十脚甲殻類幼生におけるエビ型からカニ型への進化： 発生に伴う形態変化を基にした仮説

福 田 靖

九州女学院短期大学児童教育学科

Morphological Evolution from Shrimp-Shaped to Crab-Shaped Larvae in
the Decapod Crustaceans: a Hypothesis Based on Larval and Postlarval
Development

YASUSHI FUKUDA

Abstract

FUKUDA, YASUSHI (Department of Children's Education, Kyushu Jogakuin Junior College). 1994. Morphological Evolution from Shrimp-Shaped to Crab-Shaped Larvae in the Decapod Crustaceans: a Hypothesis Based on Larval and Postlarval Development. Benthos Research, 48:13-27.

The fundamental body structures of shrimp-shaped and crab-shaped decapod crustaceans were compared and discussed based on larval morphology. *Penaeus japonicus* was selected as a representative shrimp-shaped form, since it has ancestral characteristics and eight pairs of natatory thoracic appendages. Among the crab-shaped forms, *Parthenope (Platylambrus) validus* was selected as a representative for tracing the morphological changes of the processes and the knobs on the carapace through the larval and postlarval development.

It is suggested that in decapod zoeas the natatory appendages on the thorax show an evolutionary trend towards a reduction in the number of paired appendages. The zoeas of shrimp-shaped decapods bear three to eight pairs of natatory thoracic appendages, while two pairs of natatory thoracopods characterize the zoeas of crab-shaped decapods. The latter are undeveloped in the third to eighth thoracic segments, and the thorax is rather shortened. Consequently, the posterior edge of the carapace does not extend and remains undeveloped during the zoeal stages, and the carapace takes on a helmet-shaped form. The abdomen of the zoea of crab-shaped decapods is also undeveloped. The fundamental body structure of both the shrimp-shaped and crab-shaped decapods is completed during the zoeal stages. The zoea of the crab-shaped form is less developed than that of the shrimp-shaped form in the thorax, carapace and abdomen. Therefore, it seems that the Brachura and the Penaeidae differentiated in the early ontogenetic stages.

はじめに

GURNEY (1942) は総説の中で、十脚甲殻類幼生を科単位で明らかにした。彼が報告した幼生は外形より、第2触角鱗片と尾肢をもつエビ型と、それらをもたないカニ型に分けることができる。十脚甲殻類の進化ではエビ類からカニ類への移行が考えられている (GLAESSNER, 1960, 1969; ŠTEVČIĆ, 1971)。

BORRADAILE *et al.* (1959) は、甲殻類の進化の要因として、①付属肢の特殊化、②体の短縮化、③甲の発達を示した。しかし、十脚甲殻類中では下等とされるエビ類から高等なカニ類への進化の考察は成体からだけの情報に依存し、幼生期における上記の進化の3要因が、どの様にかかわって来たのか不明確のまま論じられている。そこで、幼生の発達過程を通しての形態学的情報を加えて、上記の進化3要因に照らしエビ型、カニ型を再度比較して、その違いを明らかにしたい。

GLAESSNER (1969) は十脚甲殻類中で最も原始的な形質を持つクルマエビ科 (Penaeidae) を十脚甲殻類全体の祖先型と考えた。MARTIN & ABLE (1986) は異尾類の系統を考える上で、十脚甲殻類の中でクルマエビ科が原始的形質を持つと考え、クルマエビ属の形質を基準にしたクラドグラムを作った。BOWMAN & ABLE (1982) の分類に従えば、クルマエビ科が含まれる根鰓亜目は原始的形質をもつグループであり、抱卵亜目はより進化したグループである。根鰓亜目のクルマエビ科の幼生はノープリウス、プロトゾエア、ミシス、ポストラーバの4つの基本的な相を持つ。この科の幼生では HUDINAGA (1942), HEEGAARD (1953), DOBKIN (1961), COOK (1971), FIELDER *et al.* (1975), MOTOH (1979), MOTOH & BURI (1979) 等の報告があり、その発達過程および相区分はすべて共通している。筆者は成体の情報に加えて幼生の面からも、ノープリウス、プロトゾエア、ミシス、ポストラーバの各相を全て持ち、ゆるやかに形態変化をするクルマエビ科のものを原始的形質を示すエビ型の代表に選んだ。クルマエビ科のクルマエビ (*Penaeus japonicus*) の生活史は HUDINAGA (1942) により明らかにされている。しかし、彼の論文では甲の発達過程、特に胸部体節との融合のしかた、胸部体節の形成、その後の短縮過程についての記載がない。また、付属肢の形成過程の記載で不十分な点が見られる。それで、これらの点を明らかにするために再度クルマエビで、ノープリウスからポストラーバに

