

## ヤドカリ類の生活史進化（総説）

和田 哲

高知大学海洋生物教育研究センター 〒781-1164 土佐市井尻194

### Life History Evolution in Hermit Crabs: A Review

Satoshi WADA

*Usa Marine Biological Institute, Kochi University, Usa-cho, Tosa, Kochi 781-1164, Japan*

**Abstract:** Several hypotheses dealing with the relationships between the life history traits of hermit crab and shell resource were reviewed. Hermit crabs utilize gastropod shells as microhabitats. Since shells affect various fitness components of hermit crabs, such as settlement success, survival rate, growth rate and reproduction, shells largely resemble the microhabitat resource for many sessile animals and plants. Phenotypic plasticity, geographic variation, and interspecific variation in life history traits may be caused by spatio-temporal variation in shell availability. Particularly, the hypothesis for inter-specific differences of temperate zone hermit crabs in annual spawning schedule was minutely addressed in this review. Annual spawning schedules can be divided into two types: the one-clutch type and the multiple-clutch type. Differences in maximizing the fitness component might explain specific differences in annual spawning times and some related traits. Species that spawn several clutches a year and have a short incubation period might maximize the number of larval releases per annum when the shell supply is small and unpredictable for settling and newly settled crabs. For species with a single annual clutch, a long incubation period and an early spring hatch out might be selected to maximize larval survival until settlement if sufficient food and shells are available in early spring, which is considered the optimal season for larval settlement success.

**Key words:** Anomura, hermit crab, life history evolution, reproductive strategy, micro-habitat

#### 緒 言

生物の多様な生活史形質がなぜ進化してきたのかという問題は、生態学で近年発展してきた大きなトピックのひとつで、生活史進化(life history evolution)という一分野を形成している(Roff, 1992; Stearns, 1992). 一般に生活史形質とは、成熟サイズ、繁殖回数、交尾時期、卵数と卵サイズ、分散、成長率などの齢ごとの出産率と死亡率に關与する形質をさす。生活史進化を考える時、生活史の記載情報が基礎となるのは言うまでもないが、生活史の記載だけでは生活史進化の研究とはならない。他の進化生態学の分野の研究と同じように、生活史進化の研究は、自然選択や遺伝的浮動、系統的制約などの進化学の理論に基づき、形質の進化についての仮説をたて、それを検証するというプロセスに則ったものである。

生活史進化の研究手法は遺伝学的アプローチと表現型のアプローチに大別される(Lessells, 1991). 前者は、生活史形質に働く淘汰圧を遺伝子頻度に影響を与える要因として捉えるアプローチである(Lande, 1982). 後者は、物理的・生理的な制約、形質間のトレードオフ、環境条件などの前提条件のもとで、適応度を最大にする生活史形質間の組合せや環境条件と生活史形

質の関係を予想し、それを種間比較や実験操作によって検証するアプローチである (Roff, 1992; Stearns, 1992). 遺伝学的アプローチとは異なり、表現型のアプローチは淘汰が遺伝子レベルの事象にどのような影響を与えるかという問いに答えることはできない。しかし、なぜ異なった環境で異なった生活史が進化するのかというテーマを研究する際には、表現型のアプローチの方が一般的である (Lessells, 1991)。

ヤドカリ類は甲殻類の異尾下目 (Anomura) に属し、基本的に巻貝の貝殻を利用する生活様式をもっている。ヤドカリ類はヤドカリ上科 (Coenobitoidea) とホンヤドカリ上科 (Paguroidea) に分類され、前者にはツノガイヤドカリ科 (Pylochelidae)、ヤドカリ科 (Diogenidae)、オカヤドカリ科 (Coenobitidae) が、後者にはオキヤドカリ科 (Parapaguridae)、ホンヤドカリ科 (Paguridae) タラバガニ科 (Lithodidae) が含まれる (朝倉, 1995)。

ヤドカリ類でも、表現型のアプローチに基づき、生活史形質の進化に関する仮説の提唱あるいは検証を試みた幾つかの研究がある。ヤドカリ類のほとんどの種が巻貝の貝殻を利用することから予想されるとおり、ヤドカリ類を材料とした行動学および生態学的な研究の多くは貝殻資源と関連があり、生活史進化に関する議論にも貝殻資源が深く関与している。貝殻は生物由来の持ち運び可能な資源という点ではユニークな存在であるが、ヤドカリの着底とその後の生存率、成長、繁殖に大きな影響を与えるという点で、固着性ペントスや移動能力に乏しい動物、または植物にとっての空間と類似した微小生息場所として捉えることが可能である。

一般に、個々の生物にとっての微小生息場所を定量的に評価することは難しい。その理由として、研究者が対象生物の微小生息場所を、より大きな空間スケールの生息場所あるいは隣接する微小生息場所と区別できないことが挙げられる。例えば、特定のコードラート内に何個体のフジツボが着底することが可能か、あるいは着底してきたフジツボの占有する微小生息場所が、各個体にどの程度のサイズまでの成長を許容するかを定量的に判断するのは難しい。植物にとっての特定の微小生息場所の影響を評価する場合も同様で、どの程度の体積を微小生息場所とすればよいかを判断することは困難であろう。それに対し、貝殻はより大きな空間スケールの生息場所とは独立して定量化することができるので、例えば小型貝殻の現存量調査から着底可能な個体数を推定することも、また、貝殻の現存量を増やして着底個体数を増やすこともできる (Asakura, 1991)。新しい貝殻を入手できないときに、対象個体がどの程度の大きさまで成長可能かを予測することや、実験的に個体を別の貝殻に移す操作も容易である (Wada *et al.*, 1997a)

ヤドカリが貝殻を非常に丁寧な資源評価によって選択していることは、入念な貝殻選択行動から明らかである (Elwood and Neil, 1992)。また、貝殻は野外でしばしば不足している (朝倉, 1984)、ヤドカリの生活史は貝殻資源の時空間変動や各個体が背負った貝殻の性質によって強く影響を受けていると考えられる。一方、ヤドカリ類には、カイメンやゴカイ類の棲管など、巻貝の貝殻以外の微小生息場所を利用する種や、タラバガニ科のヒラトゲガニやハナサキガニのように転石の下で生活する種まで含まれる。以上のように、ヤドカリ類は微小生息場所資源の変動パターンや各個体の微小生息場所の性質が生活史形質の進化に及ぼす影響を考察するための格好の材料である。

