

令和 6 年 6 月 19 日現在

機関番号：14701

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2023

課題番号：18K06416

研究課題名(和文) ヤドカリの殻交換は捕食リスクに便乗した感覚トラップにより促進される？

研究課題名(英文) Is hermit crab shell fight facilitated by predation risk-mediated sensory trapping?

研究代表者

古賀 庸憲 (Tsunenori, Koga)

和歌山大学・教育学部・教授

研究者番号：50324984

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：ヤドカリの殻交換(殻を巡る闘争)において、相手の殻を奪おうとするアタッカーの打突攻撃が熾烈には見えないのに、ディフェンダーが割りと簡単に諦めて殻から出てくるのは不思議である。そこで、打突攻撃が捕食者による攻撃を想起させる感覚トラップとして機能し、ディフェンダーが我慢できずあっさり出てくるといふ仮説を立て、2種のヤドカリを用いて実験を行った。その結果、予測通りに2種とも、ディフェンダーに捕食リスクを認識させた場合に、認識させなかった場合よりも、アタッカーの打突攻撃に対し容易に殻を諦める有意な傾向が見られた。しかし、仮説の検証を成し遂げるには更に別の実験が必要であることも分かった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

生物界では広く食う・食われるの関係が見られ、同種個体の様々な生態に天敵の存在が影響することが知られる。例えば、配偶者や食べ物、棲み場所といった資源を巡る競争において、捕食リスクの有無により勝敗が逆転することがある。しかし、ヤドカリの殻交換(殻を巡る闘争)については、どういった個体が強いのか、またアタッカーのどんな攻撃がディフェンダーを効果的に追い出せるのか等について様々な研究が行われてきたものの、捕食者の影響を考慮した研究は世界的に皆無であった。本研究の成果は、捕食リスクの有無が殻闘争行動に影響することを示した世界初の研究となり、ヤドカリの生態の研究に新たな展開をもたらすことが期待される。

研究成果の概要(英文)：In shell exchange of hermit crabs (a struggle for the shell), it is curious that the defender gives up and sheds the shell rather easily, even though the rapping attack by the attacker to deprive the shell of the opponent does not appear to be fierce. Therefore, we conducted experiments using two species of hermit crabs based on the hypothesis that the rapping attack functions as a sensory trap to deceive the defender as if he perceived attack from predators, and that the defender cannot resist and shed easily. The results showed that, as predicted, both species showed a significant tendency to give up their shells more easily in response to the attacker's rapping attack when the defender recognized the predation risk than when did not. However, we also realized that further experiments are needed to complete testing the hypothesis.

研究分野：進化的行動生態学

キーワード：感覚トラップ ヤドカリ 殻交換 捕食リスク

1. 研究開始当初の背景

ヤドカリ類は潮間帯から潮下帯に多くの種が棲息するが、その海域の生物群集においては様々な生物の餌になっている。そのため、捕食者からの逃避はヤドカリにとって重要なイベントであり、多様な対捕食者反応を進化させている。捕食を避けるために何を手掛かりとして捕食者を認識しているのか、捕食リスクを認識した時にどのように反応するのか等、海外における種を中心に様々な研究が行われている。日本にも多数のヤドカリ種が見られ、例えば岩礁潮間帯の普通種ホンヤドカリ *Pagurus filholi* など一部の種においては、捕食リスクに応じた貝殻の好みの変化 (Mima et al. 2003) などが調べられているものの、依然不明な現象は多く、また殆ど研究されていない種が多い。

