二枚貝の成長曲線、生存曲線推定の問題点 —ホトトギスガイ、シズクガイ、モデル個体 群をもとにして¹⁾

田中雅生・菊池泰二

(九州大学理学部 天草臨海実験所)

Several problems in estimating the growth curve and the survivorship curve for the population of bivalves - derived from ecological studies on the populations of the model, Musculista senhousia and Theora lubrica.

Masao TANAKA and Taiji KIKUCHI

従来より、研究者の多くは貝類個体群の体長（または体重等、体の大きさの指標、以下で一般的に述べる場合はサイズという）組成の時間的（年や季節や月単位が多い）変化図のみを利用して、成長曲線、加入数曲線（個体群に加入する量で個体数で表現される）、生存曲線の3つの曲線を得ている。

成長曲線の推定方法としては以下の3つの方法がよく用いられている。サイズ組成のモードの時間的な動きから成長曲線を推定する（推定方法1と略す）。最大個体のサイズの時間的な変化から推定する（推定方法2）。サイズ組成の平均値より推定（推定方法3）。しかし、サイズ組成の時間的な変化図のみから、3つの曲線が精度よく推定可能であろうか。この問題を以下で検討してみたい。

図1 モデル個体群における、加入数曲線、成長曲線、生存曲線 (Tanaka, 1978 a)

モデル個体群を考えて検討した結果、サイズ組成、成長曲線、加入数曲線、生存曲線の間には以下の関数関係があることがわかった (Tanaka, 1978 a) (図1、2参照のこと)。

$$F(W, T) = \int_0^{W^{-1}(W)} f(T-t)l(t)dt \quad (1)$$

1) 九州大学天草臨海実験所邦文業績、No 42

ただし、 t ；令 (age) (年令、月令、日令等)、 T ；時点 (time) (年、月、日等種々の単位でよいが、令と同じ単位が望ましい)、 W ；サイズ、 $F(W, T)$ ； T 時点において、 W 以下のサイズのものの総個体数、すなわち、サイズ組成 (size distribution) の累積個体数を示す。

$W^{-1}(W)$ ；加入個体が成長してサイズ W に達するまでの時間で成長曲線 (growth curve) の逆関数、 $f(T-t)$ ； T 時点において t 令のものが加入した個体数で加入数曲線 (recruitment curve) を意味する。 $l(t)$ ；加入した個体が t 令になった時点での生存数 (加入時点の生存数を $l(0) = 1$ とする) で生存曲線 (survivorship curve) を意味する。

この関係を用いて、上記の成長曲線の3推定法について検討した (Tanaka, 1978 a)。理論的に正確に成長曲線を推定することは上述3方法では、ごく特殊な場合を除いては出来ないが、粗い精度では推定可能であることがわかった。しかし、以下の条件に注意する必要がある。推定方法1では、1. 加入期間が短い個体群では加入期間が短いほど推定精度はよい。2. 生存率 (蛇足かもしれないが、生存数と混乱のないよう、短時間における生存の割合を示す) が令によらないで一定である個体群 (生存曲線が指数関数的に減少する個体群) では加入期間が著しく長くはないならよいが、加入期間が長くなるにつれて、若令における成長曲線推定可能な令が増大する。3. 加入期間が長い、加入回数が多い個体群の成長曲線の推定は困難。4. 加入期間が相当に長く、かつ個体の成長速度が大きい個体群では推定不能。

推定方法2では、生存率が大きい場合は成長曲線の推定精度は高いが、生存率が小さいほど推定精度は悪くなる。

推定方法3では、加入時期が非常に短い個体群では推定の精度はよいが、加入期間が長くなるにつれ若令での成長曲線の推定精度が急減する。

成長曲線が上記の方法で推定できたとして、つぎに生存曲線の推定方法はどうかという問題がある。この件をつぎに検討してみたい。(1)式において、サイズが W になるまでの時間を T までと考えると、すなわち以下の式、

$$W^{-1}(W) = T \quad (2)$$

とすると、(1)式の積分は“たたみこみ積分”になる。この両辺をラプラス変換して考えると、以下の結論が出る。加入数曲線と生存曲線のいずれか一方が既知であれば、他は求めることが可能である。逆を云えば、一方が精度が悪ければ他方も精度が悪い結果しか得られないといえる。したがって、生存曲線を求めるには加入数曲線をあらかじめ求めて、上の方法で生存曲線を推定するか、粗

図2 モデル個体群における加入数曲線と体長組成の関係図。
(Tanaka, 1978 a)

い方法ではあるが加入がなくなってからの個体数の減少曲線から推定するなどの方法を用いる。

図3 ホトトギスガイの殻長組成(百分率表示)の季節変化
(Kikuchi・Tanaka, 1978)

実例の1として、ホトトギスガイの成長曲線と生存曲線推定をあげる。この個体群の加入期間は比較的長い(Tanaka & Kikuchi, 1978)。体長組成図(図3)をみるとモードがあるように見える。しかし体長組成図の中が広くてはっきりしない。したがって体長の平均値より求めたいが、前述したように、この方法では加入期間が比較的長い本例においては若令の成長曲線の推定ができない。加入数と成長は近似法(Tanaka, 1977)を使って、体重組成と生存曲線のデータをもとにして推定するようにした。個体数の月変化の図より、個体数の時間経過による減少は指数関数的とみなしてよいようであったので、生存曲線は指数関数としてあらかじめ求めておいた。

