

# マダイ稚魚の天然海域における個体数密度と なわばりサイズの関係

阿部文彦,<sup>1\*</sup> 山岡耕作<sup>2</sup>

(2004年8月23日受付, 2005年2月7日受理)

<sup>1</sup>愛媛大学大学院連合農学研究科, <sup>2</sup>高知大学大学院黒潮圏海洋科学研究科

Relationships between individual density and  
territory size in juvenile red sea bream in natural waters

FUMIHIKO ABE<sup>1\*</sup> AND KOSAKU YAMAOKA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>United Graduate School of Agricultural Sciences, Ehime University, Tarumi, Matsuyama, Ehime 790-0905, Japan, <sup>2</sup>Graduate School of Kuroshio Science, Kochi University, Nankoku, Kochi 783-8502, Japan

We observed the territory of juvenile red sea bream *Pagrus major* to detect the relationships between density and territory size at Morode Cove in Ehime Prefecture from January 2001 to October 2003 using SCUBA. The density of juveniles showed the highest value in 2001 (0.201 individuals/m<sup>2</sup>), the lowest one in 2002 (0.051 individuals/m<sup>2</sup>) and the intermediate one in 2003 (0.096 individuals/m<sup>2</sup>). The growth in 2001 was slower than that in both 2002 and 2003. We confirmed 131 territories of individually identified fish during the 3 years, and some territories were maintained for a long period. At the time of high density in 2001, the mean value of the territory sizes in each size class increased up to 8 cm size class, but did not show any clear increase thereafter and became nearly constant at c. 6.4 m<sup>2</sup>. At the time of intermediate density found in 2003, that value increased up to 9 cm size class, but became nearly constant thereafter at the level of c. 15 m<sup>2</sup>. At the time of low density found in 2002, that value increased with growth and became c. 50 m<sup>2</sup> at the stage of 14 cm size class. These results suggest that the territory size of juvenile red sea bream is clearly correlated with the individual density, and the size became smaller at the time of high density and vice versa.

キーワード：個体数密度, 天然マダイ稚魚, なわばりサイズ

マダイ *Pagrus major* は, わが国の沿岸漁業における主要水産資源の一つであり, 2002年には年間27000トンが漁獲され(チダイ *Erynnis japonica* などその他のタイ科含む), 海面養殖でも年間72000トンが生産されている。<sup>1)</sup> このように, マダイはその需要の高さから様々な研究がなされてきており, 中でも稚魚期の知見は数多く見られる。例えば, 接岸から着底,<sup>2)</sup> 生息場所,<sup>3,4)</sup> 食性,<sup>5,6)</sup> 食物量との関係,<sup>7)</sup> 日周期性,<sup>8)</sup> 分布と成長,<sup>9)</sup> 他魚種との関係<sup>10-13)</sup> などがある。現在, これらの研究成果をふまえ, マダイ資源量の維持, 増大を目的にマダイ種苗の放流が日本各地で行われている。<sup>1)</sup>

1990年代に入ると, 潜水器具を使用した直接観察を行うことにより, それまで詳しい知見の全くなかったマダイ稚魚の生態面の研究が行われるようになった。山岡

ら<sup>14)</sup>は, 漁港内に放流したマダイ種苗の行動観察を行った結果, 行動様式としてなわばり型, なわばり類似型, 自由遊泳型が認められ, なわばり型の個体がなわばりを形成することを初めて明らかにした。山田ら<sup>15)</sup>は, 放流されたマダイ種苗に, 単独散在型, 群れ, 群がりの3つの存在様式を確認し, 単独存在型個体對他個体に対し排他的な行動を示すことを述べた。工藤, 山岡<sup>16)</sup>は, 天然環境において天然マダイ稚魚, さらにチダイ稚魚も明らかな採食なわばりを形成することを示した。Kudoh and Yamaoka<sup>17)</sup>は, マダイおよびチダイ稚魚のなわばりにおける同種および他種との関係について詳細に示した。これらの研究によって, マダイ稚魚の行動生態に関する知見についてはかなり蓄積された。しかし, これらの研究のほとんどは, 着底後や放流直後の

ある一時期のみの観察であり、マダイ稚魚の形成するなわばりが、どのように形成・維持されているのかを長期間にわたり詳細に扱った研究はみられない。

動物がなわばり制をもつことの重要な帰結のひとつとして、個体数の調節、厳密にはなわばりを持つ個体数の調節が知られる。<sup>18)</sup> この情報はマダイ種苗放流に関して重要な、その海域にどの程度の個体が生息することができるかという環境収容力の問題に関わる。しかし、環境収容力に関係する個体数密度となわばりサイズの関係については、山岡ら<sup>15)</sup>が漁港内に放流したマダイ種苗のなわばり類似型個体の防衛域面積は個体数密度に対し負の相関関係にあることを示しているのみで、天然マダイ稚魚については全く明らかになっていない。

本研究では、天然海域に設置されたアマモ類似型海藻生育用基盤礁<sup>19)</sup>周辺域に出現する天然マダイ稚魚を用い、長期間、個体レベルの観察をすることによって、環境収容力の理解につながる個体数密度となわばりサイズの関係性を明らかにすることを目的とした。

#### 試料および方法

**調査場所・期間** 潜水調査を愛媛県南宇和郡愛南町室手湾 (33°00'N, 132°30'E) において、2001年1月から2003年10月に、SCUBAを用いて行った (Fig. 1)。室手湾は豊後水道南東部に位置し、台風時や冬以外は荒れることが少ない穏やかな湾口500mの開放的な湾である。湾周縁部には様々な大きさ (直径約20–150cm) からなる転石域が存在し、沖合に向けてはゆるやかな傾斜を持つ砂底が広がっている。また、水深3–5mの湾中央にはコアモモ *Zostera japonica* のパッチ状群落がある。1–7月には調査用に設置したロープや岩石にホンダワラ類やフクロノリなどの褐藻類、オゴノリ科やツカサアミなどの紅藻類が繁茂した。調査時の水温は15.2 (2001年2月)–29.9°C (2003年8月) の範囲で変動し、

平均水温は22.7°Cであった。

調査はアマモ類似型海藻生育用基盤礁 (人工漁礁) を8基設置した実験区で行った (Fig. 2)。アマモ類似型海藻生育用基盤礁の詳細については Abe et al.<sup>19)</sup>に述べられている。海藻生育用基盤礁 Zone 8は2002年5月1日に増設したものである。実験区の調査面積は、2000–2001年の調査では、Zone 1–7を含む16×28m (448m<sup>2</sup>)、2002–2003年はZone 1–8を含む16×34m (544m<sup>2</sup>)であった。実験区はその内部を最小区画が2×2mになるようにロープを用い区分した。冬季から春季にかけてロープ上に海藻が生育したり、ちぎれて区内へ流入する海藻があったが、それらの影響をなくするため随時そのような海藻は除去した。

**存在様式と個体数密度変化** 実験区内に出現したマダイ稚魚の存在様式を、工藤、山岡<sup>16)</sup>に従い、単独型個体 (solitary individual) と群れ・群がり (school・aggregation) の2タイプに分類した。調査中、この2存在様式にあてはまらない個体も見られた。その存在様式は、夏の終わりから秋季に見られ、海底から1–3mの高さの水柱域で単独で遊泳する個体だが、単独型個体に見られるような明確な採食なわばりは形成しない。この存在様式を、ここでは浮上放浪型個体 (floating individual) と呼ぶ。

