

ウナギの磁気感覚と磁気コンパス定位に関する研究

Studies on the magnetosensitivity and magnetocompass orientation in the Japanese eel

Anguilla japonica

2006年

西 隆昭

目 次

第1章 序論	1
1-1. 研究の背景と目的	1
1-2. ウナギの回遊生態の概略	2
1-3. 地磁気の要素と変動	3
1-4. 磁力測定原理	5
1-5. 図表	8
第2章 魚類の磁気感覚と生体磁気コンパスに関する既往知見	10
2-1. 生体磁石の発見と磁気コンパス説	10
2-2. 各種魚類における生体磁石の存在	11
2-3. 行動実験による磁気感覚の証明	12
2-4. 図表	16
第3章 ウナギの磁気感覚	18
3-1. 材料と方法	18
3-2. 結果	21
3-3. 考察	22
3-4. 図表	25
第4章 無嗅覚化処理による磁気感覚破壊の検証	32
4-1. 材料および方法	33
4-2. 結果	34
4-3. 考察	35
4-4. 図表	37
第5章 黄ウナギの磁気コンパス定位	46
5-1. 材料と方法	46
5-2. 結果	50
5-3. 考察	51
5-4. 図表	55
第6章 シラスウナギの磁気コンパス定位	64
6-1. 材料と方法	64
6-2. 結果	65
6-3. 考察	66
6-4. 図表	69
第7章 総合考察	73
7-1. 図表	78
要 旨	81
謝 辞	85
文 献	86

第1章 序論

1-1. 研究の背景と目的

黄ウナギ（未成魚ウナギ）の漁獲生産量は年々減少し 1960 年には約 2,865 t であったが、2000 年には約 765 t とさらに減少している。

日本におけるウナギ *Anguilla japonica* の養殖は明治時代に盛んになった。当時は全長 15 cm 程度の幼魚を種苗として養殖を行った。シラスウナギが商業的に捕獲され種苗として用いられ始めたのは、大正時代後期からであると思われる（静岡県水試浜名湖分場、<http://www.orange.ne.jp/~ulotto/unagi.htm>）。養殖生産量は 1960 年の 6,152 t が 1990 年には 38,865 t にまでになって順調に伸びた。しかし以後は、減少し 2000 年は 24,118 t そして 2002 年には、21,112 t と 1990 年の 54% まで落ち込んでいる（農林水産省統計情報部，2002；2004）。養殖生産量の減少の原因は、シラスウナギの捕獲量の減少が大きいと言われている（廣瀬，2001）。近年のシラスウナギの捕獲量の減少はヨーロッパウナギ *A. anguilla* やアメリカウナギ *A. rostrata* にも共通する現象である（Dekker, 2003; Casselman, 2003）。東アジアのウナギではその原因のひとつとして長期的な遺伝子多様性の減少が疑われている（Tseng *et al.*, 2003）。

約 40 年にわたってウナギ養殖種苗の確保のために、シラスウナギの人工種苗生産の研究が行われている。最近にいたって水産総合研究センター養殖研究所は世界で初めてシラスウナギの人工生産に成功して黄ウナギの段階まで飼育した（農林統計協会，2005）。まだ研究は途上段階であるが、この成功によってウナギの初期生活史に関する生物学的な知見の蓄積が急速に進むことが期待される。さらに、諸研究機関の永年の努力が知識として集積され始め、海洋調査によってウナギの産卵場が特定されるに至り（Tsukamoto, 1992; Kimura *et al.*, 1994; Tsukamoto, 2006）、ウナギの生態研究が新しい段階に入ったといえる。

シラスウナギの捕獲量の減少がウナギ資源の減少によるものであれば、適正な資源管理が必要となり、資源管理には対象種の生態を知ることが不可欠である。ウナギ属魚類の生活史の理解のための大きな課題は、ウナギ属魚類の海洋における回遊のメカニズムを解明することである。その解明はウナギ属魚類の生態理解に貢献すると考えられる。本研究は、ウナギは地磁気情報を手掛りにして産卵回遊を行うという作業仮説のもとに、ウナギが地磁気感覚をもつことと、磁気コンパスによって定位が可能であることを明らかにしたものである。

1-2.ウナギの回遊生態の概略

魚の回遊の研究にテレメトリの技術が取り入れられたのは1950年代から1960年代にかけてであった (Jones, 1959; Stasko, 1971)。それまでの魚類回遊の研究は漁獲データを基に行われていた。そのために、漁獲データは魚の分布・移動よりも、漁獲努力量の分布を示しているとの批判や、研究が商業的に重要な魚種に限られるという問題があった (Leggett, 1977)。ウナギの回遊についても、商業的な需要がもつばら沿岸で捕獲されるシラスウナギと黄ウナギ (下りウナギを含む) であったため、外洋回遊の研究に必要なデータは限られていた。しかし、近年になって、回遊研究を目的としたウナギ仔稚魚の採集が精力的に行われて、ウナギの初期生活史の移動回遊についての知見が目覚ましく蓄積されてきた。

ウナギの仔魚は透明な柳の葉状でレプトセファルスと呼ばれる。これまでの産卵場調査で得られたすべてのレプトセファルスの採集記録と海流データ、および海底地形図の検討より、ウナギの産卵場はマリアナ諸島の北西約 200 マイルの地点にある3つの海山であろうと推定された (Tsukamoto *et al.*, 2003)。これら3つの海山が含まれる西マリアナ海嶺は、古代の火山が南北に長く連なった高い海底山脈である。塚本 (1996) は「ウナギがもし黒潮から小笠原海流に乗って南下するとすればこの海嶺は旅の道標として何らかの役割を果たすものと考えられる。またこの海嶺には、これに沿って地磁気や重力の異常を生じている可能性がある。ウナギには磁気感覚があるといわれているので、海嶺の磁気異常を頼りに南下する可能性もある。」と示唆的な記述をしている。さらに、レプトセファルスの耳石の日周輪から孵化日を推定した研究により、ウナギの産卵期は4月から11月 (ピークは7月) で、しかも新月の日に同期して一斉に産卵することが明らかになった (Tsukamoto, 1990)。さらに Tsukamoto (2006) は産卵場をマリアナ諸島西方海域とほぼピンポイントに特定した。

ウナギのレプトセファルスは北赤道海流に乗って西方に漂流し、フィリピン沖で黒潮に乗り換えて北上しながら変態してシラスになる (Kimura, 2003)。松井 (1959) は「ヨーロッパウナギは接岸移動中沖合で変態するが、ニホンウナギは必ず沿岸で行われ、変態直後のものが遡河する」と記載したが、海洋調査によるウナギのレプトセファルスとシラスの採集地分布は黒潮内での変態を示している (Tsukamoto and Umezawa, 1990 ; Tsukamoto *et al.*, 2003)。琉球列島および日本列島にそって北東に流れる黒潮を離脱したシラスは中国、台湾、朝鮮半

島、および日本の沿岸へと移動する。この恒流からの離脱と向岸移動はシラスウナギの能動的行動と考えられている（塚本、1996; Otake, 2003）。

一般に、ウナギの生活史は以下のように理解されている。シラスは河川に入って、表皮に黒色素を沈着させてクロコとなり、さらに黄ウナギへと成長し、銀ウナギと呼ばれるまで成長し、降河して産卵場を目指して外洋を産卵回遊する。しかし、実際にはウナギには、このような生活史を送るもの以外に、回遊経路の異なる2つの生活型が存在する。沿岸に来遊した後に、河川を遡上せずに一生海で生活する生活型、および、海と陸水の間を出入りしながら成長する生活型である（Tsukamoto and Arai, 2001; Jessop *et al.*, 2002; Tzeng *et al.*, 2000; Tzeng *et al.*, 2002）。このことは、ウナギ(*A.japonica*)以外の2種 (*A. anguilla*, *A. rostrata*) についても共通している。Tsukamoto *et al.*(1998)はこのうち2番目の生活型のグループが、もっぱら、再生産に貢献していると推測している。

クロコは河川遡上から定住生活に移行する過程で、なわばり性が発達して穴居生活を始める（Chiba *et al.*, 2002）。この生態変化の時期（性決定時期）に養殖場で集団飼育するとストレスホルモンの分泌が多く、それが雄への分化を促進し、ほとんどの個体が雄になる（Chiba *et al.*, 2002）。このような定住性の生活様式はヨーロッパウナギでも知られている（Laffaille *et al.*, 2005）。

東シナ海や日本沿岸から出発したウナギ親魚が産卵場に至る経路に2通りの可能性が考えられている。松井（1972）によると、その一つは、東シナ海から出発した親魚は表層を流れる強大な黒潮を避け、逆に深層流を利用して東南方向へ回遊するという仮説である。他の経路は、黒潮を利用した省エネ経路説で、黒潮の中を一旦北上したあと、東経145°付近を南下する小笠原海流に乗り換え、マリアナ諸島西方の産卵場へ至るというものである（塚本、1996）。しかし、これらの仮説の検証はまだされていない。

1-3. 地磁気の要素と変動

地球は磁気で覆われており、太陽風から地球上の生物を守っている。よく知られているように中低緯度では磁石のN極はほぼ北を指す。磁石のN極は他の磁石のS極に引かれる。すなわち、地球は大雑把に見て北がS極、南がN極になっている。発生原因は、W.H.エルサッサーやE.C.ブラーらによって提唱された、地球の外核（溶解した鉄を主成分とする）における流動によると考える地磁気ダイナモ理論によって地球外殻に流れる電流であるとされているが（力武、1974）、地磁気の永年周期（後述）の解析から地磁気ダイナモに核外からのエネ

ルギー供給も考えられている (Yamazaki and Oda,2002)。

近年の地磁気の研究は地磁気観測衛星による連続観測、実験室でのダイナモ実験、2次元・3次元コンピュータシミュレーションによる地磁気の発生と変化の機構の研究成果はめざましく、それらの概略が Glatzmaier and Olsen(2005)によって報告されている。動物の地磁気と回遊の視点から興味深いのは、コア・マントル境界の地磁気の強度分布が斑状であることである。さらに、ほとんどの磁束が地球コアの南半球から出て北半球に入っているが、一部の領域ではそれが逆になっている逆磁束斑が多数存在し、過去20年間の間にも逆磁束斑の規模が顕著に変動し、さらに新しい逆磁束斑が発生している。コア・マントル境界のこの現象は地表磁気の反転をももたらす大きな影響力があり、斑状の地磁気強度分布は動物の磁気地図の形成には好都合と思われるが、逆磁束斑の顕著な変動は動物の永続的な磁気コンパス回遊に有利に働くとは思えない。

地磁気の強さはT (テスラ) という磁束密度の単位であらわすが、地磁気は微小なので1 Tの 10^{-9} であるnT (ナノテスラ) であらわす。他に Wb/m^2 やG (ガウス) が用いられることがあるが($50,000\text{nT}=0.5\text{G}$)、国際単位系ではTを採用している。

$$1 \text{ nT} = 10^{-9} \text{ T} = 10^{-9} \text{ Wb/m}^2 = 10^{-5} \text{ G}$$

地磁気は強さと向きをもつベクトル場であり、その向きは低緯度ではほぼ北向きで水平に近いが、高緯度では鉛直に近くなる。そのため水平成分は概して低緯度で強く、高緯度で弱くなっている。地磁気の表現には次の要素が使われる：全磁力 (強さ)、北向き成分、東西向き成分、下向き成分、水平成分、偏角 (真北から東西向きの角度)、伏角 (水平面から下向きの角度)。一般に3次元ベクトルを記述する場合は全磁力、偏角、伏角の3要素が使われている。全磁力の強さは地表で23,000–61,000 nTくらいで一般に低緯度で弱く高緯度で強い。日本周辺の全磁力の強さは45,000-50,000 nT、水平成分の強さは20,000-35,000 nTで偏角は北ほど大きく西に5-10°偏り、鉛直成分の強さは35,000-40,000 nTで伏角は40-60°である。

ウナギが回遊するマリアナ諸島西方沖からフィリピン東方そして黒潮が流れる日本近海での地磁気の水平成分は東経125°線の北緯20°で36,100 nT 北緯30°で33,250 nT、一年間の変化は-10~-20 nT、偏角は0~5°西偏である (国立天文台, 2005)。

地磁気は地球の内部や太陽など外部の活動によって変動する。太陽活動が原因の磁気嵐では、一般に、時間スケールは1日から数日、変動振幅は大きなも

ので 100–500 nT 程度である。また、1995 年 10 月大分県九重硫黄山における噴気前後の全磁力変化量は最大で 200 nT を超えた（橋本他、2002）。

地磁気には永年変化と呼ばれる長期変化もある。京都大学大学院理学研究科付属地磁気世界資料解析センター資料によると、羅針盤を持って航海するヨーロッパ人が日本を訪れるようになって以降の日本のデータを見ても、わずか 300 年くらいで 14° も変化した。いまわが国の偏角はどこでも西偏になっているが 200 年以上前は東偏になっていた。古磁気学的な手法で調べた地磁気は、過去 7,600 万年の間に 171 回の方向反転（地球の N 極と S 極との入れ替り）があり、最も新しい反転は約 70 万年前であったと推測されている。地磁気は水平成分だけでなく鉛直成分も永年変化をする。海底における電磁気時間変化の長期観測を北西太平洋海盆において測定した結果では、2001 年から 2003 年の 2 年分の地磁気北向き成分は +5 nT/y、東向き成分 -5 nT/y、鉛直下向き成分 +28 nT/y の永年変化を示す事が分かった（藤、浜野、2005）。すなわち、全磁力変化に見られていた増加傾向の殆どは、地磁気鉛直成分の増加に依るものである。

ウナギ属魚類は約 1 億年前の白亜紀後期に現在のインドネシア付近に起源し、その後分布域を広げたと考えられた（Aoyama *et al.*, 2001）。白亜紀中頃は 2,000 万年ほどの間地磁気はずっと現在と同じ向きで逆転のなかった期間があるとされ、興味深い。この起源説には異論があり、Minegishi *et al.* (2005) はウナギ属の起源はアフリカ東岸ではないかと示唆している。ウナギ目の中でみると、沿岸域付近に産卵場をもつ陸棚種と斜面種が系統的に古く、外洋域に産卵場をもつ降河回遊種と外洋種は系統的に新しいことが分かっている（Inoue *et al.* 2004）。ウナギが分化した時期は明らかでないが、地磁気の永年変動と上述の逆磁束斑の顕著な変動の地表への影響を考えると、ウナギが磁気コンパスあるいは磁気地図を持つとしてもそれらは種分化時に獲得され遺伝的に固定されたものであるとは考えにくい。

1-4. 磁力測定原理

現在の地磁気測定では、半導体のホール効果を利用して磁気を測定する「テスラメータ」、原子核の共振周波数が磁気によって変わることを利用した「プロトン磁力計」、そして励磁コイルに対する出力コイルの信号が磁気の影響を受けることを利用して磁気を測定する「フラックスゲート型磁力計」（グラジオメータ）が使われている。プロトン磁力計は磁界の強さを精度よく求められるが磁界の向きはわからない。これに対してフラックスゲート型はプロトン磁力計

に比べて感度は劣るが磁界の強さだけでなく向きを求めることができる。磁力計の測定範囲は、テスラメータが地球磁気の強さ、フラックスゲート型磁力計とプロトン磁力計は地磁気変動までであるが、性能の高いテスラメータは150-7,500 nTの範囲まで測定できるので、概略の地磁気変動レベルの測定にも利用できる。

テスラメータ：ホール効果とは電流磁気効果の一種で、電流および磁束密度の大きさとそれらのなす角度に依存して、電流ベクトルと磁束密度ベクトルによってつくられる平面の法線方向に電界が発生する現象である。テスラメータは通常、金属または半導体に電流の方向と垂直方向に磁界を加えてこの電流と磁界の両方に垂直な方向の電圧をホール起電力として測定する(Fig. 1-1)。

プロトン磁力計：プロトン磁力計の測定原理は核磁気共鳴を応用したものである。プロトン（水素の原子核）はスピンを持っており、スピンの軸方向に磁力線が発生している。外部の磁気がないとスピンはランダムな方向を向いているが、外部から磁気が作用すると各スピンはこの外部磁気と同じ方向に向きをそろえようとする。ただし、個々のスピンは外部磁気の方を中心にしてスピンの方向と直交する磁気の強さに比例した周波数で回転する。これをラーモア歳差運動（傾いて回っているコマの心棒に見られる円錐運動「コマのみそすり運動」と同様）と呼ぶが同じ周波数の電磁波をあてると電磁波は吸収される。実際には非磁性の容器に水素原子を含んだ灯油または純水を満たし容器の周囲にドーナツ状の鉄心に電線を巻いたトロイダル型コイルを置いたセンサを使い、直流電流による励磁をする。灯油中のプロトンは回転運動をするが励磁を急にきいても、そのまま回転運動をつづけコイルに微弱な電圧を誘起するので、これを増幅して周波数カウンターで計測する。励磁、停止、増幅は交互に行う(Fig. 1-2)。

フラックスゲート型磁力計：この磁力計のセンサは、高透磁率磁性材料で出来たコアに、一次及び二次コイルが巻かれたものである。一次コイルに交流を流すことによってコアを励磁し、外部の直流磁界によって生じる2次側の出力電流の変化から磁界を求めるのが一般的原理である。

以上のように、物理的な現象を利用した測定機で磁気のベクトルを電氣的に高精度で測定することが可能である。一方、生体磁気コンパスの正体はマグネタイトが磁気検出器で、磁気変化に伴うマグネタイトの回転や歪みが神経系に伝達される仕組みが考えられているが、まだ実証されていない。鳥では磁気コンパスに視神経系が関与することが分かって以来、マグネタイトを介さない磁気コンパスが提唱されている(Nemec *et al.*, 2005)。生体に重要なカルシウムイ

オンやナトリウム、カリウム、リン、リチウムなどの荷電粒子が、電磁波のエネルギーを吸収して螺旋運動し、イオンが細胞膜から流出することを考えると、マグネタイトを介さない磁気コンパスの可能性は否定できない。

1-5. 図表

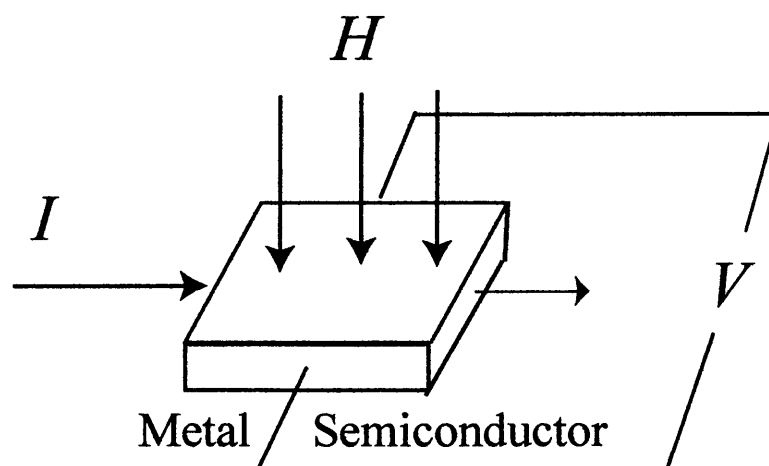


Fig. 1-1. Principle of magnetic field detection by Hall effect.
 I : electric current, V : induced voltage, H : magnetic field

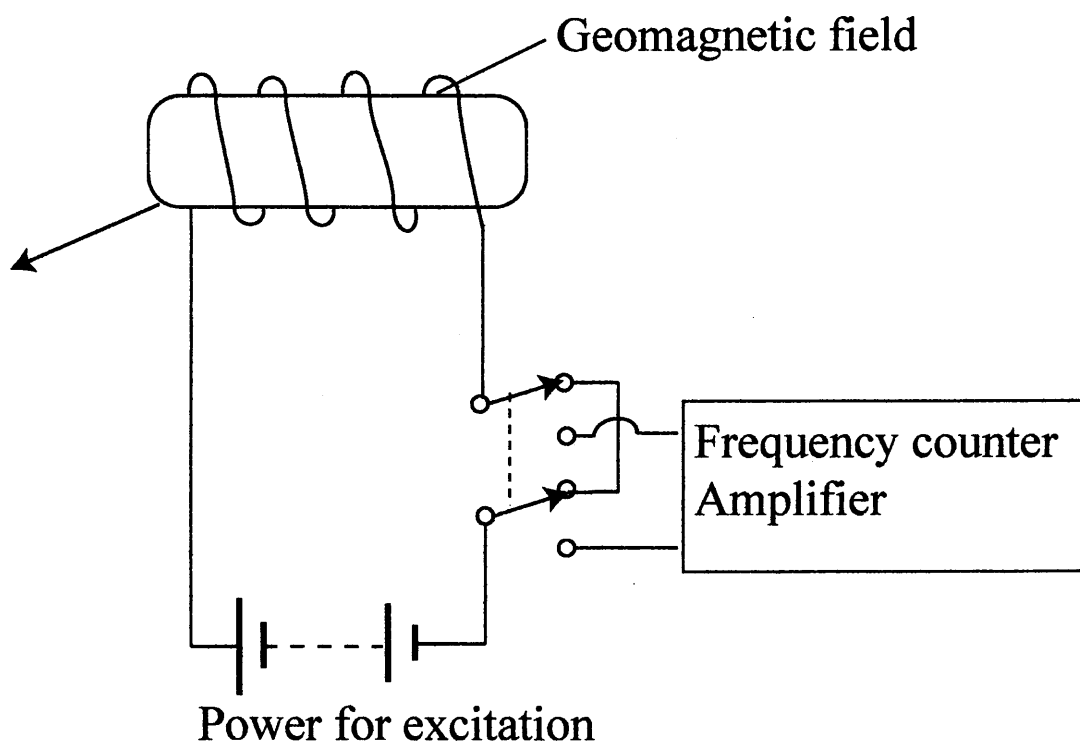


Fig. 1-2. Principle of proton magnetometer.

第2章 魚類の磁気感覚と生体磁気コンパスに関する既往知見

多くの動物が様々な様式の移動・回帰を行い、その移動・回帰経路は種あるいは個体群で固定的で世代間で引き継がれる。移動・回帰の規模は、Alerstam *et al.* (2003) によると、最大片道距離が鳥（ハジロクロハラアジサシ *Sterna paradisaea*）の 19,000 km で地球の半周に及び、魚類ではクロマグロ *Thunnus thynnus* の 12,000 km である。これらの動物がどのような環境情報に依って方角と位置の情報を得るかは古くから科学的興味の対象になってきた。また、近年では動物保護という観点からも移動・回帰の機構についての知見が必要とされている (Groombridge *et al.*, 2004)。強さと向きをもつ3次元ベクトルの場である地磁気からわれわれは地表の方位情報だけでなく位置情報を得ることができる。鳥やサケ、ミツバチなどは体内にコンパスのようなモノが備わっていて、地球磁気を感知し方角を知るということは古くから考えられていた。これまで伝書鳩やコマドリなどの鳥類、ミツバチなどの昆虫、サンショウウオやウミガメなどの両生類、および魚類を対象に勢力的に研究されて地磁気情報に依る移動・回帰について多くの知見が得られている。ここでは主に魚類の磁気感覚と定位についてこれまで得られている知見の概略をとりまとめた。

2-1. 生体磁石の発見と磁気コンパス説

生体磁石の発見の草分け的研究が 1971 年にコーネル大学の William T. Keeton が行った伝書鳩による「鳩の方向感覚」の研究である。Keeton は、太陽光、視覚記憶、そして磁気的な方向感覚という仮説をもとに長期にわたり実験を行った。ハトの磁気コンパス説が 1 世紀以上も前から提唱されながら否定され続けたのは、初期の実験ではハトに磁石を装着することによって帰巢方向を狂わすことができなかつたからである。Keeton (1974) の太陽コンパスによる定位を配慮した実験では、磁石を背負ったハトは晴天では正しく帰巢するが曇天では帰巢方向が狂うことが示された。その狂う方向は印加^{*}した磁気の向きによって異なることは、ハトの磁気コンパスには磁気ベクトルが利用されていることを示す。この実験によって初めて磁気コンパスによる帰巢行動を示す証拠が得られたのである。

* 回路または装置に加えられた電圧や電流を印加電圧 (impressed voltage)、印加電流 (impressed current) という。これにならない本論では、人工磁気を与えることを印加 (impress) ということにする。

この分野の研究が科学的に解明されようとしたきっかけは、ヒザラガイ *Cryptochiton stelleri* の歯舌の歯に発見された生物由来のマグネタイトで (Lowenstam, 1962) であった。さらに 1975 年に Blakemore (1975) が海底の泥から嫌気性の走磁性細菌を発見した事も挙げられる。その後、1979 年にはこのバクテリアから「生体磁石」が見つかった。バクテリア中の生体磁石は微小なマグネタイト粒子 (磁鉄鉱 (Fe_3O_4) を脂肪酸が覆う構造をもっている) が数十個直線状に配列してできていて (これをマグネットソーム *magnetsome* という)、この磁石のために磁力線に沿って泳ぐのである。泥中の嫌気状態を好むこの種のバクテリアは地球磁気の伏角によって泥中に導かれる仕組みになっている。このような地磁気に対する走性を走磁性という。

その後の研究でこの生体磁石はバクテリアのみならず、ハトや渡り鳥、サケの頭部にも存在する事がわかってきた。

2-2. 各種魚類における生体磁石の存在

魚類で生体磁石が最初に見つかったのはキハダ *Thunnus albacares* で、部位は頭部の篩骨である (Walker, 1984)。その後は種々の魚で調べられ、Hanson and Westerberg (1987) は 下記の 7 種を調べていずれでも頭部に生体磁石の存在を確認している：弱電魚の *Gnathonemus petersi*、ヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla*、大西洋ニシン *Clupea harengus*、コイ *Cyprinus carpio*、げんげ科の *Zoarces viviparus*、大西洋のサバ *Scomber scombrus*、パーチ科の *Perca fluviatilis* をあげている。わが国における研究では、北大平洋を回遊するクサカリツボダイ *Pseudopentaceros wheeleri* では頭部と側線に (小林・佐藤、1993)、スケソウダラの頭部と側線系に (小林・佐藤、1993)、海洋生活期のサケ科 7 種 (ベニザケ *Onchorynchus nerka*、サケ *O. keta*、ギンザケ *O. kisutch*、カラフトマス *O. gorbuscha*、マスノスケ *O. tshawytscha*、スチールヘッド (降海型ニジマス) *O. mykiss*、オシヨロコマ *Salvelinus malma malma*)、キタノホッケ *Pleurogrammus monopterygius*、マイワシ *Sardinops melanostictus*、マアジ *Trachurus japonicus*、コイフナ *Carassius auratus* での頭部と側線に (いずれも新井、1992)、アマゴ *O. masou macrostomus* で頭部に (上月、1991) に見ついている。魚類以外ではアオウミガメ *Chelonia mydas* で頭部と内臓に (上月、1991)、海鳥のハイイロミズナギドリ *Puffinus griseus* とエピトリカ *Lunda cirrata* では頭部に (上月、1991) 見ついている。

魚類の生体磁石の例として、ベニザケの前頭部抽出液中に見つかった磁気感

覚細胞と考えられる細胞を囲む生体磁石の透過型電子顕微鏡写真を Fig. 2-1 に示した。

このように、これまで調べられた魚類の全てで生体磁石が見つまっている。それらには回遊しない魚類も含まれており、回遊とは関わりなく魚類一般に生体磁石をもつようである。

2-3. 行動実験による磁気感覚の証明

磁気コンパスによる定位は行動実験で証明されなければならない。その方法は、人工磁気を印加して、何らかの行動変化をみるもので、行動変化があれば、その動物は人工磁気を感じ、それに反応行動をしたことになり、磁気感覚をもつといえる。次に示すように、これまで様々な行動実験が行われている。

