

第2章 ズワイガニの飼育条件下における生態

本種の生態に関する調査を、漁場において資源生物学的手法を用いて行うことには多くの困難が伴い、浮遊幼生期の生活期間や移送・拡散、着底初期稚ガニの分布・移動、成長・年齢および産卵様式などの解明は不十分な段階にとどまっている。それらの疑点を解明するための手段としては飼育実験があり、これまでも若干の飼育実験が行われている。その結果、幼生の生活史（山洞1969, 1972, 今1970, 本尾・皆川・永田1972, 松田・兼田1974）若齢期の脱皮・成長（今・難波1968, 山洞1971, 1973, 松田・兼田1974）および産卵（今・難波1968, WATSON 1972, 竹下・松浦1980, 松田1983）に関するかなりの知見が得られている。しかし、本種は孵出から成体までの成長に長期間を要すること、飼育は低水温で行われるため水温の調整を行う必要があること等から、これらの飼育実験は比較的短期間に限られている。産卵行動や産卵回数、あるいは脱皮による成長、各齢期の生活期間等の知見を得るためには、長期間の飼育観察が必要であるが、孵出幼生から成体に至るまでの一貫した飼育事例はなく、このような事項に関する研究の報告は見当たらない。

飼育という特殊な環境条件のもとで得られた結果が、天然における正常な生態を示すものか否かについては疑問の余地があり、特に成長に関しては問題点が指摘されておりである。（倉田1960, 今1980, 鈴木1982）。しかし、天然での疑問を吟味するためには、その時点で考えられる最適条件下で十分な配慮が行われた飼育実験の結果が有力な手掛かりとなるであろうし、時にはそれが唯一の解明を与える手段となる場合もある。

このような考え方から、室内水槽で長期間の飼育を試み、産卵・孵出と幼生から成体までの育成経過から、産卵様式や脱皮と成長等に関する基礎的な知見を明らかにするとともに、本種の繁殖生態に関する野外調査の結果について、飼育観察の結果から検討する。

第1節 外仔卵の胚発生

天然における外仔卵の産卵から幼生孵出までの抱卵期間は前章に記述したとおりで、未成体から成体への脱皮直後に行われる初回の産卵による外仔卵と、2回目以降の産卵による外仔卵は、胚発生の過程で時間的に相違することが推察された。すなわち、初産卵ガニの抱卵期間は約18カ月であるのに対し、経産卵ガニのそれは約12カ月であり、前者より6カ月短いことが示された。本実験では、経産卵ガニの外仔卵について胚発生過程を検討した。

材料および方法

実験に供した材料は、天然で採集された雌成体を室内水槽で飼育中に産出された卵を用いた。外仔卵の採取は、親個体の死亡や卵の流失等があった同一の親個体からの標本の採取が継続的にできなかったため、3月10日前後に産卵したとみられる複数の親個体から行った。外仔卵の採取は1985年4月26日（産卵日を3月10日とすると47日経過した卵）から開始し、初めの1カ月は1週間に1回、その後の5カ月間は2週間に一回、さらにその後の2カ月は1カ月に1回の間隔で行った。採取した卵は、ブアン液およびホルマリン液で固定した。卵の観察は、ブア

ン液で固定した卵を透徹およびヘマトキシリン染色して暗視野顕微鏡下で行った。胚の発生段階の区分は今（1976）の方法を用い、産出時から孵出時までの発生過程を7段階に区分し、各段階に至るまでの積算水温と経過日数を記録した。外仔卵の採取を行った親ガニの飼育方法は第3節に記述する。

結 果

室内水槽で飼育中の経産卵ガニから採取した卵の胚発生について、産出から経過日数、水温、ならびに孵出までの発生経過を表15に示した。産出後47日（第2期）、原口が細胞に密集した白い部分として出現する。96日（第3期）、長楕円形の胚盤が形成される。128日（第4期）、

表15 外仔卵発生段階と産卵後の経過日数および水温

月/日	産卵からの経過日数(日)	平均水温(°C)	積算水温(°C・日)	発生段階区分
3/10	0			第1期
4/26	47	4.33 ± 0.43	203.5	第2期
5/3	54	4.47 ± 0.63	241.6	"
5/10	61	4.77 ± 1.16	291.1	"
5/17	68	4.72 ± 1.33	320.8	"
5/31	82	4.53 ± 1.30	371.1	"
6/14	96	4.40 ± 1.25	422.6	第3期
6/29	111	4.38 ± 1.17	486.0	"
7/16	128	4.37 ± 1.16	559.0	第4期
8/5	148	4.32 ± 1.12	639.6	"
8/19	162	4.25 ± 1.12	688.1	"
9/4	178	4.22 ± 1.10	751.6	"
9/21	195	4.14 ± 1.10	806.8	第5期
10/4	208	4.08 ± 1.10	848.8	"
11/13	248	3.97 ± 1.04	985.6	第6期
12/18	283	3.91 ± 1.00	1107.8	第7期
1/3	299	3.87 ± 1.00	1156.3	孵出が始る

顎脚原基が出現する。195日（第5期）、複眼に色素胞が形成される。248日（第6期）、顎脚に色素胞の出現がみられ、産出後299日、積算水温1156.3°C・日で孵出が始まった。産出から孵出までの平均飼育水温は3.9°C ± 1.0、最低水温は1.7°C、最高水温は9.6°Cであった。

考 察

胚発生の観察では、供試卵の前歴が問題となるが、天然で採集された雌成体では初産卵ガニと経産卵ガニを識別することは困難なので、養成された親ガニから産出された卵を入手することが必要である。今（1976）は、天然で採集された本種の経産卵ガニを周年飼育し、それらにより産出された卵を定期的に採取し、胚発生過程における形態的变化を組織的な手法により詳細に観察している。そのほか、冷水性のカニ類の胚発生を観察した例としては、タラバカニに関する丸川（1933）および中西（1987）の研究がある。

本実験は、今（1976）と同じように飼育中の経産卵ガニから得られた卵を用いたが、産卵から孵出までに、平均水温3.9°Cで299日を要した。この値は今（1976）の水温5°Cで飼育した場合の最短経過日数300日とはほぼ一致するが、平均経過日数である323日に比べると若干短縮

した値を示したことになる。しかし、本実験では調温装置の不備により卵が高水温にさらされることがあったため、胚発生速度に及ぼす水温の影響を明確に論ずることはできない。胚の発生速度に及ぼす水温以外の要因としては、親個体由来する卵の質的な問題、親個体の年齢、親個体への餌料や水質などの環境条件の影響が考えられる。本種の種苗生産を行う場合には、胚発生の速度とこれらの要因の関連を検討することも必要であると考えられる。

第2節 孵出幼生から成体に至るまでの育成

本種の自然水域における成長は、雌は成体に達するまでに8～10年の長期間を要するとされているが(伊藤1970, 今1980), 年齢を直接査定し得る形質が見いだせないこともあって、甲幅組成から推定された年齢は、研究者によって差がある。

本実験は、室内水槽で孵出幼生から成体までの育成に初めて成功し、飼育水温と脱皮・成長との関係、成長にともなう腹部形態の変化、脱皮現象の時間的な経過および歩脚の再生等に関する実験や観察を行い、温度条件と脱皮間隔および甲幅の成長との関係を明らかにするとともに、第2次性徴による腹部形態および歩脚の再生等、脱皮にともなう形態の変化を明らかにした。

1. 飼育水温と幼生および各齢期の生活期間

材料および方法

1-1 幼生飼育

飼育水温と幼生の生活期間の関係について、幼生を10°Cおよび15°Cの水温下で1齢期稚ガニまで飼育し、ゾエアI期、ゾエアII期およびメガロバ期の各幼生の生活期間を求めた。実験に供した材料は、天然で採集し室内水槽で蕃養した抱卵中の親ガニから得られた孵出幼生であり、飼育実験は、以下に示すように2回に分けて行った。

第1回実験(10°C)

1985年2月4日に孵出した幼生を30ℓの円形ポリカーボネート水槽3個に收容し、飼育水温を10°Cに設定して飼育を開始した。孵出後24時間以内のゾエアI期幼生について、親ガニ水槽の通気を止め表層の明域に浮上する個体をピーカーで抄い、計数した後に收容した。飼育密度は1ℓ当たり30尾とした。飼育水温の調整は、恒温海水を注水する水浴式で行った。飼育に当たっては、5μmフィルターの濾過海水を使用し、孵出幼生の收容と同時にいわゆる海産クロレラを飼育水1ml当たり80～90万細胞とシオミズツボムシを1ml当たり5個体を添加した。その後の給餌は、孵化直後のアルテミアを、2日目からゾエアII期を経過するまで1ml当たり2個体、メガロバの出現した日から1ml当たり3個体を目安として投与した。また、1日おきに光合成細菌を飼育水1ℓ当たり1.8～3.6mg(-20°Cで凍結保存したもの、含水率82.9%で乾重量に換算)を解凍して飼育水槽に散布した。当初は飼育水は止水とし、交換は行わず、残餌等をサイホンで2、3日おきに除去した後、上述の濾過海水を補充した。しかし、ゾエアII期の後半から水槽壁に付着藻類の発生が目立ったので、5～7日おきに飼育水の1/3～1/4

