愛媛県室手湾における天然マダイ稚魚と 人工種苗マダイの分布と行動

工藤 孝也, 末友 浩一, 山岡 耕作

(1998年6月8日受付)

Distribution and Behaviour of Wild and Artificially Reared Juveniles of Red Sea Bream *Pagrus major* at Morode Cove in Ehime Prefecture

Takaya Kudoh,^{*1,*3} Koh-ichi Suetomo,^{*2} and Kosaku Yamaoka^{*3}

Distribution pattern and behaviour of both wild and reared juveniles of red sea bream, *Pagrus major*, were studied in a nursery ground at Morode Cove using scuba, during the summers of 1992 and 1993. Two types of juvenile distribution were observed; solitary and aggregation types. Most of the wild juveniles were solitary, occupying a territory of a mean area of ca. 3.5 m². Wild individuals could identify fish species whose feeding habits are similar to or different from theirs and consequently change their territorial behaviour towards the species. Artificially reared juveniles formed large aggregations just after their release into natural waters. Several days after their release, individuals gradually dispersed and solitary individuals showing territorial behaviour began to appear. Tilting and non-tilting artificially reared juveniles showed no clear difference in behavioural aspects after release. The tilting behaviour as an indicator of the seed quality should be reconsidered.

キーワード: マダイ稚魚, 種苗放流, 横臥行動, なわばり行動

マダイ *Pagrus major* 稚魚は全長 15~100 mm 前後の期間を浅海砂底域で生活する。¹⁾ したがって, 効果的な人工種苗マダイの放流を行うためには, 浅海砂底域における天然マダイ稚魚の生態学的特性を把握し, 人工種苗の放流技術に還元することが必要となる。浅海砂底域における天然マダイ稚魚の生態については, 生息場所,²⁾ 食性,³⁻⁵⁾ 種間関係⁶⁻⁸⁾ 等に関する多くの報告がみられる。しかし, これらの調査の多くは曳き網を用いて行ったものであり, 天然海域で直接マダイの行動を観察した報告はほとんどみられない。

漁港内や幼稚仔保育場に人工マダイを放流した場合, 放流マダイによるなわばり形成が認められることが最近明らかになった。⁹⁻¹²⁾ 特に山岡ら¹⁰⁾ と山田ら¹²⁾ はなわばりが介在した先住効果が環境収容力を規定することを明らかにし, マダイ放流事業におけるなわばりの持つ重要性を強調した。放流マダイでは, フタバベニツケガニやハゼ類の営巣地点を中心に形成される‘なわばり型’とこれらの場所とは無関係に形成される‘なわばり類似型’

の2種類が観察されている。⁹⁾ しかし人工マダイのなわばりについての知見, 特に純粋な天然環境での放流魚のなわばりや天然魚との相互関係についての詳細な報告は全くみられない。これらの生態的な知見を得ることは, 人工マダイの放流場所, 放流個体数等を規定する上で重要である。

近年, 効果的な種苗放流を行うための放流種苗の質, つまり‘種苗性’が注目されている。¹³⁻¹⁶⁾ 放流マダイの種苗性の指標行動の1つとして, 本種が水槽底に横たわる行動‘横臥行動’を挙げることが出来る。¹⁷⁾ この行動は‘恐れ’や‘警戒’によって発現する行動と考えられている。¹⁷⁾ 捕食実験によると非横臥個体が選択的に捕食され, 放流実験では横臥傾向の強い群の方が再捕率が高かった。¹⁷⁾ しかし天然海域に横臥傾向の異なる種苗群を放流し, 潜水観察により横臥性と放流魚の種苗性との関係を調べた報告は全くみられない。

本研究では, 浅海砂底域での天然および人工マダイの生態学的特性(存在様式・なわばり行動・分散傾向等)

*1 愛媛大学大学院連合農学研究科 (United Graduate School of Agricultural Sciences, Ehime University, Tarumi, Matsuyama, Ehime 790-0905, Japan).

*2 高知大学農学部栽培漁業学科 (Department of Aquaculture, Faculty of Agriculture, Kochi University, Monobe, Nankoku, Kochi 783-0093, Japan).

*3 高知大学海洋生物教育研究センター (Usa Marine Biological Institute, Kochi University, Usa, Tosa, Kochi 781-1164, Japan).