サケ *O. keta* を使った行動実験は Quinn and Groot (1983) が最初である。ふ出直後の稚魚（平均 FL 51 mm の fry）の上顎上部に線状磁石を埋込んだ 2 万尾（A 群）、同サイズの線だけを埋込んだ 2 万尾（B 群）、何も埋込まない 2 万尾（C 群）を用いて、人工磁気を印加した水槽と印加しない水槽からの脱出方向を調べた。地磁気中の無処理群は実験装置内で北西方向と南西方向に卓越した逸出を示した。この方向は稚魚の降河移動方向とほぼ一致する。上顎上部に埋込んだ線が磁気を帯びていてもいなくても脱出行動への影響はなかった。人工磁気印加によって水槽磁気の磁北は西に（反時計回りに）90 度変えられたが、脱出方向は平均値が時計回りに約 25 度変化し、この期待に反する結果の解釈はできなかった。

北村他（1985）が宮城県栽培漁業センターにおいて、円形水槽に入れたサケ稚魚 13-16 尾（全長約 7.5cm）が人工磁気の印加によって行動がどのように変化するかを調べた。水槽の周囲には水平に巻いたコイルを設置してあるので、人工磁気は鉛直方向に形成された。この結果、地磁気に人工磁気を印加することによって、水槽内の供試魚は明瞭に遊泳範囲を広げた。

中禅寺湖の水産庁養殖研究所日光支所で生体磁石をもつヒメマス（1 才魚と 3 才魚）を使い、条件刺激を人工磁気（水平方向に 11G (110,000 nT) の磁気)、無条件刺激として電激を用いて条件付けを行った（谷野他、1996）。通電時は水槽内で電位勾配があるので、訓練を繰返すことによって供試個体が、条件刺激印加だけで電位の低い（電激が弱い）所への逃避を学習することが期待される。しかし、訓練を 600 回繰返したが、供試個体は逃避を学習しなかった。このことより、谷野他は供試個体は磁気感覚を持たず、磁気感覚は極く限られた成長

段階や自然条件下でのみ機能する可能性を提唱した。

谷野他 (1995) は北西太平洋を回遊途上のサケの頭部に装着したコイルによって磁気感覚を乱して、回遊経路が変化するか否かの実験を 1994 年 9 月に行った。もしも頭部の磁界が乱されたサケが方向を間違えればサケが磁気コンパスを使っている可能性が示される。脳の直上に装着したコイルに 3 V リチウム電池から 15 分ごとに極性が反転する方形磁気が印加される方式のもので、発生磁気はコイルの中心で約 6 ガウス (600,000 nT)、コイルから 2 cm 離れた位置で 2.8 ガウス (280,000 nT) であり、実験海域の全磁力は 0.5 ガウス (50,000 nT) であったのでサケの磁気感覚を乱すに十分である。この装置と超音波発振器を装着したサケを手動水中マイクを使って追跡した。これは様々な困難を伴った大規模な実験であったが、頭部に人工磁気を印加した個体と無印加個体の間に遊泳行動の違いは認められなかった。

Taylor (1986) はマスノスケ稚魚 (平均体長 29mm) を使って人工磁気に対する反応行動を調べた。彼が用いた飼育水槽は木製の細長いもので、実験室の東西方向に向けて置かれた。給餌は常に水槽の西側の端から行われ、魚にこの給餌方向を学習させた。その後アリーナテストで、磁気と定位との関係を調べた。アリーナでも西方向への定位が認められ、磁気の変えると定位方向が変わったが平均定位は南北あるいは東西の双極性であり、人工磁気で地磁気を消去した状態では定位方向がランダムになった。また、磁気の変えに伴う魚の定位変化に 1—3 日の時間遅れがあった。この遅れと双極性の定位は、磁気感覚による定位は単純な磁気への直接反応ではないことを示唆する。

Quinn (1980) はワシントン湖とチル湖に遡上途上の 2 群のベニザケ稚魚を十字型水槽 (76 x 76 cm) の中央に放し、その後に向かう方向を調べた。実験地は採捕地の近くの野外であった。磁気を変えるために 112 cm 角の箱型コイル (南西方向の磁気をつくる) を装置し、地球磁気との合成ベクトルを反時計回りに 90° 変化させた。その結果、地球磁気で魚が選択した定位方向は湖への遡上方向と一致した。磁気方向を変えると夜間は定位方向が変化した、昼間は水槽を覆った場合のみ定位方向が変化した。

Quinn and Brannon (1982) はカナダのバビン湖で採捕された海への降河回遊途上のベニザケ稚魚 (smolt) を使って水槽で定位行動を調べた。この水槽を 215cm 角の箱型コイルの中に入れ、磁気を反時計回りに 90° 変化させた (N 極が西向き)。空が見える状態では、地球磁気と人工磁気で魚が選択した方向の平均は湖から川に出る方位と一致した。水槽に黒い覆いをすると、地球磁気で平均選択

方向は双極性（湖から出る方向と入る方向）を示し、人工磁気では地磁気より 56° 反時計回りに変化した。

以上のように、アリーナテストではベニザケ稚魚は実際の回遊方向と同じ方向に定位し、その定位方向は人工磁気の印加で変化した。一方、ベニザケの陸封型であるヒメマス成魚を使った標識放流実験では、磁気感覚による母川回帰は否定された。Ueda *et al.* (1998) は、北海道の洞爺湖で、産まれた場所へ回帰したヒメマス成魚を、炭素粉末をコーン油に混ぜたものを眼に注射した盲目群、ネオジウム・鉄 (NdFe) 磁石を頭部に装着して磁気感覚を乱した群、これら2種の処置をした群、磁石と同形の青銅リングを装着した群とし、これらを産まれた場所から遠く離れた湖の中央から放流して産まれた場所へ回帰した魚を採捕し、一部の魚には発振器を装着して移動を追跡した。放流・採捕では、採捕数と放流数は磁石装着魚で 19/43、青銅リング装着魚で 15/45、盲目魚で 5/20 と、正常魚の回帰 8/20 と有意差はみられなかった。また、追跡実験では磁石装着魚と青銅リング装着魚は放流点からほぼ直線的に産まれた場所に戻り、磁石を装着した盲目魚と装着しない盲目魚は産まれた場所に戻れなかった。

McCleave and Power (1978) はアメリカウナギのシラス稚魚の人工磁気の強さと方向を変えて、シラス稚魚自らが動くことで体内に生じる微弱な電流に影響を受けるか否かを調べた。磁気の強さを自然状態の下向き 0.52 G ($52,000\text{ nT}$)、その逆方向の上向き 0.52 G 、ほぼ 0 G ($<0.02\text{ G}$ ($2,000\text{ nT}$))、および鉛直下向きに 2.00 G ($200,000\text{ nT}$) の4通りで、シラス稚魚の方向転換角度と遊泳時間を調べたが、人工磁気の影響は認められなかった。この実験は電場を種々変えた実験もしており、彼等の報告には電場実験の実験条件は詳細に記述されているが、磁気実験方法の詳しい記述はされていない。ただし、彼らがほぼ 0 G とした $2,000\text{ nT}$ は魚に感知可能な磁気の強さである。

Souza *et al.* (1988) はアメリカ黄ウナギ（平均全長 33.8 cm ）を使って放流後の定位方向が人工磁気の印加でどのように変わるかを調べた。彼等は内部が8個に区切られた8角水槽を用い、その中央に放たれた個体がどの区切りに入るかを観察したもので、コイルは南北方向に置かれたので人工磁気は南北水平方向に印加され、地磁気 (0.5 G , $50,000\text{ nT}$) が強化されて 1.0 G ($100,000\text{ nT}$)、反転されて -0.5 G と -1.0 G 、あるいは地球磁気と人工磁気と相殺されて 0 G の条件で実験を行った。12尾を使って1,620回繰返した結果では、最初のコントロール (0.5 G) で北東へ、 1.0 G で北へ、 -0.5 G と -1.0 G で南東への指向性を示した。 0 G では北への指向性を示したがどの区切りにも入らなかった場合が、他の条件

より約 2-4 倍多く、ウナギは混乱したようであった。また、最後のコントロールでは北西と北への指向性を示したが、これは強い磁気に曝されたことの後遺症であると彼等は説明している。

マグロ類も大回遊するので磁気コンパスとの関係に興味をもたれている魚であるが、マグロ類で磁気感覚が行動実験によって調べられたのはキハダ（生体磁石をもつ、上述）が唯一の例である。Walker (1984) はキハダ稚魚（尾又長 40-50 cm）を直径 6 m の円形水槽内で 60 x 30 cm の枠をくぐるように事前訓練し、人工磁気を印加した時に餌を与えることでその学習行動を強化して人工磁気の有無で枠通過頻度を比較した。水槽外壁には No. 18AWG 磁石線を 100 回巻いてあり、通電によって水槽壁では $50 \mu\text{T}$ (50,000 nT)、水槽中央では $10 \mu\text{T}$ (10,000 nT) の鉛直磁気が生じた。学習強化の結果、使用した 5 尾のキハダ全個体が人工磁気を印加した時に枠を通過する頻度が有意に増加した。ただし、人工磁気の方が地球磁気と逆の時には学習が形成されなかった。この実験結果から Walker は誘導電気による間接的な磁気知覚を否定した。

動物が生体磁石を使って方角を知るという磁気コンパス説を証明するには、その動物が磁気感覚をもち、感覚器と中枢との神経連絡が特定され、その感覚器に生体磁石を持つこと、さらに動物の定位あるいは回遊に磁気感覚が関わっていることを証明しなければならない。これらの全てが証明されたのはニジマス *O. mykiss* だけで、人工磁気の印加によって摂餌学習行動（餌を待つ定位方向）が変化すること、磁気感覚器が鼻（嗅上皮下部）にあること、および磁気感覚器と中枢との神経連絡が報告されている (Walker *et al.*, 1997)。しかしニジマスの磁気感覚と回遊との関わりはまだ直接調べられておらず、上述したようにサケとヒメマスの回遊途上の個体では、装着磁石で磁気感覚を乱すことによって進路方向を乱すことができなかつたので、魚の磁気コンパスは謎の深い研究課題である。

2-4. 図表

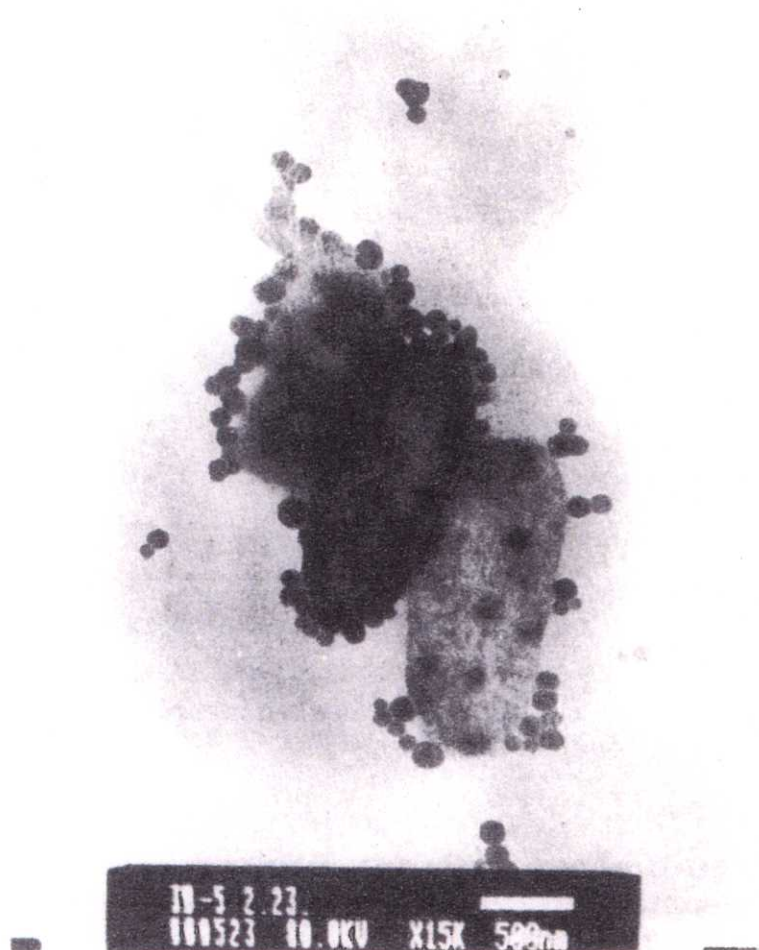


Fig. 2-1. Transmission electronmicrograph showing a candidate for biomagnetic sense organ extracted from the forehead of sockeye salmon. Three elliptical cells are encircled by numerous small magnetic particles linking as chains in a semitransparent tube-like tissue. The minor and major axes of the cells are about $0.65\text{-}0.75\ \mu\text{m}$ and $1.3\text{-}1.8\ \mu\text{m}$, respectively. Scale bar, $0.5\ \mu\text{m}$. (from Sakaki *et al.*, 1990).

第3章 ウナギの磁気感覚

地磁気による魚の長距離回遊は、サケ科やウナギ科の非常に多くの研究にもかかわらず、まだ謎である。ニジマス *Oncorhynchus mykiss* において磁気に対する電気生理的反応と行動反応が実証され、マグネタイトに基づく磁気受容細胞が嗅上皮の基底層に存在することが確認された(Walker *et al.*, 1997; Diebel *et al.*, 2000)。他方、サケ *O. keta* とヒメマス (ベニザケ *O. nerka* の陸封型) のそれぞれ北太平洋と洞爺湖におけるテレメトリ実験によって、回帰時に磁気を手掛かりにしないことが示された(Yano *et al.*, 1995; Ueda *et al.*, 1998)。谷野ら(1996)は、電激を無条件刺激とした実験でヒメマスを人工磁気に条件付けできなかったことから、ヒメマスは磁気感覚をもたないと結論付けた。しかしながら、生体磁石と推定される感覚器が、成熟した回帰中のベニザケの脳付近の上耳骨にあることが明らかにされた(青山他, 1991)。このことより、磁気感覚は成長過程の回帰時期のみに存在し、陸封されて大回遊しないヒメマスは磁気感覚を発達させていない可能性がある(谷野ら, 1996)。

アメリカウナギ *Anguilla rostrata* は人工磁気に条件付けされなかった(McCleave *et al.*, 1971; Rominel and McCleave, 1973)。McCleave and Power (1978) は、垂直磁気を制御できるアリーナでアメリカウナギの幼魚の反転移動行動の向きを調べたが、4つの異なる磁気状態におけるアメリカウナギの行動は異ならなかった。しかし、Souza *et al.*, (1988) の実験では、アメリカウナギが自然の地磁気と人工磁気において異なる方向選択性を示した。

第1章で述べたように、ウナギ *A. japonica*、ヨーロッパウナギ *A. anguilla* そしてアメリカウナギは異なる種で、各々が3つの生活型群から成る(Tsukamoto and Arai, 2001; Jessop *et al.*, 2002; Tzeng *et al.*, 2000, 2002)。回遊するウナギ科の生活史を考えると、産卵回遊時のウナギは磁気を感じることができるが淡水生活期のウナギは磁気受容できない可能性がある。本章では、海と川で捕獲したウナギと、養殖したウナギ、およびシラス期のウナギの磁気感覚の存在を証明することを試みた。

3-1. 材料と方法

ウナギの磁気感覚の確認を心電図条件付け法によって行った。

人工磁気に条件付けしない養殖黄ウナギとシラスウナギの心電図には、人工磁気印加による影響は全く認められなかった(Fig. 3-1)。心電図を指標にして磁気感覚の有無を調べるには、条件付けが必須であることが分かる。

供試ウナギ

10尾の海産ウナギ（全長 47.2-76.0cm）は東シナ海で旋網船によって捕獲された後、志布志栽培漁業センターと鹿児島県の魚取扱業者を經由して入手した。これらを海産ウナギとした。これらの個体を、屋内のガラス水槽で濾過海水を用いて2-3ヵ月間、無給餌飼育して実験に供した。これらの海産ウナギの性腺は成熟初期のものであった。鹿児島県の川内川および伊作川の淡水域で罟によって捕まえられた4尾の川産ウナギ（全長 53.0-60.6cm）は、屋内のガラス水槽で3週間、無給餌飼育して実験に供した。これらを川産ウナギとした。これらの川産ウナギは明瞭な性腺成熟を示さなかった。5尾の養殖ウナギ（全長 45.3-55.5cm）の性腺は未熟で、実験の1-2日前に鹿児島県の養鰻場（淡水飼育）から入手した。

シラスウナギは鹿児島県の志布志湾沿岸で有許可採捕者によって捕獲された12尾（全長 50-60 mm）を入手して実験に供した。これらのシラスウナギは採捕者が淡水に1日間馴致させていたもので、鹿児島大学水産学部実験室のガラス水槽で5日間以上淡水馴致させた後に実験を行った。シラスウナギは捕獲直後に摂餌しないことが採捕者の間で知られているので、供試個体には給餌しなかった。

供試ウナギは鹿児島大学動物実験指針に従って取り扱った。

実験装置

実験は鹿児島大学水産学部の実験室を暗くして実施した。PVC製の実験水槽（20 cm長さ 105 cm、高さ 20cm、奥行き 20 cm）を防振テーブル上のソレノイド（後述）内に置き、PVC水槽内にウナギの隠れ場としてPVCパイプ（供試個体のサイズにより、長さ 46 cm×直径 3.6 cm あるいは 長さ 46 cm × 直径 5.8 cm のどちらか）を置いた（Fig. 3-2）。シラスウナギの場合のPVCパイプは、個体サイズに合わせて直径 0.8 cm、長さ 10 cmとした。このPVC水槽を東西方向に向けて置いたので、PVCパイプ内の供試個体は頭を東に向けていた。実験者の供試個体への影響を排除するためにPVC水槽を暗幕で囲み、実験者はその後方で装置を操作した。

供試個体をPVC水槽に馴らすために、川産ウナギと養殖ウナギでは1時間以上放置した後に実験を開始した。海産ウナギは海水から淡水への順応を考慮して2時間以上放置した後に実験を開始した。ウナギの心拍は心電計によって監視し、条件付けは心拍間隔（連続したQRS波の時間間隔）が安定してから開始した。広塩性である海産ウナギは、海水から直接淡水に移したときに異常なふるまいを見せず、心拍間隔は30分以内に安定した。

PVC水槽には、浄水器（CW-101; NGK, 名古屋）を通した水道水を連続流入さ

せた。実験水温は、黄ウナギでは 23.6–29.0 °C、シラスウナギでは 19–21 °C であった。

人工磁気の生成

PVC 水槽の回りに、直径 35cm 単一層でテフロン被覆 0.3mm²銅線の 74 回巻きでソレノイドを作った。供試ウナギの頭がソレノイドの中心になるようにした。直流電流をソレノイドに流すことによって、魚体へ印加する平行な磁気を作った。すなわち、スイッチが ON になったら、ソレノイド内の磁北は地理上の東を向く。磁気の発生は、ソレノイドに置いた小さい磁石で確認した。印加された磁気の強さは、0.05 A–0.76 A の電流の変化によって変わり、ビオ・サバーの式により計算した (Jackson, 1999) :

$$B = \mu_0 \times I r^2 / 2R^3,$$

ここで、 B は磁束密度 (T)、 μ_0 は透磁率 ($4\pi \times 10^{-7}$ 真空中)、 I は電流 (A)、 r はソレノイドの半径である (m) そして R はコイルから測定点までの距離である (m)。

条件反応の有無の確認試験 (条件反応テストとする) では、印加磁気を 192,473 nT から 12,663 nT まで変化させた。この磁気は、我々の実験室で地磁気の水平成分 (オーバーハウザ型磁力計で測定; GSM-19-MC; GEM Systems Inc., Richmond Hill, Ontario, Canada) の 5.92 倍から 0.38 倍であった。ソレノイドは水平の西から東向きベクトルとして磁気を生成し、地磁気の南から北向きベクトルと合成され、合成磁気は磁北から 80° - 21° 東偏する。そして、強さは 80° 東偏の向きで 187,298 nT、21° 東偏の向きで 34,661 nT になる (Fig. 3-3)。

磁気へのウナギの条件付け

ソレノイドの前に置かれたハロゲンランプより発生した閃光を無条件刺激、印加人工磁気を条件刺激として条件付けを行った。閃光の照度は供試個体の頭部で 7,300 lx であった。閃光は魚に対して驚かせ緊張させる刺激であることが知られている (Kawamura *et al.*, 2002)。

条件付けではウナギを 10 秒間 192,473 nT の人工磁気に暴露し、暴露開始 5 秒後に 1 秒間隔で閃光を同時に 3 回与えた。この条件付けを 1-5 分のランダムな間隔で 10 回行い、10 回を 1 セットとした。1 セットの条件付けが終わった 1 分後に、供試個体が人工磁気に条件付けされたか否かを調べる条件反応テストを行った。条件反応テストではウナギを 10 秒間 192,473 nT の人工磁気に暴露した (無条件刺激を用いない)。条件反応は暴露開始直後の明瞭な心拍抑制 (心拍間隔の伸び) として認められた (Fig. 3-4)。条件反応の有無を統計的に判定するために、テスト前の 11 の心拍 (10 の心拍間隔) とテスト直後の 4 拍の心拍 (3 つ

の心拍間隔) を記録した。

明瞭な条件反応が 192,473 nT で得られた後、供試個体がさらに弱い印加磁気に心拍反応を示すか見るために、印加磁気を 12,663 nT まで 3 段階に弱めて条件付けテストを行った。最小印加磁気 12,663 nT では、鹿児島における南-北の水平地磁気の 0.38 倍であり、合成磁気の方角は 21° 東偏である。

ウナギ心電図の記録と測定

魚の心電図記録では、筋電位の混入や魚体の運動の影響を排除するために、電極は心臓の近くに挿入される。しかしウナギの心臓は高い起電力を持つので、電極を魚体に刺ささずに水中に置くことによって心電図が記録される (Yamamori *et al.*, 1971)。この研究では、ウナギの心拍は供試ウナギが PVC パイプの内部で静止した状態で記録された。したがって、麻酔がなく最小限の取り扱いによってウナギにほとんどストレスのない状態で心電図が記録された。電極 (1.5 m 長テフロン・コート銅線、直径 1mm) は PVC パイプの両方の端に付け、両端からの 2 本の線と一緒にねじり、生体アンプ (Ab-601G、Nihonkoden) のプローブに接続した。心電図はサーマルアレイレコーダ (RTA-4100、Nihonkoden) で記録された。

条件反応テストで得られたテストの前の 10 の心拍間隔と、テスト中の 3 つの心拍間隔を、統計分析のために、Kawamura *et al.* (1981) の式を使って対数変換によって正規化し、各テスト心拍間隔をテスト前平均心拍間隔と比較した (t 検定による)。

$$\text{正規化された間隔} = \log_{10}(1+T)$$

ここで、 T は心拍間隔 (s) の生の値である。

条件反応の強さを評価するために以下に定義された心拍減衰率を計算した (Northmore and Yagar, 1974)。

心拍減衰率 =

$$(\text{テスト心拍間隔} - \text{テスト前平均心拍間隔}) / \text{テスト前平均心拍間隔}$$

ここでは、テスト心拍間隔の最も大きな値 (T_1 、 T_2 又は T_3 のいずれか) を最大心拍減衰率の計算に使用した。

3-2. 結 果

黄ウナギの心電図は、1 セットの条件付けテストの後に、典型的な心拍反応を示した (Fig. 3-4)。統計的に平均値の 99% 信頼区間を超える有意な人工磁気への条件反応、すなわちより遅い心拍またはより広い心拍間隔が 10 尾の海産ウナギ、2 尾の川産ウナギそして 5 尾の養殖ウナギにおいて 10-40 条件付け (1-4 セット)

後の条件反応テストで確認された (Table 3-1)。条件反応を誘発した人工磁気の最低の強さは 12,663 nT であった。10 尾の海産ウナギのうちの 4 尾 (#1、#6、#9、#10) はわずかに 1 セットの条件付け後に磁気に条件付けられた。1 尾 (#2) は 2 セット後に、4 尾 (#4、#5、#7、#8) は 3 セット後にそして 1 尾 (#3) は 4 セット後に条件付けられた。全ての 5 尾の養殖ウナギと 2 尾の川産ウナギはわずかに 1 セットの条件付け後に条件反応を示した。2 尾の他のウナギでは、原因不明の artefact のため条件反応は不明確であった。

海産ウナギ (10 尾) の最大心拍減衰率は 0.11 から 2.60 で、2 尾の川産ウナギで 0.10 から 1.47、5 尾の養殖ウナギで 0.16 から 2.27 であった (Fig. 3-5)。印加磁気の強さが同じ場合であっても、最大心拍減衰率は個体によって大きく変化した (印加磁気の強さと最大心拍減衰率の相関係数は F 検定によって統計的に有意でなかった)。変動は印加磁気の強さまたは条件付けの回数に依存せず (Wilcoxon-Mann-Whitney test, $P > 0.10$) (Siegel and Castellan, 1988)、たぶん実験時の生理的状態の個体差に因ったと思われる。これらの統計検定結果は、最大心拍減衰率が磁気への条件反応の強さを示す指標にならないことを意味する。したがって、ここでは、海産ウナギ、川産ウナギおよび養殖ウナギの間での条件反応の強さの比較をしなかった。

この実験でソレノイドは水平の東偏ベクトルを発生したので、地磁気と印加人工磁気の合成磁気は強さ 34,611 nT (地磁気の 6% 増加)、東に水平 21° 向きのベクトルになる。したがって、黄ウナギは水平地磁気の 21° 東偏を感知することができたといえる (Fig. 3-3)。

シラスウナギ条件反応テストにおいて、統計的に有意な条件反応である心拍間隔の伸びが、12 尾のシラスウナギで 1 から 4 セット (10 回から 40 回) の訓練後に認められた (Table 3-2)。12 尾の内 4 尾 (#6、#7、#8、#12) では 1 セットの訓練後に、4 尾 (#1、#4、#9、#11) が 2 セットの訓練後に、3 尾 (#2、#3、#5) では 3 セットの訓練後に、そして 1 尾 (#10) が 4 セットの訓練後に条件付けが完成した。条件反応を喚起した最小条件刺激の強さは 12,663 nT であった。

Fig. 3-6 に示したのは 1 セットの訓練後に典型的な条件反応を示したシラスウナギの心電図 (最大電位 0.1 mV) で、条件刺激の人工磁気を印加してから 4 拍目までに条件反応が認められる。

心拍最大変化率は 0.05 から 1.88 で (Table 3-2)、黄ウナギでの心拍最大変化率 (0.14 - 2.59) より明らかに小さい (Mann-Whitney U-test, $p < 0.01$)。それにもかかわらず、心拍間隔の統計的有意性を検出できる十分大きな変化であった。

3-3. 考 察

ここでは黄ウナギが海産、川産そして養殖であっても磁気感覚をもつこと、さらに、その磁気感覚は既にシラス期に存在することを明らかにした。ウナギが人工磁気に条件付けされたことは磁気受容器の存在を示すが、磁気受容器の存在部位はまだ特定されていない。本章の実験では、印加磁気に対する条件反応の大きさは個々のウナギで異なり、磁気の強さと最大心拍減衰率の間に有意な相関は見出されなかった。おそらく、ウナギの磁気感覚閾値は周囲の地磁気レベルより低く、条件反応は刺激のあるレベルで飽和してそれ以上に大きくなると考えられる。

本研究において、ウナギは鹿児島における南北水平地磁気の 0.38 倍に相当する東向き磁気の 12,663 nT に反応した。この結果はウナギが他のこれまで研究された回遊魚より磁気に対して高い感度を持つことを示す。さらに明らかにウナギは現在の環境磁気を感知するために十分な感度を持つ。過去の実験では、50,000 nT 及び 100,000 nT の東西磁気がアメリカウナギに使用された(Souza *et al.*, 1988)。そして、125,000 nT (70,000 nT が 55,000 nT の地球磁気に加えられた) の最大値による垂直の磁気がニジマス(Walker *et al.*, 1997)に使われた。キハダマグロ (*Thunnus albacares*) に対して 10 μ T から 50 μ T の不均一な鉛直磁気が背景 30,000 nT に対して使われた(Walker, 1984)。もしこれらの魚に本研究と同じ強さの磁気を与えられたならば、ウナギ同様に感知した可能性はある。

