

クルマエビ栽培における種苗とその播殖 に関する諸原理について

倉 田 博

Certain principles pertaining to the penaeid shrimp seedling and seeding for the farming in the sea

By

HIROSHI KURATA

Summary

Recent accumulation of knowledges in several parts of the world concerning various aspects of the penaeid shrimp biology lead the present writer to venture to study the limiting factor or factors which may have leading roles on the distribution and abundance of natural population of the penaeid shrimp in certain parts of the world. Trough the investigation into published literatures and examination of the data obtained from our own experimental seeding operations, the following principles fundamentally required to the penaeid shrimp seedling and seeding for the successful farming in the estuarine ecosystems have been developed and proposed.

1) The seedling should be of the same phase of life history as does the shrimp of commercial size, since a more or less stable survival rate of the seedlings from seeding to harvest must be realized for the successful farming (Life history stage principle). The most suitable stage for the penaeid shrimp seedling, according to this principle, will be the minimum size (25~30mm. in body length in *P. japonicus*) of adolescent phase (cf. Table 2).

2) The seedling should be of the life history phase in which the habitat is the most nearshore and the population the most concentrated in comparatively narrow area so that certain artificial habitat improvements through engeneerings may easily be applied (Habitat principle). According to this principle the best stage for the seedling will be the earliest stage of benthic existance (7~9mm. in body length in *P. japonicus*, cf. Fig. 6).

3) Unfortunately the most suitable life history stages of the seedling according to the above two principles do not coincide each other for *P. japonicus*. Since it seems hardly feasible economically to raise a large number of juveniles from egg until they attain the adolescent phase in one and the same rearing tank, develoment of effective seeding methods for the earliest benthic stage juveniles is of greatest importance.

4) Predation by various fishes foraging around seeded areas has been thought to be one of the main cause of immediate decrease in the number of juveniles seeded artificially in the estuarine ecosyetem. It is estimated that the survival rates as high as 35~50 percent of the juveniles within 24 hours after seeding may be obtained by preventing fish predations.

* 昭和47年4月25日受理南西海区水産研究所業績32号

5) There should be certain effective hiding agents for the juveniles in the seeding area in order to minimize predation by foraging fishes (Hiding agent principle). The most universal and fundamental hiding agent in the tidal estuary where the penaeid shrimp juveniles carry their early benthic life and they are usually to be seeded in farming operations may be different depending on the shrimp's life form, and has been claimed to be the turbidity of water for the wandering species such as *Penaeus setiferus* and *P. sztecus* in the Northeastern Atlantic, *P. indicus* and *P. merguensis* in the Indo-West Pacific and *P. orientalis* in the Pwok Hai-Yellow Sea, and shallow tide pools in the intertidal zone between the mean lower low water and the mean sea level for the typical consistent species such as *Penaeus japonicus* and *P. semisulcatus* in the Indo-West Pacific. These pools should be too shallow to stay for many of the foraging fishes and yet deep enough for the shrimp juveniles at low tides. Apart from the amount of available foods, presence and adequacy of these conditions, among others, seem to have a leading role in the world distribution of penaeid shrimp as well as in the success of farming operations by seeding artificially raised juveniles.

6) Seedling should be distributed as sparsely and evenly as possible in relation to their suitable habitats (Dispersion principle), since it is well known that the predator's ration is a function of concentration and degree of patchiness of distribution of the prey.

7) A set of methods for the successful seeding of juveniles of the earliest benthic existence has been developed and proposed to put the hiding agent and dispersion principles into practice taking the best advantage of the combination of tidal and day-night cycles when, and the bottom topography where, the juveniles are to be seeded. Directions of improvement of the methods to overcome the restrictions by natural conditions have also been discussed.

目 次

はしがき	35
1. 種苗について	36
1-1 有効種苗の概念	36
1-2 発育段階原理	36
1-3 生活域原理	41
1-4 結 論	44
2. 播殖について	45
2-1 減耗要因としての被食の重要性	45
2-2 かくれ場の原理	46
2-3 稚仔の生活	48
2-4 生態地理学的考察	56
2-5 具体的なかくれ場	60
2-6 分散の原理	65
2-7 結 論	67
要 約	69
文 献	69

は し が き

栽培漁業の範疇をどこまで広げるか、また内部をどう組立てるかについてはいろいろ論議があるようであるが、ここでは、対象種の種苗を自然生態系へ播殖し、そこで生育させて収穫する漁業を指す。収穫は原則として播殖した種苗にもとづく生物生産が基礎となる。したがって、それは、天然の生物生産と多くの場合時空的に混在するが、本来独立したものでそれ自体に存立の基盤をもち、またもつべきものである。栽培漁業がもっぱら狩猟を業とする採取漁業や投石、魚礁設置などのいわゆる増殖事業と本質的に異なるところは、種苗を人為的に播殖する点にある。播殖種苗は人工生産個体であるか、天然生育個体であるかは問わない。採取漁業生産は対象生物の自然における再生産に支えられるが、栽培漁業生産は播殖種苗の生残りと生育とに支えられる。また、養殖漁業とも異なるところは、生産手段の所有形態の違いのほか、生物生産が主として自然生態系において行なわれる点にある。もっとも、実際の漁業は千差万別で多くの中間的な生産構造を含み、また常に新しい構造を生みだしてゆくので、栽培漁業の範疇にしても厳密なわくづけは難かしく、また科学技術の面ではあえてその必要もないであろう。要は栽培漁業の開発を契機として、種苗の播殖や自然生態系における対象生物の生残機構に関するわれわれの理解がいつそ深められることに大きな意義を認めるべきであろう。

栽培漁業は、陸水域ではすでに長い歴史をもっているが、海水域では海藻や一部の二枚貝を除いて、近年における種苗生産技術のめざましい発達が決定的な契機となったことは疑いない。かくして、クルマエビ、*P. (M.) japonicus* BATE, では大量生産された種苗をいかに歩留りよく自然生態系に播殖するかという問題が当面する最も緊急な研究課題として取上げられるまでになった。ただし、クルマエビでも種苗生産についてもはや問題が残っていない訳ではない。例えば採卵用親エビの育成と品種改良とは、栽培漁業の健全な発展にとって非常に重要な課題であるが、まだほとんど手がつけられていない。つまり栽培漁業を支えるべき生物生産はそれ自体の内部で完結していない。しかし、これらの問題については単に指摘するに止める。

クルマエビの栽培漁場は夏季の平均水温が20°Cをこえる砂泥底の浅海域である。自然個体群は多少とも陸水の影響がおよぶ範囲の汽水域、いわゆる estuary とその隣接外海域とに多い傾向（八柳・前川、1955）が明瞭であるが、栽培漁場をこの範囲をこえてどこまで拡大できるかの見とおしは今のところ困難である。海水域は生態系の構造が陸水域におけるよりも複雑になりがちである。その点に海水域の栽培漁業が、種苗が確保されたのちでもなお、陸水域におけるほどには順調に発展しがたい主な理由があり、したがって種苗の播殖にも一段ときめの細かい配慮が必要となるゆえんであろう。本報告はクルマエビについて、種苗とその播殖技術とに関するいくつかの原理を考察したものである。栽培技術研究がさらに発展する過程において、いずれは当否が検証され修正されて、より一層有用な原理にまで高められることを期待する。

種苗を自然生態系へ導入する作業は普通「放流」と呼ばれている。しかし文字通り流れの中へ放す場合は別として、必ずしも実情に合わないのでここでは「播殖」を用いることにした。播殖には普通種苗の採捕と輸送とがつきものである。これらの作業によって、種苗は多少とも傷ついたり疲労するであろうし、輸送時間が長びくと、途中の死亡は論外としても、播殖後の生残率におよぼす影響は無視できない。しかし、この問題の検討も別の機会にゆずりここでは割愛する。

資料の一部は1970、71年に実施した浅海域における増養殖漁場の開発に関する総合研究の内放流種苗の減耗に関する調査からえられたものであり、干潟採集は愛媛県水産試験場河野慈敬技師、福井県水産試験場山川文男技師、同県水産改良普及員青池考夫技師、南海海区水産研究所仁科重己、山口義昭、石岡清英各技官の協力をえて実施した。瀬戸内海栽培漁業協会の各位は共通の目的に向かって研究を進める過程で何度か行なわれた討議によって、この問題に関する著者の考え方をまとめるために大変有益な素材を提供された。ここに記して謝意を表す。

1. 種 苗 に つ い て

1-1 有効種苗の概念

理論的には対象生物の生活史におけるすべての发育段階が播殖種苗となり得る。このことは、すべての現生生物が、環境破壊が限度をこえた場合は別として、自律的に再生産し種族を維持している事実から明らかである。だからどの段階でも生活様式に則した方法で自然生態系へ移すことによって、それなりの効果があるはずである。しかし問題は、生物生産に限っていえば、第一に播殖個体群における生残率の安定性であり、第二に播殖個体の生活様式にみられる特性が人為的な播殖にどれほど好都合であるかという点である。

栽培漁業が成立するためには、なによりもまず、計画的な生物生産が実現しなければならない。そのためには播殖した種苗数から商品段階における生物生産量を合理的な精度で予測できなければならない。それには播殖種苗の生残率は合理的な範囲内に安定している必要がある。かくして有効種苗は自ずからある範囲に限られる。その範囲は当然科学技術の発展段階によって変るが、経済と社会の諸条件が組合った生産構造にも影響される。種苗生産を含めて栽培漁業の全過程にわたる総合的な生産諸関係が定まらない限り、有効種苗の具体的な内容は多少とも流動的にならざるを得ないが、一応の原理は考えることができる。

Table 1. Estimated survival rates of planktonic stage *P. duorarum* over successively longer intervals on the Tortugas Shelf, Florida, Aug., 1962 to Oct., 1964 (after MUNRO, JONES and DOMITORIOU, 1968)

Stage ^{a)}	Duration between stages in days	Calculated daily survival rate (%)
P ₁ -P ₂	2.70	0.8074
P ₁ -P ₃	5.00	0.7856
P ₁ -M ₁	7.10	0.7247 ^{b)}
P ₁ -M ₂	9.25	0.7031 ^{b)}
P ₁ -M ₃	11.90	0.7898
P ₁ -P ₁₁	14.40	0.8112
P ₁ -P ₁₂	16.40	0.8087
P ₁ -R ₁₃₊₅	23.40	0.8202

a) P₁-P₃= Protozoa stages 1-3; M₁-M₃= Mysis stages 1-3, P₁₁, P₁₂ and P₁₃₊₅=1-, 2-and 3-to 5-spine postlarval stages,

b) Estimates affected by sampling error.

1-2 发育段階原理

底棲海産動物の多くは卵稚仔期に浮遊生活をする。現在栽培漁業の対象に取上げられ、ないしは予定されている種類は、十脚甲殻類、二枚貝、ヒラメ、カレイ類など多くがこの範疇に入る。このような特徴は種族を維持し生活領域を拡大するために極めて重要な適応的意義が認められるが、一方では大きな危険を伴なう。なぜなら生活史の途中で少なくとも一度は生活様式の大変化が起らざるをえないからである。しかも浮遊生活から底棲生活への変化は徐々には起りえず (GURNEY, 1492)、どうしてもかなり突然なものとなる。遊泳性魚類などのように明瞭な変態を伴わない生物の場合にも、それほど突然でないにしても、生活史は生活様式の何等かの変化を伴ったいくつかの发育段階からなることが認識されつつある。

发育段階の移行期は個体発生過程におけるいわば危期であり移行が突然であるほどその傾向は強いであ

ろう。この段階における限定要因に関するわれわれの理解はまだ極めて不十分なので、環境条件のわずかな違いが生残率の予想外の変化をもたらし、精度の高い生物生産の予測はほとんど不可能となる。ふ化放流事業の多くが期待されたほどの生物生産効果をあげえなかった理由の一端もそこにある。したがって、安定した生残率を期待するとすれば、原則として播殖種苗は商品段階と同じ発育段階に達していることが必要である。これが有効種苗に関する発育段階原理である。種苗価格が栽培漁業の成否に大きく影響する（長谷川，1968）ことを考慮すれば、この段階の最小型を一応最適種苗と考えることができる。

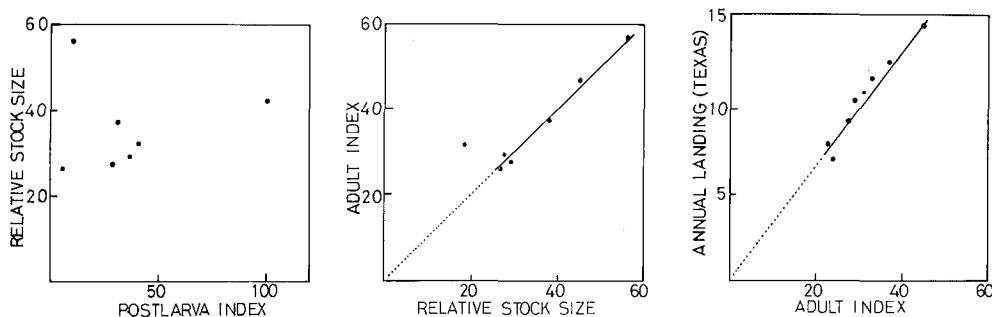


Fig. 1. The relations of abundance indices between two successive growth phases of respective year class of *P. aztecus* population in Texas. (from data of BERRY and BAXTER, 1969)

同一発育段階内で生残率が安定しているという証拠はまだ必ずしも十分ではないが、クルマエビ類についてはいくつかの資料がある。MUNRO, JONES and DOMITORIOU (1968) は Florida 水域での27カ月にわたるプランクトン採集結果から *Penaeus (M.) d. duorarum* BURKENROAD では第1期プロトゾエアから初期稚仔(全長7~9mm)までの浮遊生活期の生残率がほぼ一定であることを明らかにした (Table 1)。CHRISTMAS, GUNTER and MUSGRAVE (1966) は Mississippi 沿岸とその沖合における *Penaeus (L.) setiferus* (L.) と *P. (M.) a. aztecus* IVES の成体漁獲量は内陸生育水域への来遊稚仔量からある程度予測することができた。また BAXTER (1963) および BERRY and BAXTER (1969) によれば、Texas における *P. aztecus* 年級群の発育段階別の個体群量間には明瞭な相関が認められる (Fig. 1)。ただし稚仔指数と鈎餌漁業資料による幼年期指数との相関はあまりよくない。従って、底棲生活初期にはかなり問題があるにしても、生活様式に大きな変化が起らない限り、自然生態系におけるクルマエビ類の生残率は比較的安定していると考えても大きな誤りでないことを示唆する。

クルマエビの生活史における発育段階は、形態と生殖とを基準とすれば、一応 Table 2 に示したように区分することができる。*P. duorarum* についても同様な区分が提唱された (RENFRO, 1963)。形態的な稚仔期 (juvenile) のはじめは生活様式における底棲移行期とは少しずれる。潮間帯で採集される底棲移行直後と思われる個体群の体長は7~9mmで、形態に基ずく最小成体型の体長とわずかながら差がある。飼育実験においても、水槽の壁や底に付着する習性は最小成体型から3、4回脱皮を経て体長6.8~7.3mmに達した頃からみられる (HUDINAGA, 1942)。多くの十脚甲殻類やカレイ類 (倉田, 1956) においても形態変化と生活様式の変化とは時間的なずれがある。ただし、クルマエビ類では形態変化が生活様式変化に先行するのに対して、ほかの例では大抵後者が前者に先行して起る。カニ、ヤドカリ類のメガロパ、イセエビ類のプエルルスは形態変化に先立って成体棲息水域に来遊し底棲生活に入る。これらの種類では成体型に変化すると遊泳能力が著しく弱まるので、長距離の移動はメガロパのうちにすませておく必要がある。それも脱皮の準備があまり進みすぎて、古い甲殻と筋肉との接合が切れる前に終らなければならない。ところがクルマエビ類では成体型になっても遊泳能力は減退するどころかかえって増強されるので、必ずしもメガロパ期に長距離

の移動をする必要がない。いずれにしても移殖種苗としては形態と生活様式との両方が変化を完了したところで新しい段階に入るとみなすのが適当であろう。生活様式の変化は各種器官の機能の発達と密接な関係があり、機能の発達は多かれ少なかれ外部形態にも反映することが多い。しかし年令や体の大きさはかなりの程度まで独立した過程である。例えばクルマエビ類では底棲生活に移行する段階の大きさには明らかに季節的な変動がある (Figs. 2, 3)。

Table 2. Life history phases of *P. japonicus*.

phase	from Begins	Duration ^{a)} in days	Approx. body length (mm)		Life form	Habitats
			Male	Female		
Embryo	Fertilization	0.6	0.24 ^{b)}		Planktonic	Offshore
Larva	Hatching	14-15	0.3-5.0		do	do
Juvenile	Metamorphosis	30	5-25		Planktonic- Benthic	Offshore- Estuary
Adolescent	Development of secondary sex characters	60	25-90 ^{c)}	25-110 ^{d)}	Benthic	Estuary- Sound
subadult	Onset of gonad maturation	?	90-100 ^{e)}	110-125 ^{e)}	do	Sound- Offshore
Adult	Completion of gonad maturation	?	100-220 ^{f)}	125-262 ^{f)}	do	Offshore

a) Approximate number of days in summer.

c) Minimum size with jointed petasma.

e) Minimum size with ripe gonads.

b) Diameter of egg.

d) Minimum size with stopper.

f) Maximum size ever found.

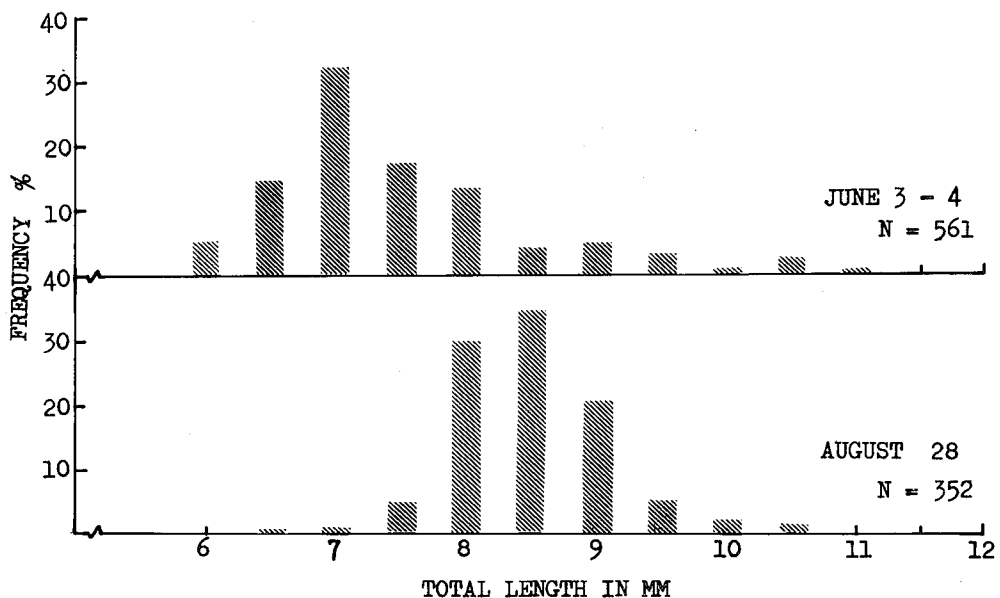


Fig. 2. Length-frequency distributions of *P. setiferus* postlarvae collected from a tidal creek in Sapelo Island, Ga., 1969 (after KURATA and PALMER, 1970).

