

ハゼ科の2近縁種（アゴハゼとドロメ）の 潮溜りにおける共存関係*

佐々木 喬・服部 仁

Comparative Ecology of Two Closely Related Sympatric Gobiid Fishes Living in Tide Pools*

Takashi Sasaki and Jin Hattori

緒 言

ハゼ科 Gobiidae アゴハゼ属 *Chasmichthys* のアゴハゼ *C. dolichognathus* (Hilgendorf) とドロメ *C. gulosus* (Guichenot) はともに北海道以南の日本列島および朝鮮南部の沿岸に分布する小形の魚種である (松原, 1955)。これら両種は岩礁性海岸の潮溜りに周年生息し、いわゆる潮溜り魚類の代表種である。両種は形態のみならず生態的にも非常によく類似しているために、かつてはアゴハゼはドロメの未成魚と考えられた (田中, 1933 他)。しかし、現在では独立した2種として一般に認められている (Tomiya, 1936; 松原, 1955; 高木, 1961)。従来の研究はそのほとんどが形態学的で、生態学的研究は少なく (Nakamura, 1936; Suyehiro, 1942)、これら近縁種の生活関係の内容についてはまだよく知られていない。

筆者らは、非常に近縁と思われるこれら2種が潮溜りのような狭い閉鎖環境において常に共存する事実に興味をいだき、その生活機構について、主として両種の生態を調査、比較することによって、種間競争と共存の関係について検討した。その結果、各发育段階を通じて、両種の生存競争はあまり深刻ではなく、したがって、制約された小水域においても重要な生態的条件に差異があれば、近縁種が共存可能であることを説明しうるにいたった。

なお、両種についての既往知識を再確認する意味で、若干の形態比較もあわせておこなった。

この研究は黒沼勝造博士からの指示によって始められて以来、同博士からは懇切な指導、原稿の校訂ならびに英文の作成など、多大の労を与えられ、さらに東京水産大学魚類学講座の石山礼蔵博士には校閲をいただいた。また、同講座の藤田 清、小宮崇司、藤富正毅、亀井正

法の諸氏には標本採集その他の作業において常に協力していただいた。以上の方がたに対し深謝する。さらに、千葉県水産共同実習場大島正行技師から多大の御援助をいただいた。ここに記して厚くお礼を申しあげる。

材 料 と 方 法

使用した材料はすべて 1966 年 10 月から 1967 年 10 月まで、定期的に採集した標本から無差別に抽出した。採集場所は千葉県安房郡小湊および坂田の海岸に点在する潮溜りである。潮溜りは大潮の干潮時に孤立するものをえらび、標本はたも網で採集した。現場で直ちに 10% ホルマリン液で固定した標本は研究室に持ちかえり、くわしく調べた。

標本の測定は松原 (1955) に準拠し、全長、標準体長、各鱗々条数、鰓耙数、縦列鱗数、脊椎骨数などについておこなった。さらに、色彩と斑紋についてはできるだけ新鮮な状態で観察した。鱗数の計測は、鱗が小さいうえに、厚い粘液膜でおおわれており、そのままでは困難なので、薄い塩化ナトリウム (NaCl) 溶液に標本を 24 時間浸し、粘液を水洗、除去した後ガーゼで水分を拭い去り、薄い黒インクを塗って鏡検した。脊椎骨は標本を打開して数えた。

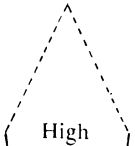
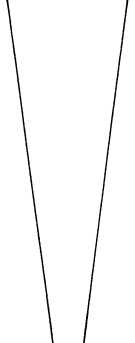
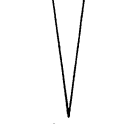
成熟年令、産卵期、産卵生態、卵の形態などについても調査したが、特に産卵生態については Nakamura (1936) によれば、両種間で非常に類似していることが報告されているので、本研究では、さらに詳細に産卵行動などの比較調査を野外と実験室でおこなったが満足すべき結果はえられなかった。

成長と年令査定は連続採集によって成長の解析をおこない、Petersen 法を採用した。

消化管内容物の調査には水野 (1958) の点数法を採用した。実際の方法は、まず、1尾の魚の消化管内容物を各餌料生物ごとにその体積を基準とし、個体数をも考慮

* Contribution of Ichthyological Laboratory of the Tokyo University of Fisheries, No. 1, 1968.

Table 1. The four types of tide-pools commonly observed along the Pacific coast of Middle Honshu classified by flora, fauna and hydrographical natures. After Konno, T. (MS).

Type	Flora			Fauna		Location and hydrography	Reference to tidal zones
	Dominant forms	Number of species	Standing crop	Number of species	Standing crop		
I	<i>Sargassum serratifolium</i> <i>Sargassum kjellmanianum</i> <i>Sargassum thunbergii</i> <i>Padina arborescens</i> <i>Melobesia</i> spp.	Low  High	High	High	High	Nearest to shore line; affected by wave action; usually one, short tidal change a day; diurnal change of O ₂ , pH, carbonates very high; sand and gravels deposited.	Lower littoral.
II	<i>Sargassum thunbergii</i> <i>Padina arborescens</i> <i>Corallina</i> spp. <i>Melobesia</i> spp.	 High	High	High	High	More distant to shore line than I; perfusion by and isolation from shore water usually twice a day in similar periodicity; other hydrography close to I.	Upper littoral.
III	(<i>Laurencia undulata</i>) <i>Melobesia</i> spp. Lower green algae	 High	High	High	High	More distant to shore line than II; usually one perfusion by shore water lasting much shorter hour than isolation; diurnal change of hydrography close to IV.	Sub-sprash.
IV	<i>Enteromorpha</i> spp. <i>Cladophora</i> spp. <i>Chaetomorpha</i> spp. <i>Lyngbya</i> spp.	Low	Low	Low	Low	Most distant to shore line; seldom perfused by shore water; salinity, temperature, etc. affected by meteorological conditions.	Sprash.

