サルエビの脱皮と生残に及ぼす水温の影響

今 林 博 道・山 田 寛

(広島大学生物生産学部)

Effect of Temperature on Molt and Survival of the Penaeid Shrimp *Trachypenaeus curvirostris*

HIROMICHI IMABAYASHI and HIROSHI YAMADA

Abstract

IMABAYASHI, HIROMICHI and HIROSHI YAMADA (Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University). 1991. Effect of Temperature on Molt and Survival of the Penaeid Shrimp *Trachypenaeus curvirostris*. Benthos Research (Bull. Jap. Assoc. Benthology). 41: 47-53.

Molt and survival of the penaeid shrimp *Trachypenaeus curvirostris* (carapace length: 10.5-24.0 mm) were studied at the temperatures of 10, 12, 15 and 22°C. All or most shrimps died without molting at 10°C, and after molting at 12°C. These mortalities at low temperatures were low on the larger individuals, and hardly differed between the male and female. The shrimp examined at 15 and 22°C molted more than once during rearing of 68-90 days, where the larger individuals tended to have longer intermolt period and smaller molt increment. The intermolt periods of the female at 15°C ranged from 24 to 57 days, which were 2.3 times longer than those at 22°C, whereas no significant difference was seen in the molt increment (0.9-9.3%) between both temperatures. The growth rate estimated in the present study well explained the growth of natural populations.

はじめに

サルエビ *Trachypenaeus curvirostris* は、熱帯起源のクルマエビ科の中で最も北方まで分布域を広げた種であり、日本海側では北海道西岸、太平洋側では三陸沖までみられる(林, 1982)。瀬戸内海などの浅海域では砂質から泥質までの海底に幅広く生息し、小型底曳網によってアカエビ・トラエビなどの小型クルマエビ類とともに年間約2万トン漁獲され(村井, 1988)、安芸灘の泥質底では最も多い(阪地・東海, 1990)。サルエビの生活史や個体群動態については、安田(1956)や池末(1963)などによる多くの野外調査が西日本海

域を中心に行われ、同期出生群の数が生息場所の水温によって異なることが報告されている。

同期出生群ごとの成長過程は、自然個体群の体長組成の推移から、阪本・林(1977)、小坂(1979)、通山(1980)、上田(1987)、今林(1989)によって明らかにされている。それによると、夏期の高温時に急激に成長するとされているが、成長を決定する脱皮の間隔や増加量については、言及されていない。ただ、温度コントロールがない状況で行われた短期間の脱皮実験例(池末, 1963)があるのみである。また、成長が停止する低温期には、資源量も低下することが報告されている(日下部ら, 1989; 横川, 1989)。このように、サルエビの脱皮や生残が水温によって大きく影響されることが推察されている。

1991年4月26日受付; 1991年6月14日受理

本研究では、ほぼ成体期に達したサルエビを4種類の水温で長期間飼育し、その脱皮と生残に及ぼす水温の影響を調べた。特に、脱皮については、脱皮間期と脱皮ごとの増加量から水温別に成長速度を推定し、飼育実験と野外調査での成長過程を比較・検討した。

材料と方法

飼育実験に用いたサルエビは1989年6月から翌年の5月にかけて、瀬戸内海の安芸灘で底曳網により採取された頭胸甲長10.5mmから24.0mmまでの雌雄（体長38～82mm）で、石川・市村（1971）の発育段階によると未成体期と成体期に相当する。採取後半日以内に、現場海水とともに実験室に持ち帰った。飼育実験は、水温調整機能をもつ活魚用水槽（90×45×45cm）を自然光が差し込む室内に設置し、その底には海砂を5～10cm敷き、33.4%の濾過海水を循環させて行った。設定水温は、瀬戸内海全域での水温の周年変化から、サルエビの生息上限付近に相当する夏期の22°C、下限である冬季の10°C、それらの中間の12、15°Cとした。したがって、各水温での飼育も自然界での水温変化に対応して実施し、22°Cでの開始時期は7、9月、15°Cは6、10月、12°Cは5月、10°Cは12月とした（Table 1）。また、飼育期間の設定については、22、15°Cの実験区で1個体あたり少なくとも2回以上の脱皮が観察された39～90日を基準にして決め、12°Cではこれより長めにし、10°Cでは全個体が死滅した時点で実験を終了した。餌料として、2日に1回、クルマエビ類の天然餌料として広く使用されているアサリの刺き身（橘高、1971）を与えた。1回あたりの給餌量は、予備飼育から残餌がわずかに残る程度とし、22°Cで20～30g、

