

東京湾産シャコの加入完了前の理論成長 および成長パラメータの推定

大富 潤*・清水 誠**

Theoretical Growth during the Recruitment Period and Estimation of Growth Parameters of the Japanese Mantis Shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay

Jun OHTOMI* and Makoto SHIMIZU**

Abstract

Growth after recruitment completion and life span of the Japanese mantis shrimp *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay have been already determined by the authors in the previous paper. For the stock assessment of this species, however, growth parameters for its whole life cycle including the recruitment period are indispensable. So we here tried to estimate those parameters by the following two steps: First, we attempted to describe the growth on that period of *O. oratoria* theoretically, using both laboratory data on the size increment at molting and the frequency of molting and field data on bottom water temperature in Tokyo Bay. Secondly, we estimated growth parameters from the mean body lengths of each instar and the frequency of molting throughout whole life after settlement of this species. It was found that *O. oratoria* had 14 instars during the recruitment period and reached 10.54 cm in body length at the first molting after recruitment completion in this bay. Growth of *O. oratoria* was expressed by the Pauly and Gaschütz equation. Estimated growth parameters were $L_{\infty}=13.99$, $K=1.102$ for female and $L_{\infty}=15.68$, $K=0.898$ for male. Units of L_{∞} and K are cm and per year, respectively.

1. はじめに

成長の解析において、魚類では鱗、耳石、脊椎骨、鰓条などの硬組織が年齢形質として用いられることが多いが、甲殻類には年齢形質がなく、シャコ *Oratosquilla oratoria* もその例外ではない。そのため、天然個体の成長の解析方法としては、得られた標本の体長組成を複合正規分布へ分解して、各モードの位置などから年齢群ごとの平均体長を推定する方法が広く用いられている。しかしながら、本種のように加入期間の長い種で

は当歳群の体長組成中に隨時小型の新規加入個体が出現するのでモードが左にずれる傾向が生じる。そのため、モードの経時的移行は個体成長を反映せず、同期間中の成長については常法による推定は困難である（大富・清水、1988）。中田（1987）は東京湾の稚シャコの体長組成から齢期と体長との関係式を求めたが、脱皮間隔は明らかにはできなかった。また、その関係式は体長 50 mm 以下のシャコにしか適用できないと記述している。このように、本種の加入期間中の成長は未だ不明な点が多い。

甲殻類をはじめ、節足動物は外骨格を形成している古いクチクラを脱ぎ捨て、その下にあらかじめ準備している表皮と新しいクチクラを硬化することによって成長する。このような脱皮による成長のため、節足動物の体長の増大は本来不連続なものとなる。脱皮成長

1993年10月5日受理

* 鹿児島大学水産学部 Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima 890, Japan.

** 東京大学農学部水産学科 Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo, Tokyo 113, Japan.

を記述するためには、齢期と体サイズとの関係で表現される脱皮による大きさの増大、および脱皮間隔の両方を明らかにしなければならない。これまでに、昆虫類や甲殻類の脱皮成長に関する多くの実験的研究がなされてきた(HIATT, 1948; WILDER, 1953; MISRA, 1957; 倉田, 1960; KURATA, 1962; MAUCHLINE, 1976, 1977; SOMERTON, 1980; EASTON and MISRA, 1988)。それらの多くは飼育実験に基づいて脱皮前後の体長の関係や、齢期と体長との関係を明らかにすることを目的としたものであったが、KURATA(1962)は数種の甲殻類の実験データを用い、平均水温と体サイズ(長さの3乗)から脱皮間隔を推定する考え方を示し、等脚目の一一種、*Porcellio scaber* 個体群への適用を試みている。

本研究では、飼育実験による各齢期のシャコの脱皮に要する積算温度の比をもとに、野外における齢期ごとの脱皮間隔を推定する簡単な考え方を提示した。さらに、東京湾産シャコに適用して加入完了前の脱皮成長の理論的記述を行うとともに、加入完了後と合わせて全生涯の成長を模索し、成長パラメータの推定を試みた。

2. 資料および方法

(1) 用いた資料

シャコの飼育実験のデータは、HAMANO and MATSUURA(1987b)の原資料を使用した。本供試個体は博多湾産の親シャコ由来であるが、本種で人工孵化幼生から成体までの飼育に成功した研究例は他にならない。飼育実験は水温25°Cで行われ、体長10cm以上の成体(大富・清水, 1989)になるまで生残したのは3個体で、他に9歳まで生残したものが2個体あった(Table 1)。

