

### 第3章 接岸回遊生態

シラスとクロコの発育段階で行われる回遊は、海から河口への接岸回遊と河川内における遡河回遊の、大きく2つの明確な局面に分けられる (Jellyman 1977)。前者の接岸回遊は、ウナギ属魚類にとって、成育する場所やその加入の成否が決まるという点で重要な意味を持つ。本章は、浜名湖でのシラスの接岸回遊に焦点を当てた。

接岸回遊する際、ウナギ属魚類は沖合から沿岸・河川に至る様々な場における環境変動を経験しなければならず、無事河口に到達するには、それらに適応した行動が自然選択されるものと考えられる。沿岸の水圏環境には地球、太陽、月の周期的な運動によってつくられる、様々な時間スケールの環境変動が見られる。年周期の日長と温度の変動、月周期の月の満ち欠け、半月周期の潮の干満差の変動、日周期の光変動、通常約半日周期となる干満（地形によって異なることはある）などである。その半永続的に繰り返される環境の周期変動は海に棲む生物に影響を与え、それらに適応した生物の行動は多数知られている (Gibson 1992; Leatherland et al. 1992)。ヨーロッパウナギやアメリカウナギにおいては、潮汐に適応した接岸行動が報告されているが (McCleave and Kreckner 1982, Wippelhauser and McCleave 1987, 1988; Bolliet et al. 2007, 2008)、ニホンウナギに関する情報は乏しい。

浜名湖は幅 200mの狭い入口で太平洋の遠州灘と繋がり、湖口周辺は半日周期の潮汐流の影響が強い場所となっている。この潮汐流により湖外と湖内の水の交換が行われている。冬季には湖内の水温は湖外よりも 5℃程度低くなり、湖口付近のシラスは往来する潮汐流と共に大きな水温変動に遭遇する。本章では、このような環境変動が見られる湖口付近の西浜名橋（通称、第三鉄橋：以下、第三鉄橋と記す）において、シラスの採集調査を行い、接岸回遊と環境周期との関係を調べて、その接岸回遊生態を明らかにすることを目的とした。

## 第1節 接岸の周期性

### 第1項 調査地・物理環境

#### 浜名湖

浜名湖は静岡県西部に位置し、ちょうど手指を広げた掌のような形の凹凸に富んだ汽水湖である (Fig. 3-1-1)。その総面積は  $74\text{km}^2$ 、総容積は  $340 \times 10^6\text{m}^3$ 、そして周囲は  $141\text{km}$  に及ぶ。浜名湖は狭い湖口の今切口 (幅  $200\text{m}$ ) で遠州灘と繋がり、ここから遠州灘の高塩分水が供給されている (松田 1999)。また、今切口で通水断面積が制限されるために、湖内での潮汐による水位変動は湖外に遅れる。すると湖内と遠州灘の水位に違いができ、水位の高い方から低い方へと流入する。このようにして、遠州灘の海水が湖内へ流入する上げ潮と、湖内水が外海へ流出する下げ潮が明瞭な形で認められる。採集調査は、今切口から約  $2\text{km}$  湖内側に位置する第三鉄橋 (St. B, Fig. 3-1-1) で実施した。

#### 物理環境

冬季、湖外の遠州灘の海水と湖内水との間には明瞭な水温差ができる (上村ら 1979)。これを利用して、水平的な水温変動を調べることで潮汐流による水の動きを推定するため、2004年1月18日-2月28日には湖内各所 (St. A~ St. G, Fig. 3-1-1) に5~15分間隔で水温を記録するデータロガー (Onset社製) を設置した。測点は遠州灘とつながる今切口 (St. A, 水深  $10\text{m}$ ) から平均水深  $2.5\text{m}$  の湖南部 (St. B ~ St. F) を通して、盆状となる湖心 (St. G, 水深  $10\text{m}$ ) までとした。ロガーは St. A ~ St. F では水深  $1.5\text{m}$  に、盆状で深くなっている測点 G では水深  $1.5\text{m}$  と  $8.5\text{m}$  に設置した。また、第三鉄橋 (St. B) と湖心 (St. G) では、周年の水温を測定した。測定期間は2004年4月9日~2005年9月9日までとした。ただし、2004年8月7日~10月12日は測定しなかった。また、周年の塩分変動を調べるため、2004年8月~2005年9月、今切口、湖心、および猪鼻湖において毎月1度、リフラクトメーターを用いて表層の塩分を測定した。さらに、隔日で採集調査を行った2003年12月30日~2004年3月11日 (以下、2003-2004年シーズン) と2004年12月13日~2005年3月7日 (以下、2004-2005年シーズン) には曳網開始時に水温と塩分の測定を行った。

湖の月間平均水温は夏に高く (最高月間平均水温は第三鉄橋  $26.0^\circ\text{C}$  (7月)、湖心表層  $27.2^\circ\text{C}$  (7月)、湖心底層  $26.8^\circ\text{C}$  (9月))、冬に低い (最低月間平均水温は第三鉄橋  $11.1^\circ\text{C}$  (7月)、湖心表層  $7.5^\circ\text{C}$  (7月)、湖心底層  $7.6^\circ\text{C}$  (9月)) 年変動を示した (Fig. 3-1-2)。遠州灘の影響を受ける第三鉄橋の水温は湖心部に比べ11月から4月で高く、

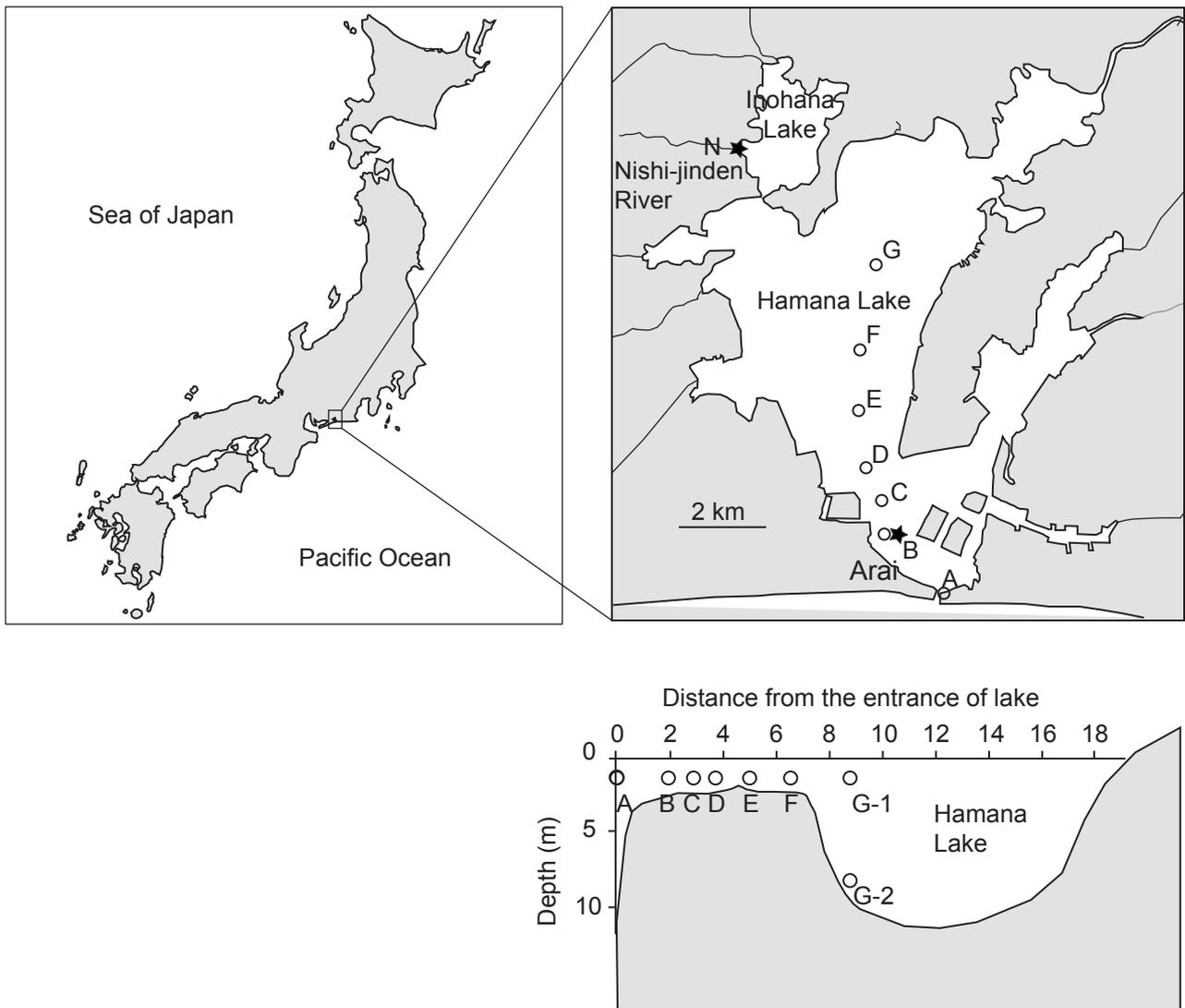


Fig. 3-1-1 Map of Hamana Lake showing the locations of sampling sites (St. B, St. N, ★) and the temperature data logger (St. A - St. G, ○).

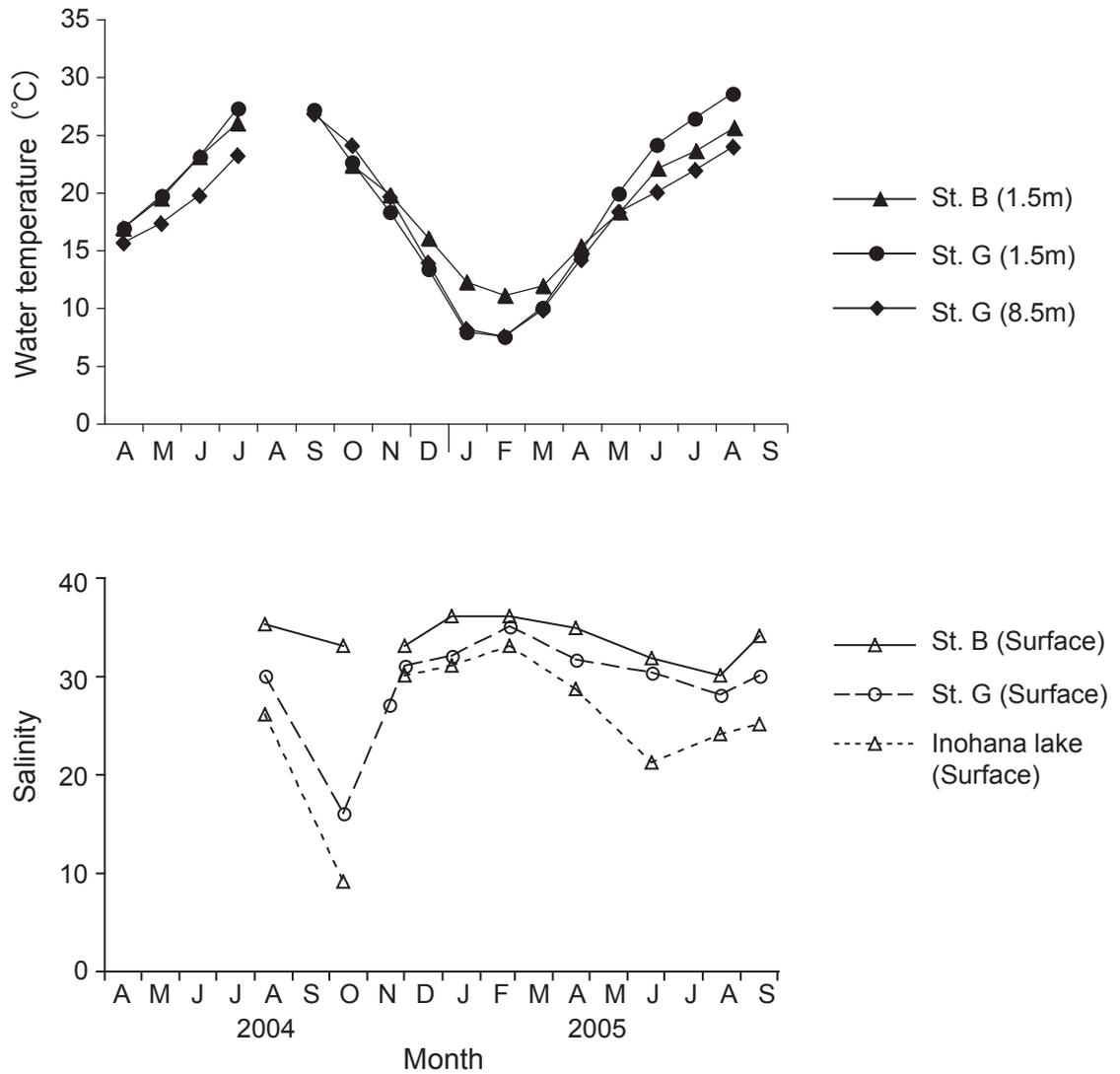


Fig. 3-1-2 Seasonal change of mean water temperature and mean salinity at St. B and St. G in the Hamana Lake and Inohana lake.

6月～9月で低かった。表層塩分の年間変動幅は今切口で30～36、湖心で16～35であった（Fig. 3-1-2）。河川水の影響を受ける湖心の塩分は今切口に比べて周年低かった。2004年10月14日に測定した湖心の塩分は16で、他の月よりも低かった。これは台風22号の通過に伴う降雨によるものと考えられた。

冬季、湖内の7測点での水温を観測したところ、湖内に比べて高水温の遠州灘の海水が潮汐により湖内への流入と流出を半日周期で繰り返す様子が明瞭に見られた（Fig. 3-1-3）。大潮と小潮の周期が半月周期で見られ、大潮時には、遠州灘の海水はおよそ4時間で湖口から約6.5kmの地点まで流入し、中潮時と小潮時にはおよそ3～4時間で約5kmの地点まで流入することが分かった。また、湖心（St. G）において表層と底層の水温を調べたところ、大潮時には、底層に高水温の遠州灘の海水が入り込んでいることが明らかとなった（Fig. 3-1-4）。これは、密度の高い遠州灘の海水が、大潮時にのみ湖奥部の盆状地形まで到達し、急深部へ下る現象を示している。2003-2004年シーズンと2004-2005年シーズンにおいて、夜間・上げ潮時に行った採集調査時の水温を見ると、干潮後120～180分に水温が急激に上昇していた（Fig. 3-1-5）。これは、この時間帯に暖かい遠州灘の海水が湖内へ流入したことを示している。また、塩分もその水温変動と同期して、わずかに上昇する傾向が見られた（Fig. 3-1-5）。

## 第2項 採集・標本処理・解析

### 採集方法・採集期間・形態計測

浜名湖の今切口から2km内側に位置するSt. B（Fig. 3-1-1）において、2003年12月～2005年12月にシラスの採集調査を行った。採集には、口径0.56m長さ2.5mのMTDネット（目合い1mm）を用いた。第三鉄橋では潮汐流が激しく、ネットをその場に保持するだけで濾水を行うことができる。約60kgのアンカーから延びるロープにMTDネットを取付け、水中へ投入し、水深0～1mで採集を行った。1回あたりの採集時間は5-60分とし、採集開始時に水温、塩分を測定した。MTDネットに取り付けた濾水計（離合社）により各採集時の濾水量を算出した。流れが緩やかな時には濾水計が回転しないため、正確な濾水量を測定することができず、濾水計が2回転/秒以下であった採集は解析から除外した。

接岸時期を調べるため、2003年12月～2005年12月（2004年5月、6月、7月、9月を除き）に毎月1-5回、原則として新月周辺（下弦の月から上弦の月の間）に調査を実施した。さらに、シラスの接岸が多く見られた2003年12月30日～2004年3月11日（2003-2004年シーズン）と2004年12月13日～2005年3月7日（2004-2005

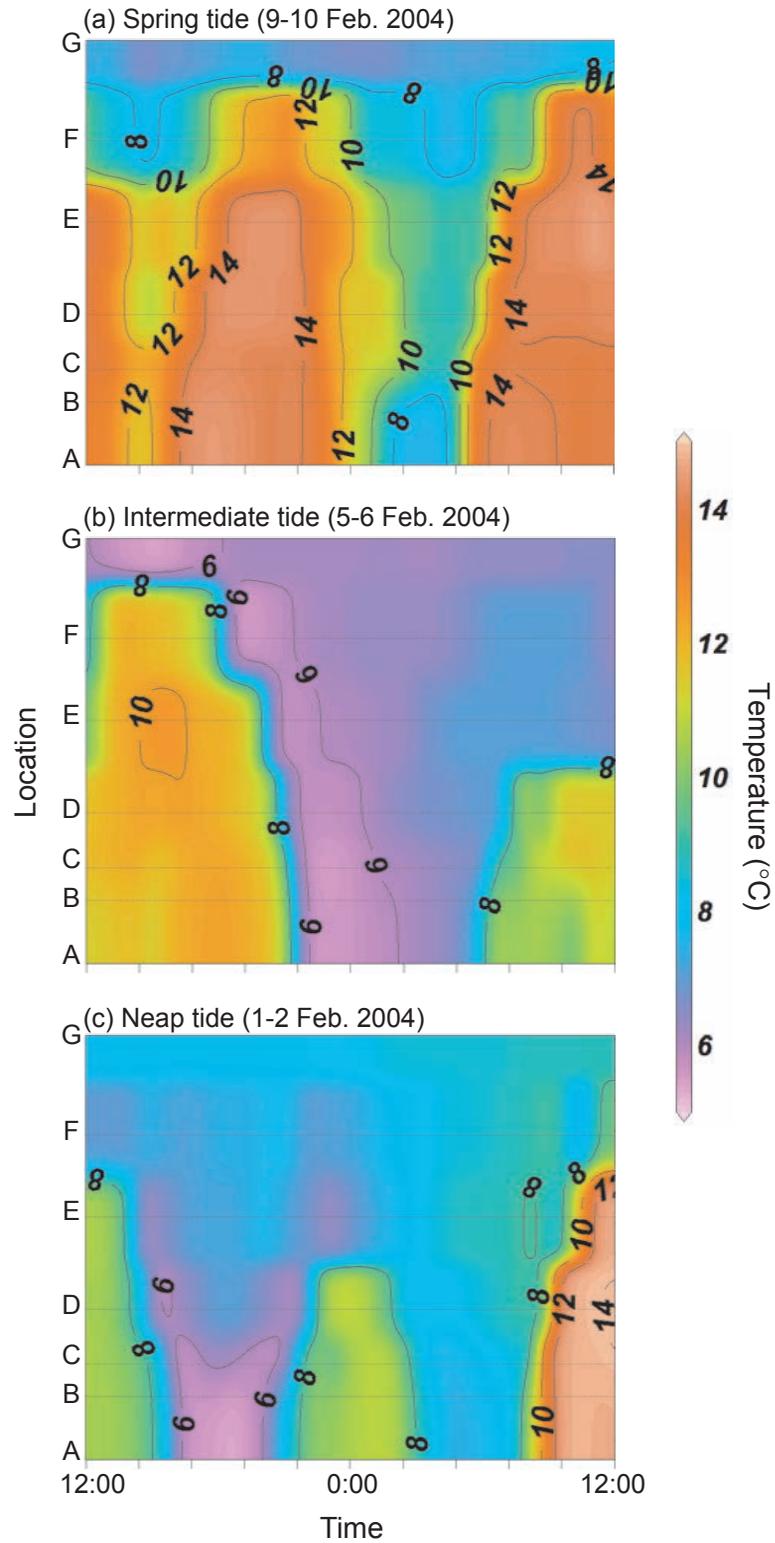


Fig. 3-1-3 Time series fluctuation of horizontal water temperature within a day in Hamana Lake during (a) spring tide, (b) intermediate tide and (c) neap tide.

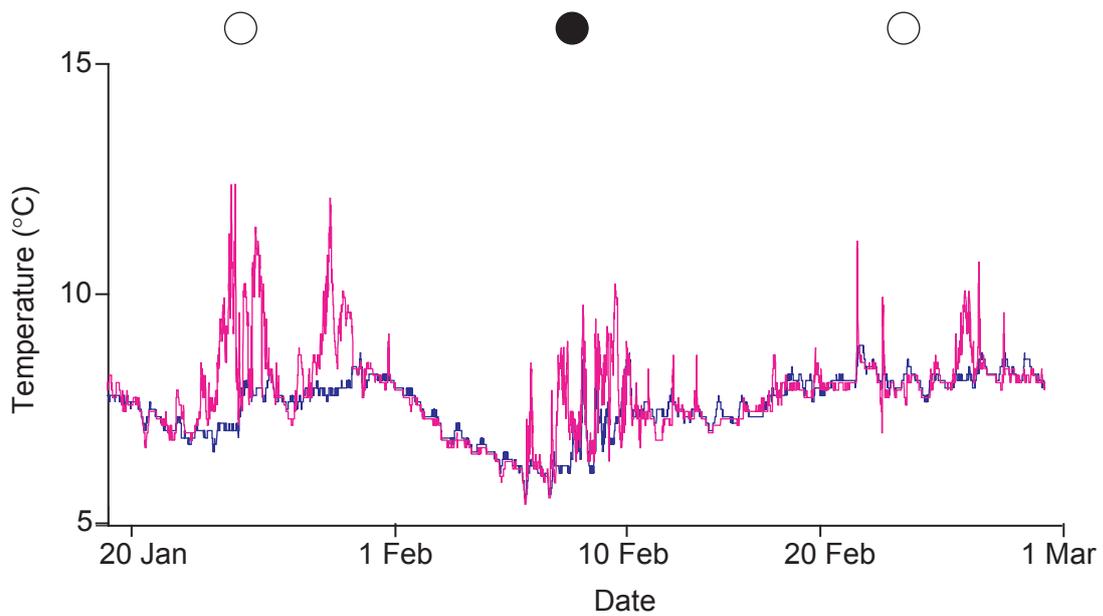


Fig. 3-1-4 Time series fluctuation of water temperature at 1.5 m depth (blue line) and 8.5 m depth (red line) at St. G during 18 Jan 2005 - 28 Feb 2005. Open circle (○) and solid circle (●) indicate full moon and new moon, respectively.

