スナガニ類の呼吸水循環と鰓掃除機構に係わる剛毛の形態と適応

(Morphology and adaptation of setae for respiratory water circulation and for gill-cleaning mechanism of ocypodid crabs)

松岡　卓司

2012

目次

要旨 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・1

緒言 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・3

材料と方法 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・6

結果 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・9

1. 鰓掃除機構 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・9

2. 呼吸水循環 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・46

考察 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・93

謝辞 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・105

引用文献 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・106

要旨

スナガニ上科のカニ類は鰓呼吸をすると同時に潮間帯に生息する半陸生の十脚甲殻類である。従って、常時水中で生活する種類と比較して呼吸水の確保ならびに鰓を汚損物質から守る事はその生存に極めて重要である。本研究では、スナガニ上科カニ類 5 科 10 属 23 種を材料とし、それらの呼吸水循環と鰓掃除機構に関係する部位と剛毛の微細構造を明らかにし、更に、スナガニ上科内での呼吸水循環と鰓掃除機構に関係する剛毛の分布要因を含めた展開を明らかにする事を目的とした。

スナガニ類の鰓掃除機構と呼吸水循環に関係する剛毛の微細構造を操作型電子顕微鏡及び環境型走査型顕微鏡で観察した。また、スナガニ類の水循環行動、水循環経路掃除行動、水吸収行動をビデオカメラを用いて記録観察した。

その結果、鰓掃除を行なう第 1-3 顎脚副肢では主に、digitate-scale setule 剛毛、scale-setule 剛毛、アンカー状剛毛が認められた。スナガニ科のスナガニ属では digitate-scale setule 剛毛がほとんどであったが、シオマネキ属では digitate-scale setule 剛毛は第 1 顎脚副肢に少数分布するのみで、他はほとんど scale-setule 剛毛であった。さらにオサガニ亜属では、一列のみアンカーが認められ先端はシンプルな剛毛 (single row half anchor setae) が見られた。水循環に関係する Milne-Edwards aperture (MEA) では主に羽毛状、冠毛状、羽毛・冠毛状剛毛が認

められ、水吸収に関係する Müller's aperture (MA) では括れた剛毛が認められた。観察された剛毛について検討した結果、digitate-scale setule は十脚目の多くの種の鰓掃除部位に幅広く分布していたので、祖先的な形質であると考えられた。スナガニ科のスナガニ属では digitate-scale setule を有する剛毛が主要な剛毛であったが、シオマネキ属では scale-setule を有する剛毛が主要な剛毛であった。そのため scale-setule はスナガニ科内の共有派生形質の可能性があると考えられた。scale-setule は digitate-scale setule から指状突起が無くなった物と同じ形をしていた。そのため、scale-setule は digitate-scale setule から分化したと考えられた。アンカー状剛毛はカニ類でのみ見られているため、カニ類の共有派生形質である可能性があると考えられた。single row half anchor setae はオサガニ亜属でのみ見られたためオサガニ亜属の特徴的な形質であると考えられた。MA の括れた剛毛は、その括れにより作られる小空間が毛細管現象を引き起こし、底質から水を集める役割を有すると考えられた。底質に差込まれた括れた剛毛が毛細管現象により底質から水を集め、この水を顎舟葉が作り出す陰圧によって体内に吸収すると考えられた。スナガニ類は干潮時に陸上で活動し、呼吸に必要な水を得るため、最も水が得やすい第 2 と第 3 歩脚の間に括れた剛毛があると考えられた。MEA の羽毛状、冠毛状、羽毛・冠毛状剛毛は、既知の知見も考慮するとゴミを濾過する作用を持つ事が確認され、呼吸水が体内に入って来る入口である

MEA の部位に位置していると考えられた。スナガニ上科の剛毛の分布は、各部位の機能が主な要因として決定されており、十脚甲殻類の系統や、生息環境も剛毛の分布に関与していると考えられた。

緒言

深海域から浅海域、淡水域、陸域までの様々な環境に生息する十脚甲殻類は、その生息場所とは関係なく全ての種が鰓呼吸をしている (鈴木・Batang,2001) 。鰓は水域に生息する十脚甲殻類にとってガス交換や浸透圧調節に関係する極めて重要な器官である。水中には呼吸や浸透圧調整に必要な酸素やイオンがある一方で、鰓に付着する微粒子や寄生虫の卵が存在する。微粒子や寄生虫の卵の鰓への付着は、鰓の機能低下や鰓の機能低下による生命の危機をもたらす可能性がある(鈴木・Batang,2001) 。そのため十脚甲殻類は寄生生物や微粒子から鰓を守るため、様々な機構を発達させている。

短尾下目のカニ類の中でもスナガニ上科のカニ類は、底質や潮位の異なる潮間帯の多様な環境に生息しており、干潮時には陸上で活動を行う。スナガニ上科のカニ類は、大気にさらされた際に呼吸を行うため鰓室に水を保持する。また、大気中で呼吸を行うために呼吸に使用した水を一度体外に排出し、再び体

内に取り込む呼吸水循環によって陸上での呼吸を可能にしている (Maitland, 1990) 。

鰓掃除機構に関する研究は、Vuillemin (1967) が行った十脚甲殻類の呼吸に関する研究で始まり、Felgenhauer and Schram (1978, 1979) が *Palaemonetes kadiakensis* を用いて、また Bauer (1979, 1981, 1984) が複数のコエビ類を用いて詳細な研究を行い、1989 年には十脚甲殻類全体の総説が著された (Flegenhauer *et al*.,1989)。その後もコエビ類、ザリガニ類、ヤドカリ類などを材料として研究が継続されている (Batang and Suzuki, 1999, 2000, 2003a, 2003b; Batang *et al*., 2001; Suzuki and McLay, 1998) 。これまでの研究から、鰓掃除機構には剛毛が密生した副肢、鞭鰓、副肢—鞭鰓複合器官及び顎舟葉を用いた受動的鰓掃除機構と、胸脚を用いた能動的鰓掃除機構の 2 種類の鰓掃除機構が存在する事が明らかとなっている。

短尾下目のカニ類の鰓掃除機構については、Bauer (1989) 、Holmquist (1989) 、Pohle (1989) 、 Batang and Suzuki (2003) 、Matsuoka and Suzuki (2011) 、Matsuoka *et al*. (2011) により研究が行われている。これらの研究から、カニ類の鰓掃除は第 1 から第 3 顎脚に生えている剛毛を用いて鰓を掃除する受動的鰓掃除機構によると考えられている。また、等脚目、オカヤドカリ類、オカガニ類等の陸生の甲殻類における鰓掃除に関する形態及び行動に関する研究は Holmquist (1989)

により行われている。Holmquist (1989) は陸生のカニ類の鰓掃除機構は受動的鰓掃除機構である事を報告している。しかしながら、現在まで半陸生のカニ類の鰓掃除機構の研究は行われていない。

スナガニ上科の呼吸水循環に関しては、Wolcott (1976, 1984) が *Ocypode quadrata* の水吸収メカニズムの形態学的、行動学的特徴を明らかにした。Thompson et al. (1989) もまた、*Uca pugilator* と *U. pugnax* の水吸収の行動学的特徴を報告した。Maitland (1990) は *Heloecius cordiformis* の水吸収と水循環メカニズムの形態学的、行動学的な特徴を明らかにした。その特徴とは、これらのカニ類が第 2 と第 3 歩脚の間にある剛毛の房に覆われた間隙を通して、底質から水を得ているというものである。この間隙は Müller's aperture (MA) と呼ばれている (Maitland, 1990) 。*Heloecius cordiformis* は鰓室内の水を循環させる事で陸上で呼吸する事ができる。一般に、水は exhalant aperture から排出され、鰓蓋の pterygostomium 上を流れ落ち、そして、ハサミ脚の基部にある Milne-Edwards aperture (MEA) と呼ばれるスリットを通って再び鰓室に戻る。Quinn (1980) は *Mictyris longicarpus* の水循環及び水循環に関係する行動を研究し、*M. longicarpus* が鰓室の水を体外に排出した後、その水は口器の上を流れた後腹節と腹甲の間の隙間を通って再び鰓室に戻ることを明らかにするとともに、背後縁と第 1 腹節の間の剛毛が密生したスリットから水を補給していることを明らかにした。

しかしながら、*O. quadrata* を除く、スナガニ類の水循環に関係する剛毛の記載は行われておらず、また、水吸収及び水循環行動についても詳細に記録されていない。

本研究は潮間帯に生息するスナガニ上科のカニ類の呼吸水循環と鰓掃除機構に関係する部位と剛毛の記載を行い、これらを既知のカニ類の鰓掃除機構と呼吸水循環の研究と比較し、スナガニ上科内での鰓掃除機構と呼吸水循環・吸収の環境への適応化、スナガニ上科及び十脚目内での剛毛の系統的意義、スナガ上科内での剛毛の分類学的意義、剛毛が鰓掃除及び水循環で果たしている機能、スナガニ上科及び、スナガニ類内での鰓掃除機構の特徴を考察し、スナガニ類の呼吸水循環と鰓掃除機構に関係する剛毛の分布要因を含めた展開を明らかにする事を目的とする。

材料と方法

材料には、潮間帯に生息するスナガニ上科のムツハアリアケガニ科 Camptandriidae、コメツキガニ科 Dotillidae、オサガニ科 Macrophthalmidae、ミナミコメツキガニ科 Mictyridae、スナガニ科 Ocypodoidae の 5 科 10 属 23 種を用いた。これらの性別、採集地、採集日、観察部位を Table.1 に示した。これら

の標本の内、祇園之州で 2006 年 8 月 2 日と 8 月 24 日に採集した標本と 2007 年に奄美大島で採集した標本は冷凍庫に 1 日入れて凍結し、10%ホルマリンに一日浸した。その後、標本を流水で 15 分間水洗し、70%エタノール(以下 EtOH)中に保存した。他の標本は研究室で 70%EtOH 中に保存されていた物を用いた。

標本を光学顕微鏡の下で解剖し、第 1 顎脚副肢、第 2 顎脚副肢、第 3 顎脚副肢、Milne-Edwards aperture (MEA) 、Müller's aperture (MA) 、ハサミ脚を摘出した。また、ミナミコメツキガニ *Mictyris guinotae* については腹節と背甲後縁も摘出した。摘出した各部位はサンプル管ビンに入れ、70%EtOH で保存した。

全ての標本を 80%、90%、95%、EtOH 中で 2 時間以上 1 回ずつ脱水した後、100%EtOH 中で 2 時間以上 2 回脱水した。その後、23 種中 9 種は、トリブチルアルコール(以下 tBuOH)と EtOH の各混合液 (tBuOH:EtOH=1:1 、tBUOH:EtOH=2:1) に 2 時間以上 1 回ずつ浸漬し、EtOH を tBuOH に置換した。そしてこれらの標本を最終的に tBuOH 溶液中に入れ冷蔵庫で保存し凍結した。凍結した標本を、t ブタノール凍結乾燥装置 (t-Bu Freeze Dryer) VFD-21 で凍結乾燥した。23 種中 14 種は、EtOH のシリーズで脱水した後、自然乾燥した。これらの標本を電子顕微鏡観察用の台座に載せた後、ION COATER IB-2 を用いて標本の表面に金をコーティングし、走査型電子顕微鏡 (日立 S-4100H、FEI 製 ESEM XL30) を用いて各部位の観察を行った。剛毛は Watling (1989) の定義に基づき,

かつ剛毛の先端部の形状も考慮し分類した。

行動観察として、2 種類の実験を行った。1 つは水循環行動に関するもので、これには、コメツキガニ科のチゴガニ *Ilyoplax pussila*、コメツキガニ *Scopimera globosa*、オサガニ科のヒメヤマトオサガニ *Macrophthalmus banzai*、ミナミコメツキガニ科のミナミコメツキガニ *Mictyris guinotae*、スナガニ科のツノメガニ *Ocypode cerathophthalma*、ミナミスナガニ *O. cordimana*、スナガニ *O. stimpsoni*、シオマネキ *Uca arcuata*、ハクセンシオマネキ *U. lactea*、オキナワハクセンシオマネキ *U. perplexa* を用いた。もう一つは、水循環経路掃除行動に関するもので、コメツキガニ科のチゴガニ、コメツキガニ、オサガニ科のヒメヤマトオサガニ、ミナミコメツキガニ科のミナミコメツキガニ、スナガニ科のツノメチゴガニ、シオマネキ、ハクセンシオマネキ、オキナワハクセンシオマネキを用いた。これらのカニ類は、鹿児島県本土、奄美大島、宮古島、台湾の澳底、八里、香山、淡水の河口干潟で 2009 年 5 月から 2011 年 9 月にかけて採集した。

2 種類の観察実験は、ビデオカメラ (Sony Hi-8; SANYO Xacti DMX-CG110) で行動を記録する事によって行った。水吸収と水循環行動観察には各カニ類を 1-12 個体用いた。水吸収行動を観察する際、カニ類を食品着色料 (協立フード株式会社、クチナシ色素) によって着色した汽水を含んだ底質が敷き詰められた水槽に入れ、行動を観察した。水吸収行動の観察を行う前に、カニ類をビンの中

で脱水し、元の体重の 6-10%を減少させた。

一方、水循環経路掃除行動観察には各カニ類を 4-12 個体用いた。カニ類の行動観察を行う前に、Pterygostomium と第 3 顎脚に絵筆によって泥をつけた。Pterygostomium と第 3 顎脚副肢を泥で汚した後、カニ類を砂を敷き詰めた水槽に入れ、行動をビデオカメラで観察した。ヒメヤマトオサガニのみ水槽に水を加えた状態で水循環経路掃除行動を観察した。

結果

1. 鰓掃除機構

第 1—3 顎肢副肢の形態

観察した全てのカニ類では、第 1 顎脚副肢は背中側から鰓に接していた (Figs.1, 2, 3.) 。第 2、3 顎肢副肢は腹側から鰓に接していた (Figs.1, 2, 3.) 。ミナミコメツキガニでは第 2 顎肢副肢は見られなかった (Fig.2B.) 。また、ハクセンシオマネキとオキナワハクセンシオマネキでは第 2 顎肢副肢は非常に小さく剛毛は生えていなかった (Fig.3C.) 。ハクセンシオマネキ、オキナワハクセンシオマネキ、ミナミコメツキガニ以外の他のカニ類では全て第 2 顎副肢に剛毛を有していた (Figs.1, 2, 3.) 。観察した全てのカニ類は第 1 顎肢副肢と第 3 顎脚副肢

に剛毛を有していた (Figs.1, 2, 3.)。ミナミコメツキガニでは第 3 顎肢副肢の基部が丸く広がっていた (Fig.4) 。

スナガニ上科全体での鰓掃除剛毛

スナガニ上科では鰓掃除剛毛は大きくアンカー状剛毛 (Figs.5, 6, 7) とそれ以外の剛毛 (Figs.8, 9, 10) に分けられた。

アンカー状剛毛では、アンカーの形状は 2 種類あり、単一の湾曲したアンカーだけを持つ物 (half anchor) と両方向に突起のあるアンカーを持つ物 (full anchor) があった (Fig.5, 6, 7)。また、一本の剛毛から half anchor と full anchor が生えている物もあった (half-full anchor)。アンカーはアンカー状剛毛から 2 列生えているが、オサガニ科、オサガニ属のオサガニ亜属では、一列のみの half anchor を持つ剛毛が見られた (single row half anchor) (Figs.5, 6, 7) 。アンカー状剛毛の中には小剛毛を持つ物や先端部の形状が異なっている物があった。小剛毛の有無と形状、アンカーの種類、先端部の形状の組み合わせによりスナガニ上科のアンカー状剛毛は 20 種類に分類された (Table2, 3, 4.) 。

アンカー状剛毛以外の剛毛には、鱗状小剛毛 (scale-setule) を持つ剛毛 (SC-SETS) 、digitate-scale setule を持つ剛毛、digitate-scale setule と小剛毛 (normal setule) の両方を持つ剛毛、小歯 (denticle) と小剛毛の両方を持つ剛毛、小剛毛

を持つ剛毛、denticle を持つ剛毛、ノコギリ状 (serrate) の構造を持つ剛毛、剛毛から何も生えでていないシンプル (simple) な剛毛が見られた (Figs.5, 6, 7.; Tabless2, 3, 4.)。これらの剛毛の先端部は、ノコギリ状かシンプルであった (Figs.8A, B, G, 9B, 10A, C; Tables5, 6, 7.)。剛毛の先端部の形態と剛毛から生え出ている物 (outgrowth) の組み合わせによりスナガニ上科のアンカー状剛毛以外の剛毛 10 種類に分類された (Tables5, 6, 7.)。

スナガニ上科各科の剛毛の記載

ムツハアリアケガニ科 Camptandridae

ムツハアリアケガニ属 *Camptandrium*

ムツハアリアケガニ *Camptandrium sexdentatum* では、digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛、アンカー剛毛の 2 種類の剛毛が見られた。

第 1 から第 3 顎脚副肢には、digitate-scale setule を持ち、先端がノコギリ状の剛毛があった (Fig. 8A, B, D; Tables2-4.) 。この剛毛は、各副脚で支配的な剛毛であった。第 1 から第 3 顎脚副脚に half anchor が互いに向き合っていて、digitate scale setule を持ち、先端が serrate の剛毛があった (Fig.5F; Tables5-7.) 。これらの剛毛は副肢全体に生えていた。

アリアケモドキ属 *Deiratonotus*

カワスナガニ *Deiratonotus japonicus* では、digitate-scale setule を持ち先端がserrate の剛毛、小歯状剛毛、ノコギリ状剛毛、simple 剛毛の 5 種類の剛毛が見られた。

第 1 顎肢副肢と第 2 顎肢副肢には digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛、ノコギリ状剛毛、シンプルな剛毛が見られた (Figs.8A, B, D, 9A, B, G; Tables5-6.) 。第 3 顎肢副肢では、simple 剛毛は見られなかった (Table7.) 。カワスナガニにはアンカー状剛毛は見られなかった。

コウナガカワスナガニ属 *Moguai*

ヨウナシカワスナガニ *Moguai pyriforme* では、digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛、digitate-scale setule と小歯を持ち先端がノコギリ状の剛毛、小歯状剛毛の 3 種類の剛毛が見られた。

ヨウナシカワスナガニの第 1 顎脚副肢には、digitate-scale setule があり先端がノコギリ状の剛毛、diditate-scale setule と denticles を持ち先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Figs.8A, B, D, 10C, D, E; Table5.) 。第 2 顎肢副肢には、digitate-scale setule があり先端がノコギリ状の剛毛のみが見られた (Fig.8A, B, D; Table6.) 。第 3 顎肢副肢には、digitate-scale setule があり先端がノコギリ状の剛毛、diditate-scale setule と小歯を持ち先端がノコギリ状の剛毛、denticles を持つ小歯状剛毛が見られた (Figs.8A, B, D, 9A, 10C, D, E; Table7.) 。ヨウナシカワスナガ

ニにはアンカー状剛毛は見られなかった。

コメツキガニ科 Dotillidae

チゴガニ属 *Ilyoplax*

チゴガニでは、diditate-scale setule と小歯を持ち先端がノコギリ状の剛毛、小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛、ノコギリ剛毛、アンカー状剛毛の 4 種類の剛毛が見られた。

チゴガニの第 1 顎脚副肢の基部には小剛毛を持ち、先端がノコギリ状の剛毛 (Fig.10A, B; Table5.) が見られ、副肢の全体にノコギリ状剛毛があった (Fig. 9B; Table5-7.) 。第 3 顎脚副脚には、diditate-scale setule と小歯を持ち先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.10C, D, E.; Table7.)。

アンカー状剛毛は half-full anchor で先端がノコギリ状のアンカー状剛毛が第 1 顎肢副肢でのみ見られた (Fig.6B; Table2.)。half-full anchor で normal setule が生え先端ノコギリ状のアンカー状剛毛が第 1 と第 2 顎肢副肢で見られた (Figs.6D, E. Tip is refered in Fig.6B; Tables2, 3.) 。full anchor と normal setule を持ち先端がノコギリ状のアンカー状剛毛が第 1 顎肢で見られた(Fig.6A, E; Table2) 。アンカー状剛毛は、副肢の基部や末端に生えていた。

コメツキガニ属 *Scopimera*

コメツキガニでは、digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛、小剛

毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛、アンカー状剛毛の 3 種類の剛毛が見られた。

コメツキガニの第 1 顎脚副肢には、小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛と digitate scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛があった (Figs.8A, B, D, 10A, B; Table5.) 。digitate scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛は各顎脚副肢全体に生えていた。

アンカー状剛毛は、half anchor を持ち先端がノコギリ状な剛毛が、第 1 顎脚副肢で少数見られた (Fig.6B; Table2.)。

ツノメチゴガニ属 *Tmethypocoelis*

ツノメチゴガニ *Tmethypocoelis choretes* では、digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛、小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛、アンカー状剛毛の 3 種類の剛毛が見られた。

ツノメチゴガニの第 1 顎脚副肢副肢の鰓室を掃除する側の基部には、小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛があった (Fig.10A, B; Table2.) 。鰓を掃除する側では、鰓室を掃除する側の基部の剛毛が全て隠れてしまっていた。digitate scale setule を持ち、先端がノコギリ状の剛毛は第 1 から第 3 顎脚副肢全体に生えていた (Fig.8A, B, D; Table5-7.) 。

アンカー状剛毛では、half-full anchor で先端が serrate の剛毛と half-full anchor で小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛が第 1 顎肢副肢に生えていた (Fig.6C,

D, E. Tip is refered in Fig.6B; Table2.) 。また、full anchor と normal setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛が第 2、3 顎肢副肢に見られた (Fig.6A, E; Tables3-4.) 。full anchor を持ち先端がノコギリ状の剛毛が第 3 顎肢副肢に見られた (Fig.6A; Table4) 。

オサガニ科 Macrophthalmidae

オサガニ属 *Macrophthalmus*

オサガニ科では、シンプルな剛毛、ノコギリ状剛毛、digitate-scale setule 剛毛、digitate-scale setule と小剛毛を持つ剛毛、アンカー状剛毛の 5 種類の剛毛が見られた。

オサガニ科では、digitate-scale setule 剛毛は、各顎脚副脚で最も支配的な剛毛であった。digitate-scale setule は剛毛の中部から先端部にかけて生えていた。少数の digitate-scale setule と小剛毛を持ち先端部がノコギリ状の剛毛がヤマトオサガニ *Macrophthalmus japonicus* の第 3 顎脚副肢で見られた (Fig.8H, I, J; Table7.) 。この剛毛では digitate-scale setule が剛毛の中部から先端部付近にまで生えており、剛毛の先端部には小剛毛が生えていた。少数のノコギリ状剛毛 (Fig.9B.) が、メナガオサガニ *M. serenei* とタイヨウオサガニ *M. pacificus* の第 1 顎肢副肢とメナガオサガニの第 3 顎肢副肢で見られた (Tables5, 7.) 。この剛毛では小歯が剛毛の中部よりも先端部に生えていた。シンプルな剛毛はヤマトオサガニの第 2 と

第 3 顎脚副肢を除いた各種の各顎脚に生えていた（Fig.8G.; Tables5-7.）。

アンカー状剛毛は、2 番目に本数の多い剛毛であった。オサガニ科では 10 種類のアンカー状剛毛が見られた（Tables2-4.）。オサガニ科内では、full anchor と小剛毛、digitate-scale setule を持ち先端が serrate の剛毛がヒメヤマトオサガニの第 2 顎脚副肢でのみ見られた（Fig.5C, D, E;Table2.）。full anchor を持ち先端がシンプルの剛毛が *M. abbreviatus* でのみ見られた（Fig.5A; Table3.）。さらに、single row half anchor を持ち先端部が長く細いシンプルな剛毛（single row half anchor setae）がオサガニ *M. abbreviatus*、フタハオサガニ *M. convexus*、メナガオサガニの第 1 と第 3 顎脚副脚でのみ見られた。この剛毛のアンカーの本数は 2-4 本であった。アンカーは剛毛の先端部から基部に向かうにつれてアンカーの大きさは段階的に小さくなっていた（Fig.5B; Tables2, 4.）。

ミナミコメツキガニ科 Mictyridae

ミナミコメツキガニ属 *Mictyris*

ミナミコメツキガニでは、digitate-scale-setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛、小歯と小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛、アンカー状剛毛の 3 種類の剛毛が見られた。

アンカー状剛毛は 1 種類のみであり、full anchor と小剛毛を持ち先端が serrate な剛毛であった（Fig.6A, E）。digitate-scale-setule 剛毛（Fig.8A, B, D.）とアンカ

一剛毛は第 1、3 顎脚副脚で見られた(Table2, 4.) 。小歯状剛毛は第 1 顎脚副脚でのみ見られた (Fig9C, D.;Table2.) 。この剛毛の小歯の並び方は full anchor に非常に良く似ていた (Fig.9D)。

スナガニ科 Ocypodoidae

スナガニ属 *Ocypode*

スナガニ属では digitate-scale setule を持つ剛毛、シンプルな剛毛、アンカー状剛毛の 3 種類の剛毛が見られた。

digitate-scale-setule が生え先端がノコギリ状な剛毛 (Fig.8A, B, C, D.) は第 1 から第 3 顎肢副肢で見られた。剛毛から何も生えていないシンプルな剛毛がスナガニの第 2,3 顎肢以外の各副肢の縁で見られた (Fig.8G.) 。スナガニ属 *Ocypode* の digitate-scale setule はシオマネキ属 *Uca* の物よりも滑らかであった (Fig.C.) 。剛毛から船のアンカーのような突起物が生えているアンカー状で先端がノコギリ状の剛毛が 1 本スナガニの第 3 顎肢副肢で見られたが、ツノメガニとミナミスナガニでは見られなかった。

シオマネキ属 *Uca*

シオマネキ属では、digitate-scale setule を持つ剛毛、digitate-scale setule と小剛毛を持つ剛毛、scale-setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛、シンプルな剛毛、アンカー状剛毛の 5 種類の剛毛が見られた。

digitate-scale-setule が生え先端がノコギリ状の剛毛 (Fig.8A, B, D.) が第 1 顎肢副肢の末端部と背面部に見られた (Fig.3A) 。scale-setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛は、ハクセンシオマネキとオキナワハクセンシオマネキの第 2 顎肢副肢を除いて全て第 1-3 顎肢副肢で全て見られた。また、この剛毛はシオマネキ属の各副肢で一番数が多い剛毛であった。digitate-scale setule と小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛がベニシオマネキ *U. crassipes* の第一顎肢副肢で見られた。小数のシンプル状剛毛が観察した全てのシオマネキ類の第一顎肢副肢の端で見られた。アンカー状剛毛は第 1-3 顎脚副脚で 2 番目に数の多い剛毛であった。シオマネキ属では 17 種類のアンカー状剛毛が見られた (Table5, 6, 7.)。スナガニ科内でその種にしか見られなかったアンカー状剛毛は、シオマネキで見られた、half anchor を持ち先端が小歯状の剛毛 (Fig.7D) 、half anchor と小剛毛を持ち先端が simple な剛毛 (Fig.6D) 、ヒメシオマネキ *U. vocans* で見られた、half anchor を持ち先端が serrate な剛毛 (Fig.6D) がヤエヤマシオマネキ *U. dussumieri* でのみ見られた、half anchor と digitate-scale-setule を持ち先端がシンプルな剛毛 (Fig.7C, E) であった。

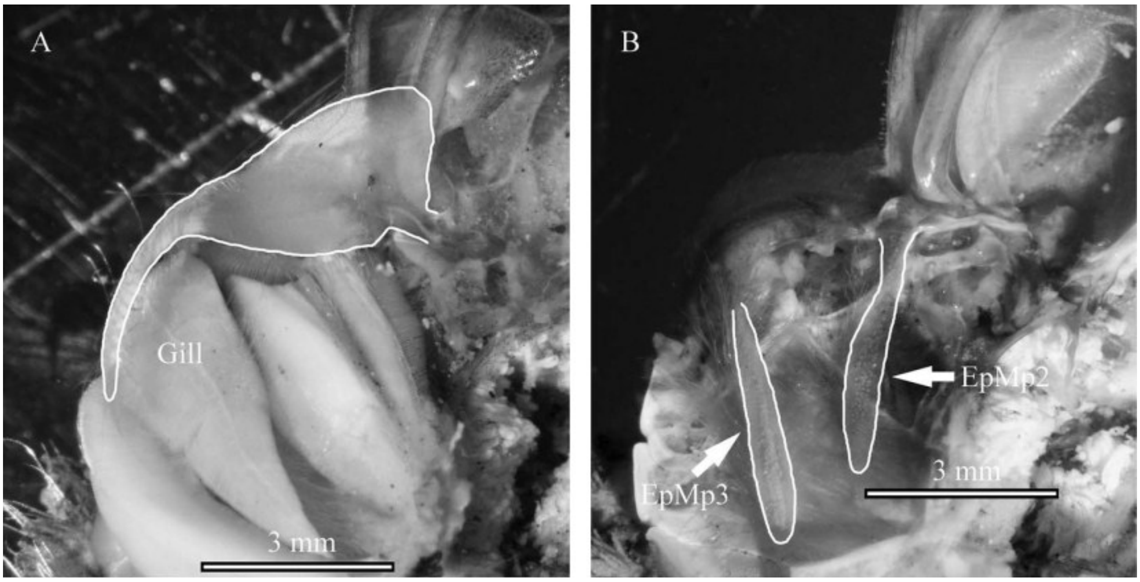

Fig.1. Dorsal view of *M. convexus* after removing its carapace. A, location of epipod of first maxilliped; B, location of epipod of second and third maxilliped. White lines show the outline of epipods. EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: epipod of third maxilliped.