また、ヤドカリ類は他の動物と同様に、同種個体間において配偶者や食べ物、棲み場所といった資源を巡る競争を行うが、盛んに研究されてきたものの一つが殻交換行動(殻を巡る闘争行動)である。ヤドカリ類は巻貝類の死殻を住みかとし、脱皮成長に伴い殻は窮屈になるためたびたび新しい殻に引っ越すが、野外に空き殻は少ないためヤドカリ同士で殻の奪い合いを行うことが多い。相手の殻を奪いたいアタッカーが、相手(ディフェンダー)の殻を掴み自分の殻を相手に短い間隔で連続して打ち付ける打突行動を繰り返し行い、耐えかねたディフェンダーが殻を放棄すると、アタッカーがディフェンダーの殻を奪い、空になったアタッカーの殻にディフェンダーが入ることにより殻交換が成立する。殻闘争行動に関しては、アタッカーのどのような攻撃が相手を上手く追い出すのか(打突の強さや頻度、長さ、巧みさ等)について、欧米に普通に見られる種を中心に様々な観点から研究されてきた (Briffa et al. 1998, Lane et al. 2022 ほか多数)。日本でもホンヤドカリで多少の研究がある (Imafuku 1991, Yoshino and Goshima 2002 など)。しかし、捕食リスクがある場合に殻闘争行動が変化するかについての研究は国内外を問わず私の知る限り行われていない(報告がない)。

2. 研究の目的

ヤドカリの殻交換行動において、アタッカーがディフェンダーを直接つまみ出すことは稀で、上述のとおり打突行動に耐えられず自ら殻を出たディフェンダーが殻を奪われることが多い。殻から出ると柔らかい腹部を曝すことになるため、ディフェンダーは殻の奥に引っ込んで耐えれば良さそうなのに、なぜ自ら殻を放棄するのか私は疑問に思った。そこで、ヤドカリのアタッカーが殻交換行動(殻を巡る闘争行動)において行う打突行動が、殻を割って捕食するタイプの捕食者による攻撃をディフェンダーに想起させるために、ディフェンダーが自分の殻を容易に諦めることに繋がっているという、感覚トラップ(感覚便乗)仮説を考案した。材料として用いるヤドカリは、和歌山市内の海岸域で普通に見られるテナガツノヤドカリ *Diogenes nitidimanus*、ユビナガホンヤドカリ *P. minutes*、ホンヤドカリ *P. filholi* の3種としたが、上述の通り、それぞれの種について必ずしも対捕食者反応に関連する生態学的情報が十分ではなかった。そこでま

ず、そもそも捕食リスクを認識するのかどうか、認識する場合にどのような刺激を手がかりしているのか、認識した場合の反応はどういったものか等を明らかにすることを第1の目的とした。そして、殻交換行動が感覚トラップ仮説により説明されるか検証することを第2の目的とした。

3. 研究の方法

(1) テナガツノヤドカ리는捕食者の存在によりストレスを受ける

テナガツノヤドカ리가イシガニ *Charybdis japonica* の捕食リスクに対して、どのようにストレスを受け、行動を変化させるのかを調べるため、室内実験を行った。ヤドカ리의各個体を、(1) 生きた同種ヤドカ리의殻を割り食べる捕食者(イシガニ)、(2) 市販のエサを食べる捕食者、(3) 同種ヤドカ리의死骸、または(4) 海水のみ(=コントロール)が入った水槽(循環型濾過器付き)に入れ、2週間の飼育実験を行った。実験中、ヤドカリへは3日ごとに市販のエサを給餌した。実験後、ヤドカ리의死亡率と、摂餌率、捕食者からの回避の程度を目的変数とし、4つの処理群と雌雄、ヤドカ리의体サイズを説明変数として解析を行った。

(2) ユビナガホンヤドカ리는どのような情報を手がかりに捕食者を認識するのか

Rosen et al. (2009) に倣い、ユビナガホンヤドカ리를 100秒間の処理(ビデオを用いた視覚的刺激や、捕食者イシガニまたは非捕食者コブヨコバサミ *Clibanarius infraspinus* の飼育に使用した水を用いた化学的刺激)にさらしてから殻に隠れさせ、その後殻から出てくるまでの時間を測定することにより、捕食者であるイシガニを視覚的刺激や化学的刺激で認識しているのかどうか、また、捕食者と非捕食者を識別しているのかを調べた。