15、12°Cで20g、10°Cでは15gであった。

本実験に入る前、3～12日間、設定水温や餌料などの飼育環境条件に馴れさせた。特に潜砂能力が高い個体を選んで、水槽あたり20～30個体を収容したが、この密度では全部が潜砂できていた。性比は野外の状況を反映して、各水温とも雌の割合が高かった。

エビ類の脱皮は、成長するための脱皮、体の損失部分を再生するための脱皮、および産卵・交尾のための脱皮に大別されるので（小笠原、1984）、実験に際しては後者の2要因を取り除くようにした。そのため、体が損傷した個体や卵巣の成熟に伴って体背面部が緑化した個体（KING, 1948；前川・八柳, 1953；小坂, 1979）は除いた。

頭胸甲長を測定した個体は、標識をつけて水槽に移した。標識は5mm角のタイプ用紙に番号を印刷したもので、瞬間接着剤でエビの頭胸部に張り付けた。実験期間中は、毎日、脱皮や死亡した個体の有無を調べた。脱皮が観察されれば水槽より取り出して頭胸甲長を測定した後、再び標識を付けて水槽にもどした。死亡個体は、脱皮の有無を確認した後に10%ホルマリン溶液で固定・保存した。

結 果

脱皮行動 22、15、12°Cの3つの実験区では、約半数のサルエビが1～4回の脱皮を行い、その大部分は夜間に砂上に出現し短時間に脱皮を完了した。しかし、個体によっては脱皮前後の数日間、昼間でも砂上に体の一部あるいは全部を露出するようなことがあったが、その大部分は脱皮の途中あるいは直後に死亡した。しばらくすると、同居のエビの捕食によって体の一部あ

Table 1 Records of the rearing experiments in *T. curvirostris*

Temperature (°C)	Sampling date	No. of samples		Carapace length(mm)		Rearing period (days)	No. of molted shrimps ^{*1}	No. of non-molted shrimps ^{*2}
		Male	Female	Male	Female			
10	Dec. 8, '89	8	12	10.5～16.9	12.7～22.8	38	0 (0)	20 (11)
12	May. 12, '90	18	37	11.9～16.9	10.3～24.0	144	25 (18)	30 (5)
15	Jun. 1, '89	3	17	12.1～16.1	13.0～24.0	90	17 (3)	3 (3)
	Oct. 24, '89	7	12	12.8～15.5	14.1～22.8	68	6 (2)	13 (10)
22	Jul. 1, '89	10	10	13.2～16.9	13.1～21.9	39	12 (7)	8 (7)
	Jul. 1, '89	5	15	13.9～15.9	15.9～22.9	60	14 (7)	6 (5)
	Sep. 7, '89	6	12	11.2～16.5	12.1～15.1	45	10 (4)	8 (8)

^{*1} The mortality at molting is in parenthesis.

^{*2} The mortality within 10 days after rearing is in parenthesis.

