

駿河湾におけるハマスナホリガニ *Hippa truncatifrons* の成長と繁殖**Growth and reproduction of the mole crab *Hippa truncatifrons*
in Suruga Bay, central Japan**

土井 航・鈴木伸洋

Wataru Doi^{1*}, Nobuhiro Suzuki²¹鹿児島大学水産学部, 鹿児島県鹿児島市下荒田4-50-20²東海大学海洋学部, 静岡県静岡市清水区折戸3-20-1¹Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima, Kagoshima 890-0056, Japan. ²School of Marine Science and Technology, Tokai University, 3-20-1 Orido, Shimizu, Shizuoka, 424-8610, Japan.

*Corresponding author, e-mail: doiw@fish.kagoshima-u.ac.jp, Tel: +81-99-286-4151.

Abstract

The life history characteristics of the mole crab (*Hippa truncatifrons*) were studied using monthly or bimonthly sampling at a cobble shore on the Miho Peninsula, located in the inner part of Suruga Bay, central Japan, between April 2013 and March 2014. A total of 523 individuals was collected, comprising 276 males (carapace length, CL, 3.4–9.7 mm) and 247 females (CL 4.9–15.0 mm). The number of individuals collected showed two peaks (>10 individuals per station), in early summer and autumn, and decreased to only a few per station in winter. The population exhibited a unimodal CL distribution, with the modes of CL gradually increasing between April and July. Smaller individuals (<4.0 and <7.0 mm CL for males and females, respectively) appeared in August. After August, bimodal distributions of CL were recorded, with fewer individuals in the larger size group. This indicates the mean lifespan was estimated to be almost one year, with some individuals surviving for up to two years after hatching. Ovigerous females were observed between May to September, but were most abundant during June and July. Ovarian development corresponded with the occurrence of ovigerous females. The size at sexual maturity for females was estimated to be 10.2 mm CL. Batch fecundity ranged from seven to 1801 and was correlated with CL for some embryonic stages in all breeding season and early embryonic stages in the early breeding season. Some ovigerous females with late embryonic developmental stages had mature ovaries, indicating multiple spawning by some females during one reproductive season. The Suruga Bay population showed a typical life history similar to that of the Sagami Bay and Hokuriku populations, but different from that of extreme areas, such as Aomori (the northern limit of their range) and an island in Mikawa Bay with large-sized individuals.

Key words: Anomura; Hippidae; life history; Miho Peninsula; cobble shore**緒言**

開放的な海岸にみられる砂浜は、外海から打ち寄せる波の力で底質が常に移動するため、底生動物にとっては物理的に不安定な生息環境である。そのため、砂浜海岸の底生動物には、潜砂性あるいは高い運動性を示すものが多く、このことが観察や研究の障害と

なっている。また、砂浜の動物相を構成する大型底生動物の種数は、河口域や岩礁等の種数に比べると相対的に少ない。これらの理由により、砂浜に着目した研究が少なく、砂浜における底生動物の生態に関する理解は、遮蔽的な岩石海岸などに比べ遅れている (Brown and McLachlan 2006)。日本列島に

においても、開放的な砂浜海岸における海洋生物の研究例は、魚類に比べ無脊椎動物では乏しく（大富ら 2005）、ナミノコガイ *Latona cuneata* やキンセンガイ *Matuta victor* 等に限定されている（小林 2012, 2013）。

ハマスナホリガニ *Hippa truncatifrons*（スナホリガニ科 Hippidae）は、開放的な砂浜海岸の波打ち帯に生息する潜砂性の異尾甲殻類で、多毛類やヨコエビ類を捕食する肉食者および動物遺骸を摂餌する腐肉食者である（加藤・鈴木 1992）。本種は青森県から鹿児島県かけての本州・四国・九州沿岸、中国および台湾から記録されている（三宅 1978; 松澤 1995; Osawa et al. 2010; 和田 2018; 大久保 2020）。日本国内から記録されているスナホリガニ属 *Hippa* は、ハマスナホリガニのほか、ミナミスナホリガニ *H. adactyla* とスナホリガニ *H. marmorata* の 2 種を含む。後者の 2 種は南西諸島では普通にみられるが（Osawa et al. 2010; 丹尾ら 2014; Suguri et al. 2015）、本州・四国で確認されているのは小型個体のみであるため、南西諸島よりも北の個体群は無効分散と考えられている（加藤・鈴木 1992; 松澤 1995）。スナホリガニ属 15 種のうち 12 種は、分布域がインド・西太平洋であることから（Osawa et al. 2010）、多くが熱帯・亜熱帯性である。分布域が北西太平洋であるハマスナホリガニは、同属において最も高緯度地域に適応した種と言える。

ハマスナホリガニの生活史については、相模湾（神奈川県茅ヶ崎市）（加藤・鈴木 1992）、北陸沿岸（福井県あわら市）（大久保 2015）、三河湾（愛知県南知多町篠島）（大久保 2019）において、体サイズ組成と抱卵率の季節変化から生殖周期と加入時期が明らかにされている。さらに、北陸（大久保 2017）、篠島および渥美半島伊良湖岬（大久保 2018a）においては、甲長と抱卵数の関係が明らかにされている。しかしながら、これらの研究では、卵巣の発達・成熟段階や抱卵雌の胚の発生段階の季

節変化といった本種の繁殖生態をより詳細に明らかにするための解析が行われていない。本州～九州の砂浜海岸の底生動物群集における捕食者・腐肉食者であるハマスナホリガニの生活史を明らかにすることは、砂浜生態学の理解を深める上で重要である。また、ハマスナホリガニの生態を熱帯性種のものと比較することで、ハマスナホリガニの温帯環境への適応の点で興味深い。そこで、本研究では本種の繁殖を中心とした生活史を明らかにすることを目的に、駿河湾三保半島において研究を行った。

