

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

工藤 孝也, 山岡 耕作

(1996年9月20日受付)

Territory Established Location and Foraging Behaviour of
Juveniles of Red Sea Bream *Pagrus major* and Crimson Sea Bream *Evynnis japonica**1

Takaya Kudoh*2 and Kosaku Yamaoka*3

We observed territorial juveniles of red sea bream *Pagrus major* and crimson sea bream, *Evynnis japonica* to detect interspecific ecological differences in sympatric habitat at Morode Cove in Ehime Prefecture from July to October in 1994. *P. major* tended to establish its territory in sandy zones where *Zostera japonica* grew in abundance, whereas *E. japonica* tended to establish it in sandy zones; the habitats thus slightly differed between the two species. Six common foraging and searching behaviours (sand pecking, substrate pecking, digging, water column feeding, near bottom feeding, blowing) could be distinguished in the two species, but the frequency of four feeding behaviours differed between the two species. It is suggested that the two closely related species might possess different ecological features enabling their coexistence within a restricted nursery ground.

キーワード: マダイ稚魚, チダイ稚魚, なわばり形成場所, 摂食行動, 種間競争

マダイ *Pagrus major* の稚魚の生態に関しては, 内湾域における加入期から逸散期までの成長,^{1,2)} 摂餌生態,³⁻⁶⁾ 日周活動,⁷⁾ 生息場所評価⁸⁾ など多くの知見が得られている。一方, 近縁種であるチダイ *Evynnis japonica* の稚魚に関しては, 摂餌生態,⁹⁾ 摂餌日周期性¹⁰⁾ などについての知見がわずかに得られている。これらの研究では, 両種は類似した食物や生息場所を利用することが報告されている。

山岡ら¹¹⁾ は潜水観察によって, 小漁港内に放流された人工種苗マダイがなわばりおよびなわばり類似の行動を示すことを発見し, 山田ら¹²⁾ は, この行動のために人工種苗マダイに先住効果や環境収容力が存在することを示唆した。近年, 同様の観察方法により天然マダイ稚魚や近縁種であるチダイ稚魚も, なわばり行動を示すことが明らかになったため,^{13), 14), 15)} 人工種苗マダイと天然マダイおよびチダイ間の種内・種間関係を詳細に知る必要性が生じてきた。天然の両種がなわばり行動を示すということは, 両種が放流された人工種苗マダイに対し

て, 先住効果を示す可能性があることを意味するからである。また天然の両種の生息場所を詳細に知ることは, 人工種苗マダイを放流する際の放流適地の選択のためにも重要である。しかし, これまでなわばり行動やなわばり(行動圏)の形成場所まで考慮に入れた種内・種間関係の研究や種内・種間の競争関係と生息場所の関係を調査した研究は全くみられない。

これまで両種稚魚の研究は, 数 km² に及ぶ広大な湾全体を対象に行われ, 種間の食物の高い類似性やすみわけなどから競争関係にあることが示唆されてきた。¹⁴⁻¹⁷⁾ これらの研究は, 湾という単位で種間の現実ニッチの違いを検出しているが, より小規模な範囲に同所的に生息する両種の現実ニッチの違いについては全く調査されていない。しかし, 両種になわばり行動が認められることから, 同所的に生息する両種の種間関係についての詳細な調査は, 種間の競争関係を知る上で必要不可欠である。またこれらの研究は, 種間の競争関係を示唆しているものの, その関係を証明するには至っていない。そこで本

*1 本研究の概要は平成7年度日本水産学会春季大会で発表した。

*2 愛媛大学大学院連合農学研究科 (United Graduate School of Agricultural Sciences, Ehime University, Matsuyama, Ehime 790, Japan)。

*3 高知大学海洋生物教育研究センター (Usa Marine Biological Institute, Kochi University, Tosa, Kochi 781-11, Japan)。

*4 末友浩一, 山岡耕作, 谷口順彦: 平成5年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 1993, p. 110。

*5 末友浩一, 山岡耕作, 谷口順彦: 平成6年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 1994, p. 129。

研究では、種間の競争関係の存在を確かめるための第一歩として、同所的に生息する両種の生息場所と摂食行動に差異がみられるかを明らかにすることを目的とした。

調査場所および方法

愛媛県南宇和郡御荘町室手湾において、1994年6月9日から10月5日に調査を行った。本湾は県南西部に位置し、北西風の吹く冬季と台風シーズンを除きほとんど荒れることの少ない、比較的穏やかな湾口約500mの小規模かつ開放的な湾である。本湾の周縁部は様々な大きさからなる礫により構成され、数ヶ所にイシサンゴ類の群落が認められる。本湾の中央部は粗砂や細砂により構成され、コアモモ、ウミヒルモなどの海産種子植物が認められる。季節的には周縁部の礫域を中心にホンダワラ類やフクロノリなどの褐藻類や、ツカサノリ科やオゴノリ科などの紅藻類も認められた。

本湾の南西域の水深約4~7mの海底に40m×20mの調査域を設け、さらにその内部を200個の2m×2mの方形に分割した。このうち調査域の北西部に位置する10m×20mの調査域は、両種の稚魚を詳細に観察するための小観察域（以下Site Aとする）とした。

