

三重科技セ水研報
Bull. Fish. Res. Div.
Mie Pref.
No. 14 2006

ISSN 1346-9320

BULLETIN OF
FISHERIES RESEARCH DIVISION
MIE PREFECTURAL
SCIENCE AND TECHNOLOGY PROMOTION CENTER
No. 14 MARCH 2006

三重県科学技術振興センター 水産研究部研究報告

第 14 号

平成18年 3 月

三重県科学技術振興センター
水 産 研 究 部

三重県志摩市浜島町

FISHERIES RESEARCH DIVISION
MIE PREF. SCI. TEC. PROM. CENT.
SHIMA, MIE, JAPAN

イセエビ属 (*Panulirus*) 幼生の生物特性と飼育に関する研究^{※1}

松田 浩一

目 次

第1章 序章

1—1 はじめに	3
1—2 論文の構成	4
1—3 イセエビ類の生態と生活史	5
1—4 イセエビ類フィロゾーマ幼生の飼育研究の経過と現状	5
1—4—1 フィロゾーマ幼生飼育研究の経過	5
1—4—2 三重県科学技術振興センター水産研究部におけるイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育方法	7

第2章 雌イセエビの成熟、産卵におよぼす飼育水温と日長時間の影響

2—1 はじめに	8
2—2 材料と方法	8
2—3 結果	11
2—4 考察	14

第3章 イセエビのフィロゾーマ幼生の成長様式

3—1 はじめに	16
3—2 フィロゾーマ幼生の体長と脱皮間隔の変化	17
3—2—1 材料と方法	17
3—2—2 結果	17
3—2—3 考察	19
3—3 フィロゾーマ幼生の湿重量と乾燥重量の変化	19
3—3—1 材料と方法	19
3—3—2 結果	20
3—3—3 考察	21
3—4 フィロゾーマ幼生の形態変化	22
3—4—1 材料と方法	22
3—4—2 結果	23
3—4—3 考察	34

第4章 イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育条件

4—1 はじめに	36
4—2 飼育水温	36
4—2—1 はじめに	36
4—2—2 初期幼生のエネルギー効率におよぼす飼育水温の影響（水温実験1）	37
4—2—2—1 材料と方法	37
4—2—2—2 結果	39
4—2—2—3 考察	41
4—2—3 フィロゾーマ幼生期全般における成長、生残におよぼす飼育水温の影響（水温実験2）	43
4—2—3—1 材料と方法	43
4—2—3—2 結果	45
4—2—3—3 考察	46

^{※1} 京都大学学位審査論文（2005年3月）

4-3	初期幼生の成長, 生残におよぼす塩分の影響	4 7
4-3-1	はじめに	4 7
4-3-2	材料と方法	4 7
4-3-3	結果	4 9
4-3-4	考察	5 0
4-4	初期幼生の摂餌, 成長におよぼすアルテミアの投与密度の影響	5 1
4-4-1	はじめに	5 1
4-4-2	材料および方法	5 1
4-4-3	結果	5 2
4-4-4	考察	5 4
4-5	飼育過程におけるフィロゾーマ幼生のへい死症例と脱皮直後のへい死の防止	5 5
4-5-1	はじめに	5 5
4-5-2	材料と方法	5 5
4-5-3	結果	5 6
4-5-4	考察	5 8
 第5章 イセエビ幼生の脱皮と変態のタイミングとその制御		
5-1	はじめに	6 0
5-2	材料と方法	6 0
5-3	結果	6 2
5-4	考察	6 4
 第6章 イセエビのプエルルス幼生の期間と色素発達におよぼす水温の影響		
6-1	はじめに	6 6
6-2	材料と方法	6 6
6-3	結果	6 8
6-4	考察	7 0
 第7章 カノコイセエビおよびシマイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育		
7-1	はじめに	7 2
7-2	カノコイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育	7 2
7-2-1	材料と方法	7 2
7-2-2	結果	7 3
7-2-3	考察	7 9
7-3	シマイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育	8 1
7-3-1	材料と方法	8 1
7-3-2	結果	8 2
7-3-3	考察	8 9
7-4	イセエビ, カノコイセエビ, シマイセエビのフィロゾーマ幼生の形態比較	9 1
7-4-1	材料と方法	9 1
7-4-2	結果	9 1
7-4-3	考察	9 3
 第8章 総合討論		
8-1	フィロゾーマ幼生のふ化時期の調整	9 7
8-2	イセエビのフィロゾーマ幼生の成長	9 8
8-3	イセエビのフィロゾーマ幼生の小規模飼育	9 8
8-4	イセエビのフィロゾーマ幼生の大規模飼育技術の開発	9 9
8-5	イセエビ類の増養殖技術の確立に向けて	1 0 2
要	約	1 0 3
謝	辞	1 0 6
文	献	1 0 7

第1章 序 章

1-1 はじめに

甲殻綱十脚目イセエビ科 (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) のエビ類 (以下イセエビ類とする) は世界中の熱帯域から亜寒帯域に広く生息しており、これまで 8 属 47 種が報告されている (Holthuis 1991)。これらのうち、約 30 種が漁獲対象となっており、単価が高いこと、また多くの種は比較的浅い海域に生息し、漁獲が容易であることから、世界的に重要な水産資源とされている。近年、90 ヶ国以上の国で年間 70,000 トンを越える漁獲がなされている (Lipcius and Eggleston 2000)。また、イセエビ科 8 属の中で、もっとも種類数が多く、漁獲量も多いのはイセエビ属 (*Panulirus*) で、世界で 19 種が報告されており、年間約 60,000 トンが漁獲されている (Lipcius and Eggleston 2000)。

日本周辺海域には 10 種のイセエビ類の生息が知られている (関口 1988a)。これらのうち重要な漁獲対象はイセエビ属であり、イセエビ *Panulirus japonicus*、カノコイセエビ *P. longipes*、シマイセエビ *P. penicillatus*、ケブカイセエビ *P. homarus*、ゴシキエビ *P. versicolor*、ニシキエビ *P. ornatus* の 6 種が漁獲されている。イセエビの分布は、北西部太平洋の極めて狭い海域に限定されており、日本と台湾北部、および大韓民国の済州島南部に生息するに過ぎない (関口 1988b)。イセエビの日本における分布は、鹿児島県の奄美大島以北であり、太平洋沿岸では主として千葉県まで、東シナ海沿岸では長崎県以南で漁獲されている (井上 1981, 関口 1988b, 1989)。イセエビ以外の 5 種はイセエビより広い分布域を持ち、インド・太平洋の熱帯から亜熱帯域に広く生息する (Holthuis 1991)。日本では、主に鹿児島県の種子島以南と沖縄県、小笠原諸島に生息する (関口 1989, 税所・福元 1995)。

イセエビ類は、セミエビ科 (Scyllaridae) のエビ類とともに、フィロゾーマ幼生 *phyllosoma larva* と呼ばれる幼生期を持つことで知られる。フィロゾーマ *phyllosoma* の名は、ギリシャ語の *phyllos* (葉) と *soma* (体) からつけられたものであり、名前のとおり扁平で木の葉状の形態をしている。また、体にほとんど色素が存在せず、透明である。イセエビ類はその水産上の重要性から、成熟、成長、移動、捕食と被

捕食の関係、漁獲性状、資源管理、飼育等に関して古くから調査研究が行われてきた (Lipcius and Eggleston 2000)。

しかし、フィロゾーマ幼生期や、これに続くプエルルス幼生期[※] (*puerulus stage*) の生態や成長、形態の変化、資源への加入機構などに関してはほとんど明らかにされておらず、わずかに西オーストラリアに生息する *Panulirus cygnus* (Phillips 1981, Phillips *et al.* 1979, Phillips and McWilliam 1986)、大西洋西部海域の *Panulirus argus* (Moe 1991)、ニュージーランド東部海域の *Jasus edwardsii* (Lesser 1978, Booth 1994) で幼生期の生活史が部分的に明らかにされているに過ぎない。イセエビの幼生期の生活史に関しても、近年少しづつ明らかにされつつあるものの (Yoshimura *et al.* 1999, Inoue and Sekiguchi 2001, Sekiguchi and Inoue 2002)、現時点では断片的な知見にとどまっている。

日本における 1960 年から 2001 年までのイセエビ類漁獲量の推移を、全国と主要な生産県である千葉県、三重県、和歌山県、長崎県の 4 県でそれぞれまとめて図 1-1 に示した。漁獲統計ではイセエビ類が一括して扱われているので種ごとの漁獲量は不明であるが、イセエビ類漁獲量の大部分をイセエビが占めていると考えられる (井上 1981)。全国の漁獲量は、1960 年代から 1970 年までは 1,500 トン前後で推移したが、その後次第に減少し、1977 年には 971 トンになった。この後は 1,000~1,300 トンの水準で安定して推移し、2000 年以降は増加傾向を見せている。県別に見ると、千葉県と三重県、和歌山県の漁獲量には若干の増減が見られるものの、全国の傾向と同様にかなり安定して推移している。この中で、近年の千葉県の漁獲量が大きく増加していることは注目に値する。しかしながら、長崎県の漁獲量は若干これらの県と異なっており、1970 年代から一貫して減少し、2001 年の漁獲量は 1970 年の約 30% になっている。漁獲量の減少は九州のその他の県にも見られており、イセエビの漁獲量を回復させ

※ プエルルス幼生期については、ポストラーバ期であり幼生期に含めないとする研究者もいるが、稚エビ以降とは腹肢や口器の形状が異なっており、また生態的にも多くの異なる点が見られることから、この論文の中では幼生期に含めて扱うこととする。

るために効果的な資源の回復，増大策の導入が求められている（吉村 2001）。

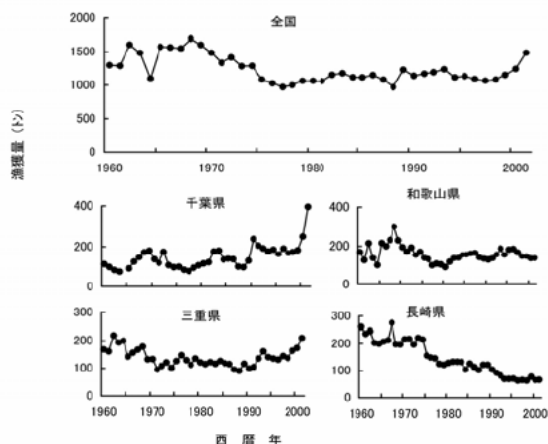


図 1-1. 全国および主要な漁獲県におけるイセエビ類漁獲量の推移

これまでのイセエビ類の増養殖手法に関する研究は，人工的な生息環境の創出と禁漁期や禁漁海域の設定（Nonaka *et al.* 2000），漁業管理等による加入資源の管理法（山川 1997，Hall and Brown 2000），および漁獲物の一時的な蓄養の方法（大島ら 1960，井上 1964，Ingle and Witham 1968）を中心に行われてきた。これは，イセエビ類の幼生は特異な形態をしていること，幼生期が数ヶ月以上におよぶこと等が要因で幼生期の飼育が困難であり，クルマエビ類等で行われているような卵からふ化した幼生の飼育による稚エビの大量生産技術が確立していないので，生産された稚エビを用いての積極的な増養殖を行うことができないためである。イセエビでは，底生生活へ移行した稚エビ期以降の移動範囲は比較的狭く，稚エビの放流実験の結果では数キロから数十キロ程度の移動にとどまることが報告されている（田中ら 1988）。このため，稚エビの放流によって資源増殖を図る栽培漁業の対象種として有望と考えられている。また稚エビになってからは比較的成長が速く，2 年程度で流通されるサイズへ育つことから養殖種としても適しているとされている（Booth and Kittaka 2000）。最近，ニシキエビ *Panulirus ornatus* や *J. edwardsii* を対象として，天然で稚エビを採集し，出荷できるサイズまで飼育する研究が行われているが（Booth *et al.* 1999，Jones *et al.* 2001），天然の稚エビの採集を長期間安定して行うことは困難であり，また天然の稚エビの採集は資源添加量への悪影響が考えられることから，日本を初めてとして多くの国で稚エビ期の漁獲が制限されており，天然の稚エ

ビを利用した持続的な養殖は不可能になっている。したがって，イセエビ類の安定生産を実現するため，人工的に稚エビを生産し，その稚エビを増養殖に供するための研究が強く求められている（Booth and Kittaka 2000）。

本研究は，日本の沿岸漁業にとって最も重要な水産資源の 1 つであるイセエビ類の増養殖技術開発への貢献を目的として，主にイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育技術の開発を行ったものである。そして，関連する基礎的な知見として，イセエビ親エビの生殖腺の成熟と産卵におよぼす環境要因の影響の把握と，未だ明らかとされていないフィロゾーマ幼生期とプエルルス幼生期の成長様式等の生物学的知見を幼生の飼育を通じて得ることを目的とした。さらに，イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育方法をカノコイセエビとシマイセエビの幼生飼育にも応用し，これらの種のフィロゾーマ幼生期における成長様式についても検討した。

1-2 論文の構成

本論文の構成は次のとおりである。

第 1 章では，イセエビ類の生活史について整理するとともに，フィロゾーマ幼生の飼育研究についてこれまでの経過を概説した。また，現在三重県科学技術振興センター水産研究部（これまで，三重県水産試験場，三重県浜島水産試験場，三重県水産技術センターへと改称されてきたものが，平成 13 年 4 月の組織変更で，現名称となる。以後三重県科技セ水産研究部とする）で行っているイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育方法について簡単に説明した。

第 2 章では，飼育に用いるふ化幼生を確実に得るための技術開発として，イセエビの親エビ，特に雌エビの成熟，産卵におよぼす飼育水温と日長時間の影響について明らかにした。第 3 章では，イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育環境下における成長と形態変化を明らかにした。第 4 章では，イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育技術を向上させることを目的として，飼育時の水温，塩分，餌料投与条件について検討した。また，フィロゾーマ幼生の飼育時におけるへい死原因を整理するとともに，幼生の主なへい死原因となっている脱皮に関連するへい死（Molt death syndrome, MDS）を防止するための方策について検討した。

第 5 章では，イセエビのフィロゾーマ幼生の脱皮やプエル

ルス幼生への変態[※]が起こるタイミングについて調査するとともに、脱皮や変態のタイミングを制御する方法について検討した。第6章では、飼育したフィロゾーマ幼生から変態したプエルルス幼生の期間と色素発達におよぼす水温の影響を明らかにした。第7章では、飼育環境下でのカノコイセエビとシマイセエビのフィロゾーマ幼生の成長と形態変化について述べるとともに、イセエビを含めた3種のフィロゾーマ幼生の成長や形態について比較した。また、日本の周辺海域で採集され、種が特定されていないフィロゾーマ幼生について、本研究での結果に基づいて同定に関するこれまでの議論に検討を加えた。第8章では、イセエビ類の幼生飼育研究の今後の方向について展望した。

1-3 イセエビ類の生態と生活史

イセエビ類は、成長にしたがって生態や形態上において顕著な変化を示し、一般にその生活史は、卵、フィロゾーマ幼生、プエルルス幼生、稚エビ、親エビの5つの相に区分されている(Phillips *et al.* 1980)。

親エビはそれぞれの生息環境で交尾し、産卵する。一般にイセエビ類の交尾とは、雄の親エビが雌の親エビの腹板へ精子を付着させることである。イセエビでは交尾の数分後から数時間後に雌エビによって産卵、受精が行われるが(永井 1956, Deguchi *et al.* 1991)、種によっては雌エビの腹板に付着した精英中に精子が数日〜2ヶ月程度保持され、雌エビの生殖腺成熟のタイミングにあわせて、精英中の精子を用いて受精が行われる(MacDiarmid and Kittaka 2000)。産出された卵は、雌エビの腹肢に付着し(抱卵)、ふ化まで雌エビに保護されながら発生が進む。低緯度の海域に生息するイセエビ類は一般に抱卵期間が短く、高緯度になるほど抱卵期間は長くなるとされている。イセエビ類の中では比較的高緯度海域に生息する *J. edwardsii* の抱卵期間は水温 15℃で約3ヶ月であり(MacDiarmid and Kittaka 2000)、イセエビでは水温 24〜25℃で約1ヶ月である。

卵からふ化したフィロゾーマ幼生は沖合域でプランクトンとして成長する(Lipcius and Eggleston 2000)。沿岸域

でふ化する *Panulirus* 属や *Jasus* 属のフィロゾーマ幼生も、ふ化後すみやかに海流によって沖合域へ運ばれる(Phillips *et al.* 2000, Booth 2000)。西オーストラリアの *P. cygnus* は沿岸から 1,500Km 以上も沖合へ流されながら成長し、再び沿岸へ戻るという大規模な移動を行う(Phillips *et al.* 2000)。天然でのフィロゾーマ幼生の期間は種によってさまざまであり、4〜6ヶ月程度(*P. homarus*) から 12〜22ヶ月(*J. edwardsii*) とされている(Phillips and Sastry 1980)。しかし、イセエビを含め多くの種ではフィロゾーマ幼生の採集例が少なく、幼生期の分布や移動、期間、食性等に関する知見はほとんど得られていない。

最終齢にまで成長したフィロゾーマ幼生は、次にプエルルス幼生へ変態する。プエルルス幼生は、特有の発達した腹肢を前後に振動させて遊泳し、フィロゾーマ幼生の生息域から稚エビ、親エビの生息域へ移動、着底する(Phillips and Olsen 1975, Calinski and Lyons 1983)。したがって、プエルルス幼生期は浮遊期から底棲期への移行期とみなせる(Booth and Phillips 1994)。プエルルス幼生の期間は、種によって、また同じ種でも水温によって大きく異なるが、概ね1週間から1ヶ月程度とフィロゾーマ幼生期と比較して短い。プエルルス幼生は全く摂餌せず、フィロゾーマ幼生の期間に蓄積したエネルギーを用いて1齢の稚エビへ脱皮する(Nishida *et al.* 1990)。日本周辺域において、イセエビのプエルルス幼生が着底する時期は4月から12月であり、盛期は6月から10月である(野中ら 1980, 井上 1981)。

プエルルス幼生として親エビの生息域へ着底した後は、貝類や甲殻類を捕食しながら、脱皮を繰り返して親エビへと成長する。イセエビでは、稚エビとなった後2年程度で産卵群に加入する(山川 1997)。

1-4 イセエビ類フィロゾーマ幼生の飼育研究の経過と現状

1-4-1 幼生飼育研究の経過

日本におけるイセエビ類のフィロゾーマ幼生飼育研究の歴史は古く、主としてイセエビを対象に現在まで100年間以上もの長期に及んでいる。イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育研究は、服部・大石による1898年のふ化試験(服部・大石 1899)に始まり、以降現在までを研究の進展段階に応じて顕著な3期に分けることができる。第1期は、服部・大石(1899)の研究に端を発するもので、フィロゾーマ幼生の飼育研究に

[※] 甲殻類における変態とは、形態変化がきわめて顕著であり、しかもその変化が比較的短時間に起こること、かつ体全体の生理状態の変化を伴う状態と定義されている(青戸 1977)。したがって、この論文の中では形態変化が大きく、また行動に大きな変化を伴うフィロゾーマ幼生からプエルルス幼生への脱皮を変態と称した。

おける黎明期にあたる。この期間には、イセエビの産卵期の調査やふ化幼生の入手方法、幼生を垂下式の籠に収容して行う飼育等の主に粗放的な飼育方法についての研究がなされたが(例えば、静岡県水産試験場 1931, 三重県水産試験場 1934, 大島 1936, 猪野 1947, 岡田ら 1947), いずれの研究においても幼生を脱皮、成長させることはできなかった。

その後、1957年に野中ら(1958)が餌料としてアルテミアを用いることにより、初めてイセエビのふ化フィロゾーマ幼生を脱皮、成長させることに成功した。これを契機として、飼育研究が全国的に活発となり、三重県、鹿児島県、静岡県、神奈川県、千葉県等の県立水産試験場、鹿児島大学、東京水産大学、長崎大学、水産庁東海区水産研究所等多くの試験研究機関において研究が行われるようになった。野中ら(1958)の成功を契機にしたこの飼育研究の活発な時期を第2期とすることができる。この期間では、流水式または止水式による小型水槽を用いた飼育によって、イセエビのフィロゾーマ幼生に与える餌の種類や投与方法、飼育に適した水温や塩分などの環境条件の研究が各機関によって精力的に行われ(例えば、Saisho 1962, Inoue and Nonaka 1963, 井上 1965, 村主 1965), フィロゾーマ幼生の飼育に必要な基礎的な知見が蓄積された。この時期の研究の推進には、飼育研究に携わる機関によって1964年に組織された「イセエビ幼生の飼育に関する研究協議会」と、それに続く水産庁指定調査研究「イセエビ種苗生産技術研究」が大きな役割を果たし、関係機関の技術協力や情報の共有がこの協議会や指定調査研究報告会を通じて活発に行われ、日本におけるフィロゾーマ幼生飼育研究の水準の向上に貢献した。そして、1972年には神奈川県水産試験場の井上が最終期と考えられる体長29.64mmのイセエビのフィロゾーマ幼生を得ることに成功した(井上 1981)。この成功は、多大な労力とさまざまな工夫により達成されたもので、フィロゾーマ幼生飼育研究の1つの到達点として世界的な注目を集めた。

しかしながら、この井上による成功以降のフィロゾーマ幼生の飼育研究は、飼育結果が不安定であることや多大な労力が必要であること、飼育期間が長いこと等から次第に衰退し、三重県科技セ水産研究部等一部の機関で行われるに過ぎなくなった(西村 1995)。このような情勢の中、1987年に北里大学の橘高は実験室でふ化した南アフリカ産の *Jasus lalandii* のフィロゾーマ幼生を飼育し、イセエビ類では初めて実験室内でプエルルス幼生を得ることに成功した

(Kittaka 1988)。ついで、Kittaka and Ikegami (1988) はアイルランドとフランス産の *Palinurus elephas* のふ化幼生、Kittaka *et al.* (1988) は *Jasus novaehollandiae* と *Jasus edwardsii* の交配によりふ化した雑種のフィロゾーマ幼生をそれぞれ飼育し、プエルルス幼生へ変態させることに成功している。そして、日本に生息するイセエビ類の中でもっとも重要な種であり、長年にわたってフィロゾーマ幼生の飼育研究が行われてきたイセエビについても、1988年5月に三重県科技セ水産研究部の山川らがふ化幼生からプエルルス幼生、更に稚エビまでの飼育に成功し(Yamakawa *et al.* 1989), イセエビ類で初めて幼生期の完全飼育を達成した。同年7月には北里大学の橘高と木村もイセエビでふ化から稚エビまでの飼育に成功している(Kittaka and Kimura 1989)。これらの成功の要因としては、ムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* の生殖腺を餌料として用いたこと、飼育水の水質の管理を十分に行ったこと等が挙げられている(Kittaka 1994a)。その後1989年からイセエビのフィロゾーマ幼生飼育研究を開始した日本栽培漁業協会(南伊豆事業場)は、1993年に144個体のプエルルス幼生の生産に成功した(関根 1995)。橘高による *J. lalandii* の成功以降、フィロゾーマ幼生の飼育技術がめざましく向上した現在までの期間を飼育研究における第3期と位置付けることができる。この段階でフィロゾーマ幼生の飼育による稚エビの量産と、その放流によるイセエビ資源の増殖手法の確立が実現可能な課題として考えられるようになった。

一方、海外におけるフィロゾーマ幼生の飼育研究は、近年までマレーシアにおける *Panulirus polyphagus*, アメリカ合衆国の *Panulirus interruptus* と *P. argus*, インドにおける *P. homarus* 等の事例が散見される程度であり、いずれも初期幼生から中期幼生までの飼育にとどまっていた(Ong 1967, Dexter 1972, Moe 1991, Radhakrishnan and Vijayakumaran 1993)。最近、ニュージーランドとオーストラリアにおいて *J. edwardsii* や *Jasus verreauxi* のフィロゾーマ幼生を対象として盛んに飼育研究が行われており、多くの研究成果が得られつつある(Illingworth *et al.* 1997, Tong *et al.* 1997, Moss *et al.* 1999, Ritar 2001)。そして、ニュージーランドのTongらは1994年に *J. edwardsii* のフィロゾーマ幼生期の完全飼育に成功し、これは日本以外で初めてのイセエビ類フィロゾーマ幼生完全飼育の記録となった(Booth 1995)。現在までのところ、イセエビ類のフィロゾー

マ幼生の完全飼育を達成している国は、日本とニュージーランドの2ヶ国のみである。

1-4-2 三重県科技セ水産研究部におけるイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育方法

フィロゾーマ幼生の飼育方法には大きく分けて2通りある。1つは容量が120~1200 ml程度の小型ガラス水槽(図1-2)を用いた止水式の飼育, もう1つは容量が5~40l程度の水槽(日本栽培漁業協会 1996)を用いた流水式の飼育である。止水式の飼育は、主にフィロゾーマ幼生の飼育に必要な基礎的知見を得るためのものであり、フィロゾーマ幼生に与える餌料や水温等の飼育環境、生理学的な側面を明らかにすることを目標としている。一方、流水式による飼育は、プエルルス幼生、稚エビの量産に通じる飼育方法の開発を行うためのものであり、大量飼育法の検討、飼育の省力化等を目標としている。

現在、三重県科技セ水産研究部において行っている飼育方法は次の通りである。止水式および流水式の両方法に共通する条件として、餌料には動物プランクトンであるアルテミアとムラサキイガイの生殖腺を併用もしくは単独で用いている。アルテミアはアメリカ合衆国ユタ州ソルトレイク産の乾燥卵からふ化したものを用いており、イセエビ幼生の成長に合わせてノープリウス(約0.6mm)から成体に近い体長6mm程度まで養成し、投与する。アルテミアの養成に用いる餌料には、珪藻の1種である *Phaeodactylum tricornutum* を用いる(神谷ら 1986)。ムラサキイガイ生殖腺は主に卵巣を用い、細かく刻んで小片として与える。飼育水温はふ化から体長15mm程度までは26℃, 以降は24℃に調整する。塩分の調整は特に行わないが、通常33~35 PSUの範囲にある。1日の日長時間は実験室の蛍光灯の点灯、消灯をタイマーで制御することによって12時間で固定し(12L:12D)、明期の照度は約300lxとする。この他の条件は止水式と流水式で異なり、止水式では毎日新鮮なる過海水と餌を入れた新しい水槽にガラス製スプーン(図1-2)等で幼生を移すとともに、細菌の増殖防止のために1週間に1回程度の頻度で飼育水へストレプトマイシン、あるいはアンピシリンを10mg/lの濃度となるように添加する。水槽への幼生の収容数は、1水槽当たり1~20個体である。流水式では、細菌や原生動物の増殖を防ぐために0.2μmメッシュの中空糸濾過システムでろ過された海水を飼育水として用いるとともに、1~2週間毎に水槽の交

換を行う。幼生の収容数は、40lの水槽で幼生の大きさに応じて10~400個体である。

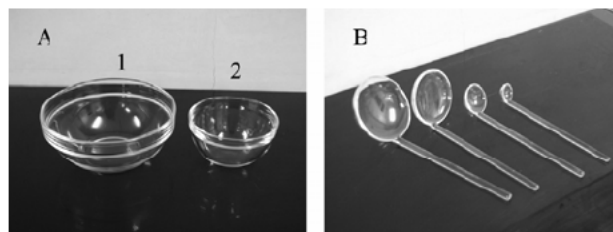


図 1-2. イセエビ幼生を止水式により個別飼育するときに用いる小型ガラス容器(A, 1:容量400ml, 2:容量120ml)と幼生を移す際に用いるガラス製スプーン(B)

以上の方法により、フィロゾーマ幼生からプエルルス幼生、稚エビを得ることが可能であるが、その数は年間10~20個体程度と少なく、また飼育成績も不安定である。イセエビ類の稚エビを大量に生産するためには、飼育環境等について更に検討することによってフィロゾーマ幼生から稚エビまでの生残率を向上させるとともに、飼育の省力化を進め、大量のフィロゾーマ幼生を飼育する技術開発が必要となっている。

なお、この論文は第2章と第6章を除いて、イセエビ属のフィロゾーマ幼生に関する研究結果の報告であることから、第2章以下の文章中に幼生とのみ記述している場合は、フィロゾーマ幼生を示し、プエルルス幼生を含めてはいないことを断っておく。プエルルス幼生のみ、あるいはフィロゾーマ幼生とプエルルス幼生の両方を指す場合は、省略することなく記述することとする。

第2章 雌イセエビの成熟，産卵におよぼす飼育水温と日長時間の影響

2-1 はじめに

イセエビの産卵は日本では4月から8月にかけて見られ、水温が比較的高い低緯度の海域では産卵は早く始まり、緯度が高くなるにしたがって始まりは遅くなる（井上 1981, Nakamura 1994, Minagawa 1997）。多くの雌イセエビは、1年の産卵期のうちに2ヶ月程度の抱卵期間を隔てて2回の産卵を行う（Minagawa 1997）。三重県沿岸域でイセエビが産卵する時期は、通常5月上中旬と7月中下旬であり、これらの時期に産卵された卵はそれぞれ7月上中旬と8月中下旬にふ化する。したがって自然水温で親エビを飼育した場合、飼育に用いるふ化幼生を得ることができる時期は7月上中旬と8月中下旬に限定される。

イセエビで見られるように、温帯域から亜熱帯域に生息する多くのエビ類には季節と関連した産卵期が認められ（Chittleborough 1976, Laubier-Bonichon and Laubier 1976, Chávez Justo *et al.* 1991, Chubb 1994），その産卵期は親エビの生息する海域の環境要因の変化によって規定されている。環境要因のうち水温と日長時間がもっとも強く産卵の時期に影響を与え、多くの種ではこれらのうちの1要因によって、もしくは両方の要因の相互作用によって1年のうちの適当な時期に産卵が起るとされている（Chittleborough 1976, Aiken and Waddy 1980, Quackenbush 1994）。イセエビに関しては、飼育水温を制御することにより産卵期を調整することができることと報告されており（Deguchi *et al.* 1991），水温が生殖腺の成熟と産卵に影響を与える環境要因となっていることは明らかである。一方、日長時間との関係については、日長時間が次第に長くなる1月には雌イセエビの卵形成が確認されることから、雌イセエビの生殖腺成熟の開始は日長時間の長日化が影響していると推測されているもの（井上 1981），生殖腺の成熟と産卵におよぼす日長時間の影響についてこれまで詳しく調べられたことはなく、その影響はほとんど明らかにされていない。イセエビの成熟・産卵機構を理解するためには、水温との関係だけでなく日長時間との関係についての知見

が不可欠であり、このことは幼生飼育のためのふ化幼生を確実に得るためにも重要である。

第2章では、水温と日長時間の異なる条件を組み合わせた実験をもとに、イセエビの生殖腺の成熟と産卵におよぼす水温と日長時間の影響を調べた結果を記述する（Matsuda *et al.* 2002）。

2-2 材料と方法

実験に用いたイセエビ

実験に用いたイセエビは三重県志摩市志摩町和具地先で刺し網によって漁獲されたものである。頭胸甲長が47.5 mm以上の雌イセエビはすべて産卵が可能になっているとされていることから（Minagawa 1997），実験では頭胸甲長が50.0mm以上の個体を用いた。これらのイセエビは、プエルルス幼生として着底後2年以上経過したものと考えられる（山川 1997）。実験に用いるイセエビを三重県科技セ水産研究部へ輸送し、容量4tの水槽（水量は1t）に収容した。そして、実験を開始するまでムラサキイガイを餌料として流水により予備飼育を行った。予備飼育の間は、水温と日長時間は自然状態とした。

実験の設定

雌イセエビの生殖腺の成熟と産卵におよぼす飼育環境の影響を調査するための飼育実験を2回行った（実験AとB）。実験Aは、雌イセエビの生殖腺の成熟と産卵におよぼす水温と日長時間の相互の影響について明らかにすることを目的とし、実験Bは25℃の一定水温条件下でいくつか設定した日長時間の影響を明らかにすることを目的とした。これらの実験は、雌イセエビの生殖腺の成熟が始まる前の12月に開始した。

なお、この章における自然日長時間とは、海上保安庁海洋情報部のホームページを利用して計算した三重県科技セ水産研究部のある三重県志摩市での日の出時刻と日没時刻の間の時間に、Aiken and Waddy (1985)にしたがって日の出前と日没後の薄明期（各30分）を加算して算出したものである。

表 2-1. 雌イセエビの成熟，産卵に関する実験 A，B における実験区の設定

実験区	日長時間 明期：暗期 (hs)	水温 (°C)	実験に用いたイセエビの個体数と頭胸甲長(mm, 平均と範囲)
			雌 雄
実験A(期間:1996年12月9日～1997年3月25日, 107日間)			
1	10:14	13	15 60.9 (54.3～64.4) 3 65.9 (62.6～71.4)
2	10:14	19	15 62.8 (58.7～66.9) 3 65.1 (60.6～67.4)
3	10:14	25	15 61.8 (56.6～66.3) 3 68.4 (61.6～72.7)
4	14:10	13	15 62.3 (58.6～67.8) 3 67.3 (64.7～70.9)
5	14:10	19	15 63.5 (58.6～67.8) 3 63.1 (61.0～66.7)
6	14:10	25	15 62.8 (58.3～67.2) 3 66.5 (63.5～69.4)
実験B(期間:1998年12月10日～1999年3月23日, 104日間)			
1	10:14	25	17 63.5 (58.9～70.1) 3 67.8 (64.2～71.5)
2	11.25:12.75	25	17 64.1 (59.5～72.0) 3 68.7 (66.2～72.0)
3	12.5:11.5	25	17 63.9 (58.9～71.2) 3 70.8 (68.6～74.2)
4	14:10	25	17 63.3 (60.2～67.1) 3 68.0 (67.0～69.2)

実験 A (水温と日長時間の影響に関する実験)

実験 A には，1996 年 12 月 5 日に漁獲されたイセエビのうち，雌イセエビ 95 個体，雄イセエビ 18 個体を用いた。実験は，同年 12 月 9 日に開始した。開始時の自然海水温は約 14℃で，水温低下期にあった（図 2-1）。日長時間は約 11 時間であり，1 年を通じてもっとも日長時間が短い時期であった。

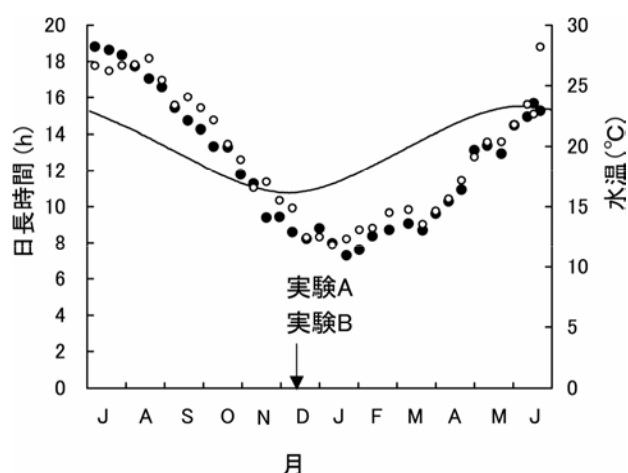


図 2-1. 実験を行った三重県志摩市における自然日長時間と沿岸域の表層水温の変化（実線：日長時間，●：1996 年 7 月～1997 年 6 月の水温，○：1998 年 7 月～1999 年 6 月の水温）日長時間は，日の出時刻と日没時刻の間の時間に，日の出前，日没後の薄明期（各 30 分）を加えた時間。矢印は実験 A，B を開始した時を示す

実験開始時における生殖腺の状態を確認するために，実験に用いた雌イセエビの中から 5 個体を任意にサンプリングした。残りの雌イセエビ 90 個体，雄イセエビ 18 個体をそれぞれ任意に 6 群に分け，6 実験区を設定して飼育実験を行った（表 2-1）。つまり，1 実験区につき雌イセエビ 15 個体，雄イセエビ 3 個体を用いた。この

雄イセエビと雌イセエビの個体数については，1 水槽中の雄と雌の個体数の比が 3：10 の場合，すべての雌イセエビが交尾，産卵が可能であることをあらかじめ確認した上で，実験期間中の生殖腺の状態を観察するために行うサンプリング計画（表 2-2）を考慮して決定した。6 実験区のイセエビは，底面積が 1.0～1.2 m²，水深が 0.5 m の 6 つの飼育水槽にそれぞれ収容し，流水式で飼育した。各飼育水槽には，約 0.4 m² の塩ビ製のシェルターを 1 つ設置した。

6 実験区の水温と日長時間の設定は，水温を 13，19，25℃の 3 条件，1 日の日長時間を 10 時間（10L，短日条件）と 14 時間（14L，長日条件）の 2 条件とし，これらの条件を組み合わせで行った（表 2-1）。水温条件については，実験を行った三重県志摩市の沿岸域における自然水温の変動範囲と，イセエビは水温 12℃以下では摂餌しないという井上（1964）の報告を参考に決定した。日長時間の条件に関しては，短日条件は 1 年でもっとも短い日長時間を参考に，長日条件は自然海域における雌イセエビの生殖腺の成熟が急激に進行する 3 月末における日長時間を参考に選定した（Minagawa 1997）。実験開始時の自然水温（14℃）から設定水温への移行は，水温差に応じて 1～3 日かけて徐々に行った。水温の調整は，水温調節機（アクアトロンポータブル，小糸工業（株））およびサーモスタットと連動する水中ヒーター（2KW）を用いて行った。日長時間の調整は，2 つの独立した暗室を用意し，暗室の天井に取り付けた 3 つの 40W 蛍光灯の点灯，消灯をタイマーで制御して行った。明期の照度は，水槽水面の直上で約 100lx であった。各暗室には同じ日長時間を設定した 3 水槽を設置した。

表 2-2. 実験 A, B において雌イセエビの生殖腺を調査した日時と各調査時におけるサンプリング個体数

実験	調査日時 (実験開始後の日数)	サンプリングした個体数					
		開始時	1区	2区	3区	4区	5区
A	1996年12月9日 (0)	5					
	1996年12月25日 (16)		5	5	5	5	5
	1997年1月31日 (53)		4	5	5	4	5
	1997年3月25日 (107)		4	5	5	5	5
B	1998年12月10日 (0)	9					
	1998年12月24日 (14)		5	5	5	5	
	1999年1月13日 (34)		3	3	3	3	
	1999年2月8日 (60)		4	4	4	4	
	1999年3月23日 (104)		5	5	5	5	

実験A;1区:10L・13℃, 2区: 10L・19℃, 3区:10L・25℃, 4区:14L・13℃, 5区:14L・19℃, 6区:14L・25℃
 実験B;1区:10L・25℃, 2区:11.25L・25℃, 3区:12.5L・25℃, 4区:14L・25℃

実験期間中、イセエビには翌日に多少の残餌が見られる程度のムラサキイガイを投与した。残餌は毎日取り上げ、その後に蓄養してあるムラサキイガイを投与した。個体ごとに脱皮と産卵の状況を確認するため、飼育を行ったすべての雌イセエビの腹部背面に個体識別のための標識を取り付けた（図 2-2）。標識は白色のビニールシートに番号を記したものであり、ビニールで覆われた針金を用いて、雌イセエビの行動に影響を与えない程度の強さで腹部に取り付けた。この標識は腹部前半の外骨格に巻きつけるようにして取り付けたので、脱皮の際には脱皮殻とともに脱落した。したがって、脱皮した個体に対しては再び同じ標識を、脱皮の翌日以降に取り付けた。標識の装着が脱皮や交尾、産卵に悪影響を与えることはなかったと推察された。実験は 1997 年 3 月 25 日まで継続し、実験期間は 107 日間であった。

実験 B（25℃における日長時間の影響に関する実験）

実験 B には 1998 年 12 月 9 日に漁獲されたイセエビのうち、雌イセエビ 77 個体、雄イセエビ 12 個体を用い



図 2-2. 雌イセエビに装着した標識

た。実験は同年 12 月 10 日に開始し、開始時の自然海水温は約 16℃、日長時間は約 11 時間であった（図 2-1）。実験 A の開始時と同様に、実験開始時における生殖腺の状態を観察するために雌イセエビ 9 個体を任意にサンプリングした。そして残りの雌イセエビ 68 個体と、雄イセエビ 12 個体をそれぞれ任意に 4 群に分け、4 実験区を設定して飼育実験を行った（表 2-1）。つまり、1 実験区につき雌イセエビ 17 個体、雄イセエビ 3 個体を用いた。これら 4 群のイセエビは、底面積が 2.0 m²、水深が 0.5 m の 4 つの飼育水槽にそれぞれ収容し、流水式で飼育を行った。

実験 B で設定した飼育環境は、飼育水温が 25℃の 1 条件、日長時間が 1 日の明期を 10 時間（10L）、11 時間 15 分（11.25L）、12 時間 30 分（12.5L）、14 時間（14L）とする 4 条件である。実験 B は 4 つの独立した暗室を用い、各暗室に飼育水槽を 1 水槽設置して行った。各暗室の天井には 20W 蛍光灯を 1 つ取り付けてあり、その蛍光灯の点灯時間をタイマーで制御することによって設定の日長時間となるようにした。明期の照度は、いずれの実験区とも飼育水槽の水面直上で約 80lx であった。その他の飼育条件は、実験 A と同様とした。実験 B は 1999 年 3 月 23 日まで継続し、飼育期間は 104 日であった。

実験 A, B とも、飼育スペースに制限があったため、各実験区で複数の水槽を設置することができなかった。しかしながら、実験 A, B ともに水温 25℃、日長時間が 10L と 14L となる 2 条件の実験区を設定し、これらの飼育条件における実験 A と実験 B の結果を比較することによって実験結果全体の信頼性を確認した。

実験結果の解析

実験 A, B ともに、実験期間中における雌イセエビの生殖腺の状態を確認するために 3~4 回雌イセエビをサンプリングした (表 2-2)。生殖腺の成熟状態を表すために、生殖腺指数 (GSI) と生殖腺の色調を用いた。GSI の算定は次の方法で行った。サンプリングした雌イセエビの頭胸甲長 (頭胸甲正中線上、左右の顎角前縁の交点から頭胸甲後縁までの長さ) をノギスを用いて 0.1 mm の単位まで測定し、その後生殖腺を取り出した。ティシュペーパーで十分に水分を取り除いた後に生殖腺の湿重量を電子天秤 (FX-3200, (株) エー・アンド・ディ) を用いて 0.1g の単位まで測定した。GSI 値の算出は以下の式を用いて行った。

$$I = W \times 10^5 / L^3 \quad (2-1)$$

ここで、 I は GSI, W は生殖腺の湿重量 (g), L は頭胸甲長 (mm) である。

また雌イセエビの生殖腺の色調については、Minagawa and Sano (1997) による 5 段階に加えて、未発達の状態を示す白色と、成熟進行期前期を示す薄オレンジ色の段階の間に成熟開始直後を示す薄ピンク色の段階を加えた 6 段階を用いて記録した。つまり、雌イセエビの未発達の生殖腺は白色であり、次第に成熟が進むにしたがって薄ピンク色、薄オレンジ色、オレンジ色へと色調を変化させ、その後産卵直前にはもっとも成熟が進んだ濃オレンジ色となる。そして産卵後、生殖腺は薄黄色を経て白色に戻る。この 6 段階の色調の出現割合によって生殖腺の成熟進行の程度を判断した。

実験 A, B とも、実験期間中の各個体の脱皮と産卵状況を記録した。各実験区の雌イセエビのうち 1 回以上産卵した個体の割合と 1 回以上脱皮した個体の割合をそれぞれ産卵率 (%) と脱皮率 (%) と定義し、それらの算出は、各実験の終了時に生存している個体の記録のみを用いて、以下に示す式で行った。

$$R_1 = F_p \times 100 / F_e \quad (2-2)$$

$$R_2 = F_m \times 100 / F_e \quad (2-3)$$

ここで、 R_1 は産卵率、 R_2 は脱皮率、 F_e は実験終了時に生存していた雌イセエビの個体数、 F_p は実験終了時に生存していた雌イセエビのうち 1 回以上産卵した個体数、 F_m は実験終了時に生存していた雌イセエビのうち 1 回以上脱皮した個体数である。

実験終了時における各実験区の生残率 (S , %) は以下に示す式により算定した。

$$S = (N_e + N_s) \times 100 / N_b \quad (2-4)$$

ここで、 N_b , N_e , N_s はそれぞれ、実験開始時の個体数、生残個体数、実験の途中でサンプリングした個体数である。

実験 A, B とも、実験区間の生残率、脱皮率、産卵率について χ^2 検定により有意差を確認した。また、実験開始から脱皮、あるいは産卵が起こるまでの期間、および各調査時の GSI 値については Kruskal-Wallis 検定を用いて実験区間での有意差を検討した。検定の結果有意差が見られた時は、米澤ら (1988) によるノンパラメトリック多重検定法を用いて有意差のある実験区の組み合わせを調べた。さらに、各実験区における実験開始時の GSI 値とその後の調査時の GSI 値について Mann-Whitney の U 検定を用いて比較した。

2-3 結果

以下に示すように実験 A と実験 B で共通する 2 条件 (水温 25℃, 日長時間 10L と 14L) で飼育した雌イセエビでは、生残率、産卵率、脱皮率、GSI 値に実験 A と実験 B の間で違いが見られなかった。したがって、今回の実験結果は雌イセエビの生殖腺の成熟、産卵におよぼす水温と日長時間の影響を適切に示していると考えられたことから、各実験で得られた結果の解析を進めた。

生残

実験 A, B ともに、実験終了時における各実験区の生残率には有意差は見られなかったが (χ^2 検定, $P > 0.05$) (表 2-3), 実験 A では飼育水温が 13℃の実験区にのみへい死が見られ、13℃ではやや生残に悪影響がある可能性が考えられた。日長時間は、イセエビの生残に影響を与えることはなかった。

実験 A

実験開始時の雌イセエビの GSI 値は 0.8 ± 0.1 (平均 ± 標準偏差, $N=5$)、生殖腺の色調は 4 個体が白色、1 個体が薄ピンク色であった (図 2-3, 2-4)。これらのことは、実験開始時のほとんどの雌イセエビでは生殖腺の成

表 2-3. 実験 A, B の終了時における雌イセエビの生残率

実験	実験区	日長時間 明期：暗期 (hs)	水温 (°C)	生残率 (%)
A	1	10 : 14	13	86.7
	2		19	100
	3		25	100
	4	14 : 10	13	93.3
	5		19	100
	6		25	100
B	1	10 : 14	25	100
	2	11.25 : 12.75	25	100
	3	12.5 : 11.5	25	100
	4	14 : 10	25	100

熟が始まっていないことを示していた。

日長時間が長日条件である 14L では、すべての水温で雌イセエビの生殖腺の成熟が進み、そして高水温ほど成熟速度は速かった (図 2-3, 2-4)。14L, 25°C の条件で飼育し、実験終了時に生残していた 5 個体の雌イセエビはすべて産卵した (表 2-4)。これら 5 個体のうち、実験開始から産卵するまでの期間に 3 個体が脱皮したが、2 個体は脱皮することなく産卵した。産卵の前に脱皮しなかった個体は、脱皮した個体より早く産卵する傾向が見られたが、統計上の有意差は認められなかった (Mann-Whitney の U 検定, $P > 0.05$) (表 2-4)。14L, 19°C で飼育した雌イセエビには産卵が見られなかったが、実験終了時の GSI 値は 7.3 ± 1.7 (平均 $\pm$ 標準偏差,

N=5) とかなり大きく (図 2-3), 生殖腺の色調はすべての個体で濃オレンジ色となっており (図 2-4), 産卵が近いと推測された。

短日条件である 10L では、生殖腺の成熟の様子は水温によって異なり、25°C では実験期間を通じて生殖腺の成熟は進まなかった (図 2-3, 2-4)。19°C においても GSI 値には変化が見られなかったが、実験終了時における生殖腺の色調は 5 個体中 2 個体で薄オレンジ色に変化しており、一部の個体では生殖腺の成熟が進みつつあると判断された。13°C で飼育した雌イセエビでは、実験終了時の GSI 値は開始時のそれと比較して有意に大きくなっており (Mann-Whitney の U 検定, $P < 0.05$) (図 2-3), また生殖腺の色調でも 4 個体中 1 個体で薄オレンジ色、2 個体でオレンジ色となっていたことから、成熟が徐々に進んでいると判断された。10L としたすべての水温区で脱皮が見られ (表 2-4), 脱皮率は 13°C, 19°C より 25°C で大きい傾向にあったが、統計上の有意差は見られなかった (χ^2 検定, $P > 0.05$)。

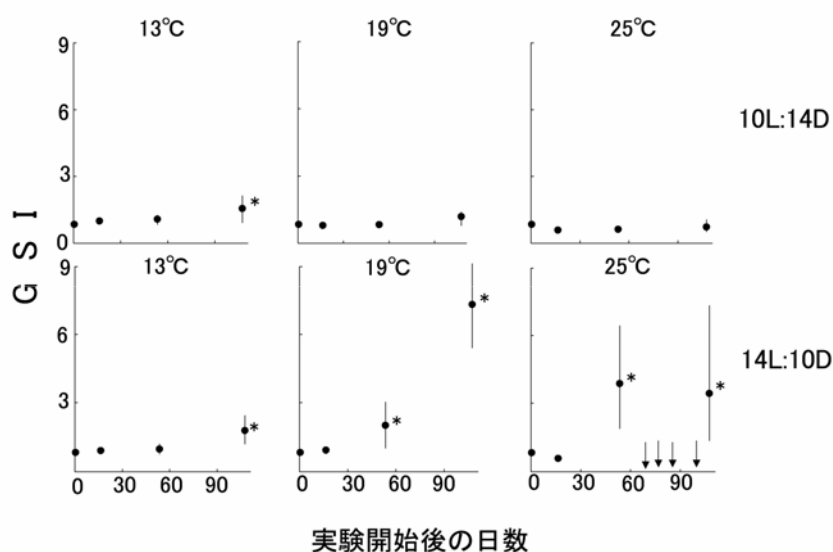


図 2-3. 実験 A における 6 実験区の生殖腺指数(GSI)の推移 (●: 平均, 縦棒: 範囲, 調査個体数は表 2 を参照). 矢印は産卵を示す. * 印のある調査時の GSI は、開始時の GSI との間に有意差があることを示す

表 2-4. 実験 A の間に産卵, および脱皮を行った雌イセエビの割合と, 産卵, および脱皮を行うまでの実験開始後の期間 (N: 実験終了時に生存していた個体数)

実験区	日長時間 明期: 暗期 (hs)	水温 ℃	N	産卵した個体の割合 %	産卵するまでの期間 日 (平均±標準偏差)	脱皮した個体の割合 %	脱皮する間での期間 日 (平均±標準偏差)
1	10:14	13	4	0 ^a	—	25	60
2	(10L)	19	5	0 ^a	—	20	20
3		25	5	0 ^a	—	80 ^A	79.8±6.1
4	14:10	13	5	0 ^a	—	0 ^a	—
5	(14L)	19	5	0 ^a	—	0 ^a	—
6		25	5	100 ^A	78.0±7.1 ^{*1} 97.7±9.1 ^{*2}	60 ^A	62.3±11.9

産卵した個体の割合と脱皮した個体の割合について, aAの間で有意差あり (χ^2 検定, $P<0.05$)

*1: 産卵前に脱皮しなかった個体の期間 (N=2). *2: 産卵前に脱皮した個体の期間 (N=3)

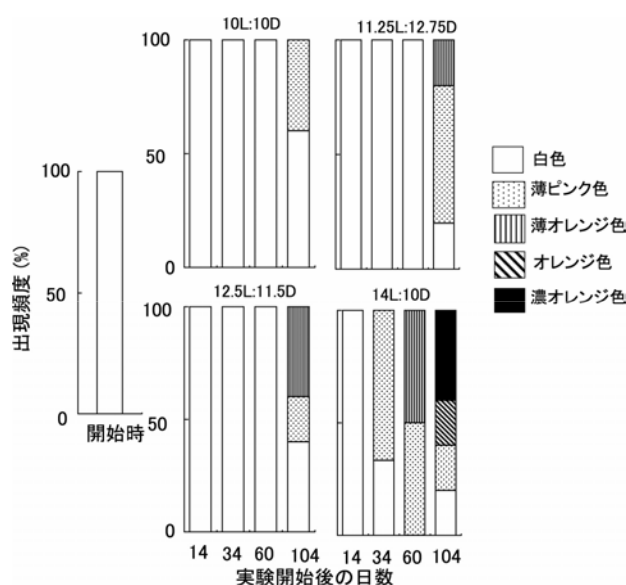


図 2-4. 実験 A における開始時と各調査時における 6 実験区の卵巣の外見色 (調査個体数は表 2-2 を参照)

実験 B

実験開始時の雌イセエビの GSI 値は 0.7 ± 0.1 (平均±標準偏差, $N=9$), 生殖腺の色調はすべての個体で白色であった (図 2-5, 2-6)。これらのことから, 実験開始時ではすべての雌イセエビで生殖腺の成熟が始まっていないと考えられた。

10L, 11.25L, 12.5L で飼育した雌イセエビの GSI 値と生殖腺の色調は, 実験開始後 14 日目, 34 日目, 60 日目の調査では実験開始時と比較して違いが見られず, 生殖腺の成熟は進んでいなかった。14L で飼育した雌イセエビに関しても, 14 日目の調査では GSI 値, 色調ともに変化が見られなかったが, 34 日目の調査では 60%の個体で生殖腺の色調に変化が見られ, 薄ピンク色に変化していた (図 2-6)。60 日目の調査では GSI 値についても開始時と比較して有意に大きくなっていた

(Mann-Whitney の U 検定, $P<0.05$) (図 2-5)。

その後, 14L で飼育した雌イセエビは, 5 個体中 4 個体で産卵した (表 2-5)。

実験終了時の調査では, 12.5L で飼育した雌イセエビの GSI 値は 1.2 ± 0.6 (平均±標準偏差, $N=5$) と開始時と比較して大きくなっており (図 2-5), 生殖腺の色調も 5 個体中 3 個体で薄ピンク色, または薄オレンジ色に変化していた (図 2-6)。11.25L で飼育した雌イセエビでは, GSI 値に変化は見られなかったが, 生殖腺の色調では 5 個体中 3 個体で薄ピンク色, 1 個体で薄オレンジ色に変化していた。したがって, 11.25L と 12.5L の条件では 14L と比較してかなり遅いものの, 多くの個体で生殖腺の成熟が進行していたと判断された。10L では, 実験終了時に 5 個体中 2 個体の生殖腺が薄ピンク色となっていたものの, 生殖腺

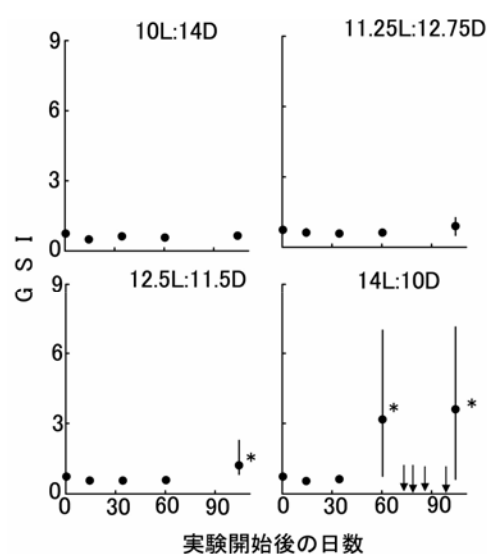


図 2-5. 実験 B における 4 実験区の生殖腺指数(GSI)の推移 (●: 平均, 縦棒: 範囲, 調査個体数は表 2 を参照). 矢印は産卵を示す. *印のある調査時の GSI は, 開始時の GSI との間で有意差があることを示す

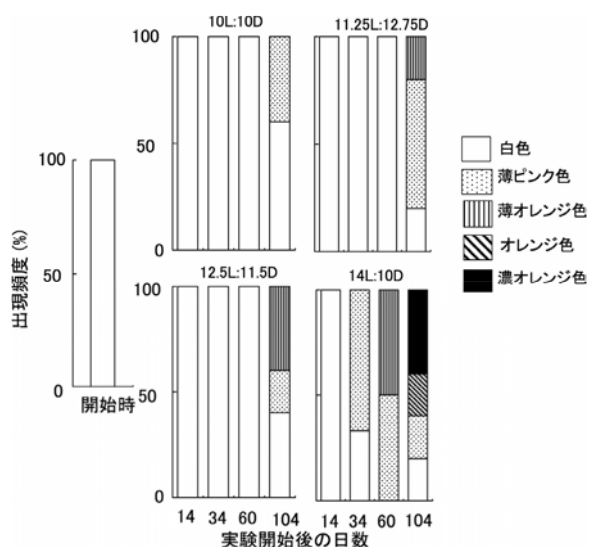


図 2-6. 実験 B における開始時および各調査時における 4 実験区における 4 実験区の卵巣の色調 (調査個体数は表 2-2 を参照)

の成熟の進行を示す顕著な変化は見られなかった。

実験 B ではすべての実験区で脱皮が見られたが、10L、11.25L、12.5L ではすべての個体が脱皮したのに対し、14L では 1 個体が脱皮したのみであり、脱皮率には 14L とその他の日長時間との間で有意な差が認められた (χ^2 検定, $P < 0.05$) (表 2-5)。

2-4 考察

雌イセエビの生殖腺の成熟と産卵におよぼす日長時間と水温の影響を検討したところ、水温と日長時間はそれぞれ独立して影響を与えるのではなく、これら 2 条件が相補的に影響を与えることが明らかとなった。つまり、長日条件 (14L) では今回設定したすべての水温で生殖腺の成熟が進行し、また成熟の進行は水温が高いほど速かった。一方、短日条件 (10L) では水温によって成熟の様子が大きく異なり、13℃では長日条件と同じように

生殖腺の成熟は徐々に進行したが、19℃ではかなり生殖腺の成熟の進行が抑制されており、25℃では成熟が進行しなかった。このことから、飼育条件下において雌イセエビの生殖腺の成熟を確実に進行させるには、日長時間を長日条件とする必要があり、また生殖腺成熟の進行速度を制御するには、日長時間を長日条件とした上で飼育水温を調整することが有効であると考えられた。

生殖腺が成熟する過程を明らかにするために、あるいは人為的に成熟を制御するために、これまで多くの甲殻類で生殖腺の成熟におよぼす環境要因の影響が調査されている (例えば, Rice and Armitage 1974, Chittleborough 1976, Lipcius and Herrnkind 1985, 1987, Crocos and Kerr 1986, Han 1988, Nakamura 1988, Chávez Justo *et al.* 1991, Han and Kim 1993)。*Panulirus cygnus* では、生殖腺成熟サイクルを調整するもっとも重要な環境要因は水温であり、1 年の水温変動によって春と夏が産卵期となるように生殖腺の成熟が調整されている (Chittleborough 1976)。しかしながら、温帯域と亜熱帯域に生息する多くの甲殻類では、イセエビで見られたように水温と日長時間の相補作用によって生殖腺の成熟が影響を受けている (Laubier-Bonichon and Laubier 1976, Crocos and Kerr 1986, Lipcius and Herrnkind 1987, Han and Kim 1993)。Laubier-Bonichon and Laubier (1976) は、クルマエビ *Maruspenaeus japonicus* の産卵におよぼす水温と日長時間の影響を調査し、水温 26℃、日長時間 16 時間の条件、あるいは水温 20℃、日長時間 13 時間 30 分の条件と比較して水温 24℃、日長時間 14 時間 45 分では産卵頻度が高かったと報告している。生殖腺の成熟と産卵を誘発する水温と日長時間の条件は、種により、また同じ種でも系群により異なるとされており、それは産卵期や生息場所の違いによって水温と日長時間への反応が異な

表 2-5. 実験 B の間に産卵、および脱皮を行った雌イセエビの割合と、産卵、および脱皮を行うまでの実験開始後の期間 (N: 実験終了時に生存していた個体数)

実験区	日長時間 明期: 暗期 (hs)	水温 ℃	N	産卵した個体の割合 %	産卵するまでの期間 日 (平均±標準偏差)	脱皮した個体の割合 %	脱皮するまでの期間 日 (平均±標準偏差)
1	10:14 (10L)	25	5	0 ^a	-	100 ^A	68.3±17.2
2	11.25:12.75 (11.25L)	5	5	0 ^a	-	100 ^A	83.8±13.6
3	12.5:11.5 (12.5L)	5	5	0 ^a	-	100 ^A	69.6±6.1
4	14:10 (14L)	5	5	80 ^A	73.3±7.5 ^{*1} 94 ^{*2}	20 ^a	68

産卵した個体の割合と脱皮した個体の割合について、aAの間で有意差あり (χ^2 検定, $P < 0.05$)

*1: 産卵前に脱皮しなかった個体の期間 (N=3). *2: 産卵前に脱皮した個体の期間 (N=1)

ることが要因となっている (Meusy and Payen 1988)。

井上 (1981) は雌イセエビにおける生殖腺の状態を観察し、1 月中旬には卵形成が観察されるので、卵形成が日長時間の長日化と関係している可能性があるとしている。しかしながら今回の調査において、水温 13℃ の条件では日長時間の長短にかかわらず生殖腺の成熟は徐々に進行した。このことは、三重県でイセエビが生息する海域における冬季の水温条件では、日長時間の変化が雌イセエビの生殖腺の成熟を誘引する刺激にならないことを示している。アメリカンロブスター *Homarus americanus* においても、冬の水温条件 (0~5℃) では日長時間の長日化は *H. americanus* の産卵を誘発する条件にはならないとされている (Aiken and Waddy 1985, 1990)。甲殻類における生殖腺の成熟開始を誘引する条件に関して、テナガエビ *Macrobrachium nipponense* では春季の水温の上昇が誘引条件と報告されており (Han 1988)、また *Panulirus cygnus* についての Chittleborough (1976) の報告でも、水温の上昇が生殖腺成熟を誘引していることを示唆している。しかしながら、イセエビに関しては短日条件下における高水温条件では生殖腺の成熟が抑制されたことから、水温の上昇のみが成熟を誘引する条件として働いていないことは明らかである。今回実験を開始した 12 月上旬には生殖腺の成熟が開始していることを示す顕著な外観の変化は認められなかったものの、水温 13℃ で飼育した場合には長日と短日のいずれの条件においても同じように成熟が進行したこと、12 月上旬では既に生殖腺の成熟の進行が始まっていた可能性も考えられる。自然海域における 12 月は水温の低下期であり、日長時間はもっとも短い時期にあたる (図 2-1)。12 月上旬に生殖腺の成熟が開始されていたと仮定した場合、*Homarus americanus* では短日条件が初期の卵黄蓄積に不可欠であるとされている (Nelson 1986) ことから、イセエビにおいても一定期間の短日条件が成熟開始を誘引する要因になっている可能性が考えられる。イセエビの成熟と環境条件との関係についての知見が限定されている現在、ここで生殖腺の成熟を誘引する要因について議論することは困難であり、今後成熟を誘引する要因について明らかにするには、飼育開始時期を違えた同様の飼育実験が不可欠である。また、生殖腺の成熟は基本的には成熟促進ホルモン

や抑制ホルモン等内分泌系によって制御されていることから (Aiken and Waddy 1980)、今後成熟に関与するホルモンの分泌と環境要因の関係を調査することにより、より確実に成熟誘引条件を明らかにすることができると考えられる。

これまで、甲殻類の生殖腺の成熟を進める臨界日長時間について、2, 3 の種で調査されており、これらの種では臨界日長時間は 12 時間程度と報告されている (Nelson *et al.* 1983, Aiken and Waddy 1990)。今回の実験 B の結果から、水温 25℃ の条件で雌イセエビの生殖腺の成熟をすみやかに進行させるための臨界日長時間は 12.5L と 14L の間にあることが明らかとなった。ただし、実験 A では短日条件 (10L) が生殖腺の成熟を抑制する効果は 25℃ より 19℃ の方が弱く、13℃ では生殖腺の成熟に対する日長時間の影響が見られなかったことから、この臨界日長時間は水温によって変化することが考えられる。実験 A の結果は、生殖腺の成熟を促進する臨界日長時間は水温が低くなるにしたがって短くなる可能性を示している。

多くの甲殻類において、脱皮と生殖腺の成熟は同時には起こらず、相反する現象と考えられている (Chávez Justo *et al.* 1991, Quackenbush and Herrnkind 1983)。雌のイセエビでも、この関係は実験 B の結果で確認され、水温 25℃ において生殖腺の成熟を相当に抑制する条件である日長時間 (10~12.5L) での脱皮率は、成熟がすみやかに進行する条件 (14L) での脱皮率より大きかった。また実験 A でも脱皮率がもっとも大きかった飼育条件は産卵が抑制された 25℃、10 L の条件であった。このことは、Chávez Justo *et al.* (1991) が *Macrobrachium nipponense* で報告しているように、高水温、かつ短日条件では雌イセエビの脱皮頻度が高くなり、したがって成長が速くなる可能性を示している。

第3章 イセエビのフィロゾーマ幼生の成長様式

3-1 はじめに

フィロゾーマ幼生の成長を表す指標として、脱皮回数にもとづく齢（または脱皮齢, instar）、幼生の形態変化にもとづく期（stage）、あるいは体長が用いられる。齢に関して、ふ化幼生は1齢幼生であり、以後脱皮を経るごとに齢数が1ずつ増加する。幼生期における脱皮回数が少ない種、あるいは幼生を個別に飼育する場合では、個体ごとの齢を特定することが可能であることから、成長を表す指標として齢が用いられる場合が多い（Robertson 1968, Takahashi and Saisho 1978, Ito and Lucas 1990, Mikami and Greenwood 1997a）^{※4}。しかし、イセエビのように幼生期間が長く、脱皮回数が多い種では、成長に従って脱皮間隔の個体差が次第に大きくなり、幼生を個別で飼育する場合を除いて各個体の脱皮回数を特定することができなくなる。また、個別飼育等で幼生の齢数が確認できる場合であっても、脱皮あたりの体長の伸長量、形態変化に個体差が大きくなり、その結果同じ齢であっても体長や形態に大きな違いが見られるようになる。これらのことから、幼生の成長を表す指標として齢を用いることは不適切となり、期が用いられることになる（井上 1981, Minagawa 1990a, Radhakrishnan and Vijayakumaran 1993, Matsuda and Yamakawa 2000）。期による成長の区分は、齢数を特定できない天然採集の幼生の成長段階を表す場合に一般的である（Johnson 1956, 1968a,b, Michel 1969）。幼生期の成長に伴う形態変化が著しくない場合には体長が指標とされる（Matsuda and Yamakawa 1997）。

期を成長の指標として用いる場合は、あらかじめ幼生の成長に伴う形態変化を明らかにしたうえで、適切な形質に注目し、その発達段階にもとづいて幼生期を区分しておく必要がある。イセエビ幼生の飼育条件下における

幼生期間は約1年であり（飼育水温 24～27℃）、その間20数回の脱皮を行う。この間に体長約1.5mm（ふ化時）から約30mmにまで成長し、プエルルス幼生へと変態する（Yamakawa *et al.* 1989, Kittaka and Kimura 1989, Sekine *et al.* 2000）。イセエビのフィロゾーマ幼生期の形態変化について、井上（1981）は複数の年度にわたるサンプリングによって得られた112個体の標本をもとに検討し、フィロゾーマ幼生期を11期に区分した。しかしながら、この井上による調査では体長23mm以上の幼生は体長29.64mmの1個体のみで、比較的大きい幼生の標本が少ないこと、フィロゾーマ幼生を同定する際に重要な形質となる第2小顎の形態変化の観察がなされていないこと、体長約1.5mmのふ化幼生ですでに第2触角の中程に分節が観察できるが、井上はこの分節ができるのは体長7.3mmとしていること、フィロゾーマ幼生には存在しない額角を形態区分の際に重要な形質として記述していること、などから形態の観察が十分になされたとは言いがたい。

また、イセエビ幼生の脱皮間隔、脱皮あたりの成長量については、Saisho（1962）によって体長5.6mmまでの飼育結果にもとづいて報告されているが、幼生期全般を通じて報告された事例はこれまでのところ見られない。また、フィロゾーマ幼生の成長にともなう湿重量および乾燥重量の変化についても今まで調査されたことがなく、幼生の成長の様子についてはほとんど明らかになっていない。

これらのことから、第3章では飼育条件下におけるイセエビ幼生の成長の様子を明らかにすることを目的に、フィロゾーマ幼生期全般を通じた齢の期間、体長、体重（湿重量と乾燥重量）、および形態の変化について調査した。

※4 幼生期における脱皮回数が少ない種では齢数と期数が一致する（例えば Robertson 1968）。この場合には、齢と期が同義で用いられている。

3-2 フィロゾーマ幼生の体長と脱皮間隔の変化

3-2-1 材料と方法

試験に用いた幼生は、1997年7月20日に1個体の親エビからふ化した幼生のうちの10個体である。幼生の飼育は、 $0.2\mu\text{m}$ のフィルターでろ過した海水を100ml入れたガラス容器（容量120ml）に幼生を個別に収容して止水で行った。日齢100以降は幼生の成長で飼育容器が小さくなったので、容量400mlのガラス容器（飼育水量は350ml）に収容した。そして、すべての幼生が死亡、もしくはプエルルス幼生に変態するまで飼育を継続し、その間の各齢での個体毎の体長、齢の期間を記録した。体長の測定は、それぞれの脱皮の2~7日後に万能投影機（V-12A、ニコン株）を用いて行った。体長は幼生の正中線上における頭甲部の前縁から腹部の後端までの長さとし、尾節が分化した後には尾節の後端までとした（図3-1）。脱皮あたりの体長の伸長量は、脱皮後の体

