一ツ葉入江に生息するフタハピンノの生活史について

Life cycle of the pea crab *Pinnotheres bidentatus* living in Hitotsuba Inlet, east coast of Kyushu, Japan小関祥子・富岡 宏¹⁾・三浦知之^{2),*}

(株) 日本海洋生物研究所 (分室) 〒141-0033 東京都品川区西品川 1-7-7

¹⁾ (株) 山崎製パン泉佐野事業所 〒580-8504 大阪府松原市三宅東 2-1835-5²⁾ 宮崎大学農学部 〒889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1Shoko OZEKI, Hiroshi TOMIOKA¹⁾ and Tomoyuki MIURA^{2),*}

Marine Biological Research Institute of Japan Co. Ltd., Nishi-Shinagawa 1-7-7, Shinagawa, Tokyo 141-0033, Japan

¹⁾ Yamazaki Baking Co. Ltd., Izumi-Sano Branch, Miyake-Higashi 2-1835-5, Matsubara, Osaka 580-8504, Japan²⁾ University of Miyazaki, Faculty of Agriculture, Gakuen-Kibanadai-Nishi 1-1, Miyazaki, Miyazaki 889-2192, Japan

Abstract: The pea crab *Pinnotheres bidentatus* Sakai, 1939 is a parasite that lives inside bivalve mollusks in brackish waters. In Hitotsuba Inlet on the east coast of Kyushu, Japan, we conducted two sampling surveys of its host bivalves from May, 2004 to September, 2005 and from May, 2011 to July, 2012 to elucidate the life history of the crabs based on their size distribution. The main host bivalves were two psammobiid species, *Nuttallia japonica* and *Psammotaea virescens*. While the densities of these bivalve populations in the inlet decreased 25–50% from 2004 to 2011, the density of pea crabs did not. The proportion of infested *Nuttallia japonica* increased from 5.5% in 2004–2005 to 25.0% in 2011–2012. In the inlet, the crab *Pinnotheres bidentatus* spawns from late May to late September, the next generation infests bivalves in fall to winter, and the infested crabs grow until the next spawning season.

Key Words: life history, pinnotherid crab, psammobiid bivalve, size-distribution, taxonomy

はじめに

日向灘に面した宮崎市の中央を流れる大淀川河口には長さ 3 km ほどの潟湖が発達していた。しかし、1981 年に宮崎港新港の建設が始まり、1987 年にはその海側の砂嘴が開削され、北部の 600 m ほどの小さな入り江を残して港湾が形作られた。現在の一ツ葉入り江は港湾建設以前に比べると、淡水流入の少ない潟湖干潟を形成している。その総面積は約 12 ha で、7 ha ほどが干出する (三浦 2013)。港湾建設以前は、広いコアマモ *Zostera japonica* Asch. et Graebn. 1907 の藻場が広がり (金丸 1980)、ヤマトシジミ *Corbicula japonica* Prime, 1864, ボラ *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758, ウナギ *Anguilla japonica* Temminck & Schlegel, 1846 などが地域住民の漁獲対象になり、湖水に面して料亭が並んでいた (憶地区郷土史編さん委員会 1990)。しかし、港湾建設により、新別府川の淡水の流入がほとんどなくなったため、入り江内の生物相も大きく変化した。筆者らは 2002 年以来、この水域で種々の生物調査を行ってきた (三浦ほか 2005; 三浦・森 2008)。現在一ツ葉入り江には

甲殻類 67 種、貝類 61 種、鳥類 67 種が確認されている (三浦・森 2008; 三浦・実政 2010)。

港湾建設に伴い漁業対象から外れた一ツ葉入り江は、ハマグリ *Meretrix lusoria* (Röding, 1798) などの大型二枚貝が豊富になり、殻長 8 cm を超えるような個体も見つかったが (三浦ほか 2005)、2005 年ごろから採取業者が目立つようになり、従来は少なかった潮干狩りが行われるようになった。一ツ葉入り江では第 1 著者が宮崎大学在籍中にオチバガイ *Psammotaea virescens* (Deshayes, 1855) とイソシジミ *Nuttallia japonica* (Reeve, 1857) の動態をテーマとして調査し、その際、カクレガニ類が比較的頻繁に見つかることを確認し、また、第 2 著者がこのカクレガニ類に焦点をあてた動態調査を実施した。この間、5 年のブランクはあるが、漁獲増大による宿貝の密度低下にも関わらず、よく似かよった季節変化などが見られたので、ここに報告する。

カクレガニ科 Pinnotheridae はマメガニ亜科 Pinnothereiinae およびカクレガニ亜科 Pinnotherinae からなる分類群で (Ng *et al.* 2008)、多くの種は一生の一部あるいはほとんどを他生物の体内や棲管内ですますという特異な生活史を持ち、二枚貝の外套腔からもよく見つかる。多くの種の中で、宿主特異性が低く、日本各地で知られるオオシロピンノ *Arcotheres sinensis* (Shen, 1932) については研究も多

Received 10 March 2014 Accepted 21 May 2014

* Corresponding author

E-mail: miurat@cc.miyazaki-u.ac.jp

く、宿貝の成長に悪影響を及ぼすと考えられている (Asama and Yamaoka 2008; 杉浦ほか 1960; Sun *et al.* 2006; Yamada *et al.* 2009; 分類に関しては Campos & Manning 2001). 一ツ葉入り江は、採取される二枚貝の種類も多く、確認されたカクレガニ類も複数あるが、特に生息密度の高いオチバガイとイソシジミに寄居するフタハピンノ *Pinnotheres bidentatus* Sakai, 1939 は出現頻度も高いので、本研究の対象とした。

フタハピンノの原記載地は和歌山県の汽水域であるが (Sakai 1939), その後、和歌山での記録はなく、紀伊水道を挟んだ対岸に位置する徳島県吉野川河口域からの標本によって再記載されるとともに (Sakai 2000), 九州沿岸での生息も確認されている (渡部 2012). 利用する宿主はイソシジミやクチバガイ *Coecella chinensis* Deshayes, 1855, ソトオリガイ *Laternula (Exolaternula) marilina* (Reeve, 1863) 等の二枚貝である。なお、一ツ葉入り江産の個体については、同定のため、徳島県吉野川から得られた個体と形態の比較を行った。

