

飼育環境下におけるホッコアカエビ幼生の相対成長

有 瀧 真人,^{1a} 浜 崎 活 幸,^{2*} 早乙女浩一^{1b}

(2002 年 5 月 2 日受付, 2002 年 8 月 16 日受理)

¹日本栽培漁業協会能登島事業場, ²日本栽培漁業協会八重山事業場Relative growth of larvae of Pacific pink shrimp *Pandalus eous* under laboratory conditionsMASATO ARITAKI,^{1a} KATSUYUKI HAMASAKI^{2*} AND KOICHI SAOTOME^{1b}¹Notojima Station, Japan Sea-Farming Association, Notojima, Ishikawa 926-0216, ²Yaeyama Station, Japan Sea-Farming Association, Ishigaki, Okinawa 907-0451, Japan

The relative growth and swimming behavior of larval *Pandalus eous* were examined for reared individuals during the zoeal and postlarval stages. Larval rearing was conducted using a 20 kL tank maintained at a mean temperature of 8.0°C, and larvae were fed with diatoms (*Thalassiosira* spp.) and *Artemia* nauplii. Larval development consisted of seven zoeal stages and metamorphosis to the first postlarval stage (decapodid stage) occurred after 54 days. Larval characteristics were examined based on morphological development, swimming behavior, and points of change in relative growth of body parts to carapace length expressed in terms of allometric equations. The first and second zoeal stages were a period of transition during which swimming behavior changed from passive to active. All body appendages appeared in the third zoeal stage and active swimming behavior was fully apparent in the fourth zoeal stage. Between the sixth and seventh zoeal stages, larval behavior changed gradually from pelagic to benthic. After metamorphosis to the first postlarval stage, larvae became fully benthic. The points of change in relative growth occurred at two molting periods, that between the second and third zoeal stages, and that between the fourth and fifth zoeal stages. These points coincided with the critical periods at which larval mass mortality ordinarily occurs during seed production.

キーワード：ホッコアカエビ, 種苗生産, 幼生期, 相対成長, 遊泳行動

ホッコアカエビ *Pandalus eous* Makarov は, 北部太平洋に広く生息するタラバエビ科の甲殻類である。¹⁾ 主な生息域のカナダ, アメリカでは重要な水産資源として利用されており, 幼生期の形態, 分布, 成長, 繁殖に関する生態学的知見が集積されている。²⁻⁴⁾ 一方本邦において, 本種は主に島根県以北の日本海と北海道周辺で底引き網やエビ簗で漁獲されている。^{5,6)} 資源管理の研究もこの地域で集中的に行われ, 漁獲特性⁷⁾や繁殖生態,^{8,9)} 成長,^{9,10)} 鉛直分布,¹¹⁾ 分布と生活史¹²⁾などが明らかにされている。しかし, 浮遊期から着底期にかけての初期生活史に関する知見が充実しているとは言い難く, 北海道周辺海域で採取されたゾエア幼生の外部形態の記載¹³⁾および飼育幼生の基本元素の分析^{14,15)}と代謝測定¹⁴⁾

などについて研究されているにすぎない。

本研究では, 本種の初期生活史の一端を明らかにすることを目的に, 飼育したホッコアカエビ幼生の齢期を区分し, 遊泳行動の観察を行うとともに相対成長について検討した。

材料および方法

幼生の飼育 1989 年 1 月に石川県西海漁業協同組合から入手した抱卵雌 1465 尾を日本栽培漁業協会能登島事業場の 7 kL コンクリート水槽で飼育し, ふ化幼生 (ゾエア 1 期) を得た。ふ化幼生は直ちに 20 kL コンクリート水槽に収容し, 飼育を行った。餌料には珪藻 (*Thalassiosira* spp.) とアルテミア *Artemia* sp. のノー

* Tel : 81-980-88-2136. Fax : 81-980-88-2138. Email : katsuyuki-hamasaki@jasfa.or.jp

^a 現所属 : 日本栽培漁業協会宮古事業場 (Miyako Station, Japan Sea-Farming Association, Miyako, Iwate 027-0097, Japan)^b 現所属 : 日本栽培漁業協会技術部 (Technical Department, Japan Sea-Farming Association, Chiyoda, Tokyo 101-0047, Japan)

プリウス幼生（以下、アルテミア）を使用した。珪藻はゾエア1～4期に、アルテミアはゾエア3期～ポストラーバ1期に給餌した（以下、ゾエア1～7期をZ1～Z7、ポストラーバ1期をPL1と記す）。給餌密度は前者が5万～10万細胞/mL、後者は0.4～2.5個体/mLであった。平均飼育水温（範囲）は8.0℃（5.7～9.7℃）で、塩分は約32 pptであった。

