HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	アワビの成長曲線について
Author(s)	松石, 隆; 斎藤, 和敬; 菅野, 泰次
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 46(3), 53-62
Issue Date	1995-12
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/24152
Type	bulletin (article)
File Information	46(3)_P53-62.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北大水産彙報
46(3), 53-62. 1995.

アワビの成長曲線について

松石　隆[1)]・斎藤　和敬[2)]・菅野　泰次[1)]

Growth Curve of Abalone

Takashi MATSUISHI[1)], Kazuyoshi SAITO[2)]
and Yasuji KANNO[1)]

Abstract

von Bertalanffy's growth curve has been widely used to express the growth of abalone, but this curve is known to fit poorly for the young growth stages. We used the von Bertalanffy, Logistic, Gompertz's, and Richards's growth curves to fit the length-at-age data of three populations of abalone collected in the southern part of Akita Prefecture, Japan. Generally, the AIC of the von Bertalanffy's growth curve was highest, and the logistic growth curve had a low AIC. Thus the logistic growth curve is thought to express abalone growth best. We also fitted this curve to length-at-age data by individuals, and examined the correlation among the parameters. L_∞ has a positive correlation with K and a negative correlation with c. This indicates that individuals that undergo slow growth during their young stages tend to become large.

Key Words: Abalone, Growth Curve, Age determination

緒　　言

漁業対象資源の成長やその変異を知ることは，漁業管理や種苗放流方策を策定するために重要である。アワビには成長に関する多くの報告がある（たとえば，高山，1940；酒井，1962d；野中ら，1969；藤井ら，1970；藤田・女供，1970；渋井，1971；都道府県水産試験場磯根資源研究グループ，1972；鐵ら，1974；広瀬，1974；小島ら，1977；田中・田中，1980；金丸ら，1993)。その多くは，各年齢群の平均殻長を von Bertalanffy の成長曲線にあてはめて，成長のパラメータを求めたものである。しかし，成長曲線に von Bertalanffy の成長曲線を用いることや，各年齢群の平均殻長をあてはめに用いることの妥当性については，ほとんど検討されていない。

von Bertalanffy の成長曲線は，特に若齢期にあてはまりが悪いことが知られている（野中ら，1969；藤井ら，1970；藤田・女供，1970；鐵ら，1974；田中・田中，1980)。しかし，Walford (1946) の定差図を用いることによって簡便にパラメータを推定できることや，従来から広く用いられているという理由から，他の成長曲線との適合性を比較することなく，von Bertalanffy の成長曲線が用いられている。鐵ら (1974) は，真鶴湾内に放流されたマダカアワビ *Nordotis madaka* に対して，Logistic, Gompertz, von Bertalanffy の 3 種類の成長曲線をあてはめているが，データ数が少

1) 北海道大学水産学部資源生態学講座
(*Laboratory of Marine Ecology, Faculty of Fisheries, Hokkaido University*)
2) 秋田県水産振興センター
(*Fishery Promotion Center of Akita Prefecture*)

ないこともあり，成長曲線を選択するまでには至っていない。

一般に，成長には個体変異がある。アワビでは，生息場所の海藻の種類や量（酒井，1962a, b, c），水温（渋井，1971），水深や生息密度（都道府県水産試験場磯根資源研究グループ，1972）等によって成長に個体差の出ることが知られている。成長に個体変異がある場合の成長曲線の推定法には，従来行われている各年齢群の平均殻長を成長曲線にあてはめる方法の他に，個体ごとに成長曲線を推定する方法，全個体のデータを直接成長曲線にあてはめる方法がある。それぞれの推定結果は異なると考えられ，比較が必要である。小島ら（1977）は，個体ごとに成長の履歴を検討した結果，個体ごとに異なるS字型の成長曲線を示すことを明らかにしている。しかし，他にアワビの成長に関して個体ごとに成長曲線をあてはめて，その性質を論じている報告は見あたらない。

本研究では，秋田県南部で採集されたアワビの年齢別殻長データに，von Bertalanffy, Logistic, Gompertz, Richards の4成長式を最尤法によりあてはめ，AIC (Akaike, 1973) に拠りアワビの個体群全体の成長をよりよく表現する成長曲線を選択した。また，個体ごとに成長曲線をあてはめ，成長の個体変異の性質を明らかにした。