4月26日から5月25日にかけて、調査域に出現した両種の稚魚を刺し網を用いて捕獲し、個体識別を行った。個体識別には魚体にアクリル塗料を皮下に注射する方法を使用した。皮下注射は、左右各体側の側線から背鰭基部までの場所に施した。皮下注射の場所を左右各体側につき3カ所づつ（前方・中央・後方）定め、1個体につき1または2カ所施した。アクリル塗料の色として、黒色、深緑色、濃紺色、レモン色、濃赤色を使用した。皮下注射の場所と塗料の色の組み合わせにより各個体の識別を行った。球状の洗濯ネットの中に皮下注射を施した個体を入れ、約20分間体力を回復させた後、採捕した近辺で再放流した。調査を開始した後に、調査域内に新たに加入してくる個体も見られたが、Site Aとその周辺に新しく加入してきたマダイ稚魚についてのみ、7月10日から8月13日に上述と同様の方法で個体識別を随時行った。チダイ稚魚は予備調査中の個体識別後の約2週間、観察者から逃避する行動がみられた。チダイのこのような行動は、個体識別後に観察者に十分馴致した個体と、そうでない個体の間で採集することの出来るデータの質に差異が生じることを意味する。そこで、チダイ稚魚ではデータの質の不均一性を避けるために、調査を開始した後に新たに加入してきた個体の個体識別は行わなかった。マダイ稚魚ではこのような行動はほとんど見られなかった。調査期間を通じて、マダイ稚魚46個体、チダイ稚魚105個体、計151個体について個体識別を行った。

調査域内に出現した両種の稚魚の存在様式を、大きく分けて2つに分類、定義した。

単独型個体 (solitary individual) : 個々に単独で存在し、他個体の接近に対して排他行動を示し、一定の場所を占有する個体のことを指す。

群れ・群がり (school・aggregation) : 群れまたは群がりを形成した個体の集まりを指す。この存在様式に属する個体は、他個体に対し排他行動はほとんど示さない。群れおよび群がりの区別はBreder¹⁸⁾を参考にした。

調査域における両種の個体数を、調査域の内部の各2m×2mの方形に存在する個体を一つの単位として計数した。各方形に存在した各魚種毎の個体数、出現した場所とその生息場所の種類を、調査域の略図を描いた耐水紙上に記入した。単独型個体の個体数、出現した場所とその生息場所の種類に関するデータは、前述のような存在様式であるため容易に得られた。しかし多くの場合、群れ・群がりは複数の2m×2mの方形にわたったため、同様の方法を用いてデータの採集は行えなかった。そこでこれらの計数を、最初にその存在を確認した場所から大まかに途切れる場所を確認した後、2m×2mの方形単位で行った。3個体以上20個体未満のときはできる限り正確に、個体数がそれ以上の場合は10あるいは100単位で計数した。1度計数を行った範囲に出現した群れ・群がりを、再び計数しないように心掛けた。群れ・群がりの正確な生息場所および出現場所の特定は困難であったため、耐水紙上には個体数と出現場所を記入した。

上述の生息環境から生息場所の分類、定義を、以下のように行った。砂域：谷田・竹門の粒度簡易階級¹⁹⁾の、粗砂または細砂（粒径0.125~4mm）の底質で構成されている場所。コアモモ域：コアモモの生えた砂域。ウミヒルモ域：ウミヒルモの生えた砂域。ガラモ域：ホンダワラ類の生えている場所。その他の藻類：被度の低い数種類の褐藻類と紅藻類の生えている場所。ガラモ域やその他の藻類と定義した藻類の中には、本来の生活場所から遊離して砂域のくぼみ等に滞留し、寄り藻となっているものも見られたが、これらの寄り藻も生えている藻類と区別せず、それぞれの生息環境に分類した。またコアモモ、ウミヒルモ以外の植生は、寄り藻となっているものを除いて調査のために設置したロープに附着していた。

計数時の単独型個体の生息場所を以下のように定義した。

砂域以外の場合；個体から半径50cmに存在する生息場所内に出現したものとした。この範囲に複数の生息場所が見られる場合は、最も被度の高い生息場所を個体の生息場所と決定した。

砂域の場合；個体の半径 50 cm 以内の範囲に藻類や水中種子植物が全くみられない場合は、砂域を生息場所と決定した。

前述の Site A において個体識別を施した両種の稚魚（以下識別魚とする）の詳細な観察を行った。原則として観察日に 1 回 13:00~17:00 の間、Site A の略図を描いた耐水紙上に、両種識別魚の存在場所を記録した（以下センサスとする）。データ処理に際し、7 回のセンサスを 1 観察期間と定義した（例外的に後述の第 6 観察期間は 6 回のセンサスを 1 観察期間とした）。1 観察期間における個体の存在場所を重ね合わせて得られた最少多角形から、各識別魚の行動圏を求めた。また識別魚の中には各観察期間の観察回数が、1 回あるいは 2 回の個体については、各個体がそれぞれ存在した地点または存在した 2 地点の中点を存在場所として求めた。各観察期間は第 1 観察期間（7/17, 18, 19, 20, 23, 26, 27）、第 2 観察期間（7/28, 29, 30, 8/1, 2, 3, 4）、第 3 観察期間（8/5, 6, 8, 10, 11, 12, 15）、第 4 観察期間（8/16, 17, 18, 19, 20, 21, 23）、第 5 観察期間（8/24, 25, 27, 28, 9/5, 6, 9）、第 6 観察期間（9/12, 16, 18, 19, 24, 25）である。両種識別魚の行動圏形成場所と藻類の分布の関係を調べるために、最も被度が高くかつ長期にわたって存在したコアマモの Site A での分布状態を 10 月 8 日に記録した（Fig. 1）。

10 分間の両種の稚魚の遊泳軌跡を耐水紙上に記録し、その軌跡から得た最少多角形より行動圏面積を求めた。耐水紙上には各個体の排他行動を示した場所も記録した。識別魚を中心に非識別魚についても観察した。マダイ稚魚の平均行動圏面積は、各月ごとに算出された。チダイ稚魚の平均行動圏面積は、観察個体数が少なかったため 7 月 18 日と 8 月 6 日を観察前期、8 月 15 日、16 日、28 日、9 月 6 日を観察後期と二つにまとめて算出された。

両種稚魚の食物の探索または摂食行動の観察を、主に 13:00~17:00 に行ったが、5:00~7:00, 11:00~13:00, 17:00~19:00 の間にもそれぞれ 2 回づつ行

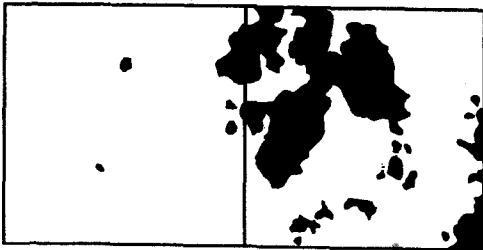


Fig. 1. Distribution pattern of *Zostra japonica* zone (Black) in Site A.