を明らかにすることを目的とした。また人工マダイについては横臥性の異なる2群の放流後の分散傾向から横臥行動と放流魚の種苗性との関係も調査した。

調査場所と方法

野外調査を愛媛県南宇和郡御荘町室手湾において、1992年6月8日から7月29日、1993年6月11日から10月19日の8:00~18:00の間にSCUBAを使用して行った(Fig. 1)。室手湾は豊後水道南東部に位置し、西方向に開口する比較的開放的かつ小規模な湾である。湾周縁部は転石あるいは礫底域であり、小規模なイシサンゴ群落が分布する。春期から夏期にはホンダワラ類の群落もよく発達する。湾中央部はウミヒルモ *Halophila obvalis* やコアモモ *Zostera japonica* の群落が散在する砂底域である。本湾は黒潮の影響を受け、ここで観察される魚類の約60%が熱帯サンゴ礁域から南日本にかけて分布する南方系魚類である。¹⁸⁾ マダイ稚魚と生活様式が類似し、何らかの競合関係が存在する可能性のある種としてはチダイ *Eyynnys japonica* 稚魚、クロサギ *Gerres oyena*, カワハギ *Stephanolepis cirrhifer*, ヒメジ科魚類 *Mullidea* spp. 等が生息する。¹⁹⁾

4 mm のクレモナロープで区切った 50 m × 50 m の調査域を、湾のほぼ中央の水深約 4~7 m の砂底域に設置した(Fig. 2)。調査域のうち西側の 20 m × 50 m を 4 mm のクレモナロープを使用して、250 個の 2 m × 2 m のコドラートに分割した(以下、Site A とする)。砂底域にはコアモモやウミヒルモの群落が散在し、設置したロープには所々にホンダワラ類を初めとする褐藻類等が繁茂した。

放流種苗として1992年には(株)山崎技研(高知県須崎市)、1993年には1次・2次放流群ともに高知県栽培漁業センターで生産されたものを用いた。1993年放流群は次の方法により、横臥傾向の異なる2群に選別した。7月20日から7月21日(1次放流群)、8月14日(2次放流群)に高知県水産試験場の試験用小割生け簀より

取り上げたマダイ約100尾をまず100 l 水槽に移した。10分間静置後、水槽底あるいは水槽壁で横臥行動を示し、金魚網に追われても逃避行動を示さない個体を取り上げた。再度10分間静置した後、同様の作業を行った。2回の選別作業後、水槽内に残った個体を横臥傾向の弱い群(以下、非横臥群)、先の2群を横臥傾向の強い群(以下、横臥群)とした。

放流個体を水中で天然マダイと識別するため、1992年放流群では5倍に希釈した黒色のアクリル絵具を左右いずれかの体側背方の皮下に注入した。1993年1次放流群では、約10倍に希釈したアオリイカのイカ墨を横臥群は右体側、非横臥群は左体側の背方皮下に注入した。1993年2次放流群では、約5倍に希釈した蛍光黄緑色のアクリル絵具を横臥群には左体側、非横臥群には右体側の背方皮下に注入した。イカ墨またはアクリル絵具の希釈にはすべてマダイ用生理的食塩水を使用した。²⁰⁾ 1992年7月15日、1993年7月26日および9月10日に船舶を使用し、調査域の中央部で放流を行った。放流の日時、横臥傾向、放流魚の尾数とサイズをTable 1に示した。

1992年・1993年において、マダイの個体数を把握する方法としてラインセンサス法を使用し、調査域に設けた6本の50 m のロープをその基準のラインとした。基準となるラインを東西方向に調査域のロープと平行かつ10 m 間隔に設置した。観察者はこのロープの上方約1.5 m を約12 m/min の速度で進み、ラインの左右各2 m およびその上方に見られるマダイの個体数を計数した。この際存在様式の違いにより、相互の誘因性が弱い集団‘群がり’²¹⁾と単独で生活する‘単独型個体’に類

Fig. 1. Map showing Morode Cove in Ehime Prefecture, Shikoku Island.

Fig. 2. Map showing 50 m × 50 m study site (each thick line shows census rope) and site A (shade area).

Table 1. Sample data on released artificially red sea bream in the present study

Date	Tendency of tilting behaviour	Number of released	TL (mm)		Marking methods
			Mean $\pm$ S.D.	Range	
15th, Jul., 1992	—	ca. 2,000	75.7 $\pm$ 0.4	60.8–84.0(31)	Black tattoo on either body side
26th, Jul., 1993	Strong	ca. 1,000	75.1 $\pm$ 0.9	45.9–91.7(37)	Black tattoo on the right body side
26th, Jul., 1993	Weak	ca. 1,000	74.8 $\pm$ 0.8	50.5–90.9(31)	Black tattoo on the left body side
10th, Sep., 1993	Strong	ca. 250	108.3 $\pm$ 0.7	98.3–117.9(16)	Greenish yellow tattoo on the left body side
10th, Sep., 1993	Weak	ca. 250	108.5 $\pm$ 0.9	89.7–126.1(15)	Greenish yellow tattoo on the right body side

Number of individuals is in parenthesis.