クルマエビの稚仔期は体型が不安定なこと (Fig. 4) のほかえらの発達が不完全なこと (Table 3), 第二次性徴が未分化なことが特徴である。潜伏習性にしても, 成体と違い, 昼も小きざみに露出する (Fig. 5)。つまり, 稚仔は一応底棲生活に移ってはいるが, いろいろな点で過渡的な性格をもっており, そのことが自然生態系における稚仔の生残率に微妙に影響するだろうということは容易に想像がつく。テキサスにおける

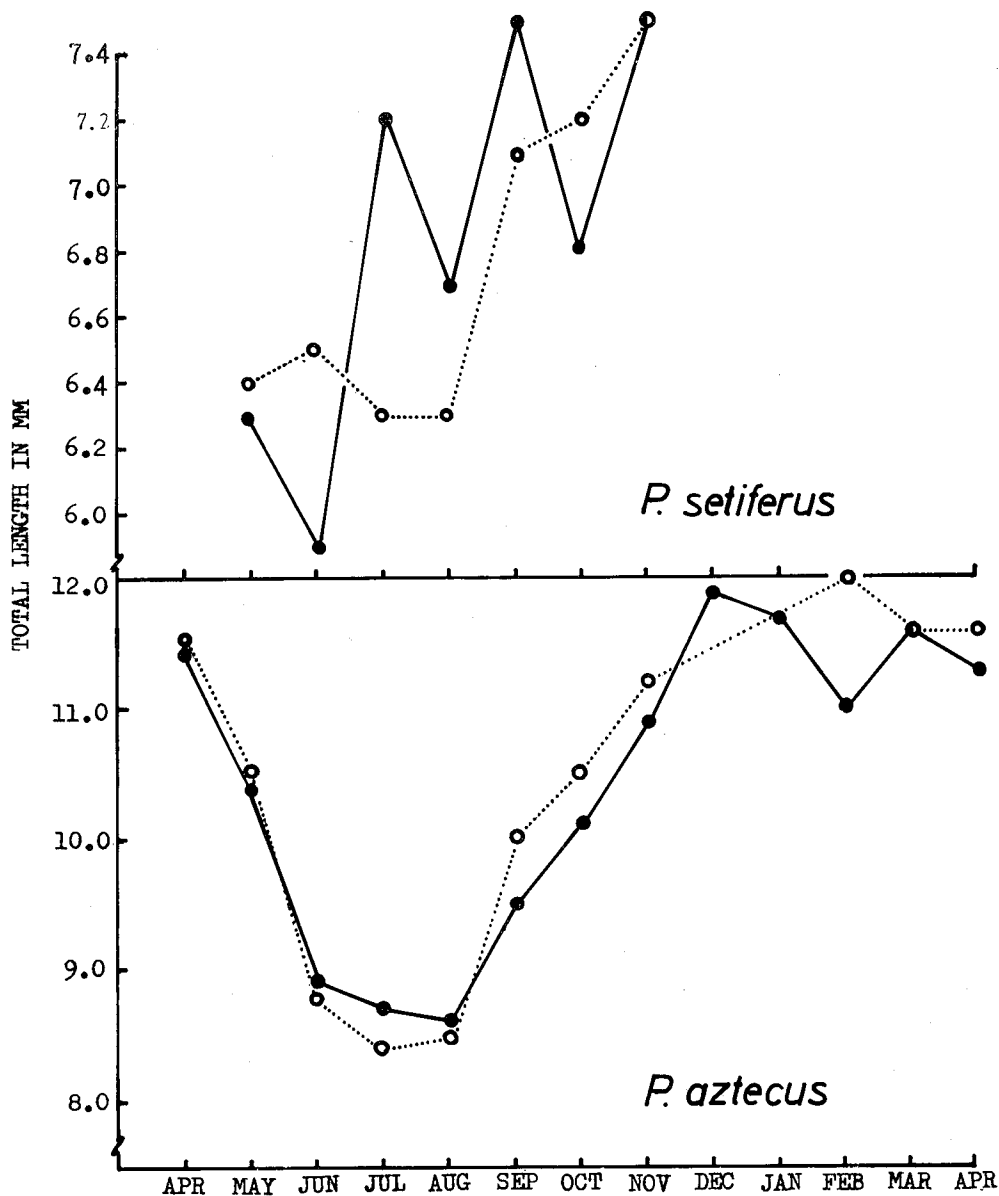


Fig. 3. Seasonal variation of mean total length of juvenile *P. setiferus* and *P. aztecus* captured at bay entrance (open circles and dotted line) and along island beach (solid circles and solid line), Galveston, Texas, 1960~1961, (from data of BAXTER and RENFRO, 1967)

P. aztecus の例 (Fig 1) でも、稚仔指数と幼年期指数との相関があまりよくないのは、原著者らが指摘しているように代表的標本採集方法にも問題があるろうが、一面では過渡期における生残率の不安定さに基因する可能性も否定できないだろう。

幼年期 (adolescent) に入ると体型はほぼ安定し、潜伏習性と夜行性が一応完成し、えらが出そろう、第二次性徴の分化がはじまる。この段階の後期から商品価値を生ずる。したがって、上の原理によれ

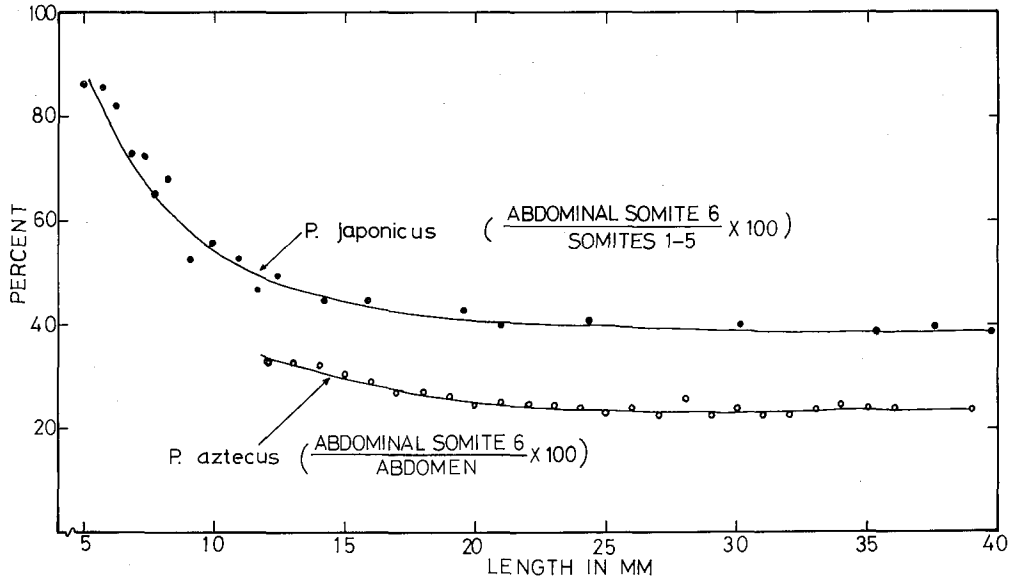


Fig. 4. Variation in the length of abdominal somite 6 in proportion to that of abdomen or of the rest of abdominal somites. Abscissa denotes body length for *P. japonicus* and total length for *P. aztecus*. (from data of HUDINAGA, 1942 and RENFRO, 1963)

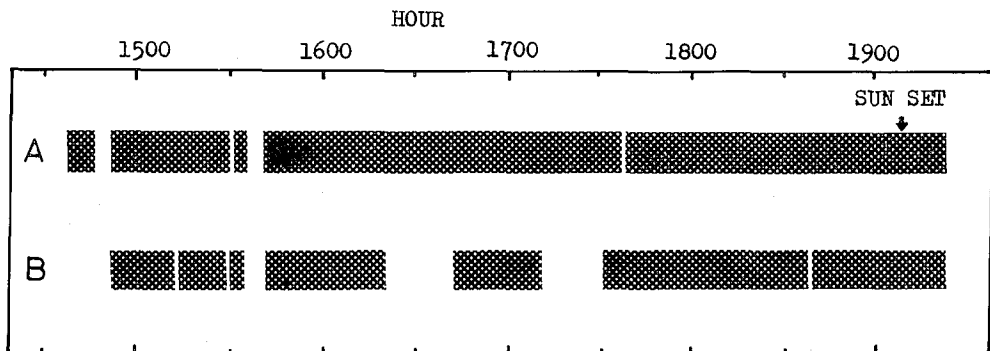


Fig. 5. Activity patterns of two individuals of *P. japonicus* juveniles in a shallow tidal pool on the exposed tideland at low water. Exposures of shrimp on the substrate were shown by empty slits. Juvenile A was 28.5mm. in body length, and B 22.0mm. Note the differences in frequency and duration of time of exposure in relation to the shrimp size. Short exposures (less than one minute) were observed when shrimps relocated with receding water.

ば、クルマエビでは幼年期の最小型が播殖種苗として最適である。この段階に達した種苗ならば自然生態系においても比較的安定した生残率を期待できるだろう。クルマエビの池中養殖においても大体この段階で放養量を再確認しその後の育成計画を立てる方法が経験的に開発されている事実（茂野，1969）も上の推測の妥当性を裏付ける。ただしこの場合にも播殖に伴う採捕・輸送などに関する問題はさげられないし、播殖方法が種苗の生活様式とかけはなれていては播殖に伴う死亡率の一時的な、しかししばしば決定的な、増大はまぬがれない。だから、種苗が幼年期個体であるというだけでは、栽培生産が期待どおりにあげられることを保証するわけではない。

Table 3. Development of gills in *P. japonicus*.
(from descriptions of HUDINAGA, 1942)

stage	Myses			Postlarvae												
	1	2	3	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
Body length (mm)	2.9	3.6	4.3	4.8	5.7	6.0	6.4	6.5	7.3	7.7	10.4	10.9	11.6	13.4		
Rostal teeth	0/0	1/0	2/0	3/0	4/0	4/0	5/0	6/0	7/0	7/0	7/0	8/0	8/0	9/1		
Mxp. 1	P	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>l.n</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>l.se</i>	<i>∥</i>
Mxp. 2	P ¹	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	P ²	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>m</i>	<i>l</i>	<i>l</i>	<i>ll</i>	<i>se</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	A	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	Pl	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>
Mxp. 3	P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>s.n</i>
	A ¹	<i>t</i>	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	A ²	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	Pl	0	0	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
Leg 1	P	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>s</i>	<i>se</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	A ¹	<i>t</i>	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	A ²	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	Pl	0	0	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
Leg 2	P	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>s</i>	<i>se</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	A ¹	<i>t</i>	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	A ²	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	Pl	0	0	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
Leg 3	P	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>s</i>	<i>se</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	A ¹	<i>t</i>	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	A ²	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	Pl	0	0	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
Leg 4	A	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>	<i>∥</i>
	Pl	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>p</i>	<i>p</i>	<i>pp</i>	<i>∥</i>
Leg 5	Pl	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>t</i>	<i>s</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>∥</i>

Abbreviations : *l*, large ; *ll*, very large ; *m*, medium ; *n*, nonsetose ;
0, undeveloped ; *p*, proliferated ; *pp*, greatly proliferated ; *s*, small ; *se*, setose ;
t, trace : Mxp., maxilliped ; P, podobranch ; A, arthrobranch ; Pl, pleurobranch.

1-3 生活域原理

有効種苗に関する第二の原理は生活域とその地理的な拡がりに関するものである。種の生活域は個体としても、群としてはなおさら、生活史の全体を通じて一定不変ではない。個体としては移動、群としては移動のほか生活域の拡大または縮少が起る。大抵の植物や固着性動物では、生活域が大幅に変化する段階は生

活史のごく初期、または特定の世代、に限られているが、浮遊動物や可動性動物では生活史の全体を通じて常に変化する。栽培用種苗では発育段階と関連した生活域の変化が重要である。対象生物のある地域個体群を想定した場合、発育段階別の生活域は具体的にどこにあるか、その拡がりほどのくらいか、が問題である。拡がりが多いほど生活様式に則した繁殖は難しく、生活条件を人為的に改善し得る可能性はうすれる。そして遂にある限度をこえると種苗繁殖による栽培は全く計画性を喪失するにいたる。またかりに生活域がせまくても岸から遠くはなれた水域にあっては事情は似たものとなる。だから生活域がなるべくせまく、かつ岸に近い発育段階であることが繁殖種苗の適性として重要な条件となる。すなわち有効種苗の生活域原理である。生活域とその拡がりには収穫過程にも重要な影響があるが、その問題はここでは論じない。

クルマエビ類は卵、幼生および稚仔初期を外海でプランクトンとして生活する。ほかのエビ・カニ類と違い、卵のときから独立し親の庇護は全くない。このような種では卵を広くかつなるべく一様にまき散らす一般的な傾向が魚で指摘されたが (IVLEV, 1961), クルマエビでも同じことが観察されている (HUDINAGA, 1942)。一樣な低密度分布は結果として被食も含めて環境抵抗による減耗を低い水準に抑えるのに役立つが、地理的分布は海水流動に左右され、生活域の拡がりには成体よりも広いであろうことは容易に想像がつく。

プランクトン生活を終って内陸水域へ来遊し底棲生活に入った稚仔の生活域についてはいくつか報告があるが、例外なく海の周辺部にあたるごく浅い水際である。例えば WILLIAMS (1955~6) は N. Carolina のクルマエビ属稚仔のすみ場所が1.8m以浅で一部は低潮時に干出するところであると述べている。Florida における COSTELLO and ALLEN (1965) の野外調査によれば *P. duorarum* 稚仔の高密度生息域は大体水深20cm以浅である (Table 4)。

Table 4. Zonation of postlarval and juvenile *P. duorarum* in shallow water sea-grass beds in Biscayne Bay Florida, March, 1965. (after COSTELLO and ALLEN, 1965)

Sample no.	Water depth (cm)	Number of shrimp per m ²	Total length of shrimp (mm)
1	15-20	13	12-25
2	20-23	9	12-30
3	30	2	15-25
4	36	0	—
5	15-30	7	12-14

MOCK (1966) は Texas で、*P. setiferus* 稚仔が水深10cmほどの水際に集積することを認めた。*P. aztecus* 稚仔はやや深いところまで広がっていたが、やはり水際に向って生息密度が高まる傾向が明瞭であった (Fig. 17)。LOESCH (1965) は Alabama で同様な現象を観察し、*P. setiferus* 稚仔は距岸1.8m以内、水深30cm以浅の水際に帯状に集積し、*P. aztecus* 稚仔はやや深い60~90cmで海藻繁茂地帯に多かったと述べている。HUGHES (1966) は Mozambique 沿岸における各種クルマエビ類稚仔のすみ場所が30cm以浅に限られることを確かめ、同時にクルマエビ、*Penaeus (M.) semisulcatus* DE HAAN 稚仔が低潮時に潮間帯の浅い潮だまりに残ることを観察した。潮だまりでの生息密度は1m²当り1,422個体にも達することがある。潮間帯の潮だまりに残る現象はクルマエビでは以前からよく知られている (長田・谷崎・中沢, 1931)。

Fig. 6 は瀬戸内海中部優灘に面した潮間帯 (面積約100ヘクタール) における低潮時の定量採集結果から、底棲期クルマエビの生活域の垂直分布を示す。採集地点は標高+0.4m以上の潮間帯全域と-1.0mまでの一部とにわたり、ほぼ100m間隔でえらんだ98点である。干出した潮間帯の潮だまりでは電気刺戟法により各

1 m²内の全数を、冠水部では間口0.5mの電気刺戟付ひき網（採集率20.8%）を20m曳いて、採集した。明らかに、生活域は来遊直後の稚仔が最も岸に近い。上限は護岸堤防によって不自然にさえぎられており、もしさらに高いところまで緩傾斜の地盤がつづいていれば、底棲初期稚仔のすみ場所は恐らくこの時期の平均潮位（217cm）付近まで達することが推測される。下限は大体平均低低潮面である。つまり底棲初期稚仔の主なすみ場所は少なくとも1日1回何時間か干出する標高にある。低潮時には潮だまりに集まり夜の高潮時には食物を求めて動きまわる結果その周辺に広がる。

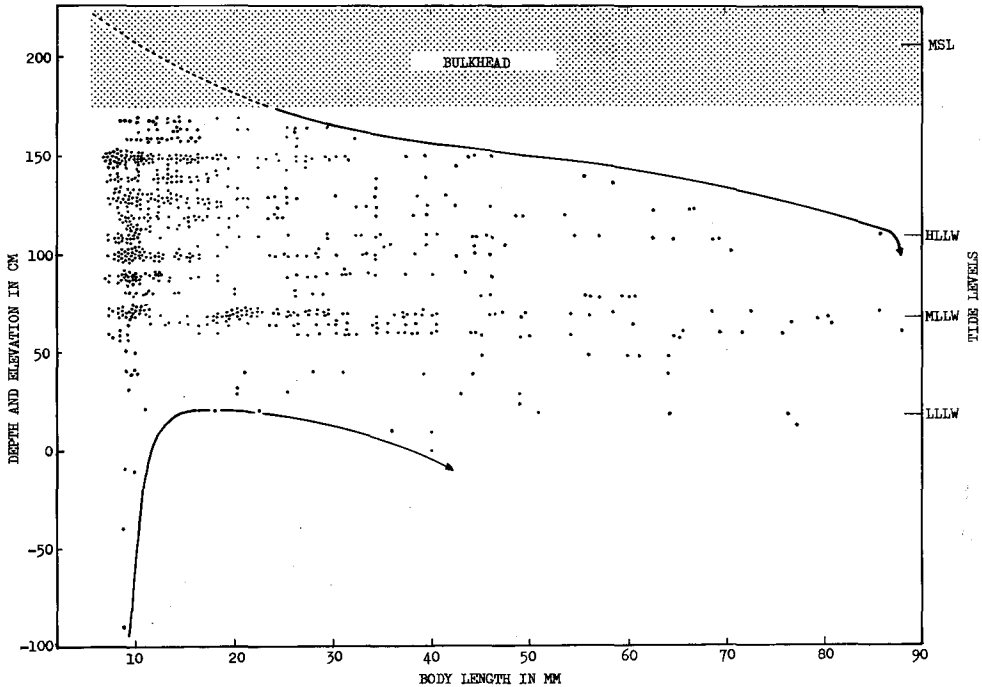


Fig. 6. Vertical distribution of *P. japonicus* juveniles and adolescents in the intertidal zone exposed at low tide, Saijo, Aug.-Sep., 1971. Each dot represents one individual

生長にともなう生活域の垂直方向の広がりや Fig. 6 およびほかの未発表資料から推測すると体長40mmと90mm前後である程度段階的に起るらしいが、ともかく一方的に標高が低い方向に移り、かつ拡大する。潮間帯の生息限界は大体体長90mmまででそのときのすみ場所の上限はほぼ最高低低潮面付近である。一方刺網や小型底びき網で獲れた個体の体長組成資料 (Fig. 7) によれば、60~90mm個体のすみ場所は-5 m付近まで広がっていることがわかる。100mm以上の個体のすみ場所はさらに深くかつ幅が広い。

いずれにしても、上の生活域原理によれば、底棲移行直後の種仔（体長7~9mm）が播種種苗として最適であるといわなければならない。これは現在人工種苗生産が技術的には比較的容易に、したがって比較的安い価格で量産が実現している 发育段階と一致する。種苗生産水槽におけるこの段階をこえた継続的な育成は、生活様式が浮遊性から底棲性に変るため、単位水量当り生産数量においても、単位生産量当り原価においても加速度的に不利になることは避けられないだろう。その上強行すれば天然稚仔とは違った習性をますます強めることにもなりかねないので、自然生態系への播種種苗としての適性を弱める可能性も否定できない。もっともこの問題に関する実証的知見はまだほとんどない。ただ体の大きさ自体は決してその個体の发育段階的特性のすべてを正しく表わすものではないので、体長さえ大きければ播種種苗としての適性が強ま

る訳ではないことを注意する必要がある。

栽培によるクルマエビ生物生産の効率を最も高水準に保つために現段階で考えられる最善の方法は、稚仔の生活様式が底棲性に移行したらなるべく早く種苗生産水槽から取上げもっと適当な環境へ移すことであろう。底棲初期稚仔の有効種苗化はクルマエビの場合生活域原理と現段階における種苗生産事情との両面から栽培技術開発にとって非常に重要な意義をもっているというべきである。

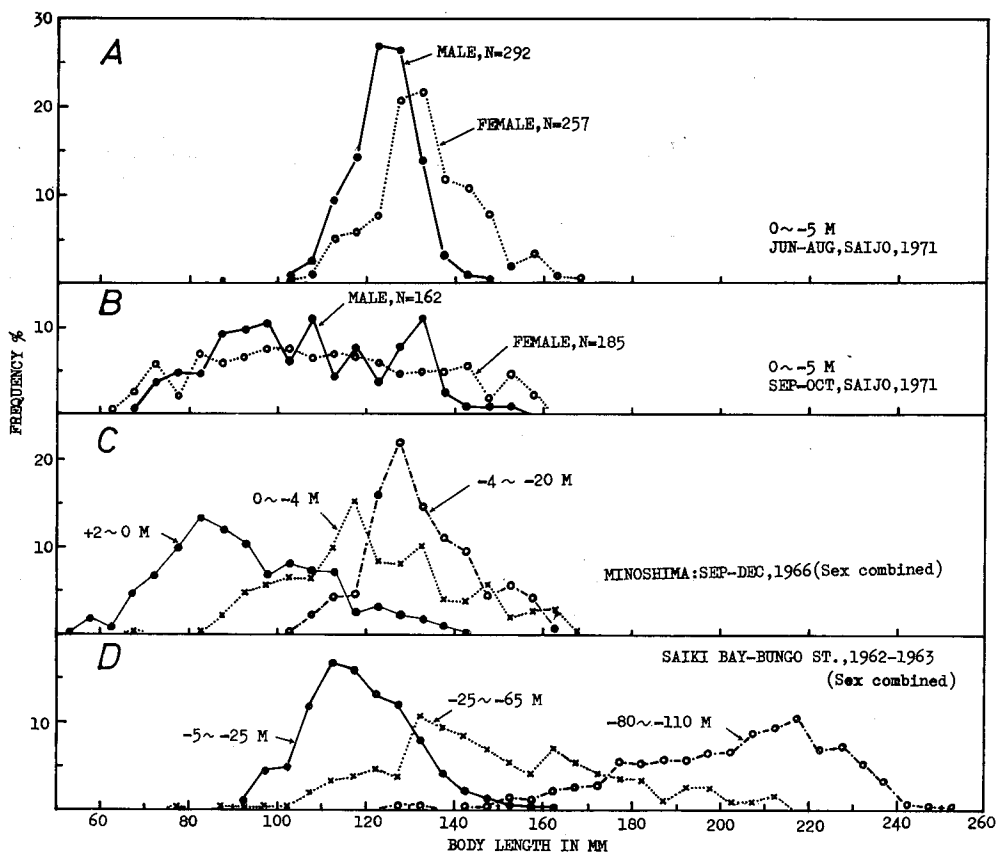


Fig. 7. Length-frequency distributions of *P. japonicus* taken by commercial fisheries from various depths. C and D were reproduced from HIRAMATSU et al, (1967) and TASHIBU and Nozu (1971) respectively.

