

# 共食いによる死亡をともなう魚類の成長における 個体変異のシミュレーション

山岸 宏\*・石岡 清英

## Simulation Study on the Growth Variation of Fish with Special Reference to the Mortality by Cannibalism

Hiroshi YAMAGISHI\* and Kiyohide ISHIOKA

In respect to the higher initial mortality in fish by cannibalism, computer simulation of individual growth variation was made in terms of coefficient of variation ( $CV$ ) and skewness ( $sk$ ) of frequency distribution. Three normal distributions of initial body length ( $l_0$ ), specific growth rate in exponential growth or growth coefficient in *Bertalanffy's* growth ( $\lambda$ ) and asymptotic value of the same growth ( $l_\infty$ ) consisted of each 8,000 in number were supposed. In all the case, changes of the body length (maximum, minimum and mean),  $CV$  and  $sk$  in the cannibalistic groups were compared with those of the control groups. At  $t_0$  larger individual preys on smaller one between the randomly sampled two. From  $t_1$  the body length ratios which enable the predator to prey on the victim were gradually expanded in the course of time in different way according to the growth equation. After preying, the predator grows additionally by  $\lambda/40$  regardless of growth equations. Thus, survival rates were maintained on the level of 6~12% at  $t_7$  in all the cases.

In exponential growth  $CV$  and  $sk$  of both cannibalistic and control groups continuously increased in *N-N correspondent type* and *N-N type* of the combination of  $l_0$  with  $\lambda$ , but slight increase and decrease of  $sk$  was observed in *N-N complex type* of the cannibalistic group. In any type of the combination the values of  $CV$  and  $sk$  of the cannibalistic groups were always smaller than those of the control groups.

In *Bertalanffy's* growth,  $CV$  of the control groups gradually converged on  $CV$  of the given asymptotic value after initial increase in all the cases.  $CV$  of the cannibalistic groups changed similarly to the control groups, but converged on the smaller values than the asymptotic  $CV$  of the control groups.  $sk$  of the cannibalistic groups finally converged on the positive values after irregular changes in negative and positive values, contrary to the marked increase in negative values from the beginning and final convergence on 0 in the control groups.

In pseudo-asymptotic growth both  $CV$  and  $sk$  of the control groups increased asymptotically in all the cases.  $CV$  of the cannibalistic groups converged on the smaller values than the asymptotic values of the control groups after initial increase.  $sk$  of the cannibalistic groups finally converged on the similar values to those of the control groups after irregular changes in positive values except *N-N correspondent type*.

**Key word** growth, cannibalism, fish, mortality, simulation

山岸ほか (1988) は、個体数1,000, 中央値5, 標準偏差0.2483の正規分布する初体長が、正規分布する指数式の比成長速度または漸近式 (*Bertalanffy*, *Logistic* および *Gompertz*) の成長係数と組み合わされて成長するとき、変動係数 ( $CV = \sigma/\bar{x}$ ) と歪度 ( $sk = \Sigma (x - \bar{x})^3 / (n\sigma^3)$ ) を指標とし

1991年2月1日受理, 南西海区水産研究所業績A第11号, 〒739-04 広島県佐伯郡大野町

\* 帝京大学文学部 一般教育 (Faculty of Literature, Teikyo University) 〒192-03 八王子市大塚359 (359, Otuka, Hachioji, 192-03)

た成長の個体変異についてシミュレーションを行った。これをもとに山岸・石岡 (1989) は、雌雄の存在を想定して、比成長速度の異なる二つの単性分布として成長するときの体長の個体変異のシミュレーションを行い、二つの単性分布とその複合による両性分布における成長の個体変異が、成長に性差のある魚類の成長の個体変異にどの程度に類似するかを検討した。これらのシミュレーションは死亡による個体数の減少はないとの前提で行ったが、魚類の初期死亡率は概して非常に高い。このため個体数の減少を考慮した成長の個体変異のシミュレーションが必要である。このようなシミュレーションで最初の個体数を1,000に設定するのでは、死亡によって生存数が僅か十数個体になるまで減少するため、有意な変動係数  $CV$  や歪度  $sk$  などを得ることが困難になる。

幸い、パーソナルコンピューター用に開発された新しいオペレーティングシステムの MS-OS/2 は 640 K バイトを大幅に越えるメモリを管理できるため、大きな数の数値配列を多数つくるのが可能になった。そこで今回は、成長に雌雄差はないが共食いによって死亡が起こるという条件を加えて成長の個体変異のシミュレーションを行った。魚類では、共食いは稚仔魚から始まる普遍的な現象であり、魚類特有の高い初期死亡の要因の一つと考えられる。

## 方 法

シミュレーションのためのプログラムはパーソナルコンピューター、NEC の PC-9801 ES (10.6 M バイトの RAM と数値データプロセッサ内蔵、80 M バイトの固定ディスクを装備) 上で日本語 MS-OS/2 版 BASIC によって作製した。統計計算の部分は誤差を小さくするため倍精度計算を用いた。この BASIC でも 1 個の数値配列に対して指定できる要素の数は、従来の BASIC と同様に倍精度実数型の場合で 8,119 個という制限がある。したがって初体長などの初期値はこの値以下に設定した。そのほかシミュレーションを行うためのパラメータの設定を次に示す。

初体長  $l_0$  の正規分布 個数  $n$  を 8,000、中央値 (平均値) を 5、階級幅を 0.05、標準偏差  $\sigma$  を 0.25 (したがって変動係数  $CV$  は 0.05) として正規分布をつくり、度数を整数化した。その結果、最小値は 4.1、最大値は 5.9 になった。Table 1. にその度数分布を示す。

個体の成長には 3 つの式、指数式、*Bertalanffy* 式および疑似漸近式 1 を用いた。それぞれの成長式の設定を次に示す。

### 1. 指数式の設定条件

指数式の比成長速度  $\lambda$  の正規分布 指数式 ( $l_t = l_0 \cdot \exp(\lambda t)$ ) による成長において  $l_0$  分布に対応する  $\lambda$  の分布は、個数  $n$  を 8,000、中央値 (平均値) を  $\log_e 2 = 0.69315$ 、階級幅を 0.01、標準偏差  $\sigma$  を 0.19 として正規分布をつくり、度数を整数化したものである。整数化によって  $\sigma$  は 0.18945、 $CV$  は 0.2733 になり、 $\lambda$  の最小値は  $\log_e 2 - (0.01 \times 64) = 0.05315$  に、 $\lambda$  の最大値は  $\log_e 2 + (0.01 \times 64) = 1.33315$  になった。したがって 1 時点経過するたびに、 $\lambda$  の中央値をとる個体は 2 倍に、 $\lambda$  の最小値をとる個体は 1.0546 倍に、 $\lambda$  の最大値をとる個体は 3.7930 倍に成長す

**Table 1.** Frequency distribution of initial body length ( $l_0$ ).  $n$ ,  $\sigma$ ,  $CV$  and  $sk$  refer to the number of individuals, standard deviation, coefficient of variation and skewness of the body length respectively.

