

サクラエビの成長における温度の影響の評価について

大西修平*1

Research on the Effect of the Temperature for the Growth of Sergestid Shrimp

Shuhei OHNISHI

Abstract

Statistical analysis was attempted to examine the effect of water temperature on growth of the sergestid shrimp, *Sergia lucens*. The observed temperature was divided to ranks at interval of 0.5 degree. Optional unknown response functions were applied for each rank for defining the average length of shrimp. Nine models were proposed, based on an idea that weighted value of response function by occurrence of rank represents the average length. It is possible to estimate the response function by the Empirical Bayes Method. In order to specify the period where the temperature has significant effect on the growth, values of ABIC were compared among nine models with data sets differing in data months. Among data obtained during 1972 through 2001, the author selected those from 19 years which showed ordinary growth. Data applied for analysis consisted of average body length and daily water temperature from July to November. As a result, the model assigned to Aug. and Sept. temperature data was determined as the optimal. It also showed that the promotive effect on the growth of shrimps is concentrated on the condition between 24.5 and 25.0 degrees. The results obtained by statistical models support previous biological findings. Moreover, the restraint in growth seemingly due to separation from the optimal water temperature has different response between the warmer and colder conditions.

1. はじめに

駿河湾産の重要な水産生物であるサクラエビ *Sergia lucens* は、漁獲量変動の大きな資源としても知られる。同種の産卵期は夏季に限定されるため、この時期、海洋の有機的・無機的環境が、繁殖成功や卵の生残に対して直接作用し、その結果、資源量と漁獲量に変動が生じていると思われる。駿河湾は外洋に開いた海域であるとともに流入する河川も多く、生物生産への陸水の影響も指摘され (中村・津久井, 1979), 外洋海域と陸域の双方の環境特性も資源変動に関与する。このほか捕食をはじめ自然死亡の影響など、サクラエビをとりまく資源変動要因は複雑で、それぞれの応答特性をすべて把握することは困難である。漁業に関連する環境モニタリング体制が、高度に整備されないかぎり、資源変動の因果関係の特定は基本的に不可能である。

個体数変動とともに、資源の豊度を左右する項目として成長がある。成長の良否を左右するものには、産卵時期の早さや密度効果など複雑なメカニズムもあるが、最も基本的な仕

組みとして、生息域の物理・化学的要因による、代謝や生化学反応へのコントロールを挙げることができる。これによれば、成長の要因は個体数変動要因よりも明確である。なかでも温度と成長速度の関係については、多くの研究で扱われている。水槽内での温度の制御は簡単であるため、様々な水温条件における脱皮の頻度について、実験に基づいて傾向を探る研究も実施されている (福井ほか, 2003)。成長の動態の基本には生化学反応があるため、最適水温についても議論されている (Omori, 1971)。サクラエビのように鉛直移動主体で回遊性の低い生物にとっては、特定の海域の水温が成長に大きく影響すると考えられる。したがって、水温と成長の関係に様々な解析を試みることは意義がある。

以上のような状況をふまえて本研究では、サクラエビの成長の良否と水温の関係を、長期間の観測データから推定する試みについて示す。竹澤 (1996) による、温度と成長量の柔軟な応答関数の表現方法に基づき、応答関数をモデル化し、最適モデルの探索を行う。このプロセスをもとに、サクラエビの成長に対する、温度の影響の評価の可能性を考察する。

2004年1月20日受理

*1 東海大学海洋学部水産学科 (Department of Fisheries, School of Marine Science and Technology, Tokai University)

2. 解析モデル

2.1 温度を変数とする成長量の応答関数

サクラエビの漁期は秋と春の2回に分かれる。産卵期は夏季であるため、孵化後それぞれの漁期までの経過時間は、春漁期までのほうが長い。経過時間が長くなれば成長に關与する要因が増え、それに伴い複雑なメカニズムが出現する可能性もある。そこで水温以外の要因をなるべく排除するために、本研究では秋漁期の平均体長 (mm) と水温 (°C) の関連に注目する。