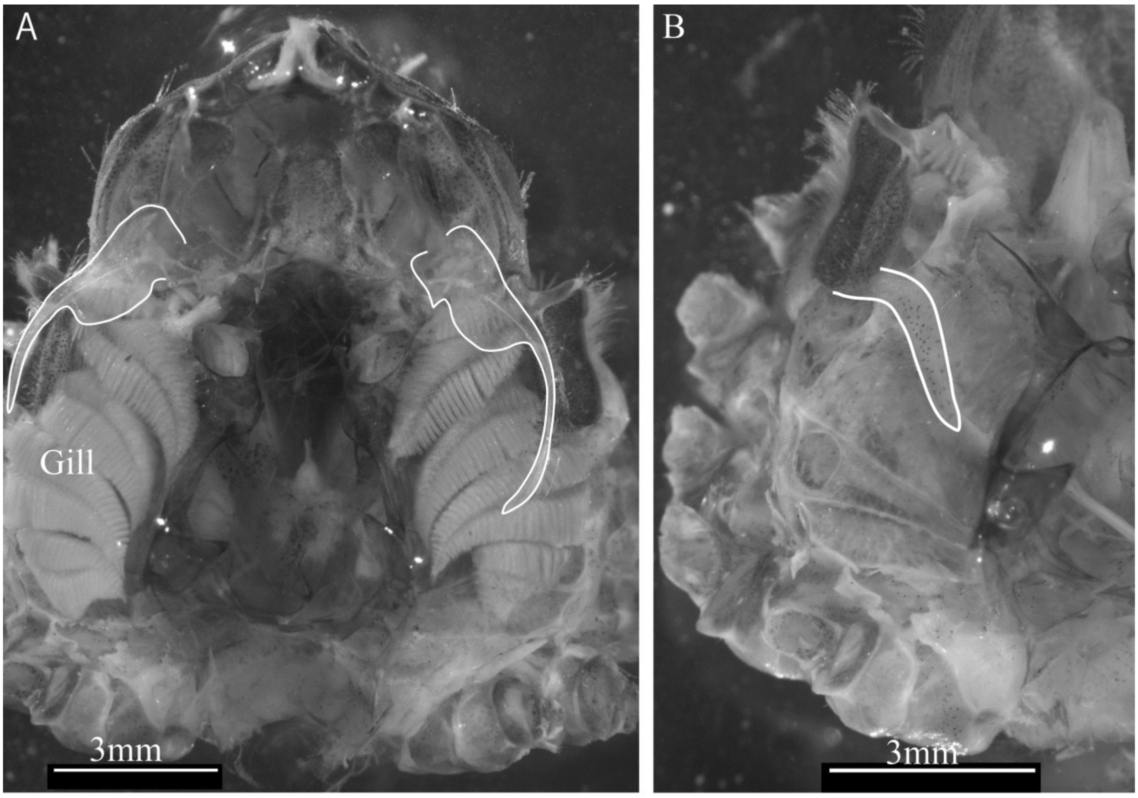

Fig.2. Dorsal view of *M. guinotae* after removing its carapace. A, location of epipods of first maxilliped; B, location of epipod of third maxilliped. White lines show the outline of epipods.

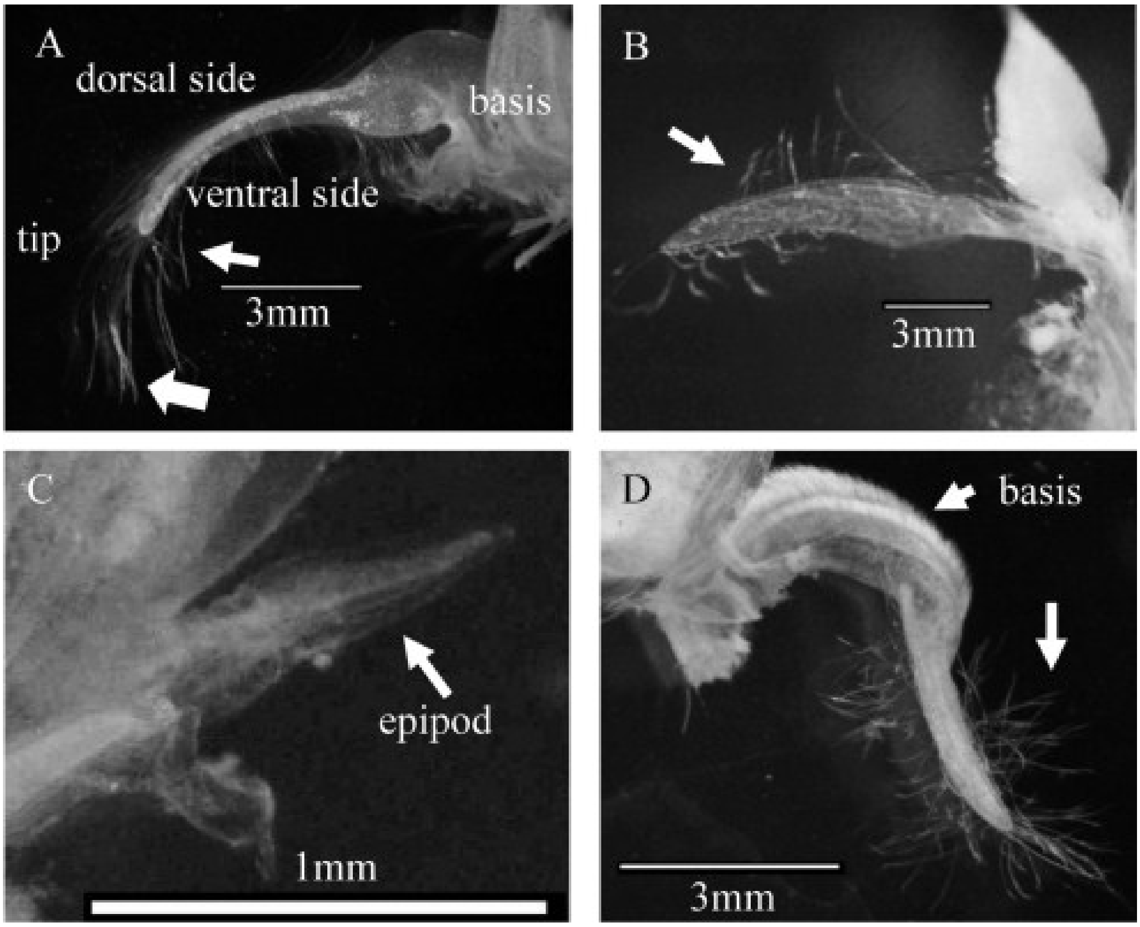

Fig.3. Epipods of the first to third maxillipeds. A, epipod of first maxilliped of *U. tetragonon*; B, epipod of second maxilliped of *U. vocans*; C, epipod of second maxilliped of *U. perplexa*; D, epipod of third maxilliped of *U. vocans*. Large arrow points to digitate-scale-setule setae; small arrows point.

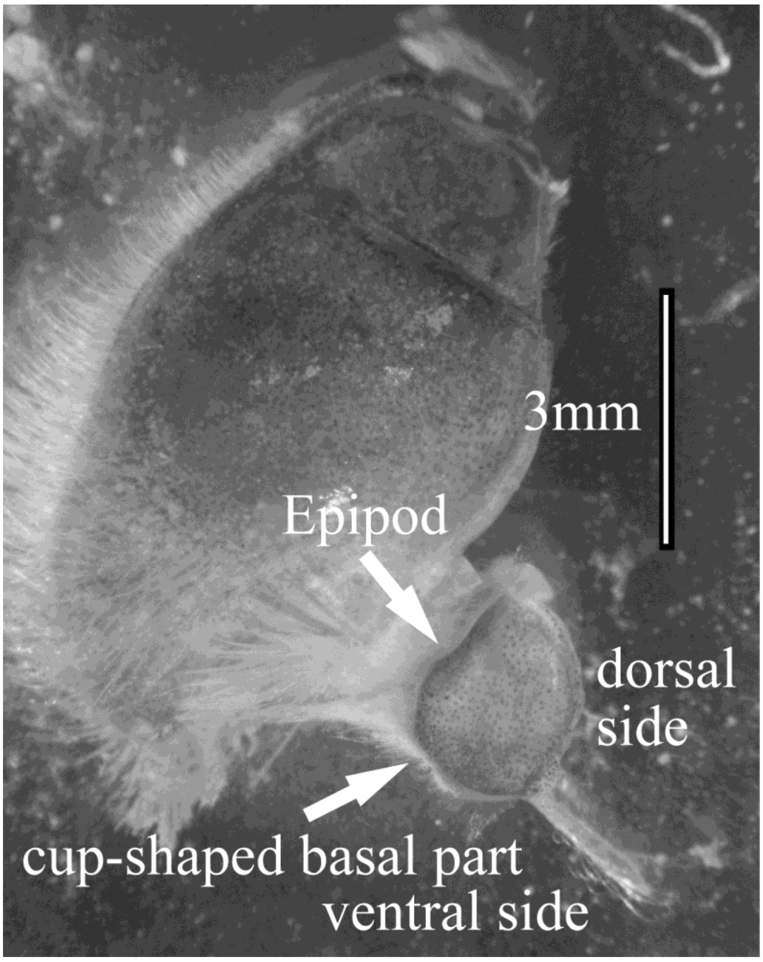

Fig.4. Ventral view of third maxillipeds.

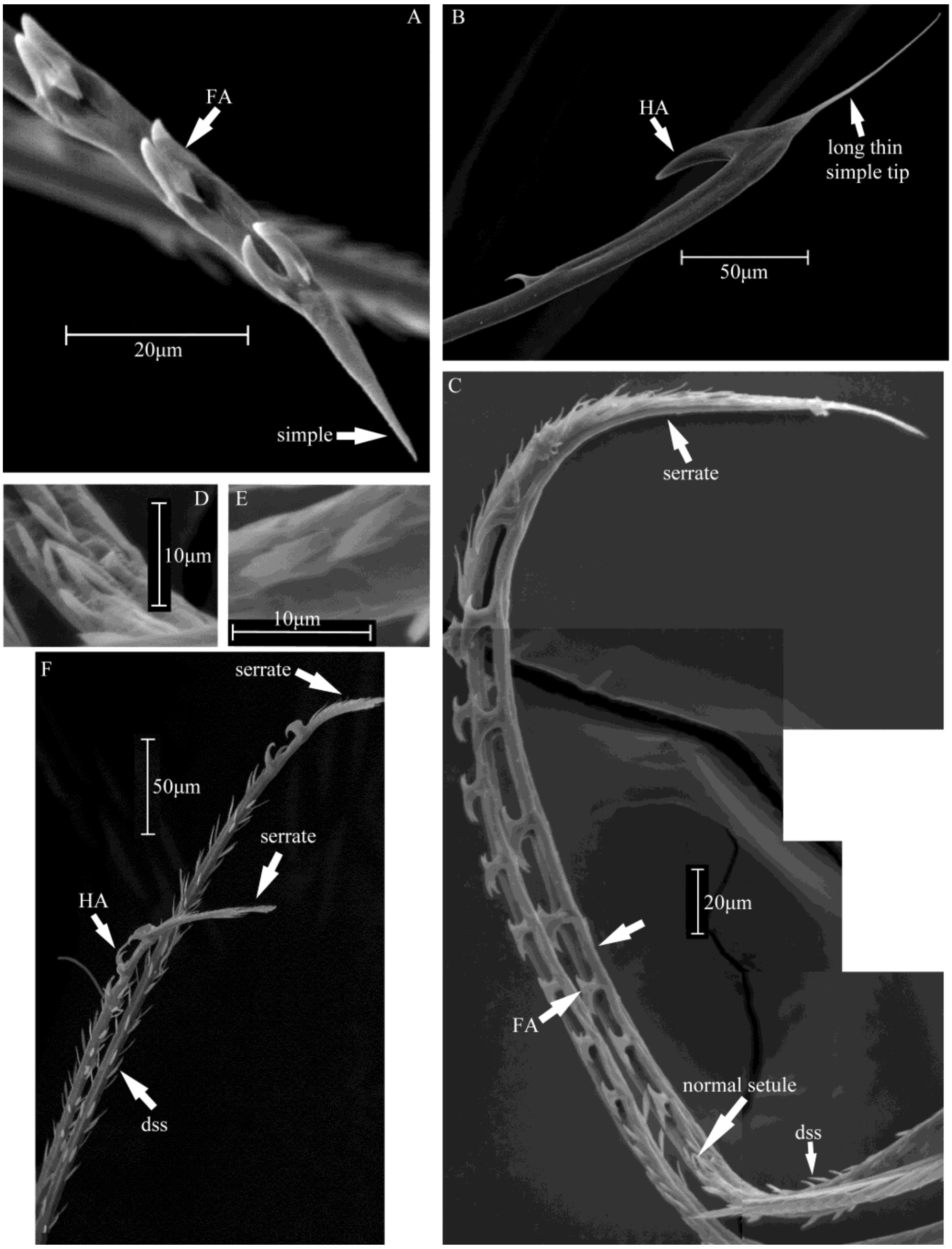

Fig.5. A, distal part of the full anchor seta (with simple tip) of *M. abbreviates*; B, distal part of single row half anchor setae; C, distal half of the full anchor seta (arrow; with digitate-scale setules, normal setules and serrate tip) of *M. banzai*; D, close-up of the normal setules of the seta in C; E, close-up of the digitate-scale setules of the seta in C; F, half anchor setae (with digitate-scale setule and serrate tip) of *C. sexdentatum*. dss: digitate-scale setule; FA: full anchor; HA: half anchor.

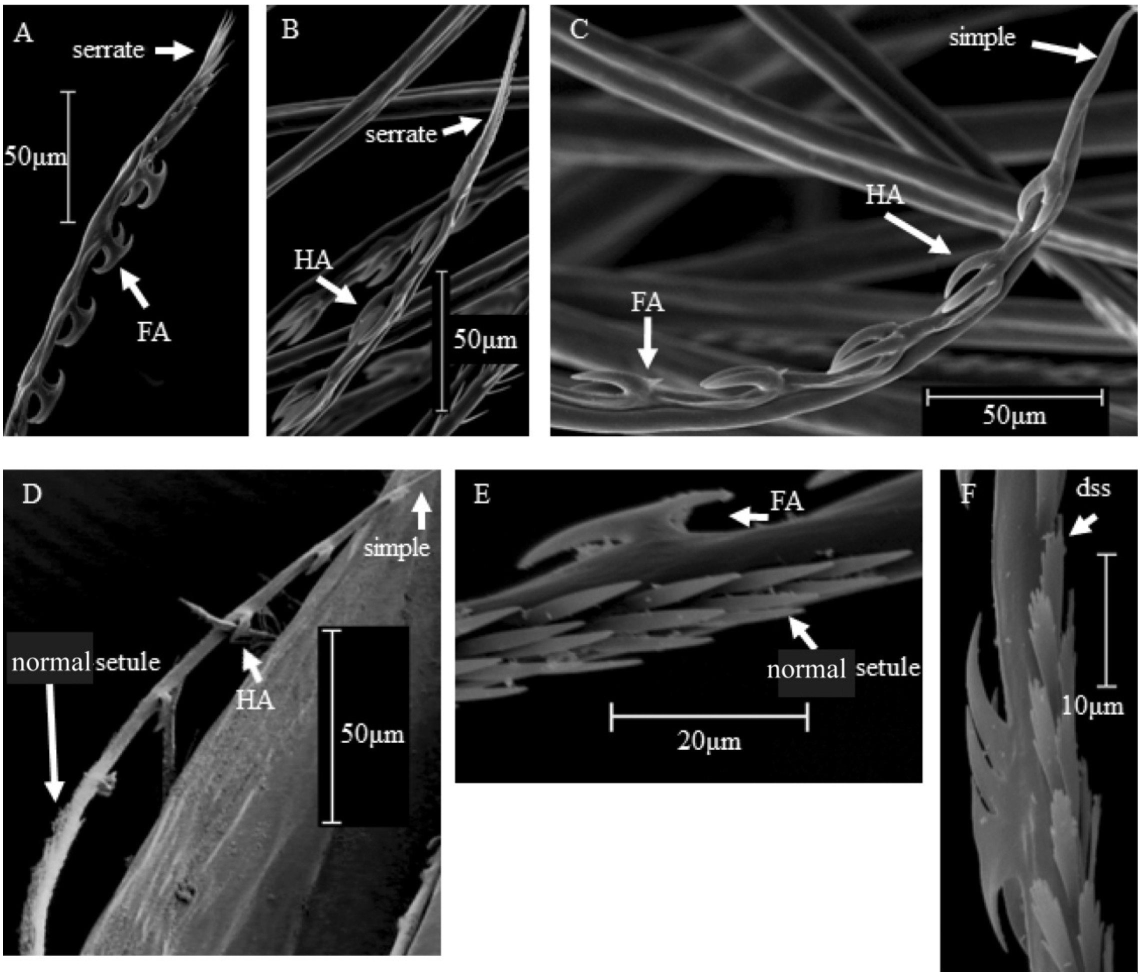

Fig.6. Anchor setae. A, distal half of full anchor seta of *U. crassipes*; B, distal half of half anchor setae of *U. vocans*; C, distal half of half-full anchor of *U. dussumieri*; D, half anchor setae (with normal setules and simple tip) of *U. arcuata*; E, normal setules on anchor seta of *U. arcuata*; F, digitate-scale setules on anchor seta of *O. stimpsoni*. dss: digitate-scale setule; FA: full anchor; HA: half anchor.

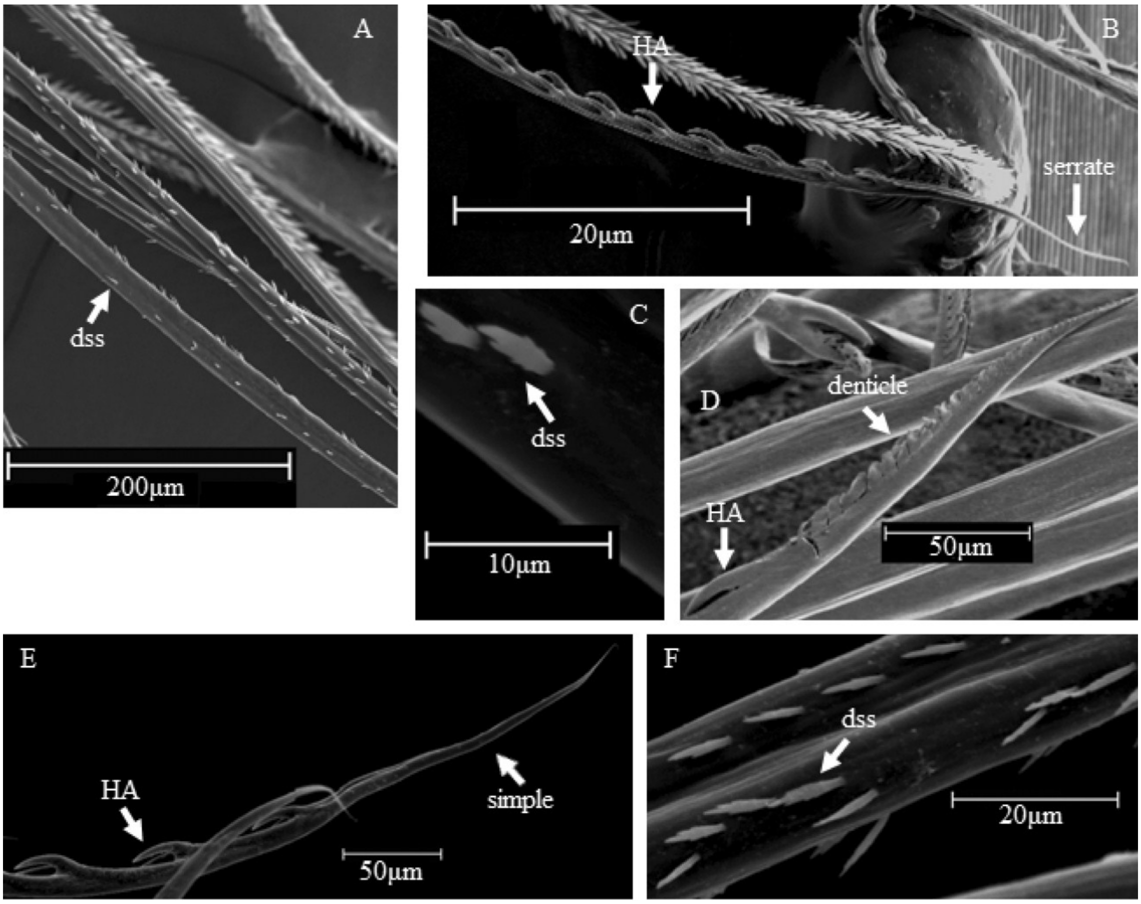

Fig.7. Anchor setae. A; basal part of half anchor setae (with serrate tip and digitate-scale setule) of *U. vocans*; B, distal part of half anchor setae (with serrate tip and digitate-scale setule) of *U. vocans*; C, close-up of digitate-scale setules on anchor seta; D, distal part of half anchor setae (with denticulate tip) of *U. arcuata*; E, distal part of half anchor setae (with simple tip and digitate-scale setule) of *U. dussumieri*; F, middle part of half anchor setae (with simple tip and digitate-scale setule) of *U. dussumieri*. dss: digitate-scale setule; HA: half anchor.

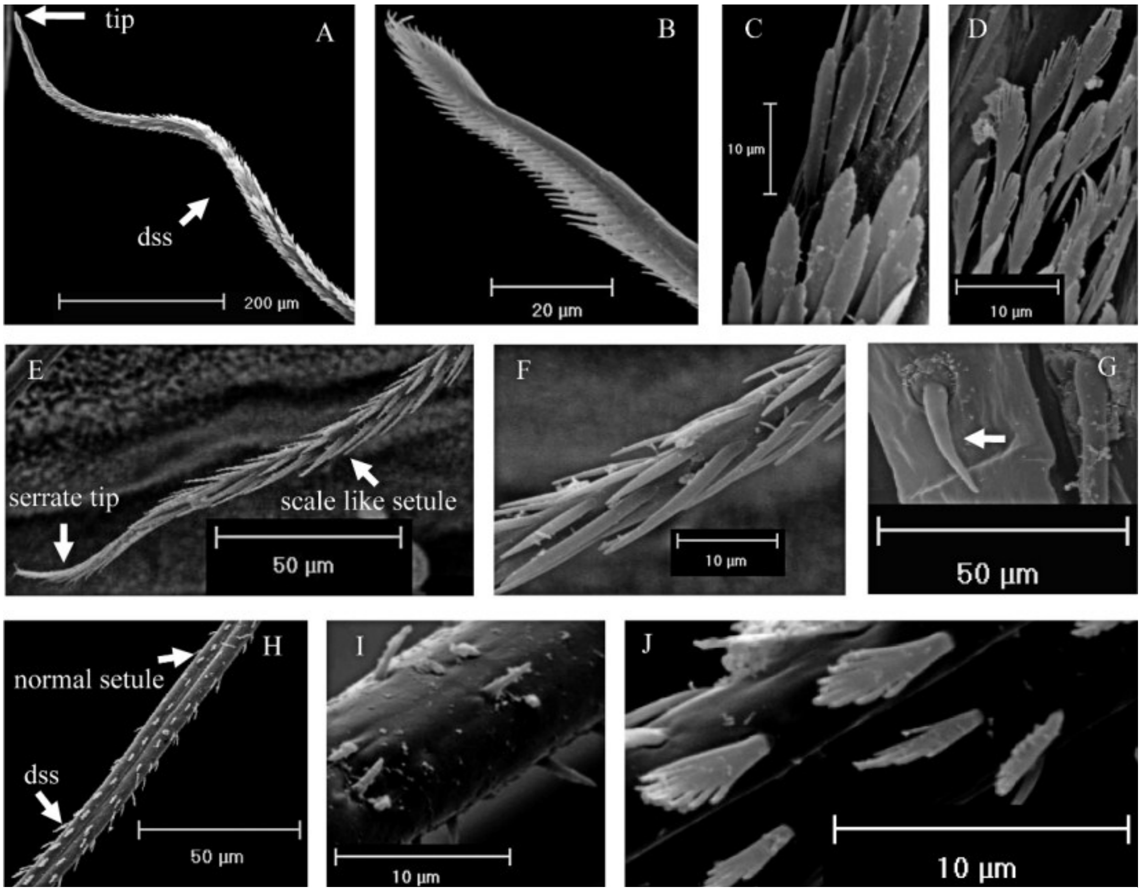

Fig.8. Epipodal setal types (except anchor). A, digitate-scale-setule seta of *O. cerathophthalma*; B, close-up of tip of seta in A; C, close-up of digitate-scale setules of seta in A; D, digitate-scale setules of *U. arcuata*; E, scale-setule seta of *U. dussumieri*; F, close-up of the scale like setules on seta in E; G, simple seta (arrow) of *O. stimpsoni*; H, mixed digitate-scale setule with normal setule seta of *U. crassipes*; I, close-up of normal setules on seta in H; J, close-up of digitate-scale setules on seta in H. dss: digitate-scale setule.

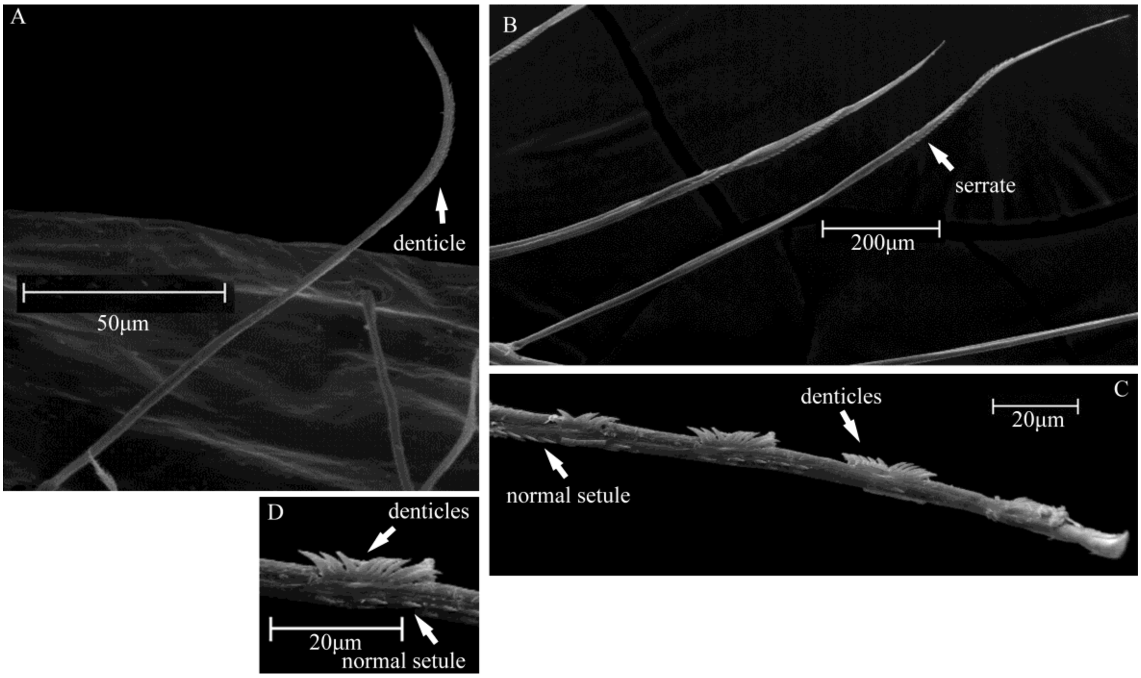

Fig.9. Epipodal setal types (except anchor). A, denticulate seta of D. japonicus; B, serrate seta of *M. pacificus*; C, denticulate seta with normal setules and serrate tip. Denticles arranged like anchor; D, close-up of the denticles and normal setules on seta in C.

