博士論文

+脚目甲殻類(ガザミ)における 鉗脚の左右性に関する研究

2018年3月

増 成 伸 文

	目次	2 - 4
要	約	- 5 -7
略	· 西	8 - 9
Ē	12	10 - 11
/1.		10 - 11
A	序 論	- 13 - 18
	1 十脚目甲殻類の鉗脚の左右性・利き手に関するこれまでの知見	14
	2 ガザミにおける鉗脚の左右性(利き手)に関するこれまでの知見	17
	3 研究の背景	17
	4 研究項目のリスト	18
В	材料と方法	- 19 - 30
	1 親ガニと幼生および稚ガニの飼育	20
	2 鉗脚等における測定部位と名称	21
	3 利き手判定(貝割試験)	25
	利き手の判定基準	
	4 貝割能力の測定	28
	5 鉗脚の自切・接着(不動化)・先端切断	29
	6 サンプルの保存	30
C	結果と考察	- 31 - 63
	1 ガザミの鉗脚における利き手の存在(実験1)	32 - 33
	(貝を用いた利き手の判定)	
	1)利き手の存在	32
	2) 脱皮の利き手への影響	32
	2 鉗脚における「行動(利き手)・形態・機能」の関係(実験2)	34 - 36
	1)利き手と形態の関係	34
	2)利き手とピンチ力の関係	35
	3)実験2のまとめ	36
	3 齢期と利き手の発現(実験3)	37 - 43
	1) 鉗脚などの出現時期,運動性の発現時期	37
	2) 鉗脚における左右非対称性の出現	38
	3) メガロパと1 齢稚ガニの利き手	40
	4)メガロパの利き手(右鉗脚)自切による利き手の逆転	41
	5) モクズガニ(非堅物食カニ)における利き手判定試験,左右鉗脚の形態比較	42
	6)その他	42

4	親ガニの利き手と生まれた稚ガニとの利き手の関係(実験4)	44 - 45
	1) 雌親ガニの利き手(形態と行動)	44
	2)生まれた稚ガニの利き手(利き手の母子関係)	44
	3)生まれた稚ガニの左右鉗脚の形態(形態の母子関係)	44
	4)希に見られた左利き型の1齢稚ガニ(Cl)	45
5	右鉗脚(利き手)自切による利き手の逆転(実験5)	46 - 52
	1)右鉗脚(利き手)自切後に起きた利き手の逆転	46
	2)右鉗脚(利き手)自切後に起きた左右鉗脚のピンチ力の逆転	46
	3)左右鉗脚の形態の比較	47
	4)鉗脚の大きさ(掌節高)	48
	5)内突起の大きさ(closer apodeme 面積)	49
	6)メカニカルアドバンテージ(Input lever length)	50
	7) 鉗脚の大きさの順位に関する先行研究との比較	50
	8)まとめ	51
6	右利き個体と左利き個体の貝割能力の差(実験6)	53 - 58
	1)野外から採取した右利き個体と左利き個体の差	53
	2) 稚ガニ(C1) から長期飼育した右利き個体と左利き個体の差	55
	 3)長期飼育個体における「右利き個体の利き手(R-Cr)」と「左利き個体の 利き手(L-Cr)」の形態の差 	55
	4)長期飼育個体の実験結果のまとめ	57
7	利き手(右鉗脚)の不動化(接着)が左右鉗脚に与える影響(実験7)	59 - 62
	1) 右鉗脚接着による右鉗脚の不変・左鉗脚の変化(クラッシャー化)	59
	2)利き手判定試験(両クラッシャー個体の利き手)	60
	3) 例外と思われた結果(1 個体)	60
	4)考察	61
8	自切を伴わない右鉗脚の先端切除の影響(実験8)	63
	1) 鉗脚の形態の観察結果	63
	2)考察	63

D	糸	総合考察	65 - 75
	1	ガザミは右利きで生まれ、右鉗脚の自切によって左利きになる.	66 - 67
	2	利き手は, サイズ(掌節高)が大きくて, ピンチカが強い.	67
	3	左利き個体は貝割が下手 . 左利きの利き手(L-Cr)は,右利きの利き手(original R-Cr)に似ているが, 同一ではない。	67 - 68
	4	「カッター(小鉗脚)からクラッシャー(大鉗脚)への変化」は不可逆的. 大鉗脚(Cr)は,自切無くして,小鉗脚(cu)になれない。	69 - 70
	5	左右非対称性の鉗脚を持つ十脚目甲殻類(鉗脚が左右非対称となる過程) . 1)鉗脚の自切:ハクセンシオマネキの雄 2)鉗脚の使用:アメリカンロブスター 3)メガロパで右利きになるように生まれてくる(遺伝的に右利き型):ガザミ	70 - 71 70 70 71
	6	ガザミにおける鉗脚の右利き型と左利き型のできるまで. 再生した非利き手(rR-cu)は、元の非利き手(original L-cu)より 大きくなりうる。	71 - 72
	7	"正常に機能するクラッシャーの存在"が、反対側のカッター(非利き手)が クラッシャー化することを抑制する。	72 - 73
	8	堅物食性の短尾類(durophagous crabs)の種分化に伴う右利き性の伝播.	73 - 75
		1) 堅物食性の短尾類における異鋏性の重要性.	73
		2) 堅物食性の短尾類における利き手自切後の「利き手の逆転」.	73
		3) オカヤドカリ(左利き型甲殻類) における利き手自切後の「左利きへの復帰」 の重要性.	74
		4)ガザミはなぜ右利きか?	74
謝		辞	- 76
引	用	文献	- 77 - 83
×	ح	表	85 - 129
	1	\mathfrak{X}	86 - 118
	2	表	119 - 129
付		録	131 - 139
	1	ガザミについての概要	132
	2	付図	133 - 138
	3	付表	139

要 約

ガザミ(*Portunus trituberculatus*)は、貝等の硬い物を餌とする堅物食性短尾類(durophagous crabs)に属する。堅物食性の短尾類は、一般に右にクラッシャー鉗脚(Cr)を、左にカッター 鉗脚(cu)を持っている。ガザミは天然水域において右利き型(右Cr&左cu)が優占している が、左利き型(右 cu & 左 Cr)もみられる。鉗脚(chela)は、指節(可動指)と掌節(不動指)に分 れている。ふ化直後は1齢ゾエア(Z1)で、その後に数回脱皮してメガロパ(M)になり、更に 脱皮して最小成体形である1齢稚ガニ(C1)になる。以後、脱皮毎に C2,C3 …と成長してい く。寿命は大部分の雄ガニは2年、雌ガニは3年で、一部は更に1~2年生存すると推定さ れている。齢期はC14~15に達するとされるが、全ての個体がそれに達するか、それ以前 に死亡するか不明である。鉗脚原基は2齢ゾエア(Z2)で出現し、4齢ゾエア(Z4)ではかなり 伸長するが機能しない。M以降で、機能性を持った鉗脚となり活発に摂餌行動を行う。

本研究は、ガザミの鉗脚に関する以下の項目、すなわち、①ガザミの鉗脚に利き手は存在 するか? ②鉗脚の形態と利き手の関係、③利き手が現れる齢期、④雌親ガニと子ガニの利 き手の関係、⑤利き手(右鉗脚)の自切がその後の両鉗脚に与える影響、⑥右利き個体と左利 き個体の貝割能力の差、⑦利き手(右 Cr)の接着が両鉗脚へ与える影響、⑧利き手(右 Cr)の 先端切除の影響、について解析を行った。実験には、主に野外で漁獲された天然の大型雌個 体、および種苗生産施設で人工生産された Z1~C1 の種苗を用いた。C1 以降は、個体間の 接触による鉗脚の脱落や共食いの防止、個体識別、および脱皮殻を回収するため、1 個体ず つ個別に飼育した。最長で 390 日間、C13 ころまで飼育を行った。

①貝等の固い餌を砕く際に使用する鉗脚(利き手)を確かめる貝割試験により,ガザミ鉗脚の 利き手の判定を行ったところ,個体毎に利き手が定まっており,利き手は脱皮しても変化し ないことが分かった。実験に用いた集団飼育を経験した稚ガニ(約C8~C10)では,約8割が 右利きで,約2割が左利きであった。

②鉗脚の形態と利き手の関係を調べた結果,鉗脚の形態から利き手の推定が可能なことがわ かった。左右の鉗脚を比較すると、利き手は掌節高が大きく、指節基部の歯状突起(犬歯α) が大きかった。つまり Cr で貝を砕くことがわかった。また、鉗脚のピンチ力を測定した結 果,左利き個体は左鉗脚の、右利き個体は右鉗脚のピンチ力が大きいことがわかった。可動 指に付随する内突起(closer apodeme)も、非利き手(cu)より利き手(Cr)の方が大きいことが 確認された。

③人工管員(管状の人工員:外径 0.3 mm,内径 0.1 mm,長さ数 cm)を用いて,Mと C1の貝割 試験を実体顕微鏡下で行った結果,両者ともに親ガニと同様の貝割行動を行い,9割以上が 右鉗脚で貝割行動をすることが確認された。また,掌節高と内突起の大きさは,右鉗脚の方 が大きかった。従って,M 幼生で既にピンチ力は利き手である右鉗脚の方が大きいと考え られた。形態的にも左右非対称で,右鉗脚の指節基部には小さな犬歯αが確認された。一 方,Z4 の鉗脚原基では,左右に形態的差異は見いだせなかった。従って,ガザミは,Z4 ま では左右がほぼ対称で,M から鉗脚の形態が左右非対称となり,右利きの性質が発現する と考えられた。 ④左利きの雌親ガニ(5 個体)と右利きの雌親ガニ(7 個体)を用いて種苗生産を行い, 雌親ガ ニと子ガニの利き手の関係を検討した。生まれた子ガニの利き手を,人工管貝を用いた貝割 試験により M および C1 で調べた。左利きの雌親から生まれた子ガニも,右利きの雌親か ら生まれた子ガニも,そのほとんどが右利きであり,合計すると M, C1 ともに 95 %以上 が右利きであった。また,C1の鉗脚の形態は,調べた全個体が右利き型(右 Cr & 左 cu)で あった。この結果から,雌親の利き手にかかわらず,生まれた子ガニは全て右利きであると 考えられた。

⑤利き手(右 Cr)の自切により利き手が変化するかどうかを検討するため、C1 で右鉗脚(右 Cr)を強制的に自切させた個体で、鉗脚の変化を C13 まで 390 日間にわたって追跡調査した。貝割試験を行った結果、無処理区は常に右利きであったのに対して、右鉗脚自切区は常に左利きであることが分かった。右鉗脚自切区では、「右cu&左Cr」と鉗脚の形態も左利きの特徴を示していたが、利き手(左 Cr)の掌節高、内突起面積およびピンチ力はいずれも右利き個体の利き手(オリジナル右 Cr)より小さいことが判明した。一方、右鉗脚自切区(左利き個体)の非利き手(再生した右 cu)は、無処理区(右利き個体)の非利き手(オリジナル左 cu)より掌節高が大きかったが、内突起面積とピンチ力は無処理区(右利き個体)の非利き手(オリジナル左 cu)より事務高が大きかったが、内突起面積とピンチカは無処理区(右利き個体)の非利き手(オリジナル左 cu)よりも小さいことが分かった。右鉗脚が再生後、10 回以上脱皮した C13 においても左利きであったことから、右鉗脚自切区は、新たな利き手(左 Cr)を自切しない限り右利きに戻らず、生涯左利きであると考えられた。

不動指の基部にある臼歯 β の溝の形状 (歯状突起数)を真上(鉛直上方)から観察すると,無処理区(右利き)は右 (R-Cr)が I型(2山構造), 左 (L-cu)が+型(4山)であった。一方,右鉗脚自切区(左利き)は左 (L-Cr)が+型(4山), 右 (rR-cu)が+型(4山)またはその他型(I型+型以外)であった。つまり I型は右利き個体(無処理区)の右クラッシャー (original R-Cr)に限定され,左利き個体(右鉗脚自切区)の左クラッシャー (L-Cr)は+型であった。従来は犬歯 α に着目し、単に左クラッシャー右クラッシャーと呼ばれてきたが、左利き個体の利き手(L-Cr)と右利き個体の利き手(original R-Cr)は、臼歯 β の形状が明らかに異なっていることがわかった。

⑥固い殻を持つ貝(アラムシロ)を用いて、右利き個体と左利き個体で貝割試験を実施し、両者で利き手の能力を比較した。その結果、左利き個体の方が、貝割成功率が低く、ピンチ力も小さかった。両者で形態を比較すると、左利き個体の利き手(左 Cr)の方が掌節高が小さく、内突起面積も小さかった。また、貝割行動をする際に貝に接すると思われる位置(犬歯α)でメカニカルアドバンテージを計算すると、左 Cr の方が小さかった。以上の結果から、左利き個体は、同じ甲幅サイズの右利き個体に比較して、固い貝を砕く能力が劣っていると考えられた。

⑦ C1~C5 または C1~C2 の期間,右鉗脚(右 Cr)を接着し不動化したところ,半数の個体が 両クラッシャー型(右Cr&左Cr)に変化し,残る半数が右利き型(右Cr&左cu)のままであっ た。前者では,クラッシャー(右 Cr)が存在する条件下で,左 cu がクラッシャー化した。こ の結果から,"正常に機能する Cr"の存在が,反対側鉗脚(cu)のクラッシャー化を抑制する と考えられた。この両クラッシャー型に変化した個体では,接着された右 Cr が"正常に機 能しない Cr"と認識されたため, 左 cu がクラッシャー化したと解釈できる。一方, 接着さ れた右 Cr は全個体で cu にならず Cr のままであった。両クラッシャー個体は C11 まで接着 なしで飼育を継続したが, 両鉗脚が Cr のままで, もと(Cr&cu)に戻らなかった。従って, cu から Cr への変化は不可逆的であり, Cr が cu になるのは, Cr が自切後に再生する場合の みであると考えられた。

⑧利き手である右鉗脚(右 Cr)の指節の先端を切除した場合に、利き手の逆転が起こるかを検討した。12個体中1個体は判定が困難であったが、残る11個体の鉗脚は右利き型(右 Cr & 左 cu)のままで、利き手の逆転は起こらなかった。すなわち、右鉗脚(右 Cr)の指節先端が欠損しても"正常に機能する Cr"として認識されたため、左鉗脚(左 cu)の Cr 化が抑制され、利き手(Cr)への移行が生じなかったと考えられた。

以上の結果から、右利きはガザミの生まれもった遺伝的な特性と考えられた。短尾類は中 生代ジュラ紀に出現したと考えられている。その後に出現した中生代白亜紀の堅物食性の化 石カニ類の一種 *Megaxantho zoque* の鉗脚は、明らかに右利き型であった。現存する堅物食 性の短尾類は、ほとんどの種が右利き型(右Cr&左cu)である。本研究の結果は、右利きの特 性が堅物食性の短尾類の初期に起源をもち、その後の種分化を経て多様化し、今日繁栄して いる右利き型の鉗脚を持つ全ての堅物食性短尾類に引き継がれていると考えられた。

語 略

1 齢期に関する略語

Z1	1st zoeal stage	第1齢ゾエア
Z2	2nd zoeal stage	第2齢ゾエア
Z3	3rd zoeal stage	第3齢ゾエア
Z4	4th zoeal stage	第4齢ゾエア
M	megalopa stage	メガロパ
C1	1st crab stage	第1齢稚ガニ
C1 C2	1st crab stage 2nd crab stage	第1齢稚ガニ 第2齢稚ガニ
C1 C2 C12	1st crab stage 2nd crab stage 12th crab stage	第1齢稚ガニ 第2齢稚ガニ 第12齢ガニ
C1 C2 C12 C13	1st crab stage 2nd crab stage 12th crab stage 13th crab stage	第1齢稚ガニ 第2齢稚ガニ 第12齢ガニ 第13齢ガニ

2 測定部位に関する略語

CW	carapace width	甲幅
TCW	total carapace width	全甲幅
PH	propodus height	掌節高

3 鉗脚に関する略語

L-Cr	left crusher	左クラッシャー
L-cu	left cutter	左カッター
R–Cr	right crusher	右クラッシャー
R-cu	right cutter	右カッター
rR–cu	regenerated right cutter	再生した右カッター
rR–Cr	regenerated right crusher	再生した右クラッシャー

うち歯状突起に関する略語

- 犬歯α 鉗脚の指節(可動指)の基部にある犬歯状の歯状突起(Fig. 2).
- **L-***α* 右鉗脚の α
- **R-***α* 左鉗脚の α
- **臼歯** β 鉗脚の掌節(不動指)の基部にある臼歯状の歯状突起(Fig. 2).

L-β 左鉗脚のβ

R-β 右鉗脚のβ

4 鉗脚の歯状突起(α, β)に関する略語

[犬歯 a による鉗脚の型分け] (Fig. 2, Fig. 28, Fig. 29)

Cr crusher chela

cu cutter chela

クラッシャー(Cr)とカッター(cu)は、犬歯αで判別するほか、掌節高でも判別した。犬歯 αおよび掌節高を観察して、大きい方をクラッシャー(Cr)、小さい方をカッターと判定した。

[臼歯βの型分け]

【 型 臼歯βを鉛直方向から見たとき,溝がI字状に見えるタイプ(Fig. 28)。

+型 臼歯βを鉛直方向から見たとき,溝が+字状に見えるタイプ(Fig. 28, Fig. 29)。 Others 臼歯βを鉛直方向から見たとき, I型・+型以外のタイプ。

掌節(不動指)に存在するβ以外の歯状突起

T1, T2, T3, T4: (Fig. 2 参照)

掌節(不動指)に存在する歯状突起群のうち、歯状突起の高さが高いものを、 β 側から鉗脚 先端に向かって、T1、T2、T3、T4 と定義する。 β の型(I型・+型・その他)判別を行う際 には、T1 の位置を把握することが重要である(T1 の位置を把握することで、 β の位置と形 状を正しく把握できる)。

5 メカニカル アドバンテージに関係する略語(測定部位)

MA mechanical advantage

Mechanical Advantage = IL / 0L1, IL / 0L2 states IL / 0L3.

IL input lever length : (Fig. 3, Fig. 4)

OL output lever 1 length : OL1 (Fig. 3, Fig 4) output lever 2 length : OL2 (Fig. 4) output lever 3 length : OL3 (Fig. 5)

6 組織名に関する略語

岡山県水産研究所:岡山県農林水産総合センター 水産研究所

(旧 岡山県水産試験場 栽培漁業センター)

住所: 岡山県玉野市築港 5-21-1.

住所:岡山県瀬戸内市牛窓町鹿忍 6641-6.

玉野栽培漁業センター:国立研究開発法人 水産研究·教育機構 瀬戸内海区水産研究所 玉野庁舎 (旧 独立行政法人 水産総合研究センター 玉野栽培漁業センター)

用 語

1 **短尾類の食性**:短尾類は堅物食性のカニ類と,非堅物食性のカニ類に2分できる。 **堅物食性の短尾類 (durophagous crabs)**:

貝などの固い殻で覆われた餌を頻繁に食べるカニ類で, Florida stone crab (Menippe mercenaria),メガネカラッパ(Calappa philargius),アミメノコギリガザミ(Scylla serrata), Paddle crab (Ovalipes catharus),イシガニ(Charybdis japonica),ガザミ(Portunus(Portunus) trituberculatus)などを含む。丈夫で左右非対称性の鉗脚を持つ種が多い。

非堅物食性の短尾類(堅物食性の短尾類以外のカニ類):

貝などの固い餌を食べることに特化していないカニ類で, ハクセンシオマネキ(Uca lactea), ミナミコメツキガニ(Mictyris brevidactylus), モクズガニ(Eriocheir japonica)などが 含まれる。

2 利き手(dominant chela)

利き手(dominant chela): 固い餌(貝など)を砕くために,積極的に高頻度で使用する左右 どちらか一方の鉗脚を指す。貝を砕く方の鉗脚。

3 鉗脚を用いた行動(behavior)

右利き: 固い餌を砕く際に, 専ら右鉗脚で砕く(**Fig. 6**)。 **左利き**: 固い餌を砕く際に, 専ら左鉗脚で砕く(**Fig. 6**)。

4 鉗脚の形態(form)

短尾類の鉗脚は、同鋏性(homochely)を示すものと、異鋏性(heterochely)を示すものの2 つに大別できる。異鋏性を示すものは、さらに右利き型と左利き型にわけることができる。

右利き型: Fig. 28, Fig. 40A.

右利き型とは、鉗脚の形態が、右鉗脚クラッシャー(R-Cr)と左鉗脚カッター(L-cu)型を示 す。ガザミでは通常、殆どの個体が、このタイプ(normal laterality)である。鉗脚の大きさ (掌節高)は、右が左より大きく、右大型とも言える。記号で表すと「R-Cr & L-cu」とな る。

左利き型: Fig. 29, Fig. 40B.

鉗脚の形態が,右カッター(R-cu),左クラッシャー(L-Cr)型を示す。一般的に観られる右 利き型(normal laterality)の逆転型(reversed laterality)である。鉗脚の大きさ(掌節高)は,左が 右より大きく,左大型とも言える。記号で表すと「L-Cr & R-cu」となる。

両クラッシャー型(double crushers):Fig. 41, Fig. 40C.

鉗脚の形態が,右クラッシャー(R-Cr),左クラッシャー(L-Cr)型を示す。少なくともガザ ミにおいては,天然個体でも飼育個体でもみられないが,右鉗脚の接着試験区(実験7)にお いて出現した。記号で表すと「R-Cr & L-Cr」となる。

5 利き手判定試験(貝割試験): Fig. 6, Fig. 24.

カニに,貝(天然貝や人工管貝など)を与えて,利き手を判定する試験を指す用語である。 貝を砕く際に使用した鉗脚を利き手とした。

人工管員:人工的に作った管状の人工貝。詳細は、材料と方法の人工管貝を参照。 Fig. 24A・B.

6 貝破壊試験(貝割試験):

かいわり

鉗脚を用いて、貝の殻を砕くことが出来たか否かの試験をさす用語である。

7 ピンチカ (pinch force):

ピンチカとは、鉗脚で物(貝など)を挟む力をさす。ピンチカ計(**Fig. 7**)で計測した。 なお、単位はN(newton)で示した。1 [kgf] = 9.81 [N].

8 その他

指節(可動指),掌節(propodus),内突起(apodeme)については、材料と方法を記載した。

A序論

1 「十脚目甲殻類における鉗脚の左右性・利き手」に関するこれまでの知見

カニの鉗脚は,胸部にある5対の脚のうち第1脚が歩くための働きを失って,人間の使う 鋏と同じような形に発達したものである(酒井 1980)。鉗脚の形態や大きさはカニの種類や 性別で様々であるが,どのような形であっても基本的な機能は物を挟むことである(武田 1983)。鉗脚は左右で同じ大きさの場合と,左右で大きさや形が違う場合(異鋏性を示す場 合)とがある(酒井 1980)。以上は短尾下目の鉗脚に関する記述であるが,同じ十脚目である 異尾下目,ザリガニ下目の鉗脚にも該当するものである。以下,異鋏性を示す十脚目甲殻類 に関する先行研究をまとめた。

1) 異鋏性(heterochely): 左右鉗脚の非対称性

+脚目甲殻類の鉗脚のよく知られた形態的特徴は,異鋏性(heterochely, 鉗脚の形態と大 きさにおける左右非対称)である。2 形に分類されており,1 つはクラッシャー(crusher chela,以下 Cr)または大鉗脚(major chela)と呼ばれ,大きなクラッシュ力を発生する形態と テコの原理(メカニカルアドバンテージ)を備えている。一方,反対側のカッター(cutter chela,以下 cu)または小鉗脚(minor chela)は,弱い力を発生させ,餌を小細工したりカット する際に使用するほか,グルーミングにも使用する(Crane 1975, Lee 1995, Seed and Hughes 1995)。

異鋏性を示すシオマネキの雄では、大きい鉗脚は大鋏脚、他方の小さい鉗脚は小鋏脚と呼ばれ、前者はディスプレーや戦闘の際に大活躍する(Levington et al. 1995, Rosenburg 2002)。

異鋏性はまた,堅物食性の短尾類(固い殻で覆われた餌を食べるカニ類,durophagous crabs)でも良く発達している(Seed and Hughes 1997, Schenk and Wainwright 2001)。 堅物食 性短尾類とは、カラッパ科(Calappidae)(Lewis 1969)、イケチョウガニ科(Cancridae)(Warner and Jones 1976, Vermeij 1977, Yamada and Boulding 1998),ワタリガニ科(Portunidae)(Brown et al. 1979, Abby-Kalio and Warner 1989, Seed and Hughes 1995, Seed and Hughes 1997)、オウ ギガニ科(Xanthidae)(Brown et al. 1979, Blundon 1988)、及び他の数種の分類群(Vermeij 1977, Seed and Hughes 1995)を含んでいる。同鋏性を示す短尾類(homochelous crabs)である イケチョウガニ科の短尾類を除くと、殆どの堅物食性短尾類は、左右非対称の鉗脚を持ち、通常は右鉗脚がクラッシャー、左鉗脚がカッターである(Lewis 1969, Vermeij 1977, Brown et al. 1979, Abby-Kalio and Warner 1989, Seed and Hughes 1997, Schenk and Wainwright 2001)。以上の様に、右利き型(右 Cr &左 cu)は、ほとんどの堅物食性短尾類において優勢な傾向にある。

2) 異鋏性ができる過程・決定機構

右利き型(右 Cr & 左 cu) 個体の割合は,甲殻類の種類で異なる。Herrick (1909) はアメリ カンロブスター Homarus americanus において,調査個体の約半数 1,164 個体が右利き型 (R-Cr & L-cu)で,一方,逆のタイプである左利き型が 1,266 個体であったことを報告して いる。Yamaguchi (1977) は,ハクセンシオマネキ(Uca lactea)の雄における右利き型と左利 き型の割合は概ね同等と報告している。つまり,8,088 個体のうち 4,071 個体は右利き型, 4,017 個体は左利き型,で統計的にもほぼ 1:1 であった。これらの甲殻類は,ポストラーバ 期は,左右対称の鉗脚である。アメリカンロブスターでは,利き手(左右性)の決定の引き金 は、臨界幼生期(the critical juvenile stage)における鉗脚の使用である(Govind 1989)。つま り、左右性の決定時期は遺伝的に決まっているが、どちらがクラッシャーになるかは、生後 の環境要因(鉗脚の使用)によって決まる。鉗脚の左右性の決定後は、クラシャーの存在がも う一方の鉗脚(カッター)のクラッシャー化を抑制する(Govind 1992)。一方、ハクセンシオ マネキの雄では、稚ガニ期に左右どちらか片方の鉗脚を自然に自切し、残った鉗脚が大鉗脚 になり、自切した鉗脚から小鉗脚が再生する(Yamaguchi 1977)。この様に、これらの甲殻類 においては、右利きと左利き個体は同等の割合であることが報告されている。

堅物食性短尾類の多くの種は,遺伝的に右大型の鉗脚をもつものと推測されてきた (Przibram 1931, Smith and Palmer 1994, Yamaguchi and Tokunaga 1995)。その根拠として, 1)右利き型(右 Cr &左 cu)が多いこと, 2)高齢になるほど左利き型個体の割合が増加するこ と。3)さらに, florida stone crab で行われた右 Cr の自切実験後に左利き型になったことがあ げられる。しかし,フタバベニツケガニ(*Thalamita sima*),フタホシイシガニ(*Charybdis bimaculata*)およびイシガニ(*Charybdis japonica*)の3種は右優性種だが,「左大個体の大部分 は生まれつきの左大であり,右利きが左利きに転換したのではない」との報告がある (Yamaguti and Tokunaga, 1995)。

3) クラッシャー自切による「利き手(形態)の逆転 (reverse handedness)」

クラッシャーは、時として自切によって失われ、その後の1~2回の脱皮で新しく鉗脚が 再生する。もし右クラッシャーが自切すれば、左カッターが新クラッシャー(左 Cr)に切り 替わる。この現象は利き手の逆転(reverse handedness)(Emmel 1907, Przibram 1931, Lewis 1969, Govind and Pearce 1988, Pynn 1998)として知られている。.

ブルークラブ(*Callinectes sapidus*)では、右利き型(右 Cr & 左 cu)個体の割合は、調べた最 小サイズの個体群の100%から、最大サイズの個体群の74%へと減少した(Hamilton et al. 1976)。利き手が逆転する現象は、この減少傾向を上手く説明することが出来る。Simonson (1985)は、鉗脚の自切に続く利き手の逆転が、florida stone crab (*Menippe mercenaria*)の天然 個体群で、右利き型が成長に伴い100%から80%へ減少する原因と考えた(Abby-Kalio and Warner 1989, Norman and Jones 1991)。

新左 Cr と再生した新右 cu は、オリジナル右 Cr とオリジナル左 cu と同等になるか

ブルークラブ(*Callinectes sapidus*)において、転換した新クラッシャー(新左 Cr)のメカニ カル・アドバンテージは、自切未経験のオリジナル左カッター(original 左 cu)より大きい が、オリジナルクラッシャー(original 右 Cr)より小さいことが判明している (Govind and Blundon 1985)。同様の現象は red rock crab (*Cancer productus*)においても報告されている (Brock and Smith 1998)。Florida stone crab (*Menippe mercenaria*)では、通常の大鉗脚(R-Cr) にみられるギザギザ模様(normal stridulatory pattern)が、再生した鉗脚では回復しない事が報 告されてる(Simonson 1985)。一方、shore crab (*Carcinus maenas*)では、再生した鉗脚はオリ ジナル鉗脚と同サイズになり得ると推測されている(Pynn 1998)。鉗脚の成長は、カッター からクラッシャーに切り替わった左クラッシャー(左 Cr)において急速である(Juanes et al. 2008)。

前2者(ブルークラブ, red rock crab)の事例は興味深いが, 捕獲された天然個体を直接, 若しくは短期間畜養後に測定した結果である。それゆえ, 左右鉗脚の自切の履歴(右利きか ら左利きに切り替わった時期)は不明であり, 右クラッシャーの自切時後, カッターから新 しくクラッシャーに切り替わった左鉗脚(左 Cr)が, 充分クラッシャー化していない可能性 がある。従って、複数回の脱皮成長後には元の大鉗脚(original 右 Cr)と同等になり得る可能 性を否定できない。再生した新右 cu についても同様である。

以上のように、「新しく切り替わった大鉗脚(新左 Cr)」と「自切後再生した右鉗脚(右 cu)」の形態的・機能的特徴は充分に解明されたとは言い難い。

4) 異鋏性の発現時期

異尾下目のヤドカリ類やタラバガニ類では、稚ヤドカリや稚ガニになる前のグラウコトエ 期(短尾下目のメガロパ期に相当)に既に左右鉗脚が非対称との報告が多数ある。一例をあげ れば、ヤドカリ類では MacMillan (1971), Crain and McLaughlin (1957), Fitch and Lindgren (1979), タラバガニ科では Duguid (2010)等による brown box crab (*Lopholithodes foraminatus*)の報告がある。

短尾下目では、メガロパ期に異鋏性を示すとの報告はわずかで、カラッパの仲間で報告がある。Shamefaced crab (*Calappa granulata*)ではメガロパ期には、既に異鋏性を示し、右鉗脚の指節基部には、大きな歯状突起(犬歯 α)があると報告されている(Guerao et al. 1998)。また, *Calappa tortugae* のメガロパは、右鉗脚が僅かに大きいことが報告されている (Negreiros-Fransozo et al. 2007)。

短尾下目のうち、ガザミの属すワタリガニ科のカニ類については、メガロパ期の幼生や鉗脚の図や写真を示す論文は多数あるが、メガロパ期における異鋏性を明記する報告は見当たらない。Polybiinae 亜科では、シワガニ属の harbour crab (sandy swimming crab) (*Liocarcinus depurator*)において、C1 を 15 個体観察したところ、全て異鋏性で右利き型(右 Cr & 左 cu) を示し、右鉗脚の指節基部に犬歯 α が観られたとある(Gueraoa and Abellób 2011)。

鉗脚の内部構造(可動指に付随する内突起(closer apodeme)やメカニカルアドバンテージ) に関しては,異尾下目,短尾下目ともに幼少期(グラウコトエ期,メガロパ期,C1等)の報 告は見当たらない。

5) 利き手(行動・機能における左右非対象性)の発現時期

短尾下目の成体に関しては,行動レベルでの利き手やピンチ力等の機能に関する左右非対 象性の報告がある(Shoup 1968, Blundon and Kennedy 1982, Govind and Blundon 1985, Shigeyama 2003)。しかし,いずれの種類(異尾下目,短尾下目)においても,幼少期(グラウ コトエ期, M, C1 等)に行動レベルで利き手が存在するとの報告は見当たらなかった。すな わち,どの齢期から利き手(行動)が発現するか,未解明と思われる。

6)「利き手(形態)の逆転(reverse handedness)」はどの齢期からもつか

前述の3)で示したように florida stone crab では、甲幅 10 ~ 15 mm の稚ガニで右 Cr が自 切した場合、左右鉗脚の形態が逆転することが報告されている(Simonson 1985)。しかし、 甲幅 10mm 未満の稚ガニやメガロパ(M)については、大鉗脚自切による利き手の逆転が存 在するか、未解明である。

ハクセンシオマネキではメガロパ幼生(M)の鉗脚自切試験の事例がある(Yamaguchi 1977) が,鉗脚の再生時期が不明であり,Mで自切し,C1で再生したか,C2で再生したかが不明 である。ゆえに,メガロパ期のみに利き手(右 Cr)を欠損した場合,利き手の逆転が起こる かは未解明と思われる。

2 ガザミにおける鉗脚の左右性(利き手)に関するこれまでの知見

異鋏性(鉗脚の左右非対象性)

鉗脚の形態は、C1 時点で左右に明瞭な差異が現れる。飼育した C1 ~ C13 を観察した結 果、99 %が右利き型(右 Cr &左 cu)との報告がある(浜崎 1996)。天然個体では、浜崎 (1996)の調査では 91 %が右利き型、唐川(1999a,1999b)の調査では、右利き型が 75.0 ~ 83.2 %、左利き型(左 Cr &右 cu)が 1.3 ~ 5.0 %、両カッター型(右 cu &左 cu)が 15.5 ~ 20.0 % との報告がある。

利き手(行動)

ガザミの捕食行動に関しては、被食者(貝)の形態に応じていくつかのパターンに分類され るが、基本的には右のハサミで殻を割る捕食様式であり、地域的な差は確認できない(佐藤 1994)。しかし、左鉗脚で貝を砕くとの記述がないことから、ガザミ自身の利き手(右利きと 左利き)に関しては詳細な調査がなされなかったと思われる。

3 研究の背景

ガザミは水産上重要な甲殻類であるため、古くから研究がなされ、分布・生態・食性・種苗 生産等の知見が多く報告されている(大島 1938,水産學集成 1957,ガザミ種苗生産研究会 1983,ガザミ種苗生産研究会 1997,浜崎 1996,有山 2000)。全国規模でのガザミの資源調査や 種苗生産の技術開発が現在も行われている。

海外では、水産資源として重要なロブスターやブルークラブにおいては、種苗生産や資源 生態のほかに、前述(P.14~16)のとおり鉗脚の左右性や利き手に関しても、詳しく調べられ てきた(Factor (ed.) 1995, Kennedy and Cronin (eds.) 2007)。これらに比べると、ガザミに関 しては、鉗脚の左右性や利き手に関しては、未解明で不明な部分が多い。

著者は、岡山県水産研究所においてガザミの種苗生産を担当することとなり、ガザミを飼 育する中で、「ガザミには利き手があるのか?」と疑問に感じていた。ガザミの鉗脚におけ る左右性や利き手に関する未解明部分を明らかにすることで、ガザミの種苗生産・中間育成 ・放流後の資源管理に向けた施策に対して、有用な知見を資することができると思われる。 また、ガザミの摂餌生態や鉗脚の左右性(利き手)に関して少しでも明らかにすることは、他 の十脚目甲殻類を理解する上でも重要と考えられる。

これまでに堅物食性短尾類の鉗脚の左右性(利き手)に関する報告は極めて多いが,その多 くは天然個体を直接もしくは短期飼育して調査した報告(Blundon and Kennedy 1982, Govind and Blundon 1985, Yamaguchi and Tokunaga 1995, Smith and Palmer 1994, Pynn 1998, 武田・成 瀬 2016),もしくは、人工生産した個体を短期飼育し調査した報告(Simonson 1985)であ る。ハクセンシオマネキのように幼少期(メガロパ期, C1)から長期飼育して調査した事例 (Yamaguchi 1977)や、これらを長期飼育して、鉗脚の形態・行動(利き手)・機能(ピンチカ)の 三者を同時に調査した研究事例は少ないと思われる。

ガザミは岡山県水産研究所や玉野栽培漁業センターでは毎年,種苗生産されており,ゾエ ア幼生,メガロパ幼生,C1(1齢稚ガニ)が安定的して入手可能である。本研究は,主に種苗 生産に用いた雌親ガニ,種苗生産したゾエア幼生(Z1 ~ Z4)・メガロパ幼生・1 齢稚ガニ(C1) を用いて鉗脚の形態・行動・機能を調査した。飼育は、C1 を最長で C14(14 齢)まで個別飼育 し、ガザミにおける鉗脚の左右性(利き手)に関する調査研究を行った。

4 研究項目のリスト

本研究は、ガザミの鉗脚の左右性(利き手)に関して、以下の疑問点(未解明部分)を解明す ることを目的として、実施した。

実験1:ガザミに利き手は存在するか?

ガザミの利き手の判定方法を検討し、利き手(右利き、左利き)が存在するかを調査した。

実験2:鉗脚の形態から、利き手の推定は可能か?

利き手(貝を砕く方の鉗脚)と非利き手の両者を,外部形態・内部形態・ピンチ力等におい て比較した。

実験3:鉗脚の左右性(異鋏性、利き手)が分化するのはどの齢期か?

