

ヤマトオサガニとヒメヤマトオサガニの未成熟個体における 鉗脚と腹部の相対成長

美濃厚志^{1), 2)}・伊谷 行¹⁾

Relative growth of cheliped and abdomen in immature crabs of *Macrophthalmus japonicus* and *M. banzai*

Atsushi MINO and Gyo ITANI

Abstract: *Macrophthalmus japonicus* and *M. banzai* were classified as mature and immature using the R package "sizeMat", and the relative growth of the male cheliped and female abdomen was evaluated to characterize the secondary sex characteristics of the closely related crab species. In males, mature *M. japonicus* appeared at a carapace width (CW) of 15.57 mm, while mature *M. banzai* appeared at a CW of 11.18 mm. In immature individuals before the onset of secondary sex characteristics, the allometry coefficient of the male cheliped of *M. banzai* was higher than that of *M. japonicus*. In females, mature *M. japonicus* appeared at a CW of 14.37 mm, while mature *M. banzai* appeared at a CW of 9.69 mm. In immature individuals, the allometry coefficients of the female abdomens of *M. banzai* and *M. japonicus* were not significantly different. However, the intercept was higher in *M. banzai*, suggesting that female *M. banzai* may reproduce soon after the onset of secondary sex characteristics.

Keywords: morphology, allometry, sexual maturity, reproduction

1) 高知大学大学院黒潮圏総合科学専攻 〒780-8520
高知市曙町 2-5-1

Graduate School of Kuroshio Science, Kochi University 2-5-1 Akebono, Kochi 780-8520, Japan

2) 東洋電化テクノリサーチ 〒781-8006 高知市萩町
2-2-25

Toyo Denka Techno Research Co., Ltd. 2-2-25 Hagimachi, Kochi 781-8006, Japan

*Corresponding author:

〒780-8520 高知市曙町 2-5-1

Tel: 088-844-8415

E-mail: itani@kochi-u.ac.jp

1. はじめに

オサガニ科のヤマトオサガニ *Macrophthalmus japonicus* は、砂泥質から泥質干潟の潮間帯にしばしば優占して生息する堆積物食者で、その摂食活動と巣穴形成作用から、生物攪拌者として干潟生態系に大きな影響を与えている (OTANI *et al.*, 2010; TANAKA *et al.*, 2017)。ヒメヤマトオサガニ *M. banzai* は、雄の waving 行動が異なることからヤマトオサガニと識別され (WADA, 1978, 1984), 雄の第3歩脚の剛毛の有無などの形態でも区別される姉妹種である (WADA and SAKAI, 1989; KITAJIMA *et al.*, 2002)。ヒメヤマトオサガ

ニは大部分の個体群が小規模であることから、日本ベントス学会 (2012) と環境省 (2017) では準絶滅危惧種に、また都道府県によっては絶滅危惧種として指定されている (兵庫県, 2014; 三重県, 2015; 熊本県, 2019)。

ヤマトオサガニは陸奥湾から種子島, および朝鮮半島から中国大陸北部に分布するのに対し, ヒメヤマトオサガニは三浦半島から南西諸島, および朝鮮半島から中国大陸南岸と台湾に分布する (WADA, 1991; 伊藤・島津, 2018)。これら 2 種のサイズは個体群によって異なるものの, ヤマトオサガニは甲幅が 30 mm を超える個体もいるのに対し, ヒメヤマトオサガニは 25 mm を超える個体は少ない (WADA, 1991)。つまり, ヒメヤマトオサガニはヤマトオサガニに比べて相対的に南方に分布域を持つ小型の種である。成熟個体のサイズもヒメヤマトオサガニの方が小さいことが知られている (WADA, 1991)。

カニ類の多くの種では鉗脚や腹部の形態において雌雄二型が認められる。これらの形態は二次性徴の開始の前後で異なる相対成長パターンを示すことが知られており (HARTNOLL, 1974, 1978), 特に雌では, 外部形態における二次性徴の開始が機能的な性成熟と関連していることが明らかになっている (WAIHO *et al.*, 2017)。オサガニ属でも個体群の特性を記述するため雄の鉗脚と雌の腹部の形態計測とアロメトリー解析が行われてきた (*e.g.* SIMONS, 1981)。ヤマトオサガニとヒメヤマトオサガニでは, WADA (1978) により 2 種の二次性徴のパターンが記述され, WADA (1991) ではより多くの個体群を用いた比較研究が行われているが, 甲幅 10 mm 未満の小型個体については十分な検討が行われていない。本研究では, 特に未成熟個体における両種の二次性徴形質の特性を明らかにするため, 雄の鉗脚と雌の腹部の形態計測を行い, 相対成長の解析を行った。