水温のデータは、1982年4月から1989年3月にかけての神奈川県水産試験場の調査船“うしお”による毎月の東京湾の底層水温の測定値*を用い、1カ月単位で平均底層水温を求めた(Table 2)。

(2) 加入完了前の成長

脱皮成長を記述するためには、各齢期における平均体長と脱皮時期を明らかにする必要がある。まず、各齢期における平均体長を推定する。脱皮前(n 齢)の体長(L_n)と脱皮後($n+1$ 齢)の体長(L_{n+1})との関係

Table 1. List of individuals reared in an aquarium at 25°C water temperature (from original data of HAMANO and MATSUURA, 1987b)

Individual code	Instar at death
A	15
B	14
C	15
D	9
E	9

Table 2. Average bottom water temperature in Tokyo Bay (30 m depth)

Period	Temperature (°C)
15 Jan.-14 Feb.	12.69
15 Feb.-14 Mar.	11.13
15 Mar.-14 Apr.	10.84
15 Apr.-14 May	12.76
15 May-14 June	14.93
15 June-14 July	15.20
15 July-14 Aug.	17.34
15 Aug.-14 Sep.	18.51
15 Sep.-14 Oct.	18.56
15 Oct.-14 Nov.	19.71
15 Nov.-14 Dec.	18.84
15 Dec.-14 Jan.	15.75

は、

$$L_{n+1} = aL_n + b \quad (1)$$

で表される(HIATT, 1948; 倉田, 1960; KURATA, 1962)。これを齢期(n)と体長の関係式に変換すると、

$$L_n = \left(\frac{L_1 - b}{a} - \frac{b}{1-a} \right) a^n + \frac{b}{1-a} \quad (2)$$

となる(倉田, 1960)。ここで、 L_1 は第1齢、つまりシャコでは着底時の体長である。飼育実験のデータから(1)および(2)式の定数 a , b を推定し、各齢期における平均体長を求める。

体長組成解析による加入完了後の推定成長式から求めた各月齢における計算体長を M_i とする(i は加入完了月からの経過月数)。ここで、 M_0 (加入完了時の体長)の値が L_{p-1} と L_p の間に位置すると、加入完了時

* 神奈川県水産試験場(1983-1990) 昭和57~平成元年度海況予報事業結果報告書のSt. 112(水深32m)の30m層水温

は $p-1$ 歳になり、 M_i が L_p を最初に上回った時の i に相当する月が加入完了後最初の脱皮を行う月 (x_p) になる。脱皮の直後に p 歳になるので、着底 (x_1) から x_p までの間に $p-1$ 回の脱皮を行うことになる。このようにして x_p および p を推定する。

次に、脱皮時期の推定を行う。脱皮の間隔を左右する要因としては体の大きさ（齢期）、水温、日照時間、栄養、成熟状況、行動等が考えられるが (KURATA, 1962, ADELUNG, 1971, AIKEN, 1980), ここでは発育速度に最も大きな影響を及ぼす齢期と水温を考慮することにする。飼育実験による脱皮間隔のデータからは、一定水温下での脱皮間隔を知ることができる。すなわち、

$$(D_m : m \text{ 回目の脱皮に要した日数}) \quad (3)$$

$$= (m \text{ 回目の脱皮日}) - (m-1 \text{ 回目の脱皮日})$$

である。飼育実験において $p-1$ 回の脱皮に要した合計の日数を D_T とし、各回の脱皮に必要な日数をそれぞれ $D_1, D_2, D_3, \dots, D_{p-1}$ とする。ここで、発育が水温の影響を受け、正常な発育が可能な水温範囲での水温変化の影響がどの齢期にも同等に及ぶと仮定すると、各齢期の期間中の積算温度 (T_m) の $p-1$ 回の脱皮に要した全積算温度 (T) に占める割合はその水温範囲内では一定となる。すなわち、

$$T_m = \frac{T D_m}{D_T} \quad (4)$$

が成立する。一般に、甲殻類では成長に伴って脱皮間隔が長くなるので (HARTNOLL, 1985), D_m と脱皮回数 (m) の関係は、指数式

$$D_m = \alpha \exp(\beta m) \quad (5)$$

で表すこととする。飼育実験から係数 α と β が明らかになれば、

$$T_m = \frac{T \alpha \exp(\beta m)}{D_T} \quad (6)$$

から T_m が求まる。 T_m が求まれば、天然海域の日々の水温あるいは月ごとの平均水温から各齢期の期間がわかり、脱皮に要した日数が決定できる。なお、積算水温の絶対値の使用については考察で議論する。