Class	Frequency	Class	Frequency	Class	Frequency	Statistical items
4.10	1	4.75	387	5.40	177	$n=8,000$
4.15	2	4.80	464	5.45	126	mean=5.00
4.20	4	4.85	533	5.50	86	$\sigma=0.2498$
4.25	7	4.90	589	5.55	57	$CV=0.0500$
4.30	13	4.95	626	5.60	36	$sk=0$
4.35	22	5.00	638	5.65	22	
4.40	36	5.05	626	5.70	13	
4.45	57	5.10	589	5.75	7	
4.50	86	5.15	533	5.80	4	
4.55	126	5.20	464	5.85	2	
4.60	177	5.25	387	5.90	1	
4.65	240	5.30	311			
4.70	311	5.35	240			

**Table 2.** Frequency distribution of specific growth rate in exponential growth or growth coefficient in Bertalanffy's growth,  $\lambda$ . Only half of the distribution smaller than median is shown. Here, 0.69315 equals to  $\log_2 2$ . As regards  $n$ ,  $\sigma$ ,  $CV$  and  $sk$ , refer to **Table 1.**

Class	Frequency	Class	Frequency	Class	Frequency
0.05315	1	0.30315	20	0.55315	128
0.06315	1	0.31315	23	0.56315	133
0.07315	1	0.32315	25	0.57315	138
0.08315	1	0.33315	28	0.58315	142
0.09315	1	0.34315	31	0.59315	146
0.10315	1	0.35315	34	0.60315	150
0.11315	2	0.36315	37	0.61315	154
0.12315	2	0.37315	41	0.62315	157
0.13315	2	0.38315	44	0.63315	160
0.14315	3	0.39315	48	0.64315	162
0.15315	3	0.40315	52	0.65315	164
0.16315	3	0.41315	57	0.66315	166
0.17315	4	0.42315	61	0.67315	167
0.18315	5	0.43315	66	0.68315	168
0.19315	5	0.44315	71	0.69315	168
0.20315	6	0.45315	76	:	:
0.21315	7	0.46315	81	1.33315	1
0.22315	8	0.47315	86		
0.23315	9	0.48315	91		
0.24315	10	0.49315	97		
0.25315	12	0.50315	102		
0.26315	13	0.51315	107		
0.27315	15	0.52315	113		
0.28315	16	0.53315	118		
0.29315	18	0.54315	123		

Statistical items  
 $n=8,000$   
 mean=0.69315  
 $\sigma=0.1895$   
 $CV=0.2733$   
 $sk=0$

る。Table 2. にその度数分布を示す。

指数式における  $l_0$  と  $\lambda$  の組み合わせ 指数式における  $l_0$  と  $\lambda$  の組み合わせは, KOYAMA and KIRA (1956) による 7 通りから次の 3 通りを用いた。これらは山岸ほか (1988) と山岸・石岡 (1989) が成長の個体変異のシミュレーションに用いたものと同じである。

a) *N-N correspondent* 型:  $l_0$  と  $\lambda$  は大きさの順位に対応して組み合わせられ, 以後, 全時点で  $l_t$  と  $\lambda$  は大きさの順位に対応して組み合わせられて各個体が成長する。

b) *N-N* 型:  $l_0$  と  $\lambda$  は,  $t_0$  においてランダムに組み合わせられ, 以後, この組み合わせによって各個体が成長する。

c) *N-N complex* 型:  $l_0$  と  $\lambda$  は,  $t_0$  においてランダムに組み合わせられ, 以後, 各時点で  $l_t$  が  $\lambda$  とランダムに組み合わせられて各個体が成長する。

## 2. Bertalanffy 式の設定条件

Bertalanffy 式の成長係数  $\lambda$  Bertalanffy 式,  $l_t = l_\infty [1 - k \cdot \exp(-\lambda t)]$  ( $l_\infty$  は上限値,  $k$  は定数) の成長係数  $\lambda$  には, 指数式の比成長速度として用いた  $\lambda$  の正規分布をそのまま用いた。

Bertalanffy 式の体長の上限値  $l_\infty$  の分布 Bertalanffy 式のパラメータである体長の上限値  $l_\infty$  は, 個数  $n$  を 8,000 とした。 $l_\infty$  の分布は中央値を 20, 階級幅を 0.25, 標準偏差  $\sigma$  を 1.25 として正規分布をつくり, 度数を整数化したものである。その結果, 最小値は 15.50, 最大値は 24.50,  $\sigma$  は 1.2480, CV は 0.0624 になった。Table 3. にその度数分布を示す。 $l_\infty$  分布の CV は, 山岸ほか (1988) の漸近式の体長の上限値の CV と同様に,  $l_0$  分布の CV より僅かに大きくしてある。

Bertalanffy 式における  $l_0$ ,  $\lambda$  および  $l_\infty$  の組み合わせ  $l_0$ ,  $\lambda$  および  $l_\infty$  の組み合わせは, 指数式の場合にならって, a)  $t_0$  で 3 者が大きさの順位に対応して組み合わせられ, 以後その組み合わせによって成長する *N-N-N correspondent* 型, b)  $t_0$  において 3 者がランダムに組み合わせられ, 以後その組み合わせによって成長する *N-N-N* 型, c)  $t_0$  において  $l_0$  と  $l_\infty$  がランダムに組み合

Table 3. Frequency distribution of asymptotic body length ( $l_\infty$ ). As regards  $n$ ,  $\sigma$ , CV and  $sk$ , refer to Table 1.

