

平成 21 年 5 月 14 日現在

研究種目：基盤研究 (C)
 研究期間：2007～2008
 課題番号：19580217
 研究課題名 (和文) 水産無脊椎動物における外骨格の幾何学的構造を考慮した
 成長モデルの新展開
 研究課題名 (英文) A study on the somatic growth model
 on the exoskeleton of the shellfish
 研究代表者
 大西 修平 (OHNISHI SHUHEI)
 東海大学・海洋学部・准教授
 研究者番号：00262337

研究成果の概要：無脊椎動物の体の構造を考慮に入れて開発された既存の成長モデル（成長曲線）について、さらに固有の生活史をモデルに反映させる場合の、新しい展開の可能性を考察した。体構造の幾何学的な扱いやすさから二枚貝を研究材料とした。水産業では、特に生息場の水温をはじめ環境要因やストレスと成長速度の結びつきについての関心が高く、この視点に立ったモデル拡張も試みた。候補となった多くのモデルの微分方程式は解析的に扱えず、カーブフィット以外の、数値解法にもとづく用途についても検討が必要である。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007 年度	500,000	150,000	650,000
2008 年度	500,000	150,000	650,000
総計	1,000,000	300,000	1,300,000

研究分野：水産資源学

科研費の分科・細目：水産学・水産学一般

キーワード：成長曲線・無脊椎動物・貝類

1. 研究開始当初の背景

飼育による生物生産の効率化を目標とする養殖研究、種苗の放流と回収の体系化をテーマとする栽培漁業研究、自然環境下での適正な漁獲行動を探る資源管理研究など、様々な水産研究の機会において、生物の成長メカニズムは最も基本情報である。成長解析は、生物測定データに理論曲線をあてはめる計算処理が主体である。いわゆるカーブフィットは、何種類かのモデル曲線（関数）を候補とした統計処理が実施されるが、なかでも von Bertalanffy モデル（以下 VBF）は、他に比べて活用される機会が圧倒的に多い。モデルの扱いやすさと、多くのデータにフィットしやすい性質、つまり解析者の都合が VBF の使

用頻度の高さを裏付けるのであるが、VBF は生体の「軟体部」と「硬組織」の成長の違いを考慮していない点において、未完成のモデルといえる。特に生物の軟体部の成長が、食糧生産の興味の対象となる水産分野においては、「軟体部」と「硬組織」の区別を明確に掲げた Ohnishi・Akamine モデル（以下 OAF）のような特徴的なモデルが有効であると考えられる。また体全体に占める硬組織の割合の大きな水産生物についてはモデルの選定は特に重要である。以上のような研究分野の事情を背景に、VBF では対応できない成長の特性を OAF によってカバーするための、OAF の改良と展開の可能性について、幅広い調査が必要と考えた。

2. 研究の目的

研究課題の申請時の目的は以下の通りであった。OAFの研究分野への普及を目指し、無脊椎動物をテーマとし、なかでも特に、硬組織である外骨格の幾何学特徴が単純である貝類の成長モデルの開発を掲げた。水産学的に重要な二枚貝（たとえば、カキ、ホタテ、アサリといった種）だけをみても、幾何学的構造は変化に富んでいるため、種ごとの特性まで考慮する計画とした。また理論の展開とあわせ、成長解析用コンピュータプログラム、アルゴリズムの再開発も計画に含めた。巻貝類も体構造は比較的単純であるので、理論・プログラムとも展開は容易と考えた。水産学的に興味ある軟体部（実質的な食糧資源）の成長情報が適切に得られることをモデル開発の成果として期待した。養殖対象種では、呼吸・代謝に関わる軟体部の成長が正確に把握でき、養殖場のキャパシティに見合った適切な収容量の算出、経済性の高い養殖の実現に貢献する。また栽培漁業対象種については、育成施設内での、放流までの種苗収容量や経済性に加え、適正放流サイズ決定の新しい方法への発展を期待した。そして資源管理研究に対しては、生物資源量の管理という漠然とした枠を超えて、海中の可食バイオマスの管理という、より具体的な目標を与える成果を狙いとした。

3. 研究の方法

(1) 生物測定データを入手した。国内の水産研究機関の中から、情報提供とデータの融通について協力を得るために、現場に赴き研究の趣旨について説明を行ない、さらに水産研究上で重視されるトピックスについてヒアリングを行なった。測定データに求める測定項目は、殻長、殻高、殻厚、殻重量、年齢を基本とし、種類による特性も考慮に入れた。(2) すでに研究されている成長モデル(OAF)の書き換えと計算プログラム修正を手がけた。二枚貝の種類ごとの特異性を加味し、成長モデルを展開した。