別した。単独型個体はさらに遊泳層の違いにより海底から 10 cm 未満の層を遊泳する‘着底型’と、それ以上の層を遊泳する‘浮上型’に分けた。全長によってサイズを **S** (<40 mm), **M** (40 $\leq$ 60 mm), **L** (60 mm<) の 3 つに類別した。群がりを個体数によって、2~9 個体のサイズ 1, 10~30 個体のサイズ 2, 約 30~50 個体のサイズ 3, 約 60 個体以上のサイズ 4 に分類した。群がりに属する個体の計数は、サイズ 1 と 2 では 1 個体ずつ、サイズ 3~4 については約 10 個体ずつおよその計数を行った。

1992 年・1993 年には Site A において、天然魚・放流魚、横臥群・非横臥群の区別を行い、各個体を 5, 10, 20 分間観察し、遊泳軌跡、摂食地点、同種および他魚種に対する反応等を記録した。93 年には観察個体のサイズも記録した。行動圏面積を遊泳軌跡の最も外側の点を結ぶ最少多角形から求めた。

結 果

天然マダイ稚魚の存在様式 天然マダイ稚魚の存在様式には単独で生活する個体（単独型）と群がりの 2 つがあった。1992 年・1993 年ともに単独型の天然マダイは観察され、さらに以下の 2 つに分類することができた。

1) 着底型個体：通常海底より約 10 cm 未満の海底直上層を遊泳し、それより上層へ浮上することが少ない個体。各個体は一定の範囲を防衛域として占有し、侵入してくる同種および一部の異種個体を排除するなわばり行動を示した (Fig. 3)。

2) 浮上型個体：約 10~100 cm の層で活動する個体で、93 年にのみ観察された。観察中、各個体が他個体に対し排他行動を示すことは稀であった。

天然マダイの群がりは、一般に体長の類似した個体によって構成されていたが、体長の変異幅の大きな群がり

や天然チダイ稚魚との混群も観察された。ほぼすべての群がりは調査域内のコアマモ群落の葉上約 30~50 cm で定位し、水平および垂直方向の活発な遊泳行動は見られなかった。上述の層において、浮遊生物に対する摂食行動も観察されたが、単独の着底型個体で普通にみられる海底での摂食行動はみられなかった。群がりは観察されても一群のみであり、常に同一場所において観察された。この同一場所で確認された群がりの 72.2% ($n=13/18$) が 30 尾以上の個体により構成された (Table 2)。

単独型天然マダイの個体数密度 1992 年には、単独型天然マダイは人工マダイ放流以前から観察されたが、調査域内における個体数密度は 0.003~0.009 個体/m²、約 1200 m² の 1 センサス当たり 4~11 個体と比較的低かった。天然マダイの個体数は人工マダイ放流後減少傾向を示し、放流 6 日目には 1 センサス当たり 1 個体しか観察されず最少値となり、その後再び増加傾向を示した (Fig. 4)。

1993 年には単独型天然マダイは 0.005~0.075 個体/m²、1 センサス当たり 6~95 個体と 92 年に比べ高密度に分布した。調査域内における単独型天然マダイの個体数は、観察開始後経目的に減少傾向を示した。7 月 26 日、9 月 10 日の二度にわたり人工マダイの放流を行ったが、単独型天然マダイの個体数には、放流による明白な影響は認められなかった (Fig. 5)。単独型天然マダイの個体数を、**S**, **M**, **L** の 3 群のサイズに分けて計数した。観察開始当初、**S** 群は比較的高密度に分布したが、7 月 11 日より減少傾向を示し、29 日以降全く観察されなかった。観察開始当初、**M** 群は **S** 群よりさらに高密度に分布したが、**S** 群と同様に日数の経過にともない徐々に減少する傾向を示した。**S**, **M** 群の減少に伴い、逆に **L** 群の個体数は増加し、その後緩やかな減少傾向を示した (Fig. 5)。いずれのサイズにおいても、放流さ

Fig. 3. Typical example of territorial behaviour of red sea bream, *Pagrus major*, in 20 min.

Solid curve represents the trace of movement of red sea bream. Small dots show foraging sites. S and E show the start and end of the observation, respectively. Solid triangles show points where aggressive behaviour took place. The two arrows directed toward outside show escape routes of heterospecific intruders. P and M with open circles show individuals of red sea bream and Mullidae spp., respectively.

Table 2. Aggregation size of wild juveniles of red sea bream in 1993

Date	Size*	Date	Size
1st, July	—	24th, Aug.	4
2nd	—	25th	—
3rd	2	26th	4
5th	—	27th	4
7th	1	28th	4
8th	—	30th	4
9th	1	31st	4
10th	2	1st, Sep.	3
11th	3	2nd	3
12th	4	7th	4
13th	4	8th	—
14th	4	9th	—
29th	—	10th	—
31st	—	11th	—
1st, Aug.	—	12th	—
2nd	—	13th	—
3rd	—	14th	2
4th	—		

* Aggregation size is divided into the following.
1; 2~9 fish, 2; 10~30 fish, 3; about 30~50 fish,
4; over about 60 fish.