ここで温度と成長の関連を、基本モデル (竹澤, 1996) に基づいて展開する。秋漁期の平均体長は、特定の連続した期間の水温だけで決定されるものとして、平均体長について意義のある期間を N 日間とする。起点となる日から i 日目 ($1 \leq i \leq N$) の平均水温を x_i とし、変数 x_i による平均体長への応答関数 $f(x_i)$ を定義する。 $f(x_i)$ は特定の parametric な関数でなく、任意の関数とする。 $f(x_i)$ は、 N 日間の水温が一定値 x_i になると仮定するときの、理論上の平均体長を定義したもので、未知数である。 $f(x_i)$ は成長の良否の指標でもある。次に $f(x)$ を扱い易くするために離散化する。すなわち、観測最低値より十分小さい水温 x_0 を基点に、温度のレンジを、 Δx を単位として J 区間に分割する。水温 x が $x_0 + (j-1)\Delta x \leq x < x_0 + j\Delta x$ を満たすとき、 $f(x)$ を、この温度帯の代表値 F_j を用いて、 $f(x) = F_j$ ($j=1, \dots, J$) と置き換える。以上の定義をもとに、任意の年 t の平均体長 y_t を

$$y_t = 1/N \sum_{j=1}^J n_{tj} F_j + \varepsilon_t \quad (1)$$

と表現する。なお n_{tj} は、 t 年の N 日間で水温帯 j 区間に入るデータが観測された日数、 ε_t は t 年の誤差である。平均体長 y_t は F_j を出現日数で重み付けした値となっており、 y_t は積算温度の測度である。

(1) 式の F_j ($j=1, \dots, J$) は推定対象となる未知パラメータである。竹澤 (1996) は、

$$E = \sum_{t=1}^T (y_t - 1/N \sum_{j=1}^J n_{tj} F_j)^2 + \lambda \sum_{j=1}^J (F_j - 2F_{j+1} + F_{j+2})^2 \quad (2)$$

とにおいて、 E の最小化による F_j の推定を提案している。(2) 式は回帰モデルの評価値で、右辺第1項は誤差の2乗和を表しており、モデルのあてはまりの悪さに相当する。一方、第2項は F_j の2次階差 (Akaike, 1980) とよばれ、 F_j の隣接する値の漸進的变化 (中村, 1982) を表している。第2項は、 F_j の変化の大きさに対応し、 λ , F_{j+1} , F_{j+2} は F_j の変化の大きさを調節する未知パラメータである。たとえば、 λ の小さな値は大きな値に比べて、 F_j の大きな変化を許すことが可能になる。(2) 式は、一般的にデータの平滑化法の最も基本的な表現になっている (Craven and Wahba, 1979)。

2.2 Empirical Bayes 法によるパラメータ推定

(2) 式の最小化による F_j の推定、および λ , F_{j+1} , F_{j+2} の

決定は、事前分布と尤度に正規分布を用いる場合の、Empirical Bayes 法 (経験ベイズ法) (石黒・荒畑, 1982; 岸野, 1999; Carlin and Louis, 2000) の解法と一致する。この場合の、Empirical Bayes 法によるパラメータ F_j の推定手順は以下の通りである。まず F_j の2次階差 $F_j - 2F_{j+1} + F_{j+2} = (F_j - F_{j+1}) - (F_{j+1} - F_{j+2})$ の値に正規分布を仮定し、これを事前分布 (prior) $\pi(\theta)$ とする。なお θ は F_j を含め、一般的なパラメータを意味する。次に、データ x が得られたときの θ の尤度 $P(x|\theta)$ (likelihood) を正規分布で記述し、事前分布とともに、Bayes の定理 (Bayes' Theorem) (坂元, 1985)

$$p(\theta|x) = P(x|\theta)\pi(\theta) / \int_{\Theta} P(x|\theta)\pi(\theta) d\theta \quad (3)$$

