

博士（水産科学）吉野健児

学位論文題名

Ecological and evolutionary study
on sexual segregation of shell resource utilization
by the hermit crab *Pagurus filholi*

(ホンヤドカリの貝殻利用における雌雄の変異に関する進化生態学的研究)

学位論文内容の要旨

生物は生き残り、そして繁殖して子孫を残すために、生息場所や餌などのなんらかの資源が必要であり、生物の資源利用を直接調べ、そのパターンを形成している要因を理解することは生態学における基本的なテーマのひとつである。

資源利用パターンの研究は、同じニッチを占める種は共存できず、同じニッチを占めているように見える種どうしは資源利用の仕方を違えているはずだという、主に種の共存という観点からこれまで研究されてきた。しかし、同じニッチを占めるはずの同種内の雌雄でも資源利用を違えるケースが報告されている。

雌雄における資源利用の変異とその要因についての研究は主に偶蹄類などの大型草食動物で行われてきた。雌雄による資源分割の主な要因として、繁殖に関わる最適な資源利用戦略が雌雄で違うことが挙げられているが、多くの場合、雌雄で体サイズが違うという影響を分離していない。事実、雌雄で資源利用の異なるケースは圧倒的に性的二型の程度が大きい種ほど多い。では同じサイズでも雌雄で資源利用は異なるのだろうか？それを明らかにするためには体サイズの影響を分離できる系での研究が必要である。

ヤドカリと貝殻の関係はそのような研究に理想的な系である。ヤドカリでも一般に体サイズの性的二型が存在するが、大型哺乳類と異なり、ヤドカリは小さく扱いが簡単であり、体サイズの影響が簡単に分離できる。また資源となる貝殻の操作も容易に行える利点がある。

調査地である函館湾内の葛登支では、小型のホンヤドカリ *Pagurus filholi* が

主に利用する3種類の貝殻ムシロガイ、サンショウガイ、ウミニナにおいて、雄はウミニナを避け、逆に雌では頻繁にウミニナを利用していた。本研究ではホンヤドカリの雌雄における貝殻利用パターンに着目し、雌雄での違いに関わる（1）至近的、（2）究極的要因の両方の観点から調査を行った。

1. 至近的要因

至近的要因としては、仮説として（1）雌雄で異なる種類の貝殻を好む（2）雌雄で貝殻に対する好みは違わないが、一方の性が貝殻をめぐる競争に強いため、もう一方の性を排除している、そして（3）（1）と（2）両方の要因が関与しているという3つが挙げられる。そこでこれらを検証するために雌雄での貝殻種類選好性と競争能力について実験的に調査を行った。

a) 雌雄での貝殻種類選好性

実験の結果、貝殻種類選好性は雌雄で違っていた。雌雄ともにムシロガイを最も好むことがわかったが、雄ではウミニナよりもサンショウガイを好み、逆に雌ではサンショウガイよりもウミニナを好むことがわかった。この結果は野外での雌雄の貝殻種類の利用頻度と一致しており、貝殻種類選好性の違いが雌雄での貝殻利用パターンに重要な役割を果たしていると考えられた。

b) 雌雄の貝殻競争能力

ヤドカリではすぐに利用可能な空の貝殻はほとんど野外ではなく、新しい貝殻の入手は主に他個体の所有しているそれを直接奪い取る干渉型の競争が多くを占める。そこでこの干渉型競争における競争能力の雌雄での違いについて調べたところ、略奪できるかどうかは対戦相手の性に関係なく、体サイズの違いだけで決まっていたが、雄が雌から略奪する場合には有意に短時間で行えることがわかった。したがって雌よりも雄のほうが貝殻をめぐる競争に有利であることがわかった。

以上より至近的要因では仮説（3）の選好性、競争能力の双方の要因が関与していることが明らかになった。しかし、略奪成功度自体は雌雄で違いがなかったため雌雄での競争能力の差は僅小であり、また雌雄で貝殻の選好性が異なることから雌雄間での競争も緩和されると考えられる。したがって雌雄の貝殻利用パターンの変異には競争能力の違いよりも貝殻種類選好性が重要で