して、多少の順に5段階(1, 2, 4, 8, 16)の点をあたえる。ここで、1尾当りの総点数は消化管の充満度に応じて、おのおの30点(食物で十分に膨腹している時)、20点(ほぼいっぱい飽食している時)、10点(半分位飽食の時)になるように配点した。もし、内容物が1種の生物だけで構成されている場合はその充満度に応じて、それぞれ10点、20点、30点とした。そして各個体ごとに求めた点数を各餌料生物ごとに合計して、その食物の評点数とした。実際に比較するには標本10個体当りの各餌料生物の点数の合計を100とした場合の各餌料生物の百分率で表わした。

潮溜りは垂直的位置によって閉鎖水域としての度合いがちがい、干潮時だけ孤立する低位潮溜りから、高潮線より高位にあって、いわゆる飛沫帯に存在するものまでの変化がある。このような潮溜りの環境条件の傾斜に対応して両種間にみられる分布密度の差異を明らかにするために潮溜りの環境区分をおこなう必要があった。Igarashi (1959)は潮溜りに生息する機脚類の1種 *Tigriopus* 個体群を各潮溜りへの相対的な海水供給量にもとづいて、5段階に区分した。しかし、この方法によると、アゴハゼとドロメはほとんど Igarashi の I 型に相当する潮溜りに包含されるので、本研究の趣旨には不適當である。これよりさき、片田 (1951) は日潮不等にもとづく高高潮、低高潮、高低潮および低低潮の4海面を境とした干出の年間出現頻度によって、潮間帯の環境区分を提示した。その区分のうち、太平洋外界沿岸(千葉県安房郡布良)の型は、今野(未発表)が生物相および外囲の環境条件にもとづき4型に、さらに、筆者の一人佐々木らが1963年から1年間にわたり、今野と同様に小湊で潮溜り群を調査した際に、主として潮位、孤立時に受ける波浪、飛沫の影響の度合など、実質的な浸水時間の長短および水理学的諸条件の変動様式と生物相によって3型あるいは4型に類型化を試みた。これらの研究は小湊と坂田の潮溜り群の区分に関する限り、よく一致しているので、われわれは今野の方法(Table 1)によって調査潮溜り群を4型(I-IV型)に区分した。その調査は坂田海岸において、1967年8月3~5日と9月2~5日の2回にわたり、延べ16人で実施した。まず、海岸に沿って約930mの調査区域を設定し、区域内の全潮溜りに番号をつけ、形態(長径、短径、水深、底質、面積、容積など)、浸水時刻、離岸距離(潮溜りから低潮線までを目測)を調べ、ついで、特別な潮溜りを除き、各潮溜りに生息するアゴハゼとドロメの個体数および一般的な生物相などを調査した。

潮溜りにおける両種のハゼの定着性は標識実験によっ

て調べた。標識は白色の薄い塩化ビニール板に数字を打った小さい片を魚の下顎にナイロンテグスで結着した。この実験では、まず潮溜りの各類型からそれぞれ3つの潮溜り(合計12)を選定し、それら潮溜りに生息していたアゴハゼとドロメを全部採集し、その中で特に小さな個体を除いて、すべてに標識片をつけてもとすんでいた潮溜りに放った。その後、1ヶ月(9月3日)および2ヶ月(10月20日)経過して、それぞれの潮溜りの2種のハゼを再び全個体採集して、定着、移動の状態を調べた。

結 果

1. 形態の比較

色彩と斑紋：成魚に達したアゴハゼとドロメの色彩斑紋は一見よくにているようであるが、詳細に比較観察すると、両種間にはかなり明らかな相違が認められる。

体色については、アゴハゼは灰色で、淡黒色の不明瞭な横帯を有するのに対して、ドロメでは黄土色がかったものから黒味がかった個体まで変異があるが、多くは灰色である。アゴハゼは体側にくっきりした小黒点を散布し、第2背鰭と尾鰭に本種に特有な斑紋があり、それは背鰭では前上方に斜めの、尾鰭では後縁にそって並行に走る黒色点の横帯となっている。この横帯はドロメには決してみられず、本種の特徴である。これらの黒点と横帯はホルマリン固定標本で特に明瞭である。ドロメでは体側にアゴハゼのように明瞭な小黒点がなく、やや大きな白点が散在する。多くの個体、特に若年魚では白点が集まって7~8条の不明瞭な白色横帯となる。そのため、体側の斑紋はアゴハゼのそれとよくにている。しかし、老成魚では上記のような横帯は消失し、体側に残った白点と第2背鰭、尾鰭および臀鰭後縁の白線のほかには目立った斑紋はない。第2背鰭、尾鰭および臀鰭にあらわれる白縁(時には淡黄色)は本種の特徴で、20~30mmの若い個体にでもすでに認められる。

稚魚：この研究では仔、稚魚の連続的採集ができなかったので、両種の発育初期における形態変化を詳細に比較しえなかったが、1967年4月に小湊で採った両種の浮游期稚魚について比較して記載する(Fig. 1)。

両種ともその稚魚は体がほとんど透明で、大形の黒色素胞が明瞭なことではよく類似しているが、ドロメには大形の黄色色素胞が発達するのに対し、アゴハゼでは黄色色素胞はほとんどあらわれない。さらに、黒色斑紋もドロメには多くて色も濃く、特に尾柄部に大きな斑紋があるのに対して、アゴハゼにはそのような斑紋はない。

計数的特徴：鰭条数では胸鰭に両種間の相違が認められたが、その他の鰭(背、臀)には差異はなかった

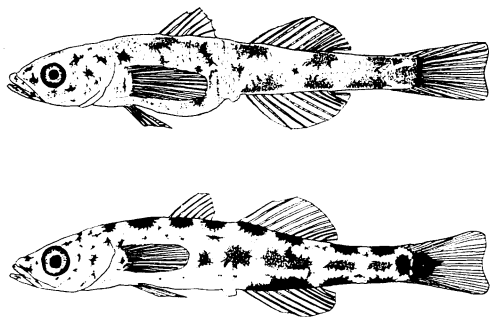


Fig. 1. The young in pelagic stage of *Chasmichthys dolichognathus*, 20.2 mm in total length (upper), and *C. gulosus*, 20.8 mm, both collected on April 25, 1967 in tide-pool at Kominato, Chiba Prefecture.

(Table 2). 鱗はアゴハゼのほうがドロメよりも大きいために、縦列鱗数にも明らかな差があり、鰓耙数はドロメがアゴハゼよりもやや多い。脊椎骨数には両種間で1個のちがいが認められ、最頻値はそれぞれアゴハゼ 31 個、ドロメ 32 個である (Table 2).

2. 生殖生態の比較

成熟: アゴハゼは小湊において 1967 年 4 月、坂田では同年 5 月に採集した標本の体長組成では、それぞれの群に独立した 2 個の山がある (Fig. 2)。これらの山のうち、左のものは当年発生した個体群によって形成されている事実は、本種の産卵期、孵化後の成長 (後記) などから容易に理解することができる。したがって、右側の山は満 1 年魚に相当する。このことから、アゴハゼは満 1 年で大部分の個体は成熟するといえる。

ドロメは 1967 年 5 月と 10 月に坂田で採集し、5 月採集の体長組成では、アゴハゼと同じく 2 個の山がある (Fig. 2)。そのうち、左側の体長 40~50 mm にモードがある山は明らかに当年生れた個体群で、右側のは満 1 年以上のものに相当する。このことから、ドロメもまた、満 1 年で成熟することがわかる。

産卵期: 成熟卵を有する期間、天然産着卵を多数採集した時期、さらに仔、稚魚の出現する時期などから判断して、両種ともほとんど同じ時期に産卵し、房総沿岸では 1~5 月が産卵期で、その盛期は 2~3 月である。

産卵場所: 小湊で 3 月と 4 月に、アゴハゼについて 13 例、ドロメで 3 例の天然卵を観察した結果では、両

Table 2. Comparison of meristic counts in the two species of *Chasmichthys* made on the total of 300 fishes.