至る発達過程を調べた。エビ型幼生には十脚甲殻類の中で、根鰓亜目 (Dendrobranchiata) と抱卵亜目 (Pleocyemata) の中のオトヒメエビ下目 (Stenopodidea), コエビ下目 (Caridea), ザリガニ下目 (Astacidea), オキナワアナジャコ下目 (Thalassinidea), 異尾下目 (Anomura) のものが含まれる (異尾下目の中でカニダマシ科 (Porcellanidae) とスナホリガニ科 (Hippidae) はカニ型幼生なので除く)。エビ型幼生は共通して甲が前後に長く、第2触角鱗片と尾肢を持ち、遊泳脚として胸肢3対から8対を有する。WILLIAMSON (1988) はフィロゾーマ幼生を持つイセエビ類 (Palinura) が十脚目とは異なった別の目に属することを指摘している。彼の考えを取り入れてフィロゾーマ幼生を持つイセエビ類はエビ型幼生から除外することにする。

カニ類 (短尾下目, Brachyura) において、原始的形質を持つカイカムリ亜区 (Dromioidea) と裸甲亜区 (Archeobrachyura) を除く高等なカニ類の尖口亜区 (Oxystomata), 尖頭亜区 (Oxyrhyncha), 方頭亜区 (Brachyrhyncha) のゾエアは全て遊泳脚2対をもち、エビ型のゾエアに比べて甲長が短くヘルメット型である。また、エビ型ゾエアに共通して存在する第2触角鱗片と尾肢を持たない。カニ類幼生の総説には GURNEY (1942), RICE (1980, 1981) などがあり、それらによれば幼生の発達過程及び甲の棘の位置は共通している。カニ型の代表種としては高等なカニ類の中でゾエア、メガロップ、稚ガニに甲の額棘、側棘、背棘、胃域中央瘤起、後中瘤起、などの変化が追跡できるヒシガニ (*Parthenope (Platylambrus) valida*) をカニ類の代表とした。ヒシガニ科 (Parthenopidae) の幼生については BOURDILLON-CASSANOVA (1960) による *Lambrus massena*, YANG (1971) による *Parthenope serrata*, THIRIOT (1973) による *Parthenope massena*, KURATA & MATSUDA (1980), TERADA (1985) によるヒシガニの報告がある。各論文とも付属肢の毛数に関しては正確に記載されているが胸部体節、甲、付属肢の発達過程の記載が不十分であったり、記載されてなかったりする。これらの点を明らかにするために、再度ヒシガニの幼生期における脱皮成長を調べた。ヒシガニの成体には付属肢や甲に特殊化が認められる。しかし、ここで重要なことは、ゾエアからメガロップ、稚ガニまでの甲の形態変化の追跡が可能なことである。この視点からヒシガニを材料とした。

以上のことから十脚甲殻類幼生の中で原始的形質を

Fig. 1 *Penaeus japonicus* BATE, A-B, third nauplius: A, ventral view; B, lateral view; C-E, sixth nauplius: C, ventral view; D, lateral view; E, dorsal view. Scales 0.1mm.

有し、基本的な発生過程を示すエビ型のクルマエビ科の幼生（クルマエビ）と十脚甲殻類の中で最も進化したとされるカニ型の短尾類幼生（ヒシガニ）の両者を、①幼生期における頭、胸、腹の各部の形成過程、特に胸部体節の短縮化傾向、②甲の発達形成過程、③付属肢の脱皮成長に伴う特殊化について比較し、エビ型・カニ型の違いを明確にした上で、エビ型からカニ型への進化の問題を再検討したい。

材料及び方法

実験に使用したクルマエビは1982年5月8日及び5月11日の2回にわたり、熊本県大矢野島のクルマエビ養殖業者、丸山緑氏の好意により3期から6期までのノープリウスを入手して、実験室に持ち帰り、30ℓのパンライト水槽の中でエアレーションを施して室内飼育した。餌として、プロトゾエア1-3期までは、珪藻（*Skeletonema costatum*）を与え、プロトゾエア3期から、アルテミアのノープリウス幼生を併用して与えた。これらは室内飼育開始後2週間でポストラーバになった。飼育水温は22℃から26℃であった。ヒシ

ガニは1977年6月4日、抱卵雌個体を熊本県天草郡松島町、池島の海岸より採集し、室内に持ち帰り飼育した。6月7日にゾエア放出が起こった。孵化したゾエア幼生は30ℓのパンライト水槽に移し、エアレーションを施した。餌としてはアルテミアのノープリウス幼生とシオミズツボワムシを併用した。ゾエアの令期数は5期で、飼育日数は17日間であり、次のメガロップの飼育日数は9日間であった。その後、第1稚ガニになった。

飼育中、各令期ごとに20個体を75%アルコールで固定、保存した。検鏡にあたっては50%のエチレンジヨール中に標本を移して観察を行った。

なお、十脚甲殻類幼生の用語は基本的に FELDER *et al.* (1985) に従った。しかし、クルマエビについてはゾエア期をプロトゾエア期（ゾエア1-3期）とミシス期（ゾエア4-6期）にわけ、本文中、カニ類のゾエアと区別できるようにした。カニ類の第1ポストラーバ（デカポデッド）には従来どうりメガロップの名称をもちいた。

Fig. 2 *Penaeus japonicus* BATE, A-B, first protozoa: A, lateral view; B, dorsal view; C-E, second protozoa: C, lateral view; D, ventral view; E, dorsal view. Abbreviation; 3-8th, third-eighth thorax. Scales 0.2mm.

