

## 淡水エビ類 8 種の第 1 期, 第 2 期ゾエアの光に対する応答

荒木 晶<sup>1†</sup>・井手口佳子<sup>2</sup>・浜野龍夫<sup>1,3</sup>

### Response to light in first and second stage zoeae of eight freshwater shrimps

Akira Araki<sup>1†</sup>, Keiko Ideguchi<sup>2</sup> and Tatsuo Hamano<sup>1,3</sup>

**Abstract** : The vertical migration of the first stage of five diadromous atyids (*Caridina multidentata*, *C. typus*, *C. leucosticta*, *C. serratirostris*, *Paratya compressa*) and two diadromous palaemonids (*Macrobrachium japonicum*, *M. formosense*) and a non-diadromous palaemonid shrimp (*M. nipponense*) and second zoeae of *C. multidentata* and *M. formosense* were observed under different light and salinity conditions. The first and second zoeae spread over the whole of the water column during darkness, and sank to the bottom under the light independent of the various salinity and light conditions, though there were slight differences among species. The swimming ability of the zoea is limited, thus this vertical migration is considered to be not useful for homing migration. This vertical migration at night is considered to be useful in order to feed on organic material and avoiding predators on the bottom.

**Key words** : zoea, atyid shrimp, palaemonid shrimp, vertical migration, light

### 緒 言

通し回遊性ヌマエビ類やテナガエビ類は、ゾエアで孵化し、1ヵ月近い浮遊幼生期を持つ。幼生の発育には塩分が不可欠であり<sup>1)</sup>、稚エビに変態したのち河川を遡上する<sup>2,3)</sup>。最近まで、河川より流下した幼生が河口の汽水域または海でどのように分布し、成長しているかについてはほとんど知られておらず、天然域における幼生の生態解明についての課題は多く残されていた<sup>4,5)</sup>。しかし、*Caridina* 属の種について、遺伝的多様性の種間差を指標にして海域における幼生の分散について比較生物系統地理学的に明らかにした研究<sup>6)</sup>、塩分への適応が海域での幼生分散に重要な役割を果たしていることを明らかにした研究<sup>7)</sup>、幼生の生残や成長への餌の影響を調べた研究<sup>8)</sup>など、急速に知見が増えてきている。また、*Paratya* 属の種についても、通し回遊種と近縁の陸封種についての幼生の保持戦略を餌の観点から比較した研究もある<sup>9)</sup>。海産の底生無脊椎動物でも、初期生

活史に浮遊幼生期を持つものは多く、その分散または滞留、回帰、着底についての研究は数多く行われているが<sup>10,11)</sup>、そのメカニズムの詳細はあまり解明されていない。幼生は遊泳能力の乏しいプランクトンであるため、光や塩分のような物理的刺激をきっかけとして、水中での分布位置、特に分布深度を変化させていると考えることができる。そこで、通し回遊型の生活史を持つヌマエビ類5種（ヌマエビ *Paratya compressa*、トゲナシヌマエビ *Caridina typus*、ミゾレヌマエビ *C. leucosticta*、ヒメヌマエビ *C. serratirostris*、ヤマトヌマエビ *C. multidentata*）、テナガエビ類2種（ヒラテテナガエビ *Macrobrachium japonicum*、ミナミテナガエビ *M. formosense*）と、通し回遊型の生活史はとらないが浮遊幼生期を持つテナガエビ *M. nipponense* の2型（河口域群 = the estuary group, 淡水湖群 = the freshwater lake group）の合計8種2型、計9種類について、それらの第1期、第2期ゾエアの垂直移動に対する光の影響を室内実験により観察した。

2021年6月28日受付, 2021年9月3日受理

1 水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

2 水産大学校研究科 (Graduate School of Fisheries Science, National Fisheries University)

3 現所属: 徳島大学大学院社会産業理工学研究部 (Graduate School of Technology, Industrial and Social Sciences, Tokushima University)

† 別刷り請求先 (Corresponding author): arakia@fish-u.ac.jp

## 材料と方法

### 実験動物

トゲナシヌマエビ、ヒメヌマエビ、ミゾレヌマエビの抱卵雌は、1997年8月5日に長崎県の雪浦川で採集した。ヤマトヌマエビ、ヌマエビは、1997年8月17日に徳島県の伊座利川で採集した。採集したエビは、種ごとに分けて濾過装置を付けた60 cm水槽で飼育し、発眼卵を持ったときには、1リットルのプラスチックビーカーへ個別に収容し、緩やかなエアレーションを施して孵化するまで飼育した。個別飼育時の水温は22°C~24°Cとし、一日おきに市販のザリガニ用餌料（ザリガニのエサ、キョーリン社）2~3粒を与え、飼育水の半量を換水した。孵化した第1期ゾエアは24時間以内に実験に供した。また、ヤマトヌマエビについては、第2期ゾエアについても実験の対象とした。ゾエアの飼育方法は、Hayashi & Hamanoの方法<sup>1)</sup>に準じた。つまり1個体の雌から孵化した全幼生を、50%海水(体積%)を満たした3つの1リットルガラスビーカーに分けて飼育した。餌は海産種苗用初期飼料（LOVE LARVAE No. 6, マルハ社）をすりつぶしたものを飼育水に溶かし、ピペットでビーカーの底へ投与した。第2期ゾエアへの脱皮は孵化後3~5日に起きた。

ヒラテテナガエビの抱卵雌は1998年7月10日に長崎県の雪浦川で、ミナミテナガエビの抱卵雌は1998年6月20

日に山口県の川棚川でそれぞれ採集した。テナガエビ（河口域群）の抱卵雌は、1998年8月30日に徳島県の吉野川河口の汽水域で、テナガエビ（淡水湖群）の抱卵雌は、1998年5月15日に山口県の小野湖で採集した。採集したエビ類は、濾過装置を付けた60 cmまたは90 cm水槽で種別に飼育し、発眼卵を持ったときには5リットルの小型ガラス水槽へ個別に収容し、緩やかなエアレーションを施して孵化するまで飼育した。個別飼育時の水温は22°C~24°Cで、養魚用飼料（ノヴァ EP-5, マルハ社）を1日置きに2~3粒与えた。飼育水は5日置きに約半量を換水した。孵化した第1期ゾエアは24時間以内に実験に供した。また、ミナミテナガエビについては、第2期ゾエアについても実験を行った。ゾエアの飼育方法は諸喜田の方法<sup>12)</sup>に準じ、1個体の雌から孵化した全幼生を、50%海水(体積%)を満たした10リットルの円形水槽に入れ、ごく緩やかなエアレーションを施し、アルテミアのノープリウスを投餌して飼育した。第2期ゾエアへの脱皮は孵化後3~5日で起こった。

### 実験方法

実験には、高さ1 m、内径36 mmの円筒型をした透明なアクリル水槽を用いた。円筒型アクリル水槽に収容した幼生が見えるように、水槽側面の半分を黒く塗った(Fig. 1)。5本の円筒型水槽を準備し、それぞれに塩分(PFU)が0.0 (=淡水)、8.3、16.5、24.8、33.0 (=全海水)の水を入れた。水は、淡水は水道水、海水は天然の濾過海水を用い、実験水温と同温の恒温室内で、各々エアレーションを施しながら12時間以上汲み置き、水温を安定させたのちに使用した。汽水は、淡水と海水を、塩分を測定しながら別の容器でよく攪拌して混合し、水槽へ入れた。ヌマエビ類の実験には、それぞれの水槽に、1個体の雌から同時に孵化した幼生を100個体ずつ入れ、計500個体を使用した。実験は種ごとに行った。なお、ヒメヌマエビについては、抱卵数が他種より少なかったため1水槽あたり50個体ずつ、ヤマトヌマエビの第2期ゾエアについても、大量の飼育が困難であったため、これも50個体ずつを用いた。テナガエビ類の幼生は、ヌマエビ類のそれよりもやや大型で活発であるため、水槽内で個体同士が接触して行動に影響がでないように、各50個体ずつを用いて実験観察を行った。

幼生を入れた水槽は恒温室内に静置し、全暗下ならびに水槽の側面から光を当てた場合について、幼生の垂直方向への移動を観察した。光の条件は、光源として20Wの白色、赤色、緑色、青色の三菱蛍光灯ランプ(FL20S・W, P, G, B)

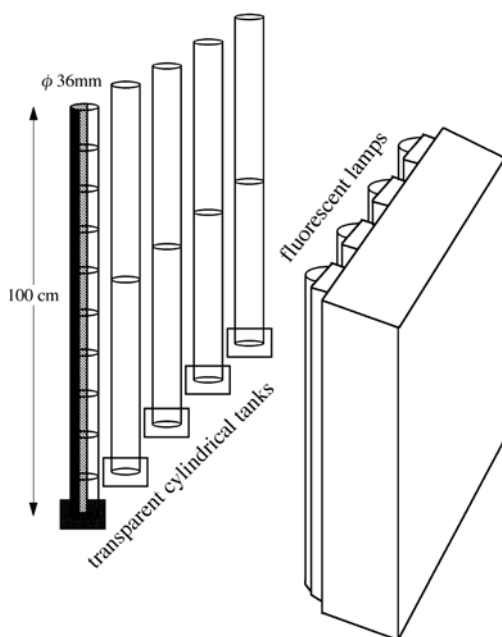


Fig. 1. Experimental apparatus to observe the reaction of zoeae of atyid and palaemonid shrimps to light.