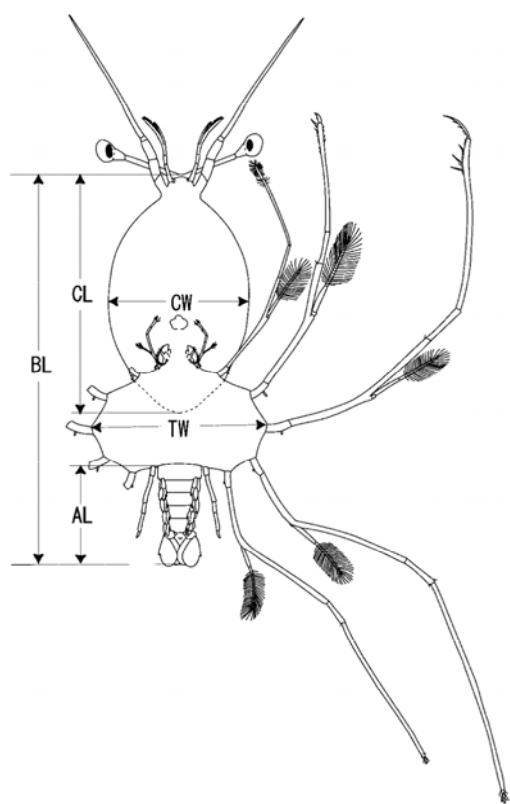


図3-1. イセエビのフィロゾーマ幼生の体軀各形質の測定箇所
(BL: 体長, CL: 頭甲長, CW: 頭甲幅, TW: 胸部幅, AL: 腹部長)

長から脱皮前の体長を差し引くことによって算出した。

餌料には、幼生が5齢になるまではアルテミアのノープリウス（体長約0.6mm）を単独で用い、5齢以降は珪藻の *Phaeodactylum tricornutum* を用いて養成したアルテミア（イセエビ幼生の成長に応じて体長1mmから6mmまで養成）とムラサキイガイ生殖腺を併用した。アルテミアの投与量は、ノープリウスで飼育水1mlあたり2個体、その後アルテミアの体長が大きくなるにしたがって投与密度を小さくし、体長6mmのアルテミアでは0.3個体とした。ムラサキイガイ生殖腺の投与量は、幼生の体長が10mm程度までは 1mm^3 程度に細かく切ったもの（以下、小サイズ）を約10粒、それ以降は若干大きくし 4mm^3 程度に切ったもの（以下、大サイズ）を約10粒とした。飼育水温は、成長の速い個体の体長が15mm程度となった日齢130までは 26°C 、第4章で記述するように体長が15mm程度になると飼育適水温が低下するので、日齢131以降約1週間かけて水温を 24°C まで低下させ、以後飼育が終了するまで 24°C とした。飼育水は毎日全量を交換し、その際に餌料の交換、脱皮とへい死の有無の確認を行った。幼生の飼育は、自然光を遮るために窓に暗幕を張った実験室で行い、照明は蛍光灯のみで行った。1日の日長時間は、蛍光灯の点灯、消灯をタイマーで行うことによって12時間(12L:12D)で一定とした。明期の照度は約300lxであった。飼育水には適宜、硫酸ストレプトマイシンを $10\text{mg}/\text{l}$ の濃度で添加した。第4章で報告するように、後期幼生では脱皮した直後に水槽中に水流を生じさせることで脱皮直後のへい死が防止できることから、幼生の体長が15mm程度になった後には、脱皮直後に可能な限りピペットを用いて水槽中に水流を生じさせることとした。

3-2-2 結果

飼育した10個体の幼生のうち、5個体が飼育途中でへい死した。へい死が見られた日齢は、75, 126, 129, 239, 318であった（図3-2）。へい死の原因は、中腸腺の白濁が症状である細菌性の疾患と考えられるものが2個体、腸管が閉塞したことによるものが1個体、脱皮が

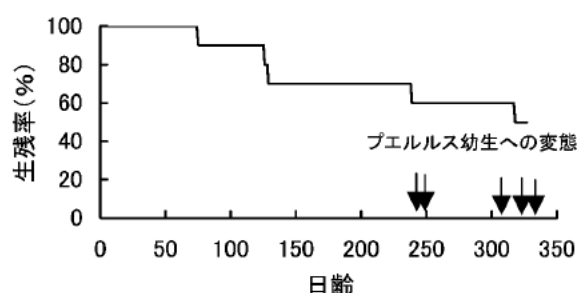


図 3-2. 個別飼育したイセエビのフィロゾーマ幼生の生残率の推移

途中で停止したことによるものが2個体であった。プエルルス幼生へ到達したのは5個体であり、これら5個体のフィロゾーマ幼生の期間は245～326日（平均289.0日）、齢数は22～29（平均26.2）、最終齢の体長は28.45～33.05mm（平均30.28mm）であった。

変態が最も早かった個体と最も遅かった個体の体長の変化を図3-3に示した。日齢150程度まではこれらの幼生の体長にほとんど差が見られなかったが、その後脱皮あたりの体長の伸長量に大きな差が見られるようになり、体長の差も大きくなった。また最終齢の体長にかなりの違いもあり（29.60mmと33.05mm）、したがって変態の時期に約2.5ヶ月の差が生じた（図3-3）。

飼育した10個体の幼生のふ化時における体長は $1.55 \pm 0.01\text{mm}$ （平均±標準偏差）であり、10齢で $7.69 \pm 0.39\text{mm}$ （同、N=10）、20齢で $16.30 \pm 2.54\text{mm}$ （同、N=7）、25齢で $20.95 \pm 3.16\text{mm}$ （同、N=4）となった（図3-4）。脱皮あたりの体長の伸長量は、体長が約5mmまでは次第に大きくなったが、その後は体長約15mmまで1mm前後ではほぼ一定であった（図3-5）。体長15mm

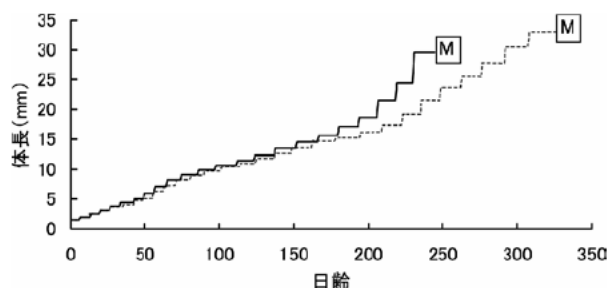


図 3-3. 個別飼育でプエルルス幼生へ変態した5個体のイセエビのフィロゾーマ幼生のうち、もっとも早く変態した幼生の成長（実線）ともっとも遅く変態した幼生の成長（破線）
飼育水温は日齢130まで26℃、以後は24℃とした。（M: 変態）

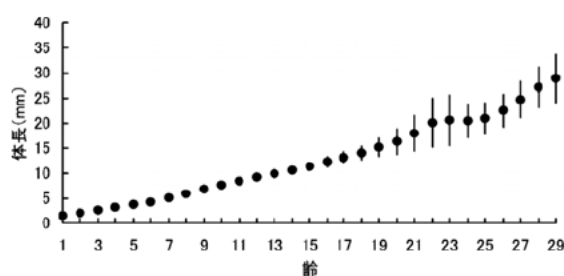


図 3-4. 個別飼育したイセエビのフィロゾーマ幼生の各齢における体長（●：平均、縦棒：範囲）

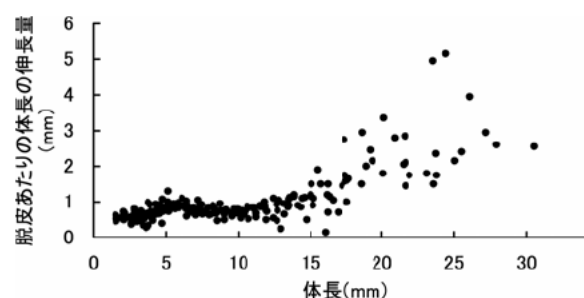


図 3-5. 個別飼育したイセエビのフィロゾーマ幼生における脱皮あたりの体長の伸長量の成長に伴う変化

以降は脱皮あたりの体長の伸長量は急激に大きくなり、また個体差についても大きくなった。

脱皮あたりの成長率（（脱皮後の体長－脱皮前の体長）／脱皮前の体長×100，%）と体長の関係では、体長1.5mmの幼生（1回目の脱皮）は30～40%であったが、その後体長15mm前後までは次第に減少し体長約15mmで4～10%となった（図3-6）。その後は体長の伸長とともに成長率は次第に大きくなった。

各齢の期間は1齢で 6.5 ± 0.5 日（平均±標準偏差、

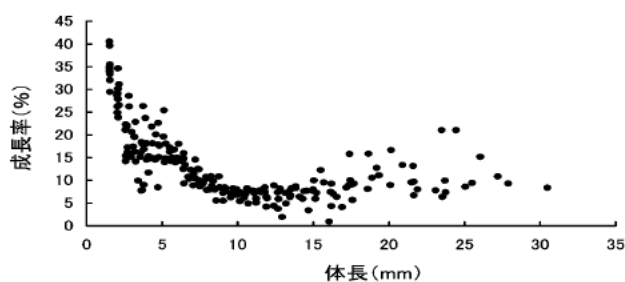


図 3-6. 個別飼育したイセエビのフィロゾーマ幼生における脱皮あたりの成長率（（脱皮後の体長－脱皮前の体長）／脱皮前の体長×100）の成長に伴う変化

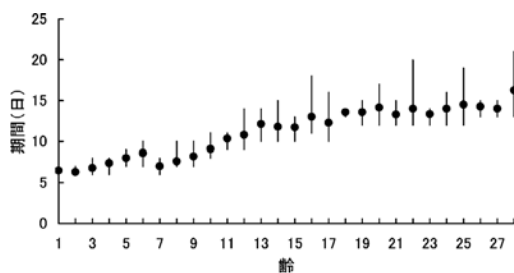


図 3-7. 個別飼育したイセエビのフィロゾーマ幼生の各齢の期間
(●: 平均, 縦棒: 範囲)

N=10), 2 齢で 6.3 ± 0.5 日 (同, N=10) とほぼ同じであったが, 3 齢以降は次第に長くなり, 6 齢で 8.6 ± 1.1 日 (同, N=10) となった。7 齢では 7.0 ± 0.5 日 (同, N=10) と若干短くなったが, その後は再び齢の期間が長くなり, 20 齢以降は約 14 日でほぼ一定になった (図 3-7)。齢の期間の個体差は, 12 齢以降大きくなり, 齢によっては 1 週間程度の差が見られた。

3-2-3 考察

飼育されたイセエビ幼生の期間について, Yamakawa *et al.* (1989) は 307 日 (1 個体, 飼育水温 $24 \sim 26^{\circ}\text{C}$), Kittaka and Kimura (1989) は 340 日と 391 日 (2 個体, 飼育水温 $24 \sim 28^{\circ}\text{C}$), Sekine *et al.* (2000) は 231 ～ 417 日 (136 個体, 飼育水温 $24 \sim 27^{\circ}\text{C}$) と報告しており, 本研究で飼育したイセエビ幼生の期間 (245～326 日) もこれまでに報告された期間の範囲内に入る。

今回, 1 個体の親エビから同一日にふ化した幼生を同じ方法で飼育したが, プエルルス幼生へ変態した 5 個体の幼生の期間は, 最短と最長で約 2.5 ヶ月もの差があった。この要因として, 飼育技術が満足すべきレベルにまで到達しておらず, 個体による成長差が大きくなったことが考えられるが, 今回の生残率は 50% と比較的高いことを考えると, むしろイセエビの幼生期間には本来かなりの個体差があると考えの方が適当であるかもしれない。Sekine *et al.* (2000) の報告でも, 飼育されたイセエビ幼生の期間には約 6 ヶ月間もの相当な幅が生じており, 著者らは自然においてもプエルルス幼生が採集できる期間がかなり長く続くことから, 幼生の期間に相当な幅があることはイセエビの特徴であろうと述べている。

幼生の体長と脱皮あたりの体長の伸長量の関係では, 体長 5mm 前後と 15mm 前後を境に傾向が異なっており, 体長 5mm 前後までは次第に体長の伸長量が増加したが, その後は約 1mm でほぼ一定となった。そして, 体長が 15mm 前後以上になると再び成長にしたがって伸長量が大きくなった。飼育した幼生の行動についても, 体長 5mm 前後を境に変化が見られた。つまり, ふ化直後の幼生は強い正の趨光性を示すが, この正の趨光性は齢が進行するにしたがって弱くなり, 体長 4～5mm 前後では通常負の趨光性を示すようになる。税所 (1966) も, イセエビ幼生は 4 齢を境に光に対する反応が変化すると報告している。以上のことは, 体長 5mm と 15mm 前後を境界に成長の様子と行動に変化が生じることを示している。したがって, イセエビの幼生期を大きく区分する場合には, 体長 5mm 前後と 15mm 前後を境とする 3 つの段階 (初期, 中期, 後期) を用いることが適当と考えられる。今後, 飼育方法についてもこれらの段階ごとに検討する必要がある。なお, 以後この論文中においてフィロゾーマ幼生期を大きく区分する際には, これら 3 つの区分 (初期, 中期, 後期) を用いることとする。

齢の期間は, 2, 7 齢を除いて 20 齢程度までは成長とともに次第に長くなったが, その後は約 2 週間で一定となった。Kittaka and Kimura (1989) も, イセエビの後期幼生の脱皮間隔は 11～12 日でほぼ一定と報告している。7 齢で一時的に期間が短くなった要因としては, 餌料の変化が考えられる。5 齢まではアルテミアのノープリウスを単独で用い, 5 齢以降は養成したアルテミアとムラサキイガイ生殖腺を併用した。ムラサキイガイ生殖腺はアルテミアより餌料価値が高いと考えられており (Kittaka 1994b), ムラサキイガイ生殖腺投与の効果が 7 齢の期間の短縮として現れたと推測できる。

3-3 フィロゾーマ幼生の湿重量と乾燥重量の変化

3-3-1 材料と方法

幼生の重量を測定するための試料を得るために, 1998 年 7 月 27 日に 1 個体の親エビからふ化した幼生のうち

の 2000 個体を 40l 容アクリルボウル水槽（日本栽培漁業協会 1996）2 槽に収容し、流水式で飼育した。飼育時の水温は、ウォーターバスと海水温度調節機（アクアトリナーポータブル APS-206A, 小糸工業㈱）を用いて前項の個別飼育における水温とほぼ同様になるように調整した。餌料についても前項の個別飼育と同様のものを用いたが、アルテミアの投与量は個別飼育より若干少なくし、体長 6mm のアルテミアでは飼育水 1ml あたり 0.1 個体とした。ムラサキイガイ生殖腺の投与量は、幼生の体長が 10mm 程度までは小サイズのものを各水槽に 150～200 粒、それ以降は大サイズのものを 50～100 粒とした。注水量は飼育当初で 1 時間あたり 20l (0.5 回転/h) とし、以後幼生の成長とともに 1 時間あたり 80l (2 回転/h) まで増加させた。飼育期間中、毎朝サイフォンを用いて前日に投与したムラサキイガイ生殖腺を除去するとともに、前日に投与したアルテミアについても排水ネットのメッシュをアルテミアは通し、フィロゾーマ幼生は通さない程度の大きさのものに取り替えることによって排出した。前日に投与したアルテミアの排出後、排水ネットのメッシュをアルテミアを通さない小さなサイズのものに取り替え、新たに用意したムラサキイガイ生殖腺とアルテミアを給餌した。ムラサキイガイ生殖腺の除去の際にはへい死した幼生も同時に取り上げ、その個体数を記録した。飼育水槽は 1 週間に 2 回、あらかじめ次亜塩素酸ナトリウムで滅菌した水槽と交換した。湿重量、および乾燥重量を測定するための幼生のサンプリングは、1 齢から 5 齢までは各齢で 2～4 回、以後は 1 週間毎に行った。幼生の生残数が減少した日齢 200 以降は 2 週間に 1 回程度とした。5 齢までの湿重量と乾燥重量の測定は、測定時ごとに 1 齢（平均体長 1.54mm, N=30）で 50 個体、2 齢（同 2.06mm, N=30）で 40 個体、3 齢（同 2.59mm, N=30）で 30 個体、4 齢（同 2.99mm, N=30）で 20 個体、5 齢（同 3.46mm, N=30）で 10 個体を 1 群として、各齢 3 群を用いて行った。そして、各群の重量の測定値を個体数で割り、1 個体の重量を算出した。6 齢以降は、個体ごとに重量を測定した。幼生の湿重量の測定は、あらかじめ体長を測定し、2 時間絶食

させた幼生を 3.5% 硝酸アンモニウムで洗浄した後、ろ紙を用いて余分な水分を除き、ただちにアルミ箔上に移して測定した。乾燥重量の測定は、湿重量を測定した幼生を 60℃ に保ったオープン中に 24 時間保持し、その後デシケーター中で室温になるまで保持した後に行った。湿重量、乾燥重量は、電子天秤（1712MP8, ザルトリス社）を用いて測定した。

飼育期間中の生残率 (S) は、以下の式 (3-1) に示すように重量の測定を行うために行ったサンプリングとサンプリングの間の生残率を求め、その生残率を累積的に掛け合わせることで算定した。

$$S = \prod_{i=0}^{n-1} S_i \quad (3-1)$$

ここで、 S_i : 第 i 回目のサンプリング後から第 $i+1$ 回目のサンプリングまでの生残率である。

3-3-2 結果

試料を得るための幼生飼育では、ふ化後約 2 週間から幼生の胸脚、および触角の先端が壊死する疾病が見られ、生残率は次第に低下した (図 3-8)。この疾病は飼育終了まで続いた。また、重量の測定のために幼生を定期的にサンプリングしたことから、プエルルス幼生まで到達したのは 2 個体のみであった。

1 齢から 5 齢までの日齢と湿重量、および乾燥重量の変化を図 3-9 に示した。同一齢内 (つまり同一体長)

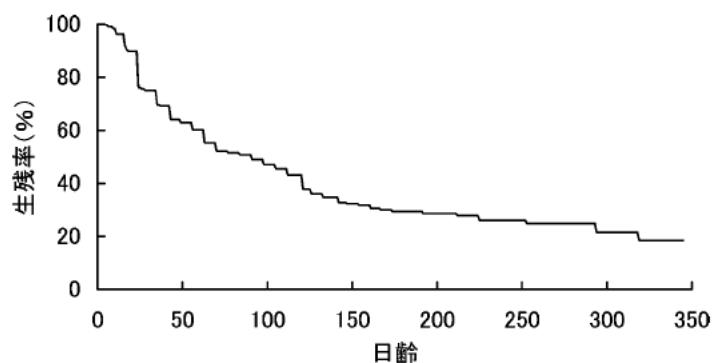


図 3-8. 体重量を測定したイセエビのフィロゾーマ幼生飼育群における生残率の推移

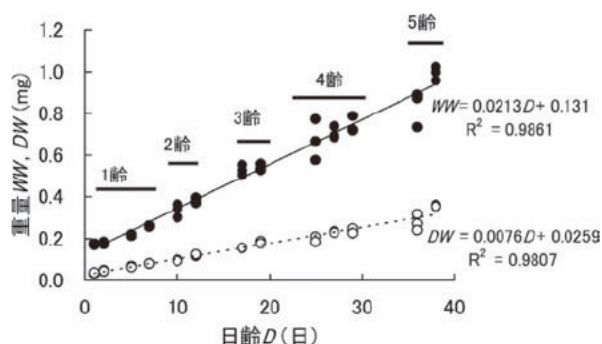


図 3-9. イセエビのフィロゾーマ幼生の日齢(D)と湿重量 WW (●)および乾燥重量 DW (○)の関係

でも湿重量 (WW , mg), 乾燥重量 (DW , mg) は日齢 (D , 日) の進行とともに大きくなり, 日齢とこれら重量の関係は以下に示した 1 次関数で示された (R 値はともに 1% レベルで有意)。

$$WW = 0.0213D + 0.1310 \quad (R^2 = 0.9861) \quad (3-2)$$

$$DW = 0.0076D + 0.0259 \quad (R^2 = 0.9807) \quad (3-3)$$

幼生の全期間を通じた体長と湿重量および乾燥重量の関係を図 3-10 に示した。乾燥重量, および湿重量は体長 (BL , mm) の伸びとともに指数的に増加し, それらの関係は以下の指数関数式で表わされた (R 値はともに 1% レベルで有意)。

$$WW = 0.0686 BL^{2.2023} \quad (R^2 = 0.9966) \quad (3-4)$$

$$DW = 0.0209 BL^{2.1905} \quad (R^2 = 0.9946) \quad (3-5)$$

ふ化直後の幼生の水分含有率 ((湿重量 - 乾燥重量 / 湿重量 $\times 100$, %) は約 80% と高かったが, その後減少し体長 5mm で 60~70% になった。その後は若干増加し,

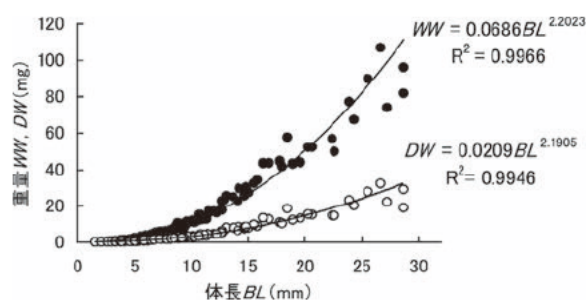


図 3-10. イセエビのフィロゾーマ幼生の体長(BL)と湿重量 WW (●)および乾燥重量 DW (○)の関係

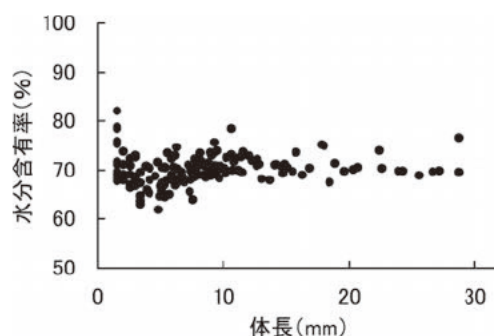


図 3-11. イセエビのフィロゾーマ幼生の水分含有率と体長の関係

体長 10mm 以上では 70% 前後で推移した (図 3-11)。

3-3-3 考察

甲殻類幼生における湿重量あるいは乾燥重量と成長の関係は, 多くはふ化後の日数や脱皮齢との関係で報告されている (Mootz and Epifanio 1974, Anger *et al.* 1983, Morioka *et al.* 1988, Minagawa *et al.* 1993)。これは, 伸長した突起を持っている場合があるなど幼生の形態が複雑で, 統一された計測部位を決めることが困難であることが多く, また脱皮によって形態が大きく変化する事例も多いことが関係していると思われる。しかし, イセエビ幼生は扁平で体長の測定が容易であり, またフィロゾーマ幼生期の基本的な体の構造が大きく変化しないことから, 本研究では体長との関連で湿重量と乾燥重量の変化の様子を検討したところ, 幼生期間を通じた体長とこれら重量の関係は指数関数でうまく表された。前項で示したように, イセエビの後期幼生では脱皮あたりの体長の伸長量と齢の期間に個体差が大きいことから個体ごとの齢数を確認することが不可能であり, このことから成長に伴う重量の変化の様子を体長と関連づけて検討することが適当であると考えられた。

イセエビの幼生期間を通じた体長と乾燥重量の関係は指数関数で表され, 指数値は 2.1905 とほぼ 2 に近かった。イセエビ幼生の体は扁平で, 体長と比較して厚みがかなり小さいことが特徴となっている。指数値が 2 に近いということはイセエビ幼生における体の厚みの増加量は体長の増加量と比べてかなり小さいことを示しており, したがってイセエビ幼生は体の表面積を増大させる方向

へ成長することが特徴と言える。フィロゾーマ幼生の扁平な形態は、海流の影響を受けて受身的に水平方向へ移動することが容易となるように適応した結果であると考えられており (Lipcius and Eggleston 2000)、フィロゾーマ幼生の成長の特徴と関連している。

甲殻類幼生では、同一齢内において日齢の進行とともに乾燥重量が一定の傾向で増加するのではなく、脱皮周期にしたがって乾燥重量の変化の様子は異なり、脱皮直後では乾燥重量の増加が大きく、その後は微増、あるいは減少する種が多いとされている (皆川・隆島 1996)。今回、5 齢までのイセエビ幼生における乾燥重量と日齢の関係は 1 次関数で表されたが、今回の調査は各齢で 2 ～4 回の測定と測定回数が少なく、また群飼育を行った幼生を用いて測定したので脱皮周期が異なる幼生が 1 回の測定時に含まれていたことから、脱皮周期内での乾燥重量の変化については明らかにできていない。今後、幼生の成長の様子を詳細に検討するには、乾燥重量の測定頻度を高めるとともに、脱皮周期が同じ幼生をサンプルに用いて調査することが必要である。

幼生の水分含有率は、ふ化直後の幼生で約 80%とやや高かったが、その後はほぼ 70%前後で推移した。多くの甲殻類幼生の水分含有率は 70～90%と報告されており (皆川・隆島 1996)、イセエビ幼生でもほぼこの範囲にはいる。

天然のフィロゾーマ幼生の乾燥重量を調べた例はほとんどなく、わずかに *Panulirus cygnus* の最終期フィロゾーマ幼生で報告されているのみである (Lemmens 1994a)。それによると、天然で採集した *P. cygnus* の最終期 (IX 期) フィロゾーマ幼生の乾燥重量は平均 47.9mg (標準偏差 15.3) である。一方、天然で採集された *P. cygnus* の IX 期幼生の体長のモードは 35.0mm (範囲は 28.0～38.0mm) とされている (Braine *et al.* 1979)。*Panulirus cygnus* とイセエビのフィロゾーマ幼生の形態はきわめて似ていることから (Johnson 1971a)、今回測定したイセエビ幼生の体長と乾燥重量の関係式を用いて体長 35.0mm の *P. cygnus* 幼生の乾燥重量を推定すると 50.4mg となる。この値は Lemmens (1994a) によ

る天然で採集された *P. cygnus* 幼生の値と大きな差がない。このことは、飼育した幼生と天然採集された幼生の乾燥重量の差は大きくないことを示唆している。

3-4 フィロゾーマ幼生の形態変化

3-4-1 材料と方法

幼生の成長に伴う形態の変化の観察には、湿重量と乾燥重量の測定を行った標本、および 1996～1998 年に止水飼育をして得られた幼生を用いた。この時の止水飼育の方法は、第 3 章第 2 項における飼育方法と同じである。標本数は、湿重量と乾燥重量の測定を行った幼生のうちの 126 個体 (体長 3.79～32.20mm) と、止水飼育で得た 71 個体 (体長 1.48～33.70mm) の 197 個体である。湿重量、乾燥重量を測定した幼生の体躯各部の測定と形

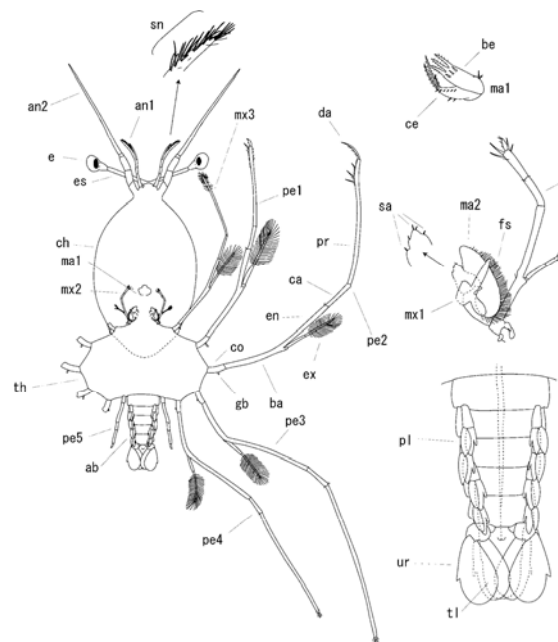


図 3-12. イセエビのフィロゾーマ幼生の形態観察した部位 (ab, 腹部; an1, 第 1 触角; an2, 第 2 触角; ba, 胸脚の基節; be, 第 1 小顎の基節内葉; ca, 胸脚の腕節; ce, 第 1 小顎の底節内葉; ch, 頭甲部; co, 胸脚の底節; da, 胸脚の指節; e, 眼; en, 胸脚の内肢; es, 眼柄; ex, 胸脚の外肢; fs, 第 2 小顎先端節の周辺毛; gb, 鰓原基; ma1, 第 1 小顎; ma2, 第 2 小顎; mx1, 第 1 顎脚; mx2, 第 2 顎脚; mx3, 第 3 顎脚; pe1, 第 1 胸脚; pe2, 第 2 胸脚; pe3, 第 3 胸脚; pe4, 第 4 胸脚; pe5, 第 5 胸脚; pl, 腹肢; pr, 胸脚の前節; sa, 第 2 小顎基部節前縁の細毛; sn, 第 2 触角内縁の感覚毛; th, 胸部; tl, 尾節; ur, 尾肢)

態観察は、ギ酸アンモニウムで塩分を洗い流す前の、幼生が活着している状態で行った。止水飼育によって得た標本についても体軀各部の測定は、幼生が生存している状態で行ったが、形態の観察は 5%中性ホルマリンで一昼夜固定し、70%エタノールで保存した状態で行った。ただし、Minagawa (1990a) が指摘しているように、固定された初期幼生では第 2 触角の分節の確認が困難であることから、第 2 触角の分節については、活着している状態で観察した。

体軀の測定項目は、体長 (BL)、頭甲長 (CL)、頭甲幅 (CW)、胸部幅 (TW)、腹部長 (AL) とした (図 3-1)。体長は第 3 章第 2 項で記述したとおりであり、頭甲長は頭甲部の前縁から後端までの長さ、頭甲幅は頭甲部の最も幅が広い部位の長さ、胸部幅は胸部の最も幅が広い部位の長さ、腹部長は幼生の腹部と胸部の左右の接点を結んだ線と正中線との交点から腹部の後端まで (尾節が分化した後は尾節の後端まで) の長さとした。

形態の観察は光学顕微鏡 (BH2, オリンパス光学工業株) を用いて行った。観察する部位は、眼、第 1・2 触角、第 1・2 小顎、第 1~3 顎脚、第 1~5 胸脚、腹部 (腹部分節、腹肢、尾肢、尾節)、鰓原基とした (図 3-12)。なお、第 2, 3 顎脚、第 1~4 胸脚では外肢に対をなして存在する遊泳毛の対数を計数した。対となっていない遊泳毛については 0.5 対として計数した。分節は体軀と付属肢を区切る、あるいは付属肢をいくつか区切る境界と定義し、分節と分節に挟まれた箇所を節とした。触角や胸脚の分節の発達過程においては不完全なものも見られたが、分節数を計数する際には完成している分節のみ

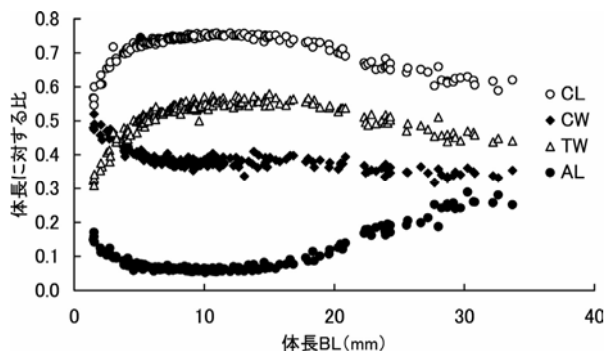


図 3-13. イセエビのフィロゾーマ幼生の体長(BL)に対する頭甲長(CL)、頭甲幅(CW)、胸部幅(TW)、腹部長(AL)の比

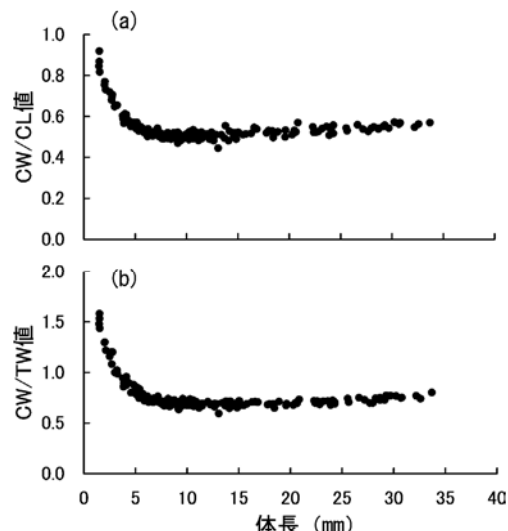


図 3-14. イセエビのフィロゾーマ幼生の成長に伴う頭甲長と頭甲幅の比 (CW/CL, a), および頭甲幅と胸部幅の比 (CW/TW, b) の変化

を対象とした。大顎については、フィロゾーマ幼生の口器が頭部の大きさに比べてかなり小さく、また上唇と副顎に挟まれた状態であることから光学顕微鏡による観察は困難であるため、今回は観察しなかった。棘 (spine) と剛毛 (seta) の区別は、Ingle (1992) にしたがって、基部に分節が存在しない突起を棘、分節が認められる突起を剛毛とした。しかし、微小なために光学顕微鏡では分節の確認が困難なものについては細毛と記述した。

3-4-2 結果

幼生の形態観察の結果について、まず各形質の発達過程を体長と関連させて記述する。

ふ化幼生の頭甲部 (cephalon) の形状は、最も幅の広い箇所が頭甲部の真中より後部にある洋ナシ形で、その形状は次第に縦方向に長くなる。体長約 8mm では最も幅の広い箇所が頭甲部のほぼ真中にあるラグビーボール状となる (図 3-22a)。ふ化幼生において、体長に対する頭甲長と頭甲幅の比 (CL/BL, CW/BL) は、それぞれ平均 0.570 と 0.491 (N=4) である。CL/BL 値は成長とともに次第に大きくなり、体長 12mm 前後で最大の約 0.75 となる (図 3-13)。その後は成長とともに小さくなり、体長 30mm で約 0.62 となる。一方、CW/BL 値はほぼ一貫して成長とともに小さくなり、体長 10mm で約 0.37, 体長 30mm で約 0.34 となる。頭甲部

の長さとの比 (CW/CL) は、ふ化幼生で平均 0.862 (N=4) であるが、成長とともに小さくなり、体長 10mm 前後で約 0.50 と最小となる (図 3-14)。その後は若干大きくなり、体長 30mm で約 0.56 となる。

ふ化幼生の体長に対する胸部 (thorax) 幅の比 (TW/BL) は平均 0.326 (N=4) で、成長とともに TW/BL 値は大きくなり、体長 15mm 前後で約 0.53~0.58 と最大となる (図 3-13)。その後は次第に小さくなり、体長 30mm で約 0.45 となる。ふ化幼生の頭甲幅と胸部幅の比 (CW/TW) は平均 1.560 (N=4) であり、胸部の幅は頭甲部の幅より狭い (図 3-14)。しかし、その値は成長とともに次第に小さくなり、体長 3mm 前後で CW/TW 値が約 1 と胸部と頭甲部の幅はほぼ同じになる。その後も CW/TW 値は次第に小さくなり、体長 10mm 前後で最小の約 0.68 となる。その後は成長とともに若干大きくなり、体長 30mm で約 0.75 となる。

ふ化幼生の腹部 (abdomen) は長方形であり、後縁の両角にはそれぞれ 1 本の棘と 2~3 本の細毛がある (図 3-17e)。幼生の成長とともに腹部基部の幅が広くなり、また腹部中程の幅が先端部より狭い形状となる (図 3-22e)。また体長 10mm 前後以上の個体では後縁部の棘は消失する。尾肢 (uropod) は体長約 6mm の個体で腹部に小さな線状として現れ、体長 8mm 以上では小さなコブ状の突起となる (図 3-22e)。体長 13mm 前後以上の個体では先端が 2 又し、その後内肢 (endopod) と外肢 (exopod) に分葉するようになる (図 3-24e)。体長 22mm 前後以上の個体では、内肢と外肢の外縁中程に 1 つの鋸歯状の切れ込みが見られるようになる (図 3-26e)。腹肢 (pleopod) は体長 13mm 前後でわずかな隆起として腹部に認められるようになり、成長するに従ってその隆起は大きくなるが、体長 18mm 前後までは単葉である (図 3-24e)。体長 18mm 以上ではほとんどの個体で先端が二又し、その後内肢と外肢への発達が認められる (図 3-25e)。体長 23mm 前後の個体では内肢の内縁に後に付属肢 (appendix interna) となる小さな隆起が見られ (図 3-26e)、体長 24mm 以上の個体ではその隆起は指状の突起となる (図 3-27e)。尾節 (telson)

は、体長 10mm 前後以上の幼生で分化する (図 3-23e)。体長 15mm 前後で腹部にかすかな分節が出現し (図 3-24e)、体長約 18mm では分節が明瞭となり、節数は 5 となる (図 3-25e)。ただし、胸部と腹部を区切る分節は体長 22mm 程度になるまで不明瞭である。体長 12mm 前後までの腹部の伸長は、体長の伸長と比較して遅く、ふ化幼生での体長に対する腹部長の比 (AL/BL) は平均 0.155 (N=4) であるが、その値は成長とともに小さくなり、体長 10mm では約 0.06 となる (図 3-13)。しかし、体長 15mm 以上になると腹部長は急速に伸長し、体長 30mm の個体では AL/BL 値が 0.25 前後となる。

ふ化幼生では眼柄 (eye-stalk) が分化していないが、2 齢幼生で眼柄の分化が確認される。

ふ化幼生の第 1 触角 (antennule) は単枝で 1 節からなり、基部が分節によって頭甲部から分離する (図 3-17b)。また、先端部から中程にかけて多数のごく短い棘が存在する。先端には 3 本の感覚毛 (aesthetasc) が存在し、中程の内縁には 1 本の細毛が存在する。その細毛のある部位には体長 3mm 以上の個体ではコブ状の隆起が発達する (図 3-20b)。ふ化幼生には見られなかった第 1 触角先端近くの内縁にある感覚毛が体長 2.5mm 以上の幼生に認められるようになる (図 3-19b)。この感覚毛は成長にしたがって横方向に列を形成して存在するようになり、体長 2.5mm の個体では 1 列 (1 本) であるが、体長約 5mm で 2 列 (図 3-20b)、体長約 10mm で 6~9 列 (図 3-23b)、体長約 20mm で 14~18 列 (図 3-25b)、体長約 30mm で 22~24 列となる。第 1 触角の節数に関しては、体長約 4mm までの幼生の第 1 触角は 1 節からなるが、その後節化が急速に進み、体長 5.5mm 以上の個体ではすべて 4 節となる (図 3-22b)。第 1 触角の中程にあるコブ状の隆起は、第 1 触角の節化に伴って第 3 節の先端内側に存在するようになり、また次第にその長さを伸ばし、指状の突起になる (図 3-22b)。体長 20mm の個体で第 3 節先端の突起の長さは第 4 節の 1/2 程度、30mm の個体で第 4 節の 2/3 程度の長さとなる。

ふ化幼生の第 2 触角 (antenna) も単枝であるが、第

1 触角と異なり頭甲部とは分節で分離しない (図 3-17b)。これは第 2 触角の節化が進んだときにも同様で、頭甲部に近い基部は常に頭甲と一体化している^{*5}。ふ化幼生の第 2 触角では中程に 1 つの分節がかすかに認められ 2 節となっており (図 3-17b)、2 齢幼生ではその分節が明瞭となる。その後、体長 8.6mm 以上では一部の個体で 3 節となり (図 3-22b)、体長 14.1mm 以上ではすべての個体で 5 節となる (図 3-23b)。第 2 触角の長さは、ふ化幼生では第 1 触角より若干短い程度であるが、その後は第 2 触角の第 1 触角に対する相対長は小さくなり、体長 5mm 前後の幼生の第 2 触角長は第 1 触角長の約半分となる (図 3-21b)。その後は第 2 触角の第 1 触角に対する相対長は長くなり、体長約 10mm で第 1 触角長とほぼ同じ、体長約 25mm では第 1 触角長の約 2 倍となる (図 3-26b)。

第 1 小顎 (1st maxilla) は底節内葉 (coxal endite) と基節内葉 (basal endite) からなる (図 3-17c)。ふ化幼生の底節内葉の先端には、微細毛を備えた長い 1~2 本の剛毛と、そのすぐ後ろに 1 本の細毛がある。2 齢幼生ではすべての個体で先端の長い剛毛が 2 本となり、その数は幼生が成長してもほとんど変化がないが、細毛数は成長とともに多くなり、体長 10mm で 4~5 本、体長 20mm で 6~7 本、体長 30mm で 6~9 本となる。ふ化幼生の基節内葉の先端には 2 本の棘があり、また、それらの棘の直ぐ後ろに 1 本と基部近くに 2 本の合計 3 本の細毛がある (図 3-17c)。体長 6.85mm 以上の一部の個体には先端の棘が 3 本認められるようになり (図 3-22c)、体長 11.45mm 以上のすべての個体では先端に 3 本の棘を持つようになる。基節内葉の細毛数は成長とともに多くなり、最も多く持つ個体で 5 本となる。

ふ化幼生の第 2 小顎 (2nd maxilla) は、基部の長い節 (基部節) と先端部の短い節 (先端節) からなり、基部節前縁には 3 本の細毛、先端節には微細毛を備えた 4 本の長い羽状剛毛 (先端毛) がある (図 3-17d)。その後、体長が約 6mm 以上では基部節と先端節が癒合し、

分節で分離しなくなる。また、先端節にある先端毛数は成長とともに減少し、体長 8mm 以上のほとんどの個体には先端毛が存在しない (図 3-22d)。体長 15mm 以上になると長い先端毛に代わって短い細毛 (周辺毛) が出現する (図 3-25d)。その数は成長とともに多くなり、体長 20mm で約 10 本、体長 30mm で 25~65 本となる。第 2 小顎の基部節前縁部は、体長 15mm 以上の個体でくびれが見られるようになり、成長とともにそのくびれは発達する (図 3-27d)。基部節前縁の細毛数は、体長 5mm までのほとんどの個体で 3 本あり、その後は多くの個体で 2 本に減少するが、体長 17mm 以上の個体ではその数が次第に増加し、体長 30mm 以上の個体では 7~14 本となる。体長約 15mm より大きな個体では、先端節の後縁部が伸張し始め (図 3-24d)、体長 30mm では先端節後縁部が第 2 顎脚の底節にまで達する (図 3-27d)。

ふ化幼生の第 1 顎脚 (1st maxilliped) は、円錐状の小さな突起として第 2 小顎の直後に存在し (図 3-17d)、その先端には 1 本のごく短い細毛が認められる。その後、幼生が成長するにしたがって第 1 顎脚は退行し、体長 5mm 前後の個体ではほとんど確認できなくなる (図 3-21d)。しかし、体長 10mm 前後からは再び伸長するようになり、体長 15mm 前後では先端が丸い円錐状の突起となる。体長 18mm の幼生では第 1 顎脚の先端が方形となり、更に体長 22mm 程度からは第 1 顎脚に外肢が現れるとともに、内肢基部前縁がコブ状に発達し、3 葉となる (図 3-26d)。

第 2 顎脚 (2nd maxilliped) はふ化幼生から 5 節となっているが、体長 15mm 程度までは外肢 (exopod) が見られない。その後、第 2 顎脚の基節中程に将来外肢となる隆起が見られるようになり (図 3-24d)、体長 18mm 程度になると外肢が指状突起として認められるようになる (図 3-25d)。体長 22mm 程度からは外肢に遊泳毛が見られ、その数は成長にしたがって次第に多くなり、体長 30mm の個体で 4~8 対の遊泳毛が存在する (図 3-15)。

^{*5} 第 2 触角と頭甲部との境界には分節が存在しないが、基部は明らかに第 2 触角の一部であり、この論文の中では基部の部分も第 2 触角の節として扱うこととする。

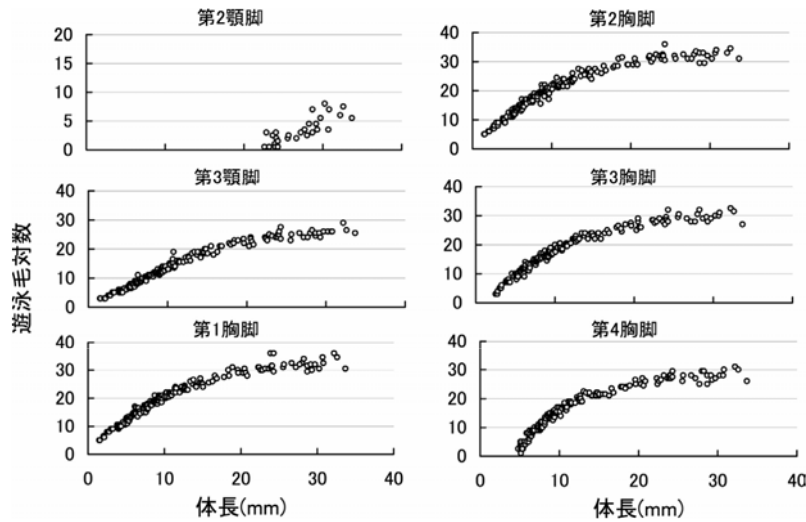


図 3-15. イセエビのフィロゾーマ幼生の顎脚と胸脚にある遊泳毛対数と体長の関係

第 3 顎脚 (3rd maxilliped) と第 1, 2 胸脚 (1st and 2nd pereopods) はふ化幼生から 5 節となっており、また外肢には遊泳毛が存在する (図 3-17a)。ふ化幼生の遊泳毛数は、第 3 顎脚が 3 対、第 1, 2 胸脚は 5 対であり、幼生の成長とともに遊泳毛数は多くなる (図 3-15)。今回形態を観察した幼生の中で最も遊泳毛数が多かったのは、第 3 顎脚で 29 対、第 1 胸脚で 36 対、2 胸脚で 36 対であった。

第 3 胸脚 (3rd pereopod) もふ化幼生から 5 節からなるが、ふ化幼生では外肢が遊泳毛を欠く突起となっている (図 3-17a)。3 齢幼生 (体長 2.51~2.78mm) で始めて外肢に 3 対の遊泳毛が見られるようになる (図 3-19a)。成長とともにその数は多くなり、最多の個体で 32.5 対となった。

第 4 胸脚 (4th pereopod) は、ふ化幼生では認められず、2 齢幼生で始めて腹部基部にコブ状の突起として現れる (図 3-18e)。体長 2.71mm 以上の個体では外肢がわずかな隆起として第 4 胸脚背面に認められる (図 3-19e)。体長 4.14mm 以上の個体では分節の出現によって 2 節となるとともに、第 4 胸脚は腹部より長くなる (図 3-20a)。体長 4.82mm 以上の個体では、第 4 胸脚は 5 節となり、外肢も発達して遊泳毛が現れる (図 3-21e)。外肢の遊泳毛数は成長とともに多くなり、最多で 31 対となる。

第 5 胸脚 (5th pereopod) は、体長 3.79mm の個体で始めて腹部基部にコブ状の突起として現れる (図 3-20e)。その後、幼生の成長とともに発達し、次第に指状

の突起となる。また、体長約 6mm 以上の個体では第 5 胸脚は腹部基部から離れて存在するようになる (図 3-22e)。体長 18.35mm の個体で始めて分節が現れて 2 節となる (図 3-25e)。その後の第 5 胸脚の発達には大きな個体差が見られ、体長 24.10mm で 5 節の個体が見られたのに対し、体長 24.30mm で 2 節しか持たない個体が見られた。体長 27.20mm 以上の個体ではすべて 5 節となった。

ふ化幼生では、第 3 顎脚と第 1~3 胸脚の底節腹面に発達した棘 (coxal ventral spine) と付属する細毛が見られるが (図 3-17a)、それらの棘は成長とともに消失し、第 3 顎脚は体長 5mm 前後、第 2, 3 胸脚は体長 8mm 前後で見られなくなる。第 1 胸脚の底節棘は最も消失するのが遅く、体長 8.33mm で消失している個体が認められたが、すべての個体で消失するようになったのは体長 12.60mm 以上であった。第 4, 5 胸脚には底節腹面の棘は存在しない今回観察した幼生の中で鰓原基が認められた最も小さな個体は、体長 22.40mm であったが、体長 28.0mm でも全く認められない個体があるなど、鰓原基の出現には大きな個体差があった。鰓原基は、最初第 3 顎脚と第 1~4 胸脚の底節背面にごく小さなコブ状の突起として見られ、次第に突起が伸長する。その後、第 2 顎脚、第 5 胸脚にも鰓原基が見られるようになる。鰓原基が最も発達した個体では、第 2 顎脚には底節の先端と胸部と底節の境界部に各 1 本、第 3 顎脚と第 1 胸脚には底節近くの胸部に 1 本、胸部と底節の境界部に 1 本、底節に 1 本の 3 本が見られる。第 2~4 胸脚には、底節近

くの胸部に2本、胸部と底節の境界部に1本、底節に1本の4本が見られる。第5胸脚には底節近くの胸部に1本見られるのみである。第2, 3顎脚, 第1~4胸脚の底節にある鰓原基は、先端が2葉となっている(図3-27f~i)。

以上の観察結果にもとづき, Matsuda and Yamakawa (2000) がカノコイセエビのフィロゾーマ幼生の形態を10期に分類した基準を用いて, イセエビのフィロゾーマ幼生を形態的に区分した。ただし, VI期ではその体長範囲が他の期と比較してかなり大きくなったことから, 腹面から見た尾節の分化の有無によりVI期を前期と後期に分割した(VI-1期とVI-2期)(図3

-16)。Matsuda and Yamakawa (2000) によるフィロゾーマ幼生の区分基準に今回追加したVI期を2つに分割する基準を加えて表3-1に示した。各期の形態的特徴を表3-2に, 各期の体軀各部の測定結果を表3-3に示した。以下に各期における形態的特徴を述べる。

I期(図3-17) 眼には眼柄が分離しない。頭甲部は洋ナシ形をしており, その長さとの比(CW/CL)の平均値は0.862(範囲は0.817~0.919, N=4)である。胸部は頭甲部より幅が狭く, 胸部幅と頭甲幅の比(CW/TW)の平均値は1.506(範囲は1.434~1.580, N=4)である。第1触角は単枝で, 第1触角的先端には3本の長い感覚毛と1本の細毛が見られる。また将来分節が形成される第1触角中程内縁には1本の細毛がある。第2触角も単枝であるが, 基部には頭甲部と分離する分節が存在しない。また, 中程にはかすかな分節が1つ存在する。第2触角的長さは第1触角より若干短い。第1小顎の底節内葉の先端に微細毛を備えた1~2本の長い剛毛と, そのすぐ後ろに1本の細毛がある。基節内葉の先端

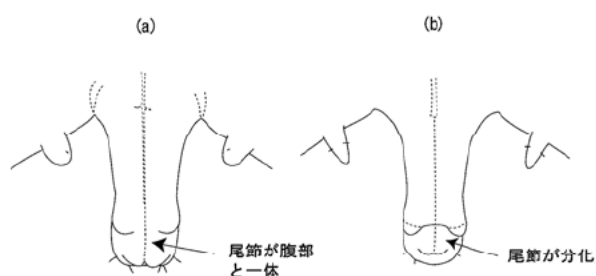


図3-16. イセエビのフィロゾーマ幼生のVI期を前期(VI-1期,a)と後期(VI-2期,b)に区分する際に採用した尾節発達の状態
(a):尾節が未分化, (b):尾節が分化

表3-1. イセエビのフィロゾーマ幼生各期の区分基準
(Matsuda and Yamakawa (2000) によるカノコイセエビのフィロゾーマ幼生の区分基準を改変)

1. 眼柄が分離しない	I期
眼柄が分離する	2
2. 第3胸脚の外肢に遊泳毛が存在しない	II期
第3胸脚の外肢に遊泳毛が存在する	3
3. 第4胸脚は1節からなる	III期
第4胸脚は2節以上の節からなる	4
4. 第4胸脚の外肢に遊泳毛が存在しない	IV期
第4胸脚の外肢に遊泳毛が存在する	5
5. 第1触角は3節からなる	V期
第1触角は4節からなる	6
6. 尾節が分化していない	VI-1期
尾節が分化する	7
7. 腹部に単葉の尾肢が認められる	VI-2期
尾肢の先端が二又する, もしくは2葉である	8
8. 腹部に単葉の腹肢が認められる	VII期
腹肢の先端が二又する, もしくは2葉である	9
9. 第2顎脚の基節の外肢に遊泳毛が存在しない	VIII期
第2顎脚の外肢に遊泳毛が認められる	10
10. 鰓原基は存在しない, もしくは未発達の状態である	IX期
第5胸脚以外の胸脚の底節にある鰓原基が2葉となる	X期

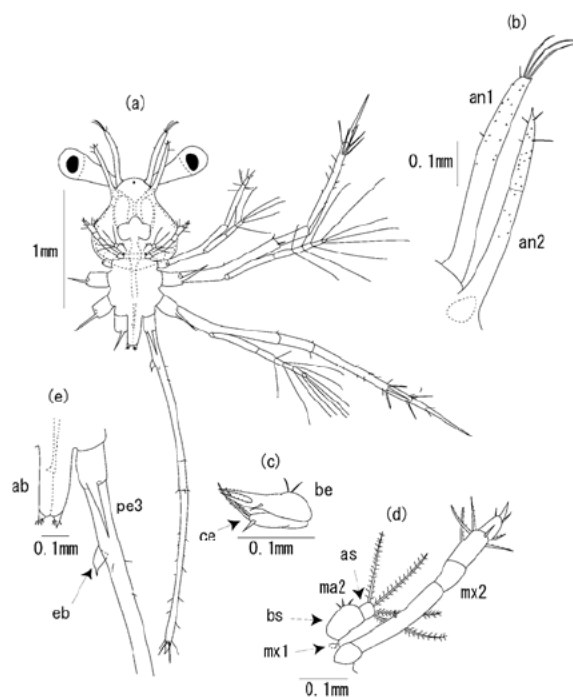


図3-17. イセエビのフィロゾーマ幼生(I期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉),
(d)第2小顎(ma2)(as:先端節, bs:基部節)と第1顎脚(mx1), 第2顎脚(mx2), (e)第3胸脚一部(pe3)(eb:外肢)と腹部(ab)

表 3-2. イセエビのフィロゾーマ幼生各期における形態

期	眼	第1触角	第2触角	第1小顎		第2小顎	第1顎脚	第4胸脚	第5胸脚
				底節内葉	基節内葉				
I	眼柄なし	1節	かすかに2節	1～2 lts	2 st	4 tps	コブ状	なし	なし
II	眼柄あり	..	2節	2 lts	..	..	..	かすかなコブ状	..
III	..	1～2節	..	..	..	..	小さなコブ状	コブ状(腹部より短い または同じ長さ) 又はかすかなコブ状	なし、
IV	..	1～3節	..	..	..	3～4 tps	かすか、又は 小さなコブ状	2節 (腹部より長い)	コブ状
V	..	3節	..	..	..	0～4 tps	かすかなコブ状	5節	..
VI-1	..	4節	2～3節	..	2～3 st	..	円錐形	..	..
VI-2	..	..	2～5節	..	..	0～1 tps, 又は0～2 fs	..	..	..
VII	..	..	5節	..	3 st	0～4 fs	方形	..	指状
VIII	..	..	..	..	..	0～22 fs	方形、又は3葉	..	1～4節
IX	..	..	..	..	..	4～38 fs	3葉	..	2～5節
X	..	..	..	2～3 lts	3～4 st	27～87 fs	..	..	5節

fs, 周辺毛; lts, 長い先端剛毛; st, 先端棘; tps, 先端の羽状剛毛; .., 前の期と同じ

表 3-2. (続き)

期	外肢にある遊泳毛の対数*						底節腹面にある棘(底節棘)				腹肢	尾肢	尾節	腹部の節	鰓原基
	第2顎脚	第3顎脚	第1胸脚	第2胸脚	第3胸脚	第4胸脚	第3顎脚	第1胸脚	第2胸脚	第3胸脚					
I	外肢なし	3	5	5	コブ状の外肢	胸脚なし	あり (短い)	あり	あり	あり	なし	なし	なし	なし	なし
II	..	3	6～6.5	6	長いコブ状 の外肢	外肢なし	..	..	..	..	..	..	..	..	..
III	..	4～6	8～10.5	7～10.5	3～8	外肢なし、又は コブ状の外肢	..	..	..	..	..	..	..	..	..
IV	..	6～7	9～12.5	10.5～13.5	8～10	コブ状の外肢	..	..	..	..	..	..	..	..	..
V	..	6.5～8	11～13.5	11～14	11～14	2～5	あり、 又はなし	..	..	..	..	..	..	..	..
VI-1	..	7～15	12～22	12～22.5	9～20	2.5～17	..	あり、 又はなし	あり、 又はなし	あり、 又はなし	..	なし、又は かすかなコブ状	..	..	..
VI-2	..	13～19	20.5～25.5	20.5～26	17.5～24	15.5～22.5	なし	..	なし	なし	なし、又は かすかなコブ状	コブ状	分化	..	..
VII	外肢なし、又は コブ状の外肢	18.5～23	24～28	25～31	22～26	21～24	..	なし	..	..	かすかなコブ状、 又はコブ状	2又は2コブ状、 又は2葉	..	なし、又は かすかに節化	..
VIII	指状の外肢	21～24	29～31	28.5～32	25～29	23.5～27	..	..	..	..	先端2又は2コブ状、 又は2葉	2葉	..	節化	..
IX	0.5～3	23～27.5	30～36	30～36	27～32	26～29.5	..	..	..	..	+ かすかな付属肢	+ 側縁の 切れ込み	..	..	なし、又は 未発達の原基
X	3～8	24～29	29.5～36	29.5～34.5	28～32	25～31	..	..	..	..	+ 指状の付属肢	..	..	..	2葉の原基

.., 前の期と同じ

*0.5は対になっていない遊泳毛の存在を示す

には2本の棘があり、それら棘の近くに1本と基部近くに2本の細毛がある。第2小顎は比較的長い基部節と短い先端節からなり、基部節前縁には3本の細毛、先端節には微細毛を備えた4本の長い先端毛がある。第1顎脚は第2小顎の基部近くにあり、先端に1本の細毛のあるコブ状の突起として存在する。第2, 3顎脚, 第1～3胸脚は5節からなる。第2顎脚には外肢は存在しないが、第3顎脚, 第1, 2胸脚の基節には遊泳毛を備えた外肢があり、遊泳毛数はそれぞれ3, 5, 5対である。第3胸脚には遊泳毛がない未発達の外肢が存在する。第3顎脚と第1～3胸脚の底節の腹面先端部に1本の底節棘があ

り、第3顎脚の底節棘は第1～3胸脚のそれより短い。第4, 5胸脚は、I期幼生では認められない。腹部は長方形であり、第3胸脚の底節よりも長い。腹部後縁の両角にはそれぞれ1本の棘と2～3本の細毛がある。

II期(図3-18) 眼には眼柄が分離する。CW/CL値の平均値は0.751(範囲は0.731～0.769, N=3), CW/TW値の平均値は1.271(範囲は1.218～1.299, N=3)で、ともにI期幼生より小さくなる。第1触角の形状に変化はみられないが、先端の感覚毛数はI期幼生より1本増加し4本となる。第2触角長は第1触角長の2/3

表 3-3. イセエビのフィロゾーマ幼生各期における体軀各形質の長さ

		期（個体数）										
		I (4)	II (3)	III (12)	IV (12)	V (13)	VI-1 (70)	VI-2 (28)	VII (14)	VIII (12)	IX (14)	X (13)
体長(mm)	平均	1.52	2.07	3.33	4.40	5.21	7.91	11.81	15.62	20.17	24.48	29.97
	最小	1.48	2.01	2.51	3.90	4.82	5.35	9.20	13.40	18.00	22.60	27.20
	最大	1.55	2.14	4.14	5.03	5.41	10.90	14.70	18.45	22.40	28.00	33.70
頭甲長(mm)	平均	0.87	1.27	2.30	3.15	3.78	5.89	8.89	11.57	14.18	16.14	18.47
	最小	0.83	1.22	1.64	2.72	3.45	3.90	6.90	10.00	13.15	15.10	16.70
	最大	0.93	1.30	2.93	3.65	3.95	8.20	11.05	13.50	14.95	18.45	20.90
頭甲幅(mm)	平均	0.75	0.96	1.46	1.81	2.11	2.99	4.47	5.99	7.51	8.67	10.20
	最小	0.71	0.92	1.18	1.54	1.97	2.16	3.50	5.10	6.95	7.90	8.80
	最大	0.79	1.00	1.75	2.03	2.60	4.30	5.75	6.75	8.20	10.00	11.90
胸部幅(mm)	平均	0.50	0.75	1.48	2.10	2.59	4.24	6.56	8.71	10.78	12.20	13.62
	最小	0.47	0.71	1.02	1.78	2.24	2.65	4.95	7.30	10.10	11.00	12.60
	最大	0.53	0.78	1.96	2.52	2.76	6.05	8.35	10.35	11.40	14.30	14.85
腹部長(mm)	平均	0.27	0.24	0.31	0.33	0.37	0.50	0.72	1.21	2.60	4.51	7.64
	最小	0.22	0.23	0.26	0.27	0.33	0.35	0.53	1.00	1.55	3.70	5.80
	最大	0.26	0.25	0.34	0.39	0.41	0.65	0.95	1.70	4.00	5.30	9.15

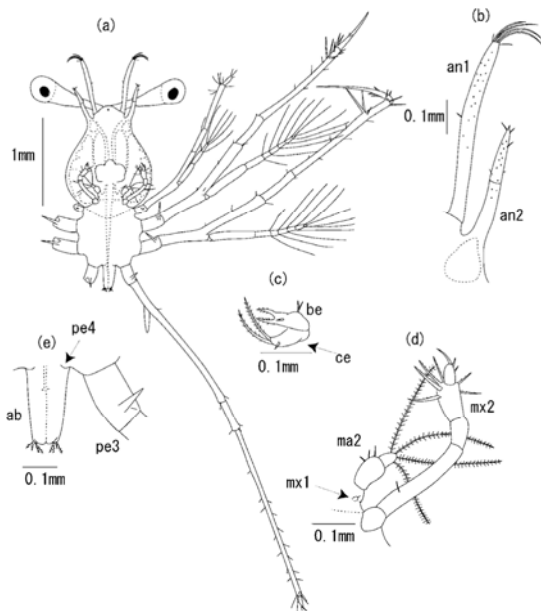


図 3-18. イセエビのフィロゾーマ幼生 (II 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce: 底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e)第 3 胸脚一部(pe3), 第 4 胸脚(pe4)と腹部(ab)

程度と相対的に短くなる。第 1, 2 胸脚の外肢の遊泳毛は 6~6.5 対に増加する。第 3 胸脚にある外肢は依然遊泳毛を欠くが, I 期幼生より伸長し腹部と同程度の長さとなる。第 4 胸脚が, 腹部の基部近くに 1 対のわずかな隆起として認められる。は同程度である。また発達した個体では, 第 4 胸脚の背面にごく小さい外肢が存在するとともに, 腹部基部には第 5 胸脚が小さな隆起として認められる。

III 期 (図 3-19) 頭甲後縁部はやや後方に伸長するようになり, CW/CL 値の平均値は 0.643 (範囲は 0.581~0.720, N=12) とさらに小さくなる。CW/TW 値の平均値は 1.011 (範囲は 0.859~1.202, N=12) となり, 胸部と頭甲の幅はほとんど同じとなる。第 1 触角の先端

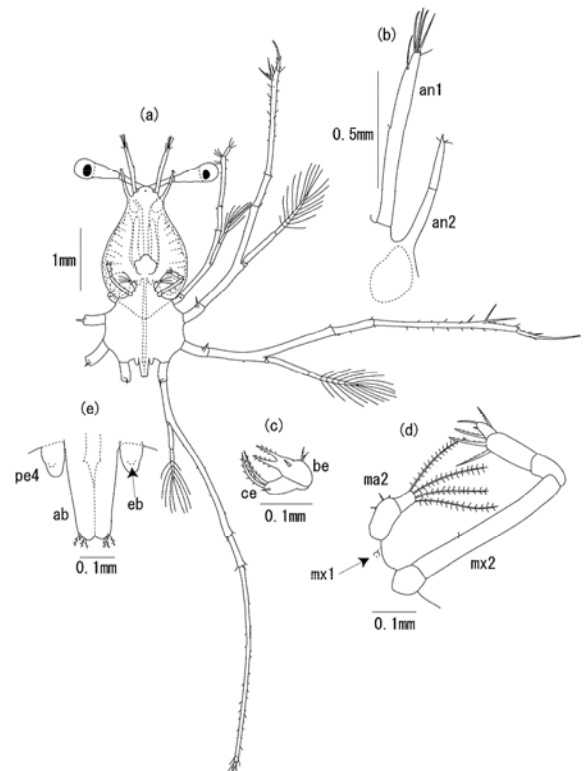


図 3-19. イセエビのフィロゾーマ幼生 (III 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce: 底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e)第 4 胸脚(pe4)(eb:外肢原基)と腹部(ab)

近くの内縁には1本の感覚毛が出現し、また内縁中程にある1本の細毛の箇所にはわずかな隆起が認められる。最も形態の発達が進んだ個体では、その隆起部の付近に1つの分節が認められる。第1小顎の底節内葉の細毛数は多くの個体で1本であるが、比較的大きな個体では2本となる。第3胸脚の外肢には3~8対の遊泳毛が存在する。第4胸脚は分節を持たないコブ状、あるいは指状の突起として認められ、その長さは腹部より短い、もしくは同程度である。また発達した個体では、第4胸脚の背面にごく小さい外肢が存在するとともに、腹部基部には第5胸脚が小さな隆起として認められる。

IV期(図3-20) CW/CL値の平均値は0.577(範囲は0.550~0.613, N=12)である。CW/TW値の平均値は0.869(範囲は0.799~0.957, N=12)となり、胸部の幅が頭甲部の幅より大きくなる。多くの個体の第1触角は2節となるが、発達した個体では更に基部側に分節が生じ3節となる。基部の節(3節を持つ個体では真

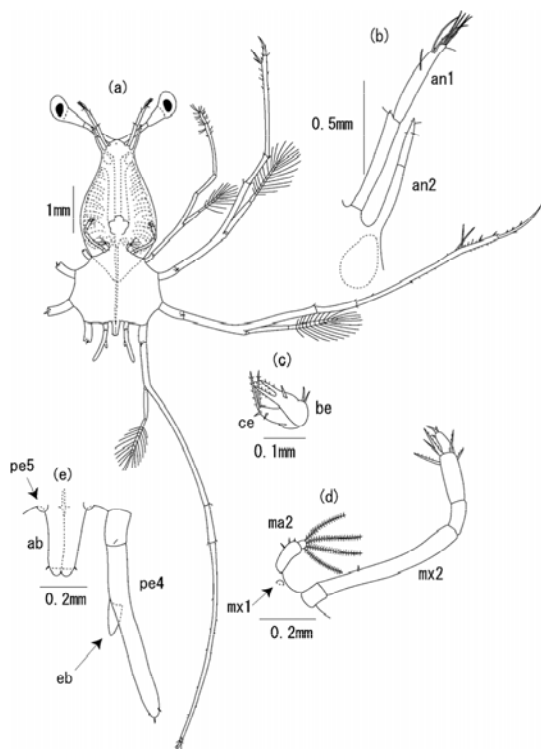


図3-20. イセエビのフィロゾーマ幼生 (IV期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), 第2顎脚(mx2), (e)第4胸脚(pe4)(eb:外肢), 第5胸脚(pe5)と腹部(ab)

中の節)の先端内側の隆起はやや大きくなり、コブ状の突起となる。また、一部の個体では第1触角の先端節の内縁に2列の感覚毛が認められる。第1小顎底節内葉にある細毛はすべての個体で2本に増加し、また多くの個体の基節内葉には細毛が1本増加して4本となる。第2小顎の先端節にある先端毛は、一部の個体で3本に減少する。第1顎脚は退行傾向にあり、一部の個体では確認することが困難となる。また先端の細毛は多くの個体で消失する。第4胸脚は腹部より長くなり、分節で胸部と分離する。さらに基部近くに1つの分節が生じて2節となり、先端の節にある外肢は指状の突起となるが、遊泳毛は存在しない。第4胸脚には幼生が成長した場合でも底節棘は存在しない。第5胸脚は小さなコブ状の突起として腹部基部に認められる。

V期(図3-21) CW/CL値の平均値は0.549(範囲は0.528~0.571, N=13), CW/TW値の平均値は0.802

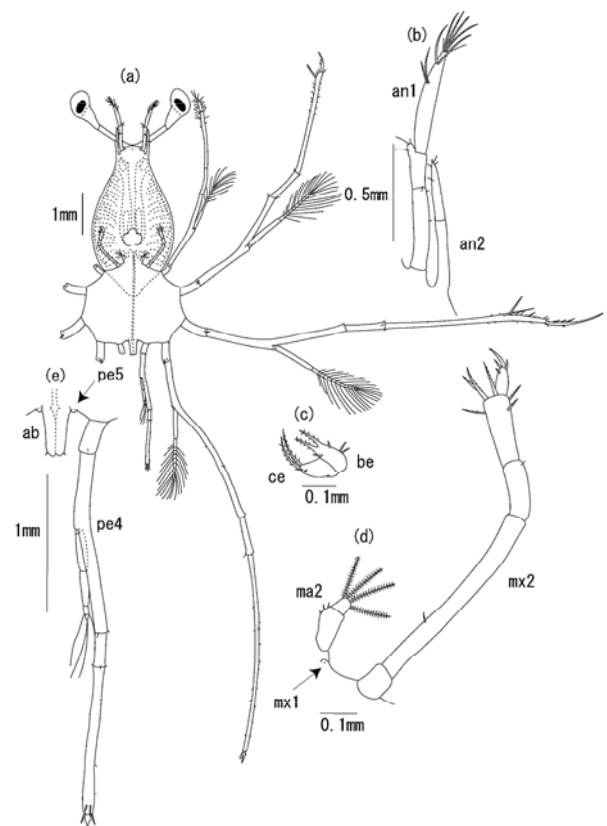


図3-21. イセエビのフィロゾーマ幼生 (V期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), 第2顎脚(mx2), (e)第4胸脚(pe4), 第5胸脚(pe5)と腹部(ab)

(範囲は 0.746~0.880, N=13) である。すべての個体で第 1 触角の節数は 3 となり、一部の個体では基部側の節に不完全な分節が存在する。第 1 小顎の底節内葉の細毛は 2 本の個体が多いが、一部の個体では 3~4 本となる。また、基節内葉の細毛は 4~5 本である。第 2 小顎の形態は、多くの個体で IV 期のそれと変化がないが、一部の個体では、先端節と基部節を区切る分節が不明瞭となり、また微細毛を備えた長い先端毛も 0~3 本に減少する。第 3 顎脚の底節棘は、一部の個体で消失する。第 4 胸脚は発達して 5 節となり、外肢には 2~5 対の遊泳毛が存在する。

