モクズガニ *Eriocheir japonica* (de Haan) の繁殖生態 (総説)

Reproductive Ecology of the Japanese Mitten Crab

***Eriocheir japonica* (de Haan): a Review.**

小林 哲 *

京都大学農学研究科応用生物科学専攻海洋生物機能学分野. 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町

Satoshi KOBAYASHI*

Division of Marine Biological Function, Department of Applied Biology, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa Oiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan.

Abstract: Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) is reviewed mainly based on information collected over the last ten years. This crab is a catadromous species which grows to maturity in freshwater and reproduces in brackish waters and the sea. Adult crabs migrate downstream from fully freshwater areas to marine tidal areas for the purpose of copulation, oviposition, and hatching of eggs. Megalopa larvae settle and metamorphose to the crab stage in upper brackish areas after planktonic zoea larva stage in the sea. Juvenile crabs migrate upstream to freshwater and disperse widely along the river. Larger crabs are distributed in the upper reaches. In both sexes, in the upstream direction the population density tends to decrease, and size at maturity tends to be larger, and the sex ratio becomes female-biased. Details of the process and timetable of maturation (puberty moult and gonad maturation), downstream migration, mating behaviour, oviposition and hatching, the planktonic life of the zoea larvae, and the settlement of the megalopa larvae are noted and their ecological significance is discussed. Ovarian maturation occurs after the puberty moult (terminal moult), taking approximately 4 months. Adult crabs in a hard-shell condition migrate downstream to the tidal area and participate in reproduction, but females migrate downstream even if they have not completed maturation. There are two groups of females that differ in the timing of reproduction. The early-maturing group, which is small in number, develops ovaries in September or October and oviposits in October. In the late-maturing group, which is larger in number, the puberty moult occurs in August, maturation is generally complete by December, and oviposition occurs after December. Mating is initiated without any precopulatory behaviour. Females do not use a sex pheromone to attract mates and males approach without determining the receptivity of the females. Females can copulate only after their ovaries have matured, and they lay eggs within a day after copulation. However, females are not necessarily in a receptive condition in the tidal area, and approaching males are often rejected by females with not fully matured ovaries. The duration of copulation is from 13 to 43 minutes and is negatively correlated with water temperature. Postcopulatory guarding by males continues for several hours, and females may be released by males when oviposition occurs. Females often reject guarding by small males. Females oviposit and hatch eggs up to a maximum of three times. The number of eggs tends to decrease in later clutches. Most crabs seem to die after reproduction without further moulting. Size at maturity varies from approximately 35 mm to 75 mm in carapace width, but each crab can participate in reproduction only in one season and cannot thereafter grow larger. Thus, there is a wide variation of reproductive success in *E. japonica*. In the females, fecundity is higher in larger crabs. As for the males, larger ones with larger chelipeds can most effectively guard females after copulation. The duration of embryonic development varies from 2 weeks to 3 months, and that of the planktonic life of zoea larvae in the sea is estimated to vary with water temperature. Settlement of megalopa larvae in the upper tidal reaches occurs from 2 weeks to 4 months after hatching, depending on the river, and it takes place mainly in mid-autumn (October) and early summer (May to June). The young crabs that metamorphose in autumn and winter neither migrate nor grow during the winter. Upstream migration of the autumn settlers and the summer settlers to freshwater occurs from March to June and from July to August, respectively. This mode of settlement with two peaks reflects the temporal pattern of reproduction. Autumn

Received 30 Mar 1999 Accepted 22 Jun 1999

*: Corresponding address:

settlers are derived from the eggs produced by the early-maturing females, and summer settlers from the late-maturing ones. The reproductive strategy of this crab is of the type characterized by the production of a large number of small eggs and the dispersion of planktonic larvae at sea area in order to colonize new areas. This reproductive strategy may help the crabs to maintain a wide distributional range and make it possible for them to avoid local extinction regardless of high fishing pressure. Gene diversity analysis has also indicated that genetic differentiation of local populations is small. Recent maintenance and restocking efforts of crab populations by fishermen, e.g., through fishery regulation, seed production, and release of crabs, are also discussed. Finally, topics concerning the congeneric catadromous species *E. sinensis* H. Milne-Edwards are considered in comparison with the situation of *E. japonica*. The former species is a native of China, but it has become dispersed into Europe and North America in the 20th century and threatens the native community in these new habitats. The invasion potential of this crab may be enhanced by its reproductive strategy, which utilizes the dispersion of planktonic larvae to colonize new areas.

Key Words: *Eriocheir japonica* (de Haan), life history, catadromous migration, maturation size gradient, reproductive strategy.

はじめに

1. 繁殖生態

モクズガニ *Eriocheir japonica* (de Haan) はロシアの沿海州、サハリン、朝鮮半島東岸部、北海道から琉球列島、小笠原諸島までを含むほぼ日本の全域、台湾に分布するイワガニ科のカニである (酒井 1976)。本種は河川の淡水域上流部から汽水域、沿岸海域にかけて広く分布する大型底生動物として水生生物群集の中で重要な位置を占めており、また淡水域と海水域を行き来する数少ない通し回遊性のカニとしても知られている。一方、内水面漁業における重要な漁獲対象種として日本各地の河川でカニかご、うけなどにより捕獲されているが、近年乱獲の影響が心配されており、各地の漁協が漁獲制限を設けるとともに種苗生産や稚ガニの放流を行っている。また堰やダムの建設など河川工事によって回遊と分布に影響を受ける種として注目されており、河川生態系を管理する上でその移動経路を確保するため魚道に対して何らかの方策を講じることが望まれている (野中 1994; Kobayashi 1998; 小林 1999)。このように特異な生態を持ち、重要な漁獲対象種であるにも関わらず、10年ほど前まではこのカニに関する情報は乏しく、沿岸海域に生息する他の底棲動物や、河川に生息する魚類や水生昆虫などと比べて生態に謎の部分が多く、詳しい調査が望まれていた。その生態について総合的に理解することは、通し回遊種の生態学的情報を得るという点だけではなく、河川・沿岸海域の生物群集の保全の面からも、また重要な漁業資源を保護する上からも重要であろう。筆者は、これまで様々な観点から本種の回遊と繁殖様式を明らかにしてきた (たとえば小林・松浦 1991; Kobayashi & Matsuura 1994a, 1995a, b, c, d, 1997; Kobayashi 1998)。また、総説として一般的な生態を小林・松浦 (1995) で紹介し、回遊と環境との関係を小林 (1999) でまとめた。本総説では、保護事業や増殖事業にも役立てられるよう、モクズガニの繁殖に関する情報をまとめ、それをもとにモクズガニのおかれている現状について考察を加える。

1.1. 通し回遊のプロセス

回遊とは、生涯の一時期に一定方向の移動を行い、のちに戻ってくる習性である。規模の大小はあるものの多くの水生生物で繁殖場所と生育場所間の移動が知られるが、中でも通し回遊は塩分濃度差の大きい淡水域と海水域の間をめぐる回遊で、移動能力の発達した魚類では詳しく調べられている (Myers 1949; McDowall 1992; 塚本 1994)。通し回遊は大きく4タイプに分けられる。(1) 遡河回遊は、淡水域で産卵が行われ、孵化した幼体がしばらくしてから海域へ降り、海域で成長したのち成熟個体が川を遡る (サケ・マス類など)。(2) 降河回遊は、成熟個体が川を降り海域で繁殖し、海域で生まれた幼体が川を遡って淡水域に達し成長する (ウナギやヤマノカミなど)。両側回遊は、成長の場と繁殖の場が同じ塩分濃度であり、成長の一時期だけ塩分濃度の異なる水域へ移動するものである。これには起源の異なる2通りがあり、(3) 淡水性両側回遊は、淡水域で成長し繁殖するものの孵化後しばらくして幼体が海域へ移動し、しばらく海域で過ごしたあと淡水域へ戻って成長を続け (アユやヨシノボリなど)。(4) 海水性両側回遊は海域で成長・繁殖する種が生活史の一時期に淡水域へ進入して過ごす (ボラやスズキなど)。なお、遡河回遊魚や淡水性両側回遊魚の中には、サクラマスでのヤマメや、サツキマスでのアマゴのように、生涯淡水域内で過ごす陸封化集団が見られることがある。

