



# HOKKAIDO UNIVERSITY

|                     |                                                                                                                                                                                  |
|---------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Title               | The relationship between size of secondary sexual characters and reproduction in both sexes of the kelp crab <i>Pugettia ferox</i>                                               |
| Author(s)           | 深澤, 藍子                                                                                                                                                                           |
| Description         | この博士論文の全文は利用可能日以降に公開されます。利用可能日以前の閲覧方法は <a href="https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/">https://www.lib.hokudai.ac.jp/dissertations/copy-guides/</a> をご参照ください。 |
| Degree Grantor      | 北海道大学                                                                                                                                                                            |
| Degree Name         | 博士(水産科学)                                                                                                                                                                         |
| Dissertation Number | 甲第16706号                                                                                                                                                                         |
| Issue Date          | 2026-03-25                                                                                                                                                                       |
| DOI                 | <a href="https://doi.org/10.14943/doctoral.k16706">https://doi.org/10.14943/doctoral.k16706</a>                                                                                  |
| Doc URL             | <a href="https://hdl.handle.net/2115/99551">https://hdl.handle.net/2115/99551</a>                                                                                                |
| Type                | doctoral thesis                                                                                                                                                                  |
| File Information    | Aiko_Fukasawa_summary.pdf, 全文の要約                                                                                                                                                 |



# 主論文の要約

博士の専攻分野の名称：博士（水産科学）

氏名：深 澤 藍 子

## 学 位 論 文 題 目

The relationship between size of secondary sexual characters and reproduction  
in both sexes of the kelp crab *Pugettia ferox*

（オオヨツハモガニの雌雄における二次性徴形質サイズと繁殖の関係）

### 【背景・目的】

二次性徴形質とは、動物の成長過程で出現・発達する形態形質である。その多くは闘争のための武器や、求愛のための装飾として機能するため、繁殖成功度と密接に関わることが知られている。クモガニ上科のカニでは、生涯で最後の脱皮である「最終脱皮」に伴い、オスでは鉗が、メスでは腹甲が肥大化する二次性徴形質が普遍的に見られるが、最終脱皮前の鉗が小さいオスであっても精包を持つ種が存在する。このような鉗が小さく成熟したオスは *adolescent* と呼ばれ、鉗が大きく成熟した *adult* とは区別される。鉗が大きい *adult* は、ライバルオスからメスを防衛するガード行動を積極的に取ることなどから、(i) *adult* がガード戦術を採用する一方、*adolescent* はガードを行わず、スニーキングなどの代替戦術をとる繁殖戦術の差異が見られる、あるいは (ii) *adult* が *adolescent* に対して優位であるため交尾機会を独占し、*adolescent* は生理的に成熟しているが実際の交尾機会はほとんどない、と考えられてきた。しかし、先行研究のほとんどはズワイガニ *Chionoecetes opilio* のように低密度で生息し、繁殖期に集合する種のオスに注目しており、メスおよびモガニ科に代表される沿岸性小型種では、二次性徴形質サイズと繁殖の関係は明らかにされていない。本博士論文では、二次性徴形質とクモガニ上科の研究を俯瞰し (Chapter1)、本上科モガニ科に属するオオヨツハモガニ *Pugettia ferox* において、最終脱皮前の小型の鉗をもつオスが成熟し交尾可能であり、したがって *adolescent* に当てはまることを明らかにした上で (Chapter2)、二次性徴形質サイズがオスの繁殖戦術 (Chapter3) およびメスの抱卵数 (Chapter4) に及ぼす影響を検証した。最後に、本上科におけるオオヨツハモガニの特異性を議論した (Chapter5)。

## 【Chapter2: オオヨツハモガニの最終脱皮に伴う形態変化とオスの成熟の検証】

Chapter 2 では、通年採集と形態測定に基づき、オオヨツハモガニの最終脱皮に伴う形態変化と、函館湾における最終脱皮後の個体および抱卵メスの出現時期を調査した。また、最終脱皮前のオスが成熟しているかを検証するため、交尾経験のない成熟メスを用いた室内実験を行った。