に代入して、左辺の事後分布 (posterior) $p(\theta|x)$ に変換する。なお事後分布も正規分布にしたがう。最後に、事後分布の期待値を計算し、それをパラメータの推定値として採用する。 F_j の変化を調節する役割をもつ λ , F_{j+1} , F_{j+2} は、未知パラメータとして事前分布に含まれ、これらの決定が問題として残る。これについては、Bayes 型情報量規準 ABIC (A Bayesian Information Criterion) の値を手がかりに、ABIC を最小化するように最適値を決定することができる (Akaike, 1980; 石黒・荒畑, 1982; 坂元, 1985)。

本研究では、(1) 式の ε_t に正規分布を、また F_j の2次階差にも正規分布を仮定する。このように、尤度と事前分布を正規分布で記述することで、 F_j の推定は(2)式の最小化によることができる。

3. 適用事例

3.1 使用データ

資料として、年ごとの秋漁期でのサクラエビの平均体長データ (小林, 2002) を使用した (Fig. 1)。記録は1972年から2001年の30年にわたって得られている。Fig. 1 に示したように、平均体長には不規則な年変動がみられる。サクラエビの成長要因については、十分な調査が実施されていない。しかしながら、成長が非常に良い年や逆に悪い年は、水温の影響に加えて、栄養塩の濃度や餌生物の密度など、水温以外の要因の強い関わりを否定できない。本研究では、水温と成長の関係だけに注目するため、水温以外の影響は極力排除する必要がある。そこで Fig. 1 について、年平均値から大きく外れた年には、水温以外の要因が強く作用していると考え、解析対象から除外することにした。30年間の平均体長データの平均値と標準偏差 S.D. をもとめ、平均 \pm S.D. の範囲に収まる年を解析対象とした。

水温データは、静岡県焼津市小川港外の定地水温の観測値 (静岡県水産試験場, 2001) を用いた。産卵期から秋漁期までの成長への水温の影響をみるため、7月始めから11月末日までの5ヶ月間の日毎の値を抽出した。資料不備のため、1ヶ月分以上連続してデータに欠落があった1974年と1984年を除き、Fig. 1 のデータと対応させて扱った。この結果、Fig. 1 に示した平均 \pm S.D. の範囲に収まると同時に、水温データ

