

方から延びる段階 (N1, ヨーロッパウナギの II 境界指標, Table 2-1-1), 頭部付近の脊索上に色素が発現する段階 (N2), 脊索上の色素が全体に発現する段階 (N3, ヨーロッパウナギの IV 境界指標, Table 2-1-1) の 3 段階とした。体後部表皮における色素発達状態は 3 段階に分類し (Fig. 2-1-2 (4)), 尾部に色素が発現していない段階 (P1), 尾部に色素が発現した段階 (P2, ヨーロッパウナギの III ステージ境界指標, Table 2-1-1), 尾部から前方に延びる背側の色素が背鰭始部より前方に到達した段階 (P3, ヨーロッパウナギの V_{A1} 境界指標, Table 2-1-1) の 3 段階とした。脊索, 神経頭蓋上部, 体前部表皮および体後部表皮における色素発達段階は, いずれの組み合わせにおいても相関関係が認められた (Spearman's rank test, いずれも $p < 0.01$)。

脊索上色素における各発達段階の個体数はそれぞれ N1 が 11 個体, N2 が 156 個体, N3 が 245 個体であった (Table 2-1-2)。N1 の個体では, 体前部表皮の色素発達状態は A1 か A2 のいずれかであり, 神経頭蓋と体後部表皮は S1 および P2 であった (Fig. 2-1-3)。N2 の個体では, 体前部表皮の A4 および体後部表皮の P3 まで達するものは見られなかった。N3 では, 体前部表皮の A1 の個体はなく, A4 まで達した個体が見られた。また, 体後部表皮の P3 まで達した個体が見られた。

体前部表皮上色素の各発達段階の個体数はそれぞれ A1 が 19 個体, A2 が 273 個体, A3 が 87 個体, A4 が 33 個体であった (Table 2-1-2)。A1 では, 脊索の N3 まで達した個体はまだなく, 神経頭蓋では S1, S2 のいずれかであった (Fig. 2-1-3)。また, 体後部表皮はすべて P2 であった。A2 では, 脊索の N3 まで達する個体が見られた。A3 段階では, 脊索の N1, および神経頭蓋の S1 の個体が見られなかった。A4 では, 脊索の N3, 神経頭蓋の S2 であり, 体後部表皮は P3 まで達する個体が見られた。

神経頭蓋上色素の各発達段階の個体数はそれぞれ S1 が 67 個体, S2 が 345 個体であった (Table 2-1-2)。S1 では, 脊索の N1~N3 段階が見られ, 体前部表皮の A1, A2, 体後部表皮の P2 であった (Fig. 2-1-3)。S2 では, 脊索の N1 はなくなり, 体前部表皮の A3, A4 まで達した個体と, 体後部表皮の P3 まで達した個体が見られた。

体後部表皮上色素の各発達段階の個体数はそれぞれ P1 が 0 個体, P2 が 386 個体, P3 が 26 個体であった (Table 2-1-2)。P1 の個体はなく, P2 では, 脊索, 神経頭蓋および体前部表皮の全段階が見られた (Fig. 2-1-3)。P3 では, 脊索の N3, 神経頭蓋の S2, および体前部表皮の A4 であった。

色素の発現が消失せず増加することを前提とした場合, 脊索上の色素を除いて, 神経頭蓋上部, 体前部表皮および体後部表皮の色素発現において, それらの色素発達順序はヨーロッパウナギの $V_A \sim VI_{A1}$ と同様であることが以下の点から示唆された。神経

Table 2-1-2 Relationship of pigmentation phases among two parts within the skull, anterior body surface, nervechord and posterior body surface.

Body part and	Pigmentation phase	N	Skull		Anterior body surface				Nervechord			Posterior body surface		
			S1	S2	A1	A2	A3	A4	N1	N2	N3	P1	P2	P3
Skull	S1	67			16	51	0	0	11	42	14	0	67	0
	S2	345			3	222	87	33	0	113	232	0	319	26
Anterior body surface	A1	19	16	3					5	14	0	0	19	0
	A2	273	51	222				6	126	141	0	273	0	
	A3	87	0	87				0	16	71	0	87	0	
	A4	33	0	33				0	0	33	0	7	26	
Nervechord	N1	11	11	0	5	6	0	0	0	0	0	11	0	
	N2	156	42	113	14	126	16	0	0	155	0	155	0	
	N3	245	14	232	0	141	71	33	11	155	220	0	220	26
Posterior body surface	P1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	P2	386	67	319	19	273	87	7	0	0	0	0	0	
	P3	26	0	26	0	0	0	26	0	0	0	26	26	

・The number of eels with each pigmentation phase are represented.

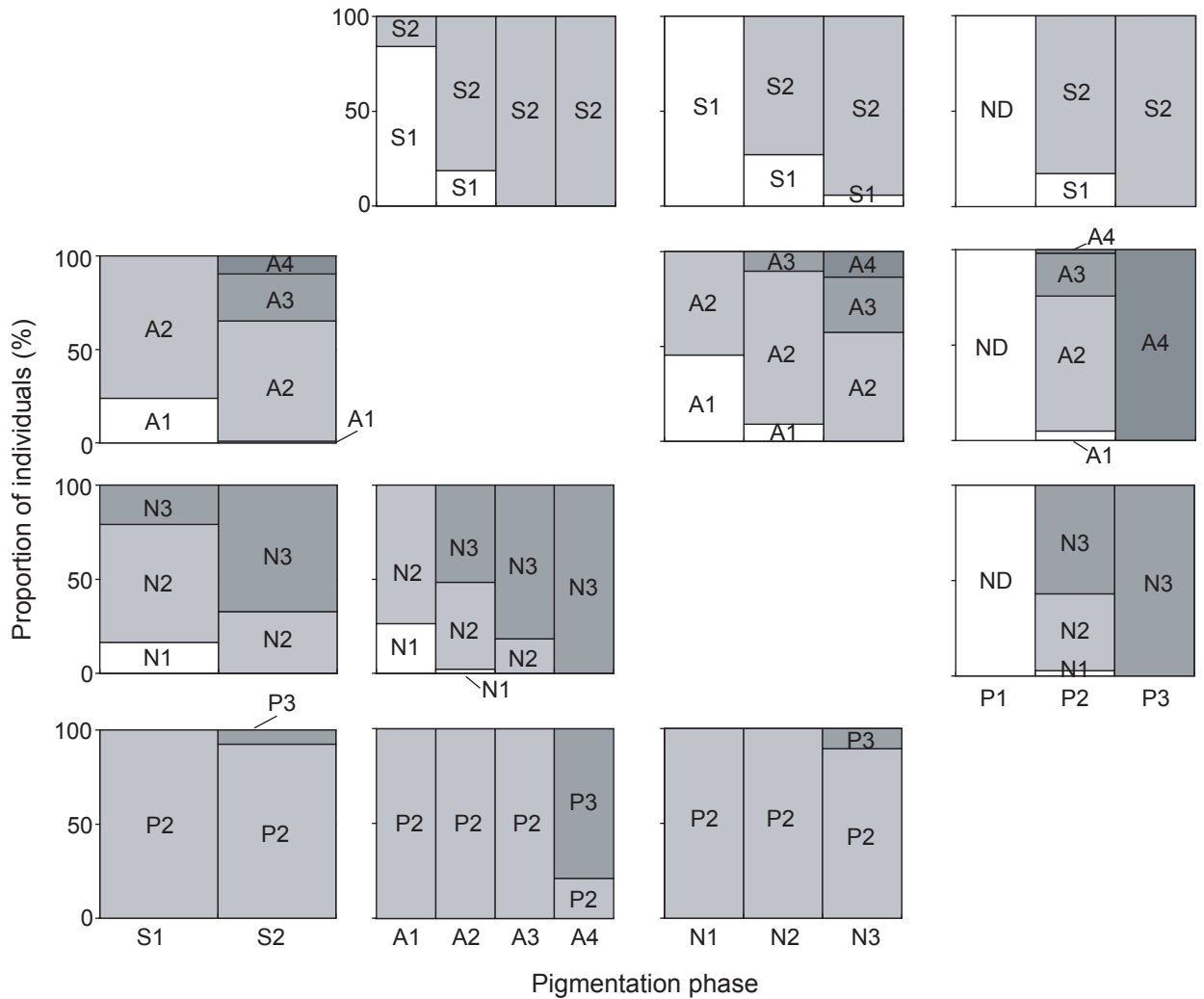


Fig. 2-1-3 Relationship of pigmentation phases between two parts within the skull (S1, S2), anterior body surface (A1, A2, A3, A4), nervechord (N1, N2, N3) and posterior body surface (P1, P2, P3).

