ISSN 1346-7220

鹿児島大学総合研究博物館

THE KAGOSHIMA UNIVERSITY MUSEUM

Newsletter

NO.39 OCTOBER 2016

第16回特別展　「水から陸へ―カニたちの多彩な生活」

カニ類はその生活場から、水生（タカアシガニやズワイガニなどのクモガニ類をはじめとする多くのカニ類）、半陸生（ベンケイガニ類やスナガニ類など）、及び陸生（オカガニ類や一部のサワガニ類）に分けられます。しかし鰓呼吸をする点はすべてのカニ類に共通していて、水の供給の有無は生死にかかわるものです。そんなカニ類が、なぜ、水の豊富な水中から水の供給が難しい陸上へとその生活の場を変えていったのでしょうか？形態学、行動学などの成果を紹介しながら、大胆にもこの謎に迫ってみました。

水から陸へ―カニたちの多彩な生活

鈴木廣志（鹿児島大学農水産獣医学域水産学系）

第16回特別展で取り上げたカニ類は、分類学的には節足動物門Phylum Arthropoda、甲殻亜門Subphylum Crustacea、軟甲綱 Class Malacostraca、甲殻十脚目Order Decapoda、抱卵亜目Suborder Pleocyemata、短尾下目Infraorder Brachyuraにまとめられており、現在全世界から6560種（De Grave *et al*., 2009）あるいは約6800種（Ng *et al*., 2008）がリストされています。この分類群名が示す通り、カニ類の特徴は堅い甲羅を持っており、足が５対（左右合わせて10本）あり、メスが卵をお腹に抱えて育て、尾（厳密には腹部と尾部）が短いことです。

カニ類は水深6000メートルの深海から、水深2000メートルまでそびえる海山の頂上、そして、大陸棚、潮間帯、陸水域を経て陸域まで生息しています。また、火山性噴気や火山性温水などが噴出する場所にのみ生息する種もいるなど、その生息域は広く多岐にわたっています。しかしその基本的な生活史（生まれてから死ぬまでの形態や生態の様式）や生理機序、特に呼吸機序についてはほとんど変化していません。

人間の生活を表現するとき、衣食住という言葉をよく使います。「衣食住は足りてるか」、「何が不足しているか」、「どこまで求めるのか」云々。人間以外の動物もその生活を見るとき、同じように【衣・食・住】を観察することは、その生物の生活を理解し、その生き方、あり方を知るうえで大事かと考えています。

本特別展では、カニ類の住み方に注目し、彼らがなぜ生活史や生理機序（呼吸様式）をほとんど変化させずに様々な生息域にいられるのか、そしてなぜ、そのようなことが起きたのかを、直接的、間接的に勉強してきた成果に基づき、私の大胆な思いを込めて解説したいと考えています。

カニ類の基本的な生活史と呼吸について

前述したようにカニ類は、メスが卵を抱いて保護しながら卵内で胚発生を進めます。抱く卵の数ですが、図１に示したイワトビベンケイガニのような甲幅10㎜程度の種でも千粒台のたくさんの卵を産みます。タカアシガニのような大型の種になれば数万粒の卵を持つといわれています。一般には数千粒の卵を産むと考えればいいでしょう。卵径も0.5㎜－1.0㎜未満と小さい卵がほとんどです。

ほとんどの種で、受精した卵はおおむね１ヶ月でゾエア期まで成長し、このゾエア期で孵化します。ゾエア幼生の形態は種によって若干異なり、図１のヘイケガニ類や図には示していませんがアサヒガニのように長い棘をもつ種や、コブシガニ類のようにまったく棘がなくテルテル坊主のような形を示すものもいます。しかし、長さや数の違いはあってもゾエア幼生にはおおむね次のような共通点が見られます（図２）。

・頭胸部と複数の節からなる腹部がある
・腹部の後端には二叉した尾部がある
・頭胸部には額棘、背棘、側棘がある
・頭胸部には足のように見えるが将来口の一部となる顎脚がある
・顎脚と腹部を使って泳ぐ