人工管貝(小さな人工貝)を用いて, M, C1 で貝割試験を行い, 利き手が存在するかを調 査した。合わせて, 左右鉗脚の異鋏性(形態上の左右非対象性)を調べた。

実験4:親ガニと子ガニの利き手の関係は?

利き手(形態・行動)を決めるのは遺伝か環境かを調べるため、右利きと左利きの雌親を用いて種苗生産し、生まれた子ガニ(M, C1)の利き手(形態・行動)を調査した。

実験5:右利き個体が利き手(右鉗脚)を自切すると、利き手はどうなるか?

ガザミにおいても、右 Cr 自切後に、左右鉗脚の形態の逆転(reverse handedness)があるか を調べた。また、オリジナル右 Cr 自切後に新たに切り替わった新左 Cr が、オリジナル右 Cr と同じ大きさと同じ力(ピンチカ)に達するか、C13 まで長期飼育して追跡調査した。

実験6: 左利き個体と右利き個体の利き手鉗脚(Cr)の機能に差異はあるか?

右利き個体と左利き個体で,貝破壊試験(固い貝を用いた貝割試験)・ピンチカの測定・形 態測定(メカニカルアドバンテージ,内突起サイズ)を行い,貝割能力に差があるかを検討す ると共に,なぜ左利き個体が固い貝を砕く能力が低いかを調査した。

実験7:利き手の不動化(接着)で左右の鉗脚の形態と機能は変化するか?

利き手(右 Cr の可動指)を接着することで可動指を不動化し、その影響を追跡調査した。

実験8:利き手の一部(可動指の先端部分)を切除した場合,左右鉗脚は変化するか?

B 材料と方法

1 親ガニと幼生および稚ガニの飼育

1) 天然海域から捕獲した個体(短期の飼育試験用)

i) 天然ガニ

天然ガニは、寄島町漁業協同組合(岡山県浅口市寄島町)から購入し、短期間飼育し、実験 に用いた。共食い防止と個体識別するため、コンクリート水槽にプラスチック製のカゴを入 れて、個別飼育した。カゴの大きさは個体の大きさに合わせた。用いたカゴの最大は縦 40 cm、横 27 cm、高 25 cm であった。

ii) 雌親ガニ(雌の大型個体)

天然ガニのうち,種苗生産に用いた雌親ガニは次の要領で飼育した。寄島町漁協から未抱 卵雌ガザミを12月~3月に購入した。3月までは集団で砂を敷いた水槽で飼育し、4月に加 温を行い抱卵させた。4月中旬以後に抱卵したが、抱卵後は砂のないFRP 製水槽に移し、 プラスチック製カゴ(内径:縦40×横27×高25 cm)に1個体づつ収容して個別飼育した。 雌親が抱えた卵がふ化した後も、雌親は個別飼育を継続し、貝割試験等を行った。

2) 種苗生産された個体(長期の飼育試験用)

2010 年度の実験1および実験2に用いた種苗(C1)は,前年度の秋に天然の雌親ガニを購入し、5月に種苗生産を行った。種苗生産の詳細は岡山県水産研究所報告(増成・後藤2011)に示されている。5月にふ化し、6月にC1となった種苗を使用した。

2011 年度以降の実験 3~8 で用いた種苗 (Z1~Z4, M, C1)は、岡山県水産研究所または 玉野栽培漁業センターから分与を受けた。

3) 個別飼育および換水方法 (M および C1 ~親ガニの飼育)

M, C1から親ガニまでの成長・鉗脚の再生過程を観察するための飼育は,全て個別飼育 とした。個別飼育の理由は,1)共食いを防止し鉗脚の自切を防止するため,2)個体識別し追 跡調査するため,3)脱皮殻を個体別に集めるため,であった。飼育容器は,流水飼育ではプ ラスチック製のカゴを,止水飼育ではプラスチック製容器を用いた。流水飼育を行ったのは 実験1と実験2の個体,及び実験4と実験6の雌親(天然個体)のみであった。その他の実験 は,止水換水による飼育を行った。飼育水には,岡山県水産研究所で通常使用している砂ろ 過海水を使用した。(海水を豊富に使える施設での飼育は流水飼育とし,海水を充分に使用で きない施設での飼育は止水換水による飼育とした)。

止水飼育で用いた飼育容器は、樹脂製の円形シャーレ(深型:直径 cm × 深さ cm)、小型容器(縦 11 × 横 13 × 高さ cm)、プラスチック製ビーカ(1 ~ 5L)、プラスチック製バケツ(5 ~ 20L)であった。換水は、カニが小さい飼育当初は数日に1回換水し、最終的には1日に1回換水を基本とした。ただし、冬期には数日に1回の換水とし、逆に夏の大型個体では1日数回の喚水を行った。換水率は、全換水(100%換水/回)とした。海水は砂ろ過海水を貯水して使用したが、海水が不足した際には、循環ろ過した海水を再利用した。特に C10 以降の大型個体では、通常の海水と再利用海水を混合して用いた。

給餌は,夏には小型個体は1日数回,大型個体では1日1回とした。冬期は数日に1回給 餌とした。餌は,小型個体(M,稚ガニ)には冷凍コペポーダ,アルテミアのノープリウス幼 生,冷凍アミ,冷凍オキアミを与え,成長に伴って冷凍オキアミ,魚類,エビ類,貝類(ア サリ等)を給餌した。

エアレーションは、シャーレおよび小型容器での飼育期間中は行わなかった。小ビーカ以降は、原則としてエアレーションを行った。なお、シャーレでの飼育は、成長度合いは優れなかったが、毎日換水すれば、少なくとも C4 までは充分飼育可能で、脱皮も順調であった。

原則として、朝と夕の計2回以上、脱皮殻の有無を確認した。確認できた脱皮殻は、全て 回収し80%エタノール中に保存した。止水飼育中に原虫等の発生により飼育が不調となっ た場合は、ホルマリン(ホルムアルデヒド原液の50 ppm)を用いて24時間薬浴を行った。

2 鉗脚等における測定部位と名称

1) 鉗脚の各部位の名称

指節(dactyl)と掌節(propodus):

Fig. 1B, **Fig. 1 (Appendix)**に示すように, 鉗脚(chela)は指節(dactyl)と掌節(propodus)の2つ に分かれる。指節は, 動くため可動指(movable finger)とも呼ばれる。一方, 掌節(特に先端 部分)は不動指(fixed finger)とも呼ばれる。

内突起(apodeme):

Fig. 1E に鉗脚(chela)から取り外した指節(可動指)の写真を示した。指節には,指節を動か すための2つの内突起(closer apodeme と opener apodem)が存在する。**Fig. 3** に示すように, opener apodeme は鉗脚(可動指)を開く際に働く。一方, closer apodeme は鉗脚で物を挟む際 に働く。少なくともガザミに関しては, opener apodeme の方が大きい。以下,単に内突起 (apodeme)と言う場合は, closer apodeme を示す。

鉗脚の歯状突起:犬歯α,臼歯β,T1

鉗脚には可動指と不動指に、歯が並んだような突起が多数存在し、可動指側を upper teeth、 掌節側を lower teeth と言う。可動指の歯状突起群 (upper teeth)のうち、最も基部にある大き な歯状突起を**犬歯**α (α tooth)と呼び、不動指の歯状突起群 (lower teeth)のうち基部付近に ある臼歯状の大きな突起を臼歯β (β tooth)と呼ぶこととする (Fig. 2)。 lower teeth のうち比 較的の背の高い歯状突起4 つ (T1 ~ T4)のうち、最も手前 (可動指と不動指の基部)にある突 起(T1)を目安にすることで、臼歯βを容易に識別可能であった。

2) 測定部位

Fig.1に鉗脚各部位の名称と測定部位を示した。

全甲幅 TCW, 甲幅 CW.

Fig. 1A に示すように、甲幅(CW)と全甲幅(TCW)を測定した。

掌節高(propodus height (PH))

掌節高は, PH (min) と PH (max.) の 2 者を測定した。PH (min.) は, Fig. 1C に示すように, 掌節の棘を含まない掌節高であり, C9 以上の個体の測定に用いた。PH (max.) は, Fig. 3C に示すように, 掌節の棘を含んだ掌節高であり, 小型個体(C1 ~ C8)の掌節高の測定に用い た。なお, Z4 と M にはこの棘が無いため, PH (min) と PH (max.) は等しくなる。 サンプルの大きさによって測定方法を2つに分けた理由は、以下のとおりである。すなわ ち、大型個体では棘の突出が大きく、天然個体では棘が欠損している個体もみられたため、 棘を除いた PH (min.)とした。一方、小型個体では棘の突出はわずかであり、測定の容易さ や顕微鏡下で測定精度を出すためには、棘を含む PH (max.)の方が適していると判断された ためである。

犬歯α高(α height):

Fig. 1D に示すように,指節の基部にある犬歯αの高さである。αの前後の凹み2点を直線 で結び,そこから鉛直方向のαの高さを測定した。測定は,主に万能投影機で行ったほか, 顕微鏡で行った。ただし,αは測定部位に突出部分と陥没部分が混在するため,通常の顕微 鏡を用いた場合は,高精度での測定が難しかった。なお,α高の測定は,鉗脚の非体側側 (表側,外側)から行った。

内突起(apodeme):内突起高,内突起面積

鉗脚 (chela) から指節 (可動指) をはずして,以下の測定を行った。まず,内突起高 (apodeme height) は, Fig. 1E に示すように closer apodeme の鉛直方向の最大高を測定した。内突起の 面積 (apodeme area) は,内突起の写真を,デジタルカメラで直接に撮影するか,実体顕微鏡 に付随するデジタルカメラで撮影した後,パソコンに取り込んで内突起の面積を測定した。 面積測定には,測定ソフト「!0_0! Excel「長さ・面積測定」Ver 2.0b (lenaraf220b, あとりえ え む と え む)」(!0_0! Excel「長 さ ・ 面 積 測 定 」 Ver 2.0b: http://hp.vector.co.jp/authors/VA004392/Download.htm, 2013 年) または,「Image J (Rasband, W.S).」(Rasband, W.S.: ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, http://rsb.info.nih.gov/ij/, 1997-2012 年)を用いた。内突起高と内突起面積は,鉗脚(指節)の

体側側(裏側,内側)から測定した。

なお,内突起は脱皮直後は小さく,その後,徐々に大きくなる傾向が強いので,異なる個 体間で比較する際は,注意が必要である。また,脱皮殻と生体の内突起では,脱皮殻の方が 明らかに小さい傾向にあった。

3)メカニカル アドバンテージ; mechanical advantage (MA)

MA 値が大きいほど、鉗脚で貝を砕く際、(鉗脚を閉じる元の力が同じであれば)、より 大きな力が貝に加わることりなり、固い貝を割る際に有利となる(その反面、鉗脚を閉じる 速度は遅くなる)。

メカニカルアドバンテージは、下記の式によって算出した。

Mechanical Advantage	= -	Input Lever Length
		Output Lever Length

i) Input lever length (IL 長)

Fig. 3 および **Fig. 4** に示すように,可動指の支点(fulcrum)から内突起(closer apodeme)が結 合している点までの長さを IL 長とした。なお,鉗脚の同位置(支点から等しい距離の点)で 貝を砕くなら, IL 長は長いほど,硬い貝を砕くのに有利である。

ii) Output lever length (OL 長)

OL 長は下記に示す 3 種類を測定した。OL1 は従来から多用されてきた測定部位である。本研究ではさらに OL2 と OL3 を定義した。OL 長は短いほど, MA 値が大きくなり, 固い貝

の貝割に有利である。

0L1 :

Fig. 3, Fig. 4 に示す鉗脚の指節(可動指)にある支点(fulcrum)から,指節の先端までの長さである。

0L2 :

万能投影機で指節を観察し,指節の支点から犬歯αに接線を引き,この2点間(支点~接点) の距離を OL2 とした(Fig. 4).

0L3 :

Fig. 5 は OL3 測定時の様子を示している。まず,直径 4.0mm のガラス棒(またはステンレス 棒)を鉗脚で挟む(Fig. 5A)。再度,指節を開いて,ガラス棒と犬歯αの間に小さなカーボン 紙を入れた状態で,鉗脚(chela)でガラス棒を挟むと,犬歯αと接した点が黒点として着色 される(Fig. 5B)。次に,掌節から指節を取り外し,通常どおり万能投影機上で指節の支点 から接点(上述の黒点)までの距離(OL3 長)を測定した(Fig. 5C)。直径 4.0mm のガラス管を 用いた理由は,貝破壊試験で用いたアラムシロの殻径を参考にしたためである。ただし,ガ ザミがアラムシロを砕く際は,必ずしも殻径の最大部分を砕くとは限らない。

なお、IL、OL1 ~ OL3 の詳細は、以下のとおりである。なお、IL、OL1、OL2、OL3 は ^{たいそくがわ} いずれも、鉗脚(指節)の体側側(裏側、内側)から測定した。

iii) その他(0L1,0L2 および0L3 に関して)

Fig. 3 は、鉗脚(chela)で物をつまんだり砕く際の、鉗脚の構造を示している。鉗脚で貝を 砕く際に機能するのは、可動指部分のみである。可動指には 2 つの内突起(apodeme)が付随 している。closer apodeme が筋肉によって力 F1 で引っ張られると、支点を中心にして可動 指が開き、ハサミが閉じる。逆に、opener apodeme が力 F2 によって引かれると、支点を中 心に可動指が動くため、鉗脚が開く。

従来, 鉗脚で物を挟む際に計算される MA 値は, 分母の Output Lever Length には OL1 を 用いるのが一般的で, 多数の論文で使われてきた (Govind and Blaundon 1985, Yamada et al. 2010, Fujiwara and Kawai 2016)。OL1 は支点~鉗脚先端の長さであり, 鉗脚先端で作用する 場合の MA 値である。しかし, 実際にガザミが貝を砕くのは基本的に鉗脚の基部 (犬歯 a 付 近) であるため, ガザミが貝を砕く際に実際に働いている MA 値は, 可動指の先端部の計算 値 (IL/OL1)とは, かなり異なっていると考えられる。IL/OL1 は, 鉗脚の先端で貝を潰す際 に働く MA 値であり, 最小の MA 値である。そこで, OL2 と OL3 を設定し, この部分 (OL2, OL3)を測定し, 貝を砕く際に実際に作用する MA 値の算出を試みた。鉗脚(指節と掌 節) で, 貝を想定したガラス管を挟んで, 実際に作用する点までの距離(OL3)を測定した。 ただし, 測定に手間がかかることに加え, OL3 は, 鉗脚に挟む棒の直径に僅かではあるが 影響を受ける。このため, 異なるサイズの鉗脚を比較する際は, 管の直径サイズをどうすべ きかが問題となる。そこで, 管の直径に左右されな部位(OL 長)として, OL2 を設定した。

4) 測定に用いた機器

生物顕微鏡は, 主に 20 ~ 400 倍で, **実体顕微鏡**は, 主に 7 ~ 90 倍で, 接眼マイクロメー タを用いて,小型個体(Z4, M, C1 など)の掌節高,内突起高(apodeme height)を測定した。 犬歯 α やメカニカルアドバンテージに関係する部位(IL, OL1 ~ OL3)などの立体的な物の測 定には、万能投影機(V-12, Nikon Co. Ltd) (× 10 ~ 50 倍)を使用した。本体に付属する光源 で光量が不足する場合は、コールドランプ(実体顕微鏡用の落射光源)を補助的に使用した。 万能投影機は、テレセントリック光学系を使用しているため、凹凸部分の測定や多少焦点が ずれている場合の測定にも有効で、観察者から遠近異なる2点の水平方向の距離を正確に測 定することが可能(Nikon ホームページ, http://www.nikon.co.jp/channe l/recollections/31/index.htm)であった。大型個体の掌節高のほか、甲幅などの測定には、先端 の鋭利なポイントノギス(Mitutoyo 社, NTD12-15PMX)を主に用いた。

顕微鏡及び万能投影機での標本測定時の支持体として**寒天**を用いた。微細な部分の長さ (Z4, M, C1 の掌節高,大型個体のメカニカルアドバンテージなど)を正確に測定するために は,水平な状態で静置して測定する必要がある。そこで,顕微鏡および万能投影機材で測定 する際に,必要に応じて標本をのせる支持体として,寒天を用いた。寒天支持体の作成に は,万能投影機では円形シャーレを,生物顕顕微鏡では枠付きスライドガラスを用いた。寒 天支持体の作成方法は,適当量の寒天を蒸留水にいれ,オートクレーブ(121℃×20分間) 後,滅菌シャーレ(円形)等に分注して作成した。小型サンプル用(Z4,M,C1の掌節高,内突 起高)については,顕微鏡で観察するため,枠付きスライドグラスを使用した。なお,寒天 濃度は,寒天の種類によってゲル強度が異なるため一概に言えないが,バクトアガー (Difco)を用いた場合は寒天2~13g/蒸留水1Lとした。

3 利き手判定(貝割試験)

1) 実施方法

ガザミに貝を与えて,左右どちらの鉗脚で貝を砕こうとするかを観察した。貝は,以下に 示す天然の貝または,人工的に作った貝(人工管貝)を用いた。

i) 天然の貝

アシヤガイ(*Granata lyrata*):実験に用いた貝では最小サイズ。殻が非常に柔らかい。人の人差し指と親指でつまんでも簡単に潰れる。このため、小型稚ガニの貝割試験に多用した。少なくとも全甲幅 cm 以上の個体なら、簡単に砕くことができた。岡山県水産研究所の旧ろ過槽で採取した。

ホトトギスガイ(Musculista senhousia): 岡山県瀬戸内市地先で採集した。

小型のイガイ類:岡山県水産研究所の周辺の海で採集した。

アラムシロ(*Nassarius festivus*):小型の貝であるが,殻が頑強である。このため,稚ガニ (0+歳)の貝破砕試験で使用した。岡山県水産研究所の飼育水槽の排水路で採取した。

アサリ(*Ruditapes philippinarum*): 食料品店で購入した。

サルボウ(モガイ)(*Scapharca kagoshimensis*):アサリより少し殻が固いと思われる。寄島 町で購入した。

シナハマグリ(Meretrix pethechialis): 殻が大きくて頑強であるため,親ガニの貝破壊試験 で使用した。食料品店で購入した。

ii)人工管貝

硬質樹脂性の管に、餌料を充填して管状の人工貝(人工管貝, PFA tube bait)を作成した (Fig. 24A・B)。大型の人工管貝は、ピンセット等で管に餌を挿入して作成した。小型の人工 管貝は、餌をガラス・ホモジナイザーでホモジナイズし、注射器と注射針を用いて、管に充填 して作成した。最小型の人工管貝(外径 0.3 mm,内径 0.1 mm)は、ガラス製のホモジナイザ ーで処理した餌を、更に超音波ホモジナイザーでホモジナイズ処理後に、使い捨てシリンジ (注射器と注射針)を用いて管に充填または吸引し作成した。

管の材質は、市販の Perfluoro alkoxy alkane (PFA) チューブを用いた。PFA 以外の他の固い材質で代用可能であったが、シリコンのような柔らかい材質は、カニが貝割行動しないため不適であった。管のサイズは、最大が内径 4 mm、外径 6 mm、長さ Lcm で、最小は、内径 0.1 mm、外径 0.3 mm、長さ Lcm であった。長さは操作性を考慮し、約 5 ~ 10 cm とした。人工管貝の最大型では、カニおよび実験者がピンセットでつかみやすいように、片方の端にビニールテープを巻いた。充填した餌料は、冷凍オキアミ、冷凍イカナゴであった。両者とも嗜好性は高かった。

iii)メガロパ(M)と1齢稚ガニ(C1)の利き手判定試験

120m³ 水槽毎にメガロパ(M)と1 齢稚ガニ(C1)をランダムにサンプリングし,6 穴マイク ロプレートに1 個体ずつ収容した。そのまま,実体顕微鏡下で,人工管貝(外径 0.3 ×内径 0.1 × L[mm])を用いて,利き手の判定試験を行った。利き手の判定基準は,基本的には大 型個体(Fig. 6)と同様であった。判定基準を「3)貝割試験による利き手の判定基準」に示し た。

なお, 貝割試験前に, 実態顕微鏡下で鉗脚の欠損, 奇形及びケガ等が無いかを確認し, 異常のあった個体は実験から除外した。同様に, 飼育が不調な飼育水槽では, 鉗脚の奇形や欠損等が見られることが多いため, 実験に使用しなかった。

2) 予備試験

予備試験によって、利き手判定試験に関与する諸要因に関する最低限の知見を得た後、本 試験(.実験 1 ~実験 7)を実施した。なお、標準的な貝割行動と、利き手の判定基準に関し ては、本項目に続く「3) 貝割試験による利き手の判定基準(P.28)」にまとめた。以下、項目 ごとに結果と結論を示した。

i)利き手の判定方法

稚ガニ(全甲幅 5 cm)~最大は C12 以上(全甲幅約 19 cm 以上)までのガザミを用いて、様 々な種類(配合餌料(ペレット),魚(切り身,全形),オキアミ,エビ類,カニ類,イカ類, アサリのむき身,殻付きアサリ,二枚貝,巻貝)と様々な大きさ(米粒サイズ~全長 20 cm の魚)の餌を与えて、左右鉗脚の使い分けをするかを観察した。用いた餌は、魚類や甲殻類 用の配合餌料(ペレット),魚類(切り身~全形),エビ類,カニ類,イカ類,貝類(ヒザラガ イ,アラムシロ,アシヤガイ,アサリ,ホトトギスガイ,ムラサキイガイ,シナハマグリ, シジミ、タニシ、カワニナ),その他であった。なお、各餌のサイズは様々であった。

何日にもわたる給餌試験の結果,貝等の固い餌を与えると,概ね右鉗脚で貝殻を砕く傾向 が強い事が判明した。数回繰り返して観察した結果,殆どの個体が右鉗脚で砕くことが判明 した。一方,魚やオキアミ,貝のむき身(アサリのむき身)等を与えた場合は,左右鉗脚の使 い分けが不明瞭であった。殻付き貝等の固い餌を与えると,左右鉗脚の使い分けが明確に異 なり,その結果,利き手の判別が可能であることがわかった。貝は二枚貝,巻貝とに有効で あった。

ii) 貝の投入位置の影響

貝割試験において,貝の投入位置は,利き手判定(貝割り手)に影響しなかった。 供試個体(ガザミ)に対してどの位置(右,左,前方,後方等いずれの位置)に貝を投入して も,貝を砕く際に用いる鉗脚(貝割手)は,個体ごとに一定であり不変であった。

iii) 貝殻の固さ(強度)の影響

貝割試験において、貝の強度は、利き手判定に影響した。供試個体に対して、充分な強度 (固さと強度)を持った貝を用いることが必須であった。強度が不十分な貝を用いた場合、利 き手を正確に判定できなかった。簡単に壊れる貝であれば、非利き手を用いて砕いたり、さ らには鉗脚を用いず口(大顎)で直接砕いてしまい、正確な利き手判定が出来なかった。例え ば、アシヤガイは小さく殻が軟らかいため小型個体(甲幅 6cm 程度)には極めて有効である が、大型個体(C12 など)では、非利き手で砕いたり、口(大顎)で砕くため、利き手判定試験 には不適であった。 実験例: Table. 1 の初回(Ex.① 8 月 22 日)の実験時(全甲幅 5.4 ~ 8.5 cm)には,小型で殻 が柔らかいアシヤガイが実験に好適であった。しかし,3 回目の実験時(全甲幅 7.8 ~ 10.8 cm)においては,アシヤガイを投与した場合,前回の調査時(Ex.①,②)と逆の鉗脚を用い たり,左右両方の両鉗脚を用いた事例が発生し,利き手の使い分けが曖昧になり,一見する と,利き手がない様に思われた。特に大型個体(全甲幅 10 cm 以上)では口(大顎)で直接砕 いて鉗脚を砕く事例も観察された。しかし,同日,アシヤガイより殻の固いアラムシロや小 型のムラサキイガイ類を用いて利き手判定試験を行ったところ,利き手の使い分けが明確に なり,利き手の判別が精度良く実施できた。

iv)貝の大きさの影響

供試個体の鉗脚に対して、極端に大きすぎる貝は利き手判定に不適であり、利き手判定に は貝割試験に用いる貝のサイズが<u>鉗脚基部</u>で挟める大きさであること(大きすぎないこと)が 重要であった。供試個体に対して大きすぎる貝は、貝割行動(貝を砕く行動)と他の行動(貝 を避ける等の行動)との判定が曖昧になるため、利き手判定には不適だった。

v) 脱皮の影響(脱皮完了後の経過時間)

脱皮して時間経過が不十分で軟甲の大型個体では、貝割行動が曖昧で、逆手で貝を割ろう とすることがあった。大型個体は、殻の硬化に時間がかかる傾向が強いため、この傾向が強 かった。そのため、大型個体では、甲羅が充分固くなってから貝割試験を行うことが、重要 であった。また、脱皮が近い場合も、摂餌量が減るため、貝割行動に至りにくい傾向にあっ た。

vi)貝の種類の影響

大型個体(特に天然から捕獲した個体)に,アサリやシナハマグリを与えた場合,すぐに は貝割行動をとらないことが多く,利き手判定に長時間を要した。一方,人工管貝(外径 6 mm,内径 4 mm,長さ数 cm)を与えた場合,短時間で貝割行動を取ることが多く,利き手の 判定が短時間で実施できた。人工管貝は両端が解放されているため,餌または餌のにおいが 溶出し,嗜好性が高いと思われた。また,小型個体(0+歳)とアシヤガイによる貝割試験で は,ガザミが短時間で反応し貝割行動を行ったため,容易に利き手の判定が実施できた。

vii) 貝割行動

得られた貝割行動の基本型の詳細は、次の「3)貝割り試験時の利き手の判定基準」に示 した。非利き手は貝を支えるだけで、実際に貝を砕くのは片方の鉗脚のみであった。機能す るのは、利き手の指節(可動指)のみで、他の部分は基本的に殆ど動かさず、鉗脚の基部に 貝を当てて砕こうとした。実際に、天然ガニでは犬歯αと臼歯β部分が、著しく摩耗した個 体が何度か確認されたため、自然界でもこの部分を使って貝を砕いている可能性が高いと考 えられた。

また,長時間,貝割行動を行っても貝を砕けなかった場合,非利き手でも貝割行動を行う 事例が確認されたが,必ず片方の鉗脚のみで貝割行動を行った。両鉗脚を同時に用いて,貝 割行動をすることは観察されなかった。貝捕食者の異鋏性と関連して,この点は非常に重要 である。

3) 貝割試験による利き手の判定基準

Fig.6は、ガザミに貝を与えて、鉗脚で砕く典型的な貝割行動をまとめたものである。写 真は各々、右利き個体と左利き個体の貝割行動の様子を示している。右利き個体は右鉗脚 で、左利き個体は左鉗脚で貝を砕き、非利き手である鉗脚(右利き個体の左鉗脚、左利き個 体の右鉗脚)は貝をつまんだり、支えているのみであった。

Fig. 6 に示すように、貝を与えると、最初に、左右どちらか一方の鉗脚を用いて貝を口元 に持ってくる。次に、口(大顎)で噛んで簡単に砕けないと判断した場合は、利き手で貝割行 動を開始する。貝を最初に左右どちらの鉗脚で掴むかに無関係で、個体ごとに定まっている 鉗脚(利き手)で貝を砕いた。最初にどちらの鉗脚で掴むかには無関係である点は、アメリカ ンロブスターの報告(Beer 2011)と同様であった。

以上の観察結果から、①利き手を手前に構え、②鉗脚の指節基部(犬歯α,臼歯β付近) で、③複数回連続して鉗脚を開閉して貝を砕こうとする、の3点全てを満たした場合にその 鉗脚を利き手と判定した。

4 貝割能力の測定

1) ピンチカの測定

ガザミの鉗脚が、物を挟む力(ピンチ力)を、ピンチ力計によって測定した。ピンチ力計を Fig. 7 に示す。ピンチ力計の測定部位には、ドラグチェッカー(DRAG CHECKER, タナシン 電気株式会社 ボウズ・プロダクション)を使用した。測定するカニの大きさ(ピンチ力)によ って、① DC-1003(計測範囲 0.25 ~ 3 kgf)、② DC-1005(計測範囲 0.3 ~ 5 kgf)、③ DC-1015(計測範囲 1 ~ 15 kgf)を使用した。小型個体(Cl2, 13 以下の当歳個体)では主に② を、大型個体(親ガニ等)では主に③を用いた。鉗脚を挟む金属プレートは上下に2つ有り、 下側は固定されている。上方の金属プレートは、高分子ポリエチレンの組糸 PE ライン (DEEP ONE, 株式会社サンライン)により、ドラグチェッカーを通過して、最上部の固定し た金属板に連結されている。ラインの太さは、測定部位の大きさによって、6 号(70 LB.)、 10 号(100 LB.)または 20 号(170 LB. class)を用いた。鉗脚が下方の測定部の金属プレートを 挟むと、上のプレートが下方に押され、PE ラインに張力が働き、ドラグチェッカーが作動 する仕組みになっている。ドラグチェッカーは kgf 表示であったため、N(ニュートン)に 換算した。1 [kgf] = 9.80665[N]である。

ピンチカは,測定部(金属プレート部)を鉗脚で挟ませることにより数回測定し,その日の 最大値を採用した。測定位置は,大型個体(雌親ガニ)では鉗脚基部と先端部の中間点,小型 個体(雌親以外の個体)では,鉗脚基部から先端部までの距離の基部に近い 1/3 の地点とし た。

測定の前後には、「既知の質量の重り」又は「バネ秤」でピンチ力計の測定誤差を調べ、 ピンチ力の測定結果を補正した。なお、ピンチ力計の作成およびピンチ力の測定に関して は、荷顎庸砕研究所と甲歯力研究所のホームページを参考にした。(HP: serimoe.web.fc2.com/kagakuyousaikennkyuujyotop.htm, 2010年.; HP: serimoe.web.fc2.com/kagaryokukeiopeji.htm, 2010年)

2) 貝割試験

供試個体に貝を投入後,一定時間(数時間後~数日後)が経過した後,貝殻を砕く事に成 功したか否かを判定した。貝割成功率は下記の式で算定した。

貝割成功率(%)=(貝割に成功した個体数)/(実験個体数)

実験中は無給餌とした。貝を1度に2個投入した場合は、貝割成功個体数は、貝1個を砕いた場合を0.5個体、貝2個砕いた場合を1個体としてカウントした。

貝破壊試験には、アラムシロやシナハマグリの様な頑強な殻を持った貝の使用が必須であった。実験6で用いた人工生産した小型個体にはアラムシロを、実験6の大型個体(親ガニ)にはシナハマグリ、モガイ、アサリを用いた。アサリやモガイは、鉗脚が正常で健全な大型個体であれば容易に砕くことができるので、比較のために用いた。小型個体の実験では アラムシロを投入した翌日に判定した。親ガニの実験では、アサリ等を投入日の6日後に判定した。シナハマグリを用いた試験では、貝殻を砕かず、Davidson (1987)の報告と同様に、貝の隙間に鉗脚先端を入れて貝を開けた事例があったが、これらは結果から除外した。

5 鉗脚の自切・接着(不動化)・先端切除

1) 鉗脚の自切

M, C1 では実体顕微鏡下でピンセットで鉗脚(掌節または長節)を強く圧迫することで, 強制的に鉗脚を自切させた。実験3で行った M の自切試験では,Z4 からに脱皮した当日と 思われる個体を入手し,即日,右鉗脚を自切させた(通常 M で右自切処理を行うと,C2 で 右が再生するためである)。

2) 鉗脚指節の接着(不動化)

右鉗脚の指節(可動指)と掌節とを接着して指節を機能しない状態にし、右鉗脚でものをつ まんだり砕いたりできない状態にした後の左右鉗脚の形状の変化を追跡調査した。可動指以 外の右鉗脚部分は、接着しなかった。最初の接着は、MからC1に脱皮変態後、概ね3~6 時間以内に実態顕微鏡下で行った。C1への脱皮の殆どは夜間に行われるため、接着作業の 大半は20時~4時に行った。

実験1(Adhesion 1)ではC1 ~ C5 まで,実験2(Adhesion 2)ではC1 ~ C2 まで右鉗脚(利き 手)を接着した後,数回脱皮後に貝割試験(利き手判定試験)を実施した。飼育試験終了後 は80%エタノール固定し,鉗脚等の形態の観察・測定を行った。コントロール区は,実験1 では無処理とし,実験2では右鉗脚の指節掌節の動きを妨げない場所(掌節)に接着剤を塗布 した。接着作業の詳細は以下のとおりである。

実体顕微鏡下で,脱皮し変態直後のカニの指節を閉じた状態で右鉗脚を瞬間接着剤(主成 分:α-シアノアクリレート,商品名:アロンアルファ ®・EXTRA®,コニシ株式会社・東亞 合成株式会社)で接着し,指節(可動指)のみが動かないようにした。右鉗脚の指節以外の部 分は機能する状態とした。稚ガニ(C1, C2等)の鉗脚は小さいため,マイクロピペット(ギル ソン社; Gilson's PIPETMAN P10)を用いて接着剤を塗布した。なお、余剰の接着剤は細断したキムワイプで吸着した。C1変態直後の接着処理は、脱皮後、概ね3~6時間以内に、C2以降の接着は、原則として脱皮後24時間以内に行った。

3) 指節の先端部分の切除

C1の個体の右鉗脚の指節先端(指節長の 50 %前後)を実体顕微鏡下で, ピンセットを用いて切除した。切除部分は最小で 25 %,最大で 70 %程度であった。この切除では自切は起こらなかった。先端切除後,C4 まで飼育し,鉗脚の形態を観察し,利き手の逆転(reverse handedness)が起こるか否かを調査した。

6 サンプルの保存

甲幅等の形態計測のための飼育個体(Z1 ~ Z4, M, C1 ~ 大型個体)および脱皮殻(C1 ~ 大型個体)は,以下の方法で保存した。

1) 飼育個体

ゾエア幼生 (Z1 ~ Z4)は、掌節高の測定のために、5 ~ 10 %ホルマリンで 24 時間固定 し、その後 80 %エタノール中で保存した。内突起の確認用の標本は、① PBS (phosphate buffered saline, リン酸緩衝生理食塩水)中で-80 ℃で凍結保存、② 80 %エタノール中で固定 保存、または③ 5 ~ 10 %ホルマリンで 24 時間固定後、80 %エタノール中で保存した。

メガロパ幼生(M)は、PBSの入ったマイクロチューブ(1.5 ml)に幼生を1個体づつ入れ、-80℃で凍結保存した。解凍後の個体は、PBS中で解剖した。携帯測定時には、乾燥による鉗脚の変形を防止するため、僅かな湿潤状態に保った。

第1齢稚ガニ(C1)は、5~10%ホルマリンで24時間固定後に、80%エタノール中で保存した。個体によっては、エタノールが揮発し標本が乾燥するという不慮の事故に備えるために80%エタノールにグリセリンを添加して保存した。グリセリンの添加量は、80%エタノール1.5Lに対して、50%グリセリン水溶液を120mlであった。

長期飼育個体は、グリセリン添加80%エタノール中で保存した。

漁獲された短期飼育の大型個体は、冷凍またはグリセリン添加 80 %エタノール中で保存 した。

2) 脱皮殻

Mの脱皮殻は、PBS 中で-80 ℃で保存した。C1 以降の脱皮殻は、全てグリセリン添加 80 %エタノール中で保存した。

3)内突起

M 及び Cl の内突起(apodeme)は、生標本・凍結標本・エタノール固定標本では観察でき たが、ホルマリン固定標本では確認できなかった。そこで、内突起観察用のサンプルの保存 には、ホルマリンを使用しなかった。

C 結果と考察

1 ガザミの鉗脚における利き手の存在(実験1) (貝を用いた利き手の判定)

貝を用いた利き手判定試験を計6回(Ex.①~⑥)行い,その結果をTable1に示した。全 ての試験において,右鉗脚で貝を砕く個体と,左鉗脚で貝を砕く個体の双方が確認された。 複数回脱皮した後も,利き手は変化しなかった。なお,試験時のカニの日齢(C1に変態後の 日齢)は,Ex.①が3ヶ月齢(日齢98),Ex.⑥が1年5ヶ月齢(日齢525日)であった。なお, Ex.①と②では全個体に対して貝割実験を行ったが,Ex.③以降は,前回の実験(Ex.①,Ex. ②)で左利きであった個体を主体に貝割試験を実施した。

1) 利き手の存在

Table 1 に示す Ex.①と Ex.②では,38 個体を用いて,それぞれ2回/日の計4回利き手判 定試験を行った。その結果,27 個体は常に(全4回とも)右鉗脚で貝を砕き,7 個体は常に左 鉗脚で砕いた。残る4 個体のうち1 個体(A13)は,3 回は右鉗脚で砕いたが,1回は貝割行 動を示さなかった。残る3 個体(A6, A18, A23)は1回または2回は右鉗脚で貝割行動をとっ たが,2回は不明(利き手判定困難,左右鉗脚を用いた等)であった。

右利き個体と左利き個体の割合は,厳密に判定すれば,Ex.①(8月22日)では,右利き: 左利き:不明(不明瞭) = 29:7:2 = 76%:18%:5%であった。このうち不明瞭2個体 は,右鉗脚をよく使ったので右利きとして集計すれば,右利き利き:左利き=31:7 = 82 %:18%であった。

38 個体のうち右利き 8 個体, 左利き 7 個体の計 15 個体については, 21 日後に Ex.③で利 き手判定試験を行った。その結果, Ex.①で右鉗脚を用いた 8 個体は, Ex.③でも右鉗脚を用 いて貝割り行動を示し, Ex.①で左鉗脚を用いた 7 個体は, Ex.③でも同様に, 左鉗脚で貝割 行動を示した。これらの結果から, 利き手(貝を砕く鉗脚)が個体毎に, 左右鉗脚のどちらか 一方に決まっていることが示唆された。

