

1-4 魚のつくるなわばりから共生を考える

高知大学大学院黒潮圏海洋科学研究科

山岡 耕作

1. 魚たちの社会

魚のすむ海の動物たちの世界にも社会がある。その中で複雑な相互関係をつくりながら生活している。生態学ではそれらの関係を、自分の遺伝子のコピーを持った子孫を増やすためにプラスになるかマイナスになるかを「物差し」として、次の4つに分類している。互いに邪魔しあう関係が競争、一方が得して他方に迷惑をかけるのが搾取、両者ともに利益を得るのが双利だ。搾取の関係では、食物を発見後すぐに殺して食べてしまうものが捕食、殺さずに生かし続け、養分を搾取しつづけるのが寄生だ。

このような利害関係ではなく、異種の生物が一緒に深いつながりを持って生活するのが共生だ。広義の共生には双利と寄生が含まれる。

本講義の中心課題の「共生」については、黒潮に生きる魚類でも多くの例がこれまでに知られている。その中でよく知られているものに、ホンソメワケベラ(図1)と捕食者を含む他魚種間にみられる「掃除共生」がある。高知市近郊の横浪半島にある「横浪林海実験所」前の海面でも、マスク、シュノーケル、フィンを着けさえすれば、容易に観察できる。ホンソメワケベラは主にインド太平洋の熱帯から亜熱帯にかけて分布する、縦縞のブルーを基調とした10cm程の細長い小魚だが、その周りにはオキエソなどの捕食者を含む魚たちがやってくる。ホンソメワケベラは独特の泳ぎ(ダンス)を繰り返し、魚たちの注意をひくため、派手な体の色とあわせてその存在は益々目立つ。数尾のオキエソが

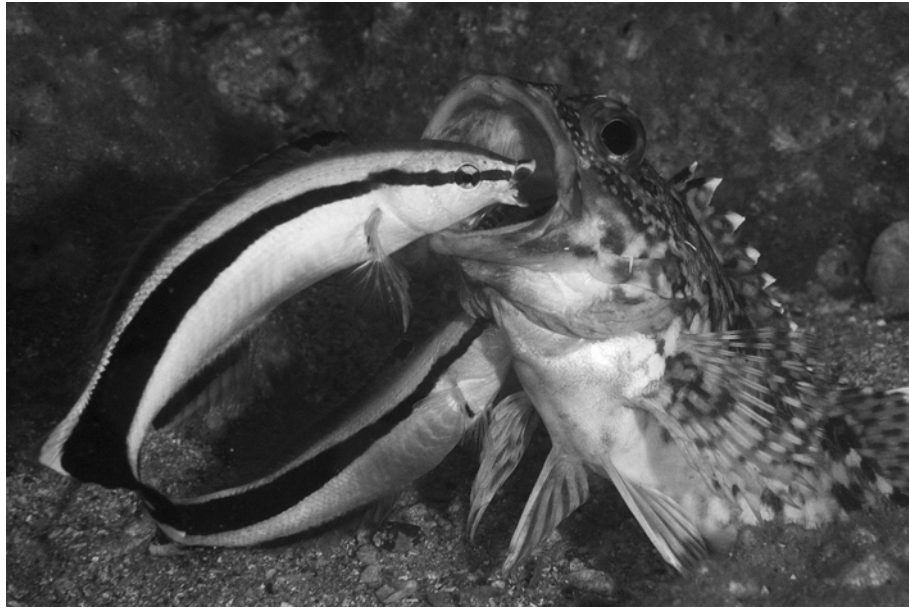


図1. ホンソメワケベラがカサゴの口から食べ物を真さにとろうとする瞬間
縦に並び、順番待ちしていることもある。捕食者たちは口や鰓蓋を大きく広げ、
ホンソメワケベラはその周囲を忙しく泳ぎ回り、ついでに頻りに繰り返す。
口の中にも入り込むが、捕食されることはない。体の掃除をしてもらって
いるからだ。

魚体に付着する寄生虫をはぎ取るためには、鋭い歯が必要であるが、ホンソ
メワケベラは顎に鋭く強力な
牙を持っている(図2)。しか
し、そのような牙が外見上目
立つことは好ましいことでは
ないようで、総状のよく発達
した口唇の中に上手く隠され
ている。この関係により、ホ
ンソメワケベラは食物を探し
まわる必要がなく、捕食者に
襲われる危険が少ない。対し



