

ズワイガニの生態と生活史

今 攸・千葉 晃・本 間 義 治

(福井水試) (日本歯科大生物) (新潟大理臨海)

日本海におけるズワイガニに関する漁業生物学的研究は、1960年代から1980年代にかけて精力的に行われ、生活史と生態についてはほぼ明らかにされた。一方、ベーリング海やカナダの大西洋岸におけるズワイガニ属のカニ類は、新しいカニ資源として開発され、研究が進められている。その結果、生殖や脱皮と成長について幾つかの重要な点が明らかにされ、それまでに本邦で挙げられた研究成果とは異なる知見が報告されるに至った。したがって、日本海産ズワイガニに関する一部知見の再検討が迫られたので、それらについても論じてみたい。

1 日本近海に生息するズワイガニ属の種類とその分布

ズワイガニ属には次の5種と2亜種が知られている。

Chionoecetes opilio(O.Fabricius,1788), ズワイガニ

C. tanneri Rathbun, 1893

C. bairdi Rathbun, 1924, オオズワイガニ

C. angulatus Rathbun, 1924, トゲズワイガニ

C. japonicus Rathbun, 1932, ベニズワイ

C. opilio elongatus Rathbun, 1924

C. japonicus pacificus Sakai, 1978, カイザンベニズワイガニ

これらのうち、日本近海に生息しているのはベニズワイ(和名は山本, 1950による)、オオズワイガニおよびトゲズワイガニの3種と*C. opilio elongatus*の1亜種である。*C. opilio elongatus*は、*C. opilio*の模式標本である北大西洋のグリーンランド産個体の第2歩脚長節の長さが、幅の4.9-5.2倍であるのに対し、日本海産のそれが5.5-6.3倍と細長いことから命名されたものである(Rathbun, 1924)。しかし、松浦(1934)が日本海産の個体について改めて測定したところ、その比は成長に伴って異なることや、上田(1941)が朝鮮半島東岸沖産の個体について測定したところ、5-6.2倍となり、*C. opilio*と変わらないことが分かった。したがって、日本海産の個体を亜種として区別するほどのことはなく、*C. opilio*そのものとする報文が多い。

日本海においては、ズワイガニとベニズワイの生息海域が一部で近接していることから、両種の雑種と思われる個体が報告されている(Nishimura and Mizusawa, 1969; 武田, 1975; 堀井, 1977)。

ズワイガニは、樺太の西岸(稚内水試, 1970)から北海道西岸(渡辺他, 1986)を経て、本州(Rathbun, 1924)および朝鮮半島東岸(上田, 1941)にいたる日本海の水深50-400mを主とする大陸棚と大和堆(小林・山口, 1978)、およびオホーツク海(Rathbun, 1925; 菅野, 1972)から北海道東岸(渡

辺他, 1986) を経て, 犬吠岬にいたる太平洋岸 (Yokoya, 1933; 酒井, 1976) の水深90-600mに生息している. 本種は, これらの水域のすべてで, 漁業の対象となっているが, 漁獲量の多いのは日本海とオホーツク海である.

一方, ベニズワイは日本海の水深500-2,000m (Rathbun, 1932; Derjugin and Kobjakowa, 1935; 山本, 1950; 渡辺他, 1981), 太平洋に面した北海道東岸の水深370-870m (長澤他, 1988) ならびに本州の犬吠岬にいたる海域 (酒井, 1976) に生息している. しかし, 漁業の対象となっているのは日本海側だけである.

オオズワイガニは1960年頃になって, 北海道東岸の噴火湾から胆振地方にわたる太平洋岸に認められはじめ, 1983年頃には, 水深80m以浅の海域に大量に出現し, 1986年には649トンが水揚げされた (渡辺他, 1986).

なお, トゲズワイガニは仙台沖から記録されているにすぎない (酒井, 1976).

2 卵 発 生

胚期発生過程は, 水温4.5-5.5°Cで飼育された経産雌ガニの産出卵を追跡観察し, その外部形態の変化から次の各発生段階に区分されている (今, 1976).

第Ⅰ期	卵割および胞胚期 (受精から原口出現まで)	28日間
第Ⅱ期	囊胚期 (原口の形成から外胚葉条帯の出現まで)	74日間
第Ⅲ期	ノープリウス期 (外胚葉条帯の形成から, 顎脚原基の出現まで)	27日間
第Ⅳ期	メタノープリウス期 (顎脚原基の形成から複眼に色素が沈着するまで)	60日間
第Ⅴ期	複眼色素形成期 (複眼に色素の沈着が始まってから, 顎脚に色素胞が出現するまで)	34日間
第Ⅵ期	顎脚色素形成期 (顎脚に色素胞が形成されてから, 背棘原基が明瞭な二重構造を示すまで)	60日間
第Ⅶ期	ふ化前期 (背棘原基が明瞭な二重構造を示してからふ化するまで)	40日間

次に, 各期ごとにその發育段階を記述する.

第Ⅰ期 受精卵は, 産出後24時間以内に纏絡糸によって腹節剛毛と結ばれる (図1-1). 割溝は, 産出5日目の4細胞期に初めて現れる (図1-2). これら4個の割球の大きさは, ほぼ同じであるが, 細胞核は表面からでは認め難い. その後, 24-30時間ごとに分割を繰り返し, 10-11日目には64細胞となる (図1-3, 4). 核が各割球の表面近くに認められるようになるのは, 16細胞期になってからである. 14-16日目には胞胚期に達し, 20-25日目には個々の割球を識別し難くなる (図1-5).

第Ⅱ期 原口形成域が, 細胞の密集した白色部分として現れるのは, 28日目前後である. その後, 50-100日間は細胞の陥入による囊胚形成が行われていることは確かであろうが, 外観上の変化としては認め難い. 本期の終わり頃には, いくぶん陥没した状態の原口形成域が認められる.

第Ⅲ期 初期の胚盤は, 原口形成域に接して, 一個の胸腹突起とその前方左右に一對の大顎原基が, そのさらに前方に各々一對の第2触角原基および眼葉域がそれぞれ位置し, これらが弧状に連なり,