各齢期の体長と脱皮間隔が推定できれば、横軸に時間、縦軸に体長をとった加入完了までの成長図が得られる。

(3) 生涯の成長

x_p と同じ方法で p 歳以降の脱皮時期 ($x_{p+1}, x_{p+2},$

\dots, x_{p+3}, \dots) を求める。それぞれの脱皮直後の体長 (L_p) を (2) 式より求め、時間 (x) に対する体長 (L) をプロットする。それに対し、HP 41 CV calculator (VAKILY et al., 1986) を用いて成長曲線の当てはめを行い、成長パラメータを求める。

3. 東京湾産シャコへの適用

(1) 着底から加入完了までの脱皮回数の推定

飼育実験で成体まで生残した 3 個体 A~C (Table 1) の脱皮前の体長 (L_n) と脱皮後の体長 (L_{n+1}) との関係は、(1) 式よりそれぞれ

$$A : L_{n+1} = 1.043L_n + 4.449 \quad (7)$$

$$B : L_{n+1} = 1.055L_n + 3.835 \quad (8)$$

$$C : L_{n+1} = 1.040L_n + 3.741 \quad (9)$$

で表すことができた。なお、(7) から (11) 式までの体長の単位は mm である。相関係数 (r) は、(7) 式、(8) 式ともに 0.997, (9) 式が 0.994 であった (いずれも $P < 0.001$)。上記の 3 式について共分散分析を行ったところ、傾きにも切片にも有意差が認められなかったので ($P < 0.05$)、共通の切片と傾きを再計算して、

$$L_{n+1} = 1.046L_n + 4.017 \quad (10)$$

を得た。これを齢期 (n) と体長との関係式 ((2) 式) に変換すると、

$$L_n = 98.15(1.046)^n - 87.33 \quad (11)$$

となる。なお、着底時の体長 (L_1) には個体 A~E (Table 1) の平均値である 15.34(mm) を用いた。(11) 式より計算した各齢期の体長を cm 単位で Table 3 に

Table 3. The mean body length in cm of *Oratosquilla oratoria* (L_n) at each instar (n)

n	L_n	n	L_n
1	1.53	11	7.36
2	2.01	12	8.10
3	2.50	13	8.88
4	3.02	14	9.69
5	3.56	15	10.54
6	4.12	16	11.42
7	4.71	17	12.35
8	5.33	18	13.32
9	5.98	19	14.33
10	6.66	20	15.39

示す。

Table 4 に、東京湾産シャコの加入完了後の成長式(大富・清水, 1988)から求めた各月の雌雄別の計算体長を示す。加入完了時の体長は、雌が 10.09 cm, 雄が 9.90 cm であり、Table 3 では両者とも 14 歳と 15 歳の中間に位置する。よって、平均的には雌雄ともにかは 15 で加入完了後最初の脱皮直後の体長は 10.54 cm (Table 3), x_p は 1 歳の 9 月 ($i=3$) とみなせ、加入完了前の成長は雌雄で大きな差はないと考えて良からう。HAMANO and MATSUURA (1987a) による平均水温とシャコの抱卵期間との直線関係式に、東京湾での本種の産卵期である 4~8 月(大富ほか, 1988)の平均水温 15.75°C (Table 2 より計算) を代入すると、抱卵期間は約 1 カ月となる。また、水温 21~28°C における本種の浮遊期間は 1~2 カ月なので (HAMANO and

Table 4. The mean body lengths in cm of *Oratosquilla oratoria* by sex in Tokyo Bay calculated from growth equations after recruitment completion (M_i) (OHTOMI and SHIMIZU, 1988)

Month	i^*	M_i	
		Female	Male
June**	0	10.09	9.90
July	1	10.24	10.17
August	2	10.51	10.53
September	3	10.85	10.95
October	4	11.22	11.38
November	5	11.55	11.75
December	6	11.82	12.05
January	7	11.99	12.24
February	8	12.07	12.35
March	9	12.08	12.39
April	10	12.05	12.42
May	11	12.03	12.47
June	12	12.06	12.59
July	13	12.16	12.80
August	14	12.34	13.08
September	15	12.57	13.40
October	16	12.82	13.73
November	17	13.04	14.02
December	18	13.22	14.24
January	19	13.34	14.39

* Number of months after recruitment completion.