材料と方法

フタハピンノの生活史を調べるため、2004 年 5 月 17 日から 2005 年 9 月 18 日までの大潮干潮時、ほぼ月 1 回、および 2011 年 5 月 17 日から 2012 年 7 月 31 日までの大潮干潮時、ほぼ月 2 回、宿主二枚貝類の定量採集を行った。宿主は主にオチバガイとイソシジミであったため、事前および調査期間中に、これら 2 種の生息密度の高い場所をチェックしながら、定量調査の採集場所や枠数にも反映されるよう努めた。各採集場所で、50 cm×50 cm の方形枠を用いて深さ 20 cm まで泥を掘り起こし、1 mm のメッシュでふるって残った貝類を採集した。2011 年以降の調査では、採集後に貝からカニが抜け出すことが確認できるように各貝をチャック付きポリ袋に入れて研究室に持ち帰った。また、2004 年の冬期は個体密度が低かったため、イソシジミは 2004 年 11 月～2005 年 2 月、オチバガイは 2004 年 10 月～2005 年 1 月の間、方形枠 2 個分の採集を行った。一方、2011 年以後の調査では、2011 年 10 月～2012 年 5 月までオチバガイの生息密度が低下したため、方形枠 2 個分の採集を行った。さらに 2012 年 4 月から干潟に砂の堆積がおり、1 地点で干出域が広がり、宿貝の採取が困難となったため、2012 年 7 月より生息密度の高い地点に移し、調査を続けた。宿貝標本は、全てメスで開き、カクレガニ類の有無を確認した後、殻長・殻高・殻幅の 3 箇所を電動式ノギス (Mitutoyo) で 0.01 mm まで測定した。また、二枚貝の軟体部を肉眼で観察し、卵巣・精巣の状態を確認した。

カクレガニ類は種を査定し、甲幅、甲長を計測し、雌雄、抱卵の有無を記録した後、一部は飼育容器に移して生体を観察し、すべての個体を冷凍庫で凍結した後、70% エチルアルコールで保存した。カクレガニ類の着底後の生活

史については、Christensen and McDermott (1958), Pearce (1964, 1966) などにより詳細に検討されている。後者では脱皮回数や体サイズなどと生活史の関係が、前者では生活史段階に関する明瞭な呼称とその特徴までが提示されている。しかし、本研究では野外調査のみによる情報が基本で、脱皮回数や行動習性などについてもフタハピンノに関する予備的な知見がないため、より簡潔に分別することにし、雌 3 段階、性判別できない個体および雄に分けた。すなわち、腹部に受精卵を抱えた抱卵雌 ovigerous female、卵を抱えていない未抱卵雌 non-ovigerous female、甲が硬く移動時期と思われるハード期雌 hard-shelled female、雌雄の判別が困難な亜成体 sex indeterminable、および雄 male である。ハード期雌は本研究での暫定的な区分で、ホストの外套腔内で成長する以前の段階で移動も可能と推定されるが、性判別できるので、雌に対してだけ設定した。カクレガニ類の形態観察には実体顕微鏡 (Olympus SZX-12) の他、鹿児島大学の低真空走査型電子顕微鏡 (SEM) を用いて細部を観察した。SEM 観察用の資料の作成は 70% エチルアルコールで保存しておいた資料を 80%, 90%, 100% のアルコール系列に各 2 時間ずつ浸した後、再度 100% アルコールに 2 時間浸し、その後、室温で 24 時間放置してブタノールに置換し、さらに 24 時間室温中で自然乾燥させた試料を使用した。

一ツ葉入り江に棲息するカクレガニ類と形態比較を行うため、Sakai (2000) の再記載論文で使用された標本の産地である徳島県吉野川河口から得られた標本を用いた。

結 果

フタハピンノの形態による同定

形態観察材料として 2011 年 7 月 31 日に一ツ葉入り江のイソシジミから得られた甲幅 3.8 mm の雄 1 個体、および 2011 年 2 月 8 日に得られた甲幅 6.8 mm の雌 1 個体を用い、2012 年 6 月 3 日に吉野川河口の底質から採集された甲幅 3.6 mm の雄 1 個体および 2012 年 9 月 1 日にソトオリガイから得られて甲幅 6.1 mm の雌 1 個体と比較した。

一ツ葉入り江で得られた個体は雌雄ともに甲が丸みを帯びた四角形でやや甲幅が甲長よりも大きい (Fig. 1A, B)。前縁、側縁、後縁に歯やくぼみはなく円滑、甲面は小さなくぼみが点在し、胃域に楕円形で褐色の斑が有り中心には漢数字の「八」のような模様が白く抜けており、雄で明瞭だが、雌では色素の濃さに変異がある。歩行脚は第 2, 3 歩脚が最も長く、続いて第 1 歩脚が長く、第 4 歩脚が最も短い。歩脚の指節は全て短鉤状である。雄は歩脚に羽毛状の長毛を備えるが、雌ではまばらでほとんど無毛に近い部分もある。鉗脚可動指は先端が強く内側に曲がり、基部には丸い突起状の 1 歯を持ち、先端前面には鋸歯状の棘を備えたとても低い 1 歯があり (Fig. 1C & D), その延長上には鋭い棘列が先端に向かって並ぶ (Fig. 1D)。不動指は先

Fig. 1. *Pinnotheres bidentatus* Sakai, 1939 collected from Hitotsuba Inlet, Miyazaki. A. Male collected on January 8, 2010, carapace width (CW) 4.1 mm; B. Female collected on May 18, 2011, CW 6.5 mm; C. Left cheliped of a female collected on July 31, 2012; D. Movable finger of the same; E. Immovable finger of the same; F. The third maxilliped of the same female as C–F; G. The first pleopod of the same male as in A. Scale=1 mm (A, B), 0.5 mm (C, G), 0.1 mm (D, E, F).