(3) ホンヤドカ리는殻を割る捕食者の攻撃に対し殻を捨てると生残しやすい

捕食者イシガニに数種の殻(イシダタミ *Monodonta confusa*、クボガイ *Tegula rugata*、クマノコガイ *Te. xanthostigma*、イボニシ *Thais clavigera*)に入ったホンヤドカ리를生餌として与え、カニ・ヤドカリそれぞれの一連の行動を10分間記録した。イシガニが殻を割るなどしてヤドカ리를捕食しようとしたか、あるいは途中で割るのを諦めたのか、更に捕食しようとした場合のヤドカ리의行動(殻の奥に隠れる、無反応、殻を捨てようとする、殻を捨て飛び出す)と、その結果生残したか食われたかを記録した。

(4) ユビナガホンヤドカ리의殻闘争行動は捕食リスクの影響を受ける

ディフェンダーに捕食リスクを認識させることで殻交換が促進されるかどうかを、ユビナガホンヤドカ리를用いて検証した。アタッカーを、捕食リスクを認識したディフェンダーと闘争させた場合に、捕食リスクを認識しないディフェンダーと闘争した場合と比べ、殻交換の成功率が高くなるか、また、殻交換が容易に起こりやすくなるかといった、捕食リスクが殻交換に与える影響について調べる室内実験を行った。

(5) ホンヤドカ리의殻闘争行動は捕食リスクの影響を受ける

殻闘争行動において捕食リスクがディフェンダーの行動に与える影響を明らかにすることを目的とし、上述したユビナガホンヤドカリと同様にホンヤドカ리를用いて室内実験を行った。ディフェンダーを新たな人工海水または捕食者イシガニの飼育水に浸した後に殻闘争実験を行っ

た。捕食者にはイシガニを用いた。解析では、人工海水と捕食者水の条件で殻交換の成否および殻交換成立時の闘争時間を比較した。

4. 研究成果

(1) テナガツノヤドカリは捕食者の存在によりストレスを受ける

死亡率はコントロールと比べ捕食者と同居させる 2 つの群で、回避の程度は現時点の解析では、同種ヤドカリを食べる捕食者群と、メスで、また大きな個体ほど、高かった。捕食者との同居により直接捕食されなくても死亡したり、摂餌頻度が減少したりするなどの間接効果があること等が示唆された。

(2) ユビナガホンヤドカリはどのような情報を手がかりに捕食者を認識するのか

コントロールと比べ、捕食者の処理（視覚的刺激、化学的刺激またはその両方）にさらされたとき、ユビナガホンヤドカリの殻に隠れている時間が統計上有意に長くなった。しかし、非捕食者の視覚的刺激や化学的刺激などにさらされたときには、コントロールとの差は有意ではなかった。これらの結果から、ユビナガホンヤドカリは捕食者を視覚的刺激と化学的刺激の両方で認識していると言える（Rosen et al. 2009 では化学的刺激でのみ認識）。また、捕食者の刺激により殻に隠れる時間が長くなるという結果は、Rosen et al. (2009) とは対照的であった。したがって、ユビナガホンヤドカリは行動する時間帯や生息する周囲の環境の違いにより、殻に隠れる時間を長くすることで捕食者のリスクを回避していると考えられた（Yamamoto et al. 2023）。

(3) ホンヤドカリは殻を割る捕食者の攻撃に対し殻を捨てると生残しやすい

イシダタミを利用する個体が殻を割られ捕食されやすかった。イシダタミはホンヤドカリの生息地に多い巻貝である。行動の因果関係を見ると、カニが殻を割れない場合はカニが途中で諦めてしまい、ヤドカリが殻を捨てることは皆無であり食われることはなかった。カニが殻を割り始めた段階では、ヤドカリは殻を放棄して飛び出すことが最も多く、飛び出すことにより逃走に成功することが多かった。しかし、殻を割られてしまうと、殻に留まったヤドカリは全て食われ、殻から飛び出しても食われることが多かった。したがって、カニが殻を割れない時にはヤドカリは殻を捨てる必要はないが、割り始められたら早い段階で殻を捨てて飛び出すことにより、生存の機会が高くなると言える。

