

## はじめに

本書は、ヤドカリに「愛情」はないが「愛着」はある私の、大学時代を中心とした研究体験記である。海のない埼玉県に育ち、99%以上の種が海に住むヤドカリ（海外の1種のみ純淡水性）にはまったく縁のなかった私が、どのような経緯でこの道に入り込み、どんな研究をしてきたのか、関連研究を紹介しつつ、その一端を記している。ヤドカリの一般的な生態をはじめとする学術的な内容にも触れているが、私自身の進学と進路、何より研究室に配属されてからの研究生生活が話題の中心であるため、1つの事例として、水産学・生物学・理学に進学を考えている高校生や、学士課程の大学生の一助になれば幸いである。もちろん、イチ学生のどたばたを書いた読み物としても楽しんでいただければうれしく思う。

私がヤドカリと出会って約20年、本格的に研究を開始してすでに10年以上が経過した。「宿借り」の名のとおり、この生き物の特異性が「貝殻を背負っている」ことにあるのは間違いない。ヤドカリと貝殻の関係から動物の意思決定に迫る、200ページにも及ぶ学術書があったり（Elwood and Neil 1992）、彼らの引っ越しを題材にした絵本がいくつも出版されていることから、この稀有な性質は科学・教養の両面で世界中の人に愛されているのがわかる。私自身、ヤドカリ研究に初めて触れたのは、貝殻選択を題材にした実習であった。しかし、大学4年生のとき、自らの興味の方角性もあって、ヤドカリに限らず、ヒトを含めた数多くの生き物で知られる、オス同士のメスをめぐる闘争行動（オス間闘争）に取り組むことになった。修士でも博士でもオス間闘争一辺倒の研究を続け、現在も、ヤドカリと貝殻の関係を探求する世界のスタンダードには背を向けて、もっぱら彼らの繁殖行動を中心に研究している。何の自慢にもならないが、ヤドカリの恋路(?)の邪魔だけなら、かなりの経験を積んだと断言できる。

さて、ここでいささか挑発的な本書のタイトルについて補足したい。私は高

校時代にヤドカリと出会い、確かにこのコミカルな生き物に興味を持った。しかし、自らの研究の第一歩とも言える卒業研究の対象種としてヤドカリを選んだのは、単に第一希望の生き物ができなかったから、という「ヤドカリ愛」とは程遠い、ある種の妥協の結果であった（詳細は本文に）。そこから10年が過ぎ、本書の執筆も含めてヤドカリを相手にしない年は一年もなかったが、依然としてヤドカリへの「愛情」は芽生えていない。しかし、多くの人が「ヤドカリ研究者はみなヤドカリ好きであるはずだ」と考えているようで、ヤドカリを題材に講義すると、聴講学生から「ヤドカリがお好きなんですね!」とか「ヤドカリへの愛が伝わってきました」といった感想をもらうことがある。申し訳ないが違う。ただし、10年も研究していれば愛着は湧く。本書のタイトルは、そんな己の感覚と世間とのギャップに対する自分なりの回答である。私は、これまで研究してきた潮間帯のヤドカリたちを、比較的簡単に採集・飼育でき、見ていて飽きず、単純な実験でも面白い結果を返してくれる良き生き物だ、とは思っている。あくまでビジネスライクな付き合いのつもりである。そんな人間が執筆しているので、要所所でヤドカリへの扱いが雑に感じられるかもしれない。本当にヤドカリが好きで好きでたまらない人、ごめんなさい。

本書を執筆するにあたり、想定した読者層も鑑みて、意図的に学名や専門用語の英語表記を本文中に盛り込んだ。もちろん、未知の分野を知るには、まずは理解しやすい言語で取り組むのがいちばんだ。ヤドカリにせよ私の専門分野である行動生態学にせよ、日本語の書籍は多数出版されている。ただ、ラテン語で書かれた学名はいつの時代も世界共通の言葉であり（人によって発音が違ったりするが）、2022年現在、学問の標準語は英語である。このことを踏まえると、「この生き物の学名は何か、この言葉は英語ではどう表記するのか」を知ることは、本書を超えてその分野を深く知るための役に立つと思う。読み手のリズムを崩してしまうかもしれないが、ご了承願いたい。