頭蓋上に色素のない 67 個体 (S1, ヨーロッパウナギの V_A に相当) では, 体前部表皮の色素段階は A1 と A2 のいずれかであった (Table 2-1-2, Fig. 2-1-3)。このことは, 神経頭蓋上に色素のない状態で, ヨーロッパウナギの V_B 境界指標の一つである A2 が発現しはじめることを示す。一方, ヨーロッパウナギの V_B 境界指標のもう一つである S2 に達している 345 個体では, 体前部表皮に A1~A4 の全ての色素段階が見られた (Table 2-1-2, Fig. 2-1-3)。その内訳は, A1 が 19 個体, A2 が 273 個体, A3 が 87 個体, A4 (ヨーロッパウナギの VI_{A0} 境界指標) が 33 個体であった。S2 の個体の中に, 体前部表皮に色素を発現していない A1 の個体がいることから (Table 2-1-2, Fig. 2-1-3), ニホンウナギにおいて, ヨーロッパウナギの V_B を区分する 2 つの指標である S2 と A2 は, 順序不同で発現することが示唆された。すなわち, S1 かつ A1 の個体は, 順序不同で S2 あるいは A2 になるものと考えられる。また, V_A に相当する S1 または A1 の個体はいずれも, ヨーロッパウナギの VI_{A0} 境界指標となる A4 の個体を含んでいない (Table 2-1-2, Fig. 2-1-3)。このことから, V_B の境界指標の色素発現より先に, VI_{A0} の境界指標の色素を発現させることがないことが示された。一方, A4 の 33 個体において, 神経頭蓋上の色素段階は全て S2 段階であったことから (Table 2-1-2, Fig. 2-1-3), ニホンウナギにおいて, ヨーロッパウナギの VI_{A0} の境界指標を持つ全ての個体が V_B の境界指標の発現を経ていることが示された。A4 (ヨーロッパウナギの VI_{A0} 境界指標) の 33 個体において, 体後部表皮の色素段階は, P2 が 7 個体, P3 (ヨーロッパウナギの VI_{A1} 境界指標) が 26 個体であった (Table 2-1-2, Fig. 2-1-3)。このことは, ニホンウナギにおいて, ヨーロッパウナギの VI_{A0} 境界指標を持つ状態で, 次の VI_{A1} 境界指標となる P3 の色素を発現しはじめることを示している。また, P3 の 26 個体は全て A4 であることから, ヨーロッパウナギの VI_{A1} 境界指標を持つ全個体が VI_{A0} の境界指標の発現を経ているものと考えられた。これらのことから, ニホンウナギにおいて, ヨーロッパウナギにおける $V_A \sim VI_{A1}$ の境界指標を順に経過していくものと考えられた。

第2節 色素発達段階区分

前節において、神経頭蓋上部、体前部表皮および体後部表皮の色素発達順序は、ヨロロッパウナギの $V_A \sim VI_{A1}$ と同様であることが推察された。また、ヨロロッパウナギにおける $VI_{A1} \sim VI_B$ は、体表上の色素胞がその範囲を拡大させ、密度を増加させる過程であり、野外標本の観察からニホンウナギでも同様の過程を経ることが確認された。これより、ヨロロッパウナギの色素発達段階区分 ($V_A, V_B, VI_{A0}, VI_{A1}, VI_{A2}, VI_{A3}, VI_{A4}, VI_B$: 計 8 段階, Elie 1982) をニホンウナギにも適用できることがわかった。各色素発達段階を特徴づける指標として、明瞭かつ特徴的な 1 つの形質のみを用いた。ヨロロッパウナギにおける V_B の境界指標として 2 つの形質 ($A2, S2$) が用いられているが、境界指標を 1 つの形質とするため、ニホンウナギにおける V_B の境界指標として神経頭蓋の色素発現 ($S2$) のみを採用した。また、沿岸に接岸するシラスの生態研究において、より詳しい情報を与えるものと考え、 V_B を 2 つに細分化した。吻から延びる色素が眼球に達する $A3$ の全ての個体は $S2$ (V_B の境界指標) を経た後に現れていた (Table 2-1-2, Fig. 2-1-3)。 $A3$ の後、吻からの色素がより後方へと延び、次の色素発達段階である V_{A0} の境界指標となる $A4$ になることから、 $V_B \sim V_{A0}$ までの間を細分化する境界指標として $A3$ を適用することが可能であると考えられた。この細分化した色素発達段階を V_{B1} と V_{B2} とした。これにより、ニホンウナギの色素発達段階を計 9 段階に区分した。

以下に、各色素発達段階とその区分に用いる指標形質を記し (Table 2-1-1)、続いてその他の部位における典型的な色素発現の特徴を記す。なお、各色素発達段階のスケッチ (Fig. 2-2-1, Fig. 2-2-2) では、指標形質を明瞭に示すため、耳胞付近の色素と脊索上の色素は省いた。

< V_A > ウナギ型の体型となり、神経頭蓋上の色素は見られない (Fig. 2-2-1 a)。

眼球は例外なく黒化している。耳胞付近に色素が見られる。吻部に色素がわずかにある個体もいる。脊索上の色素は尾端から胸鰭後縁付近にかけて見られる。尾鰭後端とその周辺部の体側背面に色素が見られる。

< V_{B1} > 神経頭蓋上部に色素が発現する (Fig. 2-2-1 b)。

吻部に色素が見られる。頭部付近の脊索上にも色素が見られる。体側背面と背鰭基底の色素が後方から尾部の 3 分の 1 程度まで発現している。尾鰭後端とその周辺部の体側腹面にも色素が発現する。