実験区において、2001年1月23日から2003年10月4日まで全70回、マダイ稚魚のセンサスを行った。センサスでは、観察されたマダイ稚魚のサイズ (全長) とその個体数を耐水紙に記録した。マダイ稚魚のサイズは目測で1cm単位の体長クラスに分け、例えば、1cm未満を0cmクラス、1cm以上2cm未満を1cmクラスのように呼んだ。なわばり形成や摂食などの行動観察は、単独型個体のみを対象に行い、群れ・群がり、浮上放浪型個体については行動観察を行わなかった。

**個体識別法** 個体識別するために、水中で捕獲し全長

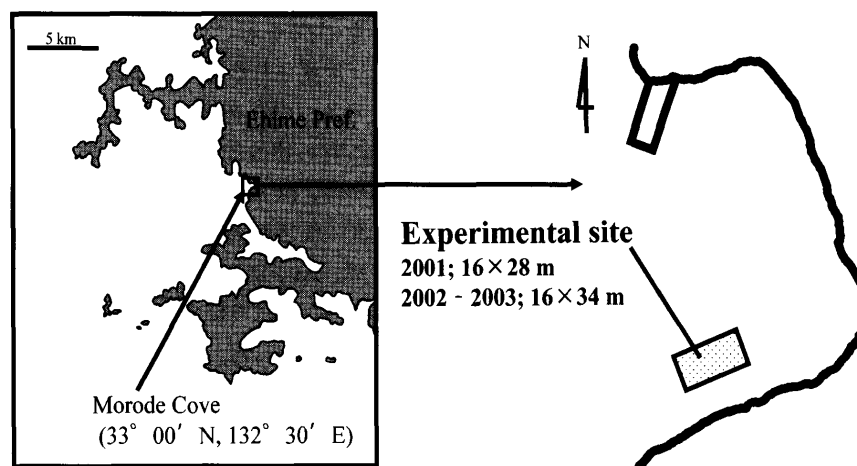


Fig. 1 Location of Morode Cove and experimental site.

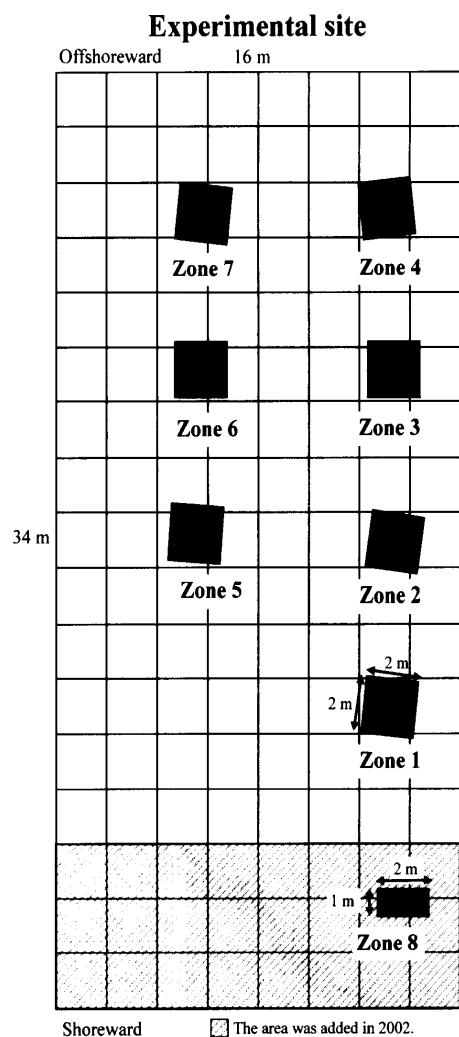


Fig. 2 Overview of experimental site including artificial reefs (Zones). The shaded area was added to the experimental site from 2002 and the total area became  $544 \text{ m}^2$  ( $16 \times 34 \text{ m}$ ).

測定を行った後、塗料（イラストマー）を体側の側線上方に皮下注射した。個体識別は、塗料の注入位置と色の組み合わせで行った。皮下注射後はネットに入れ、10-15分間休息させた後、捕獲場所付近で放流した。放流されたマダイ稚魚に皮下注射の明らかな影響は見られず、注射前と同様な行動を示した。捕獲ができなかった個体については、体の特徴（斑点、傷）や体長をもとに個体識別した。これらの方法で個体識別を行った個体数は、2001年106個体、2002年53個体、2003年69個体であった。

**なわばりサイズ** 実験区で観察されたマダイ稚魚は、遭遇する同種他個体に対し排他的な行動を示すことで一定のエリアを防衛し、過去の報告<sup>15-17)</sup>と同様に採食なわばりを形成した。マダイ稚魚が形成するなわばりについて、2001年には、5月28日、6月25日、7月7日、28日、2002年には、7月3日、8月2日、9月3日、10月2日、31日、2003年には7月5日、9月2日に調

査を行った。なわばり調査の方法は、工藤、山岡<sup>16)</sup>が行った方法にわずかな変更を加え、個体識別した個体について10分間の観察を行い、30秒毎に存在地点を実験区の地図を描いた耐水紙上にプロットした。そこで得られたプロットについて、最も外側のプロットを結んだ多角形を描き、それを各個体のなわばりとした。

**実験区における摂食場所** 実験区におけるマダイ稚魚の摂食行動について知るために、2001年7月30日、8月7日の16:30に1個体につき5分間の観察を28個体について行い、摂食場所ごとの摂食回数を記録した。摂食場所とは、マダイ稚魚が摂食のために、ついでみ行動を行った位置である。実験区内の摂食場所を以下の5つのカテゴリーに分けた。

- 1) 砂底 (sand) : 実験区の砂底上。
- 2) 海藻 (algae) : 実験区にちぎれて流入してきた海藻。
- 3) アマモ類似型基盤 (substrate) : アマモ類似型基盤とアマモ類似型基盤上に付着する海藻。
- 4) 低層 (near bottom) : 海底から0.5 m 未満の水柱域。
- 5) 中層 (water column) : 海底から0.5 m 以上の水柱域。

**除去実験** 実験区におけるマダイ稚魚の環境収容力に関する知見を得るため、採食なわばりを形成するマダイ稚魚を除去し、空いた空間がどのように利用されるのかを調べた。実験は2001年8月5日に実験区内のマダイ稚魚のなわばりを調べた後、8月8日に実験区内でなわばりを形成する5個体のマダイ稚魚を捕獲、除去した。8月10日に実験区内のマダイ稚魚のなわばりについて調査し、8月5日のなわばり分布状況と比較した。

