

## カブトムシの戦略と頭角長：タカハトゲーム

竹内幹<sup>a</sup> 森優二<sup>b</sup>

### 要約

雄のカブトムシの成虫には、頭角が体格に比べて長い個体と短い個体の2種類がいる。体格の小さいものは頭角が相対的に短く、体格が閾値を超えると、角が不連続に長くなる。本論文では、その不連続性の根拠を、雄個体同士が対戦するときの戦略にあるとの仮説をたて、採取した雄カブトムシ46匹を延べ606回対戦させて仮説を検証した。

実験の結果、小型の個体と大型の個体では、対戦に対する行動が異なっていることが確かめられた。また、角が長いほど勝率が高くなるものの、体格が閾値周りにある個体群では角の長さ自体が勝敗に与える限界効果は有意ではなく、上記仮説を支持した。これは特に、タカ・ハトのゲームの実証として解釈できる貴重な実験データである。

JEL 分類番号：

キーワード：混合戦略, カブトムシ, 実験, 進化経済学

---

<sup>a</sup> 一橋大学大学院経済学研究科 Email: kan@econ.hit-u.ac.jp

<sup>b</sup> 一橋大学経済学部 Email: 2112251c@g.hit-u.ac.jp

はじめに

動物のほとんどは、その大きさや威力は様々だが、武器を持っている。特に、メスを巡る雄間闘争に勝ち抜くための武器は巨大化することが多い。相対的に大きな武器を持つ個体がライバルを打ち負かし、繁殖相手を得るということが種内で繰り返されることで、武器はますます巨大に進化する。

カブトムシの雄の特徴的な角も同様である。カブトムシは卵から孵化した後、幼虫、蛹、そして成虫という段階を経る完全変態を行う昆虫である。Iguchi(1998)によると、成虫の角の長さや体の大きさは幼虫時の栄養によって決まる。成虫時の摂食では、体重の増減はあるが、体長の増減はない。したがって、成虫の体格や角の長さは、幼虫時に栄養状態に依存する。栄養状態が悪く小型の成虫になってしまう個体は、雄間闘争に勝つ見込みが薄いので、対戦を避けメスと交尾することをねらう。このような行動を代替戦略と言ひ、代替戦略は動物の多くの種で確認されている(Emlen 1997; Davies et al. 2012)。そして、カブトムシにおいては、小型の出現時期や活動時間の違いといった代替戦略の有効性が報告されている(Eberhard, 1982)。

代替戦略をとる小型の成虫は、対戦頻度が低いため、角から得られる利得が小さい。また、戦いにおいても、小型は本格的な戦いに発展する前に逃げるのが Hongo(2003)で指摘されている。実際、小型の成虫の角は、体格比率で見ると、大型の個体に比べて短い。

さらに興味深い事実は、角の長さや体格には正の相関があるものの、その関係が不連続であることだ。すなわち、体格がある一定の閾値を超えると角が極端に伸びるのである。代替戦略をとる小型であれば不要だった角が、大型になるとその有用性を増すことを示唆する。本論文では、代替戦略と角の長さの関係を分析するために、自然環境で採取したカブトムシの成虫を対戦させ、対戦結果をサンプリングした。以下、小型・大型の存在を確かめ、戦略仮説を検証する。

実験：実験に用いたのは、東京都国立市の一橋大学西キャンパスにある雑木林で採取した 55 匹のカブトムシの雄である<sup>1</sup>。それらは主に、夏になると樹液が染み出る二本の木と周辺にいるカブトムシを 7 月下旬から 8 月上旬にかけて捕獲した。

行動観察は同キャンパス内の第一研究館三階の竹内幹研究室で 7 月 24 日～8 月 14 日の間の 5 日間に行われた。5 日間とも午後 10 時から午前 6 時の間に実施した。対戦は 1 ケース 10 匹による総当たり戦という形式で行った。真ん中にはゼリーを入れる穴を開けた

---

<sup>1</sup> 55 匹のうち 9 匹は計測のみで、対戦はしていない。

丸い木の枝を用いた。対戦ルールは以下の通りとなっている。フィールドに片方のカブトムシ(Home)を乗せる。餌を食べ始めた時点から最短 10 秒間の後に、もう一方のカブトムシ(Away)を、双方の角が触れ合わない距離に乗せる。2 匹の角が触れ合ったら出会い開始とする。

実験後、計測のためにカブトムシを冷凍庫に入れて安置し、その後シリカゲルと保存し乾燥させた。計測項目は以下のとおりである：hornlength（頭角の長さ）、hornwidth（頭角の先端幅）、facewidth（顔の幅）、bodywidth（前胸部の幅）、bodylength（体長：口の先端から最後尾まで）。この 5 項目を、デジタルノギスを用いて 0.01mm 単位で 3 回測り、その平均値を最終的な値として記録した。