を用いて各光質ごとに弱光 (6  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ), 強光 (60  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ) の2段階の光量を設定した。各色ごとに4本ずつの蛍光灯ランプを円筒型水槽と平行に並べて、水槽と蛍光灯ランプの距離を変えることによって水槽に達する光量を調節した (Fig. 1)。各ランプの光質の分光エネルギー分布 (Fig. 2) は、分光放射計 (MER-1010, Biospherical instruments 社) で測定した。また、光量 (光量子密度,  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ) は、光量計 (Quantum Radiometer Photometer Model LI-189,

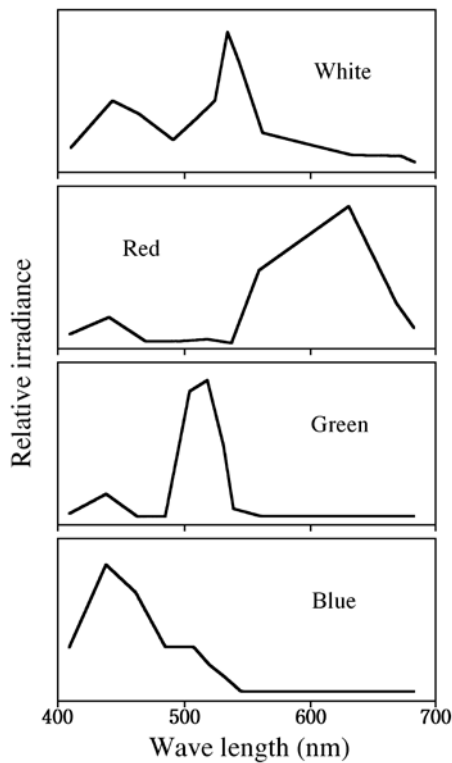


Fig. 2. Relative irradiance of the white, red, green, and blue fluorescent lamps used in the present study.

Table 1. Scores of Vertical Position Index (VP)

Score	Position of larva <sup>1)</sup>
10	0 - 10
9	10 - 20
8	20 - 30
7	30 - 40
6	40 - 50
5	50 - 60
4	60 - 70
3	70 - 80
2	80 - 90
1	90 - 100

<sup>1)</sup> 0cm at top and 100cm at bottom in a cylindrical tank.

Li-Cor 社) を用いて測定した。光量子密度と照度の関係は光質によって異なり、1  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  が白色光では約 100 lx, 赤色光では約 15 lx, 緑色光では約 150 lx, 青色光では約 60 lx であった。各実験はそれぞれ 15°C, 20°C, 25°C の3つの水温で行った。幼生を水槽に入れた後、白色蛍光灯ランプを点灯した (6  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  以下) 状態で約 1 時間放置し、水温と塩分への馴致を行ってから実験を開始した。初めに全暗下で観察したのち、各光条件下で観察した。なお、光を照射する前にはそれぞれ 1 時間、暗黒状態においた。

水深 1 m の円筒水槽を 10 cm ごとに 10 区画に区切り、各区画に位置する幼生の個体数を、実験開始より 10, 20, 30 分後に計数することにより幼生の垂直移動を観察・記録した。全暗条件下での幼生の計数は、幼生の分布位置にできるだけ影響を与えないように小型ライトを用いて短時間で行った。

### 実験結果の評価

幼生の垂直移動の結果を、以下の2つの指数を用いて表した。分布集中度指数である Morisita<sup>13)</sup> の  $I_{\delta}$  で幼生の集中度を示し、その分布する位置については、ここで提案する VP (Vertical Position Index) により表した。

$I_{\delta}$  は 10 以下の値を取り、 $I_{\delta} = 1$  のときランダム分布、 $I_{\delta} < 1$  のとき一様分布、 $I_{\delta} > 1$  で値が大きいほど 1 点集中型の集中分布を取ることを示す：

$$I_{\delta} = n (\sum x_i (x_i - 1) / N (N - 1))$$

n : 区画数 (=10)

$x_i$  : i 番目の区画にいた幼生数

N : 総幼生数 (=100 または 50)

VP は 1~10 の値を取り、値が 10 に近いほど幼生が水槽中の上層に位置し、1 に近いほど下層に位置することを示す：

$$VP = \sum (x_i \cdot S_i) / N$$

$x_i$  : i 番目の区画にいた幼生数

$S_i$  : i 番目の区画のスコア。下から上の区画順に、

1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10. (Table 1)

N : 総幼生数 (=100 または 50)

## 結 果

テナガエビ (淡水湖群) 以外の幼生は、光刺激に非常によく応答して垂直移動した。実験開始 10 分後にはすでに実験用水槽内の幼生の分布は安定していたが、より確実な値をとるため 30 分後のデータを最終的な結果として用いた。

また、強弱の光量の違いによる反応の差はほとんど認められなかったので、明るい方の  $60 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  の結果を用いて解析を行った。

テナガエビ（淡水湖群）の幼生は、ここで与えた光刺激に対して垂直移動をしなかった。観察中に、水槽内で個体が最表層に浮遊したまま全く水中へ沈まず、水面から徐々に身体が空気中に露出してしまふ個体が多かった。

### 第1期ゾエア

ヌマエビ類5種の中で、ヤマトヌマエビが最も顕著に反応した (Fig. 3)。水温  $15^\circ\text{C}$ 、 $20^\circ\text{C}$ 、 $25^\circ\text{C}$  のどの条件下でも、

幼生は暗時には全層にランダムに近い分布をしており ( $I_\delta = 1.0\text{--}7.1$ ,  $VP = 3.3\text{--}9.4$ )、蛍光ランプを点灯した明時には、高い集中度で底層に沈んだ ( $I_\delta = 5.0\text{--}10.0$ ,  $VP = 1.0\text{--}1.4$ )。本種は、光への応答が非常に早く、暗時に表層から底層全体を浮遊していた幼生のほとんどが、蛍光ランプの点灯直後に最底層へと移動した。光質や塩分の違いによる反応の差は、全体的な傾向としては認められなかった。

トゲナシヌマエビ、ミゾレヌマエビ、ヒメヌマエビも、ヤマトヌマエビと良く似た応答を示した。すなわち、暗時には水槽全体を浮遊し、明時には底層に沈んだ (Figs. 4-6)。しかしながらヒメヌマエビは、 $15^\circ\text{C}$  では緑色の光に

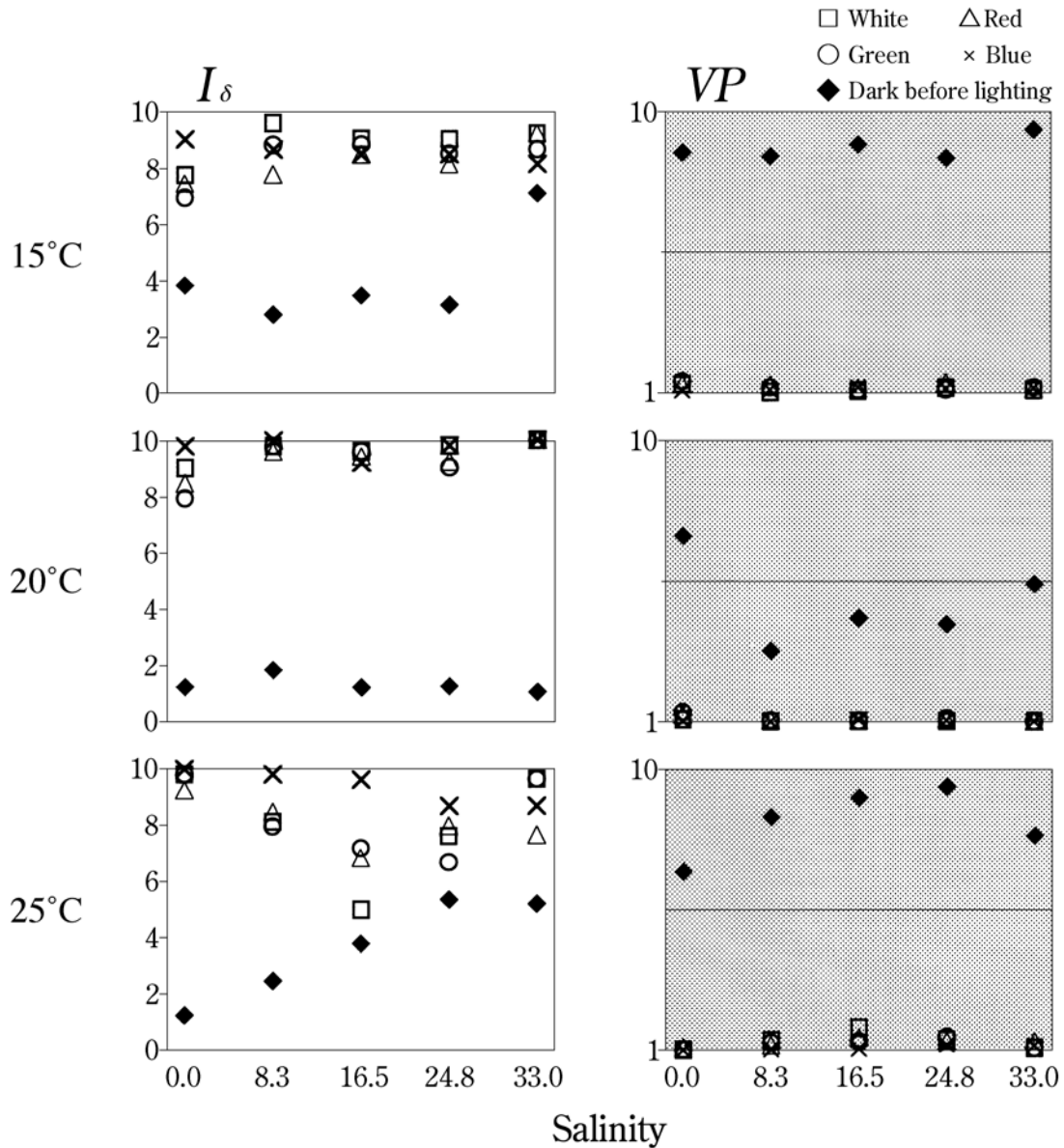


Fig. 3.  $I_\delta$  and  $VP$  values describing responses of the first zoeae of *Caridina multidentata* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations.

