした交尾頻度、Fig. 2に巢孔が水没する何分前に

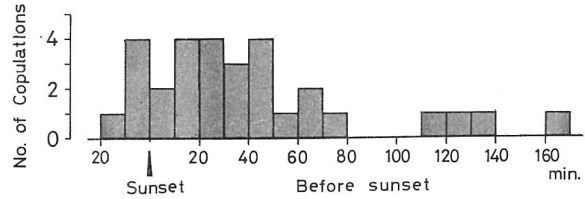


Fig. 1. The relationship between the occurrence of surface copulation and the sunset.

交尾が行なわれるか、その頻度を示す。どちらの場合にもかなり時間の巾がある。ハクセンシオマネキの行動には巢孔の位置や巢孔のある場所の底質の状態、あるいは各個体の生理的な状態などが関係し、交尾に限らず通常かなりの個体差がある。いずれにせよ、活動が低下し、表面に残っている個体が少なくなると配偶行動が観察された。

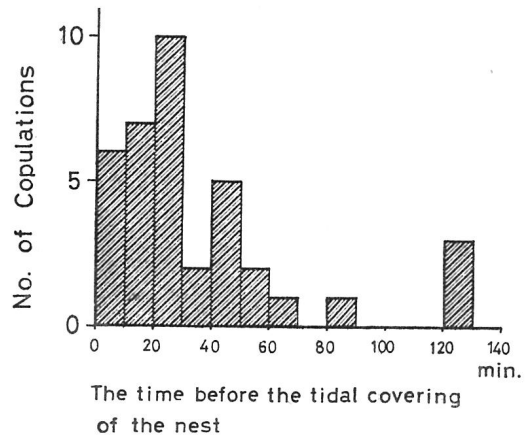


Fig. 2. The relationship between the occurrence of surface copulation and the incoming tide.

(ii) 交尾個体の特徴：外見上、他の個体と全く同じであった。シオマネキはある程度の体色変化を行なうことができるが(FINGERMAN, 1956)色彩における差はなく、行動においても配偶行動が始まる迄他の個体と特に差はみられなかった。

(iii) 求愛行動：全く雄のペースで行なわれる。しかし、*U. marionis*と異なって雄が雌をとらえ、強制的に交尾に至らしめるようなことはなかった。雄が突然、雌に向かって直線的に歩行を始めるのが求愛行動の始まりであった。雄の歩行はゆっくりしていて、wavingを伴う場合もあった。しかし、wavingをしない場合の方が多く、観察

した55例中の37例を占めていた。雌は巢孔の傍らでいずれも盛んに摂食活動を行っていた(Figs. 3, 4)。雄が近づくと、雌は摂食を中止して、警戒の姿勢を示したり、巢孔の入口へ後退したりした。雌に近づいた雄は雌に向いている方の歩脚を4本共伸ばしてその先端を細かくふるわせつつ雌に触れた(Fig. 11)。そうすると雌は自分の巢孔の入口のところへ後退するか、あるいはさらに巢孔内にかくれた。雄の歩脚がまだ触れていないのに雌が巢孔にはいつてもあったが、いずれにせよ雄は歩脚を伸ばして刺激し、雌はそれに反応して後退した(Fig. 5)。雄はさらに歩脚をふるわせて雌の体に触れ、雌が巢孔内にいる場合には、歩脚を巢孔の中にさし入れて刺激した(Figs. 6, 12)。通常、雌は30秒～2分で巢孔から出てくるが、雄は体の両側の歩脚を共に用いて雌の体の向きを変えさせて交尾の姿勢をとらせようとした。雌は受動的であって積極的に体を動かそうとはしなかった(Figs. 7, 8, 9, 14)。一方、雌を刺激するのに小ハサミ脚も用いられた。それをういて雌の甲の背面を軽くたたかあるいはつまむような動作をした(Figs.

* 疑人的表現はシオマネキのような動物において用いるべきではない。しかし、他に適当な表現がなく、強いて改めるとまわりくどく、かえってわかりにくくなることもあり、やむを得ず使用している。