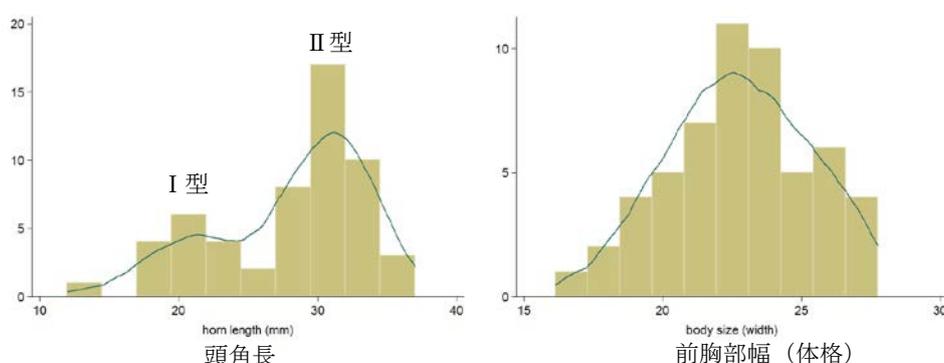


図 1 頭角の長さおよび前胸部の幅の分布

「II型」の存在：カブトムシにおけるII型の存在を統計的に確認したのは Hongo(2003)である。ここでも同様に、55匹の頭角の長さの分布がbi-modalとなることが確認できた(図1)。ノギスに力を加えると最後尾がへこんでしまうため体長の測定は誤差が大きいので、ここでは前胸部の幅を体格の指標とした。体格の分布は単峰型であるにもかかわらず、頭角長がbi-modalであることは、I型・II型の2種類の共存を示唆する。実際、両指標を散布図にとれば、体格の伸びに対して、頭角の伸びが不連続であることが視認できる(図2)。

以降、体格（前胸部幅）が 21.3 mm未満を

I型、それ以上をII型と呼び分ける。

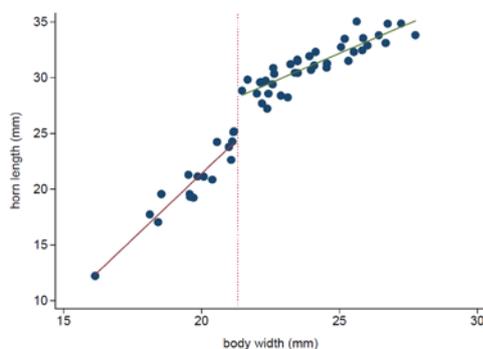


図 2 前胸部の幅および頭角の長さの散布図

Hongo(2003)によるとカブトムシの雄間闘争の段階は次のようになっている：

1. 「出会い」= 2匹の雄が近づき、互いの体の一部が触れ合うとそれぞれ相手を認識し、少しずつ後ずさりしながら向き合った状態になる。
2. 「角の突き合せ」= 互いに頭を下げて角で軽く突き合い始める。この行動は必ずカブトムシの闘争に見られる。
3. 1匹が逃げ出して「決着」するか「取っ組み合い」が始まる。
4. その後、一方が逃げだす「追い出し（第四段階 A）」か、一方が他方のオスを投げ飛ばす「投げ飛ばし（第四段階 B）」で決着する。

今回の実験でも同様の経過をたどったが、角の突き合わせに至らない場合は、606対戦のうち156回は段階2に至らなかった。そこで、ハト戦略、タカ戦略を次のように定義しよう。ハト戦略は自分からは攻撃しないものの、タカ戦略個体から攻撃を受ければ応戦する。タカ戦略は常に攻撃する個体である。これらの期待利得を以下のように書き表す。  
 ハト戦略の利得( $Z_i$ )= $\Pr(\text{攻撃される} | Z_i) \times \Pr(\text{勝つ} | Z_i) \times b + [1 - \Pr(\text{攻撃される} | Z_i)] \times kb$   
 タカ戦略の利得( $Z_i$ )= $\Pr(\text{勝つ} | Z_i) \times b$

ここで、 $Z_i$  は個体の特性であり、 $b$  は餌やメスにありつくことの便益であり、 $k$  は攻撃されないでその便益を他の個体と分け合ったときの取り分である ( $k < 1$  を想定)。図2の jump があるとすれば、ハト戦略利得－タカ戦略利得が  $Z_i$  の減少関数である。したがって、以下3つの仮説をたてる。

**仮説1**：大型はタカ戦略、小型はハト戦略をとる。

**仮説2**：“ハト戦略利得( $Z_i$ )－タカ戦略利得( $Z_i$ )”が  $Z_i$  の減少関数である。

すなわち **仮説2A**： $\Pr(\text{攻撃される} | Z_i)$ が増加関数である。

**仮説2B**： $\Pr(\text{勝つ} | Z_i)$ が増加関数である。

**仮説3**： $\Delta \Pr(\text{勝つ} | Z_i) / \Delta \text{角長}$ は正であるが、I型からII型に変わる変節点周りであっても角長が勝敗に与える効果は変わらないはずである。

変節点では、タカとハトが混在していると考えられるので、対戦した46個体を体格に応じて小型・中型・大型の3郡にわけた。表1のとおり、大型個体同士が出会った場合には81.9%の頻度(116回の出会いで95回)で対戦し第4段階の決着まで進行するのに対し、小型同士であれば48.6%にすぎない。