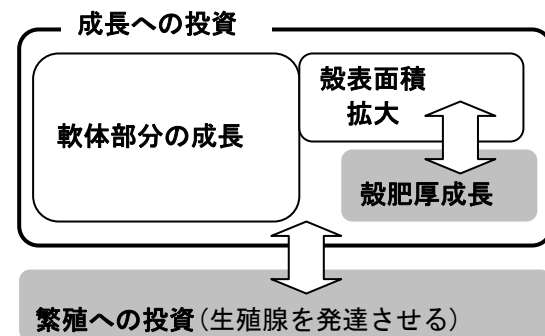
4. 研究成果

(1) OAFの拡張による展開の事例を2つ示す。
①二枚貝では、外骨格(殻)と軟体部の一部が弱く接しただけの体構造も観察できる。非常に厚い貝殻の中に僅かの軟体部分しか納まっていない状態が、収獲の効率の悪い成長として水産学上の興味につながる。このことは、体表面積の拡張に追従し成長する硬組織を描いたOAFに対し、軟体部分と殻それぞれが独立の成長速度を持つ可能性を示唆する。

OAFの標準的な表記¹⁾に従い、外骨格の表面積を適当な関数 $\tau(S)$ を用い $S\tau(S)$ と表し、余剰エネルギーは $hS-kw=V$ とおく。これにより、 $dw/dt+r\{\tau(S)dS/dt+SdS/dt\cdot d\tau(S)/dS\}=V$ と

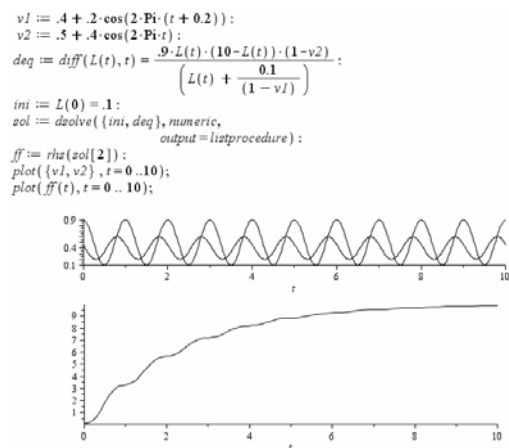
拡張できる。 $\tau(S)$ は比(>1)を表す関数である。
②殻形成の仕組みの、個体の齢に応じた変化を、 $dw/dt+(u+rt)dS/dt=V$ と表すこともできる。 $(u+rt)$ は、外骨格の拡張に伴って増加する付着生物が成長に及ぼす影響、環境からの刺激の蓄積に対する殻形成物質の化学組成の変化など、生存時間に伴うストレス蓄積と殻形成のコストの変化を意味している。このモデルは dt/dL について表せば、 $dt/dL=(L+A)/\{KL(L_\infty-L)\}+Bt/\{KL(L_\infty-L)\}$ と1階線形型方程式になり、公式を用いて解ける。一般の dL/dt タイプではない点の特徴である。

(2) 養殖研究の現場では、従来の経験則に基づいた貝類の漁場内収容量を、海洋の物質循環をはじめとする情報をよりどころに算出しようとする動き²⁾がみられる。また、ホタテガイについては、適正養殖可能数量制度(TASC: Total Allowable Scallop Culture)といった具体的な概念が掲げられるように、基礎生産力に見合う収益を最大化し、漁場への負荷を軽減させる研究が計画され始めている。養殖生産において、貝の軟体部と硬組織の成長は分離して考える必要があり、成長に伴って変化する物質要求量や軟体部分の重量蓄積を考える上で、本来OAFは有効である。生産計画の中では、成長速度の予測が課題のひとつである。そこでは、軟体部重量の増加速度の変化と生殖活動や季節性との関わりが、成長予測の基本情報として求められるので、OAFを拡張したモデルが必要になる。モデル拡張の基本的なアイデアとして、貝の生殖活動と環境の季節変化を考慮した余剰エネルギーの配分を、次のように表す。

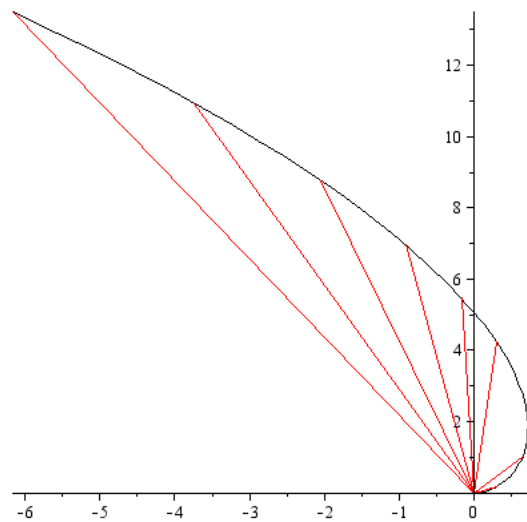


余剰エネルギーの投資先は成長と繁殖に2分して考える。産卵期には生殖腺成熟にむけたエネルギー配分が優先され、成長が鈍ることは多くの生物で知られる。また体成長においては、殻の伸びる時期と殻の厚さが増す期が分かれていることも知られる。図中の矢印は配分の駆け引きがおきる関係を意味する。網掛け部分は季節性のイベントにあたることは予想できる。OAFの形をもとに、 $dw/dt+r dS/dt+dp/dt+dg/dt=V$ とする。 p と g はそれぞれ、肥厚成長と生殖腺への投資量