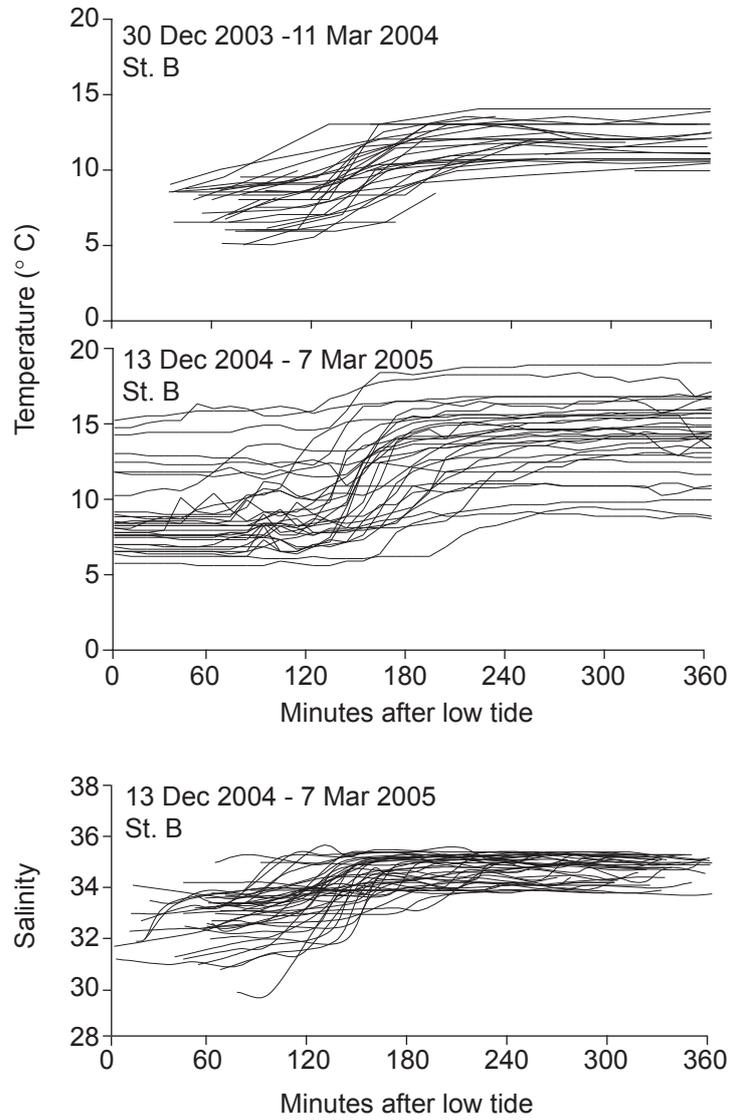


Fig. 3-1-5 Time series fluctuation of water temperature and salinity at St. B during 30 Dec 2003 - 11 Mar 2004 (2003-2004 season) and 13 Dec 2004 - 7 Mar 2005 (2004-2005 season).

年シーズン)には隔日で調査を行った。シラスの出現は夜間、上げ潮時に集中することが分かったため(後述)、上記の調査では夜間・上げ潮時を対象とし、30~90分間隔で曳網を行った。このほかに、上げ潮時と下げ潮時の出現を比較するため、2004年1月5日・7日・13日・21日、2月18日・20日、3月5日・11日、2005年1月2日・6日・10日・22日、2月1日・13日・19日、3月7日の計16日間では夜間の下げ潮時にも60~120分間隔で5~30分の曳網を行った。昼間と夜間の出現を比較するため、2005年2月9日と2005年12月2日には24時間の曳網調査を行った。2005年2月9日には同時に照度の測定を行った。加えて、夜間・上げ潮時の調査する際、日没前および日出後に計63回の曳網を行い、日中の出現について調べた。

第三鉄橋で得られたシラスは、直ちに東大水産実験所へ持ち帰り、冷凍保存した。後日、解凍して、全長、体重(湿重量)を0.1mm、1mg単位で計測し、色素発達段階を判別した。

#### 解析

第三鉄橋での調査において各曳網時の濾水量と採集個体数から、個体数密度(個体数/100m<sup>3</sup>)を算出した。個体数密度変動における半月周期~月周期の周期性の有無を調べるため、2003-2004年シーズンと2004-2005年シーズンそれぞれで、各日の平均個体数密度の時系列データを用いて、自己相関分析を行った。各日の平均個体数密度は、夜間・上げ潮における全曳網の個体数密度を平均したものとした。上げ潮時と下げ潮時の個体数密度を比較するため、上げ潮時と下げ潮時の両方で調査した日について、上げ潮と下げ潮それぞれでの平均個体数密度を算出し、Mann-Whitney U-testを行った。

夜間の上げ潮時におけるシラスの漁獲の有無および漁獲量がどのような要因と関係しているかを調べるため、一般化加法モデル(Generalized additive model, GAM)を用いた。要因の候補は時間的要因(年度, 月, 月齢, 時刻, 干潮後時間)と環境的要因(水温, 流速)とした。GAMはノンパラメトリック回帰であり、独立変数と従属変数との間の非線形関係を記述する能力が高い(Hastie and Tibshirani 1990)。採集時に漁獲尾数が0となるデータが多いため、まず漁獲の有無に関するロジスティックモデルを扱い、その後、漁獲尾数が0でないデータを用いて漁獲量に関するモデルを構築した。

漁獲の有無に関する解析は、2003-2004年シーズンと2004-2005年シーズンに行った夜間・上げ潮での曳網の内、説明変数の候補のデータについて欠損値のない計357

の曳網データを使用した。漁獲あり/なしはそれぞれ 1/0 とする 2 値のデータとした。

漁獲の有無に関して、候補の説明変数を全て含む GAM モデルは以下となる

$$\text{Log}(p/(1-p)) = \text{Year} + \text{Month} + s(\text{Lunar age}) + s(\text{Time}) + s(\text{Minutes after low tide}) + s(\text{Temperature}) + s(\text{Flow speed}) + \text{offset}(\text{log}(\text{Filtered Water volume}))$$

$p$  は漁獲される確率を表す。 $s$  は平滑化関数（3 次を適用）を示し、自由度は GCV (Generalized cross-validation) スコアの最も低くなるものを採用した。年 (Year) は 2003-2004 年シーズンと 2004-2005 年シーズンとし、月 (Month) とともにカテゴリカル変数として扱った。湖内の水位変化は湖奥に行くほど遅れ、湖奥の水位は舞阪検潮所に 2.5-3.0 時間遅れるため (松田, 1999), 第三鉄橋の干潮時刻は舞阪検潮所の干潮 2 時間後として、干潮後時間 (Minutes after low tide) を算出した。水温 (Temperature) は採集開始時に計測したものをを用いた。流速 (Flow speed, m/min) は濾水計から算出した。努力量の標準化のため、offset には対数変換した採集時の濾水量 (Filtered water volume,  $\text{m}^3$ ) をを用いた。

漁獲量に関する解析には漁獲の有無の解析に使用したデータの内、漁獲のあった計 160 の曳網データを用いた。出現量に関する GAM モデルは、従属変数にポアソン分布を仮定した漁獲尾数 (Catch), 説明要因には漁獲の有無に関する上記モデルと同様のものを用い、自然対数のリンク関数を用いた。

説明要因のモデルへの選択は、Stepwise 法を用い、赤池情報量規準 (AIC) を最も低下させるパラメータから順に選択し、AIC が低下しなくなるまで行った。AIC は次式で定義され、これが最小のモデルを選択することで最も少ないパラメータ数で最も適合度を高めることができる

$$\text{AIC} = -2 \log L + 2k$$

ここで  $L$  は最大尤度、 $k$  はパラメータ数を表す。パラメータを入れたモデルとその前のモデルとの間における逸脱度 (Deviance) の差を用いた F 検定により、パラメータの有意性を評価した。ノンパラメトリックの項の非線形性が有意であるかをカイ 2 乗検定によって評価した。有意水準は 5 % とした。

### 第3項 年周期・月周期・日周期・潮汐周期

調査期間中の総曳網数は 574 回、総採集個体数は 543 個体であった (Table 3-1-1)。2003 年 12 月～2005 年 12 月にかけて 2 年間に亘る採集調査を行った結果、シラスの出現は 11 月～5 月に見られた (Table 3-1-1)。2003-2004 年シーズン、2004-2005 年シーズンの平均個体数密度のピークはそれぞれ 2004 年 1 月 13 日 ( $6.9$  個体/ $100\text{m}^3$ )

Table 3-1-1 Summary of sampling and collections of glass eels at St. B. The mean  $\pm$  SD total length marked with different lowercase letters were significantly different (multiple t-test with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ ). The frequency of pigmentation stages marked with different lowercase letters were significantly different (Steel Dwass,  $P < 0.05$ ).

Year	Month	Surveyed days (N)	Sampling (N)	Collected fish (N)	Fish measured (N)	Total length (mm)	Body weight (g)	Pigment stage (%)						
								V <sub>A</sub>	V <sub>B1</sub>	V <sub>B2</sub>	V <sub>IA0</sub>	V <sub>IA1</sub>		
2003	Dec	1	2	9	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2004	Jan	16	107	207	56	57.4 $\pm$ 2.5	0.155 $\pm$ 0.022	26.8	57.1	8.9	0	5.3	-	-
2004	Feb	14	99	128	122	57.7 $\pm$ 2.0	0.159 $\pm$ 0.020	18	54.1	25.4	0.8	1.6	-	-
2004	Mar	6	43	40	40	57.8 $\pm$ 2.4	0.156 $\pm$ 0.021	7.5	62.5	30	0	0	-	-
2004	Apr	2	12	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2004	Aug	1	7	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2004	Oct	1	4	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2004	Nov	5	12	9	9	55.3 $\pm$ 1.59	0.156 $\pm$ 0.013	70	30	0	0	0	0	a
2004	Dec	9	47	16	16	57.6 $\pm$ 2.16	0.162 $\pm$ 0.027	37.5	50	6.2	6.2	0	0	abc
2005	Jan	15	87	63	63	58.2 $\pm$ 2.29	0.164 $\pm$ 0.022	17.4	68.2	12.7	1.6	0	0	b
2005	Feb	14	88	49	46	57.1 $\pm$ 1.71	0.163 $\pm$ 0.019	6.5	58.7	23.9	6.5	4.3	0	c
2005	Mar	4	22	5	5	56.0 $\pm$ 1.88	0.148 $\pm$ 0.072	0	60	20	0	20	0	abc
2005	Apr	2	8	5	5	56.0 $\pm$ 2.53	0.136 $\pm$ 0.014	0	60	40	0	0	0	abc
2005	May	1	3	1	1	53	0.145	100	0	0	0	0	0	0
2005	Jun	1	4	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2005	Aug	1	4	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2005	Sep	1	4	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2005	Oct	1	4	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2005	Nov	2	5	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2005	Dec	1	12	10	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total		98	574	543	363	57.5 $\pm$ 2.39	0.154 $\pm$ 0.035	18.4	57.8	19.8	1.6	2.2	-	-

と 2005 年 1 月 4 日 (2.3 個体/100m<sup>3</sup>) で、両シーズンともにピークは 1 月前半に認められた (Fig. 3-1-6)。2003-2004 年シーズン、2004-2005 年シーズンにおける平均個体数密度の時系列データを用いて、自己相関分析を行ったところ (Fig. 3-1-6)、2004-2005 年シーズンには 16-20 日周期に負の相関 ( $r = -0.32 \sim -0.41, P < 0.05$ )、30-32 日周期に正の相関が有意に認められた ( $r = 0.32 \sim 0.36, P < 0.05$ , Fig. 3-1-6)。2003-2004 年シーズンでは、有意ではないものの、16 日周期に相関係数の最低値 ( $r = -0.3, P > 0.05$ )、32 日に相関係数の最高値を示した ( $r = 0.26, P > 0.05$ , Fig. 3-1-6)。これらのことは、湖口を通過するシラスの平均個体数密度が半月周期でなく、月周期を持つことを示す。

出現の日周性について調べるため、全調査期間中、日中に 63 曳網を行ったが、シラスは全く採集されなかった。また、2005 年 2 月 9 日と 12 月 2 日には、24 時間調査を行ったところ (Fig. 3-1-7)、昼間 (日出~日没) と夜間 (日没~日出) の平均個体数密度は 2 月 9 日でそれぞれ 0.00 と 0.14、12 月 2 日では 0.00 と 0.71 であった。これらのことから、シラスは夜間にのみ出現することが分かった。

潮汐流が出現に及ぼす影響について調べるため、2003-2004 年シーズン、2004-2005 年シーズンにおいて計 17 日間 (24 時間調査の 2 月 9 日を含む)、夜間の上げ潮時と下げ潮時の調査を行ったところ、出現は上げ潮時に多い傾向が見られた (Fig. 3-1-8, 3-1-9)。夜間において、上げ潮時と下げ潮時の平均個体数密度を用いて両者を比較したところ、両シーズンともに上げ潮時の個体数密度は下げ潮に比べ有意に高いことが分かった。(Mann Whitney U-test,  $P < 0.05$ , Fig. 3-1-10)。各日の下げ潮時の個体数密度は上げ潮時の 0~46% であり、平均 5.5% であった。

#### 第4項 上げ潮時の出現に関するモデル

夜間の上げ潮におけるシラスの出現の有無および出現量に関して、GAM モデルをあてはめたところ、2 つのモデルには異なる独立変数が選択された。シラスの出現の有無に関するモデルでは、Minutes after low tide, Year, Lunar age, Temperature, Time の順に変数が選択された (Table 3-1-2)。シラスの出現には Minutes after low tide, Year と Lunar age の 3 要因が強く影響しており、このモデルで説明された全体の Deviance (逸脱度) の内、91.7% が 3 要因によるものであった。干潮後時間に関して推定された平滑化関数では、150~180 分付近に極大点が観察され、この時間帯に出現確率が高まることが分かった (Fig. 3-1-11 a)。月齢に関して推定された平滑化関数から、月齢 22~24 日、28~4 日に極大点が観察され、下弦の月および新月の周辺で出現確率が高まることが分かった (Fig. 3-1-11 a)。

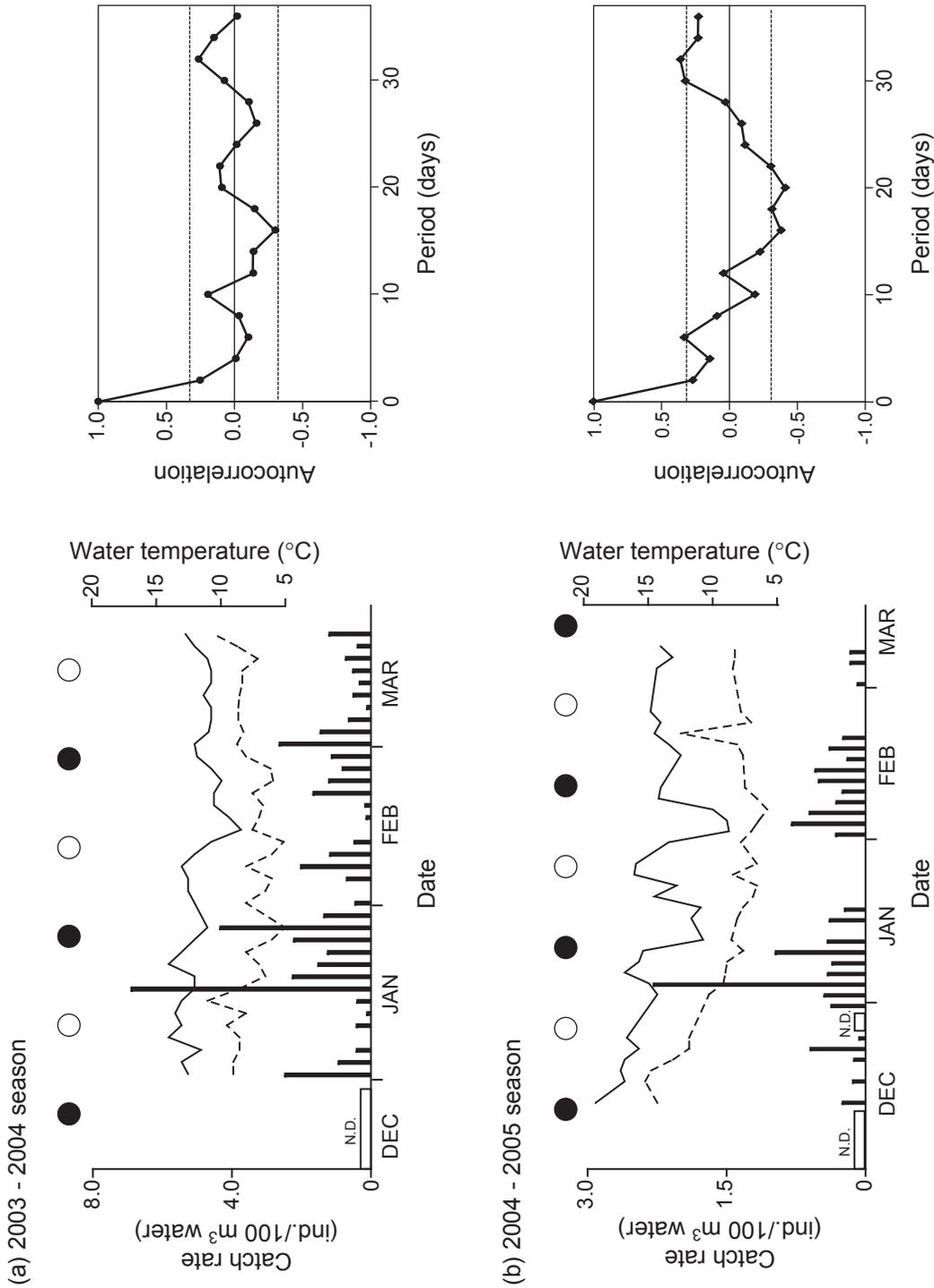
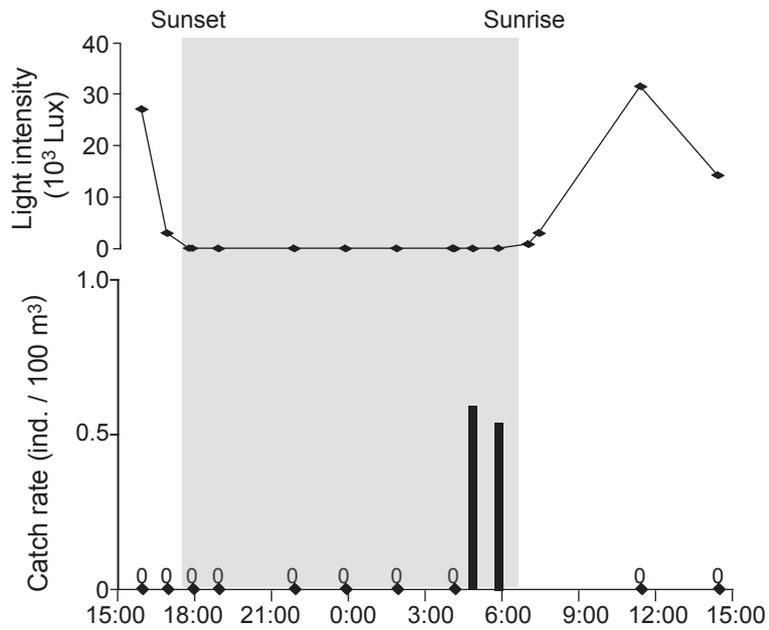


Fig. 3-1-6 Time series of daily catch rate (ind./100 m<sup>3</sup> water) and the autocorrelation functions in (a) 2003-2004 and (b) 2004-2005 seasons. New moon (●). Full moon (○). The dashed lines in catch rate figures indicate water temperature at low tide and the solid lines indicate water temperature of inflow from outside the lake. The dashed lines in autocorrelation functions indicate the significance levels ( $p = 0.05$ ).

(a) 9 - 10 Feb. 2005



(b) 2 - 3 Dec. 2005

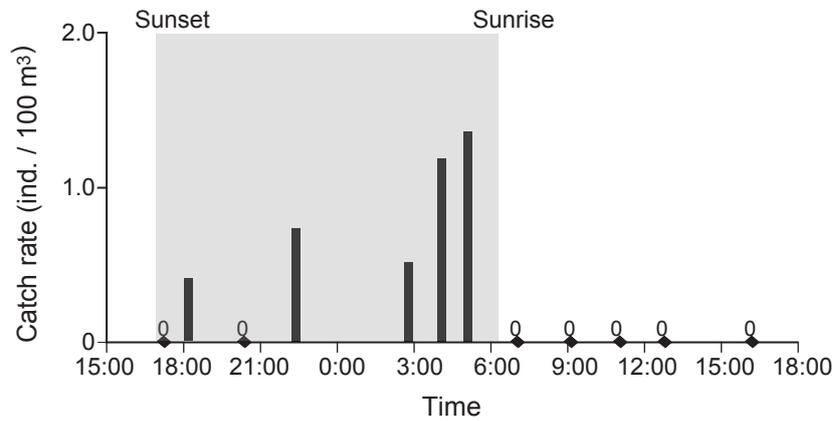


Fig. 3-1-7 Catch rate (individuals / 100 m<sup>3</sup> of water filtered by the net) and light intensity in 24 hours surveys at St. B during (a) 9 - 10 Feb. 2005 and (b) 2 - 3 Dec. 2005. Shadow indicated night time.