材料および方法

採集

ハマスナホリガニの生息密度を調べるにあたっての標本を得るために、駿河湾奥部の静岡県三保半島の先端にある三保内浜海水浴場の礫浜海岸（静岡県静岡市清水区三保、Fig. 1A）において採集調査を行った。調査は 2013 年 5 月 28 日から 2014 年 3 月 27 日までの間、各月 1 回または 2 回の頻度で日中に実施した。調査地内の汀線付近に設定した 6 地点（Fig. 1B）において、目合 4 mm、幅 28 cm の手網を汀線に対し垂直方向に数回曳網して容量計 6 L の砂礫をすくい取り、その中からハマスナホリガニを選別した。これを各地点において 6 回ずつ繰り返した。2013 年 4 月 18 日、5 月 14 日、5 月 24 日には事前調査として同海岸において任意の地点で同様の採集を行った。標本は研究室に持ち帰り 10%ホルマリン海水で固定した。成長・繁殖の分析には、事前調査において採集された 111 個体を含む計 523 個体を使用した。

成長、産卵、ふ化

標本の種と雌雄を、加藤・鈴木（1992）および Osawa et al.（2010）に従って判別した。甲長（Carapace length: CL）は、頭胸甲前縁から後縁までの距離を、ノギスを用いて

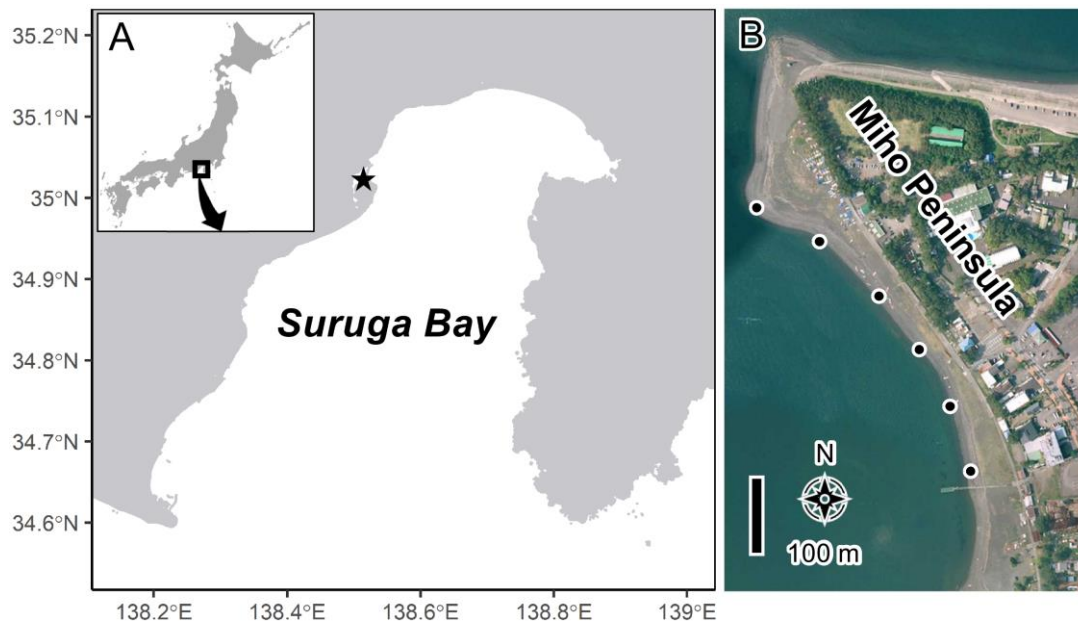


Fig. 1. Location of the study area (A) and sampling stations (1–6) on the Miho Peninsula, Suruga Bay (B). The map data were obtained from the Geospatial Information Authority of Japan (<https://fgd.gsi.go.jp/download/menu.php>).

0.1 mm 単位で測定した。成長様式を明らかにするため、甲長の階級幅 1 mm の頻度分布を月・雌雄ごとに作成した。

産卵とふ化の季節性を明らかにするため、雌の腹肢上における卵の有無を確認し、抱卵雌の場合は胚を実体顕微鏡下で観察し、小林 (2013) にしたがって、次の 5 つの発生段階に分類した。I: 卵割が確認されない。II: 卵割が確認される。III: 卵黄に加えて透明な胚体を確認されるが、眼の色素は沈着していない。IV: 透明な胚体に眼の部分から黒色素が沈着するが、眼はくさび形に近く、卵黄は胚の 1/3 以上を占める。V: 眼は楕円形をなし、卵黄は胚の 1/3 未満である。その後、すべての卵を腹肢から取り外して計数し、抱卵数 (number of eggs: NE) とした。

産卵周期

産卵周期を明らかにするため、抱卵雌の最小サイズ以上の標本から一部を抽出し、卵巣の乾燥重量 (Ovary weight: OW) の測定または、組織学的観察のどちらかに供した。

OW は、計 131 個体の雌の体内から摘出した卵巣を恒温乾燥機内で 70°C にて 24 時間乾燥させた後、電子天秤を用いて 0.001 g 単位で秤量した。生殖線指数 (Gonad index: GI) を、 $GI = OW / CL^3 \times 100$ により求めた。卵巣の組織学的観察は、計 57 個体の雌の標本をダビッドソン液内に浸した状態で 1 週間以上脱灰した後に、第 3 顎脚と第 2 歩脚 (第 3 胸脚) の間で体を横に切断した。卵巣を含む頭胸甲をアルコール系列で脱水し、常法に従ってパラフィン切片を 5 μ m の厚さで作成し、Mayer のヘマトキシレン (メルク社) ・エオシン (メルク社) 重染色を施し、光学顕微鏡下で観察した。卵巣の成熟段階については、スジエビ *Palaemon paucidens* を対象とした大貫ら (2008) を参考に、増殖相・卵黄蓄積相・成熟相・排卵相に分類した。

統計解析

統計解析には R version 4.0.2 (R Core Team 2020) を用いた。成熟サイズの推定に、抱卵期である 5 月から 9 月の雌標本のみを解析に