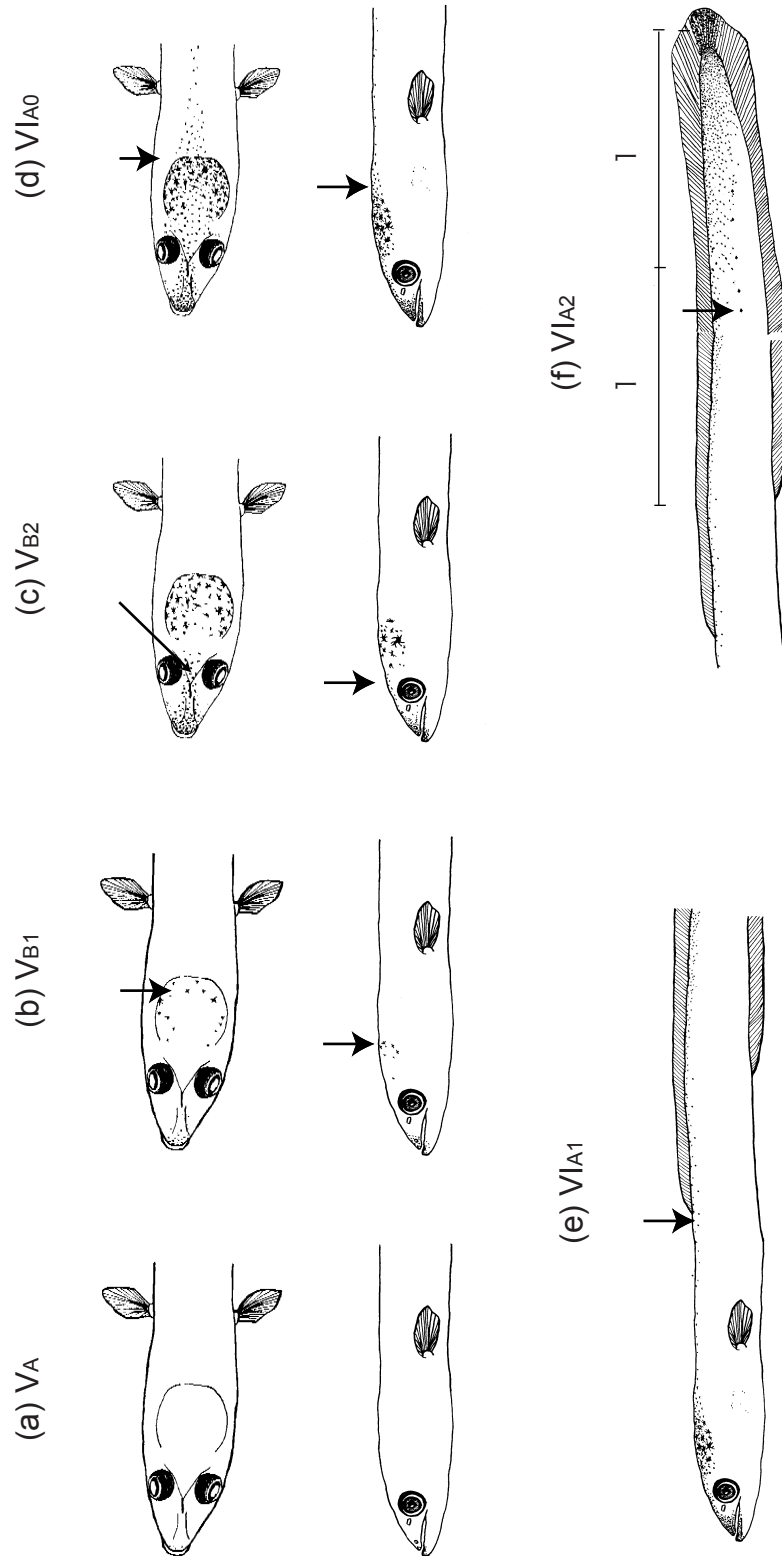


Fig. 2-2-1 Pigmentation stages of glass eels and elvers from V_A to V_{IA2} as defined for the Japanese eel. Arrows indicate important newly formed pigment that distinguishes each pigmentation stage. V_{IA2} was defined by having mediolateral pigment from caudal tip forward to half the length of the anal fin.

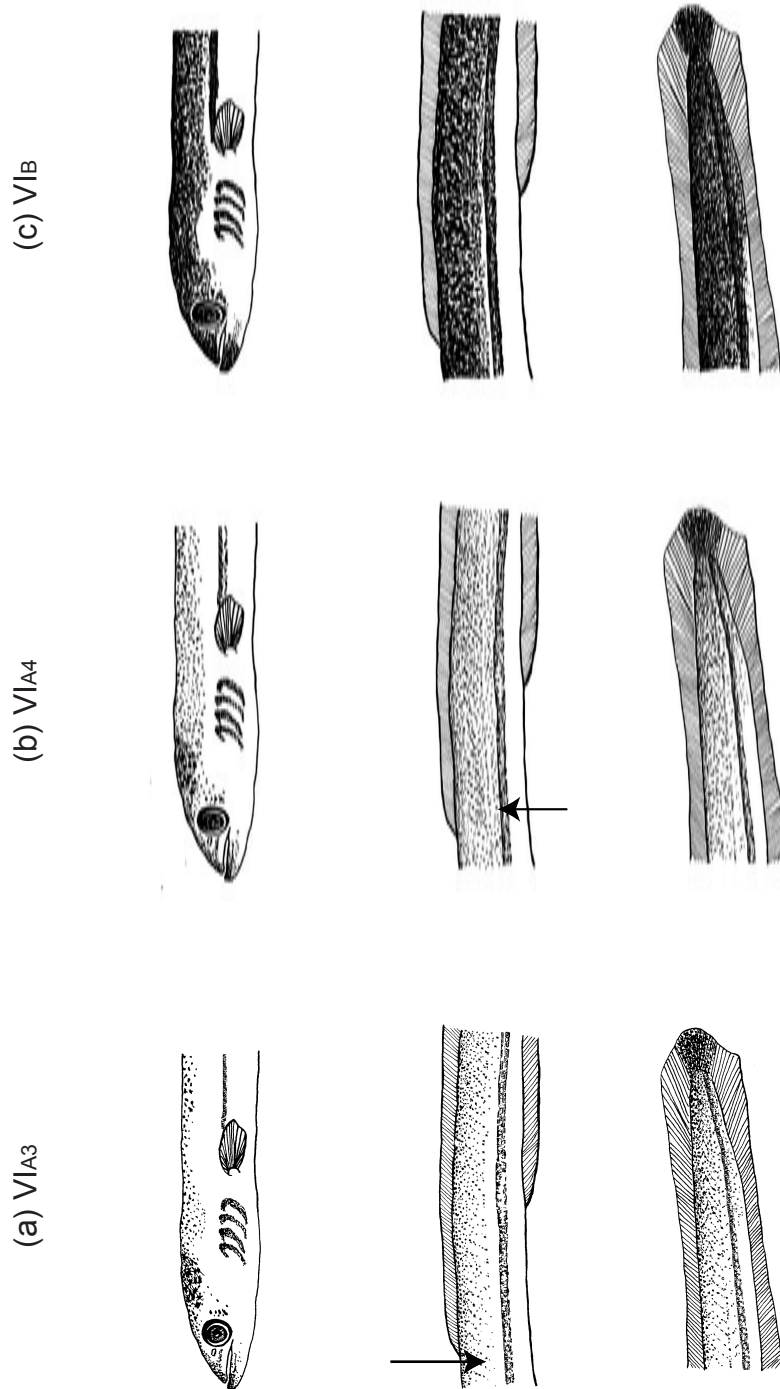


Fig. 2-2-2 Pigmentation stage of glass eels and elvers from VI_{A3} to VI_B as defined for the Japanese eel. Arrows indicate important new pigments to distinguish each pigmentation stage.

<V_{B2}> 吻部から後方へ延びた表皮上色素が両眼の中心を結ぶ線より後方に達する (Fig. 2-2-1 c)。

神経頭蓋上部の色素はその密度を増す。尾端および頭部から延びる脊索上の色素は脊索の全域にわたる。尾部では体側背面と背鰭基底の色素が後方から尾部の 2 分の 1 程度まで延びる。

<VI_{A0}> 吻部から後方へと延びた表皮上の色素が神経頭蓋後縁の後方に達する (Fig. 2-2-1 d)。

尾部では体側背面と背鰭基底の色素が後方から前方へ尾部の 3 分の 2 程度まで延びる。

<VI_{A1}> 後方から前方へ延びる体側背面と背鰭基底の色素は、背鰭始部の前方に達する (Fig. 2-2-1 e)。

尾部の腹部血管に色素が見られる。

<VI_{A2}> 側正中線上の色素は尾部後端から前方へと延び、尾部の半分より前方に達する (Fig. 2-2-1 f)。

腹部血管の色素が密度を増大させる。

<VI_{A3}> 尾部後端から前方へと延びる側正中線上の色素が肛門の前方に達する (Fig. 2-2-2 a)。

鰓弁上に色素が発現する。腹部血管の色素はその血管を包むよう発現し、全体にわたる。腹部血管の色素は頭部後方から尾鰭までの全域にわたる。

<VI_{A4}> 体側腹側の色素が肛門前方に発現する (Fig. 2-2-2 b)。

グアニン沈着が脊椎骨下部の腹腔膜に発現する。側正中線上および筋節に沿った色素が隣接するものと重なり始める。

<VI_B> 体表全体に色素が発現し、筋節に沿った色素の並びが他の色素と区別されなくなる (Fig. 2-2-2 c)。

第3節 色素発達過程

第1項 飼育・観察

2008年3月3日(10.9°C, 塩分 35.3)に浜名湖の湖口付近(新居)で採集されたニホンウナギ稚魚を用いた。採集群から色素発達段階が V_A である10個体を選抜し、実験に用いた。各個体を3L水槽に入れ、個別飼育を行った。実験開始から3日目まで飼育水の塩分を34.7から3.0へと徐々に低下させ、稚魚を低塩分へ馴致させた。3日目以降、低塩分水(塩分 3.0)で飼育を行った。各水槽はウォーターバスに収容し、水温が餌食いの起こらない15°C以下(Fukuda et al., 2009, 第4章 Fig. 4-4-1)に低下しないように水温制御した。それ以上の温度では室温(15~26°C)に任せた。毎日、ユスリカ類の幼虫を約10個体、各水槽に給餌した。飼育期間は2008年3月3日から2008年8月31日とした。

色素発達状態の観察は、3月3日~18日では毎日、3月19日~4月3日では5日毎、4月4日~7月2日では10日毎、7月3日~8月31日では30日毎の計30回行った。ユニパックに個体と少量の飼育水を入れ、スライドガラスを用いて動けるスペースをなくすことで動きを止めて実体顕微鏡下で色素発現状態を観察した。

第2項 色素発達の進行順序

個別飼育を行い、色素発達段階の経過を調べたところ、原則として、色素発達段階は順序正しく、一方向的に進行した(Fig. 2-3-1)。個体3、個体6、個体8においてそれぞれ1回ずつ、観察の間に色素発達段階が2段階進行した(Fig. 2-3-1)。2段階進行した個体は、いずれもその間の色素発達段階の境界指標を有しており、色素発達段階を飛び越したのではなく、観察の間に2段階が進行したものと考えられた。