図2. ホンソメワケベラの左上下両顎骨側面図
鋭く強力な牙状の歯に注目

て、掃除される側は、寄生虫が少なくなるのでより健康になり、両者にとってプラスの双利共生と言えよう。このような共生関係が成立するのは、当事者双方にとって、1) 食物・栄養の獲得、2) 敵からの保護、3) 繁殖、のいずれかの面で利益がある場合だ。

2. なわばり

ホンソメワケベラは「掃除共生」で有名なばかりでなく、なわばりをつくることでもよく知られる。なわばりとは、動物の個体や集団などが、他の個体や集団などと地域を分割して生息し、侵入された場合にこれを防御する空間のことだ。なわばりによく似たものとして、行動圏があり、同じ様に個体が行動する空間的広がりだが、行動圏の場合は他個体が入ってきても防衛行動を示さない。ホンソメワケベラは、一個体の雄の大きななわばりの中に複数個体の雌が住み、またその雌たちは夫々各自のなわばりをもっていて込み入っている。したがって一個体の雄のなわばりの中に複数個体の雌が囲われる形になり、「ハーレム」とよばれる社会を形成する。

話が少し脇道にそれるが、ベラ科魚類の多くは雌性先熟の性転換を行うため、ハーレムの主人である雄個体を人工的に排除すると、雌の中で最大であった個体が1~2時間のうちに雄的な行動を示し始め、その後、卵巣が精巣へと変化し、2週間もすると精子を出すことが可能となる。

上記のホンソメワケベラの雄のなわばりは、子孫をつくるためのハーレムで、「繁殖（配偶）なわばり」と考えられる。繁殖（配偶）なわばりに対して、もう一つは自分たちの食物を確保するための「摂食なわばり」をあげることができる。ホンソメワケベラの雌のなわばりは、繁殖なわばりと摂食なわばりの両方の性格をもつため、どちらに分類するかの判断はなかなか難しい。

魚の摂食なわばりとしては、河川でのアユが昔からよく知られ、高等学校の生物の教科書にも載っている。アユは石の表面に生える珪藻類や藍藻類などの微細藻類を摂食するため、個体当たり一定面積の石の表面を確保しておくことが必要となり、その空間をなわばりとして占有する。アユと同様に岩や石の表面に生える微細な付着藻類を食物とする黒潮に生きる海産魚

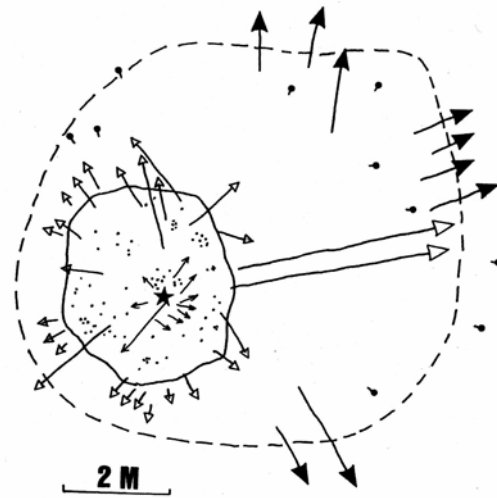


図 3. セダカスズメダイの雄の 3 重なわばり

点線は雌探索のための同種雄に対するもの。実線は摂食のためのもの。中央の営巣場所は多様に種に対するもの。

の代表として、スズメダイ科の藻類食者を挙げるができる(図 3)。現在、大阪市立大学にいる幸田正典は、学生時代に藻食性のセダカスズメダイのなわばりを、美しい開聞岳を朝夕望める薩摩半島南部の海岸で潜水調査し、彼らが 3 重のなわばりをつくることを明らかにした。最近では、クロソラスズメダイのなわばりである「藻園」で、紅藻類のイトグサの 1 種を栽培することが知られはじめた。この場合、そのイトグサはその藻園でクロソラスズメダイの庇護の下でしか生育できず、またクロソラスズメダイはその藻園内でしか摂食せず、栄養面でイトグサに依存している。したがって、これら相互の関係は、ヒトと栽培植物との関係に例えられ、絶対栽培共生の関係にあるといわれる。しかし、摂食なわばりを形成するのは藻類食魚に限ったことではない。