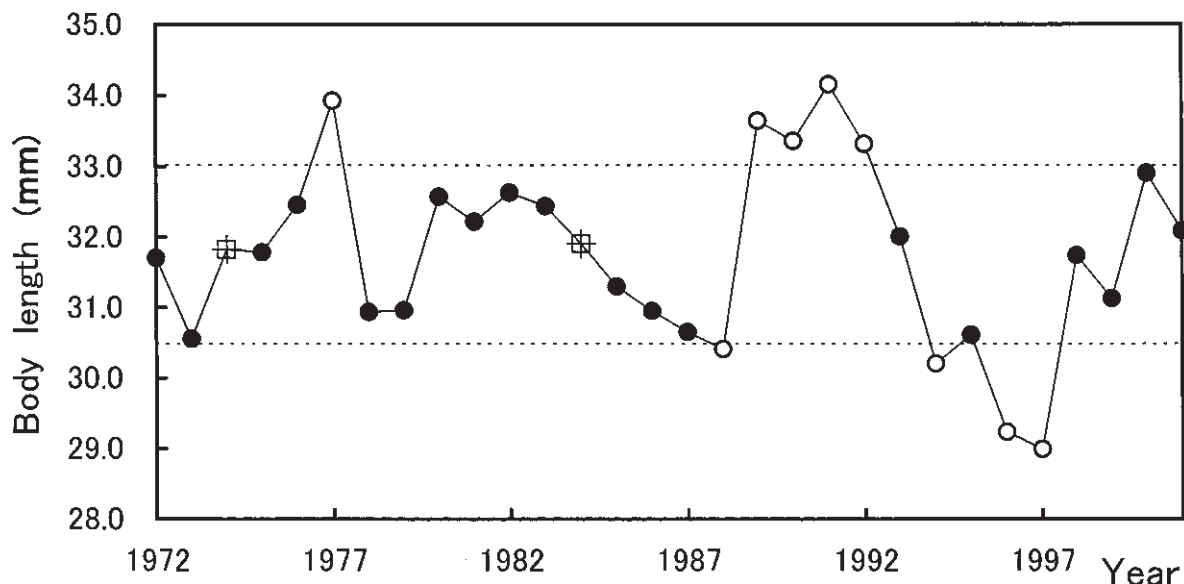


Fig. 1 Body length data for analysis. The region indicated with two broken lines corresponds to the extent of mean±S.D. The data shown with open circle were not used for analysis since lying without region. Though lying within the object region, two data shown with box and cross were also excluded by lack in water temperature data.

が利用可能な年は、1972, 73, 75, 76, 78-83, 85-87, 93, 95, 98-2001年の合計19年分が該当する。

本研究では、7月始めから11月末日までの5ヵ月のうち、平均体長の大きさを決定づける特に重要な期間の存在についても調べた。この目的のために、解析に使用する水温データの期間を限定し、Table 1に示すようにM₁からM₉の9通りのモデルを候補とし、それぞれのABICを評価した。実際のデータと(1)(2)式の対応は次の通りである。y_tには上に示した19年の、それぞれの年の平均体長を用いる。したがってT=19となる。水温のレンジの区分幅Δxは、Δx=0.5(°C)とした。これによって、Jの値はモデルM₁からM₉で異なる。JはモデルごとにTable 1に示した。なおn_{ij}は該当する日数を計数した。

3.2 結果および考察

9通りのモデル(M₁-M₉)について、Empirical Bayes法

でパラメータF_jを推定し、推定結果をFig. 2に示した。また、それぞれのモデルのABICの値をTable 2に示した。一部のモデルM₁M₃M₇については、λ=∞でABICが最小値をとる結果となった。これらについては、Fig. 2からもわかるようにF_jの変化は直線的であり、最適水温は存在しないという非現実的な結果である。ABICは、パラメータλ、F_{j+1}、F_{j+2}の決定の規準であると同時に、y_tの変動を最も適切に説明できるモデルを特定するための統計的規準でもある。ABICの最小値をもつモデルを最適モデルとすることができる(Akaike, 1980; 坂元, 1985)。したがってこの場合は、9通りのモデルのうち、ABIC=46.328をもつモデルM₂が最適モデルとなる。Fig. 2に示したモデルM₂では、明確なF_jの極大値が認められる。F_jはf(x_i)を置き換えたもので、N日間の水温条件が、全てj番目の温度帯に含まれると想定した場合の平均体長である。極大値が含まれる温度帯は、24.5°C以上25.0°C未満である。またTable 1より、モデ

Table 1 The period of temperature data and corresponding range in each model.

Model	period of temperature data in each model					boundary of temperature range (lower, upper)	the number of rank (J)
	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.		
M ₁	○	○				19.0, 29.0	20
M ₂		○	○			20.0, 29.0	18
M ₃			○	○		17.5, 28.0	21
M ₄				○	○	14.5, 26.0	23
M ₅	○	○	○			19.0, 29.0	20
M ₆		○	○	○		17.5, 29.0	23
M ₇			○	○	○	14.5, 28.0	27
M ₈	○	○	○	○		17.5, 29.0	23
M ₉		○	○	○	○	14.5, 29.0	29

Temperature range is divided into J ranks by 0.5 degrees.