データと解析

データ

年齢別殻長データの測定に用いたアワビは，1990年7月3日から1990年11月29日までの間に4回，秋田県水産振興センターによって採集された213個体である。採集場所は秋田県由利郡金浦町地先（Fig. 1）である。

ここには，元来はクロアワビ *Haliotis discus* が生息していたが，1969年よりエゾアワビ *Haliotis discus hannai* が放流されている。また，1962年より1990年までは北海道奥尻島より天然エゾアワビ種苗を移植している。したがって，この漁場には，この漁場で生まれた個体（以下，「天然」[Wild type] という），人工種苗が育ったもの（「人工」[Reared]）と，奥尻島から移植されたもの（「移植」[Transplanted]）の3群が生息している。アワビは，食性によって殻の色彩に差異がでることが知られており（酒井，1962b），金浦の3群のアワビも殻の色によって区別することができる。人工種苗から育ったアワビは，殻頂部が緑色になっている。奥尻から移植された個体には殻頂部に緑色の縞がある。採集された個体は，殻の表面についている藻類等をワイヤブラシで落し，殻頂部の特徴から，天然，人工，移植に分類した。

年齢査定は，表面の藻類等を完全に除去した殻に白熱電球光を透過させて，光が透過する輪紋の数を読みとる方法（藤本，1967）を用いた。各輪紋の最長径を測定することによって，年齢ごとの殻長を得た。輪紋が1年に2本できるという指摘もあるが（井上・大場，1980），一般には1年に1本形成されるとすることが多く，ここでは輪紋が年輪に相当するとして解析した。明瞭に見られない輪紋については欠測とした。後に個体ごとの成長曲線を得るため，1個体につき最少4個の年齢別殻長データが得られたものだけについて解析を行った。解析に用いた各群の平均値・標準偏差と年齢別殻長データ数を Table 1 に示した。