経過観察の際、最後の色素発達段階である VI_B から黄ウナギ期(VII)を区分する境界指標を探したところ、グアニンの腹腔部への沈着が VI_{A2} 以降に始まり、その後次第に腹腔部全部にわたるのが観察された。 VI_B の初期段階ではいずれの個体においても腹腔部全体に完全にグアニンの沈着は起こっていなかった。 VI_B 以降、グアニンは腹腔部内に広がり、その後完全に腹腔部全体を覆った。これより、腹腔内のグアニン沈着の完了を黄ウナギ期(VII)の指標として用いることが可能であるものと考えられた(Fig. 2-3-2)。

各色素発達段階の期間の範囲は、 V_A が1~3日間、 V_{B1} が1~13日間、 V_{B2} が1~26日間、 VI_{A0} が0~16日間、 VI_{A1} が3~21日間、 VI_{A2} が5~49日間、 VI_{A3} が0~36日間、 VI_{A4} が11~51日間、 VI_B が40~70日間であった。

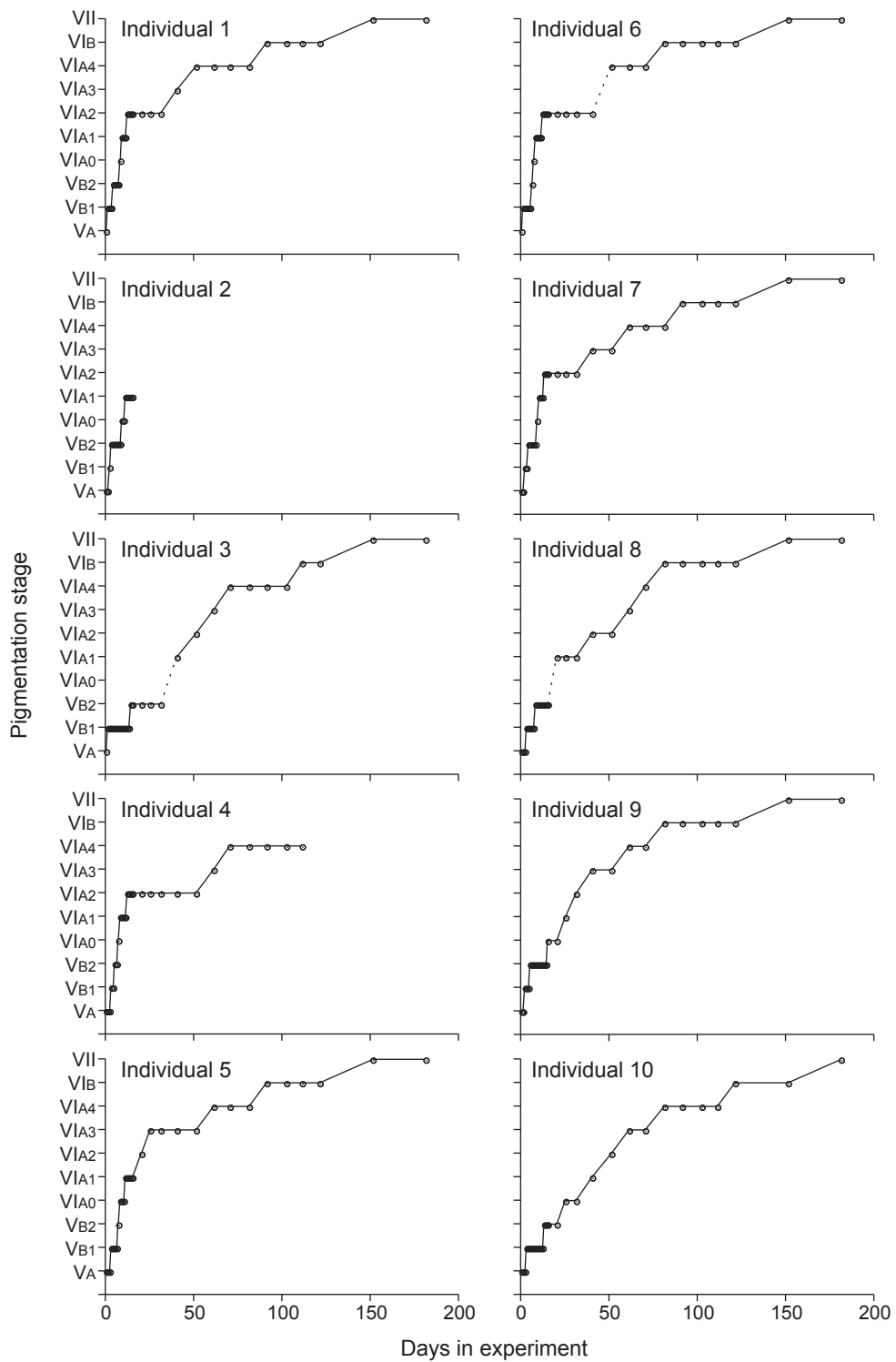


Fig. 2-3-1 Progress of pigmentation stages in each individual in the laboratory experiment. Dotted lines in individual 3, 6 and 8 indicate progress of two stages

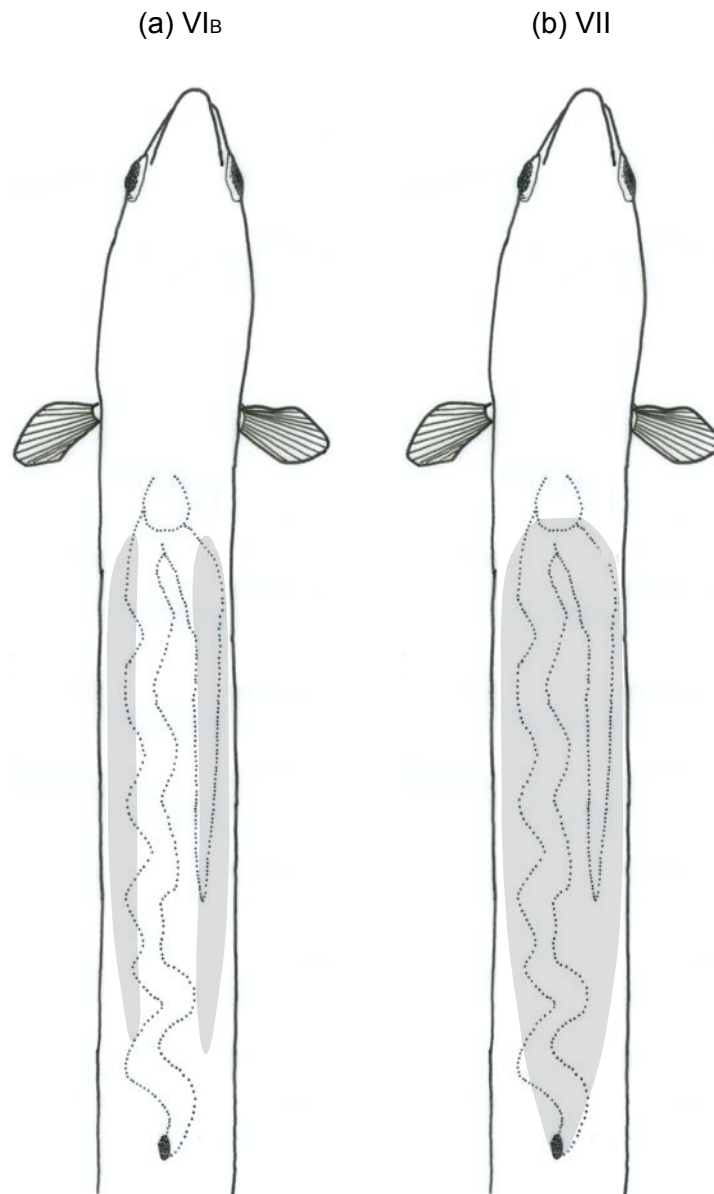


Fig. 2-3-2 Guanine deposition on the intra-abdominal membrane. The guanine deposition gradually expands on the intra-abdominal membrane until VI_B (a), and is finally completed at VII (yellow eel) (b). Shadow indicates guanine deposition.

