

自然へのアプローチ — 今、若い研究者がとりくんでいること — 8

干潟の生物の生態・行動・分類・保全に関する研究

奈良女子大学共生科学研究センター 和田 恵 次

Studies on ecology, behavior, taxonomy and conservation of tideland animals.
Keiji Wada (Kyosei-Science Center for Life and Nature, Nara Women's University)

奈良女子大学理学部生物科学教室集団機能学分野の研究室で行われている干潟の生物を扱った野外研究の一端を紹介する。内容は、ここ数年来、研究室の学部4回生（生物科学科）、大学院博士前期課程（生物科学専攻）、大学院博士後期課程（共生自然科学専攻）の学生が、それぞれ取り組んできたものを個別的に解説するものである。

カニのはさみ振り行動（waving）の求愛機能

干潟に造穴して生息するカニ類は、干出時に干潟上で、はさみ脚をリズムカルに動かすdisplayを行うことが知られている。このdisplay、即ちwavingは、繁殖期に主に雄が行うので、求愛のシグナルとしての役割を担うものと理解されているが、つがい形成に先立って行われることはほとんどなく、むしろ特定の相手に向けられないままのwavingが普通であり、そのような自立的な行動が求愛上どういう機能をもっているかは謎であった。この問題に最初に取り組んだのは、雄のwaving頻度が、周りにいる個体の性によって変化することを見出したこと（Moriito & Wada, 2000）に始まる。コメツキガニの雄のwavingは、周りが雄ばかりだとほとんど行われず、雌ばかりだと活発に行われることが示された。これは、wavingが

雌に対する信号として機能していることを示唆する。では、コメツキガニの雄のwavingは、雌に対してどういう効果をもつのであろう。コメツキガニが豊富に分布している和歌山市の和歌川河口において、コメツキガニの雌を雄の近くに放逐し、雄がwavingした場合の雌の反応をみる実験が行われた（Ohata et al., 2005）。興味深いことに、雌は、自身の卵巣が発達している場合、雄のwavingに対しては、雄へ接近する反応を示し、反対に卵巣が未発達の場合は、雄のwavingに対しては逃避か無反応という違った反応の仕方をするということが明らかになった。即ち雄のwavingは、交尾可能な雌の接近を誘発する機能をもっているといえる。

コメツキガニと同じ科に属する別の種チゴガニ（図1）についても、そのwavingの求愛上の機能を探る研究が進められている。チゴガニは、コメツキガニよりも頻繁にwavingをする種で、ときに集団で同調する傾向がある。しかしそのwavingは、特定の相手に向けられたものではなく、求愛上の機能が不明な点は、コメツキガニと同じであった。コメツキガニと同じように周辺個体の性を操作する野外実験が、和歌山県田辺市の内之浦の干潟で行われ、コメツキガニとは全く反対の結果が得られた（Ohata & Wada, 2008）。すなわち周辺個体が雄のみの場合の方が、雌のみの場合より



図1. チゴガニとバリケード。



図2. 田辺市内之浦の干潟で行われた野外実験の作業風景。

も、雄のwaving頻度は高くなったのである。チゴガニでは、雄間の競争を通してwavingが高まることを示しており、そうだとすると、このような雄間競争によるwavingが、雌獲得にどのように寄与するかが問題となる。考えられるのは、雄間競争によるwavingの活発化が、集団効果をつくって、雌を誘引することに貢献するという解釈である。この点を検証するため、wavingする雄個体が多い区画と少ない区画を設定し、雌がどちらの区画を選択するかをみる実験が、田辺市内之浦の干潟で行われた。結果は予想通り、雌はwavingしている雄の多い方の区画を選ぶ頻度が高かったのである。

コメツキガニもチゴガニも、特定の相手に行われないで行われているwavingという行動が、一見社会的機能がないようにみえるものの、実は雌を獲得する上で有効に機能していることが、野外での綿密な実験により明らかにされたのである。

チゴガニにおける社会行動の地理的変異

チゴガニが示すはさみ振り行動waving displayが、地域集団によって変わらないか、違う

とすればそれはどのような要因によるものかを検討する研究が、和歌山県だけでなく、宮城県から沖縄までの地域で実施された。現地で、wavingをビデオカメラで録画し、wavingの動作特性や時間特性を、地域集団間で比較した。その結果、奄美大島の集団が、日本本土の集団に比べて、はさみ脚の伸ばし方に顕著な違いを示すことが明らかとなった。そこでこのような違いが、地域集団固有の特性なのか、それとも地域のもつ外的条件により決まるものかを検証するため、奄美大島と和歌山県田辺市内之浦の間で、wavingする雄個体の相互移植実験を行い(図2)、それぞれの地域集団のもつwavingの特徴が、移植先で変化するか、元のままかを検討した。結果は、奄美大島の雄、和歌山の雄ともに、移植先でも元のwavingの特徴を示したのであった。すなわち、チゴガニのwavingの特徴にみられた地域間の差異というのは、それぞれの地域集団に固有のものであると結論付けられよう。

社会行動の地理的変異として、もうひとつ取り上げて調べられたのは、ユニークななわばり維持行動であるバリケード構築行動(図1)である。バリケード構築行動とは、近隣他個体の巣穴横に



図3. カワスナガニ.