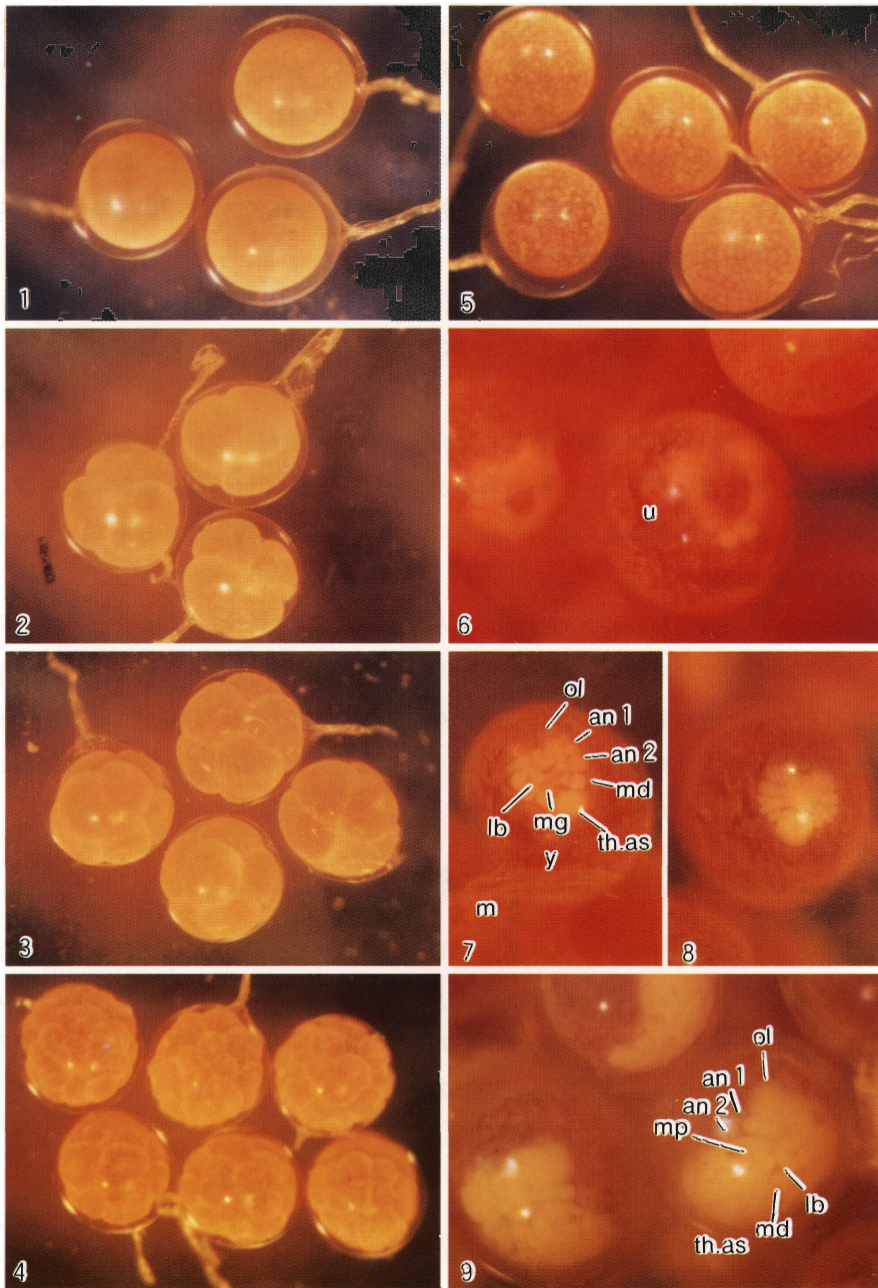


図1 ズワイガニ胚期発生過程における初期外部形態の変化

1. 未分割卵 2. 4細胞期 3. 8細胞期 4. 16-32細胞期 5. 胞胚期
 6. ノープリウス期 (U字状外胚葉条帯の形成) 7. ノープリウス期 (各原基の隆起)
 8. ノープリウス期 (各原基の発達) 9. メタノープリウス期 (顎脚原基の隆起)
- an 1, 第一触角原基; an 2, 第二触角原基; lb, 上唇原基; m, 卵膜; md, 大顎原基;
 mg, 大顎神経節原基; mp, 顎脚原基; ol, 複眼原基; th.as, 胸腹突起;
 U, U字状外胚葉条帯; y, 卵黄

U字状の外胚葉条帯を形成している。この胚盤上に最も早く隆起して現れるのが、大顎と第1触角の原基であり、次いで胸腹突起と第2触角の原基とが続く(図1-6)。これらU字状外胚葉条帯に囲まれた中央部には、上唇、前脳、中脳、後脳の各原基、および大顎神経節が認められるようになる(図1-7)。やがて、胸腹突起の前方末端に浅い窪みが生じ、尾叉の形成が始まる(図1-8)。

第Ⅳ期 胸腹突起の後方が肥厚し、その両側から一對の顎脚原基が出現し、ほぼ同時に頭胸甲の形成が始まる。やがて、顎脚原基は二対となり、外側は第1、内側は第2顎脚原基として発達する。胸腹突起は伸長し複眼に達する(図1-9)。

第Ⅴ期 複眼の色素は第1触角と接する付近から三日月状に形成され始め、次第に前方へ広がっていく。胚盤形成域はさらにその範囲を増すので、本期の初めに円周のほぼ1/3程度を占めていたものが、末期には2/3程度に達する。

第Ⅵ期 第1および第2顎脚原基の腹節寄りに、赤褐色の色素胞がおのおの1個形成される。ただし、これらのうち1個または2個を欠いている場合が少なくない。卵黄域は、頭胸甲の発達によって次第にその表面積を減じ、背棘原基の前方と側方にわずかな部分が残るだけとなる。末期には、複眼の色素がほぼ全域に形成される。

第Ⅶ期 第Ⅵ期までは単純な棘状のものにすぎなかった背棘原基は、折りたたまれた二重構造を示すようになり、その前方部は、背棘先端と折りたたまれた基部とが重なり合って、明瞭な隆起として突出するようになる。側棘原基は、背棘原基よりはわずかに不鮮明であるが、ほぼ同じ形態を呈する。背棘原基の斜め前方に残っていた卵黄域は、発達してきた頭胸甲によって次第に覆われ、ふ化するまでには認められなくなる。

3 浮遊期および稚ガニ(第1脱皮齡)の形態

ズワイガニ属に含まれる5種のカニのうち、プレゾエアから稚ガニまでの各期の形態が記載されているのはズワイガニだけであり(倉田, 1963; 今, 1967; 桑谷・和久井・中西, 1971; Motoh, 1973; Haynes, 1973)(図2), オオズワイガニとベニズワイについてはそれぞれメガロッパまでの記載が報告されているにすぎない(Haynes, 1973; Motoh, 1976)。

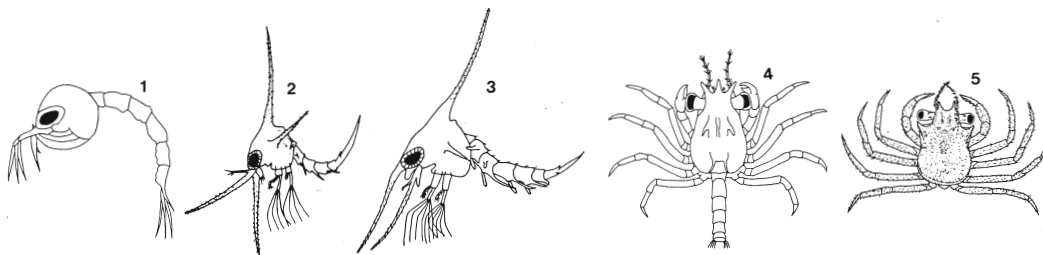


図2 ズワイガニの浮遊期幼生および第1脱皮齡の稚ガニ

1. プレゾエア 2. 第Ⅰ期ゾエア 3. 第Ⅱ期ゾエア 4. メガラッパ 5. 第1脱皮齡の稚ガニ

日本海に生息するズワイガニとベニズワイの浮遊期幼生を形態学的に比較すると、第1および第2期ゾエアの第3腹節側棘の長さや顎舟葉の剛毛数などに若干の差異があるものの (Motoh,1976)、実際にはズワイガニが黒色の色素胞を持っているのに対し、ベニズワイのそれが赤色であることが、両種の明確な識別点となっている (山岡, 1969)。したがって、同時に採集される両種の天然個体の種の査定を固定標本で行うことは難しい。

4 脱皮回数

日本海産ズワイガニの底生生活に入ってから脱皮回数は、甲幅頻度分布図 (図3) から次のように推定されている (今・丹羽・山川, 1968; 伊藤, 1970; 今, 1980)。

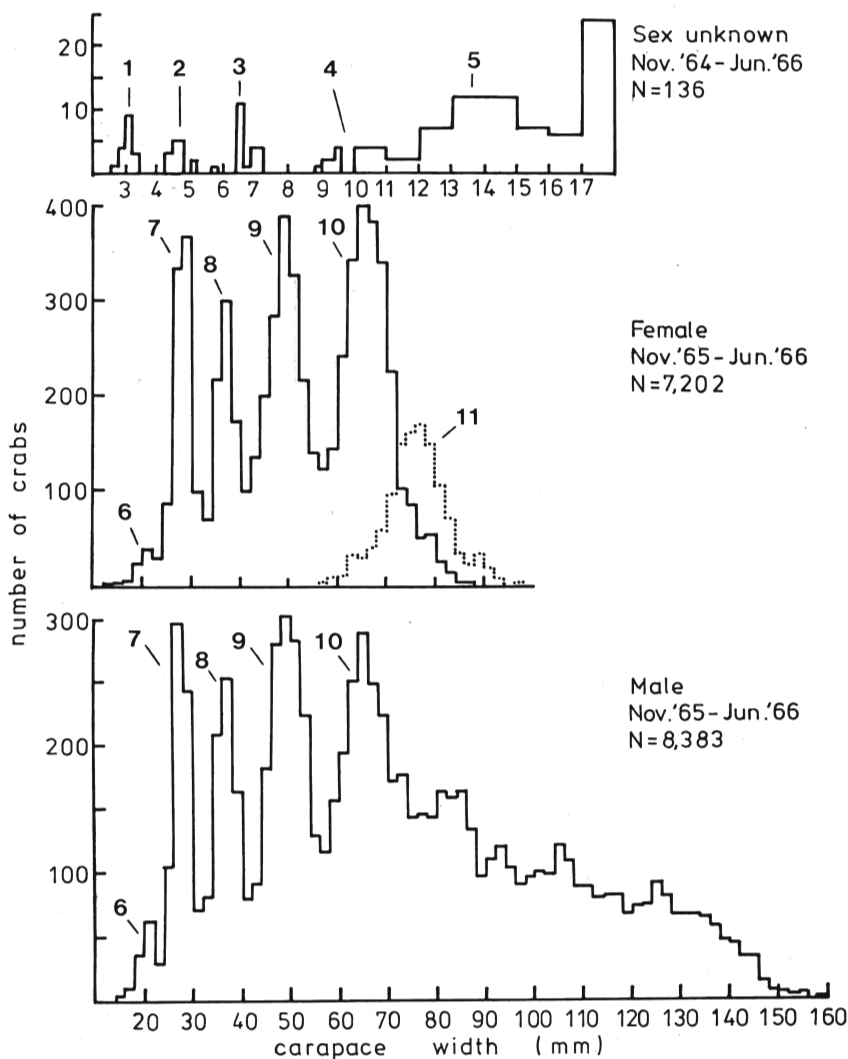


図3 若狭湾沖合産ズワイガニの甲幅頻度分布
1-11:各脱皮齢のモード

表1 ズワイガニにおける脱皮齢ごとの甲幅 (mm)

