

セミエビ科フィロソーマ幼生の同定. 3. セミエビ属 *Scyllarides*Identification of phyllosoma larvae of the slipper lobster (Family Scyllaridae).
3. Genus *Scyllarides*

張 成年・小西光一・柳本 卓

Seinen Chow*, Kooichi Konishi, Takashi Yanagimoto

水産資源研究所, 神奈川県横浜市金沢区福浦 2-12-4

Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-12-4 Fukuura,
Yokohama, 236-8648 Japan.

*Corresponding author; e-mail: kaiyoeel@yahoo.co.jp

Abstract

Nineteen phyllosoma larvae (BL = 21.2 to 48.9 mm) of slipper lobster of the genus *Scyllarides* were extracted from plankton samples collected in the western and central North Pacific. DNA barcoding and phylogenetic analyses using mitochondrial 16S rDNA and COI sequences clearly segregated these larvae into three clades (designated by A, B and C). Clade A phyllosoma larvae (n = 8) collected in the western North Pacific were identified to be *Scyllarides squammosus*. Highly homologous nucleotide sequences for eight larvae in the clade B (designated by *Scyllarides* sp-B) and one (designated by *Scyllarides* sp-C) in the clade C were not found in the database. Nucleotide sequences of *Scyllarides* sp-B larvae collected in the central North Pacific were similar to those of *S. squammosus*, but the differences were substantial (K2P distance: 4.515 ± 1.019 % SE in 16S rDNA and 6.788 ± 0.844 % in COI). Nucleotide sequence of *Scyllarides* sp-C larva collected in the western North Pacific was substantially different from its closest kin *Scyllarides deceptor* in the clade C (K2P distance: 3.232 ± 0.945 % in 16S rDNA). No distinct morphological difference was observed among these phyllosoma larvae examined, but the ratio of cephalic shield width to thorax width was significantly larger in *Scyllarides* sp-B larvae than those in *S. squammosus* and *Scyllarides* sp-C larvae.

Key words: phyllosoma larvae; slipper lobster; genus *Scyllarides*; DNA barcoding; morphology**はじめに**

セミエビ科 (Scyllaridae)、セミエビ亜科 (Arctidinae)、セミエビ属 (*Scyllarides*) には現在 14 種が記載されており (Webber and Booth 2007; WoRMS 2021)、これらのうち 6 種でフィロソーマ幼生に関する報告がある (Table 1)。これらの報告のうち、DNA 分析によって種を特定し形態を記載している研究は Palero et al. (2016) によるものだけであり、彼らは豪州東岸沖で採集された大型フィロソーマ幼生を DNA 分析によってセミエビ (*Scyllarides squammosus*) と同定し、VI 期から IX 期の形態を記載した。また、Robertson (1969) はフ

ロリダ沿岸で捕獲した *Scyllarides aequinoctialis* の抱卵雌から孵化した幼生を飼育し、I 期から VIII 期の形態を記載している (Robertson 1969; fig. 4; fig. 5A)。これら以外のセミエビ属フィロソーマ幼生に関する報告は成体の分布に基づくものであって種が特定されているものではない。セミエビ属とウチワエビ亜科 (Ibacinae) のゾウリエビ属 (*Parribacus*) のフィロソーマ幼生は形態的に良く似ていることから、混同されることもある。両属のフィロソーマ幼生ともに最終期には巨大となりセミエビ属フィロソーマ幼生は体長 50 mm (Palero et al. 2016)、ゾウリエビ属

Table 1. Distribution, larval description and mtDNA gene sequence information of fourteen species of the genus *Scyllarides*.

The genus <i>Scyllarides</i>	distribution ¹	larval description	16S rRNA	COI
<i>S. aequinoctialis</i> (Lund, 1793)	W. Atlantic	Robertson (1969) ² , Santana et al. (2017) ³	—	—
<i>S. astori</i> Holthuis, 1960	E. Pacific	Johnson (1970) ³ , Johnson and Knight (1975) ³	—	—
<i>S. brasiliensis</i> Rathbun, 1906	W. Atlantic	—	○	○
<i>S. deceptor</i> Holthuis, 1963	W. Atlantic	—	○	○
<i>S. delfosi</i> Holthuis, 1960	W. Atlantic	—	—	—
<i>S. elisabethae</i> (Ortmann, 1894)	W. Indian Ocean	Berry (1974) ³	—	○
<i>S. haanii</i> (De Haan, 1841)	Indo-Pacific	—	○	○
<i>S. herklotsii</i> (Herklots, 1851)	E. Atlantic	Crosnier (1972) ³	○	○
<i>S. latus</i> (Latreille, 1803)	Mediterranean Sea, E. Atlantic	—	○	○
<i>S. nodifer</i> (Stimpson, 1866)	W. Atlantic	Robertson (1969) ³	○	○
<i>S. obtusus</i> Holthuis, 1993	E. Atlantic	—	—	—
<i>S. roggeveeni</i> Holthuis, 1967	E. Pacific	—	—	—
<i>S. squammosus</i> (H. Milne Edwards, 1837)	Indo-Pacific	Michel (1968) ³ , Johnson (1971, 1977) ³ , Berry (1974) ³ , Phillips et al. (1981) ³ , Phillips and McWilliam (1989) ³ , Sekiguchi (1990) ³ , Palero et al. (2016)	○	○
<i>S. tridacnophaga</i> Holthuis, 1967	Indo-W. Pacific	—	—	—

¹distribution follows Holthuis (1991); ²describing stages I to VIII larvae reared in the laboratory and stages VI to X larvae in the plankton sample; ³species identify is not confirmed. Nucleotide sequence data present (○), absent (—).

フィロソーマ幼生は体長 80 mm に及ぶことが知られている (Michel 1971; Prasad et al. 1975; Yoneyama and Takeda 1998; Booth et al. 2005; Palero et al. 2014)。Phillips et al. (1981) はイセエビ下目の最終期フィロソーマ幼生の属を判別するための形態指標を整理している。それによると、セミエビ属フィロソーマ幼生の第 5 胸脚外肢には毛がなく腹部背面に棘がある一方、ゾウリエビ属フィロソーマ幼生の第 5 胸脚外肢には毛があり腹部背面に棘がない。しかし、ゾウリエビ属では第 5 胸脚が長大になるため外肢が記載されていない場合もあり、破損していることも多い。また、腹部背面の棘は観察が容易ではなく、最終前期と最終期にしか適用できない (Phillips et al. 1981)。Chow and Yanagimoto (2021) はセミエビ属の中～最終期フィロソーマ幼生では第 4 胸脚基部が胸部後端に位置している一方、ゾウリエビ属の中～最終期フィロソーマ幼生では第 5 胸脚基部が胸部後端に位置するとした。第 5 胸脚の有毛外肢の有無を指標とするならば、Robertson (1969) が西部大西洋のプランクトン標本中から得たという *S. aequinoctialis* の

VII から X 期フィロソーマ幼生 (Robertson 1969, fig. 5C, D, E, fig. 6A, B) は第 5 胸脚外肢に明瞭な毛を有するためセミエビ属ではなくゾウリエビ属のフィロソーマ幼生となる。しかも Robertson (1969) のプランクトン標本では第 5 胸脚は長大であり基部が胸部後端に位置していることもそれを裏付ける。さらに、Johnson (1970) 及び Johnson and Knight (1975) が東部太平洋のカリフォルニア湾から報告した *S. astori* のものとされるフィロソーマ幼生は腹部背面にセミエビ属の特徴とされる棘を有する (Johnson 1970, fig. 15)。ところがこの幼生の第 5 胸脚は長大であり外肢に明瞭な毛を有するとともに第 5 胸脚基部が胸部後端に位置している (Johnson 1970, figs. 4, 10; Johnson and Knight 1975, fig. 2)。そのため Phillips et al. (1981) による腹部背面の棘と第 5 胸脚の有毛外肢の有無はセミエビ属とゾウリエビ属を区別する分類指標としては利用できない可能性がある。Johnson (1970) 及び Johnson and Knight (1975) が *S. astori* の幼生と考えた根拠はカリフォルニア湾にはゾウリエビ類が分布しないことであるが、浮遊幼生期間が非常に

長いフィロゾーマ幼生の場合、成体の分布が参考にならないことはすでに指摘されているところである (Chow et al. 2006)。断定しているわけではないものの Sims (1965) はフロリダ沖で採集したプランクトン標本からゾウリエビ属のものとして I 期から XII 期フィロゾーマ幼生を報告しているが、そのうち少なくとも VI 期から X 期までは第 4 胸脚基部が明らかに胸部後端に位置していることからセミエビ属のものようである (Sims 1965, figs. 6–10)。セミエビ属のフィロゾーマ幼生では第 4 胸脚基部が胸部後端に位置しているという特徴は今まで形態的指標として着目されてこなかったが、Johnson (1971, 1977) によるハワイ沖、Sekiguchi (1990) による西部北太平洋、Michel (1968) と Palero et al. (2016) による西部南太平洋のセミエビ (*S. squammosus*)、Berry (1974) によるインド洋の *S. elisabethae*、Prasad et al. (1975) 及び Phillips et al. (1981) による南東インド洋の *Scyllarides* sp.、Crosnier (1972) による東部大西洋の *S. herklotsii*、Robertson (1969) による西部大西洋の *S. nodifer* のものとされるフィロゾーマ幼生に共通して見られる。また、Prasad et al. (1975) はセミエビ属フィロゾーマ幼生の第 5 胸脚はゾウリエビ属フィロゾーマ幼生に較べて明らかに矮小であると述べており、この特徴はすでに Berry (1974) によっても指摘されているが、その後の研究では重視されてこなかった。すなわち中期以降のフィロゾーマ幼生に限れば、第 4 胸脚基部が胸部後端に位置していることと第 5 胸脚が矮小なことでセミエビ属フィロゾーマ幼生をゾウリエビ属フィロゾーマ幼生から区別できる可能性がある。

我々は北太平洋における調査航海で採集されたプランクトン標本から、上述した形態的指標に基づき、セミエビ属のものと考えられるフィロゾーマ幼生を選別した。DNA 分析による種判別を行った後、標本間の形態差について検討した結果について報告する。

材料と方法

本研究で使用したフィロゾーマ幼生標本は水産庁漁業調査船開洋丸及び照洋丸、水産研究・教育機構漁業調査船俊鷹丸による調査で採集されたものである。フィロゾーマ類は船上でエタノール固定し、実験室に持ち帰った。セミエビ類フィロゾーマ幼生の選別には、第 2 触角が短く 2 分岐していること、第 4 胸脚基部が胸部後端に位置していること、第 5 胸脚が矮小なことを指標とした (Berry 1974; Chow and Yanagimoto 2021)。選別した 19 個体の情報を Table 2 に示した。これら 19 個体中 11 個体 (航海番号 SYU05, SY13-3, KY14, SYU08, KY1604) は西部北太平洋、8 個体 (航海番号 KY15-2) は中部北太平洋で採集されたものである。全体像、頭部、腹部の画像を撮影後、水道水でよく洗浄し DNA 抽出用に胸脚の一部を切り取った。DNA 抽出と分析、配列間の塩基置換率 (K2P) の計算と系統樹解析については Chow and Yanagimoto (2021) 及び Ueda et al. (2021) に従った。

結果及び考察

遺伝子解析

フィロゾーマ幼生 19 個体中 17 個体の 16S rDNA 配列 (330–452 bp) を決定することができた (GenBank accession number: OK353659–OK353675)。BLAST 検索の結果、1 個体 (MT30-Z1) を除いてトップヒットは全てセミエビであった。現時点でデータベースに登録されているセミエビ属 7 種 12 配列と、外群としてミナミゾウリエビ (*Parribacus antarcticus*) の 16S rDNA 配列を用いて系統樹を描いた (Fig. 1)。フィロゾーマ幼生 17 個体は明瞭に 3 つのクレード (A, B, C と定義) に分けられた。クレード A には西部北太平洋で採集されたフィロゾーマ幼生 8 個体とセミエビが含まれ、これら 8 個体とデータベースのセミエビ配列 (GenBank accession number: MK7832651) 間の塩基置換率 (K2P) は 0.962–1.168 % SE、平均