用いた。各標本にはダミー変数として抱卵雌に1を、非抱卵雌に0を与え、それに基づき1の出現確率(m)を応答変数、CLを説明変数とした一般化線形モデル(generalized linear model: GLM)にあてはめた。GLMへのあてはめには、誤差分布に二項分布、リンク関数にロジット関数、glm関数を用いた。このモデルを用いて50%成熟甲幅を推定した。

Hamasaki et al. (2021)を参考に、卵の脱落と産卵期がNEに与える影響について解析を行った。卵脱落の影響を調べるため、5つの胚の発生段階ごとに、NEとCLの関係に、べき乗関数 $NE = aCL^b$ を対数変換した $\ln NE = \ln a + b \ln CL$ にあてはめ、係数と標準誤差を求めた。

駿河湾(沼津市内浦)の深度1mの日平均水温を、リアルタイム海洋情報収集解析システムより引用し(水産研究・教育機構2022)、7日間移動平均を求めたところ、5-6月は23°C以下であったのに対し、7-8月は23°Cを超えた(Fig. S1)。23°Cを基準にして5-6月を本種の繁殖期の前半、7-8月を後半に分けた。胚発生段階がIとIIの雌のNEとCLについて、繁殖期前半と後半にわけて、同様の解析を行った。

5つの発生段階ごとに求めた回帰モデルのうち、有意であった3つ(結果参照)のモデル間の傾きと共変量で調整した平均を、covar.test関数(青木2022)を用いた共分散分析(Analysis of covariance: ANCOVA)により比較した。傾きに有意差がみられなかったため、lnNEの調整済み平均と95%信頼区間を、lsmeans関数を用いて求めるとともに(Lenth2016)、Tukey HSD testにより比較した。

結果

個体数と甲長頻度分布の季節変化

採集個体数は季節と地点によって大きく変動した。個体数は4月から徐々に増加し、6月下旬に最大を示した後に徐々に減少し、8月

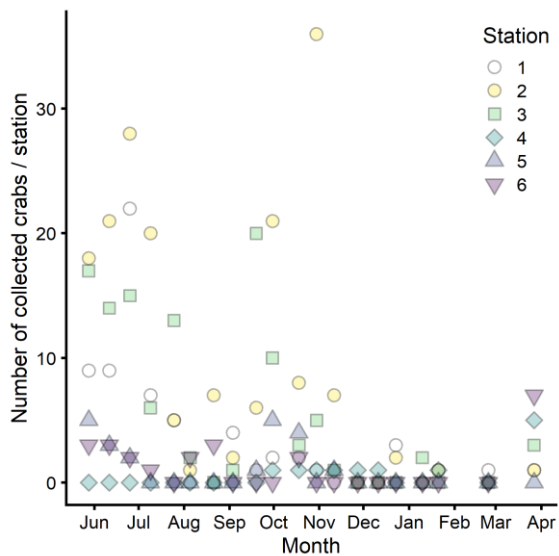


Fig. 2. Spatio-temporal changes in the number of *Hippa truncatifrons* individuals collected per station on the Miho Peninsula between May 2013 and March 2014.

月上旬には合計5個体のみとなった(Fig. 2)。9月に再び増加したが、11月下旬以降はほとんど出現しなかった。また、三保半島の先端側(St. 4-6)より湾奥側(St. 1-3)において、多く出現する傾向にあった。

採集された雄276個体の甲長は3.4-9.7 mmであった。雄の甲長頻度分布のモードは、4月・5月の6-7 mmから、6-8月の7-8 mmへと増加し、緩やかな成長を示した(Fig. 3)。8月には甲長3.6 mmの小型の雄が出現した。9月から11月の甲長頻度分布は、甲長7 mmを境界とする小型群と大型群に分けられ、小型群はモード5-6 mmから6-7 mmへと増えたが、大型群の成長は追跡できなかった。12月から翌年2月にかけては、個体数が少なく成長は不明であったが、3月の甲長頻度分布には6-7 mmにモードがみられた。

一方、採集された雌247個体の甲長は4.9-15.0 mmであった。雌の甲長頻度分布は、4月から8月にかけてモードが10-11 mmから12-13 mmへと増加するとともに、甲長のレンジが大きくな値へ徐々に推移した(Fig. 3)。雄と同様に、8月には小型の雌(甲長6.1 mm)が出現した。9月から11月にかけては、少数の大型

