

## セミエビ科フィロソーマ幼生の同定. 12.ウチワエビ属 *Ibacus* の幼生：総説

メタデータ	言語: ja 出版者: 公開日: 2024-01-11 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 張, 成年, 柳本, 卓, 若林, 香織 メールアドレス: 所属: 水産研究・教育機構 (退職) , 現所属 : アクオス研究所, 水産研究・教育機構, 広島大学大学院統合生命科学研究科
URL	<a href="https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2000064">https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2000064</a>

## セミエビ科フィロソーマ幼生の同定。 12. ウチワエビ属 *Ibacus* の幼生：総説

### Identification of phyllosoma larvae of the slipper lobster (Family Scyllaridae). 12. Larvae of the genus *Ibacus*: A review

張 成年<sup>1,2</sup>・柳本 卓<sup>3</sup>・若林香織<sup>4</sup>  
Seinen Chow<sup>1,2\*</sup>, Takashi Yanagimoto<sup>3</sup>, Kaori Wakabayashi<sup>4</sup>

<sup>1</sup>水産技術研究所, 横浜市金沢区福浦 2-12-4

<sup>2</sup>アクオス研究所, 八王子市元八王子町 3-2153-79

<sup>3</sup>水産資源研究所, 横浜市金沢区福浦 2-12-4

<sup>4</sup>広島大学大学院統合生命科学研究所, 東広島市鏡山 1-4-4

<sup>1</sup>Fisheries Technology Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-12-4 Fukuura, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan, <sup>2</sup>Aquos Institute, 3-2153-79 Motohachioji-cho, Hachioji, Tokyo 193-0826, Japan, <sup>3</sup>Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-12-4 Fukuura, Yokohama, Kanagawa 236-8648, Japan, <sup>4</sup>Graduate School of Integrated Sciences for Life, Hiroshima University, 1-4-4 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, Hiroshima 739-8528, Japan.

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

#### Abstract

Eight fan lobster species have been described in the genus *Ibacus*, two of which (*Ibacus ciliatus* and *I. novemdentatus*) are observed in Japanese waters. Complete larval development in the laboratory has been successfully achieved for these two species. However, the available information on phyllosoma larvae of these species in plankton samples is fragmental, insufficient to match with the reared specimens and to elucidate the distribution and recruitment of the larvae. This review provides a comprehensive overview of the larval development, species identification, distribution, and recruitment of *Ibacus* phyllosoma.

**Key words:** phyllosoma larvae; fan lobster; *Ibacus*; DNA barcoding; morphology; larval distribution; species identification; review

#### 緒言

セミエビ科 (Scyllaridae)、ウチワエビ亜科 (Ibacinae)、ウチワエビ属 (*Ibacus*) には 8 種が記載されておりインド洋～西太平洋に分布する (Holthuis 1985, 1991; WoRMS 2022)。そのうち日本近海ではウチワエビ (*I. ciliatus*) とオオバウチワエビ (*I. novemdentatus*) の 2 種が見られ (Harada and Holthuis 1965)、前者は東部インド洋～西部太平洋、後者は西部インド洋～西部太平洋に分布するとされている (Holthuis 1985, 1991)。日本におけるウチワエビ属のフィロソーマ幼生に関する報告は De

Haan (1850) によって *Phyllosoma guerini* として紹介されているものが最初であり、後述するように形態的特徴からこれはウチワエビの幼生と考えられる。近代以降では Tokioka (1954) が和歌山県白浜の海岸に打ち上げられていたセミエビ科のフィロソーマ幼生をウチワエビのものと推定しつつも *Phyllosoma utivaebi* として報告して以降、天然で採集された標本 (天然標本) や飼育で得られた標本 (飼育標本) を用いた生態、形態や種苗生産に関する研究が展開されている (Harada 1958; Saisho and Nakahara 1960; Shojima 1963, 1973;

Tokioka and Harada 1963; Dotsu et al. 1966a, b; Johnson 1971; Takahashi and Saisho 1978; 松田ら 1987, 1988; 松田・山川 1989; Mikami and Takashima 1993; Mikami et al. 1994; Inoue et al. 2001; Saito 2004; Motoh 2005; Motoh and Doi 2009; Motoh et al. 2012; Wakabayashi and Tanaka 2012; Wakabayashi et al. 2012a, b; Kamio et al. 2016; 若林 2016; Wakabayashi et al. 2016a, b; 若林 2017; Wakabayashi 2018; Ota and Wakabayashi 2020; 木村 2022)。また、諸外国ではニュージーランド沿岸およびオーストラリア西岸で採集されたウチワエビ属幼生の天然標本および飼育標本に関する報告があり (Ritz and Thomas 1973; Phillips et al. 1981; Atkinson and Boustead 1982; Marinovic et al. 1994)、そのうち *I. alticrenatus* と *I. peronii* ではごく沿岸で採集された天然標本を用いて第 I 期幼生から最終期まで一連の発生段階 (期) が報告されている (Ritz and Thomas 1973; Atkinson and Boustead 1982)。ただし、天然標本の問題点として種が確実に同定されているわけではなく、Ritz and Thomas (1973) による *I. peronii* の I 期と最終期幼生 (VII 期) は Atkinson and Boustead (1982) が報告した *I. alticrenatus* のものとサイズでも形態でも良く似ていることが指摘されている (Marinovic et al. 1994)。

ウチワエビとオオバウチワエビでは飼育下において第 I 期幼生から最終期まで一連の発生段階が報告されており、前者では VII 期あるいは VIII 期、後者では VI 期あるいは VII 期あることが観察されている (Takahashi and Saisho 1978; 松田・山川 1989; Mikami and Takashima 1993; Wakabayashi and Tanaka 2012; Wakabayashi et al. 2012b, 2016b)。

自然界においてこれら 2 種の幼生の出現頻度は特に沖合において極めて低い (Johnson 1971; Shojima 1973; Inoue et al. 2001; Inoue and Sekiguchi 2005)。一方、ごく沿岸では Shojima (1963) が長崎港での集魚灯を用いた調査で IV 期あるいは V 期から最終期のウチワエビ

幼生を多数採集し、Shojima (1973) も同様に長崎港でオオバウチワエビの II 期、IV 期、VI 期幼生を採集している。また Dotsu et al. (1966b) は福岡県津屋崎において体長からは VI 期と考えられる幼生と最終期幼生 (ウチワエビ)、体長からは V 期と考えられる幼生と最終期幼生 (オオバウチワエビ) を採集している。沿岸におけるウチワエビ属幼生の採集例についてはこれら以外にも太平洋側では静岡県以南 (Tokioka 1954; Tokioka and Harada 1963; Saito 2004)、日本海側では山形県以南 (鈴木 1979; Sakai 1998; Motoh 2005; Motoh and Doi 2009; Motoh et al. 2012; Ota and Wakabayashi 2020) で報告例があるがほぼ全て最終期である。飼育幼生との形態比較やフィロソーマ幼生の分布と輸送を把握するにあたって、ウチワエビとオオバウチワエビの天然幼生標本は特に沖合において少ないことに加え、一連の発生段階の形態情報が揃っていない (Table 1) といった点でまだ断片的である。日本海側と太平洋側沿岸で最終期幼生のみが報告されているの

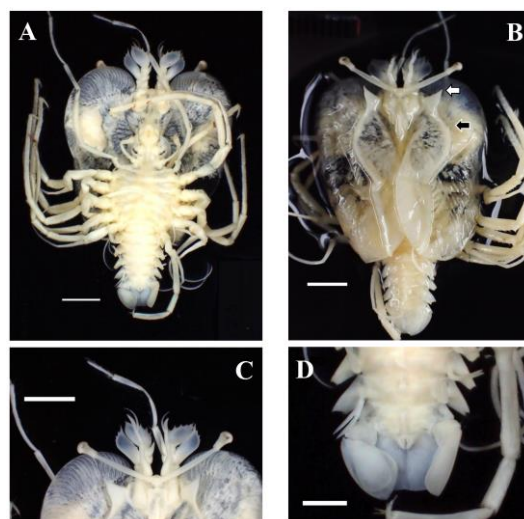


Fig. 1. Ventral (A) and dorsal (B) views of whole body, anterior part of cephalic shield (C), and posterior part of abdomen (D) of a final stage phyllosoma larva (D10-2) of *Ibacus novemdentatus* collected in the East China Sea. BL = 30.0 mm. Scale bar = 5 mm (A, B and C), and 2 mm (D). Large and small spines on the longitudinal crest are indicated by white and black arrows, respectively.

は、小型の若齢幼生が発見されにくいいため、あるいは南方の主産卵域で孵化した幼生が成長とともに北方へと輸送されるためといった仮説が提唱されている (Motoh and Doi 2009; Motoh et al. 2012)。

我々は、東シナ海東部で採集されたセミエビ科フィロソーマ幼生の天然標本中でウチワエビ属と考えられる個体 (標本番号: D10-2) を見出し (Fig. 1)、形態観察および DNA 分析を行ったところオオバウチワエビであることが示された (分析方法と結果は補足 1 参照)。本総説ではこの標本も含め、現在までに行われてきたウチワエビ属幼生の発生や形態、分布に関する研究報告を整理し解説する。

### 1. フィロソーマ期数と成長

Johnson (1970) に従い、発達した鰓原基を有する段階を最終期とした。現在までに報告されているウチワエビ属幼生における各発生段階 (期) での体長を Table 1 に要約した。実験室内でふ化した幼生を変態まで飼育した例はウチワエビ (Takahashi and Saisho 1978; 松田ら 1988; 松田・山川 1989; Mikami and Takashima 1993; Wakabayashi et al. 2016b)、オオバウチワエビ (Takahashi and Saisho 1978; Wakabayashi and Tanaka 2012; Wakabayashi et al. 2012b)、*I. peronii* (Marinovic et al. 1994) の 3 種である。また、天然標本を用いて I 期から最終期まで一連の発生段階が *I. alticrenatus* と *I. peronii* で報告されている (Ritz and Thomas 1973; Atkinson and Boustead 1982)。一方、天然標本でのウチワエビとオオバウチワエビ幼生の形態を記載している例は南シナ海で採集されたオオバウチワエビ V 期幼生 (Johnson 1971) と長崎港で採集されたオオバウチワエビ II、IV、VI 期幼生 (Shojima 1973) 以外はほとんど最終期である (Tokioka 1954; Dotsu et al. 1966b; Sakai 1998; Saito 2004; Motoh 2005; Motoh and Doi 2009; Motoh et al. 2012; Ota and Wakabayashi 2020)。

飼育下において Takahashi and Saisho (1978) はフィロソーマ期数についてウチワエビが VIII 期、オオバウチワエビが VII 期であると、ウチワエビでは VII 期でも最終期の特徴の一つである鰓原基が見られ、変態する個体があると報告している。松田・山川 (1989) と Mikami and Takashima (1993) も同様にウチワエビにおいて VII 期あるいは VIII 期から変態する個体があることを観察している。一方、Wakabayashi et al. (2016b) はウチワエビの VII 期幼生には体長以外に大きな形態差がない 1 令目と 2 令目 (instar) があると定義し、2 令目は栄養が不足する条件の場合に出現する付加的な段階と捉えている。Wakabayashi et al. (2016b) による VII 期 2 令目幼生の体長は、Takahashi and Saisho (1978) による飼育幼生 VIII 期や最終期として報告されているその他の天然幼生標本の体長とよく符合する (Table 1)。体長から判断すれば、Takahashi and Saisho (1978) による VIII 期と Wakabayashi et al. (2016b) による VII 期の 2 令目は相同であるように見える。Takahashi and Saisho (1978) は VII 期と VIII 期幼生間の形態的差異をいくつか挙げている。そのうち比較的明瞭な差異と考えられるものは第 2 小顎 (VII 期で V 字型、VIII で耳たぶ状に肥大)、第 1 顎脚 (VII 期で二叉型、VIII で指型) および第 3 顎脚 (VII 期で 5 分節、VIII で 6 分節) である。

飼育下において Wakabayashi et al. (2012b) はオオバウチワエビ幼生に VII 期があると報告しているが、VI 期からの変態が通常であろうと考えている。Table 1 では Dotsu et al. (1966b)、Shojima (1973)、Motoh et al. (2012) および我々のオオバウチワエビ (D10-2) の最終期幼生を VII 期としたが、体長ではこれらの最終期幼生を VI 期としたほうが Wakabayashi et al. (2012b) のものと整合性があり、Wakabayashi et al. (2012b) が付加的な令期としたオオバウチワエビの VII 期 (体長 34.74 mm) (Table 1) はどの天然標本の最終期

Table 1. Mean body length or range (mm) at each phyllosoma stage in the genus *Ibacus* reported to date.