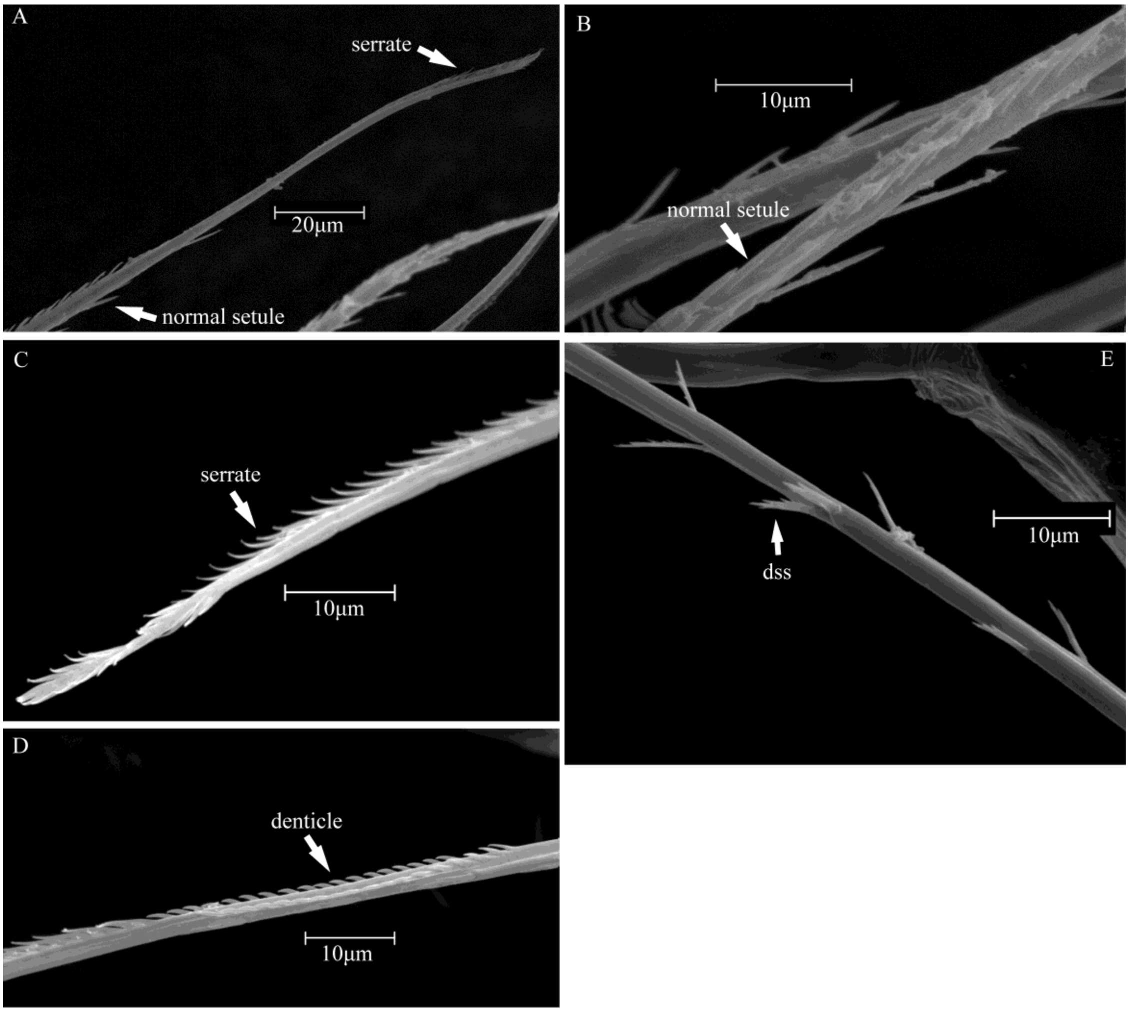

Fig.10. Epipodal setal types (except anchor). A, normal setule setae of.*I. pussila*; B,close-up of the normal setules; C, tip of the digitete-scale-setule seta (with denticles and serrate tip) of *M. pyriforme*; D: digitate-scale setules of the digitete-scale-setule seta (with denticles and serrate tip) of *M. pyriforme*; E, denticles of the digitete-scale-setule seta (with denticles and serrate tip) of *M. pyriforme*.

Table 1. The species list of the examined species. EpMp1: the epipod of the first maxilliped; EpMp2: the epipod of the second maxilliped; EpMp3: the epipod of the third maxilliped; MA: Müller's aperture; MEA: Milne Edwards aperture.

Species	Japanese name	Sex	Collection site	Collection date	Observation part									
					EpMp1	EpMp2	EpMp3	Carapal MEA	Abdominal MEA	MA	Chelliped	Posterior dense setal row	Abdomen	Sternum
Camptandriidae	ムツハアリアケガニ科													
Camptandrium sexdentatum	ムツハアリアケガニ	Male	Kushitsy flat, Miyazaki, Kyushu Island	2007.05.07	+	+	+	+	+	+	+			
Deiratonotus japonicus	カワスナガニ	Female	Kumanoe river, Miyazaki, Kyushu Island	2007.05.18	+	+	+	+	+	+	+			
Moguai pyriforme	ヨウナシカワスナガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.29	+	+	+	+	+	+	+			
Dotillidae	コメツキガニ科													
Ilyoplax pusilla	チゴガニ	Male	Gion no su, Kagoshima, Kyushu Island	2006.08.24	+	+	+	+	+	+	+			
Scopimera globosa	コメツキガニ	Female	Gion no su, Kagoshima, Kyushu Island	2004.04.24	+	+	+	+	+	+	+			
Scopimera globosa	コメツキガニ	Female	Gion no su, Kagoshima, Kyushu Island	2006.08.24				+	+	+				
Tmethypocoelis choreutes	ツノメチゴガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+	+			
Macrophthalmidae	オサガニ科													
Macrophthalmus abbreviatus	オサガニ	Male	Fukuyama, Hiroshima pref.	2007.08.14	+	+	+	+	+	+	+			
Macrophthalmus convexus	フタハオサガニ	Female	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+	+			
Macrophthalmus serenei	メナガオサガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.29	+	+	+	+	+	+	+			
Macrophthalmus japonicus	ヤマトオサガニ	Male	Gion no su, Kagoshima, Kyushu Island	2004.04.23	+	+	+	+			+			
Macrophthalmus japonicus	ヤマトオサガニ	Male	Gion no su, Kagoshima, Kyushu Island	2006.08.02					+	+	+			
Macrophthalmus banzai	ヒメヤマトオサガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+				
Macrophthalmus pacificus	タイヨウオサガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+	+			
Mictyridae	ミナミコメツキガニ科													
Mictyris guinotae	ミナミコメツキガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mictyris guinotae	ミナミコメツキガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27								+		
Mictyris guinotae	ミナミコメツキガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27								+		
Mictyris guinotae	ミナミコメツキガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27								+		
Ocypodidae	スナガニ科													
Ocypode cordimana	ミナミスナガニ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+	+			
Ocypode stimpsoni	スナガニ	Male	Sendai river, Kagoshima, Kyushu Island	2007	+	+	+	+	+	+	+			
Ocypode cerathophthalma	ツノメガニ	Male	Ouhama beach park, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+	+			
Uca arcuata	シオマネキ	Male	Ohura river, Tanegashima Island	2000.05.28	+	+	+	+			+			
Uca arcuata	シオマネキ	Male	Ohura river, Tanegashima Island	2000.05.28-29					+	+				
Uca dussumieri	ヤエヤマシオマネキ	Male	Tekabe flat, Amami Island	2007.08.28	+	+	+	+	+	+	+			
Uca vocans	ヒメシオマネキ	Male	Ohura river, Tanegashima Island	2000.05.28	+	+	+	+			+			
Uca vocans	ヒメシオマネキ	Female	Ohura river, Tanegashima Island	2000.05.29					+	+				
Uca vocans	ヒメシオマネキ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+	+			
Uca tetragonon	ルリマダラシオマネキ	Female	Yanyu flat, Amami, Island	2007.08.28	+	+	+	+	+	+	+			
Uca crassipes	ベニシオマネキ	Male	Tekabe flat, Amami Island	2007.08.28	+	+	+	+	+	+	+			
Uca lactea	ハクセンシオマネキ	Male	Beppu river, Kagoshima, Kyushu Island	-	+	+	+	+			+			
Uca lactea	ハクセンシオマネキ	Male	Gion no su, Kagoshima, Kyushu Island	2006.08.02					+	+	+			
Uca lactea	ハクセンシオマネキ	Female	Ohura river, Tanegashima Island	2000.05.28	+	+	+	+			+			
Uca lactea	ハクセンシオマネキ	Male	Ohura river, Tanegashima Island	2000.05.28-29					+	+				
Uca perplexa	オキナワハクセンシオマネキ	Male	Yalugachi river, Amami Island	2007.08.27	+	+	+	+	+	+	+			

Table 2. Anchor setal types and distribution of the epipod of the first maxilliped. +: present. de: denticulate; dss: digitate-scale setule; n-set; normal setule; se: serrate; si: simple.

	half-full anchor						full anchor					half anchor							single row half anchor
	outgrowth						outgrowth					outgrowth							outgrowth
	dss	n-set		No			dss	n-set		dss, n-set	No	dss		n-set		No			No
	tip type	tip type		tip type			tip type	tip type		tip type	tip type	tip type		tip type		tip type			tip type
Species	se	se	si	se	de	si	se	se	si	se	se	se	si	se	si	se	de	si	si
Canptandridae																			
Camptandrium sexdentatum												+							
Deiratonotus japonigus																			
Moguai pyriform																			
Dotillidae																			
Ilyoplax pusilla		+		+										+					
Scopimera globosa																+			
Tmethypocoelis choretes		+		+															
Macrophthalmidae																			
Macrophthalmus abbreviatus	+	+		+			+				+								+
Macrophthalmus convexus							+	+											+
Macrophthalmus serenei	+			+			+												+
Macrophthalmus japonicus	+			+			+	+								+			
Macrophthalmus banzai				+			+	+		+									
Macrophthalmus pacificus		+		+			+				+								
Mictyridae																			
Mictyris guinotae		+																	
Ocypodoidae																			
Ocypode cordimana																			
Ocypode stimpsoni	+																		
Ocypode cerathophthalma																			
Uca arcuata			+		+	+									+		+	+	
Uca dussumieri	+		+			+			+				+					+	
Uca vocans		+		+								+		+		+			
Uca tetragonon		+		+			+	+											
Uca crassipes		+		+				+											
Uca lactea											+								
Uca perplexa	+			+				+			+								

Table3. Anchor setal types and distribution of the epipod of the second maxilliped. +: present. de: denticulate; dss: digitate-scale setule; n-set; normal setule; se: serrate; si: simple.

	half-full anchor					full anchor					half anchor	
	outgrowth					outgrowth					outgrowth	
	dss	n-set		No		dss	n-set		No		dss	n-set
	tip type	tip type		tip type		tip type	tip type		tip type		tip type	tip type
Species	se	se	si	se	si	se	se	si	se	si	se	se
Canptandridae												
Camptandrium sexdentatum											+	
Deiratonotus japonigus												
Moguai pyriform												
Dotillidae												
Ilyoplax pusilla		+					+					
Scopimera globosa									+			
Tmethypocoelis choretes							+					
Macrophthalmidae												
Macrophthalmus abbreviatus	+			+	+	+	+		+	+		
Macrophthalmus convexus						+						
Macrophthalmus serenei	+			+		+	+		+			
Macrophthalmus japonicus							+		+			
Macrophthalmus banzai	+			+		+	+		+			
Macrophthalmus pacificus				+		+						
Mictyridae												
Mictyris guinotae												
Ocypodoidae												
Ocypode cordimana												
Ocypode stimpsoni												
Ocypode cerathophthalma												
Uca arcuata			+									
Uca dussumieri					+			+				
Uca vocans												+
Uca tetragonon							+					
Uca crassipes									+			
Uca lactea												
Uca perplexa												

Table4. Anchor setal types and distribution. +: present. de: denticulate; dss: digitate-scale setule; n-set; normal setule; se: serrate; si: simple.

species	half-full anchor						full anchor					half anchor			single row half anchor
	outgrowth						outgrowth					outgrowth			outgrowth
	dss	n-set		No			dss	n-set		No		dss	n-set	No	No
	tip type	tip type		tip type			tip type	tip type		tip type		tip type	tip type	tip type	tip type
	se	se	si	se	de	si	se	se	si	se	si	se	se	si	si
Canptandridae															
Camptandrium sexdentatum												+			
Deiratonotus japonigus															
Moguai pyriform															
Dotillidae															
Ilyoplax pusilla								+		+					
Scopimera globosa										+					
Tmethypocoelis choretes								+		+					
Macrophthalmidae															
Macrophthalmus abbreviatus				+		+				+					+
Macrophthalmus convexus				+		+	+	+		+					+
Macrophthalmus serenei							+			+					+
Macrophthalmus japonicus				+						+					
Macrophthalmus banzai				+				+		+					
Macrophthalmus pacificus	+			+						+					
Mictyridae															
Mictyris guinotae		+													
Ocypodoidae															
Ocypode cordimana															
Ocypode stimpsoni							+								
Ocypode cerathophthalma															
Uca arcuata						+								+	
Uca dussumieri			+			+									
Uca vocans				+									+		
Uca tetragonon				+				+							
Uca crassipes		+						+							
Uca lactea										+					
Uca perplexa		+		+											

Table 5. Setal types (except anchor) and distribution of the epipod of the first maxilliped. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DES: denticulate setae; DEN-NSET: denticulate setae setae (with normal setule); DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale-setule setae (with normal setule) ; N-SET: normal setule setae; n-set: normal setule; SC-SET: scale-setule setae; se: serrate; si: simple tip; SIS: simple setae; SS: serrate setae.

	SC-SET	DSSS		DSS-NSETS	DEN-NSET	N-SET	DES	SS	SIS
	outgeowth	outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth
	sc-set	dss	dss, de	dss, n-set	de, n-set	n-set	de	se	No
	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type
Species	se	se	se	se	se	se	se	se	si
Canptandridae									
Camptandrium sexdentatum		+							
Deiratonotus japonigus		+					+	+	
Moguai pyriform		+	+						
Dotillidae									
Ilyoplax pusilla						+		+	
Scopimera globosa		+				+			
Tmethypocoelis choretes		+				+			
Macrophthalmidae									
Macrophthalmus abbreviatus		+							+
Macrophthalmus convexus		+							+
Macrophthalmus serenei		+						+	+
Macrophthalmus japonicus		+							+
Macrophthalmus banzai		+							+
Macrophthalmus pacificus		+						+	+
Mictyridae									
Mictyris guinotae		+			+				
Ocypodoidae									
Ocypode cordimana		+							
Ocypode stimpsoni		+							
Ocypode cerathophthalma		+							
Uca arcuata	+	+							+
Uca dussumieri	+	+							+
Uca vocans	+	+							+
Uca tetragonon	+	+							+
Uca crassipes	+	+		+					+
Uca lactea	+	+							+
Uca perplexa	+	+							+

Table 6. Setal types (except anchor) and distribution of the epipod of the second maxilliped. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DEN-NSET: denticulate setae setae (with normal setule); DSSS: digitate-scale-setule setae; n-set: normal setule; SC-SET: scale-setule setae; se: serrate; si: simple tip; SIS: simple setae; SS: serrate setae.

	SC-SET	DSSS	DSS-NSETS		SS	SIS
	outgeowth	outgrowth	outgrowth		outgrowth	outgrowth
	sc-set	dss	dss, n-set		se	No
	tip type	tip type	tip type		tip type	tip type
Species	se	se	se	si	se	si
Canptandridae						
Camptandrium sexdentatum		+				
Deiratonotus japonigus		+			+	+
Moguai pyriform		+				
Dotillidae						
Ilyoplax pusilla			+	+		
Scopimera globosa		+				
Tmethypocoelis choretes		+				
Macrophthalmidae						
Macrophthalmus abbreviatus		+				
Macrophthalmus convexus		+				+
Macrophthalmus serenei		+				+
Macrophthalmus japonicus		+				
Macrophthalmus banzai		+				+
Macrophthalmus pacificus		+				+
Mictyridae						
Mictyris guinotae						
Ocypodoidae						
Ocypode cordimana		+				+
Ocypode stimpsoni		+				
Ocypode cerathophthalma		+				+
Uca arcuata	+					
Uca dussumieri	+					
Uca vocans	+					
Uca tetragonon	+					
Uca crassipes	+					
Uca lactea						
Uca perplexa						

Table7. Setal types (except anchor) and distribution of the epipod of the third maxilliped. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DES: denticulate setae; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale-setule setae (with normal setule) ; n-set: normal setule; SC-SET: scale-setule setae; se: serrate; si: simple tip; SIS: simple setae; SS: serrate setae.

	SC-SET	DSSS		DSS-NSETS	DES	SS	SIS
	outgeowth	outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth
	sc-set	dss	de	dss, n-set	de	se	No
	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type
Species	se	se	se	se	se	se	si
Canptandridae							
Camptandrium sexdentatum		+					
Deiratonotus japonigus		+				+	
Moguai pyriform		+	+		+		
Dotillidae							
Ilyoplax pusilla			+				
Scopimera globosa		+					
Tmethypocoelis choretes		+					
Macrophthalmidae							
Macrophthalmus abbreviatus		+					+
Macrophthalmus convexus		+					+
Macrophthalmus serenei		+				+	+
Macrophthalmus japonicus		+		+			
Macrophthalmus banzai		+					+
Macrophthalmus pacificus		+					+
Mictyridae							
Mictyris guinotae		+					
Ocypodoidae							
Ocypode cordimana		+					+
Ocypode stimpsoni		+					
Ocypode cerathophthalma		+					+
Uca arcuata	+						
Uca dussumieri	+						
Uca vocans	+						
Uca tetragonon	+						
Uca crassipes	+						
Uca lactea	+						
Uca perplexa	+						

Table8. Setal types and distribution on each epipod of the Family Camptandrisae based on substrarum. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DES: denticulate setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; se: serrate; si: simple tip; SIS: simple setae; SS: serrate setae.

		DSSS		DES	SS	SIS	half anchor
		outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth
		dss	dss, de	de	se	No	dss
		tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type
Species	Substratum	se	se	se	se	si	se
EpMp1							
Canptandridae							
Camptandrium sexdentatum	mud	+					+
Deiratonotus japonigus	muddy sand	+		+	+		
Moguai pyriform	sand gravel with muddy sand	+	+				
EpMp2							
Canptandridae							
Camptandrium sexdentatum	mud	+					+
Deiratonotus japonigus	muddy sand	+			+	+	
Moguai pyriform	sand gravel with muddy sand	+					
EpMp3							
Canptandridae							
Camptandrium sexdentatum	mud	+					+
Deiratonotus japonigus	muddy sand	+			+		
Moguai pyriform	sand gravel with muddy sand	+	+	+			

Table9. Setal types and distribution on each epipod of the family Dotillidae based on substratum. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale setule and normal setule setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; n-set: normal setule; se: serrate; si: simple tip; SES: serrate setae.

		DSSS		DSS-NSETS		N-SET	SES	half-full anchor		full anchor		half anchor	
		outgrowth		outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth		outgrowth		outgrowth	
		dss	dss, de	dss, n-set		n-set	se	n-set	No	n-set	No	n-set	No
		tip type	tip type	tip type		tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type
Species	Substratum	se	se	se	si	se	se	se	se	se	se	se	se
EpMp1													
Dotillidae													
Ilyoplax pusilla	muddy sand					+	+	+	+			+	
Scopimera globosa	sand	+				+							+
Tmethypocoelis choretes	sand gravel	+				+		+	+				
EpMp2													
Dotillidae													
Ilyoplax pusilla	muddy sand			+	+			+		+			
Scopimera globosa	sand	+									+		
Tmethypocoelis choretes	sand gravel	+								+			
EpMp3													
Dotillidae													
Ilyoplax pusilla	muddy sand		+							+	+		
Scopimera globosa	sand	+									+		
Tmethypocoelis choretes	sand gravel	+								+	+		

Table10. Setal types and distribution on each epipod of the family Macrophthalmidae based on substratum. +: present; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale setule and normal setule setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; n-set: normal setule; se: serrate; si: simple tip; SIS: simple setae; SS: serrate setae.

		DSSS	DSS-NSETS	SS	SIS	half-full anchor				full anchor					half anchor	single row half anchor
		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth				outgrowth					outgrowth	outgrowth
		dss	dss, n-set	se	No	dss	n-set	No		dss	n-set	dss, n-set	No		No	No
		tip type	tip type	tip type	tip type	tup type	tip type	tip type		tip type	tip type	tip type	tip type		tip type	tip type
Species	Sabstratum	se	se	se	si	se	se	se	si	se	se	se	se	si	se	si
EpMp1																
Macrophthalmus japonicus	mud	+			+	+		+		+	+				+	
Macrophthalmus convexus	mud-muddy sand	+			+					+	+					+
Macrophthalmus banzai	muddy sand	+			+			+		+	+	+				
Macrophthalmus pacificus	muddy sand	+		+	+		+	+		+			+			
Macrophthalmus abbreviatus	muddy sand	+			+	+	+	+		+			+			+
Macrophthalmus serenei	coarse fragment with mud	+		+	+	+		+		+						+
EpMp2																
Macrophthalmus japonicus	mud	+									+		+			
Macrophthalmus convexus	mud-muddy sand	+			+					+						
Macrophthalmus banzai	muddy sand	+			+	+		+		+	+		+			
Macrophthalmus pacificus	muddy sand	+			+			+		+						
Macrophthalmus abbreviatus	muddy sand	+				+		+	+	+	+		+	+		
Macrophthalmus serenei	coarse fragment with mud	+			+	+		+		+	+		+			
EpMp3																
Macrophthalmus japonicus	mud	+	+					+					+			
Macrophthalmus convexus	mud-muddy sand	+			+			+	+	+	+		+			+
Macrophthalmus banzai	muddy sand	+			+			+			+		+			
Macrophthalmus pacificus	muddy sand	+			+	+		+					+			
Macrophthalmus abbreviatus	muddy sand	+			+			+	+				+			+
Macrophthalmus serenei	coarse fragment with mud	+		+	+					+			+			+

Table11. Setal types and distribution on each epipod of the family Mictyridae based on substratum. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale setule and normal setule setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; n-set: normal setule; se: serrate.

		DSSS	DEN-NSET	half-full anchor
		outgrowth	outgrowth	outgrowth
		dss	de, n-set	n-set
		tip type	tip type	tip type
Species	Substratum	se	se	se
EpMp1				
Mictyris guinotae	sandy mud	+	+	+
EpMp2				
Mictyris guinotae	sandy mud			
EpMp3				
Mictyris guinotae	sandy mud	+		+

Table12. Setal types and distribution on each epipod of the family Ocypodoidae based on substratum. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale setule and normal setule setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; n-set: normal setule; SC-SET; scale-setule setae; se: serrate; si: simple tip.

		SC-SET	DSSS	DSS-NSETS	SIS	half-full anchor						full anchor				half anchor						
		outgeowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth						outgrowth				outgrowth						
		sc-set	dss	dss, n-set	No	dss	n-set		No			dss	n-set		No	dss		n-set		No		
		tip type	tip type	tip type	tip type	tup type	tip type		tip type			tip type	tip type		tip type	tip type		tip type		tip type		
Species	Substratum	se	se	se	si	se	se	si	se	de	si	se	se	si	se	se	si	se	si	se	de	si
EpMp1																						
Uca dussumieri	mud	+	+		+	+		+			+			+			+					+
Uca vocans	mud	+	+		+		+		+							+		+		+		
Uca arcuata	mud	+	+		+			+		+	+								+		+	+
Uca crassipes	mud	+	+	+	+		+		+				+									
Uca lactea	muddy sand	+	+		+										+							
Uca perplexa	sand gravel	+	+		+	+			+				+		+							
Uca tetragonon	sand gravel	+	+		+		+		+			+	+									
Ocypode cordimana	sand		+																			
Ocypode stimpsoni	sand		+																			
Ocypode cerathophthalma	sand		+																			
EpMp2																						
Uca dussumieri	mud	+									+			+								
Uca vocans	mud	+																+				
Uca arcuata	mud	+						+														
Uca crassipes	mud	+													+							
Uca lactea	muddy sand																					
Uca perplexa	sand gravel																					
Uca tetragonon	sand gravel	+											+									
Ocypode cordimana	sand		+		+																	
Ocypode stimpsoni	sand		+																			
Ocypode cerathophthalma	sand		+		+																	
EpMp3																						
Uca dussumieri	mud	+						+			+											
Uca vocans	mud	+							+									+				
Uca arcuata	mud	+									+											+
Uca crassipes	mud	+					+						+									
Uca lactea	muddy sand	+													+							
Uca perplexa	sand gravel	+					+		+													
Uca tetragonon	sand gravel	+							+				+									
Ocypode cordimana	sand		+		+																	
Ocypode stimpsoni	sand		+									+										
Ocypode cerathophthalma	sand		+		+																	

Table13.Setal types and distribution on each epipod of the Family Camptandrisae based on tidal level. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DES: denticulate setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; se: serrate; si: simple tip; SIS: simple setae; SS: serrate setae.

		DSSS		DES	SS	SIS	half anchor
		outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth
		dss	dss, de	de	se	No	dss
		tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type
Species	Tidal level	se	se	se	se	si	se
EpMp1							
Canptandridae							
Moguai pyriform	under water	+	+				
Camptandrium sexdentatum	low-under inter tidal area	+					+
Deiratonotus japonigus	middle	+		+	+		
EpMp2							
Canptandridae							
Moguai pyriform	under water	+					
Camptandrium sexdentatum	low-under inter tidal area	+					+
Deiratonotus japonigus	middle	+			+	+	
EpMp3							
Canptandridae							
Moguai pyriform	under water	+	+	+			
Camptandrium sexdentatum	low-under inter tidal area	+					+
Deiratonotus japonigus	middle	+			+		

Table14. Setal types and distribution on each epipod of the family Dotillidae based on tidal level. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale setule and normal setule setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; n-set: normal setule; se: serrate; si: simple tip; SES: serrate setae.

		DSSS		DSS-NSETS		N-SET	SES	half-full anchor		full anchor		half anchor	
		outgrowth		outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth		outgrowth		outgrowth	
		dss	dss, de	dss, n-set		n-set	se	n-set	No	n-set	No	n-set	No
		tip type	tip type	tip type		tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type
Species	Tidal level	se	se	se	si	se	se	se	se	se	se	se	se
EpMp1													
Dotillidae													
Ilyoplax pusilla	middle					+	+	+	+			+	
Tmethypocoelis choretes	middle	+				+		+	+				
Scopimera globosa	high	+				+							+
EpMp2													
Dotillidae													
Ilyoplax pusilla	middle			+	+			+		+			
Tmethypocoelis choretes	middle	+								+			
Scopimera globosa	high	+									+		
EpMp3													
Dotillidae													
Ilyoplax pusilla	middle		+							+	+		
Tmethypocoelis choretes	middle	+								+	+		
Scopimera globosa	high	+									+		

Table15. Setal types and distribution on each epipod of the family Macrophthalmidae based on tidal level. +: present; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale setule and normal setule setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; n-set: normal setule; se: serrate; si: simple tip; SIS: simple setae; SS: serrate setae.

		DSSS	DSS-NSETS	SS	SIS	half-full anchor				full anchor					half anchor	single row half anchor
		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth				outgrowth					outgrowth	outgrowth
		dss	dss, n-set	se	No	dss	n-set	No		dss	n-set	dss, n-set	No		No	No
		tip type	tip type	tip type	tip type	tup type	tip type	tip type		tip type	tip type	tip type	tip type		tip type	tip type
Species	Sabstratum	se	se	se	si	se	se	se	si	se	se	se	se	si	se	si
EpMp1																
Macrophthalmus japonicus	low	+			+	+		+		+	+				+	
Macrophthalmus banzai	low	+			+			+		+	+	+				
Macrophthalmus pacificus	low	+		+	+		+	+		+			+			
Macrophthalmus abbreviatus	low	+			+	+	+	+		+			+			+
Macrophthalmus convexus	low	+			+					+	+					+
Macrophthalmus serenei	under water	+		+	+	+		+		+						+
EpMp2																
Macrophthalmus japonicus	low	+									+		+			
Macrophthalmus banzai	low	+			+	+		+		+	+		+			
Macrophthalmus pacificus	low	+			+			+		+						
Macrophthalmus abbreviatus	low	+				+		+	+	+	+		+	+		
Macrophthalmus convexus	low	+			+					+						
Macrophthalmus serenei	under water	+			+	+		+		+	+		+			
EpMp3																
Macrophthalmus japonicus	low	+	+					+					+			
Macrophthalmus banzai	low	+			+			+			+		+			
Macrophthalmus pacificus	low	+			+	+		+					+			
Macrophthalmus abbreviatus	low	+			+			+	+				+			+
Macrophthalmus convexus	low	+			+			+	+	+	+		+			+
Macrophthalmus serenei	under water	+		+	+					+			+			+

Table16. Setal types and distribution on each epipod of the family Mictyridae based ontidal level. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale setule and normal setule setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; n-set: normal setule; se: serrate.