このゾエア幼生はふ化直後から植物プランクトンなどの小型プランクトンを食べて２－４回脱皮

図１．カニ類の一般的な生活史

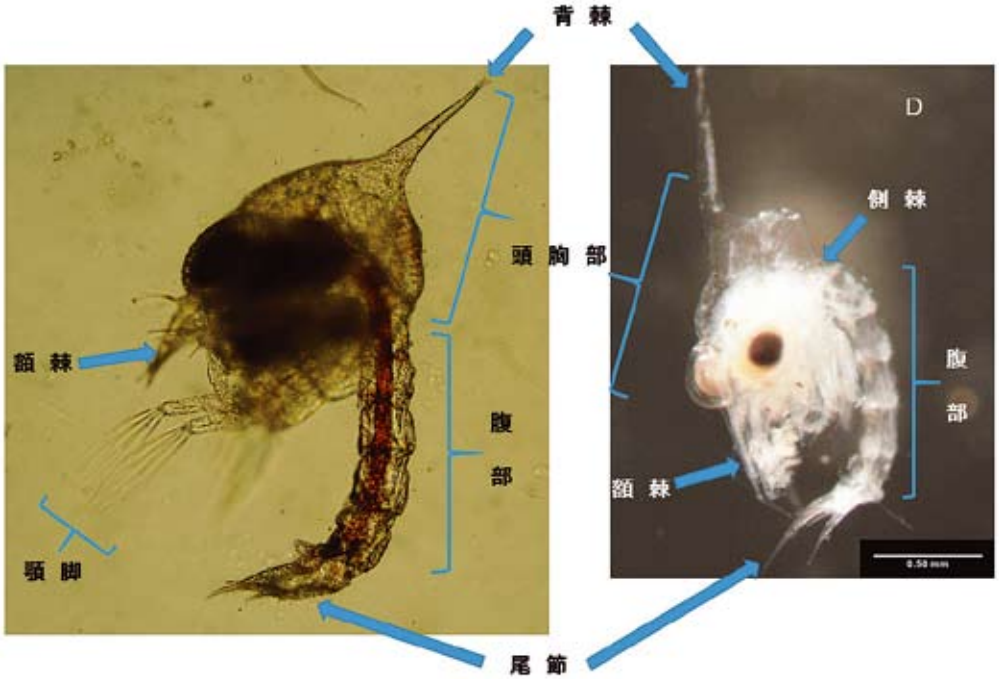


図２．ゾエア各部の名称

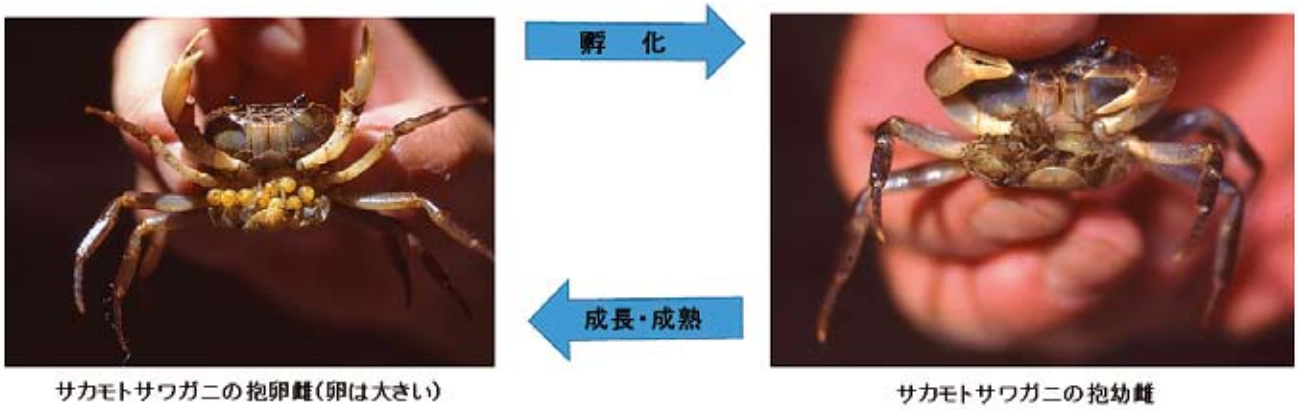


図３．サワガニ類の生活史

成長し、２週間－４週間でメガロパ幼生へと変態します（図１）。ゾエア幼生はすべての種で浮遊生活をし、生育には塩分が必要なことも知られています。したがってこの期間は海流や沿岸流などの流れによって受動的に様々な場所に運ばれます。また、陸域に生息するアカテガニ、ベンケイガニ、そしてクリスマス島のアカガニ（オカガニの仲間）などが繁殖期になると大挙して海岸に向かって行進するのも幼生の発育に海水が必要だからです。

メガロパ幼生は、１対のハサミ脚と４対の歩脚もしっかり形成され、稚ガニと似たような形と行動をします。しかしながら、腹部は完全に閉じておらず、時折後ろに開き腹肢を使って泳ぐこともします。こうして自分に適した生息地、モクズガニならば河川へ、潮間帯の種なら潮間帯へと移動してくると考えられます。

ほとんどのカニ類は、どのような場所に住んでいようが前述のような生活史（ゾエア－メガロパ－稚ガニ）を示しますが、純淡水種のサワガニ類では卵内での胚発生がかなり進み、他の種とは異なり稚ガニ期になってから孵化します。そのため、卵径も２㎜前後と大きく産卵数も数十－数百程度と少なくなっています。孵化した稚ガニも数日間は雌の腹部にとどまって雌と一緒に行動を共にします（図３）。ゾエア幼生は受動的とはいえ海流などで広い範囲に運ばれますが、サワガニ類は稚ガニまで成長しているので、生まれた子供は親の分布域から遠く分散することはありません。したがって、生息密度は高くなる可能性があります。河川域の限られ

た生息場所で生息密度が高まればそこには様々な個体間競合も起きてくるでしょう。これが後述する水域から陸域へのカニ類の生息場所の移行の理由を解く一つのヒントになります。

以上のようにカニ類の生活史は、孵化するステージが違うサワガニ類があるものの、受精卵がゾエア、メガロパ、稚ガニ、を経て成体へ成長する点では違いはありません。そして、ゾエアやメガロパや稚ガニが発育成長するためには水（海水、淡水）が必要です。成体では、生きていくうえで重要な呼吸は鰓で行われ、この鰓呼吸はすべての種で共通しています（図４）。つまり、カニ類にとって、幼生の時期においても成体の時期においても、生きていくためには水が欠かせない条件の一つであることは揺るぎのない事実です。

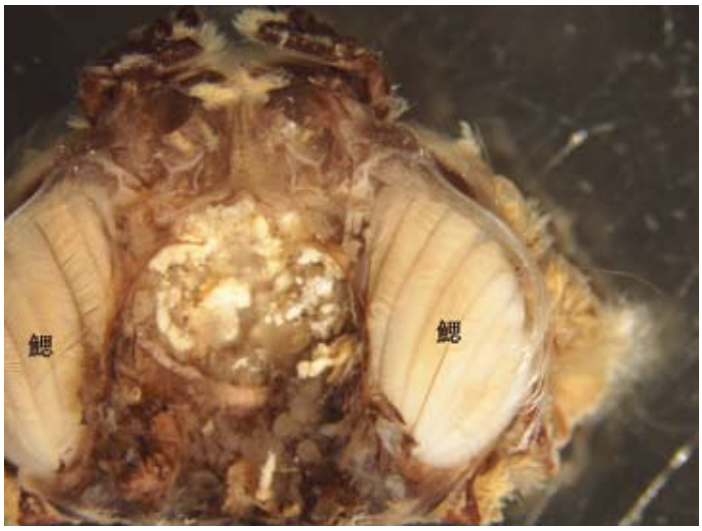


図４．ベニシオマネキの背甲を外し鰓を露出させたところ

水深、水域別に見た カニ類の住み方

１）深海－潮下帯20－30m深

前述したように、カニ類は深海から陸域まで生息していますが、潮下帯の20－30m深までの海域におけるカニ類の生活の仕方・住み方にはそれほど変化はありません。つまり、深海の熱水噴出孔（Hydrothermal Vents）に生息するユノハナガニ類、日本最大のカニであるタカアシガニやズワイガニ、ベニズワイガニなどの多くのクモガニ類のように、潮下帯以深の砂泥底に生息するカニ類は自由奔放生活を営み、体を露出した状態で生活しています（図５）。それでも、カイカムリ類のように貝殻などを背負って生活している種も時には見られます。

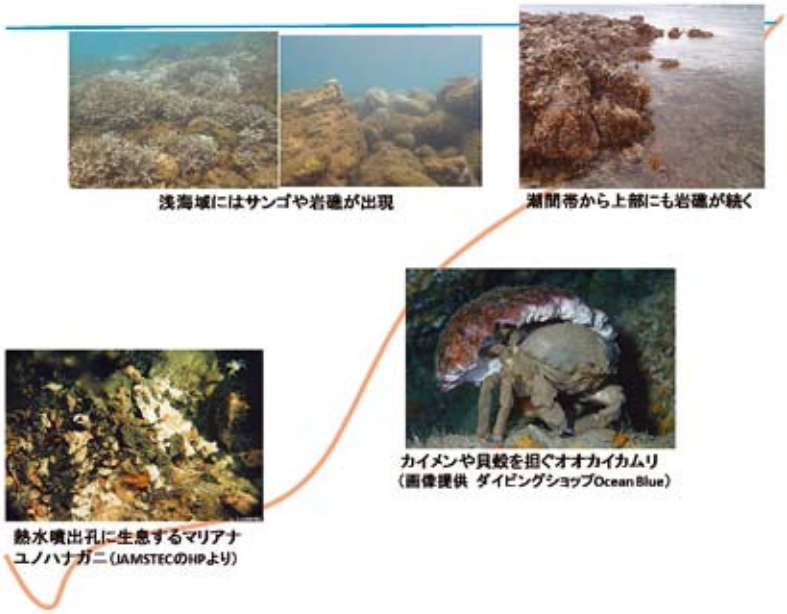


図5．深海から潮間帯における生息環境とカニ類の住み方の概略

２）潮下帯

水深20－30m以浅の潮下帯（ここまでは24時間常に水があります）になると、ナマコ類、ウニ類、ヒトデ類の棘皮動物やサンゴ類、イソギンチャク類の刺胞動物などあまり動かない生物が多数生息し、砂泥底のところどころに岩礁も出現するようになります。カニ類にとっては、餌も豊富であると同時に、捕食者も多く生息する海域でもあります。すると、これら固着性、付着性のあまり動かない生物や岩礁の隙間、あるいはところどころに堆積している瓦礫などを住みかとして利用するカニ類が出現します。また、潮下帯と潮間帯の境目近くでは砂泥底に潜るカニ類も出てきます。では、どんなカニ類が砂泥底に潜ったり、岩礁の隙間に隠れたり、他の生物の陰に隠れて生活しているのでしょう。