応答せず、浮遊したままでわずかしか沈まなかった（緑色光の  $I_\delta = 1.2-3.4$ ,  $VP = 2.4-5.7$ ）。また 25°C では、緑色だけではなく白色や赤色にもあまり応答せずに浮遊し（白, 赤, 緑色光の  $VP = 2.1-6.7$ ）、青色光のみに応答して底へ沈んだ（青色光の  $VP = 1.4-2.1$ ）。

ヌマエビ第1期ゾエアは、これまでの4種とは異なった反応を示した。暗時には水槽の全体または表層近くを浮遊していたが、蛍光ランプの点灯直後に多少沈みはするものの、すぐに円筒水槽の内壁に付着して、移動しなくなった（Fig. 7）。このような反応は、他の4種では全く観察されなかった。

テナガエビ類の中では、ヒラテナガエビが最も光に対する応答が速く顕著であり、特に明時には、実験開始10分後には多くの個体が最底層へ移動していた（Fig. 8）。15°C のときの暗時には、塩分（PSU）33.0（=全海水）の時は表層に集中していたが（ $I_\delta = 7.4$ ,  $VP = 9.3$ ）、その他の暗時には、どの水温時も水槽の全層を浮遊した（ $I_\delta = 1.0-2.2$ ,  $VP = 4.1-7.6$ ）。明時にはどの水温時でも高い集中度で下層へ沈んだ（ $I_\delta = 4.4-10.0$ ,  $VP = 1.0-2.4$ ）。光質や塩分の違いによる反応の傾向はなかった。

水温 15°C の時、ミナミテナガエビの幼生は、多くは暗時には水槽の最表層（塩分（PSU）24.8, 33.0）か、または水

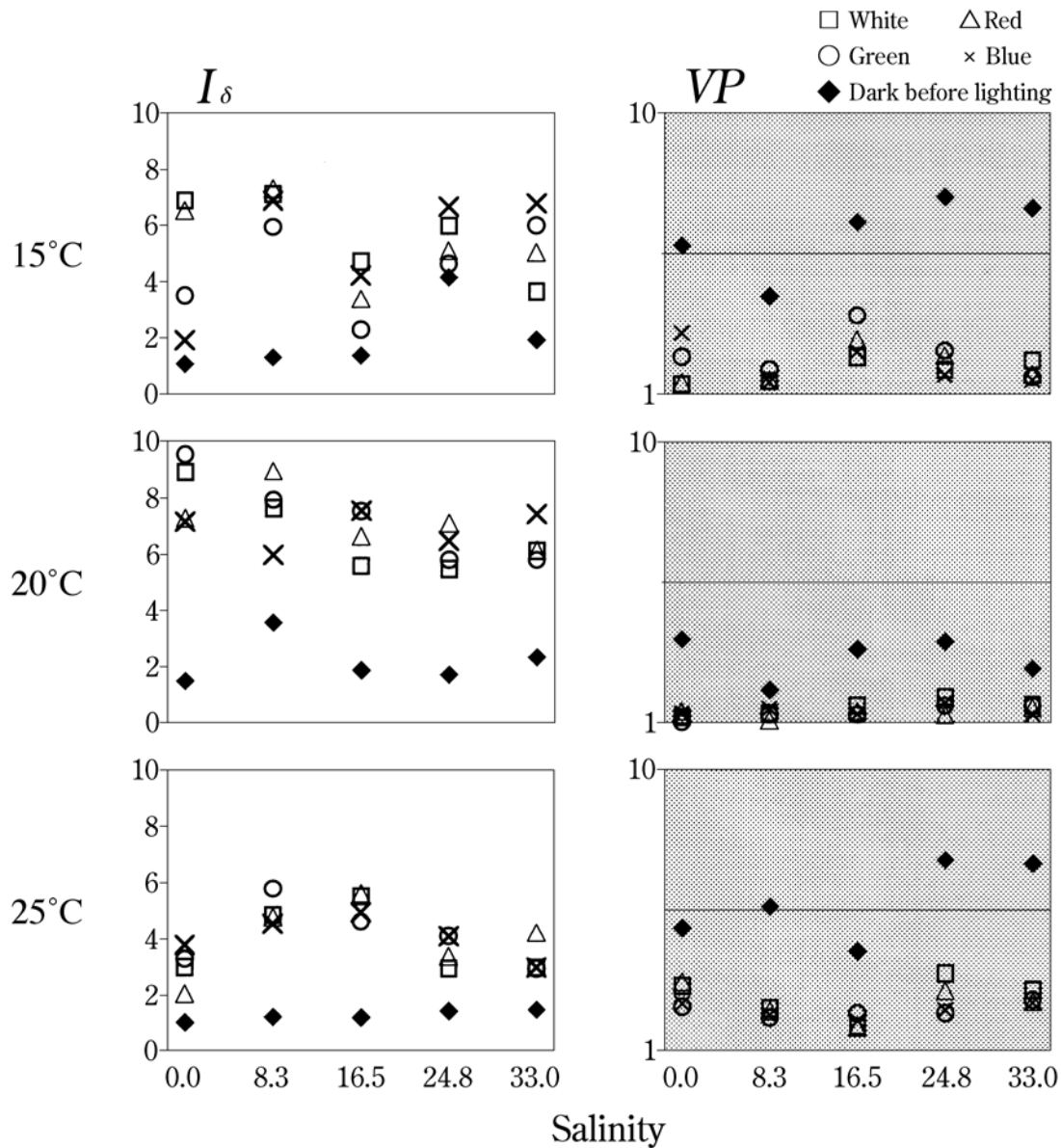


Fig. 4.  $I_\delta$  and  $VP$  values describing responses of the first zoeae of *Caridina typus* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations.

槽全体を浮遊していた。ランプを点灯した明時には、多少は沈むが、多くの幼生が浮遊したままであり、塩分が高くなるほどこの傾向は強かった。20°C、25°C のときにはヒラテテナガエビとよく似た行動をした。すなわち、暗時には集中度があまり高くなく水槽全体を浮遊し ( $I_{\delta} = 1.1-3.1$ ,  $VP = 4.5-8.1$ ), 明時には下層へと沈んだ ( $I_{\delta} = 3.1-10.0$ ,  $VP = 1.0-2.9$ ) (Fig. 9)。

テナガエビ(河口域群)は、淡水の水槽へ入れた幼生は、15°Cと20°Cの時には30分以内に死亡した。25°Cの時には死亡はしなかった。一方、20°Cと25°Cでは光によく応答した。暗時には全体を活発に浮遊し ( $I_{\delta} = 1.1-5.2$ ,  $VP =$

4.4-9.0), 明時では下層へ沈んだ ( $I_{\delta} = 1.6-9.2$ ,  $VP = 1.0-4.6$ ) (Fig. 10)。

### 第2期ゾエア

ヤマトヌマエビ第2期ゾエアは、淡水の水槽へ入れた時は、30分以内に全てが死亡した。塩分8.3 (PSU) の水中では死亡はしなかったものの動きは活発ではなかった。その他の塩分条件下では幼生は活発で、いずれも第1期ゾエアの場合とほぼ同様の応答をした。つまり、暗時には水槽の表層から底層全体を浮遊し ( $I_{\delta} = 1.3-6.7$ ,  $VP = 1.6-9.8$ ), 明時には速やかに水底へ沈んだ ( $I_{\delta} = 7.2-10.0$ ) (Fig. 11)。