量を交換した。通気は各槽とも中央部1カ所で弱く行い、照度の調整は行わなかった。飼育中の幼生のほか残餌のアルテミアの採集は通気部位の近くの表層で行い、計数した。飼育環境の測定は、飼育水の水温、比重およびpHとアルテミアの密度を毎日9時に測定した。クロレラの密度は、透明度により適宜調整した。

第2回実験（15℃）

1985年2月19日に孵出した幼生を用い、水中ヒーターで水温を15℃に調整した30ℓの円型ポリカーボネート水槽3個に収容して飼育を開始した。飼育水温以外の飼育方法は、第1回実験の10℃飼育と全く同様に行った。

両者の飼育結果については、温度条件から比較することとし、以後それぞれ10℃区、15℃区として記述する。

1-2 1 齢期から11 齢期までの飼育

1 齢期から11 齢期までの飼育水温と各齢期の脱皮間隔および甲幅との関係をみるため、天然で採集された雌成体（抱卵中）を室内水槽で蓄養して得た孵出幼生を飼育し、それらのうち、ゾエア～メガロパ期を経て着底生活に移行した1 齢期稚ガニを実験に供した。飼育実験は、以下に示すように2回に分けて行った。

第1回実験（3℃）

1977年2月28日に孵出した幼生を飼育し（平均水温9.2℃）、同年6月15日から7月5日の間に出現した1 齢期稚ガニ12尾をその都度とりあげて飼育水槽（80×50×50cm）に収容し、設定水温を3℃として飼育した。飼育期間は、最初に出現した1 齢期稚ガニを収容した1977年6月15日から、それらが11 齢期への成長をみた1981年8月14日までの4年2カ月間であり、期間中は1日2回の換水割合で常時給水すると共に弱い通気を行い、飼育水槽の全面を黒色塩化ビニール布等で遮光し、給餌や測定の時を除いては暗黒条件下に置いた。餌料はヨコエビ類（活餌）、冷凍アサリおよびアマエビ類を用い、常に残餌がある程度に十分量を3～4日おきに給餌し、その際、前回給餌分の残餌を除去した。

なお、本飼育実験により最終的に得られた雌雄各1尾は、引続き同条件下で長期間にわたり飼育を行い、雌（11 齢期）は1984年8月23日（全飼育期間7年2カ月）、雄（12 齢期）は1985年6月26日（全飼育期間8年）にそれぞれ死亡した。

第2回実験（8℃）

1985年2月4日に孵出した幼生を飼育し（平均水温10.6℃）、同年4月7日から5月4日の間に出現した1 齢期稚ガニ103尾を、設定水温8℃として飼育した。飼育期間は最初の1 齢期稚ガニを収容した1985年4月7日から、1988年7月現在（約3年3カ月を経過）、既に12 齢期に達した個体の飼育をなお継続中である。飼育水槽は1～4 齢期ならびに7 齢期以降は500ℓ円型水槽を、5、6 齢期は角型水槽（48×78×50cm）を用い、飼育密度が高いことから注水を1日6回（ただし角型水槽では6～10回）の換水割合とした以外、通気、遮光および給餌等の

諸条件はすべて第1回実験と同様に行った。

以上のように、飼育実験は時期・材料を異にして2回に分けて行ったものであるが、両者は水温以外はほぼ同様の飼育条件で行ったものであり、両者の飼育結果の差の主な要因は、異なる飼育水温によるものとして妥当であろうと考え、以後、第1回、第2回実験をそれぞれ3℃区、8℃区における飼育として扱い、その飼育結果を温度条件から比較することとする。

各齢期の経過に要する期間の算出は、各齢期ごとに生残個体が次の齢期に達するまでの経過日数の加重平均から求めた。飼育各日の水温は、自記温度計による連続記録から午前9時の水温を代表値とし、各齢期における平均飼育水温は、その齢期の出現日から次の齢期の出現日までの期間の各日の水温を平均して求め、各齢期の経過に要する積算水温は、上記の経過期間と平均水温の積算から求めた。また、成長については各齢期の個体の大きさを甲幅で表し、その測定は脱皮殻を用いて行った。なお、雌雄は腹部の形態により5齢期からほとんどの個体で識別された。

結 果

1-1 幼生飼育

温度条件とゾエアI期、ゾエアII期およびメガロパの各発育段階における発育について、飼育水温10℃および15℃（以下10℃区および15℃区とする）の飼育結果から各発育段階の脱皮所要日数を比較すると、表16および図26に示すようになる。孵出から1齢期稚ガニが出現するまでの経過日数は、10℃区で63日、15℃区では49日となり、15℃における所要日数は10℃におけるその約3/4に短縮した。ただし、この間の飼育水温は、調温装置の不備から10℃区で6.6~11.1℃、15℃区では10.6~15.5℃の範囲内で変動しており、期間中の平均水温は、それぞれ10.6℃、14.1℃であった。この平均水温を用いて両者の積算水温を求めると、10℃区は669.2℃・日、15℃区では664.4℃・日となり、両者を通じて幼生期の経過所要日数と水温との間には、負の相関関係が認められた。飼育水温を異にし

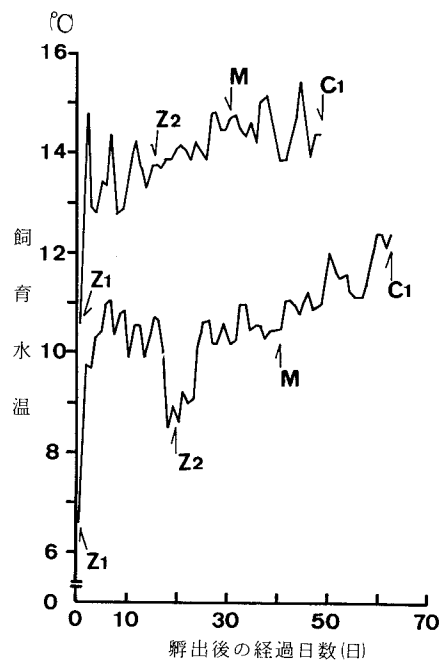


図26 飼育水温と幼生の生活期間

Z1, Z2, MおよびC1の矢印は、それぞれゾエアI期、ゾエアII期、メガロパおよび1齢期稚ガニの出現した時期を示す。

表16. 幼生の飼育水温と生活期間

幼生発育段階 水温 区(°C)	第Ⅰ期ゾエア		第Ⅱ期ゾエア		メ ガ ロ バ		第Ⅰ期ゾエア～メガロバ	
	10	15	10	15	10	15	10	15
水温範囲(°C)	6.6-11.1	10.6-14.3	8.6-11.1	13.7-14.8	10.8-12.4	13.9-15.5	6.6-11.1	10.6-15.5
平均水温(°C)	10.07	13.39	10.27	14.24	11.46	14.53	10.62	14.07
積算水温(°C・日)	201.4	214.2	215.6	213.6	252.2	216.6	669.2	644.4
生活期間 (日)	20	16	21	15	22	18	63	49

て行った本実験は時期および材料も異にしたものであるが、孵出から1 齢期稚ガニまでの生残率は10°C区で0.98%, 15°C区では0.44%が得られた。因みに本実験と並行して行った500ℓ水槽での10°C飼育ではゾエアⅠ期からⅡ期への生残率は34.8%であり、これにくらべ、本実験の15°C飼育の場合のそそれは42.4~53.6%と高い値を示した。しかし、いずれの飼育においてもゾエアⅡ期以降の死亡が急激に増加し、1 齢期稚ガニへの生残率は1%に満たなかった。

1-2 1 齢期から11 齢期までの飼育

A) 各齢期の経過に要する期間

3°C, 8°C区における1 齢期から11 齢期までの飼育結果を表17に示した。これで見ると、12尾を材料とした3°C区では2尾(雌雄各1尾)が生残し、雄は1981年3月1日に、雌は同年

表17. 飼育実験経過

齢期	出現時期(年・月・日)		尾数(尾)		各齢期の経過日数		各齢期経過までの積算日数(日)		飼育水温(°C)		各齢期経過までの積算水温(°C・日)	
	3°C	8°C	3°C	8°C	3°C	8°C	3°C	8°C	3°C	8°C	3°C	8°C
1	'77 6.15-7.5	'85 4.7-5.4	12	103	47	37	47	37	5.2	8.5	244	315
2	7.20-9.1	5.13-7.13	7	91	47	36	94	73	3.5	8.1	409	606
3	9.11-10.12	6.18-8.23	5	89	99	35	193	108	2.9	8.7	696	911
4	'78 12.9-1.29	7.17-9.20	5	71	208	49	401	157	3.1	8.7	1341	1388
5	'78 7.11-8.19	9.21-10.26	4	66*	179	61	580	218	3.5	8.5	1967	1855
6	'79 1.8-2.13	11.9-12.28	3	46	91	86	671	304	3.4	7.3	2277	2483
7	4.11-5.12	1.19-3.18	3	36	97	68	768	372	3.1	7.0	2577	2959
8	7.29-8.19	4.3-5.28	2	28	220	76	988	448	2.3	8.0	3083	3567
9	'80 3.2-3.29	6.26-8.8	2	13	133	107	1121	555	2.6	10.2	3429	4659
10	'87 7.12-8.7	9.8-1.4	2	11	♂232	153	♂1353	708	2.4	9.7	♂3986	6143
11	'81 3.1-8.14	'87 1.13-5.9	2	6	♀372	119	♀1493	674	—	—	♀4322	5813