あることが示唆された。

2. 究極的要因

至近的要因の主要なものが貝殻種類選好性であったので、究極要因としては雌雄で利用を違えることの適応的意義を検討することになる。それは単に雌雄での競争を避けるという意味あるいはあるだろうが、適応度を最大化するための貝殻利用戦略が雌雄で異なるためであると考えるのが妥当だろう。一般に雄では配偶者の数がその適応度に大きく影響するのに対し、雌ではその卵数に大きく影響を受ける。ヤドカリの雄では体サイズが大きいほど雌を獲得するのに有利であり、一方雌では産卵の回数を増やすためにも長期間の生存が重要になる。そこで雄はたとえ生存率がやや落ちても成長のよい貝殻を好むが、雌は成長は悪くても生存率が高く、かつ卵数を多く持てる貝殻を好むという作業仮説をたて、各貝殻の特性を、a)乾燥ストレス耐性、b)成長率、c)雌の卵数、d)捕食者からの耐性の4つの点から調査した。

a)乾燥ストレス耐性

雌雄で乾燥耐性に違いはなく、またどの貝殻種類においても実験条件 (37 °C、6時間) に対して生存率は70~80%と高かった。したがって雌雄での選好性の違いの原因とは考えにくく、今回の条件はヤドカリが実際に野外で経験するものよりも厳しく設定しているので、野外での生存率も実際にもっと高いと思われる。

b)成長率

いずれも統計的な差は見出せなかつたが、他の研究例と同様に、雄は雌よりも成長が速く、また雌雄ともに好みの貝殻よりも小さめの貝殻を所有する個体の成長率は悪く、逆に大きめの貝殻を持つ個体の成長率は高かった。各貝殻種類ではウミニナが最も成長率が悪く、ムシロガイとサンショウガイでは大きな差はなかつた。

c)雌の卵数

雌の卵数は体サイズとともに増加し、また大きめの貝殻を背負っているときよりも、小さめの貝殻を背負っているときに卵数が多かつた。貝殻種類間でも有意な違いがあり、ウミニナを背負っている個体の卵数が最も多く、ついでムシロガイ、サンショウガイの順になつてゐた。

d)捕食者からの耐性

ヒライソガニの捕食に対する耐性をみたところ、貝殻種類に関係なく、好みよりも小さめの貝殻を背負っているときは大部分が捕食されたのに対し、好みの大きさの貝殻を背負っているときはウミニナ、ムシロガイはほとんど捕食されず、サンショウガイは貝殻をカニに破壊されて大部分が捕食された。

以上より、各貝殻特性と作業仮説が一致しており、雄は成長の悪いウミニナを嫌い、捕食の危険はやや高くとも成長のよいサンショウガイの方を好むのに対し、雌はたとえ成長率は悪くとも、捕食の危険が少なく、卵をたくさん持てるウミニナの方をサンショウガイよりも好むことがわかった。

今回の結果をまとめると、野外における雌雄の貝殻利用パターンに違いをもたらす要因は主に貝殻種類選好性の違いであり、その選好性の違いは適応度を最大化するための戦略が雌雄で異なり、各貝殻種類によって成長や生存率、卵数など適応度への寄与に違いがあることから引き起こされることが明らかになった。今回の結果から、人間活動による生息場所変更や資源の利用可能性の変化は雌雄にそれぞれ異なる影響を与えることが推察される。有性生殖を行う生物では、雄と雌どちらが欠けても個体群は増殖できない。雄と雌で適応度を最大化するための資源利用が異なることは他の生物においても極めて普通であると考えられ、種の保全や増殖を考慮するにあたり、雌雄での応答の違いを考慮することが重要だと思われる。

学位論文審査の要旨

主査 教授 中尾 繁

副査 教授 管野 泰次

副査 助教授 五嶋 聖治

学位論文題名

Ecological and evolutionary study
on sexual segregation of shell resource utilization
by the hermit crab *Pagurus filholi*

(ホンヤドカリの貝殻利用における雌雄の変異に関する進化生態学的研究)

資源利用パターンの研究は、種の共存という観点からこれまで研究されてきたが、同じニッチを占めるはずの同種内の雌雄でも資源利用を違えるケースが主に偶蹄類などの大型草食動物で報告されている。