ミナミテナガエビ第2期ゾエアは、淡水中では全て30分

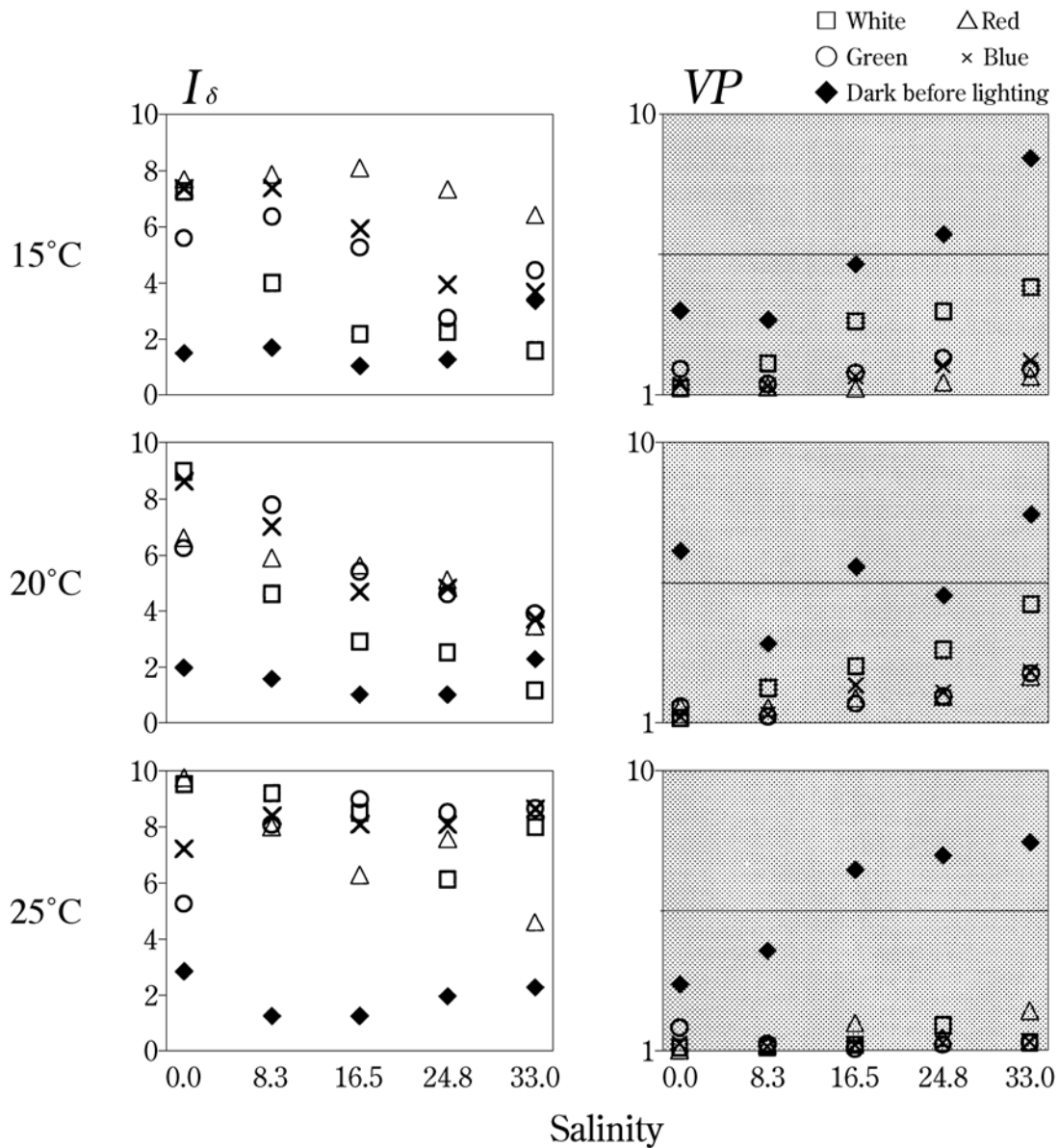


Fig. 5.  $I_{\delta}$  and  $VP$  values describing responses of the first zoeae of *Caridina leucosticta* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations.

以内に死亡した。その他の塩分では垂直移動をした。どの水温時も、暗時には水槽の表層または全体 ( $I_{\delta} = 1.1-8.8$ ,  $VP = 5.0-10.0$ ) を浮遊し、明時には、ゆっくりと下層へ沈んだ ( $I_{\delta} = 1.0-5.3$ ,  $VP = 1.9-7.0$ )。第1期ゾエアに比べると、光刺激への応答は同様に速く、開始10分後に移動はしているが、移動速度が遅いため、30分後では下層へ到達していない個体が多かった。光質や塩分の違いによる反応の差は、全体的な傾向としては認められなかった (Fig. 12)。

## 考 察

本実験の中で、ヒメヌマエビのみが、光質の変化、つまり蛍光灯の色の違いによって光刺激に応答しない場合があった (Fig. 6)。一般に、太陽光の水中への透過は、波長域によって異なり、水深に伴って赤色、橙色、緑色、青色の順に吸収される。海産無脊椎動物であるフジツボ類のノープリウス幼生は、棲息場所の沿岸海域によく透過する500 nm 付近 (緑色) の波長域の光によく反応することが判明しているが<sup>14)</sup>、ヒメヌマエビ幼生が、天然下で特定の波長域の光に応答する特性を利用しているかどうかについ

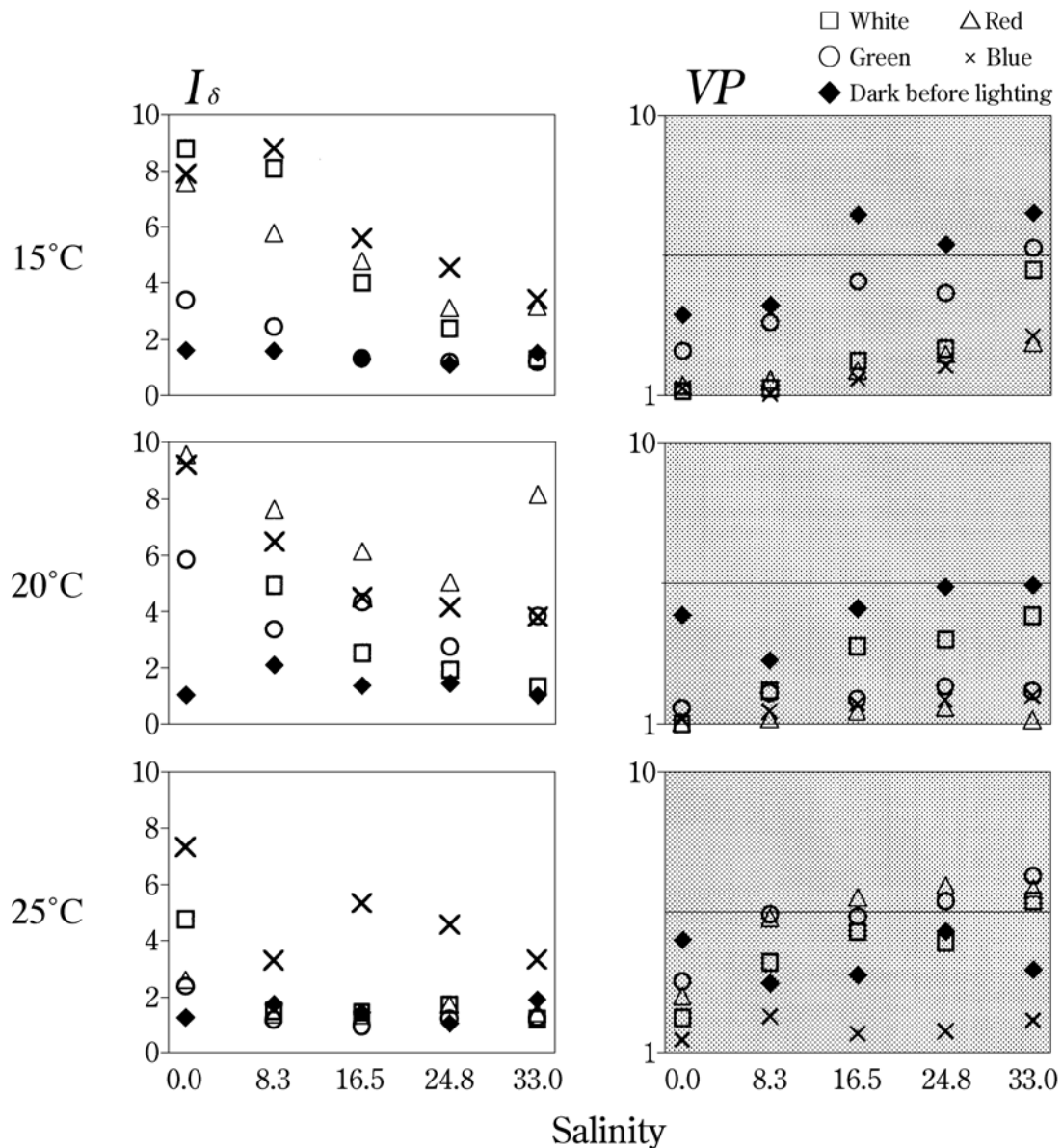


Fig. 6.  $I_{\delta}$  and  $VP$  values describing responses of the first zoeae of *Caridina serratirostris* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations.

ては不明である。

ヌマエビは光刺激に対し、水槽の内壁に付着するという行動を示した。この反応は、その他の種類では観察されなかった。本種はヌマエビ科 *Atyidae* 中の *Paratya* 属に分類される種で、他のヤマトヌマエビ、トゲナシヌマエビ、ミゾレヌマエビ、ヒメヌマエビの属する *Caridina* 属とは系統的にやや異なるため、幼生期の生態についてもそれらとは異なる可能性があると考えられる。

本実験では、第1期ゾエアを対象としたが、ヤマトヌマエビとミナミテナガエビは、第2期ゾエアについても実験

を行った。ミナミテナガエビは、第2期ゾエアの方が第1期ゾエアよりも垂直移動の速度が遅かったが、両種とも、第1期ゾエアと第2期ゾエアは、暗時には水槽の表層から底層全体を浮遊し、明時には底層へ移動するという同様の垂直移動を行った。このことから、第2期への変態によって、幼生の生態が著しく変化することはなく、光に応答する基本的な性質は同じであると考えられた。このことから、通し回遊性エビ類の第1期、第2期ゾエアは、種による多少の差はあるものの、一般には塩分や光の条件にかかわらず、暗時には水槽の表層から底層全体をランダムに浮遊し、明