解　析

以下の4種類の成長曲線を用いた。

1. von Bertalanffy の成長曲線

$$l_{i,t}=L_{\infty}(1-e^{-K(t-c)})+\varepsilon_{i,t} \qquad (1)$$

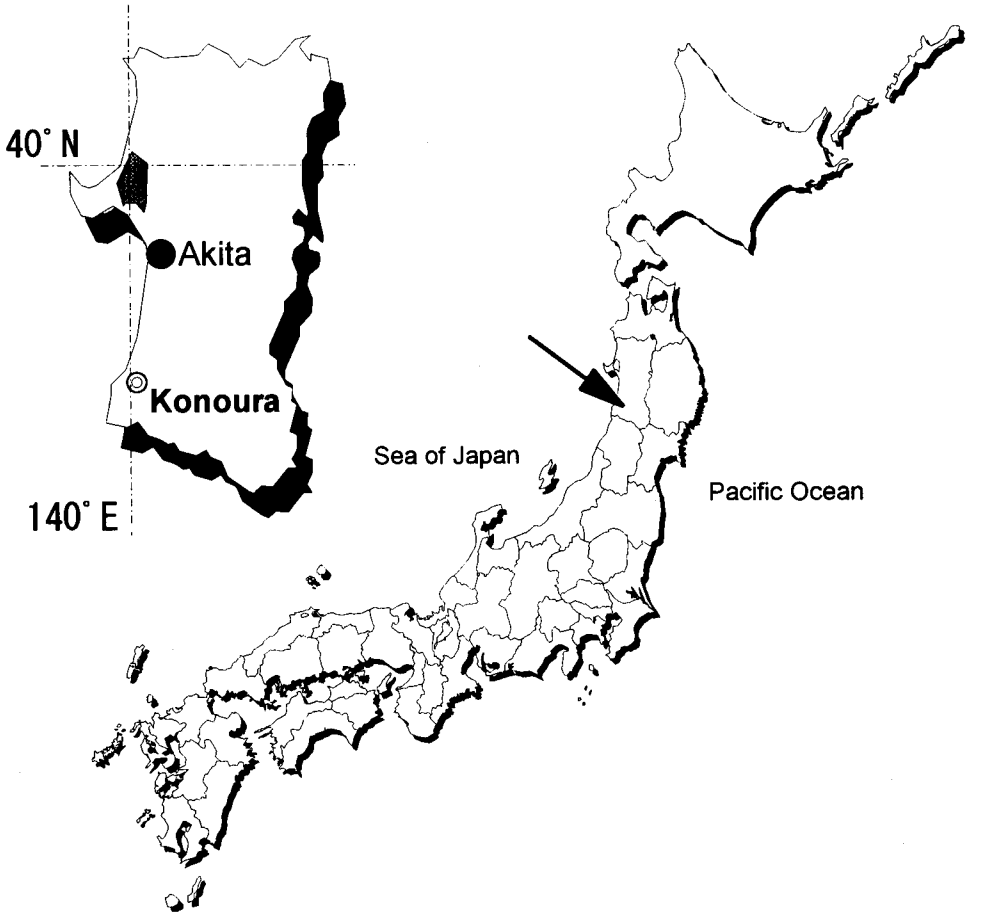

Fig. 1. Location of sampling point

2. Logistic 成長曲線

$$l_{i,t}=\frac{L_\infty}{1+e^{-K(t-c)}}+\varepsilon_{i,t} \tag{2}$$

3. Gompertz の成長曲線

$$l_{i,t}=L_\infty e^{-ce^{-Kt}}+\varepsilon_{i,t} \tag{3}$$

4. Richards (Richards, 1959) の成長曲線

$$l_{i,t}=[L_\infty^{1-m}-(L_\infty^{1-m}-c^{1-m})e^{-K(1-m)t}]^{\frac{1}{1-m}}+\varepsilon_{i,t} \tag{4}$$

ここで，$l_{i,t}$ は，個体 i，年齢 t の殻長，L_∞ は理論上の最大体長を表すパラメータ，K は成長速度，c は成長の開始時点，m は成長曲線の形に関するパラメータである。$\varepsilon_{i,t}$ は誤差項であり，個体，年齢ごとに独立に分散 σ_ε^2 で正規分布すると仮定する。分散は年齢や個体によって異ならないと仮定する。成長曲線によって K と c の定義が異なるので，必ずしも同じ値を示さない。

Richards の成長曲線では，$m=0$ の時は von Bertalanffy の成長曲線を，$m\to 1$ のときは Gompertz の成長曲線を，$m=2$ のときは Logistic 成長曲線と等しくなる。

それぞれの成長曲線について，最尤法により各群の全個体の年齢別殻長データを一括してあて

Table 1. Average and standard deviation of the length at age data of abalone in southern part of Akita Prefecture, Japan

	Age	1	2	3	4	5	6	7	8	9	total
Wild	mean (mm)	20.1	33.3	48.8	69.0	88.0	98.8	109.4	127.2	135.5	
	s.d. (mm)	2.8	4.7	7.7	11.8	11.8	11.8	10.6			
	N	2	24	36	37	36	21	6	1	1	164
Reared	mean (mm)	20.5	30.5	46.6	67.9	89.6	95.5	94.3			
	s.d. (mm)	3.9	4.9	8.5	12.2	11.0	9.7				
	N	7	19	22	22	20	7	1			98
Trans-planted	mean (mm)	23.1	32.9	47.1	64.4	77.1	80.7	88.1	95.0	99.0	
	s.d. (mm)		3.5	8.1	12.4	14.4	8.5	6.3	3.3		
	N	1	10	14	15	15	11	9	5	1	81
Total	mean (mm)	20.7	32.2	47.8	67.7	86.1	93.1	96.5	100.3	117.3	
	s.d. (mm)	3.4	4.7	8.0	12.0	12.9	13.1	13.0	13.5	25.8	
	N	10	53	72	74	71	39	16	6	2	343

はめ，成長曲線のパラメータの最尤推定値および推定精度（標準誤差）を求めた。Richards の成長曲線は，他の成長曲線よりパラメータ数が多く残差では比較できないので，パラメータ数の増加による残差の減少を補正した赤池の情報量規準 AIC に拠り，個体群全体の成長を最もよく表現する成長曲線を選択した。

選ばれた成長曲線を個体ごとにあてはめ，推定されたパラメータの分散とパラメータ間の相関関係を計算した。その際，推定されたパラメータに平均より標準誤差の 1.96 倍以上離れたものを含む個体の推定値は，異常値とみなして除いた。