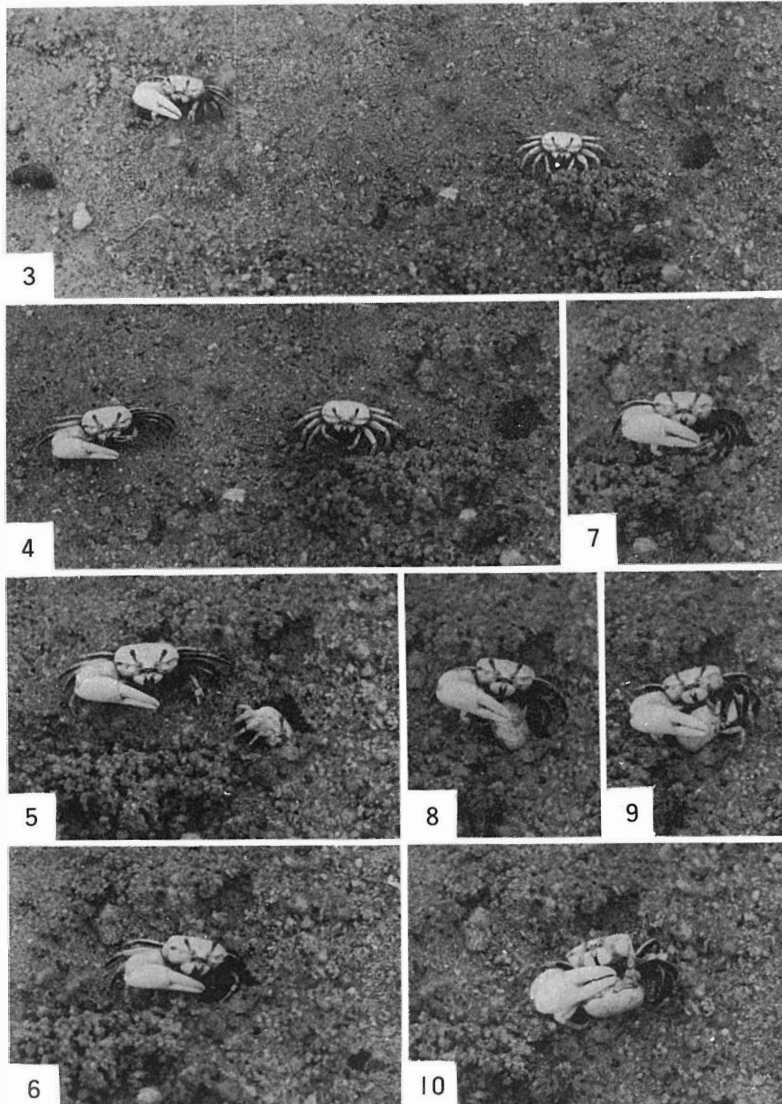


Fig. 3. A courting male begins his courting walk toward a female.

Fig. 4. The male comes near the female.

Fig. 5. The female is entering her nest.

Fig. 6. The male is inserting ambulatory legs into the nest and stimulates the female. The male vibrates his inserted legs.

Fig. 7. The female is coming up.

Fig. 8. The male continues his stimuli to the female using ambulatory legs of both sides and also minor cheliped.

Fig. 9. The male is guiding the female by the minor cheliped and ambulatory legs.

Fig. 10. The crabs are copulating.

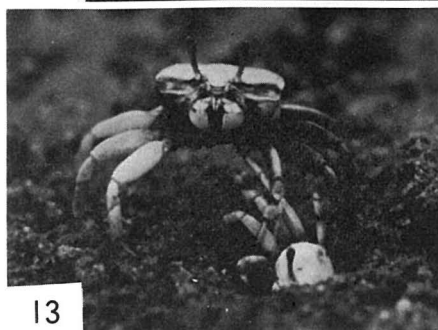
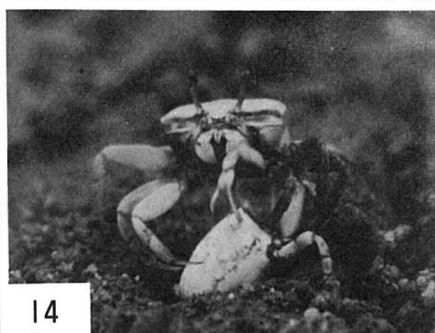


Fig. 11. A male losing large cheliped is courting to a female. The extended ambulatory legs of the male touch the legs of female and they are vibrated in high frequency. Therefore, a tip of extended ambulatory leg (indicated by an arrow) is seen vague in this photograph. This photograph was taken with a shutter speed of $1/60$ second.

Fig. 12. The female enters her nest, and the male is stimulating her by his inserted ambulatory legs.

Fig. 13. The female comes up and the male is stimulating her by his minor cheliped.

Fig. 14. The male is pinching the carapace of the female by his minor cheliped, and the ambulatory legs of both sides are used to turn round the female.

Fig. 15. Both are copulating.

8,9,14)。この動作には種によって若干の差があるようであるが他種においても報告されている (CRANE, 1958; HAGEN, 1962)。

巨大ハサミ脚の役割: ALTEVOCT (1955) は *U. marionis* では雌をつかまえるのに巨大ハサミ脚が用いられることがあると述べている。そのようなことはハクセンシオマネキでは全くなかった。しかし、種によってはそうした動作があることは確かで、筆者も *U. marionis* においてそうした例を観察した。ハクセンシオマネキではごく例外的に雌を刺激するのに巨大ハサミが使用されることがあった。それは、雌が巣孔の中からはなかなか出てこない場合である。そうした時に雄はまず歩脚をできるだけ深く巣孔に入れて刺激し、次いで体の両側の歩脚を交尾に巣孔にさし入れて刺激した。それでも反応がない場合には、巨大ハサミ脚を巣孔の中へさし入れて刺激しようとした。こうした例は2回観察された。巨大ハサミ脚は直接使用されなくても、それが存在するだけで雌を刺激するというものも考えることができる。SALMON & STOUT (1962) は巨大ハサミの有無で性が識別されることを確かめている。PEARSE (1912) や CRANE (1943) は巨大ハサミ脚がある側とそうでない側が使い分けられている例を報告している。ハクセンシオマネキにおいても巨大ハサミがある側の歩脚の腹側は黄色であるのに、ない側は紫褐色である。それで、雌に向って求愛の歩行をする場合に、どちら側を雌に向けているかを調べてみた。常に巨大ハサミ脚を向けているならば、巨大ハサミ脚そのもので雌を刺激しているといえるであろう。ところが調べてみると、向ける場合と、向けない場合が半々であった。しかも、巨大ハサミ脚を失った雄が求愛歩行をし、交尾することを観察した(Figs. 11—15)。3例の巨大ハサミ脚を失った個体の交尾を観察したが、正常な交尾の場合と比較して特に差はみられなかった。これらの結果からして、表面交尾においては巨大ハサミ脚には特に役割はないということができる。