しかし、ヤドカリ類の生活史進化についての研究は、検証すべき仮説群も十分に提示されておらず、既存の仮説の妥当性に関する議論もおこなわれたことがない。そこで本総説は、主に巻貝の貝殻を利用するホンヤドカリ属を対象として、生活史形質の記載とその進化に関する研究を幾つか紹介するとともに、現在の問題点を指摘し、今後の研究を展望することを目的とする

## 年間産卵パターン

ホンヤドカリ属のオスは、卵巣が成熟したメスの貝殻を掴み、交接・産卵まで持ち歩くというガード行動を示す。ガードされていたメスは、交接によってオスから精包を渡されるとすぐに産卵する。したがって、ガードペアや抱卵メスの季節的な出現パターン、そして卵の発達段階を個体群レベルで調査すれば、産卵時期、産卵回数、幼生孵出時期などの年間産卵パターンがある程度推察できる。

同所性ヤドカリ種群の産卵パターンに種間変異が存在することは古くから知られており (Pike and Williamson, 1959), その進化的意義に関する考察は30年以上前に Reese (1968) が熱帯域のヤドカリを材料としておこなっている。Reese 以後, 他の海域でも同所性種間でヤドカリ類の年間産卵パターンが異なることが報告されている (Fotheringham and Bagnall, 1976; 朝倉, 1984 も参照)。著者の調査地である函館でも, 産卵時期, 年間産卵回数, 幼生孵出時期などに種間変異がある (Table 1)。このように, 同所性ヤドカリ種群の多様な産卵パターンは普遍的な現象と考えられる。ヤドカリ類において多様な産卵パターンがなぜ進化したのかというテーマは, ヤドカリ類を材料とした生活史進化研究の古典的テーマとして位置づけることができる。

Reese (1968) は, ハワイ諸島の3種のヤドカリ *Calcinus laevimanus*, *Calcinus latens*, *Clibanarius zebra* で, 抱卵メスの季節的出現パターンが同所性種間で異なることを示した。これら3種ではほぼ周年にわたって抱卵メスが出現していて, 11月から1月にかけては3種とも比較的抱卵率が低い。しかし, 抱卵率が高い時期には種間変異が認められる。例えば, 抱卵率が50%を越えた時期は, *C. laevimanus* では4月から10月, *C. latens* では2, 3月と8月, *C. zebra* では8月のみだった。Reese は, このような繁殖時期の種間変異は, 幼生の資源をめぐる種間競争を避ける方向に形質置換が起こった結果ではないかと考察している。

表現型的アプローチに基づく仮説として Reese の仮説を簡潔にまとめると, 「ヤドカリは幼生の着底までの生存率を最大化する生活史戦略を採用しており, 資源をめぐる種間競争が激しいときには, 幼生放出時期を他種とは異なる時期に変える」となるであろう。熱帯域では幼生の餌となるプランクトンが極めて乏しいため, Reese は種間競争の激しい資源の例として餌資源をあげている。すなわち, 餌資源が常に乏しい環境では, 幼生放出期を種間でお互いにずらして餌資源をめぐる種間競争を緩和する方向に形質置換が働くことになるであろうと考えている (Fig. 1)。Reese の仮説が正しければ, ヤドカリ類に限らず, 同所的に生息する他の甲殻類をも含め

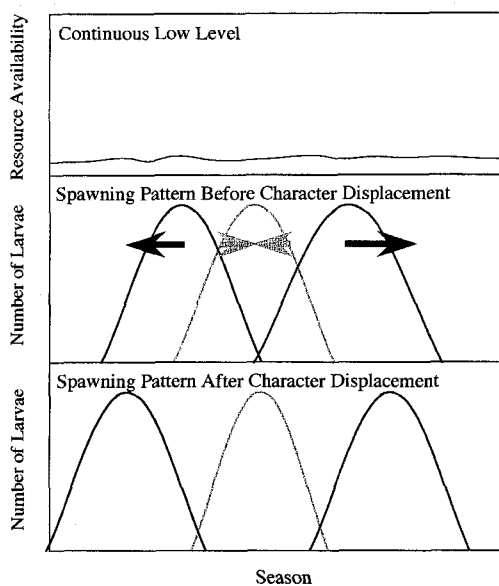


Fig. 1. Graphical illustration of Reese's hypothesis for tropical hermit crabs (Reese 1968). Under low but constant resource availability, character displacement should act on the timing of larval spawning to increase the larval survival rate. Natural selection also favors a large number of spawning per annum.

**Table 1.** Reproductive characters of hermit crabs and lithodid crabs. ST and Min. indicate the number of spawnings per year and minimum size (shield length) of ovigerous females, respectively. See also Asakura (1984) for further information from other hermit crabs.