ウナギは感度の良い磁気感覚をもつので、ウナギが産卵域まで長距離移動するための手掛りとして地磁気を利用することができるであろう。ウナギの産卵域はマリアナ諸島の西に位置する北赤道海流で見つかっている(Tsukamoto, 1992; Tsukamoto, 2006)。東および北東部アジアの水域で成長した 5-8 年後 (Tzeng *et al.*, 2002)、成熟したウナギは、産卵域に向かって数千キロメートルも移動する。

アメリカウナギは、ウナギと対照的に、体軸に平行な人工磁気と地磁気の鉛直成分を逆転させた人工磁気に対して条件付けされなかった (McCleave *et al.*, 1971; Rommel and McCleave, 1973)。アメリカウナギとウナギの間の条件付けにおける磁気への反応の違いは、単に心電図の記録方法によるであろう (アメリカウナギの電極は麻酔下で体内に挿入された)。Souza *et al.* (1988) の水槽実験では、アメリカウナギは確かに磁気を知覚して磁気変化に応答した。この実験では、アメリカウナギは地磁気 (50,000 nT) において北東方向に、そして -50,000 nT と -100,000 nT の場において南東方向に選択性を示した。

地磁気は向きと強さをもつ比較的単純な刺激である。どちらがよりウナギの定位に重要であるか明らかでない。しかし、魚が体部位を左右に振って遊泳中、体軸との地磁気の相対方向が時空間的に素早く変化するので、回遊魚にとって地磁気の方がより重要な手掛りになると考えられる。磁気感覚が磁気コンパ

スとして機能するならば、本章で得られた水平磁気の 21°東偏への感度はウナギを十分誘導することができるであろう。

大部分の魚において、行動は複数の刺激に依存する。そして、しばしば刺激は継続的に作用する(Blaxter, 1988)。複数の定位システムの存在は湖を回遊中のベニマス稚魚で示されている(Quinn, 1980)。Rommel and McCleave (1972)は、アメリカウナギが淡水中で体軸と鉛直な $0.167 \times 10^{-3} \mu\text{A cm}^{-2}$ の電流密度を感知することを実証した。この電流密度は大洋で自然に発生する電流密度である。Fricke and Kaese (1995)は異なる水塊の分布がヨーロッパウナギの回遊においておおまかな定位メカニズムとして使われることを示唆している。したがって、磁気に敏感なウナギ属魚類は回遊中、定位の手掛りとして地電流刺激や水塊の状況をも利用する可能性がある。

最近の研究は、アメリカウナギ及びヨーロッパウナギの移動において、磁気感覚よりむしろ嗅覚の重要性を示している。標識されたヨーロッパウナギが視覚、磁気感覚または嗅覚のいずれかが閉塞された場合、エラストマーの鼻腔への注入によって無嗅覚化されたグループは対照群や他の実験群と違って、不規則な遊泳行動、遊泳速度、そして通常の遊泳方向とは異なる方向への移動を示すと報告されている(Tesch *et al.*, 1991; Westin, 1990)。また、超音波テレメトリ実験では、銀ウナギ期のアメリカウナギの河口域移動において嗅覚の重要性を示した。すなわち、対照ウナギが潮位とともに遡上・降下したのに対して、ワセリンの鼻孔注入によって無嗅覚化されたウナギはより長く河口域に滞在した(Barbin *et al.*, 1998)。これらの研究において、熱いワセリン (>150°C) を鼻孔に注入するという(Keefe, 1992)ヨーロッパウナギとアメリカウナギの無嗅覚化処理の artefact が磁気感覚消失を引き起こした可能性がある。ニジマスと同様に(Walker *et al.*, 1997)、ウナギ属魚類が鼻に磁気感覚器を持つならば、無嗅覚化処置は磁気感覚器または磁気感覚神経(三叉神経の分枝 ros V) に損傷を与え、それがウナギに地磁気を感じできなくするであろう。鼻被膜を囲む細い ros V 分岐は、複雑な網状組織を作って鼻腔壁を入れて侵入して嗅上皮の基底層付近に終止している(Walker *et al.*, 1997)。この細い神経構造は、高温の熱に非常に弱いと思われる。

3-4. 図表

Table 3-1 Conditioned response of the Japanese yellow eel *Anguilla japonica*, in terms of the heart interbeat interval and maximum deceleration ratio, to test magnetic fields presented 1 min after 10-40 conditioning trials

Test eel	Number of conditioning runs	Magnitude of test magnetic field (nT)	Pre-test beat interbeat interval mean \pm 99% confidence interval (s)	Test beat:largest interbeat interval (s)	Highest Cardiac deceleration ratio
Sea captured eel					
#1	10	192473	1.39 \pm 0.24	T1: 1.9	0.37
	30	25325	1.42 \pm 0.20	T1: 2.8	0.97
#2	20	192473	1.17 \pm 0.15	T1: 4.2	2.59
	20	25325	1.18 \pm 0.21	T1: 2.4	1.03
#3	40	192473	1.56 \pm 0.32	T1: 2.2	0.41
	40	25325	1.30 \pm 0.22	T2: 1.9	0.46
#4	30	192473	1.15 \pm 0.17	T2: 2.0	0.74
	30	25325	2.28 \pm 0.50	T2: 4.3	0.89
#5	30	192473	1.11 \pm 0.16	T1: 1.3	0.17
	30	116496	1.13 \pm 0.17	T2: 1.6	0.42
#6	10	192473	1.41 \pm 0.21	T2: 2.0	0.42
	20	48118	1.27 \pm 0.34	T3: 2.0	0.57
#7	30	192473	1.03 \pm 0.08	T2: 1.4	0.36
	10	12663	1.28 \pm 0.22	T1: 3.6	1.81
#8	30	192473	1.14 \pm 0.17	T1: 1.5	0.32
	10	12663	1.08 \pm 0.16	T2: 1.8	0.67
#9	10	192473	1.05 \pm 0.10	T3: 1.2	0.14
	10	12663	1.06 \pm 0.12	T3: 1.6	0.51
#10	10	48118	1.29 \pm 0.11	T1: 1.6	0.24
	10	12663	2.29 \pm 0.42	T1: 2.9	0.27
Riverine eel					
#11	10	192473	2.28 \pm 0.44	T3: 2.8	0.23
	10	12663	2.26 \pm 0.38	T2: 3.8	0.68
#14	20	192473	1.03 \pm 0.18	T1: 1.2	0.17
	10	12663	2.78 \pm 0.41	T3: 3.5	0.26
Cultured eel					
#15	10	192473	1.16 \pm 0.15	T1: 1.4	0.21
	20	12663	0.96 \pm 0.12	T3: 1.3	0.35
#16	10	192473	0.91 \pm 0.12	T1: 1.4	0.54
	10	12663	1.09 \pm 0.15	T3: 1.3	0.19
#17	10	192473	0.96 \pm 0.17	T1: 3.1	2.23
	10	12663	0.96 \pm 0.15	T1: 1.4	0.46
#18	20	192473	1.22 \pm 0.17	T1: 1.6	0.31
	10	12663	1.12 \pm 0.08	T1: 1.3	0.16
#19	10	192473	1.16 \pm 0.11	T1: 2.5	1.16
	10	12663	1.25 \pm 0.18	T2: 1.6	0.28

T1, T2, and T3 are the interbeat intervals of the first three heart beats during the conditioning test. The slowing down of the heart beat was statistically significant at 1 % level. The uncertain results for two river eels are not included.

Table 3-2 Conditioning tests and the conditioned response of glass eels, in terms of heart beat intervals, to imposed artificial magnetic fields in the laboratory

Glass eel	Magnitude of magnetic field (nT)	No. of conditioning runs	Pre-test beat: log-transformed interbeat interval mean \pm 99% confidence interval (s)	Test beat : largest log-transformed interbeat interval (s)	Highest cardiac deceleration ratio
#1	192,473	20	0.2247 \pm 0.0059	T1: 0.2326	0.05
	48,118		0.2283 \pm 0.0029	T3: 0.2349	
	25,325		0.2283 \pm 0.0044	T2: 0.2326	
	12,663		0.2009 \pm 0.0029	T2: 0.2068	
#2	192,473	30	0.2742 \pm 0.0039	T2: 0.2800	0.13
	48,118		0.2694 \pm 0.0054	T1: 0.2759	
	25,325		0.2500 \pm 0.0057	T2: 0.2580	
	12,663		0.2642 \pm 0.0054	T1: 0.2759	
#3	192,473	30	0.2582 \pm 0.0059	T2: 0.2676	0.08
	48,118		0.2823 \pm 0.0057	T1: 0.2891	
	25,325		0.2824 \pm 0.0062	T3: 0.2891	
	12,663		0.2756 \pm 0.0078	T2: 0.2871	
#4	192,473	20	0.3153 \pm 0.0058	T2: 0.3265	0.11
	48,118		0.3174 \pm 0.0050	T1: 0.3237	
	12,663		0.2755 \pm 0.0045	T3: 0.2841	
	192,473		30	0.3250 \pm 0.0065	
48,118	0.2617 \pm 0.0038	T2: 0.2644			
25,325	0.3075 \pm 0.0084	T2: 0.5341			
12,663	0.2999 \pm 0.0059	T1: 0.3125			
#6	192,473	10	0.2816 \pm 0.0071	T1: 0.2931	1.63
	48,118		0.2838 \pm 0.0122	T1: 0.2980	
	25,325		0.2876 \pm 0.0047	T2: 0.2951	
	12,663		0.3027 \pm 0.0074	T1: 0.3191	
#7	192,473	10	0.2841 \pm 0.0065	T1: 0.2990	0.07
	25,325		—	—	
	12,663		0.2932 \pm 0.0102	T1: 0.3039	
#8	192,473	10	0.2648 \pm 0.0071	T1: 0.2780	0.07
	25,325		—	—	
	12,663		0.2464 \pm 0.0049	T1: 0.2526	
#9	192,473	20	0.2742 \pm 0.0116	T3: 0.2901	0.20
	48,118		0.2665 \pm 0.0114	T1: 0.2780	
	12,663		0.2640 \pm 0.0091	T2: 0.2901	
	192,473		40	0.2577 \pm 0.0073	
48,118	0.2623 \pm 0.0103	T2: 0.2749			
25,325	0.3101 \pm 0.0117	T1: 0.3256			
12,663	0.2656 \pm 0.0101	T1: 0.2770			
#11	192,473	20	0.3081 \pm 0.0122	T1: 0.3242	0.88
	48,118		0.3173 \pm 0.0257	T3: 0.4699	
	25,325		0.3150 \pm 0.0243	T1: 0.3445	
	12,663		0.2940 \pm 0.0120	T2: 0.3575	
#12	192,473	10	0.2606 \pm 0.0053	T3: 0.2697	1.88
	48,118		0.3857 \pm 0.0185	T2: 0.7097	
	12,663		0.3923 \pm 0.0228	T1: 0.4173	

— precise interbeat intervals were not obtained due to contamination with electric noise in electrocardiographs.

Test beats are statistically significant at $\alpha=0.01$ for T1, $\alpha=0.02$ for T2 and $\alpha=0.03$ for T3.

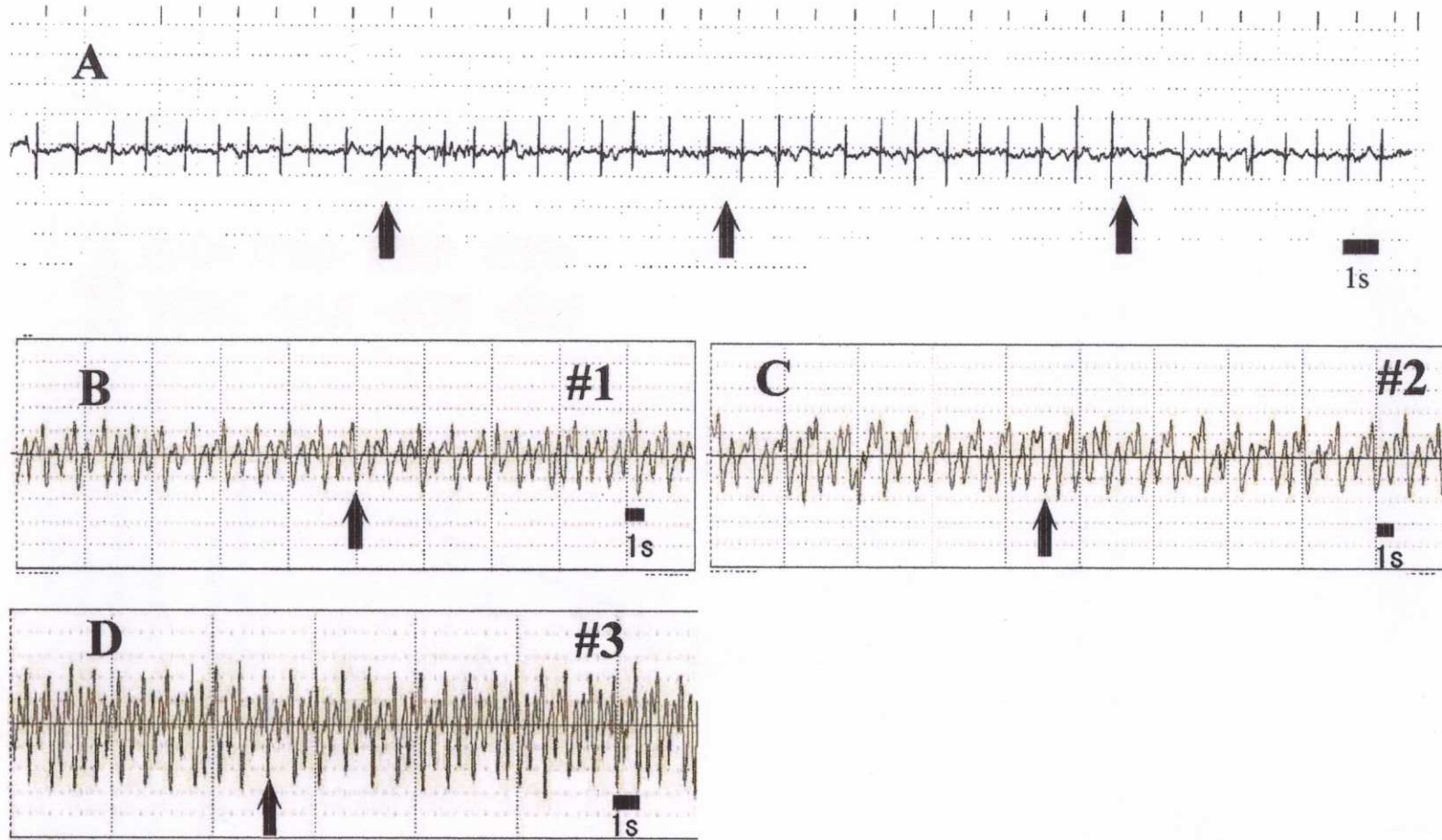


Fig.3-1 Electrocardiograms recorded from unconditioned yellow eel (A) and glass eel (B-D). Arrow, onset of artificial magnetic field given for 2s; horizontal bar, 1s. Note that there was no cardiac change in response to the magnetic field stimulation.

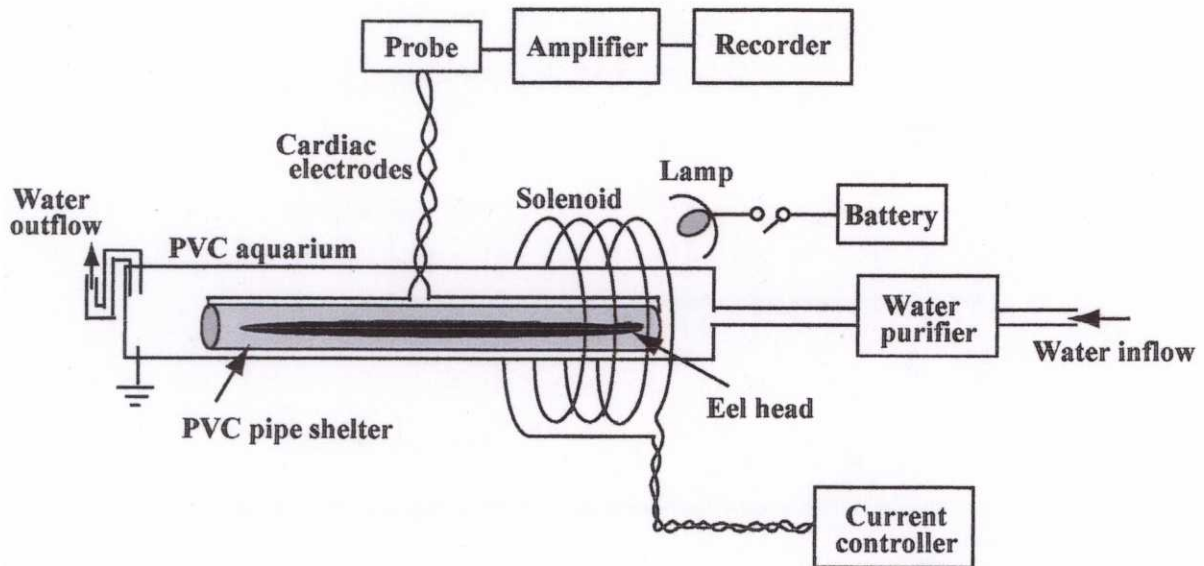


Fig. 3-2. Experimental apparatus used for conditioning the Japanese eel *Anguilla japonica* to artificial magnetic fields.

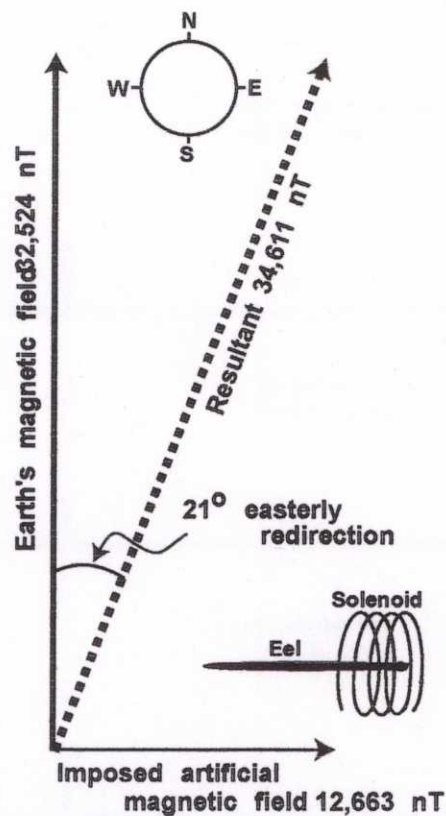


Fig. 3-3. The experimental apparatus produced a resultant magnetic field due to the combination of the geomagnetic field and the imposed magnetic field. The eel and the solenoid are placed in an west-east direction. When the artificial magnetic field is varied to 12,663 nT, the intensity of the resultant

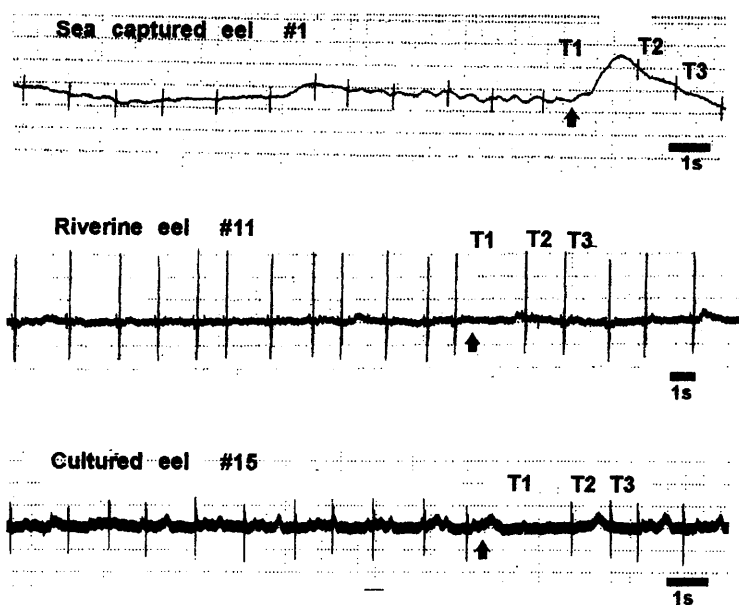


Fig. 3-4. Typical electrocardiograms showing the heart beat response of Japanese yellow eels after a set of conditioning tests. Horizontal bars mark the magnetic field stimulus. T1 to T3 are the test heart beats. Arrow, onset of artificial magnetic field; horizontal bar, 1 s.

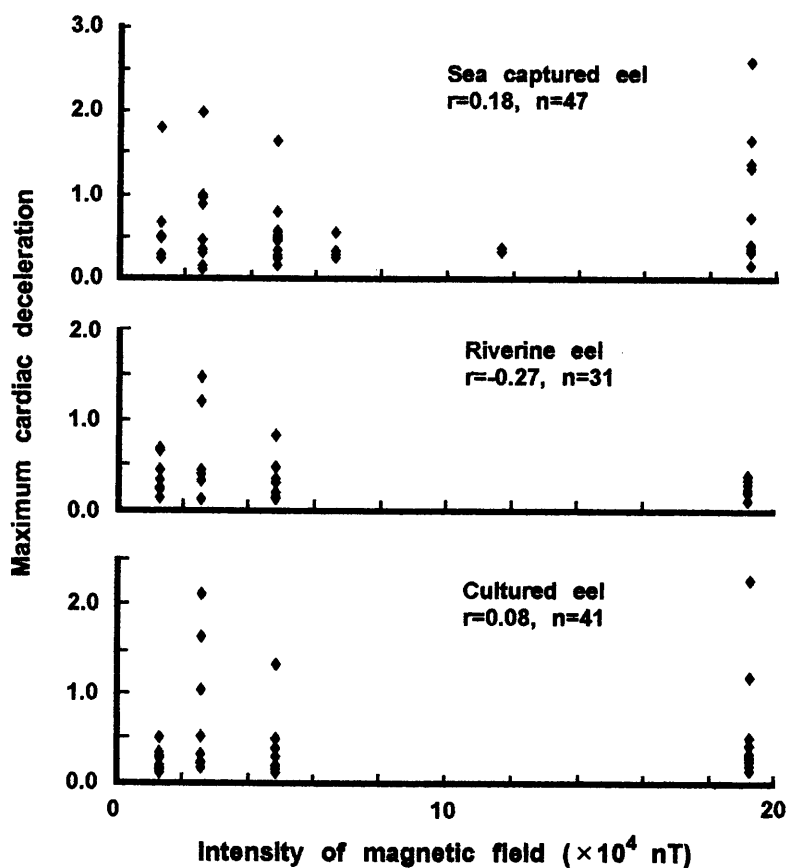


Fig. 3-5. Relation between intensity of magnetic field imposed and maximum cardiac deceleration

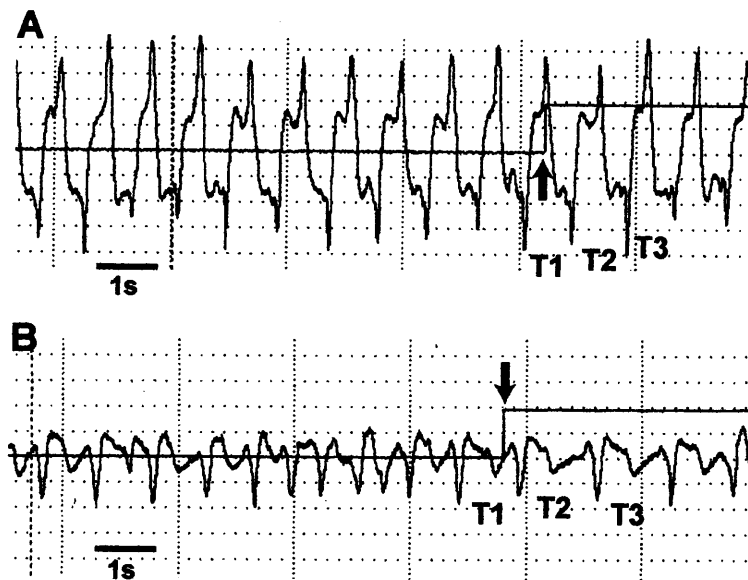


Fig.3-6. Typical electrocardiograms showing the conditioned response (slowing down of the heart beat) of glass eels during tests following a set of conditioning runs. Horizontal bars mark the magnetic field stimulus. T1, T2, and T3 are the heart beats during the conditioning tests at (A) 192,473 nT and at (B) 12,663 nT.