## 結 果

**個体数密度変化** 実験区における個体数密度とセンサス時に観察されたマダイ稚魚の体長クラスの平均値（以下、平均体長クラスと呼ぶ）の推移を年毎に調べた (Fig. 3a-d)。2001年1月23日、2月26日にはマダイ稚魚は全く観察されなかった。しかし、4月1日にはマダイ稚魚の新規加入が認められた ( $0.029 \text{ 個体}/\text{m}^2$ )。この時期に観察されるマダイ稚魚の平均体長クラスは、4月1日  $1.0 \pm 0.0 \text{ cm}$  (Mean  $\pm$  SD 以下同様,  $n=13$ ) であり、4月11日には  $1.4 \pm 0.5 \text{ cm}$  ( $n=22$ ) となった。5月8日に2001年の個体数密度の最高値である  $0.201 \text{ 個体}/\text{m}^2$  を示し、この値は2001-2003年の3年間でも最も高かった。個体数密度は、最高値を示した5月8日以降徐々に低下し、10月31日 ( $0.002 \text{ 個体}/\text{m}^2$ ) を最後に消失した (Fig. 3a)。着底後の平均体長クラスは、5月8日に  $3.4 \pm 1.1 \text{ cm}$  ( $n=90$ )、6月2日  $5.9 \pm 1.0 \text{ cm}$  ( $n=63$ )、7月8日  $7.9 \pm 0.6 \text{ cm}$  ( $n=35$ )、8月6日  $8.6$

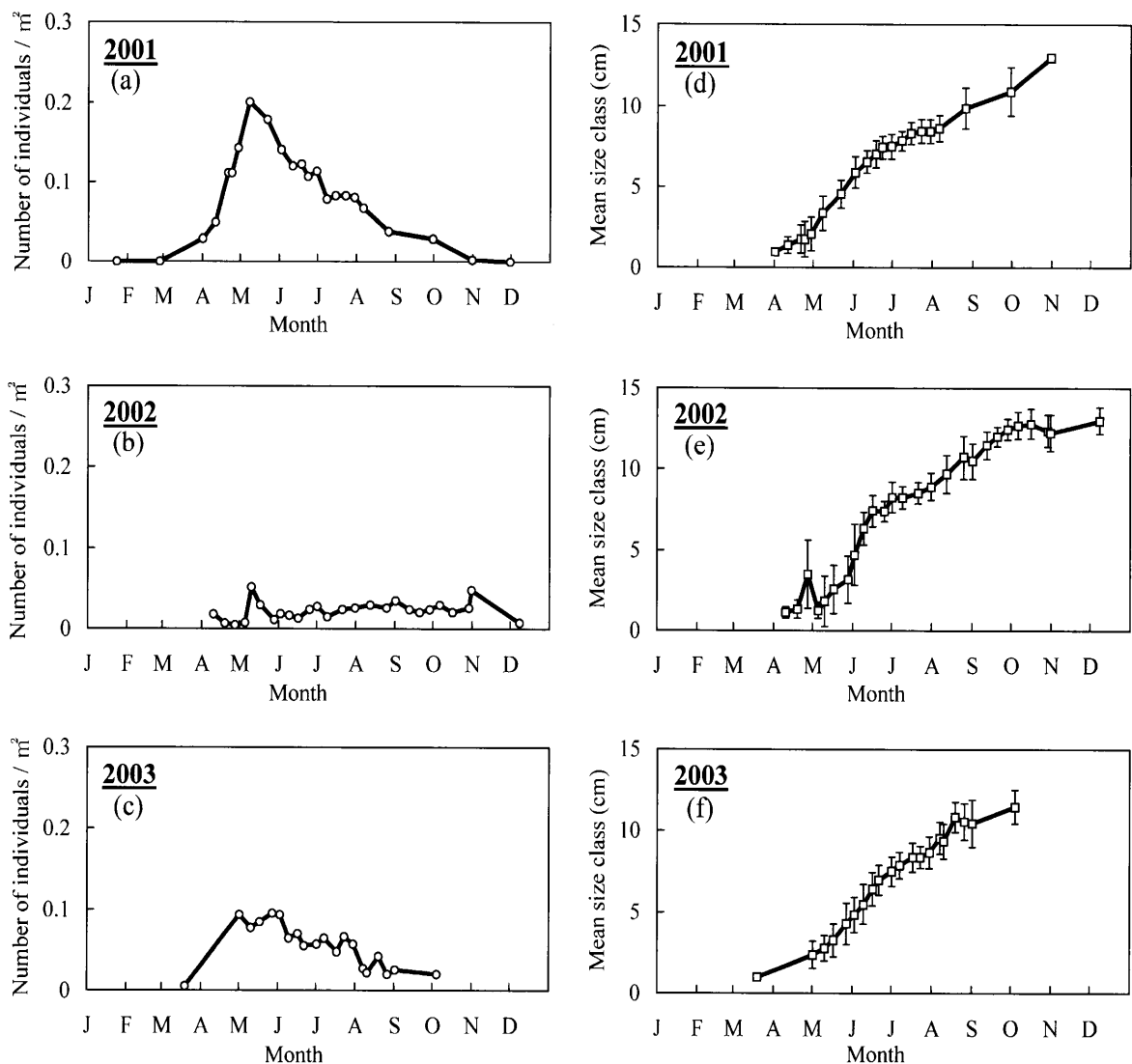


Fig. 3 Monthly changes in density (a-c) and mean size class (d-f) of juvenile red sea bream found in the experimental site in each year. Bar indicates standard deviation.

$\pm 0.8$  cm ( $n=30$ ), 9月30日  $10.9 \pm 1.5$  cm ( $n=13$ )と経時的に成長した (Fig. 3d)。