Fig. 3 *Penaeus japonicus* BATE, third protozoa: A, cephalon, lateral view; B, thorax, lateral view; C, lateral view; D, ventral view; E, dorsal view. Abbreviation: 1-8th, first-eighth thorax. Scales for A-B, 0.2mm; for C-E, 0.3mm.

結 果

1. 基本体制と胸部体節の短縮化

1-1, クルマエビの幼生

幼生の発生過程はノープリウス1期-6期, プロトゾエア期1期-3期, ミシス期1期-3期を経てポストラーバになる。

ノープリウスの体は頭部と胴部に分かれ, 頭部には第1触角, 第2触角, 大顎の付属肢を有する。胴部はノープリウス3期に第1小顎, 第2小顎, 第1顎脚, 第2顎脚の原基が現れ, この後6期にかけて伸張する。この時点で, 胸部と腹部の区別はない (Fig. 1 A,B)。第1プロトゾエア期に第3-8胸部体節ができ, 体は大きく伸張する (Fig. 2 A,B)。第2プロトゾエア期には腹部体節ができあがり, 体はさらに伸張する (Fig. 2 C,D)。第3プロトゾエア期で胸部体節は短縮化し, 腹部が発達する。この間に甲は発達し, 胸部を覆うようになる (Fig. 3 B-D)。次の第1ミシス期で甲の中に胸部体節が収まり, 胸部体節の短縮化は止まる。胸部体節の背板はこの時に甲と合体・融合し消失

する。また, 頭部体節と胸部体節も合体・融合し頭胸部を形成する (Figs. 2-4)。

ミシス期に胸部体節の合体・融合した部分に大きな内部空間ができる。この内部空間にノープリウス期るとき頭部にあった循環系の心臓が移動し, 成体ではさらに生殖器官が発達する。腹部の体節内部は筋肉系のみで胸部に主要な器官が集中する。クルマエビの体節を中心にした基本的な体の作りは頭部, 胸部, 腹部の体節が出そろったミシス期に完成する (Fig. 4 A-C)。次のポストラーバ期では腹肢が遊泳器官となる (Fig. 5 B)。

1-2, ヒシガニの幼生

幼生の発生過程は卵内ノープリウス期を経て, ゾエアとして孵化する。ゾエアは5期を経て, メガロッパになる。胸部体節はゾエア期に頭部と合体・融合した頭胸部として現れる。頭胸部において第2小顎と第1腹節の間の胸部の占める割合は非常に小さい。その胸部に第1顎脚, 第2顎脚が存在する。ゾエア期間中, 胸部付属肢の第3-8胸脚原基 (第3顎脚およびこ

Fig. 4 *Penaeus japonicus* BATE, A-C, lateral view: A, first mysis; B, second mysis; C, third mysis; D-F, dorsal view: D, first mysis; E, second mysis; F, third mysis. Abbreviations: as, antennal spine; h, heart; hs, hepatic spine; lrs, lateral rostrum spine. Scales 0.4mm.

Fig. 5 *Penaeus japonicus* BATE, first postlarva, A, cephalothorax, ventral view; B, ventral view. Abbreviations: 1-8, thoracopod 1-8. Scales for A, 0.6mm ; for B, 1mm.

Fig. 6 *Penaeus japonicus* BATE, A-B, first postlarva: A, lateral view; B, dorsal view; C-D, third postlarva: C, lateral view; D, dorsal view; E-F, seventh postlarva: E, lateral view; F, dorsal view. Abbreviations: as, antennal spine; hs, hepatic spine; lrs, lateral rostrum spine. Scales 0.5mm .

Fig. 7 *Parthenope (Platylambrus) valida* DE HAAN, A-B, first zoea: A, lateral view; B, posterior edge of carapace; C, fifth zoea, lateral view; D-E, second zoea, thorax: D, lateral view; E, ventral view; F-G, third zoea, thorax: F, lateral view; G, ventral view. Abbreviations: 1-3 ab, abdomen 1-3; pe, posterior edge. Scales for A-C, 0.3mm; for D-G, 0.1mm.