齢期区分、絶対成長および遊泳行動 飼育期間中には毎日幼生の脱皮状況を観察し、脱皮ごとに1齢加齢するものとした。齢期ごとに飼育水槽から20尾の幼生を採取し、生物顕微鏡あるいは実体顕微鏡のマイクロメータで全長（額角先端から尾節末端）、体長（眼窩後縁から尾節末端）、頭胸甲長（眼窩後縁から頭胸甲末端）を0.01 mmの精度で測定した。また、10尾の湿重量をまとめて秤量し、1尾当たりの体重を0.1 mgの単位で算出する操作を10回繰り返した。さらに、10%中性ホルマリンで固定した標本10尾について、生物顕微鏡下で眼、額角歯、第2触角内肢と鱗片（＝外肢）の相対的長短、顎脚外肢、胸脚外肢、第6腹節、腹肢（第3腹肢）、腹肢内突起、および尾肢の形態と出現状況を観察した。遊泳行動の観察は齢期ごとに5～10尾を1 Lガラスビーカーに収容して行い、遊泳姿勢と方向を記録した。さらに、ビーカー内に設置した網地等の基物に対する付着性と底面への着底状況を観察した。

相対成長 固定標本19～20尾について、Fig. 1に示した頭胸甲長、額角長、第2触角内肢長、同鱗片長、同鱗片剛毛長、第3顎脚外肢長、同外肢剛毛長、尾節長、同上辺長、同下辺長、同周縁棘長、尾肢内肢長、同内肢剛毛長、同外肢長、同外肢剛毛長を、生物顕微鏡あるいは実体顕微鏡のマイクロメータを用いて0.01 mmの精度で測定した。測定した14形質と尾節面積（台形に近似させ、長さ、上辺長、下辺長から計算）の頭胸甲長に対する相対成長を次の相対成長式¹⁶⁾で解析した。 $y = ax^b$ 、ここで x は頭胸甲長、 y は各形質の測定値、 a は初成長定数、 b は相対成長係数であり、 $b=1$ の場合は等成長、 $b>1$ の場合は優成長、 $b<1$ の場合は劣成長と呼ばれる。¹⁶⁾ 相対成長式のパラメータは、Yamakawa and Matsuda¹⁷⁾の方法に準拠して y が正規分布 $N(\hat{y}, \sigma^2\hat{y}^2)$ に従う、すなわち標準偏差が $y(=\hat{y})$ に比例して大きくなるものとし、最尤法で直接推定した。対数尤度はYamakawa and Matsuda¹⁷⁾が示しており、その最大化にはマイクロソフトエクセル（マイクロソフト社）のソルバーによる方法¹⁸⁾を用いた。各形質の相対成長において、相対成長係数が途中で変化する場合はみられたことから、以下の方法で変曲点を決定した。ここでは、相対成長係数の変化は脱皮によって起こるものとし、ある齢期と次の齢期の間を変曲点とした。変曲点として一つあるいは二つ与え、変曲点およびその前後1齢期と2

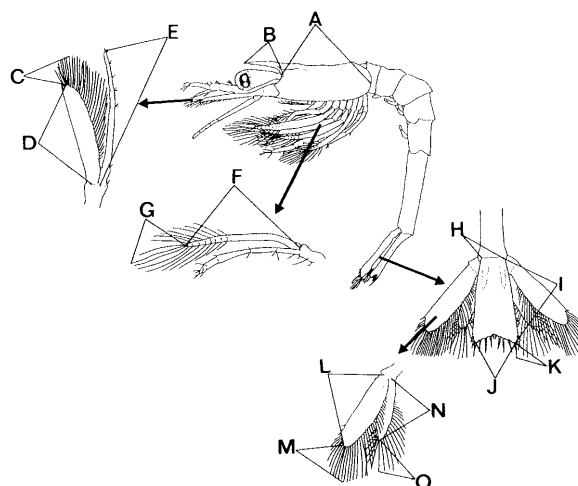


Fig. 1. Measurement of body parts for larval and postlarval stages of *P. eous*. Body parts are illustrated using a diagram of a fourth stage zoea. A, carapace length; B, rostrum length; C, antennal scale seta length; D, antennal scale length; E, antennal endopod length; F, maxilliped 3 exopod length; G, maxilliped 3 exopod seta length; H, telson upper width; I, telson length; J, telson lower width; K, telson spine length; L, uropodal exopod length; M, uropodal exopod seta length; N, uropodal endopod length; O, uropodal endopod seta length.

齢期でデータを区切り、すべての組み合わせで相対成長式を求め、AIC (Akaike information criterion)¹⁹⁾の合計値が最小になった区切りを変曲点とした。なお、第3顎脚外肢と同外肢剛毛はPL1で大きく退化したので、相対成長式を適用しなかった。

結 果

齢期区分 飼育したホッコクアカエビ幼生は、ふ化後7回脱皮し、PL1（decapodid期）へ変態した。各齢期で観察した形態的特徴と付属肢の出現状況をTable 1に示した。Z1：眼は不動で、第2触角内肢は鱗片より短い。第1～第3顎脚の外肢は遊泳毛を有し機能的である。Z2：眼は有柄可動で、第2触角内肢は鱗片より短い。第1～第3胸脚に機能的な外肢が出現する。第6腹節が分節し、腹肢は乳頭状の突起として出現する。Z3：額角背歯が出現する。第2触角内肢は鱗片より短い略等長である。腹肢は二又し、尾肢の内外肢が分離する。尾肢内肢は先端のみに剛毛を有す。Z4：第2触角内肢は鱗片と等長かわずかに超える。尾肢内肢は周縁に剛毛を有す。Z5：第2触角内肢は鱗片をはるかに超える。腹肢は外肢先端に小剛毛を有する場合がある。Z6：腹肢に剛毛が出現し、内肢突起が分離する。Z7：額角腹歯が出現する。PL1：第3顎脚と第1～第3胸脚の外肢は退化し、腹肢に遊泳毛が出現する。