Table 2. Information of *Scyllarides* phyllosoma samples used in the present study. BL: body length (mm), CL: cephalic shield length, CW: cephalic shield width, TW: thorax width.

cruise	vessel	st.	ID No.	date	coordinate	BL	CL	CW	TW
SYU05	RV Shunyo Maru	MNA8	MNA8-4	2006/1/23	30.00N, 149.00E	31.1	24.4	17.4	15.6
SYU08	RV Shunyo Maru	20	MT30-Z1	2008/4/26	35.01N, 141.59E	48.9	34.0	26.1	21.7
SY13-3	RV Shoyo Maru	B3	SY13-3-17	2013/9/3	19.00N, 133.59E	23.6	18.9	13.6	11.5
KY14	RV Kaiyo Maru	MT003	MT003-1	2015/1/15	38.15N, 142.59E	36.6	28.5	20.6	17.2
KY14	RV Kaiyo Maru	MT004	MT004-1	2015/1/15	39.00N, 142.59E	29.3	23.5	17.2	14.1
KY14	RV Kaiyo Maru	MT004	MT004-2	2015/1/15	39.00N, 142.59E	40.0	30.2	22.9	19.3
KY14	RV Kaiyo Maru	MT004	MT004-3	2015/1/15	39.00N, 142.59E	24.6	19.6	14.4	12.3
KY14	RV Kaiyo Maru	MT004	MT004-4	2015/1/15	39.00N, 142.59E	37.8	29.0	21.5	17.5
KY15-2	RV Kaiyo Maru	6	KY15-2-6-2	2016/1/20	25.59N, 170.00W	24.5	19.7	14.2	11.6
KY15-2	RV Kaiyo Maru	6	KY15-2-6-3	2016/1/20	25.59N, 170.00W	21.2	16.8	12.2	10.4
KY15-2	RV Kaiyo Maru	6	KY15-2-6-4	2016/1/20	25.59N, 170.00W	27.8	22.0	15.7	12.4
KY15-2	RV Kaiyo Maru	6	KY15-2-6-5	2016/1/20	31.00N, 170.00W	34.8	26.1	19.0	14.9
KY15-2	RV Kaiyo Maru	6	KY15-2-6-8	2016/1/20	25.59N, 170.00W	27.3	21.8	16.2	12.9
KY15-2	RV Kaiyo Maru	7	KY15-2-7-4	2016/1/20	31.00N, 170.00W	27.6	21.8	15.8	12.7
KY15-2	RV Kaiyo Maru	7	KY15-2-7-5	2016/1/20	31.00N, 170.00W	27.7	22.0	16.5	13.2
KY15-2	RV Kaiyo Maru	7	KY15-2-7-6	2016/1/20	31.00N, 170.00W	37.0	28.2	20.0	16.2
KY1604	RV Kaiyo Maru	1G9	1G9	2016/10/6	19.52N, 132.18E	24.4	21.3	14.7	13.0
KY1604	RV Kaiyo Maru	2A7	2A7	2016/10/20	22.01N, 131.01E	27.1	21.6	15.8	13.8
KY1604	RV Kaiyo Maru	2D3	2D3	2016/10/30	22.29N, 128.58E	27.8	20.2	14.3	12.2

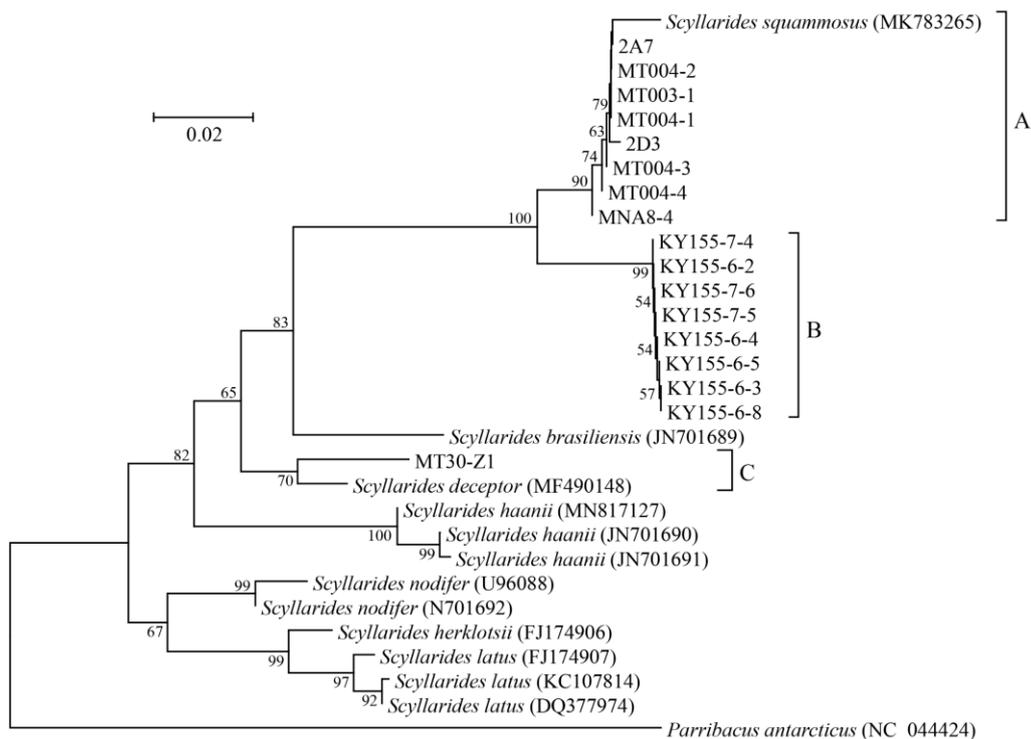


Fig. 1. Neighbor-joining phylogenetic tree based on K2P distances between partial 16S rDNA sequences of seven *Scyllarides* species derived from database, 17 phyllosoma larvae analyzed in the present study, and *Parribacus antarcticus* as an outgroup. Accession numbers are shown in the parenthesis. Bootstrap values of > 50 % (out of 1000 replicates) are shown at the nodes.

0.988 ± 0.459 %であった。クレード B は中部北太平洋で採集されたフィロゾーマ幼生 8 個体のみで構成されていた。クレード A と B 間の平均 K2P は 3.870 ± 0.924 %であった。クレード C は西部太平洋で採集された 1 個体 (MT30-Z1) と大西洋に分布する *S. deceptor* (GenBank accession number: MF490148) で構成されており、MT30-Z1 と *S. deceptor* 間の K2P は 3.233 %であった。MT30-Z1 とクレード A 及び B 間の平均 K2P はそれぞれ 11.272 ± 1.948 %、11.205 ± 1.922 %であった。以上のことから、クレード A はセミエビのフィロゾーマであることが示されたが、クレード B の 8 個体とクレード C の MT30-Z1 については種が特定できず、それぞれ暫定的に *Scyllarides* sp-B と *Scyllarides* sp-C とした。動物の 16S rDNA 配列における同属異種間の平均 K2P は

2–7 %程度、種内個体間では 0.2–2.6 %と試算されていることから (Lefébure et al. 2006; Kochzius et al. 2010)、*Scyllarides* sp-B と *Scyllarides* sp-C とともに独立した種であると考えられた。

Scyllarides sp-B のうち 3 個体 (KY15-2-4, -5, -6) について COI 配列 (825–828 bp) を決定した (GenBank accession number: OK350746–OK350748)。これら 3 配列に対する BLAST 検索のトップヒットは全てセミエビであった。現時点でデータベースに登録されているセミエビ属 8 種の COI 配列情報から 16 配列を選択し、外群としてミナミゾウリエビの COI 配列を加えて系統樹を描いた (Fig. 2)。BLAST 検索の結果、これら *Scyllarides* sp-B の 3 配列と一致する配列は得られなかったが、系統樹からはセミエビ属の 2 種 (*S. squammosus*, *S.*

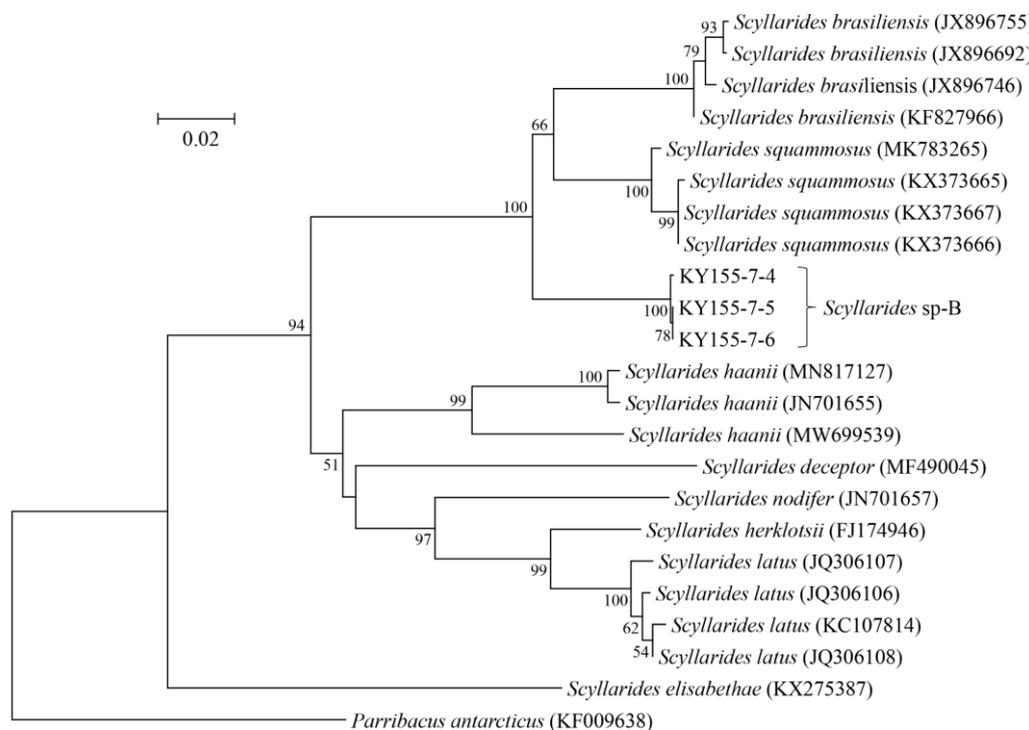


Fig. 2. Neighbor-joining phylogenetic tree based on K2P distances between partial COI sequences of eight *Scyllarides* species derived from database, 3 phyllosoma larvae analyzed in the present study, and *Parribacus antarcticus* as an outgroup. Accession numbers are shown in the parenthesis. Bootstrap values of > 50 % (out of 1000 replicates) are shown at the nodes.

brasilensis) と近縁であることが示された。これら 2 種と今回分析した *Scyllarides* sp-B の 3 配列との平均 K2P はそれぞれ $7.337 \pm 1.060 \%$ と $8.422 \pm 1.223 \%$ であった。動物の同属異種間の COI 配列における塩基置換率の多くは 5–20 % の範囲にあり 3 % 程度が下限と考えられていることから (Hebert et al. 2003; Lefébure et al. 2006; Kochzius et al. 2010; Matzen da Silva et al. 2011)、16S rDNA 配列での結果と同様に *Scyllarides* sp-B は独立した種であると結論できる。

フィロゾーマ幼生の採集地点

フィロゾーマ幼生標本の採集地点を Fig. 3 に示した。塩基配列が決定できなかった 2 個体 (1G9, SY13-3-17) の採集位置は⊕で示した。*Scyllarides* sp-B の採集位置は中部北太平洋、その他は西部北太平洋というように採集海域が大きく異なることが示されている。イセエビ類と同様にセミエビ属の浮遊幼生期間は長いことが知られており (Robertson 1969)、かつては大洋を横断するような輸送が提案された