VI-1 期 (図 3-22) CW/CL 値の平均値は 0.510 (範囲は 0.470~0.554, N=70), CW/TW 値の平均値は 0.708 (範囲は 0.635~0.815, N=70) となる。第 1 触角は 4 節からなり、先端の第 4 節内縁には 2~6 列の感覚毛が存在する。また、第 3 節の先端内側にある突起は伸長し、指状となる。第 2 触角の節数は依然として 2

つの個体が多いが、発達した個体では 3 つとなる。第 1 小顎底節内葉の細毛は 2~5 本であり、基節内葉にある先端棘は発達した個体で 3 本となる。第 2 小顎の先端毛は多くの個体で消失するが、初期幼生と同様の 4 本を備える個体も少数存在する。第 1 顎脚の形状は円錐状であり、この期以降次第に伸長する。コブ状の突起である第 5 胸脚は腹部基部からやや離れた箇所に存在する。第 3 顎脚の底節棘は多くの個体で消失し、第 1~3 胸脚の底節棘は一部の個体でのみ消失する。腹部には多くの個体で尾肢が出現するが、その発達程度にはかなりの差があり、痕跡程度から小さなコブ状の突起までとなっている。尾節は分化しない。腹部は、基部と先端部がやや幅広で、中程がやや狭くなった形状となる。

VI-2 期 (図 3-23) CW/CL 値の平均値は 0.504 (範囲は 0.444~0.534, N=28), CW/TW 値の平均値は 0.683 (範囲は 0.595~0.736, N=28) となり、いずれも幼生期を通じて最も小さくなる。第 1 触角の第 4 節

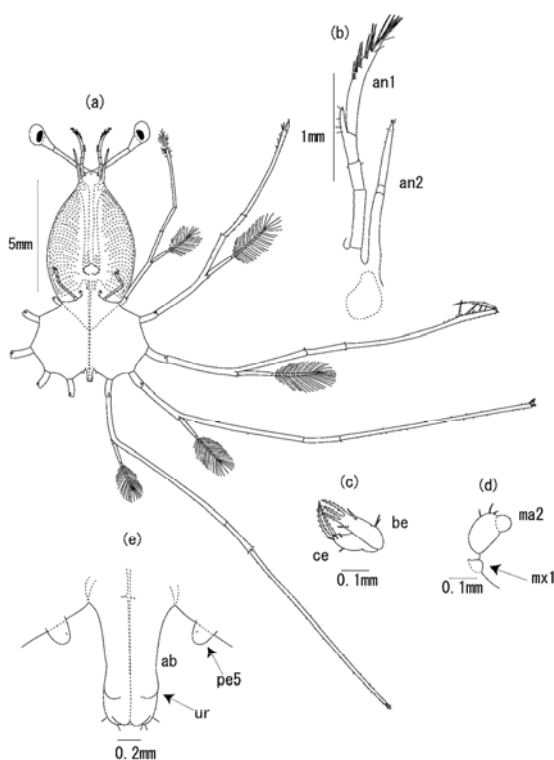


図 3-22. イセエビのフィロゾーマ幼生 (VI-1 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce: 底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(ab)(ur:尾肢)

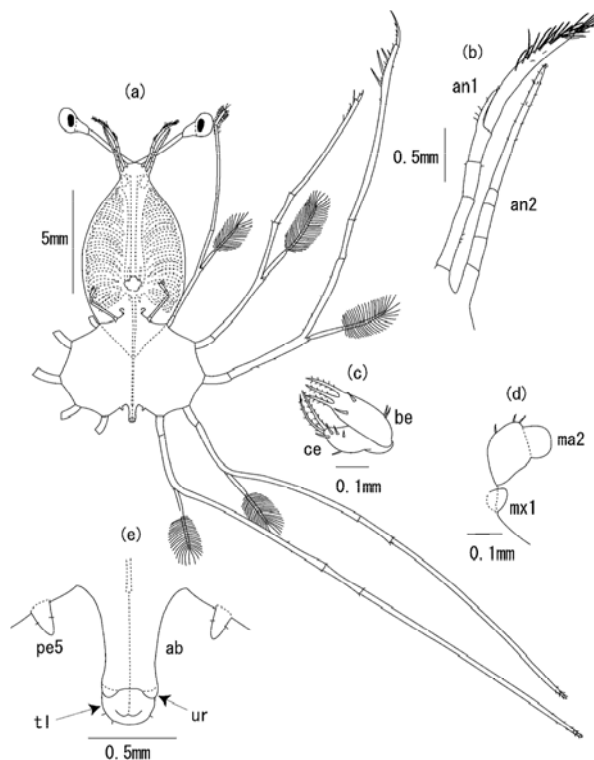


図 3-23. イセエビのフィロゾーマ幼生 (VI-2 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce: 底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(ab)(ur:尾肢, tl:尾節)

の内縁にある感覚毛は6~12列となる。第2触角の節数には個体差が大きく2~5節となっている。第2触角は多くの個体では依然として第1触角より若干短い、この期以降第2触角は急速に伸長する。第1小顎の基節内葉の先端にある棘数は、ほとんどの個体で3本となる。第2小顎先端節の長い先端毛はほとんどの個体で消失し、一部の個体では1~2本程度の短い周辺毛が現れる。また第2小顎全体が幅広くなり、発達が進んだ個体では先端節の後縁部が若干後方へ伸長する。第3顎脚、第2、3胸脚の底節棘は消失し、細毛のみが残るが、第1胸脚の底節棘は一部の個体で存在する。尾肢はコブ状の突起となり、また尾節が腹部から分化する。一部の個体で腹肢が痕跡程度に確認できる。

VII期(図3-24) CW/CL値の平均値は0.517(範囲は0.489~0.554, N=14), CW/TWの平均値は0.688(範囲は0.647~0.720, N=14)であり、この期以降は成長にともないこれらの値が大きくなる。第1触角の第4節先端にある感覚毛は多くの個体で0~2本へ減少し、一方内縁の感覚毛は11~16列へ増加する。第3節先端

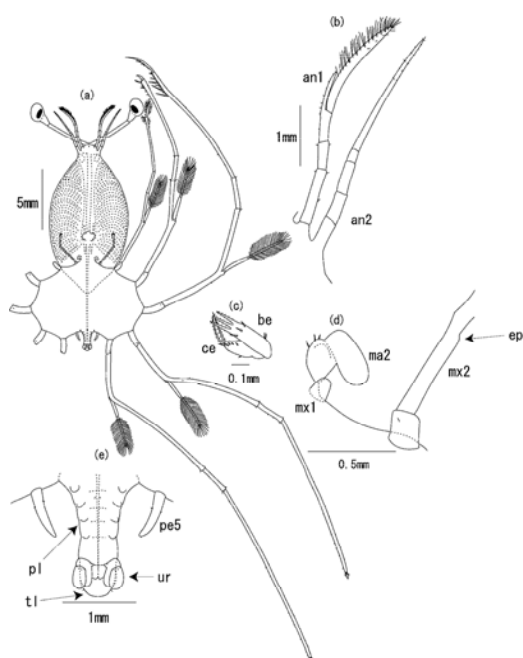


図3-24. イセエビのフィロゾマ幼生 (VII期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), 第2顎脚(mx2)の一部(ep:外肢となる隆起), (e)第5胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節)

内縁にある円筒形の突起は更に伸長し、第4節の約1/3の長さとなる。第2触角はすべての個体で5節となり、その長さは第1触角とほぼ同じ、もしくはより長くなる。第1小顎底節内葉の細毛は4~7本となり、基節内葉の先端棘はすべての個体で3本となる。第2小顎の先端節後縁部は後方へ伸長し、短い周辺毛数は0~4本となる。第1顎脚は台形状に発達する。第2顎脚の基節には多くの個体で将来外肢となる小さな隆起が見られ、一部の個体では突起状へ発達している。第5胸脚は伸長し、腹部の1/4~1/2程度の長さとなる。顎脚と胸脚の底節棘はすべて消失し、その部位には細毛のみが存在する。尾肢は中裂のあるコブ状突起、もしくは2葉となる。腹肢は多くの個体で4対の小さなコブ状突起として存在する。また、腹部にかすかな分節が認められる個体がある。

VIII期(図3-25) CW/CL値の平均値は0.529(範囲は0.500~0.569, N=12), CW/TW値の平均値は0.697(範囲は0.673~0.732, N=12)である。第1触角

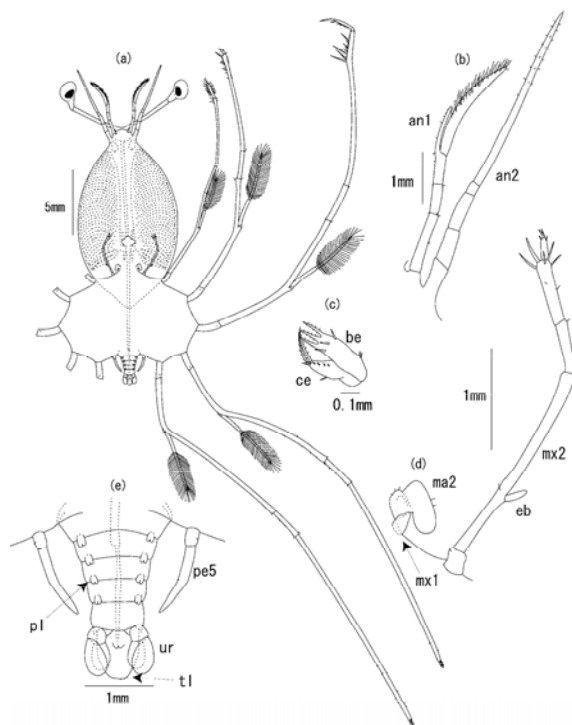


図3-25. イセエビのフィロゾマ幼生 (VIII期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), 第2顎脚(mx2)(eb:外肢原基), (e)第5胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節)

第4節の内縁にある感覚毛は14～19列となる。第2触角は伸長し、第1触角より長くなる。第1小顎の底節内葉にある細毛数は6～8本、基節内葉にある細毛数は4～5本である。第2小顎の先端節後縁部は更に伸長し、また周辺毛数の増加する個体が多いが、周辺毛数の範囲は0～22本と個体差が大きい。第2小顎の基部節前縁部には若干のくびれが見られ、また前縁部にある細毛数は一部の個体で増加し、最大で5本となる。第1顎脚は先端部が若干伸長し、また発達した個体では前縁部が突出するとともに、後縁部にかすかにコブ状の外肢が現れ3葉となる。全ての個体で第2顎脚の基節に外肢が指状の突起として出現するが、遊泳毛は存在しない。多くの個体で第5胸脚の節化が進むが、節数には個体差が大きく、1～4節となっている。尾肢は顕著な2葉構造となるとともに、基部と先端部が分節で分離する。腹肢は中裂のあるコブ状突起、もしくは2葉となる。腹部には明瞭に分節が認められる。

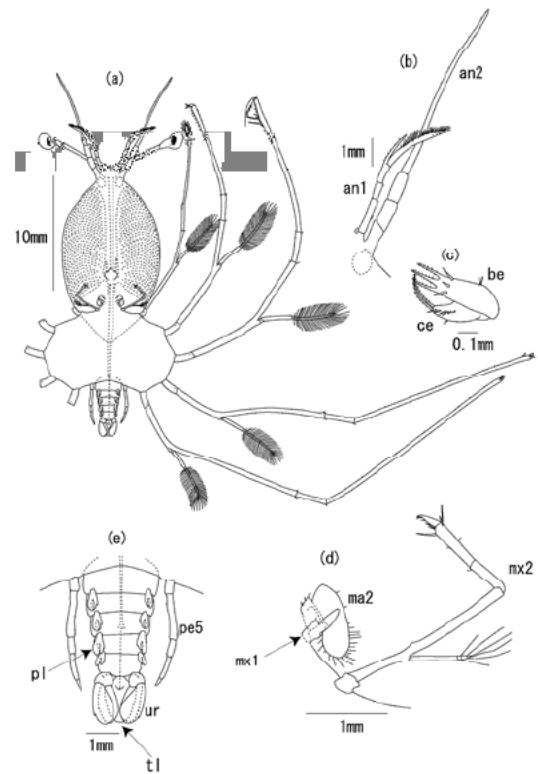


図3-26. イセエビのフィロゾーマ幼生 (IX期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce: 底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), 第2顎脚(mx2), (e)第5胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節)

IX期 (図3-26) CW/CL値の平均値は0.537 (範囲は0.508～0.559, N=14), CW/TW値の平均値は0.711 (範囲は0.678～0.749, N=14)である。第1触角の第4節の先端にある感覚毛はすべての個体で消失し、内縁にある感覚毛は19～23列となる。第2触角は更に伸長し、第1触角の約2倍の長さとなる。第2小顎の先端節後縁部は幅広になり、周辺毛数は4～38となる。第1顎脚の先端部は突起状に伸長し、その先端は第2小顎の側縁近くに達する。第2顎脚の外肢には0.5～3対の遊泳毛が認められる。第5胸脚の節数は2～5となり、形態的に完成する個体も見られる。腹肢の内肢と外肢は伸長するとともに、発達した個体では内肢の内縁に付属肢となる小さな隆起が認められる。多くの個体では尾肢の内肢と外肢の外縁中程に1つの鋸歯状の切れ込みが見られる。多くの個体でコブ状の未発達な鰓原基が第3顎脚、第1～5胸脚の一部、または全てに見られる。

X期 (図3-27) CW/CL値の平均値は0.552 (範囲は0.527～0.572, N=13), CW/TW値の平均値は0.750

(範囲は0.698～0.801, N=13)である。第1触角第4節の内縁にある感覚毛は20～25列となる。第2触角の長さは第1触角の長さの2.5～3倍となる。第1小顎の底節内葉の先端にある長い剛毛は2～3本となり、底節内葉の細毛は6～10本となる。基節内葉先端の棘は3～4本となる。第2小顎の基部節前縁のくびれは顕著になり、前縁にある細毛数は増加して3～14本となる。先端節にある周辺毛数は27～87に増加する。第1顎脚の外肢は発達し、先端部は第2小顎先端節後縁付近にまで達する。第5胸脚は5節からなり、先端部は腹部第5節後縁部より伸長する。腹肢の節化は進み、また内肢にある付属肢はコブ状の突起となる。尾肢の内肢と外肢の外縁中程にある鋸歯状の切れ込みが顕著になる。すべての個体で、第2, 3顎脚、第1～5胸脚に発達した鰓原基がある。

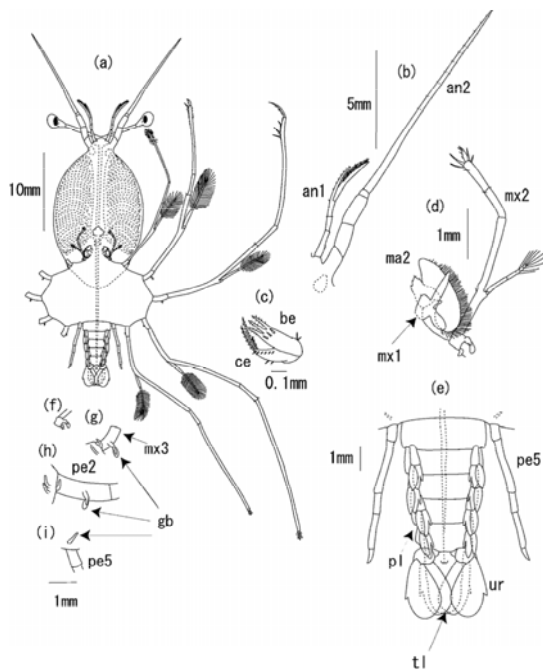


図 3-27. イセエビのフィロゾーマ幼生 (X 期), (a~e) は腹面図, f~i は背面図
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce: 底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節), (f~i)第 2 顎脚,第 3 顎脚(mx3), 第 2 胸脚(pe2), 第 5 胸脚(pe5)の鰓原基(gb)

3-4-3 考察

甲殻類は脱皮を繰り返して成長することから、個体単位で見た場合には不連続に体長が伸長する。また、成長に伴う形態についても不連続に変化する。飼育によって得た甲殻類の幼生の形態変化を観察すると、幼生期が比較的短い種では脱皮に伴う形態変化に個体差が小さく、したがって得られた多くの標本を 1 つの集団としてみた場合でも形態変化が不連続となっており、幼生の形態を明瞭に数段階に区分できる (Robertson 1968, Takahashi and Saisho 1978, Ito and Lucas 1990, Mikami and Greenwood 1997a)。しかし、本研究において 197 個体のイセエビのフィロゾーマ幼生の形態を観察したところ、これらの幼生を 1 群として見た場合の幼生の形態変化は、初期幼生の間を除いてほぼ連続的であり、特徴的な不連続点は認められなかった。したがって、今回の論文では Matsuda and Yamakawa (2000) がカノイセエビのフィロゾーマ幼生の形態を 10 期に区分

した基準を用いてイセエビのフィロゾーマ幼生を 10 期に区分した (VI 期では更に前期と後期の 2 つに区分した)。年齢とは無関係に、幼生期をいくつかの期に区分して幼生の形態を記載する手法は、長い幼生期間を持つイセエビ類の多くの種で行われている。しかし、これまでのイセエビ類のフィロゾーマ幼生の形態報告では、期数はそれぞれの研究者の主観により任意に決定されており、取り上げる形質の数の多少により期の数は増減している (Johnson 1968a)。つまり、*P. cygnus* には 9 期 (Braine et al. 1979), *P. longipes* には 10 期 (Matsuda and Yamakawa 2000), *P. argus* (Lewis 1951), *P. interruptus* (Johnson 1956), *P. penicillatus* (Prasad and Tampi 1959), *P. japonicus* (井上 1981), *J. edwardsii* (Lesser 1978) には 11 期, *J. lalandii* (Lazarus 1967) には 13 期が報告されている。したがって、これらの場合の期とは実体のないものであり、幼生の成長を区分するための便宜的なものに過ぎない。形態にもとづく期をより有効に規定するには、幼生の行動や成長、生理的な変化と関連させて行うことが重要であると考えられるが、その前提として天然での採集調査や飼育によって幼生の分布、行動や生理的な変化を明らかにする必要がある。本論文の第 3 章第 2 項では、イセエビ幼生の体長 5mm 前後と 15mm 前後を境界に成長の様子や幼生の行動が変化することを報告した。体長 5mm 前後は形態での IV 期と V 期の境界、体長 15mm 前後では VI 期と VII 期の境界にほぼ対応しており (表 3-3)、形態上の期と成長などの変化とはこの部分に関連している。第 3 章第 2 項で幼生期を大きく 3 つに区分 (前期, 中期, 後期) することを提唱したが、今回の期の区分を用いると、前期は I~IV 期, 中期は V~VI 期, 後期は VII~X 期に相当する。現在のところ、イセエビ幼生について、行動面での研究や生理的な研究はほとんど行われていないことから、上記以外の期がイセエビ幼生の成長段階を有効に区分しているのか不明であり、今後知見を蓄積し、有効な期の規定について更に検討する必要がある。

イセエビ類のフィロゾーマ幼生の形態を区分するための基準は、これまで多くの研究者によって提示されてきた (Lewis 1951, Johnson 1956, 1968a, Lesser 1978,

Braine *et al.* 1979, 井上 1981 等)。今回イセエビ幼生の形態区分を行う際にもこれらの基準を検討したが、イセエビ幼生に対してこれら他の種で用いられている区分基準をそのまま適応することはできなかった。その理由として、イセエビ属以外の種とイセエビ属の種の間では幼生の形態に違いが多く（例えば、*Jasus* 属のフィロゾーマ幼生は第 2, 3 顎脚の外肢は遊泳毛を持たない (Lesser 1978)），また付属肢発達の度合いが大きく異なるので、イセエビ属以外の種の幼生に対して用いられた基準は、イセエビ属の種に対しては適応できないこと、ある期と次の期を区分する際に用いる基準として、多くの場合は複数の形質を取り上げており、単一の形質に注目して行われていないことが挙げられる。各付属肢の発達と体長の間には一応の関係が見られるが、Matsuda and Yamakawa (2000) が指摘しているように、個体によって各付属肢の発達の度合いには多少の差が見られ、同じ体長でも付属肢の発達状態が異なる場合が多い。特に、幼生の後期には発達の個体差が大きくなる。したがって、期の区分を確実に行うには、期ごとに単一の形質に注目し、その形質の発達のみにしたがってある期と次の期を区分する必要がある。例えば、Michel (1969) はカノコイセエビ幼生を形態的に 12 期に区分しており、その VIII 期幼生の特徴として第 5 胸脚が 1 節からなり、腹肢が単葉構造であることを挙げている。また次の IX 期幼生の特徴として第 5 胸脚が 2 節であること、腹肢が 2 葉構造であることの 2 点を挙げている。しかし、今回形態を観察した幼生の中には第 5 胸脚は 1 節であるが、腹肢は 2 葉構造となっている個体が認められ、こういった個体は Michel (1969) による基準ではいずれの期にも区分できない。

今回、Matsuda and Yamakawa (2000) で提示されたカノコイセエビ幼生を 10 期に区分する基準を用いてイセエビ幼生を形態的に区分した。しかし、このカノコイセエビ幼生を 10 期に区分する基準を用いた場合、イセエビ幼生では VI 期の体長範囲が 5.35~14.70mm と相当地に大きくなったので、この論文では VI 期を更に 2 つに区分して提示した (VI-1 期と VI-2 期)。カノコ

イセエビ幼生では、VI 期の体長範囲は 7.48~11.85mm となっており、イセエビ幼生ほど大きくない (Matsuda and Yamakawa 2000)。この違いは、イセエビ幼生の標本数 (VI 期で 98 個体) と比較して、カノコイセエビの幼生の標本数 (VI 期で 10 個体) が少ないことが要因の 1 つとなっていると考えられるが、イセエビ属でも種の違いにより形質の発達に差があることがもう 1 つの要因となっていると考えられる。このことは、イセエビ属のすべての種に対して、統一された区分基準を用いて期の区分を行うことを困難にすると推察される。

井上 (1981) は、飼育によって得たイセエビ幼生の形態を 11 期に区分して記載しているが、第 3 章第 1 項で指摘したように、井上によるイセエビ幼生の形態観察には不十分な点が多く見られる。さらに、井上による期の区分の問題点として、1 つの期を区分する基準に複数の形質を採用していることがあり、前述の問題によって今回形態を観察した一部の幼生について井上が定義した期に区分できなかった。また、井上による V 期と VI 期の区分形質 (額角が出現すること)、VI 期と VII 期の区分形質 (第 2 触角が 2 節をもつこと) には観察上の誤りがあり、V~VII 期の区分は不可能であった。これらの理由により、今回再度イセエビ幼生の形態について記載した。しかし、今回の報告に用いた標本数も 197 個体と少なく、今後更に標本数を増やして幼生の形態変化を十分検討する必要がある。

なお、日本近海で採集され、イセエビのフィロゾーマ幼生とされている標本と今回の標本との相違点については、第 7 章において検討する。

第4章 イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育条件

4-1 はじめに

第1章で記述したようにイセエビ幼生の飼育研究の歴史は長いものの、1980年台半ばまではイセエビ幼生の飼育に適した餌料や環境が不明であったこと、および疾病等によるへい死の発生が防止できなかったことから、飼育条件を検討するための飼育実験を安定して実施することができなかった。したがって、飼育水温、塩分、餌料などの飼育条件に関する検討は、主にふ化後間もない初期幼生を用いた短い飼育期間の実験により行われており（例えば、税所 1966, 井上 1965, 1981）、これらの飼育実験における実験中の幼生の生残率も概して低いものであった。

その後、抗生物質やホルマリンでの薬浴により初期幼生の生残率が向上し（西村・神谷 1985, 山川ら 1987）、またフィロゾーマ幼生の餌料としてムラサキイガイ生殖腺とアルテミアを併用するようになったことで、比較的小規模な飼育条件下では幼生期間を通じてかなり安定して飼育することが可能となった（Yamakawa *et al.* 1989）。その結果、飼育水温（Matsuda and Yamakawa 1997）、飼育水槽の大きさ（Sekine *et al.* 2000）等に関してフィロゾーマ幼生期全般についての好適な条件に関する報告がなされるようになっていく。

甲殻類幼生の成長、生残におよぼす要因として、飼育水温、塩分、日長時間や照度等の光環境、幼生密度、餌料の種類や投与条件（投与量や餌料サイズ）、飼育水槽の形状や大きさ、注水量、疾病等が挙げられている（Minagawa 1993, Mikami and Greenwood 1997b, Moss *et al.* 1999, Diggles *et al.* 2000, Sekine *et al.* 2000, Tong *et al.* 2000a,b）。

第4章では、これらの要因のうち、飼育水温、塩分、餌料の投与密度について、イセエビ幼生の飼育に適した条件を明らかにすることを目的に飼育実験を行った。また、イセエビ幼生を止水飼育した時のへい死症例について調査するとともに、後期幼生のへい死原因の中でも大きな割合を占める脱皮直後のへい死の防止法について検討する実験を行った。これらの結果を中心に、イセエビ幼生の飼育条件について述べる。

4-2 飼育水温

4-2-1 はじめに

水温は甲殻類幼生の成長や生残にもっとも強い影響をおよぼす環境要因の1つであり、これまで多くの種でその影響について調べられてきた（例えば Templeman 1936, Costlow *et al.* 1960, Reed 1969, Rothlisberg 1979, Johns 1981, Minagawa 1990b）。しかしながら、イセエビ類のフィロゾーマ幼生の成長や生残に対する水温の影響については、イセエビ（井上 1981）とカリフォルニアイセエビ *Panulirus interruptus*（Dexter 1972）の初期幼生、*Jasus edwardsii*（Tong *et al.* 2000b）の初中期幼生で調査されている程度であり、イセエビ類のいずれの種においても幼生期全般にわたって水温の影響を明らかにした研究はない。

一般に水温が高くなると甲殻類幼生の成長は速くなるが、一定以上の高さでは逆に成長が劣るようになり、生残率も低下することが知られている（Minagawa 1990b, Ismael *et al.* 1997, Tong *et al.* 2000b）。これは、水温の上昇とともに幼生の行動が活発になり、代謝量が増大する（Morioka *et al.* 1988, Ismael *et al.* 1997）ことが要因となっている可能性がある。したがって、長期間におよぶイセエビ幼生の飼育を安定的に行うためには、幼生によって取り込まれたエネルギーの成長と代謝への利用状態を水温別に調査することにより、取り込んだエネルギーを効率良く成長へ転化できる水温を明らかにする必要がある。しかしながら、これまで甲殻類幼生のエネルギー効率におよぼす水温の影響については調査されたことがなく、一定水温でのエネルギー効率についても数種において調査されているにすぎない（Mootz and Espifanio 1974, Logan and Espifanio 1978, Lucas *et al.* 1979）。

甲殻類のエネルギー効率の検討は、通常炭素や窒素の収支を調査して行われる（Nelson *et al.* 1977, Anger 1990, 皆川・隆島 1996）。炭素の収支によってエネルギー効率を算定する場合の調査手順は次のとおりである。まず、摂餌によって体内に取り込まれる炭素量を、幼生による摂餌量と餌料中の炭素含有率を調査することによって算定する。取り込まれた炭素は同化されて体内に取り込まれるものと、糞として排泄されるものとに分かれ、同化された炭素は成長と代謝に利用される。幼生を研究の対象とする場合には再生産に用いられるエネルギーを考慮する必要はない。成長に用いられる炭素量の算定は、幼生の成長量（乾燥重量の増加量）と幼生の体成分中の炭素含有率を明

らかにすることによって、また代謝に用いられる炭素量の算定は酸素消費量を測定することによって行う。

この節では、イセエビ幼生の飼育に適した水温条件を検討することを目的に、アルテミアノープリウスを餌料として飼育された初期幼生のエネルギー効率におよぼす水温の影響を炭素の収支に注目して調査するとともに（水温実験1）、幼生期間全般にわたって成長と生残におよぼす水温の影響を調査し（水温実験2）、それらの結果を述べる。

4-2-2 初期幼生のエネルギー効率におよぼす水温の影響（水温実験1）

4-2-2-1 材料と方法

20, 22, 24, 26°Cの4水温において、1~4 齢の各齢におけるエネルギー効率を算定した。算定するためのデータとして用いるために、設定した各水温で1 齢から5 齢になるまで幼生を止水式により個別飼育し、各齢の期間、脱皮による体長の伸長量、およびアルテミア摂餌数について調査した。また、流水式により飼育した幼生を用いて1~5 齢での幼生の酸素消費量を測定した。幼生の乾燥重量の増加量を算定するには、本来は各水温で飼育した幼生をサンプリングし、それらの幼生の乾燥重量を測定する必要があるが、今回は各水温での幼生の群飼育が飼育施設の制約から行えなかったため、第3章において求めた幼生の乾燥重量と体重の関係式(3-1)

$W = 0.0209BL^{2.1905}$ (W : 乾燥重量, mg ; BL : 体長, mm)を用い、各水温で個別飼育した幼生の体長の変化から幼生の乾燥重量の増加量を推定した。各齢での幼生の乾燥重量の増加量を算定するにあたっては、① n 齢の間の乾燥重量の増加は、 $(n+1)$ 齢の体長 $BL_{(n+1)}$ で求めた乾燥重量 $W_{(n+1)}$ から n 齢の体長 BL_n で求めた乾燥重量 W_n を差し引いたもの $W_{(n+1)} - W_n$ とする ②水温により乾燥重量と体長の関係に変化が起こらない の2つを仮定した。

さらに、フィロゾーマ幼生の乾燥重量の増加量を炭素量に換算するために幼生の体成分に占める炭素の含有率を調査するとともに、幼生によるアルテミア摂餌数を炭素量に換算するために、餌料として用いたアルテミアノープリウス1 個体あたりの乾燥重量と体成分に占める炭素の含有率についても調査した。

エネルギー効率については、同化効率（摂餌により得た炭素のうち同化された炭素の割合）、粗成長効率（摂餌により得た炭素のうち成長に費やされた炭素の割合）、純成長効率（同化

された炭素のうち成長に費やされた炭素の割合）を求めた。各項目の調査方法は以下のとおりである。

なお、甲殻類では成長に利用された炭素の一部は脱皮によって脱皮殻中の炭素として逸失する。したがって、正確にエネルギー効率を算定するには脱皮による逸失分を測定する必要がある。しかし、脱皮殻中の炭素含有率の測定を行うだけの脱皮殻の回収が困難であったことから、今回のエネルギー効率の算定にあたっては、脱皮による逸失分については考慮しなかった。

アルテミア摂餌数、および齢の期間と脱皮による体長の伸長量の測定

測定に用いた幼生は、1998 年7 月1 日にふ化したフィロゾーマ幼生のうちの20 個体（体長 1.51 ± 0.04 mm, 平均±標準偏差）、1999 年9 月8 日にふ化した幼生のうちの16 個体（体長 1.54 ± 0.03 mm, 平均±標準偏差）の合計36 個体である。これらの個体を各年で4 群に分け、20~26°Cの4 水温で飼育した（各水温での飼育個体数は2 ヶ年合わせて9 個体）。実験に用いた幼生は、100ml 容のガラス製蒸発皿に個別で収容し、止水式により飼育を行った。幼生の飼育方法は次のとおりである。飼育容器には、あらかじめ過海水を約10ml 入れ、次いで餌料のアルテミアノープリウスを80 個体収容し、その後海水を追加して容量を20ml とした。その中に、ピペットを用いてふ化幼生1 個体を少量の海水とともに収容した。ふ化幼生の飼育容器への収容は朝10 時に行い、翌朝の10 時に新たに用意した飼育容器へフィロゾーマ幼生のみを移した。新たな飼育容器には、あらかじめ海水20ml とアルテミアノープリウス80 個体を入れておいた。そして、前日からの飼育容器に残るアルテミア数を計数することによって24 時間での摂餌数を算定した。この作業をフィロゾーマ幼生が5 齢になるまで毎日継続して行い、個体毎に各齢における摂餌数を求めた。餌料のアルテミアノープリウスは、アメリカ合衆国ユタ州ソルトレイク産の乾燥卵からふ化したもので、2 ヶ年とも同じロットの乾燥卵を用いた。飼育期間中の日長時間は12 時間で一定とした（12L:12D）。明期の照度は飼育水槽直上で約300lx であった。

水温の調整は、ヒーターと冷凍機を備えたウォーターバスを4 つ用意し、各水温に調整したうえで、飼育容器をウォーターバス中に置くことによって行った。飼育水の水温は毎朝測定し、設定水温の±0.3°C以内となるようにウォーターバスの水温を微調整した。幼生の体長の測定は、各幼生の脱皮毎に、脱皮の2~7 日後に万能投影機を用いて行った。

表 4-1. イセエビ幼生の酸素消費量の測定条件

令	日令	体長 (mm)	測定水温 (℃)	測定時間 (h)	各水温での酸素瓶数※ (個)	1瓶当たりの 幼生収容数
1	2~3	1.54	20, 22, 24, 26	24	8	10
	6~7	1.54			8	10
2	13~14	2.06			8	5
3	22~23	2.59			8	3
4	27~28	2.99			8	2
5	37~38	3.36			8	1

※幼生を収容した酸素瓶5個、ブランクの酸素瓶3個

酸素消費量の測定

設定した 4 水温における酸素消費量の測定に用いたフィロゾーマ幼生は、1999 年にアルテミア摂餌数等を測定した幼生と同じふ化群のもの 4,000 個体である。この 4,000 個体を 40 l 容アクリル水槽 2 水槽に収容し、水温 26℃で流水式により群飼育した。そして、適宜サンプリングし、酸素消費量の測定に用いた。この時の群飼育の方法は、第 3 章で幼生の乾燥重量を測定した時の方法と同じとした。酸素消費量の測定は、1 齢から 5 齢までの各齢で 1~2 回、ウォーターボトル法によって行った（表 4-1）。

酸素消費量の測定手順は次のとおりである。測定開始の 2 時間前に飼育水槽からフィロゾーマ幼生をサンプリングし、それら幼生を 4 群に分けて各群を別々に容量 1.2l のガラスボウルに収容した。そして、それらのガラスボウルを各測定水温に調整した 4 つのウォーターバス中に 1 つずつ保持することにより、ガラスボウルの水温を 26℃から徐々に各測定水温へ変化させた。各水槽の水温が設定水温となるには、もっとも水温差がある 20℃測定群で約 30 分を要した。幼生を各測定水温へ馴致させるために、ガラスボウルの水温を酸素消費量の測定の開始までそのまま測定水温に保った。群飼育からのサンプリング後は幼生に投餌せず、絶食状態で酸素消費量の測定を行った。酸素消費量の測定には容量が明らかとなっている 100ml 前後の酸素瓶を用い、各水温で 8 個の酸素瓶を用意した。酸素消費量の測定にあたっては、あらかじめ各瓶に 0.2 μm メッシュのフィルターでろ過した新鮮な海水を満たし、各測定水温に調整しておいた。そして、サンプリングから 2 時間後、各水温で 5 個の酸素瓶（実験瓶）に、齢に応じて 10 個体から 1 個体の幼生をそれぞれ収容した（表 4-1）。残りの 3 個の瓶は対照瓶とし、これらについても幼生を収容しないこと以外は同様の操作を行った。その後、酸素瓶を各実験水温に調整してある 4 つのウォーターバス中に静置し、24 時間保持した。酸素瓶を保持した実験室では、日長時間を 12 時間、明期の照度を約 300lx となるように調整した。

実験開始の 24 時間後に各酸素瓶中の海水の酸素濃度を測定した。酸素濃度の測定は、大森・池田（1976）に従った。そし

て、各水温での 3 本の対照瓶の平均酸素濃度と各実験瓶の酸素濃度から、各実験瓶の酸素濃度の低下分を求め、実験瓶の容積を用いて各幼生による酸素消費量を計算した。なお、消費された酸素量はすべて標準状態（0℃、1 気圧）での容積として表した。

各水温における幼生の乾燥重量 1mg あたり 1 時間あたりの酸素消費量 R_1 （以下、単位酸素消費量、 $\text{mlO}_2/\text{hr}/\text{mg}$ ）と乾燥重量 W （mg）の関係は、Morioka *et al.*（1988）にしたがって以下の指数式を用いて表した。

$$R_1 = aW^b \quad (4-1)$$

ここで、 a 、 b は各水温で決まるパラメーターである。

各酸素消費量の測定時には、測定に用いる幼生と同時にサンプリングし、同じ前処理を施した幼生を用いて乾燥重量の測定を行った。測定の方法は、第 3 章において幼生の乾燥重量を測定したときと同じとした。測定に用いた幼生数は、1 齢幼生で 50 個体、2 齢幼生で 40 個体、3 齢幼生で 30 個体、4 齢幼生と 5 齢幼生では 20 個体とし、これらを 1 群として測定した。

フィロゾーマ幼生の炭素含有率の測定

測定に用いた幼生は、1996 年 6 月 17 日、および同年 7 月 25 日にふ化し、40l 容アクリル水槽で流水式により群飼育していたものである。2 回の飼育群から 1~5 齢の各齢で各 1 回幼生をサンプリングし、第 3 章において乾燥重量を測定した場合と同様の方法で幼生を完全に乾燥させた。そして、2 回の飼育群から得られた同一齢の幼生を混合し、幼生を乳鉢と擦り棒を用いてすりつぶすことにより各齢幼生の乾燥パウダー 16.8~36.8mg を得た（表 4-2）。このパウダーを試料として CN コーダー（MT-700、ヤナコ分析工業（株））を用いて炭素含有

表 4-2. フィロゾーマ幼生の炭素含有量を測定したサンプル量と幼生の炭素含有量、および炭素含有率

令	サンプル量 (mg)	炭素含有量 (mg)	炭素含有率 (%)
1	36.8	12.9	35.1
2	19.9	7.4	37.1
3	17.0	6.5	38.3
4	16.8	6.5	38.5
平均	—	—	37.3

量を測定し、幼生の炭素含有率を算定した。

アルテミアノープリウスの乾燥重量と炭素含有率の測定

アルテミアノープリウスの乾燥重量の測定は、フィロゾーマ幼生の餌料として用いたものと同じロットの乾燥卵からふ化したものを用いて行った。測定方法は次のとおりである。ノープリウス 500 個体を 1 群とする 3 群用意し、それらをあらかじめ秤量して重量が明らかとなっている $0.45\mu\text{m}$ メッシュのネットに 1 群ずつのせ、3.5%ギ酸アンモニウムで十分に洗浄した。その後、60℃のオーブン中に 24 時間保持して乾燥させ、デシケーター中で室温になるまで放置し、電子分析天秤(1712MP8, ザトルリス社)を用いて乾燥重量の測定を行った。そして、測定した 3 群の重量の平均値を 500 個体の重量とし、更にその値を 1 個体あたりの重量に換算した。

炭素含有率の測定は、同じロットのアルテミアノープリウスを用いて得た乾燥パウダー約 20mg を 5 セット用意し、フィロゾーマ幼生と同様に CN コーダーを用いて行った。

エネルギー効率の推定

幼生のエネルギー効率の推定は、上記で求めた摂餌量、成長量、酸素消費量をすべて炭素量へ変換して行った。各項目の換算に当たっては以下の換算式を用いた。

a. 摂餌量 F

$$F(\mu\text{gC}) = \text{アルテミア摂餌数 (N)} \times \text{アルテミア 1 個体の乾燥重量}(\mu\text{g}) \times \text{アルテミアの炭素含有率}(\%) \quad (4-2)$$

b. 成長量 G

$$G(\mu\text{gC}) = \text{幼生の乾燥重量の増加量}(\mu\text{g}) \times \text{幼生の炭素含有率}(\%) \quad (4-3)$$

c. 酸素消費量 R

$$R(\mu\text{gC}) = \text{酸素消費量}(\mu\text{LO}_2) \times \text{RQ} \times (12 \div 22.4) \quad (4-4)$$

RQ：呼吸商。ここではアンモニア排出型の動物において多く用いられている 0.97 を用いた(Morioka *et al* 1988)

同化効率(A)、粗成長効率(K_1)、純成長効率(K_2)の計算は以下の式を用いて行った。

$$A = (G+R) / F \times 100 (\%) \quad (4-5)$$

$$K_1 = (G/F) \times 100 (\%) \quad (4-6)$$

$$K_2 = \{G/(G+R)\} \times 100 (\%) \quad (4-7)$$

ここで、 F ：摂餌量、 G ：成長量、 R ：酸素消費量である。

4-2-2-2 結果

摂餌数および成長量

1998, 1999 年の各年に止水式により個別飼育した幼生において、実験した 20~26℃の各水温での 1 齢幼生の体長、1 齢の期間の長さ、1 齢の間でのアルテミア摂餌数には年による差が見られなかった(t 検定, $P>0.05$)。したがって、得られたデータの解析に当たっては、年毎に区別することなく 2 カ年のデータを一括して取り扱った。

各水温でアルテミア摂餌数の測定を行った 9 個体のうち、5 齢になるまでの生残率は 20℃で 56%, 22~26℃では 78%であり、20℃で若干低かったが、統計的な有意差は認められなかった(χ^2 検定, $P>0.05$) (表 4-3)。なお、死亡した個体のデータについては、死亡時の齢のものは用いず、その前の齢までのものを解析の対象とした。

表 4-3. 水温実験 1 で個別飼育したイセエビ幼生の各水温での生残

	各水温での飼育個体数	生残率(%)			
		20℃	22℃	24℃	26℃
1998年	5	60	100	80	100
1999年	4	50	50	75	50
合計	9	55.6	77.8	77.8	77.8

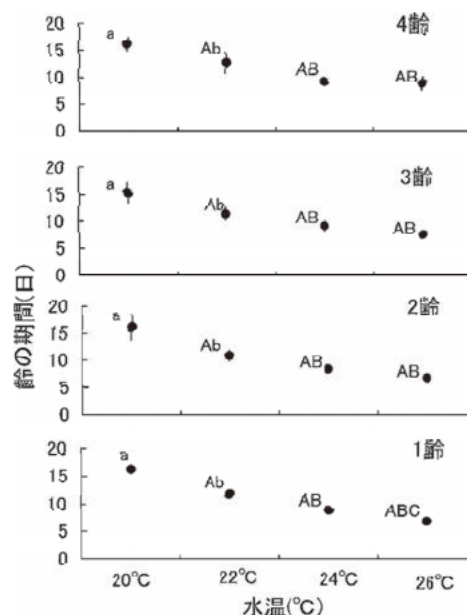


図 4-1. 水温実験 1 で個別飼育した幼生の 20~26℃における各齢の期間(●: 平均, 縦棒: 標準偏差)
同一齢において、同じアルファベットの大文字と小文字間で有意差あり (ANOVA, Sheffe 検定, $P<0.05$)

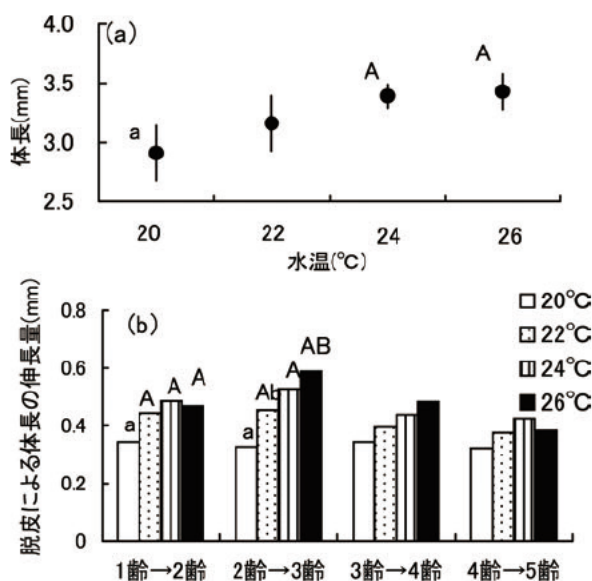


図4-2. 水温実験1で個別飼育した幼生の20～26℃における5齢での体長(a, ●: 平均, 縦棒: 標準偏差)と脱皮による体長の伸長量(b)同じアルファベットの大文字と小文字間で有意差あり(ANOVA, Sheffe 検定, $P < 0.05$)

齢の期間は、いずれの齢でも水温が高いほど短い傾向が認められた(図4-1)。なお、エネルギー効率を算定する際に必要な水温毎の各齢の期間の長さ(日)は、平均値の小数第一位を四捨五入して得られる整数値を用いた。脱皮毎の体長の伸長量には、水温が高いほど大きくなる傾向が認められた(図4-2b)。このため、5齢での平均体長は20℃で2.91mm ($N=5$), 22℃で3.16mm ($N=7$), 24℃で3.39mm ($N=7$), 26℃で3.43mm

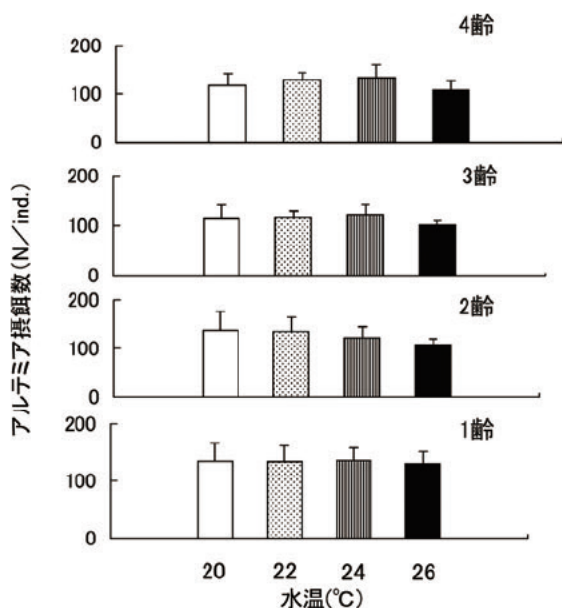


図4-3. 水温実験1で個別飼育した幼生の20～26℃における各齢でのアルテミア摂餌数(縦棒は標準偏差)

($N=7$)と水温が高いほど大きかった(図4-2a)。幼生のアルテミア摂餌数は、同一水温では齢間で差が見られず、各齢での摂餌数は100～120で一定であった。また同一齢においては各水温間で差がなかった(ANOVA, $P > 0.05$)(図4-3)。

酸素消費量

酸素消費量の測定に用いる幼生を得るために行った群飼育の期間中は、幼生のへい死がほとんど見られず、飼育は良好に推移した。

酸素消費量の測定に用いた幼生の1個体あたりの乾燥重量は、1齢幼生で43.2μg(1回次)と72.8μg(2回次), 2齢幼生で122.7μg, 3齢幼生で196.0μg, 4齢幼生で213.0μg, 5齢幼生で238.0μgであった。

実験した4水温における幼生の単位酸素消費量 R_1 ($\text{mlO}_2/\text{hr}/\text{mg}$)と幼生の乾燥重量 W (mg)の関係を図4-4に示した。各水温における単位酸素消費量と乾燥重量の関係は指数式(4-1)で表現され、水温が高いほど単位酸素消費量は多く、また幼生の成長が進むほど単位酸素消費量は減少する傾向が認められた。

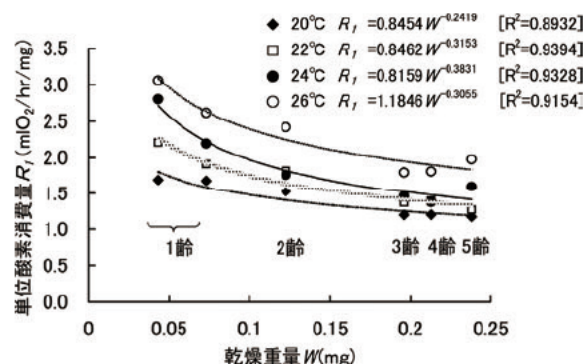


図4-4. イセエビ幼生の20～26℃における単位酸素消費量(単位重量あたり単位時間あたりの酸素消費量)の成長に伴う変化

幼生の単位酸素消費量と乾燥重量の関係、幼生の齢の期間、各齢での体長、および第3章で求めた幼生の体長と乾燥重量の関係式(3-1)から、各水温における幼生1個体あたり1時間あたりの酸素消費量 R_2 (以下、個体酸素消費量, $\mu\text{IO}_2/\text{hr}/\text{ind.}$)と日齢 D の関係を推定した(図4-5)。各水温における個体酸素消費量と日齢の関係は1次式を用いて表された。

各水温における個体酸素消費量と日齢の関係を表す1次式、および各水温での各齢の期間から、幼生1個体あたりの各齢における総酸素消費量 R_3 (μIO_2)を推定した(図4-6)。推定された各齢における総酸素消費量は、同一水温では齢が進行する

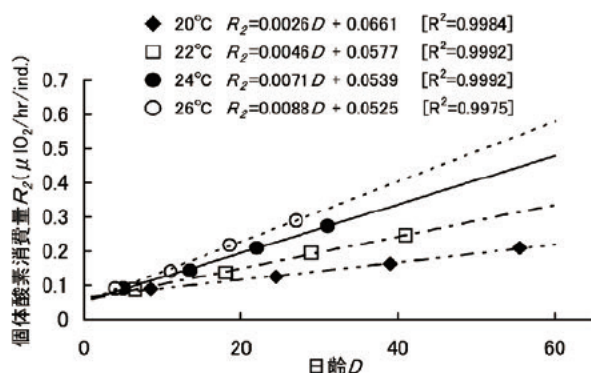


図 4-5. イセエビ幼生の 20~26°Cにおける個体酸素消費量（幼生 1 個体あたりの単位時間あたりの酸素消費量）と日齢の関係

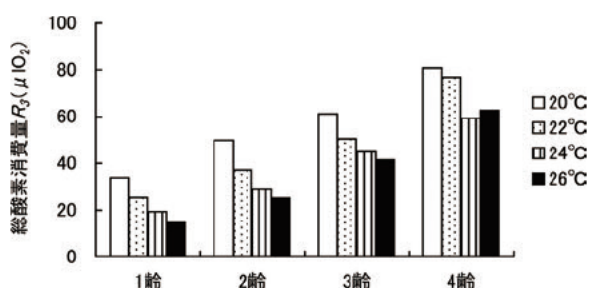


図 4-6. イセエビ幼生の 20~26°Cにおける各齢での 1 個体あたりの総酸素消費量

ほど多くなった。また、同一齢では水温が高いほど総酸素消費量は少ない傾向が見られたが、4 齢では 24°C より 26°C の方が若干多く推定された。

フィロゾーマ幼生の炭素含有率

各齢の炭素含有率は、1 齢で 35.1%，4 齢で 38.5%と齢の進行とともに若干大きくなる傾向が認められたが（表 4-2）、これらの値に統計上の有意差は認められなかった（ χ^2 検定， $P > 0.05$ ）。したがって、各齢の平均値 37.3%を実験期間中における幼生の炭素含有率として扱った。

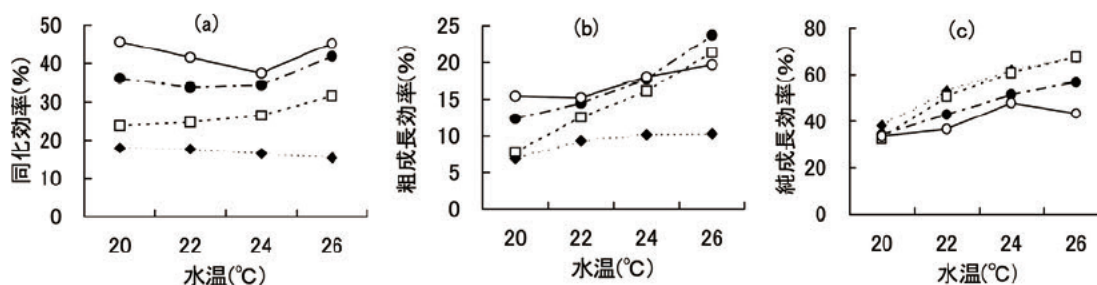


図 4-7. 各水温におけるイセエビ幼生の同化効率 (a)，粗成長効率 (b)，純成長効率 (c) (◆：1 齢，□：2 齢，●：3 齢，○：4 齢)

アルテミアノープリウスの乾燥重量および炭素含有率

アルテミアノープリウスの乾燥重量を測定した 3 群（1 群は 500 個体）の平均重量は 1.21mg（標準偏差 0.07）であり、この平均値を用いてノープリウス 1 個体あたりの乾燥重量を 2.42 μg と算定した。また、アルテミアノープリウスの平均炭素含有率は 48.8%（標準偏差 0.4， $N=5$ ）であった。

エネルギー効率の算定

各水温における同化効率，粗成長効率，純成長効率の算定結果を図 4-7 に示した。同化効率は、1 齢では水温に関わらずほぼ一定であったが、2 齢では水温が高くなるにしたがって大きくなる傾向が見られた。また、3 齢では 22°C で、4 齢では 24°C でもっとも小さく算定された（図 4-7a）。一方、同一水温では齢の進行にしたがって次第に同化効率が高くなる傾向が認められた。

粗成長効率と純成長効率（図 4-7b, c）は、水温が高いほど大きくなる傾向が見られたが、4 齢の純成長効率は 24°C でもっとも大きいと推定された。同一水温では、粗成長効率は齢が進行するにしたがって大きくなる傾向が見られたが、純成長効率は 1 齢と 2 齢はほぼ同じで、以後は齢の進行とともに小さくなった。

4-2-2-3 考察

1~4 齢のイセエビ幼生について、20~26°C の範囲で水温と粗成長効率，および純成長効率の関係を調査したところ、粗成長効率は水温が高いほど大きくなる傾向があり、純成長効率に関しても 1 齢から 3 齢の間では水温が高いほど大きくなった。粗成長効率が水温の上昇に比例して大きくなるということは、摂餌により取り込まれたエネルギーのうち成長に費やされる割合は水温が高くなるにしたがって大きくなることを示している。粗成長効率が大きいほど飼育条件として適していると考えられ

るので、今回調査した水温範囲では26°Cが初期幼生に対する飼育条件として適当であると考えられる。

甲殻類幼生を対象として、粗成長効率や純成長効率などエネルギー効率におよぼす水温の影響について調査された例はこれまでになく、他種との比較は行えないが、水温が酸素消費量や摂餌量等個々の項目におよぼす影響については多くの種で調査が行われている。一般に一定の水温までは幼生の単位酸素消費量（単位時間あたり単位乾燥重量あたりの酸素消費量）は水温が高くなるにしたがって多くなり（Johns 1981, Morioka *et al.* 1988, Ismael *et al.* 1997）、摂餌量についても水温が高くなるほど多くなるとされている（Minagawa 1990b, Tong *et al.* 2000b）。イセエビ幼生でも、単位酸素消費量は水温が高くなるほど多くなった。しかし摂餌量に関しては、各齢でのアルテミア摂餌数は水温の影響を受けずにほぼ一定であり、イセエビ幼生の摂餌の特徴として注目される。

今回のイセエビ幼生を用いたエネルギー効率の調査では、3 齢までは水温が高いほど純成長効率が大きくなったが、4 齢では 26°Cでの純成長効率が 24°Cでのそれより小さくなった。4 齢で 24°Cの純成長効率がもっとも大きくなったのは、4 齢から 5 齢への脱皮による成長量が 24°Cの方が 26°Cより大きく、一方総酸素消費量（1 個体あたりの各齢における酸素消費量）では 26°Cの方が 24°Cより多くなったことによる。4 齢での幼生の成長量が 26°Cで 24°Cより小さくなった原因として、今回の実験では一貫して餌料にアルテミアノープリウスを用いたことが考えられる。フィロゾーマ幼生に餌料として用いるアルテミアの好適サイズは、幼生の成長にしたがって大きくなると考えられており（Robertson 1968, 井上 1981, Tong *et al.* 1997）、その原因として摂餌に関係する口器や顎脚の機能から、イセエビ幼生が成長するにしたがって微細な餌料の捕食が困難となるためと推察されている。このことから、今回の実験において 3 齢まではもっとも速い成長を示し、体長がもっとも大きくなっていた 26°Cの幼生に対して、一貫してアルテミアノープリウスを餌料として給餌したことにより、4 齢では餌料の大きさが不適当になっており、したがって純成長効率が低下した可能性が考えられる。

一定の水温条件下での甲殻類幼生のエネルギー効率については、これまで 2, 3 の種で調査されている。ストーンクラブ *Menippe mercenaria* 幼生では、粗・純成長効率ともに成長するにしたがって大きくなり（Mootz and Epifanio 1974）、アメリカンロブスター *Homarus americanus* 幼生でも粗成長効率

は成長とともに大きくなると報告されている（Logan and Epifanio 1978）。一方、スパイダークラブ *Hyas araneus* 幼生では粗・純成長効率とも成長とともに小さくなるとされている（Anger 1990）。イセエビ幼生では、粗成長効率は成長とともに大きくなり、純成長効率は小さくなった。このように、幼生の成長とエネルギー効率の関係は、種によって傾向が異なっている。イセエビ幼生において、純成長効率が成長とともに小さくなったのは、成長に向けられるエネルギーの増加率より代謝に向けられるエネルギーの増加率の方が大きくなったためであるが、これはイセエビ幼生期の初期において成長率が次第に小さくなることに関係があると考えられる。

甲殻類幼生では、多くの種で成長とともに摂餌量が多くなると報告されている（倉田 1960, Mootz and Epifanio 1974, Logan and Epifanio 1978, Tong *et al.* 1997）。しかし、今回調査したイセエビ幼生の摂餌量は多くの甲殻類幼生での調査結果と異なり、齢の進行によっても増加することはなかった。イセエビ幼生において、齢の進行によっても摂餌量が増加しなかったのは、同化エネルギーを増加させる手段として同化効率を増大させたためと考えられる。26°Cで飼育したイセエビ幼生の同化効率は、1 齢から 4 齢の間に約 3 倍に増加すると推定されたが、*H. americanus* 幼生や *M. mercenaria* の初期幼生では、同化効率はほとんど増加しないとされている（Mootz and Epifanio 1974, Logan and Epifanio 1978）。多くの魚類の仔魚期には、成長とともに同化効率が大きくなるとされており、これは仔魚の消化吸収器官の発達に伴う消化吸収能力の向上による（山下 1991）。イセエビ幼生の消化吸収器官の発達についてはこれまで調査されたことがないが、ウチワエビ *Ibacus ciliatus* のフィロゾーマ幼生では成長に伴う胃や中腸腺の機能的発達が報告されており（Mikami and Takashima 1993）、イセエビ幼生で同化効率が成長とともに大きくなったのは、消化吸収器官の発達が関与している可能性があると考えられる。

今回のイセエビ幼生のエネルギー効率調査において、脱皮殻の生産や餌料の食いこぼし等については考慮しなかった。したがって、今回のエネルギー効率は実際の値とは若干異なっていると考えられる。脱皮殻については、甲殻類幼生では同化されたエネルギーのうち脱皮殻の生成のために 3~10%程度が消費されるとされている（*H. araneus* 幼生 7~10%（Anger 1990）、*M. mercenaria* 幼生 3~5%（Mootz and Epifanio 1974））。食いこぼしについては、十脚類幼生は咀嚼による摂餌を行うことから動物プランクトンを餌料とした場合に食いこぼしが発生し、

摂餌量が過大に算定される可能性が大きい(皆川・高島 1996)。しかし、食いこぼしを定量的に調査することは困難であり、摂餌量を算定する場合の大きな課題となっている。本研究のアルテミアノープリウスを餌料として用いた実験では、飼育水槽中に目で確認できるような食いこぼしは見られなかったが、やはり摂餌量が過大に算定されている可能性は否定できない。

また、今回の調査では齢内のエネルギー効率の変化は想定しなかったが、同一齢内においても摂餌量、乾燥重量、酸素消費量が脱皮後の日数の経過とともに大きく変化し(Anger and Jacobi 1985, Anger *et al.* 1989), したがって齢内でエネルギー効率も変化するとされている(Anger 1990)。今後、イセエビ幼生のエネルギー効率について詳細に検討するには、脱皮周期との関係についても明らかにする必要がある。さらに、今回の調査では長い幼生期間のごく短期間の調査であったが、幼生の飼育技術を向上させるには中後期幼生でのエネルギー効率の調査が今後不可欠と考えられる。

4-2-3 フィロゾマ幼生期全般における成長、生残におよぼす水温の影響(水温実験2)

4-2-3-1 材料と方法

実験に用いたフィロゾマ幼生

実験に用いた幼生は、1995年および1996年にふ化した6群である(表4-4)。ふ化幼生を用いた群(群1, 2)以外は、40l容アクリル水槽で予備飼育したものを供試した。これら6群の実験開始時の体長は1.5mm(ふ化幼生)から17.7mmであった。予備飼育の方法は第3章においてイセエビ幼生の乾燥重量を測定した際の飼育方法と同様とした。

水温実験

設定した水温は、前節と同じ20, 22, 24, 26℃の4水温である。供試した幼生数は、群1から群3までは設定水温毎に10個体、群4から群6は水温毎に5~10個体とした(表4-4)。実験期間は、群1では実験に供したすべての幼生が4回の脱皮を行うまで、群2は実験開始から約4ヶ月間、群3と群4は約

3ヶ月間、群5と群6は実験に供したすべての幼生がへい死、もしくはプエルルス幼生へ変態するまでとした。実験中の幼生飼育は、体長13mmまでの幼生には120ml容の円型ガラス容器、体長13mm以上の個体には400ml容の円型ガラス容器をそれぞれ用い、それらの容器にふ化幼生もしくは予備飼育していた幼生を個別で収容し、止水式により行った。各サイズの容器にはろ過海水をそれぞれ100ml, 350ml入れた。幼生の飼育方法は、第3章で止水飼育によって齢の期間と脱皮あたりの体長の伸長量を調査した際の飼育方法と同様としたが、日長時間については特に調整せず自然日長とした。

水温の調整は、前節と同じく飼育水槽をウォーターバスに置くことにより行った。実験期間中は、毎日幼生のへい死、および脱皮の有無を確認し、脱皮が見られた場合は脱皮の2~7日後に万能投影機を用いて体長を測定した。なお、脱皮あたりの体長の伸長量(mm)を脱皮間隔(=齢の期間, 日)で割った値を日間成長量(mm/日)として定義し、脱皮毎に算定した。

データの解析

群1から群6の実験で得られたデータは区別せず、一括して解析に用いた。各水温において成長を表す項目(ここでは脱皮間隔, 脱皮あたりの体長の伸長量, 日間成長量)と体長との関係は、改良型Bélehrádek式(Yamakawa and Matsuda 1997)を用いて検討した。改良型Bélehrádek式は環境要因と代謝機能速度の関係を包括的に記述することができるとされている。この節では、体長と水温、成長を表す各項目の関係を検討するために改良型Bélehrádek式を以下のように仮定した。

$$G_i = a_{ij} L^{b_{ij}} (T - \alpha)^{c_i} (\beta - T)^{d_i} \quad (4-8)$$

(ここで L ; $L_{j-1}^* \leq L < L_j^*$),

ここで,

G_i : 成長を表す項目(脱皮間隔, $i=1$; 脱皮あたりの体長の伸長量, $i=2$; 日間成長量, $i=3$)

L : 体長 (mm)

T : 水温 (℃)

α : 成長の生物学的下限臨界温度 (℃, いわゆる生物学的ゼロ)

β : 成長の生物学的上限臨界温度 (℃)

a_{ij}, b_{ij} : 成長を表す要因 i と体長 L の関係において変曲点を持つ場合, 2つの変曲点 L_{j-1}^* と L_j^* 間の体長

表4-4. 水温実験2で用いた6群のイセエビ幼生の体長範囲と供試個体数、及び実験設定

群	体長範囲 (mm)	設定した水温 (℃)	各水温での個体数
1	1.5~3.5	20, 22, 24, 26	10
2	1.5~14.1	26	10
3	6.0~13.6	20, 22, 24	10
4	14.5~18.4	22, 24	5, 7
5	17.6~(P)※	20, 22, 24, 26	7~10
6	17.7~(P)※	24	9

※プエルルス幼生になるまで飼育を継続した

範囲毎に決められるパラメーター

c_p, d_i : 水温と関連して式の形を決めるパラメーター

である。なお、 L の右肩に付したアスタリスク(*)は最適であることを示す添字である。

今回用いたイセエビ幼生の成長を表す項目毎のデータには、体長との関係で体長 15~17mm 付近に明らかな変曲点が 1 つ認められたので、各パラメーターの推定にあたっては変曲点を 1 つ、つまり $j=1$ のみを仮定した。パラメーター a, b, c, d は成長を表す項目毎に推定するとともに、パラメーター a, b については変曲点の前後でもそれぞれ推定した。なお、変曲点の前後で成長式による曲線に連続性を持たせるために、パラメーター a, b に関しては以下の制限条件を加えて推定した。

$$a_{ij} L_j^{*b_j} = a_{i, j+1} L_{j+1}^{*b_{j+1}}$$

生物学的臨界温度 α , β は体長 L によって決まるパラメーターで、以下に示した式で表されるシグモイド曲線を示すと仮定した。

$$\alpha(L) = \frac{p}{1 + \exp\{q(1 - rL)\}} + s, \quad (4-10)$$

$$\beta(L) = \frac{t}{1 + \exp\{u(1 - vL)\}} + w. \quad (4-11)$$

ここで、 α は変曲点 $1/r$ での体長を境として、 $q > 0$ の時は s から $(p+s)$ まで、 $q < 0$ の時は $(p+s)$ から s まで変化し、変曲点 $1/r$ における曲線の傾きは $pqr/4$ で表される。同様に、 β は変曲点 $1/v$ での体長を境として、 $u > 0$ の時は w から $(w+t)$ まで、 $u < 0$ の時は $(w+t)$ から w まで変化し、変曲点 $1/v$ における曲線の傾きは $tuv/4$ で表される。

更に、得られたデータから各成長を表す項目の誤差分布を推定した。ここでは、誤差分布を $N(G_{ik}, \sigma_{ik}^2)$ の正規分布に従うと仮定した。 G_{ik} は k 番目のデータにおいて成長を表わす項目 i の推定値、 σ_{ik} はその標準偏差である。 σ_{ik} は以下の式に示すように G_{ik} の平均値と体長 L_k の指数関数で示されると仮定した。

$$\sigma_{ik} = \overline{\sigma_i} \hat{G}_{ik}^{m_i} L_k^{n_i}. \quad (4-12)$$

ここで、 $\overline{\sigma_i}$ は曲線全体の幅を決めるパラメーター、 m_i と n_i はそれぞれ G_{ik} と L_k の影響の強さを調整するためのパラメーターである。

すべてのパラメーターの推定は以下に示す対数尤度関数 (4-13) を最大にするパラメーターを求めることによって行った。

関数を最大にするパラメーターは、表計算ソフト *MS-Excel* (株)マイクロソフト) を利用し、アドインツールの “*Solver*” で非線形最適化を行って求めた。

$$\phi = \sum_{i=1}^3 \sum_{k=1}^{k_{\max}} \left\{ -\frac{(G_{ik} - \hat{G}_{ik})^2}{2\sigma_{ik}^2} - \ln(\sigma_{ik}) \right\}. \quad (4-13)$$

さらに、脱皮間隔 G_1 , 脱皮あたりの体長の伸長量 G_2 , 日間成長量 G_3 の間には以下の制限条件を付与した。

$$G_3 = \frac{G_2}{G_1}. \quad (4-14)$$

式(4-8)を式(4-14)へ代入すると、次の関係が得られる。

$$a_{3j} L_j^{b_{3j}} (T - \alpha)^{c_3} (\beta - T)^{d_3} = \frac{a_{2j}}{a_{1j}} L_j^{b_{2j} - b_{1j}} (T - \alpha)^{c_2 - c_1} (\beta - T)^{d_2 - d_1}. \quad (4-15)$$

したがって、以下の制限条件のもとで、各パラメーターの推定を行った。

$$a_{3j} = \frac{a_{2j}}{a_{1j}},$$

$$b_{3j} = b_{2j} - b_{1j},$$

$$c_3 = c_2 - c_1,$$

$$d_3 = d_2 - d_1.$$

(4-16)

4-2-3-2 結果

生残

初期から中期の幼生を対象とした群1から群4における実験終了時の生残率には、水温との間に一定の傾向は認められなかった(表4-5)。後期幼生を対象とした群5では、飼育した幼生が少なかったためにプエルルス幼生までの生残率に水温間で有意差は見られなかったが(χ^2 検定, $P>0.05$)、プエルルス幼生へ変態したのは24℃と26℃のみであり、中でも24℃での変態数が多かった。24℃のみで幼生を飼育した群6でも44%の個体がプエルルス幼生へ変態した。したがって、初期から中期までの幼生では、今回設定した水温範囲では水温によって幼生の生残に差が生じることはないが、後期幼生では24℃でもっとも生残率が高くなると考えられた。

表4-5. 水温実験2における飼育各群の生残率

水温(℃)	群1	群2	群3	群4	群5	群6
20	50	-	80	-	0	-
22	70	-	90	100	0	-
24	70	-	80	42.9	33.3(3)	44.4(4)
26	60	100	-	-	10(1)	-

(): 変態した幼生数, -: 設定なし

脱皮間隔と脱皮あたりの体長の伸長量

6群の飼育によって得たデータを用いることにより、各水温での体長と脱皮間隔および脱皮あたりの体長の伸長量との関係を改良型 Bělehrádek 式によって包括的に示すことができた(図4-8)。この式のパラメーターの推定値を、成長を表す項

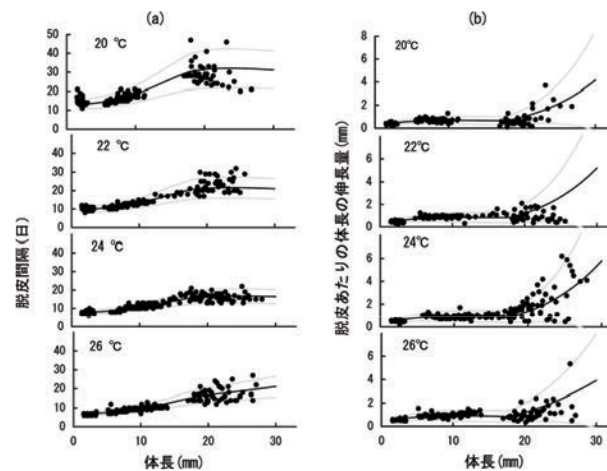


図4-8. 20~26℃で飼育したイセエビ幼生の体長と脱皮間隔(a), および脱皮あたりの体長の伸長量(b)の関係
実線は改良型 Bělehrádek 式によって推定した関係を示し、実線の上下にある破線はそれぞれ90%信頼範囲の上限と下限を示す

表4-6. 飼育したイセエビ幼生の体長と脱皮間隔, 脱皮あたりの体長の伸長量, 日間成長量の関係を表す改良型 Bělehrádek 式 $G=aL^b(T-a)^c(\beta-T)^d$ と標準誤差 σ を表す関係式 $\sigma=\sigma G^m L^n$ 及び生物学的臨界温度 a, β を表すシグモイド曲線のパラメーター推定値. G : 脱皮間隔, 脱皮あたりの体長の伸長量, 日間成長量, T : 水温. パラメータについての説明は本文参照.