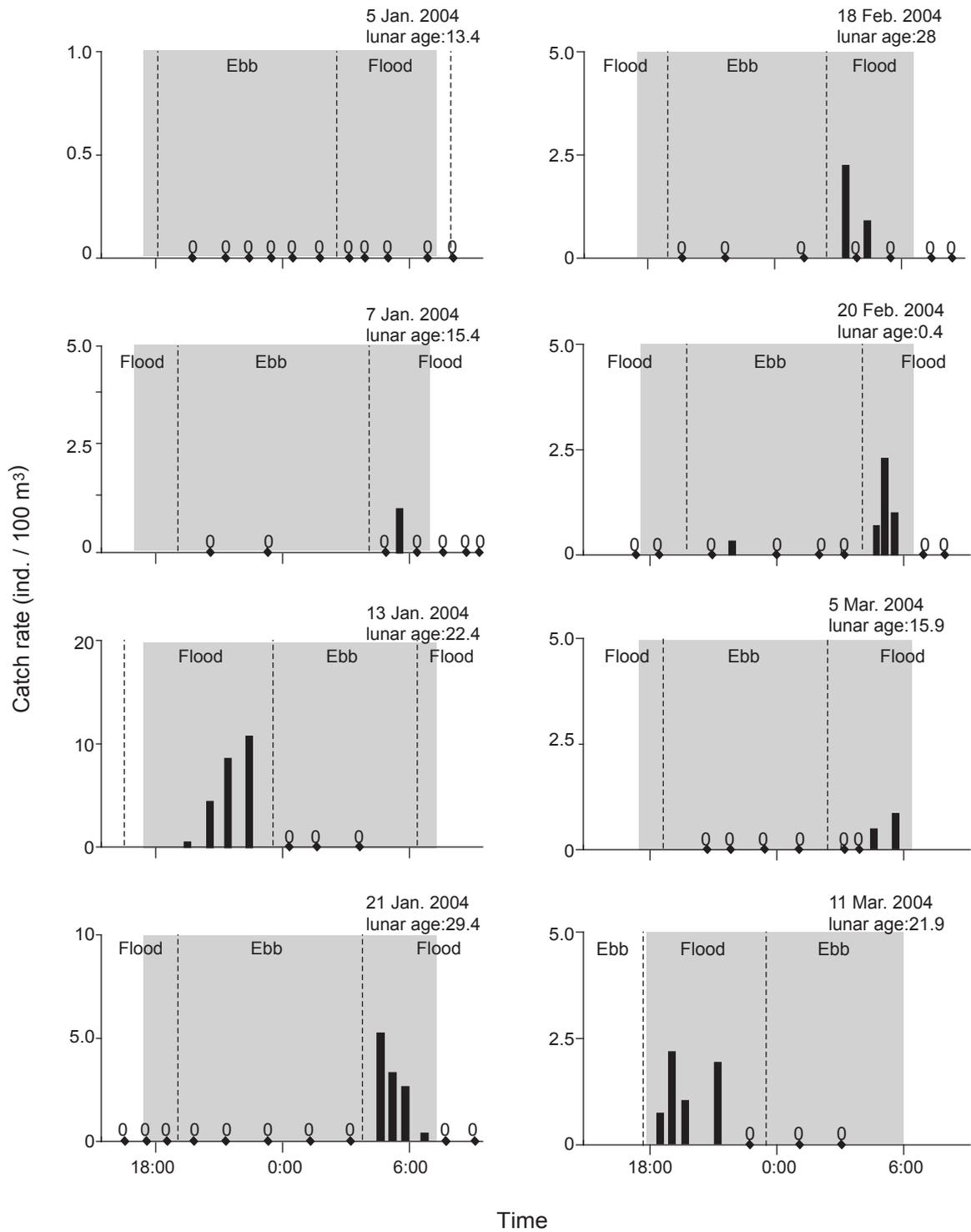


Fig. 3-1-8 Catch rate (individuals / 100 m<sup>3</sup> of water filtered by the net) of 12-hour surveys at St. B in the 2003-2004 season. Shadow indicates night time. Dashed lines indicate the turning point of the tidal stream.

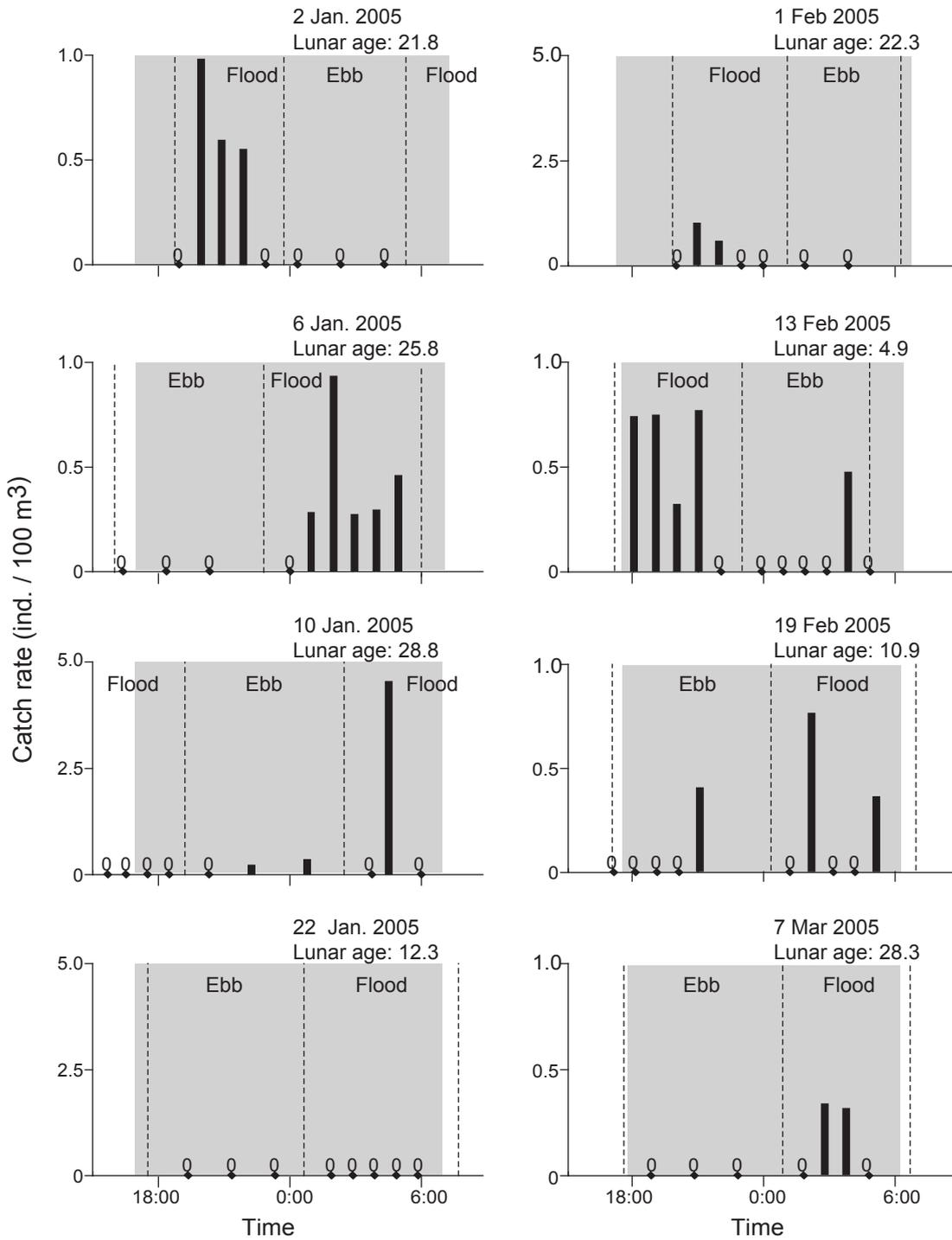


Fig. 3-1-9 Catch rate (individuals / 100 m<sup>3</sup> of water filtered by the net) of 12-hour surveys at St. B in the 2004-2005 season. Shadow indicates night time. Dashed lines indicate the turning point of the tidal stream.

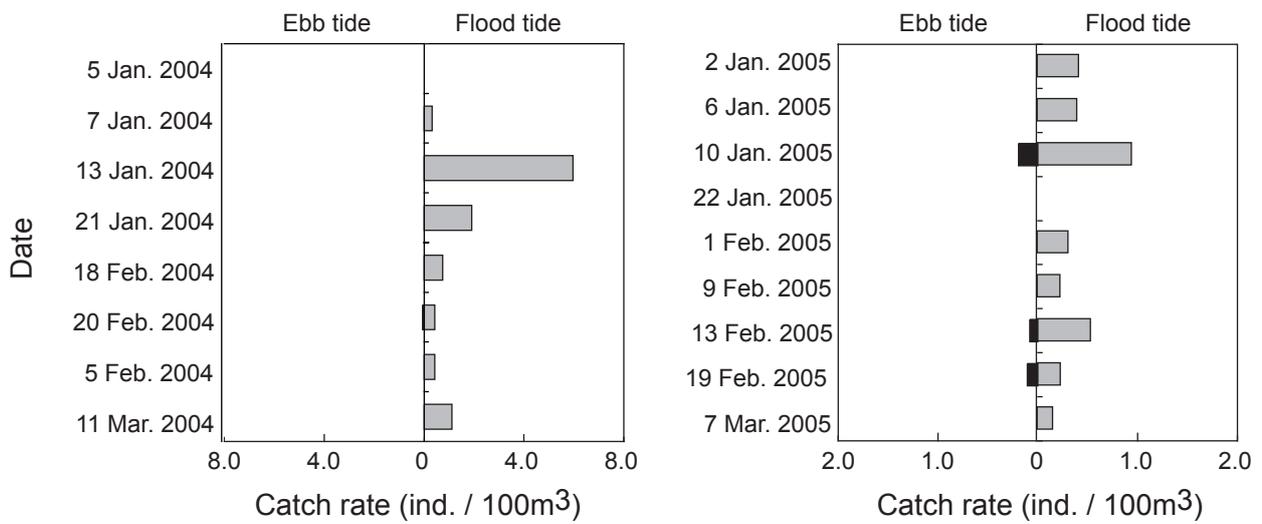


Fig. 3-1-10 Catch rate (individuals / 100 m<sup>3</sup> of water filtered by the net) at St. B during ebb tide and flood tide during the 2003-2004 and 2004-2005 seasons.

Table 3-1-2 Stepwise generalized additive model building for factors affecting glass eel presence and glass eel abundance. P (F) refers to the p value from an ANOVA F-ratio test between the model for that row and the model for the previous row. P (Chi) represents the p value from a type of score test to evaluate the non-linear contribution of non-parametric effects.

Explanatory variable added	Residual <i>d.f</i>	Residual deviance	Deviance decrement	Cumulative % of deviance explained	AIC	P(F)	P (chi)
<b>Glass eel presence</b>							
Null	356.0	478.4					
+s(Minutes after low tide)	351.6	431.8	46.6	9.7	442	<0.001	<0.001
+Year	350.8	399.1	32.7	16.6	411	<0.001	<0.001
+s(Lunar age)	343.1	349.3	49.8	27.0	377	<0.001	<0.001
+s(Temperature)	339.7	338.9	10.4	29.2	373	0.020	0.015
+s(Time)	338.7	337.7	1.1	29.4	371	0.044	0.052
<b>Glass eel abundance</b>							
Null	159.0	469.1					
+Year	158.0	357.6	111.5	23.8	790	<0.001	<0.001
+s(Lunar age)	149.2	279.0	78.6	40.5	729	<0.001	<0.001
+s(Flow speed)	142.6	238.7	40.3	49.1	701	<0.001	<0.001
+s(Minutes after low tide)	136.0	205.8	32.9	56.1	681	<0.001	<0.001
+s(Time)	134.8	194.4	11.4	58.5	676	0.012	0.019

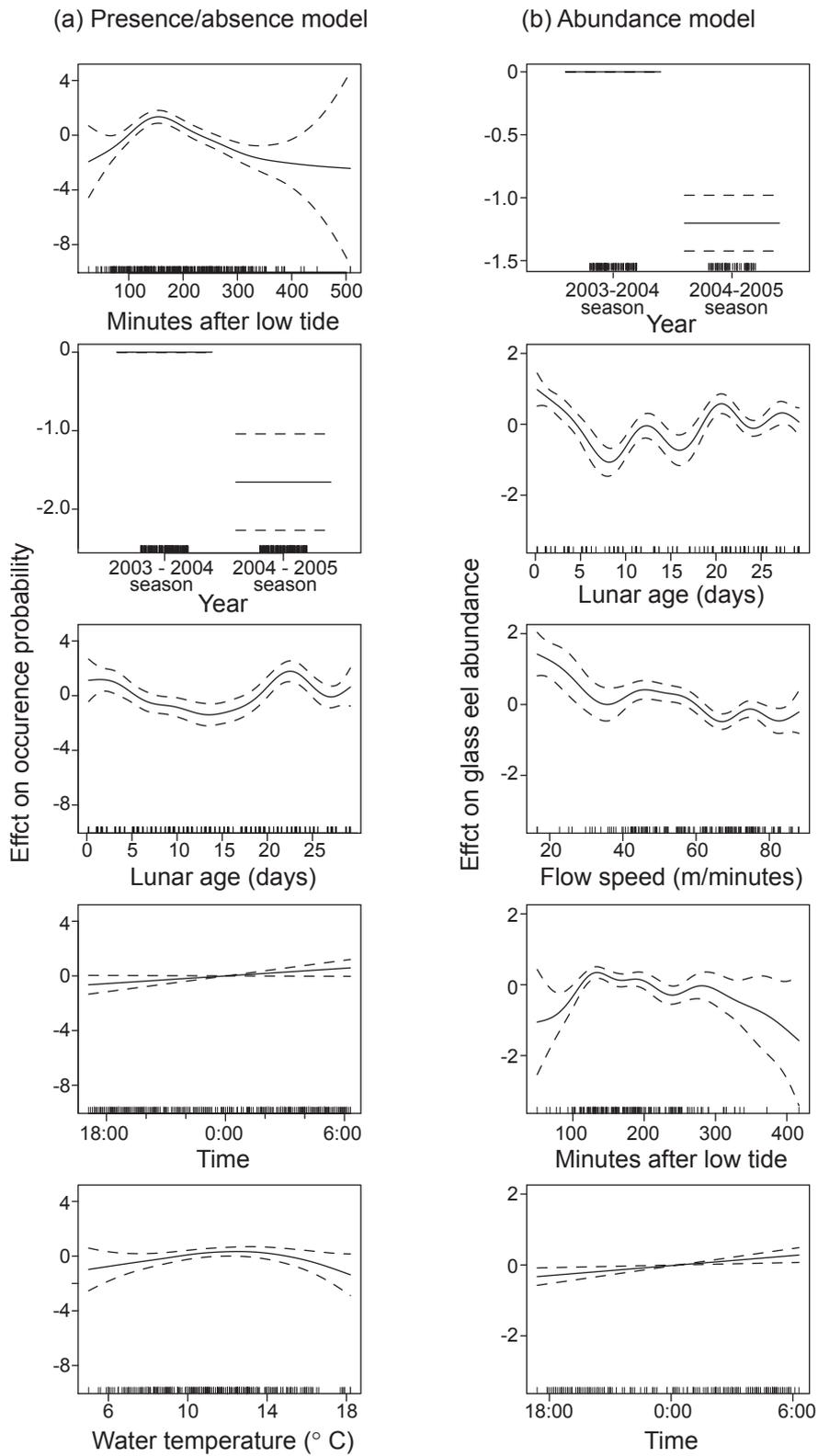


Fig. 3-1-11 Generalized additive model (GAM) derived effects of significant explanatory variables on the occurrence probability of glass eels and the abundance in non-zero cases. Dashed lines (upper and lower brackets) indicate 95% confidence bands. Whiskers on the x-axis indicate data presence.

シラスの出現量に関するモデルでは Year, Lunar age, Flow speed, Minutes after low tide, Time の順に変数が選択された (Table 3-1-2)。シラスの出現量には Year, Lunar age の2要因が強く影響しており、このモデルで説明された全体の Deviance (逸脱度) の内、70%が2要因によるものであった。2004-2005年シーズンは2003-2004年シーズンに比べ、シラスの出現量を減少させた (Fig. 3-1-11 b)。月齢に関して推定された平滑化関数では、出現の有無に関するモデル同様、月齢 22~24日、28~4日に極大点が観察され、下弦の月および新月の周辺で出現量が多くなることが分かった (Fig. 3-1-11 b)。

## 第2節 活動リズム

### 第1項 行動実験・解析

2005年3月6日に湖口部の新居で商業用定置網により採集されたシラス30個体を供試魚とした。

実験には60×30×35cmのガラス水槽を用い、これをセパレータによって3つの区画に分けた (Fig. 3-2-1)。セパレータには直径1mmの穴が多数開いており、隣の区画との水の交換を可能にしている。両端の区画でクーラー (REI-SEA) とヒーターによる水温調節とエアレーションを行い、シラスを入れる中央の区画は極力それらの影響を受けないようにした。中央の区画の底には浜名湖で採集した砂を10~15mmの厚さで敷いた。実験には浜名湖から採水した海水を用い、水温と塩分は採集時とほぼ同じ12.8℃、塩分34.5に設定した。

実験には計3つの水槽を用い、光条件をそれぞれ24D, 12L:12D, 24Lとした。暗条件下 (0Lux) でのビデオ撮影には赤外線ランプを用い、明条件下での照度は水面で712~1846 Luxとした。撮影にはCCDカメラ (Ikegami ICD-878, FUJITSU TC2-240) とDVDレコーダー (SHARP DV-HRD200) を用いた。各実験水槽の中央の区画にシラスを10個体収容し、24時間馴致した後に撮影を開始した。撮影は72時間実施し、実験終了後、これらの映像について3分ごとに10秒間の観察を行った。底層から体が離して遊泳することを浮上遊泳と定義し、各10秒間の観察において浮上遊泳した個体数を計数した。活動リズムの解析は、3分ごとに計数した浮上遊泳個体数を60分ごとにまとめて累積し、自己相関分析に用いた。

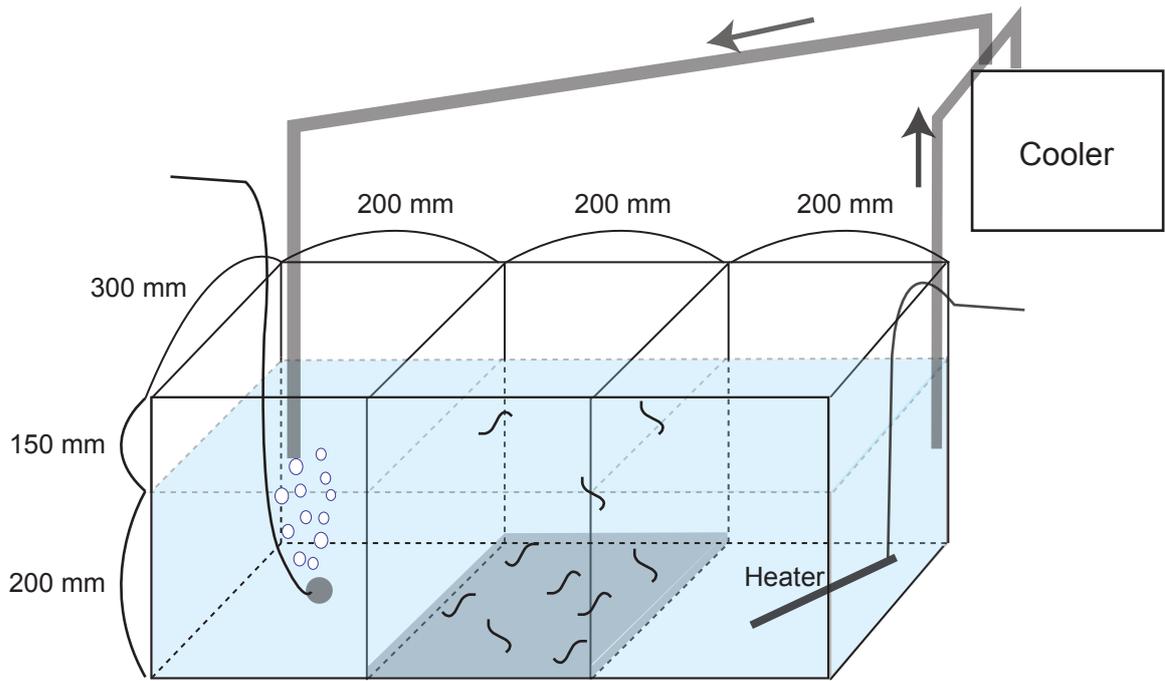


Fig. 3-2-1 Experimental apparatus for studying the rhythmic behavior of glass eels caught at the entrance of the Hamana Lake (Arai). Arrows indicate water flow.