Class	Frequency	Class	Frequency	Class	Frequency	Statistical
15.50	1	18.75	387	22.00	177	$n=8,000$
15.75	2	19.00	464	22.25	126	mean=20.00
16.00	4	19.25	533	22.50	86	$\sigma=1.2489$
16.25	7	19.50	589	22.75	57	CV=0.0624
16.50	13	19.75	626	23.00	36	$sk=0$
16.75	22	20.00	638	23.25	22	
17.00	36	20.25	626	23.50	13	
17.25	57	20.50	589	23.75	7	
17.50	86	20.75	533	24.00	4	
17.75	126	21.00	464	24.25	2	
18.00	177	21.25	387	24.50	1	
18.25	240	21.50	311			
18.50	311	21.75	240			

わされ、この組み合わせに1時点ごとに $\lambda$ がランダムに組み合わせられて成長する *N-N-N complex* 型とする。

### 3. 疑似漸近式1の設定条件

疑似漸近式1における $l_{t-1}$ と $\lambda$ の組み合わせ 山岸ほか(1988)の逐次計算による疑似漸近式1,  $l_t = l_{t-1} \cdot \exp(\lambda/k^{t-1})$  ( $k$ は1より大きい定数)は、上限値  $l_\infty = l_0 \cdot \exp\{\lambda/[1-(1/k)]\}$  を持つ。ここでは $k$ は2とした。 $l_{t-1}$ と $\lambda$ の組み合わせは指数式と同様である。

共食いによる被食者の除去と捕食者の余分な成長 まず $t_0$ の時点で同じ乱数を使って $l_0$ と $\lambda$  (*Bertalanffy*式では $l_\infty$ も)をランダムに並べ換えておく。次に並び換えられた $l_0$ を2個ずつ隣り合わせに大きさを比較し、少しでも小さな個体は大きな個体に捕食されるとして除去する。 $t_1$ 時点以後は共食いに必要な捕食者と被食者の体長比を時間とともに拡大するため、大きな個体の体長が小さな個体のそれの $(1+qt)$ 倍以上なければ共食いは起きないとする。ここで $q$ は定数、 $t$ は時点数で、 $q$ は指数式で0.1, *Bertalanffy*式で0.01, 疑似漸近式1で0.05とした。さらに、共食いが起きたあと捕食者を余分に成長させるために、通常の成長のほかに、成長式の違いにかかわらず捕食者のその時点の体長に組み合わせられている $\lambda$ の1/40だけ余分に成長させた。共食いによる除去によって、すべての式ですべての組み合わせにおいて、 $t_7$ 時点の生存率は最初の6~12%になった。余分な成長を $\lambda$ の1/40とした理由は、グラフ表示のさいに、最も成長の速い指数式の *N-N correspondent* 型で、 $t_7$ 時点の最大個体の体長が100,000を越えないようにしたためである。

対照群の成長の個体変異 すべての式ですべての変数の組み合わせにおいて、初期値が同じで共食い群と同じ乱数を使用し、個体数が8,000のまま不変のグループの成長の個体変異のシミュレーションを行い、これを対照群として共食い群と比較した。

## 結 果

### 指数式による成長の個体変異のシミュレーション

**Figs. 1, 2, 3.** にそれぞれ *N-N correspondent* 型, *N-N* 型および *N-N complex* 型の組み合わせの1例による共食い群と対照群の最大個体 (maximum および maximum-C), 最小個体 (minimum および minimum-C) の体長および両群の体長の平均値 (mean および mean-C), 共食い群の個体数 ( $n$ ) の変化と、両群の体長分布の *CV* (*CV* および *CV-C*) と *sk* (*sk* および *sk-C*) の変化を示す。

*N-N correspondent* 型は $t_0$ において $l_0$ と $\lambda$ を大きさの順位に対応して組み合わせ、以後この組み合わせで成長が進む単純な組み合わせであるが、対照群では最大個体と最小個体の体長差がもっとも顕著に現れる (**Fig. 1.**)。共食い群では $t_1$ 時点の生存数が4,218 (生存率52.73%),  $t_7$ 時点の生存数が790 (生存率9.88%) である。余分な成長によって共食い群の最大個体は対照群より大きくなるが、より小さな個体が共食いによって除去される結果、共食い群の最小個体は対照群よりはるかに大きい。平均値についても同様である。*CV*と*sk*は両群ともに増加を続け減

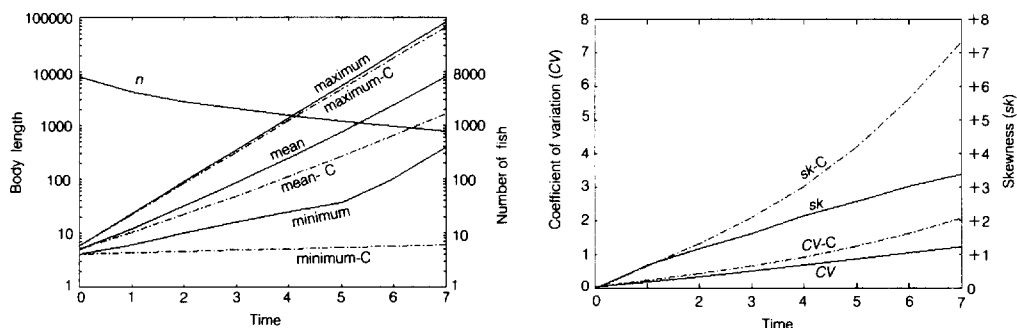


Fig. 1. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N$  correspondent type of the combination of  $l_0$  with  $\lambda$  by means of exponential equation. Solid and dotted lines refer to the cannibalistic and control groups respectively. Symbols -C refers to the control group.

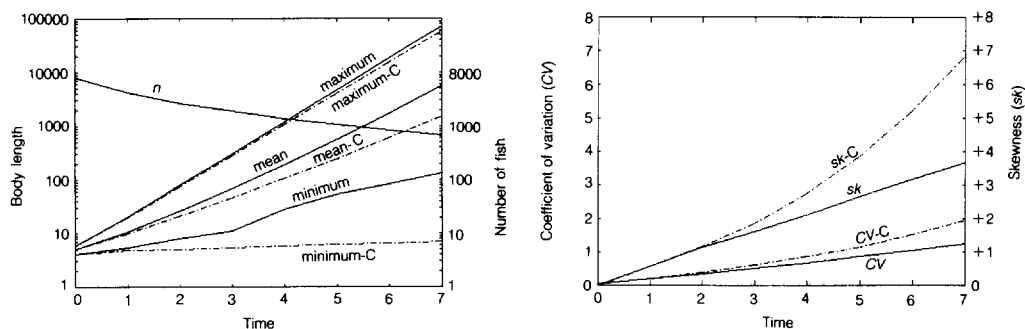


Fig. 2. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N$  type of the combination of  $l_0$  with  $\lambda$  by means of exponential equation. As regards solid and dotted lines and symbols -C refer to Fig. 1.