るいは全てが消失していたが、脱皮殻はほぼ完全な形で残っていた。

サルエビでは未成体期にも交尾栓を持つような個体が出現するが、産卵期にあたる6～10月の飼育期間においても卵巣の成熟や産卵は観察されなかった。交尾栓は脱皮とともに脱落したが、雄との交尾はその後も行われなかった。

脱皮間期と脱皮ごとの成長量 野外やその後の予備飼育において水温などの環境要因が本実験と異なっていたことが考えられるので、脱皮ごとの成長量の測定には1回目の脱皮を含めないことにした。

実験期間内に脱皮した個体の割合をみると、22°Cで62%、15°Cで59%、12°Cで45%を示したが、10°Cでは脱皮が観察されなかった (Table 1)。このように高温ほどよく脱皮する傾向がみられた。22°Cでは、8個体 (14%) が2回以上の脱皮を行い、このうち4回脱皮した雄は60日間の飼育期間を終了しても生存していた。15°Cでは、22°Cとほぼ同一の飼育期間内で7個体 (18%) が2回の脱皮を行い、全てが雌であった。その結果、脱皮間期は22°Cで7～23日、15°Cで24～57日を示し、また脱皮ごとの成長量は22°Cで1.4～9.3%、15°Cで0.9～6.9%と、いずれも個体サイズによって異なっていた。12°Cでは、55個体中わずか1個体が2回目の脱皮を行ったが、脱皮中に死亡した。その脱皮間期は99日で、成長はほとんど認められなかった。

そこで22°Cと15°Cについて、個体サイズに対する脱皮間期あるいは脱皮ごとの成長量の関係を検討することにした。脱皮回数が多い雌に対して、MAUCHLINE (1977) や HARTNOLL (1982) が提唱した片対数関数式を適用した。

頭胸甲長 (x : mm) と脱皮間期 (y : day) の関係は、22°Cで $\log y = 0.034x + 0.57$ ($r = 0.49$, $n = 10$)、15°Cでは $\log y = 0.020x + 1.2$ ($r = 0.61$, $n = 7$) となり、大きな個体ほど脱皮の間隔が長くなる傾向がみられたが、いずれも有意な相関は認められなかった (Fig. 1)。また、15°Cの脱皮間期は、22°Cと比べて全個体の平均値で2.3倍長かった。

頭胸甲長 (x : mm) と成長率 (y : %) 関係は、22°Cで $\log y = -0.062x + 1.6$ ($r = -0.57$, $n = 7$)、15°Cでは $\log y = -0.072x + 1.8$ ($r = -0.85$, $n = 7$) となり、脱皮ごとの成長率は大型個体ほど低下する傾向を示し (Fig. 2)、特に15°Cでは有意な相関がみられた ($p < 0.01$)。しかし、頭胸甲長と成長率を個別に t 検定すると両水温間で有意な差はみられず ($p > 0.01$)、脱皮ごとの平均成長率は15mmの雌で5.5%、20mmで2.5

Fig. 1 Effect of temperature on the intermolt period of *T. curvirostris*. Open and solid circles denote the male and female reared at 22°C, respectively, and solid triangles denote the female reared at 15°C.

Fig. 2 Effect of temperature on the molt increment of *T. curvirostris*. Marks are the same as indicated in Fig. 1.

%を示した。

生残過程 脱皮個体の生残状況をみると (Table 1), 水温が高いと脱皮中に死亡する個体はやや少なくなり, 特に野外での生息水温とほぼ等しい環境下で行われた 6 月・15°C の飼育実験では, ほとんどの個体 (85%) が脱皮したが, 脱皮中の死亡率は 18% と最低であった。これに対し, 12°C では 45% の個体が脱皮したが, 死亡率は 72% と最も高かった。脱皮が観察されな

Fig. 3 Comparison of survivorship between the two groups of small-sized (solid line) and large-sized (broken line) females of *T. curvirostris* reared at 10°C and 12°C. These two groups were tentatively classified in carapace length as follows: Small-sized female at 10°C, 12.7~16.2mm; large-sized female at 10°C, 17.0~22.8mm; small-sized female at 12°C, 11.9~14.2mm; large-sized female at 12°C, 18.0~24.0 mm.