脱皮齢	今・丹羽・山川, 1968; 今, 1980		伊藤, 1970	
	雌	雄雄	雌	雄
1		3.1		2.9-3.0
2		4.6		4.3-4.4
3		6.5		6-7
4		9.7		9-10
5		13.5		13-14
6	19.0	19.6		19-20
7	27.9	27.3		27-28
8	37.2	36.8		37-38
9	49.6	49.2		49-50
10	66.2	65.2	65-66	63-64
11	77.4	80.0	75-76	81-82
12		93.4	83-86	97-98
13		105.6		111-112
14		116.7		121-122
15		126.8		131-132
16		135.9		137-138
17		144.2		

注: 伊藤 (1970) の雌第10脱皮齢は未成体と成体を, 第11-12脱皮齢は成体を示す

表1にみられるように, 今・丹羽・山川 (1968) および今 (1980) と伊藤 (1970) の結果は, ①雌雄ともに脱皮回数と各脱皮齢における甲幅の値が近似し, ②雌ガニの第10齢が最終の未成体であるとしている点で一致している。しかし, 成体雌ガニの脱皮齢について, 今・丹羽・山川 (1968) および今 (1980) は第11齢ただ1齢としているのに対し, 伊藤 (1970) は第11齢で成体になる個体が最も多いものの, 第10齢または第12齢で成体になる個体もあるとしている点に相違がある。

図3の甲幅頻度分布を見ると, 各脱皮齢に対応しているとみなされる明瞭な単峰が, 雌ガニでは第11齢 (最終齢) まで, 雄ガニでは第10齢まで認められるので, その間の脱皮回数と脱皮に伴う成長とは容易に推定できる。しかし, 雄ガニの第11齢以降においては, それらの峰が必ずしも明瞭ではないので, 第10齢までの成長傾向と小さな峰の出現状況から, 脱皮齢とそれに対応する甲幅の値を推定している。したがって, 上述した両者 (今・丹羽・山川, 1968; 伊藤, 1970) の調査結果がほぼ一致し, かつ飼育中に脱皮した個体の成長と近似しているとはいうものの, 別な観点と方法による明瞭な証明が必要である。

日本海産ズワイガニ以外の種で, 脱皮回数が推定されているものは, 北部アラスカ湾に生息しているオオズワイガニだけである (Donaldson et al., 1981) (表2)。それによると, 季節的にみだ出現個体の大きさとその頻度の移り変わりから, 第13齢までの成長に差はなく, 雌ガニは第14齢で成体となる。雄ガニについて, 1回の脱皮による成長率を比較すると, 第15齢まではズワイガニの方が良いのに対し, 第16齢以降ではオオズワイガニの方が良くなるのが分かる。

5 年 齢

日本海に生息するズワイガニの年齢は, それぞれの脱皮間期の長さを積算することによって推定さ

れているが、研究者によって脱皮間期の長さが異なるため、推定年齢にも差が生じている。すなわち、伊藤（1970）は甲殻の硬さを周年にわたって測定し、雌ガニは6～8年で成体に達し、雄ガニが漁獲対象となる甲幅90mmを超えるまで（第12齢に相当）に7～9年を要するとした。これに対し、今（1980）は雌ガニが成体になるまでに約10年を要し、雄ガニが甲幅90mmを超えるまでには約12年を要すると考えた。両者の間には、雌ガニが成体に達するまでに2～4年の相違があり、さらに、雄ガニが成体に達してから毎年1回脱皮をすると考えた伊藤（1970）と、2年に1回とした今（1980）の考えとが、成体に達してからの年齢推定に大きな差として現れたことになる。

ところで、先述のように、周年にわたって甲殻硬度を測定した伊藤（1970）は、第11齢以降の雄ガニに年1回硬度の低い時期があることから、脱皮間期をほぼ1年と考えた。しかし、たとえ脱皮間期が複数年であっても、発生年級群の異なる同一脱皮齢の群れが存在し、年級の異なる群れが毎年脱皮をしているはずであるから、年間測定の結果には必ず低い時期が現れる。したがって、伊藤（1970）の測定結果は、脱皮間期を1年以上整数年と解釈した方が妥当と思われる。一方、標識放流の再捕結

表2 オオズワイガニの大きさと年齢
(Donaldson・Cooney and Hilsinger, 1981)

脱皮齢	甲幅mm (x)		推定年齢 (y) (月)
	雄	雌	
1	3.2- 3.5	3.4	1.8
2	4.2- 4.6	4.5	2.5
3	5.6- 6.1	6.0	3.5
4	7.3- 8.1	7.9	4.9
5	9.7- 10.7	10.4	6.6
6	12.9- 14.1	13.7	8.9
7	17.0- 18.6	18.1	11.9
8	22.5- 24.6	23.9	15.9
9	29.7- 32.5	31.6	21.1
10	39.9- 42.9	41.7	28.1
11	51.5- 55.0	53.6	37.3
12	65.3- 69.5	67.8	47.2
13	81.7- 86.7	82.7	59.0
14	103.2-108.5	97	73.1
15	126.2-131.8		85.3
16	150.7-153.8		106.2
17	177.1-183.5		124.5
18	205.2-212.1		144.1

$$y=0.69x-0.52$$

表3 日本海産ズワイガニの脱皮間期の長さ

脱皮齢	伊藤 (1968, 1970)	今 (1970, 1980)
	浮遊幼生期	プレゾエア 第Ⅰ期ゾエア 第Ⅱ期ゾエア メガロッパ
底生期	1 2 3	3ヶ月
底生期	4 5 6 7 8 9 10 11以降	2年7ヶ月 1年以内 1年以内 12ヶ月 12ヶ月 12ヶ月 12ヶ月 12ヶ月 2年

果をみると、満1年以上を経過して再捕される雄ガニの例は決してまれではなく（中島・窪田，1990），このこともこの見解を裏づけよう。

ところで，小林（1983）はふ化幼生を水温3℃前後で飼育し続けたところ，天然での場合と同じく，雌ガニは第11齢で甲幅64.9mmに達し，小型ながら成体となり，それに要した期間は4.4年であったという。

オオズワイガニの年齢については，Donaldson et al.（1981）によって雌ガニが成体に達するまでに約6年，法的に漁獲対象となる甲幅140mmに達するまでに7年半を要すると推定されている。

6 雄ガニの最終脱皮

ズワイガニにおける甲幅または甲長に対する鉗脚前節（鋏を持つ節）のふくらみ，または太さの比（図4）は，ある特定の脱皮をした後に著しく増し，ふくらみを増した個体のみが成熟していると報告された（Watson,1970-a）．最近になって，Conan and Comeau（1986）は，甲幅60mm以上のすべての雄が精包を持ち，甲幅60～120mmの間に行われるこの形態的に成熟したとみなされる特定の脱皮が雄にとって最終の脱皮であり，それ以降は成体雌ガニと同じく脱皮をしない．しかも，最終脱皮前の個体は，初産ガニとしか交尾できないのに対し，最終脱皮をした個体は経産雌ガニとも交尾が可能であると考えた．この根拠として，①形態的に成熟したとみなされる個体を飼育しても脱皮をしない（未熟な個体は脱皮をする），②形態的に成熟した天然の採集個体に，脱皮の徴候を示すものはない（未熟な個体では普通にみられる），③クモガニ科の他のカニ類における形態的成熟への脱皮は，常に最終脱皮と目されることをあげている．

雄ガニの最終脱皮への方式は，模式図に示したように考えられている（Conan and Comeau,1986）（図5）．すなわち，Aと示された形態的に未熟な脱皮齢（甲幅ほぼ70mm以上）の個体群は，次の脱皮時期に依然として形態的に未熟な個体群Bへ脱皮をする群と形態的に成熟した個体群B'へ脱皮をする