モクズガニの生活史を Fig. 1 に示した。モクズガニは繁殖のため成体が川を降り、塩分濃度のある程度高い河川感潮域の下流部から海域に達し、そこで繁殖を行う。繁殖は河口域から海域で行われる (Kobayashi & Matsuura 1995b, c)。一方孵化したゾエア幼生は、プランクトンとして海域に分散すると考えられる。ゾエア幼生は5回の脱皮を経て遊泳能力の発達したメガロバ幼生に変態し (森田 1974a)、幼生は河口域を遡り感潮域上限部に着底し底生生活に移

Fig. 1. Schematic diagram of the life history and migration pattern of *Eriocheir japonica*.

る。やがて稚ガニに変態してしばらく感潮域に留まったあと、河川の上流域へ向けて遡上を開始し、淡水域へ達したあとも成長を続けながら遡上・分散する (Kobayashi 1998)。したがってこのカニは降河回遊型である。河川に生息するエビ類 (ヌマエビやテナガエビ類) の多くが淡水性両側回遊型である (諸喜田 1979) のに比べると、モクズガニは淡水域では交尾・産卵を行わず (小林・松浦 1991)、幼生も塩分濃度がある程度なければ生存できず (石田 1976)、海域には通常成体しか出現しない (Kobayashi & Matsuura 1995b) など明瞭に異なる。また淡水性エビ類 (ヌマエビやテナガエビ類) には両側回遊個体群と陸封化個体群の両者が認められる種があるが (Mashiko 1990)、モクズガニには淡水域で生活史を全うする個体群は知られていない。

1.2. 淡水域における成長と成熟

本種は河川の淡水域で脱皮成長を繰り返し、やがて繁殖可能な成体となる。形態的な性差は4齢稚ガニの段階で腹肢の本数の違いとして現れている (森田 1974a)。雌では成長とともに腹節幅の相対的な増大が認められ、特に成体では抱卵に役立つよう腹節が顕著に発達するため、未成体と明瞭に区別できる。そのため未成体が成長時に行う脱皮 (成長脱皮) と未成体から成体になる脱皮 (成熟脱皮) とを区別することができる (小林・松浦 1992)。雄について

も同様に成熟脱皮が存在すると推察できるが、外部形態により成体を未成体と区別できないため、確認はできない。また雌雄とも成長するにつれて鉗脚が大型化するとともに鉗脚上軟毛の分布域が拡大する傾向があり、特に雄では顕著である。そのため鉗脚の雌雄差は成長とともに拡大し、成体では雄は軟毛の密生した大型の鉗脚、雌は軟毛の薄い小型の鉗脚を持ち、形態に顕著な性的二形が認められる (Kobayashi & Matsuura 1993)。

河川の淡水域でモクズガニは1年を通じ下流部から上流部まで広く分布しているが、その密度は全体的に上流へ向かうに従い減少していると推定され、1かご当たりの平均漁獲量も最上流部は最下流部の1/7である (Kobayashi & Matsuura 1995d)。雌では成体のサイズは甲幅35~75 mm程度で大きく幅がある (小林・松浦 1992)。成熟脱皮は淡水域の広い分布域で行われるが、流程に沿って成熟サイズに変異性が認められる。すなわち、下流域では小型の未成体が成熟脱皮を行うため、小型 (甲幅55 mm未満) の成体ばかりが採集される。それに対し、上流域では大型化した未成体が成熟脱皮を行う傾向が認められ、成体は大型個体 (甲幅55~75 mm) ばかりが採集される。分布域全体では上流へ向かうほど最大未成体サイズと最小成体サイズが大型化する傾向が認められる (小林・松浦 1991; Kobayashi & Matsuura 1995d)。雄についても同様に、下流域には小型個

Fig. 2. Schematic diagram of the population structure of *Eriocheir japonica* showing the variation along the river.

体ばかりが分布し、上流域では大型個体が多数分布している。さらに生殖腺（雄の場合精巣と輸精管、副精腺）が顕著に発達した成体がみられるのも下流域では小型個体（甲幅 55mm 未満）、上流域では大型個体（甲幅 55~75 mm）に限られ、上流ほど成熟サイズが大型化する傾向がある（Kobayashi & Matsuura 1995c）。鹿児島県神ノ川で 1 年間カニかごにより採集された個体は、雌雄とも最下流域では 90% 以上が甲幅 55 mm 未満であったのに対し、最上流部では甲幅 55~75 mm が 60% 以上を占めていた（Kobayashi & Matsuura 1995d）。また性比に関しては、上流ほど雌が多く下流ほど雄が多い傾向が認められ、1 年間にカニかごで採集された個体は最上流部で雌の比率が 69% であったのに対し、最下流部では 43% であった（Kobayashi & Matsuura 1995d）。以上のように、本種は淡水域では流程に沿って連続した変異性が存在する。

淡水域に分布する成体はやがてすべてが川を降り感潮域へ達し、繁殖に参加する時に混ざり合う。そのため汽水域や海域で採集される繁殖参加個体の構成は、繁殖期全体を通して雌雄とも淡水域の下流域に由来する小型個体（甲幅 35~55 mm）が多く、全体の性比は雄に偏るが小型個体は雄に、大型個体は雌に偏る傾向が認められ、淡水域での分布様式を反映している（Fig. 2）。

このような成熟サイズの変異性を生み出す原因については、2通りの説明が可能である。まずそれぞれの個体において成熟サイズが遺伝的に決まってい、大型成熟個体が上流まで遡上する傾向が、小型で成熟する個体は下流に留まる傾向があるというものである。もう一つは本来成熟サイズは遺伝的に決まっておらず、表現型に可塑性があるため、生息環境の影響、たとえば水温、餌条件、個体群密度

などにより後天的に決まるというものである。残念ながら、モクズガニでは検証が困難なためいまだ明らかにされていない（たとえば脱皮成長を行うことにより標識追跡が難しく、移動分散が激しく生息域の特徴から再捕効率も悪い、高密度飼育下では共食いを行う可能性がある、など）。

流程に沿った成熟サイズの連続的変異現象は、両側回遊性のカンキョウカジカ *Cottus hangiongensis* Mori でも確認されており、河川流程に沿って広く分布域を持つ通し回遊性種に共通する現象として注目される。カンキョウカジカでは上流ほど成熟年齢が遅延することで成熟サイズが大型化することが明らかにされており、またこの変異性は雄で顕著であり、一夫多妻型の繁殖システムとの関連が推察されている。さらに、密度条件の異なる条件下で飼育を行うことで、成熟サイズ変異の原因が表現型の可塑性によるものであり、成長期の個体群密度という環境の影響を受けて表れることが明らかにされている（Goto 1993）。

