

琉球大学学術リポジトリ

沖縄島産の左利きヨツモンカラッパとヒメカラッパ
(甲殻亜門: 十脚目: 短尾下目: カラッパ科)

メタデータ	言語: 出版者: 琉球大学資料館 (風樹館) 公開日: 2018-03-16 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 武田, 正倫, 成瀬, 貫, Takeda, Masatsune, Naruse, Tohru メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/38785

沖縄島産の左利きヨツモンカラッパとヒメカラッパ (甲殻亜門: 十脚目: 短尾下目: カラッパ科)

武田正倫¹・成瀬貫²

¹〒305-0005 茨城県つくば市天久保 4-1-1 国立科学博物館動物研究部 (E-mail: takeda@kahaku.go.jp)

²〒907-1541 沖縄県八重山郡竹富町上原 870 琉球大学熱帯生物圏研究センター西表研究施設
(E-mail: naruse@lab.u-ryukyu.ac.jp)

要旨. カラッパ科のカニ類は雌雄とも左右の鋏の形態が異なり、右鋏の可動指と不動指の外面基部に上下に向き合う突起 (可動指基部下方向突起と不動指基部歯) があることが特徴である。沖縄島中城湾産のヨツモンカラッパ *Calappa quadrimaculata* Takeda & Shikatani, 1990 のパラタイプおよび沖縄島大浦湾から最近採集された標本中に鋏の形が明らかに左右逆転した個体が見出された。加えて、中城湾産のヒメカラッパ *C. clepeata* Borradaile, 1903 の標本中にも鋏の形が左右逆転した 2 個体が含まれていた。その内の 1 個体では左右の鋏の形がほぼ完全に逆転しているが、もう 1 個体では左鋏の可動指基部下方向突起と不動指基部歯が両方とも著しく不完全である。鋏脚の左右性が固定しているカラッパ類ではこのような奇形個体の存在は記録に値する。その原因は、片方あるいは両方

の鋏脚が脱落した後の再生異常あるいは胚発生初期における割球の位置の逆位が考えられる。

はじめに

1984–1987 年に沖縄島中城湾で採集された浅海産カニ類の分類学的研究を進める過程で、当地を基産地とするヨツモンカラッパ *Calappa quadrimaculata* Takeda & Shikatani, 1990 のパラタイプの中に、原記載時には見落とされていた、左右の鋏の形が逆転したいわゆる左利き個体が含まれていた。また、Takeda & Shikatani (1990) が検討したヒメカラッパ *C. clepeata* Borradaile, 1903 (*C. terraereginae* Ward, 1936 として) の標本とは別の追加標本 2 個体も左利きであることが判明した。さらに、近年、沖縄島大浦湾で採集

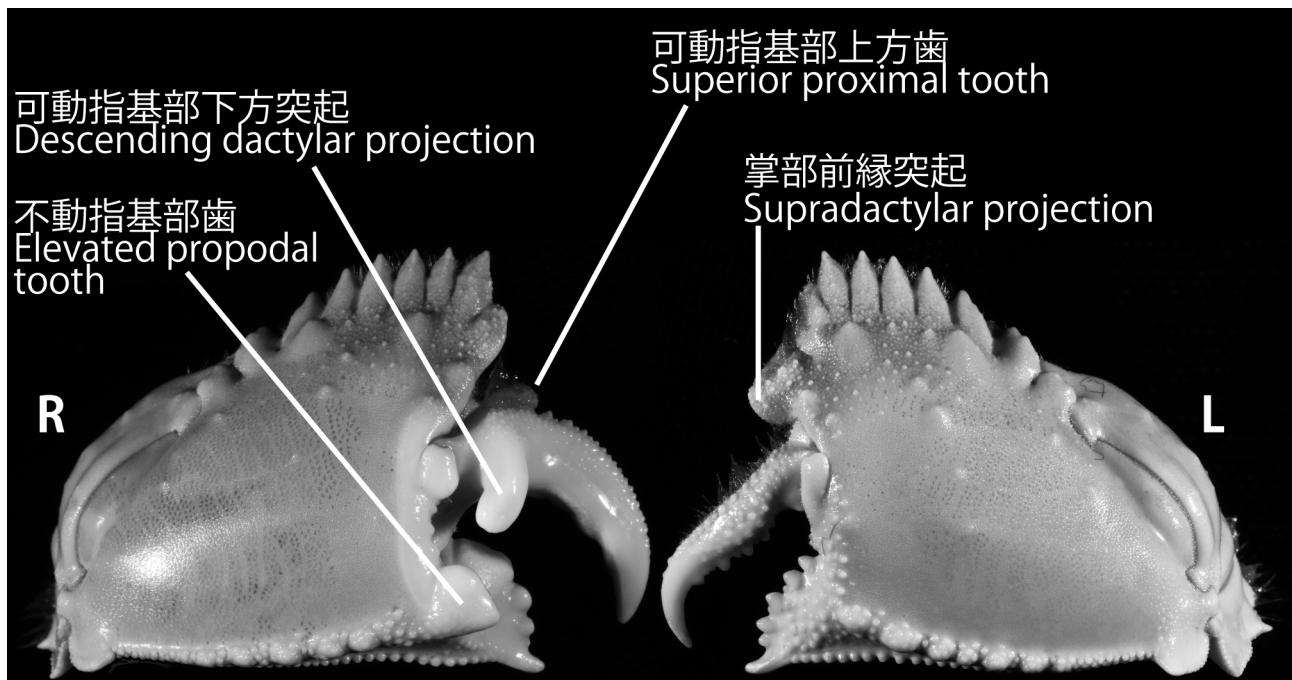


図 1. ヨツモンカラッパの雌 (RUMF-ZC-751) の正常な鋏. Lewis (1969) が名付けた突起, 歯の名称を示す. R, 右鋏; L, 左鋏.

Fig. 1. Normal chelae of female (RUMF-ZC-751) of *Calappa quadrimaculata* Takeda & Shikatani, 1990, showing the projections and teeth named by Lewis (1969). R, right chela; L, left chela.

されたヨツモンカラッパが、不完全ではあるが左利きであることを確認した。カラッパ類においては鋏脚の左右性は雌雄とも固定しており、右鋏の可動指と不動指の外面基部に上下に向き合う突起(図 1, 可動指基部下方突起と不動指基部歯)があることがよく知られている。また、地中海産の *C. granulata* (Linnaeus, 1758) の発生過程の研究によれば、メガロパ期においてすでに左右の鋏の形態差が明らかである (Guerao et al., 1998)。鋏脚の左右が逆転する奇形は、例えば Ng & Tan (1985) が調べたシンガポール大学所蔵のメガネカラッパ *C. philargius* (Linnaeus, 1758) の 150 個体以上すべてが正常な右利きであったように、カラッパ類の鋏の左右逆転は珍しい事例である。ヒメカラッパは近年の報告によってインド-西太平洋海域の浅海に広く分布していることが明らかになったが、ヨツモンカラッパは琉球列島と台湾からのみ知られている稀種であり、一時はトラフカラッパ *C. lophos* (Herbst, 1782) のシノニムと考えられたことがあることから、ヨツモンカラッパに関しては鋏の形が左右逆転した個体の記録だけでなく、トラフカラッパとの異同を再度記述することにも意義があることと考えられる。

