卵サイズと幼体の生存価、特に淡水エビ

2 種幼生の飢餓耐性に関連して¹⁾

益 子 計 夫

(帝京大学医学部動物学教室)

The relationship between egg size and larval survival with
special reference to starvation tolerance in two freshwater
prawns

Kazuo MASHIKO

Department of Zoology, Faculty of Medicine, Teikyo University,
Hachioji, Tokyo 192-03, Japan

1. はじめに.

適応戦略論的視点によれば、一腹における卵サイズと卵数は限られた資源（卵物質総量）の最適配分の問題として扱われ、配分のしかたによって大卵少数産もしくは小卵多数産の繁殖形態の違いを生ずるものとされている（*Pianka* 1978, 伊藤 1983, 岸 1978 など）。その配分決定に際して、評価の基軸となるのは、たとえば卵サイズの大型化（子 1 個体あたりの投資量の増大）においては、数は少ないが、生存確率（適応度）の高い幼体の産出が期待できるという認識である（*Smith & Fretwell* 1974, 巖佐 1981, など；図 1 参照）。しかし、大卵少数産によって生じた大型幼体は一般に高い生存率をもつというだけのことであれば、（個体群の安定性を想定する限り）トートロジーにすぎないのであるから、このような論議においては、卵（幼体）サイズとその生存率との間では、具体的にいかなる生態的条件において、どのような形で相互関連性が発揮されるのか、あるいはされないのか、が問題とされるのでなければならぬ。環境条件によっては、前述の一般的認識とは反するような局面もあるにちがいない。

たとえば、魚によるプランクトン餌生物の捕食は、大きさが

図1 幼体サイズと幼体の適応度との間で一般的に予測されている関係。個々の幼体の生存確率は個体あたりの親の投資量の増加とともに増加することを示す 1 つのパターン。

1) 本稿は、ベントス個体群の異質性に関する研究集会（1985. 11. 25～26, 東大海洋研）での講演内容の一部についてとりまとめたものである。

認められる、あるサイズ以上のものについて選択的になされており（平野・大島 1963, *Lynch* 1977, *Werner* 1974）、このサイズ選択的捕食は、しばしば浮遊性甲殻類の死亡要因の主要な部分を占めるに至っていると考えられている（*Brooks & Dodson* 1965, *Brambilla* 1982, *Dodson* 1974）。このような被食

動物群においては、体サイズの大きいことによりむしろ生存率の低下を招き、小さい体サイズが有利となる場合もあるであろう (Lynch 1980)。

本稿では、卵(幼体)サイズと幼体の生存率との関係を把握するための1つの試みとして、幼体の飢餓耐性に着目して行った、淡水エビ2種に関する実験結果に沿っての若干の論考をすすめることとしたい。なお、淡水エビ類では卵(胚)のみによる独立生活はなく、ふ化まで親に保護されているので、特別な

場合を除いて卵サイズと幼体サイズは同義語と考えてよいと思われる。

2. スジエビ2群の飢餓耐性

スジエビ (*Palaemon paucidens*) に顕著な卵サイズ変異のあることは、地理的に隔った地方個体群間 (上田 1970, Nishino 1980) や、同一水系内の隣接個体群間 (Mashiko 1982, Chow & Fujino 1985) で知られている。表1は2群の異なっ

表1 スジエビ大型(平均体長4.77mm)、小型(同3.88mm)ふ化幼生の、水温20°C絶食条件下における平均生存日数と到達ステージ(Mashiko, 1985)。到達ステージは供試個体の過半数が到達した最終発育段階で示してある。

	大型幼生	小型幼生
平均生存日数	8.0	5.2
到達ステージ	第4ゾエア期	第3ゾエア期

た体サイズのふ化幼生(zoea)について、絶食条件下における生存日数と到達発育ステージとを示したものである。材料は相模川に生息する大卵産出個体群および小卵産出個体群 (Mashiko 1983) より得られた。明らかに、大型幼生の絶食下生存時間は長く(小型幼生の約1.6倍)、飢餓耐性の大きいことがわかる。また、絶食条件下でも幼生は脱皮を重ねるために、大型幼生は小型幼生に較べてより進んだ発育ステージに到達することが可能となる。大型の卵から生ずる大型幼体の高い飢餓耐性は、他のいくつかの水生生物種での種内比較でも報告されている(たとえば、Kraeuter *et al.* 1982, Tessier *et al.* 1983, Blaxter & Hempel 1963, Bagenal 1969, など)。