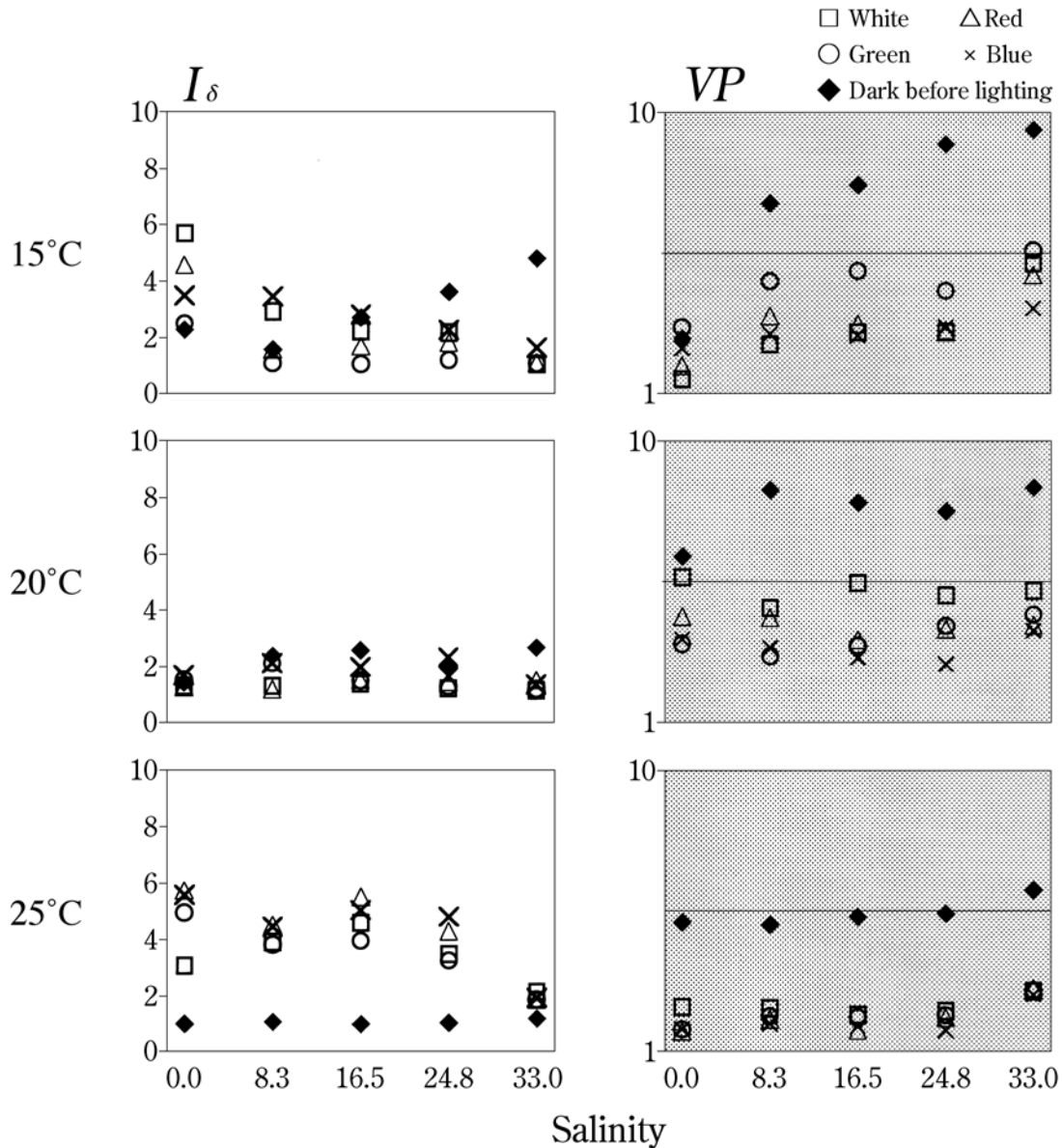


Fig. 7.  $I_\delta$  and  $VP$  values describing responses of the first zoeae of *Paratya compressa* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations.



時には集中して水底へ沈むという生態を持っていることが明らかとなった。

本研究では、通し回遊性エビ類幼生の、明暗や光量、光質といった光刺激をきっかけとしておこる垂直移動を観察し、少なくとも幼生は明暗の変化に非常に敏感に反応し、垂直移動することが明らかとなった。この顕著な行動は、天然水域での幼生の生活に何らかの役割を果たしているのではないかと考えられる。海産の底生無脊椎動物の浮遊幼生は、水平方向への能動的移動は乏しくても、発育段階によって好む遊泳深度を変更する能力を持ち、それによって

一定方向への移動を選択する例が多く報告されている<sup>10)</sup>。河口域では一般に、上げ潮、引き潮時には底層よりも表層の方が流速が速く、南アフリカの Sunday 川河口では、河口域に出現する橈脚類やアミ類が、垂直移動を行うことにより潮汐を利用して河口域に留まることが知られている<sup>15)</sup>。また、Epifanio は、十脚甲殻類の幼生の分散と回帰の機構についてまとめた4通りの型の1つとして、潮汐に同調した上下移動を繰り返すことにより一定方向に移動する型を挙げている<sup>10)</sup>。しかしながら、幼生が垂直移動をすることは知られていても、それを引き起こす要因が不明であ

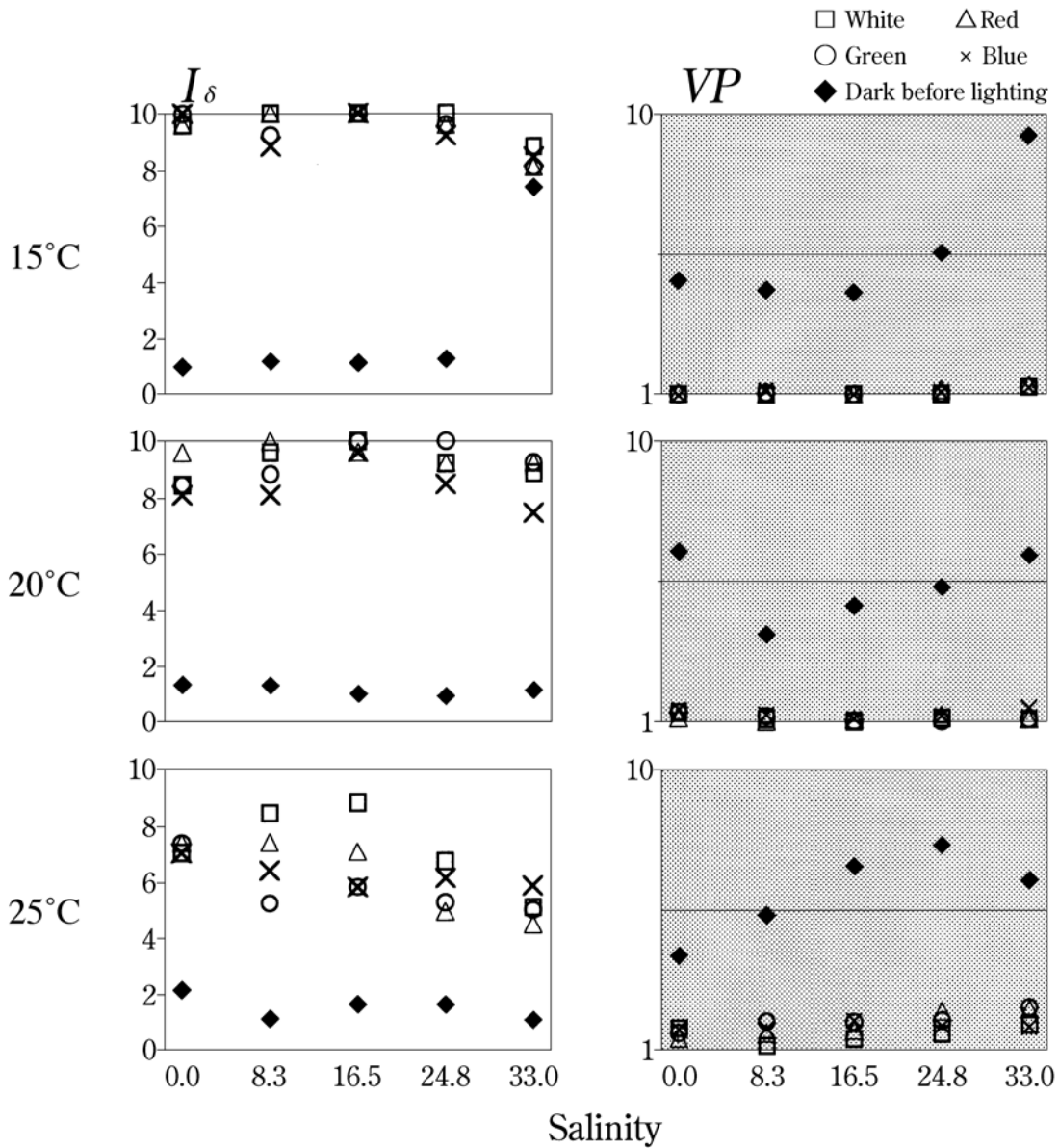


Fig. 8.  $I_{\delta}$  and  $VP$  values describing responses of the first zoeae of *Macrobrachium japonicum* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations.