ヨツモンカラッパのタイプ標本は、国立科学博物館動物研究部 (NSMT) と琉球大学博物館 (風樹館) (RUMF) に保管されている。なお、ヨツモンカラッパの記載当時は、琉球大学所蔵の標本を URM-CR を冠した番号で登録していたが、現在は RUMF として管理している。ヒメカラッパの奇形標本は 2 個体とも国立科学博物館に保管されている。標本の大きさは、甲の翼状後側縁の歯を含めての最大甲幅 (cb) と甲の後縁の歯を含めての最大甲長 (cl) で表現されている。カラッパ類の左右の鋏に見られる特徴的な突起および歯の名称については、Lewis (1969: Fig. 1) の造語を翻訳して図 1 に示すとともに、本報で使用した。

標本の記録

Family CALAPPIDAE De Haan, 1833 カラッパ科
Genus *Calappa* Weber, 1795 カラッパ属
Calappa quadrimaculata Takeda & Shikatani, 1990
ヨツモンカラッパ
(図 1-4)

検討標本. 沖縄島, 中城湾知念漁港 (刺し網,

鹿谷法一採集). 1♂ (パラタイプ, RUMF-ZC-0252, ex URM-CR 0751), cb 67.5 × cl 41.3 mm, 17-XII-1984. 沖縄島, 大浦湾 (夜間潜水, 水深 10 m, 藤田喜久採集). 1♂ (RUMF-ZC-2412), cb 49.0 × cl 32.5 mm, 28-VI-2012).

比較標本. 沖縄島, 中城湾知念漁港 (刺し網, 鹿谷法一採集). 1♂ (ホロタイプ, NSMT-Cr 9626, ex URM-CR 0753), cb 76.6 × cl 47.4 mm, 11-XII-1984; 1♂ (パラタイプ, RUMF-ZC-4253, ex URM-CR 0752), cb 76.3 × cl 48.0 mm, 11-XII-1984; 1♂ (パラタイプ, RUMF-ZC-4254, ex URM-CR 0074, cb 72.2 × cl 44.8 mm), 01-XI-1985; 1♂ (パラタイプ, NSMT-Cr 9627, ex URM-CR 0084), cb 70.4 × cl 43.5 mm, 25-XII-1985; 1♀ (RUMF-ZC-751, cb 41.1 × cl 63.0 mm), 30-V-1985. 台湾, 屏東県東港漁港 (武田正倫採集). 3♂♂ (パラタイプ, NSMT-Cr 9628, cb 72.0 × cl 45.8 mm, cb 73.6 × cl 46.4 mm, cb 78.0 × cl 48.2 mm), 15-XII-1985.

左利き個体の形態. ヨツモンカラッパは、上記のように、沖縄島中城湾産の雄 5 個体、台湾南部の屏東県東港で得た雄 3 個体に基づいて、1990 年に新種として記載された (Takeda & Shikatani, 1990)。全 8 個体のタイプ標本中の最小個体 (RUMF-ZC-4252, ex URM-CR 0751, cb 67.5 × cl 41.3 mm) において、鋏の形が左右逆転していた。この個体では、本来は右鋏に発達するはずの可動指基部下方突起および不動指基部歯が左鋏に現れ、また、右鋏は正常個体の左鋏の特徴を示していた。しかし、この個体の左側“利き鋏”(図 3B) では、1) 可動指基部下方突起が直線的であり、正常個体の半分ほどと短く、先端が切除された形になっている、2) 可動指基部歯がより上方に位置し、通常より小さい、3) 可動指基部上方歯を欠く、4) 掌部前縁突起が発達する、という正常個体の“利き鋏”(図 2C) とは異なる特徴が認められた。

大浦湾産の左利き個体 (RUMF-ZC-2412) では、右鋏が明らかに小さく、不動指と可動指のいずれも非常に短い (図 4B)。左鋏の大きさは正常個体とほぼ同じであるが、可動指基部上方歯は短く現れているのみであり、不動指基部歯を欠く。また、中城湾産の左利き個体に生じている掌部前縁突起も認められる。なお、両個体とも頭胸甲、胸部、腹部、歩脚などに関しては正常個体との差異は認められなかった (図 3A, C, 4A)。

備考. ヨツモンカラッパの形態的特徴は原記載 (Takeda & Shikatani, 1990: 479, fig. 14) に詳

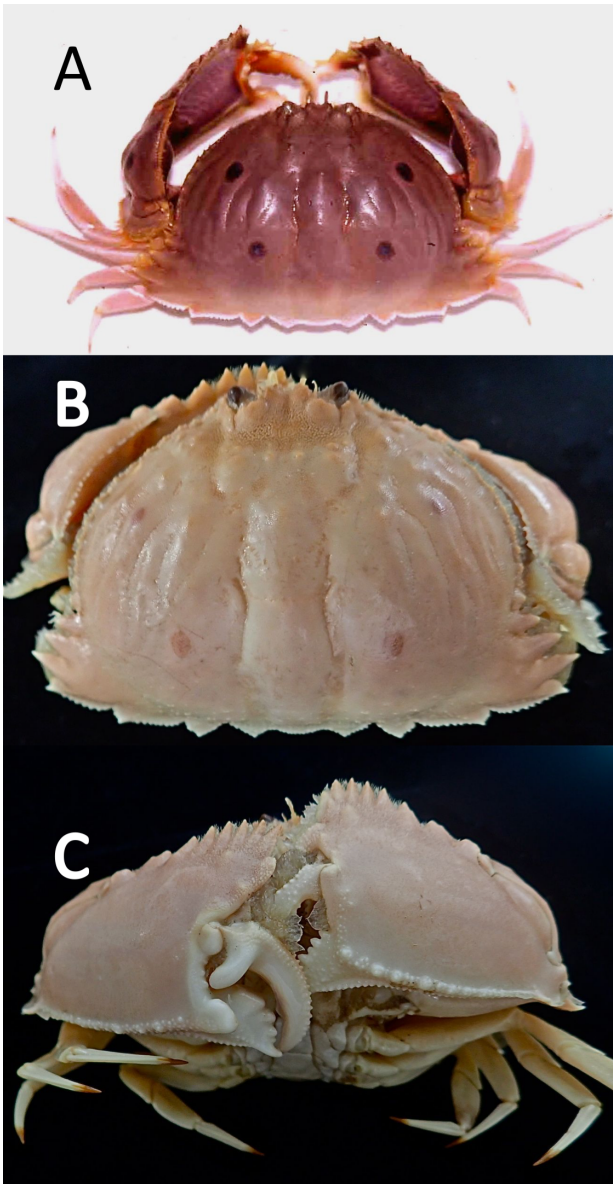


図 2. ヨツモンカラッパ。A: 雄 (NSMT-Cr 9628; cb 78.0 × cl 48.2 mm), パラタイプ。台湾屏東県東港。B, C: 雄 (RUMF-ZC-4254, ex URM-CR 0074); cb 72.2 × cl 44.8 mm), パラタイプ。沖縄島中城湾。(A: 生時の色彩, 武田正倫撮影。B, C: 液浸標本)。

Fig. 2. *Calappa quadrimaculata* Takeda & Shikatani, 1990. A: Male (Paratype, NSMT-Cr 9628; cb 78.0 × cl 48.2 mm) from Dong-Gang, Ping-Tung County, Taiwan. B, C: Male (Paratype, RUMF-ZC-4254, ex URM-CR 0074; cb 72.2 × cl 44.8 mm) from Nakagusuku Bay, Okinawa-jima Island. (A, Color in life, photographed by M. Takeda. B, C: Specimen in spirit).