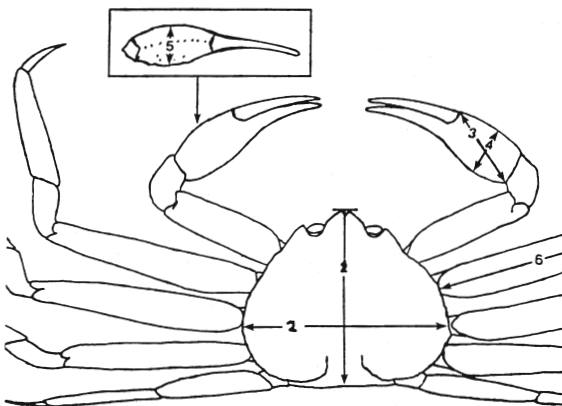


図4 甲幅または甲長に対する鉗脚前節の太さを求める計測部位
（Conan and Comeau,1986）

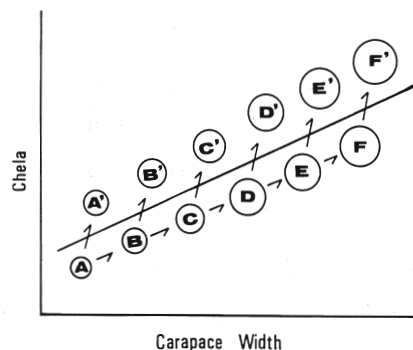


図5 ズワイガニの形態的に未熟な個体群（A—F）が形態的に成熟した個体群（A'—F'）へ成長，脱皮する方式の模式図

群とに分かれる。B'にとってはこの脱皮が最終の脱皮となる。形態的に未熟な個体群Bは次の脱皮で未熟なCと成熟したC'へ脱皮し、Cのみがまた次の脱皮でDといった過程を繰り返し、最終的にはすべての個体が成熟するのである。

雄ガニは甲幅50-60mmの大きさですでに完熟精子を持っているので、ここで使用している「形態的に成熟した」という表現は、成熟を意味するものではない。精巣が成熟しているものの形態的に未熟な雄ガニ(図5のA-F)は、雌ガニが第10齢から第11齢へと最終脱皮をした直後の甲殻のまだ軟らかい時にのみ交尾ができる。これに対し、形態的に成熟した雄ガニ(図5のA'-F')は、雌ガニの2回目以降の産卵、すなわち脱皮を伴わない甲殻の硬い状態で産卵に先だて行われる交尾も可能であることが推察されている(Conan and Comeau, 1986)。

雄ガニの最終脱皮についてはYamasaki et al. (1989)によっても報告され、西部日本海においても上記と同じような事実が明らかとなった(図6)。

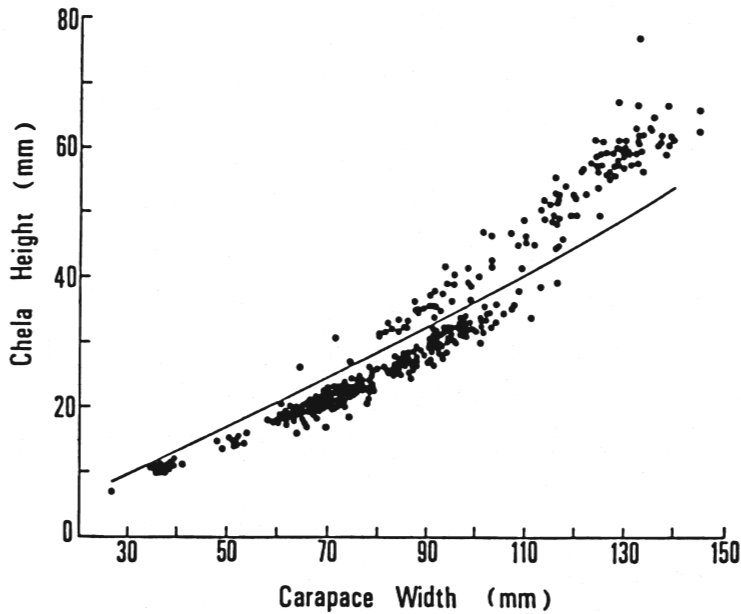


図6 京都府沖合におけるズワイガニ雄(772個体)の鉗脚前節の高さと甲幅との測定比から分けられた2つの群れ(Yamasaki et al., 1989)

しかし、この雄ガニの最終脱皮の様式は、カナダ国内でも全面的に支持を得ているわけではなく(Dawe et al., 1990)、アラスカの研究者などとともに、形態的に成熟した個体が①さらに脱皮して再捕された標識放流個体がいることや、②古い甲殻の内側に新しい甲殻を形成している脱皮前状態にある個体がいること、③および形態的に未熟な最大個体が、形態的に成熟した最大個体へと脱皮し成長するには成長が良すぎる、などの諸例を挙げて論拠の薄さを指摘している。

生殖腺の位置と形態 ズワイガニの卵巣はほぼX型を呈し、頭胸甲の前鰓域または肝域から前進して、眼域後方に達した後に下降する。次いで、胃の側面を通してその後方で両葉が一旦融合し、再び左

右両葉に分かれ、心臓の下を通過して肝臓および腸管の上方で腸域に達する。受精嚢は1対あり、卵巣後葉のほぼ中央部の外側に密着し、長さ10mm、幅5—6mmほどの盲嚢で、成体では常に糊状の精包を貯えている。成熟卵はこの受精嚢を通過する時に受精し、雌性生殖門を経て体外へ産出される。

雄の生殖器も雌と同じく、全体としては胃の後方で一旦融合したX型を呈しているが、各部位の役割は大きく異なっている。すなわち、胃の後方で融合するまでの部分は、太さ約0.5mmの細長い管が折れ曲がりながら連なっている精巣であり、その後方は精管となっている。融合部から始まる精管の前方約3/4—2/3は、多数のいぼ状の単純な盲嚢からなり、その中に多数の精包を貯え、貯精嚢としての役割をもっている。精管の残りの部分（精管後域）は、前域よりも長く、一部は二分した盲嚢が一房に集まっているが、嚢中には液体のみで精子はない。射精管は精管後域の末端から出て雄性突起へつながっている。

卵巣の成熟 未成体としては最後の脱皮齢である第10齢の10月における卵巣の熟度指数(I)〔卵巣重量(G)に対する卵巣重量を差し引いた体重(W)の割合、 $I = 100G / (W - G)$ 〕はまだ低く、乳白色をしていて、卵母細胞も小さい。その後は月を追って指数が大きくなり、3月には卵径が300 μ に、6月には卵巣が内臓部の大部分を占めるように発達し、濃橙色の卵粒が肉眼でも認められるようになる。この時期の個体は古い甲殻の内側に新しい甲殻を形成した俗に“フタヨガニ”と呼ばれるもので、脱皮直前の状態にある。10月には再び未熟な卵巣を持った個体のみとなるので、7—9月に脱皮をして成体となり、その直後に交尾をして産卵すると考えられる（今・本間、1970-a）。

10月の第11齢雌ガニは、熟度指数3以下の未熟な卵巣を持つ個体（未熟群）と、5以上の成熟に近い卵巣を持つ個体（成熟群）とに明瞭に区分される。未熟群は、甲殻が脱皮直後の状態で軟らかく、卵巣は白色または淡橙色で、所々に退行中の残留卵が認められ、しかも、産出後もないとみられる若い発生段階にある明るい橙色をした外仔卵を持っている。したがって、未熟群は第10齢が7—9月に脱皮をして第11齢となり、初めて産卵した個体と考えられる。これらの個体の熟度指数はその後2月になってもほとんど増加せず、成熟は進まない。一方、成熟群の卵巣は濃い橙色を呈し、発達中の卵粒を肉眼でも容易に識別でき、外仔卵は複眼色素形成期以降にまで発生が進んでいて、1—2月になるとふ化前期に達する。しかし、2—3月にはこのような個体の採集割合が減少し、4月には未熟群のみとなるので、2月を中心とした1—3月に外仔卵のふ化とそれに続く産卵が行われるものと考えられる。

以上の結果ならびに後述する浮遊幼生の天然における出現時期から考えると、成体に達した直後に産出された卵がふ化するまでに要する期間は1年半であるのに対し、2回目以降のそれは1年ということになる。同様のことは卵巣の成熟についても認められ、2回目の産出に要する卵巣の成熟には1年半を要し、3回目以降のそれは1年である（図7）。このような産卵回次の相違による発生期間および成熟期間の差異については、まだ十分に説明されていない。

カナダ大西洋岸におけるズワイガニの成熟と産卵の周期は、日本海産のそれとほとんど同じであるが、初産卵期は2月であり、経産卵期は5—6月であるから（守安実己雄、1990私信）、両産卵期に若干の開きがあるものの、日本海産のものにみられるほどの差はない。伊藤（1976）によれば、