ることは多い。Latz & Forward は、汽水域に棲むオウギガニ類 *Rhithropanopus harrisii* の幼生が、塩分の変化に敏感に反応して走光性かまたは走地性を反転させ、その結果起こる垂直移動により、幼生がそれまで馴致していた塩分の水塊に留まることが可能であることを明らかにした<sup>17)</sup>。このような垂直移動は、浮遊生物の河口・沿岸域への滞留に関連し、個体群の維持に重要な役目を持っていると考えられる。しかし、本研究で対象としたエビ類の幼生は、実験中に観察した限りでは、水中では常に頭部を下にした逆立ちの状態での定位置しており、上方、または下方へ引き寄せられるように移動し、その際には頭胸甲部の顎脚の外肢を時

折動かすだけで、腹節や尾節は全く動いておらず、この程度の運動能力では、わずかな潮の流れにも逆らうことができないと考えられる。また、これらの幼生は、実験を行った淡水から海水までの5つのどの塩分でも同じように垂直移動し、塩分の違いによって行動が変化することはなかった。つまり、垂直移動は単に明暗に応じて発現し、塩分の変化に呼応して起きる行動ではなく、それが潮汐の干満周期に同調するものではないと考えられる。通し回遊種と非通し回遊型であるが河口付近に生息する種では、ゾエアの遊泳能力は著しく小さく、このような垂直移動が母川付近への滞留に有効とは考えにくい。よって、これは河口や沿

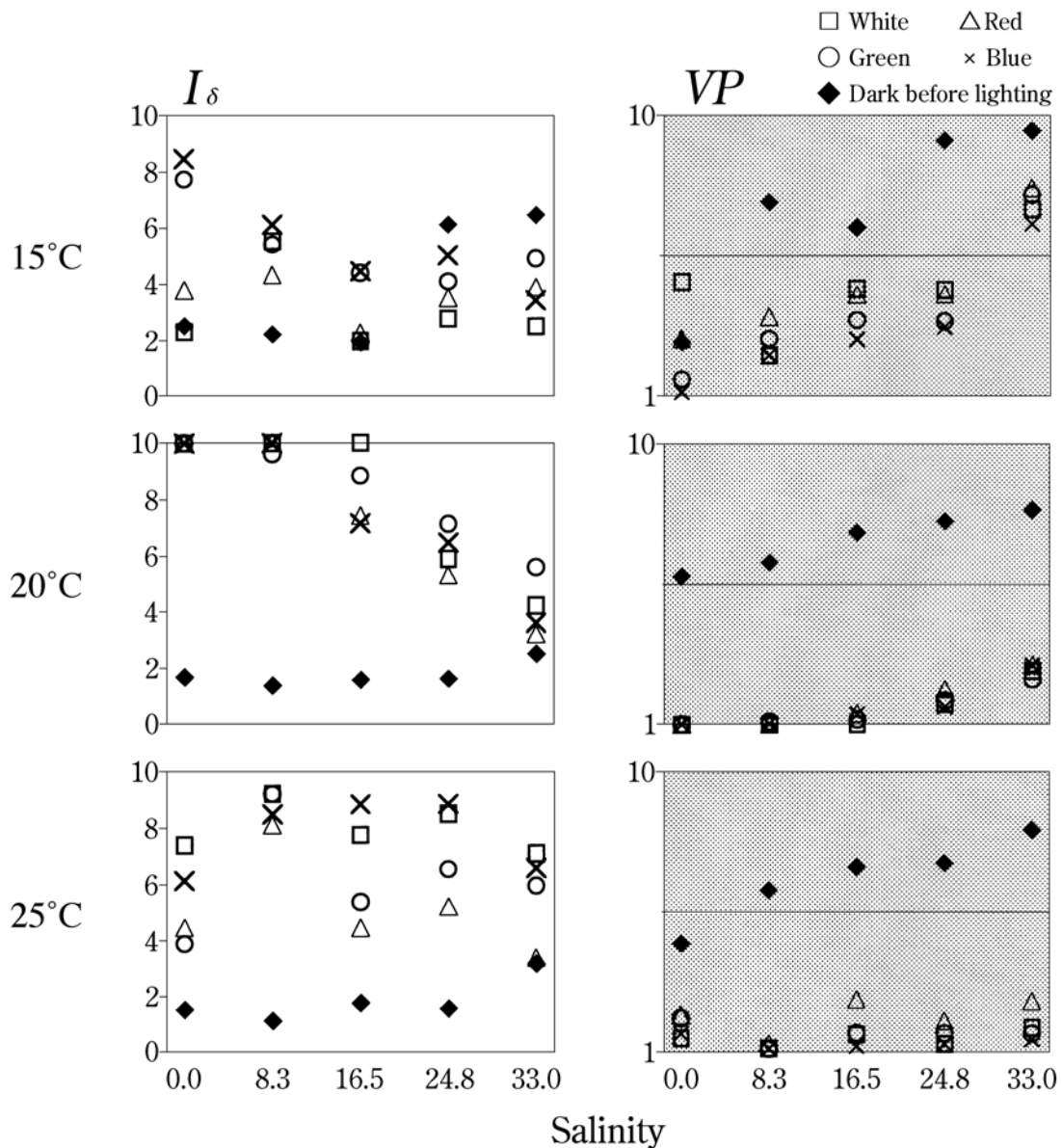


Fig. 9.  $I_{\delta}$  and  $VP$  values describing responses of the first zoeae of *Macrobrachium formosense* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations.

岸域への滞留に有効というよりは、昼間底層に沈むことは摂餌のために、また夜間浮遊することは分散のために有効なのではないだろうか。ヤマトヌマエビの幼生を小型の水槽で飼育すると、第1期ゾエアの時から明時には水槽の底へ沈み、底に沈下した餌を摂る様子が観察される。ミナミテナガエビの幼生については、浮遊したままアルテミアのノープリウスを摂餌したが、第4期に変態してからは、水底に沈んだ貝肉の細片もよく摂餌する<sup>12)</sup>。

近年、*Caridina* 属の幼生の分散に関する知見が増えてきている。ミゾレヌマエビ、トゲナシヌマエビ、ヤマトヌマ

エビの南西日本における分布を、遺伝的多様性を指標に幼生の分散を予測した研究<sup>6)</sup>では、ミゾレヌマエビは河口付近に留まる傾向があり、ヤマトヌマエビやトゲナシヌマエビでは日本沿岸の海流にのることで広範囲に分散していることを明らかにした。また、この *Caridina* 属3種で、異なる温度条件と塩分条件の組み合わせによる幼生の反応の違いから海域での幼生の分散戦略を明らかにした研究<sup>7)</sup>では、ミゾレヌマエビが低塩分下で稚エビに成長するのに対し、ヤマトヌマエビは塩分へ対する幅広い適応を示し、トゲナシヌマエビもミゾレヌマエビよりも高い塩分に適応してい