3. マダイとチダイ稚魚のなわばりと共存のしくみ

高知市内の魚屋さんの店先でみられるマダイやチダイ(図 4)でも、その稚魚期にはなわばりをつくるのが、ここ 20 年程の研究でわかってきた。これら 2

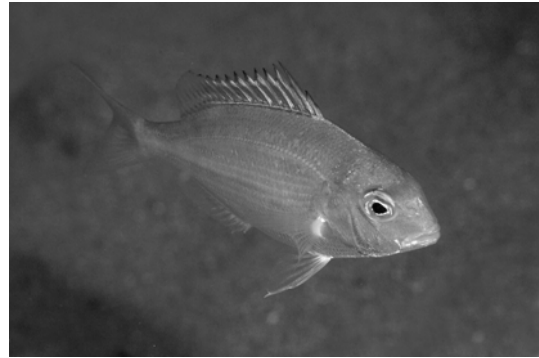


図4. マダイ（左）とチダイ（右）の稚魚（平田智法撮影）

種は藻類食ではなく、小さな無脊椎動物を食べる肉食である。

マダイとチダイは遺伝的に極めて近い。特にマダイは日本を象徴する海産魚で、その漁獲量は減少したとはいえ、天然海域から年間 27000 トンが漁獲され（チダイ等の他のタイ科魚類を含む）、網生簀による養殖などで年間 72000 トンが生産されている。また、西日本を中心に年間約 2000 万匹の人工種苗が放流され、天然魚を中心にその生態に関してこれまでに多くの調査・研究が行われてきた。

1970 年代後半から 80 年代前半にかけて、国立西海区水産研究所の研究者を中心としたグループが、長崎県平戸島志々岐湾において、マダイの生活史全体を理解しようとして大掛かりな研究・調査を行った。このような研究の背景には、マダイが春先の稚魚期に水深 10 メートル前後の砂底域やアマモ場に着底するため、秋に産卵してマダイの生息海域に先住者としているチダイ稚魚とどのような関係になっているのか、すなわち、稚魚期に類似した生息環境を必要とする両種間の種間関係が、果たして厳しいものなのか、それともそれほどでもないのかという疑問があった。

その種間関係を分析する基となったほとんどの情報が、それまでは吾智（ごち）網などの漁具で採取した稚魚の胃内容物の分析結果だ。胃内容物をみると何を食べていたかがわかるので、胃内容物を分析すると、個体群の摂食生態の

特徴をつかむことができる。従って、当時としては、同じ調査時期に、同じ海域で網によって漁獲したマダイとチダイの胃内容物を分析・比較すれば、類似性や違いから両種間の食物をめぐる競争の強さわかるだろう、と考えられていた。その際に、マダイは全ての個体が同じ摂食行動をし、一方チダイも同じ行動生態を示すと考えた。

1989年より人工種苗のマダイを中土佐町の矢井賀漁港に放流し、観察したところそれらの個体の中になわばりをつくるものの出現が確認された。しかし、半人工・半天然の漁港でみられたなわばりがはたして自然でもおこるかどうか、という疑問が残る。そこで、人工種苗放流のマダイ稚魚で観察されたなわばり形成が、マダイという種の稚魚期の一般的な性質かどうかを見極めるため、愛媛県南宇和郡愛南町室手湾で調査地をつくって実験した。室手湾は黒潮の影響をかなり強く受ける湾口約500mの小さな湾で、魚類を中心に南方系の生物が多く生息する。