結　　果

個体群の成長

推定されたパラメータは，Table 2 のようになった。天然の年齢別殻長データと推定された成長曲線を Fig. 2 に示した。

von Bertalanffy の成長曲線を用いた場合は，他の成長曲線を用いた場合よりも AIC が大きく，あてはまりが悪いことがわかった。

Richards の成長曲線を用いると，負の対数尤度 *LL* は最も小さくなり，あてはまりがよいことが示された。この成長曲線は，他の成長曲線に比べてパラメータが 1 つ多い上，*m* の値を変えることによって，他の成長曲線を表現することができるので，他の成長式よりも *LL* が大きくなることはあり得ない。AIC で比較すると，Logistic 成長曲線や Gompertz の成長曲線を用いた場合に比べて Richards の成長曲線を用いた方が大きい。これは，パラメータを 1 つ増やしても，それに見合うだけのあてはまりの改善がないということを示している。なるべく少ないパラメータでアワビの成長を表現しようとするならば，Richards の成長曲線よりも，Logistic や Gompertz の成長曲線の方が優れているということが示された。

Logistic 成長曲線を用いた場合と Gompertz の成長曲線を用いた場合は，天然の個体では僅差で後者の方が AIC が小さい，それ以外の場合では Logistic 成長曲線を用いた場合が最も AIC が小

Table 2. Maximum likelihood estimators of each growth curve and population. AIC value with ★ is minimum each population.

Wild

Growth function	L_∞	K	c	m	σ_ε^2	LL	n	AIC
von Bertalanffy	125.0	0.2976	1.031		79.27	724.68	4	1457.36
(s.e.)	(4.52)	(0.0221)	(0.770)		(7.81)			
Logistic	127.8	0.5982	3.760		99.48	609.90	4	1227.80
(s.e.)	(6.96)	(0.0534)	(0.213)		(10.98)			
Gompertz	147.6	0.3444	3.022		99.21	609.68	4	1227.36★
(s.e.)	(12.08)	(0.0428)	(0.205)		(10.95)			
Richards	139.0	−1.351	9.165	1.313	99.10	609.59	5	1229.18
(s.e.)	(22.8)	(3.232)	(5.462)	(0.702)	(0.11)			

Reared

Growth function	L_∞	K	c	m	σ_ε^2	LL	n	AIC
von Bertalanffy	114.7	0.2842	0.7211		128.8	461.78	4	931.56
(s.e.)	(7.6)	(0.0351)	(0.120)		(16.6)			
Logistic	110.5	0.7051	3.370		136.9	380.12	4	768.24★
(s.e.)	(9.4)	(0.0959)	(0.291)		(19.6)			
Gompertz	133.6	0.3743	3.090		140.0	381.18	4	770.36
(s.e.)	(20.0)	(0.0773)	(0.313)		(20.0)			
Richards	98.59	−0.4511	12.58	4.005	135.4	379.54	5	769.08
(s.e.)	(8.74)	(0.1123)	(3.07)	(2.407)	(19.3)			

Transplanted

Growth function	L_∞	K	c	m	σ_ε^2	LL	n	AIC
von Bertalanffy	104.9	0.3213	0.8244		61.89	334.24	4	676.48
(s.e.)	(4.7)	(0.0400)	(0.1737)		(8.87)			
Logistic	95.44	0.6574	2.969		91.22	297.72	4	603.44★
(s.e.)	(4.27)	(0.0923)	(0.176)		(14.23)			
Gompertz	100.8	0.4447	2.743		91.25	297.74	4	603.48
(s.e.)	(6.0)	(0.0739)	(0.437)		(14.34)			
Richards	97.64	−1.113	9.591	1.494	91.08	297.65	5	605.30
(s.e.)	(8.39)	(2.355)	(7.323)	(1.290)	(14.31)			

All data agregated

Growth function	L_∞	K	c	m	σ_ε^2	LL	n	AIC
von Bertalanffy	116.2	0.3020	0.8734		95.22	1541.66	4	3091.32
(s.e.)	(3.1)	(0.0168)	(0.0607)		(6.71)			
Logistic	105.9	0.7221	3.200		129.2	1320.43	4	2648.86★
(s.e.)	(2.9)	(0.0466)	(0.098)		(9.9)			
Gompertz	115.3	0.4498	3.205		131.8	1323.79	4	2655.58
(s.e.)	(4.5)	(0.0369)	(0.237)		(10.1)			
Richards	101.1	−0.4788	12.65	3.191	128.5	1319.49	5	2648.98
(s.e.)	(3.6)	(0.0994)	(2.27)	(1.036)	(9.8)			