最後に、たくさんの素敵な写真を提供していただいたりっさん、大友洋平さん、古賀庸憲さん、論文の共著者のみなさま、ヤドカリ業界の偉大なる先達の方々、何よりも原稿を辛抱強くお待ちいただき、ぎりぎりまで改訂にお付き合いいただいた海文堂出版の岩本登志雄さんに心より御礼申し上げます。

# 第1章 ヤドカリことはじめ

## 宿を借りる生き物

「宿借り」。その名のとおおり、ヤドカリの最大の特徴は、彼らが「宿を借りている」ことにある。このイメージは世界共通で、英語ではヤドカリのことを hermit crab という。hermit は「隠者・世捨て人」を指すので、hermit crab は「引きこもりのカニ、かくれんぼしているカニ、隠居しているカニ」といったニュアンスであろうか。中国語でも「滞在・居候」を意味する、“寄居”蟹と呼ばれている。そして彼らの「宿」といえば、多くの人が貝殻を思い浮かべるだろう。ただし、2500種以上が知られている広義のヤドカリ（十脚目異尾下目：Bracken-Grissom et al. 2013）のなかで、いわゆる貝殻に住むタイプのヤドカリが含まれるのは、狭義のヤドカリともいうべき、ヤドカリ上科である（図 1.1）。本上科には実に 1000 を超える種が記載されている（McLaughlin et al. 2010）。

「貝殻を背負う」という特異な行動は一見たいへんそうだ。彼らはいわば常に大きなテントを持ち運んでいるようなもので、いつでも身を隠せる反面、動きを制限されている。実際、何も背負っていないカニが砂浜の上をすべるよう



図 1.1 「宿借り」の仲間①。貝殻に住むヤドカリの例。左から、ホンヤドカリ *Pagurus filholi*（撮影：大友洋平）、テナガツノヤドカリ *Diogenes nitidimanus*（撮影：古賀庸憲）、コブヨコバサミ *Clibanarius infraspinitus*（撮影：古賀庸憲）。

### ❖ 果たしてテナガホンヤドカリたちは

後輩たちと夜な夜な奮闘した結果、テナガのオスが既知個体を識別できる可能性が示唆された (Yasuda et al. 2014a)。1 回目の闘争でガードオスに敗北した単独オスは、2 回目の闘争相手によって明らかに行動を変えたのである：2 回目の闘争で別のガードオスと遭遇した場合、①では 1 回目の闘争と同じように相手に闘争を仕掛け、②では仕掛けた頻度は若干落ちたものの、粘って闘争を続ける傾向が示された。一方、同じ相手と再闘争させた③では、闘争を仕掛けた単独オスはごくわずかで、仕掛けた後もすぐに撤退した (図 5.4)。これらの結果は、本種のオスが、わずか 10 分間のオス間闘争からでも、「1 度負けた相手」への既知性を確立し、「そうではない未知の相手」から個体識別することで、勝てる見込みのない闘争を回避できていることを示唆する。

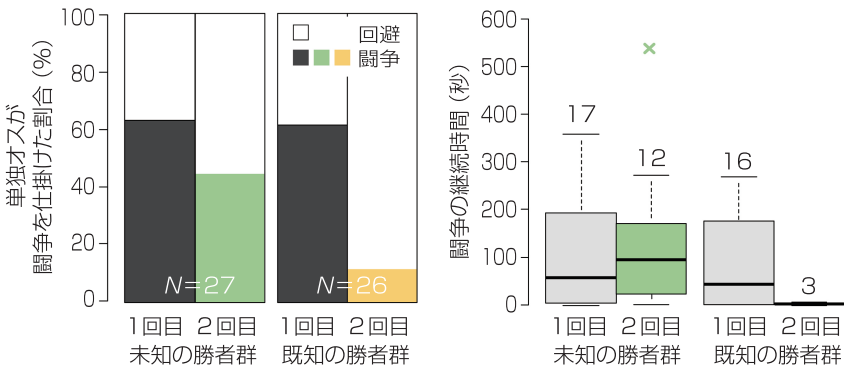


図 5.4 テナガホンヤドカリにおける既知個体の識別。未知の勝者群と既知の勝者群を比較した。敗北後の 2 回目の闘争において、1 回目の闘争相手とは異なる未知のガードオスに比べ、1 回目の闘争と同じ既知のガードオスと遭遇した単独オスは、相手に闘争を仕掛ける頻度、仕掛けた闘争の継続時間ともに大幅に減少した。箱ひげ図の上の数値は例数を表す。(Yasuda et al. 2014a を基に作成)

