

カニ幼生の “内的な発育最適温度”の推定

山本岳男（資源生産部・資源増殖グループ）



カニ幼生の発育に最も適した温度を、飼育水温と発育日数の関係式から推定できることを明らかにしました

【はじめに】

外温動物である多くの水産有用種は、周囲の環境の温度が変わると、生残率、成長速度（growth rate）、発育速度（development rate、発育日数の逆数、1/日）、産む卵のサイズと数が変化する。したがって温度は、将来の漁獲量を予測したり、養殖生産量を安定させたりするうえで重要な要因である。そうした観点から、水産有用種は様々な温度で飼育され、彼らにとって最も適した温度や、適さない温度が推定されてきた。しかし、過去の多くの研究では、生き物に適した温度が「生き残りが良く成長が早い温度」と考えられがちであったこと、さらに温度と発育速度の関係には、直線モデルである「有効積算温度法則の式」に当てはめられることが多いという、二点の問題があった。図1を見ていただくとイメージしやすいが、温度と発育速度の関係は、中間的な温度域では確かに直線傾向だが、低温側や高温側では明らかに異なり、直線モデルでは観測データ全体を描写できない。一方、近年発表されたSharpe-Schoolfield-Ikemoto model（SSIモデル、Ikemoto, 2005）は、大きく斜めに傾いた緩やかなS字状のカーブをよく描写するので、観測値への当てはまりが良い。さらにSSIモデルには、外温動物の発育にとって真に最適とされる、“内的な発育最適温度（ T_{ϕ} ）”を推定出来る利点もある。

これまでSSIモデルは、昆虫、ダニ、マラリア原虫等に適用され、マラリア原虫とマラリアを媒介する蚊の T_{ϕ} が気温と一致する季節にマラリア患者数が増加することや、農業害虫の T_{ϕ} が気温と一致

する時期に農作物の被害が増大することなどが明らかになっているが、水産分野への応用例は無い。そこで、水産有用種であるカニ幼生に適用し、SSIモデルがカニ幼生にも当てはめられるか、また推定された T_{ϕ} は有用であるかを検討した。

【SSIモデルの構造】

SSIモデルは、これまでに多く開発されてきた、単にデータ値の示す傾向を外見的になぞるだけの経験的モデルと異なり、物理学の一分野である熱力学の法則に基づいて構築された理論モデルである。すなわち、SSIモデルでは、酵素が関与する細胞周期の進行による細胞の分裂・増殖速度を外

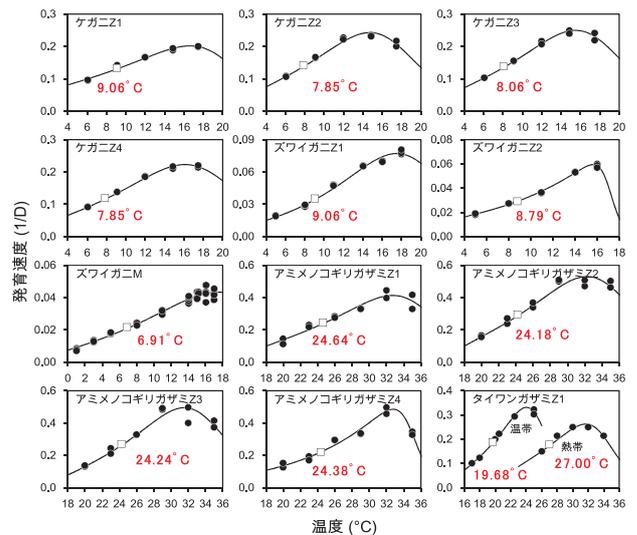


図1. カニ幼生の温度と発育速度の関係
黒丸は観測値、実線がSSIモデルの曲線を示す。四角はSSIモデルから推定された T_{ϕ} で、値を赤字で示した。Zはゾエア、Mはメガロパを表す。（Yamamoto et al., 2017より引用・改変）

温動物の発育速度ととらえ、温度との関係を示したものであり、以下の式で表されている。

$$r(T) = \frac{\rho_{\Phi} \frac{T}{T_{\Phi}} \exp\left[\frac{\Delta H_A}{R} \left(\frac{1}{T_{\Phi}} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{\Delta H_L}{R} \left(\frac{1}{T_L} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{\Delta H_H}{R} \left(\frac{1}{T_H} - \frac{1}{T}\right)\right]}$$