少することは一度もない。共食い群では最大個体と最小個体の体長差が対照群より縮小するため、共食い群の CV は対照群よりも常に小さい。sk も同じ理由により  $t_7$  時点で対照群の1/2以下である。

$N-N$  型では  $t_0$  において  $l_0$  に  $\lambda$  をランダムに組み合わせ、以後この組み合わせで成長が進む (Fig. 2.)。対照群では  $t_0$  において  $l_0$  の最大個体に  $\lambda$  の最大値が、 $l_0$  の最小個体に  $\lambda$  の最小値が組み合わせられる確率はきわめて低いから、最大個体と最小個体の体長差は一般に  $N-N$  correspondent 型による体長差より小さい。共食い群では  $t_1$  時点の生存数が4,219 (生存率52.74%)、 $t_7$  時点の生存数が674 (生存率8.43%) である。 $N-N$  correspondent 型と同様に、共食いによる余分な成長によって共食い群の最大個体は対照群より大きくなるが、小さな個体が被食されて除去されやすいため共食い群の最小個体は対照群よりはるかに大きい。平均値についても同様である。両群の CV と  $sk$  は増加を続け減少することは一度もない。共食い群では最大個体と最小個体の体長差が対照群より縮小するため、共食い群の CV は対照群よりも常に小さい。共食い群の  $sk$  も対照群より小さい。また  $N-N$  型の CV と  $sk$  は  $N-N$  correspondent 型の対応する群よりも小さい。

$N-N$  complex 型は  $t_0$  において  $l_0$  に  $\lambda$  をランダムに組み合わせるだけでなく、 $t_1$  から1時点ごとに  $t_1$  に  $\lambda$  をランダムに組み合わせさせて成長させるので、成長の経過は3つの組み合わせの中で

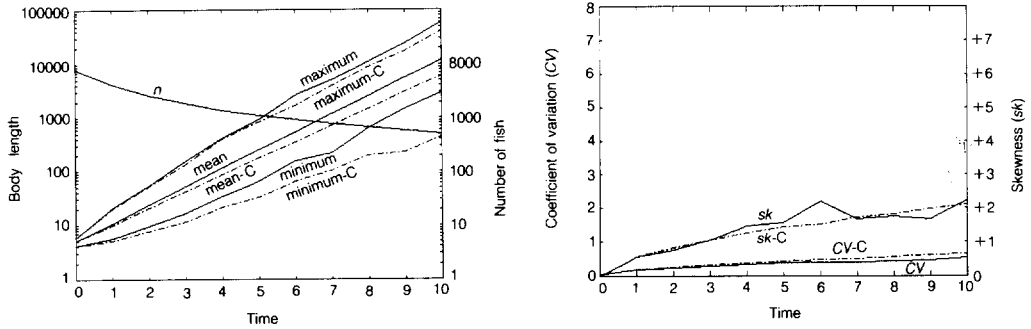


Fig. 3. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N$  complex type of the combination of  $l_i$  with  $\lambda$  by means of exponential equation. As regards solid and dotted lines and symbols -C refer to Fig. 1.

もっとも複雑になる (Fig. 3.)。そのため対数目盛り表示による直線性が対照群の最小個体と最大個体において  $N-N$  correspondent 型と  $N-N$  型よりいくらか悪い。 $N-N$  complex 型の対照群では 1 つの個体に同一の  $\lambda$  が続けて組み合わせられる確率はきわめて低いので、最大個体の成長は 3 つの組み合わせの中ではもっとも遅いが、最小個体の成長は 3 つの組み合わせの中ではもっとも速くなり、この最大個体と最小個体の体長差は一般に  $N-N$  correspondent 型と  $N-N$  型での体長差より小さい。共食い群では  $t_1$  時点の生存数が 4,218 (生存率 52.73%)、 $t_7$  時点の生存数が 786 (生存率 9.83%) である。 $N-N$  correspondent 型および  $N-N$  型と同様に、共食いによる余分な成長によって共食い群の最大個体は対照群より大きくなるが、より小さな個体が被食されて除去されるため最小個体は対照群よりはるかに大きい。平均値についても同様である。共食い群では最大個体と最小個体の体長差が対照群より縮小するため、共食い群の CV は増加を続けるものの、その値は対照群よりも常に小さい。共食い群の  $sk$  は前 2 型と異なって僅かな増減を繰り返すことがあり、 $sk$  の値は一時的に対照群よりいくらか大きくなることもある。

### Bertalanffy 式による成長の個体変異のシミュレーション

Figs. 4, 5, 6. にそれぞれ Bertalanffy 式による  $N-N-N$  correspondent 型、 $N-N-N$  型および  $N-N-N$  complex 型の成長の 1 例による共食い群と対照群の最大個体、最小個体の体長および両群の体長の平均値、共食い群の個体数の変化と、両群の体長分布の CV と  $sk$  の変化を示す。

$N-N-N$  correspondent 型の共食い群では  $t_1$  時点の生存数が 4,218 (生存率 52.73%)、 $t_7$  時点の生存数が 667 (生存率 8.34%) である (Fig. 4.)。最大個体の体長は、 $t_1 \sim t_4$  の期間において共食い群が捕食による余分な成長をともなうため対照群より僅かに大きい、これ以後は両群に共通な体長の上限值、 $l_\infty$  に近づくので差はほとんどなくなる。最小個体の体長は、被食による除去で全期間を通じて共食い群が対照群より著しく大きい。最小個体の体長は共食い群では  $t_{11}$  の時点で増加が止まるが、対照群では  $t_{30}$  の時点でもなお僅かに増加が続く。平均値は共食い群が対照群より大きい。CV は両群とも初めから増加して  $t_1$  で対照群では 0.17 を、共食い群では 0.13 をそれぞれ越えるが、すぐ減少に転じる。Fig. 4. (左) で明らかなように、対照群では最小個体の

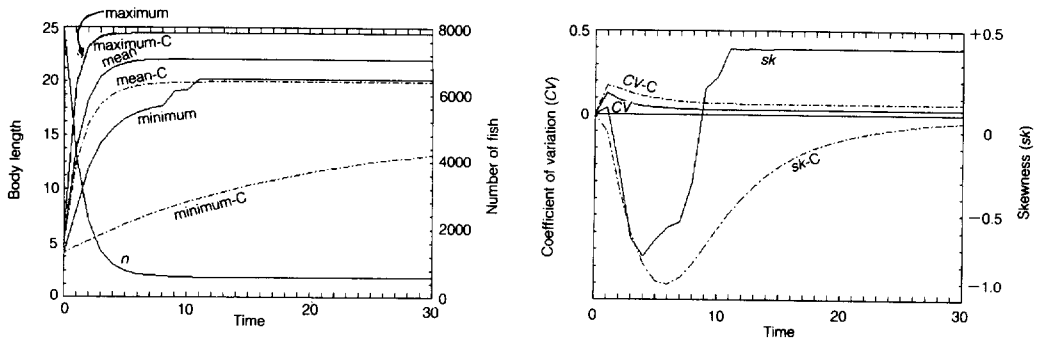


Fig. 4. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N-N$  correspondent type of the combination of  $l_0$  and  $l_\infty$  with  $\lambda$  by means of Bertalanffy's equation. As regards solid and dotted lines and symbols -C refer to Fig. 1.