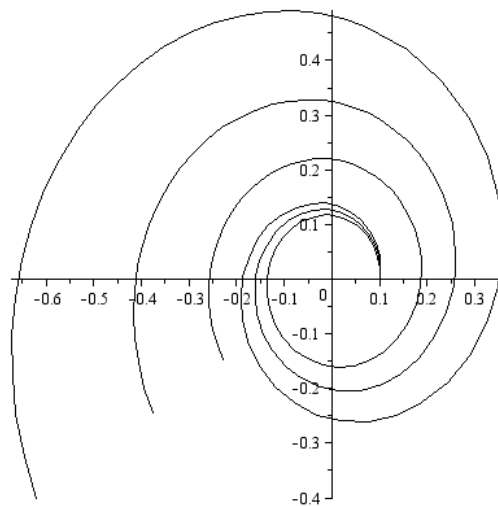
である。具体的な dp/dt と dg/dt の推定問題は複雑であるが、次の関係を利用すれば、いったん回避することは可能である。つまり、 $(r dS/dt):(dp/dt) = (1-v_1):v_1$ および、 $(dw/dt + r dS/dt + dp/dt):(dg/dt) = (1-v_2):v_2$ とおく。 v_1 と v_2 は時間変化を与えるための変数である。形式的に整理すれば、 $dL/dt = KL(L_\infty - L)(1-v_2)/\{L + A(1-v_1)\}$ を得る。三角関数によって、 v_1 と v_2 は近似的に扱うことができる。 v_1 は殻の肥厚成長と、 v_2 は生殖腺の発達と関連する変数なので、たとえば、卵巣重量の増加に先行して体構造の強化が行なわれる場合、 v_1 と v_2 は位相差をもつ周期変動で記述できる。このモデルは解析的に解けず、また未知パラメータが多いので、カーブフィットには向かない。簡略化すればデータ解析にも使えるが、成長に関わる要素を反映させ、成長予測を行うシミュレーションツールとして活用するほうが実用的である。一般の数式処理ソフトを使えば、以下のように成長の軌道を描くことができる。



(3) 二枚貝と巻貝の種類を問わず、貝殻体のもつ幾何学構造については基礎的な調査³⁻⁵が行なわれてきた。デザインやかたち⁶に関わる基礎研究が主体で、水産学への応用までは至らないが、ここでは成長研究への応用を考える。貝類の成長は、殻面積の拡張という見方のほかに、回転によって体軸を内から外へ広げる変化、つまり回転成長と見ることもできる。このことは特に巻貝では明らかであるが、二枚貝についても同様である。この貝類一般に当てはまる回転成長を表すモデルは、極座標 (polar coordinates) 上での対数螺旋曲線 (等角螺旋、Bernoulli-spiral) であることが知られる。対数螺旋は、 $L = L_0 e^{\delta\theta}$ という簡単な関数で、回転運動の上での角度 θ と殻の長さ L の関係を表している。 L_0 と δ はパラメータである。 L は巻貝の場合には殻径、二枚貝の場合には殻高にあたる。二枚貝について、回転成長は次のように描ける。

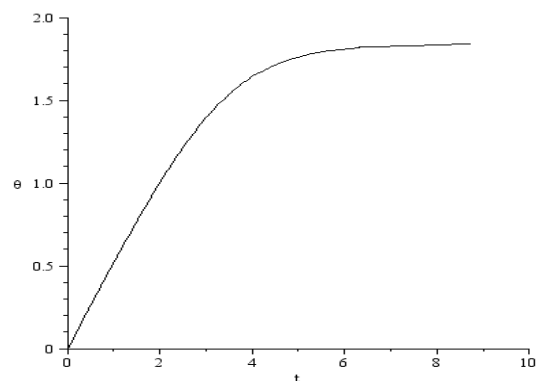


パラメータを変えれば、以下のように巻貝についても表現できる。



ここで対数螺旋を導入して、OAFを、 $A\delta\theta + (A+1)\log(L_\infty - L_0)/(L_\infty - L_0 e^{\delta\theta}) = K(t - t_0)$