述されているが、カラッパ属として典型的な種で、トラフカラッパに酷似している。原記載では色彩の基本的な説明が不十分であったためか、Galil (1997) によりトラフカラッパの幼若個体とされた。しかし、Ng et al. (1999: 609, figs. 1a, b, 2a, 3a, c, e, g, j, l) の詳細な比較研究により、

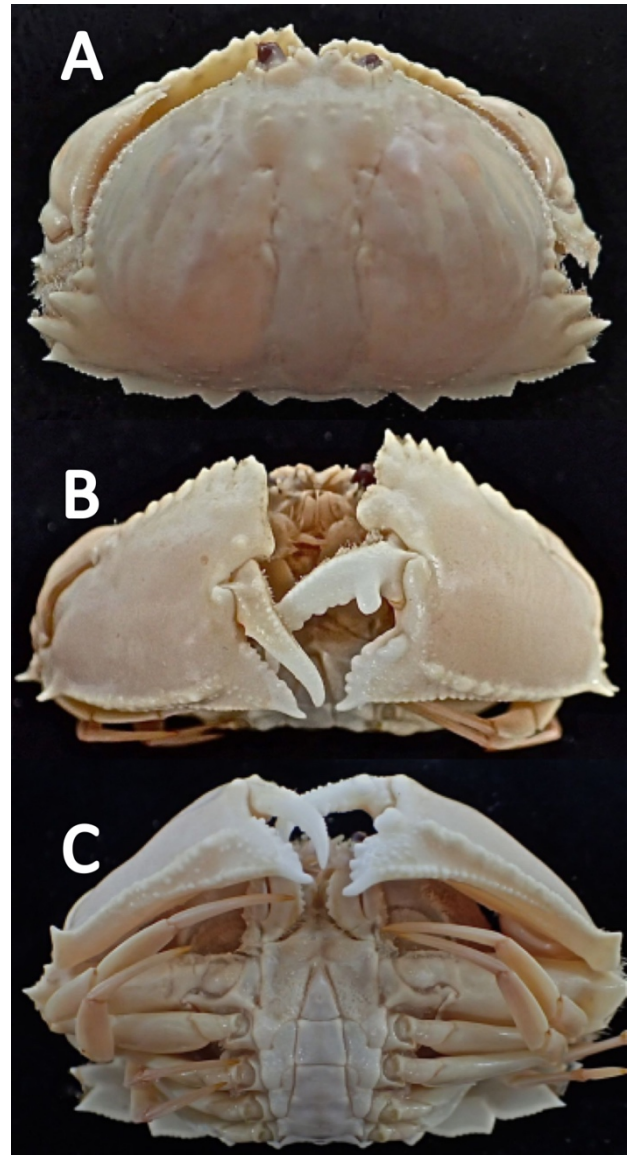


図 3. ヨツモンカラッパ。A–C: 缺が左右逆転した雄 (RUMF-ZC-4252, ex URM-CR 0751; cb 67.5 × cl 41.3 mm), パラタイプ。沖縄島中城湾 (液浸標本)。

Fig. 3. *Calappa quadrimaculata* Takeda & Shikatani, 1990. A–C: Left-handed male (Paratype, RUMF-ZC-4252, ex URM-Cr 0751; cb 67.5 × cl 41.3 mm) from Nakagusuku Bay, Okinawa-jima Island (Specimen in spirit).

独立種であることが確認された。

原記載ですでに強調されているが、ヨツモンカラッパの甲はトラフカラッパよりも幅広く(甲幅の甲長に対する比は、本種で平均 1.61, トラフカラッパで 1.43), また、甲の後縁第 2 歯が本種では第 1 歯とほぼ等長であるのに対し、トラフカラッパでは短く、約 2/3 の長さである。両種の生時の色彩は明らかに異なり、本種にはトラフカラッパにあるような虎斑模様はない(図 2A, 4A)。トラフカラッパの幼若個体の甲面

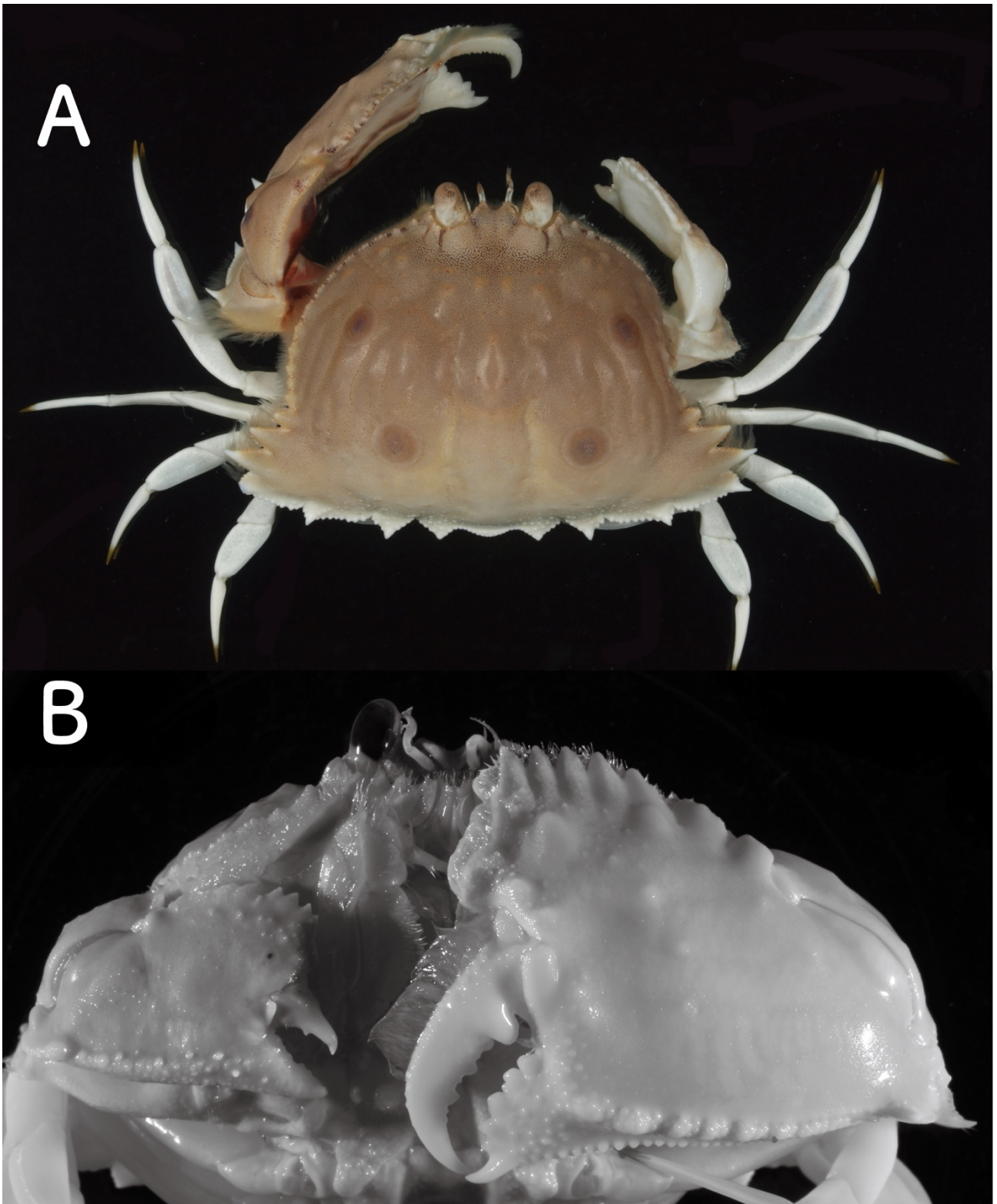


図 4. ヨツモンカラッパ. A, B: 鋏の左右が逆転し, 右鋏が小さい雄 (RUMF-ZC-2412; cb 49.0 × cl 312.5 mm). 沖縄島大浦湾 (A: 生時の色彩, 藤田喜久撮影. B: 液浸標本).