		DSSS	DEN-NSET	half-full anchor
		outgrowth	outgrowth	outgrowth
		dss	de, n-set	n-set
		tip type	tip type	tip type
Species	Tidal level	se	se	se
EpMp1				
Mictyris guinotae	middle	+	+	+
EpMp2				
Mictyris guinotae	middle			
EpMp3				
Mictyris guinotae	middle	+		+

Table17. Setal types and distribution on each epipod of the family Ocypodoidae based on tidal level. +: present; de: denticles; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: digitate-scale setule and normal setule setae; EpMp1: epipod of first maxilliped; EpMp2: epipod of second maxilliped; EpMp3: Epipod of third maxilliped; n-set: normal setule; SC-SET; scale-setule setae; se: serrate; si: simple tip.

		SC-SET	DSSS	DSS-NSETS	SIS	half-full anchor						full anchor				half anchor						
		outgeowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth						outgrowth				outgrowth						
		sc-set	dss	dss, n-set	No	dss	n-set		No			dss	n-set		No	dss		n-set		No		
		tip type	tip type	tip type	tip type	tup type	tip type		tip type			tip type	tip type		tip type	tip type		tip type		tip type		
Species	Tidal level	se	se	se	si	se	se	si	se	de	si	se	se	si	se	se	si	se	si	se	de	si
EpMp1																						
Ocypode cordimana	upper tidal area		+																			
Ocypode stimpsoni	upper tidal area		+																			
Ocypode cerathophthalma	upper tidal area		+																			
Uca arcuata	high	+	+		+			+		+	+								+		+	+
Uca tetragonon	high	+	+		+		+		+			+	+									
Uca crassipes	high	+	+	+	+		+		+				+									
Uca lactea	high	+	+		+										+							
Uca perplexa	middle	+	+		+	+			+				+		+							
Uca dussumieri	low	+	+		+	+		+			+			+			+					+
Uca vocans	low	+	+		+		+		+							+		+		+		
EpMp2																						
Ocypode cordimana	upper tidal area		+		+																	
Ocypode stimpsoni	upper tidal area		+																			
Ocypode cerathophthalma	upper tidal area		+		+																	
Uca arcuata	high	+						+														
Uca tetragonon	high	+											+									
Uca crassipes	high	+													+							
Uca lactea	high																					
Uca perplexa	middle																					
Uca dussumieri	low	+									+			+								
Uca vocans	low	+																+				
EpMp3																						
Ocypode cordimana	upper tidal area		+		+																	
Ocypode stimpsoni	upper tidal area		+									+										
Ocypode cerathophthalma	upper tidal area		+		+																	
Uca arcuata	high	+									+											+
Uca tetragonon	high	+							+				+									
Uca crassipes	high	+					+						+									
Uca lactea	high	+													+							
Uca perplexa	middle	+					+		+													
Uca dussumieri	low	+						+			+											
Uca vocans	low	+							+									+				

2. 呼吸水循環

水循環システムに関係する形態の記載

Milne-Edwards aperture (MEA)

スナガニ上科全体の記載

ミナミコメツキガニを除くスナガニ上科では MEA (Fig.11A) に第三顎脚副肢の基部が接するように位置していた (Fig.12A, F) 。これらの中でもスナガニは MEA に蓋をするように第 3 顎脚副肢の基部が位置していた (Fig.12A) 。また、ミナミコメツキガニは第 3 顎脚副肢基部が MEA に蓋をしていた (Fig.13A-C) 。また、腹甲側の MEA ではミナミコメツキガニを除く他のカニ類では剛毛が見られたが、ミナミコメツキガニでは見られなかった (Fig.12C, I) 。また、スナガニ属では、腹甲と背甲と縁にわずかな短い剛毛が生えていた (Fig.12B, C) 。他のカニ類では、背甲と腹甲の両方の縁に沿って 1 列の長い剛毛が生えていた (Fig. 12P, I, J) 。第 3 顎脚副肢基部の剛毛は背甲と腹甲より密集していた。

ムツハアリアケガニ科

ムツハアリアケガニ属 *Camptandrium*

ムツハアリアケガニの背甲の MEA のスリット部には羽毛状で先端がノコギ

リ状な剛毛 (Fig.14N, O; Table18.) が生えていた。腹甲では、羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14A-E; Table.19)。第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位羽毛上で先端がノコギリ状の剛毛が生えていた (Fig.15A, B; Table20.) 。

アリアケモドキ属 *Deiratonotus*

カワスナガニの背甲の MEA のスリット部には羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14A-E; Table18.) 。腹甲では、羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14A-E; Table19.)。第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位には、羽毛上で digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.15G-I; Table20.) 。

コウナガカワスナガニ属 *Moguai*

ヨウナシカワスナガニの背甲の MEA のスリット部には羽毛状で先端がノコギリ状の剛毛 (Fig.14N, O; Table18.) が生えていた。腹甲では、羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig14A-E; Table19.)。第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位には、羽毛上で digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.15G-I; Table20.) 。

コメツキガニ科 Dotillidae

チゴガニ属 *Ilyoplax*

チゴガニの背甲の MEA のスリット部には羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14A-E; Table18.) 。腹節では、羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14A-E; Table19.) 。チゴガニの第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位には、羽毛状で digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Same as Fig.15G-I; Table20.) 。

コメツキガニ属 *Scopimera*

コメツキガニの背甲の MEA のスリット部には羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.15A-E; Table18.) 。腹節では、羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.15A-E; Table19.) 。コメツキガニの第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位では、羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Same as Fig.15C-E; Table20.) 。

ツノメチゴガニ属 *Tmethypocoelis*

ツノメチゴガニの MEA のスリット部には羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14A-E; Table18.) 。腹節では、羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14A-E; Table19.) 。第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位では冠毛状で digitate-scale setule を持つ剛毛が見られた (Fig.15J-M; Table20.) 。

オサガニ科 Macrophthalmidae

オサガニ属 *Macrophthalmus*

ヤマトオサガニを除くオサガニ属では、背甲の MEA のスリット部に羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14A-E-; Table18.) 。ヤマトオサガニでは、冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.14L, M; Table18.) 。オサガニ属では全ての種で共通して腹甲の MEA に羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛がみられた (Fig.14A-E; Table19.) 。メナガオサガニ、ヒメヤマトオサガニ、タイヨウオサガニの第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位には羽毛-冠毛状で digitate scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛がみられた (Fig.15C-F; Table20.) 。ヤマトオサガニの第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位には羽毛-冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛がみられた (Same as Fig.15C-F; Table20.) 。オサガニとフタハオサガニの第 3 顎脚副肢の MEA に接する部位には冠毛状で digitate scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛がみられた (Fig.15J-M; Table20.) 。

ミナミコメツキガニ科 Mictyridae

ミナミコメツキガニ属 *Mictyris*

MEA は第3顎脚副肢基部により閉められていた (cup-shaped basal part; Fig.13A, B) 。cup-shaped basal part はシンプルな先端を持つ冠毛状剛毛有していた (Fig.13C-E; Table20.) 。

スナガニ科

スナガニ属

シンプルな先端を有する digitate-scale setule 剛毛とノコギリ状な先端がある冠毛状剛毛 (Fig.14I, J) が背甲で見られた (Table18.) 。腹甲では、シンプルまたはノコギリ状の先端部を持つ冠毛状剛毛 (Fig.14G, H, L, M; Table19.) と simple な先端部を持つ normal setule 剛毛 (Fig.14K; Table19.) がツノメガニ *O. cerathophthalma* の腹甲で見られた。第 3 顎脚副肢基部は MEA の位置に位置していた。ノコギリ状の先端を持つ digiatte-scale setule 剛毛 (Fig.15O, P) 、1 本の短く小さな小剛毛 (Fig.15Q) 、少数のシンプル剛毛 (Fig.15R) が第 3 顎脚副肢基部で見られた (Table.20) 。

シオマネキ属

背甲と腹甲では、羽毛-冠毛状剛毛で先端がシンプルかノコギリ状の物が見られた (Fig.14A-F; Table18, 19.) 。羽毛-冠毛状の部分は、指状突起を持つ小剛毛により構成されていた (Fig.14C) 。腹甲では、先端部がシンプルまたはノコギリ状の羽毛-冠毛状剛毛が見られた (Fig.14A-F; Table19.) 。第 3 顎脚副肢基部は digitate-scale setule とノコギリ状の先端部を持つ長い冠毛状剛毛に覆われていた (Fig.15J-M; table20.) 。第 3 顎脚副肢基部の剛毛は背甲と腹甲より密集していた。これらの剛毛中部から末端までが冠毛状であったが (Fig.15J, M; Table20.) 、基部付近には digitate-scale setule が生えていた (Fig.15K, L) 。冠毛状の部位は弱く指状化した小剛毛をと小さな小剛毛で構成されていた (Fig.15M) 。弱く指状部

を持つ小剛毛は、剛毛の側面と背面に位置していた。一方、小さい小剛毛は剛毛の背面だけに位置していた (Fig.15M) 。ハクセンシオマネキでは、ノコギリ状の先端部と digitate-scale setule を持つ第 3 顎脚副肢の基部の冠毛状剛毛がゴミを捕らえていた (Fig.15N) 。

Müller's Aperture (MA)

スナガニ上科全体の記載

スナガニ上科では第 2 歩脚と第 3 歩脚の間に剛毛の房が見られた種と見られなかった種があった (Figs.11B, 16A, B, D) 。スナガニ科ではヤエヤマシオマネキを除き、観察した種で全て剛毛の房が見られた (Figs.11B, 16A) 。コメツキガニ科ではコメツキガニでは第 1 歩脚と第 2 歩脚の間に剛毛の房が見られた (Fig.16C) 。また、ツノメチゴガニでは第 1 歩脚と第 2 歩脚の間、第 2 歩脚と第 3 歩脚の間で剛毛の房が見られた (Fig16D) 。チゴガニでは剛毛の房は見られなかった (Fig.16B) 。オサガニ科とムツハアリアケガニ科では観察した全ての種で剛毛の房は見られなかった (Fig.16B) 。ミナミコメツキガニでは、歩脚の間に剛毛の房が見られなかったが背甲後縁と第 1 腹節基部に剛毛の列が見られた (Fig.16E, F) 。以下に剛毛の房が見られた種の剛毛の房の形態と剛毛の形態を各科・属ごとに記載する。

コメツキガニ科 **Dotillidae**

コメツキガニ属 ***Scopimera***

コメツキガニの第 1 歩脚と第 2 歩脚の間には、腹側に羽毛状で先端がノコギリ状な剛毛が見られた (Fig.17A; Table.21) 。第 2 歩脚側には括れた剛毛 (Fig.17B, C; Table21.) が、背中側の第 1 歩脚側には、刺のある括れた剛毛 (Fig.17D; Table21.) が見られた。

ツノメチゴガニ属 ***Tmethypocoelis***

ツノメチゴガニの剛毛の房の腹側には、括れた剛毛 (Fig.17E; Table.21) 、小剛毛を持った括れた剛毛で先端がノコギリ状の剛毛 (Fig.17F; Table.21) 、冠毛状で先端がシンプルな剛毛 (Fig.17I, J; Table.21) が見られた。背中側に小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛 (Fig.17P; Table.21) が見られた。

スナガニ科

スナガニ属

スナガニ属ではほとんどの剛毛が括れた剛毛によって構成されている 1 房の剛毛が第 2 歩脚と第 3 歩脚の間に密集していた (Fig.16A.) 。剛毛の房では、括れのある剛毛がもっとも支配的であった (Fig.17G; Table.21) 。また、小剛毛を持つ括れのある剛毛も見られた (Fig.17H; Table.21) 。また、スナガニでは、digitate-scale setule を持ち、先端がシンプルな剛毛 (Fig.17N, O; Table.21) 、小剛

毛を持ち、先端がノコギリ状の剛毛が少数見られた (Fig.17P; Table.21) 。

シオマネキ属

括れた剛毛と冠毛状剛毛によって構成されている 1 房の剛毛の房がヤエヤマシオマネキを除く第 2 歩脚と第 3 歩脚の間に密集していた (Fig.16A.) 。この剛毛の房で支配的な剛毛は、剛毛の軸にそって括れのある括れのある剛毛であった (Fig.17G; Table.21) 。しかしながら、ヤエヤマシオマネキは括れた剛毛を持っていなかった (Table.21) 。括れた剛毛は腹側の部位で見られた (Fig.17G) 。シオマネキ属では剛毛の房の背面は、ノコギリ状またはシンプルな先端を持つ冠毛状剛毛が占めていた (Fig.17I, J, K; Table.21) 。剛毛の房では、小剛毛を持つ括れた剛毛 (Fig.17H; Table.21) 、シンプルまたはノコギリ状の先端を持つ小剛毛を持つ剛毛 (Fig.17L; Table.21) 、ノコギリ状剛毛 (Fig.17M; Table.21) 、digitate-scale setule と小剛毛を持つ剛毛 (Fig.17N, O; Table.21) 、シンプル剛毛があった (Same as Fig.17J; Table.21) 。

ミナミコメツキガニの水循環システムの形態学的特徴

第 2 から第 7 腹節の縁は羽毛上剛毛に覆われていた (Fig.18A, B, C) 。腹甲は冠毛状剛毛に覆われていた (Fig.18D) 。密集した剛毛の列は、背甲の後部の縁

と第 1 腹節の基部の縁に生えていた (Fig.16 E, F)。これらの剛毛は縁に 3 列の剛毛の縁を作っていた (Fig.19A, B, E) 。剛毛の長さは外側の層から内側の層に行くに従って減少した (Fig.18B, E) 。もっとも外側の層では長いシンプルな剛毛が見られた (Fig.18C) 。長いシンプルな剛毛は環状構造を有していた (Fig.18D) 。中間の層では、先端がノコギリ状な小剛毛を有した剛毛が見られた (Fig.18E, F) 。最も内側の層では小さなノコギリ状剛毛が見られた (Fig.18G) 。先端がノコギリ状な小剛毛を有した剛毛はシンプルな剛毛より短かったが、ノコギリ状剛毛より長かった。

ハサミ脚

スナガニ上科全体での記載

全てのスナガニ上科のカニ類はハサミ脚に剛毛を供えていた (Fig.20) 。ミナミコメツキガニを除くスナガに類では特に長節とハサミ脚の先端部に剛毛があった (Fig.20B, D) 。長節の剛毛はムツハアリアケガニ科を除いて小歯を有していた (Table22.) 。先端部の剛毛はオサガニ科とシオマネキ属では概して小歯状剛毛であった (Fig.22B; Table23.) 。他のカニ類はシンプルな剛毛であった (Fig.22A; Table23.) 。

ムツハアリアケガニ科

ムツハアリアケガニ属 *Camptandrium*

ムツハアリアケガニの長節には冠毛状剛毛が生えていた（Fig.21A; Table22.）。ハサミ脚の先端部にはシンプルな剛毛が見られた（Fig.22A; Table23.）。

アリアケモドキ属 *Deiratonotus*

カワスナガニの長節には、冠毛状剛毛、冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛、ノコギリ状剛毛、シンプルな剛毛が見られた（Fig.21A, B, C; Table22.）。ハサミ脚の先端部では小歯状剛毛が見られた（Fig.22B; Table23.）。

コウナガカワスナガニ属 *Moguai*

コウナガカワスナガニの長節には、冠毛状で先端がシンプルな剛毛、冠毛状で先端が拳上な剛毛シンプルな剛毛が見られた（Fig.21D, E, F; Table22.）。ハサミ脚の先端部ではシンプルな剛毛が見られた（Fig.22A; Table23.)。

コメツキガニ科 Dotillidae

チゴガニ属 *Ilyoplax*

チゴガニのハサミ脚の長節には、冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛、シンプル剛毛が見られた（Fig.21B, C; Table22.）。これらの剛毛の内、冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が最も多く見られ、支配的であった。ハサミ脚の先端部では、シンプルな剛毛が見られた（Fig.22A; Table23.）。

コメツキガニ属 *Scopimera*

コメツキガニのハサミ脚の長節では、冠毛状剛毛、シンプルな剛毛が、小歯状剛毛が見られた (Fig.21A, C, D; Table22.) 。これらの剛毛の内、小歯状剛毛が最も多く見られ、支配的であった。

ツノメチゴガニ属 *Tmethypocoelis*

ツノメチゴガニのハサミ脚の長節では冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛、シンプルな剛毛、小歯状剛毛が見られた (Fig. 21B, C, D; Table22.) 。これらの剛毛の内、小歯状剛毛が最も多く見られ、支配的であった。ハサミ脚の先端部では、シンプルな剛毛が見られた (Fig.22A; Table23) 。

オサガニ科 Macrophthalmidae

オサガニ属 *Macrophthalmus*

観察されたオサガニ属のハサミ脚の長節には全て小歯状剛毛が見られた。フタハオサガニでは冠毛状な剛毛が見られた (Fig.21A; Table22.) 。フタハオサガニとヤマトオサガニは冠毛状で先端がノコギリ状の剛毛が見られた (Fig.21B ;Table22.) 。冠毛上で先端がシンプルな剛毛がオサガニ、フタハオサガニ、メナガオサガニ、タイヨウオサガニで見られた (Fig.21D; Table22.) 。小剛毛を持ち先端がシンプルな剛毛はオサガニ、フタハオサガニ、タイヨウオサガニで見られた (Fig.21H, I; Table22.) 。小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛がフタハオサガニとタイヨウオサガニで見られた (Fig.21H, J; Table22.) 。ノコギリ状

剛毛は、オサガニ、ヤマトオサガニで見られた (Fig. 21C; Table22.) 。シンプルな剛毛がオサガニ、メナガオサガニ、ヤマトオサガニ、タイヨウオサガニで見られた (Fig.21C; Table22.) 。ハサミ脚の先端部では、メナガオサガニを除いて全て小歯状剛毛が見られた (Fig.22B; Table23.) 。メナガオサガニのハサミ脚の先端部では、シンプルな剛毛が見られた (Fig.22A; Table23.) 。

ミナミコメツキガニ科 Mictyridae

ミナミコメツキガニ属 *Mictyris*

ミナミコメツキガニの掌節では剛毛の房が見られ、剛毛の房は小歯状剛毛で構成されていた (Fig.20A, B, 21G) 。腕節では、ノコギリ状剛毛の房が見られた (Fig.20A, C, 20C) 。ハサミ脚の先端部では、シンプルな剛毛が見られた (Fig.22A; Table23.) 。

スナガニ科

スナガニ属

スナガニ属のハサミ脚の長節ではシンプルな剛毛が見られた (Fig.22C; Table22.) 。また、ハサミ脚の先端部ではシンプルな剛毛が見られた (Fig.22A; Table23.) 。

シオマネキ属

シオマネキ属の長節では、オキナワハクセンシオマネキを除き、小歯状剛毛

が見られた (Fig.21G; Table22.) 。小歯と digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状の剛毛がオキナワハクセンシオマネキで見られた (Fig.21K, L; Table22.) 。digitate-scale setule と小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛がハクセンシオマネキとオキナワハクセンシオマネキで見られた (Fig.21M, N, O, P; Table22.) 。冠毛状剛毛がベニシオマネキでみられた (Fig.21A; Table22.) 。冠毛状で先端がシンプルな剛毛がオキナワハクセンシオマネキで見られた (Fig.21D; Table22.) 。冠毛状で小歯を持っている剛毛がハクセンシオマネキで見られた (Fig.21Q; Table22.) 。小剛毛を持ち先端がノコギリ状の剛毛がヒメシオマネキとハクセンシオマネキで見られた (Fig.21H, F; Table22.) 。ノコギリ状剛毛がヒメシオマネキとルリマダラシオマネキで見られた (Fig. 21C; Table22.) 。シンプルな剛毛が全てのシオマネキ属で見られた (Fig.21C; Table22.) 。これらの剛毛の中でも小歯を有している剛毛が最も数が多く、支配的であった。剛毛の先端部では、すべて小歯状剛毛を有していた (Fig.22B; Table23.) 。

水循環行動

シオマネキ類は、片方の第 2 歩足と第 3 歩脚の間の剛毛の房を底質に押し付ける為に体を傾かせた (Fig.23A, B, E, F) 。剛毛の房を底質につけて数秒後、シオマネキ類は exhalant aperture から染色された水を排出した (Fig.23C, G) 。その

後、水は exhalant aperture から pterygostomium をとおり、ハサミ脚基部の MEA に達した (Fig.23D, H) 。染色された水が pterygostomium をながれている間、シオマネキ類はハサミ脚の長節を pterygostomium にそって左右に動かした (Fig. 24A, B, C, D, E, F, G) 。また、底質につけていない剛毛の房を第 2 歩脚と第 3 歩脚を動かす事によって掃除した (Fig.24H, I, J, K, L) 。また、オスのシオマネキ類は小型のハサミ脚のみを pterygostomium にそって動かした (Fig.24M, N, O) 。これらの一連の行動をシオマネキ類は繰り返した。また、コメツキガニもシオマネキのメスと同じ行動を示した。

ミナミコメツキガニは、背甲縁の剛毛と第 1 腹節基部の剛毛を底質につけるため体を後ろに傾かせた (Fig.25A, B, C, D) 。この状態を約 10 秒間保った後、Exhalant aperture と口器から染色された水を排出した (Fig.25E, F) 。染色された水は、Exhalant aperture と口器から腹節の上を流れた (Fig.25E, F, L) 。Exhalant aperture から排出された染色水が第 3 顎脚の表面を流れている間、ハサミ脚は第 3 顎脚に沿って動かされた (Fig.25G, H) 。ハサミ脚を動かした後、ミナミコメツキガニは体を底質から持ち上げ、Exhalant aperture か口器から水を排出した。後に、ミナミコメツガニは、立ち上がり、ハサミ脚を第 3 顎脚副肢の表面に沿って上げ、掃除をした (Fig.25I) 。そして、ミナミコメツキガニは、ハサミ脚を第 3 顎脚副肢に沿って下げ、また他のハサミ脚を第顎脚副肢に沿って上げた

(Fig.25J)。さらに、ミナミコメツキガニは上げたハサミ脚を下げ（Fig.25K）、この行動を繰り返した。これらの行動の後、ミナミコメツキガニは元の状態に戻った（Fig.25A）。

また、水を循環させる際、観察したカニ類は顎脚を盛んに動かしていた。

剛毛切除実験

ハクセンシオマネキの第 2 歩脚と第 3 歩脚に剛毛の房を切除する実験を行った。ハクセンシオマネキは片方の剛毛の房を底質につけるために体を傾ける行動を示したが、1 時間経っても exhalant aperture から染色された水を排出しなかった。

掃除行動の掃除能力の実験

第 3 顎脚を泥で覆われたシオマネキ類は、exhalant aperture から水を排出し、ハサミ脚の長節を pterygostomium に沿って動かした（Fig.26A, B, C, E, F）。また、ハサミ脚の先端部を用いて泥を落とした（Fig.26D, F）。落とされた泥は水とともに MEA に達した。MEA に達した泥はハサミ脚によって取り除かれた（Fig.26G, H）。これらの一連の行動の後、実際に第 3 顎脚副肢の表面は綺麗になっていた（Figs.26I, 28）。コメツキガニ、チゴガニ、ヒメヤマトオサガニ、ツノメガニも

同様な行動を示した。

第 3 顎脚を泥で覆われたミナミコメツキガニは exhalant aperture から水を排出し、水循環の間の行動と似た行動を示した (Fig.27) 。泥はハサミ脚による掃除により取り除かれ、exhalant aperture から排出された水により流された (Fig.27D) 。この行動の後、第 3 顎脚の表面は綺麗になっていた (Figs.27E, 28) 。

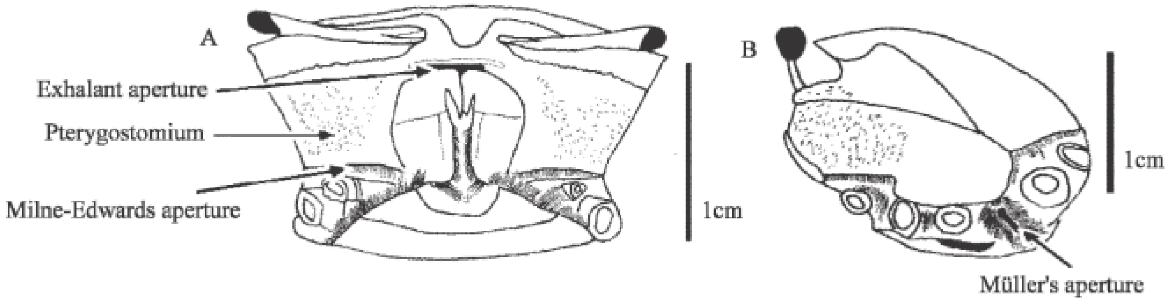

Fig.11. Anterior and lateral view view of *U. tetragonon*. A, anterior view of *U. tetragonon*; B, lateral view of *U. tetragonon*.

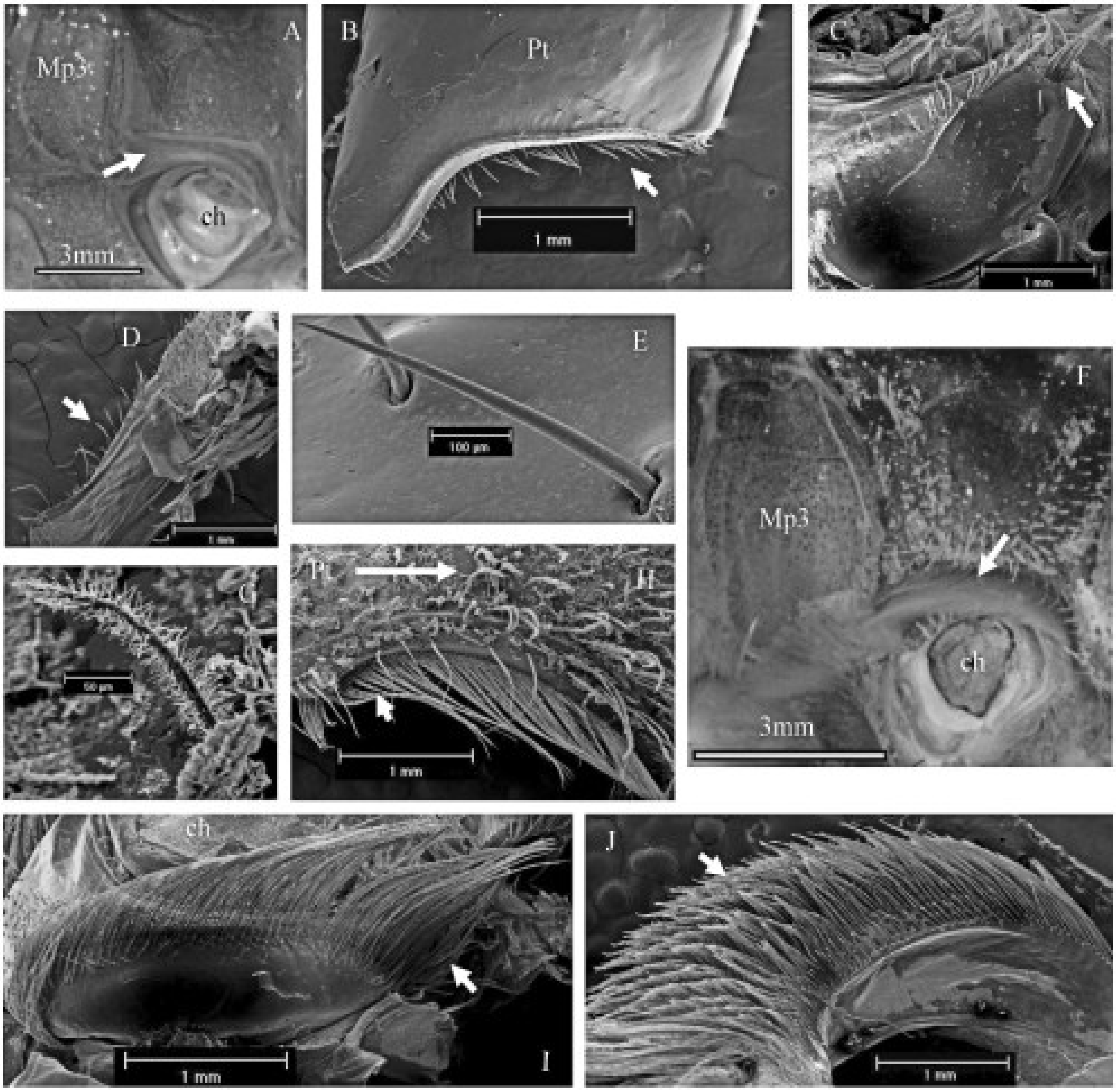

Fig.12. Milne-Edwards aperture (MEA) and each part of MEA. A, left side view of *O. cordimana* mouth field, MEA (arrow) located above cheliped; B, lower part of right pterygostomium of *O. stimpsoni*, lower margin with some setae consist to carapace margin (CM) of MEA; C, close-up view of left sternal margin (SM) of *O. cordimana*; D, basal part of epipod of third maxilliped (EpMp3) of *O. cordimana*; E, simple seta on pterygostomium of *O. cerathophthalma*; F, left side view of *U. perplexa* mouth field, MEA (arrow) located above cheliped; G, pappose setae on pterygostomium in H; H: lower part of left pterygostomium of *U. crassipes*, lower margin of some setae consist of carapace margin; I, right SM of *U. crassipes*; J, basal part of the EpMp3 of *U. dussumieri*. ch: cheliped; Mp3: third maxilliped; Pt: pterygostomium. Arrow points to setae.

