

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2007-2008

課題番号：19570012

研究課題名（和文） ホンヤドカリ属における性成熟後の成長と繁殖の資源配分

研究課題名（英文） Resource allocation between growth and reproduction after maturation in *Pagurus hermit crabs*

研究代表者

和田 哲 (WADA SATOSHI)

北海道大学・大学院水産科学研究院・准教授

研究者番号：40325402

研究成果の概要：ホンヤドカリ属を対象として、オスとメスの成長と繁殖の資源配分様式を調べた。本属の一部の種では、交尾直前にメスが脱皮することがあり、繁殖期中にも成長する。本研究の結果、脱皮する個体は、とくに産卵間隔が長い傾向が強く、抱卵数も変異が大きかった。オスも配偶行動によって摂餌行動が抑制されるため、繁殖に費やす時間の増加が成長を低下させることが示唆されたが、実験ではそれを強く支持する結果は得られなかった。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007年度	1,700,000	510,000	2,210,000
2008年度	1,700,000	510,000	2,210,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：資源配分、成長、繁殖、甲殻類、ヤドカリ

## 1. 研究開始当初の背景

ホンヤドカリ属の多くの種で、メスは交尾直前にときどき脱皮する。交尾直前に脱皮への資源配分をおこなった結果として、メスは現在の繁殖成功度が下がる。つまり本属のメスでは繁殖期中にも繁殖と成長の資源配分をおこなっていると考えられる。

いっぽう、オスは産卵間近なメスを掴まえて持ち歩く交尾前ガード行動をおこなう。この行動はオスの時間資源を消費し、とくに摂餌機会を減少させることが予想される。また、オスにとって交尾回数の増加は精子生産量にも影響を及ぼす可能性がある。これらはオ

スの成長を抑制している可能性が高い。これらの点から、オスもまた、繁殖期に成長と繁殖の資源配分をおこなっていると考えられる。

## 2. 研究の目的

本研究では、とくにクロシマホンヤドカリとヨモギホンヤドカリをおもな対象種として、野外におけるメスの資源配分様式の詳細な解明と、オスの資源配分、とくに交尾前ガード行動に費やす時間の変化がオスの脱皮頻度に及ぼす影響を検証することを目的とした。

### 3. 研究の方法

#### (1) メスの資源配分

クロシマホンヤドカリをおもな対象種として、野外で交尾前ガードペアを採集し、交尾・産卵が確認されるまで飼育した。メスの抱卵状態、体サイズ、貝殻サイズ、脱皮の有無、成長率などを記録して、採集日をランダム変数に指定した一般化線形混合モデルを用いて解析した。いっぽう、繁殖期内の成長と繁殖の資源配分様式の変化を解析するために、採集日に基づいて7区分したデータを比較した。

#### (2) オスの資源配分

ヨモギホンヤドカリをおもな対象種として、野外で成熟個体および交尾前ガードペアを採集して、以下の飼育実験に用いた。

まず、野外で繁殖に参加する雌雄のサイズを把握するために、本種の繁殖期である5月に交尾前ガード中の雌雄のペアを探索して、発見した全てのガードペアをペア毎に採集し、実験室に持ち帰った。その後、実体顕微鏡下でサイズ(盾長)を測定した。この結果に基づき、オスを以下の3群に分けて実験と解析に利用した；小型群：野外でペア形成が全く観察されなかった、盾長が3.5 mmよりも小さいオスで構成される群、中型群：ペア形成が観察されたが低頻度だった、盾長が3.5 mm以上5.5 mm以下のオスで構成される群、大型群：ペア形成が高頻度で観察された、盾長が5.5 mmよりも大きいオスで構成される群。

上記の3群における脱皮頻度の季節変化を調べるため、5月から1月まで、毎月1回の短期飼育実験をおこなった。調査地の岩の下から採集した個体をバケツに入れて実験室に持ち帰り、アクリル製スチロール棒瓶に個別に入れて、室温で3日間飼育した。そして、全個体を毎日観察して、スチロール棒瓶内で脱皮殻を発見したときに、その個体が脱皮したと判断した。脱皮頻度は、「それぞれのサイズ群における3日間での脱皮個体数/それぞれのサイズ群の全個体数」により毎月の短期飼育実験毎に計算した。飼育終了後、ヤドカリが背負っていた貝殻を万力で割ってヤドカリを取り出し、第一腹肢の有無と生殖孔の位置に基づいて全個体の性を判別した後で、オスのみ盾長を測定した。

つぎに、交尾前ガード行動に起因するオスの繁殖コストを定量的に評価し、それらが脱皮に及ぼす影響を検証するために、以下の飼育実験をおこなった。繁殖期前にヨモギホンヤドカリを採集し、第一腹肢の有無を実体顕微鏡下で観察して性を判別した後、飼育実験に用いた。飼育条件として性比を操作して、オス：メスの個体数が1：0、1：1、1：5の3条件で各20セット、5：1、3：3の2条件で