Fig. 4. *Calappa quadrimaculata* Takeda & Shikatani, 1990. A, B: left-handed male with short cheliped (RUMF-ZC-2412; cb 49.0 × cl 32.5 mm) from Oura Bay, Okinawa-jima Island (A: Color in life, photographed by Y. Fujita. B: Specimen in spirit).

にも4個の丸紋があるが (Ng et al., 1999: Fig. 1f), 甲面全体に淡褐色の細い縦筋が多数ある. ヨツモンカラッパはトラフカラッパよりもやや小型であるが, 本種程度の大きさのトラフカラッパでは, 幼若個体特有の4個の斑紋も多数の縦筋も消滅し, 虎斑模様が出現する (Ng et al., 1999: Fig. 1c–e).

Calappa clypeata Borradaile, 1903

ヒメカラッパ

(図5)

検討標本. 沖縄島, 中城湾知念漁港 (刺し網, 鹿谷法一採集). 2♂ (NSMT-Cr 24353), cb 49.7 × cl 35.4 mm, cb 52.8 × cl 37.5 mm), 09-X-1985.

比較標本. 沖縄島, 中城湾知念漁港 (刺し網, 鹿谷法一採集). 1♂ (RUMF-ZC-4289, cb 44.9 × cl 32.8 mm), 1♂ (NSMT-Cr 24354, cb 44.5 × cl 32.1 mm), 1♀ (RUMF-ZC-4290, cb 49.5 × cl 36.7 mm), 03-XII-1984; 1 ovig. ♀ (RUMF-ZC-4291, cb 50.2 × cl 38.3 mm), 30-V-1985; 1♂, 1 ovig. ♀ (NSMT-Cr 24356, cb 45.3 × cl 32.7 mm, cb 51.2 × cl 38.0 mm), 1♂ (NSMT-Cr 9629, misprinted as 0629, ex URM-CR 0088, cb 50.3 × cl 35.5 mm), 21-VI-1985; 2♂♂ (NSMT-Cr 24355, cb 48.4 × cl 34.4 mm, cb 50.9 × cl 35.5 mm), 09-X-1985; 1♂ (RUMF-ZC-4292, cb 44.4 × cl 32.4 mm), 26-XI-1985; 1♂ (RUMF-ZC-4293, ex URM-CR 1162), cb 53.0 × cl 37.7 mm), 10-VI-1987.

沖縄島, 中城湾当添漁港 (刺し網, 鹿谷法一採集). 1♂ (RUMF-ZC-4294, cb 49.6 × cl 35.5 mm), 17-XI-1984.

左利き個体の形態. 鋏の形が左右逆転している2個体 (NSMT-Cr 24353) は十分に成長した雄で, いずれも上記の正常な12個体 (雄9個体, 雌1個体, 抱卵雌2個体) とほぼ同サイズである. 甲の輪郭や甲面の形状などに関しては正常個体 (図5A) と区別ができない.

正常個体の右鋏 (利き鋏) の掌部外面には (図1, 5B), 3個の大きな疣状突起が掌部先端縁に対してやや斜めに並ぶほか, 掌部下縁の基部から先端方へ, 不動指の基部に向かう不揃いの顆粒の列が走る. 左鋏では, さらに掌部の中央やや下側を縦走する鈍頭の顆粒が並んでいる. 右鋏 (利き鋏) の不動指は太短く, 不動指基部歯は臼歯状で, 著しく大きい. 可動指は強く湾曲し, 上縁に大きな可動指基部上方歯がある. また, 可動指基部下方突起は頑丈で, 不動指の基部に向かって強く湾曲している.

奇形2個体のうちの小さい方の個体 (図5C, cb 49.7 × cl 35.4 mm) では, 右鋏は正常個体の左鋏とほぼ同形である. しかし, この個体の利き鋏であるはずの左鋏は, 可動指基部下方突起が非常に小さく, 加えて, 正常個体の可動指基部上方歯が欠如している. 不動指基部歯は盛り上がってはいるが, 正常個体の突起よりも明らかに小さい. また, 掌部前縁突起も存在し, 正常個体の左鋏とほとんど変わらない.

もう一方の大きい方の個体 (図5D, cb 52.8 × cl 37.5 mm) では, 右鋏は正常個体の左鋏の鏡像になっているが, 左鋏では可動指基部上方歯が欠如している.

備考. Ward (1936) により新種記載された *Calappa terraereginae* は, その後 Sakai (1937, 1976), Tyndale-Biscoe & George (1962), Takeda & Shikatani (1990), Dai & Yang (1991), Chen (1993) により日本からオーストラリアにかけての海域から報告されているが, Galil (1997) によって *C. clypeata* Borradaile, 1903 のシノニムであることが明らかにされた. 甲長, 甲幅の比は1.3–1.4で, 甲面が強く盛り上がっている. 甲面には陶器様の光沢がある. 額と眼窩の後方から5本の太い隆起が放射状に走り, それぞれの上に数個の低い瘤状隆起が並ぶ. 甲の前側縁は一様に強く湾曲し, 小歯に刻まれている. 甲の後側縁の翼状突起は比較的よく発達し, 前側縁から明瞭に隔てられている. 甲の後縁中央部は翼状突起よりも後方に突出している.

近年は, Ng et al. (2002) や Lee et al. (2010) などに見るように, *C. clypeata* の名で記録されるようになった. 従来の記録回数は少ないが, 日本から南太平洋, インド洋西部までの浅海に広く分布していることが明らかになった. 日本からは, Takeda & Shikatani (1990) による沖縄島中城湾からの記録 (*C. terraereginae* として) があるが, 山口・馬場 (1993) によれば, シーボルトにより日本からオランダに送られ, デ・ハーンによってトラフカラッパと同定された標本中に本種2個体が含まれているという (英文では “among specimens of *Calappa philargius* identified by De Haan” と書かれているが (p.311), 和文では “トラフカラッパに似ているので, デ・ハーンは両種を混同してしまい,” と書かれている (p. 312). ヒメカラッパは, 甲の後縁に大きな突起が並んでいるメガネカラッパとは明らかに異なり, トラフカラッパに似ている).