3. モデルによる検討

ところで、飢餓耐性の上昇は体サイズの大型化にともなう必然のなりゆきなのであろうか。体サイズの異なる個体間で、飢餓耐性(以下特にことわりのない限り、絶食条件下での生存時間を意味することとする)に差異を生ずる場合、2つの要因が考えられる。第1は、大型個体における相対的に低いエネルギー代謝率(体サイズ効果)によるものであり、第2は利用できるエネルギー含有量(卵黄貯蓄量)の違いによるものである。

一般に、個体の生体量(体重)Wと標準代謝率Rとの関係は

$$R = a \cdot W^k \quad (1)$$

の関係式 (Kleiber's rule) で表示できる。aは代謝水準を示す定数、kは通常0.75内外の値をとる定数である (Schmidt -

Nielsen 1973, Robinson *et al.* 1983)。ここで、ある個体が出生時に保有するエネルギー量を E_0 とすると、t時間後のエネルギー含有量 E_t は、

$$E_t = E_0 - R \cdot t \quad (2)$$

$$= E_0 - a W_0^k t \quad (3)$$

で近似できる。 W_0 は出生時の体重である。絶食時にはaの値が平時より低下する場合のあることが知られている (Ikeda, 1971) が、仮にあったとしても低下率は体サイズに依存しないと考えられるので、ここでは特に問題とはなるまい。

さて、 E_0 と W_0 は相似の形態を保っている同種個体間では比例的関係にあるとみなしうるので

$$W_0 = b \cdot E_0 \quad (4)$$

(3)と(4)より

$$E_t = E_0 - c E_0^k t \quad (5)$$

が得られる。bとcは定数である。 E_t を E_0 に対する比の形で示すと(5)式は、

$$\frac{E_t}{E_0} = 1 - c E_0^{k-1} t \quad (6)$$

となり、この関係を図示したのが図2である。大型個体では、相対的に低いエネルギー消費のため、よりなだらかな傾きをもつ右下がりの直線となる。このようなパターンは、前述のスジエビ2群幼生に関して、縦軸に総炭素含有量をとることによって実際に得られている (Mashiko, 1985)。

図2で、大型、小型の両幼体がともに相対エネルギー含有値

図2 出生後の時間経過(t)にともなう、相対的エネルギー含有値(E_t/E_0)の変化を示すグラフモデル。大型幼体(N_2)は相対的に低いエネルギー消費率のため、小型幼体(N_1)よりなだらかな傾きをとるものと予測される。

p で死亡するものとする、生存時間の差 $t_2 - t_1$ がエネルギー代謝における体サイズ効果を反映しているものと考えることができる。 p の値としては、たとえば体重比を尺度とすると、多くの動物で0.5に近い値になるといわれている(*Chossat's rule*; *Peters* 1983)。ここで(6)式より

$$\frac{E_t}{E_0} = 1 - cE_0^{k-1}t = p$$

とおくと

$$t = \frac{1-p}{c} E_0^{1-k} \quad (7)$$

となり、エネルギー消費レベル p で死亡する場合の生存時間を表わす。この式は*Threlkeld* (1976)が動物プランクトンの飢餓耐性を推定するのに用いた理論式と同型のものとなる。更に図2で、大型個体は利用可能なエネルギーを相対的に多く含有していたため、より多量のエネルギー消費が可能となり、たとえば q の段階にいたって死亡するものとする、そのような延長効果は $t_3 - t_2$ で表わされる。

ところで(7)式は、 E_0 (もしくは体重 W_0)が m 倍になれば、生存時間 t はこの体サイズの違いのみによって、 m^{1-k} 倍となることを意味する($\therefore (mE_0)^{1-k} / E_0^{1-k} = m^{1-k}$)。たとえば $k = 0.75$ の値(スジエビ2群幼生間でもこれに近い値が得られている)を採用して、前述のスジエビ2群幼生の生存時間の違いを推定してみると、大型幼生は小型幼生の1.17倍(出生時の総炭素含有比1.85を使用)あるいは1.14倍(同乾重比1.71を使用)の値が得られる。しかし、これらの値は実際の約1.6倍の違いに比較して小さすぎ、大型幼生の高い飢餓耐性を十分に説明するものではない。同様に、たとえば3倍の E_0 比のもとであっても、生存時間は1.3倍程度にしかならな