Table 1. Morphological characteristics during the larval and postlarval stages of *P. eous* reared in the laboratory

Characters	Stage*							
	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Z6	Z7	PL1
Eye stalk	—	+	+	+	+	+	+	+
Rostrum teeth								
dorsal	—	—	+	+	+	+	+	+
ventral	—	—	—	—	—	—	+	+
Antenna	en < ex	en < ex	en ≤ ex	en ≥ ex	en > ex	en > ex	en > ex	en > ex
Maxillipeds 1-2								
exopod	+	+	+	+	+	+	+	+
Maxilliped 3								
exopod	+	+	+	+	+	+	+	r
Pereopods 1-3								
exopod	—	+	+	+	+	+	+	r
Abdomen								
Somite 6	—	+	+	+	+	+	+	+
pleopods	—	u	b	b	b/bs	bs	bs	bn
appendix internae	—	—	—	—	—	+	+	+
uropods	—	—	+	+	+	+	+	+

* Z1-7, zoea 1-7; PL1, postlarva 1 (decapodid stage).

Abbreviations: —, absent; +, present; b, biramous; bn, biramous with natatory setae; bs, biramous with simple setae; en, endopod; ex, exopod; r, reduced; u, uniramous.

Table 2. Body measurements and occurrence period during the larval and postlarval stages of *P. eous* reared in the laboratory

Stage* ¹	Total length* ² (mm)	Body length* ² (mm)	Carapace length* ² (mm)	Body weight* ³ (mg)	Occurrence period (days of rearing)
Z1	5.99 ± 0.19* ⁴ (5.62– 6.31)	5.40 ± 0.19 (5.73– 4.96)	1.43 ± 0.08 (1.27–1.57)	1.0 ± 0.2 (0.8– 1.2)	1–10
Z2	6.46 ± 0.24 (5.72– 6.79)	5.89 ± 0.30 (4.86– 6.28)	1.68 ± 0.13 (1.45–2.00)	1.7 ± 0.2 (1.4– 2.1)	8–17
Z3	8.13 ± 0.36 (7.52– 9.17)	7.45 ± 0.26 (6.76– 7.76)	2.15 ± 0.10 (1.98–2.32)	2.6 ± 0.3 (2.3– 3.0)	16–23
Z4	9.20 ± 0.38 (8.69– 9.90)	8.31 ± 0.29 (7.48– 8.75)	2.47 ± 0.21 (2.01–2.90)	3.8 ± 0.5 (3.2– 4.4)	22–32
Z5	10.51 ± 0.39 (9.50–11.13)	9.41 ± 0.31 (8.78–10.16)	2.80 ± 0.17 (2.57–3.14)	5.4 ± 1.1 (4.0– 7.1)	31–41
Z6	11.84 ± 0.60 (11.06–13.11)	10.40 ± 0.46 (9.74–11.27)	2.99 ± 0.20 (2.69–3.32)	8.6 ± 1.1 (7.4–10.9)	39–49
Z7	13.08 ± 0.89 (11.33–14.52)	11.31 ± 0.59 (10.19–12.74)	3.13 ± 0.23 (2.66–3.57)	12.6 ± 1.9 (8.6–14.8)	48–58
PL1	15.75 ± 0.60 (14.33–16.71)	12.90 ± 0.45 (12.03–13.61)	3.72 ± 0.28 (2.85–4.19)	20.6 ± 4.0 (15.6–27.3)	54–

*¹ Z1-7, zoea 1-7; PL1, postlarva 1 (decapodid stage). Mean rearing temperature, 8.0°C.*² n = 20.*³ n = 10.*⁴ Mean ± SD (range).

絶対成長と遊泳行動 Z1は全長5.99 mm、体重1.0 mgであり、7～10日間隔で脱皮して最短54日後に全長15.75 mm、体重20.6 mgのPL1へ成長した (Table 2)。全長、体長および頭胸甲長の成長率 $\{(Z_{n+1} \text{の平均値} - Z_n \text{の平均値}) / Z_n \text{の平均値} \times 100\}$ は、いずれもZ2～Z3とZ7～PL1に高い傾向を示した (Fig. 2)。同様に体重の成長率は、Z1～Z2、Z5～Z6、Z7～PL1に高

かった (Fig. 2)。

各齢期における遊泳姿勢の概略を Fig. 3 に示した。Z1は腹面を上、頭部を下方にしてやや斜めの姿勢で浮遊し、移動には顎脚の外肢を用いた。また、移動方向は主に上方に限られていたが、外肢の動きを停止した場合に下方へ沈降した。Z2の遊泳姿勢は基本的にZ1と同様であるが、顎脚外肢と第1～第3胸脚外肢を用いて