ここには天然マダイ稚魚の他にチダイ稚魚も多く出現するため、水深7mの砂

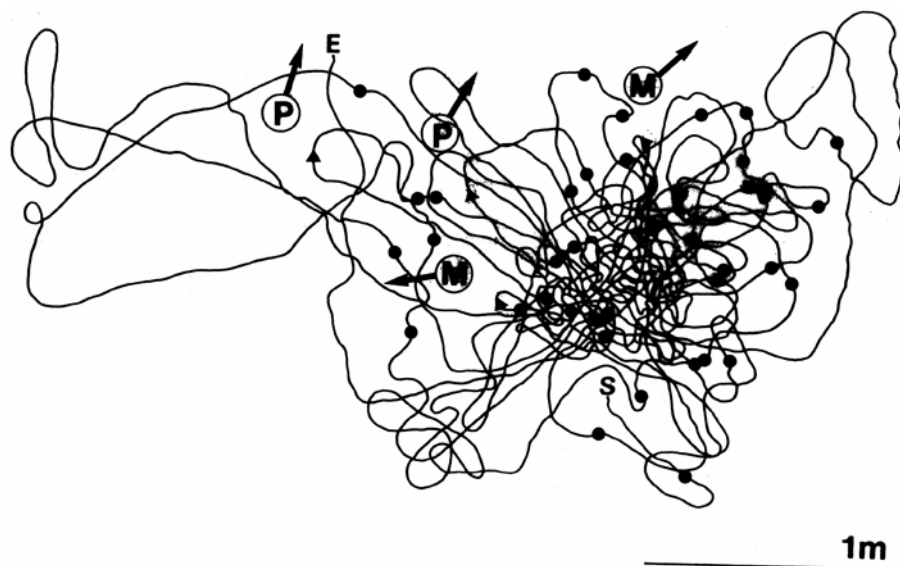


図5. マダイ稚魚の20分間の遊泳軌跡

黒丸は摂食場所，黒三角は攻撃行動が見られた場所，太い矢印は侵入したマダイ稚魚(P)とヒメジ類(M)が追われて逃げた方向を示す

底域とコアマモ群落のある場所で、両種の行動を観察した。その結果、天然海域でも、マダイ稚魚になわばりをつくる個体が多数いることが明らかとなった(図5)。さらに、マダイ稚魚ばかりでなくチダイ稚魚の多くもなわばりを持つことが確認された。

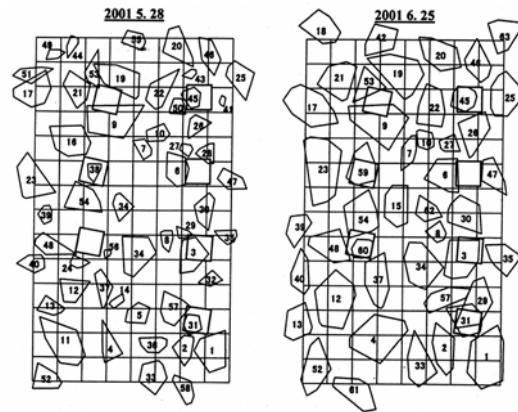


図6. 2001年5月と6月のマダイ稚魚のなわばり分布図

そこで、2001年から2003年まで、天然マダイ稚魚の個体数密度となわばり面積との関係を調べる実験を行った(図7)。調査では、観察場所にてなわばりをもつすべての個体にアクリル絵具で入れ墨をし、海中で容易に個体が見分けられるようにした。2001年は高密度、2002年は低密度、2003年は中密度で、データを分析した結果、高密度の年にはなわばりの面積が小さく、低密度年にはなわばり面積が大きくなった。中間密度の2003年は、なわばり面積も中程度になった(図7)。この結果より、マダイ稚魚期にみられるなわばりは、アユの様に個体ごとに一定の面積になるのではなく、他の条件によって変化する融通性の高いものであることが明らかとなった。

室手湾でマダイとチダイの稚魚期に認められる違いは一体どのような点であろうか? 生息場所を見ると、砂底域にはチダイが、コアマモ域にはマダイがなわばりをつくってすみ分けているのが認められた。

両種がそれぞれの種を区別して対応する可能性を観察すると、両種とも

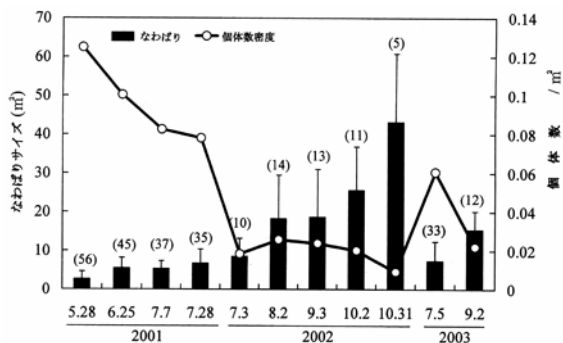


図7. 2001年から3年間行ったマダイ稚魚の密度となわばり面積との関係

同じ種が近づくともう一方の種の場合に比べてより攻撃的になる。両種は色や形がよく似ているにもかかわらず、お互いを区別して対応している可能性が高い。もし両種が同一の生態的要求をもっていれば、生態的地位が同じになって、両種は共存できない(ガウゼの競争排他則)。共存しているということは、その生態的要求を微妙に変えていることを暗示している。