Study site	Species	Breeding season	Occurrence season		ST	Incubation period	Min.	References
			Ovigerous females	Planktonic larvae				
Raunefjorden, western Norway	<i>Anapagurus chiroacanthus</i>	—	Aug.-Oct.	Jul.-Nov.	1	—	1.5 mm	Samuelsen (1970)
	<i>Pagurus bernhardus</i>	—	Jan.-Jul.	Mar.-Oct.	1	—	4.8 mm	Samuelsen (1970)
	<i>Pagurus cuanensis</i>	—	Mar.-Aug.	Jul.-Oct.	1	—	3.5 mm	Samuelsen (1970)
	<i>Pagurus prideauxi</i>	—	Jul.-Nov.	Mar., Apr., Jul.-Dec.	2	—	7.6 mm	Samuelsen (1970)
Clyde Sea-Irish Sea	<i>Anapagurus chiroacanthus</i>	—	—	May-Oct.	2	—	—	Pike & Williamson (1959)
	<i>Anapagurus hyndmanni</i>	—	Mar.-Nov.	Mar.-Nov.	≥ 2	—	—	Pike & Williamson (1959)
	<i>Anapagurus laevis</i>	—	Continuous	Continuous	≥ 2	—	—	Pike & Williamson (1959)
	<i>Pagurus bernhardus</i>	—	Dec.-Sep.	Jan.-Sep.	1 or 2	about 3 months	—	Pike & Williamson (1959), Elwood <i>et al.</i> (1995)
	<i>Pagurus cuanensis</i>	—	Mar., and autumn	—	2	—	—	Pike & Williamson (1959)
	<i>Pagurus prideauxi</i>	—	Continuous	Continuous	2 or 3	—	—	Pike & Williamson (1959)
	<i>Pagurus pubescens</i>	—	winter -early spring	Feb.-May	1	about 3 months	—	Pike & Williamson (1959)
Kominato, central Japan	<i>Lithodes maja</i>	—	Sep.-Nov.	Apr.-May	—	—	—	Pike & Williamson (1959)
	<i>Clibanarius virscens</i>	—	Jun.-Nov.	—	—	—	—	Imazu & Asakura (1994)
	<i>Pagurus filholi</i>	—	Oct.-Aug.	—	—	—	—	Imazu & Asakura (1994)
	<i>Pagurus maculosus</i>	—	Nov.-May	—	—	—	—	Imazu & Asakura (1994)
Hakodate, northern Japan	<i>Pagurus filholi</i>	Feb.-Sep.	Continuous	—	≥ 2	16 days (21.5°C)	1.4 mm	Goshima <i>et al.</i> (1998)
	<i>Pagurus lanuginosus</i>	Oct., Feb.-May	Oct.-Jul.	—	≥ 2	1.5 months (fall)	4.4 mm	Wada <i>et al.</i> (2000)
	<i>Pagurus middendorffii</i>	Nov.	Nov.-Mar.	—	1	3.5 months	1.2 mm	Wada <i>et al.</i> (1995, 1996)
	<i>Pagurus nigrofascia</i>	Apr.	Apr.-Feb.	—	1	about 9 months	2.8 mm	Goshima <i>et al.</i> (1996)
	<i>Pagurus proximus</i>	Feb.-Jun.	Mar.-Jul.	—	≥ 2	—	1.5 mm	Wada (unpublished)
	<i>Hapalogaster dentata</i>	Oct.	Oct.-Feb.	—	1	about 4 months	—	Goshima <i>et al.</i> (1995)
	<i>Oedignathus inermis</i>	Sep.	Sep.-Feb.	—	1	about 5 months	—	Wada (unpublished)

た繁殖時期の種間変異が生じている可能性がある。

しかし、Reese の仮説は、北半球の高緯度温帯域から亜寒帯域における同所性ヤドカリの産卵パターンの多様性を説明する仮説としては適していない。その最も大きな理由は低緯度地域と高緯度地域間の餌資源量の季節変動パターンの違いに由来する。高緯度地域ではプランクトンの春期ブルーミングが明瞭であり、餌資源は年中乏しいわけではなく、大きな季節変動を示す。しかし、函館湾のヤドカリの幼生放出は、餌資源が豊富な早春に限られているわけではない (Table 1)。そのため、産卵パターンの多様性が幼生の餌をめぐる種間競争緩和に由来するとは考え難い。

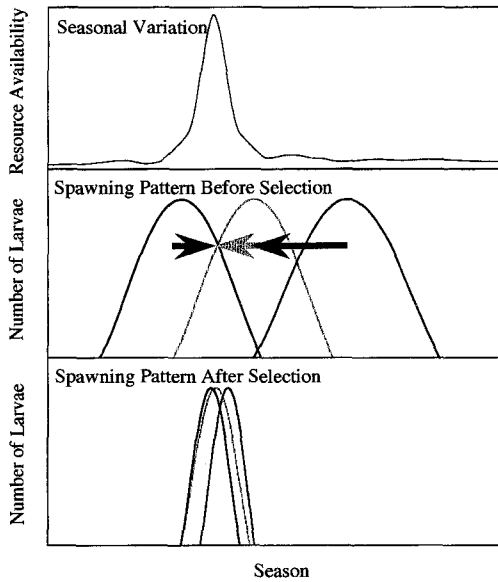
Wada *et al.* (2000) は高緯度温帯域である函館湾西岸のヤドカリ類の生活史戦略を年間産卵回数に基づいて年1回型と年多回型の二つに分けて、それぞれの戦略は最大化している適応度成分が異なっているのではないかと論じている。この仮説について、以下に詳しく説明する。

函館湾には8種のヤドカリ類がほぼ同所的に生息しており、ケブカヒメヨコバサミ *Paguristes ortmanni* 以外の7種については基本的な生活史が分かっている (Table 1)。このなかで年多回型はホンヤドカリ属のホンヤドカリ *Pagurus filholi*、ケアシホンヤドカリ *P. lanuginosus*、イクビホンヤドカリ *P. proximus* であり、同じホンヤドカリ属のテナガホンヤドカリ *P. middendorffii*、ヨモギホンヤドカリ *P. nigrofascia* とタラバガニ科のヒラトゲガニ *Hapalogaster dentata*、イボガニ *Oedignathus inermis* は年1回型である。どちらの型でも産卵時期には種間変異があり、年多回型のホンヤドカリが2月から8月に産卵するのに対し、ケアシホンヤドカリは10月と2月から5月、イクビホンヤドカリは2月から6月に産卵する。年1回型のテナガホンヤドカリは11月に産卵し、ヨモギホンヤドカリは4月、イボガニとヒラトゲガニはそれぞれ9月と10月に産卵する。また、成熟サイズと年間産卵回数の関係には、産卵回数が多い種の方が小さいサイズで成熟するなどの一貫した傾向は見いだせない (Table 1)。