Species	References	Stage																
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII									
<i>I. ciliatus</i>	Tokioka (1954) <sup>†</sup>																	40.9*
	Harada (1958) <sup>§</sup>	1.9–2.3																
	Saisho and Nakahara (1960) <sup>§</sup>	3.05	3.71	4.54	6.06													
	Shojima (1963) <sup>†</sup>					11–57 <sup>¶</sup>												
	Dotsu et al. (1966a) <sup>§</sup>	2.28–2.99	3.76–4.06	4.57														
	Dotsu et al. (1966b) <sup>†</sup>																	
	Takahashi and Saisho (1978) <sup>§</sup>	3.27–3.50	4.54–4.71	6.03–6.60	8.85–9.90	13.25–14.05	19.01–22.00	23.0–25.5 <sup>¶</sup>	29.58–34.22	39.5–46.5	40.80–42.53							
	松田 彦 (1987)		4.30		8.00													
	松田 彦 (1988)	3.02		5.67	8.23	11.33	15.75	24.66	37.15									
	松田 彦・山川 (1989)*	3.00	4.50	6.60	9.20	12.20	17.50	26.60	38.60									
	Mikami and Takashima (1993)**	3.05	4.32	6.14	8.86	12.32	18.45	29.86										
	Sakai (1998) <sup>†</sup>																	
	Inoue et al. (2001) <sup>†</sup>			6.5–6.8		12.5	20.5											
	Saito (2004) <sup>†</sup>																	
	Motoh (2005) <sup>†</sup>																	
	Motoh and Doi (2009) <sup>†</sup>																	
	Motoh et al. (2012) <sup>†</sup>																	
Wakabayashi et al. (2016) <sup>§</sup>	2.90	4.04	5.98	8.66	13.64	21.79	36.1	36.4	43.93 <sup>‡</sup>									
Ota and Wakabayashi (2020)																		
<i>I. novemdentatus</i>																		
Tokioka (1954) <sup>†</sup>																		
Dotsu et al. (1966a) <sup>§</sup>	2.95	4.12	5.67	7.50														
Dotsu et al. (1966b) <sup>†</sup>																		
Johnson (1971) <sup>†</sup>																		
Shojima (1973) <sup>†</sup>	2.8	4.6	10.9															
Takahashi and Saisho (1978) <sup>§</sup>	3.01–3.15	3.72–4.15	4.98–5.13	6.48–8.31	9.75–10.23	13.33–14.66	20.82–24.33											
Inoue et al. (2001) <sup>†</sup>	2.8–3.1		4.2															
Inoue and Sekiguchi (2005) <sup>†</sup>																		
Motoh et al. (2012) <sup>†</sup>																		
Wakabayashi et al. (2012b) <sup>§</sup>	3.45	4.79	6.83	10.28	15.73	29.34	34.74 <sup>‡</sup>	30.0										
present study <sup>†</sup>																		
<i>I. allicrenatus</i>																		
Atkinson and Boustead (1982) <sup>†</sup>	2.55	4.0	5.6	9.3	14.4	23.9	39.7											
<i>I. peronii</i>																		
Ritz and Thomas (1973) <sup>†</sup>	2.6	3.7	5.9	9.4	15.6	24.2	39.3											
Marinovic et al. (1994) <sup>§</sup>	3.05	4.91	8.2	12.48	15.7	24.9												
<i>Ibacus</i> sp. a																		
Phillips et al. (1981) <sup>†</sup>																		

<sup>†</sup>natural sample; <sup>§</sup>hatched and reared in the laboratory; <sup>¶</sup>stage is not determined; <sup>‡</sup>body length is measured from the tip of antenna to the tip of telson; \*estimated from the figure; \*\*adopted from Wakabayashi (2018); <sup>‡</sup>determined to be extra instar; <sup>¶</sup>species determined based on the serrations on the longitudinal crests.

よりも大きいことも、VII 期が付加的な令期であることを支持する。また、Inoue and Sekiguchi (2005) は東シナ海で採集したオオバウチワエビ幼生を VII 期としているが、体長 (17.7 mm) からは V 期相当である。さらに、Shojima (1973) によるオオバウチワエビの天然幼生標本および飼育幼生標本の期別体長図 (Fig. 4 in Shojima 1973) には V 期が無く、VI 期を V 期、VII 期を VI 期としたほうが Wakabayashi et al. (2012b) の結果と整合性があるだけでなく、成長曲線もより自然に見える。Takahashi and Saisho (1978) によるオオバウチワエビ幼生の成長は例外的に他の報告より劣っている。

外国産の種では、Ritz and Thomas (1973) が *I. peronii* に VII 期あるとし、VI 期と VII 期ともによく発達した鰓原基があり変態は VI 期から起こると報告している。一方、Marinovic et al. (1994) は *I. peronii* には VI 期あるとし、Ritz and Thomas (1973) による VII 期は別種 (*I. alticrenatus*) のものである可能性が高いことを指摘している。Atkinson and Boustead (1982) は *I. alticrenatus* の最終期を VII 期とし、VI 期でも未熟ではあるが鰓原基が見られることを報告している。Marinovic et al. (1994) の指摘が正しいとすると、*I. peronii* には VI 期、*I. alticrenatus* には VII 期あることになる。Table 1 では Phillips et al. (1981) による *Ibacus sp. a* の最終期幼生を VII 期としたが、これも天然標本であるため実際のところは不明である。

以上のようにフィロソーマ幼生期数についてはまだ不明な点が残されており、脱皮周期や各期での体サイズともに飼育環境の影響を受けることが示唆されている (Shojima 1973; Takahashi and Saisho 1978; Wakabayashi et al. 2012b)。また、自然状態でも環境条件によっては Wakabayashi et al. (2012b; 2016b) が示唆しているような付加的令期が存在する可能性はある。ウチワエビとオオバウチワエビともに天然幼生に関する情報の集積が必要である。

成長について Takahashi and Saisho (1978)

はアサリを給餌してウチワエビとオオバウチワエビ幼生を飼育し、変態に要する日数が前者で 58–79 日、後者で 65–72 日であったと報告している。ムラサキイガイ生殖腺を用いてウチワエビ幼生を飼育した松田・山川 (1989) も類似した日数を報告している。さらに Wakabayashi and Tanaka (2012) と Wakabayashi et al. (2012b, 2016b) はウチワエビとオオバウチワエビ幼生がクラゲ類のみを摂取して成長・変態できることを初めて実証し、ウチワエビでは 65–70 日後、オオバウチワエビでは約 1 ヶ月半後に変態することを報告した。ウチワエビ幼生ではアサリ、イガイ等を給餌した場合 (Takahashi and Saisho 1978; 松田ら 1988; 松田・山川 1989) とクラゲ類を給餌した場合 (松田ら 1988; Wakabayashi et al. 2016b) で各期における体長に大きな差異はなかった (Table 1)。アサリを給餌したオオバウチワエビ幼生は天然標本より明らかに小さい (Takahashi and Saisho 1978)。一方、クラゲ類を給餌したオオバウチワエビ幼生の体長はアサリを給餌した場合 (Takahashi and Saisho 1978) より明らかに大きく、天然標本とも遜色がない (Wakabayashi et al. 2012b)。以上のようにウチワエビ類にとってクラゲ類は重要な餌であることは間違いないが、特にオオバウチワエビ幼生にとっては成長や期数や令期の出現に大きく影響を及ぼしているようである。

## 2. ウチワエビとオオバウチワエビ幼生の判別

ウチワエビ属幼生の形態的特徴は頭甲部が二葉 (bilobed) であり、初期にはカボチャ型 (pumpkin-shape) から成長とともにリンゴ型 (apple-shape) となることである。ウチワエビモドキ亜科 (Theninae) のウチワエビモドキ属 (*Thenus*) は系統的にはウチワエビ属と近縁ではないが、幼生の形態はウチワエビ属幼生と似ている。しかしながら補足 2 で詳しく説明するように、体長、胸部幅と頭甲部幅の比、

第 5 胸脚の外肢、腹肢の発達程度に明瞭な差異がある。

ウチワエビとオオバウチワエビ幼生の各発生段階における形態差については Takahashi and Saisho (1978) が I 期から最終期まで両種の飼育幼生について詳細に記述しているが、オオバウチワエビ幼生の描画を提示していないため比較検討にやや支障がある。Harada (1958) がウチワエビの飼育幼生 I 期を報告しているが、後述するようにこれはオオバウチワエビの幼生であった可能性が高い。Dotsu et al. (1966a) がウチワエビの飼育幼生 I 期から III 期、Saisho and Nakahara (1960) がウチワエビの飼育幼生 I 期から IV 期、Dotsu et al. (1966a) がオオバウチワエビの飼育幼生 I 期から IV 期までの形態を報告している。天然標本ではウチワエビの最終期幼生について多くの報告があり、オオバウチワエビの最終期幼生については D10-2 を含め Dotsu et al. (1966b) と Motoh et al. (2012) による報告がある。Takahashi and Saisho (1978) は両種幼生の形態差として体長、頭甲部前縁と後縁中央部の形

頭甲部前縁と後縁中央部の形状、頭甲部背面の棘、体長に対する頭甲部幅の比、頭甲部後縁と付属肢の位置関係、第 5 胸脚とその外肢の発達程度を挙げている。Dotsu et al. (1966a) は体長差を認めておらず、Table 1 にも示されているように報告によって両種の各期の体長範囲に変異が大きく、一定の傾向がないため、他の形質について現在まで報告された情報を総合したうえで各期ごとにとりまとめた。形態の測定値は Table S1 にまとめたものを使用した。尚、本総説での形態図は既存論文の図を模写した模式図である。

### I 期 (Figs. 2, 3)

頭甲部前縁：両種間で顕著な差異は見られない。

頭甲部後縁中央部：Harada (1958) のウチワエビ幼生では前方へ湾入する (Fig. 2A)。一方、Saisho and Nakahara (1960)、Dotsu et al. (1966a)、Takahashi and Saisho (1978) によるウチワエビ幼生では後方へやや突出する (Fig. 2C, D, F)。オオバウチワエビ幼生の頭甲部後縁中央部は

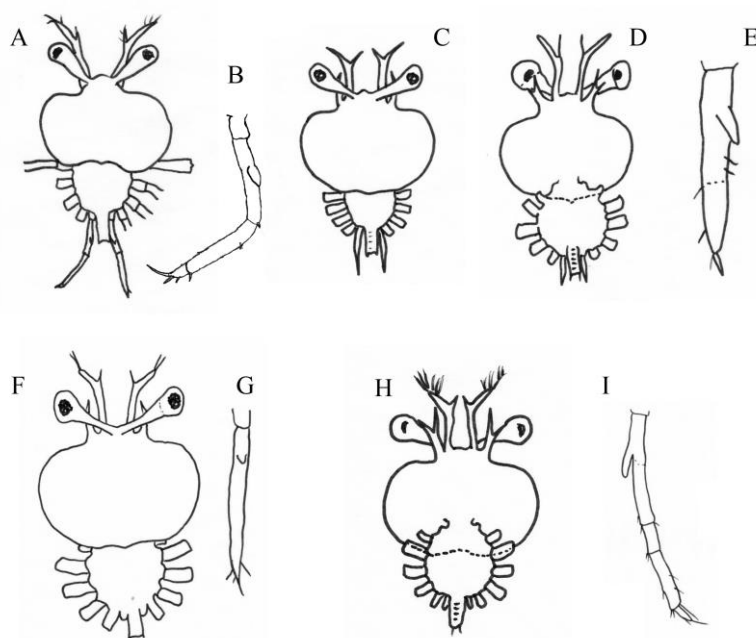


Fig. 2. Stage I phyllosoma larvae and 5th pereopod of *Ibacus ciliatus* (A to G) and *I. novemdentatus* (H and I). A, B: redrawn from Harada (1958); C: redrawn from Saisho and Nakahara (1960); D, E: redrawn from Dotsu et al. (1966a); F, G: redrawn from Takahashi and Saisho (1978); H, I: redrawn from Dotsu et al. (1966a). A, C, F: dorsal view; D, H: ventral view.