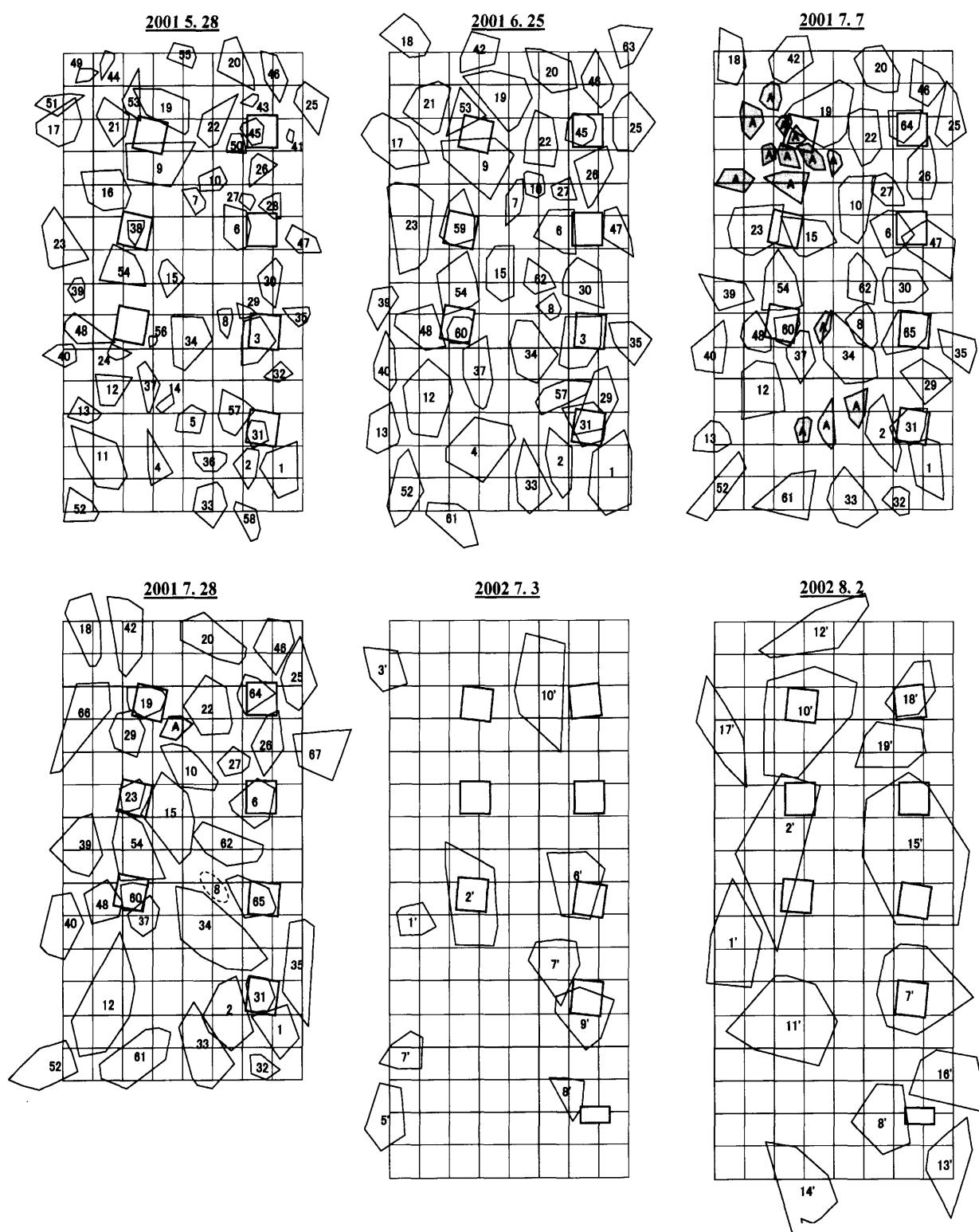
2002年の個体数密度の最高値は、0.051個体/ $m^2$  (5月10日)で、この値は2001–2003年の中で最低であった。2002年の実験区へのマダイ稚魚の加入は少なかったが、加入個体が秋季に実験区から消失することなく、ほぼ一定の個体数密度 (0.02–0.04個体/ $m^2$ )で年末まで滞留した (Fig. 3b)。平均体長クラスは、4月10日  $1.1 \pm 0.4$  cm ( $n=8$ ), 5月5日  $1.3 \pm 0.5$  cm ( $n=4$ ), 6月2日  $4.7 \pm 1.9$  cm ( $n=10$ ), 7月1日  $8.3 \pm 1.0$  cm ( $n=15$ ), 8月12日  $9.7 \pm 1.1$  cm ( $n=16$ ), 9月1日  $10.5 \pm 1.1$  cm ( $n=19$ ), 10月6日  $12.7 \pm 0.8$  cm ( $n=17$ )と経時的に成長した (Fig. 3e)。

2003年は、3月19日の調査で新規着底個体を確認した (1 cmクラス; 0.006個体/ $m^2$ )。個体数密度の最高値は0.096個体/ $m^2$  (5月27日)となり、調査を行った3年間では中程度であった。この年も2001年や

2002年と同様に、加入個体が秋季に実験区に滞留する傾向がみられ、9月1日 0.03個体/ $m^2$ , 10月4日 0.02個体/ $m^2$ という値を示した (Fig. 3c)。平均体長クラスの推移は、5月1日  $2.4 \pm 0.8$  cm ( $n=51$ ), 6月2日  $4.8 \pm 1.1$  cm ( $n=51$ ), 7月1日  $7.5 \pm 0.9$  cm ( $n=31$ ), 8月7日  $9.5 \pm 1.0$  cm ( $n=15$ ), 9月1日  $10.4 \pm 1.5$  cm ( $n=14$ ), 10月4日  $11.5 \pm 1.0$  cm ( $n=11$ )と経時的に成長した (Fig. 3f)。

**なわばりサイズ** なわばり分布状況を調べた結果、3年間で全131個体のなわばりを確認した (Fig. 4)。なわばり間では、重複はほとんど見られず、なわばりは互いに境界で接した。同一個体のなわばり形成場所の観察から、なわばりは長期間ほぼ一定の場所に形成され続けることが明らかとなった。

2001年のなわばり調査では、全4回で69個体のなわばりを確認した (Fig. 4)。本年のなわばりは、実験区内ではほぼ一様に密に分布した (Fig. 4)。5月28日に



**Fig. 4** Distribution of feeding territories of individually identified juveniles at 4 censuses from May to July, 2001, 5 censuses from July to October, 2002, and 2 censuses from July to September, 2003 in the experimental site. Same number shows one individual except for letter A individuals which were non-identified artificially-bred ones released on 2 July, 2001 (Abe unpubl.). Dashed circle of individual (8) found on 28 July, 2001 could not be traced for 10 min observation, making it impossible to draw a minimum polygon.

は、平均体長クラス  $6.1 \pm 0.9$  cm, 56 個体 (個体数密度  $0.125$  個体/ $m^2$ ) のなわばりが確認され、その面積は  $2.7 \pm 2.0$   $m^2$  (Mean  $\pm$  SD 以下同様) であった (Fig. 5)。

7月28日には平均体長クラス  $8.4 \pm 0.7$  cm, 35 個体 ( $0.078$  個体/ $m^2$ ) となり、そのなわばりサイズは  $6.7 \pm 3.7$   $m^2$  となり、5月28日、6月25日、7月7日より有