LL : inverse log maximum likelihood
n : number of estimated parameters
s.e. : standard error

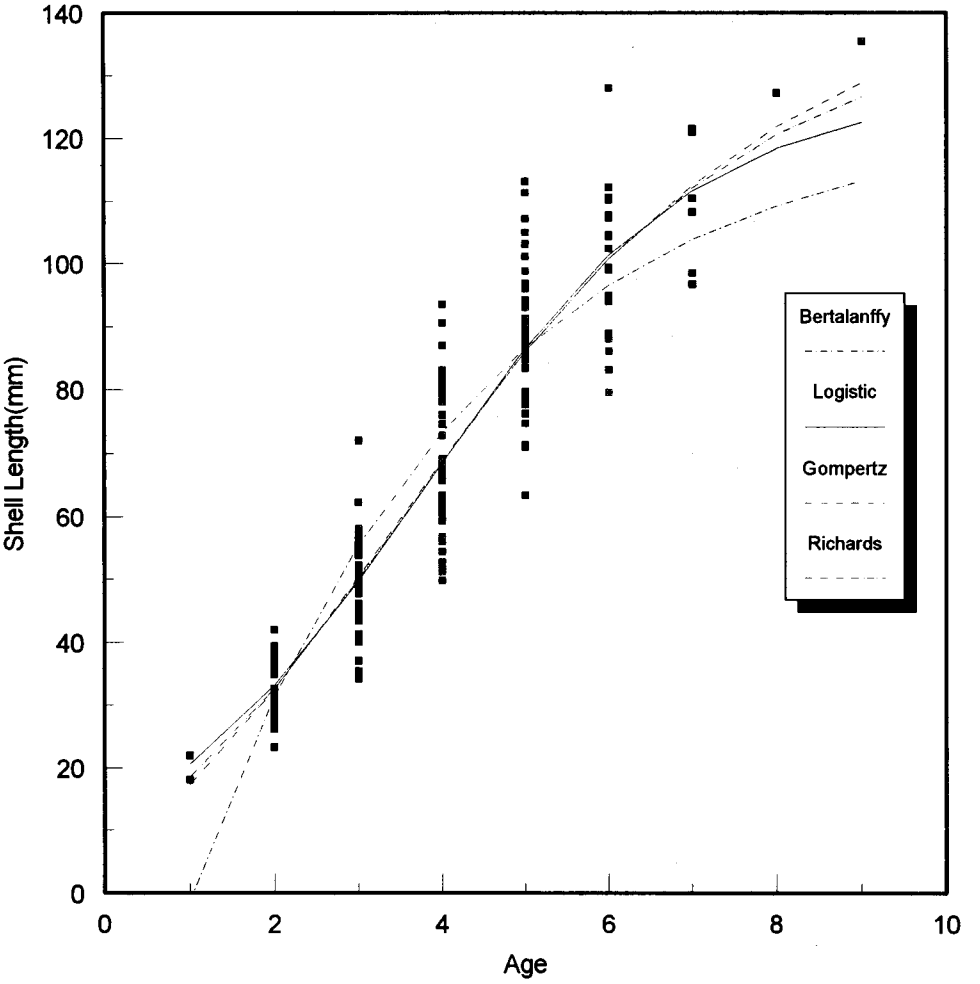

Fig. 2. Data and estimated growth curve of wild population

さくなった。このことから，アワビの成長を表現するには Logistic の成長曲線が最も適していると考えられる。

成長の個体差

各個体ごとに Logistic 成長曲線をあてはめ，個体ごとの成長曲線のパラメータを推定した。パラメータの平均と分散は，Table 3 のようになった。各パラメータ間の相関は，Table 4 のようになった。