泥の障壁を築き、これによって自己のなわばりを防衛するというもので、この行動の頻度が、分布北限地付近から分布南限地付近までで調べられた (Furukawa et al., in press)。その結果、waving で顕著な特徴を示した奄美大島の集団が、バリケード構築行動においても際立ってその頻度が低いことが示された。併せて、泥の障壁物に対する忌避性を、奄美大島の個体と和歌山県の内之浦の個体の間で比較したところ、明瞭な違いが検出され、バリケード頻度の低い奄美大島のチゴガニは、障壁物に対する忌避性が低いことが示された。奄美大島の集団でバリケード構築頻度が低いのは、バリケード状のものを避ける特性をあまりもちあわせていないことに由来すると理解できよう。

汽水性カニ類の遺伝的集団構造

海洋生物の中でも沿岸性のものは、その生息域が海岸地形に依存して存在するため、たとえ分散しやすい浮遊幼生期をもっていたとしても、集団間の遺伝的交流が希薄になりやすいとみられる。沿岸性のものの中でも、河川河口域に限られる汽水域に生息する種は、特にこの傾向が強く、集団



図4. シオマネキ.

間の遺伝的分化が顕著になっていることが予測される。清浄な河川汽水域に限定されて分布する日本固有の種カワスナガニ (図3) の遺伝的集団構造が、分布域全域をカバーするように、静岡県、和歌山県、高知県、熊本県、鹿児島県の各地集団について、ミトコンドリアDNAのCO1領域を使って解析され、予想通り地域集団間での顕著な遺伝的分化がみとめられた (Kawane et al., 2005)。なおこの研究から、これまで和歌山県の富田川固有の種とされてきたトンダカワスナガニが、カワスナガニの同種異名であることが明らかにされた。

本種は、紀伊半島の南岸沿いの河川河口域に飛び石的に分布しており、この河川ごとの遺伝的類縁関係を探るべく、現在はマイクロサテライトマーカーによる集団解析を進めている。

シオマネキの生息場所特性と生活史

河口域の塩性湿地周辺の泥干潟に生息する稀少カニ類シオマネキ (図4) に関する研究が、数年来続けられている。本種が高密度に分布する徳島市の勝浦川河口において、本種の生息場所特性を明らかにする研究がなされた。生息場所の地盤高

は、大潮高潮線付近に限定されること、そこはちょうどヨシ原等植生域縁辺部に相当することなどが明らかにされた（大野ほか，2006a）。さらにヨシの存在が，シオマネキの分布に与える影響をみるため，ヨシの刈り取りや植え付けといった操作実験を実施し（図5），シオマネキの生息量にヨシの存在が負の効果をもっているという結果が導かれている（大野ほか，2006b）。

シオマネキのもつ生活史の特性を地域集団間で比較する研究も進められている。本種の生活史は，有明海の個体群で明らかにされているが，飛び石的分布を示す本種は，地域個体群により異なる生活史特性をもつことが考えられる。徳島県吉野川の個体群と沖縄本島中城湾の個体群について，1年を通じた毎月の集団構造と地上活動の追跡を行っている。興味深いのは，沖縄本島の個体群が，日本本土各地のものに比べて，遺伝的にも大きく異なる特徴をもっていることに加え，繁殖期も本土のものに比べて際立って長いという特徴をもつことが見出されていることである。

カニ類にみられる社会行動の進化過程

スナガニ類やイワガニ類といった潮間帯性のカ

ニ類がもっている社会行動の特徴がどのように進化してきたかを，種間の分子系統樹に社会行動の有無や様式をマッピングする手法により明らかにする研究が進められてきた。野外調査は，現地での社会行動の記録と標本の採集で，日本各地のみならず，韓国，台湾，フィリピン，ベトナム，タイ，インドネシア，オーストラリアに及ぶ。これまで，チゴガニ属のバリケード構築行動など泥を使ったなわばり維持行動（Kitaura et al., 1998）とwaving displayの様式（Kitaura & Wada, 2006），さらにオサガニ属のwaving displayの様式と個体間そうじ行動の有無（Kitaura et al., 2006）が扱われてきた。

さらにwaving displayがあまり発達していないとされてきたイワガニ類の中で，waving displayがどのように進化してきたかを推定するため，wavingの有無と生息場所の特性との関連を種間比較により検討する研究も実施してきた（Nara et al., 2006）。イワガニ類の中で，見通しのよい生息場所をもつ種に，wavingがみられたことから，wavingの発達に，生息場所特性が関わっていることが示唆された。