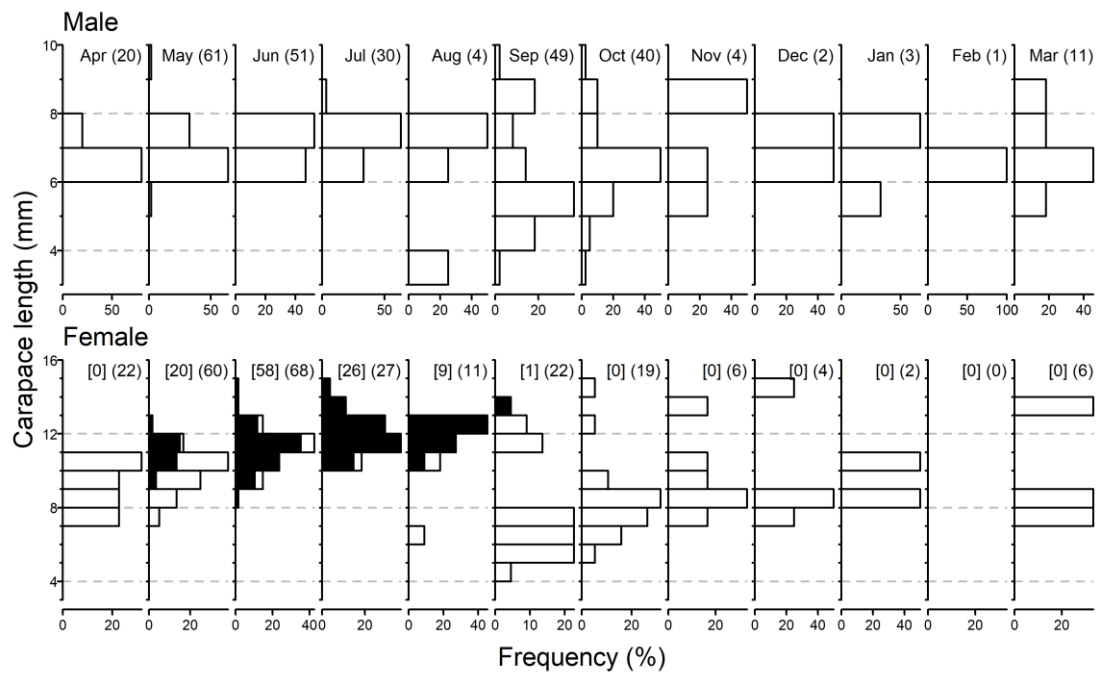


Fig. 3. Monthly changes in size frequency distributions of *Hippa truncatifrons* on the Miho Peninsula between April 2013 and March 2014. Black bars in females indicate ovigerous females. Numbers in parentheses and brackets show the sample size and number of ovigerous females, respectively.

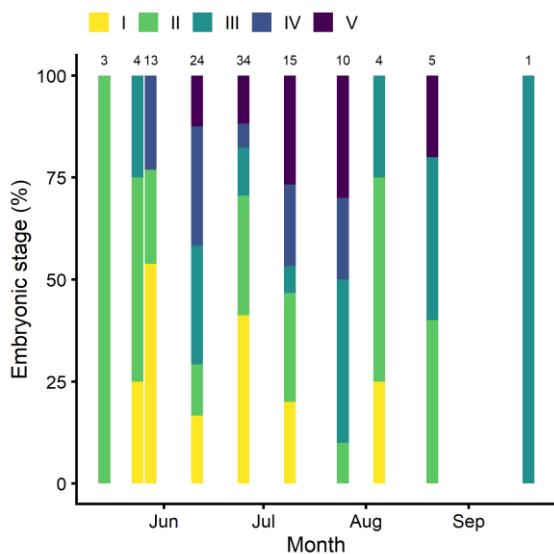


Fig. 4. Temporal changes in the proportion of developmental stages of embryos in ovigerous *Hippa truncatifrons* on the Miho Peninsula between May and September 2013. The definition of developmental stages followed Kobayashi (2013). The numbers above the bars indicate the number of ovigerous females each day.

群と多数の小型群それぞれが、モードと甲長レンジの大型化を示した。1月・2月は個体数

が少なく成長は不明であったが、3月には7–9 mmの小型群と13–15 mmの大型群が出現した。抱卵雌は5月から9月にかけて出現した。5月の抱卵雌は同月の大型個体为中心であり、より大きな雌から先に産卵することを示していた。

抱卵雌の胚の発生段階

採集日ごとの抱卵個体の胚発生段階組成をFig. 4に示す。Iの個体は5月下旬から8月上旬まで、7月下旬を除いて連続的に出現し、5月下旬と6月下旬に全抱卵雌の40%以上を占めるピークを示した。IIの出現率は、Iと同じ変動パターンを示した。IIIとIVの出現ピークはともに、6月上旬と7月下旬であった。Vの個体は6月上旬から8月下旬まで、8月上旬を除いて連続的に出現し、7月に全抱卵雌の25%以上を占めるピークを示した。

生殖腺指数と卵巣の成熟段階

採集日ごとの各個体のGIをみると、0.7以上の雌が出現する5月下旬から7月と、0.7未満

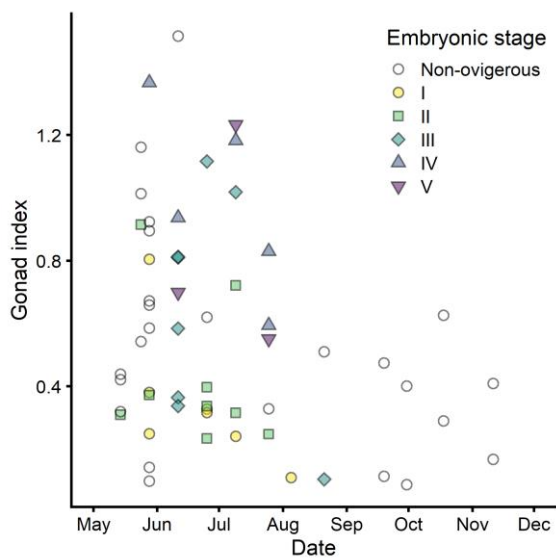


Fig. 5. Temporal changes in the gonad index of *Hippa truncatifrons* females on the Miho Peninsula between April 2013 and March 2014.

の雌が出現する4月および8月以降とに分けられた (Fig. 5)。5月から7月には胚発生段階が進んだ雌ほど高いGIを示した。8月以降は、非抱卵と抱卵にかかわらず全ての雌のGIが低値であったことから、産卵期の終了が示唆された。

卵巣の組織学的成熟段階は、増殖相を除く、卵黄蓄積相・成熟相・排卵相の3相が確認された。卵黄蓄積相は5月・6月にのみみられ、組織観察を行った個体の約半数を占めた (Fig. 6)。成熟相は卵巣の組織観察を行ったほぼすべての採集日から出現し、5月・6月では観察個体の約半数を占め、7月から9月上旬では全個体を占めた。排卵相は3個体のみで観察され、出現時期はそれぞれ5月下旬・6月下旬・9月下旬であった。

抱卵雌について卵巣の成熟段階と胚の発達段階の関係をみると、胚発生が進んだ抱卵雌ほど成熟相の卵巣をもつ割合が増えた (Fig. 7)。排卵相の3個体はすべて抱卵雌で、胚発生産回はそれぞれI、II、IIIであり、胚の発生が進み産卵から時間が経過した後も卵巣の成熟が進んでいなかった。