第4章 無嗅覚化処理による磁気感覚破壊の検証

長距離移動に伝書鳩は太陽コンパスと磁気のコンパスを用いて航行するとされ (Keeton, 1974a,b)、さらに Papi *et al.* (1972, 1973)は伝書鳩が嗅覚を使った航法も行おうと提唱した。嗅覚航法説の根拠の一つは、無嗅覚化処理されたハトが帰巢できないことである。長期および短期的に無嗅覚化するためにいろいろな方法が使用されてきた (Able, 1996) : すなわち嗅神経の切断、綿で鼻腔を塞ぐ、鼻腔へのチューブ挿入、鼻上皮の局所麻酔である。無嗅覚化処理されたハトは一環した帰巢行動をとらなかつたことより、無嗅覚化処理が嗅覚以外の航法情報処理を阻害する副作用 (side effect) の可能性という問題が提起された (Able, 1996)。

前述したように、移動性の海洋動物が地磁気情報を手掛りにして航法することがサケ (Quinn, 1980; 青山他, 1991)、アメリカウナギ *Anguilla rostrata* (Souza *et al.*, 1988) そしてウミガメ (Lohmann and Lohmann, 1994) で提唱されている。しかし、最近の研究では、ヨーロッパウナギ *A. anguilla* (Tesch *et al.*, 1991; Westin, 1990)そして、アメリカウナギ (Barbin, 1998) の回遊において、磁気感覚よりむしろ嗅覚の重要性が示された。標識されたヨーロッパウナギは視覚、磁気感覚または嗅覚のどれかが阻害され、鼻腔への熱いワセリンの注入によって無嗅覚化されたグループが対照群と違って不規則な泳ぎ、遅い速度そして変則的な方向への行動が観察された (Tesch *et al.*, 1991; Westin, 1990)。超音波テレメトリは銀ウナギ期のアメリカウナギの河口移動において嗅覚の重要性を示した。すなわち、鼻腔にワセリンを埋める処理をされた無嗅覚化ウナギは河口で滞留したが、対照ウナギは潮流とともに遡上・降下した (Barbin, 1998)。これらのウナギ属魚類が、ニジマス *Oncorhynchus mykiss* と同じように (Walker *et al.*, 1997)、鼻に磁気感覚器を持つならば、熱いワセリン (>150°C) (Keefe, 1992) の注入は磁気感覚器または磁気感覚神経に損傷を与えた可能性がある。鼻腔へのワセリン (またはシリコーン・ペースト) の注入は、無嗅覚を引き起こすと広く認められた技術である (Keefe, 1992; Olsen *et al.*, 1998; Barbin, 1998)。ワセリンは融点 (36-60°) 以下では固いペースト状であるので、加温して液状になったものを鼻腔に注入する。鼻腔内に充填された液状のワセリンが冷却し、鼻腔内の水の交換を妨げてウナギの嗅覚を奪う。

前章でウナギ *A. japonica* に磁気感覚があることを実証したが、ヨーロッパウナギやアメリカウナギとの不一致の原因を知るためには、無嗅覚化処理の副作用の有無を確認する必要がある。本章ではウナギの鼻腔に沸点と融点のワセリンを注入して磁気感覚への副作用を確認し、沸点ワセリンを注入する無嗅覚化処

理が磁気感覚を破壊する副作用をもたらすことを明らかにすることを目的とした。

4-1. 材料および方法

供試魚と無嗅覚化処理

供試魚の黄ウナギ（全長 46.8-59.5 cm）は、第 3 章と同様に鹿児島県の養鰻場から入手した。これらの黄ウナギ 15 尾を水氷で低温麻酔し、加温した白ワセリン（東海製薬、名古屋）2 mL を注射器と針先を削り取った注射針を使って、それぞれの鼻腔へ注入することにより無嗅覚化処理した（Fig. 4-1）。このうちの 5 尾（個体 #a1-#a5）には 140 °C のワセリンを、5 尾（#a6-#a10）には 80°C のワセリンを、5 尾（#a11-#a15）には 45°C のワセリンを注入した。無嗅覚化処理したウナギを、処置から回復するために屋内のガラス水槽に 1 週間放置した後、人工水平磁気に対する感度を調べる心電図条件付け実験に供した。無嗅覚化処理しない他の 5 尾のウナギを対照個体とし、無嗅覚化個体と同じ心電図条件付け実験に供した。

さらに、別個体を用いて、冷水麻酔後の鼻腔にそれぞれの温度のワセリンを鼻腔に注入し、ワセリン注入後の鼻腔内の温度を熱電対温度計（安立計器：HA-100E；センサ：BT-22E-TC1-ASP、直径 1.5 mm、時定数 1.5 s）で測定した。供試個体の鼻孔は熱電対センサに比べて小さいため、鼻孔を 1-2 mm 程度切開してセンサを鼻腔内に挿入した。ワセリン加温のため、小ビーカーに入れたワセリンをアルコールランプで湯煎方式で暖め、所定温度を維持した。また、使用注射器と注射針もアルコールランプで所定温度以上に加温した。

心電図実験装置と磁気条件

実験は鹿児島大学水産学部の実験室を暗くして行った。黄ウナギは防振テーブルに置かれた PVC 水槽（幅 20 cm、長さ 105cm、深さ 20cm）を暗幕で覆い、実験者は暗幕の後で作業した。実験装置は第 3 章と同様で（Fig. 3-1）、PVC 水槽にウナギのシェルターとして PVC パイプ（長さ 46cm、直径 3.6cm）を入れた。PVC 水槽、PVC パイプは西から東に向けて置いてのせ、パイプ内のウナギの頭は東に向いた。

供試ウナギは PVC 水槽の環境に慣れさせるために、条件付け実験開始の前に 1 時間以上放置した。ウナギの心拍を心電図計でモニタし、心拍が安定した後に条件付けを始めた。

PVC 水槽には、浄水器（CW-101; NGK, 名古屋）を通した水道水を連続流入させた。条件付け実験中の水槽水温は 20.6-24.0 °C であった。

条件付けと条件反応テストの実験装置と人工磁気条件は、第3章で用いた12,663 nT—192,473 nTの他に、ソレノイドへの入力増幅器を精密電力増幅器（エヌエフ回路設計ブロック、4502）に換えて2,533 nTの人工磁気生成を可能にした。2,533 nTの人工磁気を地磁気に印加することによって合成磁気はN極から4.45°偏り、その強さは32,622 nT（実験地の地磁気水平成分32,524 nTより0.003%大きい）であった（Fig. 4-2B）。

ウナギの磁気条件付け

心電図条件付けの方法は第3章と同様で、人工磁気を条件刺激、閃光を無条件刺激とした。刺激の与え方は第3章と同様であった。

ウナギ心電図の記録と計測

第3章と同様に、供試ウナギに与えるストレスを最小にするために麻酔を用いず、供試ウナギがPVCパイプシェルターの中に静止する間に心拍を記録した。前章と同様に、最大心拍減衰率を計算した。

統計処理のために、前章と同様に、心拍間隔を対数変換によって正規化してt検定した。

嗅房の観察

条件反応テストの後、ワセリンを注入されたウナギを屋内のガラス水槽に戻して一ヶ月間保持した。その後、水氷で低温麻酔して切断した頭部を10%ホルマリンで固定し、解剖顕微鏡下で嗅房を観察した。

4-2. 結果

対照黄ウナギ

対照ウナギでは、192,473 nTの条件刺激によって、人工磁気への有意な条件反応が3尾で1セット（10試行）、1尾で2セットの試行後に形成された。（Fig. 4-3A、Table 4-1）。個体#a3では条件刺激が192,473 nTの時は心拍の乱れのために心拍間隔を正確に読み取れなかったが、48,118 nTで刺激したときには明瞭な条件反応がみられた（Table 4-1）。最小の条件刺激2,533 nTでは、条件反応が4尾で認められたが（Fig. 4-3B）、個体#3では心拍の乱れのため条件反応を確認できなかった（Table 4-1）。

沸点ワセリン処理個体

無嗅覚化処置後7日から11日まで心拍が安定しなかったため、心拍が安定し

た14日目から条件付け実験をした。無嗅覚化個体#a1から#a4の4個体は5セット(50回)の条件付け試行の後でも、閃光に無条件反応を示したが、人工磁気に全く条件反応を示さなかった(Fig. 4-4)。個体#a5は1から2秒間隔の比較的安定した連続QRS波に混じって3から5秒の間隔の不規則な心拍を示したが、安定した心拍の間に条件刺激が印加されても、有意な心拍変化はなかった(Fig. 4-4)。

融点ワセリン注入個体

80℃(実験時には74-76℃)ワセリン注入個体5尾いずれのでも、付加磁気最小の2,533 nTにおいても条件反応が認められた(Table 4-2)。また、45℃(実験時には42-43℃)ワセリン注入個体でも同様に、付加磁気最小の2,533 nTで全個体で条件反応が認められた(Table 4-2)。

沸点ワセリン処理個体の嗅上皮

5尾の無嗅覚化個体の10の鼻腔の解剖観察では、無嗅覚化処置後一ヶ月の嗅房にワセリンが認められず、また解剖顕微鏡観察では嗅上皮に損傷が認められなかった(Fig. 4-5)。嗅上皮表面に組織学的な損傷が残った可能性は否定できないが、組織実験をしなかったため、組織学的損傷は確認できなかった。

鼻腔内温度

磁気感覚を喪失した140℃のワセリンを注入した個体の鼻腔内温度は最大で60℃あった(Fig. 4-6a, Table 4-3)。磁気感覚を維持した80℃ワセリンおよび45℃ワセリンを注入した鼻腔内温度の最大値はそれぞれ50℃, 38℃であった(Fig. 4-6b, Fig. 4-6c, Table 4-3)。このように鼻腔内温度がワセリンの所定温度と大きく異なったのは、注射器に入れてから鼻腔に注入するまでにワセリンが冷えたためである。ウナギの鼻孔は小さいために注射針を鼻孔から挿入するまでに若干の時間を要した。このような操作の遅れは実験現場で実際に起こることであり、非現実的なものではない。ワセリンの所定温度が140℃でのみ磁気感覚を喪失したことより、鼻腔内で50℃を超える温度が磁気感覚を喪失する危険温度であると結論される。

4-3. 考 察

第3章において、養殖ウナギは、条件付け試行のわずか1セット後に条件反応を示し、条件反応を誘起した印加磁気の最小強度は12,663 nTであった。本章では、実験装置の電流源を改善して、これよりも遥かに小さい人工磁気2,533 nT

でも条件反応が認められた。これとは対照的に、無嗅覚化ウナギは 5 セットの条件付け試行の後でも条件反応を示さなかったが、最後まで閃光に無条件反応を示した。動物は感知することができない刺激には条件付けされないの、条件付けの不成功は印加刺激を供試個体が感知しなかったことを示す。無嗅覚化処理が磁気感覚を消失させたことは明らかである。この結果はまた、ウナギが鼻腔の中または鼻腔の回りに磁気感覚器を持つことを示唆する。

ニジマスでは磁鉄鉱粒子を含む磁気感覚細胞とその存在部位が特定され、磁気感覚神経が三叉神経の分枝 (rosV) であることが確認されているが (Walker *et al.*, 1997; Diebel, 2000)、磁鉄鉱粒子の鎖が磁場を神経系の電気信号に変換する仕組みや、磁気感覚細胞と rosV 終末との間のシナプスの存在は未確認である。鼻殻を囲む rosV は非常に繊細な網状組織で高温に非常に弱くて、熱いワセリンの鼻腔への注入によって簡単に損傷を受けるであろう。本研究で無嗅覚化したウナギの磁気感覚の喪失は磁気感覚細胞または神経に損傷を受けた結果であることは疑いない。ワセリンの所定温度が 140°C でのみ磁気感覚を喪失したことより、鼻腔内で 50°C を超える温度が磁気感覚を喪失する危険温度であると結論された。所定温度が 140°C であっても注入操作によって鼻腔内温度が 50°C に達しない場合があり得る。また、所定温度が 80°C であっても、鼻腔内温度が 50°C を超えることはあり得る。磁気感覚に副作用を及ぼさずワセリンで無嗅覚化処理する方法は、容易なものではないと思われる。

Tesch *et al.* (1991) と Barbin *et al.* (1998) は、無嗅覚化処理したヨーロッパウナギとアメリカウナギを放流・追跡した研究で、回遊において嗅覚が重要であると報告した。しかし、ヨーロッパウナギとアメリカウナギがウナギと同様と考えられるならば、両ウナギは磁気感覚をもつに違いないが、磁気感覚が鼻腔へのワセリン注射に起因する磁気感覚器への損傷で鈍化されたのであろう。

人工磁気 2,533 nT に条件反応が認められたことは、ウナギが実験地の地磁気水平成分 32,524 nT と合成磁気 32,622 nT との差を感知したことを意味する。この強さの差 98 nT は地磁気の 0.003% 増加に相当し、水平成分では 4.45° の差である。このような小さな磁気感覚感度の報告例は前例がなく、ウナギの磁気感覚感度は第 1 章 (1-3.) で述べた地磁気の短期的な変動、例えば太陽活動が原因の磁気嵐をも感知し得る鋭いものといえる。ただし、生体に影響を及ぼす微小な地磁気の感知に関しては、感知し得る磁気の時空間的な変化率が問題になる。

4-4. 図表

Table 4-1 Conditioning tests and the conditioned response of control eels, in terms of heart beat intervals, to imposed artificial magnetic fields in the laboratory

Specimen	Magnitude of magnetic field (nT)	No. of conditioning runs	Pre-test beat: interbeat interval 99% confidence interval (s)	Test beat : first significant interbeat interval (s)
#1	192,473	10	0.9749 - 1.2606	T3: 1.5377
	48,118	10	0.9933 - 1.2052	T3: 1.2374
	25,325	10	1.0251 - 1.2855	T1: 1.6274
	12,663	50	0.8448 - 1.0032	T1: 1.4301
	2,533	40	0.8334 - 1.0567	T2: 1.0714
#2	192,473	10	0.8934 - 1.0453	T1: 1.1387
	48,118	10	0.8489 - 0.9928	T1: 1.0087
	25,325	20	0.9978 - 1.2061	T1: 1.3091
	12,663	10	1.0152 - 1.2121	T3: 1.2374
	2,533	20	0.9547 - 1.1067	T2: 1.3857
#3	192,473		—	—
	48,118	10	0.9076 - 1.0641	T2: 1.1567
	25,325		—	—
	12,663		—	—
	2,533		—	—
#4	192,473	20	0.6997 - 0.8560	T3: 0.9773
	48,118	10	0.6066 - 0.6720	T3: 0.6725
	25,325	10	0.6319 - 0.6951	T1: 0.7846
	12,663	20	0.7570 - 0.8749	T2: 0.9011
	2,533	20	0.6899 - 0.8143	T3: 0.9639
#5	192,473	10	1.2816 - 1.5422	T2: 1.9386
	48,118		—	—
	25,325		—	—
	12,663	10	1.2746 - 1.5937	T1: 1.6678
	2,533	10	1.3004 - 1.4361	T2: 1.6902

— precise interbeat intervals were not obtained due to contamination with electric noise in electrocardiographs.

Table 4-2 Conditioning tests and the conditioned response of eels injected with vaseline, in terms of heart beat intervals, to imposed artificial magnetic fields in the laboratory

Specimen and vaseline temperature	Magnitude of magnetic field (nT)	No. of conditioning runs	Pre-test beat: interbeat interval 99% confidence interval (s)	Test beat : first significant interbeat interval (s)
#a6 74°C	192,473	30	0.8680 - 1.2650	T2: 1.5691
	48,118	10	0.9544 - 1.3650	T1: 1.6140
	25,325	10	1.1435 - 1.2438	T2: 1.5299
	12,663	30	0.7463 - 1.8767	T3: 0.9415
	2,533	10	1.0674 - 1.5049	T3: 1.8213
#a7 75°C	192,473	50	1.5496 - 1.8565	T1: 2.2808
	48,118	20	1.3811 - 1.7740	T3: 1.9333
	25,325	30	1.4260 - 1.8010	T2: 1.8605
	12,663	30	1.4960 - 1.7709	T2: 1.9054
	2,533	10	1.3955 - 1.7853	T1: 1.7877
#a8 74°C	192,473	40	0.9360 - 1.0500	T3: 1.0536
	48,118	30	0.8897 - 1.0459	T1: 1.0536
	25,325	30	0.9990 - 1.1676	T2: 2.8581
	12,663	10	0.8706 - 0.9530	T2: 2.7908
	2,533	30	1.0078 - 1.1060	T1: 2.8581
#a9 76°C	192,473	20	0.9272 - 1.0409	T2: 1.0648
	48,118	10	0.8747 - 0.9567	T2: 0.9975
	25,325	30	0.9467 - 1.0618	T1: 1.0648
	12,663	30	0.9813 - 1.0653	T3: 1.0928
	2,533	10	0.8206 - 0.9222	T1: 0.9975
#a10 74°C	192,473	30	0.8702 - 1.0947	T1: 1.2721
	48,118	20	1.7661 - 2.3277	T3: 2.3649
	25,325	40	1.0480 - 1.4233	T2: 1.4739
	12,663	20	0.9287 - 1.0685	T3: 1.2665
	2,533	20	0.8054 - 0.8243	T3: 0.8294
#a11 42°C	192,473	40	1.0397-1.3039	T2:1.3450
	48,118	30	0.9762-1.2643	T1:1.3394
	25,325	20	0.6742-0.8501	T1:1.0592
	12,663	10	1.0061-1.1345	T3:1.1881
	2,533	10	1.0389-1.1724	T2:1.3842
#a12 43°C	192,473	10	1.1013-1.2001	T3: 1.2329
	48,118	10	1.0698-1.2480	T4:1.2553
	25,325	10	1.0588-1.2904	T3:1.3114
	12,663	10	1.0223-1.2844	T4: 1.3786
	2,533	10	0.9809-1.1554	T1:1.1656
#a13 42°C	192,473	50	1.0888-1.2490	T1:1.4739
	48,118	10	0.7898-0.9316	T2:0.9583
	25,325	20	0.8441-0.9293	T2:1.0536
	12,663	10	0.7620-0.8172	T1:0.8406
	2,533	30	0.9917-1.1311	T3: 1.3113
#a14 43°C	192,473	20	1.0702-2.1993	T1:2.4826
	48,118	10	0.9403-1.1377	T1:1.2327
	25,325	50	0.8763-1.0123	T2:1.2105
	12,663	20	0.8421-0.9883	T3: 1.0143
	2,533	10	0.8824-1.0723	T3: 1.1152

Table 4-3 Temperature change in the nasal cavity after injection of vaseline at three different temperatures

Temperature of vaseline at injection					
140°C (live eel)		80°C (live eel)		45°C (dead eel)	
Median (°C)	Range (°C)	Median (°C)	Range (°C)	Median (°C)	Range (°C)
51.5	44.0-60.0	40.2	30.5-50.0	31.1	26.4-38.0



Fig. 4-1. Photograph showing the injection of hot white Vaseline into the nasal cavity to make the yellow eel anosmic.

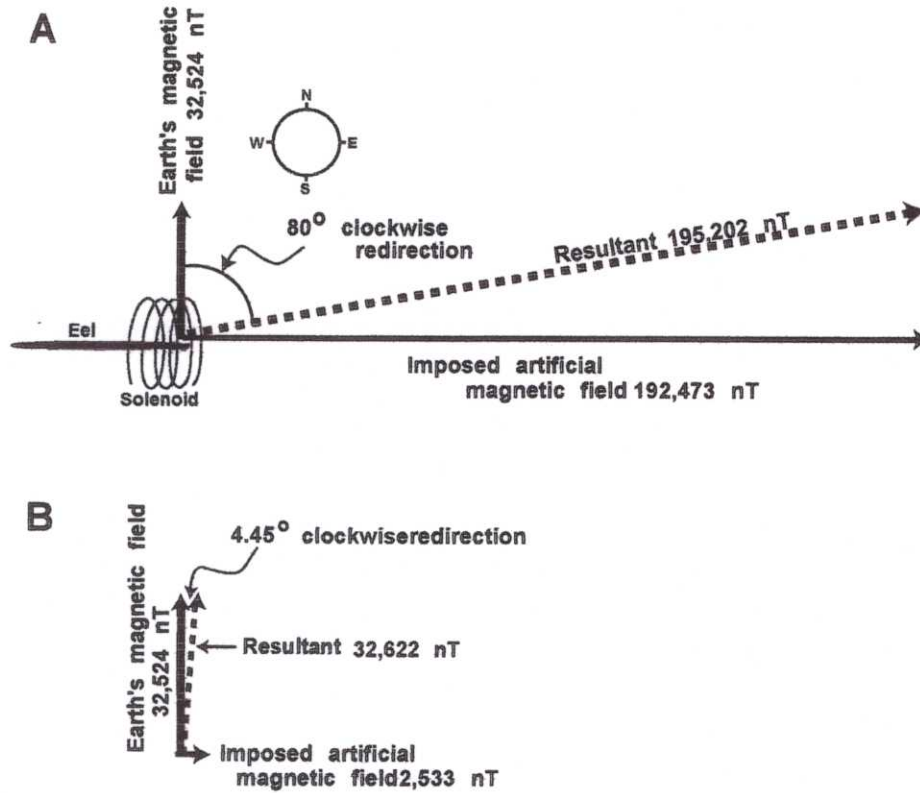


Fig. 4-2. The experimental apparatus produced a resultant magnetic field due to the combination of the geomagnetic field and the imposed magnetic field. The eel and the solenoid are placed in a west-east direction. A, When the artificial magnetic field is set at 192,473 nT, the resultant field is 195,202 nT redirected 80° clockwise. B, When the artificial magnetic field is set at 2,533 nT, the resultant field is 32,622 nT (0.003% increment) redirected 4.45° clockwise.

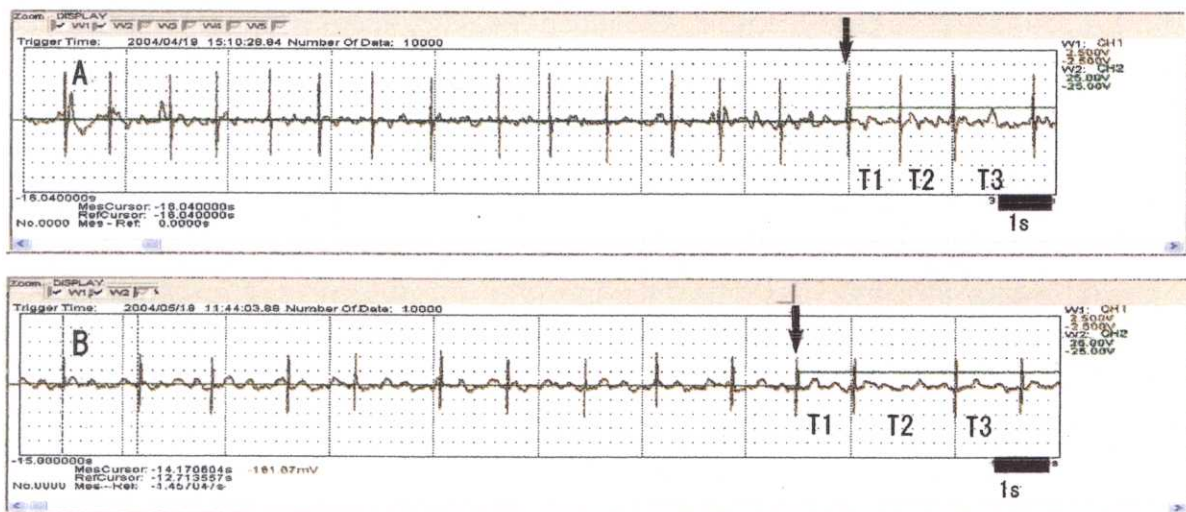


Fig. 4-3. Typical electrocardiograms showing the conditioned response (slowing down of the heart beat) of yellow eels during tests following a set of conditioning runs. Horizontal bars mark the magnetic field stimulus. T1, T2, and T3 are the heartbeats during the conditioning tests at (A) 192,473 nT and at (B) 2,533 nT.

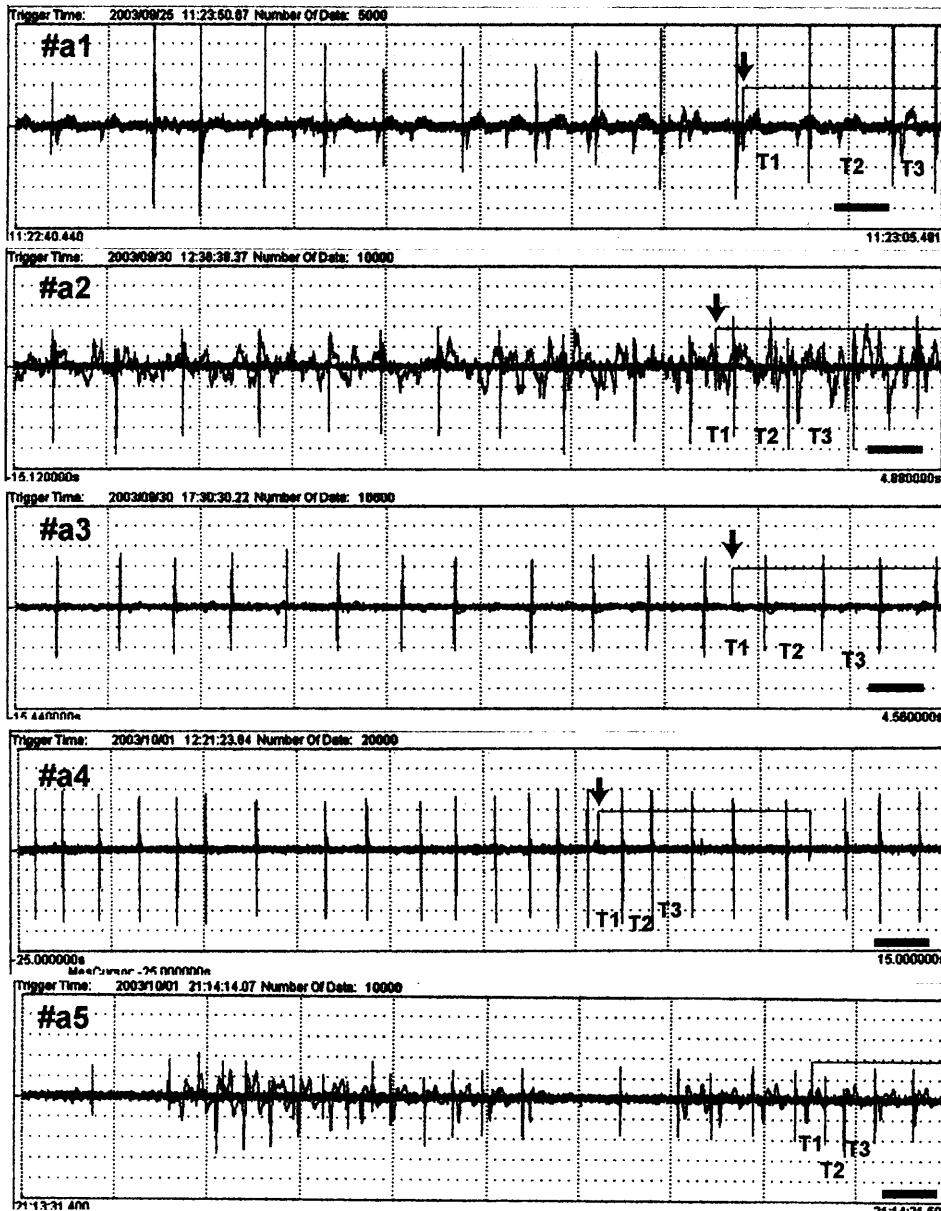


Fig.4-4. Electrocardiograms showing the heart beats before and during conditioning tests in anosmic Japanese eels #a1 to #a5.

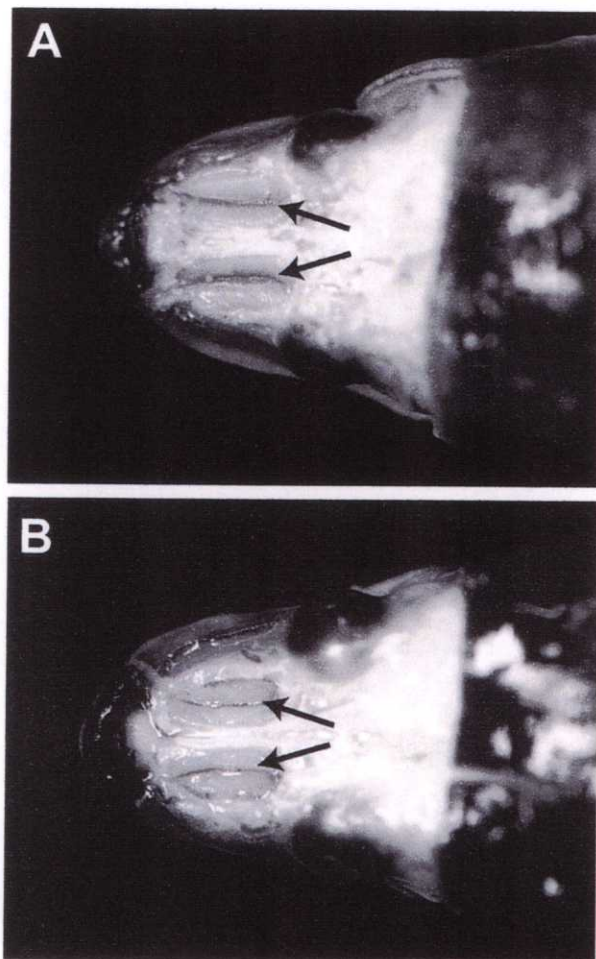


Fig.4-5. Photographs showing the olfactory rosette of Japanese eels: (A) control eel, (B) anosmic eel with white petroleum jelly injected into the nasal cavity.