(v) 雌に対する選択: 通常、雄の周辺には数個体の雌がいるので、どのようにして雄は相手を定めるのが問題である。求愛される雌とそうでない雌とを比較しても、体色も行動も差は認められないからである。そこで、交尾した雌雄の巣孔間の距離を測定した (Fig. 16)。これによれば、大部分の雌の巣孔が30cm以内であって、しかもそのほとんどが雄にとってもっとも近いものであることがわかる。30cm以上離れている場合も少数あったが、それはすぐ近くに雌がいないために距離がのびているのである。そうした場合には必ずしももっとも近い雌を選択していない。しかし、雄をとりかこんで棲息している雌の中から選ばれており、雄にとって近くにいる雌である点では同じである。雌雄間が最も離れていた場合の距離は68cmであった。ハクセンシオマネキの行動範囲は特に広い場合で巣孔から半径約70cm (山口, 1970) であるから、行動範囲内の雌を相手に選んでいるといえる。その中でも雄にとって特に近い雌が相手に選ばれている。このことは、雄が雌を選択するというより、ほぼ無条件に、近いところにいる雌を相手にすることを意味している。ハクセンシオマネキは生後2年目に生殖可能になるが、その際の甲幅は生長のよい場所では12~14mmである。雄は最大20mm、雌は18mm程度に生長するので、無差別に交尾を行なうとすれば、雌雄で大きさがかなり異なることもありうる。実際にそのような場合が観察された(Figs. 17, 19)。

(vi) 交尾の姿勢: 姿勢は常に一定であった。交尾がなされる場所は雌の巣孔の入口のところであった。雄は雌よりも体を高く持上げて

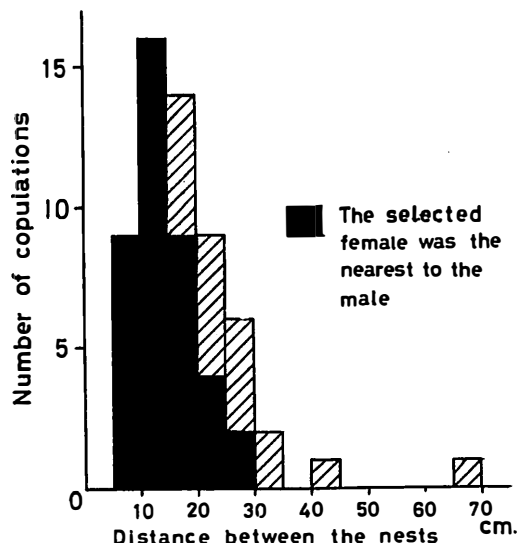
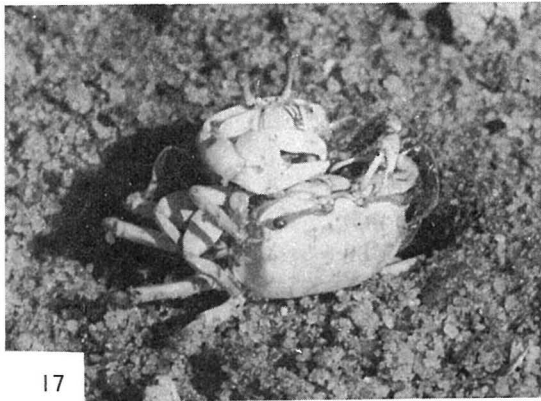
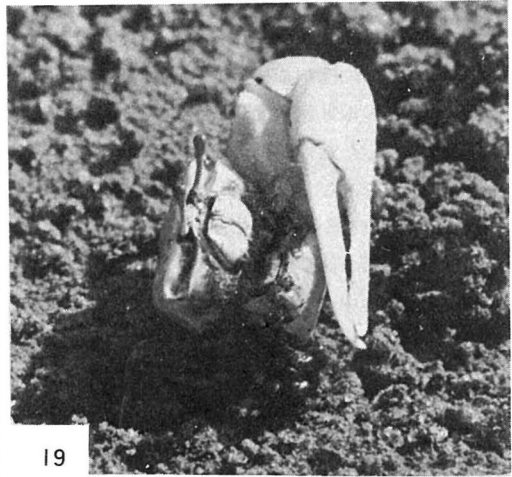


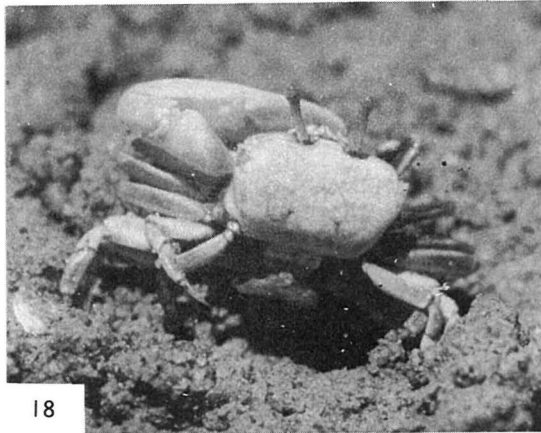
Fig. 16. The frequency distribution of the distance between the nests of copulated male and female.



17



19



18



20

Fig. 17. A copulation of a large female and a small male.

Fig. 18. Extended abdomens of copulating crabs.

Fig. 19. A copulation of a large male and a small female.