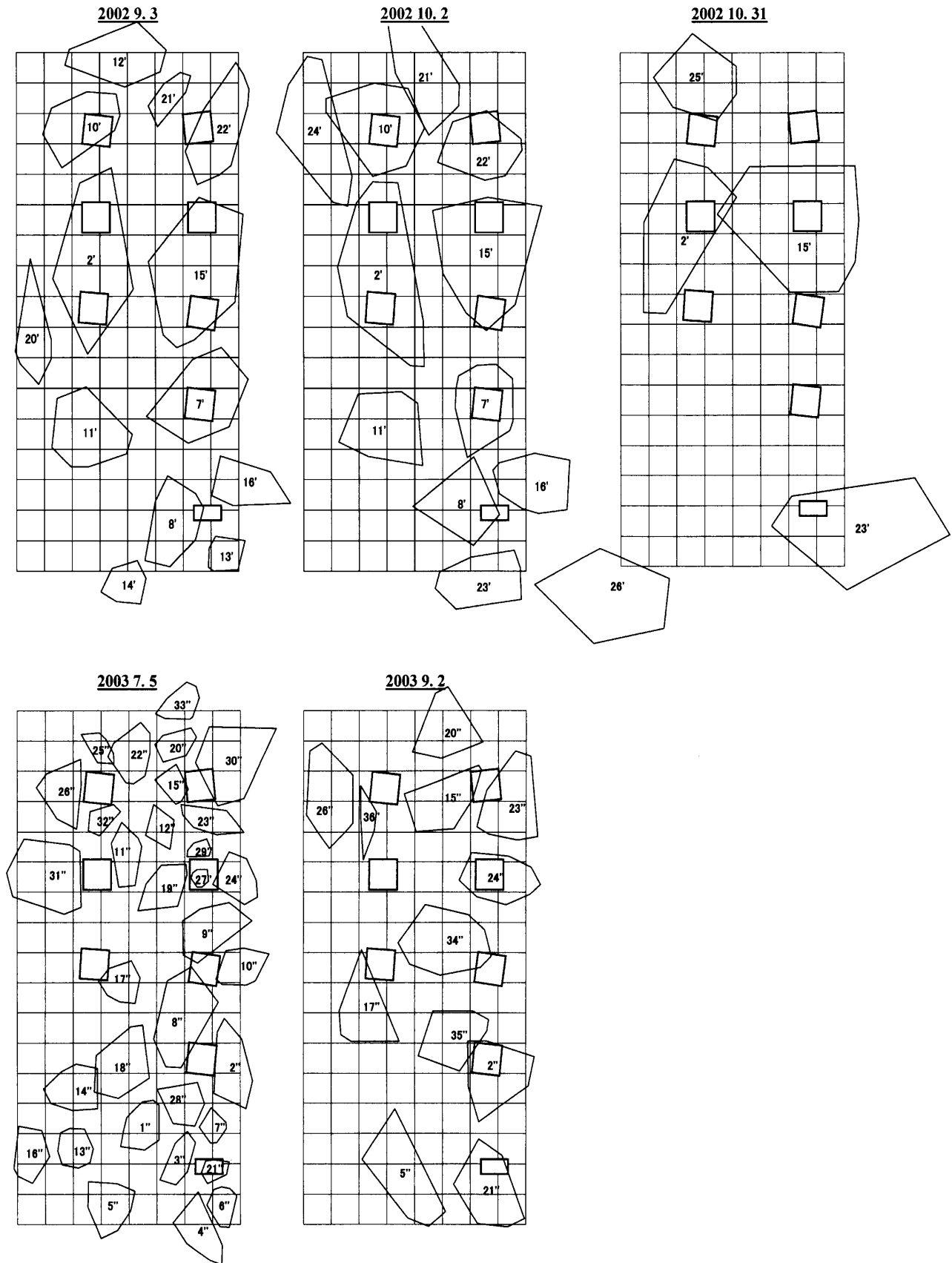


Fig. 4 Continued

意に拡大した (One-way ANOVA;  $F=20.528$ ,  $P<0.0001$ , Fisher's PLSD)。

2002年の調査では、全5回の調査で26個体のなわ

ばりを確認した (Fig. 4)。本年のなわばりは、互いに間隔をもって分布した (Fig. 4)。7月3日には  $8.2 \pm 0.8$  cm, 10個体 ( $0.018$  個体/ $m^2$ ) のなわばりが確認され、

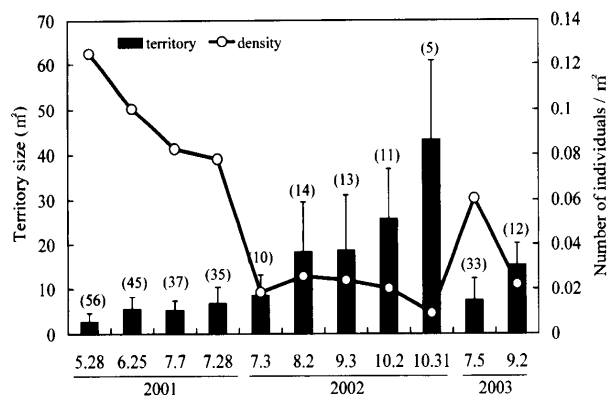


Fig. 5 Changes in territory size and density of juveniles from 28 May, 2001 to 2 September, 2003. Bar indicates standard deviation. Numbers of individuals observed are in parentheses.

なわばりサイズは  $8.5 \pm 4.7 \text{ m}^2$ , 10月31日には  $13.5 \pm 1.2 \text{ cm}$ , 5個体 ( $0.009 \text{ 個体/m}^2$ ) でなわばりサイズは  $43.3 \pm 17.7 \text{ m}^2$  となった (Fig. 5)。なわばりサイズは経時的に拡大し (One-way ANOVA;  $F=10.436$ ,  $P<0.0001$ ), 10月31日のなわばりサイズは2002年のどの調査日よりも有意に大きかった (Fisher's PLSD)。

2003年の調査では, 全2回で36個体のなわばりを確認した (Fig. 4)。本年のなわばりは, 集中的に分布する場所があれば, ほとんどなわばりがみられない場所もあった (Fig. 4)。7月5日には  $7.6 \pm 0.9 \text{ cm}$ , 33個体 ( $0.061 \text{ 個体/m}^2$ ) のなわばりが確認され, そのなわばりサイズは  $7.4 \pm 5.0 \text{ m}^2$ , 9月2日には  $10.1 \pm 1.4 \text{ cm}$ , 12個体 ( $0.022 \text{ 個体/m}^2$ ), なわばりサイズは  $15.4 \pm 4.8 \text{ m}^2$  となり (Fig. 5), なわばりサイズは経時的に有意に拡大した ( $t$ -test;  $P<0.0001$ )。

次に実験区で見られた体長クラスごとの平均なわばりサイズを調べた (Fig. 6)。高密度年であった2001年のなわばりサイズは, 5 cmクラスで  $1.1 \pm 0.5 \text{ m}^2$  ( $n=14$ ), 6 cmクラス,  $2.8 \pm 1.6 \text{ m}^2$  ( $n=23$ ), 7 cmクラス,  $4.4 \pm 2.4 \text{ m}^2$  ( $n=49$ ), 8 cmクラス,  $6.2 \pm 2.5 \text{ m}^2$  ( $n=65$ ) と, 8 cmクラスまでは体長クラスの大きな個体ほど有意に大きななわばりを形成した (One-way ANOVA;  $F=18.756$ ,  $P<0.0001$ , Fisher's PLSD)。しかし, 8 cmクラス以上ではなわばりサイズに有意差は認められず (Fisher's PLSD), 8-10 cmクラスのなわばりサイズは約  $6.4 \text{ m}^2$  でほぼ一定であった (Fig. 6)。

低密度年であった2002年のなわばりサイズは, 7 cmクラス,  $4.0 \pm 0.4 \text{ m}^2$  ( $n=2$ ), 8 cmクラス,  $8.1 \pm 4.8 \text{ m}^2$  ( $n=5$ ) となった。8 cmクラス以上でも, なわばりサイズの拡大は続き 10 cmクラス,  $15.9 \pm 9.6 \text{ m}^2$  ( $n=7$ ), 12 cmクラス,  $24.2 \pm 10.4 \text{ m}^2$  ( $n=10$ ), 14 cmクラス,  $50.5 \pm 15.7 \text{ m}^2$  ( $n=2$ ) となり, 体長クラスの大きな個体ほどなわばりサイズは有意に大きかった (Fig. 6,

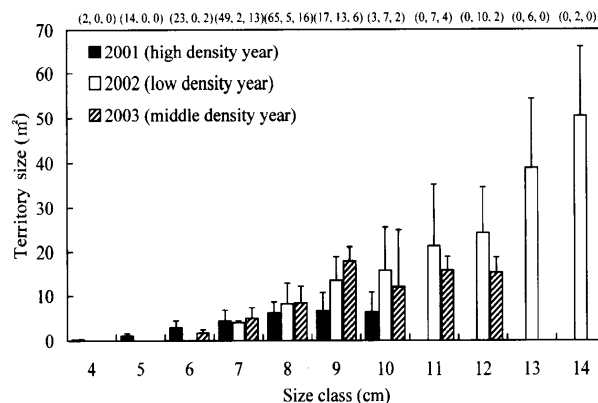


Fig. 6 Change in territory size with growth in 2001, 2002 and 2003. Bar indicates standard deviation. Numbers of individuals observed are in parentheses (2001, 2002, 2003).