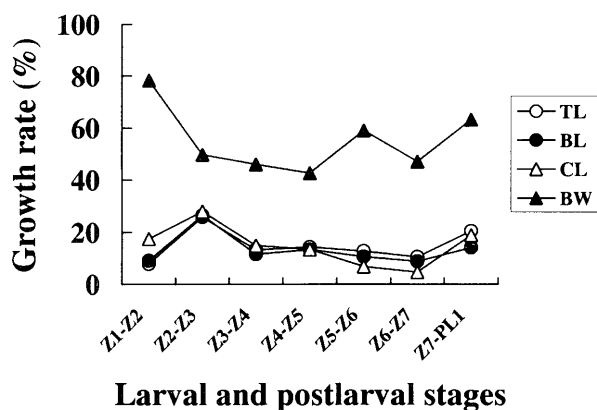


Fig. 2. Growth rates at each molting of larval *P. eous*. See Table 1 for TL (total length), BL (body length), CL (carapace length) and BW (body weight). Growth rate (%) = (Increment in mean value of each measurement between successive moltings) / (mean value of each measurement during the previous stage) $\times$ 100.

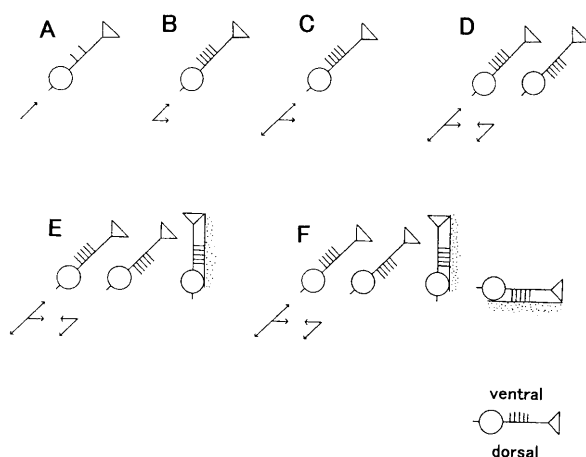


Fig. 3. Diagrammatic views of swimming behavior at each larval stage of *P. eous*. A, Z1; B, Z2; C, Z3; D, Z4-Z5; E, Z6; F, Z7. Arrows indicate the direction of swimming behavior. Dots indicate artificial substrate (E, F) and the bottom of a glass beaker (F).

水平方向への移動が可能になった。Z3はZ1とZ2の遊泳方向に加え、顎脚と胸脚の外肢を用いて能動的に下方へ移動した。Z4とZ5ではそれまでの遊泳姿勢に加え、腹面を下にして遊泳することが可能になった。Z6では遊泳姿勢等に変化はないものの、網地等の基物に胸脚を用いて着底する場合があった。Z7ではビーカーの底に着底する個体がみられ、これらは歩脚を用いて歩行した。しかし、着底した個体は多くの時間を底で過ごさず、頻繁に遊泳状態に戻った。PL1になると底で生活することが多くなり、遊泳には腹肢を用い、その姿勢は腹面を常に下にした。

相対成長 頭胸甲長と各測定値の関係を Fig. 4 に、

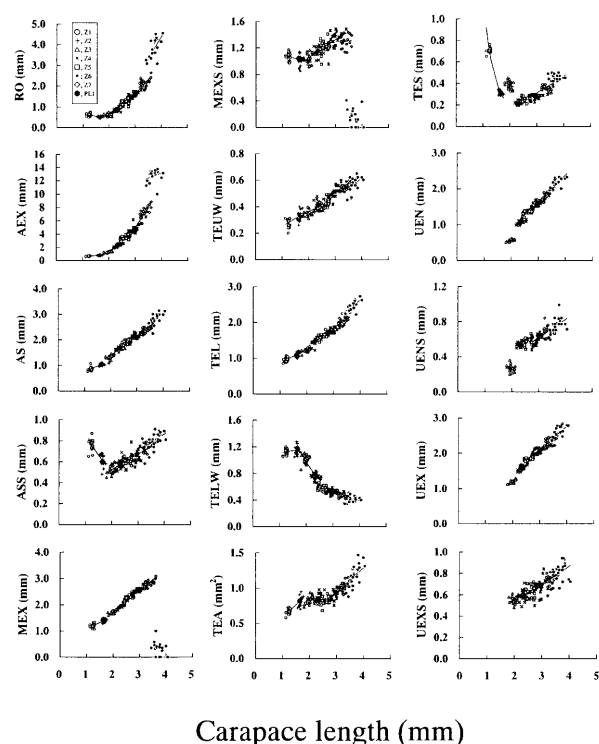


Fig. 4. Relative growth of specific body parts to carapace length during the larval and postlarval stages of *P. eous*. See Fig. 1 for the body parts. RO, rostrum; AEX, antennal exopod; AS, antennal scale; ASS, antennal scale seta; MEX, maxilliped 3 exopod; MEXS, maxilliped 3 exopod seta; TEUW, telson upper width; TEL, telson length; TELW, telson lower width; TEA, telson area $\{ = (TEUW + TELW) \times TEL/2 \}$; TES, telson spine; UEN, uropodal endopod; UENS, uropodal endopod seta; UEX, uropodal exopod; UEXS, uropodal exopod seta. Symbols indicate the larval and postlarval stages examined. Allometric curves calculated by the equations indicated in Table 3 are shown in the graphs.