** Month of recruitment completion.

MATSUURA, 1987a), 水温の差異を考慮すると東京湾では約 2 カ月と考えて良からう。ここで、産卵日を産卵期中央の 6 月 15 日とすると着底日は 3 カ月後の当歳の 9 月 15 日となるので、着底直後からの約 1 年間で 14 回の脱皮を行うことになる。

(2) 加入完了前の脱皮成長

成体になるまで生残した個体 A~C, および 9 歳で死亡した個体 D と E (Table 1) の全データから、脱皮回数 (m) と脱皮間隔 (D_m) との関係を Fig. 1 に示した。これらの関係は、

$$D_m = 4.346 \exp(0.204 m) \quad (12)$$

の指数式で表すことができた ($r=0.920, P<0.001$)。

加入完了後の最初の脱皮は 1 歳の 9 月と推定されたが、脱皮日を月の中央とすると、東京湾における本種の着底から加入完了後最初の脱皮までの期間は 365 日となる。(12) 式および東京湾の底層水温 (Table 2) の 9 月 15 日から翌年 9 月 14 日までの 365 日間の積算値 (T) を (6) 式に代入して T_m を求め、各回の脱皮時期を算出した。そして、東京湾および飼育実験での齢期ごとの脱皮間隔と両者の差 (東京湾一飼育実験) とともに Table 5 に示した。飼育実験に比べて東京湾では高水温期に脱皮間隔が短く、低水温期に長くなる。脱皮時期および各齢期の体長から、Fig. 2 に示す成長線が得られた。

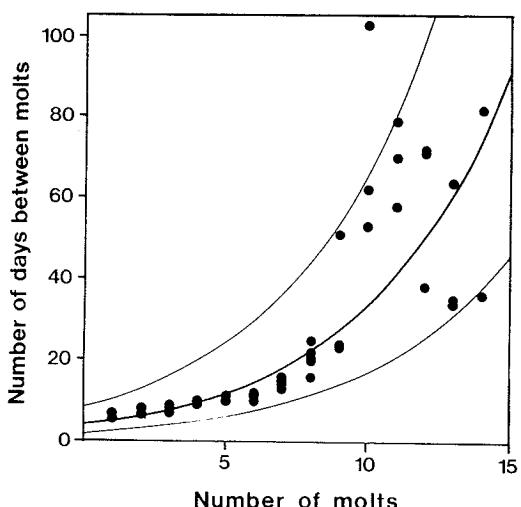


Fig. 1. Relationship of the number of molts to number of days between molts of *Oratosquilla oratoria*. Thin curves indicate 95% confidence limits of observations.

Table 5. Estimated date of molting, number of days between molts of *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay, that in the aquarium (D_m), and those difference

Instar	Date of molt	Number of days between molts	D_m	Difference
1	15 September	—	—	—
2	19 September	4	5	-1
3	24 September	5	7	-2
4	30 September	6	8	-2
5	8 October	8	10	-2
6	17 October	9	12	-3
7	29 October	12	15	-3
8	12 November	14	18	-4
9	29 November	17	22	-5
10	24 December	25	27	-2
11	30 January	37	33	+4
12	24 March	53	41	+12
13	20 May	57	50	+7
14	17 July	57	61	-4
15	16 September	61	75	-14
Total		365	384	

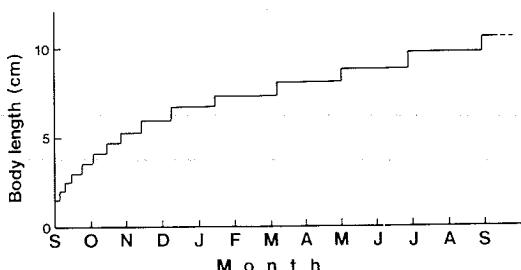


Fig. 2. Estimated growth in body length of *Oratosquilla oratoria* in Tokyo Bay during the recruitment period.