1-4 結 論

播種種苗としての適性に関する検討結果が発育段階と生活域との両面について一致する場合は大変好都合である。そのような種は生物特性からみると最も栽培に適しているといえる。しかしクルマエビの場合不幸にして有効種苗に関する上の二原理は最適種苗の発育段階が一致しない。両者の差は体長でおよそ15mm、生育期間にして15~20日である。一見小さいようにみえるこの差がクルマエビ栽培技術の発展を阻害した作用は意外なほど強力であった。これまでに払われた播種技術開発の努力は結局主としてこのみぞを埋めるためであったといえる。

問題解決のための技術開発の方向は大別して二つある。第一は多少とも人工的な生態系の中で幼年期まで育ててから自然生態系へ移す方法である。中間育成池または自然生育場における網囲いなどによる保護育成方法がすでに検討された。この方法では種苗生産水槽から中間的な保護育成施設へ、そこから更に自然の生

態系へ少なくとも2度移植しなければならない。自然生態系の一部を網などで仕切って育成した後に開放する場合にも、取上げや輸送作業はないが、開放時に起り得る問題は基本的には播殖と共通である。問題解決策の第二は底棲初期稚仔を直接自然生態系へ播殖する方法である。播殖は一度ですむ。この方法の科学的根拠は天然稚仔がこの段階から潮間帯で生残っている疑う余地のない事実である。ただし前述のように幼年期に達するまでの過渡期における生残率は多少とも不安定であると思われるので、それを安定させるための工夫が必要である。手掛りは何よりもまず天然稚仔の生残機構を理解することによって得られるであろう。

どちらの方法がよいかは、詮じつめれば、ある漁場において商品段階個体の単位生産量当り原価はどちらが安いかということであり、科学技術ばかりでなく経済と社会の条件も含めて総合的に判断する必要がある。現段階ではどちらか一方が常に他方より決定的に有利であると結論できるほどには検討が進んでいないので、両面からの技術開発が必要であろう。第一の方法をとる場合、幼年期までの育成はすでに開発されている池中養殖技術を大体そのまま応用すれば足りるので、ここで改めて論ずるまでもない。第二の方法をえらぶ場合は種苗の生残機構についてもっと多くのことを明らかにする必要がある。また、どちらの方法をえらぶにしても、自然生態系へ移すことに伴う技術的な問題は、扱う種苗の生活様式が多少異なる点はあるが、基本的には同じ生態的原理に支配されていると考えられる。

2. 播 殖 に つ い て

ほかの生物と同様、クルマエビ稚仔の潮間帯における生存や生長を支えている諸要因の組合せは極めて複雑であるに違いない。水温、塩分濃度、溶存酸素、酸化還元電位差、pH、明るさ、海水流動、汚染、波浪、底質、植生、食物、共存するほかの生物など多種多様な要因群とそれらの無数の組合せとを考えることができる。しかし肝心なことは、関連のある要因を残らずかぞえあげたり、それらを生物的と非生物的とか、密度依存と密度独立とかに分類することではなく、個々の要因ないしはそれらの組合せについて、ひとつでもふたつでもクルマエビ稚仔の減耗におよぼす作用を定量的に評価することである。ある要因が単に重要であるというだけでなく、それが稚仔の減耗にどれほどの作用をおよぼしたかが数字で表現されていなければならない。多くの要因に関する定性的な知見よりも、少数でも定量的な知見の方がはるかに有益である。それによって播殖稚仔の減耗が全部ではなくても主な部分が説明できるならば、減耗要因の追求は一応の目的を達することができる。それらの要因を効果的に排除することによって、播殖種苗の生残率の高位安定が実現できるに違いない。諸要因の作用を定量化して説明できた部分とできない部分とを常に較べられるようにしておかない限り、われわれは圧倒的な要因群とそれらの無数の組合せとを際限なく追求し続けなければならないだろう。実際の技術開発が期待されているときに、そんな余裕がないことは誰の目にも明らかである。ここではクルマエビ播殖稚仔の主要な減耗要因のひとつと考えられる被食についてその作用をなるべく量的に評価し、その対策としていくつかの原理を考察した。

2-1 減耗要因としての被食の重要性

茂野(1969)によれば池中養殖における稚仔(0.02 gr.)からの歩留りは夏～秋季の5～6カ月で30～70%、秋～春季の6～10カ月で6～70%と変動が大きいが、前者の場合の主要な歩留り変動要因は被食量の違いであり、捕食魚類の駆除が十分であれば常に90%前後の安定した歩留りが得られる。自然個体群について被食による稚仔の死亡率が推定された例はない。人為的に播殖したクルマエビ種苗が共存魚類にどれほど捕食されたかについてはいくつか観察例がある。例えば広島県(1971)はメバル類の胃中から個体当り2～10尾の播殖稚仔を発見した。満田・河野・矢野(1971)は播殖後4日間メバルによる被食を観察したが個体当り捕食稚仔数は10～14尾であった。平松ほか(1970)によれば播殖後7～19時間におけるスズキ幼魚による被食数は平均体長12.3mmの稚仔では1～55(平均8.7)尾、平均体長15.2mmの稚仔では1～3(平均0.3)尾であった。倉田ほか(1972)は体長6～9mmの稚仔を播殖してから2時間以内に採捕したヒメハゼ(体長4～7cm)の内35%の個体の胃中から42～112(平均66)尾の播殖稚仔を発見した。また、体長7～12mmの稚

仔を播殖したときは4 cm以上のヒメハゼの82%の個体が平均9尾の播殖稚仔を捕食した。捕食数の違いは稚仔の体長よりもむしろ播殖方法により大きく左右されたものと推定した。

岡山水試 (1971) は500万尾の播殖稚仔 (平均体長10.5mm) のうち70万尾が播殖当日に魚類などに捕食されたと推定した。播殖数の17%、24時間後までの行方不明個体数の約27%に当る。明らかな被食はその後6日間続いた。多久ほか (1969) は落潮時に水深3.5~5 cmのところへ25万尾の稚仔 (体長9~35mm) を播殖したが、20~30%がハゼ、コチ、サヨリなどに捕食されたと推定した。24時間後の生残尾数は8.9万と推定されたから、被食数は行方不明個体のおよそ31~47%に達する。倉田ほか (1972) が低潮時に潮間帯の潮だまりに稚仔を散布した例は、播殖条件によって被食率に大きな違いがあることを示した。すなわち6月8日の播殖例では200万尾中190万尾が24時間以内に行方不明となりその内120万尾 (約63%) が主にヒメハゼの捕食によると推定された。ところが6月23日の播殖例では160万尾中約100万尾が24時間以内に減耗しその内約5万尾 (5%) が被食によるものと推定した。このように条件次第でその作用が大きく変動する要因は、しばしば有力な限定要因となるものであり (ODUM, 1953)、もし、効果的に排除することができれば播殖稚仔の生残率の安定化に役立つはずである。

稚仔の被食量を推定するひとつの手がかりとなる潮間帯における魚類生息量については、薬剤処理による駆除例がある。百合野ほか (1970) は延岡湾で900m²の水域からハゼ、ウナギ、ボラなど約2,700尾、16.1 kg (3.0尾、18gr/m²) を駆除した。中菌ほか (1971) は同じ湾で5,300m²の水域にゲランをまき、18種、7,841尾、119.4kg (1.5尾、23gr/m²) の魚類を取上げた。広島県 (1971) は消石灰処理によって10,750m²からアイナメ、ハゼ、ヒイラギなど約15kg (1.4gr/m²) を採捕した。吉田ほか (1971) は徳島県で同じ方法によって5,000m²からボラ、ハゼなど3,410尾 (0.7尾/m²) を駆除した。薬剤処理は大抵最も水量が少なくなる最低潮時に行なわれるので、実際に潮間帯に去来する魚類のうち比較的定着性の強い種類に偏っている可能性があり、必ずしも全部を正しく表わしてはいないだろう。一方曳網による駆除例では取り残しが多い。大阪府 (1971) は3,200m²の網囲内から小型エビ漕網でハゼ、フグ、イワシ、ノドクサリなど22種、1,297尾 (0.3尾/m²) を採捕したが、潜水してみるとなお相当数が残っていた。岡山水試 (1971) は潜水観察によって網囲内の魚類生息数を推定し10,000m²に10,800尾 (1.1尾/m²)、7,500m²に5,700尾 (0.8尾/m²) であったと述べている。最も多かった例 (中菌ほか, 1971) について、仮りにこれらの魚類が移殖当日に体重の5%に当る種苗を捕食したとすると、約6kgが減耗することになる。平均体重0.01grの稚仔数にすると60万尾に相当する。

直接的な推定例と魚類生息数からの推測値は、極めて大雑把であるが、数十万というオーダーの種苗が播殖後短時間のうちに捕食される可能性を明瞭に示している。

2-2 かくれ場の原理

一般に種苗の播殖に当ってはそれが播殖漁場の生物群集においてどの栄養段階に位置するかが非常に重要である。つまり種苗にとっての敵と食物とに対する関係である。

食物の問題は個体維持にとっていうまでもなく基本的である。しかしこの要因は直接個体の生き死にかかわるといふよりは、むしろ、ある面積にどれほどの個体が生育できるかということにより強くかわりがある。クルマエビ稚仔のように多分に雑食性の動物にとって食物が全くない状態は、環境破壊が限度をこえた場合は別として、自然ではまれであろう。食物が不足するとき普通まずみられる現象は、閉鎖環境では全体としての生長の抑圧 (橘高, 1971: 表5, 41)、開放環境では索餌域の拡大であって死亡ではない。この問題は別の機会に検討したいと思うがここではこれ以上ふれない。ただ食物不足による個体の索餌行動範囲の拡大は二次的に被食の危険度を増加させる可能性を指摘するに止める。

播殖種苗の発育段階は生活史の初期であることが多いし、種苗生産原価を低くしようとすればますますそうなる。だから食物と敵との範疇も成体とは異なる。敵密に言えば生態的地位は発育の全過程を通じて常に変る。例えば米倉 (1967) はチチブによるクルマエビの被食率は両者の相対的な大きさによって変化するこ

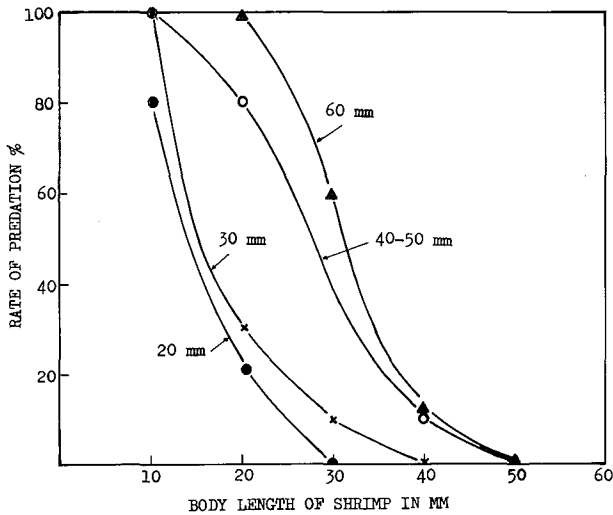


Fig. 8. Variations in the rate of predation of *P. iapanicus* juveniles by gobies, *Tridnetiger obscurus*, in relation to sizes of predator and prey. Body lengths of the gobies were shown in the diagram. (after YONEKURA, 1969)

とを示した (Fig. 8)。いずれにしても、発育段階が若いほど捕食生物は種類も個体数も多いであろう。だから移植種苗の個体維持のためには食うものよりも食われるものの立場がいっそう強く要求される。つまり弱者の論理である。型い殻をもつ貝類などでは一見被食に対して十分な防御能力があるように思われるが、最近洪井 (1971) は殻長25mm以下のアワビは自然生態系の中では魚類やカニなどの捕食による死亡が大きいことを示唆した。強者の論理では播殖種苗の多くは食物を摂る前に食物にされてしまう。クルマエビ稚仔では特にそうである。潮間帯に去来する魚類の大部分、肉食性巻貝、多毛類、イソギンチャク、

ヤドカリなど多種多様な共存浅海動物が潜在的な捕食者である。エビ類がゴカイ類と並んで魚類の餌餌として絶好であることも広く周知の事実である。したがってクルマエビ稚仔にとっては、如何にして食物をさがすかということよりも先に如何にして捕食者の攻撃を防御するかが先決問題である。自然生態系における栽培である以上、播殖種苗は結局は捕食者と共存しながら生残る途を見出すほかはない。

食うものと食われるものが共存するとき両者に起り得る個体数変動については理論と実験と自然観察との各面から多くの研究があり、いくつかの原理が提唱されている。それらの有効性と限界とについてはすでに大抵の生態学成書に紹介され論議されているので (ODUM, 1953; ANDREWARTHA and BIRCH, 1954, 宮地ほか, 1961など), ここで詳細をくり返す必要はないだろう。われわれにとって肝心なことは、食われるものが食うものと共存しながら生残るためには「かくれ場」の存在がほとんど絶対的な必要条件だということである。すなわち種苗播殖に関するかくれ場の原理である。HOESE (1960) はクルマエビ類稚仔が発見される場所には常に捕食者の攻撃から保護するものがあることを指摘した。

この問題は、実は通常のすみ場所における自然個体群にとってはすでに解決済みのものであって、実際にいつでもまだどこでも被食が個体群量を限定している支配的な要因だというわけではない。これは極めて当然のことで、この問題が解決できなかった種ないし地域個体群はとくに消滅しているに違いないのである。したがって自然個体群があるがままの姿で観察している限り、また分布の中心域で多少とも大きな個体群を対象としている限り、限定要因としての被食の重要性があまり強い印象を与えないのはごく自然のなりゆきなのである。例えば DARNELL (1955, 1961) は、Louisiana の Pontchartrain 湖において主要35種の魚類の胃内容物を調べたが、この汽水域に広くかつ大量に生息する *P. setiferus* が意外にもまれにしか捕食されていないことを認めた。ところが通常のすみ場所でない分布の中断水域や人為的に自然生態系へ播殖された稚仔個体群では必ずしも解決済みの問題ではない。対象生物の生活に関する理解が不十分な場合は播殖方法も不適当なことが多く、彼等が長い進化の過程で開拓したものは全く違った生活様式を強いることになりがちなので、播殖種苗の生残率は捕食者の作用如何によって大きく左右されることになるのである。したがって播殖種苗の安定した生残りを実現するためには、稚仔の防御手段を十分理解すると同時にす

み場所におけるどんな条件が効果的なくれ場となっているかを知らなければならない。そのためにはまず稚仔の生活を理解する必要がある。

2-3 稚仔の生活

すでに述べたように底棲生活に移行した稚仔のすみ場所は海の周縁にあたるごく浅い水際である。そこに来遊する発育段階は、多少季節的な変化はあるが、大体決まっています。クルマエビでは体長7~9mm(6~7歯)のときである。つまり稚仔は浮遊生活をしている内に全く他動的にそこへ運ばれるのではなく、底棲期に近づいたことによる内発的な衝動によってそこに来遊するのである。それでは稚仔はどういう機構で外海から内陸水域へ入ることができるのだろうか？そこが自分のすみ場所として適当であることをどうやって判断しているのであろうか？一旦そこに到着した後どうして必要な期間だけそこに止まることができるのだろうか？これらの問いに答えることによって稚仔の生活における重要な部分をもっとよく理解できるに違いないし、同時に生残機構を考える有力な手がかりになるだろう。

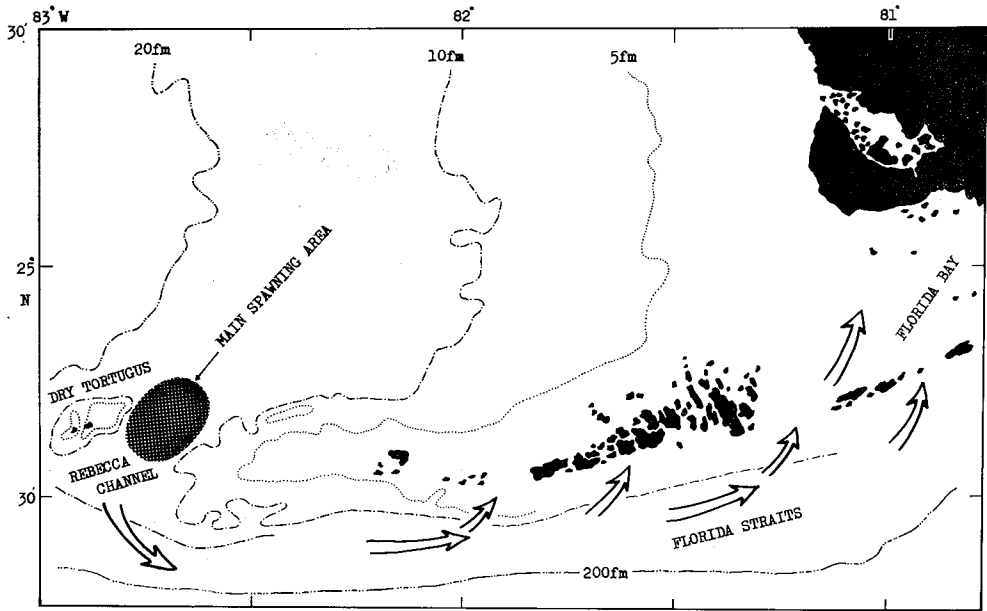


Fig. 9. Probable migration route of *P. duorarum* larvae from the Tortugas spawning ground to nearshore areas. (after MUNRO, JONES and DOMITORIOU, 1968)

如何にして内陸生育水域に入るかという問題は稚仔にとって大変重要なことである。例えば Florida における *P. duorarum* の主要生育場は中心産卵場から130~185kmもはなれている (Fig. 9)。MUNRO, JONES and DOMITORIOU (1968) によれば最も可能性の高い幼生の移動経過は産卵場一帯に卓越するゆるい南西流にのって Rebecca 水道を南にぬけ Florida 海峡に出る道である。Florida 海流は早い速度で幼生を東に運び弧状に並ぶ島の周辺に生ずる渦流にのせて Florida 湾水域へ送りかえす。もしこのような経路をたどるとすれば、幼生は Rebecca 水道をぬけてから60日後に主要生育場である Everglades 水域から37~56 kmのところまで来てしまう計算になる。その後は夜毎に浮上して北上する漲潮流にのるとほぼ1週間で目的地に達する。内陸水域へ入るときは漲潮流を利用しそれによって効果的に行なわれることを示す多くの観察記録がある (IDYLL and JONES, 1964; COPELAND and TRUITT, 1966; BERRY and BAXTER 1969; KURATA and PALMER, 1970)。1例を Fig. 10 に引用したが、稚仔採集数は明らかに上潮毎に潮流速が一番速いときに極大となる。下潮時にまとまって採集された例はわずか一度だけである。結果的には高密度の稚仔生息域はほとんど常に潮汐の発達と密接な相関 (WILLIAMS, 1959) がみられることになる。

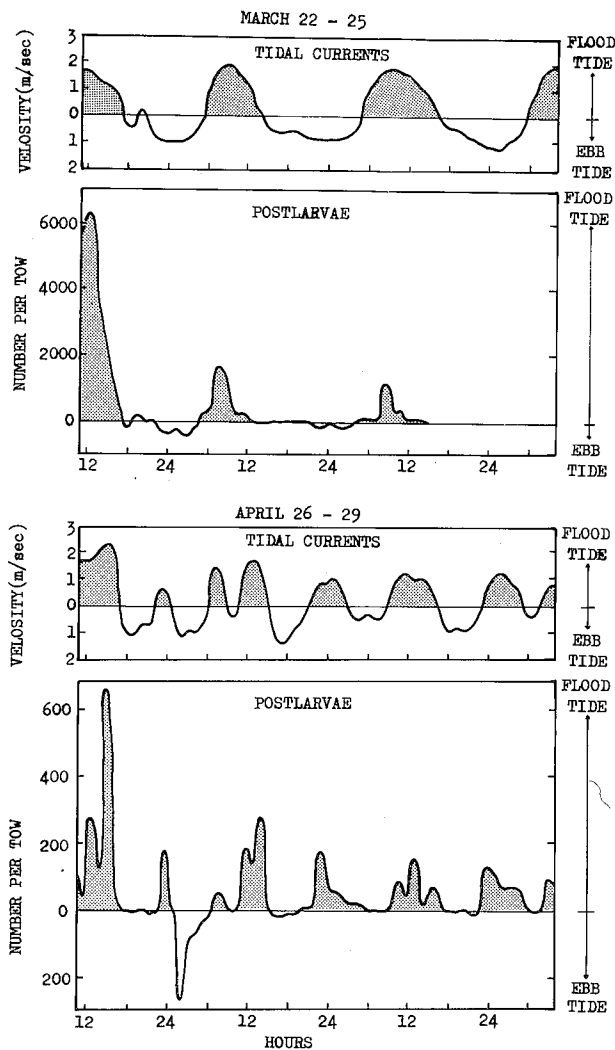


Fig. 10. Relation of catches of *P. aztecus* postlarvae to tidal currents at Rollover Pass, Galveston Bay, Texas, 1965. (after BERRY and BAXTER, 1969)

塩分濃度差を感知し、低塩分水に対して明瞭な忌避反応を示した。ところがこの反応は全長 11.5~13.1mm (8 歯) の稚仔では通常海水中の遊泳活動も含めて大幅に弱まってしまう (Fig. 12)。両実験個体群間の全長差は生育期間にするとおよそ 1 週間に相当する。したがって稚仔の塩分濃度変化に対する反応は底棲生活に入ると間もなく変化することがわかる。

いずれにしても稚仔は低塩分水を避けながら結局は低塩分の汽水域に入りこむという一見矛盾した行動がみられることになる。しかし、もしこのような機構がほかのクルマエビ類稚仔にも適用できるとすれば、陸水の影響がおよぶ浅海における浮遊生活稚仔の移動方向は塩分濃度傾斜に平行し高い方から低い方へ向うはずである。これが、クルマエビ類稚仔が一般に低塩分の河口域に多く集積するというよく知られた現象に対する今のところ最も合理的な説明であろう。

