

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 16 日現在

機関番号：14701

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25440238

研究課題名(和文) 非常識な脱皮? ヤドカリが対捕食者反応として雄の二次的性形質を小さくしている

研究課題名(英文) Abnormal molting? Male hermit crabs shrink their secondary sexual traits responding to predation risk

研究代表者

古賀 庸憲 (KOGA, Tsunenori)

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) 3,900,000円

研究成果の概要(和文)：メスを巡るオス間競争に有利な二次的性形質は捕食者には目立ちやすい。私たちは、ヤドカリの1種において小形オスやメスに比べ相対的に長いハサミ脚を持つ大形オスが、被食リスクが高い時には、脱皮によりハサミ脚を縮小するという結果を得た。これは、被食リスクを軽減するための適応的な行動だと考えられる。また、本来、脱皮とは成長のため、また自切したハサミ脚や歩脚の再生のために行うが、本種では脱皮の常識を覆す現象が起きている。

また、より強いストレスをかけ同様の実験を行ったところ、捕食者と一緒にした条件のヤドカリのみ大部分が死亡した。捕食されなくとも捕食者の存在自体がヤドカリにストレスを起こすことを明らかにした。

研究成果の概要(英文)：Secondary sexual traits of males often involve risk of predation because of their conspicuousness. We got results in an experiment using a hermit crab species that only large males with relatively longer claws which are advantageous in inter-male competition for female mates decreased length of the claws by molting under high predation risk, but that small males or females did not. This change of large males may be adaptive to reduce predation risk and then enable to acquire more female mates. Decreasing size by molting is the opposite phenomenon, because molting is known for growing or regenerating the missing claws or legs in some crustaceans.

We conducted another experiment of similar design but increasing stress to hermit crabs. The survival rate of crabs with predator significantly dropped, while that without predator did not. The results indicated that not only predation itself but also existence of predator causes serious stress to the prey animals.

研究分野：動物生態学、行動生態学、進化生態学

キーワード：対捕食者反応 二次的性形質 自然淘汰 性淘汰 ヤドカリ 脱皮

1. 研究開始当初の背景

対捕食者反応としてエサ動物が形態や体サイズ(含:生活史)を変える現象は様々な分類群で知られる。例えば、捕食者の存在下でオタマジャクシが体型を扁平に変化させ、捕食者の口に入りにくい幅になることが分かっている(Kishida & Nishimura 2005)。ミジンコ類が魚類の存在下では、小型のうちに成熟し早く繁殖を始めたりする(Fiske et al. 2007)。ヤゴ(トンボの幼虫)では、魚類の存在下で腹部の体節の棘を長くして食べられにくい形態になるが(McCauley et al. 2008)、その一方で捕食者から受けるストレスにより死亡率が増加したりする(McCauley et al. 2011)。このように食う・食われるの相互作用および共進化は今日でも興味深い発見が続いている。

また性淘汰との関連でも、高い捕食圧の元では目立つ雄の二次的性形質が反って不利となり、目立たない雄が交尾に成功することがグッピーやシオマネキなどで知られている(Koga et al. 1998)。食う・食われるの関係は交尾行動や配偶者選択の進化にも影響しうる。

本研究の主な材料、テナガツノヤドカリ *Diogenes nitidimanus* では繁殖期にオスが産卵間近なメスを他のオスから遠ざける「ガード行動」が見られる。メスをガードするのは大きなオスのみで、他のオスとの闘争では大きなハサミ脚ほど有利になる(Yoshino et al. 2011)。和歌川河口干潟では繁殖期の初期(4月)からピーク時前半(6月)までのガードオスはハサミ脚が相対的に長く、ハサミ脚の長さに雄内二型がある。ところがピーク時後半(7月)に長いハサミ脚のオスが急減し、繁殖期は10月まで続くものの、8月以降にガードできる体サイズに成長したオスのハサミ脚は長くない(Koga et al. 2010)。