各10セット用意した。オスが複数個体含まれる条件では、以下の手順で個体識別をおこなった。最初に、第2触覚の一部を破損して失った個体の場合、左右どちらの触覚を失っているかを記録した。その他の個体については、一部の個体の左右どちらかの第2触角先端を切断して、個体識別の指標とした。なお、この切断処理がオスの配偶行動に与える影響は検出されなかった。オスが5個体含まれる条件では、盾長が大型群に相当する個体と中型群に相当する個体が各3個体、2個体となるように調整し、盾長も個体識別の指標として利用した。他の条件では、全ての実験個体に、大型群に相当する体サイズのオスを用いた。飼育容器には、小型のプラスチックコンテナを用いた。2日ごとに人工飼料を与えて海水も交換した。海水には採集地の天然海水を汲み置きして使用した。

全飼育期間を通して12時間ごとに観察をおこなった。観察では、ガード時間、配偶者数、および実験開始から脱皮までに要した日数(以下、脱皮日と略す)を記録した。ガード時間は、ガード開始が観察された日時と終了した日時の差として、0.5日単位で算出した。配偶者数については、メスの産卵が確認されたとき、その直前の観察でガードをおこなっていたオスを交尾したオスとみなして、各オス毎の配偶者数を算出した。脱皮殻を発見したときは実体顕微鏡下で脱皮殻の下部を観察して、胸脚の基部にある生殖孔の位置によって雌雄を判別し、さらにオスが複数個体含まれる条件では、脱皮殻の第2触角の破損状況と盾長に基づいて個体を識別した。また、交尾前ガード行動が、オスの摂餌機会に及ぼす影響を評価するため、オス：メスが1：1および1：5条件のオスについて、交尾前ガード行動中か否かを記録した後、給餌をおこなってから2分間連続観察して、左右の缺脚の先端を口器にもっていく回数を摂餌回数として計数した。この連続観察は、ランダムに選ばれた個体を対象としておこなわれたため、同一個体を複数回にわたって観察対象とした場合があった。そこで、統計解析では、個体をランダム変数として設定した一般化線形混合モデルを用いた。このモデルでは整数データである摂餌回数が応答変数、ガード行動の有無と性比条件を独立変数として用いて、誤差分布にはポアソン誤差を指定した。

### 4. 研究成果

#### (1) 本研究の主な成果

クロシマホンヤドカリを対象種としたメスの資源配分に関する調査・実験の結果は、以下の通りである。

野外で採集された計416ペアを飼育した結果、384ペアで産卵が認められた。産卵間隔

を応答変数とした解析の結果、脱皮の有無と抱卵数、貝殻サイズが有意な影響を及ぼしていたので、本種のメスが繁殖期中にも成長と繁殖の資源配分をおこなっていることが確認された。また、脱皮頻度は繁殖期内で変動しており、繁殖期の初期に低く、その後増加するが、抱卵数もまた初期に少なく、その後増加していた。このことから、本種メスの成長と繁殖の資源配分における時間変化には、トレードオフ関係が検出されなかった。

ヨモギホンヤドカリを対象種としたオスの資源配分に関する調査・実験の結果は、以下の通りである。

野外でガードペアを形成していたオスの最小サイズは 3.71 mm、最大サイズは 7.22 mm であり、平均サイズは 5.96 mm だった。メスの最小サイズは 3.20 mm、最大サイズは 6.07 mm であり、平均サイズは 4.49 mm だった。69 例中 6 例で、オスは自分よりも大きなメスとペアを形成していたが、全体としては、オスはペア相手のメスよりも有意に大きかった。また、本種の交尾前ガードペアでは、サイズ同類交配の傾向は認められなかった。本種のオスの小型群、中型群、大型群の脱皮頻度には季節変化があり、全群で夏季に顕著な脱皮頻度の低下が観察された。また各月の 3 群を対応試料として対応 3 群間で脱皮頻度を比較したところ、有意差が認められ、全般に大型群の脱皮頻度が低い傾向があった。

また、1 回の交尾前ガード時間に対する性比の影響を検証するため、オス : メスの個体数が 1 : 1、3 : 3、5 : 1、1 : 5 の条件間でガード時間を比較した。これらの条件では、それぞれ 17 例、10 例、9 例、20 例で交尾前ガード行動が観察された。3 : 3 および 1 : 5 条件では複数のメスが産卵したため、各コンテナで交尾前ガード時間のデータが複数得られたが、最初に交尾前ガードペアが観察されたときのガード時間を代表値として用いた。ガード時間は条件間で有意に異なり、多重比較の結果、1 : 5 条件のガード時間だけが他の条件に比べて有意に短かった。また合計ガード時間の平均値は、1 : 1、3 : 3、5 : 1、1 : 5 のグループそれぞれで、1.82 日、3.82 日、3.00 日、6.43 日であった。