2. 材料と方法

個体の採集は, 2019 年 5 月 19 日と 5 月 20 日に東京都大田区の大摩川河口左岸 (35° 32' 39" N, 139° 45' 43" E), 2019 年 6 月 19 日に愛媛県愛南

町御荘湾に流れ込む菊川河口部 (32° 58' 34" N, 132° 31' 28" E) の泥質干潟で実施した。採集前に雄のウェービングディスプレイを確認したところ, 大摩川ではヤマトオサガニのみが認められたが, 菊川ではヒメヤマトオサガニが優占していたものの, ヤマトオサガニも観察された。採集は徒手にておこない, 冷蔵または冷凍して実験室に持ち帰った。

実験室では腹部の形態に従って性別を決定し, 雌については抱卵の有無を記録した。WADA (1978) および WADA and SAKAI (1989) に準じ甲幅 (CW: 甲の最前縁歯の幅), 鉗脚前節長 (PL: 不動指の先端から前節と腕節の下端境界までの長さ), 雌の腹部の幅 (A5W: 腹部第 5 節の幅) を計測した (Fig. 1)。さらに, 雄の鉗脚の湾曲についても評価するため, 鉗脚腹縁の角度 (CA: 不動指の先端と付け根, さらに前節と腕節の下端境界を結ぶ角度) も計測した (Fig. 1)。CW は, 肉眼または実体顕微鏡下 (OLYMPUS SZX7) でデジタルノギスを用いて 0.01 mm 単位まで測定した。PL, CA および A5W は, 実体顕微鏡に接続したデジタルカメラ (NIKON D810) で撮影した画像を画像解析ソフト ImageJ にて計測した。計測後の個体は 80% エチルアルコールで保存した。

同定について, 雄は第 3 歩脚の剛毛の毛房の有無により区別できることから (WADA and SAKAI, 1989), 毛房なしをヤマトオサガニ, 毛房ありをヒメヤマトオサガニとした。雌については形態学的な同定は難しいものの, 第 3 歩脚の前節と腕節の長毛について, ヒメヤマトオサガニがヤマトオサガニより密度が高いこと, 尾節の末端について, ヤマトオサガニでは突出しているのに対してヒメヤマトオサガニでは緩やかにひろがっていることが知られている (WADA and SAKAI, 1989)。本研究では WADA and SAKAI (1989) を根拠に, 腹部の二次性徴が認められる腹部が広がった両種の雌の個体について, 第 3 歩脚に長毛が少なく, 尾節の先端が突出している個体をヤマトオサガニ, 第 3 歩脚に長毛が多く, 尾節が緩やかに広がっている個体をヒメヤマトオサガニとした。腹部の二次性徴が認められない雌に関しては, 便宜的に, 多