ことがある (Pollock 1992)。そのため、長距離輸送される可能性があるが、今回の結果から判断すればセミエビおよび *Scyllarides* sp-C のフィロゾーマ幼生が中部太平洋海域へ、あるいは *Scyllarides* sp-B のフィロゾーマ幼生が西部太平洋海域へ輸送されるということはないようである。ハワイイセエビ (*Panulirus marginatus*) の幼生が日本近海では決して出現しないこと、イセエビ (*Panulirus japonicus*) 幼生の分布が西部北太平洋に限られていることから (Chow et al. 2006, 2011)、浮遊幼生期間が長いとはいえイセエビ幼生と同様にセミエビ類フィロゾーマ幼生の輸送分散範囲も限られていることが示唆される。

形態

Palero et al. (2016) の報告に基づき、セミエビフィロゾーマ幼生の VII 期から XII 期 (最終期) を定義する形態指標を Table 3 と Fig. 4 に示した。セミエビと同定された 8 個体の画像を Figs. 5–12 に、*Scyllarides* sp-B の 8 個体の画像を Figs. 13–20 に、*Scyllarides* sp-C の 1 個

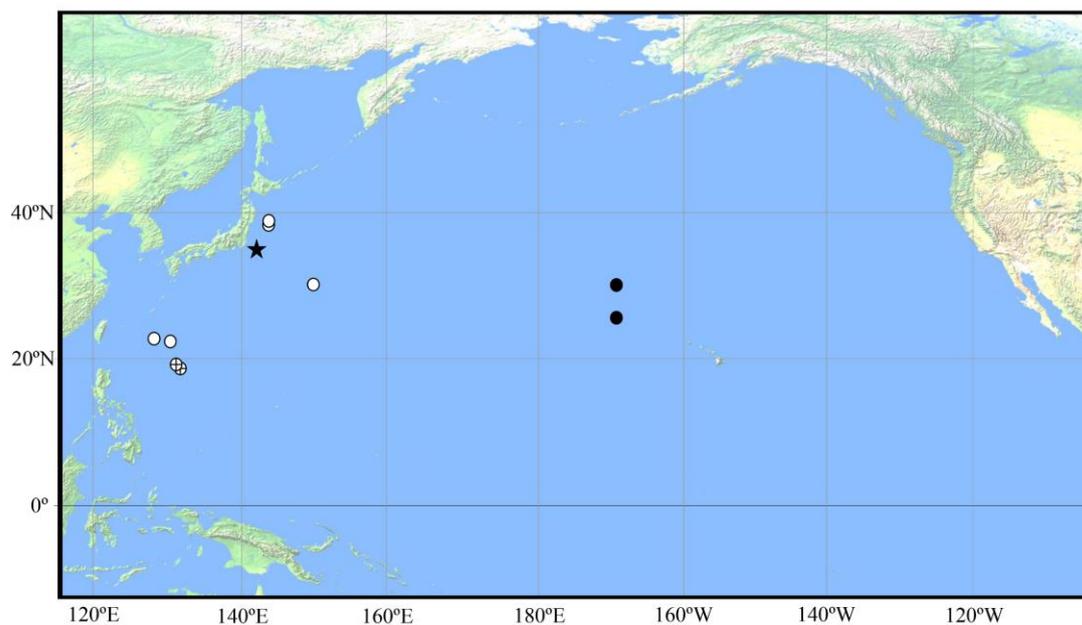


Fig. 3. Map showing collection locations of 18 phyllosoma larvae of the genus *Scyllarides*. Open circles: *Scyllarides squamosus*, closed circles: *Scyllarides* sp-B, closed star: *Scyllarides* sp-C, circled plus: *Scyllarides* sp. not registered in the DNA database.

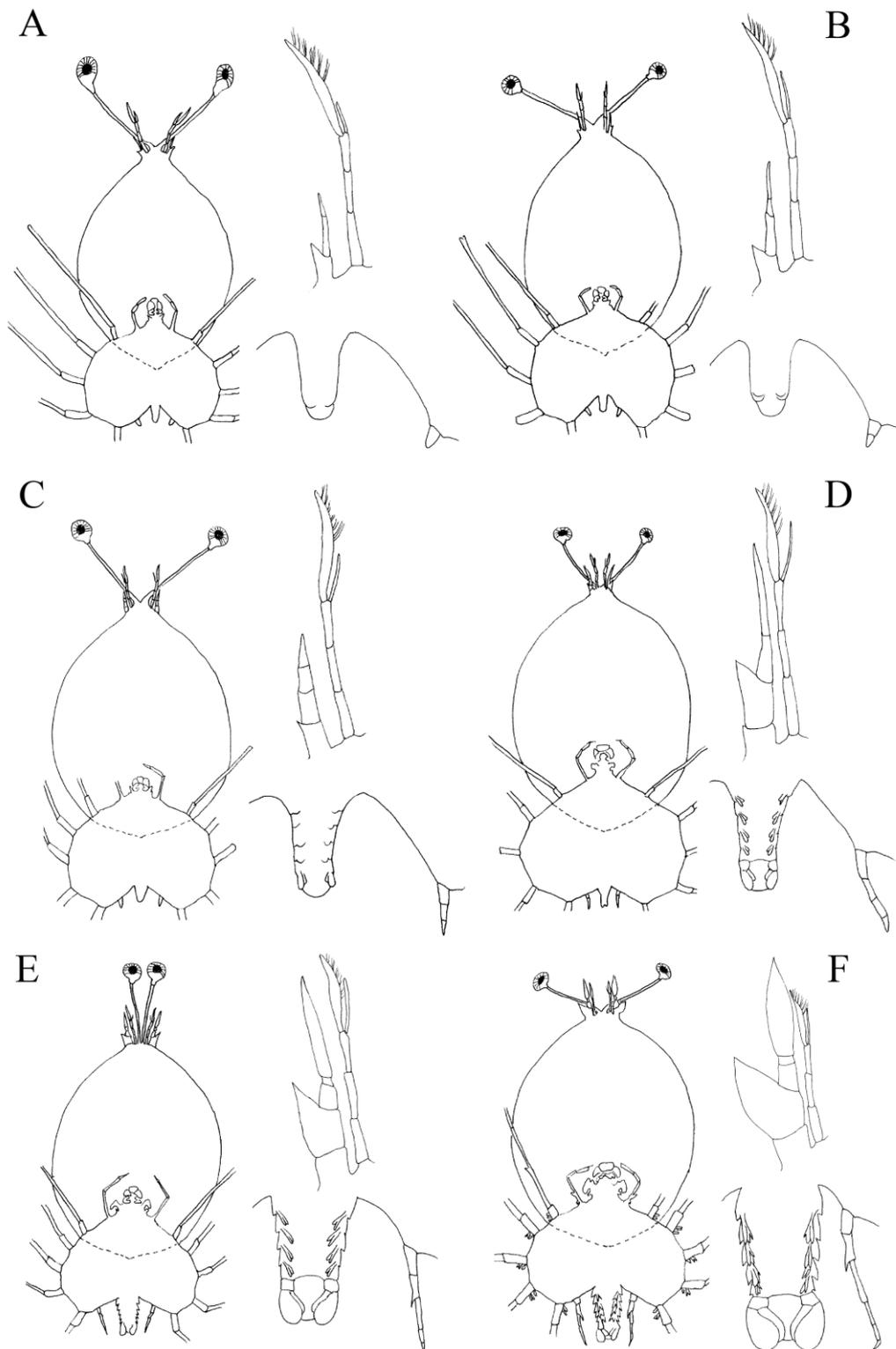


Fig. 4. Whole body, anterior part of cephalic shield (antennule and antenna), and posterior part of thorax (abdomen and 5th pereiopod) of stages VII to XII *Scyllarides squamosus* phyllosoma larvae (Palero et al. 2016). VII (A), VIII (B), IX (C), X (D), XI (E), XII (F). Reproduced with permission from the copyright holder © Magnolia Press.

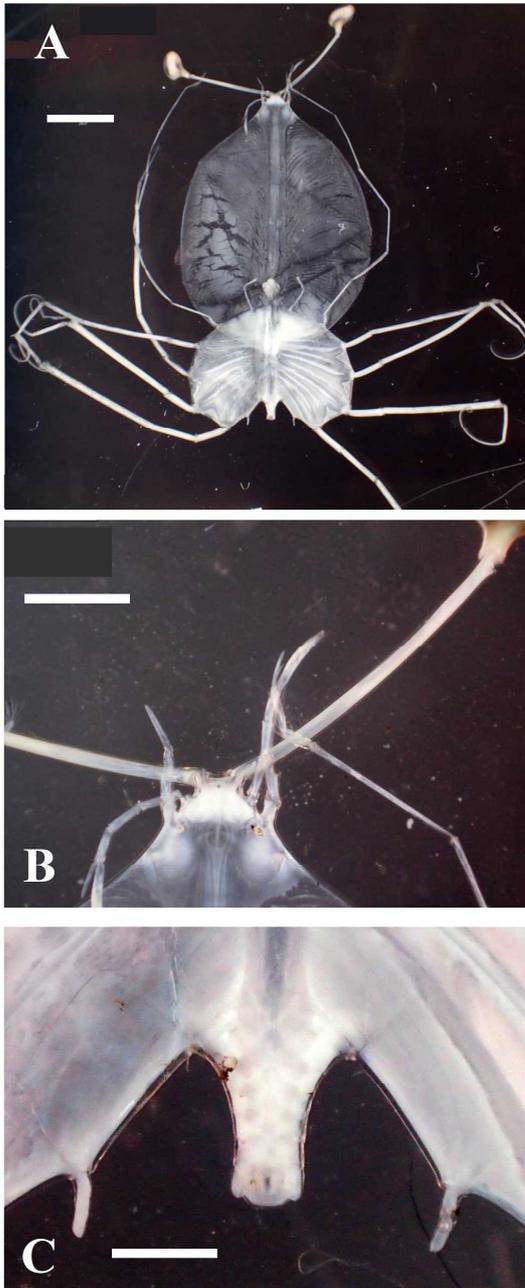


Fig. 5. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage IX phyllosoma sample MT004-3 (*Scyllarides squammosus*). BL=24.6 mm. Scale bar=5 mm (A), 2 mm (B), and 1 mm (C).

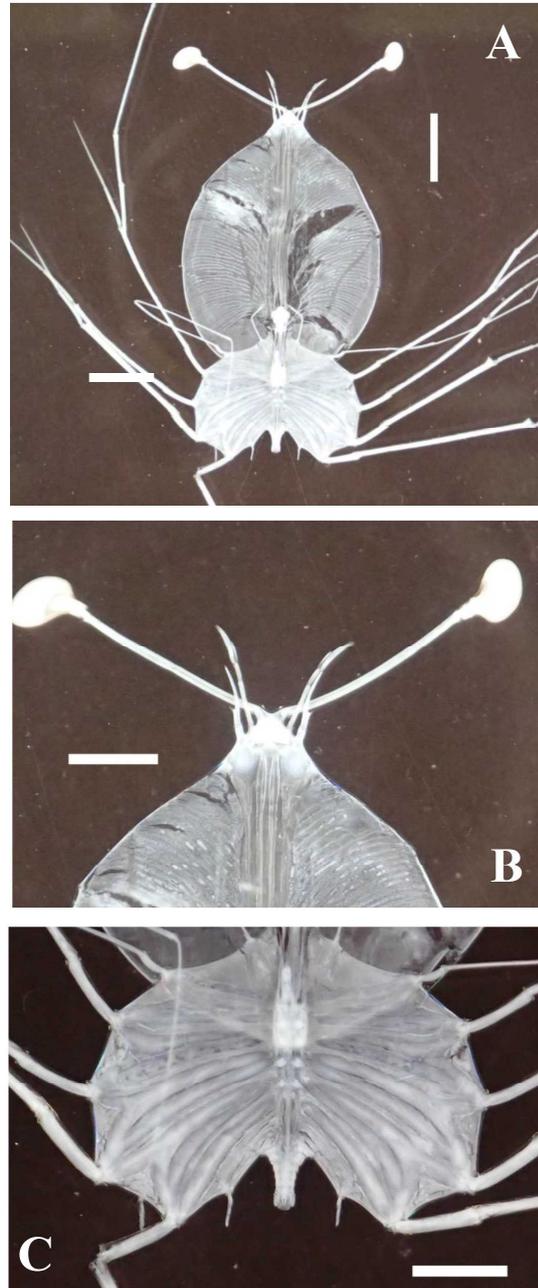


Fig. 6. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage X phyllosoma sample 2D3 (*Scyllarides squammosus*). BL=26.2 mm. Scale bar=5 mm (A) and 3 mm (B and C).