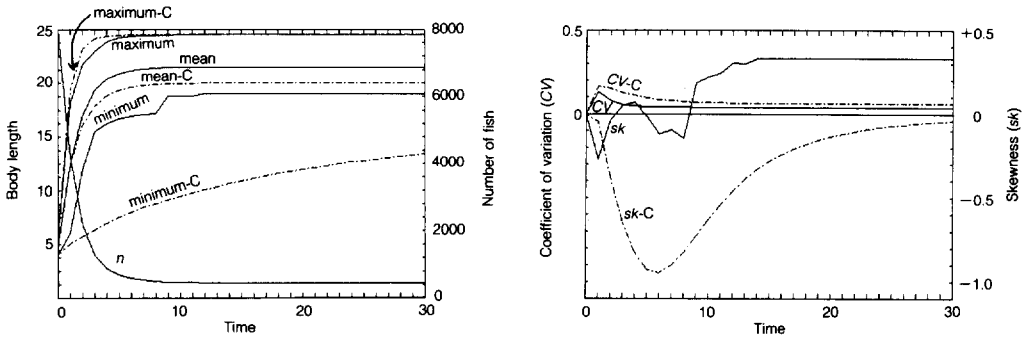


Fig. 5. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N-N$  type of the combination of  $l_0$  and  $l_\infty$  with  $\lambda$  by means of Bertalanffy's equation. As regards solid and dotted lines and symbols -C refer to Fig. 1.

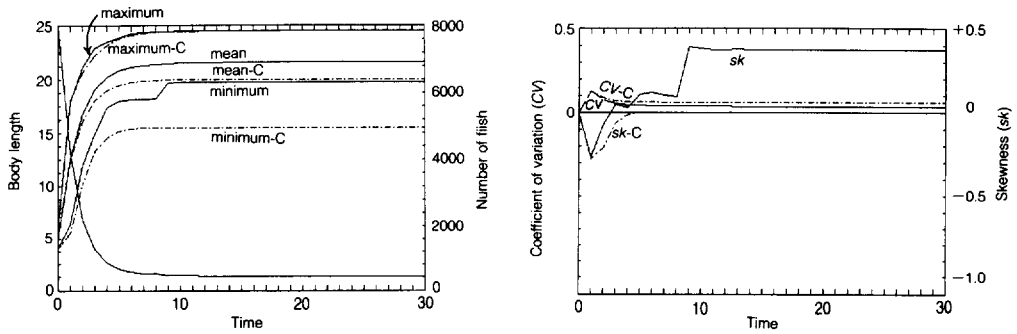


Fig. 6. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N-N$  complex type of the combination of  $l_1$  and  $l_\infty$  with  $\lambda$  by means of Bertalanffy's equation. As regards solid and dotted lines and symbols -C refer to Fig. 1.

体長が  $t_{30}$  の時点でまだ上限値に達していないため、CVは0.0624に収束するに至っていない。共食い群では  $t_{13}$  の0.0306でCVは一定になった。共食い群の死亡はこの時点で止まり、生存数は606 (生存率7.58%)であった。skは対照群では最初から減少を続け、 $t_6$  の時点で-1に達し



たあとに増加に転じるが、 $t_{30}$  の時点でなお僅かな増加が続き、 $l_{\infty}$  の  $sk$  である 0 に収束していない。共食い群の  $sk$  は最初に +0.0419 に増加したあと再び減少して  $t_2$  から負の領域に入り、 $t_4$  で -0.8384 に達したあと再び増加に転じて、 $t_9$  から正の領域に入り、 $t_{18}$  の +0.3933 で一定になる。

$N-N-N$  型の対照群では  $N-N-N$  correspondent 型の対照群に比べて最大個体の成長は少し遅れるが、最小個体の成長は反対にいくらか速い (Fig. 5.)。共食い群では  $t_1$  時点の生存数が 4,225 (生存率 52.83%)、 $t_7$  時点の生存数が 540 (生存率 6.75%) である。最大個体の体長は、 $t_1 \sim t_9$  の期間においては対照群が共食い群よりいくらか大きい、これ以後は両群に共通な上限値に近づくために差は全くなくなる。最小個体の体長は被食による除去があるため全期間において共食い群が対照群より著しく大きい。共食い群では  $t_{14}$  の時点で最小個体の体長の増加が止まるが、対照群では  $t_{30}$  の時点でなお僅かな増加が続き、平均値は共食い群が対照群より常に大きい。CV は最初に増加して対照群では 0.16 を越え、共食い群では 0.13 に近づくが、すぐ減少に転じる。Fig. 5. (左) で明らかなように、対照群では最小個体の体長が  $t_{30}$  の時点でまだ上限値に達していないため、CV は 0.0624 に収束するに至っていない。共食い群では死亡が止まる  $t_{14}$  の時点の 0.0397 で一定になった。死亡が止まる  $t_{14}$  の時点の共食い群の生存数は 460 (生存率 5.75%) であった。 $sk$  は対照群では  $t_1$  時点で負となり、その後も減少を続け、 $t_6$  の時点で -0.9425 に達したあと増加に転じるが、 $t_{30}$  の時点でもなお増加が続き、0 に収束するに至っていない。共食い群の  $sk$  の動きは複雑で、対照群と同様に最初に負の領域に入り -0.27 に達するがすぐ増加を始め、 $t_3$  から正の領域に入って増加したあと減少に転じて、 $t_5$  から再び負の領域に入り、増加して  $t_9$  で正の領域に戻り、 $t_{18}$  の +0.3311 で一定になった。