った。一回の観察時間は、一個体当たり 5 分とした。この行動の観察を単独型の個体についてののみ行い、群れ・群りに属する個体については行わなかった。

結 果

生息密度の季節変化と存在様式 単独型のマダイ稚魚の生息密度は、6 月 7 日に 0.16 個体/m² の最高値をとり、その後漸減傾向を示し、8 月 2 日以降は常に 0.01 個体/m² 未満となった（Fig. 2）。単独型のチダイ稚魚の生息密度は、6 月 7 日から徐々に減少したが 0.001~0.07 個体/m² の間で不規則かつ顕著な増減を繰り返し、マダイ稚魚とは異なる傾向を示した（Fig. 2）。チダイ稚魚の群れ・群りの生息密度は、0~0.19 個体/m² の間で増減を繰り返した（Fig. 2）。またマダイ稚魚はすべて単独型であり、群れ・群りの存在様式はまったく出現しなかった。

チダイ稚魚の群りは海底から約 1~4 m 層に形成され、水中をついばんでいる個体も観察された。群りは 6 月 6 日から 8 月 24 日にかけて観察され、それ以降は全くみられなかった（Table 1）。個体数の規模は、3 から約 150 個体までの広い範囲であった。チダイ稚魚の群れは、海底から約 1~4 m 層に形成され極性が存在した。この群れには、一定の方向に移動するものと、海底直上層に分布し頻りに砂底をついばむものの 2 種類が認められた。群れは 8 月 3 日、9 月 16 日、9 月 22 日に

Table 1. Aggregation and school size of juvenile *E. japonica* in study site (40 m × 20 m)

Data	Aggregation	School	Total
June, 7 th(3)	10 10 40 — —	— — — — —	60
15 th(1)	7 — — — —	— — — — —	7
23 rd(0)	— — — — —	— — — — —	0
29 rd(3)	3 3 7 — —	— — — — —	13
July, 6 th(1)	150 — — — —	— — — — —	150
13 th(2)	4 100 — — —	— — — — —	104
20 th(2)	3 20 — — —	— — — — —	23
27 th(0)	— — — — —	— — — — —	0
Aug., 2 nd(1)	— — — — —	10 — — — —	10
11 th(5)	4 10 15 20 100	— — — — —	149
17 th(1)	30 — — — —	— — — — —	30
24 th(2)	5 10 — — —	— — — — —	15
Sep., 9 th(0)	— — — — —	— — — — —	0
16 th(5)	— — — — —	6 7 10 15 100	138
22 nd(2)	— — — — —	40 10 — — —	50
Oct., 1 st(0)	— — — — —	— — — — —	0
Total	551	198	749

Number of schools and aggregations are in parentheses.

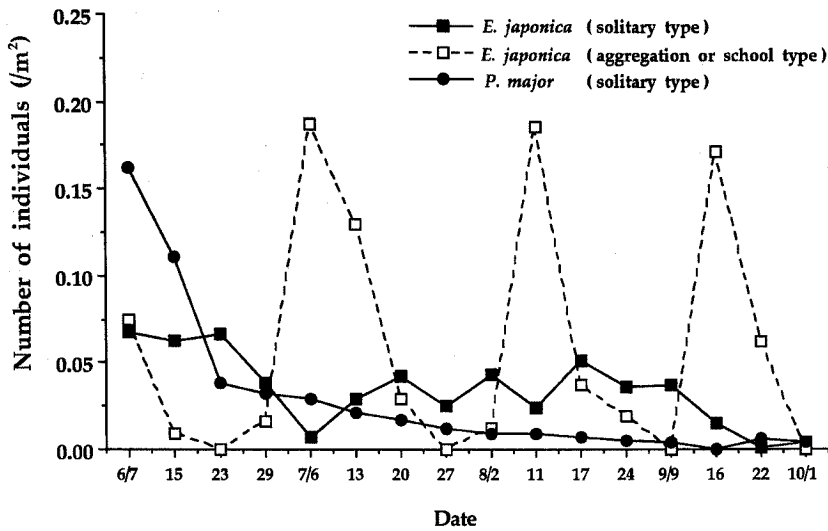


Fig. 2. Density change in juveniles including marked and non-marked individuals of *P. major* and *E. japonica* at study site (40 m × 20 m).

観察され、個体数の規模は6から約100個体で、群がり同様に広い範囲であった (Table 1)。観察中、群れ→群がりまたは群がり→群れといった急速な形態の変化は観察されなかった。

単独型のマダイ稚魚は、主に海底から約10 cmの近底層を遊泳しながら、同種または一部の他種個体に対し排他行動を示し、一定の地域を防衛した (Fig. 3)。マダイ稚魚の他個体に対する攻撃は、主に行動圏の外縁付近で行われた。単独型のチダイ稚魚でも行動圏において同様な排他行動が認められた。

生息場所と識別魚の行動圏 全ての月で、マダイ稚魚は砂域 (38.8~54.2%)、コアマモ域 (19.6~54.6%) を主な生息場所とした (Fig. 4)。6月、7月にはその他の藻類に39.9%、10.9%、ガラモ域に1.5%、4.7%の割合で生息した。6月、7月、8月にはウミヒルモ域に0.4%、4.7%、12.5%の割合で生息した。全ての月でチダイ稚魚は、非常に高い割合 (90.3~98.9%) で砂域を生息場所とした (Fig. 4)。6月にはウミヒルモ域とガラモ域にそれぞれ0.5%、7月、8月、9月にはコアマモ域にそれぞれ3.6%、5.6%、6.5%の割合で生息した。7月にはガラモ域に4.7%の割合で生息したが、8月、9月には全く生息しなかった。両種の稚魚はともに砂域とコアマモ域に高い割合で生息したが、マダイはチダイに比べコアマモ域に生息する傾向があることが明らかとなった。