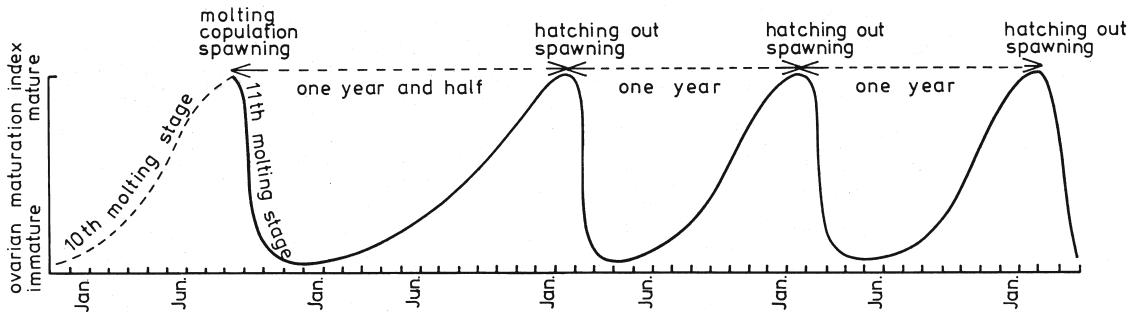


図7 ズワイガニ雌の生殖周期を示す模式図

ベニズワイは、卵巣卵が成熟しはじめるのは成体に達した後で、産卵周期は2年、産卵期は2～3月頃であり、外仔卵がふ化に要する期間も2年、ふ化盛期も2～3月頃であろうという。一方、最近になって、富山水試・鳥取水試・島根水試（1988）は、12～1月の冬に産卵期があることは伊藤（1976）と一致しているものの、成体に達した後、外仔卵の発生期間および卵巣成熟期間が共に4年間なので、8年間に2回は産卵するであろうと報告している。

精巣の成熟 ズワイガニ雄の生殖器官を周年にわたって肉眼観察しても、大きさ、形、色などに変化が認められない。組織学的に観察すると、季節に関係なく精巣では精子が作られ、精管前域には多くの精包が貯えられている。したがって、成体に達した雄ガニは、周年にわたって交尾が可能であると考えられる（今・本間，1970-b）。

精管前域における精包の有無を調べたところ、第9齢（甲幅49.2mm）のほとんどの個体で精子が形成され、精管前域に多数の精子が認められることから、第9齢が生物学的最小形と考えられる（今・本間，1970-b）。

大西洋産ズワイガニについて、同様に精包を持つものを成熟個体とみなした場合、甲幅57mmの半数以上が成熟し、最も小さな成熟個体は甲幅51mmであった（Watson,1970-a）。同じ材料を使い、成熟と関係しているとみられる鉗脚の形態を調べたところ、甲幅55～56mmに変移点があり（Watson,1970-a）、日本海産の個体における調査結果とほぼ一致している。一方、飼育実験で交尾が確認されている最小の雄は日本海産では甲幅61.6mmである（小林，1983）。

本種の精子の微細構造については、著者らによるもの以外は研究されていなかったが、他の短尾類と同様に特異な様相を示し、球状の先体とその3/4を包む放射状突起（腕）を備えた核から成る（図8-1，3）。放射状突起を除いた精子の直径は4μである。先体帽（核膜で包まれていない部分）は中央がくぼみ円盤状を呈している（図8-2，3）。核は、一見均質無構造のようにみえるが、微細繊維や果粒状物質で満たされ、しばしば先体との境界部から細管状膜構造が伸びている（図8-3）。先体内部は同心円状の層構造を示し、先体帽は最も電子密度が高い（図8-3）。精包はほぼ球状で、外表を成す一枚の膜は多数の皺を形成している（千葉他，1989；Chiba・Kon and Honma,1991）（図8-4）。

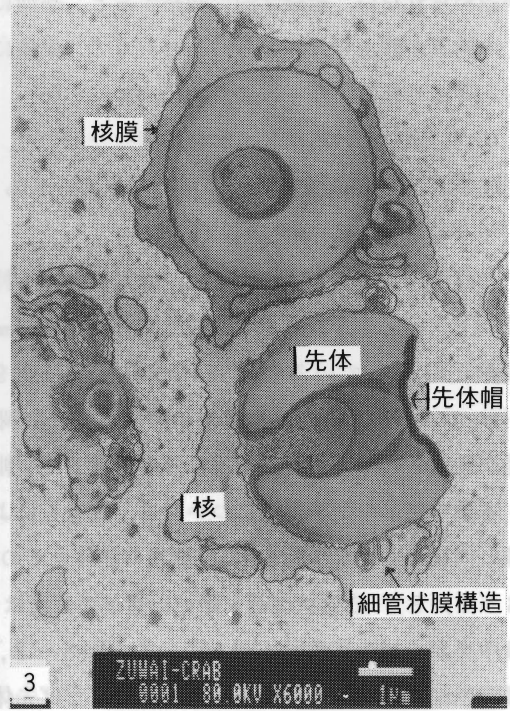
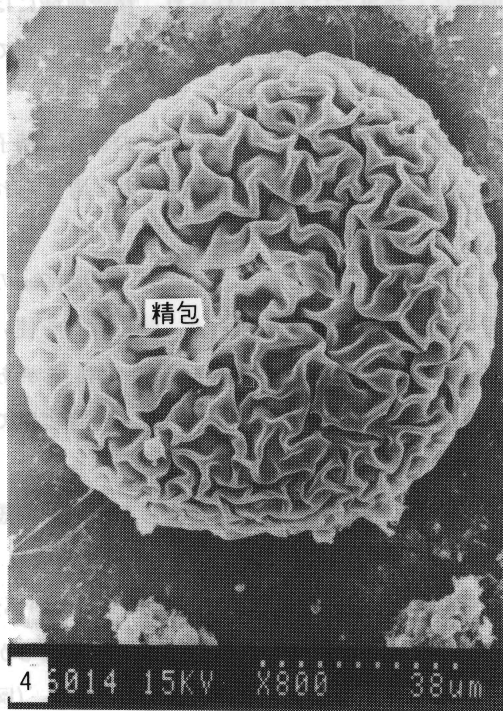
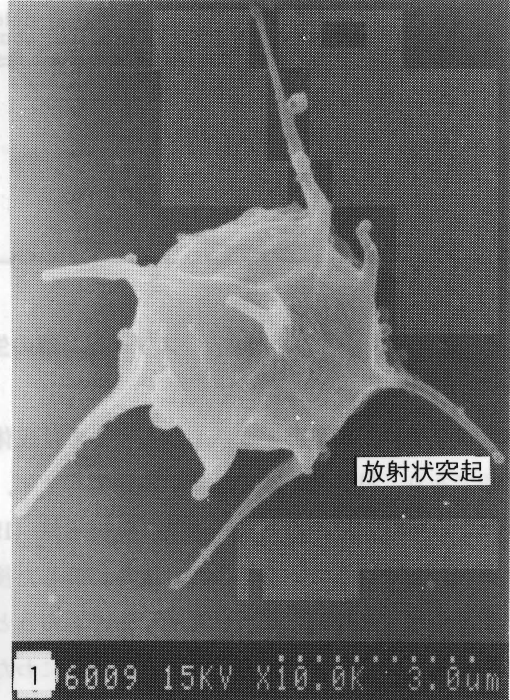
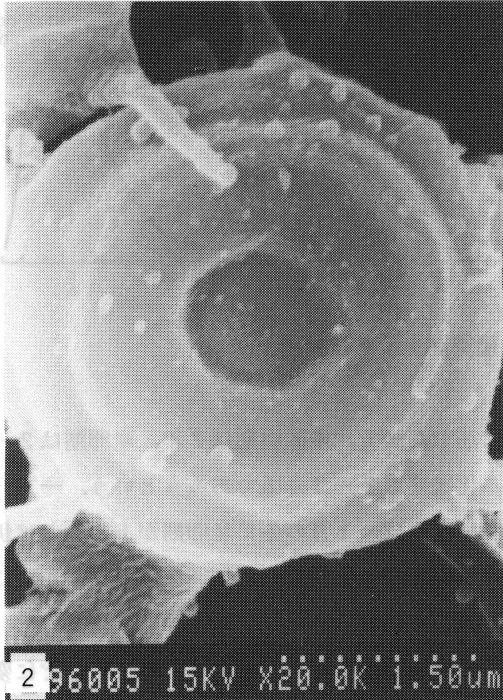


図8 スワイガニの精子と精包の走査 (SEM) ならびに透過 (TEM) 電子顕微鏡像

1. 精子背面 (SEM) 2. 精子腹面 (SEM) 3. 精子横断面 (上) と縦断面 (下) (TEM)
4. 精包 (SEM)

7 交 尾

交尾姿勢 ズワイガニの交尾は、Watson (1970-a, 1972) によって詳しく観察されている。それによると、雄ガニは脱皮が近い第10齢の雌ガニの歩脚の付根を両方の鋏でしっかりとつかみ、額と額とが接するように抱きかかえて離さない。このような交尾前の抱擁は、雌ガニが脱皮をするまでの数週間にわたって続けられる。雄ガニの保護の下で脱皮をした雌ガニは、やがて雄ガニによって仰向けにされ、雄ガニの胸の下で抱きかかえられながら交尾を行う。経産ガニの交尾姿勢もほぼ同じである (岩本 浩, 1990私信)。