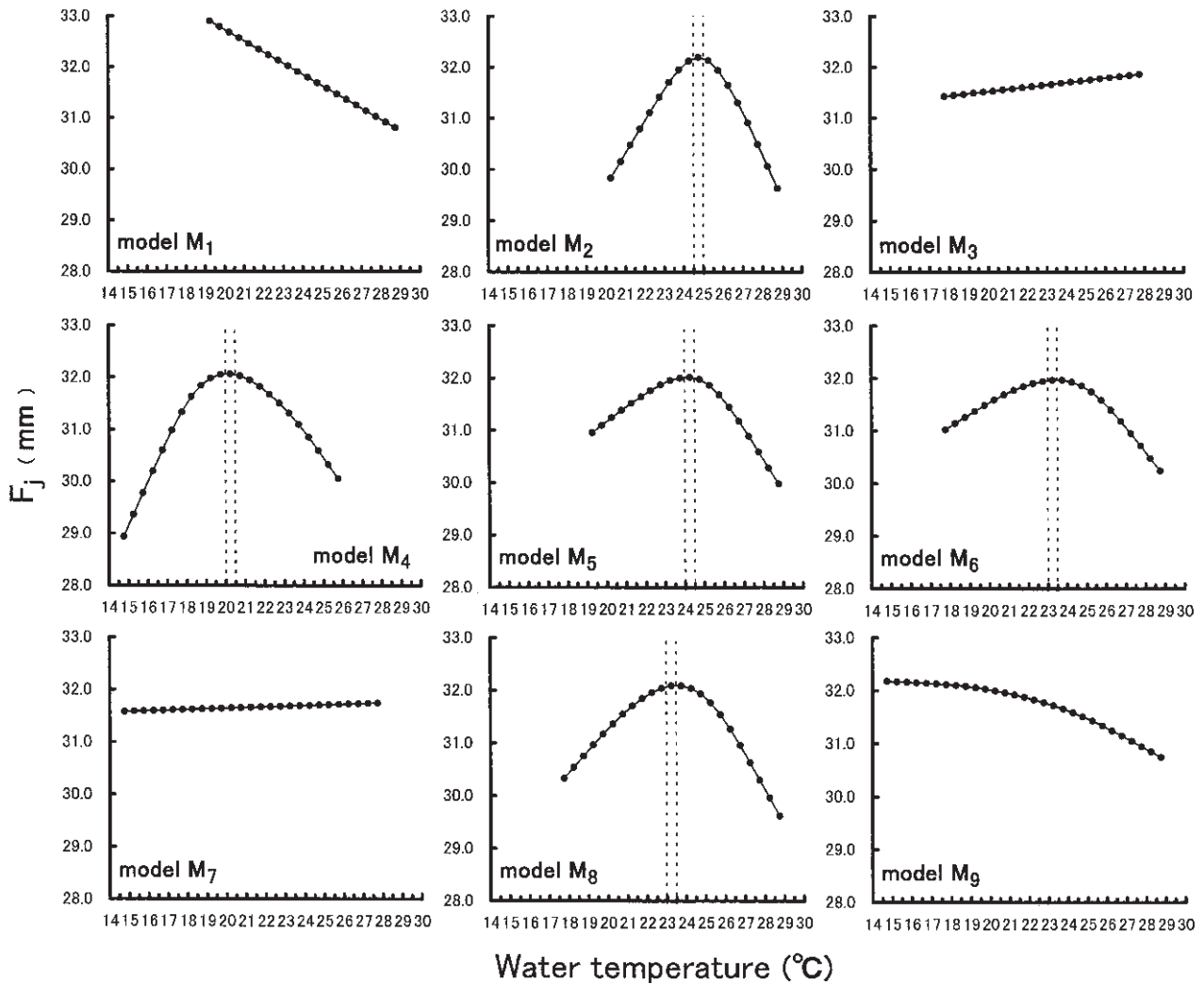


Fig. 2 Shift of estimated F_j as a response function of water temperature. Parallel broken lines mean the optimal temperature zone for growth.

Table 2 ABIC optimal parameter estimates that control the magnitude of fluctuation in F_j .

Model	parameter estimates			value of ABIC
	λ	F_{j+1}	F_{j+2}	
M ₁	infinity	30.70	30.59	50.503
M ₂	2.33	29.20	28.77	46.328*
M ₃	infinity	31.88	31.91	53.871
M ₄	2.96	29.79	29.53	58.119
M ₅	3.22	29.67	29.36	50.955
M ₆	4.48	30.00	29.76	57.821
M ₇	infinity	31.75	31.75	67.251
M ₈	3.17	29.28	28.94	57.447
M ₉	11.47	30.64	30.54	71.235

* : Asterisk means being the optimal model by giving it.