図5．徳島市の勝浦川河口で行われた野外実験の作業風景。



図6．ホソウミニナ。

巻貝類の生活史と分布特性

干潟の巻貝類は、岩礁や転石域のものに比べて、その生態的研究が少なかった。1995年より、ホソウミニナ（図6）を取り上げ、田辺湾において、その生活史と分布特性が詳しく調べられ、この種が浮遊幼生をもたない直達発生種であることや、稚貝が浮遊して分散することなど、興味深い結果が導かれてきた（Adachi & Wada, 1999）。

その後、和歌山市の和歌川で、1954年に発見されたカワグチツボ科の小型巻貝ワカウラツボの生活史が、和歌川河口で調べられた。本種は、和歌川河口では、汚染等により絶滅したとされていたが、1999年に生息が確認され、2000年から2002年まで、当地で野外調査が行われたのである。調査から、本種の繁殖期は6-7月で、新規加入は8-10月にあること、さらに小型種でありながら、寿命は最低3年はあることなどが明らかとなっている（Kobayashi & Wada, 2004）。

ワカウラツボと同様に干潟の稀少巻貝であるタケノコカワニナ（図7）についても最近調査の手が加えられた。本種は、塩分濃度がかなり低い汽水域の上限付近に分布する日本固有種であり、全国的にも産地が限られる稀少種であるが、和歌山



図7. タケノコカワニナ。

県沿岸のいくつかの河川汽水域に生息が認められている。和歌山県広川町にある小河川西広川にも、本種の個体群が高密度に生息しており、そこで本種の分布の季節変化が追跡された（岡崎・和田, 2007）。本種の分布域は、西広川でも、感潮域上限付近に限定され、その特徴は、夏期にやや下流に広がる傾向があるだけでほとんど大きな変化がないこと、新規加入群は、分布域の下流部分に集中し、大型個体は逆に分布域の上流部分に限定されるという体サイズによる分布の相違が認められることなどが明らかになっている。また、海水中での生存は不可能であることも、実験下で示されており、本種の保全に当たって、塩分濃度が希薄な汽水域上端の環境維持が重要であることが認識できる。

引用文献

- Adachi, N. & Wada, K. 1999. Distribution in relation to life history in the direct-developing gastropod *Batillaria cumingi* (Batillariidae) on two shores of contrasting substrata. J. Moll. Stud., 65 : 275-287.
- Furukawa, F., Yamada, A., Ohata, M. & Wada, K. in press. Geographical variation of barricade-building behaviour in the intertidal brachyuran crab *Ilyoplax pusilla*. J. Mar. Biol. Assoc. UK.
- Kawane, M., Wada, K., Kitaura, J. & Watanbe, K. 2005. Taxonomic re-examination of the two camptandriid crab species *Deiratonotus japonicus* (Sakai, 1934) and *D. tondensis* Sakai, 1983, and genetic differentiation among their local populations. J. Nat. Hist., 39 : 3903-3918.
- Kitaura, J., Nishida, M. & Wada, K. 2006.

- The evolution of social behaviour in sentinel crabs (*Macrophthalmus*): implications from molecular phylogeny. Biol. J. Linnean Soc., 88 : 45-59.
- Kitaura, J. & Wada, K. 2006. Evolution of waving display in brachyuran crabs of the genus *Ilyoplax*. J. Crust. Biol., 26 : 455-462.
- Kitaura, J., Wada, K. & Nishida, M. 1998. Molecular phylogeny and evolution of unique mud-using territorial behavior in ocypodid crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). Mol. Biol. Evol., 15 : 626-637.
- Kobayashi, Y. & Wada, K. 2004. Growth, reproduction and recruitment of the endangered brackish water snail *Iravadia* (*Fairbankia*) *sakaguchii* (Gastropoda: Iravadiidae). Moll. Res., 24 : 33-42.
- Moriito, M. & Wada, K. 2000. The presence of neighbors affects waving display frequency by *Scopimera globosa* (Decapoda, Ocypodidae). J. Ethol., 18 : 43-45.
- Nara, Y., Kitaura, J. & Wada, K. 2006. Comparison of social behaviors among six grapsoid species (Brachyura) of different habitat conditions. Crust. Res., 35 : 56-66.
- Ohata, M. & Wada, K. 2008. The effect of neighbors' sex on waving frequency by male *Ilyoplax pusilla* (Brachyura: Dotillidae). J. Crust. Biol., 28 : 216-219.
- Ohata, M., Wada, K. & Koga, T. 2005. Waving display by male *Scopimera globosa* (Brachyura: Ocypodoidea) as courtship behavior. J. Crust. Biol., 25 : 637-639.
- 大野恭子・和田恵次・鎌田磨人. 2006a. 河口域塩性湿地に生息する稀少カニ類シオマネキの生息場所利用. 日本ベントス学会誌, 61 : 8-15.
- 大野恭子・和田恵次・鎌田磨人. 2006b. シオマネキの分布に対するヨシの影響. 日本ベントス学会誌, 61 : 21-25.
- 岡崎朋子・和田恵次. 2007. 汽水性巻貝タケノコカワニナの生態分布. 南紀生物, 49 : 1-5.