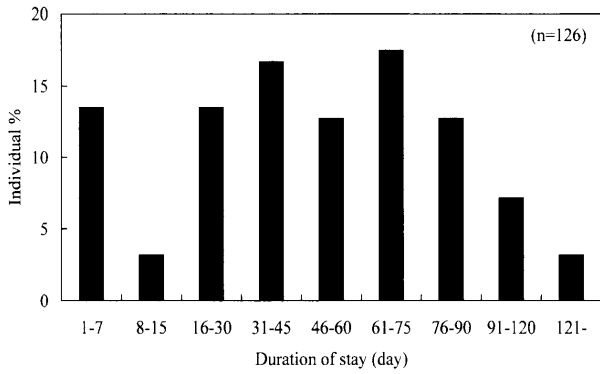
One-way ANOVA;  $F=7.117$ ,  $P<0.0001$ , Fisher's PLSD)。

中間密度であった2003年は, 6 cmクラス,  $1.7 \pm 0.7 \text{ m}^2$  ( $n=2$ ), 9 cmクラス,  $18.0 \pm 3.1 \text{ m}^2$  ( $n=6$ ) となり, 9 cmクラスまでなわばりサイズは拡大した (Fig. 6, One-way ANOVA;  $F=28.336$ ,  $P<0.0001$ , Fisher's PLSD)。それ以上の体長クラスでは, 10 cmクラス,  $12.0 \pm 12.8 \text{ m}^2$  ( $n=2$ ) と拡大が止まり, 11, 12 cmクラスでは約  $15 \text{ m}^2$  で一定になった (11 cmクラス,  $15.9 \pm 3.1 \text{ m}^2$  ( $n=4$ ), 12 cmクラス,  $15.4 \pm 3.4 \text{ m}^2$  ( $n=2$ ))。

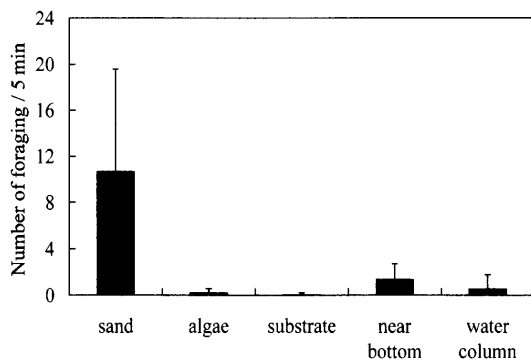
**なわばり維持期間** なわばりを形成した個体がどのくらいの期間, 滞在を続けるかについて, はじめて観察された日から最後に観察された日までの日数を求め, 滞在期間を割り出した (Fig. 7)。なわばり形成を確認したマダイ稚魚126個体のうち, 1ヶ月 (1-30日間) 未満で消失したのは38個体 (30.2%), 1-2ヶ月 (31-60日間) 滞在したのは37個体 (29.4%), 2-3ヶ月 (61-90日間) は38個体 (30.2%), 3ヶ月以上 (91日以上) も滞在する個体も13個体 (10.3%) みられた。全体的に見ると, 1ヶ月以上 (31日以上) なわばりを継続する個体が全体の69.8% (88個体) であった。

滞在期間がさらに長期におよぶ個体も見られ, 最も長い個体は, 2002年に観察された個体番号2'で, 2002年6月25日になわばり形成が観察され, その後も実験区内でなわばりを形成し続け, 越冬し2003年3月19日まで276日間も滞留した。個体番号8'も長期滞在個体であり, 2002年7月1日から2003年1月31日までの215日間の滞在が確認された。

**摂食場所** 摂食場所別の摂食頻度を調べた (Fig. 8)。摂食頻度が最も高かった場所は, 砂底で  $10.2 \pm 8.9$  回/5分 (Mean  $\pm$  SD 以下同様) を示した。中層 ( $0.5 \pm 1.2$  回/5分) や低層 ( $1.4 \pm 1.4$  回/5分) での摂食頻度は低かった。アマモ類似型基盤をついばむ行動は,  $0.04 \pm$



**Fig. 7** Frequency of juveniles in duration of stay in a territory. The total number of individuals observed was 126.



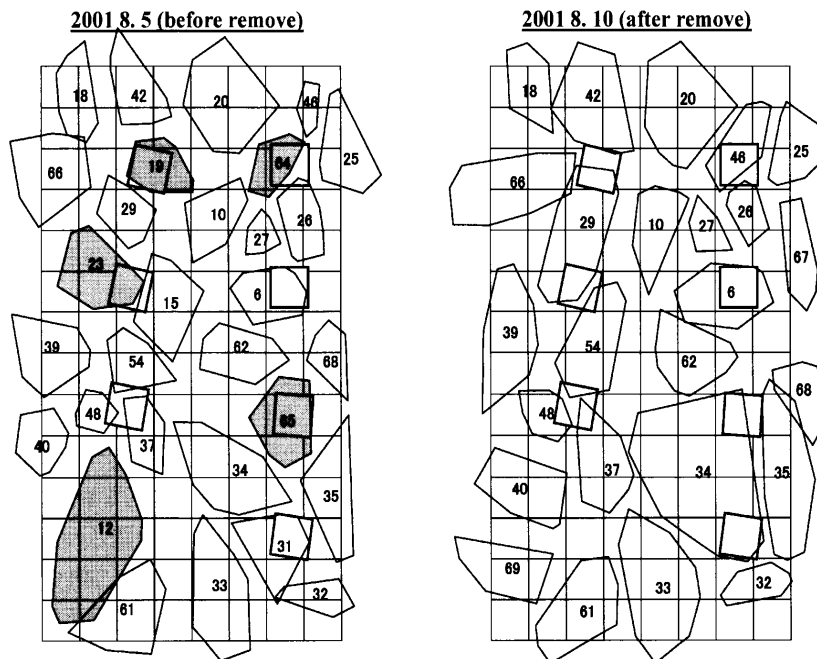
**Fig. 8** Frequency of foraging behavior at each spatial category. Number of individuals observed is in parentheses.