## ヨモギの春：メスにまつわる悲喜こもごも

「以前の経験 prior experience」が次の闘争に及ぼす影響は、生き物の闘争研究の人気テーマである。ただし、個体識別も含め、ある時点の前にその個体

に起こったあらゆる事象が「経験」といえるため、着目する経験によって研究の切り口も変わる。博士 2 年の私は、ヤドカリのオス間闘争に新たな経験を絡ませるべく、普遍的なのにあまり研究が進んでいない「交尾経験 mating experience」に目を付けた。十脚甲殻類には膨大な闘争研究があるにもかかわらず (Briffa 2013)、交尾経験がオス間闘争に及ぼす影響を検証した研究は、当時の私が知る限り、ワタリガニの一種である *Callinectes sapidus* の 1 例しかなかった (Kendoll and Wolcott 1999)。このワタリガニでは交尾を経験したオスは次の闘争で勝ちやすくなったが、コオロギなどでは逆に闘争しなくなる例も知られている (Judge et al. 2010)。ヤドカリではどうだろうか？ 私はヨモギホンヤドカリ *Pagurus nigrofascia* のオス間闘争を題材に、オスの交尾経験の影響を検証した。

結論から言うと、ヨモギでは、野外でガードしていたメスと交尾してから単独オスとして実験に供されたオスは、実験までに交尾せずに人為的にメスと引き離されたオスよりも、次のオス間闘争で相手のガードオスからメスを奪う確率が高かった (図 5.5 : Yasuda et al. 2015)。よって本種では、交尾経験がある種の成功体験のように、オスの自己評価や繁殖・闘争に対する活性を高めた可能性がある (石原 (安田) 2020)。

しかし、本書で紹介したいのはメインとなるオス間闘争実験ではなく、闘争実験の前提を確認するためのサブ実験 (交尾回数実験) のエピソードである。

本研究はヨモギのオスが 1 回の繁殖期中に何度も交尾できることを前提としている。もし、1 度の交尾で精子が枯渇するなどして、本種のオスが 1 回の繁殖期中に 1 個体のメスとしか交尾できないのなら、交尾を経験し

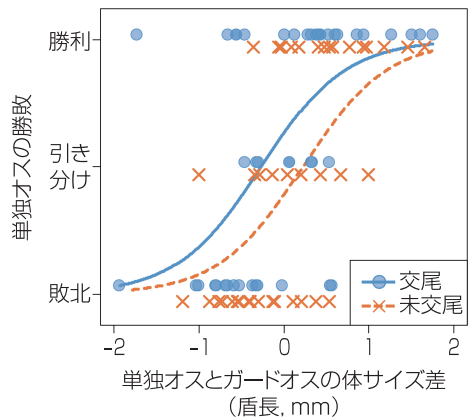


図 5.5 ヨモギホンヤドカリにおける単独オスの交尾経験の影響。実験前に交尾を済ませたオスのほうが、未交尾のオスよりも闘争実験での勝率が高かった。(石原 (安田) 2020 を基に作成)

たオスは来年まで繁殖チャンスがないので、その後にオス間闘争する理由がない。そのため、闘争実験をする前に、本種のオスが少なくとも2個体以上のメスと正常に交尾できることを確かめる必要があった。