2) 脱皮の利き手への影響

Ex.①で用いたガザミを、その後さらに最長でその後1年2ヶ月間(427日間)にわたって 継続飼育することで、複数回の脱皮後、利き手が変化するかどうかを調べた。Table 1 は A 組(38個体)の実験結果を示したものである。全甲幅(TCW)は、Ex.①(2010年8月22日)の 時点では平均6.8 cm (最小5.4 cm~最大 8.5 cm)であり、その後複数回、脱皮して、1年後の Ex.④(2011年9月4日)の時点では平均16.5 cm (最小14.2 cm ~最大18.7 cm)に成長した。 2010年秋までは盛んに脱皮を繰り返したが、冬~翌年春までは脱皮しなくなった。2011年 春~秋は数回脱皮し、脱皮の個体を用いて、実験 Ex.④~⑥を行った。

Table 1 に示すように翌年(2011 年)に 19 個体を用いて利き手判定試験(Ex.④~⑥)を行った結果, Ex.①で右利きであった個体(n=16)は, Ex.④~⑥でも右鉗脚を用いた貝割行動が確認され,利き手に変化は無かった。一方, Ex.①で左利きであった個体(n=3)は, Ex.④~⑥ でも左鉗脚を用いて貝割行動を示し,やはり利き手に変化は見られなかった。

以上のように、ガザミは、複数回の脱皮を経て1年以上成長しても、脱皮前と利き手は不 変であり、脱皮による利き手の変更は生じないことを示している。

同様の実験は、他に2組(n=35, n=35)のガザミを用いて行い、利き手の存在と利き手へ

の脱皮の影響に関しても同様の結果を得ている(**Table 3**)。Ex. ②において, A~C 組を平 均すると, 右利き: 左利き: 不明瞭= 77 %: 21 %: 2 %であった。

2 鉗脚における「利き手(行動)・形態・機能」の関係(実験2)

1) 利き手と形態の関係

利き手と鉗脚の形態との関係を明らかにするため、以下の実験を行った。

i)利き手と鉗脚の外部形態(掌節高・犬歯α高)

人工生産した稚ガニにおける調査結果

Table 2 に、A 組の個体ごとの利き手と鉗脚の形態の関係を纏めた。利き手は利き手判定 試験によって判定し、鉗脚の形態については掌節高および α 高の観察結果を示した。Table 3 は、鉗脚の大きさ(掌節高, α 高)と利き手について、A 組、B 組および C 組の結果を集計 したものである。

Table 2 に示すように、右利き個体 (A1 ~ A5, A7, A8 および A10 ~ A19)の掌節高 (propodus height)は、左鉗脚に比較して右鉗脚で大きく、 α 高も同様に右鉗脚が大きかっ た。一方、左利き個体 (A9, A20, A22, A26 ~ A28 および A36)は、掌節高は右鉗脚に比較し て左鉗脚が大きく、また α 高も同様に左鉗脚が大きかった。**Fig. 8** にその一例を示した。掌 節高および α サイズを左右鉗脚で比較すると、上の個体は左鉗脚が大きく、逆に、下の個体 は右鉗脚が大きい。貝を用いた利き手判定試験の結果、上の個体は左利きで、下側の個体は 右利きであった。

このように、左右の鉗脚を比較すると、利き手である鉗脚の方が、非利き手に比較して掌 節高およびα高ともに大きかった。つまり、鉗脚の形態がクラッシャー(Cr)で貝を砕くこと が判明した。Table 2 は A 組の結果を示した表であり、他の B 組と C 組も同様の結果であ った。

Table 3は、鉗脚の大きさ(掌節高、 α 高)と利き手について、A 組、B 組およびC 組の結 果を集計したものである。**Table 2**と同様に、掌節高および α 高が大きい方の鉗脚で貝を砕 く傾向にあった。A 組、B 組、C 組いずれにおいても、鉗脚の外部形態(掌節高・ α 高)と利 き手の関係は、ほぼ同様であった。

Table 2に示されているように、左利き7個体のうち、4個体では、利き手の犬歯 α が、 右利き個体や他の左利き個体に比較して小さかった。全個体のうち2個体は、掌節高も α 高 も、左右が同等で且つ極めて小さかった。左利き個体で犬歯 α が小さい個体が観られたこと や、左右鉗脚の犬歯がほぼ同等で極小であった個体については、実験5の結論(利き手自切 後は利き手が逆転)から、右鉗脚を自切し左利きになった個体、もしくは利き手が逆転して いる途中の個体の可能性が高いと考えられた。つまり、左鉗脚がカッターからクラッシャー に変化途中であるため、犬歯 α が小さいと考えられた。

天然の大型個体における調査結果

Table 4 は天然の大型雌個体(種苗生産に用いた雌親)で行った調査結果を示している。雌親ガニ群から,左右鉗脚の形態的特徴(掌節高・α高)から,右利きと推定される 19 個体, 左利き手と推定される 12 個体を選別し,その後,貝割試験によって利き手を判定した。その結果,右利きと推定した 19 個体は全て右利きで,左利きと推定した 12 個体は全て左利きであることが確認された。 これらの結果から,左右鉗脚の外部形態(形態掌節高とα高)に基づいて利き手の推定が高 精度で行えることが確認された。

ii) 利き手と内突起(closer apodeme)の大きさの関係

鉗脚の指節には、2本の内突起(apodeme)が付随している(Fig. 3)。closer apodeme は、鉗
 脚で貝などを砕く際に機能し、opener apodeme は、鉗脚を開く際に機能する。そこで、貝を
 砕く際に用いる利き手鉗脚と、鉗脚の内部にある closer apodeme の大きさ(apodeme height)
 との関係を調べた。

Fig.9は、4個体の左右鉗脚の指節および内突起を並べたものである。利き手は、左利きが1個体、右利きが3個体であった。右利き3個体の内突起高は、左鉗脚に比較し、右鉗脚で大きかった。一方、左利きの1個体は、右鉗脚に比較し、左鉗脚の内突起が大きかった。

Fig.10は、右利き個体と左利き個体のの左右鉗脚の内突起高を示した図である。右利き個体(n = 23)は全て右鉗脚の内突起が大きく、逆に、左利き個体(n = 12)は全て左の内突起が大きかった。

さらに、犬歯 α の大きさと内突起高の関係を調べたところ、両者は同様の傾向にあった。 すなわち、犬歯 α が大きい方の鉗脚で、内突起高も大きかった(**Fig. 1E, Fig. 9**)。

iii)利き手とメカニカルアドバンテージ

Fig. 11 は,天然の大型雌個体における利き手とメカニカルアドバンテージ(MA,てこの 力学的有利性)との関係を示している。

右利き個体(n = 16)では、左鉗脚に比較し、右鉗脚の MA 値が全個体で大きかった。一 方、左利き個体(n = 10)では、9 個体で右鉗脚に比較して左鉗脚の MA 値が大きかった。1 個体は左右の鉗脚間で MA 値がほぼ同等であった。このように、右利き左利きにかかわら ず、利き手となる鉗脚の方が、非利き手となる鉗脚に比較して、メカニカルアドバンテージ (IL/OL1 値)が大きいことが判明した。

2) 利き手とピンチカの関係

利き手判定試験によって判別した右利き個体(n = 19)と, 左利き個体(n = 12)の左右鉗脚 のピンチ力をそれぞれ測定した。供試個体には, 天然の大型雌個体を用いた。右利き個体の うち8個体では, 右鉗脚のピンチ力が最大測定値(152N)を越えたため, ピンチ力を152Nと した。

i)利き手とピンチカ

Fig. 12 は、利き手と非利き手のピンチカの関係を、右利き個体と左利き個体に分けてに示している。グラフの破線は、左右鉗脚のピンチカが等しいラインを示している。

右利き個体(n = 19)は、全個体で、利き手である右鉗脚の方がピンチ力が大きかった(強かった)。左利き個体(n = 12)では、1個体は左右のピンチ力が等しかったが、それ以外の11個体では左鉗脚のピンチ力が強かった。このように、右利き・左利きに係わらず、常に利き手となる鉗脚のピンチ力が、非利き手に比較して強いことが明かとなった。以上の結果に基づき、鉗脚のピンチ力を不等号で表すと下記のようになる。

右利き個体では、右鉗脚(利き手) > 左鉗脚(非利き手) 左利き個体では、右鉗脚(非利き手) < 左鉗脚(利き手)

ii) 鉗脚の掌節高・犬歯α高とピンチカとの関係

前述のように、右利き個体は右鉗脚の、左利き個体は左鉗脚のピンチ力が大きいことが明 かとなった。また、**Table 4** に示すように、利き手は、掌節高が大きく、α高も大きい。こ れらの結果を併せると、掌節高・α高が大きい方の鉗脚が、ピンチ力が強いと考えられる。

そこで,無作為に個体を選択し,それぞれのピンチ力を測定した。Fig. 13 はその測定結 果を,右鉗脚が大きい群(A)と,左鉗脚が大きい群(B)とに分けて図示したものである。Fig. 13A に示すように,右鉗脚が大きい個体は全て,右鉗脚のピンチ力が大きかった。一方, Fig. 13B に示すように,左鉗脚が大きい個体は,左右鉗脚のピンチ力がほぼ同程度の個体も 少数観察されたが,殆どの個体では左鉗脚のピンチ力が大きかった。

先ほどの Fig. 12 は右利きと左利き個体のピンチ力を示した図であるが,右利き個体は右 鉗脚の方が掌節高もα高も高く,左利き個体は左鉗脚の方が同様に大きかった。

以上の結果から、左右鉗脚のうち、掌節高及び犬歯α高が大きい方の鉗脚が、ピンチ力が 強い傾向にあることが示された。

iii) 内突起高(closer apodeme height)とピンチカの関係

雌親ガニを用いて内突起高(closer apodeme height)とピンチ力を測定した結果を Fig. 14 に 示した。この結果から、利き手に関らず、内突起高(closer apodeme height)とピンチ力は正 比例の関係にあり、内突起高が大きいほど、ピンチ力が大きくなることが判明した。

Alexander (1969) と Govind and Blundon (1985) により,内突起面積がピンチ力に比例する ことが既に報告されている。従って,今回の結果(内突起高とピンチ力の比例関係) は予想さ れたものではあるが,不規則な形状の内突起の面積の測定に比べて,本研究で用いた内突起 高(Fig. 1E) はノギスで容易に測定できる点が優れているといえる。

3) 実験2のまとめ

Table 5に実験2の鉗脚の形態(掌節高, α 高, 内突起高),利き手(行動),機能(ピンチ 力)の関係についての結果をまとめた。右利き個体(右鉗脚で貝を砕く個体)は、掌節高と α 高は右鉗脚が大きく、内突起高は右鉗脚が大きい。メカニカルアドバンテージは右鉗脚が大 きく、ピンチ力も右鉗脚が強かった。一方、左利き個体(左鉗脚で貝を砕く個体)は、右利き 個体と全く逆の傾向にあった。つまり、掌節高と α 高は左鉗脚が大きく、内突起高は左鉗脚 が大きい。メカニカルアドバンテージも左鉗脚が大きく、ピンチ力も左鉗脚が強かった。

ガザミの左右鉗脚においては, 鉗脚の形態, 行動(貝割行動に使用する鉗脚)及び機能(ピンチカ)の三者が完全に一致した。ただし, 利き手鉗脚を負傷している場合は, 逆手で貝割 行動を行うことが確認された。これが唯一の例外であった。

上記のとおり,クラッシャー(crusher chela)を使って貝を砕くことがわかったが,カッター(cutter chela)の特異性は本研究では見出せなかった。
3 齢期と利き手の発現(実験3)

1) 鉗脚などの出現時期, 運動性の発現時期

孵化直後のゾエア Z1 から発生過程を追って観察し,利き手の発現時期を検討した。Fig. 15 に, Z2 から C13 までの齢期ごとの,左右の鉗脚原基および鉗脚を示した。

i) 鉗脚原基(第1胸脚原基)の出現

1 齢ゾエア(Z1)では、顎脚(maxilliped)は確認できたが、将来、鉗脚になる鉗脚原基(第1 胸脚原基, the 1st pereiopod rudiment)は確認できなかった。他の胸脚原基(第2~5 胸脚原基 (pereiopods rudiments))も確認できなかった。

2 齢ゾエア(Z2)では、初めて鉗脚原基(第1胸脚原基)が出現した。形状は、棍棒状もしく は擂り粉木状であったが、先端部分に僅かな凹みが存在した。光に透かすとスパナ状の構造 が観察された(Fig. 15A)。

3 齢ゾエア(Z3)では,Z2に比較し鉗脚原基は伸長し(Fig. 15B, Fig. 16),先端が分岐した 双葉状を呈した(Fig. 15B)。

4 齢ゾエア(Z4) では、不完全であるが胸脚原基に節構造が観察された(Fig. 15C, Fig. 19)。しかし、鉗脚の指節・掌節等の構造は未発達であった。また、鉗脚原基の大きさは早期 Z4 と晩期 Z4 では大きく異なり、晩期では大きく伸長していた。(Fig. 19 の上段は早期の Z4 の鉗脚原基を、下段は晩期の Z4(M に変態予定の前日の Z4)の鉗脚原基を示している。 Fig. 17 は晩期 Z4 を側面から撮影した写真で、Fig. 18 は晩期 Z4 の鉗脚原基を取り出したものである)

これらは、Z4 期間中であっても、日々、鉗脚原基が大きく成長していることを示している。鉗脚原基(第1 胸脚原基)は、ゾエア(Z4)の頭胸甲やM・C1 の鉗脚に比較して明らかに柔らかく、外骨格は未発達であると思われた。なお、胸脚原基がZ2 で初めて出現すること、鉗脚原基の形態、Z4 期間中の鉗脚原基の伸長は、各々既存の報告(大島 1938、八塚 1957、浜崎 1996、ガザミ種苗生産研究会 1997)とほぼ同様であった。

ii) 鉗脚の出現

メガロパ(M)では、初めて鉗脚が指節と掌節に分かれ、物を挟むことが出来る構造を持つ ことが確認された(Fig. 15D)。また、犬歯αが右鉗脚に確認された。C1に比較すると脆い が、鉗脚が外骨格を有することも確認できた。

1 齢稚ガニ(C1)では、犬歯αがより顕著になり、掌節には縦走する2本の隆起線(the ridge lines)が確認された(**Fig. 15E**)。

可動指と不動指掌節の歯状突起群は, ゾエア(Z2 ~ Z4)の鉗脚原基には確認できなかった が,メガロパ(M)の鉗脚で初めて確認された。C1 では,その構造が細かく発達することが 観察された(Fig. 15A ~ E)。

iii) 鉗脚の運動性の発現時期

ゾエア(Z2 ~ Z4)では鉗脚原基が動くことを確認できなかった。また,第2~第5胸脚原 基も一切,動く様子は観察できなかった。ゾエアが遊泳に用いる主な運動器官は顎脚であった。 鉗脚の運動性が最初に確認されたのはメガロパ(M)で、それ以降の齢期では、鉗脚を盛んに 動かして摂餌および攻撃行動等を行うことが観察された。Z期に鉗脚が運動性を示さないこ とについては、既知の報告(八塚 1957)と一致している。

iv)内突起(closer apodeme)の出現時期

鉗脚の指節(可動指)に付随する内突起は、ゾエア(Z4)では確認されなかったが、メガロパ(M)及び稚ガニ1齢(C1)以降では、鉗脚の指節基部に確認された(Fig. 20)。内突起の形成時期は、鉗脚の運動性が発現する齢期(M以降)と一致した。

2) 鉗脚における左右非対称性の出現(形態における左右非対称性)

Z4の鉗脚原基については、形態学的な左右差(左右非対称性)を発見できなかった。僅かではあるが明確な左右の形態差を確認できたのはM期であり、C1ではさらに左右差が顕著になった。以下に、MとC1について、左右差の確認できた各項目を詳細に述べる。

i) 犬歯 α および臼歯 β

歯状突起の左右差は、M以降に、①犬歯 α の形状および大きさ、②臼歯 β の形状、③可 動指および不動指の歯状突起群の水平方向の幅、において確認された。以下、左右差が明確 であった犬歯 α について記述する。なお、臼歯 β については、「実験 3-2)-v)齢期と臼歯 β の発達過程」にまとめた。

①指節の歯状突起のうち,基部にある犬歯 α の左右差が顕著であった。犬歯 α は、メガロ パ(M)で初めて小さな α として可動指基部に確認され、この時点で左鉗脚に比べ、右鉗脚の α が大きかった(Fig. 15D, Fig. 20A・B)。1 齢稚ガニ(C1)になると左右とも α は発達したが、 右の α が顕著に大きかった(Fig. 15E, Fig. 20C・D)。水平方向の左右幅は、犬歯 α 以外の歯 状突起も、右鉗脚が大きい傾向にあった。

②メガロパ(M)では、掌節を鉛直上方から観察すると、歯状突起は一直線上に配列しており、成体にみられる β の構造(I型、+型等)は未完成であった(Fig. 22AのM)。しかし、左右の歯状突起群を比較すると、明らかに右の方が水平方向の幅が大きかった。T2も同様に右鉗脚で幅が広かった。 β の左右鉗脚の差が明確に確認されたのは、稚ガニ3齢(C3)以降であった。稚ガニ3齢(C3)では、左の β は1山であったが、右の β は2山となり、明確な左右差が生じた。

③犬歯 α 臼歯 β を含めて指節および掌節にある歯状突起群を,鉛直方向から観察した時に 水平方向の左右幅が,右鉗脚の方がわずかに大きい傾向にあった。掌節に存在する歯状突起 群(the lower teeth)については, Fig. 22A の M と C1 と C2 に写真を示している。

ii) 掌節高(propodus height)

Fig. 21A は、幼生期(Z4, M)と稚ガニ(C1)における左右鉗脚の掌節高を比較した図である。Z4 期間中は鋏が伸長するため、Z4 最終日(Mへの脱皮の前日)に測定した。左右鉗脚の掌節高を比較すると、ゾエア4齢(Z4)では左右が同等の大きさであったが、メガロパ(M)および稚ガニ(C1)では、全個体で右鉗脚が大きかった。

なお, M, Cl に比較すると, Z4 の掌節高長は個体差が大きかったが, その原因は, Z4 では鉗脚原基が Z4 後半になっても伸長すること (Fig. 19) に起因すると思われた。左右比 (左/右)は, Z で 0.99, M では 0.95, Cl では 0.93 であった。 結果を大まかに記号で示す と, 以下のようになった。

- Z4:右≒左
- M:右>左
- C1:右>左

iii) 内突起の大きさ(内突起高, closer apodeme height)

Fig. 21Bは、MとC1の左右鉗脚の内突起高を示している。左右の鉗脚を比較すると、 M、C1ともに、右鉗脚が大きかった。内突起については、**Fig. 20**(A~C)の顕微鏡写真に示 すとおり、MとC1のいずれでも、右鉗脚の内突起が大きかった。左右の内突起高を比較す ると、左右比(左/右)はMでは0.87、C1では0.79となった。Mに比較し、C1では左右差 が顕著になり、その差は前述の掌節高よりもより顕著であった。

なお,Z4に関しては,Z4の最終日(M変態予定の前日)の様々なサンプル(冷凍サンプル,生サンプル,エタノール固定サンプル,ホルマリン固定→エタノール固定サンプル)を 用いて観察したが,いずれにおいても内突起は確認されなかった。

以上の結果をまとめると、以下のようになった。

Z4: (内突起なし)

- M:右>左
- C1:右>左

iv)メカニカルアドバンテージ(IL)

メガロパ(M)と1 齢稚ガニ(C1)において,左右鉗脚の Input lever length (IL 長)を測定した。IL 長を左右比(右/左)で示すと,Mでは1.10 (n=4),C1では1.15 (n=3)であった。今後,サンプル数を増やしての追跡調査が望まれるが,測定した全個体において右鉗脚の方がIL 長が長かった。

上記の値が正しいとすれば、鉗脚の支点(Fig. 3)から等しい位置で貝を砕けば、等しい力で内突起を牽引しても、Mでは右鉗脚の方が(左鉗脚より) 10%、C1では15%、強い力が 貝に加わることとなる。

v) 齢期と臼歯β(R-I型&L-+型)の発達過程

鉗脚の臼歯 β には、**Fig. 28**に示すように、体軸方向に1本の溝がある**【型**と、十文字に 直交する2本の溝で構成される**十型**の2型が観察された。左右鉗脚の臼歯 β の標準型は、無 処理区(control)では、右 Cr が I型、左 cu が+型であった(**Fig. 28**)。一方、右鉗脚自切区 (r-autotomy)では、左鉗脚は Cr に変化しても+型のままであったが、再生した右鉗脚 (rR-cu)は+型に変化した(**Fig. 29**)。

無処理区(control),右鉗脚自切区(r-autotomy)に分けて,臼歯 β の完成過程を齢期毎に観察した。完成過程は便宜上,3つのPhaseに分けた。概要は以下のとおりである。Phase 1 :未完成の状態であり, β の構造はライン状に一直線になっている。

Phase 2: Phase 1 と Phase 3 の中間の時期である。未完成ながら, 左右に 2 列ができ

た状態である。

Phase 3: 完成した状態である。標準的な鉗脚であれば,右に I 型,左に+型が完成した 状態である。

以下に無処理区(自切未経験区)の左右鉗脚(R-Cr&L-cu)の事例と、右鉗脚自切区の再生した右鉗脚(rR-cu)の臼歯 β (+型)の発達過程を示す。

Fig. 22 は, **無処理区**(自切経験なし区)における左右の臼歯β(R-I型&L-+型)の完成までの発達過程を示している。齢期は M ~ C5 までを示した。

Phase 1: 左右ともに未完成で, **Fig. 22A** にみられるように,縦1列の直線状の状態である。水平方向の歯状突起群の左右幅は,右(R)が左(L)より大きかった。

Phase 2:右のみ臼歯 βの構造が最低限完成した状態である。Fig. 22B に見られるように, 左は1山の未完成で,右は2山のI型で最低限完成している。Fig. 22C では,左は未完成 (前列2山,後列1山)で,右はI型が完成した状態である。

Phase 3: 左右の臼歯 β が完成。Fig. 22D に示すように左の+型(4山) が最低限完成した。

個体によっては、**臼歯** β の位置がわかりにくいが、歯状突起 T1 (**Fig. 2**)の位置から数える と、判別可能であった。なお、犬歯 α 、臼歯 β 、歯状突起 (T1 ~ T4)の基本型は、**Fig. 4** に 示す通りである。多少の個体差があるものの、右鉗脚の β で I 型 (2 山構造)の完成が確認さ れたのは C3 (3 齢稚ガニ)、左鉗脚の β で+型(4 山構造)の完成が確認されたのは C5 (5 齢稚 ガニ)であった。

次に,右鉗脚自切区における右鉗脚自切後の臼歯β(R-+型)の完成までの発達過程を以下に述べる。Fig. 23 は,右鉗脚を C1 で自切し,その後,再生した右鉗脚(rR-cu)の臼歯β の発達過程を示している。右鉗脚は C3(3 齢稚ガニ)で再生し,C8(8 齢稚ガニ)で+型が確 認できた。

Phase 1 (or 2): **Fig. 23A** に見られる様に, C5 では縦に1列ライン状の状態, つまり Phase 1 と思われる。ただし, ラインが縦1列か2列かが不明瞭なため Phase 1 (or 2)とした。今後, 追試による詳細な検討が望まれる。

Phase 2: Fig. 23B に見られるように, C7 では, β は完成であったが, 前半分が 2 山の 2 列 構造が確認できた。3 山(前列 2 山, 後 1 山)。

Phase 3: Fig. 23C に示すように, C8 では最低限ではあるものの, +型(4 山構造)の臼歯 β が完成した。

3) メガロパと1 齢稚ガニの利き手

i)予備試験:利き手判定方法の確立

通常の飼育で用いる餌料を,MとClに与えて摂食行動を観察したが,左右鉗脚の使い分けを発見できなかった。アルテミアのノープリウス幼生や,冷凍コペポーダ,冷凍アミを給餌すると,左右の鉗脚を使ってアルテミアを捕獲したが,Fig.6に示す貝割行動を一切示さなかった。これらの摂食時には,左右の鉗脚を双方使用して近くに来たアルテミア幼生を容易に捕獲し,使い分けは確認できなかった。

そこで,硬質樹脂製の管に餌を充填した人工管貝(外径 0.3×内径 0.1 mm)を与えたところ,Fig. 24 に示す貝割行動が観察された。この結果を受けて,本試験では人工管貝を用

いた利き手判定試験を行うこととした。

ii) M と C1 の貝割行動の特徴

M と C1 に人工管貝を与えると、大型個体と同様の貝割行動(Fig. 6)を示した。即ち、利 き手を手前に構え、利き手鉗脚の掌節と指節の基部(α β 付近)で人工管貝を砕くため、鉗脚 を開閉する行動が観察された(Fig. 24A・B)。この M と C1 の貝割行動は、基本的には、大型 個体(Fig. 24C)と同様であった。

iii)メガロパ(M)と1齢稚ガニ(C1)の利き手

MとC1に対して利き手判定試験を実施し, Table 6 にその結果を示した。M, C1とも に, ほとんどの個体が右利きであった。M (n=33)では, 右利き 31 個体, 左利き 0 個体, 不明(判定不能)2 個体であった。各々の比率は 94 %:0%:6%であった。C1 (n=30)を調 べた結果, 右利き 27 個体, 左利き 1 個体, 不明 2 個体であった。各々の比率は 90%:3% :7%であった。M でもC1でも,同一個体に複数回実験を行っても同様の結果であった。 以上の結果は, すでに M と C1 において, 個体毎に利き手が定まっていること示してい る。

なお、左鉗脚を使った C1 個体の鉗脚を観察したところ、右利き型(R-Cr & L-cu) であっ た。複数回実験しても、この個体は左鉗脚で貝割行動をとった。この 1 個体が左鉗脚(左 cu)で貝割り行動した原因は不明だが、利き手の負傷により、左鉗脚で貝割り行動を行った 可能性が高いと考えられた。しかし、顕微鏡下での観察では右鉗脚のケガを確認できなかっ た。利き手がケガをしている場合を除き、形態と利き手は完全に一致するとの実験 2 の結論 からすると、もとはこの個体は右利きであったと考えられた。

4) メガロパの利き手(右鉗脚)自切による利き手の逆転

C1 で右鉗脚を自切すると、その後利き手の左への逆転(reversal of handedness)が確認された(実験5)が、M の自切においてもこの性質を有する可能性を検討した。M に変態した当日に利き手(右鉗脚, R-Cr)を強制的に自切し、その後、C4 で左右鉗脚の観察を行い、鉗脚が右利き型(R-Cr&L-cu, normal laterality)に戻るのか、左利き型(L-Cr&R-cu, reversed laterality)になるのかを追跡調査した。

Table 8 はその結果を示したものである。無処理区では、C4 における鉗脚の形態は、生残 した全個体 (n=5) が右利き型 (R-Cr & L-cu, normal laterality) であった。M で右鉗脚を自切し た右鉗脚自切区では、C1 (稚ガニ 1 齢)時点で 38 個体が生残し、うち 21 個体 (55 %) は C1 で右鉗脚が再生し、残る 17 個体 (45 %) は C2 で再生した。C4 時点での鉗脚の形態 は、C1 で右鉗脚が再生した群(16 個体)も、C2 で再生した群(17 個体)も、全個体 (n=33) が左利き型 (R-cu & L-Cr) であった。M の初期に右鉗脚 (original R-Cr)を自切し、次の C1 で 右鉗脚が再生しても、左利き型になることが確認された。つまり、利き手 (R-Cr) 自切後に起 こる利き手の逆転 (reversal of handedness) は、利き手 (R-Cr) が M の期間でのみ欠損しただけ でも起こることが判明した。

5) モクズガニ(非堅物食ガニ)における利き手判定試験, 左右鉗脚の形態比較

ガザミのメガロパ(M)で確認された利き手の存在は、全ての短尾類の M で観察されるの か、それともガザミ等の一部の短尾類あるいは堅物食性の短尾類にのみ限定されるのかを調 べるため、非貝捕食ガニであるモクズガニの M、C1 を用いて、利き手判定試験と左右鉗脚 の形態観察を行った。

i)人工管貝を用いた利き手判定試験

モクズガニの M と C1 ともに、人工管貝に強く興味を示し、大顎を用いた摂餌行動を示 した。従って、貝割実験を実施するタイミングや幼生(M, C1)の活力に問題は無かった と考えられた。しかし、M, C1 ともに鉗脚を使った貝割行動は示さず、従って利き手の存 在も確認できなかった。

ii) 左右鉗脚の形態差

モクズガニの M, Cl の左右の鉗脚に関して,外部形態(掌節高,犬歯α高),内部形態 (closer apodeme 高)を比較した。個体によっては,左右鉗脚で多少の左右差はみられた が,ガザミのような明確な左右差は確認できなかった。また,犬歯αの存在も確認できなか った。以上の結果から,モクズガニの左右鉗脚間には,明確な差異は無く,右鉗脚≒左鉗脚 であると考えられた。

6) その他

i)メガロパ(M)および1齢稚ガニ(C1)における左右鉗脚のピンチカ

M および C1 における鉗脚のピンチ力については,測定可能なピンチ力計が無いため,直 接測定して左右鉗脚間で比較することできなかった。しかし,内突起の面積はピンチ力に比 例する (Alexander 1969, Govind and Blundon 1985) ことから,内突起 (closer apodeme)の大き さで比較を試みた。内突起高は右が左より大きいことから,鉗脚で物をはさむ際に指節を引 く筋力は右>左と推測される。また、メカニカルアドバンテージ(IL 長)が、右>左で有る ことから、左右鉗脚の同じ位置で貝を砕こうとした場合、内突起を引く元の力が同じでも、 右鉗脚の方が有利に働き、貝に強い力が加わると考えられる。これら2つの理由から、M および C1 のピンチ力は、右鉗脚>左鉗脚と推定された。

ii) 堅物食短尾類のメガロパ(M)における右利き性(形態·行動・機能)の可能性

非堅物食のカニであるモクズガニの M, Cl において, 鉗脚の観察測定では顕著な左右非 対称は確認できなかった。また, 貝割行動を行わなかったため, 左右の鉗脚間の機能的差異 も確認できなかった。この結果から, すべての短尾類(カニ類)の M や Cl が形態的, 機能 的に右利きというわけでは無いと考えられた。

カラッパが右鉗脚で巻貝を切り取って食べることはよく知られている。カラッパでは、内 突起の左右差は未解明であるが、メガロパ期やClにおいて既に左右鉗脚の形態差が報告さ れている(Guerao et al. 1998)。従ってカラッパにおいても、ガザミと同様に、M、Cl 期に利 き手が分化する可能性が高いと思われる。

以上のことから、今回ガザミの M と C1 で確認された形態的異鋏性、貝割行動時に見ら

れる利き手,及びピンチ力に見られる機能の左右非対称性は,全ての短尾類(カニ類)の M や Cl が持つのではなく,ガザミやカラッパのような堅物食カニ類(durophagous crabs)に特 有な性質である可能性が高いと考えられた。

4 親ガニの利き手と生まれた稚ガニの利き手との関係 (実験 4)

1) 雌親ガニの利き手(形態と行動)

雌親の利き手は、前述の実験2の結果に基づき、抱卵時に鉗脚の形態(掌節高、犬歯α 高)により推定した(Table 9)。引き続き、利き手を貝割試験により確定したが、Table 9 に示す様に、右利き型(R-Cr & L-cu, normal laterality)19個体は、実際に全て右利きで、左利 き型(L-Cr & R-cu, reversed laterality)12個体は、実際に全て左利きであった。利き手の判別 を行った個体のうち、右利き型7個体と左利き型5個体が産卵・ふ化した幼生(Z1)を用 いて、利き手に関する実験に供する種苗を生産した。

2) 生まれた稚ガニの利き手(利き手の母子関係)

i)右利きの雌親から生まれた稚ガニの利き手

Table 10 は右利きの雌親の卵からふ化した Z1 幼生を 4 水槽に収容し,種苗生産した M と C1 の利き手の判定結果を示している。全 4 水槽(tank 1 ~ 4)を合計すると, M が 77 個体 であった。その内右利き,左利き,利き手不明がそれぞれ 75 個体,0 個体,2 個体であった。C130 個体の内,右利き,左利き,利き手不明はそれぞれ 29 個体,0 個体,1 個体であった。

ii) 左利きの雌親から生まれた稚ガニの利き手

左利きの雌親(5 個体) 由来の卵からふ化した Z1 幼生を 3 水槽に収容し,種苗を生産した。生産した M と C1 の利き手の判定結果を,Table 10 に示した。全 3 水槽(tank 5 ~ 7)を合計すると,得られた M は 88 個体であった。その内,右利き,左利き,利き手不明がそれぞれ 86 個体,0 個体,2 個体であった。一方,C1 は 42 個体で,内訳は,右利き,左利き,利き手不明がそれぞれ 29 個体,0 個体,0 個体であった。

iii) まとめ

以上の結果は、雌親の利き手にかかわらず、それらから生まれた稚ガニ(M, Cl)の95% 以上は、右鉗脚で貝割行動を行ったことをしめす、右利きであった。

3) 生まれた稚ガニの左右の鉗脚の形態(鉗脚の形態の母子関係)

左右鉗脚の形態(右利き型,左利き型)を調べ,母子における,鉗脚の形態の関係を調べた。各水槽で10~20個体以上のClを用い,鉗脚の形態(Cr, cu)を判別した。Crとcuの判別は,'犬歯 α 'とPH(掌節高)で行った。左右で大きい方の鉗脚をクラッシャーCrとし,他方をカッター cu と判定した。

i) 右利き型(R-Cr & L-cu, normal laterality)の鉗脚をもつ雌親から生まれた稚ガニ(C1) の鉗脚の形態

右利き型(R-Cr & L-cu, normal laterality)の鉗脚をもつ雌親から生まれた稚ガニ(C1)の鉗脚

の形態を調べ、結果を **Table 11** に示した。水槽番号 tank 1~4 が,右利き型鉗脚を持つ雌 親から生まれた Z1 を収容して,M,C1 を生産した水槽である。各水槽当たり 20~22 個体 を用い,計 84 個体を観察したところ,全個体(n=84)が,右利き型(R-Cr & L-cu, normal laterality)(**Fig. 15E**)であった。

ii) 左利き型(L-Cr & R-cu, reversed laterality)の鉗脚をもつ雌親から生まれた稚ガ ニ(C1)の鉗脚の形態

次に, 左利き型(L-Cr & R-cu, reversed laterality)の鉗脚をもつ雌親から生まれた稚ガニ (C1)の鉗脚の形態を調べ、結果を Table 11 に示した。水槽番号 tank 5 ~ 7 が, 左利き型の 鉗脚を持つ雌親から生まれた Z1 を収容して, M, C1 を生産した水槽である。各水槽当たり 20 ~ 21 個体を用い, 計 61 個体を観察したところ, 全個体(n=61)が, 右利き型(R-Cr & L-cu, normal laterality)(Fig. 15E)であった。

以上の結果は、雌親の鉗脚の形態にかかわらず、生まれた稚ガニ(C1)の鉗脚の形態は、 全て右利き型(R-Cr & L-cu, normal laterality)であることを示している。なお、利き手の親子 関係を調べるのであれば、雄の親ガニの利き手と鉗脚の形態も調べるべきであるが、本研究 では未確認であった。

4) 希に見られた左利き型の1 齢稚ガニ(C1)

希に C1 において、掌節高が左鉗脚で大きい左利き型の個体を確認した。左鉗脚に比べ て、右鉗脚が極端に小さかった。詳細な解析を行っていないが、種苗生産が不調であった り、共食いの激しい水槽で、多く出現する様に思われた。

通常,右利き型ならば,掌節高(PH)は,小鉗脚(cu):大鉗脚(Cr)は,M なら約 0.95:1, C1 なら約 0.93:1 であり(Fig. 21A, Table 15),僅かに右鉗脚が大きい程度である。これら のことから,もし遺伝的に左利きであれば,左右の鉗脚はほぼ同等で,ごく僅かに左が大き い (R \leq L)可能性が高いと考えられる。自切経験のない C1 の左右鉗脚(Fig. 2(Appendix), Fig. 15E, Fig. 20D, Fig. 24B)に比べ,右自切による左利き型の C1 では,再生した右鉗脚が 極端に小さかった(Fig. 25)。

以上の結果を合わせて考えると、上記の極希に見られた左利き型のC1は、右自切による 後天的な左利き個体の可能性が高いと考えられた。おそらく、M期以前に、共食い等によ って右鉗脚を自切し、後天的に左利きのC1になったのであろう。種苗生産をしていると、 先に変態したMにZ4が共食いされたり、MはM同士、若しくは先に変態したC1によっ て鉗脚を失うことは頻発する。特に、M以降は共食いが激しくなり、一方の鉗脚を失った 個体をよく見るため、C1で後天的な左利き個体が出現しても不思議ではない。

5 右鉗脚(利き手)自切による利き手の逆転(実験5)

右鉗脚自切区(r-autotomy)および無処理区(control)のカニを長期飼育して,①利き手,② 鉗脚の形態,③左右鉗脚のピンチカ,等がどのように変化するかを追跡調査した。右鉗脚自 切区(r-autotomy)(36 個体)では,Day 0 (2012 年 6 月 22 日)に右鉗脚を自切し,無処理区(36 個体)とともに飼育を開始した。Day 0 (C1) ~ Day 29 (C6)までは,斃死も殆どなく飼育は 順調であった。C1 で強制的に自切した右鉗脚は,C2 またはC3 への脱皮変態時に小さな右 鉗脚が再生し,その後,脱皮を繰り返すことで左右鉗脚の大きさはほぼ同等になった。成長 の早い個体では,実験を開始した年の11 月には,C11 ~ C12 まで成長した。Day 390 (飼育 開始から 390 日後の 2013 年 7 月 22 日)に,生残していた無処理区 10 個体と右鉗脚自切区 6 個体を全てアルコール固定した。齢期はC12 が 2 個体,C13 が 13 個体,C14 が 1 個体であ った。