1.3. 生殖腺の発達と降河行動の関係

多くの雌は 8 月頃に淡水域で成熟脱皮を行うが、雌はその段階ではまだ卵巣は未熟な段階で、卵黄物質は蓄積しておらず黄白色の細い糸状である。その後卵巣の発達が始まり、卵巣内卵は卵径 100 μ m 未満から 300 μ m 以上へ、生殖腺指数（ $100 \times \text{卵巣重量} / \text{歩脚を除いた胴体の質重量}$ ）で 1.0 未満から 10.0 程度へと顕著な増大が見られる。卵巣の色も黄白色から橙色を経て赤褐色へと変化する。卵巣の発達には少なくとも 3 ヶ月程度は必要で、卵巣が成熟するのは 12 月頃になる。一方ごく一部の個体は 8 月の段階で既に成体として卵巣が発達中であり、9 月頃には成熟している（早期成熟群）。これらは大型個体に偏る傾向が認めら

れる (Kobayashi & Matsuura 1995c)。

繁殖に参加するための回遊行動は、モクズガニの場合、繁殖可能な状態で行われるとは限らない。カニが川を降るのは成体になってからであるが、卵巣の発達程度との間に明瞭な関係は認められない。降河時期は開始も終わりも上流ほど早く、また一度降河を始めたら途中の淡水域で留まる傾向は弱く、汽水域へ一気に降る傾向があると思われる (Kobayashi & Matsuura 1995c)。卵巣の発達は生息場所に関係なくほぼ同時期に行われる。そのため、早い時期に降河のみられる上流域では、卵巣の未発達なカニが降河個体の多数を占めている。先に述べたように、全体的に河川の上流域ほど大型個体が分布しており、かつ分布密度が低いいため、上流からの個体が降る繁殖期の始め (9~10月) には、感潮域に大型個体 (多くは甲幅 55 mm 以上) が少数分布しており、卵巣の未熟な個体が多く含まれている。なお、それらの個体の中にはごく一部卵巣が成熟した個体も混ざっており (早期成熟群)、9 月中旬に繁殖活動を始めている。そして降河時期の遅い下流域では、ある程度卵巣の発達した状態で川を降ることになる。下流域には小型個体が多数分布しているため、多くの個体が降る 11 月以降には、感潮域に小型個体を多く含む多数の成体が出現する (小林・松浦 1991; Kobayashi & Matsuura 1995b)。

成熟した雄では輸精管に精包 (精子の詰まった袋) が満たされている。感潮域ではこのような成熟した雄ばかりが出現しており、雄はおもに生殖腺の発達した状態で川を降ると考えられる (Kobayashi & Matsuura 1995c)。また流域ごとでは雌雄の降河時期に差は認められず、同時期に降る傾向が認められる (Kobayashi & Matsuura 1995c)。

1.4. 配偶行動

モクズガニの繁殖活動は、河川および海域の感潮域に限られている。森田 (1974b) は河川感潮域での配偶行動のみを確認しているが、筆者は外海に面した海域でもこのカニの交尾を確認し、海水飼育下で交尾を盛んに行うのを観察している (Kobayashi & Matsuura 1994b)。福岡県津屋崎海岸でのモクズガニの繁殖期は、個体群全体では 9 月から翌年の 6 月にかけての 10 ヶ月近くにおよぶ (Kobayashi & Matsuura 1995b)。交尾もその間観察され、早期成熟群が 9 月から 12 月にかけて、他の多くの個体 (後期成熟群) は 12 月以降に行うと考えられる (小林 未発表)。長崎県五島の河川感潮域では 10 月から 3 月にかけて交尾が観察され、1 月にピークが認められている (森田 1974b)。

筆者は自然海水の流水条件下で、カニの配偶行動の水槽観察を行い、そのプロセスを明らかにした (小林 印刷中)。モクズガニの交尾は脱皮を伴わないタイプで甲の硬い状態で行われる。成熟脱皮は淡水域で行われ、甲の硬くなった状態で感潮域へと移動し、繁殖を行う間は脱皮を行わない (Kobayashi & Matsuura 1995b)。また多くの海産のカニ類では、成熟した雌の性フェロモンにより雄が誘引さ

れることが知られているが (Ryan 1966; Dunham, 1978)、モクズガニの雄は雌の成熟程度 (卵巣が発達し産卵可能かどうか) を確認できないにも関わらず交尾を挑む。しかも雄は求愛行動や交尾前ガードにあたる行動を全く行わず、雌をみつけると接近し捕捉して乗りかかり、そのまま交尾体勢に入る。一方、雌の側は卵巣が成熟し産卵が可能な状態でないと交尾ができず、卵巣が未熟な場合は交尾体勢に入ってもその直後に体を揺さぶり雄を拒絶し、排除する。カニ類では雌の交尾期間が脱皮間期の一時期に限られる場合、生殖孔の脱石灰化による軟化により閉鎖が解かれ、交尾可能となることが知られている (村井 1987; 福井 1991)。モクズガニの雌の生殖孔は可動性の蓋も無く外見からは識別できないが、同様の変化が雌の生殖孔に生じて産卵直前にのみ交尾が可能になると考えられる。雄は雌に拒絶されるとすぐに雌から離れ、交尾を諦める。成熟と降河の節で述べたように、モクズガニの雌は卵巣の発達程度に関係なく川を降るため、繁殖期のはじめには感潮域に卵巣の未熟な雌も多数分布している。その結果雄は未熟な雌にも交尾を挑み、拒絶されることも多いと考えられる。海域では雄は雌に比べ、岩の間隙などに隠れるよりも徘徊する傾向が強いのも (Kobayashi & Matsuura 1994a)、徘徊し探索することで交尾可能な相手に遭遇する確率を高めていると考えられる。このように、モクズガニは雌がフェロモンにより自分の生殖腺の発達程度を雄に知らせる様子もなく、雄も求愛行動も行わず相手の状態に関係なく交尾をしかけるなど、配偶行動に関しては雌雄間のコミュニケーションが発達しておらず、フェロモンによる誘引が行われるワタリガニ科やクモガニ科、Waving などの求愛行動が見られるスナガニ科など、これまでに報告されている他のカニに比べても原始的であるといえる (朝倉 1990; 福井 1991; 小林 印刷中)。

交尾は雄が雌に向き合い乗りかかる体勢で行われるが、交尾が成立すると雌雄とも動きが止まる。この時間は水温が低いほど長くなり、13 分から 43 分まで幅がある (Kobayashi & Matsuura 1994b)。交尾を終えると雄は雌の背甲に覆い被さる形で交尾後ガードに入る。ガード行動を続ける時間に関しては筆者は定量的データはとっていないものの、夕方に雄がガードを始めて翌日の朝にはガードが解け雌が抱卵していたのを観察した。またガードが解けずに 1 日以上続く場合は、産卵のないまま雌が死亡するまでガードが続けられた。従って、産卵行動がガードの解除に関連していると思われる。さらに、雄よりも雌の体サイズが大きい場合、雌が交尾後ガードを拒絶して雄から逃げ出す行動が観察された。なお、雌は交尾に際して卵巣が成熟し交尾可能な場合、寄ってくる雄をすべて受け入れ、相手を選択して拒絶することはない。また続けて他の雄と交尾することもできる。しかし交尾をせずそのままにしておくと雌は未受精卵を産み、やがて流失させてしまう。そのため雌のガード拒絶行動は、卵が無駄になるのを避けるため

雄の精子を取りあえず受け入れたのちに、さらに他の雄と遭遇する機会も作ることで、得られる精子の質および量を向上させることにつながると考えられる。モクズガニは感潮域に降ったあと海域へ分散し、低密度下で繁殖を行う場合もあるため、このような行動は雌の繁殖成功度を高めるのに役立つと考えられる（小林 印刷中）。