端が細く、基部前面に不明瞭な鈍歯が3ないし4歯並び、先端の前後両面に内側に向かう長い棘を各1列備える (Fig. 1E). 第3顎脚 (MXP3) は長節-坐節に縫合線がなく完全に癒合しており、内縁はややくぼみ外縁は膨らむ。指節は前節の基部から伸長し、先端には長毛があり、前節末端をわずかに越える (Fig. 1F). 雄の第1腹肢は先細り、中ほどから外側に向かって湾曲する。基部から中央まで剛毛が生える (Fig. 1G).

一ツ葉入江の標本で得られる形態的知見を徳島県吉野川から得られた雌雄の標本と比較したところ、ほぼすべての部位について明瞭な差がなかった。このため、これらは同一の種であると判断した。

第2・3著者は2012年7月にタイプ産地の和歌山県内で採集を試みたが、標本は得られなかった。また、原記載で用いられた標本はすでに失われており、吉野川で得られた雄を元に再記載が行われている (Sakai 2000)。原記載 (Sakai 1939) と再記載の間に若干の記述の違いがあるものの、一ツ葉入江の個体も含めてすべてが個体変異の範囲であると考えた。これに対して、Sakai (2000) が指摘し、別

名を与えた台湾産のタイワンピンノ *Pinnotheres taichungae* Sakai, 2000 は雄の第1腹肢の形態において明瞭な違いが認められた (Table 1)。同様に中国の汽水域から記載されたチャイナピンノ *P. haiyangensis* Shen, 1932 とチンタオピンノ *P. tsingtaoensis* Shen, 1932 は鉗脚不動指の歯が少ないことなどで明瞭に区別される (Table 1)。

宿貝の生息状況とフタハピンノおよび他の寄生者の寄生状況

6年の間が開いたいずれの年の調査においても、一ツ葉入江での宿貝の採集に当たっては、環境変化の状況に応じて枠数や採集場所の変更を何度か行った上で、高密度な生息地での状況を把握することに努めた。その結果、貝類の生息密度は年によっても季節によっても変動することが判明した。一ツ葉入江で目立つようになったハマグリ等の採捕により、2005年以降はそれ以前に比べて二枚貝類が目立って減少した。このことは貝類の生息密度の経時的変化からも判別できた。すなわち、貝類の最大生息密度は、2004年7月から2005年9月にかけて (Fig. 2 上段左) オチバガイ (Fig. 2 黒丸) で 1600 m^{-2} 、イソシジミ (Fig. 2

Table 1. Morphological differences in four estuarine species in the genus *Pinnotheres*.

Species (specimens)	Carapace	Color	Third maxilliped	Chela	Male pleopod 1	Ambulatory legs	Habitat/Host	Locality	References
<i>Pinnotheres bidentatus</i> (3 females & 1 male, lost)	Rounded quadrilateral. Lateral borders slightly divergent backward in female, parallel in male. Posterior border weakly convex	—	Slender dactylus exceeding tip of propodus	Movable finger bearing proximal & subdistal teeth. Immovable finger with 4 or 5 basal denticles	Tapering distally and hairy on its lateral & basal halves	First 3 pairs subequal in length	?	Wakayama, Japan	Sakai, 1939, p. 592, text-fig. 78a-c
<i>Pinnotheres bidentatus</i> (a male sieved out from sediment)	Lateral border rounded in male, front slightly produced, less deflexed	—	Slender dactylus exceeding tip of propodus	Movable finger bearing proximal & subdistal teeth. Immovable finger with 4 or 5 near its base	Slender, incurved	First 3 pairs subequal in length	Male free-living	Yoshinogawa River, Tokushima, Japan	Sakai, 2000, pp. 1156–1158, fig. 1a–h
<i>Pinnotheres bidentatus</i> (many)	Rounded quadrilateral. Lateral borders slightly divergent backward in female, parallel in male. Posterior border weakly convex	Greenish brown with yellow spots & dark pigments, & central large elliptic spot	Slender dactylus exceeding tip of propodus	Movable finger bearing proximal & subdistal teeth. Immovable finger with 4 or 5 near its base	Tapering distally and hairy on its lateral & basal half	Second ambulatory legs longest. First shorter than third. Fourth shortest. Three distal segments with long and fine hairs	<i>Nuttallia japonica</i> (Reeve, 1857), <i>Psammotaea virescens</i> (Deshayes, 1855), <i>P. minor</i> (Deshayes, 1885)	Hitotsuba Inlet, Miyazaki, Japan	Present study; Miura, 2008, p. 68, 5 photos, as <i>P. cf. bidentatus</i> (in Japanese)
<i>Pinnotheres taichungae</i>	Subcircular, lateral margins rounded. Small hollows at frontal region. Front margin with central tooth from anterior view.	Greenish with yellow spots & dark pigments, large elliptic spot at heart area	Dactylus extends beyond tip of propodus	Movable finger bearing two large teeth	Middle part curved outward, with subdistal long seta	4th legs shortest. Anterior margin of 2nd & 3rd legs with short hair	<i>Laternula (Exolaternula) marilina</i> (Reeve, 1863)	Kaomei, Taichung County, Taiwan	Sakai, 2000; originally reported as <i>P. bidentatus</i> by Hsueh & Huang, 1996, pp. 54–57, figs. 1A–G & 2A, B; Hsueh, 2003 as <i>P. taichungae</i>
<i>Pinnotheres haiyangensis</i>	Anteriorly subquadrilateral, posteriorly suborbicular in female. Post-frontal region somewhat depressed in male	Covered with short and fine lines of soft blue violet on ivory yellow back	Dactylus extend not beyond tip of propodus	Movable finger bearing large tooth on base. Immovable finger nearly straight on tip, with very small tooth on center	Tapering distally and hairy laterally	Second ambulatory legs longest. First shorter than third. Fourth shortest. Three distal segments with long and fine hairs	<i>Laternula liautaudi</i> (Mittre, 1844) as <i>Anatinea peichihliensis</i> Grabau & King, 1928 (Laterulid bivalve)	Shantung Peninsula, China	Shen, 1932, pp. 145–149, text-figs. 89–91, pl. 6, figs. 8 & 9
<i>Pinnotheres tsingtaoensis</i>	Suborbicular and front truncate in female. Front with median groove in male	Pale orange yellow	Dactylus broadened distally, extend much beyond tip of propodus	Movable finger bearing large tooth on its base. Immovable finger with some small teeth on its base	Tapering distally and hairy laterally	Second ambulatory legs longest. Fourth shortest	<i>Laternula liautaudi</i> as <i>Anatinea peichihliensis</i> & <i>Macra quadrangularis</i> Reeve, 1854 as <i>Trigonella quadrangularis</i> (Reeve, 1854)	Liaotung & Shantung Peninsula, China	Shen, 1932, pp. 149–151, text-figs. 92–94, pl. 6, figs. 10 & 11