マダイ識別魚の行動圏は、コアマモの被度の高い

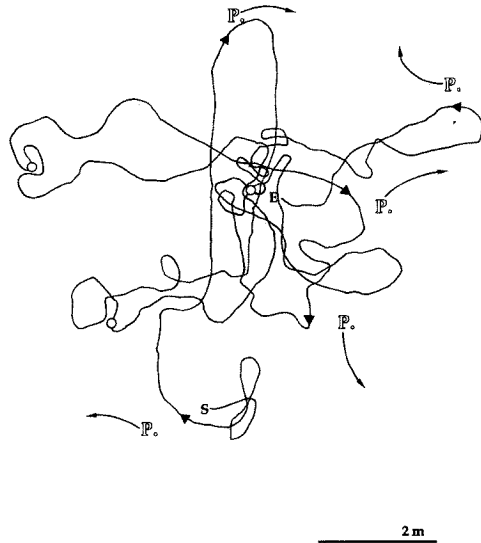


Fig. 3. Swimming routes, feeding points (open circles) and sites of interactions of a juvenile *P. major*, based on 10 min tracking.

Short lines and arrows show escape routes of intruding *P. major* (P.). Solid triangles show points where aggressive behaviour took place. S and E show points of start and end of observation, respectively.

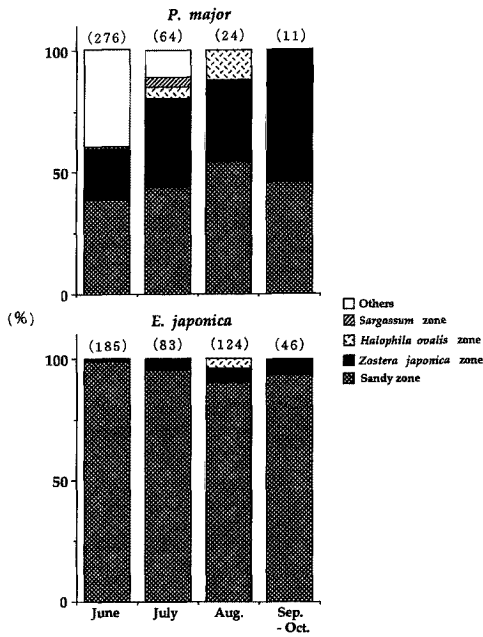


Fig. 4. Monthly change in rates of substrata found for juvenile individuals of *P. major* and *E. japonica* at study site (40 m × 20 m).

Number of individuals observed is shown in parenthesis.

Site A の東半分を中心に形成されたが (Fig. 5), チダイ識別魚の行動圏は細砂域の広がる西半分を中心に形成され (Fig. 6), 行動圏の形成場所には種間で差異が認められた。

調査期間を通じて、両種ともに同一の個体は、ほぼ同一の場所に行動圏を形成する傾向が認められた。マダイの行動圏は第1観察期間のDとB, GとJ, LとK, 第2観察期間のMとN, 第4観察期間のDとR, 第5観察期間のDとQで重複したが、その他の個体の間では重複しなかった。チダイの行動圏は第2観察期間のHとIで重複したが、その他の個体の間では重複しなかった。調査期間を通じての、延べ観察個体に占める種内での行動圏重複の割合は、マダイで13.3% (6/45 個体), チダイで3.0% (1/33 個体) と低い値を示した。

種間での行動圏の重複は、第1観察期間のマダイA個体とチダイC個体, 第4観察期間のマダイQ個体とチダイH個体, 第5観察期間のマダイR個体とチダイC個体, I個体, マダイQ個体とチダイH個体の個体間で認められた。調査期間を通じて、延べ観察個体に占める種間での行動圏重複の割合は、7.7% (6/78 個体) となり、低い値を示した。

マダイ識別魚のうち、個体C, D, E, F, H, K, M, N, Q, Rの10個体がほぼ同一の場所で2観察期間以上観察された (Fig. 7)。チダイ識別魚では個体A, C, E, H, I, Jの6個体がほぼ同一の場所で2観察期間以上観察された。また5観察期間という長期にわたってほぼ同一の

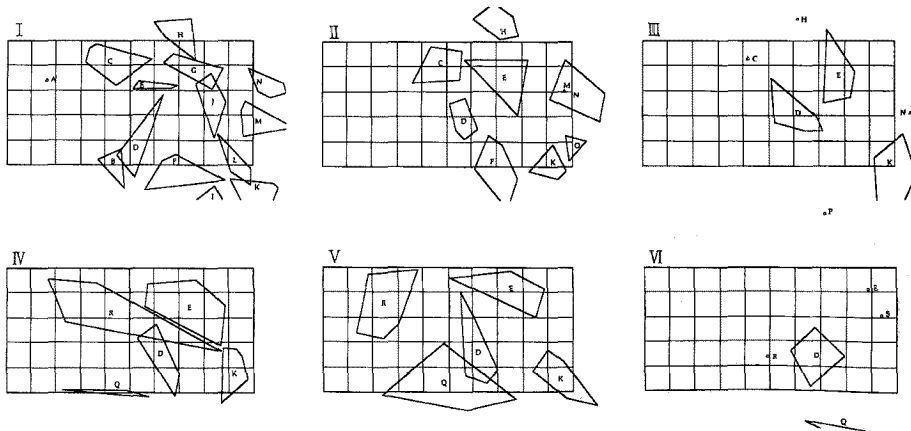


Fig. 5. Distribution of home ranges of individually identified juveniles in *P. major* in Site A in 6 periods from July to September.