$N-N-N$  complex 型の成長の対照群では  $N-N-N$  型に比べて最大個体の成長に大差はないが、最小個体の成長はかなり速い (Fig. 6.)。共食い群では  $t_1$  時点の生存数が 4,229 (生存率 52.86%)、 $t_7$  時点の生存数が 511 (生存率 6.39%) である。最大個体の体長は、 $t_2 \sim t_{11}$  の期間においては共食い群が対照群よりいくらか大きい、それ以後は共通の上限値に近づくために差は全くなくなる。共食い群の最小個体は被食によって除去されるため全期間を通じて対照群より大きい。対照群では  $t_{10}$  の時点で、共食い群では  $t_{12}$  の時点で最小個体の体長の増加が止まる。平均値は共食い群が対照群より常に大きい。CV は最初に増加して両群とも 0.13 に近づくが、すぐ減少に転じ、対照群では  $t_7$  時点で上限値の CV に収束する。共食い群では  $t_{14}$  の時点の 0.0373 で一定になった。共食い群の死亡はこの時点で止まり、生存数は 433 (生存率 5.41%) であった。 $sk$  は最初に両群とも殆ど同じ負の値をとるが、共食い群では  $t_3$  の時点で正の領域に入り、多少の増減を繰り返す、 $t_9$  の時点で +0.3964 に達したあと減少して  $t_{24}$  の時点の +0.3757 で一定になった。

#### 疑似漸近式 1 による成長の個体変異のシミュレーション

逐次計算による疑似漸近式 1 では最小個体の成長はきわめて遅く、速やかに上限値に達する。CV は一定の値に収束し、 $sk$  は負の値をとらず正の値に収束する (山岸ほか, 1988)。

Figs. 7, 8, 9. にそれぞれ疑似漸近式 1 による  $l_0$  と  $\lambda$  の組み合わせが  $N-N$  correspondent 型、

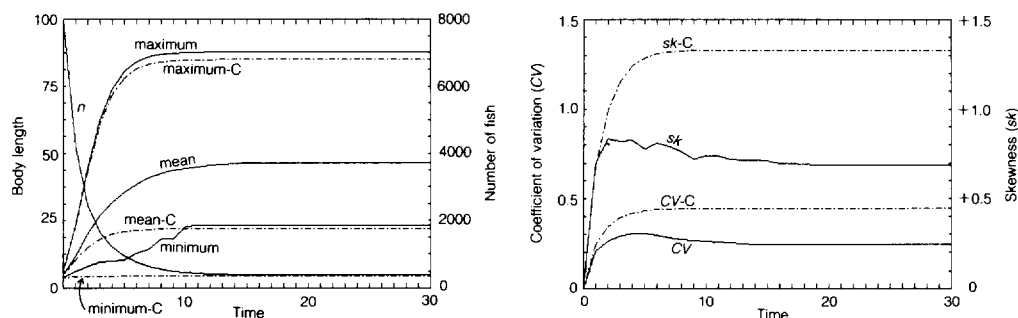


Fig. 7. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N$  correspondent type of the combination of  $l_0$  with  $\lambda$  by means of pseudoasymptotic equation 1. As regards solid and dotted lines and symbols -C refer to Fig. 1.

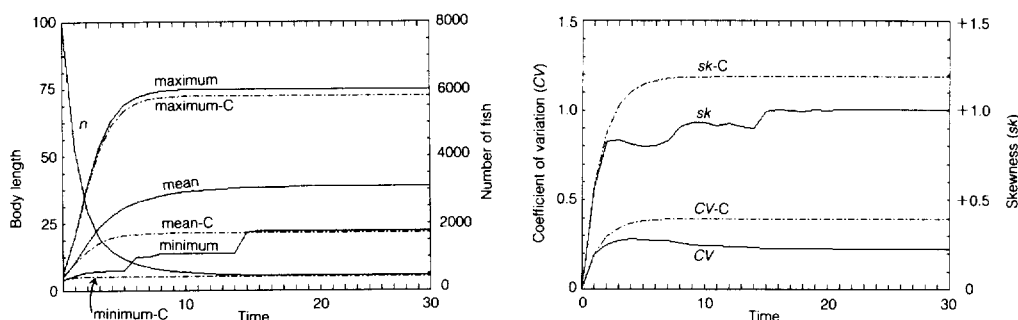


Fig. 8. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N$  type of the combination of  $l_0$  with  $\lambda$  by means of pseudoasymptotic equation 1. As regards solid and dotted lines and symbols -C refer to Fig. 1.

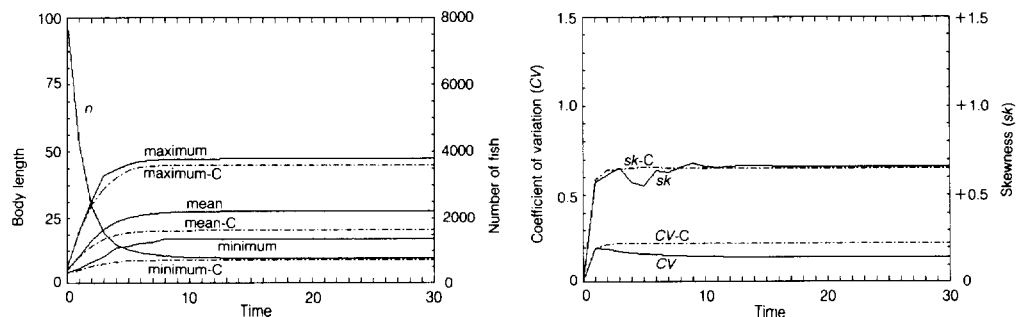


Fig. 9. Changes of the mean, maximum and minimum values of the body length (left) and changes of coefficient of variation (CV) and skewness ( $sk$ ) (right) in  $N-N$  complex type of the combination of  $l_{t-1}$  with  $\lambda$  by means of pseudoasymptotic equation 1. As regards solid and dotted lines and symbols -C refer to Fig. 1.

$N-N$  型および  $N-N$  complex 型の成長の 1 例による共食い群と対照群の最大個体、最小個体の体長および両群の体長の平均値、共食い群の個体群の変化と、両群の体長分布の CV と  $sk$  の変化を示す。

$N-N$  correspondent 型の共食い群では  $t_1$  時点の生存数が 4,218 (生存率 52.73%)、 $t_7$  時点の生存

数が640 (生存率8.00%) である (Fig. 7.)。最大個体の体長は、全期間で共食い群が対照群より大きい。最小個体の体長は被食による除去があるため全期間を通じて共食い群が対照群より著しく大きい。対照群では  $t_7$  で最小個体の成長が止まるが、被食による除去がある共食い群では  $t_{13}$  の時点で体長が一定になる。平均値は共食い群が対照群より大きい。CV は対照群では  $t_{13}$  で0.4460に収束するまで増加するが、共食い群では最初増加したあと  $t_5$  の0.3051を境に緩やかに減少し、 $t_{19}$  の0.2455で一定になる。共食い群の死亡はこの時点で止まり、生存数は394 (生存率4.93%) であった。 $sk$  は対照群では  $t_{19}$  で+1.3283に収束する。共食い群の  $sk$  は最初増加したあと、 $t_2$  の+0.8334を境に緩やかに減少し、小幅な増減を繰り返したあと  $t_{19}$  の+0.6894で一定になった。