れたマダイの影響と考えられる明白な個体数の変動は認められなかった。

S, M, L の 3 群を, 着底型個体と浮上型個体の 2 つに

類別して計数した。単独型の個体数に占める着底型個体の割合は, S 群 50.6% ($n=85/168$), M 群 91.0% ($n=627/690$), L 群 87.5% ($n=887/1014$) となり, S 群は他の 2 群に比べ明らかに低かった。個体数の範囲は, S 群の着底型 0~20 個体・浮上型 0~26 個体, M 群着底型 0~66 個体・浮上型 0~18 個体, L 群着底型 3~43 個体・浮上型 0~27 個体であった (センサス 1 回当たり)。

人工種苗マダイの存在様式 人工マダイには, 1992 年・1993 年ともに天然マダイ同様に単独型と群がりの 2 種類の存在様式があった。単独型の人工マダイはほぼすべて着底型であり, 天然魚同様に海底より約 10 cm 未満の海底直上層を遊泳して, 同種および一部他種個体に対して排他行動を示した。

人工マダイの群がりは海底より約 10 cm 未満の海底直上層を遊泳し, 存在様式が天然魚の群がりとは大きく異なっていた。93 年には, 横臥個体と非横臥個体の混群が観察された。

単独型人工種苗マダイの個体数密度 1992 年の調査では単独型人工マダイは放流後 2 日目までは 1 センサス当たり 2~6 個体, 0.002~0.005 個体/m² しか観察されなかったが, 放流後 3 日目には 0.032 個体/m² (38 個体) と急増し, 4 日目に 0.038 個体/m² (45 個体), 7 日目に最大値となる 0.04 個体/m² (48 個体) 分布した。放流 8 日目以降, 個体数は 0.02 個体/m² を中心に増減した (Fig. 6)。

1993 年 7 月 26 日の 1 次放流の直後, 7 月 27 日, 28

Fig. 4. Density change in wild juveniles of red sea bream observed at the study site in 1992. Arrow shows the date of release of artificially-reared juveniles.

Fig. 5. Density change in wild juveniles of red sea bream observed at the study site in 1993. S; <40 mm, M; $40 \leq 60$ mm, L; 60 mm $<$. Arrow shows the date of the date of 1st and 2nd release of artificially-reared juveniles.

日には豊後水道に台風5号が接近したため調査海域は大時化状態となり、調査は不可能となった。天候回復後の7月29日より調査を再開したが、7月29日～8月4日にかけては人工マダイは1センチス当り1～3個体しか観察されなかった。

1993年2次放流群では、単独型人工マダイの個体数は放流翌日より徐々に増加した後、放流5、6日後に最大値となる0.012個体/m² (15個体)を示し、その後不規則に増減しながら減少した (Fig. 7)。この放流群の単独型個体を横臥傾向により2群に類別したところ、

放流後1日目から4日目までは横臥個体の方が同数が多く見られた。放流4日目から14日目までには9月20日を除き非横臥個体の方が多かった。15日目以降は2群とも一定の傾向を示さなかった。また2群とも放流5、6日目に個体数のピークを記録し、両者の個体数の間には有意差は認められなかった (横臥個体: 1.8 ± 2.0 , 非横臥個体: 2.4 ± 2.6 , Mann-Whitney's U test, $z = -0.87$, $P = 0.39$)。

人工種苗マダイの群がり 1992年放流群では群がりの数と放流後の経過日数との間に有意な負の相関が認め

Fig. 6. Density change in artificially-reared juveniles of red sea bream after release at the study site in 1992.

Fig. 7. Density change in 2nd released artificially-reared juveniles after release at the study site in 1993. Strong and weak show tendency of tilting behaviour.

られた (Fig. 8: $r = -0.69$, $P = 0.006$)。1993 年 1 次放流群では、台風通過後の 29 日から調査を行ったが、群がりはまったく観察されなかった。2 次放流群では群がりが観察され、92 年の場合と同様に群がりの数と放流後の経過日数との間に有意な負の相関が認められた (Fig. 8: $r = -0.79$, $P = 0.0013$)。

単独型天然マダイの行動圏面積 観察時間と人工種苗放流前の天然マダイの行動圏面積の間に何らかの関係が存在するか調べたところ、観察時間 (5, 10, 20 分) と行動圏面積との間に有意差は認められなかった (Table 3: Kruskal-Wallis's test, $H = 1.56$, $P = 0.46$)。したがって、時間が異なっても行動圏面積は変化しないものとして、以後この 3 群のデータをまとめて扱った。

1992 年に観察された天然マダイの行動圏面積と観察開始からの経過日数との関係を調べたが、両者の間には有意な相関が認められなかった (Fig. 9: $r = 0.22$, $P =$