さて、上潮にのることは疑いないとしても、稚仔はどうして上潮と下潮とを識別できるのであろうか？ なぜ上潮には運ばれるのに下潮には流されずに位置を維持することができるのであろうか？ 最近 HUGHES (1967) は、稚仔は塩分濃度変化に反応し上潮と下潮とで違った行動をするからだとして主張した。巧妙な実験装置の中におかれた個体の観察によれば、安定した塩分濃度が続いて馴れると稚仔は活動的となり水中に泳ぎ上がるが、塩分濃度が低下しはじめると急に不活発になって沈下し、塩分濃度が再び上昇しはじめるまで底土上に止まる (Fig. 11)。稚仔の遊泳力はごく弱いので水中に泳ぎ上るとたちまち水と共に運ばれるが、底土上にいると流れがあまり強くない限り流されることはない。かくして上潮時に塩分濃度上昇が起る度に稚仔は水中に泳ぎ上がり、内陸方向へさらに深く運びこまれることになる。最も内陸深く入った例では *P. setiferus* について海から 160km (BURKENROAD, 1934) ないし 210km (JOYCE, 1965) も河を遡ることが知られている。

その後の研究 (HUGHES, 1969) によれば、稚仔は塩分低下によって単に不活発になるだけではなく積極的に低塩分水を避けて沈下することがわかった。全長 9.2~11.1mm (6 歯) の *P. duorarum* 稚仔は 1% 以上の

南 Africa や西 Australia の一部では蒸発量が降水量をこえるため内陸水域が外海よりもかえって高塩分 (60%以上) になるところがあるが、それでもしばしばクルマエビ類の大きな個体群がみられる。HUGHES (1969) はこのようなところでも稚仔は塩分濃度傾斜に反応し、下潮時の異常な高塩分を避けることによって内陸水域に入るのだらうと推測した。しかし、下潮時に恐らく底層を流出すると思われる高塩分内陸水を稚仔がどこへ逃げどうして位置を保つことができるかについては何も述べていない。

内陸水域への稚仔の入りこみは *P. setiferus* では主に夜間にみられる (KURATA and PALMER, 1950)。Louisiana における CAILLOUET (1965) の採集結果も同様であった (Fig. 13)。しかし昼夜による採集尾

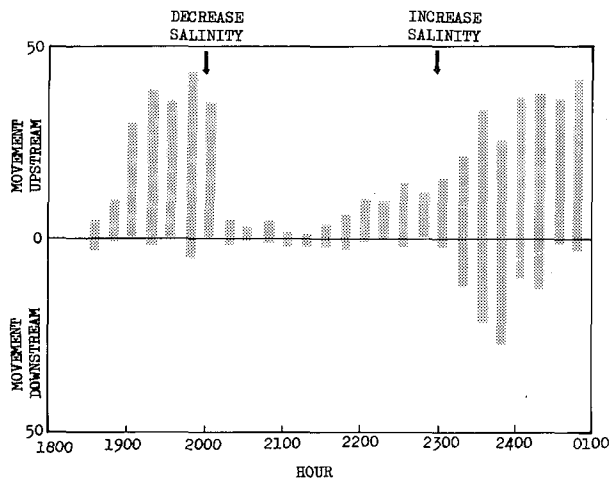


Fig. 11. Responses of *P. duorarum* postlarvae to changes in salinity in the experimental apparatus. The strength of current was minimal and movement in either direction may be taken as an index of activity. (after HUGHES, 1967)

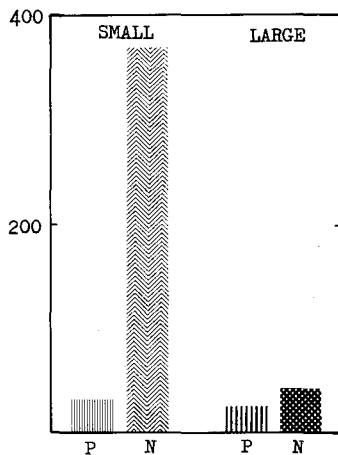


Fig. 12. A comparison of the responses of "small" and "large" juveniles at a discontinuity barrier (4% difference). The bars represent the total juveniles which, during three separate 15 minute trials penetrated (P), or, having swum up to the barrier, did not penetrate (N) it. (after HUGHES, 1969 a)

数に大差がなかった例もある (BEARDEN, 1961)。 *P. aztecus* 稚子の来遊は BEARDEN (1961), St. AMANT *et al* (1966) および BERRY and BAXTER (1969) らがいずれも昼夜の別なく上潮毎に観察したが BAXTER and FURR (1964) はテキサスで大多数を夜間に採集した。 *P. duorarum* 稚子について IDYLL and JONES (1965) はもっぱら夜間の来遊を観察したが (Fig. 14), ELDRED *et al* (1965) の採集結果では昼夜による差は不明瞭であった。来遊の日周期性にみられる一見混乱した観察結果は、採集時の天候や海水透明度の違いが影響しているように思われる。例えば SALOMAN (1968) は光の透過率の違いが稚子採集量の日周期性に明

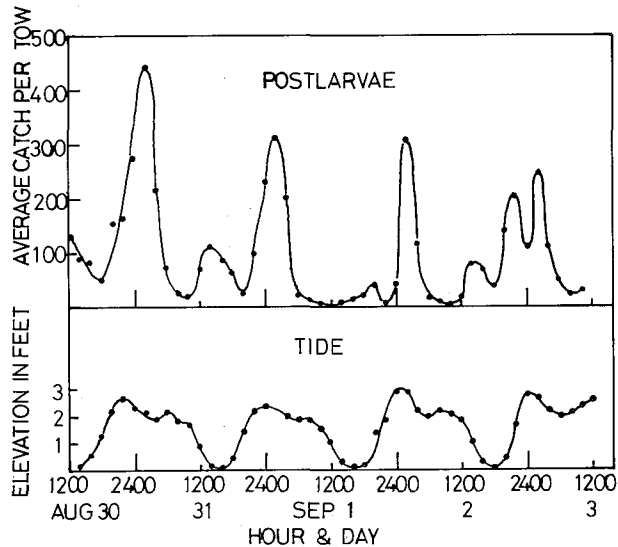


Fig. 13. Variations in the catch of *P. setiferus* postlarvae in relation to those of tide elevation near Marsh Island, Louisiana, 1964. (after CAILLOUET, 1955)

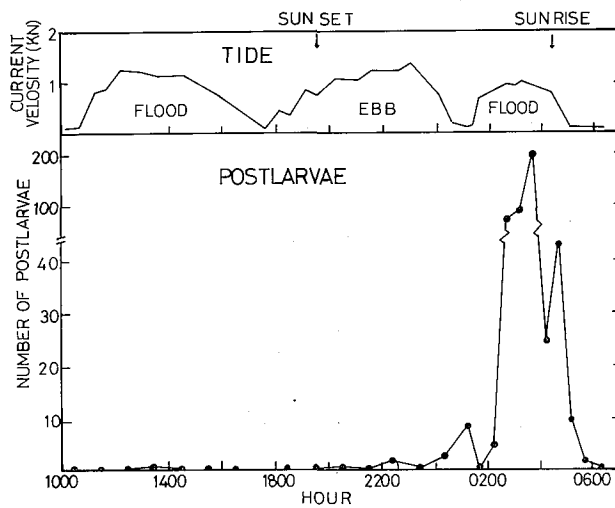


Fig. 14. Diurnal variation in the catch of *P. duorarum* postlarvae per plankton-pump sample and tidal current velocity at Buttonwood Canal, Florida. July, 19—20, 1963. (after IDYLL and JONES, 1965)

らかに影響することを示した (Fig. 15)。一方、外海生活中の稚仔では TEMPLE and FISCHER (1965) によれば明瞭な日間的垂直移動がみとめられ、昼に沈下し夜に浮上する (Fig. 16)。結局、底棲期に近ずいた稚仔の行動は、明るさ変化と塩分濃度変化との複合要因に対する反応の結果として、実際には条件次第でどちらかが優勢となった形で現われるのではないだろうか。

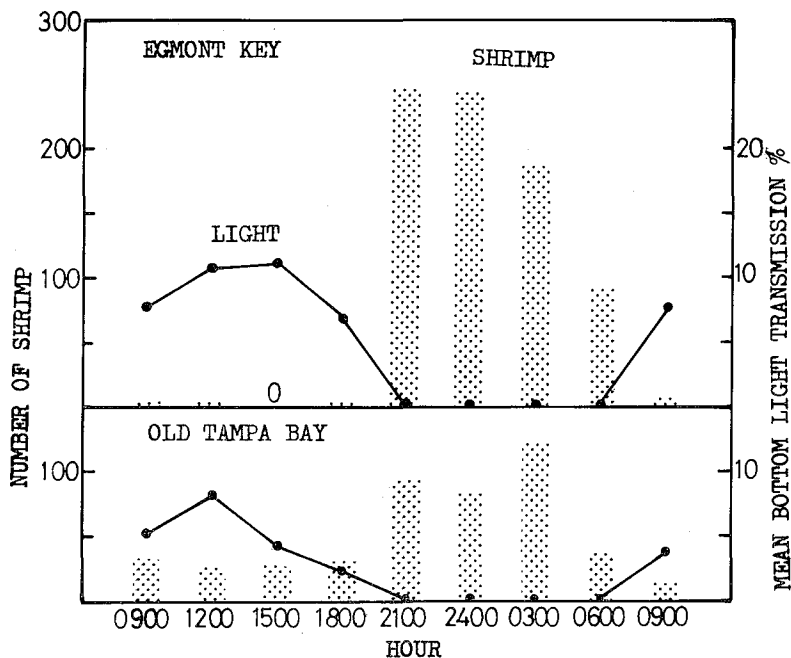


Fig. 15. Diurnal variation in the catch of *P. duorcrum* postlarvae and juveniles in relation to that of light transmission in Tampa Bay area, Florida. All the shrimp caught at 8 tows (10 minutes at 3–4 knots each) at each station were combined. (from data of SALOMAN, 1938)

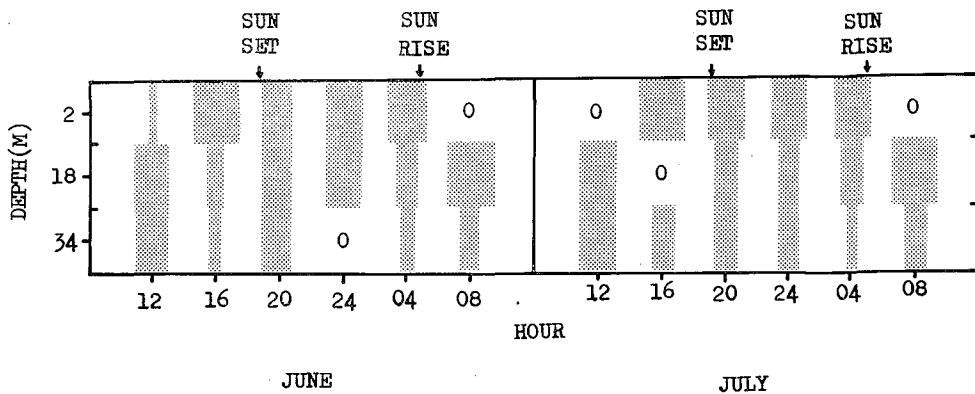


Fig. 16. Diurnal variations in the vertical distribution of planktonic penaeid juveniles off Galveston, Texas (after TEMPLE and FISCHER, 1965).

こうして稚子は途中で死なない限りいずれは目的地に到達する。そこが自分にとって好適なすみ場所であるかどうかを稚子がどうやって判断しているかについてはよく理解されていない。しかし前に述べた稚子のすみ場所に関する知見は、食物の問題は別として、水深が重要な要因のひとつであることを想像させる。Mock (1966) は Texas の入江で人工的な護岸施設の構築がクルマエビ類稚子の生息に如何に影響するかを調べたが、Fig. 17 に引用した結果は大変印象的である。両地点における稚子や幼年個体の生息量の違いは全体的にも明瞭であるが、最も顕著な差は水際に認められる。殊に *P. setiferus* では護岸施設の構築は水際における稚子や幼年個体のすみ場所としての適性をほとんど喪失させることがわかる。水温、塩分濃度、底質粒度組成などの要因は両地点の水際における稚子生息量の差を説明できるほどの大きな違いはない。最も顕著なすみ場所条件の違いとして Mock は底土中の有機物含量を指摘した。水際に豊富な植生があるのと石垣と芝生とで侵蝕を防いだところとでは当然水中に供給される有機物量に違いがあり、それが稚子生息量の差に反映することは容易に想像がつく。しかし人工区の水際にも有機物は全くないわけではないのに *P. setiferus* がほとんど採集されない理由を説明するにはやや不十分である。考えられるほかの要因は、Mock は重要視していないが、水深である。*P. setiferus* 稚子は自然区においても大体水際にしかみられない。水深は10cm前後である。従ってそのような浅さであることがこのエビの稚子のすみ場所として必要条件のひとつではないかとも考えられる。自然区には水深10cm前後の浅い水域が低潮時にも高潮時にも相当

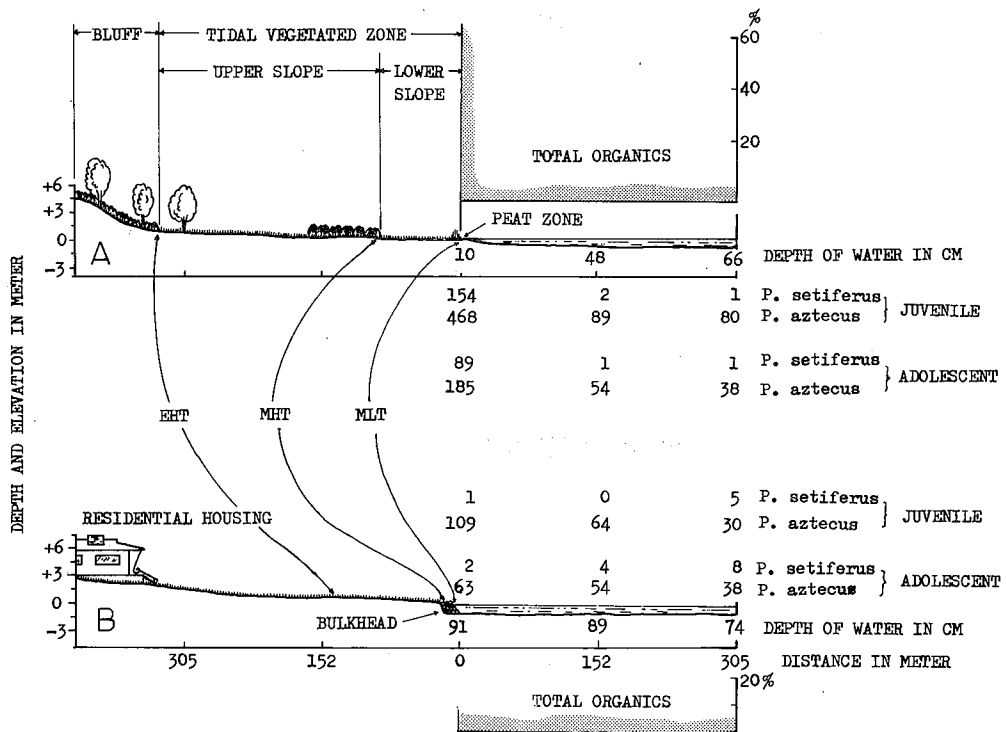


Fig. 17. Diagrammatic profile sketch of natural (A) and altered (B) shrimp habitats showing distributions of organic material and numbers of shrimp captured from 16.3m² by means of a marsh net at low tide. Total length of juveniles ranged from 5—24.9mm. and those of adolescents from 25—89.9mm. EHW, extreme high tide; MHT, mean high tide; MLT, mean low tide. (modified from Mock, 1966)

の拡がりをもって存在するのに対して、人工区には春秋の大潮時のごく短かい高潮時を除いて浅い水面がほとんどなく普段の水位は勾配の石垣斜面をせまい範囲で上下するだけで、水深は常は1 m前後である。もし *P. setiferus* 稚子が水深変化に反応して自分に適したすみ場所を判断していると仮定すれば、このようなところにみられた稚子はほとんど移動中の個体であり、採集量が少ないのも当然であることになる。

水深の意義は一般的には食物よりもむしろかくれ場としての捕食者からの防御であろう。HOBSON (1968) は California 湾で46種の沿岸性魚類の捕食行動を潜水観察したが、魚のむれが摂餌活動後毎日決って浅い水域にもどることに注目した。小型の魚ほど浅い水際近くに位置し、水深が増すのと大体平行してより大型魚のむれが並ぶ。彼はこのような配置が捕食者からの防御体制であり、小型魚が浅い水域にむれを作ることによって捕食者と被食者との体の大きさの差は小さくなり前者が後者を攻撃する際の混乱要因 (Confusion factor) を最大にすることができると述べている。底棲性クルマエビ類稚子を攻撃するのは食物をひとつひとつ食べる種類である。この場合にも水深が浅いことは稚子にとって同様な防御効果をもつであろう。

Fig. 17 によれば *P. aztecus* 稚子の生息水深はかなり幅が広い。つまり水深変化に対してあまり敏感でない。恐らく *P. aztecus* は *P. setiferus* とは多少とも異なった防御手段を具えているからであろう。

すみ場所の適性を判断する基準はそのまま必要な期間だけそこに止まるための基準ともなり得る。クルマエビ稚子が水深、つまり水圧の変化を感知しそれに反応することによって適水域に止まることについてはいくつか断片的な観察がある。Fig. 18 は潮間帯の潮だまりでクルマエビ稚子が落潮による水位の低下に伴って移動する状態を模式的に示したものである。野外観察によれば潜伏している稚子の上の水位が1 cm前後になると、稚子は急に底土中から露出してそそくさとしかし確実に標高の低い方へ短距離移動して潜伏する。水位がさらに下って1 cm前後になると稚子は再び露出してさらに低標高方向に動き、水位の低下が止まるまで何度でもくり返す。この種の移動にまじって時折みられる索餌露出は動きの方向が定まらずかつ1回の露出時間が長い (Fig. 5 参照)。室内実験 (福原, 未発表) によれば稚子の露出は塩分濃度変化がなくても起き、始めの水位やそれが低下する速度とも無関係に常に1~2 cmの水深で起る。したがって水圧自体ないしはある限度をこえて下ろうとする水圧変化が有効な刺激となっていることがわかる。野外観察で興味あることは、水位低下による稚子の移動は一度にまとめては行なわれず、小さな移動をくり返すことである。だから、潮間帯の潮だまりには低潮時にまわりの干出部分から稚子が集められるが、中央部よりも周縁部に常に高密度となるよく知られた現象がみられることになる。

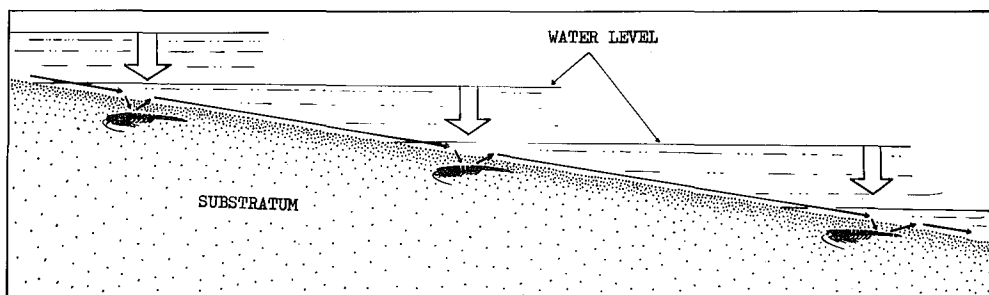


Fig. 18. Diagrammatic illustration of relocating movements (shown by arrows) of *P. japonicus* juveniles at ebb tide during the day showing mechanism whereby the shrimps are free from being stranded and able to maintain themselves within very shallow edge of receding water.