前方へ湾入する (Fig. 2H)。

頭甲部後縁と付属肢の位置関係: Harada (1958) のウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 1 胸脚に届く (Fig. 2A)。一方、Saisho and Nakahara (1960) (Fig. 2C)、Dotsu et al. (1966a) (Fig. 2D)、Takahashi and Saisho (1978) (Fig. 2F) のウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 3 顎脚に届く。オオバウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 1 胸脚に届く (Fig. 2H)。

第 5 胸脚とその外肢の発達程度: Harada (1958) のウチワエビ幼生では第 5 胸脚は長く 4 分節からなる (Fig. 2B)。一方、Saisho and Nakahara (1960)、Dotsu et al. (1966a)、Takahashi and Saisho (1978) のウチワエビ幼生では第 5 胸脚は分節せず短い (Fig. 2C, E, G)。Dotsu et al. (1966a) のオオバウチワエビ幼生の第 5 胸脚は 4 分節からなり (Fig. 2I)、Takahashi and Saisho (1978) のオオバウチワエビ幼生では 5 分節からなる。外肢については Saisho and Nakahara (1960) のウチワエビ幼生では無く (Fig. 2C)、Takahashi and Saisho (1978) のウチワエビ幼生では疣状である (Fig. 2G)。Harada (1958)、Dotsu et al. (1966a) のウチワエビ幼生 (Fig. 2B, E) および Dotsu et al. (1966a) のオオバウチワエビ幼生 (Fig. 2I) では外肢がやや発達している。

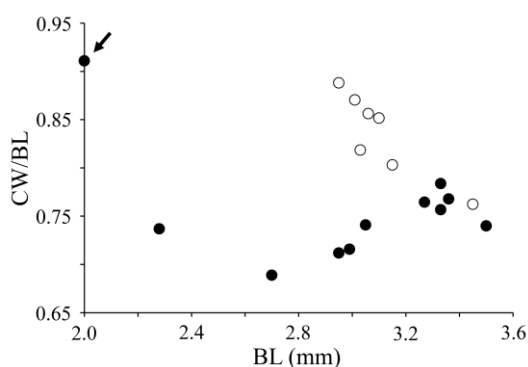


Fig. 3. Ratio of cephalic shield width to body length (CW/BL) plotted against body length (BL) of stage I phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (closed circle) and *I. novemdentatus* (open circle). An arrow indicates Harada's (1958) phyllosoma.

体長に対する頭甲部幅の比 (cephalic shield width/body length: CW/BL) (Fig. 3): ウチワエビ幼生では 0.689–0.911 (平均 0.756 ± 0.058 SD)、オオバウチワエビ幼生では 0.803–0.888 (平均 0.836 ± 0.044) であり、有意な差が見られた (student's t-test,  $p < 0.005$ )。Harada (1958) のウチワエビ幼生のみ顕著に大きい値を示す (CW/BL = 0.911) (Fig. 3 arrow)。

## II 期 (Figs. 4, 5)

頭甲部前縁: ウチワエビ幼生では Dotsu et al. (1966a) による II 期幼生 (Fig. 4C) 以外では前方へ突出しない (Fig. 4A, E)。オオバウチワエビ幼生では前方へ突出する (Fig. 4G)。

頭甲部後縁中央部: ウチワエビ幼生では後方へやや突出する (Fig. 4A, C, E)。オオバウチワエビ幼生では前方へ湾入する (Fig. 4G)。

頭甲部後縁と付属肢の位置関係: ウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 3 顎脚を覆う (Fig. 4A, C, E)。オオバウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 1 胸脚に達する (Fig. 4G)。

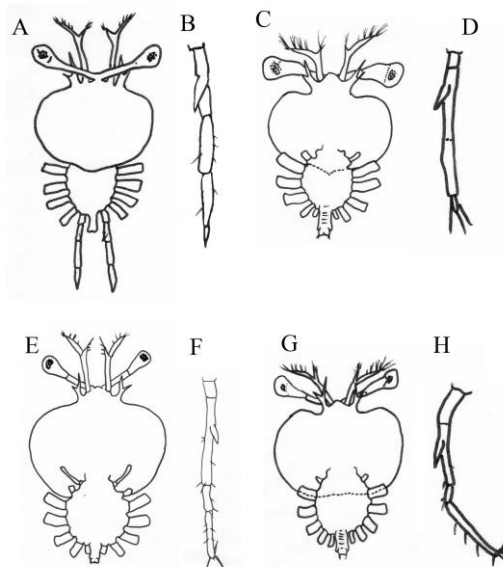


Fig. 4. Stage II phyllosoma larvae and 5th pereopod of *Ibacus ciliatus* (A to F) and *I. novemdentatus* (G and H). A, B: redrawn from Saisho and Nakahara (1960); C, D: redrawn from Dotsu et al. (1966a); E, F: redrawn from Takahashi and Saisho (1978); G, H: redrawn from Dotsu et al. (1966a). A: dorsal view; C, E, G: ventral view.



第5胸脚とその外肢の発達程度： Dotsu et al. (1966a) のウチワエビ幼生では第5胸脚は4分節からなるが (Fig. 4D)、Saisho and Nakahara (1960) (Fig. 4B) と Takahashi and Saisho (1978) のウチワエビ幼生では第5胸脚は5分節からなる (Fig. 4F)。オオバウチワエビの第5胸脚は5分節からなる (Fig. 4H)、外肢については両種間に顕著な差異は見られない (Fig. 4B, D, F, H)。以後、第5胸脚については比較しない。体長に対する頭甲部幅の比 (CW/BL) (Fig. 5)：ウチワエビ幼生では  $0.740\text{--}0.799$  (平均  $0.767 \pm 0.019$  SD)、オオバウチワエビ幼生では  $0.820\text{--}1.007$  (平均  $0.922 \pm 0.066$ ) であり有意な差が見られた (student's t-test,  $p < 0.001$ )。

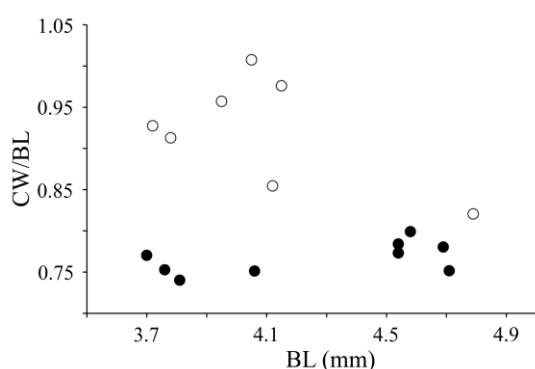


Fig. 5. Ratio of cephalic shield width to body length (CW/BL) plotted against body length (BL) of stage II phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (closed circle) and *I. novemdentatus* (open circle).

### III 期 (Figs. 6, 7)

頭甲部前縁：ウチワエビ幼生では前方への突出が顕著ではなく第2触角基部間との切れ込みは浅い (Fig. 6A–C)。オオバウチワエビ幼生では前方への突出が顕著になり第2触角基部間との切れ込みが深くなる (Fig. 6D)。

頭甲部後縁中央部：ウチワエビ幼生では後方へやや突出する (Fig. 6A, B, C)。オオバウチワエビ幼生の頭甲部後縁中央部は前方へ湾入する (Fig. 6D)。

頭甲部後縁と付属肢の位置関係：Saisho and Nakahara (1960)、Dotsu et al. (1966a) のウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第1胸脚に届か

ないが (Fig. 6A, B)、Takahashi and Saisho (1978) のウチワエビ幼生では届く (Fig. 6C)。オオバウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第2胸脚に届く (Fig. 6D)。

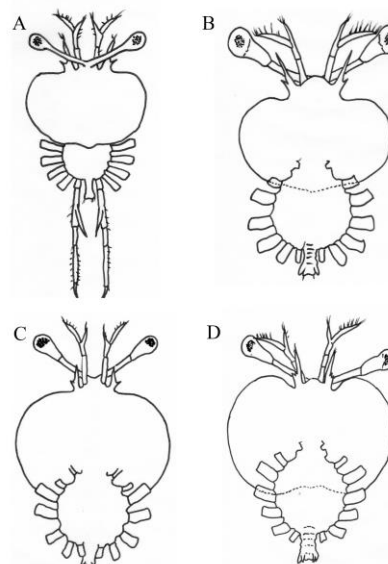


Fig. 6. Stage III phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (A to C) and *I. novemdentatus* (D). A: redrawn from Saisho and Nakahara (1960); B: redrawn from Dotsu et al. (1966a); C: redrawn from Takahashi and Saisho (1978); D: redrawn from Dotsu et al. (1966a). A: dorsal view; B, C, D: ventral view.

体長に対する頭甲部幅の比 (CW/BL) (Fig. 7)：ウチワエビ幼生では  $0.773\text{--}0.841$  (平均  $0.807 \pm 0.024$ )、オオバウチワエビ幼生では  $0.813\text{--}0.998$  (平均  $0.931 \pm 0.077$ ) であり有意な差が見られた (student's t-test,  $p < 0.01$ )。

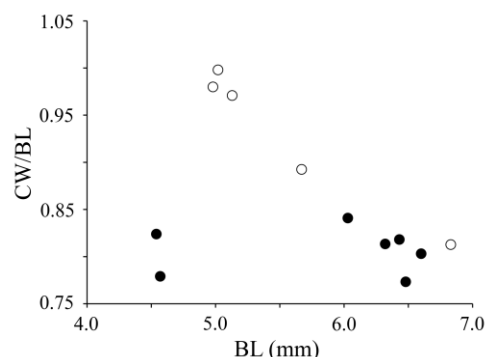


Fig. 7. Ratio of cephalic shield width to body length (CW/BL) plotted against body length (BL) of stage III phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (closed circle) and *I. novemdentatus* (open circle).