Species	First dorsal rays		Second dorsal rays		
	5	6	10	11	12
<i>C. dolichognathus</i>	2	148	5	144	1
<i>C. gulosus</i>	2	148	3	146	1

	Anal rays			Pectoral rays			
	9	10	11	21	22	23	24
<i>C. dolichognathus</i>	16	130	2	6	108	38	3
<i>C. gulosus</i>	11	138	1	2	23	119	6

	Vertebrae				Gill-rakers					
	30	31	32	33	11	12	13	14	15	16
<i>C. dolichognathus</i>	7	138	5	0	15	46	72	17	0	0
<i>C. gulosus</i>	0	9	134	7	0	0	16	46	67	11

	Lateral line scales									
	60-62	63-65	66-68	69-71	77-79	80-82	83-85	86-88	89-91	92-94
<i>C. dolichognathus</i>	20	69	50	11	0	0	0	0	0	0
<i>C. gulosus</i>	0	0	0	0	4	22	64	38	16	6

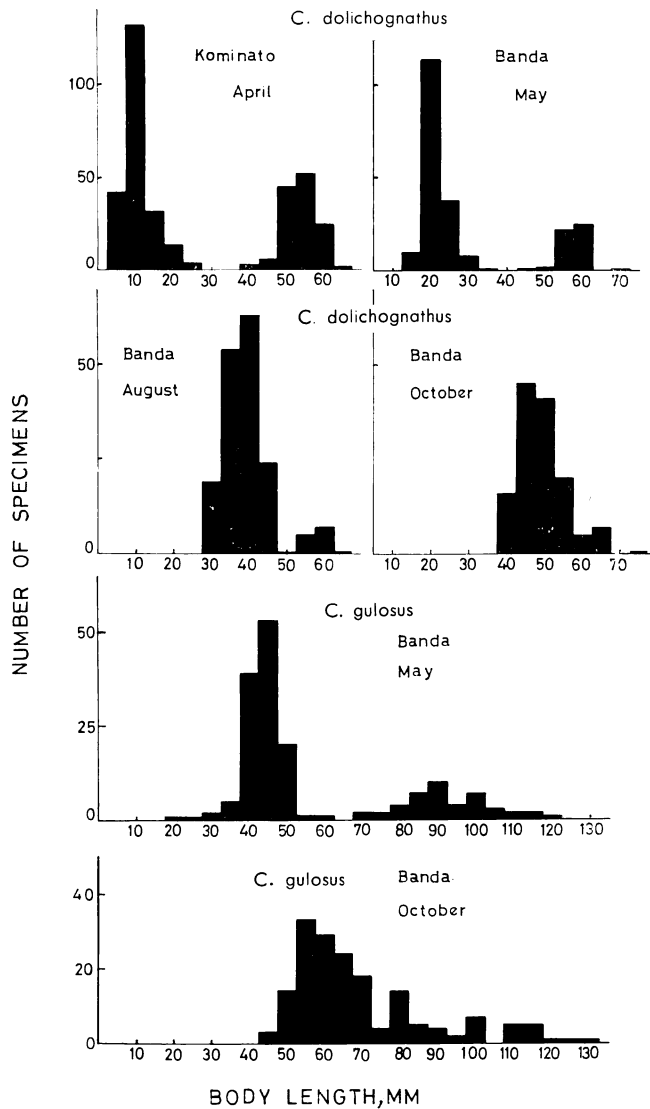


Fig. 2. Histograms showing size frequency distribution of body length (mm) in the two species of gobies collected in different months of 1967.

種の産卵場所の環境はほとんど同じで、小さな湾や入江の奥部の低潮線に近い所であった。産卵場所の底質は一般に砂や小礫が多く、そこに卵塊が付着するのに適した大小の石が散在し、大潮の干潮時には周囲は干出して、浅い潮溜りとなるような所であった。

卵は散在する大小の石の下面に1層の群となり、円形または楕円形に産みつけられているのが普通である。アゴハゼでは、例外なく石の一部が砂や礫中に埋没し、中には石の高さ2/3以上が砂礫で埋まっているものがあ

た。そして、産み付けられている石の大きさが一般に、長径20~30cmと小さいのが特徴である。一方、ドロメでは、卵塊が付着していた石のうち、比較的小さいのが1例で、他の2例では大きく、2人がかりでやっと起せるような大きな石であった。

卵の形態、卵群とその保護：両魚種の卵はともに、外形的にはほとんど同じで、卵膜は長楕円形をなし、先端から基部に向かってゆるやかに細くなり、粘着糸で石面に附着していて、通常ハゼ類一般にみられる形態であ

る。

卵膜の長短径 (12 個計測) は、それぞれアゴハゼで 3.68 mm~4.64 mm×1.11 mm~1.34 mm, ドロメでは 3.94 mm~4.88 mm×1.15 mm~1.45 mm であった。したがって、ドロメの卵がやや大きい。卵黄は鮮黄色で、発生初期の大きさは、それぞれアゴハゼで 1.0 mm×1.1 mm, ドロメでは 1.0 mm×1.2 mm で、ほとんど同じである。

石面に産み付けられた卵群の大きさは両種間で幾分かちがいがあがり、アゴハゼでは約 3 cm~6.5 cm, ドロメでは 7 cm, 12 cm, 13 cm が各 1 例ずつであった。1 卵群の卵粒数については、アゴハゼの 4 例で、それぞれ 327 粒 (卵群径 31 mm×24 mm), 446 粒 (卵群径 58 mm×45 mm), 461 粒 (卵群径 47 mm×43 mm) および 606 粒 (卵群径 58 mm×45 mm) であったのに対して、ドロメ (2 例) では 812 粒 (卵群径 74 mm×68 mm) および 1441 粒 (卵群径 121 mm×110 mm) で、前者では卵群が小さく、従って 1 卵群の卵粒数も後者より少ない傾向がある。

1 卵群内の各卵はほぼ同じ発生段階にあったことから、1 卵群は同じ雌魚によって一度に産出されるものと思われる。

卵群はいずれの場合も親魚によって保護されていることを観察したが、それが雌によってかあるいは雌によって保護されるかの判定はできなかったが、卵群を保護していた親魚は、卵の発生段階が進んでいる場合程やせほそっていた。