	脱皮間隔		脱皮あたりの体長の伸長量		日間成長量	
	$L^b < L^*$	$L^* < L$	$L^b < L^*$	$L^* < L$	$L^b < L^*$	$L^* < L$
a	4.45×10^4	1.14×10^5	0.941×10^{-3}	0.613×10^{-3}	2.11×10^{-3}	0.540×10^{-14}
b	0.777×10^{-3}	-0.324	0.487	3.83	0.487	4.16
c	-2.83		1.92		4.74	
d	-0.288		0.298		0.586	
σ	0.0307		0.147		0.16	
m	1.51		1.27		0.965	
n	0.0244		0.314		0.400	
p			4.46			
q			2.93			
r			0.0895			
s			5.35			
t			3.39			
u			-1.24			
v			0.10			
w			26.0			
L^*			17.8			

目毎に表4-6に示した。幼生の成長の変曲点は体長17.8mmにあると推定され、したがってパラメーター a, b は体長17.8mmを境に異なって推定された。成長の生物学的下限臨界温度 a は体長が大きくなるにしたがって高くなり(体長5mmで5.7℃, 体長15mmで8.6℃, 体長25mmで9.7℃), 一方成長の生物学的上限臨界温度 β は体長が大きくなるにしたがって低下する(体長5mmで28.5℃, 体長15mmで27.2℃, 体長25mmで26.3℃)と推定された。これらのことは、イセエビ幼生の生育可能水温範囲は成長とともに狭くなることを示している。

脱皮間隔は、成長の変曲点までいずれの水温でも体長が大きくなるにしたがって長くなったが、成長の変曲点以降は26℃を除いてほぼ一定となった(図4-8a)。26℃では成長の変曲点以降も一貫して脱皮間隔が長くなった。一方、脱皮あたりの体長の伸長量は、成長の変曲点までは約1mmでほぼ一定であったが、変曲点以降は指数関数的に増加した(図4-8b)。

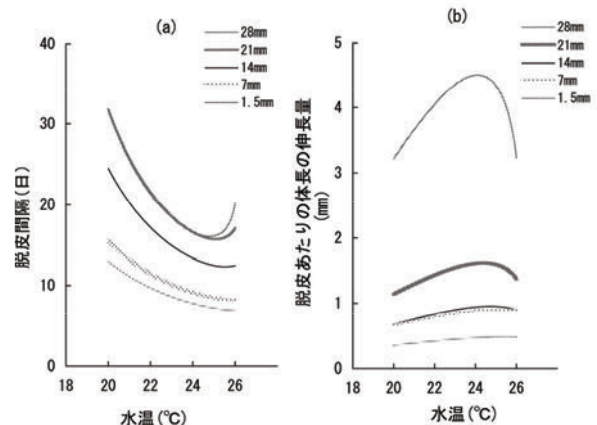


図4-9. 体長1.5~28mmのイセエビ幼生の飼育水温と脱皮間隔(a), および脱皮あたりの体長の伸長量(b)の関係

体長 1.5, 7.0, 14.0, 21.0, 28.0mm で推定された各水温における脱皮間隔と脱皮あたりの体長の伸長量を図 4-9 に示した。体長 1.5mm と 7.0mm の幼生では、水温が高いほど脱皮間隔は短く (図 4-9 a), 脱皮あたりの体長の伸長量は大きかった (図 4-9 b)。しかしながら、体長 14.0, 21.0, 28.0mm の幼生では、もっとも短い脱皮間隔ともっとも大きい脱皮あたりの体長の伸長量は 24℃ と 26℃ の間で得られると推定された。

日間成長量

各水温での体長と日間成長量の関係を表す改良型 Bělehrádek 式での各パラメーターの推定値についても表 4-6 に示した。日間成長量は、体長 15.0mm までは 26℃ でもっとも大きく、体長 15.0mm 以上では 24℃ でもっとも大きくなった (図 4-10)。このことから、体長 15mm より小さい時には 26℃、大きい時には 24℃ に飼育水温を設定することで、幼生の期間を最短にすることができると判断された。

毎日の日間成長量を積算することにより得られる計算上のふ化後の体長の変化を、20~26℃ の各水温毎に図 4-11 に示した。日齢 273 までは 26℃ で飼育した幼生の体長がもっとも大きかったが、以降は 24℃ で大きくなった。この調査において 24℃ と 26℃ で飼育した幼生の中からプエルルス幼生に変態した幼生は 8 個体であり、これら幼生の最終齢での体長は平均 31.25mm (範囲 30.70~32.10mm) であった。最終齢フィロゾーマ幼生の体長に水温による差がないと仮定すると、ふ化から

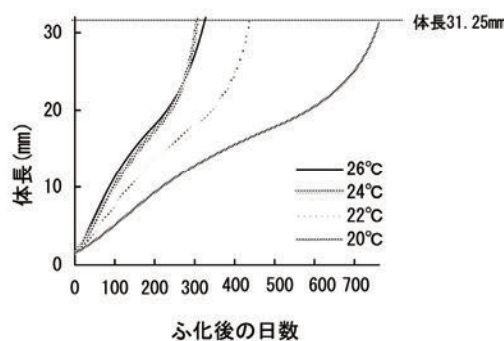


図 4-11. 飼育したイセエビ幼生の 20~26℃での体長とふ化後の日数の関係

最終齢フィロゾーマ幼生に到達するまでに要する日数は、20℃で 787 日、22℃で 462 日、24℃で 305 日、26℃で 324 日と推定された。

4-2-3-3 考察

水温が成長におよぼす影響についてイセエビの幼生期全般を通じて調査したところ、水温の影響は幼生の体長によって変化した。つまり、初期から中期までの幼生の脱皮間隔は、今回設定した 20~26℃ の範囲内では水温が高くなるにしたがって短くなり、また脱皮あたりの体長の伸長量は大きくなった。しかしながら、後期幼生ではもっとも短い脱皮間隔ともっとも大きい脱皮あたりの体長の伸長量が得られる水温は 24℃ と 26℃ の間で得られるようになった。水温と成長を表す項目 (脱皮間隔、脱皮による体長の伸長量、日間成長量) の関係が成長とともに変化する様子は、Yamakawa and Matsuda (1997) が示した改良型 Bělehrádek 式を用いてうまく表現することができたことから、改良型 Bělehrádek 式は成長と成長に影響を与える要因との関係を包括的に解析するには有効と考えられた。水温とイセエビ幼生の日間成長量の関係を表す改良型 Bělehrádek 式からは、日間成長量がもっとも大きい水温 (幼生の成長がもっとも速い水温) は体長が 15mm までは 26℃、15mm 以上では 24℃ と推定された。実験中の生残率に関しても、後期幼生で生残率が高かったのは 24℃ であり、これらのことから、イセエビ幼生の飼育適水温は、体長 15mm までは 26℃、体長 15mm 以上では 24℃ と判断される。

イセエビ幼生の日間成長量をもっとも大きくする水温が体長 15mm を境に 26℃ から 24℃ へ低下した要因として、後期幼生では脱皮あたりの体長の伸長量が指数関数的に大きくなることと関係している可能性がある。つまり、指数関数的に大きくなる脱皮あたりの体長の伸長量を実現するには、初期幼生で見られた同化効率の増大が後期幼生に起こらないと仮定すると、

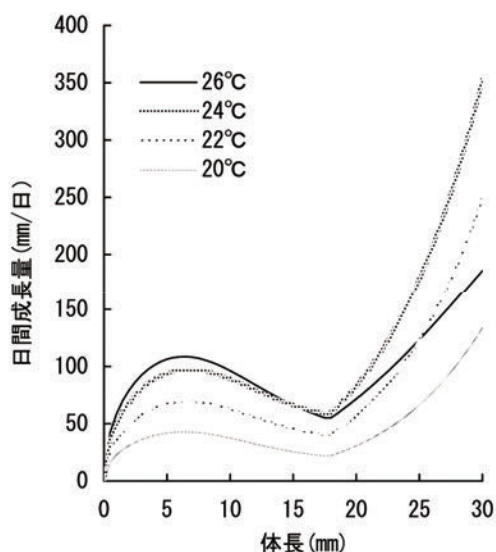


図 4-10. イセエビ幼生の 20~26℃での体長と日間成長量の関係

幼生の摂餌量も指数関数的に多くなる必要がある。また、甲殻類では一般に水温が高くなるほど代謝エネルギー（単位酸素消費量）は多く必要となることから（Sweeny and Vannote 1978, Johns 1981, Ismael *et al.* 1997）、同じ体長のイセエビ後期幼生では 26℃で飼育された場合の方が 24℃で飼育された場合より代謝エネルギーが多く必要と推察される。しかし、イセエビ幼生は成長するにしたがって小さな餌料の摂餌が困難になることから、後期幼生ではアルテミアやムラサキガイ生殖腺の小片を十分に摂餌することが難しい。したがって、26℃では増大する脱皮あたりの体長の伸長量や高い代謝を維持するために必要な摂餌量が得られなかったことが考えられる。

一方で、後期幼生において飼育適水温が初中期幼生より低くなったのは、今回の止水式という飼育条件が関係している可能性も否定できない。Marinovic *et al.* (1994) は、ウチワエビ類の 1 種である *Ibacus peronii* のフィロゾーマ幼生の生残率は 23.3℃の方が 20.7℃より低く、また脱皮間隔は 23.3℃の方が長くなったと報告している。この原因として、飼育時の注水量が少なかったことから、高い水温では飼育水と餌料として用いたヨーロッパイガイ *Mytilus edulis* 生殖腺でのバクテリアの増殖が多くなり、飼育環境が悪化したことが考えられると報告している。Kittaka (1994b) は、飼育水の水質、特に COD（化学的酸素要求量）によってフィロゾーマ幼生の生残率が大きく影響を受け、COD の増大はフィロゾーマ幼生の生残率低下の原因になると指摘している。これらのことを考慮すると、今回イセエビ幼生の飼育方法として止水式を用い、かつ後期幼生に対してはムラサキガイ生殖腺とアルテミアの投与量を多くしたことで、26℃では他の水温と比較して飼育水の水質の悪化の程度が大きくなり、したがって 26℃で飼育した後期幼生では成長と生残率が 24℃より低下した可能性も考えられる。今後、飼育水の水質が安定する一定量以上の注水を行う流水式の飼育によって、飼育水温と幼生の成長、生残の関係を検討する必要があるものと考えられる。

今回のイセエビ幼生の水温と成長の関係から、20、22、24、26℃で飼育されたイセエビ幼生がふ化から最終齢になるまでの期間はそれぞれ 787、462、305、324 日と推測された。これまで、日本周辺の海域で採集されたイセエビ幼生数は少なく、現在のところ自然海域での幼生の分布や幼生の期間について十分に明らかとされていないが（Yoshimura *et al.* 1999）、井上（1981）はイセエビの産卵期とプエルルス幼生の出現時期からフィロゾーマ幼生の期間を約 1 年と推定している。天然海域で

のイセエビ幼生の期間が約 1 年であり、また今回の飼育実験でイセエビ幼生が示した成長が海域でも見られると仮定すると、天然におけるイセエビ幼生の分布域の平均水温は 22℃以上であると考えられる。また、幼生が 20℃程度の水温の海域に分布している場合には、イセエビ幼生の期間が約 2 年ということもありえることになる。

4-3 初期幼生の成長、生残におよぼす塩分の影響

4-3-1 はじめに

沿岸域でふ化したイセエビ幼生は、ふ化後の短い期間沿岸域に分布するが、その後は沖合域へ分布を移し、黒潮中、あるいはその沖合域で採集されるようになる（大島 1942, Harada 1957, 税所 1966, Murano 1971, Sekiguchi 1997, Yoshimura *et al.* 1999）。しかしながら、イセエビ幼生の飼育に用いる海水は、普通ごく沿岸域から取水した海水を用いることになる。沿岸域では降水等の影響から海水の塩分変化が大きく、井上（1981）は飼育海水として沿岸水を用いる場合には、沿岸水の塩分変化と幼生の塩分に対する許容範囲、特にその下限を知っておくことが重要であると指摘し、ふ化幼生を用いて幼生の生残、成長におよぼす塩分の影響について調査を行った。しかしながら、井上の実験での幼生の生残率は設定したいずれの塩分でも低く、幼生の生残、成長におよぼす塩分の影響について十分検討されたとは言いがたい。

一方、Yoshimura *et al.* (1999) は天然海域における後期幼生の分布調査の結果から、後期幼生は日中 34.8PSU 以上の高塩分域に分布する可能性があるとは指摘しており、このことからイセエビ幼生の生残や成長に良好な塩分が高塩分側に存在することも推測できる。

この節では、イセエビ初期幼生の低塩分に対する耐性を明らかにするために、急激に、あるいは緩慢に飼育海水の塩分を下げた場合の幼生の生残、成長について調査するとともに（塩分実験 1）、飼育条件としての好適塩分についても検討するために高塩分域も含めた 21~36PSU の広範な塩分で幼生を飼育した場合の各塩分における幼生の生残、成長について調査し（塩分実験 2）、それらの結果を記述する。

4-3-2 材料および方法

塩分低下が幼生の成長、生残におよぼす影響（塩分実験 1）

塩分実験 1 に用いたふ化幼生は、1989 年 7 月 14 日に 1 個体

の雌エビからふ化した幼生のうちの 250 個体（体長 1.55±0.02mm, 平均±標準偏差, N=20）であり、これらのふ化幼生を容量 1.2l のガラスボウル 10 槽に収容した（各水槽に幼生を 25 個体収容）。飼育水の塩分低下の影響を調査するために設定した低塩分は 21, 24PSU の 2 条件である。幼生がふ化した日に水産研究部で取水していた海水の塩分は 33.5PSU であり、実験の開始にあたってまずふ化幼生を収容した各ガラスボウル中の海水の塩分を蒸留水を用いて 33PSU に調整した。このときの蒸留水の添加は、ビューレットを用いて徐々に行った。そして 33PSU となった後に設定した 2 条件へ塩分を低下させた。飼育水の塩分の低下は、次の 2 つの方法によって行った。1 つは、1 日の塩分変化を 3PSU とし、3～4 日かけて設定した塩分まで低下させるとともに、1 日の塩分変化はビューレットを用いて蒸留水を飼育水に約 1 時間かけて徐々に添加することによって行う方法（緩慢法）と、もう 1 つは 33PSU の海水からピペットを用いて少量の海水（約 1ml）とともに設定した 2 つの低塩分海水へ幼生を直接移し、塩分の急激な変化を幼生に施す方法（急激法）である（図 4-12）。設定した実験区としては、21, 24PSU の塩分へそれぞれ 2 つの方法で低下させる 4 つの飼育区と、実験開始から一貫して 33PSU の塩分で飼育を行う飼育区の 5 区を設けた（表 4-7）。

飼育実験は、ふ化幼生を収容したガラスボウル 10 水槽を任意に 5 つの実験区へ割り振り、各実験区あたり 2 槽を用いて止水式で行った。飼育水温は、ウォーターバスを用いて 26℃に設定した。餌料はアルテミアノープリウスを用い、飼育水 1ml あたり 4 個体の密度となるように投餌した。飼育水と餌料の交

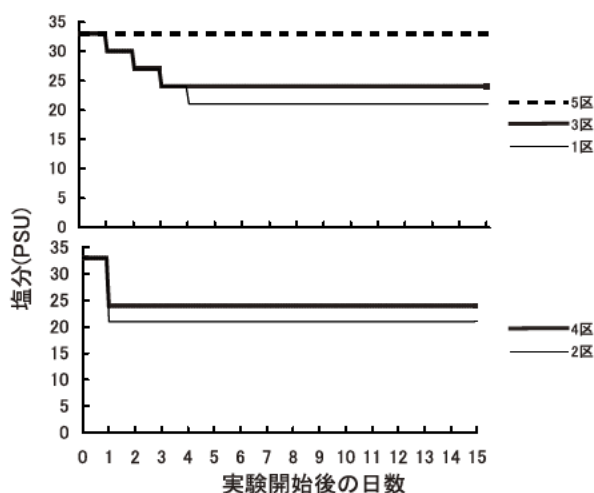


図 4-12. 塩分実験 1 の開始時において各実験区の設定塩分に到達するまでの塩分変化の様子
(実験区の設定については表 4-7 を参照)

表 4-7. 塩分実験 1 における実験区の設定、及び終了時の各水槽の生残率

実験区	塩分 (PSU)	塩分を変化させた方法	水槽No.	生残率 (%)
1	21	緩慢法	1	92
			2	100
2	21	急激法	3	100
			4	96
3	24	緩慢法	5	100
			6	92
4	24	急激法	7	92
			8	96
5	33	-	9	100
			10	88

各水槽間で実験終了時の生残率に有差なし (χ^2 検定, $P>0.05$)

換は、あらかじめ新しい水槽に設定の塩分、水温に調整してあるろ過海水を入れ、ピペットを用いて前日からの水槽から新しい水槽にフィロゾーマ幼生を移すことによって毎日行った。その際、各水槽での脱皮とへい死の有無を確認した。実験期間は、全ての幼生が 3 齢になるまでとし、実験終了まで設定の各塩分で飼育を継続した。実験終了時には、各水槽から 15 個体を任意に抽出して体長を測定した。

幼生の飼育に適した塩分条件（塩分実験 2）

実験に用いた幼生は、1988 年 7 月 4 日に 1 個体の雌エビからふ化し、容量 1.2l のガラスボウルで 3 齢になるまで、止水式で予備飼育していた 240 個体である。予備飼育の間の水温は 26℃とし、餌料にはアルテミアノープリウスを用いた。実験開始時の 3 齢幼生の体長は 2.69±0.09 mm（平均±標準偏差, N=20）であった。幼生が 3 齢になった日齢は 12～13 であり、日齢 14 から実験を開始した。設定した実験区は、幼生の飼育水の塩分を 21, 24, 27, 30, 33, 36PSU とする 6 区である（表 4-8）。実験は、各区で容量 1.2l のガラスボウル 2 槽を用い、各水槽に 3 齢幼生を 20 個体収容して止水式で行った。三重科技セ水産研究部で取水している海水の塩分は通常 33～34PSU であり、取水海水の塩分より低い実験区 (21～33PSU) の塩分への移行は、実験 1 で行った徐々に塩分を下げる緩慢法で行った（図 4-13）。取水海水より高い塩分である 36PSU の実験区においても、市販の天然塩（あらしお、あらしお(株)）を用いて作成した 50PSU の高塩分海水を用いて、同様の方法で徐々に塩分を上げた。したがって、各設定の塩分に達するまで 1～4 日を要した。実験期間はすべての幼生が 5 齢になるまでとし、各設定の塩分となった後は実験が終了するまでそれぞれの塩分で継続して飼育した。実験期間中の塩分以外の飼育条件は塩分実験 1 と同じとし

表4-8. 塩分実験2における実験区の設定, 及び終了時の各水槽の生残率

実験区	塩分 (PSU)	水槽No.	各水槽の 幼生収容数	生残率 (%)
1	21	1	20	90
		2		0
2	24	3		100
		4		0
3	27	5		90
		6		95
4	30	7		90
		8		95
5	33	9		95
		10		90
6	36	11		95
		12		80

水槽No.2と4以外では, 各水槽間の生残率に有意差なし (χ^2 検定, $P>0.05$)

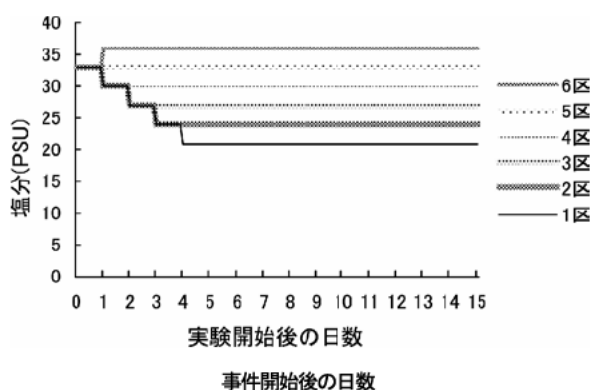


図4-13. 塩分実験2の開始時において各実験区の設定塩分に到達するまでの塩分変化の様子
(実験区の設定については表4-8を参照)

た。実験終了時には, 生存個体すべての体長を測定した。

実験1, 2ともに結果の検討は, 終了時の生残率と幼生の体長, および実験開始から1回目および2回目の脱皮を行うまでの期間をもとに行った。塩分実験では幼生を群飼育したので, 日間成長量の算定はできなかった。

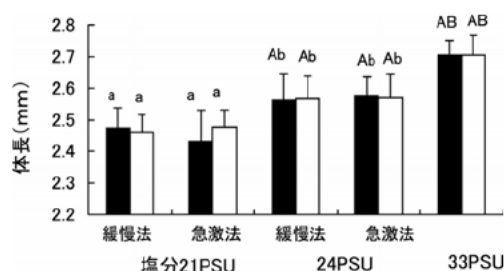


図4-14. 塩分実験1において飼育したイセエビ幼生の実験終了時(3齢)の体長(■, □:各実験区で用いた2水槽のうち, それぞれ小さい番号と大きい番号の水槽のデータ。縦軸は標準偏差を表す)同じアルファベットの太文字と小文字間で有意差あり (ANOVA, Scheffe 検定, $P<0.05$)

4-3-3 結果

実験1

33PSU から 21, 24PSU へ急激法により塩分を変化させた2区と4区の幼生は, 塩分が変化し直後は遊泳を停止させたが, 数秒後には遊泳を再開した。その後は33PSUで飼育した幼生と行動面で違いが見られなかった。21, 24PSU へ緩慢法により塩分を変化させた幼生(1区と3区)の行動には, 塩分を低下させる過程においても33PSUで飼育した幼生のそれと違いが見られなかった。

実験終了時の生残率はいずれの実験区でも高く, また実験区の間で有意な差が見られなかった (χ^2 検定, $P>0.05$) (表4-7)。実験終了時である3齢の体長は, 同一の塩分では急激法によって塩分を変化させた実験区と緩慢法によって塩分を変化させた実験区の間で差は認められなかった (ANOVA, $P>0.05$)

(図4-14)。一方, 塩分の異なる実験区間の比較では, 塩分が高いほど3齢の体長が大きい傾向があった (ANOVA, Scheffe 検定, $P<0.05$)。2齢に到達した日齢は, 33PSU から 21, 24PSU へ急激法によって塩分を変化させた実験区(2区と4区)では他の実験区と比べて大きかったが, 緩慢法で塩分を変化させた

表4-9. 塩分実験1において各実験区のイセエビ幼生が2齢, 3齢へ到達した日齢 N: 個体数

実験区	塩分(PSU) (塩分変化の方法)	水槽No.	各齢へ到達した日齢(平均±標準偏差)				2齢の期間 (B)-(A)
			N	2齢 (A)	N	3齢 (B)	
1	(緩慢法)	1	25	7.7 ^a ±0.5	24	13.8 ^a ±0.7	6.1
		2	25	7.6 ^a ±0.6	23	13.5 ^a ±0.9	5.9
2	(急激法)	3	25	8.8 ^{A,b} ±0.6	25	15.0 ^{A,B,c} ±0.9	6.2
		4	25	9.0 ^{A,b} ±0.7	24	14.9 ^{A,B,c} ±0.8	5.9
3	(緩慢法)	5	25	7.4 ^{B,c} ±0.6	25	13.5 ^{C,d} ±0.7	6.1
		6	25	7.6 ^{B,c} ±0.5	23	13.7 ^{C,e} ±0.6	6.1
4	(急激法)	7	25	8.0 ^{A,B,C,d} ±0.2	24	14.1 ^{B,C,D,E,f} ±0.3	6.1
		8	25	8.1 ^{A,B,C,d} ±0.4	24	14.1 ^{B,C,D,E,f} ±0.5	6.0
5	33	9	25	7.9 ^{B,C} ±0.3	25	14.0 ^{C,D} ±0.5	6.1
		10	25	7.6 ^{B,D} ±0.5	21	13.5 ^{C,F} ±0.7	5.9

2齢, 3齢へ到達した日齢には同じアルファベットの太文字と小文字間で有意差あり (ANOVA, Scheffe 検定, $P<0.05$)

表 4-10. 塩分実験 2 において各実験区のイセエビ幼生が 4 齢, 5 齢へ到達した日齢 N: 個体数

実験区	塩分 (PSU)	水槽No.	各令へ到達した日齢 (平均±標準偏差)				4 齢の期間 B-A
			N	4 齢 (A)	N	5 齢 (B)	
1	21	1	19	18.7±0.7	18	27.4 ^a ±1.5	8.7
		2	-	-	-	-	-
2	24	3	20	18.4±0.6	20	26.9 ^b ±1.3	8.5
		4	-	-	-	-	-
3	27	5	19	18.4±0.8	18	26.1 ^a ±1.3	7.7
		6	19	18.7±0.9	19	26.4 ^a ±1.6	7.7
4	30	7	19	18.2±0.9	18	26.2 ^a ±1.6	8.0
		8	19	18.4±0.8	19	26.3 ^a ±1.5	7.9
5	33	9	20	18.5±0.7	19	25.9 ^{a, B} ±1.2	7.4
		10	19	18.7±0.9	18	26.5±1.1	7.4
6	36	11	19	18.9±0.6	19	26.3 ^a ±1.1	7.4
		12	18	18.7±0.7	16	26.1 ^a ±1.0	7.4

4 齢へ到達した日齢に水槽間で有意差なし。5 齢へ到達した日齢にはアルファベットの大文字と小文字間で有意差あり (ANOVA, Sheffe 検定, P<0.05)

場合は 33PSU で飼育した幼生と比較して差がない、もしくはより小さかった (表 4-9)。3 齢へ到達した日齢に関しても同様の傾向があったが、各実験区で 2 齢になった平均日齢と 3 齢になった平均日齢から求めた 2 齢の期間については実験区間で差が見られなかった。

実験 2

表 4-8 に実験終了時における各実験区の生残率を示した。21PSU と 24PSU の実験区では、それぞれ 1 水槽 (No.2 と No.4) で実験開始の 2 日後に幼生がすべて死亡した。このへい死については、飼育水の塩分変化が影響していた可能性もあるが、実験 1 ではこのようなへい死が起こらなかったこと、および両実験区における残りの 1 水槽ではこのようなへい死起こらず、後述するように実験期間を通じた生残率は高いこと、へい死発生時の塩分は 27PSU と設定の塩分に達していなかったこと の理由から塩分の変化以外の要因がへい死の原因であった可能性が大きいと考えられたので、今回の結果から除外して考えた。

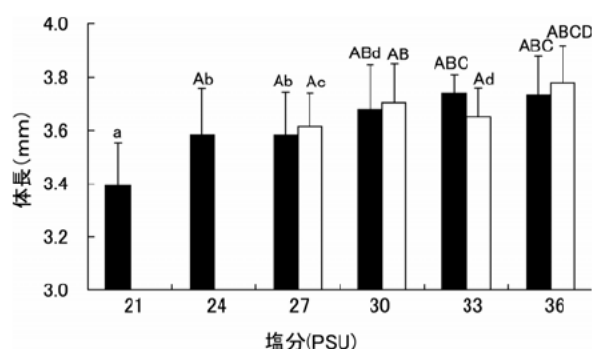


図 4-15. 塩分実験 2 において飼育したイセエビ幼生の実験終了時 (5 齢) の体長 (■, □: 各実験区で用いた 2 水槽のうち、それぞれ小さい番号と大きい番号の水槽のデータ。縦棒は標準偏差を表す) 同じアルファベットの大文字と小文字間で有意差あり (ANOVA, Sheffe 検定, P<0.05)

これら 2 水槽以外の水槽の生残率は 80~100% といずれも高く、有意な差は認められなかった (χ^2 検定, P>0.05)。

実験開始後 2 回脱皮した 5 齢の体長は、塩分が高いほど大きい傾向が認められたが、30PSU 以上の塩分では水槽によるばらつきもあり、顕著な違いは見られなかった (図 4-15)。4 齢に到達した日齢については実験区間で有意差が認められないが、5 齢に到達した日齢は 21, 24PSU の実験区で他の実験区より大きい傾向があり、27PSU 以上では差が認められなかった (表 4-10)。

4-3-4 考察

飼育海水の塩分が 3~5 齢のイセエビ幼生の成長、生残におよぼす影響を調査した塩分実験 2 では、30PSU までの塩分で飼育した幼生の成長は塩分が低いほど劣る傾向があり、一方 30PSU 以上の塩分では体長や齢の期間に大きな違いが認められなかった。したがって 3~5 齢幼生を飼育する際の適塩分は、成長を指標とした場合 30PSU 以上と考えられた。一方、生残では 21, 24PSU でも良好であった。ふ化幼生に対して 33 PSU から 21, 24 PSU へ急激に塩分を低下させた場合においても (塩分実験 1)、塩分を変化させた時の齢の期間は長くなったが、幼生の生残は良好であり、このことからイセエビの初期幼生は低塩分に対して高い耐性を持つと考えられた。ただし、塩分実験 2 における 21, 24PSU の実験区では塩分を設定濃度にまで低下させる過程の 27PSU の時点で各実験区の 1 水槽で幼生が全て死亡したことから、塩分が変化する環境下では飼育が不安定となる可能性も考えられる。

イセエビ幼生の飼育時における塩分に関して、税所 (1966) は幼生の成長段階は明らかとしていないが、24.1‰では幼生は次々とへい死し、一方 27.1‰では辛うじて飼育を行うことがで

きたと報告している。井上（1981）は24.42～36.94‰の塩分範囲で1齢から2齢までイセエビ幼生を飼育したところ、塩分が32‰前後以下では幼生の成長、生残は劣るが、それ以上では比較的良好な生残、成長を示し、塩分による差がなかったと報告している。また井上（1981）は、税所（1966）による実験での27.1‰はイセエビ幼生にとっての生存限界を示していると推察している。しかし、今回の実験では幼生の生存限界を示す塩分は更に低く、少なくとも21PSUでは幼生の生存に問題がなかった。これらの報告と今回の実験結果に違いが生じている原因は明らかではないが、井上（1981）による飼育実験では、もっとも生残率が高かった実験区においても実験開始16日後の生残率は約20%であり、初期のイセエビ幼生を用いた飼育結果としては相当に低い値となっている。今回の飼育実験では、大量へい死を起こした塩分実験2における2水槽以外の生残率は80%以上と高く、井上（1981）による実験と比較して飼育状態がかなり良好であったと考えられる。このことが低塩分に対する実験結果の差となっていると推測される。

Yoshimura *et al.*（1999）は、九州南方海域での採集調査結果をもとに、イセエビの後期幼生が日中比較的高い塩分（34.8PSU以上）の環境中に分布している可能性を示唆した。しかし今回の調査では、30 PSU以上の塩分ではイセエビ初期幼生の成長、生残に顕著な差が見られず、少なくともイセエビ初期幼生では飼育適塩分が高塩分側にあることを示す明瞭な結果は得られなかった。この点については、今回の実験結果と井上（1981）による報告は一致している。

甲殻類幼生の飼育に適した塩分は、成長とともに変化することが報告されている（Rothlisberg 1979, Minagawa 1992）。アサヒガニ *Ranina ranina* 幼生の飼育に適した塩分の範囲は成長とともに変化し、また適塩分範囲は次第に狭くなるとされている（Minagawa 1992）。天然海域において初期のイセエビ幼生は沿岸域に生息し、次第に沖合域へ分布を移すと考えられていることから（Harada 1957）、イセエビ幼生でも成長にしたがって飼育に適した塩分が変化することが十分に考えられる。今回、イセエビ幼生の塩分を調査したのは初期幼生についてのみであり、これは水温24～26℃で約1年という長い幼生期間のごく一部での結果である。今後、中後期幼生を用いた塩分に関する実験を行い、中後期幼生に対する飼育適塩分について明らかにする必要がある。

4-4 初期幼生の摂餌、成長におよぼすアルテミアの投与密度の影響

4-4-1 はじめに

甲殻類幼生の飼育時における餌料の種類や投餌条件が幼生の成長、生残に対して大きく影響を与えることが知られている（McConaughy 1985, Minagawa and Murano 1993）。フィロゾーマ幼生の飼育に際しても、多くの研究者によって餌料の種類（大島 1936, 税所 1966, Dexter 1972, 井上 1981）、保存方法（Mikami and Greenwood 1997a）、餌料の投与密度や大きさ（税所 1966, 井上 1981, Tong *et al.* 1997, Moss *et al.* 1999, Tong *et al.* 2000a）が検討されている。イセエビ幼生に対する餌料としては、現在のところムラサキイガイ *Mytilus gallaprovincialis* あるいはヨーロッパイガイ *Mytilus edulis* の生殖腺、およびアルテミアが有効であり、初期幼生に対してはアルテミアの単独給餌でも良好な成長が得られるが、中期幼生以降はアルテミアとムラサキイガイ類の生殖腺を併用して用いる必要がある（Yamakawa *et al.* 1989）。

初期のイセエビ幼生を飼育する際の適正なアルテミア投与密度に関しては、井上（1965）により報告されているが、これは短時間における摂餌量についての実験結果から得られたものであり、成長や生残に対するアルテミア投与密度の影響については検討されていない。甲殻類幼生への餌料投与量が少ない場合、幼生の摂餌量が少なくなり、その結果幼生の成長が悪くなるとされている（Minagawa and Murano 1993, Tong *et al.* 1997）。一方、過剰な餌料の投与は生残率の低下に結びつく場合も報告されている（Gopalakrishnan 1976）。したがって、イセエビ幼生の飼育を安定して行うには、一定期間の飼育実験によって幼生の成長、生残におよぼす餌料の投与密度の影響を明らかにし、飼育時の適正な投与密度を決定しておく必要がある。この節では、アルテミアノープリウスの投与密度を違えてイセエビのふ化幼生を飼育し、初期幼生の成長、生残におよぼすアルテミア投与密度の影響について調査したので、その結果について報告する。

4-4-2 材料と方法

設定した実験区は、アルテミアノープリウス（アメリカ合衆国ユタ州ソルトレイク産、体長 0.66 ± 0.04 mm、平均±標準偏差、N=30）を飼育水1mlあたり0.5, 1, 2, 4, 6個体投与する5区である（表4-11）。実験は1997年および1999年の2カ年行った。各年でふ化幼生（1齢）20個体を用い、これらの

表 4-11. アルテミアの投与密度に関する実験の設定と各実験区の終了時の生残数

実験区	投与密度 (N/ml)	1997年		1999年	
		供試数	生残数(生残率%)	供試数	生残数(生残率%)
1	0.5	4	4 (100)	4	4 (100)
2	1.0	4	3 (75)	4	3 (75)
3	2.0	4	4 (100)	4	4 (100)
4	4.0	4	4 (100)	4	4 (100)
5	6.0	4	4 (100)	4	4 (100)

幼生を任意に5等分し、各アルテミア投与密度で5齢になるまで止水式で飼育した。1997年のふ化幼生の体長は1.53±0.03mm (平均±標準偏差, N=20)、1999年のふ化幼生の体長は1.58±0.02mm (平均±標準偏差, N=20)であった。実験に用いた幼生は、各年とも1個体の親エビからふ化したものである。

幼生の飼育方法は、第4章第1節で幼生のエネルギー効率を算定する際に幼生の摂餌数等を測定した時の方法と同じである。すなわち、飼育容器として100ml容のガラス製蒸発皿を用い、これにろ過海水20mlと各区の設定数のアルテミアを入れ、ふ化直後の幼生を個別に各飼育容器に収容した。そして、毎日新しい海水と設定数のアルテミアを入れた飼育容器を用意し、午前10時に前日からの飼育容器から幼生のみを新しい飼育容器に移し、飼育水と餌料を交換するとともに、前日からの飼育容器に残っているアルテミア数を計数して残餌数を計数した。この作業を5齢になるまで毎日継続し、各齢での個体毎の摂餌数を調査した。また、5齢になるまで各個体の齢の期間、脱皮による体長の伸長量についても記録した。水温は飼育容器をウォーターバス中に静置することで26℃に調整した。

アルテミア投与密度と日間成長量(脱皮による体長の伸長量/齢の期間, mm/日)、および摂餌数の関係は、Minagawa and Murano (1993)にしたがって以下に示す von Bertalanffy 式を用いて検討した。

$$G_i = M_i(1 - e^{-k_i p}) \quad (4-17)$$

ここで、

G_i : 解析目的の項目 (日間成長量, $i=1$; 摂餌数, $i=2$)

p : アルテミア投与密度 (N/ml)

M_i, k_i : 式の形を決めるパラメーター

である。パラメーター M_i は解析項目の上限値(推定)となる。

パラメーターの推定は、表計算ソフト MS-Excel の“Solver”を用いて最小2乗法により行った。

4-4-3 結果

アルテミア投与密度が同じ各実験区における1齢幼生の摂餌数には、年による差が認められなかったので(t検定, $P>$

0.05)、2ヵ年の結果をあわせて解析した。

各実験区の幼生の生残は良好で、2ヵ年の実験期間中に見られたへい死は、2区における1997年と1999年の各1個体のみであり(表4-11)、各実験区が生残率に差は認められなかった(χ^2 検定, $P>0.05$)。

幼生の体長は、2齢までは実験区間で差が見られなかったが(ANOVA, $P>0.05$)、3齢以降はアルテミア投与密度が小さい実験区ほど幼生の体長が小さい傾向が見られた(図4-16)。各齢の期間に関しては、アルテミア投与密度が小さい実験区ほど長くなる傾向が見られた(図4-17)。

幼生の日間成長量とアルテミア投与密度の関係を表す von Bertalanffy 式のパラメーターの推定結果を表4-12に示した。

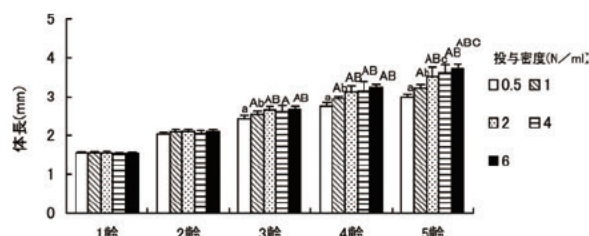


図 4-16. アルテミア投与密度とイセエビ幼生の体長の関係
同一齢の中で、同じアルファベットの大文字と小文字間で有意差あり (ANOVA, Scheffé 検定, $P<0.05$)。縦棒は標準偏差を表す

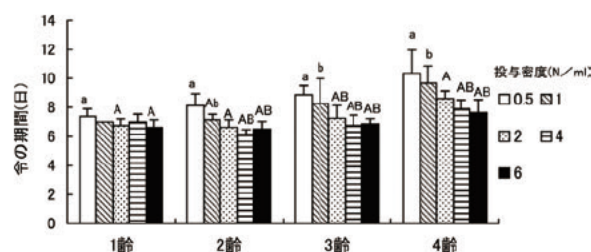


図 4-17. アルテミア投与量とイセエビ幼生の各齢の期間との関係
同一令の中で、同じアルファベットの大文字と小文字間で有意差あり (ANOVA, Scheffé 検定, $P<0.05$)。縦棒は標準偏差を表す

各齢における日間成長量と投与密度の関係は von Bertalanffy 式でうまく表され、一定の投与密度までは日間成長量は投与密度が大きいくほど大きくなったが、それ以上では日間成長量はほぼ一定となった(図4-18)。日間成長量とアルテミア投与密度の関係を表す von Bertalanffy 式から推定される日間成長量の

表 4-12. イセエビ幼生の日間成長量とアルテミア投与密度の関係を表す von Bertalanffy 式 $G=M(1-e^{-kp})$ における定数 M, k の推定値 (G : 日間成長量, p : 投与密度)

	1齢	2齢	3齢	4齢
M	0.079	0.062	0.084	0.065
k	3.420	1.392	0.934	0.673

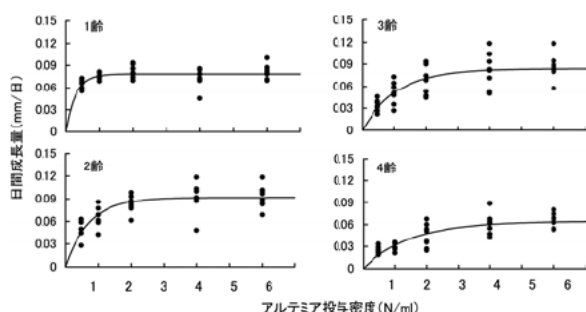


図 4-18. イセエビ幼生各齢でのアルテミア投与密度と日間成長量の関係
実線は von Bertalanffy 式 $G=M(1-e^{-kp})$, G : 日間成長量, p : 投与密度, M , k : 定数, による曲線を表す

式でうまく表され、一定の投与密度までは日間成長量は投与密度が大きいくほど大きくなったが、それ以上では日間成長量はほぼ一定となった (図 4-18)。日間成長量とアルテミア投与密度の関係を表す von Bertalanffy 式から推定される日間成長量の上限値 (M) は 2 齢でもっとも大きくなり (0.092), 3 齢以降は次第に小さくなった (表 4-12)。日間成長量の上限値 (M) の 95% および 99% を実現するアルテミア投与密度は齢の進行とともに大きくなると推定された (表 4-13)。

表 4-13. イセエビ幼生各齢において推定した日間成長量と摂餌数の上限値 M の 95% および 99% を実現するアルテミア投与密度

		1 齢	2 齢	3 齢	4 齢
	餌料密度 (N/ml)				
日間成長量	95%	0.88	2.15	3.21	4.45
	99%	1.35	3.31	4.93	6.85
摂餌数	95%	1.86	1.75	2.61	3.40
	99%	2.85	2.70	4.61	5.23

幼生の摂餌数とアルテミア投与密度の関係を表す von Bertalanffy 式のパラメーターの推定結果を表 4-14 に示した。摂餌数と投与密度の関係についても、von Bertalanffy 式によってうまく表され、一定の投与密度までは投与密度が大きいくほど摂餌数は大きくなったが、それ以上では摂餌数はほぼ一定とな

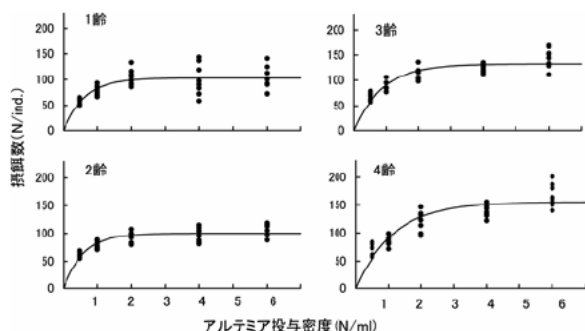


図 4-19. イセエビ幼生各令におけるアルテミア投与密度と摂餌量の関係
実線は von Bertalanffy 式 $G=M(1-e^{-kp})$, G : 摂餌量, p : 投与密度, M , k : 定数, による曲線を表す

表 4-14. イセエビ幼生の摂餌数とアルテミア投与密度の関係を表す von Bertalanffy 式 $G=M(1-e^{-kp})$ における定数 M , k の推定値 (G : 摂餌数, p : 投与密度)

	1 齢	2 齢	3 齢	4 齢
M	103.0	99.9	132.8	155.9
k	1.614	1.708	1.150	0.880

った (図 4-19)。各齢における摂餌数の上限値 (M) は 1 齢と 2 齢ではほぼ同じであったが、以降は齢の進行とともに大きくなった。したがって、摂餌数の上限値 (M) の 95% および 99% を実現するアルテミア投与密度についても、1 齢と 2 齢ではほぼ同じと算定されたが、3 齢以降は齢の進行とともに大きくなった (表 4-13)。

すべての実験区で用いた幼生の各齢における総摂餌数と日間成長量の関係を齢毎に図 4-20 に示した。摂餌数と日間成長量の関係を表す回帰直線の傾きが 0 であるとする帰無仮説は全ての齢で棄却されたことから (ANOVA, $P < 0.05$)、摂餌数と日間成長量は有意な正の相関が認められ、摂餌数が多い個体ほど日間成長量が大きくなると考えられた。しかし、1 齢での回帰直線の傾きはその他の齢での回帰直線の傾きより小さかった (ANCOVA, $P < 0.05$)。

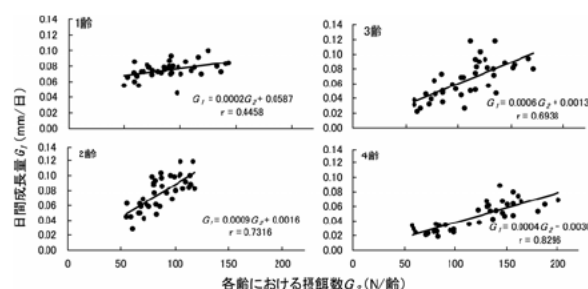


図 4-20. イセエビ幼生各齢での日間成長量と摂餌数の関係
実線は回帰直線 $G_1=aG_2+b$, G_1 : 日間成長量, G_2 : 摂餌数, a , b : パラメーター, によって表される直線

今回設定したアルテミア投与密度のうち、もっとも投与密度を大きくした実験区 (5 区) の 8 個体の 1 齢の期間は、6 日間が 3 個体、7 日間が 5 個体であり、7 日間の個体数が多かった。同様に、2~4 齢でも齢の期間が 7 日間の個体数をもっとも多かった (2 齢, $N=4$; 3 齢, $N=7$; 4 齢, $N=4$)。したがって、各齢の期間が 7 日であった幼生の摂餌数のデータのみを用いて、脱皮後の経過日数と摂餌数の関係を図 4-21 に示した。1~3 齢において摂餌数をもっとも多いのは脱皮後 2 日目であり、その後徐々に摂餌数は少なくなった。4 齢では脱皮後 1~3 日は差がなく、以後は徐々に摂餌数は少なくなった。脱皮直前の日の摂餌数は、もっとも摂餌数が多かった日のそれと比較して約 1/4 ~ 1/2 程度に減少した。

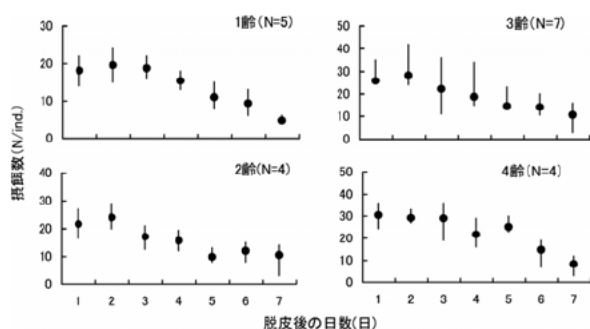


図4-21. 1 齢から 4 齢までのイセエビ幼生の脱皮後の日数と日間摂餌数の関係
(●：平均，縦棒：範囲)

4-4-4 考察

甲殻類幼生の成長，生残におよぼす餌料投与密度の影響はこれまでに多くの研究者によって報告されている（例えば，八塚 1960, Minagawa and Murano 1993, Tong *et al.* 1997）。一般に餌料の投与密度は齢の期間と脱皮による体長の伸長量の両方に影響を与え，投与密度が大きい場合には齢の期間は短く，体長は大きくなるとされている。本研究のイセエビ幼生でも，2 齢の体長にはアルテミア投与密度の影響は認められなかったものの，それ以外では脱皮による体長の伸長量と齢の期間はともに投与密度によって影響を受け，一定の密度までは投与密度が大きいほど実験終了時の幼生の体長は大きくなり，また齢の期間は短くなった。生残に関しては，今回の設定範囲ではアルテミア投与密度による影響は見られなかった。

一方，一定のアルテミア投与密度以上ではイセエビ幼生の日間成長量と摂餌数は大きくなることはなく，ほぼ一定となった。このアルテミア投与密度とイセエビ幼生の日間成長量，および摂餌数の関係は von Bertalanffy 式を用いることでうまく表現することができた。日間成長量とアルテミア投与密度の関係を表す von Bertalanffy 式から推定される日間成長量の上限値の 95% を実現する投与密度をイセエビ幼生に対する一応の適投与密度と考えると，適投与密度は 1 齢で 0.88 (N/ml)，2 齢で 2.15 (N/ml)，3 齢で 3.21 (N/ml)，4 齢で 4.45 (N/ml) と算定された。しかし 2~4 齢幼生において，推定された摂餌数の上限値の 95% を実現する投与密度が，日間成長量の上限値の 95% を実現する投与密度より小さかったことから，アルテミアノープリウスでは 2~4 齢幼生の日間成長量を最大にするだけの摂餌ができない可能性もあり，今後はイセエビ幼生に対するアルテミアの大きさを違えて同様の実験を行い，初期のイセエビ幼生に対しての適したアルテミア投与条件を明らかに

する必要がある。

井上 (1981) は，初期イセエビ幼生を用いてアルテミアノープリウス (体長 0.47mm) の投与密度と摂餌数の関係を調査し，投与密度が 4 (N/ml) で摂餌数がほぼ最大となり，それ以上の投与密度でも摂餌数は増加しないことから，初期幼生の飼育時におけるアルテミアの投与密度は 4 (N/ml) が適当であろうと報告している。しかし，この実験は一定時間絶食させた幼生を小型ピーカーに収容し短時間 (3 時間) の設定によってなされたものであり，井上も示唆しているように飼育時の適投与密度を検討する条件としては不適当と考えられる。一定期間絶食した魚類を用いて摂餌量を経時的に追跡した実験では，実験開始後すぐは絶食の影響で摂餌量が相当に多くなり，その後摂餌量は減少し一定のレベルで安定するとされている (末広・植松 1976)。今回実験に用いたアルテミアノープリウスの大きさは体長 0.66mm と井上 (1981) による実験のもの比べてやや大きく，単純には比較ができないが，本研究における結果や井上 (1981) の実験設定から判断すると，井上 (1981) によるアルテミアの投与密度に関する実験は，幼生の捕食能力を最大に発揮できる餌料密度を検討するための条件であり，その結果得られた条件は飼育時の投与密度としては過剰なものと考えられる。

本研究において，初期イセエビ幼生のアルテミア摂餌数と日間成長量の間には正の相関が認められ，摂餌数が多い個体ほど日間成長量が大きい傾向が見られた。しかし，1 齢幼生では摂餌数と日間成長量の関係を表す回帰直線の傾きは他の齢での傾きより小さかった。このことは，アルテミアを多く摂餌した場合でも 1 齢幼生では他の齢においてほど日間成長量が大きくなり示している。2~4 齢での推定された日間成長量の上限値の 95% を実現するアルテミア投与密度が，摂餌数の上限値の 95% を実現する投与密度より大きいものに対して，1 齢では摂餌数の上限値の 95% を実現する投与密度より小さな投与密度で日間成長量の上限値の 95% を実現していることも，1 齢幼生においては摂餌数が一定以上多くなった場合でも成長には大きく反映されないことを示している。Tong *et al.* (1997) は *Jasus edwardsii* のフィロゾーマ幼生の成長と摂餌数におよぼすアルテミア投与密度の影響を調査し，幼生の摂餌数はアルテミア投与密度が大きいほど多くなり，餌料が高密度な環境では実際の栄養要求量より過剰に餌料を摂餌したと報告している。摂餌によって得た必要以上の栄養がどのように用いられるのか不明であるが，イセエビ幼生では 1 齢での摂餌数が多かった個体が 2

齡以降に優れた成長を示すということは特に認められなかったことから、栄養として蓄積され、次齡以降の成長へ向けられることはなかったと推察される。

イセエビ幼生の脱皮周期と摂餌数の関係では、脱皮後2日目程度でもっとも摂餌数が多く、その後次第に減少した。*Jasus edwardsii* 幼生においても、脱皮の直後、もしくは数日以内に最大の摂餌数を示し、その後摂餌数は徐々に減少すると報告されている (Tong *et al.* 1997)。アサヒガニ *R. ranina* 幼生では、脱皮の前後に摂餌量が少なく、脱皮周期の半ばで摂餌量が多い傾向が報告されている (Minagawa and Murano 1993)。このように、甲殻類幼生は同一齡内においても脱皮周期によって摂餌量が増減し、脱皮後数日で最大の摂餌量を示すことが一般的である。

4-5 飼育過程におけるフィロゾーマ幼生のへい死症例と脱皮直後のへい死の防止

4-5-1 はじめに

甲殻類幼生の飼育時におけるへい死原因について、これまで細菌類や真菌類による疾患、ツリガネムシ *Vorticella* sp. 等による寄生のほか、脱皮が不完全となる等の脱皮に関連するへい死 (Molt-Death Syndrome, MDS) や中期幼生に特異的に発生するへい死 (Mid-Cycle Disease, MCD) 等が報告されており、MDS や MCD の発生原因については不明とされている (Brock 1990, 1993)。イセエビ類のフィロゾーマ幼生の飼育過程におけるへい死原因に関して、西村・神谷 (1985) は止水飼育したイセエビ幼生の体表に糸状細菌 (*Leucothrix* sp.) が多く増殖し、幼生の行動や摂餌に悪影響を与えることから、間接的にへい死原因となると報告した。そして、糸状細菌の増殖を抑制するにはストレプトマイシンによる 10mg/1 の濃度での薬浴が有効であるとしている。また、止水飼育したイセエビ幼生の体表面へのツリガネムシの着生、増殖によるへい死も報告されており、ツリガネムシの増殖抑制に対してはホルマリン 10~20ml/1 の濃度での薬浴が有効であるとされている (山川ら 1987)。Diggle *et al.* (2000) は *Jasus verreauxi* のフィロゾーマ幼生の飼育時の大量へい死の原因として *Vibrio harveyi* による疾病を報告している。この疾病の症状は、体全体に赤い斑点が生じることとされており、この疾病への対処法としてオキシリン酸等の抗生物質による薬浴が有効とされている。現在のところ、これら以外のフィロゾーマ幼生のへい死原因について

は十分に明らかにされていない。

この節では、イセエビ幼生を止水飼育する場合に幼生の生残率を低下させる主要なへい死症例を類型化するとともに、各症例の出現頻度を整理した (へい死実験 1)。さらに、イセエビ後期幼生の大きなへい死原因と判明した脱皮直後のへい死を防止する方策について検討するために、幼生が脱皮した直後に飼育水を新鮮な海水に交換する処理とへい死発生との関係についても調査を行った (へい死実験 2)。次章で述べるようにイセエビ幼生は日の出前後に脱皮を行うことから、三重県科技水産研究部での標準的な方法 (序章を参照) による止水条件で幼生飼育を行う場合、前日の換水からほぼ 20 時間が経過したもっとも飼育水の水質が悪化している環境中でイセエビ幼生が脱皮することになる。脱皮に関連するへい死の発生は飼育水の水質と関連があると推測されているため (Brock 1990)、止水飼育における飼育水の水質の悪化が脱皮直後のへい死発生に結びついている可能性があるものと考えた。

4-5-2 材料と方法

止水飼育でのイセエビ幼生のへい死症例の類型化 (へい死実験 1)

イセエビ幼生のへい死症例別の出現頻度を調査するために、1991 年 7 月 15 日に 1 個体の雌エビからふ化した幼生のうち 45 個体 (体長 1.56 ± 0.02 mm, 平均±標準偏差, N=20) を任意に抽出し、止水式で飼育を行った。幼生の飼育は、飼育水槽として 1.5l 容のガラスボウルを用い、この飼育水槽にメッシュ 0.45 μ m のフィルターでろ過した海水を 1.2l 入れて行った。飼育の開始当初は、幼生 45 個体を 3 群に分け、3 つの水槽に収容した。その後、幼生の成長にしたがって飼育水槽数を次第に多くし、幼生の体長が約 7mm になった日齢 82 以降は 9 水槽を用いた。その他の幼生飼育方法は、第 3 章での止水飼育とはほぼ同様である。餌料にはアルテミアノープリウスおよび *Phaedactylum tricornutum* で幼生したアルテミアとムラサキイガイ生殖腺を用い、飼育水温は日齢 80 までは 26°C、日齢 81 から約 1 週間かけて次第に水温を 24°C まで低下させ、以後は飼育終了まで 24°C とした。飼育水と餌料は毎日交換し、適宜飼育水へストレプトマイシン (商品名: 硫酸ストレプトマイシン明治, 明治製菓 (株)) (濃度 10mg/1) およびホルマリン (同 10ml/1) を添加した。日長時間は特に調整せず、自然日長とした。明期の水槽直上の照度は通常で約 150lx であったが、飼育海水や餌料の交換時には蛍光灯を点灯させ約 350lx とした。

脱皮直後のイセエビ幼生を新鮮海水に移す処理とへい死発生の関係（へい死実験2）

前述のイセエビ幼生のへい死症例調査（へい死実験1）において、後期幼生以降で脱皮直後のへい死の発生が多いことが明らかとなったため、体長15mm以上の幼生を用いて1998年と1999年の2カ年に脱皮直後のへい死の防止策を検討するための実験を行った。1998年には、日齢250、体長 20.33 ± 2.39 mm（平均±標準偏差）の幼生29個体、1999年には日齢210、体長 17.91 ± 1.99 mm（平均±標準偏差）の幼生15個体をそれぞれ用いた。実験の内容は、あらかじめ水温を調整した新鮮海水が入っている新たな飼育水槽を用意し、その水槽にガラス製スプーンを用いて前日からの水槽から脱皮直後の幼生を移すもの（以下、飼育水交換処理）、飼育水の交換は行わないものの、脱皮直後の幼生をガラス製スプーンですくい取り、再び前日からの水槽へ戻すもの（すくい取り処理）、および対照（無処理）のいずれかを施し、その後の幼生のへい死状況を調査するというものである。すくい取り処理を設けたのは、飼育水交換処理を行うために幼生をスプーンですくい取る行為の影響について検討するためである。普通、脱皮が終了すると幼生は短時間全体を左右に振動させ、その後しばらくの間は体の動きを完全に停止させる。飼育水交換処理、すくい取り処理ともこの体の動きが停止した時点で実施した。脱皮直後の幼生をスプーンですくい取るには、胸脚が脱落しないようにかなりの慎重さが必要であり、1個体あたり1〜数分が必要であった。なお、後述するように脱皮直後のへい死発生の有無の確認は脱皮当日の午前10時に行ったので、すくい取り処理を行った幼生の飼育水はへい死の有無の確認後に新鮮海水と交換した。

実験は幼生を個別に400ml容のガラス容器（水量は350ml）に収容して行った。実験期間中の幼生の飼育方法は、第3章で幼生を止水式で個別飼育したものと同一とした。次章で述べるように実験室の蛍光灯の点灯時刻を調整することで幼生の脱皮時刻をコントロールすることができるので、脱皮直後の幼生に対して上記の処理の実施を容易にするために、実験室内の蛍光灯の点灯時刻を8時30分で一定とした（日長時間は12時間）。したがって、幼生は蛍光灯の点灯時刻である8時30分前後に脱皮した。蛍光灯の点灯前に脱皮した個体については近赤外線懐中電灯（HOGA）を用いて暗中で処理を行った。なお、脱皮直後の個体は全く摂餌しないので、飼育水交換処理を行った個体については、その他の個体に対して投餌を行う時刻（午前10

時頃）まで投餌は行わなかった。

脱皮した幼生への処理の選択は無作為に行い、特定の個体に対して一定の処理を施すことがないようにした。ただし、無処理については、他の2処理より対象を多くし、へい死の発生と体長の関係を詳しく検討することとした。実験は、両年ともすべての個体がへい死、もしくはプエルルス幼生へ変態するまで続けた。脱皮後の各処理を行った結果の評価は、脱皮当日の午前10時に幼生の生存、もしくはへい死を判断することにより行った。脱皮前、および脱皮途中でのへい死については評価の対象としなかった。なお、前日からの水槽の飼育水（飼育水を交換後約24時間が経過したもの）の水質について確認するために、両年の実験期間中に4回、飼育水のpH、DO（mg/l）、アンモニア濃度（mg/l）を測定した。pHはpHメーター（HORIBA F-8、（株）堀場製作所）、DOは酸素メーター（モデル58、YSI）を用いて測定した。アンモニア濃度の測定は日本海洋学会（1990）にしたがって行った。pH、DOの測定は、各測定時とも個別飼育に用いた水槽のうち11〜13水槽を用い、アンモニア濃度の測定は5水槽を用いて行った。

なお、飼育水の水質測定時には、対照として飼育水交換処理に用いる新鮮海水の水質についても同時に測定した。新鮮海水を測定したサンプル数は、各測定時においてpH、DO、アンモニア濃度とも5検体とした。

4-5-3 結果

へい死実験1

幼生の成長とともに飼育水槽数を次第に増加させたものの、次第に過密となったので日齢89までの間に15個体を取り上げて間引いた（図4-22）。間引いた幼生は、成長が遅かった個体、もしくは幼生の過密が要因で胸脚の多く（4本以上）が欠如した個体とした。これらの個体に関しては、取り上げた理由が直

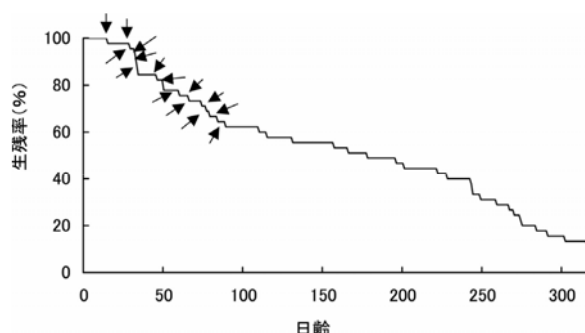


図 4-22. 止水飼育におけるイセエビ幼生のへい死原因を調査した飼育群の生存率の推移（↑：幼生を取り上げ）

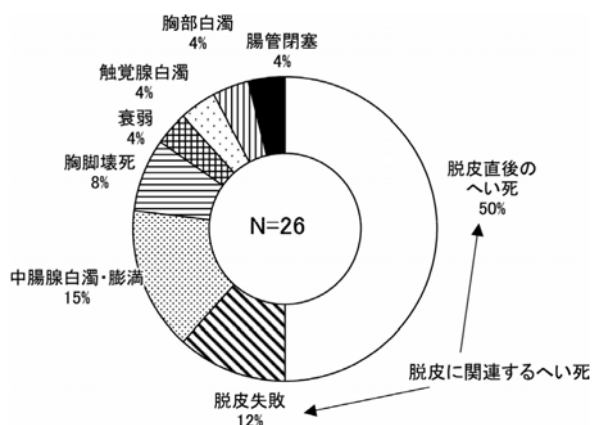


図4-23. 1991～1992年にかけて止水飼育したイセエビ幼生のうち、飼育途中でへい死した26個体のへい死症例

接へい死の原因とならないことから、へい死症例調査の対象には含めなかった。

飼育した45個体から飼育途中で取り上げた15個体を除いた30個体のうち、26個体はプエルルス幼生へ変態することなく飼育途中でへい死したが、4個体はプエルルス幼生へ変態した。これら4個体がプエルルス幼生へ変態した日齢は、257～282（平均272.3）であった。26個体のフィロゾーマ幼生のへい死状況から症例として8つに区分し、それぞれの出現割合を図4-23に示した。へい死症例としてもっとも個体数が多かったのは脱皮直後のへい死であり、全体の50%を占めていた。このへい死の特徴は、脱皮が完全な状態で終了していることであり、脱皮を終了させた後に体全体が白濁した状態でへい死していた。脱皮直後のへい死のもう1つの特徴は、主に後期幼生に発生するというものであり、このへい死が発生した日齢は260.3±61.2（平均±標準偏差、N=13）であった。

次いでへい死症例として個体数が多かったものは中腸腺の

白濁、膨満によるもので15%、脱皮途中でへい死する脱皮失敗が12%、胸脚の壊死によるものが8%であった。その他の症例は出現頻度が少なかったものの触覚腺白濁、胸部白濁、腸管閉塞が確認された。脱皮直後のへい死と脱皮失敗はMDSとして区分されるものである。

へい死実験2

実験期間中の脱皮直後のへい死以外のMDSとして、脱皮が途中で停止したことによるへい死が1998年に9個体、1999年に1個体で発生した。これらのへい死の他に、中腸腺の白濁によるへい死が1998年の2個体で発生したが、1999年にはMDS以外のへい死は見られなかった。1998年に飼育した29個体は、実験期間中に完全な脱皮を延べ73回行った。これらの脱皮のうち37脱皮を無処理、16脱皮を飼育水交換処理、20脱皮をすくい取り処理とした（表4-15）。1999年に飼育した15個体は、実験期間中に延べ47回の脱皮を完全に行い、これらの脱皮のうち31脱皮を無処理、11脱皮を飼育水交換処理、5脱皮をすくい取り処理とした。

脱皮の終了後に各処理を行った結果を、体長16mmから2mm毎の範囲でまとめて表4-15に示した。1998、1999年の両年ともに、飼育水交換処理とすくい取り処理を行った脱皮では、すべての体長範囲で脱皮直後のへい死が発生しなかった。一方、無処理とした脱皮に関しては1998年の総脱皮数37のうち13脱皮で幼生が死亡し（へい死率35%）、1999年では31脱皮のうち6脱皮で幼生が死亡した（へい死率19%）。各年とも、無処理とした場合のへい死率と飼育水交換処理、すくい取り処理のへい死率との間で有意差が見られた（ χ^2 検定、 $P < 0.05$ ）。無処理とした脱皮のへい死率には、体長16mmからの

表4-15. 脱皮直後のイセエビ幼生に対して無処理、飼育水交換処理、すくい取り処理を行った脱皮数とその結果 N：脱皮数

1998年 体長範囲 (mm)	無処理				飼育水交換処理				すくい取り処理			
	N	生存	死亡	へい死率 (%)	N	生存	死亡	へい死率 (%)	N	生存	死亡	へい死率 (%)
16.0 ～17.9	3	3	0	0	0	0	0	—	0	0	0	—
18.0 ～19.9	8	6	2	25	4	4	0	0	5	5	0	0
20.0 ～21.9	9	7	2	22	6	6	0	0	6	6	0	0
22.0 ～23.9	6	3	3	50	3	3	0	0	5	5	0	0
24.0 ～25.9	8	5	3	38	1	1	0	0	3	3	0	0
26.0 ～	3	0	3	100	2	2	0	0	1	1	0	0
合計	37	24	13	35	16	16	0	0	20	20	0	0

1999年 体長範囲 (mm)	無処理				飼育水交換処理				すくい取り処理			
	N	生存	死亡	へい死率 (%)	N	生存	死亡	へい死率 (%)	N	生存	死亡	へい死率 (%)
16.0 ～17.9	8	8	0	0	1	1	0	0	0	0	0	—
18.0 ～19.9	8	8	0	0	0	0	0	—	1	1	0	0
20.0 ～21.9	7	5	2	29	2	2	0	0	0	0	0	—
22.0 ～23.9	4	3	1	25	2	2	0	0	0	0	0	—
24.0 ～25.9	1	0	1	100	2	2	0	0	2	2	0	0
26.0 ～	3	1	2	67	4	4	0	0	2	2	0	0
合計	31	25	6	19	11	11	0	0	5	5	0	0

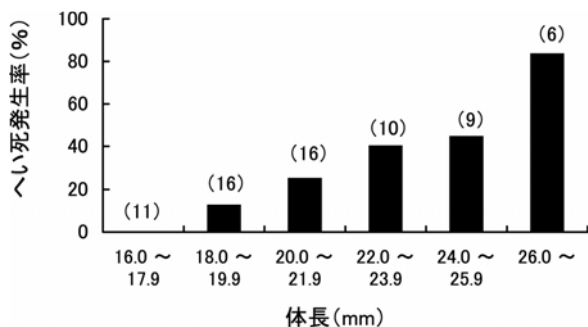


図 4-24. イセエビ幼生の脱皮後に無処理とした場合の脱皮直後のへい死発生率と体長の関係。()は脱皮数

2mm 毎のいずれの体長範囲においても、1998 年と 1999 年の値に統計上の有意差が見られなかったので (χ^2 検定, $P>0.05$), 2 ヶ年のデータを合わせてへい死の発生率を体長範囲毎に図 4-24 に示した。体長 17.9mm まではへい死は発生しなかったが、18mm 以上ではへい死が見られ、体長が大きくなるほどへい死率は高くなる傾向が認められた。

脱皮後無処理とした場合にへい死した幼生は、脱皮後に体の動きを停止させ、そのまま動きを再開させることなく、へい死

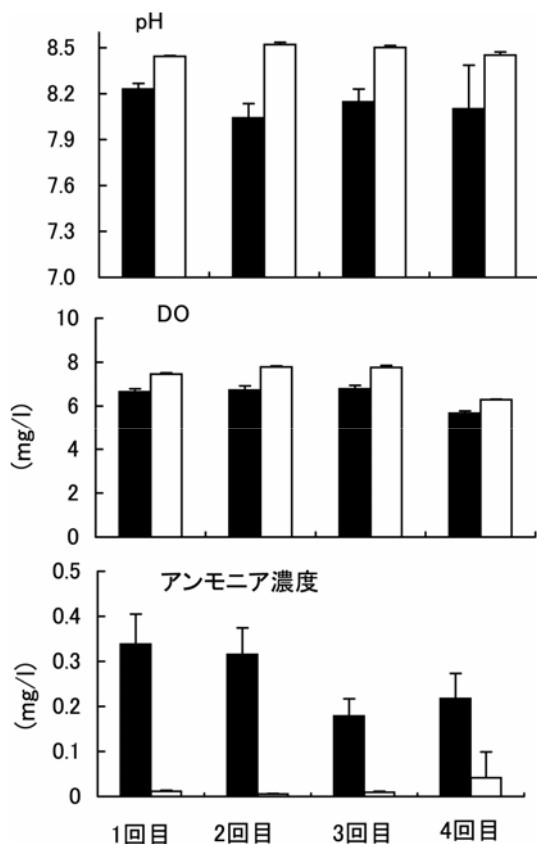


図 4-25. 脱皮直後のイセエビ幼生を用いたへい死実験 2 における飼育水の水質 (縦棒: 標準偏差)
 ■: 前日からの飼育水, □: 新鮮海水

した。幼生がへい死するまでの間に見られた変化として、まず幼生の触角基部にある神経節が透明に近い白色から明瞭な白色となり、次いで胸部神経節が白色になった。その後、中腸腺が白色に変化し、最後には体全体が白濁した。脱皮終了から幼生の体全体が白濁するまでの時間は短く、およそ 1 時間であった。