1) 右鉗脚(利き手)自切後に起きた利き手の逆転

無処理区と右鉗脚自切区で貝割試験(利き手判定試験)を計5回行い,その結果をTable 12に示した。ガザミの齢期は,開始時の実験①ではC1,実験②ではC5~C6,実験③では C11~C12,実験④ではC11~C13,そして最終の試験(実験⑤)ではC12~14であった。

無処理区(右利き区)では,36個体で飼育を開始し,実験⑤まで生残したのは10個体であった。利き手判定試験(①~⑤)では,全個体が右鉗脚で貝割行動を行い,右利きと判定された。

右鉗脚自切区(左利き区)では、36個体で飼育を開始し、実験⑤まで生残したのは6個体であった。右鉗脚自切前の貝割試験(実験①)では、全個体が右鉗脚で貝割行動を行ったが、自切後の貝割試験(②~⑤の計4回)では1個体を除いて、左鉗脚で貝割行動を行ったことから、左利きと判定された。例外の1個体は実験③で右利き行動を示した。この個体は初回の試験時(実験②)には他の個体と同様に左鉗脚で貝割行動を行ったが、その後、Day 47(8月7日)にC7からC8に脱皮する際に利き手の左鉗脚を自切し、C9で左鉗脚が再生した。貝割試験③時(Day140~142)にはC12に成長し、右鉗脚で貝割行動を行った。すなわち、他の個体と同様に一度左利きになったが、新たな利き手(左鉗脚)を自切後は、右利きに戻ったのである。

以上をまとめると、C1 で利き手である右鉗脚を自切後には、右鉗脚が再生するが、利き 手は右鉗脚から左鉗脚に切り替わった。さらにC1 で自切後、13 回脱皮した後のC14 にな っても、鉗脚の形態・機能・行動の全てが左利きのまままで、右利きに戻らなかった(Table 12)。

2) 右鉗脚(利き手)自切後に起きた左右鉗脚のピンチカの逆転

右鉗脚(利き手)自切後に再生した右鉗脚と左鉗脚のピンチカの関係を Fig. 27A に示した。左右のピンチカが等しければ、破線で示したライン上にデータがプロットされ、右が強ければ破線の下に、左が強ければ破線の上にデータがプロットされる。測定時の齢期は、C10 ~ C11 であった。

無処理区では、Fig. 27A に示すように、ピンチ力は全個体において右鉗脚の方が強かっ

た。右鉗脚自切区では, Fig. 27A に示すように, ピンチ力は全個体において左鉗脚の方が強かった。つまり, C2 ~ C3 に右鉗脚が再生したが, C10 ~ C11 時点においても, 左鉗脚の方がピンチ力が大きかった。

無処理区(右利き区)と右鉗脚自切区(左利き区)の左右鉗脚のピンチ力の平均値を比較す ると,無処理区は右が強いのに対して,右鉗脚自切区では左が強いこと,また,無処理区の 左16.5Nに対し右鉗脚自切区の左は29.6Nと圧倒的に強かった(Fig. 27B)ことから,右鉗脚 自切区(左利き区)では,右鉗脚が自切後に,左鉗脚の力が大きくなったと考えられた。ま た,右鉗脚自切区の再生した右鉗脚(rR-cu)は,無処理区の左鉗脚(L-cu)より,ピンチ力が 弱かった。

無処理区の R-Cr & L-cu,右鉗脚自切区の L-Cr & rR-cu に、上位からピンチ力の順位をつけると、R-Cr \ge L-Cr > L-cu \ge rR-cu の順であった。

3) 左右鉗脚の形態の比較

実験開始時(Day 0)のC1では、全個体が右利き型(R-Cr & L-cu)であった。右鉗脚自切区 については右鉗脚を自切し、飼育を 390 日(C12 ~ C14)まで継続した。実験開始から 29 日 (Day 29)には、無処理区では全個体(n = 36)が右利き型(R-Cr & L-cutter, normal laterality) であった。一方、右鉗脚自切区(r-autotomy)では、全個体(n = 36)が左利き型(R-cu & L-Cr, reversed laterality)に転換していた。実験開始から 390 日目(Day 390)には、C12 ~ C14 にな った。無処理区は全個体(n = 10)が右利き型,一方、右鉗脚自切区は全個体(n = 6)が左利 き型(R-cu&L-Cr)を維持していた。

i) 犬歯 α の形態変化(左右鉗脚の Cr と cu の逆転)

Table 13は、C1 (Day 0)で右鉗脚を自切後に、左右鉗脚の形態がどう変化したかを示している。自切前(Day 0)には無処理区も右鉗脚自切区も、R-Cr&L-cu(右クラッシャー左カッター型, normal laterality)であったが、右鉗脚自切区は、その後の Day29(自切後 29 日)と Day 390(自切後 390 日)の観察では、L-Cr&R-cu(左クラッシャー右カッター型)(reversed laterality)を示した。つまり、右鉗脚自切区は、右を自切後 390 日 (Day 390)で、鉗脚再生(C3)から約 10 回(9 ~ 11 回)脱皮しても、normal laterality (右利き型)には戻らなかった。

Fig. 28 と **Fig. 29** は, Day 390 に C13 で取り上げた個体の, 無処理区と右鉗脚自切区の鉗脚の写真を各々示している。**Fig. 28** の上段の図は, 無処理区の鉗脚を正面から見た写真である。犬歯αは右鉗脚で大きかった。つまり, R-Cr & L-cu (normal laterality)であった。一方, **Fig. 29** の上段の図は, 右鉗脚自切区の鉗脚の写真である。犬歯αは左鉗脚で大きく, L-Cr & R-cu (reversed laterality)であることがわかる。

ii) 臼歯β(掌節基部の歯状突起)の比較結果

Fig. 28 と **Fig. 29** は, C13 での, 無処理区と右鉗脚自切区の典型的な臼歯 β の写真を示している。

無処理区では、R-Cr の臼歯 β には、鉗脚に沿って長軸方向に縦に溝がある 2 山型の I 型 であった(Fig. 28)。L-cu の臼歯 β は、上記の長軸方向の溝に加え、これに交差するよう横 方向にも溝がある + 型 (type +)となった。 右鉗脚自切区の典型例を Fig. 29 最下段の写真に示した。 L-Cr の臼歯 β は, 無処理区の E (original L-cu) とおなじく, +型であった。rR-cu (再生した右カッター)は, 無処理区の右 (original R-Cr) と異なり, +型であった。つまり, 無処理区の左 (original L-cu) と同じ型であ った。

本研究で得られた臼歯 β の結果を集計し, Table 14 にまとめた。この表は, 390 日間飼育 し生残した個体のうち, C13 となった全個体の観察結果を示している。無処理区では, 全個 体(n=9)が, 右鉗脚(R-Cr)は I型, 左鉗脚(L-cu)は+型を示した。右鉗脚自切区では, 再生 した右鉗脚(rR-cu)は, 6 個体のうち 4 個体が+型, 2 個体がその他型(I型にも+型にも該 当しないもの)であった。一方, 左鉗脚(L-Cr)は, 全個体が+型であった。

右鉗脚自切区の利き手(L-Cr)が,無処理区の利き手(original R-Cr)と異なる点が,興味深い。また,再生した右鉗脚(rR-cu)は,original R-Crと異なる点が意外な結果であった。

iii)不動指の基部の形状

Fig. 30 は、鉗脚4者(無処理区の左右鉗脚、右鉗脚自切区の左右鉗脚)の不動指の基部(可動指との接合部付近)の形状の違いを示している。B(下段)が無処理区の, R-Cr & L-cu である。基部を観ると、R-Cr は「くの字」になっているが、L-cu は「L字」状になっていた。一方、A(上段)は右鉗脚自切区の鉗脚である。無処理区とは逆に、rR-cu は L字、L-Cr は「くの字」になっていた。この部分の形態についても、右鉗脚自切個体は、左右の 鉗脚の形状が逆転していた。

iv)まとめ

以上の i ~iii)の結果をまとめると、下記のように要約される。 実験区 利き手 ピンチカ 鉗脚の形態 無処理区 = 右利き = 右鉗脚>左鉗脚 = 右利き型(R-Cr & L-cu, normal laterality) 右鉗脚自切区 = 左利き = 右鉗脚<右鉗脚 = 左利き型(L-Cr & rR-cu, reversed laterality)

4) 鉗脚の大きさ(掌節高)

Fig. 31A は, 無処理区における左右鉗脚の掌節高の Z4 ~ C5 までの推移を示している。 Z4 では左右は同等であったが, M 以降, 右の掌節高が左を上回った。

Fig. 31Bは、右鉗脚自切区における左右鉗脚の掌節高の Z4 ~ C5 までの推移を示している。C1 で、R-Cr を自切し、C3 で右鉗脚が再生したことを示している。C5 時点でも、再生した右鉗脚(rR-cu)は左(L-Cr)より小さかった。

Fig. 31C は、実験終了時の Day 390 (C1 で右鉗脚自切後 390 日)での、無処理区(8 個体) と右鉗脚自切区(6 個体)の左右の鉗脚を測定した結果である。測定に用いたのは、Fig. 31A と Fig. 31B で使用した個体を継続飼育したもので、無処理区と右鉗脚自切区を1つのグラ フ上にプロットした。齢期は C12 から C14 であった。鉗脚のサイズは体サイズの影響を受 けるため、横軸に独立変数として甲幅を、縦軸に掌節高をとり、カッターとクラッシャー各 々に傾き同一の回帰モデルを適合させて掌節高を比較した。無処理区の右クラッシャー (R-Cr)と右鉗脚自切区の左クラッシャー(L-Cr)を比較したところ、回帰の切片において統計 的に有意な差が検出された(df=11, t=2.260, p=0.0451)。同様に、無処理区の左カッター (L-cu)と右鉗脚自切区の右カッター(rR-cu)を比較したところ,回帰の切片に統計的に有意 な差が検出された(df=11, t=3.097, p=0.0102)。この結果に基づき,掌節高を大きい順に示す と,R-Cr > L-Cr >> rR-cu > L-cu であった。無処理区の右クラッシャー&左カッター(① R-Cr & ② L-cu),右鉗脚自切区の左クラッシャー&右カッター(③ L-Cr & ④ rR-cu)の大きさ に順位を付すと,「1,4,2,3」であった。つまり,右鉗脚自切区の左クラッシャー (L-Cr)は,無処理区の右クラッシャー(original R-Cr)より小さく,右鉗脚自切区の再生した 右カッター(rR-cu)は,無処理区の左カッター(original L-cu)より大きかった。

無処理区と右自切区における Cr / cu 比の比較

無処理区および右自切区の各区において, Cr と cu の掌節高の比(Cr/cu 比)を調べ, 両試 験区を比較した。Cr/cu 比は, 無処理区は平均 1.115 (1.086 ~ 1.139) で, 右自切区は平均 1.063 (1.053 ~ 1.083) であった(Table 1 (Appendix))。この結果は, 両試験区を比較する と, 無処理区は Cr と cu の大小差が大きく, 右自切区は Cr と cu の大小差が小さいことを示 している。つまり, この結果も, 前述の鉗脚 4 者(① R-Cr &② L-cu, ③ L-Cr &④ rR-cu)の 掌節高の順位(1, 4, 2, 3) を支持している。

5) 内突起の大きさ(closer apodeme の面積)

次に、ピンチカとより密接に関係すると思われる内突起の面積(closer apodeme area)を比較した。Fig. 32 は、無処理区と右鉗脚自切区の左右鉗脚の内突起の面積を示している。鉗脚を4者(無処理区の右左鉗脚 R-Cr & L-cu、右鉗脚自切区の左右鉗脚 L-Cr & rR-cu)に分けて示し、更に雌雄に分けて示した。体サイズを共変量と考えて横軸に甲幅(CW)をとり、縦軸に面積をとった。右利き7個体(♀4個体、♂3個体)と左利き6個体(♀3個体、♂3 個体)の計13個体で比較した。

R-Cr, L-Cr, R-cu, および rR-cu の4者のうち, クラッシャー間(R-Cr vs L-Cr), カッター間(R-cu vs rR-cu)で比較すると, 各々統計的に有意な回帰が得られた。無処理区の右クラッシャー(R-Cr)と自切区の左クラッシャー(L-Cr)を比較するため, 内突起の面積を従属変数とし, 独立変数として甲幅を共変量, 性別と左右の鉗脚を類別変数とした回帰モデルを当てはめて解析した。標本数が少ないため独立変数間の相互作用はモデルに含めなかった。回帰は統計的に有意(df=10, p<0.0001)であり, 3つの独立変数も統計的に有意(甲幅:t=10.304, p<0.0001, 性別:t=5.077, p=0.0005, 鉗脚の左右:t = 3.175, p = 0.0099)であった。同様に無処理区の左カッター(L-cu)と右鉗脚自切区の再生した右カッター(rR-cu)を比較するため, 内突起の面積を従属変数とし、独立変数として甲幅を共変量, 性別と左右の鉗脚を類別変数とした回帰モデルを当てはめて解析した。上の解析と同様に, 標本数が少ないため独立変数間の相互作用はモデルに含めなかった。回帰は統計的に有意(df=10, p<0.0001)であり, 3つの独立変数も統計的に有意(甲幅:t=6.667, p<0.0001, 性別:t=4.675, p=0.0009, 鉗脚の左右:t=-3.351, p = 0.0088)であった。

これらの回帰に基づいて、クラッシャー間(R-Cr vs L-Cr)、カッター間(R-cu vs rR-cu)で 内突起面積を比較した結果、R-Cr > L-Cr および L-cu > rR-cu の関係となることが明かとな った。また、雌雄(27 個体、36 個体)間の比較では、雄の内突起面積の方が有意に大きい ことがわかった。一方、無処理区の右左の鉗脚(① R-Cr &② L-cu)、右鉗脚自切区の左右の 鉗脚(③ L-Cr & ④ rR-cu)の4者の内突起面積を、回帰係数から甲幅115mmの個体での面積 を計算して、順位を付すと「1、3、2、4」となった。

6) メカニカルアドバンテージ(Input lever length)

メカニカルアドバンテージ(MA 値)の詳細な分析は、後述の右利き個体と左利き個体の貝 割能力の違いを調べた実験6の項に示すこととし、ここでは、input lever length (IL 長)のみ を比較検討した。

鉗脚指節の支点(Fig. 3)から等しい距離に位置する点で貝を砕けば、IL 長が長いほど MA 値は大きくなり、貝により強い力が加わることになる。そこで、無処理区の左右の鉗脚、右 鉗脚自切区の左右の鉗脚の IL 長を測定し、甲幅との関係を検討した。Fig. 33 にその結果を 示した。 無処理区(① R-Cr&② L-cu)と右鉗脚自切区(③ L-Cr&④ rR-cu)の鉗脚 4 者に順位 を付すと、「1,4,2,3」となった。すなわち、支点から等距離の点で貝を砕く際には、 R-Cr > L-Cr >> L-cu > rR-cu の順で貝により強い力が加わることが推定される。R-Cr(無 処理区の利き手)と L-Cr(右鉗脚自切区の利き手)の詳細な比較は実験 6 の項に譲るが、この 比較で Cr と cu の差は大きいことが判明した。この事実は、右鉗脚自切個体では、IL 長に おいても左鉗脚(L-Cr)が大きく、右鉗脚自切によって IL 長も左右の鉗脚間で逆転が起こっ たことを示している。

7) 鉗脚の大きさ(掌節高)の順位に関する先行研究との比較

本研究では、右利き個体の右左の鉗脚 (R-Cr, L-cu)と左利き個体の左右の鉗脚 (L-Cr, rR-cu)における掌節高の比較では、その大きさは R-Cr > L-Cr >> rR-cu > L-cu の順であった (実験5, Fig. 31C)。右鉗脚自切区の L-Cr は、無処理区の original R-Cr より小さいが、逆に、再生した右鉗脚 (rR-cu)は、無処理区の original L-cu よりも大きくなるという結果について、ブルークラブについての報告と比較を試みた。

Table 16は、ガザミの近縁種(**Fig. 3 (Appendix)**)であるブルークラブ(*Callinectes sapidus*) で行われた Govind and Blundon (1985) による調査結果と、今回のガザミの結果を比較した ものである。ブルークラブでの詳細な数値が不明なため、掌節高は、ブルークラブでの報告 に準じて、掌節高/鉗脚長で比較した。掌節高を甲幅で除した場合(PH/CW)と同様に、右 利き個体の鉗脚(① R-Cr &② L-cu)と左利き個体の鉗脚(③ L-Cr &④ R-cu)を比較すると、 ガザミでは、上述のとおり「1、4、2、3」の順であるが、ブルークラブでは、「1、3、 2、4」であった。後者の、3位と4位の値はほぼ同じであり両者に有意差は無かった

(Table 16) $_{\circ}$

ブルークラブとガザミの数値を,ブルークラブ/ガザミ比で比較すると,右利き型の個体 群については, R-Cr が 100.4 %, L-cu が 100.8 %と極めて近い数値であった。一方,左利き 型の個体群については, L-Cr が 97.4 %, rR-cu が 97.7 %と,ブルークラブの方が,小さい 値を示した。

ガザミの左利き個体については、個別に飼育管理し、C1 で自切し、その後、C12 ~ C14 となった時点の測定結果であった。一方、ブルークラブは天然個体であり、鉗脚の自切履歴 が不明である。ガザミと同様であるとすれば左利き型のブルークラブは、以前に original **R-Cr**を自切して, 左利き型に転換しているはずである。右鉗脚の自切時期が不明であり, 全個体が C1 で, original R-Cr を自切していればガザミと近い値になった可能性が高いと思 われた。つまり, C2 以降に右を自切したため,小さめに出た可能性が考えられた。ブルー クラブの左利き型が, C1 で右を自切することによって生ずるか,あるいは更に数回脱皮す れば,ガザミ同様に「1,3,2,4」の順が「1,4,2,3」の順になる可能性がある と思われた。

次に、メカニカルアドバンテージ(IL / OL1)を比較した。 L1 長 / CW での比較が望まし いが、ブルークラブの数値が不明のため、IL / OL1 で比較した。天然ブルークラブの報告と 今回のガザミの数値は、掌節高で比較した場合には 95.4 %~ 108.5 %と差が大きかったが、 MA 値の順位は、ガザミと全く同じ「1,4,2,3」であった。つまり、天然ブルークラ ブの事例でも、rR-cu > L-cu、つまり再生した鉗脚(rR-cu)の方が、自切経験の無い無処理区 の右カッター(original L-cu) より大きくなった。

以上,天然のブルークラブと比較の解析結果からも,ガザミで得られた前述の結論「右鉗脚 自切区の L-Cr は,無処理区の original R-Cr より小さいが,逆に,再生した右鉗脚(rR-cu) は,無処理区の original L-cu よりも大きくなる」は,妥当と判断された。

8) まとめ

自切経験無しのガザミ(無処理区)と、C1 で右鉗脚を自切したガザミ(右鉗脚自切区)の鉗 脚の大きさの,成長に伴う変化を示した概念図を Fig. 34 に示した。Fig. 34A は,無処理区で の R-Cr と L-cu の成長過程の基本型(control)を示している。鉗脚原基は Z2 で出現し、Z4 ま では左右の鉗脚原基は同等の大きさで鏡面対称である。M になって初めて右鉗脚が大きく なり,左右非対称となる。この R-Cr と L-cu の左右非対称関係は、その後発育過程を通して 継続する。また、犬歯αは M で出現し、右の臼歯(R-β)は C3 に基本型が完成し、左の臼 歯(L-β)は C6 以降に完成する。

Fig. 34Bは、右鉗脚をC1時に自切したガザミ(右鉗脚自切区, r-autotomy)の左右鉗脚の発 育過程を示している。点線の曲線は、前述の自切経験無しの無処理区のガザミ(control)のた どるラインを示している。C1 で R-Cr を自切すると、(多くの場合)C3 で右鉗脚が再生す る。再生した右鉗脚(rR-cu)は、その後に左右の鉗脚が自切しない限り、生涯を非利き手 (cutter chela)のままである。L-cu は、右鉗脚自切後は、形態と機能が変化し、急激に成長し て L-Cr となるが、original R-Cr より大きくなることはない(Fig. 31C)。一方、再生した右鉗 脚(rR-cu)は、その後、original L-cu よりも大きくなるが、L-Cr より大きくなることは無い (Fig. 31C)。Input lever length と鉗脚長も同様の再生過程をたどる可能性が高いと思われた (Fig. 33)。

Fig. 34C は、右鉗脚を C1 時に自切したガザミ(右鉗脚自切区, r-autotomy)の左右の鉗脚の 内突起(closer apodeme)の大きさ及びピンチ力を示している。また、Table 17 に実験 5 の飼 育試験で得られたピンチ力および鉗脚の測定結果から得られた結果をまとめた。Fig. 34C の 点線の曲線は、自切経験の無い場合(無処理区)の成長過程を示す。Z2 ~ Z4 の鉗脚原基には 内突起は確認されず、また機械的な機能も有しない。メガロパ期(M)に初めて、内突起が現 れ、鉗脚が機能し始める。ピンチ力は、この時点で R-Cr が L-cu より大きく、その関係は一 生涯継続する。実線で示す曲線は、右鉗脚(R-Cr)を C1 時に自切したガザミ(右鉗脚自切区、 r-autotomy)の左右の鉗脚の場合を示している。C1 で R-Cr を自切すると,多くの場合 C3 で 右鉗脚が再生する。右鉗脚自切後,L-cu は形態と行動と機能が,L-Cr へと変化して利き手 となり,強力なピンチ力を手に入れる。しかし,original R-Cr に比較すると,内突起は僅か ではあるが有意に小さく,またピンチ力も小さく,通常 original R-Cr のピンチ力に達する事 はない。一方,再生した右鉗脚(rR-cu)は非利き手として機能するが,通常,ピンチ力およ び内突起サイズが original L-cu(無処理区の非利き手)に達する事はない(Fig. 27B, Fig. 32, Table 17)。

6 「右利き個体」と「左利き個体」の貝割能力の差(実験 6)

1)野外から採捕した右利き個体と左利き個体の差

海から採取されたガザミ(♀)大型個体を用いて、右利き個体と左利き個体で、貝割能力の 差を検討した。貝割試験に使用した貝は、アサリ、モガイ、サルボウ、シナハマグリの4種 であった。また、実験期間中に脱皮した個体はいなかった。

いずれの個体も、アサリやモガイを比較的容易に砕くことができたが、シナハマグリに関 しては、過半数の個体が砕くことができなかった。これは、シナハマグリの貝殻が分厚く丈 夫なこと、さらに貝殻が大きいことが原因と思われた。貝割行動では、通常、力が有効に作 用する鉗脚基部(犬歯 α , 臼歯 β)で貝殻を砕くが、貝が大きいため、基部(犬歯 α 付近)で砕 くことが難しいと思われた。

なお、シナハマグリによる貝割試験後は、ガザミ鉗脚の特に先端部分が貝割行動によって 欠損した個体が多数観察された。また、同一個体を用いて複数回実験しても結果は同様であ り、個体により貝割の成功率に差がみられた。

i)利き手(右利き·左利き)と貝割成功率との関係

Table 18に、右利きの親ガニ(n=23)と左利きの親ガニ(n=12)で行った貝割試験の結果を 示した。アサリは右利き(23個体)、左利き(12個体)ともに全個体が貝割に成功した(貝割成 功率 100%)。サルボウでは右利きの 96%(22個体)、左利きの 92%(11個体)の個体が貝を 砕くことに成功した。一方、殻が大きくて固いシナハマグリを用いた実験では、右利き個体 では 35%(8個体)の個体が砕いたが、左利き個体はわずか8%(1個体)しか成功しなかっ た。

ii)利き手とピンチカの関係

Table 18 に、右利き個体と左利き個体のピンチ力の測定結果を、右利き個体の右左の鉗脚 (R-Cr, L-cu)、左利き個体の左右の鉗脚(L-Cr, R-cu)に分けて示した。なお、右利き個体の 8 個体はピンチ力計の測定限界(152N)を超えたので、152 Nとした。右利き個体の利き手 (R-Cr)のピンチ力は平均 138.9 ± 19.2N,左利き個体の利き手(L-Cr)は平均 105.2 ± 24.0N であった。平均値で比較すると、利き手(Cr)も非利き手(cu)も、右利き個体の方が、左利き 個体より、ピンチ力が上回っていた。これらの結果から、ピンチ力が大きい順に並べると、 R-Cr > L-Cr > L-cu > R-cu となった。

iii)利き手と掌節高との関係

Table 18 と **Fig. 35** に、利き手と掌節高の関係を、右利き個体、左利き個体の各々左右の 鉗脚(R-Cr, L-cu, L-Cr, R-cu)に分けて示した。掌節高は、甲幅で標準化した値を示した。

利き手(Cr)間では,右利き(R-Cr)が左利き(L-Cr)より掌節高が大きく,非利き手(cu)間で 比較した場合,やはり右利き(L-cu)が左利き(R-cu)より大きかった。「掌節高 / 甲幅」の値 は,利き手(Cr)を比較すると R-Cr では平均 17.7 %, L-Cr では平均 16.8 %であった。 R-Cr/L-Cr = 1.0536 であり,右利きの利き手の方が,約5%掌節高が高かった。非利き手 (cu)間で掌節高/甲幅を比較すると,L-cu は平均 16.0 %, R-cu は平均 15.2 %であった。掌 節高 (PH / CW)を、大きい順に示すと R-Cr > L-Cr >> L-cu > R-cu となった。この順 はピンチカと同様であった。以上の結果は、同サイズの個体で比較すれば、右利き個体の両 鉗脚 (R-Cr & L-cu) に比較して、左利き個体の両鉗脚 (L-Cr & R-cu) は、利き手 (Cr) も非利き 手 (cu) も小さかったことを示している。

iv) 利き手とメカニカルアドバンテージ

input lever length (IL 長)に関しては、体サイズの影響を排除するため、IL を甲幅(CW)で 割った値(IL / CW)で比較した。平均値で比較すると、IL / CW 値は、右利き個体の利き手 (R-Cr)が 6.65 ± 0.27 %、左利き個体の利き手(L-Cr)が 5.80 ± 0.30 %であった(Table 18)。 L-Cr と R-Cr の比は 5.80 / 6.65 = 0.87 であった。すなわち、同じ甲幅の個体間で比較する と、左利きの利き手(L-Cr)の IL 長は、右利きの 87 %で、L-Cr が R-Cr に比べて 13 %短い ことを示している。指節の支点(fulcrum)から等距離の位置で貝を砕く時、左利きの利き手 は、右利きに比較して、不利な構造と言える。

メカニカルアドバンテージ (IL / OL1) は、R-Cr (19 個体)では平均 0.202 ± 0.007, L-Cr (10 個体)では 0.182 ± 0.010 であった。両者の比率を計算すると、L-Cr / R-Cr = 1.11 と なった。このことは、鉗脚先端で貝を砕いた場合、closer apodeme の牽引力が同じでも、右 利き個体の利き手(R-Cr)の方が、左利き個体の利き手(L-Cr)よりも、1.11 倍強い力が貝に加 わることを示している。

v) 利き手(右利き, 左利き)と内突起高 (apodeme height)との関係

内突起高/甲幅を比較すると、右利きの利き手(R-Cr)では 10.07 ± 0.55 %、左利きの利き 手(L-Cr)では 8.70 ± 0.35 %であった(Table 18)。R-Cr ÷ L-Cr = 1.157 となり、同じ甲幅の 個体間で比較すれば、右利きの利き手(R-Cr)の方が、左利きの利き手(L-Cr)より、15.7 %内 突起高が大きいことを示している。内突起高とピンチ力は正比例関係にある(Fig. 14)ことか ら、右利き個体の利き手の方が、左利きの利き手より、ピンチ力が大きいと考えられた。

vi) 右利きと左利きの利き手の形態差

右利きと左利きで、利き手鉗脚(crusher chela)の犬歯 α と臼歯 β の形状を比較した。 α の 形状は、右利き個体(R-Cr)と左利き個体(L-Cr)を比較した場合、右利き個体の方が明らかに 鋭利で、左利きは丸かった。ピンチ力が等しければ、前者の方が、単位面積当たりの力が高 くなるため、貝砕きに有利と考えられた。一方、臼歯 β の形状は、右利き個体(R-Cr)では I 型(2 山)の他に O型(1 山)を示すものがあった。左利き個体(L-Cr)は 4 山から成る+型に加 えて、2 山で構成される I 型が確認された。

C1 ~ C13 までの飼育個体での結果(実験5, Table 14)では、上述の大型の天然ガザミと異なり、無処理区(右利き区)の利き手 R-Cr は I型、右鉗脚自切区の左利き手 L-Cr は+型であった。このため、更にクラッシャー化が進めば、I型(2山)は O型(1山)に、+型(4山)は I型(2山)になったものと思われた。

2) 稚ガニ(C1)から長期飼育した右利き個体と左利き個体の差

種苗生産した稚ガニ(C1)を、1年以上個別飼育し、以下の実験を行った。左利き個体は、 C1期に右鉗脚を自切して作出した。

上述の1)の実験により、天然ガニでは一般に、右利き個体に比較し左利き個体は貝割り 能力が低い傾向にあることが判明した。ただし、天然ガニでは鉗脚の自切の履歴が不明であ り、鉗脚の再生後充分な回数脱皮した場合においても、左利き個体の貝割能力が低いままな のか?という疑問が残った。そこで、自切履歴のわかっている長期飼育個体を用いて、貝割 試験を実施することで、この可能性を検討した。

i)貝割成功率

右利き個体と左利き個体について,アラムシロを用いた貝割試験を10回(実験①9月30日~⑪11月17日)行い,貝割成功率の平均値とその推移を調べた。結果を Fig. 36A に示した。実験期間中は水温を24℃に設定していたが,10月22日は,機器トラブルによって, 左利き区(r-autotomy)の水温が25℃に上昇した。

貝割成功率は,実験①(9月30日)では,右利き15%,左利き0%であったが,実験⑦(11月3日)では,右利き30%,左利き10%,実験⑩(11月17日)には右利き60%,左利き38%となり,カニの成長と共に成功率が上昇する傾向がみられた。これは,脱皮によってガザミが成長することで,鉗脚も大きくなり,貝を砕く力が大きくなったためと考えられた。

そこで、貝割成功率を従属変数に、甲幅サイズを共変量に、左右の利き手を独立変数とす る傾き同一モデルのロジスティック回帰分析を行なった。その結果、甲幅について有意な回 帰(ロジスティック回帰分析、Z検定、p<0.001)が得られ、利き手について有意な差が検出 された(Z検定、p=0.009)。得られた甲幅と貝割成功率の関係に関するロジスティック回帰曲 線を、右利きと左利き個体に分けて Fig. 36B に示した。貝割成功率をロジット変換した logit (r)と甲幅(cw, mm)との関係は、右利きでは logit(r) = -4.372 + 0.052*CW、左利きで は logit(r) = -5.129 + 0.052*CW であった。

以上の様に、甲幅の大きさを考慮して比較しても、右利き個体は、左利き個体よりも、貝 割成功率が高いことが明かとなった。

ii) ピンチカの右利き個体と左利き個体での比較

右利き個体と左利き個体間で鉗脚のピンチ力を比較した。その結果を Fig. 27B に示す。 ピンチ力は,右利き個体の利き手(R-Cr)は平均 32.5 ± 11.4N,非利き手(L-cu)は 16.5 ± 6.7N,左利き個体の利き手(L-Cr)は平均 29.6 ± 12.7N,非利き手(R-cu)は 12.6 ± 7.7N であ り,L-Cr のピンチ力は,R-Cr の 91 %であった。以上から,右利きに比較して,左利きはピ ンチ力が弱く,貝割能力が劣ると考えられた。

長期飼育個体における「右利き個体の利き手(R-Cr)」と「左利き個体の利き 手(L-Cr)」の形態の差

右鉗脚を自切後、10回以上脱皮した左利き個体でも、貝割能力が劣る傾向が見られた。

また、ピンチ力についても左利き個体が弱い傾向が見られた。ピンチ力はカニの大きさだけ でなく、脱皮前後はピンチ力が弱い傾向にあるなど脱皮周期等にも影響されるため、ピンチ 力の正確な測定は困難であると考えられた。さらに、貝破壊試験結果とピンチ力の測定結果 だけで、右利き個体と左利き個体の貝割能力に優劣をつけることは難しいと考えられた。そ こで、左利き個体が貝割能力に劣る原因を、鉗脚の形態の面から調査した。

生来の利き手(original R-Cr, 右利き個体の利き手)と、二次的利き手(converted L-Cr, 左 利き個体の利き手)に関して、以下の項目について比較した。

i)掌節高

掌節高は,カニの大きさの影響を排除するため,横軸に甲幅(CW)をとって比較した。右 利き個体の右鉗脚(R-Cr)と左鉗脚(L-cu),左利き個体の右鉗脚(R-cu)と左鉗脚(L-Cr)の測定 結果を Fig. 31C に示す。測定は,右鉗脚自切後 390 日(Day 390)の C12 ~ C14 で行った。 掌節高は, R-Cr が L-Cr に比べ有意に大きかった(d.f.=11,t=2.260,p=0.0451)。この結果 は,C1 で右を自切し,C2 か C3 で鉗脚が再生した後,10 回以上脱皮しても,左利き個体の 利き手は右利き個体と同等あるいは大きくはならないことを示している。

ii) 内突起(closer apodeme)の大きさ

内突起の面積を、右利きと左利き個体、さらに利き手(クラッシャー)と非利き手(カッター)、更に雌雄ごとに測定した。その結果を Fig. 32 に示した。測定時の齢期は C12 ~ 14 であった。個体数は、右利き 8 個体(♀ 5 個体、♂ 3 個体)、左利き 6 個体(♀ 3 個体、♂ 3 個体)であった。内突起面積は R-Cr, L-Cr, L-cu, rR-cu の順に大きいことが分かった。すなわち、利き手、非利き手ともに、左利きに比較し、右利き個体の方が有意に大きかった。また、♀ (8 個体) と♂ (6 個体)を比較すると、雄の方が有意に大きかった。

iii) Input lever length (IL)

Input lever length (IL)を右利き個体、左利き個体の鉗脚について測定した。その結果を Fig. 33 に示す。IL は、R-Cr が L-Cr に比較して長いことが分かった。鉗脚で物を砕く際、 鉗脚の fulcrum から等距離で貝を砕く限り、IL が長いほど、貝殻に強い力が加わる。従っ て、IL が長いオリジナル R-Cr (右利きの利き手)の方が、L-Cr (左利きの利き手)より、固 い貝殻を砕くのに有利であると考えられた。

iv) メカニカル アドバンテージ (IL / 0L2 値, と IL / 0L3 値)

Fig. 38Aに、右利き個体と左利き個体の利き手(Cr)のメカニカルアドバンテージ (IL/OL2 値)を、雌雄にわけて図示した。左右と雌雄を要因とし、両者間の交互作用あり として、分散分析を行ったところ、交互作用は有意ではなかった(F=0.183, df=(1, 10), p=0.678)が、左右と雌雄間は有意であった(左右:F=16.572, df=(1, 10), p<0.05;雌雄: F=28.173, df=(1, 10), p<0.05)。Tukey-HSDによる事後比較を行った結果を、大小関係で表す と、以下のようになった。original R-Cr > converted L-Cr、♀ female > ♂ male。

Fig. 38Bに,同様に,右利き個体の利き手(R-Cr)と左利き個体の利き手(L-Cr)のメカニカ ルアドバンテージ(IL/OL3 値)を図示した。前述の IL/OL2 と大差なく,ほぼ同様の傾向に あった。すなわち, R-Crは, L-Crより大きく,また,雌は雄より大きい傾向にあった。

Table 19 は、IL / OL3 値の平均値をまとめたものであり、雄に関しては右利きが 0.796 に

対して, 左利きが 0.747 で, 右/左は 107 % であった。一方, 雌の IL/OL3 は, 右利きが 0.854, 左利きが 0.796 であり, 右/左= 108 % であった。雌雄を平均すると, (R-Cr)/(L-Cr) = 107.5 % であり, 内突起の牽引力が等しければ, R-Cr の方が, 貝に働く力

が,+7.5%強いこととなる。

雌雄の平均値で比較すると、すなわち、original R-Cr は、L-cu よりも 107.5 %大きい。つまり、同じ力で内突起を牽引して鉗脚(指節)を閉じても、R-Cr の方が貝に+7.5 %強い力が働くことを示している。一方、同じ速さで内突起を牽引すれば、R-Cr の閉じる速度は遅くなるが、この速度が貝を砕く際に不利働くとは考えにくい。

また、雌雄を比較すると、雌の方が大きく、R-Cr では2/3 = 107%、L-Cr では2/3 = 106%、両者の平均では雌雄比は 106.5%となった。この結果は、内突起を同じ力で牽引す れば、雌の鉗脚の方が雄より+6.5%強い力が貝に働くことを示している。しかし、内突起 面積(closer apodeme area)は逆に、雌より雄が大きく(Fig. 32)、MA 値のみに基づいて、ピ ンチ力が雌で大きいと断定はできない。ピンチ力の雌雄差の検討は、今後の課題である。

v) 犬歯αの大きさと形状(鋭角度)