*5 齢期20尾は他の実験に供した。

8月14日にそれぞれ11齢期に達した。なお、雌は11齢期へ脱皮した直後に雄と交尾して初産卵を行い、その後さらに、1983年2月および1984年2月にそれぞれ第2回および第3回の産卵を行った。また、雄は1982年1月に12齢期への脱皮を行い、甲幅は70.2mmに成長した。103尾を材料とした8℃区では6尾（雌雄各3尾）が11齢期に達した。なお、表には示していないが、その後雌3尾のうちの2尾は、それぞれ1988年6月3日、7月17日に12齢期への脱皮を行い、3℃区の11齢期で観察されたと同じように脱皮直後に初産卵が行われた（12齢期、平均甲幅55.0mm）。飼育期間中の生存尾数の減少は、両区ともそのほとんどが脱皮中又は脱皮直後の共食いによるもので、1齢期から11齢期に達するまでの生残率は、3℃区の場合は16.7%（2/12）、8℃区の場合は8.4%（66×103×6/46）であった。各齢期の経過期間における平均飼育水温は、図27に示すように、調温装置の不備から3℃区では2.3～5.2℃、8℃区では7.0～10.2℃範囲で変化したが、1～10齢期を通しての平均水温にいて、積算水温を経過日数で除した値として求めてみると、3℃区のそれは2.9℃、8℃区のそれは8.7℃という値になる。

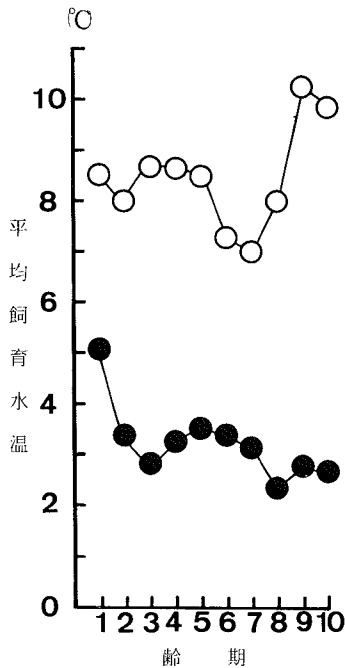


図27. 齢期と飼育水温の関係
白丸は8℃区、黒丸は3℃区を示す。

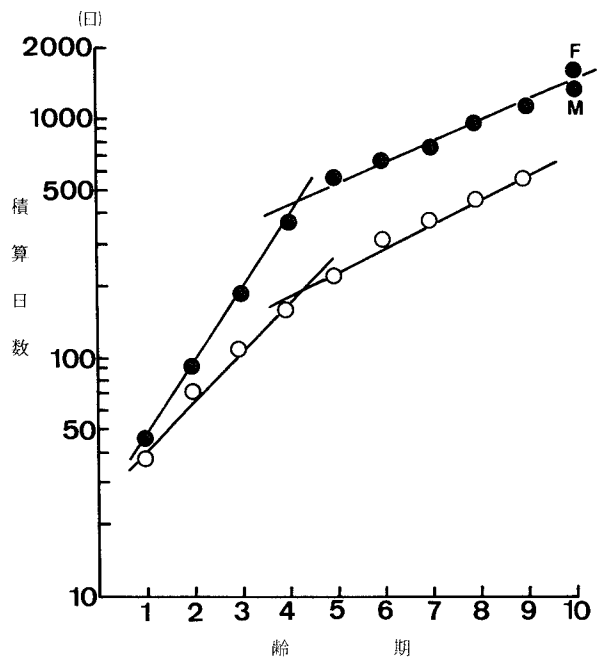


図28. 飼育実験における各齢期経過までの積算日数
黒丸は3℃区、白丸は8℃区を示す。
Fは10齢期の雄、Mは雌を示す。

各齢期の経過に要する期間は、9齢期までの各齢期では雌雄間の差が小さいが、10齢期では、その差が大きいことから、9齢期経過までの期間については雌雄を一括して取り扱い、10齢期は雌雄別にした。表17に示したように、1齢期から10齢期に達する（9齢期を経過する）までの積算所要日数は、3℃区では、1,121日、8℃区では555日となり、3℃区は8℃区の約2

倍の日数を要し、当然ながら水温の影響が大きいことを示している。各齢期ごとに経過所要日数、換言すれば脱皮間隔は、両水温区とも概して齢期が進むに従い延長する傾向が認められたが、3℃区では4、5および8齢期において、8℃区では6、9齢期においてそれぞれ比較的長期間を要した。各齢期別に、その経過までに要する積算日数を片対数グラフ上にプロットしてみると、図28に示すようになり、両水温区とも4～5齢期の間に変曲点をもつ直線で表すことができる。3℃区の場合、1～4齢期は $\log Y = 116.1x - 106.5$ ($r = 0.954$)、5～9齢期は $\log Y = 139.9x - 153.7$ ($r = 0.986$)、8℃区の場合、1～4齢期は $\log Y = 39.5x - 5.0$ ($r = 0.977$)、5～9齢期は $\log Y = 81.8x - 193.2$ ($r = 0.997$) [x : 齢期, Y : その齢期経過までの積算日数]の直線回帰式が得られた。なお、このように4～5齢期の間に見られる変曲点は、5齢期になると腹部の形態から雌雄の識別が可能になることから、第2次性徴の出現前・後と脱皮間隔との関係を示唆するものと考えられる。

また、これらの経過を積算温度で見ると、10齢期に達するまでの積算温度は3℃区の場合は、3,429℃・日、8℃区の場合は4,659℃・日となり、両区の数値にはかなり開きがある。前記と同様に、両区の齢期別積算温度を片対数グラフ上にプロットすると図29のようになり、回帰式はそれぞれ4～5齢期の間に変曲点をもつ直線で表され、3℃区の1～4齢期は、 $\log Y = 357.8x - 222.0$ ($r = 0.956$)、5～9齢期は $\log Y = 373.0x + 55.6$ ($r = 0.995$)、8℃区では1～4齢期は $\log Y = 337.4$

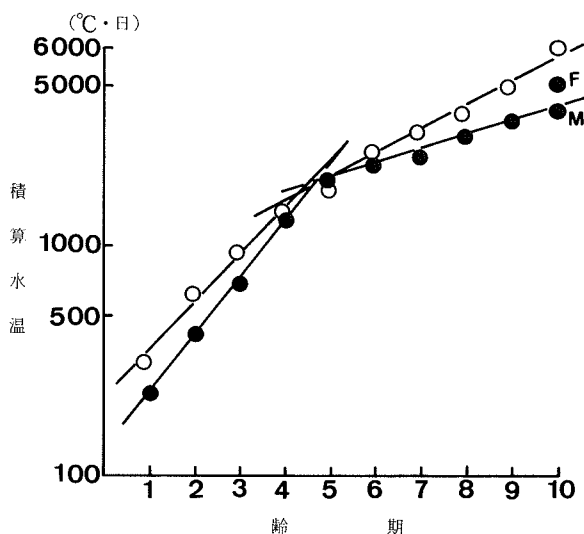


図29. 飼育実験における各齢期までの積算水温
黒丸は3℃区、白丸は8℃区を示す。
Fは10齢期の雄、Mは雌を示す。

$x - 51.0$ ($r = 0.995$)、5～9齢期は $\log Y = 669.2x - 1579.8$ ($r = 0.987$) [x : 齢期, Y : その齢期経過までの積算温度 (°C・日)] が得られた。なお、3℃区の10齢期、8℃区の11齢期においては、雌はその経過にそれぞれ約1年および1年数カ月を要し、雌雄により著しい差を生ずることが認められた。このことは、両区とも次の齢期へ脱皮した直後に交尾および初回の産卵が行われたことから、それぞれ10齢期と11齢期に達すると生殖腺の発達が始まり、この令期を経過する間に成熟するものと推察され、この場合、雌は雄より成熟に要するエネルギー量が著しく大きいことの差に基づくものと考えられる。

B) 成 長

1齢期から11齢期に至る成長については、各齢期の甲幅について測定した。各齢期の稚ガニ

の甲幅は、5 齢期以降識別される雌雄間においてもその差は特に認められなかったので、雌雄を一括して表18に示した。これで見ると、8℃区の各齢期の甲幅は3℃区のそれに比べ、7 齢期までは大きい8 齢期以降は小さくなっており、11 齢期の平均甲幅をみると、3℃区の63.3mmに対し8℃区のそれは47.0mmに過ぎず、両者の甲幅の大きさにはほぼ1 齢期に相当する

表18. 飼育個体の各齢期における甲幅

齢 期	3 ℃		8 ℃	
	甲幅の範囲 (mm)	平均甲幅 (mm)	甲幅の範囲 (mm)	平均甲幅 (mm)
1	2.3 - 2.9	2.7	2.6 - 2.9	2.8
2	3.3 - 4.1	3.6	3.5 - 4.6	4.1
3	4.8 - 5.6	5.2	5.2 - 6.4	5.7
4	6.3 - 7.5	6.9	7.2 - 9.3	8.3
5	7.7 - 9.4	8.8	10.5 - 12.3	11.3
6	10.7 - 12.7	11.9	10.9 - 15.8	13.6
7	14.5 - 17.3	16.3	15.8 - 20.7	18.0
8	23.4 - 24.0	23.7	19.9 - 26.4	23.0
9	33.1 - 32.7	32.9	25.0 - 35.0	28.9
10	44.1 - 46.9	45.5	29.4 - 42.6	35.5
11	61.6 - 64.9	63.3	41.2 - 51.8	47.0