Fig. 20. A copulating pair. The male's 1st - 3rd ambulatory legs grasp the female's body and the 4th ambulatory legs are stretched his backward against the ground.

いた。雄は2本の眼柄を共に真直に立てていたが、雌はそれらを横にしていた。歩脚で互いに抱き合うのであるが、その順序は常に一定していて、雄は第I～III歩脚を重ねて雌を抱き、雌は第I～IV歩脚を重ねて雄の下に体をもぐりこませていた。雄の3対の歩脚は雌の歩脚の上ののっているので雄の体が雌よりも高く持上った状態になった。雄の第IV歩脚は後方へ伸ばされていた (Figs. 18, 20)。表面交尾の姿勢は発表された図や写真からしてどの種のシオマネキでもほぼ同様であるが、歩脚の重ね方などに若干の差がある (ALTEVOGT, 1957; CRANE, 1958)。 *U. pugilator* では手をひろい上げて離れないほどしっかりと抱き合っており (BURKENROAD, 1947)、 *U. marionis* でも同様である (山口, 未発表) が、ハクセンシオマネキではわずかの刺激で2匹はすぐに離れてそれぞれの巢孔へはいりこんだ。このため、交尾器の状態を十分に観察することはできなかったが、雌雄共に腹部を伸ばしており、交尾が実際に行なわれたことは確実である (Fig. 18)。

(vii) 交尾時間: Fig. 21 に時間の分布を示すが平均値は3分24秒であった。ALTEVOGT (1957)によれば *U. marionis* では2～4分であるから、ほぼ同様である。しかし、 *U. tangeri* では10分～1時間 (HAGEN, 1962) であって、はるかに長い。又、PEARSE (1914b) の *U. pugilator* についての報告においても同様に長い。種によってかなりの差があるが、 *U. tangeri* も *U. pugilator* も主に夜間に表面交尾

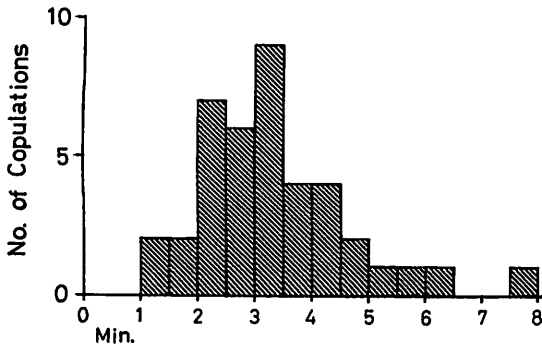


Fig. 21. The frequency distribution of the time spent in the copulation.

をしている。昼間に長時間の表面交尾を行なうのは捕食される危険性を高めることになろう。

(viii) 交尾と記憶：求愛行動を観察していて、シオマネキにもある程度の記憶能力があることがわかった。ハクセンシオマネキでは前述したようにわずかの刺激で交尾は中断されるが、記憶がなければ配偶行動の再開は困難になるはずである。しかし、雄は巣孔から再び姿を現わすとただちに求愛歩行を開始した。雌がまだ巣孔の中にかくれていても方向を誤まることなく、雌の巣孔へ向って直線的に歩行した。雄の体の向きが逃げこむ時と出てきた時とで逆になることがあったが、その場合でも誤まらなかった。

雌の巣孔の入口を閉ざして、巣孔があることがわからないようにしても、雄は巣孔のところにやってきた。そして、歩脚でほって入口を開けようとした。巣孔の入口に小石をのせた場合には、すぐにおしのけて歩脚を巣孔へさし入れた。雌雄の巣孔間距離が長く、かつ雌の巣孔のあるところが完全にならされていると、雄は位置を誤ることがあった。しかし、正しい位置から数cm以内にくることができた。雄を自分の巣孔へ追いこみ、入口にふたをしてすぐには出られぬようにし、30分後に開放してみた。その場合でも雄は雌の巣孔へ直行した。こうしたことからして、雄が雌の巣孔の位置を記憶していることは明らかである。ALTEVOGT (1965) は *U. tangeri* において太陽コンパスがあることを明らかにした。又、ハクセンシオマネキについて松本 (1949) は帰巣能力を研究し、80cm以内ならば確実に自分の巣孔へ戻れると報告している。これは眼の一隅に絶えず自分の巣孔の像を結ばせつつ行動するためであると彼は説明している。このほかに、脚先に何等かの感覚があって底質を区別し、それが行動に関係しているのではないかと述べている。こうしたことによって求愛する雄は雌の巣孔に対して定位されているのであろう。交尾や求愛歩行は自然状態でもしばしば中断されることが観察された。それは他の雄が近づいて妨害したり、アシハラガニのような大型のカニが棲息地上を動きまわって近づいたりした場合であった。したがって、雌の巣孔の位置が記憶されることは交尾を行なう上で役に立っていることになる。

雌の巣孔の認識と雌そのものの認識は又、別の問題である。シオマネキの色彩感覚がどの程度のものであるかを考慮する必要があるが、雌の体色が不自然なものであっても求愛し、交尾をした。個体識別のために甲をラッカーでぬっておいたところ、赤、緑にぬられた雌が求愛され、さらに交尾、産卵もしたことを確認できた。不自然な色に彩色されていても雌であると認識されるということは、雌の体色が特に重要なものではないことを示している。しかし、形態に認識も場合によってはかなりあいまいである。求愛歩行を妨害して雌を取去り、そのかわりに適当な小石や貝殻を置いてみたことがある。5例試みたのであるが、そのうちの2例において雄がそれらの物体を刺激したり、抱いたりすることが観察された。しかし、滑らかな物体を置いた場合にはそれらはおしおきのけられた。求愛歩行を開始する前には雄は雌であることを認識しているのであろうが、一旦歩行を開始すると識別力は低下してしまうのであろう。