れに続く 5 対の歩脚原基が発達する (Fig. 7 D-G). 胸部付属肢の発達にともない頭胸部はやや伸張する. 次のメガロロッパで, 歩く基盤になる胸部の腹板と, 胸部付属肢が急激に成長する (Figs. 8 B; 9 B). この部分は付属肢の基部にあたる. 胸部体節はその各胸部付属肢の基部の先 (心域) に存在することになる. よって, 背面で胸部体節は短縮化している. 一方, 腹面で胸部体節は付属肢の一部と体節が大きく成長して腹板を形成している. この様にメガロロッパ期で胸部体節が合体・融合した胸部背面は短縮した状態を保ち, 腹面が著しく発達する. まさに, ゾエア期にできた基本的な体制に発達した胸肢と腹板をつけ加えた状態がメガロロッパ・稚ガニの体型と考えられる. ポストラーバから成体への成長過程では口器の部分が徐々に短縮化し, 相対的に胸肢と腹板がより発達する. 腹部は退化し, 短縮化する (Figs. 7 A-C; 8 B).

1-3, エビ型とカニ型の比較

クルマエビとヒシガニの発生過程を比較すると, ヒシガニのゾエア期の胸部はクルマエビのミシス期にくらべて短縮化している. 最終令期ではこの短縮化した部位に第 3-第 8 胸肢原基が発達する (Fig. 7 D-G). ヒシガニの基本的な体制はゾエア期に完成する. これはクルマエビのミシス期に対応する.

2, 甲 (carapace) の発達

2-1, クルマエビの幼生

ノープリウス 6 期に頭部と胴部の違いがはっきりする. 頭部の体節は融合した状態である. 甲の原型もこの 6 期にはできあがる (Fig. 1 D,E). これが次のプロトゾエア (1-3 期) で甲は両側方向及び後方へ伸張し, Figs. 2 B,E; 3 C-E に示すように傘を開いたような状態をしめす. 第 1 ミシス期で胸部背板と甲は完全に合体・融合する. そのために各胸節の背板は消

Fig. 8 *Parthenope (Platylambrus) valida* DE HAAN, megalopa, A, dorsal view; B, lateral view. Scales 0.5mm .

Fig. 9 *Parthenope (Platylambrus) valida* DE HAAN, A-B, megalopa: A, carapace, ventral view; B, thorax, ventral view; C-D, first crab: C, carapace, ventral view; D, thorax, ventral view; E-F, mature crab: E, carapace, ventral view; F, thorax, ventral view. Abbreviations: bf, buccal frame; le, lateral edge; pe, posterior edge. Scales for A-D, 0.4mm ; for E-F, 1mm .

Fig. 10 Development of the carapace, dorsal view. A-D, *Penaeus japonicus*: A, sixth nauplius; B, first protozoea; C, first mysis; D, seventh postlarva. E-H, *Parthenope (Platylambrus) valida*: E, first zoea; F, megalopa (first postlarva); G, first crab (second postlarva); H, mature crab (carapace length, 22.0mm). Abbreviations: ale, antero-lateral edge; as, antennal spine; cr, cardiac region; ds, dorsal spine; fk, frontal knob; hs, hepatic spine; gr, gastric region; lk, lateral knob; lm, lateral margin; lrs, lateral rostrum spine; ls, lateral spine; rs, rostrum spine.

失する。この様にゾエア期間中（プロトゾエア期とミシス期）に頭部は徐々に縮小化する。それに伴い胸部体節が甲の中に収まり、頭胸部で胸部が占める割合が大きくなる。これと関連して甲の形は徐々に円柱状へと変化していく（Figs. 2 B,D,E; 3 C-E; 4 D-F）。

甲上の棘については第1ミシス期に触角上棘（antennal spine）と肝棘（hepatic spine）が甲に現れる（Fig. 4 D）。プロトゾエア期に出現した額棘側突起（lateral rostrum spine）は第1ポストラーバ期で退化し、第3ポストラーバ期で消失する（Figs. 3 E; 6 D）。また、額棘中央突起の額棘上縁歯は第1ポストラーバで3本出現し、第3、第7ポストラーバでそれぞれ4、7本へと増加する。肝棘はポストラーバ期で発達する。同時に、肝隆起（hepatic carina）、頸隆起（cervical carina）も発達する（Figs. 4 D-F; 6 B,D,F）。

2-2、ヒシガニの幼生

ヒシガニのゾエアでは胸部の伸張がみられない。また、ゾエア期間、甲の伸張がなく、発生の初期の状態

を保つ。甲は両側縁だけが伸張し、ヘルメット型になる。この形態はゾエア期間中、保持される（Fig. 7 A-C）。ヒシガニのゾエアの甲の形は額棘と背棘を除くとクルマエビのノーブリスの甲の形に近い（Fig. 11A, F）。Figs. 10, 11にはゾエアの甲の各部位、額棘（rostral spine）、前瘤（frontal knob）、背棘（dorsal spine）、後瘤（posterior knob）、側棘（lateral spine）の変化をゾエア期、メガロップ（1st postlarva）、第1稚ガニ（2nd postlarva）、成体について示した。ゾエア、メガロップの額棘（Figs. 10, 11の記号 rs）は稚ガニ、成体の額域と眼域の一部に対応する。ゾエアの前瘤（Figs. 10, 11の記号 fk）はメガロップでも存在するが、稚ガニになると、この部分は背面上で隆起した胃域（gastric region）に変化する。ゾエアの背棘（Figs. 10, 11の記号 ds）はメガロップまで長い棘として存在する。稚ガニで棘の部分が消失し、隆起した心域（cardiac region）に変化する。ゾエアの側棘（Figs. 10, 11の記号 ls）はメガロップで周縁の突起（lateral knob）となり、稚ガニでは多数の側突起をもつ周縁