相対成長式のパラメータを Table 3 に示した。額角、第2触角内肢、同鱗片、同鱗片剛毛および第3顎脚外肢では、Z2からZ3とZ7からPL1への脱皮時に変曲点が認められ、いずれもZ1~Z2では劣成長を示し、特に額角と鱗片剛毛では非常に強い劣成長（負の成長）を示した。Z3~Z7の額角と第2触角内肢は強い優成長を、鱗片と第3顎脚外肢は等成長を、鱗片剛毛は劣成長を示した。第3顎脚外肢はPL1で退化した。第3顎脚外肢剛毛ではZ2からZ3、Z6からZ7、およびZ7からPL1への脱皮時に変曲点が認められ、Z1~Z2では非常に強い劣成長を、Z3~Z6では中位の劣成長を示し、Z7で再び強い劣成長に転じた。PL1では外肢と同様に退化した。尾節の上辺と長さでは変曲点が異なったが、頭胸甲長に従って劣成長から等成長へ変化する傾向を示した。一方、下辺ではZ2からZ3とZ4からZ5に変曲点が認

Table 3. Estimated parameters of allometric equations ($y = ax^b$) between carapace length (x) and body parts (y) during the larval and postlarval stages of *P. eous* reared in the laboratory

Body parts* ¹	Stage* ²	<i>n</i>	Parameters			
			$\hat{a}$	$\hat{b}$	$\hat{\sigma}$	
Rostrum	Z1-Z2	40	0.7198	−0.6367	0.08693	
	Z3-Z7	99	0.1454	2.210	0.09987	
	PL1	20	0.2968	1.941	0.08745	
Antenna endopod	Z1-Z2	40	0.5715	0.7185	0.04966	
	Z3-Z7	100	0.1721	3.084	0.1119	
	PL1	20	6.950	0.4634	0.06787	
scale	Z1-Z2	40	0.7504	0.6372	0.06033	
	Z3-Z7	100	0.6647	1.073	0.05025	
	PL1	20	0.7947	0.9736	0.06006	
scale seta	Z1-Z2	40	0.8952	−0.7538	0.7625	
	Z3-Z7	100	0.3409	0.6186	0.07516	
	PL1	20	0.3385	0.6767	0.04996	
Maxilliped 3 exopod	Z1-Z2	40	1.054	0.5638	0.05122	
	Z3-Z7	100	0.9057	0.9453	0.03462	
	exopod seta	Z1-Z2	40	1.109	−0.1711	0.06622
		Z3-Z6	80	0.7096	0.5704	0.07485
		Z7	20	1.060	0.1681	0.06810
Telson	upper width	Z1-Z5	100	0.2485	0.5485	0.09253
		Z6-Z7	40	0.2226	0.7552	0.05124
		PL1	20	0.1501	1.017	0.08836
	length	Z1-Z3	60	0.8548	0.5192	0.04610
		Z4-Z7	80	0.7004	0.8782	0.04548
		PL1	20	0.7818	0.8738	0.03986
	lower width	Z1-Z2	40	1.102	0.0908	0.04431
		Z3-Z4	40	2.564	−1.398	0.09328
		Z5-PL1	80	1.367	−0.9037	0.09304
	area	Z1-Z2	40	0.5800	0.6763	0.06162
		Z3-Z4	40	0.6485	0.3524	0.05768
		Z5-PL1	80	0.2814	1.096	0.07062
	spine	Z1-Z2	40	1.257	−2.743	0.09809
		Z3	20	0.6420	−0.7364	0.08406
		Z4-PL1	100	0.0663	1.410	0.11010
Uropod	endopod	Z3	20	0.3180	0.8482	0.04316
		Z4	20	0.5859	0.7074	0.03735
		Z5-PL1	79	0.3868	1.310	0.04984
	endopod seta	Z3	20	0.5058	−0.9121	0.1306
		Z4-Z5	40	0.3359	0.5642	0.05615
		Z6-PL1	60	0.1998	1.021	0.09023
	exopod	Z3	20	0.7573	0.6673	0.02164
		Z4	20	0.8925	0.6790	0.03340
		Z5-PL1	80	0.7470	0.9440	0.04302
	exopod seta	Z3-Z5	60	0.4132	0.4275	0.07535
		Z6-PL1	60	0.2810	0.8106	0.09363

*1 See Fig. 1 for measurement of body parts.

*2 Z1-7, zoea 1-7; PL1, postlarva 1 (decapodid stage).