基本的にモクズガニの繁殖システムは乱婚型であると思われる。モクズガニはスナガニ類にみられるような特定の巣を持ち定住する習性はなく、繁殖に際しても配偶相手との関係は交尾から産卵までの短い期間に限られると考えられる。雌は1回の交尾で3回の受精卵の産卵が可能であり、抱卵中には雄を拒絶する。しかし2回目と3回目の産卵直前には他の雄の交尾を受け入れることができ、異なる雄の精子で受精する可能性もある（小林 印刷中）。それに対し雄は1回の交尾のあと翌日には交尾可能になっており、新たな雌に交尾を挑む行動が観察される。雄は必ずしも交尾を受け入れる配偶者に遭遇できるとは限らないが、筆者は飼育環境下で最高5個体の雌と交尾し受精卵を産ませることができた雄を確認している（小林 未発表）。

1.5. 雌の産卵と胚発生

モクズガニの雌は交尾の直後に産卵し、腹肢に卵を付着させて孵化まで抱き続ける。産卵後雌の卵巣は再び卵黄の蓄積が進み、多くの場合卵が孵化する頃には次の産卵が可能なる状態に発達している。産卵は3回可能と思われるが、回数を経るに従い雌が疲弊するとともに産卵数は減少する傾向があり、雌のサイズに関わらず外見から産卵回数が推定できる。1回目の産卵では腹部は前方に湾曲し、あふれるように卵が露出しているが、2回目になると腹部が少し膨らみ隙間から少し卵がはみ出している程度、3回目は完全に腹部が折り畳まれた状態で卵は外部からは確認できない状態になる（Kobayashi & Matsuura 1995b）。雌の産卵数は甲幅の増大に応じ増加する傾向があり、甲幅40~75mmの範囲で1回目の産卵数は10万~60万、2回目は8万から30万、3回目は2万から8万程度である。しかし、必ずしもすべての雌が3回の産卵を終えることができるわけでもなく、抱卵したままの死体も多数観察されている（小林 準備中）。

卵の発生期間は水温に応じて著しく変動し、水温が10℃前後に下がる冬季には、発生に3ヶ月近くを要する。また水温が25℃以上になる6月中旬や9月始めでは、2週間程度で孵化が見られる（Kobayashi & Matsuura 1995a）。そのため、福岡では早期に成熟していた少数の個体は9月から12月にかけて3回産卵し、12月頃に成熟が完了する多数個体は12月から6月の間に3回の産卵を行うと推定される（Kobayashi & Matsuura 1995b）。

1.6. 繁殖後の死亡

海域に分布する親ガニのほとんどは、繁殖を行う間は脱

皮成長せず、繁殖を終えると死亡すると推定される（Kobayashi & Matsuura 1995b）。繁殖期の終わり頃には弱りきって脚が多数欠損し、鉗脚上の毛が禿げた個体も多数採集される（Kobayashi & Matsuura 1997）。モクズガニの死体は、繁殖期を通じ河川感潮域から海岸域にかけて多数目撃され、一部は海岸に打ち上げられる。また、海域で採集したカニを飼育しても、繁殖期の終わりにはすべて死亡する。全体的に死亡時期は雄の方が早い傾向がある（Kobayashi & Matsuura 1995b）。なお河川の淡水域では雌雄とも、降河が終了した冬から翌年の夏の成熟脱皮で新しい成体が出現するまでの時期は、小型個体や未成体のみで占められるため、成体はほとんどすべてが川を降り、以後戻らないと考えられる（小林・松浦 1991）。つまり、モクズガニは河川の淡水域で成熟脱皮により成体となり、川を降り感潮域へ達すると、1繁殖期（雌では最高3回抱卵する間）を過ごすだけで脱皮成長せず死亡する。感潮域に降ったあとの各個体の生存期間は、長いもので5~6ヶ月である。

このように成熟脱皮がそのまま最終脱皮となる点は、他の多くのカニ類が成熟脱皮後も成体のまま成長を続ける（倉田 1960）のとは大きく異なっている。なおカニ類で成熟脱皮が最終脱皮に相当する例は、ズワイガニ *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) などクモガニ類で知られている。しかしズワイガニ類で成熟脱皮後に脱皮成長しないのは雌のみで（吉田 1951; Diesel 1988; 風呂田 1988）、モクズガニの場合とは異なっている。おそらく、モクズガニの死には通し回遊という生態も影響しているのであろう。河川の淡水域から塩分濃度をはじめとして環境の大きく異なる海域へと降り繁殖を行うため、生理的機能も大きく切り替わるとともに強い繁殖コストが加わり、海域で繁殖活動が続けるうちに淡水域で蓄えたエネルギーを消耗して死亡すると考えられる。ちなみに、雌の成体を淡水で飼育すると1年以上生存し、脱皮成長するものも観察された（小林 未発表）。このように最高3回の産卵も可能な1繁殖期で寿命が終わるという点は、強い繁殖コストにより1回の産卵で死亡する例や、長い寿命の間に多回産卵を行うという例とも異なり、重要な特性と言える。

また繁殖に参加したのち成長せず死亡することから、雌雄とも1回の繁殖期の繁殖成功度がそのまま生涯繁殖成功度を表しており、個体群内では各個体の生涯繁殖成功度に大きな変異性が存在すると推察される。体サイズと繁殖成功度の間に正の相関がある例はよく知られているが、モクズガニでも体サイズと繁殖成功度との相関が考えられる。雌では産卵数は体サイズとの間に正の相関が認められ、小型個体と大型個体の間には数倍（1回目の産卵で甲幅40mm台の10数万と70mm台の50~60万）の開きがある（小林 準備中）。雄では大型個体ほど鉗脚は大型化し（Kobayashi & Matsuura 1993）、交尾後ガード行動の成功率も高いと考えられ、自分の精子で授精できる確率も高いと考えられる。なお他の多くのカニ類は小型の成体も脱皮成

長を続けて大型化するため、生涯を通じてみると小さいサイズで繁殖に参加した個体もやがては大型化して繁殖成功度を高め、最初の繁殖成功度の低さを補うことができると考えられる。それに対しモクズガニは、淡水域で成熟サイズが決まると将来の繁殖成功度もほぼ決まってしまう。小型個体は低い繁殖成功度しか得られず成長して高めることもできないまま死亡するが、大型個体は繁殖参加時に高い繁殖成功度を得る能力を備えている。もっとも、雌は受け入れ可能な状態にあれば雄のサイズに関係無く交尾を受け入れるため、低密度条件下では小型雄も移動性を増して配偶者を探索し、交尾頻度を増やすことで、体サイズ差による不利をある程度補うことも可能と考えられる。一方、雌の場合は体サイズにより産卵数が決まってしまうため変更できないため、小型個体は不利な状況を変えることはできない。繁殖参加個体が小型個体では雄に性比が偏り、大型個体では雌に性比が偏っているのも、このような性により異なる繁殖成功度の偏りで説明できるかもしれない。

このような繁殖成功度の変異性がみられる背景を生活史全体で考えると、淡水域で成熟するまでの成長にサイズに応じたエネルギーと時間が必要だとすれば、繁殖参加前の死亡率などのコストがかかることで、体サイズの異なる個体の適応度の間にある程度の釣り合いがとれている（つまり大型成熟個体ほど繁殖成功度は高いものの繁殖参加前の

コストは高いというトレードオフが成り立つ）可能性も考えられる。しかし成長に要する時間や捕食圧の強さなど不明の点も多く、繁殖参加前のコストの差が小さい場合も考えられるので、検証が必要である。