同じように水圧変化に反応していると思われる行動は上潮時にもみられる。たまたま露出して索餌活動中のクルマエビ稚子は上潮の潮先が通ると直ちに敏感に反応してその場で潜伏してしまう。この行動は昼でも夜でも同じようにみられる。明らかにシオマネキなど多くの潮間帯エビ、カニ類に広くみられる上潮時の行

動 (SCHONE, 1961) と本質的には同じ適応的な行動で、潮によって来遊する捕食者に対する防御の意義が認められる。ところが同じ刺激に対してウシエビ, *Penaeus (P.) monodon* FABRICIUS では全く逆の反応がみられる。HUGHES (1966) の実験によればこのエビの稚仔は水深がそれまでの状態 (この場合12~15cm) のおよそ2倍になると一勢に水中に泳ぎ上り潮によって移動する。その結果稚仔は捕食魚類が到着する前にさらに浅い方へ逃避することになる。HUGHES (1966) は低潮時に水位が下がったときにウシエビ稚仔がどんな反応をするかについて何も述べていない。しかし潮間帯の水たまりに残らずにしかも常に浅い水位を維持するためには、低潮時には水位の低下に伴って、多分クルマエビよりはかなり早目に、低標高帯へ移動しなければならないはずである。これらの知見は、水深変化が水際における稚仔の行動を左右する重要な要因のひとつであることを示すと同時に、同じ刺激に対する反応は種によって異なることを教えてくれる。そのどちらかが適応の結果であり、それぞれの種の生存に有利であるとすれば、効果的なくれ場ないし防御手段の具体的な内容が種によって違うのだと考えるほかはない。各種海産動物が潮汐や波浪などに伴う水位変化によって起る小さな水圧変化に敏感に反応して特徴的な行動を示すことは、近年急速に知見が集積されつつあり、よく知られるようになった。RICE (1964) および NIGHT-JONES and MORGAN (1966) は現象的にはあるが、水圧反応をいくつかの型に分類することができた。それによれば、上のクルマエビ稚仔にみられた反応は ebb transport 型であり、水圧の増大は遊泳 (活動) を抑制し、減少はそれを促進する。これに対してウシエビ稚仔の反応は flood transport 型とみなすことができ、海底生活動物における棲息水深調節行動の基礎となる反応であると考えられる。

RACEK (1956) は Australia におけるクルマエビ類の生活様式に対照的な二型を認めた。定住型と放浪型とである。定住種は通常むれを作らず、外海移動期を除いて一時に大量に漁獲されることはない。すみ場所は内陸水域から大陸棚縁辺まで広く拡がっているが発育段階別には大体決っていて、漁獲量は変動するが毎年ほぼ同じところとれる。砂ないし貝殻や泥まじりの砂からなるしっかりした底質のところが多い。放浪種は多少とも大きなむれをなして何時も動きまわり、しばしば大量に漁獲される。大抵河口域を中心とした濁った水と軟かい泥質底に多いが、漁場位置は気象と海の条件とによって大きく変化する。

既住の知見によれば、その生活が多少とも知られているクルマエビ類は大体このどちらかにあてはまるようである。例えばクルマエビ (八柳・前川, 1955), クマエビ (八柳・前川, 1956), フトミゾエビ (倉田未発表), *Penaeus duorarum* (PÉREZ FARFANTE, 1969; COSTELLO and ALLEN, 1970), *P. plebejus* (DAKIN, 1938; RACEK, 1956), *P. esculentus* (RACEK, 1956), *P. brasiliensis* (PÉREZ FARFANTE, 1969) などは定住型に属する。*P. setiferus* (LINDNER and ANDERSON, 1956; WILLIAMS, 1958; JOYCE, 1965), *P. schmitti* (PÉREZ FARFANTE, 1969), *P. indicus* (HUGHES, 1966), *P. merguensis* (RACEK, 1956), *P. aztecus* (WILLIAMS, 1958, 1965; PÉREZ FARFANTE, 1969), ウシエビ (HUGHES, 1966) およびコウライエビ (池末, 1967) などは放浪型である。

クルマエビ類の習性に関する既往の知見を整理してみると、上の二型のどちらに属するかによって大きな違いがあり、同じ型に属する種では共通するものが多い。例えば底土中に潜伏する習性は定住種では広く共通してみられ潜ったとき普通体は完全にかくれる (鬼塚, 1914; 三浦・山口, 1955; EGUSA, 1961; EGUSA and YAMAMOTO, 1961; FUSS, 1964; FUSS and OGREN, 1966; WICKHAM, 1967; HUGHES, 1966, 1968)。ところが、放浪種ではその習性が全くないかまたは潜っても部分的で、触角, 眼, 額角などは常に露出したままである (WILLIAMS, 1958; HUGHES, 1966; 池末・木村・山下, 1967)。定住種は夜行性が強く昼間はあまり活動しないが、放浪種は大体昼夜の別なく活動する傾向がある。底質の好みや集群性の違いは上に述べた。せまい水槽などに蓄養すると定住種は概して放浪種よりも長生きする。クルマエビがいわゆる「活き強い」ことはよく知られた事実である。水深変化反応に関する知見はまだ断片的であるが、前に述べたクルマエビとウシエビの例がそれぞれ定住種と放浪種の一般的な反応を代表しているように思われる。もっとも放浪種と定住種との違いは必ずしもそれほど劇然としたものではなく、跳躍反応などいくつか共通した習性のほかにも、多少とも中間的な状態や段階的な変化が認められることがある。例えば *P. aztecus* 稚仔は昼夜

の別なく水温が17~18°C以上では潜伏しないが、それより低温になると潜伏する (ALDRICH, WOOD and BAXTER, 1968)。つまり潜伏習性に関して放浪型と定住型との中間的であるとみなしうる。このエビは稚仔のすみ場所に関しても典型的な放浪種である *P. setiferus* とはやや違った選択がみられる (Fig. 17)。クルマエビやクマエビの稚仔は潮がひくと潮間帯に潮だまりがあればそこに残るが、ほかの習性に関しては定住型と思われる *P. duorarum* 稚仔ではそのような現象は知られていない。つまり定住種の内部でも定住性の強さは必ずしも一様でなく種によって段階的な変化がみられる。

しかし、これらいくつかの変則的な例にもかかわらず、全体として放浪型と定住型との習性の違いはかなり本質的なものを含んでいるように思われる。したがって稚仔の生残機構も劃一的に考えると正しい理解は難かしくなるだろう。この問題を考えるためのひとつの有力な手がかりはクルマエビ類の地理的分布には上の生活様式の違いにもとずくと思われる特徴的な偏りや中断がみられることである。クルマエビ類はいずれも1年以内に成熟し、産卵数が多く、浮遊生活期間が比較的長く、成体も長距離の移動が可能なので、非常に大きな散布能力をもっているはずであることを考えると、それらの偏りや中断は一見意外に思われることがある。なぜそうなっているかを生態地理学的に考察することによって、一般にクルマエビ類稚仔にとって最も基本的なかくれ場が何であるかを理解する糸口がみつかるであろう。

2-4 生態地理学的考察

P. setiferus は U. S. A. 大西洋と Mexico 湾とに多産する 代表的な放浪型クルマエビ類の一種である。このエビの巨視的な地理的分布にみられる顕著な特徴のひとつは New York から Yucatan 半島にいたる広範囲に分布しながら、途中、Florida 半島で大幅な中断がみられることである。個体群は大西洋と Mexico 湾とに2分され交流はないと考えられているが、45項目にわたる詳細な検討によっても形態的な違いは認められなかった (PÉREZ FARFANTE, 1969)。ANDERSON, KING and LINDNER (1949) は *P. setiferus* 個体群の繁殖には十分に広い内陸生育場に加えて、比較的浅く高鹹で泥ないし粘土質底の外海域の存在が必要であるが、上の分布中断水域にはそのような外海域がないことを指摘した。しかし、それらの条件がなぜ必要なのかについては何も示唆していない。PÉREZ FARFANTE (1969) によれば、このエビの分布は共存す

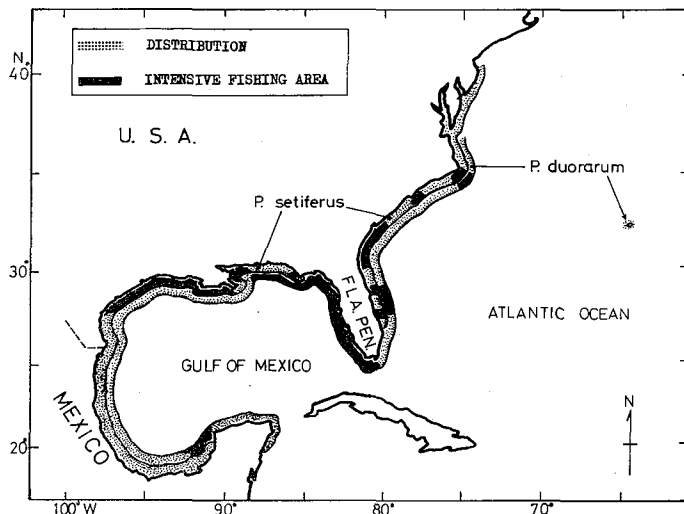


Fig. 19. Distribution and intensive fishing areas for *P. setiferus* and *P. duorarum*. Note the difference in distributions of two species around the Florida Peninsula. (from data of ANDERSON and LUNZ, 1965; PÉREZ FARFANTE, 1969; and COSTELLO and ALLEN, 1970; OSBORN, MAGHAM & DRAMMOND, 1969)

る同属他種に較べて局地化する傾向が強く、Florida 半島以外にもいくつか小さな中断がみられる。上の大きな中断について、彼女は洪積世 (Pleistocene) 終期における Florida 半島の隆起が原因であり、それまで Suwannee 海峡を経て Mexico 湾へ続いていた分布が中断されたのであろうと推測した。しかし原因が起ってから現代にいたる 1 万年の間に、分布は半島部へ部分的に延長したもののなお、広範囲に中断したままであるのは「多分生態的なある理由」によるというだけで、具体的には何も示唆していない。しかし、われわれにとっては遠い過去に一度だけ起ったことよりも、その後現代にいたるまで起り続けていることの方が一層重要である。*P. setiferus* はほかのクルマエビ類と同様非常に大きな散布能力があると思われるのに、1 万年の時間がなお上の中断をうめるのに十分でなかったのはなぜだろうか？ 結局、一度限りの事象だけでなく、現代まで継続して作用してきた強力な限定要因があるからではないだろうか。

ひとつの手掛りは共存する同属他種の分布との比較である。Fig. 19 は *P. setiferus* と *P. duorarum* の地理的分布の比較を示す。*P. aztecus* の分布は省いたが、大体において *P. setiferus* の分布と類似し、やはり Florida 半島西岸で大きな中断がみられる。ところが *P. duorarum* にとっては、問題の水域はむしろ中心分布域であり、内陸水域はいたるところ生育場となっていて若い個体がとれ、外海域の Sanibel-Tortugas 水域は Obregon-Campeche 水域と並んでこのエビの最大の漁場である (KUTKUHN, 1962, OSBORN, MAGHAM and DRUMMOND, 1969)。つまり問題の水域は *P. setiferus* と *P. aztecus* とにはすみ難いが *P. duorarum* には内陸水域も外海域もともに極めて好適なすみ場所なのである。

地理的にはどの種にとっても全体的な分布範囲のほぼ中央緯度に位置するので、水温自体は上下限とも限定要因からまず除外することができるだろう。クルマエビ類の生息密度と塩分濃度との相関が G. GUNTER とその協同研究者によってくり返し指摘された (GUNTER, 1950, 1956; 1961 a, b; GUNTER and SHELL, 1958)。GUNTER, CHRISTMAS and KILLEBREW (1964) は Texas と Alabama で行なった 1,500 回をこえる

Table 5. Average number of shrimp per haul taken in trawls at various salinities in northern Gulf of Mexico, (modified from GUNTER, CHRISTMAS and KILLEBREW, 1964)

Salinity ‰	<i>P. setiferus</i>			<i>P. aztecus</i>		<i>P. duorarum</i>
	Texas 1941-42	Alabama	Texas 1960-62	Alabama	Texas 1960-62	Texas 1960-62
0.0-0.1	} 240.9	2.1	} 76.8	0.2	} 13.1	} 0.0
1.1-4.99		112.6		21.3		
5.0-9.99	1,164.0	67.7	85.9	78.2	29.3	0.05
10-14.99	574.0	108.4	} 34.0	79.6	} 74.1	} 1.05 ^{a)}
15-19.99	483.3	43.7		53.3		
20-24.55	507.9	37.5	} 13.7	58.9	} 51.2	} 0.46
25-29.99	367.5	54.1		81.5		
30-	59.2	5.6	6.5	69.0	39.1	0.96
Total no. of hauls	109	328	1,046	328	1,128	1,461

a) 438 of these were caught in one haul in the upper Lagna Madre. Salinity was shown as 18-20%.

試験操業結果を集約して、Mexico 湾産クルマエビ類の個体群密度に対する塩分濃度の直接的な影響を強調した。Table; 5 に再録した資料に関する限り最多漁獲水域の塩分濃度はたしかに種によって異なり、彼等が指摘しているように、*P. setiferus* は10%以下、*P. aztecus* は10~20%、*P. duorarum* は20%以上にある。しかし、この種の資料はその性格上如何に大量に集めてもまた相関が如何に密接であっても、それだけでは両者の因果関係はわからない。果してそれぞれの種が上のような範囲の塩分濃度を必要とするのか、ないしは好むのか、それとも何かほかの要因の作用によって単に現象としてそうなっているのかについても確かでない。一番肝心ななぜそうなるのかがわからないのである。たしかに *P. setiferus* の漁獲が一般に低塩分水域に多いことは事実である (WILLIAMS, 1955 a; BROAD, 1965; JOYCE, 1965)。しかし Florida 水域にも低塩分水域はあるのに *P. setiferus* がいない理由の説明には不十分である。また一方では Texas の Lagna-Madre では47.96% (HILDEBRAND, 1958) ないし41.3% (GUNTER, 1961 a) の高塩分のところで若い個体がとれている。LUNZ (1956) および JOHNSON and FIELDING (1956) によれば18~34%の塩分濃度で同じような成績で池中育成することができる。ZEIN-ELDIN (1963), ZEIN-ELDIN and ALDRICH (1965) および ZEIN-ELDIN and GRIFFITH (1966, 1969) による一連の室内実験結果は *P. setiferus* や *P. aztecus* 稚子が極めて幅広い塩分濃度に耐え、適温下で十分な食物があれば4~5%から40~45%までの範囲で常に80%以上生残ることを示した。1ヶ月間の体重増加は塩分濃度によっても影響されるが、25°Cにおける最大増加率は *P. setiferus* も *P. aztecus* も共に20%付近でみられた。

P. duorarum でも稚子が野外採集されたところの塩分濃度範囲は0~47%であった (TABB, DABROW and JONES, 1962)。JOYCE (1965) は海から80kmも遡ったほとんど淡水中で *P. duorarum* 稚子を採集した。結局、塩分濃度自体は上の中断を説明しただけでなく一般的にもクルマエビ類の生存や生長に特定の範囲が必要でもなく、またそれから外れてもそれだけではあまり有力な限定要因にはならないと考えるほかはない。

種間競争がしばしば一方の種の地域個体群を消滅せる可能性は古くからよく知られている。いわゆる GAUSE の法則がここでも強力に働いているのかも知れない。しかし、ほかの水域では生息密度は変化するが3種は時空的にすみ分けて (WILLIAMS, 1955 b; HILDEBRAND, 1955; JOYCE, 1965) 広範囲に共存している。特に分布の北限に近い North Carolina では3種とも商業漁獲の対象になるほどの量で共存する。あるいは分布北限水域では HUTCHINSON (1948) が指摘したように外的環境要因 (ここでは気候) の強力な作用が種間関係を緩和する方向にはたらくしているのかも知れない。だから種間競争が分布範囲の全体にわたって作用している可能性はあるが、問題の水域にはその均衡を *P. setiferus* や *P. aztecus* よりも一層強く *P. duorarum* に有利なように傾斜させている要因があるに違いない。それが何であるかが問題である。

コウライエビ、*Penaeus (F.) orientalis* KISHINOUE は、日本周辺における代表的な放浪型クルマエビ属の一種である。地理的分布はほとんど渤海と黄海とに限られ、生活域は最も南下する越冬期にもほぼ朝鮮半島南端 (33°N 付近) をこえない (真子・庄島, 1969)。CHEUNG (1960, 1963) は香港産クルマエビ類のリストにのせているが生息量は明らかに少ない。このような地理的分布がクルマエビ属としては例外的に局地化したものであることは、例えばクルマエビの分布と較べると一見して明らかである (Fig. 20)。年間漁獲量が2~3万トンをこえるほどの大きな個体群を作りながら、コウライエビはなぜその分布をもっと南方、とくに日本沿岸まで拡げることができないのだろうか? 常識的にはコウライエビの生存に必要な条件は日本沿岸にも一応備わっているはずだと考えられている。少なくとも気候的な条件は渤海や黄海北部に較べると、日本沿岸の方がはるかに温暖であり、コウライエビの生存に阻害的にはたらくとは思われない。だから池末・木村・山下 (1967) は有明海に親エビの移殖を試み、原・楢山・大内 (1969) は人工育成した幼年個体を周防灘に移殖した。周防灘では移殖個体は成体にまで生育し、移殖尾数の約10% (推定) が漁業者によって回収された。しかも一部の個体では卵巣が成熟した例さえ確認した。当然漁獲をまぬがれた成熟雌は周防灘付近で産卵した可能性が考えられる。しかし両水域ともその後コウライエビが発見された例は皆無である。消滅したと考えるほかはない。とすれば日本沿岸にはこのエビの再生産を阻害する条件があるに違いない。

い。

これらの2例について支配的な限定要因を論理的なすじみちを立ててわり出すには得られた知見はなお不十分である。そこで既述の知見から一応被食が支配的な限定要因であると仮定した場合に、自然で観察される諸現象や新たに生ずる疑問がどれほど合理的に説明できるかを考えてみたい。

まずはじめに、捕食者の圧力がかかると一方の種個体群は消滅するのに他方の種個体群が生残することができるのはなぜか、の説明が必要であろう。前に述べたように *P. setiferus*, *P. aztecus* およびコウライエビはいずれも放浪種である。それに対して Florida 半島や日本沿岸に繁栄している種はいずれも定住種である。稚仔の生活についてすでに明らかになった違いから推測される限りでは、両者の効果的なかくれ場の具体的な内容は基本的に違ふとみなすべきであろう。したがって上の疑問に対するひとつの答は、問題の水域には放浪型クルマエビ類にとって有効なかくれ場がないからだということである。

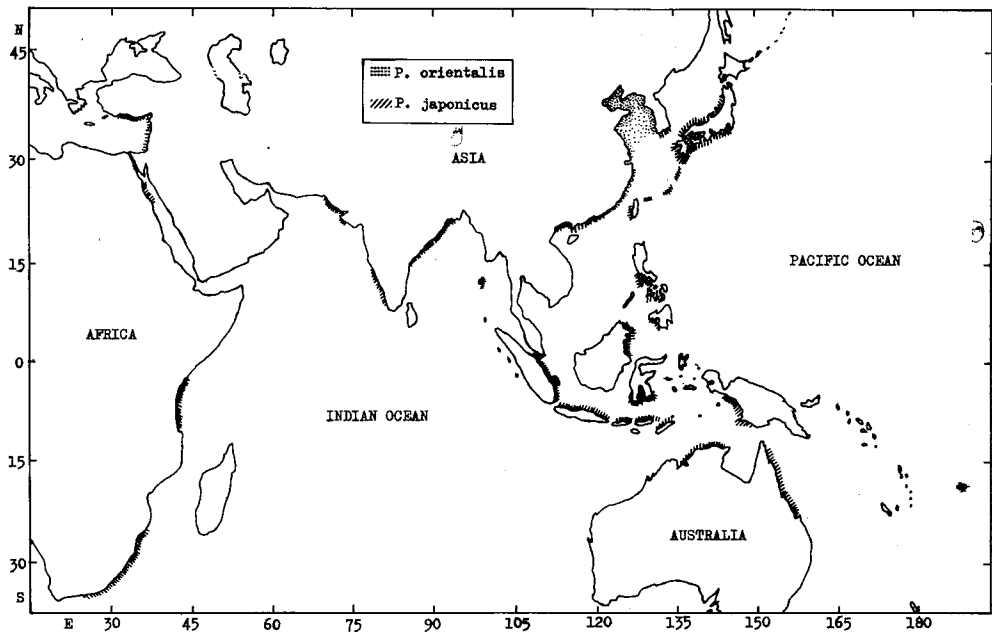


Fig. 20. Distributions of *P. orientalis* and *P. japonicus*. (from data of KUBO, 1949, and HOLTHUIS and ROSA, 1965)

もうひとつの説明は両者における防御手段の差である。放浪種稚仔の防御手段は、既往の知見から判断される限りでは、長尾類 (Natantia) 一般に共通してみられる跳躍反応のほか基本的には通常外海水に較べて低 (または高) 塩分の内陸水域でごく浅い水際に生活することだけである。塩分濃度が低く (または高く)、かつ変動が大きいことは魚類を含めて共存するほかの生物種数を著しく制限するので、そこに棲むものにとっては捕食者もそれだけ少なくてすむ。すみ場所の水深がごく浅いことはそれだけで被食の機会を大幅に減少させる効果がある (BARKUS, 194; HOBSON, 1968)。しかし定住種稚仔では防御手段としてさらに潜伏習性と夜行性が加わる。クルマエビやクマエビでは低潮時に潮間帯の浅い潮だまり (多くの魚類には耐えられない) に残ってなお生命を維持することができる。したがって、少なくとも昼食性と暮食性魚類の捕食に対して、定住種は放浪種よりも一段と有効な防御能力をもっているといえる。魚類の食物選択性は好み (preference) と近ずきやすさ (accessibility) の函数である (HINDE, 1959; IVLEV, 1961)。潜伏習性や夜行習性は稚仔ではまだ発達が不十分であっても、それが全くないよりも魚類の近ずきやすさを実質的に阻害

するであろう。クルマエビ類を捕食する魚類は食物を無作別に汨しとって食べるたぐいではなく、ひとつひとつ食べる種類である。また食物の種類はあまり狭い範囲に限られたものではなくむしろ大幅にゆうずうがきく。だから被食者にとって肝心なことは防御手段が魚類の捕食能力に対してどれほど十分であるかということよりも、むしろ、放浪型クルマエビ類稚仔も含めて魚類にとってひとしく食物となりうるほかの共存生物の防御手段に較べてどちらがより有効であるか、という点である。

食物生物どうしの種間関係においては、少しでもより有効な防御手段を獲得した種の方がしばしば決定的に優位な立場に立つことがある。競走種間における優位性がごくわずかな条件の違いによって容易に逆転することはよく知られている。Fuss and OGREN (1966) は昼間底土上に露出して活動している *P. duorarum* 稚仔がたちまち魚に食われてしまうことを観察した。つまり Florida 半島や日本沿岸において定住型クルマエビ類が生存できるのは主に潜伏習性や夜行習性があり発育にともなうますます発達するためであり、放浪種がすめないのはそのような習性もともとないかまたはなくなるからだと考えられる。一方における魚類の潜在的な捕食圧力と他方における防御能力の差が、問題の水域における定住種と放浪種との種間関係を前者にとって著しく有利なように作用しているのであろう。