まずは砂泥底に『潜る』カニ類です（図６）。鹿児島の水産物としても有名なアサヒガニが真っ先に挙げられます。彼らの４対ある歩脚はすべて平べったく、まるで船のオールのような形をしています。しかし、ワタリガニ類に比べ体の大きさに対する足の大きさはあまり大きくないので、泳ぐのには不向きのようです。反面、体（正確には頭胸部といいます）の形が後ろが狭くなった楕円形で、丸みを帯びた楔のようになっていること

と、その体の後ろ側に偏って歩脚がついていることで、アサヒガニは歩脚をうまく使ってお尻から砂泥底に潜っていきます。どうやるかというと、歩脚を後ろから前に砂をかき出すようにして動かして潜ります。このとき平べったいハサミ脚も手前から前方に砂を掃き出すように動かします。アサヒガニが砂泥底に潜るのは捕食者から逃げるためと、潜望鏡のような眼を砂から出して、餌が近づくのを待つためとも考えられます。

潮間帯と潮下帯の境目あたりに生息しているキンセンガニの歩脚も４対とも平べったく、アサヒガニよりは体に対して大きめの形をしています。このカニが時折バタバタと泳ぐこともありますが、大半はこの４対の歩脚とハサミ脚を使って体に砂をかけるような形で潜ります（図６）。干潮時の波打ち際や澪筋でキンセンガニに近づくと、彼らは慌てたようにして砂の中に隠れます。これも捕食者からの逃避と考えられます。このほかに潮下帯の砂泥底に生息し、砂泥底に潜るカニ類としてはヒラツメガニ（ワタリガニの仲間）などがあげられますが、それほど多くの種類はありません。やはり多くのカニ類は自由匍匐生活をしています。

図６．砂泥底に潜るカニ類

図７．他の生物の体表を住みかとするカニ類

潮下帯の水深20－30mまでのところには多様な生物が豊富に生息しています。カニ類から見れば、エサも豊富ですが捕食者も豊富な場所です。砂に潜るほかに『隠れる』場所がここにはあります。それは動きの遅い、あるいは動かない他の生物です。その代表格はサンゴ礁でしょう。サンゴ礁を形成するサンゴのうちやはり間隙の多い枝サンゴ類には様々なサンゴガニ類が生息しています（図７）。よく見られるのがサンゴガニやアミメサンゴガニです。彼らはよく雄雌の番で１つのサンゴ塊に住んでいますが、３個体以上が生息することもあります。枝サンゴは間隙が多く、捕食者である魚類などから逃れるには好都合です。また、小型の貝類、ゴカイ類、ヒモムシ類などカニ類にとっては餌になり得る無脊椎動物も生息しています。さらに、サンゴのポリプが出す多糖類の粘液にはプランクトンの死骸などの有機浮遊物が付着し、これらもカニ類の餌になります。こう見てくるとサンゴガニ類にとってサンゴ塊は天国のように思え、サンゴガニ類だけが得をしている片利共生と思われがちです。しかしながら、小さなサンゴガニがサンゴの天敵であるオニヒトデの管足などを攻撃し、オニヒトデの捕食からサンゴを守ることも知られています。2010年の第18回串本フォトコンテストの第三席は“サンゴガニの迎撃”という題で、サンゴガニがオニヒトデと戦っている写真でした。一宿一飯の恩義ではありませんが、お互い助け合うのが一つの自然界の摂理に思えてなりません。余談ですが、このサンゴガニ類もその生活史では浮遊生活をするゾエア幼生を持ちます。海を漂うゾエア幼生がどのようにしてサンゴを見つけ番を形成していくのかはまだ十分わかっていません。まだまだ研究しなければならないことがあります。

サンゴ塊には、サンゴガニ類のほかに一風変わった生活をするカニ類がいます。それはサンゴヤドリガニ類です（図８）。このサンゴヤドリガニ類は全長１cm足らずの小型のカニ類で、スリバチサンゴなどのあまり表面に間隙を作らないイシサンゴ類の骨格内に虫瘤と呼ばれる中空の瘤を作り、その中で生活をします。しかもサンゴ塊の中で生活するのは雌だけで、雄は全長４㎜程度のより小さなカニで自由生活をしています。雌が入っている虫瘤は雌の成長とともにだんだんとその入り口はふさがれてしまいます。いつどのようにして交尾、産卵しゾエアを孵出し、ゾエアがどのようにしてサンゴ塊に住むようになるかはほとんどわかっていません。やはり謎だらけのカニ類です。

図８．他の生物の内部を住みかとするカニ類

他の生物を住みかにするのはサンゴガニ類やサンゴヤドリガニ類だけではありません。ヒシガニの仲間であるゼブラガニやムラサキゴカクガニはシラヒゲウニやムラサキウニの殻表、棘の間を住みかとしています（図７）。特に腹面の口の周辺や背面の肛門の周辺にみられることが多いようです。これもやはり、捕食者からの逃避とウニの食べ残しや粘液に絡みつく有機物などの餌を摂食するためと考えられます。一方、サンゴヤドリガニ類のように他の生物の体内を生活の場としているものに、カクレガニ類のオオシロピンノやカギヅメピンノがいます(図８)。ご存知のようにこれらピンノ類はアサリやハマグリなどの二枚貝の外套膜内に住んでいて、貝に保護されながら成長していきます。サンゴヤドリガニ類もピンノ類もある意味サンゴや貝に完全に保護されているので、甲羅の石灰化はあまり進まずとても柔らかい甲羅を持っています。そして、雌の生殖腺はよく発達しています。他の生物の体内で生活するカニ類のうち特異なのは、クロナマコやトラフナマコの口腕部で生活するナマコマルガザミです。このカニはワタリガニの仲間ですが体も小さく、ナマコの口腕を出入りし、普段はナマコの体表にある有機物などを摂餌していますが、捕食者など危険が近づくとすぐに口腕部に入って隠れます。ただ、１個体のナマコに複数のナマコマルガザミは見られないので、彼らの繁殖様式などはやはり不明です。