められ、いずれも強い劣成長を示し、特に Z3 以後は非常に強い劣成長を示した。尾節面積の変曲点は下辺と一致し、Z1~Z2 と Z3~Z4 は劣成長を示し、Z5~PL1 は等成長を示した。尾節周縁棘では Z2 から Z3 と Z3 から

Z4 への脱皮時に変曲点が認められ、Z3 までは非常に強い劣成長を示し、Z4 からは優成長に転じた。尾肢内肢と外肢では Z3 から Z4 と Z4 から Z5 への脱皮時に変曲点が認められ、前者では劣成長から等成長へ変化する傾向を示した。尾肢内肢と外肢の剛毛では変曲点が異なったが、内外肢と同様に劣成長から等成長へ変化する傾向を示した。

考 察

ホッコクアカエビ幼生の齢期数 本研究では、ホッコクアカエビ幼生は 7 回の脱皮を経て PL1 へ変態し、脱皮ごとに明瞭な外部形態の変化が認められた (Table 1)。倉田¹³⁾は石狩湾、江差および釧路沖で採集したホッコクアカエビ幼生の Z1~Z7 (Z1 のみ卵からふ化させた個体) の外部形態を記載し、Z7 が最終齢ゾエアであると推察しているが、ゾエア後期幼生 (Z5~Z7) の齢期区分は比較的困難であったと述べている。実際に、今回の観察結果と倉田¹³⁾の記載を比較すると、Z4 まではほぼ一致しているが、額角腹歯と腹肢内肢突起はそれぞれ今回よりも 1 齢期早い Z6 と Z5 で出現し始めるなど、ゾエア後期に形態変異が認められている。倉田¹³⁾はゾエア後期の形態変異が齢期数の変異 (形態分化の経過に関する不均一性) に起因する可能性を指摘している。また、飼育した太平洋北東部産ホッコクアカエビ幼生は Z5 から PL1 へ脱皮すると報告されており、⁴⁾ 今回の結果とは大きく異なる。種内における齢期数の変異は多くの十脚甲殻類で知られており、水温、塩分等の環境条件や餌料不足等が原因として考えられている。²⁰⁾ 日本栽培漁業協会能登島事業場は 1984 年から本種の種苗生産を実施しているが、ほとんどの飼育事例で Z7 から PL1 へ脱皮したが、餌料の質と量が不適な場合、あるいは低水温 (4℃) で飼育した場合に脱皮回数が 7 回以上になっても PL1 へ脱皮しない事例が観察されている (有瀧, 未発表)。このようなことから、本種においても飼育条件や天然海域の環境・餌料条件によって齢期数に変異するものと考えられ、今後齢期数の変異に関与する要因を実験的に明らかにする必要がある。

外部形態、相対成長および遊泳行動の関係 額角、第 2 触角内肢、同鱗片、同鱗片剛毛、第 3 顎脚外肢、同外肢剛毛、および尾節周縁棘の相対成長における最初の変曲点は、Z2 から Z3 への脱皮時に認められた。これら器官は Z1~Z2 では劣成長を示し、特に体末端部の額角、鱗片剛毛、第 3 顎脚外肢剛毛および尾節周縁棘は非常に強い劣成長を示した (Fig. 4, Table 3)。このことは、Z1 ではこれら器官が Z2 と比較して明らかに大きいことを示している。内田²¹⁾は魚類の仔稚魚期における形態的特化について考察し、アンコウ *Lophius* sp. やハタ *Epinephelus* sp., ソコダラ *Krohnii filamentosus*

等, 多くの種で体の一部や鰭の棘および体末端部に紐状物質を発達させ, 沈下抵抗の増大によって浮遊能力を獲得するとしている。さらに, これらの器官が発達するのは遊泳能力の未発達な浮遊期のみであり, 類似の構造が多くの甲殻類幼生等にも認められると述べている。したがって, ホッコクアカエビの Z1 における体末端部の発達, 遊泳機能の不足を補償するいわゆる浮遊適応の例であると推察され, 実際に Z1 の遊泳方向は上下方向に限られて単調であった (Fig. 3)。Z2 では遊泳脚として第 1~第 3 胸脚外肢が加わり, 水平方向への移動が可能になったことから (Fig. 3), Z1~Z2 は受動的な生活から能動的な生活への移行期にあると捉えられる。

尾節上辺と尾節長は齢期に伴い劣成長から等成長へ変化する傾向を示したが, 尾節下辺では Z2 から Z3 と Z4 から Z5 への脱皮時に変曲点が認められ, Z3~Z4 で非常に強い劣成長を示した。また, 尾節面積は尾節下辺に規定され, Z3~Z4 ではほとんど増加しなかった (Fig. 4, Table 3)。これは Z3 で尾肢が尾節から分離することに関連しているものと考えられ (Table 1), 尾肢の内外肢は Z3~Z4 にかけて大きく発達した (Fig. 4, Table 3)。Z3 では能動的に下方への移動が可能になるなど遊泳方向に広がりが増えられ, Z4 ではさらに腹面を下にして遊泳することが可能になり, 遊泳姿勢はより多面的になった (Fig. 3)。今回, 尾節や尾肢と遊泳行動の関係について観察することはできなかったが, 遊泳方向の転換や姿勢の維持に重要な役割を果たしているものと考えられる。また, ゾエア期の遊泳器官である第 3 顎脚外肢剛毛は Z3 以後常に劣成長を示したが (Fig. 4, Table 3), 劣成長による遊泳力の低下は齢期に伴う外肢剛毛数の増加¹³⁾とともに尾肢の発達によって補償されている可能性も考えられる。以上の事実と Z3 までに基本的な付属肢がすべて出現することから, Z3~Z4 は基本的な形態形質と能動的遊泳の完成期と位置付けられる。