## 第2項 活動リズム

24L, 12D:12L, 24D の各実験区における浮上遊泳個体数には経時的な変化が見られた (Fig. 3-2-2)。3 分間隔で観察した浮上遊泳個体数を 60 分毎にまとめた浮上遊泳個体数を用いて自己相関分析を行ったところ, 24L 区では周期が認められず, 12L:12D 区では 11~12 時間周期に負の相関, 22~25 時間周期に正の相関が認められ ( $P<0.05$ ), 24D 区では 11~12 時間周期に負の相関, 24~26 時間周期に正の相関が認められた ( $P<0.05$ , Fig. 3-2-2)。終日暗条件の 24D 区の結果は, シラスが概日リズムに従って活動していることを示している。また, 24L 区で 3 月 7 日 18:00 以降に活動がほとんど見られず, 12D:12L 区でも明条件下での活動はほとんど見られなかった。このことは, 光がシラスの浮上遊泳行動を抑制することを示唆している。

## 第3節 考察

### 第1項 季節性

本研究において浜名湖のシラスの接岸時期は 11 月~5 月であった。浜名湖のシラス漁の漁業期間は 12 月 1 日~4 月 30 日と定められている。シラスの実際の接岸時期は, 漁期より前後 1 ヶ月長く, 約半年に及ぶものであった。稲葉と山本 (1938) はおよそ 70 年前の浜名湖における観測で, シラスの接岸時期が 11 月から 4 月に亘ることを報告しており, 本研究はこれとほぼ一致する結果となった。他の研究において, ニホンウナギの接岸時期の範囲は 10~4 月であり, 高緯度, あるいは黒潮から離れた位置であるほど, その時期は遅れると報告されている (Tzeng 1985; Tsukamoto 1990; 篠田 2004)。浜名湖における接岸時期は, 浜名湖がニホンウナギの分布域のやや北方側に位置し, 黒潮の隣接することと関係しているものと推察された。

ニホンウナギにおける接岸のタイミングは, 緯度による沿岸水の水温と関係している可能性がある。台湾の沿岸域において, シラスは最低水温期に多く出現することが報告されている (Tzeng 1985)。これに対して, 浜名湖では, シラスの接岸のピークは最低水温期と関連している傾向は認められなかった (Fig. 3-1-6)。台湾での接岸時期の水温は 15~25°C であり, 浜名湖の水温 5~18°C に比べると, 高いことが分かる。このことは, 台湾のような冬季でも比較的水温が高い低緯度環境では, 水温の低い短期間にシラスが集中して接岸するのかもしれない。

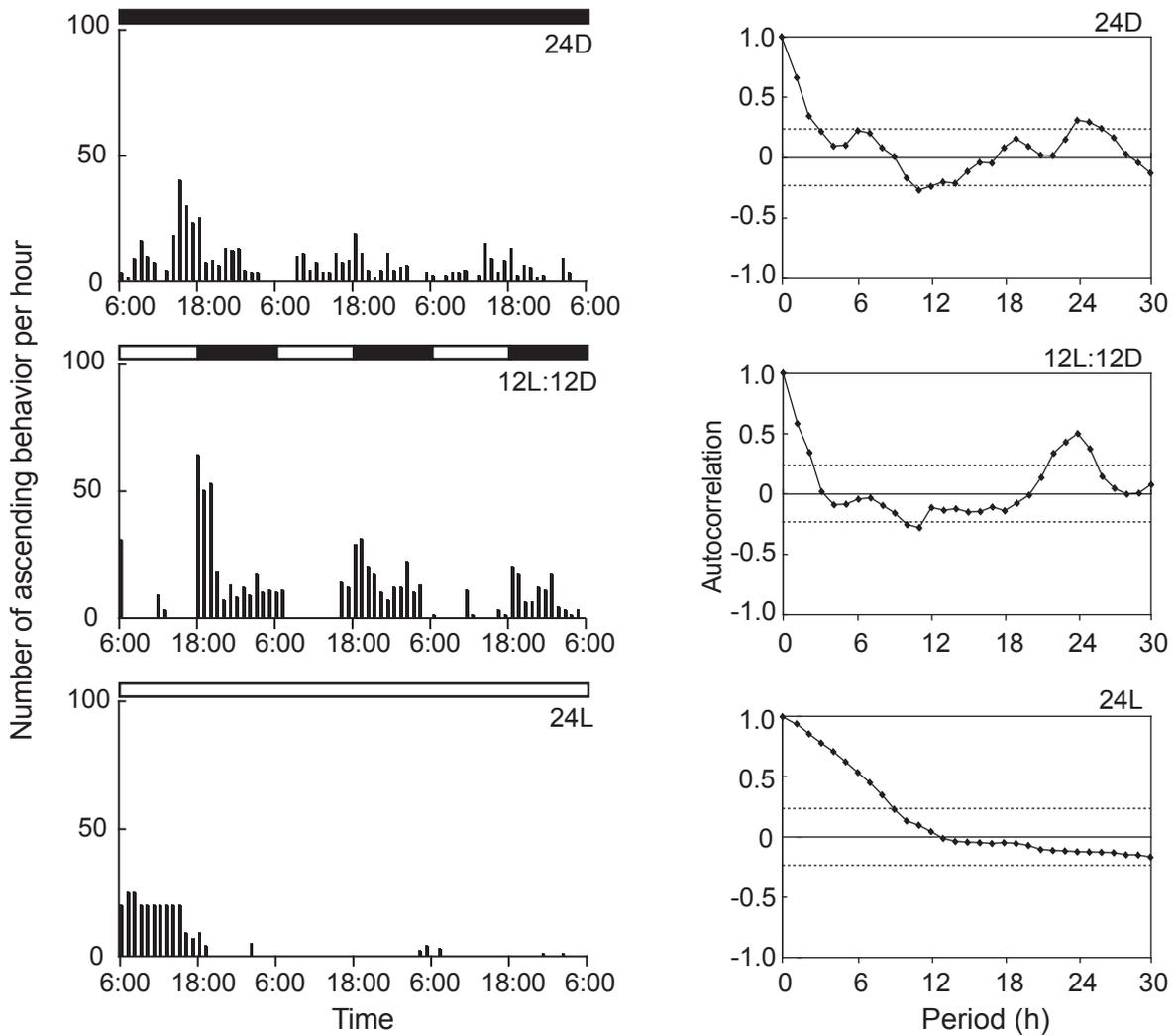


Fig. 3-2-2 Time series fluctuation of cumulative number of glass eel ascending behaviors per hour and the autocorrelation functions. Open and solid rectangles indicate light and dark periods, respectively. The dashed lines in autocorrelation functions indicate the significance levels ( $p = 0.05$ ).

## 第2項 月周性

湖口部においてシラスの個体数密度は月周期で変動しており、その出現及び漁獲量は下弦の月（月齢 22-24 日）と新月時（月齢 28-4 日）に高くなっていた。浜名湖における湖口部（新居と舞阪）の漁獲量は下弦から新月の月齢にピークを持つ月周期で変動すると報告されている（中川 1976）。これは、漁獲量に基づくものであるため、出漁数や出漁時間などに大きく左右され、個体数密度を表していない可能性があった。しかし、本研究において定量的な採集調査に基づく解析を行ってみても中川（1976）とおおむね一致する結果が得られ、従来の報告が正しいことを示した。

沿岸部および河川内におけるウナギ属魚類の漁獲が、月周期あるいは半月周期と関連する報告例は多い。ニホンウナギでは、半月周期（柵瀬 1978; Tzeng, 1985; 梅澤 1991）と月周期（Tzeng 1985）のいずれについても報告がある。また、*A. dieffenbachia* と *A. australis* でも同様に半月周期（Jellyman 1979; Jellyman and Lambert 2003）と月周期（Jellyman and Lambert 2003）との関連が報告されている。ヨーロッパウナギ（Ciccotti et al. 1995）およびアメリカウナギ（Sorensen and Bianchini 1986; Sullivan et al. 2006）では半月周期の漁獲変動が報告され、*A. celebesensis* と *A. marmorata* の熱帯ウナギ（Sugeha et al. 2001）で月周期の漁獲変動が報告されている。

シラスの漁獲量が半月周期で変動することは干満の大きさに従ったシラスの行動でしばしば説明される（Jellyman 1979; Tzeng 1985; Ciccotti et al. 1995）。後に詳述するが、シラスは上げ潮を選択的に遊泳し、効率的な移動を行うことが知られる（Creutzberg 1958, 1961; McCleave and Kleckner 1982; Gascuel 1986; Wippelhauser and McCleave 1987, 1988）。干満差の大きい大潮時に遊泳することはより効率的な移動を生み出すと考えられる。そのため、シラスが大潮時に行動を活発化させることで、半月周期の漁獲変動が起こるのかもしれない。

月周期の漁獲変動は、上記の半月周期の干満差の影響に加えて、月光がシラスの行動を抑制することで説明される（Tzeng 1985; Sugeha et al. 2001; Jellyman and Lambert 2003）。月光が強い、かつ濁度の低いときにはヨーロッパウナギのシラスは底層におり、逆に月光が弱い、または濁度が高い時にはシラスは水柱の全体に広がると報告されている（De Casamajor et al. 1999）。すなわち、月光の強さと水の濁度による水中照度の強度がシラスの行動を抑制する可能性が考えられる。また、照度に対する行動の抑制は、色素発達段階によって変わる可能性も考えられる。Tzeng（1985）による研究では、ニホンウナギについて、沿岸部の CPUE がほぼ新月にピークを持つ月周期で変動するのに対し、河川では満月と新月にピークを持つ半月周期で変動して

おり、沿岸部と河川内で CPUE の周期が異なると報告した。また、その時の沿岸での色素発達段階は河川内のものに比べて若かった。光受容細胞を持つ松果体のある神経頭蓋上部は（小林ら 2002; Helfman et al. 2007）、色素発達段階の進行によって覆われるため、光の感受性を弱めるものと推察される。実際に飼育実験では、透明期のシラスは黒色化したものに比べて光に対する許容性が小さいと報告されている（松岡 1971; Bardonnet et al. 2005）。このことから、Tzeng（1985）が報告した定点間での周期性の違いは、河川内の色素発達段階の進んだシラスは光の忌避性の弱め、満月にも活動するようになったものと考えられることができる。

本研究において、平均個体数密度は月周期で変動し、その出現及び漁獲量は下弦の月と新月時に高くなったことは以上を踏まえることで説明できる。本研究の調査地点の水深は 3m と浅く、普段の日中には底層がくっきり見えるほど透明であり、月光による影響は水中に及ぶものと考えられる。また、採集個体の色素発達段階は主に  $V_A$ - $V_{B2}$  と若かった。 $V_{B1}$  はちょうど神経頭蓋上部に色素が出現し始める段階である。すなわち、浜名湖に接岸するシラスは依然として光に対する感受性が強く、光を忌避する色素発達段階にあると考えられた。これらのことから、シラスは大潮時に活発になるとともに、満月には月光の抑制を受け、結果として新月周辺に出現量が増加する月周期の変動を示したのであろう。

### 第3項 日周性・潮周期性

本研究の結果、シラスは夜間にのみ出現が認められた。これは他のウナギ属における多くの研究と同様である（Deelder 1952; Creutzberg 1961; Jellyman 1977; Sugeha et al. 2001; Jellyman and Lambert 2003）。シラスの室内実験では明条件で光を避け潜砂することが確認されたことから、シラスは昼間に潜砂しているものと考えられる。しかし、他のウナギ属において、水圏環境が濁った場合や深いところでは、日中でも水中に現れることが報告されている（Creutzberg 1961; Wippelhauser and McCleave 1987; Jellyman and Lambert 2003）。このことから、一般的にシラスは日中に潜砂し、夜間に遊泳するが、水中照度の条件により、日中にも遊泳しうるものと考えられる。

本研究の結果、夜間には、上げ潮時のシラスの平均個体数密度は、下げ潮時に比べ有意に高いことが明らかになった。浜名湖の湖水の潮汐交換率は 17~39% であると報告されている（松田 1999）。すなわち、上げ潮により流入した海水の 17~39% のみが湖内水と交換され、残りは再び遠州灘へ戻ることを意味する。このことから、上げ潮で流入したシラスが、そのまま水塊を遊泳し続けているならば、これらの 60% 以上

は下げ潮による逆流に押し戻されてくるはずである。しかしながら、下げ潮時の個体数密度は上げ潮時の個体数密度のわずか平均 5.5%であった。このことは、流入したシラスのほとんどが、湖内に留まったことを示唆する。

ヨーロッパウナギ (Creutzberg 1958, 1961; Gascuel 1986) やアメリカウナギ (McCleave and Kleckner 1982; Wippelhauser and McCleave 1987, 1988) でも同様の現象が観察され、選択的に上げ潮時に遊泳することで、潮汐流を用いて効率的な移動 (selective tidal-stream transport) を行うものと考えられている。このことから、シラスは浜名湖においても大西洋ウナギ 2 種と同様、選択的に潮汐流を利用して移動を行っているものと推察された。

#### 第4項 上げ潮時の回遊タイミング

シラスの出現の有無に関する GAM モデルと出現がみとめられた際の漁獲量に関する GAM モデルでは異なる説明変数が選択された。シラスの出現の有無に関する GAM モデルでは、短期的な要因である干潮後時間が出現確率に最も大きな影響を与えていたのに対し、出現がみとめられた際の漁獲量に関する GAM モデルでは年、月齢といった中長期的な要因が漁獲量には大きく影響していた。シラスの出現の有無に関する GAM モデルはどの上げ潮時にも共通して持つ要因が効いていたことから、上げ潮時のどのタイミングでシラスが回遊を開始したかを主に説明しているものと考えられる。

シラスの出現の有無に関するモデルでは、干潮後時間が出現確率にもっとも影響しており、干潮後 150-180 分に出現確率が高まっていた。この時間帯は、暖かい遠州灘の海水が湖内へ流入する時間と一致しており (Fig. 3-1-5)、シラスがこの温かい海水の先端に乗って湖内に加入していることが分かった。また、1 回の上げ潮に乗ることで最大 5~6.5km、湖内の方向に移動できることが分かった (Fig. 3-1-3)。

ヨーロッパウナギとアメリカウナギの水柱への浮上遊泳は、外的要因と内的要因で説明されてきた。Creutzberg (1961)がヨーロッパウナギのシラスが実験的に陸水の臭いに選好性を持つことを示し、これが上げ潮での浮上遊泳と下げ潮での底層での滞留という鉛直移動を引き起こすと報告した。Tesch (1965)は、行動の変化を引き起こす全ての要因 (淡水の影響や濁度の変化、曇天など) がいつも潮汐の変化と一致するわけでないことから、潮汐に伴う行動の変化は一部、内的なリズムによる結果であると考察した (from Tesch 2003)。その後のアメリカウナギに関する研究で、内的な潮汐リズムによる鉛直移動が報告されている (Wippelhauser and McCleave 1987, 1988)。本研究の結果はどちらのメカニズムも否定するものではない。

前者の外的要因によるメカニズムが機能している場合については以下で説明される。上げ潮により遠州灘の海水が湖内へ流入する際、湖口付近では水温上昇あるいは微少な塩分変化、水塊の変化が起こる。シラスはその変化を感知し、水柱内へ浮上するのかもしれない。室内実験では、高水温ほど *A. japonica* のシラスの活性が上がること (Dou et al. 2003a), またヨーロッパウナギのシラスでは短時間では馴致水温を他の水温より好むことから (Tongiorgi et al. 1986; Tosi et al. 1988), 水温上昇が湖口部における上げ潮時の浮上遊泳の引き金となる可能性はある。また、アメリカウナギとヨーロッパウナギでは低塩分や、陸水に含まれる臭いを河川へのオリエンテーションの手がかりとして用いていると考えられている (ヨーロッパウナギ: Creutzberg 1961; Tosi et al. 1990; Sola et al. 1993; Sola and Tongiorgi 1996; アメリカウナギ: Sorensen 1986, 2009)。すなわち、上げ潮による遠州灘の海水の湖内への流入は、塩分や臭いの変化も引き起こしていると考えられ、その変化が上げ潮時の浮上遊泳の引き金になっているのかもしれない。

内的要因の観点からすると、本研究で干潮後 150-180 分に同調した出現が潮汐周期の内的リズムに帰すると考えられる。ただし、潮汐周期の内的リズムによって選択的潮汐輸送を行っているならば、加入する地域によって上げ潮、下げ潮の時間は異なるので、地域ごとで適宜同調する必要があるだろう。環境要因の変動がペースメーカーの補足的な役割を果たし、潮汐への同調を生み出すことは道理にかなっている (Tesch 2003)。本研究では、上げ潮で水温等の環境変化が起こる際に、シラスは遊泳を開始させていたことから、その環境要因の変化を内的リズムのペースメーカーとし、地域ごとの潮汐環境に適応しているのかもしれない。

本研究で行った活動リズムに関する実験では、シラスは全暗条件でおよそ 24 時間周期の概日リズムを示したものの、およそ 12 時間周期の潮汐リズムは認められなかった。一方、内的な潮汐リズムを提唱した Wipplhauser and McCleave (1988) のアメリカウナギに関する飼育実験では、止水では一切のリズムが認められず、環状の回遊水槽を用いて水流を与えた時のみ潮汐リズムを示すと報告されている。本研究の実験は止水でしか行うことができなかつたため、単純にアメリカウナギと比較することはできない。流水条件で潮汐リズムを示すかは今後確かめる必要があるが、現時点では内的リズムとして潮汐リズムを検証することはできなかつた。

以上をまとめると、浜名湖の湖口部におけるシラスは、概日リズムと光を忌避する性質によって夜間に活性が上がり、湖内へ流入する遠州灘の海水による水温上昇などの環境変化に刺激され、水柱へ浮上遊泳した結果、上げ潮に運ばれて湖内へ加入するものと考えられた。

## 第4章 湖内における回遊生態

浜名湖の湖奥に位置する都田川や今川、西神田川に、ニホンウナギは多数生息する(横内, 2005)。これらのニホンウナギは、湖口を通過した後、浜名湖内を遊泳して川へ遡上したものである。西神田川河口では、量こそ少ないものの商業的なシラス漁も行われている。川を成育場とするニホンウナギにとっては、塩分の比較的高い浜名湖(塩分 9-35, Fig 3-1-2)は一つの通過点と言える。冬季、浜名湖は最低水温 5℃程度にも達するが、どのようにしてシラスがそのような環境条件をもつ湖を通過するのか分かっていない。

耳石日周輪から得られる情報は魚類の生活史に関する研究に広く用いられ(Campana 2005)、湖内の回遊期間の推定にも用いることができる。しかし、耳石の日周輪を用いた研究は、耳石が継続して成長し、かつ 24 時間周期で輪紋が形成されることを前提とする(Campana and Neilson 1985)。そのため、日周輪を検証するために多くの魚種で研究が行われているが(Campana 2001, 2005)、ストレスや飢餓などの負荷のある条件が輪紋形成を抑制しうることも報告される(Mugiya and Uchimura 1989, Massou et al. 2004, Payan et al. 2004)。ウナギ属においても同様の状況が見られ、仔魚の初期段階(Umezawa et al. 1989, Shinoda et al. 2004)とシラス(Tsukamoto 1989, Martin 1995, Arai et al. 2000, Cieri and McCleave 2001, Sugeha et al. 2001)で耳石日周輪が形成されることが確認されているものの、飢餓や低水温によってその形成速度が極めて小さくなることが報告される(Umezawa and Tsukamoto 1991)。そのため、浜名湖で経験する低水温において、シラスの耳石成長が継続するかを検証する必要がある。

本章では、湖口から湖奥に至るシラスの回遊期間を推定するため、湖口に位置する第三鉄橋と湖奥に位置する西神田川河口においてシラスの採集調査を行い、両地点における出現時期、外部形態、耳石による推定日齢、および耳石半径について比較した。次に、飼育実験により、水温と摂餌の有無がシラスの耳石成長に与える影響を調べる実験を行った。具体的には、耳石標識法を用い、給餌あるいは無給餌の条件および 5~30℃の一定水温が、シラスの耳石成長と輪紋の周期性に及ぼす影響について調べた。

## 第1節 湖口個体と湖奥個体

### 第1項 採集・標本処理・解析

#### 採集方法・形態計測

湖口の第三鉄橋 (St. B, 以下, 湖口) と浜名湖の支湾である猪鼻湖に流入する西神田川の河口 (St. N, 以下, 湖奥) を調査地とした (Fig. 3-1-1)。なお, 猪鼻湖は幅 70m ほどの狭い峡谷によって浜名湖と接続する。湖口から西神田川までの直線距離はおよそ 12km である。

湖口における採集データは, 2004 年 10 月から 2005 年 12 月までのものを用いた (第 3 章)。湖奥における採集は, 2005 年 1 月から 12 月まで行い, 2005 年 1 月 11 日から 3 月 18 日まで毎週 1 回, それ以降 7 月を除いて毎月 1-2 回実施した。採集には, メッコ網と呼ばれる小型定置網 (幅 7.8, 高さ 0.9m, 目合一辺 1mm) を用いた。これは, 遡上するシラスを採集する専用の漁具で, 上流から下流に向かって口を広げるように設置した。小型定置網は日没前に設置し, 翌朝の日出後, 小型定置網に入ったシラスを回収した。1 日当たりの採集個体数を CPUE (Catch Per Unit Effort) として扱った。採集したシラスは, 直ちに東大水産実験所へ持ち帰り, 冷凍保存した。

後日解凍して, 2004 年 11 月から 2005 年 5 月に湖口 (N=145) と湖奥 (N=49) で得られたサンプルについて, 全長, 体重 (湿重量) を 0.1mm, 1mg 単位で計測し, 色素発達段階を判別した。

#### 耳石標本作製

野外調査で採集された全てのサンプルから, 湖口と湖奥の出現時期を網羅するように, 湖口の 51 個体 (2004 年 11 月 9 個体, 12 月 9 個体, 2005 年 1 月 10 個体, 2 月 9 個体, 3 月 10 個体, 4 月 4 個体), 湖奥の 41 個体 (2004 年 2 月 9 個体, 3 月 13 個体, 4 月 9 個体, 5 月 10 個体) をサブサンプリングして耳石解析に供した (Table 4-1-1)。3 月の湖口における採集個体数はわずか 5 個体であったため, 2005 年 3 月 4 日に湖口の新居で漁業用の定置網により採集された 5 個体を加えた。

野外調査の標本から耳石 (扁平石) を取り出し, 以下の方法で耳石標本作製した。耳石はエポキシ樹脂 (Struers, Epofix) に包埋し, 鉍物用スライドガラスに凹面を下にして接着した。その後, 粒径 70 $\mu$ m と 13 $\mu$ m の砥石で核が露出する手前まで研磨した。さらに, Polishing wheel (Struers, Planopol-V) 上で OP-S (Struers) を加え, 核が露出する直前まで表面を磨いた。研磨面を洗浄した耳石を 0.05M 塩酸で 20~30 秒間腐食して核を露出させた。その後, イオンパッタにより, 耳石表面に白金パラ

Table 4-1-1 Sampling month, number of collected fish, number of analysed otoliths, daily age and otolith radius in juvenile eels at the entrance of Hamana Lake (St. B) and Nishi-jinden estuary (St. N).