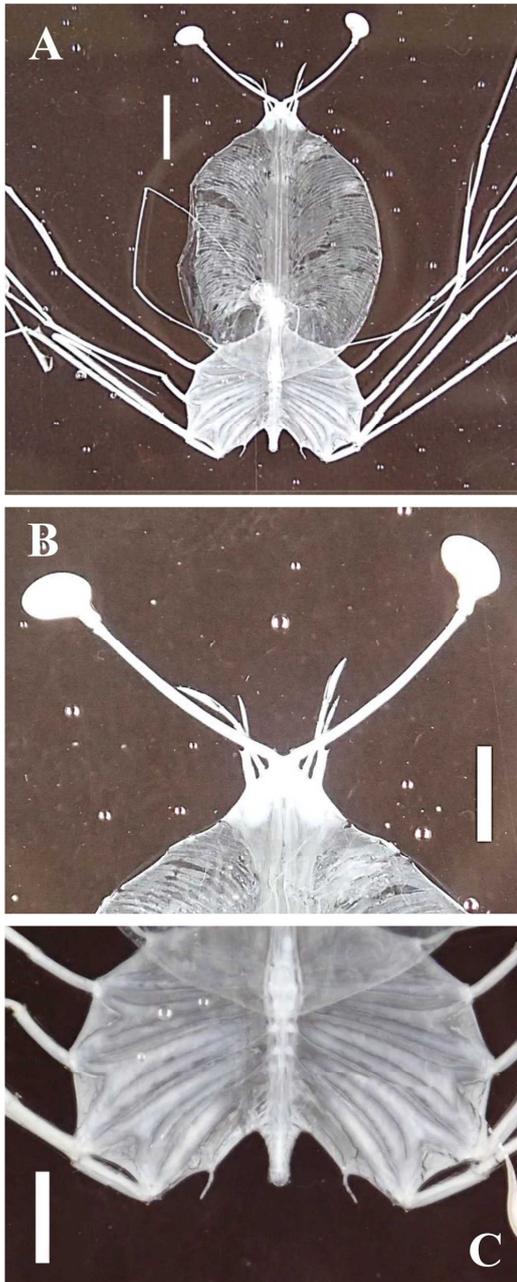


Fig. 7. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage X phyllosoma sample 2A7 (*Scyllarides squamosus*). BL=29.4 mm. Scale bar=5 mm (A and B) and 1 mm (C).

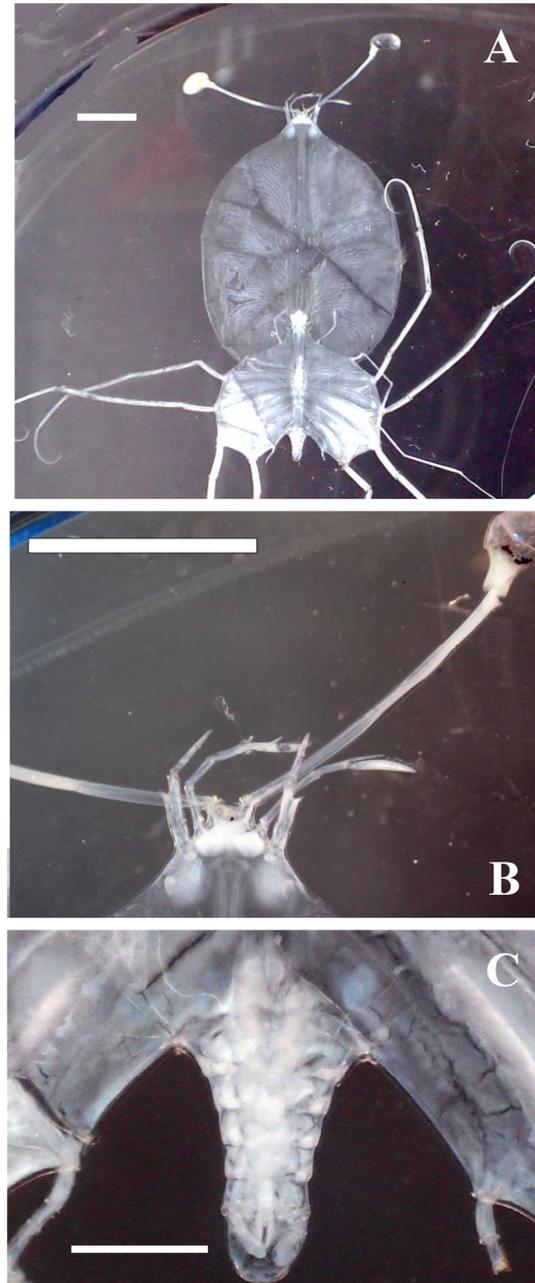


Fig. 8. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage X phyllosoma sample MT004-1 (*Scyllarides squamosus*). BL=29.3 mm. Scale bar=10 mm (A), 5 mm (B), and 2 mm (C).

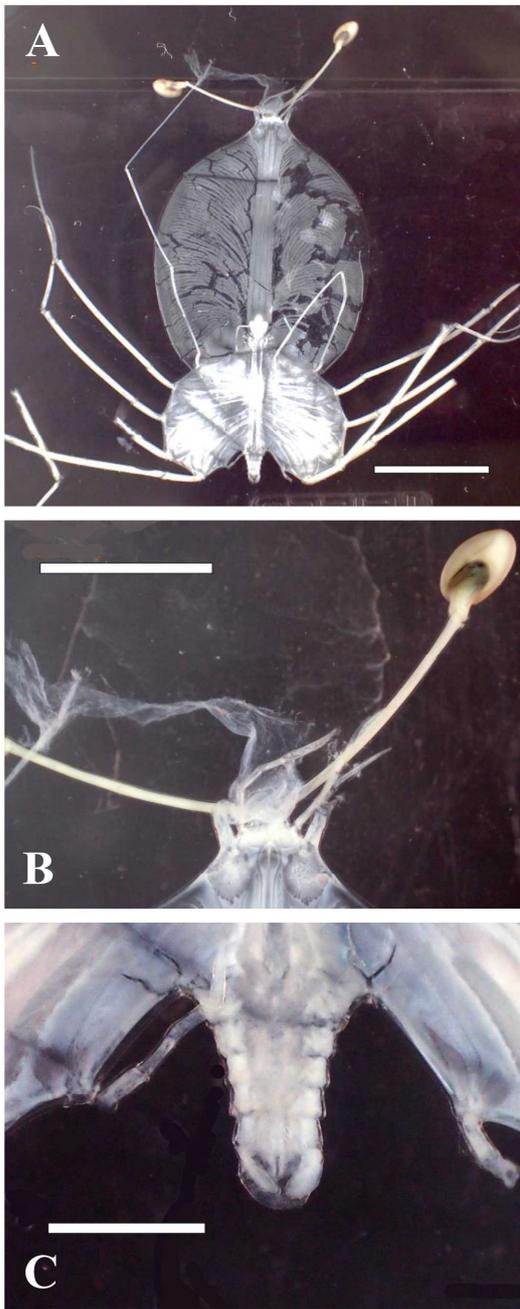


Fig. 9. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage X phyllosoma sample MNA8-4 (*Scyllarides squammosus*). BL=32.2 mm. Scale bar= 5 mm (A) and 2 mm (B and C).

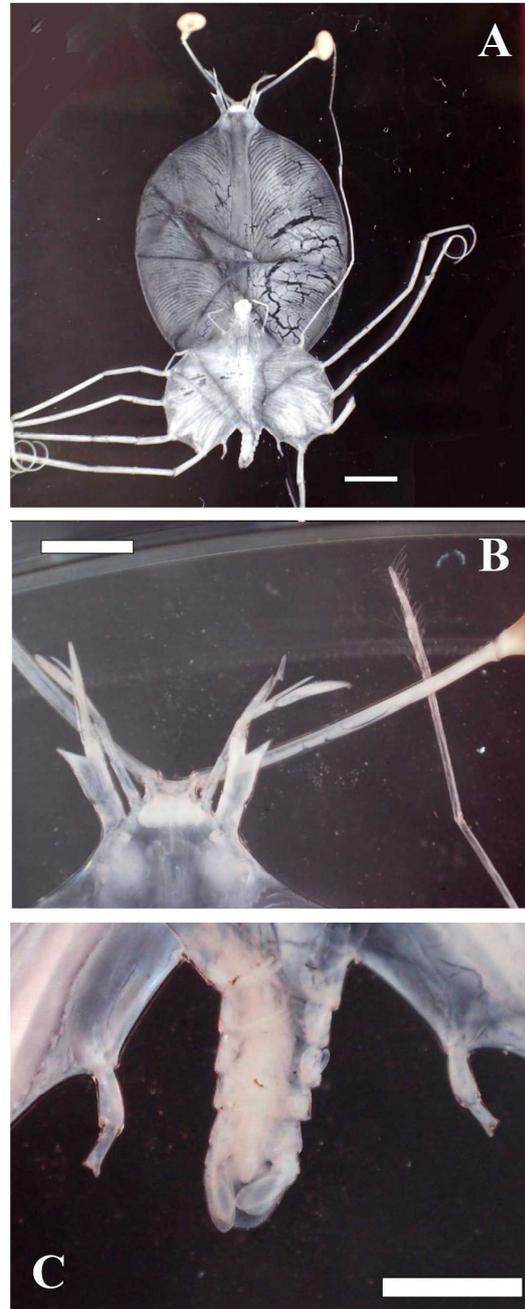


Fig. 10. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage XI phyllosoma sample MT004-4 (*Scyllarides squammosu*). BL=33.9 mm. Scale bar=10 mm (A), 5 mm (B), and 2 mm (C).

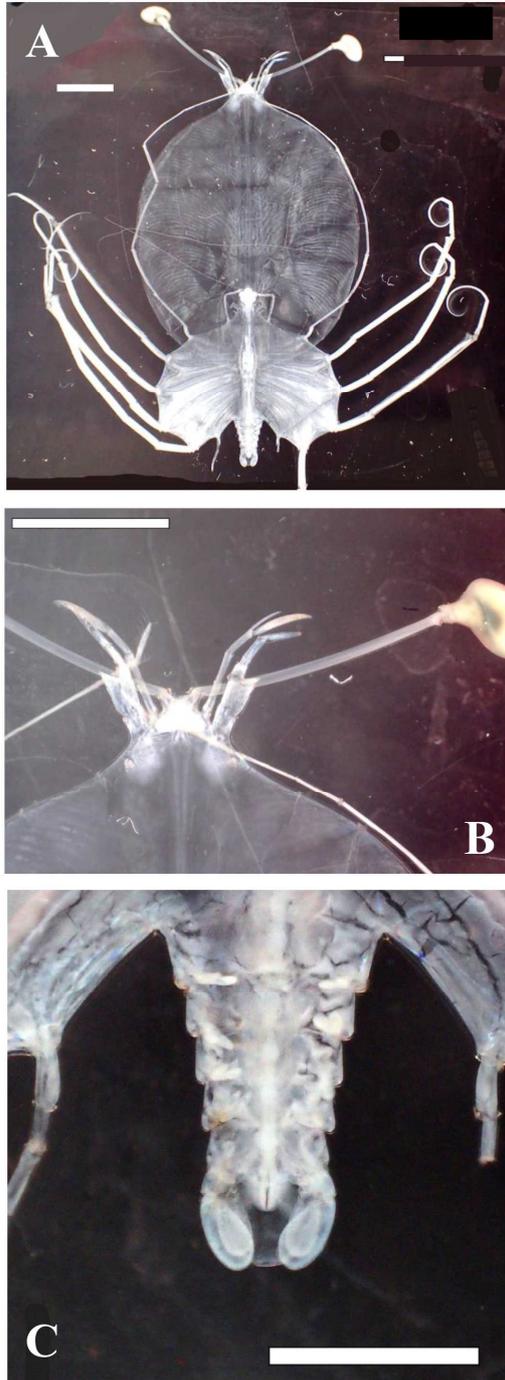


Fig. 11. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage XI phyllosoma sample MT004-2 (*Scyllarides squammosus*). BL=35.1 mm. Scale bar=10 mm (A) and 5 mm (B and C).