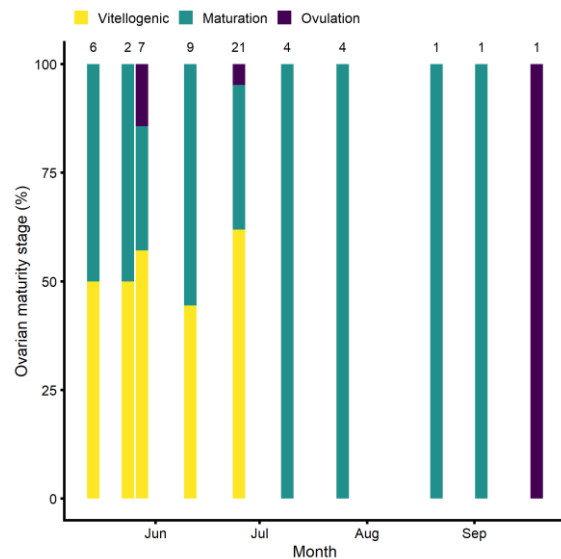


Fig. 6. Temporal changes in the proportions of ovarian maturity stages of *Hippa truncatifrons* females on the Miho Peninsula between May and September 2013. The numbers above the bars indicate the number of females histologically observed each day.

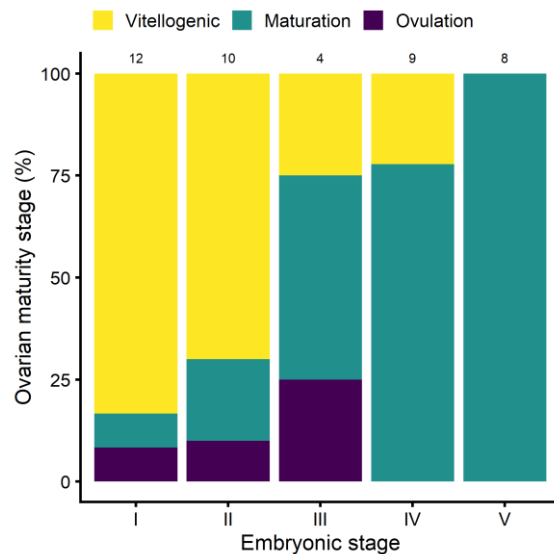


Fig. 7. Proportions of ovarian maturity stages of *Hippa truncatifrons* ovigerous females compared with embryonic developmental stages. The numbers above the bars indicate the number of ovigerous females of each embryonic stage.

成熟サイズ

CLと成熟雌の出現確率の関係は $m = 1/\{1+\exp[-(-11.16+1.09CL)]\}$ となった。50%成熟CLの点推定値は10.2、95%信頼区間は9.8–10.5と推定された (Fig. 8)。

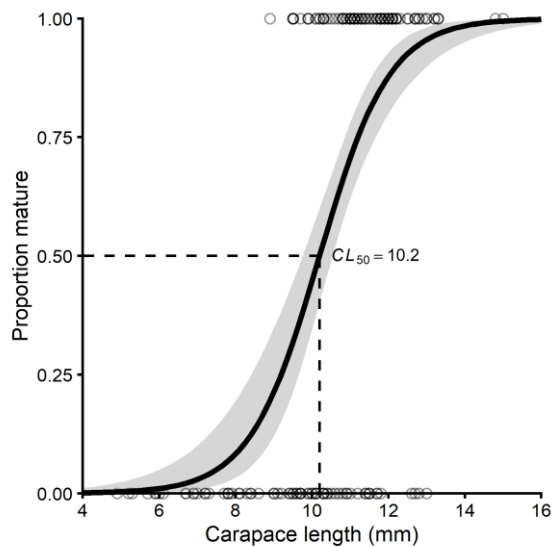


Fig. 8. Relationship between the proportion of mature (= ovigerous) individuals and carapace length (CL) in *Hippa truncatifrons* females collected on the Miho Peninsula between May and September 2013. The solid curve and the shaded region represent the logistic equation for the proportion of mature individuals versus CL and its 95% confidence intervals, respectively.

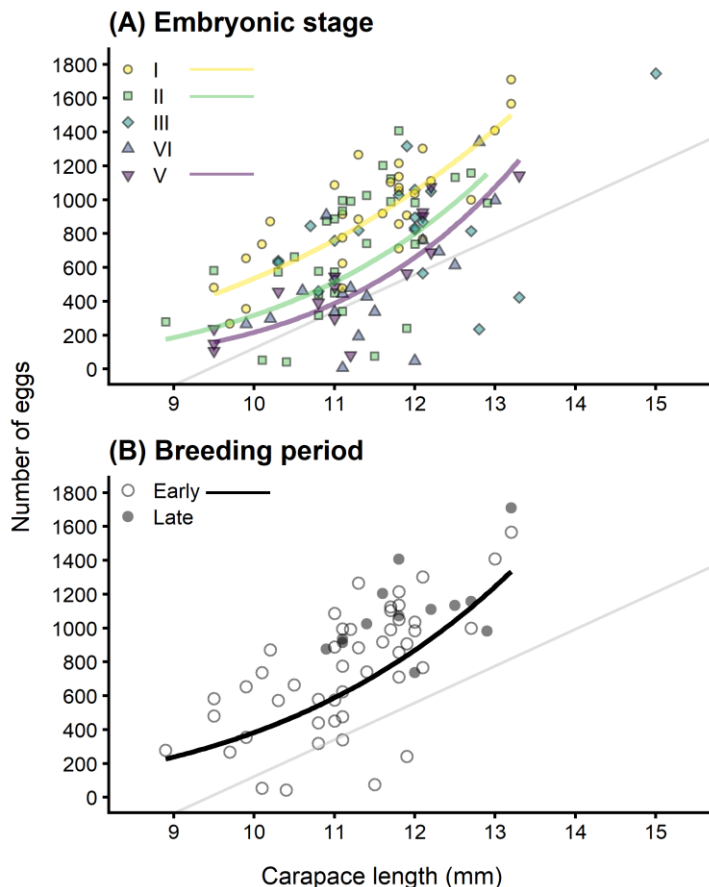


Fig. 9. Relationship between carapace length (CL) and number of eggs (NE) attached to the female pleopods in *Hippa truncatifrons* females on the Miho Peninsula in relation to (A) developmental stages of embryos and (B) breeding period (early = May–June; late = July–August) for stage I and II eggs. Straight gray lines indicate data for *H. adactyla*, from Ingole et al. (1998); $NE = -2053.53 + 217.741CL$.