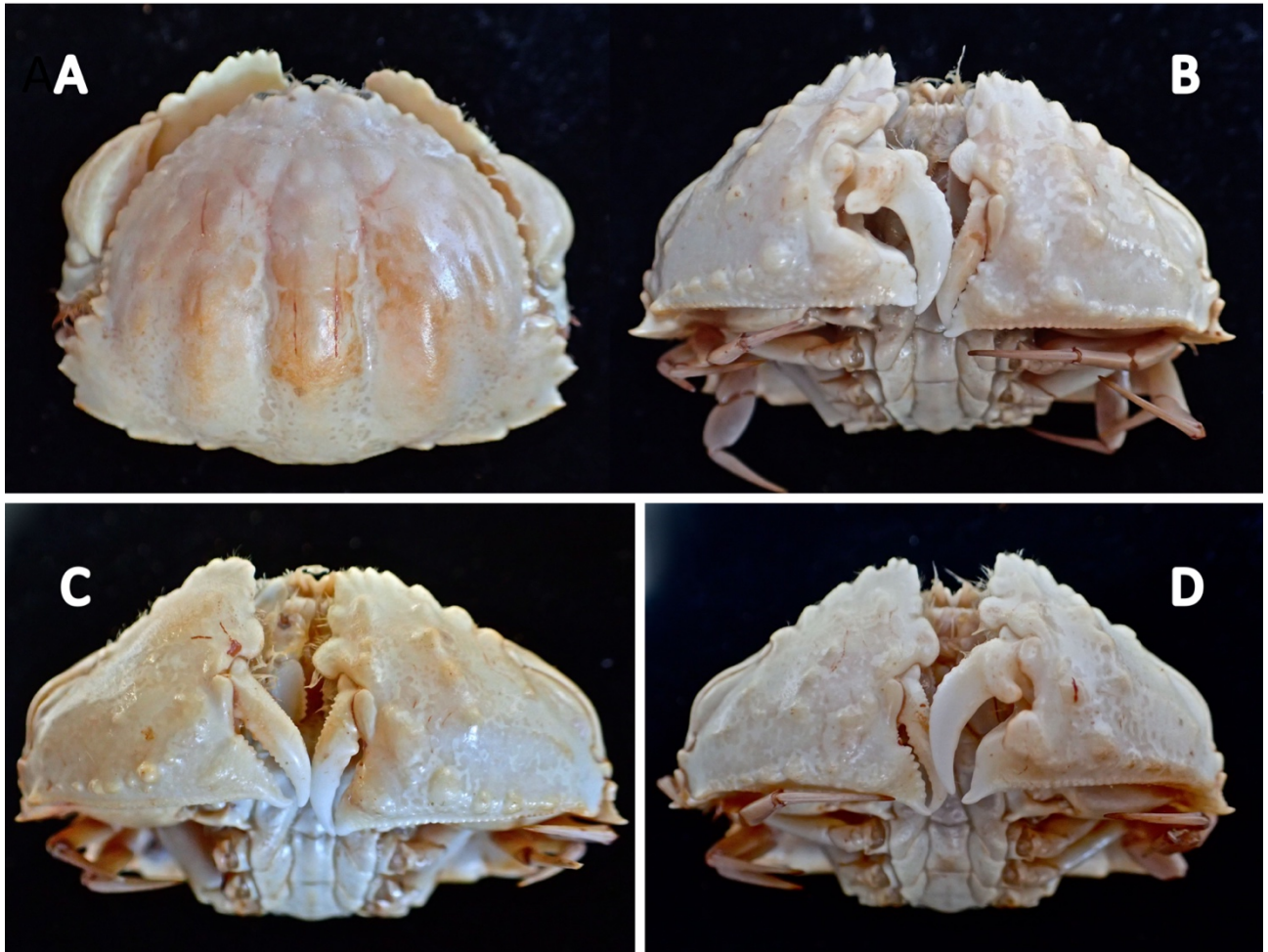


図 5. ヒメカラッパ. A, B: 雄 (NSMT-Cr 24355; cb 50.9×cl 35.5 mm). C, D: 鉗の形が左右逆転した雄 (NSMT-Cr 24353; cb 52.8×cl 37.5 mm, cb 49.7×cl 35.5 mm), 沖縄島中城湾 (液浸標本).

Fig. 5. *Calappa clepeata* Borradaile, 1903. A, B: Normal male (NSMT-Cr 24355; cb 50.9×cl 35.5 mm). C, D: Left-handed males (NSMT-Cr 24353; cb 52.8×cl 37.5 mm, cb 49.7×cl 35.5 mm) from Nakagusuku Bay, Okinawa-jima Island (Specimens in spirit).

考察

カラッパ科カニ類の鉗の形が左右で明らかに異なることは一目瞭然で、古くから知られていたことであるが、左右が逆転した個体に関する記録は少ない。最初にカラッパ属 *Calappa* の鉗の形が左右で逆転している例を詳細に研究したのは Lewis (1969) で、米国国立自然史博物館所蔵のカラッパ属の全 809 個体の鉗の左右性や奇形について調査した。その結果、15 個体で鉗の異常が発見されたが、その内の 8 個体は片方の鉗の異形であり、それは何らかの事故で失ったか、傷を受けた後の再生異常と考えられた。一方、その他の 7 個体では鉗の形が左右で完全に逆転していた (すなわち、左右の逆転率は 1%以下)。この 7 個体は、南米コロンビアと米国ジョージア州沖産のタテジマカラッパ *C.*

flammea (Herbst, 1794) の 2 個体、南米スリナム産のアミメカラッパ *C. nitida* Holthuis, 1958 の 2 個体、南太平洋ギルバート諸島産のソデカラッパ *C. hepatica* (Linnaeus, 1758) の 2 個体、キューバ産と産地不明のコブカラッパ *C. gallus* (Herbst, 1803) の 2 個体である。これら 4 種 7 個体において、鉗の形は完全に左右逆転しており、見かけは正常な鉗の鏡像のようであるが、詳しい観察によって異なる部分があることが明らかにされた。第一は、前節 (掌部) 前縁の可動指の付け根上部にある葉状突起 (掌部前縁突起) の有無である。正常個体ではこの突起は利き鉗である右鉗にはなく、左鉗には常に存在する。ところが、上記 4 種の左右逆転個体においては、左右いずれの鉗にもこの突起が存在する。これは、本報告のヨツモンカラッパにおいてもヒメカラッパにおいても同様である (図 3B, 4B,

5C, D). 第二は、正常な右鋏にある可動指基部上方歯が、左右逆転した左鋏では消失していることである。Lewis (1969) が観察した 4 種と同様に、本報告のヨツモンカラッパとヒメカラッパの左右逆転した左鋏でもこの歯が欠如している (図 3B, 4B, 5C, D)。

Lewis (1969) は、鋏の形が左右逆転している上記 7 個体と、片方の鋏脚が完全でもう片方が異常な 7 個体 (うち 2 個体で不完全な左右逆転が生じている)、さらに右の掌部に傷を受けた 1 個体について表にまとめ、それぞれにコメントを付けている。片方の鋏脚が完全でもう片方が異常な 7 個体中 5 個体は右側の利き鋏は正常で、左鋏が異常な形になっているのに対して、残りの 2 個体 (南米英領ギアナとスリナムの間の海域で採集されたミツホシカラッパ *C. sulcata* Rathbun, 1898 とハワイ諸島オアフ島で得られたソデカラッパでは左右の鋏がいずれも突起のない左鋏型で、右鋏の掌部の形や突起などが著しく異形となっている。Lewis (1969) は、結局、左右の鋏の逆転は左右の鋏脚が同時に脱落した後の再生異常である一方、不完全な左右性の異常の原因はどちらか片方の鋏脚の脱落後の再生異常であると結論した。本報告の中城湾産ヒメカラッパの奇形標本 1 個体では“左右の鋏がほぼ同形”ではあるが、本来あるべき可動指基部下方突起と不動指基部歯が著しく小さい状態であった (図 5C)。また、大浦湾産ヨツモンカラッパの奇形標本には、左鋏の可動指基部下方突起が短く、不動指基部歯を欠き、右鋏自体も小さい個体 (図 4) が含まれており、Lewis (1969) が示した奇形とは異なる鋏の左右逆転の事例が見つかった。すなわち、左利き個体の状態には連続的な変異が見られたことになる。