第4節 全長・体重・体のプロポーション

第1項 標本・形態計測・解析

飼育下における色素発達段階の経過に伴う全長および体重の変化を調べるため、前節で飼育した個体の全長と体重を、3月3日~4月3日では2週毎、その後は30日毎の計8回計測した。自然環境下における色素発達段階の経過に伴う全長、体重および体のプロポーションの変化を調べるため、2007年~2009年に浜名湖の湖口付近(新居)、今川、および江川で採集した0年魚計3298個体の全長、体重を計測した(第5章参照)。採集した個体はオイゲノール(30ppm)で麻酔をした後、全長、体重(湿重量)をそれぞれ0.1mm、1mg単位で計測し、色素発達段階を判別した。

野外標本における全長と体重が色素発達段階によって有意に異なるかを調べるため、Kruskal Wallisを行った。群間に有意な違いが認められた際にはSteel Dwassの多重比較を行った。

野外標本における体のプロポーションが各色素発達段階内および色素発達段階間で変動するかを調べた。同一色素発達段階内でも全長には個体差がある。そこで同一色素発達段階内において、全長の大きさによって、体のプロポーションに変化があるかをまず調べた。具体的には、対数変換した全長(LnTL)と体重(LnBW)について回帰直線を引き、その傾きを求めた。この傾きが3であると、全長の3乗と体重が正比例することを意味する。全長の大小で体のプロポーションに変化がない場合、すなわち、全長と同じ比率で体高と体幅が変化する場合には、全長の3乗と容積は正比例し、その容積は体重と正比例する。このことから、全長の3乗と体重が正比例することは全長の大小で体のプロポーションに変化がないことを意味する(Fig. 2-4-1)。また、傾きが3より小さい時には、全長が大きいほど痩せ型に、傾きが3より大きい時には、全長が大きいほど肥満型になることを意味する(Fig. 2-4-1)。このようにLnTLとLnBWの傾きを用いて、同一色素発達段階内で体のプロポーションが全長の大きさによって違うかを調べた。上記で求めた各色素発達段階における回帰直線の傾きが、いずれの2群の組み合わせの間で異なるかを調べるため、共分散分析(ANCOVA)を行った。LnBWを従属変数、LnTL、色素発達段階および両者の交互作用を独立変数とした。この交互作用が有意である時、傾きが異なると判定した。なお、その有意水準はBonferroni補正後の0.0014とした。続いて、体のプロポーションが色素発達段階間で異なるかを調べるため、以下の手順で解析を行った。上記の共分散分析によって回帰直線の傾きが有意に異ならないと判定された全部の色素発達段階のデータを用いて、共分散分析を行った。LnBWを従属変数、LnTLと色素発達段階を独立変数とした。この際、LnTLと色素発達段階の交互作用項が有意でないことを確かめた後、その交

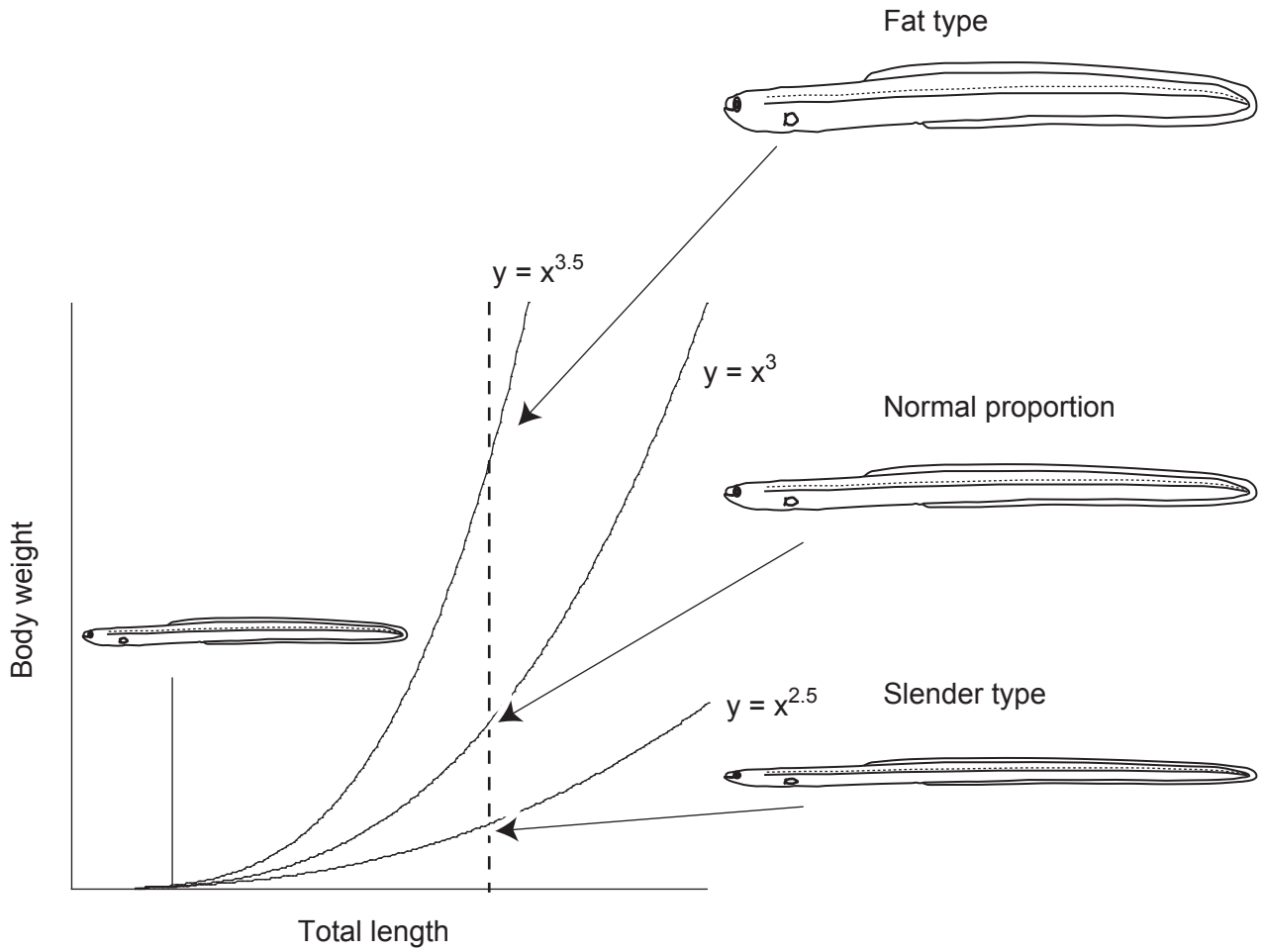


Fig. 2-4-1 Theoretical growth curve of eels with different body proportions during their growth.

相互作用項を除いて解析を行った。同じ全長（標本全体の平均全長）である場合にもつと推定される体重（調整平均）が色素発達段階間で異なるかを Tukey HSD により調べた。この時、同じ全長である場合の体重が相対的に小さい色素発達段階は痩せ型のプロポーション、相対的に大きい色素発達段階は肥満型のプロポーションを持つことを示す。Bonferroni 補正を行った共分散分析を除き、すべての検定の有意水準は5%とした。

第2項 色素発達段階に伴う変化

飼育下において、全長、体重はともに実験開始時の V_A から VI_{A2} に至る過程で、わずかに減少し、それ以降増大する傾向が見られた (Fig. 2-4-2)

2007年~2009年に浜名湖の湖口付近（新居）、今川および江川で採集された0年魚は計3298個体であり、各色素発達段階の内訳は、Stage V_A が66個体、 V_{B1} が361個体、 V_{B2} が406個体、 VI_{A0} が345個体、 VI_{A1} が485個体、 VI_{A2} が333個体、 VI_{A3} が342個体、 VI_{A4} が398個体、 VI_B が504個体、VIIが58個体であった。

全長および体重と色素発達段階との関係を調べたところ、全長、体重ともに色素発達段階によって有意に異なり、 VI_{A3} まで減少し、それ以降増大に転じる傾向が見られた (Kruskal Wallis, $p < 0.001$, Fig. 2-4-3)。各色素発達段階内における全長と体重の関係を調べるため、LnTL と LnBW について直線回帰させたところ、各色素発達段階における直線回帰の傾きは 2.88~ 3.79 であった (Fig. 2-4-4, Table 2-4-1)。LnBW を従属変数、LnTL、色素発達段階および両者の交互作用を独立変数として、各色素発達段階の2群間で交互作用が有意であるかを調べたところ、 VI_B と $V_{B1} \sim VI_{A2}$ および VI_{A4} のそれぞれとの間において、その交互作用は有意であった (ANCOVA, $p < 0.001$, Table 2-4-2)。これより、 VI_B は他の色素発達段階とは直線回帰の傾きが異なるものと判断した。 VI_B を除くと、各色素発達段階の間では回帰直線の傾きに違いはなく、傾きがおおよそ3であった (Fig. 2-4-4, Table 2-4-1)。これは、それらの色素発達段階内では、体サイズの大小に関わらず、体のプロポーションは一定であることを示している。