抱卵数

抱卵雌の甲長と抱卵数のレンジは、それぞれ 8.9–15.2 mm および 7–1801 個であった (Fig. 9)。甲長と抱卵数の対数変換値間の回帰式は、胚の発生段階が I、II および V の場合、繁殖期が前半の場合にのみ有意であった (Tables 1, 2)。有意であったこれら 3 つの胚の発生段階 (I、II および V) の回帰式の傾きには有意差は認められず ($F_{2,69} = 0.737, p = 0.48$)、独立変数で調整した従属変数の平均値にのみ有意差がみられた ($F_{2,71} = 5.800, p < 0.01$)。胚発生段階 I、II および V の $\ln NE$ の調整済み平均と 95%信頼区間を真数で示すと、それぞれ 816 [655–1016]、576 [462–716] および 438 [322–597] となり、I と V の間にのみ有意差がみられた (Table 3)。

考察

ハマスナホリガニの採集個体数には、季節変動と空間的な偏りがみられた。採集個体数と甲長頻度分布の季節変化を合わせると、4月から7月は主に大型の成熟個体によって集団が構成され、水温の上昇とともに活動個体が増えることによって個体数が増える。その後、8月には繁殖を終えた個体が死亡することにより個体数が減少すると考えられる。9月以降の個体数の増加は稚ガニの加入によるものと推定され、この個体数と甲長頻度分布の変

Table 1. Log linear regression analyses ($\ln NE = \ln a + b \ln CL$) evaluating the relationship between carapace length (CL) and number of eggs (NE) with embryonic stages I–V attached to female pleopods of *Hippa truncatifrons*.

Embryonic stage	Coefficients $\ln a$	b	r^2	F	df	P
I	-2.266	3.713	0.623	46.33	1, 28	<0.001
II	-5.885	5.058	0.197	6.88	1, 28	0.014
III	2.288	1.764	0.144	3.20	1, 19	0.090
IV	-5.512	4.653	0.081	1.32	1, 15	0.269
V	-8.661	6.098	0.583	18.17	1, 13	<0.001

Table 2. Log linear regression analyses ($\ln NE = \ln a + b \ln CL$) evaluating the relationships between carapace length (CL) and number of eggs (NE) with embryonic stages I and II attached to the female pleopods of *Hippa truncatifrons* collected in early (May and June) and late (July and August) breeding periods.

Breeding period	Coefficients $\ln a$	b	r^2	F	df	P
Early	-4.388	4.489	0.231	13.52	1, 45	<0.001
Late	2.429	1.836	0.273	4.13	1, 11	0.067

Table 3. Post hoc comparisons using the Tukey HSD test for number of eggs with embryonic stages I, II, and V attached to the female pleopods of *Hippa truncatifrons*.

Embryonic stages compared	Estimate	SE	t	p
I–II	0.349	0.156	2.244	0.0708
I–V	0.621	0.190	3.263	0.0048
II–V	0.272	0.189	1.439	0.3268

化は、相模湾と北陸、三河湾における研究結果（加藤・鈴木 1992; 大久保 2015, 2019）によく一致した。一方、北陸（大久保 2006）と同様に、冬季には採集個体数が少なくなった。このことは、低水温時（加藤・鈴木 1992）や荒天時（Shepherd et al. 1988）には、スナホリガニ類がより深くに潜砂することから、採集することが難しくなったと考えられ、採集方法の改善が必要である。

ハマスナホリガニの分布に関する研究は、複数の砂浜海岸における広域調査によるものが多く、本種が生息するための環境条件が明らかにされてきている（大久保 2006, 2011, 2012, 2013, 2014, 2020, 2021a; 和田 2018）。一

方、ある特定の砂浜海岸における分布の局所的な偏りについては、底質の粒径（加藤・鈴木 1992）とカブス地形（和田 2018）、捕食者である魚類を蝸集する消波ブロックの影響（大久保 2018b; 大久保 2021b）が挙げられている。本研究において採集を行った 6 地点ではそれらの要因については調べていないものの、採集個体数がいずれの月においても少なかった三保半島先端側の 3 地点（4–6）の底質は大きい礫で構成されており、採集地には消波ブロックは設置されていなかった。このことから、本研究における採集個体数の空間的な偏りには、少なくとも底質との関連が示唆された。

駿河湾における甲長頻度分布は、春から夏

にかけては単峰型を、秋には2峰型をそれぞれ示した。後述のように、本種の繁殖期は春から夏であることから、その時期の単峰型は1+歳群の成長を、秋の2峰型は新規加入の0歳群と繁殖期後に生き残った1歳群の成長を示すと判断される。このことから、多くの個体が着底翌年の繁殖の後に1年間の寿命に達する一方、一部の個体がある後も生残し2年目の繁殖に参加すると推察される。冬季の成長は採集個体数の減少から追跡できなかったが、春季の単峰型の頻度分布は1+歳群の成長が停滞することにより、春には0歳群との間に体サイズの差がなくなることを示している。以上の成長様式は、相模湾および北陸の先行研究(加藤・鈴木 1992; 大久保 2015)と概ね一致した。