0.2回/5分と低かった。

**除去実験** 2001年8月5日に、実験区内の個体番号12, 19, 23, 64, 65の5個体を除去後、実験区内のマダイ稚魚のなわばり変化について追跡調査を行った (Fig. 9)。除去後、個体番号12がなわばりを形成していた場所には個体番号37, 40, 69が、個体番号19の場所には個体番号29が、個体番号23の場所には個体番号29が、個体番号64の場所には個体番号46が、個体番号65の場所には個体番号34がそれぞれ侵入した。空いた空間に侵入してきた個体のうち、実験区の外から新たに侵入してきたのは個体番号69の1個体のみであった。なわばりを拡大した6個体 (個体番号29, 34, 37, 40, 46, 54) のなわばりサイズについて8月5日 (除去前) と10日 (除去後) を比較した結果、除去前が  $7.0 \pm 4.5 \text{ m}^2$ 、除去後が  $16.8 \pm 12.0 \text{ m}^2$  となり、除去後になわばりサイズが有意に拡大した (paired *t*-test;  $t = -3.156$ ,  $df = 5$ ,  $P < 0.05$ )。

## 考 察

本研究の実験区におけるマダイ稚魚の個体数密度の最高値は年によって異なった。2001年が最高 (0.201 個体/ $\text{m}^2$ )、2002年が最低 (0.051 個体/ $\text{m}^2$ )、2003年は中位 (0.096 個体/ $\text{m}^2$ ) であり (Fig. 3)、最高と最低の比は約4倍であった。過去に行われた研究においても、マダイ稚魚の加入量は年により変動することが知られている。<sup>2,20-21)</sup> 首藤ら<sup>4)</sup>によると、年により最大8倍程度の加入量の違いがある。本研究と同じ室手湾での1994-



**Fig. 9** Distribution of territories of individually identified juveniles before and after the removal of 5 territory holding individuals (12, 19, 23, 64 and 65) on 8 August, 2001.



1997年の調査<sup>22)</sup>では、各年における個体数密度の最高値に6倍の違い(1997年, 0.03個体/m<sup>2</sup>-1995年, 0.18個体/m<sup>2</sup>)が見られた。これらのことから、マダイ稚魚の加入量は年間で差が見られることは一般的であると考えられる。

天然のマダイ稚魚が高密度に分布する例として、1977年志々伎湾で0.34個体/m<sup>2</sup>が報告されている。<sup>20)</sup>また、半人工環境にマダイ種苗を放流した場合、その後の個体数密度は放流した個体数に関係なく約0.3個体/m<sup>2</sup>を示した。<sup>23)</sup>本研究で得られた2001年の最高値0.201個体/m<sup>2</sup>は、過去に報告されているほどではなかったが、かなり高い値であると考えられる。

畔田ら<sup>9)</sup>は、1977年の志々伎湾でマダイ稚魚が高密度に分布した結果、成長の遅滞がおり、さらに、通常は夏季の終わりから秋季にかけて起こる逸散に遅れが生じたとした。高密度年であった2001年のマダイ稚魚の体長クラスの推移(Fig. 3)を2002年、2003年と比較してみると、着底時期である4月における平均体長クラスはどの年も1cmクラスで差はみられなかった。しかし、季節が進み8-10月に入ると、2001年のマダイ稚魚の体長クラスは、他の2年の同時期に比べ小型となった。この現象は、畔田ら<sup>9)</sup>が示した結果と同様、高密度分布による成長遅滞の可能性が示唆される。

2002年のマダイ稚魚は、逸散せずに実験区に滞留し、越冬する個体もみられた(個体番号2', 8')。越冬個体を含め、同一個体によるこれほど長期間にわたる一定場所への滞留は過去に知られていない。この滞留については、2002年が低密度年であり、成長の遅滞もみられなかったため(Fig. 3)、畔田ら<sup>9)</sup>や本研究における2001年とは別の要因が考えられる。その要因としては、実験区内に設置されたアマモ類似型基盤礁<sup>19)</sup>が関係している可能性もあるが、本研究の結果からだけでは不明であり、さらなる調査が必要と考えられる。

伊藤<sup>24)</sup>はなわばりの定義として、防衛される地域と定住性を有する点をあげ、なわばりを形成する条件としてその種の生活において利益をもつことを指摘した。実験区においてマダイ稚魚は、過去の研究と同様に、<sup>15-17)</sup>一定範囲の内側で摂食行動を示し、同種や他種に対し排他的であり、継続的にその場所を防衛・維持した(Figs. 4, 7)。防衛していた資源は過去の報告と同様<sup>15-17)</sup>食物であり、摂られる食物としては場所別の摂食頻度(Fig. 8)より、砂底に存在するベントスが考えられる。これらより、本研究の実験区においてマダイ稚魚は、過去の研究と同様、<sup>15,16)</sup>採食なわばりを形成していたと理解できる。

マダイ稚魚のなわばりサイズは、2001-2003年の3年間で個体数密度に関連した特徴的な変化を示した(Figs. 5, 6)。高密度(2001年)においては、8cmク

ラスまでは体長クラスの大きな個体ほど、なわばりサイズは大きくなったが、8-10cmクラスの個体では約6.4m<sup>2</sup>で一定になった。低密度(2002年)では、体長クラスに応じて、なわばりサイズが拡大した。中間密度(2003年)では、9cmクラスまでなわばりサイズは拡大したが、それ以上の体長クラスでは一定になった。なわばりサイズは、個体が成長すると代謝要求が増大し、十分な食物を獲得するために拡大していくことが知られている。<sup>25)</sup>従って、採食なわばりを形成するマダイ稚魚も、成長とともに増大する代謝要求量のために、なわばりサイズを拡大し、防衛する食物資源量を増加させる必要がある。本研究における2002年のなわばりサイズは、成長とともに拡大した。しかし、2001年、2003年のなわばりサイズは、ある体長クラス(2001年; 8cmクラス, 2003年; 9cmクラス)で拡大傾向は停止した。

なわばりの拡大が停止した原因として、個体数密度の高さが考えられる。Keeley<sup>25)</sup>は、飼育環境下のニジマス *Oncorhynchus mykiss* のなわばりサイズは、同種の個体数(競争者)密度を低くすると最大となり、密度が高くと縮小することを実験により明らかにした。個体数密度に関係したこのなわばりサイズの変化は、なわばり防衛に関するトレードオフで説明されている。その説明では、個体数密度が低いとき、なわばり防衛行動に関するエネルギー投資量(コスト)が低くなるためなわばりを拡大し、その結果、多くの食物(ベネフィット)を獲得することができ、一方、個体数密度が高まると、なわばり防衛行動へのエネルギー投資量(コスト)が増加するためなわばりは縮小し、獲得できる食物(ベネフィット)は減少する、とされている。それは、野外における研究でも同様の結果が得られていて、Norman and Jones<sup>26)</sup>はスズメダイ科 *Parma victoriae* のなわばりサイズは、同種の個体数密度に対し負の相関があることを示した。チョウチョウオ科 *Chaetodon multicinctus* では同種の競争者が増加したとき、なわばりサイズは縮小し、同時に排他行動が急増して、摂食頻度が低下する。<sup>27)</sup>マダイに関する研究では、放流された種苗のなわばり類似型個体の防衛域面積が、個体数密度に対し負の相関、攻撃頻度と摂食頻度に対し正の相関をもつ。<sup>15)</sup>本研究において、2001年8月に行った除去実験では、隣接する個体が除去されると、その周辺に存在したマダイ稚魚のなわばりサイズは7.0 ± 4.5 m<sup>2</sup>から16.8 ± 12.0 m<sup>2</sup>へと約2.4倍の有意な拡大が認められた。この拡大は、マダイ稚魚が除去されたことにより個体数密度(競争レベル)が低下し、なわばり防衛に必要なエネルギー投資量(コスト)が低下した結果の採食なわばりの拡大(ベネフィット)という、トレードオフによるなわばりサイズの変化が考えられる。また、2001年7月2日に