Fig. 2. Seasonal change in the density (m^{-2}) of two major bivalves (upper) and the parasite pea crab, *Pinnotheres bidentatus* (middle; lined marks) living in Hitotsuba Inlet, and the appearance ratio (%) of infested bivalves (lower), during two different periods from July 2004 to September 2005 (left) and from May 2011 to July 2012 (right).

白丸)で570個体 m^{-2} ほどであったが、2011年5月以降 (Fig. 2 上段右) はオチバガイで370個体 m^{-2} 、イソシジミで250個体 m^{-2} 以下でしかなかった。両種とも6年の間に2~4分の1に減少した。季節的な変動も1回目の調査の方が大きい。最低密度はイソシジミの200個体 m^{-2} ほどであった。これに対して、2011年以降は、砂の堆積などで、両種とも数個体しか採集できないこともあった。

2004年7月から2005年9月まで3300個体のオチバガイから22個体のフタハピンノを、3366個体のイソシジミから181個体のフタハピンノを得た。なお、宿主の特定できないフタハピンノも89個体採取された。また、2004年9月にはハザクラガイ *Psammotaea minor* (Deshayes, 1885) からフタハピンノ雄1個体が採集されている。2011年5月から2012年7月には、オチバガイ1422個体からフタハピンノ147個体を、イソシジミ763個体から190個体を、およびオキシジミ *Cyclina sinensis* (Gmelin, 1791) 64個体から2個体、フタハピンノは合計339個体を採取した。なお、底質中からも9個体を得た。2011~12年の調査では

フタハピンノの複数寄生も確認できた。宿主となった337個体のオチバガイとイソシジミのうち、311例は雌雄いずれかの単独寄生で、13例で2個体のフタハピンノが見つかった。その組み合わせは雌雄各1個体が5~7月に採集されたイソシジミ8例とオチバガイ3例で、雄2個体が2012年5月21日採集のイソシジミの1例あった。

これらの数値から、野外におけるフタハピンノの生息密度を算出すると2004年から2005年のオチバガイ生息域で平均3.9 (0~8) 個体 m^{-2} (Fig. 2, 中段左黒丸)、イソシジミ生息域で平均19.3 (7~30) 個体 m^{-2} であり (Fig. 2, 中段左白丸)、現場で二枚貝を密封しなかったために、同じコドラートで宿主不明のフタハピンノも両地域の平均で8.3 (0~26) 個体 m^{-2} 確認された (Fig. 2, 中段左四角)。これに対して、2011年から2012年には、現場でチャック付きの袋に宿主を密封したため、宿主不明のフタハピンノはほとんど無く、オチバガイ生息域で平均8.2 (0~22) 個体 m^{-2} (Fig. 2, 中段右黒丸)、イソシジミ生息域で平均11.7 (4~34) 個体 m^{-2} であった (Fig. 2, 中段右白丸)。

最初の調査では宿主をしっかりと密封しなかったため、宿主不明のフタハピンノの割合が高くなってしまった。これらを考慮すると、宿主の密度低下に関わらず、いずれの調査でもフタハピンノの生息密度には大差なく、年による変動は少ないと考える。ただし、いずれの調査でも、季節による変動は激しかった。

宿貝の激減に対して、フタハピンノの生息密度が大きく変化しなかったことは、フタハピンノの寄生率を平均的に高くしたと思われる (Fig. 2, 下段)。すなわち、2004～2005 年の調査ではオチバガイに対するフタハピンノの調査日毎の寄生率は最大 5.2% (9/174) で、平均すると 0.7% (22/3366) に過ぎない。また、イソシジミへの調査日毎の寄生率は最大 11.2% (24/214) で、平均では 5.5% (181/3300) であった。ただし、この数値は宿主のわからなかった 89 個体も採集されたことを考慮すると、最大二倍程度の幅があるものと思われる。これに対して、2011 年以降は、平均寄生率はオチバガイ 10.3% (147/1422)、イソシジミ 25.0% (191/763) ではるかに高い値を示した。また、2 回目の調査では、いずれの宿主においても、寄生率が大きく変動した (Fig. 2, 下段右)。

採集調査を通して、オチバガイとイソシジミの棲息している底質中の深さなどでは見つかるフタハピンノの出現などには違いは感じられなかったが、より深く潜るオキシジミなどでの寄生率 3.1% (2/64) は高くなかった。フタハピンノ以外には、イソシジミとオキシジミの外套腔から、マルピンノ *Pinnotheres cyclinus* Shen, 1932 の雄が確認された。一ツ葉入り江では、ハマグリにも確認されているが、標本を得ることができなかった。

宿貝の生活史

一ツ葉入り江でのオチバガイとイソシジミの個体群の変動を解析するため、2004 年から 2005 年にかけて両種の殻長組成を連続観察した。3 mm 幅でのヒストグラムを作成したところ、いずれの種でも 1 つあるいは 2 つのコホートに分かれることがわかった。