つぎに、1 : 1、3 : 3、5 : 1、1 : 5 の全条件で得られた結果をまとめて、各オスの配偶者数と、そのオスの合計ガード時間の関係を調べた。合計ガード時間には配偶者数の異なるオス間で有意差があり、多重比較の結果、配偶者数が 1 回の合計ガード時間と 2 回以上の合計ガード時間の間、および配偶者数が 2 回と 5 回の合計ガード時間の間で有意差が認められた。しかし、配偶者数が 3 回以上のとき、合計ガード時間に配偶者数の違いによる有意差は認められなかった。

配偶者数が脱皮日と実験終了時の脱皮頻

度に与える影響を同時に検証するために、1 : 0、1 : 1 の 2 条件と、1 : 5 条件のうち配偶者数が 4 回以上のデータを対象として、生存分析のひとつである Logrank test で解析した。飼育期間中の脱皮の時間変化は 3 群とも類似していて、飼育開始後 30-50 日にかけてコンスタントに脱皮が観察された。飼育終了時には 1 : 5 条件が他の 2 条件よりも脱皮頻度が低い傾向だったが、条件間で有意差は認められなかった。

また、交尾前ガードの有無とガード時間が摂餌回数に及ぼす影響を検証するために、性比が 1 : 1、1 : 5 の 2 条件でガードの有無と摂餌回数について観察した結果、交尾前ガードをおこなうオスは、ガードをおこなっていないオスに比べ、摂餌回数が極めて少なかった。また 2 条件間では、1 : 5 条件の交尾前ガードをおこなっていないオスの摂餌回数は、1 : 1 条件よりも高くなる傾向にあったが、統計的に有意な違いは認められなかった。

## (2) 得られた成果の国内外における位置づけとインパクト、今後の展望

海産無脊椎動物を用いた資源配分の研究は陸上生物に比べると極めて少ない。とくに甲殻類の繁殖期における成長と繁殖の資源配分に焦点を当てた研究はほとんどない。そのため、本研究成果は独創性の高いものである。甲殻類の多くの種で観察されるメスの交尾直前脱皮は、従来、繁殖行動の一環とみなされていたが、申請者がおこなった一連の研究成果によって、この脱皮が成長のためにおこなわれている可能性を強くアピールすることができた。

また、配偶行動がオスの成長に及ぼす影響として、本研究ではオスが交尾前ガード中に摂餌できず、結果として脱皮頻度に影響を及ぼす可能性を検証できた。本属を対象としたオスの資源配分に関する研究は、まだ端緒についたばかりであり、未検証な部分が非常に多い。今後、さらに詳細な研究が必要である。

本研究を含む一連の研究によって、ホンヤドカリ属では成熟後の成長と繁殖の資源配分に多様な種間、地域間、個体群間変異があることが分かってきた。しかし、成熟前の成長様式や成熟タイミングが成熟後の資源配分に与える影響や、行動形質や形態形質にみられる変異と資源配分様式の変異の関係などはまだよく分かっていない。また、現時点では生存率を考慮した研究をおこなっていないが、生物の資源は、成長と繁殖に加えて、生存率向上のためにも配分される必要があるため、環境ストレス等の生存率低下要因が資源配分に与える影響も検証すべきである。これらが今後の課題といえるだろう。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 3 件)

1. Wada, S., T. Oba, K. Nakata and A. Ito, Factors affecting the interval between clutches in the hermit crab *Pagurus nigrivittatus*. *Marine Biology* 154: 501-507. 2008. 査読あり
2. Wada, S., T. Oba, K. Nakata and A. Ito, Temporal allocation pattern between reproduction and growth within a breeding season of the hermit crab *Pagurus nigrivittatus*. *Crustacean Research* 37: 67-73. 2008. 査読あり
3. Wada, S., A. Ito, A. Mima, Evolutionary significance of prenuptial molting in female *Pagurus* hermit crabs. *Marine Biology*, 152: 1263-1270. 2007. 査読あり

[学会発表] (計 2 件)

1. 和田哲、安良城百絵、竹下文雄、ヤドカリのオスの配偶者選択、日本生態学会第 56 回大会、2009 年 3 月 19 日、岩手県立大学.
2. 和田哲、ホンヤドカリ属の生活史、日本ベントス学会 2008 年度奨励賞受賞講演、2008 年 9 月 6 日、熊本県立大学.

[図書] (計 0 件)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

## 6. 研究組織

(1) 研究代表者

和田 哲 (WADA SATOSHI)

北海道大学・大学院水産科学研究院・准教授

研究者番号：40325402

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし