スジエビの淡水適応 (予報)¹⁾

益 子 計 夫

(帝京大学医学部)

A Preliminary Report on Adaptedness to Freshwater Medium in the Freshwater Prawn *Palaemon (Palaemon) paucidens* DE HAAN

KAZUO MASHIKO

Abstract

MASHIKO, KAZUO (Faculty of Medicine, Teikyo University). 1990. A Preliminary Report on Adaptedness to Freshwater Medium in the Freshwater Prawn *Palaemon (Palaemon) paucidens* DE HAAN. Benthos Research (Bull. Jap. Assoc. Benthology), 38: 1-6.

In the prawn *Palaemon (Palaemon) paucidens* DE HAAN which is widely distributed in inland fresh waters in Japan, affinity with environmental fresh and saline water was investigated for zoeal larvae. The larval survivorship was much better in diluted sea water (20~60 % or 80 % concentrations of ordinary artificial sea water) than in fresh water under both conditions of starvation and feeding. Oxygen-consumption rate of newly hatched larvae (first-stage zoeae) was considerably greater in fresh water than in diluted or not diluted sea water, which is regarded to reflect the increment of energy cost for osmoregulation in freshwater medium. The cause of declined survivorship of *P. paucidens* larvae in fresh water was discussed in connection with their energy consumption and other physiological factors. Judging from larval physiological affinity with saline water, it is very likely that the inferred evolutionary change of habitats from saline to fresh waters in this species has been accomplished without acquiring complete adaptation to external freshwater medium.

はじめに

いわゆる淡水エビ類は海産種に系統的起源を有し、なかでもテナガエビ科エビ類は現在淡水域へ生息場所を拡大しつつあるグループと考えられている (TIWARI, 1955; 諸喜田, 1979など)。水棲動物が海域より淡水域へ生息の場を移行する際に直面する最大の

課題は、淡水という異質な塩分環境への生理的対応であることは改めて論ずることもなく、広く認識されている。ただ、そのような淡水域への進化的移行は、まず生理的適応、すなわち、塩水媒体に代わって淡水媒体中で最適生存を達成するような生理機構の改変、ついで生息場所の移行、という段階的過程を経て成しとげられたものか否か。これについては今日まで必ずしも十分な検討がなされてはいないと思われる。生物はすべてに適応しているという「適応論」を前面に押し出せば、そのような段階的過程のありうべきことが十分に予期されるであろう。このようにして、この問題は「適応」と「進化」との関係に深くかかわるも

1) 本稿は、1988年11月26~27日に京都大学で開催された日本ベントス研究会第2回大会で発表した内容の一部についてとりまとめたものである。

のであると言える。筆者は、汽水域と淡水域とで異なった生活史形質をもつテナガエビ *Macrobrachium nipponense* (DE HAAN) の種分化の問題を考える上で、このことに関心を向けるに至った。本稿では、テナガエビとの比較の見地よりおこなった、スジエビ *Palaemon (Palaemon) paucidens* DE HANN についての実験結果をもとに、この問題についての若干の考察をおこなうこととする。

スジエビは、その近縁種の多くが海産である (HOLTHUIS, 1950) ことから、それ程遠くない地史的過去に淡水移行を遂げた種であると考えられる。本種は一部汽水域に分布するものの、多くは内陸部の河川や湖沼に生息しており、そこで一生を送っている。本研究は、個体の生活環のなかで最も強く環境ストレスの作用を受けるとみられるふ化直後の幼生について、塩分濃度と生存率との関係、および代謝活動の指標としての酸素消費量との関係を調べてみたものである。

材料および方法

1988年の5～6月、相模川 (神奈川県) の河口から約35km上流の止水域において抱卵雌を採集し、それを室内で飼育することによりふ化幼生を得た。一腹の幼生 (前夜ふ化したもの) をいくつかのガラスピーカーに分け、それに海水 (人工海水 Jamarin U) を徐々に加えることによって、海水含有率20% (以後20%海水と呼ぶ、以下の濃度についても同様)、40%、60%、80%、100% (人工海水標準液, Salinity 35.5‰)、および海水を加えない0% (淡水; 塩素分を除去した水道水) の各塩分濃度の実験用媒体を設定した。それぞれの塩分濃度で約6時間順化後、幼生の一部を生存率の測定に、残りの一部を酸素消費量の測定に用いた。

幼生の生存率は飢餓および給餌の両条件下で調べられた。飢餓条件では、とも食いを防止するために、容量約100mlのガラスビンに幼生を個別に収容することによって、各塩分濃度のもとで一腹仔につき10個体が実験に供された。死亡個体は発見後直ちに回収され、その発育ステージが顕微鏡下で判定された。給餌実験では、1 lのガラスピーカーに幼生20個体をまとめて収容し、餌料としてブラインシュリンプ幼生を1日1回十分量投与した。水温は飢餓、給餌の両実験ともに $25 \pm 1^\circ\text{C}$ に設定された。

酸素消費量は、前報 (MASHIKO, 1985) に記述された方法に準じて、3～5個体を15mlの共栓付三角フラスコ中に密閉し、水温 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ で14～18時間インキュベーションすることにより測定された。幼生の個体あたり乾重量は、一腹仔につき約50個体を一塊として、 80°C で一昼夜乾燥し、秤量することによって求められた。

なお、本研究に用いられたふ化幼生の体長は、一腹毎の平均値で $3.7 \sim 4.1\text{mm}$ の範囲にあった。これらは、前に報告した相模川に生息する2群のスジエビ (MASHIKO, 1982) のうち、より上流部に見い出される小卵産出個体群に由来するものである。これらは一部ダム湖にも生息しており、淡水域のみで全生活環を完結していることは疑いない。

結 果

0～100%海水水中での、飢餓条件下における幼生の生存曲線を Fig. 1 に示した。20～80%の希釈海水水中では、ふ化後6日間、95%以上の高い生存率が維持されたが、その後生存率は急激に低下した。それらの平均生存時間は、供試個体の50%の生存日数で示すと、ふ

Table 1. Mortality (%) of *Palaemon (Palaemon) paucidens* larvae at each developmental stage (First to fourth zoeal stage: I～IV) under starvation conditions in dilutions of artificial sea water (0～100%). The mortality was indicated as the ratio of the individuals died at each developmental stage to the initial number of individuals examined (40 larvae).

Stage	Concentration of sea water (%)					
	0	20	40	60	80	100
I	20.0	0.0	2.5	2.5	0.0	20.0
II	47.5	2.6	5.0	0.0	2.5	12.5
III	32.5	84.7	80.0	77.5	87.5	57.5
IV	0.0	12.8	12.5	20.0	10.0	10.0

Fig. 1 Survivorship curves for starving *Palaemon (Palaemon) paucidens* larvae after hatching in the dilutions of artificial sea water of the concentrations 0% (fresh water; solid circles), 20% (open circles), 40% (solid triangles), 60% (open triangles), 80% (solid squares) and 100% (open squares). Each plot represents the mean value for 40 larvae derived from four parent females.

化後8～10日であった。100%海水中では実験開始直後から死亡する個体がめだち、生存率の早期低下が認められた。更に淡水中では、生存率の早期低下は著しく、ふ化後3日で約半数の個体が死亡した。各塩分濃度のもとでの幼生の最終発育ステージ（死亡個体の発育ステージ）はTable 1にまとめられている。発育段階の上でも、100%海水や淡水中では早期死亡がおこっていると言える。

Fig. 2は、給餌条件下における0～60%海水中での生存曲線（80および100%海水を用いた実験は省略された）を示したものである。給餌条件でも、幼生の最適生存は20～60%の希釈海水中で達成され、90%以上の高い生存率が最後まで維持された。これに対して、淡水中での生存率は明らかに低く、ふ化12日後の生存率は約70%であった。この給餌実験では、実験開始後

11～12日で最初の変態個体（ポストラーバ）が出現した。生存個体のうちの過半数が変態するに要した時間は、異なった雌親由来の幼生について3回おこなった実験の平均値では、淡水中で15.0日（3回の実験のレンジ14～16日）、20および40%海水中でともに13.3日（13～14日）、60%海水中で14.3日（13～16日）となり、生存率が良好な希釈海水中では、わずかながらも幼生期間が短くなる傾向が認められた。

Fig. 3は、ふ化直後の幼生の、各塩分濃度のもとでの単位乾重量あたりの酸素消費量を示したものである。淡水中での平均消費量 $4.1 \mu\text{g O}_2/\text{mg}\cdot\text{hr}$ に対して、20～60%海水中でのそれは $3.2\sim 2.9 \mu\text{g O}_2/\text{mg}\cdot\text{hr}$ と、より低い水準にあり、80および100%海水中ではさらに低下し、 $2.5\sim 2.4 \mu\text{g O}_2/\text{mg}\cdot\text{hr}$ の値を示した。

Fig. 2 Survivorship curves for fed *Palaemon (Palaemon) paucidens* larvae after hatching in the dilutions of artificial sea water of the concentrations 0%, 20%, 40% and 60%. The marks in the figure are the same as shown in Fig. 1. Each plot indicates the mean value for 60 larvae derived from three parent females.

考 察

本研究で用いられたスジエビ幼生は、淡水中よりも、広い範囲の希釈海水中で高い生存率を示した。このことは、飢餓および給餌の両条件下で認められるので、食物量などの環境条件の違いによるものではなく、幼生の塩分に対する生理的特質を反映したものであらうと考えられる。幼生の酸素消費量が希釈海水中よりも淡水中で有意に高いという事実は、おそらく浸透圧調節にかかわる、淡水中でのより大きなエネルギー消費を示すものであらう。このような過剰なエネルギー消費が、淡水中での高い死亡率の一因となっている可能性がある。

しかし、そのような過剰なエネルギー消費だけで、淡水あるいは100%海水中での飢餓条件下における、幼生の早期死亡を説明することはむずかしい。幼生の酸素消費量は、100%海水中で最低値を示したのである。飢餓実験における死亡個体についての形態観察結果に

よれば、淡水および100%海水中で早期に死亡した個体の多くは、ゾエア第I期から第II期への、あるいは第II期から第III期への脱皮途中であったことが認められている。このことは、極端に低い、もしくは高い環境塩分が、幼生の脱皮という发育上特にクリテカルな段階で、何らかの生理的悪影響（浸透圧調節上の問題も含めて）をおよぼすことを示唆している。

テナガエビ類の幼生について、環境塩分濃度とエネルギー代謝率（酸素消費率など）との関係を調べてみると、エネルギー代謝率はある程度の希釈海水中で極小となり、低塩分および高塩分の両端では極大となる傾向が認められている（たとえば、MOREIRA *et al.*, 1980; MCNAMARA *et al.*, 1983）。これは河口に生息するテナガエビ（*M. nipponense*）の場合でも同様である（未発表資料）。このような代謝パターンは、浸透圧調節にかかわるエネルギー消費量の大小をある程度反映したものであると理解されている（RAO, 1958）。本研究で用いたスジエビにおいては、高塩分環境での酸

Fig. 3 Oxygen-consumption rates of newly hatched *Palaemon (Palaemon) paucidens* larvae (first-stage zoea) in the dilutions of artificial sea water (ASW) at $20 \pm 1^\circ\text{C}$. The mean values for more than 30 larvae derived from ten parent females (but 18 larvae derived from five parent females for 100% sea water) were plotted. Vertical bars indicate the range of standard error. Difference in the oxygen-consumption rate was significant ($P < 0.001$, t -test) between fresh water (0%) and 20% sea water for instance.