(ix) shelter との関係、ならびに潮汐周期の有無：すでに報告したように (山口, 1970) shelter と名づけられる奇妙な構造物が生殖期間に観察される。これは高さ2~3cmの砂泥を円錐形につみ上げたもので成熟した雄のみが作る。生殖期間に限って作られることから配偶行動との関係が問題であるが、配偶行動の表面様式と直接関係するようなことは観察されない。又、シオマネキの生活が潮汐周期と密接に関係していることは良く知られている (BARNWELL, 1963; BROWN, 1959; BROWN, FINGERMAN, SANDEEN & WEBB, 1953; FINGERMAN, 1957) が配偶行動の表面様式の頻度には特に周期性は見られない。

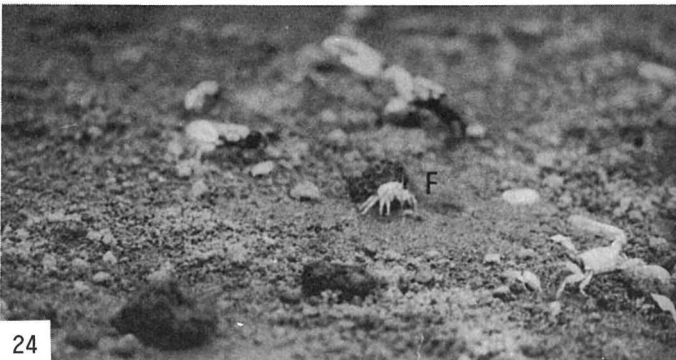
(x) 発音：CRANE (1966) は前述のようにハクセンシオマネキが発音すると述べている。しかし、



22



23



24

Fig. 22. A wandering female (center) and a circle of courting males.

Fig. 23. A wandering female (F) and courting males. The male (M) is waving at his shelter and moves his body up and down, and the other males are coming toward the female with waving their large chelipeds.

Fig. 24. The male (M) entered his nest (therefore, disappeared from this figure) and the female goes to the entrance of male (M)'s nest.

筆者は多数回の観察を行なっているにもかかわらず発音は確認していない。

B. 巢孔内様式

この様式の配偶行動を見出したのは1970年であった。表面様に比して頻度が低く、かつ周期的に増減しているらしく、観察はより困難であった。観察例は1970年3回、1971年11回にとどまっている。観察はB観察地、および附近の棲息地で行なった。

(i) 求愛行動：この様式の配偶行動においては waving は雌を誘引するのに役立っている。waving は6月中旬に始まり、8月下旬まで観察される。それ以外の期間にはほとんど観察することはできない。waving の状態はほぼ潮汐周期に応じて14~16日の周期で変化する。最大干潮時が正午前後で、十分な日射があり、干潟表面がよく乾燥しているような日に特に活発であった。waving は前述したように、周辺に特に相手がいなくても行なわれる。waving のパターンは CRANE (1957) によれば、lateral waves であって、シオマネキの中ではよく発達した複雑なものである。

十分に注意して観察すると、waving の頻度が高くなることがあった。放浪雌が接近した場合である。放浪雌というのは巢孔を失なった雌のことである。一部の個体が突然に巢孔を離れて棲息地内を動きまわることがある。こうした放浪個体には雄も雌もいるがどのようにしてそうなるのか不明である。放浪雌が近づくとき、雄は活潑なwaving をしながら雌の方へ近づいてい

く。しかし、ある程度まで近づくとそれ以上は接近せず、10cmくらいの距離を保っていた。前述のようにハクセンシオマネキの行動範囲には限界があり、雌に近づくとともに、自分の巣孔から70~80cm以上離れることはなかった。放浪雌に向って周囲から雄が近づいてくるため、1個体の放浪雌を10個体以上の雄がとりかむことがあった。それらの個体は雌のまわりに半径約10cmの輪をつくり、一定のリズムでほぼそろって waving を行なった (Fig. 22)。waving を何個体もがそろって行なうことがあることはすでに GORDON (1960) が *U. annulipes* において観察している。しかし、彼はその意味がわからず、あり余るエネルギーのはけぐちとしてそのような運動をするのであろうと述べている。しかし、その考えはいかにも不自然なものである。ハクセンシオマネキの雄は waving だけでなく、歩脚を伸ばしたり、曲げたりして、体も上下させた。

(ii) 巣孔への誘引：雌が位置を変えると、それをとり囲んでいる雄のあるものは後退し、あるものは前進して雌の動きにつれて移動した。雄は雌が自分の方へ近づくと、自分の巣孔の方へ少しづつ後退しながら体を上下させて waving を行なった。この動作は明らかに雌を自分の巣孔へと誘引するためのものである (Fig. 23)。雄は自分の巣孔から数cmのところにとどまり退くと、突然巣孔の中にはいりこんで姿を消した (Fig. 24)。この巣孔にはいりこむ行動は常に観察されたので、雌を巣孔の中へ誘導するためのものと思われる。雄に続いて雌がすぐに巣孔にはいる場合もあったが、はいらずにそのまま立去ることの方がむしろ多かった。はいる場合でも、歩脚をさし入れるだけであったり、あるいは一旦は巣孔の中にはいるが、間もなく出てきてそのまま立ち去ってしまうことも多かった。雌のまわりの雄は雌の動きにつれて移動したが、雄の行動範囲は限られているため、ある雄は雌のまわりの輪から脱落し、一方新しい雄が輪に加わってきた。