次に体のプロポーションが色素発達段階間で変動するかを調べるため、全色素発達段階を含むデータを用いて、LnBW を従属変数とした共分散分析を行ったところ、LnTL と色素発達段階の交互作用項は有意であった (ANCOVA, $p < 0.001$, Table 2-4-3)。回帰直線の傾きの異なる VI_B のデータを除くと、LnTL と色素発達段階の交互作用は有意でなかった (ANCOVA, $p > 0.05$, Table 2-4-3)。続いて、LnTL と色素発達段階の交互作用項を除いて共分散分析を行ったところ、LnBW に対して色素発達段階の有意な影響が認められた (ANCOVA, $p < 0.001$, Table 2-4-3)。同じ全長（標本全体の平均全

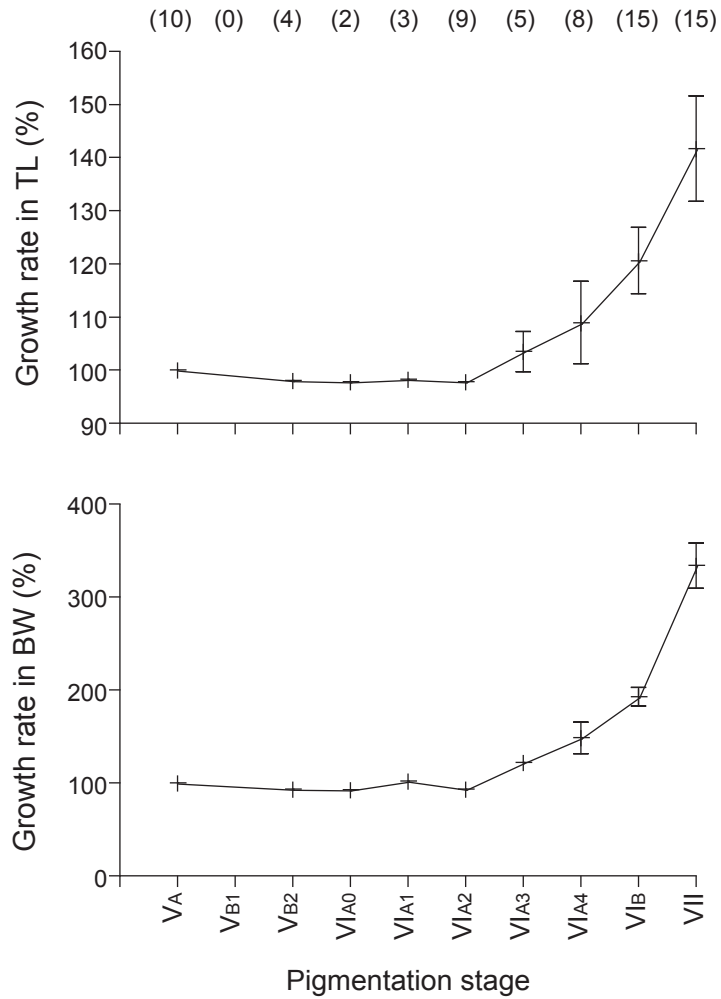


Fig. 2-4-2 Mean \pm SE growth rate from initial value in total length (TL) and body weight (BW) according to pigmentation stage in the laboratory experiment. Numbers in parentheses above the figure indicates the number of specimens examined at each pigmentation stage.

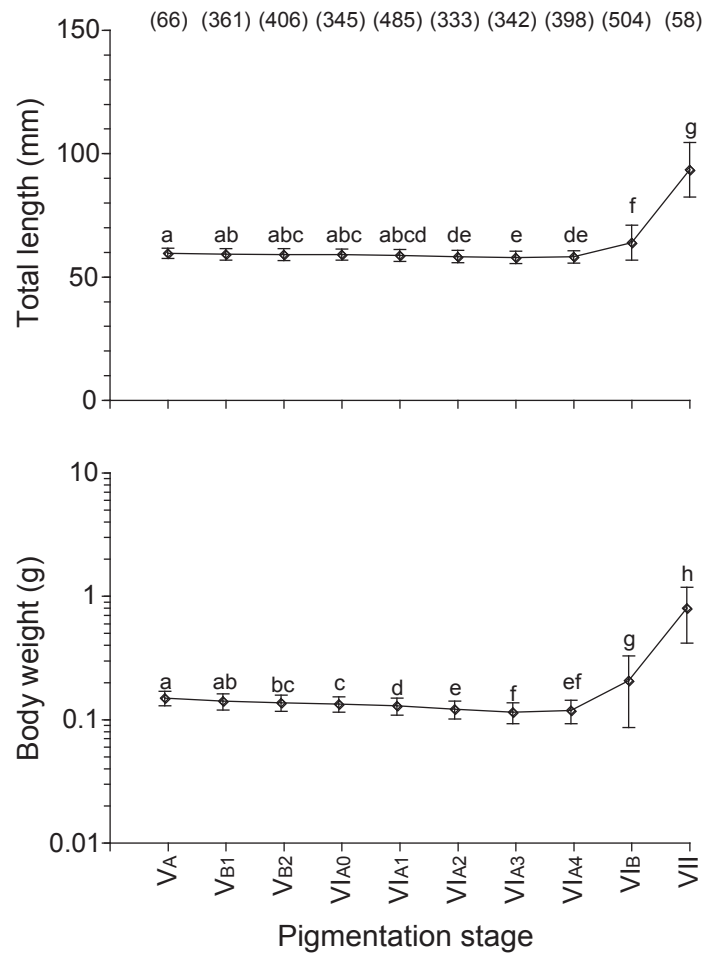


Fig. 2-4-3 Relationship of total length (TL) and body weight (BW) to pigmentation stages in wild-caught eels. Numbers in parentheses above the figure indicates the number of samples examined at each pigmentation stage. Bars with different lower case letters are significantly different (Steel Dwass, $P < 0.05$).

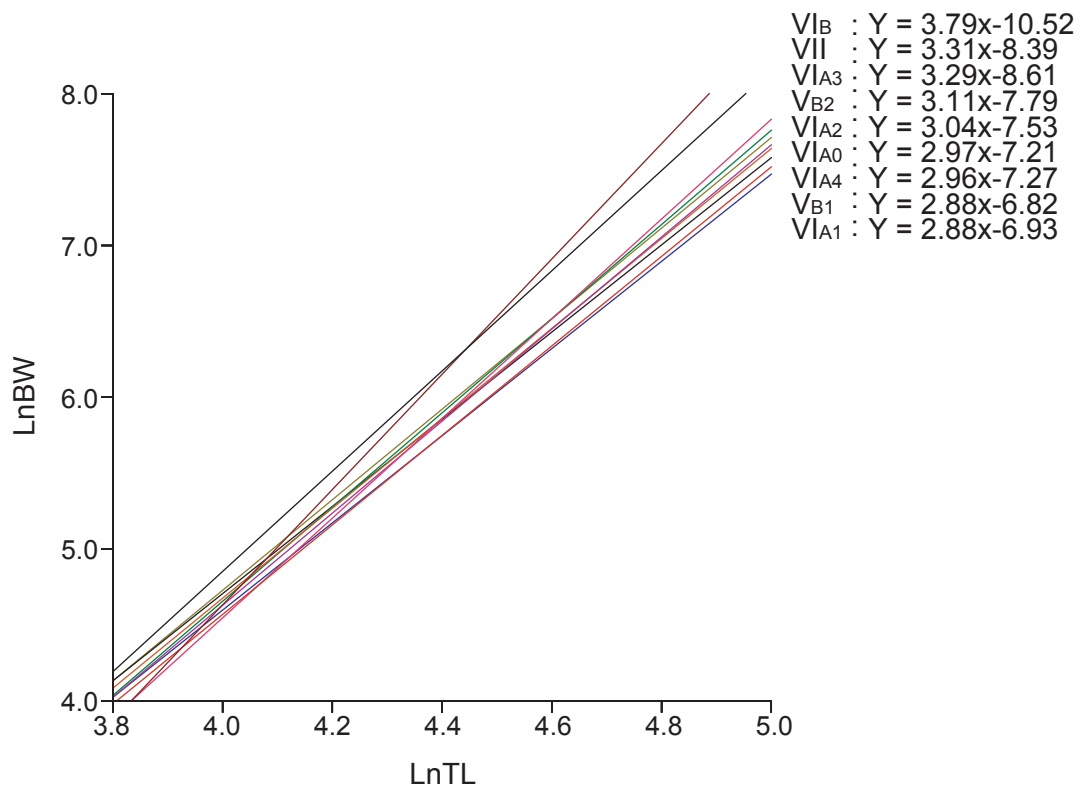


Fig. 2-4-4 Linear regression line of log-transformed total length (LnTL) and log-transformed body weight (LnBW) in each pigmentation stage.