いのである。別の角度からの検討によれば、スジエビ2群幼生間の顕著な飢餓耐性の違いは、前にあげた第2の要因、すなわち利用可能なエネルギー含有量(卵黄成分量)の差異に大きく依存していたことが示唆されている。(Mashiko 1985)。

このように見てくると、飢餓耐性の大小を比較するときに着目しなければならないのは貯蔵エネルギーの含有量であり、たとえば*Threlkeld* (1976)が関連づけを試みたような単なる体サイズの大小ではないことが言えるであろう。事実、*Ciecho-mski* (1966)はカタクチイワシ(*Engraulis anchoita*)の体サイズの異なるふ化稚魚間(卵体積比で約2倍)で、飢餓耐性(生存時間)にほとんど差異のないことを報告している。一方淡水ミジンコ(*Daphnia magna*)ふ化幼生間では、体サイズに差がなくとも含有卵黄量の違いによって2倍もの飢餓耐性の開きがでてくる(*Tessier et al.* 1983)。従って、次のことは強く認識されるべきであろうと思われる。つまり、幼体の体サイズ変異には飢餓耐性の増加に直接結びつく方向への変化(体サイズの増加にともなうアロメトリックな卵黄量の増加)と、そうではない変化(プロポーショナルな卵黄量の増加、もしくは非増加)とがありえ、それぞれに適応の意味があるとすれば、自ずと異なった環境要因との対応関係(生活史戦略)を想定せねばなるまい。海産無せきつ動物では、卵黄量の変化はしばしば発生様式の変更にまで結びついていることが知られている(菊池, 1981)。

4. 飢餓耐性の尺度

前節までは、絶食条件下で長い生存時間をもつ場合を飢餓耐性が大いとして話をすすめてきた。ここでは、テナガエビ(*Macrobrachium nipponense*)幼生を例にして、飢餓耐性の大小を示す尺度について論じておく。実験材料には、相模川の河口域に生息する小卵産出個体群からの小型ふ化幼生(1.48 ± 0.05 mm; 平均体長 ± S.D.)および同河川淡水域に生息する大卵産出個体群からの大型ふ化幼生(2.09 ± 0.08 mm)を用いた。2群の卵サイズ変異等については別の報文(Mashiko 1983 a,b,c)を参照されたい。2群幼生については生息場所の塩分濃度が異なると考えられるので、種々の塩分濃度を実験的に設定した。幼生は1腹毎40個体を500 mlビーカーに収容し、前述のスジエビの場合と同様にして、時間経過にともなう死亡個体の出現とその发育ステージを調べた。

両群の幼生はともに40%程度の希釈海水(人工海水)で最も良い生存を示した(図3)。これはそのような希釈海水中で個体維持にかかわるエネルギー代謝が最低になる事実(未発表資料)と関係しているものと思われる。この“最適”塩分濃度と比較すると、両幼生間では生存日数にほとんど差が認められない。両極端の塩分環境のもとでは差異が認められるが、これは高塩分もしくは低塩分に対する両者の調節能力の違いを反映しているもののように思われる(Mashiko 1983 b)。

図3 テナガエビ大型(白ぬき丸)、小型(黒丸)ふ化幼生についての水温 20°C (実線) および 25°C (点線)、絶食条件下における種々の海水濃度のもとでの平均生存時間(日)。海水濃度は人工海水原液(Jamarin)を100%海水として他4段階に希釈して用いた(0%は純淡水)。各生存時間は、3個体の親(25°C)もしくは1個体の親(20°C)から得られた幼生についての平均値で示した。

ところで、表2は絶食条件下で両幼生が到達した发育ステージ毎の生存率を示したものである。小型幼生はすべてが第IIゾエア期で死滅するのに対し、大型幼生は多くが第IIIゾエア期に達し(20~60%海水中)、大型幼生の高い生存率は明らかである。生存時間では差が認められないのに、发育ステージで違いが生ずる原因は何であろうか。これは、両幼生間で本来の发育速度に違いがあることによるのである。たとえば、ふ化から次の脱皮までに要する時間は、小型幼生で 2.00 ± 0.00 日(平均土S.D., $n = 14$ broods)であるのに対し、大型幼生では 1.67 ± 0.49 日($n = 12$)と有意に($p < 0.025$)に短くなっている(水温 25°C、40%希釈海水中)。このような脱皮周期の違いは、サイズの異なる、他のテナガエビ地方個体群からの幼生に関する飼育実験でも報告されている(Ogasawara *et al.*, 1979)。結局、发育速度に変更がおこっている場合には、生存時間のみによる比較では不十分であり、发育到達ステージを考慮しなければならないと言えるであろう。