今まで上げたカニ類は主に隠れ場や摂餌場として他の生物の体を利用していましたが、イワガニの仲間であるオキナガレガニは流れ藻をそれら以外にちょっと違った形で活用しています。オキナガレガニが利用している流れ藻は間隙も多く、またさまざまな小型生物も生息しているので、良い隠れ場でありかつ良い摂餌場でもあります。しかも流れ藻はその名前の通り、海流や風によって大海原を移動していきます。つまり、流れ藻はオキナガレガニにとっては食事もでき、捕食者などの危険からも逃げられ、そして何もしなくても長距離移動できる豪華（？）客船というわけです。ただ、オキナガレガニが多数流れ藻についていることはなく、１個体だけがついていることが多いようです。このカニの生活史もまだまだ不明な点が多いです。

ここまで解説してきた、深海－潮下帯は常に水が満ちているところですから、鰓呼吸するカニ類にとっては呼吸という生理的側面から見てその生活を維持することには特に問題はありません。ただ、捕食者の増加つまり危険の増加や、それからの逃避のための隠れ場などがだんだんと過密になることが予想されます。そのためカニ類はさらに浅い方である潮間帯、飛沫帯、そして陸域へとその生息域を変えていったのかもしれません。

３）潮間帯、飛沫帯、陸域

潮間帯、飛沫帯の生息環境は大きく２つの基質に分けられます。１つは岩礁や転石で、もう１つは砂質や砂泥質です。

潮間帯、飛沫帯の岩礁域や転石域では海からの捕食圧は軽減されるでしょうが、陸や空からの捕食圧が増し

ます。もっと厄介なのは鰓呼吸には不適な干出状況が毎日２回は訪れることです。そこで、この乾燥や陸、空からの捕食を回避するために、イボイワオウギガニ（図９）は岩礁の亀裂などを住みかとし、固く密閉度の高い甲羅を身につけたのではないでしょうか。そして潮間帯の転石域ではオウギガニ類やイソガニ類が転石下に身を潜めて乾燥などに耐えているのではないでしょうか。さらに、潮間帯よりも海水の影響を受けにくい飛沫帯には、イワトビベンケイガニやヤエヤマヒメオカガニなどが生息し（図９）、彼らも転石下の湿り気のある所に隠れて生活しています。そして、これらのカニ類も比較的しっかりした甲羅を身に着けています。

図9. 岩礁や転石下に隠れて生活するカニ類

もう１つの潮間帯、飛沫帯である砂質、砂泥質域に目を向けると、今度は『隠れる』、『潜る』住み方をするカニ類が格段に減って、巣穴を『作る』カニ類が多数見受けられます。潮間帯の下部や澪筋など湿潤な地帯にはオサガニやヤマトオサガニなどが住み、潮が引くと完全に干出するところにはシオマネキ類、チゴガニ、コメツキガニ、ミナミコメツキガニなどのスナガニ類が生息しています。それぞれのカニの巣穴を見るといろいろな違いが見えてきます。

澪筋や湿潤なところに巣穴を作るオサガニ類は、入口が比較的広くかつ巣穴は斜め下に向かって作られており、それほど深くはありませんが長い巣穴となっています（図10）。そしてこの巣穴は干潮時でも水で満たされています。鰓呼吸するカニ類にとっては、地上での摂餌活動などを継続していて、もし鰓が乾燥し始めたらすぐに巣穴に戻れば問題なく新鮮な水分が得られる状況といえます。

一方、干潮時には干出する場所に生息しているスナガニ類の巣穴を見ると（図10，11）、入り口は砂中の部分の径に比べ小さく、細長い徳利型を示し、ほぼ垂直に作られています。これは、やはり乾燥対策の一つと思われ、引き潮に伴い渚線が後退していくと当然地下水位も下がっていきます。そのとき少しでも巣穴内を湿潤にする工夫として砂中の部分の容積を増やし、地下水の滞留時間を延ばしているのではないでしょうか。逆に満ち潮時には上がってくる海水によって巣穴の入り口が破損させられる可能性もあります。その対策の一つとして入り口を補強して小さなチムニー状にしているのかもしれません（図10）。また、コメツキガニでは満ち潮時に巣穴の入り口に砂団子で蓋をして急激な海水の侵入による巣穴の破損を抑

図10. オサガニ類やシオマネキ類の巣穴入口と砂中の形状

えているともいわれています。自分の家は自分で守らないといけないようです。

ところで、巣穴の形状は地下水位の位置と深く関わっていると考えられます。スナガニの巣穴形成に関する研究（図12）では、スナガニの巣はまず地下水位の位置まで掘り進められ、巣穴の最深部が湿っている状態になるように作られます。地下水位に達したときには逆に上方へ巣穴を伸長させ、最後はU字型になり、もしその後水位が下がっていった場合には下方へ掘り進め、やはり巣穴の最深部が水位と一緒になり、湿潤な状態を保つようにします。これは、スナガニが飛沫帯の常に乾燥している場所に生息しているための乾燥対策と考えられます。

このように巣穴が砂質潮間帯に生息するカニ類にとって、鰓呼吸生物の弱点である乾燥の克服に一役買ったので、結果としてスナガニ類の生息密度は高くなることが予想されます。事実、干潮時の干潟を見に行くと潮が引き始めのころは砂団子もまばらですが（図11）、すぐにあたりは砂団子で覆いつくされてしまうのがわかります。そんな中、ところどころに砂団子で巣穴の入り口をふさがれたものや、巣穴の周囲にバリケードが作