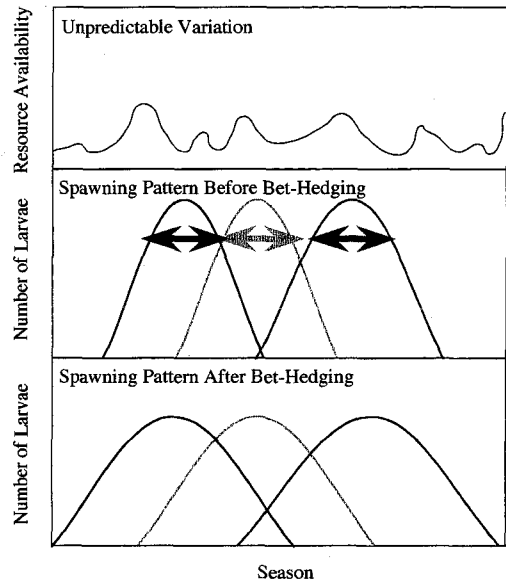
年間産卵数という適応度成分で考える限り、年1回型は明らかに不利である。それではなぜ年1回型の種が年多回型の種と共存しているのか? Wada *et al.* (2000) は年1回型のテナガホンヤドカリとヨモギホンヤドカリが、産卵時期が全く異なるにも関わらず、どちらも早春(2, 3月)に幼生放出を行っている点に着目した。早春の幼生放出では、餌などの資源量が豊富なために幼生の生存率が高まるのかもしれない。Paul *et al.* (1990) はタラバガニ *Paralithodes camtschaticus* の幼生放出が年1回であり、これがプランクトンの春期ブルーミングに合わせておこなわれることを示唆している。函館湾に生息するタラバガニ科のヒラトゲガニとイボガニも年1回産卵型であり、2月に幼生放出を行なう (Table 1)。この時期はプランクトンの春期ブルーミングの時期と一致する。すなわち、餌資源という点で見れば、早春は幼生の成長や生存に都合の良い時期であると考えられる。したがって、ヤドカリ類の年1回型は、幼生にとっての資源量の季節性が明瞭な環境のもとで、幼生の生存率が最大化する戦略を採っていて、餌の最も豊富な時期に幼生を放出していると考えられることができる (Fig. 2)。

幼生が着底する際に必要な小型貝殻もまた同様に、早春に多いことが予想される。冬期間は低温のために幼生の成長に時間がかかる。また、ケアシホンヤドカリ以外に冬に幼生放出を行う種はいない。そのため、冬には新たな幼生加入がほとんどないと考えられる。また、前年の秋までに着底した個体の多くが冬までに着底時の貝殻よりも大きな貝殻に移っていることも予想される。しかし、小型貝殻資源量の季節変動パターンはこれまでに調査された例がない。

一方、年多回型の戦略は産卵数を最大化するとともに、幼生放出時期を分散することによって幼生生存率の大きなばらつきを補償しているのかもしれない。これは草本植物が種子の発芽



**Fig. 2.** Graphical illustration of hypothesis by Wada *et al.* (2000) for temperate zone hermit crabs and lithodid crabs with a single annual clutch. When sharp seasonal changes occur in resource availability, a single annual clutch per annum released at the optimum time of the year should be selected to maximize the larval survival rate.



**Fig. 3.** Graphical illustration of hypothesis by Wada *et al.* (2000) for temperate zone hermit crabs with several clutches per year. Unpredictable changes in resource levels prevents crabs from anticipating when optimum conditions for larval survival will occur. In this circumstance, a bet-hedging strategy for spawning timing, which includes a long reproductive period and several clutches per annum, should be selected.

二型や休眠種子をつくる理由と共通する (増田, 1997; 酒井ら, 1999). 草本植物のなかには同一個体が春発芽型と秋発芽型という発芽時期の異なる種子をつくったり, 普通の種子と休眠種子 (普通の種子とは異なる時期に発芽し, 生存率も低い) をつくるものがある. 現在では, 植物はある割合で発芽時期の異なる種子をつくることにより, 全ての種子が最悪の環境条件に遭遇して全滅するのを避けているのではないかと考えられている. このような戦略を両賭け戦略という (酒井ら, 1999). 上述したように, 函館湾は餌資源についていえば早春が最も豊富である. しかし, 着底場所となる貝殻資源量の時空間変動パターンが予測不可能であれば, 幼生放出を様々な時期に複数回行うという両賭け戦略は有効だろう (Fig. 3). 一方, タラバガニ科の幼生は岩盤や転石に着底し, 着底場所による制限をあまり受けていないことから, 年多回型への進化は起こらないと考えられる.

餌となるプランクトンの乏しい熱帯において, ヤドカリの産卵時期と幼生放出時期が種間で異なるのは, Reese の仮説のように幼生の餌をめぐる種間競争を緩和するためかもしれないが, Wada *et al.* の仮説のように, 着底時に必要な貝殻資源の季節変動パターンが予測不可能であるためとも考えられる. しかし, 熱帯域の同所性ヤドカリ種群の幼生放出期, 幼生着底期, 貝殻資源量の時空間変動等を調査した研究はない. また, 年間産卵回数についても熱帯域や低緯度

温帯域のヤドカリ種群では明らかになっていない。餌資源量が明瞭な季節性をもっていない地域では、年間産卵数の少ない年1回型は年多回型よりも着底量が少なくなるため、年多回型と共存するのは困難と予想される。しかし、函館で年1回型のヨモギホンヤドカリは、福岡でも生息と産卵が確認され、少なくとも11月には幼生が孵出していることが報告されている（三島, 1998）。低緯度地域のヤドカリの生活史については、さらなる詳細な調査が望まれる。

一方、北海道のように季節性の明瞭な地域で、年1回型の種と年多回型の種が共存していることは不思議ではないと著者は考えている。餌資源とは異なり、貝殻がリサイクル可能な資源であることがその理由である。貝殻は容易に失われる資源ではないため、悪天候などによって砂中に埋もれていたり潮上帯にあった貝殻が潮間帯以深に再供給されることが多いと考えられる。また、年1回型の新規着底個体が春の間、着底時の貝殻を利用していても、成長に伴って順次より大きな貝殻に移っていくので、小型の貝殻は再び空になる。すなわち、年1回型と年多回型が同所的に生息していても、着底時に必要な貝殻を年1回型の着底個体が独占してしまうことにはならない。年1回型の種との共存によって、年多回型の幼生の着底成功率が年間を通して極端に低くなることは考えにくい。さらに、大きな時空間スケールでみれば貝殻資源量の季節性が明瞭な地域でも、小さな時空間スケールでは、季節性が不明瞭な場所や年があるだろう。季節性の明瞭な地域でも、局所的なヤドカリ群集内で全ヤドカリ個体数に占める年1回型個体の割合は、数年単位の時間スケールで早春に貝殻の豊富な年がどの程度あったかによって大きく変動すると予想される。