L_∞ と K の間には，相関係数で−0.45 (移植) から−0.72 (天然) の負の相関が見られた。この結果は，高齢で大きくなる個体ほど成長速度が遅い傾向があることを示す。L_∞ と c の間には，0.65 (移植) から 0.89 (人工) の強い正の相関がみられた。c は成長が最も速い年齢と対応するので，早くから成長する個体ほど高齢時の体長が大きいことを示している。K と c の間には−0.71 (移植) から−0.83 (天然) の負の相関がみられた。これは，早くから成長する個体ほど急速に成長するこ

Table 3. Averages and standard deviations of estimated parameters in logistic growth curve fitted to length-at-age data of each individual

	L_∞	K	c	σ_ε^2	N
Wild Type	150.2	0.6129	4.382	1.692	30
(s.d.)	39.8	0.1651	1.139	2.111	
Reared	164.0	0.6352	4.502	4.564	21
(s.d.)	51.72	0.1468	1.115	3.814	
Transplanted	109.3	0.6311	3.596	2.652	11
(s.d.)	20.3	0.1955	0.638	1.737	
All	141.8	0.6254	4.219	3.023	65
(s.d.)	38.6	0.1869	1.108	3.251	

Table 4. Correlations of estimated parameters of logistic growth curve fitted to length-at-age data of each individual. Values with † and ‡ indicate they are significant at the 5% and 1% level (test of significance of correlation coefficients ; H_0 : $r=0$).

Wild type

	K	c
L_∞	−0.725‡	0.876‡
K		−0.839‡

Reared

	K	c
L_∞	−0.584‡	0.895‡
K		−0.752‡

Transplanted

	K	c
L_∞	−0.451	0.660†
K		−0.711†

All data agegated

	K	c
L_∞	−0.579‡	0.863‡
K		−0.770‡

とを示している。

このように，早い時期から成長する個体は成長が早いが高齢時の体長は小さくなり，若齢時に成長が遅い個体は，後に大きくなる傾向が示された。

考　　察

年齢平均殻長と全データへのあてはめの差異

徒来から報告されている多くの研究（たとえば，田中・田中 (1980) や金丸ら (1993)）は，殻長を年齢ごとに平均し，その平均値から推定を行っている。これは，広く行われている方法であるが，年齢ごとに標本個体数に差がある場合は，推定に大きな偏りが生じることがある。

実際に，天然のデータを用いて，全てのデータに von Bertalanffy の成長曲線をあてはめた推定値と，各年齢での平均値にあてはめた推定値を Table 5 に示した。推定された von Bertalanffy の成長曲線を Fig. 3 に示した。このデータでは，1 歳・8 歳・9 歳のデータが少ないため，平均値にあてはめた場合は，これらのデータに強く影響される。特に 8 歳・9 歳のデータをとることができた 1 個体のアワビは成長が良かったため，L_∞ が過大に推定されている。それに対し，全データにあてはめた場合はこのような影響は受けない。

小島ら (1977) は，このような誤りを回避するために，各年齢での平均体長に，年齢組成の重み付けを行って成長曲線を求めている。標本数が多い場合，このような方法をとると，上述の偏りは軽減される。

個体ごとにあてはめた場合と一括してあてはめた場合の差異

同じ年齢別殻長データに対し，一括して推定したパラメータ (Table 2) と，個体ごとに推定したパラメータの平均 (Table 3) は異なる。Sainsbury (1980) は，von Bertalanffy の成長曲線に従う成長に個体差がある場合は，パラメータの推定値が系統的に偏ることを解析的に示している。

本研究の場合は，Logistic 成長曲線を用いているので，Sainsbury の成果は直接はあてはまらないが，天然・人工・放流・全データの解析のいずれの場合も L_∞ と c が，一括して推定した場合よりも大きく推定されている。特に L_∞ は，15% から 48% と大幅に個体ごとのパラメータの平均値が大きい。この原因には，Sainsbury の指摘したような全個体を一括することによる偏りの他に，成長の悪い個体ほど高齢まで生残するという可能性も考えられる。

本研究で用いたアワビは禁漁区から漁獲されているので，漁業の影響は無いことが期待される。しかし，禁漁区のまわりでは，1 年に 2 カ月間，アワビを主対象とする漁業が行われており，殻長 10 cm 以上のアワビが漁獲されている。禁漁区からの出入りが頻繁にある場合は，10 cm 以上の個体は漁獲されてしまう可能性が高いので，成長曲線の推定が偏る恐れがある。個体ごとに成長曲線を推定すれば，漁獲の影響が是正され，アワビ各個体の成長の様相をより正確にあらわすことになるかもしれない。