3. 成長および年令の比較

成長: アゴハゼを小湊と坂田で 1967 年 4, 5, 8, 10 月の各月に採集し、標本の体長分布をみると (Fig. 2), 大多数の個体は満 1 年で、満 2 年に達するものは、いても非常に少なく、その傾向は時期が進むほど強い。

また、成長経過については春にふ化した仔、稚魚は水温の高い夏から秋にかけて急速に成長し、10 月には大体成魚に近い大きさになり、満 1 年で 40~60 mm となるが、満 1 年以上生残する僅かな個体の中には最大 75 mm に達するものもあった。

ドロメは 1967 年 5 月および 10 月に坂田で採集した標本のうち (Fig. 2), 5 月の標本では、体長分布に独立した 2 つの山が明瞭に認められるが、10 月群では、当年魚に相当すると思われる山は明らかであるのに対して満 1 年以上の個体に相当する部分の山は不明瞭である。そこで、鱗による年令査定も試みたが、輪紋が不明瞭で、年令解析までに至らなかった。しかし、1 年以上生残する個体がアゴハゼよりもかなり多数で、多くのドロ

メの寿命はアゴハゼよりも概して長いと思われる。

両種について成長速度を比較すると、ドロメはアゴハゼよりも速く成長し、春に孵化した仔魚は 5 月末には 40~50 mm に、10 月には 50~70 mm に達する。そして、満 1 年ではおそらく 70~80 mm に成長し、その最大は 130 mm になる。

なお、この 2 種のハゼでは外部形態から雌雄を判定することは困難なので、この研究では性的区別なしに一緒にしてあつかった。

4. 食性の比較

1966 年 10 月および 1967 年 4, 5, 10 月に、それぞれ小湊と坂田で採集した成魚の食物組成を両種で比較すると (Fig. 3), 両種とも雑食性で、潮間帯に生息する動植物の広範囲にわたる食餌をとっている。しかし、アゴハゼの主要な食物はヨコエビ類 (Amphipoda) であるのに対して、ドロメの主要食餌はカニ類 (Brachygnatha), ゴカイ類 (Annelida), 藻類 (Algae), ヤドカリ類 (Anomura), 等脚類 (Isopoda)* およびエビ類 (Macrura) などであり、両種間に食物組成で一致する範囲は概して狭い。特に、ヨコエビ類はドロメに対して好適な餌料となりうると考えられるのにもかかわらず、ほとんどこれを捕食してない事実は注目し値する。

幼魚の食性については、1967 年 5 月に採集した標本検査では、両種ともその主要な食物がヨコエビ類である点で一致しているほかは、ドロメが広食性であるのに対してアゴハゼは狭食性を示し、幼魚期の両種間にそれほど食物内容が一致しているとは思えない。

一方、同じ 1967 年 5 月採集のアゴハゼ成魚の食性 (Fig. 3) とドロメ幼魚の食性とは非常に類似しており、ただちがっているのは、アゴハゼ成魚は腹足類 (Gastropoda) を捕食し、陸生昆虫を食っていなかったのに対して、ドロメ幼魚では前者と逆の傾向にあったことである。この研究ではドロメの浮游期稚魚をほとんど採集することができなかったために、両種の浮游初期の食物を比較しえなかった。

5. 潮間帯における分布と定着性の比較

分布: 調査した 127 個の潮溜りで採集したアゴハゼとドロメの総個体数は、それぞれ 1072 尾と 486 尾であった。そのうち、78 個の潮溜りでは両種が共存し、それらでのアゴハゼの個体総数は 841 尾で、ドロメは 447 尾であった。すなわち、アゴハゼ個体群の 78.5% がドロメと、また、ドロメ個体群の 92.0% がアゴハゼと共存関係にあったことから、両種は個々の潮溜りごとにそ