1.7. メガロパの着底と稚ガニの遡上

感潮域で孵化したゾエア幼生は、塩分濃度が低いと生存率も低い（石田 1976）ため、河川流入域から海域へと流され、浮遊生活を送りながら海域を分散すると考えられる。脱皮を繰り返し5齢までゾエアで過ごした後は、遊泳能力が発達したメガロパとなり、淡水適応力も高くなる。メガロパは河川感潮域の上部に着底し、そこでカニへと変態する。この水域は大潮の満潮時に塩水くさびが到達する上限にあたり、他にゴカイ *Neanthes japonica* (Izuka) やケフサイソガニ *Hemigrapsus penicillatus* (de Haan) など汽水性種も分布するが、潮の引いた時は流水の塩分濃度はほとんど0%である。メガロパは甲幅1.8mm程度、1齢稚ガニの甲幅は2.0mm程度であり、着底域にしばらく留まり脱皮成長して甲幅が5~6mmになると（最小遡上サイズ3.5mm）、ほとんどの個体は淡水域へと遡上を開始する。淡水域へ達したのちも、遡上しながら成長を続ける（Kobayashi 1998）。

なおメガロパの着底から稚ガニの遡上までの過程には、季節性が認められ、福岡県では大きく2つの着底群が認め

Fig. 3. Timetable of the reproductive process of *Eriocheir japonica* estimated from data collected in Fukuoka Prefecture.

られる。まず、秋～冬（9月下旬から2月上旬）にかけて着底するグループがあり、変態後冬までにごく一部が淡水域へ遡上するが、ほとんどの個体は冬の間ほとんど成長もせず感潮域に留まる。3月上旬から4月にかけて水温が上昇すると淡水域への遡上が行われ、成長もみられるようになり6月頃には甲幅1cm程度に達する（前期着底群）。次に、初夏（5月下旬から6月中旬）に着底するグループがある。この時期は水温も高いため成長も速く、6月中旬から8月上旬にかけて淡水域への遡上が行われ9月頃には甲幅1cm程度に達している（後期着底群）（Kobayashi 1998）。

さらに稚ガニの新規加入の季節性と、親ガニの産卵・孵化時期とのつながりも推定できる（Fig. 3）。前期着底群は、9月上旬までに成熟し川を降る早期成熟群に属する少数の親ガニに由来している。これらの親ガニが産卵を行うのは9月上旬から12月上旬にかけてが中心であり、その間に3回の産卵が行われ、後になるほど水温が低下するため抱卵期間が長くなる傾向がある。孵化がみられるのは9月下旬から1月上旬にかけてであり、ゾエア幼生が浮遊生活を過ごす期間は2週間から2ヶ月程度であると推定できる。後期着底群は、9月下旬から2月頃にかけて川を降る後期成熟群に属する多数の親ガニに由来している。これらの親ガニが産卵を行うのは12月中旬から5月にかけてであり、この間に3回の産卵が行われ、後になるほど水温が上昇するため抱卵期間が短縮する傾向がある。孵化はおもに2月から6月の間にみられ、低水温下で発生する場合3ヶ月程度、暖かくなって孵化する場合は2週間程度の浮遊生活を過ごしたのちに着底すると推定できる（Kobayashi 1998）。

2. 応用的問題

2.1. モクズガニの繁殖戦略

モクズガニは河川を通して海域から淡水域へと遡上し、生活域を広げるように適応進化してきた種といえる。そのため、これまで本種は進化を考える上で淡水域への適応の面が重視され、海域から淡水域へと分布域を広げる途中段階にある種とみなされることが多かったようである（たとえば三宅 1970）。しかしこのカニの繁殖生態を明らかにしていく上で、河川を通じて淡水域へ生息域を広げる点だけでなく、海域での繁殖活動を利用して分布域を広げている点も無視できないことが明らかになってきた。

一般に淡水域は栄養が乏しく変動の激しい不安定な環境であるため、淡水性の動物は淡水生活への適応が進むとともに、栄養を卵内に大量に貯えた大型の卵を少数産み、幼生の発生期間を短縮する傾向が強くなる。たとえばこのような傾向は淡水性のエビ類でよく知られており（諸喜田 1979）、特にテナガエビ *Macrobrachium nipponense*（de Haan）では同種内に陸封化個体群と両側回遊個体群の両者

を持ち、顕著な繁殖戦略の分化傾向が認められている（Mashiko 1990; 益子 1992）。カニ類でも同様で、陸封化した種群であるサワガニ類は直達発生であり、少数の大型卵（卵径2～3mm）の中で幼生期を終えた稚ガニが孵化してくる。またイワガニ科においてもジャマイカの固有種で陸封化した3種（*Sesarma windsor* Turkey and Diesel, *S. jarvisi* Rathbun, *Metapaulias depressus* Rathbun）は大型卵（卵径は1mm以上）で幼生期がゾエア2期とメガロパ1期のみであることが知られている（Anger 1995）。

モクズガニでは、卵数に関しては甲幅-抱卵数の関係をアロメトリー式で回帰させると他の海産イワガニ類（イソガニ *Hemigrapsus sanguineus*（de Haan）・ヒライソガニ *Gaetis depressus*（de Haan）・ケフサイソガニ *H. penicillatus*（de Haan）他）の延長線上にある（Fukui 1988; 小林 準備中）。卵サイズは発眼直後の卵で320～410μmであり（Kobayashi & Matsuura 1995a）、カニ類全体では大きいとはいえない（Fukui 1988; Kurata & Matsuda 1980）。また5期のゾエアと1期のメガロパを過ごすため、幼生としての発生期間も短いとは言えない。このように、モクズガニには淡水適応を示す大卵少産化、幼生期間の短縮化の傾向は認められず、他の海産種と同様な小卵多産型であるといえることができる。つまり、淡水へと適応する途中段階にあるという説は繁殖形質の点からは当てはまらない。

一方繁殖のため淡水域から降ってきたカニは、河口域から周辺海域へと広く移動分散するようである。筆者はモクズガニを産する河川の河口から数km離れた海岸域でも繁殖活動を行う個体を多数採集しており、沿岸域を放浪するカニも目撃している（Kobayashi & Matsuura 1994a, 1995b）。河口域では、抱卵雌は潮汐に同調させて幼生を孵出させ、幼生の海域への分散に役だっているようである（Yamasaki et al. 1995）。幼生も発生の初期では塩分濃度が高いほど生存率が高まる傾向があり（石田 1976; 岡本・鈴木 1992）、汽水域に留まる可能性は低いと考えられる。また浮遊生活を送る期間は水温の変動によって大きく変動し、高水温期は2週間程度でメガロパとなり着底するが、低水温期には2～3ヶ月はかかる（小林 未発表）。特に雌の産卵と抱卵の節で述べたように、後期成熟群の1回目の産卵に由来する幼生は、親ガニの数も産卵数も多いため、個体数が多い。これらの幼生は低水温期に発生期がさしかかるため浮遊生活期間も長くなり、その分散の効果も大きいと予想できる。一般に海産底生動物の中には、浮遊生活期間が数ヶ月以上にも及ぶ長期浮遊型の種もいるが、本種のような2～3ヶ月の場合でも浮遊期間は長い方であり（Thorson 1961）、近接する河川間の移動には十分役立つと考えられる。実際には幼生が分散する程度は潮流により決まる部分が大きいと考えられるが、モクズガニの分布する河川も内湾域に注ぐものばかりではなく外海に面している場合も多いので、幼生が流れに乗り海域を移動分散している可能性は高い。