素消費量の増大は認められなかった。このことは、淡水生活を営む本種が、海洋に相当するような高塩分環境での浸透圧調節能力をすでに失っていることを示しているのかもしれない。これが100%海水中の飢餓条件で認められた、高い初期死亡の一因となっている可能性がある。

生理機構上の問題は残るとしても、淡水域に生息するスジエビが、淡水媒体中ではなく希釈海水中で依然として最適生存が達成されている事実は注目される。これは、本種が生理的レベルでは今なお淡水媒体に適応しきってはいないことを意味しているように思われる。つまり、淡水中での最適生存という生理的改変を待たずに、淡水域への進化的移行がなされていることを示唆している。この場合、淡水環境は塩分生理的にはスジエビの生存上不利であったにもかかわらず、捕

食や餌をめぐる生態的諸条件の総体において有利であったということなのかもしれない。しかし、その確証の提示は極めてむずかしい。

淡水域に生息しながらも、依然としてある程度の塩分濃度のもとで最適生存を示す例はテナガエビ大卵型集団（益子，1986；OGASAWARA *et al.*, 1979も参照）や南米産テナガエビ *Macrobrachium amazonicum* でも知られている（GUEST & DUROCHER, 1979）。これらは淡水適応という点において、程度の差こそあれ、スジエビと似かよった事情のもとにあるものと考えられる。スジエビについては、卵サイズなどの繁殖形質上異なった地方集団の存在が知られており（NISHINO, 1980；CHOW *et al.*, 1988），それらの間では生息場所の違い，もしくは淡水域移行の歴史的経緯の違いに応じて、塩分生理上の差異が見い出される可能性が残されていることを最後に指摘しておきたい。

文 献

- CHOW, S., Y. FUJIO and T. NOMURA, 1988. Reproductive isolation and distinct population structures in two types of the freshwater shrimp *Palaemon paucidens*. *Evolution*, 42: 804-813.
- GUEST, W. C. and P. P. DUROCHER, 1979. Palaemonid shrimp, *Macrobrachium amazonicum*: Effect of salinity and temperature on survival. *Prog. Fish-Culturist*, 41: 14-18.
- HOLTHUIS, L. B., 1950. The Palaemonidae collected by the Siboga and Snellius Expeditions with remarks on other species I. Subfamily Palaemoninae. The Decapoda of the Siboga Expedition, Part X. *Siboga Exped.*, 39a: 1-268.
- 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. *Jpn. J. Ecol.*, 32: 445-451.
- 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.
- 益子計夫, 1986. 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. ペントス研究会誌, 30: 1-6.
- MCMANARA, J., G. S. MOREIRA and P. S. MOREIRA, 1983. The effect of salinity on respiratory

- metabolism, survival and moulting in the first zoea of *Macrobrachium amazonicum* (HELLER) (Crustacea, Palaemonidae). *Hydrobiologia*, 101: 239-242.
- MOREIRA, G. S., J. C. MCNAMARA and M. WEINRICH, 1980. Temperature and salinity effects on the respiratory metabolism of the first zoeal stage of *Macrobrachium holthuisi* GENOFRE & LOBÃO (Decapoda: Palaemonidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 47: 141-148.
- 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. *Jpn. J. Limnol.*, 41: 185-202.
- OGASAWARA, Y., S. KOSHIO and Y. TAKI, 1979. Response to salinity in larvae from local populations of the freshwater shrimp, *Macrobrachium nipponense*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 45: 937-943.
- RAO, K. P., 1958. Oxygen consumption as a function of size and salinity in *Metapenaeus monoceros* FAB. from marine and brackish-water environments. *J. Exp. Biol.*, 35: 307-313.
- 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. 琉大理紀要, 28: 193-278.
- TIWARI, K. K., 1955. Distribution of the Indo-Burmese freshwater prawns of the genus *Palaemon* FABR., and its bearing of the Satpura hypothesis. *Bull. Nation. Inst. Sci. India*, 7: 230-239.

192-03 東京都八王子市
帝京大学医学部動物学教室
益子計夫