交尾回数 一生のあいだに雌が何回の交尾をするかについて：

- ① 雌ガニは、第11齢 (成体) への脱皮をした直後の甲殻の軟らかい時に交尾をしている。
- ② 成体はその後脱皮をしないので、甲殻の軟らかい時がない。
- ③ 成体の受精嚢内には、常に精子が貯えられている。
- ④ 外仔卵をふ化させた後、次の産卵までの期間は1週間程度と短い。
- ⑤ 外仔卵をふ化させた後、雄がいなくても受精卵を産出する。
- ⑥ 成体雌は、雄とは生息海域を異にしており、出会う機会は少ないと考えられる。

などの点から、交尾は成体へと脱皮をした直後の一度だけであり、雌体内へ送られた貯蔵精子がその後数年間にわたって数回の受精に用いられると考えられてきた (今, 1979)。この見解は、カナダ大西洋岸産のズワイガニについても支持され、甲殻の硬い状態における交尾回数はごく少ないものと推定されている (Watson,

1972)。

しかし、Paul (1982) はオオズワイガニについて実験し (表4)、雄ガニがいる際は経産雌ガニの90%が産卵前に交尾し、雄ガニがいない際は大多数の雌ガニが貯蔵精子で少なくとも1回は正常な産卵をするものの、少数の個体は交尾なしでは産卵できないことを明らかにした。

一方、小林 (1983) は経歴不明の経産ズワイガニを4年間にわたって飼育し、4回の正常な受精卵の産出を確認しているので、受精嚢に貯えられた精子が4年以上にわたって活力を有し、

表4 飼育オオズワイガニの産卵に対する交尾回数と貯蔵精子の影響 (Paul, 1982)

実験1	経産雌ガニ×雄ガニ (甲幅124~142mm)
	28尾 16尾
	├─15尾 交尾を観察
	├─11尾 受精嚢に新しい精子を認む
	├─1尾 未受精卵を産出
	└─1尾 交尾なしで受精卵を産出
実験2	経産雌ガニ×雄ガニ
	112尾 135尾
	├─108尾 歩脚へ雄ガニによる新たな鋏み跡
	└─4尾 受精嚢に新しい精子を認む
実験3	経産雌ガニ×雄ガニ
	112尾 0尾
	├─109尾 受精卵を産出
	├─3尾 産卵せず
	├─2尾 受精嚢に精子なし
	└─1尾 雄ガニと飼育したら受精卵を産出
実験4	1 経産個体を単独で飼育
	1 回目の産卵期——正常に産卵
	2 回目の産卵期——産卵せず

5回以上の産卵に充分機能したことが明らかにされた。したがって、日本海産のズワイガニの交尾回数についてまだ確かめねばならぬ点が残されていると言えよう。

8 移 動

若狭湾における標識放流結果からみた水平移動距離は、100kmを超える例もまれにあるものの、再捕までに300日以上を経過しても、雌雄共に30~50km以内に留まるのがほとんどであり（中島・窪田, 1990）（図9）、この傾向は日本海の他の海域においても同じである（福井水試・兵庫水試・鳥取水試, 1972；石川水試, 1988）。カナダ大西洋岸においても、3年以上の年数をかけて54km以上移動する例もあるが、多くは18km以内であるという（Watson, 1970-b）。

9 生 活 環

海底でふ化したプレゾエア幼生は、光の入って来る海面に向かって浮上するが、この期の生活期間が40~60分間と短いため、海面に達するまでに第Ⅰ期ゾエアへと脱皮するとみなされている（今, 1967）。第Ⅰ期ゾエアは、3月から4月にかけて、海面から水深100mまでの層を中心として生活している。第Ⅱ期ゾエアは、4月には海面から150m位までの層に主として生活しているが、5月上旬には海面近くにいた個体が減り、50~150mを主に生活の場としている。若狭湾の水深150m前後においては、対馬暖流と日本海固有水との境となる躍層があることから、メガロoppaへの脱皮はこの附近で行われると考えられる。メガロoppaは、5月上旬から6月上旬にかけて次第に生活水深を深くし、海底へと降りて行く。浮遊期幼生の分布域は海況条件、特に冷水塊の出現位置と密接に関係しているとみられる（今, 1980）（図10）。

メガロoppaから変態し終えた稚ガニの最初の生活場所は、広範囲にわたっているが、水深200mよりも浅い沿岸域に定着した個体は、最初にむかえた夏の高水温に耐えられないことが推察され、500m以深では水圧が生存の障害となることが考えられる。第6齢（甲幅約19mm）に相当する稚ガニが、水深250~400mの海域で採集されており、これよりも小さな個体の能動的移動力はまず無いと思われるので、この水深帯が海底に定着後の生存海域といえよう（今, 1969）。

この着定域で第6齢までに成長した個体は、その後、成長するにつれて次第に浅海域へと移動し、第9~10齢に達した大多数の個体は生殖海域と呼ばれる水深225m附近へ集まるようになる。第10齢の雌ガニは、7~9月に最後の脱皮を行い、その直後に交尾と産卵をするが、やがてやや深みへと移動し、繁殖海域と呼ばれている水深240~260mで生活するようになる。生殖海域で第11齢に達した雄ガニも深みへ移動するが、生息水深帯は広範囲にわたり、275~400mの海域に広く分布している（図11）。一旦深い海域へ移動した雄ガニは、再び生殖海域あるいは繁殖海域へ戻ることはないと考えられているため、これら深みの個体が再び生殖行為に関与する機会は少ないものと考えられる。