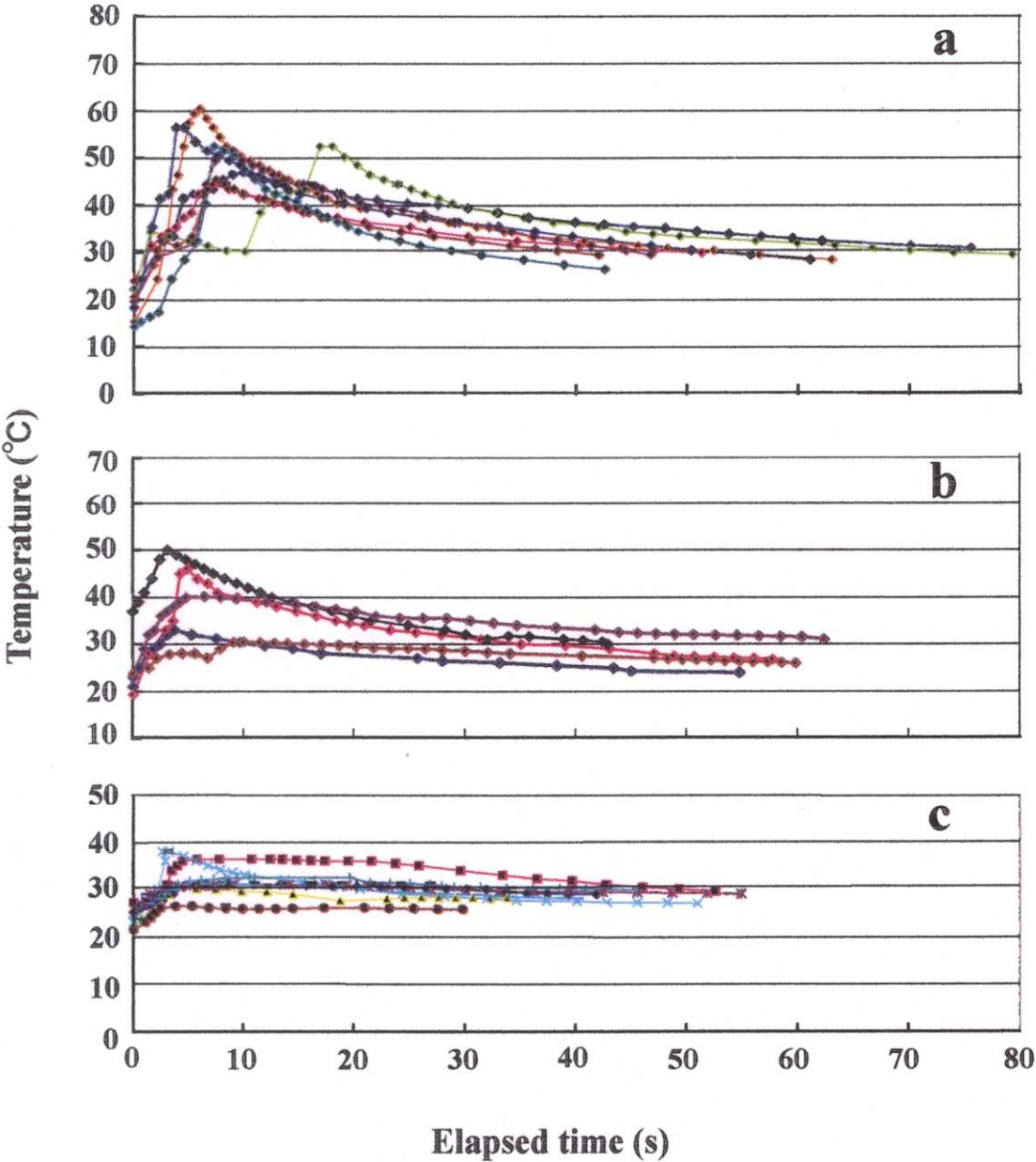


Fig.4-6. Temperature change in the nasal cavity after injection of vaseline at 140°C (a), 80°C (b) and 45°C (c). (a) and (b), for live eel; (c), for dead eel.

第5章 黄ウナギの磁気コンパス定位

前章までにウナギはシラス期の段階で既に磁気感覚をもつことを明らかにしたが、ウナギの産卵回遊との関連で磁気感覚を論じるには、磁気感覚が“磁気コンパス”として機能することを明らかにしなければならない。磁気感覚器が磁気コンパスとして機能しなければ、地磁気情報が回遊の手掛りになり得ない。

渡りの途上にある鳥が実験室内で渡りの方向に指向性をもった行動をする。その方向は人工磁気を印加することによって変化することから、渡りに磁気コンパスを使用していると解釈されている (Wiltschko and Wiltschko, 1972)。また、これと同じ解釈を魚にも適用して磁気コンパスによる定位が論じられている (Miles, 1968; Branover *et al.*, 1971)。

本章ではウナギの磁気感覚器が磁気コンパスとして機能することを養殖黄ウナギを使った条件付け実験によって明らかにする。これまで種々の動物で条件付けによる磁気コンパスの確認が試みられたが、条件付けが完成された例は稀である (Wiltschko and Wiltschko, 1995)。しかし、魚類ではヒラタエイ属の *Urolophus hallei* (Kalmijn, 1978) やキハダ *Thunnus albacares* (Walker, 1984) の成功例がある。個体ごとに定位への人工磁気の影響をみる場合、指向性をもった定位をする個体を用いなければならないがそのような個体は稀であるので、条件付けは有効な方法である。

5-1. 材料と方法

水槽内の黄ウナギは水槽底においた筒をシェルターとして利用してその中に入って静止する。この習性を利用して、水槽内に筒を放射状に配置し、北向きの筒に入ることをウナギに学習させた後、この方位選択が人工磁気の印加によって変化するか否かを調べる方法をとった。後述するように、ウナギに異なる方向を向いた筒を自由選択させると、方位選択性に明瞭な指向性が認められる個体は稀で、訓練によって特定方位への定位を学習させるのが適切と考えられた。また、学習を完成できなかった個体は磁気感覚に何らかの障害をもつ可能性があるため、心電図条件付け法で磁気感覚の有無を確認した。

材料魚

材料魚は鹿児島県大隅養鰻組合を通して購入した小型の養殖黄ウナギ 15 尾（全長 34-36 cm）で、太平洋に面した志布志湾の大隅地区海岸と河口域で採捕されたシラスウナギを淡水で養殖したものである。これらのウナギをガラス水槽（横 90 cm、幅 45 cm、高さ 45 cm、水深 31 cm）に収容して淡水飼育し、水底にはシェルターとして灰色 PVC パイプ（内径 20 mm、長さ 30 cm）を置いた。飼育中、餌料（乾燥アカムシ、乾燥イトミミズ）を飽食しない程度に与えた。水槽内の水温は 17-24 °C であった。

実験装置と行動実験

実験には青色ポリプロピレン製円形水槽（直径 65 cm、高さ 20 cm、水位 6 cm）を使用した。水槽中央に、底部に 8 個の孔を等間隔に開けた PVC 筒（直径 12.5 cm、高さ 11.6 cm）を縦に置き、それらの孔から放射状に 8 本の PVC パイプ（内径 2.6 cm、長さ 19 cm）を配置してシェルターとした（Fig. 5-1）。シェルターは中央筒と実験水槽壁側の両方に開いているが、水槽に放されたウナギは水槽壁側からのみシェルター入ることができる。乱数表にしたがって、放流位置の方位はランダムとし、放流ごとにシェルターを回転して一つのシェルターの向きをランダムにした。

非訓練個体の定位観察

ソレノイド（下述）内に置いた実験水槽に放したウナギがシェルターに入るのを待った。筒に入ったシェルターの向きを記録し、1 分以内にシェルターを傾斜させてウナギをシェルターから追い出し、再びシェルターに入るのを待った。この試行を 1 尾について 10 回繰り返す、10 回を 1 セットとして 10 セット繰り返した。ウナギの行動を、ソレノイドの上 1 m の位置に設置したビデオカメラでコイルの隙間（5 cm 間隔）からモニタ・記録した。撮影のために、150 W 白熱灯からの光を天井に反射させて実験装置を間接照明した（ソレノイド内照度、11.5-15.5 lx）。

実験中の水槽水の温度は、実験前にヒーターで 26 °C まで高めておいた後にノイズの原因となるヒーターを水槽から除いたため、17.8-24.6 °C の範囲で変動した。

シェルター選択訓練

ソレノイド内に置いた実験水槽で、北向きのシェルターに入るようにウナギを以下の方法で訓練した。用いた個体は上の実験に供した 15 尾から 10 尾を無作為に選んだ。北向きのシェルター以外の全シェルターの口を網袋で塞ぎ、水槽に放したウナギが北向きのシェルターに入るのを待った。シェルターに入った 1 分以内にシェルターを傾斜させてウナギをシェルターから追い出し、再び北向きのシェルターに入るのを待った。シェルターから追い出す方向は乱数表を用いて無作為とした。これを 10 回（1 セット）繰り返した。その後、学習の完成を確認するために、全部のシェルターの口を開いてウナギがどのシェルターも選択できるようにし、訓練と同じ作業を 10 回繰り返す“条件反応テスト”を行った。10 回ごとにシェルターの方向選択頻度を統計検定し、選択方向が統計的に非ランダムと認められた場合（下述）は訓練を終え、“人工磁気印加テスト”に移った。選択方向がランダムと見なされた場合は非ランダムと見なされるまで訓練を行った。ただし、訓練の繰返しは最大 10 セットとし、10 セット後もランダム定位と見なされた個体は学習しない個体とした。

実験中のウナギの行動のモニタ・記録と装置照明は非訓練個体のシェルター選択観察の場合と同様であった。これらの実験では、hunger drive に配慮して供試個体に飼育水槽で摂餌した後の個体を訓練に使用した。また、訓練の間は罰や報酬は与えなかった。

人工磁気印加テストでは、学習が完成した個体に対し、方位上の東または西に N 極を向けた人工磁気を印加し、シェルター選択の方位が合成磁気の N 極の向きによって変化するか調べた。方向別のシェルター選択頻度を circular statistics に従って処理し、有意性を判断した。

統計処理と学習完成基準

方向別の筒選択頻度を circular statistics (Batschelet, 1981) に従って処理し、学習の完成を判断した。Circular statistics において個体のシェルター選択方向は単位円の半径を起点とするベクトルの平均値で表される。r はベクトルの大きさを表し、単位円の半径に対する相対値で示される。P は、ウナギが筒を選択する方向がランダムであるという仮説のもとで r の値が得られる確率を示す。P の値は 1 セットの学習における訓練回数と r の値をもとに Rayleigh 検定表から得、 $P < 0.05$ のときにランダム仮説を棄却し、学習が完成したと判断した。また、平均

ベクトルの方向を ϕ で示し、その値は磁北を 0° として時計回りの角度で示した。

実験磁気条件

人工磁気を発生させたソレノイドは、ペットエース製の円柱状の筒（直径 75 cm、長さ 75 cm）に断面積 0.3 mm^2 のテフロン皮膜コイルを 5 cm の間隔を空けて右回りに二重に巻付けて作製した（Fig. 5-2）。5 cm の間隔は、コイルの間からソレノイド内部の様子をビデオ撮影できるようにした空隙である。ソレノイドへの入力には精密電力増幅器（エヌエフ回路設計ブロック、4502）によって行い、ソレノイドに電流が入力されて磁気に変化したことを、ソレノイドの上に置いた小型方位磁石によって確認した。ソレノイドと精密電力増幅器をつなぐ電線は、電磁ノイズの影響を防ぐために、撚り合わせた。

このソレノイドで、実験地（鹿児島大学水産学部、緯度 $31^\circ 33'$ 、経度 $130^\circ 33'$ ）における南方地磁気の水平成分 32,524 nT にその約 6 倍の強さの人工磁気 192,000 nT を東向きあるいは西向きに印加した。この場合、地磁気との合成磁気は磁力方向が東側あるいは西側に 80° シフトし、その水平磁気成分は 195,202 nT と計算される（Fig. 4-1）。

上記の強い人工磁気が供試個体の磁気コンパスに悪影響を及ぼす可能性を検証するために、人工磁気の強さを 31,063 nT にし、上記と同様な方法で再条件付け実験を行った。供試験個体は上記で学習が完成した個体から抽出した 4 尾であるが、上記の実験後に使用個体を一つの水槽に収容したため、個体識別はできなかった。このときの合成磁気は磁北から西あるいは東に 44° 偏り、強さは 44,975 nT になる（Fig. 5-3）。

実験は 2004 年 10 月-2005 年 1 月、鹿児島大学水産学部の漁業基礎工学実験室で行った。

心電図条件付け法による磁気感覚の確認

上記の学習実験で学習しないと判断された 3 個体の磁気感覚の有無を心電図条件付け法によって調べた。前のシェルター選択条件付け実験で使用した個体は実験後に一つの水槽に収容したため、この実験に用いた個体は前の個体との識別はできなかった。この実験装置と方法は第 4 章と同じである。

5-2. 結 果

条件付け前の個体の定位

水槽に放流されたウナギがシェルターに入るときは常に頭から入り、シェルターから抜け出すことなく静止した。個体によって直ちにシェルターに入る場合と、水槽壁に沿って周回を繰り返した後にシェルターに入る場合があった。

条件付け前のウナギの選択方向に 2 尾の分だけ指向性が認められ、その平均ベクトルの方向は 342° ($r=0.551, P=0.041$)と 58° ($r=0.640, P=0.013$)であった (Fig. 5-4)。他の 13 尾では、平均ベクトルの大きさが 0.141–0.454 で、指向性が認められなかった。しかし、15 尾を全て込みにした頻度分布は南側と南西側のシェルターの選択頻度が顕著に低く、ランダムな方位ではないと判断された。平均ベクトル方位は 8° であった。 ($r=0.156, P=0.049$) (Fig. 5-5)。

条件付け訓練の結果

実験に用いた 10 尾の内、北向きのシェルターを選択するように条件付けできたのは 7 尾であった (Table 5-1)。個体#3 と#5 はそれぞれ 5 セット目と 1 セット目の訓練の途中でシェルターに入らなくなり、#10 は 13 セットの訓練後も学習が完成しなかった ($r=0.459, P=0.121$) ことから、これらの個体は条件付け訓練を学習できないものとして、後日の心電図条件付け法による磁気感覚確認の実験に供した。

学習が完成した 7 尾では、1 セット (#4) から 5 セット (#2、#7) の訓練で学習完成基準が達成された。しかし、供試ウナギは北向きのシェルターを選択することを訓練したにもかかわらず、学習完成後の定位平均ベクトルの ϕ の値は $49 - 337^\circ$ に分布し、5 尾で東側に偏り、1 尾で西側に偏った (Fig. 5-6)。

人工磁気印加による定位の変化

学習が完成した個体に人工磁気を印加して定位の変化をみた結果はどの個体も一貫したものではない (Fig. 5-6)。当初の期待通りに、合成磁気ベクトルが西向きの場合は定位が西側にシフトし、合成磁気ベクトルが東向きの場合は定位が東側にシフトした例は 1 尾 (#7) だけであった。その他の個体では人工磁気の向きが西側と東側の両方で (#1、#6、#9)、あるいはいずれか一方で (#2、#4、#8) 定位の指向性が失われてランダムな選択になった。

弱磁気印加による再訓練

シェルター選択訓練実験に使った個体から抽出した4尾を#101、#102、#103、#104とした。印加人工磁気の強さを31,063 nTに変えてこれらの個体で実験した結果をFig. 5-7に示した。学習が完成したのはそれぞれ5セット目、6セット目、7セット目および1セット目であった。人工磁気を印加すると、2尾では合成磁気ベクトルが北西向きでも北東向きでも影響が見られず (Fig. 5-7A,B)、1尾では定位が乱れてランダムになり (Fig. 5-7C)、他の1尾では北西向きでは影響がみられないが北東向きでは定位がランダムになった (Fig. 5-7D)。供試個体は前回の実験から最短1日、最長18日の放置期間においてこの実験に供されたことになる。#104以外の個体は学習完成までに5-7セットを要したことは、この放置期間に前回の学習行動を失っていたことを示すであろう。

心電図条件付け法による磁気感覚の確認

北側の筒を選択することを学習せず筒シェルターに入らなくなった3個体を用いて、心電図条件付け法によって磁気感覚の有無を確認した。#3と#5は下顎が体軸からそれぞれ左と右に曲がっている奇形をもっていたが、心電図条件付けの実験によってこれらいずれの個体も磁気感覚をもつことが確認された (Table 5-2)。

5-3. 考 察

実験水槽内に自由放流された未学習の黄ウナギは、放射状に配置された8本のシェルターの内、南側以外のシェルターを有意に高い頻度で選択し、平均ベクトルの方向は 8° を示した。しかし、15尾の平均ベクトルは有意な値であるが、個体別にみると選択方向はランダムと解釈されるものと、顕著に指向性をもつと解釈されるものがあった。このような定位の指向性は長期の飼育条件によって形成される可能性が考えられる。ニュージーランドに移植されたマスノスケ *Oncorhynchus tshawytscha* が東西方向に置かれた長方形の飼育水槽内の水槽の給餌位置(西側)によって西向きの定位行動を獲得したと報告された (Tayler, 1986)。この定位は地磁気を手掛りにしていることが明らかにされ、回遊とは無関係な行動でも地磁気を手掛りになることを示した。本章で得られた定位傾向も飼育条件によって獲得された可能性を検証するために、供試個体を飼育して

いた養鰻場の飼育条件を調べた結果、この可能性が否定された。養鰻場ではシラス期から成長差に応じて選別を繰返して飼育水槽を変え、給餌箱の位置は水槽内の西南西側か東北東側のいずれかに固定されているので、給餌条件によって形成された定位傾向ではないと判断された。しかし、養殖黄ウナギが示した北方 (8°) への平均定位が回遊と関係するか否かはここで論ずることはできない。

本章では特定の方角を向くシェルターを選択させる条件付けに成功したが、ウナギは北側のシェルターを選択するように訓練されたにもかかわらず、選択方向の平均ベクトルの方向は真北ではなく北東側に偏った。また、学習が完成した後に人工磁気を印加すると、印加に応じて平均定位ベクトルが有意に変化したのは1尾のみで、他の6尾では定位方向が乱れる場合が多かった。この結果は期待通りのものではなかったが、学習が完成した個体に人工磁気を印加すると選択されるシェルターの方向が変化したり乱れたことは、ウナギがシェルター方向の選択に地磁気情報を使ったことを示しており、ニホンウナギの磁気感覚は磁気コンパスとして機能していることは明らかである。したがって、大洋回遊時にも地磁気情報が方位を定める手掛かりに用いられる可能性が考えられる。

Souza *et al.* (1988) は黄ウナギを用いた磁気反応実験で、実験の最初と最後のコントロールで定位方向の違いを強い磁気 ($100,000 \text{ nT}$ と $-100,000 \text{ nT}$) に曝されたことが原因とした。磁気反応実験では地磁気より大きい人工磁気が用いられており、Walker (1984) のキハダ稚魚の条件付け実験では地磁気鉛直磁気の約1.7倍、Walker *et al.* (1997) のニジマス *Onchorynchus mykiss* を使った学習実験では地磁気の水平成分で1.3倍、鉛直成分で2.1倍であったが、これらの人工磁気への暴露による影響に言及していない。本章実験では地磁気水平成分 $32,524 \text{ nT}$ の約6倍の強さの人工磁気を印加したが、その後に行った条件付け訓練では正常に学習が完成したことより、この程度の人工磁気は黄ウナギの磁気コンパスに悪影響を及ぼすとは考えられない。

黄ウナギの定位行動を初めて水槽内で調べたのはヨーロッパ黄ウナギを使用した Branover *et al.* (1971) であった。彼らは六角形水槽の中央に放したウナギが6本の筒のいずれを選ぶかを調べたもので、地磁気下では選択頻度は東-西の2峰性であったものが、人工磁気の印可によってこの選択傾向は消失した。この結果はウナギの定位方向選択は磁気情報に基づくものであると解釈され、その

後の同じ水槽を用いた追試でも同様な結果を得られている (Ovchinnikov and Galaktinonov, 1973)。しかし、Tesch *et al.*(1992) による実験では磁気コンパス定位を示す明瞭な結果を得られなかった。

アメリカウナギの場合は、Zimmermann and McCleave(1975) の同様な実験では選択方向に指向性は認められなかったことから、彼らはそれ以上の研究を進めなかった。しかし、Souza *et al.*(1988) の黄ウナギを用いた六角水槽実験では、水槽中央に放されたウナギは地磁気下では北向きのチェンバーに指向性を示し、人工磁気印可によって地磁気方向を逆転すると指向性は南向きになった。

このように、研究者によって一貫した実験結果が得られていないのは、未成熟な黄ウナギは個体によって特定の方向への定位傾向をもたない可能性が指摘されているが (Wiltshko and Wiltshko, 1995)、成熟した銀ウナギを使った実験結果も一貫していない。Nova Scotia の河口で捕獲されたアメリカウナギの銀ウナギはサルガッソ海方向への顕著な定位指向性を示したが (Miles, 1968)、北ドイツ系群のヨーロッパウナギの銀ウナギは顕著な定位指向性を示さず、人工磁気の明瞭な影響はみられなかった (Tesch, 1974; Tesch *et al.*, 1992)。また、Karlsson (1985) の実験では、ヨーロッパウナギの Baltic 系群の銀ウナギは供試個体全体として定位指向性はみられなかったが、中に明瞭に定位指向性を示す個体があり、人工磁気の逆転に応じて定位方向が変化した。

このような個体差は本章実験でもみられ、明瞭に定位指向性を示した2尾の定位方向は一致しなかった (Fig. 5-4)。これまでの報告では複数個体を用いても平均ベクトルで定位を論じ、個体ごとの定位を示していないため、個体差の有無を知ることができない。ここでみられた個体差が何に由来するかは不明であるが、黄ウナギの定位が人工磁気の影響を受けるという解釈を変えるものではない。

本章では、条件付けされた黄ウナギの定位が人工磁気印加にともなって変化するという期待に反して、人工磁気印加によって定位が乱れた。このような定位の変化はアオウミガメ *Caretta caretta* の実験でもみられた。アメリカのフロリダで産まれたアオウミガメは実験室の皿形水槽内で磁北から平均 42° の方向に定位したが、人工磁気を印加して水平磁気を逆転すると平均定位方向が 196° に変化した (Lohmann, 1991)。平均定位方向は統計的にランダムではないが、磁気逆転によって定位方向の偏差は顕著に大きくなった。しかし、Lohmann はこの偏差変化を問題にしていない。同様な偏差の変化はキハダの条件付け実験でも

みられる。Walker (1984) は水槽でキハダ稚魚を輪くぐりさせる訓練をし、人工磁気 (最大 $50 \mu\text{T}$ 、鉛直方向磁気) を印加した時に餌を与えることで学習を強化した。学習は完成し、人工磁気印加によって輪くぐり頻度は増加したが偏差も増加した。

人工的な方位コンパスは、複数方向の人工磁気を加えると、それらの合成磁気ベクトルの方向を指す。磁気感覚器が方位コンパスと同様な磁気ベクトル検出器であれば、本章実験の黄ウナギは期待通りの定位反応を示すはずである。ウナギの磁気コンパスは自然磁力線とそれに加えた人工磁力線の複数の磁力線を検出できる磁力線検出器である可能性が考えられる。磁気感覚器がフラックスゲート型磁力計のセンサのように強い感度指向性をもつならば、十分磁力線検出器になり得る。地磁気に人工磁気を加えると、双方の磁力線が形成される。供試ウナギは今だかつて経験したことのない磁力線構造の中に置かれることになり、そのために混乱して定位が不能になった可能性である。この可能性を検証するには地磁気をキャンセルして人工磁気だけで実験しなければならない。その結果によってウナギの磁気コンパスの正体を知る手掛りを得られるであろう。

5-4. 図表

Table 5-1 Experimental period and remarks by specimen for the north shelter choice training

Conditioning stimulus	Specimen	Experimental period	Remarks
192,473 nT	#1	Nov. 11 – 15	Conditioned response, after 2-set runs.
	#2	Nov. 16	Conditioned response, after 5-set runs.
	#3	Nov. 17	Eel did not take shelter at all after 5-set runs.
	#4	Nov. 17	Conditioned response after, 1-set runs.
	#5	Nov. 18	Training was discontinued during first set runs.
	#6	Nov. 19	Conditioned response, after 3-set runs.
	#7	Nov. 22 – 23	Conditioned response, after 5-set runs.
	#8	Nov. 25	Conditioned response, after 4-set runs.
	#9	Nov. 26	Conditioned response, after 4-set runs.
	#10	Nov. 29 – 30	Training was discontinued after 13-set runs.
31,063 nT	#101	Dec. 1	Conditioned response, after 5-set runs.
	#102	Dec. 2	Conditioned response, after 6-set runs.
	#103	Dec. 3	Conditioned response, after 7-set runs.
	#104	Dec. 3	Conditioned response, after 1-set runs.

#3, #5 and #19 were exposed to cardiac conditioning test to examine magnetosensitivity later on.

Table 5-2 Conditioning tests and the conditioned response of the Japanese eels which have not learnt the training task in the test tank

Specimen	Magnitude of magnetic field (nT)	No. of conditioning runs	Pre-test beat: 99% confidence interval (s)	Test beat interval (s)
#3	192,473	30	1.2876 – 1.5144	T2: 2.5232
	25,325	20	1.1061 – 1.2565	T3: 1.2777
	2,533	30	1.1993 – 1.40857	T2: 1.8964
#5	192,473	20	1.0445 – 1.6705	T3: 1.7126
	25,325	20	1.2843 – 1.9806	T1: 2.2057
	2,533	10	1.0682 – 1.8450	T1: 2.8379
#10	192,473	10	1.6757 – 1.9584	T1: 2.5823
	25,325	20	2.0979 – 2.4858	T2: 2.6048
	2,533	10	1.5567 – 1.8075	T1: 2.0981

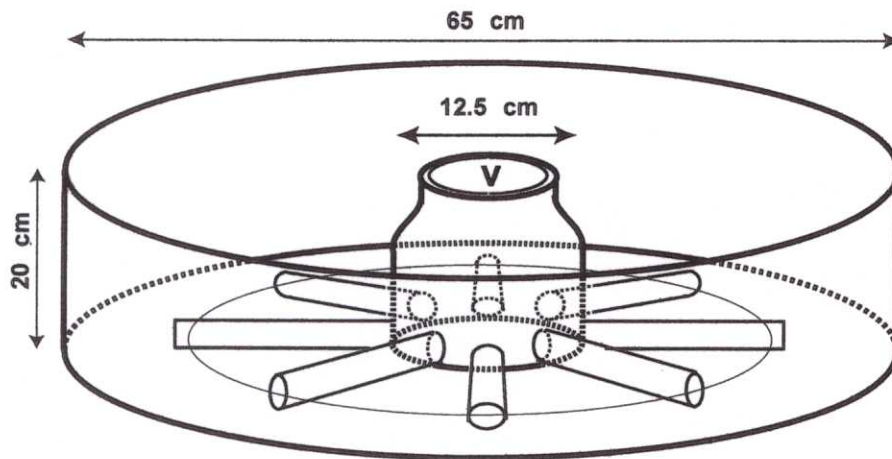


Fig. 5-1. Diagrammatic view of the testing tank with radially arranged eight PVC pipes as shelters for the yellow eels. v, vestibule.

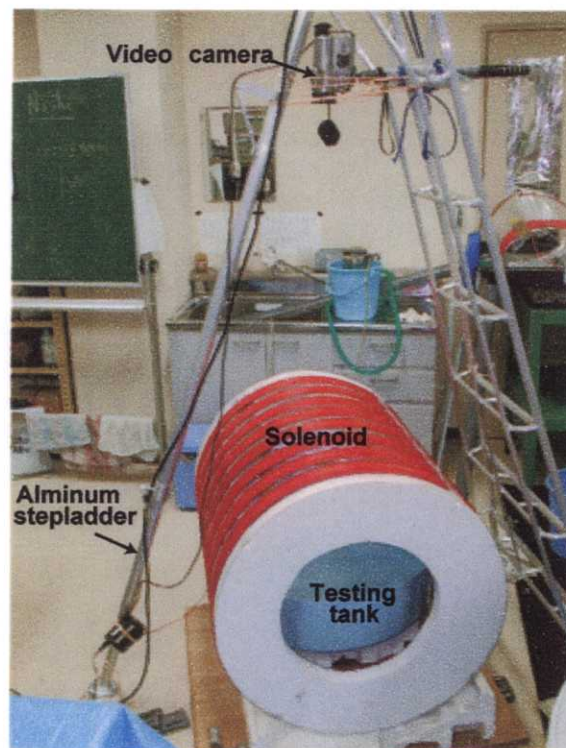


Fig. 5-2. Photograph showing the experimental apparatus for the examination of the orientation of the yellow eels in the testing tank placed in the solenoid.

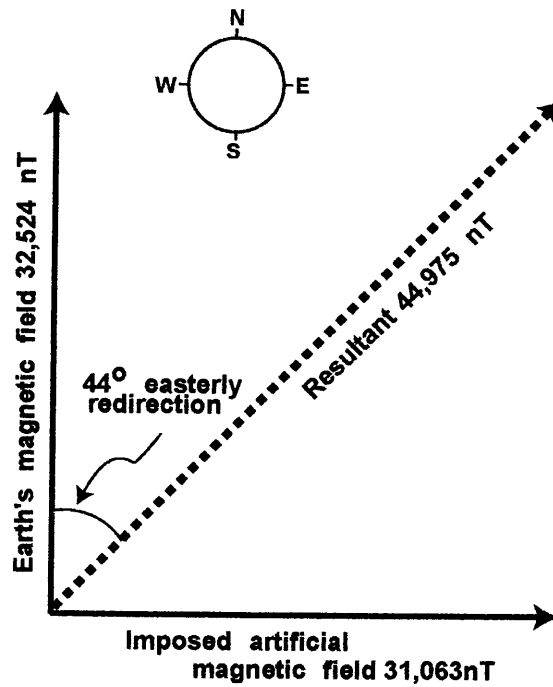


Fig. 5-3. The experimental apparatus produced a resultant magnetic field due to the combination of the geomagnetic field and the imposed magnetic field. The eel and the solenoid are placed in an west-east direction. When the artificial magnetic field 12,663 nT is applied, the intensity of the resultant field becomes 44,975 nT redirected 44° easterly.