表面様式では一方的に雄が相手となる雌を定めて求愛したが、巣孔内様式では雌が相手を選定するのである。十分なデータはまだ得ていないが、雌は体の大きさが自分とほぼ同じ雄を選ぶ傾向があった。雌が相手を定めてその巣孔内にはいった場合でも、すぐに孔の奥深くはいりこんでしまうことはなかった。雌は1~3回入口のところへでてきてしばらくじっとしており、それから始めて孔の中に深くはいりこんだ。雄は雌が一旦巣孔にはいってしまうと一変して不活潑になった。雄も入口のところへ1~3回でてきて体をのぞかせてから孔の中にはいり込んだが、一部の雄は孔の入口から体をのぞかせたまま1時間以上もじっとしていた。HAGEN (196) は *U. tangeri* でも雌と雄が一旦巣孔にはいってからすぐにてくることがあると述べている。又、HAGEN の引用によると GERLACH (1958) も *U. leptodactyla* において同様のことを観察しているということである。そうした動作にどのような意味があるのかは全くわからない。

U. annulipes では雌雄が巣孔に共にいるのは8~10分 (ALTEVOGT, 195) であるが、ハクセンシオマネキの滞在時間ははるかに長い。雄は雌を招き入れてからしばらくして巣孔を閉ざすのであるが、それは特に早い場合で20分後であり、ふつうはさらに後で潮が満ちかかる頃であった。そして少なくとも次の日迄は共にいると推定される。一旦潮が満ちて表面がならされ、活動の痕が全く消えてしまった場所をほり返してみると、しばしば入口を砂泥で閉ざした巣孔が見つかった。この巣孔は少なくとも前日、あるいはそれ以上前から閉ざされたままなのである。大部分のそうした巣孔には抱卵雌がはいっていた。しかし、それほど多くはないが雄と雌が1個体づつはいった巣孔が見つかった。それらの雌雄が招かれた雌と招いた雄であることはほぼ確実である。しかし、どうして長時間共にいるのかわからない。交尾をするには共にいる時間があまりに長いからである。又、貯精のうを調べてみても、十分に精子が満たされていないものもあった。雌が巣孔を去る直前に交尾をすると考えられることもできるが、その場合でもどうして雌と雄が長時間共にいなければならないかという問題が残される。交尾以外の何等かの行動が雌雄間でなされているという可能性もある。しかし、それも単なる想像であって問題の解決にはならない。

(iii) shelter との関係：筆者は shelter が巣孔内様式において何等かの役割をしてい : と示唆した (YAMAGUCHI, 191)。しかし、その後の観察により巣孔内様式も shelter の存在と直接関係しないことがわかった。shelter を作っていない雄によっても雌は誘引されるのである。筆者は shelter はその特異な

形により、雌に雄の巣孔の入口を示すのに役立つと当初は考えていた。しかし、雌は shelter の有無に関係なく誘引されるのでその考えは適当でないことが明らかになった。SALMON & ATSAIDES (1968) は巣孔内で発音がなされる場合、その音に指向性を生じさせるのに役立つのではないかと述べている。ハクセンシオマネキの場合には発音しないのでこの考えはあてはまらない。

間接的に shelter が巣孔内様式と関係している可能性はある。それは、まだ観察が必ずしも十分ではないが、巣孔内様式の頻度が潮汐周期に応じて変化しており、その変動のパターンが shelter 形成の周期と一致しているらしいということによる。今後さらに観察を続ける必要があろう。

考 察

シオマネキの配偶行動には基本的な2つの様式(表面, 巣孔内)があることが明らかになったが、種によってはこの2様式が共にあって、同一個体が時と場合によって使いわけていることも次第にはっきりしてきた。1種の動物の配偶行動がいく通りもあるというのはシオマネキ以外にないわけではないが、それらは基本的には同じであり、地域の差によって少し変化しているというのが実情である。表面と巣孔内の様式を比較してみると、Table 1 に示すように互いに全く異っていて共通点がない。このように差がある2様式を同一個体が使い分けているというのは動物界において他に例を見ないものと思われ、シオマネキがきわめて特殊な進化の過程を経てきていることを示している。2様式は同一起源に由来するのではなく、別々に生じて進化した行動様式であると思われる。

HAGEN (1962) は *U. tangeri* において2様式があることについて次のように説明した。シオマネキは CRANE (1957) が紹介しているように額の巾が狭い原始的な種と、広い、より進化した種に別けられる。*U. tangeri* は額の巾が広いから配偶行動も進化した様式であるところの巣孔内様式である。ところが、*U. tangeri* の観察を行なった南スペインでは巨大ハサミ脚はアクセサリーとしての用途があり、人間によってもぎとられてそれを欠いたり、あるいは再生したもののが大きさが十分でない個体がかかりいる。そうした個体で表面交尾が多くみられた。巨大ハサミ脚を欠いたり、小さかったりすると体内の状態が変化

Table 1. 表面と巣孔内様式の比較 (ハクセンシオマネキの場合)
Comparison between surface and underground courtship behaviors.