駿河湾における抱卵雌の出現時期は5月から9月にかけてで、相模湾、北陸、三河湾(加藤・鈴木 1992; 大久保 2015, 2019)における出現時期とほぼ一致していたことから、本種は本州沿岸では春から夏にかけて繁殖する季節性を示すと結論づけられる。このことは、ハワイではスナホリガニが周年にわたって高い抱卵率を示すことと対照的である(Wenner et al. 1987)。駿河湾における抱卵雌の甲長の最小値は8.9 mmであったが、この値は相模湾と福井県(加藤・鈴木 1992; 大久保 2015)の値にほぼ一致し、北限にあたる青森県での10 mm(大久保 2020)、大型個体が出現する三河湾篠島での13 mm(大久保 2019)より小さかった。ハマスナホリガニの成熟サイズには地理的変異が認められるが、駿河湾の個体群は通常サイズの個体で構成される近隣の個体群と同じ一般的な値である。50%成熟甲長は10.2 mmと推定されたが、この値はハワイ産スナホリガニの13.6 mmよりも小さかった。これは両種の雌の最大サイズ(ハマスナホリガニ ~18 mm; 大久保 2019、スナホリガニ ~27.5 mm; Haig 1974)の違いを反映していると思われる。

胚の発生段階が進行した抱卵雌に高いGIを示す個体、そして成熟が進んだ卵巣をもつ個体が出現したことから、一繁殖期に少なくとも2回産卵する個体が存在する。胚の発生が進行していない産卵間もない胚をもつ抱卵雌の出現頻度は5月下旬と6月下旬にピークを示し、最初のピークである抱卵期の前半の抱卵雌は、大型個体に限られていた。したがって、繁殖期前半に産卵したCLの大きな雌が、繁殖期後半に2回目の産卵を行っている可能性が高い。

ハマスナホリガニの抱卵数は、甲長が大きな雌ほど多くなったが、胚の発生が進むにつれて抱卵数が減少していった。ハマスナホリガニは活動時には潜砂と歩行・遊泳を繰り返す。また胚は腹節や腹肢によって完全に覆われているわけではなく、一部が露出している(大久保 2015)。このため、卵は抱卵期間をとおして一定の割合で脱落すると推測される。胚発生段階がIとIIの抱卵雌における甲長と抱卵数の回帰は、繁殖期前半のみで有意であった。先述のとおり、繁殖期後半は産卵個体の数が少なく、それらの甲長が大きな値に偏っていたためだと考えられる。ハマスナホリガニの抱卵数は最大で約3000(大久保 2018a)で、抱卵雌の甲長が10–22 mmに達するミナミスナホリガニにおける最大3400個に比べると少ない一方(Ingole et al. 1998)、最大甲長が7 mmの小型種*H. indica*の22–161個に比べると多かった(Haig et al. 1986; Murugan and Nair 1990)。ミナミスナホリガニにおいて推定されたNEとCLの回帰式を用いて、同じ甲長範囲で抱卵数を比較するとハマスナホリガニの方が多かった(Fig. 8)。温帯域に生息するハマスナホリガニでは、その繁殖期が温暖な季節に限定されるが、相対的な抱卵数の多さは短い繁殖期に対し補償的に働くと考えられる。駿河湾のハマスナホリガニの成長様式と抱卵期は、相模湾と北陸の集団のもの(加藤・鈴木 1992; 大久保 2015)に類似していた。大久

保 (2019) は、三河湾篠島における本種の大型化の要因として、同地の水温や波等の物理的環境を挙げて推測している。近縁種のスナホリガニでは、海岸に打ち上げられる動物遺骸の量・頻度、海岸のプランクトンの豊度、すなわち利用可能な餌の量によって、サイズ組成、成熟サイズ、抱卵雌の割合、豊度において集団間の差異が生じている (Fusaro 1978; Wenner 1977; Wenner et al. 1987; Lastra et al. 2016)。温帯性のハマスナホリガニでは、餌の量に加え、水温の季節的変動が本種の成長と繁殖に与える影響が大きいと予想され、実際、抱卵個体の最小サイズが分布北限域である青森県 (大久保 2015) に比べて、駿河湾では小さかった。今後は本研究や先行研究のような生活史・個体群動態を、分布域縁辺において実施すること、調査地の地形変化 (小林 2012) やモルフオダイナミックス (Delgado and Defeo 2008) とともに調査することで、本種の温帯域の砂浜環境での適応についての理解が深まると考えられる。

謝辞

本研究を進めるにあたり、標本採集と測定に協力いただいた石川冬伍、飯島敬浩の両氏をはじめとする東海大学海洋学部生各位 (当時)、文献をご提供いただいた大久保嘉雄氏 (福井陸水生物研究会)、水温データの引用を快諾くださった水産研究・教育機構ならびに静岡県水産・海洋技術研究所に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 青木繁伸 (2022). <http://aoki2.si.gunma-u.ac.jp/R/covar-test.html> (accessed 1 May 2022)
- Brown, A. C., McLachlan, A. (2006). Ecology of Sandy Shores (second edition). Elsevier, Amsterdam.
- Delgado, E., Defeo, O. (2008). Reproductive plasticity in mole crabs, *Emerita brasiliensis*, in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar. Biol.* 153: 1065–1074.
- Fusaro, C. (1978). Food availability and egg production: a field experiment with *Hippa pacifica* Dana (Decapoda; Hippidae). *Pac. Sci.* 32: 17–23.
- Haig, J. (1974). A review of the Australian crabs of family Hippidae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Mem. Qd. Mus.* 71: 175–189.
- Haig, J., Murugan, T., Balakrishnan N. N. (1986). *Hippa indica*, a new species of mole crab (Decapoda, Anomura, Hippidae) from the south west coast of India. *Crustaceana* 51: 286–92.
- Hamasaki, K., Ishii, M., Dan S. (2021). Seasonal variability in fecundity and egg size in the porcellanid crab *Petrolisthes japonicus* (Decapoda: Anomura: Porcellanidae). *Crustac. Res.* 50: 17–27.
- Ingole, B. S., Sreepada, R. A., Ansari, Z. A., Parulekar, A. H. (1998). Population characteristics of the mole crab, *Hippa adactyla* Fabricius, in the intertidal sediment at Kavaratti atoll, Lakshadweep islands. *Bull. Mar. Sci.* 63: 11–20.
- 加藤 隆・鈴木 博 (1992). 相模湾のスナホリガニ類の生態とハマスナホリガニ *Hippa truuncatifrons* (Miers) (スナホリガニ科・十脚目・甲殻綱) の後期発生について. 横浜国立大学教育学部附属理科教育実習施設研究報告 8: 77–97.
- 小林 哲 (2012). 玄界灘の砂浜海岸におけるナミノコガイの成長と分布様式. *日本ベントス学会誌* 66: 93–101.
- 小林 哲 (2013). 玄界灘の砂浜海岸におけるキンセンガニ *Matuta victor* の繁殖生態. *日本ベントス学会誌* 67: 56–65.
- Lastra, M., Dugan, J. E., Hubbard, D. M. (2002). Burrowing and swash behavior of the pacific mole crab *Hippa pacifica* (Anomura, Hippidae) in tropical sandy beaches. *J. Crustac. Biol.* 22: 53–58.
- Length, R. V. (2016). Least-squares means: The R package lsmeans. *J. Stat. Softw.* 69: 1–33.
- 松澤圭資 (1995). 高知県海岸のスナホリガニ類について. *Cancer* 4: 15–17.
- 三宅貞祥 (1978). 相模湾産甲殻異尾類. 生物学御研究所, 東京.
- Murugan, T., Nair, N. B. (1990). Breeding biology and seasonal population changes of the mole crab *Hippa indica* (Crustacea, Hippidae) from the south-west coast of India. *J. Ecobiol.* 2: 89–96.
- 丹尾岳斗・村主暁重・水谷 晃・土井 航・河野裕美 (2014). 幼生放出中のオオナキオ