オチバガイ (Fig. 3) では殻長 9 mm 以下の貝が 3 月以降、急速に増える。2005 年 3 月には 9 mm 以上のオチバガイに対して、殻長 9 mm 未満の小型オチバガイが明らかな小型個体のコホートとして確認された。小型個体はすでにわずかながら 2 月には底生生活に入ると考える。この時期には殻長 9～15 mm を境にコホートが 2 つ確認される。4 月以降も同様に加入個体のコホートと越年したと思われるコホートが確認されるとともに、7 月には 6 mm 未満の個体の加入がほぼ見られなくなる。この時期以後には大型個体のコホートが縮小し、モードが 1 つしか確認されなくなる。8 月から 9 月には個体が大きく成長し、個体群としてはモードが 18～24 mm を維持して越年する。従って、オチバガイのほとんどの個体が底生生活する期間は冬 2 月ぐらいから翌々夏 7 月ぐらいまでの 1 年半程度であると推

Fig. 3. Size frequency distributions of shell length of a major crab-host bivalve species, *Psammotaea virescens* from May 2004 to September 2005 in Hitotsuba Inlet, Miyazaki. The sampling date and the bivalve number estimated for a square meter after one or two samples using a quadrat of 50 cm×50 cm are shown. Sexed bivalves are shown separately; females (upper), males (lower).

定された。成熟個体の出現から判断した繁殖時期は 5 月から 10 月ぐらいまでであると考えられる。ただし、雄の 25% 以上が成熟する時期を繁殖の盛期と仮定すると、9 月までとなる。また、冬に定着した個体の一部は 6～7 月以降には、殻長 15 mm 程度まで成長し、繁殖に参加していると思われる。底生個体だけの調査では初期生活史の数ヶ月から半年が不明のまま、今後の課題として残された。オチバガイは暖かい時期に急速に成長する反面、冬期の間は成長が停滞するか、大型個体が死亡するため成長が見られなくなると判断され、その寿命は浮遊期を含めても 2 年以内と思われる。

イソシジミ (Fig. 4) ではオチバガイと異なり、1 年中成熟した個体が見つかる。ただし、イソシジミと同様に雄の 25% 以上が成熟する時期を繁殖の盛期と仮定すると、7 月を除いた、5～6 月および 8～10 月が盛期と考えられる。繁殖の主群は越年したコホートで形成され、そのモードは

Fig. 4. Size frequency distributions of shell length of another major host bivalve species, *Nuttallia japonica* from May 2004 to September 2005 in Hitotsuba Inlet, Miyazaki. The sampling date and the bivalve number estimated for a square meter after one or two samples using a quadrat of 50 cm $\times$ 50 cm are shown. Sexed bivalves are shown separately; females (upper), males (lower).

18 mm 以上である。これらの個体の繁殖は春から秋まで続くと思われる。当年の春に着底した個体も、その一部は半年後の9~10月に15 mm 以上まで成長し、繁殖にも参加できると思われる。春に着底した個体は、年内に殻長15 mm を超えた後、翌春までには殻長21~24 mm 程度に達することから、一ツ葉入り江のイソシジミの年間成長量が極めて大きいことがわかった。一ツ葉入り江ではイソシジミの大型個体が殻長36 mm を超える。しかし、その比率は低く、それ以上大型になる前に何らかの原因で死亡するものと思われる。宮崎県内でも他の干潟では50 mm 近くに達するイソシジミも珍しくはないことを考えると、栄養や底質環境あるいは他二枚貝との競合などの生態的な要因が影響しているものと考えられる。なお、本研究で得られた結果だけから判断すると、一ツ葉入り江ではイソシジミのほとんどの個体がオチバガイと同程度の寿命（底生1年半、浮遊期も含めて2年以内）を持っていることおよび一部の個体だけが生残り、2年以上生きることがあるものと思われる。

フタハピンノの生活史

フタハピンノは一ツ葉入り江では4種の二枚貝を宿主とするが、オキシジミ、イソシジミ、オチバガイ、ハザクラガイの殻長に対するフタハピンノの甲幅の関係あるいは貝の容積に替わる数値（殻長 $\times$ 殻高 $\times$ 殻幅）との関係を調べても、相関がないことが判明した（Fig. 5）。いずれの貝でも、殻長が20 mm 以上の二枚貝に小型から大型のフタハピンノがほぼ一様に分布する。もちろん、小型の貝に大型のカニが入り込むことはないため、多少は右肩上がりの分布になる。また、一部の小型のカニが小さいオチバガイ、イソシジミ、ハザクラガイに寄生している状況もあるが、小型のカニは小型の貝を選択しているわけではなく、甲長2 mm ほどのカニは殻長40 mm 程度までの二枚貝に入り込んでいた。

しかし、例数の多いイソシジミとオチバガイについて検

Fig. 5. Relationships between the sizes of host bivalve and its parasite captured in the tidal flat of Hitotsuba Inlet from July 2004 to September 2005 and from May 2011 to July 2012. (left): Correlation between the shell length of three host bivalves and the carapace width of the pea crab, *Pinnothres bidentatus*; (right): Correlation between the shell chamber space represented by the multiplication of shell length, shell height and shell width, and the carapace width of the pea crab. Open circle: *Nuttallia japonica*; closed circle: *Psammotaea virescens*; closed diamond: *Psammotaea minor*.

Fig. 6. Size frequency distributions of carapace width in the pea crab parasitic on two bivalve species captured in the tidal flat of Hitotsuba Inlet, Miyazaki Prefecture, from July 2004 to September 2005 and from May 2011 to July 2012. Sexed crabs are shown separately; females (upper), males (lower).