$N-N$  型の対照群では  $N-N$  correspondent 型の対照群に比べて最大個体の成長は少し遅れるが、最小個体の成長は反対にいくらか速い (Fig. 8.)。共食い群では  $t_1$  時点の生存数が4,218 (生存率52.73%)、 $t_7$  時点の生存数が712 (生存率8.90%) である。最大個体の体長は、常に共食い群が対照群より大きい。最小個体の体長も常に共食い群が対照群より大きい。対照群では  $t_7$  で最小個体の成長が止まるが、被食による除去がある共食い群では  $t_{11}$  の時点で体長が一定になる。平均値は共食い群が対照群より常に大きい。CV は対照群では  $t_{13}$  で0.3956に収束するが、共食い群では最初に増加したあと、 $t_4$  の0.2824を境に緩やかに減少し、 $t_{21}$  の0.2268で一定になった。共食い群の死亡はこの時点で止まり、生存数は441 (生存率5.51%) であった。 $sk$  は対照群では、増加しながら  $t_{19}$  で+1.1893に収束する。共食い群の  $sk$  は、 $t_2$  まで急激に増加したあと、 $t_3$  の+0.8328を境に緩やかに減少し、小幅な増減を繰り返したあと  $t_{21}$  の+1.0044までに増加して一定になった。

$N-N$  complex 型の対照群では  $N-N$  型に比べて最大個体の成長はいっそう遅れるが、最小個体の成長は反対にいくらか速い (Fig. 9.)。共食い群では  $t_1$  時点の生存数が4,218 (生存率52.73%)、 $t_7$  時点の生存数が903 (生存率11.29%) である。最大個体の体長は、常に共食い群が対照群より大きい。最小個体の体長も常に共食い群が対照群より大きい。対照群では  $t_{11}$  で最小個体の成長が止まるが、被食による除去がある共食い群では  $t_{12}$  の時点まで体長の増加が続く。平均値は共食い群が対照群より常に大きい。CV は対照群では  $t_8$  で0.2272に収束するが、共食い群では最初に0.1908まで増加したあと緩やかに減少し、 $t_{13}$  の0.1468でほぼ一定になる。共食い群の死亡は  $t_{18}$  の時点で止まり、生存数は779 (生存率9.74%) であった。 $sk$  は対照群では、 $t_{11}$  で+0.6532に収束する。共食い群の  $sk$  は  $t_3$  の+0.6527に達したあと、小幅な増減を繰り返して  $t_{18}$  の+0.6628で一定になった。

## 考 察

山岸 (1988) の Bertalanffy 式のシミュレーションでは、 $sk$  は負の領域でのみ変動し、正の領域に全く入らないため、指数式による成長の個体変異の特徴である  $sk$  の正の領域での増加に類似しているとはいい難かった。

山岸・石岡 (1989) は成長の性差を想定して、成長の個体変異のシミュレーションを行った。*Bertalanffy* 式による成長では単性分布の  $sk$  の値が最初から負の領域で増加したのに反して両性分布の  $sk$  の値は最初に正の領域で増加し、その後負の領域に入っても最終的にはあらかじめ設定された両性分布の  $l_{\infty}$  の  $sk$  値に収束した。

今回の8,000個体で始まるシミュレーションでは、初期値である初体長  $l_0$ 、指数式の比成長速度 (または *Bertalanffy* 式の成長係数)  $\lambda$  および *Bertalanffy* 式の  $l_{\infty}$  の正規分布の CV は、山岸ほか (1988) が1,000個体で行ったシミュレーションの初期値とほぼ等しい値に設定してあるが、個体数が多いため上記3つの初期値の最小値と最大値の間の範囲が1,000個体の場合よりも広がったため、指数式では対照群の  $sk$  が1,000個体の場合よりも著しく大きくなっている。ただし *Bertalanffy* 式と疑似漸近式1では1,000個体の場合と8,000個体の対照群の間に成長の結果の統計値に大差はない。

YAMAGISHI (1969)、山岸 (1977, 1987) は体長の成長が指数式に近似する3種の海水魚 (マダイ、サヨリ、シマウシノシタ) の孵化直後の稚魚の成長にともなう個体変異を調べた。そのうちマダイでは、共食いによる死亡を含む成長で、CVが増加するとともに最初に負の非対称型であった体長分布が正の対称分布に変わった。この体長分布の変化は正規分布から出発した  $sk$  の正の領域における増加に相当する。

今回のシミュレーションでは、*Bertalanffy* 式による成長で対照群の  $sk$  が最初から減少して負の領域に入り、のちに0に収束したのに反して、共食い群の  $sk$  の値は最初に負の領域に入っても、遅かれ早かれ正の領域に入り、最後に緩やかに正の一定の値になった。そして死亡が起きている間  $sk$  はとくに *N-N-N* 型と *N-N-N complex* 型で非常に不規則な動きをみせた。そのため今回の死亡が起こるシミュレーションでは、山岸ほか (1988) の死亡をとまなわないシミュレーションで  $sk$  が負の領域でのみ動き、正の領域に全く入らないという欠点は改善されているが、初期においてどの組み合わせでも一度は負の領域に入るので、指数式による成長の個体変異の特徴である  $sk$  の正の領域での増加に類似しているとはいえない。もし今回の成長の個体変異のシミュレーションに成長の性差を組み込めば  $sk$  の挙動はいっそう複雑になり、正の領域にいる時間が長引くと思われる。

疑似漸近式1では共食い群の CV は対照群より少し小さい値で推移するが、対照群のように増加しながら一定の値に収束するのではなく、増加のあと緩やかに減少して一定の値になるので *Bertalanffy* 式による場合と似ている。共食い群の  $sk$  は対照群より小さい値かほぼ同じ正の値で一定になるが、*Bertalanffy* 式と同様に途中で不規則な動きをみせる。

数理統計学的にみると、標準偏差と平均値で決まる CV の値は、最大個体から最小個体に至る範囲によって大まかに推定することが可能であるが (SNEDECOR, 1967)、非対称度である  $sk$  は、分布における最大個体や最小個体の位置が少し変わっても大きな影響を受けやすいために推定がたいへん難しい。山岸・福原 (1988) は3種の海水魚 (クロダイ、ヒラメ、マコガレイ) の稚魚の小数の無作為抽出標本 (最少で25個体) の測定値から CV の変化を数式化し、1日の成長量との関係を見いだすことができたが、 $sk$  については不可能であった。今回の共食いをともなうシ