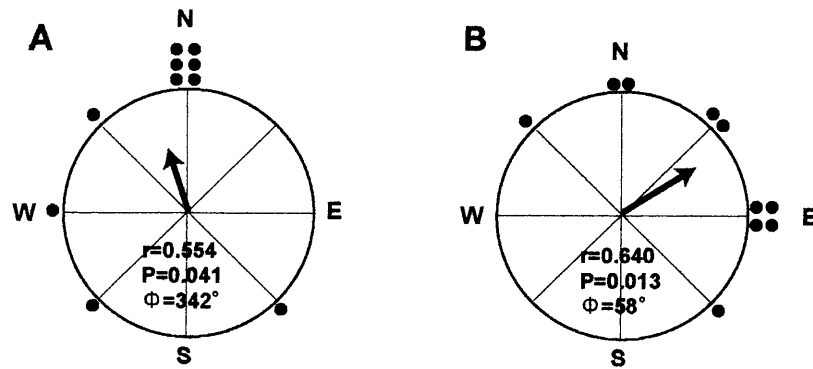


Fig. 5-4. Shelter choice orientation of two yellow eels which showed statistically significant directional preference in the testing tank under the geomagnetic field. Arrow and r , mean vector length relative to the radius; P , Rayleigh test probability; Φ , direction of the mean vector represented by angle measured clockwise to the geomagnetic north (zero direction).

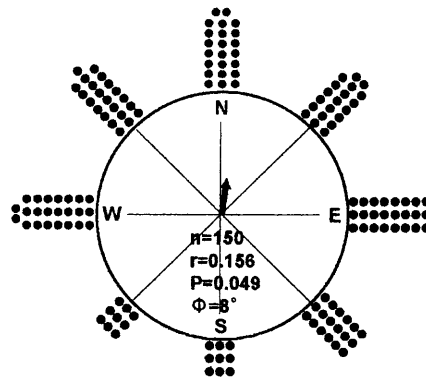


Fig. 5-5. Shelter choice orientation for combined fifteen yellow eels in the testing tank under the geomagnetic field. Symbols, same as in Fig. 5-4.

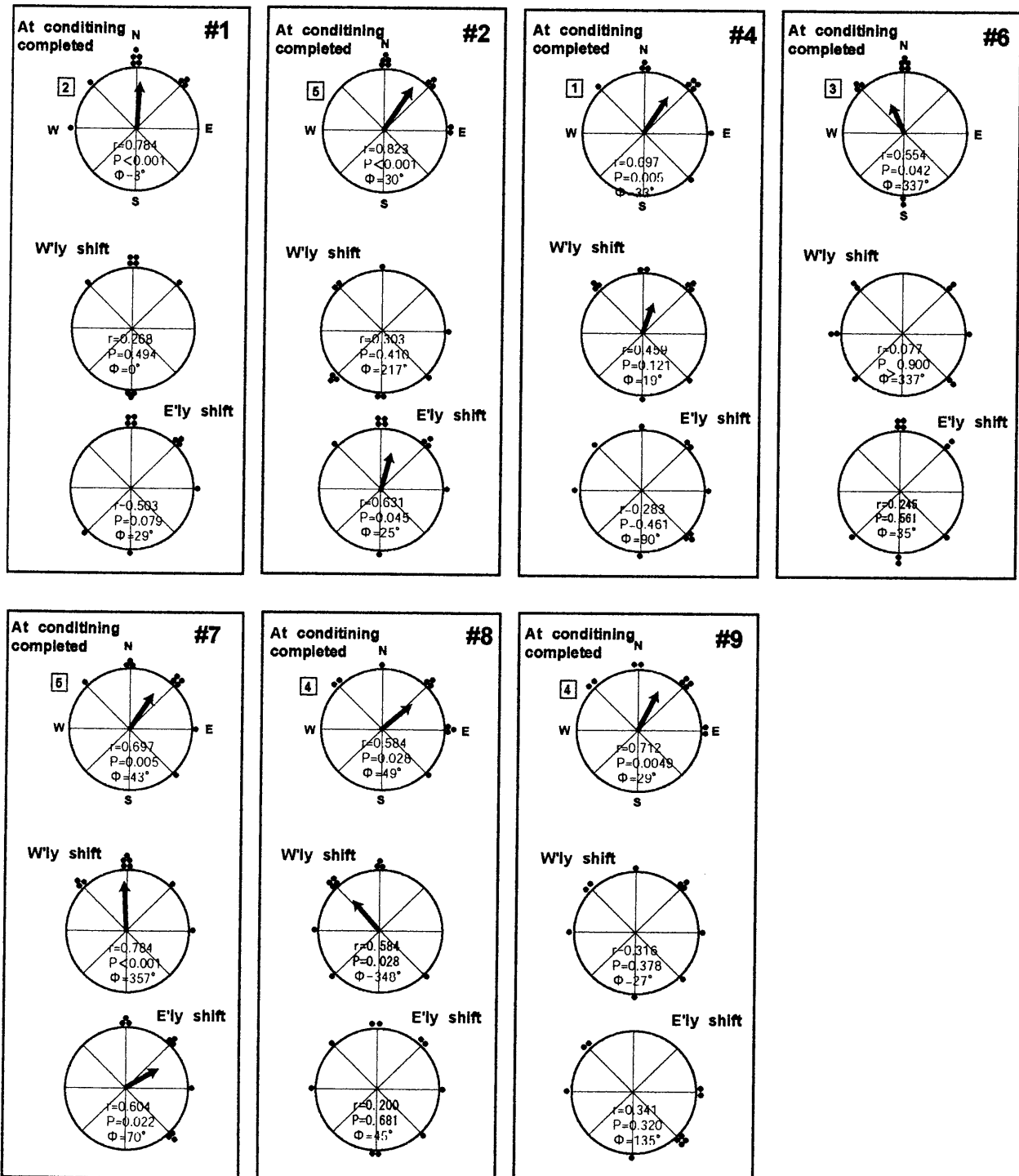


Fig. 5-6. Shelter choice orientation of the yellow eels at the completion of the conditioning to choose a north shelter and the change in the conditioned orientation when the geomagnetic field was shifted westerly or easterly by the artificial magnetic field at 192,473 nT. Figure in the square shows the number of conditioning runs at the conditioning was completed

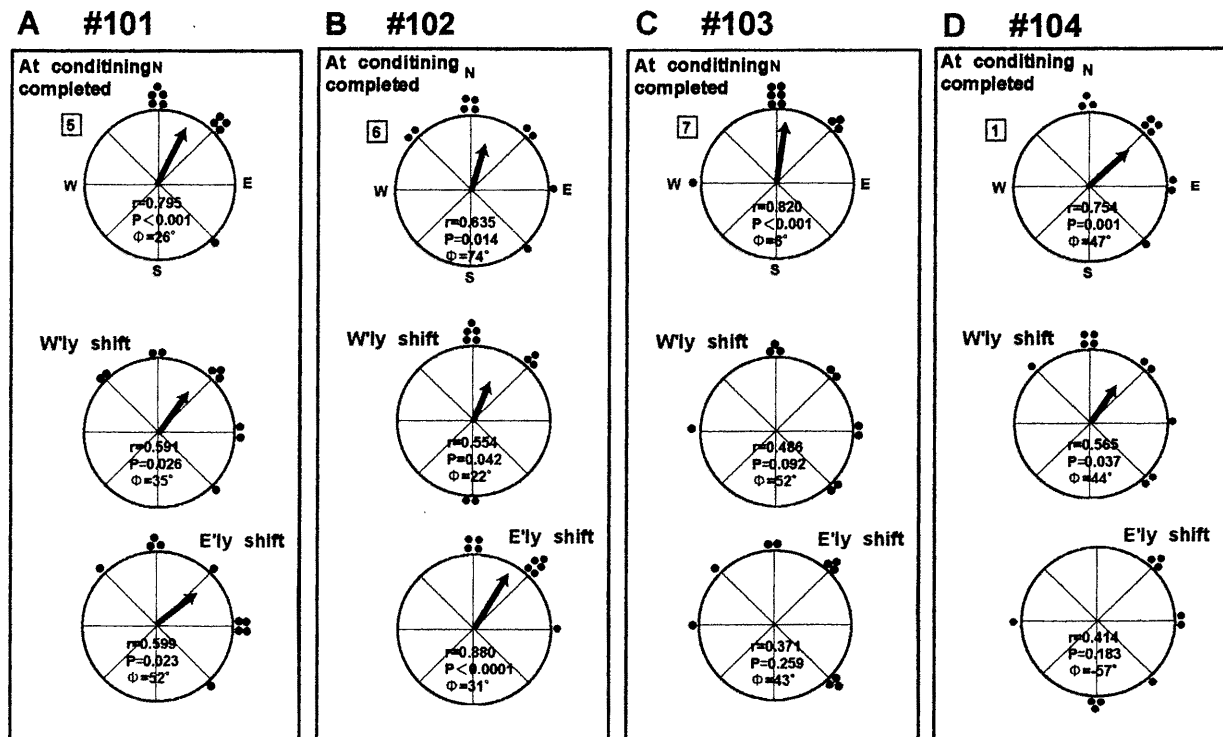


Fig. 5-7. Shelter choice orientation of four yellow eels at the completion of the reconditioning and changes in the orientation when the geomagnetic field was shifted westerly or easterly by the application of the artificial magnetic field at 31,063 nT. Figure in the square shows the number of conditioning runs at the conditioning was completed. These yellow eels had been conditioned and exposed twice to the artificial magnetic field at 192,473 nT.

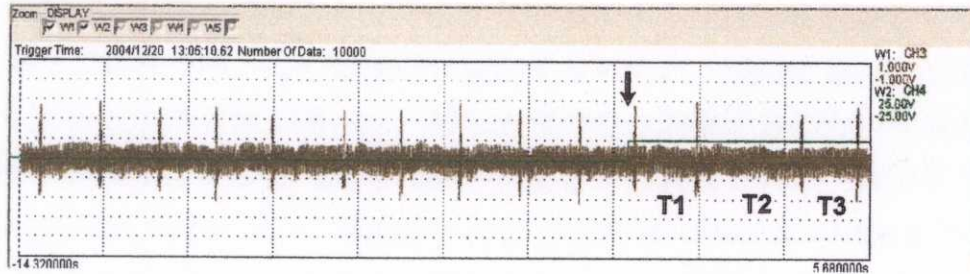


Fig. 5-8. Ectrocardiogram showing the conditioned response of yellow eel #3 during a test following 3 sets of conditioning runs. This specimen was not able to condition to choose a north shelter in the test tank.

第6章 シラスウナギの磁気コンパス定位

既にシラス期に磁気感覚を持つウナギが、磁気感覚を磁気コンパスとして機能するならば、沿岸で捕獲された時の定位行動に方位記憶が反映されている可能性がある。本章では、この可能性を検証するために、捕獲直後のシラスウナギの定位行動を水槽実験で調べた。籠や水槽の中の動物の定位方向や脱出方向には指向性があり、その方向はその動物の渡り・回遊の方向と一致することが鳥類 (Emlen and Emlen, 1966; Wiltschko *et al.*, 1998; Mouritsen and Larsen, 2001)、魚類 (Quinn, 1980; Quinn and Groot, 1983; Souza *et al.*, 1988)、イセエビ *Panulirus argus* (Lohmann *et al.*, 1995)、ウミガメ (Lohmann, 1991; Light *et al.*, 1993) で知られている。

6-1. 材料と方法

材料魚

2005年1月、志布志湾の大浦海岸 (31°26'N, 130°46'E; Fig. 6-1) で有許可採捕者によって捕獲された221尾のシラスウナギを用いた。このシラスウナギを実験地に運搬し、水槽実験に供した。

実験装置と行動実験

実験方法は基本的に、磁気感覚を調べるためにベニザケ *Oncorhynchus nerka* 稚魚とサケ *O. keta* 稚魚の行動実験に用いた Quinn (1980) と Quinn and Groot (1983) およびアメリカウナギの黄ウナギの行動実験に用いた Souza *et al.* (1988) に類似したものである。彼らの方法は水槽の中央の容器あるいは水槽から稚魚が脱出する方向の頻度を地磁気下と人工磁気付加時で比較して磁気コンパスによる定位を確認したもので、容器あるいは水槽には脱出孔を設けてある。

本実験では、青色のポリプロピレン製円形水槽 (直径 55 cm、高さ 15 cm、水位 5 cm) の中央に、底部に脱出孔を開けた PVC 筒 (内径 12 cm、高さ 12 cm) を縦に置き、筒からのシラスウナギの脱出方向を調べた。脱出孔 (幅 1.5 cm) は筒の下部に 12 個等間隔に開いており、各脱出孔の間と水槽壁の間を PVC 板 (高さ 11 cm) で仕切った。したがって、水槽内部は 12 の扇状の等容積の小部屋から成る (Fig. 6-2)。この筒に、この内径とほぼ等しい外径をもつ筒 (内筒と

する)を挿入して脱出孔を閉鎖できるようにした。内筒を上げると解放された脱出孔からシラスウナギはそれぞれの小部屋に脱出した。内筒の上下は手動で行った。

この実験装置を第3章で用いたソレノイド(直径75 cm)内に置き(Fig. 6-3)、水槽への月光の直射を避けるために装置全体を青色のビニールシートで覆った。供試個体をランダムに約40尾から50尾のグループに分けて脱出孔を閉鎖した筒に放して10分以上馴致させた後に内筒を上げて脱出孔を15分間解放した。内筒を下げて脱出孔を閉鎖して筒への逆戻りを防いだ後、小部屋のシラスウナギの数を小部屋ごとに記録した。水槽水は供試グループ交換時に新鮮な海水と交換し、水温は15.7-15.8°Cであった。

さらに、同じ供試個体を用いて、人工磁気印加条件下で地磁気下の実験と同様な実験を行って定位の変化をみた。

実験磁気条件

実験は2005年1月23日-24日の夜間、供試魚の採捕地に近い有明町の海岸に立地する有明漁業生産組合のシラスイワシ加工場の庭で行った。人工磁気条件は第6章の黄ウナギの場合と同様であるが、磁気の強さは192,473 nTのみとした。

統計処理

第6章同様に、脱出方向別の選択頻度をcircular statisticsに従って処理し、定位平均ベクトルの有意性を判定した。

6-2. 結果

地磁気下における行動

水槽中央の筒に放たれたシラスウナギは脱出孔から外の小部屋に脱出したが、筒に残った個体もあった。脱出個体は合計211尾で、筒に残った個体は合計10尾であった(Fig. 6-4)。残留個体は筒から脱出した後に小部屋から筒に戻った個体が含まれる可能性があるが、脱出孔を解放していた15分間のシラスウナギの行動は観察できなかったため、この可能性は明らかでない。脱出方向は西側と南南東側で3個体のみと顕著に少なく、北と北北東および東北東の3方向で卓

越して合計 107 個体（全脱出個体の 48.4%）、最大脱出方向は北北東で 42 尾（全脱出個体の 19%）、平均脱出方位は 56° であった。平均脱出方向のベクトルの大きさ r は 0.366 で統計的に有意でランダム方位性は棄却される ($P < 0.001$)。すなわち、実験に供したシラスウナギは北北東方向に強い指向性をもって脱出したといえる。

人工磁気印加による定位変化

人工磁気印加によって、シラスウナギの脱出方向は、N 極が西向きでは $r=0.129$ 、東向きでは $r=0.107$ となり (Fig. 6-4)、平均脱出方向はランダムであると判断される（それぞれ $P=0.300$ 、 $P=0.515$ ）。

なお、地磁気下での実験後のシラスウナギ回収作業で傷ついた個体と動きが鈍い個体を人工磁気下での実験から除いたため、後者の実験個体数は 196 尾であった。

6-3. 考 察

ウナギのレプトセファルスからシラスへの変態は、かつては必ず沿岸で行われて変態直後のものが河川に遡上すると考えられていた（松井、1959）。しかし、近年の大洋におけるレプトセファルスとシラスの採集結果および採集個体の耳石日輪の精査から、変態は黒潮流域内で起こり変態を終えたシラスが黒潮を離脱して沿岸に向かうと考えられている（Tsukamoto and Umezawa, 1990; Sakakura *et al.*, 1996; Arai *et al.*, 1997）。この沿岸移動は能動的な遊泳によると考えられ（塚本、1996; Otake, 2003）、沿岸へ移動中のシラスウナギが捕獲されにくいのはシラスウナギの強い遊泳力による採集漁具回避が原因の一つとされる（Tsukamoto and Umezawa, 1990）。ヨーロッパウナギ *Anguilla anguilla* でも沿岸移動は能動的な遊泳であると考えられている。Deelder (1952) は英国海峡と北海におけるシラスウナギの移動距離 900km と移動時間約 45 日から計算される 20 km/日の移動速力は、潮流による輸送速力 6.5 km/日では到底不足で、シラスウナギの平均遊泳速力 15 cm/s (13 km/日) による能動的遊泳がなければ到達できないとした。ただし、この計算にはシラスウナギが昼夜泳ぐことが前提になっている。

この移動速力で北海の北部沿岸に到達するには、シラスウナギが沿岸に向か

って（潮流と同じ方向に）直進して泳がなければならない。この定位の手掛り刺激として Deelder (1952) は地磁気中の潮流によって生ずる誘導電流と沿岸で発生する音の可能性をあげているが、さらに本能による方向感覚 (innate “sense of direction”) の存在をあげているのは興味深い。方向感覚は彼が研究していた鳥の渡りからヒントを得たもので (Deelder, 1949)、当時はまだ動物の磁気感覚は知られていなかった。

一方、河口域のシラスウナギの遡上が潮位選択的現象であることがよく知られていることから (松井、1959 ; Jellyman, 1979; 棚瀬、1980; McCleave and Wippelhauser, 1987; Wippelhauser and McCleave, 1987)、シラスウナギの沿岸方向への定位は海水塩分濃度傾斜への定位と考えられた (Dutil *et al.*, 1988)。しかし、この考えの根拠となった水槽実験でヨーロッパウナギのシラスは明瞭に低塩分の水に誘引されたが (Deelder, 1958; Tosi *et al.*, 1989)、海水を薄めるために使った水道水と池の水を活性炭素濾過すると低塩分への嗜好性は失われたことから、誘引は陸から川に流入する匂い物質による可能性が指摘された (Creutzberg, 1959 ; Wippelhauser and McCleave, 1987)。この匂い物質は Tosi and Sola (1993) による水槽実験結果からジオスミンであると報告された。ジオスミンは水中の藍藻類や放線菌類の二次代謝産物で、この物質に魚の嗅覚はヒトの 1,000 倍の感度をもつ (Kawamura *et al.*, 1992)。しかし、ジオスミンは水の富栄養化と関わって産出される物質であるので (Persson, 1982)、河川遡上という行動をウナギが獲得した頃からジオスミンが河川への誘引物質であったとは考えにくい。

本章では、シラスウナギは水槽内で北北東に指向した定位をし、その定位方向が人工磁気の印加によってランダムになることを明瞭に示した。なぜランダムになるかについて、前章同様、疑問は残るが、北北東への定位は地磁気情報を手掛りにしていることは疑いなく、Deelder (1952) が提唱した方向感覚の一つが磁気感覚であるといえる。水槽内の定位や水槽からの脱出方向が、回遊方向とほぼ一致することが回遊中の魚で知られている。カナダ・Nova Scotia 島の川を降河回遊中のアメリカウナギ *A. rostrata* は円形水槽内でサルガッソ海方向の定位を示し (Miles, 1968)、北米の Cedar river-Lake Washington 水系と Chilko River-Chilko Lake 水系の 2 系統のベニザケ *Oncorhynchus nerka* 稚魚 (Quinn, 1980) とカナダ・バンクーバー島の Conuma 川系統のサケ *O. keta* (Quinn and Groot, 1983) は水槽内でそれぞれの回遊方向への定位を示した。したがって、本章で得られたシラスウナギの平均定位方位は、黒潮からの離脱の方向が反映された

ものである可能性が考えられる。

シラスウナギの定位方向は前章の養殖黄ウナギの平均定位方向 (8°) と大きく変わらない (前章参照) ことから、前者の定位方向の指向性が黄ウナギの成長期まで維持されているのかもしれない。円形水槽内で自由遊泳するヨーロッパウナギの成魚と稚魚 (elver) の頭の向きを調べた Tesch and Lelek (1973) は、成魚は北と南に2峯性の定位を示したが稚魚には特定の方向への定位は無かったと報告している。しかし、彼らは定位に対する地磁気の影響を考えていなかったため、使った稚魚はフランスの Loire 川の河口とドイツの Ems 川河口で捕獲したもので、実験地は北海の Helgoland 島で行っており、捕獲地と実験地が遠くはなれていたことが定位に影響を及ぼした可能性があり、追試されねばならない。アカウミガメ *Carrela caretta* は巣穴から孵出する際にとった地磁気方向を記憶し、その記憶は海に入ってからでも維持される (Lohmann and Lohmann, 1994)。また、ムクドリ *Zosterops lateralis* では渡りの方向への指向性をもった定位行動が、渡りの期間中だけでなく渡りの最終到達地でもしばらく維持される (Wiltchko et al., 2002)。このように若いときに獲得された定位指向性がその後も維持される可能性はウナギでも考えられる。

筆者はシラスウナギの黒潮から大陸棚さらに沿岸への離脱方向は先天的にプログラムされた地図を手掛りにしたものではなく、大陸棚水と沿岸水がもつ何らかの性質に対する反応の結果であると考えている。そしてこの黒潮離脱の方位という後天的に獲得した地磁気情報をもとに産卵場に回帰すると仮定している。この作業仮説を発展させるためには、変態を完成したシラスウナギを沿岸へと誘導する刺激を特定しなければならない。また、沿岸で採捕されたシラスウナギの定位方向が黒潮離脱の方向を反映しているのであれば、接岸回遊の到達地である採捕地によってシラスウナギの定位方向が異なる可能性があり、この可能性の検証は今後の課題として残る。

6-4. 図表

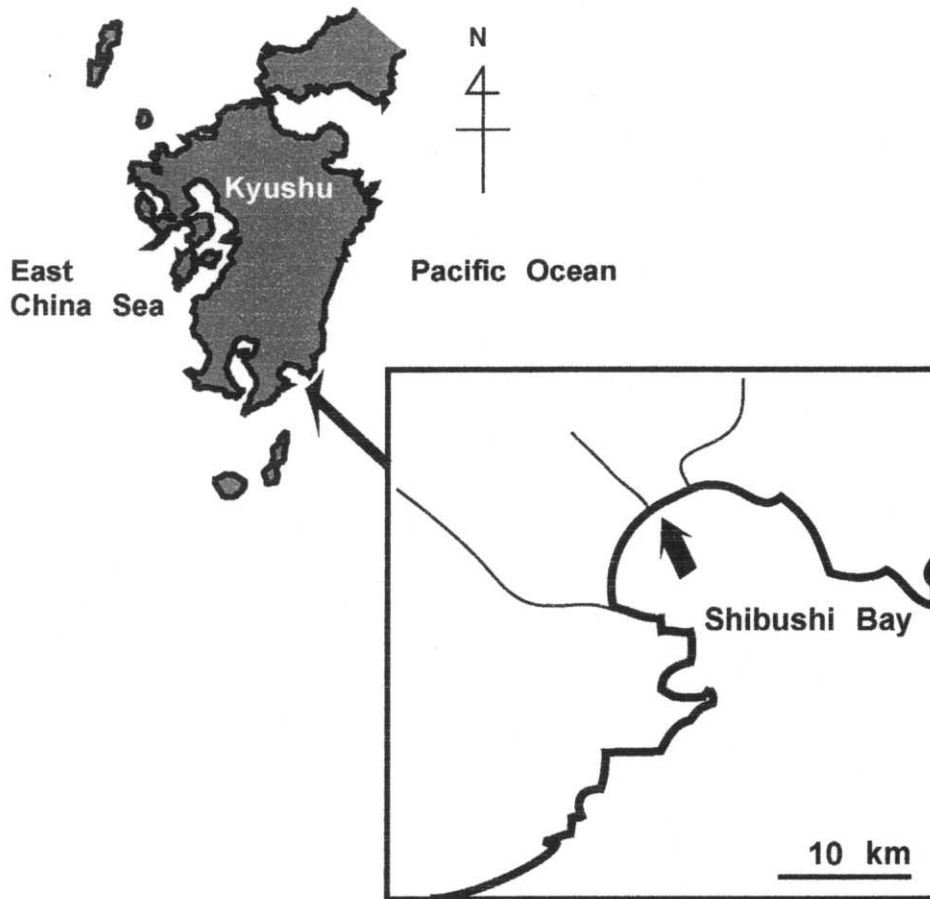


Fig. 6-1. Map of Kyushu with an enlarged illustration of Shibushi Bay showing the glass eel collection site pointed with an arrow.

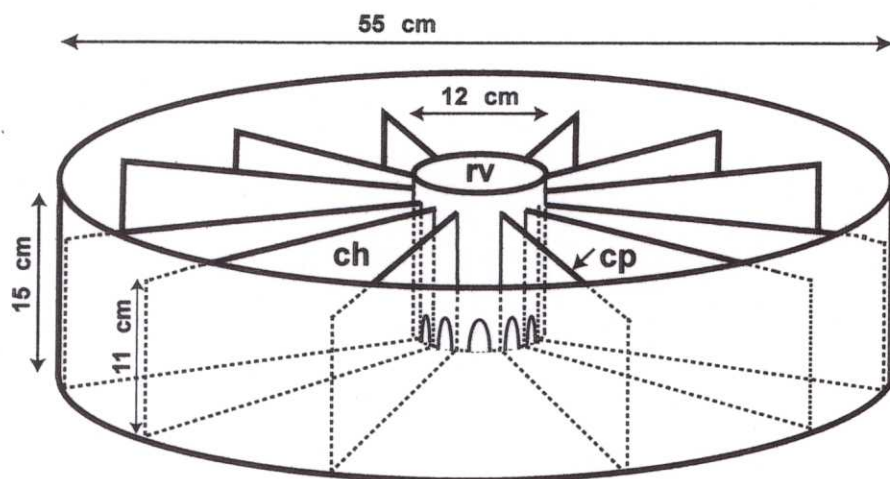


Fig. 6-2. Diagrammatic view of the testing tank used to examine the orientation of the glass eels. ch, chanber; cp, chanber partition; rd, release device.

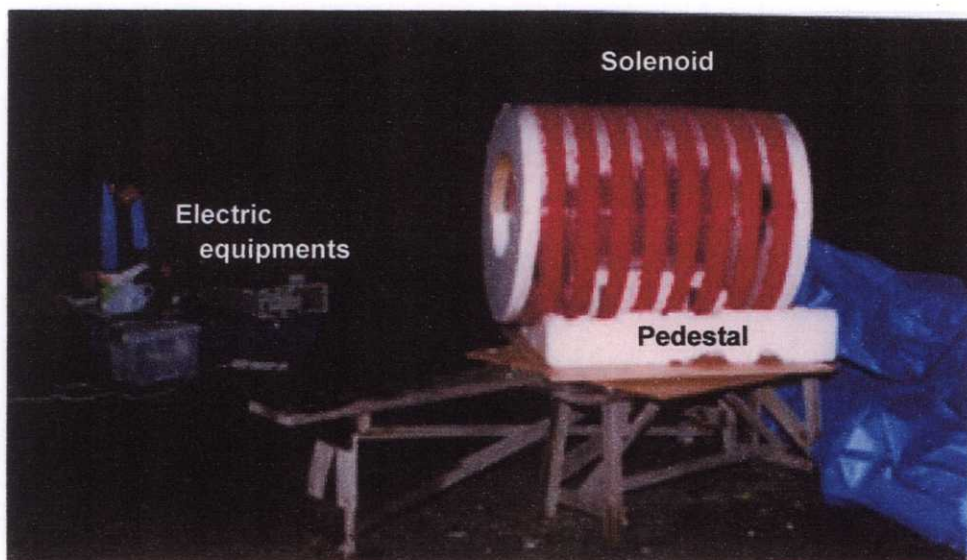


Fig. 6-3. Photograph showing the testing tank placed in the solenoid at the experimental site in Ariake, Kagoshima.