かった 10°C では, 半数以上の個体が飼育開始後 10 日以内の短期間に死亡していた。そこで, 体の大きさや雌雄の違いに関して, 低温がサルエビの生残にどのような影響を及ぼしているかを調べた。10, 12°C 下で脱皮せずに死亡した個体に対して, 以下のような解析を加えた。

野外での標本採集時にすでにみられた体長組成の異なる 2 群の雌に対して, 個体サイズによる生残率の相違を Fig. 3 に示した。生残数が 50% まで低下するに至る日数および最長の生存期間をみると, 10, 12°C の低

Fig. 4 Comparison of survivorship between the male (solid line) and female (broken line) of *T. curvirostris* reared at 10°C and 12°C. Individuals smaller than 17mm in carapace length were examined: Male at 10°C, 10.5~16.9 mm; female at 10°C, 12.7~16.2mm; male at 12°C, 11.9~16.9mm; female at 12°C, 11.9~14.2mm.

水温では、小型群(11.9~16.2mm)の生き残りは大型群(17.0~24.0mm)と比べて悪かった。すなわち、大型個体ほど低水温に強いことが示唆される。

雌雄による生残率の相違については、17mm以下の同一サイズの個体群間で比較した(Fig. 4)。しかし、生残数が50%まで低下するに至る日数および最長の生存期間は雌雄間で大きく相違しなかった。また、Fig. 4に示された飼育日数と生残率の関係は負の相関を示す1次関数で表されるので($r = -0.91 \sim -0.97$, $p < 0.01$)、その回帰式に対して共分散分析による検定を行うと、10, 12°Cとも雌雄間で有意な差は認められなかった($p > 0.05$)。

考 察

脱皮と成長速度 未成体期・成体期のサルエビの脱皮と水温の関係については、飼育実験例がないので、自然個体群を対象とした体長組成の季節変化より求めた成長過程(阪本・林, 1977; 通山, 1980; 上田, 1987)から推察するしかない。それによると、本実験で脱皮がみられなかった10°Cは野外でも成長がみられず、また脱皮時に死亡しないような“正常な脱皮”が行われた15, 22°Cは、いずれの海域においても急激に成長している。このように、脱皮頻度と成長速度は比例関係にあることが推察されるので、本飼育条件下で得られた15, 22°Cの脱皮の状況から成長速度をサイズ別に推定し、この値が野外での成長速度と一致するかを、次に検討することにした。

一般に、脱皮を経て個体サイズが不連続的に増大する甲殻類では、その成長速度は脱皮間期と脱皮ごとの成長量によって決まる。個体サイズに対する脱皮間期あるいは成長量の関係を表すために、一次関数をはじめ種々の回帰式が適用されているが、それらの相関度の高さから、多くの種においては片対数関数式の有効性が認められている(KURATA, 1962; MAUCLINE,

1977; HARTNOLL, 1982)。頭胸甲長10~25mmのサルエビの脱皮間期や成長量に一次関数を適用して回帰式の相関係数を求めてみたが、いずれも片対数関数式の相関係数が高かったことから、サルエビの場合にも片対数関数式の有効性が推察される。したがって、10, 15, 20, 25mmでの成長速度は、それぞれ15°C下で1.6, 0.81, 0.38, 0.17mm/month, 22°C下では3.6, 1.9, 0.80, 0.33mm/monthとなる(Table 2)。このように、22°Cの成長速度は15°Cの場合と比べて2.2倍高く、また両水温とも大型個体ほど成長速度は鈍化していた。ちなみに、最大到達サイズの35mm付近(石川・市村, 1971; 林, 1982)では成長はほぼ停止しており、また稚エビ期の5mm付近で成長速度が最大となることから、両回帰式を外挿することで予想される。

野外での成長過程は、瀬戸内海産のサルエビ(上田, 1987; 今林, 1989)を例にすると、10°C以下の2~4月は一定サイズを維持し、12°Cの5月になってやや成長し始めて、15°Cを越える7~11月では高い成長速度を示している。このうち、海底の温度が年間でピークに達しまたその変化が小さい10月上旬の約22°Cにおける成長速度を求めると、10mmの未成体は4mm/month前後、20mmの成体は0.5~1mm/monthを示している。これらの値は、本飼育実験から推定した成長速度と非常に良く一致する。