差が生ずる結果となった。表18から、11 齢期までの各脱皮ごとの甲幅の成長率 $[Ln+1 - Ln / Ln \times 100 (\%)$, Ln : n 齢期の甲幅 (mm) , $Ln+1$: $n+1$ 齢期の甲幅 (mm)] を求めると、3℃区では27.5~45.4% , 8℃区では20.4~46.4%の範囲で変動し、両区とも、齢期により甲幅の成長率はかなり異なることが示された。さらに両区の齢期別の甲幅の成長率を比較すると、1~4 齢期においては、8℃区の方が3℃区より概して高いが、5 齢期以後では8℃区のそれは著しく低下するようになり、結局、1~10 齢期を通じて求めた脱皮ごとの平均成長率は、3℃区の $37.2 \pm 5.1\%$ に対し8℃区は $32.9 \pm 8.5\%$ となり、3℃区は8℃区より約4%高い値を示した。また、両区の各齢期の甲幅の成長をHIATTの定差図(倉田1960)により表すと、図30に示すようになり、11 齢期までの成長は、3

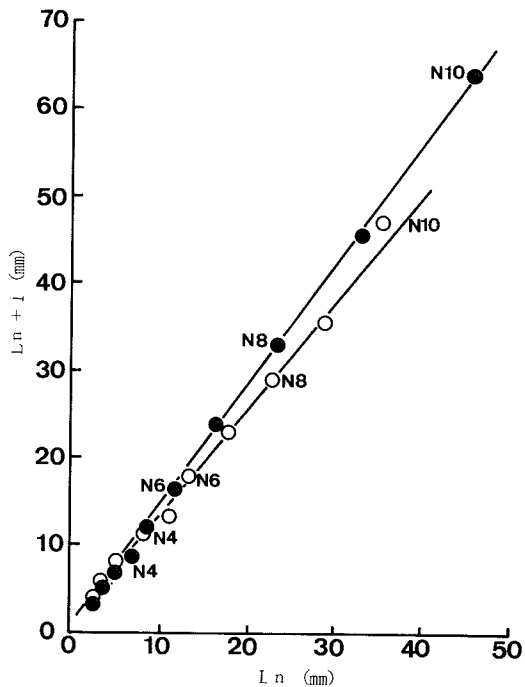


図30. 各齢期の甲幅定差図

Ln は n 齢期の、 $Ln+1$ は $n+1$ 齢期の甲幅、黒丸は3℃区、白丸は8℃区およびNは齢期を示す。

℃区では $L_{n+1} = 1.396L_n - 0.180$ ($r = 0.999$), 8℃区では $L_{n+1} = 1.265L_n + 0.408$ ($r = 0.997$) [L_n : n 齡期の甲幅 (mm), L_{n+1} : $n+1$ 齡期の甲幅 (mm)] の直線式が得られた。

これらの結果から、各齡期の甲幅の大きさおよび脱皮による成長率は、飼育水温により大きく影響されることが判り、3℃区に比べると8℃区では齡期が進むにつれて次第に小型化することが認められた。

考 察

1-1 幼生飼育

飼育水温と幼生の生活期間の関係をみた研究には、天然における浮遊幼生の生活期間を推定するために行われた山洞 (1969) および今 (1970) の飼育実験結果の報告があり、ゾエア期の脱皮所要日数と水温との間には指数関数的関係が認められている。本研究においては第1章第1節で、天然における浮遊幼生の出現期間が5カ月以上にわたることを推察したが、今回の飼育実験で得られた知見を加えると、生活期間はこれよりも短縮されることが類推される。八塚 (1957) は、カニ類8種の幼生飼育の結果から、ゾエア幼生の生育の遅速は水温と齡期数によること、小池・平山・金子 (1984) は、クルマエビの幼生について18~27℃の範囲では高水温ほど変態速度が早くなることを、それぞれ明らかにした。本種の幼生の発育速度については、温度条件のほか、飼育水の比重や餌料条件に影響されることを、山洞 (1972)、本尾・皆川・永田 (1972)、および今 (1973, 1979) が明らかにしている。また井上 (1978, 1979) は、イセエビのフィロゾーマ幼生の飼育結果から、その生活期間が天然幼生から得た知見より短い可能性のあることを示し、自然においても脱皮による齡期と変態の過程は一致しない疑いがあると指摘している。一般的に、適温範囲内では低温は発育を遅らせ、高温は発育期間を短縮するが (菊地1983)、比較的低水温で長期間の飼育を要する本種の種苗生産を考える場合、幼生の生活期間の短縮を図ることは、重要な課題であると考えられる。本実験では、ゾエアI期・II期を通算した生活期間は10℃区では41日、15℃区では31日であることが示された。山洞 (1969) および今 (1970) がそれぞれ示した関係式からそれらを求めると、前者では10℃で49日、15℃で32日、後者では10℃で48日、15℃で31日の値が得られる。また、本尾・皆川・永田 (1972) は、12℃でゾエア期の平均生活期間は43日であることを報告している。これらを通じ、10~15℃の範囲では高水温ほどゾエア期の生活期間が短縮されることは明らかである。

1-2 1齡期から11齡期までの飼育

ズワイガニ資源の診断において、年齢と成長に関する資料は重要な情報となる。本種の天然における年齢や成長は、甲幅組成や脱皮回数から齡期を求めて推定されており、雌について、山陰沖では10齡期の平均甲幅は65.5mmで10齡期を経過する (11齡期に達する) までの期間は約6.5年であり (伊藤1970)、若狭湾沖では10齡期は66.2mmでその経過までの期間は約9.5年である (今1980) と報告されている。雌は成体に達すると脱皮を行わず甲幅の成長は見られないとされている (吉田1951) が、山陰沖の雌成体の大きさについて、甲幅モードから65~66mm、

75~76mmおよび83~86mmの10~12齡期に相当する群のあることが推測されている(伊藤1970)。また、雌の生物学的最小形(甲幅)について、山陰沖で52mm(平均甲幅75.5mm)(伊藤1970)、および54mm(平均甲幅74.9mm)(小林1970)、大和堆で52mm(平均甲幅64.8mm)*¹⁾、韓国東岸沖で67mm(平均甲幅75.8mm)*²⁾、東ベーリング海で43mm(平均甲幅58.2mm)*³⁾の記録があり、雌成体の大きさには地理的に差のあることが知られている。

本飼育実験における雌の成長をみると、3℃区では10齡期の平均甲幅は45.5mm、10齡期を經過し11齡期(平均甲幅63.3mm)に達するまでの期間は約4.1年であり、8℃区では10齡期の平均甲幅35.5mm、11齡期(平均甲幅47.0mm)に達するまでの期間は約1.8年という結果が得られている。これらを、前述の天然における成長(伊藤1970、今1980)と比較すると、3℃区の成長は、甲幅の大きさではその11齡期が天然の10齡期にほぼ相当し、1齡期の差がみられるが、期間的には1/1.6~2.3と大幅に短縮している。8℃区では甲幅の大きさは3℃に比べさらに1齡期程度小さく、天然とは約2齡期の差がみられることになるが、期間的には1/3.6~5.3と著しい短縮がみられる。また、天然における雌の初回の産卵は、6.5~9.5年を経過した11齡期の個体により行われるものとされているが(伊藤1970、今1980)、本飼育実験の場合、3℃区では4.1年で11齡期に達した直後に初産卵が行われたことから、成体に達するまでの脱皮回数は天然のそれと一致する。しかし、8℃区では11齡期の雌では初産卵がみられず、12齡期に達した直後に行われており、このことは、甲幅の大きさからみた成長が約2齡期遅れていたことと関連して11齡期になってから生殖腺の成熟が始まったことを示唆していると考えられる。

本種の成長、成熟について、その飼育結果から天然のそれらを解析することについては、飼育の場合その環境や尾数の上から制約があり、得られた結果が天然における正常な成長を示すものか否かについては問題のあることが指摘されている(倉田1960、今1980、鈴木1982)。本飼育実験においても、8℃区では特に9、10齡期の平均飼育水温が9.7~10.2℃と高温であったこともあり、8期以降の脱皮ごとの成長が著しく劣り、結果的に成熟に1齡期多く要したとみられることは、このような水温は本種の高温限界に近いことを示唆していると推察され、本飼育結果が正常な成育を示すものか否かについては問題が残るが、実験水温の範囲内では、天然のものに比べ高水温ほど甲幅は小さいが、成熟に達する期間は著しく短縮されることを十分示していると言えよう。本種の成長・成熟が水温条件のみで決定されるとは考えられないが、高水温で飼育させたものほど小型化し、成長よりも変態が促進されるという結果は、ヒラメの飼育実験からも得られており(SEIKAI, 1986)、本飼育実験の結果から、天然における成体雌の大きさ、齡期、ならびに生物学的最小形にみられる群または地理的な差が、生息域の水温条件に強く影響されていることも容易に類推されるところである。因みに、前述の山陰沖(水深175~350m)、若狭湾沖(水深175~355m)の海底水温は周年1~5℃の範囲内にあり(水産庁1958)、中でも1~3℃域に本種の中が多いとされているが、各生息域の平均水温について、11齡期に達するまでの期間がそれぞれ6.5年、9.5年であることに基づき、3℃区