犬歯 α の大きさについては、 α 高で比較すると R-Cr > L-Cr であった (Masunari et al. 2015)。Fig. 37 に示すとおり、突出の度合いは R-Cr が大きかった。犬歯 α の形状も右利き と左利きとで異なっていた。Fig. 39B (詳細は Fig. 28 と Fig. 29)に示すように、右利き個体 (R-Cr)と左利き個体(L-Cr)を比較した場合、犬歯 α は、右利き個体の方が明らかに鋭角で、 左利き個体では丸かった。鋭角な犬歯 α の方が単位面積あたりに働く力が大きいため、R-Cr の方が貝割には有利であると考えられた。

vi) 臼歯βの形状の違い

鉗脚の不動指(fixed finger)の基部にある臼歯 β の形状は、右利き個体の利き手(右鉗脚, R-Cr)ではI型で、左利き個体の利き手(左鉗脚,L-Cr)では+型であった。但し、貝を砕く際に、臼歯 β の形状が+型とI型のどちらが有利かは、現時点では不明である。

vii)まとめ

i)~vi)に示したように、掌節高、内突起面積、メカニカルアドバンテージ等の鉗脚の構造を調べた結果から、右利き個体に比較して、左利き個体は貝割能力が劣ると判断された。 同時に、その原因が明らかになった。また、左利き個体の利き手(converted L-Cr)は、右利 き個体の利き手(original R-Cr)に似てはいるが、形態的にも機能的にも両者は明らかに異っ ていた。

4) 長期飼育個体を用いた実験結果のまとめ

実験6の2)の結果: 貝割試験では右利き個体の方が, 貝割成功率が高かった。またピン チカ測定結果でも、右利き個体の方がピンチ力が強かった。しかし、貝割試験もピンチ力の 測定値も、測定時の個体のコンディション等にも左右されると思われ、右利きが左利きに勝 るとは断言できない。さらに、カニの個体サイズの問題等も影響する可能性がある。また、 従来報告は無いが、今回未検討の雌雄による差も完全に否定することはできない。 実験6の3)の結果:内突起の形状は脱皮後の日数に影響されるが、メカニカルアドバン テージ(MA 値)はその影響が少ないと思われた。内突起高、更に MA 値が R-Cr > L-Cr とな ることから、左利きがピンチ力が弱いとの結論に達した。逆に言えば、左利きがピンチ力の 弱い原因の1つが、MA 値が小さく、さらに内突起の大きさ(面積)が小さいことにある。

指節(可動指)を引く牽引力は内突起面積に比例することがわかっており(Alexander 1969,

Govind and Blundon 1985), 今回の実験でも,内突起高とピンチ力とは比例関係にあった (Fig. 14)。左利きの個体の利き手(L-Cr)は,内突起が小さいため指節を引く元の力が弱く, さらにメカニカルアドバンテージが小さいため,同じ力で指節を牽引しても,右利きより弱 い力しか貝に伝わらないことが推測された。さらに犬歯 α が丸いので,貝に接触する面積が 大きくなり,単位面積あたりの力が小さくなる可能性が高いことがわかった。

以上, 左利き個体の利き手(L-Cr)は, 形態学面からの分析でも, 右利きの個体(無処理区) と比較して, 貝割能力が劣ることが明らかとなった。

巻貝は左右非対称であり、カラッパ等が右巻きの巻貝を切り取る場合は右鉗脚で行うこと が知られている(Shoup 1968)。ガザミが比較的大きな巻貝を破壊する際も、僅かながら独特 の割り方をするため、左右で差が出る可能性を現時点では否定できない。

しかし、今回対象としている砕く方法(crushing technique)で巻貝を砕く際は、我々が観察 した限りでは、右利き個体も左利き個体も、同様に利き手鉗脚基部で挟んで砕く行動を示し た。従って、ガザミが鉗脚で挟める程度の比較的小さな巻貝を破壊する際には、右鉗脚で砕 いても左鉗脚で砕いても成功率に大差無いと思われた。

7 利き手(右鉗脚)の不動化(接着)が左右鉗脚に与える影響 (実験 7)

利き手である右鉗脚(R-Cr)の接着による不動化処理後に, 鉗脚の形態(犬歯α, 臼歯β, 掌節高)や利き手(行動)に変化が生ずるかどうかを, 追跡調査した。

1) 右鉗脚接着による右鉗脚の不変・左鉗脚の変化(クラッシャー化)

i)犬歯αの形態変化 {右鉗脚の不変と, 左鉗脚の変化(クラッシャー化)}

Table 20 は,各実験区における C10~C11 時点での鉗脚の形態の観察結果を示している。 Fig. 40 には,本実験で得られた右利き型,左利き型および両クラッシャー型の鉗脚の 写真を示した。

コントロール区(9 個体)は、全個体が、右利き型(normal laterality, R-Cr&L-cu)となった。 一方、右鉗脚自切区(6 個体)は、全個体が、左利き型(reversed laterality, R-cu&L-Cr)となっ た。すなわち、自切した R-Cr が再生後 R-cu に変化し、L-cu が L-Cr に変化した。実験 5 で 確認された、利き手自切による利き手鉗脚の形態変化が再確認された。

右鉗脚を一定期間接着した右鉗脚接着区では,試験区 adhesion 1 と adhesion 2 を合わせて 20 個体を使用した。そのうち 10 個体では左右の鉗脚の形態に変化は無く,コントロール区 と同様の右利き型(normal laterality)のままであった。しかし,残りの 10 個体は,両鉗脚ク ラッシャー型(R-Cr&L-Cr, double crusher)に変化した。これらの個体では,左鉗脚がカッタ ー(L-cu)からクラッシャー(L-Cr)への変化が確認されたが,接着処理した右鉗脚はクラッシ ャー(R-Cr)のままで変化しなかった。これ以外にも同様の処理を 50 個体以上で実施した が,右鉗脚が R-cu に変化することは一切無く,全て R-Cr のままであった。また,左利き型 (reversed laterality)は全く出現しなかった。

ii) 臼歯βの形態変化(右鉗脚の不変と、左鉗脚の変化)

掌節基部の臼歯 β を観察し、臼歯 β を、 I型(Type I)、+型(type +)、その他(others)の 3 つに分類した。その結果を Table 21 に示した。

無処理区(9個体)は、全てが同じ形状を示し、右鉗脚(R-Cr)は I 型で、左鉗脚(L-cu)は+型であった。 I 型は original R-Cr 型、+型は original L-cu 型である。

右鉗脚自切区(6個体)では、脱皮後に右鉗脚のみが変化したが、それらの右鉗脚(rR-cu)は 4個体が「+型」、残る2個体はI型でも+型でもない「その他」の型に変化していた。左鉗 脚(L-Cr)は全個体が+型のままで変化しなかった。

右鉗脚接着区(10個体)では,接着経験のある右鉗脚は全個体でI型のままで変化しなかった。左鉗脚は,全10個体のうち,6個体は変化せず original L-cu と同様の+型であったが,2個体は I型(original Cr型)に変化し,残る2個体はその他型(Others)に変化していた。

iii) 掌節高 (propodus height)の変化 (左右鉗脚の比較)

コントロール区(n=9)では、全個体で、右鉗脚の掌節高が大きく、左右の鉗脚は R-Cr > L-cu の関係であった。右鉗脚自切区(n=9)では、 6 個体すべてで左鉗脚が大きく、左右の

鉗脚は rR-cu < L-Cr の関係であった。

右鉗脚接着区(20 個体)のうち、右利き型(normal laterality, R-Cr&L-cu)であった 10 個体 は、いずれも右鉗脚が大きく、左右の鉗脚の関係は R-Cr > L-cu となった。右鉗脚接着区 のうち、両クラッシャー型(R-Cr&L-Cr, double crusher)となった 10 個体には、右鉗脚が大き い個体、左鉗脚が大きい個体、左右鉗脚がほぼ同等な個体と、様々なものが見られた。

2) 利き手判定試験(両クラッシャー個体の利き手)

i) 鉗脚の形態観察結果,利き手判定試験結果

鉗脚の形態観察と利き手判定試験を行った結果,コントロール区では,全個体が右利きで あった。右鉗脚自切区では,逆に全個体が左利きであった。一方,右鉗脚接着区では,コン トロール区や右鉗脚自切区でのようなクリアーな結果は得られず,左右鉗脚の使い分けが曖 味であった。右鉗脚の接着から解放されて間もない頃(Adhesion 1 では C6, Adhesion 2 では C3)は,左鉗脚で貝割行動を示し,その後脱皮を繰り返すうちに右鉗脚を使うようになった 個体がいた。両クラッシャー区の貝割試験結果に関しては以下に詳述にする。

ii)両クラッシャー型の利き手

両クラッシャー(R-Cr & L-Cr)個体の貝割行動は、左利き、両鉗脚使用、右利き、と様々 であり、かつ左右の使い分けが曖昧な傾向にあった。曖昧ではあったが、その中でも以下の 傾向が見られた。

両クラッシャー個体であっても、掌節高が大きい方の鉗脚を使用する傾向が強かった。す なわち、掌節高が右>左の個体は犬歯 α の大きさに関係なく右利きで、掌節高が右<左の個 体は逆に左利きの傾向が強かった。ただし、通常はほとんどの個体で、犬歯 α の大きさと掌 節高は同様の傾向、つまり、掌節高が大きい鉗脚では α も大きい傾向があった。

3) 例外と思われた結果(1個体)

右鉗脚接着個体の内,例外と判断し,データから除外した1個体の観察結果を以下に示 す。この個体の鉗脚の形態は,犬歯 α が<u>右(cu型</u>)<左(Cr型), 掌節高が右<左であったこ とから,一見すると左利き型(R-cu&L-Cr)と思われた。

しかし、臼歯 β は右利き型(I型, original Cr型)で、鉗脚基部の形状がくの字(Cr型)であった。このため、臼歯 β から判断すると、R-Crと判断された。

通常,ガザミは鉗脚を閉じた状態が通常の姿勢であるが,この個体は水槽内で鉗脚を開いたままの状態で待機していた。餌を与えると,鉗脚できちんと挟んで摂餌していた。

予備試験や追加試験を含めると、複数回にわたって鉗脚接着試験を実施したが、このよう な個体(犬歯 α が右が小さい個体)はこれ1個体のみであり、例外個体と判断してデータから 除外した。結論としては、一見すると、右鉗脚 R-Cr が R-cu 変化したと思われたが、 β の形 状が I型(original R-Cr)であったことから、犬歯 α は左より小さかったが、右鉗脚は R-Cr と 判断された。 4) 考察

i) 自切しなければ, Cr は cu になれない (cu → Cr は不可逆的変化)

犬歯 α の $cu \rightarrow Cr$, 臼歯 β の+ → I への変化は確認されたが, 逆行は困難と思われた。 以下にその根拠を示す。

接着区 2 (Adhesion 2)においては、C3 以降、両鉗脚が使える状況であったが、両クラッ シャー型(R-Cr&L-Cr)となった個体は、C11 になっても通常型(normal laterality, R-Cr & L-cu)には戻らず、両クラッシャー型(R-Cr&L-Cr)を維持した。

一方,接着区1 (Adhesion 1)については,C1~C5 まで接着して右鉗脚を不動化していた が,R-Cr は R-cu にならず,Cr のまま変化しなかった。また左カッター(L-cu)に変化がなか った個体においても右鉗脚を観察したが,右鉗脚はR-Cr のままであった。合計100個体以 上について右鉗脚接着実験を行ったが,右Cr は常に変化せず,Cr のままであった。

以上から,カッター(cu)はクラッシャー(Cr)になりうるが,この変化は不可逆的である可 能性が高いと考えられた。すなわち,逆行するためには(Cr が cu になるためには),Cr が自 切して,新たに再生する場合しかないと考えられた。不可逆的である点に関しては,反復説 (個体発生は系統発生を繰り返す)(Haeckel)や定行進化説と関係しているのかもしれない。

鉗脚を自切すると、'regeneration load' と呼ばれるエネルギー的なダメージを受ける (Mariappan et al. 2000)。しかし、ハクセンシオマネキマは左右どちらかの鉗脚を自切し、自 切した鉗脚は再生後小鉗脚(minor chela)になり、残った鉗脚が大鉗脚(major chela)になる (Yamaguchi 1977)。今回の接着試験とハクセンシオマネキマの自切の例から考えると、カニ は通常の脱皮によっては、大鉗脚(crusher chela, major chela)から小鉗脚(cutter chela, minor chela)を作れず、自切によってのみ大鉗脚から小鉗脚を作ることが可能と考えられた。

ii) 左 cu→左 Cr になる条件(右 Cr 存在下での,左 c u の Cr 化)

R-Crの自切によって,L-cuがL-Crに変化することはこれまでに証明されていた。今回の 右鉗脚接着実験の結果から,右鉗脚が存在していても,L-cuがL-Crに変化することが判明 した。

Govind (1992)はロブスターにおいて,「右 Cr の存在が, 左 cu が Cr 化するのを抑制して いる」との仮説を立てた。今回の結果から,「右鉗脚が存在しても,正常に機能しなければ, 左カッターがクラッシャーになること」が判明した。ガザミの鉗脚接着試験での両クラッシ ャー型の出現は,先の仮説を改変することで説明できる。すなわち,「正常に機能する Cr の 存在が,反対側のカッターがクラッシャー化するのを抑制する」と考えられた。

iii) 天然水域で両クラッシャー型が, 見られない理由

自然界では両クラッシャー型は希でほとんど観察されない。天然のブルークラブでは, 915 個体の内両クラッシャー型は5 個体(0.4%)で、極めてまれである(Hamilton et al. 1976)。おそらく、自然界では「右クラッシャーが存在するが、機能しない状態」となるこ とが極めて希であるためであろう。

iv)残された疑問

本研究では, 脱皮後極力速やかに接着作業を行ったが, 脱皮直後の軟甲状態での接着が必須か否かは不明である。右鉗脚を接着しても, 右利き型(R-Cr&L-cu), 両クラッシャー

(R-Cr&L-Cr)の2つのタイプが現れた。また、両クラッシャー型では、掌節の大きさに、右 鉗脚が大、左右鉗脚がほぼ等しい、左鉗脚が大の3型が生じた。同様の接着処理により、な ぜ複数のパターンが生ずるのか、その原因を今後解明する必要がある。

8 自切を伴わない鉗脚の先端切除の影響(実験 8)

1) 鉗脚の形態の観察結果

右鉗脚の指節長の先端から 50 %前後(最小で 25 %~最大 70 %)を切除した場合の鉗脚の形態の変化を検討した。この鉗脚の部分切除では、自切は起こらなかった。

鉗脚の形態を詳細に観察したところ、無処理区(n=12)では、全てが右利き型

(R-Cr&L-cu, normal laterality)であった。一方,右先端切除区(n=12)でも,11個体が無処 理区と同じ右利き型(R-Cr&L-cu, normal laterality)であった。残る1個体は,右利き型(R-Cr & L-cu)と両クラッシャー型(R-Cr & L-Cr)の中間型であった。すなわち,犬歯 α の大きさ が,右鉗脚は無処理区と同じであったが,もう一方の左鉗脚の犬歯 α は,無処理区の右クラ ッシャー(R-Cr)より小さいが,無処理区の左カッター(L-cu)よりも大きく,両者の中間の大 きさ (L-Cr ~ L-cu)であった。

なお、この両クラッシャー的であった1個体に関しては、C1で行った右鉗脚の指節先端 の切除割合は中程度で、切除の程度が両クラッシャー型の出現に影響したとは考えにくい。 臼歯 β の形態がI型(original Cr型)か+型(original cu型)かを判別することが望ましかった が、C4 では β が未完成(Fig. 22)であったため、これを判別することができなかった。

2) 考察

さらに多くの個体を使用しての追試が望まれるが、本実験では利き手鉗脚の指節(可動指)の先端を25~70%切除したが、その後の脱皮で利き手の形態の逆転は起こらなかった。今回の結果を実験7で得られた「正常に機能する利き手(Cr)が、非利き手(cu)のCr化を抑制する」との仮説と合わせて考察すると、指節先端を多少切除されても、「正常に機能する右クラッシャー(R-Cr)が存在している」と認識しているため、殆どの個体で、左鉗脚(L-cu)がCr化しなかったと考えられた。

D 総合考察

1 ガザミは右利きで生まれ、右鉗脚の自切によって左利きになる.

左右一対の両鉗脚の非対称性は、十脚目甲殻類において顕著である(Emmel 1907, Herrick 1909, Przibram 1931, Govind 1989, 1992, Palmer 2004, 2012) 。多くの堅物食性の短尾類 (durophagous crabs) において , クラッシャーは右鉗脚に, カッターは左鉗脚に備わってい る (e.g. Lewis 1969, Hamilton et al. 1976, Vermeij 1977, Juanes and Hartwick 1990, Seed and Hughes 1995, Pynn 1998, Schenk and Wainwright 2001, Ladle and Todd 2006, Juanes et al. 2008)。右利き型(通常型)と左利き型(逆転型)個体の比率は, 短尾類の種やサイズ(齢期)に よって異なる傾向にあった(Hamilton et al., 1976)。

Abby-Kalio and Warner (1989)によると, European green crab (shore crab, *Carcinus maenas*) の野外個体では 79 %が右利き型, 21%が左利き型であった。そして,「左利き型(L-Cr & R-cu)が右鉗脚(R-Cr)の自切から起こり得ること」を示唆した。velvet crab (*Necora puber*)の利き手の逆転 (reverse handedness)もまた,大鉗脚の自切によるものと考えられている (Norman and Jones 1991)。ブルークラブ (*Callinectes sapidus*)で右鉗脚にクラッシャー鉗脚を 持つ個体の割合は,年齢(体サイズ)とともに,非常に小型の個体では 100 %であったが,大型個体では 74 %へと減少した (Hamilton et al. 1976)。

浜崎(1996)によるとガザミの飼育個体(C1 ~ C13)では 99 %の個体が,天然個体(水島灘 で漁獲,全甲幅 12.5 ~ 25 cm)では 91 %の個体で,右鉗脚にクラッシャー(R-Cr)を持ってい た。唐川(1999)によると,水島灘で漁獲された小型ガザミ(全甲幅 3.2 ~ 18.2 cm,推定 C8 ~ C12 齢,748 個体)では,右利き型(R-Cr & L-cu)が 83.2 %,左利き型(L-Cr & R-cu)が 1.3 %,両カッター型(R-cu&L-cu)が 15.5 %であった。本研究で,ガザミの C1 を種苗生産後, さらに集団で飼育を継続した稚ガニにおいて調査した結果では,右利き個体が 82 %で,左 利き個体が 18 %であった(Table 1)。漁獲された個体と飼育個体を合わせて調べた事例(約 300 個体)では、75 %が右利き型(R-Cr & L-cu)で、25 %が左利き型(L-Cr & R-cu)であった (Fig. 13)。右利き型(R-Cr&L-cu)は行動上も右利きで,左利き型は左利きであることが推測 される(実験 2)。以上の結果から,群によって差があるものの,一般的には、ガザミは 8 割 前後(約 7 ~ 10 割)の個体が右利きであると言えそうである。本研究では他地域のガザミを 調査していないが、佐藤(1994)によると、ガザミは基本的には右のハサミで殻を割る捕食様 式であり、地域的な差は確認できないとされている。

鉗脚原基(第1胸脚原基)はZ2で初めて出現し(Fig. 15A),Z4まで左右対称であると考え られるが(Fig. 15, Fig. 21A),メガロパ期(M)には運動能力をもった鉗脚となった。MやC1 の鉗脚の形態は右利き型(R-Cr&L-cu)であった(Fig. 15D, Fig. 20A・B, Fig. 21)。雌親ガニの 利き手に左右されることなく,左利きの雌親ガニから生まれたメガロパと C1 でも右鉗脚で 人工管貝を砕き(Fig. 24, Table 10),鉗脚の形態も右利き型であった(Fig. 15, Table 11)。こ れは,右利きは,ガザミが生まれもった特質であることを示唆する。少なくともメガロパ (M)以降は,右鉗脚が自切すると,利き手は,鉗脚サイズの変化を伴って右鉗脚から左鉗脚 へ逆転する(Table 8, Table 12, Table 13, Table 15, Fig. 31B・C, Fig. 34B)。"利き手の逆転 (reverse handedness)"は左カッター(L-cu)が自切しても起こらなかった(データは示してい ない)。従って,利き手(Cr)の逆転は,利き手(Cr)が自切した場合にのみ起こると結論づけ られた。故に,右鉗脚(R-Cr)の自切経験が無い個体は全て右利きであり,最初の利き手の逆 転は右から左へと起こる。左利き個体の割合は,自然界においては成長とともに増加すると 推測される。左利き個体は,元は右利き個体が右鉗脚(original R-Cr)の自切を経験すること で、生じていると結論づけられた。また、右鉗脚自切後に左利きになった個体は、新たな利 き手となった左鉗脚(converted L-Cr)を自切しない限り、生涯左利きと考えられた。

ガザミで確認されたメガロパの右利き(行動, 鉗脚の形態)の特質は, 非堅物食性短尾類 のモクズガニのメガロパ(M)および 1 齢稚ガニ(C1)では確認されなかったことから, 全て の短尾類のメガロパ(M)が右利きであるわけではないと考えられた。今後カラッパ, ノコギ リガザミ, ブルークラブなど他の堅物食性短尾類を調べる必要があるが, 短尾類の中でも, ガザミのような堅物食性の短尾類(durophagous crabs)に特異な性質である可能性が高いと思 われた。

2 利き手は、サイズ(掌節高)が大きくて、ピンチカが強い.

異鋏性を示す甲殻類では、クラッシャー(crusher chela)は、カッター(cutter chela)に比較 し、鉗脚で物を挟むための筋肉量が多く、メカニカルアドバンテージ(MA 値)が大きい (Elner and Campbell 1981, Warner et al. 1982, Blundon 1988, Schenk and Wainwright 2001)。ア メリカンロブスター(*Homarus americanus*)においては、鉗脚を閉じる筋肉の構成(組成)が異 なることが示唆されている(Lang et al. 1977, Govind et al. 1981)。しかしながらブルークラブ では、筋繊維の組成はクラッシャーとカッタで大差はなかった(Govind and Blundon 1985)。 更に、鉗脚を閉じる筋肉の運動ニューロンや感覚ニューロンの軸索のサイズや数に関して は、左右非対称は無さそうである(Govind and Blundon 1985)。これは、クラッシャーとカッ ターのピンチカの差は、閉殻筋の量(断面積)とメカニカルアドバンテージの差に起因する可 能性を示している。

鉗脚のピンチ力は, 筋肉の断面あたりに生ずる圧力, 閉殻筋の断面積およびメカニカルア ドバンテージの作用による結果である(Warner and Jones 1976, Vermeij 1977, Elner and Campbell 1981, Schenk and Wainwright 2001, Swanson et al. 2013)。

ガザミにおいては、ピンチカは内突起高に比例する(Fig. 14),そして、常にピンチカが大 きい方の鉗脚が利き手であった(Fig. 12, Fig. 27B)。内突起サイズ(高さ,面積)と鉗脚サイ ズは、閉殻筋の断面積や容量と密接に関係してる可能性が高い。そして、利き手は、左右鉗 脚のうち、ピンチカが大きい方の鉗脚に決定されると推測される。

メガロパ幼生(M)および1齢稚ガニ(C1)はサイズが小さいため、ピンチ力を直接測定す ることはできなかった。しかし、鉗脚の形態を左右で比較すると、掌節高は右鉗脚の方が左 鉗脚より大きく(Fig. 21A)、内突起(closer apodeme)も右鉗脚が大きく(Fig. 20A・B, Fig. 21B)、さらにメカニカルアドバンテージ(input lever length)も右鉗脚が大きかった。このこ とから M や C1 においても、既にピンチ力は右鉗脚の方が大きい可能性が高いと考えられ る。

以上のように,利き手は,鉗脚高,犬歯α高およびピンチ力と密接に関係している(Fig. 11, Fig. 12, Fig. 13, Table 1, Table 2, Table 3, Table 4, Table 5, Table 9)。

3 左利きのガザミは貝割が下手.

利き手は、特に堅物食短尾類においては、固い殻をもった貝を食べたり、闘争するのには 有利と考えられる(Seed and Hughes 1995, 1997)。カニの右利きのメリットは、右巻の巻貝を 切開するのに適応した結果として説明されている (e.g., Ng and Tan 1985, Dietl and Hendricks 2006)。イボイワオオギガニ(*Eriphia smithii*)では,左利き個体は,右巻貝 *Planaxix sulcatus* の大型個体の殻の窓を壊すのが,(右利き個体)より困難であった(Shigemiya 2003)。しかし,左利きは,摂餌行動や反射行動において,いかなるデメリットも見い出すことができない(Ladle and Todd 2006)。

ガザミの天然個体(鉗脚の自切履歴は不明)を用いた貝破壊試験では、左利き個体は右利き 個体よりも貝割成功率が低く(Table 18)、貝割能力が劣っていた(実験5)。ピンチ力も左利 きが弱かった(Table 18)。左利きの個体は、何れかの齢期で右鉗脚の自切を経験していると 考えられる。このため、単に右鉗脚が自切し再生後、脱皮回数が少ないため、左がカッター (L-cu)からクラッシャー(L-Cr)への移行途上であり、クラッシャー化が不完全なため、ピン チ力が弱く、その結果、貝割が下手な可能性が考えられた。

そこで,自切後,相当数の回数を脱皮した場合を調べた。実験6では,C1で右鉗脚を自切し,最終C13前後まで飼育して,実験を行った。ガザミでは,右利き左利き双方で,貝割成功率は成長とともに上昇したが,両者を比較すると,左利き群は貝割成功率が低かった(Fig. 36)。C11からC12に行ったピンチ力試験でも,左利き区(右鉗脚自切区)でピンチ力が弱かった(Fig. 27B)。このようにC1で右鉗脚を自切し,長期飼育したガザミでも,貝割成功率は左利きが低く,ピンチ力も左利き個体が弱かった。本当に左利き個体は貝割が下手なのか?その原因は何か?を解明するため,形態学的な調査を行った。

形態学的に、利き手間で(R-Cr, L-Cr) 比較すると、内突起(closer apodeme)の面積は左利 きの利き手(L-Cr)の方が小さかった(Fig. 32)。内突起面積は、ピンチカおよび指節を閉じる 元の力に比例する(Alexander 1969, Govind and Blundon 1985)。今回の実験でも、掌節高がピ ンチカに比例することが確認された(Fig. 14)。このため、左利き個体の利き手(L-Cr)は、右 利き個体の利き手(R-Cr)よりも、内突起に作用する元の力が小さいと考えられた。

さらに、メカニカルアドバンテージ(MA; IL, IL/OL2, IL/OL3)を比較すると、L-Crは、 R-Crより MA 値が小さいことが確認された(Fig. 38)。このため、同じ力で内突起を牽引し ても、R-Crの方が強い力が伝わると考えられる。天然のブルークラブを比較すると、L-Cr は R-Crより MA 値(IL/OL1)が小さいことが報告されている(Govind and Blundon 1985)が、 今回、C1 で右鉗脚を自切し、約 C13 まで長期飼育したガザミでも、同様の結果が確認され た。

今回のガザミの雌で, MA 値(IL/OL3)で比較すると, 右利きの雌の R-Cr は 0.854 で, 対 する左利き(L-Cr)は 0.793 であり, L-Cr/R-Cr = 93.0 %であった(Table 19)。つまり, 同じ 力で内突起を牽引しても, L-Cr(左利きの利き手)は, R-Cr(右利きの利き手)に比較して, 93 %の力しか貝に加わらないと考えられた。

以上のように形態学的な側面からも、L-Cr(左利き個体の利き手)は、R-Cr(右利き個体の 利き手)に比較すると、固い貝を砕く能力が、劣っていると考えられた。

当歳ガニに対するアラムシロや、親ガニに対するシナハマグリのような極端に固い貝では 貝割成功率に差があった(Fig. 36, Table 18)が、通常、よく摂餌すると思われる親ガニに対 するアサリでは大差は出なかった(Table 18)。稚ガニに関しても同様で、稚ガニの重要な餌 料とされるホトトギスガイ(大島 1938)に関しても、アラムシロに比較すると殻が軟らか い。ゆえに、左利きのガザミであっても、通常の生活では大きな支障は無いと思われた。

左利きの利き手(L-Cr)は、右利きの利き手(original R-Cr)に似ているが、同一で はない。

右利き個体と左利き個体で、利き手間で犬歯 α の形を比較すると、先端部分が右利きの利 き手(R-Cr)は鋭角であり、左利きの利き手(L-Cr)は丸かった。強度が同じであれば、R-Cr の方が単位面積当たり強い力が加わるため、貝砕きには有利と考えられた。

従来から短尾類の鉗脚の臼歯 β 部分の左右鉗脚の形態が,左右(クラッシャーとカッター) で異なることが報告されている(Torben et al. 2015)が,特に臼歯 β に関しては,自切の前後 でどう変化するかについてはまだ解析が行われていない。

今回, 鉗脚の臼歯 β を観察すると, R-Cr は I 型であり, L-Cr は主に+型であった。また, 右利き個体(無処理区)の L-cu は+型であり, 左利き個体の rR-cu は+型とその他型であった。つまり, I 型は右利き個体の利き手(original R-Cr)に限定された。

従来はもっぱら指節の犬歯 α や掌節高に着目して、クラッシャーかカッターを判定されて きたと思われる。今回の結果、臼歯 β には、I型、+型、その他型の3つに分類して、整理 した。つまり、従来の右クラッシャーは、犬歯 α /臼歯 β = Cr/Cr型であり、左クラッシャ ーは Cr/cu型といえる。つまり、前者 (original R-Cr) はパーフェクト Cr (perfect crusher)であ り、後者 (converted L-Cr) は基本的に不完全な Cr (imperfect crusher) といえる。ただし、臼歯 β の形状の違い (I型と+型) に関しては、貝割にどのように作用しているか不明である。

なお、個体差があり、特に天然の大型個体では、L-Crであっても、R-Crに等しい個体も 希に確認された。しかし、ほとんどの個体において、左利きの利き手(L-Cr)は、自切経験の 無い右利き個体の利き手(original R-Cr)と、明らかに異なることが判明した。

4 「カッター(小鉗脚)からクラッシャー(大鉗脚)への変化」は不可逆的. 大鉗脚(Cr)は、自切無くして、小鉗脚(cu)になれない。

「cutter (minor chela)→ crusher (major chela)」は不可逆的変化もしくは、逆行困難な可能 性が高い。また、現時点では、現在の鉗脚より小さなサイズの鉗脚に変わることも困難で、 逆行するためには自切が必要である可能性が高いと考えられた。以下にその根拠を示した。

鉗脚が自切すると、カニ自身はかなりのダメージ(痛手)を負うことがわかっており、 "regeneration load(鉗脚の再生に伴う重い負担)"として知られている(Mariappan et al. 2000)。 しかしながら、ハクセンシオマネキの雄は、どちらも自切しないと、双方が巨大鉗脚とな り、双方を自切すると双方が小さな鉗脚になる。ハサミの脱落という一見するとムダと思え る過程を伴うことで、雄の左右鉗脚の一方が大鉗脚(major chela)、他方が小鉗脚(minor chela)になる(山口 1981)。

Table 20 と **Table 21** に示すように、右鉗脚の接着試験では、利き手(右鉗脚)の R-Cr を接着し可動指を不動化すると、処理した半数の個体で、非利き手(左鉗脚)の L-cu から L-Cr への変化があった。一方、接着した R-Cr は、全個体で、不変(Cr のまま)であった。非利き手(L-cu)がクラッシャー(L-Cr)に変化するなら、利き手(R-Cr)が Cr から cu (R-cu)に変化するのが、自然と思われる。なぜ、利き手(R-Cr)が変化しなかったかは、下記のように説明される。

ハクセンシオマネキ雄での事例とガザミの接着試験の結果から、カニは現状より小さな鉗脚(cutter, minor chela)から大きな鉗脚(crusher, major chela)への変化は可能だが、不可逆的変

化である可能性が考えられた。即ち,「Cr (大鉗脚)から cu (小鉗脚)を作るには,いったん 鉗脚を自切し再生しないと,逆行困難」な可能性が高いと考えられた。

Cr (major chela)から cu (minor chela)を作るには,一見,非適応的変化のように見える が,小鉗脚から大鉗脚への変化は不可逆的であるため,小さな鉗脚を作るために片方の鉗脚 を自切したということによって説明できる。もし,大鉗脚から小鉗脚をつくることができる なら(逆行可能なら),シオマネキの雄は片方の鉗脚を自切することなく,次の脱皮によっ て,大鉗脚と小鉗脚をつくればよいはずである。また,ガザミの鉗脚接着試験(Adhesion 2) では,3齢稚ガニ(C3)以降接着作業を行わなかったが,両クラッシャー型個体は,複数回の 脱皮後(C12)になっても,両クラッシャー型(R-Cr & L-Cr)であった。両クラッシャーで は,堅物食性短尾類における異鋏性のメリットが無くなってしまうため,一方がカッターに 戻ってもよいはずである。これも「クラッシャーは自切し再生しなければ,カッターになれ ない」ためと考えられる。

5 左右非対称性の鉗脚を持つ十脚目甲殻類(鉗脚が左右非対称となる過程).

ハクセンシオマネキの雄やアメリカンロブスターが生後の環境要因(固い物を砕くといった経験や、片方の鉗脚の自切)によって左右非対称性(asymmetry)が生ずる一方で、ガザミは 生後の環境要因に左右されず、メガロパ幼生(M)になると、自然に左右非対称性が発現する と考えられた。

1) 鉗脚の自切: ハクセンシオマネキの雄.

ハクセンシオマネキ(Uca lactea)の雄では、右利きと左利き雄の比率はほぼ等しい (Yamaguchi 1977)、しかし、他のシオマネキ類(Calling Fiddler Crab (U. vocans), Tetragonal Fiddler Crab (U. tetragonon))の雄では、ほとんどが右大型である(Barnwell 1982)。ハクセン シオマネキの雄では、稚ガニ期(juvenile crab stage)までは左右鉗脚は対称であるが、左右ど ちらかの鉗脚を自然に自切した後に異鋏性が発現し、結果的に右大型個体(右大鉗脚&左小 鉗脚)と左大型個体(左大鉗脚&右小鉗脚)がほぼ同じ比率になる。自切した方の鉗脚が小鉗 脚となり、自切しなかった方の鉗脚が大鉗脚になる。

もし左右両鉗脚が完全に残存するか,同時に自切した場合は,両方が大鉗脚もしくは小鉗 脚になった(Yamaguchi 1977)。この結果は,どちらか一方の鉗脚が自切することが左右非対 称を誘導する重要な要因(引き金, trigger)となることを示している。

2) (固い物に対する) 鉗脚の使用:アメリカンロブスター.

アメリカンロブスター(Homarus americanus)では、鉗脚の相違が決定する臨界期(the critical period for chela differentiation)は、第5期(the fifth stage)であった。鉗脚の非対称性への発達には、5日間以上、カキ殻片の様な固い物質の存在が必要であった(Govind and Pearce 1989)。最初は左右鉗脚ともカッターであるが、はじめに固い物をつまんで砕こうとした(若しくは砕いた)方の鉗脚がクラッシャーになり、左右非対称(クラッシャー&カッター)となる。柔らかい餌しかない条件で飼育すると、左右鉗脚は両方ともカッターのままであった(Govind 1989)。クラッシャーの決定にとって重要な時期(齢期)は、遺伝的に決定されているが、実際の引き金(trigger)は、「鉗脚の使用」という経験である(Govind 1992)。

3) メガロパで右利きになるように生まれてくる(遺伝的に右利き型):ガザミ.

メガロパ(M)および 1 齢稚ガニ(C1)以降は個別飼育したが,ガザミでは左鉗脚の自切を 経験しなくても、メガロパ(M),C1時点で既に右利き型(R--Cr & L-cu)であった。だから, 幼生期における左右一方の鉗脚の自切が引き金になっていないことは明確である。

また、ロブスターで報告されている固い物を砕くということに関しては、ガザミの4齢ゾ エア(Z4)では鉗脚原基(第1胸脚原基)であり、M以降の鉗脚と違って、全く動かない(動か せない)。ゆえに、M以前のZ4において鉗脚原基で物をつまむことはできないため、使う という刺激も関与していないと考える。また、MとC1に人工管貝を与えると右鉗脚で貝割 り行動をとったが、種苗生産で使っている餌(アキアミ、冷凍コペポーダ、アルテミアのノ ープリウス幼生、配合餌料)を与えても貝割行動をとらなかった。種苗生産では、これらの 比較的軟らかい餌を用いて種苗生産を行っているが、M、C1に人工管貝を与えると、明確 に利き手(右鉗脚)で貝割行動を示した(Fig. 24A・B, Table 10)。

さらに、左利きの雌親から生まれた M と C1 においても、ぼぼ全数が右利き(固い餌を右 鉗脚で砕く)であったこと、さらにその C1 の全てが右利き型(R-Cr & L-cu)であったことか ら、ガザミは遺伝的に全て右利き型で生まれてくると考えられた。ただし、Z4 までは左右 対称で、右利きの性質(形態、行動)が実際に発現するのはメガロパ(M)と考えられた。

6 ガザミにおける鉗脚の右利き型と左利き型のできるまで.

再生した非利き手(rR-cu)は、元の非利き手(original L-cu)より大きく なりうる.