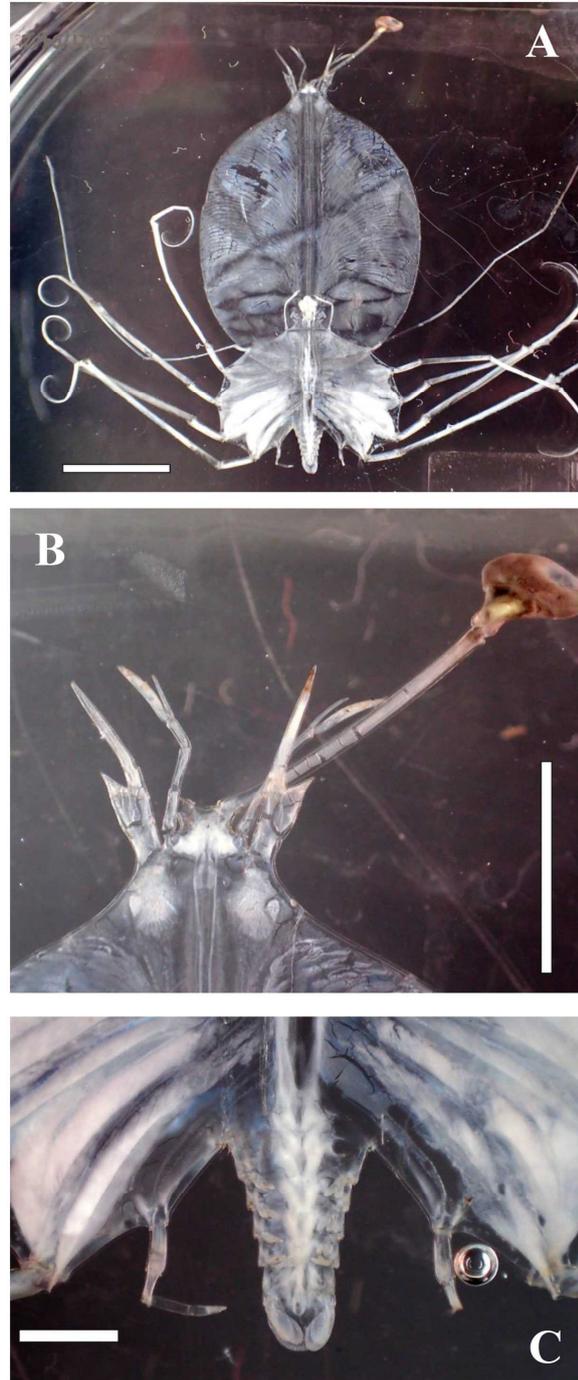


Fig. 12. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage XI phyllosoma sample MT003-1 (*Scyllarides squammosus*). BL=36.6 mm. Scale bar=5 mm (A), 2 mm (B), and 1 mm (C).

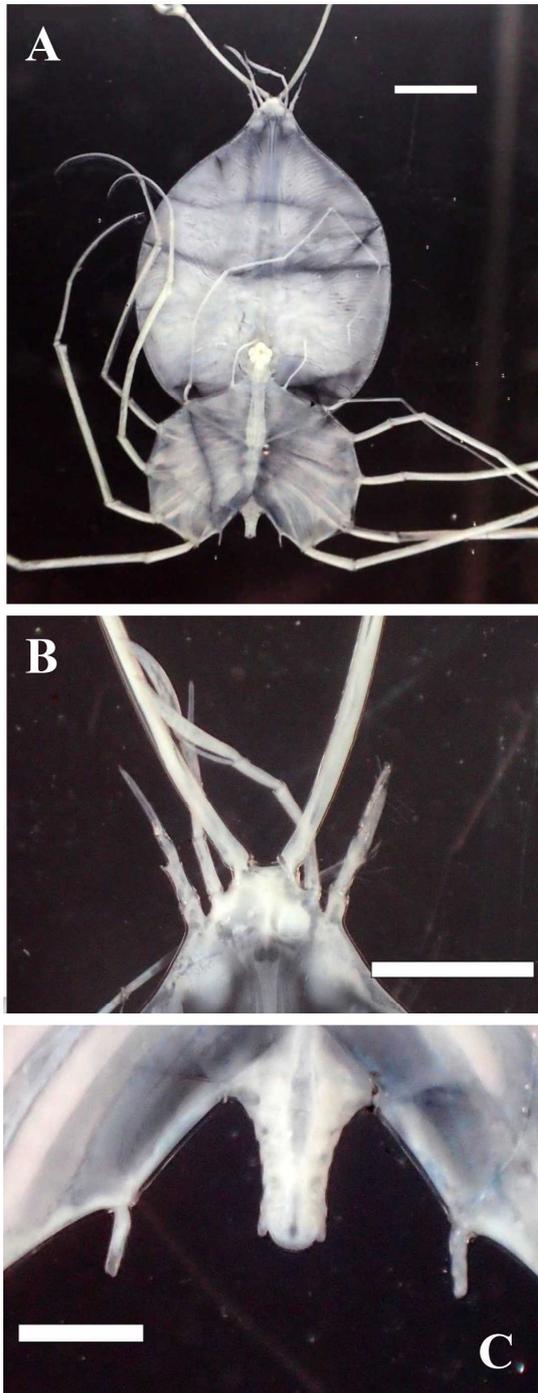


Fig. 13. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage IX phyllosoma sample KY15-2-6-3 (*Scyllarides* sp-B). BL=21.2 mm. Scale bar=5 mm (A), 2 mm (B), and 1 mm (C).

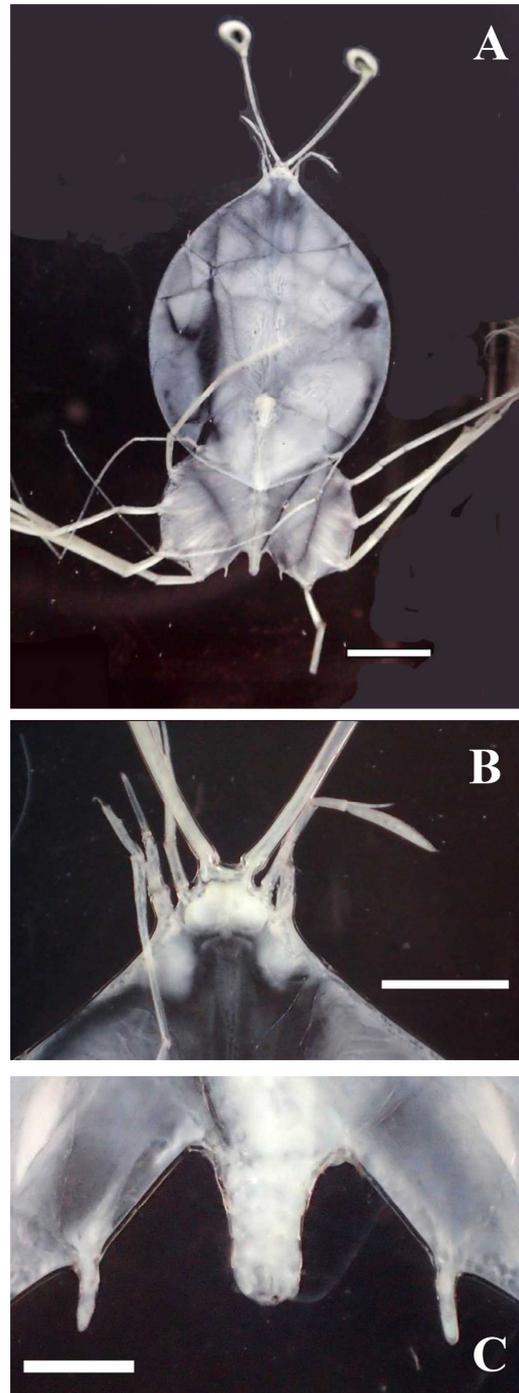


Fig. 14. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage IX phyllosoma sample KY15-2-6-2 (*Scyllarides* sp-B). BL=24.5 mm. Scale bar=5 mm (A) and 2 mm (B and C).

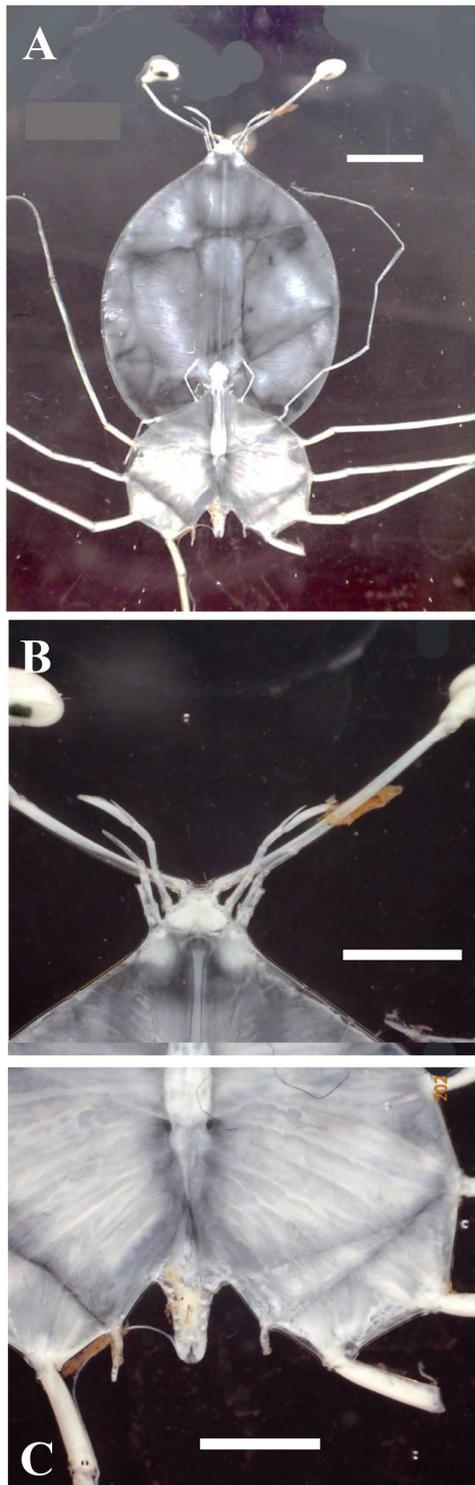


Fig. 15. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage X phyllosoma sample KY15-2-6-8 (*Scyllarides* sp-B). BL=27.3 mm. Scale bar=10 mm (A), 5 mm (B), and 1 mm (C).

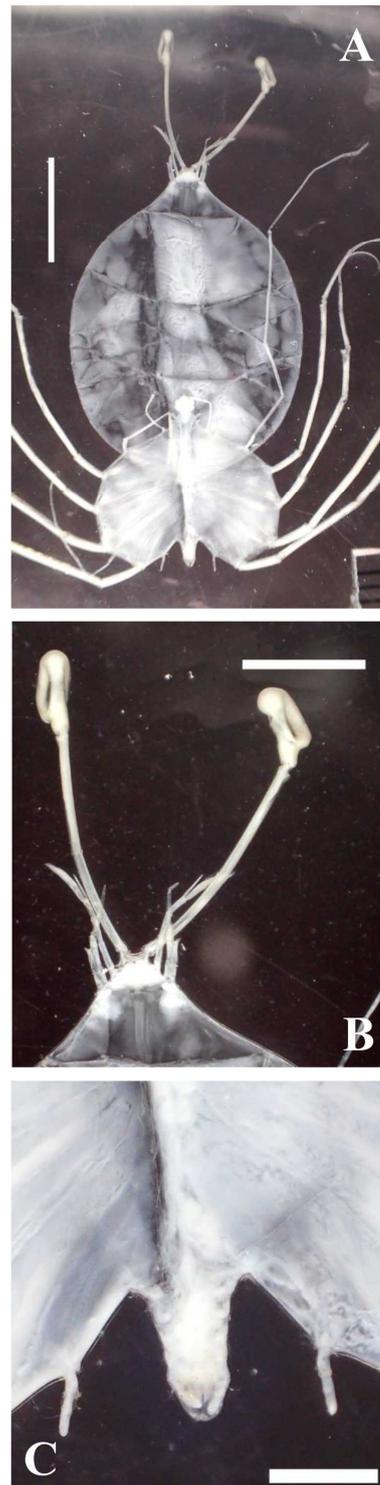


Fig. 16. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage X phyllosoma sample KY15-2-7-4 (*Scyllarides* sp-B). BL=27.6 mm. Scale bar=10 mm (A), 5 mm (B), and 2mm (C).