飼育水の pH, DO, アンモニア濃度の測定結果を図 4-25 に示した。新鮮な海水の pH は 8.4~8.5, DO は 6.3~7.8mg/l, アンモニア濃度は 0.01~0.04mg/l であったが、前日の飼育水交換後 24 時間が経過した飼育水の pH は 8.0~8.2, DO は 5.7~6.8mg/l, アンモニア濃度は 0.18~0.34mg/l であった。

4-5-4 考察

へい死実験 1 において止水飼育したイセエビ幼生のへい死症例のうち、もっとも発生数が多かったのは脱皮直後のへい死であり、全へい死の半数を占めた。このへい死の特徴は後期幼生での発生が多いことであり、へい死実験 2 の結果から体長 18mm 程度から次第に発生し、体長が大きくなるほど発生率が大きくなることが明らかとなった。また、この脱皮直後のへい死を防止する方法として、スプーンを用いて脱皮直後の幼生を新たな飼育水槽へ移し、飼育水を交換すること (飼育水交換処理) と、飼育水の交換をせず単にスプーンで幼生をすくい取り、元的水槽へ戻すこと (すくい取り処理) を検討したところ、いずれの方法でもこのへい死を完全に防止できることが明らかとなった。このことから、脱皮直後のへい死を防止するには、飼育水の交換は必要でなく、すくい取り処理を施すだけで十分と判断された。飼育水の水質調査の結果、換水後 24 時間が経過した飼育水では新鮮海水と比較してアンモニア濃度の増大、DO の低下等が見られ、脱皮時の水質についても同程度に飼育水の水質が悪化していたと推測されるが、すくい取り処理を脱皮直後の幼生に施すことによって脱皮直後のへい死を防止することができたことから、今回程度的水槽内の水質では脱皮直後のへい死の原因にならないと考えられた。

幼生をすくい取ることによって脱皮直後のへい死を防止することが明らかとなったものの、へい死防止のメカニズムは不明である。しかし、脱皮直後のへい死が発生する場合は、後期幼生が脱皮直後に短時間遊泳毛を含めて完全に動きを停止させ、そして動きを停止させたまま触角基部の神経節の白色化が始まり、へい死に至ることから、脱皮直後のへい死は幼生の動きの停止と関係していることが推察される。つまり、止水飼育の水槽中には水流がないことから幼生が完全に動きを止めた時には、

幼生の体表面に海水の流れが起こらず、体表に接する海水に局所的な水質の悪化が発生し、このことがへい死の原因になっていることが疑われる。特に、幼生は酸素の取りこみを体表面から行っているが、海水の流れが発生しないことによって体表に接する海水の酸素濃度の低下が起こり、したがって幼生による酸素の取り込みに悪影響を与えていることが考えられる。脱皮直後に動きを止めた幼生をスプーンですくい取ることで脱皮直後のへい死が防止できたのは、スプーンによって幼生をすくい取るにより水槽中に水流が発生し、この水流によって酸素の取りこみが円滑に行われた可能性がある。今回実験した飼育群以外において、幼生をすくい取ることをせず、脱皮直後の幼生が収容されている水槽内にピペットを用いて水流を生じさせることでも、脱皮直後のへい死を防ぐことが可能であった。さらに脱皮直後のへい死が発生する場合に幼生に生じる変化である触角基部と胸部神経節の白色化が始まっている個体に対して、ピペットを用いて水流を与えると、白色化した神経節が正常色（透明感のある白色）に戻り、へい死が防止できることも観察できた。これらのことは、脱皮直後のへい死は水槽内の水流の有無、すなわち体表面における海水の交換の有無と関係があることを示している。また、流水飼育ではこの脱皮直後のへい死はほとんど発生しない（松田 未発表）ことも、脱皮直後のへい死が水槽内の水流の有無と関係していることを示唆している。なお、脱皮直後に触角基部と胸部の神経節の白色化が起こり、その後中腸腺の白化が始まった個体では、幼生に水流を与えてもへい死を防止することができなかった。したがって、脱皮直後のへい死を防止するために水流を与えるタイミングとしては、脱皮から中腸腺が白化するまでの間と判断された。

脱皮直後のへい死は、体長 18mm 程度から発生し、体長が大きいくほど発生率が大きくなった。体長が大きくなるにしたがって脱皮直後のへい死の発生率が大きくなるのは、脱皮による体長の伸長量が体長 15mm 前後を境として急速に大きくなる（第 3 章図 3-5 を参照）ことと関連があるものと考えられる。今回の実験では実際に測定できなかったが、脱皮による体長の伸長量が大きくなるにつれて、脱皮後に動きを停止させ、再び動きを始めるまでの時間が長くなる傾向が認められた。つまり後期幼生では脱皮による体長の伸長量が次第に大きくなり、それにしたがって脱皮後に動きを停止させる時間が長くなることが、成長にしたがって脱皮直後のへい死の発生率が大きくなった原因と推測できる。

MDS の発生原因として、これまで栄養面での欠乏や飼育水

の水質悪化が指摘されている（Brock 1990, 1993）。しかし、原因が特定されたことはなく、したがって効果的な防止法も明らかでなかった。イセエビ幼生の脱皮直後のへい死に関しては、幼生にすくい取り処理を行うことでへい死を完全に防止でき、その脱皮直後のへい死は水槽内の水流の有無と関係があることが示唆された。しかし、水流が全くない環境においても脱皮直後のへい死を起こさない個体が見られたことから、脱皮直後のへい死は水槽内に水流がないことだけが原因とは考えられず、その他の原因と複合して発生していると推察される。なかでも、個体の状態、すなわち個体による活力の違いが脱皮直後のへい死発生に影響を与えることは容易に推察される。今後、脱皮直後のへい死発生と幼生の活力の関係についても調査し、脱皮直後のへい死原因についてさらに検討する必要がある。

イセエビ幼生のへい死症例のうち、中腸腺の白濁、膨満、胸脚の壊死、触角腺の白濁については、別の飼育群において発生した同様の症状の幼生に対して日本栽培漁業協会の報告（日本栽培漁業協会 1996）にしたがって抗生物質クロラムフェニコールでの薬浴を行うことである程度症状の進行を防ぐことができた。したがって、これらの症例は、細菌性の疾患が原因である可能性が強いと考えられた。ハナサキガニ *Paralithodes brevipes* 幼生においても、消化管および中腸腺が白濁することを特徴とする疾病の原因は *Vibrio* 属の細菌とされている（渡辺ら 1999）。イセエビ幼生の飼育時においてこれら細菌性疾患と考えられるへい死は、MDS と同様に飼育上での大きな問題である。イセエビの中後期幼生は天然では黒潮中やそのさらに沖合域に分布すると推測されており（Yoshimura *et al.* 1999）、ムラサキイガイ生殖腺やアルテミアが入っている飼育環境での水質はこれらの海域の水質と比較して悪化していると考えられるので、飼育環境では細菌性疾患が発生することが容易に推測できる。今回は、これら細菌性の疾病と考えられるへい死を防止する方策については検討できなかったが、イセエビ幼生の生残率を向上させるには、これらのへい死を防止する技術の開発が必要であり、今後の検討課題としたい。

第5章 イセエビ幼生の脱皮と変態のタイミングとその制御

5-1 はじめに

多くの甲殻類は、潮汐や日周、月周、年周等一定のリズムに基づいて活動している (Naylor 1988)。日周リズムに基づくイセエビ類の活動としては、稚エビや親エビの索餌 (Herrnkind *et al.* 1975, Tamm and Cobb 1976, Koike *et al.* 1995) や、幼生のふ化などが知られている (MacDiarmid 1985)。またフィロゾーマ幼生期においても、海域における採集結果から、夜間には表層近くに分布し、日中は中層に移動するという日周性の鉛直移動を行うとされている (Rimmer and Phillips 1979)。

イセエビ類の稚エビと親エビによる脱皮のタイミングも日周リズムによって制御されているとされており、多くの種では脱皮を夜間に行うと報告されている (Thomas 1966, Lipcius and Herrnkind 1982, MacDiarmid 1989)。しかしながら、幼生期における脱皮のタイミングについてはこれまでほとんど報告されておらず、わずかにアメリカンロブスター *Homarus americanus* (Waddy *et al.* 1990) とウチワエビモドキ *Thenus orientalis* (Mikami and Greenwood 1997b) で調査されているにすぎない。人工照明下で飼育した *H. americanus* 幼生は暗期に脱皮し、照明時間を変化させた場合でもその傾向に変化は見られなかったとされている (Waddy *et al.* 1990)。自然日長下で飼育された *T. orientalis* のフィロゾーマ幼生では、脱皮は日の出前後に起こり、1日の日長時間を24時間 (全明条件) もしくは0時間 (全暗条件) とした場合には脱皮の日周性が消えるとされている (Mikami and Greenwood 1997b)。

第4章で示したように、イセエビ幼生を止水飼育した時に起こるへい死の多くは、脱皮途中もしくはその直後に発生する。飼育したイセエビ幼生の生残率を向上させるには、脱皮に関連するこれらのへい死原因を明らかにし、防止策を講じることが不可欠である。しかしながら、イセエビ幼生の脱皮と変態

のタイミングについて明らかになっておらず、脱皮に関連するへい死の原因を調査するための基礎的な知見が不足している。

第5章では、自然日長下におけるイセエビ幼生の脱皮時刻を調査するとともに (脱皮実験1)、人工照明によって人為的に日長時間を調整した場合の脱皮時刻の変化についても調査した (脱皮実験2)。また、照明の点灯時刻、あるいは消灯時刻の急激な変化が幼生の脱皮時刻におよぼす影響についても調査したので (脱皮実験3)、それらの結果について述べる。さらに、脱皮実験1と2ではフィロゾーマ幼生をプエルルス幼生へ変態するまで継続して飼育し、自然日長と人工照明下におけるプエルルス幼生への変態時刻についてもあわせて調査した (Matsuda *et al.* 2003)。

5-2 材料と方法

自然日長下における脱皮および変態のタイミング (脱皮実験1)

1995年7月20日に1個体の雌エビからふ化した幼生を用いて、自然日長下における脱皮時刻の調査を行った。この雌エビは同年6月に三重県志摩市和具地先で刺網によって漁獲されたもので、和具市場へ水揚げされた後すぐに三重県科技水産研究部へ輸送、自然日長、自然水温の条件下で飼育されていた。調査に用いたふ化幼生は13個体で、これらの幼生を120ml容ガラス容器 (飼育水量は100ml) に個別に収容し、止水式で飼育を行った。幼生飼育は、すべての個体に変態、もしくはへい死するまで継続し、その間個体ごとに脱皮時刻と変態時刻を記録した。幼生の飼育方法は、第3章で行った止水式による個別飼育と同様としたが、光条件については実験室に直射日光が入らないようにした以外は特別な調整は行わず、したがって日長時間も自然に変動した (条件A) (図5-1)。明期の水槽直上における照度は約150lxであった。ただし、投餌や飼育水の交換

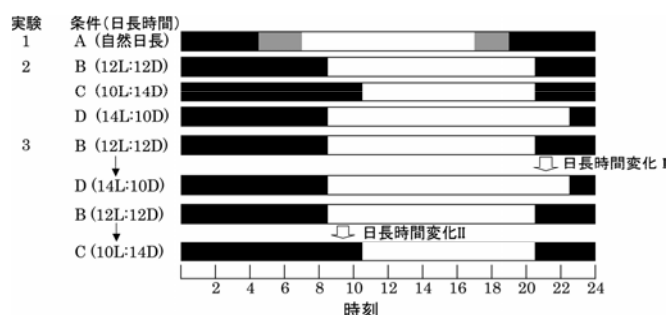


図 5-1. 脱皮実験 1, 2, 3 における日長時間の設定
■: 暗期, □: 明期, ▨: 実験期間中の暗期の
変動幅

等の飼育作業時は幼生の観察を容易にするために室内蛍光灯を点灯し照度を約 350lx とした。飼育水温はふ化当初では 26℃とし、幼生の体長が 15mm 以上になった 12 月 1 日からは約 2 週間かけて 24℃に低下させ、飼育終了まで 24℃を保った。

幼生の脱皮時刻と変態時刻の確認は肉眼で行った。甲殻類では赤色光の波長以上の長い波長の光に対する感受性は低いとされていることから (Waterman 1961), 日没から翌朝の日の出までの間の暗状態では小型の近赤外線懐中電灯 (HOGA) で水槽を照らすことによって調査した。なお、フィロゾーマ幼生の脱皮には初期幼生で約 1 分間、後期幼生で約 3 分間を要するので、脱皮終了時刻をもって脱皮時刻とした。変態時刻についても、変態に約 10 分を要することから、変態終了時を変態時刻とした。なお、第 4 章で止水飼育時に発生する脱皮直後のへい死は水槽中に水流を生じさせることで防止できることを述べたが、自然日長下での飼育時にはこのような処理は行わなかった。

結果の検討にあたっては、海上保安庁海洋情報部のホームページを利用して三重県科技セ水産研究部のある三重県志摩市における幼生飼育期間中の日の出時刻と日没時刻を計算し、これらの時刻と脱皮および変態のタイミングを比較した。

人工照明下における脱皮および変態のタイミング (脱皮実験 2)

1998 年 7 月 27 日に 1 個体の雌エビからふ化した幼生のうち 60 個体を抽出し、1.2l 容ガラスボウル 2

槽に収容して予備飼育したものを脱皮実験 2 に用いた。予備飼育は幼生の脱皮時刻の個体差が小さくなる日齢 50 まで行った。予備飼育は完全に遮光された実験室で行い、予備飼育の間の日長時間は天井にあるタイマーと連動させた蛍光灯の点灯、消灯時刻を調整することにより 8 時 30 分から 20 時 30 分の 12 時間に固定した。明期の照度は、水槽直上で約 300lx とした。

人工照明下における脱皮時刻調査は、異なる 3 条件の日長時間を設定して行った。すなわち、蛍光灯の照明時間を予備飼育と同じ 8 時 30 分から 20 時 30 分の間の 12 時間とする飼育区 (条件 B), 10 時 30 分から 20 時 30 分の間の 10 時間とする飼育区 (条件 C), 8 時 30 分から 22 時 30 分の間の 14 時間とする飼育区 (条件 D) を設定した (図 5-1)。用いた幼生は予備飼育を行った日齢 50 の幼生から任意に抽出した 30 個体であり (体長 $5.15 \pm 0.26\text{mm}$, 平均 $\pm$ 標準偏差), これらの幼生を B, C, D の 3 条件に各 10 個体を振り分けた。各条件での飼育は、それぞれ異なる 3 つの遮光された実験室を用いて行い、各実験室の日長時間をタイマーに連動させた蛍光灯によって条件 B, C, D に調整した。いずれの実験区でも明期の照度は水槽直上で約 300lx とした。予備飼育の日長時間からそれぞれの日長条件へは 1 日で移した。フィロゾーマ幼生の飼育方法は、日長時間以外は脱皮実験 1 と同様とし、飼育期間中の脱皮時刻、および変態時刻を個体ごとに確認した。幼生飼育はすべての個体がへい死、もしくはプエルルス幼生へ変態するまで継続した。なお、脱皮直後の幼生に対しては可能な限りピペットを用いて水流を与え、脱皮直後に起こるへい死を防止するように努めた。

点灯・消灯時刻の変化がフィロゾーマ幼生の脱皮時刻におよぼす影響 (脱皮実験 3)

蛍光灯の点灯、消灯によって 8 時 30 分から 20 時 30 分までの日長時間 (条件 B) で飼育していた幼生を用いて、飼育条件のうち日長時間のみを条件 D (14 時間, 明期: 8 時 30 分 ~ 22 時 30 分) に変化させた場合、および条件 C (10 時間, 明期: 10 時 30 分 ~

20 時 30 分) に変化させた場合の脱皮時刻の変化について調査した (図 5-1)。すなわち, 前者は蛍光灯の点灯時刻を変化させず, 消灯時刻のみを 2 時間遅らせたもの (以下, 日長時間変化 I), 後者は蛍光灯の消灯時刻を変化させず, 点灯時刻のみを 2 時間遅らせたもの (以下, 日長時間変化 II) である。実験は 1999 年と 2000 年に行った。実験に用いた幼生は 2 ヶ年とも 120ml 容の小型ガラス水槽を用いて個別に止水飼育していたもので, 1999 年の供試個体数は 16 個体 (体長 $11.37 \pm 1.50\text{mm}$, 平均 $\pm$ 標準偏差), 2000 年は 20 個体 (体長 $13.45 \pm 0.93\text{mm}$, 平均 $\pm$ 標準偏差) であった。各年とも供試個体を任意に 2 分し, それぞれを日長時間変化 I, II を施す群とした。日長時間を変化させる前の幼生は約 2 週間毎に脱皮していたので, 個体ごとに次の脱皮日を予測し, 脱皮の 1 日前から 6 日前の間で日長時間を変化させるようにした。日長時間の調整は, あらかじめ日長時間を条件 C, D となるように調整した 2 つの実験室を用意し, 幼生を各実験室に移すことにより行った。

幼生の脱皮時刻の観察は, 各実験条件の日長時間へ幼生を移す直前の 1 脱皮, および移した後の 3 脱皮まで行った。

5-3 結果

自然日長における脱皮のタイミング (脱皮実験 1)

実験に用いた幼生 13 個体のうち, 実験期間中に 9 個体がへい死した。へい死が見られた日齢は, 35, 54, 102, 170, 190, 196, 199, 228, 232 であった。日齢 102 までのへい死の原因は, 触角腺や中腸腺の白濁等の症状から細菌性の疾病と考えられたが, 日齢 170 以降のへい死はすべて脱皮に関連したものであった。結局, プエルルス幼生へは 4 個体に変態した。変態した日齢は 258~276 (平均 269.8) であった。

実験期間中のフィロゾーマ幼生は 1~2 週間の間隔で脱皮し, 13 個体による延べ脱皮回数は 213 であった。このうち脱皮時刻を確認できたのは 182 回で, 脱皮時刻の確認率 (脱皮時刻を確認できた脱皮数/脱皮総数 $\times 100$) は 85.4% であった。飼育期間

中における各幼生の脱皮時刻を日の出時刻とともに図 5-2 に示した。ふ化後 1 回目の脱皮は, 5 時 15 分から 9 時 05 分の間に起こり, 個体によるばらつきが大きかった。これらの脱皮時刻は, 日の出時刻 (4 時 50 分) の 0.4~4.2 時間後であった。その後, 脱皮時刻が日の出時刻より遅かった幼生の脱皮時刻も日の出時刻に近づき (図 5-2), 次第に脱皮時刻の個体差は小さくなった。8 月中旬以降はすべての個体の脱皮が日の出時刻の前後 1 時間以内に起こり, 日の出時刻から脱皮時刻までの時間に個体による差が見られなくなかった (ANOVA, $P > 0.05$)。12 月上旬に飼育水温を 26°C から 24°C に低下させたが, この飼育水温の変化が脱皮時刻に影響をおよぼすことはなかった。

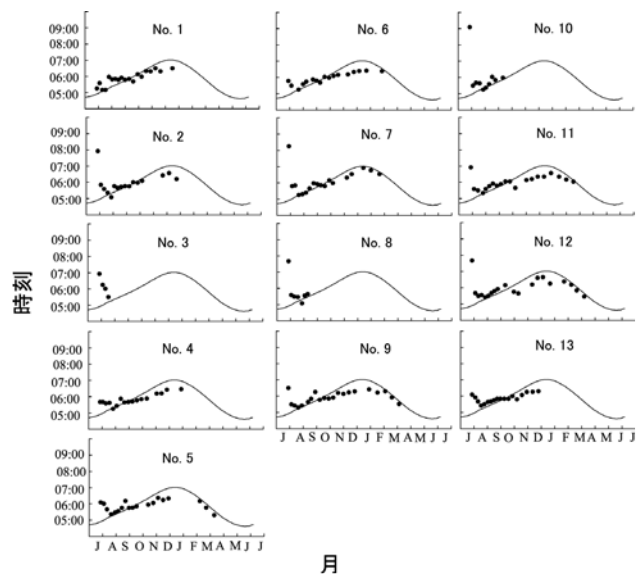


図 5-2. 自然日長条件で飼育した 13 個体のイセエビ幼生の脱皮時刻
実線 (曲線) は日の出時刻の季節的变化を示す

人工照明下における脱皮のタイミング (脱皮実験 2)

実験期間中のへい死数は, 条件 B で 7 個体 (へい死が発生した日齢は 66, 209, 227, 273, 309, 318, 374), 条件 C で 7 個体 (へい死が発生した日齢は 174, 256, 282, 283, 324, 353, 357), 条件 D で 6 個体 (へい死が発生した日齢は 67, 71, 96, 236, 284, 374) であった。各条件のへい死個体数には統計上の有意差は見られなかった (χ^2 検定, $P > 0.05$)。プエルルス幼生へ変態した幼生数は, 条件 B, C で

各 3 個体, 条件 D で 4 個体であり, プエルルス幼生へ変態した日齢は, 条件 B で平均 263.7 (範囲 239 ~ 283), 条件 C で平均 318.0 (範囲 309 ~ 330), 条件 D で 295.5 (範囲 264 ~ 330) と条件によって若干平均値に違いが見られたが, これらの平均値についても統計上の有意差は見られなかった (Kruskal-Wallis 検定, $P > 0.05$)。

実験期間中の脱皮総数は, 条件 B で 180, 条件 C で 184, 条件 D で 130 であり, 各条件において脱皮時刻が確認できた脱皮数はそれぞれ 157, 175, 128 (確認率はそれぞれ 98.1, 95.1, 98.5%) であった。条件 D で脱皮数が少ないのは日齢が小さい段階でのへい死が多かったためである。

各条件での脱皮時刻はそれぞれの蛍光灯の点灯時刻に強く影響を受けており, 条件毎に一定の傾向が認められたので, 各条件で飼育した 10 個体の幼生の脱皮時刻をまとめて図 5-3 に示した。蛍光灯の点灯時刻が同じ条件の B と D では幼生の脱皮時刻に有意差が認められなかったが, これらの条件と点灯時刻が異なる条件 C では脱皮時刻に有意差が見られ (ANOVA, Sheffe 検定, $P < 0.05$), 条件 C で脱皮時刻が遅かった。つまり, いずれの条件でも蛍光灯の点灯時刻の前後に脱皮が起こった。また, 日齢 190 (実験開始後 140 日) から約 10 日間かけて飼育水温を 26℃ から 24℃ に変化させたが, 脱皮実験 1

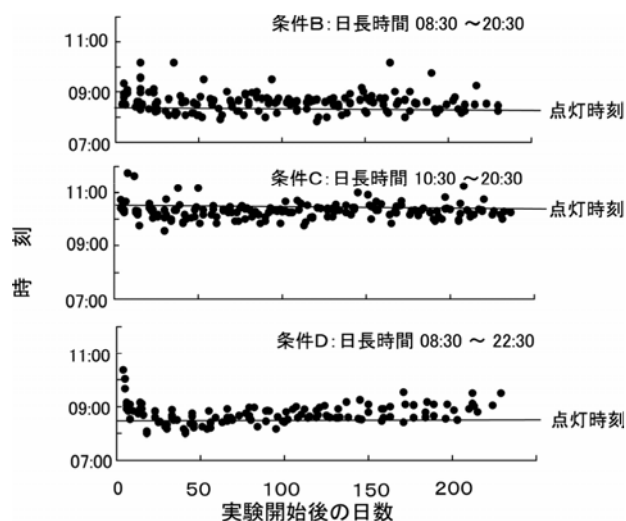


図 5-3. 人工照明下 (B, C, D) におけるイセエビ幼生の脱皮時刻

での脱皮時刻と同様に, 飼育水温の変化が脱皮時刻に影響を与えることはなかった。

点灯・消灯時刻の変化がフィロゾーマ幼生の脱皮時刻におよぼす影響 (脱皮実験 3)

実験期間中にへい死した個体は, 1999 年に日長時間変化 II を施した 1 個体のみであり, 日長時間の変更が幼生の生残に影響を与えることはなかった。

1999 年に用いた幼生と 2000 年に用いた幼生の間には, 日長時間を変化させる前の条件 B で飼育されていた時の脱皮時刻に有意差が見られなかったので (ANOVA, $P > 0.05$), 1999 年と 2000 年に得られたデータを区別することなく, 一括して結果の解析に用いた。

日長時間を変化させる前の幼生の脱皮時刻は, 8 時から 9 時の間に起こり, 脱皮実験 2 での結果と同じ傾向を示した (図 5-4)。日長時間を変化させる前後での脱皮時刻の変化の有無を確認するため, 日長時間を変化させる前の脱皮時刻と後の脱皮時刻を統計的に比較した (ANOVA, Sheffe 検定)。これらの比較にあたっては, 日長時間を変化させる前の脱皮は一括して扱い, 日長時間を変化させた後について

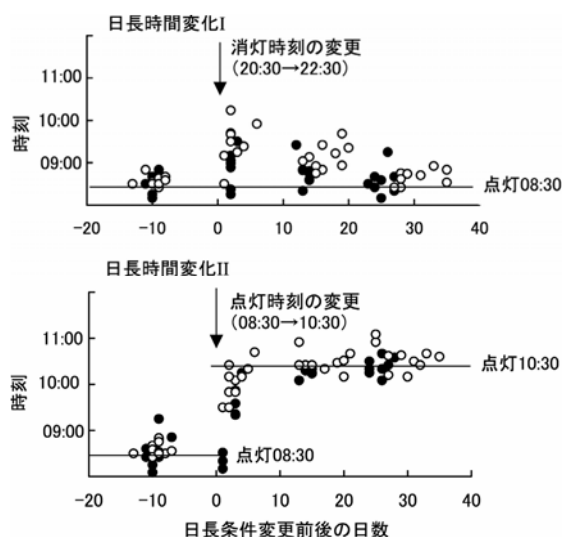


図 5-4. 点灯, 消灯時刻を変化させたときの脱皮時刻
消灯時刻のみの変更: 日長時間変化 I
点灯時刻のみの変更: 日長時間変化 II
(○: 1999, ●: 2000)

ては3日間毎に脱皮をまとめて解析した。

照明の消灯時刻を2時間遅くした場合（日長時間変化 I），日長時間の変化後12日以内に起こった脱皮は，変化させる前の脱皮より遅くなったが（ $P < 0.05$ ），脱皮時刻には大きな個体差が見られ，若干の個体では脱皮時刻の変化が全く見られなかった（図5-4）。日長時間の変化後12日以上を経過した時の脱皮時刻と日長時間を変化させる前の脱皮時刻には有意な差は認められなかった（ $P > 0.05$ ）。

照明の点灯時刻を2時間遅くした場合（日長時間変化 II），日長時間を変化させた直後から脱皮時刻に変化が見られ（ $P < 0.05$ ），すべての個体ですみやかに変更後の照明の点灯時刻（10時30分）に脱皮時刻が近づいた。そして，変更後の点灯時刻前後に脱皮が起こるようになった。

フィロゾーマ幼生からプエルルス幼生への変態のタイミング（脱皮実験1と2）

脱皮実験1において自然日長下（条件A）で飼育した13個体のフィロゾーマ幼生のうち，プエルルス幼生へ到達した4個体のフィロゾーマ幼生の変態は18時00分から19時38分の間に起こった。これらの変態時刻は，日没時刻の23分前～69分後であった（図5-5）。人工照明下で飼育した脱皮実験2

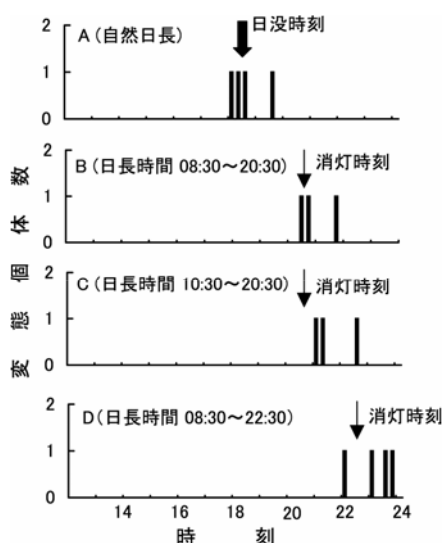


図5-5. 自然日長(A)，及び人工照明下(B, C, D)におけるイセエビのフィロゾーマ幼生の変態時刻

でのフィロゾーマ幼生の変態は，いずれの日長条件でも蛍光灯の消灯時刻の前後（30分前から2時間後）に起こった（図5-5）。日没時刻，あるいは照明の消灯時刻から変態時刻までの時間には日長条件の異なる環境で飼育した幼生の間に差が見られなかった（ANOVA, $P > 0.05$ ）。

5-4 考察

飼育条件下におけるイセエビフィロゾーマ幼生の脱皮時刻を調査したところ，自然日長下（条件A）ではふ化後の短期間を除いて日の出の前後に脱皮が見られ，プエルルス幼生への変態は日没前後に見られた。幼生の脱皮が日の出だけでなく日の出前にも起こったことから，脱皮は日の出による光条件の変化に直接反応して起こるのではなく，光条件に対応した内因的な脱皮リズムに基づいて起こると考えられた。このことは，実験3において日長条件を急激に変化させた場合に脱皮時刻が徐々に新しい日長条件に適応したことからも推測できる。幼生の脱皮，変態がそれぞれ日の出，日没時刻の前後に起こり，それらは内因的なリズムによって制御されているという結果は，ウチワエビモドキ *Thenus orientalis* 幼生での観察結果（Mikami and Greenwood 1997b）とほぼ同じであった。*Thenus orientalis* 幼生の脱皮が日の出前後に，変態が日没前後に集中して起こることにに関して，Mikami and Greenwood (1997b) は浮遊生活のフィロゾーマ幼生と底棲生活のニスト幼生では外敵生物が異なり，それぞれの外敵生物からの捕食を軽減させることへの適応であろうと推測している。イセエビ類の稚エビや親エビにおいても脱皮が夜間起こることの意義として，昼行性の捕食者からの防御が考えられている（Lipcius and Herrnkind 1982, MacDiarmid 1989）。甲殻類では脱皮の前後は外骨格が軟化し，また活動も鈍ることから，脱皮の前後は外敵による捕食の危険性が高まる。実際，イセエビのフィロゾーマ幼生を実験室において群飼育した場合には時折共食いが発生するが，共食いされる幼生は脱皮前後の外骨格が軟化している個体に限定される。したがって，Mikami

and Greenwood (1997b) が推測しているように、イセエビ幼生においても脱皮、変態のタイミングが捕食者からの逃避を目的に決定されている可能性が大きいと考えられる。脱皮、変態を日の出と日没の前後に集中させることが、捕食者からの避難に有効になることの理由の1つとして、昼行性および夜行性捕食者の活動の境界期を脱皮と変態時刻に選択していることが考えられるが、天然での脱皮や変態前後での幼生の生息水深や、捕食者の種類についての知見がほとんどない現状では、脱皮、変態を日の出と日没の前後に集中させることの意義について踏み込んだ議論はできない。今後、これらの知見が蓄積されるとともに、幼生期を含む多くの浮遊性甲殻類で脱皮・変態のタイミングが調査され、生残戦略上の意義について検討が進むことが期待される。

自然日長下におけるイセエビ幼生の脱皮時刻調査の結果、ふ化後1回目の脱皮時刻には個体差が大きく、日の出の0.4~4.2時間後に脱皮が見られた。この大きな個体差は、ふ化後間もない幼生を実験室で飼育した場合に通常認められることであり、ふ化後間もない幼生の特徴と考えられる。今回実験に用いた幼生をふ化させた雌エビは自然日長のもとで飼育されていたことを考えると、ふ化する時点では脱皮のタイミングを制御するリズムが幼生に十分備わっておらず、ふ化後しばらく経過した後に獲得されることが推測される。甲殻類において、行動の周期的なリズムを制御している神経系の1つとして眼柄内神経分泌系が考えられており、中でも終髄やX腺、サイナス腺が大きく関与していると指摘されている (Naylor 1988, Nakamura 1987)。Nakamura (1987) は、終髄を切除したクルマエビ *Maruspenaeus japonicus* が摂餌活動の日周性を無くしたことから、眼柄内にある終髄がクルマエビの日周活動を制御していると報告している。イセエビを含む甲殻類の幼生における眼柄内神経分泌系の発達は十分に調べられていないが、Aiken (1980)は、*Homarus americanus* の卵発生の後期にはX腺はすでに存在しているが未だ小さく、幼生期の間に組織が急激に大きくなると報告している。したがって、イセエビのフィロゾーマ幼生においてもふ化の時点

では眼柄内神経分泌系の発達が不完全となっており、このことがふ化後しばらくは脱皮リズムが確立していない要因になっている可能性があるものと考えられる。クルマエビでは、行動の日周性が確立するのはふ化後1.5ヶ月後であるとされている (中村 1988)。

本研究において、蛍光灯の消灯時刻を変化させず、点灯時刻のみを遅らせた場合、すべての個体で急速に変更後の蛍光灯点灯時刻前後に脱皮時刻が調整された。蛍光灯の点灯時刻を変化させず、消灯時刻を遅くした状態で飼育した場合でも、変更当初は多くの個体で脱皮時刻が遅くなったが、一部の個体は脱皮時刻に変化が見られなかった。これらのことは、日没時刻はイセエビ幼生の脱皮リズム形成に少なからず影響を及ぼすが不可欠な要因とはなっていないこと、一方日の出時刻は幼生の脱皮リズムの形成に直接的な影響を与えており、幼生の脱皮リズムは主に日の出時刻によって形成されていることを示唆している。脱皮のタイミングを決定する要因を確定するには、1日の日長時間を24時間 (全明条件) とした場合や0時間 (全暗条件) とした場合、あるいは日長時間を変化させず、明期の時間帯のみを変化させた場合における脱皮時刻の変化などを調べるのが今後必要であろう。

イセエビ幼生の脱皮と変態のタイミングは、蛍光灯の点灯時刻を調整することによって制御できることが明らかとなった。このことは、脱皮と変態を適当な時刻に起こさせることによって、脱皮や変態に関連するへい死の原因究明の調査を容易にするという点で重要である。また、イセエビ幼生は内因的な脱皮リズムを持っており、このリズムが脱皮、変態時刻を制御していることが明らかとなったことから、幼生の飼育時においても脱皮リズムを攪乱させないように、照明時間の変化には注意が必要であると考えられる。

第6章 イセエビのプエルルス幼生の期間と色素発達におよぼす水温の影響

6-1 はじめに

自然海域において、イセエビ類のフィロゾーマ幼生は主に外洋域に分布し、そしてプエルルス幼生へ変態する (Lipcius and Eggleston 2000)。変態したプエルルス幼生は発達した腹肢を用いて遊泳することによって、親エビが生息する海域まで移動し、着底すると考えられている (Phillips and Sastry 1980, Calinski and Lyons 1983, Booth and Phillips 1994)。イセエビではフィロゾーマ幼生からプエルルス幼生への変態海域は、黒潮中、またはその近辺と推定されており (Yoshimura *et al* 1999)、変態後に沿岸域へ到達する。沿岸域に着底したイセエビのプエルルス幼生の生態については、これまで多くの研究者によって調査されており、着底時期、生息場所、採集後稚エビへ脱皮するまでの期間等が報告されている (例えば、木下 1934, 野中ら 1980, 金森 1988, Yoshimura and Yamakawa 1988, Norman *et al* 1994, Yoshimura *et al* 1994)。しかし、外洋域において変態直後のイセエビのプエルルス幼生を多く採集できないことから、プエルルス幼生が変態後着底するまでの期間や沿岸域への来遊機構等は不明となっている。

一方、近年イセエビのフィロゾーマ幼生を飼育する技術が向上し、実験室で得られるプエルルス幼生の数は少しずつではあるが増加している (Yamakawa *et al* 1989, Matsuda and Yamakawa 1997, Sekine *et al* 2000)。そして、実験室で変態したプエルルス幼生を用いて、プエルルス幼生の期間や変態直後からの行動等についての知見が得られつつある。例えば、フィロゾーマ幼生から変態した直後のプエルルス幼生はほぼ完全に透明であり、変態後の日数が経過するにしたがって色素が次第に発達することが報告されている (Kittaka and Kimura 1989)。またプエルルス幼生は全く摂餌しないことも明らかとなっている (Kittaka and Kimura 1989)。さらに飼育によって得られたプエルルス幼生の水温 24℃における平均期間は 12.6 日 (N=136) であったと報告されている (Sekine *et al* 2000)。

イセエビのフィロゾーマ幼生の成長、生残におよぼす水温の影響を調査した第 4 章で述べたように、一般に甲殻類の成長、生残は水温によって強く影響を受ける (Minagawa 1990b, Matsuda and Yamakawa 1997, Tong *et al* 2000b)。イセエビ

類のプエルルス幼生期の期間や色素の発達と水温の関係については十分に明らかにされていないが、イセエビでは採集の時期によって稚エビになるまでの期間が異なっており、水温の上昇に従い、稚エビになるまでの期間が短くなるとされている (青山 1984)。また、採集された *Panulirus argus* のプエルルス幼生についても、自然水温で飼育した場合には 1 齢稚エビに脱皮するまでの期間は冬より夏のほうが短かいとされている (Butler and Herrnkind 1991)。さらに、採集された *Panulirus cygnus* のプエルルス幼生を 18℃で飼育した場合、1 齢稚エビへの脱皮は平均 12.8 日で起こるが、23℃ではそれより早く 8.3 日で起こると報告されている (Lemmens 1994b)。これらのことから、イセエビ類のプエルルス幼生の期間や色素の発達についても水温によって強く影響を受けると考えられる。したがって、プエルルス幼生の期間や色素の発達と水温の関係についての知見は、天然におけるプエルルス幼生の生態を理解するには不可欠である。

第 6 章では、フィロゾーマ幼生の飼育により得たイセエビのプエルルス幼生を用いて、プエルルス幼生の期間と色素の発達におよぼす水温の影響について調べた調査の結果を述べる (Matsuda *et al* 2001)。

6-2 材料と方法

プエルルス幼生

1998 年から 2000 年に実験室で飼育したフィロゾーマ幼生から変態したイセエビのプエルルス幼生を実験に用いた (表 6-1)。後期フィロゾーマ幼生の飼育は、容量 400ml のガラスカップを用いた止水式、もしくは容量 40l のアクリル水槽を用いた流水式によって、第 3 章と同様の方法で行った。後期フィロゾーマ幼生の飼育水温は 24℃、1 日の日長時間は蛍光灯の点灯、消灯をタイマーでコントロールすることにより 12 時間 (12L:12D) で一定とした。明期の時間は、8 時 30 分から 20 時 30 分、明期における照度は水槽の直上で約 300lx であった。

実験室で飼育されたフィロゾーマ幼生から変態したプエルルス幼生では、変態後 2 日以内のへい死率はかなり高くなるが、3 日目以上生存したプエルルス幼生のその後のへい死率は低い。変態後 2 日以内のへい死の原因は不明であるが、変態に伴う生

表 6-1. 実験に用いたプエルルス幼生の個体数, フィロゾーマ幼生時の飼育方法, および設定水温

群	年	個体数	フィロゾーマ幼生の飼育方法	プエルルス幼生を飼育した水温 (各水温での個体数)
1	1998	18	止水方式	19(2), 20(3), 22(4), 24(4), 26(2), 27(1), 28(2)
2	1999	16	止水方式	16(2), 18(3), 20(4), 22(3), 24(2), 26(2)
3	1999	9	流水方式	16(1), 20(1), 22(1), 24(5), 26(1)
4	2000	3	止水方式	24(1), 28(2)
5	2000	4	流水方式	24(2), 26(1), 28(1)

理状態の急激な変化, もしくは不完全な変態が要因となっている可能性が考えられる。したがって, 第 6 章では変態の 2 日以内に死亡した個体のデータは結果に含めず, 3 日以上生存した 50 個体のデータを解析に用いた (表 6-1)。

実験設定とプエルルス幼生の飼育方法

フィロゾーマ幼生からプエルルス幼生への変態は, 第 5 章で示したように夜間実験室の蛍光灯を消灯する時刻 (20 時 30 分) の前後に起こった。変態したプエルルス幼生は, 翌朝に飼育容器 (容量 400ml のガラスカップ) に個別で収容し, 稚エビになるまで止水式で飼育した。各飼育容器には $0.2\mu\text{m}$ のフィルターでろ過した海水 350ml を入れた。飼育容器には, プエルルス幼生を収容すると同時に塩ビ製のパイプ (直径 12mm, 長さ 30mm) をシェルターとして入れた。光条件は, フィロゾーマ幼生の飼育時と同様とした。プエルルス幼生は全く摂餌しないことから (Nishida *et al.* 1990), 投餌はしなかった。飼育海水は毎日交換した。

設定した飼育水温は, $16\sim 28^{\circ}\text{C}$ の範囲の 9 水温である (表 6-1)。各水温に供したプエルルス幼生数は 1 個体 (27°C) $\sim$ 14 個体 (24°C) であった。飼育水温の調整は, 9 槽のウォーターバスを用意し, 各設定水温に調整したウォーターバス内に飼育容器を静置することにより行った。フィロゾーマ幼生の飼育水温である 24°C から設定水温への変更は, プエルルス幼生への変態の翌朝にプエルルス幼生を入れた飼育容器を設定水温のウォーターバスに移して行った。 24°C から, もっとも水温差のある 16°C となるには, 約 2 時間が必要であった。実験期間中は毎朝各個体の飼育水温を測定し, 飼育水温が設定水温の $\pm 0.2^{\circ}\text{C}$ となるようにウォーターバスの水温を調節した。なお, プエルルス幼生の期間, および色素の発達と水温の関係を解析する際には, 水温データとして各個体の毎日の水温から計算した平均水温を用いた。

プエルルス幼生の色素の観察は, 毎朝 9 時 30 分に行った。観察部位は, 眼, 触角, 胸脚, 頭胸甲, 腹部, 中腸腺とし, 観察はプエルルス幼生の背面側からのみ行った。そして, 結果で

記述するようにプエルルス幼生の色素発達段階を 5 段階に区分し, 変態後の日数と各色素発達段階の関係を検討した。

データの解析

第 4 章ではフィロゾーマ幼生の成長と水温の関係の解析を行うために, 改良型 Bělehrádek 式 (Yamakawa and Matsuda 1997) を用いたが, プエルルス幼生では成長に対する高水温の悪影響が実験を行った水温範囲で検出できなかったことから, 以下に示す Bělehrádek 式 (Bělehrádek 1926) を用いた。

$$D = a(T - \alpha)^b \quad (6-1)$$

ここで, D はプエルルス幼生への変態後の期間 (日), T は水温 ($^{\circ}\text{C}$), a , b , α はパラメーターであり, α は成長の生物学的下限臨界温度 (理論値, $^{\circ}\text{C}$) である。パラメーター a は色素発達段階ごとに推定し, パラメーター b と α はプエルルス幼生期全般を通じて一定と仮定して推定した。これらのパラメーターの推定は, 表計算ソフト MS-Excel の 'Solver' を利用し, 最小 2 乗法を用いて行った。

沿岸域でのプエルルス幼生の採集

沿岸域で採集されるプエルルス幼生の採集時における色素状態を調査するために, 1997 年から 1999 年に三重県志摩市の片田漁港 (図 6-1) でプエルルス幼生を採集した。採集には, 海藻を模したビニール製のテープで作成された C 型コレクター (野中ら 1980) を 11 基用い, これらを片田漁港内の岸壁に垂下した。コレクターの垂下水深は $1\sim 5\text{m}$ であった。そして, 5 月から 11 月の間に, 1 週間に 2 回コレクターを引き上げ, プエルルス幼生の採集を行った。プエルルス幼生が採集された際には, プエルルス幼生の色素状態を観察し, 記録するとともに, その後に飼育したプエルルス幼生で用いた 5 つの色素発達段階に区分した。なお, コレクターを引き上げた際には調査地点における表層の海水温を測定し, 記録した。

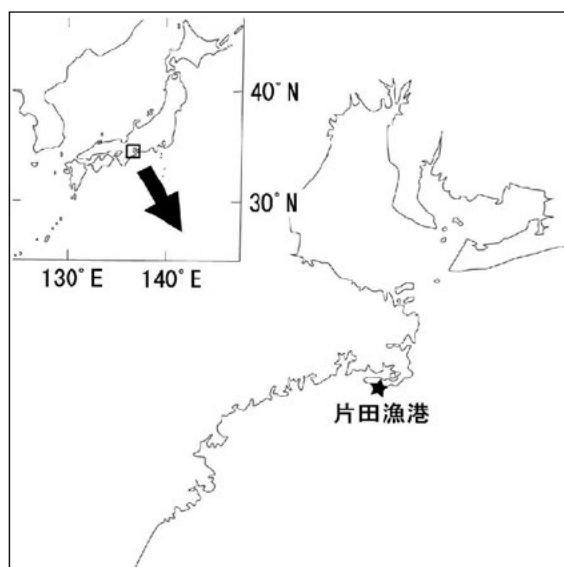


図6-1. プエルルス幼生を採集した地点
(コレクターを11基片田漁港に設置した)

6-3 結果

実験の対象とした50個体のうち24℃で飼育した14個体のプエルルス幼生の期間には、変態した年とフィロゾーマ幼生の時の飼育方法の違いによる差が見られなかった (two-way ANOVA, $P > 0.05$)。したがって、異なる年、および異なるフィロゾーマ幼生の飼育方法で得られたプエルルス幼生のデータをすべてまとめて以下の解析を行った。

生残

設定した16～28℃の間の9水温で飼育したプエルルス幼生の生残率には統計上の有意差は認められなかった (χ^2 検定, $P > 0.05$) (図6-2)。しかし、へい死の状況には水温によって違いが見られ、20℃以上では頭胸甲や腹部に白濁が見られた後に死亡したことから疾病が原因と考えられた。一方、16℃と19℃でのへい死 (2個体) は1齢稚エビへの脱皮の失敗が原因であった。

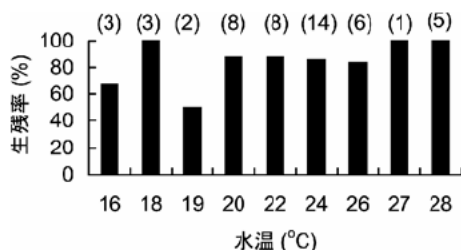


図6-2. 飼育したプエルルス幼生の各水温での生残率
括弧中の数字は、各水温での個体数を表す

プエルルス幼生の色素発達

24℃で飼育したプエルルス幼生の色素発達過程 (表6-2) について以下に記述する。変態直後のプエルルス幼生は、眼と第2触角先端以外は全くの透明であった。眼は灰色かかった白色で、第2触角先端には赤い色素が認められ、これらの色素はフィロゾーマ幼生から存在するものであった。しかし、眼の色素は変態後の日数が経過するにしたがって次第に濃くなり、やや黄味を帯びた白色から茶黒色、そして黒色と変化した。変態後に初めて出現した色素は、眼柄の前縁の白色素であり、変態の2～4日後にバンド状に認められるようになった。この色素の出現にやや遅れるようにして第2触角に白色のバンドが出現し、そのバンド数は初め1, 2本であったが徐々に多くなり、変態後6日前後で7本以上となった。その後、第2触角基部節にある棘が黄色を帯びるようになり、次第に第2触角基部節が全体的に黄白色の色素で覆われるようになった。また、頭胸甲の前縁にある顎角に薄い黄色の色素が線状に出現した。変態後8日前後には頭胸甲の前縁近くに黄色と白色の色素がパッチ状に出現した。その後、頭胸甲に赤色素も認められるようになり、変態後12日前後で頭胸甲全体がこれらの色素で覆われるようになった。中腸腺は、多くの個体で変態後5～9日に白色のV状の器官として認められるようになり、その後黄味がかかった白色に変化した。しかしながら、少数の個体 (全体の25%) では中腸腺の色素がほとんど発達せず、もっとも発達した状態で透明状の薄い白色となった程度であった。

変態後8～14日で第3, 4胸脚の底節に1本の白色バンドが出現し、更に2～3日後には2本となった。変態後12日前後で腹部背面に赤色素がパッチ状に認められ、そして腹部の色素は次第に広がり、2, 3日後には腹部第2～4節の正中線上を除いてはほぼ腹部全面を覆うようになった。第2～4節の正中線上には白色素が発達した。この頃には、プエルルス幼生の体全体が色素に覆われ、透明感が消失した。そして、その1～2日後にプエルルス幼生は1齢稚エビへと脱皮した。

プエルルス幼生の色素発達過程の観察結果に基づき、プエルルス幼生を表6-3に示した基準にしたがって5つの段階に区分した (図6-3)。

表 6-2. 24℃で飼育した時のイセエビのプエルルス幼生の色素発達過程
黒丸 (●) と矢印の付いた横棒は、各形質において色素が出現した変態後の平均日数と個体差をそれぞれ示す

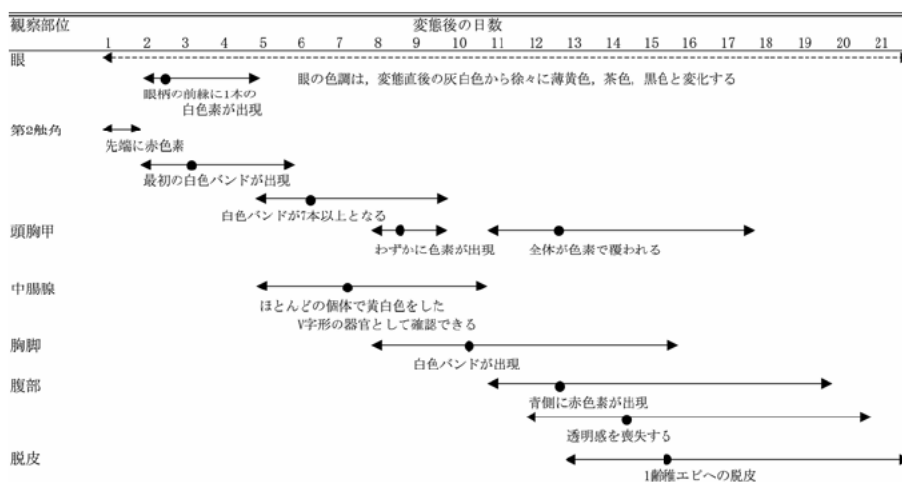


表 6-3. イセエビのプエルルス幼生の色素発達段階を区分する際に用いた色素の特徴

発達段階	特徴
1	眼と第2触角先端以外は色素がない
2	第2触角の白色バンドが1〜6本見られる
3	第2触角の白色バンドが7本以上となる
4	腹部背面に赤色素が似られる
5	体全体が透明感を喪失する

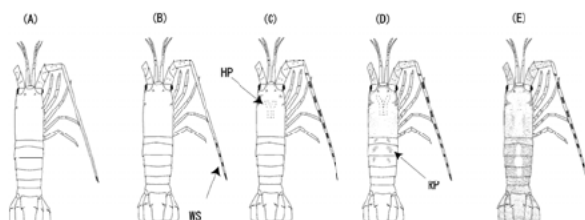


図 6-3. イセエビのプエルルス幼生の色素発達段階
(A): 第1段階、眼と第2触角先端以外は全くの透明；(B): 第2段階、第2触角に1〜6本の白色素のバンド (WS) が認められる；(C): 第3段階、第2触角に7本以上の白色素のバンドが認められる；(D): 第4段階、腹部背面に赤色素のパッチ (RP) が存在する；(E): 第5段階、色素がほぼ完成し、体全体の透明感が失われる。(A)〜(D)の白色部分は透明であることを示し、(E)の白色部分は白色素、点は白以外の色素をそれぞれ示す。HP: 中腸腺

プエルルス幼生の各色素発達段階、および1齢稚エビへ到達するまでの期間におよぼす水温の影響

フィロゾーマ幼生からプエルルス幼生への変態の翌日から色素発達の第2〜5段階、および1齢稚エビへ到達するまでの期間（つまりプエルルス幼生期の期間）と水温に関するデータを Bělehrádek 式にあてはめ、パラメーターの推定を行った（表 6-4）。各色素発達段階、および1齢稚エビまでの期間と水温の関係は Bělehrádek 式によってうまく表すことができた（図 6-4）。今回設定した水温範囲では、水温が高いほど各色素発

表 6-4. イセエビのプエルルス幼生が変態後に各色素発達段階、および1齢稚エビへ到達するまでの期間 (D) と水温 (T) の関係を表す Bělehrádek 式、 $D = a(T-a)^b$ 、における定数 a, b, α の推定結果
定数 a は、各色素発達段階、および1齢稚エビまでの期間それぞれで推定し、定数 b, α はプエルルス幼生期を通じて一定と仮定して推定した

	第2段階	第3段階	第4段階	第5段階	1齢稚エビ
a	387.18	938.02	1884.34	2174.36	2449.00
b			1.690		
α			4.59		

達段階、および1齢稚エビへ到達するまでの期間は短かった。変態後1齢稚エビになるまでの期間は、水温 16℃で 40.0 日、20℃で 24.1 日、24℃で 16.3 日、28℃で 11.9 日と推定された。

天然採集したプエルルス幼生の色素発達段階

採集調査を行った3ヶ年間でプエルルス幼生 183 個体が採集

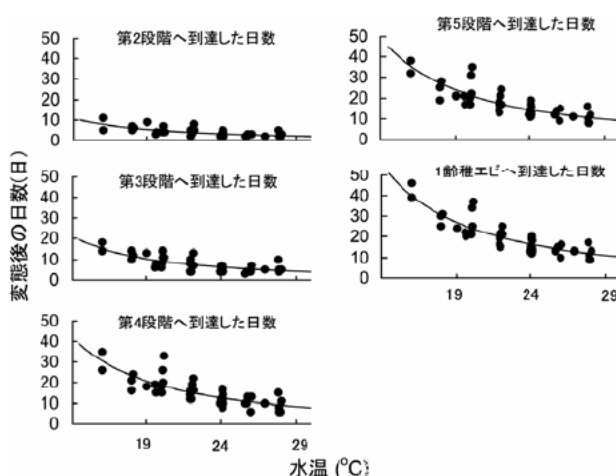


図 6-4. イセエビのプエルルス幼生における各色素発達段階、および1齢稚エビへ到達するまでの期間と水温の関係
実線は Bělehrádek 式によって推定した関係を表す

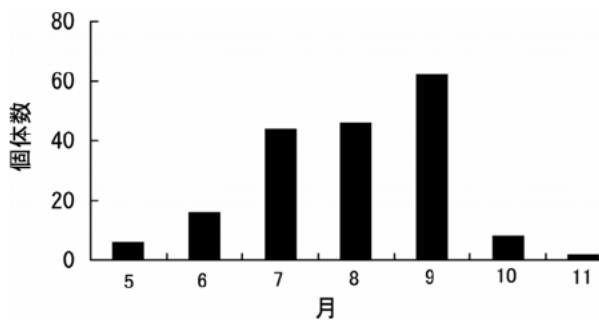


図 6-5. 三重県志摩市片田漁港で採集したプエルルス幼生の月別個体数

された。採集個体数が多かったのは7～9月であった(図6-5)。プエルルス幼生が採集された調査時のもっとも高い表層水温は28.8℃、もっとも低い水温は19.7℃であった。

採集したプエルルス幼生の色素発達状態を観察した結果、第3段階がもっとも多く全体の62.3%を占めていた。次いで多かったのは第4段階(全体の25.7%)、第5段階(同9.3%)の順であった。第1、2段階のプエルルス幼生はほとんど採集されなかった(合わせて全体の2.7%)。

6-4 考察

フィロゾーマ幼生を飼育して得たイセエビのプエルルス幼生を用いて、プエルルス幼生の期間、および色素の発達と水温の関係を調査したところ、水温はプエルルス幼生の期間と色素の発達に大きく影響を与え、28℃までの水温では水温が高いほどプエルルス幼生期の期間が短かく、また色素の発達が速いことが明らかとなった。このことは、自然におけるイセエビのプエルルス幼生期の期間を検討する場合には、プエルルス幼生の生息環境における水温の情報が重要であることを示している。野中ら(1980)は、静岡県伊豆半島でイセエビのプエルルス幼生の採集調査を行い、プエルルス幼生が採集される時期は4月から12月の長期に及ぶことを報告した。本研究の三重県志摩市における採集調査においても、調査を行った5月から11月の全ての期間でプエルルス幼生が採集された。また、プエルルス幼生が採集された期間における採集地点での表層海水温の範囲は19.7℃から28.8℃とかなり広がった。プエルルス幼生への変態から1齢稚エビへ到達するまでの期間と水温の関係を表すBélehrádek式を用いて19.7℃と28.8℃におけるプエルルス幼生期の期間を推定すると、それぞれ24.9日と11.2日となり、このことから自然におけるイセエビのプエルルス幼生期の期間

には季節的な水温の変動に影響を受けて、相当に幅があると考えられる。

イセエビ類のプエルルス幼生の外殻はほぼ完全に透明であるが、変態後の日数が経過するにしたがって次第に色素を帯び、プエルルス幼生は透明性を喪失するようになる。これは、プエルルス幼生の外殻の下に1齢稚エビの外殻が形成され、その1齢稚エビの外殻に色素が発達し、プエルルス幼生の透明な外殻を通してその色素が観察されるためである(Lewis et al. 1952, Serfling and Ford 1975, Booth 1979)。天然で新たに着底した*Panulirus interruptus*のプエルルス幼生は全くの透明であり、そして9～10日後に1齢稚エビへ脱皮するまでの間に色素が発達する(Serfling and Ford 1975)。このことから、採集時点における色素の発達状態を観察することにより、その個体が着底したおおよその日を推測することができるとされている(Serfling and Ford 1975)。しかしイセエビの場合、天然で採集したプエルルス幼生の色素発達状態には個体差があり、また多くの個体では色素が若干発達した状態にあった。イセエビと*Panulirus interruptus*のプエルルス幼生は沿岸域においてほぼ同じ方法で採集されていることから、これら2種の採集時点での色素状態の違いは、イセエビ属でも種によりプエルルス幼生の生態や来遊機構に違いがある可能性を示している。イセエビの場合、今回得られた色素発達過程を基準にして、採集時点でのプエルルス幼生の色素発達状態を観察することでプエルルス幼生へ変態したおおよその日を推測することが可能となった。今後、変態から沿岸域に着底するまでの間におけるプエルルス幼生の生息環境が明らかになれば、より正確に変態した日を推測することが可能になると考えられる。

自然で採集したイセエビのプエルルス幼生の色素状態は、多くの個体で第3段階となっており、次いで第4段階、第5段階の順であった。第1段階と第2段階のプエルルス幼生はほとんど採集できなかった。プエルルス幼生を採集するためのコレクターは1週間に2回の頻度で調査したことから、調査と調査の間にプエルルス幼生の色素が若干発達していたと考えられるが、このことを考慮したとしても、今回の調査結果はイセエビのプエルルス幼生が変態後しばらくは沿岸域には生息せず、変態後ある程度日数が経過した時に沿岸域へ到達し、着底することを示している。イセエビのプエルルス幼生の色素状態が第3段階に到達するまでの期間をBélehrádek式を用いて推測すると、20℃で9.2日、24℃で6.2日となる。イセエビのプエルルス幼生の遊泳速度は報告されたことがないが、*Panulirus cygnus*で

報告されているプエルルス幼生の遊泳速度 15 cm/秒 (Phillips and Olsen 1975) と同じ速度でイセエビのプエルルス幼生が昼夜とも遊泳し、その遊泳速度は水温による影響を受けないと仮定すると、変態から色素状態が第3段階に到達するまでの間に、20°Cでは約 120 Km、24°Cでは 80 Km 移動していたと推定される。Yoshimura *et al.* (1999) は、九州南方の黒潮周辺海域におけるイセエビの後期フィロゾーマ幼生とプエルルス幼生の採集調査に基づいて、プエルルス幼生への変態は黒潮中、もしくはその近辺の海域で起こり、そして変態後に黒潮を横切り、沿岸の着底域へ到達すると推定している。本研究でのプエルルス幼生の採集調査の期間中、黒潮の流軸は三重県志摩半島にある大王崎の沖 80~180 Km (平均 110 Km) にあった (海流推測図、海上保安庁海洋情報部発行)。プエルルス幼生が色素状態の第3段階に到達するまでに遊泳する距離は、志摩半島から黒潮流軸までの距離に比較的近く、したがって今回の結果は Yoshimura *et al.* (1999) によるイセエビの変態が起こる海域の推測をある程度裏付けるものとなっている。

今回、イセエビのプエルルス幼生の色素発達を観察したが、プエルルス幼生の色素発達の様子は種によってかなり異なっている。これは、プエルルス幼生の色素発達は親エビの外殻の色調や模様が多かれ少なかれ関連があることが要因となっている。Lewis *et al.* (1952) は、コレクターを用いて沿岸域で *Panulirus argus* のプエルルス幼生を採集し、プエルルス幼生の頭胸甲と腹部に明瞭な2本のピンク色の縞が認められると報告しているが、イセエビのプエルルス幼生にはこの色素が認められず、一方イセエビで認められる第2触角に7本以上ある白色バンドが *P. argus* では報告されていない。Booth (1979) は天然で採集した *Jasus edwardsii* の色素状態を観察しているが、やはり第2触角と顎角付近の色素の様子がイセエビのものとは異なっている。したがって、今回のプエルルス幼生の色素発達段階を区分した基準をイセエビ以外で用いることは難しいと考えられる。

天然で採集されたイセエビ類のプエルルス幼生では、採集後の日数が経過するにしたがい中腸腺が透明から白色へ変化するとされており、この中腸腺の色調の変化がプエルルス幼生の発達段階を区分する指標として用いられている (Booth 1979, Lemmens 1994a)。今回の調査でも、多くの個体で中腸腺の色調が透明から白色、黄白色に変化した。しかしながら、一部の個体ではほとんど色調が変化しなかったことから、中腸腺の色調の変化をプエルルス幼生の色素発達段階を区分する基準に用いることはできなかった。中腸腺は摂餌によって取り込んだ栄

養分の吸収、蓄積を行う器官とされている (Gibson and Barker 1979)。イセエビ類のプエルルス幼生は全く摂餌をせず (Nishida *et al.* 1990)、フィロゾーマ幼生期に蓄えた栄養分がプエルルス幼生の活動のエネルギーとなる (Takahashi *et al.* 1994, Nishida *et al.* 1995)。天然のプエルルス幼生と異なり、飼育によって得たプエルルス幼生の中腸腺の色調変化に個体差が生じたのは、飼育されたプエルルス幼生が蓄えていた栄養分の量や質に個体差があることが要因になっている可能性がある。本研究において24°Cで飼育したプエルルス幼生では、中腸腺の色調がほとんど変化しなかった個体とその他の個体との間にはプエルルス幼生の期間に差が認められなかったが (Mann and Whitney U 検定, $P>0.05$)、今後色素の発達過程を観察するプエルルス幼生の個体数を増やし、中腸腺の色調が異なる個体間でのプエルルス幼生期の期間の違いを再度確認する必要がある。

実験室で得たプエルルス幼生の期間に関して、Sekine *et al.* (2000) は136個体のプエルルス幼生を水温24°Cで飼育したところ、変態から稚エビへ脱皮するまでの平均期間は12.6日 (範囲 9~26日) であったと報告している。この期間は、本研究においてBêlehrádek式を用いて推定した24°Cにおける期間16.3日と比較してかなり短い。プエルルス幼生の期間が2つの研究で異なっている原因は不明であるが、1つにはフィロゾーマ幼生期における飼育方法の違いが考えられる。前述のようにプエルルス幼生は摂餌せず、プエルルス幼生期に必要な栄養はフィロゾーマ幼生の期間に蓄えられる。したがって、フィロゾーマ幼生の飼育方法の違いにより蓄えられるプエルルス幼生の栄養に差が生じることが推測される。Sekine *et al.* (2000) によるフィロゾーマ幼生の飼育方法と本研究で用いた飼育方法では、餌料の投与量、幼生の飼育密度、日長時間等が異なっており、これらの条件は甲殻類幼生の成長に影響を与える要因とされている (Minagawa 1994, Mikami and Greenwood 1997b, Tong *et al.* 1997)。もう1つの可能性として、プエルルス幼生の飼育方法の違いが考えられる。Sekine *et al.* (2000) は流水式によりプエルルス幼生を飼育しているが、本研究では止水式で行った。大西洋に生息するカニの1種である *Cancer irroratus* 幼生では、流水式の飼育と比較して止水式による飼育では飼育環境が悪化しやすく、したがって飼育成績が不安定になるとされている (Johns 1981)。このことから、イセエビのプエルルス幼生でも飼育方法によって期間の違いが生じることが考えられる。

第7章 カノコイセエビおよびシマイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育

7-1 はじめに

日本の沿岸に生息する 10 種のイセエビ類のうち、主な漁獲対象となっているのはイセエビ属の 6 種である。これら 6 種のうちイセエビは鹿児島県奄美大島以北に生息するが、イセエビ以外のシマイセエビ、カノコイセエビ、ケブカイセエビ、ニシキエビ、ゴシキエビの 5 種は主に鹿児島県の種子島以南、沖縄県、小笠原諸島に生息しており(関口 1989, 税所・福元 1995)、これらの海域ではイセエビ以外の 5 種が沿岸漁業の重要な対象種となっている。しかし、イセエビと同様にこれらの種についてもフィロゾーマ幼生期の生態、成長、形態変化等は部分的に明らかとなっているに過ぎない。幼生期の成長や形態変化を明らかにする方法として、実験室において種名が明らかな親エビからふ化した幼生を飼育することが有効とされているが(Ito and Lucas 1990)、日本に生息するイセエビ属のうち幼生期の完全飼育が達成されている種はイセエビのほかにはケブカイセエビの例があるのみであり(関根・村上 私信)、これらの他の種では短期間の飼育が試みられている程度である(Saisho and Nakahara 1960, Minagawa 1990a, Radhakrishnan and Vijayakumaran 1993)。

日本に生息するイセエビ属のうち、イセエビ以外の 5 種はインド、太平洋の熱帯、亜熱帯海域に広く分布しており(Holthuis 1991)、これらの海域にある国々でも重要な漁業資源となっている(Munro 2000)。しかし、一部の国ではこれらイセエビ属の漁獲量が減少しており(Bustamante *et al.* 2000)、資源の管理手法の確立や増殖技術の開発の必要性が高まっている。したがって、これらイセエビ属の幼生期における生態や資源加入機構を調査するために必要な幼生の成長や形態変化等の基礎的知見を得ることが重要となっている。

この章では日本の南海域に生息する 5 種のイセエビ属のうち、カノコイセエビとシマイセエビの 2 種について、主にフィロゾーマ幼生期についての基礎的知見を得るために幼生の飼育を行った。その結果、初めてこれら 2 種のフィロゾーマ幼生期の完全飼育に成功し、飼育環境下におけるこれらのフィロゾーマ幼生期全般におよぶ成長と形態変化に関する知見を得た。第 7 章ではイセエビとこれら 2 種のフィロゾーマ幼生期における成長や形態変化について比較し、それぞれの特徴を述べる。

7-2 カノコイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育

7-2-1 材料と方法

親エビ

ふ化幼生を得るための親エビとして、1996 年 4 月 30 日に鹿児島県奄美大島沖で潜水により採捕された雌エビ(74.9 mm CL)を用いた。採捕時、この雌エビは胸部の第 4, 5 胸脚付け根付近に黒色の精英を保持していた。カノコイセエビ *Panulirus longipes* は、色調や形態から 2 亜種に分けられており(*P. l. longipes* と *P. l. bispinosus*^{※6}) (Holthuis 1991)、また *P. l. bispinosus* の中にも色調の違いにより 3 つのタイプがあることが報告されている(Sekiguchi 1991)。今回採集したカノコイセエビには、胸脚に縦縞が認められることから、カノコイセエビの亜種 *P. l. bispinosus* と考えられ、また第 1 触角に白い横縞が認められるので、この亜種の中でも Sekiguchi (1991) が報告した‘シラヒゲエビ’タイプに相当すると考えられる。

親エビは採捕した日におが屑を詰めた発泡スチロールの箱に梱包し、約 24 時間かけて三重県科技セ水产研究部まで空輸した。到着後、親エビを容量 500l の飼育水槽へ収容し、ムラサキイガイを餌料として流水で飼育した。親エビの飼育期間中の水温は、チタン製のヒーターとサーモスタットを用いて 25±1℃に調節した。飼育していた雌エビは 5 月 6 日に産卵し、27 日に幼生をふ化させた。飼育実験にはふ化した幼生のうちの 323 個体を用いた。

個別飼育

飼育条件下でのカノコイセエビ幼生の成長を明らかにするために、ふ化幼生を止水条件で個別飼育し、各齢の期間と体長を調査した。飼育に用いた幼生数は 10 個体としたが、日齢 100 には生残数が 3 個体にまで減少したので、日齢 100 に下記の群飼育から 21 個体を個別飼育へ移した。この時の 21 個体の齢数は 11 または 12 と推定された。幼生の飼育方法は、第 3 章第 2 項でイセエビ幼生を個別飼育した時の方法と基本的に同様であ

^{※6} *P. l. bispinosus* に関して、従来は *P. l. femoristriga* と呼ばれていたが、最近 Chan and Ng (2001) によってこの亜種名に変更されている。したがって、本研究では *P. l. bispinosus* の亜種名を採用した。

ったが、異なった条件は次のとおりである。飼育水温は、成長の速い個体の体長が 15mm 程度になった日齢 110 までは 26.0℃、以後は 24.5℃とした。光条件は、太陽光が飼育実験室に直接入らないようにした以外は特に調整せず、自然日長とした。日中のもっとも明るい時の照度は、水槽の直上で約 150lx であった。なお、飼育水の交換や投餌の際には実験室の蛍光灯を点灯させたので、この時の照度は約 350lx であった。用いた餌料は、イセエビ幼生に与えたものと同じとしたが、投与量はアルテミアのノープリウスで飼育水 1ml 当たり 4 個体、体長 4～6mm のアルテミアでは 0.3 個体と、イセエビ幼生と比較して初期幼生で投与量が多かった。また、カノコイセエビ幼生の飼育時には、第 4 章第 5 項でイセエビ幼生に対して試みた脱皮直後に発生するへい死を防止することを目的とした水槽中に水流を生じさせる処理は施さなかった。