Z5 以後にはほとんどの器官で等成長あるいは優成長を示したが, 第 3 顎脚外肢剛毛は Z7 で強い劣成長を示した (Fig. 4, Table 3)。また, Z6 では胸脚を用いて網地等に着底するなど底棲生活へ移行する兆候がみられた。Z7 では一部で着底が始まったが (Fig. 4), 着底した個体は多くの時間を底で過ごすことなく頻りに遊泳状態に戻った。したがって, Z6~Z7 は遊泳器官である顎脚や胸脚の外肢剛毛の機能を後退させ, 底棲生活へ移行する時期にあるといえる。

Z7 から PL1 への脱皮時に認められた変曲点は, 額角, 第 2 触角内肢, 同鱗片, 同鱗片剛毛, 第 3 顎脚外肢, 同外肢剛毛, 尾節上辺, および尾節長であった (Fig. 4, Table 3)。PL1 の額角や第 2 触角内肢は著しく伸張し (Fig. 4), 本種特有の形態を示すようになる。これに対し, ゾエア期の遊泳器官である第 3 顎脚と胸

脚外肢は著しく退化する (Table 1)。PL1 になると底で生活することが多くなり, 遊泳には腹肢を用いてその姿勢は腹面を常に下に向けたことから, これら大きな形態変化は浮遊生活を過ごしていたゾエア幼生の遊泳機能を捨て去り, 「底棲性のエビ」としての機能をほぼ完成させるものであるといえる。

甲殻類幼生の相対成長に関する報告は, クルマエビ属,²²⁻²⁴⁾ イセエビ属,²⁵⁾ *Homarus* 属²⁶⁾ で散見されるが, 近縁種の分類や天然から採集した個体と飼育個体の比較検討が中心であり, 生態や行動に踏み込んで論じられたものはほとんどない。一方, 魚類では外部形態や諸器官の発達, 内部形態の変化が生態や行動の変化とよく対応していることが報告されている。^{27,28)} 本研究では, ホッコクアカエビ幼生の外部形態の変化と相対成長における変曲点が生態的特徴の変化とよく対応することを明らかにすることができた。

相対成長の変曲点と幼生の大量死発生時期の関係 種苗生産の過程では飼育幼生が一定の時期に死亡する場合が多く, 魚類では一般に内部栄養から外部栄養への転換期である開口時や浮遊期から着底生活への移行期,²⁹⁾ 異体類の変態期等に象徴される仔魚から稚魚への移行期にみられる。³⁰⁾ これらは, 外部形態はもとより, 消化系や内分泌系なども著しい変化を伴う時期であることが示唆されており, critical period として認識されている。^{31,32)} 1984~1993 年に実施したホッコクアカエビ種苗生産における大量死は Z3 から, あるいは Z5 から始まる場合が多く,³³⁻³⁵⁾ 先に述べた相対成長の変曲点と同調する。また, この時期は絶対成長における成長率の増大期 (Fig. 2) および本種ゾエア幼生の餌料転換期³⁵⁾とも重なっており, これらと大量死が重なる事実は魚類仔稚魚の critical period と対応しており興味深い。今後, 種苗生産における大量死の発生機構について, critical period の観点から多面的に検討する必要がある。

謝 辞

本報告をまとめるにあたり, 多くのご助言をいただいた日本海区水産研究所 南 卓志博士, 日本栽培漁業協会常務理事古澤 徹氏, 同参与廣瀬慶二博士に厚くお礼申し上げる。また, この研究の機会を与えていただき, 計画段階からご協力いただいた日本栽培漁業協会能登島事業場広川 潤場長 (現八重山事業場) 並びに職員の皆様に深謝する。

文 献

- 1) Squires HJ. Recognition of *Pandalus eous* Makarov, 1935, as a Pacific species not a variety of the Atlantic *Pandalus borealis* Krøyer, 1838 (Decapoda, Caridea). *Crustaceana* 1992; **63**: 257-262.
- 2) Shumway SE, Perkins HC, Schick DF, Stickney AP. Syn-