0.34)。それに対し、93 年の調査では行動圏面積と調査開始からの経過日数との間に有意な正の相関が認められた (Fig. 9: $r = 0.70$, $P < 0.0001$)。さらに 93 年には、観察個体の全長と行動圏面積との間にも正の相関が認められ、観察個体が大きいくほど行動圏面積が拡大した (Fig. 10: $r = 0.58$, $P < 0.0001$)。

1992 年・1993 年とも天然マダイの行動圏面積は人工種苗の放流後に拡大する傾向がみられたが、93 年では放流の前後の面積に有意差があったのに対し、92 年では認められなかった (Table 4: Mann-Whitney's U test: 92 年, $z = -2.0$, $P = 0.05$; '93, $z = -4.3$, $P = 0.0001$)。

単独型人工種苗マダイの行動圏面積 1992 年に観察された人工マダイの行動圏面積は不規則に変動し、放流後の経過日数との間に有意な相関関係は認められなかった (Fig. 9: $r = -0.08$, $P = 0.80$)。93 年には 1 次放流後、人工マダイはすみやかに調査域から逸散し、分布密

度が極端に低かったため行動追跡調査をほとんど行えなかった。2次放流群では放流後の経過日数と行動圏面積との間に有意な相関は認められなかった (Fig. 9: $r=0.27$, $P=0.46$)。

種内および種間関係 1992年・1993年に観察された行動圏に侵入する同種および他種個体に対する天然マダイの反応を調べた (Fig. 11)。天然マダイの他個体に対する反応は排他行動, 随伴行動, 無反応の3種類が観察された。両年とも天然マダイは天然・人工マダイに対して, 100%近い割合で排他行動を示した。それに対

Fig. 8. Relationship between number of aggregation of released artificially-reared juvenile red sea bream days after release in 1992 ($r=-0.69$) and 1993 (2nd release; $r=-0.79$).

し, チダイ稚魚には排他行動を全く示さない場合が92年では全体の6.2%, 93年では52.9%を占めた。両年を通じてカワハギに対する排他行動は全く観察されず, 随伴行動または無反応のいずれかであった。盛んに砂を掘り起こすカワハギに随伴し, 摂食中のカワハギの近辺で集中的に摂食を繰り返す個体も少数ながら観察された。これらの個体は, カワハギが掘り起こした摂食に有利であると考えられる砂塚付近に接近する他個体に対してのみ, 排他行動を示した。93年にはヒメジ科魚類に遭遇した際, 約60%の割合で排他行動が観察された。クロサギに対してはほとんどが無反応であったが (約70%), 排他行動がみられた例も観察された。その他の種に対しては明白な反応を示さない場合が多かった。

行動圏に侵入する同種および他種に対する人工マダイの反応を調べた (Fig. 12)。反応の種類は天然マダイの場合と同様に3種類であった。92年・93年とも人工種苗マダイは天然・人工マダイに対してほぼ100%の割合で排他行動を示した。一方, チダイ稚魚に対しては排他行動を全く示さない場合が92年では全体の7.7%, 93年では33.4%を占めた。93年の調査ではカワハギ, クロサギに対しては全く反応を示さなかったが, ヒメジ

Table 3. Home range size of wild juveniles of red sea bream in three different spans

Home range size (m ²)	5 min (23)	10 min (11)	20 min (11)
Mean $\pm$ S.D.	3.9 $\pm$ 2.8	2.9 $\pm$ 1.7	2.9 $\pm$ 1.1

Number of observation is in parenthesis.

Significant differences were not found among three groups data by the Kruskal-Wallis test.

Fig. 9. Relationship between home range size of wild and artificially-reared juveniles of red sea bream and days after start of observations in 1992 and 1993.

Fig. 10. Relationship between home range size of wild juveniles of red sea bream and total length of each individuals in 1993.

Table 4. Home range size of wild juveniles of red sea bream before and after release of artificially-reared ones in both years

Year	1992		1993	
observation period	before (23)	after (20)	before (16)	after (40)
Mean $\pm$ S.D. (Range)	3.9 $\pm$ 2.8 (0.4–10.9)	n.s. 5.1 $\pm$ 1.8 (1.87–8.85)	2.9 $\pm$ 1.4 (1.4–5.5)	*** 6.1 $\pm$ 2.5 (1.8–11.4)

Number of observed individuals is in parenthesis. Before released periods in 1992 and 1993 show observations before 15th July and 26th July, respectively.

*** Significant differences were found at $P < 0.001$ by Mann-Whitney's U test. ns: not significant.

Fig. 11. Rates of interactions of wild juveniles of red sea bream with each fish category in 1992 and 1993.

The number of encounters is in parenthesis.

Fig. 12. Rates of interactions of artificially-reared juveniles of red sea bream with each fish category in 1992 and 1993.

The number of encounters is in parenthesis.