(4) ユビナガホンヤドカリの殻闘争行動は捕食リスクの影響を受ける

捕食リスクの有無により殻交換の成功率には違いがなかったものの、捕食リスクを認識した場合には 1 秒あたりの打突数が少ない（アタッカーの攻撃が緩い）闘争でもディフェンダーが殻を諦める傾向があった。また、1 連（連続した打突のひとまとまり）あたりの打突数が多い闘争ほどディフェンダーが殻を早く諦め殻交換が成立する傾向があった。すなわち、ディフェンダーは捕食リスクが無い時には打突攻撃されても容易に殻を諦めなかったのに対し、捕食リスクが有るときには殻を諦めやすくなったと解釈できる。したがって、ユビナガホンヤドカリにおいて捕食リスクの存在により殻交換が起こりやすくなると考えられる。しかし、感覚トラップ仮説が支持されるかの検証には、更に別の実験が必要であると考えられる。

(5) ホンヤドカリの殻闘争行動は捕食リスクの影響を受ける

ディフェンダーを捕食者水に浸した場合の方が、殻交換がよく成立した。一方、闘争時間の解析では、捕食者水の時の方が、また、秒あたり打突数が多いほど有意に短時間で交換が起こる傾向が見られた。ディフェンダーを人工海水に浸した場合の方が、闘争時間が長くなり、結果として総連数も多くなるものの、捕食者水ではその傾向が緩和された。すなわち、捕食リスクを認識した際にディフェンダーが容易に殻をあきらめる傾向が示された。これらの結果から、アタッカーの打突攻撃が捕食リスクを想起させる感覚トラップとなり、捕食リスクを認識した場合にディフェンダーが容易に殻を諦めることに繋がっていることについて議論することが可能になったと考える。しかし、感覚トラップ仮説が支持されるかの検証には、更に別の実験が必要であるとも考える。

<引用文献>

Briffa M, Elwood RW, Dick TA 1998. Analysis of repeated signals during shell fights in the hermit crab

Pagurus bernhardus. Proceedings of the Royal Society B: Biological Science 265, 1467–1474.

Imafuku M. 1991. Shell fights in the hermit crab *Pagurus geminus*: aggressive act with mutual gain.

Journal of Ethology 9, 67–76.

Lane SM, Cornwell TO, Briffa M 2022. The angle of attack: rapping technique predicts skill in hermit crab contests. Animal Behaviour 187, 55–61.

Mima, A., Wada, S., Goshima, S. 2003. Antipredator defence of the hermit crab *Pagurus filholi* induced by predatory crabs. Oikos 102, 104–110.

Rosen, E., Schwarz, B., Palmer, A.R. 2009. Smelling the difference: hermit crab responses to predatory and nonpredatory crabs. Animal Behaviour 78, 691–695.

Yamamoto Y Yoshino K, Koga T 2023. Anti-predator responses to chemical, visual, and combined cues by an estuarine hermit crab from sandy tidal flats. Behavioral Ecology and Sociobiology 77: 60

Yoshino K and Goshima S 2002. Sexual dominance in hermit crab shell fights: asymmetries in owner-intruder status, crab size, and resource value between sexes. Journal of Ethology 20, 63–69.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Yamamoto Y., Yoshino K., Koga T.	4. 巻 77
2. 論文標題 Anti-predator responses to chemical, visual, and combined cues by an estuarine hermit crab from sandy tidal flats	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Behavioral Ecology and Sociobiology	6. 最初と最後の頁 60
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s00265-023-03340-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 1件）