#### IV 期 (Figs. 8, 9)

頭甲部前縁：ウチワエビ幼生では前方への突出が顕著ではなく第 2 触角基部間との切れ込みは浅い (Fig. 8A, B)。一方、オオバウチワエビ幼生では前方への突出が顕著であり第 2 触角基部間との切れ込みが深い (Fig. 8C)。

頭甲部隆起線と歯：ウチワエビ幼生ではこの期で隆起線が生じ (Fig. B, arrow)、後部隆起線上に 3-4 の鋸歯が見られる。オオバウチワエビ幼生では隆起線がない。

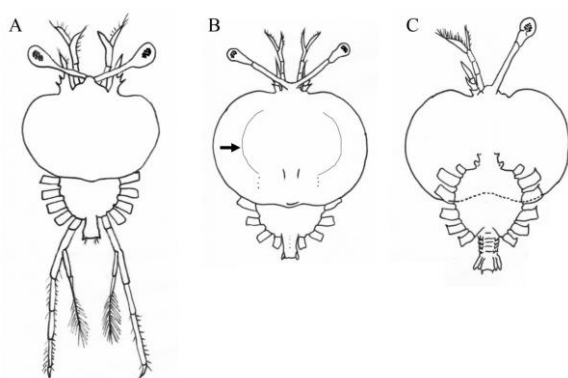


Fig. 8. Stage IV phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (A and B) and *I. novemdentatus* (C). A: redrawn from Saisho and Nakahara (1960); B: redrawn from Takahashi and Saisho (1978); C: redrawn from Dotsu et al. (1966a). A, B: dorsal view; C: ventral view. Arrow in B indicates longitudinal crest.

頭甲部後縁中央部：ウチワエビ幼生では後方へやや突出する (Fig. 8A, B) オオバウチワエビ幼生の頭甲部後縁中央部は前方へ湾入する (Fig. 8C)。

頭甲部後縁と付属肢の位置関係：Saisho and Nakahara (1960) のウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 1 胸脚に届く (Fig. 8A)。一方、Takahashi and Saisho (1978) のウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 2 胸脚に届く (Fig. 8B)。オオバウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 2 胸脚を覆う (Fig. 8C)。

体長に対する頭甲部幅の比 (CW/BL) (Fig. 9)：ウチワエビ幼生では 0.844–0.944 (平均 0.897 ± 0.036 SD)、オオバウチワエビ幼生では 0.811–

0.964 (平均 0.916 ± 0.053) であり有意差はなかった (student's t-test,  $p > 0.05$ )。

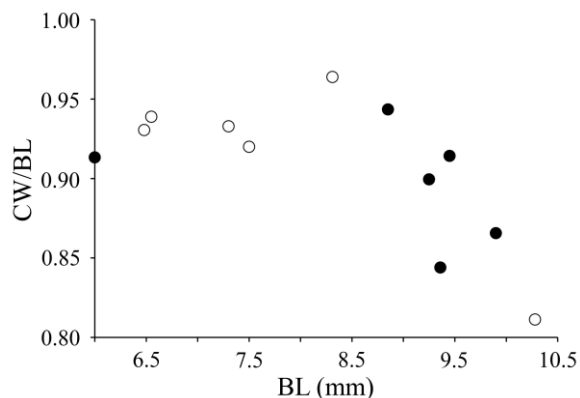


Fig. 9. Ratio of cephalic shield width to body length (CW/BL) plotted against body length (BL) of stage IV phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (closed circle) and *I. novemdentatus* (open circle).

#### V 期 (Figs. 10, 11)

頭甲部前縁：ウチワエビ幼生では前方への突出が目立つようになり、第 2 触角基部間との切れ込みも深くなる (Fig. 10A)。オオバウチワエビ幼生では前方へさらに突出し眼柄基部のはるか前方に達する。(Fig. 10B)。

頭甲部隆起線と歯：ウチワエビ幼生では後部隆起線上の鋸歯が 6-7 に増える。オオバウチワエビ幼生ではこの期で隆起線が生じ、後部隆起線上に 1-2 の鋸歯が見られる。

頭甲部後縁中央部：ウチワエビ幼生では突出が小さくなる。オオバウチワエビ幼生の頭甲

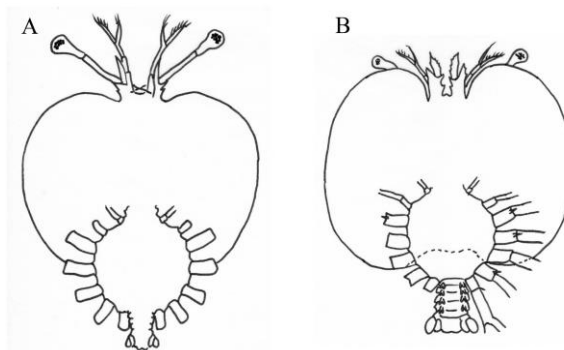


Fig. 10. Stage V phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (A) and *I. novemdentatus* (B). A: redrawn from Takahashi and Saisho (1978); B: redrawn from Johnson (1971).

部後縁中央部は前方へ大きく湾入する (Fig. 10B)。

頭甲部後縁と付属肢の位置関係：ウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 2 胸脚に届く (Fig. 10A)。一方、オオバウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 3 胸脚を覆う (Fig. 10B)。

体長に対する頭甲部幅の比 (CW/BL) (Fig. 11)：ウチワエビ幼生では 0.851–0.922 (平均  $0.881 \pm 0.026$  SD)、オオバウチワエビ幼生では 0.818–1.029 (平均  $0.934 \pm 0.104$ ) であり有意差はなかった (student's t-test,  $p > 0.05$ )。

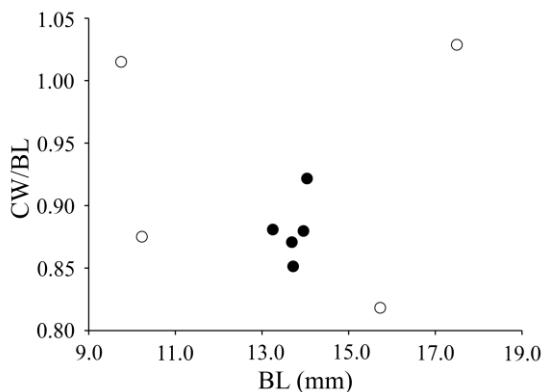


Fig. 11. Ratio of cephalic shield width to body length (CW/BL) plotted against body length (BL) of stage V phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (closed circle) and *I. novemdentatus* (open circle).

### VI 期 (Figs. 12, 13)

オオバウチワエビ幼生の VI 期とされる描画は報告されていない。

頭甲部前縁：ウチワエビ幼生では前方への突出がさらに顕著になり眼柄基部に達するとともに第 2 触角基部間との切れ込みも V 期より深くなる (Fig. 12)。一方、オオバウチワエビ幼生では前方への突出がより顕著であり、眼柄基部のはるか前方に達する。

頭甲部隆起線と歯：ウチワエビ幼生では隆起線前端に 1 対の巨歯が見られ (Fig. 12, arrow)、後部隆起線上の鋸歯数は 8-10 に増える。オオバウチワエビ幼生での後部隆起線上鋸歯数は 3-4。

頭甲部後縁中央部：ウチワエビ幼生ではやや前方へ湾入する。一方、オオバウチワエビ幼生では前方への湾入は著しく大きい。

頭甲部後縁と付属肢の位置関係：ウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 3 胸脚を覆う (Fig. 12)。オオバウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 4 胸脚に達する。

体長に対する頭甲部幅の比 (CW/BL) (Fig. 13)：ウチワエビ幼生では 0.745–0.879 (平均  $0.809 \pm 0.058$  SD)、オオバウチワエビ幼生では 0.734–1.038 (平均  $0.915 \pm 0.160$ ) であり有意差はなかった (student's t-test,  $p > 0.05$ )。

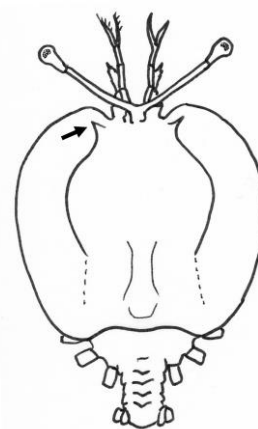


Fig. 12. Stage VI phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* redrawn from Takahashi and Saisho (1978). Arrow indicates a large spine at the anterior end of the longitudinal crest.

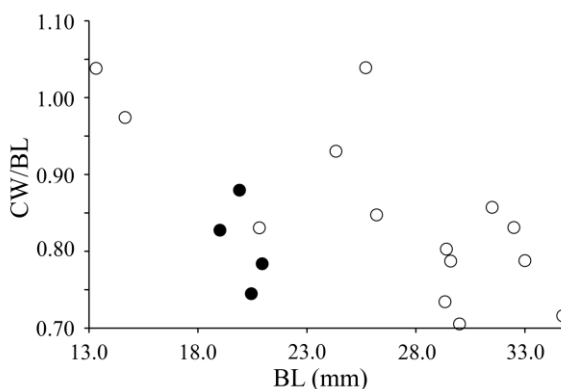


Fig. 13. Ratio of cephalic shield width to body length (CW/BL) plotted against body length (BL) of stage VI phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (closed circle) and *I. novemdentatus* (open circle).

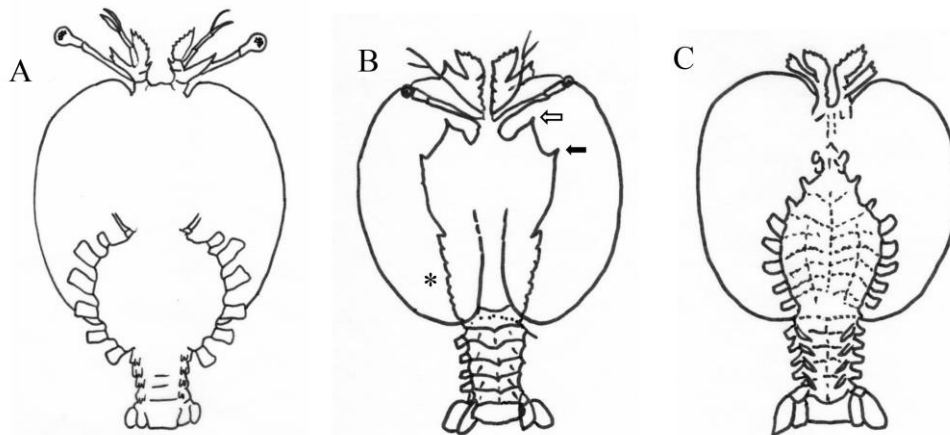


Fig. 14. Stage VII phyllosoma larvae of *Ibacus ciliatus* (A) and *I. novemdentatus* (B, C). A: redrawn from Takahashi and Saisho (1978); B, C: redrawn from Dotsu et al. (196b). A, C: ventral view; B: dorsal view. A large spine at the anterior end of the longitudinal crest and a smaller spine behind are shown by white and black arrows, respectively. Serrations at the posterior part of the longitudinal crest are shown by asterisk.