Reese や Wada *et al.* の仮説の普遍性を確かめるためには、より多くの種で年間産卵回数や幼生放出時期、幼生着底時期を調べることや、環境（特に餌となるプランクトンと空いた小型貝殻の現存量）の季節性が大きい地域と小さい地域で、年1回型と年多回型の比率を調べることが必要となるだろう。また、本総説では詳しく触れないが、これらの仮説を生活史進化の仮説として系統関係を考慮に入れて検証するには、生態学的な調査だけでなく、分子系統樹が必要である（Harvey and Pagel, 1991; 粕谷, 1995）。

### 成熟サイズ、繁殖努力

いつ成熟すべきか、あるいは繁殖努力をどのように配分すべきかは、生活史進化の分野で中心的な話題である。本節ではヤドカリのメスの成熟サイズと繁殖努力に関する仮説を概説する。オスの成熟サイズについては扱わない。その理由は、オスでは生理的成熟（生殖巣内で精子が生産されはじめるサイズ）と行動的成熟（実際に繁殖に参加しはじめるサイズ）の食い違いが大きいためである（Goshima *et al.*, 2000）。生理的成熟サイズの研究はタラバガニ科でわずかに報告されているものの、ヤドカリのオスに関しては著者が知る限り皆無であり、さらに行動的成熟サイズは性比やサイズ組成などの環境要因の影響を強く受ける。したがって、ヤドカリ類のオスの成熟サイズは、現段階では進化的な議論が可能な段階ではない。

ヤドカリの成長速度や生存率は背負っている貝殻のサイズの影響を受ける（Vance, 1972; Fortheringham, 1976）。背負っている貝殻が自分の体に窮屈になってきても新たに大きな貝殻を見つけれない個体は、脱皮頻度と脱皮当たり成長率が低下するため大きくなることができない。また、ヤドカリ自身の体にそぐわない小さな貝殻を背負っている個体は、捕食者や物理的ストレスに対する防御能力が低く死亡率が高い（Vance, 1972）。地域個体群のサイズ組成は、貝殻資源のサイズ組成を反映することになり、体サイズの平均値に大きな地理的変異が示されるこ

ともある (Wada, 1999). ヤドカリにとってみれば, 将来利用可能な貝殻資源のサイズ組成は予想不可能なため, 特定のサイズになるまで産卵しない生活史戦略は, その成熟サイズに達するまでに適した貝殻がない環境では極めて不利になるだろう. また, ヤドカリのメスは成熟後も成長し続けることができる.

これらのことから, ヤドカリは小さいサイズで成熟し, その後でも大きな貝殻が手に入れば成長する生活史をもつと予想される (早熟仮説) (Lancaster, 1990). たしかにヤドカリの幾つかの種は早熟であり, 例えばテナガホンヤドカリや *Pagurus bernhardus* のメスは孵化してから1年以内に非常に小さなサイズで産卵する (Lancaster, 1990; Wada *et al.*, 1995). しかし, 同所性のヤドカリで最大到達サイズがほぼ同じであっても成熟サイズには種間変異が認められるので (Table 1), この変異の説明には早熟仮説に何らかの条件を付加するか, あるいは新たな仮説が必要となる. Carlon and Ebersole (1995) は新しい仮説による成熟サイズの種間変異の説明を試みた.

Carlon and Ebersole は同所的なホンヤドカリ属3種 *Pagurus annulipes*, *P. longicarpus*, *P. pollicaris*, についてサイズ組成, 抱卵率, 繁殖努力 (1クラッチの乾重量/メスの乾重量) を比較して, 種間の未成熟個体と成熟個体の生存率, 成熟サイズ, 繁殖努力という複数の生活史形質の関係についての仮説を提案している. 早熟仮説が成熟個体の生存率は予測不可能であるという前提条件を設けていたのに対し, 彼らの仮説では未成熟個体と成熟個体の死亡率を比べたときに相対的にどちらが高いかによって成熟サイズと繁殖努力が決定される. 例えば, 未成熟個体に比べて成熟個体の生存率が高ければ成熟サイズが大きくなり, 繁殖努力は小さくなると Carlon and Ebersole は予想している. 3種のなかでは *P. annulipes* が平均サイズ, 成熟サイズともに最も小さく, 抱卵率と繁殖努力では最も高いこと, そして平均サイズと成熟サイズの大きな種では成熟個体の死亡率が相対的に低いと予想されることから, Carlon and Ebersole は仮説が支持するデータが得られたと主張している.

しかし, 彼らの仮説には幾つかの問題点がある. まず第一に, 彼らが定義した未成熟個体は明らかに着底後の期間のみを対象にしている. したがって, 彼らが未成熟個体の生存率が高いとしている種でも, 卵が孵出してから成熟するまでの生存率が高いかどうかは検討されていない. また, 彼らが仮説を提案する際に理論的な裏付けとして挙げられていた数理モデルは, 齢別の死亡率が違ったときに他の生活史形質はどのような反応を示すのが最適かを予想したモデルであり (Schaffer, 1974; Michod, 1979), Carlon and Ebersole はそれらのモデルにおける齢をサイズに置き換えて種間に当てはめている. しかし, 種間比較をおこなう際に異なる種の同一サイズの個体を同一齢とみなすのは, いささか乱暴であろう. ヤドカリの成長速度は可塑性が大きく, 小型種の方が若齢で成熟しているのか, 大型種よりも成長が遅いために成熟サイズが小さいのかは分からない. ヤドカリは年齢形質をもたないため齢別死亡率を求めるのは難しく, Carlon and Ebersole のデータも齢別死亡率を求めるには不十分である.