*1) 1984年7月、*2) 1971年11月、*3) 1975年7~8月の調査で記録された。

における雌の11齡期までの積算水温（関係式による計算値:4,159°C・日）から求めてみると、前者では1.8°C、後者では1.2°Cという値が示される。

以上のように、本種の増殖手法を検討する場合、本飼育結果は、種苗育成の飼育水温を適切に高めること、移殖放流場所の水深を浅くすることなどから生息域の水温条件を高めることにより、種苗の育成期間や再生産サイクル短縮の可能性が十分あることを示しているものと考えられる。

2. 成長にともなう腹部形態の変化

材料および方法

供試材料は、天然採集および飼育実験から得られたものを用いた。腹部の形態変化は、甲幅および第3腹節の最大値をノギスで0.1mm単位まで測定し、脱皮によるそれぞれの大きさの変化を求めた。また雌雄による腹部形態の違いを、甲幅との関係から検討した。

結 果

成長にともなう腹部の形態変化について、雌雄別に検討した。すなわち、雌は卵巣の発達過程から産卵を経験した抱卵個体をA、卵巣の成熟が認められる未産卵個体をB、卵巣の発達が全く認められない未成熟個体をCとして

区分し、雄はすべてDとし、それらの甲幅と第3腹節幅の関係を図31に示した。

この図に示されるように、雄の腹部形態には成長にともなう変化はみられないが、雌では顕著な変化が起こることが認められた。雌は特に成熟に達すると腹部が著しく増大し、胸部腹甲の全面をおおうようになる。腹部の大きさを第3腹節幅(Ymm)で表し、これと甲幅(Xmm)との関係を求めると、A: $Y = 0.707X - 3.983$ ($r = 0.978$)、B: $Y = 0.547X - 2.792$ ($r = 0.977$)、C: $Y = 0.468X - 2.674$ ($r = 0.962$)、D: $Y = 0.302X - 0.976$ ($r = 0.996$)の直線でそれぞれ示される。腹部形態に雌雄差が認められるようになる大きさを、飼育実験で得られた成長過程から求めると、甲幅が7.2~9.3mmの4齡期に相当

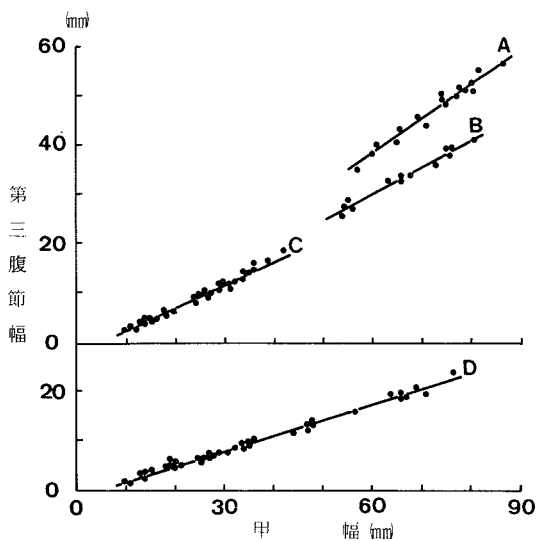


図31. 甲幅と第三腹節幅との関係

Aは雌成体、Bは雌成熟未成体、Cは雌未成熟成体およびDは雄を示す。

する。5齡期（甲幅10.5~12.3mm）では91.3%の個体で腹部の形態差から雌雄の識別は十分に可能であったが、一部の個体では腹部の形状に明らかな変化は認められなかった。

考 察

カニ類の雌雄は腹部の形態から識別が可能で、雄では腹部の幅が狭く、雌では広く胸部腹甲の全面をおおっている。本種の雌の腹部形態を、伊藤（1957）は、甲幅の大きさから幼生型、未熟型および成熟型に区分し、成長にともなう変化を明らかにしている。本実験では、卵巢の発達過程からA、BおよびCに区分したが、腹部の形態変化は卵巢の発達過程に対応することが示された。

前章の標本船調査において、雌のうちマンジュウと区分された銘柄は、図26に示されたBに相当するもので、漁業者の間でも腹部の概観から容易に識別されている。

腹部の形態に雌雄差、すなわち第2次性徴が現れて雌雄の識別が可能となる大きさについて、伊藤（1968）は、天然採集個体では甲幅6、7mm以上であると述べているが、本実験の8℃区（1-2、第2回実験）で育成された個体では11mm以上であり、伊藤の識別可能とする甲幅より大きい。しかし、齢期数から比較すると両者ともそれは4齢期以降であって一致することから、この差は天然採集個体の生活域の水温（3℃以下）と、本実験水温（8℃）との差に起因するものと類推され、生活域の温度条件が第2次性徴発現時の大きさに影響することを示唆するものである。

3. 脱皮の経過および歩脚の再生

材 料 お よ び 方 法

前述した3℃区の飼育において、雌の9齢期から10齢期への脱皮過程を観察した。また、8℃区において雄の1尾が6齢期から7齢期へ脱皮する際に示した再生現象について観察した。脱皮過程は、脱皮開始から終了までの脱皮の進行を時間的に記録し、脱皮過程における進行速度を求めた。脱皮による再生は、脱皮によって回復した部位およびその回復程度を記録した。

結 果

脱皮過程については、3℃区の飼育実験中、9齢期の雌1尾が1980年8月4日から摂餌行動が不活発になり、甲殻の色調も褪せ始め脱皮の前兆を示したので、その後の経過について観察した。当該個体は、その後8月7日13時50分に甲幅の後縁部が割れ、その隙間から新しい甲殻が1、2mm露出しているのが認められた。その10分後には後縁部の割れ目は第3歩脚の底節部まで拡がり、新甲殻の後縁部の外部への出現が2、3mmとなった。1時間後の観察では脱皮の進行は殆どみられず、歩脚を曲げた通常の停止姿勢を保ったが、時々歩行することが観察された。新甲殻は4時間後に3、4mm、4時間20分後には第1歩脚の底節部から側縁部に沿って、4、5mmを外部に現した。5時間20分後もこのままの形で歩行し、この頃から体が小さきみに動き出したが、6時間40分後まで脱皮の進行は極めてゆるやかであった。しかし、その後は急速に進行して、甲殻の残り部分と鋏脚および歩脚が抜け出すまでに12分を要したのみであった。このように、新甲殻が現れ始めてから最後に歩脚が抜け脱皮が完了するまでに要した時間は、

約7時間であった。なお、この脱皮による甲幅の成長率は43.4%（脱皮前：32.7mm，脱皮後：46.9mm）であった。

脱皮による歩脚等の再生については、8℃区の飼育中、右鋏脚と左第3歩脚のみを残して他の歩脚等がすべて脱落した6齢期の雄を、個別飼育して観察した。当該個体が7齢期へ脱皮した際、右第1～4歩脚および左鋏脚と左第2歩脚が再生された（左第1および第4歩脚は回復しなかった）。再生された部位は、脱皮前に欠損部の基部（基節）に1，2mmの袋状肉質突起が出現し、この突起が脱皮によって歩脚等に再生することが観察された。再生された右第3歩脚の長節の長さは左の正常歩脚のその約0.6倍、左鋏脚のそれは約0.8倍の長さであり、正常付属肢に比べやや小さい。この脱皮による成長率は29.7%（脱皮前の甲幅12.8mm，脱皮後16.6mm）であった。

考 察

一般に、本種について脱皮の経過を観察する機会を得ることは少ないが、飼育水槽内での脱皮に要した時間を今・難波（1968）および山洞（1971）が報告している。脱皮に要する時間は、それぞれの報告で相違するが、これは脱皮開始直後の進行速度が極めて遅いため、観察者によって経過時間の設定の仕方に差を生じたためかと思われる。いずれにしても甲殻が脱出する脱皮前半の進行は極めてゆるやかであり、脱皮の進行中でも歩行するが、歩脚等が旧殻から脱皮する脱皮終期の進行は著しく速く、このような経過は過去の報告と一致している。

脱皮が行われる時刻については、本実験の場合、脱皮は昼間に開始されたが、完了したのは夜間（20時50分）であった。飼育実験では、脱皮はその翌朝に見いだされる脱皮殻により確認されることが多く、この点から推すと脱皮は夜間に行われることが多いと思われる。

十脚類、特に短尾類では傷害を受けた脚を自ら切り放す能力（自切）が発達している（椎野1964）。本実験で観察された歩脚等の脱落は全て脱皮直後に観察されたもので、いわゆる共食いによるものと思われた。傷害を受けた歩脚等の脱皮による回復については、欠損部位によって回復過程や程度に違いのあることを、倉田（1963）、および丹羽・倉田（1964）が天然採集のタラバガニで明らかにしている。

本実験の観察例は1例のみであるが、歩脚の一部に回復がみられなかったこと及び再生部位の大きさが鋏脚に比べ歩脚が劣ることから、本種においても、タラバガニと同様に欠損部位により回復に差のあることが推察された。