### VII 期 (Figs. 1, 14, 15)

頭甲部前縁：ウチワエビ幼生では前方への突出がさらに顕著になり第 2 触角基部間との切れ込みもさらに深くなる (Fig. 14A)。オオバウチワエビ幼生では前方への突出はより顕著であり、眼柄基部のはるか前方に達するとともに第 2 触角基部間との切れ込みはウチワエビ幼生より深い (Figs. 1, 14B, C)。

頭甲部隆起線と歯：ウチワエビ幼生では隆起線前端に 1 対の巨歯、後部隆起線上に 9-11 の鋸歯が見られる。オオバウチワエビ幼生では隆起線前端に 1 対の巨歯とその後方に 1 対

の小歯 (Figs. 1, 14B, arrows)、後部隆起線上に 7-9 の鋸歯が見られる (Fig. 14B, asterisk)。

頭甲部後縁中央部：ウチワエビ幼生では後方へわずかに突出する。オオバウチワエビ幼生では前方へ大きく湾入する (Figs. 1, 14B)。

頭甲部後縁と付属肢の位置関係：ウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 3 胸脚を覆う (Fig. 14A)。オオバウチワエビ幼生では頭甲部後縁が第 5 胸脚を覆う (Figs. 1, 14C)。

体長に対する頭甲部幅の比 (CW/BL) (Fig. 15)：ウチワエビ幼生では 0.595–0.823 (平均  $0.700 \pm 0.074$  SD)、オオバウチワエビ幼生では 0.705–1.039 (平均  $0.830 \pm 0.094$ ) であり有意な差が見られた (student's t-test,  $p < 0.01$ )。

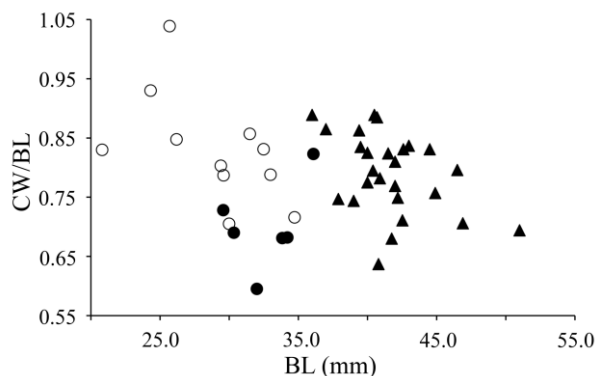


Fig. 15. Ratio of cephalic shield width to body length (CW/BL) plotted against body length (BL) of stages VII larvae of *Ibacus ciliatus* (closed circle) and *I. novemdentatus* (open circle), and stage VIII larvae of *I. ciliatus* (closed triangle).

### VIII 期 (Figs. 15, 16)

頭甲部前縁：Takahashi and Saisho (1978) によるウチワエビ幼生では前方への突出が前期と大差ないが (Fig. 16A)、Tokioka (1954)、Dotsu et al. (1966b)、Saito (2004)、Motoh (2005)、Motoh and Doi (2009)、Motoh et al. (2012) によるウチワエビ幼生ではさらに突出し眼柄基部のはるか前方に達する (Fig. 16B, C)。

頭甲部隆起線と歯：後部隆起線上に 10-12 の鋸歯が見られる (Fig. 16A, B, asterisks)。

頭甲部後縁中央部：後方へわずかに突出する (Fig. 16A, B)。

頭甲部後縁と付属肢の位置関係：頭甲部後縁が第 3 胸脚を覆うあるいは第 4 胸脚に届く (Fig. 16C)。

体長に対する頭甲部幅の比 (CW/BL) (Fig. 15)：ウチワエビ VIII 期幼生では 0.637–0.889 (平均  $0.789 \pm 0.068$ ) でありウチワエビ VII 期幼生とは有意な差が見られた (student's t-test,  $p < 0.01$ )。オオバウチワエビ VII 期幼生とは有意差がなかった (student's t-test,  $p > 0.05$ )。

以上、ウチワエビとオオバウチワエビ幼生間の形態的差異を列記したが、Harada (1958) によるウチワエビ I 期幼生だけが他のウチワエビ幼生と特異的に異なる。頭甲部後縁中央部が前方へ湾入する、頭甲部後縁が第 1 胸脚に届く、比較的発達した第 5 胸脚は 4 分節からなる、CW/BL が特異的に大きい (0.911) (Fig. 3, arrow)、というこの個体の特徴はオオバウチワエビ幼生の特徴と一致する。Saisho and Nakahara (1960)、Dotsu et al. (1966a)、Takahashi and Saisho (1978) によるウチワエビ I 期幼生の頭甲部後縁中央部は後方へ突出し第 5 胸脚

には分節がない (Fig. 2B–F)。Dotsu et al. (1966a) も Harada (1958) のウチワエビ I 期幼生がオオバウチワエビ幼生に酷似することを指摘している。Harada and Holthuis (1965) によってオオバウチワエビが日本にも分布することが確認される以前には、ウチワエビのみが分布すると考えられていた。そのため、Harada (1958) による I 期幼生はオオバウチワエビであった可能性がある。この点も考慮し、現在まで報告されてきた両種幼生の形態情報の中でこれら 2 種を簡便に判別できる特徴を Table 2 に要約した。これら 2 種のフィロソーマ幼生は、頭甲部前縁および頭甲部後縁中央部の形状、頭甲部後縁と付属肢の位置関係、第 5 胸脚の発達程度 (I 期のみ)、頭甲部背面隆起線上の歯 (IV 期以降) を検討することで判別できる。しかしながら、これらの特徴の多くは飼育標本から得られたものであり、天然幼生標本では一連の発生段階の形態情報が揃っていないこと、前項で述べたように両種とも期数に変異がある可能性もあることから、天然幼生に関する情報の集積が必要である。

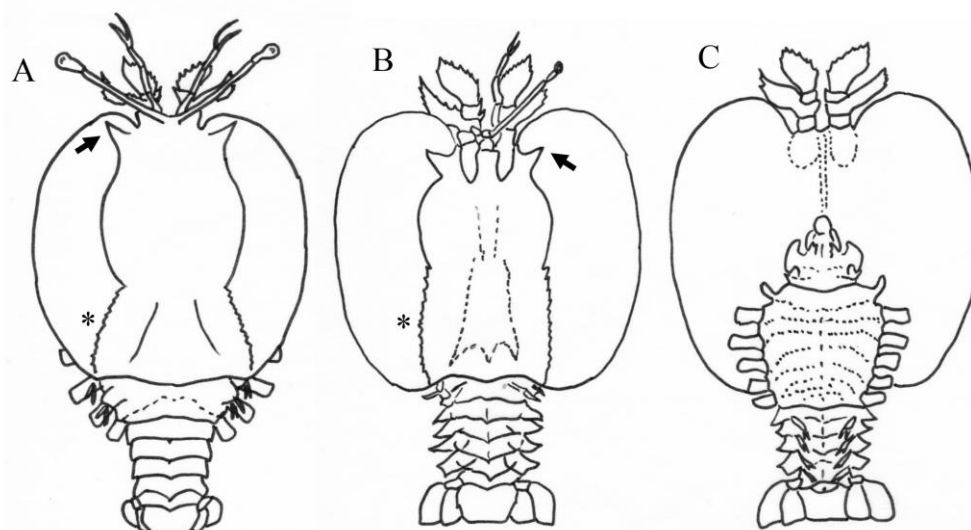


Fig. 16. Stage VIII phyllosoma larvae of *Ibacus ciliates* redrawn from Takahashi and Saisho (1978) (A) and Dotsu et al. (1966b) (B and C). A, B: dorsal view; C: ventral view. Arrows indicate a large spine at the anterior end of the longitudinal crest. Serrations at the posterior part of the longitudinal crest are shown by asterisks.

Table 2. Selected morphological characteristics to discriminate larvae of *Ibacus ciliatus* and *I. novemdentatus*. CP\*: cephalothorax.

stage	morphological characteristics	<i>I. ciliatus</i>	<i>I. novemdentatus</i>
I	posterior central margin of CP*	slightly projecting posteriorly	concaving anteriorly
	posterior margin of CP	reaching to the 3rd maxilliped	reaching to the 1st pereopod
	5th pereopod	short and no segmentation	4 or 5 segments
	exopod of 5th pereopod	none or bud	extended bud
II	anterior margin of CP	not projecting anteriorly	projecting anteriorly
	posterior central margin of CP	slightly projecting posteriorly	concaving anteriorly
	posterior margin of CP	covering the 3rd maxilliped	reaching to the 1st pereopod
	5th pereopod	4 to 5 segments	5 segments
III	anterior margin of CP	slightly projecting anteriorly	eminently projecting anteriorly
	central margin of CP	projecting posteriorly	concaving anteriorly
	posterior margin of CP	reaching or not reaching to the 1st pereopod	reaching to the 2nd pereopod
IV	anterior margin of CP	slightly projecting anteriorly	eminently projecting anteriorly
	posterior central margin of CP	slightly projecting posteriorly	concaving anteriorly
	posterior margin of CP	reaching to the 1 <sup>st</sup> or 2nd pereopod	covering the 2nd pereopod
	longitudinal crest of CP	present with 3 to 4 serrations	absent
V	anterior margin of CP	projecting anteriorly	eminently projecting anteriorly
	posterior central margin of CP	slightly projecting posteriorly	eminently concaving anteriorly
	posterior margin of CP	reaching to the 2nd pereopod	covering the 3rd pereopod
	longitudinal crest of CP	6 to 7 serrations at the posterior part	1 to 2 serrations at the posterior part
VI	anterior margin of CP	projecting anteriorly, reaching to the base of antennule	eminently projecting anteriorly
	posterior central margin of CP	slightly projecting posteriorly	eminently concaving anteriorly
	posterior margin of CP	covering the 3rd pereopod	reaching to the 4th pereopod
	longitudinal crest of CP	a pair of large teeth on the anterior end, 8 to 10 serrations at the posterior part	3 to 4 serrations at the posterior part
VII	anterior margin of CP	projecting anteriorly, reaching to the base of antenna	eminently projecting anteriorly, exceeding far beyond the base of antenna
	posterior central margin of CP	slightly projecting posteriorly	eminently concaving anteriorly
	posterior margin of CP	covering the 3rd pereopod	covering the 5th pereopod
	longitudinal crest on CP	a pair of large teeth on the anterior end, 9 to 11 serrations at the posterior part	a pair of large teeth on the anterior end with a pair of smaller teeth behind, 7 to 9 serrations at the posterior part
VIII*	anterior margin of CP	eminently projecting anteriorly, exceeding far beyond the base of antenna	
	posterior central margin of CP	slightly projecting posteriorly	
	posterior margin of CP	covering the 3 <sup>rd</sup> pereopod or reaching to the 4th pereopod	
	longitudinal crest on CP	a pair of large teeth on the anterior end, 10 to 12 serrations at the posterior part	

\*or 2nd instar of stage VII

### 3. フィロソーマ幼生の分布と輸送

現在までに報告されているウチワエビとオオバウチワエビ幼生の採集地点について Fig. 17 に要約した。東シナ海西部でウチワエビ類幼生の記録がない理由は調査報告が少ないためであり、成体が東シナ海の大陸棚に広く分布することからフィロソーマ幼生も同様の分布をするものと考えられている (Shojima 1973)。日本海中央部・南部や日本列島太平洋側の沖合および南西諸島周辺ではプランクトン調査が頻繁に行われていることから、これらの海域ではウチワエビ類のフィロソーマ幼生がほとんど分布しないものと思われる。日本列島の日本海側と太平洋側のごく沿岸ではウチワエビ類の幼生が採集されており、ほと

んどが最終期である (Tokioka 1954; Tokioka and Harada 1963; 鈴木 1979; Saito 2004; Motoh 2005; Motoh and Doi 2009; Motoh et al. 2012; Ota and Wakabayashi 2020)。日本海側では能登半島沖でオオバウチワエビ幼生が報告されているが、太平洋側からはオオバウチワエビ幼生の報告がない。両種成体の分布 (ウチワエビ: 千葉県以南、オオバウチワエビ: 駿河湾以南) (Harada and Holthuis 1965; 内海ら 1981; 三宅 1982) を考慮すればフィロソーマ幼生の分布密度が低いことや報告されていないことが原因であろう。一方、比較的多くのウチワエビ類の幼生が報告されている東シナ海では本研究で分析した D10-2 を除き、最終期幼生が採集された記録がない。Shojima (1973) が東シ