討したところ、フタハピンノの生活史の中で、宿貝の利用が多少異なっていることも判明した (Fig. 6)。2004～5年と2011～12年のいずれの調査でも、オチバガイよりイソシジミに寄生するフタハピンノで甲幅4 mm以上の大型の雌が多く出現した。2011年の調査ではオチバガイにも抱卵雌が出現したが、2004～5年の調査では出現していない。これはフタハピンノの雌が成熟するためにはある程度大きな貝の中で成長する必要がある、一ツ葉入り江ではイソシジミの存在がフタハピンノ個体群の維持に欠かせない生息環境になっていると思われる。2011～12年に比べ、二枚貝の生息密度がおおよそ2～4倍であった2004～5年にはフタハピンノが利用できるイソシジミが豊富で、雌は移動時期に容易にイソシジミに到達できたと考えられる。また、オチバガイの中で成長する必要もなかったのであろう。反面、2011～12年にはイソシジミなどの大型の宿貝が少なく、オチバガイにも雌が残り、抱卵したものと考えられる。ほとんどの雄は甲幅4 mm以下であり、いずれの年もオチバガイ・イソシジミの両宿主に同じように出現するため、成長のためにはいずれの貝でも必要な栄養と生息空間が得られるようである。

各調査時のフタハピンノ標本数は少ないが、すべてのフ

Fig. 7. Size frequency distributions of carapace width in the pea crab *Pinnotheres bidentatus*, parasitic on two major bivalve hosts captured from May 2004 to September 2005 in Hitotsuba Inlet, Miyazaki. Sampling date and number of pea crabs for 0.5 or 1.0 m⁻² are shown. Sexed crabs are shown separately; females (upper), males (lower).

タハピンノを一ツ葉入り江の同じ個体群として繁殖時期や新規加入に関する情報を得るため、甲幅ヒストグラムを作成した。その際、性判別できない稚ガニは雌雄同数であるものとして扱い、調査ごとのサイズ組成を求めた (Figs. 7 & 8)。

2011～12年調査での性判別できない稚ガニの甲幅は0.7～2.0 mm、平均1.4 mmであった。稚ガニ期の後、甲が石灰化し、ハード期に達する頃には性分化と思われるが、ハード期の雌雄は形態的に酷似しており、腹肢の形状でのみ判別できた。雌雄ともに硬い甲殻を持ち、歩脚に遊泳毛を備え、宿主を出入できると思われる。ハード期雌の甲幅は2.2～4.4 mm、平均3.4 mmであった。雌はハード期の後、さらに成長し、腹節は体の腹面を顎脚の一部まで覆い、大きい場合は背面から見えるほど肥大化した。この時期の抱卵していない雌の甲幅は3.9～6.5 mm、平均5.1 mmであった。色彩には個体差があり、薄い茶褐色で体内の器官が透けて見えるものが多かった。また、歩脚の遊泳毛は抜けている個体が多く、遊泳行動はあまり見られなかった。雄ではハード期以後も形態的には変化がなく、雄の甲幅は1.8～4.8 mm、平均3.1 mmであった。

フタハピンノの抱卵雌は2005年も2012年も5月下旬に

Fig. 8. Size frequency distributions of carapace width in the pea crab *Pinnotheres bidentatus*, parasitic on two bivalve species captured from May 2011 to July 2012 in Hitotsuba Inlet, Miyazaki. Sampling date and number of pea crabs for 0.5 or 1.0 m² are shown. Sexed crabs are shown separately; females (upper), males (lower).

確認されている (Figs. 7 & 8). また、いずれの調査でも 9 月下旬までは抱卵雌を確認できるが、10 月には抱卵個体が見つからなくなる。この時期は、宿主の生息する底質中の温度が、急激に上昇して泥中の水温がほぼ 22°C を超える時期、もしくは、下降して 20°C 以下に下がる時期に一致している。稚ガニを含む甲幅 1 mm 台の個体は 9 月もしくは 10 月 (2012 年は 7 月から) には確認できるため、上記の抱卵雌が 5 月下旬以降に放出した幼生が数ヶ月以内で寄生生活を始めると推定される。幼生期がどの水域でどのように過ごされるかは不明である。

フタハピンノの個体数は季節によって変動し、甲幅 2 mm 程度の小型個体あるいはハード期の雌は秋から冬に多い傾向がある。特に 2011 年以降の調査では、10 月以降、翌年 5 月まではほぼ 2 週おきの調査ごとに採集されている (Fig. 8)。そのため、秋から春までの間は、フタハピン

ノが宿主や底質を移動して、適切な宿主や交尾相手を求めている可能性が高い。雌に比較すると貝への寄生個体が 1 年を通して少ない雄についても、その増減には雌と同様の傾向が見られ、10 月以降の水温の低い季節に二枚貝の中に多く見つかる傾向があった。

考 察

ソトオリガイを宿主とするタイワンピンノは、発表時には台湾産のフタハピンノとして紹介されたが (Hsueh & Huan 1996)、現在は日本産種とは異なる種とされている (Sakai 2000)。本種については、台中市の大甲溪河口の個体群に関する詳細な研究が行われ (Hsueh 2001a, 2001b, 2003)、殻長 25 mm 以上のソトオリガイが宿主とされている (Hsueh 2003)。大甲溪で他にどのような二枚貝がタイワンピンノに利用されているかは不明であるが、一ツ葉入江には 1 年中複数種の二枚貝が見られ、イソシジミ、オチバガイ、ハザクラガイからもフタハピンノが見つかった。また、一ツ葉入江にはソトオリガイやムラサキガイ *Soletellina adamsii* Reeve, 1857 が生息し (三浦ほか 2005)、アシベマスオ *S. petalina* (Deshayes, 1855) も侵入していることが判明し (氏野・三浦 2011)、利用可能と思われる二枚貝相が複雑であるが、現在までこれらの二枚貝ではフタハピンノが見つかっていない。

一ツ葉入江でフタハピンノの重要な宿主と考えられるイソシジミ属は、日本産が 3 種とされ (Roth 1978; 4 種に分ける場合もある)、広く北海道南部から中国大陆まで分布し、食用となり、一般に殻長 40 mm を超える。しかし、一ツ葉入江では大型の個体がほとんど見られなかった。その反面、成長は早く、宮城県名取川河口での年間成長量 13 mm (伊藤 2002) より、三重県安濃川での 20 mm (Miyawaki & Sekiguchi 1999) に近い値だと思われる。オチバガイに関しては既知の情報はないが、本研究のイソシジミに比較して、温かい時期だけ成長して、冬季に成長が停滞する点は異なっていた。いずれにしろ、大甲溪河口域とは異なり、これら宿主となる二枚貝が一ツ葉入江では 1 年中見られるが、漂砂の堆積などさまざまな環境要因により変動する宿主個体群の動態がフタハピンノの個体群に影響していると考えられる。