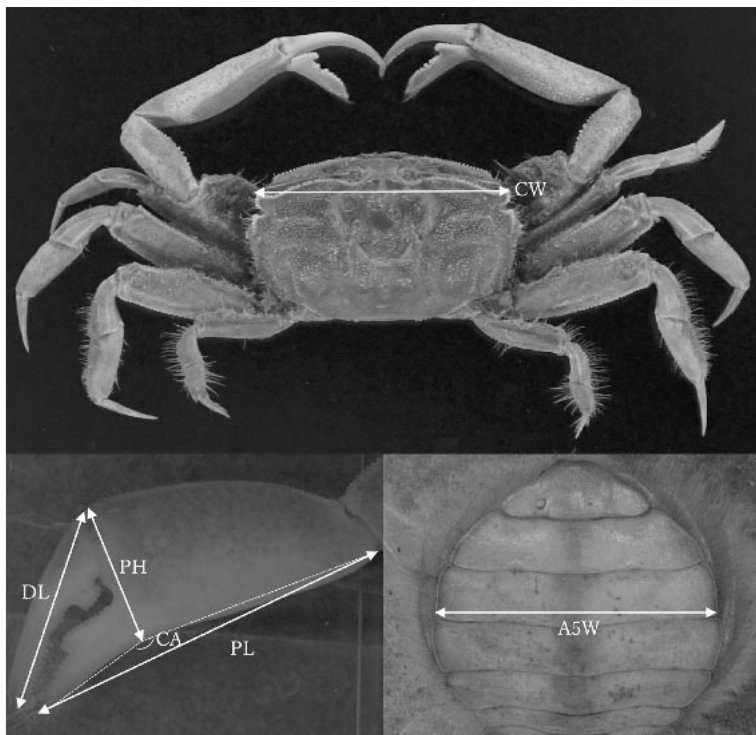


Fig. 1 Measured body dimensions for relative growth analysis of *Macrophthalmus* crabs. CW, carapace width; PL, cheliped propodus length; PH, cheliped propodus height; DL, cheliped dactylus length; CA, cheliped angle at propodus-pollex; A5W, abdomen width at the basis of the fifth abdominal segment.

摩川河口干潟の個体はヤマトオサガニ、菊川河口干潟の個体はヒメヤマトオサガニとした。

多摩川河口干潟で採集したヤマトオサガニ 254 個体（雄 126 個体，雌 128 個体）と，菊川河口干潟で採集したヒメヤマトオサガニ 184 個体（雄 81 個体，雌 103 個体）を解析に用いた（Table 1）。菊川河口干潟では，ヤマトオサガニ 17 個体（雄 8 個体，雌 9 個体）も採集されたが，以降のアロメトリー解析には含めなかった。二次性徴を開始するサイズを決定するために，雄では CW に対する PL，雌では CW に対する A5W のデータから，TORREJON-MAGALLANES (2020) による R の統計パッケージ “sizeMat” の関数 classify-mature を使用して成熟と未成熟に分類した。この関数は，対数変換したデータをもとに主成分分析により二

つのグループに分類する (CORGOS and FREIRE, 2006)。本解析では，雌雄それぞれで，成熟個体と未成熟個体のアロメトリー式 $\log y = \log a + b \log x$ を線形回帰により求めた。雄に関しては y は PL (mm)，雌では y は A5W (mm) であり， x は CW (mm) とする 2 通りの式を作成した。ここで， a は初期成長指数， b はアロメトリー係数とし，共分散分析 ANCOVA を用いて種間の初期成長指数 a （成長初期における y の違い）とアロメトリー係数 b （ x の成長に伴う y の相対成長の違い）を比較した。

3. 結果

採集された個体のうち，最大個体の甲幅サイズは，ヤマトオサガニで雄 26.95 mm，雌 23.91 mm，

Table 1. Collected specimens of *Macrophthalmus japonicus* and *M. banzai* at two sampling sites. Size range of crab carapace width are shown. Data of ovigerous females are in parenthesis.

Locality	Sampling Date	Species	Sex	n	Range (mm)	
					Range	(Ovigerous females) n Range (mm)
Tamagawa River, Tokyo	May 19–20, 2019	<i>M. japonicus</i>	Male	126	5.14–26.95	
			Female	128	6.68–23.91	(23) (16.06–23.91)
Kikukawa River, Ehime	June 19, 2019	<i>M. japonicus</i>	Male	8	9.74–18.41	
			Female	4	14.79–20.78	(2) (17.77–20.78)
		<i>M. banzai</i>	Male	81	6.54–16.99	
			Female	109	7.50–17.10	(57) (9.69–17.10)