科魚類に対しての排他行動は全体の約 25% を占めた。

考 察

小漁港内に放流された人工マダイの採食なわばりについては、その摂食地点が全て防衛域内に位置する‘なわばり型’と、摂食地点が必ずしも攻撃地点の内側に位置しない‘なわばり類似型’の 2 型が認められている。⁹⁾ 上述のなわばり型個体はフタバベニツケガニやハゼ類の営巣地点を中心になわばりを形成し、これら生物の営巣活動によってできた砂塚付近で摂食行動を示した。本研究で観察された天然および人工マダイは、上述の定義に従えばすべて‘なわばり類似型’であり、‘なわばり型’の存在は認められなかった (Fig. 3)。これは‘なわばり型’個体のなわばり形成に必要なハゼ類やカニ類の営巣地点が本調査域にほとんど存在しなかったためかもしれない。しかし、天然マダイのなわばりはこれらの生物の存在とは関係なく、安定して長期間維持されることが明らかとなっている。²²⁾ したがって、天然マダイを基本としてマダイのなわばりを捉えると、人工マダイのなわばり型個体は‘食物が同所的かつ狭い範囲で高密度に集中分布する’特殊な状況下で、基本型であるなわばり類似型個体が生活様式を変化させた個体と考えられる。本研究およびこれまでの研究^{9,22)}を総合するとマダイ稚魚のなわばりの形態は、なわばり型個体⁹⁾になわばり類似型個体⁹⁾⇔なわばり個体²²⁾と考えるのが妥当である。

なわばり個体は接近する同種に対しては、天然魚、人工魚の区別なく 100% に近い割合で攻撃、誘示などのなわばり行動を示した。同種個体に対する程度よりは弱い、チダイ稚魚、小型のヒメジ科魚類等に対してはかなり強い排他行動を示したのに対して、カワハギには随伴行動を示し、種によってその対応を変化させていた。前 2 者は砂底域において底質をついばむマダイ稚魚と同様の摂食活動を行っているのに対し、カワハギは口による水流で細砂底を掘り起こし、より深所に潜む餌生物を摂食していた。したがってマダイ稚魚は接近する他個体の種とその生活様式を認識し、自己に対する競合あるいは共生関係の度合を判断している可能性が示唆された。なわばりを持つチダイ稚魚でも同様の傾向が示されている。¹⁹⁾

採食なわばりを持つ魚類としてアユ *Plecoglossus altivelis* がよく知られ、なわばりアユは個体のサイズ、地形、藻類の現存量、魚群密度にかかわらず、常に約 1 m² のなわばりを維持するとされる。²³⁾ しかし、最近アユのなわばりでは、その占有面積の柔軟性が指摘され始めている。²⁴⁾ 今回の調査において、人工種苗放流前の天然マダイの行動圏面積の平均値はともに 3 m² 前後であったが (92 年; 3.9 ± 2.8 m², 93 年; 2.9 ± 1.4 m²)、その

変異の幅は大きく (92 年; $0.4 \sim 10.9$ m², 93 年; $1.4 \sim 5.5$ m²)、マダイ稚魚のなわばり行動に対する柔軟性が認められた。約 1 m² の範囲を防衛する‘なわばり型個体’⁹⁾ やカワハギに随伴してその付近のみを防衛する個体 (Fig. 11) は、特殊な状況にその柔軟な生活様式をもって対応した個体と考えることができる。

天然マダイの行動圏面積は、人工マダイの放流後に拡大する傾向が認められたが (Table 4)、同時に体長が増大しても拡大した (Fig. 10)。人工マダイの放流を行っていない年に同一場所で行われた研究では、天然マダイの行動圏面積は 7 月よりも 8, 9 月の方が有意に大きくなった。²²⁾ 7 月の個体よりも 8, 9 月の個体の方が相対的に大型であるとすれば、本研究と同様に体長の増大とともに行動圏面積も拡大する可能性がある。したがって、行動圏の拡大は放流によって起こされた現象と考えるよりも体長の増大によるものと考えられた。

単独型のマダイには、なわばりを形成した着底型となわばり行動の弱かった浮上型の 2 型が認められた。浮上型個体は主に 40 mm より小さい S 群で占める割合が高く、M, L 群での割合は低かった。天然マダイの同種に対する排他性は、30 mm を越える頃から発現しはじめることが分かっている。(工藤・未発表) S 群に属する個体はこのサイズクラスに相当する。したがって、S 群で浮上型個体が多く認められ、さらになわばり行動が弱かったのは排他性が発現してくるこの時期に当たるためではないかと考えられた。近縁種チダイ稚魚は、なわばりを維持しながら浮上行動を示すことが分かっている。²²⁾ 本研究では浮上型個体の詳細な行動観察を行っていないので不明だが、M, L 群ともに個体数の幅がかなり大きい、定常的に浮上型の個体が存在したとは考えにくい。したがって、チダイと同様になわばり個体が一時的に浮上行動を示していた可能性が高い。しかし、観察が十分でないために各群とも浮上型個体については不明な点が多い。今後、詳細な行動観察を行う必要がある。