Same letters identify same individuals. Letters shown with circles and triangles show spots of identified individuals which could be observed once and twice, respectively in each period. The following shows each period. I: 7/17, 18, 19, 20, 23, 26, 27 II: 7/28, 29, 30, 8/1, 2, 3, 4 III: 8/5, 6, 8, 10, 11, 12, 15 IV: 8/16, 17, 18, 19, 20, 21, 23 V: 8/24, 25, 27, 28, 9/5, 6, 9 VI: 9/12, 16, 18, 19, 24, 25

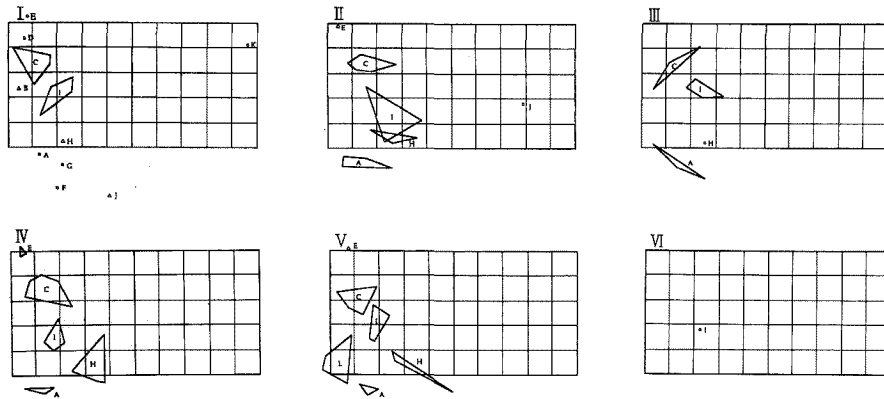


Fig. 6. Distribution of home ranges of individually identified juveniles in *E. japonica* in Site A in 6 periods from July to September.
The rest is the same as in Fig. 5.

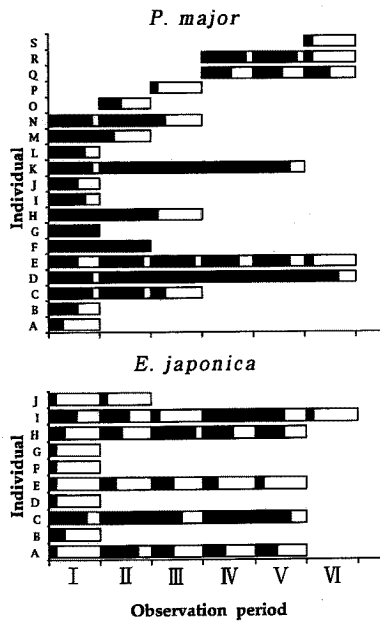


Fig. 7. Observed frequency of individually identified juveniles shown by letters at the same spot in 6 observation periods of *P. major* and *E. japonica*.
Black part shows the duration when each individual could be found at the same spot, the White part when it could not be found there.
The rest is the same as in Fig. 5.

場所で観察された個体は、マダイでは個体D, E, Kの3個体、チダイでは個体A, C, E, H, Iの5個体であった。

平均行動圏面積の季節変化 マダイ稚魚の平均行動圏面積は7月に $8.1 \pm 5.2 \text{ m}^2$ ($n=25$), 8月に $24.9 \pm 7.6 \text{ m}^2$ ($n=15$), 9月に $47.7 \pm 24.1 \text{ m}^2$ ($n=22$) となり季節の進行とともに拡張した (Table 2)。8月の行動圏面積は7月に比べ有意に大きく ($P < 0.001$), 9月の行動圏面積は8月に比べ有意に大きくなった ($P < 0.01$)。チダイ稚魚の平均行動圏面積は観察前期に $7.0 \pm 2.1 \text{ m}^2$ ($n=3$), 観察後期に $14.6 \pm 8.0 \text{ m}^2$ ($n=8$) となり、観察後期の方が前期に比べ大きくなる傾向が認められた (Table 3)。

食物の探索・摂食行動 観察中、兩種稚魚は断続的に砂表面や藻類の表面、水中の数力所をついばむ食物の探索および摂食行動を示した。これらの行動は兩種でほぼ共通しており、その特徴から6種類に分類することができた (Fig. 8)。1) sand pecking; 個体が砂表面を軽

Table 2. Territory size of juvenile *P. major* from July to September in 1994

Month	Territory size (m ²)
July	8.1 ± 5.2 (3.6-21.7)***
Aug.	24.9 ± 7.6 (13.2-38.6)**
Sep.	47.7 ± 24.1 (11.1-89.6)

***,** Significant differences were found between this and next months at $P < 0.001$, $P < 0.01$ by Mann-Whitney's *U* test, respectively. Means are followed by SD. Ranges are in parenthesis.

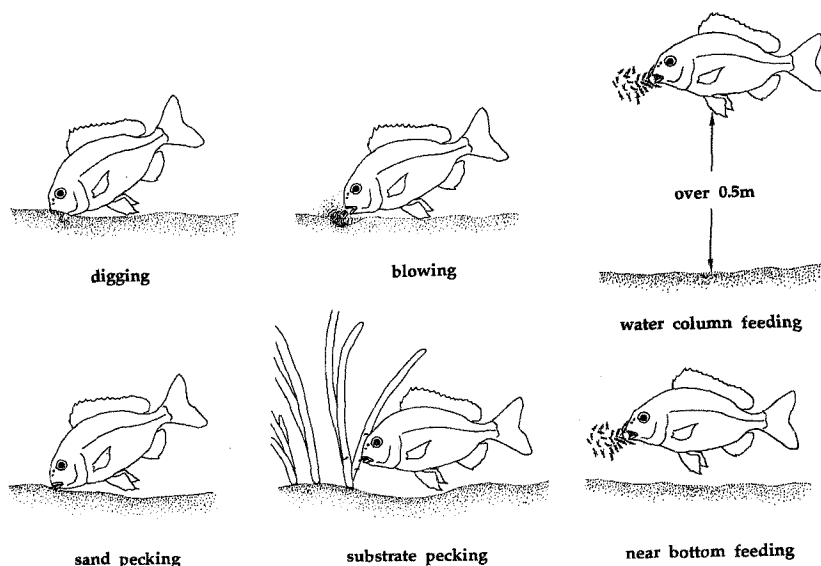


Fig. 8. Schematic illustration of six types of foraging and searching behaviour observed in both *P. major* and *E. japonica*.