さて、それではなわばりに対する執着度はどうか？マダイはなわばり内で発見されることが多いが、チダイは自分のなわばりからはなれていることが多い(図8)。マダイがチダイに比べて、なわばり維持に対してより努力しているといえる。何故、マダイの方

がチダイよりも、なわばり保持に多くのエネルギーと時間をかけるのであろうか？それに答えるために、摂食行動の違いをみることにする。

両種にみられる摂食行動を調査したところ、次の6タイプに分類できる；堀おこし、吹つけ、砂底つつき、基質つつき、水中摂食、近底水中摂食である(図9)。この6タイプのうち、2種で明らかに違っていたのは、堀おこし、吹つけ、基質つつき、水中摂食の4タイプであった。マダイでよく使われる摂食行動は、吹つけと基質つつきで、前者は口を底に近づけて口から勢い良く水を底に吹きか

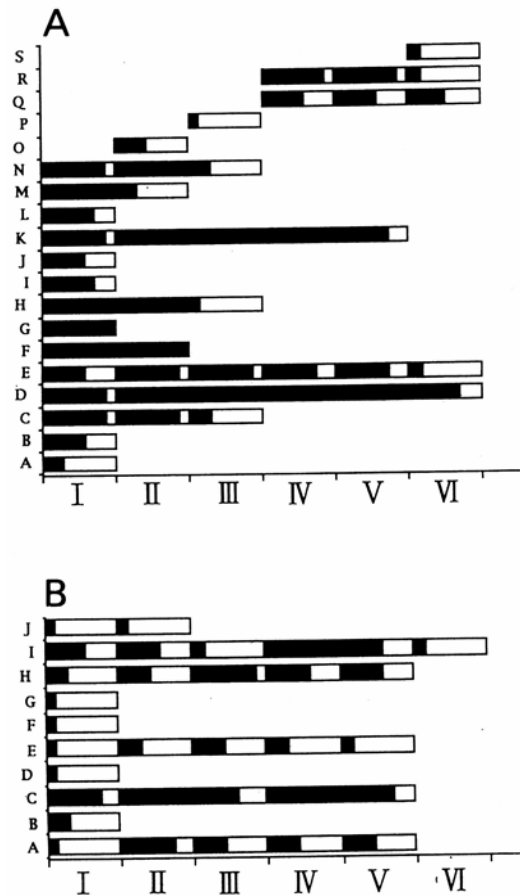


図8. 個体識別したマダイとチダイ稚魚のなわばり形成場所での発見割合
A:マダイ、B:チダイ、アルファベットは各観察個体、横軸のローマ数字は観察期間。黒はなわばりで見られた場合、白はなわばりで見られなかった場合を示す。

け、表面の細砂を吹き飛ばして食物を探る行動である。一方、チダイの方がマダイよりも高かったのは、堀おこしと水中摂食だ。特に水中摂食は、底から 50cm 以上離れた水中で浮遊性の動物プランクトンを捕らえて食べる行動で、チダイ稚魚が水中摂食をよくすることは、チダイ稚魚がマダイに比べて浮き気味の生活様式をとっている可能性を示している。