大きなオスは主にイボキサゴの貝殻を利用するが、相対的に長いハサミ脚を持つオスの場合、殻に十分隠れることができず簡単に引っ張り出される。時間的に残された交尾の機会という利益と捕食のリスクの季節変化が、オスのハサミ長に影響していると考え、干潟で年中成体が見られ主な捕食者と予測されるイシガニ *Charybdis japonica* と、夏に稚ガニが定着しその後干潟で成長するタイワンガザミ *Portunus pelagicus* を用い、予備実験として室内でテナガツノヤドカリの捕食数の季節変化を調べた。その結果、イシガニ自身の繁殖期である夏に、イシガニによる捕食数が急激に増大し、またタイワンガザミがある程度成長した秋に、タイワンガザミによる捕食数が同様に増大した(未発表卒論)。つまり夏から秋にかけてテナガツノヤドカリは多数捕食されていると考えられた。実際に野外で大きな雄がより捕食されるか調べようとしたが、捕食者の活動時間が夜の満潮時であるため、定量的な観察は無理だった。そこで室内で、循環型濾過装置付きの水槽を網で2つに仕切り、片方にテナガツノヤドカリ20個体を入れ、もう片方には捕食者のカニ1個体が同種ヤドカリの死体、海水のみの3条件で、各条件の水槽を6つ準備し、2ヶ月間の飼育後に全てのヤドカリを回収し、甲長と鉗長・鉗幅を測定した。実験途中に採集された脱皮殻から鉗長・鉗幅(ハサミ脚の長さとは幅)を測定し、実験開始時と終了直前と思われるハサミサイズを回収個体と比較したところ、時間の経過(=脱皮)と共に鉗幅は統計上有意に伸びたのに対し、鉗長は全実験条件で有意に短くなった。時期や飼育条件の不備からか、実験条件間の違いは有意ではなかった(未発表卒論)。

2. 研究の目的

(1) 本研究では、まず、和歌川河口干潟でテナガツノヤドカリの捕食圧が高くなる夏～秋

と、大きなオスの鉗長が相対的に大きくなる繁殖期直前～前期の両方に、上述したものと同様の実験を、テナガツノヤドカリを用いて行うことを目的とした。但し、ヤドカリ側の仕切りを増やし、各仕切り内にサイズの明らかに異なる少数個体のヤドカリを入れることで、実験開始時から個体識別を可能にする。その結果、雌雄別の解析も可能になる。個体識別と性識別によりデータの信頼性は大きく向上するであろう。予測される結果は、捕食圧の低い繁殖期直前には、他の水槽だけでなくカニを入れた水槽でも、大きなオスは鉗長を相対的に長くするのに対し、捕食圧が高くなる繁殖期のピーク時以降には、他の水槽よりカニを入れた水槽で大きなオスの鉗長が顕著に短くなる。メスと小さいオスではそのような変化はあっても小さい。

(2) ヤドカリの正確な体サイズは背負っている貝殻を割りヤドカリ本体を取り出さして測定する。しかし、実験前にそれを行うとヤドカリにダメージを与え実験結果に影響を与えることが危惧されたので、貝殻の大きさからヤドカリの大凡のサイズを判断して1の実験を実施した。その結果、一部で似たようなサイズのものが含まれ個体識別が困難な場合が生じたため、実験方法を一部修正して確実に個体識別が出来る方法で年を変え再度同じデザインで実験を行った。

(3) また、同じ干潟に多数生息しほぼ同サイズのユビナガホンヤドカリ *Pagurus minutes* を対象に、テナガツノヤドカリにおける先行研究(Koga et al. 2010)と同様に個体群と繁殖の調査を行った。この種のハサミ脚サイズにも性的二型があり、成長と共にオスのハサミ脚が雌より大きくなるものの、雄内二型は小さいと考えられ、比較の対象として適していると考えた。和歌山でのユビナガホンヤドカリの繁殖期は主に冬と予想され、テナガツノヤ

ドカリとは異なるため、捕食者による影響の受け方が異なると期待した。

(4) それらの調査結果を基に、テナガツノヤドカリで行った室内飼育実験の条件を適宜変更し、ユビナガホンヤドカリで実験を行った。既述した2種の生態的特徴の違い、実験条件の違いから、様々な比較が可能となると考えた。