次に, Carlon and Ebersole は3種全てを一律に, 5月と8月の2クラッチのみを用いて繁殖努力を決定している. しかし, 繁殖努力は過去あるいは将来の産卵時期までの時間間隔, つまり対象種が年1回型か年多回型か, そして年多回型であれば繁殖シーズンの前半か後半か, によっても影響を受けることが予想される. 繁殖シーズン中に複数の産卵を行うならば, 最初の産卵よりも2回目, 3回目の産卵のときの方が繁殖努力が小さくなることが, 多くの無脊椎生物で知られている (例えば Ito, 1997). Carlon and Ebersole は4月から9月までの3種の月別抱卵率を示しているが, 最も繁殖努力が高かった *P. annulipes* はこの時期に抱卵率が漸増傾向にあり,



他の2種 *P. longicarpus* と *P. pollicaris* は調査期間中に抱卵率が低下し0%になっている。このことから、3種間における繁殖努力の変異が産卵期の前半と後半の違いに由来する可能性も残されている。

年1回型と年多回型のように、年間産卵回数に種間で違いがあれば、産卵回数の少ない種の方が1クラッチ当たりの繁殖努力が高くなり、一方で年間繁殖努力は産卵回数の多い種の方が高くなるだろう。例えば、年多回型のケアシホンヤドカリと年1回型のテナガホンヤドカリの1クラッチ当たりの繁殖努力を比較するとテナガホンヤドカリの方が高い(和田, 未発表)。しかし、これを年間繁殖努力として、ケアシホンヤドカリの各個体の繁殖努力を仮に2倍にすると、ケアシホンヤドカリの方が高くなる。すなわち、それぞれの種の繁殖努力は年間産卵回数の影響が強いため、クラッチ当たりの繁殖努力と成熟サイズの単純な比較は誤った結論を導く危険性が高い。

著者は *Carlson and Ebersole* の仮説は以上の点を考慮に入れて再構築する必要があると考えている。また、繁殖努力と成熟サイズの種間変異を説明する別の仮説も考えられる。例えば、種間競争における優劣関係があれば優位種の野外での貝殻条件が良くなり、結果として成熟サイズの違いをもたらすかもしれない(後述)。また、先述したように1クラッチ当たりの繁殖努力や年間繁殖努力は年間産卵パターンとの関係が深く、成熟サイズとはあまり関係していないのかもしれない。

### 生活史形質の種内変異

これまで述べてきたのは全て種間比較による生活史形質のパターン認識に基づいた仮説であるが、種間比較は環境と形質の相関、あるいは複数の形質間の相関を検証することはできても因果関係を確かめることはできない。しかし、生活史進化の表現型のアプローチは種間比較だけではない。最適化モデルを念頭に置いた実験も有効な手段である。ただし、その場合には、実験によって可塑的な変化を示す形質か、あるいは地理的変異が確認できる形質を対象とする必要がある。

*Bertness (1981a)* は、パナマに生息する数種のヤドカリを用いて、同一種内であっても利用している貝殻の条件によって成長と繁殖のエネルギー配分が可塑的に変わり、それが成熟サイズや抱卵率の地理的変異をもたらすことを野外調査と実験によって明らかにしている。すなわち、これらの種は、背負っている貝殻が大きくて成長する余裕があるときには繁殖を控えて成長にエネルギーを回し、成長の余裕のない貝殻を背負っているときには繁殖にエネルギーを回すという可塑的なエネルギー配分をおこなっているということである。もし可塑的なエネルギー配分がヤドカリにおいて普遍的ならば、先に述べた早熟仮説を拡張性の高い仮説にすることができる。すなわち、ケアシホンヤドカリやヨモギホンヤドカリのように(*Table 1*)、野外で成熟サイズが大きいと観察されているヤドカリも生理的には小さいサイズで成熟可能であるが、成長の余裕があるために、実際には大きなサイズになってから産卵しているのかもしれない。この拡張仮説は、大きな成熟サイズをもつヤドカリを様々なサイズ組成の貝殻資源の条件下で飼育し、成熟サイズが変わるかどうかを確かめることによって検証できるだろう。

他の可塑的な性質の例を挙げると、*P. bernhardus* ではメスが背負っている貝殻の種類が変われば産卵時期、産卵回数およびクラッチ当たりの抱卵数が変わることが報告されている(*Elwood et al., 1995*)。産卵時期はメスのサイズによっても異なることがあり(*Wada et al., 1996*)、産卵

回数もまたメスの齢やサイズによる影響を受けているのかもしれない (Lancaster, 1990). ヤドカリの成長速度が貝殻のサイズや巻貝の種類の影響を受けていることはよく知られている (Fotheringham, 1976; Bertness, 1981b). これらの研究は、ヤドカリの背負っている貝殻が、各個体にとっての微小生息場所として重要であり、ヤドカリはそれに応じた生活史形質を可塑的に発現させていることを示唆している。

一つの個体群でも各個体にとっての微小環境が異なるのと同じように、各個体群は異なる淘汰を受けている可能性がある。そのため、生物の形質は個体群レベルの地理的変異を示すことがある。形質の地理的変異は表現型可塑性と遺伝的組成の違いの片方、あるいは両方を反映している。個体群の置かれた環境を反映した表現型可塑性のみによって地理的変異が生じていると考えられる場合もあるが (Wada, 1999), 個体群間の遺伝的な違いを伴っている場合には両個体群の子孫を全く同じ環境で飼育しても異なった形質が発現されることになる (Foster and Endler, 1999). 一般に、種分化は地理的隔離に起因する 경우가多いと考えられており、形質進化の研究において、地理的変異は種分化の初期段階となりうるモデルとして重要である (Futuyma, 1998; Foster and Endler, 1999).

*Pagurus bernhardus* やホンヤドカリでは、年間産卵パターンの地理的変異が知られている (Samuelsen, 1970; Elwood and Neil, 1992). 例えば、ホンヤドカリのように日本全国に広く分布する種では、抱卵メスの出現時期に明瞭な地理的変異が認められる。函館ではホンヤドカリの抱卵メスが通年観察されるのに対し (ただし冬期間の抱卵率は低い, Goshima *et al.*, 1998), 房総半島では10月から8月にかけて抱卵メスが出現する (Imazu and Asakura, 1994). また、和歌山県田辺湾では秋から冬に産卵が行われるので (Imafuku, 1986), 抱卵メスは秋から初春にかけて観察されると考えられる。しかし、産卵時期や産卵回数の地理的変異を引き起こす要因と、そのメカニズム (どの程度遺伝的かあるいは可塑的か) の詳細は不明である。