Sampling month	Entrance of Hamana Lake				Nishi-jinden estuary			
	No. collected fish	No. analysed otolith	Estimated daily age	Otolith radius (µm)	No. collected fish	No. analysed otolith	Estimated daily age	Otolith radius (µm)
04 Nov	9	9	166 ± 12	151.4 ± 7.7 <sup>a</sup>				
04 Dec	16	9	176 ± 16	161.7 ± 9.7 <sup>ab</sup>				
05 Jan	63	10	168 ± 11	155.4 ± 15.2 <sup>ab</sup>				
05 Feb	49	9	178 ± 12	165.4 ± 11.0 <sup>ab</sup>	12	9	178 ± 12 <sup>a</sup>	160.7 ± 5.8 <sup>a</sup>
05 Mar	5	10	174 ± 18	167.2 ± 9.7 <sup>b</sup>	13	13	172 ± 10 <sup>a</sup>	164.2 ± 6.1 <sup>a</sup>
05 Apr	5	4	175 ± 8	170.2 ± 7.5 <sup>ab</sup>	12	9	173 ± 10 <sup>a</sup>	160.9 ± 11.9 <sup>a</sup>
05 May	1	0			12	10	200 ± 13 <sup>b</sup>	174.7 ± 8.8 <sup>b</sup>
05 Jun					1	0		

ジウムコーティングを施し、走査型電子顕微鏡 (SEM, 日立製 S-4500) を用いて、1500 倍で写真を撮影した (Fig. 4-1-1)。この写真を用いて、孵化輪から縁辺部までの輪紋数を計数し、Image J application (NIJ) を用いて、核から縁辺部までの距離を最大径のラインで計測した。本種のプレレプトセファルス期 (梅澤 1991)、レプトセファルス期 (shinoda et al. 2004)、シラス期 (Tsukamoto 1989) において、耳石の輪紋形成が日周期的に起こることが飼育実験により確かめられているため、この輪紋数を推定日齢とした。なお、3 月の標本に加えた 5 個体については、採集直後にアリザリンコンプレクソンによる耳石標識 (Tsukamoto 1988; Arai et al. 2000) を施して飼育したものであった。そのため、核から標識部までの輪紋数を採集時の推定日齢とした。

## 解析

湖口および湖奥で採集された個体の全長、体重、推定日齢および耳石半径が採集日と相関するかを調べるため、相関係数による検定を行った。その際、採集日は 2004 年 10 月 1 日からの日数を用いた。有意な相関関係が認められる場合には直線回帰を行い、回帰直線の傾きと切片を求めた。また、色素発達段階と採集日との相関を調べるため、Spearman の順位相関を求めた。次に、湖口および湖奥の全長、体重、推定日齢および耳石半径が採集月間で異なるかを調べるため、ANOVA を行った。湖口と湖奥の両定点で出現が重なる 2 月~4 月において、その推定日齢および耳石半径が定点および採集月の間で違いがあるかを調べるため、Two-way ANOVA を行った。群間に有意な違いが認められた場合、Bonferroni 補正した t-test による多重比較を行った。有意水準は 5% とした。

## 第2項 出現時期

2004 年 10 月~2005 年 12 月において、湖口 (St. B) では計 158 個体および湖奥 (St. N) では計 50 個体のニホンウナギが採集された (Table 3-1-1, Table 4-1-1)。湖口におけるシラスの出現は 11 月から 5 月のおよそ 7 ヶ月であり、一方、湖奥では 2 月から 6 月の 5 ヶ月間であった (Fig. 4-1-2)。湖口で最初に出現が確認されたのは 2004 年 11 月 13 日であり、その出現量のピークは 2005 年 1 月 4 日であったのに対し、湖奥で最初に出現が確認されたのは 2005 年 2 月 10 日であり、その出現量のピークは 2005 年 4 月 13 日であった (Fig. 4-1-2)。最初の出現および出現量のピークの時期は、両地点間で約 3 ヶ月のずれが認められた。



Fig. 4-1-1 Photograph of an otolith of a glass eel using SEM.

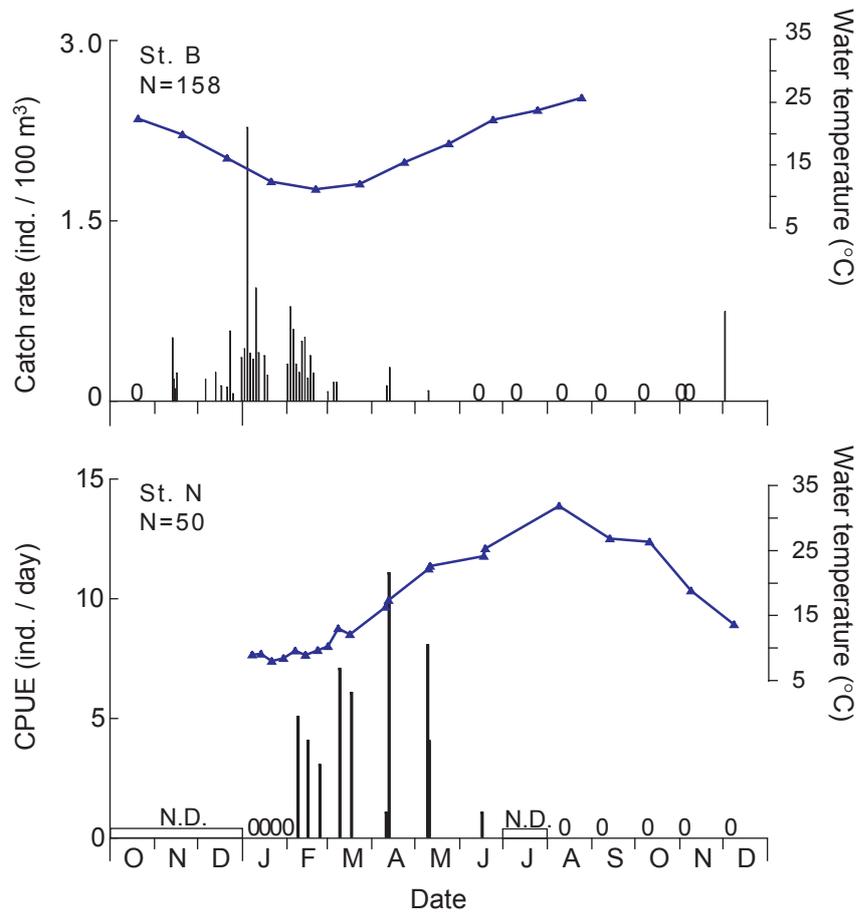


Fig. 4-1-2 Seasonality of glass eel occurrence and temperature at entrance of Hamana Lake (St. B) and Nishi-jinden estuary (St. N) during October 2004 to December 2005. Monthly mean temperature at St. B during October 2004 to August 2005 and the temperature during the surveys at St. N during January to December 2005 are shown.

## 第3項 全長・体重・色素発達段階

湖口における個体 ( $N = 145$ ) の全長 (平均  $\pm$  S.D.) と体重 (平均  $\pm$  S.D.) は,  $57.6 \pm 2.2$  mm,  $161 \pm 21$  mg であった (Fig. 4-1-3)。色素発達段階は,  $V_A$  が 27 個体,  $V_{B1}$  が 87 個体,  $V_{B2}$  が 23 個体,  $VI_{A0}$  が 5 個体,  $VI_{A1}$  が 3 個体であった (Fig. 4-1-3)。全長および体重と採集日に相関は認められなかったが (全長:  $r = 0.027$ ,  $P > 0.05$ , 体重:  $r = 0.158$ ,  $P > 0.05$ , Fig. 4-1-4), 色素発達段階と採集日の間には正の相関が認められた (Spearman の順位相関  $\rho = 0.43$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 4-1-4)。全長と色素発達段階は 2004 年 11 月~ 2005 年 4 月において, 採集月間で有意に異なったが (全長, ANOVA,  $P < 0.001$ ; 色素発達段階, Kruskal Wallis,  $P < 0.001$ ), 体重については採集月間で有意な差は認められなかった (ANOVA,  $P > 0.05$ )。1 月の全長が 11 月のものに比べて有意に大きかったが (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.01$ , Table 3-1-1), 他のいずれの採集月間でも有意な差は認められなかった ( $P > 0.05$ )。11 月の色素発達段階は 1 月および 2 月に比べて, 未発達であり, 1 月の色素発達段階は 2 月に比べて, 未発達であった (Steel Dwass,  $P < 0.05$ , Table 3-1-1)。他のいずれの採集月間でも, 色素発達段階について有意な差は認められなかった ( $P > 0.05$ )。

湖奥における個体 ( $N = 49$ ) の全長 (平均  $\pm$  S.D.) と体重 (平均  $\pm$  S.D.) は,  $57.0 \pm 2.3$  mm,  $135 \pm 19$  mg であった (Table 4-1-2, Fig. 4-1-3)。色素発達段階は  $V_{B1}$  が 10 個体,  $V_{B2}$  が 18 個体,  $VI_{A0}$  が 2 個体,  $VI_{A1}$  が 6 個体,  $VI_{A2}$  が 4 個体,  $VI_{A3}$  が 5 個体,  $VI_{A4}$  が 3 個体,  $VI_B$  が 1 個体であった (Fig. 4-1-3)。全長および体重と採集日に負の相関が認められ (全長:  $r = 0.288$ ,  $P < 0.05$ , 体重:  $r = 0.432$ ,  $P < 0.01$ , Fig. 4-1-4), また色素発達段階と採集日に正の相関が認められた (Spearman の順位相関  $\rho = 0.57$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 4-1-4)。全長については 2005 年 2 月~ 5 月において, 採集月間で有意な差は認められなかったが (ANOVA,  $P > 0.05$ ), 体重および色素発達段階は採集月間で有意に異なっていた (体重, ANOVA,  $P < 0.05$ ; 色素発達段階, Kruskal Wallis,  $P < 0.001$ )。5 月の全長が 2 月のものに比べて有意に小さかったが (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ ), 他のいずれの採集月間でも有意な差は認められなかった ( $P > 0.05$ , Table 4-1-2)。5 月の色素発達段階は 2 月~ 4 月に比べて進行していた (Steel Dwass,  $P < 0.001$ , Table 4-1-2)。

湖口と湖奥において出現時期の重なる 2 月~ 4 月について, 全長、体重が採集月および定点の間で異なるかを調べたところ, 全長についてはいずれの間でも有意な違いは認められなかった (Two-way ANOVA,  $P > 0.05$ , Fig. 4-1-5)。体重については, 定点間で有意な違いはなかったが ( $P > 0.05$ ), 採集月間で有意な違いが認められた ( $P >$

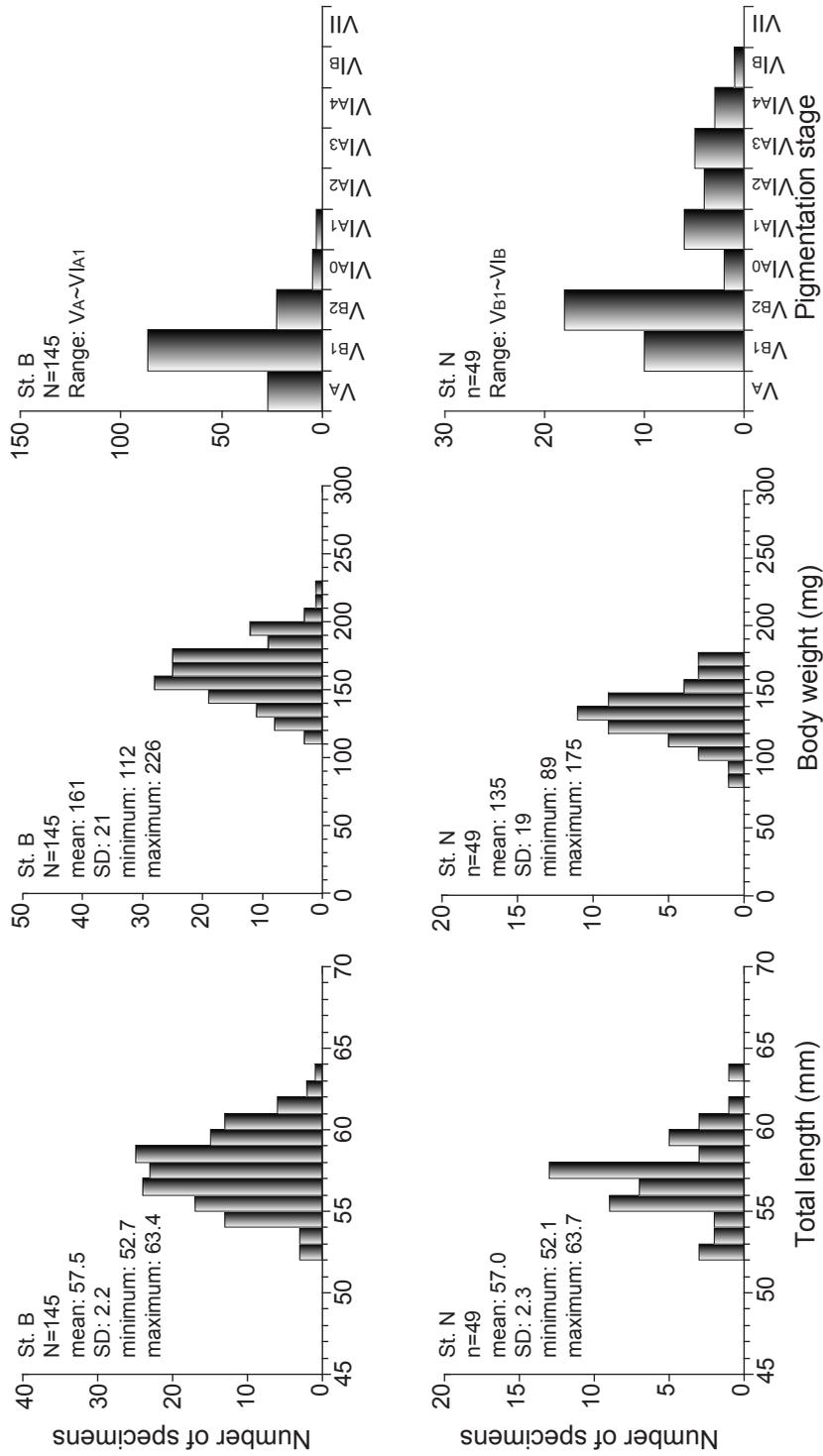


Fig. 4-1-3 Total length, body weight and pigmentation stages of glass eels and elvers at the entrance of Hamana Lake (St. B) and the Nishi-jinden estuary (St. N).

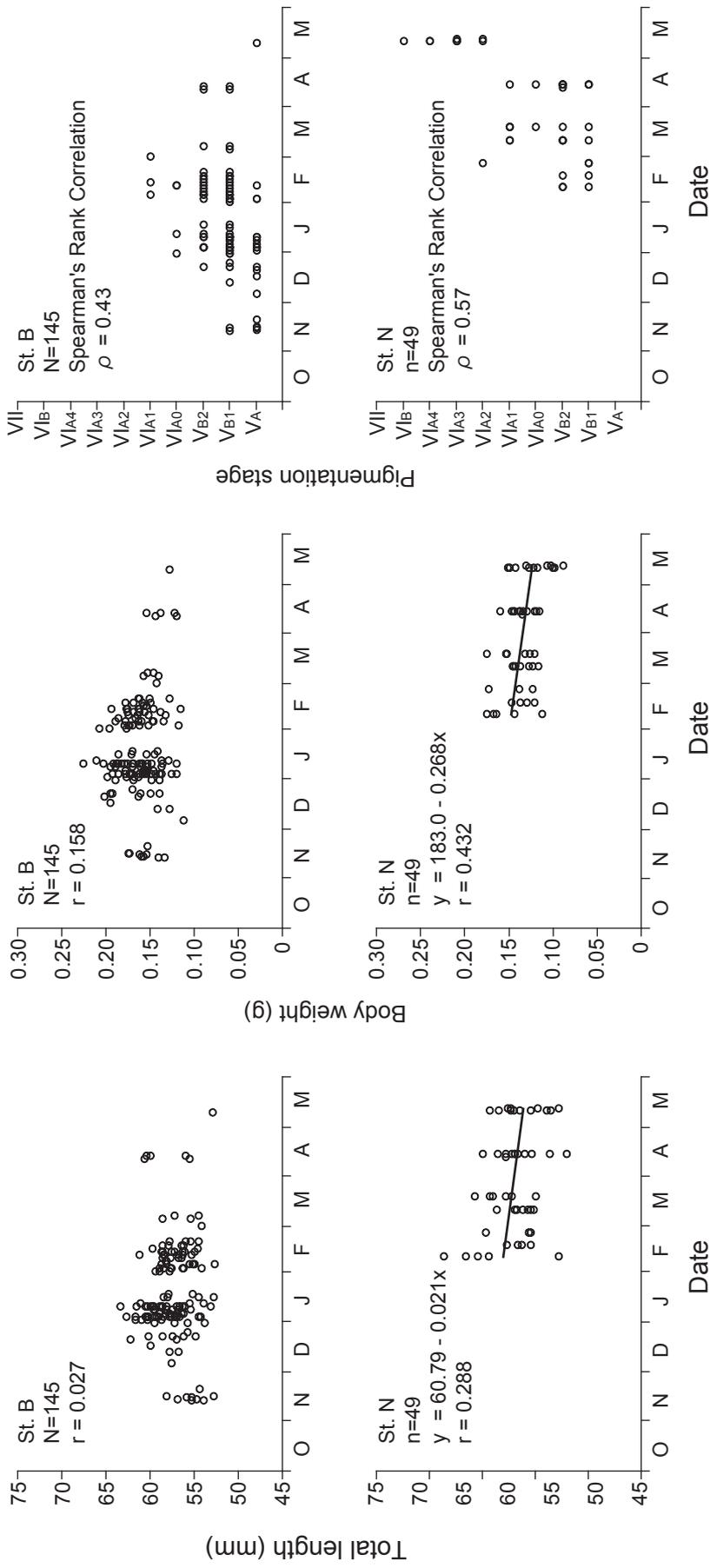


Fig. 4-1-4 Time series changes in total length, body weight and pigmentation stage of glass eels and elvers caught near the entrance of Hamana Lake (St. B) and the Nishijinden River (St. N) during October 2004 to May 2005.



0.05)。湖口および湖奥における体重を採集月間で比較したところ、湖口において、2月の体重は4月に比べて有意に高かった (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ , Fig. 4-1-5)。湖奥において、いずれの採集月間でも体重に有意な差は認められなかった ( $P < 0.05$ )。また、色素発達段階については、いずれの月においても定点間で有意な差は認められなかった (Mann Whitney,  $p > 0.05$ )。

#### 第4項 推定日齢

湖口における個体の推定日齢 (平均  $\pm$  S.D.) は、04年11月には  $166 \pm 12$  日齢、12月には  $176 \pm 16$  日齢、05年1月には  $168 \pm 11$  日齢、2月には  $178 \pm 12$  日齢、05年3月には  $174 \pm 18$  日齢、4月には  $175 \pm 8$  日齢であった (Table 4-1-1)。推定日齢と採集日の間に相関は認められなかったが ( $r = 0.14$   $P > 0.05$ , Fig. 4-1-6)、耳石半径と採集日の間には有意な正の相関が認められた ( $r = 0.42$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 4-1-6)。推定日齢および耳石半径が採集月間で異なるかを調べたところ、推定日齢は採集月間に有意な差は認められなかったが (ANOVA,  $P > 0.05$ )、耳石半径には有意な差が認められた ( $P < 0.05$ , Table 4-1-1)。3月採集群の耳石半径は11月採集群に比べて、有意に大きかったが (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ , Table 4-1-1)、他の採集月間ではいずれも有意な差は認められなかった。

湖奥における個体の推定日齢 (平均  $\pm$  S.D.) は、05年2月には  $178 \pm 12$  日齢、05年3月には  $181 \pm 10$  日齢、05年4月には  $173 \pm 10$  日齢、05年5月には  $200 \pm 13$  日齢であった (Table 4-1-1)。推定日齢と耳石半径とともに、採集日と有意な正の相関を示した (推定日齢:  $r = 0.48$ ,  $P < 0.05$ , 耳石半径:  $r = 0.42$ ,  $P < 0.05$ , Fig. 4-1-6)。推定日齢および耳石半径は採集月間で有意な差が認められ (ANOVA,  $P < 0.05$ , Table 4-1-1)、5月採集群の推定日齢および耳石半径は2月、3月、4月の採集群に比べて有意に高かった (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ , Table 4-1-1)。

湖口と湖奥において出現時期の重なる2月~4月について、推定日齢が採集月および定点の間で異なるかを調べたところ、いずれも有意な差は認められなかった (Two-way ANOVA, いずれも  $P > 0.05$ , Fig 4-1-7)。耳石半径は採集月間で有意な差は認められなかったが ( $P > 0.05$ )、定点間で有意な差が認められた ( $P < 0.05$ , Fig 4-1-7)。2月~4月の各月における耳石半径を定点間で比較したところ、いずれも有意な差は認められなかった (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P > 0.05$ )。

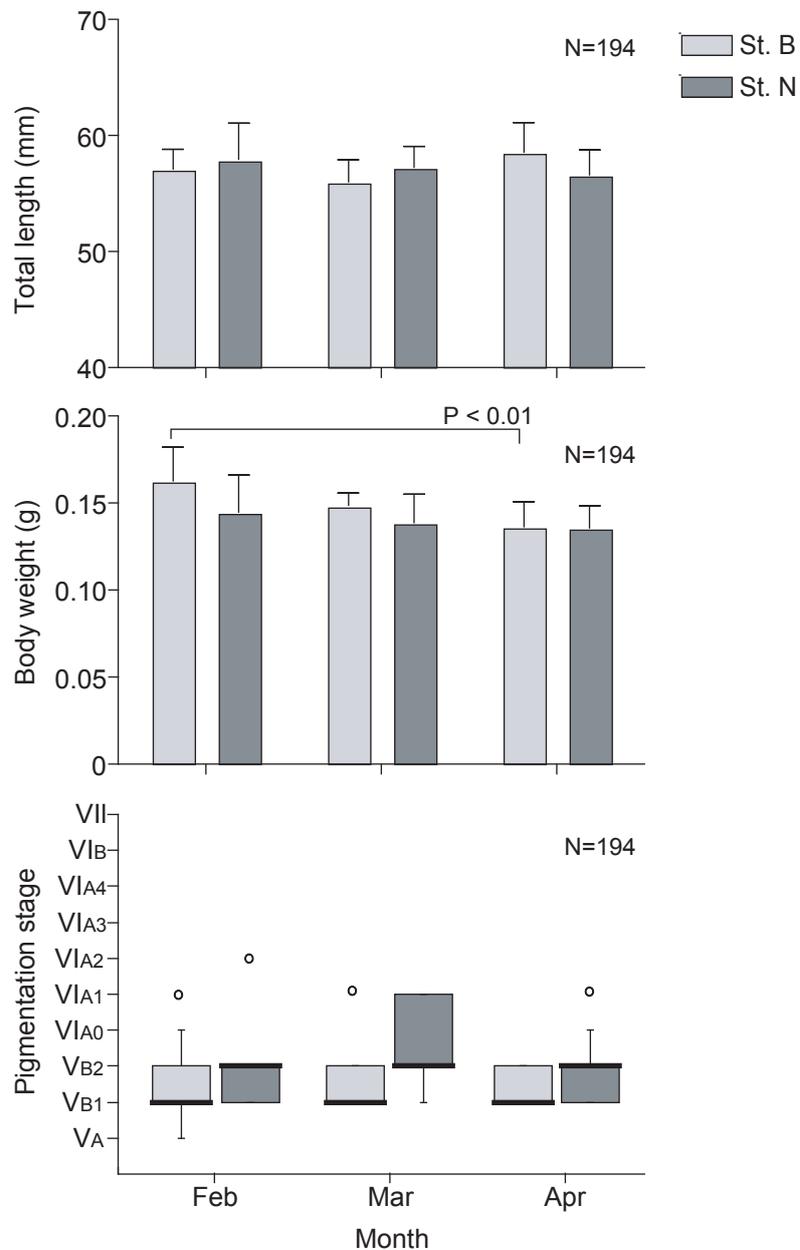


Fig. 4-1-5 Comparison of total length (mean  $\pm$  SD), body weight (mean  $\pm$  SD) and pigmentation stage of glass eels and elvers between the entrance of Hamana Lake (St. B) and the Nishijinden River (St. N), and among months during February to April 2005. The box and band indicate the middle 50 % of pigmentation stages and its median, respectively. Whiskers in pigmentation stage indicate the maximum and minimum data within a 1.5 inter quartile range, and points indicate outliers.