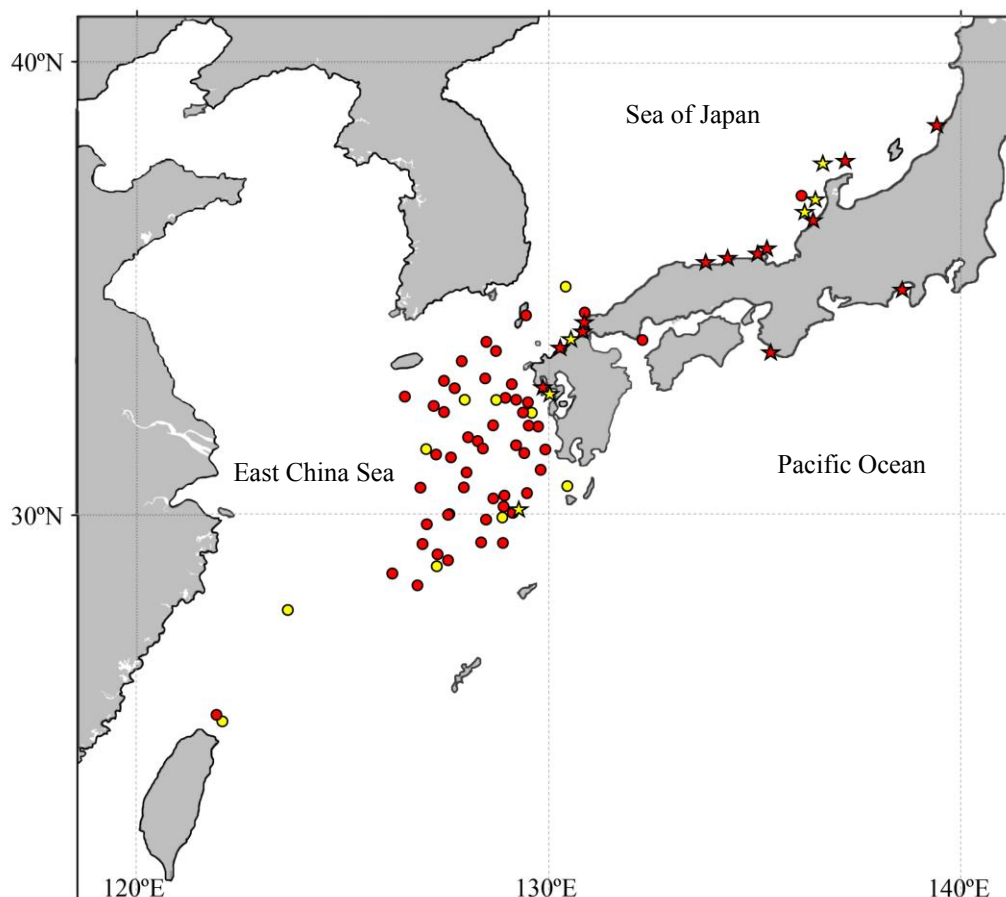


Fig. 17. Summary of catch locations of *Ibacus* phyllosoma larvae in adjacent waters of Japan. Red and yellow symbols indicate *I. ciliatus* and *I. novemdentatus*, respectively. Stars indicate the final stage larvae. Drawn with reference to data from Tokioka (1954), Shojima (1963, 1973), Dotsu et al. (1966b), Sakai (1998), Inoue et al. (2001), Saito (2004), Inoue and Sekiguchi (2005), Motoh (2005), Motoh and Doi (2009), Motoh et al. (2012), and Ota and Wakabayashi (2020).

ナ海から報告したウチワエビ類の幼生標本は表層曳きあるいは 50 m 深度からの傾斜曳きで採集されたものである。オーストラリアイセエビ (*Panulirus cygnus*) のフィロソーマ幼生では発達段階で分布深度が異なることが報告されている (Rimmer and Phillips 1979)。ウチワエビ類の幼生も成長とともに分布深度が深くなるのであれば浅層でのプランクトン調査では後期幼生が採集されにくいのかかもしれない。

ウチワエビ類フィロソーマ幼生の輸送について、Dotsu et al. (1966b) は九州西海岸に出現する大型フィロソーマ幼生は、成体が多産する東シナ海が起源と考えている。同様に、日本海側で出現する最終期幼生も対馬暖流によって南方から輸送されるものとの見解は多い (西村・山崎 1961; 本間ら 1996; Motoh and Doi 2009; Motoh et al. 2012)。日本列島の日本海側と太平洋側のごく沿岸では最終期幼生 (一部最終前期) だけが現在のところ報告されていることもそれを支持するように見える。しかしながら、南方からの輸送が主であるとしても、若齢幼生の報告例が皆無であることは不可解である。Dotsu et al. (1966a) が飼育試験に用いた抱卵親エビは佐世保や長崎県茂木といったごく沿岸で漁獲されたものであり、Motoh and Doi (2009) は石川県でオオバウチワエビの抱卵個体を確認している。さらに Shojima (1973) は長崎港内でも初期幼生 (II 期) を採集していることから、ごく沿岸で生活史が完結している可能性も十分ある。日本列島の日本海側と太平洋側のごく沿岸でウチワエビ類若齢幼生の報告例が無い理由は、フィロソーマ幼生自体の分布密度が低いこと、特に小型個体は発見されにくいことが可能性として考えられる。ウチワエビ類の成体は大陸棚および沿岸浅海域に生息するが、そのフィロソーマ幼生も外洋に輸送されることなく類似した海域にとどまる傾向があるのではないだろうか。ウチワエビ類フィロソーマ幼生

の輸送に関する理解をより深めるためには、東シナ海における表層から近底層にわたるプランクトン調査および日本周辺の特に太平洋側と日本海側沿岸におけるプランクトン採集の努力量を増大するとともに採集されたプランクトン標本の精査が必要である。

#### 4. 補足 1 (D10-2 の分析)

我々が分析したフィロソーマ幼生標本 (D10-2) は水産研究・教育機構漁業調査船俊鷹丸による 2012 年度水産庁国際資源調査等推進対策事業「南西諸島沖におけるクロマグロ仔稚魚分布調査」で採集されたものである。採集日は 2012 年 6 月 15 日、位置は東シナ海東部の北緯 30 度 29 分、東経 129 度 00 分、夜間の表層トロールによるものである。調査担当者によって選別されたフィロソーマ幼生は船上でエタノール固定され、水産資源研究所へ輸送された。Chow and Yanagimoto (2021) に従ってウチワエビ亜科のフィロソーマ幼生と考えられる 1 個体 (D10-2) を取り出した (Fig. 1)。Higa and Shokita (2004) に従って体長 (body length: BL)、頭甲部長 (cephalic shield length: CL)、頭甲部幅 (cephalic shield width: CW)、胸部幅 (thorax width: TW) を測定した。画像を撮影後、全体を良く洗浄し DNA 抽出のために胸脚の一部を切り取った。DNA 抽出は Ueda et al. (2021) に従った。ミトコンドリア DNA の 16S rDNA (以下 16S) と COI の部分領域を PCR 増幅するためのプライマーはそれぞれ 16SUFm と 16SR4 (Chow and Yanagimoto 2021) および LCO1490 と HCO2198 (Folmer et al. 1994) である。PCR およびシーケンス反応は Ueda et al. (2021) に従った。得られた塩基配列に類似する配列の探索には NCBI (National Center for Biotechnology Information) の BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) を用いた。塩基配列のアライメントは GENETYX ver. 12 (GENETYX Co., Tokyo) に実装されている



Clustal W を用いて行い、マニュアルで微調整した。配列間の塩基置換率 (Kimura's two parameter distance: K2P) の計算、モデル選択と系統樹の作成には MEGA6 (Tamura et al. 2013) を用いた。

D10-2 の頭甲部背面前方には 1 対の巨歯とその後方にさらに 1 対の小歯がある (Fig. 1a, arrows)。第 5 胸脚基部まで頭甲部に覆われる (Fig. 1a, b)。これらの特徴は Dotsu et al. (1966b) と Takahashi and Saisho (1978) によるオオバウチワエビの最終期フィロソーマ幼生のもとはよく符号する。D10-2 の体長 (BL) は 30.0 mm、頭甲部長 (CL) は 18.8 mm、頭甲部幅 (CW) は 21.2 mm、胸部幅 (TW) は 9.8 mm である。D10-2 の体長は Dotsu et al. (1966b)、Shojima (1973)、Motoh et al. (2012) の最終期および Wakabayashi et al. (2012b) による VI 期のオオバウチワエビのフィロソーマ幼生と符合する (Table 1)。

D10-2 で決定した COI 塩基配列 (658 bp) と 16S 塩基配列 (389 bp) を DNA データベースに登録した (accession No. OK341214, OK341218)。D10-2 の COI 塩基配列に対する BLAST 検索による一致率 1 位は韓国産のオオバウチワエビ (JX502993) (Kim et al. 2012) であり、一致率は 99.8 % であった。一致率 2-4

位は東部アフリカ産のオオバウチワエビ (MK624965-MK624967) (Groeneveld et al. 2019) であり、一致率は 96.4-96.6 % であった。一方、オオバウチワエビの 16S 塩基配列はデータベースに登録されておらず、D10-2 の 16S 塩基配列に対する BLAST 検索による一致率上位には *I. chacei* と *I. peronii* がリストアップされ、一致率は 96.1 から 97.3 % であった。D10-2 の COI と 16S 配列を含め、ウチワエビ属 8 種のうち 5 種について両遺伝子の配列情報が登録されている。これらの COI 配列間および 16S 配列間の K2P (%) 値を Table 3 に、配列間の系統樹を Fig. 18 と Fig. 19 に示した。ただし、16S 配列のいくつか (accession No. HM015413-HM015420, NC\_025581) については種同定が疑わしいことから除外した。ウチワエビ属種の COI と 16S 配列ともにオオバウチワエビと遺伝的に近い種は南半球に分布する *I. chacei* と *I. peroni* であり、最も遠い種がウチワエビであることを示している。D10-2 と韓国産オオバウチワエビの COI 配列間の K2P 値は 0.15 % であり種内変異の範囲であった。一方、D10-2 および韓国産オオバウチワエビと東部アフリカ産のオオバウチワエビ間の COI 配列における K2P 値 (3.38-3.55 %) は十脚目での同属異種間の最小値 (4.92 %) (Costa

Table 3. Mean Kimura's two parameter distance (% K2P ± SE) between *Ibacus* species for 16S (above diagonal) and COI (below diagonal) sequences.