Fig. 11 Development of the carapace, lateral view. A-E, *Penaeus japonicus*: A, Sixth nauplius; B, first protozoea; C, first mysis; D, seventh postlarva; E, postlarval stage (carapace length, 7.17mm); F-I, *Parthenope (Platylambrus) valida*: F, first zoea; G, megalopa (first postlarva); H, first crab (second postlarva); I, mature crab (carapace length, 22.0mm). Abbreviations: ale, antero-lateral edge; as, antennal spine; ds, dorsal spine; fk, frontal knob; hs, hepatic spine; le, lateral edge; rs, rostrum spine; pe, posterior edge; pk, posterior knob.

(lateral margin) へと変化する。成体では突起の数が多くなって、甲の周縁を形成する。ゾエアの後瘤 (Fig.11の記号 pk) はメガロッパで退化し、稚ガニ期で消失する。

2-3, エビ型とカニ型の比較

クルマエビの肝棘は幼生期を通して、常に大顎のつく位置にある。ヒシガニの側棘も大顎の基部に位置する。クルマエビでは甲の後半部分が後方へ延びているので甲の前半部分とヒシガニの甲が対応する。甲の背面、側面については、ヒシガニのゾエアの側棘がクルマエビの肝棘に対応する。また、ヒシガニの第1稚ガニの前側縁 (antero-lateral edge) はクルマエビの触角上棘 (antennal spine) に対応する (Figs.10, 11)。

ヒシガニにおいて甲背面の各部位はゾエア期から変わりなく、メガロッパ期まで一定しているが、稚ガニ期になると甲が横への展開を始める。甲の後縁と側縁はFig.11,12に示すようにゾエアのとき伸張した甲の

側縁 (記号; le) は次のメガロッパ期で短縮化する (Figs.11,12)。Fig. 9に示す甲の後縁部分 (記号; pe) はメガロッパから徐々に拡大していく。それは胸肢と腹板の発達に関係する。Fig.9に示すようにメガロッパ以降の成長過程で甲の後縁部分 (pe) には胸肢4-8がおさまる。側縁部分 (le) には口器の部分が収まる。この部分は口廓 (buccal frame) となっている。一方、クルマエビでは甲の側縁 (le) の部分に口器と胸肢3-8の付属肢すべてが梯子状に収まる (Figs. 5 A; 11A-C)。この様にクルマエビ (エビ型) とヒシガニ (カニ型) の甲に対する胸肢3-8の付属肢がおさまる位置に大きな違いがある。クルマエビのノープリウス期の甲に座標軸をあてがうとFig.12に示すように甲の前半部分が縮小化している。逆に後半部分は伸張している。ヒシガニでは発生初期の状態をゾエア期の間保ち、メガロッパ期以後に頭部付属肢のある腹面の部分が短縮化している。また、背面は大きな変化がなく、甲の発達がゾエア期間中、相対的に止まったままである。Fig.10に示す甲背面ではゾエア、

Fig. 12 Coordinate transformation of the carapace in Decapoda, lateral view. A-B, *Penaeus japonicus*: A, sixth nauplius; B, seventh postlarva. C-E, *Parthenope (Platylambrus) valida*: C, first zoea; D, megalopa (first postlarva); E, mature crab (adult).

メガロップ、稚ガニと大きな変化はみられず発生初期の状態を保持している。大きく変化しているのは頭胸部の腹面側である。つまり、ヒシガニのメガロップから成体への甲の変化は頭部付属肢の短縮化と胸部付属肢の発達とに対応している (Figs. 9, 12)。

3, 胸部付属肢の変化

3-1, クルマエビの幼生

ノープリウスは遊泳器官として3対の頭部付属肢をもつ。付属肢は体の側方向にでている。第1触角は内肢を欠き、外肢を有する。第2触角と大顎は内肢と外肢を備え、二叉型を示す。第3ノープリウス期に第1小顎、第2小顎、第1顎脚、第2顎脚の原基4対が現れる。4対の付属肢原基は全て体の側面に位置し、梯子状に並ぶ (Fig. 1 B)。

プロトゾエアの遊泳器官は頭部2対の付属肢 (第1触角、第2触角) に胸部の第1, 第2顎脚が加わる。大顎は内肢、外肢が退化し、遊泳機能がなくなり、そしゃく器官に変化する。第1, 第2小顎はそしゃくの補助器官となる。第3-第8胸部付属肢の原基が第2プロトゾエア期に現れる (Fig. 2 D)。第3プロトゾエア期で、胸部付属肢原基は二叉型である。第1小顎、第2小顎と胸部各付属肢の基部は一直線上に並ぶ。胸