第3節 初産卵ガニおよび経産卵ガニの産卵生態

本種の産卵生態に関する研究は、ズワイガニの研究分野では比較的古くから行われているが、研究対象がズワイガニ漁期に限られたものであり、得られた知見は冬季から春季に行われる経産卵に関するものである。前章で記述したように、本研究では周年にわたる調査を行い、本種の生物特性と考えられる新たな知見が得られた。すなわち、雌雄のすみ分けおよび初産卵ガニと経産卵ガニの産卵期や産卵周期が相違すること、さらに両者の生殖行動に違いがあること等である。しかし、これらの問題については従来研究が行われていなかったため、不明な点や疑問

も多く推論の域を出ない。そこで、これらの問題を明らかにするため、室内水槽による長期にわたる飼育結果から検証することを試みた。また経産卵における再交尾の有無を検討するため、貯精嚢内精子の性状について組織学的な観察を行った。

1. 産卵と孵出

材料および方法

1-1 経産卵ガニの産卵と孵出

実験1 飼育に供した材料は、隠岐島西方のズワイガニ漁場で、1974年2月に試験船第1鳥取丸により沖合底曳網で漁獲された中から、甲幅36~75mmの雌未成体10尾、68~89mmの雌成体15尾および68~78mmの雄4尾を選び、採集後直ちに水温5℃に冷却した80ℓタンクに收容したのち、室内水槽まで運んだ。これらの飼育個体は標識票を付け個体識別を行った。飼育水槽は、外壁を断熱材で囲った190×80×75cmのFRP水槽中に、80×50×50cm（水深35cm、140ℓ）の亚克力製の飼育水槽2個を格納したもので、外側水槽と内側の飼育水槽の間に水道水を満たし、この中に小型冷凍機（0.75kw）の冷媒管と海水給水管を配管した。温度調節は、水道水を直接冷却し、これで飼育海水を間接的に冷却する方法を用い、配管の腐食と飼育水温の急激な変化を防いだ。飼育水槽の中には必要に応じ網生簀や中仕切りを設け、飼育個体を分けて收容した（図32-A）。飼育水温は3℃を目安に調温した。飼育は60μmフィルター濾過海水を常時注水する半流水飼育法で行い、海水の交換は1日2回の換水割合とした。照度は、塩ビ黒布で水槽全面を遮光し、観察および給餌以外は暗黒条件下に置いた。給餌は2、3日おきにアサリ、冷凍オキアミ類を常時残餌がみられるよう飽食量を与えた。飼育水温は、自記温度計の連続記録から午前9時の水温をその日の水温を代表する値とした。

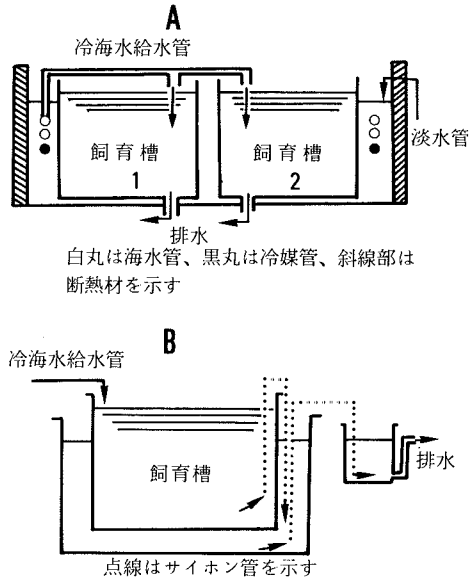


図32. 親ガニの飼育実験水槽（A・B）

飼育実験は、1974年2月23日から1978年10月15日まで継続し、その間の産卵および孵出の経過を記録した。また、1974年3月、1975年2月及び1977年2月に得られた孵出幼生をそれぞれ飼育に供し、稚ガニ期までの飼育を試みた。

実験2 供試材料は、1985年1月および2月に賀露漁協所属の沖合底曳漁船で漁獲され、市場に水揚げされた雌成体のうち、活力の良い30尾（甲幅71~88mm）を選び、6℃の海水に收容したのち室内水槽に搬入した。飼育水槽は、1klの円型ポリカーボネート製水槽の中に同材質の500ℓ水槽を設置したもので（図32-B）、水温調節はアクアトロン方式により5℃に調整した。飼育水の交換は毎時300ℓを常時注水する流水飼育とした。その他の飼育方法は、実

験1と同様である。

本実験は30尾のうち、その抱卵していた卵からの幼生孵出があった直後の8尾を取り出し、別の水槽で飼育中の雄3尾(甲幅75~98mm)と図32-Bと同じ方式の水槽に混養し、産卵行動を観察した。

1-2 初産卵ガニの産卵と孵出

実験1 供試材料は、前項の実験で1977年2月21~28日に孵出した幼生を飼育した結果得られた雌雄各1尾を用いた。雄は1985年6月に12齢期に達したものであり、雌は1985年8月に11齢期に達したものである。飼育方法は、第2節1-2で記述したとおりで、初回の産卵について、雌未成体(10齢期)の最終回の脱皮、交尾および産卵、産出卵の孵出までの期間および2回以降の産卵期と抱卵期間を観察した。

実験2 供試材料は、1984年3月に隠岐島西方のズワイガニ漁場で試験船第1鳥取丸により沖合底曳網で採集された甲幅67~77mmの雌未成体4尾、および甲幅70~98mmの雄4尾であり、図32-Aに示した水槽に混養した。飼育の方法は、1-1、実験1と同様であり、初回の産卵について経過を観察した。

結 果

1-1 経産卵ガニの産卵と孵出

実験1 飼育は、1974年2月23日から1978年10月15日まで約4.6年間行った。この期間の飼育経過を図33に示した。飼育水温は、3℃を目安に調整したが平均水温は $3.51^{\circ}\text{C} \pm 0.69$ であった。この間、調温装置の不備から、飼育水温は1974年6月21日に 11.9°C 、同じく22日に 19.6°C まで上昇し、飼育中の雄全個体の4尾、雌7尾(アカコ)および未成体雌6尾(5尾は成熟未成体)が死亡した。その後も飼育水温は $10\sim 15^{\circ}\text{C}$ の範囲で半日程度持続する高水温を数回、および $5\sim 10^{\circ}\text{C}$ の範囲での上昇は何回も起きたが、これらはその後の死亡に対する直接的原因とはならなかった。飼育期間中の産卵は図33に示すように、1974年から1978年まで毎年確認された。1974年には飼育開始後約1カ月の間(3月5~20日)に5尾の雌(クロコ)から幼生の孵出が確認され、幼生の一部を飼育に供して1齢期稚ガニ2尾を得た。1975には2月12~25日に雌4尾の前年に産卵された外仔卵から幼生の孵出がみられ、一部を飼育に供して4尾の1齢期稚ガニを得た。この場合、幼生孵出後の親ガニの産卵による外仔卵を観察するため取り上げたところ、その直後すべての個体で外仔卵の大量脱落が生じた。脱落の原因は親ガニの腹部をピンセットで開いたことにあると考えられるが、各個体とも蹠脚で腹肢の周辺をしごく動作を繰り返し、殆どの外仔卵が脱落した。外仔卵の脱落した親ガニの卵巣の発達を観察するため、10月24日に1尾を解剖した結果、卵巣は赤味を帯びたオレンジ色(黄赤色系)を呈し、卵巣重量8.9g、生殖腺熟度指数(MI)は、5.4で正常な発達と思われた。1976年の産卵は2月10~16日に行われ、その外仔卵は翌1977年2月21~28日に幼生の孵出がみられ、幼生孵出後の産卵は3月23日に確認された。以上のように親ガニの各抱卵期間は、約12カ月であり、幼生孵出後の次の産卵までの期間は、多くの個体で10日以内であることが示された。また、これらの産卵が行われる