1. 発表者名 石上裕之、西山祐典、古賀庸憲、吉野健児
2. 発表標題 捕食リスクの有無によりユビナガホンヤドカリの殻闘争行動に違いが生じる？
3. 学会等名 第71回日本生態学会大会
4. 発表年 2024年

1. 発表者名 石上裕之、西山祐典、古賀庸憲、吉野健児
2. 発表標題 ユビナガホンヤドカリPagurus minutusの殻闘争は捕食リスクの影響を受けるのか？
3. 学会等名 2023年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 中幡俊紀, 宮西芳幸, 古賀庸憲, 吉野健児
2. 発表標題 ホンヤドカリPagurus filholiの殻闘争行動は攻撃型モデルであるか？
3. 学会等名 南紀生物同好会2023年度秋の研究発表大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 宮西芳幸, 中幡俊紀, 古賀庸憲, 吉野健児
2. 発表標題 ホンヤドカリPagurus filholiの殻闘争行動は捕食リスクの影響を受けるのか?
3. 学会等名 南紀生物同好会2023年度秋の研究発表大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 石上裕之・西山祐典・古賀庸憲
2. 発表標題 ユビナガホンヤドカリPagurus minutusの殻闘争行動は攻撃型モデルであり、捕食リスクの影響を受けるのか?
3. 学会等名 南紀生物同好会2022年研究発表大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中西亜津沙・宮西芳幸・中幡俊紀・古賀庸憲
2. 発表標題 ホンヤドカリPagurus filholiの殻闘争行動は攻撃型モデルであり、捕食リスクの影響を受けるのか?
3. 学会等名 南紀生物同好会2022年研究発表大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中西亜津沙・古賀庸憲・吉野健児
2. 発表標題 ホンヤドカリPagurus filholiの殻闘争は捕食リスクの影響を受けるのか?
3. 学会等名 第70回日本生態学会大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 中西亜津沙・古賀庸憲
2. 発表標題 ホンヤドカリPagurus filholiの殻交換は捕食リスクの感覚トラップで促進されるのか
3. 学会等名 南紀生物同好会2021年研究発表大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山本優太・古賀庸憲
2. 発表標題 ユビナガホンヤドカリPagurus minutusにおける視覚と嗅覚による捕食者と非捕食者の識別
3. 学会等名 南紀生物同好会2021年研究発表大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 西山祐典・古賀庸憲
2. 発表標題 ユビナガホンヤドカリPagurus minutusの殻交換は捕食リスクに便乗した感覚トラップにより促進されるのか
3. 学会等名 南紀生物同好会2021年研究発表大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 原田麻由・古賀庸憲・吉野健児
2. 発表標題 インガニの捕食行動に対するホンヤドカリの捕食回避行動と生存のチャンス
3. 学会等名 日本動物行動学会第40回大会（オンライン開催）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Koga T, Iwamoto Y, Yoshino K, Kamimura S, Yasuda CI
2. 発表標題 Behavioral response of the hermit crab <i>Diogenes nitidimanus</i> to predation threat by the portunid crab <i>Charybdis japonica</i>
3. 学会等名 The Crustacean Society 2019 Mid-Year Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 古賀庸憲、上村了美、岩本侑真、石原千晶、吉野健児
2. 発表標題 捕食リスクに反応したテナガツノヤドカリの行動変化
3. 学会等名 日本動物行動学会第38回大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 古賀庸憲、上村了美、岩本侑真、石原千晶、吉野健児
2. 発表標題 捕食者のカニがテナガツノヤドカリの行動に及ぼす非消費効果
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 上村了美、古賀庸憲、岩本侑真、吉野健児
2. 発表標題 テナガツノヤドカリの遺伝子発現に対する捕食者の非消費効果
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担 者	吉野 健児 (Yoshino Kenji) (40380290)	国立水俣病総合研究センター・その他部局等・室長 (87401)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------