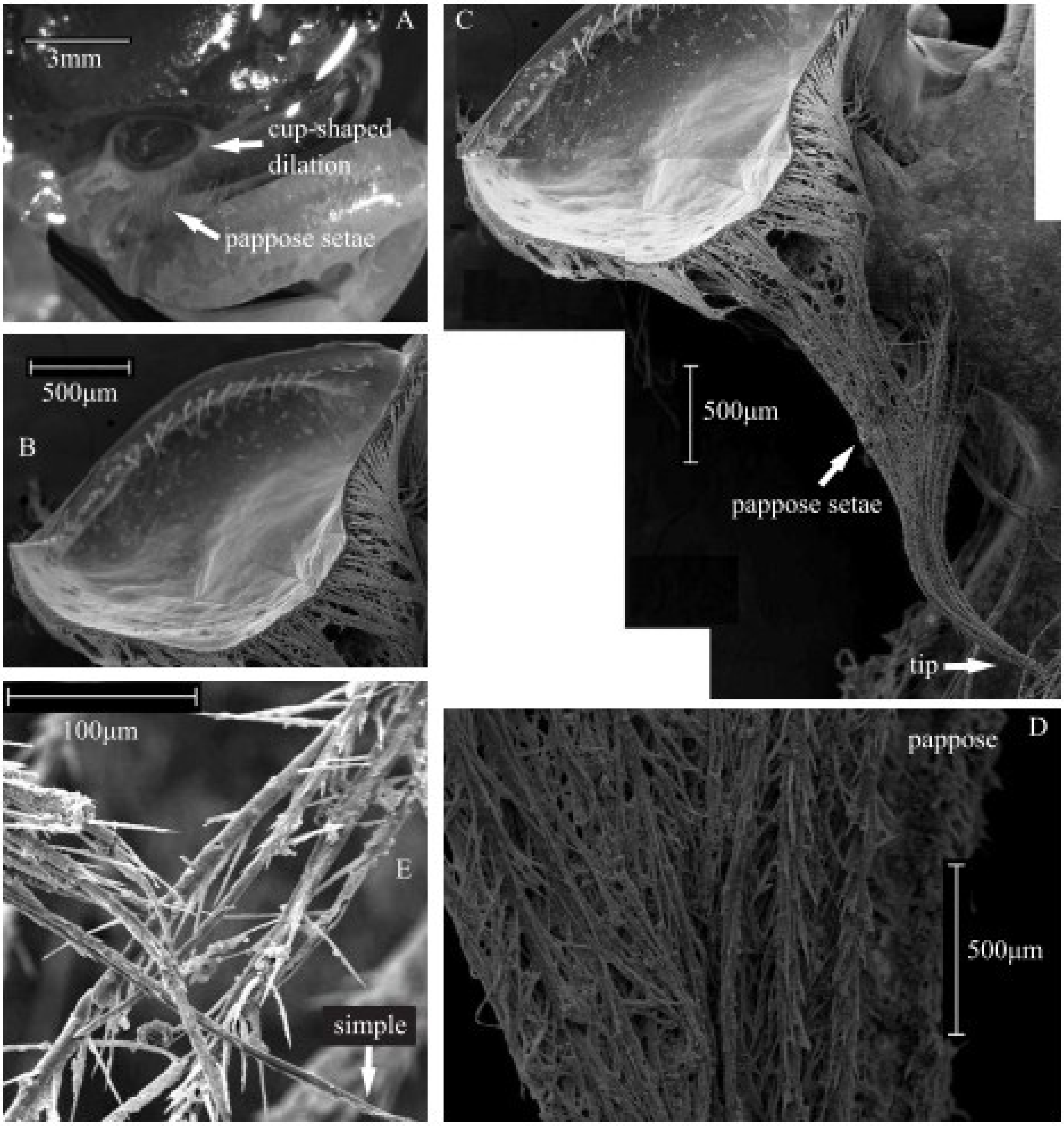

Fig.13. Body parts involved in water-circulation system of *Mictyris guinotae*. A, Milne-Edwards aperture (MEA) and the cup-shaped dilation of the epipod of the third maxilliped: the MEA is sealed by a cup-shaped dilation of the epipod of the third maxilliped; B, close-up of the cup-shaped dilation of the epipod of the third maxilliped; C, pappose setae of the cup-shaped dilation of the epipod of the third maxilliped; D, close-up of the setae in C; E, close-up of the tip of the setae in C.

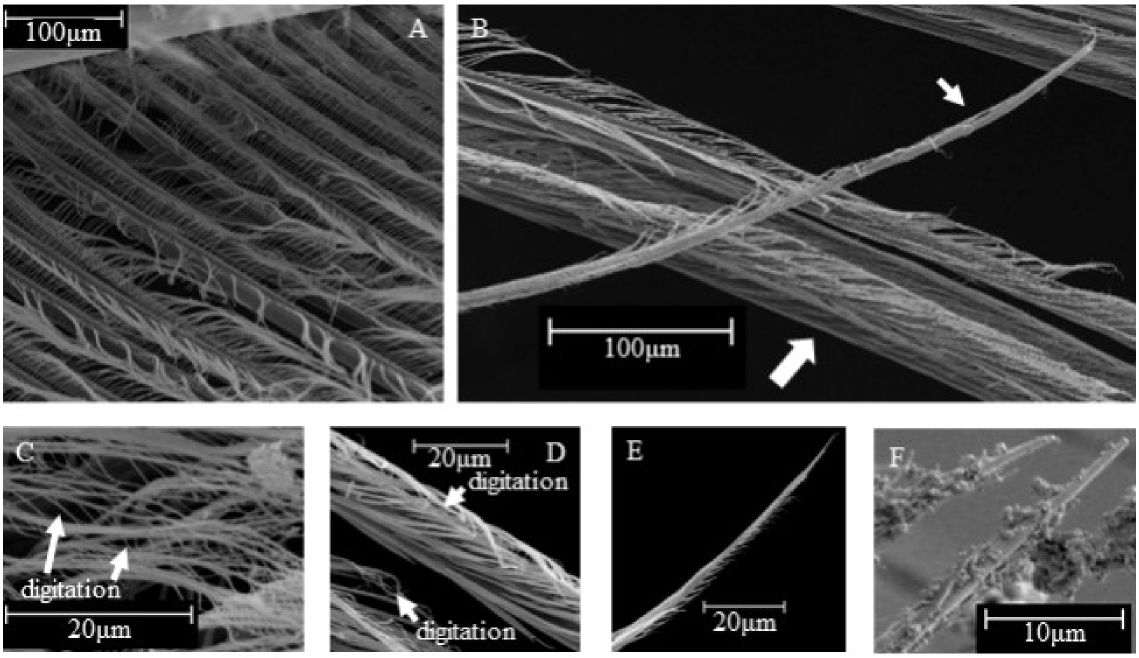

Fig.14. Setae on carapace margin (CM) and sternal margin (SM) of MEA. A, basal part of setae on CM of *U. dussumieri*; B, distal part (arrow) and middle part (large arrow) of setae on CM of MEA of *U. dussumieri*; C, close-up of basal part of seta on CM of MEA of *U. dussumieri*; D, Close-up of middle part of the seta on CM of MEA of *U. dussumieri*; E, close-up of the setal tip of seta on CM of MEA of *U. dussumieri*; F, distal view of the plumo-pappose setae on SM of MEA of *U. lactea*.

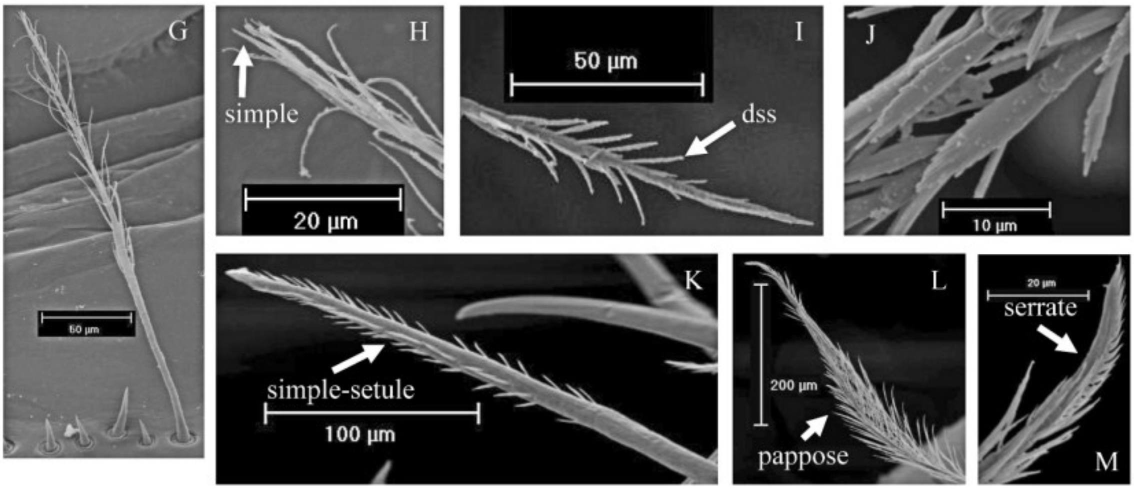

Fig.14 (continued). G, pappose seta (with simple tip) on SM of MEA of *O. stimpsoni*; H, close-up of distal part of pappose seta on SM of MEA of *O. stimpsoni*; I, distal part of digitate-scale-setule seta on CM of MEA of *O. cordimana*; J, close-up view of digitate-scale setules on digitate-scale-setule setae on CM of MEA of *O. cordimana*; K, total view of simple-setule seta on SM of MEA of *O. cerathophthalma*; L, distal view of pappose seta with serrate tip on SM of MEA of *O. cerathophthalma*; M, close-up view of setal tip on pappose setae with serrate tip on SM of MEA of *O. cerathophthalma*. dss: digitate-scale setule.

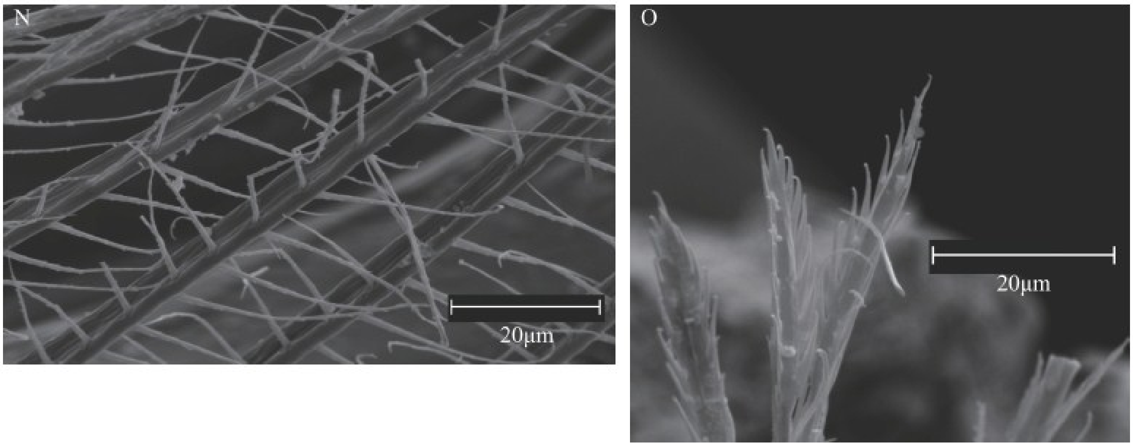

Fig.14 (continued). N, plumose setae on CM of *M. pyriforme*; O, the tips of setae in N.

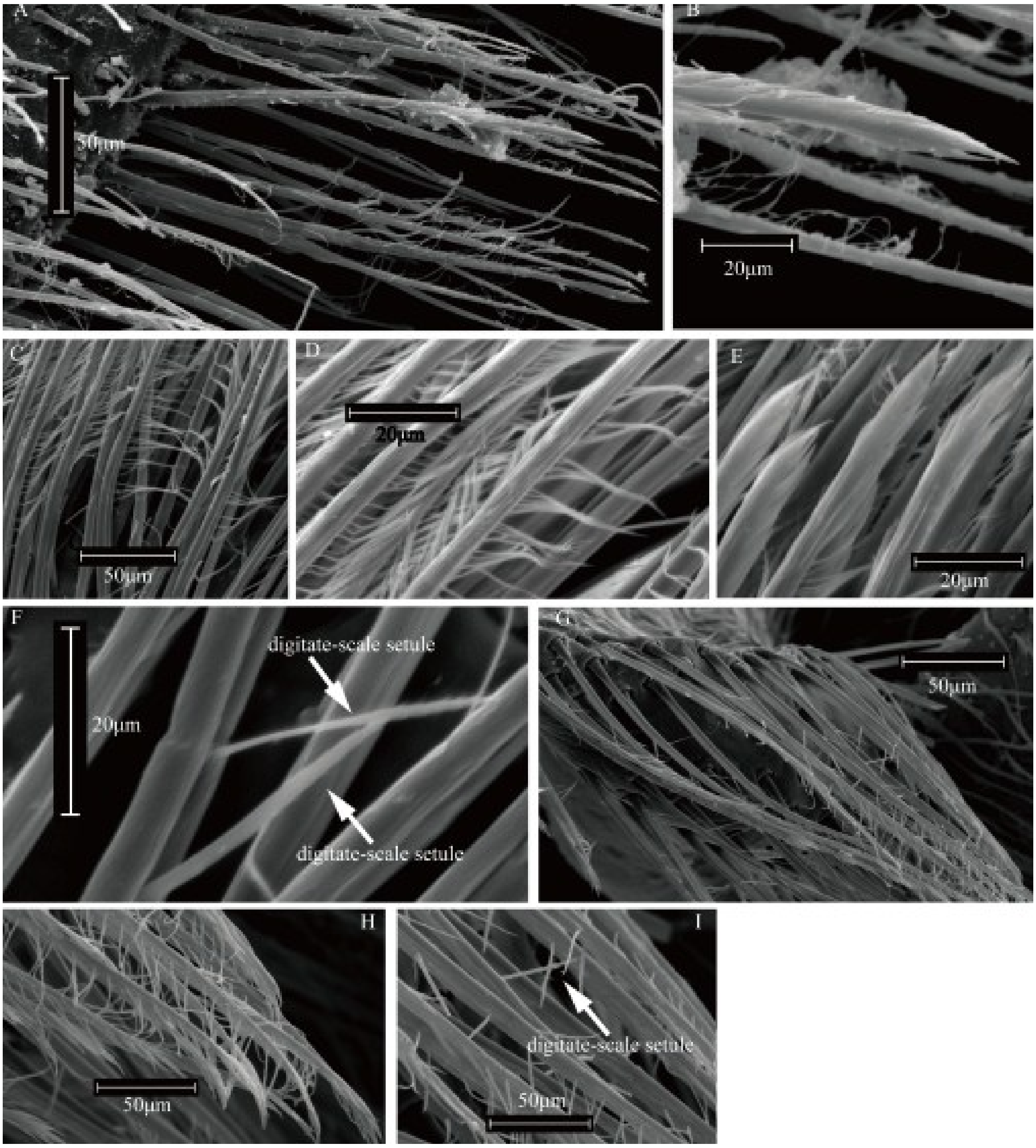

Fig.15. Setae on the basal part of epipod of third maxilliped fitted into MEA. A, Plumose setae (with serrate tip) of *C. sexdentatum*; B, Close-up of the tip of the seta in A; C, Middle part of plumose-pappose setae (with digitate-scale setule and serrate tip) of *M. pacificus*; D, Distal part of plumose-pappose setae (with digitate-scale setule and serrate tip) of *M. pacificus*; E, Tips of the setae in C and D; F, Close-up of the digitate-scale setules of plumose-pappose setae (with digitate-scale setule and serrate tip) of *M. pacificus*; G, Plumose setae (with digitate-scale setule and serrate tip) of *M. pyriforme*; H, Distal part of the setae of G; I, Close-up of the digirare-scale setule of the plumose setae (with digitate-scale setule and serrate tip) of *M. pyriforme*.

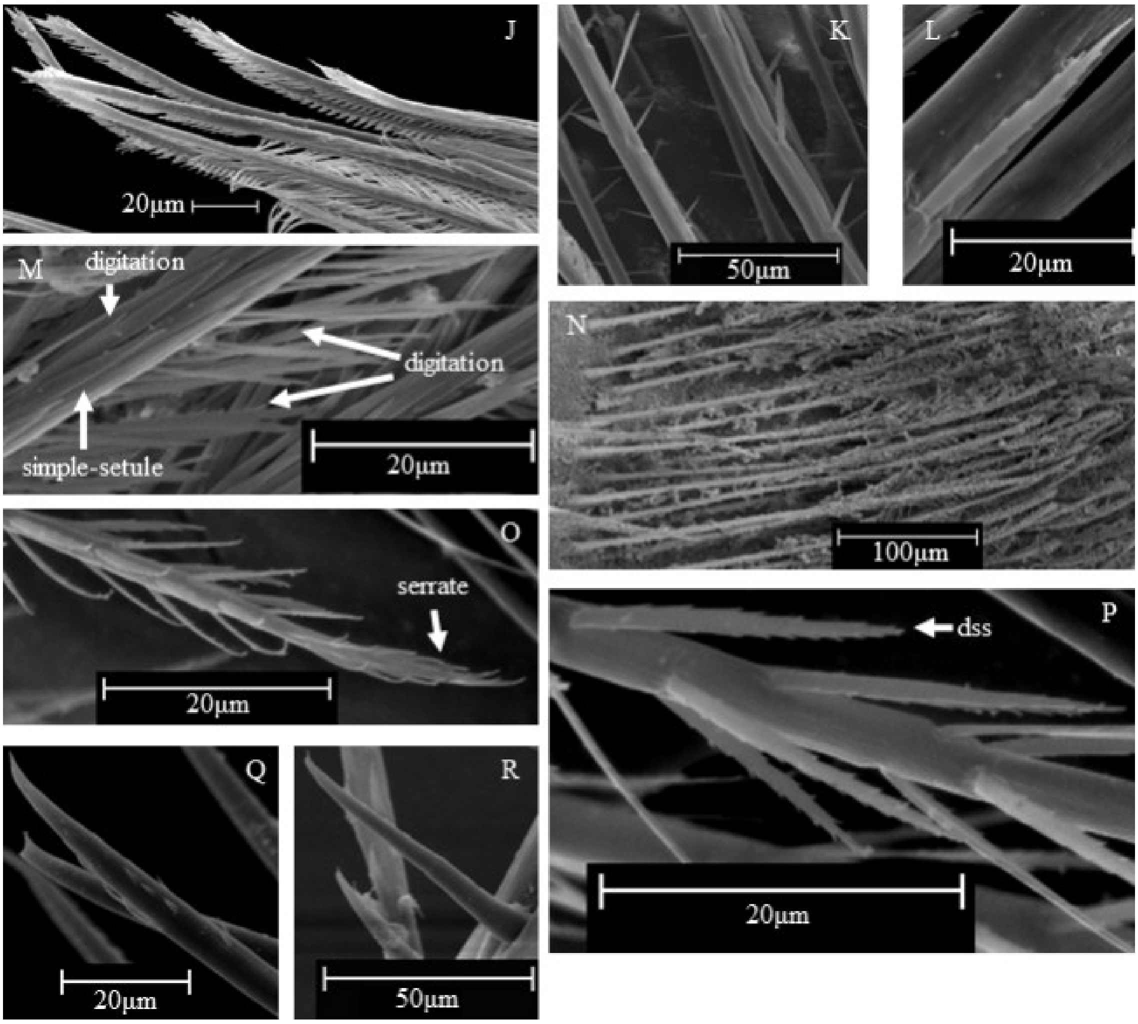

Fig.15 (continued). J, distal part of pappose setae (with digitate-scale setules and serrate tip) of *U. dussumieri*; K, basal part of setae of *U. dussumieri*; L, close-up view of digitate-scale setule of pappose setae (with digitate-scale setules and serrate tip) of *U. vocans*; M, close-up of distal part of the pappose setae (with digitate-scale setules and serrate tip) of *U. tetragonon*; N, fouled pappose setae (with digitate-scale setules and serrate tip) of *U. lactea*; O, distal part of digitate-scale setule seta of *O. stimpsoni*; P, close-up view of digitate-scale setules of digitate-scale-setule setae of *O. stimpsoni*; Q, short tiny normal setule seta of *O. cordimana*; R, whole simple seta of *O. cordimana*. dss: digitate-scale setule.

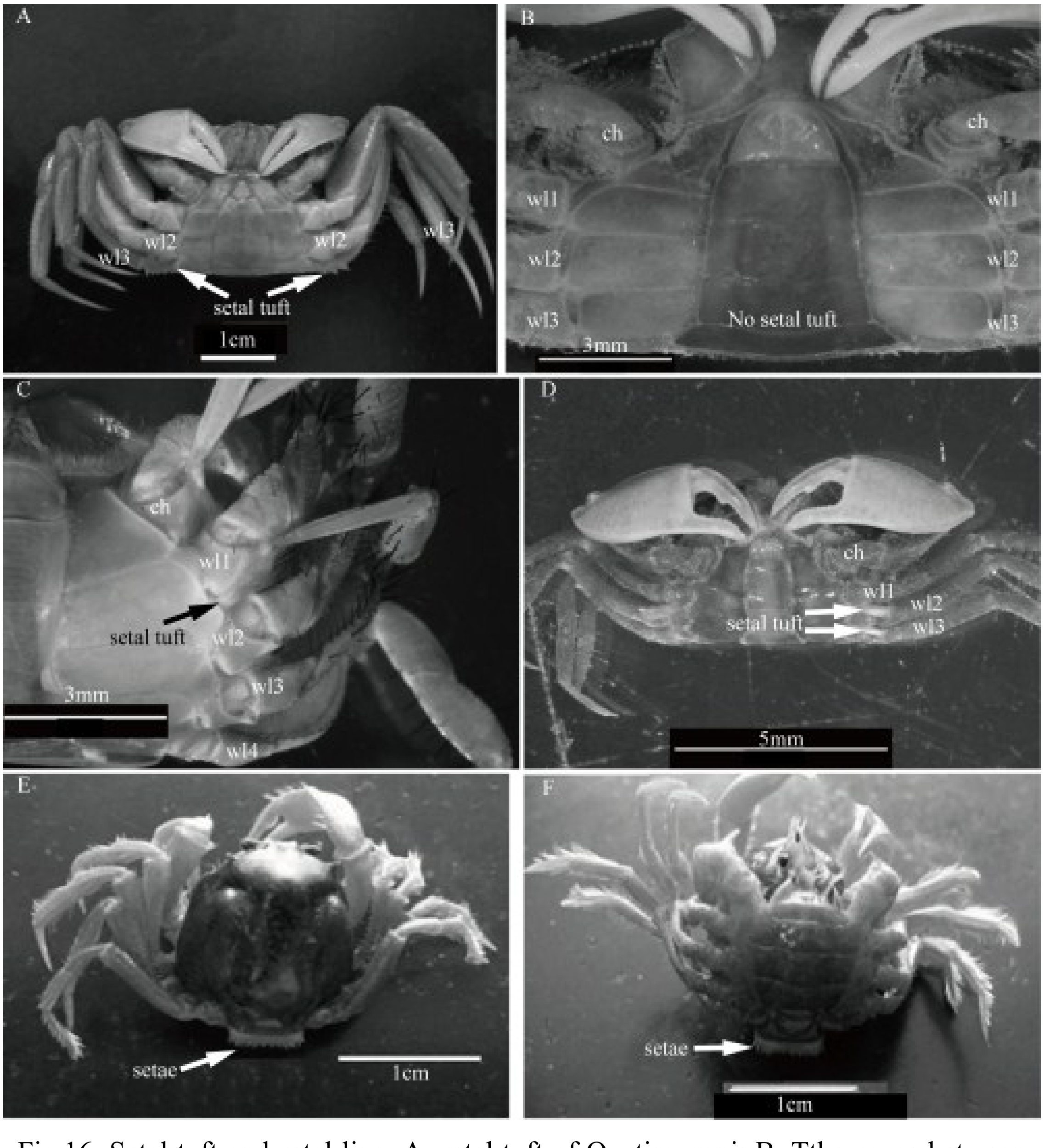

Fig.16. Setal tuft and setal line. A, setal tuft of O. stimpsoni; B, Tthe space between walking leg of M. banzai; C, setal tuft of *S. globosa*; D, setal tuft of T. choretes; E, dorsal view of whole body of *M. guinotae*; F, ventral view of whole body of *M. guinotae*. ch: cheliped; wl: walking leg.

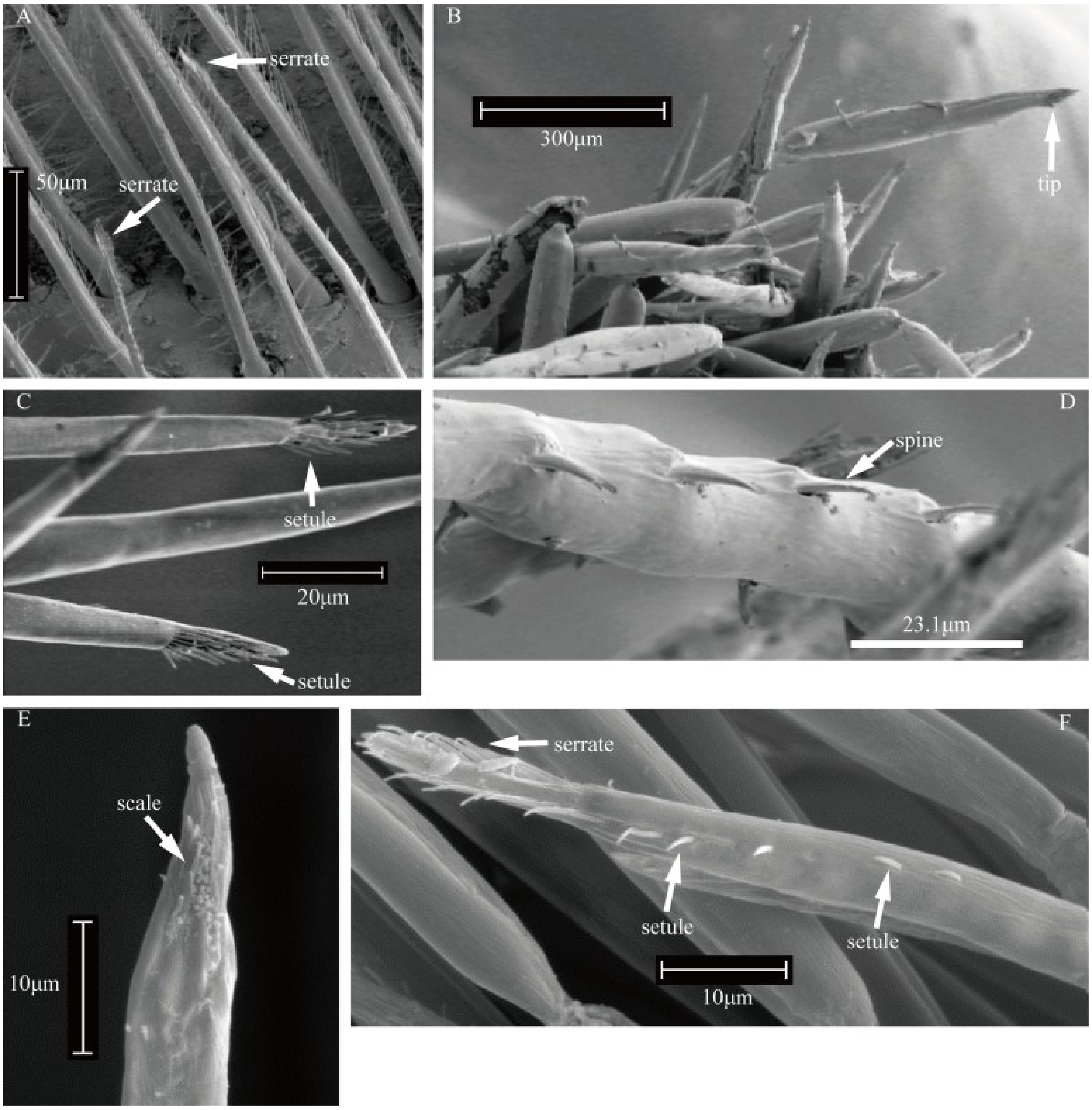

Fig.17. Setae of the setal tuft. A, the plumose setae (with serrate tip) of *S. globosa*; B, the constricted setae (with setule tip) of *S. globosa*; C, close-up of the tip of the constricted setae of *S. globosa*; D, the constricted seta (with spine) of *S. globosa*; E, the tip of the constricted setae of *T. choretus*; F, the constricted seta (with setule and serrate tip) of T. choretus.