モクズガニがこのような繁殖様式を備えていることは、

海域を通じ近接する河川どうしで遺伝子の交流があることを示している。さらに、複数の近接する河川どうしのつながりができることで広範囲にわたり遺伝子が共有される可能性もある。Gao & Watanabe (1998) は北海道から沖縄までの 22 地域から得られたモクズガニを用いて酵素多型を調べ、9 つの遺伝子座で認められた変異をもとに遺伝的類縁関係を明らかにした。多型遺伝子座率と平均ヘテロ接合率は 0.0149 と 0.020、地域個体群間の Nei の遺伝的距離 (Nei 1972) は平均 0.0004 であり (同属種チュウゴクモクズガニ *E. sinensis* H. Milne-Edwards との間の 1/140)、日本国内では地域的な種分化が生じるほどの大きな遺伝的差が無いことが示されている。なお、同じ淡水産のカニでもモクズガニと陸封種のサワガニ *Geothelphusa dehaani* (White) では対照的で、サワガニでは幼生期を欠き地域個体群どうしの交流も乏しいため、遺伝子集団に偏りが生じ、地域個体群間の色彩変異の偏りが著しい (鈴木・津田 1991; Aotsuka et al. 1995)。5 つの遺伝子座を調べることで得られた、神奈川県から東京都にかけての地域個体群間の Nei の遺伝的距離は、同じ体色型どうしても平均値は 0.028 から 0.153 であり、全体では 0.517 という大きな値を示している (Aotsuka et al. 1995)。

またモクズガニは河川の流程に沿って下流域から上流域まで広く分布する傾向があり、長野県の諏訪湖や千曲川など標高の高い地域や、琵琶湖など、堰やダムが障害となる可能性のある場所でも捕獲された記録があり (小林ら 1997)、河川に生息する動物の中でモクズガニほど分布域の広い種はまれである (Kobayashi 1998)。モクズガニは淡水域においては砂、泥、岩、コンクリートなどいずれの底質にも生息でき、清冽な渓流域からミズワタが生え硫化水素が泥に溜まった富栄養な水域まで、流れさえあれば幅広い水質域で生息している。このように環境適応力が高い上に、垂直な壁もよじ登り、陸上も移動できるなど移動能力も発達している。また陸上由来のものも含め堆積物や腐植・腐肉をおもに食べる大型底棲動物であるため、食性の面からも競合者は少ない (小林 1999)。現在、多くの淡水魚が絶滅危険性のある種としてリストアップされているが、いずれも生息域・繁殖域の選択性が強く、移動能力が小さいことで分布域が限られ、小産型で再生産効率の悪いものが多い。淡水域の限られた環境へ適応したことが、かえって閉鎖的水域で進む環境破壊による影響を強く受け、個体数減少を招いているのである (森 1998)。そのような種と比較すると、モクズガニの個体群が生残する能力は明らかに高いといえよう。つまり、モクズガニは比較的安定した環境であり開放的でもある感潮域で繁殖を行い、さらに海域を分散することで他の河川に分布する個体群へ新規加入個体が補給され、淡水域での生息環境に対する選好性もそれほど強くなく、広い分布域が維持されている。そのため、河川の淡水域で汚染や乱獲などにより一時的に急激な個体数の減少にみまわれても、環境を整えれば隣接した他水域

からの新規加入が期待でき、時間の経過とともに個体群の回復する見込みは大いに考えられる (小林 1999)。

2.2. モクズガニの漁獲と保護事業

以上述べてきたように、本来モクズガニは幅広い環境特性に耐性のある種であると考えられるが、現状では強い漁獲圧による個体数減少が心配されている。このカニは日本の大抵の河川に分布していると考えられ、また多くの河川で漁獲対象種とされている (小林ら 1997)。一部の農村地域では郷土料理として漁獲され、自家消費される習慣も昔からあるようである。カニかごは釣り具屋で安く大量に売られており、漁業権の設定されてない河川では、川を降る時期になると多数のカニかごやうけが仕掛けられ繁殖に参加する前のカニが捕獲されている。とりわけ降河時期の終わり頃の雌は卵巣が発達しているため、高値で取引される傾向がある (小林ら 1997)。繁殖後の死亡の節で述べたように、モクズガニはほとんどの個体が 1 回の繁殖期を終えると死亡するため、繁殖参加前の個体 (特に雌) が多数捕獲されると、個体群の再生産力を大きく低下させる。しかし、現時点では本種の個体群動態についての明確なデータは得られていない。それは本種が回遊する習性により移動分散が激しく、広範囲の水域に分布しており、再捕効率も悪く、通常の個体数を推定する方法で全体を把握することが困難だからである。そのため、漁獲対象である成体サイズのカニの漁獲量の推移をもとに個体数変動を考察する他に方法はないが、他の漁獲種に比べて長期間にわたる統計が残されている例は稀れであり、難しいのが現状である。

現在、漁獲資源の保護のため、一部の内水面漁業協同組合ではモクズガニの漁獲に制限を設けている (1 人あたりや漁獲水域あたりでのカニかご数制限や、漁獲個体のサイズを大型個体に限ったり、漁獲禁止水域や禁漁期間を設けている、小林ら 1997)。

さらに放流事業も行われている。種苗生産した稚ガニの放流は資源保護に有効な手段として期待されている。感潮域で捕えた抱卵雌を海水で飼育し、ゾエア幼生を孵化させる。続いて幼生をアルテミアなどを与えて育て、稚ガニにまで変態させる。やがて淡水に馴化させ、しばらく成長させたのち河川に放流する (石田 1976)。種苗生産した稚ガニを大型水槽内で飼育していると、やがて水槽内を群れて一定方向へ循環するのが観察されるようになるので、放流する時期を決めることができる (太田川漁協 私信)。モクズガニの種苗は飼育中の生残率も比較的高く、この方法は福岡県豊前水産試験場で最初に考案されたあと (石田 1976)、現在広島県、大分県、山口県、新潟県などの水産試験場、漁業協同組合、漁業公社などで行われ、一度に数千から数万尾の単位での放流が行われている (小林ら 1997)。

自然状態では、稚ガニは汽水域からおもに甲幅 5~6 mm 以上のサイズで淡水域へ遡上し、成長を続ける (Kobayashi

1998). 遡上時期には、群れをなして移動する稚ガニが観察されている(野中 1994; 小林ら 1997). 魚類による遡上中のカニへの捕食圧は高いと考えられ、実際に筑後川では稚ガニで胃が充満したニゴイ *Hemibarbus labeo barbus* (Temminck et Schlegel) が観察されている(竹下・木村 1995). 放流に際しては捕食圧を低くする必要がある. Suzuki et al. (1998) は生物相の豊富な下流域と貧困な上流域での放流個体にかかる捕食の可能性を調べ、生物相が豊富であれば魚類の捕食圧も他の餌生物に分散され、カニの生残率も高いことを指摘している. また、近年の河川改修工事により護岸のコンクリート張りが進み、単純化された河川環境では、生物相が貧困である上に身を隠す場所も少なく、カニは高い捕食圧を受けると考えられる. そのため放流効率を高めるためには、カニが分散できる場所が上流部に残されている下流域で、しかも植生や転石に富み自然度が高い場所に、河川で多くの遡上個体が観察される初夏(後期着底群の遡上時期)を選んで行うのが望ましいと考えられる(Kobayashi 1998).

その他、ある程度成長したカニを他地域から取り寄せて放流することも行われている(小林ら 1997). この場合、非漁業水域から取り寄せるものと、大河川などの他の漁業水域から供給されるものがある. しかし供給源を選ぶ根拠も明確ではなく、供給源の地域個体群に負担がかかることも考えられる. また種苗生産した稚ガニの放流に比べ規模も小さいため、実際にどの程度の効果が及んでいるかも明らかではない.