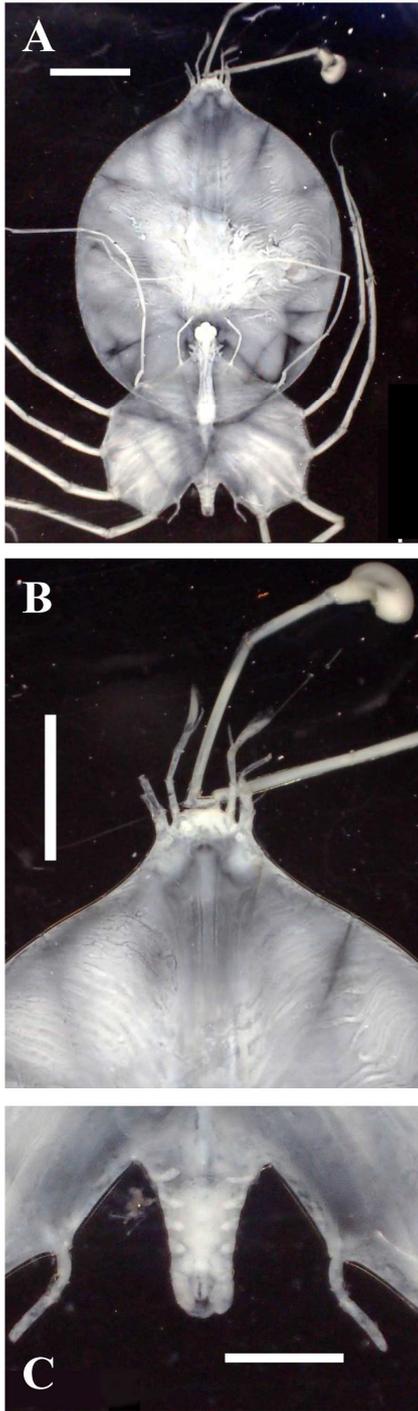


Fig. 17. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage X phyllosoma sample KY15-2-7-5 (*Scyllarides* sp-B). BL=27.7 mm. Scale bar=5 mm (A) and 2 mm (B and C).

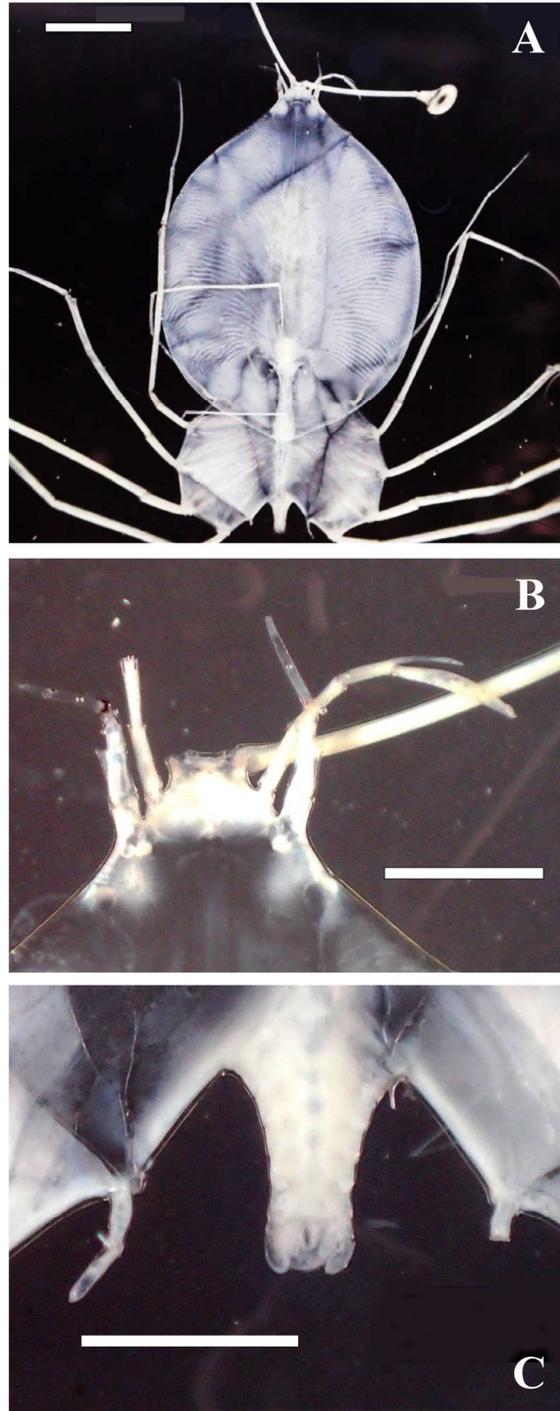


Fig. 18. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage X phyllosoma sample KY15-2-6-4 (*Scyllarides* sp-B). BL=27.8 mm. Scale bar=5 mm (A) and 2 mm (B and C).

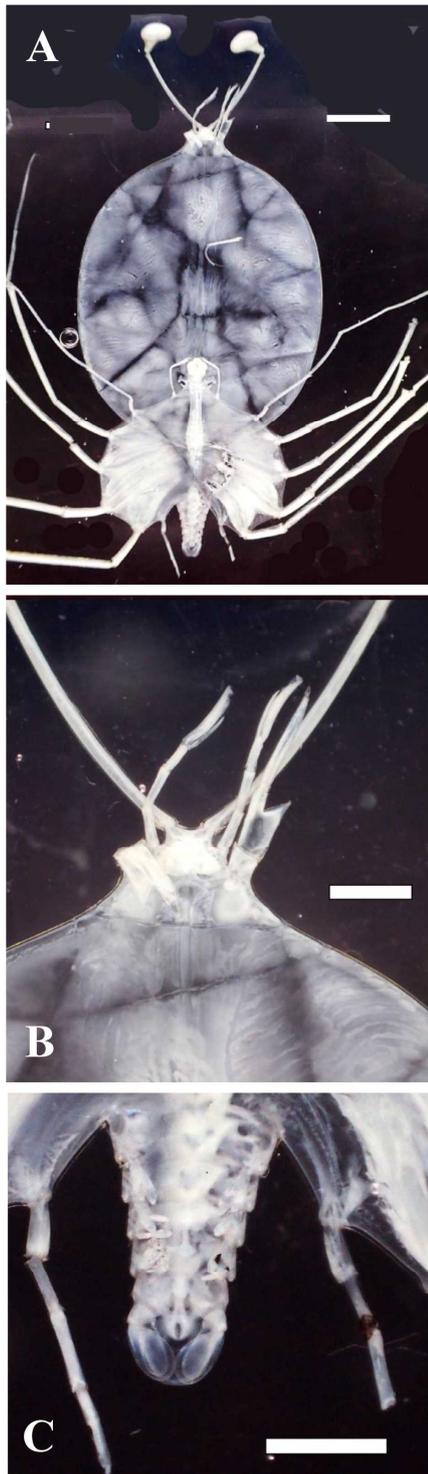


Fig. 19. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage XI phyllosoma sample KY15-2-6-5 (*Scyllarides* sp-B). BL=34.8 mm. Scale bar=10 mm (A), 5 mm (B), and 1 mm (C).

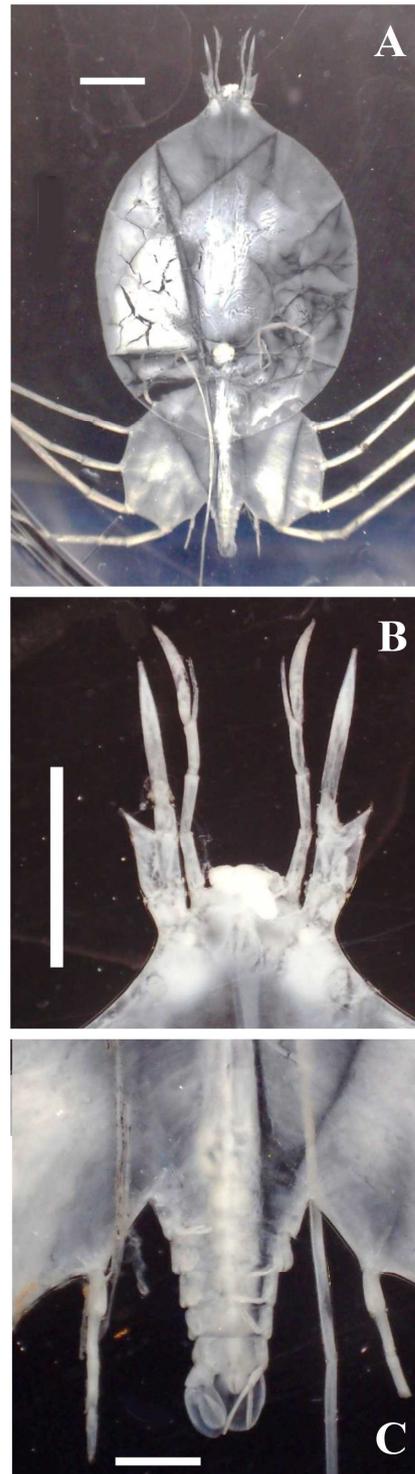


Fig. 20. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage XI phyllosoma sample KY15-7-6 (*Scyllarides* sp-B). BL=36.6 mm. Scale bar=10 mm (A) and 5 mm (B and C).

Table 3. Morphological characteristics to determine VII to XII stage phyllosoma larvae of *Scyllarides squammosus* according to Palero et al. (2016).

stage	BL (mm)	antenna	5th pereopod	abdomen	pleopod	uropod
VII	14.9	3-segmented, reaching middle of antennule 2nd segment	1-segmented bud	not reaching coxa of 5th pereopod	none	bud
VIII	19.5-22	4-segmented, almost reaching antennule 3rd segment	2-segmented	reaching coxa of 5th pereopod	none	bud
IX	22.3-26.8	reaching middle of antennule 3rd segment	3-segmented	exceeding coxa of 5th pereopod	bud	bilobed, not reaching posterior margin of telson
X	29-35.6	reaching middle of antennule primary flagellum	4-segmented, exceeding posterior margin of thorax	reaching posterior margin of thorax	bilobed	bilobed, not exceeding posterior margin of telson
XI	37-40	5-segmented, almost reaching antennule tip	5-segmented, exceeding coxa of 4th pereopod	exceeding coxa of 4th pereopod	bilobed	bilobed, exceeding posterior margin of telson
XII	51	well exceeding antennule, lateral process widens	6-segmented, exceeding abdomen	exceeding coxa of 4th pereopod	bilobed	bilobed, exceeding posterior margin of telson

体の画像を Fig. 21 に、種が特定できなかった 1G9 と SY13-3-17 の画像を Figs. 22, 23 及び Supplementary Figs. S1, S2 に示した。Table 3 と Fig. 4 の指標に従えば、今回採集されたセミエビフィロソーマ幼生のうち 1 個体 (MT004-3) (BL=24.6 mm) (Fig. 5) は IX 期 (第 2 触角は 4 節で先端は第 1 触角第 3 節に届く、第 5 胸脚は 3 節、腹部先端が第 5 胸脚基部を越える、腹肢は痕跡的、尾肢は 2 分岐し尾節端に達しない)、4 個体 (2D3, 2A7, MT004-1, MNA804) (BL=26.2–32.2 mm) (Figs. 6–9) は X 期 (第 2 触角先端は第 1 触角鞭節中部に届く、第 5 胸脚は 4 節で先端が胸部後端を越える、腹部は胸部後端に達する、腹肢は 2 分岐、尾肢は尾節端に達する)、3 個体 (MT004-4, MT004-2, MT003-1) (BL=33.9–36.6 mm) (Figs. 10–12) は XI 期 (第 2 触角は 5 節で先端は第 1 触角先端にほぼ達する、第 5 胸脚は 5 節で先端が第 4 胸脚基節を越える、腹部先端が第 4 胸脚基節を越える、尾肢は尾節端を越える) と考えられた。*Scyllarides* sp-B のフィロソーマ幼生