再生異常により、鋏に異常・異形が生じる可能性は大きいですが、鋏の形が左右逆転するためには両鋏脚が脱落し、さらに、その際に逆転を起こさせる何らかの要因が働かなければならない。両方の鋏脚が同時に脱落する可能性よりも時期を異にして脱落する可能性の方が高いと思われるが、いずれにしても鋏脚が再生によって通常大きさに戻るためには何回かの脱皮、すなわちある程度の期間が必要である。その間の複数の脱皮の際に形の逆転が起こる可能性がないとは言えないため、実験的な研究を行わなければ異常の原因を明らかにすることはできない。

Lewis (1969) は Miers (1886) の図版にタテジマカラッパ (pl. 23 fig. 1b) と *C. depressa* Miers, 1886 (pl. 23 fig. 2b) の左右逆転した鋏脚が描かれていることに触れ、Miers (1886) の本文中にこの異常について一言も触れられていないことから考えて、標本が実在したのではなく、単に図版作成時の誤りであろうと述べている。なお、Ng et al. (2008) によれば、*C. depressa* という学名は、メンコヒシガニ *Aethra scruposa* (Linnaeus, 1764) のシノニムである *C. depressa* Latreille in Milbert, 1812 に先取されており、利用できる代替名は *C. woodmasoni* Alcock, 1896 である。

九州西岸の天草諸島産カニ類 267 種を目録にまとめた山口ら (1987) は、カラッパ属に関しては 4 種、ソデカラッパ、マルソデカラッパ *C. calappa* (Linnaeus, 1758)、メガネカラッパ、トラフカラッパを記録している。その内メガネカラッパ 60 個体の中に左右の鋏の形が逆転している雄 2 個体 (甲幅 86.9 mm と 92.0 mm) が見つかると、写真で示されている。前述のように、Lewis (1969) は脱落した鋏脚の再生異常によって左右性が逆転したと考えているが、山口ら (1987) は上記論文で、根拠を示していないが、メガネカラッパの鋏脚は初めから逆転していた可能性があるとして述べている。

Ng (2000) はハワイからコブカラッパに酷似した新種、*C. pokipoki* を記載した。雌のホロタイプに加えて、雄 3 個体、雌 3 個体、未成熟 2 個体のパラタイプを扱っているが、そのうちの雌 1 個体 (甲幅 78.8 mm, 甲長 58.8 mm) の鋏の形が左右逆転しているという。

繁宮・西 (2000) も沖縄島金武湾の浜漁港で得たメガネカラッパ 3 個体のうち 1 個体で鋏の形が左右逆転していることを報告しているが、山口ら (1987) による天草諸島産の同種の奇形個体には言及していない。

カラッパ類が、右の鋏を缶切りのように使って、巻き貝を巻きに合わせて割るという採餌習性は Shoup (1968) により初めて報告され、武田 (1973) により日本に紹介された。その後、武田・須賀 (1979) はマルコブカラッパ *C. capellonis* Laurie, 1906 の採餌習性を野外と水槽内で観察し、さらに、Vermeij (1982) は、被捕食者である貝類側からの視点ではあるが、ソデカラッパの捕食行動を観察している。カラッパ類の右の鋏の可動指基部下方突起と不動指基部歯が上下に対向して存在することと海産巻き

貝類の 95%以上が右巻きであることを考え併せれば、カラッパ類の右の鋏が特化していることには生態的に意味があると断定できる (Ng & Tan, 1984, 1985; 今福, 1999). しかし、カラッパ類の餌は必ずしも巻き貝の本体や空の貝殻にすむヤドカリということではないため、左右の鋏の形が逆転したカラッパ類が巻き貝を割ることができなかつたとしても、採餌に関しては特別の問題はないと思われる。

カラッパ類以外のカニ類で、鋏の形が左右で明らかに異なるグループとしてシオマネキ属 *Uca* (スナガニ科 *Ocypodidae*) が挙げられる。雄の片方の鋏脚だけが巨大化し、それを種ごとに一定の型で振り動かすことによって、雌に求愛する。左右どちらの鋏脚が大きいかについては、例えばアメリカ産の *U. pugilator* (Bosc, 1802) と *U. pugnax* (Smith, 1870) (Yerkes, 1901), バミューダ産の *U. burgersi* Holthuis, 1967 (Gibbs, 1974), 日本産のハクセンシオマネキ *U. lactea* (De Haan, 1835) (Yamaguchi, 1973, 1977) など、ほとんどの種で 1:1 である。しかし、インド-西太平洋海域に広く分布するヒメシオマネキ *U. vacans* (Linnaeus, 1758) など数種では基本的に右利きである (武田・山口, 1973). シオマネキ類では大きい方の鋏脚が何らかの事故で脱落し、その後再生した鋏脚はやはり大きな鋏脚になる。すなわち、シオマネキ類では一度決定した鋏脚の左右は逆転しない。しかし、再生した大きな鋏では、可動指と不動指の咬合縁に本来あるはずの種ごとに特有の歯がなくなってしまうことが Hagen (1962) により南スペイン産の *U. tangeri* (Eydoux, 1835) で、山口 (1973) によりハクセンシオマネキで、山口・武田 (1973) によりヒメシオマネキで報告されている。鋏の有歯・無歯という 2 型が別種でないことは明らかになったが、再生した鋏が無歯型になってしまう原因は不明である。さらに、Morgan (1920) によって北米大西洋岸産の *U. pugilator* と *U. pugnax* で、武田・山口 (1973) によってパラオ産のヒメシオマネキで報告された“両方の鋏脚が大きい雄”、反対に、Morgan (1920) によって *U. pugnax* で、武田・山口 (1973) によってヒメシオマネキで報告された“両方の鋏脚が小さい雄”も、異常の具体的な原因は明らかではない。

同じスナガニ科のスナガニ属 *Ocypode* のカニ類でも雄のどちらか片方の鋏脚が大きく、種によっては掌部の内面に発音のための顆粒列

がある。広義のサワガニ類 (サワガニ上科 *Potamoidea*) やオウギガニ類 (オウギガニ上科 *Xanthoidea*) などでは雄のどちらか片方の鋏が大きいのが一般的であるが、大きい方の鋏脚が事故で脱落すると、後の脱皮時に小さい方の鋏が代償的に大きな鋏として再生する。これらのカニ類の大きな鋏脚には、スナガニ類の発音顆粒と稜のような特殊な構造はないが、老成した個体では可動指も不動指も大きく湾曲することがある。

カラッパ科のカラッパ属の種以外にも、ヘイケガニ科 *Dorippidae* とオオツノクリガニ科 *Trichopeltariidae* において雄の鋏脚の大小が左右で著しく異なり、常に右側が大きい。特にオオツノクリガニ科の雄では、成長とともに右鋏脚が長大化し、大型雄ではまさに巨大である。Naruse & Hashimoto (2013) は西太平洋産のオオツノクリガニをインド洋産 *Trichopeltarion ovale* Anderson, 1896 とは別種として *T. danieleae* と命名したが、その大型個体では第 5 胸節の右側が左側に比べて後方に伸びること、すなわち、体の左右がずれていることを明らかにした。この特徴は従来見落とされてきた可能性が高いが、カニ類の左右性という観点からは驚くべき事実である。オオツノクリガニ以外のカニ類では体自体は左右相称であるため、もし鋏脚の大小が左右で逆転したとしても、他の部分で形態的な異常を認めることはできないはずである。