地理的変異は卵サイズや幼生サイズにも認められる。テキサス州クリスマス湾とマサチューセッツ州ナンタケット島周辺におけるホンヤドカリ属3種についてみると、テキサスの *P. annulipes* と *P. pollicaris* の幼生は大西洋個体群の同一ステージの幼生よりも有意に小さいのに対し、*P. longicarpus* のゾエア幼生は大西洋個体群の方が小さいと報告されている (Fotheringham and Bagnall, 1976). 卵サイズを記載した研究も幾つかある (Macdonald *et al.*, 1957; Pike and Williamson, 1959). Samuelsen (1970) はノルウェイ西部に生息する *P. bernhardus*, *P. cuanensis*, *P. predeauxi*, *Anapagurus chiroacanthus* の4種の卵サイズをイギリスのそれぞれの種の卵サイズと比較しているが、適応的意義は考察されていない。年多回型の種であれば、同一個体の卵サイズであっても繁殖シーズンを通して変化するかもしれないが、卵サイズの時間的変化についての詳細な研究はない。一方、ベントスを含む他の生物では卵サイズや幼生サイズの時空間変異が数多く知られており、その進化的意義についても理論的 (Begon and Parker, 1986), 実証的な研究 (Mashiko, 1990, 1992; Ito, 1997) がおこなわれている。

表現型可塑性や地理的変異を対象とした研究は、様々な生活史形質が発現される条件を種間比較以上に明確にすることができるため、ある生活史形質がなぜ自然淘汰上有利なのかを考えやすい。また、理論的に予想される形質変化を実験操作によって直接検証することも可能である。そのため、種内変異は形質の進化に関する仮説を検証するための強力な武器であり、ヤドカリ類の生活史進化の研究においても重要な役割を果たすと思われる。

## おわりに

本総説では、貝殻資源がヤドカリの生活史に影響を与えているという視点から生活史進化を論じた。しかし、ヤドカリの貝殻種類選好性や野外における貝殻利用パターンには種間変異や個体間変異が認められている (Wada *et al.*, 1999)。さらに近年では、ヤドカリが環境条件や過去の経験、生理状態に応じて貝殻選好性を変えていることが明らかにされてきている (Hazlett, 1992; Wada *et al.*, 1997a; Hahn, 1998)。すなわち、ヤドカリは貝殻から影響を受けるばかりではなく、自分の生活史形質に応じて積極的により良い貝殻を探しているといえよう。これは他の生物が微小生息場所によって影響を受ける一方で、積極的に良い生息場所を選択しようとすることと同じである。

生物の生活史形質が、微小生息場所に対する選好性と、微小生息場所の資源量の季節変動パターン、そして微小生息場所をめぐる種内、種間競争の相互作用のなかで進化したという推論は、ヤドカリ類でしか通用しないものではないであろう。本稿では貝殻以外の微小生息場所を利用する種についてはほとんど触れなかったが、それらの種を含めた総合的な考察により、微小生息場所の性質が生物の生活史進化にどのような影響を及ぼすかが明らかになるに違いない。また、本総説から、ヤドカリの貝殻をめぐる行動については数多くの研究がおこなわれているのに対し、ヤドカリ類の生活史に関する知見は未だ非常に乏しく、仮説群も貧弱であることが理解いただけただけではないかと考える。ヤドカリ類の生活史進化の研究は始まったばかりなのである。

謝辞：西海区水産研究所石垣支所の栗原健夫博士ならびに北海道大学水産学部の五嶋聖治助教授には初期の原稿に対する多くの貴重なご助言をいただきました。千葉県立中央博物館の朝倉彰博士、農業研究センター病害虫防除部の伊藤健二博士、北海道大学水産学部の伊藤篤氏、千葉晋氏、吉野健児氏には原稿に関する貴重なご指摘をいただきました。高知大学理学部の町田吉彦教授には日本語表現に関する多くのご指摘を受け、Dr. John R. Bower には本総説の英文を校閲していただきました。厚く謝意を述べさせていただきます。本研究の一部は、文部省科学研究費補助金（特別研究員奨励費）を用いて行われました。

## 引用文献

- 朝倉 彰, 1984. ヤドカリの個体群生態学. 日本ベントス研究会誌, 27, 1-13.
- ASAKURA, A., 1991. Population ecology of the sand-dwelling hermit crab *Diogenes nitidimanus*, 4, larval settlement. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78, 139-146.
- 朝倉 彰, 1995. 異尾下目. 西村三郎編, 原色検索日本海岸動物図鑑, 保育社, 大阪, 663 pp.
- BEGON, M. and G.A. PARKER, 1986. Should egg size and clutch size decrease with age? *Oikos*, 47, 293-302.
- BERTNESS, M.D., 1981a. Pattern and plasticity in tropical hermit crab growth and reproduction. *Am. Nat.*, 117, 754-773.
- BERTNESS, M.D., 1981b. The influence of shell-type on hermit crab growth rate and clutch size (Decapoda, Anomura). *Crustaceana*, 40, 197-205.
- CARLON, D.B. and J.P. EBERSOLE, 1995. Life-history variation among three temperate hermit crabs: the importance of size in reproductive strategies. *Biol. Bull.*, 188, 329-337.
- CUNNINGHAM, C.W., N.W. BLACKSTONE, and L.W. BUSS, 1992. Evolution of king crab from hermit crab ances-