群飼育

幼生の形態変化を調査するための標本を得ることを目的に、313 個体のふ化幼生を用いて群飼育を行った。飼育方法は、ふ化後しばらくは止水式とし、ふ化幼生を 8 個の容量 1.2l のガラス容器（飼育水は 1.0l）に分けて収容、飼育した。各容器には、幼生 36～41 個体を収容した。ほとんどの個体が 5 齢になった日齢 43 で幼生を 40l 容の亚克力水槽 2 槽（日本栽培漁業協会 1996）に移し、流水式で飼育を継続した。注水量は 1 時間当たり 20～80l とした。流水式による飼育の方法は、第 3 章第 3 項においてイセエビ幼生の重量を測定した際の飼育方法と同じとした。しかし、日齢 150 には生残数が 7 個体にまで減少したので、生残個体を再び止水飼育に戻した。この時の止水飼育は、容量 400ml のガラス容器に幼生を個別に収容して行った。

群飼育における幼生の生残率の算定は、第 3 章第 3 項で群飼育したイセエビ幼生の生残率を算定する方法と同様に、形態を観察する幼生のサンプリングとサンプリングの間の生残率を算出し、その生残率を累積的に掛け合わせるにより行った（式 3-1）。日齢 100 で個別飼育に 21 個体を移したが、この 21 個体についてもサンプリングした幼生と同様に扱って生残率を算出した。

幼生の形態変化を観察するために、1 齢から 8 齢までは各齢で 2～5 個体の 28 個体をサンプリングした。9 齢以降は飼育個体の脱皮の同調性が失われたために各個体の齢数は確認できなくなったことから、9 齢以降は不定期に 27 個体をサンプリングした。

形態を観察するためにサンプリングした幼生は、生きている状態でイセエビ幼生と同様の方法によって体長、頭甲長、頭甲幅、胸部幅、腹部長を測定した（図 3-1）。その後、5%中性ホルマリンで一昼夜固定し、70%エタノールで保存したものを用いて形態の観察を行った。幼生の形態の観察は、イセエビの幼生と同じ方法で行った。また、観察部位についても、イセエビ幼生と同じ箇所とした（図 3-12）。イセエビの初期幼生では、生きている状態で第 2 触角の分節の有無を確認したが、カノコイセエビでは行わなかった。

7-2-2 結果

個別飼育

ふ化幼生から個別飼育した 10 個体の生残率は日齢の進行とともに減少し、日齢 270 で全ての個体がへい死した（図 7-1）。最後にへい死した幼生の最終齢は 17、へい死時の体長は 13.80mm であった（図 7-2）。これら 10 個体のへい死原因の主なもの、細菌によると推察される疾患（4 個体）と衰弱（3 個体）であった。日齢 100 で群飼育から個別飼育に移した 21 個体の幼生についても、飼育日数を経るにしたがって生残個体数が減少したが、2 個体がプエルルス幼生へ変態した。個別飼育に移した 21 個体の幼生のへい死原因としては、脱皮直後のへい死がもっとも多く（全体の 31%）、次いで細菌によると推察される疾患（26%）、衰弱によるもの（10%）の順であった。

プエルルス幼生へ到達した 2 個体は日齢 281 と 294 にフィロゾーマ幼生から変態した。フィロゾーマ幼生の最終齢数はそれぞれ 21 と 23（いずれも推定）、最終齢の体長は 32.70mm と 33.50mm、プエルルス幼生の体長は 20.90mm と 20.80mm であった。プエルルス幼生への変態は日没後まもなく起こり、約 10 分間で終了した。2 個体のプエルルス幼生は、変態後前方へ

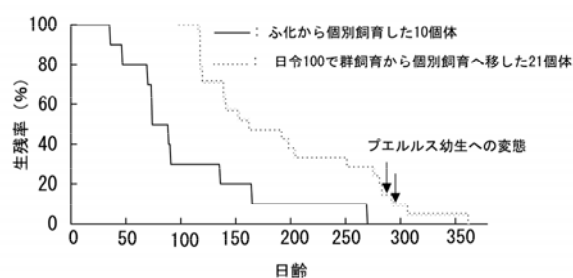


図 7-1. 個別飼育したカノコイセエビのフィロゾーマ幼生の生残率の推移

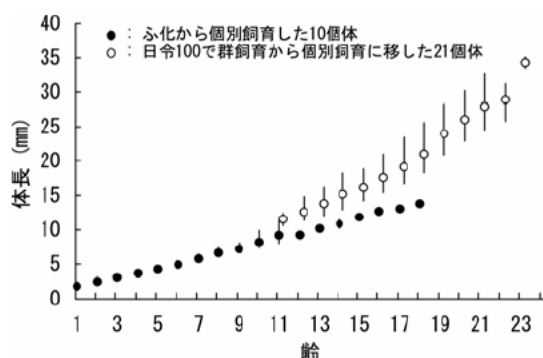


図 7-2. 個別飼育したカノコイセエビのフィロゾーマ幼生の各齢における体長
(●, ○: 平均, 縦棒: 範囲)

の遊泳が確認でき、正常に変態が完了したと考えられたが、翌朝には死亡した。プエルルス幼生の死亡の原因は不明である。

ふ化から個別飼育した 10 個体のフィロゾーマ幼生の 1 齢における平均体長は 1.79mm であった。そして、齢の進行とともに

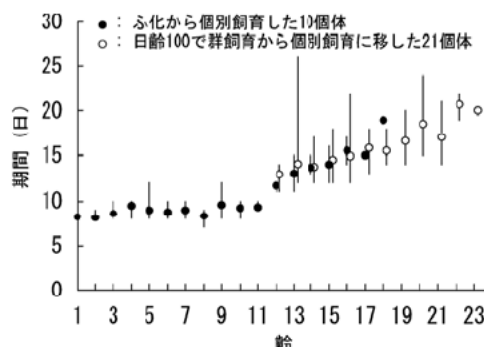


図 7-3. 個別飼育したカノコイセエビのフィロゾーマ幼生の各齢の期間
(●, ○: 平均, 縦棒: 範囲)

に平均体長はほぼ直線的に大きくなった (図 7-2)。一方、途中で個別飼育に移した 21 個体の平均体長は 20 齢以降指数関数的に大きくなった (図 7-2)。脱皮当たりの体長の伸長量には、最初の数回の脱皮を除いて個体差が大きく、したがって同一齢

表 7-1. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生各期における形態

期	眼	第1触角	第2触角	第1小顎		第2小顎	第1顎脚	第4顎脚	第5顎脚
				底節内葉	基節内葉				
I	眼柄なし	1節	1節 [※]	2 lts	2 st	4 tps	コブ状	なし	なし
II	眼柄あり	..	2節	..	..	..	..	かすかなコブ状	..
III	..	..	..	..	..	..	..	コブ状(腹部より短い、または同じ長さ)	なし、又はかすかなコブ状
IV	..	2~3節	..	..	..	..	小さなコブ状	2節(腹部より長い)	コブ状
V	..	3節	..	..	..	3~4 tps	..	5節	..
VI	..	4節	2~5 節	..	2~3 st	0~4 tps	コブ状	..	..
VII	..	..	5 節	..	3 st	0 tps	円錐形	..	指状
VIII	..	..	..	..	..	9~12 fs	方形	..	2節
IX	..	..	..	2~3 lts	..	32~55 fs	3葉	..	4~5節
X	..	..	..	2 lts	..	56 fs	..	..	5節

fs, 周辺毛; lts, 長い先端剛毛; st, 先端棘; tps, 先端の羽状剛毛; .., 前の期と同じ
※固定標本による観察であるため、イセエビ幼生、シマイセエビ幼生で観察される分節の確認ができなかった可能性がある

表 7-1. (続き)

期	外肢にある遊泳毛の対数 [※]						底節腹面にある棘(底節棘)				腹肢	尾肢	尾節	腹部の節	鰓原基
	第2顎脚	第3顎脚	第1胸脚	第2胸脚	第3胸脚	第4胸脚	第3顎脚	第1胸脚	第2胸脚	第3胸脚					
I	外肢なし	3	5	5	コブ状の外肢	胸脚なし	あり(短い)	あり	あり	あり	なし	なし	なし	なし	なし
II	..	3	6	6	指状の外肢	外肢なし	..	..	..	..	..	..	..	..	..
III	..	4~6	7~10	7~10	3.5~7	外肢なし、又はコブ状の外肢	..	..	..	..	..	..	..	..	..
IV	..	6~8	12~13	11~13	8.5~10	指状の外肢	..	..	..	..	..	..	..	..	..
V	..	7.5~9	13.5~15	13.5~16	11~12.5	4~7	..	..	あり、又はなし	あり、又はなし	..	なし、又はかすかなコブ状	..	..	..
VI	..	9~15	15.5~23	16~23	13~19.5	7~17	あり、又はなし	あり、又はなし	なし	なし	なし、又はかすかなコブ状	コブ状	なし、または分化	..	..
VII	..	16~23	22.5~30.5	23.5~31.5	20.5~29	18~27	なし	なし	..	..	コブ状	2又したコブ状、又は2葉	分化	..	..
VIII	コブ状の外肢	21~22	29	29	27	25~25.5	..	..	..	..	2又したコブ状、又は2葉	2葉	..	かすかに節化	..
IX	3~5.5	23.5~30	30.5~36.5	30~37	28~34	27.5~33	..	..	..	..	+ かすかな付属肢	+ 側縁の切れ込み	..	節化	なし、又は未発達の前基
X	5.5	28	34.5	36	32.5	31.5	..	..	..	..	+ 指状の付属肢	..	..	..	2葉の前基

.., 前の期と同じ
※0.5は対になっていない遊泳毛の存在を示す

の幼生でもかなりの体長差が見られ、7 齢以降の各齢の体長範囲にはその前後の齢との間に重複が見られた。

1 齢から 11 齢までの齢の期間は 8~10 日程度ではほぼ一定であったが、12 齢以降は次第に長くなる傾向が見られた (図 7-3)。11 齢と 12 齢の脱皮間隔に大きな差があるのは、飼育水温を 26.0℃から 24.5℃に低下させたことによると考えられる。

群飼育

群飼育を行った幼生の生残率は日齢 73 で 67.6%であったが、その後日齢 80 程度からへい死数が急激に増加し、日齢 98 での生残率は 38.7%，日齢 114 での生残率は 19.4%となった。日齢 80 以降のへい死のほとんどは脱皮が途中で停止することが原因であった。日齢 125 以降はほとんどへい死が見られなくなったが、形態を観察するために幼生をサンプリングしたことから、プエルルス幼生へ変態する個体はなかった。

群飼育でサンプリングした 55 個体の幼生を任意に 10 期に区分した (Matsuda and Yamakawa 2000)。イセエビ幼生では VI 期をさらに 2 つに区分したが (VI-1 期と VI-2 期)、カノコイセエビ幼生ではこの区分は行わなかった。カノコイセエビ幼生を区分する形質の選択は、Johnson (1956) が *Panulirus interruptus* 幼生に対して用いた形態の区分基準を参考に、その形質が現れる体長に個体差が小さいこと、判断に主観が入りにくいこと、胸脚の先端など天然採集の際に脱落しやすい部位でないこと を基準に行った。各期の形態的特徴を表 7-1 に、各期の体躯各部の測定結果を表 7-2 にそれぞれ示した。各期の体長範囲と個別飼育した幼生の体長と齢の関係から判断すると、始めの数期は 1~2 回の脱皮で次期へ移るが、その後の期では次期に移るには数回の脱皮が必要であると考えられた。以下にカノコイセエビ幼生各期の形態的特徴を記述する。

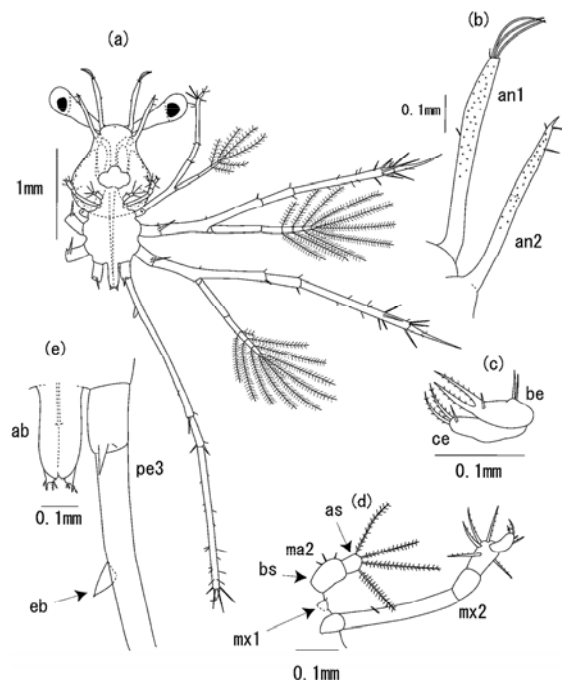


図 7-4. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生 (I 期), (腹面図) (a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)(as:先端節,bs:基部節)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e)第 3 胸脚一部(pe3)(eb:外肢と腹部(ab))

I 期 (図 7-4) 眼には眼柄が分離しない。頭甲部は洋ナシ形であり、その長さとの比 (CW/CL) の平均値は 0.852 (範囲は 0.824~0.880, N=4) である。胸部は頭甲部よりかなり幅が狭く、胸部と頭甲部の幅の比 (CW/TW) の平均値は 1.482 (範囲は 1.400~1.600, N=4) である。第 1 触角は単枝で 1 節からなり、基部にある分節で頭甲部から分離する。第 1 触角の先端には 3 本の長い感覚毛と 1 本の細毛があり、また将来分節が形成される中程内縁にも 1 本の細毛が認められる。第 2 触角も単枝であるが、頭甲部との境界には分節が存在せず、長さは第 1 触角よりわずかに短い。第 1 小顎の底節内葉の先端には

表 7-2. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生各期における体躯各形質の長さ

		期 (個体数)									
		I (4)	II (4)	III (9)	IV (5)	V (5)	VI (10)	VII (11)	VIII (2)	IX (4)	X (1)
体長(mm)	平均	1.78	2.45	3.57	5.23	6.57	9.75	14.38	20.43	28.18	34.60
	最小	1.76	2.34	2.73	5.04	6.15	7.48	12.00	19.45	25.00	-
	最大	1.79	2.54	3.62	5.53	6.95	11.85	17.35	21.40	31.00	-
頭甲長(mm)	平均	1.02	1.54	2.44	3.77	4.88	7.37	10.81	14.68	18.13	21.30
	最小	1.00	1.47	1.75	3.60	4.53	5.58	9.10	14.10	16.50	-
	最大	1.03	1.61	2.48	4.00	5.25	9.00	12.60	15.25	19.00	-
頭甲幅(mm)	平均	0.87	1.13	1.53	2.16	2.72	4.09	6.24	8.58	11.10	13.00
	最小	0.84	1.06	1.23	2.08	2.50	3.05	5.10	8.15	10.20	-
	最大	0.88	1.16	1.57	2.25	2.85	5.00	7.35	9.00	12.30	-
胸部幅(mm)	平均	0.59	0.88	1.52	2.57	3.36	5.30	7.96	11.00	13.55	16.00
	最小	0.55	0.84	1.03	2.44	3.05	3.95	6.70	10.60	12.30	-
	最大	0.62	0.93	0.54	2.80	3.63	6.60	9.65	11.40	14.70	-
腹部長(mm)	平均	0.27	0.28	0.38	0.43	0.50	0.64	1.02	2.30	5.70	8.60
	最小	0.26	0.27	0.34	0.40	0.45	0.53	0.75	2.10	4.70	-
	最大	0.28	0.29	0.40	0.45	0.55	0.80	1.70	2.50	6.40	-

2本の長い剛毛と、そのすぐ後ろに1本の細毛がある。基節内葉には先端に2本の棘があり、その棘の直ぐ後ろに1本と基部近くに2本の細毛がある。第2小顎は長い基部節と短い先端節からなり、基部節前縁には3本の細毛、先端節には微細毛を備えた4本の長い羽状剛毛(先端毛)がある。第1顎脚は第2小顎の直後にあり、先端に1本の細毛があるコブ状の突起として存在する。第2, 3顎脚, 第1~3胸脚は5節からなり、第2顎脚には外肢が存在しないが、第3顎脚, 第1, 2胸脚の基節には遊泳毛を備えた外肢があり、遊泳毛数はそれぞれ3, 5, 5対となっている。第3胸脚には遊泳毛を備えない外肢が存在する。第3顎脚と第1~3胸脚の底節の腹面に1本の底節棘があり、第3顎脚のそれは他のものより短い。第4胸脚はI期幼生では認められない。腹部は長方形であり、第3胸脚の底節よりやや長い。腹部後縁の両角にはそれぞれ1つの棘と2~3本の細毛がある。

II期(図7-5) 眼から眼柄が分離する。CW/CL値とCW/TW値の平均値は、それぞれ0.728(範囲は0.703~0.764, N=4), 1.263(範囲は1.140~1.381, N=4)であり、ともにI

期幼生と比較して小さくなる。第1触角の形状に変化はみられないが、先端の感覚毛数はI期幼生より1本増えて4本となる。第2触角の真中程には分節が認められ、2節となる。第3顎脚の外肢の遊泳毛数に変化が見られないが、第1, 2胸脚の外肢の遊泳毛は6対と増加する。第3胸脚の外肢には依然として遊泳毛が存在しないが、外肢は伸長して指状の突起となり、腹部と同程度の長さとなる。第4胸脚が1対のかすかな隆起として腹部の基部に見られる。

III期(図7-6) CW/CL値の平均値は0.624(範囲は0.589~0.672, N=9)と更に小さくなる。胸部と頭甲部の幅はほぼ同程度で、CW/TW値の平均値は1.010(範囲は0.902~1.181, N=9)となる。第1触角の先端近くの内縁には1列(1~2本)の感覚毛が新たに出現し、また中程内縁にある細毛の箇所にはわずかな隆起が認められる。III期の比較的大きな個体は第1小顎の底節内葉の細毛が2本となる。第3胸脚の外肢には3.5~7対の遊泳毛が存在する。第4胸脚はコブ状、あるいは指状の突起として見られ、その長さは腹部より短い、もしくは同程度である。また、発達した個体では第4胸脚にかすかな外肢が

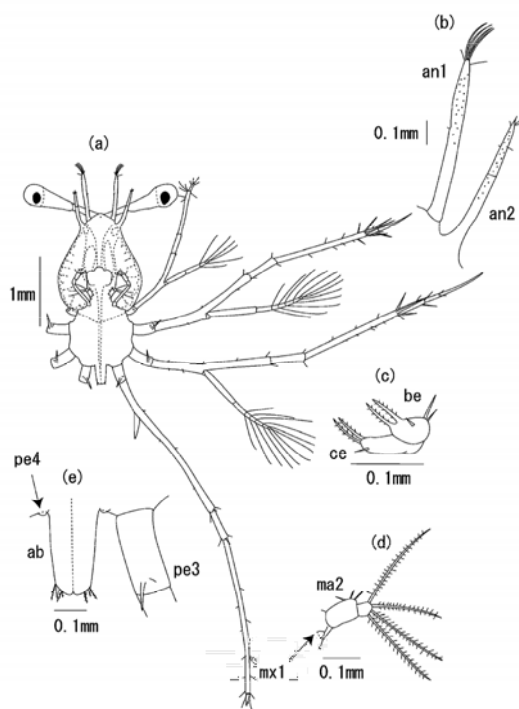


図7-5. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生 (II期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), (e)第3胸脚一部(pe3)と第4胸脚(pe4), 腹部(ab)
第3顎脚と第1, 2胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

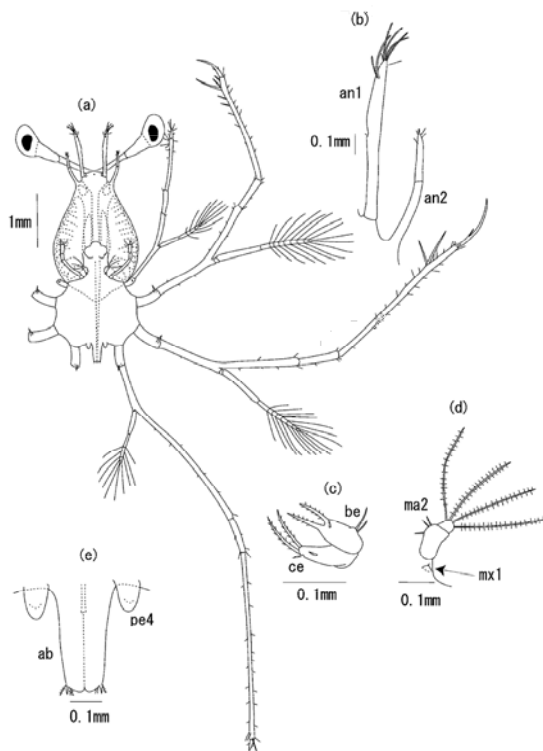


図7-6. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生 (III期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), (e)第4胸脚(pe4)と腹部(ab)
第3顎脚と第1~3胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

存在するとともに、腹部基部には第5胸脚がかすかな隆起として認められる。

IV期(図7-7) CW/CL値の平均値は0.575(範囲は0.563~0.589, N=5)である。CW/TW値の平均値は0.843(範囲は0.804~0.860, N=5)と、胸部は頭甲部より幅がかなり広くなる。第1触角は2~3節からなり、先端の節の内縁に2列の感覚毛が認められる。また、先端から2つ目の節の先端内縁にはコブ状の突起が認められる。多くの個体では第1小顎の基節内葉に細毛が1本増加し4本となる。第1顎脚は退行傾向にあり、一部の個体では確認することが困難となる。また先端の細毛は多くの個体で消失する。第4胸脚は分節で胸部から分離し、また基部近くにもう1つの分節が見られ2節となる。先端の節には指状の外肢が認められるが遊泳毛は存在しない。第5胸脚はコブ状の突起として認められる。

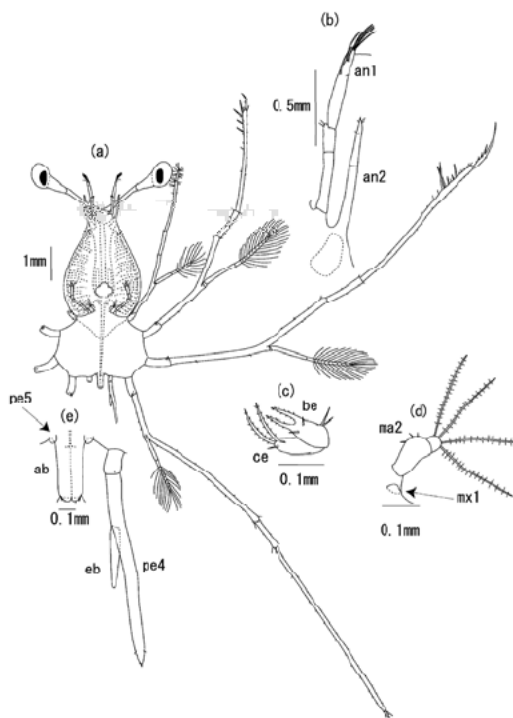


図7-7. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生 (IV期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), (e)第4胸脚(pe4)(eb:外肢), 第5胸脚(pe5)と腹部(ab)
第3顎脚と第1~3胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

V期(図7-8) CW/CL値の平均値は0.558(範囲は0.543~0.571, N=5)と、VI期幼生とともに幼生期を通じて最も小さくなる。CW/TW値の平均値は0.818(範囲は0.804~0.860,

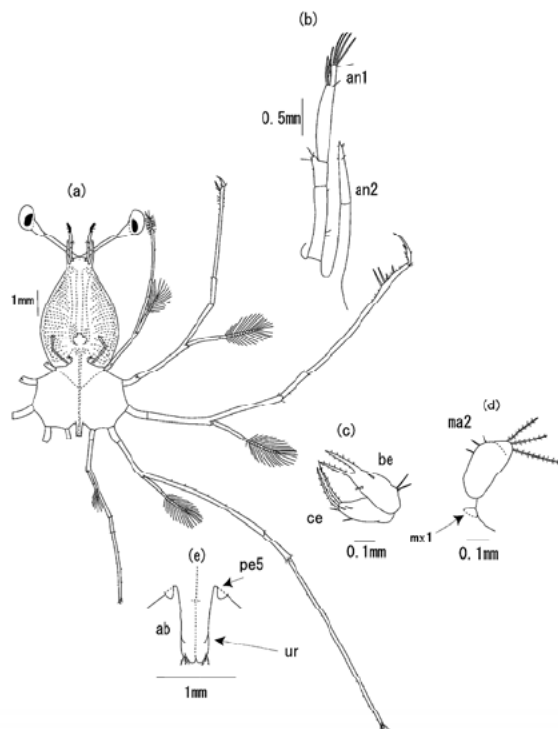


図7-8. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生 (V期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), (e)第5胸脚(pe5)と腹部(ab)(ur:尾肢)
第3顎脚と第1~4胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

N=5)となる。第1触角は3節からなる。第1小顎の底節内葉の細毛数は3~4本に増加する個体が多い。第2小顎の先端節と基部節の分節は不明瞭となり、微細毛を備えた先端毛数が3本に減少する個体が見られる。第4胸脚は発達して5節となり、外肢には4~7対の遊泳毛が存在する。第2, 3胸脚の底節棘は1部の個体で消失する。多くの個体で、痕跡状あるいはかすかなコブ状の尾肢が腹部の中程より先端側に認められる。

VI期(図7-9) 頭甲の形状は洋ナシ形から楕円形に近くなり、CW/CL値の平均値は0.555(範囲は0.547~0.571, N=10) CW/TW値の平均値は0.775(範囲は0.741~0.815, N=10)となる。第1触角は4節からなり、第3節の先端内側にある突起は伸長して指状となる。第1触角の第4節の内縁に3~8列の感覚毛が存在する。第2触角は2~5節からなる。第1小顎の基節内葉の先端棘が1本増加する個体が見られ、2~3本となる。第2小顎の先端毛数は個体によって大きく異なり、全く持たない個体から初期幼生と同じ4本を備える個体がある。コブ状の第5胸脚は腹部付け根からやや離れた場所に存在する。第2, 3胸脚の底節棘は全ての個体で消失し、第3顎脚と第1胸脚の底節棘も、多くの個体で消失する。一部の個体では痕跡状の

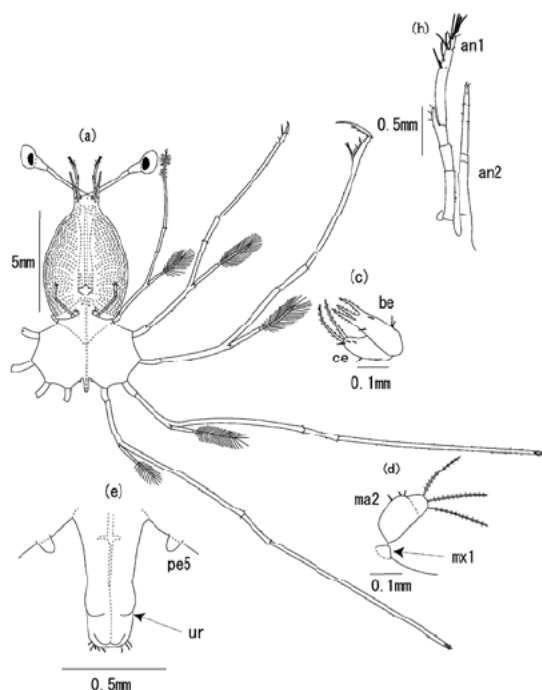


図 7-9. ノコイセエビのフィロゾーマ幼生 (VI 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(ab)(ur:尾肢)
第 3 顎脚と第 1~4 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

腹肢が腹部に出現する。尾肢はやや大きくなりコブ状となるが、依然単葉である。尾節は発達した個体のみ腹部から分離する。腹部は基部がやや広がり、また中程が最も狭い形状となる。

VII 期 (図 7-10) CW/CL 値の平均値は 0.577 (範囲は 0.551~0.592, $N=11$) となり、この期以降 CW/CL 値は次第に大きくなる。 CW/TW 値の平均値は 0.784 (範囲は 0.750~0.803, $N=11$) である。第 1 触角の第 4 節内縁の感覚毛は 8~15 列となり、第 3 節先端内縁にある指状の突起は伸長し、第 4 節の $1/4 \sim 2/5$ の長さとなる。第 2 触角は全ての個体で 5 節となり、その長さは第 1 触角とほぼ同じ、もしくは若干長くなる。第 2 小顎は幅が広くなり、先端節の後縁部が若干後方に伸長する。先端毛は全ての個体で消失する。第 1 顎脚は発達し、円錐形となる。第 5 胸脚は伸長し、腹部の $1/3$ 程度の長さとなる。顎脚と胸脚の底節棘は全ての個体で消失する。腹肢は単葉で、腹部に 4 対が認められる。尾肢は先端に中裂のあるコブ状の突起、もしくは 2 葉となる。尾節は全ての個体で分化する。

VIII 期 (図 7-11) CW/CL 値の平均値は 0.584 (範囲は 0.578~0.590, $N=2$)、 CW/TW 値の平均値は 0.779 (範囲は

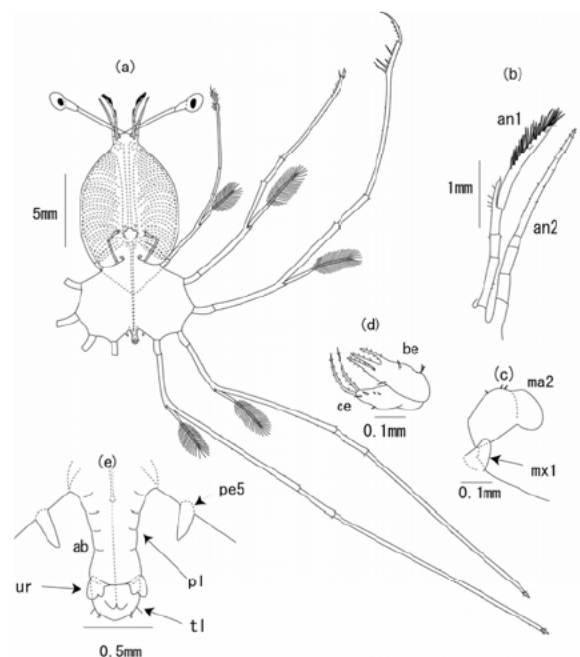


図 7-10. カノイセエビのフィロゾーマ幼生 (VII 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(ab)(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節)
第 3 顎脚と第 1~4 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

0.769~0.790, $N=2$) である。第 2 触角は伸長し、第 1 触角よりも長くなる。第 2 小顎の先端節後縁部は顕著に伸長し、また 9~12 本の周辺毛が出現する。第 1 顎脚は方形となる。第 2 顎脚には基節にコブ状の外肢が出現する。第 5 胸脚は 2 節からなり、第 4 腹肢の部位にまで伸長する。腹肢は先端に中裂のあるコブ状の突起、もしくは 2 葉となる。尾肢は 2 葉となり、また基部が発達して節化が進むとともに、尾肢後縁は尾節後縁にまで到達、またはより伸長する。腹部には分節が認められるが、顕著なものとはなっていない。

IX 期 (図 7-12) CW/CL 値の平均値は 0.612 (範囲は 0.587~0.647, $N=4$) であり、頭甲部の最も幅が広い部位は、頭甲部の中心からやや前方にある。 CW/TW 値の平均値は 0.820 (範囲は 0.771~0.841, $N=4$) である。第 1 触角の第 4 節先端にある感覚毛は多くの個体で消失し、また第 3 節内縁先端にある突起は伸長して第 4 節の約半分の長さとなる。第 2 触角は第 1 触角の約 2 倍の長さとなる。第 1 小顎の底節内葉にある先端の長い剛毛数は 4 個体中 3 個体で 2 本と変化がないが、1 個体では 3 本を有する。また第 1 小顎の底節内葉にある細毛数は 8~12 となる。第 2 小顎の基部節前縁部に若干のくびれが見られ

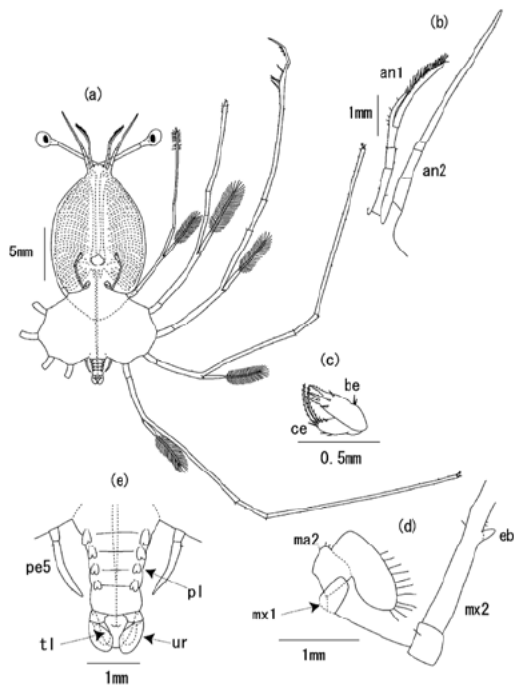


図 7-11. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生 (VIII 期), (腹面図) (a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2)の一部(eb:外肢), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節) 第 3 顎脚と第 1~4 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

るようになり, その部位に 4 本の細毛が見られる。先端節の後縁部は更に後方へ伸長し, 周辺毛数は 32~55 となる。第 1 顎脚は 3 葉となるが, 内肢と外肢はコブ状で発達が悪い。第 2 顎脚の外肢には 3~5.5 対の遊泳毛が見られる。第 5 胸脚の節化が進み, 4~5 節となる。腹肢の内肢と外肢は伸長し, 内肢の内縁には付属肢となるかすかな隆起が認められる。尾肢の内肢と外肢の外縁中程に鋸歯状の切れ込みが見られる。腹部の節は明瞭となる。コブ状で未発達の鰓原基が一部の個体で第 3 顎脚, 第 1~5 胸脚に見られる。

X 期 (図 7-13) CW/CL 値は 0.610 (N=1), CW/TW 値は 0.813 (N=1) である。第 1 触角第 3 節の先端内側にある突起は更に伸長し, 第 4 節の半分の長さより長くなる。第 2 触角は第 1 触角の約 3 倍の長さとなる。第 2 小顎の先端節にある周辺毛数は 56 である。第 1 顎脚の中肢の先端は第 2 小顎の先端節側縁にまで到達し, また外肢は発達して先端部は第 2 小顎の先端節後縁にまで達する。第 5 胸脚は 5 節からなり, 先端部は腹部第 5 節後縁部にまで到達する。腹肢の内肢にある付属肢は伸長し, 指状の突起となる。全ての個体で, 第 2, 3 顎脚, 第 1~5 胸脚に発達した鰓原基がある。各顎脚と胸脚にある鰓

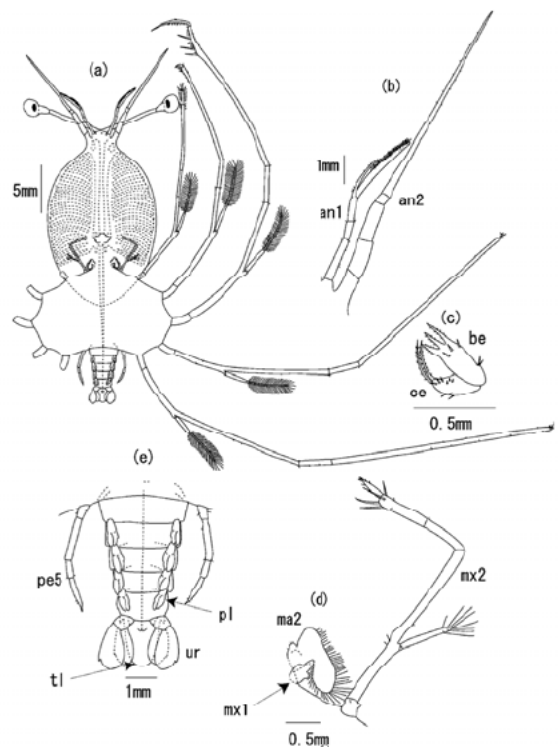


図 7-12. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生 (IX 期), (腹面図) (a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(ab:pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節) 第 2,3 顎脚と第 1~4 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

原基の本数, 形状はイセエビの X 期幼生と同じである。

7-2-3 考察

カノコイセエビ幼生の成長

今回飼育したカノコイセエビのふ化幼生のうち 2 個体がプエルルス幼生へ変態した。これら 2 個体のフィロゾーマ幼生の期間は 281 日と 294 日であった。また, 齢数は 21 と 23 と推定された。

カノコイセエビ幼生の齢の期間は, 11 齢までは 8~10 日ではほぼ一定であったが, 以後は次第に長くなった。一方, 第 3 章第 2 項で示したイセエビ幼生では, 飼育の前半は徐々に齢の期間が長くなったが, 飼育の後半では脱皮間隔がほぼ一定であった。これら 2 種の幼生の飼育方法はほぼ同じであり, したがって成長に伴う齢期間の変化の様子に違いが見られたのは, 種による成長様式の違いである可能性がある。しかしながら, 個別飼育した 31 個体のカノコイセエビ幼生の中から, プエルルス幼生へ変態したのは 2 個体と, 第 3 章におけるイセエビ (10 個体中で 5 個体に変態) と比較して少なく, これは脱皮直後のへい死を防止するための水槽内に水流を生じさせる処理を行わなかったことが要因の 1 つとなつてはいるが, その他に飼育の

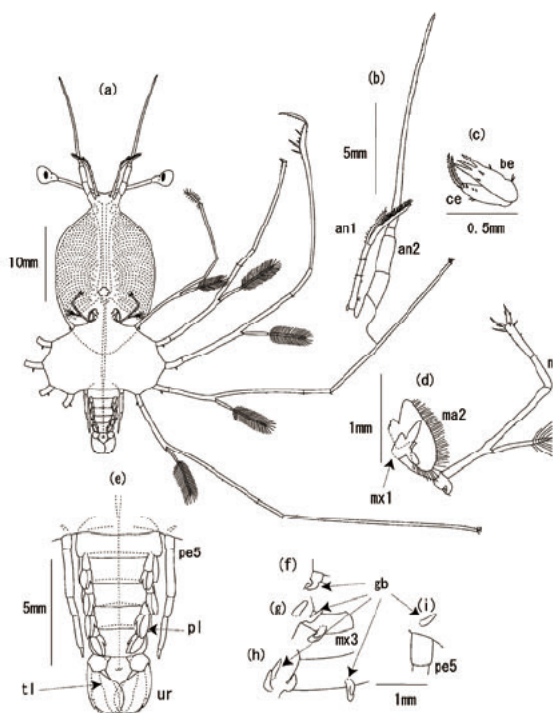


図7-13. カノコイセエビのフィロゾーマ幼生(X期), (a~e:腹面図, f~i:背面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), 第2顎脚(mx2), (e)第5胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節), (f~i)第2顎脚, 第3顎脚(mx3), 第2胸脚(pe2), 第5胸脚(pe5)の鰓原基(gb) 第2, 3顎脚と第1~4胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

状態が必ずしも良好ではなかったことが要因となっていると考えられる。今回カノコイセエビ幼生を飼育した方法は、イセエビ幼生に対する方法を適用したものであり、カノコイセエビ幼生に対しては一部不適当な条件となっていたことは十分に考えられる。飼育条件が悪化した場合に脱皮間隔が長くなる現象は、多くの甲殻類幼生で報告されている（例えば Robertson 1968, Dexter 1972, Mikami and Greenwood 1997a）。したがって、飼育条件の悪化が飼育の後半において齢の期間が延長した原因となっている可能性も否定できない。この場合は、カノコイセエビ幼生にとって良好な飼育条件を明らかにすることによって、フィロゾーマ幼生の期間がこの研究のものより短くなると考えられる。いずれにしても、今回プエルルス幼生へ変態した個体数は2個体のみであり、今回の結果だけでカノコイセエビ幼生の成長について議論することは困難である。今後はカノコイセエビ幼生の飼育事例を増やし、飼育条件下での成長の変動幅について把握する必要がある。

カノコイセエビ幼生の形態

Michel (1969) は、ニューヘブリデスの沖合域で採集されたプランクトン標本をもとに、IV 期から XII 期までの本種幼生の形態を報告し、そして Saisho and Nakamura (1960) が飼育によって得た個体を用いて報告した I 期から III 期の幼生の形態を加えて、カノコイセエビのフィロゾーマ幼生期全般を通した形態的特徴を示した。また、Prasad *et al.* (1975) は東インド洋でカノコイセエビのフィロゾーマ幼生を採集し、それらを Michel (1969) の分類基準に従って V 期から XII 期に区分して採集個体数等を報告している。今回飼育によって得た幼生の形態は、Michel (1969) や Prasad *et al.* (1975) の幼生に類似するものの、発達した鰓原基を持つことで最終期と考えられる幼生の頭甲部の最大幅が、飼育した幼生では頭甲部の中央よりやや前方で得られるのに対して、Michel (1969) や Prasad *et al.* (1975) のものでは頭甲部のほぼ中央にあり、頭甲部の形状に若干の違いが見られた。その他、付属肢、特に第2小顎と第2顎脚の発達にも相違が認められる。また、体長範囲に関しても、発達した鰓原基が認められる幼生の体長は、本研究で個別飼育した幼生では 32.70mm と 33.50mm、群飼育した幼生で 34.60mm であったが、Michel (1969) による幼生の体長範囲は 35.5~38mm、Prasad *et al.* (1975) のそれは 33.5~37.5mm と若干大きく報告されている。

Saisho and Nakahara (1960) はカノコイセエビの幼生を実験室でふ化させ、4 齢までの飼育を行った。そして、得られた標本をもとに幼生の形態を報告している。しかしながら、本研究での幼生と、Saisho and Nakahara (1960) の標本とは形態的に異なる点が多い。例えば、1 齢幼生の平均体長は、今回用いたものでは 1.78mm (N=4) であったが Saisho and Nakahara (1960) によるものでは 1.20mm と報告されている。また、第 1, 2 胸脚の外肢にある遊泳毛の対数は今回の標本では 5 対であるが、Saisho and Nakahara (1960) の幼生では 7~10 対となっている。

Johnson (1971a) は南シナ海でカノコイセエビの V~IX, XI 期幼生を採集し、IX 期幼生（体長 24.3mm）のみの形態を記載した。Johnson (1971a) による IX 期幼生は、本研究における形態区分の基準でも IX 期に相当し、形態的にもほぼ一致する。

Berry (1974) は南アフリカ共和国の Natal 海でフィロゾーマ幼生を採集し、1 個体をカノコイセエビとして形態の記載をした。Berry (1974) が記載した幼生は、今回用いた形態区分

の基準ではVIII期に相当するが、本研究の幼生の形態と比べて第2顎脚の外肢の発達程度に若干の相違が見られ、発達が悪い。

Sekiguchi (1990) は太平洋中央部で採集されたカノコイセエビ幼生 (体長 21mm) の形態を報告している。この幼生の腹部については、尾肢、尾節が未発達であると記述されているものの、図示された幼生から判断すると今回の基準ではVIII期に相当する。体長についても、飼育したVIII期幼生とほぼ同じであったが、頭甲長に対する頭甲幅の比 (CW/CL) は0.641であり飼育した幼生 (0.578~0.590) と比較してかなり大きい。

以上のように、本研究によるカノコイセエビ幼生の形態とこれまでにカノコイセエビとして報告されている幼生の形態との間には多くの相違が認められるが、この原因としてまず天然で採集された幼生の同定に問題があることが考えられる。つまり、天然で採集された幼生の同定は主に親エビの分布範囲から推測して行われているが、幼生期が長いイセエビ属では親エビの分布から幼生の種を類推することは容易でない。また、この他の要因として幼生の生育環境の違い (飼育環境と天然環境) による差異、あるいは単に形態の変異の幅である可能性も考えられる。更に、カノコイセエビには2亜種 (*P. l. longipes* と *P. l. hispinosus*) が報告されており、また *P. l. hispinosus* にも3タイプが知られている (Sekiguchi 1991)。これらタイプの違いで幼生の形態に相違がないかどうか不明である。これまでにカノコイセエビ幼生として報告されている幼生の同定の是非を確認するためには、今後形態を観察する個体数を増加させ形態の変異の幅について確認するとともに、他の亜種やタイプの幼生についても、その形態について明らかにする必要がある。

Minagawa (1990a) は、実験室でふ化したシマイセエビ幼生の形態を観察したところ、ふ化幼生でも第2触角の中程に1つの分節が認められるとしている。また、Minagawa (1990a) はイセエビのふ化幼生にも未報告ながらこの分節が認められると述べており、本研究における第3章でイセエビ幼生についてこの分節の存在を確認できた。Minagawa (1990a) はこの分節は不明瞭であることから固定された標本では観察が困難としており、したがって本研究のカノコイセエビのふ化幼生にこの第2触角中程にある分節が観察できなかったのは、形態観察には全て固定した標本を用いたことが原因であると考えられた。今後固定していない標本を用いて、カノコイセエビ幼生についてもこの分節の存在を確認する必要がある。

7-3 シマイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育

7-3-1 材料と方法

親エビ

ふ化幼生を得るための親エビとして、2000年9月5日に鹿児島県奄美大島沖で潜水により採捕された雌エビ (79.7 mm CL) を用いた。採捕時には、この雌エビは既に抱卵していた。カノコイセエビの親エビを輸送した時と同様に、採捕された親エビをその日のうちにおが屑を詰めた発泡スチロールの箱に梱包し、約24時間かけて三重県科技セ水産研究部まで輸送した。到着後、親エビを飼育水槽へ収容し、ムラサキイガイを餌料として流水にて飼育した。飼育水温は、自然水温 (24.2~26.0℃) とした。その後、雌エビは9月19日に幼生をふ化させ、ふ化した幼生のうち510個体を飼育実験に用いた。

個別飼育

飼育条件下でのシマイセエビ幼生の成長を調査するために、10個体の幼生を止水条件で個別飼育し、各齢の期間と体長を記録した。幼生の飼育方法は、第3章第2節においてイセエビ幼生を個別飼育した方法と同じとした。光条件についても、イセエビ幼生を飼育した時と同様に、日長時間を蛍光灯の点灯、消灯によって人為的に調整し、1日の日長時間を12時間 (8時30分~20時30分) で固定した。照度は飼育水槽直上で約300Luxであった。飼育水温は、日齢110 (平均体長12.90mm, N=7) までは26℃とし、その後1週間かけて24℃まで低下させ、以後飼育終了まで24℃を保持した。体長15mm程度になった後には、脱皮直後のへい死を防止するために、第4章第5節で記述した脱皮直後の幼生が収容されている水槽内に水流を生じさせる処理を、幼生の脱皮直後から約30分間、できる限り行った。

なお、プエルルス幼生へ変態した後についても、フィロゾーマ幼生と同様の方法で飼育を継続した。飼育水温は後期フィロゾーマ幼生と同じ24℃とした。プエルルス幼生期は摂餌しないことから、給餌はしなかった。

群飼育

成長に伴う形態変化の観察用の幼生をサンプリングするために、ふ化幼生500個体を40l容のアクリル水槽2槽に収容し、流水式で飼育を行った。この群飼育における飼育方法についても、イセエビ幼生を群飼育した時の方法と同じとしたが (第3

章第3項参照), 飼育水温については, 水温調節機の運用の都合上, 24℃以外の設定は行えなかったため, 飼育期間中を通じて24℃とした。

飼育の途中で幼生の成長によって水槽内が過密となったので, 日齢37と日齢50にそれぞれ135個体, 73個体を任意に間引いた。群飼育における幼生の生残率の算定は, イセエビ幼生の群飼育での算定方法(式3-1)に従って行った。なお, 生残率の算定にあたっては, 間引いた幼生についてもサンプリングした幼生と同じように扱った。

幼生の形態変化を観察するために, 1齢から6齢の各齢幼生を6~10個体ずつ標本としてサンプリングした。7齢以降は個体ごとの幼生の齢数が不明瞭となったことから, 以後は定期的にサンプリングすることとし, 日齢50から日齢115までは1週間毎に10個体, 日齢121から日齢259までは3週間毎に5個体をサンプリングした。日齢260以後は幼生の生残数が減少したことから, 日齢323までの間に6個体を不定期にサンプリングし, 合計215個体を形態観察用の標本とした。サンプリングした幼生は, イセエビ幼生と同様の方法で体長, 頭甲長, 頭甲幅, 胸部幅, 腹部長(図3-1)を測定した後に, 5%中性ホルマリンで一昼夜固定し, 70%エタノール中に保存した。ただし, 初期幼生の第2触角のみ生きた状態で分節の確認を行った。

幼生の形態の観察は, イセエビの幼生と同じ部位で行った(図3-12)。

7-3-2 結果

個別飼育

個別飼育を行った10個体のうち, 8個体が日齢43~245の間にへい死したが, 2個体は日齢256と294にプエルルス幼生へ変態した(図7-14)。飼育前半のへい死は, 幼生の腸管や中腸腺, 触角腺に白濁が見られたことから, 細菌性の疾病が原因と考えられた。一方, 飼育の中後半は脱皮直前, あるいは途中で

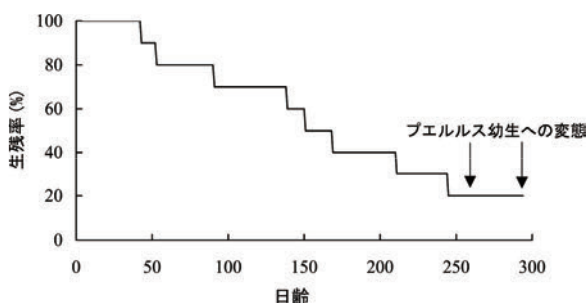


図7-14. 個別飼育におけるシマイセエビ幼生の生残率の推移

でのへい死であった。プエルルス幼生へ変態した2個体の最終齢フィロゾーマ幼生の体長はそれぞれ30.80mm, 32.00mm, フィロゾーマ幼生期の齢数は2個体ともに23であった。これら2個体のプエルルス幼生の体長は20.30mmと20.80mmであった。プエルルス幼生への変態時刻を確認するために22時30分まで観察したが, これら2個体はその時刻までには変態せず, 変態時刻の確認はできなかった。変態したプエルルス幼生のうち, 日齢294で変態した個体は変態の翌朝に死亡したが, 日齢256で変態した個体は1齢稚エビへと脱皮した。この個体のプエルルス幼生の期間は19日間であった。プエルルス幼生へ変態する当日のフィロゾーマ幼生の第2触角には, その前日まで確認されなかった7本程度の白いバンドがかなり明瞭に確認できた。これらのバンドは変態後のプエルルス幼生にも認められたが, 変態後の日数が経過するにしたがってバンド数は減少し, 稚エビへの脱皮の直前には3~4本程度となった。

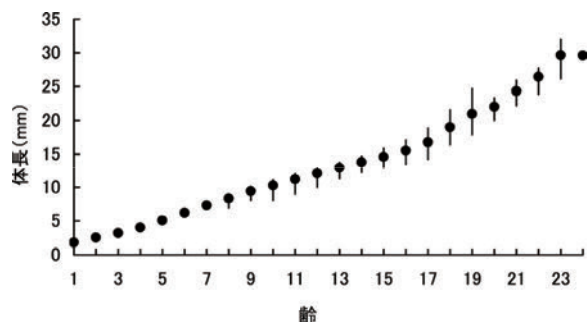


図7-15. 個別飼育したシマイセエビのフィロゾーマ幼生の各齢における体長

(●: 平均, 縦棒: 範囲)

ふ化幼生(1齢)の体長は $1.78 \pm 0.01\text{mm}$ (平均 $\pm$ 標準偏差, $N=10$)であった。齢の進行とともに平均体長はほぼ直線的に大きくなり, 10齢の平均体長は $10.28 \pm 0.98\text{mm}$ (同, $N=8$)となった。18齢以降は平均体長の増加量はそれまでと比較してやや大きくなり, 20齢で $22.05 \pm 1.80\text{mm}$ (同, $N=3$)となった(図7-15)。1齢の期間は 8.8 ± 0.4 日(同, $N=10$)で, 4

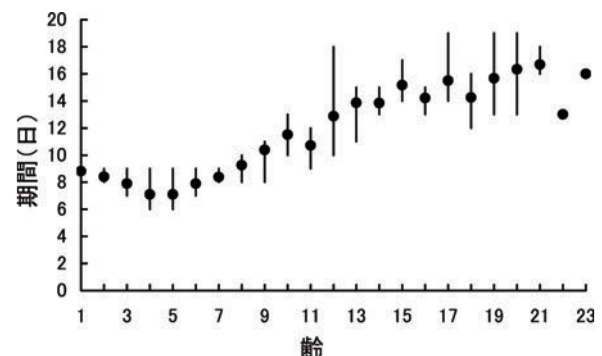


図7-16. 個別飼育したシマイセエビのフィロゾーマ幼生の各齢の期間 (●: 平均, 縦棒: 範囲)

齢までは次第に短くなり、4 齢の期間は 7.1 ± 0.9 日 (同, N=10) となった (図 7-16)。その後、齢の期間は次第に長くなり、10 齢で 11.5 ± 1.1 日 (同, N=8)、15 齢で 15.2 ± 1.2 日 (同, N=6) となった。その後の齢の平均期間は 14~16 日で推移した。日齢 110 から飼育水温を 26°C から 24°C へ低下させたが、それによる脱皮間隔の変化は見られなかった。

群飼育

群飼育における幼生の飼育状況は良好で、日齢 35 での生残率は 96.9%，日齢 80 で 88.8%，日齢 155 で 68.5%，日齢 245 で 59.9%，日齢 314 で 41.8% であった。飼育は日齢 332 で終了し、この間にプエルルス幼生へ 7 個体に変態した。これら 7

個体のフィロゾーマ幼生の平均期間は 302.4 日 (範囲 244~330 日) であった。また、7 個体の最終齢フィロゾーマ幼生の平均体長は 32.13mm (範囲 29.40~34.60mm) であった。

形態変化を観察するためにサンプリングした 215 個体を、Matsuda and Yamakawa (2000) によるカノコイセエビ幼生の分類基準に従って 10 期に分類した (表 3-1 を参照)。VI 期については、イセエビ幼生と同様に体長範囲が他の期より相対的に大きくなったので、イセエビ幼生の VI 期を 2 つに分離した時と同じ基準で 2 分した (VI-1 期と VI-2 期)。各期の形態的特徴を表 7-3 に、各期の体軀各部の測定結果を表 7-4 に示した。以下に、シマイセエビ幼生の各期の特徴を記述する。

表 7-3. シマイセエビのフィロゾーマ幼生各期における形態

期	眼	第1触角	第2触角	第1小顎		第2小顎	第1顎脚	第4顎脚	第5顎脚
				底節内葉	基節内葉				
I	眼柄なし	1節	かすかに2節	2 lts	2 st	4 tps	コブ状	なし	なし
II	眼柄あり	..	2節	..	..	..	..	かすかなコブ状	..
III	..	..	..	..	..	..	..	コブ状(腹部より短い、または同じ長さ)	なし、又はかすかなコブ状
IV	..	2節	..	..	..	..	小さなコブ状	2節	コブ状
V	..	3節	..	..	..	1~4 tps	コブ状	5節	..
VI-1	..	4節	2~4節	..	2~3 st	0~4 tps	円錐形	..	..
VI-2	..	..	3~5節	..	..	..	..	..	..
VII	..	..	5節	..	3 st	4~30 fs	..	..	指状
VIII	..	..	..	..	..	26~57 fs	円錐形~3葉	..	2~3節
IX	..	..	..	..	..	48~62 fs	方形~3葉	..	2~4節
X	..	..	..	2~3 lts	3~4 st	61~77 fs	3葉	..	5節

fs, 周辺毛; lts, 長い先端剛毛; st, 先端棘; tps, 先端の羽状剛毛; .., 前の期と同じ

表 7-3. (続き)

期	外肢にある遊泳毛の対数 [※]						底節腹面にある棘(底節棘)				腹肢	尾肢	尾節	腹部の節	鰓原基
	第2顎脚	第3顎脚	第1胸脚	第2胸脚	第3胸脚	第4胸脚	第3顎脚	第1胸脚	第2胸脚	第3胸脚					
I	外肢なし	3	5	5	指状の外肢	胸脚なし	あり(短い)	あり	あり	あり	なし	なし	なし	なし	なし
II	..	3	6	6	長い指状の外肢	外肢なし	..	..	..	..	..	..	..	..	..
III	..	3.5~5.5	7~10	7~10	3~7	外肢なし、又はコブ状の外肢	..	..	..	..	..	..	..	..	..
IV	..	6~7	11.5~13	11~13	8~9	長い指状の外肢	..	..	..	..	..	..	..	..	..
V	..	7.5~8.5	12.5~15	13~14.5	9.5~11.5	3.5~5.5	..	..	..	..	..	..	..	..	..
VI-1	..	8~17	14~23	13.5~23	10.5~20.5	5~19	..	あり、又はなし	あり、又はなし	あり、又はなし	..	なし、又は小さなコブ状	..	..	..
VI-2	..	13~20	18.5~25	18.5~25.5	16.5~23	13~22	あり、又はなし	..	..	..	なし、又はかすかなコブ状	コブ状	分化	..	..
VII	外肢なし、又はかすかな隆起	19~26	27~31.5	24~31	22.5~29	23~29	..	なし	なし	なし	かすかなコブ状、又はコブ状	2又したコブ状、又は2葉	..	..	..
VIII	指状の外肢	25.5~30	31~36	29.5~34.5	26~35	27~31	なし	..	..	..	2又したコブ状、又は2葉	2葉	..	なし、又は節化	..
IX	1~3	28.5~29.5	33~35	33~35	30~32	29.5~31.5	..	..	..	..	+ 一部の個体にかすかな付属肢	+ 一部の個体に側縁の切れ込み	..	節化	なし、又は未発達の前基
X	1.5~3.5	29~33	33.5~40	33.5~38.5	31~37	31~35.5	..	..	..	..	+ 指状の付属肢	+ 側縁の切れ込み	..	..	2葉の前基

.., 前の期と同じ

※0.5は対になっていない遊泳毛の存在を示す

表 7-4. シマイセエビのフィロゾーマ幼生各期における体躯各形質の長さ

		期 (個体数)										
		I (7)	II (9)	III (18)	IV (10)	V (12)	VI-1 (70)	VI-2 (48)	VII (20)	VIII (9)	IX (6)	X (6)
体長(mm)	平均	1.78	2.44	3.72	5.15	6.13	8.89	11.41	15.88	21.13	24.60	29.30
	最小	1.75	2.34	3.00	4.86	5.75	6.05	9.20	13.40	18.70	21.50	24.80
	最大	1.82	2.51	4.28	5.31	6.53	11.30	13.80	18.10	24.40	26.70	33.60
頭甲長(mm)	平均	1.01	1.54	2.63	3.77	4.59	6.81	8.81	12.22	15.53	17.08	18.98
	最小	0.99	1.46	2.06	3.56	4.30	4.45	7.05	10.40	14.20	15.55	16.40
	最大	1.03	1.62	3.73	3.92	4.90	8.60	10.70	13.75	17.40	18.00	21.20
頭甲幅(mm)	平均	0.86	1.14	1.70	2.33	2.74	4.08	5.38	7.82	10.37	11.63	12.83
	最小	0.83	1.06	1.44	2.16	2.58	2.70	4.15	6.10	9.40	10.60	11.10
	最大	0.88	1.18	1.94	2.46	2.90	5.40	6.80	8.90	11.65	12.60	14.30
胸部幅(mm)	平均	0.63	0.90	1.60	2.41	3.01	4.62	6.03	8.52	11.03	12.35	13.47
	最小	0.61	0.87	1.26	2.30	2.85	3.00	4.65	7.10	9.70	11.40	11.90
	最大	0.64	0.93	1.94	2.54	3.15	6.05	7.35	9.60	12.20	13.20	14.80
腹部長(mm)	平均	0.26	0.27	0.34	0.38	0.41	0.55	0.66	1.04	2.22	3.83	6.25
	最小	0.24	0.25	0.30	0.36	0.38	0.40	0.55	0.80	1.40	2.60	4.70
	最大	0.27	0.29	0.38	0.41	0.45	0.70	0.80	1.40	3.20	5.00	7.80

I 期 (図 7-17) 眼には眼柄が分離しない。頭甲部は洋ナシ形をしており、その長さと幅の比 (CW/CL) の平均値は 0.843 (範囲は 0.817~0.864, N=7) である。胸部は頭甲部より幅が狭く、胸部と頭甲部の幅の比 (CW/TW) の平均値は 1.364 (範囲は 1.310~1.403, N=7) である。第 1 触角は単枝で 1 節からなり、基部にある分節で頭甲部から分離する。第 1 触角の先端には 3 本の長い感覚毛と 1 本の細毛があり、また将来分節が形成される中程内縁に 1 本の細毛がある。第 2 触角も単枝であ

るが、中程に分節が 1 つ存在する。第 2 触角基部には頭甲部と分離する分節が存在しない。第 2 触角の長さは第 1 触角より若干短い。第 1 小顎の底節内葉の先端には 2 本の長い剛毛と、そのすぐ後ろに 1 本の細毛がある。基節内葉には先端に 2 本の棘があり、それら棘の近くに 1 本と基部に 2 本の細毛がある。第 2 小顎は比較的長い基部節と短い先端節からなり、基部節の前縁には 2 本の細毛、先端節には微細毛を備えた 4 本の長い羽状剛毛 (先端毛) がある。第 1 顎脚は第 2 小顎の基部近くにあり、先端に 1 本の細毛のあるコブ状の突起として存在する。第 2, 3 顎脚、第 1~3 胸脚は 5 節からなる。第 2 顎脚には外肢が存在しないが、第 3 顎脚、第 1, 2 胸脚の基節には遊泳毛を備えた外肢があり、遊泳毛数はそれぞれ 3, 5, 5 対である。第 3 胸脚には遊泳毛がない指状の未発達な外肢が存在する。第 3 顎脚と第 1~3 胸脚の底節の腹面先端部に 1 本の底節棘があり、第 3 顎脚の底節棘は胸脚にあるそれより短い。第 4 胸脚は認められない。腹部は長方形であり、第 3 胸脚の底節よりやや長い。腹部後縁の両角にはそれぞれ 1 つの棘と 2~3 本の細毛がある。

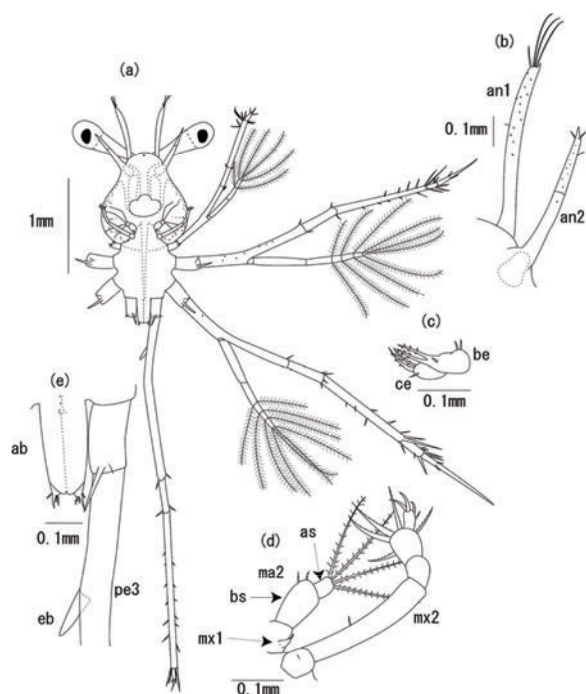


図 7-17. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (I 期), (腹面図)

(a) 全体, (b) 第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c) 第 1 小顎(ce: 底節内葉, be: 基節内葉), (d) 第 2 小顎(ma2)(as: 先端節, bs: 基部節)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e) 第 3 胸脚一部(pe3)(eb: 外肢)と腹部(ab)

II 期 (図 7-18) 眼には眼柄が分離する。CW/CL 値の平均値は 0.739 (範囲は 0.723~0.758, N=9), CW/TW 値の平均値は 1.257 (範囲は 1.206~1.287, N=9) と、ともに I 期幼生より小さくなる。第 1 触角の形状に変化はみられないが、先端の長い感覚毛数は I 期幼生より 1 本増えて 4 本となる。第 1, 2 胸脚の外肢の遊泳毛は 6 対となる。第 3 胸脚にある外肢は依然遊泳毛を備えないが、伸長して腹部と同程度の長さとなる。腹部の基部近くに第 4 胸脚が 1 対のわずかな隆起として認められる。

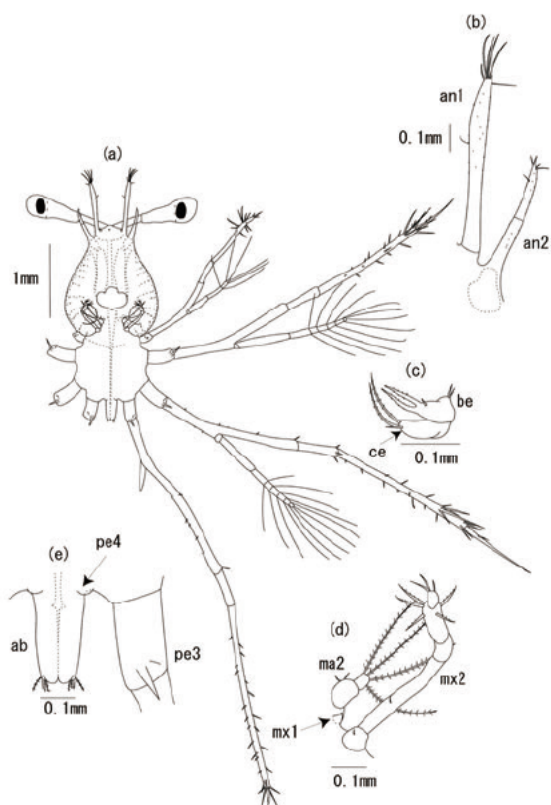


図 7-18. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (II 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e)第 3 胸脚の 1 部(pe3)と第 4 胸脚(pe4), 腹部(ab)
第 3 顎脚と第 1, 2 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

III 期 (図 7-19) 頭甲後縁部はやや後方に伸長し, CW/CL 値の平均値は 0.663 (範囲は 0.621~0.709, $N=18$) とさらに小さくなる。 CW/TW 値の平均値は 1.071 (範囲は 0.990~1.159, $N=18$) となり, 胸部と頭甲部の幅はほとんど同じとなる。第 1 触角の先端近くの内縁には 1 本の感覚毛が新たに出現し, また 1 本の細毛がある中程内縁にはわずかな隆起が認められる。III 期の比較的大きな個体は第 1 小顎の底節内葉の細毛が 2 本となる。第 3 胸脚の外肢には 3~7 対の遊泳毛が存在する。第 4 胸脚は分節が無いコブ状の突起として認められ, その長さは腹部より短い, もしくは同程度である。また発達した個体では, 第 4 胸脚の背面にごく小さく未発達な外肢が存在するとともに, 腹部基部に第 5 胸脚が小さな隆起として認められる。

IV 期 (図 7-20) CW/CL 値の平均値は 0.620 (範囲は 0.607~0.632, $N=10$) である。 CW/TW 値の平均値は 0.967 (範囲は 0.939~1.035, $N=10$) と多くの個体で胸部の幅が頭甲部の幅より大きくなる。第 1 触角は, その中程に分節が現れ 2 節となるが, この分節の他に基部の節に不完全な分節が認められる個体が多い。基部側の節の先端内側にある隆起はやや大きくなり, コブ状となる。また, 多くの個体では先端側の節の内縁

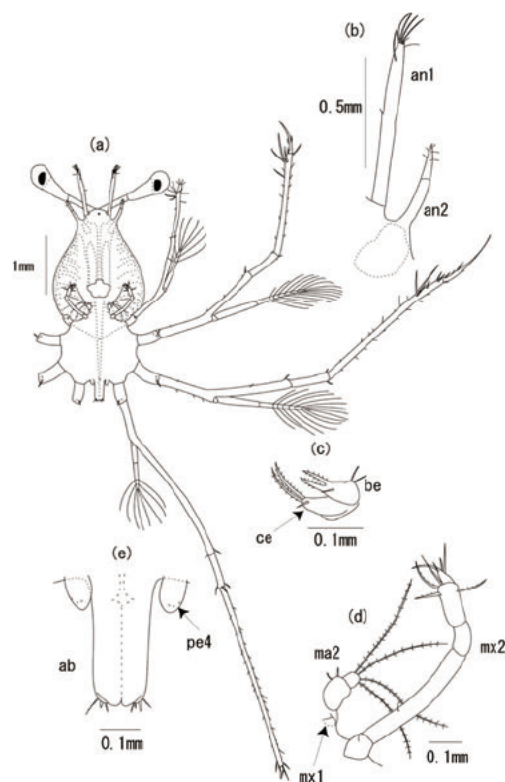


図 7-19. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (III 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e)第 4 胸脚(pe4)と腹部(ab)
第 3 顎脚と第 1, 2 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

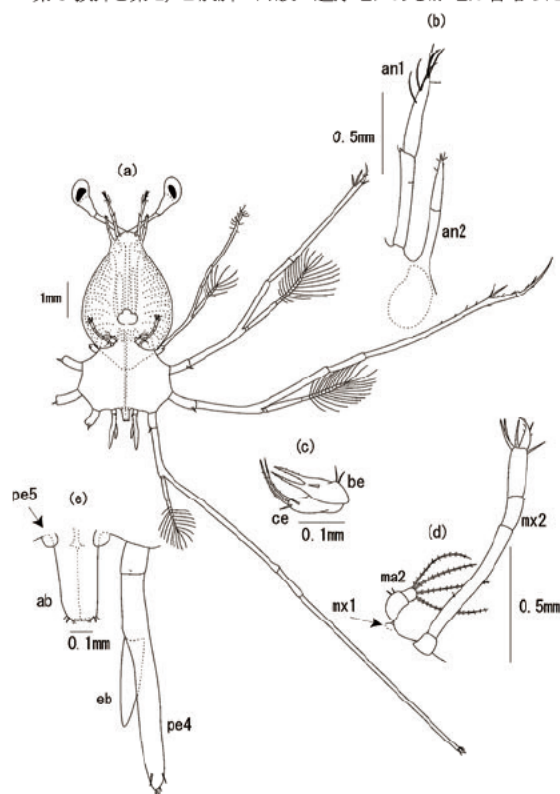


図 7-20. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (IV 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2), (e)第 4 胸脚(pe4)(eb:外肢)と第 5 胸脚(pe5), 腹部(ab)
第 3 顎脚と第 1~3 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