シミュレーションでも、*N-N correspondent* 型と *N-N-N correspondent* 型を除くと、同じ組み合わせの型でも使用した乱数が異なると  $sk$  の変化にかなりの差異が生じた。これは最初の8,000個体が、死亡によって数100個体まで減るため、 $sk$  の変化の傾向を知るには個体がまだ少ないことを示唆する。将来はパーソナルコンピューターでも最初の個体数をさらに1桁上げることが可能になると思われるが、仮にそれが実現して使用した乱数による変動の少ない結果が得られても、実際の成長の測定における標本数は1,000もあれば多いほうだから、実際の成長変異との比較において新たな問題が生じるであろう。

共食いが魚類の初期死亡の重要な要因であることが多くの種で確かめられている。共食いの起きかたについて、ここでのシミュレーションは、最初は僅かでも大きな個体が小さな個体を食うが、時間の経過とともに被食者の体長比を拡大するように設定した。共食いは魚類が稚魚期まで発育して、被食者と捕食者の体長比が一定の値に達したのちに起きることが多い。例えば、SHIRAHATA (1964) がニジマス稚魚で、泉ほか (1986) がサクラマス稚魚で観察しているように、共食いは被食者と捕食者の体長比が一定値 (両者で1.3) を越えないと起きない。またこの値は、*Dicentrarchus labrax* の稚魚で1.9 (KATAVIC et al., 1989), *Esox lucius* の稚魚で2.0 (GILES et al., 1986) である。しかし *Stizostedion vitreum* のように大きさの差が殆どない仔魚期において無差別に共食いが起こり (CUFF, 1980), しかも孵化後僅か4日で起こるという報告もあるので (LOADMAN et al, 1986), 孵化直後は僅かの体長差によって共食いが起きるとしたこのシミュレーションの設定も、決して無理ではない。このような設定により、シミュレーションのプログラムが複雑になるのを避けることができた。

## 摘 要

魚類に一般的である高い初期死亡の要因を共食いとし、体長分布の変動係数 (CV) と歪度 ( $sk$ ) によって表現される成長の個体変異のシミュレーションを行った。初期値として各8,000個の初体長  $l_0$ , 指数式の比成長速度または Bertalanffy 式の成長係数  $\lambda$  および同式の上限值  $l_\infty$  の正規分布を設定した。最初はランダムに抽出した2個体で大きいものが小さいものを捕食するが、時間の経過につれて被食者に対する捕食者の体長比を拡大する式を用いて、すべての成長式のすべての組み合わせにおいて  $t_1$  時点の生存率を最初の6~12%に維持するようにした。捕食した個体は  $\lambda$  の1/40だけ余分に成長させた。指数式による成長では、初体長と比成長速度の組み合わせが *N-N correspondent* 型と *N-N* 型で対照群と共食い群ともに CV と  $sk$  は連続的に増加するが両者の値は共食い群で小さい。*N-N complex* 型では共食い群の  $sk$  の僅かな増減がみられた。

Bertalanffy 式による成長では、初体長、成長係数および上限値のすべての組み合わせにおいて対照群の CV の値は初期成長における増加後、あらかじめ設定された上限値の分布の CV の値に緩やかに近づく。どの組み合わせでも対照群の  $sk$  の値は最初から負の領域で増加したのちに緩やかに0に接近する。共食い群の CV は対照群よりやや小さな値で推移して一定値になるが、 $sk$  は対照群とは異なって一時は負の領域に入るが最終的には正の一定の値になる。

逐次計算による疑似漸近式 1 による成長では初体長と比成長速度のどの組み合わせでも対照群の  $CV$  と  $sk$  は漸近的に一定値に収束するが、共食い群の  $CV$  は初期に増加したあと緩やかに減少して一定の値になった。共食い群の  $sk$  は対照群と同様に最初に増加するが、不規則な増減のあと対照群より小さいかほぼ等しい一定の値になり、負の領域には入らなかった。

## 文 献

- CUFF, W. R., 1980: Behavioral aspects of cannibalism in larval walleye, *Stizostedion vitreum*. *Can. J. Zool.*, **58**, 1504-1507.
- GILES, N, R. M. WRIGHT and M. E. NORD, 1986: Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L.: some experiments with fry densities. *J. Fish. Biol.* **29**, 107-113.
- 泉 孝行・小出展久・神力義仁, 1986: 池産サクラマスの子食いによる初期減耗. 北海道水産孵化場研報, 第41号, 63-69.
- KATAVIC, L., J. DUJAKOVIC and B. GLAMUZINA, 1989: Cannibalism as a factor affecting the survival of intensively cultured sea bass (*Dicentrarchus labrax*) fingerlings. *Aquaculture*, **77**, 153-143.
- KOYAMA, H. and KIRA, T., 1956: Intraspecific competition among higher plants. Frequency distribution of individual plant weight as affected by the interaction between plants. *Jour. Inst. Polytech. Osaka City Univ., Ser. D*, **7**, 73-93.
- LOADMAN, N. L., G. E. F. MOODIE and J. A. MATIAS, 1986: Significance of cannibalism in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 613-618.
- SHIRAHATA, S., 1964: "Cannibalism" in the rainbow trout fingerling, *Salmo gairdneri irideus*. *Jap. J. Ecol.*, **14**, 25-32.
- SNEDECOR, G. W. and W. G. COCHRAN, 1967: Statistical Methods 6th ed., The Iowa State University Press, Ames. [畑村又好・奥野忠一・津村善郎共訳, 1972: 統計的方法. 原書6版, 岩波書店, 東京, 37-38.]
- YAMAGISHI, H., 1969: Postembryonal growth and its variability of the three marine fishes with special reference to the mechanism of growth variation in fishes. *Res. Popul. Ecol.*, **11**, 14-33.
- 山岸 宏, 1977: 成長の生物学, 講談社, 東京, 208 pp.
- 山岸 宏, 1987: 成長の比較生物学, 「動物の成長と発育」(猪 貴義・後藤信男・星野忠彦・佐藤博編), 朝倉書店, 東京, 194-218.
- 山岸 宏・福原 修, 1988: 少数の無作為抽出標本による3種の高産魚類の成長の個体変異の推定. 水産増殖, **36**, 205-211.
- 山岸 宏・石岡清英・松本敏浩, 1988: 魚類の成長における個体変異のシミュレーション. 東海水研報, **125**, 15-31.
- 山岸 宏・石岡清英, 1989: 成長の性差のある魚類の成長における個体変異のシミュレーション. 東海水研報, **127**, 1-16.