- tors. *Nature*, **355**, 539-542.
- ELWOOD, R.W. and S.J. NEIL, 1992. *Assessments and Decisions*. Chapman and Hall, London, 192 pp.
- ELWOOD, R.W., N. MARKS, and J.T.A. DICK, 1995. Consequences of shell-species preferences for female reproductive success in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Mar. Biol.*, **123**, 431-434.
- FOTHERINGHAM, N., 1976. Population consequences of shell utilization by hermit crabs. *Ecology*, **57**, 570-578.
- FOTHERINGHAM, N. and R.A. BAGNALL, 1976. Seasonal variation in the occurrence of planktonic larvae of sympatric hermit crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **21**, 279-287.
- FOSTER, S.A., and J.A. ENDLER, 1999. Thoughts on geographic variation in behavior. In, *Geographic Variation in Behavior*, Foster, S.A. and J.A. Endler (eds.), Oxford University Press, Oxford, pp.287-307.
- FUTUYMA, D.J., 1998. *Evolutionary Biology* (3rd ed.). Sinauer Associates, Massachusetts, 763 pp.
- GOSHIMA, S., K. ITO, S. WADA, M. SHIMIZU, and S. NAKAO, 1995. Reproductive biology of the stone crab *Hapalogaster dentata* (Anomura: Lithodidae). *Crust. Res.*, **24**, 8-18.
- GOSHIMA, S., H. OHMORI and S. WADA, 1996. Reproductive biology of the hermit crab *Pagurus nigrofascia* (Anomura: Paguridae). *Crust. Res.*, **25**, 86-92.
- GOSHIMA, S., T. KAWASHIMA and S. WADA, 1998. Mate choice by males of the hermit crab *Pagurus filholi*: Do males assess ripeness and/or fecundity of females? *Ecol. Res.*, **13**, 151-161.
- GOSHIMA, S., M. KANAZAWA, K. YOSHINO, and S. WADA, 2000. Maturity in male stone crab, *Hapalogaster dentata*, and its application for fishery management. *J. Crust. Biol.*, **20**, 641-646.
- HAHN, D.R., 1998. Hermit crab shell use patterns: response to previous shell experience and to water flow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **228**, 35-51.
- HARVEY, A.W., 1996. Delayed metamorphosis in Florida hermit crabs: multiple cues and constraints (Crustacea: Decapoda: Paguridae and Diogenidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **141**, 27-36.
- HARVEY, P.H. and M.D. PAGEL, 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, 239 pp.
- HAZLETT, B.A., 1992. The effect of past experience on the size of shells selected by hermit crabs. *Anim. Behav.*, **44**, 203-205.
- IMAFUKU, M., 1986. Sexual discrimination in the hermit crab *Pagurus geminus*. *Journal of Ethology*, **4**, 39-47.
- IMAZU, M. and A. ASAKURA, 1994. Distribution, reproduction and shell utilization patterns in three species of intertidal hermit crabs on a rocky shore on the Pacific coast of Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **184**, 41-65.
- ITO, K., 1997. Egg-size and -number variations related to maternal size and age, and the relationship between egg size and larval characteristics in an annual marine gastropod, *Haloa japonica* (Opisthobranchia; Cephalopidea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **152**, 187-195.
- 粕谷英一, 1995. 最近の比較生態学の方法の発展 — 種間比較には系統関係が必要である. 日本生態学会誌, **45**, 277-288.
- LANCASTER, I., 1990. Reproduction and life history strategy of the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, **70**, 129-142.
- LANDE, R., 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology*, **63**, 607-615.
- LESSELLS, C.M., 1991. The evolution of life histories. In, *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Krebs, J.R. and N.B. Davies (eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 32-68.
- MACDONALD, J.D., R.B. PIKE, and D.I. WILLIAMSON, 1957. Larvae of the British species of *Diogenes*, *Pagurus*, *Anapagurus* and *Lithodes* (Crustacea, Decapoda). *Proc. Zool. Soc. London*, **128**, 209-257.

- McLAUGHLIN, P.A., 1983. Hermit crabs — are they really polyphyletic? *J. Crust. Biol.*, **3**, 608-621.
- MASHIKO, K., 1990. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). *J. Crust. Biol.*, **10**, 306-314.
- MASHIKO, K., 1992. Genetic egg and clutch size variations in freshwater prawn populations. *Oikos*, **63**, 454-458.
- 増田理子, 1997. ヤエムグラにおける発芽二型性の進化. 山口裕文(編), 雑草の自然史, 北海道大学図書刊行会, 札幌, pp.150-164.
- MICHOD, R.E., 1979. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. *Am. Nat.*, **113**, 531-550.
- 三島伸治, 1998. 福岡のヨモギホンヤドカリ. *Cancer*, **7**, 9-12.
- PAUL, J.M., A.J. PAUL, R.S. OTTO, and R.A. MACINTOSH, 1990. Growth of stage I king crab larvae of *Paralithodes cumtschatica* (Tilesius) (Decapoda: Lithodidae) in natural communities. *J. Crust. Biol.*, **10**, 175-183.
- PIKE, R.B., and D.I. WILLIAMSON, 1959. Observation on the distribution and breeding of the British hermit crabs and the stone crab (Crustacea: Diogenidae, Paguridae, and Lithodidae). *Proc. Zool. Soc. London*, **132**, 551-567.
- REESE, E.S., 1968. Annual breeding seasons of three sympatric species of tropical intertidal hermit crabs, with a discussion of factors controlling breeding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **2**, 308-318.
- ROFF, D.A., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Chapman and Hall, New York, 535 pp.
- 酒井聡樹, 高田壯則, 近 雅博, 1999. 生き物の進化ゲーム — 進化生態学最前線: 生物の不思議を解く. 共立出版, 東京, 192 pp.
- SAMUELSEN, T.J., 1970. The biology of six species of Anomura (Crustacea, Decapoda) from Raunefjorden, western Norway. *Sarsia*, **45**, 25-52.
- SCHAFFER, W.M., 1974. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology*, **55**, 291-303.
- STEARNS, S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, 249 pp.
- VANCE, R.R., 1972. The role of shell adequacy in behavioral interactions involving hermit crabs. *Ecology*, **53**, 1075-1083.
- WADA, S., 1999. Environmental factors affecting sexual size dimorphism in the hermit crab *Pagurus middendorffii*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, **79**, 953-954.
- WADA, S., S. GOSHIMA and S. NAKAO, 1995. Reproductive biology of the hermit crab *Pagurus middendorffii* Brandt (Decapoda: Anomura: Paguridae). *Crust. Res.*, **24**, 23-32.
- WADA, S., T. SONODA and S. GOSHIMA, 1996. Temporal size covariation of mating pairs of the hermit crab *Pagurus middendorffii* (Decapoda: Anomura: Paguridae) during a single breeding season. *Crust. Res.*, **25**, 158-164.
- WADA, S., H. OHMORI, S. GOSHIMA and S. NAKAO, 1997a. Shell-size preference of hermit crabs depends on their growth rate. *Anim. Behav.*, **54**, 1-8.
- WADA, S., M. ASHIDATE, and S. GOSHIMA, 1997b. Observations on the reproductive behavior of the spiny king crab *Paralithodes brevipes* (Anomura: Lithodidae). *Crust. Res.*, **26**, 56-61.
- WADA, S., K. ISHIZAKI, H. KITAOKA, and S. GOSHIMA, 1999. Shell utilization by the hermit crab *Pagurus lanuginosus*: sexual differences and interspecific comparisons. *Benthos Res.*, **54**, 9-16.
- WADA, S., H. KITAOKA, and S. GOSHIMA, 2000. Reproduction of the hermit crab *Pagurus lanuginosus* and comparison of reproductive traits among sympatric species. *J. Crust. Biol.*, **20**, 474-478.