- opsis of biological data on the pink shrimp, *Pandalus borealis* Krøyer, 1838. *NOAA Tech. Rep. NMFS* 1985; **30**: 1-57.
- 3) Berkeley AA. The post-embryonic development of the common pandalids of British Columbia. *Contrib. Can. Biol.*, N.S. 1930; **6**: 79-163.
 - 4) Haynes E. Description of larvae of the northern shrimp, *Pandalus borealis*, reared in situ in Kachemak Bay, Alaska. *Fishery Bull.* 1979; **77**: 157-173.
 - 5) 日本海ホッコクアカエビ研究チーム. ホッコクアカエビの生態と資源管理に関する研究. 特定研究開発促進事業地域性重要水産資源管理型技術開発総合研究中間報告書, 福井県水産試験場, 石川県水産試験場, 新潟県水産試験場, 山形県水産試験場, 1989; 1-78.
 - 6) 小島伊織, 依田 孝, 上野達治. 石狩湾沖のエビの漁場と生態. 北水試報 1969; **11**: 58-64.
 - 7) 竹内庄一. ホッコクアカエビの網目の大きさ, 入口の大きさと漁獲個体の大きさの関係. *J. Tokyo Univ. Fish.* 1987; **74**: 241-256.
 - 8) 貞方 勉. 日本海能登半島近海産ホッコクアカエビの繁殖生態. 日水誌 2000; **66**: 18-24.
 - 9) 中明幸広. 武蔵堆周辺海域におけるホッコクアカエビの生殖周期と成長. 北水試研報 1991; **37**: 5-16.
 - 10) 貞方 勉. 日本海能登半島近海産ホッコクアカエビの成長. 日水誌 1999; **65**: 1010-1022.
 - 11) Maeda K, Nishiuchi S. Vertical distribution of the Pacific pink shrimp, *Pandalus eous* Makarov, in Ishikari Bay, Sea of Japan. *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn.* 1999; **55**: 185-196.
 - 12) 伊藤 弘. 日本海産ホッコクアカエビに関する2・3の知見. 日水研報 1976; **27**: 75-89.
 - 13) 倉田 博. 北海道産十脚甲殻類の幼生期3. Pandalidae. 北水研報 1964; **28**: 23-34.
 - 14) Saotome K, Ikeda T. Body composition and metabolism of the larvae of the pink shrimp (*Pandalus borealis* Krøyer) raised in the laboratory. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.* 1990; **40**: 67-77.
 - 15) Ikeda T, Aritaki M. Dry weight and elemental composition (C and N) of the cast moults of the larvae of the pink shrimp *Pandalus borealis* Krøyer. *Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst.* 1991; **41**: 73-76.
 - 16) 山岸 宏. 成長の比較生物学「動物の成長と発育」(猪貴義, 後藤信男, 星野忠彦, 佐藤 博編) 朝倉書店, 東京. 1987; 194-218.
 - 17) Yamakawa T, Matsuda H. Improved Bělehrádek's equation for a comprehensive description of the relationship between environmental factors and metabolic rates. *Fish. Sci.* 1997; **63**: 725-730.
 - 18) 東海 正. MS-Excel のソルバーによる曳網の網目選択性 Logistic 式パラメータの最尤推定. 水産海洋研究 1997; **61**: 288-298.
 - 19) 北田修一. 「栽培漁業と統計モデル分析」共立出版, 東京. 2001; 121.
 - 20) Minagawa M. Influence of temperature on survival, feeding and development of larvae of the red frog crab, *Ranina ranina* (Crustacea, Decapoda, Raninidae). *Nippon Suisan Gakkaishi* 1990; **56**: 755-760.
 - 21) 内田恵太郎. 魚類の浮游幼生に見られる浮泛機構に就いて(I). 科学 1917; **7**: 540-546.
 - 22) Kitani H. Relative growth of Penaeid postlarvae as a useful tool for identification. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1992; **58**: 2211-2217.
 - 23) Kitani H. Morphology of postlarvae of the yellowleg shrimp *Penaeus californiensis*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1993; **59**: 217-221.
 - 24) Kitani H. Morphology of postlarvae of the whiteleg shrimp *Penaeus vannamei*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1993; **59**: 223-227.
 - 25) 野中 忠, 幡谷雅之, 青山雅俊, 山本健一郎. 日本近海のイセエビ属 *Phyllosoma* の相対成長. 日水誌 1989; **55**: 605-612.
 - 26) Gruffyd LD, Riser RA, Machin D. A comparison of growth and temperature tolerance in the larvae of the lobsters *Homarus gammarus* (L.) and *Homarus americanus* H. Milne Edwards. *Crustaceana* 1975; **28**: 23-32.
 - 27) Fukuhara O. Study on the development of functional morphology and behavior of the larvae of eight commercially valuable teleost fishes. Contributions to the Fisheries Researches in the Japan Sea Block 1992; **25**: 1-113.
 - 28) 有瀧真人, 鈴木重則, 渡辺研一. 飼育したマツカワ仔稚魚の形態発育と成長. 日水誌 2000; **66**: 446-453.
 - 29) 岡本 亮. マダいの稚魚飼育. 日水誌 1969; **35**: 563-566.
 - 30) 南 卓志. カレイ科魚類の変態と着底「稚魚の自然史—千変万化の魚類学」(千田哲資, 南 卓志, 木下 泉編) 北海道大学図書刊行会, 札幌. 2001; 67-81.
 - 31) Marr JC. The "critical period" in the early life history of marine fishes. *J. Con. Int. Explor. Mer.* 1956; **21**: 60-170.
 - 32) 田中 克. 稚魚の消化系「稚魚の摂餌と発育」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京. 1975; 7-23.
 - 33) 関谷幸生. 新しい栽培種として期待される甲殻類(ホッコクアカエビ). 昭和60年度日本栽培漁業協会年報, 日本栽培漁業協会, 東京. 1986; 221-223.
 - 34) 有瀧真人. 新しい栽培種として期待される甲殻類(ホッコクアカエビ). 昭和61年度日本栽培漁業協会年報, 日本栽培漁業協会, 東京. 1987; 238-242.
 - 35) 有瀧真人. ホッコクアカエビ種苗生産で得られた基礎的な知見について. 日本海ブロック試験研究集録 1993; **29**: 23-31.