3. 研究の方法

(1) テナガツノヤドカリが捕食のリスクにどう反応しているかを調べるために、条件の異なる3種類の水槽を準備し、初年度の2013年は野外の大形オスの鉗長に変化が見られる夏～秋に実験を計画した。水槽はまず2つに仕切り、ヤドカリを入れる側を更に3つに仕切り、各仕切り内に個体識別可能なサイズの4個体を入れた(1水槽当たり12個体)。別の側は捕食者、同種ヤドカリの死体、何もなし(コントロール)の3条件の水槽を各7個準備し、8~10月に実験を行った。途中で生じた脱皮殻は全て回収した。実験終了時には全個体回収後、殻を割り実体顕微鏡下で雌雄の判別を行い、体サイズ(前甲長)とハサミサイズ(鉗長・鉗幅)をノギスで測定した。

(2) 2013年の実験では一部のヤドカリ個体で個体識別が困難なものが生じたため、確実に個体識別を行うべく実験方法を一部修正して、再度同じ実験を行った。条件の異なる3種類の水槽を準備し、野外の大形オスの鉗長が伸びる繁殖期直前～繁殖期ピーク前の春(2014年4~6月)と、ピーク後～繁殖期後期となる夏(2014年7~9月)に実験を行った。また、春は野外における捕食リスクが低い時期、夏は高い時期となる。水槽はまず2つに仕切り、片側は先の実験と同じく捕食者、同種ヤドカリの死体、何もなし(コントロール)、の3条件に、もう片側は個体識別を確実にするた

め12個の円筒状のプラスチックネットに1個体ずつ入れた。このような水槽を①～③各5個準備し、春と夏に実施した。ところが、春の実験には条件の一部に不備があったため、また夏には雨量が多く干潟の様子が例年とは異なったため実験用に採集した個体がそれらの影響を受けた可能性があった。それ以外にも方法について更に改良を加えて2015年の春(4~6月)と夏(7~9月)に再実験を行った。

(3) ユピナガホンヤドカリの個体群を2014年5月～2015年5月に毎月採集し、殻を割り、性別およびメスでは抱卵の有無を確認し、雌雄で体サイズ(前甲長)とハサミ脚のサイズ(鉗長・鉗幅)を測定した。

(4) ユピナガホンヤドカリでも、テナガツノヤドカリで行ったものと同じ実験を2014年10~12月に行った。水槽はまず2つに仕切り、片側は捕食者、同種ヤドカリの死体、何もなし(コントロール)、の3条件に、もう片側は個体識別を確実にするため12個の円筒状のプラスチックネットに1個体ずつ入れた。このような水槽を①～③各5個準備し実施した。2で述べたように2015年の春にテナガツノヤドカリで再実験を行ったため、同じ時期にユピナガホンヤドカリの実験は行わなかった。

4. 研究成果

(1) テナガツノヤドカリの繁殖期のピークだが被食のリスクが急増する夏には、相対的に大きなハサミ脚を持つ大形オスの鉗長のみが、脱皮により統計上有意に短くなっていた。鉗幅と前甲長は短くなっていなかった。一方、小形オスとメスでは大形オスと異なり、鉗長も短くなっていなかった。但し、一部のデータを再解析する必要がある。

(2) 2014年夏の実験では、個体識別を確実に行うためにヤドカリを個別に区切った狭い空間

に入れたところ、ヤドカリへのストレスが増大したせいか、1で述べた2013年夏の実験結果とは異なり、捕食者区のヤドカリのみ大半が死亡したため、サイズ変化を条件間で比較することはできなかった。しかし、捕食者の存在そのものによりエサ生物が間接的影響(何らかのストレス)を受けて死亡するという報告は野生生物では殆どないので、2014年の結果も新しい発見として極めて興味深い。また、前述の通り2014年は例年と条件が異なる等しいため2015年に再実験を行ったところ、ほぼ同様の結果が得られた。捕食圧の異なる春と夏の結果の違いについては現在解析準備中である。