こうして春が始まった。今年も葛登支に出かけてガードペアを採集する。このころには、一人で十分ペアが集められるようになっていた。集めたガードペアを大学へ持ち帰り、交尾回数実験の対象となるオスと交尾相手となるメスを一緒に飼育するペア群、そしてペアのメスのみを個別に飼育する群に分けた。最初のメスである野外のパートナーと交尾に至ったペア群のオスの水槽に、順次ストックしておいた個別飼育のメスを入れて、ひたすらお見合いをさせるのである。本種のメスは交尾の直前に必ず脱皮をするので (Suzuki et al. 2012)、個別飼育中に脱皮したメスはオスとすぐに交尾できる。本実験では、つねに交尾の準備が整ったメスを出会わせることで、オスの交尾前ガードにかかる時間やエネルギーを少しでも削減し、彼らが潜在的に交尾可能な回数の検証を試みた (本種のオスはガード中は摂餌を控えるので、ガード行動自体がコストになると考えられている: 吉井ら 2009)。

#### ❖ “喜” のオスたち

実験中に精子をつくらないことを期待して (実際につくらないかは不明)、ペア群のオスを無給餌で飼育し続け、毎日2回観察した。水槽内のメスが産卵していたら、そのメスを取り除き、ストックから脱皮済みのメスを入れた。オスにとっては、ただそこにいるだけで、最大で1日2回メスと交尾できる夢のような(?)環境である。なお、産卵の有無はその場で確認できる。これは、本種の卵の卵黄が真っ黒で、貝殻の口を上にしてメスに身を乗り出させれば肉眼でも黒いつぶつぶとした卵が観察でき、また、脱卵 (腹肢から卵が外れて落ちること) も多いので、水槽内にしばしば落ちた卵が見つかることによる。

交尾にエネルギーを注いでほしい、ガードは最小限にしてほしいと思いつつも、私はメスと出会ったオスはまずガードするだろうと踏んでいた。ホンヤドカリ *Pagurus filholi* では、メスと同サイズの小型オスがガードせずにメスに強制交尾 forced copulation を試みる例が知られているが (アテンプト行動

attempt : Minouchi and Goshima 1998), 本実験のオスはそもそも野外でペアだった大型個体なのである。しかし, 想像どおり新たなメスをガードするオスがいる一方で, メスと出会うとすぐさま交尾姿勢をとるオスも少なくなかった。脱皮済みのメスを投入したのは私だが, その即物性には驚いた。とくに 2 番の水槽で飼育していた「2 番さん」はすさまじく, 観察のたびにメスが産卵しているのはもちろん, 交換直後のメスに飛びつき, 他のオスの記録を終えて水槽を片付けようとした段階で, すでにその新しいメスが産卵を終えていたこともあった。論文上はオスが少なくとも 2 回以上交尾できることを示せばよいので, Yasuda et al. (2015) には最初の 3 回 (野外でガードしていたメスと追加した 2 個体のメス) の結果のみを示したが, 2 番さんは最終的に 15 個体以上のメスを産卵させた (ただし, 産卵したメスはすべて海に返したので, 卵が正常に発生, 孵化したかは不明)。他のオスも最低 5 個体のメスと交尾した。野外のオスが通常何個体のメスと交尾するかはわからないが, 本種の繁殖期が 1 か月, かつ 1 回の交尾前ガードに数日かかることを考えれば, さすがに 15 個体には届かないだろう。

余談だが, 2 番さんを含め, どのオスも飼育期間の終盤にはまずガードしたり, ガードにかかる時間が長くなる傾向があった。餌なしで交尾に明け暮れたオスたちの, 隠しきれない“交尾疲れ”だったのかもしれない。

#### ❖ “悲” のオスたち

お見合い三昧のペア群のオスがいるということは, 私にメスを奪われた悲劇のオスが大量に存在することを意味する。ストック用に欲しいのはメスだけで, ペアのオスに用はない。私はオスの小さなハサミからメスを外して個別容器に移しつつ, 残ったオスを大きなコンテナにどンドン放り込んでいった (次のサンプリングで海に返すため)。しだいにコンテナ内はパートナーを失ったオスだらけになる。誰もかれもが数分前まで一緒にいたはずのメスを探していたのか, そんなオスが数十個体も同じコンテナにひしめき合った結果, そこかしこで「俺のメスを奪ったのはお前か!」とでも言わんばかりのメスなきオス間闘争 (だと思われる行動) が勃発していた。オスたちは次々に違う相手に