	1	2	3	4	5	6	7
1. D10-2	-	-	-	8.05±1.48	3.72±0.97	13.61±1.93	3.73±0.97
2. <i>I. novemdentatus</i> (Korea)	0.15±0.16	-	-	-	-	-	-
3. <i>I. novemdentatus</i> (east Africa)	3.55±0.70	3.38±0.69	-	-	-	-	-
4. <i>I. alticrenatus</i>	14.65±1.61	14.65±1.61	15.46±1.69	-	6.52±1.21	11.18±1.64	5.88±1.13
5. <i>I. chacei</i>	9.57±1.20	9.75±1.21	10.98±1.35	15.62±1.66	-	12.98±1.74	1.71±0.58
6. <i>I. ciliatus</i>	15.74±1.65	15.74±1.65	14.85±1.62	14.95±1.57	15.00±1.72	-	12.43±1.70
7. <i>I. peronii</i>	9.37±1.22	9.55±1.23	11.30±1.38	16.22±1.76	4.26±0.83	16.53±1.77	-

Database accession numbers of COI sequences used are NC\_041153, JN701659 and JN701660 for *I. alticrenatus*, JN701662 and JN701663 for *I. chacei*, JN701661, JX502991, and JX502992 for *I. ciliatus*, JX502993, MK624965, MK624966, and MK624967 for *I. novemdentatus*, and JN701664 and JN701665 for *I. peronii*. Database accession numbers of 16S sequences used are JN701694, JN701695, MG551493, and NC\_041153 for *I. alticrenatus*, JN701697 and JN701698 for *I. chacei*, JN701696 for *I. ciliatus*, and JN701699 and JN701700 for *I. peronii*. 16S sequences of HM015413-HM015420, KM488334, and NC\_025581 were not included due to the uncertainty of species identification.

et al. 2007) より小さいものの、種内個体間で観察される最大値 (2.57%) (Costa et al. 2007) より大きい。ウチワエビ属の COI 配列を用いた系統樹でも、D10-2 と韓国産オオバウチワエビを含むクラスターと東部アフリカ産のオオバウチワエビを含むクラスターが明瞭に分かれる (Fig. 18)。ウチワエビ属ではオオバウ

チワエビの分布が最も広く、西部インド洋から西部太平洋に見られるが、地理的に最も離れているその両端の個体群は遺伝的に大きく分化している可能性が高い。今後、本種の分布範囲を網羅した幼生ならびに成体標本の収集と遺伝学的、形態学的解析が望まれる。

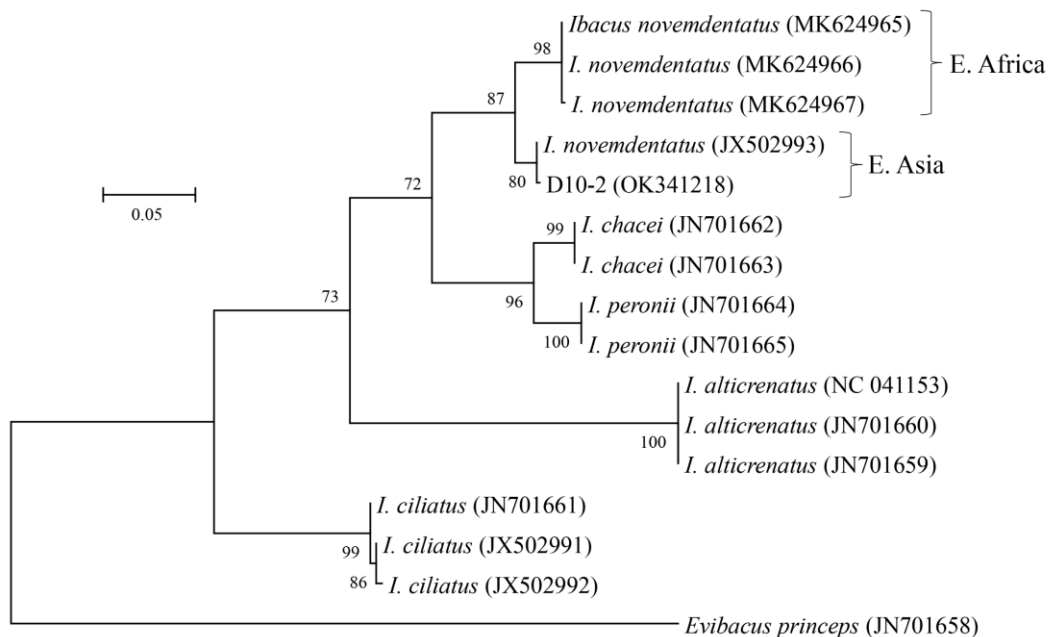


Fig. 18. Maximum-likelihood (ML) phylogenetic tree of the partial COI sequences of *Ibacus* species available in the database. *Evibacus princeps* was used as a root. T92+G was selected as the optimal substitution model. Accession numbers are presented in the parenthesis. Bootstrap values of > 50 % (from 1000 replicates) are shown at each node.

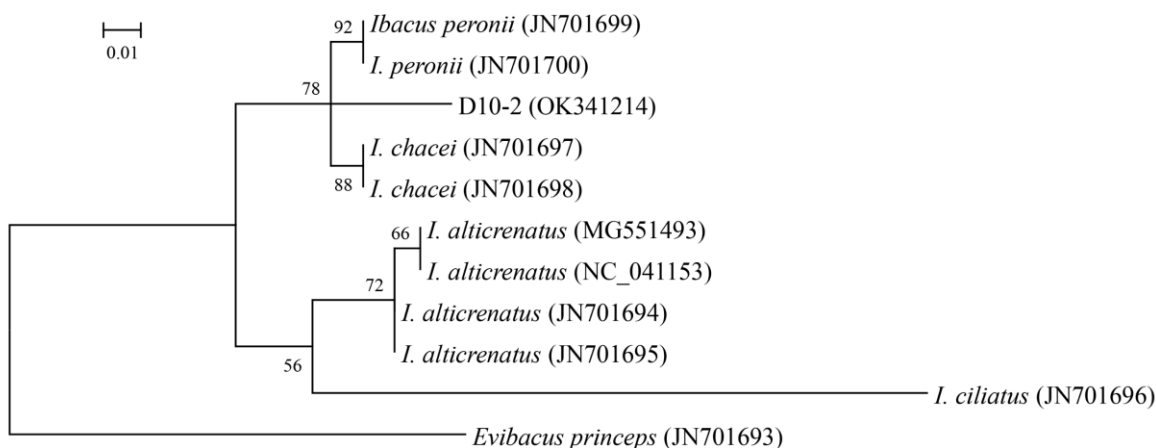


Fig. 19. Maximum-likelihood (ML) phylogenetic tree of the partial 16S sequences of *Ibacus* species available in the database. *Evibacus princeps* was used as a root. HKY+G was selected as the optimal substitution model. Accession numbers are presented in the parenthesis. Bootstrap values of > 50 % (from 1000 replicates) are shown at each node.

## 5. 補足 2 (ウチワエビ属とウチワエビモドキ属幼生の差異)

ウチワエビモドキ亜科 (Theninae) のウチワエビモドキ属 (*Thenus*) は系統関係としてはウチワエビ亜科とは近くないが (Yang et al. 2012; Davis et al. 2015)、フィロソーマ幼生の形態はウチワエビ類のものに似ている (Johnson 1971)。大きな相違点として、ウチワエビモドキ属幼生では IV 期しかなく体長も最終期で 20 mm 程度であること、最終期まで第 5 胸脚に外肢がないこと、最終期でも腹肢の発達程度が低く二分岐していないことである (Prasad and Tampi 1957; Johnson 1971; Barnett 1984; Mikami and Greenwood 1997; Kizhakudan and Krishnamoorthi 2014; Wakabayashi and Phillips 2016)。尚、Prasad et al. (1975) はインド洋で採集された体長 41.5 mm の最終期フィロソーマ幼生をウチワエビモドキ (*Thenus orientalis*) のものとして報告しているが (Fig. 15d in Prasad et al. 1975)、体長が極めて大きいこと、腹肢がよく発達していることから、これはウチワエビ属の最終期幼生と考えて間違いない。さらに、ウチワエビ属とウチワエビモドキ属のフィロソーマ幼生間には胸部幅に大きな相違点があることが示されている (Fig. 3 in Baisre 1994)。現在までに報告されているウチ

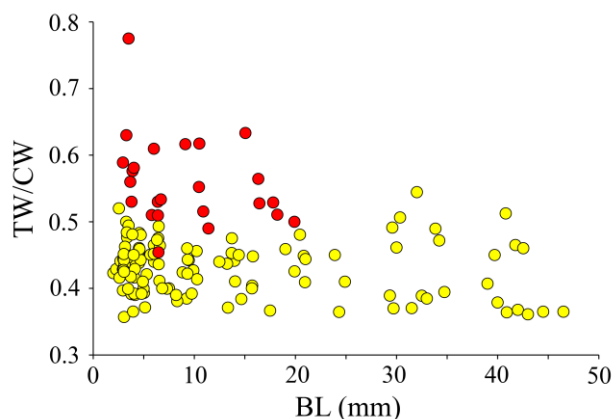


Fig. 20. Ratio of thorax width to cephalic shield width (TW/CW) plotted against body length (BL) of phyllosoma larvae of the genera *Thenus* (red circle) and *Ibacus* (yellow circle).

ワエビ属とウチワエビモドキ属のフィロソーマ幼生における形態測定値を用いて (Table S1)、体長に対する胸部幅と頭甲部幅の比 (TW/CW) を Fig. 20 に示した。ウチワエビ属のフィロソーマ幼生ではほとんどの発生期および種で TW/CW は 50%未満である一方、ウチワエビモドキ属のフィロソーマ幼生では 50%以上である。

## 謝辞

本研究で使用した標本の採集に尽力いただいた水産研究・教育機構漁業調査船俊鷹丸の調査関係者各位、文献収集に協力いただいた三重大学の松田浩一教授、水産資源研究所の林 順子氏、そして本稿の改訂に際して重要な御助言をいただいた3名の査読者に深く感謝いたします。本研究は、水産研究・教育機構、水産資源研究所の試験研究費「水産資源のゲノム情報の収集・管理・活用」で行われた。

## 引用文献

- Atkinson, J. M., Boustead, N. C. (1982). The complete larval development of the scyllarid lobster *Ibacus alticrenatus* Bate, 1888 in New Zealand waters. *Crustaceana* 42: 275–287.
- Baisre, J. A. (1994). Phyllosoma larvae and the phylogeny of Palinuroidea (Crustacea: Decapoda): A review. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 45: 925–944.
- Barnett, B. M., Hartwick, R. F., Milward, N. E. (1984). Phyllosoma and nisto stage of the Morton Bay bug, *Thenus orientalis* (Lund) (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae), from shelf waters of the Great Barrier Reef. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 35: 143–152.
- Chow, S., Yanagimoto, T. (2021). Identification of phyllosoma larvae of the slipper lobster (Family Scyllaridae). 1. General remark. *Aquat. Anim.* 2021: AA2021-10. (In Japanese with English abstract).
- Costa, F. O., deWaard, J. R., Boutillier, J., Ratnasingham, S., Dooth, R. T., Hajibabaei, M., Hebert, P. D. N. (2007). Biological identifications through DNA barcodes: the case of the Crustacea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64: 272–295.