しかし，個体ごとに成長を計算した場合，若齢個体の年齢別殻長データには高齢時の殻長を予

Table 5. Estimated parameters of von Bertalanffy growth curve fitted to all length-at-age data and age averaged length-at-age data

	L_∞	K	c
Fitted to all data	125.0	0.2976	1.031
Fitted to average	349.8	0.0557	0.0789

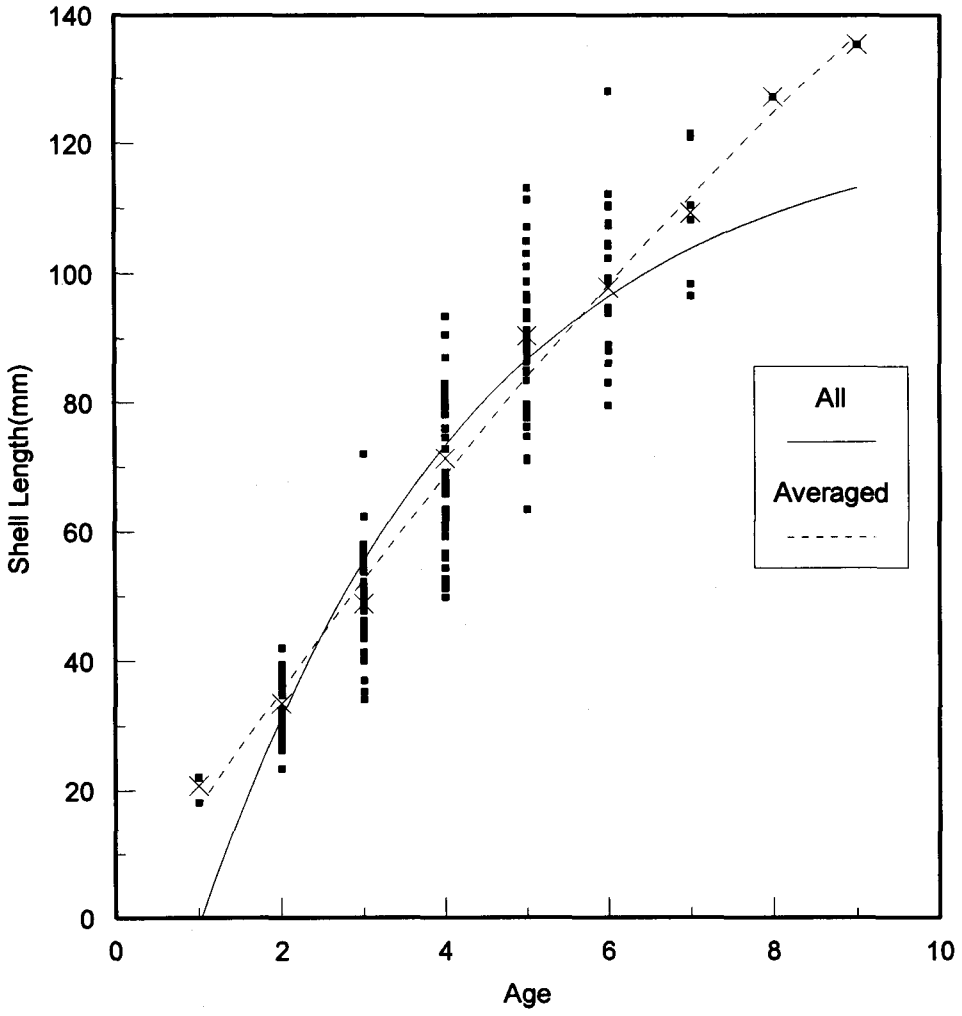

Fig. 3. von Bertalanffy's growth curve fitted to all length-at-age data (line) and to age-averaged length-at-age data (dashed line)

測できる情報が足りないために，L_∞ が非現実的に大きく推定される場合がある。また，資源管理上，個々の個体の成長よりは個体群の平均としての，成長を把握することも大切であろう。