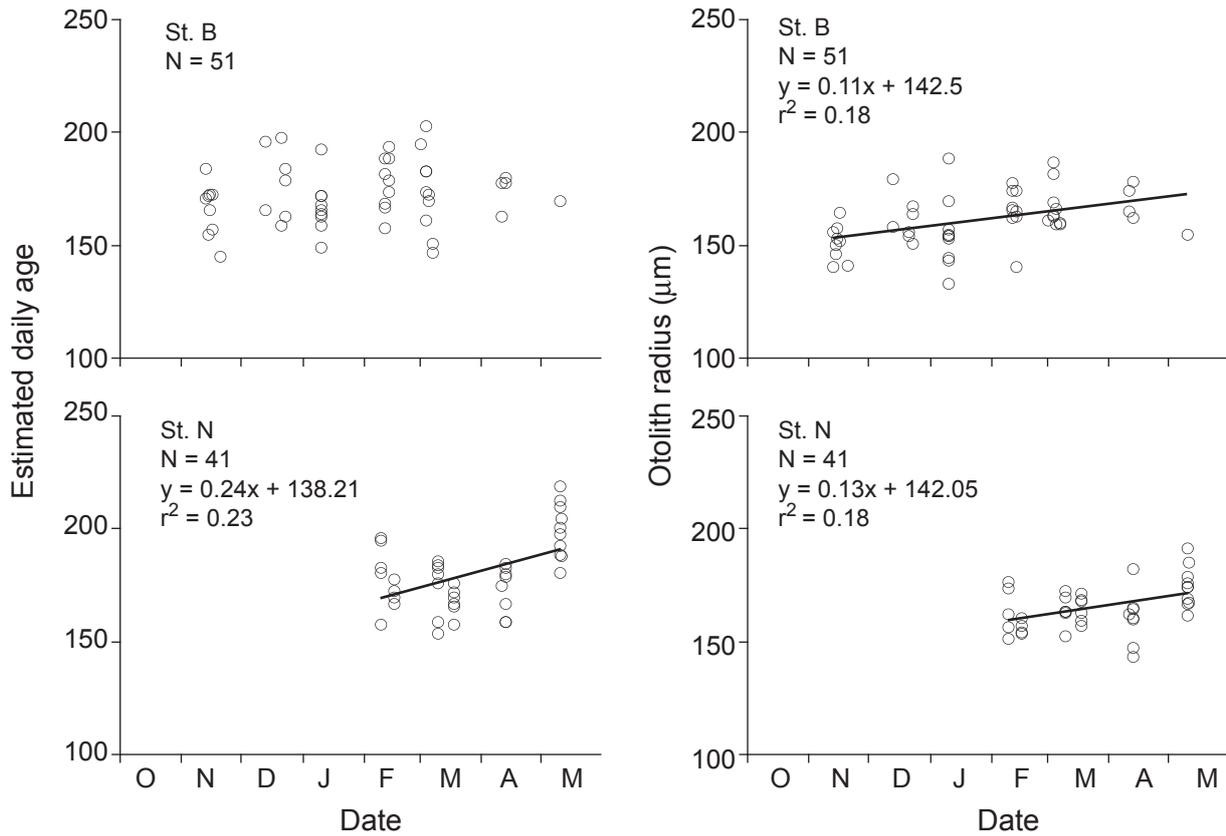


Fig. 4-1-6 Estimated daily age and otolith radius (mm) of glass eels caught at the entrance of Hamana Lake (St. B) and the Nishijinden estuary (St. N) during October 2004 to May 2005. Linear regression equations with significant correlation are shown.

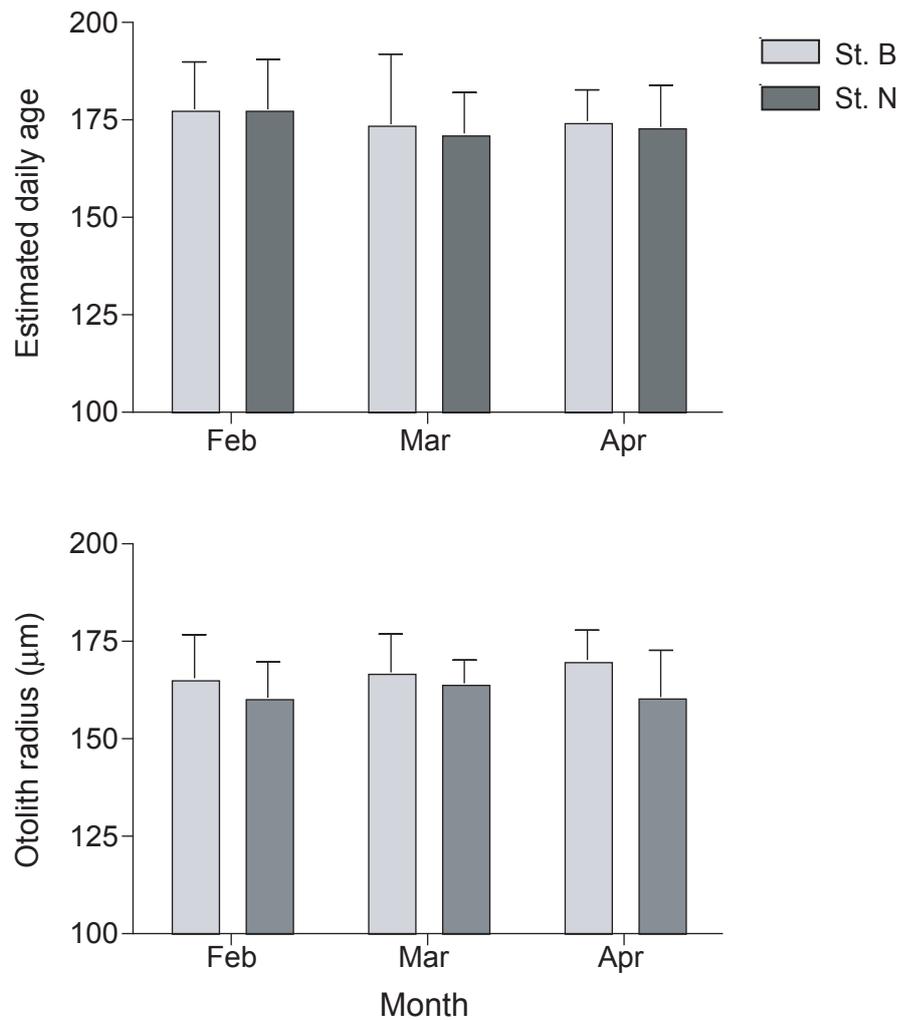


Fig. 4-1-7 Comparison of estimated daily age and otolith radius of glass eels between the entrance of Hamana Lake (St. B) and the Nishijinden estuary (St. N) and among months during February to April 2005.

## 第2節 耳石成長

### 第1項 飼育・標本処理・解析

#### 飼育・形態計測

2006年2月18日、湖口の新居（水温 9.2℃，塩分 33.9）において、漁業用の定置網で採集されたシラス（N = 529，全長 56.9~63.0 mm）を用いた。シラスは採集地点の水を入れたクーラーボックスの中に入れ、（株）いらご研究所へと輸送した。飼育には、6つのウォーターバスにそれぞれ2つの水槽（外寸，幅 29.5×奥行 44.5×高さ 25.3，メーカー：IRIS，製品：NSK-210 BUCKE BOX，材質：ポリプロピレン ABS 樹脂）を並べ、計 12 個の水槽を用いた。各水槽にはエアストーンとシラスの隠れ家となる長さ 8cm の塩化ビニール管を 2 本備え付けた。6つのウォーターバスは実験期間中、それぞれ 5，10，15，20，25，30℃となるようにした。同水温区の 2 つの水槽の内、一方を給餌区、もう一方を無給餌区とした。

2006年2月19日の実験開始時、耳石に蛍光標識するため、シラスを 100 ppm のアリザリンコンプレクソン溶液（ALC，10~15℃，塩分 32.5）に 16 時間浸漬した。ALC 溶液への浸漬時に 4 個体が死亡した。処理終了時に、9 個体のサンプリングを行った。43 個体ずつを各水槽へ収容した後、各ウォーターバス（初期設定 15℃）を 5℃，10℃，15℃，20℃，25℃，30℃へと 24 時間かけて徐々に変温した。飼育条件は、水量 10 l，換水率 2 l/日，塩分 32，光周期 12L:12D とした。給餌区では、各水槽に毎日定量（0.3g）のユスリカ類の幼虫を与えた。ユスリカ類の幼虫はウナギ属の主要な餌の一つである（Tesch 2003）。シラスの魚体が透明であり、胃にユスリカ類の幼虫があるかを目視で判別することが可能であるため、実験開始後 2 日，11 日，20 日，30 日に各個体の摂餌の有無を記録した。

各水温，給餌条件での耳石成長および体成長の経時変化を調べるため、実験開始後 10 日，20 日，30 日目に各水槽から 3~10 個体ずつサンプリングを行った（Table 4-2-1）。耳石縁辺部は観察が難しく（Campana and Neilson 1985），これを避けるため，サンプリングした個体に 2 度目の ALC 標識を行った後に 25℃で 10 日間の追加飼育を行い，実験期間中の耳石成長部を縁辺より内側に来るようにした。具体的には，サンプリングした各区 10 個体をそれぞれ 2 L の 100 ppm ALC 溶液の入るビニール袋に収容し，これを各ウォーターバスに浮かべ，18 時間浸漬した。この後，150 ppm MS-222 で麻酔を行い，全長，体重（湿重量）をそれぞれ 0.1 mm 単位，0.01 g 単位まで測定し，色素発達段階を判別した。各実験区の個体を麻酔から覚ました後，海水の入ったビニール袋へと入れ，これを各実験水温から 25℃へと 24 時間かけて変温し，水温への馴

致を行った。その後、各区 3~10 個体を直径 0.8mm の穴を多数空けた 1L クリアー瓶のなかへ移し、25℃のウォーターバスで 10 日間飼育した。飼育の終わった個体は冷凍サンプルとして保存した。

#### 耳石標本作製

飼育実験では計 171 個体の標本から得られた耳石（扁平石）について解析を行った。耳石の研磨面を 0.05M 塩酸で腐食させ、核を露出させるところまで、野外採集個体における耳石標本作製と同様の方法で行った（本章 第 1 節 第 1 項）。次に光学顕微鏡（OM, Nikon, Optiphot）に励起光装置（Nikon, EFD2）を付属した蛍光顕微鏡により、耳石の ALC 標識を確認し、デジタルカメラ（Nikon, digital camera DXM1200F）で写真撮影（400 倍）を行った（Fig. 4-2-1）。Image J application を用いて、実験開始時と終了時で挟まれる耳石成長幅（Go,  $\mu\text{m}$ ）を最大径のラインで計測した。その後、イオンスパッタにより、耳石表面に白金パラジウムコーティングを施し、走査型電子顕微鏡を用いて、1500 倍で写真を撮影した。光学顕微鏡および走査型電子顕微鏡で撮影した写真を元にして、輪紋を計数した。光学顕微鏡では透過光により輪紋が強調され、輪紋の計数は可能であったが、走査型電子顕微鏡では輪紋は不明瞭であった（考察で後述）。そのため、輪紋数の解析には光学顕微鏡による計数の結果を用いた。

#### 解析

水温と飼育期間が全長および体重に与える影響を調べるため、Two-way ANOVA を行った。群間に有意な違いが認められた場合には Bonferroni 補正をした t-test による多重比較を行った。飼育 10 日、20 日、30 日における色素発達段階が各水温区間で異なるか、および各水温区の色素発達段階が飼育日数の異なる群間で異なるかを調べるため、Kruskal-Wallis を行った。また、群間に有意な違いが認められた場合には Dunnett の多重比較を行った。加えて、色素発達段階と飼育日数、および水温との相関を調べるため、Spearman の順位相関を求めた。

給餌区において、摂餌の開始が水温区によって異なることが観察された。そのため、摂餌の発生確率が水温および飼育期間によってどのように影響を受けていたかを調べるため、各個体の摂餌の有無、水温（T）、飼育日数（D）のデータを用いて、以下のロジスティック回帰分析を行った。

$$g(p) = \text{Log}(p/1-p) = \alpha_0 + \alpha_1 \cdot T + \alpha_2 \cdot D$$

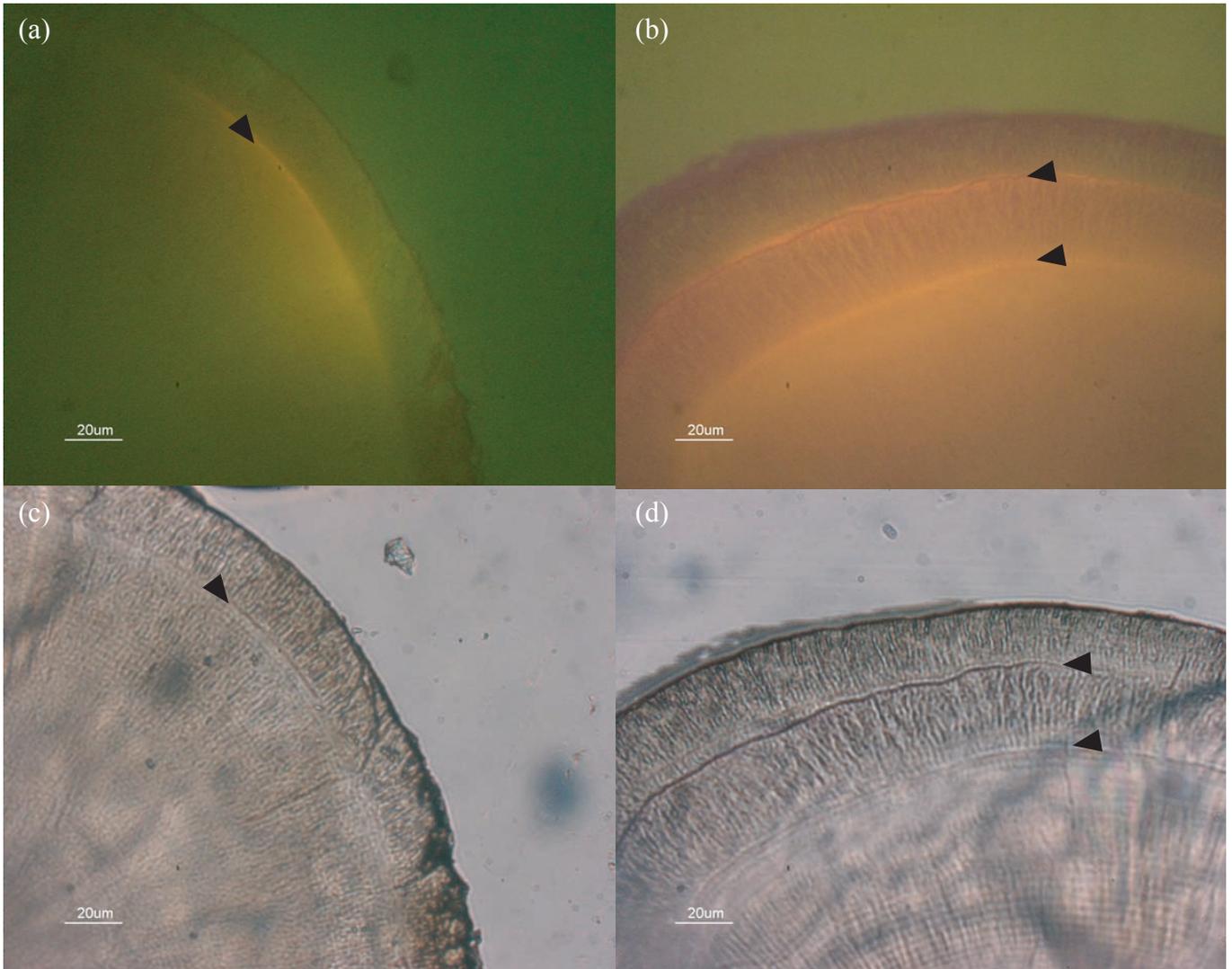


Fig. 4-2-1 Otoliths of glass eels reared for 10 days at 5° C (a, c) and 25° C (b, d) following the first ALC mark, and for an additional 10 days after the second ALC mark. Solid triangles indicate ALC marks. The two ALC marks can be seen in (b) but not in (a) under UV light at a magnification of x400.

この時、 $g(p)$ は摂餌の発生確率の期待値を表し、リンク関数にはロジスティック関数を用いた。 $\alpha_0$ は定数、 $\alpha_1$ 、 $\alpha_2$ は係数を示す。

水温 (T)、飼育日数 (D) および給餌の有無 (F, ダミー変数として給餌区に1, 無給餌区に0を与えた) が実験開始からの耳石成長幅 (Go,  $\mu\text{m}$ ) に及ぼす影響を調べるため、以下の重回帰分析を行った。

$$Go = \beta_0 + \beta_1 \cdot T + \beta_2 \cdot D + \beta_3 \cdot F$$

$\beta_0$ は定数、 $\beta_1$ 、 $\beta_2$ および $\beta_3$ は係数を示す。

耳石成長速度 ( $\mu\text{m} / \text{day}$ ) および1日あたりに形成される耳石輪紋数が水温区間で異なるかを調べるため、給餌区と無給餌区それぞれでANOVAを行った。群間に有意な違いが認められた場合には、Bonferroni補正をしたt-testによる多重比較を行った。

給餌の有無による耳石成長速度への影響を調べるため、同水温区の給餌区と無給餌区における耳石成長速度をt-testによって比較した。各実験区の耳石輪紋が日周輪であるかを調べるため、1日あたりに形成される輪紋数が期待値1と差があるかをt-testによって検定した。有意水準は5%とした。

## 第2項 生残率・体成長・色素発達段階

各実験区における飼育期間中の生残率の範囲は65~100%であり、平均の全長と体重の範囲は57.4~66.0 mmと0.09~0.22 gであった (Table 4-2-1)。

飼育日数、水温区の異なる各サンプルはそのサイズは小さく、統計的に差を検出しにくいという問題点があったが、全長と体重の変化が給餌区と無給餌区で異なる傾向にあることが示された。給餌区では、全長、体重に対する水温および飼育日数による影響がいずれも有意であった (Two-way ANOVA,  $p < 0.001$ )。全長は実験開始時に比べて、20°Cの30日目、25°Cの20日目と30日目に有意な増加が見られた (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ , Table 4-2-1, Fig. 4-2-2)。体重は実験開始時に比べて、20°Cの30日目に有意な増加が見られ、5°Cと10°Cの30日目には有意な減少が認められた (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ ; Table 4-2-1, Fig. 4-2-2)。このことから、給餌区において、20°Cと25°Cで全長と体重は増加する傾向にあり、5°Cと10°Cで体重に減少する傾向にあることが分かった。

無給餌区では、全長に対する水温の影響は有意であったが (Two-way ANOVA,  $P < 0.01$ )、飼育日数の影響は有意でなかった ( $P > 0.05$ )。20日目では、30°Cの全長は10°C、15°C、20°C、25°Cのものに比べて有意に小さく、30日目では、30°Cの全長は10°Cのものに比べて有意に小さかった。 (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ ;

Table 4-2-1 Total length, body mass, pigmentation stage and survival rate at the experimental periods of 10, 20 and 30 days. Numerals in parentheses indicate the number of samples used for otolith analysis. Total length and body mass with asterisks (\* P<0.05, \*\* P<0.01 and \*\*\* P<0.001) were significantly different from initial samples (multiple t-test with Bonferroni correction). Pigmentation stage composition with asterisks (\* P<0.05) were significantly different from initial samples (Dunnett's multiple comparison)