* 大部分はフナムシ (*Ligia*) である。

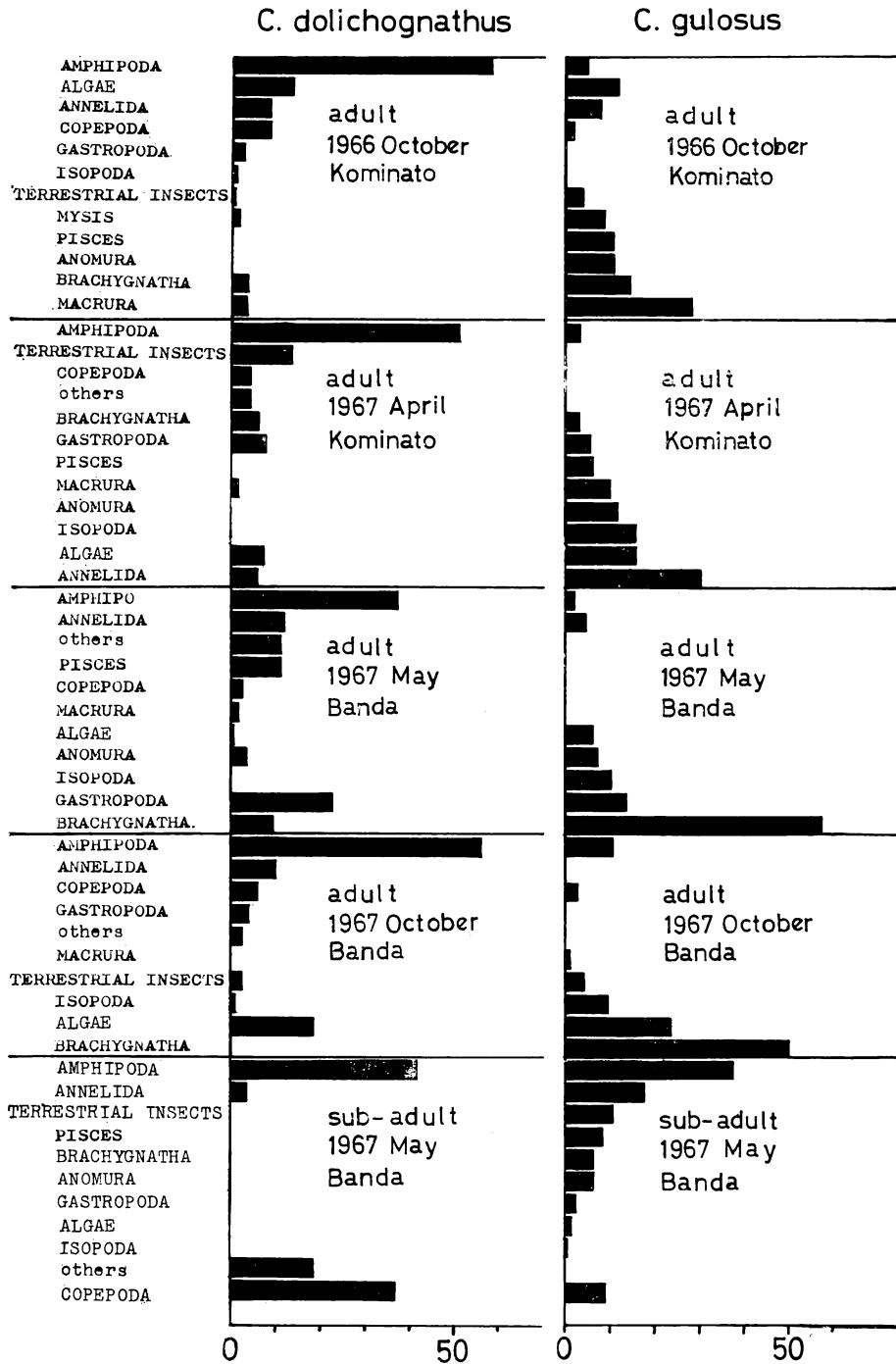


Fig. 3. Comparison of food items taken by the two species of *Chasmichthys* (150 specimens of *C. dolichognathus* and 129 specimens of *C. gulosus*), adult (*C. dolichognathus* 37.5~70.2 mm, *C. gulosus* 68.8~127.5 mm) and sub-adult (*C. dolichognathus* 17.3~34.6 mm, *C. gulosus* 27.6~53.1 mm) collected in different months at two localities. Histograms show the percentage in volume of each item in 10 stomachs examined for each lot.

Table 3. Number of individuals of the two species of *Chasmichthys* co-living in the 78 tide-pools examined at Banda, Chiba Prefecture, in 1967.

Tide-pool		Number and ratio of individuals		Total
Type	Number examined	<i>C. dolichognathus</i>	<i>C. gulosus</i>	
I	44	624 (74.3) [%]	214 (25.7) [%]	838 (100)
II	16	123 (60.3)	81 (9.7)	204 (100)
III	10	53 (67.7)	85 (32.3)	138 (100)
IV	8	41 (47.3)	67 (52.7)	108 (100)
Total	78	841 (62.4)	447 (37.6)	1288 (100)

それぞれ独立した個体群を形成しているのではなく、各潮溜りで、それぞれの種の個体群の大きさの割合はちがっていても、広く共存して生息しているといえる (Table 3).

調べた潮溜りを4類型に分けて、各類型ごとのアゴハゼとドロメの絶対数をみると、両種ともI型で最も多く、IV型で最も少なかった。しかし、各類型の潮溜りごとに両種が生息できる空(水)間*がことなるので、両種の生息密度の比較はそのままでは不合理である。すなわち、I型では、それに属する潮溜り数が最も多く、平均して容積も大きいので、生息空間は4類型中で最大であるのに対して、IV型における生息空間は最小である (Table 4)。そこで、1m³ 当りの個体密度で比較すると (Table 4)、アゴハゼはI型に最も多く生息するのに対して、ドロメはIII、IV型の潮溜りに多い傾向があり、しかも、両種の個体密度は環境条件傾斜の両端で逆転する関係にある (Table 4)。一般に、同じ潮位にある潮溜りでも、深くて大きいものは、実際の性状がより低位の潮溜り群に近くなり、反対に、浅くて小さい潮溜りはその条件がより高位の型に近くなる (Igarashi, 1959) という現象はこの両種において、明確ではなかった。

定着性： 標識実験による両種の潮溜りにおける定着性と移動状況は (Table 5)、両種間にかなりのちがいが認められた。すなわち、標識したアゴハゼ61個体のうち、1ヶ月後に、なお同じ潮溜りにとどまっていた個体数は15尾、2ヶ月後には10尾であった。ドロメでは55個体に標識して、1ヶ月後に42尾が滞留し、2ヶ月後においても34尾がなお同じ潮溜りで採集された。以上の事実から、アゴハゼは、かなり自由に潮溜り間を移動する性質があるのに対して、ドロメは一つの潮溜りに定住する傾向が強いことが明らかとなった。

以上の内容をさらに、潮溜りの類型別に比較すると、

* 各潮溜りの容量の和で表わした。

両種とも低位の潮溜り (I, II型) ほど、環境が開放的であるため、移動が著しいが、それでもドロメはアゴハゼよりも定着性が強く、固有の潮溜りから余り移動しないといえる。

論 議

両種の形態的特徴について比較した結果でも明らかのように、斑紋、胸鰭条数、縦列鱗数、鰓耙数、脊椎骨数などの諸形質に明瞭な差異がある事実から、両種は明らかに別種であることには疑問はない。さらに、両種は既往の研究 (高木, 1950; MS) によって明らかのごとく、近縁であり、形態学的には、特にここで論じない。

この研究では潮間帯というきわめて変化のある、しかも潮溜りという特殊な環境において、問題とする両種がいかにして共存、生育するかについて、上記のような種々の調査研究の結果に基づいて検討する。

自然界において、全く同じような生活習性をもつ2種以上の近縁種が同じ場所に生存するためには、彼等の生態的地位 (niche) の内容に多少の相違がない限り、共存が成立しないことは、種間競争の問題でしばしば実験、論議されてきた (例えば Gause, 1934; Odum, 1953)。これは近縁な種ほど、一般に形態的、生理・生態的特性が類似しているために、食物や生活場所など重要な生活条件をめぐって種間の生存競争が激しくなるためと解釈されている。しかし、実際に共存している近縁種のすべての事実が、いわゆる Gause の法則で説明されるとは限らず、それで、Hutchinson (1948) は、互に競争する2種も、次のような場合には共存しうるとした。(宮地, 他 1961 より引用)

1) 外的な環境要因が強く働いて、両種の個体数をもともに制限するため、環境のもつ可能性が完全には利用されない場合;

2) 環境の変動が絶えず起って競争関係が逆転する方

Table 4. Number of individuals and the population density of the two species of *Chasmichthys* in the 127 tide-pools at Banda, Chiba Prefecture collected from August to October, 1967. Each type of pool further categorized into large (L), middle (M), and small (S), with the volume of water over 1.5; 0.5-1.5 and less than 0.5 m³, respectively.