マダイの存在様式には、単独型の他に群がりが観察された。人工マダイの群がりは同様の放流実験でも観察されており、^{9,12,25)} 未知の環境に突然移されたことによる防御機構の 1 種、または網生け簀での集約的な生活の名残と推測される。本調査域における天然マダイの群がりは 93 年には観察されたが、92 年および 94 年～98 年の観察では全く観察されていない。(工藤・未発表) 93 年にのみ観察された群がりも出現しないか一群のみで、個体数にも変動幅があった (Table 2)。群がりに属した個体は、行動観察からコアモ群落上に何らかの要因によって形成された浮遊生物の集団を摂食していたものと考えられた。これらの現象を総合すると、天然マダイの

群がりは単独型の個体が摂食に有利な場所に一時的に集まった状態と推測される。

台風の通過によって放流直後の観察をほとんど行えなかった 93 年の 1 次放流を除いた 92 年放流と 93 年 2 次放流を比較した際、両放流間での天然魚の個体数の増減には明らかな違いがみられた (Figs. 4, 5)。92 年放流では放流魚の増加と相反するように天然魚は減少傾向を示し、放流魚の減少に伴い再度増加した。これと同様の結果は既存の研究^{26,27)}からも得られており、松宮・木曾²⁶⁾が推測した様に多量かつ集中的な人工魚の放流が天然魚の分布に影響した可能性がある。これに対して、93 年 2 次放流では放流による影響と考えられる天然魚の個体数の増減は観察されなかった。このような結果が得られた要因は、天然魚側・人工魚側の両者にあると推測される。この放流を行った時期に天然魚は約 0.02 個体/m² と 92 年のほぼ倍の個体数密度であることから、人工マダイ間で認められた先住効果^{10,12)}が人工魚と天然魚の間で作用した可能性がある。また、放流個体数が約 500 個体と少なかったことと、体サイズが 100 mm を越える大型個体であったことから (Table 1)、分散の速度が速かったこと等も考えられる。したがって、93 年の 2 次放流ではこのような複合的な要因から天然魚に対する放流の影響が低かったのではないかと推測された。

1993 年 1 次放流では放流魚の極めて速やかな逸散が観察された。台風あるいはその他の要因による荒天の後、人工マダイが放流海域から逸散するという同様の傾向は、山田ら¹²⁾の研究でも認められた。しかし天然マダイは台風 5 号、あるいは 9 月 2 日、3 日に調査海域に接近した台風 13 号による荒天後も調査域からの逸散は認められなかった。記憶は同一の刺激を繰り返して受けることにより長く持続するとされる。²⁸⁾天然マダイのなわばりは、少なくとも 2 週間は維持されることが分かっており、²²⁾幼稚仔保育場で 11 日間飼育された人工マダイでは、一時的に取り上げられた後、再放流すると一部の個体が元の場所になわばりを形成した。¹⁰⁾したがって、同一場所でなわばり形成する (繰り返して同一の刺激を受けていた) ことによって、マダイ稚魚の記憶はより確かなものになると考えられる。荒天の際一時逸散した後、放流後間もない人工魚に比べより確かな記憶を有した天然魚が、この記憶を頼りに自らのなわばりに帰った可能性がある。

横臥傾向の異なる 2 群の人工マダイを放流した場合、横臥傾向の強い群の方が放流 3 時間後の再捕率が高く、横臥傾向の強い個体ほど放流後の移動傾向が小さかったとされる。¹⁷⁾しかし本研究では、2 次放流後に観察された単独型の個体数は、横臥傾向の相違にかかわらず両群

とも放流後 5~6 日後に最大値を示し、両者間に明確な差異は認められなかった。両群間に差異が認められたとする報告は、放流後の移動性を放流 3 時間後の曳網による間接的な方法による結果に基づくため、再捕個体の '群れ'、'群がり'、'単独' といった存在様式は不明である。¹⁷⁾今回の研究では単独型個体のみを調査の対象としたため、両調査間の結果が異なった可能性も残る。横臥性と人工マダイの種苗性との関係はさらに研究する必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり貴重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する。野外調査に際し、数多くの便宜をはかって頂くとともに、常に適切な助言をいただいた愛媛大学理学部教授柳沢康信博士、大阪市立大学理学部助教授幸田正典博士に深謝する。調査を進めるにあたって大阪市立大学理学部大学院博士課程大西信弘氏ならびに松本一範氏、九州国際大学経済学部講師坂井陽一博士、京都大学生態学研究センター奥田昇博士、関西総合環境センター藤田 弘博士および愛媛大学海洋研究所 UWA に滞在した多くの諸氏に様々な有益な助言を頂いた。快く放流用供試魚を提供し便宜をはかって頂いた元高知県栽培漁業センター所長故三福郁夫氏、村上幸二氏、渡辺 貢氏はか同センター職員諸氏、ならびに前高知県水産試験場長石田善久氏はじめ水産試験場職員諸氏、(株)山崎技研浦の内養魚場長山崎恭吾氏に御礼申し上げる。人工種苗の運搬および放流にご協力頂いた高知県幡多郡大月町中野正夫氏に謝意を表する。なお、本研究の一部は水産庁健苗育成技術開発事業による援助を受けた。記して謝意を表する。