Table 2-4-1 Regression equation of log-transformed total length (LnTL) and body weight (LnBW) and the coefficient of determination (R^2) of each pigmentation stage from V_A to VII.

Pigmentation stage	Regression equation	R^2
V_A	$\text{LnBW} = 2.98 * \text{LnTL} - 7.19$	0.59
V_{B1}	$\text{LnBW} = 2.88 * \text{LnTL} - 6.82$	0.6
V_{B2}	$\text{LnBW} = 3.11 * \text{LnTL} - 7.79$	0.68
VI_{A0}	$\text{LnBW} = 2.97 * \text{LnTL} - 7.21$	0.62
VI_{A1}	$\text{LnBW} = 2.88 * \text{LnTL} - 6.93$	0.54
VI_{A2}	$\text{LnBW} = 3.04 * \text{LnTL} - 7.53$	0.64
VI_{A3}	$\text{LnBW} = 3.29 * \text{LnTL} - 8.61$	0.55
VI_{A4}	$\text{LnBW} = 2.96 * \text{LnTL} - 7.27$	0.36
VI_B	$\text{LnBW} = 3.79 * \text{LnTL} - 10.52$	0.84
VII	$\text{LnBW} = 3.31 * \text{LnTL} - 8.39$	0.87

Table 2-4-2 P value matrix of the interaction effect (upper row) of pigmentation stage and log-transformed total length (LnTL) on log-transformed body weight (LnBW) in each ANCOVA model with paired stages within VA to VII.

	V _A	V _{B1}	V _{B2}	V _{IA0}	V _{IA1}	V _{IA2}	V _{IA3}	V _{IA4}	V _{IB}	V _{II}
V _A	-	0.778	0.689	0.958	0.866	0.818	0.526	0.972	0.158	0.472
V _{B1}		-	0.148	0.637	0.32	0.986	0.048	0.103	<.001	0.018
V _{B2}			-	0.355	0.627	0.193	0.361	0.499	<.001	0.229
V _{IA0}					0.644	0.676	0.126	0.982	<.001	0.058
V _{IA1}					-	0.366	0.182	0.704	<.001	0.101
V _{IA2}							0.067	0.769	<.001	0.041
V _{IA3}							-	0.213	0.011	0.927
V _{IA4}									<.001	0.21
V _{IB}									-	0.015
V _{II}										-

• The interaction effects were significant when p value were < 0.0014, which was calculated by the Bonferroni correction.

Table 2-4-3 Analysis of covariance with log-transformed body weight (LnBW) as the dependent variable, log-transformed total length (LnTL) as the covariate independent variable and pigmentation stage as the independent variable

ANOVA table	d. f.	F	P
Dataset of all pigmentation stages			
Pigmentation stage	9	60.9	< 0.001
LnTL	1	2481.9	< 0.001
Pigmentation stage*LnTL	9	11.1	< 0.001
Dataset excluding VI _B stage			
Pigmentation stage	8	64.5	< 0.001
LnTL	1	2232.2	< 0.001
Pigmentation stage*LnTL	8	1.2	0.268
Dataset excluding VI _B stage			
Pigmentation stage	8	78.4	< 0.001
LnTL	1	3856	< 0.001

長)である場合にもつと推定される体重(調整平均)は, V_A から VI_{A3} および VI_{A4} まで減少傾向を示し, VII(黄ウナギ)では他の色素発達段階よりも有意に高い値を示した(Tukey HSD, $p < 0.05$, Fig. 2-4-5)。これより, 体のプロポーションは V_A から VI_{A3} および VI_{A4} にかけて痩せる傾向にあり, それ以降, 肥満する傾向にあることがわかった。

第5節 考察

第1項 色素発達段階区分

本研究により, ニホンウナギの色素発達段階を VII(黄ウナギ)を含めて計 10 段階に区分した。この色素発達段階はヨーロッパウナギの境界指標と概ね同じものを用いているが, V_B を 2 つに細分化した点, VI_B と VII を区分する指標を定義した点がヨーロッパウナギのものと異なる(Table 2-1-1)。また, ここで定義されたニホンウナギの各色素発達段階は, 飼育実験によって, 順序正しく一方向的に進行することを確認した。

ニホンウナギにおける脊索の色素発達は, ヨーロッパウナギにおける発達のタイミングおよび発達様式と異なるものであった。脊索上の色素発現が尾部後方から頭部まで達する過程はヨーロッパウナギでは II から IV の変態期にあたる。本研究で観察に用いた野外標本は浜名湖の湖口に接岸した個体であり, いずれも変態を完了したシラスであり, 全て V_A ステージ以降と判断された。しかしながら, 412 個体の内 167 個体(N1: 11 個体, N2: 156 個体)において, 脊索全体における色素発現は完了していなかった。このことはニホンウナギにおいて V_A 以降に脊索全体に色素が発現する個体が多くいることを示しており, ヨーロッパウナギの脊索における色素発達に比べて, その発達のタイミングは遅いものと考えられた。

ニホンウナギにおける脊索上色素の発達過程は, まず後方から前方へと延び, 次に頭部側からの発達があり, 最後にその間を埋めるように色素が発現するという順序を経ていた(Fig. 2-1-2 (3))。ヨーロッパウナギにおいて, 脊索上色素は後方から発達し, 頭部に至ると記されており(Tesch 2003, Table 2-1-1), ニホンウナギは頭部側から脊索上色素が延びる過程が見られる点でこれと異なる。Egusa(1972)によると, ニホンウナギの脊索上色素は前方から後方へ向けて発現すると報告された。本研究において, 412 個体の観察を行った結果, いずれの個体においても前方から後方へ向けた色素発現の様式を示すものは観察されなかった。また, 色素発達段階を判別した 2007~2009 年の野外標本 3298 個体においても, 脊索上の色素が前方から後方へと

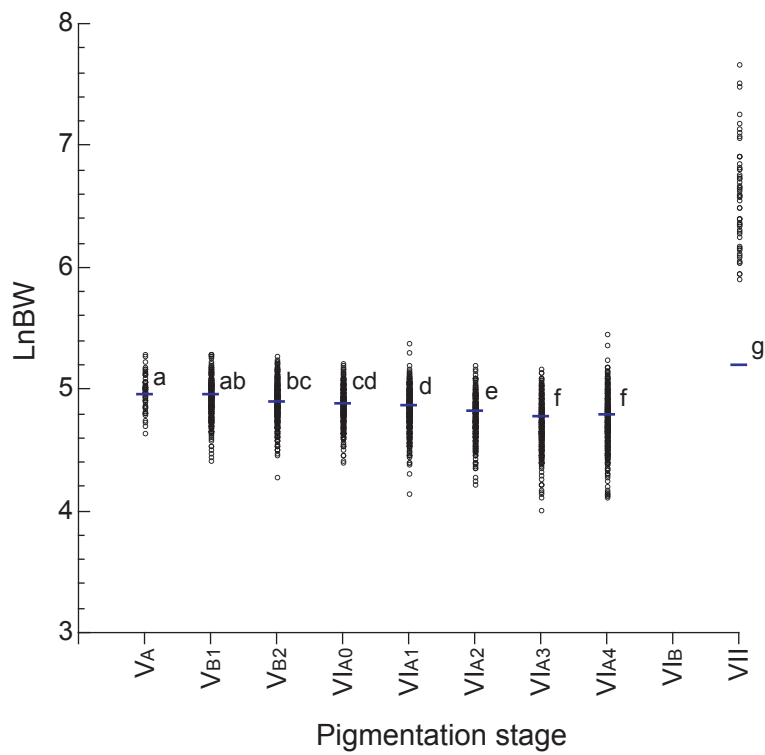


Fig 2-4-5 Log-transformed body weight (LnBW) in each pigmentation stage. Bar shows adjusted mean LnBW from ANCOVA model in each pigmentation. Bars with different lower case letters are significantly different (Tukey HSD, $P < 0.05$).