一般に多くのカニ類では、性的に成熟した雄ではどちらか片方の鋏脚が大きいこと、第二次性徴として雄の片方あるいは両方の鋏脚が雌の鋏脚よりも大きくなること、雄が大きい方の鋏脚を事故で失うと、後の脱皮で反対側の鋏脚が代償的に大きくなることが知られている。メキシコ湾産のストーンクラブ *Menippe mercenaria* (Say, 1818) (スベスベオウギガニ科 *Menippidae*) は漁獲される個体の 80%ほどが右利き (大きい方の鋏の咬合縁に臼歯状の crusher がある) で、残り 20%の個体では小歯が並ぶ普通の鋏である (Simonson & Steele, 1981; Simonson, 1985). メキシコ湾では、網にかかった大型のストーンクラブから大きい鋏だけを取って本体を海に戻し、その後、鋏が再生した個体を再び漁獲するという独特の漁業が行われている。Simonson & Steele (1981) は野外で集めた稚ガニや幼若個体と、水槽内で孵化した幼生を飼育して得た稚ガニの鋏脚について左右性を調べた。甲幅 4 mm 以下の稚ガニでは、右

の鋏脚が左の鋏脚よりわずかに長いか、左右がほとんど同じ長さであることから、ストーンクラブは元来右利きであると結論した。さらに、甲幅 6–10 mm の個体を用いて右の鋏脚の除去実験を行って、再生後の鋏脚が左右逆転することが多いこと、そして、その後の脱皮で速やかに元に戻ることを示した。甲幅 8 cm ほどの大型個体になると、再生した鋏脚は左右の大きさが逆転することはなく、全体の個体群として右利き 80% が保たれる。

ストーンクラブの稚ガニはすべて右利き、大型雄は 80% が右利きであるが、稚ガニ期には再生した鋏脚が左右逆転しても、その後の再生で右利きに回復するという結果である。カラップ類の稚ガニや幼体に関する鋏脚の左右性に関するデータはないが、100% 右利きと想定される。左利きのヨツモンカラップに関して、基本的な原因は不明であるが、ストーンクラブの鋏の形の左右逆転と同様である可能性がある。

カニ型の異尾類であるタラバガニ科 Lithodidae では、正常個体では右側の鋏脚が大きく、雌の腹部が右側に捻れている。これこそホンヤドカリ類との類縁関係を示す特徴であるが、鋏脚の左右逆転例（左大化）がハナサキガニ *Paralithodes brevipes* (H. Milne-Edwards & Lucas, 1841) (倉田, 1959)、パタゴニアエゾイバラガニ *Paralomis granulosa* (Hombron & Jacquinot, 1846) (Campodónico, 1978)、ニントクイバラガニ *Lithodes nintokuae* Sakai, 1978 (Dawson & Yaldwyn, 1985)、イガグリガニ *Paralomis hystrix* (De Haan, 1849)、コフキエゾイバラガニ *Paralomis japonica* Balss, 1911、エゾイバラガニ *Paralomis multispina* (Benedict, 1895) (渡部, 1996)、*Lithodes maja* (Linnaeus, 1758) (Zaklan, 2000)、タラバガニ *Paraliothodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (本尾, 2002) など、いろいろな種で報告されている。逆転の原因は不明であるが、鋏脚の左右逆転は雌の腹部の逆転も伴っていることから、鋏脚の単純な再生異常ではなく、胚発生の初期に異常が起きた可能性が高い。甲殻類ではないが、ヨーロッパモノアラガイ *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) の貝殻の左右性を研究した Shibasaki et al. (2004) によると、螺旋卵割をする貝類では 4 細胞から 8 細胞になる第 3 卵割時に右旋すべき割球が逆位になると、左旋性卵割が進行する。すなわち、最初期の胚発生過程で割球の位置が逆になると、その後の形態形成が直接影響を受け、左右性が逆になる。単純

に外部から力を加えて割球の位置を逆にした場合でも、成長して左巻きの貝になるという。甲殻類も螺旋卵割をすることから、前述のようなタラバガニ科における鋏脚の左右逆転個体は、ヨーロッパモノアラガイと同じような原因で生じた可能性が考えられる。ヨツモンカラップとヒメカラップの鋏脚の逆転に関しても、このような原因の可能性もあり得る。ただし、ヨーロッパモノアラガイの場合と違って、何らかの生理的な影響によって、ヒメカラップの一例のような不完全な形態を生じるものと推察される。

結論として、ヨツモンカラップとヒメカラップの鋏脚が左右逆転した原因を特定することはできないが、可能性としては、片方か両方の鋏脚が脱落した後の再生異常あるいは胚発生初期の割球位置の逆位が考えられる。

謝辞

中城湾産のカニ類を採集し、研究用に提供して下さった鹿谷法一博士（しかたに自然案内）および大浦湾産のヨツモンカラップの写真を提供して下さった藤田喜久博士（沖縄県立芸術大学）に感謝する。また、原稿を詳しく読み込んで有益な助言を下された 2 名の査読者にも深謝する。

引用文献

- Borradaile, L.A., 1903. Marine crustaceans. VI. The sand crabs (Oxystomata). In: Gardiner, J.S. (ed.), The Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes, being the Account of the Work carried on and of the Collections made by an Expedition during the years 1899 and 1900, 1: 434–439, pl. 22.
- Campodónico, G.I., 1978. Un caso de inversion en la asimetria abdominal de las hembras de *Paralomis granulosa* (Jacquinot) (Decapoda, Anomura, Lithodidae). Anales del Instituto de la Patagonia, 9: 231–232.
- Chen, H.L., 1993. The Calappidae (Crustacea: Brachyura) of Chinese waters. In: Morton, B. (ed.), The Marine Biology of the South China Sea. Proceedings of the First International Conference on the Marine Biology of Hong Kong and the South China Sea, Hong Kong, 28 October – 3 November 1990. Hong Kong University Press, pp. 675–704.
- Dai, A. & S. Yang, 1991. Crabs of the China Seas. China Ocean Press, Beijing.
- Dawson, E.W. & J.C. Yaldwyn, 1985. *Lithodes*