(3) 生涯の成長と成長パラメータの推定

加入完了後の 15 歳以上について、 x_p と同様の方法で雌雄別に平均的脱皮間隔を推定した。その結果、雌では 1 歳の 11 月に 16 歳に、2 歳の 9 月に 17 歳に、そして 1 月に 18 歳になると推定された。雄では、1 歳の 11 月に 16 歳に、3 月に 17 歳に、2 歳の 9 月に 18 歳に、そして 1 月に 19 歳になると推定された。この結果をもとに、雌雄別に時間 (t) に対して体長 (L) をプロット

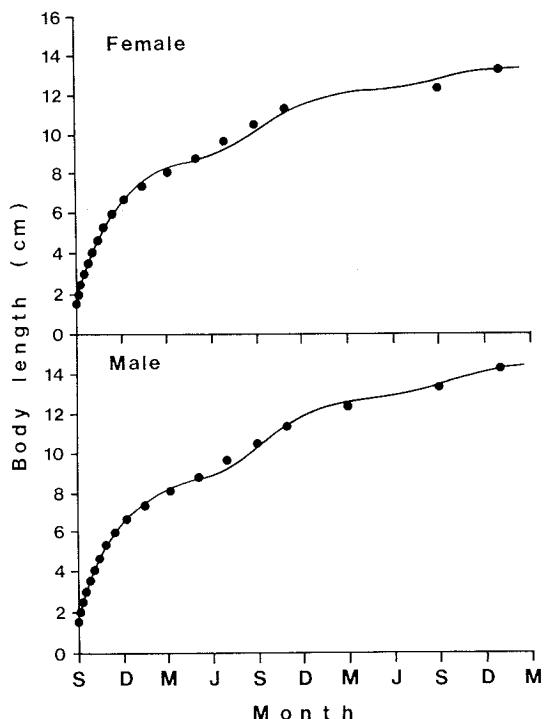


Fig. 3. Growth curves of *Oratosquilla oratoria* by sex in Tokyo Bay. Data points are the mean body lengths at every molting estimated in this study.

トし、PAULY and GASCHÜTZ (1979) の成長式を当てはめたところ、雌雄それぞれ

$$\text{雌: } L_t = 13.99 \{1 - \exp[-1.102(t + 0.248) - (0.827/2\pi)\sin 2\pi(t - 0.134)]\} \quad (13)$$

$$\text{雄: } L_t = 15.68 \{1 - \exp[-0.898(t + 0.252) - (0.566/2\pi)\sin 2\pi(t - 0.114)]\} \quad (14)$$

が得られた(Fig. 3)。ここで、 L_t は時間 t における体長 (cm)、 t は着底後の経過時間 (単位は年) である。なお、それぞれの寄与率 (r^2) は、(13) 式が 0.989、(14) 式が 0.996 であった。

4. 考 察

東京湾産シャコについて、体長組成解析により加入完了後の成長はすでに明らかにされているが (大富・清水、1988)，そこで推定された成長パラメータは加入完了前の当歳には適用することができないため、今後の資源解析に用いるのは妥当ではない。そこで本研究

では、野外のデータと飼育実験データを併用することによって、加入完了前の当歳をも含めた着底後の成長の記述を行った。

脱皮間隔は明らかに水温の影響を大きく受けると考えられる。ここでは、水温を一定とした場合の脱皮回数 (m) とそれぞれの脱皮に要する日数 (D_m) との関係を、指数式((5)式)で表した。(4)式を導く際の仮定を満たすためには、 β がある水温範囲内で一定となる必要がある。本種では、現在のところ HAMANO and MATSURA (1987b) による水温 25°Cでの飼育実験結果しかないので、この仮定に関する検証はできない。他の甲殻類では、TEMPLEMAN (1936)が十脚目の *Homarus americanus* の幼生について、KURATA (1962) が貝虫亜綱の一種、*Cyprinotus* sp. についていくつかの飼育水温下での各齢期の脱皮間隔を公表しているので(これらは KURATA (1962) に示されている), これら 2 種のデータに拠り上記の仮定の妥当性について精査した。