発達する個体は1個体も見られなかった。Egusa (1972) による記載が誤りであると断定するには至らないが、その可能性は高いものと考えられる。

本研究により、ニホンウナギにおいて、 V_B を2つに細分化した。Strubberg (1913) のヨーロッパウナギに関する色素発達段階区分では VI_{A2} , VI_{A3} , VI_{A4} がそれぞれ3~4つのフェーズに細分化されていた。さらに、 V_B についても2つのフェーズに細分化されているものの、それらの境界指標は記述されていなかった。本研究で、吻部から延びる表皮上色素が眼球に達することを境界指標として、 V_B を細分化することが可能であると分かった。色素発現状態の観察に用いた浜名湖の湖口に接岸したニホンウナギの77.6%が V_B であった (Table 3-1-1)。 V_B の細分化はすくなくとも浜名湖に接岸した稚魚の色素発達段階を記述する際、より詳細な情報を与え、その実態を記録するのに有用である。浜名湖がニホンウナギの分布域で地理的に特異でないことを考えれば、他の地域における接岸生態の記載する際にも用いることが可能と考えられる。

第2項 全長・体重・体のプロポーション

浜名湖水系で採集した0年魚の野外標本では、全長、体重ともに VI_{A3} まで減少し、 VI_{A3} を極小点として、以降、増加に転じた。ヨーロッパウナギでも、 VI_{A3} まで全長、体重が減少することが、野外採集個体と飼育実験で確かめられており (Heldt and Heldt 1929; Tesch 2003), 野外標本で見られたニホンウナギの傾向はこれと一致した。本研究の飼育実験では、極小点は VI_{A2} となっており、野外標本に比べて、体サイズは早く増大に転じていた。飼育水温は摂餌を行う15°C以上になるよう設定し、毎日給餌しており、飼育個体の摂餌状況は極めて良いものと考えられる。一方、野外ではそれほど摂餌環境は整っていない。シラスは低水温の河口域で春先に水温が上昇するまでの間、一定期間、滞留する (第5章参照)。これは、ヨーロッパウナギやアメリカウナギでも同様である (Haro and Krueger 1988; White and Knights 1997; Linton et al. 2007)。5月まで、河口における稚魚の半分以上は摂餌が見られず、半数以上が摂餌を行っていたのは色素発達段階の VI_{A4} 以降であった (第5章, Fig. 5-5-4)。飼育条件のように良好な餌環境では稚魚は VI_{A2} 以降、体成長することが可能となるが、野外では水温の影響を受け、摂餌の開始が遅れるため、 VI_{A3} 以降に体成長していたものと考えられた。

野外標本では、 VI_B を除いた各色素発達段階において、対数変換した全長と体重の回帰直線はおよそ3となっていた。これは、体重は全長のおよそ3乗に比例することを示している。これより、 VI_B を除いた色素発達段階内では、全長の大きさによる体のプロポーションの違いはないものと推察された。一方、 VI_B の色素発達段階内において、全

長の大きい個体ほど体型は肥満する傾向が認められた。加えて、 VI_{A3} 以降、全長、体重の成長は増大に転換しており、 VI_B の期間中に全長、体重の成長をしているものと考えられる。飼育実験では VI_B の期間は色素発達段階の中で最も長く、その期間には全長、体重を大きくさせるとともに、体のプロポーションは肥満型になるものと推察された。

VI_B を除いた時の色素発達段階の進行に伴う体のプロポーションの変化を調べたところ、 V_A から V_{A3} にかけて徐々に痩せる傾向となり、 VII は V_{A4} に比べて肥満型となっていた。上述したように VI_B では、その色素発達段階内において、体サイズの成長とともに体型が肥満型となるため、 VII における体のプロポーションは V_{A4} に比べて肥満型の体型をもつものと推察された。これらのことは、色素発達段階の進行に伴って、ニホンウナギ稚魚の体のプロポーションは変化することを意味しており、一般に体重を全長の3乗で除して算出される肥満度を扱う際には、同一色素発達段階内の比較に留めるなど、色素発達段階を考慮する必要があると考えられた。

第3項 シラス・クロコ・黄ウナギの境界

英語の glass eel と elver という用語は、多くの著者は区別しておらず (Cieri and McCleave 2001)、混乱して使用されている。一般に、色素の発現していない個体は glass eel、色素の発現している個体は elver と呼ばれる (Cieri and McCleave 2001; Tesch 2003)。日本語でも同様に、色素の発現していない個体はシラス、色素の発現している個体はクロコと呼ばれることが多い。Lecomte-Finiger (1991) は、ヨーロッパウナギについて、glass eel と elver の境界を色素発達段階で区分しており、stage V を glass eel、stage VI を elver とした。しかしながら、この定義が他の研究で適用されている例はなく、用語の統一はなされていない。学術的にこれらの用語を定義無しに用いることは望ましくないため、色素発達段階に加えて生態や成長の特徴などいくつかの観点から考察し、これらの用語を再定義する必要があるものと考えられる。

ウナギ属の稚魚の回遊には 2 つの局面があり、1 つは海から河口への移動、もう一つは河川内における上流への移動である (Jellyman 1977)。Feunteun (2003) は、河口への加入は glass eel、河川内の進入は主に elver と黄ウナギによって行われると表現している。つまり、この生態学的な 2 つの局面が、発育段階と密接に関連するものと認識されている。

海から河口への移動では、ウナギ属の稚魚は上げ潮によって効率的な移動をする選択的潮汐輸送を行う (Creutzberg 1958, 1961; Gascuel 1986; McCleave and Kleckner 1982; 第3章参照)。河口に到達するまで摂餌せず (Desaunay et al. 1997)、河口でも少数を除いて摂餌しない (Bardouet and Riera 2005)。水温が上昇するまで摂餌

せずに過ごし、水温の上昇とともに遡上行動は活発となる (Linton et al. 2007)。この水温上昇は色素発達も促進させるものと考えられる (Strubberg 1913; Briand et al. 2005)。Edeline et al. (2004) によるヨーロッパウナギの研究では、潮汐流に乗って遊泳する個体群は V_B が主要であるのに対して、河口と淡水域を結ぶ登坂魚道を遡上する個体群は $VI_{A0} \sim VI_{A4}$ であり、中でも VI_{A2} が最も多かった。*A. australis* と *A. dieffenbachii* でも、海から淡水へ進入したばかりの個体は主に V_B であり (Jellyman 1977)、河川を遡上する個体は $VI_{A2} \sim VI_{A4}$ であった (Jellyman 1979)。ニホンウナギでは、浜名湖への加入時の色素発達段階は主に V_{B1} であり (第3章参照, Table 3-1-1)、Eel ramp を遡上する個体は主に $VI_{A2} \sim VI_B$ であった (第5章参照, Fig. 5-3-10)。これらのことから、海から河口へ移動する局面の色素発達段階は主に V_B であり、河川内の上流への移動する局面の色素発達段階は主に VI_{A2} 以降であると推察される。

野外においてニホンウナギおよびヨーロッパウナギの全長、体重は VI_{A3} を境に、減少傾向から増加傾向へと転換していた。また、ニホンウナギの体のプロポーションは VI_{A3} を境に痩せる傾向から肥満する傾向に転換していた。全長、体重、体のプロポーションの転換点以前は海から河口へ移動する局面、転換点以降は河川内を上流へ移動する局面に概ね当てはまる。 VI_{A3} 以降では、発達した黒色素を備えることで成育場での底生生活に適応し、その体サイズの成長は成長期の開始を示唆している。すなわち、海から成育場まで回遊する段階である VI_{A2} 以前と、成育場で成長する段階の VI_{A3} 以降は異なる生活史の段階にあるものと考えられる。本研究では、 VI_{A2} 以前を glass eel (シラス)、 VI_{A3} 以降を elver (クロコ) と定義することとした。これにより、色素発達段階により明瞭にそれらを分けることができるとともに、それらは異なる成長特性と生態学的局面を有しているものと考えることが可能となるだろう。

これまで Yellow eel (黄ウナギ) もまた elver との境界が定義されていなかったが、本研究は VI_B と VII の区分を行い、VII を Yellow eel (黄ウナギ) とはじめて定義した。Tesch (2003) は Yellow eel (黄ウナギ) の段階を以下のように表現している。
 “When pigmentation is complete, the Yellow eel stage is reached; there are no major external changes after this until the eel returns to the sea.”

つまり、体サイズ以外に外部形質の変化が起こらないことが Yellow eel (黄ウナギ) の特徴とされている。本研究では、 VI_B 以降に腹腔部全体にグアニンが沈着することを観察し、グアニン沈着の完了を VI_B と VII の境界指標とした。グアニン沈着の完了後、外部形態の変化はサイズ以外に見られず、グアニンの沈着が外部形質の最終的な変化であることがわかった。このことから、グアニン沈着の完了を以て VII (黄ウナギ) とすることは妥当であると考えられた。