Tide-pool Type Size	I			II			III			IV			Total
	L	M	S	L	M	S	L	M	S	L	M	S	
Number examined	13	20	41 (74)	5	11	12 (28)	5	6	4 (15)	5	3	2 (10)	127
Volume of water, m ³													
Total	21.2	19.0	18.1 (58.3)	9.7	9.7	5.2 (24.6)	11.6	4.2	1.4 (17.2)	8.4	4.4	0.8 (13.6)	113.7
Average	—	—	— (0.78)	—	—	— (0.88)	—	—	— (1.14)	—	—	— (1.36)	—
Number and ratio of fishes													
Number													
<i>C. dolichognathus</i>	257	261	297 (815)	63	37	62 (162)	30	12	12 (54)	29	10	2 (41)	1072
<i>C. gulosus</i>	96	78	45 (219)	48	21	21 (90)	56	37	13 (106)	58	10	3 (71)	486
Percent													
<i>C. dolichognathus</i>	—	—	— (76.0)	—	—	— (15.1)	—	—	— (5.0)	—	—	— (3.9)	(100)
<i>C. gulosus</i>	—	—	— (45.1)	—	—	— (18.5)	—	—	— (21.8)	—	—	— (14.6)	(100)
Population density													
<i>C. dolichognathus</i>	12.1	13.7	16.4 (14.0)	6.5	3.8	11.9 (6.6)	2.6	2.9	8.6 (3.1)	3.5	2.3	2.5 (3.0)	Av. 9.4
<i>C. gulosus</i>	4.5	4.1	2.5 (3.8)	4.9	2.2	4.0 (3.7)	4.8	8.8	9.3 (6.2)	6.9	2.3	3.8 (5.2)	Av. 4.3

佐々木・服部：ハゼ科の2近縁種(アゴハゼとボロメ)の潮溜りにおける共存関係

Table 5. Result of marking experiment to test the "stay-in" habit in the tide-pool of the two species of *Chasmichthys* conducted at Banda, Chiba Prefecture from August to October, 1967. Fishes collected in the pool tagged by nylon slip, and returned to the same water, where collections were made on one and two months after marking.

Type of pool and pool No.	<i>C. dolichognathus</i>			<i>C. gulosus</i>		
	Number of fish marked	Number of marked and (total) fish		Number of fish marked	Number of marked and (total) fish	
		One month	Two month		One month	Two month
I, B-112	11	2 (6)	0 (8)	2	2 (2)	1 (2)
" , B- 60	7	0 (5)	0 (3)	3	3 (4)	2 (3)
" , B-103	7	1 (3)	1 (5)	5	3 (3)	3 (4)
Total	25	3	1	10	8	6
II, B-225	11	3 (9)	2 (8)	3	1 (2)	0 (2)
" , B-241	3	0 (3)	0 (2)	4	3 (3)	3 (4)
" , B-251	1	1 (3)	0 (6)	10	7 (8)	5 (9)
Total	20	4	2	17	11	8
III, B- 55	2	0 (3)	0 (4)	3	3 (4)	3 (5)
" , B-220	4	2 (3)	2 (6)	5	5 (5)	3 (6)
" , B-240	3	1 (4)	1 (5)	4	2 (3)	2 (3)
Total	9	3	3	12	10	8
IV, B-250	0	0 (1)	0 (1)	2	2 (2)	2 (2)
" , B-305	1	1 (1)	1 (1)	10	8 (8)	7 (7)
" , B-301	6	4 (5)	3 (4)	4	3 (3)	3 (3)
Total	7	5	4	16	13	12
Grand total	61	15	10	55	42	34

向へ動き、一定の平衡がえられない場合、である。したがって、近縁な2種の共存関係がどのような仕組みで実際に成り立っているかを解明するためには、Hutchinsonの理論も含めて、種間競争の内容を詳細に知る必要がある。

潮溜りのような特殊な条件には、主としてその場所の潮汐周期に関連のある環境要因が強く働く特徴があるが、一方ではそれらの環境要因に、各潮溜りの垂直的位置による連続的な傾斜構造がある (Igarashi, 1956; Connel, 1961) ことも、十分考慮する必要がある。アゴハゼとドロメは、かつては同一種であると考えられたほど、形態学的に近縁であるのみでなく、生活様式においても非常に類似しているにもかかわらず、環境傾斜のある潮溜り群の全体にわたり共存している事実は、種間競争の問題として考察する価値がある。

まず、生殖生態において、産卵期については今回の調査でも Nakamura (1936) の報告通り、両種間にあまり大きなちがいは認められなかった。しかし、Nakamura

(前出) も述べているように、産卵場所の条件は2種間に、かなり大きな相違があり、アゴハゼが卵を産みつける石は一般に小さく、しかもその石は半ば以上が埋没しているのに対して、ドロメは大きな石に産みつけることは、成魚や卵群の大きさのちがいにも関係があると思われるが、環境要因の急変に対する卵群の安全性に相当大きなちがいが両種間にあることが当然推察される。このような相違がそれぞれの種の生存に対してどの程度の意義があるかについては判然としないにしても、少なくとも、両種間には卵を産みつけるのに適当な条件の石の取り合いはあまり起らないと思われる。

生息場所が潮溜りに限定されると、食物となる生物の質や大きさなどに大きな制約が生ずる場合が多く、したがって個体あるいは種間に食物をめぐる競争が起りやすいことは当然推測される。アゴハゼとドロメの場合には、産卵場所が限定され、しかも、産卵期がほとんど一致しているので、浮游期の仔、稚魚の食性は両種の繁殖に重要な関係があると思われる。

一般に、産卵期や産卵場、卵の大きさなどに大きなちがいが無い場合には、たがいに仔、稚魚の微生所 (microhabitat) をちがえることによって、異種群の、同じ食物をめぐる競争を少なくする自然の仕組みが、河川の中流域にすむオイカワとカワムツの共存関係で知られている (水野, 他, 1958; 名越, 他, 1962). Nakamura (1936) によれば、アゴハゼとドロメの浮游仔、稚魚は下部潮間帯から漸深帯の同じような場所を生所とするが、アゴハゼは岸辺の 30 cm 以深の砂底水域に群泳するのに対して、ドロメは水深 1~2 m 以深の藻場に多く生活することが報告されている。環境が開放系であれば、両種の仔、稚魚は上記のごとくすみわけによって共存することが可能と考えられるが、閉鎖系に近い高位の潮溜りにおける両種の幼魚はその主要な食物がヨコエビ類である事実から、両者間にはかなりはげしい食物競争があると推察される。この場合、前述のように、ドロメはアゴハゼよりも広食性である点で、両種の食物競争は緩和されていると思われる。さらに、実際には、ドロメはアゴハゼよりも速く成長するから、仔、稚魚期には重大な関係がある食物の大きさに対する両種幼魚の食物選択性と多様性の相違によって両種群の共存が有利となること、しかも同一潮溜り内でも、アゴハゼはドロメよりも早い時期にほぼ完全な底生生活に移行するために、垂直的な弱すみわけなどの現象が加わって、食物競争が一層緩和され、両種の幼魚が同じ潮溜りに生存することが可能となっていると思われる。