くつばむ行動。このとき砂はほとんどすくい上げなかった。2) substrate pecking; 個体がコアマモなどの藻類やコドラートのロープ等の表面を軽くくつばむ行動。3) digging; 個体が明らかに砂表面を約5~10 mm程度すくいとる行動。このときすくいとった砂は、口または鰓の隙間から体外に吐き出された。4) blowing; 個体が砂表面を断続あるいは連続的に吹く行動。この行動の後に1)の行動が見られることもあった。5) water column feeding; 個体が海底から0.5 m以上上浮し、浮遊餌生物を探索または摂食する行動。6) near bottom feeding; 個体が海底から0.5 m未満で浮遊餌生物を探索または摂食する行動。

5分間あたりの食物の探索・摂食行動の回数は、マダイ稚魚では substrate pecking (5.16 ± 5.82 回; Mean \pm SD) と blowing (11.4 ± 30.76 回; Mean \pm SD) をチダイに比べ頻繁に示した ($P < 0.001$) (Table 3)。一方、

Table 3. Territory size of juvenile *E. japonica* in 1994

Date of Observation	Territory size (m ²)
18 th July and 6 th Aug.	7.0 ± 2.1 (4.6- 8.4)
15 th, 16 th, 28 th, Aug. and 6 th Sep.	14.6 ± 8.0 (9.6-33.2)

Means are followed by SD. Ranges are in parenthesis.

チダイ稚魚では digging (5.18 ± 4.64 回; Mean \pm SD) と water column feeding (2.14 ± 5.80 回; Mean \pm SD) をマダイに比べ頻繁に示した ($P < 0.001$)。sand pecking と near bottom feeding については、種間でその頻度に有意差は認められなかった。

考 察

単独型の両種の稚魚は、接近してくる同種および一部他種個体に対し排他行動を示し、行動圏から排除した (Fig. 3)。個体識別魚の観察から、全個体のうち約半数の個体が約20日間ほぼ同一の場所で観察された (Figs. 5,6)。そのうちマダイでは3個体、チダイでは5個体が約1カ月の間はほぼ同一の場所で観察され、両種がある一定期間ほぼ同じ場所に定住することが明らかとなった。Noble²⁰⁾は、なわばりとは動物の個体または群れによって防衛される地域を指すと定義し、伊藤²¹⁾はこの条件に加え、原則的に定住性と結びついた防衛地域がなわばりであると述べている。今回観察した両種の稚魚の生態は、この両者の定義に合致しており、両種の稚魚はなわばりを形成したといえる。チダイ稚魚では今回の結果と同様の排他行動と定住性がすでに認められている。¹³⁾

両種になわばりは、繁殖と無関係に食物を防衛するF型²¹⁾の“採食なわばり”と考えられる。今回調査を行った成長段階に相当する両種の稚魚は、ヨコエビ類を中

Table 4. Comparison of frequency of 6 foraging and searching behaviours between juveniles of *P. major* and *E. japonica* in 5 min

	Foraging and searching behaviours					
	Sa.	Su.	W.	N.	D.	B.
<i>P. major</i> (70)	3.70±4.46 ns	5.16±5.82 ***	0.91±5.28 ***	2.73±10.00 ns	0.87±1.33 ***	11.4±30.76 ***
<i>E. japonica</i> (25)	4.16±2.55	0.10±0.35	2.14±5.80	0.26±0.66	5.18±0.10	0.02±0.10

*** Significant differences were found at $P < 0.001$, by Mann Whitney's *U* test. ns: not significant. Means are followed by SD. Number of observation is in parenthesis. Sa.; sand pecking, Su.; substrate pecking, W.: water column feeding, N.: near bottom feeding, D.; digging, B.: blowing.

心とした甲殻類ベントスを主な食物とする。³⁻⁶⁾したがって、両種のなわばりはこれらのベントスを効果的に捕食するために形成されたものと考えられる。

両種の排他地点はほとんど行動圏の外縁であったため、遊泳軌跡から得た行動圏の面積をなわばりの面積にはほぼ等しいといえることができる。この行動圏⇌なわばりの形態は、タンガニイカ湖の藻類食者の形態に類似しており、²²⁾アユのようになわばりの中心から極端に距離のある場所を通過する他個体に対する追撃行動²³⁾は全く観察されなかったため、基本的にアユのなわばり形態とは異なると考えられる。そこで、これ以後本論文は、遊泳軌跡の観察から得た行動圏面積をなわばり面積とほぼ等しいという考えに基づき同義に扱う。

マダイの平均なわばり面積は、季節の進行とともに大きくなる傾向が認められ、9月には7月の約6倍の47.7±24.1 m²の大きさになった (Table 2)。なわばりは、防衛の利益がそのコストを上回るように維持されると考えられ、²⁴⁾タイヨウチョウの仲間ではそのなわばりの経済性が確かめられている。^{25,26)}9月のマダイにおけるなわばりの面積は、漁港や幼稚仔保育場に放流した人工種苗マダイの行動圏面積である約10 m²、¹¹⁾約1-2 m²²⁷⁾に比べ、非常に大きい。そのためこのような大きななわばりを防衛することで、マダイがそれに見合う利益を得ていたかについては疑問が残る。