放流事業に関しては、近年魚類で遺伝子レベルでの地域個体群に及ぼす影響が懸念されている(原田 1998). 他水域から得られた放流個体は、本来の個体群と違う遺伝子組成を含む可能性があり、遺伝子集団の構成を乱し、個体群の性質を変えることも考えられる. また継代飼育を続けてきて遺伝子組成の限られた親から得られた子を放流することで、集団の遺伝子の多様性を低下させる可能性もある.

しかし、モクズガニの場合は繁殖戦略として海域を分散する方法をとっていることもあり、各河川の個体群が海域を通じて交流し、個体群ごとの遺伝子の特殊化の傾向が弱く地域間の差は小さい(Gao & Watanabe 1998). またモクズガニの継代飼育は現時点では行われていないこともあり、放流個体の遺伝的な多様性が著しく低下することはないと考えられる. 伏屋ら(1997)は、鳥根県で種苗放流を行っている河川と行っていない河川で得られたモクズガニを用い、アイソザイム分析により比較した. 10 酵素 16 遺伝子座の調査により得られた 6 遺伝子座の変異を比較すると、平均ヘテロ接合率は 0.029 と 0.027 で差は小さく、Nei の遺伝的距離も 0.0001 というきわめて小さな値であり、種苗放流による遺伝的変異性減少の傾向は認められなかった. このように、モクズガニの放流については遺伝子レベルでの問題は淡水魚ほど大きくはないと考えられる.

2.3. 同属種チュウゴクモクズガニの現状

モクズガニの同属種に、チュウゴクモクズガニ *E. sinensis* H. Milne-Edwards がある. このカニは形態的には甲の突起の数や形状などわずかの点を除いてモクズガニに酷似しており、同様な降河型の通し回遊を行う習性が知られている(Peters & Panning 1933). 非常に近縁なため 2 種を同種として扱うことを提唱する研究者もいるが(Li et al. 1993), 遺伝子レベルの調査によると近縁な異種として扱うことに定着しそうである(高・渡邊 1998). 原産地は朝鮮半島西岸部、黄海沿岸部から香港にかけての中国沿岸部と、黄河や長江などそれらの地域に注ぐ河川である. 幼生期はゾエア 5 期とメガロパ 1 期であり、最大 3~4 ヶ月の浮遊期間を過ごし(Panning 1939), ゾエア期に海域へ分散しメガロパ期以降に河口へ侵入し上流へ遡上することが推定されている(Anger 1991). 未成体は大陸の内陸部へ 1000 km 以上遡上する(Clark et al. 1998). また中国や日本では上海ガニの名称で中華料理の食材として高値(日本では kg あたりの卸値で約 1 万円)で取引されている. 中国内の漁獲量も年々増加する傾向にあり乱獲の危険性もあるため漁獲や輸出に制限がかけられている. 中国国内での種苗生産や池中養殖も行われており、ある程度の収益も得られている(高ら 1998).

一方、チュウゴクモクズガニは帰化生物としてヨーロッパやアメリカ合衆国にまで分布域を広げている. ヨーロッパでは 1910 年代にドイツで初めて確認され(Peters & Panning 1933), 南はフランスの地中海沿岸部、チェコ、北はフィンランドやロシア、オランダ、ベルギー、イギリスにかけて分布を広げている. 近年では、一時期減少していた個体数が増加する傾向にあり、特にイギリスのテムズ川では 1990 年代になってから大量に増加している(Clark et al. 1998). アメリカ合衆国では、1970 年代以降五大湖のエリー湖、ルイジアナ州ミシシッピ川デルタ地帯、サンフランシスコ湾で確認されている. いずれの地域も従来の生態系や漁業へ及ぼす影響が心配されており、米国内でのチュウゴクモクズガニの商業取引が禁止されるに至っている(Cohen & Carlton 1997). 帰化の原因としては、幼生が船のバラストタンクを通じて運ばれたとする説が最も有力であり、また商業価値が高いため、業者に持ち込まれたカニが放流されたか逃げ出したという可能性もある(Peters & Panning 1933; Cohen & Carlton 1997). いずれにしても、先にモクズガニについて述べた幼生期間の長さや分散力、着底後の高い環境適応力が、チュウゴクモクズガニにおいてあてはまり、帰化をもたらしたことを示している.

しかし同様な通し回遊を行うにも関わらずモクズガニの海外への帰化は知られていない. 逆に日本でのチュウゴクモクズガニの帰化も報告がない. 一つの可能性としては、モクズガニは分布域の一部に朝鮮半島やロシア沿海州の日本海沿岸域を含むものの、分布域の大半が日本列島全域と台湾を含む島嶼部であり、チュウゴクモクズガニが分布し

ている、干満の差が激しく流れの緩やかな大河川の流域にあるという大陸的な環境ではないという点が考えられる。つまり、より原産地の環境に近い大陸的な環境に、チュウゴクモズガニが分布を広げることができたと考えられる。

原産地の中国では資源の枯渇が心配されているにも関わらず、帰化した地域では漁獲されないこともあり大量増殖が問題となっている現状は、モズガニ類の繁殖力と人間の及ぼす個体群への影響力の関係を暗示しているといえよう。

謝 辞：本総説をまとめるに際しお世話になった九州大学水産学第一講座の松山倫也博士をはじめとするスタッフの皆様、千葉県立中央博物館の朝倉彰博士ならびに匿名の査読者の方々にお礼を申し上げる。