次に、両魚種の成魚の食性について Nakamura (1936) と Suyehiro (1942) によれば、全く同一であるとしているが、両氏はアゴハゼとドロメの消化管内容物を食物ごとに記録しただけで、それぞれの食物の種類を量的に調査していないため、食性を比較するうえにははなはだ不適當である。さらに、Suyehiro (前出) は両種の食性上の特徴が種内の共喰いにあると述べているが、この研究では両種とも魚をほとんど捕食しておらず、消化管内容物としてメジナ稚魚が稀にみられた点で、Suyehiro (前出) の結果とはちがっている。

すでにのべたように、両種の成魚の食性は著しくちがっている (Fig. 3), 両種の成魚間の食物競争は弱いと考えてよい。このように sympatric な近縁種が食物の異なることによって共存可能な例は多くの報告によって知られている (Lack, 1945; 水野, 他, 1958; Gee and Northcote, 1963). ただ、ここで特に注目したことは、アゴハゼの成魚とドロメの幼魚が非常に類似した食性である事実で、このことは両者間にかなり激しい食物競争の起る可能性が推測される。しかし、実際には、アゴハ

ゼの大多数は満 1 年で死亡し、さらに長く生存する個体は非常に少ないから、かりに両者間の食物に強い競争関係があるとしても、それはドロメの個体群の大きさに著しい影響を及ぼすとは考えられない。なお、餌料生物の潮間帯における垂直的な密度分布を調べ、それとアゴハゼおよびドロメの密度分布とを比較検討すれば、より分析的な結果がえられるだろう。前にのべたように、潮溜りは潮間帯における特殊な環境を作っており、主な環境要因の変動は垂直的な位置によって生ずる溜水交換の度合に関係しているの、その環境の変化は連続的に一つの傾斜構造を持っている。例えば、I 型に属する潮溜り群と IV 型に属する潮溜り群とはその性質が著しく異なり I 型に属する潮溜りは孤立時間が短かく、多くの時間は海面下に没して海洋の一部となっている。一方 IV 型の潮溜りは孤立時間が非常に長く外洋水が浸入することはめったにない。前者は開放系の環境により近く、後者は閉鎖系の環境により近いと考えられる。アゴハゼとドロメの潮間帯における垂直的な密度分布をみると、アゴハゼは I, II 型の潮溜りで単位空間当りの個体数が多く、III, IV 型の潮溜りでは少ないのに対して、ドロメは逆に III, IV 型潮溜りに多く、I, II 型潮溜りで少なく、環境条件傾斜に対して両種の個体群密度は両端で逆転している。このような両種の潮間帯における密度分布の相違は両種間に幾分かの生態的適合度の相違が存在することを示している。また、アゴハゼは個体の移動がはげしいのに対して、ドロメは同一の潮溜りに長く定住する傾向が強いことは、潮溜りの垂直的な位置に対する両種の選択性の相違とも関係があるように思われる。このように、環境条件傾斜の全域にわたって両種の分布が幅広くになっていることから、両種間に種間競争が存在しないと判断することは早計であろう。各潮溜り内で両種、あるいは、どちらか一方の種がなわばりを作り、相互に競争関係にあるとも考えられるからである。この場合には、体は大型で、個体数が少なく、しかも同一潮溜りに長く定住する傾向の強いドロメが、なわばりを持つことが考えられたが、実際に幾つかの潮溜りを観察した結果、そのような、なわばり制は認められなかった。また、食性が基本的に異なることから、なわばり制は存在しないであろうと思われる。

森下 (1961) は一地域内の無機環境要因の傾斜に応じて、生活様式を同じくする数種の動物が種間競争の程度に応じて、その地域をすみわける場合を模式化して示した (Fig. 4). それによれば、もしも、空間や食物に対する種間の競争が激しければ、両種 (A, B) は完全にすみわけて (Fig. 4, a''-b''), 移行空間はできない。反対

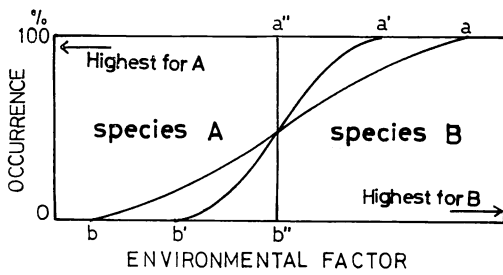


Fig. 4. Theoretical curves to show the rate of co-existence of the two species of animals in a given habitat; occurrence of species calculated as $(100 \times \frac{B}{A+B})\%$; environmental factor or factors expressed qualitatively as required; a-b, no competition between the two, a'-b', certain competition existing, and a''-b'', no co-existence permitted. (after Morishita, 1961)

に、種間競争がほとんどない場合には、各種はそれぞれの生理的特性に応じて最適条件の場所から遠ざかるに従い密度を減じ、それぞれの場所の密度の比率は幅広い地域にわたって漸次的に変化する (Fig. 4, a-b)。さらに、種間競争があっても、その程度が大きくなければ両種の分布関係は上記2例の中間的狀態 (Fig. 4, a'-b') をとるであろうと述べている。また、Odum (1953) も、近縁種あるいは生態的に類似した種間の競争において、森下とほぼ同様なことをいっている。

そこで、森下の模式図をこの研究であつかったアゴハゼとドロメの分布にあてはめてみると (Fig. 5)、潮溜りの環境条件傾斜に対する両種の分布関係は森下の言う a''-b'' のようにはならず、a-b か、あるいは a'-b' 線に近い関係にあるといえる。このことは両種の種間競争の内容が、一方の種が他方の種の共存を全く許さないほどきびしい関係ではないことを意味している。すなわち、アゴハゼとドロメは潮溜りのような制約された閉鎖水域

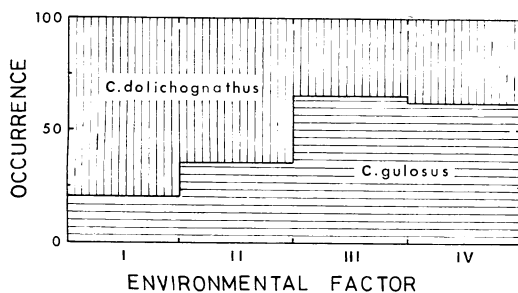


Fig. 5. Tide-pool preference of the two species.