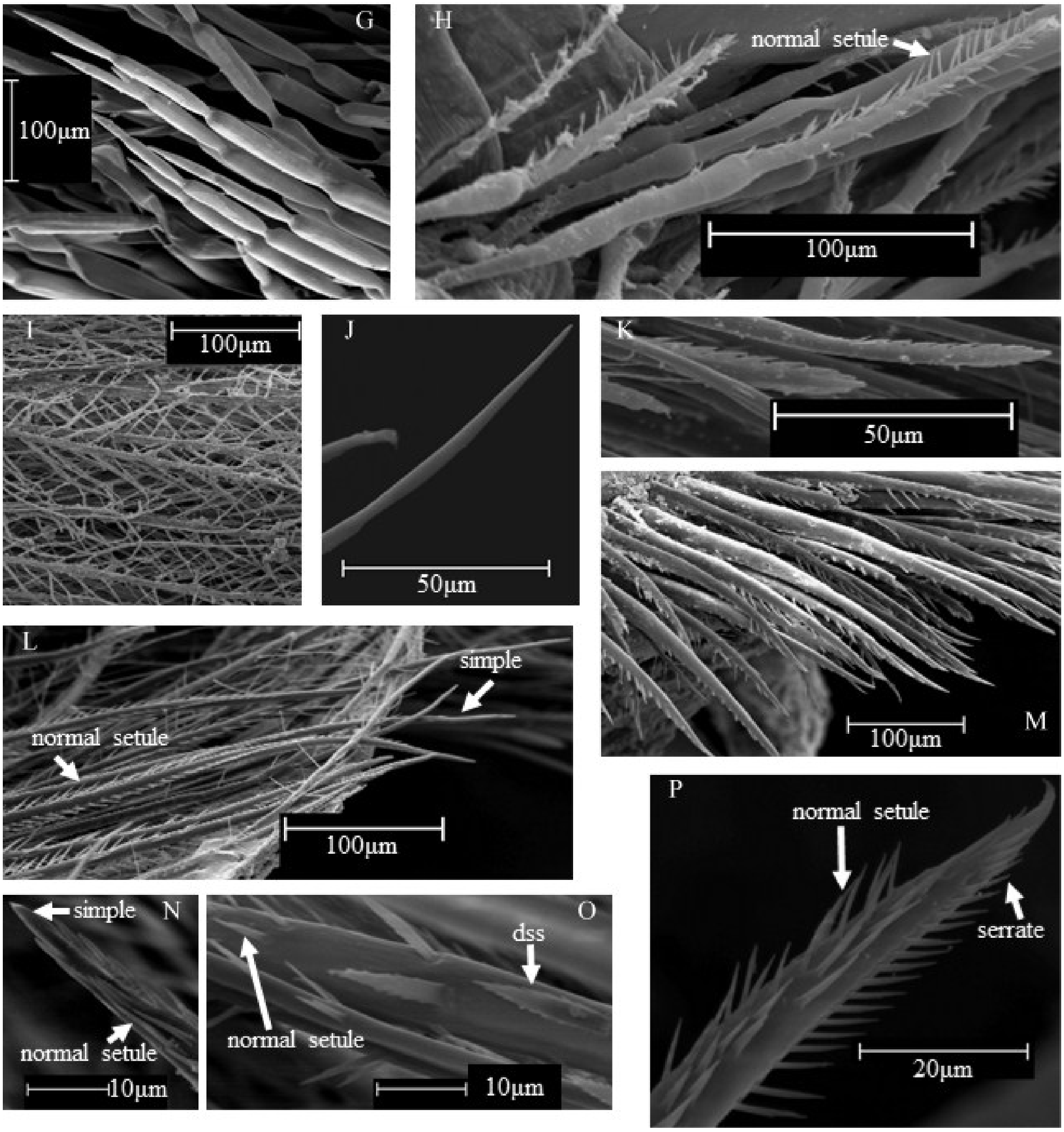

Fig.17 (continued). G, constricted setae of *O. cordimana*; H, constricted setae (with normal setules) of *O. stimpsoni*; I, pappose seate of *U. dussumieri*; J, simple tip of pappose setae of *U. dussumieri*; K, serrate tip of pappose setae of *U. dussumieri*; L, normal setule setae (with simple tip) of *U. dussumieri*; M, serrate setae of *U. dussumieri*; N, simple tip of mixed digitate-scale setule with normal setule seta of *U. perplexa*; O, close-up of the digitate-scale setules and simple-setules on mixed digitate-scale setule with simple-setule seta of *U. crassipes*; P, normal setule seta (with serrate tip) of *O. stimpsoni*. dss: digitate-scale setule.

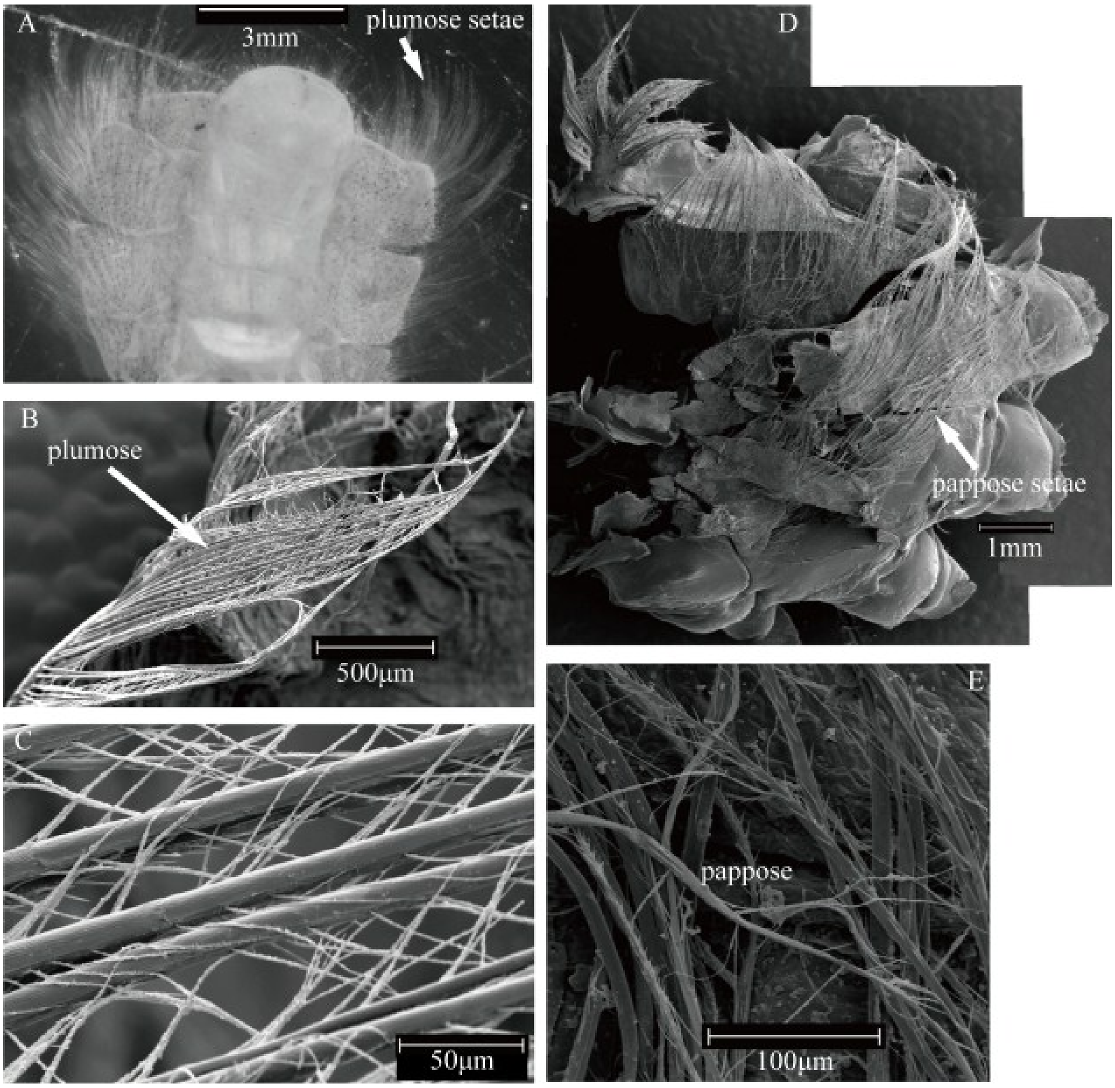

Fig.18. Dorsal view of abdomen and ventral view of sternum of *M. guinotae*. A, abdomen; B, plumose setae of the marginal abdomen; C, close-up of the setae in B; D, sternum; E, pappose setae on sternum.

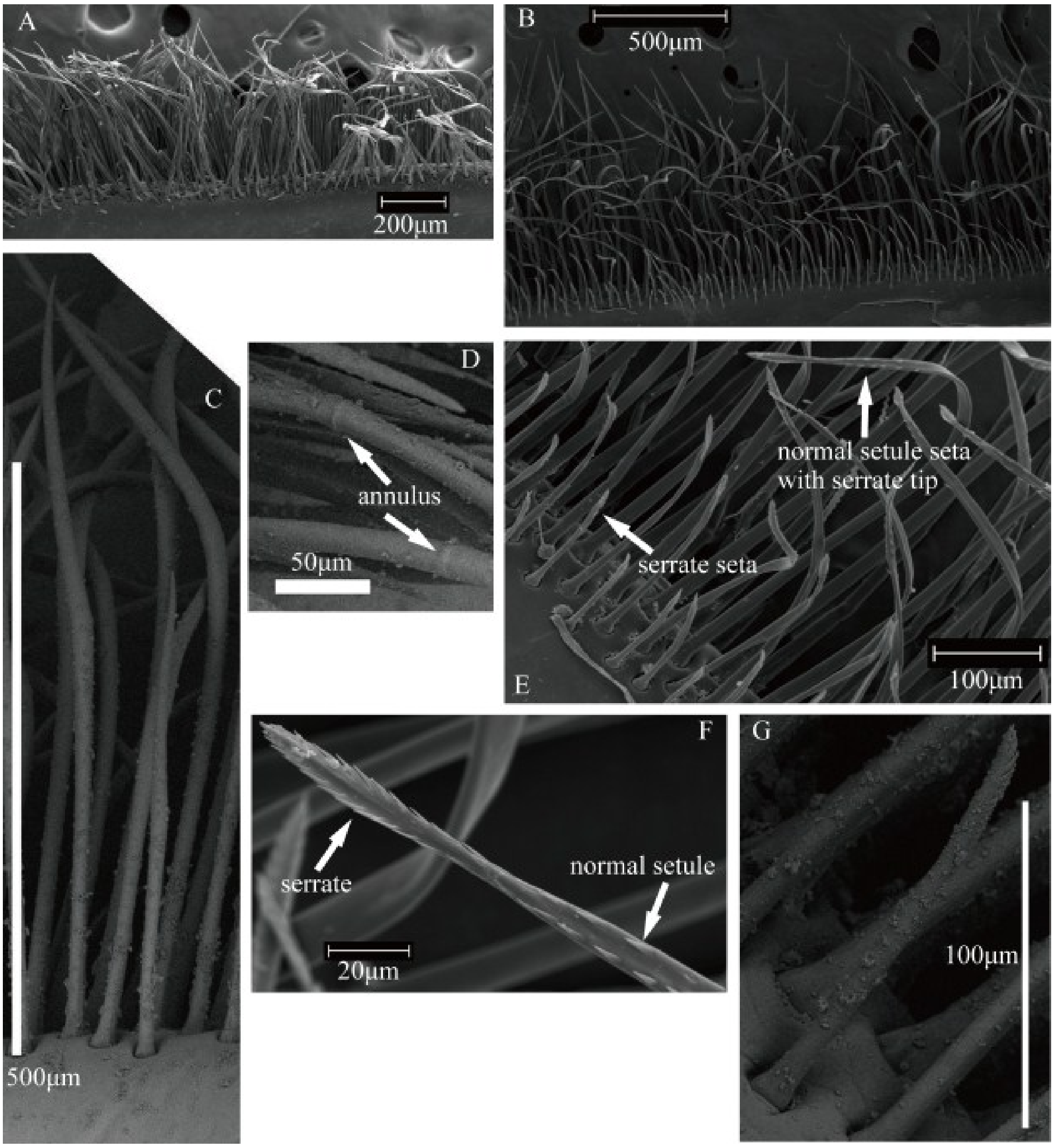

Fig.19. Details of the posterior dense setal rows. A, outer body view of dense setal row on the proximal border of the first abdominal segment; B, inner body view of the dense setal row on the posterior border of the carapacial margin; C, long simple setae on the proximal border of the first abdominal segment; D, annulus of the long simple setae; E, close-up of the inner view of a setal row on the posterior border of the carapacial margin; F, close-up of the normal setule setae with serrate tip of seta in E; g,G close-up of the serrate setae in E.

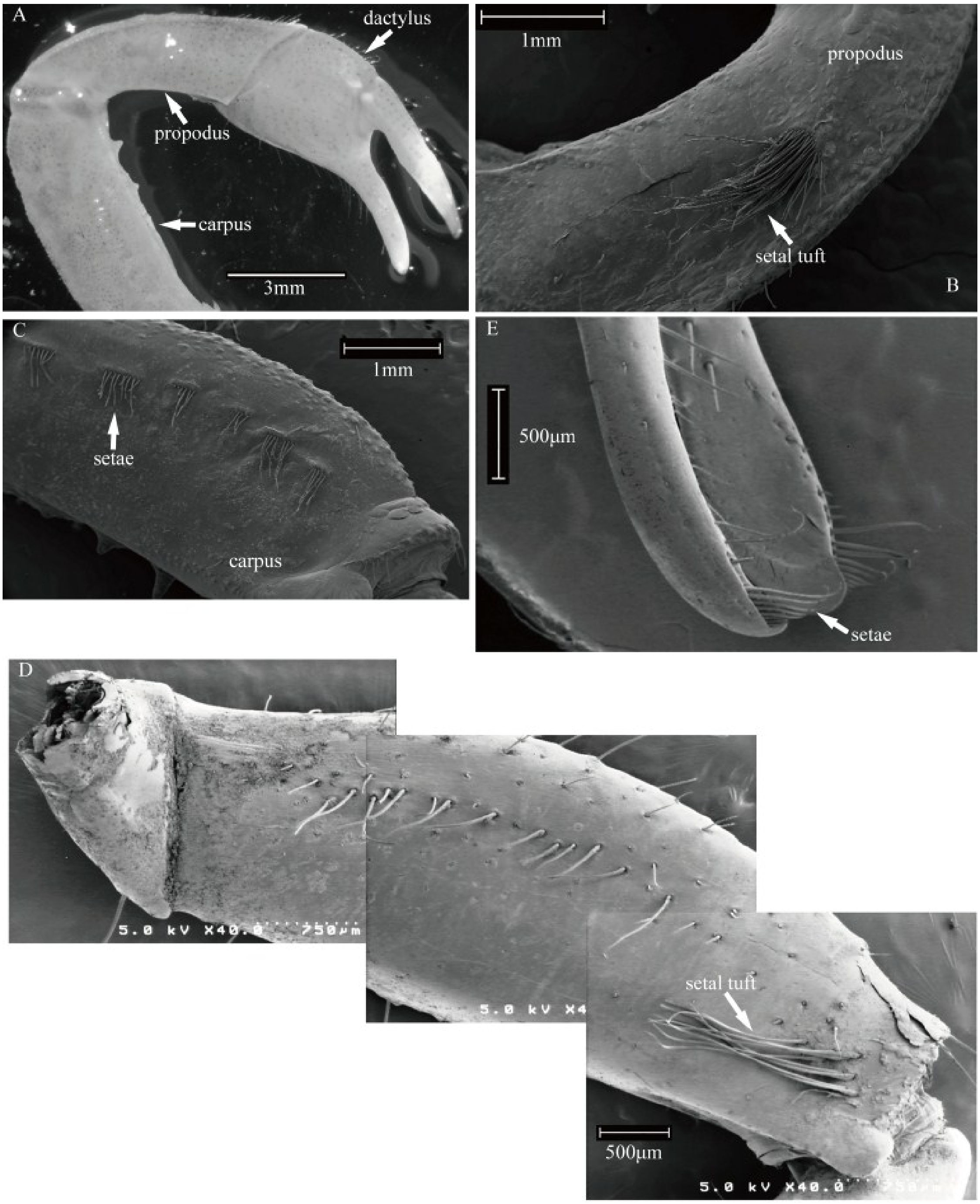

Fig.20. Cheliped. A, the cheliped of *M. guinotae*; B, the propodus of the cheliped of *M. guinotae*; C, the carpus of the cheliped of *M. guinotae*; D, the merus of *U. lactea*; E, the tip of the cheliped of *U. lactea*.

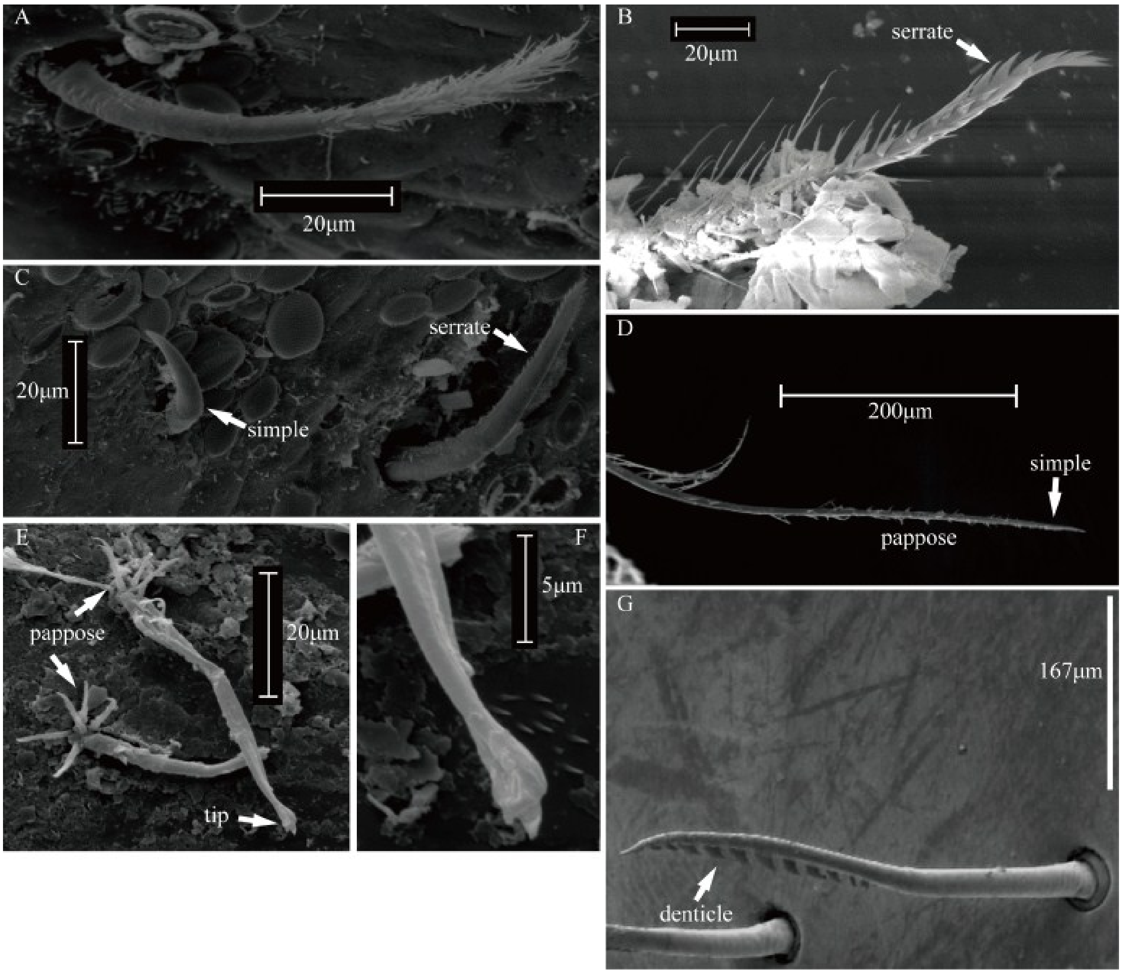

Fig.21. The setae of merus and propodus. A, the pappose setae of *D. japonicus*; B, the pappose setae (with serrate tip) of *M. convexus*; C, the serrate and simple setae of *D. japonicus*; D, the pappose setae (with simple tip) of *M. abbreviates*; E, the pappose setae (with fist tip) of *M. pyriforme*; F, Close-up of the tip of the seta in E; G, the denticulate seta of *U. arcuata*.

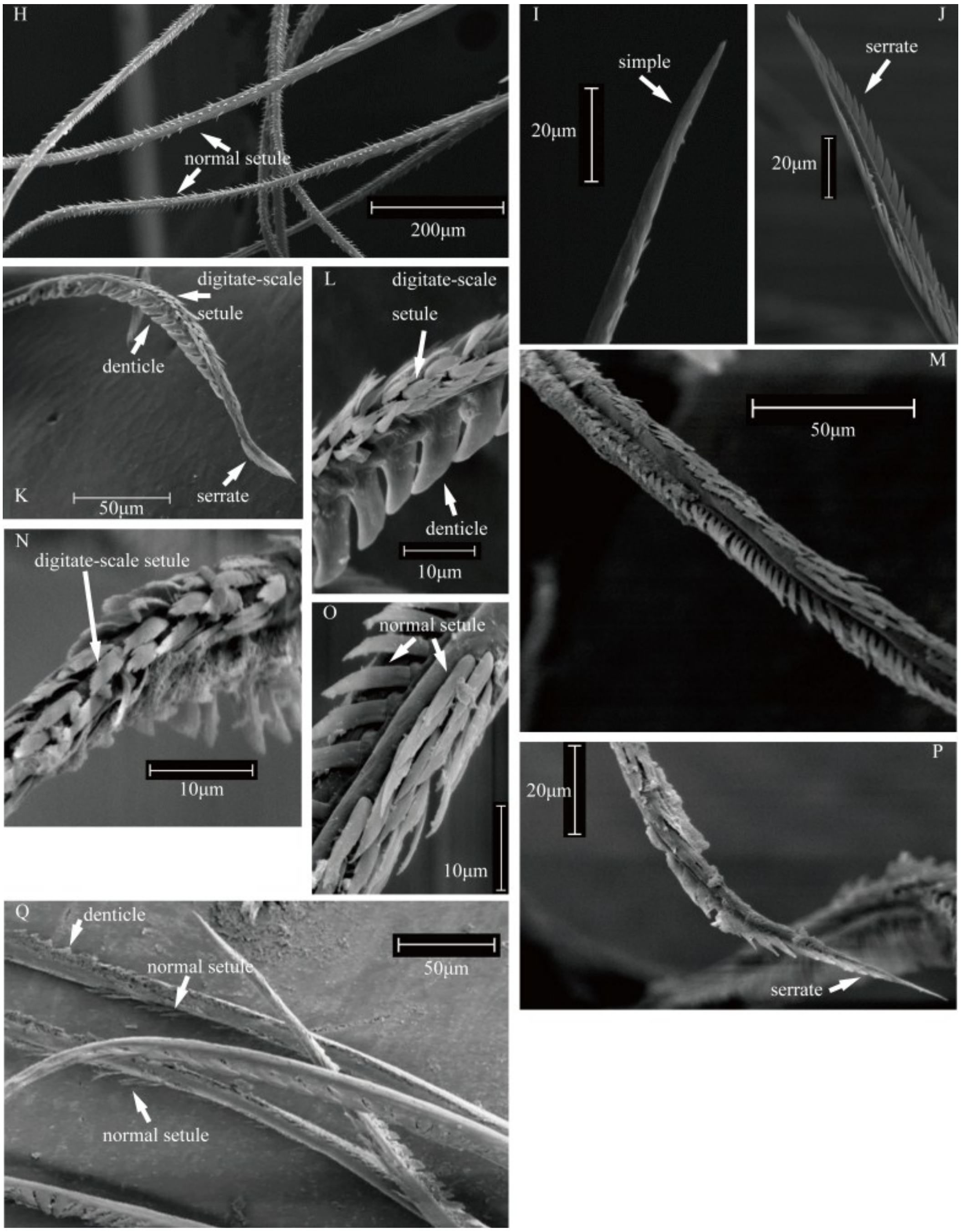

Fig.21 (continued). H, the normal setule setae of *M. convexus*; I the simple tip of the normal setule setae; J, the serrete tip of the normal setule setae; K, the denticulate setae (with digitate-scele setules and serrate tip) of *U. perplexa*; L, close-up of the digitate-scale setules and denticles of the seta in K; M, the mixed digitate-scale setules and normal setule seta (with serrate tip) of *U. perplexa*; N, close-up of the digitate-scale setules of seta in M; close-up of the normal setule setae of seta in M; P, the tip of the seta in M; Q, the denticulate setae (with normal setules) of *U. lactea*.

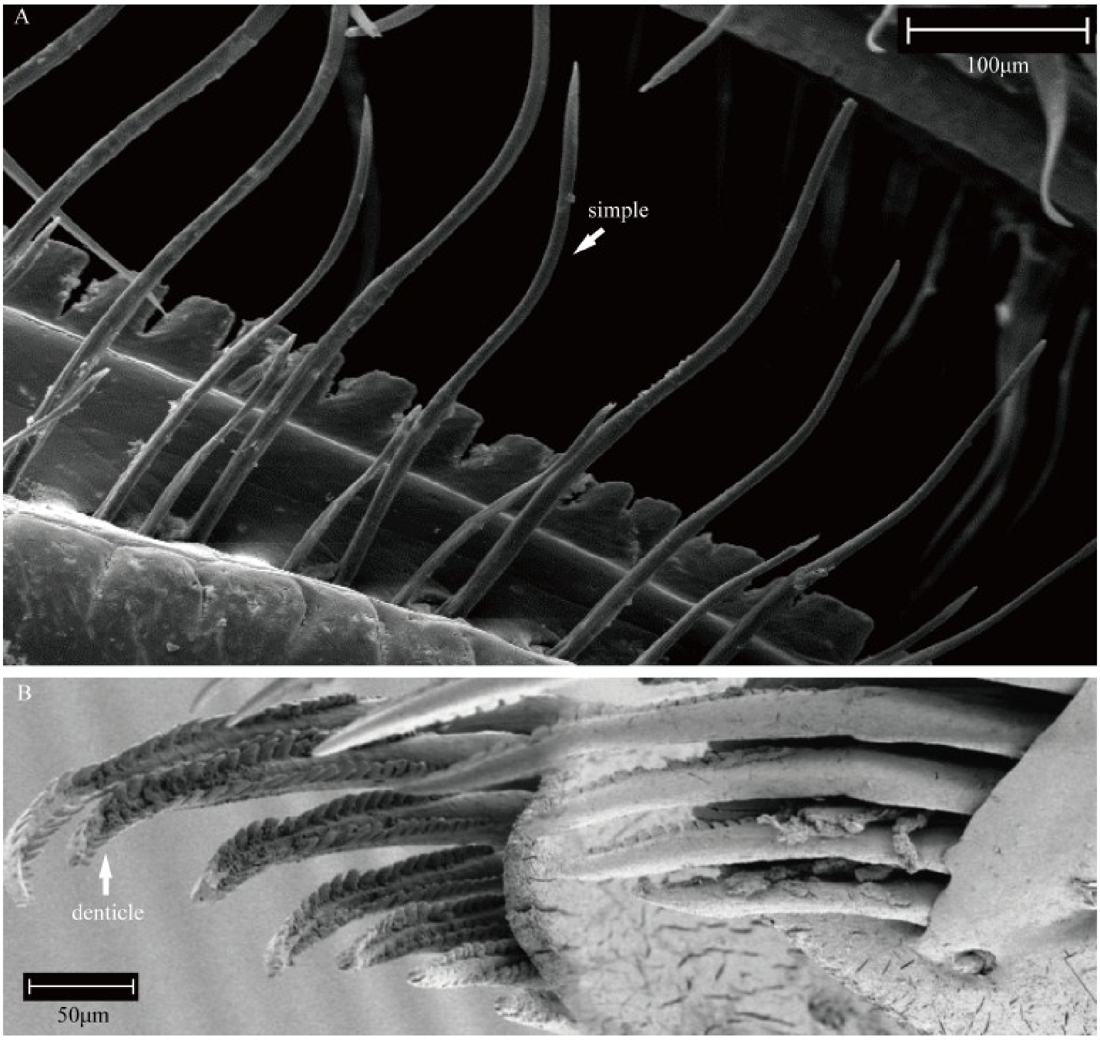

Fig.22. The setae of tip of the cheliped. A, the simple setae of *M. serenei*; B, the denticulate setae of *U. arcuata*.