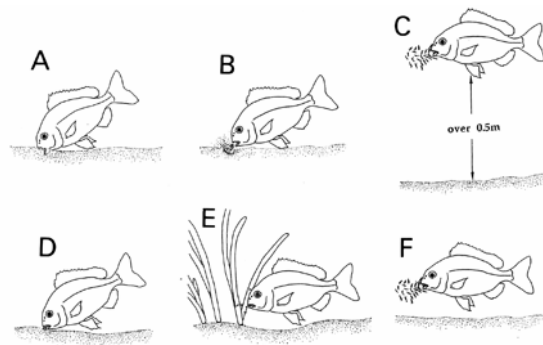


図 9. マダイやチダイの稚魚で観察された 6 タイプの摂食行動

A, 堀おこし; B, 吹つけ; C, 水中摂食; D, 砂底つつき; E, 基質つつき; F, 近底水中摂食

摂食行動と密接に関連する胃内容物はどうか？ 2 種のなわばり個体の胃内容物を分析すると、マダイはヨコエビやワレカラなどの底生動物を、それに対して、チダイは浮遊性の動物プランクトンにより多く食べていることがわかった。さらにチダイ稚魚をなわばり個体と集団型個体に分けると、なわばり個体は底生動物のヨコエビ類やワレカラ類を主に食べ、それに対して集団型個体はプランクトンのカイアシ類を多く食べていた。ただ、なわばり個体でも、カイアシ類の摂食割合がヨコエビよりも高くなる場合もみられたが、先きに述べた基本的な傾向がマダイとの摂食行動の差として現われてくるものと考えられる。

砂底域に網で海中人工ドーム (5m × 5m) をつくり、その中にマダイとチダイ稚魚を入れ、どのような関係がみられるかを実験的に調べた。その結果、2 種の個体はなわばりをつくったが、なわばりの分布に興味深い点が見られた。それは、マダイとチダイそれぞれの種内のなわばり同士は重ならないが、種間のなわばり分布が互いに大きく重なったことである(図 10)。天然海域での観察でも、両種間のなわばりの重なりは観察されている。これらのことは両種の間を考

える上で、極めて重要である。すなわち、胃内容物や摂食行動でよく似た生態学的な特徴を持っていて、種間の競争が激しいと考えられてきた両種であるが、実際にはなわばりを共有できることが示されたことで、両種が同じ生息場で共存しても矛盾のないことがわかったということである。

マダイの稚魚はより底に近い方で採食なわばりをつくり、吹きつけなどの特徴的な摂食行動によりヨコエ

ビ・ワレカラなどの底生動物を中心に食べているのに対し、チダイの稚魚はなわばりをもっているが、なわばりへの執着はマダイに比べて少し弱く、掘起こしや水中摂食などにより、底生動物を摂食する傍ら少し浮き気味の動物プランクトンも上手く利用する。これらの違いによって、少なくとも愛媛県南宇和郡愛南町室手湾では、両種の共存が成立していると考えられる。

安定同位体や寄生虫を用いた分析結果も、上記の考えを支持する。魚体の筋肉等に含まれる窒素と炭素の安定同位体を分析することにより、どのような基礎生産者(植物)(浮遊性の植物プランクトンか、それとも底生性の付着性微小植物か)を源とする食物網に属するかを推測することが可能である。例えばコペポダなどの浮遊性植物プランクトンを摂食する動物プランクトンをとる食物網の流れに含まれるのか、それとも底生性の微細藻類を食物とするヨコエビやワレカラなどのベントス(底生動物)食の流れに属するのか、といった具合だ。

上記の様に、遺伝的に近縁なマダイとチダイの2種は、それぞれの生息場所、

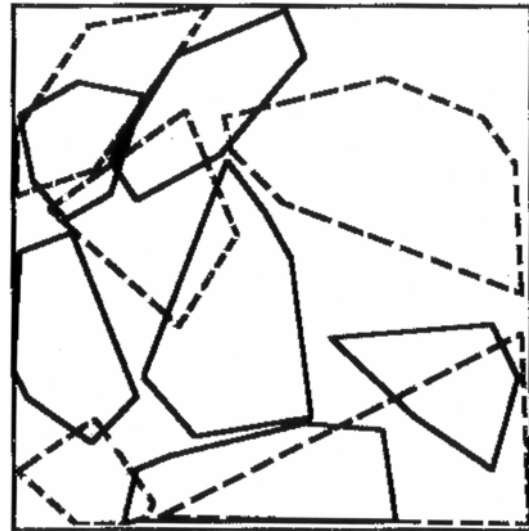


図 10. 5m 四方の水中ドーム内でのマダイとチダイ稚魚のなわばりの形成状況
点線：マダイ、実線：チダイ

なわばりをつくり始める成長段階、なわばりの性質、摂食行動、食物を少しずつ変化させ、結果的には食物網の中での位置を微妙に変えることにより、両種間の競争関係を緩和する方向に進んでいるものと考えてよいようだ。したがって、1980年代前半に考えられていた程の厳しい種間競争関係はないと判断される。