に2列の感覚毛が認められる。第1小顎の底節内葉の細毛は全ての個体で2本となり、また一部の個体では基節内葉の細毛が1本増加して4本となる。第1顎脚は退化傾向にあり、一部の個体では確認することが難しくなる。また先端の細毛は一部の個体で消失する。第4胸脚は分節で胸部から分離し、また他にも1つの分節が見られ2節となる。先端の節には外肢が見られるが遊泳毛は存在しない。全ての個体でコブ状の第5胸脚が腹部基部に認められる。

V期(図7-21) CW/CL値の平均値は0.598(範囲は0.590~0.605, N=12)と次期のVI-1期とともに幼生期を通じて最も小さくなる。CW/TW値の平均値は0.911(範囲は0.877~0.949, N=12)である。第1触角は3節からなるが、基部側の節には将来3つ目の分節となる不完全な分節が存在する個体が多い。また、真中の節の先端内側にある隆起はIV期より若干大きくなる。第1小顎の底節内葉の細毛は3本に増加する

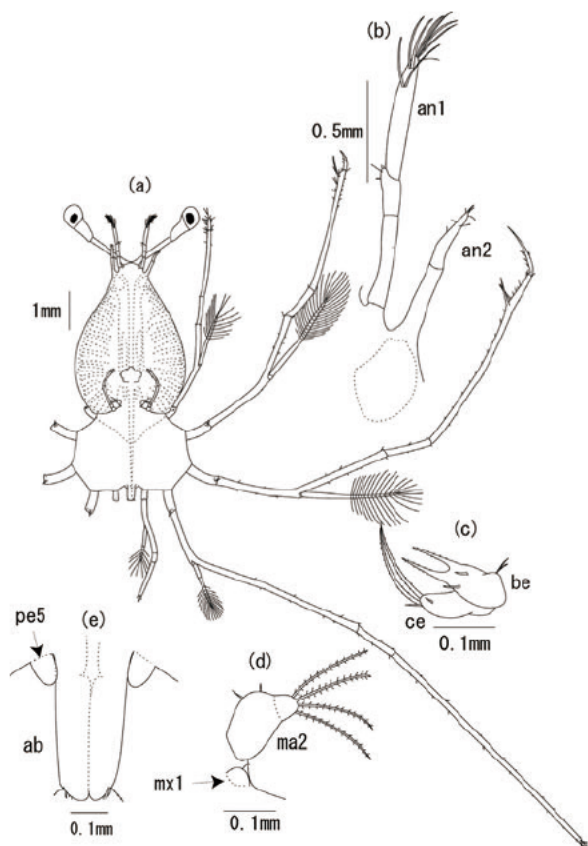


図7-21. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (V期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), (e)第5胸脚(pe5)と腹部(ab)
第3顎脚と第1~4胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

個体が多い。第2小顎の先端節と基部節の分節は不明瞭となり、微細毛を備えた長い先端毛が1~3本に減少する個体が認められるが、依然として4本備える個体が多い。第4胸脚は発達し5節となり、外肢には3.5~5.5対の遊泳毛が存在する。

VI-1期(図7-22) CW/CL値の平均値は0.599(範囲は0.568~0.647, N=70)である。CW/TW値の平均値は0.884(範囲は0.832~0.942, N=70)とフィロゾーマ幼生期を通じて最も小さくなる。第1触角は4節からなり、第3節の先端内側にある突起は伸長し、指状となる。第1触角の第4節の内縁に2~8列の感覚毛が存在する。第2触角は約半数の個体では依然として2節からなるが、3~4節に増加する個体も多い。第1小顎の底節内葉にある細毛数は2~6本と個体差が大きくなる。基節内葉の先端棘は一部の個体で3本となる。第2小顎の先端毛数は個体によって大きく異なり、全く持たない個体が見られるが、初期幼生と同様に4本を備える個体もある。第1顎脚は再び発達し始め、その形状は円錐状となる。コブ状の第5胸脚は腹部基部からやや離れた場所に存在する。第1~3胸脚の底節棘は一部の個体で消失する。腹部には多くの個体で尾肢が出現するが、その発達程度にはかなりの変異があり、痕跡程度から小さなコブ状の突起までとなっている。尾節は分化しない。

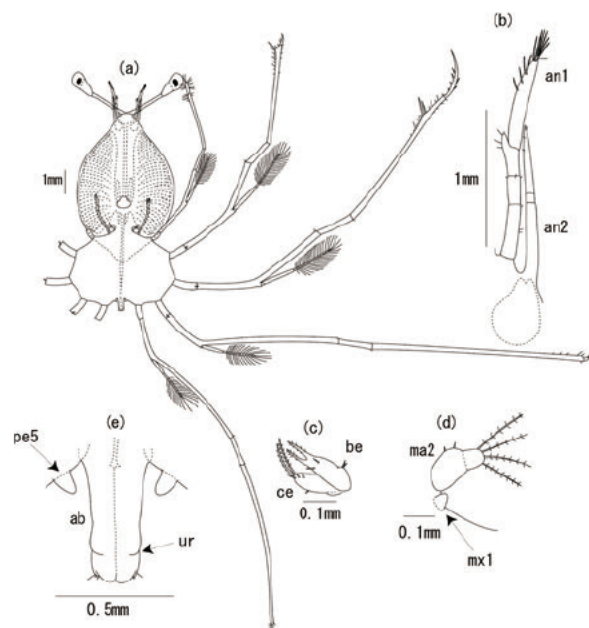


図7-22. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (VI-1期), (腹面図)
(a)全体, (b)第1触角(an1)と第2触角(an2), (c)第1小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第2小顎(ma2)と第1顎脚(mx1), (e)第5胸脚(pe5)と腹部(ab)(ur:尾肢)
第3顎脚と第1~4胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

VI-2 期 (図 7-23) CW/CL 値の平均値は 0.610 (範囲は 0.575~0.656, N=48), CW/TW 値の平均値は 0.893 (範囲は 0.853~0.979, N=48) となり、いずれの値もこの期以降次第に大きくなる。第 1 触角の第 4 節の内縁にある感覚毛は 4~12 列となる。第 2 触角は 3~5 節からなり、一部の個体では形態的に完成する。第 2 触角は、多くの個体では依然として第 1 触角より若干短い、大きな個体ではほとんど同じとなる。第 2 小顎先端節の長い先端毛は多くの個体で消失するが、一部の個体では依然として 1~4 本を備える。また、先端節は幅が広くなり、発達が進んだ個体では先端節の後縁部が若干後方へ伸長する。基部節の前縁にある小さな細毛数は 0~3 本で個体差が見られる。第 2, 3 胸脚の底節棘は多くの個体で消失するが、第 3 顎脚の底節棘はほとんどの個体で存在し、第 1 胸脚のそれも約半数の個体で存在する。一部の個体で腹肢が痕跡程度に確認できるが、その数は 2 対程度である。腹部の尾肢はコブ状の突起となり、また尾節が腹部から分離する。腹部は、基部と先端部がやや幅広で、中程がやや狭くなった形状となる。

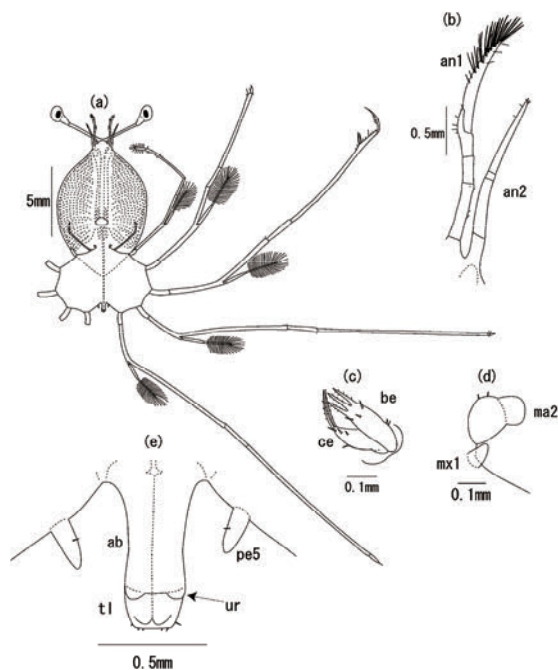


図 7-23. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (VI-2 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(ab)(ur:尾肢, tl:尾節)
第 3 顎脚と第 1~4 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

VII 期 (図 7-24) CW/CL 値の平均値は 0.634 (範囲は 0.587~0.672, N=20), CW/TW 値の平均値は 0.917 (範囲は 0.859~0.967, N=20) となる。第 1 触角の第 4 節内縁にある感覚毛は 7~18 列となり、第 3 節の前縁内側にある円筒形の突起は更に伸長し、第 4 節の 1/4 程度の長さとなる。第 2 触角は全ての個体で 5 節となり、その長さは第 1 触角とほぼ同じ、もしくは若干長くなる。第 1 小顎の底節内葉の細毛数は 5~8 本となり、基節内葉の先端棘は全ての個体で 3 本となる。第 2 小顎の先端節の後縁部は後方へかなり伸長し、また周辺毛が 4~30 本認められる。第 2 顎脚の基節には、一部の個体で将来外肢に成長する小さな隆起が見られる。第 5 胸脚は伸長し、腹部の 1/3~1/2 程度の長さとなる。顎脚と胸脚の底節棘はほとんどの個体で全て消失するが、少数の個体のみ第 3 顎脚の底節棘が残る。腹肢は多くの個体で 4 対の小さなコブ状突起となる。尾肢は中裂のあるコブ状突起、もしくは 2 葉となる。

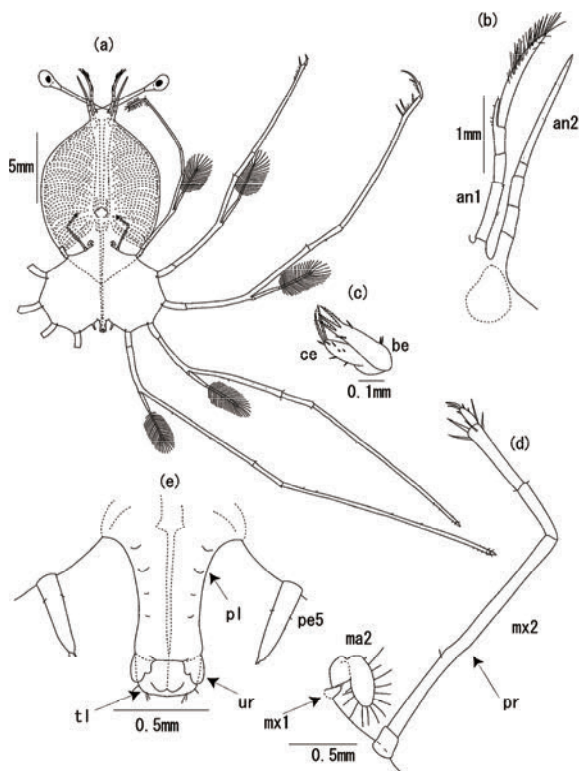


図 7-24. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (VII 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2)(pr:外肢へと発達する隆起), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節)
第 3 顎脚と第 1~4 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

VIII 期 (図 7-25) CW/CL 値の平均値は 0.667 (範囲は 0.645~0.693, N=9), CW/TW 値の平均値は 0.940 (範囲は 0.891~0.969, N=9) である。第 1 触角の第 4 節の先端にある感覚毛は約半数の個体で消失し, また第 4 節内縁にある感覚毛は 17~24 列が認められる。第 2 触角は伸長し, 第 1 触角の 1.5~2 倍程度の長さとなる。第 1 小顎の底節内葉にある細毛数は 7~10 本, 基節内葉の細毛数は全ての個体で 5 本となる。第 2 小顎の先端節後縁部は伸長するとともに幅が広くなり, また周辺毛は 26~57 本となる。第 2 小顎の基部節前縁部にはくびれが見られ, その部位に 1~4 本の細毛がある。第 1 顎脚の形状は, 多くの個体で円錐形もしくは方形であるが, 発達した個体では外肢が小さなコブ状に現れるとともに, 前縁にもかすかな隆起が見られる。第 2 顎脚の基節に外肢が指状の突起として出現するが, 遊泳毛は存在しない。第 5 胸脚は 2~3 節となり,

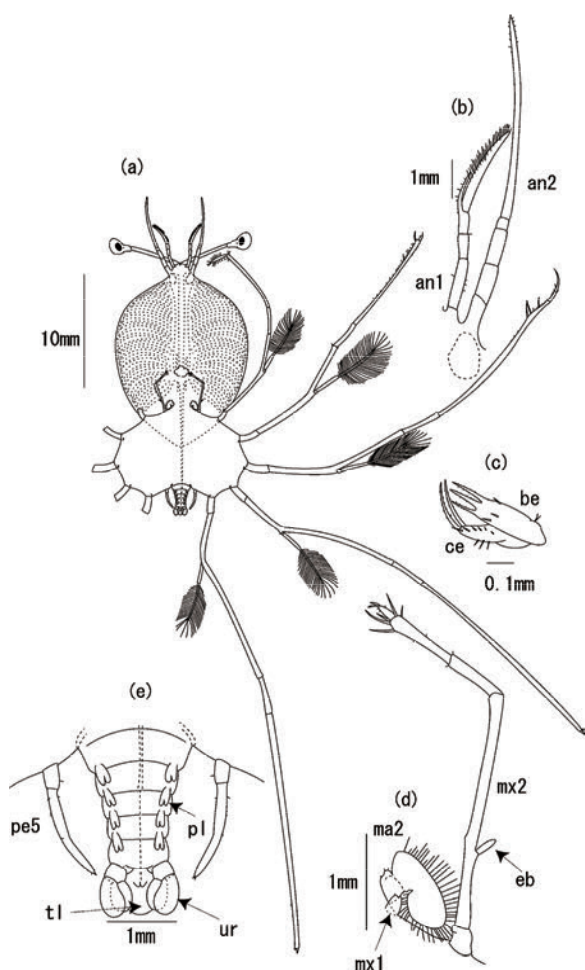


図 7-25. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (VIII 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2)(eb:外肢), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節)
第 3 顎脚と第 1~4 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

腹部の 1/2~3/4 程度の長さとなる。腹肢は中裂のあるコブ状突起, または 2 葉となる。尾肢は顕著な 2 葉形状となるとともに基部の節化が進み, また尾肢後縁は尾節後縁にまで達する。約半数の個体では, 腹部に分節が認められる。

IX 期(図 7-26) CW/CL 値の平均値は 0.681 (範囲は 0.670~0.700, N=6), CW/TW 値の平均値は 0.942 (範囲は 0.920~0.976, N=6) である。第 1 触角の第 4 節の先端にある感覚毛は全ての個体で消失し, 内縁にある感覚毛は 21~26 列が認められる。また第 3 節前縁の内側にある突起は伸長して第 4 節の約半分程度の長さとなる。第 2 触角は更に伸長し, 第 1 触角の約 2~2.5 倍の長さとなる。第 2 小顎の先端節後縁部は更に幅広となり, 周辺毛数は 48~62 となる。第 1 顎脚の形状は方形または 3 葉となる。第 2 顎脚の外肢には 1~3 対の遊泳毛が見られる。腹肢の内肢と外肢は伸長するとともに, 発達した個体では内肢の内縁に付属肢がわずかな隆起として認められる。多くの個体では尾肢の内肢と外肢の外縁中程に鋸歯状の切れ込みが見られる。腹部には明瞭な節が認められる。一部の個体ではコブ状で未発達の鰓原基が第 3 顎脚, 第 1~5 胸脚に見られる。

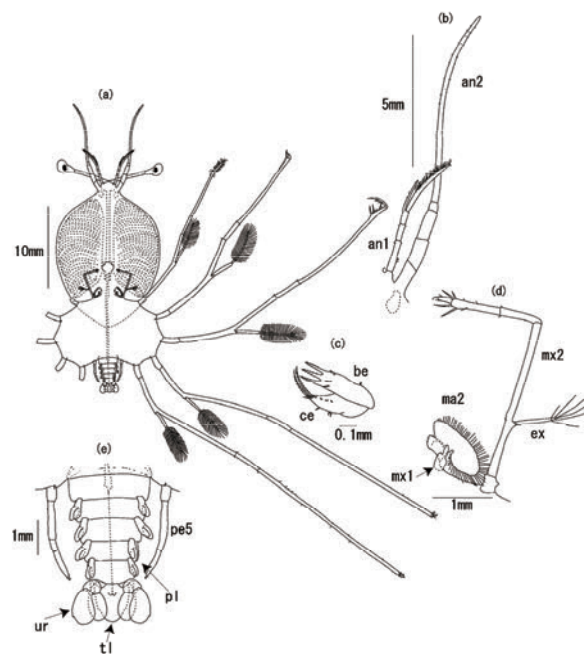


図 7-26. シマイセエビのフィロゾーマ幼生 (IX 期), (腹面図)
(a)全体, (b)第 1 触角(an1)と第 2 触角(an2), (c)第 1 小顎(ce:底節内葉, be:基節内葉), (d)第 2 小顎(ma2)と第 1 顎脚(mx1), 第 2 顎脚(mx2)(ex:外肢), (e)第 5 胸脚(pe5)と腹部(pl:腹肢, ur:尾肢, tl:尾節)
第 2, 3 顎脚と第 1~4 胸脚の外肢の遊泳毛にある細毛は省略した

れる。

第3章で個別飼育したイセエビ、第7章で個別飼育したカノコイセエビとシマイセエビのうち、プエルルス幼生へ変態した個体のフィロゾーマ幼生期の期間や齢数について表7-5に示した。カノコイセエビでは日齢100まで群飼育していた個体のデータであるが、日齢100までは個別飼育による成長と大きな違いは見られていなかったもので、これらの値を用いて3種間での比較を行ったところ、フィロゾーマ幼生の期間、齢数に統計上の有意差は見られなかった(Kruskal-Wallis検定, $P>0.05$)。しかし、齢数ではイセエビが他の2種より多い傾向が認められた。齢数がイセエビで多い傾向が認められた要因として、ふ化時の体長の違いが考えられる。次項で述べるように、カノコイセエビとシマイセエビのふ化幼生の平均体長はそれぞれ1.79mm (N=10) と1.78mm (N=10) であり、イセエビのふ化幼生の平均体長はこれら2種より小さく1.54mmであった(ANOVA, Sheffe検定, $P<0.05$)。ここで、第3章で得られたイセエビ幼生における脱皮毎の成長率を用いて幼生期間を通じた成長率の平均値を計算し(13.1%)、飼育した3種の幼生の全ての脱皮において体長がこの平均成長率によって伸長すると仮定すると、20回の脱皮後にはイセエビと他の2種の間では約3mmの体長差が生じる。実際には、初期幼生の成長率はこの平均値よりかなり大きく20~40%程度となっており、ふ化時の体長の差はその後の体長の伸長に更に大きく影響を与えると推測される。個別飼育したイセエビ幼生とカノコイセエビ幼生、シマイセエビ幼生の最終齢での体長には3種の間で有意差が見られないので(Kruskal-Wallis検定, $P>0.05$)、ふ化時の体長が小さいイセエビでは、他の2種と比較して最終齢に到達するまでの脱皮回数が増えると考えられる。このことは、同じ種でもふ化時の体長が大きい群の方が、小さい群より幼生期間が短くなり、飼育には有利になることを示唆している。

プエルルス幼生へ変態する当日のフィロゾーマ幼生には、第2触角に7本程度の白いバンドが現れ、このバンドは変態した直後のプエルルス幼生にも存在した。変態直前のイセエビやカノコイセエビのフィロゾーマ幼生ではこのバンドは見られず、シマイセエビ幼生の特徴として注目される。また、プエルルス

表 7-5. 個別飼育したイセエビ、カノコイセエビ、シマイセエビのフィロゾーマ幼生の期間と齢数

	N	平均期間 (範囲) (日)	平均齢数 (範囲)
イセエビ	5	289.0 (245~326)	26.2 (22~29)
カノコイセエビ	2	287.5 (284~294)	22.0 (21~23)※
シマイセエビ	2	275.0 (256~294)	23.0 (23)

※・推定値

幼生への変態時刻についても、イセエビとカノコイセエビでは日没、あるいは実験室の蛍光灯の消灯時刻前後に起こったが、シマイセエビではその時刻よりかなり遅く、種によって変態前後の生態や生理的な変化の様子が異なることが推測される。

シマイセエビ幼生の形態

Prasad and Tampi (1959) は、インド洋で採集した標本を用いて初めてシマイセエビ幼生の形態を記載したが、その後の研究によりこの報告による幼生はゴシキエビの幼生と訂正されている(Johnson 1968a, Minagawa 1990a)。その後、Johnson (1968a) はハワイ近海で採集した標本をもとにVII期からXI期の幼生を記載、図示した。また、Johnson (1971a) は南シナ海で採集したシマイセエビ幼生1個体(VIII期, 体長21mm)の形態を報告している。更に、Prasad *et al.* (1975) はインド洋で採集した標本を用いてVII期からXII期までの幼生を記載した。Johnson (1968a) による幼生は、本研究で得た飼育標本と形態的に多くの共通点をもつが、最終期の幼生の体長範囲に大きな違いが認められる。つまり、Johnson (1968a) による発達した鰓原基を持つことを特徴とする最終期幼生の体長は37.6~39.9mmであるが、今回の同じ基準での最終期(X期)の標本では24.8~33.6mmとかなり小さい。また、頭甲部の形状についても、Johnson (1968a) による最終期幼生では、頭甲部の幅の長さに対する比(CW/CL)は0.75であるが、本研究の標本では平均0.676 (N=6)であり、後者の方が幅は狭い。Prasad *et al.* (1975) による標本においても、発達した鰓原基を持つ最終期幼生の体長範囲は38.0~43.0mmとなっており、やはり今回の幼生と比べてかなり大きい。天然で採集された最終期幼生の体長が飼育によって得た幼生の体長より大きいのはカノコイセエビの場合と同様である。一方、後述するようにイセエビでは天然で採集された最終期幼生の体長範囲(28~33mm, Yoshimura *et al.* 1999)と飼育したイセエビ幼生の体長範囲(27.2~33.7mm)とはほぼ同じであり、種によってこれらの違いが生じる要因について今後検討する必要がある。

Minagawa (1990a) は、実験室でふ化した幼生を飼育し、最大体長が10.98mmの幼生を得ている。そして、飼育の過程で得た幼生の形態を7期に区分し、各期幼生の形態を記載、図示している。Minagawa (1990a) によるI~VII期は今回の飼育による期と比較すると、それぞれI, II, III, IVとV, VI, VI期に相当する。Minagawa (1990a) による幼生の形態は今回の幼生とほぼ同様であった。

7-4 イセエビ, カノコイセエビ, シマイセエビのフィロゾーマ幼生の形態比較

7-4-1 材料と方法

第3章で形態変化の観察に用いたイセエビ幼生197個体, 第7章で得たカノコイセエビ幼生55個体, シマイセエビ幼生215個体を形態比較の材料に用い, これら3種の幼生の形態を計測形質と計数形質で比較した。計測形質では, 各個体の体長, 頭甲長, 頭甲幅, 胸部幅, 腹部長のデータを用いた。体長については形態で区分した10期の各体長を3種間で検討し, 頭甲長, 頭甲幅, 胸部幅, 腹部長については体長とそれらの値との比を3種間で比較した。また, 胸部幅に対する頭甲幅の比についても3種間で比較した。計数形質では, 第1触角の先端節内縁にある感覚毛の列数, 第2小顎の基部節前縁にある細毛数, および第2小顎の先端節にある剛毛(先端毛)と細毛(周辺毛)の合計数, 第2, 4胸脚外肢の遊泳毛対数, 第5胸脚の節数について(図3-12), 期毎に3種間で比較した。これらの形質の選択は, 海洋でネット採集された幼生においても脱落の可能性が少ない部位であること, 3種での比較が客観的に, かつ容易にできることを考慮して行った。各形質における3種間の比較は, まずKruskal-Wallis検定により有意差を確認し, 3種間で有意差が認められた場合($P < 0.05$)には, 引き続き米沢ら(1988)のノンパラメトリック多重検定法で種間の有意差を検定した。

7-4-2 結果

計測形質

体長については, V期まではIII期を除いてイセエビが他の2種より小さく, カノコイセエビとシマイセエビでは差がなかった(図7-28)。V期までの各期の体長範囲は, I, II, V期ではイセエビと他の2種の間で, IV期ではイセエビとカノコイセエビの間で重なりがなかった。したがって, 体長によってI, II, V期ではイセエビと他の2種の区別が可能であり, IV期ではイセエビとカノコイセエビの区別が可能と考えられた。VI期以降では, VII期, IX期で3種間において有意差が認められ, VII期ではカノコイセエビが他の2種より小さく, IX期ではカノコイセエビが他の2種より大きいという結果が得られた(図7-28)。しかし, これらの期では3種の間の体長範囲に重なりが大きく, VI期以降の幼生を体長によって区別することは困難と考えられた。

体長に対する頭甲長の比(CL/BL)は, III期までは3種間

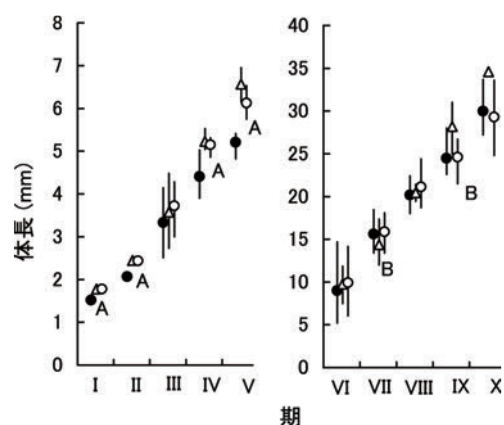


図7-28. イセエビ, カノコイセエビ, シマイセエビのフィロゾーマ幼生の各期における平均体長 (縦棒: 範囲)
 (●: イセエビ, △: カノコイセエビ, ○: シマイセエビ)
 A: イセエビと他の2種で有意差あり
 B: カノコイセエビと他の2種で有意差あり
 $P < 0.05$

で有意差が見られないが, IV期以降は有意差が認められ, いずれの期でもシマイセエビがイセエビより大きかった(図7-29)。また, VII期とIX期ではシマイセエビがカノコイセエビよりも大きかった。しかし, これらの値には全ての期において3種間で重なり合いが見られ, CL/BL 値を用いて3種を区別することはできなかった。体長に対する頭甲幅の比(CW/BL)については, I期とII期では3種間で有意差が見られなかったが, III期以降では有意差が認められた。シマイセエビとイセエビの比較では, IV期以降一貫してシマイセエビの値がイセエビのそれより大きく, また CW/BL 値の重なりも見られず, シマイセエビとイセエビを区別する有効な形質になると考えられた。カノコイセエビとシマイセエビでは, カノコイセエビの個体数が少ないことから, 有意差が見られたのはIII, IV, VI, VII期のみであったが, IV期とVIII期以降はカノコイセエビとシマイセエビで CW/BL 値に重なり合う部分が見られず, これらの期では2種を区別する形質になる可能性があると考えられた。イセエビとカノコイセエビの間でも, 統計上の有意差が認められたのはVI期のみであったが, VI~X期で CW/BL 値に重なりが見られず, これら2種を区別する形質になる可能性がある。

体長に対する胸部幅の比(TW/BL)では, I期でのみ3種で有意差が認められたが, その他の期では有意差が見られなかった(図7-29)。I期では, シマイセエビが他の2種より大きかった。体長に対する腹部長の比(AL/BL)では, VII, IX, X期で有意差が見られ, VII期以降の幼生ではシマイセエビがイセエビとカノコイセエビより腹部が短い傾向が認められた

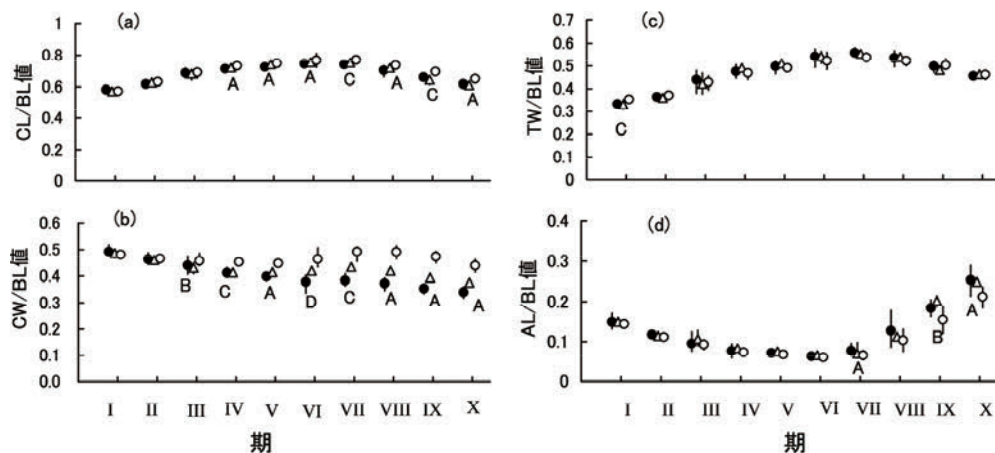


図7-29. イセエビ, カノコイセエビ, シマイセエビのフィロゾーマ幼生の各期における体長に対する頭甲長(a), 頭甲幅(b), 胸部幅(c), 腹部長(d)の関係 (マーク: 平均, 縦棒: 範囲)

- (●: イセエビ, △: カノコイセエビ, ○: シマイセエビ)
 A: シマイセエビとイセエビで有意差あり
 B: シマイセエビとカノコイセエビで有意差あり
 C: シマイセエビと他の2種で有意差あり
 D: シマイセエビ, カノコイセエビ, イセエビで有意差あり
 $P < 0.05$

(図7-29)。しかし, 3種のAL/BL値の幅には重なりあう部分が大きく, AL/BL値をもって3種を区別することはできないと考えられた。

CW/TW値でも, CW/BL値の傾向とほぼ同様にIV期以降3種で有意差が認められ, またVII~IX期では3種の間で重なり合う部分が見られなかった(図7-30)。このことから, VII~IX期の幼生ではCW/TW値をもって3種を区別することが可能と考えられた。シマイセエビと他の2種の区別は, VI期以降で可能であった。

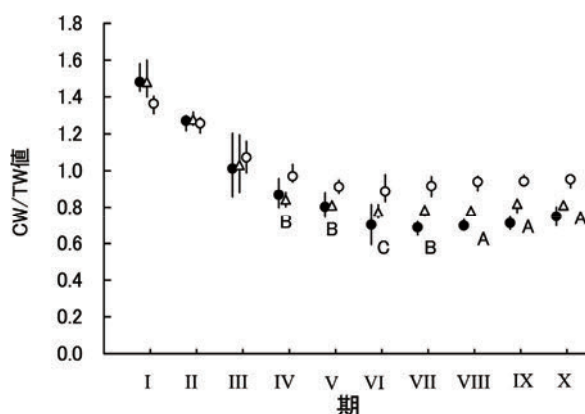


図7-30. イセエビ, カノコイセエビ, シマイセエビのフィロゾーマ幼生の各期における胸部幅に対する頭甲幅(CW/TW)の関係(マーク: 平均, 縦棒: 範囲)

- (●: イセエビ, △: カノコイセエビ, ○: シマイセエビ)
 A: シマイセエビとイセエビで有意差あり
 B: シマイセエビと他の2種で有意差あり
 C: シマイセエビ, カノコイセエビ, イセエビで有意差あり

$P < 0.05$

計数形質

第1触角先端節(第4節)の内縁にある感覚毛の列数では, V期までは3種間で有意差が見られなかったが, VI期以降では有意差が認められ, シマイセエビで他の2種より多い傾向が見られた。しかしながら, 感覚毛の列数の範囲ではいずれの期でも3種間で重なりが見られた(図7-31)。

第2小顎の基部節前縁にある細毛数では, 全ての期で3種間に有意差が認められ, ほぼ一貫してシマイセエビの細毛数が他の2種より少なかった(図7-31)。特にIII期まではその違いは顕著で, シマイセエビではほとんどの幼生で2本であるのに対し, イセエビとカノコイセエビでは3本であった。イセエビのIV, V期における一部の個体でこの細毛数が減少したので, イセエビとシマイセエビで細毛数の範囲に重なりが見られたが, IV, V期でも多くの個体で第2小顎の基部節前縁の細毛数によってシマイセエビと他の2種の区別が可能であった。また, カノコイセエビとシマイセエビ幼生では, 期が進行した場合でもほとんど細毛数が増加しないのに対し, イセエビのX期では多くの個体で著しく増加した。したがって, X期幼生で細毛数が5本以上の個体はイセエビである可能性が大きいと考えられた。第2小顎の先端節にある剛毛と細毛の合計数では, VI期までは3種で有意差が認められないが, VII期以降は有意差が認められ, シマイセエビで多い傾向があった。IX期のイセエビと他の2種との間では重なり合う部分がなかったが, 他の期では3種

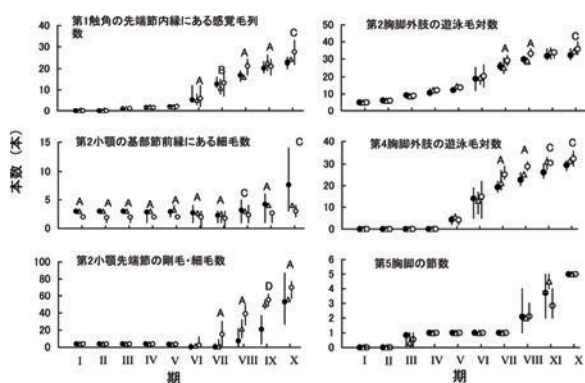


図7-31. イセエビ、カノコイセエビ、シマイセエビのフィロゾーマ幼生の期と各計数形質の関係（マーク：平均，縦棒：範囲）

- （●：イセエビ，△：カノコイセエビ，○：シマイセエビ）
 A：シマイセエビと他の2種で有意差あり
 B：シマイセエビとカノコイセエビで有意差あり
 C：シマイセエビとイセエビで有意差あり
 D：シマイセエビ，カノコイセエビ，イセエビで有意差あり
 $P < 0.05$

間で重なり合いが大きく，IX期のイセエビ以外ではこの数によって3種を区別することは困難であった。

第2胸脚の外肢にある遊泳毛対数では，VII，VIII，X期で3種間に有意差が見られ，これらの期ではシマイセエビが他の2種より多い傾向が見られた（図7-31）。第4胸脚においてもVII期以降で有意差が認められ，VII，VIII期ではシマイセエビが他の2種より多く，IX，X期ではシマイセエビがイセエビより多かった。しかし，第2，4胸脚外肢の遊泳毛対数は3種間でかなりの重複が見られた。

第5胸脚の節数では，全ての期で3種間に有意差が見られなかった。

以上の3種フィロゾーマ幼生の形態を比較した結果，体長範囲，体長に対する頭甲幅の比（CW/BL），第2小顎の基部節前縁にある細毛数を用いることによってIII期のイセエビとカノコイセエビを除く全ての期で3種の幼生を区別することが可能であることが明らかとなった（表7-6）。

7-4-3 考察

フィロゾーマ幼生を同定する際に用いる形質としては，その形質の種内変異が種間変異より十分小さく，種ごとの重なりがないことが重要である。そのことを考慮し，形態を観察した3種のフィロゾーマ幼生の区別に有効な形質について検討したところ，体長，体長に対する頭甲幅の比（CW/BL），第2小顎基部節前縁の細毛数が有効であった。これらの形質を用いることにより，III期を除く全ての期で3種の幼生を区別することが可能である。しかし，今回形態の比較を行った個体数は少なく，特にカノコイセエビでは，VIII期で2個体，X期で1個体のみであり，今後標本数を増やして形態の比較を更に慎重に行う必要がある。

Sekiguchi (1986) は，日本沿岸域に分布する6種の *Panulirus* 属エビについて，後期フィロゾーマ幼生を同定するための形質を提示している。Sekiguchi (1986) は，イセエビ，カノコイセエビ，シマイセエビは胸部幅に対する頭甲幅の長さ（CW/

表7-6. イセエビ，カノコイセエビ，シマイセエビの各フィロゾーマ幼生を区別するための主な形質

期	形質	イセエビ	カノコイセエビ	シマイセエビ
I	体長	1.52 (1.48~1.55)	1.78 (1.76~1.79)	1.78 (1.75~1.82)
	第2小顎の基部節前縁にある細毛数	3 (3)	3 (3)	2 (2)
II	体長	2.07 (2.01~2.14)	2.45 (2.34~2.54)	2.44 (2.34~2.51)
	第2小顎の基部節前縁にある細毛数	3 (3)	3 (3)	1.9 (1~2)
III	第2小顎の基部節前縁にある細毛数	3 (3)	3 (3)	1.9 (1~2)
IV	体長	4.40 (3.90~5.03)	5.23 (5.04~5.53)	5.15 (4.86~5.31)
	CW/BL値	0.412 (0.395~0.433)	0.414 (0.405~0.425)	0.453 (0.444~0.460)
	第2小顎の基部節前縁にある細毛数	2.8 (1~3)	3 (3)	2 (2)
V	体長	5.21 (4.82~5.41)	6.57 (6.15~6.95)	6.13 (5.75~6.53)
	CW/BL値	0.399 (0.382~0.414)	0.414 (0.407~0.422)	0.448 (0.440~0.457)
	第2小顎の基部節前縁にある細毛数	2.9 (1~3)	3.2 (3~4)	2 (2)
VI	CW/BL値	0.379 (0.337~0.404)	0.419 (0.408~0.432)	0.464 (0.434~0.508)
VII	CW/BL値	0.383 (0.363~0.409)	0.434 (0.419~0.450)	0.492 (0.466~0.515)
VIII	CW/BL値	0.373 (0.346~0.393)	0.420 (0.419~0.421)	0.491 (0.466~0.515)
IX	CW/BL値	0.354 (0.335~0.372)	0.394 (0.382~0.408)	0.474 (0.4349~0.493)
X	CW/BL値	0.341 (0.335~0.372)	0.376 (0.376)	0.489 (0.414~0.462)

CW：頭甲幅，BL：体長，値はすべて平均値（括弧内は範囲）

測定した個体数については表3-3（イセエビ），表7-2（カノコイセエビ），表7-4（シマイセエビ）を参照

TW 値) で区別が可能であり、頭甲幅が胸部幅より明らかに狭い幼生はイセエビ、頭甲幅が胸部幅よりわずかに狭い幼生はカノコイセエビ、頭甲幅が胸部幅と同じ程度、あるいはわずかに狭く、かつ頭甲部の形状が長円形である幼生はシマイセエビとしており、今回の調査でもほぼ同様のことが確認できた。しかし、Sekiguchi (1986) による後期幼生とは形態的にどの程度発達した幼生であるのかが不明であり、また頭甲幅と胸部幅の関係についてもあいまいな記述にとどまっている。本研究では、CW/TW 値を用いることによって VII~IX 期幼生で 3 種が、V 期幼生ではシマイセエビと他の 2 種が区別できる可能性のあることが明らかとなった。

Minagawa (1990a) は、飼育によって得たシマイセエビと多くの研究者によって報告された 19 種のほろイセエビ属の初期フィロゾーマ幼生の形態を比較している。Minagawa (1990a) の報告によると、第 2 小顎の基部節前縁にある細毛数について明らかとなっているのは 9 種であり、シマイセエビ幼生のみ 2 本、他の 8 種は 3 本で、初期のシマイセエビ幼生と他の種の幼生を区別するには、第 2 小顎基部節前縁の細毛数が有効であるとしている。本研究でも、V 期までの幼生ではシマ

イセエビとイセエビとカノコイセエビで第 2 小顎基部節前縁の細毛数に違いが認められ、Minagawa (1990a) の報告を確認するものとなった。一方、VI 期以降の幼生では種間の重なりが大きくなり、この形質のみで 3 種を区別することができなくなることも明らかとなった。ただし、個体差が大きいものの、X 期のイセエビ幼生では前縁の細毛数がかなり多くなり、イセエビ幼生の特徴とみなせる可能性がある。

George and Main (1967) は、親エビの外部形態をもとにイセエビ属を 4 群 (I~IV) に分類しており、Minagawa (1990a) はそれら 4 群の初期フィロゾーマ幼生の形態についても、群間での比較を行っている。Minagawa (1990a) は、親エビで分けられた各群内のフィロゾーマ幼生には胸脚の底節背面にある棘と胸脚の外肢基部にある棘の有無に共通性が認められ、これらの形質を組み合わせることにより III 群と IV 群の特定が可能であるが、I 群と II 群では類似しており、これらの群の区別は困難としている。日本沿岸に生息するイセエビ属の 6 種 (イセエビ、カノコイセエビ、シマイセエビ、ニシキエビ、ゴシキエビ、ケブカイセエビ) のうち、イセエビとカノコイセエビは I 群 (イセエビグループ)、シマイセエビは II 群 (シマイセエビ

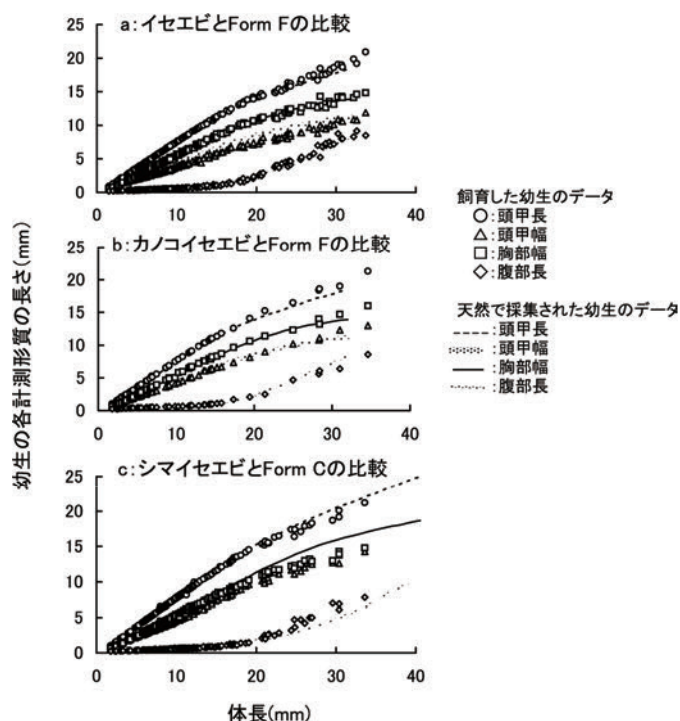


図 7-32. 天然採集された Form F (大島 1942) と飼育で得たイセエビ(a)、カノコイセエビ (b) のフィロゾーマ幼生との相対成長の比較、および天然採集された Form C (Murano 1971) と飼育で得たシマイセエビのフィロゾーマ幼生との相対成長の比較(c) Form C の頭甲幅と胸部幅は一致するので、これらは胸部幅で代表させた

グループ)、他の3種はIV群に入る。I群、II群の3種とIV群の3種とはMinagawa (1990a) の表2にしたがって区別することができる。I群のイセエビ、カノコイセエビとII群のシマイセエビでは、本研究における形態比較の結果により、イセエビとカノコイセエビのIII期以外は区別することが可能となった。したがって、日本沿岸に分布する6種のフィロゾーマ幼生のみが天然での調査で採集されると仮定すると、この中からIII期を除いてイセエビ、カノコイセエビ、シマイセエビを見分けることが可能と考えられる。しかし、実際には数ヶ月から1年もの長期に及ぶイセエビ属フィロゾーマ幼生では、日本沿岸に生息しない種のフィロゾーマ幼生も日本の沿岸から沖合いの水域で採集されることが考えられる。今後、日本近海に分布しない種についても、そのフィロゾーマ幼生の形態が明らかとなっていない場合には、飼育を通じて形態を明らかにし、天然で採集されるフィロゾーマ幼生の同定を確実に行うことができるようにする必要がある。

これまでに日本近海で採集され、種名は明らかにされていないものの形態が報告されているフィロゾーマ幼生として、大島 (1942) のForm E と F, Murano (1971) のForm A, B, C, D, E, 中村 (1975) のType E₁, E₂, E₃がある。野中ら (1989) は、大島のForm E, FはそれぞれMuranoのForm E, Aと形態的に同じとし、また中村の3つのTypeは全て大島のForm Eとして扱っている。野中ら (1989) は、これら5群(大島のForm E と F, MuranoのForm B, C, D)に野中らが採集した別の1群(Form D')を加えた6群のフィロゾーマ幼生について、体長と頭甲部や胸部等の体軀各部との相対成長から各群の種名を推測し、大島のForm F (MuranoのForm A) はイセエビとカノコイセエビの混在、MuranoのForm Cはシマイセエビであり、Form D, D', Eはそれぞれゴシキエビ、ニシキエビ、ケブカイセエビの可能性があると報告している。Yoshimura *et al.* (1999) は、Form Fがイセエビとカノコイセエビの混在であるとしても、イセエビのプエルルス幼生が着底する時期は4月から10月であり、カノコイセエビは10月以降に着底の盛期があることから、フィロゾーマ幼生を採集した時期で種の推測が可能としており、夏に採集される最終期のForm Fのフィロゾーマ幼生はイセエビである可能性が高いとしている。実際に九州の沖合域で夏に採集された3個体のForm Fの最終期幼生が採集後に変態し、イセエビと確認されている。更に、天然で採集されたForm Fの最終期(X期)の体長範囲は28~33 mm (平均体長 31.7 mm) と報告されており

(Yoshimura *et al.* 1999)、この体長範囲は第3章で示した飼育したイセエビX期の体長範囲(27.20~33.70 mm, 表3-3)とほぼ同じである。したがって、Form Fにイセエビが含まれることは現在では疑うところはない。しかし、今回飼育したカノコイセエビとイセエビ幼生の形態を比較したところ、VI期以降のカノコイセエビのCW/BL値は同じ期のイセエビより大きかった。したがって、Form Fがカノコイセエビとイセエビの混在と結論することには疑問が残る。

本研究で飼育した3種のフィロゾーマ幼生の形態を野中ら (1989) が各種に該当すると考えたFormの形態図と比較すると、カノコイセエビはForm Fの体型とほぼ一致するが(図7-32b)、イセエビではForm Fの体型と比較して同じ体長では頭甲幅が狭くなっている(図7-32a)。また、シマイセエビの体型についても、野中ら (1989) がシマイセエビとしたForm Cのそれと比較して、やはり飼育した幼生の頭甲幅はかなり狭い(図7-32c)。Form Fはイセエビであり、Form Cはシマイセエビであるならば、飼育した幼生と天然採集された幼生では頭甲幅に違いがあり、飼育した幼生では頭甲幅が狭くなるという特徴をもつ可能性がある。仮に、Form Fはイセエビとカノコイセエビの混在であるとするなら、飼育したカノコイセエビ幼生と天然採集されたForm Fの幼生では頭甲幅に違いがないということになり、他の2種の場合との整合性がとれなくなる。以上のことから、Form Fはイセエビとカノコイセエビの混在ではなく、カノコイセエビはForm Fに含まれないと考えたほうが妥当であると思われる。ところで、飼育された幼生と天然で採集された幼生の頭甲幅に違いがあるとすると、それぞれの生育環境での適応の結果、あるいは飼育された幼生と天然の幼生の質的な差の表われが要因として考えられる。後者が要因である場合には、飼育条件を更に改良することで飼育された幼生の頭甲幅が天然の幼生のそれに近づくと考えられ、今後飼育条件を検討する上での指標の1つになる可能性があるものと考えられる。

Murano (1971) によるForm Bは、これまで天然で採集された標本数が少なく、種についての検討が進んでいない。しかし、Form BのCW/BL値はForm F(イセエビ)とForm C(シマイセエビ)の中間にあるとされている。今回飼育したカノコイセエビ幼生でもCW/BL値はイセエビ幼生とシマイセエビ幼生の中間にある傾向が認められており、また幼生の頭甲部の最大幅は中心部より前にあるという特徴も一致している。Murano (1971) もまたForm Bについて、イセエビもしくは

カノコイセエビであろうと推定していることから、Murano (1971) による Form B がカノコイセエビである可能性が考えられる。Form B をカノコイセエビの幼生とすると、本研究で飼育したカノコイセエビの CW/BL 値は Form B の値より小さく、飼育した幼生の CW/BL 値が天然で採集した幼生の値より小さくなるということに矛盾が生じない。ただし、Murano (1971) による Form B の体長は最終期の 1 つ前の期で 32.1mm であり、今回飼育したカノコイセエビ幼生と比較して若干大きく、ここで Form B をカノコイセエビと断定することはできない。

イセエビ属フィロゾーマ幼生の形態には種間で類似点が多く、また種内の変異も大きいため、幼生の同定が困難である場合が多い。また、飼育した幼生と天然での幼生には形態面での違いがあるとされており (税所 1966)、飼育によって得られた幼生の形態観察結果を用いて、天然で採集された幼生を同定するには、天然で得た幼生の形態と飼育によって得た幼生の形態の違いをあらかじめ明らかにしておく必要があるが、現在のところこの違いについて詳細に明らかにされたことがない。また前述のように、イセエビ属の幼生の期間は数ヶ月から約 1 年と非常に長く、したがってその分布域は海流によって大きく影響を受けるので、親エビの分布域と幼生の分布域に相違が生じることが推測される。したがって、別の海域に生息する近縁の種の幼生が移送されてくる可能性もあり、幼生の形態と親エビの分布域に関する情報のみで種を同定することは常に困難が伴う。最近、幼生の種を区別する手法として、生化学的手法の有効性が報告されており (白井 1988)、こういった手法を取り入れることにより今後種の同定を確実なものとする必要があるものと考えられる。

第8章 総合討論

8-1 フィロゾーマ幼生のふ化時期の調整

三重県では、イセエビは通常 5 月上中旬と 7 月中下旬の 2 回産卵し、産卵された卵からはそれぞれ 7 月上中旬と 8 月中下旬に幼生がふ化する。しかし、これらの時期以外にも飼育に用いるふ化幼生が得られるとイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育研究をより効率よく行うことができる。イセエビのふ化幼生を得る時期を調整する方法としては、生殖腺の成熟と産卵の時期を制御する方法と、産卵された卵の発生速度を制御する方法の 2 つがある。前者に関しては、これまでに得られているイセエビの生殖腺の成熟と産卵に影響をおよぼす要因についての知見が少なく、産卵の時期を確実に調整することはできなかった。しかしながら、本研究によって雌イセエビの生殖腺の成熟と産卵は水温と日長時間の相互の影響を強く受けること、イセエビを早期産卵させるためには飼育水温の高温化に加えて、産卵させる前の冬季に日長時間を 14 時間程度の長日条件にする必要があることが明らかとなった。単に水温のみを高温化した場合には生殖腺の成熟が抑制された。この知見が得られたことにより、イセエビを確実に早期産卵させることが可能となった。本研究で 12 月上旬から日長時間を 14 時間、飼育水温を 25℃とした場合には、通常より約 2~2.5 ヶ月早い 2 月下旬から 3 月中旬に親イセエビは産卵した。日長時間を 14 時間、水温を 19℃として飼育した場合には、実験終了時の 3 月下旬までに親イセエビは産卵しなかったが、実験終了の時点で雌イセエビの生殖腺は十分に発達した状態となっており、4 月上中旬には産卵するものと推察された。したがって、この条件では自然条件より約 1 ヶ月間産卵を早めさせることができる。

産卵された卵の発生速度を制御する方法に関しては、産卵が起こってから幼生がふ化するまでの期間は水温に強く影響を受け、20~25℃の水温範囲では水温が高いほどふ化するまでの期間が短くなることが明らかにされている(井上 1981)。そして、産卵からふ化までの期間は 20℃では 63 日程度、25℃では 34 日程度と推測されている。したがって、水温と日長時間の調整により 2 月下旬に早期産卵させた卵からは、水温 25℃で抱卵している親イセエビを飼育すると 3 月下旬から 4 月上旬に幼生がふ化する。また自然水温で飼育されたイセエビが 7 月中下旬に産卵した 2 番仔の卵からは、水温 20℃で親イセエビを飼育する

と 9 月下旬から 10 月上旬に幼生がふ化することになる。したがって、現在得られている知見を用いて親イセエビの産卵時期と受精卵の発生速度を調整した場合、ふ化幼生が得られるもっとも長い期間は 3 月下旬から 10 月上旬となり、かなりの長期間ふ化幼生を得ることが可能となる。

フィロゾーマ幼生の飼育時における餌料の 1 つとしてムラサキイガイの生殖腺を用いているが、後述するようにムラサキイガイの産卵周期の関係により冬季から春季には生殖腺を大量に確保することが困難となる。一方、この時期にはイセエビのフィロゾーマ幼生は後期幼生に成長しており、多くのムラサキイガイの生殖腺が必要である。フィロゾーマ幼生が後期幼生になる時期に必要な量のムラサキイガイの生殖腺を確保するためには、ムラサキイガイの生殖腺の確保が容易な夏季から秋季にフィロゾーマ幼生が後期幼生となるように親イセエビの産卵を調整することが 1 つの方法として考えられる。しかしながら、これまでイセエビを 2 月より早く産卵させる試みや、2 番仔を通常の時期の 7 月中下旬より遅く産卵させる試みは行われたことがない。1 月以前に、あるいは 8 月以降にイセエビを産卵させるには、生殖腺の成熟の開始要因や継続要因を把握しておくことが不可欠であるが、本研究ではこれらの要因について明らかにすることはできなかった。今後イセエビの産卵時期を自在に調整するためには、飼育実験を開始する時期を違えて日長時間と水温を調整した実験を行い、これらの点を明らかにしておく必要がある。

イセエビのふ化幼生の飼育に際して、ふ化群によっては飼育後短期間で原因不明の大量への死が発生する場合がある。また、養成された親イセエビからふ化した幼生の飼育時の生残率には親イセエビの飼育方法によって違いが生じることが報告されている(山川ら 1988)。これらのことは、ふ化幼生の質にはばらつきがあり、ふ化群によっては幼生に質的な問題がある可能性があることを示唆している。飼育に用いるふ化幼生の質的評価に関しては、無給時飼育試験の結果や幼生の乾燥重量が指標になる可能性が指摘されているものの(日本栽培漁業協会 1993)、これまでのところ有効な指標は提示されていない。産卵時期の調整、あるいは受精卵の発生速度の調整を行い、通常とは異なる時期にふ化幼生を得る場合には、ふ化幼生の質が不安定となることが十分に考えられるので、親イセエビの養成方法につい

での検討や、ふ化した幼生の質についても検討を加えることが不可欠であろう。

8-2 イセエビのフィロゾーマ幼生の成長

第3章において、イセエビのフィロゾーマ幼生の体長、乾燥重量、および形態の変化や、齢の期間について調査し、フィロゾーマ幼生期全般にわたる幼生の成長の様子を明らかにした。イセエビ類について、フィロゾーマ幼生期全般にわたってこれらの項目が詳しく調査されたことはなく、新しい知見として今後のフィロゾーマ幼生の飼育研究に役立つものと考えられる。

本研究では水温 24℃において約 1 年にもおよぶフィロゾーマ幼生期を 3 段階（初期、中期、後期）に区分することを提案した。また、イセエビのフィロゾーマ幼生の成長段階を更に詳細に区分するためにカノコイセエビ幼生の形態変化の観察結果によって提示した基準を用いて、形態的に 10 期に区分した。イセエビ幼生の飼育に適した条件は幼生の成長とともに変化すると考えられていることから（井上 1981, Matsuda and Yamakawa 1997）、これらの区分にしたがって成長段階ごとに飼育条件の検討を行うことで、幼生期を通じた飼育の安定化を実現できるものと考えられる。また、これら幼生期の区分を天然で採集された幼生にも適用し、天然でのイセエビ幼生の成長にともなう体型や形態の変化、および乾燥重量の変化等について明らかにすることで、飼育された幼生の成長と天然での幼生の成長とを比較、評価することが可能となる。

本研究で提示したフィロゾーマ幼生の成長段階を区分する基準を用いる際に注意すべきことは、フィロゾーマ幼生期を大きく 3 段階に区分した基準は、幼生の成長の変化、および行動の変化に基づいており、ある程度幼生にとっても意味あるものとなっているが、形態的变化に基づいて区分した 10 期は、第 3 章でも記述したようにあくまでも便宜上のものであり、一部の期を除いてフィロゾーマ幼生にとってほとんど意味を持っていないということである。フィロゾーマ幼生の成長にともない形態が変化する主な箇所は、顎と触角、顎脚、胸脚、腹部であるが、腹部を除いて基本的な構造には大きな変化が見られず、本数や節数の増加にとどまっており、幼生の行動に大きく影響をおよぼすような変化ではない。腹部の変化に関しても機能的な変化を伴ったものとは考えられない。したがって、フィロゾーマ幼生の形態変化だけに注目した場合には、意味のある成長区分を行うことは不可能であり、形態変化に加えて行動の変化や

生理的な変化等も勘案して行うことが重要である。しかし、これまで実験に用いる幼生を安定して飼育することができなかったこと、あるいは飼育された幼生の成長や活力が個体によって大きな違いがあったことから、フィロゾーマ幼生の生理的な側面を明らかにするような研究は進展していない。本研究結果の意義として、1 つにはフィロゾーマ幼生を用いた様々な研究を行うことを可能にする幼生の安定飼育が可能になったことを挙げることができる。本研究の飼育技術を用いて、今後生理学的、あるいは行動学的研究等フィロゾーマ幼生を用いた多面的な研究が実施されるようになることを期待する。また、フィロゾーマ幼生を用いた多面的な研究が進展することにより、フィロゾーマ幼生の飼育研究に反映され、更なる飼育技術の向上が実現すると考えられる。

8-3 イセエビのフィロゾーマ幼生の小規模飼育

日本におけるイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育研究が初めて行われたのは 1898 年であり（服部・大石 1899）、研究の歴史は長い。序章で記述したようにフィロゾーマ幼生の飼育は困難で、ふ化幼生の飼育により初めて稚エビが得られたのはその 90 年後の 1988 年のことであった（Yamakawa *et al.* 1989）。この成功以降イセエビの稚エビ生産数は徐々に増加したもの（関根 1995）、幼生の疾病を防止することが困難であることや中後期幼生の飼育に適した条件が不明であること等が原因で、幼生の飼育は依然として不安定であった。特に、脱皮直後に発生するへい死は、イセエビ幼生の止水飼育時における全へい死の半数を占めており、このへい死の防止はイセエビ幼生の生残率向上のために解決すべき重要な課題であった。しかし、本研究により脱皮直後の幼生に対してスプーンですくい取り処理をすることでこのへい死を完全に防止することができることが明らかになり、後期幼生の生残率の向上が実現した。また、本研究においてフィロゾーマ幼生飼育の際の水温、塩分、餌料投与量に関して適した条件を提示し、これらの結果小型水槽を用いた止水飼育では全フィロゾーマ幼生期を通じて幼生をかなり安定して飼育することが可能となった。実際イセエビ幼生の成長を調査することを目的とした第 3 章第 1 節において、本研究で明らかとなった飼育方法を用いることにより、飼育したふ化幼生 10 個体から 5 個体がプエルルス幼生へ変態した。本研究の結果は、これまで問題となっていたフィロゾーマ幼生を用いた飼育実験結果の低い再現性を高めることに貢献できるものと

考えられる。

今後、フィロゾーマ幼生を更に安定して飼育するためには流水式による飼育技術を高める必要がある。その理由として、流水式で飼育された幼生には脱皮直後に発生するへい死が起こりにくいことが挙げられる。止水飼育された幼生をスプーンですくい取り処理することでへい死が防止されるメカニズムは明らかとなっていないが、第4章第5節で記述したように、幼生をスプーンですくい取ることで生じる水流が関与していることが推察された。流水飼育では常に飼育水槽内に水流があり、このことが脱皮直後のへい死の発生を防止していると考えられる。しかし、注水量が少ないときには脱皮直後のへい死が発生する場合もあり、今後流水飼育時の適切な注水量について検討することが必要であろう。また、注水方法の違いや水槽の形状によって水槽内の水流の状況にも変化が生じると考えられることから、幼生を流水飼育する場合には水槽内の水流の様子を確認しておく必要がある。

流水飼育のもう1つの利点としては、一定以上の換水率を保った場合には餌料の投与による飼育水の水質の悪化が起こりにくいので、止水式より飼育環境が安定することを挙げることができる。飼育水温について調査した第4章第2節では、止水飼育された後期幼生の成長は24℃と比較して26℃で劣る結果となったが、これは26℃での飼育環境の悪化が要因となっている可能性も考えられた。また、フィロゾーマ幼生の脱皮直後に発生するへい死の防止策を検討した第4章第5節で止水飼育した場合の飼育水の水質を調査したところ、換水後24時間が経過した飼育水のアンモニア濃度は新鮮海水と比較して約10倍程度に増加しており、長期的には幼生に対して悪影響をおよぼしている可能性は否定できない。

甲殻類幼生の飼育成績を向上させるための重要な条件として餌料の選定と投与条件の選択がある (Smith *et al.* 1993)。イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育によってプエルルス幼生を得ることが可能となった要因は、従来から用いられていた餌料であるアルテミアに加えてムラサキイガイの生殖腺を餌料として用いるようになったことが挙げられており (Yamakawa *et al.* 1989, Kittaka 1994a)、現状ではアルテミアとムラサキイガイ生殖腺を併用することで、もっとも安定したフィロゾーマ幼生の飼育が可能である。しかし、これら餌料の適した投与条件に関しては、初期幼生に対しては若干調査されているものの (井上 1981, Tong *et al.* 1997, 2000a)、中後期幼生への条件はこれまでほとんど明らかになっていない。本研究でも、イセエビ

の初期フィロゾーマ幼生に対するアルテミアノープリウスの好適な投与密度が井上 (1981) が提示したものより小さく、1~3 歳の幼生に対しては0.88~3.21 (N/ml) であることを明らかにしたが、中期以降のフィロゾーマ幼生に対して投与するアルテミアの適密度、およびフィロゾーマ幼生の成長とアルテミアの適サイズの関係等については検討できなかった。また、投与するムラサキイガイの生殖腺の大きさや量についても検討できなかった。イセエビ類のフィロゾーマ幼生は、主に発達した棘を備えた第2胸脚を用いて餌料を捕捉した後、餌料を口器へ運び、咀嚼、摂餌する。したがって、井上 (1981) や Robertson (1968) が報告しているように、餌料の大きさはフィロゾーマ幼生が餌料を得るための重要な条件となる。前述のように、一定以上の換水率を保った流水飼育では、アルテミアを高密度で投与した場合でも飼育水の水質悪化が起こりにくいと考えられるので、流水飼育時のフィロゾーマ幼生へのアルテミア投与条件としては、投与密度より投与サイズが重要となる。イセエビの中後期フィロゾーマ幼生に対してアルテミアを単独で給餌することによってプエルルス幼生へ変態させた事例はこれまでになく、したがって中後期幼生に対してはアルテミアの餌料価値が低下すると考えられているが、フィロゾーマ幼生の成長に伴うアルテミアの適投与サイズが明らかとなっていない状況では、アルテミアの餌料価値を適切に評価することができない。今後流水式の飼育によりフィロゾーマ幼生に投与する際の適したアルテミアのサイズを明らかにし、中後期幼生に対するアルテミアの餌料価値について確認しておく必要がある。一方、ムラサキイガイの生殖腺に関しては、投与量が多い場合には飼育水槽内面の汚れを助長することが考えられるので、適した投与サイズの把握とともに、適した投与量の検討が幼生飼育の安定化のためには重要である。これら餌料の投与条件の検討を進めることにより、現在よりも安定してイセエビ幼生を飼育できる可能性があるものと考えられる。

8-4 イセエビのフィロゾーマ幼生の大量飼育技術の開発

本研究によって小型容器を用いた止水飼育ではイセエビ幼生をかなり安定して飼育することが可能となったことから、今後のイセエビ幼生の飼育研究の方向は、イセエビの増養殖の展開に用いる稚エビを生産するためのフィロゾーマ幼生の大量飼育技術を確立することになる。フィロゾーマ幼生を大量に飼育するためには飼育規模の拡大と飼育の省力化が不可欠であるが、

そのための条件の検討を目的として行う 30～100l 程度の水槽を用いた飼育実験では、飼育する際の適した条件（飼育する幼生の密度、飼育容器の大きさや形状等）についてほとんど明らかになっていないこと、普通飼育水槽は数日～数週間交換されないことで水槽の汚れが原因と考えられる細菌性の疾病が多発すること等により、現状では小型水槽を用いた飼育時より生残率が低い。また、餌料に関してもムラサキイガイ生殖腺は後述するように時期によっては量的な確保が困難であることから、フィロゾーマ幼生の大量飼育に用いる適当な餌料とは言えない。今後、これらの課題の解決を進め、稚エビ生産の安定と生産数の増大を実現させることが急務である。

イセエビのフィロゾーマ幼生に投与する餌料に関して、関根（1995）はフィロゾーマ幼生を大量に飼育するためにはムラサキイガイとアルテミア以外の餌料を開発することが重要であると述べている。冬季から春季にかけてはムラサキイガイの産卵期であり（杉浦 1959）、この時期は生殖腺の成熟が進んでいることから、生殖腺が柔らかく、生殖細胞の溶出により水槽の汚れを助長するので餌料としての利用が難しい。また、産卵期後のムラサキイガイは多くの個体で生殖腺が未発達となり、餌料としての利用ができなくなる。少数の幼生を飼育する場合には、ムラサキイガイを選別することで、餌料として用いることが可能であるが、多くの幼生を飼育する場合には必要量の生殖腺の確保が困難となる。また冬季から春季にかけてはフィロゾーマ幼生が相当に成長していることから、飼育期間中で最も多くの餌料が必要になる時期でもある。したがって、この時期にはムラサキイガイを主な餌料として用いることは困難である。フィロゾーマ幼生の大量飼育に用いる餌料の条件として、幼生がよく摂餌すること、栄養的に安定し優れていることとともに、入手が容易であることが不可欠である。これまで、イセエビのフィロゾーマ幼生に対する餌料として多くの魚種の仔稚魚、動物プランクトン、軟体類の肉片などが試みられてきたが（Kittaka 2000）、これら 3 条件でムラサキイガイとアルテミアに優る餌料は見つかっていない。最近、Kittaka *et al.*（2001）は、大西洋に生息する冷水性のイセエビ類の 1 種であるヨーロッパイセエビ *Palinurus elephas* のフィロゾーマ幼生に対してハタハタ *Arctoscopus japonicus* のふ化仔魚を投与することでプエルルス幼生までの飼育に成功し、ハタハタ仔魚がイセエビ類のフィロゾーマ幼生の餌料として有効である可能性があると報告している。しかし、イセエビ等暖海性のイセエビ類に対してはハタハタ仔魚を用いることができない。今後、ムラサキイガイを

補完する新たな餌料の開発が必要であり、不可欠である。

フィロゾーマ幼生の飼育規模に関して、かつては大量のフィロゾーマ幼生の飼育を行うためにクルマエビ *Maruspenaeus japonicus* やガザミ *Protunus trituberculatus* 等で行われていたような数トン規模の水槽を用いての粗放的な飼育が試みられていたが（野中ら 1969, 野中・松岡 1971）、いずれも数日から数週間の短期的な飼育にとどまっており、また幼生の観察が困難であることからへい死原因についても明らかでない。現在、三重県科技セ水産研究部では数十～百個体程度のフィロゾーマ幼生を群飼育するための水槽として容量が 40l 程度のものを用いているが、このサイズより大きな水槽をフィロゾーマ幼生の飼育水槽として用いることは、フィロゾーマ幼生の観察が十分にできないこと、養成アルテミアとムラサキイガイ生殖腺の安定した供給が困難であること、これら餌料の残餌やフィロゾーマ幼生の脱皮殻の回収が困難であり、また幼生の移槽が難しいため飼育水槽の交換頻度を高めることができず、飼育水槽の管理が不十分になること等から、現状では難しい。Kittaka（2000）もフィロゾーマ幼生を群飼育する水槽には 30～100l 程度の容量の水槽が適当であろうと述べている。したがって、当面は容量 40l 程度のもの、あるいは Kittaka（2000）が用いている 100l 程度までの水槽を用いて、フィロゾーマ幼生の群飼育のための飼育条件の検討を進め、稚エビを安定して得るための技術確立することが必要であろう。この過程を経ることによって、その後のフィロゾーマ幼生の大量飼育を実現するための飼育技術開発の方向を検討することが可能となる。

比較的大きな水槽を用いた群飼育での飼育成績を安定させ、フィロゾーマ幼生の生残率を向上させるためには、用いる飼育水槽での適した飼育条件を解明する必要がある。本研究では小型水槽を用いた幼生飼育の飼育条件を明らかにしたが、塩分に関するものを除いて明らかとなった飼育条件をより大きな水槽での飼育にそのまま適用することはできず、飼育規模が異なれば飼育条件について改めて調査を行う必要がある。例えば、アルテミアの適投与密度は、水槽のサイズや形状によって変化すると考えられる。つまり、アルテミアとイセエビ幼生にはともに走光性があり、水槽のサイズが大きくなるとアルテミアとイセエビ幼生の水槽内での分布が不均一となる。アルテミアとイセエビ幼生が水槽内で同所的に分布する場合にはアルテミア投与密度をかなり小さくすることが可能であるが、分布に違いが見られる場合にはアルテミア投与密度を大きくする必要がある。したがって、本研究によって適した条件が明らかとなった項目

に対しても、幼生を実際に飼育する環境での適した条件を再検討しておく必要がある。

群飼育でのフィロゾーマ幼生の生残率を向上させるための重要な課題として、飼育過程で多発する疾病を防止することがある。現在のところ、疾病発生時の対処として、あるいは疾病の発生防止の方策として抗生物質などの薬剤による薬浴を行うことが唯一の方法である。しかし、薬浴を行うために止水条件とした時には脱皮直後のへい死が発生し、このことが更に生残率を低下させる原因となる。また、薬剤の使用自体が問題になりつつある。今後、フィロゾーマ幼生の群飼育を安定して行うには、薬剤での薬浴を行わない場合でも疾病の発生を少なくできる飼育手法の開発、例えば飼育水槽の交換頻度を高めることや、ムラサキイガイの投与量を必要最小限とするなど飼育水槽の汚れを軽減する方法の検討、疾病の原因細菌の特定や感染経路の確認が必要である。