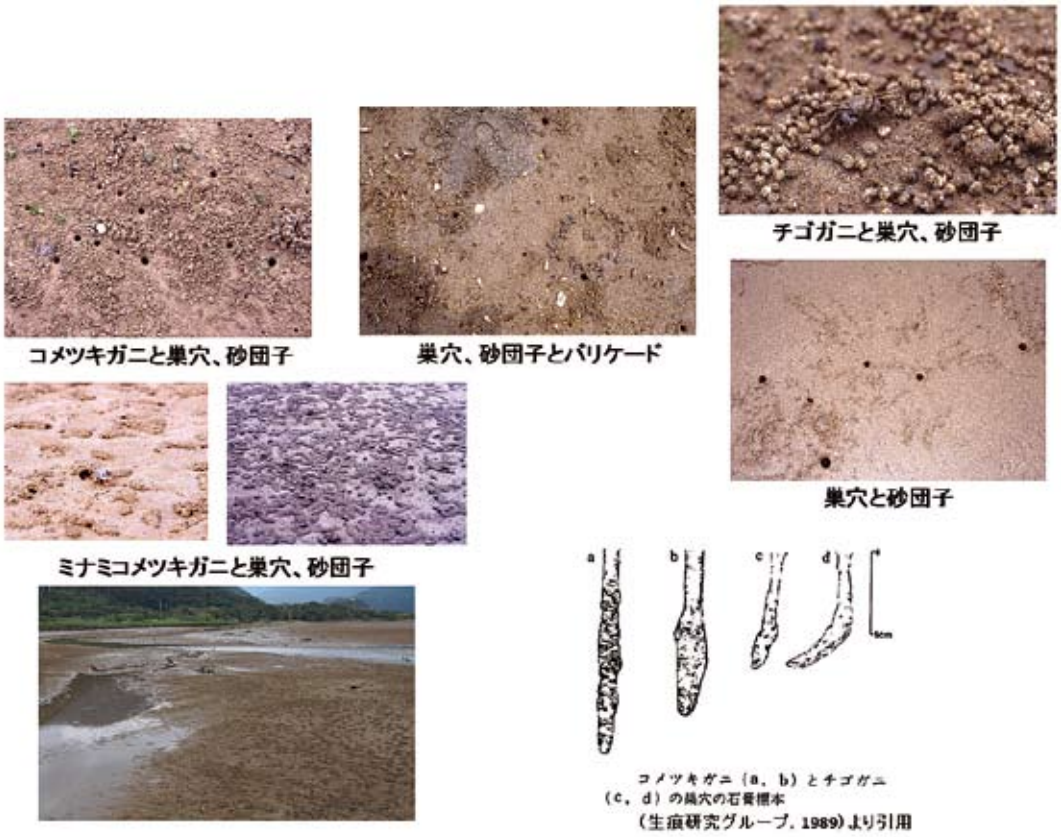


図11. コメツキガニ、チゴガニ、ミナミコメツキガニの巣穴入口と砂団子、及び砂中の形状

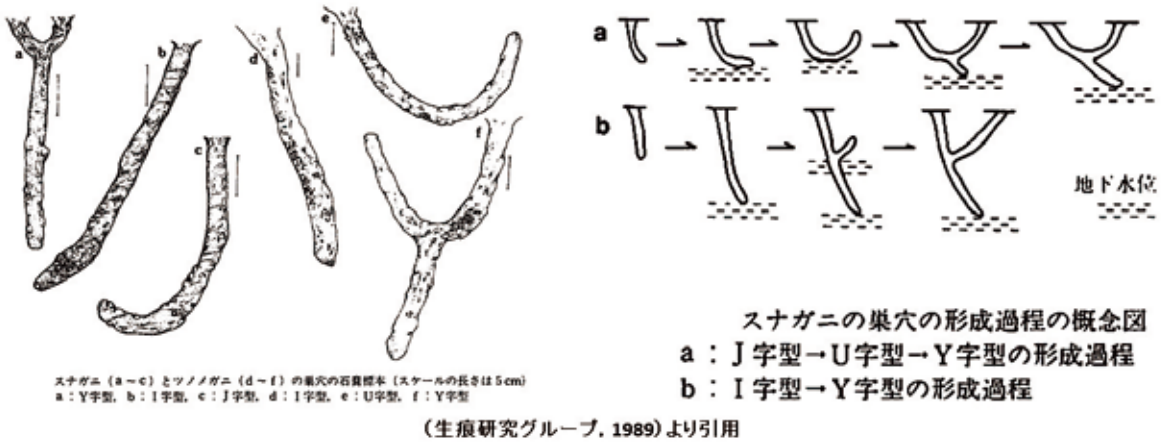
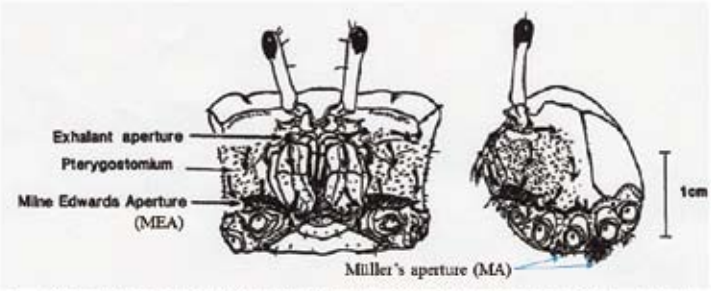


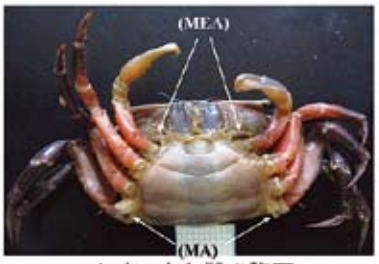
図12. スナガニの巣穴の形状と（伏流）水位との関係を示す模式図

られているのを見ることがあります（図11）。これはおそらく個体間競合の一つの結果で、生息密度が高いために摂餌競合や繁殖競合が起こっているのではないかと考えられます。この競合の克服が次の課題となるのでしょう。

では、巣穴を作ることだけで鰓呼吸するカニ類は乾燥の克服に十分対応したと言えるのでしょうか。どうもそうではないようで、スナガニ類は住んでいる場所が干出しているときでも積極的に水を体内に取り入れる仕組みを獲得していました。



カニ類における呼吸水循環の模式図．黒矢印で水の流れを示している．
（Maitland, 1990より引用）



シオマネキ雌の腹面
(Matsuoka & Suzuki, 2011より引用)

図13. カニ類における呼吸水循環の模式図

カニ類は『基本的な生活史と呼吸について』のところで説明したように、鰓の収まっている部屋（鰓室）を酸素の含まれた水で満たして、この中でガス交換、すなわち呼吸をしています。しかし呼吸をすれば鰓室の中の水に溶け込んでいる酸素の量は減りますから、新鮮な水との交換が必要となります。常に水中に居るカニ類では、エビ類にみられる呼吸水循環と同じで、鰓室で消費された古い水は口の上部にある排出孔（Exhalant aperture）から体外に出され、新鮮な水が背甲と足の付け根との間隙から鰓室に入ってきます。潮下帯以深に生息するカニ類はこの流れによって常に新鮮な水が得られるわけです。一方、定期的に干出する潮間帯及びその陸側に生息するカニ類ではそうはいきません。鰓室で酸素が少なくなった呼吸水を再利用しなければなりません。その水の流れを示したのが図13です。排出孔から出た呼吸水は、外顎脚（3rd maxilliped）や頬域（Pterygostomium）の表面を伝って降りていき、主にハサミ脚の付け根に位置する再入孔（Milne Edwards aperture: MEA）から再度鰓室に入っていきます。外顎脚や頬域の表面を呼吸水が伝わり落ちるときに、空気中から酸素を取り入れて、新鮮な水の代わりにしています。この呼吸水循環を繰り返すことにより陸上でも鰓呼吸を可能としているのです。因みにMEAは背甲の一部と腹甲の一部がスリット上に開いていて下手をすると細かい粒子など不純物が入る可能性があります。そこでゴミなどの不純物をこしとるために、このMEA入り口縁辺には細かい毛が密生していて、フィルターの代わりをしています（図14）。ただ、再利用の回数が増えれば、体外に出ているときに水分の蒸発が進み、粘性も高くなっていきます。カニの泡吹きというのはこの粘性が高くなった呼吸水が作り出したもので、呼吸水が足りなくなったサインとも考えられます。ここまでくるとさすがに新しい呼吸水の補充が必要になります。この呼吸水の補充に使われるのがミューラーの孔（Muller's aperture: MA）です。このMAは主として第２歩脚と第３歩脚の間にスリット状で開口し、その周りには比較的長めの細毛が密生しています。種によっては第１歩脚と第２歩脚の間や第３歩脚と第４歩脚の間に開口するものもあります。このMAを有するスナガニ類は呼吸水の補充が必要となると、湿潤な底質や水たまり、あるいは澪筋などに移動し、そこで体を左右どちらかに傾けます（図14）。