4. 多くの種が共存できるわけ

一般に、同じ資源を要求する競争者が周囲にいと、当事者にとって好ましいことではないと考えられる。これは本当だろうか。東アフリカの古代湖であるタンガニーカ湖のカワスズメ科魚類の研究で、おもしろい結果が得られたので、最後に紹介したい。

同湖には固有種であるカワスズメ科魚類が200種程みられる。1200万年の湖の歴史の中で、数種の祖先から種分化と適応放散を繰り返して現在に至ったと考えられる。湖岸の岩場では、色々な食性をもった多くの種が共存し、日本の湖とは全く異なる賑やかな状況をみることが出来る。彼らの中には魚の鱗ばかりを食べる仲間や魚食者がみられ、それぞれの種は微妙に異なる方法で獲物をとっている(図11)。京都大学の堀道雄は、彼らの摂食行動を詳細に観察した結果、これまで考えられていたのとは反対に、近くに別の種の競争者が存在している時の方が、単独や同種他個体が近くにいる場合よりも、食物獲得成功率が高くなることを見出した。この現象に対する説明として、襲われる側からみると、多様な攻撃方法を持った複数の種の個体が近くにいると、それらに対して同時に防御体勢をとらなければならない、対応が難しくなり、捕食される率が上昇するという事である。したがって、競争関係にある他種が多く存在することは、むしろ歓迎されるべきことであり、そのような背景がタンガニーカ湖に

A



B

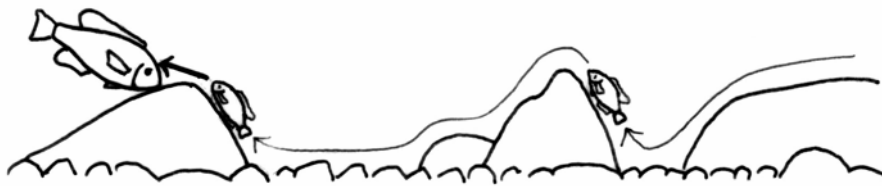


図 11. タンガニーカ湖の鱗食者 2 種 of 食物探索行動の違い。

A: *Perrisodus microlepis*, B: *P. straeleni*.

みられるカワスズメ科魚類の爆発的な種分化につながっていると考えられる。

現在のところ、上記の様な湖でみられた多種共存機構を、黒潮圏に広がるサンゴ礁で明らかにした研究はみられない。その理由の一つは、タンガニーカ湖の魚類群集が主にカワスズメ科という一つのグループによって構成されていることと無関係ではないであろう。サンゴ礁の場合、魚類群集は系統的に多様な分類群に属する魚によって構成されるため、各グループ間の関係がより複雑になり、具体的な関係が見えにくくなっているのではないか。

参考文献

1) 初級編

堀道雄(編著).1993.タンガニーカ湖の魚たち - 多様性の謎を探る.平凡社、東京.286頁.

尼岡邦夫(編著). 2000. 魚のエピソード - 魚類の多様性生物学. 東海大

学出版会、東京．275 頁．

桑村哲生．2001．生命の意味 進化生態から見た教養の生物学．裳華房、東京．
173 頁．

岡村収・宮川逸雄（監）．1983．土佐魚のすべて．高知新聞社、高知．231 頁．

岩井保．1976．魚の国の驚異．朝日新聞社、東京．214 頁．

2) 発展編

松田裕之．2004．ゼロからわかる生態学．共立出版、東京．244 頁．

岩井保．2005．魚学入門．恒星社厚生閣、東京．220 頁．

川那部浩也．1969．川と湖の魚たち．中公新書、東京．196 頁．

松浦啓一（編著）．2005．魚の形を考える．東海大学出版会。東京．286 頁．

伊藤嘉昭．1994．生態学と社会 経済・社会系学生の為の生態学入門．東海大
学出版会、東京．185 頁．