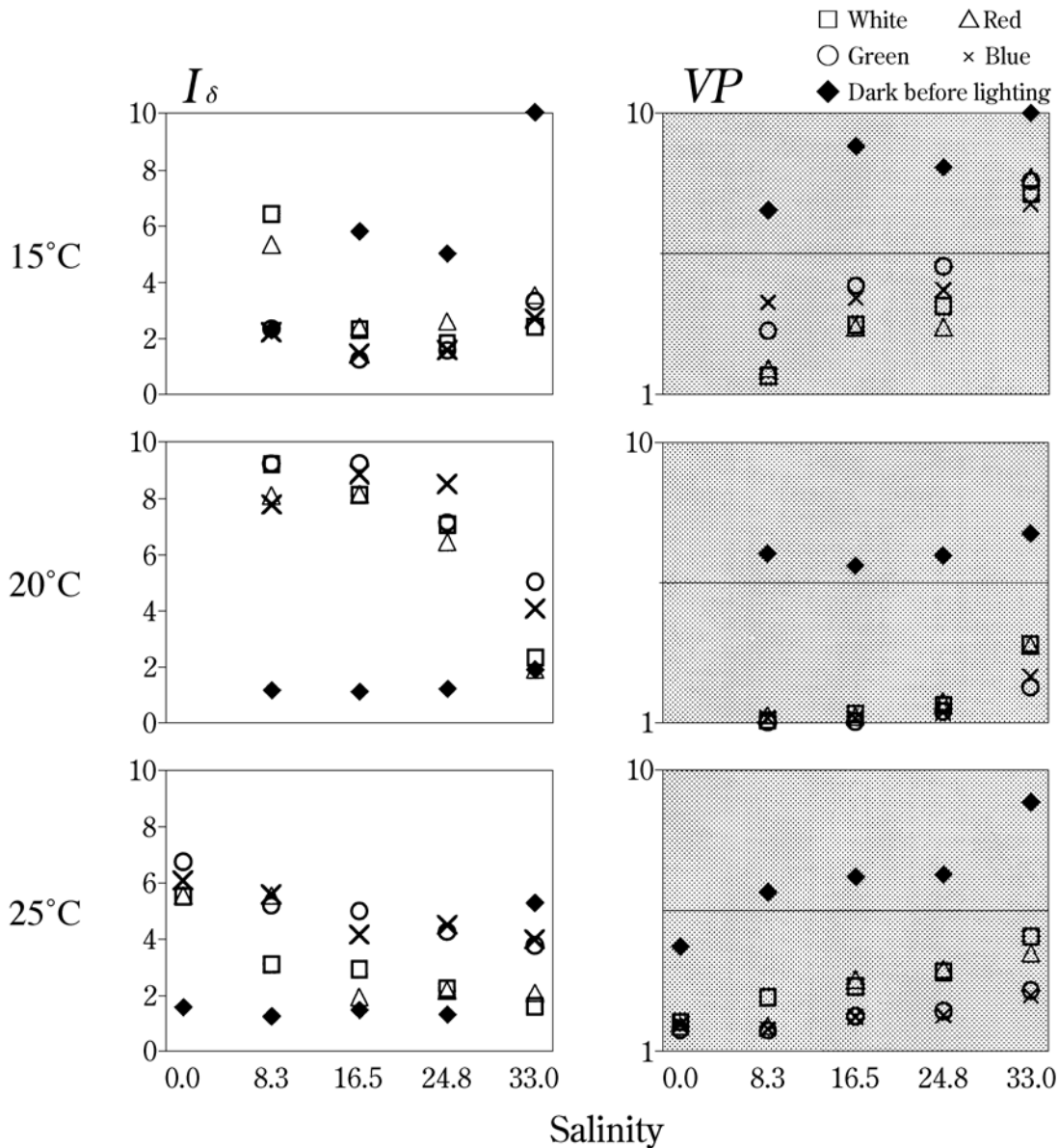
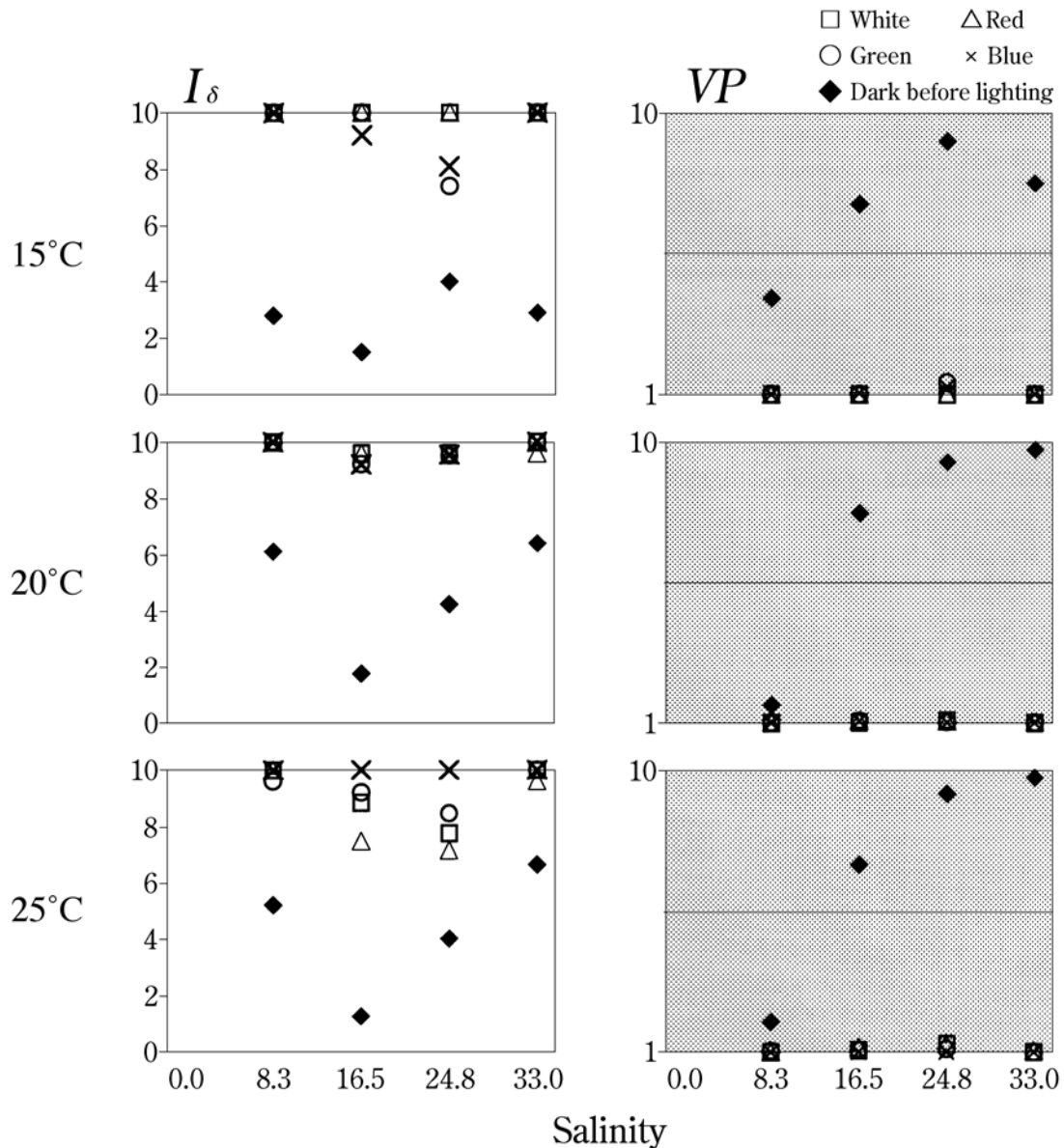


Fig. 10.  $I_\delta$  and  $VP$  values describing responses of the first zoeae of *Macrobrachium nipponense* (the estuary group) to four light conditions under three temperature and five salinity combinations. All zoeae in salinity 0 at 15°C and 20°C died in less than 30 minutes.

ることから、ミゾレヌマエビの幼生の分散範囲が河口域付近に限られ、ヤマトヌマエビでは外海の高塩分の元で幼生を広く分散させていることを示した。本研究では、これらの3種の *Caridina* 属のエビにおける反応の微細な違いを明らかにすることはできなかった。しかし、ヤマトヌマエビが最も顕著に光に対して応答し、光質や塩分の違いによる反応の差は、全体的な傾向としては認められなかった。特に、暗時には第1期ゾエアでは低塩分でも水槽の上層にいる傾向がみられた (Fig. 3)。このことは干潮時に河川水の影響が強くなり塩分が低くなるタイミングで外海に出ていこう

とする傾向が、トゲナシヌマエビやミゾレヌマエビよりも強いということも考えられる。また、ヤマトヌマエビの第2期ゾエアが塩分 0.0 (=淡水) で死亡が発生し、塩分 8.3 では死亡はないものの活発な活動はなく、それ以上の塩分濃度では光に対する反応が良くなることから、幼生の海域での分散にも光の条件が関与しているものと考えられる (Fig. 11)。

また、*Caridina* 属4種について幼生の生残や期間・成長への餌の影響を調べた研究<sup>8)</sup>では、ミゾレヌマエビは稚エビになるまでに植物プランクトンだけで高い生残率を示す



**Fig. 11.**  $I_\delta$  and VP values describing responses of the second zoeae of *Caridina multidentata* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations. All zoeae in salinity 0 died in less than 30 minutes.

ことから、やや塩分のある富栄養の環境で成長する。一方で、ヤマトヌマエビやトゲナシヌマエビでは、栄養が限られた状態では幼生期間を引き延ばすことで海域において広く分散する能力を有するとしている。この報告の中では、ヒメヌマエビの幼生は脱皮の際に水の表面張力に捕捉されて死亡している。本研究においても、ヒメヌマエビは光刺激に反応しない場合があり浮遊したままの状態が認められた (Fig. 6)。このことからヒメヌマエビは、生息環境における物理的要因に対して能動的な行動をとらずに受動的であり、環境からの影響を強く受けやすい種であると考えられる。

本研究において、ヌマエビは光刺激に対して水槽の壁面に付着するという *Caridina* 属とは異なる行動を示した。通し回遊種であるヌマエビと、近縁の陸封種ヌカエビ *Paratya improvisa* について、餌の要求の観点から生息地への保持戦略について調べた研究<sup>9)</sup>では、ヌマエビが植物プランクトンのみでは生残しないのに対し、ヌカエビの孵化幼生は大きくゾエアの早い段階で着底行動を示し親の生息地に留まるとしている。本研究におけるヌマエビの光に対する水槽壁面へ付着する行動は、幼生が親の生息地付近へ留まろうとする保持行動の可能性が考えられる。