5. 飢餓耐性と生存価

スジエビ、テナガエビ幼生においては、尺度を正しくとるならば、大型個体は飢餓条件において高い生存力を示すことがわかった。しかし、このことが直ちに野外での大型幼生の高い生存率(適応度)を意味するものではない。そのためには、飢餓耐性の上昇が野外での生存率の増大に何らかの貢献をなしていることを示さねばならない。魚類では、稚仔死亡の主因は捕食と飢餓であると言われている(Mann & Mills 1979)が、現在のところ淡水エビ類ではそれらについての知見はほとんど得られていないようである。従って、高い飢餓耐性はどのような局面で実際の意味をもちうるか、その可能性について簡単に述べておくこととしたい。

一般的には、水塊中での食物分布が時間的・空間的に不連続な場合には、絶食下での長い生存時間が生存確率の上昇をもた

表2 テナガエビ2群ふ化幼生の、水温 25°C 絶食条件下における各发育ステージ(I~III; 第1~第3ゾエア期)までの生存率(%)。海水濃度、供試親個体数については図3の場合と同様。

海水濃度 (%)	大型幼生			小型幼生		
	I	II	III	I	II	III
0	100	100	3.4	100	100	0
20	100	100	55.4	100	100	0
40	100	100	79.2	100	99.1	0
60	100	99.1	51.3	100	99.1	0
80	100	97.4	10.5	100	100	0
100	100	68.6	1.3	100	99.2	0

らすであろうことは想像に難くない。ただ、スジエビ、テナガエビの大型幼生で注目されることは、それらが絶食条件下で単に長時間生きながらえているというのではなくて、より進んだ发育ステージに到達している（あるいは、そのポテンシャルティを内包している）という事実である。发育の進んだ幼生ほど機能的であり、従って食物獲得能力も高いと考えられるので、このような性質は初期餌料として適した食物の少ない環境では有利になるものと思料される。これは子にとっての食物の得難さ（伊藤 1978）に通ずる一面かもしれない。

淡水エビ類のなかには、親は河川上流域に生息し、そこで成熟・産卵するが、ふ化後の浮遊幼生は河川を流下し、河口域に達して摂餌を開始するという生活史を送るものが少なからず知られている。そのような淡水エビ数種についての比較をすると幼生の絶食条件下での生存時間（卵黄消失までの期間に相当）と、野外における河口までの流下時間との間に関連性が認められるという（Balasundaram & Pandian 1982）。非摂餌幼生による流下・分散は、河口域にまで範囲を広げなくとも、河川を生息の場とし、浮遊幼生期をもつ淡水エビ類一般についてある程度通じるもののようにみえる（諸喜田 1979）ので、その際高い飢餓耐性をもつことは有利であろう。相模川では流水域にスジエビ大型幼生産出個体群がみとめられるが（Mashiko 1982）、事実そのような現象を反映したものであるかどうか、今後幼生生態が解き明かされることが望まれる。