引用文献

- Anger, K. 1991. Effects of temperature and salinity on the larval development of the Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* (Decapoda: Grapsidae). *Marine Ecology Progress Series*, 72: 103–110.
- Anger, K. 1995. The conquest of freshwater and land by marine crabs: adaptations in life-history patterns and larval bioenergetics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193: 119–145.
- Aotsuka, T., T. Suzuki, T. Moriya and A. Inaba 1995. Genetic differentiation in Japanese freshwater crab, *Geothelphusa dehaani* (White): Isozyme variation among natural populations in Kanagawa Prefecture and Tokyo. *Zoological Science*, 12: 427–434.
- 朝倉 彰 1990. 十脚甲殻類の交尾行動・配偶システムとその進化—とくに交尾前ガードに関する話題を中心に—. *生物科学*, 42: 192–200.
- Clark, P. F., P. S. Rainbow, R. S. Robbins, B. Smith, W. E. Yeomans, M. Thomas and G. Dobson 1998. The alien Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura), in the Thames catchment. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 78: 1215–1221.
- Cohen, A. N. and J. T. Carlton 1997. Transoceanic transport mechanisms: introduction of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis*, to California. *Pacific Science*, 51: 1–11.
- Diesel, R. 1988. Male-female association in the spider crab *Inachus phalangium*: the influence of female reproductive stage and size. *Journal of Crustacean Biology*, 8: 63–69.
- Dunham, P. J. 1978. Sex pheromones in Crustacea. *Biological Reviews*, 53: 555–583.
- Fukui, Y. 1988. Comparative studies on the life history of the grapsid crabs (Crustacea, Brachyura) inhabiting intertidal cobble and boulder shores. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 33: 121–162.
- 福井康雄 1991. カニ類の配偶行動 (総説). *日本ベントス学会誌*, 40: 35–46.
- 風呂田利夫 1988. 移入種イッカクモグニ *Pyromaia tuberculata* の生態 (予報). *日本ベントス研究会誌*, 33/34: 79–89.
- 伏屋玲子・高 天翔・横田賢史・岩本美央・北田修一・渡邊精一 1997. モズガニの種苗放流が天然集団におよぼす遺伝的影響の検証. *水産増殖*, 45: 25–29.
- 高 天翔・渡邊精一・横田賢史 1998. チュウゴクモズガニの養殖. *Cancer* (日本甲殻類学会会員連絡誌), 7: 21–24.
- 高 天翔・渡邊精一 1998. モズガニと近縁種チュウゴクモズガニの遺伝的類縁関係. *水産増殖*, 46: 171–176.
- Gao, T. and S. Watanabe 1998. Genetic variation among local populations of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* De Haan. *Fisheries Science*, 64: 198–205.
- Goto, A. 1993. Clinal life-history variation in the river-sculpin, *Cottus hangiongensis*: an example of phenotypic plasticity. *Japanese Journal of Ichthyology*, 39: 363–370.
- 原田泰志 1998. 放流と遺伝的多様性. 魚から見た水環境—復元生態学に向けて—河川編一, 森 誠一 (編), pp. 41–47. 信山社サイテック, 東京.
- 石田雅俊 1976. モズガニの生態と増殖に関する研究. 昭和49年度福岡県豊前水産試験場研究業務報告, 1–40.
- Kobayashi, S. 1998. Settlement and upstream migration of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan). *Ecology and Civil Engineering*, 1: 21–31.
- 小林 哲 1999. 通し回遊性甲殻類モズガニの生態—回遊過程と河川環境—. *生物科学*, 51: 93–104.
- 小林 哲 印刷中. モズガニの配偶行動. 水生無脊椎動物学の最近の進歩, 奥谷喬司・小黒千足・太田 秀・上島 励 (編) 東海大学出版会, 東京.
- 小林 哲・松浦修平 1991. 鹿児島県神ノ川におけるモズガニの流程分布. *日本水産学会誌*, 57: 1029–1034.
- 小林 哲・松浦修平 1992. モズガニ雌の成長と成熟に伴う外骨格形態の変化, 甲殻類の研究, 21: 159–168.
- Kobayashi, S. and S. Matsuura 1993. Ecological studies on the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* De Haan-III. Relative growth of the chela and soft-hair distribution on the chela. *Benthos Research*, 45: 1–9.
- Kobayashi, S. and S. Matsuura 1994a. Occurrence pattern and behavior of Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* De Haan in the marine environment. *Benthos Research*, 46: 49–58.
- Kobayashi, S. and S. Matsuura 1994b. Variation in the duration of copulation of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* De Haan. *Benthos Research*, 48: 29–39.
- 小林 哲・松浦修平 1995. モズガニ. 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料 (II). VII. 甲殻類. 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 649–656.
- Kobayashi, S. and S. Matsuura 1995a. Egg development and variation of egg size in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in its marine phase. *Benthos Research*, 48: 29–39.
- Kobayashi, S. and S. Matsuura 1995b. Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in its marine phase. *Benthos Research*, 49: 15–28.
- Kobayashi, S. and S. Matsuura 1995c. Maturation and oviposition in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in relation to their downstream migration. *Fisheries Science*, 61: 766–775.
- Kobayashi, S. and S. Matsuura 1995d. Population structure of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan)—clinal variations in size of maturity. *Crustacean Research*, 24: 128–136.
- Kobayashi, S. and S. Matsuura 1997. Incidence of limb loss and bald chelipeds in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (De Haan) in its marine phase. *Benthos Research*, 52: 61–68.
- 小林 哲・景平真明・米司 隆・松浦修平 1997. モズガニ *Eriocheir japonica* (de Haan) の生態と漁業実態に関するアンケート調査. 九州大学農学部学芸雑誌, 52: 89–104.
- 倉田 博 1960. 甲殻類の脱皮時における長さの増大について. 北海道水産研究所研究報告, 22: 1–48.
- 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. *Bulletin of the Nansei Regional Fisheries Research Laboratory*, 12: 31–42.
- Li, G., Q. Shen and Z. Xu 1993. Morphometric and biochemical genetic variation of the mitten crab, *Eriocheir*, in southern China. *Aquaculture*, 111: 103–115.
- Mashiko, K. 1990. Diversified egg and clutch sizes among local populations of the fresh-water prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan). *Journal of Crustacean Biology*, 10: 306–314.

- 益子計夫 1992. テナガエビの大卵少産・小卵多産. 生物の科学 遺伝 別冊 4 号, pp. 7-16.
- McDowall, R. M. 1992. Diadromy: origins and definitions of terminology. *Copeia*, 1992: 248-251.
- 三宅貞祥 1970. 甲殻類. 馬渡静夫 (編), 現代生物学大系・無脊椎動物 A. 中山書店, 東京, pp. 256-296.
- 森 誠一 (編) 1998. 魚から見た水環境—復元生態学に向けて—河川編一, 信山社サイテック, 東京, 243 pp.
- 森田豊彦 1974a. モクズガニ *Eriocheir japonica* De Haan の発生学的考察. 動物学雑誌, 83: 24-81.
- 森田豊彦 1974b. モクズガニ *Eriocheir japonica* De Haan の交尾習性について. 甲殻類の研究, 6: 31-47.
- 村井 実 1987. カニ類の交尾と雌による精子保存. 海洋科学, 19: 118-122.
- Myers, G. 1949. Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. *Copeia*, 1949: 89-97.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106: 283-292.
- 野中繁孝 1994. 魚道とその効果. 水辺ビオトープ—その基礎と事例—. 自然環境復元研究会 (編), 信山社サイテック, 東京, pp. 126-142.
- 岡本一利・鈴木三夫 1992. モクズガニの幼生と稚ガニの生残, 成長に及ぼす水温, 塩分濃度の影響. 静岡県水産試験場研究報告, 27: 21-32.
- Panning, A. 1939. The Chinese mitten crab. *Report of the Board of Regents of the Smithsonian Institution (Washington)*, 3508: 361-375.
- Peters, N. and A. Panning, 1933. Die chinesische Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards) in Deutschland. *Zoologischer Anzeiger (Suppliment)*, 104: 1-180.
- Ryan, E. P. 1966. Pheromone: evidence in a decapod crustacean. *Science*, 151: 340-341.
- 酒井 恒 1976. モクズガニ, 日本産蟹類. 講談社, 東京, pp. 401-403.
- 鈴木廣志・津田英治 1991. 鹿児島県におけるサワガニの体色変異とその分布. 日本ベントス学会誌, 41: 37-46.
- Suzuki, T., T. Hamano, A. Araki, K.-I. Hayashi, H. Fujimura and Y. Fujita 1998. Predation by fishes on released seedlings of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica*. *Crustacean Research*, 27: 1-8.
- 諸喜田茂充 1979. 琉球列島の陸水エビ類の分布と種分化について—II. 琉球大学理学部紀要, 28: 193-278.
- 竹下直彦・木村清朗 1995. 筑後川におけるニゴイの食性日本水産学会誌, 61: 860-867.
- Thorson, G. 1961. Length of pelagic larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. In, *Oceanography*, Sears, M. (ed.), American Association of Advancement of Science, Washington, D.C., pp. 455-474.
- 塚本勝巳 1994. 通し回遊魚の起源と回遊メカニズム. 川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化—. 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司 (編), 東海大学出版会, 東京, pp. 2-17.
- Yamasaki, S., Sakamoto, H. and H. Hirata 1995. Influences of salinity on hatching and zoeal growth of a catadromous crab, *Eriocheir japonicus*. *Suisanzoshoku*, 43: 423-428.
- 吉田 裕 1951. 有用カニ類の雌雄に見られる大きさの相違と其の原因について. 日本水産学会誌, 16: 90-92.