- nintokuae* Sakai: A deep-water king crab (Crustacea, Anomura, Lithodidae) newly recorded from Hawaii. *Pacific Science*, 39: 16–23.
- Galil, B.S., 1997. Crustacea Decapoda: A revision of the Indo-Pacific species of the genus *Calappa* Weber, 1795 (Calappidae). In: Crosnier, A. (ed.). *Résultats des Campagnes MUSORSTOM*, 18. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 176: 271–335.
- Gibbs, P.E., 1974. Notes on *Uca burgersi* Holthuis (Decapoda, Ocypodidae) from Bermuda, Leeward Islands. *Crustaceana*, 27: 84–91.
- Guerao, G., P. Abelló & J. Cartes, 1998. Morphology of the megalopa and first crab instar of the shamefaced crab *Calappa granulata* (Crustacea, Brachyura, Calappidae). *Miscel·lania Zoológica*, 21: 37–47.
- Hagen, H.O. von, 1962. Freilandstudien zur Sexual- und Fortpflanzungsbiologie von *Uca tangeri* in Andalusien. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 51: 611–725.
- 今福道夫, 1999. 特集・生物の左右性-分子から群集まで. 左右性とその意味. *遺伝*, 53 (12): 21–25.
- 倉田博, 1959. 左右が逆転したハナサキガニ. *北水試月報*, 16(3): 14–17.
- Lee, K.-S., H.-T. Huang, T. Naruse & T.-Y. Chan, 2010. New records of box and moon crabs (Decapoda, Brachyura: Calappidae, Matutidae) from Taiwan. *Crustaceana*, 83: 1385–1389.
- Lewis, J.E., 1969. Reversal of asymmetry of chelae in *Calappa* Weber, 1795 (Decapoda: Oxystomata). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 82: 63–79.
- Miers, E.J., 1886. Report on the Brachyura collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. In: Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-1876 under the command of Captain George S. Nares, R.N., F.R.S. and the late Captain Frank Tourle Thomson, R.N. prepared under the Superintendence of the late Sir C. Wyville Thomson, Knt., F.R.S. & C. Regius Professor of Natural history in the University of Edinburgh Director of the civilian scientific staff on board and now of John Murray one of the naturalists of the Expedition. *Zoology*, Published by Order of Her Majesty's Government. London, 17: i-L, 1–362, pls. 1–29.
- Morgan, T.H., 1920. Variations in the secondary sexual characters of the fiddler crab. *American Naturalist*, 54: 220–247.
- 本尾洋, 2002. 左右が逆転したタラバガニ. *Cancer*, 11: 11–13.
- Naruse, T. & J. Hashimoto, 2013. Description of a new species of the genus *Trichopeltarion* A. Milne-Edwards, 1880 (Decapoda: Brachyura: Trichopeltariidae) from the western Pacific and southeast Asian waters. *Marine Biology Research*, 10: 391–299.
- Ng, P.K.L., 2000. *Calappa pokipoki*, a new species of box crab (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Calappidae) from Hawaii. *Proceeding of the Biological Society of Washington*, 113: 945–955.
- Ng, P.K.L., H.-L. Chen & T.-Y. Chan, 1999. Taxonomic notes on three Indo-West Pacific species of *Calappa* (Decapoda: Brachyura: Calappidae). *The Raffles Bulletin of Zoology*, 47: 607–616.
- Ng, P.K.L., D. Guinot & P.J.F. Davie, 2008. *Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world*. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 17: 1–286.
- Ng, P.K.L., J.C.Y. Lai & C. Aungtonya, 2002. The box and moon crabs of Thailand, with description of a new species of *Calappa* (Crustacea: Brachyura: Calappidae, Matutidae). *Phuket Marine Biological Center Special Publication*, 23: 341–360.
- Ng, P.K.L. & L.W.H. Tan, 1984. The 'shell peeling' structure of the box crab *Calappa philargius* (L.) and other crabs in relation to mollusk shell architecture. *Journal of the Singapore National Academy of Science*, 13: 195–199.
- Ng, P.K.L. & L.W.H. Tan, 1985. 'Right Handedness' in heterochelous calappoid and xanthoid crabs — suggestion for a functional advantage. *Crustaceana*, 49: 98–100.
- Sakai, T., 1937. Studies on the crabs of Japan. II. Oxystomata. *Science Reports of the Tokyo Bunrika Daigaku*, (B), 3 (Suppl.): 67–192, pls. 10–19.
- Sakai, T., 1976. *Crabs of Japan and the Adjacent Seas*. Kodansha, Ltd., Tokyo, xxix + 773 pp. (English vol.) / 16 pp., 251 pls. (Plates vol.) / 461 pp. (Japanese vol.).
- 繁宮悠介・西浩孝, 2000. 左右性の逆転したメガネカラップ. *南紀生物*, 42: 146.
- Shibazaki, Y., M. Shimizu & R. Kuroda, 2004. Body handedness is directed by genetically determined cytoskeletal dynamics in the early embryo. *Current Biology*, 14: 1462–1467.
- Shoup, J.B., 1968. Shell opening by crabs of the genus *Calappa*. *Science*, 160: 887–888.
- Simonson, J.L., 1985. Reversal of handedness, growth, and claw stridulatory patterns in the stone crab *Menippe mercenaria* (Say) (Crustacea:

- Xanthidae). *Journal of Crustacean Biology*, 5: 281–293.
- Simonson, J.L. & P. Steele, 1981. Cheliped asymmetry in the stone crab, *Menippe merceraria*, with notes on claw reversal and regeneration. *Northeast Gulf Science*, 5: 21–30.
- 武田正倫, 1973. カラッパ. 週刊 動物の大世界 百科 アニマルライフ, 10: 4083–4084.
- Takeda, M. & N. Shikatani, 1990. Crabs of the genus *Calappa* from the Ryukyu Islands, with description of a new species. *Zoological Science*, 7: 477–484.
- 武田正倫・須賀秀夫, 1979. カラッパの採餌習性. 甲殻類の研究, 9: 43–46, 図版 1.
- 武田正倫・山口隆男, 1973. ヒメシオマネキ巨大 鉗脚の左右性と異常例について. 動物分類学会誌, 9: 13–20.
- Tyndale-Biscoe, M. & R.W. George, 1962. The Oxystomata and Gymnopleura (Crustacea, Brachyura) of Western Australia with descriptions of two new species from Western Australia and one from India. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 45: 65–96.
- Vermeij, G.J., 1982. Gastropod shell form, breakage, and repair in relation to predation by the crab *Calappa*. *Malacologia*, 23: 1–12.
- Ward, M., 1936. Crustacea Brachyura from the coasts of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum*, 11: 1–13, pls. 1–3.
- 渡部元, 1996. タラバガニはホンヤドカリと本 当に近縁か? イガグリガニ, エゾイバラガ ニ, コフキエゾイバラガニに見られる左右 逆転奇形. *Cancer*, 5: 11–14.
- 山口隆男, 1973. ハクセンシオマネキ巨大鉗脚 の左右性と二型性について. 動物学雑誌, 82: 154–158.
- Yamaguchi, T., 1977. Studies on the handedness of the fiddler crab, *Uca lactea*. *Biological Bulletin*, 152: 424–436.
- 山口隆男 (編), 1993. シーボルトと日本の博物 学. 甲殻類. 日本甲殻類学会.
- 山口隆男・原田敬一・武田正倫・菊池泰二, 1987. 天草諸島のカニ類相. *Calanus*, 10: 1–71.
- 山口隆男・武田正倫, 1973. ヒメシオマネキ巨大 鉗脚の二型性と分類学上の問題について. 動物分類学会誌, 9: 7–12.
- Yerkes, R.M., 1901. A study of variation in the fiddler crab *Gelasimus pugilator* Latr. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 36: 417–441.
- Zaklan, S.D., 2000. A case of reversed asymmetry in *Lithodes maja* (Linnaeus, 1758) (Decapoda, Anomura, Lithodidae). *Crustaceana*, 73: 1019–1022.
- Left-handed *Calappa quadrimaculata* Takeda & Shikatani, 1900 and *C. clepeata* Borradaile, 1903 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Calappidae) from Okinawa-jima Island, the Ryukyu Islands**
- Masatsune Takeda¹ & Tohru Naruse²**
¹Department of Zoology, National Museum of Nature and Science
4-1-1 Amakubo, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan
²Iriomote Station, Tropical Biosphere Research Center, University of the Ryukyus
870 Uehara, Taketomi, Okinawa 907-1541, Japan
- Abstract.** One of the paratypes of *Calappa quadrimaculata* Takeda & Shikatani, 1900 and two specimens of *C. clepeata* Borradaile, 1903 from Nakagusuku Bay, Okinawa-jima Island in the Ryukyu Islands, are “left-handed” unlike normal “right-handed” individuals. Although we could not conclude the reason of this reverse heterochely, possible explanations were sought in the abnormal regeneration of one or both chelipeds, or reverse spiral cleavage in the early stage of embryonic development.

投稿日: 2016年3月17日
受理日: 2016年9月3日
発行日: 2016年9月16日