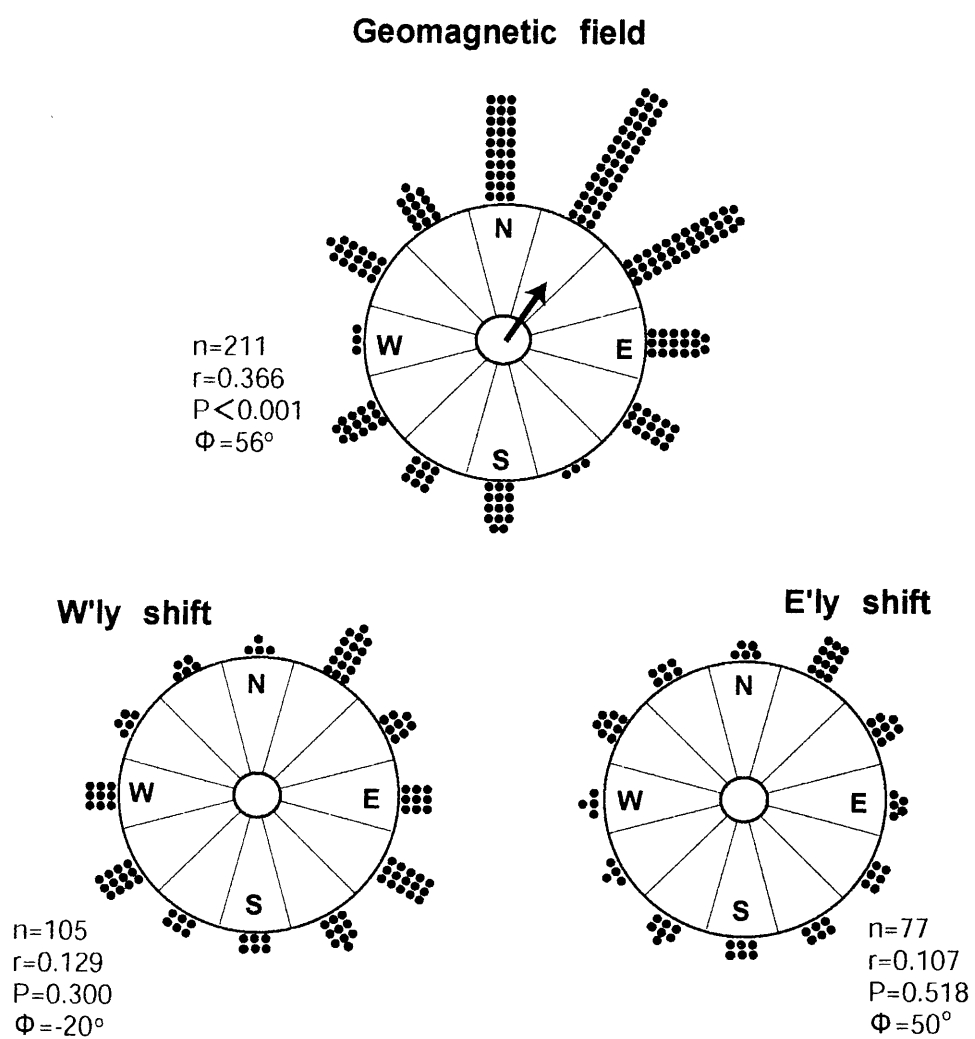


Fig. 6-4. Orientation of the glass eels in the testing tank under the geomagnetic field and artificial magnetic field applied westerly and easterly. n, number of glass eels excluding specimens remained in the release device.

第7章 総合考察

我が国におけるウナギ *Anguilla japonica* の養殖生産量は1990年以降減少の一途をたどり2002年には約21,000トンと1990年の54%まで落ち込んでいて(農林水産省統計情報部、2002; 2004)、その主な原因はシラスウナギ捕獲量の減少と考えられている(広瀬、2001)。シラスウナギ捕獲量の減少がウナギ資源の減少によるものであれば、適正な資源管理が必要となり、資源管理にはウナギの生態を知ることが不可欠である。ウナギの生活史の理解のための大きな課題は、ウナギの海洋大回遊のメカニズムを解明することである。

ウナギ *Anguilla japonica* の産卵場である太平洋のマリアナ諸島西方海域(Tsukamoto, 2006)で孵化した仔魚は、北赤道海流によって西方、さらに黒潮によって北-北東へと4-5ヶ月間輸送される(Cheng and Tzeng, 1996; Arai *et al.*, 1997)。この海流による輸送は受動的なものとされる(Kimura, 2003)。仔魚が大陸棚や河口に至る晩秋あるいは冬までに、全長5-6cm、体重約0.2g(柵頼, 1980)のシラスに変態する。黒潮によって中国、台湾、韓国、日本の大陸棚に輸送されたシラスは、さらに沿岸流と共に接岸する(Tzeng, 2003)。シラスウナギの接岸回遊は大陸棚水あるいは沿岸水への嗅覚を用いた反応(Tsukamoto and Umezawa, 1990)や温度感覚による反応が考えられる。台湾沿岸に出現するシラスウナギは、冷たい中国沿岸流に影響を受けて、台湾東側沿岸より西側沿岸の方が高密度になる(Tzeng, 2003)。5年から10年間、沿岸域や陸水内で成長して成魚となったウナギは数千km離れた産卵場へと向かう(Tzeng, 2003)。

ウナギ属魚類の産卵回遊生態については、外洋における産卵回遊途上の親ウナギの捕獲が皆無であるため、ほとんど手つかずの状態とってよい。わずかに、ヨーロッパウナギとアメリカウナギでは回遊における磁気感覚と嗅覚の重要性が指摘されているが(Westin, 1990; Tesch *et al.*, 1991; Barbin *et al.*, 1998)、そもそもこれらのウナギ属魚類が磁気感覚をもつことを否定する研究者もおり(McCleave *et al.*, 1971; Rominel and McCleave, 1973; McCleave and Power, 1978)、ウナギ属魚類の回遊メカニズムについて議論は混沌としている。

本研究は、ウナギは地磁気情報を手掛りにして産卵回遊をするという作業仮

説のもとに、ウナギが既にシラス期に磁気感覚をもつことと、磁気コンパスによって定位が可能であることを明らかにしたものである。ウナギが磁気感覚を持つか否かを検討するために、心電図条件付け法によって人工磁気に対する心電図応答を観察し、顕著な条件反応が確認された（第3章）。次に、沸点近く（140℃）のワセリンを鼻腔に注入することによって磁気感覚が失われたことより、ウナギの磁気感覚器が鼻腔を中心とした吻部に存在することを示した（第4章）。そして、地磁気下における黄ウナギとシラスウナギの方位選択行動実験において、一定方向を選択する指向性が見られ、この指向性が人工磁気に影響を受けて変化することが確認された（第5、6章）。

これらの結果から、ウナギは地磁気を定位の手掛りとして遠くの産卵場に向かうと考えられる。しかし、成魚が利用する地磁気情報とはどのようなものか、いつ、どのようにして産卵場の地磁気情報を獲得するのかという疑問が残る。

回遊は定位（orientation）と航法（navigation）によって行われる。いずれにおいても、回遊を開始する銀ウナギは産卵場の方位あるいは位置に関する地磁気情報をもたねばならない。地磁気が過去7,600万年の間に171回の極の入れ替わりがあったことから、ウナギがもつ産卵場の地磁気情報が遺伝的に固定されたものではなく、地磁気情報の獲得は後天的なものと考えられる。成魚が産卵場に回帰するためには、レプトセファルス期かシラス期に産卵場の地磁気情報を獲得し、それを記憶していなければならない。成魚はその記憶された方向の逆方向に戻ることで復路の旅が可能となる。

これらのことから、ウナギの磁気感覚に基づいた回遊に関係する仮説をFig. 7-1に示したように提唱する。シラス期に黒潮を離脱して沿岸に向かう時の地磁気情報が銀ウナギを産卵場に誘導する手掛りになり得る。すなわち、黒潮離脱時の方位が記憶され、性成熟した銀ウナギがその記憶方位を逆行することで産卵場に向かうことができると考えた。

外洋回遊する魚にとって磁気の強さ、方向性（極性）、そして傾き（伏角）が定位の手掛りとなり得る。ウナギにとっていずれが重要であるか分からないが、第3章で述べたように、体を左右に振って泳ぐ際に地磁気刺激が時空間的に頻繁に変化するので、方向性が重要な手掛りになり得る。養殖黄ウナギは地磁気の4.45°東偏（磁気の強さ0.003%増）を感知する能力をもつ（第4章）。もしもシラスウナギも同じ磁気感覚感度をもつならば、大陸棚に向かって黒潮から離脱する方位を十分の精度で知覚可能であろう。そして、成魚がシラス期に記

憶された方向を逆行することで復路の方向を得ることは十分考えられる。しかし、銀ウナギが常に産卵場に向かった定位を持続する必要はなく、ランダムな定位に若干の指向性があれば、産卵場に向かう可能性がある。サケ科の魚の回帰をモンテカルロ法でシミュレーションしたSaila and Shappy (1963) の計算結果では、ランダム遊泳に若干の軌道修正を加えるだけで、遠く離れた成育場から母川の河口周辺までの回帰が可能というものであった。

シラスウナギは黒潮から北方あるいは北東方へ離脱する時の地磁気情報（方位）を、ふ出したてのアカウミガメ *Caretta caretta* (Lohmann and Lohmann, 1994) と同じように獲得・記憶するにちがいない。海岸の巣穴からふ出した稚亀は海に向かって進むが、人工光で西方に誘導された個体は実験室で西方に向かって泳ごうとし、東方に誘導された個体は実験室で東方に泳ごうとした。そして、人工磁気の印加によって地磁気を逆転させるとこの定位方向も逆転した。このことより、Lohmann and Lohmann(1994)は、ふ出稚亀は最初は視覚によって定位し、その定位方向を磁気感覚によって維持すると説明した。シラスウナギと稚亀の地磁気方位の獲得はサケの成長初期における母川の匂いの刷込み（例えばギンザケ *Oncorhynchus kisutch* の parr-smolt 期、Dittman *et al.*, 1996）と似ているといえる。この刷込み記憶は強化されることがなくても一生維持される (Hasler and Scholz, 1978; Smith, 1985)。

成魚が産卵場に向かうには先ず黒潮を超えなければならない。その経路として考えられるのは、1) 黒潮の下（多分水深 200 m を超える深層）を泳いで南下する経路で、ヨーロッパウナギでは最大 700 m の深層遊泳の記録が報告されている (Tesch, 1989)、2) 黒潮に乗って北上した後還流に乗って南下する表層環回遊である。後者の場合、 20°N と 30°N の間にある亜熱帯前線 (Tomczak and Godfrey, 1994) で成魚は産卵場に向けて南あるいは南東方に方向転換しなければならない。この方向転換の際に磁気コンパスだけでなく、水温不連続も成魚が産卵場に定位する手掛りになり得るであろう。産卵水深についてウナギでは全く知見がないが、ヨーロッパウナギでは 2,000 m を超える深海という説 (Robins *et al.*, 1979) と 200 m 以浅という説 (Fricke, 1995) があり、まだ定説は得られていない。

日本付近からマリアナ諸島付近までの磁気分布をみると、紀伊半島-四国から南にある四国海盆では -100 nT から -300 nT の磁気異常が帯状に南に続いている。また、この磁気異常の帯の東側に 300 nT から 600 nT の磁気異常が点

在して続いている (Fig. 7-2)。これらの磁気異常沿いに南下する場所に産卵場があるのは興味深い。ウナギはこれらの磁気異常を十分検出できる磁気感覚精度をもっている。塚本 (1996) が示唆したように、記憶地磁気情報と産卵場に続く磁気異常の二つの情報を利用することができれば、回遊精度が高まるであろう。魚の複数の定位システムの存在は Quinn (1980) によって報告されており、ウナギでも十分考えられる。

成魚が産卵場に到達した時には性成熟していて性ホルモンの刺激、あるいは水温や塩分濃度などの海洋構造の不連続性を経験するにちがいない。Tsukamoto (1992) は、彼が産卵場と推定した海域は低塩分の北赤道海流と高塩分の熱帯水との塩分不連続前線と一致すると述べている。この低塩分前線 (Salinity Front) は魚の嗅覚情報ともなり得、産卵開始の刺激になる可能性がある。この可能性を検証した例はないが、Fig. 8-1 で示した仮説から北西太平洋のウナギの回遊について様々な今後の研究課題が派生する。

本研究の成果は、ウナギの回遊過程とメカニズムの究明に基礎的知見を提供するものであり、今後本種の保全対策の立案に貢献するものと考えられる。しかし、ウナギは方位選択の指標として、地磁気を利用して産卵場であるマリアナ諸島西方海域に回遊するという説はまだ仮説の域を出ていない。ウナギを産卵場へ導く地磁気情報とはどのようなものか、ウナギがそれを獲得する時期、ウナギの磁気コンパスのメカニズムなど、未解明な問題が残っている。磁気感覚による定位や航法の研究は主に鳥類で大きな成果が得られている (例えば Wiltschko and Wiltschko, 2006)。その理由は渡りの起点と終点およびルートが既知の実験個体を渡りの直前あるいは途上で採捕して実験が可能であるからである。ウナギの場合は回遊の終点が明らかになったが (Tsukamoto, 2006)、産卵回遊の起点 (時期と場所) とルートが未知である。ウナギの磁気感覚回遊の研究手法は他の動物の場合と異なる独自の工夫が要求され、ウナギの回遊は挑戦しがいのある研究課題である。

本種の保全には生活史全般に亘って理解を深めねばならない。ウナギは海、河口域、河川と生活域を個々に選ぶ (Tsukamoto and Arai, 2001)。ウナギは優れた嗅覚をもつ魚であり (原, 1970)、河川を生活域に選ぶ個体を河川内に誘導する刺激は匂い刺激であると考えられている (Creutzberg, 1959; Wippelhauser and McCleave, 1987; Tosi and Sola, 1993)。この匂い物質はまだ特定されたとはい難いが、河川に流入する物質によってこの匂い検出がマスクングされてシラスウナ

ギの河川進入が阻止される可能性がある。鹿児島県の国分市のウナギ捕獲者によると、国分市沿岸における黄ウナギ捕獲量は過去 30 年間変化がないが、国分市を流れて鹿児島湾の奥に注ぐ河川内ではウナギの棲息が確認できなくなり、河川に流入する農薬や排水の影響が疑われている（田辺博司、私信）。今後のウナギの回遊研究では、外洋回遊だけでなく生活史全般に亘る回遊生態を明らかにする必要がある。

7-1. 図 表

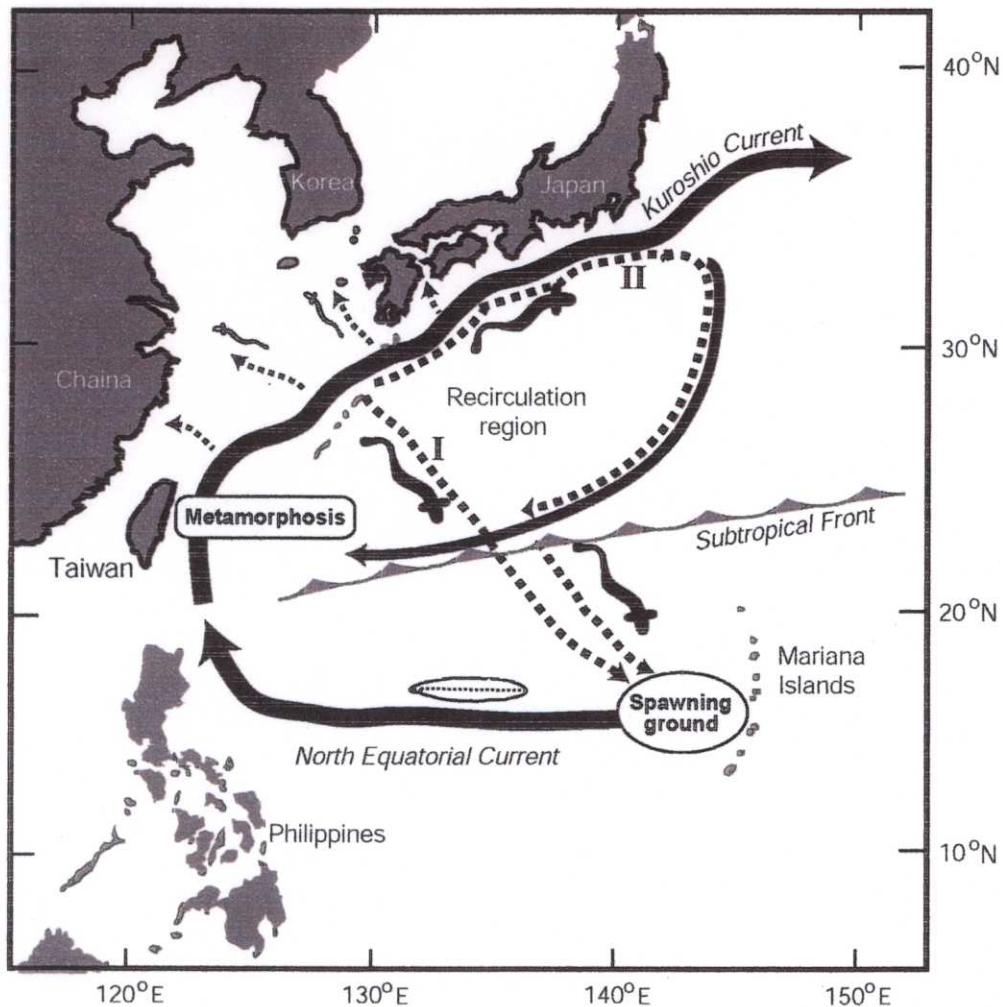


Fig.7-1. Schematic drawing of the Japanese eel migration which is a round-trip journey between spawning and nursery grounds. Eel larvae or leptocephali passively drift with the oceanic currents. After metamorphosis, the glass eels orient towards the nursery grounds and acquire geomagnetic information in the process. After several years, the adult silver-phase eels leave continental coastal waters and head back to the North Pacific Ocean for spawning. Adult silver eels might return to the spawning grounds by first orienting eastward to the Kuroshio, then southeastward to the north equatorial Pacific. There are two ways to get across the Kuroshio: I, the direct southeastward course at depth, crossing under the Kuroshio Current perhaps below 200 m; II, the circular route, rejoining the surface Kuroshio Current northeastward, then southward in the gyre. At the Subtropical Front, which lies between 20° N and 30° N latitude, the eels may reorient south-southeastward grounds near the Marianas. to the spawning.

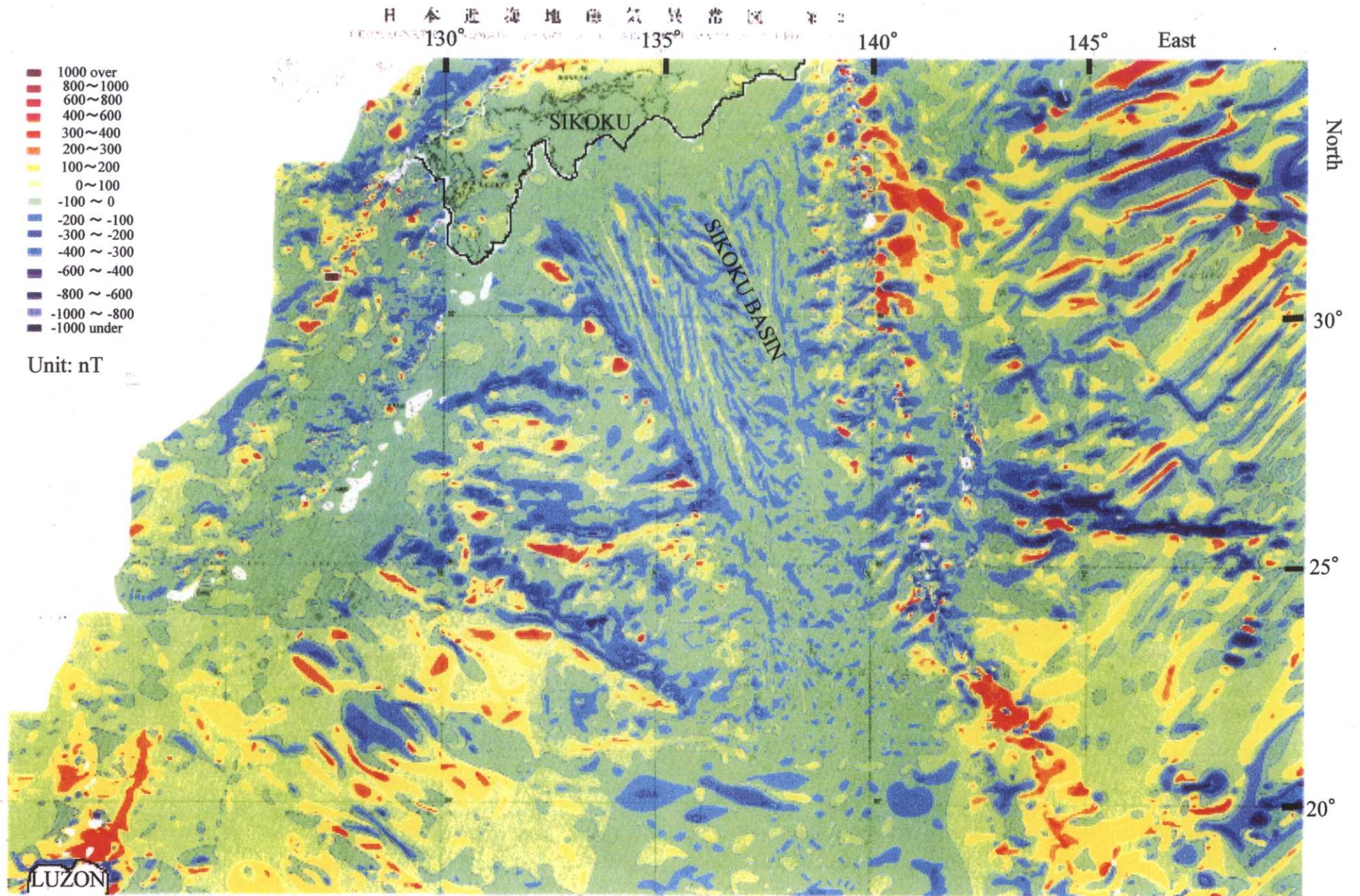


Fig. 7-2. Geomagnetic anomaly chart of the adjacent seas of nippon.
Maritime safety agency No.6302M,1994

要 旨

我が国におけるウナギ *Anguilla japonica* の養殖生産量は 1990 年以降減少の一途をたどり、その主な原因はシラスウナギ捕獲量の減少と考えられている。シラスウナギ資源の減少はヨーロッパウナギ *A. anguilla* やアメリカウナギ *A. rostrata* でも同様にみられ、資源保全の対策が急務である。資源保全には対象魚種の生態を知らねばならないが、ウナギ属魚類の生態は未知の部分が多い。マリアナ諸島西方海域で生まれたウナギのレプトセファルス幼生は北赤道海流によって西方に輸送され、黒潮に乗り換える前後にシラスウナギに変態して東アジア沿岸へ回遊する。近年ウナギの初期生活史に関する研究は進んだが、回遊経路やそのメカニズムなどの回遊生態に関しては依然として知見が不足している。特にウナギ属魚類の産卵回遊生態については、外洋における産卵回遊途上の親ウナギの捕獲が皆無であるため、ほとんど手つかずの状態とよい。わずかに、ヨーロッパウナギとアメリカウナギでは回遊における磁気感覚と嗅覚の重要性が指摘されているが、そもそもこれらのウナギ属魚類が磁気感覚をもつことを否定する研究者もあり、ウナギ属魚類の回遊メカニズムについて議論は混沌としている。

本研究では、まずウナギにおける磁気感覚の有無を明らかにすることを目的とした。次に、磁気感覚をもつ場合、それが磁気コンパスとして機能するか否かを明らかにし、これらを基に、ウナギの回遊における磁気コンパスによる定位行動の役割について考察することをねらいとした。

ウナギの磁気感覚

ウナギが磁気感覚をもつか否かを検討するために、東シナ海で捕獲された成熟初期の個体 10 尾、鹿児島県の川内川および伊作川で捕獲された黄ウナギ 4 尾、鹿児島県沿岸で捕獲されたシラスウナギ 12 尾および養成黄ウナギ 5 尾を用いて、心電図条件付け法により人工磁気に対する心電図応答を観察した。この方法では、ソレノイドによって生成した人工磁気（強度 192,473 nT）を条件刺激、ハロゲンランプの点滅光を無条件刺激として、人工磁気に条件付けを行った。心電図は実験装置内の PVC 筒内で静止している供試個体から体外電極によって導出

した。

その結果、全供試個体において 10-40 回の条件付け試行の後に条件刺激時の心拍間隔の伸びが認められ、顕著な条件反応が確認された。このことは、ウナギは既にシラス期から発育段階に関係なく磁気感覚をもつことを示す。また、様々な強度の人工磁気を与えてみたところ、最小の 2,533 nT でも条件反応が認められたことより、黄ウナギは地磁気強度の 0.003% の変化、方向で 4.45° の変化を感知しうると解釈された。このように敏感な磁気感覚は、外洋回遊において地磁気情報の検出に十分な精度をもつものと考えられた。

無嗅覚化処理の磁気感覚への影響

アメリカウナギでは人工磁気による心電図条件付けができなかったことから、磁気感覚をもつことに否定的な報告がある。さらに、ヨーロッパウナギとアメリカウナギを無嗅覚化処理して放流すると回遊経路が変わることから、ウナギ属魚類の回遊には磁気感覚よりも嗅覚の重要性が指摘された。しかし、ニジマス *Oncorhynchus mykiss* で確認されたように、こうした鼻腔に熱いワセリンを注入する無嗅覚化処理はもしウナギ属魚類の磁気感覚器が鼻にあるならば、嗅覚と同時にウナギ属魚類の磁気感覚も奪う可能性があり、上記実験結果の解釈には疑問がもたれる。

ここでは、無嗅覚化処理が磁気感覚を破壊するか否かを明らかにするために、熱いワセリンを鼻腔に注入して無嗅覚化した養成黄ウナギ 5 尾と、無処理個体 5 尾（対照）を用いて、上記と同様の心電図条件付け法で磁気感覚を調べた。その結果、全ての対照個体では 10 回の条件付け試行の後に明瞭な条件反応が得られたのに対し、無嗅覚化処理個体では 50 回の条件付け試行後も条件反応が形成されることはなかった。この結果より、一般的に行われる熱いワセリン注入による無嗅覚化処理は磁気感覚も同時に破壊することが証明された。またこのことは、ウナギの磁気感覚器が鼻腔を中心とした吻部に存在することを示している。

磁気コンパスによる定位

回遊は定位 orientation と航法 navigation によって行われる。定位はコンパスで進行方向を定める能力で、航法はコンパスと地図をもって最終到達地に至る能力である。本研究によりウナギが磁気感覚を持つことが明らかになり、これ

によって本種は地磁気情報を得ることができるものと推察される。しかし、その地磁気情報を回遊の手掛りとして利用するには、さらにこれが磁気コンパスとしての機能を持たねばならない。ここでは、黄ウナギとシラスウナギが磁気コンパスによって定位する能力があるか否かを検討するために、自然地磁気下とそれに人工磁気を加えたときのウナギの定位行動を水槽行動実験で調べた。