ル M₂ では、8 月と 9 月のデータだけを用いている。これらの結果から、秋漁期のサクラエビの平均体長は 8 月と 9 月の水温によって決定され、さらにその期間中、24.5 から 25.0°C の水温条件で、成長が最も速くなっている可能性が示唆される。

水温の制御を伴う飼育実験では、10°C から 22°C の範囲の温度の上昇とともに、脱皮するサクラエビの割合が増加することが確認されている (福井ほか, 2003)。また、体長の成長

率の最適値は、18 から 25°C の範囲に存在することを示した実験結果 (Omori, 1971) もみられる。さらに実際のフィールドでも、この温度帯 18 から 25°C の層の厚さが、成長や再生産に対して支配的な役割をもつことが知られ (津久井, 1987)、生物学的に重要な温度帯であることが指摘されている。本研究の結果は、24.5°C 以上 25.0°C 未満、すなわち 24.7°C 周辺が成長を最も促す環境であることを意味するが、この値は既往の知見と整合性をもつ。過去の研究方法とは異なる、モデル

による統計的解析を試みた結果、改めて既往の知見に近い結果が得られたことになる。サクラエビの成長における18から25°Cの水温範囲の意義について、確証が得られた。

さらに本研究の結果には新しい知見も含まれている。Fig. 2の最適モデルM₂のF_jに注目する。(2)式に示したように、F_jは2次階差を最小化する条件が付加されているだけで、基本的に自由な形をとりうる曲線である。Fig. 2のM₂のF_jは、一見すると放物線であるが、実際には左右非対称形である。つまり、成長が極大値を示す温度帯(24.5°C以上25.0°C未満)を境界に、それより高い温度範囲と低い範囲では、成長への水温の関わり方の強さが異なる。25°C以上では24.5°C未満よりも勾配が強く、より高温では成長が急激に悪くなっている。サクラエビの温度に対する耐性が、より高い温度に関して低く、そのことによって高い温度で成長が急激に悪くなる可能性が示唆される。このように、モデルを通じて新たな知見に接近できることは意義深い。

モデルの拡張と発展の方向についても簡単に考察を加える。Empirical Bayes法で、(3)式に基づいて計算を進めるためには、F_jの2次階差と尤度を確率分布で表す必要がある。本研究は確率分布として最も単純な正規分布を用いたが、F_jの2次階差を正規分布以外の分布で表せば、特徴的なF_jの変化パターンをもったモデルを作成できる。たとえばF_jの2次階差を、いわゆる裾の広い確率分布であるCauchy分布で表した場合、起こりうる2次階差の値の範囲を、正規分布の場合よりも大きくすることができる。これにより、2次階差値の非常に大きな値と、非常に小さな値をひとつのモデルで表すことができる。このことは、F_jの急激な変化が表現できることを意味する。良い成長を示す温度帯が、ごく狭い範囲に限定されているような場合には、Fig. 2の曲線よりも鋭いピークをもつ曲線が、データに潜在的に機能しているはずである。したがって、本研究をさらに拡張して、水温と成長の特性を探索的に調べるプロセスでは、正規分布によらない確率分布の利用が効果的である。正規分布を前提としない場合は、パラメータ推定計算で(2)式の最小化による方法(石黒・荒畑, 1982)は適用できない。これについては近年、マルコフ連鎖モンテカルロ法(Markov Chain Monte Carlo method)(岸野, 1999; Carlin and Louis, 2000)による確率計算の方法が開発されており、数値的に問題を解くことができる。