池末(1963)が8月に実施した飼育実験によると、頭胸甲長2.5~3.4mmの稚エビの脱皮間期は2~10日、成長率は3~9.5%であった。これから推定される成長速度(0.23~4.8mm/month)は、水温コントロールがなされなかったために大きな変動幅を示している(平均水温: 25°C)が、その最大値に注目すると、本飼育実験から推定した値と大きくは異ならない。

未成体期に達すると、雌の成長速度は雄を上回ることが分かっている(石川・市村, 1971; 上田, 1987; 今林, 1989)。22°Cにおいて15mm前後の雌は、雄と比べて脱皮間期が短くまた脱皮ごとの成長量が大きいよ

Table 2 Estimated growth rates in the female of *T. curvirostris* at 15°C and 22°C. The values were calculated from the regression equations shown in Figs. 1 and 2

Temperature (°C)		15				22			
Carapace length	(mm)	10	15	20	25	10	15	20	25
Molt increment	(%)	13	5.7	2.5	1.1	10	5.0	2.4	1.2
	(mm)	1.3	0.86	0.50	0.28	1.0	0.75	0.48	0.30
Intermolt period	(days)	25	32	40	50	8.3	12	18	27
Growth rate	(mm/month)	1.6	0.81	0.38	0.17	3.6	1.9	0.80	0.33

うであるが、t検定によると有意な差はみられなかった ($p>0.01$)。雌雄間で成長速度が相違することは甲殻類に広く知られており (HARTNOLL, 1982)、サルエビの場合に成長速度の差が脱皮間期によるものか、あるいは脱皮ごとの成長率によるものかは、雌と同一サイズの雄個体について脱皮実験を重ねながら検討する必要がある。

本研究で対象とした未成体期以降のサルエビを除くと、クルマエビ類一般について脱皮の間隔や増加量を個別に求めて成長過程を明らかにした報告は少ない。クルマエビ (HUDINAGA, 1942) の成長実験によると、成長率については個体や発育段階によって大きな変異がみられるが、頭胸甲長10mmの稚エビ期では平均10%と算定される。この値は、同一サイズのサルエビで算定した成長率 (10~13%) とほぼ一致している。

低水温による死亡と脱皮 インド洋・西太平洋の熱帯・亜熱帯の沿岸域に分布の中心をもつサルエビ (HOLTHUIS, 1980) は、低水温に対して本来的に弱いと考えられている。サルエビの主要漁場である瀬戸内海の周防灘、紀伊水道および有明海はいずれも 8~25°C の範囲にある。本飼育実験で脱皮がみられなかった10°C の2~4月には、サルエビは浅部での水温低下を避けて沖合へ散逸しており (小坂, 1979)、あるいは資源量自体が減少している (日下部ら, 1989; 横川, 1989)。生息の下限水温に近い12°Cにおける脱皮個体の割合は、15, 22°Cと比べてもそれほど低くはないが、脱皮時に死亡するケースが多かった。また、実験開始後10日目までに飼育環境の変化によって死亡したと考えられる非脱皮個体も除くと、実際に144日間の飼育期間で“正常な脱皮”を遂げた比率は14%となり、15, 22°Cの場合 (38~82%) と比べて著しく低かった。このような低温下におけるサルエビの死亡率の増大や脱皮頻度の低下は、主に水温耐性が雌雄間ではなく個体サイズによって異なることから生じていることが、本研究より示唆された。したがって、越冬中の小型個体の死亡率の高さが、冬季の資源量低下を招く原因の1つと考えられる。

サルエビの自然個体群には、一般に長期世代と短期世代の2同期出生群が知られているが、生息海域によっても年によっても出生群の数が異なっており (安田, 1956; 池末, 1963; 阪本・林, 1977; 上田, 1987; 今林, 1989)、その場合、産卵期の後半に発生した短期世代の有無や存続期間の長短が論議されている。稚エビ期で越冬をむかえる短期世代にとっては、生息海域や年による水温低下の程度はその存続にとって重大な要