9月にマダイは他の月に比べて大きななわばりを形成したが (Table 2)、この時期は調査域内のマダイの生息密度が減少した時期に当たる (Fig. 2)。同種の生息密度の低下は、なわばり面積の増加を招くことが知られているが、²⁸⁻³⁰⁾マダイでも同様の現象が生じた可能性がある。しかし、なわばりの面積は、同種の密度だけでなく食物資源の密度^{24,25,29,30)}などにも影響されるため、どのようなメカニズムで面積の増大が起こったのかは不明である。今後は実験条件下でマダイのなわばり面積がどのような要因で変化するのか、なわばりの経済性についての観点も含め明らかにする必要がある。

今回の調査から、両種の稚魚は砂域を共通の生息場所とするが、マダイはチダイに比べコアマモ域に生息する傾向が強いことが確認された (Fig. 4)。これまで両種稚魚は、湾内における主要生息域の違い^{14,16,17)}からすみわけていたと考えられてきた。これらの研究はすべて曳き網を用いて行われているが、両種が“すみわけ”しているとした根拠は、各採集地点間で種間の採捕量が相反しているという点からである。つまりマダイの捕獲数が多い地点では、逆にチダイの捕獲数は少ないといった具合である。したがって、これらの考え方に立てば今回調査した両種は、主要生息域が重なるために“すみわけていない”と理解することができる。しかしこの“すみわけていない”、言い換えれば同所的に隣接して両種がほぼ等しい個体数で生息する環境下でも、両種はマイクロに生息場所を使い分けて種間競争を緩和している可能性が示唆された。最首¹⁴⁾は、両種はすみわけてはいるが、その生息場所はあまり明確に分かれていないと述べ、限られた範囲では両種が共存していることを示唆している。今回の結果は、両種の生息場所があまり明確に分かれていない場所での種間の共存の状況を示したといえる。

識別魚の観察でも、調査域全体を見た場合と同様にマダイは砂域とコアマモ域を、チダイは砂域に生息する傾向が認められた (Figs. 5, 6)。行動圏の重複を見た場合、延べ観察個体に占める行動圏の重複の割合は、種内間および種間ともに低くなった。種内での重複が低くなった要因は、両種の稚魚がなわばりを形成して排他的に振る舞った結果と考えられる。この結果は、同種間の排他性が非常に高いことから説明できる (工藤・未発表)。¹³⁾一方、種間での重複が低くなった要因は、両種が基本的に生息場所を変え、マダイはコアマモ域の被度の高かった Site A の東半分を中心に、チダイは砂域の被度の高かった Site A の西半分を中心に分布した結果と考えることもできる。しかし、実際、調査期間中 Site A には多くの単独型のチダイ非識別魚が生息していた (工藤・未発表)。この状況はマダイの主生息域で

あった Site A の東半分も同様であった。これはチダイの個体識別を、調査場所と方法に示した理由から、調査開始後には全く行うことができなかつたことに起因していると考えられた。そのため、マダイ同様に Site A のチダイがほぼ全て個体識別されていたならば、種間の行動圏の重複は、もう少し高くなつた可能性がある。

両種の稚魚の食物の探索・摂食行動の各頻度は、6種類のうち4種類の行動で差異が認められた。摂食面で多様な適応放散を示すカワズメ科魚類が共存するタンガニカ湖では、著しい食物の重複のみられる同属種が、摂食行動を違えることにより共存を可能にしている。³¹⁾例えばプランクトン食者は、垂直的な摂食行動の場所を、ベントス食者では食物の探索の場所や方法を違えている。チダイでは“water column feeding”の頻度がマダイに比べ高かつたが、これは両種のプランクトンに対する嗜好性の違いを、または垂直的な摂食行動の場所の違いを示唆するものである。一方、マダイでは“substrate pecking”の頻度がチダイに比べ高くなつたが、これは種間で食物の探索場所や利用する食物が異なることを意味する。砂域に存在するベントスを探索・摂食した行動は、チダイではマダイに比べ“digging”の頻度が、マダイではチダイに比べ“blowing”の頻度が高くなつた。今回調査を行った成長段階に相当する両種の主要な食物の1つとして、砂域を生息場所とするヨコエビ類があげられる。³⁻⁶⁾ヨコエビ類は様々な生活様式を有することが知られ、この成長段階のマダイが利用しているヨコエビ類は主に表在性種、浅潜行性種、内在管性種である。⁶⁾今回、両種に認められた探索・摂食行動の違いは、両種で利用するヨコエビ類の生活様式が異なること、または同じであつたとしても種間でその利用効率異なることを示唆する可能性がある。しかし、カワズメ科魚類の摂食行動が、同様な食物を利用するために1種が各1つの特殊化した摂食行動を持っていることに比べると、両種に認められた摂食行動の違いはわずかである。そのため、このような違いがどの程度両種の共存に貢献しているかは現段階では不明である。また種間の摂食行動の違いは、観察した個体の生息場所にも密接に関係していると考えられる。今後、ほぼ同一の環境(コアモマ域、砂域など)に生息する両種の摂食行動が異なるのかを調べた上で、種間の摂食行動の違いが、類似した食物を利用するのにどの程度貢献しているのかを、明らかにしていく必要がある。

Hutchinson³²⁾は他種の影響と無関係に種が生存・繁殖できるニッチ空間の範囲を“基本ニッチ”、他種との相互関係のもとで占められるニッチを“実現ニッチ”と定義し、“実現ニッチ”が重複する種間では共存できないと述べている。今回、同所的に生息する両種には生息

場所(なわばり形成場所)と摂食行動について、実現ニッチの種間差が認められた。この差異は両種に競争関係が存在することを示唆し、その競争を避けた結果または競争の結果で種間にこのような差異が生じたと理解することも可能である。しかし、両種の生態的な違いは、それぞれの種が競争種の存在に関係なく持つ固有のものとも考えられ、実際に競争関係が存在したことを証明してはいない。種間に競争関係が存在することを証明するためには、競争種の存在によってそれ以外の種がどのような影響を受けているかを除去実験や自然の実験など用いて調査する必要がある。³³⁾しかし両種を対象にこれらの実験を行った研究はこれまで全く見られない。したがって、両種に競争関係が存在するかを、これまでの研究¹⁴⁻¹⁷⁾や今回の研究から厳密に論議することは出来ない。今後は上述のような実験を通して、両種の競争関係の存在の有無を明らかにした上で、両種の生息場所や食物をめぐる関係について論議を深めていく必要がある。