部付属肢は全て体の側面より出ている (Fig. 3 B)。

ミシス期では頭部付属肢の第1, 第2触角は遊泳機能を失い、遊泳器官は胸部付属肢だけとなる。第2触角外肢は触角鱗片 (antennal scale) へと変化する。ミシス期には第1, 第2胸肢に加えて第3-第8胸肢が遊泳肢 (外肢) を持つようになる。腹肢の原基が第2ミシス期より現れる。腹肢原基は体節の側面より出現する。第3ミシス期に腹肢原基はさらに発達する (Fig. 4 B, C)。

ポストラーバ期には胸部付属肢の外肢が退化し遊泳機能を失う。各付属肢の内肢はそれぞれ顎脚、鉗脚、歩脚となる。胸部の付属肢は梯子状に配列する。5対の腹肢が新たに遊泳器官となる (Fig. 5 B)。

3-2, ヒシガニの幼生

ゾエア期の遊泳肢は第1, 第2顎脚の2対である。第3-第8胸肢は外肢 (遊泳肢) を欠く。第2ゾエア期に第3, 第4胸肢の内肢原基が現れる。第3ゾエア期に残り第5-第8胸肢の内肢原基が出現する。しかし、ゾエア期間中、胸肢の内肢は原基のままである。頭部付属肢と第1-第3顎脚は甲の両側縁内におさまる。この部分は成体の口廓 (buccal frame) に相当する。甲の後縁の部分に第4-第8胸肢原基が収まる

Fig. 13 Schematic model of the decapodan larvae. A, shrimp (mysis stage); B, fundamental model (crab zoea); C, crab zoea. Abbreviations: ab, abdomen; ca, carapace; 1-8 ta, thoracopod 1-8.

(Fig. B, C).

メガロップでは遊泳器官として第2－第5腹肢を備える。第6腹肢は尾肢となる。第1－第3胸肢は内肢、外肢を有し顎脚となる。第4－第8胸肢は外肢を欠き、内肢が鉗脚、歩脚となる。これらの胸肢は甲の後縁に位置する。胸部付属肢と腹板が飛躍的に発達する (Figs. 8 B ; 9)。

3－3、エビ型とカニ型の比較

クルマエビとヒシガニの胸部付属肢を比較すると、クルマエビでは胸部体節はミシス期に第3－第8胸肢が機能的で、遊泳の役目をはたす。次のポストラーバ期になり、生え代わり現象を起こし、遊泳の役目をする外肢が退化して、内肢が発達し、口器の役目と歩行の役目をするようになる。一方、ヒシガニではゾエア期で第3－第8胸肢が機能化せず、次のメガロップ (第1ポストラーバ) で始めて機能化する。この様にヒシガニでは形質発現の遅滞が起きている。クルマエビ (エビ型)、ヒシガニ (カニ型) のゾエア期の違いは、胸部付属肢の遊泳肢の数がヒシガニでは8対から2対へと少なくなっている点にある。遊泳肢を8対持ったクルマエビの幼生と遊泳肢を2対しか持たないヒシガニの幼生では、遊泳方法が異なる。クルマエビ (エビ型) では前進型で泳ぎ、ヒシガニ (カニ型) で

は後方背面方向へ泳ぐ。これがエビ型とカニ型の大きな違いである。

考 察

クルマエビの発生過程ではプロトゾエア期に胸部体節ができ、次いで胸部体節の短縮化が起こる。体の発達過程では頭部から胸部へ、さらに腹部へと後方へ向かって体節が発達し、ひき続き各部位の付属肢も発達する。ミシス期で頭、胸、腹の体節が出来上り、付属肢は頭部、胸部で機能化する。腹部には付属肢原基が存在する。この時期で、体節を中心とする基本的な体の作りは完成する。この発生過程はクルマエビ科全体で共通である (HUDINAGA, 1942 ; HEEGAARD, 1953 ; DOBKIN, 1961 ; COOK, 1971 ; FIELDER *et al.*, 1975 ; MOTOH, 1979 ; MOTOH & BURI, 1979)。ヒシガニでは卵内でノープリウス期を経て、ゾエアとしてふ化する。このゾエア期はクルマエビのプロトゾエア期とミシス期に対応すると考えられる。この場合でも付属肢を除く、体の基本的作りはゾエア期にできあがる。しかし、ヒシガニの第3－8胸肢 (第3顎脚と、それに続く5対の歩脚) はゾエア期間、遊泳器官として機能しない。そのために第3－第8胸部体節は未発達のままであり、従ってゾエア期の胸部は極端に短縮化している。次の