台湾の西海岸に生息するシオサザナミガイ科二枚貝 *Soletellina acuta* (Cai & Zhuang, 1985) の 90% 以上に寄生するチンタオピンノでは雄が雌の寄居する宿主内で交尾すると考えられている (Soong 1997)。オオシロピンノでは雄の群泳が確認される一方で、成熟した雌を宿主外で確認できなかったため、宿主内での交尾が示唆されている (Asama and Yamaoka 2009)。フタハピンノの群泳行動は一ツ葉入江では確認できず、成熟した雌個体が二枚貝に侵入することも飼育下では確認できなかったために (富岡ほか 未発表)、本種は宿主内で交尾を行うと思われる。このよう

な繁殖を反映するように、単一個体の宿主に複数のカクレガニ類が寄居することが、いくつかの種で確認されている。例えば、ムラサキインコ *Septifer virgatus* (Wiegmann, 1837) に寄居するオオシロピンノでは年によって変動はあるものの、約 10–18% の宿主において複数のカクレガニ類が見つかったが、雄雌各 1 個体か、雄 2 個体に限られ、雌 2 個体が共存することはない (Asama and Yamaoka 2009)。アサリを宿主とするオオシロピンノでも 2 個体の雌が入ることはないとされ、雌同士が小さな容器に入れられると闘争するとされている (杉浦ほか 1960)。これは形態比較などの目的で採集したカリガネエガイ *Barbatia* (*Savignyarca*) *virescens* (Reeve, 1844) を宿主とするヒラピンノ *Arcotheres alcocki* (Rathbun, 1909) を実験室に持ち帰った際に、複数個体の成熟雌をシャーレなどに入れると 1 個体が残るまで、互いに歩脚などを引きちぎることから確認できた (福岡ほか 未発表)。一方、タイワンピンノでは 1 個体のソトオリガイから 1–3 個体のカニが記録され、雌も 2 個体まで採集されるが、抱卵雌は 1 個体に限られるとされている (Hsueh, 2001a)。さらに、有明海のシオフキガイ *Mactra quadrangularis* G. P. Deshayes in Reeve, 1954 を宿主とするカギツメピンノ *Pinnotheres pholadis* de Haan, 1835 では雌雄いずれも 2 個体以上が見いだされることもあり、甲長 3 mm 以下の 9 個体が同時に寄居するケースまで知られている (森田 1949)。一ツ葉入り江のフタハピンノではこのような複数寄生は 4% 以下であり、極めて例外的であった。また、その組み合わせはほぼ雌雄各 1 個体であった。このようにカニの種および宿主の大きさなどによって多少異なるが、いずれの場合も抱卵雌は 1 個体に限られるようだ。抱卵雌の同種他個体に対する攻撃性や異性間での共存性なども今後は検討する必要がある。

一ツ葉入り江ではイソシジミやオチバガイを宿主とするフタハピンノへの多重寄生生物としてピンノヤドリムシ *Heterocephon marginatum* Shiino, 1936 が 13 例確認されているが (三浦ほか 2014)、この等脚類は原記載では下田産のシロピンノ *Pinnotheres parvulus* Stimpson, 1858 から報告されている (Shiino 1936)。他に、有明海のシオフキに寄生するカギツメピンノに関してはピンノヤドリムシの詳細な生態が調べられ (森田 1940)、幼生の形態変化 (森田 1949)、宿主の外部形態への影響 (森田 1951)、性分化 (森田 1952; 1953b)、生活史 (森田 1953a) および異常な寄生状況 (森田 1955) が報告されている。一ツ葉入り江のフタハピンノへのピンノヤドリムシの寄生率は極めて低いと思われるが、森田 (1951) が示すように寄生状況によっては宿主の繁殖などにも影響することが判っているため、今後とも詳細な検討を行っていきたい。

謝辞：本研究の遂行に当たっては、徳島県吉野川河口産のフタハピンノ標本を提供していただいた NPO 南港ウェットランドグループの和田太一氏に厚く御礼申し上げる。また、第一著者がフ

タハピンノを見いだした際に同定の知識や文献をご教示いただいた西宮市貝類館の渡部哲也博士および第二著者が走査型電子顕微鏡を使用するに当たって、ご指導いただいた鹿児島大学機器分析施設の久保臣悟氏、十川三臣氏に深く感謝する。査読者および英文校閲者にあつては、著者らの不十分な論述を補う助言・修正意見や文献紹介をいただき、深く謝意を表したい。