本研究の一部は文部省科研費（No. 59740328）に拠った。

文 献

- Bagenal, T. B., 1969. Relationship between egg size and fry survival in brown trout *Salmo trutta* L. J. Fish. Biol., 1: 349-353.
- Balasundaram, C. & T. J. Pandian, 1982. Yolk energy utilization in *Macrobrachium nobilli* (Henderson & Mathai). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 61: 125-131.
- Blaxter, J. H. S. & G. Hempel, 1963. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer., 28: 211-240.
- Brambilla, D. J., 1982. Seasonal variation of egg size and number in a *Daphnia pulex* population. Hydrobiologia, 97: 233-248.
- Brooks, J. L. & S. I. Dodson, 1965. Predation, body size, and composition of plankton. Science, 150: 28-35.
- Chow, S. & Y. Fujino, 1985. Biochemical evidence of two types in the fresh water shrimp *Palaemon paucidens* inhabiting the same water system. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 50: 1451-1460.
- Ciechomski, J. Dz., 1966. Development of the larvae and variation in the size of eggs of the Atlantic anchovy, *Engraulis anchoita* Hubbs and Marini. J. Cons., Cons. Int. Explor. Mer., 30: 281-290.
- Dodson, S. I., 1974. Zooplankton competition and predation: An experimental test of the size-efficiency hypothesis. Ecology, 55: 605-613.
- 平野礼次郎・大島泰雄, 1963. 海産動物幼生の飼育とその餌料について. 日水誌, 29: 282-297.
- Ikeda, T., 1971. Changes in respiration rate and in composition of organic matter in *Calanus cristatus* (Crustacea, Copepoda) under starvation. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 11: 280-298.
- 伊藤嘉昭, 1978. 比較生態学（第2版）, 岩波書店, 東京, pp. 1-93.
- 伊藤嘉昭, 1983. 社会生態学入門, 東京大学出版局, 東京, pp. 20-53.
- 巖佐 庸, 1981. 生物の適応戦略, サイエンス社, 東京, pp. 28-47.
- 上田常一, 1970. 日本淡水エビ類の研究（第2版）, 園山書店, 松江, pp. 83-95.
- 菊池泰二, 1981. 海産無脊椎動物の繁殖生態と生活史 I～III. 海洋と生物, 3: 242-246, 360-365, 402-407.
- 岸 由二, 1978. 卵の大きさはいかに決まるか. 生物科学, 30: 48-56.
- Kraeuter, J. N., M. Castagna & R. van Desel, 1982. Egg size and larval survival of *Mercenaria mercenaria* (L.) and *Argopecten irradians* (Lamarck). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 56: 3-8.
- Lynch, M., 1977. Fitness and optimal body size in zooplankton populations. Ecology, 58: 763-774.
- Lynch, M., 1980. The evolution of cladoceran life histories. Quart. Rev. Biol., 55: 23-42.
- Mann, R. H. K. & C. A. Mills, 1979. Demographic aspects of fish fecundity. In "Fish Phenology" Ed. by P. J. Miller, Academic press, New York, pp. 161-177.
- Mashiko, K., 1982. Differences in both the egg size and the clutch size of the freshwater

- prawn Palaemon paucidens de Haan in the Sagami River. *Jap. J. Ecol.*, 32:445-451.
- Mashiko, K., 1983a. Differences in the egg and clutch size of the prawn Macrobrachium nipponense (de Haan) between brackish and fresh waters of a river. *Zool. Mag.*, 92:1-9.
- Mashiko, K., 1983b. Evidence of differentiation between the estuarine and upper freshwater populations of the prawn Macrobrachium nipponense. *Zool. Mag.*, 92:180-185.
- Mashiko, K., 1983c. Comparison of growth pattern until sexual maturity between the estuarine and upper freshwater populations of the prawn Macrobrachium nipponense (de Haan) within a river. *Jap. J. Ecol.*, 33:207-212.
- Mashiko, K., 1985. Comparison of survival and development between large and small neonates of a freshwater prawn under starvation conditions. *Zool. Sci.*, 2:397-403.
- Nishino, M., 1980. Geographical variations in body size, brood size and egg size of a freshwater shrimp, Palaemon paucidens De Haan, with some discussion on brood habit. *Jap. J. Limnol.*, 41:185-202.
- Ogasawara, Y., S. Koshio & Y. Taki, 1979. Response to salinity in larvae from local populations of the freshwater shrimp, Macrobrachium nipponense. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 45:937-943.
- Peters, R. H., 1983. *The Ecological Implications of Body Size*, Cambridge Univ. Press. New York, pp. 24-53.
- Pianka, E. R., 1978. *Evolutionary Ecology* (2nd. ed.), Harper & Row, New York, pp. 125-138.
- Robinson, W. R., R. T. Peters & J. Zimmermann, 1983. The effect of body size and temperature on metabolic rate of organisms. *Can. J. Zool.*, 61:281-288.
- Schmidt-Nielsen, K. 1973. *Animal Physiology*, Cambridge Univ. Press, London, pp. 235-244.
- 諸喜田茂充, 1979. 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, No 28; 193-278.
- Smith, C. C. & S. T. Fretwell, 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Amer. Nat.*, 108:499-506.
- Tessier, A. J., L. L. Henry, C. E. Goulden & M. W. Durand, 1983. Starvation in Daphnia: Energy reserves and reproductive allocation. *Limnol. Oceanogr.*, 28:667-676.
- Threlkeld, S. T. 1976. Starvation and the size structure of zooplankton communities. *Freshwater Biol.*, 6:489-496.
- Werner, E. E., 1974. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and implications. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 31:1531-1536.