アワビの年齢形質

井上・大場 (1980) は，貝殻を同位体質量分析することによって，神奈川県城ケ島のマダカアワビについて，年2本の輪紋が形成されていることを示している。井上 (1987) は，多くのアワビの成長に関する報告をレビューし，輪紋によって成長解析している結果の多くが成長を過小に評価していることを示している。本研究では，透過法による輪紋を年輪とみなして解析したが，輪紋が年齢形質として妥当かどうかを検討する必要がある。

もし，年に2本の輪紋が本研究で用いたアワビにもできている場合，成長を過小に評価してい

る可能性がある。しかし，輪紋数と年齢が比例している限り，成長曲線の選択や成長の個体差の特徴については，結果がくつがえされることはない。

謝　　辞

本稿をご校閲いただいた，東京大学教養学部岸野洋久助教授，北海道大学水産学部西村欣也助教授，東京大学海洋研究所松宮義晴教授，秋田県水産振興センター加藤淳一増殖部長，山田潤一専門研究員に感謝する。

文　　献

Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. pp. 267-281, B.N. Petrov and F. Csáki (eds.), *2nd international symposium on information theory*, Akadémiai Kiadó, Budapest.

藤井秦司・中原民男・小川嘉彦・角田信孝 (1970). 沖合礁一山口県見島沖八里ケ瀬一に生息するマダカの漁業生物学的特性. 水産増殖, **18**, 69-80.

藤本　武 (1967). アワビ類の年齢査定の一方法について. 水産増殖, **15**, 19-22.

藤田惣吉・女供寿志 (1970). 岩手県におけるエゾアワビ. 増殖, **7**, 112-116.

広瀬敏夫 (1974). 天然漁場におけるエゾアワビの成長について. 東北水研報, **33**, 87-94.

井上正昭・大場忠道 (1980). アワビの成長と年齢形質としての輪紋について. 神水試研報, **1**, 107-113.

井上正昭 (1987). アワビの漁業管理. pp. 123-218, 国内における資源評価および管理手段に関するレビュー, 日本水産資源保護協会, 東京.

金丸彦一郎・有吉敏和・野田進治 (1993). 佐賀県神集島地先におけるエゾアワビ, クロアワビ人工種苗の放流-I一年齢と成長について一. 佐栽セ研報, **2**, 33-38.

鐵　健司・相良順一郎・浜田サツ子・田中弥太郎 (1974). 真鶴湾内放流マダカの成長について. 東海水研報, **77**, 7-19.

小島　博・中久善昭・谷本尚則・石橋喜美子 (1977). 徳島県海部郡産クロアワビ資源の研究-I. クロアワビの生長. 東海水研報, **90**, 25-37.

野中　忠・中川征章・佐々木正・松浦勝已 (1969). 静岡県沿岸の磯根資源に関する研究-V 南伊豆におけるアワビの成長. 静岡水試研報, **2**, 41-48.

Richards, F.J. (1959). A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Botany*, **10**, 290-300.

Sainsbury, K.J. (1980). Effect of individual variability on the von Bertalanffy growth equation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 241-247.

酒井誠一 (1962a). エゾアワビの生態学的研究-I. 食性に関する実験的研究. 日水誌, **28**, 766-779.

酒井誠一 (1962b). エゾアワビの生態学的研究-II. 貝殻の色彩と成長および植生との相互関係. 日水誌, **28**, 780-783.

酒井誠一 (1962c). エゾアワビの生態学的研究-III. 女川湾付近におけるエゾアワビの生産構造の解析. 日水誌, **28**, 891-898.

酒井誠一 (1962d). エゾアワビの生態学的研究-IV. 成長に関する研究. 日水誌, **28**, 899-904.

渋井　正 (1971). 米国産アワビの移植と発生および成長について. 日水誌, **37**, 1168-1172.

高山活夫 (1940). 三重県産鮑の成長度について (1). 水産研究誌, **35**, 99-100.

田中邦三・田中種雄 (1980). 千葉県沿岸のクロアワビの年齢と成長について. 日水研報告, **31**, 115-127.

都道府県水産試験場磯根資源研究グループ (1972). 磯根資源とその増殖 1一アワビ一. pp. 33-49, 水産増養殖叢書 24, 日本水産資源保護協会, 東京.

Walford, L.A. (1946). A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.* (*Woods Hole*), **90**, 141-147.