本研究はBayesの定理に基づく解析方法を用いたものである。水温と成長の関係F_jを数学的に記述して仮説的モデルとし、Bayesの定理に代入してデータ解析を行い、最後にモデル評価値ABICを求めるという単純な作業が主体である。この方法のメリットとして、自由な発想による仮説をABICという規準に基づいて、全て並列的に比較できる見通

しの良さを挙げるができる。水温と成長の関係について自由に仮説をたて、探索的に解析を進めることができるため、研究者のもつ生物学的知識を、様々な仮説に反映させることができ、データ解析の可能性が大きく広がる。新しい発想による斬新な仮説も全てABICで評価できるため、蓄積データをあらためて解析することで、意外性のある知見が導けることも期待できる。

謝 辞

本稿の丁寧な査読を通して、貴重な助言を頂戴した匿名の査読者に、深く感謝いたします。

参考文献

- Akaike, H. (1980): Likelihood and the Bayes procedure with discussion. 143-166, In, Bernardo JM, DeGroot MH, Lindley DV, Smith AFM eds., Bayesian Statistics. University Press, Valencia.
- Carlin, BP. and TA. Louis (2000): Bayes and Empirical Bayes methods for data analysis. Chapman and Hall, London, 419pp.
- Craven, P. and G. Wahba (1979): Smoothing noisy data with spline functions. Numer. Math., **31**, 377-403.
- 福井篤・土屋崇生・神戸祐一・喜多賢治・魚谷逸朗 (2003): 飼育下でのサクラエビの脱皮について. 日水誌, **69**, 376-379.
- 石黒真木夫・荒畑恵美子. (1982): ベイズ型スプライン回帰. 統計数理研究所彙報, **30**, 29-36.
- 岸野洋久 (1999): 生のデータを料理する. 日本評論社, 東京, 245pp.
- 小林憲一 (2002): 駿河湾のサクラエビ漁業と漁獲量の年変動. 日本プランクトン学会報, **49**, 108-114.
- 中村 隆 (1982): ベイズ型コウホート・モデル—標準コウホート表への適用—. 統計数理研究所彙報, **29**, 77-97.
- 中村保昭・津久井文夫 (1979): 駿河湾周辺の月降水量の変動特性. 静岡水試研報, **13**, 43-46.
- Omori, M. (1971): Preliminary rearing experiments on the larvae of *Sergestes lucens* (Penaedia, Natantia, Decapoda). Marine Biology, **9**, 228-234.
- 坂元慶行 (1985): カテゴリカルデータのモデル分析. 共立出版, 東京, 12-15.
- 静岡県水産試験場 (2001): 焼津定地観測表
- 竹澤邦夫 (1996): ノンパラメトリック回帰と作物の生長解析への適用に関する研究. 農環研報, **13**, 101-165.
- 津久井文夫 (1987): サクラエビの再生産と産卵期の水温. 静岡水試研報, **22**, 1-11.

要 旨

サクラエビの成長に対する水温の影響について、数理モデルを用いた解析を試みた。水温を温度帯に区分し、それぞれの区分ごとに成長量を任意の応答関数で定義した。応答関数を水温帯の出現日数で重み付けた値が平均体長に該当するという、積算温度を拡張した考え方に基づいてモデルを構築した。Empirical Bayes 法に基づいて、データから応答関数を推定した。成長に関して水温が意義をもつ期間を特定するため、水温データを用いる期間を変えて解析を行い、それぞれの ABIC を比較した。1972から2001年の、駿河湾でのサクラエビ秋漁期の平均体長記録のうち、平均的な19年分の体長、および各年7から11月の日々の水温記録を資料とした。解析の結果、8月と9月の水温で平均体長を説明するモデルが最適となった。ここで、水温帯24.5以上25.0°C未満に最も成長を促進する作用があることが示され、この結果は幾つかの既往の知見とも対応するものであった。さらに、この温度帯を離れるにつれて起こる成長の低下は、より高い範囲で急激な変化となっていた。本研究の発展方向として、より自由な発想によるモデル構築と探索的な解析がある。これに基づき、サクラエビの成長特性の詳細な知見が得られると期待できる。