	表面様式	巣孔内様式
① 相手の選択	雄が行なう	雌が行なう
② 雌の状態	巣孔を有し、摂食活動をしている	巣孔を失って棲息地内を放浪している
③ 雄の状態	摂食、あるいはやや不活潑に waving をしている	きわめて活潑に waving をしている
④ 求愛又は交尾する時刻	日没の前後、又は潮が満ちかかる頃のような活動が全般に低下している時	その日のうちでもっとも活動が活潑な時
⑤ 潮汐周期(14.8日)との関係	認められない	潮汐周期に合わせて頻度が増減しているらしい
⑥ 交尾が行なわれる場所	雌の巣孔の入口	雄の巣孔の中
⑦ 巨大ハサミ脚の役割	認められない 失った個体でも支障なく求愛、交尾する	雌を巣孔に誘引するために用いられ、不可欠である
⑧ 配偶行動の所要時間	通常15分以内	24時間乃至それ以上と推定される

して行動が退化し、その結果として原始的な表面様式が復活してきて2種類の様式がみられるのだというのである。巨大ハサミ脚が失われると体内の生理状態も変るであろうが、それだからといって原始的な行動様式が現われるというのは進化の過程を無視した見解である。それに、巨大ハサミ脚は自然な状態でも時々失われるものなのである。したがってこの考えは明らかに不合理で、単なるこじつけにすぎない。配偶行動が2種類あることを認めたくないでこうした考え方を試みたのであろう。

これに対して SALMON (1965) は配偶行動に2種類あるという事実をそのまま認めている。発音習性はシオマネキの夜の生活と結びついたもので、昼間における waving と同様な役割をしていると述べている。彼は CRANE の私信にもとづき、熱帯産のシオマネキは夜間の活動はしないが、温帯にも分布がひろがっている *U. pugilator* や *U. tangeri* だけが夜間活動をしていることに注目した。そして、温帯では気候条件の制約によって生殖活動が可能な期間が限られているので、交尾の機会が増えるようなくみがあることは極めて有利であろうと述べている。そして、視覚に頼る waving のほかに発音による信号が生じることによって夜間であっても生殖活動が可能になったと記している。この考えは一見もっともであったが、その後 SALMON (1967) は南方に分布するシオマネキでも発音や夜間活動があることを見出し、あてはまらないことがわかった。今日わかっているのは、waving のみならず発音習性も極めて複雑に進化してきていることである (CRANE, 1966; SALMON, 1967; SALMON & ATSAIDES, 1968)。したがって、単純明快にシオマネキの配偶行動を説明することは不可能である。

ハクセンシオマネキの場合は巢孔内様式については本当に交尾をするのかどうかの確証はまだ得ていない。巢孔内の滞在時間がきわめて長いこともあって何か特別に工夫をしないと交尾の確認は困難であろう。しかし、行動は複雑で特殊化しており、巢孔内で交尾することが報告されている種が他にることからして、同様に巢孔内で交尾している可能性はきわめて大きい。ただ、ハクセンシオマネキは筆者の観察した限りでは発音をしない。それ故、発音によって雌を誘引するような種とは行動にいろいろと差があることはもちろんである。

問題なのは、どうして2種類の配偶行動が発達しているのかということである。ハクセンシオマネキの場合は定住性がよく、活動は昼間にのみ限られ、発音もしないのであるから生活はかなり単純である。1種類で十分なはずである。ところが現実には2種類あるのはハクセンシオマネキの過去に関係しているのではあるまいか。2種類の様式を比較してみると表面様式の方が頻度が高く、主になっている。巢孔内様式は頻度が低いだけでなく、滞在時間があまりに長く非効率であるし、他種では発音がなされているのにその習性もないといったことからして退化しつつあるのではないと思われる。これに対して表面様式は主な様式であるものの、それが行なわれる時は概して活動が低下している時である。これはこの様式が元来は夜間のものであったことを意味しているのではあるまいか。以前は夜間にも活動していたのに、その習性が失われ、昼間に表面で交尾をするようになったものの夜間に活動していた時の習性の名残りとして不活動になった時に交尾をするというわけである。実際に、*U. pugilator* や *U. tangeri* では夜間に表面で交尾していることが報告されている (BURKENROAD, 1947; HAGEN, 1962; SALMON & ATSAIDES, 1968)。しかし、それらの場合とハクセンシオマネキとは習性にかなり差があるし、昼間に表面で交尾をする種もある (ALTEVOGT, 1957; CRANE, 1958) から軽々しく結論はできない。

興味あるのは SALMON (1967) が *U. pugnax* はフロリダ半島の西と東で習性が異っていると述べていることである。ハサミの動かし方に相違があるだけでなく、西側に棲息する個体は夜間に発音するのにノースカロライナ産の個体は発音をしない。フロリダ半島の東西間では海流の関係でシオマネキの移動がむずかしく、そのために地域的に分化しつつあるのであろう。ハクセンシオマネキにしても移動が全くないような離れた地域の間では同じように分化しつつあるのではないと思われる。習性に差がある場合、雌雄を別々の地域で採集して一緒にしてもうまく交尾するかどうかは興味ある問題である。シオマネキ属は種が多く、それだけに分化しやすい種であるといえる。種の分化は形態だけに生じるのではなく、習性にもおこるのである。シオマネキの配偶行動は昆虫のそれに匹敵するような複雑なものであると述べられて