文 献

- 1) 落合 明, 田中 克: 新版 魚類学(下), 恒星社厚生閣, 東京, 1986, pp. 736-750.
- 2) 首藤宏幸, 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. 西水研報, **59**, 71-84 (1983).
- 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, 食物を中心に見た生息場所の利用について. 西水研報, **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. 西水研報, **54**, 93-109 (1980).
- 6) 東 幹夫, 畔田正格, 三丸和明: 志々伎湾におけるマダイ若魚と共存魚種との食物をめぐる種間関係. 西水研報, **65**, 101-118 (1983).
- 7) 大内康敬, 角 健造: 新宮地先におけるマダイ幼稚魚の分布および餌をめぐる競合関係について. 福岡県水試報告, 65-68 (1984).
- 8) 大森迪夫: 油谷湾におけるマダイ幼稚魚と他魚種との間

- の食物および生息場所をめぐる関係. 西水研研報, **61**, 245-256 (1984).
- 9) 山岡耕作, 高木基裕, 山田徹生, 谷口順彦: 人工種苗マダイに見られるなわばり行動. 日水誌, **57**, 1-5 (1991).
 - 10) 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. 日水誌, **58**, 175-180 (1992).
 - 11) 山岡耕作, 井上憲一郎, 谷口順彦: 人工種苗マダイのなわばり様行動と密度および奇形との関係. くろしお特別号, **8**: 21-25 (1994).
 - 12) 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, **58**, 611-617 (1992).
 - 13) 丸山敬悟, 津村誠一, 森岡泰三: マダイ種苗の健全性に関する試験粗放の生産魚と集約的生産魚の比較. 栽培技研, **15**, 157-167 (1986).
 - 14) 福原 修: 種苗の健全性, 「マダイの資源培養技術」(田中克・松宮義晴編), 恒星社厚生閣, 東京, 1986, pp. 26-36.
 - 15) 海野徹也, 今林博道, 糸崎博之, 中川平介, 山中弘雄: 半粗放的飼育条件下におけるマダイ幼魚の食性と体成分. 広島大学生物生産学部紀要, **28**, 71-77 (1989).
 - 16) 山岡耕作, 岡田賢治, 山田徹生, 小原邦俊, 谷口順彦: 人工種苗マダイに対する被捕食学習効果. 日水誌, **57**, 1805 (1995).
 - 17) 内田和男, 桑田 博, 塚本勝巳: マダイの種苗性と横臥行動. 日水誌, **59**, 991-999 (1993).
 - 18) 坂井陽一, 大西信弘, 奥田 昇, 小谷和彦, 宮内正幸, 松本岳久, 前田研造, 堂崎正博: 宇和海内海湾の転石域における浅海魚類相—ラインセンサス法による湾内および他地域との比較—. 魚類学雑誌, **41**, 195-205 (1994).
 - 19) 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. 日水誌, **61**, 499-504 (1995).
 - 20) 谷口順彦, 溝淵勝宣: 幼稚魚期マダイのイカ墨汁による標識法について. 栽培技研, **7**, 47-50 (1978).
 - 21) Breder, C. M. jun.: Studies on social grouping in fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. His.*, **177**, 393-482 (1959).
 - 22) 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, **64**, 16-25 (1998).
 - 23) 川那部浩哉: アユの社会構造と生産Ⅱ—15年間の変化を見て—. 日本生態学会誌, **20**, 144-151 (1970).
 - 24) 井口恵一郎: 「アユのなわばり」再考. 月刊海洋, **28**, 281-285 (1996).
 - 25) 山岡耕作, 前川賢夫, 谷口順彦: マダイ種苗の漁港内放流実験. 水産増殖, **39**, 55-60 (1991).
 - 26) 松宮義晴, 木曾克裕: 平戸島志々伎湾における人工マダイ放流魚の動向と順応過程. 西水研研報, **58**, 89-98 (1982).
 - 27) 畔田正格: 成育場における環境収容力の検討, 「マダイの資源培養技術」(田中克・松宮義晴編), 恒星社厚生閣, 東京, 1986, pp. 91-105.
 - 28) 山田常雄, 前川文夫, 江上不二夫, 八杉竜一, 小関治男, 古谷雅樹, 日高敏隆編: 生物学辞典, 第3版, 岩波書店, 東京, 1983.