因であることは、本研究より十分に理解される。今後は、稚エビ期における低水温と生残の関係を飼育実験によって明確にしながら、自然個体群における同期出生群の変動機構を検討する必要がある。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、標本採集に御協力頂いた安芸津漁業協同組合員山中開三氏ならびに広島大学生物生産学部院生石川和宏氏に感謝致します。また、高橋正雄教授には有益な助言を頂き、ここに深謝致します。

文 献

- HARTNOLL, R. G., 1982. Growth. In, *The Biology of Crustacea; embryology, morphology, and genetics*. ed. by L. G. ABLE, Academic Press, New York, pp. 111-196.
- 林 健一, 1982. 日本産エビ類の分類と生態(4). クルマエビ科-サルエビ属. 海洋と生物, 4: 110-113.
- HOLTHUIS, L. B., 1980. FAO species catalogue. Vol. 1. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fish. Synop., 125: 1-271.
- HUDINAGA, M., 1942. Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* BATE. Jap. J. Zool., 10: 305-393.
- 池末 弥, 1963. 有明海におけるエビ・アミ類の生活史・生態に関する研究. 西海区水研報, 30: 1-124.
- 今林博道, 1989. 河口域における魚介類の生息生態. モニタリング手法の確立に関する調査研究報告, 昭和62年度, 47-61.
- 石川弘毅・市村勇二, 1971. サルエビ *Trachypenaeus curvirostris* (STIMPSON) の生活について. 茨城水試報, 昭和45年度, 32-39.
- 小坂昌也, 1979. 仙台湾産サルエビ *Trachypenaeus curvirostris* (STIMPSON) の生態. 東海大学紀要海洋学部, 12: 167-172.
- KING, J. E., 1948. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (LINNAEUS). Biol. Bull., 94: 244-262.
- 橋高二郎, 1971. クルマエビの養殖技術. 今井丈夫編,

- 浅海完全養殖, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 344-408.
- KURATA, H., 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, 24: 1-115.
- 日下部敬之・辻野耕實・安部恒之, 1989. 大阪湾におけるサルエビの体長組成. 南西海区ブロック内海漁業研究会報, 21: 13-18.
- 前川兼佑・八柳健郎, 1953. 山口県瀬戸内海産重要生物の生態学的研究, さるえび *Trachypenaeus curvirostris* (S.)・あかえび *Metapenaeopsis barbata* (R.)・とらえび *M. acclivis* (R.) の生態学的研究. 山口内海水試調査研究業績, 5: 1-10.
- MAUCHLINE, J., 1977. Growth of shrimps, crabs and lobsters—an assessment. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 37: 162-169.
- 村井吉敬, 1988. エビと日本人. 岩波書店, 東京, 222 pp.
- 小笠原義光, 1984. エビの生態. 東京水産大学第9回公開講座編集委員会編, 日本のエビ・世界のエビ, 成山堂書店, 東京, pp. 28-77.
- 阪地英男・東海 正, 1990. 安芸灘における小型エビ類の分布. 西日本底魚部会報, 18: 59-67.
- 阪本俊雄・林 健一, 1977. 紀伊水道における小型底曳網漁業のエビ類. 日水誌, 43: 1259-1268.
- 通山正弘, 1980. 土佐湾におけるサルエビ属3種の形態的特徴とそれらの生態について. 南西水研研報, 12: 75-91.
- 上田幸男, 1987. 紀伊水道産サルエビの産卵と成長. 水産増殖, 35: 161-169.
- 安田治三郎, 1956. 内海に於ける蝦類の資源生物学的研究(II) 各論, 各種の生態に関する研究. 内海水研研報, 9: 1-81.
- 横川浩治, 1989. 備讃瀬戸海域および播磨灘海域に出現するエビ類について. 南西海区ブロック内海漁業研究会報, 21: 47-53.

724 東広島市西条町鏡山1-4-4
広島大学生物生産学部
今林博道