黄ウナギの実験方法は、円形水槽内に放流された 15 尾の供試個体が放射状に配列された 8 本の PVC 筒シェルターを自由に選択できるようにし、選択したシェルターが向く方位を記録した。得られた選択頻度を circular statistics に基づいて処理し、定位の平均ベクトルの大きさ (r) とその統計的有意性 (P) および方向 (ϕ) を計算した。その結果、2 尾でそれぞれ $\phi=342^\circ$ と $\phi=58^\circ$ に有意に指向性のある平均定位がみられた。他の 13 個体では各個体単独では指向性は認められなかったものの、供試個体全体でみると平均で $\phi=8^\circ$ に有意な指向性が確認された。また、黄ウナギ 10 尾を用いて北向き以外のシェルターに蓋をして北向きのシェルターを選択するよう条件付けを行い、条件付け完成後に全シェルターを開けてシェルター選択性を確認した。その結果、条件付けが完成した 7 尾の選択方位は正確に北向きではなくわずかに北北東にずれたものの、ほぼ期待通りの指向的選択方位を示した。

さらに、これらの学習個体に西向きあるいは東向きの人工磁気 192,473 nT を与えた時の学習定位方向の変化をみた。概北方向を学習した個体の定位方向が人工磁気によって西側あるいは東側にシフトすることが期待されたが、人工磁気の方に定位をシフトさせた個体は 1 尾のみで、他はランダムな方位を選択して一貫性がみられなかった。しかしながらこの実験結果から、少なくともある方向に定位するよう学習した個体に人工磁気を与えることで定位が別方向に変化することは明らかで、これはとりもおさずウナギの磁気感覚が磁気コンパスとしての機能をもつことを示している。また定位方向の乱れを示した個体では与えた人工磁気が強すぎた可能性もあるので、人工磁気 192,473 nT に曝された個体を再度条件付けし、与える人工磁気強度を 31,063 nT に弱め、地磁気との合成磁気の強さと方向を変えて定位方向の変化をみた。しかし、定位方位に変化がない個体と定位がランダムになった個体は見られたが、合成磁気方位に定位行動を示す個体は観察されなかった。この結果から黄ウナギの生体磁気コンパスは、合成された磁気ベクトルを検出して定位するという単純な機能では説明できないことがわかった。

シラスウナギでは、内部を放射状の12の小部屋に仕切った円形水槽の中央の円筒形容器に放された221尾の供試個体が、容器の底の穴から小部屋に脱出した方位を記録した後、この水槽を上記ソレノイド内に置いて人工磁気を与えて定位の変化をみた。その結果、自然の地磁気下では全個体の ϕ は 56° となり、 $r=0.366$ は統計的に有意であった($P<0.001$)。この定位は人工磁気を与えることによって顕著に乱れ、ランダムなものになった。

このようにウナギは、地磁気下では明確に指向性のある定位行動を示すとともに、人工磁気を与えることでそれがランダムに乱れることから、地磁気をもとに定位の手掛りを得て回遊しているものと解釈された。またその能力は既にシラス期に備わっており、本種が黒潮から沿岸に向かって接岸回遊する際にもこれを用いているものと考えられた。人工磁気によって定位が乱れた現象は、ウナギの生体磁気コンパスが合成された磁気ベクトルを検出してその方位に定位する単純な“磁気ベクトルコンパス”ではなく、複数の磁力線を検出して、これらを統合して定位方向を決める“磁力線検出器”として機能する可能性を示しているものと考えられた。

磁気コンパスによる回遊仮説

上記の結果に基づき、ウナギの回遊メカニズムを考察した。レプトセファルスから変態を終え、活発な活動を支える遊泳能力を得たシラスウナギが能動的に黒潮を離脱して接岸回遊を始める時にその移動方位が記憶される。成魚となって産卵回遊するウナギはその記憶方位を逆行することで産卵場への回帰が可能になるものと考えられる。志布志湾で捕獲されたシラスウナギにみられた概北北東に指向性をもった定位と、黄ウナギにみられた概北方向に指向性のある定位は、この仮説と矛盾しない。

本研究の結果、初めてウナギの鼻腔を中心とする吻部に鋭敏な磁気感覚が存在することが証明された。また、地磁気下で指向性のある定位方向が人工磁気を与えることによって乱れることから、磁気感覚がコンパス機能を持つことが明らかになった。これらの知見は、ウナギの回遊過程とメカニズムの究明に基礎的知見を提供するものであり、今後本種の保全対策の立案に貢献するものと考えられた。

謝 辞

本論文を作成するにあたり、懇切丁寧なご指導を賜った東京大学海洋研究所・塚本勝巳教授に深謝申し上げます。本研究の一部は鹿児島大学水産学部・川村軍蔵教授と共同で行った。実験に供した海産ウナギは水産総合研究センター・志布志栽培漁業センターから提供していただいた。ここに記してお礼申し上げます。本研究は、平成 15、16 年度科学研究補助金（基盤研究(C)(2)）、課題番号 15560043 と平成 17、18 年度科学研究補助金（基盤研究(C)(2)）、課題番号 17560045 の補助により実施された。

文 献

- Able, K.P. (1996). The debate over olfactory navigation by homing pigeons. *J. Exp. Biol.* **199**, 121-124.
- Alerstam, T. Hedenstrom, A. and Akesson, A. (2003). Long-distance migration : evolution and determinants. *OIKOS* **103**, 247-260.
- 青山亮一、榊 陽、小倉未基、加藤守 (1991). 紅鮭頭部における磁性物質の分布と新しい器官. 電気学会マグネティックス研究会、MAG-91-205, 45-52.
- Aoyama, J., Nishida, M., Tsukamoto, K. (2001). Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eel, genus *Anguilla*. *Mol. Phylogenet. Evol.* **20**, 450-459.
- 新井 成 (1992) : 魚類の体内磁性物質について. 修士論文 (東海大学大学院海洋学研究科)、49 p.
- Arai, T., Otake, T., and Tsukamoto, K. (1997). Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **161**, 171-122.
- Barbin, G.P. (1998). The role of olfaction in homing and estuarine migratory behavior of yellow-phase American eels. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**, 564-575.
- Barbin, G.P., Parker, S.J. and McCleave, J.D. (1998). Olfactory clues play a critical role in the estuarine migration of silver-phase American eels. *Env. Biol. Fish.* **53**, 283-291.
- Batschelet, E. (1981). *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London, New York, Tronto, Sydney, San Francisco.
- Blakemore, R.P. (1975). Magnetotactic bacteria. *Science*, **19**, 377-379.
- Blaxter, J.H.S. (1988). Sensory performance, behavior, and ecology of fish. In *Sensory Biology of Aquatic Animals* (ed. J. Atema, R.R. Fay, A.N. Popper and W.N. Tavolga) pp. 203-232. Springer-Verlag, New York.
- Branover, G.G., Vasil'yev A.S., Gleizer, S.I. and Tsinober, A.B. (1971). A study of the behaviour of the eel in natural and artificial magnetic fields and an analysis of its reception mechanism. *J. Ichthyol.* **11**, 608-614.
- Casselman, J.M. (2003). Dynamics of resources of the American eel, *Anguilla rostralis*: Declining abundance in the 1990s. In *Eel Biology* (ed. Aida, K., Tsukamoto, K. and Yamauchi, K.). pp. 255-274. Springer, Tokyo, Berlin, New York, London, Paris.
- Cheng, P.W. and Tzeng, W.N. (1996). Timing of metamorphosis and estuarine arrival across the dispersal range of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*

131, 87-96.

- Chiba H, Iwata M, Yakoh K, Satoh R, Yamada H. (2002). Possible influence of social stress on sex differentiation in Japanese eel. *Fish. Sci.* **222**, 413-414.
- Creutzberg, F. (1959). Discrimination between ebb and flood tide in migratory elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by means of olfactory perception. *Nature* **184**, 1961-1962.
- Deelder, C.L. (1949). On the autumn orientation of the Scandinavian Chaffinch (*Fringilla c. coelebs* L.). *Ardea* **37**, 1-88.
- Deelder, C.L. (1952). On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer*, **18**, 187-218.
- Deelder, C.L. (1958). On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into fresh water. *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer*, **24**, 187-218.
- Dekker, W. (2003). Status of the European eel stock and fisheries. In *Eel Biology* (ed. Aida, K., Tsukamoto, K. and Yamauchi, K.). pp. 237-254. Springer, Tokyo, Berlin, New York, London, Paris.
- Diebel, C.E., Proksch, R., Green, C.R., Neilson, P., Walker, M.M. (2000). Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature* **406**, 299-302.
- Dutil, J.-D., Giroux, A., Kemp, A., Lavoie, G. and Dallaire, J.-D. (1988). Tidal influence on movements and on daily cycle of activity of American eels. *Transact. Amer. Fish. Soc.* **117**, 488-494.
- Emlen, S.T. and Emlen, J.T. (1966). A technique for recording migratory orientation in captive birds. *Auk* **83**, 361-367.
- Fricke, H. (1995). Tracking of artificially matured eels (*Anguilla anguilla*) in the Sargasso Sea and the problem of the eel's spawning site. *Naturwissenschaften* **82**, 32-36.
- Fricke, H. and Kaese, R. (1995). Tracking of artificially matured eels (*Anguilla anguilla*) in the Sargasso Sea and the problem of the eel's spawning site. *Naturwissenschaften* **82**, 32-36.
- Glatzmaier, G.A. and Olson, P. (2005). Probing the geodynamo. *Sci. Am.* **292**, 51-57.
- 廣瀬慶二 (2001) .ウナギを増やす.日本栽培漁業協会, 東京.
- Groombridge, J.J., Massey, J.G., Bruch, J.C., Malcom, T., Brosius, C.N., Okada, M.M., Sparklin, B., Fretz, J.S., and Vanderwerf, E.A. (2004). An attempt to recover the Po'ouli by translocation and an appraisal of recovery strategy for bird species of extreme rarity. *Biol. Conservation* **118**, 365-375.

- Hanson, M. and Westerberg, H. (1987). Occurrence of magnetic material in teleosts. *Comp. Biochem. Physiol.* **86A**, 169-172.
- 原俊昭 (1970). 19. 嗅覚. 魚類生理学 (川本信之編). 恒星社厚生閣, pp.403-422.
- 橋本武志、宇津木充、坂中伸也、田中良和 (2002). 九重硫黄山の熱放出過程と地磁気変化. 京都大学防災研究所年報 45、B-1.
- Hasler, A.D. and Scholz, A.T. (1978). Olfactory imprinting in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). In *Animal Migration, Navigation, and Homing* (ed. Schmidt-Koenig and Keeton, W.T.), pp. 356-369. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Inoue, J.G., Miya, M., Tsukamoto, K. and Nishida, M. (2004). Mitogenomic evidence for the monophyly of elopomorph fishes (Teleostei) and the evolutionary origin of the leptocephalus larva. *Mol. Phylogenet. Evol.* **32**, 274-286.
- Jackson, J.D. (1999). *Classical Electrodynamics*. 3rd ed. John Wiley and Sons, New York.
- Jellyman, D.J. (1979). Upstream migration of glass-eels (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* **13**, 13-22.
- Jessop, B.M., Shiano, J.C., Iizuki, Y. and Tzeng, W.N. (2002). Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **233**, 217-229.
- Jones, R.J. (1959). A method of analysis of some tagged haddock returns. *J. du Conc.* **25**(1): 58-72.
- Kalmijn, A.J. (1978). Experimental evidence of geomagnetic orientation in elasmobranch fishes. In *Animal Migration, Navigation, and Homing*. (ed. Schmidt-Koenig, K. and Keeton, W.T.), pp. 347-353. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Karlsson, L. (1985). Behavioural responses of European silver eels (*Anguilla anguilla*) to the geomagnetic field. *Helgol. Meeresunters* **39**, 71-81.
- Kawamura, G., Anraku, K., Nakahara, M. and Shigesato, N. (2002). Conditioning of negatively phototactic red sea bream and guidance by light. *Nippon Suisan Gakkaishi* **68**, 706-708.
- Kawamura, G., Nakaizumi, H. and Motohiro, T. (1992). Chemical perception and response of the Nile tilapia to geosmin. *Wat. Sci. Tech.* **25**(2), 277-282.
- Kawamura, G., Shibata, A. and Yonemori T. (1981). Response of teleosts to the plane of

- polarized light as determined by the heart beat rate. *Nippon Suisan Gakkaishi* **47**, 727-729.
- Keefe, M. (1992). Chemically mediated avoidance behavior in wild brook trout, *Salvelinus fontinalis*: the response to familiar and unfamiliar predaceous fishes and the influence of fish diet. *Can. J. Zool.* **70**, 288-292.
- Keeton, W.T. (1974a). The mystery of pigeon homing. *Sci. Amer.* **231**, 96-107.
- Keeton, W.T. (1974b). The orientational and navigational basis of homing in birds. In *Advances in the Study of Behavior*. Vol. 5 (ed. Lehrman DS, Rosenblath JS, Hinde RA, Shaw, Evelyn). pp. 48-132. Academic Press, New York.
- Kimura, S. (2003). Larval transport of the Japanese eel. In *Eel Biology* (ed. Aida, K., Tsukamoto, K. and Yamauchi, K.), pp. 223-234. Springer, Tokyo, Berlin, New York, London, Paris.
- Kimura, S., Tsukamoto, K. and Sugimoto, T. (1994). A model for the larval migration of the Japanese eel: role of the trade winds and salinity front. *Mar. Biol.* **118**, 185-190.
- 北村章二、飯倉敏弘、上田一夫 (1985) : シロザケ稚魚の磁気感覚-外洋回遊期の航法としての磁気コンパスに関連して-. 養殖研報、**8**、31-42.
- 上月太郎 (1991). 生物磁石存在の可能性 : 魚類およびウミガメ・海鳥からの磁性物質抽出. 卒業論文 (東海大学海洋学部水産学科). 42 p.
- 小林健太、佐藤彩子 (1993). クサカリツボダイの体内磁性物質の抽出および透過型電子顕微鏡による観察. 卒業論文 (東海大学海洋学部水産学科). 21 p.
- 国立天文台 (2005). 理科年表.平成 17 年版.地磁気および重力. pp. 753-774.丸善、東京.
- Laffaille, P., Acou, A. and Guillouet, J. (2005). The yellow European eel (*Anguilla anguilla* L.) may adopt a sedentary lifestyle in inland freshwaters. *Ecol. Freshwat. Fish* **14**. 191-196.
- Leggett, W.C. (1977). The ecology of fish migration. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **8**, 285-308.
- Light, P., Salmon, M. and Lohmann, K. (1993). Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *J. Exp. Biol.* **182**, 1-10.
- Lohmann, K.L. (1991). Magnetic orientation by hatchling loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*). *J. Exp. Biol.* **155**, 37-39.
- Lohmann, K.J. and Lohmann, C.M.F. (1994). Acquisition of magnetic directional preference in hatchling loggerhead sea turtles. *J. Exp. Biol.* **190**, 1-8.
- Lomann, K.J., Pentcheff, N.D., Nevitt, G.A., Stetten, G.D., Zimmer-Faust, R.K., Jarrard,

- H.E. and Boles, L.C. (1995). Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: Experiments with undersea coil systems. *J. Exp. Biol.* **198**, 2041-2048.
- Lowenstam, H.A. (1962). Magnetite in denticle capping in recent chitons (Polyplacophora). *Geol. Soc. Am. Bull.* **73**, 435-438.
- 松井魁 (1959). シラスウナギの生態. 水産増殖 **6**(4), 2-8.
- 松井魁 (1972). 鰻学 (生物学篇), 恒星社厚生閣.
- McCleave, J.D., Rommel, S.A. and Cathcart, S.L. (1971). Weak electric and magnetic fields in fish orientation. *Annals N.Y. Acad. Sci.* **188**, 270-282.
- McCleave, J.D. and Power, J.H. (1978). Influence of weak electric and magnetic fields on turning behavior in elvers of the American eel *Anguilla rostrata*. *Mar. Biol.* **46**, 29-34.
- McCleave, J.D. and Wippelhauser, G.S. (1987). Behavioral aspects of selective tidal stream transport in juvenile American eels. *American Fisheries Society Symposium* **1**, 138-150.
- Miles, S.G. (1968). Laboratory experiments on the orientation of the adult American eel, *Anguilla rostrata*. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **25**, 2143-2155.
- Minegishi, Y., Aoyama, J., Inoue, J. G., Miya, M., Nishida, M. and Tsukamoto, K. (2005). Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eels genus *Anguilla* based on the whole mitochondrial genome sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* **34**, 134-146.
- Mouritsen, H. and Larsen, O.N. (2001): Migrating songbirds tested in computer-controlled Emlen funnels use stellar cues for a time-independent compass. *J. Exp. Biol.* **204**, 3855-3865.
- Nemec, P., Burda, H. and Oelschlager, H.H.A. (2005). Towards the neural basis of magnetoreception: a neuroanatomical approach. *Naturwissenschaften* **92**. 151-157.
- 農林水産省統計情報部 (2002) .平成 12 年度漁業・養殖業生産統計年報. 農林統計協会、東京.
- 農林水産省統計情報部 (2004) .平成 14 年度漁業・養殖業生産統計年報. 農林統計協会、東京.
- 農林統計協会統計事業部 (2005) .平成 15 年度図説水産白書. 農林統計協会、東京.
- Northmore, D.P.M and Yagar, D. (1974). Psychophysical methods for investigation of vision in fishes. In *Vision in Fish* (ed. Ali, M.A.), pp. 689-704. Plenum Press, New

York.

- Olsen, K.H., Jarvi, J.T., Mayer, I., Peterson, E. and Kroon, F. (1998). Spawning behavior and sex hormone levels in adult and precocious brown trout (*Salmo trutta* L.) males and the effect of anosmia. *Chemoecology* **8**, 9-17.
- Otake, T. (2003): Metamorphosis. In *Eel Biology* (ed. Aida, K., Tsukamoto, K. and Yamauchi, K.). pp. 61-74. Springer, Tokyo, Berlin, New York, London, Paris.
- Ovchinnikov, V.V. and Galaktinonov, G.Z. (1973). Features of orientation of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) at some stages of migration. *J. Ichthyol.* **13**, 455-463,
- Papi, F., Fiore, L., Fiaschi, V. and Benvenuti, S. (1972). Olfaction and homing in pigeons. *Monitore Zool. Ital. (N.S.)* **6**, 85-95.
- Papi, F., Fiore, L., Fiaschi, V. and Benvenuti, S. (1973). An experiment for testing the hypothesis of olfactory navigation of homing pigeons. *J. Comp. Physiol.* **83**, 93-102.
- Persson, P.E. (1982). Muddy odour: a problem associated with extreme eutrophication. *Hydrobiologia* **86**, 161-164.
- Quinn, T.P. (1980). Evidence for celestial magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *J. comp. Physiol.* **137**, 243-248.
- Quinn, T.P. and Groot, C. (1983). Orientation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) after internal and external magnetic field alternation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**, 1598-1606.
- Quinn, T.P. and Brannon, E.L. (1982). The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts. *J. Comp. Physiol.* **147**, 547-552.
- 力武常次 (1974). 地球と磁石—地球科学者の模索, 玉川大学出版部.
- Robins, C.R., Cohen, D.M. and robins, C.H. (1979). The eels, *Anguilla* and *Histiobranchus*, photographed on the floor of the deep Atlantic in the Bahamas. *Bull. Mar. Sci.* **29**, 401-405.
- Rommel, S.A. Jr. and McCleave, J.D. (1972). Oceanic electric fields: perception by American eels? *Science* **176**, 1233-1235.
- Rommel, S.A. Jr. and McCleave, J.D. (1973). Sensitivity of American eels (*Anguilla rostrata*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) to weak electric and magnetic fields. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **30**, 65-663.
- Saila, S.B. and Shappy, R.A. (1963). Random movement and orientation in salmon migration. *J. du Cons. perm. Internat. pour l'Explor. de la Mer* **28**, 153-166.

- Sakakura, Y., Tsukamoto, Y., Tsukamoto, K. and Okiyama, M. (1996). First record of *Anguilla japonica* galss eel collected in the Kuroshio Current. *Fish. Sci.* **62**, 496-497.
- Siegel, S. and Castellan, N.J., Jr. (1988). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. 2nd ed. McGraw-Hill, New York.
- Smith, R.J.F. (1985). *The Control of Fish Migration*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Souza, J.J., Poluhowich, J.J. and Guerra, R.J. (1988). Orientation responses of American eels, *Anguilla rostrata*, to varying magnetic fields. *Comp. Biochem. Physiol.* **90A**(1), 57-61.
- Stasko, A.B. (1971). Review of field studies on fish orientation. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **188**, 12-29.
- 棚瀬信夫 (1980) . 河口周辺水域におけるシラスウナギの行動と漁獲量変動に関する研究. 博士論文、日本大学.
- Taylor, P.B. (1986). Experimental evidence for geomagnetic orientation in juvenile salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum. *J. Fish. Biol.* **28**, 607-623.
- Tesch, F.W. (1974). Influence of geomagnetism and salinity on the directional choices of eels. *Helgol. Wiss. Meeresunters* **26**, 382-395.
- Tesch, F.W. (1989). Changes in swimming depth and direction of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) from the continental shelf to the deep sea. *Aquat. Living Resour.* **2**, 9-20.
- Tesch, F.W. and Lelek, A. (1973). An evaluation of the directional choice in the eel, in captivity. *Arch. Fischereiwiss.* **24**, 237-251.
- Tesch, F.W., Wends, T. and Karlsson, L. (1992). Influence of geomagnetism on the activity and orientation of the eel, *Anguilla anguilla* (L.), as evident from laboratory experiments. *Ecol. Freshwater Fish* **1**, 52-60.
- Tesch, F.W., Westerberg, H. and Karlsson, L. (1991). Tracking studies on migrating silver eels in the Central Baltic. *Meeresforschung* **33**, 183-196.
- 藤浩明、浜野洋三 (2005) . 北西太平洋における海底地磁気三成分永年変化. 2005年地球惑星関連学会合同大会予稿集、E012-013.
- Tomczak, M. and Godfrey, J.S. (1994). *Regional Oceanography: An Introduction*. Pergamon, Oxford, New York, Tokyo.
- Tosi, L., and Sola, C., Spanpanato, A. and Tongiorgi, P. (1989). The behaviour of glass-eels of *Anguilla anguilla* (L.) towards salinity: discrimination and preferences. *Riv. Ital. Aquacol.* **24**, 219-223.

- Tosi, L., and Sola, C. (1993). Role of geosmin, a typical inland water odour, in guiding glass eel *Anguilla anguilla* (L.) migration. *Ethology* **95**, 177-85.
- Tseng, M.C., Tzeng, W.N. and Lee, S.C. (2003). Histological decline in the Japanese eel *Amguilla japonica* in northern Taiwan inferred from temporal genetic variations. *Zool. Studies* **42**. 556-563.
- Tsukamoto, K.(1990). Recruitment mechanism of the eel, *Anguilla japonica*, to the Japanese coast. *J. Fish Biol.* **36**. 659-671.
- Tsukamoto, K. (1992). Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature* **356**, 789-791.
- Tsukamoto, K. (2006). Spawning of eels near a seamount. *Nature* **439**, 929.
- Tsukamoto, K. and Umezawa, A. (1990). Early life history and oceanic migration of the eel, *Anguilla japonica*. *La Mer* **28**, 188-198.
- Tsukamoto, K. and Arai, T (2001). Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **220**, 265-276.
- Tsukamoto, K., Lee, T.W. and Frick, H. (2003). Spawning area of the Japanese eel. In *Eel Biology* (ed. Aida, K., Tsukamoto, K. and Yamauchi, K.), pp. 121-140. Springer, Tokyo, Berlin, New York, London, Paris.
- Tsukamoto, K., Nakai, I. and Tech, W.V. (1998). Do all freshwater eels migrate? *Nature* **396**, 635-636.
- Tzeng, W.N. (2003). The processes of onshore migration of the Japanese eel *Anguilla japonica* as revealed by otolith microstructure. In *Eel Biology* (ed. Aida, K., Tsukamoto, K. and Yamauchi, K.). pp. 181-190. Springer, Tokyo, Berlin, New York, London, Paris.
- Tzeng, W.N., Shiao, J.C. and Iizuka, Y. (2002). Use of otolith Sr:Ca ratio to study the riverine migratory behaviors of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **245**, 213-221.
- Tzeng, W.N., Wang, C.H., Wickstrom, H. and Reizenstein, M. (2000). Occurrence of the semi-catadromous European eel *Anguilla anguilla* (L.) in Baltic Sea. *Mar. Biol.* **137**, 93-98.
- Ueda, H., Kaeriyama, M., Mukasa, K., Urano, A., Kudo, H., Shoji, T., Tokumitsu, Y., Yamauchi, K. and Kurihara, K. (1998). Lacustrine sockeye salmon return straight to their natal area from open water using both visual and olfactory cues. *Chem. Senses*, **23**, 207-212.

- Walker, M.M. (1984). Learned magnetic field discrimination in yellowfin tuna, *Thunnus albacares*. *J. Comp. Physiol. A* **155**, 673-679.
- Walker, M.M., Diebel, C.E., Haugh, C.V., Pankhurst, P.M., Montgomery, J.C. and Green, C.R. (1997). Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature* **390**, 371-376.
- Westin, L. (1990). Orientation mechanisms in migrating European silver eel (*Anguilla anguilla*): temperature and olfaction. *Mar. Biol.* **106**, 175-179.
- Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H. and Wiltschko, R. (1998). Effect of a magnetic pulse on the orientation of silvereyes, *Zosterops lateralis*, during spring migration. *J. Exp. Biol.* **201**, 3257-3261.
- Wiltschko, W., Munro, U., Ford, H., Wiltschko, R. and Kirschvink, L. (2002). Magnetite-based magnetoreception in birds: the effect of a biasing field and a pulse on migratory behaviour. *J. Exp. Biol.* **205**, 3031-3037.
- Wiltschko, W. and Wiltschko, R. (1972). Magnetic compass of European robins. *Science* **176**, 62-64.
- Wiltschko, R. and Wiltschko, W. (1995). Magnetic Orientation in Animals. *Zoophysiology* Vol. 33, (ed. Bradshaw S.D., Burggren W., Hellwe, H.C., Shii, S., Langer, H., Neuweiler, G. and Randall, D.J.), Springer, Berlin, New York, Tokyo.
- Wiltschko, R. and Wiltschko, W. (2006). Magnetoreception. *BioEssays* **28**, 157-168.
- Wippelhauser, G.S. and McCleave, J.D. (1987). Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*) utilizing selective tidal stream transport. *J. Cons. int. Explor. Mer*, **44**, 80-89.
- Yamamori, K., Hanyu, I. and Hibiya, T. (1971). Electrocardiography of the eel by means of underwater electrodes. *Nippon Suisan Gakkaishi* **37**, 94-97.
- Yamazaki, T. and Oda, H. (2002). Orbital influence on earth's magnetic field: 100,000-year periodicity in inclination. *Science* **295**, 2435-2438.
- 谷野 章、佐藤 敦、榊 陽 (1995) . シロザケの外洋回遊における磁気コンパス説検証のための超音波テレメトリー調査. さけ・ます調査報告書 **39**, 167-188.
- Yano, A., Sato, A. and Sakaki, Y. (1995). Study of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, movement in a disturbed magnetic field in the North Pacific Ocean using ultrasonic telemetry. *Salmon Report Series* **39**, 174-196.
- 谷野 章、佐藤 敦、宮田忠明、水谷圭朗、榊 陽、北村章二、生田和正、小

- 倉未基 (1996) . ヒメマス の磁気感覚に関する行動実験. 日水誌 **62**、911-919.
- Zimmermann, A.A. and McCleave, J.D. (1975). Orientation of elvers of American eels, *Anguilla rostrata*, in weak magnetic and electric fields. *Hegol. Wiss. Meeresunters* **27**, 175-189.