においても、それぞれの種に対して生存上重要と思われる生態的条件に幾分づつかのくいちがいがあるので、種間の生存競争が仮にあっても、相手の種の共存を許さないほどきびしい関係にはないか、あるいは Hutchinson (前出) の提出した、種間競争を含んだ共存も幾分あって、両種が同じ潮溜りに生存を続けることが可能となっ

ているといえよう。両種が共存するときにおこる競争のなかで、最も重要な条件と思われる食物上の競争が、浮游仔、稚魚期における微生物のちがいや、両種の成長速度と底生生活への移行期の相違によって生ずる競争の軽減、さらに成魚の食性の大きなちがいなどは、両種の共存に基本的な根拠をなしていると思われる。

文 献

- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42(1): 710-723, figs. 1-5.
- Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. Williams & Wilkins, Baltimore: i+ix, 1-163, figs. 1-40.
- Gee, J.H. and T.G. Northcote. 1963. Comparative ecology of two sympatric species of dace (*Rhinichthys*) in the Fraser river system, British Columbia. J. Fish. Res. Bd. Canada, 20(1): 105-118, figs. 1-9.
- Igarashi, S. 1959. On the relationship between the environmental conditions of tide pool and the *Tigriopus* populations. Bull. Mar. Biol. Sta. Asamushi, Tohoku Univ., 9(4): 167-171, figs. 1-6.
- 片田 実. 1951. 潮位によって潮間帯を細分する試み. 生態学会報 2(1): 9-12, figs. 1-4.
- 今野敏徳, 他. (未発表). 潮溜り総合調査中間報告 (プリント). 東京水産大学水産生物研究会短報 11(1-2): 1-109.
- . (未発表). タイドプールにおける海藻の遷移とそれに伴う生産量の変動について. (プリント).
- Lack, D. 1945. Ecology of closely related species with special reference to cormorant (*Phalacrocorax carbo*) and shag (*P. aristotelis*). J. Anim. Ecol. 14: 12-16.
- 松原喜代松. 1955. 魚類の形態と検索, I-III. 石崎書店, 東京: 1-1605, figs. 1-536, pls. 1-135.
- 宮地伝三郎, 他. 1961. 動物生態学. 朝倉書店, 東京: vi, 1-536. figs.
- 水野信彦, 他. 1958. 川の魚の生活 (I). 京大生理生態業績, 81: 1-48, figs. 1-13.
- . 1961. ヨシノボリの研究 (I). 生活史の比較. 日本水産学会誌, 27(1): 6-11, figs. 1-2.
- 森下正明. 1961. 動物の個体群, 動物生態学 (宮地伝三

- 郎ら共著). 朝倉書店, 東京. 163-262, figs. 3.1-3.58.
 名越 誠, 他. 1962. 川の魚の生活 (III). 京大生理生態業績, 82: 1-19, figs. 1-11.
 Nakamura, S. 1936. Larvae and young of fishes found in the vicinity of Kominato, II-VI. J. Imp. Fish. Inst., 31(2): 131-166, figs.
 Odum, E. P. 1953. Fundamentals of ecology. Saunders, Philadelphia. 京大生態学研究グループ訳, 1956. 生態学の基礎. 朝倉書店, 東京: i-xi. 1-432, figs. 1-119.
 Suhehiro, Y. 1942. A study on the digestive system and feeding habits of fish. Jpn. J. Zool., X(1): 1-303, figs. 1-190, pls. I-XV.
 高木和徳, 1950. ハゼ科魚類の舌咽骨に見られる系統について. 魚雑., 1(1): 37-52, figs. 1-3.
 ———. 日本水域におけるハゼ目魚類の比較形態, 系統, 分類, 分布および生態に関する研究 (MS). 1-273, figs. 1-47.
 田中茂穂, 他. 1933. 有用有害観賞水産動植物図説. 大地書院, 東京: I-XXX, 1-607, figs.
 Tomiyama, I. 1936. Gobiidae of Japan. Jpn. J. Zool., 7(1): 37-112, figs.

(水産庁遠洋水産研究所, 静岡県清水市折戸 1000・東京水産大学増殖学科, 東京都港区港南 4 丁目)

Summary The sea gobiid fishes *Chasmichthys dolichognathus* (Hilgendorf) and *C. gulosus* (Guichenot), both common tide-pool species ranging from Japan to the southern Korea, were studied on the morphological and ecological specificities including spawning, growth, age, food preference, population density, rate of co-existence, "stay-in" habit, etc. Special attention was called to the problems of interspecies competition in the tide-pool. The studies were conducted selecting about 130 tide-pools located on the tidal zone at Kominato and Banda, Chiba Prefecture in 1966 and 1967, and nearly 2,000 specimens were collected.

These two species of gobies, which have often been treated as a same species due to their closeness in external characters and habitat, were well distinguished by the pectoral ray counts, number of vertebrae and gill-rakers (Table 2), and the color pattern both in the young (Fig. 1) and adult. The age of maturation (full one year), spawning season (January to May with peak in February and March), spawning habit, and eggs were not well specified by the two species, but the egg-mass of *C. dolichognathus* was found consisting of 300 to 600 ova against 800 to 1,400 of *C. gulosus*. The age of these gobies, tested by size frequency (Fig. 2), but not by ill-defined circuli on the scales, was believed to be usually one year in *C. dolichognathus*, which

grows to 75 mm in body length, but, with some reserves, two or more years in *C. gulosus*, of which the maximum size of 130 mm was noted. The float-up young of the two species were observed in the same waters of lower littoral and sub-littoral zones where the micro-habitat preference was believed working. The young of the two species enter into tide-pool and find their normal habitat there, but food preference developed at this stage. The food items taken by the adult of *C. dolichognathus* were found nearly identical with those of the young of *C. gulosus*, but such apparent food competition was thought compensated by the different age (or size) composition in the population of the two species. A significant difference of the two species was found in their food preference when they attained adult size, namely, *C. dolichognathus* heavily depends on amphipod crustaceans, whereas *C. gulosus* shows wide range of food items including macruran, anomuran and isopod crustaceans, sea-weed, etc. (Fig. 3). This fact, among others, was believed to be the most significant ecological factor to permit the co-existing of the two species in the same habitat.

The ecological specificity demonstrated by the two species was also found, but in lesser extent, in their preference of different tide-pools as the usual habitat. It was observed (Table 3) that the two species usually share the same pool water, but *C. dolichognathus* outnumbers the other species in the community, regardless of the types of pools which were categorized into four entries (Table 1). The significant fact was that *C. dolichognathus* preferred the tide-pools of types I and II (90%) to those of the types III and IV (10%), whereas, *C. gulosus* inhabited in those of the types I and II (60%) and III and IV (40%) (Table 4). The test of "stay-in the pool" habit by marking and recapture of the fishes (Table 5) revealed that only 20% of *C. dolichognathus* remained in the same pools after the two months, and 60% of *C. gulosus* after the same period. It is, however, admitted that for both species the "stay-in" habit varied by the types of tide-pools, namely the higher the level of pools located the higher their extent to remain in the same pool. In conclusion, the two species of gobies, which developed in the limited surface of tidal zone, are able to co-exist successfully on rocky shore through ecological isolation particularly ascribed to food and habitat preference (Figs. 4 and 5).

(Far Seas Fish. Res. Lab., Fish. Agency, 1000 Orido, Shimizu, Shizuoka Pref., and Tokyo Univ. Fish., 5-7, Konan 4, Minato-ku, Tokyo)