人工礁に対して放流されたマダイ種苗は、狭い範囲内に集合し、すなわち高密度状態となり、その状態で小さななわばりを形成した (Fig. 4; 阿部, 未発表)。以上のことから、本研究における2001年(高密度年)や2003年(中間密度年)の体長クラスの大きな個体におけるなわばりサイズの一定化(拡大傾向の停止)は、個体数密度が重要な要因として機能したことを強く示唆する。マダイ稚魚のなわばりサイズは、個体数密度に影響を受け、個体数密度が低いときに拡大し、高くなると縮小する傾向があることが本研究により明らかとなった。今後、マダイ稚魚のなわばり防衛・維持に関するコストとベネフィットをさらに厳密に調査したうえで、個体数密度の操作を行うことなどによりなわばりサイズに関するトレードオフの理解はより進むと考えられる。

本研究では、マダイ稚魚の個体数密度がなわばりサイズに影響し、さらには成長にも影響する可能性が示唆された。これらの結果は、マダイ種苗放流の際に、放流個体数を決定する上で重要な指針となる。しかし、本研究ではなわばりサイズを決定する要因として、もう1つの重要な要素である食物の量、質、その分布については考慮されていない。<sup>25-27</sup> 今後、食物資源がマダイ稚魚のなわばりにどのような影響を持つのか調査することにより、さらに詳細ななわばり形成・維持機構が明らかとなり、それにより種苗放流技術のさらなる開発・改善が進むことが期待される。

## 謝 辞

本研究を進めるにあたり、人工漁礁となる海藻生育用基盤を提供して頂いた株式会社伸紀代表取締役社長菊地誠治氏に深謝する。調査に関し多くの便宜を図って頂くとともに、適切な助言を頂いた愛媛大学理事柳沢康信博士、大阪市立大学大学院理学研究科教授幸田正典博士に感謝する。野外調査を行うにあたり、調査の助力を頂いた室手湾に隣接する海洋研究所UWAに滞在した学生、院生諸氏に謝意を表す。

## 文 献

- 1) 農林統計協会。「図説 漁業白書(平成15年度版)」農林統計協会、東京、2004; 81-83.
- 2) 森 慶一郎。油谷湾における浮遊期、底性生活初期のマダイの生態。西水研研報 1980; **54**: 59-78.
- 3) 花淵信夫。油谷湾におけるマダイ幼魚の分布。西水研研報 1980; **54**: 79-91.
- 4) 首藤宏幸, 池本麗子, 畔田正格。志々伎湾における若齢期マダイの生息場所の評価。西水研研報 1983; **59**: 71-84.
- 5) 大森迪夫。油谷湾におけるマダイ当歳魚の食性。西水研研報 1980; **54**: 93-109.
- 6) 木曾克裕。平戸島志々伎湾におけるマダイ当歳魚個体群の摂餌生態-I。成長に伴う餌料の変化とその年変動。西水研研報 1980; **54**: 291-306.
- 7) 今林博道, 花岡 資, 矢野 実。生物群衆内における稚魚期および若魚期のマダイの摂餌生態-III 個体群の種内関係。南西水研研報 1977; **10**: 87-100.
- 8) 畔田正格, 池本麗子, 東 幹夫。志々伎湾におけるマダイ当歳魚の日周期活動。西水研研報 1980a; **54**: 279-289.
- 9) 畔田正格, 池本麗子, 東 幹夫。志々伎湾における底生生活期マダイ当歳魚の分布と成長。西水研研報 1980; **54**: 259-278.
- 10) 今林博道, 花岡 資, 高森茂樹。生物群衆内における稚魚期および若魚期のマダイの摂餌生態-I 他魚種との関係。南西水研研報 1975; **8**: 101-111.
- 11) 今林博道, 花岡 資, 矢野 実。生物群衆内における稚魚期および若魚期のマダイの摂餌生態-II 底生動物群集と関連した底魚群集の変動。南西水研研報 1977; **10**: 73-86.
- 12) 東 幹夫, 畔田正格, 三丸和明。志々伎湾におけるマダイ稚魚と共存魚種との食物をめぐる種間関係。西水研研報 1983; **59**: 101-118.
- 13) 大森迪夫。油谷湾におけるマダイ稚魚と他魚種との間の食物及び生息場をめぐる関係。西水研研報 1984; **61**: 245-256.
- 14) 山岡耕作, 高木基裕, 山田徹生, 谷口順彦。人工種苗放流マダイに見られるなわばり行動。日水誌 1991; **57**: 1-5.
- 15) 山田徹生, 山岡耕作, 谷口順彦。小漁港内における人工種苗マダイ幼稚魚放流後の行動、分布および個体数変化。日水誌 1992; **58**: 611-617.
- 16) 工藤孝也, 山岡耕作。天然マダイおよびチダイ稚魚のなわばり形成場所と摂食行動。日水誌 1998; **64**: 16-25.
- 17) Kudoh T, Yamaoka K. Territorial behaviour in juvenile red sea bream *Pagrus major* and crimson sea bream *Evynnis japonica*. *Fish. Sci.* 2004; **70**: 241-246.
- 18) Begon M, Harper JL, Townsend CR. 種内競争。「生態学—個体・個体群・群集の科学」(堀 道雄監訳) 京都大学学術出版会、京都。2003; 249-306.
- 19) Abe F, Edagawa D, Kikuchi S, the late Maruta H, Yamaoka K. Eelgrass-shaped substrate for the growth of algae and its ability to attract marine life. *Suisanzoshoku* 2004; **52**: 109-120.
- 20) 松宮義晴, 遠藤善文, 畔田正格。志々伎湾におけるマダイ当歳魚の資源量推定。西水研研報 1980; **54**: 315-320.
- 21) 高場 稔。瀬戸内海中部海域におけるマダイ0歳魚の成長と水温および分布密度の関係。日水誌 1998; **64**: 39-47.
- 22) 工藤孝也。天然マダイ稚魚のなわばり行動と生息場所の特性に基づいた適正放流法の検討。博士論文, 愛媛大学, 愛媛。1999.
- 23) 山岡耕作, 岡田賢治, 谷口順彦, 桑原秀俊, 石田善久。幼稚仔魚保育場における人工種苗マダイのなわばり様行動。日水誌 1992; **58**: 175-180.
- 24) 伊藤嘉昭。第4章 なわばり制。「比較生態学 第2版」岩波書店、東京。1978; 186-244.
- 25) Keeley ER. An experimental analysis of territory size in juvenile steelhead trout. *Anim. Behav.* 2000; **59**: 477-490.
- 26) Norman MD, Jones GP. Determinants of territory size in the pomacentrid reef fish, *Parma victoria*. *Oecologia* 1984; **61**: 60-69.
- 27) Tricas TC. Determinants of feeding territory size in the corallivorous butterflyfish, *Chaetodon multicinctus*. *Anim. Behav.* 1989; **37**: 830-841.