引用文献

- 憶地区郷土史編さん委員会 1990. 憶郷土史, 憶振興会, 宮崎, 1372 pp.
- Asama, H. and K. Yamaoka 2009. Life history of the pea crab, *Pinnotheres sinensis*, in terms of infestation in the bivalve mollusk, *Septifer virgatus*. *Marine Biodiversity Records*, 2(e77): 1–5.
- Campos, E. and R. B. Manning 2001. Authorship and diagnosis of the genus *Arcotheres* Manning, 1993 (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). *Raffles Bulletin of Zoology*, 49: 167–170.
- Christensen, A. M. and J. J. McDermott 1958. Life-history and biology of the oyster crab, *Pinnotheres osterum* Say. *Biological Bulletin*, 144: 146–179.
- Hsueh, P.-W. and J.-F. Huang 1996. A new record of *Pinnotheres bidentatus* Sakai, 1939 (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae), from Taiwan. *Crustacean Research*, 25: 54–58.
- Hsueh, P.-W. 2001a. Intertidal distribution, symbiotic association and reproduction of *Pinnotheres bidentatus* (Brachyura: Pinnotheridae) from Taiwan. *Journal of Natural History*, 35: 1681–1692.
- Hsueh, P.-W. 2001b. Population dynamics of free-swimming stage *Pinnotheres bidentatus* (Brachyura: Pinnotheridae) in tidal waters off the west coast of central Taiwan. *Journal of Crustacean Biology*, 21 (4): 973–981.
- Hsueh, P.-W. 2003. Responses of the pea crab *Pinnotheres taichungae* to the life history patterns of its primary bivalve host *Laternula marilina*. *Journal of Natural History*, 37: 1453–1462.
- 伊藤絹子 2002. 現場実験法により求めたイソシジミ *Nuttallina olivacea* の成長速度. 日本ベントス学会誌, 56: 9–17.
- 金丸文昭 1980. 一ツ葉入り江周辺植生調査報告. 宮崎県総合博物館研究紀要, (6): 33–76.
- 三浦知之 2008. 干潟の生きもの図鑑, 南方新社, 鹿児島, 197 pp.
- 三浦知之 2013. 宮崎県の干潟面積に関する試算. 宮崎大学農学部研究報告, 59: 45–55.
- 三浦知之・森 和也 2008. 宮崎港一ツ葉入り江における鳥類の飛来記録と採餌の状況およびコアジサシの営巣について. 宮崎大学農学部研究報告, 54: 47–63.
- 三浦知之・大園隆仁・村川知嘉子・矢野香織・森 和也・高木正博 2005. 宮崎港一ツ葉入り江に生息する底生動物と鳥類. 宮崎大学農学部研究報告, 51: 17–33.
- 三浦知之・実政武志 2010. 宮崎県一ツ瀬川河口域に出現する貝類と甲殻類. 宮崎大学農学部研究報告, 56: 29–44.
- 三浦知之・宇都宮美樹・北嶋雄太・富岡 宏 2014. 海産甲殻類に寄生する等脚目ヤドリムシ上科に関する宮崎県での初めての記録 (予報). 宮崎大学農学部研究報告, 60: 29–39.
- Miyawaki, D. and H. Sekiguchi 1999. Interannual variation of bivalve populations on temperate tidal flats. *Fisheries Science*, 65: 817–829.
- 森田眞一 1940. カクレガニ (*Pinnotheres* sp.) とそれに寄生する Bopyrid の一種 (*Heterocephon marginatum* Shiino) に就いての二三の観察. 植物及び動物, 8(7): 76–80.
- 森田眞一 1949. *Heterocephon marginatum* Shiino (Bopyridae) の Cryptoniscus larva に就いて. 動物学雑誌, 58: 211–212.
- 森田眞一 1951. カギツメピンノ (*Pinnotheres cardii* Buerger) の外部形態に及ぼす Epicaridization の影響について. 動物学雑誌, 61: 48–52.

- 森田眞一 1952. *Heterocephon marginatum* Shiino (Bopyridae) に於ける雌雄性分化に関する実験的研究 -1: 成体雄の性の逆転について. 長崎大学学芸学部自然科学研究報告, 2: 54-59.
- 森田眞一 1953a. *Heterocephon marginatum* Shiino (Bopyridae) の生活史について. 長崎大学学芸学部自然科学研究報告, 3: 14-20.
- 森田眞一 1953b. *Pinnotheres cardii* に及ぼす Epicaridization の影響 -2: 生殖巣に及ぼす影響と二次性徴との関連について. 長崎大学学芸学部自然科学研究報告, 3: 13.
- 森田眞一 1955. *Heterocephon marginatum* Shiino (Bopyridae) に於ける異常な寄生状況を示す 3 例とその性について. 長崎大学学芸学部自然科学研究報告, 4: 53-59.
- Ng, P. K. L., D. Guinot and P. J. F. Davie 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *Raffles Bulletin of Zoology, Supplement*, (17): 1-286.
- Pearce, J. B. 1964. On reproduction in *Pinnotheres maculatus* (Decapoda: Pinnotheridae). *Biological Bulletin*, 127: 384.
- Pearce, J. B. 1966. The biology of the mussel crab, *Fabia subquadrata*, from the waters of the San Juan Archipelago, Washington. *Pacific Science*, 20: 3-35.
- Roth, B. 1978. On the identification of three Japanese speceis of *Nuttallia* (Mollusca: Bivalvia). *Japanese Journal of Malacology*, 37: 223-229.
- Sakai, K. 2000. On the occurrence of three species of crabs on Shikoku Island, Japan, and a new species, *Pinnotheres taichungae* nov. spec., from Taiwan (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana*, 73(9): 1155-1162, figs 1-3.
- Sakai, T. 1939. Studies on the crabs of Japan, IV. Brachygnatha Brachyrhyncha, Yokendo, Tokyo, pp. 365-741.
- Shen, C. J. 1932. The brachyuran crustacea of north China. *Zoologia Sinica, Peiping*, Series A, 9: 1-320.
- Soong, K. 1997. Some life history observations on the pea crab, *Pinnotheres tsingtaoensis*, symbiotic with the bivalve mollusk. *Sanguinolaria acuta*. *Crustaceana*, 70: 855-866.
- 杉浦靖夫・杉田昭夫・木原正光 1980. アサリ養殖における有害動物としてのカクレガニの生態 -I. アサリ *Tapes japonica* に共生するオオシロピンノ *Pinnotheres sinensis* の生態とアサリの実入りにおよぼす影響について. 日本水産学会誌, 26: 89-94.
- Sun, W.-M., S.-C. Sun, Y. Wang, Y. Baowen and W. Song 2006. The prevalence of the pea crab, *Pinnotheres sinensis*, and its impact on the condition of the cultured mussel, *Mytilus galloprovincialis*, in Jiaonan waters (Shandong Province, China). *Aquaculture*, 253: 57-63.
- 氏野 優・三浦知之 2011. 宮崎県一ツ葉入り江で採集されたアシベマスオガイ. ちりばたん, 41, 134-137.
- 渡部哲也 2012. カクレガニ科フタハピンノ. 日本ベントス学会(編), 干潟の絶滅危惧動物図鑑, 東海大学出版会, 秦野, 128 pp.
- Yamada, C., G. Itani and H. Asama 2009. Utilization of the non-indigenous green mussel, *Perna viridis*, by native pinnotherid crab *Arcotheres sinensis* in Uranouchi Inlet, Kochi, Japan. *Crustacean Research*, 38: 70-76.