- カヤドカリ周辺に出現したスナホリガニ. *Cancer* 23: 39–42.
- 大富 潤・高野知則・須田有輔・中村正典・早川康博 (2005). 九州南部の吹上浜近岸帯における海産無脊椎動物の出現パターン. 鹿児島大学水産学部紀要 54: 7–14.
- 大久保嘉雄 (2006). あわら市のハマスナホリガニ I 調査の入り口. 福井陸水生物会報 13: 81–89.
- 大久保嘉雄 (2011). 北陸地方におけるハマスナホリガニの分布と生息環境. 福井陸水生物会報 18: 2–12.
- 大久保嘉雄 (2012). 北陸地方におけるハマスナホリガニの分布と生息環境. 福井陸水生物会報 19: 41.
- 大久保嘉雄 (2013). 本州日本海側におけるハマスナホリガニの分布と生息環境. 福井陸水生物研究会報 20: 23–32.
- 大久保嘉雄 (2014). 中国・四国地方におけるハマスナホリガニの分布と生息環境. 福井陸水生物研究会報 21: 37–41.
- 大久保嘉雄 (2015). ハマスナホリガニの抱卵率の季節変化. 福井陸水生物研究会報 22: 11–15.
- 大久保嘉雄 (2017). ハマスナホリガニの甲長と抱卵数の関係. 福井陸水生物研究会報 24: 10–12.
- 大久保嘉雄 (2018a). ハマスナホリガニの甲長と抱卵数の関係. 福井陸水生物研究会報 25: 23.
- 大久保嘉雄 (2018b). 熊本県天草市の岩石海岸には含まれた小規模な砂浜におけるハマスナホリガニの不均一な生息状況. 福井陸水生物研究会報 25: 11–14.
- 大久保嘉雄 (2019). 愛知県篠島におけるハマスナホリガニの抱卵率と甲長の季節変化. 福井陸水生物研究会報 26: 12–18.
- 大久保嘉雄 (2020). 北限のハマスナホリガニ. 福井陸水生物研究会報 27: 2–6.
- 大久保嘉雄 (2021a). 伊勢湾のハマスナホリガニ. 福井陸水生物研究会報 28: 23–25.
- 大久保嘉雄 (2021b). 愛知県篠島にある3つの砂浜のハマスナホリガニ. 福井陸水生物研究会報 28: 13–16.
- 大貫貴清・田中 彰・鈴木伸洋・秋山信彦 (2008). 静岡県三保半島におけるスジェビ雌の生殖周期. 水産増殖 56: 57–66.
- Osawa, M., Boyko, C. B., Chan, T.-Y. (2010). Part I. Hippoidea (Mole crabs). In: Chan, T.-Y. (Ed.) Crustacean Fauna of Taiwan: Crab-like Anomurans (Hippoidea, Lithodoidea and Porcellanidae). National Taiwan Ocean University, Keelung, pp. 6–41.
- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (URL: <https://www.R-project.org/>)
- Shepherd, R. A., Knott, B., Eliot, I. G. (1988). The relationship of juvenile southern mole crabs *Hippa australis* Hale (Crustacea: Anomura: Hippidae) to surficial swash water-circulation over several diurnal spring-tide cycles during winter conditions on a microtidal sandy beach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 121: 209–225.
- Suguri, A., Doi, W., Kohno, H. (2015). Spatial distribution, population structure and diel changes in pre-feeding posture of *Hippa marmorata* (Decapoda: Anomura: Hippoidea) on sandy beaches of Iriomotejima Island, Ryukyu Islands, in the Western Pacific Ocean. *Crustac. Res.* 44: 1–9.
- 水産研究・教育機構 (2022). <https://buoy.nrifs.affrc.go.jp/top.php> (accessed 30 May 2022).
- 和田太一 (2018). 徳島県の砂浜海岸で採集したハマスナホリガニ. 徳島県立博物館研究報告 28: 75–85.
- Wenner, A. M. (1977). Food supply, feeding habits, and egg production in Pacific mole crabs (*Hippa pacifica* Dana). *Pac. Sci.* 31: 39–47.
- Wenner, A. M., Richard, Y., Dugan, J. (1987). Hippid crab population structure and food availability on Pacific shorelines. *Bull. Mar. Sci.* 41: 221–233.

Received: 7 June 2022 | Accepted: 21 June 2022 | Published: 24 June 2022