短尾類のメガロパ幼生は、ゾエア幼生と稚ガニの過渡期の幼生であり、そして、内部組織 も外部形態も劇的に変化する(Felder et al. 1985)。

ガザミ鉗脚の右利き型と左利き型のできる過程を Fig. 34 に示した。Fig. 34A は鉗脚が自 切しなかった場合(無処理区)の事例を示している。ガザミ鉗脚の非対称性は,2 つの形態形 成のステップを経て発達する(Fig. 34A)。最初の第1ステップつまり Z2 ~ Z4 の期間(S1 ~ S2 直前)までは,鉗脚原基は左右対称である(Fig. 15A ~ C, Fig. 21A, Fig. 34A)。第2 ステ ップ(S2 ~)つまり M から,左右非対称が生ずる。

左右鉗脚の非対称性は, 鉗脚サイズ(掌節高)だけでなく(Fig. 21), 犬歯 α の形態(Fig. 15D, Fig. 20A・B)や内突起サイズ(Fig. 20, Fig. 21B)にも発現する。

左右鉗脚の非対称性は、右鉗脚の指節基部の歯状突起の突出(Fig. 15D)、鉗脚サイズの違い(Fig. 21A)、内突起サイズの違い(Fig. 20A・B, Fig. 21B)において、メガロパ期になって初めて確認された。また、右利きの性質は、雌親ガニの利き手に影響されなかった。

Fig. 28 と **Fig. 29** を比較すると、右鉗脚自切区では、犬歯 α の形態とサイズは、R-Cr の α (オリジナル R-Cr の α)に近づいたが、一方、掌節の臼歯 β (L-Cr の β)は、(L-cu と同じ)+型のままであった。これら形態学的な違い(相違)は、自切後、1 年以上(390 日)経過した C12 ~ C14 個体においても確認された(**Table 14**)。

ほとんどのガザミは 2 年目には約 2 回,3 年目には約 1 回脱皮すると思われる。新たに変 態し左クラッシャー(L-Cr)となった鉗脚の歯状突起の形状(特にβ)は,例え幼少期(C1)に 自切が起こっても,オリジナル R-Cr の歯状突起(I型)と同一にはならなかった(+型であっ た) (Table 14, Fig. 28, Fig. 29)。 Fig. 34B は、左利き個体のできる過程を鉗脚の大きさ(掌節高)で示している。点線で示した曲線は、Fig. 34A のパターン A(無処理区の左右鉗脚、自切しなかった場合)を示している。左利きの個体は、右鉗脚(original R-Cr)の自切を経験している。C1 で利き手(R-Cr)を自切した場合を示しており、通常、C2 か C3 で右鉗脚が再生する。自切しなかった非利き手(L-cu)はクラッシャー(L-Cr)に形態変化するが、無処理区(自切経験の無い右利き個体)の利き手(original R-Cr)より小さくなる。一方、再生した右鉗脚はカッター(rR-cu)となり、少なくとも C1 で自切した場合は、数回の脱皮を行うと、無処理区(右利き個体)の非利き手(original L-cu)よりも大きくなる。

Fig. 34Cは、左利き個体の左右鉗脚に関して、ピンチカと内突起(closer apodeme)サイズの推移を示している。点線で示した曲線は無処理区(右利き個体)の成長過程を示している。 パターン B(**Fig. 34B**)と同様に、左利き個体の利き手(L-Cr)は右利き個体の利き手(original R-Cr)より、内突起サイズが小さくピンチカも小さくなる。また、左利きの非利き手(rR-cu) は、右利き個体の非利き手(original L-cu)を越えることはなく、内突起サイズもピンチカも 鉗脚 4 者 (R-Cr & L-cu, L-Cr & r R-cu)では最下位になることを示している。

7 "正常に機能するクラッシャー"の存在が、反対のカッター(非利き手)が クラッシャー化することを抑制する.

ロブスターでは、両カッター型(R-cu & L-cu)から後に、一旦、鉗脚の左右性が決定した 後は、「クラッシャーの存在が、逆の鉗脚がクラッシャー化するのを抑制する(The presence of a crusher on one side inhibits the other side from becoming a crusher.)」(Govind 1989, 1992)。ロブスターでは様々な処理を行っても、両クラッシャー型はできなかった。また、 カニでも天然域で行った調査では、両クラッシャー型(R-Cr & L-Cr)はほとんどみられない (Hamilton et al. 1976)。ガザミにおいても、R-Cr 自切後に起こる、左鉗脚の L-cu から L-Cr への変化(実験5)は、この説で説明できた。

しかし,今回の実験7(右鉗脚の接着試験)では,R-Cr(右クラッシャー)が存在する条件下 にも係わらず,左脚鉗がL-cu(カッター)からL-Cr(クラッシャー)に変化した(Fig. 40, Fig. 41, Table 20)。実験7では,20個体中10個体が両クラッシャー型(R-Cr & L-Cr)に変化し た。R-Cr(右クラッシャー)が接着され正常に機能しなくなったため,逆の鉗脚(L-cu)への抑 圧が失われたと考えられた。その結果,逆の鉗脚(L-cu)がクラッシャー(L-Cr)に変化したと 解釈できた。

今回の右鉗脚の接着試験(実験7)の結果から、「右クラッシャーが存在しても、正常に機能しなければ、左カッターがクラッシャーになりうること」が判明した。Govind(1989, 1992)のロブスターに対する説を、「"正常に機能するクラッシャー"の存在が、逆の鉗脚がクラッシャー化するのを抑制する」と改変することで、今回のガザミの利き手の接着試験の結果(両クラッシャーの出現)に対しても、適用することができた。

右鉗脚の先端切除試験(実験8)では、利き手(R-Cr)の可動指の先端を切除したが、利き手 は逆転しなかった。ほぼ全個体が右利き型(R-Cr & L-cu, normal laterality)のままで変化しな かった。つまり、先端切除された鉗脚(R-Cr)は、"正常に機能する Cr"と判断されたため と、説明づけることができた。

実際に、利き手(右鉗脚)の先端(1/4 程度)が欠損しても、その利き手でアサリを砕く飼育
個体を観察したことがあり、この点も上記の結論を指示しているといえる。

8 堅物食性の短尾類(durophagous crabs)の種分化に伴う右利き性の伝搬.

1) 堅物食性の短尾類における異鋏性の重要性.

利き手は, 堅物食ガニにおいて, 固い殻を持つ餌を食べたり, 戦闘する時に有利である (Vermeij 1977, Brown et al. 1979, Govind and Blundon 1985, Seed and Hughes 1995, 1997, Sneddon et al. 1997, Yamada and Boulding 1998, Scheck and Wainwright 2001)。殆どの堅物食 性短尾類において, 右利き種は優勢である (e.g., Lewis 1969, Vermeij 1977, Brown et al. 1979, Abby-Kalio and Warner 1989, Seed and Hughes 1997, Schenk and Wainwright 2001)。

ガザミにおいては、右利き左利きに関係なく、貝割行動を示す際に、実際に貝を砕いてい るのは必ず片方の鉗脚(可動指部分)のみであり、非利き手は貝を支えているだけであった (Fig. 6)。ゆえに、固い貝を砕くためには、左右鉗脚が左右対称(左右が鏡像対称, symmetry) よりも、少しでも片方のピンチ力が強いことが重要と考えられ、そのためには、左右非対称 (asymmetry)の方が有利と考えられる。左右対称である場合、左右鉗脚の能力は同様である から、ピンチ力は右鉗脚5&左鉗脚5と想定される。左右非対称とすることで、右鉗脚6& 左鉗脚4となり、固い貝を砕く際に有利と考えられる。他の堅物食性短尾類で異鋏性を示す 種も、実際に貝の殻を砕くのは片方の鉗脚の可能性が高いと考えられる。

また,左右鉗脚の先端でメカニカルアドバンテージを測定した場合,クラッシャーよりも カッターの方が小さかった(Table 16)。このことは,同じ速度で内突起(closer apodeme)を 引いた場合,カッターの方が早い速度で可動指を閉じることができることを示している。鉗 脚で魚を捕獲するなどの素早い動作が要求される場合には,貝割では不利であったカッター の方がクラッシャーよりも,有利となる可能性が考えられる。

2) 右利き型の堅物食性短尾類における利き手自切後の「利き手の逆転」.

ストーンクラブ(Menippe mercenaria)やブルークラブで確認または推測されている(利き手 自切後に起こる「利き手の逆転」(Simonson 1985, Govind and Blundon 1985)が,ガザミを用 いた利き手の自切試験(実験5)でも確認された。さらに、本実験では、1 齢稚ガニ(C1)で右 鉗脚を自切後、最長で第 14 齢ガニ(C14)まで長期間飼育しても利き手が右利きに戻らなか ったことから、ガザミの寿命を考慮すると、生涯、(形態的にも、行動的にも)左利きである と考えられた。

ガザミにおいても、一定以上の大きさの、背の低い巻貝(タニシ型の巻貝)を用いた試験で は、本研究で対象とした貝割行動と別の砕き方が観察された。ただし、同じ貝を複数個体に 与えても、必ずしもこの砕き方をするとは限らなかった。この方法で貝を砕いた場合は、利 き手によって有利不利がある可能性を、現時点では否定できない。しかし、ガザミは比較的 大きな巻貝のみを選択的に食べるわけではなく、他にも様々な餌(魚類、アサリ等の二枚 貝、多毛類、甲殻類等)も食べると考えられる。もし、ガザミの生活で右利きが圧倒的に有 利であれば、左利き個体は、やがて右利きに戻る方が生き延びて行くには有利と思われる。 ガザミにおいて、右利きの有利性が皆無とは言わないまでも、比較的小さいと考えられる。

利き手自切後の「利き手の逆転」の性質を持った堅物食短尾類では、生活する上で、右利 きと左利きでさほど大きな差が無いため、一旦、左利き(L-Cr & R-cu)になった後は、右利 き(R-Cr & L-cu)に戻らないと考えられる。右利きにもどるよりも左利きのまま過ごす方が 有利であるため,堅物食性短尾類には利き手を自切後に「利き手の逆転(reverse handedness)」が起こる種類が多いと思われる。

また,一端,クラッシャーになった左鉗脚(L-Cr)を,カッター(L-cu)に戻すには,「Cr は 自切無くして, cu になれない」が関係している可能性も考えられる。ここで,折角クラッ シャー化した左鉗脚(L-Cr)」をあえて自切して,右クラッシャー(R-Cr)を復活させるほど右 利きのメリットは無いのであろう。

オカヤドカリ(左利き型甲殻類)における利き手自切後の「左利きへの復帰」の 重要性

鉗脚を持った十脚目甲殻類には、少数ではあるが左利き型(L-Cr & R-cu)の種が存在す る。オカヤドカリ類がそうである。ナキオカヤドカリ(*Coenobita rugosus*)は通常、右巻の巻 貝に入っている(ほとんどの巻貝は右巻きである)。左鉗脚が大きい理由は、貝殻の出入口に 位置する左大鉗脚をドア(門戸)の様に閉じることによって、外敵の侵入や攻撃を防御してい ると考えられる。

ナキオカヤドカリの左 Cr を自切すると、次の最初の脱皮で左に大鉗脚(Cr)が再生し、元 の左利き型に復帰した(Table 22)。このことから、利き手自切による利き手の逆転機構 (reverse handedness)を持たないと考えられた。もし、利き手が逆転し右大型(R-Cr & L-cu) に逆転すれば、出入口に近い左鉗脚が cu(小鉗脚)となり、奥に引っ込めるはずの右鉗脚が 大きくなり、大きな不都合が生ずると思われる。つまり、ナキオカヤドカリでは左利き型 (R-cu&L-Cr)が圧倒的に有利であるため、利き手の逆転機構を持たず、利き手を自切して も、左利き型に復帰すると推測された。

以上のことから,ガザミが,左利き型でなく右利き型(R-Cr & L-cu)であることのメリットが皆無と断言はできないが,ナキオカヤドカリが左利き型であることほどの利点(アドバンテージ)は無いと考えられた。

4) ガザミはなぜ右利きか?

貝等を食べるアメリカンロブスター(ザリガニ下目)の利き手は、後天的に決まるが、右利 きと左利きの割合はほぼ同等であった(Herrick 1909)。もし、右利きが圧倒的に有利であれ ば、右利き(R-Cr & L-cu)が多いはずである。

堅物食性の短尾類(短尾下目)において、右鉗脚がクラッシャーであることは、左右非対称 の固い巻貝を砕くためには有利であり、被食者と捕食者の共進化について、説明づけられる (Abbay-Kalio and Warner 1989, Seed and Hughes 1995)。しかし、この概念では、右利きから 左利きへの利き手の逆転現象(reverse handedness)に対して上手く説明ができない(Ahmed 1987, Govind et al. 1988)。

ガザミは、ある程度の大きさの巻貝を選択的に食べるわけではない。 自然界でガザミが 生存していく中で、圧倒的に右利きが有利で、左利きが不利であればあれば、右鉗脚の自切 後に一時的に左利き(rR-cu & L-Cr)に逆転しても、再生した右鉗脚(rR-cu)がある程度大きく なった時点で、右利き(R-Cr & L-cu)に復帰するはずである。右鉗脚を自切したガザミが、 その後、左利きのままずっと生きるということは、右利き(R-Cr & L-cu)と左利き(R-cu & L-Cr)で大差無いためと考えられる。

本研究の結果から、右利き(行動、鉗脚の形態)はガザミの生まれもった遺伝的な特性と考

えられた。

短尾類は中生代ジュラ紀に出現したと考えられる(Brösing 2008)。その後,中生代白亜紀の堅物食性の化石ガニ(durophagous fossil crab) *Megaxantho zoque*の鉗脚は,明らかに右利き型(R-Cr & L-cu)であった(Vega et al. 2001, Dietl and Vega 2008)。短尾類の化石記録は,その後「新生代始新世の比較的古い時代(the Early Eocene)」までには,ほとんどの分類群が出現した(Brösing 2008)。*M. zoque*は中生代白亜紀の終わりに絶滅した(Vega et al. 2001)が,堅物食短尾類の多様性は,中生代白亜紀後期から,新世代始新世の前期(the Early Eocene)に掛けて大繁栄した(Oji et al. 2003, Schweitzer and Feldmann 2010)。

現存する堅物食性の短尾類(durophagous crabs)は、ほとんどの種が右利き型(R-Cr & L-cu) である。右利きの特性(right handedness)は堅物食性の短尾類の初期に起源をもち、その後、 種分化を経て多様化し、今日繁栄している右利き型の鉗脚を持つ全ての堅物性短尾類に引き 継がれていると考えられた。 謝 辞

生物多様性研究・教育プロジェクト(NPO 法人)の三枝誠行博士には、本研究の開始当初か ら本論文の取りまとめに至るまで、多くの御指導を賜りました。岡山大学大学院自然科学研 究科(理学部生物学科)富岡憲治教授からは、本論文執筆や学位審査にあたり多くの適確な御 指導を賜りました。岡山大学大学院自然科学研究科(理学部生物学科)の竹内 栄教授ならび に吉井大志准教授からは本論文作成にあたり貴重な御指導を賜りました。水産研究・教育機 構 日本海区水産研究所 高田宜武博士からは、測定データの解釈や統計解析に関する多くの 御指導を賜りました。

水産研究·教育機構 瀬戸内海区水産研究所 海産無脊椎動物研究センター 甲殻類グループ 團 重樹博士と,同水産研究所 増養殖部 資源増殖グループ 芦立昌一氏には,ガザミ(幼生 ・稚ガニ)を提供して頂きました。岡山県水産振興協会の高見純一氏からは,ガザミ(稚ガニ) 等を提供して頂きました。

岡山県農林水産総合センター水産研究所の前前所長の山野井英夫博士, 萱野泰久前所長 (水産課長),藤井義弘所長,佐藤二朗副所長には,本研究の遂行にあたって種々のご配慮を 頂きました。近藤正美室長には,飼育試験に関して多大な御指導と御支援を頂きました。後 藤真樹氏と弘奥正憲氏には,ガザミ(幼生・稚ガニ・雌親ガニ)を提供して頂きました。利き 手の母子関係試験は,弘奥正憲氏の全面的な協力により実施できました。竹本浩之氏にはモ クズガニ(幼生・稚ガニ)を提供して頂きました。岩本俊樹氏,小見山秀樹氏,亀井良則氏を はじめ,職員各位にご協力を頂きました。

国立研究開発法人 理化学研究所 環境資源科学研究センターの水戸 鼓博士(元岡山県農林 水産総合センター)には、本論文作成にあたりアドバイスを頂きました。太田知江氏には水 産研究所(牛窓町)での飼育で御協力を頂きました。山中唱子氏(友人)からは、途方に暮れた 時、適確なアドバイスを頂戴しました。

本研究に関して御指導と御協力を下さった皆様方に、心から厚く御礼を申し上げます。

最後に,狭い容器での止水飼育という過酷な飼育環境(水質悪化など)に耐えつつ,利き手 に関して私に教え諭してくれたガザミに,心から御礼を申し上げます。

引用文献

Abby-Kalio, N. J. and Warner, G. F. (1989): Heterochely and handedness in the shore crab *Carcinus maenas* (L.) (Crustacea: Brachyura). *Zool. J. Linn. Soc.* **96**, 19-26.

Ahmed, M. (1978): Development of asymmetry in the fiddler crab *Uca cumulanta* Crane, 1943 (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* **34**, 294–300.

Alexander, R. McN. (1969): Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish. J. Zool. 159, 1–15.

有山啓之(1993): 大阪湾におけるガザミの成長,日水誌 58, 1799-1805.

有山啓之(2000): 大阪湾におけるガザミの生態と資源培養に関する研究, 博士論文(京都大学), 131 pp.

Barnwell, F. H. (1982): The prevalence of male right-handedness in the Indo-west Pacific fiddler crabs *Uca vocans* (Linnaeus) and *U. tetragonon* (Herbst) (Decapoda: Ocypodidae). *J. Crust. Biol.* **2**, 70-83.

Beer, A. - J. (2011): Crustaceans, (*World of Animals* 28), Brown Bear Books Ltd, UK. (青木淳 一, 武田正倫 訳, 朝倉書店, pp. 117.)

Blundon, J. A. (1988): Morphology and muscle stress of chelae of temperate and tropical stone crabs *Menippe mercenaria*. J. Zool. 215, 663-673.

Brock, R. E. and Smith, D. L. (1998): Recovery of claw size and function following autotomy in *Cancer productus* (Decapoda: Brachyura). *Biol. Bull.* **194**, 53-62.

Brösing, **A**. (2008): A reconstruction of an evolutionary scenario for the Brachyura (Decapoda) in the context of the Cretaceous-Tertiary boundary. *Crustaceana* **81**, 271-287.

Brown, S. C., Cassuto, S. R. and Loos, P.W. (1979): Biomechanics of chelipeds in some decapod crustaceans. J. Zool. 188, 143-159.

Crane, J. (1975): *The fiddler crabs of the world* (*Ochpodidae: Genus Uca*), Princeton University Press, New Jersy, 736 pp.

Crain J. A. and P. A. McLaughlin (1957): Larval, postlarval, and early juvenile development in *Pagurus venturensis* Coffin, 1957 (Decapoda: Anomura: Paguridae) reared in the laboratory, with a redescription of adult. *B. Mar. Sci.*, **53**, 985-1012.

Davidson, R. J. (1987): Natural food and predatory activity of the paddle crab, *Ovalipes catharus*: a flexible forager. *A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of Master of Science in Zoology in the University of Canterbury*.

Dietl, G. P. and Hendricks, J. R. (2006): Crab scars reveal survival advantage of left-handed snails. *Biol. Lett.* 2, 439-442.

Dietl, G. P. and Vega, F. J. (2008): Specialized shell-breaking crab claws in Cretaceous seas. *Biol. Lett.* 4, 290-293.

Duguid W. D. (2010): The enigma of reversed asymmetry in lithodid crabs: absence of evidence for heritability or induction of morphological handedness in *Lopholithodes foraminatus*. *Evol. Dev.* **12**, 74–83.

Elner, R. W. and Campbell, A. (1981): Force, function, and mechanical advantage in the claw of the American lobster Homarus americanus (Decapoda: Crustacea). *J. Zool.* 173, 395-406.

Emmel, V. E. (1907): Regeneration and the question of "symmetry in the big claws of the lobster". *Science* **26**, 83-87.

Emmel, V. E. (1908): The experimental control of asymmetry at different stages in the development of the lobster. J. Exp. Zool. 5, 471-484.

Factor, J. R. (ed.) (1995): *Biology of the Lobster Homarus americanus*, Academic Press, New york, 528 pp.

Felder, D. L., Martin, J. W. and Goy, J. W. (1985): Patterns in early postlarval development of decapods. In *Crustacean Issues* 2: *Larval Growth* (ed. A. M. Wenner), pp. 163-225. Leiden: CRC Press / Balkema.

Fitch, B. M. and Lindgren, E. W. (1979): Larval development of *Pagurus hirsutiusculus* (Dana) reared in the laboratory. *Biol. Bull.* 156, 76-92.

Fujiwara, S. and Kawai, H. (2016) : Crabs grab strongly depending on mechanical advantages of pinching and disarticulation of chela. *J. Morphol.* **277**, 1259-1272.

ガザミ種苗生産研究会(1983): 「水産増殖叢書 32・ガザミ種苗の量産技術」,(社)日本水産 資源保護協会, 129 pp.

ガザミ種苗生産研究会(1997): 「ガザミ種苗生産技術の理論と実践」,栽培漁業技術シリーズ No.3, (社)日本栽培漁業協会, 181 pp.

Govind, C. K. (1989): Asymmetry in lobster claws. Am. Sci. 77, 468-474.

Govind, C. K. (1992): Claw asymmetry in lobsters: case study in developmental neuroethology. J. *Neurobiol.* 23, 1423-1445.

Govind, C. K. and Blundon, J. A. (1985): Form and function of the asymmetric chelae in blue crabs with normal and reversed handedness. *Biol. Bull.* 168, 321-331.

Govind, C. K., Budd, T. W. and Atwood, H. L. (1981): Fiber composition and innervation patterns of the limb closer muscle in the lobster Homarus americanus. *Biol. Bull.* 160, 69-79.

Govind, C. K. and Pearce, J. (1988): Remodeling of nerves during claw reversal in adult snapping shrimps. *J. Comp. Neurol.* **268**, 121-130.

Govind, C. K., Pearce, J. and Potter, D. J. (1988): Neural attrition following limb loss and regeneration in juvenile lobsters. *J. Neurobiol.* 15, 4209–4222.

Govind, C. K. and Pearce, J. (1989): Critical period for determining clawasymmetry in developing lobsters. *J. Exp. Zool.* 249, 31-35.

Guerao, G., Abelló, P. and Cartes, J. (1998): Morphology of the megalopa and first crab instar of the shamefaced crab *Calappa granulata* (Crustacea, Brachyura, Calappidae). *Misc. Zool.*, **21**, 37-47.

Gueraoa, G. and Abellób, P. (2011): Early juvenile development of Mediterranean Liocarcinus depurator (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Portunidae), *J. Nat. Hist.* 45, 2175–2193.

浜崎活幸(1996): ガザミの生殖と発育に関する研究. (社)日本栽培漁業協会 特別研究報告 8 号, 124pp.

Hamilton, P. V., Nishimoto, R. T. and Halusky, J. G. (1976). Cheliped laterality in *Callinectes sapidus* (Crustacea: Portunidae). *Biol. Bull.* 150, 393-401.

Herrick, F. H. (1909): Natural history of the American lobster. *Bull. Bureau Fish.* 1909, 153-408. (with additional 19 plates).

Juanes, F. and Hartwick, E. B. (1990): Prey size selection in dungeness crabs: the effect of claw damage. *Ecology* **71**, 744-758.

Juanes, F., Lee, K. T., McKnight, A. and Kellogg, K. (2008): Claw allometry in green crabs, *Carcinus maenas*: heterochely, handedness, and sex. *Mar. Biol.* 153, 523-528.

唐川純一(1999): 備讃瀬戸西部水域において小型定置網で漁獲したガザミの生物学的特性. *岡山水試報告* 14, 18-31.

唐川純一(1999): 備讃瀬戸西部水域において小型底曳網漁場におけるガザミの生物学的特性. *岡山水試報告* 14, 31-47.

Kennedy, V. S. and Cronin, L. E. (eds.) (2007): *The blue crab: Callinectes sapidus*, Maryland sea college, Maryland sea grant books, 774 pp.

Ladle, R. J. and Todd, P. A. (2006): A developmental model for predicting handedness frequencies in crabs. *Acta Oecologica* **30**, 283-287.

Lang, F., Costello, W. J. and Govind, C. K. (1977): Development of the dimorphic claw closer muscles of the lobster Homarus americanus: I. Regional distribution of muscle fiber types in adults. *Biol. Bull.* 152, 75-83.

Lee, S. Y. (1995): Cheliped size and structure: the evolution of a multi-functional decapod organ. J. *Exp. Mar. Biol. Ecol.* **193**, 161-176.

Levinton, J. S., Judge, M. L. and Kurdziel, J. P. (1995): Functional differences between the major and minor claws of fiddler crabs (*Uca*, Family Ocypodidae, Order Decapoda, Subphylum Crustacea): a result of selection or developmental constraint ?. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **193**, 147-160.

Lewis, J. E. (1969): Reversal of asymmetry of chelae in *Calappa* Weber, 1795 (Decapoda: Oxystomata). *Proc. Biol. Soc. Wash.* **82**, 63-80.

MacMillan, F. E. (1971): The larvae of *Pagurus samuelis* (Decapoda: Anomura) reared in the laboratory. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.* **70**, 58-68.

Mariappan, P., Balasundaram, C. and SCHMITZ, B. (2000): Decapod crustacean chelipeds: an overview, *J. Bioscience* **25**, 301-313.

増成伸文・後藤真樹(2011): ガザミの種苗生産, 岡山水研報告 26, 89-92.

Masunari, N., Hiro-oku, M., Dan, S., Nanri, T., Kondo, M., Goto, M., Takada, Y. and Saigusa, M. (2015): Chela asymmetry in a durophagous crab: predominance of right handedness and handedness reversal is linked to chela size and closing force. *J. Exp. Biol.* **218**, 3658-3670.

松井誠一,萩原洋一,紘和十,塚原博 (1986): ガザミ Portunus triituberculaius (Miersの摂餌生 態に関する研究, 九州農学雑誌 40, 175-181. 三宅貞祥(1998):「原色日本大型甲殻類図鑑II」,保育社の原色図鑑 63,(株)保育社.

Negreiros-Fransozo, M. L., Wenner, E. L., Knott, D. M. and Fransozo, A. (2007): The megalopa and early juvenile stages of *Calappa tortugae* Rathbun, 1933 (Crustacea, Brachyura) reared in the laboratory from South Carolina neuston samples, *Proc. Biol. Soc. Wash.* **120**, 469–485.

Ng, P. K. L. and Tan, L. W. H. (1985): 'Right handedness' in heterochelous calappoid and xanthoid crabs . suggestion for a functional advantage. *Crustaceana* **49**, 98-100.

日本水産資源保護協会(1981):水生生物生態資料, 361 pp.

Norman, C. P. and Jones, M. B. (1991): Limb loss and its effect on handedness and growth in the velvet swimming crab Necora puber (Brachyura: Portunidae). *J. Nat. Hist.* **25**, 639-645.

大島信夫(1938): 瀬戸内海「ガザミ」調査. 水産試験場報告 9, 141-212+付図.

Oji, T., Ogaya, C. and Sato, T. (2003): Increase of shell-crushing predation recorded in fossil shell fragmentation. *Paleobiology* 29, 520-526.

Palmer, A. R. (2004): Symmetry breaking and the evolution of development. *Science* **306**, 828-833.

Palmer, A. R. (2012): Developmental origins of normal and anomalous random right-left asymmetry: lateral inhibition versus developmental error in a threshold trait. *Cont. Zool.* 81, 111-124.

Philip, M. G. (2017): Ocean acidification impacts the embryonic development and hatching success of the Florida stone crab, *Menippe mercenaria*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. (DOI: 10.1016/j.jembe.2017.09.001)

Przibram, H. (1931): Connecting Laws in Animal Morphology. London: Univ. London Press, 62 pp.

Pynn, H. J. (1998): Chela dimorphism and handedness in the shore crab *Carcinus maenas*. *Field Stud.* **9**, 343-353.

Rosenberg, M. S. (2002): Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 75, 147-162.

酒井 恒 (1980): 「蟹 その生態の神秘」. 講談社, 299 pp.

佐藤武宏(1994): ガザミ(十脚目)の形態および行動の変異:その捕食者-被食者のエスカレーションへの応用. 日本古生物学会 1994 年年会予稿集, 106.

Schenk, S. C. and Wainwright, P. C. (2001): Dimorphism and the functional basis of claw strength in six brachyuran crabs. *J. Zool.* 255, 105-119.

Schweitzer, C. E. and Feldmann, R. M. (2010): The Decapoda (Crustacea) as predators on Mollusca through geologic time. *Palaios* 25, 167-182.

Seed, R. and Hughes, R. N. (1995): Criteria for prey size-selection in molluscivorous crabs with contrasting claw morphologies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **193**, 177-195.

Seed, R. and Hughes, R. N. (1997): Chelal characteristics and foraging behaviour of the blue crab Callinectes sapidus Rathbun. *Est. Coast. Shelf. Sci.* 44, 221-229.

Shigemiya, Y. (2003): Does the handedness of the pebble crab Eriphia smithii influence its attack success on two dextral snail species ?. *J. Zool.* 260, 259-265.

Shoup, J. B. (1968): Shell opening by crabs of the genus Calappa. Science 160, 887-888.

Simonson, J. L. (1985): Reversal of handedness, growth, and claw stridulatory patterns in the stone crab *Menippe mercenaria* (Say) (Crustacea: Xanthidae). *J. Crust. Biol.* **5**, 281-293.

Smith, L. D. and Palmer, A. R. (1994): Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws. *Science* 264, 710-712.

Sneddon, L. U., Huntingford, F. A. and Taylor, A. C. (1997): Weapon size versus body size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.*41, 237-242.

Swanson, B. O., George, M. N., Anderson, S. P. and Christy, J. H. (2013): Evolutionary variation in the mechanics of fiddler crab claws. *BMC Evol. Biol.* 13, 137-147.

武田正倫 (1983): 「カニの生態と観察」. グリーンブックス 41, ニュー・サイエンス社. 94pp.

武田正倫・成瀬貫(2016): 沖縄島産の左利きヨツモンカラッパとヒメカラッパ(甲殻亜門: +脚目:短尾下目:カラッパ科). *Fauna Ryukyuana*, **31**: 1–11.

Vega, F. J., Feldmann, R. M., García-Barrera, P., Filkorn, H., Pimentel, F. and Avendaño, J. (2001): Maastrichtian Crustacea (Brachyura: Decapoda) from the Ocozocuautla Formation in Chiapas, southeast Mexico. *J. Paleontol.* **75**, 319-329.

Vermeij, G. J. (1977): Patterns in crab claw size: the geography of crushing. *Syst. Zool.* 26, 138-151.

Warner, G. F. and Jones, A. R. (1976): Leverage and muscle type in crab chelae (Crustacea: Brachyura). J. Zool. 180, 57-68.

Warner, G. F., Chapman, D., Hawkey, N. and Waring, D. J. (1982): Structure and function of the chelae and chela closer muscles of the shore crab *Carcinus maenas* (Crustacea: Brachyura). *J. Zool.* **196**, 431-438.

Yamada, S. B. and Boulding, E. G. (1998): Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **220**, 191-211.

Yamada, S. B., Davidson, T. M. and Fisher, S. (2010): Claw morphology and feeding rates of introduced european gerrn crabs (*Carcinus maenasl*, 1758) and native dungeness crabs (*Cancer magister* Dana, 1985). J. Shellfish Res. 29, 471-477.

Yamaguchi, T. (1977): Studies on the handedness of the fiddler crab, *Uca lactea. Biol. Bull.* 152, 424-436.

山口隆男(1981): ハクセンシオマネキの生活と行動. 海洋と生物 12 vol.3, 2-7.

Yamaguchi, T. and Tokunaga, S. (1995): Cheliped handedness in four species of *Charybdis*, *Portunus* and *Thalamita* (Brachyura :Portunidae). *Crust. Res.* 24, 33-38.

八塚 剛(1957): カニ Brachyura のゾエア幼生について(人工飼育と発達成長), 水産學集 成, 末廣恭雄・大島泰雄・檜尾義夫 編,(財)東京大学出版会, 571-590.





Fig. 1. Measurement of chela and carapace width.

(A) Dorsal view of the whole body. (B) Frontal view of right and left chela. Left: Right crusher chela (R-Cr). Right: Left cutter chela (L-cu). (C) Maximal and minimal propodus height : Propodus height (max.) includes the spine, while Propodus height (min.) excludes it. (D) α height. (E) Double-headed arrows indicate closer apodeme height.



Fig. 2. Photographs of right crusher and left cutter chela showing 'Alpha (α) tooth' of dactyl and 'beta (β) tooth' of propodus in a female of C13.

Alpha (α) tooth is the major tooth located at the base of dactyl (movable finger). Beta (β) tooth is the tooth located at the base of propodus (fixed finger). No experience of autotomy. \rightarrow Fig. 7 (Appendix).



Fig. 3. The chela opening and closing systems in the right crusher chela (R-Cr). (right side view)

o.a.: opener apodeme. Solid and dotted arrows indicate the movement of closer (F1) and opener apodeme (F2) and the dactyl movement caused by F1 and F2. Mechanical advantage (MA) of the chela was calculated by the following formula: MA = Input Iever Iength (IL) / Output Iever Iength (OL1).



Fig. 4. Left side view of an isolated right dactyl of a swimming crab showing input lever (IL) and output lever length (OL1, OL2).

(left side view).

The measurement was done from the inside. Mechanical advantage (MA) of the chela was calculated by the following formula: MA = IL/OL.



Fig. 5. Photographs of a left crusher (L-Cr) of a swimming crab showing output lever length 3 (OL3).

(A) The chela grasping an artificial tubular shell.

(B) Inside view of a dactyl showing the base of α tooth. Red arrow indicate the OL3 point (the black point).

(C) Side view of a dactyl showing output lever length 3 (OL3) between the fulcrum (yellow spot) and the OL3 point (black line extrapolated into vertical direction from the base of α tooth.



Right-handed crab

Left-handed crab

Fig. 6. The basic pattern of "shellfish-crushing behavior" in a right-handed and a left-handed swimming crab.

R: right chela, L: left chela.

The crab picks up the shellfish to the mouth by either right or left chela. The crab bites the shellfish, and if judges it is hard, it starts to perform 'the shellfish-crushing behavior'.

The behavior consists of the following processes. The crab holds the right chela (dominant chela) in front and the left chela on the far side, then tries to crush the shellfish with the base (α tooth) of the right chela by moving the right dactyl (movable finger) several times. If the process were observed, we judged the chela used in the shellfish-crushing behavior as the dominant chela.



Fig. 7. Apparatus to estimate pinch force of the chela.

TM: Tension meter (drag checker). *SGP*: Steal gripping plates. *PEL*: Polyethylene line. Pinch force was measured at the middle (1/2) or 2/3 point of the chela.



Fig. 8. Ventral view of left-handed crab and right-handed crab.

Handedness was judged by the shell-crushing experiment. R: right chela. L: left chela. Note that in the left-handed crab, α tooth (yellow arrow) and propodus height (black arrows) are larger in the left chela and the opposite is observed in the right-handed crab.



Fig. 9. Comparison of closer apodeme size between right- and left-handed crabs.

R: right dactyl (movable finger). **L**: left dactyl (movable finger). Closer apodeme size of the left handed crabs is greater in the left chela. The opposite is observed in the right-handed crabs.



Fig. 10. Difference of closer apodeme height between right- and left-handed crabs. All crabs were females collected in the field. Right handed crabs (n=23). Left handede crabs (n=12).





The mechanical advantage (MA) was calculated by the following formula: MA= Input lever length (IL)/Out put lever length (OL1). Open circle, right-handed crabs; cross, left-handed crabs. All crabs were females collected in the field.



Fig. 12. Comparison of the pinch force between right and left chela in right- and left-handed crabs. (Difference of pinch force between right and left chelae in the crabs with right larger chela and those with left larger chela.)

▲: left-handed crabs. \bigcirc : right-handed crabs. The dashed line indicates equal closing force (N) for right and left chelae. The pinch force of eight individuals (right-handed crabs) exceeded the maximum level (150 N) of measurement (shown on the right edge of the figure). All crabs were collected from the field, but note that the proportion of handedness is not reflective of that in the field. Left-handed crabs: 12, Right-handed-crab: 19. All crabs were females collected in the field.



Right chela (N)



(A) Pinch force [N: newton] of right and left chela in individuals with right larger chela (open circles).(B) Pinch force [N] of right and left chela in individuals with left larger chela (open triangles).The dashed line indicates equal pinch force for right and left chelae. Crabs collected from the field or raised in the laboratory were used. Wild and bred crabs.



Fig. 14. Relationship between the pinch force and the apodeme height in the swimming crab.

Red marks : right-handed crabs (R-Cr & L-cu). Blue marks: left-handed crabs (L-Cr & R-cu). Female crabs corrected from the field were used.



Fig. 15. Development of the right crusher (R-Cr) and the left cutter (L-cu) in the swimming crab.

Exterior views of the claws are shown.

(A) The 2nd zoeal stage: Z2. (B) The 3rd zoeal stage: Z3. (C) The 4th zoeal stage: Z4.

(D) Megalopa stage: M.

(E) The 1st crab stage: C1. (F) The 5th crab stage: C5. (G) The 13th crab stage: C13. Female.

 α : α teeth. Red arrow: a canine (α tooth) on the right dactyl (movable finger).



Fig. 16. Ventral view of pereiopods anlage of Zoea (Z3). The 1st pereiopod anlage is the anlage of chela.



Fig. 17. Lateral view of Z4 of the swimming crab. Photograph of the last day of Z4 stage. Arrow indicates the 1st pereiopod anlage.



Fig. 18. The 1st pereiopod anlage (the claw anlage) of Z4 stage of the swimming crab. L: left. R: right.



Fig. 19. The 1st pereiopods anlage (the claw anlage) of Z4. Upper: the early days of Z4. Lower: the final day of Z4 (the day before molting to M). R: right. L: left.



Fig. 20. Closer apodeme of the megalopa (M) and the juvenile crab (C1).

- (A) Dactyl and apodeme of megalopa (inside view).
- (B) Dactyl and apodeme of megalopa shell (outside view).
- (C) Dactyl and apodeme of C1 (inside view).