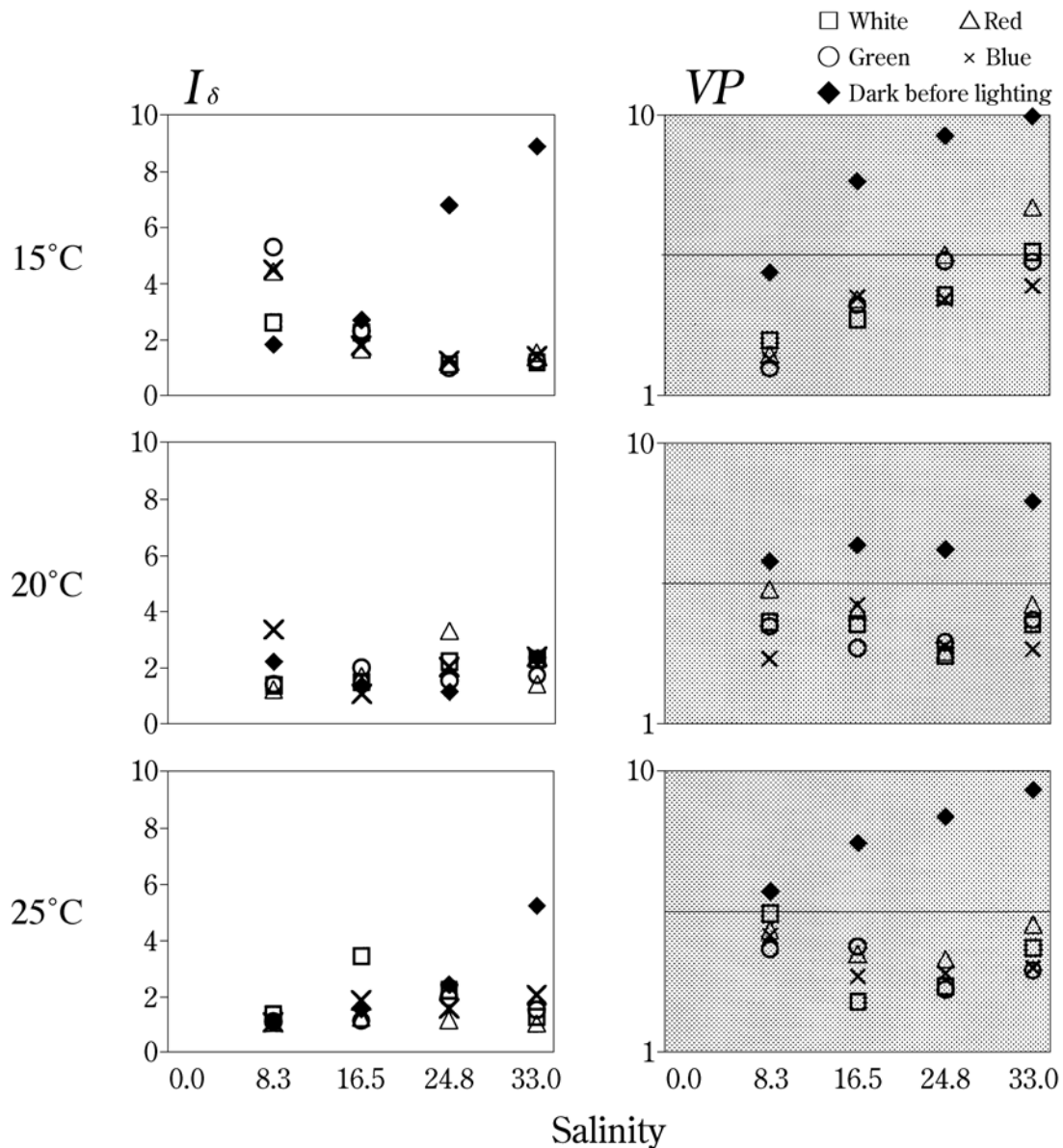


Fig. 12.  $I_\delta$  and  $VP$  values describing responses of the second zoeae of *Macrobrachium formosense* to five light conditions under three temperature and five salinity combinations. All zoeae in salinity 0 died in less than 30 minutes.

テナガエビの塩分への適応に関しては、比較的以前から研究がなされている<sup>18)</sup>。また、正の光走性を利用して、テナガエビ幼生が水槽の水面より上部の壁面への付着を防止する手法等も提案されている<sup>19)</sup>。本研究では、テナガエビ淡水湖群は光に対する反応を示さず水槽内を浮遊していたことから、光を避けようとする行動は認められなかった。実験では光を水槽の横から当てており、水槽内に浮遊している状態が、光刺激に対して応答していないのか、あるいは走光性の性質を持つために沈むことがないのか、を判断することはできない。テナガエビ河口域群では塩分 0.0 (= 淡水) へ入れた場合に死亡する幼生が認められたが、高温時には光に反応して、暗時に浮遊し明時には下層へ沈む反応を示した (Fig.10)。ヒラテテナガエビでは、光に対する応答が顕著であり、暗時には水槽の全層を浮遊するが明時には下層へ沈んだ (Fig. 8)。ミナミテナガエビでは、水温が低い場合には明時であっても水槽全体を浮遊していたが、水温が高くなるとヒラテテナガエビと良く似た傾向が認められた (Fig. 9)。第2期ゾエアが塩分 0.0 (= 淡水) では全ての温度で死亡した (Fig.12)。これらのことからテナガエビ類では、ヒラテテナガエビやミナミテナガエビの塩分濃度や光刺激に反応する性質が、ヤマトヌマエビと同様な傾向があるものと考えられ、海域を介して広く分散しようとしている可能性がある。

これらのエビ類は小型の卵を多数産む。繁殖の戦略においてこのような小卵多産化は、*r*-淘汰のもとで進みやすいという<sup>20)</sup>。小卵多産者は、不安定な環境下で有利であり、わずかの侵入個体から爆発的に増えて個体群を形成できる高い繁殖能力を備える。そして、新規の生息地への定着については、この小卵多産者により行われることが多いと考えられている<sup>21)</sup>。本研究の対象種を含む通し回遊性エビ類は小卵多産者であり、長い幼生期を持つ種が広く分布することから、幼生期に海洋を経由して陸水から陸水へと分布を拡げている可能性が示唆されている<sup>22,23)</sup>。このように、通し回遊性エビ類の幼生が持つ垂直移動は、被食される機会が高まると思われる日中は水底に沈んで摂餌し、夜間には浮遊して広い範囲へ分散し、新しい棲み場所で個体群を増殖させることに役立っていると考えられる。

本研究においては、塩分 0.0 (= 淡水) において第2期ゾエアに死亡が発生する温度帯があったものの、塩分濃度の違いによる反応に顕著な差は認められなかった。しかし、通し回遊性のヌマエビ類においては、純海水のような高塩分は初期発生に悪影響を及ぼすことも報告されている<sup>5)</sup>。

今後は、至適塩分の種ごとの違いなどを考慮して、天然域における幼生の発生各期における分布状況との関係や、潮汐による干満時の塩分濃度が連続的に変化する条件での光刺激へ微細な応答行動などを調査することで、通し回遊性のエビ類の幼生の分散について明らかにしていく必要がある。

## 謝 辞

本研究の遂行にあたり、室内実験の手法や研究結果のとりまとめに関して、数々の適切な助言、ご指導下さった水産大学校生物生産学科 村瀬 昇博士に感謝申し上げます。

## 文 献

- 1) Hayashi K-I and Hamano T: The complete larval development of *Caridina japonica* De Man (Decapoda, Caridea, Atyidae) reared in the laboratory. *Zool Sci*, **1**, 571-589 (1984).
- 2) 浜野龍夫, 林 健一: 徳島県志和岐川に遡上するヤマトヌマエビの生態. 甲殻類の研究, **21**, 1-13 (1992).
- 3) Hamano T and Honke K: Control of the migrating course of freshwater amphidromous shrimps by lighting. *Crust Res*, **26**, 162-171 (1997).
- 4) Ideguchi K, Shibata Y and Kikkawa T: Larval distribution of amphidromous atyid shrimps (Decapoda: Caridea: Atyidae) in the estuary of the Yukinoura River, Japan. *Trans Nagasaki Biol Soc*, **51**, 5-13 (2000).
- 5) 中原泰彦: 3.2 ヌマエビ科の幼生. 川井唯史・中田和義編著, エビ・カニ・ザリガニ 淡水甲殻類の保全と生物学. 生物研究社, 東京, 255-270 (2011).
- 6) Fujita J, Zenimoto K, Iguchi A, Kai Y, Ueno M and Yamashita Y: Comparative phylogeography to test for predictions of marine larval dispersal in three amphidromous shrimps. *Mar Ecol Prog Ser*, **560**: 105-120 (2016).
- 7) Kondo S, Hamasaki K and Dan S: Larval performance of three amphidromous shrimp species in the genus *Caridina* (Decapoda: Caridea: Atyidae) under different temperature and salinity conditions. *Crust Res*, **50**: 41-54 (2021).

- 8) Hamasaki K, Nishimoto S, Okada M, Kimura A, Otsubo K and Dan S: Dietary effects of phytoplankton and zooplankton on larval survival, duration and growth of four *Caridina* species (Decapoda: Caridea: Atyidae) under laboratory conditions. *Crust Res*, **49**: 225–236 (2020).
- 9) Hamasaki K, Okada M, Nishimoto S and Dan S: Larval performance of amphidromous and landlocked atyid shrimp species in the genus *Paratya* under different feeding conditions. *Zool Stud*, **59**: 70 (2020).
- 10) 菊池泰二：海産無脊椎動物の繁殖生態と生活史Ⅷ幼生の分散について (I). 海洋と生物, **23**, 444–449, (1982).
- 11) 菊池泰二：海産ベントス幼生生態学の現状. 月刊海洋, **23**, 617–622 (1991).
- 12) 諸喜田茂充：ミナミテナガエビ (*Macrobrachium formosense* Bate) の増殖に関する研究 – I 室内飼育水槽での幼期変態について. 沖縄生物学会誌, **6**, 1–12 (1970).
- 13) Morisita M: Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem Fac Sci Kyushu Univ Ser E, Biology*, **2**, 215–235 (1959).
- 14) Lang W H, Forward Jr. R B, and Miller D C: Behavioral responses of *Balanus improvisus* nauplii to light intensity and spectrum. *Biol Bull*, **157**, 166–181 (1979).
- 15) Wooldridge T and Erasmus T: Utilization of tidal currents by estuarine zooplankton. *Estuar Coast Mar Sci*, **11**, 107–114 (1980).
- 16) Epifanio C E: Transport of invertebrate larvae between estuaries and the continental shelf. *Am Fish S S*, **3**, 104–114 (1988).
- 17) Latz M I and Forward Jr. R B: The effect of salinity upon phototaxis and geotaxis in a larval crustacean. *Biol Bull*, **153**: 163–179 (1977).
- 18) 今井 正, 秋山信彦, 小坂昌也：テナガエビ3型幼生の生産可能な塩分. 水産増殖, **49**, 35–40 (2001).
- 19) 今井 正, 秋山信彦：正の光走性を利用したテナガエビ幼生の水槽壁水上面への付着防止法. 水産増殖, **58**, 105–111 (2010).
- 20) 伊藤嘉昭, 山村則男, 嶋田正和：動物生態学. 蒼樹書房, 東京, 507 pp (1992).
- 21) 伊藤嘉昭：社会生態学入門 – 動物の繁殖戦略と社会行動. 東京大学出版会, 東京, 210 pp (1982).
- 22) 諸喜田茂充：琉球列島の陸水エビ類の分布と種分化について – II. 琉球大学理学部紀要, **28**, 193–278 (1979).
- 23) Shokita S: Larval development of the palaemonid prawn, *Macrobrachium grandimanus* (Randall), reared in the laboratory, with special reference to larval dispersal. *Zool Sci*, **2**: 785–803 (1985).