のうち 2 個体 (KY15-2-6-3, KY15-2-6-2) (BL=21.2, 24.5 mm) (Figs. 13, 14) は IX 期、4 個体 (KY15-2-6-8, KY15-2-7-4, KY15-2-7-5, KY15-2-6-4) (BL=27.3–27.8 mm) (Figs. 15–18) は X 期、2 個体 (KY15-2-6-5, KY15-2-7-6) (BL=34.8, 36.6 mm) (Figs. 19, 20) は XI 期と考えられた。*Scyllarides* sp-C (MT30-Z1) (BL=48.9 mm) (Fig. 21) は最終期 (XII) (第 2 触角先端は第 1 触角先端を越える、側突起が巨大、第 5 胸脚は 6 節で腹部先端を越える、腹部先端が第 4 胸脚基節をはるかに越える、第 1–4 胸脚に鰓原基が見られる) と考えられた。種同定ができなかった 2 個体 (1G9, KY13-3-17) (BL=25.8, 23.6 mm) (Figs. 22, 23) は IX 期と考えられた。

本研究で分析したフィロソーマ幼生間及び Palero et al. (2016) と Johnson (1971) によるセミエビフィロソーマ幼生ともに顕著な形態差が見られなかったが、*Scyllarides* sp-B の頭部幅が若干広い印象を受けたため、そのプロポーションについて検討した (Fig. 24)。その

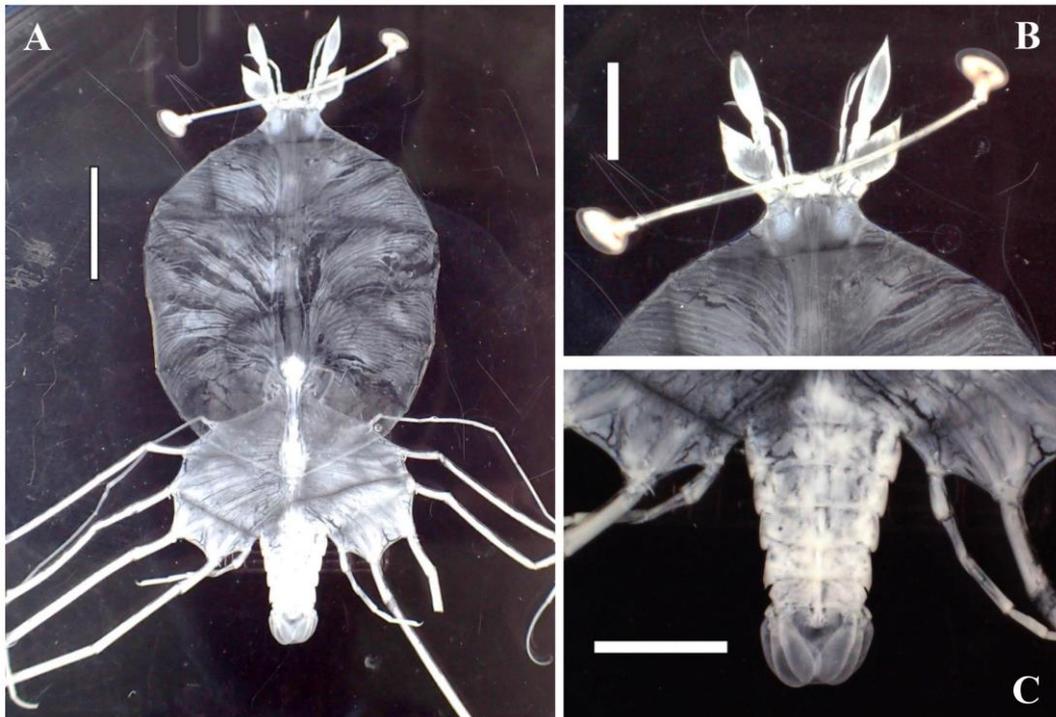


Fig. 21. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and abdomen (C) of a stage XII (final) phyllosoma sample MT30-Z-1 (*Scyllarides* sp-C). BL=48.9mm. Scale bar= 10mm (A) and 5mm (B and C).

結果、セミエビ (Fig. 24 ○) と *Scyllarides* sp-B (Fig. 24 ●) とともに体長 (BL) が増加するにつれて頭幅・胸幅の比 (CW/TW) が増加する傾向が見られ、前者の相関係数は有意でなかったが、後者では有意であった ($p < 0.01$)。両種の回帰直線の傾きに差異は無かったが (ANCOVA, $p = 0.593$)、切片には有意差があった (ANCOVA, $p < 0.001$)。種同定ができなかった 1G9 と KY13-3-17 (Fig. 24 ⊕) も採集海域から類推するとセミエビである可能性が高い。これら 2 個体のデータをセミエビのデータに加えても同様の結果が得られた。すなわち成長を通じて、*Scyllarides* sp-B の CW/TW 値はセミエビよりも有意に大きいことが示された。また、*Scyllarides* sp-C (最終期) の CW/TW 値はかなり小さいため (Fig. 24 ★)、より若いステージでも *Scyllarides* sp-B やセミエビより小さい値を示す可能性はある。過去の報告からセミエビのフィロソーマ幼生とされる標本の CW/TW 値を検討したところ、ハワイ北方

で採集された最終期幼生 (50.7 mm) の CW/TW 値は 1.259 (Johnson 1977)、ニューカレドニアで採集された最終期幼生 (48 mm) の CW/TW 値は 1.172 (Michel 1968) であった。前者は *Scyllarides* sp-B に似て CW/TW 値が比較的大きい値を示し (Fig. 24 ▲)、後者はセミエビと同様に比較的小さい値を示す (Fig. 24 △)。このことも、Johnson (1977) がセミエビとして報告したハワイ周辺のフィロソーマ幼生は *Scyllarides* sp-B であり、西部太平洋のものはセミエビであることを支持する。今後さらに異なる海域、時期に採集された標本の分析と比較が必要であろう。

おわりに

北太平洋では西部から中部にかけてセミエビ、全域にかけてコブセミエビ (*S. haanii*)、そして東部太平洋に *S. astori* の 3 種が分布するとされている (Holthuis 1991; Webber and Booth 2007)。しかしながら、今回我々が検出

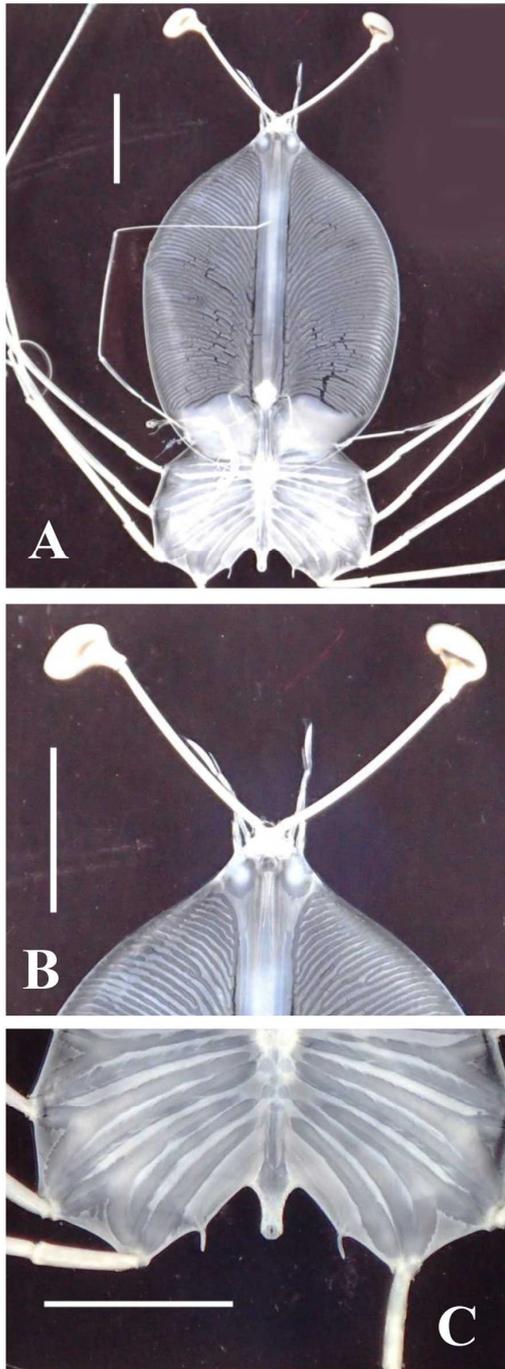


Fig. 22. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage IX phyllosoma sample 1G9 (*Scyllarides* sp.). BL=25.3 mm. Scale bar=5 mm (A) and 3 mm (B and C).

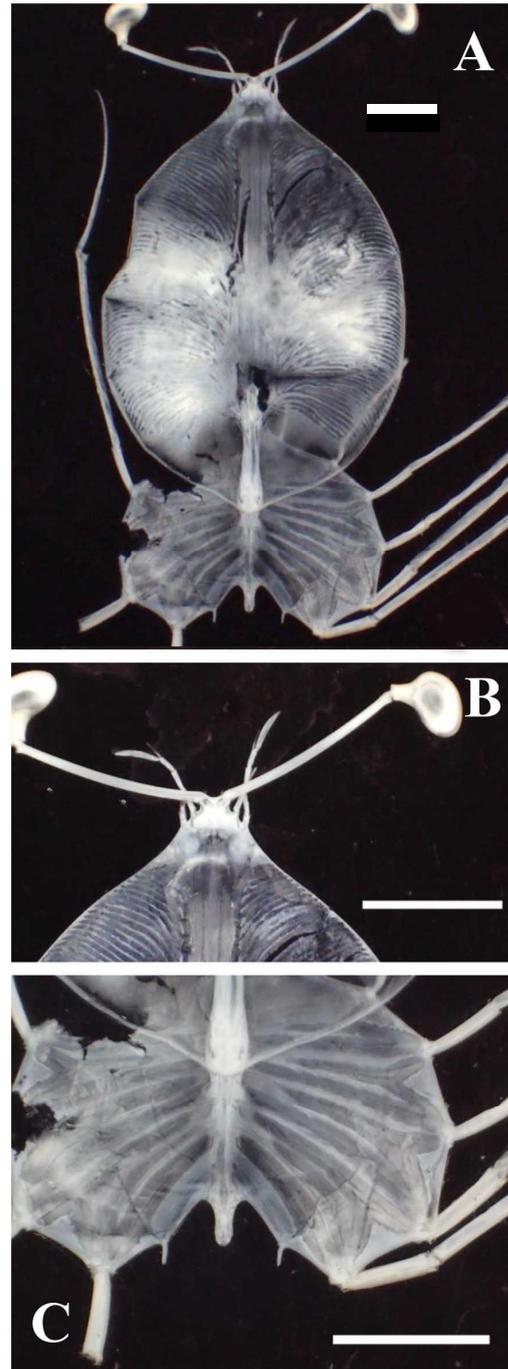


Fig. 23. Whole body (A), anterior part of cephalic shield (B), and posterior part of thorax (C) of a stage IX phyllosoma sample SY13-3-17 (*Scyllarides* sp.). BL=23.6 mm. Scale bar=4 mm (A, B and C).