定住種の稚仔の防御能力が放浪型クルマエビ類稚仔以外の共存生物に較べてどれほどより有効であるかはよくわかっていない。しかし、ひとしく魚類にとって食物となりうるほかの甲殻類（アミ類、アキアミ類、橈脚類など）、毛嚢類、魚類稚仔など潜伏習性がない生物に較べるとより有効であろうと推測される。食物は別として恐らく基本的にはそのことが日本沿岸や Florida 半島沿岸における定住型クルマエビ類の個体群を支えているのではないだろうか。もちろん実際のすみ場所ではそのような種間関係だけでなく、ほかの条件も付随的に作用することは当然であろう。例えばクルマエビ（八柳・前川, 1956）や *P. duorarum* (TABB, DUBROW and MANNING, 1962; ELDLED, 1962; MOORE, 1963; HOESE and JONES, 1963) 稚仔のすみ場所は植生との密接な関連がしばしば指摘されている。

2-5 具体的なかくれ場

Florida 水域や日本沿岸における放浪型クルマエビ類の限定要因が、一方における魚類の捕食と他方における防御手段の相対的な不十分さおよびかくれ場の欠除とにあるとすれば、新たに生ずる疑問は放浪種はそれぞれのすみ場所ではどうして捕食魚類に食べ尽くされてしまわないのかということである。それらの場所に捕食魚類が特に少ないとは思われない。それにもかかわらず、漁獲量から推測される限りでは、放浪種はしばしば定住種よりもはるかに大きな個体群を形成する。例えば1965年の U. S. A. における *P. setiferus*, *P. aztecus* および *P. duorarum* 漁獲割合は、全体で約10万トンの内、それぞれ31, 49および20%であった (LYLES, 1967)。また1959~63年の平均漁獲量4,760万トン（尾重量）の上記種別内訳はそれぞれ26, 52および22%であった (OSBORN, MAGHAM and DRUMMOND, 1969)。渤海、黄海のコウライエビ個体群量は日本沿岸のクルマエビの数倍に達すると推定される。防御手段はすみ場所によって変るとは考えられないから、魚類による潜在的な捕食圧力がありながらも大きな個体群を維持できるのは、恐らくなにか極めて効果的なかくれ場があるからに違いない。それが何かを考えるに当たっての原則は、第一に効果的なかくれ場の条件はそれほど複雑ではなくむしろごく単純なものだろうということである。もしそれが複雑な要因群の微妙な組合せに支えられているとすれば、自然では恐らくまれにしかみられないであろうから、多くの放浪型クルマエビ類にみられるような大きな個体群の広範囲の地理的分布は実現できなかったに違いない。第二に種や地域が違ってても普遍的に適用できる共通の要因だろうと思われる。特定の地域にしかみられない特殊な要因よりもなるべく普遍性のある要因の方がかくれ場条件としてより一層基本的であろう。具体的なすみ場所においては、その場の特殊要因が付随的に作用してかくれ場としての適性をより強めたり、あるいは逆に弱めたりすることはあるだろう。

上のコウライエビの例でいえば、かくれ場要因は渤海や黄海にあって日本沿岸にはないかまたは不十分にしかないのである。また普遍的な要因がより基本的であるという論理によればその要因は *P. setiferus* の分布に関しても同様に有効に適用しうる共通のものでなければならない。

著者はこれまでいくつかのクルマエビ類漁場とその内陸生育水域とを自から観察する機会があった。日本沿岸は別として、それらの水域と主要漁獲対象種は韓国西岸（コウライエビ）、N. Borneo (*P. indicus* と *P. merguensis*), U. S. A. 大西洋と Mexico 湾沿岸 (*P. setiferus* と *P. aztecus*) である。エビ類はいずれも放浪型に属する。これらの水域に共通してみられたひとつの環境特性は、内陸水域から浅海域にかけての海水の濁りである。主に河が運び出す微小な懸濁物は内陸からの補給が続いているのと、河口域におこる乱流、波浪、潮流などによる攪乱作用とによって瞬時もおさまることがない。ほとんど恒久的な濁りが内陸水域と主に河口域を中心に距岸数マイルにわたる帯状の汽水域とに特徴的な環境を形成している。濁りが水中における光の透過を著しくさまたげ、その程度に応じて捕食者の視覚から稚子をかくす役割を果たしていることは疑問の余地がない。この要因がすべてのエビ類に共通する跳躍反応と結び付くと、潜伏習性がない種にとっても極めて有効なかくれ場となりうるであろう。エビ類の捕食者は食物をひとつひとつねらって捕食するので、最初の攻撃をかわすことができれば、濁りによって視界がさえぎられるため被食の危険はずっと少なくなるだろう。多久ほか (1969) は播種直後のクルマエビ種苗が「2度、3度と」サヨリの攻撃をかわすのを観察した。しかし、水が澄んでいては、魚が攻撃をあきらめない限り、稚仔は結局は食われてしまう。もし水が十分濁っていると、魚は恐らくもっと動きの少ない近すぎやすい食物を摂ることになるだろう。定住型クルマエビ類の体色が大抵派手な縞模様が発達しているのに対して、典型的な放浪種はいずれも申し合せたように白っぽい体色である点も、単なる偶然とは思えない。いずれにしても濁りの陰にかくれるには目立たない体色であることが大変都合なことはいうまでもない。

この場合にも肝心なことは稚仔の防御能力が魚類の捕食能力に対してどれほど十分であるかということと同時に、あるいはそれ以上に、共存するほかの魚類餌料生物の防御手段と較べてどちらがより効果的であるかという点である。残念ながらこの点に関する実証的な知見はないが、濁りと跳躍反応との組合せがエビ類に対する魚類の選択性を、多分近すぎやすさに作用することによって、大幅に弱めることを示唆する資料はある。

Spotted seatrout (*Cynosion nebulosus*) は U. S. A. 大西洋から Mexico 湾にかけて広く多産する沿岸性の魚 (TABB, 1964) であるが、この魚の消化管内容物についてはいくつかの水域における調査報告がある。例えば PEARSON (1929) は Texas で採集した220尾 (体長60~600mm) について調べたが主要な食物はエビと魚とで前者は後者より2倍近い頻度でみられた。GUNTER (1945) は南 Texas で153尾 (体長275~555mm) を調べたがエビ生息量が多い夏にはそれが主要な餌であった。やはり Texas で調査した KNAPP (1949) の結果では2,698尾の内70%でクルマエビ類の捕食がみられた。一方、Florida では MOODY (1950) が954尾について調べ体長150~300mmの個体ではクルマエビ類が最も主要な食物であった。ところが Louisiana の Pontchartrain 湖では DARNELL (1948) によれば体長100mm以上の個体の食物は大部分 (73~88%) ほかの魚類で占められ、エビ類 (クルマエビ類+スジエビ類) は17%以下にすぎなかった。体長99mm以下の小型魚ではほかの魚類と小型甲殻類とがそれぞれ48%と38%とを占め、エビ類はわずか6%であった。

Pontchartrain 湖の環境がほかの水域と異なる最も著しい特徴はおびただしい濁りである。DARNELL (1958) によれば Secchi 板による透明度は最も高い夏季には平均約6 ft (1.8m) であるが風が強い冬季には平均2~3 ft (0.6~0.9m) に下る。浅いところほど透明度は低く、風が強いときは1 inch にも達しないことさえある。残念ながらほかの水域における透明度の記録が手許に見当たらないので比較できないがこれほどは濁っていないのであろう。特に Florida 半島南部沿岸は Yucatan 海峡から北上した後東行する赤道流によって洗われる (HARDING and NOWLIN, 1966) ので全般に透明度はかなり高いに違いない。Mississippi 水系が運ぶ年間5億トンにおよぶ大量の懸濁物は河口から岸沿いに主に西に拡がり Louisiana から Texas 東部にかけての沿岸に濁水域を形成する。Mexico 湾の *P. setiferus* はこの水域から最もたくさん漁獲される (KUTKUHN, 1962; OSBORN, MAGHAM and DRUMMOND, 1969)。

渤海や黄海も支那大陸から黄河や揚子江などによって運びこまれる懸濁物によって著しく濁っていること

はよく知られている。流入する懸濁物量は揚子江だけで年間4億トンにおよび、黄色の濁りは河口から100kmも東方に達する。Uda (1966) によれば黄海の透明度は南部では15mほどであるが沿岸部では3~5m、渤海では2m以下である。河口域はもっと低いに違いない。これに較べると日本沿岸の透明度は花岡 (1952) がまとめた資料によれば東京湾 (1947年, 4.4m), 瀬戸内海 (1950年, 9.1m), 八代海 (1949年, 5.9~9.6m), 三河湾 (1949年, 3.6m), 浜名湖 (1949年, 2.6m), 中海 (1949年, 3.0m) などこでも比較的濁りが少ない。コウライエビの主要生育場は濁りが最も著しい渤海沿岸である (里内, 1937; 笠原, 1948)。

近年急速に深刻化しつつある沿岸水の人為的な汚濁は全く別として、自然の濁りが放浪型クルマエビ類の生存に極めて有利なかくれ場条件となっていることはもはや疑いないと思われる。放浪型クルマエビ類の漁場が濁りと密接な関係が認められた例もいくつか報告されている。RACEK (1956) は Australia 東岸で放浪型の *P. merguensis* と *Metapenaeus macleayi* とが外海では常にむれをなして濁りとともに移動することを観察した。放浪種の漁場が主に軟泥底にあることはすでに述べた。LINDNER and BAILEY (1968) は Gemini 衛星から撮影した Texas 沿岸の写真にもとずき、*P. aztecus* の中心漁場が濁水分布域と極めてよく一致することを認めた。*P. indicus* の若い個体は泥深い濁水域に選的的に生息する (HUGHES, 1966)。KUTKUHN (1966) はクルマエビ類資源の発達とその永続性に関する estuary の役割を論じた中で、安定した濁りがある内陸水域に若いクルマエビ類が多い一般的な傾向を認めたが、この事実が食物としての有機懸濁物が多いことを反映しているのか、それとも濁りが魚や鳥などの捕食からエビを保護しているからなのかは、まだ議論の余地を残していると述べている。ここに集録した断片的な知見だけではどちらか一方が決定的であると結論することは難しい。いうまでもなく、単に濁っているだけで食物がなければエビは長くはすめない。逆にいかに豊富な食物があっても水が清澄では放浪型クルマエビ類の大量の個体群は生残ることはできない。自然ではこのような両極端の中間的な状態がいろいろな段階でみられるのであるが、クルマエビ類稚仔の食性が多分に雑食性であり、実際には食物が不足する場合は比較的少ないだろうと思われるので、どちらかといえばかくれ場としての役割の方がより重要であろう。かくれ場の条件が十分であれば食物の不足は単に余計に歩きまわることによるエネルギー消費が多くなるだけですが、食物がいかに豊富でもかくれ場の条件が不十分な場合は短時間ではあるが非常に危険な索餌を強いられることになる。

HILDEBRAND and GUNTER (1953) および GUNTER and HILDEBRAND (1954) は Texas における *P. setiferus* 漁獲量と前2年間の総降雨量との間に高い正相関を認めた。THOMSON (1956) によれば Australia の Illawarra 湖におけるクルマエビ類漁獲量は6~18カ月前の総降雨量と最も相関が高い (Table. 6)。GUNTER, CHRISTMAS and KILLEBREW (1964) によれば Texas の *P. setiferus* 漁獲量は

Table 6. Correlation of shrimp (Penaeids) catch with rainfall-Lake Illawarra, 1924-41.
(Level of significance: 5 %, 0.482; 1 %, 0.605) (after THOMSON 1956)

Rainfall period	Coeff. of correlation
Nov.—Mar. (Current year, summer)	0.33
Same year	0.09
Previous year	0.70
Two years earlier	0.76
Previous 18 months	0.33
18—6 months before	0.86
17—7 months before	0.67
16—6 months before	0.72

- 1) Fishing season is from October to May.
- 2) Catch data refer to estuarine fishery only.

1947~1957年の早ばつ期には低い水準に停滞していたが、1958年に再び多雨となると331%に急増した。ただし最近の報告 (GUNTER and EDWARDS, 1969) によれば Louisiana の *P. setiferus* 漁獲量は Mississippi 河や Atchafalaya 河の流下量とは相関が低い。また *P. aztecus* 漁獲量は Texas では降雨量とは相関が認められず、Louisiana では雨が多いとかえって減少する傾向が認められた。池田 (1962) は同様な問題を コウライエビについて検討したが、全体としてあまり明瞭な相関を認めなかった。すなわち1927~1944年の資料に関する限り、資源量指数とその世代の稚仔期における渤海周辺の降雨量、および発生率 (ある年の資源量指数の前年の値に対する比) と8月の同地方の降雨量との相関はいずれも低く、渤海で雨が多いときに発生率も著しくよかったのはわずか1例 (1937年) だけであった。

この現象の因果関係について GUNTER and EDWARDS (1969) は塩分濃度の作用を示唆したが、この要因の限定要因としての不十分さはすでに指摘したとおりである。SUBRAHMANYAN (1966) は陸水流出量の増大に伴う沿岸水中の栄養塩類の増加が、稚仔餌料生物の増殖を促進する可能性を指摘したが、この機構では降雨量の増大によって漁獲量がかえって減少することがある理由が説明できない。HUGHES (1969 a) は多雨によって陸水流出量が増加すると海水との間の塩分濃度傾斜が強まり、したがってそれに反応して移動する稚仔の来遊量と若年個体の外海移動が促進されるからだと説明した。しかし漁獲量が増えるためには来遊稚仔量が増えると同時にその生残率が保証されていなければならないはずであるが、上の説明にはこの点が欠けている。降雨量の多少によって大きく左右されるほかの要因は内陸水と沿岸水の濁りである。定量的な知見はないが、雨が少ないと河川流下水量が減り、したがって海へ運びこまれる懸濁物量が減り、濁水域の広さと濁りの程度が減ることは間違いない。もし濁りが放浪型クルマエビ類にとって最も効果的なくれ場だとすれば、その減少は当然生残率の低下に反映するだろう。逆に、多分種によって違うある限度をこえて多すぎると、恐らくえらにつまづいてガス交換機能を阻害することによって、すみ場所としての適性を悪化させやほり個体群量水準の停滞ないし低下をもたらすだろう。この現象が認められたのは今までのところいずれも放浪種であり定住型クルマエビ類では例がないことも、因果関係を介在している支配的要因が多分濁りであろうという推測を裏付ける。近年における各種の大規模な水利土木事業の発達は、かなりの程度まで降雨量と無関係に陸水流出量を調節することになるので、クルマエビ類個体群量と降雨量との関係にも大きな偏りをもたらすであろうが、海に入る懸濁物量も制御されるとすれば沿岸水域における個体群量の水準にも無視できない影響がおよぶであろう。

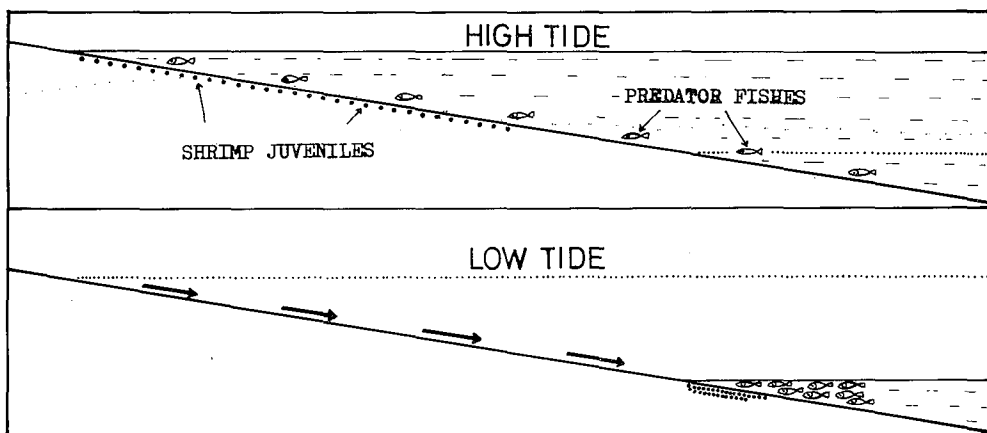
定住型クルマエビ類にとって基本的な防御手段のひとつは疑いなく底土に潜ることである。だからすみ場所の底土が潜伏中のエビの生存を保証することが重要な条件になる。水の濁りは必ずしも決定的な必要条件ではないだろう。むしろ、放浪型クルマエビ類と共存する場合は、理由はよくわからないが、相対的に定住種に不利になるように作用するらしい。例えば日本沿岸に普通にみられるクルマエビ、クルマエビおよびフトミゾエビは熱帯水域にも広く分布しているが、放浪種と共存する濁水域では大きな個体群がみられるところはない。*P. duorarum* も *P. setiferus* や *P. aztecus* と広範囲に共存しているが水が濁った水域ではどこでも生息量は少ない。軟かい泥質底土中では間隙水の交換が不十分なため潜伏性が強い定住種にはすみ難いことは想像できるが、懸濁物自体はどんな作用をおよぼすかはわかっていない。もしそれ自体が本質的な阻害要因でなければ、クルマエビ稚仔の播殖に当ってかくれ場として利用することができるかも知れない。

前述のように、クルマエビ稚仔はすみ場所の水位が低下すると露出して移動し、上昇すると潜伏する。水位低下に対する反応は小型個体ほど敏感である。だから潮がひいて水位が下がったときに潮間帯でみられる現象は Fig. 21 に模式的に示したようなものであろう。もし、干潟が全く起伏のない平滑な傾斜面であればすべての稚仔は結局低潮線まで移動しそこに集積されることになるだろう (Fig. 21 A)。上潮になって水位が上昇しても潜伏してその場に止まるから、この状態は多分夜になるまで続くことになる。低潮時に水際に集積する現象は干潟に生息する魚類の多くについてもほぼ同様であろう。つまり低潮時には低潮線付近に捕食者と被食者とが共に高密度で集められることになる。似たような状態は潮汐が発達しない水域では常にみられるはずである。クルマエビ稚仔の潜伏能力や夜行習性がまだ不完全であることを考えると、このよう

な水域ではかりに大量の稚仔が補給されたとしても、高率で生残ることができるとは到底考えられない。クルマエビの主要漁場が常に広大な干潟の存在と密接な関連がみられる（八柳・前川，1955）ことは事実であるが、単に干潟があるというだけでは十分でないことは明らかである。

干潟に潮だまりがある場合、低潮時における稚仔の分布は Fig. 21, B に示したような形になるだろう。潮だまりの水深が十分浅いときは少数の潜伏性小型ハゼ類以外の魚類はほとんど残らない。クルマエビをはじめクルマエビ、ヨシエビなど定住型クルマエビ類稚仔がこのような潮だまりに残りうるのは、水温、塩分濃度など総じて理化学的要因に対する幅広い耐性が発達しているからに外ならない。倉田（1971）が指摘したように、干出した干潟の浅い潮だまりにおける理化学的条件は、クルマエビ稚仔にとって必ずしも最適の生存条件ではないだろう。単に耐えられるというにすぎない。しかしそれが多くの捕食魚類には耐え難い条件であることに極めて大きな意義がある。大潮の低低潮が春～夏には日射の強い昼間に、秋～冬には冷えこむ

A. SMOOTH BOTTOM



B. ROUGH BOTTOM

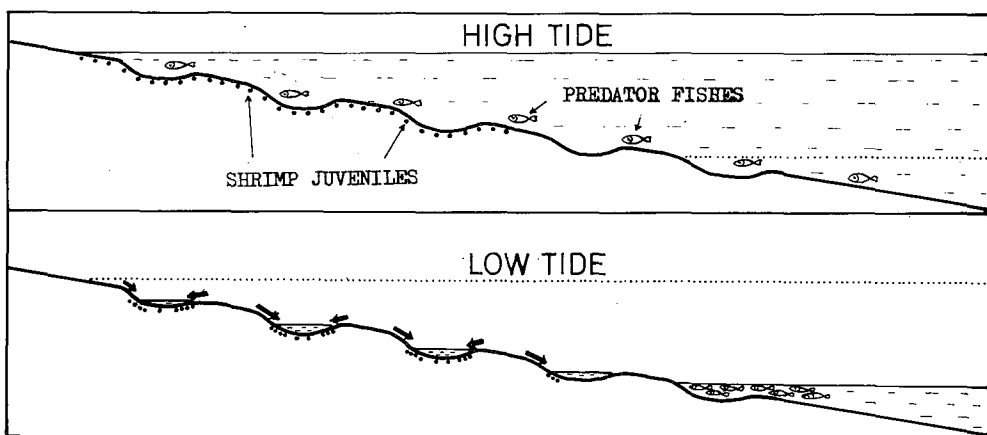


Fig. 21. Diagrammatic illustrations showing the mechanism whereby the distribution of *P. japonicus* juveniles at high and low tides may be affected by the bottom topography in the intertidal zone. Arrows indicate directions of movement of juveniles during ebb tide.