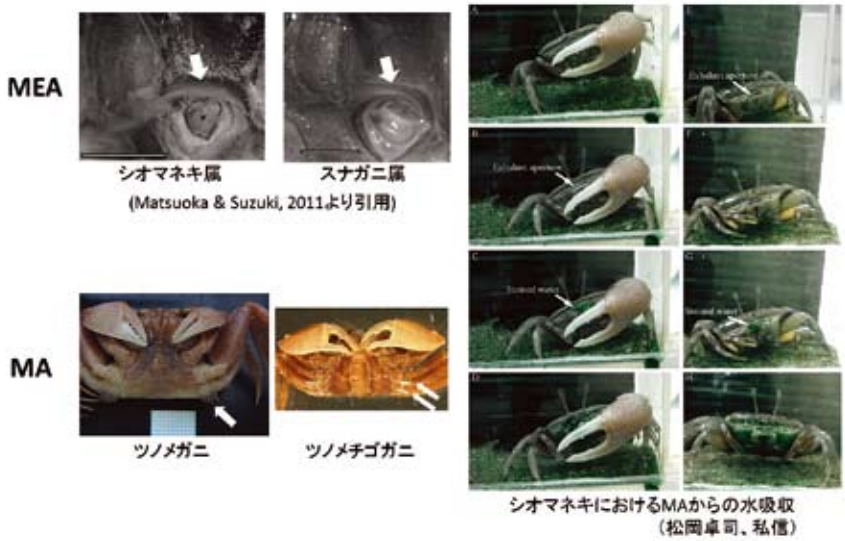


図14. スナガニ類のMEAおよびMAとシオマネキの呼吸水補充行動

こうすると必然的にMAとその外側にある密生した細毛が湿潤な底質あるいは水の中に入ります。そしておそらく毛細管現象により新しい水が吸い上げられ、鰓室へと補充されるわけです。

潮間帯に生息するスナガニ類やオサガニ類のMEAの形態や呼吸水の補充の仕方はいま説明したとおりですが、同じ潮間帯に生息するミナミコメツキガニでは両方とも少し違います。ミナミコメツキガニのMEAもハサミ脚の付け根に位置するのですが、その形は楕円形でかつその開口部を完全に締切る蓋があります（図15）。また、MAは持っておらず、背甲の後縁に後縁の一部が平板上に伸長した部分と、第１腹節前縁の一部が同じく平板上に伸長した部分があり、この２つでスリット状の間隙を作ります。しかもそれぞれの縁辺部には細かい毛が密生しています。ミナミコメツキガニは呼吸水の補充を必要としたとき、やはり澪筋などの水のある所まで移動し、この甲の後縁を差し込むように腰を下ろします（図15右）。そして甲をチルトアップするなどの行動により背甲内を陰圧にして水を吸い上げているようです。ただ、その詳細はまだ不明です。また、なぜMEAが丸みを帯びていてかつ蓋を持つのか、この点についてもほとんど研究されていないのが現状です。今後に期待したいところです。

図15. ミナミコメツキガニのMEA周辺および背面と腹面、並びに呼吸水補充のための一連の行動。

さらに、礫や粘土質が堆積した陸域に目を移すと多くの巣穴が見られ（図16）、ここにはハマガニ、アシハラガニ、クロベンケイガニ、ヒメアシハラガニモドキなどのベンケイガニ類が住んでいます。巣穴の形状は多