いる (SALMON & ATSAIDES, 1968) が、同一個体が2通りの行動をしたりする点で、昆虫とは又違った、きわめて特異なものである。その点からしてもシオマネキの配偶行動をほり下げて、種の分化や進化と結びつけて研究すればきわめて有意義な成果が得られると思われる。ただ、そのためにはシオマネキの生活の一般的なことについて深い理解が必要であり、配偶行動だけを比較しても十分な成果は得られないと思われる。配偶行動は生活における一面であって、生活における他の行動とも関係しているからである。

引用文献

- * ALCOCK, A. (1892) : On the habit of *Gelasimus annulipes* Edw. Ann. & Mag. Nat. Hist. 10, 415-416.
- * ——— (1900) : Materials for a carcinological fauna of India. No. 6. The brachyura catometopa, or grapsiidea. Journ. & Proc. Asiat. Soc. Bengal, 9, 256-279.
- * ——— (1902) : A naturalist in Indian seas. London.
- ALTEVOGT R. (1955) : Some studies on two species of indian fiddler crabs, *Uca marionis nitidus* (DANA) and *U. annulipes* (LATR.). Jour. Bombay Natur. Hist. Soc., 52, 702-716.
- (1957) : Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Physiologie indischer Winkerkrabben. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 46, 1-110.
- (1957) : Ökologische und ethologische Studien an Europas einziger Winkerkrabbe *Uca tangeri* EYDOUX. Z. Morph. Ökol. Tiere, 48, 123-146.
- (1965) : Lichtkompass- und Landmarkendressuren bei *Uca tangeri* in Andalusien. Z. Morph. Ökol. Tiere, 55, 641-655.
- BARNWELL, F. H. (1963) : Observations on daily and tidal rhythms in some fiddler crabs from equatorial Brazil. Biol. Bull., 125, 399-414.
- BROWN, F. A. Jr. (1959) : Living clocks. Science, 130, 1535-1544.
- BROWN, F. A. Jr., FINGERMAN, M., SANDEEN, M. I. & M. WEBB (1953) : Persistent diurnal and tidal rhythms of color change in the fiddler crab, *Uca pugnax*. Jour. Exp. Zool., 123, 29-60.
- CRANE, J. (1941) : Eastern Pacific expeditions of the New York Zoological Society. XXV I. Crabs of the genus *Uca* from the west coast of Central America. Zoologica, 26, 145-207.
- (1957) : Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*). Zoologica, 42, 69-82.
- (1966) : Combat, display and ritualization in fiddler crabs (Ocypodidae, genus *Uca*). Phil. Trans. Roy. Soc. London, 251, 459-472.
- DARWIN, C. (1871) : Descent of man. 1st ed. London.
- FINGERMAN, M. (1956) : Phase difference in the tidal rhythms of color change in two species of fiddler crab. Biol. Bull., 110, 274-290.
- (1957) : Relation between position of burrows and tidal rhythms of *Uca*. Biol. Bull., 112, 7-20.
- * GERLACH, S. A. (1958) : Beobachtungen über das Verhalten von Winkerkrabben (*Uca leptodactyla*). Z. Tierpsych., 15, 50-53.
- GORDON H. R. S. (1958) : Synchronous claw-waving of fiddler crabs. Animal Beh., 6, 238-241.
- GRAY, E. H. (1942) : Ecological and life history aspects of the red-jointed fiddler crab, *Uca minax* (LE CONTE), region of Solomons Island, Maryland. Chesapeake Biol. Lab. Publ. No. 51, 3-20.
- HAGEN, H. O. v. (1962) : Freiland Studien zur Sexual und der Fortpflanzungsbiologie von *Uca tangeri* in Andalusien. Z. Morph. Ökol. Tiere., 51, 611-725.

- 松本 邦夫 (1949) : 帰巢能力実験に現われた蟹の感覚に就て. 広島医学, 2, 111-112.
- PEARSE, A. S. (1912) : The habits of fiddler crabs. Philipp. J. Sci. (2D), 7, 113-133.
- . (1914a) : Habits of fiddler crabs. Ann. Rep. Smithson. Inst. for 1913, 415-428.
- . (1914b) : On the habits of *Uca pugnax* (SMITH) and *Uca pugilator* (BOSC). Trans. Wisconsin Acad. Sci., 17, 791-802.
- SALMON, M. (1965) : Waving display and sound production in *Uca pugilator* Bosc, with comparisons to *U. minax* and *U. pugnax*. Zoologica, 50, 123-150.
- . (1967) : Coastal distribution, display and sound production by Florida fiddler crabs (Genus *Uca*). Animal Behavior, 15, 449-459.
- SALMON, M. & S. P. ATSAIDES (1968) : Visual and acoustical signalling during 'courtship by fiddler crabs (Genus *Uca*). Am. Zoologist 8, 623- 639.
- SALMON, M. & J. F. STOUT (1962) : Sexual discrimination and sound production in *Uca pugilator* Bosc. Zoologica, 47, 15-21.
- VERWEY, J. (1930) : Einiges über die Biologie Ost - Indischer Mangrovekrabben. Treubia, 12, 169-261.
- 山口 隆男 (1970) : ハクセンシオマネキの生態 (I) . Calanus, No. 2, 5 -30.
- YAMAGUCHI, T. (1971) : Courtship behavior of a fiddler crab, *Uca lactea*. Kumamoto Jour. Sci. Biol., 10, 13-37.

*印は直接参照できず、引用に依った。