夜間に起ることも低潮時の干潟環境条件変化を一層幅広いものとし、そこに残って生きられる種の数をさらに制限するだろう。だから浅い潮だまりがあることによって低潮時の干潟ではクルマエビ稚仔は多くの魚類に対して決定的な優位性を獲得することができるのである。このような考えを一般化すると、典型的な定住型クルマエビ類稚仔の最も効果的なかくれ場は、稚仔はすめるが捕食魚類はすめないような条件をもった場所であるということになる。その条件を一応満足するもので自然で最も普通にみられる形が、平均低低潮線から平均潮位付近までの潮間帯におけるごく浅い潮だまりであると考えられる。食物は別として、そのような場所の広さがそこでどれほどの稚仔個体群を維持できるかを定める支配的な要因であろう。だから稚仔種苗を播種するにしても、あるいは播種環境を人為的に改善ないし造成するにしても、このことがさし当ってまず第一の基準である。

稚仔にとってもうひとつの効果的な保護条件は多分夜の暗さである。夜食性の魚類は視覚以外の索餌感覚が鋭敏であろうから必ずしも完全ではないが、少なくとも昼食性や暮食性の魚類による捕食から稚仔を保護することは疑いない。クルマエビ類における潜伏習性が例外なく夜行習性を伴って発達している事実は大変意義が深い。

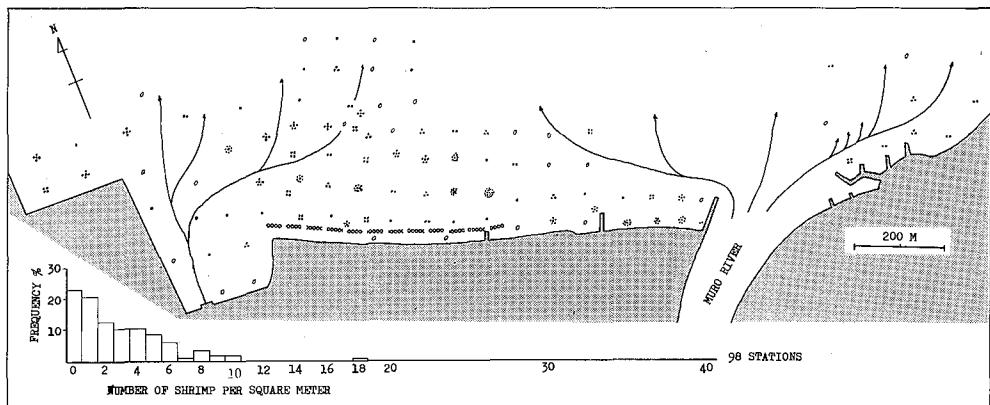


Fig. 22. Distribution of a natural population of *P. japonicus* juveniles (7–15mm. in body length) and frequency distribution of their density in the intertidal zone at low tide, Saijo, August 17–20, 1971. Each dot means one shrimp per square meter. Arrows indicate the water-course at low tide.

2-6 分散の原理

クルマエビ種苗の播種に関する第二の原理は密度と分布様式とに関するものである。かくれ場の原理がいわば個体段階の問題であったのに対してこれは個体群段階の問題である。上の2要因が魚類の捕食量、したがって食われる側からみれば被食量、にいかにか支配的な作用をおよぼすかを IVLEV (1961) はすぐれた手法による実験と自然個体群の調査との両面から定量的に実証した。彼の研究から得られた諸原理はクルマエビ稚仔の被食にもそのまま適用できるだろう。そうだとすれば稚仔の分布はむらがなく一様なほど、平均密度は低いほど、被食量は少なくなるはずである。すなわち分散の原理である。

実際には前述のような稚仔の播種適地の広さには限度があり、一方において一時になるべく大量の稚仔を播種する方が都合な事情があるので、平均密度よりも分布様式を調節することの方が実用的な意義は大きい。さらに、被食量に対する作用は前者よりも後者の違いによってはるかに大きく変化するという傾向も、播種に際して分散の原理をより一層重要視しなければならない理由である。

Fig. 22 は瀬戸内海中央釜灘に面した西条市地先の干潟における低潮時の天然稚仔の分布を示す(倉田ほか, 1972)。採集は電気刺戟法により、浅い潮だまりをえらんで1地点につき0.5m²を2回調べた。水位の低

下に伴って潮だまりへの稚仔の集積が起っているはずであるし、干潟における潮だまりの分布も不規則なので、これだけの資料から分布型を統計的に細かく詮索してみてもあまり意味がないだろう。ただ Poisson 分布としたときの理論値との比較から、稚仔の潮だまりに対する分布も全く機会的ではないらしいことが推測された。

Fig. 22 は一見して著しく高密度のところもなくまた全くいないところも少なく、稚仔の分布は概して潮だまりに対してかなり一様性に近いことがうかがわれる。つまり、当然のことであるが、天然稚仔においては分散の原理は相当程度まですでに解決ずみの問題であるとみなしうる。ただしそのためにどんな機構がは

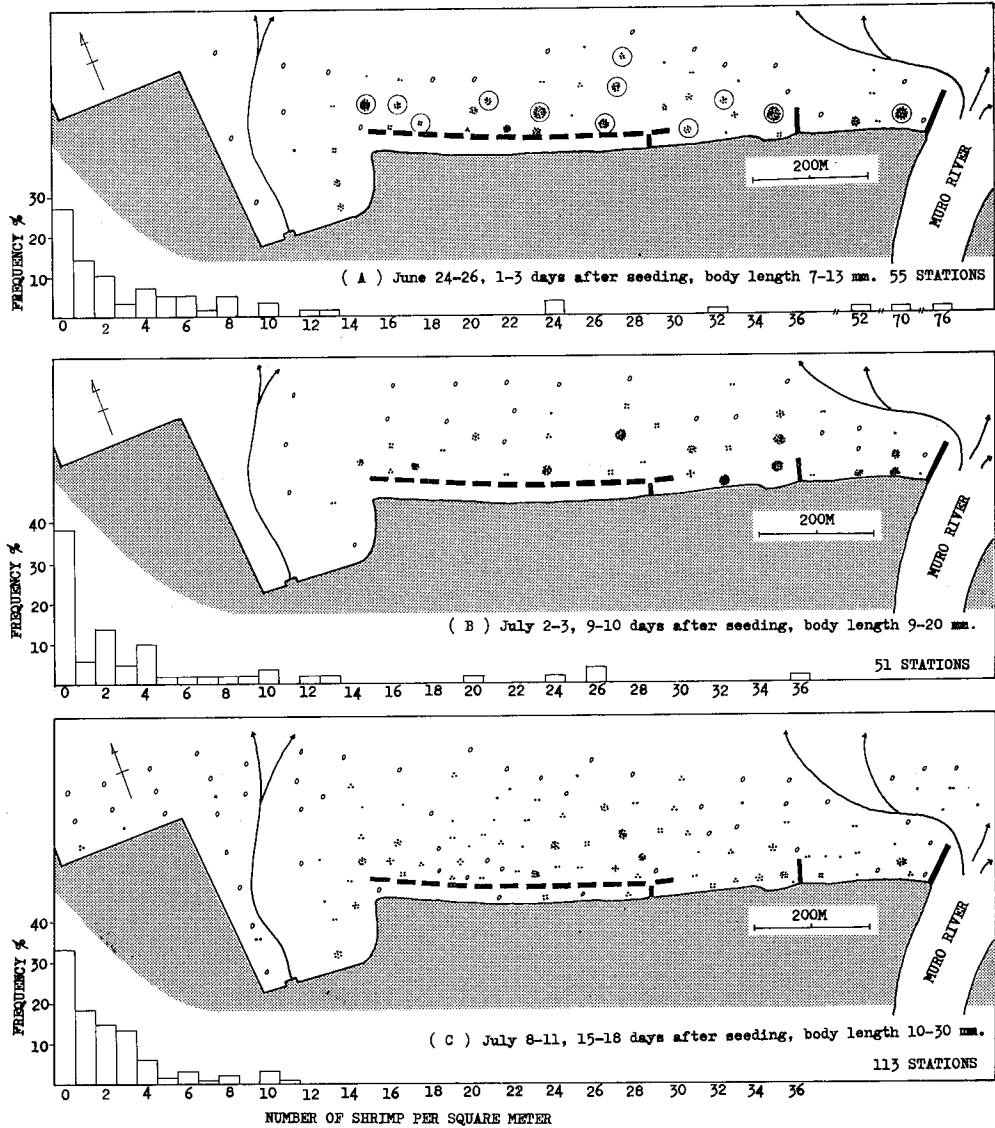


Fig. 23. Distributions of an artificially seeded population of *P. rapponicus* juveniles showing their variation with time after seeding in the intertidal zone at Saijo, 1971. Circles in the diagram A indicate the places where the juveniles were seeded.

たっているかについては実証的な知見はない。Fig. 23, A—C はやはり倉田ほか (1972) の資料から人為的に播殖した稚仔種苗の分布が時間的にどのように変わったかを示す。播殖種苗数は約160万尾で、干出した干潟の潮だまり (標高約150cm, Figs. 6, 24 参照) 12カ所へ散布した。採集方法は上の例と同じで毎回低潮時に行なった。播殖直後に播殖地点付近に団塊状に分布する状態から次第に一樣化してゆく傾向が明瞭に認められる。計算によればこの期間内に全体としての個体数の減少はあまり著しくないで、分布様式の変化は主として高密度域から低密度域への個体の分散によるものと推定している。

これらの資料から推測されることは、クルマエビ稚仔個体群には、少なくともすみ場所に対して、なるべく一樣な分布様式を保とうとする傾向があるらしいことである。この傾向が結果として被食の機会を少なくする効果については改めていうまでもない。また、このときの播殖個体群は一部にかなり団塊状分布がみられたにもかかわらず、定着後は全体としての減耗は比較的少なかった。このことはしかし、種苗をかためて播殖してもよいということではない。恐らくまたま好都合な条件があったか、あるいは団塊の程度が被食率に決定的な影響をおよぼすほどには著しくなかったからであろう。この播殖に先立って別に200万尾の稚仔種苗を5カ所に比較的高密度にまとめて散布した例では24時間後までの生残率がわずかに2~8%に止まったが、主な理由として分布様式が極度に団塊的であったため、非常に高率の被食が起ったからだと推測された。

従来稚仔種苗の保護育成方法として広く採用されている網囲い方式の本質的な難点も実はこの点にあると思われる。なぜなら、保護育成中の歩留りが高いほど、開放時により高密度の団塊状個体群を自然生態系の中に置きざりにすることになるからである。だから、この方式における技術開発の方向は、保護育成中の歩留りは別として、とりあえず開放したときに捕食魚類に食われる前にいかに能率よく稚仔個体群を分散させるかという点にあると思う。

2-7 結 論

上に述べた二原理にもとづいて、直接自然生態系へ播殖したクルマエビ稚仔種苗の被食率を最小限に抑えるため現在のところ考えられる最善の方法は次のとおりである。今のところこの方法によって実現しうる安定した播殖歩留りは恐らく最大0.5くらいであろう。つまり播殖種苗の約半分を自然生態系に定着させることができる。

(1) 低潮時に干出した干潟の浅い潮だまりへ散布する。水深は数mmないし1cm前後が適当である。明瞭な流れのある部分はさける。潮だまりが大きいときは周縁部の浅いところを使う。

(2) なるべく低密度に広い範囲に散布する。安全な高密度の限界はまだ確かにはわからないが、干潟調査でみられた通常の安定生息密度から推定される限りでは、すみ場所の面積1m²当り10~20尾程度であろう。干潟の総面積に対してはそこでのすみ場所の占める割合に応じて少なくなる。

(3) すみ場所に対してなるべく一樣な密度で散布する。理由は改めていうまでもない。

(4) 潮だまり標高の1回の干出時間は、それ自体が稚仔の生存に阻害作用がない限り、なるべく長い方が望ましい。いうまでもなく干出時間が長いほど捕食魚類との隔離時間は長く、播殖直後における種苗の環境馴化や疲労回復により多くの時間がとれる。ただし、干出時間が長いとき潮だまりに起りうる理化学条件の変化の大きさとそれに対する稚仔の耐性や反応に関する知見はまだ必ずしも十分でない。

(5) 大潮の低低潮時に播殖する。干出時間が長いためである。明るさが被食率に影響する可能性を考慮すれば新月の方がより適しているといえる。

(6) 稚仔のすみ場所の内なるべく標高が高いところをえらび、そこが干出したらすぐに播殖する。これも干出時間を有効に使うためである。Fig. 6の資料から推測すると自然の干潟では播殖時期の平均潮位付近まで利用し得るように思われる。

(7) 播殖後最初の大潮で播殖場所まで潮が返るときはすでに夜になっているような潮どきをえらぶ。例えば Fig. 24 は1971年6月23~24日の播殖場所付近における潮候曲線と播殖時刻との関係を示す。播殖場所の標高は+150cm付近なので、この潮どきでは播殖稚仔が夜食性魚類と最初に出会うまで約7時間、暮食性魚

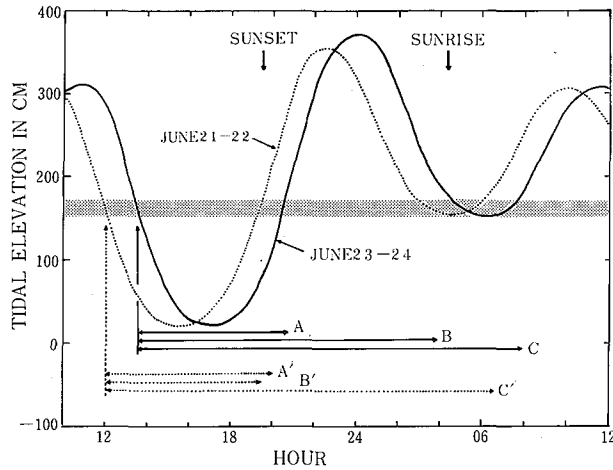


Fig. 24. Significance of hour of seeding in relation to the tidal and the day-night cycles. Bars at bottom of the diagram indicate the duration of time within which the predator fishes of respective category will be kept away from the shrimp. A, diurnal feeders; B, crepuscular feeders; C, nocturnal feeders. Dotted zone shows the elevation of tide pools where the shrimps were seeded, Saijo, 1971.

類と最初に出会うまで約17時間の予猶がある。もし同じ方法で2日前に播種したとすれば捕食者との最初の出合いまでの時間は暮食性魚類とは約7時間、夜食性魚類とは約8時間、昼食性魚類とは約17時間である。つまり播種後7時間から暮食魚と夜食魚とにつづいて出会うことになり、播種条件としては6月23日よりやや不利であろう。高潮に近い潮どきに水中に播種することの不利についてはいうまでもない。

これらの原則は、いわば自然のままの場所で天然稚子の生残機構を基準として播種方法をそれに合わせるやり方である。その限りでは、クルマエビの効果的な栽培は、有効種苗の発育段階を底棲初期稚仔まで拡大することはできるだろうが、播種の場所にしても時期にしても自然条件、とくに潮どきによってかなり不自由な制約を受けることは避けられないし、潮汐が発達しないところでは適用できない。この制約を克服し、望む場所へ望む時期に稚仔種苗を播種して被食率を常に合理的な範囲内におさえることができる技術は今のところまだない。とくに潮汐の発達が悪いところ、潮汐が発達していても海底傾斜が急なところ、波浪の大きいところなどでは大量の播種稚仔種苗を生残らせることは非常に難しい。このようなところでは一般に天然稚子の生残率も低いので、そこでの稚子の生態的知見はあまり参考にならない。

問題解決の方向は三つ考えられる。第一は人工干潟造成である。潮汐が発達したところに適用できる。播種密度をすみ場所の面積 1 m^2 当り20尾、すみ場所の割合を0.7とすれば、100万尾当りの播種に要する干潟面積は約7万 m^2 である。6～9月に毎月1回播種するとこれで年間400万尾を播種できる計算になる。ただしこれらの数字はごく大体のところであり、もっと細かい検討が必要である。

第二は網などで水面を囲って物理的に捕食魚類を排除する方法である。ただしいずれは開放しなければならぬから、そのときの被食率を低くおさえるために種苗の収容密度はやはり 1 m^2 当り20尾をあまり超えられないだろう。だから100万尾の種苗播種にはおよそ5万 m^2 を囲う必要がある。費用は別としても、潮汐が発達したところでは低潮時の水の保持、および海底との接触面の保全が、潮汐が発達しないところでは最初に囲い込んだ魚類をいかにして排除するかが問題である。

第三の方法はやはり囲いを利用するが、単位を小さくして数を増やすやり方である。小型なため側面だけでなく底も囲うことができるので魚類の排除は容易である。播種地点を分散させられるので、単位面積当りの収容尾数は第二法よりかなり多くできるだろう。最大の難点は、いうまでもなく、大量播種には莫大な労

力としたがって費用がかかることであろう。

食う食われるの関係が自然の構造を作り上げている中核的な原理のひとつであることは今日では広く認められている。したがって栽培における被食の問題の解決はきわめて普遍的な応用価値があるといえる。しかしもちろんこれだけでは十分でない。播殖種苗自体の質的な内容のほか、この章の冒頭に列挙したどの要因も、条件次第では単独または複合して播殖種苗の壊滅的な死亡要因となりうる。ただ被食の問題に較べると普遍性がやや低いというにすぎない。中でも台風などによる大雨と波浪および赤潮の影響は深刻である。前者は間際まで予測がつかず、後者は特に瀬戸内海では恒常化しつつあり、どちらもまだ人為的な制御ができないので共に栽培事業には大変やっかいな要因である。これらの要因によってクルマエビ類の壊滅的な減耗が起った例は Florida 水域でもそれぞれ TABB and JONES (1962) および GUNTER, SMITH and WILLIAMS (1947) によって報告されているが、それらの作用を定量的に表わすことは難しい。倉田ほか (1971) は 1970年 8月 24日に九州西岸を北上した台風の影響によって、周防灘東部萩島干潟に生息していたクルマエビ個体群 (体長 20~30mm) の約 40% が死亡したと推定した。赤潮は直接的な死亡要因になるほか、それが浅海水域に発生した場合はクルマエビの外海移動を異常に促進し、普通は +2 ~ -5 m の範囲にすむはずの若年個体が -5 m 以深で大量に漁獲される現象がみられる。しかし赤潮の程度にしても、それが直接の原因となったクルマエビの死亡や外海移動にしても定量的な推測ができるような資料は見当たらない。すべて今後に残された問題である。

要 約

- (1) 種苗を播殖してクルマエビを栽培するために考慮すべき諸原理を検討した。
- (2) 商品段階までの安定した生残率を実現するためには、播殖種苗は商品個体と同じ発育段階に達している必要がある (発育段階原理)。
- (3) 播殖種苗の生残りや生長に支配的な要因を人為的に管理するために、種苗の生活域はなるべく岸に近くかつ狭い (したがって高密度になる) 発育段階であることが必要である (生活域原理)。
- (4) 上の二原理による最適種苗の発育段階は必ずしも一致しない。クルマエビでは発育段階原理によれば幼年期の最小型が、生活域原理によれば底棲初期稚仔が、最適種苗である。一連の栽培工程を総合的に考えて底棲初期稚仔の有効種苗化の重要性を指摘した。
- (5) 底棲初期稚仔を直接自然生態系へ播殖して、安定した歩留りで生残らせる播殖方法を開発するために、自然個体群における生残機構を考察し、被食の重要性を指摘すると同時に、クルマエビ類稚仔における基本的な防御手段を論じた。
- (6) 播殖稚仔が自然生態系の中で捕食魚類と共存しながら生残するためには効果的なかくれ場が必要である (かくれ場の原理)。自然における最も基本的なかくれ場は放浪型クルマエビ類では水の濁り、典型的な定住型クルマエビ類では大体平均低低潮面から平均潮位までの潮間帯における浅い潮だまりである。
- (7) 種苗の播殖はすみ場所に対してなるべく様な密度で散布しなければならない (分散の原理)。
- (8) 稚仔種苗を効果的に播殖するために、自然条件を最大限に利用する方法を提唱し、さらにそれを克服するための技術開発の方向を示唆した。

文 献

- ALDRICH, D. V., C. E. WOOD and K.N. BAXTER, 1968: An ecological interpretation of low temperature responses in *Penaeus aztecus* and *P. setiferus* postlarvae. *Bull. Mar. Sci.*, 18(1): 61-71.
- ANDERSON, W. W., J. E. KING and M. J. LINDNER, 1949: Early stages in the life history of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biol. Bull.*, 96(2): 168-172.

- ANDERSON, W.W, and G.R. LUNZ, 1965: Southern shrimp—a valuable regional resource. *Fla. Atl. St. Mar. Fish. Comm., Leaflet* 4: 6 pp.
- ANDREWARTHA, H. G. and L. C. BIRCH, 1954: *The distribution and abundance of animals*. Chicago.
- BARKUS, G. J., 1964: The effects of fish-grazing on invertebrate evolution in shallow tropical waters. *Allan Hancock Found. Publ., Occas. Paper* 27: 29pp.
- BAXTER, K. N., 1963: Abundance of postlarval shrimp—one index of future shrimping success. *Proc. Gulf Carib. Fish Inst., 15th Annu.Sess.*, 79-87.
- BAXTER, K. N. and C. H. FURR, 1964: Abundance of postlarval and juvenile shrimp. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Circ.* 183: 28-29.
- BAXTER, K. N. and W. C. RENFRO, 1967: Seasonal occurrence and size distribution of postlarval brown and white shrimp near Galveston, Texas, with notes on species identification. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 66(1):149-158.
- BEARDEN, C. M., 1961: Notes on postlarvae of commercial shrimp (*Penaeus*) in South Carolina. *Bears Bluff Lab., Contrib.* 33: 8 pp.
- BERRY, R. J. and K. N. BAXTER, 1969: Predicting brown shrimp abundance in the north western Gulf of Mexico. *FAO Fish. Rep.*, (57) Vol. 3:775-798.
- BROAD, A. C., 1965: Environmental requirements of shrimp. *U. S. Div. Water Supply Poll. Cont., 3rd Seminar*, 1962: 86-91.
- BURKENROAD, M. D., 1934: The Penaeidae of Louisiana; with a discussion of their world relationships. *Amer. Mus. Nat. Hist., Bull.* 68(2): 61-143.
- CAILLOUET, C. W., 1965: Studies of postlarval shrimp in Vermilion Bay, La. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Circ.* 246: 28.
- CHEUNG, H. T. S., 1960: A key to the identification of Hong Kong penaeid prawns with comments on points of systematic interest. *Hong Kong Univ. Fish., Jour.* 3: 61-69.
- CHEUNG, H. T. S., 1963: The natural history of the commercial species of Hong Kong Penaeidae (Crustacea, Decapoda). *Ann. Mag. Natur. Hist. Ser.* 13, 6:401-433.
- CHRISTMAS, J. Y., G. GUNTER and P. MASGRAVE 1966: Studies of annual abundance of postlarval penaeid shrimp in the estuarine waters of Mississippi, as related to subsequent commercial catches. *Gulf Res. Rep.*, 2: 177-212.
- COPELAND, B. J. and M. V. TRUITT, 1966: Fauna of the Aransas Pass Inlet, Texas. II. Penaeid shrimp postlarvae. *Tex. J. Sci.*, 18: 65-74.
- COSTELLO, T. J. and D. M. ALLEN, 1965. Florida Bay ecology project. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Circ.* 246:15-17.
- COSTELLO, T. J. and D. M. ALLEN, 1970: Synopsis of biological data on the pink shrimp *Penaeus duorarum duorarum* Burkenroad, 1939. *FAO Fish. Rep.*, (57) Vol. 4: 1499-1537.
- DAKIN, W. J., 1938: The habits and life history of a penaeid prawn (*Penaeus plebejus* Hess). *Proc. Zool. Soc. Lond., Ser. A*, 108(2): 163-183.
- DARNELL, R. M., 1958: Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake Ponchartrain, Louisiana, and estuarine community. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ.Tex.*, 5: 353-416.
- DARNELL, R. M., 1961: Trophic spectrum of an estuarine community, based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology*, 42:553-568.
- EGUSA, S., 1961: Studies on the respiration of "Kuruma prawn", *Penaeus japonicus* Bate. II Preliminary experiments on its oxygen consumption. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 27 : 650-659..