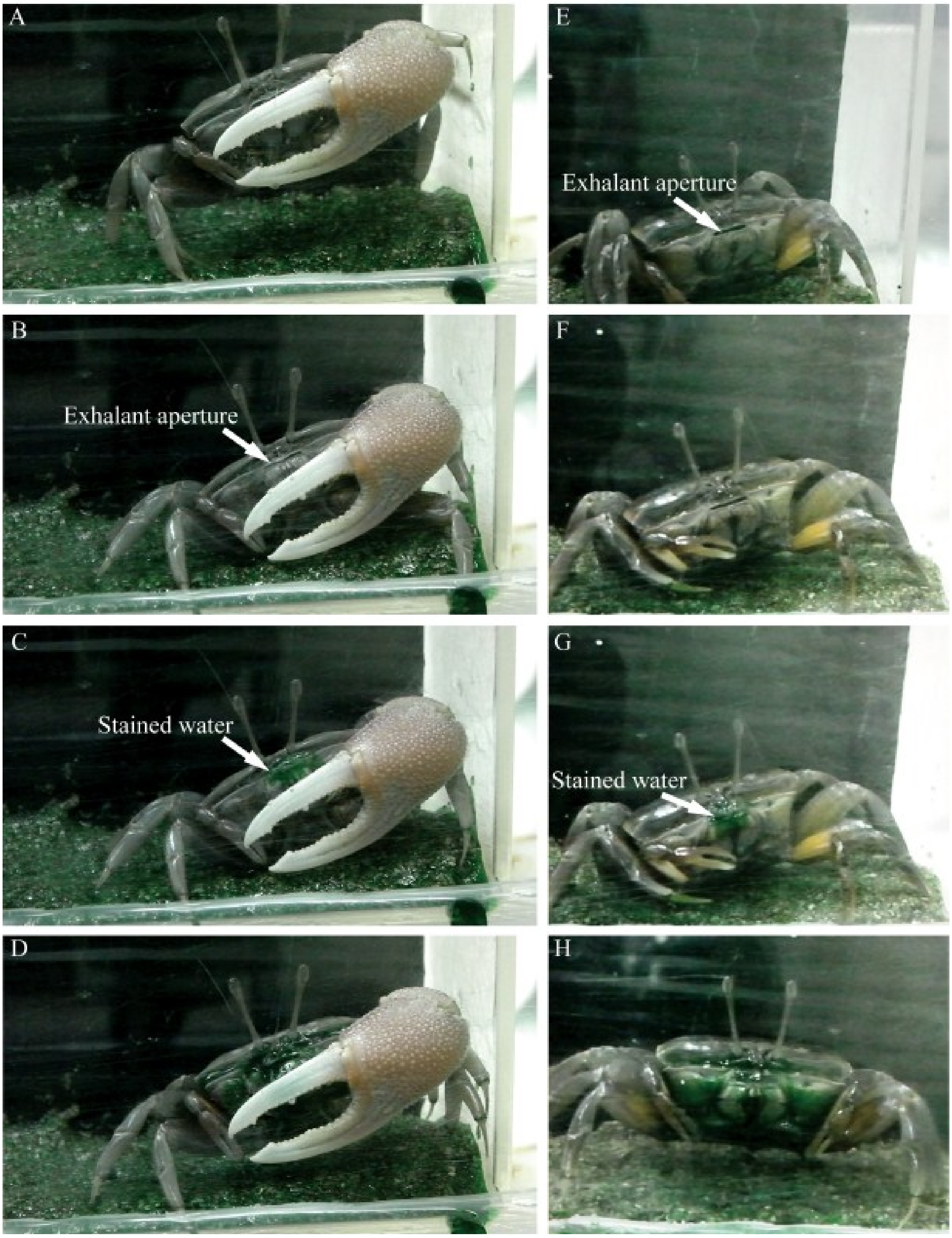

Fig.23. A series of behaviours of water uptake and circulation. A, initial position of male *U. arcuata*; B, initial view of inserting setal tuft into substratum; C, dyed water being expelled onto the exhalant apertures; D, dyed water flowing on pterygostomium; E, initial position of female *U. arcuata*; F, initial view of inserting setal tuft into substratum; G, dyed water being expelled onto the exhalant apertures; H, dyed water flowing on pterygostomium.

Fig.24. The grooming behaviors during water-uptake and water-circulation of *U. lactea*. A, initial position of right chelipeds during grooming; B, the view of moving of the right cheliped; C, maximum position of right cheliped; D, the view of moving of the right cheliped; E, initial position of left chelipeds during grooming; F, maximum position of left cheliped; G, the view of moving of the left cheliped; H, initial position of walking legs during rubbing chelipeds; I, the raised third walking leg; J, the lowered third walking leg; K, the raised second walking leg; L, the lowered second walking leg; M, initial position of right chelipeds of male *U. lactea* during grooming; N, maximum position of right cheliped; O, grooming pterygostomium by right cheliped.

Fig.25. A series of behaviours of water uptake and circulation of *M. guinotae*. A, initial position; B, front view of during water-uptake; C, back view during water-uptake; D, lateral view during water-uptake; E, dyed water (arrow) being expelled and flowing on abdomen; F, dyed water (arrow) being expelled onto the exhalant apertures and mouthparts: water flowing on the surface of the third maxilliped onto abdomen; G, initial position of chelipeds during grooming while sitting: chelipeds were lowered forward along the third maxilliped (direction of arrow); H, maximum forward lowering position of chelipeds; I, initial position during grooming while standing: crab raising the right cheliped along the surface of the third maxilliped (direction of arrow); J, maximum elevation of the right chelliped: crab lowering the right cheliped along the surface of the third maxilliped (direction of arrow) and raising the left chelliped along the third maxilliped (direction of arrow); K, maximum elevation of the left chelliped raised in J. crab lowering the left chelliped raised in J along the surface of the third maxilliped (direction of arrow); L, dyed water flowing from the exhalant aperture and mouthparts to the abdomen while standing.

Fig.26. A series of cleaning behaviours of mud covered surfaces of the third maxilliped and pterygostomium. A, mud covered surfaces of the third maxillipeds and pterygostomiums of female *U. arcuata*; B, initial position of left chelipeds during grooming of female *U. arcuata*; C, maximum position of left cheliped of female *U. arcuata*; D, grooming the pterygostomium of female *U. arcuata* by left cheliped; E, initial position of right cheliped during grooming of female *U. arcuata*; F, maximum position of right cheliped of female *U. arcuata* and grooming by left cheliped of female *U. arcuata*; G, removing debris on right MEA of female *U. arcuata*; H, removing debris on left MEA of female *U. arcuata*; I, the surface of the third maxillipeds and pterygostomiums of female *U. arcuata* after grooming; J, mud covered surfaces of the third maxillipeds and pterygostomiums of male *U. lactea*; K, grooming of male *U. lactea*; L, the surface of the third maxillipeds and pterygostomiums of male *U. lactea* after grooming.

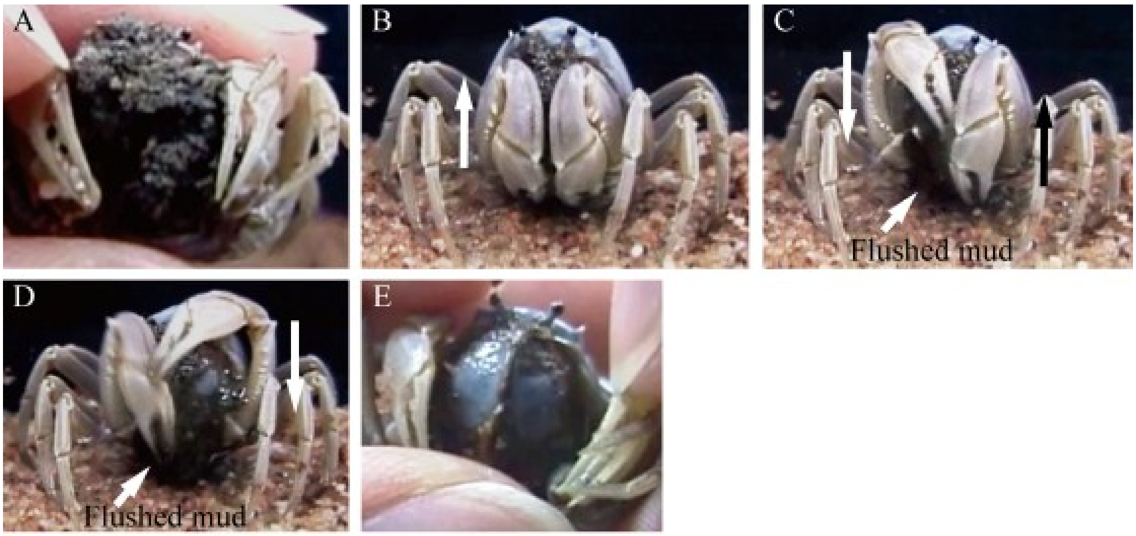

Fig.27. A series of cleaning behaviours of mud covered surfaces of the third maxilliped. A, crab covered with mud (third maxilliped); B, initial position of grooming behaviour: crab raised the right cheliped along the surface of the third maxilliped (direction of arrow); C, maximum elevation of the right cheliped: crab lowered the right chelliped (direction of arrow) and raised the left chelliped along the surface of the third maxilliped (direction of arrow); D, maximum height of the chelliped raised in C: crab lowered the left cheliped raised in c along the surface of the third maxilliped (direction of arrow); E, crab condition after grooming with cheliped.

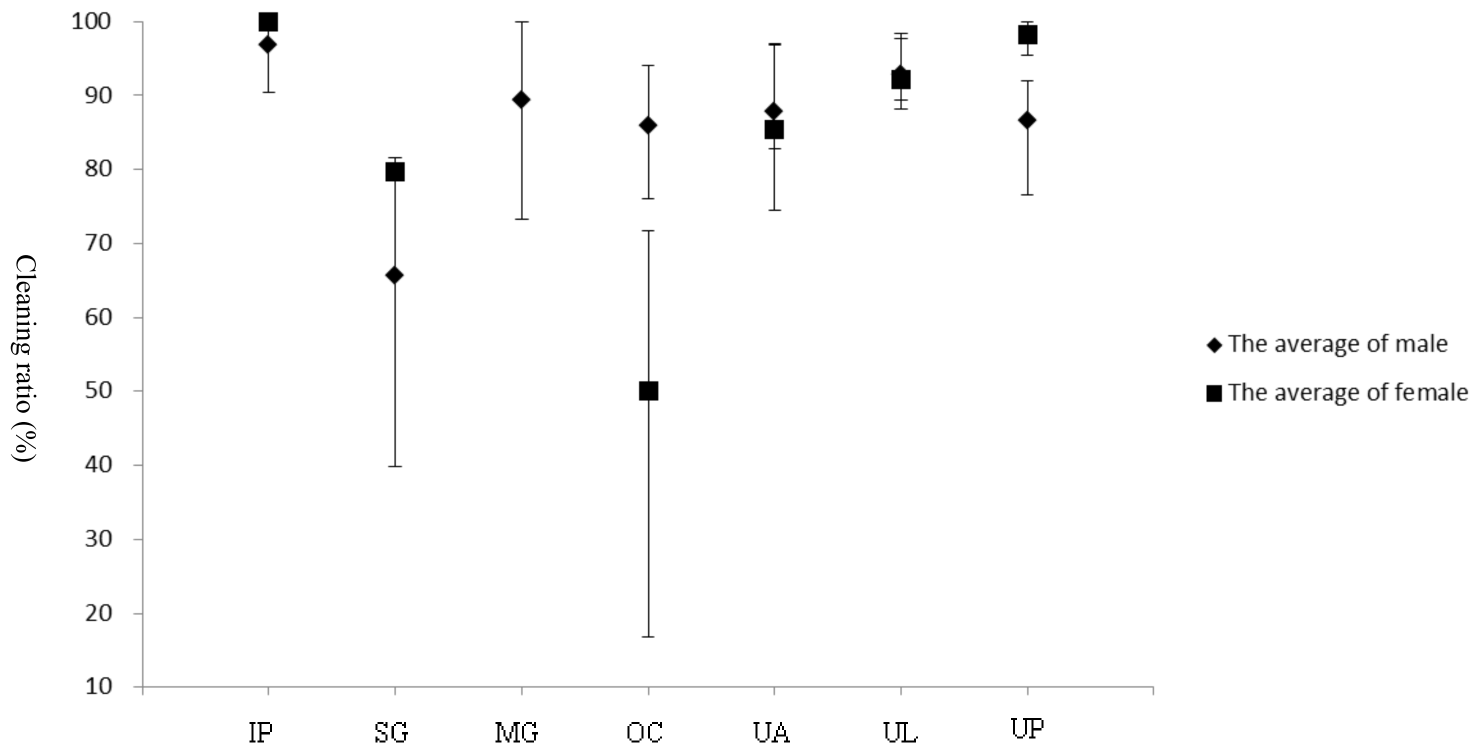

Fig. 28. The cleaning ratio of each crabs. MG: *Mictyris guinotae*; OC: *Ocypode cerathophthalma*; SG: *Scopimera globosa*; UA: *Uca arcuata*; UP: *Uca perplexa*; UL: *Uca lactea*; IP: *Ilyoplax pussila*.

Table18. Setal distribution on carapacial margin of MEA. +: present. dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; n-set; normal setule; PAS: pappose setae; PLS: plumose setae; PPS: plumo-pappose setae; se: serrate; si: simple.

	DSSS	PAS	PLS	PPS	
	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	
	dss	n-set	n-set	n-set	
	tip type	tip type	tip type	tip type	
Species	si	se	se	se	si
Canptandridae					
Camptandrium sexdentatum			+		
Deiratonotus japonigus				+	
Moguai pyriform			+		
Dotillidae					
Ilyoplax pusilla				+	
Scopimera globosa				+	
Tmethypocoelis choretes				+	
Macrophthalmidae					
Macrophthalmus abbreviatus				+	
Macrophthalmus convexus				+	
Macrophthalmus serenei				+	
Macrophthalmus japonicus		+			
Macrophthalmus banzai				+	
Macrophthalmus pacificus				+	
Mictyridae					
Mictyris guinotae				+	
Ocypodoidae					
Ocypode cordimana	+				
Ocypode stimpsoni		+			
Ocypode cerathophthalma		+			
Uca arcuata					+
Uca dussumieri				+	
Uca vocans					+
Uca tetragonon				+	
Uca crassipes				+	
Uca lactea					+
Uca perplexa				+	

Table19. Setal distribution on MEA. +: present. BPEpMp3: basal part of epipod of third maxilliped; NSETS: normal setule setae; n-set: normal setule; PAS: pappose setae; PPS: plumo-pappose setae; se: serrate; si: simple.

	NSETS	PAS		PPS	
	outgrowth	outgrowth		outgrowth	
	n-set	n-set		set with digitation	
	tip type	tip type		tip type	
Species	si	se	si	se	si
Canptandridae					
Camptandrium sexdentatum				+	
Deiratonotus japonigus				+	
Moguai pyriform				+	
Dotillidae					
Ilyoplax pusilla				+	
Scopimera globosa				+	
Tmethypocoelis choretes				+	
Macrophthalmidae					
Macrophthalmus abbreviatus				+	
Macrophthalmus convexus				+	
Macrophthalmus serenei				+	
Macrophthalmus japonicus		+			
Macrophthalmus banzai				+	
Macrophthalmus pacificus				+	
Ocypodoidae					
Ocypode cordimana		+	+		
Ocypode stimpsoni			+		
Ocypode cerathophthalma	+	+			
Uca arcuata				+	
Uca dussumieri				+	
Uca vocans					+
Uca tetragonon				+	
Uca crassipes				+	
Uca lactea				+	+
Uca perplexa				+	

Table20. Setal distribution on basal part of the epipod of the third maxilliped. +: present. dss: digitate-scale-setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; NSETS: normal setule setae; PAS-DSS: pappose setae with digitate-scale-setule setae; PLS: plumose setae; PLS-DSS: plumose setae with digitate-scale setule; PPS: plumo-pappose setae; se: serrate; PPS-DSS: pappose setae with digitate-scale setule ; si: simple; SIS: simple setae.

	DSSS	NSETS	SIS	PLS	PLS-DSS	PAS-DSS	PPS		PPS-DSS
	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgroeth	outgrowth	outgrowth		outgrowth
	dss	n-set	No	n-set	n-set, dss	set with digitation, dss	n-set		n-set, dss
	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type	tip type		tip type
Species	se	si	si	se	se	se	se	si	se
Canptandridae									
Camptandrium sexdentatum				+					
Deiratonotus japonigus					+				
Moguai pyriform					+				
Dotillidae									
Ilyoplax pusilla					+				
Scopimera globosa							+		
Tmethypocoelis choretes						+			
Macrophthalmidae									
Macrophthalmus abbreviatus						+			
Macrophthalmus convexus						+			
Macrophthalmus serenei									+
Macrophthalmus japonicus								+	
Macrophthalmus banzai									+
Macrophthalmus pacificus									+
Mictyridae									
Mictyris guinotae								+	
Ocypodoidae									
Ocypode cordimana	+		+						
Ocypode stimpsoni	+		+						
Ocypode cerathophthalma	+	+	+						
Uca arcuata						+			
Uca dussumieri						+			
Uca vocans						+			
Uca tetragonon						+			
Uca crassipes						+			
Uca lactea						+			
Uca perplexa						+			

Table 21. Setal distribution on MA. +: present; CS: constricted setae; CS-SPN: constricted setae with spine; CS-NSET: constricted setae with normal setules; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: mixed digitate-scale-setule with normal setule setae; n-set: normal setule; NSETS: normal setule setae; PAS: pappose setae; se: serrate; SES: serrate setae; si: simple; SIS: simple setae.

	CS			CS-NSET		CS-SPN	DSSS	DSS-NSETS	SES	NSETS		SIS	PLS	PAS	
	outgrowth			outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	
	No			n-set		spine	dss	dss, n-set	No	n-set		No	n-set	n-set	
	tip type			tip type		tip type	tip type	tip type	tip type	tip type		tip type	tip type	tip type	
Species	si	sc	set	si	se	set	si	se	se	se	si	si	se	se	si
Dotillidae															
Scopimera globosa			+			+							+		
Tmethypocoelis choretes		+			+					+					+
Ocypodoidae															
Ocypode cordimana	+			+											
Ocypode stimpsoni	+			+			+			+					
Ocypode cerathophthalma	+			+								+			
Uca arcuata	+									+	+			+	+
Uca dussumieri									+		+			+	+
Uca vocans	+									+				+	+
Uca tetragonon	+									+					
Uca crassipes	+													+	
Uca lactea	+									+	+			+	+
Uca perplexa	+			+				+						+	

Table22. Setal distribution of the merus of cheliped. +: present. de: denticle; DES: denticulate setae; DE-DSSS: denticulate setae with digitate-scale setules; dss: digitate-scale setule; DSS-NSETS: mixed digitate-scale-setule with normal setule setae; fi: fist; n-set: normal setule; NSETS: normal setule setae; PAS: pappose setae; PAS-DE: pappose setae with denticles; si: simple; se: serrate; SES: serrate setae; SIS: simple setae.

	DES	DE-DSSS	DSS-NSETS	PAS				PAS-DE	NSETS		SES	SIS
	outgrowth	outgrowth	outgroeth	outgrowth				outgrowth	outgrowth		outgrowth	outgrowth
	de	de, dss	dss, n-set	n-set				de, n-set	n-set		se	No
	tip type	tip type	tip type	tip type				tip type	tip type		tip type	tip type
Species	de	se	se	No	se	si	fi	de	se	si	No	No
Canptandridae												
Camptandrium sexdentatum				+								
Deiratonotus japonigus				+	+						+	+
Moguai pyriform						+	+					+
Dotillidae												
Ilyoplax pusilla					+							+
Scopimera globosa	+			+								+
Tmethypocoelis choretes	+				+							+
Macrophthalmidae												
Macrophthalmus abbreviatus	+					+				+	+	+
Macrophthalmus convexus	+			+	+	+			+	+		
Macrophthalmus serenei	+					+						+
Macrophthalmus japonicus	+				+						+	+
Macrophthalmus banzai						No data						
Macrophthalmus pacificus	+					+			+	+		+
Ocypodoidae												
Ocypode cordimana												+
Ocypode stimpsoni												+
Ocypode cerathophthalma												+
Uca arcuata	+											+
Uca dussumieri	+											+
Uca vocans	+								+		+	+
Uca tetragonon	+										+	+
Uca crassipes	+			+								+
Uca lactea	+		+					+	+			+
Uca perplexa		+	+			+						+

Table23. Setal distribution of the tip of cheliped. +: present. de: denticle; DES: denticulate setae.

	DES	SIS
	outgrowth	outgrowth
	de	No
	tip type	tip type
Species	de	No
Canptandridae		
Camptandrium sexdentatum		+
Deiratonotus japonigus	+	
Moguai pyriform		+
Dotillidae		
Ilyoplax pusilla		+
Scopimera globosa	No data	
Tmethypocoelis choretes		+
Macrophthalmidae		
Macrophthalmus abbreviatus	+	
Macrophthalmus convexus	+	
Macrophthalmus serenei		+
Macrophthalmus japonicus	+	
Macrophthalmus banzai	+	
Macrophthalmus pacificus	+	
Mictyridae		
Mictyris guinotae		+
Ocypodoidae		
Ocypode cordimana		+
Ocypode stimpsoni		+
Ocypode cerathophthalma		+
Uca arcuata	+	
Uca dussumieri	+	
Uca vocans	+	
Uca tetragonon	+	
Uca crassipes	+	
Uca lactea	+	
Uca perplexa	+	

Table 24. Setal distribution on MA based on substratum. +: present; CS: constricted setae; CS-SPN: constricted setae with spine; CS-NSET: constricted setae with normal setules; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: mixed digitate-scale-setule with normal setule setae; n-set: normal setule; NSETS: normal setule setae; PAS: pappose setae; se: serrate; SES: serrate setae; si: simple; SIS: simple setae.

		CS			CS-NSET		CS-SPN	DSSS	DSS-NSETS	SES	NSETS		SIS	PLS	PAS	
		outgrowth			outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	
		No			n-set		spine	dss	dss, n-set	No	n-set		No	n-set	n-set	
		tip type			tip type		tip type	tip type	tip type	tip type	tip type		tip type	tip type	tip type	
Species	Substratum	si	sc	set	si	se	set	si	se	se	se	si	si	se	se	si
Dotillidae																
Scopimera globosa	sand			+			+							+		
Tmethypocoelis choretes	sand gravel		+			+					+					+
Ocypodoidae																
Uca dussumieri	mud									+		+			+	+
Uca vocans	mud	+									+				+	+
Uca arcuata	mud	+									+	+			+	+
Uca crassipes	mud	+													+	
Uca lactea	muddy sand	+									+	+			+	+
Ocypode cordimana	sand	+			+											
Ocypode stimpsoni	sand	+			+			+			+					
Ocypode cerathophthalma	sand	+			+								+			
Uca perplexa	sand gravel	+			+				+						+	
Uca tetragonon	sand gravel	+									+					

Table 25. Setal distribution on MA based on tidal level. +: present; CS: constricted setae; CS-SPN: constricted setae with spine; CS-NSET: constricted setae with normal setules; dss: digitate-scale setule; DSSS: digitate-scale-setule setae; DSS-NSETS: mixed digitate-scale-setule with normal setule setae; n-set: normal setule; NSETS: normal setule setae; PAS: pappose setae; se: serrate; SES: serrate setae; si: simple; SIS: simple setae.