ポストラバ期で初めて、第3-第8胸肢が発達する。つまり、胸部の発達の遅滞がみられる。ヒシガニのゾエアの体制は、カニ類全体に共通しているものである(AIKAWA, 1929, 1937; GURNEY, 1942; WILLIAMSON, 1974, 1982; 福田, 1976; RICE, 1980, 1981, 1983)。

ヒシガニのゾエアの甲は胸部の伸張・発達がないことと関連して、後縁の伸張が認められない。この状態がゾエア期の間続く。これをクルマエビの発生過程と比較すると、第6ノープリウス期の甲に近く、発生初期の状態を保っている。Fig.12 に示すように座標軸をあてがうと、ヒシガニとクルマエビでは甲の発達する部位が異なる。クルマエビでは甲の後部が伸張するのに比べてヒシガニでは背棘より前が伸張し、甲の後部は逆に縮小している。甲の両側縁部分で囲まれた口廊の部分に付属肢、第1触角から第2顎脚が収まる。メガロバ期で発達した第3-第8胸肢は甲の後縁部分に収まる。これはゾエア期に甲の成長が止まり、甲の後方への伸張がないために起きた現象である。クルマエビでは頭部、胸部の付属肢がすべて甲の両側縁部に収まる。一方、クルマエビの甲の両側縁部に対応するのはヒシガニの口廊である。第3-第8胸肢の収まる位置についてクルマエビ(エビ型)とヒシガニ(カニ型)では大きな違いがみられる。

ゾエア期の胸部付属肢はクルマエビで8対あるのがカニ型では2対になり、6対の付属肢が退化している。胸部付属肢の退化により胸部体節も未発達であり、胸部体節の形成と密接な関連を持つ。カニ型ゾエアの胸部体節が未発達で短縮化しているため、甲は後方へ伸張することなくヘルメット型をする。胸部付属肢の退化は胸部体節形成、さらに、甲の発達とも深く関連している。さらに、カニ型ゾエアでは腹部体節が未発達である。これらの事により、エビ型とカニ型のゾエア幼生の体制に違いが生じる。エビ型幼生(プロトゾエアとミシス)は前進型で泳ぎ、カニ型幼生(ゾエア)は後進型で泳ぐ。エビ型、カニ型幼生の遊泳方法の違いもエビ型、カニ型両幼生の体制の違いに深く関連していると思われる。遊泳方法の違いにより、カニ型幼生は前進型の遊泳に必要な第2触角鱗片と尾肢が不要になり、付属肢の形態差が生じる。エビ型からカニ型への移行過程に、BORRADAILE *et al.* (1959) が指摘した甲殻類の進化における体の短縮化傾向、甲の発達、付属肢の特殊化の3要因が相互に関係していることが明らかになった。

Fig. 13 に示すごとくクルマエビ科のエビ型ゾエア(ミシス期)と短尾類のカニ型ゾエアを比較すると、

エビ型は甲や胸部や腹部が発達している。一方、カニ型は甲や胸部や腹部が未発達であり、エビ型の発生初期の状態を示している。Fig.13B はエビ型の体型で甲や胸部や腹部が伸張せず、未発達の状態を示す。この形がカニ型ゾエアの基本型(モデル)となる。この基本型から甲の棘が発達してカニ型ゾエアとなる。この様に、カニ型(短尾類)ゾエア幼生はクルマエビ科の発生過程の初期の状態から分化したグループであると考えられる。

謝 辞

本研究をまとめるにあたり、懇篤なる指導と校閲の労をとられた熊本大学理学部、弘田禮一郎教授に対し、ここに謹んで感謝の意を表します。また、研究材料となるクルマエビのノープリウス幼生を提供して頂いた、熊本県天草郡大矢野町のクルマエビ養殖業者の丸山緑氏および、ヒシガニの飼育に当たって、熊本大学合津臨海実験所の山口隆男助教授には多大のご援助をいただき、厚くお礼を申し上げます。投稿にあたり、両レフリーの助言、校閲にも深く感謝致します。

文 献

- AIKAWA, H., 1929. On larval forms of some Brachyura. *Rec. Oceanogr. Wks. Japan*, 2: 17-55.
- AIKAWA, H., 1937. Further notes on brachyuran larvae. *Rec. Oceanogr. Wks. Japan*, 9: 87-162.
- BORRADAILE, L. A., F. A. POTTS, L. E. S. EASTHAM and J. T. SAUNDERS, 1959. *The Invertebrata*. Third edition revised by G. A. KERKUT. Cambridge Univ. Press, XVII + 795pp.
- BOURDILLON-CASANOVA, L., 1960. Le mero-plancton du Golfe de Marseille: Les larves de crustacés décapodes. *Recl. Trav. Stn. mar. Endoume*, 30: 1-286.
- BOWMAN, T. E. and L. G. ABELE, 1982. Classification of the recent Crustacea. In, *Biology of the Crustacea, Vol.1*, ed. by L. G. ABELE, Academic Press, New York, pp.1-27.
- COOK, H. L., 1971. Early developmental stages of the brown shrimp, *Penaeus aztecus* IVES, reared in the laboratory. *Fish. Bull. Fish.*