Feeding condition	Water temp.	Experim. duration	N	Total length (mm)	Body mass (g)	Pigmanetation stage							Survival rate (%)	
						V <sub>A</sub>	V <sub>B1</sub>	V <sub>B2</sub>	V <sub>IA0</sub>	V <sub>IA1</sub>	V <sub>IA2</sub>	V <sub>IA3</sub>		
		Initial	9	59.2±1.8	0.17±0.02	4	4	1						
Fed-group	5°C	10 days	10 (5)	60.2±1.6	0.16±0.02	1	8	1					100	
		20 days	10 (5)	60.2±2.8	0.15±0.02	1	8		1				100	
		30 days	10 (3)	60.5±1.9	0.14±0.02*		1	7	2			*	100	
	10°C	10 days	10 (5)	60.8±2.3	0.16±0.02		3	2	4	1		*	100	
		20 days	10 (5)	61.0±2.4	0.14±0.02		2	1	3	4		*	100	
		30 days	10 (1)	56.9±2.2	0.10±0.02***			2	2	5	1	*	100	
	15°C	10 days	10 (5)	61.4±1.5	0.17±0.02			3		6	1	*	100	
		20 days	10 (5)	61.0±1.5	0.16±0.02				2	4	4	*	100	
		30 days	10 (5)	61.1±3.1	0.18±0.03			1		3	5	1	*	100
	20°C	10 days	10 (5)	60.3±3.7	0.15±0.02			2		7		1	*	98
		20 days	10 (5)	60.8±1.8	0.16±0.02					1	9		*	98
		30 days	10 (5)	66.0±2.4***	0.22±0.02***					2	8		*	98
	25°C	10 days	10 (5)	61.3±1.9	0.17±0.03					7	2	1	*	100
		20 days	10 (5)	62.6±3.2*	0.18±0.03					1	9		*	100
		30 days	10 (5)	65.1±3.5***	0.20±0.03					2	8		*	100
30°C	10 days	10 (5)	59.5±2.8	0.14±0.02					1	7	2	*	74	
	20 days	10 (5)	60.9±3.0	0.15±0.03					1	7	2	*	74	
	30 days	3 (3)	60.4±3.8	0.15±0.04					1	2		*	74	
Unfed-group	5°C	10 days	10 (5)	61.2±2.2	0.16±0.02	1	6	3					100	
		20 days	10 (5)	59.9±2.1	0.14±0.02**	1	8	1					100	
		30 days	10 (5)	59.8±2.5	0.13±0.02***		3	6		1		*	100	
	10°C	10 days	10 (5)	60.3±1.9	0.14±0.01*		1	3	2	4		*	100	
		20 days	10 (5)	60.3±2.3	0.13±0.02***			3	6	1		*	100	
		30 days	10 (5)	60.8±1.8	0.14±0.01*			3	5	2		*	100	
	15°C	10 days	10 (5)	59.5±2.0	0.16±0.02		1	2	2	5		*	95	
		20 days	10 (5)	61.4±3.2	0.16±0.02			1	1	4	4	*	95	
		30 days	9 (5)	59.4±2.6	0.13±0.02**				1	5	3	*	95	
	20°C	10 days	10 (5)	59.9±2.3	0.16±0.02		1			5	4	*	100	
		20 days	10 (5)	60.2±1.8	0.15±0.02		1			3	6	*	100	
		30 days	10 (4)	59.4±2.3	0.13±0.02***			1	1	5	3	*	100	
	25°C	10 days	10 (5)	59.9±2.0	0.13±0.02***					5	4	1	*	100
		20 days	10 (5)	61.0±2.6	0.14±0.02*					3	5	2	*	100
		30 days	10 (5)	58.4±2.2	0.12±0.03***					5	4	1	*	100
30°C	10 days	10 (5)	58.9±2.33	0.14±0.02**					4	4	2	*	100	
	20 days	10 (5)	57.6±2.4	0.11±0.02***						9	1	*	100	
	30 days	5 (5)	57.4±1.9	0.09±0.01***					2	3		*	65	

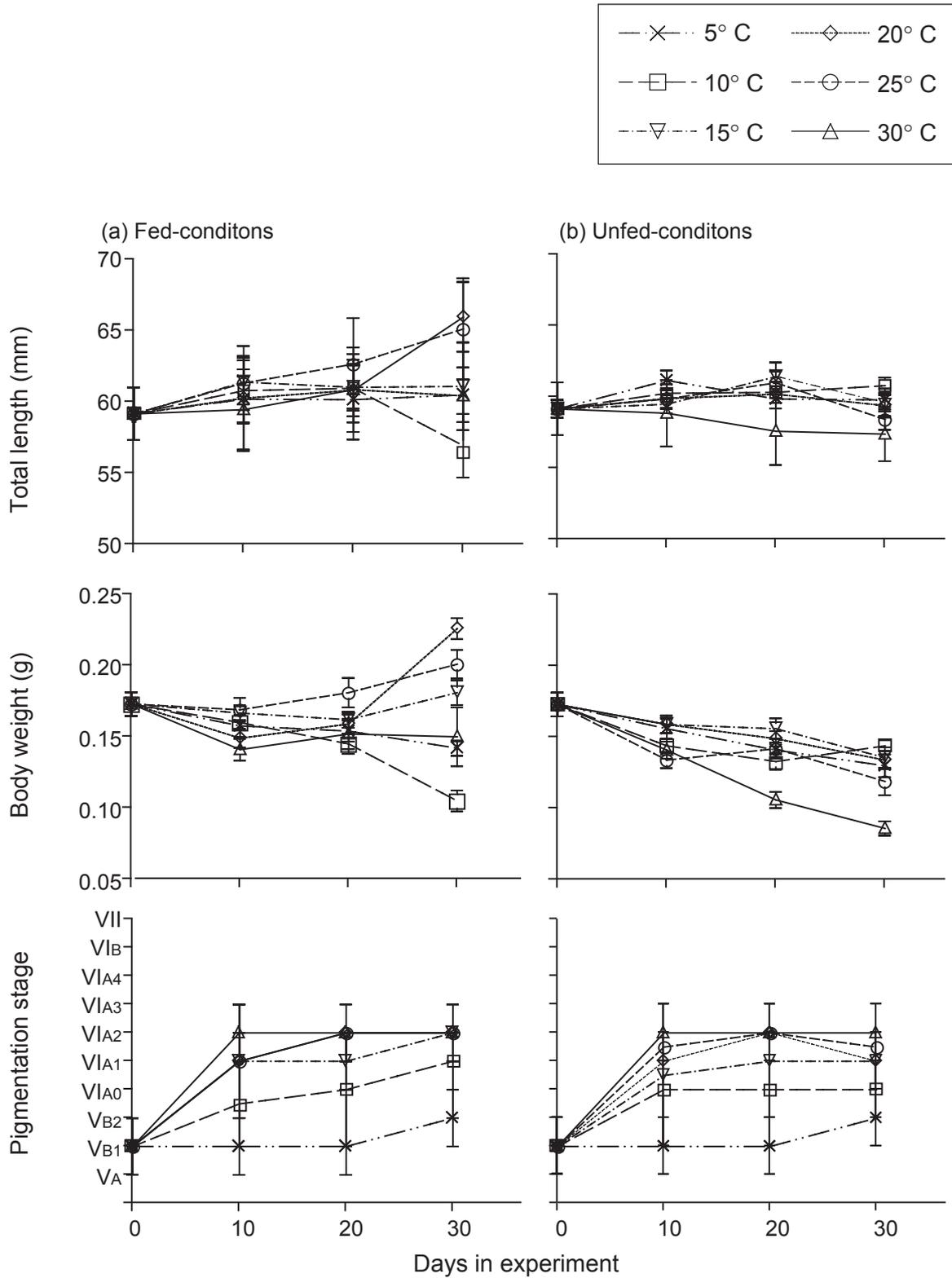


Fig. 4-2-2 Total length (mm), body weight (g) and pigmentation stage of glass eels at 10-day intervals during the experiment, when reared at 5° C , 10° C, 15° C, 20° C, 25° C and 30° C in (a) fed- and (b) unfed-conditions. Data points indicate mean ± S.E. in total length and body weight, and median (± range) in pigmentation stage.

Table 4-2-1, Fig. 4-2-2)。体重に対する水温および飼育日数の影響はいずれも有意であった (Two-way ANOVA,  $P < 0.01$ )。体重は実験開始時に比べて、10℃、25℃、30℃の10日目、20日目、30日目には有意に減少しており、5℃の20日目と30日目、15℃と20℃の30日目にも有意な減少が認められた (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.05$ ; Table 4-2-1, Fig. 4-2-2)。20日目と30日目では、30℃の体重は他のいずれの水温区よりも有意に小さかった (Fig. 4-2-2)。また、10日目では、25℃の体重は15℃と20℃に比べて有意に小さく、30日目では25℃の体重は10℃に比べて有意に小さかった (Fig. 4-2-2)。このことから、無給餌区では、全長は概ね飼育日数の経過に伴う変化は見られないが、体重はいずれの水温区でも減少する傾向にあることが分かった。

実験期間中の色素発達段階の範囲は、 $V_A$ から $VI_{A3}$ であった (Table 4-2-1)。給餌区と無給餌区ともに、10日目、20日目、および30日目の色素発達段階はそれぞれ、水温区間で有意な差が認められ (Kruskal Wallis,  $P < 0.01$ )、水温が高いほど色素発達段階は進んでいた (Spearman's rank correlation,  $P < 0.01$ )。また、給餌区と無給餌区ともに、10℃~ 30℃の各水温区における色素発達段階は飼育日数の異なる群間で、有意な差が認められ (Kruskal Wallis,  $P < 0.01$ )、飼育日数が長いほど、色素発達段階は進んでいた (Spearman's rank correlation,  $P < 0.01$ )。いずれの水温区でも、色素発達段階は実験開始時に比べて、いずれの飼育日数でも有意な進行が認められた (Dunnett,  $P < 0.05$ , Table 4-2-1, Fig. 4-2-2)。5℃区では、給餌区と無給餌区ともに、色素発達は30日目で進行が認められた。このことから、飼育に伴って進行しており、水温の高い区ほど進行の早いことが分かった。

### 第3項 摂餌率

ロジスティック回帰分析の結果、高水温 ( $\alpha_1 = 0.377$ ,  $P < 0.01$ ) および長い飼育日数 ( $\alpha_2 = 0.299$ ,  $P < 0.01$ ) が摂餌の発生率を有意に高めることが分かった。5℃、10℃では実験の全期間 (30日間) を通して、摂餌が観察されなかった (Fig. 4-2-3)。15℃では摂餌を開始するのが 20~ 30℃に比べて、遅れる傾向にあった (Fig. 4-2-3)。30日目には、15~ 30℃のいずれにおいても、全個体で摂餌が観察された。

### 第4項 耳石成長速度

耳石成長速度の範囲は給餌区で0.00~ 2.28  $\mu\text{m/day}$ 、無給餌区で0.00~ 1.79  $\mu\text{m/day}$ であった。飼育期間中の耳石成長幅は、水温 (standardized partial regression coefficient 0.763,  $P < 0.01$ )、飼育日数 (standardized partial regression coefficient 0.367,  $P < 0.01$ )、

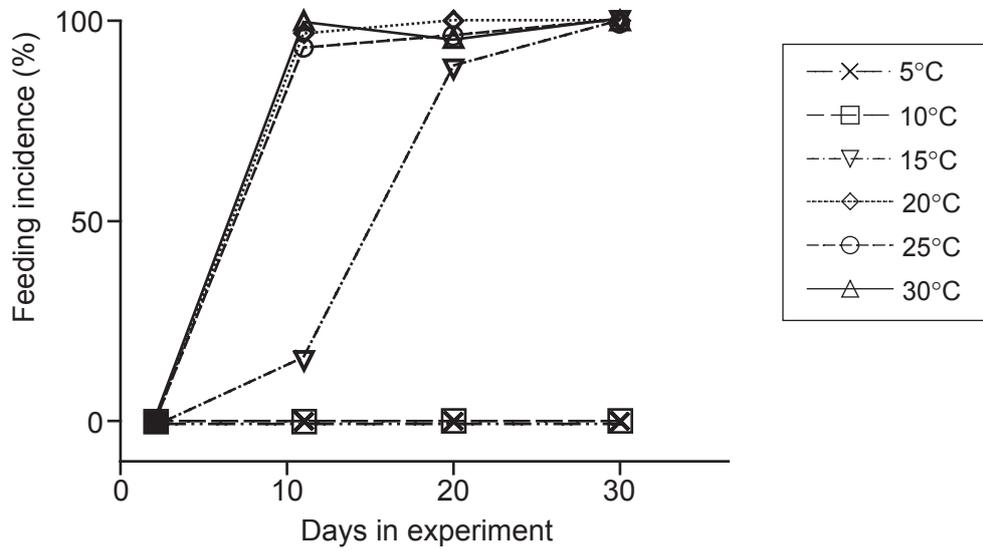


Fig. 4-2-3 Feeding incidence during the experiment of glass eels that were reared in fed-conditions at 5°C, 10°C, 15°C, 20°C, 25°C and 30°C.

給餌の有無 (standardized partial regression coefficient 0.184,  $P < 0.01$ ) の順で影響を受けていた (Table 4-2-2)。5°Cと10°Cでは、わずかな耳石成長が見られた2個体 (10°C・給餌区で20日目までに3.15  $\mu\text{m}$ の成長, 10°C・無給餌区で20日目までに2.49  $\mu\text{m}$ の成長) を除く全個体で、耳石成長は観察されなかった (Fig. 4-2-4)。耳石成長速度は給餌区, 無給餌区ともに, 5°Cと10°Cの間, 25°Cと30°Cの間では有意な違いはなく, また無給餌区の20°Cと25°Cでも有意な違いは認められなかった (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P > 0.05$ ; Fig. 4-2-5)。これらを除くと, 給餌区, 無給餌区ともに高水温ほど耳石成長速度は高かった (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P < 0.01$ ; Fig. 4-2-5)。

給餌の有無による耳石成長速度への影響は, いくつかの水温区で見られた。給餌区の耳石成長速度は無給餌区と比べ, 15°C ( $t = 2.146$ ,  $df = 28$ ,  $P < 0.05$ ), 25°C ( $t = 4.162$ ,  $df = 28$ ,  $P < 0.01$ ), 30°C ( $t = 2.313$ ,  $df = 26$ ,  $P < 0.05$ ) で有意に高かった。20°Cでは, 給餌区と無給餌区の間には耳石成長速度の違いは認められなかったが ( $t = 1.124$ ,  $df = 27$ ,  $P = 0.27$ ), 実験開始からの耳石成長幅は, 10日目では給餌区で平均 4.2  $\mu\text{m}$ , 無給餌区で平均 3.9  $\mu\text{m}$  となっており, その差異は小さかったが, 20日目以降, その差異は増幅した (Fig. 4-2-4)。また, 30°Cにおいて, 耳石成長は実験期間 (30日間) が進むにつれて, 次第に遅くなる傾向が認められた (Fig. 4-2-4)。

#### 第5項 耳石輪紋数

1日当たりに形成される耳石輪紋数は給餌区, 無給餌区ともに水温区間で有意な違いが認められた (ANOVA, いずれも  $P < 0.01$ , Fig 4-2-6)。5°C, 10°Cでは, 飼育20日で1本の輪紋が認められた2個体を除く全個体で, 輪紋は観察されなかった。15°Cにおいて, 1日あたりの平均輪紋数 ( $\pm$ 標準誤差) は給餌区では 0.48 ( $\pm 0.04$ ) 本, 無給餌区では 0.43 ( $\pm 0.03$ ) 本, 20°Cにおいて, 給餌区では 0.94 ( $\pm 0.01$ ) 本, 無給餌区では 0.96 ( $\pm 0.01$ ) 本となっており, いずれも期待値1に比べて有意に小さかった (t-test, いずれも  $P < 0.05$ , Fig 4-2-6)。25°Cにおいて, 給餌区では 0.99 ( $\pm 0.01$ ) 本, 無給餌区では 1.00 ( $\pm 0.02$ ) 本, 30°Cにおいて, 給餌区では 1.07 ( $\pm 0.03$ ), 無給餌区では 0.98 ( $\pm 0.01$ ) となっており, いずれも期待値1と有意な差は認められなかった (t-test, いずれも  $P > 0.05$ , Fig 4-2-6)。また, 群間の多重比較では, 20°Cにおいて1日当たりに形成される耳石輪紋数は, 25°Cおよび30°Cのそれと有意な違いは認められなかった (Multiple t-tests with Bonferroni correction,  $P > 0.05$ ; Fig 4-2-6)。

Table 4-2-2 Multiple regression for otolith growth as the dependent variable and temperature, rearing days and feeding condition as the independent variables.

ANOVA table				
	d.f.	F	P	
Regression	3	179.884	<0.001	
Residual error	167			
Coefficients:				
	Estimate	Standized estimate	t	P
(Intercept)	-30.327	-30.327	-12.601	<0.001
Temperature	1.660	0.763	20.272	<0.001
Rearing days	0.840	0.367	9.728	<0.001
Feeding condition	6.782	0.184	4.880	<0.001
N	171			
r <sup>2</sup>	0.764			
Adjusted R <sup>2</sup>	0.759			
P	<0.001			

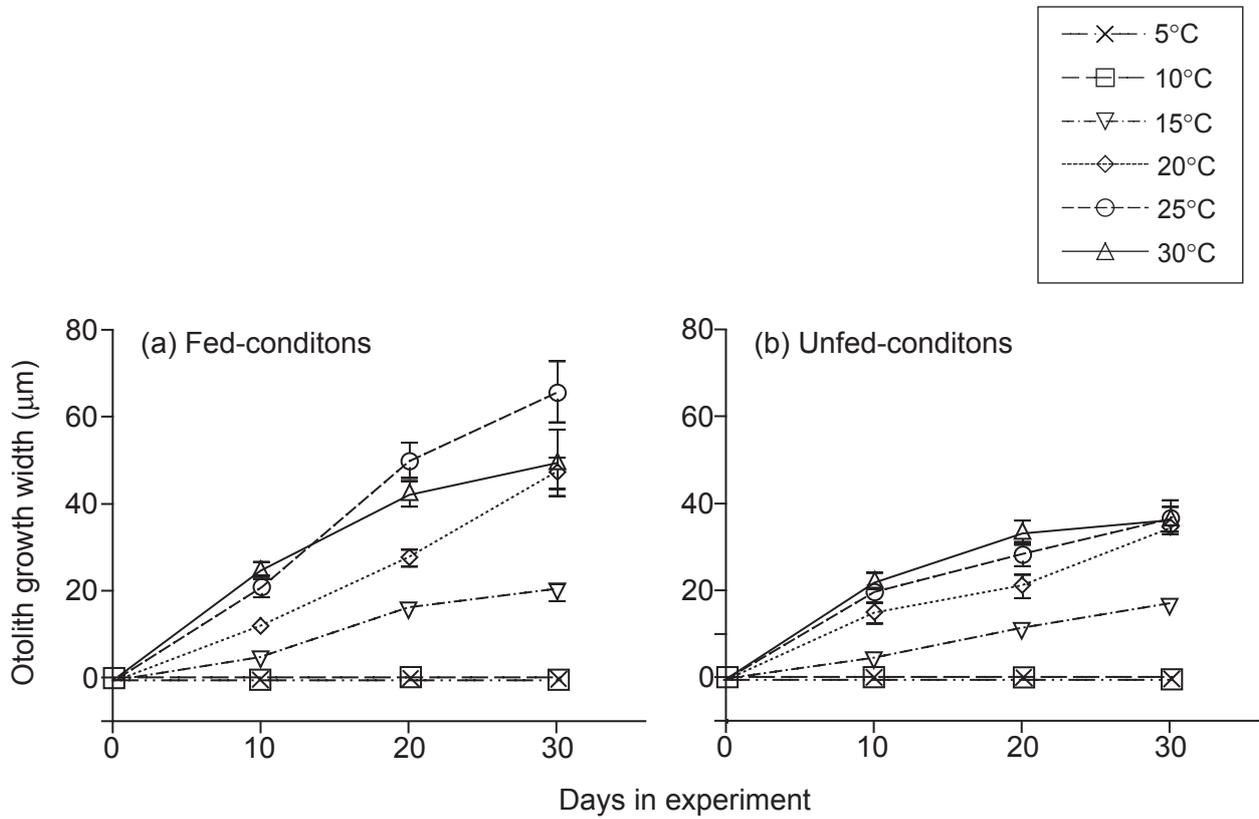


Fig. 4-2-4 Mean ( $\pm$  S.E.) otolith growth ( $\mu\text{m}$ ) of glass eels at 10-day intervals during the experiment, when reared at 5°C , 10°C, 15°C, 20°C, 25°C and 30°C in (a) fed- and (b) unfed-conditions.

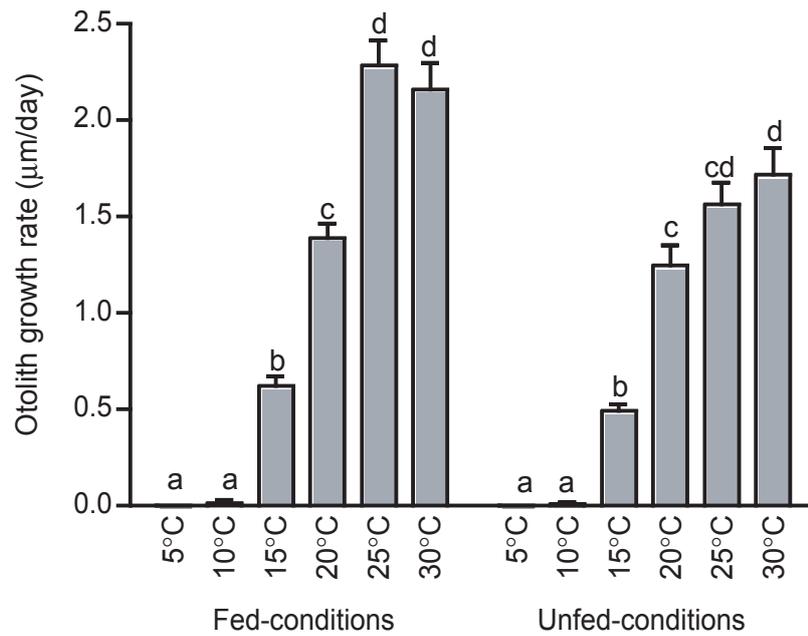


Fig. 4-2-5 Mean ( $\pm$  S.E.) otolith growth rates ( $\mu\text{m} / \text{day}$ ) of glass eels reared at 5, 10, 15, 20, 25 and 30°C under fed- and unfed-conditions. Bars with different letters are significantly different (Multiple t-test with Bonferroni correction,  $p < 0.05$ ) within fed- or unfed-conditions.

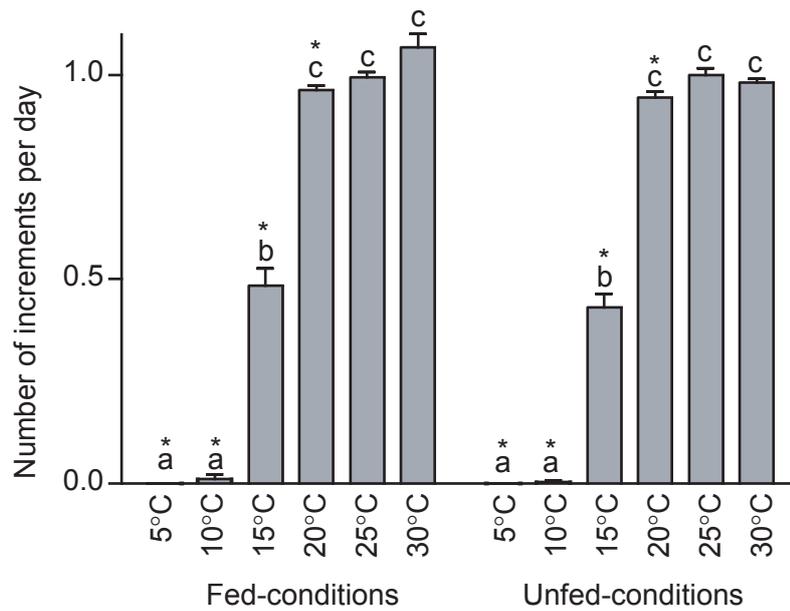


Fig. 4-2-6 Mean ( $\pm$  S.E.) number of increments per day in the otoliths of glass eels reared at 5, 10, 15, 20, 25 and 30°C under fed- and unfed-conditions. Bars with different letters are significantly different (Multiple t-test with Bonferroni correction,  $p < 0.05$ ) in fed- or unfed-conditions. Significant differences from the expected value of 1 increment per day are indicated with an asterisk: (t-test, \*  $p < 0.05$ ).