(5) 式は、

$$\ln D_m = \ln \alpha + \beta m \quad (15)$$

と直線式に変換できる。*Homarus americanus* は、飼育実験の行われた各水温に対して

$$19.2^{\circ}\text{C} : \ln D_m = 0.421 + 0.528m \quad (16)$$

$$16.6^{\circ}\text{C} : \ln D_m = 0.858 + 0.506m \quad (17)$$

$$13.7^{\circ}\text{C} : \ln D_m = 1.520 + 0.367m \quad (18)$$

$$9.4^{\circ}\text{C} : \ln D_m = 2.256 + 0.396m \quad (19)$$

が得られた。相関係数(r)は、上から 0.976 ($P < 0.01$), 0.918 ($P < 0.05$), 0.896 ($P < 0.05$), 0.985 ($P < 0.01$) であった。これら 4 式の共分散分析では、傾き (β) には有意差がなく ($P > 0.05$), 切片 (α) は有意差が認められ ($P < 0.001$), さらに共通の傾きを再計算して 0.449 を得た。*Cyprinotus* sp. は、飼育実験の各水温に対して

$$31.3^{\circ}\text{C} : \ln D_m = -1.064 + 0.304m \quad (20)$$

$$26.8^{\circ}\text{C} : \ln D_m = -0.675 + 0.279m \quad (21)$$

$$21.2^{\circ}\text{C} : \ln D_m = -0.249 + 0.263m \quad (22)$$

$$17.0^{\circ}\text{C} : \ln D_m = 0.384 + 0.213m \quad (23)$$

$$9.1^{\circ}\text{C} : \ln D_m = 2.012 + 0.054m \quad (24)$$

が得られた。相関係数(r)は、上から、0.943 ($P < 0.001$), 0.927 ($P < 0.01$), 0.928 ($P < 0.01$), 0.909 ($P < 0.01$), 0.881 ($P < 0.01$) であった。水温が低いために定数の値が大きく異なる (24) 式を除く (20)~(23) の 4 式の

共分散分析では、やはり傾き (β) には有意差がなく ($P > 0.05$), 切片 (α) のみに有意差が認められ ($P < 0.001$), さらに共通の傾きを再計算して 0.265 を得た。水温の低下に伴って β の値が低くなる傾向があるが、実際には無視できる程度のものである。このようなことから、*Homarus americanus* では 9.4~19.2°C, *Cyprinotus* sp. では 17.0~31.3°C の間で概ね β は一定とみて良く、本研究における仮定の妥当性を示唆している。

東京湾の底層水温は 2~3 月が最も低く、10~11 月が最も高いが、概ね 10°C と 20°C の間を変動している (Table 4)。自然状態では着底後約 1 年で 15 齢になると推定されたのに対し、東京湾よりも高い水温 25°C での飼育実験では 15 齢になるのに 384 日を要するという結果 (D_T) を得た。これは人工的な環境が各齢期における発育の絶対速度に影響していることが懸念され、野外と実験室との異なる環境に起因しているかもしれない。本研究では、飼育実験における積算水温の絶対値を用いることを避けた。

一定水温下での飼育実験結果を野外個体群に有効に適用するのは、必ずいくつかの仮定を伴う。例えば HAMANO et al. (1987) は、異なる 2 つの水温下での成長速度の比が胚発生速度の比に等しいという仮定の上で野外個体群への適用を試みた。本研究では、飼育個体の各齢期の体長は自然状態と大差ないと仮定した。しかしながら、水温等の環境の違いにより脱皮前後の体長の関係が変化する可能性があり(倉田, 1960), 今後さらに実験データを蓄積する必要がある。また、今回は種内での海域による差もないと仮定したが、できれば対象資源と同海域産の個体の飼育を試みることが望まれる。

上記の考え方では、厳密には (5) 式の β が一定にならない問題点がある。飼育の飼条件も脱皮間隔を左右する要因として挙げられる。しかしながら、本報は加入期間中の成長が不明な種において、数少ない室内実験データをもとに天然海域における全生涯の成長と成長パラメータを推定するための簡便法としては意義が大きく有効といえよう。なお、ここで推定された成長パラメータは、加入完了後の成長式 (雌, $L_{\infty} = 16.12$, $K = 0.395$; 雄, $L_{\infty} = 21.51$, $K = 0.264$) (大富・清水, 1988) と比べて L_{∞} が小さく、 K が大きくなつた。加入完了後のデータのみに基づく場合は、成長率の高い若齢期のデータが含まれていない。従って、その成長曲線は若齢のデータをも含めて当てはめた場合に比べ

て若齢期の立ち上がりが小さくなり、 K は小さく、 L_∞ は大きくなる。両推定値に差が出たのはこのためと思われるが、当歳も含めた着底以後の成長に相当する本研究の推定値を、東京湾における本種の成長パラメータとして採用するべきである。