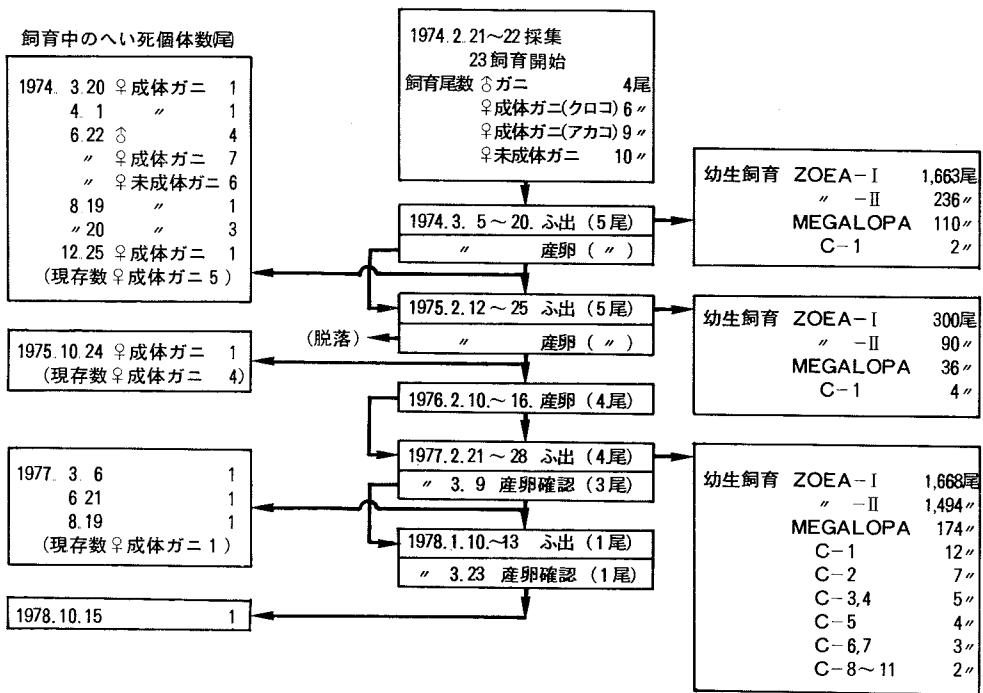


図33. 飼育実験におけるズワイガニの育成経過

場合、いずれも脱皮および交尾は認められなかった。飼育期間中の産卵期は年々早くなる傾向がみられたほか、各年とも産卵後に外仔卵の脱落が認められた。脱落の大部分は産卵後1, 2カ月の間におこり、発眼後の脱落卵は極く少量であった。幼生孵出時の親ガニの行動は、ガザミ(中島1984)と異なり、静止した姿勢のままであった。孵出した幼生は活発に遊泳し、明域に蟻集する強い走光性を示した。

実験2 1985年2月25日に、別水槽で蓄養していた雄3尾と、幼生が孵出した直後の雌8尾を同一水槽に収容したが、収容後間もなく、雌雄1対ずつが接近して対面し、やがて雄は左鋏脚で雌の右第1歩脚の長節基部を銜み、雌の体を持ち上げたり運び歩く行動が観察された。このような行動は、その後3月6日まで1週間余にわたりたびたび繰り返されたが、その都度、雌雄は短時間で離れその間に交尾を確認することはできなかった。3月6日以後はこのような行動は全くみられなくなり、水槽内の雌雄は互いに無関心に行動をとるようになった。混養した雌のうち6尾は、2月25日から3月6日の間にそれぞれ産卵したことを、外仔卵の抱卵で直接確認することができた。

1-2 初産卵ガニの産卵と孵出

実験1 幼生からの飼育により1981年3月1日に11齢期に達した雄(甲幅61.6mm)と、同一水槽において同じく幼生からの飼育により既に10齢期に達していた雌(甲幅46.9mm)との間に、同年8月7日に対面行動が見られるようになり、雄は左右の鋏脚で雌の左右第2および第3歩

脚をはさむ、握手と表現されるような姿勢が続けられた。同年8月14日に至り、雌は脱皮を行い、11齡期(甲幅64.9mm)に達し、脱皮後も雌雄の対面握手の姿勢は続いたが、同年8月16日に雌雄は離れた。雌の脱皮が行われた日から雌雄が離れるまでの2日の間に交尾をし引き続き初回の産卵が行われたことを観察した。すなわち、雌雄は雌の脱皮が行われる7日前から対面を始め、雌の脱皮直後に交尾、産卵することが認められた。この間、雌雄とも摂餌することはなかったが、産卵後離れた雌雄は活発な摂餌行動をするようになった。この初産卵ガニは、約1.5年を経過した1983年2月5日、さらに約1年を経過した1984年2月12日に、それぞれ外仔卵からの幼生孵出が終了した7日および10日後に、2回および3回目の産卵を行った。

実験2 1984年3月24日に採集した雌未成体と雄を混養した結果、約5カ月を経過した同年8月19日に、1尾の初産卵が観察された。この場合、産卵行動は上記の実験1と同じパターンをとり、雌未成体の脱皮が行われる4日前から雌雄1対となり対面握手の状態が10日間続いた。雌雄が離れた翌日に、雌の腹部から脱落したとみられる粘着性の強い産卵直後の外仔卵が水槽底に見いだされたことから、産卵が行われたことを確認した。一方、他の3尾は、混養後9カ月を経過した同年12月10日から翌年1月4日の間に、同様の産卵行動パターン(対面期間7~10日)で初回の産卵を行った。この3尾は、産卵後1~3カ月の間にいずれも死亡したが、その間における外仔卵の脱落は少量であった。なお、これらの雌の最終回の脱皮による甲幅の成長率は12.6~15.6%を示し、実験1の雌個体の38.4%に比べて1/2以下であった。

考 察

今・難波(1968)、WATSON(1972)および竹下・松浦(1980)は初産卵について、松田(1983)は経産卵について、それぞれ飼育による産卵行動の観察結果を報告している。また近縁種のオオズワイガニについては、竹下・松浦(1980)、PAUL(1982)およびADAMS(1982)が同様に飼育観察を行っている。しかし、それらは産卵行動に関する観察だけに終わり、産出された卵の孵出およびその後の幼生飼育まで継続された事例がないため、産卵行動の有効性については疑問が残されている。

本種の自然水域における産卵行動を直接観察することは極めて困難であるが、第1章に記述したように、雌雄の生息場所、甲殻硬度、卵巣の成熟度および外仔卵の発達状況などから、初回の産卵と2回目以降の産卵では、生殖行動、産卵時期および産出卵が孵出するまでの抱卵期間等産卵様式に相違点のあることが推察されている。すなわち、初回の産卵は夏~秋季に、最終回の脱皮直後に交尾産卵が行われ、産出された卵は孵出までに約1.5年を要すること、2回目の産卵は、初産卵で産出された外仔卵の孵出に引き続き行われる。従って、孵出と2回目以降の経産卵は冬~春季に行われ、産卵周期は約1年であり脱皮をとまなわないこと、さらに、雌雄が生息場所を異にすることから、2回目以降の産卵は必ずしも交尾を必要としない可能性があることなどを推察した。

これらについて、本実験の結果から考察すると、水槽内で正常に行われたとみられる(産卵後1~3カ月で死亡した事例を除く)初産卵ガニの産卵時期および産出卵の孵出に要する時間は、自然水域で得られた結果と良く一致した。また、WATSON(1972)および竹下・松浦

(1980)が観察した、初産卵時の雌雄の対面、脱皮および交尾等の産卵行動や経過時間等は、ほぼ同様の結果が得られた。一方、2回目以降の経産卵について、水槽内の孵出時期は回を重ねるごとに早くなる傾向が見られたが(図33)、産卵時期および産卵周期は初回の産卵と同じように、水槽飼育で得られた結果は自然水域で推察された結果と良く一致した。しかし、再交尾の有無については、オオズワイガニについてPAUL(1982)およびADAMS(1982)が飼育実験の結果から示唆した再交尾の事実は、本種では確認することはできなかった。前者は、再交尾なしでも1回程度の経産卵は行い得ることを認めたとうえで、雌雄の遭遇する機会が充分あれば脱皮をとまなわなくても再交尾することを報告している。また後者は、経産雌が脱皮せずに交尾することを観察しており、オオズワイガニでは経産雌の産卵に新しい精子が導入されている可能性がある。

本研究では、1-1の実験1で、雌のみを収容した水槽で再交尾なしに4回の産卵および孵出が行われたこと(図33)を認めた。しかし、1-2の実験2で産卵期に観察された雌雄の行動から再交尾を全く否定することはできないように思われる。

オオズワイガニについての結果をそのまま本種に通用することには疑問があり、さらに、PAULやADAMSの実験が自然界における雌雄の生息場所の点を全く無視した形で行われていることにも問題があり、本種の場合、その経産卵は、必ずしも交尾をとまなわなくても行われると考えた方が妥当であろう。

2. 精子および貯精囊

材料および方法

供試材料は、水温を7℃に保たれた室内水槽で9カ月以上飼育したものから、1986年7月に雌雄各1尾および同年12月に雌5尾と雄1尾を、広島大学箕島水産実験所に輸送し、同所の水槽で蓄養したものをを用いた。雄は甲殻を取り除き、生殖器官を、その外部形態を観察した後に取り出し、精巣と輸精管に分けた。雌についても同様に、卵巣と貯精囊を、それらの位置および外部形態を観察した後に取り出し、精巣、輸精管とともに光学および走査型電子顕微鏡の観察試料を作成した。走査型電子顕微鏡用試料の作成は、3%グルタルアルデヒド中で1時間固定(5℃以下)した後、3,000回転で遠心分離を5分間3回行って試料の洗浄を行った。その後一晩自然乾燥させてからアルコール系列で脱水し、さらに一晩自然乾燥させたものを、翌日金コーティングを行った。観察は日本電子製JMS-T20型走査型電子顕微鏡で行った。また組織の観察は、輸精管、雄第1腹肢、貯精囊をブアン液で固定し、パラフィン包埋後厚さ7μmの切片として、メチルブルー、エオシン染色、アザン染色を施して行った。

結 果

雄の生殖器官は、精巣およびその末端部の輸精管とそれに続く射精管から成り、さらに第1腹肢から交接器として発達している。精巣は1対の管状の器官で太さ約0.4~0.6mmの細管からなり、輸精管に連絡している。輸精管は、長さ0.5~0.8mmの多数のカプセル状の囊が連なっている部分と、それに続く長さ約0.5mmの細長い囊状のものが数本分岐しながら突出している