SSIモデルのパラメータは表1にまとめた。目的変数はr（発育速度）で、説明変数はT（絶対温度K、0°C=273.15K）である。分母は、1を第1項として、第2項と第3項はそれぞれ低温および高温の酵素反応に対する悪影響の程度を表しており、それぞれ低温になるほど、あるいは高温になるほど値が急激に大きくなって、発育速度はそのぶん低下する。すなわち、低温の悪影響も高温の悪影響もほとんどない中間的な温度においては、第2項と第3項はゼロに近づき、分母の値はほぼ1となる。分母の温度関数はその1を極小値とするU字形をしている。したがって分子は、酵素が関与しない、無機化学的な反応の温度関数とみることができ、温度の上昇に伴って幾何級数的に反応速度が増加する単調増加曲線を示す。各温度における分子の値を分母の値で除してプロットし、それらをつないだものがモデル式全体であり、S字型を示す。

ところで、低温と高温による悪影響が最低になる、つまり分母の値がほぼ1になる温度こそが内的な発育最適温度（ T_{Φ} ）と定義されており、それが成立するためには各パラメータ間に次の様な関係が必要である（数学的には温度が T_{Φ} のとき

分母を微分してその値ゼロ、すなわち極小値をとると考える）。

$$T_{\Phi} = \frac{\Delta H_L - \Delta H_H}{R \ln\left(-\frac{\Delta H_L}{\Delta H_H}\right) + \left(\frac{\Delta H_L}{T_L}\right) - \left(\frac{\Delta H_H}{T_H}\right)}$$

したがって、SSIモデルはこれら上記の2つの式から構成されている。

【SSIモデルの当てはめ】

SSIモデルを当てはめるには、低温から高温の幅広い発育データと、高温側で（できれば低温側でも）発育速度が曲線を描くデータポイントが必要である。また推定された T_{Φ} の値の有用性を検討するには、温度と生残や成長の関係、分布域の温度が分かっていることも必要である。これらの条件を満たすものとして、ケガニの第1～4齢ゾエア（神保ら、2007）、ズワイガニの第1～2齢ゾエアとメガロパ（Yamamoto *et al.*, 2014）、アミノコギリガザミの第1～4齢ゾエア（Hamasaki, 2003）、温帯（Bryars & Havenhand, 2006）と熱帯（Efrizal, 2016）のタイワンガザミの第1齢ゾエアのデータを用いた。

推定された T_{Φ} の値は、図1と表2に示した。各種幼生の T_{Φ} を第1齢ゾエアと比較すると、亜寒帯から温帯に生息するケガニとズワイガニ（9.06°C）<温帯のタイワンガザミ（19.68°C）<亜熱帯のアミノコギリガザミ（24.64°C）<熱帯のタイワンガザミ（27.00°C）となり、暖水域に生息する種ほど高かった。さらに、ふ化後、発育に伴って徐々に水深が深く水温の低い場所へ移動するズワイガニでは、 T_{Φ} が徐々に低下することも明らかになった。

各種幼生の T_{Φ} は、飼育実験で最も生き残りが良い温度と近い値であった（表2）。ケガニのゾエア幼生では温度と成長の関係が調べられており、6～9°Cで体サイズが大きくなるとされている。ケガニのゾエア幼生の T_{Φ} は約8～9°Cで、この値は高成長の温度と近かった。さらに、各種幼生の T_{Φ} と天然海域で幼生が採集されている温

表1. SSIモデルの変数と定数

記号	説明
r	発育速度（1/day）：目的変数
T	温度（K、0°C=273.15K）：説明変数
R	気体定数（1.987cal/K/mol）
T_{Φ}	内的な発育最適温度（K）
ρ_{Φ}	$T=T_{\Phi}$ の時の発育速度（1/day）
ΔH_A	反応が活性化されるエンタルピー（cal/mol）
ΔH_L	低温不活性と関係するエンタルピーの変化（cal/mol）
ΔH_H	高温不活性と関係するエンタルピーの変化（cal/mol）
T_L	低温により酵素が半分不活性となる温度（K）
T_H	高温により酵素が半分不活性となる温度（K）