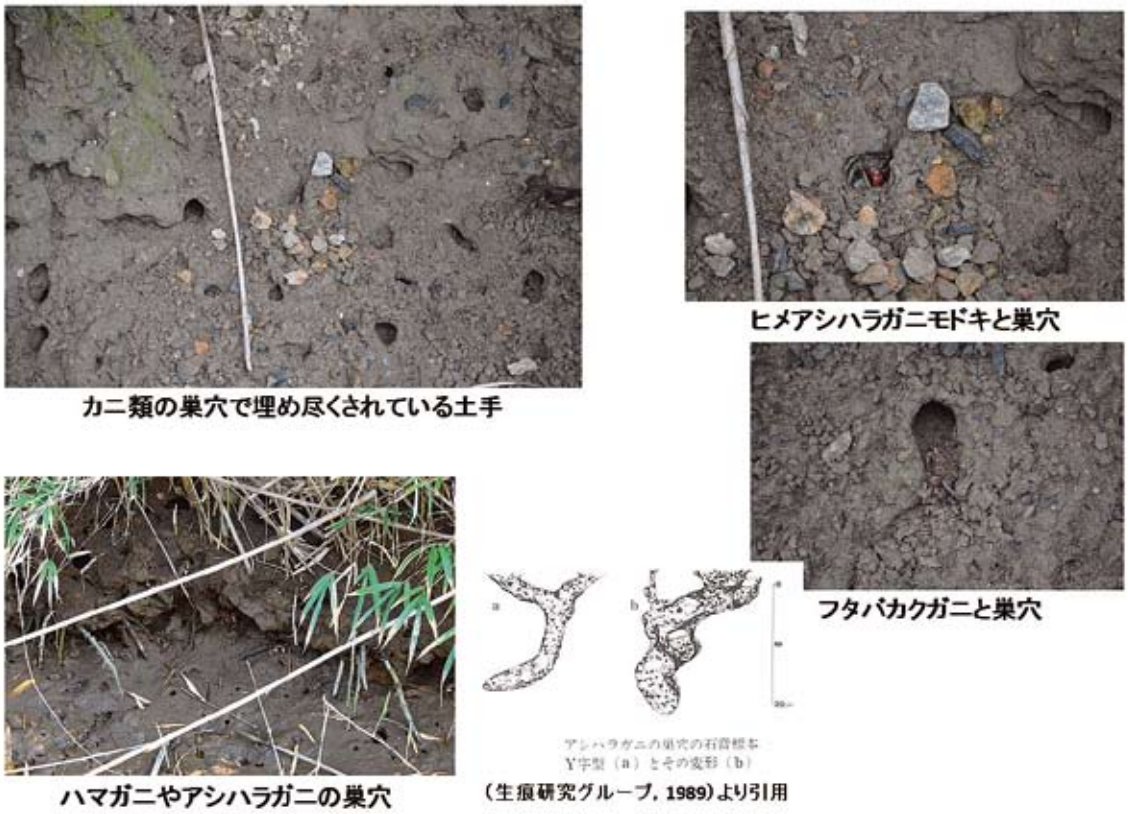


図16. 陸域に形成されたベンケイガニ類の巣穴

オキナワアナジャコの巣を利用するクロベンケイガニ

オキワナアナジャコの巣を利用するハマガニ

サワガニ類の巣穴

クロベンケイガニの巣穴の石膏標本
（生痕研究グループ，1989）より引用

図17. オキナワアナジャコの巣穴を利用するハマガニやクロベンケイガニ

少複雑になるものもありますが、基本的にはスナガニ類の巣穴の形状と変わりません。陸域は礫や粘土質が密に堆積しているので、砂質よりも保水性はあると考えられます。やはりここでも捕食者からの逃避と乾燥の克服が主と考えられます。陸域で巣穴をほるのは大変なのかほかの生物が作った巣穴を利用することもあるようです（図17）。ある意味、ベンケイガニ類やオカガニ類は鰓呼吸に関係した部分では、巣穴にあまり依存しないのかもしれません。というのも、スナガニ類よりも甲羅の密閉度も高いように見えますし、呼吸水が流れ落ちる頬域にはより多くの短毛が生えています（図18）。オカガニ類などはその最たるもので、一つの特徴ともなっています。しかし、まだまだ推測の域を脱していないので、これらの点についても今後の研究に期待したいところです。

図18. ベンケイガニ類、オカガニ類のしっかりした甲羅

なぜカニ類は鰓呼吸のまま陸を目指したのか？

カニ類の進化は、浅海域から始まり一つは深海へ、もう一つは潮下帯－潮間帯―陸水・陸域へと進んだというのが主流の考え方です。カニ類の先祖たちは常に新しいhabitatを求めて新たな天地へと進んでいったのでしょう（図19）。ここからは少し物語のつもりで読んでいただけると幸いです。

砂泥底の基質が大半である浅海域で自由匍匐生活をしていたカニ類が、新天地を求めて深海へと進んでいったとしましょう。そこの基質はまだ砂泥底で均質な生息環境で、住み方を変えるほどの要因はないように思えます。ただ、habitatの面積はべらぼうに大きいのですが、いかんせん餌が少ない状態です。反面捕食者も少

ない状態ですから、深海に進んだカニ類はゆっくり大きく成長できたでしょう。一方、浅い潮下帯へ進んだカニ類は驚いたことでしょう。そこには岩礁、転石、サンゴ礁と多様な基質があり、かつ多様な生物が生息していました。餌も豊富ですが、捕食者も豊富です。そこで、自由匍匐生活から隠れる（隠遁）生活をするものが出てきたことでしょう。しかし、隠遁生活で安定した生活を得られることは逆に生息密度の増加を招いたことでしょう。種内に限らず種間でもこの生息密度の増加による競合が生まれたことでしょう。そして、さらに新天地を求めたカニ類が潮間帯、陸水域、陸域へと進んでいったと考えられます。カニ類も進取の精神を持っていたのかもしれません。しかし新たな地の潮間帯、陸水域、陸域はhabitatも狭小で、水の供給も限られている厳しい環境だったわけです。なぜ鰓呼吸という生理体制を変えずにこの水の供給が限られる環境へカニ類は進んでいったのでしょうか。密度の増加から起こった競合、競争に負けた弱いものがより厳しいhabitatに進んでいったのでしょうか。ここが本特別展を見た皆さんに感じてそして考えていただきたかった点です。長年カニ類やその他の生物の生きざまを見てきて、私は負けたから生息地を変えていったとは考えられなくなっていました。この解説文を終えるにあたり、サワガニ類の研究から得られた私なりの結論を紹介いたします。

図19. 海洋の生息環境と住み方の変化、及びそれぞれのhabitatで予想される生態学的要因

サワガニ類はご存知のように陸の沢やその周辺に住んでいます。水中の転石の下や、湿潤な水際の転石の下に巣穴をほって生活しています（図17）。そして複数の種類が同所的に生息している地域もあります。そこで彼らの住み方を調べようと考え、habitatを常に水がある水中、陸地との境目で湿潤ではあるが冠水していない水際、そして陸域の３つに分けて、いつどのような場所に住んでいるかを調べました（図20）。するとサワガニが１種だけ生息している甲突川と、サワガニとミカゲサワガニの２種が生息している一つ谷川では違った結果が得られました。甲突川では、サワガニは３つのhabitatにほぼまんべんなく住んでいました。ところが、