謝 辞

本研究を行うに当たり適切な助言を頂いた高知大学農学部教授谷口順彦博士に謝意を表します。また室手湾に隣接する海洋研究所 UWA の施設の使用に便宜をはかっていただいた愛媛大学理学部教授柳沢康信博士に深謝します。研究を進めるに当たって、中京大学教養部研究生坂井陽一博士、大阪市立大学理学部博士課程生藤田弘氏、同高橋大輔氏、ならびに(株)ダム水源環境整備センター大杉奉功氏に様々なご助言をいただいた。この場を借りて謝意を表します。本研究の一部は、水産庁健苗育成技術開発事業による補助を受けた。記して謝意を表します。

文 献

- 1) 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, 54, 259-278 (1980).
- 2) 小嶋喜久雄: 油谷湾における若齢期マダイの成長. 西水研研報, 56, 55-70 (1981).
- 3) 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, 54, 291-306 (1980).
- 4) 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-II. 食物を中心にみた生息場所の利用について. 西水研研報, 57, 31-46 (1982).
- 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, 54, 93-109 (1980).
- 6) H. Sudo, M. Azuma, and M. Azeta: Diel changes in predator-prey relationships between red sea bream and gammaridean amphipods in Shijiki Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 1567-1575. (1987).
- 7) 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, 54, 279-289 (1980).
- 8) 首藤安幸, 池本麗子, 畔田正格: 志々伎湾における若魚

- 期マダイの生息場所の評価. 西水研研報, 59, 71-84 (1983).
- 9) 木曾克裕: 平戸島志々伎湾におけるチダイ当歳魚個体群の摂食生態. 西水研研報, 56, 15-26 (1981).
 - 10) 富山 実, 首藤宏幸, 畔田正格, 田中 克: 志々伎湾におけるチダイ当歳魚の摂食日周期性と日摂食量. 日本誌, 51, 1619-1625 (1985).
 - 11) 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. 日本誌, 57, 1-5 (1991).
 - 12) 山田徹生, 山岡耕作, 谷口順彦: 小漁港内における人工マダイ幼稚魚放流後の行動, 分布および個体数変化. 日本誌, 58, 611-617 (1992).
 - 13) 工藤孝也, 山岡耕作: 愛媛県室手湾におけるチダイ幼稚魚のなわばり行動. 日本誌, 61, 499-504 (1995).
 - 14) 最首光三: ポピレーションと種苗放流, 「増殖技術の基礎と理論」第1版, (日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 1977, pp. 20-31.
 - 15) 大森迪夫: 油谷湾におけるマダイ稚幼魚と他魚種との間の食物および生息場をめぐる関係. 西水研研報, 61, 245-256 (1984).
 - 16) 花潤信夫: 油谷湾におけるマダイ幼魚の分布. 西水研研報, 54, 79-91 (1980).
 - 17) 角 健造, 大内康敬, 高木良助: マダイ幼魚採集漁業の管理. 昭和50年度における漁業管理の概要について, 昭和50年度福岡県水試業務報告, 12-17 (1977).
 - 18) Breder, C. M. jun.: Studies on social grouping in fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 177, 393-482 (1959).
 - 19) 竹門康弘: 第1章 水域のすみ場所を考える, 「棲み場所の生態学」, (竹門康弘ら共著), 平凡社, 東京, 1995, pp. 11-66.
 - 20) G. K. Noble: The Role of dominance in the social life of birds. *Auk*, 56, 264-273 (1939).
 - 21) 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, pp. 186-244.
 - 22) M. Kohda: Intra- and interspecific social organization among three herbivorous cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Japan. J. Ichthyol.*, 38, 147-163, (1991).
 - 23) 川那部浩哉: III なわばり一種内の関係, 「川と湖の生態学」, 講談社, 東京, 1985, pp. 76-121.
 - 24) J. L. Brown: The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.*, 76, 160-169, (1964).
 - 25) F. B. Gill and L. L. Wolf: Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology*, 56, 333-345, (1975).
 - 26) G. H. Pyke: The economics of territory size and time budget in the golden-winged sunbird. *Amer. Natur.*, 114, 131-145, (1979).
 - 27) 山岡耕作, 岡田賢治, 谷口順彦, 桑原秀俊, 石田善久: 幼稚仔保育場における人工種苗マダイのなわばり様行動. 日本誌, 58, 175-180, (1992).
 - 28) K. Iguchi and T. Hino: Effect of competitor abundance on feeding territoriality in a grazing fish, the ayu *Plecoglossus altivelis*. *Ecological Research*, 11, 165-173, (1996).
 - 29) T. C. Tricas: Determinants of feeding territory size in the corallivorous butterflyfish, *Chaetodon multicinctus*. *Anim. Behav.*, 37, 830-841, (1993).
 - 30) M. A. Hixon: An experimental analysis of territoriality in the California reef fish *Embiotoca jacksoni* (Embiotocidae). *Copeia*, 653-665, (1981).
 - 31) M. Hori: Feeding ecology of thirteen species of *Lamprologus* (Teleostei: Cichlidae) coexisting at a rocky shore of Lake Tanganyika. *Physiol. Ecol. Japan*, 20, 129-146, (1983).
 - 32) G. E. Hutchinson: Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant Biol.*, 22, 415-427, (1957).
 - 33) 伊藤嘉昭, 山村則男, 嶋田正和: 第11章 種間競争とニッチ, 「動物生態学」, 第1版, 蒼樹書房, 東京, 1992, pp. 277-307.