		CS			CS-NSET		CS-SPN	DSSS	DSS-NSETS	SES	NSETS		SIS	PLS	PAS	
		outgrowth			outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth	outgrowth		outgrowth	outgrowth	outgrowth	
		No			n-set		spine	dss	dss, n-set	No	n-set		No	n-set	n-set	
		tip type			tip type		tip type	tip type	tip type	tip type	tip type		tip type	tip type	tip type	
Species	Tidal level	si	sc	set	si	se	set	si	se	se	se	si	si	se	se	si
Dotillidae																
Scopimera globosa	high			+			+							+		
Tmethypocoelis choretes	middle		+			+					+					+
Ocypodoidae																
Ocypode cordimana	upper tidal area	+			+											
Ocypode stimpsoni	upper tidal area	+			+			+			+					
Ocypode cerathophthalma	upper tidal area	+			+								+			
Uca arcuata	high	+									+	+			+	+
Uca tetragonon	high	+									+					
Uca crassipes	high	+													+	
Uca lactea	high	+									+	+			+	+
Uca perplexa	middle	+			+				+						+	
Uca vocans	low	+									+				+	+
Uca dussumieri	low									+		+			+	+

考察

剛毛の分類形質としての有用性

ほとんど全てのオサガニ科のカニ類の剛毛は他のスナガニ類のものと同じであった。鰓掃除機構に係わるとみなされる剛毛の系統的な関係は不明確である。本研究では、オサガニ属の 2 つの亜属 *Macrophthalmus* と *Mareotis* をハビタットに基づいて比較し、*Macrophthalmus* 亜属の特徴を議論した。第 1 顎脚副脚から第 3 顎脚副脚の剛毛を生息環境の底質と潮位に基づいて比較したが、生息環境に基づいた剛毛の変化は見られなかった (Tables10, 16.) 。カクレガニ科、ワタリガニ類、オウギガニ類では、アンカー状剛毛の両方向に反り返った突起は高い削る能力を有する可能性があり、掃除と他の剛毛の破損を防ぐ可能性がある (Pohle, 1989; Batang and Suzuki, 2003; Matsuoka and Suzuki, 2011)。single row half anchor setae は、オサガニ、フタハオサガニ、メナガオサガニの 3 種類で見られ、これら 3 種はすべて *Macrophthalmus* 亜属に属している。これらの single row half anchor setae は、Bauer (1989) で発見された *Cronius tumidulus* の single row half anchor setae に良く似ている (See Bauer, 1989)。*Macrophthalmus* 亜属では先端部のアンカーが最も大きく、基部に行くに近づいてアンカーが段階的に小さくなるのに対して、*C. tumidulus* では、剛毛の基部から先端部に行くにしたがってアンカーが大きくなっていた。したがって、single row half anchor setae は

Macrophthalmus 亜属の特徴的な形質であると考えられる。Ng *et al*. (2008) と McLay *et al*. (2010) はヒメヤマトオサガニ *M. banzai* を *Macrophthalmus* 亜属としたが、ヒメヤマトオサガニはヤマトオサガニと近縁な関係にあり、ヤマトオサガニは *Mareotis* 亜属に属している (Wada and Sakai, 1989) 。さらに single row half anchor setae はヤマトオサガニでは見つかっていない。それゆえに、ヒメヤマトオサガニは *Mareotis* 亜属に属しているものと考えられる。

Macrophthalmus 亜属は、甲長の約 1.6-2.0 倍の広い甲幅によって特徴付けられる (Kitaura *et al*., 2006) 。最近の分子系統学的な研究によると *Macrophthalmus* 亜属は多系統群であると認識されている (Horii *et al*., 2002; Kitaura *et al*., 2006; Kitaura *et al*., 2010; McLay *et al*., 2010) 。しかしながら、single row half anchor setae は本研究で調べられた *Macrophthalmus* 亜属の間でのみ認められた。これは、single row half anchor setae の幅広い *Macrophthalmus* 亜属での分布を指し示す可能性がある。本研究で用いたオサガニ亜属のカニ類は 3 種類のみであったため、今後、オサガニ類の分類を検討していく為にオサガニ亜属の single row half anchor setae に注目して研究を進めていく必要がある。

Camptandrium sexdentatum の第 1 から 3 顎脚副肢では half anchor が互いに向かい合い、digitate-scale setule を持ち先端がノコギリ状な剛毛が見られた。この剛毛はスナガニ上科のカニ類及びそれ以外のカニ類のものも含めて、*C.*

sexdentatum でのみ認められている。したがって、ムツハアリアケガニのアンカー状剛毛は *Camptandrium* 属の特徴である可能性がある。

剛毛の分類形質についての有用性を検証するためには、その分類群の全ての種を検証する事が望ましい。しかしながら、本研究で用いた種はそれぞれの分類群の一部である。従って、今後の課題としてより多くの種で剛毛の検証をする事が必要である。

鰓掃除と呼吸水循環剛毛の分布

スナガニ上科全体では、剛毛と生息環境に基づいた剛毛の変化は見られなかった (Tables8-12.) 。また、各科でも生息環境の底質と潮位に基づいた剛毛の変化は見られなかった (Tables13-17.) 。そのため、スナガニ類の剛毛の分布は底質や潮位に影響されないと考えられる。そこで、系統と機能の観点からスナガニ類の剛毛の分布要因について検討した。

digitate-scale setule は鰓の表面を掃除している (Bauer, 1979) 。スナガニ上科では先端がノコギリ状な DSSS は各副肢の剛毛で支配的であった。しかしながら、シオマネキ属では少数の先端がノコギリ状な DSSS が第 1 顎脚副肢に付属しているのみであった。digitate-scale setule は根鰓亜目から短尾下目にいたるまで幅広く発見されている (Bauer, 1979, 1989, 1998, 1999; Batang and Suzuki, 1999, 2000, 2001; Phole, 1989; Suzuki and McLay, 1998; Matsuoka and Suzuki, 2011; Matsuoka *et*

al., 2011) 。そのため、digitate-scale setule は祖先的形質であると考えられる。シオマネキ属の支配的な鰓掃除剛毛は先端がノコギリ状な SC-SETS であった。従って、scale-setule はスナガニ科内の共有派生形質の可能性がある。さらに、scale-setule は digitate-scale setule から指状突起が無くなった物と同じ形をしている。そのため、scale-setule は digitate-scale setule から分化したと推定される。

カクレガニ科、ワタリガニ類、オウギガニ類では、アンカー状剛毛の両方向に反り返った突起は高い削る能力を有する可能性があり、掃除と他の剛毛の破損を妨げる可能性がある (Pohle, 1989; Batang and Suzuki, 2003)。アンカー状剛毛は短尾下目のカニ類でのみ発見されている (Pohle, 1989) 。したがって、アンカー状剛毛は短尾下目の共有派生形質の可能性がある。アンカー状剛毛は、短尾科目のカニ類でのみ発見されている剛毛である (Pohle, 1989) 。アンカーの形状から、half anchor、full anchor、single row half anchor、half-full anchor に分けられる (Matsuoka and Suzuki, 2011; Matsuoka *et al*., 2011)。いずれの剛毛もアンカー状の突起を持つ事が特徴である。ミナミコメツキガニの第 1 顎脚副肢で小歯と小剛毛を持ち先端がノコギリ状な剛毛が見られた。この剛毛を既知のスナガニ上科、及び他のカニ類の剛毛と比較した結果、この剛毛は、ミナミコメツキガニでのみ見られた (Bauer, 1989; Holmquist, 1989; Phole, 1989; Batang and Suzuki, 2003; Matsuoka and Suzuki 2011; Matsuoka *et al*., 2011) 。この剛毛の denticles の配

列は、ミナミコメツキガニの half anchor に非常に良く似ていた。また、剛毛に小剛毛がある点、先端部がノコギリ状な点なども共通していた。従って、full anchor の形成は、小歯の融合が一要因である事が考えられる。

スナガニ類は他のカニ類とは異なり呼吸水が体内に入る部位に MEA というスリットがあり、この部位が密閉されている他のカニ類よりも鰓に微粒子が進入しやすいと考えられる。また、スナガニ類は干潟という環境に生息しているため、呼吸水が流れる Pterygostomium が汚れやすく、また、呼吸水循環経路維持のため呼吸のために pterygostomium を掃除するため pterygostomium のゴミは MEA に集まりやすいと推定されるため鰓が汚れやすいと考えられる。そのため、鰓掃除剛毛が第 1-3 顎脚副肢に存在していると考えられる。

括れのある剛毛は、Wolcott (1984) により *O. quadrata* から記載された annulated setae と呼ばれる剛毛と同じであった。Wolcott (1976, 1984) は、*O. quadrata* を乾燥させた際、第 2 と第 3 歩脚の間の単一の剛毛の房を底質に差し込み、顎舟葉の振動により、底質から水を鰓室に吸収する事を報告した。Thompson *et al.* (1989) は *U. pugnax* と *U. pugilator* が *O. quadrata* と同じ方法を用いて水を吸収している事を報告した。水は底質に接している剛毛の房を経由した毛細管現象により集められる。本研究において用いられたシオマネキ類では、ヤエヤマシオマネキを除いて括れた剛毛を持っていた。また、括れた剛毛の有無は、環境に

よる差は見られなかった (Table21.) 。一般的に広く分布している形質は、祖先的な形質であると考えられている。従って、括れた剛毛はシオマネキ属の祖先的な形質であると考えられる。

スナガニ属は、シオマネキ属の姉妹群であると考えられてきた (Milne Edwards, 1852; Crane, 1975; Manning and Holthuis, 1981; Rosenberg, 2001) 。さらに、過去の分子生物学的な研究がこの事を支持している (Levinton *et al*., 1996; Schubart *et al*., 2006; Sturmbauer *et al*., 1996; Kitaura *et al*., 1998, 2002) 。先の考察で述べたようにスナガニ属は、原始的な形質とみなされる digitate-scale setule 剛毛を数多く持っていたが、シオマネキ属は、少数の digitate-scale setule 剛毛と digitate-scale setule から生じたとみなされる scale setule 剛毛を数多く有していた。加えて、括れた剛毛は全ての研究に用いたスナガニ属で見られた。したがって、これはシオマネキ属とスナガニ属が共通の祖先から進化した証拠であると考えられる。

Maitland (1990) は *H. cordiformis* の第 3 顎脚副肢の基部で複合羽毛上剛毛 (complex plumose setae) を記載した。2 列の小剛毛が中部から先端に向かう部位の側面に確認され、多くの小剛毛が剛毛の先端部近くの背面に見られた (Maitland, 1990) 。言い換えれば、剛毛の中部から先端部に向けての部位は冠毛状である。これに基づけば、*H. cordiformis* の複合羽毛状剛毛の末端半分は、ス

ナガニ属とミナミコメツキガニを除くスナガニ類の第 3 顎脚副肢基部の剛毛と恐らく同じである。Maitland (1990) は *H. cordiformis* の第 3 顎脚副肢基部の複合羽毛状剛毛の機能を類推している。懸濁水を流した直接観察によると、呼吸水である懸濁水は Pterygostomium 上を流れ、MEA を通って鰓室に入る。MEA で微粒子は第 3 顎脚副肢の複合羽毛状剛毛により濾過された (Maitland, 1990) 。濾過食に特化した十脚甲殻類 (アナジャコ類、カニダマシ類) は濾過に使われる冠毛状剛毛を第 2、第 3 顎脚副肢に有している (Nicol, 1932; Stamhuis *et al*., 1998; Coelho and Rodrigues, 2001; Garm, 2004) 。実際に、本研究の観察により、ハクセンシオマネキの第 3 顎脚副肢基部の digitate-scale setule とノコギリ状の先端部を持つ冠毛状剛毛によって微粒子が濾過されているのが見つかった。さらに、スナガニ属とミナミコメツキガニを除くスナガニ類において、第 3 顎脚副肢基部は、背甲の縁と腹甲の縁よりも多くの剛毛を有していた。従って冠毛状剛毛は摂餌だけでなくゴミを濾過する事にも使われていると考えられる。スナガニ属とミナミコメツキガニを除くスナガニ類においては digitate-scale setule とノコギリ状の先端部を持つ冠毛状の剛毛も、おそらく微粒子を濾過する機能を有していると考えられる。MEA は体外に排出された呼吸水が再び体内に入る部位である。従って、MEA で呼吸水中のゴミを濾過する事ができれば、体内に入るゴミの量が減りカニ類の生命維持にとって非常に有用である。先の考察で述べたよ

うに、これらの剛毛は濾過の機能を持つと考えられる。さらに、本研究の泥を用いた水循環経路掃除行動の実験では、カニ類は、MEA にたまったゴミをハサミ脚で取り除く行動を示した。装飾された剛毛は呼吸水吸引時にゴミを濾過する反付着物の機能があると見なされている (Bauer, 1989) 。Batang and Suzuki (1999) はオキナワアナジャコ科の *Thalassina anomala* の鰓蓋で冠毛状剛毛を確認している。また、Batang *et al*. (2001) はハサミシャコエビ科の *Laomedia astacina* で装飾された剛毛を報告した。Abel and Felgenhauer (1986) 、De Saint Laurent (1979)、Scholtz and Richter (1995) によって推定された十脚目の系統関係に従うとアナジャコ上科はヤドカリ下目よりも祖先的な分類群であり、短尾下目はヤドカリ下目より進化した分類群であると考えられる。ほとんどの歩行性のヤドカリ下目は、装飾された剛毛をもっていない代わりに、密集した剛毛を有する第 5 胸脚のブラシで鰓を掃除する事により装飾された剛毛が無い事を補い、タラバガニ類ではこの第 5 胸脚を背甲の下に置くことでフィルターの機能を持たせている事でそれを補っている (Pohle, 1989; Fleischer *et al*., 1992) 。カニ類では、体に呼吸水が入る MEA は、密閉されている為、装飾された剛毛は必要ないと推測される。そのため、ヤドカリ下目が短尾下目に進化する過程では、羽毛状、冠毛状、羽毛-冠毛状剛毛を含む装飾された剛毛は退化消失していったと推測される。しかしながら、スナガニ上科のカニ類は、陸上で活動を行う為に MEA が

開いている。ゴミを含んだ呼吸水が鰓室に浸入すると鰓はゴミの付着というダメージを負う事になる。そのため、スナガニ類は、このダメージから鰓を守るため二次的に、MEA に羽毛状、冠毛状、羽毛-冠毛状剛毛を持ったと考えられる。

ハクセンシオマネキで、第 2 歩脚と第 3 歩脚の剛毛の房を切除した結果、ハクセンシオマネキは底質から水を吸収する事ができなかった。ハクセンシオマネキの剛毛の房の大半の剛毛は *O. quadrata* と同じ括れた剛毛であった。Wolcott (1989) は *O. quadrata* が括れた剛毛を底質に差込、毛細管現象によって底質から水を集め、その後顎舟葉の作り出す陰圧によって水を鰓室に運ぶことを報告している。括れた剛毛は束になって分布しているため、その括れは、剛毛が底質に差し込まれた際に多くの非常に小さな隙間を作ると考えられる。その小さな隙間に、底質の水が毛細管現象により集まり、集まった水は顎舟葉が作り出す陰圧によって体内に吸収されると考えられる。この事から少なくとも括れた剛毛は水吸収に関係していると考えられるスナガニ類は潮間帯に生息し、干潮時には陸上で活動する。しかしながら、スナガニ類は鰓呼吸を行うため陸上で活動する為には水が必要である。MA のある第 2 歩脚と第 3 歩足の間はスナガニ類の体で最も底質に近い位置である。さらに、ミナミコメツキガニを除くスナガニ類は横歩きを行なう。つまり、最も底質に剛毛の房を挿入しやすく、底質から水を得やすい位置にあると考えられる。従って、陸上で活動するための呼吸

水を得て陸という環境に適応するために、MA に括れた剛毛が分布していると考えられる。

ミナミコメツキガニは体後部の剛毛の房を砂質性の底質に挿入し、exhalant aperture と口器から染色された水を排出した。Quinn (1980) は、*M. longicarpus* がミナミコメツキガニと似た行動を示し、口器の上の隙間から水を排出する事を報告した。Quinn (1980) もまた体後部から鰓室までの水の移動には毛細管現象と顎舟葉の振動が関係していると推察した。毛細管現象は、側面の水輸送管を通って鰓の上部から顎舟葉まで水を引上げる (Quinn, 1980) 。顎舟葉は、水を頬域の腔に吸い上げ、鰓室の圧力を下げる能力がある。シンプルな剛毛は最も長い剛毛で背甲の端後部と、第 1 腹節基部で認められている。その結果、シンプルな剛毛は最も深く底質に挿入される。底質に深く挿入された剛毛は多くの小さな隙間を作る事が予想される。毛細管現象は小さな隙間によって生じる。水吸収剛毛は、いつも剛毛から何も生え出ておらず、滑らかで、環状構造がある (Hartnoll, 1973) 。従って、シンプルな剛毛は、毛細管現象によって水を底質から集める機能を有していると考えられる。本研究では、体後部から口器まで水を輸送する方法を確かめる事ができなかった。しかしながら、背甲後部と第 1 腹節基部の剛毛を底質に挿入した後、ミナミコメツキガニは染色された水を排出した。従って、背甲後部と第 1 腹節基部の剛毛は少なくとも水吸収に関係し

ていると考えられる。ミナミコメツキガニもまた、他のスナガニ類と同様に潮間帯に生息し、干潮時には陸上で活動する。ミナミコメツキガニもまた鰓呼吸を行なうため呼吸には水が必要である。ミナミコメツキガニは他のスナガニ類と形態が非常に異なっている。ミナミコメツキガニは他のカニ類と異なり横歩きではなく前後に動く歩行を行なう。つまり、横歩きではないため第 2 歩脚と第 3 歩脚の間の剛毛を底質につける事が他のスナガニ類と比べて難しい事が推定される。しかしながら、体の後部に位置する背甲の端後部と、第 1 腹節基部は、ミナミコメツキガニの前後の歩行から考えて底質に剛毛をつけやすいと考えられる。従って、ミナミコメツキガニのシンプルな剛毛は背甲の端後部と、第 1 腹節基部に位置していると考えられる。

exhalant aperture と口器から水を排出した後、ミナミコメツキガニは腕節と前節により第 3 顎脚を擦り掃除する行動を示した。チゴガニ、コメツキガニ、ヒメヤマトオサガニ、ツノメガニ、シオマネキ類はハサミ脚の長節を用いて pterygostomium を掃除するミナミコメツキガニと同様な行動を示した。また、掃除後、カニ類の第 3 顎脚と pterygostomium は綺麗になっていた。ミナミコメツキガニの腕節と前節と他のカニ類の長節は小歯状剛毛を有していた。小歯状剛毛の小歯はゴミを削り取る高い能力を有している (Garm and Høeg, 2001; Garm, 2004) 。そのため、掃除実験の間、腕節と前節は、pterygostomium を掃除する為

に使われていると判断された。第 3 顎脚表面や pterygostomium のゴミは水によって洗い流されるため、水は掃除能力を高めている可能性がある。さらに、第 3 顎脚副肢と pterygostomium の掃除は、循環させている呼吸水をかき混ぜていると考えられる。従って、第 3 顎脚の掃除は、呼吸水の溶存酸素の量を増加させると予想される。Quinn (1980) は、*M. longicarpus* でミナミコメツキガニのものと似た行動を報告し、この行動は口器の掃除を補助していると結論づけた。Quinn (1989) が記載した *M. longicarpus* が示した行動は、ミナミコメツキガニが示した掃除行動に良く似ていた。本研究の観察により、Quinn (1980) が記載した *M. longicarpus* が示した行動の機能が確認された。Quinn (1980) が記載した *M. longicarpus* が示したミナミコメツキガニの行動に似た行動はミナミコメツキガニによりその機能が確認された。スナガニ類は、陸上で活動する際に exhalant aperture から水を排出する。水は、pterygostomium 上を流れ落ちて空気中から酸素を取り込み MEA を通って体内に戻る。Pterygostomium が汚れていたら、体内に微粒子を含んだ水が侵入する可能性がある。従ってハサミ脚の剛毛は、ハサミ脚の剛毛を使って pterygostomium を掃除する事により、体内に微粒子を含んだ汚れた水が侵入するのを防ぐ為にハサミ脚に存在していると考えられる。

スナガニ類の鰓掃除と呼吸水循環に関係する剛毛の分布は、大きく見ると各部位の有する機能によって主要な剛毛の分布が決まっていると考えられる。ま

た、digitate-scale setule を持つ剛毛、アンカー状剛毛、SC-SETS は系統関係を反映し、系統推定及び種の分類に有用な形質であると考えられる。剛毛を底質や潮位といった細かい環境で見ていくと剛毛間の環境による差が見られなかったが、陸上という環境への適応という大きな視点で捉えると水吸収および水循環に関係する剛毛は陸という生息環境への適応であると考えられる。従って、剛毛の分布は、各部位の機能が要因の大部分を占めているが、系統、環境等も剛毛の分布に影響を与えていると考えられる。

謝辞

本研究を行うにあたり、終始適切なご指導と助言をいただいた鹿児島大学水産学部教授鈴木廣志博士、本学部教授 Miguel Vazquez Archdale 博士、本学部教授四宮明彦博士、本学部准教授小針統博士、に深謝します。カワスナガニとムツハアリアケガニの標本を送ってくださいました宮崎大学の三浦之博士、ミナミコメツキガニの採集の際に便宜を図ってくださいました琉球大学の藤田喜久博士、電子顕微鏡観察の際に適切なご指導をしてくださったフロンティアサイエンス研究推進センター機器分析室の大園義久氏、栫輝実氏、帆足雅通氏、文献を送ってくださった古賀市環境審議委員の嶺井久勝博士、に感謝いたします。最後に私の我侭を聞いて博士論文を書く機会を与えてくれた両親に心より感謝いた

します。

引用文献

Abele, L. G., and B. E. Felgenhauer. 1986. Phylogenetic and phonetic relationships among the lower Decapod. Journal of Crustacean Biology, 6: 385-400.

Batang, Z. B., andH. Suzuki., 1999. Gill-cleaning mechanisms of the mud lobster *Thalassina anomala* (Decapoda, Thalassinides, Thalassinidae). Journal of Crustacean Biology, 19: 671-683.

Batang, Z. B., and H. Suzuki. 2000. Gill structure and gill-cleaning mechanisms of the redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (Decapoda, Astacidea, Parasticidae). Journal of Crustacean Biology 20: 699-714.

Batang, Z. B and H. Suzuki, 2003a. Gill-cleaning mechanisms of the amphibious freshwater crab Geothelphusa dehaani (Decapoda, Brachyura, Potamidae). Journal of Crustacean Biology, 23: 230-240.

Batang, Z. B., and H. Suzuki, 2003b. Gill-cleaning mechanisms of the burrowing thalassinidean shrimps Nihonotrypaea japonica and Upogebia major (Crustacea: Decapoda). Journal of Zoology (London), 261: 69-77.

Batang, Z. B., and H. Suzuki, and T. Miura. 2001. Gill-cleaning mechanisms of the

burrowing mud shrimp *Laomedia astacina* (Decapoda, Thalassinidea, Laomediidae). Journal of Crustacean Biology 21: 873-884.

Bauer, R. T. 1979. Antifouling adaptations of marine shrimp (Decapoda: Caridea): gill-cleaning mechanisms and grooming of brooded embryos. Zoological Journal of the Linnean Society 65: 181-303.

Bauer, R. T., 1981. Grooming behavior and morphology in the decapoda crustacean. Journal of Crustacean Biology, 1: 153-173.

Bauer, R. T., 1984. Morphological trends in the genus Heptacarpus (Decapoda, Caridea) and their phylogenetic significance. Journal of Crustacean Biology, 4: 201-225.

Bauer, R. T. 1989. Decapod crustacean grooming: functional morphology, adaptive value, and phylogenetic significance, pp. 49-73. In, B. E. Felgenhauer et al. (eds.), Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea. Crustacean Issues. Vol. 6. A. A. Balkema, Rotterdam.

Bauer, R. T. 1998. Gill-cleaning mechanisms of the crayfish *Procambarus clarkii* (Astacidea: Cambaridae): experimental testing of setobranch function. Invertebrate Biology 117: 129-143.

Bauer, R. T. 1999. Gill-cleaning mechanisms of dendrobranchiate shrimp, *Rimapenaeus similis* (Decapoda, Penaeidae): description and experimental testing of function.

Journal of Morphology 242: 125-139.

Coelho, V. R., and S. A. Rodrigues, 2001. Trophic behavior and functional morphology of the feeding appendages of the laomediid shrimp *Axianassa australis* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). Journal of the Marine Biological Associstion of the United Kingdom 81: 441-454.

Crane, J. 1975. Fiddler crabs of the world: Ocypodidae: Genus *Uca*. Princeton University Press, Princeton.

De Saint Laurent, M. 1979. Vers une nouvelle classifi- cation des Crustacés Décapodes Reptantia.-*In*: Numéro spécial, Actes de la Vième Réunion des Carcinologistes de langue française, Nabeul, Tunisie, 4-9 Septembre 1978. Bulletin de l'Office National des Pêches de Tunisie 3: 15-31.

Felgenhauer, B. E., and R. F. Schram. 1978. Differential epibiont fouling in relation to grooming behavior in *Palaemonetes kadiakensis*. Fieldiana zoology, 72: 83-100.

Felgenhauer, B. E., and R. F. Schram. 1979. The functional morphology of grooming appendages of Palaemonetes kadiakensis Rathbun, 1902. Fieldiana zoology (n. s.), 2: 1-7.

Felgenhauer, B. E., L. Watling and A. B. Thistle, eds. 1989. Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea. Crustacean Issues. Vol. 6. A. A. Balkma,

Rotterdam, The Netherlands. 225pp.

Fleischer, J. M., Grell, J. T. Høeg, and J. Olesen. 1992. Morphology of grooming limbs in species of Petrolisthes and Pachycheles (Crustacea: Decapoda: Anomura: Porcellanidae): a scanning electron microscopy study. Marine Biology, 113: 425-435.

Garm, A. and J. T. Høeg, 2001. Function and functional groupings of the complex mouth apparatus of the squat lobsters Munida sarsi Huus and M. tenuimana G. O. Sars (Crustacea: Decapoda). Biological Bulletin. 200: 281-297.

Garm, A. 2004. Mechanical functions of setae from the mouth apparatus of seven species of decapod crustaceans. Journal of Morphology 260: 85-100.

Hartnoll, R. G., 1973. Factors affecting the distribution and behavior of the crab Dotilla fenestrata on East African shores. Estuarine and Coastal Marine Science 1: 137-152.

Holmquist, J. 1989. Grooming structure and function in some terrestrial Crustacea, pp. 95-112. In, B. E. Felgenhauer et al. (eds.), Functional Morphology of Feeding and Grooming in Crustacea. Crustacean Issues. Vol. 6. A. A. Balkema, Rotterdam.

Horii T, J. Kitaura, K. Wada K, and M. Nishida. 2001. Genetic relationship among Japanese sentinel crabs (Decapoda: Ocypodidae: genus *Macrophthalmus*). Comparative Biochemistry and Physiology Part B 130: 75–82.

Kitaura, J., K. Wada, and M. Nishida. 1998. Molecular phylogeny and evolution of

unique mud-using territorial behavior in Ocypodid crabs (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). Molecular Biology and Evolution 15: 626-637.

Kitaura, J., K. Wada, and M. Nishida. 2002. Molecular phylogeny of grapsoid and ocypodoid crabs with special reference to the genera *Metaplax* and *Macrophthalmus*. Journal of Crustacean Biology 22: 682-693.

Kitaura, J, K. Wada, Y. Fukui, and C. L. McLay. 2010. Molecular phylogenetic position of the New Zealand sentinel crab, Macrophthalmus (Hemiplax) hirtipes (Jacquinot, in Himbron and Jacquinot, 1846) (Decapoda, Brachyura, Macrophthalmidae). Crustaceana 83: 1315-1326.

Kitaura J, M. Nishida and K. Wada (2006) The evolution of social behaviour in sentinel crabs (Macrophthalmus): implications from molecular phylogeny. Biological Journal of the Linnean Society 88: 45-59.

Levinton, J., C. Sturmbauer, and J. H. Christy. 1996. Molecular data and biogeography: resolution of a controversy over evolutionary history of a pan-tropical group of invertebrates. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 203: 117-131.

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: 275-286.

Manning, R. B., and L. B. Holthuis. 1981. West African Brachyuran Crabs (Crustacea: Decapoda). Smithsonian Contribution to Zoology 306: i-xii, 1-379.

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

Matsuoka, T., Suzuki, H., and Vazquez Archdale, M. 2011b. Setae for gill-cleaning of six species of Japanese sentinel crabs (Macrophthalmus). Journal of Crustacean Biology in press.

McLay, C. L., J. Kitaura, and K. Wada. 2010. Behavioural and molecular evidence for the systematic position of Macrophthalmus (Hemiplax) hirtipes Hombron and Jacquinot, 1846, with comments on macrophthalmine subgenera. Crustaceana Monograph 14: 483-503.

Milne Edwards, H. 1852. Observations sur les affinitie´s zooloqiques et la classification naturelle des crustace´s. Annales des Sciences Naturelles. Zoologie. Se´rie 3 18: 109-166.

Ng, P. K. L., D. Guinot, and P. J. F. Vavie. 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. Raffles Bulletin of Zoology, (Supplement) 17: 1-286.

Nicol, E. A. T. 1932. The feeding habits of the Galatheidea. Journal of the Marine

Biological Associstion of the United Kingdom 18:87-106.

Pohle, G. 1989. Structure, function, and development of setae on gill-cleaning appendages and associated mouthparts of pinnotherid crabs (Decapoda: Brachyura). Canadian Journal of Zoology 67: 1960-1701.

Quinn, R. H. 1980. Mechanisms for obtaining water for flotation feeding in the soldier crab, *Mictyris longicarpus* Latreille 1806 (Decapoda, Mictyridae). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 43: 49-60

Rosenberg, M. S. 2001. The systematic and taxonomy of fiddler crabs: a phylogeny of the genus *Uca*. Journal of Crustacean Biology 21: 839-869.

Schubart, C. D., S. Cannicci, and S. Fratini. 2006. Molecular phylogeny of grapsoid crabs (Decapoda, Brachyura) and allies based on two mitochondrial genes and a proposal for refraining from current superfamily classification. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 44: 193-199.

Scholtz, G., and S. Richter. 1995. Phylogenetic systematics of the reptantian Decapoda (Crustacea, Malacostraca). Zoological Journal of the Linnean Society 113: 289-328.

Stamhuis, E. J., B. Dauwe, and J. J. Videler, 1998. How to bite the dust: morphology, motion pattern and function of the feeding appendages of the deposit-feeding thalassinid shrimp Callianassa subterranea. Marine Biology 132: 43-58.

Sturmbauer, C., J. S. Levinton, and J. H. Christy. 1996. Molecular phylogeny analysis of fiddler crabs: test of the hypothesis of increasing behavioral complexity in evolution. Proceedings of National Academy of Sciences (U.S.A.) 93: 10855-10857

鈴木廣志・Zenong Batang, 2001. 十脚甲殻類の鰓掃除機構に関する最近の研究. 月刊海洋号外 26: 32-38.

Suzuki, H., and C. L. McLay. 1998. Gill-cleaning mechanisms of *Paratya curvirostris* (Caridea: Atyidae) and comparison with seven species of Japanese atyid shrimps. Journal of Crustacean Biology 18: 253-270.

Thompson, W. E., P. J. Molinaro, T. M. Greco, J. B. Tedeschi, and C. W. Holliday. 1989. Regulation of hemolymph volume by uptake of sand capillary water in desiccated fiddler crabs, *Uca pugilator* and *Uca pugnax*. Comparative Biochemistry and Physiology (A) 94: 531-538.

Vuillemin, S. 1967. La respiration chez les crustacés décapodes. Annales de Biologie séries 4: 47-82.

Wada, K., and K. Sakai. 1989. A new species of *Macrophthalmus* closely related to *M. japonicus* (DE HAAN) (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae). Senckenbergiana maritima 20: 131-146.

Wolcott, T. G. 1976. Uptake of soil capillary water by ghost crab. Nature264: 756-757.

Wolcott, T. G. 1984. Uptake of interstitial water from soil: Mechanisms and ecological significance in the ghost crab *Ocypode quadrata* and two gecarcinid crabs. Physiological Zoology 57: 161-184.