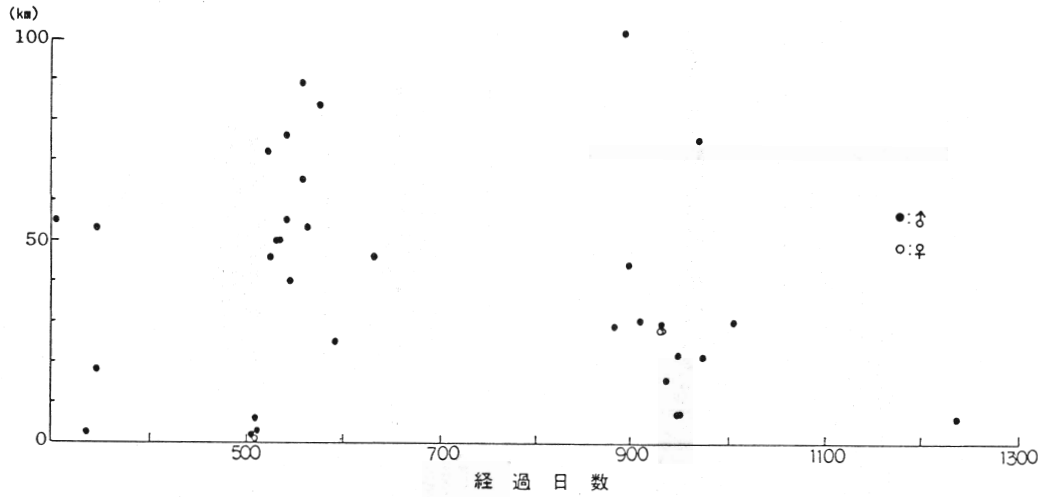


図9 若狭湾沖合漁場に放流した大和堆産ズワイガニの400日以降の再捕までに要した日数と移動距離（中島・窪田，1990）

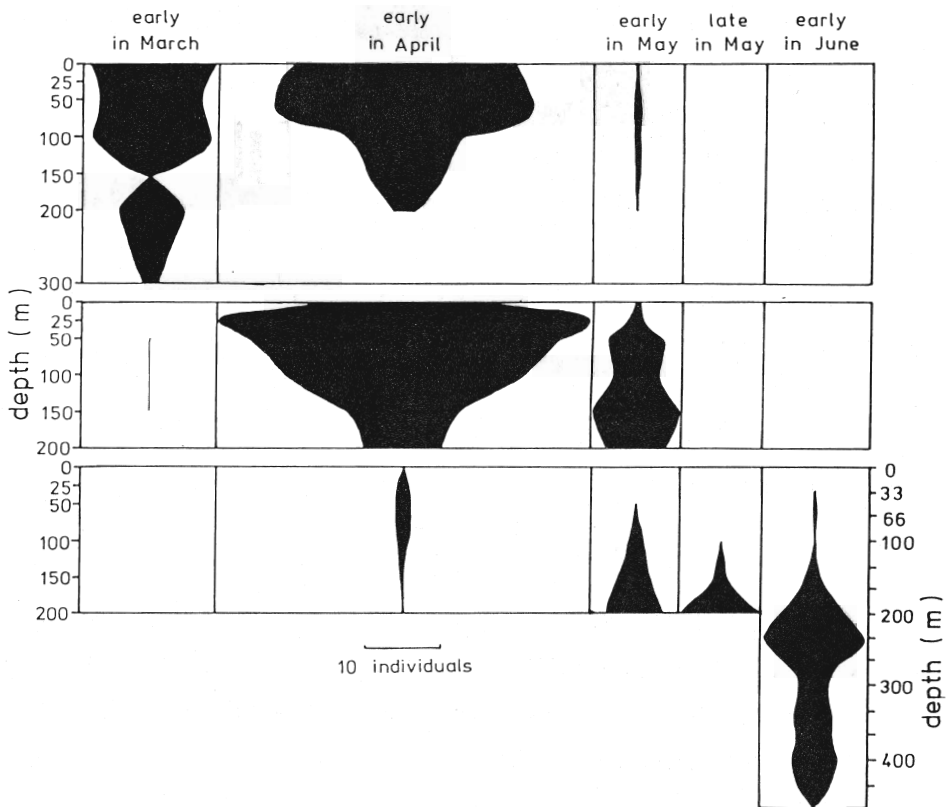


図10 若狭湾沖合におけるズワイガニ属幼生の出現状況
 上段：第I期ゾエア，中段：第II期ゾエア，下段：メガロパ

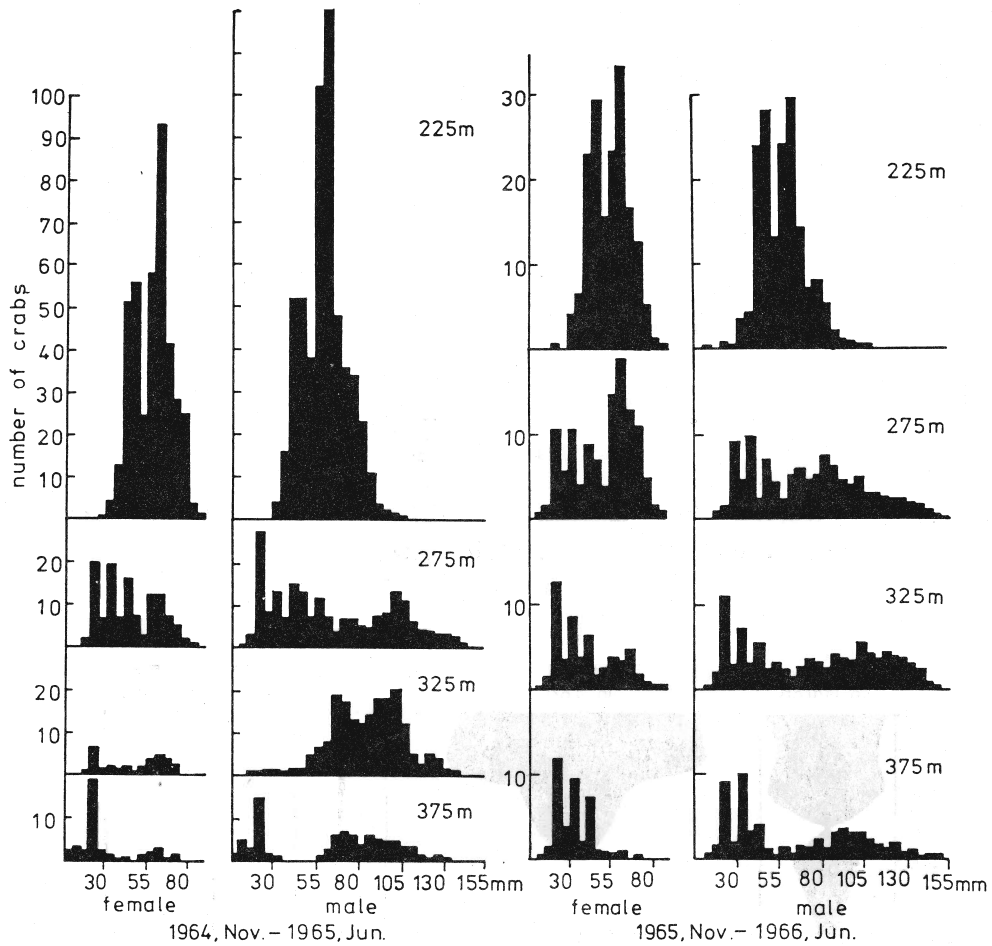


図11 若狭湾沖合における水深別一曳網当たりズワイガニ採集個体の甲幅組成

10 おわりに

資源の著しく乏しくなってきた日本海産のズワイガニ属のカニ類における現在までの生活史に関する研究成果(図12)を中心に、北太平洋と北大西洋産のものについても論じてきた。これらの成果は、現在行われている西部日本海のズワイガニ資源の管理を目的とした現存量および将来量予測に大きく貢献している。しかし、雄ガニの最終脱皮の例に代表されるような、重要な幾つかの点はまだ明らかにされないまま残されていると共に、年齢の例にみられるように、見解が一致していない部分もある。本資源を効果的に管理するためには、今後より精度の高い資源量推定を行う必要があることから、さらに、精緻な調査や実験的解析が行われるよう期待したい。

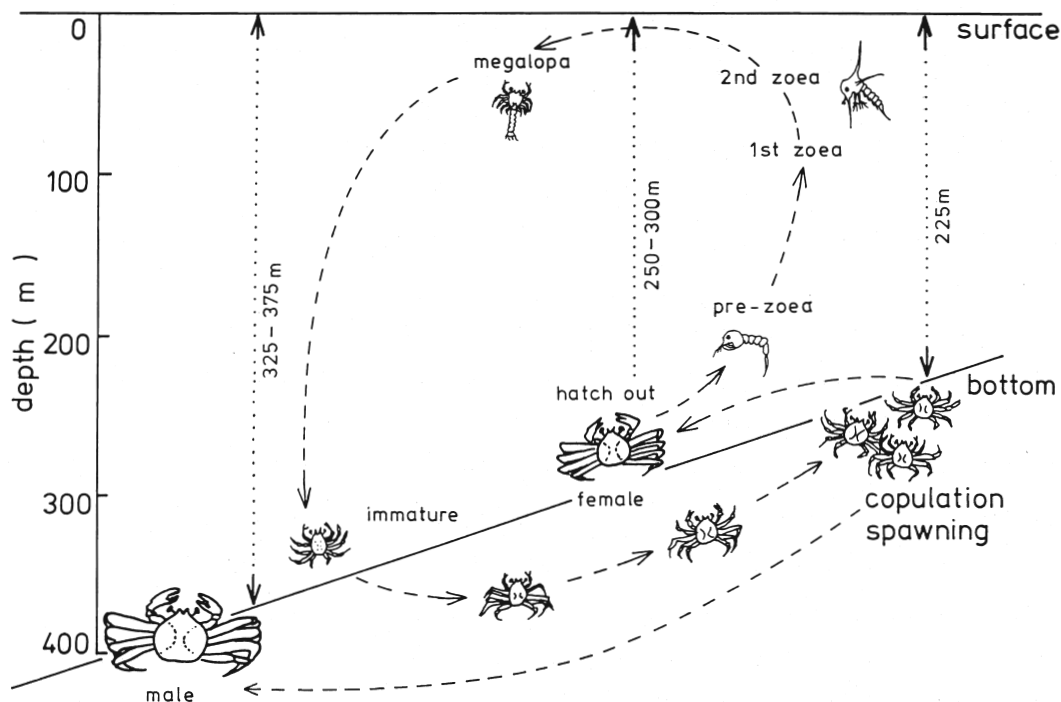


図12 日本海におけるズワイガニの生活環模式図

文 献

- 千葉 晃・岡 俊哉・今 攸・本間義治 (1989) ズワイガニの雄性生殖器に関する組織学的検索, 日本水産学会中部支部例会講演要旨集, 17-18.
- Chiba, A., Kon, T and Honma, Y. (1991) Ultrastructure of the spermatozoa and spermatophores of the zuwai crab *Chionoecetes opilio* (Majidae, Brachyura). Acta Zool.,(in press).
- Conan, G. Y. and Comeau, M. (1986) Functional maturity and terminal molt of male snow crab, *Chionoecetes opilio*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., (43), 1710-1719.
- Dawe, E. G., Taylor, D. M, Hoenig, J. M, Warren, W. G, Ennis, G. P, Hooper, R. G, Donaldson, W. Paul, A. J. and MacDonald, J. (1990) A critical look at the idea of terminal molt in male snow crabs (*Chionoecetes opilio*). CAFSAC Res. Doc., (90/11), 36pp.
- Derjugin, K. M. and Kobjakowa, S. (1935) Zur Decapoden fauna des Japonischen Meeres. Zool. Anz., Bd., (112), 141-147.
- Donaldson, W. E., Cooney, R. T. and Hilsinger, J. R. (1981) Growth, age and size at maturity of Tanner crab, *Chionoecetes bairdi* M. J. Rathbun, in the northern Gulf of Alaska (Decapoda, Brachyura). Crustaceana, (40), 286-302.
- Fabricius, O. (1788) Beskrivelse over den store Gronlandsk krabbe. Nye samling Selskab skr. K. D.