形態測定の結果、オスは体サイズに対する相対鋏長 (鋏長/甲長) が 0.660 以上の個体、メスは相対腹甲幅 (腹甲幅/甲長) が 0.487 以上の個体が最終脱皮後と推定された。また、これら最終脱皮後の個体は、オスは 12 月から翌 7 月、メスは 11 月から翌 7 月に出現し、2 月から翌 7 月には抱卵メスが観察された。最終脱皮後のメスを基準とすると、函館湾における本種の繁殖期は 11 月から翌 7 月であり、成体は雌雄ともに繁殖後の夏季に死亡すると考えられる。室内実験では、最終脱皮前のオス 6 個体のうち 3 個体において、交尾したメスの正常な放仔と、オスの交尾後の最終脱皮が確認された。したがって、本種の最終脱皮前のオスは生理的・行動的に成熟していることが明らかになった。このことから、オオヨツハモガニの野外個体群内には、鋏が小さい adolescent と鋏が大きい adult が存在し、その双方がメスと交尾可能であることが示唆された。

## 【Chapter3: 鋏サイズの異なるオスでの繁殖戦術の比較】

Chapter 3 では、オオヨツハモガニのオスについて、adolescent と adult の繁殖戦術を比較した。ライバルオスのいない非競争条件として、[adolescent 1, メス 1][adult 1, メス 1]の計 2 個体を遭遇させる 2 群、ライバルオスのいる競争条件として[adolescent 2, メス 1][adult 2, メス 1][adolescent 1, adult 1, メス 1]の計 3 個体を遭遇させる 3 群を設定した。各個体の甲長・鋏長・腹甲幅を測定後に 12 時間の遭遇実験を行い、観察対象としたオスの交尾の有無・合計交尾時間・ガード行動の有無を群間で比較した。

実験の結果、非競争条件において、adolescent は adult よりも交尾頻度が有意に高く (adolescent 64.9%, adult 27.7%, Fisher's exact test,  $P < 0.001$ )、合計交尾時間も有意に長かった (adolescent mean  $\pm$  SD = 16.2  $\pm$  7.4 min, adult 12.4  $\pm$  4.1 min, Mann-Whitney's U-test,  $P = 0.013$ ) が、両オスのガード頻度には差がなかった (adolescent 26.0%, adult 16.9%, Fisher's exact test,  $P = 0.225$ )。また競争条件において、adolescent の交尾頻度は、同水槽内のライバルオスのタイプ (adolescent か adult か) に影響されなかった (adolescent 2 群, 53.4%, adult 2

群, 29.5% adolescent 1, adult 1 群の adolescent, 33.3%, adolescent 1, adult 1 群の adult, 41.9%, Fisher's exact test with Holm method,  $P \geq 0.42$ )。これらの結果から、クモガニ上科の他種と異なり、本種のオスは缺の二型に伴う繁殖戦術の差異を持たず、また両者に繁殖上の優劣関係が存在しないことが示唆された。

背景に述べたように、クモガニ上科の他種では adolescent と adult は繁殖戦術が異なる、あるいは adult が優位にあると考えられている。オオヨツハモガニで繁殖戦術の差異が見られないという結果は、特に adult における繁殖活性の低さに起因する可能性がある。ズワイガニのように低密度かつ限られた繁殖期を持つ深海性大型種と異なり、本種は藻場に高密度で生息し、9 ヶ月にわたる長い繁殖期を過ごす。このように繁殖可能なメスとの遭遇頻度が高い環境では、本種のオス、特に adult において精子枯渇やメスへの配偶者選択の強化が起こり、実験時の繁殖活性が低下していたことが推察される。実際に、adolescent と adult の両方で、交尾したメスの方が、交尾しなかったメスよりも有意に体サイズ (甲長) が大きいという配偶者選択の傾向が見られた (Mann-Whitney's U-test, adolescent:  $P = 0.028$ , adult:  $P = 0.002$ )。また、一部の adult は小型のメスと交尾せず共食いした。多くのメスと遭遇可能な環境では、特定のメス 1 個体をガードして父性を確保するよりも、新たなメスを探索する方が最終的な繁殖成功度が高くなり、ガード戦術の利益が低下する可能性もある。本研究は二次性徴形質の二型が繁殖戦術の差異を伴わない、動物界においても稀有な例であり、密度などの他の生態学的要因がオスの繁殖戦術に影響を及ぼす可能性を示唆している。