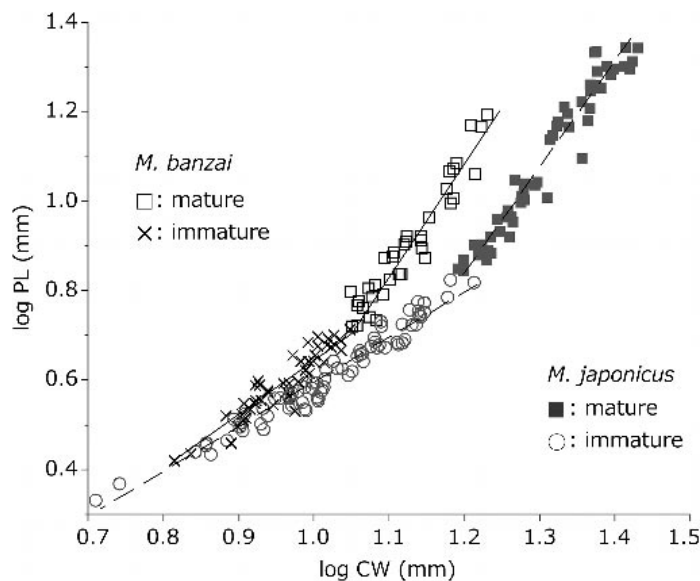


Fig. 2 Relationships between log PL (mm) and log CW (mm) of *Macrophthalmus japonicus* (■: mature, ○: immature) and *M. banzai* (□: mature, ×: immature). Mature and immature individuals of each crab species were determined using the R package “sizeMat” (TORREJON-MAGALLANES, 2020). Regression equations are shown in Table 2.

ヒメヤマトオサガニで雄 16.99 mm, 雌 17.10 mm であり, 雌雄ともにヤマトオサガニの方がヒメヤマトオサガニより大型であった。ヤマトオサガニでは雌の 18 %が, ヒメヤマトオサガニは雌の 52%が抱卵しており, 抱卵雌の最小個体の甲幅サイズは, ヤマトオサガニで 16.06 mm, ヒメヤマトオサガニで 9.69 mm であった (Table 1)。

雄の CW に対する PL の関係を “sizeMat” によって成熟と未成熟に分類した結果, ヤマトオサガニは CW 15.57 mm から, ヒメヤマトオサガニは CW 11.18 mm から成熟個体が現れた (Fig. 2, Table 2)。成熟個体ではヤマトオサガニとヒメヤマトオサガニのアロメトリー係数 b の値は 2.313 と 2.377 であり, 有意な差は認められなかった (p

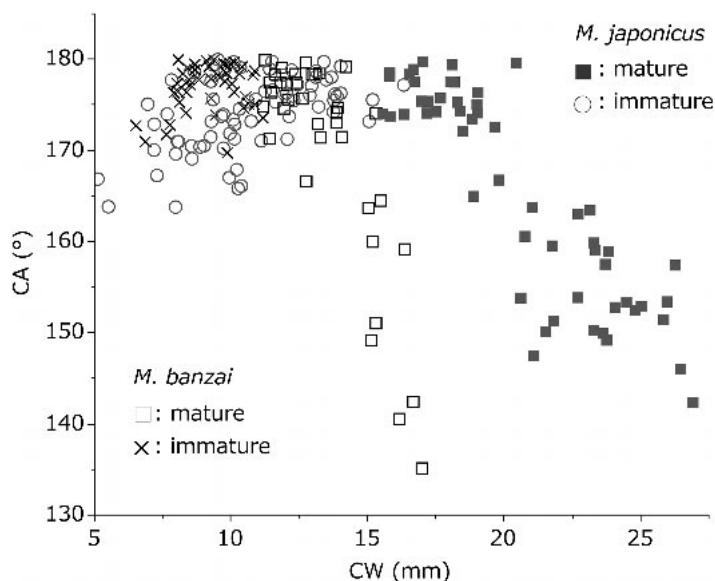


Fig. 3 Relationships between CA ($^{\circ}$) and CW (mm) of *Macrophthalmus japonicus* (■: mature, ○: immature) and *M. banzai* (□: mature, ×: immature).

Table 2. Constants for the regression equations ($\log PL = \log a + b \log CW$) for male *Macrophthalmus japonicus* and *M. banzai*. Mature and immature stages of each crab were determined using the R package “sizeMat” (TORREJON-MAGALLANES, 2020). The results of ANCOVA between species were also shown.

Stage	Species	n	range of CW	log a	b	R^2	ANCOVA	
							slope	intcept
mature	<i>M. japonicus</i>	54	15.57–26.95	-1.936	2.313	0.947	$p = 0.5978$	$p < 0.0001$
	<i>M. banzai</i>	36	11.18–16.99	-1.774	2.377	0.918		
immature	<i>M. japonicus</i>	74	5.14–16.35	-0.436	1.026	0.954	$p = 0.0009$	$p < 0.0001$
	<i>M. banzai</i>	45	6.54–11.19	-0.634	1.278	0.871		

= 0.5978)。未成熟個体ではアロメトリー係数 b の値は 1.026 と 1.278 であり、ヒメヤマトオサガニが有意に高い値となった ($p = 0.0009$)。雄の鉗脚の湾曲は、ヤマトオサガニでは CW18 mm 前後から徐々に湾曲するのに対し、ヒメヤマトオサガニは CW 13 mm 前後から急激に湾曲する傾向を示した (Fig. 3)。