突っかかり、本種の名物ともいえる取っ組み合いの泥仕合を繰り広げ、なぜか最終的に1つの塊になって闘って(?)いた。そして、そのまま5分くらいすると「あれ、ちょっと待って、メス持っていない……?」と気づき始めたかの如く、オス団子は徐々にほぐれて距離をとりはじめ、互いを無視したり、ちょっとしたいざこざを起こす程度に落ち着いた(単なる疲労やメスの不在に気づいただけではなく、既知個体の識別により攻撃性を下げているのだとしたら面白い)。

このせつなくも本人たちにとっては大真面目な狂乱を見つめる私は、下界を見下ろす神様の気分であった。私は心のなかで、騒動のきっかけをつくったことを謝罪した。しかし翌日には、次のメス探してきて一、またもらうけど一、と声をかけながら、独り身のオスたちを波打ち際に放つ。次いで、その日の分の新たなペアを採集し、再び量産されたメスなきオスたちの大乱闘を眺めた。もし何度も捕まったオスがいたのなら、いつもメスをありがとうと伝えたい(言われても困るだろうが)。

## D論雑録

博士論文、通称D論。学生生活の最後を飾るこの壮大な論文のため、数多くの博士学生が汗と涙を流してきたことだろう。私の場合は、研究室に在籍した6年の集大成として、博士研究だけでなく、卒業・修士研究も加えたD論を編むことになった。これは、大学4年から一貫してヤドカリのオス間闘争を研究してきた恩恵であると同時に、各章にあたる個々の研究がこの時点ですでに論文化されていることを意味する(Yasuda et al. 2011, 2012, 2014a, b)。残りのGeneral introduction(全体の導入)とGeneral discussion(総合考察)を加筆して、1つにまとまるように各論文の体裁や構成を手直しすれば、私のD論は完成するのである。そんな極めてやさしい(はずの)執筆・編集作業ゆえに、私は通常のスケジュールを前倒しして、博士3年の9月にD論を提出した。ただし、W先生は当初、私が博士2年の段階でD論を仕上げることを期待していたそうなので、そのめ切はまったく守れていない。誠に不甲斐ない弟



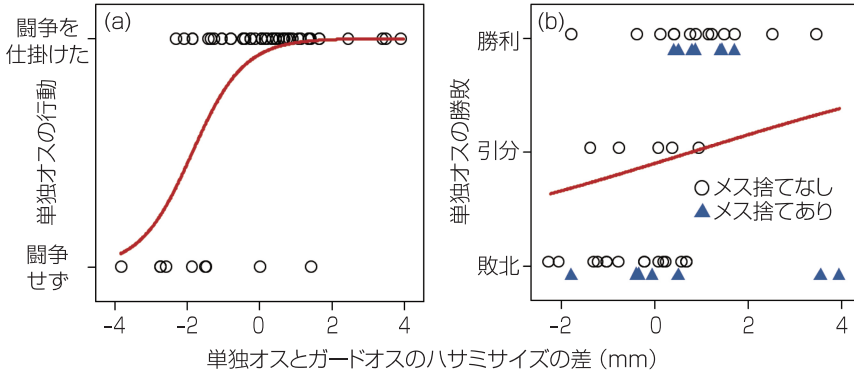
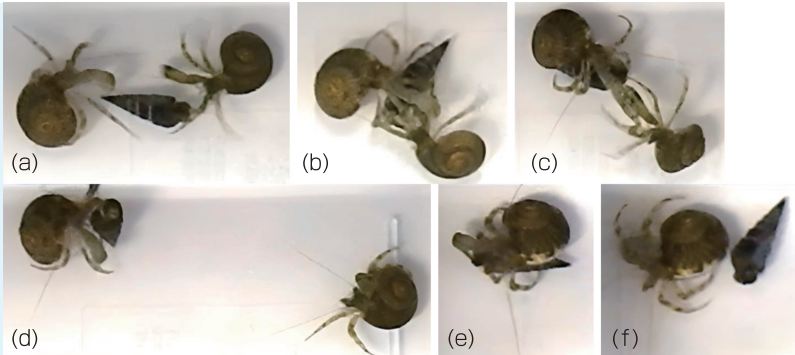