部分に分けられた。射精管は輸精管の末端部中央付近から出ており、外部に開口する約3 cmの第1腹肢に通じている。精巣内で認められる精子の形状は、ほぼ円型の盤状をなし、鏡餅のような形状のものを2段に重ねたような構造である。上段の盤上には小さな丸い突起があり、下段の盤から放射状にarmが伸びている。armの出ている下段の上層部1/5～1/4位の周囲に縦じわが数多く見られる以外は、精子の外表面は比較的滑らかな様相を呈していた。

表19. ズワイガニの精子および精包の大きさ

精子の径		(μm)	
上	部	1.4~1.8	(1.5~1.8)
下	部	2.7~3.4	(2.8~3.2)
高	さ	0.1~0.7	(0.2~0.4)
A R M	の数(本)	10~18	(12~15)

精包		(μm)	
長	軸	35~195	(80~130)
短	軸	35~185	(70~130)

輸精管の前部からは精子が、その他の部位からは精包が認められた。精包は球形又はそれに近い球形のものが多い。精子および精包の大きさを表19に示した。

雌の生殖器官には、卵巣と貯精嚢がある。貯精嚢は、左右1対あって卵巣後部の中央両外側に密着し、第4腹甲節に開口している。経産卵ガニの貯精嚢は長さ約1 cm、幅5～6 mmの乳白色の嚢である。貯精嚢を前、中、後部に3等分すると、中、後部からは精包、精子および精包の残骸が、前部からは精子と精包の残骸が認められた。貯精嚢内の精子は精巣から取り出したものより約1 μm大きく、精包は輸精管から取り出したものと一致していた。また、薄い貯精嚢からは精包は認められなかった。5個体(既産卵回数は不明)の貯精嚢の中にあつた精包数は、片側1個にそれぞれ約100, 20, 20, 0, 0, 0であった。

考 察

本種の雄の成熟について、今・本間(1970)は精巣の季節的な変化を組織学的に調べ、精子が形成される令期を明らかにしたが、雌の成体にみられるような腹部形態の変化および精巣の明らかな季節的発達傾向が明らかに認められないこともあって、雄の成熟および生殖行動に関する情報は雌のそれに比べて少ない。

本実験では、2回目以降のいわゆる経産卵における再交尾の必要性を検討するため、精子に関する組織学的な観察を行った。

カニ類の生殖について、椎野(1964)は、交尾によって予め貯精嚢に貯えられた精子によって産卵時に卵が受精することを総述している。本種では、吉田(1941)およびWATSON(1970)が精子は貯精嚢に短期間(1年以内)貯えられることを報告している。松田(1983)は本種が交尾しなくても2年連続して産卵したことを飼育実験で観察している。また、BENINGER・ELNER・FOYLEおよびODENSE(1988)は貯精嚢の機能と受精について報告している。オオズワイガニでは、ADAMS・PAUL(1983)およびPAUL(1982, 1984)は貯蔵された精子と産卵について報告している。本実験で得られた結果から推察すると、貯精嚢内に貯えられた精子は、少なくとも4年間は有効な機能を保っていたことを示している。

本実験では、精巣、輸精管および貯精嚢内の精子、精包について組織学的な観察を行い、それぞれの形状および貯精嚢内に貯蔵されている精包について考察した。本種の精子はほぼ円盤状の2段重ねの鏡餅のような形状をなし、その上段に先体が含まれていて卵表面に付着し、先体反応を起こすものと思われる (HINSCH 1971, BROWN 1966, GOUDEAU 1982)。その時下段円盤から放射状に広がるarmの構造は、卵の表面に付着するのに都合よくできているものと思われる。

精子および精包の形成、受精過程を推測すると、精巣で精子形成が行われ、これが輸精管に運ばれる。輸精管で数百個ないし2, 3千個単位の精子が凝集され、精包が形成されるものと思われる。交尾するまで精包は輸精管で貯蔵されていると考えられ、貯精嚢から精子と精包の両者が観察されたこと、扁平になった精包が貯精嚢から認められなかったことから、交尾後雌の貯精嚢内に移された精包は、産卵時にその一部がなんらかのホルモンコントロールによって裂開され、放出された個々の精子が受精に使われるものと推論される。精包の中の精子は休止状態にあるものと思われるが、精子の長期保存には精包の果たす役割が極めて大きいものと考えられる。

第4節 論 議

前章ではズワイガニの繁殖生態について、隠岐島周辺海域で得られた資料に基づき、発育段階と生活年周期による分布、移動、また産卵に関しては初産卵と経産卵における産卵時期、産卵周期、生殖行動、さらに生涯における産卵回数等、資源増殖特性に関する多くの知見が得られた。しかし、それらの知見はズワイガニ漁業の操業記録および試験船で採取された標本の生物測定の結果から得られた資料の解析により推論されたものであり、その妥当性を明確に示す必要があると考える。

そこで、これらの点をさらに解明するため、長期間にわたる飼育実験を行い、産卵、孵出から成体に達するまでの育成経過を明らかにし、前章で推論された生物学的特性について検討した。

遊泳幼生は温度条件により発育速度に遅速が認められ、幼生の各発育段階における生活期間は、水温条件によって差が生ずることから(表16、図26)、天然における幼生の出現時期は、水温の年較差から年変動のあることが示唆された。また底生生活期においても水温条件によって垂直的な分布域(生息場所の水深)が決まることを推察したが、飼育における成長および成熟に及ぼす水温の影響からみて、底生生活期における温度の高温限界は8℃付近にあることが考えられた。すなわち、雌が成体に達するまでの期間は、天然では6.5年(伊藤1970)、9.5年(今1980)と推定されているが、本実験では、3℃区で約4.1年、8℃区では約3.1年(11齢期までは1.8年)と著しく短縮された。しかし、10齢期の甲幅は伊藤(1970)は65.5mm、今(1980)は66.2mm、本実験では45.5mm(3℃)および35.5mm(8℃)であり、3℃区の甲幅は天然に比べて約2/3、8℃区では約1/2であり、前者は1齢期、後者は2齢期少ない齢期の個体の甲幅に相当することが示された。また、甲幅の成長における雌雄の差は10齢期以降で認められた。一方、成熟については、天然において雌が成体に達する齢期は11齢期とされてい

るが（今・丹羽・山川1968, 伊藤1970）, 3℃区では11齢期に達した直後に初回の産卵が観察され, 天然の齢期と一致したが, 8℃区では12齢期への脱皮直後に初回の産卵が行われた。これらのことから, 本種の成長や成熟は, 温度条件のみで決定されるとは考えられないが, 高水温で飼育されたものほど甲幅は小さく, 脱皮の間隔は短縮し, 成熟に要する時間は著しく短縮されることが分った。しかし, 8℃区では, 8齢期以後の平均飼育水温が8~10℃の高水温で経過したこと（表17, 図27）から, 8齢期以後の成長が3℃区に比べ著しく低下したこと（表18）, 成熟齢期が天然や3℃区のそれより1齢期多く要したこと等は水温による生理的影響が十分考えられるものであり, 本種の高温限界が8℃付近にあることが示唆された。また, 8℃区では, 第2次性徴の発現が認められた個体は天然のそれより大型であり, 天然においても雌の成熟齢期（図12）や成体の大きさに地理的な差（図14）が認められ, 飼育実験で得られた知見を合わせて考えると, 天然においても成長および成熟に達する期間は, 温度条件に強く影響されているものであろう。

次に, 本種の産卵期については, 初回の産卵（初産卵）は7~9月であり, 2回目以後に行われるいわゆる経産卵は1~3月であって, 初産卵との間に6カ月の時間的なズレがある。さらに, 卵巣の成熟および外仔卵の胚発生の速度においても6カ月の差が認められ, 産出された外仔卵が孵出するまでの抱卵期間は, 前者で約1.5年, 後者で約1年を要した。したがって, 孵出時期は産卵回次に関係なく, 1~3月であり, 孵出後短期間に次の経産卵が行われることを推察したが, 飼育実験の結果はこれらと一致し, その妥当性を明らかにすることができた。交尾生態については, 初産卵は雌の最終回の脱皮直後に, 交尾に引き続いて行われるが, 経産卵は, 新たな脱皮および交尾をとまわずに行われる可能性^性, 前章におい甲殻硬度の季節的な変化（図17）, および産卵期における雌雄の分布の相異（図7, 8）から推察したが, 本飼育実験の経過（図33）から少なくとも4回は交尾をとまわらないで, 毎年2月から3月に正常な産卵（孵出幼生が得られたこと）が繰り返し行われることを明らかにした。これに関連して, 組織学的な観察結果から, 雌の貯精嚢に貯えられている精包内の精子は長期間機能を保持していることが推察された。生涯に行われる産卵回数については, 伊藤（1967）は2回以上であることは確かであると述べているが, 算定する手掛かりが得られなかったことから判然としなかった。前章では放流実験の結果から5回乃至6回産卵することを推定したが, 図33に示す親ガニは実験開始時に既に抱卵個体であり, 水槽内で5回の産卵が観察されたことから, 本種は, 生涯に5~6回の産卵を行うものと推定してよいと考える。

以上に述べたように, 本種の産卵様式, 産卵周期および脱皮・成長に関する基礎的な知見を, 長期にわたる飼育実験の結果から明らかにすることができた。