雌の CW に対する A5W の関係を “sizeMat” によって成熟と未成熟に分類した結果、ヤマトオサガニは CW 14.37 mm から、ヒメヤマトオサガニ

は CW 9.69 mm から成熟個体が現れた (Fig. 4, Table 3)。成熟個体ではヤマトオサガニとヒメヤマトオサガニのアロメトリー係数 b は、1.376 と 1.119 であり、ヤマトオサガニの傾きが有意に高かった ($p = 0.0010$)。未成熟個体では 2 種のアロメトリー係数 b の値は 1.876 と 1.749 であり、種間で傾きにおいて有意な差が認められなかった ($p = 0.6392$) が、初期成長指数を示す切片 a において、ヒメヤマトオサガニが有意に高い値をとった ($p < 0.0001$)。

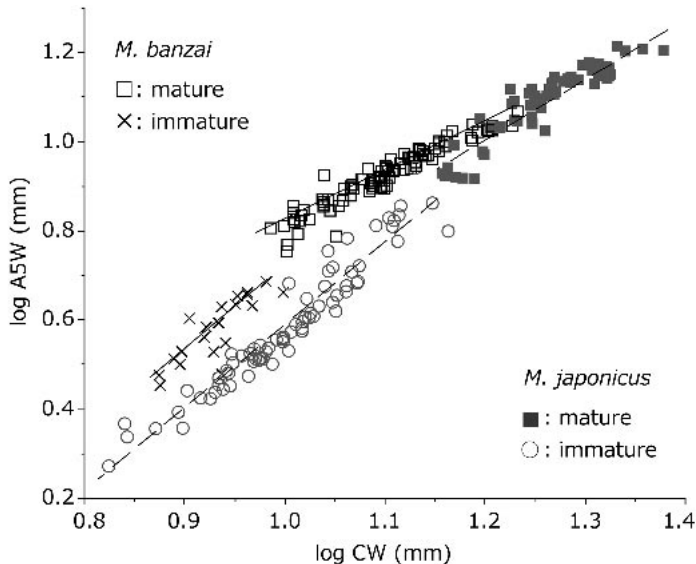


Fig. 4 Relationships between log A5W (mm) and log CW (mm) of *Macrophthalmus japonicus* (■: mature, ○: immature) and *M. banzai* (□: mature, ×: immature). Mature and immature individuals of each crab species were determined using the R package “sizeMat” (TORREJON-MAGALLANES, 2020). Regression equations are shown in Table 3.

Table 3. Constants for the regression equations ($\log A5W = \log a + b \log CW$) for female *Macrophthalmus japonicus* and *M. banzai*. Mature and immature stages of each crab were determined using the R package “sizeMat” (TORREJON-MAGALLANES, 2020). The results of ANCOVA between species were also shown.

Stage	Species	n	range of CW	log a	b	R ²	ANCOVA	
							slope	inteccept
mature	<i>M. japonicus</i>	59	14.37–23.91	-0.643	1.376	0.854	p = 0.0010	p < 0.0001
	<i>M. banzai</i>	89	9.69–17.10	-0.307	1.119	0.912		
immature	<i>M. japonicus</i>	73	6.68–14.58	-1.295	1.876	0.925	p = 0.6392	p < 0.0001
	<i>M. banzai</i>	20	7.50–9.98	-1.052	1.749	0.699		

4. 考察

WADA (1978, 1991) や HENMI (1989) で既に明らかにされている通り、本研究でもヒメヤマトオサガニはヤマトオサガニより小型であり、雌雄ともに二次性徴開始サイズがヤマトオサガニより小さく、比較的的小型の個体でも繁殖に参加できることが示唆された。

本研究で初めて明らかになったこととしては、

二次性徴開始前の未成熟個体において、ヒメヤマトオサガニの雄の鉗脚のアロメトリー係数がヤマトオサガニより高いことである。そのため、未成熟個体の同じ甲幅の個体を比較した際に、ヒメヤマトオサガニの鉗脚はヤマトオサガニより大型であることが示された。鉗脚の早期の大型化は雄間闘争の熾烈さに伴う進化的な背景があるものと推察されるが、今後、他のカニ類における近縁種間