(3) ユピナガホンヤドカリの繁殖期は主に冬であった。雌雄の体サイズはほぼ同じでハサミはメスよりオスで長く、また、予想とは異なりテナガツノヤドカリと同様に大形オスは小形オスより相対的に鉗長が大きく、オス内二型が顕著であった。

(4) ユピナガホンヤドカリの室内実験結果の詳細な解析はこれからであるが、テナガツノヤドカリの結果とは異なり、捕食者区であっても大部分が生残していた。したがって、捕食者によるストレスの受け方が種によって異なることが明らかであり、興味深い。

< 引用文献 >

- Fiske DL, Latta IV LC, Knapp RA, Pfrender ME (2007) Rapid evolution in response to introduced predators I: rates and patterns of morphological and life-history trait divergence. *BMI Evolutionary Biology* 7:22
- Kishida O, Nishimura K (2005) Multiple inducible defences against multiple predators in the anuran tadpole, *Rana pirica*. *Evol Ecol Res* 7:619-631

- Koga T, Backwell PRY, Jennions MD, Christy JH (1998) Elevated predation risk changes mating behaviour and courtship in a fiddler crab. *Proc Roy Soc B* 265:1385–1390
- Koga T, Yoshino K, Fukuda Y (2010) Temporal changes in the reproductive population structures and males secondary sexual character of the hermit crab *Diogenes nitidimanus*. *Ecol Res* 25:1007-1017
- McCauley SJ, Davies CJ, Werner EE (2008) Predator induction of spine length in larval *Leucorrhinia intacta* (Odonata). *Evol Ecol Res* 10:435-447
- McCauley SJ, Rowe L, Fortin M-J (2011) The deadly effects of “nonlethal” predators. *Ecology* 92:2043–2048
- Yoshino K, Koga T, Oki S (2011) Chelipeds are the real weapon: cheliped size is a more effective determinant than body size in male-male competition for mates in a hermit crab. *Behav Ecol Sociobiol* 65:1825-1832

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 1件)

中野玲子、石原(安田)千晶、古賀庸憲、ユビナガホンヤドカリ *Pagurus minutus* における同一繁殖期中の卵の形質変化、日本ベントス学会誌、査読有、71 巻、2016、印刷中

〔学会発表〕(計 5件)

深野祥平、古賀庸憲*、吉野健児 . テナガツノヤドカリは捕食者の存在そのものによってストレスを受けるか? 日本動物行動学会第34回大会, 2015年11/20-22, 東京海洋大学(東京都港区港南)

深野祥平、古賀庸憲*、吉野健児 . テナガツノヤドカリ *Diogenes nitidimanus* は捕食者の存在によりストレスを受けるか? 2015年日本ベントス学会・日本プランク

トン学会合同大会, 2015年9/2-5, 北海道大学(札幌市北区北10条西5丁目)

井上明子、古賀庸憲*、吉野健児 . テナガツノヤドカリの大形オスが繁殖期に脱皮して二次的性形質を縮小する. 日本動物行動学会2014年度大会, 2014年11/1-3, 長崎大学(長崎市文教町)

Koga T*, Yoshino K, Inoue A, Sakata N. The large claw shrinks by molting in response to predicted predation risk in male hermit crab *Diogenes nitidimanus*. IAA (International Association of Astacology) & CSJ (The Carcinological Society of Japan) Joint International Conference on Crustacea. 20-26, Sept 2014, Sapporo(北海道立道民活動センターかでの27、札幌市中央区北2条西7丁目)

井上明子・深野祥平・古賀庸憲*・吉野健児 . テナガツノヤドカリが対捕食者反応としてオスの二次的性形質を縮小する. 第61回日本生態学会大会, 2014年3/14-19, 広島国際会議場(広島市中央区中島町)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

古賀 庸憲 (KOGA, Tsunenori)
和歌山大学・教育学部・教授
研究者番号: 5 0 3 2 4 9 8 4

(2) 研究分担者

吉野 健児 (YOSHINO, Kenji)
佐賀大学・低平地沿岸海域研究センター・助教
研究者番号: 4 0 3 8 0 2 9 0