表2. カニ幼生の“内的な発育最適温度 (T_{ϕ})”、生き残りと成長が良い温度、および天然海域の分布水温

種	齢期	T_{ϕ}	高生残	高成長	分布水温
ケガニ	第1 齢ゾエア	9.06°C	9°C ^{*1}	6 ~ 9°C ^{*1}	0.4~10°C (道東オホーツク海) ^{*2} 3~14°C (道南噴火湾) ^{*3} -1~10.8°C (ロシア極東日本海) ^{*4}
	第2 齢ゾエア	7.85°C			
	第3 齢ゾエア	8.06°C			
	第4 齢ゾエア	7.85°C			
ズワイガニ	第1 齢ゾエア	9.06°C	5~14°C ^{*5}	-	2.8~15.0°C (日本海) ^{*6}
	第2 齢ゾエア	8.79°C	5~14°C ^{*5}	-	0~13°C (北西大西洋) ^{*7}
	メガロパ	6.91°C	5~14°C ^{*5}	-	0.8~13.9°C (日本海) ^{*6}
アミメノコギリ ガザミ	第1 齢ゾエア	24.64°C	23°C ^{*8}	-	22~27°C (八重山諸島) ^{*9, 10}
	第2 齢ゾエア	24.18°C		-	
	第3 齢ゾエア	24.24°C		-	
	第4 齢ゾエア	24.38°C		-	
タイワンガザミ (温帯)	第1 齢ゾエア	19.68°C	20.5°C ^{*11}	-	8~23°C (サウスオーストラリア) ^{*12}
タイワンガザミ (熱帯)	第1 齢ゾエア	27.00°C	26~ 28°C ^{*13}	-	25~30°C (フィリピン) ^{*14}

^{*1}神保ら (2007), ^{*2}阿部 (1977), ^{*3}上田ら (1999), ^{*4}Scherbakova & Korn (2011), ^{*5}Yamamoto *et al.* (2014), ^{*6}Kon *et al.* (2003), ^{*7}Conan *et al.* (1996), ^{*8}Hamasaki (2003), ^{*9}大城 (1986), ^{*10}Ogawa *et al.* (2011), ^{*11}Bryars & Havenhand (2006), ^{*12}Bryars & Havenhand (2004), ^{*13}Efrizal (2016), ^{*14}Ingles & Braum (1989) より引用。

度とを比較すると、いずれにおいても T_{ϕ} はその生息温度 (分布水温) の範囲内にも含まれた (表2)。なお、アミメノコギリガザミのゾエア幼生は採集された事例が無いことから、生息温度はメガロパ幼生の採集事例からの推定である。これらのことからSSIモデルから推定される T_{ϕ} は、カニ幼生においても最適な温度であると考えられた。

【おわりに】

今回は、カニ幼生を用いて T_{ϕ} の有用性を明らかにした。今後、他の水産有用種においても T_{ϕ} の解明がすすめば、養殖や種苗生産において飼育水温を T_{ϕ} に設定することで、より安定した生産が可能となるだろう。さらに天然海域においては、 T_{ϕ} の温度帯が広がる海域や時期を把握することで、対象となる生物が今後増えるのか、減るのかを予測できるかもしれない。また、 T_{ϕ} と一致する温度帯が存在する時期や場所を調べれば、これまで採集記録が無い生物 (例えば本報告で扱ったアミメノコギリガザミのゾエア幼生) の分布域を推定できる可能性もある。

SSIモデルに興味を持たれた方は、池本 (2010, 2011) において日本語で分かりやすく解説されている。ただしそこで紹介されている解析手順は少し古くなっている。現時点での最新の解析プログラムは、Ikemoto *et al.* (2013) のウェブサイト <http://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2012.01525.x> に Supporting Information として掲載されているので参照されたい。また、一般には公開されていないが、池本孝哉博士らが開発された統計解析ソフトR用のパッケージプログラムの配布許可を頂いたので、必要であれば著者 (takeoy@affrc.go.jp) までご連絡いただきたい。