#### 【Chapter4: メスの二次性徴形質サイズが抱卵数に与える影響の検証】

カニのオスの缺が武器・装飾形質である一方、メスの腹甲と腹肢は抱卵に不可欠な「保育形質」である。二次性徴形質研究の多くは、分類群を問わず武器や装飾形質の機能に着目しており、保育形質が繁殖成功度に及ぼす影響はほとんど明らかにされていない。そこで Chapter 4 では、オオヨツハモガニのメスを対象に、本種の腹甲と腹肢が共に二次性徴形質であることを確認した上で、これらの形質 (腹甲・内腹肢・外腹肢) が抱卵数に及ぼす影響を検証した。メスの体サイズ (甲長・胸甲長・背甲面積) を考慮した一般化線形モデル (GLM) を用い、各測定部位が抱卵数に与える効果を解析した。

その結果、腹甲長および腹甲面積が大きいメスほど有意に抱卵数が多かった (腹甲長:  $P = 0.041$ , 腹甲面積:  $P = 0.006$ )。一方、内・外腹肢長はともに抱卵数に有意な影響を与えなかった (内腹肢長:  $P = 0.149$ ; 外腹肢長:  $P = 0.596$ )。

結果から、相対的に大きな腹甲を持つメスがより多くの卵を抱卵することが明らかになり、腹甲サイズがカニの抱卵スペースの拡大に寄与することが示唆された。しかし、腹甲と同じく二次性徴形質である腹肢は抱卵数に影響しなかった。これは、腹甲サイズと異なり、腹肢の伸長が抱卵スペースの拡大に直接寄与しないためだと考えられる。一般に、カニの抱卵数は甲長や湿重量などの体サイズ指標に基づいて推定されるが、本章により二次性徴形質が卵数に及ぼす影響が新たに実証された。卵を背負うカエルや、口内保育を行う魚類など、動物が卵や子の保持に用いる形質は動物界に広く存在する。今後は、幅広い分類群において保育形質サイズの機能評価が行われるべきである。

### 【総合考察】

クモガニ上科において、最終脱皮に伴う雌雄の二次性徴は普遍的な現象である。また、オスが最終脱皮前に成熟するために、一部のクモガニ類の成熟オスには缺が小さい個体と大きい個体が存在する。本博士論文では、オオヨツハモガニにおいて、これまで **adolescent** と呼ばれてきた最終脱皮前のオスが、**adult** と呼ばれてきた最終脱皮後のオスよりも繁殖活性が高く、繁殖戦術の差異が見られないことを明らかにした。**Adolescent** という用語が、「**adult** と比較して繁殖に不活発または劣位」という印象を与える可能性を考慮すると、クモガニ上科の繁殖行動に関する今後の研究では、**pre-TM adult** と **post-TM adult** (TM: terminal molt、最終脱皮) あるいは **small-claw adult** と **large-claw adult** のように、形態的な特徴を用いた用語が適している可能性がある。

また、本博士論文では、オオヨツハモガニにおいて二次性徴形質のサイズと繁殖成功度の関係が雌雄で異なることを明らかにした。すなわち、オスの缺サイズが繁殖成功度に与える影響が、オスの配偶行動を通して限定的であった一方で、メスの腹甲サイズは抱卵数を増加させた。二次性徴形質サイズの効果は、形質の機能 (武器・保育) やその種の生息密度・繁殖期の長さといった生態学的要因によって、多様に変化することが示唆された。