と書き換える。この操作で時間(齢)と角度による成長式に置き換えられる。OAFの新しい形はパラメータが1個増えてモデルの自由度が増す。曲線は陰関数となるため、扱いは簡単ではないが、一例は以下のような形をとる。



長さに代えて角度で成長を表すことの意義を考える。二枚貝の測定部位(項目)は何通りかあるが、測りやすい部位は種によって異なるので、測定者の都合と慣例によって、データの規格が決まってしまうのが現状である。「長さ」が扱い難い外骨格の形状にもかかわらず、長さを扱わざるを得ないことで、データの厳密性が損なわれるようなケースについては、その程度にもよるが、無理に長さに拘らない方法の検討も必要であろう。角度の測定部位は、対数螺旋による回転成長においては、一通りしかない。角度の測定は、長さの測定より手間がかかるはずであるが、厳密さを優先したい場合については、測定方法の開発は意義を持ちそうである。二枚貝と巻貝の区分によらず、種類によっては、長さの伸長に変化がなくても、大きな回転成長をみせる場合がある。変化の大きな部位として角度に注目することで、成長変化を捉えやすくなるケースでは都合が良いと思われる。

(4)モデルの展望について、計算処理の視点から考察する。従来の単純な成長式は、外骨格のかたちの要因を与えられ複雑に展開するにつれ、データ解析ツールの用途からは、かけ離れた道具になる。生物測定で得る情報の量や質には自ずと限界があるので、モデルだけ複雑に変えても、水産研究への貢献は望めない。データ解析と新しいモデルを結びつける発想は、ある時点から転換が必要であろう。データ解析の都合から、従来の単純なモデルに固執しては、新しい発見は望めないが、そうかといって、新しいモデルではカーブフィットが不可能である。このジレンマは、予測・実験、また架空の成長といった、統計解析とは別のモデル用途を探ることで解消できる。

計算機技術の向上は、計算機利用コストを大幅に下げ、なかでも高速化したグラフィック処理は、計算機上でのかたちの再現に、非常に大きく貢献している。実際に数式処理ソフトを使った貝殻形成のシミュレーションモデル¹⁾も発表されている。シミュレーションにより貝殻を成長させ、起こりうる形の変化について詳しく調査することで、環境・生物・理論モデルが結びつく。外骨格をもつ生物は成長の軌跡がほぼ確実な形で残るというメリットがある。環境からの影響の履歴が形に記録されており、環境が原因となるような奇形や変異といった違いも、脊椎動物に比べて比較的、拾いやすい。カーブフィットや統計解析に拘らない用途に目を向け、必ずしも「年齢-長さ」の実測データだけに拘らない方法や、自由なモデル展開の成果が生かされるような課題についても、展開が必要と思われる。

文献:

- 1) Ohnishi S, Akamine T. Extension of von Bertalanffy growth model incorporating growth patterns of soft and hard tissues in bivalve molluscs. *Fish. Sci.* 2006; 72: 787-795.
- 2) Yoshida T, Yoshida M, Kosaka Y, Sasaki K. The capacity of scallop culture in Mutsu Bay. *Bull. Aomori Pref. Fisher. Res. Centr.*, 2004; 4: 1-30.
- 3) Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *J. Paleontology* 1966; 40: 1178-1190.
- 4) Raup D.M., Graus R.R. General equations for volume and surface area of a logarithmically coiled shell. *Math. Geology* 1972; 4: 307-316.
- 5) Stone J.R. Mathematical determination of coiled shell volumes and surface areas. *LETHAIA* 1997; 30: 213-219.
- 6) 鎌倉快之, 森田敏照 巻貝の貝殻を通してみるモデル化の意義 -生物の形と情報デザイン-. *バイオメカニズム学会誌* 2005; 29: 82-86.
- 7) Stone J.R. CerioShell: A computer program designed to simulate variation in shell form. *Paleobiology* 1995; 21: 509-519.

5. 主な発表論文等

[学会発表] (計1件)

2008年度水産海洋学会研究発表大会 (東京大学農学部) 様々なデータの事例から考える von Bertalanffy 成長モデルの有効的活用. 大西修平 (東海大海洋)・山川卓 (東大院農)・岡村寛 (遠洋水研)・赤嶺達郎 (中央水研)・成松庸二 (東北水研八戸)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

大西 修平(OHNISHI SHUHEI)
東海大学・海洋学部・准教授
研究者番号: 00262337

(2) 研究分担者

赤嶺 達郎(AKAMINE TATSURO)
独立行政法人水産総合研究センター・中央水産研究所資源評価部数理解析研究室・室長
研究者番号: 90371822

山川 卓(YAMAKAWA TAKASHI)
東京大学・農学生命科学研究科・准教授
研究者番号: 10345184