(D) Left and right chela of C1 (inside view). R: Right chela. L: Left chela. Double-headed arrows indicate apodeme height. Red arrow indicates a canine (α , tooth) of the right dactyl. The apodeme is not found in Z4.



Fig. 21. Ontogeny of chela asymmetry.

(A) Relationship between right and left chela size. Chela size is represented by propodus height.
Z4, zoea; M, megalopae; C1, first crab stage. The dashed line indicates equal height in the right and left chelae. Number of individuals used for each experiment: Z4=10, M=10 and C1=11.
(B) Chela size is represented by apodeme height. The apodeme is not found in Z4. Number of

individuals used for each experiment: M=10 and C1=10.



Fig. 22. Development of the molar (β teeth) on the right (R-Cr) and left (L-cu) chela (lower teeth), in control group (no experience of chela autotomy).

L: left propodus (fixed finger). R: right propodus (fixed finger). T1: the larger tooth at the 1st one from the base of the fixed finger. T2: the larger tooth at the 2nd one from the base of fixed finger. See Fig. 2. Control group (no experience of autotomy). (A), (B) and (C): vertical view. β : molar, the tooth on the base of the propodus (fixed finger). M: megalopa. C1-5: the 1st ~5th crab stage.



Fig. 23. Development of the molar (β tooth) on the regenerated right chela (rR-cu) in R-autotomy group.

Right: right propodus (fixed finger). vertical view. **T1**: the larger tooth at the 1st one from the base of the fixed finger. **T2**: the larger tooth at the 2nd one from the base of fixed finger. See **Fig. 2**. Original right crusher chela (R-Cr) was autotomized at C1, and then the right chela (rR-cu) was regenerated at C3 stage.



Fig. 24. The shellfish crushing behavior of the megalopa (A), the 1^{st} stage crab (B), the 12^{th} stage crab (C).

The crabs crushed the hard baits with the right chela (dominant chela). They set up the right chela in front, and tried to crush the hard bait* with the right chela. Left chela was used only for grasping the bait.

*Hard bait used for the test was " the PFA tube bait " (outer diameter 0.3 mm, inner diameter 0.1 mm) for early stage crabs (the megalopa, the 1st stage crab).



Fig. 25. Spines of propodus. L: left chela. R: right chela.



Fig. 26. Left handedness after regeneration of the original right chela.

1st crab stage (C1). **rR**: regenerated right chela. **L**: original left chela. TCW: 0.5 cm. ventral view. Original right crusher chela (R-Cr) was autotomized on M (the 1st day of M). And then, small right chela (rR) was regenerated on C1 (Experiment 3, Table 8).



Fig. 27. Difference of pinch force between the right and left chela in crabs with and without autotomy.

Tested crabs were in the C10 - C11 stages with TCW (CW) of 89 (66) - 111 (87) mm. **Control**: without chela autotomy. Right handed. **R-autotomy**: original right chela (R-Cr) was autotomized at C1 stage. Left handed. **rR-cu**: regenerated right chela.

(A) Pinch force in right-handed (control) and left-handed crabs (R-autotomy). Filled circles, control group; open squares, R-autotomy group. The dashed line indicates equal pinch force in the right and left chelae.

(B) Comparison of the pinch force between right and left chela in right-handed (control) and left-handed crabs (R-autotomy). Values are shown as mean±s.d.





Top panels: dentition of the right (original R-Cr) and left (original L-cu) chelae of a mature crab. (frontal view). The chela consists of dactyl (upper, movable finger) and propodus (lower, fixed finger). We have focused on the teeth at the bases of the dactyl and propodus (shown by the square). α with downward arrow shows the tooth on the dactyl, and β with upward arrow shows the teeth on the propodus. (frontal view).

Middle panels: tooth shape on the right dactyl (R- α), and that of the left dactyl (L- α). A sketch of each tooth is shown to the right or left of the photograph. (vertical view).

Bottom panels: teeth shape on the right propodus (R- β), and that of the left propodus (L- β). A sketch of each tooth is shown at the right or left of the photograph. There was a longitudinal groove on R- β (type I), and longitudinal and cross grooves on L- β (type +).

A longitudinal groove: Dotted line is a shallow groove. (vertical view).



Fig. 29. Morphological changes in chela dentition after loss of the right chela in a C13 (Day 390) female of R-autotomy group.

Original right crusher chela was autotomized at C1.

Top panels: dentition of the regenerated right chela (regenerated R-cu) and the original left chela (converted L-Cr). The right chela was autotomized at C1, and then dentition was inspected at crab stage C13. α : the tooth on the dactyl; β : the teeth of the propodus. (frontal view).

Middle panels: the shape of the dactyle tooth (α) in the regenerated right cutter (R- α) and the newly-converted left crusher (L- α).

Bottom panels: the shape of the teeth (β) on the propodus.

R- β : regenerated right cutter; L- β : converted left crusher.

A longitudinal groove: Doted line is a shallow groove.



Fig. 30. The comparison of the base of fixed finger between crusher and cutter in C13 females.

The base of propodus was < shaped and larger in the left crusher in the R-autotomy group (A), while it was < shaped and larger in the right crusher in the crabs without autotomy (normal laterality, Control group) (B).




(A) Growth of chela size (propodus height) in crabs without autotomy (control group). R-Cr: chela on the right (original right crusher). L-cu: chela on the left (original left cutter). Z, M, and C indicate zoea, megalopa and crab, respectively. Data were obtained from one individual.

(B) Alteration of chela size relation after autotomy at C1 (r-autotomy group). Yellow squares with line indicate growth of the left chela. Note that function of the left chela changes from cutter (L-cu) to crusher (L-Cr) after autotomy of the right chela (original right crusher). Green asterisks with line indicate growth of the right chela before (R-Cr) and after (rR-cu) autotomy. Data show the mean values of two individuals.

(C) Relationship between propodus height and carapace width, with (R-autotomy group) or without autotomy (control group). Red circles (R-Cr) and blue crosses (L-cu) indicate growth of the right crusher and left cutter without autotomy (control group). Green asterisks (rR-cu) and yellow squares (L-Cr) indicate growth of the right cutter and left crusher after loss of the right chela (r-autotomy group). Measurements were made on crabs (Tables 12, 13 and 15) on Day 390 (C12–C14).

a, the slope of each regression line; R^2 , coefficient of correlation. Data were obtained from measurement of 8 (control) and 6 (r-autotomy) individuals. See **Table 1 (Appendix)**.



Fig. 32. Comparison of the closer apodeme area between right-handed or left- handed female (A) and male (B) crabs.

The measurement was performed on Day 390. The crabs were between C12 and C14 stage. Red and blue marks indicate right-handed (control) and left-handed (r-autotomy) crabs, respectively. Apodeme area was greater in the following order: R-Cr, L-Cr, L-cu, rR-cu. It was greater in males than females.



Fig. 33. Comparison of input lever length (IL) between Control and R-autotomy group.

The measurement was performed on Day 390. The crabs were between C12 and C14 stage. Red and blue marks indicate right-handed (Control) and left-handed (R-autotomy) crabs, respectively. (see **Table 12**, **Table 13** and **Table 15**.)

IL was greater in the following order: R-Cr, L-Cr, rR-cu, L-cu.



Fig. 34. Development of chela asymmetry and alteration of handedness before and after loss of the original right crusher chela (R-Cr).

(A) Ontogeny and enlargement of chela asymmetry. A crab with no history of autotomy. R-Cr and L-cu indicate the right crusher and the left cutter, respectively. Chela rudiment (the 1st pereiopod rudiment) first appears as a symmetrical structure (S1) at the second zoeal stage (Z2). Asymmetry appears at the megalopa (S2). Tooth morphology, tiny α appear in the megalopa for the right dactyl. The growth curve is generally step-like due to molting, but is drawn as a straight curve here for clarity.

(B) Alteration of chela size after the loss of the original right crusher chela (R-Cr): the case where the right chela is lost at stage C1 and the right chela (rR-cu) is regenerated at stage C3. The point of autotomy(au) is indicated. Chela regeneration(re) is shown by black arrow. The dashed curves indicate growth in the case where the right chela is not autotomized. Note that the propodus height of the regenerated right chela (rR-cu) overruns (becomes larger than) that of the original left cutter (L-cu, lower dashed curve).

(C) Alteration of apodeme size after the loss of the right chela (R-Cr). Note that the closer apodeme area and the pinch force of the regenerated right chela (rR-cu) is smaller than that of the original left cutter (L-cu, lower dashed curve). The closer apodeme in not found in Z4.

See Fig. 21, Fig. 31, Fig. 32, Table 15, Table 17, Fig. 4(Appendix) and Table 1 (Appendix).



Fig. 35. Comparison of PH (propodus height) of the right- and the left- handed wild female crabs.

The crabs were corrected from the field. Red and blue marks indicate right-handed (control) and left-handed (r-autotomy) crabs, respectively.



Fig. 36. Analysis of shellfish-crushing success between the right and left crusher chelae with growth of crabs.

- (A) Original data. Number of crabs used for measurement each day: 21–27 for the Right-handed crabs (control), and 13–15 for the Left-handed crabs (r-autotomy). Each data point is the mean of these crabs. Measurements were made of crabs shown in Table 12, Table 13. Water temperature was adjusted to 24°C.
- (B) Normalization of the original data for statistical treatment.

Right-handed: logit (r) = $-4.37 + 0.052 \times CW$.

Left-handed : logit (r) = $-5.13 + 0.052 \times CW$.

r: Success proportion, CW: Carapace width.



Fig. 37. Measurement of the output lever 2 (OL2) length.

Draw the tangent from the fulcrum to the top of α tooth. The length from the fulcrum to the contact point is OL2. This picture was taken from the outside, but the measurement of OL was done from the inside of propodus.



Fig. 38. Differences of mechanical advantage between original R-Cr and converted L-Cr.

Mechanical advantage was calculated for IL/OL2 (**A**) and IL/OL3 (**B**). Both were greater in original R-Cr than converted L-Cr and also greater in females than males.



Fig. 39. Comparison of the converted left crusher (L-Cr) and the original right crusher (original R-Cr).

Female crabs of the 13th crab stage (C13) were used.

original R-Cr: Crusher chela of right-handed crab (no experience of autotomy: control group).

L-Cr: Crusher chela of left-handed crab (R-Cr was autotomized at C1 stage: r-autotomy group).

(A) side view of dactyl and propodus, (B) vertical view of dactyl, (C) vertical view of propodus. Original R-Cr has type I (β tooth) while L-Cr has type + (β tooth).





Fig. 40. Frontal view of crabs with normal laterality (A), reversed laterality (B) and double-crushers (C).

- (C) Double crushered crab was obtained by right chela adhesion experiment. C11.
- (A) Normal laterality: R-Cr & L-cu. Control group (no experience of chela autotomy). C11.
- (B) Reversed laterality: rR-cu & L-Cr. R-autotomy group.



Fig. 41. The left crusher induced by immobilization of the right chela.

Crab with double crushers (original R-Cr & converter L-Cr). Adhesion 2 (experiment 7). Inspection at C12 stage. male.

Top panel: a male crab with crusher chelae on both sides (frontal view).

Middle panels: tooth (canine) on each dactyl. $R-\alpha$, a canine on the right dactyl; L- α , a canine on the newly formed left crusher (L-Cr). A sketch of each tooth is shown.

Bottom panels: contrast of tooth (β ,molar) shape between the original right crusher (R- β : type I) and newly formed left crusher (L- β : type I). See **Table 21**.

Experiment Crab ages Ex.(1) Ex.(2) Ex.(3) Ex.(4) Ex.(5) Ex.(6) D525 Individual sex Tow Handedness Handedness <td< th=""><th></th><th></th><th></th><th></th><th></th><th>2010</th><th></th><th></th><th></th><th></th><th>2011</th><th></th></td<>						2010					2011	
D198* D199 D119 D476 D438 D525 Individua Sext 12 Sept 4 Sept 4 Sept 11 OC23 No. Crow Handedness Tow Handedness Handedness A P Tow Handedness Tow Handedness Tow Handedness Tow Handedness Handedness A P R R A P R R <td>Experiment</td> <td></td> <td>E</td> <td>x.①</td> <td></td> <td>Ex.2</td> <td></td> <td>Ex.③</td> <td>E</td> <td>x.④</td> <td>Ex.⑤</td> <td>Ex.⑥</td>	Experiment		E	x.①		Ex.2		Ex.③	E	x.④	Ex.⑤	Ex.⑥
Aug. 22 Sept. 2 Sept. 12 Sept. 12 Sept. 11 Oct. 23 No (mm) 1st 2nd (m)	Crab age*		0)98*		D109	[D119	C	0476	D483	D525
Individual sex TOW Handedness TOW Handedness TOW Handedness Handedness <td></td> <td></td> <td>A</td> <td>ug. 22</td> <td></td> <td>Sept. 2</td> <td>S</td> <td>ept. 12</td> <td>S</td> <td>ept.4</td> <td>Sept.11</td> <td>Oct.23</td>			A	ug. 22		Sept. 2	S	ept. 12	S	ept.4	Sept.11	Oct.23
No. (mm) 1st 2nd (mm) 1st 2nd (mm) 1st 2nd (mm) 1st 2nd (mm) A1 σ^3 58 R R 73 R R 149 R 78 R 149 R 78 R 149 R 78 R R 78 R R 78 R	Individual	sex	TCW	Handedness	TCW	Handedness	TCW	Handedness	TCW	Handedness	Handedness	Handednes
A1 σ^2 58 R 75 R R 158 R R R A2 σ^2 72 R R 73 R R 149 R 149 R R R A3 φ 82 R R R R R R R R R A45 σ^2 71 R R 73 R R R 167 R A5 σ^2 71 R R 70 R R R 167 R A6 φ 70 R R R 167 R 164 R A11 φ 68 R 73 R R R 157 R R A11 φ 68 R 63 R R R R 178 R R A11 φ 69 R 63 R R R R 178 R R	<u>No.</u>		(mm)	1st 2nd	(mm)	1st 2nd	(mm)	1st 2nd	(mm)			
A2 σ^3 2^3 R R 149 R A3 4^2 76 R R 78 R R R A5 σ^3 64 R 85 R R 167 R A6 4^2 70 R R 73 R R 159 R A6 4^2 71 R R 73 R R 159 R A8 4^2 59 R R 73 L 98 L L A11 4^2 71 R R 73 R 98 L L A11 4^2 80 R 79 R R R 164 R A14 4^2 60 R 79 R R R 162 R R A14 4^2 63 R 68 R R 161 R 162 R 161 R 162 R 161 R	A1	δ	58 F	R R	75	RR			158	·	R	R
A3 $\frac{2}{7}$ $\frac{2}{7}$ $\frac{8}{7}$	A2	S.	72 F	RR	73	RR			149	R		
A4 $2 78 R 78 R 78 R R 167 R A5 σ^2 70 R 70 R 70 R 70 R 167 R A6 φ 579 R 73 R R 159 R A3 φ 579 R 83 R R 164 R 164 A10 φ 71 L 173 R 83 R R 164 A11 φ 68 R 69 R R R R R A11 φ 67 R 69 R </td <td>A3</td> <td>우</td> <td>82 F</td> <td>R R</td> <td>82</td> <td>RR</td> <td></td> <td>R R</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td>	A3	우	82 F	R R	82	RR		R R				
A5 a^3 64 R R 85 R R 167 R A6 2 70 R R 70 R R 159 R A7 a^3 71 R R 70 R R 164 R A8 2 71 R R 73 R R 164 R A10 2 71 R R 69 R R 164 R A11 2 80 R R 69 R R R R 162 R A13 a^3 67 R 63 R R R 173 R R R 173 R R R 173 R R 173 R R R 173 R R R 173 R R 173 R R R 173 R R R 173 R R 173 R R 173 R </td <td>A4</td> <td>우</td> <td>78 F</td> <td>RR</td> <td>78</td> <td>RR</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td>	A4	우	78 F	RR	78	RR						
A6 $?$ 70 R 70 R 73 R 159 R A7 a 59 R 76 R 164 R 164 A9 $?$ 71 L 73 R 83 R 164 R A10 $?$ 73 R 83 R R R R R A11 $?$ 68 R 69 R R R R R A13 a° 67 R 65 R R R R R R A13 a° 69 R 66 R R R R 162 R A14 $?$ 63 R R R R R R R R A16 a° 67 R	A5	5	64 F	RR	85	RR			167	R		
$ \begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	A6	우	70 F	RR	70	RL RL	90	R R	187	R		
A8 $\hat{\varphi}$ 73 L 73 L 98 L 164 A10 $\hat{\varphi}$ 73 R 83 R 98 L L A10 $\hat{\varphi}$ 73 R 83 R 98 L L A11 $\hat{\varphi}$ 68 R 69 R R R R R R A13 $\hat{\sigma}^*$ 67 R 65 R R R R 178 R R A14 $\hat{\varphi}$ 63 R 63 R R 88 R 178 R R R 162 R R 173 R R R 161 R R R 173 R R R 173 R R R 161 R 173 R R R 174 R 174 R 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 <td>A7</td> <td>5</td> <td>71 F</td> <td>RR</td> <td>73</td> <td>RR</td> <td></td> <td></td> <td>159</td> <td>R</td> <td></td> <td></td>	A7	5	71 F	RR	73	RR			159	R		
$\begin{array}{c ccccccccccccccccccccccccccccccccccc$	A8	우	59 F	RR	76	R R			164	R		
$ \begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $. A9	우	71	LL	73	LL	98	LL				
A11 $?$ 68 R R 79 R R R 79 R R R 79 R R R 79 R R R R R R 114 $?$ 63 R	A10	<u> </u>	73 F	R R	83	R R						
A12 $?$ 80 R	A11	우	68 F	RR	69	RR						
A13 $\vec{\sigma}$ 67 R 65 R R R R 178 R R R A14 \hat{F} 63 R R 63 R R 162 R R 162 R A15 \hat{F} 69 R R 68 R R 178 R 162 R R 178 R 178 R 178 R 162 R R 178 R 180 R 180 142 R 142 R 142 <	A12	우	80 <mark>F</mark>	R	79	RR		R R				
A14 $\hat{\varphi}$ 63 R R 63 R R R 162 R A16 $\hat{\varphi}$ 68 R R 68 R R 178 R A16 $\hat{\varphi}$ 68 R R 77 R R 178 R A18 $\hat{\varphi}$ 56 9>1 6>4 56 R R R 157 A19 $\vec{\sigma}$ 57 R R 56 R R R 161 R A20 $\hat{\varphi}$ 64 L L 81 L L 165 L L 85 L L 165 L 174 R 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174 174	A13	5	67	• R	65	RR		R R	178	R		R
A15 $$ + 69$ $$ R$ $$ 68$ $$ R$ $$ 178$ $$ 178$ A16 $$ + 68$ $$ R$ $$ 68$ $$ R$ $$ R$ $$ 157$ A18 $$ + 56$ $$ 9>1$ $$ 6>4$ 56 $$ R$ $$ R$ $$ 161$ $$ R$ A19 $$ 3^{\circ}$ 55 $$ R$ $$ R$ $$ R$ $$ R$ $$ 161$ $$ R$ A20 $$ + 66$ $$ L$ $$ L$ $$ L$ $$ 85$ $$ L$ $$ L$ $$ R$ $$ R$ A21 $$ + 66$ $$ L$ $$ R$ A22 $$ - 70$ $$ R$ $$ R$ $$ 81$ $$ L$ $$ 81$ $$ L$ $$ 142$ $$ R$ A24 $$ - 70$ $$ R$ $$ 82$ $$ R$ $$ 142$ $$ R$ $$ 142$ $$ R$ A25 $$ - 70$ $$ R$ $$ 89$ $$ R$ $$ 142$ $$ R$ $$ 142$ $$ R$ A26 $$ - 66$ $$ L$ $$ 69$ $$ R$ $$ 77$	A14	<u> </u>	63 F	RR	63	RR		R R	162		R	
A16 $?$ 68 R R A17 $\vec{\sigma}$ 67 R R 77 R R A18 \hat{r} 56 R R R 157 A19 $\vec{\sigma}$ 55 R R 56 R R R 161 R A20 \hat{r} 64 L L 85 L L 180 R A21 \hat{r} 64 L L 81 L L 180 R A22 $\vec{\sigma}$ 64 L 81 L L 165 L A23 \hat{r} 70 R 69 R R 142 R A24 $\vec{\sigma}$ 67 R 82 R 142 R L L L L L L L L L L L L L L L L L L R R R R R R R R R R <td>A15</td> <td>우</td> <td>69 F</td> <td>RR</td> <td>68</td> <td>RR</td> <td></td> <td></td> <td>178</td> <td>R</td> <td></td> <td></td>	A15	우	69 F	RR	68	RR			178	R		
A17 $\vec{\sigma}^*$ 67 R R R R 157 A18 $\vec{\varphi}^*$ 56 9>>1 6>4 56 R R R 161 R A19 $\vec{\sigma}^*$ 55 R R 64 R R R 161 R A21 $\vec{\varphi}^*$ 64 R R 8 L L 85 L L A21 $\vec{\varphi}^*$ 64 R R 64 R R 180 R A22 $\vec{\sigma}^*$ 64 L L 81 L L 81 L L 165 L A23 $\vec{\varphi}^*$ 70 RL $\vec{\pi}^*$ 69 R R 142 R A24 $\vec{\sigma}^*$ 63 R 82 R R 142 R A25 $\vec{\sigma}^*$ 66 L 65 L 87 L 174 L L A26 $\vec{\sigma}^*$ 74 R 75 R R </td <td>A16</td> <td>우</td> <td>68 F</td> <td>RR</td> <td>68</td> <td>RR</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td>	A16	우	68 F	RR	68	RR						
A18 \hat{P} 56 \hat{P} <	A17	5	67 <mark>F</mark>	R R	77	R R						
A19 $\vec{\sigma}$ 55 R R 56 R R R R 161 R A20 $\vec{\gamma}$ 66 L L L 85 L L A21 $\vec{\gamma}$ 64 R R R R 180 R A21 $\vec{\gamma}$ 64 L L 81 L L 161 R 83 83 83 83 83 83 83 83 83 83 83 83 83	A18	우	56 9	0>>1 6>4	56	R·		R R	157	,		
A20 \widehat{P} 66 L L L 85 L L A21 \widehat{P} 64 R R 64 R R 180 R A22 $\overrightarrow{\sigma}$ 64 L L 81 L 165 L A23 \widehat{P} 70 RL \overleftarrow{a} 69 R 165 L A24 $\overrightarrow{\sigma}$ 67 R R 69 R 142 R A25 $\overrightarrow{\sigma}$ 63 R 82 R 142 R L L L L L L L L L L L L L L L L L L R 142 R L L L R R 142 R L	A19	2	55 F	RR	56	RR		R R	161		R	
A21 \mathcal{P} 64 R R 180 R A22 $\vec{\sigma}$ 64 L L 81 L 165 L A23 \mathcal{P} 70 R \vec{E} 69 R \vec{E} 165 L A24 $\vec{\sigma}$ 67 R R 69 R R 142 R A25 $\vec{\sigma}$ 63 R R 82 R R 142 R A26 \vec{P} 66 L L 65 L L 87 L 174 L L A27 \vec{P} 54 L L 65 L L 108 L L 170 L A28 $\vec{\sigma}$ 74 R R 75 R R 108 L L 170 L A29 $\vec{\sigma}$ 73 R R 75 R R 153 R 154 A31 $\vec{\sigma}$ 66 R 80 R<	A20	<u> </u>	66	L L		LL	85	LL			_	
A22 $\vec{\sigma}$ 64 L L 81 L 165 L A23 $\hat{\gamma}$ 70 RL \vec{n} 69 R \vec{n} 142 R A24 $\vec{\sigma}$ 67 R R 69 R R 142 R A25 $\vec{\sigma}$ 63 R R 82 R R 142 R A26 $\hat{\sigma}$ 66 L L 65 L L 79 L L 174 L L A27 $\hat{\gamma}$ 54 L L 69 L L 79 L L 149 . A28 $\vec{\sigma}$ 74 R 75 R R 108 L L 170 L L 149 . A23 $\vec{\sigma}$ 74 R 75 R R 161 R . 161 R 	A21	Ŷ	64 F	R R	64	RR			180)	R	
A23 $\hat{\varphi}$ 70 RL \hat{z}_{1} 69 RL \hat{z}_{1} A24 $\vec{\sigma}$ 67 R R 69 R R 142 R A25 $\vec{\sigma}$ 63 R R 82 R R 142 R A26 $\hat{\varphi}$ 66 L L 65 L L 87 L L 174 L L A27 $\hat{\varphi}$ 54 L L 69 L L 79 L L 149 A28 $\vec{\sigma}$ 85 L L 85 L L 108 L L 170 L L A28 $\vec{\sigma}$ 74 R R 75 R R 161 R 170 L L 170 L L 170 L L 161 R 170 L 170 L 170 L 170 L 170 L 171 L 171 171 171 171 <td>A22</td> <td>~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~</td> <td>64</td> <td>L L</td> <td>81</td> <td>L L</td> <td>81</td> <td>LL</td> <td>165</td> <td>i</td> <td>L</td> <td></td>	A22	~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~~	64	L L	81	L L	81	LL	165	i	L	
A24 $\vec{\sigma}^{1}$ 67 R R 69 R R 142 R A25 $\vec{\sigma}^{1}$ 63 R R 82 R R Image: Constraint of the state of th	A23	Ŷ	70	RL 右	69	RL 右				_		
A25 $\vec{\sigma}^{3}$ $\vec{63}$ \vec{R} $\vec{82}$ \vec{R} \vec{R} A26 $\vec{\varphi}$ $\vec{66}$ \vec{L} $\vec{65}$ \vec{L} $\vec{174}$ \vec{L} $\vec{174}$ \vec{L} $\vec{174}$ \vec{L} \vec{L} $\vec{149}$ A27 $\vec{\varphi}$ $\vec{54}$ \vec{L} \vec{R} $\vec{179}$ \vec{L} $\vec{149}$ A28 $\vec{\sigma}^{3}$ $\vec{85}$ \vec{L} \vec{L} $\vec{108}$ \vec{L} $\vec{149}$ A29 $\vec{\sigma}^{3}$ $\vec{85}$ \vec{L} \vec{L} $\vec{108}$ \vec{L} $\vec{149}$ A29 $\vec{\sigma}^{3}$ $\vec{74}$ \vec{R} $\vec{75}$ \vec{R} \vec{R} $\vec{161}$ \vec{R} A30 $\vec{\sigma}^{3}$ $\vec{65}$ \vec{R} \vec{R} \vec{R} $\vec{153}$ \vec{R} A31 $\vec{\sigma}^{3}$ $\vec{66}$ \vec{R} <t< td=""><td>A24</td><td>2</td><td>67 F</td><td>R R</td><td>69</td><td>RR</td><td></td><td></td><td>142</td><td>R</td><td></td><td></td></t<>	A24	2	67 F	R R	69	RR			142	R		
A26 $\hat{\varphi}$ 66 L L 65 L L 87 L L 174 L A27 $\hat{\varphi}$ 54 L L 69 L L 79 L L 149 A28 $\vec{\sigma}$ 85 L L 85 L L 108 L L 170 L A29 $\vec{\sigma}$ 74 R R 75 R R 108 L L 170 L A30 $\vec{\sigma}$ 65 R R 65 R R 161 R A31 $\vec{\sigma}$ 66 R R 65 R R 176 R A32 $\vec{\sigma}$ 73 R R 73 R R 153 R A33 $\vec{\varphi}$ 66 R R 65 R R 166 R 153 R 166 R 166 R 166 R 166 R 166 R 166 R <td>A25</td> <td>~ ~7</td> <td>63 F</td> <td>R R</td> <td>82</td> <td>RR</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td>	A25	~ ~7	63 F	R R	82	RR						
A27	A26	Ŷ	66	LL	65	LL	87	LL	174	L		L
A28 $\vec{\sigma}$ 85 L L 108 L 170 L A29 $\vec{\sigma}$ 74 R R 75 R R 161 R A30 $\vec{\sigma}$ 65 R R 65 R R 161 R A31 $\vec{\sigma}$ 66 R R 65 R R 176 R A32 $\vec{\sigma}$ 73 R R 73 R R 176 R A32 $\vec{\sigma}$ 73 R R 73 R R 153 R A33 $\vec{\gamma}$ 66 R 65 R R R 153 R A33 $\vec{\gamma}$ 66 R 80 R R 153 R A34 $\vec{\gamma}$ 79 R 80 R R 166 R A36 $\vec{\gamma}$ 60 L 61 L 78 L L A37 $\vec{\gamma}$ 55 R 67 <td>A27</td> <td>Ŷ</td> <td>54</td> <td>LL</td> <td>69</td> <td>LL</td> <td>79</td> <td>LL</td> <td>149</td> <td></td> <td></td> <td></td>	A27	Ŷ	54	LL	69	LL	79	LL	149			
A29 $\vec{\sigma}^{*}$ 74 R R 75 R R A30 $\vec{\sigma}^{*}$ 65 R R 65 R R 161 R A31 $\vec{\sigma}^{*}$ 66 R R 65 R R 176 R A31 $\vec{\sigma}^{*}$ 66 R R 65 R R 176 R A32 $\vec{\sigma}^{*}$ 73 R R 73 R R 176 R A32 $\vec{\sigma}^{*}$ 73 R R 73 R R 153 R A33 $\vec{\Psi}$ 66 R R 65 R R 153 R A33 $\vec{\Psi}$ 66 R 80 R R R 166 R A34 $\vec{\Psi}$ 79 R 80 R R 166 R A36 $\vec{\Psi}$ 60 L 61 L L 78 154 A37 $\vec{\Psi}$ 55	A28	2	85	LL	85	LL	108	LL	170			
A30 $\vec{\sigma}^{*}$ 65 R R 161 R A31 $\vec{\sigma}^{*}$ 66 R R 65 R R 176 R A32 $\vec{\sigma}^{*}$ 66 R R 65 R R 176 R A32 $\vec{\sigma}^{*}$ 73 R R 73 R R 153 R A33 $\vec{\Psi}$ 66 R R 65 R R 153 R A33 $\vec{\Psi}$ 66 R 80 R R 153 R A34 $\vec{\Psi}$ 79 R 80 R R 166 R A35 $\vec{\sigma}^{*}$ 60 L 61 L 78 L L A36 $\vec{\Psi}$ 60 L 61 L 78 L L A37 $\vec{\Psi}$ 55 R R 67 R 181 Average 67 72 88 165 78 142 <td>A29</td> <td>2</td> <td>74 F</td> <td>R R</td> <td>75</td> <td>RR</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>_</td> <td></td> <td></td>	A29	2	74 F	R R	75	RR				_		
A31 $\vec{\sigma}^{1}$ $\vec{66}$ R R 176 R A32 $\vec{\sigma}^{1}$ 73 R R 153 R A32 $\vec{\sigma}^{1}$ 73 R R 153 R A33 \vec{Y} 66 R R 65 R R 153 R A33 \vec{Y} 66 R R 65 R R R 153 R A34 \vec{Y} 79 R 80 R R 166 R A35 $\vec{\sigma}^{1}$ 60 L L 78 L L A36 \vec{Y} 60 L L 78 L L A37 \vec{Y} 55 R 60 R R 154 A38 $\vec{\sigma}^{1}$ 68 R 67 R 181 Average 67 72 88 165 Min. 54 56 78 142	A30	5	65 F	<u>R</u>	65	R R			161	R		
A32 $\vec{\sigma}^{1}$ 73 R R 153 R A33 \vec{P} 66 R R 65 R	A31	2	66 F	R R	65	RR			176	R		
A33 2 66 R R R R R A34 2 79 R 80 R R 166 R A35 3^7 60 R R 80 R R 166 R A35 3^7 60 R R 80 R R 166 R A36 2^7 60 L L 61 L L 78 L L A37 2^7 55 R R 69 R R 154 A38 3^7 68 R 67 R 181 Average 67 72 88 165 Min. 54 56 78 142	A32	5	73 F	R R	73	R R			153	R		
A34 $?$ 79 R 80 R R A35 σ^{*} 60 R 80 R R 166 R A36 $?$ 60 L 61 L 78 L 1 A37 $?$ 55 R 69 R R 154 A38 σ^{*} 68 R 67 R 181 Average 67 72 88 165 Min. 54 56 78 142	A33	Ŷ	66 F	R R	65	RR		R R				
A35 $\vec{\sigma}^{*}$ 60 R 80 R 166 R A36 $\vec{\gamma}$ 60 L 61 L 78 L 1 A37 $\vec{\gamma}$ 55 R 69 R 154 A38 $\vec{\sigma}^{*}$ 68 R 67 R 181 Average 67 72 88 165 Min. 54 56 78 142	A34	Ŷ	79 F	R R	80	RR						
A36 \mathcal{P} 60 \mathcal{L} 61 \mathcal{L} 78 \mathcal{L} A37 \mathcal{P} 55 \mathcal{R} 69 \mathcal{R} 154 A38 $\vec{\sigma}^{*}$ 68 \mathcal{R} 67 \mathcal{R} 181 Average 67 72 88 165 Min. 54 56 78 142	A35	~ ~7	60 F	R R	80	RR			166	R		
A3 / ¥ 55 R R 69 R R 154 A38 ♂ 68 R R 67 R R 181 Average 67 72 88 165 Min. 54 56 78 142	A36	우 0	60	LL	61	L L	78	LL				
A38 o* 68 R 67 R 181 Average 67 72 88 165 Min. 54 56 78 142	A37	Ŷ	55 F	R R	69	RR			154	ł		
Average 6/ 72 88 165 Min. 54 56 78 142	A38	2	68 F	R	67	RR			181			
iviin.j 34 30 /8 142	Average		67		72		88		105			
Max 85 85 108 187	May		04 85		20 25		/8 108		142			
Total 21 17	Total	21 17	00		00		100		107			

Table 1. Summary of the shell-crushing experiments.

*Crab age: D0, 1st day of C1.

Handedness: which chela was used for crushing a shellfish (right or left chela).

R: right chela. L: left chela.

Ex. (1), Right handed crabs : Left handed crabs : Unclear = 29:7:2 = 76%:18%:5%. \Rightarrow Almost right handed : Left handed = 31:7 = 82%:18%.

-											
-				Se	ept. 2	in 2010	0				
			Hand	edness			Morph	nology			
	Individual	TGW	(Beh	avior)*		Propo	dus	αhei	ght		
	No.	(mm)	1st	2nd		heig	ht				
-	A1	75	R	R		R>L		R>L			
	A2	73	R	R		R>L		R>L			
	A3	82	R	R		R>L		R>L			
	A4	78	R	R		R>L		R>L			
	A5	85	R	R		R>L		R>L			
	A6	70	RL	RL		R>L		R>L			
	A7	73	R	R		R>L		R>L			
	A8	76	R	R		R>L		R>L			
	A9	73	L	L			R <l< td=""><td></td><td>R<l< td=""><td>= small</td><td></td></l<></td></l<>		R <l< td=""><td>= small</td><td></td></l<>	= small	
	A10	83	R	R		R>L		R>L			
-	A11	69	R	R		R>L		R>L			
	A12	79	R	R		R>L		R>L			
	A13	65	R	R		R=	L	R	=L	=small	
	A14	63	R	R		R>L		R>L			
	A15	68	R	R		R>L		R>L			
	A16	68	R	R		R>L		R>L			
	A17	77	R	R		R>L		R>L			
	A18	56	R	•		R>L		R>L			
	A19	56	R	R		R>L		R>L			
	A20		L	L			R <l< td=""><td></td><td>R<l< td=""><td>= small</td><td></td></l<></td></l<>		R <l< td=""><td>= small</td><td></td></l<>	= small	
-	A21	64	R	R		R>L		R>L			
	A22	81	L	L			R <l< td=""><td></td><td>R<l< td=""><td></td><td></td></l<></td></l<>		R <l< td=""><td></td><td></td></l<>		
	A23	69	RL	右		R=	L	R	=L	= tiny	
	A24	69	R	R		R>L		R>L		-	
	A25	82	R	R		R>L		R>L			
	A26	65	L	L			R <l< td=""><td></td><td>R<l< td=""><td></td><td></td></l<></td></l<>		R <l< td=""><td></td><td></td></l<>		
	A27	69	L	L					R <l< td=""><td>= small</td><td></td></l<>	= small	
	A28	85		L			R <l< td=""><td></td><td>R<l< td=""><td></td><td></td></l<></td></l<>		R <l< td=""><td></td><td></td></l<>		
	A29	75	R	R		R>L		R>L			
	A30	65	R	R		R>L		R>L			
-	A31	65	R	R		R>L		R>L			
	A32	73	R	R		R>L		R>L			
	A33	65	R	R		R>L		R>L			
	A34	80	R	R		R>L		R>L			
	A35	80	R	R		R>L		R>L			
	A36	61	L	L					R <l< td=""><td>= small</td><td></td></l<>	= small	
	A37	69	R	R		R>L		R>L			
	A38	67	R	R		R>L		R	=L	= tiny	
	,										

 Table 2. Relationship between handedness (behavior) and chela size.

* : Handedness (behavior) was judged by shell-crushing experiments.