の比較研究から検討する必要がある。本研究では、成熟個体の鉗脚のアロメトリー係数は両種とも2.3~2.4であり、2種で違いが認められなかった。WADA (1991)ではヤマトオサガニで1.6~2.6、ヒメヤマトオサガニで1.7~2.3であり、個体群間の変異も大きいため、本研究で2種の差がなかったことは偶然の可能性もある。雄の鉗脚の前節下縁の湾曲はオサガニ属に特徴的な形質であるが(前之園・成瀬, 2018)、とくにヒメヤマトオサガニにおいて急速に発達することは、本研究で初めて記述することができた。この形質の機能的な解釈については、今後の研究が期待される。

雌の未成熟個体における腹部の伸長に関するアロメトリー係数は、2種で有意な差は認められなかったが、切片に有意な差があり、本研究で得られたヒメヤマトオサガニの雌の最小個体(甲幅7.50 mm)ですでに、ヤマトオサガニよりも腹部の幅が相対的に大きいことが明らかになった。ノコギリガザミ属の同所的に生息する近縁種を用いた研究では、小型種の *S. olivacea* の雌は大型種の *S. paramamosain* の雌と比較して、成熟サイズが小さく、未成熟個体の腹部幅のアロメトリー係数が大きい傾向が認められている(OVERTON and MACINTOSH, 2002)。このように、近縁種においてアロメトリー係数または切片が異なり、未成熟個体における腹部幅が、大型種よりも小型種において大きくなる傾向が窺える。今後は甲幅5 mm未満の着底直後の個体において、すでにヒメヤマトオサガニがヤマトオサガニより大きな腹部を有しているのかどうか、それとも、着底時の腹部幅は両種で違いはなく、着底直後の成長時にアロメトリー係数が異なるのか、着底個体の詳細な比較が必要である。

二次性徴の開始サイズに地理的変異があることはカニ類でよく知られており(HINES, 1989)、ヤマトオサガニとヒメヤマトオサガニでも個体群ごとに異なることが認められている(WADA, 1991)。ヒメヤマトオサガニの生活史と遺伝的構造は本州から九州と奄美から沖縄で異なっており(HENMIL, 1993; AOKI et al., 2012)、本研究の調査地である愛媛県では、その生活史は九州と近いと予想される

ものの、その詳細は不明である。今後の研究では、相対成長の解析と個体群動態の調査を同一個体群で行い、二次性徴の開始が繁殖に関連する時期によるものか、個体の成長や栄養状態によるものかを明らかにすることによって、より詳細な生活史形質の情報が得られると期待される。

KOYAMA and INUI (2024)によると、地球温暖化による干潟ベントスへの影響として、寒冷種のヤマトオサガニが減少し、温暖種のヒメヤマトオサガニが増加する可能性も指摘されている。準絶滅危惧種であるヒメヤマトオサガニだけではなく、ヤマトオサガニの個体群もあわせたモニタリングを進めるうえで、本研究の形態計測の結果は、野外における2種の同定にも役立つと考えられる。

謝辞

本研究を行うにあたり、統計解析にご協力頂いた高知大学の塩崎祐斗氏と寺山佳奈氏に深く感謝する。株式会社東洋電化テクノロジーサーチ代表取締役社長、以下従業員の方々のご理解とご協力に深く御礼申し上げる。

引用文献

- AOKI, M., Y. NAKAGAWA, M. KAWAMOTO and K. WADA (2012): Population divergence of the sentinel crab *Macrophthalmus banzai* is consistent with regional breeding season difference. *Zoological Science*, **29**, 821-826.
- CORGOS, A. and J. FREIRE (2006): Morphometric and gonad maturity in the spider crab *Maja brachydactyla*: a comparison of methods for estimating size at maturity in species with determinate growth. *ICES Journal of Marine Science*, **63**, 851-859.
- HARTNOLL, R. G. (1974): Variation in growth pattern between some secondary sexual characters in crabs (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, **27**, 131-136.
- HARTNOLL R. G. (1978): The determination of relative growth in crustacea. *Crustaceana*, **34**, 281-293.