- Davis, K. E., Hesketh, T. W., Delmer, C., Wills, M. A. (2015). Towards a supertree of Arthropoda: a species-level supertree of the spiny, slipper and coral lobsters (Decapoda: Achelata). *PLoS ONE* 10: e0140110.
- De Haan, W. (1850). *Fauna Japonica*. 1 (Crustacea), pp. 225–227.
- Dotsu, Y., Seno, K., Inoue, S. (1966a). Rearing experiments on early phyllosomas of *Ibacus ciliatus* (von Siebold) and *I. novemdentatus* Gibbes (Crustacea: Reptantia). *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.* 21: 181–194. (In Japanese with English abstract).
- Dotsu, Y., Tanaka, O., Shojima, Y., Seno, K. (1966b). Metamorphosis of the phyllosomas of *Ibacus ciliatus* (von Siebold) and *I. novemdentatus* Gibbes (Crustacea: Reptantia) to the reptant larvae. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.* 21: 195–221. (In Japanese with English abstract).
- Folmer, O., Black, M., Hoen, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 3: 294–299.
- Groeneveld, J. C., Zacarias, L. D., Singh, S. P. (2019). Smooth fan lobster *Ibacus novemdentatus* in the southwestern Indian Ocean: an overlooked fisheries resource? *African J. Mar. Sci.* 41: 305–312.
- Harada, E. (1958). Notes on the naupliosoma and newly hatched phyllosoma of *Ibacus ciliatus* (von Siebold). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 7: 173–179.
- Harada, E., Holthuis, L. B. (1965). Two species of the genus *Ibacus* (Crustacea: Decapoda: Reptantia) from Japan. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 13: 23–34.
- Higa, T., Shokita, S. (2004). Late-stage phyllosoma larvae and metamorphosis of a scyllarid lobster, *Chelarctus cultrifer* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae), from the Northwestern Pacific. *Spec. Divers.* 9: 221–249.
- Holthuis, L. B. (1985). A revision of the family Scyllaridae (Crustacea Decapoda Macrura). I. subfamily Ibacinae. *Zool. Verh.* 218: 3–130.
- Holthuis, L. B. (1991). *Marine Lobsters of the World: an annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date*. FAO Species Catalogue No. 13. FAO, Rome: FAO.
- 本間義治・中村幸弘・箕輪一博 (1996). 新潟県柏崎沖から得られたオオバウチワエビの記録. *柏崎市立博物館報* 10: 79–84.
- Inoue, N., Sekiguchi, H., Nagasawa, T. (2000). Distribution and identification of phyllosoma larvae in the Tsushima Current Region. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.* 64: 129–137. (In Japanese with English abstract).
- Inoue, N., Sekiguchi, H., Yeh, S. P. (2001). Spatial distributions of phyllosoma larvae (Crustacea: Decapoda: Palinuridae and Scyllaridae) in Taiwanese waters. *J. Oceanogr.* 57: 535–548.
- Inoue, N., Sekiguchi, H. (2005). Distribution of scyllarid phyllosoma larvae (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae) in the Kuroshio Subgyre. *J. Oceanogr.* 61: 389–398.
- Johnson, M. W. (1971). On palinurid and scyllarid lobster larvae and their distribution in the South China Sea (Decapoda, Palinuridea). *Crustaceana* 21: 247–282.
- Kamio, M., Wakabayashi, K., Nagai, H., Tanaka, Y. (2016). Phyllosomas of smooth fan lobsters (*Ibacus novemdentatus*) encase jellyfish cnidae in peritrophic membranes in their feces. *Plankton Benthos Res.* 11: 100–104.
- Kim, D. W., Yoo, W. G., Park, H. C., Yoo, H. S., Kang, D. W., Jin, S. D., Min, H. K., Paek, W. K., Lim, J. (2012). DNA barcoding of fish, insects, and shellfish in Korea. *Genomics Inform.* 10: 206–211.
- 木村健太郎 (2022). 新発見は意外に近くの海にあった—新たな養殖対象種ウチワエビなど. *生物の科学 遺伝* 76: 308–311.
- Kizhakudan, J. K., Krishnamoorthi, S. (2014). Complete larval development of *Thenus inimaculatus* Burton & Davie, 2007 (Decapoda, Scyllaridae). *Crustaceana* 87: 570–584.
- Marinovic, B., Lemmens, J. W. T. J., Knott, B. (1994). Larval development of *Ibacus peronii* Leach (Decapoda: Scyllaridae) under laboratory conditions. *Crustaceana* 14: 80–96.
- 松田浩一・山川 卓・辻ヶ堂諦 (1987). ウチワエビの種苗生産. 昭和 61 年度三重県水産研技術センター事業報告 p. 78–82.
- 松田浩一・山川 卓・辻ヶ堂諦 (1988). ウチワエビの種苗生産—II. 昭和 62 年度三重県水産研技術センター事業報告 p. 70–73.
- 松田浩一・山川 卓 (1989). ウチワエビの種苗生産—III. 昭和 63 年度三重県水産研技術センター事業報告 p. 69–72.
- Mikami, S., Takashima, T. (1993). Development of the proventriculus in larvae of the slipper lobster, *Ibacus ciliatus* (Decapoda: Scyllaridae). *Aquaculture* 116: 199–217.
- Mikami, S., Greenwood, J. G., Takashima, F. (1994). Functional morphology and cytology

- of the phyllosomal digestive system of *Ibacus ciliatus* and *Panulirus japonicus* (Decapoda, Scyllaridae and Palinuridae). *Crustaceana* 67: 212–225.
- Mikami, S., Greenwood, J. G. (1997). Complete development and comparative morphology of larval *Thenus orientalis* and *Thenus* sp. (Decapoda: Scyllaridae) reared in the laboratory. *J. Crust. Biol.* 17: 289–308.
- 三宅貞祥 (1982). 原色日本大型甲殻類図鑑 (I). 保育社, 大阪.
- Motoh, H. (2005). On the late phyllosomas of Japanese fan lobster, *Ibacus ciliatus*, from off Tango Peninsula, Sea of Japan. *Rep. Noto Mar. Cent.* 11: 51–54. (In Japanese).
- Motoh, H., Doi, H. (2009). Specimens of the last phyllosoma stage of Japanese fan lobster *Ibacus ciliatus* from Yamaguchi and Ishikawa Prefectures, the Sea of Japan.
- Motoh, H., Doi, H., Yoshio, I., Watanabe, T., Ishibashi, T. (2012). Macruran decapods in the Sea of Japan-III. The phyllosoma larvae of fan lobsters *Ibacus ciliatus* and *I. novemdentatus* from off Yamaguchi and Ishikawa Prefectures. *Bull. Ishikawa Mus. Nat. Hist.* 2: 1–7.
- 西村三郎・山崎 昇 (1961). 新潟県沖で採集されたウチワエビ. 採集と飼育 23: 281–282.
- Ota, Y., Wakabayashi, K. (2020). A record of blue-back locust lobster *Petrarctus brevicornis* from Sea of Japan and four other scyllarid species from the San'in coast, southern Sea of Japan. *Cancer* 29: e118–e124. (In Japanese).
- Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W. O., Stice, L., Grabowski, G. (1991). The simple fool's guide to PCR, ver. 2. University of Hawaii, Honolulu.
- Phillips, B. F., Brown, P. A., Rimmer, D. W., Braine, S. J. (1981). Distribution and abundance of late larval stages of the Scyllaridae (slipper lobsters) in the South-eastern Indian Ocean. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 32: 417–437.
- Prasad, R. R., Tampi, P. R. S. (1957). On the phyllosomas of Mandapam. *Proc. Nat. Inst. Sci. India* 23B: 48–67.
- Prasad, R. R., Tampi, P. R. S., George, M. J. (1975). Phyllosoma larvae from the Indian Ocean collected by the DANA Expedition 1928–1930. *J. Mar. Biol. Ass. India* 17: 56–107.
- Rimmer, D. W., Phillips, B. F. (1979). Diurnal migration and vertical distribution of phyllosoma larvae of western rock lobster *Panulirus cygnus*. *Mar. Biol.* 54: 109–124.
- Ritz, D. A., Thomas, L. R. (1973). The larval stages of *Ibacus peronii* Leach (Decapoda, Reptantia, Scyllaridae). *Crustaceana* 24: 5–16.
- Saisho, T., Nakahara, K. (1960). On the early development of phyllosomas of *Ibacus ciliatus* (von Siebold) and *Panulirus longipes* (A. Milne Edwards). *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 9: 84–90.
- Saito, N. (2004). Records on some scyllarid larvae (Crustacea, Decapoda, Scyllaridae) collected from Suruga Bay, Pacific coast of Honshu, Japan. *Nankiseibutsu* 46: 109–114. (In Japanese with English abstract).
- Sakai, K. (1998). On the adult and larval Japanese fan lobsters, *Ibacus ciliatus* (Scyllaridae, Decapoda) from off the Noto Peninsula, Sea of Japan. *Rep. Noto Mar. Cent.* 4: 5–11. (In Japanese).
- Shojima, Y. (1963). Scyllarid phyllosomas' habit of accompanying the jelly-fish (preliminary report). *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 29: 349–353.
- Shojima, Y. (1973). The phyllosoma larvae of Palinura in the East China Sea and adjacent waters—I. *Ibacus novemdentatus*. *Cont. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.* 43: 105–115. (In Japanese with English abstract).
- 鈴木庄一郎 (1979). 山形県海産無脊椎動物. 中央印刷, 山形.
- Takahashi, M., Saisho, T. (1978). The complete larval development of the scyllarid lobster, *Ibacus ciliatus* (von Siebold) and *Ibacus novemdentatus* Gibbs in the laboratory. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 27: 305–353. (In Japanese with English abstract).
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A., Kumar, S. (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 30: 2725–2729.
- Tokioka, T. (1954). Droplets from the plankton net. XIX. Record of a Scyllarid phyllosoma near Seto. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 3: 361–368.
- Tokioka, T., Harada, E. (1963). Further notes on *Phyllosoma utivaebi* Tokioka. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 11: 425–434.
- 内海富士夫 (監) (1981). 学研生物図鑑水生動物. 学習研究社, 東京.
- Ueda, K., Yanagimoto, Y., Chow, S., Kuroki, M., Yamakawa, T. (2021). Molecular identification of mid to final stage slipper lobster phyllosoma larvae of the genus *Chelarctus* (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae) collected in the Pacific with descriptions of their larval morphology. *Zool. Stud.* 60: 75.
- Wakabayashi, K., Tanaka, Y. (2012). The jellyfish-rider: phyllosoma larvae of spiny and slipper

- lobsters associated with jellyfish. *Taxa* 33: 5–12. (In Japanese with English abstract).
- Wakabayashi, K., Sato, R., Hirai, A., Ishii, H., Akiba, T., Tanaka, Y. (2012a) Predation by the phyllosoma larva of *Ibacus novemdentatus* on various kinds of venomous jellyfish. *Biol. Bull.* 222: 1–5.
- Wakabayashi, K., Sato, R., Ishii, H., Akiba, T., Nogata, Y., Tanaka, Y. (2012b). Culture of phyllosomas of *Ibacus novemdentatus* (Decapoda: Scyllaridae) in a closed recirculating system using jellyfish as food. *Aquaculture* 330–333: 162–166.
- 若林香織 (2016). ジェリーフィッシュライダーのひみつ—セミエビ科フィロゾーマはなぜクラゲの餌食にならないのか?—. *うみうし通信* 92: 2–3.
- Wakabayashi, K., Phillips, B. F. (2016). Morphological descriptions of laboratory reared larvae and post-larvae of the Australian shovel-nosed lobster *Thenus australiensis* Burton & Davie, 2007 (Decapoda, Scyllaridae). *Crustaceana* 89: 97–117.
- Wakabayashi, K., Sato, Y., Yoshie-Stark, Y., Ogushi, M., Tanaka, Y. (2016a). Differences in the biochemical compositions of two dietary jellyfish species and their effects on the growth and survival of *Ibacus novemdentatus* phyllosomas. *Aquacult. Nut.* 22: 25–33.
- Wakabayashi, K., Nagai, S., Tanaka, Y. (2016b). The complete larval development of *Ibacus ciliatus* from hatching to the nisto and juvenile stages using jellyfish as the sole diet. *Aquaculture* 450: 102–107.
- 若林香織 (2017). クラゲはイセエビ・セミエビ類種苗育成のための餌料になり得るか? 日本プランクトン学会報 64: 142–144.
- Wakabayashi, K. (2018). Larviculture of slipper lobsters in the genus *Ibacus* and *Thenus*: A review. *J. Fish. Sci. Technol.* 4: 27–33.
- WoRMS (2022). *Ibacus* Leach, 1815. <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=206491>. (accessed on 7 April 2023).
- Yang, C. H., Bracken-Grissom, H., Kim, D., Crandall, K. A., Chan, T. Y. (2012). Phylogenetic relationships, character evolution, and taxonomic implications within the slipper lobsters (Crustacea: Decapoda: Scyllaridae). *Mol. Phyl. Evol.* 62: 237–250.

Received: 15 July 2023 | Accepted: 5 August 2023 | Published: 7 August 2023