Croup	Form of ch	elae	Tatal	Handedness (s	shell crushi	ng behavior)	TCW
Group Pro	Propodus height	lpha height	TOLAI	Right handed	uncleare	Left handed	(mm)
	R>L	R>L	28	97%	4%		
	R>L	R≒L	1	100%			
Α	R≒L	R≒L	2	50%	50%		
	R < L	R < L	7			100%	
		Total	38	76%	5%	18%	56-85
	R>L	R>L	26	100%			
P	R≒L	R≒L	2	100%			
Б	R <l< td=""><td>R < L</td><td>7</td><td></td><td></td><td>100%</td><td></td></l<>	R < L	7			100%	
		Total	35	80%	0%	20%	62-95
	R>L	R>L	26	100%			
	R≒L	R≒L	0				
С	R≦L	R≒L	1			100%	
	R <l< td=""><td>R < L</td><td>8</td><td></td><td></td><td>100%</td><td></td></l<>	R < L	8			100%	
		Total	35	74%	0%	26%	58-89
	R>L	R>L	80	99%	1%		
	R>L	R≒L	1	100%			
T	R≒L	R≒L	4	75%	25%		
rotar	R≦L	R≒L	1			100%	
-	R <l< td=""><td>R<l< td=""><td>22</td><td></td><td></td><td>100%</td><td></td></l<></td></l<>	R <l< td=""><td>22</td><td></td><td></td><td>100%</td><td></td></l<>	22			100%	
		Total	108	77%	2%	21%	56-95
Averag	e			77%	2%	21%	

Table 3. Relationship between size and handedness (behavior) of chela in young crab.

Handedness was judged by shellfish-crushing experiments. R: right chela. L: left chela. TCW: total carapace width. Ex.@ in **Table 1**.

Table 4. Relationship between chela size and handedness (behavior) of chelain maternal female.

Form	(size) of the	e paired ch	elae	Handedness (behavior)	
propodu	us height	α height		Shell crushing experiment	Total
R > L	R < L	R > L	R < L	(Which chela was used for crushing?)	
19	19 0 19 0		0	Right chela	19
0	0 12 0 12			Left chela	12

R: right chela. L: left chela.

Table 5. Correlation between behavior, chela size and pinch force of crab claws.

Handadaaaa	Behavior	size)	Function			
(dominant chela)	Shell crushing behavior	Propodus height	α size (height)	Apodeme size*	Mechanical advantage (or IL**)	Pinch force of chela
Right-handed crabs	R chela	R>L	R>L	R>L	R>L	R>L
Left-handed crabs	L chela	R <l< td=""><td>$R \le L$</td><td>$R{<}L$</td><td>R<l< td=""><td>R<l< td=""></l<></td></l<></td></l<>	$R \le L$	$R{<}L$	R <l< td=""><td>R<l< td=""></l<></td></l<>	R <l< td=""></l<>

*Apodeme size: closer apodeme height (mm) or area (mm²).

**IL: Input lever length. See Fig. 3, Fig. 4.

Crab		Handeo)	Total			
stage	-	Right handed	Left-handed	handed unclear			
М	(N)	31	0	2	33		
IVI	[%]	94	0	6	100		
C1	(N)	27	1*	2	30		
	[%]	90	3	7	100		

Table 6. Handedness of the megalopa (M) and 1st juvenile crabs (C1).

Handedness was judged by shellfish crushing experiment.

*: normal laterality, R-Cr&L-cu.

Table 7. Development of chela in early crab stages.

Crah	Brossnos of	Shana of		Function			Morp	hology			Laterality
Ciab	Flesence of	Shape of	Hardness		Spine of p	ropodus*1	α	Tooth	Ridge	Apodem	propodus
stages	Claws	cheia	of claw		outside	inside	tooth	reem	lines*2	*3	height
embryos (egg)											
Z1	_	•	•	•	•	•	•	•	•		•
Zoea Z2	claw rudiment	pestle, bud	soft	_	_	-	—	_	_	-	R ≒ L
Z3	claw rudiment	mitten	soft	_	-	-	_	_	_	_	R≒L
Z4	claw rudiment	twin leaves	soft	_	—	-	—	—	_	_	R ≒ L
Megalopa	claw	Megalopa clav	semi-Hard	+	_	_	+∆	+	_	+	R > L
Crab C1	claw	Crab claw	hard	+	-~±	_	+	+	+	+	R > L
C2	claw	Crab claw	hard	+	±?	—	+	+	+	+	R > L
C3	claw	Crab claw	hard	+	+?	_	+	+	+	+	R > L
C4	claw	Crab claw	hard	+	+	_	+	+	+	+	R > L
C5	claw	Crab claw	hard	+	+	-	+	+	+	+	R > L
C6	claw	Crab claw	hard	+	+	$-\sim+$	+	+	+	+	R > L
C7	claw	Crab claw	hard	+	+	+	+	+	+	+	R > L
C8~	claw	Crab claw	hard	+	+	+	+	+	+	+	R > L

+: Presence. -: Absence.

*1: Spines of propodus (Outside, Inside): Fig. 25.

*2: Ridge lines of propodus: Fig. 15E.

*3: Closer apodeme of dactyl. +: Presence. -: Absence.

*4: Asymmetry of pereiopod rudiment was not observed.

Table 8. Effects of autotomy of the right cheliped in the megalopa stage.

				Normal laterality	Reversed laterality		
Experiment	М		C1	C	34		
(Treatment)		1cheliped (Left only)	2 chelipeds (Right&Left)	R-Cr&L-cu	L-Cr&R-cu		
D-Autotomy	201		21*	0	16		
R-Autotomy	307	17		0	17		
Control	18	0	11	5	0		

*: Small right chela was regenerated at C1 (Fig. 26). M: megalopa. C1: 1st crab stage.

	Forn	n of the pa	ired chela	ae	Beh	avior				
Handedness	Propodu	s height	Size o	of α*	Shell-crushing	Shell-crushing experiment**				
(dominant chela)	R > L	R < L	R > L	R < L	Right chela	Left chela	(N)			
Right-handed	19	19 0		0	19	0	19			
Left-handed	0 12		0 12		0	12	12			

Table 9. Judgement of handedness (form and behavior) in maternal females.

*: Tooth height. **: Which chela was used for crushing?

R: Right chela. L: Left chela.

Table 10. Handedness (behavior) of the megalopa (M) and the juvenile crabs (C1) born from maternal females with different handedness.

Aquarium	Mater	nal female	Me	egalopa (M)		The f	The first crab (C1)			
Aquanum	Number	Handedness	Right-handed	Left-handed	unclear	Right-handed Left-handed unclear				
tank 1	1	Right	24	24 0 2		7	0	1		
tank 2	2	Right	23	0	0	12	0	0		
tank 3	2 Right		28	0	0	*	*	*		
tank 4	2 Right		*	*	*	10	0	0		
	7 total		75	0	2	29	0	1		
tank 5	1	Left	28	0	2	9	0	0		
tank 6	2	Left	36	0	0	18	0	0		
tank 7	2 Left		22	0	0	15	0	0		
	5 total		86	0	2	42	0	0		
	12	Total	161	0	4	71	0	1		

-*: Not inspected.

Handedness of maternal female was judged by both the form (**Table 4**) and the behavior (**Table 9**). Handedness of M and C1 were judged by "shellfish-crushing experiment (behavior)" (**Fig. 6**, **Fig. 24**).

	Materna	al female	1st crab s	stage (C1)
Aquarium	Normal laterality	Reversed laterality	Normal laterality	Reversed laterality
	R-Cr&L-cu	L-Cr&R-cu	R-Cr&L-cu	L-Cr&R-cu
tank 1	1	0	22	0
tank 2	2	0	20	0
tank 3	2	0	20	0
tank 4	2	0	22	0
tank 5	0	1	20	0
tank 6	0	2	21	0
tank 7	0	2	20	0
Total	7	5	145	0

Table 11. Chela laterality (form) of 1st juvenile crabs (C1) born from maternal females with different laterality.

R-Cr&L-cu: Right crusher&Left cutter. L-Cr&R-cu: Left crusher&Right cutter.

reappears alter auto	eappears after autotomy.														
Experiment		1			2			3			4			5	
Days after autotomy	I	Day 0		Da	Day 23-25		Day	Day 140-142		Day 344-346			Day 382-383		-383
(Date) (22 Jun., 2012)		2012)	(15	-17 .	Jul.)	(9-1	12 No	ov.)	(1-3 .	Jun.,	2013)	(10	-11 .	Jul.)	
Handedness (behavior)		L	no	R	L	no	R	L	no	R	L	no	R	L	no
Control (N)	36	0	0	36	0	0	21	0	1	15	0	0	10	0	0
R-autotomy (N)*	36	0	0	0	36	0	1**	13	0	0	9	0	0	6	0
Crab stage		C1		(C5-C	6	C,	11-C	12	С	11-C	13	C	12-C	14
Total carapace width [cm] 0.5			1.8-3.2		8.	8.3-13.3		10.6-14.1		4.1	11.0-15.0		5.6		
Carapace width [cm] 0.3			1.3-2.3		6.	6.4-10.2		8.1-10.8			8.5-12.2		2.2		

Table 12. Shell crushing experiment to examine whether right-handedness (behavior) reappears after autotomy.

no: no response to the snail. **: The left crusher chela was lost at ecdysis on Day 47 (C8).

Control: no experience of autotomy.

*: R-autotomy: right chela was autotomized at C1 (Day0).

Table 13. Laterality (form of α tooth) of right and left chela after autotomy.

	-	-		-		
Days after autotomy	Da	ay O	Da	iy 29	Day	/ 390
(Date)	(22 Jur	ie, 2012)	(21	July)	(18 Jul	y, 2013)
	normal	reversed	normal	reversed	normal	reversed
Laterality (morphology)	R-Cr&L-ci	uR-cu&L-Cr	R-Cr&L-c	uR-cu&L-Cr	R-Cr&L-cu	uR-cu&L-C
Control (N)	36	0	36	0	10	0
R-autotomy (N)*	36	0	0	36	0	6
Crab stage	(C1	appr	ox. C6	C12	- C14
Total carapace width [cm]	C).5	2.4	- 3.3	11.0	- 15.6
Carapace width [cm]	C).3			8.5 -	- 12.2

*: Right chela was autotomized on Day 0.

(R-Cr: right crusher. L-cu: left cutter.): Normal laterality.

(R-cu: right cutter. L-Cr: left crusher.): Reversed laterality.



Reversed laterality R-cu & L-Cr

Normal laterality R-Cr & L-cu

Table 14. Dentition (β)	of control a	nd r-autotomy g	group (on Day 390).
-------------------------	--------------	-----------------	---------------------

Exporimont	Ri	ght chela: R	÷β	L	eft chela: L·	-β	Number of crabs
Experiment	Туре і	Туре +	Others	Туре І	Type +	Others	inspected
Control	9	0	0	0	9	0	9
R-autotomy	0	4	2	0	6	0	6

R- β , molar on the right propodus; L- β , molar on the left propodus. Dentition (β) was inspected on Day 390 (C12-C14). Type I,Type+: see **Fig. 28** and **Fig. 29**.

Table 15. Growth (propodus height) of the left chela and conversion to the crusher chela following autotomy of the original right crusher chela.

Evperiment	Propodus height						Crab	growth	stage					
Lypenment	Ratio	М	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12
	R-Cr (mm)	0.49	0.73	0.98	1.46	1.97	2.72	3.80	5.00	6.7	8.0	9.9	12.7	16.2
Control	L-cu (mm)	0.47	0.67	0.88	1.29	1.78	2.28	3.44	4.44	5.7	6.9	8.5	11.2	14.5
	Cr / cu	1.05	1.10	1.11	1.14	1.11	1.19	1.10	1.13	1.17	1.16	1.16	1.13	1.12
	R-cu (mm)		Au.	Abs.	0.93*	1.66	2.34	3.32	4.60	5.8	7.3	8.8	10.9	14.6
R-autotomy	L-Cr (mm)		0.67	0.88	1.31	1.92	2.66	3.76	5.01	6.3	8.1	9.6	11.9	15.6
	Cr / cu		•	•	1.41	1.16	1.14	1.13	1.09	1.09	1.11	1.09	1.09	1.07

Au.: The right chela was autotomized at stage C1 (the first crab). Abs.: Absence of the right chela. *: A small chela regenerated at the right. Note that in the same age, the crusher chela (Cr) was a little larger in the control group than in the r-autotomy group.

Control: data were obtained from one individual. R-autotomy: data show the mean values of two individuals. See **Fig. 31**, **Fig. 34A·B** and **Table 1 (Appendix)**.

Table 16. Morphological measurements (mean±SD) of paired crusher and c	utter (chela.
Comparison with data of the blue crab.		

	Study report	Con Right-hand	trol*2 ded crabs*2	experience of	R-Auto Left-hand	otomy*2 ed crabs*2	experience
	(species)	Normal la	terality*1.2	autotomy	Reversed	laterality*1.2	ofautotomy
		R-Cr	L-cu	(stage)	L-Cr	rR-cu	(stage)
Propodus height	Blue crab*1	①0.273±0.012 ^a	<u>(3)0.253±0.010^b</u>	Nothing?	(2)0.263±0.006 ^c	<u>(4)0.252±0.012^b</u>	R-Cr only ? (unknown)
/ Chela length	Swimming crab*2	2①0.272±0.00 ^a	(4)0.251±0.005 ^b	Nothing	20.270±0.003ª	(3)0.258±0.000 ^c	R-Cr (C1
Blue	crab / Swim' crab	100.4%	100.8%		97.4%	97.7%	
Mechanical advantage	Blue crab	$(1)0.216\pm0.012^{a}$	④0.171±0.016 ^b	Nothing?	20.188±0.011°	30.176±0.011 ^{bc}	R-Cr only ? (unknown)
(IL / OL1)	Swimming crab*2	2①0.199±0.005 ^a	④0.173±0.005 ^b	Nothing	20.197±0.004ª	(3)0.175±0.005 ^b	R-Cr (C1
Blue	crab / Swim' crab	108.5%	98.8%		95.4%	100.6%	

*1: Govind and Blundon (1985): Callinectes sapidus. wild crabs. body weight: 150-260g. female.

*2: Masunari : *Portunus trituberculatus.* bred crabs. body weight.:153-216g. female. crab stage: C12 - C14.

R-autotomy, Left-handed crab: original right chela (R-Cr) was autotomized at C1, and right chela (rR-cu) was regenerated at C2 or C3.

(1): 1st, (2): 2nd, (3): 3rd, (4): 4th. (3)≒(4)

Means with at least one superscript letter in common are not statistically different (p < 0.05, Welch's t-test).

Table 17. Mechanical and morphological measurements (mean±SD) of the paired crusher and cutter chela of swimming crab (Portunus trituberculatus).

$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$				4 Fel	males						8	viales				
Right Crusher Left cutter Cricul Aut Left Crusher Aut Regnt cutter Cricul Aut Left Crusher Aut Resonance Resonance </th <th></th> <th>Control (Norn</th> <th>nal laterality)</th> <th></th> <th>R-Autot</th> <th>omy (Rev</th> <th>ersed laterality)</th> <th>8</th> <th>Control (Non</th> <th>mal laterality)</th> <th>5.000 - </th> <th>R-Autotom)</th> <th>(Reverse</th> <th>d laterality)</th> <th></th> <th>Dattern</th>		Control (Norn	nal laterality)		R-Autot	omy (Rev	ersed laterality)	8	Control (Non	mal laterality)	5.000 - 	R-Autotom)	(Reverse	d laterality)		Dattern
$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$		Right Crusher	Left cutter	Cr/cu	Au/ Left Cn	usher Au	I/ re-Right cutter	Cr/cu	Right Crusher	 Left cutter 	Cr/cu	Au/ Left Crush	er Au/ re-	Right cutter C	r/cu	.5
Mechanical adartrage $0.055440.224^{4}$ 0.3 $00.79640.029$ 0.9 $00.74740.004^{45}$ $0.13440.124^{4}$ = L / OL3 (4 4mm) $0.055440.124^{4}$ $0.32541.14$ $0.15546.7$ 1.91 $0.079640.029$ 0.94 $0.74740.004^{45}$ $0.1344.006^{4}$ $0.1344.006^{4}$ $0.1344.006^{4}$ $0.1344.006^{4}$ $0.17414.006^{4}$ 1.19 $0.20340.12^{2}$ $0.16546.77$ 2.33 $0.079640.029^{4}$ $0.74740.004^{46}$ $0.1744.006^{4}$ $0.1744.006^{4}$ $0.1744.006^{4}$ $0.17410.06^{4}$ $0.17410.06^{4}$ $0.17410.06^{4}$ $0.17410.06^{4}$ $0.1264.010^{2}$ $0.174740.004^{46}$ $0.1564.017^{4}$ $0.17410.004^{46}$ $0.1264.010^{4}$ $0.17410.014^{4}$ $0.1264.010^{4}$ $0.17410.014^{4}$ $0.1264.010^{4}$		(g=u)	(u=5)	ratio	C* (n=	3) C	* (n=3)	ratio	(n=3)	(n=3)	ratio	C* (n=3)	ڻ	(n=3) r	atio	-ig. 34
Princh force* Female + Male Female	Mechanical ad/antage = IL / OL3 (¢4mm)	0.854±0.024ª	•		0.793	±0.012 ^b	4	1 - 12	⊕0.796±0.02	·		094 @0.747±0.()04 ^{ª-b}			
(Newton) 032.5 ± 11.4 016.5 ± 67 197 229.5 ± 12.7 107 12.6 ± 77 238 12.6 ± 77 238 12.6 ± 77 238 12.6 ± 77 238 12.6 ± 77 12.6 ± 77 238 12.6 ± 77 12.6 12.6 ± 776 12.6 12.6 ± 7640.50^{2} 12.6 $12.6+17.6^{2}$ 12.6 $12.6+17.6^{2}$ 12.6 $12.6+17.6^{2}$ 12.6 $12.6+17.6^{2}$ 12.6 12.6 12.6 $12.6+17.6^{2}$ 12.6 $12.6+17.6^{2}$ 12.6 $12.6-17.6^{2}$ 12.6 $12.6-17.6^{2}$ 12.6 $12.6-17.6^{2}$ $12.6-17.6^{2}$ $12.6-17.6^{2}$ $12.6-17.6^{2}$ $12.6-17.6^{2}$ $12.6-17.6^{2}$ $12.6-17.6^{2}$ <td>Pinch force*</td> <td>Female + Male</td> <td>Female + Male</td> <td></td> <td>Female -</td> <td>+ Male</td> <td>Female + Male</td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td>Ш.</td> <td>attern</td>	Pinch force*	Female + Male	Female + Male		Female -	+ Male	Female + Male								Ш.	attern
	(Newton)	D32.5±11.4	©16.5±6.7	1.97	@29.6±	12.7 0.7	7 @12.6±7.7	2.35							1	ပ
carapace width (m) Apodeme height (Apodeme area (mm ²) /	02.07±0.11ª	01.74±0.06	1.19	©2.03±	0.12 ^a	(1.69±0.02 ^b	1.20	02.46±0.10 ^a	@2.12±0.11 ^{ht}	1.16	2.26±0.2	(O)	1.86±0.17°	22	
Apodeme height / carapace width (%) $0:30\pm0.44^{a}$ $0:7.50\pm0.24^{b}$ 124 $0:s$ $0:7.56\pm0.50^{b}$ $1:2$ $0:s$ $0:7.56\pm0.24^{b}$ 124 $0:s$ $0:7.98\pm0.53^{a}$ $0:s$ $0:7.98\pm0.53^{a}$ $0:s$ $0:5.25\pm0.27^{b-1.12}$ IL / carapace width (%) $0:38\pm0.08^{a}$ $0:5.23\pm0.11^{b}$ $1:20$ $0:s$ $0:2.7\pm0.06^{a}$ $1:a$ $0:5.46\pm0.09^{b}$ $1:15$ $0:s$ $0:7.74\pm0.3^{a}$ $1:a$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $1:a$ $0:6.23\pm0.016^{a}$ $0:8$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $1:a$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $1:a$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $0:10^{a}$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $0:6.13\pm0.03^{a}$ $0:6.13\pm0.03^{a}$	carapace width (mm,														4	attern
$ \begin{array}{ c c c c c c c c c c c c c c c c c c c$	Apodeme height / carapace width (%)	09.30±0.44ª	©7.50±0.24 ^b	1.24	138 @9.08#	0.41 ^a 0.91	7 07.26±0.50	1.25	08.36±0.21ª	@6.97±0.34	1.20	036 @7,98±0.5%	3ª 0.90 @(3.25±0.27 ^{be}	38	ပ
$ \begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	IL / carapace width (%)	D6.38±0.08ª	④5.33±0.11 ^b	1.20	⁰³⁸ @6.27±	0.06ª 1.02	2 35.46±0.09 ^b	1.15	06.28±0.14ª	(1)5.31±0.14 ^b	1.18	^{0.98} @6.13±0.00	3ª 1.04 @	5.50±0.15°	11	
$ \begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	Propodus height / carapace width (%)	017.6±0.2ª	①15.7±0.1 ^b C13 only→	1.12	039 @17.4±	0.2 ^a 1.0	4 @16.3±0.2 ^c 4 @16.4	1.07	017.6±0.0 ^ª	(15.8±0.3 ^b C13 only→	111	097 @17.1±0.4	1.02	16.1±0.5 ^b	99. H	Dattern B
$ \begin{array}{c c c c c c c c c c c c c c c c c c c $	Prop. h. / Chela length	00.272±0.006ª	@0.251±0.005 ^b		0.99 @D.2704	40.003 ^a 1.00	³ @0.258±0.000 ⁶		O0.229±0.005	@0.210±0.00	2	0.96 @0.220±0.0	10 1.00 30	1.211±0.009		1
Total carapace width(mm) 142±7 10.35 C13 only \rightarrow $0.76.7\pm1.6$ $0.75.3\pm1.8$ 1.00 $0.76.9\pm2.2$ 1.00 $0.75.0\pm1.9$ 1.03 Total carapace width (mm) 142±7 10.35 147±8 148±3 0.99 147±6 Carapace width (mm) 109±4 1.03 112±5 115±4 0.99 113±6 Crab stane C13 C12-C13 C13-C13 C13 C13-C14	Chela legnth / carapace width (%)	064.7±1.0	4 62.7±0.8	1.03	1.00 064.5±	0.3 1.01	1 @63.2±0.6	1.02	@76.7±1.6	1 75.3±1.8	1.02	1:02 (D77.9±3.1	1.01	6.3±3.1	02 F	Dattern B?
Total carapace width(mm) 142±7 10.35 147±8 148±3 0.99 147±6 Carapace width (mm) 109±4 1.03 112±5 115±4 0.99 113±6 Crab stare C13 C12-C13 C13 C13-C14 0.99 C13-C14							C13 only →		@76.7±1.6	@75.3±1.8		100 076.9±2.2	1.00 @]	75.0±1.9	03	
Carapace width (mm) 109±4 1.03 112±5 115±4 0.89 113±6 Crab stane C13 C12-C13 C13 C13-C14 C13-C14	Total carapace width(mm)	142	±7		0.35	147.	±8	5	14	8±3		66.0	147±6		5	
Crah stane C13 C13-C13 C13 C13 C13-C14	Carapace width (mm)	109	77		1.03	112	ŦQ		F	5±4		0.99	113±6			
	Crab stage	G	3			C12-(C13	23	S	13			C13-C14		172	

The mesurement of pinch force was done on the crab stage. C11-C12.

*: Au / C=R-autotomy / Control.

Cr / cu ratio
 PL < PH < IL ≑ Closer apodeme height ≒ α tooth height.
 ①1st, @2nd, @3rd, @4th. Cr. crusher chela. Cu: cutter chela. IL: input lever length.

		Rigth-han	ded crabs	Left-hand	ded crabs	Shell length
		R Crusher	L cutter	L Crusher	R cutter	of bivalves
Nu	mber of crabs	2	3	1	2	
C	arapace width [mm]	169.2:	±12.2	168.4	±9.0	
Propodu	uth height / CW [%]	①17.7±0.6	③16.0±0.7	②16.8±0.4	④15.2±1.4	
Apod	em height / CW [%]	10.07 ± 0.55		8.70±0.35		
	IL / CW [%]	6.65±0.27		5.80 ± 0.30		
Mechanic	al advantage (IL/OL1)	0.202 ± 0.007		0.182 ± 0.010		
Р	inch force [newton]	①more than* 138.9±19.2	③ 62.5±15.7	② 105.2±24.0	④ 58.1±19.8	
Succes	Japanese littleneck	23		12		40.9 ± 2.0
crabs	Bloody clam	22		11		31.7 ± 2.6
[N]	Hard clam	8		1		44.6 ± 2.3
Success	Japanese littleneck	100%		100%		
	Bloody clam	96%		92%		
Tate [70]	Hard clam	35%		8%		

Table 18. Comparison of shellfish crushing-success between the right- and left- handed female crabs corrected from the field.

Apodeme height: closer apodeme height. IL: input lever length. OL1: output lever 1 length.

The crabs were collected from the field. $\stackrel{\bigcirc}{\rightarrow}$ Wild female crabs .

Japanese littleneck (*Ruditapes philippinarum*). Bloody clam (*Scapharca kagoshimensis*). Hard clam (*Meretrix pethechialis*).

* : The pinch force of the 8 crabs exceeded maximum value of the apparatus (152 newton).

-			-	
	the IL / C	DL3 value		
	original R-Cr right-handed crabs	converted L-Cr left-handed crabs	L / R (%)	R / L (%)
ି∵ male	0.796	0.747	93.9%	107%
$\stackrel{\circ}{+}$: female	0.854	0.793	93.0%	108%
average	0.825	0.770	93.5%	107.5%
719	93%	94%		
우 / 군	107%	106%		

Table 19. Comparison of mechanical advantage (the IL / OL3 value) of crusher chela between right- and left-handed crabs kept in the aquarium.

Reared crabs from C1 to C13 stage.

Right-handed crabs: no experience of autotomy.

Left-handed crabs: original R-Cr was autotomized at C1.

 \cdot Mechanical advantage (the IL / OL3 value) : original R-Cr > converted L-Cr.

: female > male.

	Morphology	of the paired right an	d left chela	
Experiment	Normal laterality	Reversed laterality	Double crushers	No. of crabs
	R-Cr & L-cu	R-cu & L-Cr	R-Cr & L-Cr	
Control	9	0	0	9
R-autotomy	0	6	0	6
Adhesion 1	6	0	7	13
Adhesion 2	4	0	3	7
Ad. total	10	0	10	20

Table 20. Effect of immobilization in the right crusher chela. (forms of α teeth).

R-Cr, right crusher; R-cu, right cutter; L-Cr, left crusher; L-cu, left cutter.

 α tooth was inspected at C10-C11 stage.

Adhesion 1: Use of the right chela was immobilized using a quick-drying adhesive (cyanoacrylate) applied at the each stage (C1 - C5 crab stages).

Adhesion 2: Use of the right chela was immobilized using adhesive at the first (C1) and second (C2) crab stages.

Note: the right crusher (R-Cr) was never converted to a cutter (R-cu) in Adhesion 1 and 2. Normal laterality, Reversed laterality and Double-crushers (**Fig. 40**).

Table 21.	Dentition	(β tooth)	of crabs	with a	crusher chela	on both	sides (R-Cr&L	-Cr)
(adhesion	1 and 2).	(forms of	β teeth)						-

Experiment	Right chela: R-β			L	eft chela: L·	-β	Number of crabs
Experiment	Туре і	Туре +	Others	Туре І	Туре +	Others	inspected
Control	9	0	0	0	9	0	9
R-autotomy	0	4	2	0	6	0	6
Adhesion 1	7	0	0	1	4	2	7
Adhesion 2	3	0	0	1	2	0	3
Ad. total	10	0	0	2	6	2	10

R- β , molar on the right propodus; L- β , molar on the left propodus. β tooth was inspected at C11-C13 stage.

Control : R-Cr&L-cu.

R-autotomy : R-cu&L-Cr.

Adhesion 1 and 2 : Inspected only the crab has double crushers (R-Cr & L-Cr). See Fig. 40.

Forms of β : type I : original R-Cr type (Fig. 28, Fig. 41). type+ : original L-cu type (Fig. 28, Fig. 29). Others : other type.

(Coenobita rugosus).							
Group	Before	autotomy	After molting				
	Normal laterality (left handed)	Reversed laterality (right handed)	Normal laterality (left handed)	Reversed laterality (right handed)			

Table 22.	Results	of removal	of the left	major chela	in terrestrial	hermit crab
(Coenobi	ta rugos	us).		-		

8

8**

0

0

*L-autotomy: Left major chela was autotomized.

8

8

Control

L-autotomy*

**Left major chela was regenerated at the next 1st molt.

: R-minor chela & L-major chela : Left- handedness. Normal laterality Reversed laterality : R-major chela & L-major chela : Right- handedness.

0

0



1 ガザミについての概要

ガザミ Portunus trituberculatus (Miers 1876) は、十脚目・短尾下目・ワタリガニ上科に海棲のカニである。額に3歯があり、種名*trituberculatus*の由来となった(三宅 1998)。分類学上の詳細な位置をFig. 3 (Appendix)に示した。

+脚目の名のとおり,(左右に5対)合計10本の脚を持っている。そのうち,1番前方の1対 はハサミ状になっており,鉗脚と呼ばれる(Fig.1 (Appendix))。

分布域

我が国では函館から九州の沿岸・韓国・中国・台湾に分布し,水深5~30mの砂・砂泥底 に多く,内湾又は内湾近くに生息している(三宅 1998)。小型底引き網や刺し網で漁獲され, 産業上,重要なカニである(ガザミ種苗生産研究会 1997)。ワタリガニ(swimming crab)の名 前のとおり,泳ぐことが上手く,砂にも簡単に潜る。

食性

肉食性が強いとされており、全甲幅0.7~10 cmの天然ガニの胃内容物として、貝類(ホトトギスガイ、アサリ、ムシロガイ等)、多毛類、甲殻類(エビ類、フジツボ幼生、かい脚類、 カニ類(イシガニ、ガザミ、エビジャコ等)、魚類(ハゼ類、ネズミゴチ、カレイ類)が確認さ れている(松井ほか 1986)。

寿命

大島(1938)は、早期ふ化個体は満2年、晩期ふ化個体は満3年の寿命であるが、一部は更に1,2 年生残すると推定している。浜崎(1996)は、大部分の雄ガニの寿命は2年、雌ガニの寿命は3 年で、一部はさらに1~2年生存すると推察している。さらに、有山(1993)によれば、雌の寿 命は3~4年、雄は大部分が2~3年と推察され、齢期はC14~C15に達するとされるが、どの 群の雄もC14~15に達するのか、それ以前に死亡するかは不明である。

最大サイズに関する報告は多くないが,有山(1993)の調査では,最大で全甲幅は雌で266 mm,雄で256 mmの報告がある。

幼生の発育(齢期の進行): Fig. 2 (Appendix)

ガザミの幼生はゾエア(Z)4~5齢,メガロパ(M)1齢を経て最小成体型である第1齢稚ガニ (C1)へ成長する(大島 1938,八塚 1957)。以後,1回脱皮する毎にC2,C3,C4・・・と成長して いく。

通常は4齢ゾエア(Z4)が脱皮するとMになる(ガザミ種苗生産研究会 1997)。Z5を経る場合は希である(八塚1957,ガザミ種苗生産研究会1997)。

齢期の進行は, 卵, Z1(1齢ゾエア), Z2, Z3, Z4, (Z5), M(メガロパ), C1(1齢稚ガニ), C 2, C3・・・のようになる。

水産資源としての重要性

全国のガザミ類の漁獲量は近年2,600~4,200トンの範囲にあり,漁獲金額は約35~55億円 となっている。このうち,瀬戸内海は、その漁獲量が1,200~2,500トン,漁獲金額は約22~32 億円であり、全国の5~6割を占めており、重要な漁場である。ガザミ類の漁獲の大部分を占 めるガザミの種苗生産技術開発は、昭和30年代後半に本格化し、昭和61年以降、北は秋田県 から南は鹿児島県までの二十数機関の栽培漁業センター等で、年間5,000万個体前後の種苗 が生産され、2,000万個体以上の種苗放流が行われるようになった(津崎、水産総合研究セン ター玉野栽培センターHP, http://ncse.fra.affrc.go.jp/00kenkyu/001topics/060 topics_101.html, 2011年)。 2 付 図



Fig. 1 (Appendix). Dorsal view male and female swimming crabs (*Portunus trituberuculatus*).

Crabs were collected from the field.



embryos

↓ hatching



Fig. 2 (Appendix). Developmental stages of the swimming crab (*Portunus trituberculatus*).

Embryos hatch to zoea (Z) which molts 4 times to become megalopa (M) then the first stage crab(C1). Z1- Z4, left-side view. M and C1: dorsal view.

- Body size: Z1: RDL* 1,375 μ m, Z2: RDL 1,813 μ m, Z3: RDL 2,600 μ m, Z4: RDL 4,000 μ m, C1: TCW $\,$ 4.75mm.
- * RDL: Rostro Dorsal Length, as the distance between the tips of the dorsal and rostral spines (Philip 2017, ガザミ種苗の量産技術 1983).

Phylum Arthropoda 節足動物門 Subphylum Crustacea 甲殼亜門 Malacostraca 軟甲綱 Class Order Decapoda 十脚目 Suborder Pleocyemata 抱卵亜目 Infraorder Anomura 異尾下目 Superfamily Paguroidea ホンヤドカリ上科 Family Coenobitidae オカヤドカリ科 Genus Coenobita オカヤドカリ属 • Coenobita rugosus (ナキオカヤドカリ) Family Paguridae ホンヤドカリ科 • Pagurus samuelis (Blueband hermit crab) Superfamily Lithodoidea Family Lithodidae タラバガニ科 • Lopholithodes foraminatus (Brown box crab) · Paralithodes brevipes (ハナサキガニ) Infraorder Astacidea ザリガニ下目 ・Homarus americanus (アメリカンロブスター) ・Procambarus clarkii (アメリカザリガニ) Infraorder Brachyura 短尾下目 Superfamily Calappoidea カラッパ上科 • Calappa granulata (Shamefaced crab) • Calappa tortugae Superfamily Cancroidea イチョウガニ上科 • Cancer productus (Red rock crab) Grapsoidea イワガニ上科 Superfamily • Eriocheir japonica (モクズガニ) ・ Chiromantes haematocheir (アカテガニ) Superfamily Eriphioidea • Menippe mercenaria (Florida stone crab) Superfamily Ocypodoidea スナガニ上科 ・Uca lactea (ハクセンシオマネキ) Superfamily Portunoidea ガザミ/ワタリガニ上科 Family Portunidae ガザミ/ワタリガニ科 Subfamily Polybiinae • *Liocarcinus depurator* (Harbour crab) Subfamily Portuninae ガザミ亜科 Genus *Callinectes* アオガザミ属 ・*Callinectes sapidus* (Blue crab, ブルークラブ) Genus *Portunus* ガザミ属 Portunus argentatus (ヒメイボガザミ)
 Portunus pelagicus (タイワンガザミ)
 Portunus trituberculatus (Swimming crab, ガザミ)
 Genus Scylla ノコギリガザミ属
 Scylla serrata (アミメノコギリガザミ) Genus Ovalipes • Ovalipes catharus (Paddle crab) Subfamily Thalamitinae Genus Charybdis イシガニ属 Charybdis bimaculata (フタホシイシガニ)
 Charybdis japonica (イシガニ)
 Genus Thalamita ベニツケガニ属 • Thalamita sima (フタバベニツケガニ) Superfamily Potamoidea ・*Geothelphusa dehaani*(サワガニ)

Fig. 3 (Appendix). Systematic position of Swimming crab (*Portunus trituberculatus*). modified from JAMSTEC, Taxonomic tree (http://www.godac.jamstec.go.jp/bismal/j/taxontree) (2017).





Fig. 4 (Appendix). The paired crusher and cutter chela of the swimming crab. At the crab stage C13. on Day 390 (Table 12, Table 13 and Table 17).

- (A) ♀ Female. R-autotomy group (original R-Cr was autotomized at C1). : Reversed laterality.
 Control group (no experience of autotomy). : Normal laterality.
- **(B)** ∧ Male.



R-autotomy group: Left-handed. Control group: Right-handed.

	Treatment : Behavior : Form :	Control (without autotomy) Right handed Normal laterality		R-autotomy (R-Cr was autotomized Left handed Reversed laterality		
		original Left cutter	original Right crusher	converted Left crusher	regenerated Right cutter	
	in the second seco					
β	type :	+	Ι	+	+	
α	type :	cu	Cr	Cr	cu	

Fig. 5 (Appendix). Comparison of the fixed finger (the lower teeth, β) between right-handed crab (R-Cr&L-cu) and left-handed crab (L-Cr&rR-cu).



 α type : Cr cu Cr Fig. 6 (Appendix). Comparison of the movable finger (the upper teeth, α) between right-handed crab (R-Cr&L-cu) and left-handed crab (L-Cr&rR-cu).



Fig. 7 (Appendix). Morphology of the chelae in a crab that has been kept in the laboratory from C1 to C13 stage (no experience of autotomy).

TCW: 162 mm, CW: 126 mm. ♀ Female. C13 stage. Control group (experiment 5, Table 12 and Table 13).
This crab has been kept in the laboratory from C1 (Day 0) to C13 (Day 390).
No experience of chela autotomy at least from megalopa (M) to C13 stage.
See Fig. 2 for chela dentition.

3 付表

Group	sex	Cr /cu ratio *				developmental	number of complex	
Group		Average	min.	2	max.	stages	number of samples	
Control	o ⁷ male	1.112	1.086	~	1.127	C13	3	
	♀ female	1.118	1.104	~	1.139	C13	5	
	average	1.115						
	total		1.086	~	1.139	C13	5	
R-autotomy	o ⁷ male	1.061	1.053	~	1.069	C13~C14	3 (C13×2, C14×1)	
	♀ female	1.066	1.055	~	1.083	C12~C13	3 (C12×1, C13×2)	
	average	1.063						
	total		1.053	~	1.083	C12~C14	6	

Table 1 (Appendix). Comparison of Cr/cu ratio between control and r-autotomy group.

Cr: crusher chela. cu: cutter chela.

*Cr / cu ratio = (propodus height of Cr) / (propodous height of cu).

Control : R-Cr & L-cu.

R-autotomy: L-Cr & rR-cu.

See Fig. 31 and Fig. 34A·B.