- Wildl. Serv. U S*, 69 (1): 223-239.
- DAHL, E., 1983. Malacostracan phylogeny and evolution. In, *Crustacean Issues 1*, ed. by F. R. SCHRAM, A. A. Balkema, Rotterdam, pp.189-212.
- DOBKIN, S., 1961. Early developmental stages of pink shrimp, *Penaeus duorarum* from Florida waters. *Fish. Bull. Fish. Wildl. Serv. U S*, 61: 321-349.
- FIELDER, D. R., J. G. GREENWOOD and J. C. RYALL, 1975. Larval development of the Tiger Prawn, *Penaeus esculentus* HASWELL, 1879 (Decapoda, Penaeidae), reared in the laboratory. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.*, 26: 155-175.
- FELDER, D. L., J. W. MARTIN and J. W. GOY, 1985. Patterns in early postlarval development of decapods. In, *Crustacean Issues 2*, ed. by A. M. WENNER, A. A. Balkema, Rotterdam and Boston, 163-225.
- 福田 靖, 1976. 河口産ベンケイガニ類4種の幼生. 熊本大学教育学部紀要(自然科学) 25: 61-75.
- GLAESSNER, M. F., 1960. The fossil decapod Crustacea of New Zealand and the evolution of the order Decapoda. *New Zeal. Geol. Surv. Paleont. Bull.*, 31: 1-63.
- GLAESSNER, M. F., 1969. Decapoda. In, *Treatise on invertebrate paleontology, part R, Arthropoda 4, Vol.2*, ed. by R. C. MOORE, Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press, Lawrence, pp.399-533.
- GURNEY, R., 1942. *Larvae of Decapoda Crustacea*. Ray Society, London, 305pp.
- HEEGAARD, P. E., 1953. Observations on spawning and larval history of the shrimp, *Penaeus setiferus* (L.). *Publs. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.*, 3: 73-105.
- HUDINAGA, M., 1942. Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* BATE. *Jap. Journ. Zool.*, 10: pp.305-393, pls.16-46.
- KURATA, H. and T. MATSUDA, 1980. Larval stages of a Parthenopid crab, *Parthenope validus*, reared in the laboratory and variation of egg size among crabs. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.*, 12: 31-42.
- MARTIN, J. W. and L. G. ABELE, 1986. Phylogenetic relationships of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglididae), with comments on anomuran phylogeny. *J. Crust. Biol.*, 6 (3): 576-616.
- MOTOH, H., 1979. Larvae of decapod crustacea of the Philippines-III. Larval development of the giant tiger prawn, *Penaeus monodon* reared in the laboratory. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45 (10): 1201-1216.
- MOTOH, H. and P. BURI, 1979. Larvae of decapod crustacea of the Philippines-IV. Larval development of banana prawn, *Penaeus merguensis* reared in the laboratory. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45 (10): 1217-1236.
- RICE, A. L., 1980. Crab zoeal morphology and its bearing on the classification of the Brachyura. *Trans. Zool. Soc. Lond.*, 35: 271-424.
- RICE, A. L., 1981. Crab zoeae and brachyuran classification: a re-appraisal. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*, 40: 287-296.
- RICE, A. L., 1983. Zoeal evidence for brachyuran phylogeny. In, *Crustacean Issues 1*, ed. by F. R. SCHRAM, A. A. Balkema Press, Rotterdam, pp.313-330.
- ŠTEVČIĆ, Z., 1971. The main features of brachyuran evolution. *Syst. Zool.*, 20: 331-340.
- TERADA, M., 1985. On the larval development of *Parthenope (Platylambrus) valida* DE HAAN (Brachyura, Parthenopinae). *Zool. Sci.*, 2: 731-737.
- THIRIOT, A., 1973. Stades larvaires de Parthenopidae Méditerranéens: *Heterocrypta maltzani* MIERS et *Parthenope massena* (H. MILNE-EDWARDS). *Cah. Biol. Mar.*, 14: 111-134.
- WILLIAMSON, D. I., 1974. Larval characters and origin of crabs (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Thalassia Jugosl.*, 10: 401-414.
- WILLIAMSON, D. I., 1982. Larval morphology and diversity. In, *The Biology of Crustacea, Vol.2*, ed. by L. G. ABELE, Academic Press, New York, pp. 43-110.

WILLIAMSON, D. I., 1988. Evolutionary trends in larval form. In, *Aspects of Decapod Crustacean Biology*, ed. by A. A. FINCHAM and P. S. RAINBOW, Oxford Univ. Press, pp. 11-25.

YANG, W. T., 1971. The larval and postlarval development of *Parthenope serrata* reared

in the laboratory and the systematic position of the Parthenopinae (Crustacea, Brachyura). *Biol. Bull.*, 140: 166-189.

〒860 熊本市黒髪3-12-16

九州女学院短期大学

福田 靖