図5.7 大鋏脚を持つユビナガホンヤドカリのオス間闘争。(a) 単独オスがガードオスに闘争を仕掛けるか否かと、(b) 闘争後の勝敗は、共に両者のハサミサイズの差に最も強く影響を受けていた。ただし (b) に示すように、ガードオスからメスを奪った単独オスの約半数はそのメスを自ら放棄した(メス捨て)。一部の単独オスはガードオスよりも明らかにハサミが大きく、実際にメスを奪ったが、彼らに放棄されたメスをガードオスが再びガードしたことで、「敗北」として記録されている。(Yasuda and Koga 2016bを基に作成)

#### コラム 5.1 あいつから 奪ったメスには 興味なし

ユビナガのオス間闘争における RHP の評価パターンを示した Yasuda and Koga (2016b) では、闘争中の局面(闘争時間)を解析していない。この元となったテナガの研究(第4章)では、オス間闘争の闘争時間を「単独オスがガードオスに闘争を仕掛けてからオス同士が一定時間闘争をしなくなるまで」と定義していた。しかし、ユビナガでは、ガードオスからメスを奪った単独オスはそのメスを放棄したり(メス捨て: 図 5.7b, 次ページの写真)、さらに元のガードオスが再びそのメスをガードしたことで、もう一度単独オスが闘争を仕掛けるなど、闘争の終了が不明瞭な例があった。数例であれば特例とみなし、これらの闘争を抜いてデータをまとめることも考えたが、メスを手放した単独オスが想像以上に多かったため、泣く泣く闘争時間の解析をあきらめた。

データ解析では厄介だった「メス捨て行動」だが、これ自体はとても興味深い現象である(単独オスの勝ち極まりない行動を面白がる人も多い)。単独オスはなぜメスを手放すのか。奪ったメ스에価値がなければ捨てるのも止む無しかと、単独オスが野外でガードしていたメスと相手から奪ったメスの体サイズを比べてみたが、奪ったメスのほうが小さい傾向はなかった(Yasuda and Koga 2016b: 成熟度は比較できず(本文参照))。相手が持っているときキラキラしていた「かばん」も、いざ手に入れてみるとくすんで見えるのか。しかし、メスがいなければ父性を獲得



ユビナガホンヤドカリの単独オスによるメスの放棄。この動画の単独オスはガードオスよりも大きく、ガードオスからメスを奪うことに成功した (a~c)。しかし、奪ったメスをガードして元ガードオスから離れた後で (d)、そのメスを探るようなしぐさを見せ (e)、最終的に自ら放棄した (f)。動画では、捨てられたメスが再び元のガードオスによってガードされた例も紹介している。



[www.momo-p.com/  
index.php?movieid=  
momo151128pm01b  
&embed=on \(63.1MB\)](http://www.momo-p.com/index.php?movieid=momo151128pm01b&embed=on)

できないオスに、相手から力づくで奪ったメスを捨てる行為に何のメリットが……。実際、ヨモギとテナガのオス間闘争では「メス捨て」を見たことがない。一方で、ホンヤドでは一部のオスが相手から奪ったメスを放棄することが報告されている (谷川ら 2012)。

「宿借り」のアイデンティティ (?) である宿を捨ててまで自分のメスを連れて逃げ出すガードオスと (コラム 2.1)、エネルギーや時間をかけて他のオスから奪ったメスを簡単に手放す単独オス。理由は謎のままである。ただ、ユビナガもホンヤドも、繁殖期が長く、メスが何度も産卵できる共通点がある。ひょっとしてオス側に「いまのメスを捨ててもかまわない」余裕があるのだろうか。しかし、単独オスを元のメスと出会わせると、メス捨てなどせずにガードし続けるのである。交尾が済めばすぐ他人の顔をするオスであるが、「メスなら誰でもいい (初対面で“未知の”メス)」のではなく、「自分がガードしてたメス (数日連れ添った“既知の”メス)」が好きなかもしれない。

さて、「ハサミサイズが重要」論文は投稿を終えた。次はどうか。学振 PD は 3 年限定の職なので、次のポストを探すためにもできるだけ論文数を稼ぎたい。そこで、片方のオスに大袈裟がなかった実験データも解析対象に加え