5. 謝 辞

水産大学校増殖学科の浜野龍夫博士には、飼育実験の原データを提供していただくとともに、有益な御助言をいただいた。東京大学農学部農業生物学科の田付貞洋博士には、昆虫学の面から脱皮成長に関する有益な御助言をいただいた。上記の方々に心から感謝の意を表する。

文 献

- ADELUNG, D. (1971) Untersuchungen zur Häutungssphysiologie der dekapoden Krebse am Beispiel der Strandkrabbe *Carcinus maenas*. Helgoländer wiss. Meeresunters., **22**, 66-119.
- AIKEN, D.E. (1980) Molting and growth. In, The Biology and Management of Lobsters, Vol. 1, ed. J.S. COBB and B.F. PHILLIPS, Academic Press, New York, 91-163.
- EASTON, M.D.L. and R.K. MISRA (1988) Mathematical representation of crustacean growth. J. Cons. int. Explor. Mer, **45**, 61-72.
- HAMANO, T. and S. MATSUURA (1987a) Egg size, duration of incubation, and larval development of the Japanese mantis shrimp in the laboratory. Nippon Suisan Gakkaishi, **53**, 23-39.
- HAMANO, T. and S. MATSUURA (1987b) Growth of the Japanese mantis shrimp of the laboratory birth. Nippon Suisan Gakkaishi, **53**, 889.
- HAMANO, T., N.M. MORRISSEY, and S. MATSUURA (1987) Ecological information on *Oratosquilla oratoria* (Stomatopoda, Crustacea) with an attempt to estimate the annual settlement date from growth parameters. J. Shimonoseki Univ. Fish., **36**, 9-27.
- HARTNOLL, R.G. (1985) Growth, sexual maturity and reproductive output. In, Crustacean Issues, general ed. F.R. SCHRAM, 3, Factors in Adult Growth, ed. A.M. WENNER, A.A. Balkema, Rotterdam, 101-128.
- HIATT, R.W. (1948) The biology of the lined shore crab (*Pachygrapsus crassipes* Randall). Pacif. Sci., **2**, 135-213.
- 倉田 博 (1960) 甲殻類の脱皮時における長さの増大について。北水研報, **22**, 1-48.
- KURATA, H. (1962) Studies on the age and growth of Crustacea. Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab., **24**, 1-115.
- MAUCHLINE, J. (1976) The Hiatt growth diagram for Crustacea. Mar. Biol., **35**, 79-84.
- MAUCHLINE, J. (1977) Growth of shrimps, crabs and lobsters—an assessment. J. Cons. int. Explor. Mer, **37**, 162-169.
- MISRA, R.K. (1957) An expression for the growth-coefficient α in the law $y = bx$ of constant differential growth ratio, expressing the growth relationship between the body size x and the organ size y , in various organic forms. Proc. Nat. Inst. Sci. India, **23B**(1-2), 42-47.
- 中田尚宏 (1987) 東京湾におけるシャコの初期成長及び成長と年齢について。水産海洋研究会報, **51**, 307-312.
- 大富 潤・清水 誠 (1988) 東京湾における加入完了後のシャコの成長および寿命について。日本誌, **54**, 1935-1940.
- 大富 潤・清水 誠 (1989) 東京湾産シャコの性比および肥満度の季節変化。水産増殖, **37**, 143-146.
- 大富 潤・清水 誠・J.A. MARTINEZ (1988) 東京湾のシャコの産卵期について。日本誌, **54**, 1929-1933.
- PAULY, D. and G. GASCHÜTZ (1979) A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators. ICES CM 1979/G. 24, Demersal Fish Cttee, 26 pp.
- SOMERTON, D.A. (1980) Fitting straight lines to Hiatt growth diagrams: a re-evaluation. J. Cons. int. Explor. Mer, **39**, 15-19.
- TEMPLEMAN, W. (1936) Local differences in the life history of the lobster (*Homarus americanus*) on the coast of the Maritime Provinces of Canada. J. Fish. Res. Bd. Canada, **2**, 41-88.
- VAKILY, J.M., M.L. PALOMARES, and D. PAULY (1986) Computer programs for fish stock assessment: applications for the HP 41 CV calculator. FAO Fish. Tech. Pap., **101**, 255 pp.
- WILDER, D.G. (1953) The growth rate of the American lobster (*Homarus americanus*). J. Fish. Res. Bd. Canada, **10**, 371-412.