Igarashi and Kittaka (2000) は、イセエビ類のフィロゾーマ幼生を群飼育する際に注意すべき点として、

- ・ フィロゾーマ幼生と餌料の飼育水槽内での適切な分布を保つための適度な水流
- ・ 飼育水の良好な水質と微生物相を維持するための飼育水への微細藻類の添加
- ・ フィロゾーマ幼生に必須の栄養を供給することができるムラサキイガイの給餌

の3つを挙げている。しかしながら、イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育水槽内における水流に関しては、幼生の分布に影響を与える強さの水流は幼生の生残に悪影響を与える可能性が指摘されている(松田ら 1992)。つまり、イセエビのフィロゾーマ幼生を群飼育すると幼生の走光性によりパッチが形成されるが、それを崩すために水槽内の水流を強くした場合にはフィロゾーマ幼生の生残状況が急速に悪化することが報告され、強い水流がフィロゾーマ幼生の生残に悪影響をおよぼすことが推測されている。したがって、飼育水槽内の水流の強さの設定は、水槽内の幼生の適切な分布を指標として行うのではなく、脱皮直後のへい死の防止、および飼育水の水質の安定を目的として行う方が適当と考えられる。飼育海水への微細藻類の添加に関しては、Igarashi and Kittaka (2000) は *Nannochloropsis oculata* を飼育水 1ml あたり 2×10^6 細胞となるように添加することで飼育水中の細菌相を安定させることが可能であり、その結果フィロゾーマ幼生の生残が良好になるとしている。しかし本研究では、飼育水へ *N. oculata* を添加することによりフィロ

ゾーマ幼生の観察が困難になること、流水飼育では後期幼生で発生する脱皮直後のへい死を防止することができる程度の換水率で注水する必要があることから、*N. oculata* を飼育水へ添加することはしなかった。これまで飼育によりもっとも多くのプエルルス幼生、稚エビを生産している日本栽培漁業協会でも飼育水への *N. oculata* は行われていない (Sekine *et al.* 2000)。現状では飼育海水へ *N. oculata* を添加した場合、添加しない場合のいずれの手法でイセエビのフィロゾーマ幼生を群飼育してもフィロゾーマ幼生の生残率は低く (Shioda *et al.* 1997)、どちらの飼育手法がフィロゾーマ幼生の群飼育に適当であるのかを判断することはできない。今後、群飼育における適切な飼育条件を調査するなかで、*N. oculata* の添加の是非についても検討を加えていくことが必要と考えられる。

フィロゾーマ幼生の飼育によって得られたプエルルス幼生が1齢稚エビに脱皮するまでの生残率は低く、またプエルルス幼生でのへい死の多くは変態後2日以内に起こっている(本研究第6章, Kittaka 2000)。フィロゾーマ幼生の飼育により稚エビを安定して生産するには、プエルルス幼生期でのへい死を軽減する工夫が必要である。プエルルス幼生の変態後2日以内に発生するへい死は、第6章で記述したように変態に伴う生理状態の急激な変化、もしくは不完全な変態が原因となっている可能性があり、前者が原因である場合、生理状態の変化に対応した飼育方法を明らかにすることでへい死を軽減できる可能性がある。例えば、フィロゾーマ幼生からプエルルス幼生への変態は、水温や塩分等の環境条件の変化が刺激となって引き起こされたとの推測が提示されている (Pearce and Phillips 1988)。したがって、変態直後のプエルルス幼生が後期フィロゾーマ幼生と異なる水温や塩分環境に生息する可能性があることから、それに対応した飼育条件の検討が考えられる。後者が原因である場合には、フィロゾーマ幼生期の飼育方法に問題があることになる。つまり、後期フィロゾーマ幼生の飼育条件の検討が進んでいないことが変態したプエルルス幼生の高いへい死率の要因となっているというものである。*Jasus verreauxi* のフィロゾーマ幼生の飼育時にハタハタ仔魚とムラサキイガイ生殖腺を餌料として併用した場合には幼生の栄養状態が改善され、その結果プエルルス幼生での生残率が向上することが報告されている (Kittaka 2000)。今後、イセエビについても後期フィロゾーマ幼生の飼育条件を検討する際には、プエルルス幼生の生残率の向上を評価項目の1つに含めることも必要であろう。

イセエビの増養殖の展開に用いる稚エビの生産をフィロゾ

ーマ幼生の飼育により実現するには、当面はフィロゾーマ幼生の流水式による群飼育の安定化に向けた技術的検討を進める必要があるが、技術的な検討が進んだ際に大きな問題になると考えられることは、稚エビの生産コストである。イセエビのフィロゾーマ幼生期の期間は水温 24～26℃で約 1 年であり、クルマエビやガザミ等の幼生期間が約 1 ヶ月であることを考えると相当に長い。フィロゾーマ幼生の飼育技術が今後向上した場合でも、フィロゾーマ幼生の飼育期間の大幅な短縮は困難であろう。したがって、フィロゾーマ幼生の飼育作業の効率化、省力化のための技術開発が不可欠となる。栽培漁業が全国的に展開されているアワビ類では、採卵から種苗放流までの期間が約 1.5 年とかなり長期間におよぶが、アワビ類の飼育は人工飼料の開発、巡流水槽による省力飼育の確立等によりかなりの省力化と低コスト化が実現されている（岡田・西村 2002）。イセエビでも、人工飼料の開発等を進め、フィロゾーマ幼生の飼育コストの削減を実現することが将来の課題として重要である。

8-5 イセエビ類の増養殖技術の確立に向けて

イセエビ類は価値の高いシーフードであり、多くの国では重要な漁獲対象となっている。しかし、イセエビ類の多くは、すでに資源が最大限に利用されており、一部では乱獲の状態になっている（Booth and Kittaka 2000）。したがって、イセエビ類の増養殖技術の確立は重要な研究テーマである。イセエビ類は稚エビ期以降、環境変化に強く、また一部の冷水性の種を除いて成長が速く、養殖に適しているとされている（Booth and Kittaka 2000）。また、イセエビ類は一部の種を除いて天然海域では大きな移動をしないと考えられている。例えば、1931～1982 年の間に行われたイセエビでの標識放流の結果では、もっとも長い距離を移動した個体の移動距離は 34 km であったと報告されている（田中ら 1988）。したがって、イセエビ類は稚エビを放流し、漁獲サイズになるまで天然海域で成長させた後で漁獲する栽培漁業の対象種としても適している。イセエビ類の養殖や栽培漁業を実現するためには、フィロゾーマ幼生の飼育による稚エビの生産が不可欠であるが、世界中で生息するイセエビ属 19 種のうち、ふ化からプエルルス幼生までのフィロゾーマ幼生期の完全飼育が達成されているのは、本研究で飼育した 3 種とケブカイセエビ（関根・村上 私信）の 4 種にとどまっている。現状では、ほとんどのイセエビ類では全くフィロゾーマ幼生期の飼育研究が行われておらず、今後多くの種でフ

ィロゾーマ幼生の飼育研究が行われ、フィロゾーマ幼生の飼育による稚エビの大量生産の可能性について検討が進むことが望まれる。

増養殖の手段としてフィロゾーマ幼生の飼育による稚エビの生産を行うには、種の選択が重要であり、フィロゾーマ幼生期が短い種では飼育の間における施設上のトラブルの発生や疾病の発生が減少するということが期待できることから、フィロゾーマ幼生期が短い種が有利となる。また、フィロゾーマ幼生期が短い種では稚エビまでの飼育コストが少なくなるという利点がある。イセエビ属のフィロゾーマ幼生期の期間に関しては、本研究で飼育した 3 種では約 10 ヶ月であったが、飼育されたケブカイセエビの期間は 5.5～8 ヶ月（関根・村上 私信）とされており、若干短い。また、ニシキエビでは天然での幼生採集結果からフィロゾーマ幼生期は 3～6.5 ヶ月と推定されており（Dennis *et al.* 2001）、イセエビ属の中では相当に短い種と言える。したがって、ケブカイセエビやニシキエビはイセエビ、カノコイセエビ、シマイセエビより増養殖の対象としては有利な種といえる。今後、これらの種のフィロゾーマ幼生の大量飼育に向けた研究の早急な実施が求められる。

また、ほとんど明らかになっていない天然におけるイセエビ類の再生産機構について調査する上でも、フィロゾーマ幼生の飼育を行うことであらかじめ幼生期の成長と形態変化について明らかにしておくことが重要である。特に、日本周辺ではケブカイセエビ、ニシキエビ、ゴシキエビの 3 種のフィロゾーマ幼生期の形態的特徴が明らかとなっていないので天然採集されたフィロゾーマ幼生の同定を行うことが困難となっている（野中ら 1989）。この意味でも、これらの種の幼生飼育研究について早急に実施する必要がある。

要 約

イセエビの増養殖技術の開発への貢献を目的として、フィロゾーマ幼生の飼育研究の基礎になる成長様式の把握と小型容器を用いた止水飼育に適した条件を調査した。また、雌イセエビの成熟、産卵におよぼす飼育環境の影響、フィロゾーマ幼生の脱皮と変態のタイミングの把握とその制御法、プエルルス幼生期の期間と色素発達におよぼす水温の影響についても調査を行った。さらに、イセエビのフィロゾーマ幼生に対する飼育方法を用いてカノコイセエビとシマイセエビのフィロゾーマ幼生の飼育を行い、それらのフィロゾーマ幼生期における成長様式を明らかにした。

1. 序章

イセエビ類の生活史について概説するとともに、これまでのフィロゾーマ幼生の飼育研究の経過と飼育条件に関する既往知見を整理した。また、三重県科学技術振興センター水産研究部で現在行っているイセエビ幼生の標準的な飼育方法について簡単に説明した。

2. 雌イセエビの成熟、産卵におよぼす飼育水温と日長時間の影響

飼育に用いるふ化幼生を確実に得るため、親イセエビ、特に雌イセエビの生殖腺の成熟と産卵におよぼす水温と日長時間の影響を調査した。生殖腺の成熟が進行していないイセエビを用いて、日長時間として10時間（短日条件）と14時間（長日条件）の2条件、水温として13、19、25℃の3条件を組み合わせた6条件で12月中旬から3月下旬までの約3.5ヶ月間の飼育実験を行ったところ、長日条件ではいずれの水温でも生殖腺の成熟は進行し、成熟の進行は水温が高いほど速くなった。短日条件で飼育したイセエビの生殖腺成熟の様子は水温によって異なり、13℃では生殖腺の成熟は少しずつ進行したが、19、25℃では生殖腺の進行が相当に抑制されていた。これらのことから、イセエビの生殖腺の成熟と産卵は水温だけでなく日長時間にも強く影響を受けており、親イセエビの生殖腺の成熟を確実に進行させるには、日長時間を14時間程度の長日条件とする必要があることが明らかになった。

また、水温25℃において日長時間が10、11.25、12.5、14時間の4条件を設定し、それぞれの環境で12月中旬から3月下

旬まで親イセエビを飼育したところ、14時間の日長時間以外では雌イセエビの生殖腺の成熟は抑制されたが、14時間では生殖腺の成熟はすみやかに進行した。このことから、水温25℃において雌イセエビの生殖腺の成熟が進行する臨界日長時間は12.5時間と14時間の間にあることが明らかとなった。

3. イセエビのフィロゾーマ幼生の成長様式

イセエビのフィロゾーマ幼生の成長の様子を明らかにするため、10個体のふ化幼生を止水式により個別で飼育した。餌料にはアルテミアとムラサキイガイ生殖腺を併用した。飼育水温は日齢130までは26℃とし、日齢131以降は約1週間かけて24℃まで低下させ、以後は飼育が終了するまで24℃を保った。飼育した10個体のふ化時（1齢）の平均体長は1.55mmで、幼生は脱皮を繰り返して次第に成長し、平均体長は10齢で7.69mm（N=10）、20齢で16.30mm（N=7）、25齢で20.95mm（N=4）となった。最初の脱皮による体長の伸長量は約0.5mmで、その後の体長の伸長量は次第に大きくなり、体長5mmで約1mmとなった。以後体長15mm前後まで脱皮あたりの体長の伸長量が約1mmではほぼ一定であったが、体長15mm以上では再び大きくなった。脱皮あたりの体長の伸長量の変化に基づいて、イセエビのフィロゾーマ幼生期を体長5mm前後と15mm前後を境界とする初期、中期、後期の3段階に大きく区分した。各齢の期間は1、2齢で約6日間であり、その後は徐々に長くなった。20齢以降では齢の期間が約2週間ではほぼ一定になった。

飼育した10個体のふ化幼生のうち5個体がプエルルス幼生へ変態し、それら5個体のフィロゾーマ幼生期の期間は245～326日間（平均289.0日間）、齢数は22～29（平均26.2）であった。また、最終齢のフィロゾーマ幼生の体長は28.45～33.05mm（平均30.28mm）であった。

流水式による群飼育を行ったイセエビ幼生を用いて、体長 BL (mm) と湿重量 WW (mg)、乾燥重量 DW (mg) の関係を調査したところ、それらの関係は以下の指数式で表された。

$$WW = 0.0686BL^{2.2023} \quad (R^2 = 0.9966)$$

$$DW = 0.0209BL^{2.1905} \quad (R^2 = 0.9946)$$

湿重量、乾燥重量の測定を行った標本のうちの126個体、1996～1998年に個別飼育した幼生からサンプリングした71個

体のイセエビのフィロゾーマ幼生の形態変化を観察し、カノコイセエビのフィロゾーマ幼生期を形態的に区分する基準にしたがってフィロゾーマ幼生を 10 期に区分した。カノコイセエビ幼生の区分基準ではイセエビの VI 期は体長範囲が相当に大きくなったので、VI 期については前期と後期に更に区分した。これら 10 期のイセエビ幼生の形態的特徴を記述するとともに、各期の幼生を図示した。

4. イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育条件

イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育に適した水温、塩分、アルテミアの投与密度について調査した。また、イセエビ幼生を止水飼育した場合のへい死症例について調査するとともに、全へい死の半数を占めていた脱皮直後のへい死の発生と脱皮時の飼育環境の関係を調査する実験を行った。

20～26℃の水温範囲で 1～4 齢フィロゾーマ幼生のエネルギー効率におよぼす水温の影響を調査したところ、粗成長効率(摂餌によって取り込まれたエネルギーのうち成長に向けられたエネルギーの割合)はいずれの齢においても 26℃でもっとも高く、初期幼生の飼育水温は 26℃が適当であると考えられた。また同じ水温範囲において、フィロゾーマ幼生期全般にわたる脱皮あたりの体長の伸長量、脱皮間隔、日間成長量(脱皮あたりの体長の伸長量/脱皮間隔)を調査し、これらのデータを改良型 Bělehrádek 式 $G = aL^b(T - \alpha)^c(\beta - T)^d$ を用いて解析した。ここで、 G は成長を表す項目(脱皮あたりの体長の伸長量、脱皮間隔、日間成長量)、 L は体長(mm)、 T は水温(℃)、 α 、 β はそれぞれ成長の生物学的下限臨界温度と上限臨界温度(℃)、 a 、 b 、 c 、 d は式の形を決めるパラメーターである。パラメーター a 、 b は体長 15mm 前後で認められる成長の変曲点の前後で変化し、パラメーター c 、 d はフィロゾーマ幼生期を通じて一定と仮定した。また、 α 、 β は体長とともに変化すると仮定した。その結果、幼生の日間成長量は体長 15mm までは 26℃でもっとも大きく、体長 15mm 以上では 24℃でもっとも大きくなると推定された。生残に関しては、初期から中期の幼生では水温と生残率には一定の傾向が見られなかったが、後期幼生では 24℃で高い傾向が認められた。以上のことから、イセエビのフィロゾーマ幼生を飼育する際の適水温は体長 15mm までは 26℃、体長 15mm 以上では 24℃と判断された。

3 齢フィロゾーマ幼生の飼育水の塩分(33PSU)を 21～36PSU の 6 段階に 1～4 日かけて徐々に変化させ、5 齢になるまで各塩分で飼育したところ、30PSU 以上の塩分で飼育した

幼生の成長には塩分による違いは見られなかったが、27PSU 以下の塩分で飼育したフィロゾーマ幼生の成長は 30PSU 以上の塩分で飼育した幼生の成長より劣った。このことから、3～5 齢のフィロゾーマ幼生を飼育する際の適塩分は、成長を指標として考えた場合には 30PSU 以上と考えられた。一方、生残に関しては、21、24PSU でも良好であった。また、ふ化幼生の飼育水の塩分を 33PSU から 21、24PSU へ急激に低下させた場合でも、幼生の成長に若干の悪影響が見られたものの、生残状況は良好であった。したがって、生残に関してはイセエビの初期幼生は 21PSU 程度までの低塩分に対して高い耐性を持つと考えられた。

1～5 齢フィロゾーマ幼生に対して 0.5、1、2、4、6 (N/ml) となるようにアルテミアノープリウスを投与して飼育し、フィロゾーマ幼生の成長、摂餌数、生残におよぼすアルテミア投与密度の影響を調査した。アルテミアの投与密度とフィロゾーマ幼生の日間成長量およびアルテミア摂餌数の関係は von Bertalanffy 式を用いて表現することができた。一定の投与密度まではアルテミアの投与密度はフィロゾーマ幼生の日間成長量とアルテミア摂餌数に影響を与え、アルテミア投与密度が大きいくほど日間成長量は大きく、摂餌数は多くなった。しかし、一定の投与密度以上では日間成長量と摂餌数に差が見られなくなった。von Bertalanffy 式から推定されるフィロゾーマ幼生の日間成長量の上限値の 95%を実現するアルテミア投与密度をフィロゾーマ幼生に対しての一応の適投与密度と考えると、1 齢幼生で飼育水 1ml あたり 0.88 (N/ml)、2 齢幼生で 2.15 (N/ml)、3 齢幼生で 3.21 (N/ml)、4 齢幼生で 4.45 (N/ml) と推定された。本研究で設定した 0.5～6 (N/ml) のアルテミア投与密度では、いずれの密度で飼育された幼生の生残も良好であり、この範囲内ではアルテミア投与密度がフィロゾーマ幼生の生残に影響をおよぼすことはない判断された。

イセエビのフィロゾーマ幼生を止水飼育する際のへい死原因を明らかにするため、へい死症例をいくつかの型に類型化し、各症例の出現頻度を調査した。その結果、全へい死のうちの半数は脱皮直後のへい死が占めていた。その他の症例として、中腸腺の白濁、腸管によるものが全へい死の 15%、脱皮の失敗による脱皮途中でのへい死が 12%、胸脚の壊死によるものが 8%であった。

脱皮直後のへい死の特徴は、脱皮が完全な状態で終了しているにもかかわらずへい死すること、体長が 18mm 以上で発生し、そして体長が大きくなるほど発生率が高くなることであった。

この脱皮直後のへい死は、脱皮直後の幼生をスプーンですくい取り、再び飼育水槽に戻す処理（すくい取り処理）を施すことで完全に防止することが可能であり、この処理を行うことで体長 18mm 以上の後期幼生の生残率を格段に向上させることが可能であった。

5. イセエビのフィロゾーマ幼生の脱皮および変態のタイミングとその制御

フィロゾーマ幼生の生態を理解するための一助にするために、またへい死原因として多数を占める脱皮に関連するへい死の発生原因の究明や発生の防止策を検討するための基礎資料とするために、飼育したフィロゾーマ幼生の脱皮と変態のタイミングを調査した。自然日長条件で飼育した場合、フィロゾーマ幼生はふ化後のしばらくの期間を除いて日の出時刻の前後 1 時間以内に脱皮し、日の出時刻の変化とともに脱皮時刻も変化した。実験室の蛍光灯の消灯・点灯時刻を調整した 3 条件の日長条件で幼生を飼育した場合、いずれの条件においても幼生は蛍光灯の点灯時刻の前後に脱皮し、脱皮のタイミングは蛍光灯の点灯時刻の調整により制御が可能であることが明らかとなった。また、蛍光灯の点灯時刻、あるいは消灯時刻を急激に変化させた場合の脱皮時刻の変化から、フィロゾーマ幼生の脱皮のタイミングは内因的なリズムに制御されていること、この内因リズムは主に日の出時刻に基づいて調整されていることが推測された。

一方、自然日長条件で飼育されたフィロゾーマ幼生は、日没時刻前後にプエルルス幼生へ変態した。人工照明条件では、プエルルス幼生への変態は蛍光灯の消灯時刻前後に起こり、変態のタイミングについても蛍光灯の消灯時刻の調整により制御が可能であった。

6. イセエビのプエルルス幼生の期間と色素発達におよぼす水温の影響

フィロゾーマ幼生の飼育によって得た 50 個体のプエルルス幼生を、変態の翌朝から 16~28℃の水温で 1 齢稚エビへ脱皮するまで止水飼育し、プエルルス幼生の期間とその間の色素発達におよぼす水温の影響を調査した。プエルルス幼生の色素発達過程の観察によって色素の発達を 5 段階に区分し、各色素発達段階および 1 齢稚エビへ到達するまでの期間（ D , 日）と水温（ T , °C）の関係を Bělehrádek 式、 $D = a(T - a)^b$, を用いて解析した。ここで、 a , b は式の形を決めるパラメーターであ

り、 a は計算上の成長の生物学的下限臨界温度（生物学的ゼロ, °C）である。Bělehrádek 式によって推定されたプエルルス幼生への変態から 1 齢稚エビへ脱皮するまでの期間は、16, 20, 24, 26℃ではそれぞれ 40.0, 24.1, 16.3, 11.9 日であった。

三重県志摩市の片田漁港内において人工海藻で作成したコレクターを用いて天然のプエルルス幼生の採集調査を行ったところ、イセエビのプエルルス幼生は 5 月から 11 月の長期間にわたって採集された。このことから、天然でのイセエビのプエルルス幼生の期間は季節的な水温の変動に影響を受けて、相当に広い幅があることが推察された。また、飼育されたプエルルス幼生で区分した 5 段階の色素発達段階を採集したプエルルス幼生の色素状態の調査に適用したところ、採集された際にはほとんどの個体で 3 段階以上になっていた。このことはプエルルス幼生が変態後数日間は沿岸域に着底していないことを示していると考えられた。

7. カノコイセエビ及びシマイセエビのフィロゾーマ幼生の成長と形態変化

カノコイセエビのフィロゾーマ幼生について、ふ化幼生 10 個体を、日齢 100 からは 21 個体を追加して止水式により個別飼育した。飼育方法はイセエビ幼生に対するものと同じとしたが、飼育水温に関しては日齢 110 までは 26.0℃、以後は 24.5℃とした。その結果、日齢 100 から個別飼育した幼生の中から 2 個体がプエルルス幼生へ変態した。それら 2 個体のフィロゾーマ幼生の期間は、281 日と 294 日、最終齢のフィロゾーマ幼生の体長はそれぞれ 32.70mm と 33.50mm であった。また、齢数はそれぞれ 21 と 23 と推定された。流水式により群飼育したフィロゾーマ幼生からサンプリングした 55 個体（体長範囲 1.76~34.60mm）の形態を観察し、フィロゾーマ幼生期を 10 期に区分した。これら 10 期のフィロゾーマ幼生の形態的特徴を記述するとともに、各期の幼生を図示した。

シマイセエビのふ化幼生 10 個体についてもイセエビ幼生と同じ方法で止水式により個別飼育した。飼育水温は、日齢 110 までは 26.0℃、以後は 24.0℃とした。その結果、飼育した 10 個体のうち 2 個体がプエルルス幼生へ変態した。これら 2 個体のフィロゾーマ幼生の期間は 256 日と 294 日、最終齢のフィロゾーマ幼生の体長はそれぞれ 30.80mm と 32.00mm、齢数は 2 個体ともに 23 であった。群飼育したシマイセエビのフィロゾーマ幼生からサンプリングした 215 個体（体長範囲 1.75~

33.60mm) の形態を観察し、カノコイセエビのフィロゾーマ幼生を区分した基準にしたがってシマイセエビのフィロゾーマ幼生期を 10 期に区分した。なお、シマイセエビ幼生においてもイセエビ幼生と同様に VI 期の体長範囲が相当に大きくなったので、VI 期については前期と後期に更に区分した。シマイセエビのフィロゾーマ幼生各期の形態的特徴を記述し、図示した。

カノコイセエビ、シマイセエビ、および第 3 章で観察したイセエビのフィロゾーマ幼生の形態を、10 期に区分した各期ごとに比較したところ、体長範囲、体長に対する頭甲幅の比、第 2 小額の基部節前縁にある細毛数によって III 期を除いて 3 種間に違いがあることが明らかになった。したがって、これらの形質を用いることで 3 種を区別できる可能性があるものと考えられた。

8. 総合討論

本研究によって、ふ化幼生の確実な入手と小型容器によるイセエビフィロゾーマ幼生の安定飼育が可能となった。この結果、イセエビのフィロゾーマ幼生飼育研究の今後の課題は、増養殖に用いる種苗としての稚エビの量産を可能にする幼生の大量飼育技術を確立することになる。総合討論では、イセエビ幼生の群飼育での生残率の向上に向けて解決が必要な課題について整理するとともに、飼育規模の拡大を実現するための研究の方向について論じた。

日本に生息する水産上重要なイセエビ類はイセエビ属の 6 種であるが、これらのうち本研究でカノコイセエビとシマイセエビのフィロゾーマ幼生期の完全飼育に初めて成功した。イセエビ、ケブカイセエビは既に幼生期の完全飼育が達成されており、幼生期の完全飼育が達成されていないのはニシキエビとゴシキエビの 2 種となった。日本の周辺海域で採集されるフィロゾーマ幼生の同定を確実なものとし、天然における再生産機構に関する調査を進めるためには、これらの種のフィロゾーマ幼生の飼育を行い、幼生の成長と形態変化について明らかにすることが必要である。また、ケブカイセエビとニシキエビでは幼生期がイセエビよりも短かく、増養殖に用いる稚エビの量産に有利と考えられることから、これらのフィロゾーマ幼生の大量飼育技術の確立を目指した研究の実施が求められる。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、懇切なご指導とご校閲を賜った京都大学大学院農学研究科 田中 克 教授に深く感謝申し上げます。また、同じくご助言とご校閲を賜った同大学総合博物館 中坊徹次 教授、ならびに同大学 林 勇夫 名誉教授に感謝申し上げます。

東京大学大学院農学生命科学研究科の山川 卓 助教授には研究の計画と実施、結果の解析、論文の作成等全ての面で甚大なご指導とご協力を頂いた。オーストラリアン・フレッシュ R&D コーポレーションの三上 悟 博士には、研究の計画にあたって多くの示唆に富んだご助言を頂いた。ここに厚く御礼申し上げます。

また、この研究は三重県科学技術振興センター水産研究部の西村守央 部長をはじめとする同研究部の職員の方々の長年にわたる暖かい励ましとご協力によるところが大きかった。特に、西村守央 部長には幼生飼育の技術的な指導や論文の校閲に、竹内泰介 研究員には飼育実験の実施と結果解析に、大田幹司 技術員、谷水享子 さんには幼生飼育作業に多大なご協力を頂いた。また、丹羽 誠 前水産研究部長、辻ヶ堂 諦 元水産研究部総括研究員にはイセエビ幼生の飼育研究の機会を与えていただくとともに、技術的なご指導も頂いた。志摩の国漁業協同組合の職員の方々ならびに漁業者の方々には飼育実験に用いるイセエビの採捕について甚大なご協力を頂いた。これらの方々に厚くお礼申し上げます。

水産総合研究センター養殖研究所の小西光一 博士、同センター西海区水産研究所の吉村 拓 室長、同センター栽培漁業部の関根信太郎 主任技術開発官、同センター南伊豆栽培漁業センターの村上恵祐 主任技術開発官には、幼生飼育研究と論文作成について多くの有益なご助言を頂いた。ここに厚くお礼申し上げます。

文 献

- Aiken, D.E. (1980) . Molting and growth. In *'The Biology and Management of Lobsters Vol. 1* (ed. by J.S. Cobb and B.F. Phillips) '. Academic Press, New York, pp. 91-163.
- Aiken, D.E., and S.L. Waddy (1980) . Reproductive biology. In: *'The Biology and Management of Lobsters Vol. 1* (ed. by J.S. Cobb and B.F. Phillips) '. Academic Press, New York, pp. 215-276.
- Aiken, D.E., and S.L. Waddy (1985) . The uncertain influence of spring photoperiod on spawning in the American lobster, *Homarus americanus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**: 194-197.
- Aiken, D.E., and S.L. Waddy (1990) . Winter temperature and spring photoperiod requirements for spawning in the American lobster, *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837. *J. Shellfish Res.*, **9**: 41-43.
- Anger, K. (1990) . Modelling developmental changes in the carbon and nitrogen budgets of larval brachyuran crabs. *Helgoländer Meeresunters*, **44**: 53-80.
- Anger, K., and C.C. Jacobi (1985) . Respiration and growth of *Hyas araneus* L. larvae (Decapoda: Majidae) from hatching to metamorphosis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **88**: 257-270.
- Anger, K., N. Laasch, C. Püschel, and F. Schorn (1983) . Changes in biomass and chemical composition of spider crab (*Hyas araneus*) larvae reared in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **12**: 91-101.
- Anger, K., J. Marms, C. Püschel, and B. Seeger (1989) . Physiological and biochemical changes during the larval development of a brachyuran crab reared under constant conditions in the laboratory. *Helgoländer Meeresunters*, **43**: 225-244.
- 青戸 偕爾 (1977) . 甲殻類の変態. 「変態 現代動物学の課題 5 (日本動物学会編)」, 学会出版センター, 東京, pp. 105-134.
- 青山 雅俊 (1984) . イセエビ幼稚仔に関するニ, 三. 伊豆分場だより, 第214号: 2-5.
- Berry, P. F. (1974) . Palinurid and scyllarid lobster larvae of the Natal Coast, South Africa. *Oceanogr. Res. Inst. Rep.*, **34**: 1-44.
- Bêlehrádek, J. (1926) . Influence of temperature on biological processes. *Nature*, **118**: 117-118.
- Booth, J. D. (1979) . Settlement of the rock lobster, *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae), at Castlepoint, New Zealand. *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.*, **13**: 395-406.
- Booth, J.D. (1994) . *Jasus edwardsii* larval recruitment off the east coast of New Zealand. *Crustaceana*, **66**: 295-317.
- Booth, J.D. (1995) . Phyllosoma reared to settlement. *Lobster Newsletter*, **8**: 1.
- Booth, J.D. (2000) . New Zealand's rock lobster fisheries. In *'Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition* (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) '. Fishing News Books, Oxford, pp. 78-89.
- Booth, J., A. Jeffs, S. Hooker, P. Davies, and C. Zame (1999) . Commercial scale collections of young rock lobster for aquaculture. *World Aquaculture '99 Conference, Sydney* (abstract) .
- Booth, J.D., and J. Kittaka (2000) . Spiny lobster growout. In *'Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition* (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) '. Fishing News Books, Oxford, pp. 556-585.
- Booth, J.D., and B.F. Phillips (1994) . Early life history of spiny lobster. *Crustaceana*, **66**: 271-294.
- Braine, S. J., D.W. Rimmer, and B.F. Phillips (1979) . An illustrated key to the phyllosoma stages of the western rock lobster *Panulirus cygnus* George. *CSIRO Aust. Div. Fish. Oceanogr. Rep.*, **102**: 1-13.
- Brock, J.A. (1990) . オニテナガエビ養殖における疾病と病理. 「世界のエビ類養殖. その基礎と技術 (Claudio Chavez Justo 編)」, 緑書房, 東京, pp. 226-245.
- Brock, J.A. (1993) . A synopsis of pathology, disease, and production problems of cultured Macrobrachium, with an emphasis on experiences in Hawaiian prawn farming. In *'CRC Handbook of Mariculture, 2nd edition Vol. 1. Crustacean Aquaculture* (ed. by J.P. McVay) '. CRC Press, Boca Raton, pp. 361-391.

- Bustamante, R.H., G.K. Reck, B.I. Ruttenberg, and J. Polovina (2000) . The Galapagos spiny lobster fisheries. In 'Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) '. Fishing News Books, Oxford, pp. 210-220.
- Butler, M. J., and W.F. Herrnkind (1991) . Effect of benthic microhabitat cues on the metamorphosis of pueruli of the spiny lobster *Panulirus argus*. *J. Crust. Biol.*, **11**: 23-28.
- Calinski, M.D., and W.G. Lyons (1983) . Swimming behavior of the spiny lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) (Crustacea: Palinuridae) . *J. Crust. Biol.*, **3**: 329-335.
- Chan, T-Y., and P.K.L. Ng (2001) . On the nomenclature of the commercially important spiny lobster *Panulirus longipes femoristriga* (Von Martens, 1872) , *P. hispinosus* Borradaile, 1899, and *P. albigellum* Chan and Chu, 1996 (Decapoda, Palinuridae) . *Crustaceana*, **74**: 123-127.
- Chávez Justo, C., K. Aida, and I. Hanyu (1991) . Effects of photoperiod and temperature on molting, reproduction and growth of the freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57** : 209-217.
- Chittleborough, R.G. (1976) . Breeding of *Panulirus longipes cygnus* George under natural and controlled conditions. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **27**: 499-516.
- Chubb, C.F. (1994) . Reproductive biology: Issues for management. In 'Spiny lobster management (ed. by B.F. Phillips, J.S. Cobb and J. Kittaka) '. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, pp. 181-212.
- Costlow, J.D.Jr, C.G. Bookhout, and R. Monroe (1960) . The effect of salinity and temperature on larval development of *Sesarma cinereum* (Bosc) reared in the laboratory. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, **118**: 183-202.
- Crocos, P.J., and J.D. Kerr (1986) . Factors affecting induction of maturation and spawning of the tiger prawn, *Penaeus esculentus* (Haswell) , under laboratory conditions. *Aquaculture*, **58**: 203-214.
- Deguchi, Y., H. Sugita, and F.I. Kanemoto (1991) . Spawning control of the Japanese spiny lobster. *Mem. Queensl. Mus.*, **31**: 449.
- Dennis, D.M., C.R. Pitcher, and T.D. Skewes (2001) . Distribution and transport pathways of *Panulirus ornatus* (Fabricius, 1776) and *Panulirus* spp. larvae in the Coral Sea, Australia. *Mar. Freshwater Res.*, **52**: 1175-1185.
- Dexter, D.M. (1972) . Molting and growth in laboratory reared phyllosomas of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*. *Calf. Fish Game*, **58**: 107-115.
- Diggles, B.K., G.A. Moss, J. Carson, and C.D. Anderson (2000) . Luminous vivriosis in rock lobster *Jasus verreauxi* (Decapoda: Palinuridae) phyllosoma larvae associated with infection by *Vibrio harveyi*. *Dis. Aquat. Org.*, **43**, 127-137.
- George, R. W. and A.R. Main (1967) . The evolution of spiny lobsters (Palinuridae) : a study of evolution in the marine environment. *Evolution*, **21**: 803-820.
- Gibson, R., and P.L. Baker (1979) . The decapod hepatopancreas. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17**: 285-346.
- Gopalakrishnan, K. (1976) . Larval rearing of red shrimp, *Penaeus marginatus* (Crustacea) . *Aquaculture*, **9**: 145-154.
- Hall, N.G., and R.S. Brown (2000) . Modelling and management: The western rock lobster fishery. In 'Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) '. Fishing News Books, Oxford, pp. 386-399.
- Han, C-H. (1988) . Physiological and reproductive studies on a freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense* (De Haan) . PhD Thesis, the Faculty of Agriculture, the University of Tokyo, Japan.
- Han, C-H., and D.-J. Kim (1993) . Studies on the X-organ of eyestalk and the photoperiod for the control of gonadal maturation in a freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense* (De Haan) . *Bull. Korean Fish. Soc.*, **26**: 76-90.
- Harada, E. (1957) . Ecological observations on the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* (von Siebold) , in its larval and adult life. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **VI**:

- 99-120.
- 服部 他助, 大石 芳三 (1899) . 龍蝦孵化試験第一回報告. 水講試報, **1**: 76-131.
- Herrnkind, W.F., J. Vanderwalker, and L. Barr (1975) . Population dynamics, ecology and behavior of spiny lobster, *Panulirus argus*, of St. John, US. Virgin Islands: habitat and pttren of movement. *Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Cty*, **20**: 31-34.
- Holthuis, L. B. (1991) . Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. *FAO Fish. Synopsis*.
- Igarashi, M.A., and J. Kittaka (2000) . Water quality and microflora and in the culture water of phyllosomas. In 'Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) '. Fishing News Books, Oxford, pp. 533-555.
- Illingworth, J., L.J. Tong, G.A. Moss, and T.D. Pickering (1997) . Upwelling tank for culturing rock lobster (*Jasus edwardsii*) phyllosomas. *Mar. Freshwater Res.*, **48**: 911-914.
- Ingle, R. (1992) . Larval stages of northeastern Atlantic crab – an illustrated key. Chapman and Hall, London.
- Ingle, R.M., and R. Witham (1968) . Biological considerations in spiny lobster culture. *Gulf Carrib. Fish. Inst.*, **22**: 158-162.
- 猪野 峻 (1947) . イセエビ (*Panulirus japonicus* De Hann) の産卵数と産卵回数について. 日本水産学会誌, **13**: 32-33.
- 井上 正昭 (1964) . 蓄養中のイセエビの摂餌量について. 日水誌, **30**: 407-412..
- 井上 正昭 (1965) . イセエビの初期フィロソマの捕食数について. 日水誌, **30**: 902-906.
- 井上 正昭 (1981) . イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育に関する基礎的研究. 神水試論文集 第1集, 91 pp..
- Inoue, M., and M. Nonaka (1963) . Notes on the cultured larvae of the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* (V. SIEBOLD) . *Bull. Jpn. Soc. Fish. Sci.*, **29**: 211-218.
- Inoue, N., and H. Sekiguchi (2001) . Distribution of late-stage phyllosoma larvae of *Panulirus japonicus* in the Kuroshio Subgyre. *Mar. Freshwater Res.*, **52**: 1201-1209.
- Ismael, D., K. Anger, and G.S. Moreira (1997) . Influence of temperature on larval survival, development, and respiration in *Chasmagnathus granulata* (Crustacea, Decapoda) . *Helgoländer Meeresunters*, **51**: 463-475.
- Ito, M., and J. S. Lucas (1990) . The complete larval development of the scyllarid lobster, *Scyllarus demani* Holthuis, 1946 (Decapoda, Scyllaridae) , in the laboratory. *Crustaceana*, **58**: 144-167.
- Johns, D.M. (1981) . Physiological studies on *Cancer irroratus*. I. Effects of temparature and salinity on survival, development rate and size. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **5**: 75-83.
- Johnson, M. W. (1956) . The larval development of the California spiny lobster *Panulirus interruptus* (Randall) with notes on *P. gracilis* (Streets) . *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **29**: 1-19.
- Johnson, M. W. (1968a) . Palinurid phyllosoma larvae from the Hawaiian archipelago (Palinuridae) . *Crustaceana, Suppl.*, **2**: 59-79.
- Johnson, M. W. (1968b) . The phyllosoma larvae of scyllarid lobsters in the Gulf of California and off Central America with special reference to *Evibacus princeps* (Palinuridae) . *Crustaceana Suppl.*, **2**: 98-116.
- Johnson, M. W. (1971a) . On palinurid and scyllarid lobster larvae and their distribution in the South China Sea (Decapoda: Scyllaridae) . *Crustaceana*, **21**: 247-282.
- Johnson, M.W. (1971b) . The palinurid and scyllarid lobster larvae of the tropical eastern Pacific and their distribution as related to the prevailing hydrography. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. California*, **19**: 1-36.
- Jones, C.M., L. Linton, D. Horton, and W. Bowman (2001) . Effect of density on growth and survival of ornate rock lobster, *Panulirus ornatus* (Fabricius, 1798) , in a flow-through raceway system. *Mar. Freshwater Res.*, **52**: 1425-1430.
- 神谷 直明, 山川 卓, 辻ヶ堂 諦 (1986) . イセエビ幼生 (フィロゾーマ) の飼育に関する研究. 昭和60年度三重県水産技術センター事業報告, 36-37.

- 金森 浩吉 (1988) . 和歌山県紀南海域におけるイセエビの資源生態と漁業管理の研究. 昭和61年度和歌山県水産試験場事業報告, 109-209.
- 木下 虎一郎 (1934) . 伊勢蝦のPuerulusと其後の変態に就きて. 動物学雑誌, **46**: 391-399.
- Kittaka, J. (1988) . Culture of the palinurid *Jasus lalandii* from egg stage to puerulus. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**: 87-93.
- Kittaka, J. (1994a) . Larval rearing. In 'Spiny Lobster Management' (ed. by B.F. Phillips, J.S. Cobb and J. Kittaka) . Fishing News Books, Oxford. pp. 402-423.
- Kittaka, J. (1994b) . Culture of phyllosomas of spiny lobster and its application to studies of larval recruitment and aquaculture. *Crustaceana*, **66**: 258-270.
- Kittaka, J. (2000) . Culture of larval spiny lobster.. In '*Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition*' (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) . Fishing News Books, Oxford, pp. 508-532.
- Kittaka, J., and E. Ikegami (1988) . Culture of the palinurid *Palinurus elephas* from egg stage to puerulus. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**: 1149-1154.
- Kittaka, J., M. Imai, and M. Yoshimura (1988) . Culture of a hybrid of spiny lobster genus *Jasus* from egg stage to puerulus. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**: 413-417.
- Kittaka, J., and K. Kimura (1989) . Culture of the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus* from egg to juvenile stage. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**: 963-970.
- Kittaka, J., R. Kudo, S. Onoda, K. Kanemaru, and J.P. Mercer (2001) . Larval culture of the European spiny lobster *Palinurus elephas*. *Mar. Freshwater Res.*, **52**: 1439-1444.
- Koike, T., Y. Morikawa, and M. Maegawa (1995) . Underwater brightness in nighttime and behaviors of Japanese spiny lobsters. *La mer*, **33**: 37-46.
- 倉田 博 (1960) . タラバガニの幼生と稚ガニに関する研究. II ゾエアの摂餌習性. 北海道区水産研究所報告, **21**: 1-8.
- Laubier-Bonichon, A., and L. Laubier (1976) . Reproduction contrôlée chez la crevette *Penaeus japonicus*. FAO Technical Conference on Aquaculture No. FIR: AQ/Conf/76/E.38, i-ii, 1-6.
- Lazarus, B. L. (1967) . The occurrence of phyllosomata off the Cape with particular reference to *Jasus lalandii*. *S. Afr. Div. Sea Fish. Invest. Rep.*, **63**: 1-38.
- Lemmens, J. W. T. J. (1994a) . Biochemical evidence for absence of feeding in puerulus larvae of the western rock lobster *Panulirus cygnus* (Decapoda: Palinuridae) . *Mar. Biol.*, **118**: 383-391.
- Lemmens, J. W. T. J. (1994b) . The Western rock lobster *Panulirus cygnus* (George, 1962) (Decapoda: Palinuridae) : the effect of temperature and developmental stage on energy requirements of pueruli. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **180**: 221-234.
- Lesser, J. H. (1978) . Phyllosoma larvae of *Jasus edwardsii* (Hutton) (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) and their distribution of the east coast of the North Island, New Zealand. *NZ. J. Mar. Freshwater Res.*, **12**: 357-370.
- Lewis, J. B. (1951) . The phyllosoma larvae of the spiny lobster *Panulirus argus*. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.*, **1**: 89-103.
- Lewis, J. B., H.B. Moore, and W. Babis (1952) . The post-larval stages of the spiny lobster *Panulirus argus*. *Bull. Mar. Sci.*, **2**: 324-337.
- Lipcius, R.N., and D.B. Eggleston (2000) . Ecology and fishery biology of spiny lobsters. In '*Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition*' (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) . Fishing News Books, Oxford, pp. 1-41.
- Lipcius, R.N., and W.F. Herrnkind (1982) . Molt cycle alterations in behavior, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Biol.*, **68**: 241-252.
- Lipcius, R.N., and W.F. Herrnkind (1985) . Photoperiodic regulation and daily timing of spiny lobster mating behavior. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **89**: 191-204.
- Lipcius, R.N., and W.F. Herrnkind (1987) . Control and coordination of reproduction and molting in the spiny lobster *Panulirus argus*. *Mar. Biol.*, **96**: 207-214.
- Logan, D.T., and C.E. Epifanio (1978) . A laboratory energy balance for the larvae and juvenile of the American lobster *Homarus americanus*. *Mar. Biol.*, **47**: 381-389.

- Lucas, M.I., G. Walker, D.L. Holland, and D.J. Crisp (1979) . An energy budget for the free-swimming and metamorphosing larvae of *Balanus balanoides* (Crustacea: Cirripedia) . *Mar. Biol.*, **55**: 221-229.
- MacDiarmid, A.B. (1985) . Sunrise release of larvae from the palinurid rock lobster *Jasus edwardsii*. *Mar. Ecol.*, **21**: 313-315.
- MacDiarmid, A.B. (1989) . Moulting and reproduction of the spiny lobster *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae) in northern New Zealand. *Mar. Biol.*, **103**: 303-310.
- MacDiarmid, A.B., and J. Kittaka (2000) . Breeding. In 'Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition' (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) . Fishing News Books, Oxford, pp. 485-507.
- Marinovic, B., J.W.T.J. Lemmens, and B. Knott (1994) . Larval development of *Ibacus peronii* Leach (Decapoda: Scyllaridae) under laboratory conditions. *J. Crust. Biol.*, **14**: 80-96.
- 松田 浩一, 西村 守央・馬場 俊幸 (1992) . イセエビ幼生フィロゾーマの飼育に関する研究 平成 3 年度三重県水産技術センター事業報告, 104-113.
- Matsuda, H., T. Takenouchi, and T. Yamakawa (2001). Effects of temperature on pigmentation and duration of the puerulus stage in *Panulirus japonicus* metamorphosed from cultured phyllosomas, with reference to wild pueruli. *Mar. Freshwater Res.*, **52**: 1451-1457.
- Matsuda, H., T. Takenouchi, and T. Yamakawa (2002). Effects of photoperiod and temperature on ovarian development and spawning of the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus*. *Aquaculture*, **205**: 385-398.
- Matsuda, H., T. Takenouchi, and T. Yamakawa (2003). Diel timing of molting and metamorphosis of *Panulirus japonicus* phyllosoma larvae under laboratory conditions. *Fish. Sci.*, **69**: 124-130.
- Matsuda, H., and T. Yamakawa (1997) . Effects of temperature on growth of the Japanese spiny lobster, *Panulirus japonicus* (V. Siebold) phyllosomas under laboratory conditions. *Mar. Freshwater Res.*, **48**: 791-796.
- Matsuda, H., and T. Yamakawa (2000) . The complete development and morphological changes of larval *Panulirus longipes* (Decapoda, Palinuridae) under laboratory conditions. *Fish. Sci.*, **66**: 278-293.
- McConaughy, J.R. (1985) . Nutrition and larval growth. In 'Larval Growth. Crustacean Issues 2' (ed. by A.M. Wenner) . A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 127-154.
- Meusy, J.-J., and G.G. Payen (1988) . Review. Female reproduction in Malacostracan Crustacea. *Zool. Sci.*, **5**: 217-265.
- Michel, A. (1969) . Les Larves phyllosomas du genre *Panulirus* - Palinuridae - (Crustaces Decapodes) du Pacifique tropical sud et equatorial. *Cah. ORSTOM Oceanogr.*, **7**: 3-19.
- 三重県水産試験場 (1934) . 伊勢蝦孵化飼育に関する研究 昭和 5 年度三重県水産試験場事業報告, 12-14.
- Mikami, S. and J. G. Greenwood (1997a) . Complete development and comparative morphology of larval *Thenus orientalis* and *Thenus* sp. (Decapoda: Scyllaridae) reared in the laboratory. *J. Crust. Biol.*, **17**: 289-308.
- Mikami, S. and J.G. Greenwood (1997b) . Influence of light regimes on phyllosomal growth and timing of moulting in *Thenus orientalis* (Lund) (Decapoda: Scyllaridae) . *Mar. Freshwater Res.*, **48**: 777-782.
- Mikami, S. and F. Takashima (1993) . Development of the proventriculus in larvae of the slipper lobster, *Ibacus ciliatus* (Decapoda: Scyllaridae) . *Aquaculture*, **116**: 199-217.
- Minagawa, M. (1990a) . Early and middle larval development of *Panulirus penicillatus* (Olivier) (Crustacea, Decapoda, Palinuridae) reared in the laboratory. *Res. on Crust.*, **18**: 77-93.
- Minagawa, M. (1990b) . Influence of temperature on survival, feeding and development of larvae of the red frog crab, *Ranina ranina* (Crustacea, Decapoda, Raninidae) . *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**: 755-760.
- Minagawa, M. (1992) . Effects of salinity on survival, feeding, and development of larvae of the red frog crab *Ranina ranina*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**: 1855-1860.

- Minagawa, M. (1993) . Studies on larval rearing of the red frog crab *Ranina ranina* (Crustacea, Decapoda, Raninidae) . PhD Thesis, Tokyo Univ. Fish., Tokyo, Japan.
- Minagawa, M. (1994) . Effects of photoperiod on survival, feeding and development of larvae of the red frog crab, *Ranina ranina*. *Aquaculture*, **120**: 105-114.
- Minagawa, M. (1997) . Reproductive cycle and size-dependent spawning of female spiny lobsters (*Panulirus japonicus*) off Oshima Island, Tokyo, Japan. *Mar. Freshwater Res.*, **48**: 869-874.
- Minagawa, M., J.-R. Chiu, and M. Murano (1993) . Developmental changes in body weight and elemental composition of laboratory-reared larvae of the red frog crab, *Ranina ranina* (Decapoda: Brachyura) . *Mar. Biol.*, **116**: 399-406.
- Minagawa, M., and M. Murano (1993) . Effects of prey density on survival, feeding rate and development of zoeas of the red frog crab *Ranina ranina* (Crustacea, Decapoda, Raninidae) . *Aquaculture*, **113**: 91-100.
- Minagawa, M., and M. Sano (1997) . Oogenesis and ovarian development cycle of the spiny lobster *Panulirus japonicus* (Decapoda: Palinuridae) . *Mar. Freshwater Res.*, **48**: 875-887.
- 皆川 恵, 隆島 史夫 (1996) . 脱皮と成長. 「エビ・カニ類の増養殖 基礎科学と生産技術 (橘高二郎, 隆島史夫, 金沢昭夫編)」, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 64-89.
- Moe, M.A. (1991) . Lobsters – Florida, Bahamas, the Caribbean. Green Turtle Publications, Plantation, Florida. 511 pp..
- Mootz, C.A., and C.E. Epifanio (1974) . An energy budget for *Menippe mercenaria* larvae fed *Artemia* nauplii. *Biol. Bull.*, **146**: 44-55.
- Morioka, Y., C. Kitajima, and G. Hayashida (1988) . Oxygen consumption, growth and calculated food requirement of the swimming crab *Protunus trituberculatus* in its early developmental stage. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54**: 1137-1141.
- Moss, G.A., L.J. Tong, and J. Illingworth (1999) . Effects of light intensity and food density on the growth and survival of early-stage phyllosoma larvae of the rock lobster *Jasus edwardsii*. *Mar. Freshwater Res.*, **50**: 129-134.
- Munro, J.L. (2000) . Fisheries for spiny lobsters in the tropical Indo-West Pacific. In '*Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition* (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) '. Fishing News Books, Oxford, pp. 98-104.
- Murano, M. (1971) . Five forms of palinurid phyllosoma larvae from Japan. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **XIX** : 17-25.
- 永井 博 (1956) . イセエビの交尾・産卵について. 水産増殖, **4**: 9-11.
- 中村 和夫 (1975) . 徳島県沿岸で採集されたイセエビ属フィロソマの体形について. 栽培技研, **4**: 1-8.
- Nakamura, K. (1987) . Biological clock supposed to be in the optic ganglion of the prawn. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53**: 727-731.
- 中村 薫 (1988) . 甲殻類の日周活動—特にクルマエビの摂餌活動. 「水産動物の日周活動. 水産学シリーズ 69 (羽生功, 田端満生編)」, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 1-34.
- Nakamura, K. (1988) . Photoperiod influence on molting cycle and maturation of the prawn *Penaeus japonicus*. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, **37**: 135-139.
- Nakamura, K. (1994) . Maturation. In '*Spiny lobster management* (ed. by B.F. Phillips, J.S. Cobb and J. Kittaka) '. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, pp. 374-383.
- Naylor, E. (1988) . Rhythmic behaviour of decapod crustaceans. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **59**: 177-199.
- Nelson, K. (1986) . Photoperiod and reproduction in lobsters (*Homarus*) . *Amer. Zool.*, **26**: 447-457.
- Nelson, K., D. Hedgecock, and W. Borgeson (1983) . Photoperiodic and ecdysial control of vitellogenesis in lobsters (*Homarus*) (Decapoda, Nephropidae) . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40** : 940-947.
- Nelson, S.G., A.W. Knight, and H.W. Li (1977) . The metabolic cost of food utilization and ammonia production by juvenile *Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea: Palaemonidae) . *Comp. Biochem. Physiol.*, **57A**: 67-72.

- 日本海洋学会 (1990) . 海洋観測指針 (気象庁編) . 大東印刷工業株式会社, 東京, 428 pp..
- 日本栽培漁業協会 (1993) . イセエビ種苗生産検討会資料 (日本栽培漁業協会南伊豆事業場) . イセエビ種苗生産技術開発 (研究資料 No.55), 41-126.
- 日本栽培漁業協会 (1996) . 種苗生産技術の開発 (イセエビ) . 平成6年度日本栽培漁業協会事業報告, 185-189.
- Nishida, S., B.D. Quigley, J.D. Booth, T. Nemoto, and J. Kittaka (1990) . Comparative morphology of the mouthparts and foregut of the final-stage phyllosoma, puerulus, and postpuerulus of the rock lobster *Jasus edwardsii* (Decapoda: Palinuridae) . *J. Crust. Biol.*, **10**: 293-305.
- Nishida, S., Y. Takahashi, and J. Kittaka (1995) . Structural changes in the hepatopancreas of the rock lobster, *Jasus edwardsii* (Crustacea: Palinuridae) during development from the puerulus to post-puerulus. *Mar. Biol.*, **123**: 837-844.
- 西村 守央 (1995) . フィロゾーマ飼育記. さいばい (日本栽培漁業協会発行), **74**: 18-21.
- 西村 守央・神谷 直明 (1985) . イセエビの種苗生産に関する研究 III. 昭和 58 年度三重県水産技術センター事業報告, 1-6.
- 野中 忠, 大島 泰雄, 平野 礼次郎 (1958) . イセエビのフィロゾーマの飼育とその脱皮について (予報) . 水産増殖, **V**: 13-15.
- 野中 忠, 松岡 玳良, 佐々木 正 (1969) . イセエビ幼生の飼育. 昭和 43 年度静岡水試事業報告, 144-146.
- 野中 忠, 松岡 玳良 (1971) . イセエビ幼生の飼育. 昭和 45 年度静岡水試事業報告, 96-97.
- 野中 忠, 幡谷 雅之, 青山 雅俊, 山本 健一郎 (1989) . 日本近海のイセエビ属 *Phyllosoma* の相対成長. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**: 605-612.
- 野中 忠, 伏見 浩, 影山 佳之, 佐々木 正 (1980) . イセエビ属 *プエルルス* の採集についての二, 三. 静岡水試研報, **14**: 43-52.
- Nonaka, M., H. Fushimi, and T. Yamakawa (2000) . The spiny lobster fishery in Japan and restocking. In '*Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition*' (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) . Fishing News Books, Oxford, pp. 221-242.
- Norman, C. P., H. Yamakawa, and T. Yoshimura (1994) . Habitat selection, growth rate and density of juvenile *Panulirus japonicus* (Von Siebold, 1824) (Decapoda, Palinuridae) at Banda, Chiba Prefecture, Japan. *Crustaceana*, **66**: 366-383.
- 岡田 弥一郎, 久保 伊津男, 高木 和男 (1947) . イセエビの研究 III. イセエビの産卵回数に就いて. 動物学雑誌, **57**: 27-28.
- 岡田 一宏, 西村 守央 (2002) . 巡流水槽を用いたクロアワビ当歳貝の直播き飼育と強通気による飼育管理の省力化. 栽培技研, **30**: 15-20.
- Ong, K.S. (1967) . A preliminary study of the early larval development of the spiny lobster *Panulirus polyphagus* (Herbst) . *Malaysian Agric. J.*, **46**: 183-190.
- 大島 泰雄 (1936) . イセエビのフィロゾーマの初期における食性について. 水産学会報, **7**: 16-21.
- 大島 泰雄 (1942) . イセエビ属のフィロゾーマに就いて. 水産学会報, **9**: 36-44.
- 大島 泰雄, 井上 正昭, 小津寿郎, 高橋玄宣 (1960) . イセエビの蓄養について. 水産増殖, **7**: 11-24.
- 大森 信, 池田 勉 (1976) . 動物プランクトンの呼吸と排泄. 「動物プランクトン生態研究法」, 共立出版, 東京, pp. 145-176.
- Pearce, A.F., and B.F. Phillips (1988) . ENSO events, the Leeuwin Current, and larval recruitment of the western rock lobster. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **45**: 13-21.
- Phillips, B.F. (1981) . The circulation of the southeastern Indian Ocean and the planktonic life of the western rock lobster. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **19**: 11-39.
- Phillips, B.F., P.A. Brown, D.W. Rimmer, and D.D. Reid (1979) . Distribution and dispersal larvae of the western rock lobster, *Panulirus cygnus*, in the south-eastern Indian Ocean. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **30**: 773-783.
- Phillips, B.F., C.F. Chubb, and R. Melville-Smith (2000) . The status of Australia's rock lobster fisheries. In '*Spiny Lobsters Fisheries and Culture, 2nd edition*' (ed. by B.F. Phillips and J. Kittaka) . Fishing News Books, Oxford,

- pp. 45-77.
- Phillips, B.F., J.S. Cobb, and R.W. George (1980) . General biology. In *'The Biology and Management of Lobsters, Vol. I* (ed. by J.S. Cobb and B.F. Phillips) '. Academic Press, New York, pp. 1-82.
- Phillips, B.F., and P.S. McWilliam (1986) . The pelagic phase of spiny lobster development. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 2153-2163.
- Phillips, B.F., and L. Olsen (1975) . Swimming behaviour of the puerulus larvae of the western rock lobster. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **26**: 415-417.
- Phillips, B.F., and A.N. Sastry (1980) . Larval ecology. In *'The Biology and Management of Lobsters, Vol. II* (ed. by J.S. Cobb and B.F. Phillips) '. Academic Press, New York, pp. 11-57.
- Prasad, R.R., and P.R.S. Tampi (1959) . On a collection of palinurid phyllosomas from the Laccadive Seas. *J. Mar. Biol. Ass. India*, **1**: 143-164.
- Prasad, R. R., P. R. S. Tampi, and M. J. George (1975) . Phyllosoma larvae from the Indian Ocean collected by the Dana expedition 1928-1930. *J. Mar. Biol. Ass. India*, **17**: 56-107.
- Quackenbush, L. S. (1994) . Lobster reproduction: a review. *Crustaceana*, **67**: 82-94.
- Quackenbush, L. S., and W.F. Herrnkind (1983) . Regulation of the molt cycle of the spiny lobster, *Panulirus argus* effect of photoperiod. *Comp. Biochem. Physiol.*, **76A**: 259-263.
- Radhakrishnan, E.V., and M. Vijayakumaran (1993) . Early larval development of the spiny lobster *Panulirus homarus* (Linnaeus, 1758) reared in the laboratory. *Crustaceana*, **68**: 151-159.
- Reed, P.H. (1969) . Culture methods and effects of temperature and salinity on survival and growth of Dungeness crab (*Cancer magister*) larvae in the laboratory. *J. Fish. Res. Board Can.*, **26**: 389-397.
- Rice, P. R., and K.B. Armitage (1974) . The influence of photoperiod on processes associated with molting and reproduction in the crayfish *Orconectes nais* (Faxon) . *Comp. Biochem. Physiol.*, **47A**: 243-259.
- Rimmer, D.W., and B.F. Phillips (1979) . Diurnal migration and vertical distribution of phyllosoma larvae of the western rock lobster *Panulirus cygnus*. *Mar. Biol.*, **54**: 109-124.
- Ritar, A.J. (2001) . The experimental culture of phyllosoma larvae of southern rock lobster (*Jasus edwardsii*) in a flow-through system. *Aquacultural Engineering*, **24**: 149-156.
- Robertson, P. B. (1968) . The complete larval development of the sand lobster, *Scyllarus americanus* (Smith) , (Decapoda: Scyllaridae) in the laboratory, with notes on larvae from the plankton. *Bull. Mar. Sci.*, **18**: 294-342.
- Rothlisberg, P.C. (1979) . Combined effects of temperature and salinity on the survival and growth of the larvae of *Pandalus jordani* (Decapoda: Pandalidae) . *Mar. Biol.*, **54**: 125-134.
- Saisho, T. (1962) . Notes on the early development of phyllosoma of *Panulirus japonicus*. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, **11**: 18-23.
- 税所 俊郎 (1966) . フィロゾーマ幼生に関する海洋生物学的研究. 鹿児島大学水産学部紀要, **15**: 177-239.
- 税所 俊郎, 福元 覚 (1995) . 薩南海域におけるイセエビ類の分布と黒潮の影響. イセエビの棲み分けに及ぼす黒潮の効果に関する一考察. 鹿児島大学水産学部紀要, **44**: 1-13.
- Saisho, T. and K. Nakamura (1960) . On the early development of phyllosomas of *Ibacus ciliatus* (Von Siebold) and *Panulirus longipes* (A. Milne Edwards) . *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, **9**: 84-90.
- Sekiguchi, H. (1986) . Identification of late-stage phyllosoma larvae of the scyllarid and palinurid lobsters in the Japanese waters. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **52**: 1289-1294.
- 関口 秀夫 (1988a) . フィロゾーマ幼生研究から派生する諸問題. 日本ベントス研究会誌, **33/44**: 1-16.
- 関口 秀夫 (1988b) . イセエビ *Panulirus japonicus* (Von Siebold) の地理分布をめぐって. 水産海洋研究, **52**: 160-168.
- 関口 秀夫 (1989) . なぜ, *Panulirus japonicus* (イセエビ) は琉球列島には生息していないのか. 水産海洋研究, **53**:

- 315-318.
- Sekiguchi, H. (1990) . Four species of phyllosoma larvae from the Mariana waters. *Bull. Jpn Soc. Fish. Oceanogr.*, **54**: 242-248.
- Sekiguchi, H. (1991) . Two forms of *Panulirus longipes femoristriga* (Crustacea, Palinuridae) from Ogasawara waters, Japan. *Prod. Jpn Soc. Syst. Zool.*, **44**: 15-25.
- Sekiguchi, H. (1997) . Larval recruitment processes of Japanese spiny lobsters: a hypothesis. *Bull. Mar. Sci.*, **61**: 43-55.
- Sekiguchi, H., and N. Inoue (2002) . Recent advances in larval recruitment processes of scyllarid and palinurid lobsters in Japanese waters. *J. Oceanogr.*, **58**: 747-757.
- 関根 信太郎 (1995) . イセエビの種苗生産の現状. さいばい (日本栽培漁業協会発行), **74**: 22-26.
- Sekine, S., Y. Shima, H. Fushimi, and M. Nonaka (2000) . Larval period and molting in the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus* under laboratory conditions. *Fish. Sci.*, **66**: 19-24.
- Serfling, S. A., and R.F. Ford (1975) . Ecological studies of the pueruli larval stage of the California spiny lobster, *Panulirus interruptus*. *Fish. Bull.*, **73**: 360-377.
- 白井 滋 (1998) . DNA によるイセエビ幼生の種判別. 養殖, 1998 年 9 月号. 88-90.
- Simth, L.L., J.E. Fox, and G.D. Treece (1993) . Intensive Algae culture techniques. In 'CRC Handbook of Mariculture, 2nd edition Vol. 1. Crustacean Aquaculture' (ed. by J.P. McVay) . CRC Press, Boca Raton, pp. 3-14.
- Sioda, K., M.A. Igarashi, and J. Kittaka (1997) . Control of water quality in the culture of early stage phyllosoma of *Panulirus japonicus*. *Bull. Mar. Sci.*, **61**: 177-189.
- 静岡県水産試験場 (1931) . 龍蝦人工孵化飼育試験. 昭和 5 年度静岡県水産試験場事業報告, 177-197.
- 末広 喜与一・植松 辰美 (1976) . ヒメダカにおける摂食行動の社会的促進 II. 社会的促進率の経時変化の再検討. 日生態会誌, **26**: 13-22.
- 杉浦 靖夫 (1959) . ムラサキイガイの生殖腺の周年変化と性現象について. 日水誌, **25** : 1-6.
- 村主 昭也 (1965) . イセエビ幼生飼育試験. 昭和 38 年度三重県水産試験場事業報告, 131-134.
- Sweeny, B.W., and R.L. Vannote (1978) . Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypotheses. *Science NY*, **200**: 444-446.
- Takahashi, M., and T. Saisho (1978) . The complete larval development of the scyllarid lobster, *Ibacus ciliatus* (von Siebold) and *Ibacus novemdentatus* Gibbes in the laboratory. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, **27**: 305-353.
- Takahashi, Y., S. Nishida, and J. Kittaka (1994) . Histological characteristics of fat bodies in the puerulus of the rock lobster *Jasus edwardsii* (Hutton, 1975) (Decapoda, Palinuridae) . *Crustaceana*, **66**: 318-325.
- Tamm, G.R., and J.S. Cobb (1976) . Diel ecdysis rhythms in juvenile lobsters *Homarus americanus*. *J. Fish. Res. Board Can.*, **33**: 819-821.
- 田中 次郎・井上 正昭・野中 忠 (1988) . イセエビ増殖場造成計画. 「沿岸漁場整備開発事業増殖場造成計画指針, マダイ・イセエビ編, 昭和 63 年度版」, 全国沿岸漁業振興開発協会, 東京, pp. 197-362.
- Templeman, W. (1936) . The influence of temperature, salinity, light and food conditions on the survival and growth of the larvae of the lobster (*Homarus americanus*) . *J. Biol. Board Can.*, **2**: 485-497.
- Thomas, L.R. (1966) . Moulting behaviour of the western Australian crayfish *Panulirus cygnus* George (Decapoda Reptantia) . *Crustaceana*, **11**: 111-112
- Tong, L.J., G.A. Moss, M.M. Paewai, and T.D. Pickering (1997) . Effect of brine-shrimp numbers on growth and survival of early-stage phyllosoma larvae of the rock lobster *Jasus edwardsii*. *Mar. Freshwater Res.*, **48**: 935-940.
- Tong, L.J., G.A. Moss, and M.P. Paewai (2000a) . Effect of brine shrimp size on the consumption rate, growth, and survival of early stage phyllosoma larvae of the rock lobster *Jasus edwardsii*. *NZ J. Mar. Freshwater Res.*, **34**: 469-473.
- Tong, L.J., G.A. Moss, M.P. Paewai, and T.D. Pickering (2000b) . Effect of temperature and feeding rate on the

- growth and survival of early and mid-stage phyllosomas of the spiny lobster *Jasus edwardsii*. *Mar. Freshwater Res.*, **51**: 235-241.
- Waddy, S.L., D.E. Aiken, and W.W. Young-Lai (1990). Scotophase influences timing of the metamorphic molt in larval American lobsters (*Homarus americanus*). *Amer. Soc. Zool.*, **30**: 129A.
- 渡辺 研一・吉水 守・尾花 博幸・鎌田 研一・杉澤 輝文・澤辺 智雄・絵面 良男 (1999). ハナサキガニ幼生の大量死に関する細菌学的研究 ―原因菌の性状と病原性―. 北大水産彙報, **50**: 19-32.
- Waterman, T.H. (1961). Light sensitivity and vision. In 'The physiology of Crustacea. Vol. II. Sense organs, integration, and behavior' (ed. by T.H. Waterman). Academic Press, New York, pp. 1-64.
- 山川 卓 (1997). イセエビの資源評価と漁業管理. 三重水技セ研報, **7**: 1-96.
- Yamakawa, T., and H. Matsud (1997). Improved Bêlehrádek equation for comprehensive description of the relationship between environmental factors and the rate of metabolic function. *Fish. Sci.*, **63**: 725-730.
- 山川 卓・松田 浩一・辻ヶ堂 諦 (1987). イセエビ幼生 (フィロゾーマ) の飼育に関する研究. 昭和 61 年度三重県水産技術センター事業報告, 77-78.
- 山川 卓・松田 浩一・辻ヶ堂 諦 (1988). イセエビ幼生 (フィロゾーマ) の飼育に関する研究. 昭和 62 年度三重県水産技術センター事業報告, 73-74.
- Yamakawa, T., M. Nishimura, H. Matsuda, A. Tsujigadou, and N. Kamiya (1989). Complete larval rearing of the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**: 745.
- 山下 洋 (1991). エネルギー収支. 「魚類の初期発生. 水産学シリーズ 83 (田中 克編)」, 厚生社厚生閣, 東京, pp. 71-85.
- 八塚 剛 (1960). タイワンガザミ zoea 幼生の飼育. I. 餌料密度と捕食量. 水産増殖, **7**: 37-42.
- 米澤 勝衛, 佐々木 義之, 今西 茂, 藤井 宏一 (1988). ノンパラメトリック法. 「生物統計学」, 朝倉書店, 東京, pp. 107-118.
- 吉村 拓 (2001). イセエビ *Panulirus japonicus* の水産生物学的研究. 月刊海洋, 号外 26 号, 230-236.
- Yoshimura, T., and H. Yamakawa (1988). Microhabitat and behavior of settled pueruli and juveniles of the Japanese spiny lobster *Panulirus japonicus* at Kominato, Japan. *J. Crust. Biol.*, **8**: 524-531.
- Yoshimura, T., H. Yamakawa, and E. Kozasa (1999). Distribution of final stage phyllosoma larvae and free-swimming pueruli of *Panulirus japonicus* around the Kuroshio Current off southern Kyusyu, Japan. *Mar. Biol.*, **133**: 293-306.
- Yoshimura, T., H. Yamakawa, and C.P. Norman (1994). Comparison of hole and seaweed habitats of post-settled pueruli and early benthic juvenile lobsters, *Panulirus japonicus* (Von Siebold, 1824). *Crustaceana*, **66**: 356-365.



この印刷物は古紙配合率100%再生紙と環境にやさしい植物性大豆インキを使用しています。