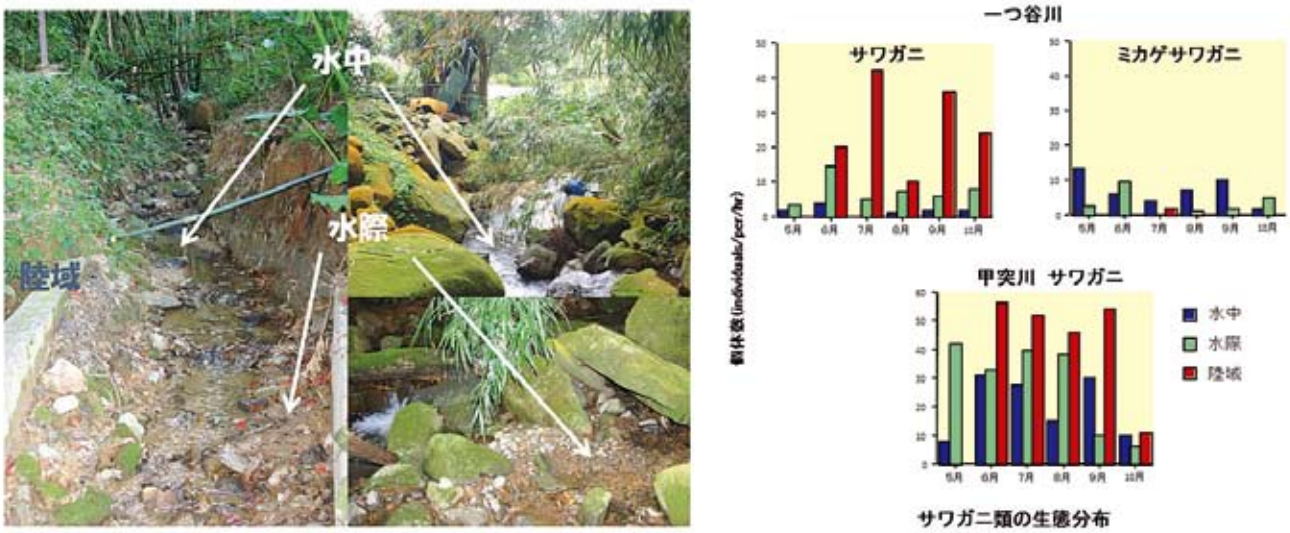


図20. サワガニ類のhabitatの違いによる生息状況

一つ谷川ではサワガニは主に陸域と水際に住み、ミカゲサワガニは水中と水際に住むというように、多少重複するhabitatはありますが、大きく住み場所を変えていました。どちらも鰓呼吸する種ですから、この住み場所の違いは乾燥に対する耐性の違いによるのではないかと考えました。そこで少し残酷ではありますが、サワガニとミカゲサワガニの様々なサイズの個体を集め、個別に水のない容器にいれた状態で観察し、何時間生きられるかを調べました（図21）。サワガニがどのサイズでもミカゲサワガニより長く生きると予想していたのですが、結果は意外にもサイズに関係なく、２種とも乾燥に対する耐性は同じとでました。これをどう解釈したらよいか悩みました。そこで、報告されている地域の生息状況を文献上の情報からまとめてみたところ、屋久島でも一つ谷川と同様の生息状況であること、同所的に生息する種の数によって同一種でも住み方、habitatが違っていることが分かりました（図22）。全ての種で乾燥に対する耐性実験をしていないのですが、すべてが鰓呼吸であることを考えると、種によって大きな違いはないと考えました。それではなぜ、サワガニやサカモトサワガニは他種がいるかいないかで住み方、habitatを変えているのでしょうか。実験からは生理的違いは認められません。そこで思い至ったのが、「サワガニやサカモトサワガニは他種に最適なhabitatを譲った、あるいは譲れた」のではないかということです。これに対する科学的根拠はいまのところ全くありませんが、図22を見ていて単に勝った負けたの二者択一的な考えができないと思ったのです。ここでもう一度カニ類の住み方の変遷を見るときも、鰓呼吸という生理体制を残しながらもより厳しい環境に進んでいったのは、「追いやられた」のではなく「譲ってあげた」と考えたいと思っています。カニ類だけではなく、生物全般にこの精神はあって、だれもが「譲り合って自然界のバランスが保たれている」のではないかと考えています。本特別展を見られた皆さんも一度「譲り合いの精神がある」という前提で、一度自然界を見てください。もしかすると今まで解けなかった謎が解けるかもしれません。

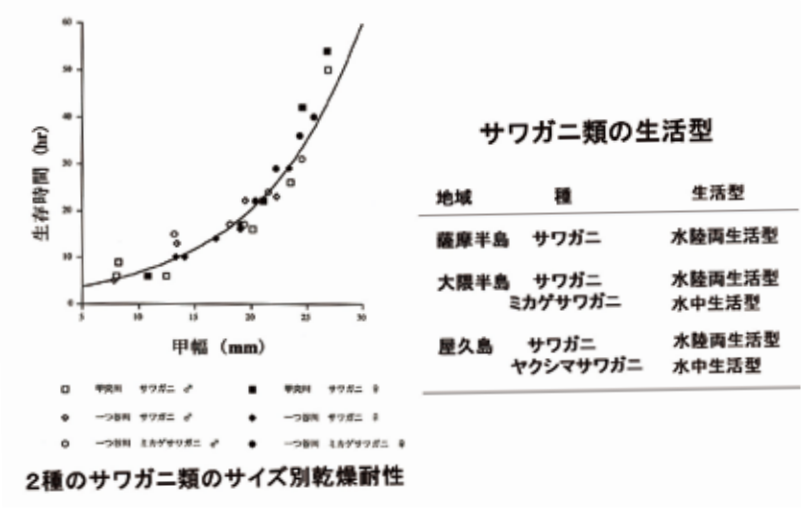


図21. サワガニとミカゲサワガニの各サイズにおける乾燥下の生存時間、及び各地域におけるサワガニ類の生活型

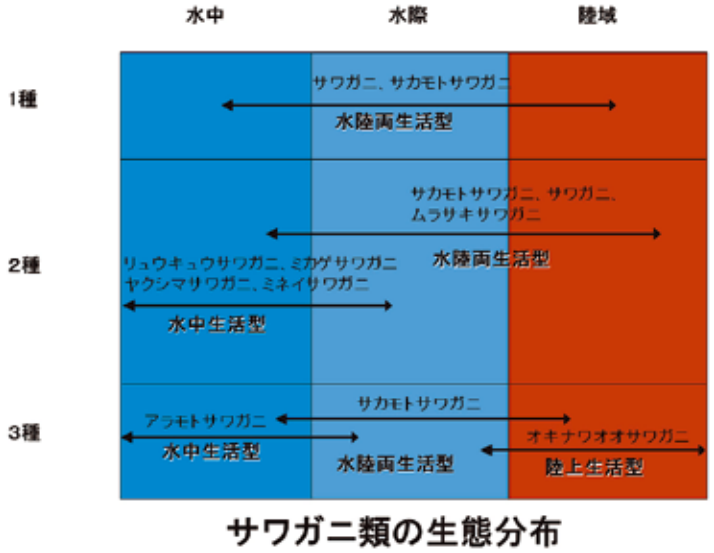


図22. 同所的に生息するサワガニ類の種数と住み方の関係

最後に本特別展の開催の機会を与えてくださった、本村浩之館長はじめ鹿児島大学総合研究博物館の皆さんに心から感謝申し上げます。また、貴重なカニ類生態写真の使用を快く許可くださいましたダイブショップOcean Blueの今川様、JAMSTEC様、amanaimage様、marine clubカナロアの川島様、週末がさがさ団の刈田様、上田浩一様、富山様、ダイビングショップサニーベイルの沓掛様、くーまるウォッチのミュール様、沖縄ダイビングセンターの片野様に深く感謝申し上げます。

主な参考文献

De Grave, S., Pentcheff, N. D., Ahyong, S. T., Chan, T.-Y., Crandall, K. A., Dworschak, P. C., Felder, D. L., Feldmann, R. M., Fransen, C. H. J. M., Goulding, L. Y. D., Lemaitre, R., Low, M. E. Y., Martin, J. W., Ng, P. K. L., Schweitzer, C. E., Tan, S. H., Tshudy, D. & Wetzer, R., 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. The Raffles Bulletin of Zoology, Supplement No. 21: 1-109.

Maitland, D. P., 1990. Carapace and branchial water circulation, and water related behaviours in the semaphore crab Heloecius cordiformis (Decapoda: Brachyura: Ocypodidae). Marine Biology, 105(2): 275-286.

Matsuoka, T. & Suzuki, H., 2011. Setae for gill-cleaning and respiratory-water circulation of ten species of Japanese ocypodid crabs, Journal of Crustacean Biology, 31(1): 9-25.

Matsuoka, T., Suzuki, H., & Archdale, M. V., 2012. Morphological and Functional Characteristics of Setae involved in Grooming, Water Uptake and Water Circulation of the Soldier Crab *Mictyris guinotae* (Decapoda, Brachyura, Mictyridae). Crustaceana, 85(8): 975-986.

Ng, P. K. L., Guinot, D. & Davie, P. J., 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyran crabs of the world. The Raffles Bulletin of Zoology, 17: 1-286.

地学団体研究会生痕研究グループ，1989．現生および化石の巣穴－生痕研究序説－．地団研専報35：1-131.

鹿児島大学総合研究博物館　News Letter　No.39
■発行/2016年10月20日　■編集・発行/鹿児島大学総合研究博物館
TEL：099-285-8141　FAX：099-285-7267
http://www.museum.kagoshima-u.ac.jp/