- anske Vidensk. Selsk., (3), 181-190, 1 pl.
- 福井県水産試験場・兵庫県水産試験場・鳥取県水産試験場 (1972) 底魚資源調査報告書 (日本海西南海域におけるズワイガニの生態とその漁業), 66pp.
- Haynes, E. (1973) Description of prezoa and stage I zoea of *Chionoecetes opilio* and *C. japonicus* (Oxyrhyncha, regoninae). Fish. Bull., (71), 769-775.
- 堀井直二郎 (1977) ズワイガニとベニズワイの雑種 2 代目の不稔について. 富山県生物学会報, (21-22), 3-10.
- 石川県水産試験場 (1988) ズワイガニ移殖放流調査結果報告書, 27pp.
- 伊藤勝千代 (1968) 日本海におけるズワイガニの生態に関する研究-Ⅱ, 稚蟹期の形態およびその分布について. 日本研報告, (19), 43-50.
- 伊藤勝千代 (1970) 日本海におけるズワイガニの生態に関する研究-Ⅲ, 甲幅組成および甲殻硬度の季節変化から推定される年令と成長について. 日本研報告, (22), 81-116.
- 伊藤勝千代 (1976) 日本海におけるベニズワイの成熟と産卵, とくに産卵周期について, 日本研報告, (27), 59-74.
- 菅野泰次 (1972) オホーツク海におけるズワイガニ (*Chionoecetes opilio*) の成長とその漁場群間の差異. 北海道水試報告, (14), 17-30.
- 上田常一 (1941) 朝鮮産甲殻十脚類の研究. 第一報 蟹類, 289pp, 朝鮮水産会, 京城.
- 小林 裕・山口裕一郎 (1978) 大和堆ズワイガニ *Chionoecetes opilio* の生態と分布. 日本誌, (44), 1079-1086.
- 小林啓二 (1983) 水槽飼育におけるズワイガニの産卵, ふ化と, 幼生から成体までの飼育経過について. 栽培技研, (12), 35-45.
- 今 攸 (1967) ズワイガニに関する漁業生物学的研究-Ⅰ, プレゾエア幼生について. 日本誌, (33), 726-730.
- 今 攸 (1969) ズワイガニに関する漁業生物学的研究-Ⅲ, 水深別にみた分布密度と甲幅組成. 日本誌, (35), 624-628.
- 今 攸 (1970) ズワイガニに関する漁業生物学的研究-Ⅳ, 飼育によるふ化幼生の浮遊期間の推定. 日本誌, (36), 219-224.
- 今 攸 (1976) ズワイガニに関する漁業生物学的研究-V, 胚期発生過程における外部形態の変化. 水産増殖, (23), 103-110.
- 今 攸 (1979) ズワイガニの生態と増殖. 水産技術と経営, (175), 62-70.
- 今 攸 (1980) ズワイガニ *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius) の生活史に関する研究. 新潟大学理学部附属佐渡臨海実験所特別報告, 第2集, 1-64.
- 今 攸・本間義治 (1970-a) 海産無脊椎動物の生殖腺の成熟に関する研究-Ⅲ, ズワイガニの卵巣にみられる季節的变化. 日本誌, (36), 1021-1027.
- 今 攸・本間義治 (1970b) 海産無脊椎動物の生殖腺の成熟に関する研究-Ⅳ, ズワイガニの精巣

- にみられる季節的变化. 日水誌, (36), 1028-1033.
- 今 攸・丹羽正一・山川文男 (1968) ズワイガニに関する漁業生物学的研究—II, 甲幅組成から推定した脱皮回数. 日水誌, (34), 138-142.
- 倉田 博 (1963) 北海道産十脚甲殻類の幼生期—2, クモガニ科ピサ車科2種, 北水研報告, (27), 25-31.
- 桑田幸正・和久井卓也・中西 孝 (1971) ズワイガニの幼生および稚ガニに関する研究, I, プロトゾエア幼生について. 北水研報告, (37), 32-40.
- 松浦義雄 (1934) ズワイガニの生態に就きて, 動物学雑誌, (46), 411-420.
- Motoh, H. (1973) Laboratory-reared zoeae and megalopae of zuwai crab from the Sea of Japan. Bull. Japan. Soc. Fish., (39), 1223-1230.
- Motoh, H. (1976) The larval stages of benizuwai-gani, *Chionoecetes japonicus* Rathbun, reared in the laboratory. Bull. Japan. Soc. Fish., (42), 533-542.
- 長澤和也・福田敏光・中道克夫・高柳志朗・渡辺安広 (1988) ズワイ・ツブ資源漁場調査. 昭和62年度函館水試事業報告, 263-272.
- 中島輝彦・窪田亮二 (1990) ズワイガニ資源培養魚礁効果調査報告書, 福井水試報告, 平成2年第2号, 35pp.
- Nishimura, S. and Mizusawa, R. (1969) On the possible natural interbreeding between *Chionoecetes opilio* (O.Fabricius) and *C. japonicus* Rathbun (Crustacea, Decapoda), a preliminary report. Pub. Seto Mar. Biol. Lab., (17), 193-208.
- Paul, A. J. (1982) Mating frequency and sperm storage as factors affecting egg production in multiparous *Chionoecetes bairdi*. Proc. Inter. Symp. Genus *Chionoecetes*. Anchorage, Alaska, 1982. Alaska Sea Grant Rep. No. 82-10, 273-281.
- Rathbun, M. (1893) Catalogue of the crabs of the family Majidae in the U. S. National Museum. Proc. U. S. Nat. Mus., (16), 63-103, with Pls. III-VIII.
- Rathbun, M. (1924) New species and subspecies of spider crabs. Proc. U. S. Nat. Mus., (64), 1-5.
- Rathbun, M. (1925) The spider crabs of America. Bull. U. S. Nat. Mus., Smithsonian Institution, (129), 1-613. (232-252, pls. 84-91).
- Rathbun, M. (1932) Preliminary descriptions of new species of Japanese crabs. Proc. Biol. Soc. Washington, (45), 29-38.
- 酒井 恒 (1976) 日本産蟹類. 773pp, 講談社, 東京.
- Sakai, T. (1978) Decapod Crustacea from the Emperor Seamount chain. Res. Crustacea, (8), Suppl., 1-22, pls. I-IV.
- 山岡 仁 (1969) ズワイガニとベニズワイガニの幼生の識別について. 日本海区水産試験研究連絡ニュース, (210), 2-3.
- 武田正倫 (1975) 日本海の海洋生物—魚類と甲殻類を中心として. 自然科学と博物館, (42), 80-84.

- 富山県水産試験場・鳥取県水産試験場・島根県水産試験場 (1988) ベニズワイの資源と生態に関する研究報告. 昭和60-62年度地域重要新技術開発促進事業報告書, 108pp.
- 渡辺安広・鈴木孝行・中道克夫・山岸吉弘・西村 実・坂本喜三男・若生 允・北浜 仁 (1981) 北海道西岸海域におけるベニズワイについて. (昭和53年度・54年度), 40pp, 函館水試.
- 渡辺安広・中道克夫・高柳志朗・丸山秀佳・村上幸一・飯田尚雄・刀禰 浩・山本和人・池田和司・池田 修・西田淳一・坂本富蔵・蛭子 彰・全先清通・室谷 宏・彦坂義英・酒井 優・馬淵正裕・佐々木泰治・前川公彦 (1986) 昭和61年冬・春季胆振太平洋に多量出現したオオズワイガニについて. 18pp, 函館水試, 同室蘭支場.
- Watson, J. (1970-a) Maturity, mating, and egg laying in the spider crab, *Chionoecetes opilio*. J. Fish. Res. Bd. Canada, (27), 1607-1616.
- Watson, J. (1970-b) Tag recaptures and movements of adult male snow crabs *Chionoecetes opilio* (O.Fabricius) in the Gaspé region of the Gulf of St. Lawrence. Fish. Res. Bd. Canada, Tech. Rep., (204), 1-16.
- Watson, J. (1972) Mating behavior in the spider crab, *Chionoecetes opilio*. J. Fish. Res. Bd. Canada, (29), 447-449.
- 稚内水産試験場 (1970) カニ類資源調査. 昭和44年度事業成績書, 17-36.
- 山本孝治 (1950) 但馬沖合から採集したベニズワイ (新称) に就いて. 日水誌, (15), 519-523.
- Yakoya, Y. (1933) On the distribution of decapod crustaceans inhabiting the continental shelf around Japan, chiefly based upon the materials collected by S. S. Soyo-Marui, during the year 1923-1930. J. Coll. Agr. Tokyo Imp. Univ., (12), 1-226.
- Yamasaki, A., M. Shinoda and Kuwahara, A. (1989) A method for estimating survival rate of male zuwai crab (*Chionoecetes opilio*) in the western Japan Sea. Proc. Int. Symp. King and Tanner Crabs, Nov. 1989, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant College Program Report, No. 90-04, 365-376.