- HENMI, Y. (1989): Life-history patterns in two forms of *Macrophthalmus japonicus* (Crustacea: Brachyura). *Marine Biology*, **101**, 53-60.
- HENMI, Y. (1993): Geographic variations in life-history traits of the intertidal ocypodid crab *Macrophthalmus banzai*. *Oecologia*, **96**, 324-330.
- HINES, A. H. (1989): Geographic variation in size at maturity in brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*, **45**, 356-368.
- 兵庫県 (2014): 兵庫県版レッドリスト 2014 (貝類・その他無脊椎動物) https://www.kankyo.pref.hyogo.lg.jp/jp/environment/leg_240/leg_289/leg_711
- 伊藤寿茂・島津恒雄 (2018): ヒメヤマトオサガニの神奈川県からの産出記録. *神奈川県自然誌資料*, **39**, 43-45.
- 環境省 (2017): 環境省版海洋生物レッドリスト <https://www.env.go.jp/press/103813.html>
- KITaura, J., M. NISHIDA and K. WADA (2002): Genetic and behavioral diversity in the *Macrophthalmus japonicus* species complex (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Marine Biology*, **140**, 1-8.
- KOYAMA, A and R. INUI (2024): Sediment temperature characteristics and their relation to distribution patterns of two sentinel crab species in intertidal flats in western Japan. *Scientific Reports*, **14**, 861.
- 熊本県 (2019): レッドデータブックくまもと 2019 -熊本県の絶滅のおそれのある野生動植物-. <https://www.pref.kumamoto.jp/soshiki/52/50813.html>
- 前之園唯史・成瀬貫 (2018): 琉球列島より採集された日本初記録種を含むオサガニ類 (甲殻亜門: 十脚目: 短尾下目: オサガニ科) の 3 稀種. *Fauna Ryukyuan*, **41**, 15-37.
- 三重県 (2015): 三重県レッドデータブック 2015 -三重県の絶滅のおそれのある野生生物-. <https://www.pref.mie.lg.jp/MIDORI/HP/shizen/8885900001.htm>
- 日本ベントス学会 (2012): 干潟の絶滅危惧動物図鑑 -海岸ベントスのレッドデータブック-. 東海大学出版会, 秦野, 212 pp.
- OTANI, S., Y. KOZUKI, R. YAMANAKA, H. SASAOKA, T. ISHIYAMA, Y. OKITSU, H. SAKAI and Y. FUJIKI (2010): The role of crabs (*Macrophthalmus japonicus*) burrows on organic carbon cycle in estuarine tidal flat, Japan. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **86**, 434-440.
- OVERTON, J. L and D. J. MACINTOSH (2002): Estimated size at sexual maturity for female mud crabs (genus *Scylla*) from two sympatric species within Ban Don Bay, Thailand. *Journal of Crustacean Biology*, **22**, 790-797.
- SIMONS, M. J. (1981): Relative growth in the New Zealand mud crab *Macrophthalmus hirtipes* (Brachyura: Ocypodidae). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **15**, 193-200.
- TANAKA, Y., S. AOKI and K. OKAMOTO (2017): Effects of the bioturbating crab *Macrophthalmus japonicus* on abiotic and biotic tidal mudflat characteristics in the Tama River, Tokyo Bay, Japan. *Plankton and Benthos Research*, **12**, 34-43.
- TORREJON-MAGALLANES, J. (2020): sizeMat: Estimate Size at Sexual Maturity. R package version 1.1.2. <http://CRAN.R-project.org/package=sizeMat>
- WADA, K. (1978): Two form of *Macrophthalmus japonicus* De Haan (Crustacea Brachyura). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, **24**, 327-340.
- WADA, K. (1984): Pair formation in the two forms of *Macrophthalmus japonicus* De Haan (Crustacea Brachyura) at a co-occurring area. *Journal of Ethology*, **2**, 7-10.
- WADA, K. (1991): Biogeographic patterns in waving display, and body size and proportions of *Macrophthalmus japonicus* species complex. *Zoological Science*, **8**, 135-146.
- WADA, K. and K. SAKAI (1989): A new species of *Macrophthalmus* closely related to *M. japonicus* De Haan (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae). *Senckenbergiana maritima*, **20**, 131-146.
- WAIHO, K., H. FAZHAN, J. C. BAYLON, H. MADIIAH, S. NOORBAIDURI, H. MA and M. IKHWANUDDIN (2017). On types of sexual maturity in Brachyurans, with special reference to size at the onset of sexual maturity. *Journal of Shellfish Research*, **36**, 807-839.

Received: November 2, 2023

Accepted: September 30, 2024