プロビットモデルで体格の影響を推定する次のようになった。

表1 第二段階以降にいたる割合

		Away			
		小型	中型	大型	全体
Home	小型	48.6%	57.8%	74.0%	60.7%
	中型	65.8%	70.3%	83.3%	75.5%
	大型	76.6%	94.3%	81.9%	83.7%
	全体	63.5%	77.6%	80.0%	74.3%

表 2 出会いが決着に移行する要因

	決着 (0 or 1)	決着 (0 or 1)	決着 (0 or 1)
D_Home 大型	0.497 (0.002)***	0.422 (0.036)**	3.331 (0.221)
D_Away 大型	0.216 (0.122)	-0.079 (0.706)	4.498 (0.041)**
Home 体格 (mm)		0.013 (0.755)	0.061 (0.438)
D_Home 大型 x Home 体格 (mm)			-0.123 (0.279)
Away 体格 (mm)		0.070 (0.098)*	0.149 (0.006)***
D_Away 大型 x Away 体格 (mm)			-0.195 (0.036)*
体重差 (g)	0.122 (0.006)***	0.123 (0.008)***	0.156 (0.000)***
定数項	0.158 (0.258)	-1.590 (0.159)	-4.323 (0.026)**
Observations	606	606	606

p values in parentheses. \* significant at 10%; \*\* significant at 5%; \*\*\* significant at 1%  
D\_◇大型 はダミー変数であり、◇側の個体が大型であれば1。(◇=Home or Away)

表2の結果は、仮説1および仮説2Aを支持する。先に餌場にいた個体(HOME)が大型であれば、対戦する傾向が高まる。係数0.497の平均周りの限界効果は15.2%ポイントになる(仮説1を支持)。興味深いのは、Away個体の体格とAway大型ダミー変数の交差効果である。Away体格の増加は決着に発展する確率と正の相関をもつが、それはAway個体が小型・中型であるときに限られる点で、これは仮説2Aと整合的である。

最後に仮説3をHeckman sample selectionプロビットモデルで勝敗の決定要因を分析する。紙面制約および $\rho$ が有意にでないので、selection推定結果はここでは省略する。

表 3 勝敗の要因

	Home 個体の勝ち	p 値
Home 頭角長さ(mm)	0.092	0.070*
D_Home 中型 x 頭角の長さ	-0.003	0.668
Away 頭角長さ(mm)	-0.118	0.013**
D_Away 中型 x 頭角の長さ	0.001	0.889
Home 体格(mm)	0.040	0.700
Away 体格(mm)	0.027	0.781
定数項	-0.760	0.605

p values in parentheses. \* significant at 10%; \*\* significant at 5%; \*\*\* significant at 1%. D\_◇中型 はダミー変数であり、◇側の個体が中型であれば1。

仮説の通りに、頭角の長さは勝敗に影響することが確かめられた。そして、中型(I型とII型の変節点周り)で角の長さに極端に差があったとしても、それによって勝率が有意に

高まるわけではないことがわかる。これはハト戦略からタカ戦略に移行する際には、両戦略からの期待利得が同水準にあることの裏付けとなっている。

まとめ：カブトムシを採取して、角の長さや雄間闘争の関係を分析した。まず、角の長さの分布には二つの山があり (bi-modal)、体格に比べて、角の短い個体と長い個体の2種類がいることが確かめられた。その2種類は、他個体を攻撃するタカ戦略と、他個体との闘争を避けるハト戦略に対応するという仮定のもと、カブトムシ46匹を述べ606回対戦させてその勝敗を分析した。得られた結果で仮説をおおむね立証できた。

#### 引用文献

- Eberhard, W. G., 1982. Beetle Horn Dimorphism: Making the Best of a Bad Lot. *The American Naturalist* 119, 420-426.
- Eberhard, W. G., Gutierrez, E. E., 1991. Male Dimorphisms in Beetles and Earwigs and the Question of Developmental Constraints. *Evolution* 45, 18-28.
- Emlen, D. J., 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41, 335-341.
- Hongo Y., 2003. Appraising Behaviour During Male-male Interaction in the Japanese Horned Beetle *Trypoxylus Dichotomus Septentrionalis* (Kono). *Behaviour* 140, 501 – 517.
- Iguchi Y., 1998. Horn dimorphism of *Allomyrina dichotoma septentrionalis* (Coleoptera: Scarabaeidae) affected by larval nutrition. *Annals of Entomology Society of America* 91, 845-847.
- Kotiaho, J. S., Tomkins, J. L., 2001. The discrimination of alternative male morphologies. *Behavioral Ecology* 12, 553-557.
- Davies, N. B., Krebs, J. R., West, S. A., 2012. *An Introduction to Behavioural Ecology* 4th Edition. Wiley-Blackwell.