なお、本報告はYamamoto *et al.* (2017) の内容を要約したものである。

【引用文献】

- 阿部晃治, 1977: 道東近海におけるケガニの初期生活. 水産海洋研究, 31, 14-19.
- Bryars S.R., Havenhand J.N., 2004: Temporal and spatial distribution and abundance of blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) larvae

- in a temperate gulf. Mar. Freshw. Res., 55, 809–818.
- Bryars S.R., Havenhand J.N. 2006: Effects of constant and varying temperatures on the development of blue swimmer crab (*Portunus pelagicus*) larvae: laboratory observations and field predictions for temperate coastal waters. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 329, 218–229.
- Conan G.Y., Starr M., Comeau M., Therriault J.C., Maynou i Hernández F.X., Robichaud G., 1996: Life history strategies, recruitment fluctuations, and management of the Bonne Bay fjord Atlantic snow crab (*Chionoecetes opilio*), in: Baxter, B. (Ed.), High Latitude Crabs: Biology, Management, and Economics. Alaska Sea Grant College Program, Fairbanks, pp. 59–97.
- Efrizal, 2016: Effects of temperature on survival rate and larval development of blue swimming crab, *Portunus pelagicus* (Linnaeus, 1758) under laboratory conditions. Asian J. Appl. Sci., 4, 120–134.
- Hamasaki K., 2003: Effects of temperature on the egg incubation period, survival and developmental period of larvae of the mud crab *Scylla serrata* (Forskål) (Brachyura: Portunidae) reared in the laboratory. Aquaculture, 219, 561–572.
- Ikemoto T., 2005: Intrinsic optimum temperature for development of insects and mites. Environ. Entomol., 34, 1377–1387.
- 池本孝哉, 2011: 昆虫やダニの「内的な発育最適温度」の理論と実際 (1) 内的な発育最適温度とは何か. 植物防疫, 65, 448–453.
- 池本孝哉, 2011: 昆虫やダニの「内的な発育最適温度」の理論と実際 (2) 推定計算法. 植物防疫, 65, 510–514.
- Ikemoto T., Kurahashi I., Shi P., 2013: Confidence interval of intrinsic optimum temperature estimated using thermodynamic SSI model. Insect Sci., 20, 420–428.
- Ingles J.A., Braum E., 1989: Reproduction and larval ecology of the blue swimming crab *Portunus pelagicus* in Ragay Gulf, Philippines. Int. Revue ges. Hydrobiol., 74, 471–490.
- 神保忠雄, 浜崎活幸, 芦立昌一, 2007: ケガニ幼生の生残, 発育および摂餌に及ぼす水温の影響. 日水誌, 73, 1081–1089.
- Kon T., Adach T., Suzuki Y., 2003: Distribution of snow crab, *Chionoecetes* spp., larvae off Wakasa Bay in the Sea of Japan. Fish. Sci., 69, 1109–1115.
- Ogawa C.Y., Hamasaki K., Dan S., Kitada S., 2011: Fishery biology of mud crabs *Scylla* spp. at Iriomote Island, Japan: Species composition, catch, growth and size at sexual maturity. Fish. Sci., 77, 915–927.
- 大城信弘, 1986: ノコギリガザミ増殖場造成実験調査. 昭和60年度沖縄特定開発事業推進調査西表島水域漁場開発計画調査結果報告書, 34–49.
- Scherbakova N.V., Korn O.M., 2011: The period of occurrence, density, and distribution of larvae of three commercial crab species in Peter the Great Bay, Sea of Japan. Russ. J. Mar. Biol., 37, 478–488.
- 上田吉幸, 高柳志朗, 宇藤均, 依田孝, 1999: 噴火湾周辺海域におけるケガニ (*Erimacrus isenbeckii*), クリガニ属 (*Telmessus* spp.) 幼生の出現盛期. 北水試研報, 55, 97–103.
- Yamamoto T., Yamada T., Fujimoto H., Hamasaki K., 2014: Effects of temperature on snow crab (*Chionoecetes opilio*) larval survival and development under laboratory conditions. J. Shellfish Res., 33, 19–24.
- Yamamoto T., Jinbo T., Hamasaki K., 2017: Intrinsic optimum temperature for the development of decapod crustacean larvae based on a thermodynamic model. J. Crustacean Biol., 37, 272–277.