実例の2として、シズクガイの場合を考える。この貝は個体群生態的に問題の多い種であるのでまず研究の歴史をふり返ってみたい。この貝の体長組成の月変化図をみるに(田中・菊池, 1970 菊池・田中, 1976, Tanaka & Kikuchi, 1979)、1968年の図では体長組成のモードが2月から急に大きい方につれる傾向を示し、あたかもモードの変化が成長曲線を示しているかのようであった(図4)。したがって、田中・菊池(1970)はこれを成長曲線とみなした。奇しくも、個体数の変動の図から個体数の減少は指数関数的とみてとれたので、これらの結果を使って生産量を推定した。

1968年8月に底層の貧酸素化によってこの貝は巴湾(天草富岡にある九州大学天草臨海実験所前の湾)の中心部において全滅した。しかし、翌月9月には早くも個体群の回復のきざしがみられ、月を追うごとに個体数が増していった。(Tanaka & Kikuchi, 1979)。体長組成も9月の小さい個体のみから、10月、11月と大きい個体が増大した。最大体長の個体の体長を追跡すると非

図4 シズクガイの殻長組成（個体数/㎡）の季節変化（Tanaka・Kikuchi, 1979）

常に速い成長であることがわかるが、当時においてはシズクガイの成長速度がそんなに大きいものであるというとは考えも及ばなかった。成長速度が非常に大きいと認識されるようになったのは後に野外での飼育実験を行ってからである。

向井（Mukai, 1974）はこの貝を室内で飼育し成長速度を測定し、それをもとにして野外における成長曲線を算出したが、速さの面からみると、田中・菊池（1970）の結論とはほとんど変わりはなかった。これは、田中と菊池（Tanaka & Kikuchi, 1980）も述べているように餌不足下の飼育実験によるためであろう。

田中と菊池は1973年から野外飼育実験をはじめた。しかし飼育条件設定の困難さから、データとして使える結果が出るようになったのは1974年後半からであった。野外飼育実験の結果（菊池・田中1976、Tanaka & Kikuchi, 1980）を見ると、成長の最も速い季節である9月から10月にかけての1ヶ月間では0.25mmで定着したものが5mm以上にまで成長することがわかる。秋から初冬にかけての季節が最も成長速度が大きい、冬でもかなりの成長を示す、春から初夏にかけての成長はゆるやか。夏は相当の成長速度をもつ、等々、季節によって成長速度の差異が大きいことがわかった。したがって、水温は同じであっても温度が上昇する傾向にある季節と下降傾向の季節とでは成長速度が相当に異なるという結果になっている。同時に、成長速度のパラツキも大きいことがわかった。

これらの結果を満足する成長曲線は以下の条件を満足するのが望ましい。成長の差分式のパラメータの解法は複雑であっても構わない、パラメータの数は少いがよい（2～4個）、成長曲線の解法は差分式から容易に求められるのがよい、成長曲線に頭打ちがない（無限に大きくなる。しかしとはいっても大きくなれば成長速度も落ちる必要がある）、データへの適合度が高い、成長のパラツキも表現可能、これらの条件を満たす成長曲線式は幾つか候補に上っている。

以上述べたように複雑な成長を示すシズクガイの成長曲線は体長組成の時間変化図からだけでは推定不能である。

この貝の生存曲線を求める方法についても幾つかわかっているが、現在検討中である。

以上、サンプリングの問題、調査や実験の精度については触れなかったが、研究全体の精度を上げるためにはこれらの件についても充分に考慮する必要がある。

文 献

- 菊池泰二・田中雅生、1976. シズクガイ *Theora lata* (Hinds) の生態的特性、殊に生活史の特徴と非調和性環境への適応性について。生理生態 17、261-271。
- Kikuchi, T. & Tanaka, M. 1976. Ecological studies on benthic macrofauna in Tomoe Cove, Amakusa. I. Community structure and seasonal change of biomass. *Ibid.*, 4, 189-213.
- Mukai, H. 1974. Ecological studies on distribution and production of some benthic animals in the coastal waters of Central Inland Sea of Japan. *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 1*, 25, 1-28.
- 田中雅生、菊池泰二、1970. 内湾性底生動物の生産、内海性海域における生物群集の生産の動態に関する研究、昭和44年度研究業績報告、97-102。
- Tanaka, M. 1977. Some relations among natality, survival rate and growth rate (I) An easy method to estimate natality and growth rate. *Amakusa Mar. Biol. Lab.*, 4, 143-146.
- _____, 1978 a. _____ (II) How does size distribution relate to population recruited, growth rate and survival rate? *Ibid.*, 4, 165-167.
- _____, 1978 b. _____ (III) Is our intuition available in solving growth rate? *Ibid.*, 4, 169-174.
- Tanaka, M. & Kikuchi, T. 1978. Ecological studies on benthic macrofauna in Tomoe Cove, Amakusa. II. Production of *Musculista senhousia* (Bivalvia, Mytilidae). *Ibid.*, 4, 215-233.
- _____ & _____, 1979. _____. III. Life history and population fluctuation of major molluscs. *Ibid.*, 5, 79-115.
- _____ & _____, 1980. Growth curves in *Theora lubrica* (Gould) (Bivalvia, Semelidae). I. Fitting of several growth curves. *Ibid.*, 5, 201-214.