- EGUSA, S. and T. YAMAMOTO, 1961: Studies on the respiration of the "Kuruma prawn", *Penaeus japonicus* Bate. I. Burrowing behavior, with special reference to its relation to environmental oxygen concentration. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 27(1): 22-26.
- ELDRED, B., 1962: Biological shrimp studies (Penaeidae) conducted by the Florida State Board of Conservation Marine Laboratory. *In Proc. 1st Nat. Coast. Shallow Water Res. Conf.*, Oct. 1961: 411-414.
- ELDRED, B., J. WILLIAMS, G.T. MARTIN and E.A. JOYCE, Jr., 1965: Seasonal distribution of penaeid larvae and postlarvae of the Tampa Bay area, Florida. *Fla. St. Bd. Conserv., Tech. Ser.*, 44: 44pp.
- FUSS, C. M., Jr., 1964: Observation on burrowing behavior of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 14: 62-73.
- FUSS, C. M., Jr. and L. H. OGREN, 1966: Factors affecting activity and burrowing habits of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad. *Biol. Bull.*, 130: 170-191.
- GUNTER, G., 1945: Studies on marine fishes of Texas. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Tex.*, 1(1): 1-190.
- GUNTER, G., 1950: Seasonal population changes and distributions as related to salinity, of certain invertebrates of Texas coast, including the commercial shrimp. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 1(2): 7-51.
- GUNTER, G., 1956: Some relations of faunal distributions to salinity in estuarine waters. *Ecology*, 37(3): 616-619.
- GUNTER, G., 1961a: Habitat of juvenile shrimp (Family Penaeidae). *Ecology* 42(3): 598-600.
- GUNTER, G., 1961b: Some relations of estuarine organisms to salinity. *Limnol. Oceanogr.*, 6(2): 182-190.
- GUNTER, G., J. Y. CHRISTMAS and R. KILLEBREW, 1964: Some relations of salinity to population distributions of motile estuarine organisms, with special reference to penaeid shrimp. *Ecology*, 45:181-185.
- GUNTER, G., and V. C. EDWARDS, 1969: The relation of rainfall and fresh-water drainage to the production of penaeid shrimps (*Penaeus fluviatilis* Say and *Penaeus aztecus* Ives) in Texas and Louisiana waters. *FAO Fish. Rep.*, 57(3): 875-892.
- GUNTER, G. and H. HILDEBRAND, 1954: The relation of total rainfall of the State and catch of the marine shrimp (*Penaeus setiferus*) in Texas waters. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 4(2): 95-103.
- GUNTER, G. and W. E. SHELL, Jr., 1958: A study of an estuarine area with water level control in the Louisiana marsh. *Proc. La. Acad. Sci.*, 21: 5-34.
- GUNTER, G., F. G. W. SMITH and R.H. WILLIAMS, 1947: Mass mortality of marine animals on the lower west coast of Florida, November 1946-January 1947. *Science, N.Y.*, 105(2723): 256-257.
- Gurney, R., 1942, *Larvae of decapod Crustacea*. Ray Society, London, 306 pp.
- 花岡 資, 1952: 内湾生産力の標示について, 内水研報, 1: 42-53.
- 原 健一・松山節久・大内俊彦, 1969: コウライエビ種苗の移殖放流について. 山口県内海水試調研業績, 18(1): 1-9.
- HARDING, J. L. and W. D. NOWLIN, 1966: Gulf of Mexico. *In* R. W. Fairbridge (ed.), *The Encyclopedia of Oceanography*. Vol. I, pp. 324-331. Reinhold. Publ. Corp., New York.
- 長谷川彰, 1968: 栽培漁業の経済的背景. 栽培漁業, 5(3): 1-6.
- HILDEBRAND, H. H., 1955: A study of the fauna of the pink shrimp (*Penaeus duorarum* Burkenroad)

- grounds in the Gulf of Campeche. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Tex.*, 4(1): 169-232.
- HILDEBRAND, H. H., 1958: Estudios biológicos preliminares sobre la Laguna Madre de Tamaulipas. *Ciencia, Mex.*, 17: 151-173.
- HILDEBRAND, H. H. and G. GUNTER, 1953: Correlation of rainfall with the Texas catch of white shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 82: 151-155.
- HINDE, R. A., 1959: Behavior and speciation in birds and lower invertebrates. *Biol. Rev.*, 34: 85-128.
- 平松達男・多胡信良・石田雅俊・寿崎津一, 1970: クルマエビ種苗放流事業における放流技術. 増殖された資源の利用形態 (第Ⅱ報) 福岡県豊前水試, 48pp.
- 平松達男・多胡信良・寺田和夫, 1967: クルマエビ種苗の放流後における成長分散および漁獲状況について, 福岡県豊前水試研業報, 昭41: 1-20.
- 広島県, 1971: 昭和45年度瀬戸内海栽培漁業事業実践漁場設定調査事業報告書, 27pp. (騰写刷)
- HOBSON, E. S., 1968: Predatory behavior of some shore fishes in the Gulf of California. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Res. Rep.*, 73: 92pp.
- HOESE, H. D., 1960: Juvenile penaeid shrimp in the shallow Gulf of Mexico. *Ecology*, 41:592-593.
- HOESE, H. D. and R. S. JONES, 1963: Seasonality of larger animals in a Texas turtle grass community. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Tex.*, 9:37-47.
- HOLTHUIS, L. B. and H. ROSA, Jr., 1965: List of species of shrimps and prawns of economic value. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 52: 21 pp.
- HUDINAGA, M., 1942: Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. *Jap. Jour Zool.*, 10(2): 305-393.
- HUGHES, D. A., 1966: Investigations of the "nursery areas" and habitat preferences of juvenile penaeid prawns in Mozambique. *J. Appl. Ecol.*, 3: 349-354.
- HUGHES D. A., 1967: On the mechanisms underlying tide associated movements of *Penaeus duorarum*. *Contr. to FAO World Conf. on the Biol. and Culture of Shrimp and Prawns*. Mexico City, 1967.
- HUGHES, D. A., 1968: Factors controlling emergence of pink shrimp (*Penaeus duorarum*) from the substrate. *Biol. Bull.*, 134(1): 48-59.
- HUGHES, D. A., 1969: Responses to salinity changes as a tidal transport mechanism of pink shrimp, *Penaeus duorarum*. *Biol. Bull.*, 136(1): 43-53.
- HUTCHINSON, G. E., 1948: Teleological mechanisms: Circular systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.*, 50: 221-246.
- IDYLL, C. P. and A. C. JONES, 1964: Abundance and distribution of pink shrimp larvae and postlarvae in Southwest Florida waters. *U. S. Fish. Wildl. Ser., Circ.*, 230: 25-27.
- 池田郁夫, 1962: 黄海におけるコウライエビの漁況について, 西海水研報, 27: 1-24.
- 池末 弥, 1967: コウライエビの増養殖に関する研究Ⅰ, 生態と漁業. 水産増殖, 15(2): 1-5.
- 池末 弥・木村重人・山下康夫, 1967: コウライエビの増養殖に関する研究Ⅲ, 有明海への親エビの移殖試験および親エビ飼育の1, 2例. 水産増殖, 15(2): 33-42.
- IVLEV, V. S., 1961: *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Transl. from Russian, New Haven, Conn., viii, 302 p.
- JOHNSON, M. C. and J. R. FIELDING, 1956: Propagation of the white shrimp, *Penaeus setiferus* (Linn.), in captivity. *Tulane St. Zool.*, 4(6): 175-190.
- JOYCE, E. A., Jr., 1965: The commercial shrimps of the northeast coast of Florida. *Fla. St. Bd. Conserv., Prof. Pap.*, Ser 6: 224 pp.

- 笠原 昊, 1948: 支那東海黃海の底曳網漁業とその資源, 日水研究所報告, 3: 194 pp.
- 橋高二郎, 1971: クルマエビの養殖技術, 今井丈夫(監修)浅海完全養殖, pp. 344-408. 恒星社厚生閣, 東京
- KNAPP, F. T., 1949: Menhaden utilization to the conservation of food and game fishes of the Texas Gulf coast. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 79: 137-144.
- KNIGHT-JONES, E. W. and E. MORGAN, 1966, Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 4: 267-299.
- KUBO, I., 1949: Studies on the penaeids of Japanese and its' adjacent waters. *Jour. Tokyo Coll. Fish.*, 36:1-467.
- 倉田 博, 1956: クロガレイ稚魚の実験室における飼育について, 北海道区水研報, 13: 20-29.
- 倉田 博, 1971: クルマエビの生物学的研究. 今井丈夫(監修), 浅海完全養殖, pp.297-343. 恒星社厚生閣, 東京.
- 倉田 博・石岡清英・仁科重巳, 1971: 放流種苗の減耗に関する研究. 備後灘周辺漁場開発プロジェクトチーム, 昭和45年度浅海域における増養殖漁場の開発に関する総合研究報告書, pp. 5-32
- 倉田 博・石岡清英・仁科重巳・河野慈敬, 1972: 放流種苗の減耗に関する研究. 備後灘周辺漁場開発プロジェクトチーム. 昭和46年度浅海域における増養殖漁場の開発に関する総合研究報告書, pp. 16-25.
- KURATA, H. and B. A. PALMER, 1970: Life histories of commercial shrimps of Georgia. In *The Studies on the Life Histories of Decapod Crustacea of Georgia*. Part I: pp. 1-27, 11 tables 22 figs., submitted to Marine Inst., Univ. of Georgia. (Mimeogr.)
- KUTKUHN, J. H., 1962: Guif of Mexico commercial shrimp popurations-trends and characteritsics, 1956-1959. *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 62(212): 343-402.
- KUTKUHN, J. H., 1966: The roll of estuaries in the development and perpetuation of commercial shrimp resources. *Amer. Fish. Soc., Spec. Publ.*, 3: 16-36.
- LINDNER, M. J. and W. W. ANDERSON, 1956: Growth, migration, spawning and size distribution of shrimp, *Penaeus setiferus*. *U.S. Fish Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 56(106): 555-645.
- LINDNER, M. J. and J. S. BAILEY, 1968: Distribution of brown shrimp (*Penaeus aztecus aztecus* Ives) as related to turbid water photographed from space. *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 67(2): 289-294.
- LOESCH, H., 1965: Distribution and growth of penaeid shrimp in Mobile Bay, Alabama. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Tex.*, 10:41-58.
- LUNZ, G. R., Jr., 1956: Harvest from an experimental one-acre salt water pond at Bears Bluff Laboratories, South Carolina. *Prog. Fish-Cult.*, 18:92-94.
- LYLES, C. H., 1967: Fishery statistics of the United States, 1965. *U. S. Fish. Wildl. Serv, Statist. Dig.*, 59:756 pp.
- 真子 渺・庄島悦子, 1969: 標識放流によるコウライエビの移動と来遊量の推定. 西海水研報, 37: 33-50.
- 三浦五郎・山口正男, 1955: くるまえば *Penaeus japonicus* Bate の砂中潜行動, その他についての2, 3の観察. 水産増殖, 2(2, 3): 20-26.
- 満田春馬・河野慈敬・矢野純, 1971: 昭和45年度瀬戸内海栽培漁業事業実践漁場設定調査報告書. 愛媛県, 26 pp. (騰写刷)
- 宮地伝三郎・加藤陸奥男・森主一・森下正明・渋谷寿夫・北沢右三, 1961: 動物生態学. 朝倉書店, 東京. 536 pp.
- Mock, C. R., 1966: Natural and altered estuarine habitats of penaeid shrimp. *Gulf Caribb. Fish. Inst. 19th Ann. Sess.*, 1966: 86-98.

- MOODY, W. D., 1950: A study of the natural history of the spotted trout, *Cynoscion nebulosus*, in the Cedar Key, Florida area. *Quat. J. Fla. Acad. Sci.*, 12(3)(1946): 147-171.
- MOORE, D. R., 1963: Distribution of the sea grass, *Thalassia*, in the United States. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 13(2): 329-342.
- MUNRO, J. L., A. C. JONES and D. DOMITIOU, 1968: Abundance and distribution of the larvae of the pink shrimp (*Penaeus duorarum*) on the Tortugas Shelf of Florida, August 1962-October 1964. *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 67(1): 165-181.
- 長田正男・谷崎正生・中沢毅一, 1931: 熊本県産車蝦に関する調査研究 (第一報). 熊本県水試, 28pp.
- 中菌耕作・瀧上勉・黒木敏行・大久保兼清, 1971: 昭和45年度瀬戸内海栽培漁業事業実践漁場設定調査報告書. 宮崎県水試延岡分場, 29 pp.
- ODUM, U.P., 1953: *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Comp., Philadelphia, 384 p.p.
- 大阪府, 1971: 昭和45年度瀬戸内海栽培漁業事業実践漁場設定調査報告書. 38 pp. (騰写刷).
- 岡山県水産試験場, 1971: 昭和45年度瀬戸内海栽培漁業事業実践漁場設定調査報告書. 34 pp. (騰写刷).
- 鬼塚正治, 1914: 車海老の習性並に蓄養法. 水研誌. 9: 509-540.
- OSBORN, K. W., B. W. MAGHAM and S. B. DRUMMOND, 1969: Gulf of Mexico shrimp Atlas. *U.S. Bur. Comm. Fish., Circ.*, 312:20 pp.
- PEARSON, J. C., 1929: Natural history and conservation of the redfish and other commercial scianids on the Texas coast. *Bull. U. S. Bur. Fish.*, 44(1928): 129-214.
- PÉREZ FARFANTE, I., 1969: Western Atlantic shrimps of the genus *Penaeus*. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 67(3): 461-591.
- RACEK, A. A., 1956: Penaeid prawn fisheries of Australia with special reference to New South Wales. *Proc. IPFC*, 6(III): 347-359.
- RENFRO, W. C., 1963: Life history stages of Gulf of Mexico brown shrimp. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Circ.*, 183: 94-98.
- RICE, A. L., 1964, Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. *J. mar. biol. Assoc. U. K.* 44, 163-175.
- ST. AMANT, L. S., J.G. BROOM and T.B. FORD, 1966: Studies of the brown shrimp, *Penaeus aztecus*, in Barataria Bay, Louisiana, 1962-1965. *Proc. Gulf Carib. Fish. Inst.*, 18th Ann. Sess.: 1-17.
- SALOMAN, C. H., 1968: Diel and seasonal occurrence of pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad, in two divergent habitats of Tampa Bay, Florida. *U. S. Fish. Wildl. Serv., Spe. Sci. Rep., Fish.* 561:6 pp.
- 里内 晋, 1937: 東海黄海底魚漁場の再認識. 142 pp. 唐津.
- SCHONE, H., 1961: Complex behavior. In T. H. Waterman (ed.), *Physiology of Crustacea*. Vol. II, pp. 465-520. Academic Press, New York.
- 渋井 正, 1971: エゾアワビ稚貝の害敵生物に関する実験的研究. 日水会誌, 37(12): 1173-1176.
- 茂野邦彦, 1969: クルマエビの養殖技術に関する諸問題. 水産増養殖叢書19: 93 pp. 日本水産資源保護協会.
- SUBRAHMANYAN, M., 1966: Fluctuations in prawn landings in the Godavari estuarine system. *Proc. IPFC*, 11(II): 44-51.
- TABB, D. C., 1964: The estuary as a habitat for spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*. *Amer. Fish. Soc., Spe. Publ.*, 3: 59-67.
- TABB, D. C., D. L. DUBROW and A. E. JONES, 1962: Studies on the biology of the pink shrimp, *Penaeus duorarum* Burkenroad, in Everglades National Park, Florida. *Fla. St. Bd. Conserv.*,

- Tech. Ser.*, 37: 32 pp.
- TABB, D. C., D. L. DUBROW and R. B. MANNING, 1962: The ecology of northern Florida Bay and adjacent estuaries. *Fla. St. Bd. Conserv., Tech. Ser.*, 39: 81 pp.
- TABB, D. C. and A. C. JONES, 1962: Effect of hurricane Donna on the aquatic fauna of north Florida Bay. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 91(4): 375-578.
- 多久 徳・山本和平・浦田勝喜・原田俊秀, 1969: 昭和43年度磯根資源調査報告書 (クルマエビ放流効果追跡調査). 熊本県水試, 資料No.18, 56 pp. (騰写刷)
- 田染博章・能津純治, 1970: 豊後水道におけるクルマエビの研究—Ⅲ. 水深別にみた分布密度と干がたの生残率, 大分県水試調研報, 7: 11-22.
- TEMPLE, R. F. and C. C. FISCHER, 1965: Vertical distributions of the planktonic stages of penaeid shrimps. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Tex.*, 10: 59-67.
- THOMSON, J. M., 1956: Fluctuations in Australian prawn catch. *Proc. IPFC*, 6(III): 444-447.
- UDA, M., 1966: Yellow Sea. In R. Fairbridge (ed.), *The Encyclopedia of Oceanography*. Vol. I. pp. 994-998. Reinhold Publ. Corp., New York.
- WICKHAM, D. A., 1967: Observations on the activity patterns of juveniles of the pink shrimp, *Penaeus duorarum*. *Bull. Mar. Sci. Gulf. Carib.*, 17(4): 769-786.
- WILLIAMS, A. B., 1955a: A contribution to the life histories of commercial shrimps (Penaeidae) in North Carolina. *Bull. Mar. Sci., Gulf Carib.*, 5(2): 116-146.
- WILLIAMS, A. B., 1955b: A survey of North Carolina shrimp nursery grounds. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 71(2): 200-207.
- WILLIAMS, A. B., 1958: Substrates as a factor in shrimp distribution. *Limnol. Oceanogr.*, 3: 283-290.
- WILLIAMS, A. B., 1959: Spotted and brown shrimp postlarvae (*Penaeus*) in North Carolina. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 9(3): 281-290.
- WILLIAMS, A. B., 1965: Marine decapod crustaceans of the Carolinas. *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 65(1): 1-298.
- 八柳健郎・前川兼佑, 1955: 山口県瀬戸内海における重要生物の生態学的研究. 第8報, 瀬戸内海産クルマエビ, *P. japonicus*, の生態. 山口県内海水試調研業績, 7(1): 1-15.
- 八柳健郎・前川兼佑, 1956: 山口県内海における重要生物の生態学的研究. 第10報. クマエビ *P. semisulcatus*. の生態. 山口県内海水試調研業績, 8(1): 25-38.
- 米倉忠雄, 1967: チチブ *Tridnetiger obscurus* (Teminck et Schlegel) によるクルマエビの食害について. 福岡県豊前水試研業報, 昭44: 75-77.
- 吉田範秋・竹内竹次郎・中村和夫・小島博・殿谷次郎, 1971: 昭和45年度瀬戸内海栽培漁業事業実践漁場調査報告書, 徳島県水産課・水試, 40 pp.
- 百合野定・瀧上勉・河野考吉・河野堅二, 1970: 昭和44年度 瀬戸内海 栽培漁業 事業実践漁場設定調査報告書. 宮崎県沼指, 37 pp. (騰写刷)
- ZEIN-ELDIN, Z. P., 1963: Effect of salinity on growth of post-larval penaeid shrimp. *Biol. Bull.* 125: 188-196.
- ZEIN-ELDIN, Z. P. and D. V. ALDRICH, 1965: Growth and survival of postlarval *Penaeus aztecus* under controlled conditions of temperature and salinity. *Biol. Bull.*, 129: 199-216.
- ZEIN-ELDIN, Z. P. and G. W. GRIFFITH, 1966: The effect of temperature upon the growth of laboratory held postlarval *Penaeus aztecus*. *Biol. Bull.*, 131: 186-196.
- ZEIN-ELDIN, Z. P. and G. W. GRIFFITH, 1969: An appraisal of the effects of salinity and temperature on growth and survival of post larval penaeids. *FAO Fish. Rep.*, (57) Vol. 3: 1015-1026.