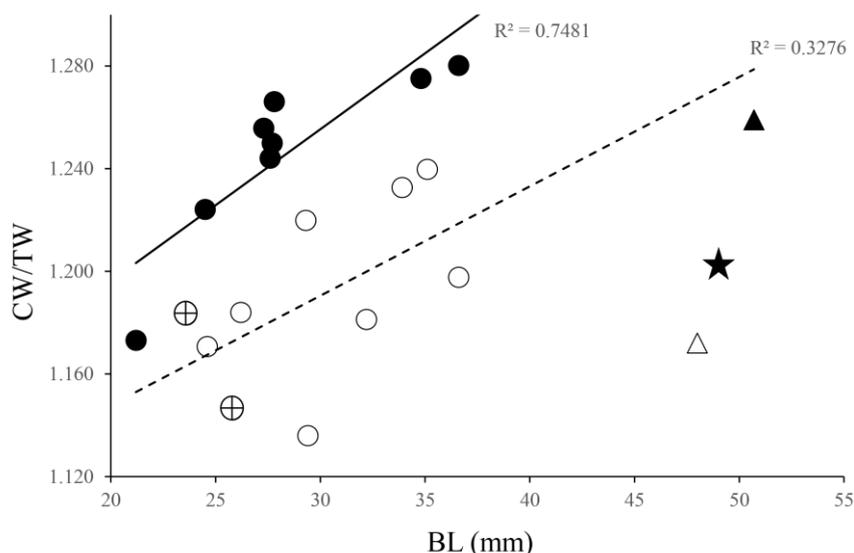


Fig. 24. Ratio of cephalic shield width/thorax width (CW/TW) plotted against body length (BL) of phyllosoma larvae of *Scyllarides*. Open circles (*Scyllarides squamosus*), closed circles (*Scyllarides* sp-B), closed star (*Scyllarides* sp-C), and circled pluses (unidentified *Scyllarides* phyllosoma larvae). Phyllosoma larvae of “*Scyllarides squamosus*” from Hawaii (Johnson 1977) and New Caledonia (Michel 1968) are shown by closed and open triangles, respectively.

した *Scyllarides* sp-B 及び *Scyllarides* sp-C の塩基配列は、セミエビ、コブセミエビとは一致しなかった。現在記載されているセミエビ属 14 種のうち 7 種で 16S rDNA 配列と、6 種で COI 配列が登録されていない (Table 1)。そのうち *S. astori* と *S. roggeveeni* (いずれも和名なし) が東部太平洋に分布するが (Holthuis 1991; Webber and Booth 2007)、*Scyllarides* sp-B がこれらのどちらかである可能性は距離的に考えても低い。また、Johnson (1970) と Johnson and Knight (1975) によるフィロソーマ幼生 (後期～最終期) が *S. astori* であるとすれば、その幼生の第 5 胸脚基部は胸部後端に位置しており、セミエビ、*Scyllarides* sp-B、*Scyllarides* sp-C いずれのフィロソーマ幼生とも明瞭に異なる。前述したようにフィロソーマ幼生の輸送分散範囲は従来予想されてきたよりも限られているとすると、*Scyllarides* sp-B はハワイ諸島周辺に分布している未記載種のフィロソーマ幼生ではないだろうか。あるいは、現在データベースに登録されているセミエビの DNA 配列は全て西部北太平洋と豪州周辺の標本に基づくものであり、ハワイ周辺のセミ

エビとされている種は遺伝的に分化した亜種あるいは別種である可能性もある。*Scyllarides* sp-C (MT30-Z1) は DNA 情報がないインド洋に分布する *S. tridacnophaga* の可能性もあるが、この標本についても現状では種の特定ができない。*Scyllarides* sp-C も隠蔽種あるいは未記載種のフィロソーマ幼生である可能性が考えられる。

本シリーズでは大まかな外見で判別できることを目的としているため、詳細な形態分析は行っていない。さらに、セミエビのフィロソーマ幼生を再確認したに過ぎず、種不明な *Scyllarides* sp-B と *Scyllarides* sp-C も含め、CW/TW 値を除いて形態でセミエビ属フィロソーマ幼生を識別するための情報を提供するには至らなかった。ただし、Johnson (1970) 及び Johnson and Knight (1975) が東部太平洋のカリフォルニア湾から報告した *S. astori* 及び Robertson (1969) が西部大西洋のプランクトン標本中から得たという *S. aequinoctialis* はセミエビ属ではなくゾウリエビ属のフィロソーマ幼生である可能性は指摘できた。我々の指摘が正しいのであればセミエビ属とゾウ

リエビ属の中期以降のフィロソーマ幼生を簡便に識別できる形態指標が整理できることになる。今後、セミエビ属全種の16S rDNAあるいはCOI配列を決定する必要があるとともに、フィロソーマ幼生のさらなる分析および未記載種や隠蔽種の探索が望まれる。

謝辞

本標本は水産庁漁業調査船開洋丸によって実施された「平成26年度北太平洋海域冬季アカイカ・サンマ資源調査」、「平成27年度北太平洋冬季アカイカ若齢期加入調査」、「平成28年度ニホンウナギ生態解明調査」、水産庁漁業調査船照洋丸によって実施された「平成25年度ニホンウナギ生態解明調査」及び水産研究・教育機構漁業調査船俊鷹丸「平成17年度越冬期魚類現存量推定調査」、「平成20年度アカイカ若齢加入量調査」において採集された。調査関係者各位に感謝いたします。また本報告で使用した標本(NSMT-Cr29228-29245)の保管に協力いただいた国立科学博物館の小松浩典博士及びDNAの抽出、標本の整理、計測に協力していただいた水産資源研究所の林順子氏に感謝いたします。

引用文献

- Berry, P. F. (1974). Palinurid and scyllarid lobster larvae of the Natal coast, South Africa. Invest. Rep. Oceanogr. Res. Inst. South Africa 34: 1-44.
- Booth, J. D., Webber, W. R., Sekiguchi, H., Coutures, E. (1994). Dispersal larval recruitment strategies within the Scyllaridae. New Zealand J. Mar. Freshwater Res. 39: 581-592.
- Chow, S., Yamada, H., Suzuki, N. (2006). Identification of mid to final stage phyllosoma larvae of the genus *Panulirus* White, 1847 collected in the Ryukyu Archipelago. Crustaceana 79: 745-764.
- Chow, S., Jeffs, A., Miyake, Y., Konishi, K., Okazaki, M., Suzuki, N., Abdullah, M. F., Imai, H., Wakabayashi, T., Sakai, M. (2011). Genetic isolation between the Western and Eastern Pacific populations of pronghorn spiny lobster *Panulirus penicillatus*. PLOS ONE 6: e29280.
- Chow, S., Yanagimoto, T. (2021). Identification of phyllosoma larvae of the slipper lobster (Family Scyllaridae). 1. General remark. Aquat. Anim. 2021: AA2021-10. (In Japanese with English abstract).
- Crosnier, A. (1972). Naupliosoma, phyllosomes et pseudibacus de *Scyllarides herklotsii* (Herklots) (Crustacea, Decapoda, Scyllaridae) récoltés par l'ombango dans le sud du Golfe de Guinée. Cahiers O.R.S.T.O.M. (Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer). Sér. Océanogr. 10 : 139-149.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L., deWaard, J. R. (2003). Biological identifications through DNA barcodes. Proc. Roy. Soc. London B 270: 313-321.
- Holthuis, L. B. (1991). FAO Fisheries Synopsis FAO species catalogue. Vol. 13 Marine lobsters of the world.
- Johnson, M. W. (1970). On the phyllosomas larvae of the genus *Scyllarides* Gill (Decapoda, Scyllaridae). Crustaceana 18: 13-20.
- Johnson, M. W. (1971). The phyllosoma larvae of slipper lobsters from the Hawaiian Islands and adjacent areas (Decapoda, Scyllaridae). Crustaceana 20: 77-103.
- Johnson, M. W., Knight, M. (1975). A supplementary note on the larvae of *Scyllarides astori* Holthuis (Decapoda, Scyllaridae). Crustaceana 28: 109-112.
- Johnson, M. W. (1977). The final phyllosoma larval stage of the slipper lobster *Scyllarides squamosus* (H. Milne Edwards) from the Hawaiian Islands (Decapoda, Scyllaridae). Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 27: 338-340.
- Kochzius, M., Seidel, C., Antoniou, A., Botla, S. K., Campo, D., Cariani, A., et al. (2010). Identifying fishes through DNA barcodes and microarrays. PLOS ONE 59: e12620.
- Lefébure, T., Douady, C. J., Gouy, M., Gilbert, J. (2006). Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: Proposal of a molecular threshold to help delimitation. Mol. Phyl. Evol. 40: 435-447.
- Matzen da Silva, J., Creer, S., dos Santos, A., Costa, A. C., Cunha, M. R., Costa, F. O., Carvalho, G. R. (2011). Systematic and evolutionary insights derived from mtDNA COI barcode diversity in the Decapoda (Crustacea: Malacostraca). PLOS ONE 6: e19449.
- Michel, A. (1968). Les larves phyllosomes et la post-larvae de *Scyllarides squamosus* (H. Milne Edwards) - Scyllaridae (Crustacés,

- Décapodes). Cah. ORSTOM Ser. Oceanogr. 6 (34): 47–53.
- Michel, A. (1971). Note sur les puerulus de Palinuridae et les larves phyllosomes de *Panulirus homarus* (L). Cah. ORSTOM Ser. Oceanogr. 9: 459–473.
- Palero, F., Guerao, G., Hall, M., Chan, T. Y., Clark, P. F. (2014). The ‘giant phyllosoma’ are larval stages of *Parribacus antarcticus* (Decapoda: Scyllaridae). Inv. Syst. 28: 258–276.
- Palero, F., Genis-Armero, R., Hall, M. R., Clark, P. F. (2016). DNA barcoding the phyllosoma of *Scyllarides squamosus* (H. Mile Edwards, 1837) (Decapoda: Achelata: Scyllaridae). Zootaxa 4139: 481–498.
- Phillips, B. F., Brown, P. A., Rimmer, D. W., Braine, S. J. (1981). Description, distribution and abundance of late larval stages of the Scyllaridae (slipper lobsters) in the South-eastern Indian Ocean. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 32: 417–437.
- Phillips, B. F., McWilliam, P. S. (1989). Phyllosoma larvae and the ocean currents off the Hawaiian Islands. Pacific Sci. 43: 352–361.
- Pollock, D. E. (1992). Palaeoceanography and speciation in the spiny lobster genus *Panulirus* in the Indo-Pacific. Bull. Mar. Sci. 51: 135–146.
- Prasad, R. P., Tampi, P. R. S., George, M. J. (1975). Phyllosoma larvae from the Indian Ocean collected by the DANA Expedition 1928–1930. J. Mar. Biol. Ass. India 17: 56–107.
- Robertson, P. B. (1969). The early larval development of the scyllarid lobster *Scyllarides aequinoctialis* (Lund) in the laboratory, with a revision of the larval characters of the genus. Deep-Sea Res. 16: 557–586.
- Santana, W., Pinheiro, A. P., Oliveira, J. E. L. (2017). Additional records of three *Scyllarides* species (Palinura: Scyllaridae) from Brazil, with the description of the fourth larval stage of *Scyllarides aequinoctialis*. Nauplius 15: 1–6.
- Sekiguchi, H. (1990). Four species of phyllosoma larvae from the Mariana waters. Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr. 54: 242–248.
- Sims, H. W. Jr. (1965). The phyllosoma larvae of *Parribacus*. Quart. J. Florida Acad. Sci. 28: 142–172.
- Ueda, K., Yanagimoto, Y., Chow, S., Kuroki, M., Yamakawa, T. (2021). Molecular identification of mid to final stage slipper lobster phyllosoma larvae of the genus *Chelarctus* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae) collected in the Pacific with descriptions of their larval morphology. Zool. Stud. 60: 75.
- Webber, W. R., Booth, J. D. (2007). Taxonomy and evolution. In: K. L. Lavalli, E. Spanier (Eds.) The biology and fisheries of slipper lobsters. Crustacean Issues. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 25–52.
- WoRMS (2021). *Scyllarides* Gill, 1898. Accessed at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=107061> on 2021-9-3
- Yoneyama, S., Takeda, M. (1998). Phyllosoma and nisto larvae of slipper lobster, *Parribacus*. From the Izu-Kazan Islands, Southern Japan. Bull. Natn. Sci. Mus. A 24: 161–175.

Received: 1 February 2022 | Accepted: 25 February 2022 | Published: 7 March 2022