雌雄で資源利用の異なるケースは圧倒的に性的二型の程度が大きい種ほど多く、雌雄による変異を検討する上で体サイズの影響を考慮する必要がある。

ヤドカリでも一般に体サイズの性的二型が存在するが、大型哺乳類と異なり、ヤドカリは小さく扱いが簡単であり、体サイズの影響が簡単に分離できる。また資源となる貝殻の操作も容易に行える利点がある。

野外調査によって小型のホンヤドカリ *Pagurus filholi* が主に利用する3種類の貝殻ムシロガイ、サンショウガイ、ウミニナにおいて、雄はウミニナを避け、逆に雌では頻繁にウミニナを利用していることを明らかにした。

ホンヤドカリの雌雄におけるこの貝殻利用パターンに着目し、雌雄での違いに関わる至近的および究極的要因を解明した。

1. 至近的要因を明らかにするため以下の実験を行なった。

a) 雌雄での貝殻種類選好性

実験の結果、雌雄ともにムシロガイを最も好み、雄ではウミニナよりもサンショウガイを、逆に雌ではサンショウガイよりもウミニナを好む。この結

果は野外での雌雄の貝殻種類の利用頻度と一致しており、貝殻種類選好性の違いが雌雄での貝殻利用パターンに重要な役割を果たしていると考えられた。

b) 雌雄の貝殻競争能力

干渉型競争における競争能力の雌雄での違いについて調べたところ、他個体の所有している貝殻を直接奪い取る略奪ができるかどうかは対戦相手の性に関係なく、体サイズの違いだけで決まっていたが、雄が雌から略奪する場合には有意に短時間で行える。したがって雌よりも雄のほうが貝殻をめぐる競争に有利である。

以上より至近的要因は貝殻種の選好性、略奪競争能力の双方の要因が関与している。しかし、略奪成功度自体は雌雄で違いがなかった。したがって雌雄の貝殻利用パターンの変異には競争能力の違いよりも貝殻種類選好性が重要であることが示唆された。

2. 究極的要因を適応度を最大化するための貝殻利用戦略が雌雄で異なるためであると考えた。ヤドカリの雄では体サイズが大きいほど雌を獲得するのに有利であり、一方雌では産卵の回数を増やすために長期間の生存が重要になる。そこで各貝殻の特性を、a)乾燥ストレス耐性、b)成長率、c)雌の卵数、d)捕食者からの耐性の4つの点から確かめた。

a)乾燥ストレス耐性

雌雄で乾燥耐性に違いはなく、またどの貝殻種類においても実験条件（37℃、6時間）に対して生存率は70～80%と高かった。

b)成長率

雌雄とも各貝殻種類ではウミニナが最も成長率が悪く、ムシロガイとサンショウガイでは大きな差はなかった。

c)雌の卵数

雌の卵数は貝殻種類間で有意な違いがあり、ウミニナを背負っている個体の卵数が最も多く、ついでムシロガイ、サンショウガイであった。

d)捕食者からの耐性

ヒライソガニの捕食に対する耐性をみたところ、ウミニナ、ムシロガイはほとんど捕食されず、サンショウガイは貝殻をカニに破壊されて大部分が捕食さ

れた。

以上より、雄は成長の悪いウミニナを嫌い、捕食の危険はやや高くとも成長のよいサンショウガイの方を好むのに対し、雌はたとえ成長率は悪くとも、捕食の危険が少なく、卵をたくさん持てることでウミニナの方をサンショウガイよりも好むことがわかった。

野外における雌雄の貝殻利用パターンに違いをもたらす要因は主に貝殻種類選好性の違いであり、その選好性の違いは適応度を最大化するための戦略が雌雄で異なり、各貝殻種類によって成長や生存率、卵数など適応度への寄与に違いがあることから引き起こされることを明らかにした。

ホンヤドカリの雌雄による貝殻利用パターンの変異は至近的には貝殻選好性の差異によりもたらされ、究極的には雌雄で適応度を最大にするための資源利用が異なるためという本研究の結果は生態学上の基本的テーマの解明に貢献するばかりでなく、今後種の保全や増殖を考慮する上でも重要な知見を提供しており、博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。