### 第3節 考察

#### 第1項 水温が耳石成長に与える影響

飼育実験における重要な発見は、水温 5℃、10℃では耳石成長が認められないということである。実験終了後に2度目の ALC 標識を施し、10日間の追加飼育を行った。この方法により、実験期間中の耳石成長部分を耳石縁辺部から離し、耳石縁辺部の観察の難しさを排除し、5℃と10℃での耳石成長の欠如を明確に示すことができた。耳石の標識により、魚の体成長、生残率、耳石輪紋の形成は影響を受けない (Tsukamoto 1985; Simon and Dorner 2005; Simon et al. 2009)。15℃以上の水温区では、実験開始時と終了時に施された2本の ALC 標識が全個体の耳石で観察された。しかしながら、10℃以下の水温区では、わずかな耳石成長が見られた2個体を除く全個体で、1本の ALC 標識のみ観察された。このことは、実験期間中にほとんど、あるいは全く耳石成長が起きなかったことを示している。もし、本実験のように2度の ALC 標識をし、追加飼育を行う処置をしないと、10℃以下の個体の耳石における ALC 標識はまさに耳石縁辺部に位置し、その標識を観察することも困難となるばかりか、標識の失敗という可能性を否定できなくなったであろう。

本研究で、耳石の成長停止の閾値は10~15℃の間にあるものと推察された。水温15℃~25℃では、高水温ほど耳石成長幅は増した。Umezawa and Tsukamoto (1991) は、耳石成長が12℃で極めて遅延するものの成長を続けることを報告しており、このことから耳石の成長停止は12℃未満で起こるものと考えられた。アメリカウナギでは、籠にシラスを入れ、自然環境に設置する実験において、平均水温12℃以下でも耳石成長が継続すると報告される (Cieri and McCleave 2001)。このことは、耳石成長の停止の閾値は種間、あるいは収容環境によって異なるかもしれないものと考えられる。

飼育実験において、耳石成長は給餌の有無よりも水温に強く依存し、原則として高水温ほど耳石成長幅が大きかった。Umezawa and Tsukamoto (1991) では12℃~25℃の範囲で飼育したシラスの耳石成長は、給餌条件では高水温ほど増すと報告され、給餌条件については本研究の結果と一致する。水温に依存した耳石成長は、マスノスケ稚魚 *Oncorhynchus tshawytscha* (Neilson and Geen 1982, 1985)、ホッキョクイワナ仔魚 *Salvelinus alpinus* (Radtke and Fey 1996)、*Etropus crossotus* 稚魚 (Reichert et al. 2000) でも報告されている。水温は、代謝速度に影響を与える要因である。耳石成長は、代謝速度と密接に関係することが報告される (Mosegaard et al. 1988, Wright 1991, Huuskonen and Karjalainen 1998, Yamamoto et al. 1998)。ゆえに、これらの関係から本研究で耳石成長が水温に強く依存したことを説明できる。

事実、水温の変動に同期して、酸素消費量は変動する (Kim et al. 2002, 2006) ことから、ニホンウナギのシラスの代謝速度は水温と連動する。このため、ニホンウナギのシラスに関しても、高水温が耳石成長の促進を促したものと考えられる。また、10℃以下で耳石成長が見られないことは、代謝速度がその環境下で極めて抑制されていたことを示唆している。

## 第2項 摂餌が耳石成長に与える影響

本飼育実験の結果、実験開始からの耳石成長幅は給餌の有無に影響を受け (Fig. 4-2-4), 15℃, 25℃, 30℃において、給餌区の耳石成長速度 ( $\mu\text{m/day}$ ) が無給餌区よりも高いことが分かった。20℃においては、有意ではなかったものの、わずかに給餌区の耳石成長速度が無給餌区よりも高く、20℃においても給餌が耳石成長速度に影響したことを示唆した。15℃において、給餌区と無給餌区との間で、実験開始からの耳石成長幅の差が20日目以降に拡大したが、これは15℃における摂餌開始が20℃以上の水温区に比べて遅れていたためであると考えられる。

給餌条件の良い環境において耳石成長が高まることは、ニジマス *Oncorhynchus mykiss*, ヌマガレイ *Platichthys stellatus* (Campana 1983), ホッキョクイワナ仔魚 (Radtke and Fey 1996), ナイルティラピア *Oreochromis niloticus* (Massou et al. 2002) でも報告される。他の魚類における、餌の摂取を抑制した際の耳石成長の低下もまた、代謝速度と関連するものと考えられる (Campana 1983, Campana and Neilson 1985, Huuskonen and Karjalainen 1998)。Huuskonen and Karjalainen (1998) はホワイトフィッシュ稚魚 *Coregonus lavaretus* を用いて、その耳石成長が総代謝量によって制御され、摂餌によって誘発される代謝量にも影響されることを示した。ニホンウナギのシラスでも同様に、摂餌によって増加した代謝量が耳石成長速度を高めたものと考えられる。

本研究では、15℃~30℃では無給餌であっても耳石が成長を継続することを示した。Umezawa and Tsukamoto (1991) では、無給餌条件では12℃, 19℃, 25℃のいずれにおいても、最初の5日目まで耳石は成長し、そこでストレスチェックを形成すると、その後成長遅延が起きたと報告している。これは、本研究の結果と一致しない。他の魚類では、少なくとも体内に蓄えられたエネルギーが骨格形成するのに十分量、残っているのであれば、餌の欠乏によって継続した耳石成長は影響されないと考えられている (Campana 1983, Radtke and Fey 1996)。しかしながら、カタクチイワシの一種 *Ergraulis mordax* の仔魚ではそのエネルギーがなくなった際、耳石成長の停止を引

き起こす (Methot and Kramer 1979)。本研究では、ほとんどの個体が 30℃で無給餌という環境下においても生き残っており、十分なエネルギーと飢餓耐性を持ち合わせていたことが推察される。ニホンウナギのシラスの栄養状態は、採集月によって異なると報告される (Kawakami et al. 1999)。ゆえに、Umezawa and Tsukamoto (1991) で用いられたシラスは十分なエネルギーを持っておらず、飼育 5 日目以降に無給餌区において耳石成長の遅滞が起こったのかもしれない。さらに、本研究では、30℃における耳石成長は実験期間の進行に伴い、減少した。この 30℃での耳石成長の落ち込みは、高水温下でエネルギー消費が大きかったことによって、体内に蓄えられたエネルギーが欠如していったことに起因しているのかもしれない。

### 第3項 チェック形成

本飼育実験で見られた耳石成長の停止を引き起こした低水温は、30 日もの長い期間を含むストレスチェックを作り出す可能性が考えられたが、ALC 処置自体がチェック形成の原因ともなっていたため、低水温のみによるチェックを確認することはできなかった。他の魚類では、高密度のようなストレス環境が耳石にチェックを作り、その輪紋数が飼育日数よりも少なくなることが報告される (Massou et al. 2004)。アメリカウナギのシラスでは、耳石にチェックをもつ個体の輪紋数が飼育日数より数日少なくなっていた。(Cieri and McCleave 2000)。これらは、チェックを持つ耳石は耳石成長の停止期間を持つ可能性があることを示唆している。

沿岸や河口で採集されたウナギ属のシラスには、‘elver mark’ や ‘freshwater mark’ と呼ばれる耳石の縁辺付近のチェックがしばしば観察される。このチェックははじめ ‘freshwater mark’ と呼ばれ、淡水へ進入したことによるストレスでできると考えられていた (Lecomte-Finiger 1992, Kawakami et al. 1998)。しかし、淡水を経験していないシラスにおいても、しばしばこれらのチェックが観察され、発育イベントによってできたものとする報告もある (Cieri and McCleave 2001)。そのため、このチェックは ‘elver mark’ と呼ばれることが多い。ウナギ属のシラスは、低水温の沿岸域へと来遊し、生理的な適応を行う必要があると考えられ (Tesch 2003)、また春先に 10~ 12℃まで水温が上昇するまで、河口で停留する (Haro and Krueger 1988, White and Knights 1997, Linton et al. 2007)。本研究の結果を考慮すると、シラスの回遊を一時的に止める沿岸、河口域の低水温はチェックを作り出す一つの要因である可能性があり、もしそうであれば、そのチェックは長期間の耳石成長の停止を包含しているものと考えられる。

#### 第4項 輪紋の観察

本飼育実験では、走査電子顕微鏡では耳石の輪紋は不明瞭であったが、透過光を用いた光学顕微鏡ではその輪紋の計数が可能であった。24時間の光周期が日周期の輪紋形成にもっとも重要であると考えられる (Campana Neilson 1985)。したがって、本研究の 12L:12D の光周期は輪紋形成を阻害することにはならない。しかしながら、一定の水温環境は輪紋のコントラストを弱め、成長パターンを識別することを困難にすると他の魚類の飼育実験で報告されている (Campana 1984, Campana and Neilson 1985, Neilson and Geen 1985)。このため、本研究のシラスの耳石輪紋のコントラストが弱いのは、一定水温で飼育したためであるかもしれない。それゆえ、表面の構造を観察する走査電子顕微鏡では輪紋を識別するのが難しく、光学顕微鏡では耳石を透過した光が輪紋による陰影を強調するため、輪紋を識別できたものと考えられた。

光学顕微鏡による観察では、25℃と 30℃での耳石輪紋は日周輪であったが、15℃での1日当たりの耳石輪紋数は日周性を示す期待値 1 よりも少なかった。光学顕微鏡は、狭い輪紋を判別するには十分な解像度を有する訳ではなく、1 μm 以下の輪紋の観察では走査電子顕微鏡に利点がある (Campana and Neilson 1985)。15℃における耳石成長速度 (μm/day) は給餌区 (0.62 μm/day)、無給餌区 (0.49 μm/day) とともに 1 μm/day 以下であるため、光学顕微鏡では輪紋数の計数を過小評価した可能性も考えられる。本研究では輪紋のコントラストが弱かったため、走査電子顕微鏡を利用して、この問題を解決することはできなかった。15℃における低い代謝速度もまた、内的な日周リズムを不明瞭なものとし、結果として輪紋のコントラストを弱める一因となったのかもしれない。20℃での1日当たりの耳石輪紋数は、日周性を示す期待値 1 よりもわずかに少なかった。実験開始日には、ウォーターバスの水温を 15℃からそれぞれ 5℃、10℃、15℃、20℃、25℃、30℃へと 24 時間かけて変温した。従って、20℃に設定するウォーターバスにいる個体は 25℃と 30℃の個体よりも 20℃未満の水温を長く経験したことになる。この期間に 15℃と同様、輪紋数の減少を招いた可能性があり、その後は日周輪を形成していたものと考えられる。

#### 第5項 体成長と耳石成長の関係

本飼育実験では、給餌区では全長、体重の増加がいくつかの水温、飼育日数にのみ見られ、無給餌区では体重の減少がほとんどの水温区で認められた。このことは、実験期間中にほとんどのシラスが体成長をしなかったことを示している。給餌区の 5℃と 10℃での体重の減少は、おそらくこの条件下において摂餌を行わないことが一因で

あったと考えられる。給餌区においても、ほとんどのシラスで全長、体重に増加が認められなかったことは、レプトセファルスからシラスの変態過程で見られる一般的な特徴と関係していたであろう。つまり、全長と体重は、 $VI_{A3}$  まで減少する傾向があるということである (Tesch 2003, 第2章 Fig. 2-4-3)。

ほとんどのシラスが実験期間中に体成長を示さなかったが、色素発達段階は  $10^{\circ}\text{C}$  以上において進行し、耳石成長もまた  $15^{\circ}\text{C}$  以上において認められた。これは、シラスおよびクロコの期間中、耳石成長が体成長とは相関しないことを意味している。水温は、色素発達段階の進行を促進させる主要な要因である (ヨーロッパウナギ; Strubberg 1913; Briand et al. 2005)。したがって、色素発達段階の進行は耳石成長と相関する可能性がある。Poole et al. (2004) は、野外で採集したシラスの耳石成長が色素発達段階の進行程度および採集日と相関し、一方、全長と体重とは相関していなかった。このことから、シラスとクロコにおいて、その耳石成長は個体の体成長の履歴として代用することができないものと考えられる。

#### 第6項 湖口と湖奥における出現時期と外部形態

湖口におけるシラスの出現時期と外部形態の情報は、湖口を回遊の通過点として、湖内へ新規に加入していく群に関するものと位置づけられる。湖口のシラスの出現は1月を盛期として11月~5月に見られ、その色素発達段階は  $V_A \sim V_{B2}$  で約95%を占めた。色素発達段階は採集日と正の相関を示し、採集月で見ると11月の個体が、1月と2月よりも色素発達段階が未発達であった。シラスは黒潮内でレプトセファルスから変態し、大陸棚を横断し、接岸するものと考えられる (Tsukamoto 1990)。接岸時期の初めに到達する個体は、接岸する群の先頭に当たるため、色素が未発達な個体が多く、採集日が進むにつれ、大陸棚を横断するのに比較的時間を要した個体が混在するものと考えられる。

全長、体重は、 $VI_{A3}$  までは色素発達段階が進むに従って減少する傾向があるため (第2章)、全長、体重は採集日と負の相関を示すことも予想される。しかし、全長、体重は採集日との有意な相関は見られなかった。湖口では、色素発達段階はシラス期前半に当たる  $V_A \sim V_{B2}$  に集中しており、全長と体重に顕著な減少が見られる  $VI_{A2} \sim VI_{A3}$  の個体は含まれていなかったため、全長、体重は採集日と負の相関を示さなかったものと考えられる。

シラスは河口に到達した後、遡河回遊を始めるまでの間、しばらく河口に滞留するものと考えられる (第5章参照)。そのため、湖奥の西神田川河口におけるシラスの出

現時期と外部形態の情報は、この滞留群に関するものと位置づけられる。湖奥における個体の出現は4月を盛期として2月~6月に見られ、その色素発達段階は $V_{B1}$ ~ $VI_B$ の幅広い範囲で見られた。その全長、体重は採集日と負の相関を示し、色素発達段階は採集日と正の相関を示した。全長、体重に収縮が見られる $VI_{A1}$ ~ $VI_{A3}$ の色素発達段階が、約9割を占めていたため、色素発達段階と採集日に正の相関が認められると同時に、全長、体重と採集日に負の相関が認められたものと考えられる。5月の色素発達段階は、2月~4月のもの比べて進行していた。水温が色素を発達させる主要な要因であると考えられ (Briand et al. 2005)、本研究の飼育実験においても水温が高いほど、色素発達段階が早く進行することが認められた。西神田川河口では4月以降に水温が上昇しており (Fig. 4-1-2)、これにより色素発達段階の進行が促進されたものと考えられた。

シラスの最初の出現および出現量ピークは、湖口と湖奥の間で、およそ3ヶ月のずれが認められ、両地点の距離約12kmを移動するのに約3ヶ月要することが示唆された。湖口と湖奥では、全長、体重、色素発達段階には概ね違いは認められなかった。ただし、湖奥における標本数が少ないため、小さな差異を検出するに至らなかったことも考えられるものの、大きな差はないものと推察される。このことは、湖内の回遊時に、これらの外部形態が変化しないことを示している。湖内に進入した個体は、冬季の1月~3月に5~10℃の湖内水温に遭遇する (Fig.3-1-2)。飼育実験では、色素発達段階は5℃では飼育30日目でわずかに進行が見られただけで、ほとんど進行しないことがわかった。このことから、約3ヶ月をかけて湖内を回遊しても、湖口と湖奥で色素発達段階に違いが見られなかったことは妥当なものと考えられる。

#### 第7項 推定日齢から推察した湖内回遊期間とその矛盾

湖口における耳石半径は採集日が進むに伴って大きくなる傾向があった。3月採集群の耳石半径は11月採集群に比べて大きいものの、他の採集月間では有意な差はなく、耳石半径の採集日に伴う増加傾向は緩やかなものと推察される。先述したように、色素発達段階が採集日と正の相関を示し、接岸初期にはシラス期の若い個体が多く含まれるものと推察された。このことから、接岸初期の個体は色素発達段階が若く、その耳石半径も小さいものと考えられた。

湖口における推定日齢は採集日と無相関であり、採集月間で差は認められなかった。このことは、接岸時期が遅くなるほど色素発達段階の進行、および耳石半径の緩やかな増加が見られるものの、接岸時期によって推定日齢には違いがないことを示してい

る。同一月に採集された群の推定日齢には個体差があることに加えて、推定日齢とした耳石輪紋数には、観察できる輪紋数と実際の日齢との間でも誤差が生じる。Tsukamoto (1989)は、40 日間の飼育を行ったところ、その間に形成された耳石輪紋数の平均（標準偏差）と範囲は 38.6 (2.9) 本、32~44 本となっており、実際の日数と輪紋数には大きいときには 20%もの誤差が生じる。このことから、本来は接岸時期の遅い個体ほど日齢も高いが、耳石による推定日齢には誤差が大きいため、そのような傾向を検出できなかったことが考えられる。また、湖口に到達した時期の異なる個体は産卵場からの回遊過程で、水温などの異なる海洋環境を経験し、そのことが色素発達段階と耳石半径の差を生み出している可能性もある。今後、耳石輪幅の変化を用いてレプトセファルス期、変態期、およびシラス期を分け、それらの期間および耳石成長速度を接岸時期の異なる採集群ごとに詳細に調べる必要があるだろう。

湖奥における推定日齢および耳石半径は採集日が進むに伴って大きくなる傾向があり、5月における推定日齢および耳石半径は2月~4月に比べて大きかった。湖口と湖奥の両地点で稚魚の出現時期の重なる2月~4月において、その推定日齢は採集定点による違いは認められなかった。また、耳石径は定点間には有意な差が見られ、湖奥の耳石径が湖口に比べて小さい傾向にあることが分かった。ただし、2月~4月の各月では湖口と湖奥の間で違いは見られない。これらのことは、2月~4月において、湖口と湖奥にいるシラスの推定日齢は同程度であり、その間の移動にほとんど時間がかかっていないことを示している。このことは、湖口と湖奥の出現時期のずれから、湖内の回遊にはおよそ3ヶ月かかると推察されたことと一致しない。この矛盾の説明として2つの可能性が考えられる。ひとつは採集記録が実際の湖内の回遊を反映していない可能性(①)、もうひとつは耳石の推定日齢が実際の日齢ではない可能性(②)である。

①の採集記録が実際の湖内の回遊を反映していない可能性について考える。このことは、耳石の推定日齢が正しく、ほとんど時間をかけず湖口から湖奥まで到達しているが、採集記録がこれを把握できなかったことを意味する。採集調査は、05年1月から開始しており、湖口での出現が見られる04年11月~12月のデータが不足していること、調査回数も05年1~3月は週1回、それ以降月に1回と低頻度であり、十分とは言えない。しかしながら、調査頻度や開始時期が限定されている制約があるものの、そこで得られた情報が、実際の現象をまったく反映しないことは考えにくい。まず、第一に湖口での盛期は1月であり、耳石の推定日齢からの予測された通り、すぐに湖奥に到達するのであれば、1月の湖奥には多くの個体が出現したはずである。しかし、

湖奥において1月に計3回の調査を行ったが、1個体も採集されなかった。

次に、浜名湖の各地域で行われるシラス漁の漁獲統計により、湖口と湖奥における漁獲量の時系列変化を見た (Fig. 4-3-1)。ただし、漁獲統計では一日当たりの漁獲量 (g/day) を示し、出漁した隻数はわからないため、努力量による標準化はされていない。漁獲統計によると、湖口の新居と舞阪における漁獲は05年1月に盛期となっており、湖奥ほどその盛期は遅れ、気賀では2月、入出では3月であった。このことから、漁獲統計からも湖口から湖奥に向かうに従って、シラスの漁獲時期が遅れていたことが分かった。本研究で扱った西神田川河口は、最も湖奥に位置する河川の一つであり、かつ西神田川が注ぐ猪鼻湖は浜名湖とわずか幅70mほどで繋がり、シラスが加入するためのアプローチとしては良い位置にあるとは言えない。このことから、西神田川河口における採集記録で、シラスの出現量が湖口より3ヶ月遅れて4月に盛期を迎えたことは妥当であり、①の可能性は低いものと推察された。

②の可能性について考える。湖内へと進入したシラスは、冬季の1月~3月には5~10℃の湖内水温に遭遇する (Fig. 3-1-2)。飼育実験により、10℃以下において、耳石の成長は停滞することが確かめられた。このことから、湖内の回遊期間には、シラスの耳石成長は停止していた可能性は高いものと考えられる。すなわち、湖奥で採集された個体について、耳石輪紋数から推定された日齢は、実際の日齢を表していないものと考えられる。また、2~4月において湖奥の耳石径は湖口に比べて小さい傾向にあった。湖口の耳石径は接岸時期が進むのに従って緩やかに増加する傾向にある。早い接岸時期に浜名湖に進入した個体は、耳石成長を止め、数ヶ月を経て湖奥に到達する場合には、同じ時期に湖口に接岸した個体に比べて、湖奥の耳石径は小さいものと考えられ、これらのことはうまく説明される。さらに、湖奥の耳石径は2月~4月では変わらなかったが、5月には大きく成長していた。湖奥の水温は4月以降に上昇していた (Fig. 4-1-2)。飼育実験において高水温ほど耳石成長が良かったことから、水温の上昇の影響を受け、5月の個体のみ耳石成長したものと考えられる。以上のことから、湖口から湖奥 (西神田川河口) までの回遊にはおよそ3ヶ月を要しており、その期間中、冬季における浜名湖内の低水温がシラスの耳石成長を妨げているものと考えられた。

#### 第8項 生態研究への示唆

本研究の結果とウナギ属のシラスから推定した孵化時期の再評価 (McCleave 2008) は、シラスの時期に耳石成長が不連続になりうることを示唆した。アメリカウナギ、

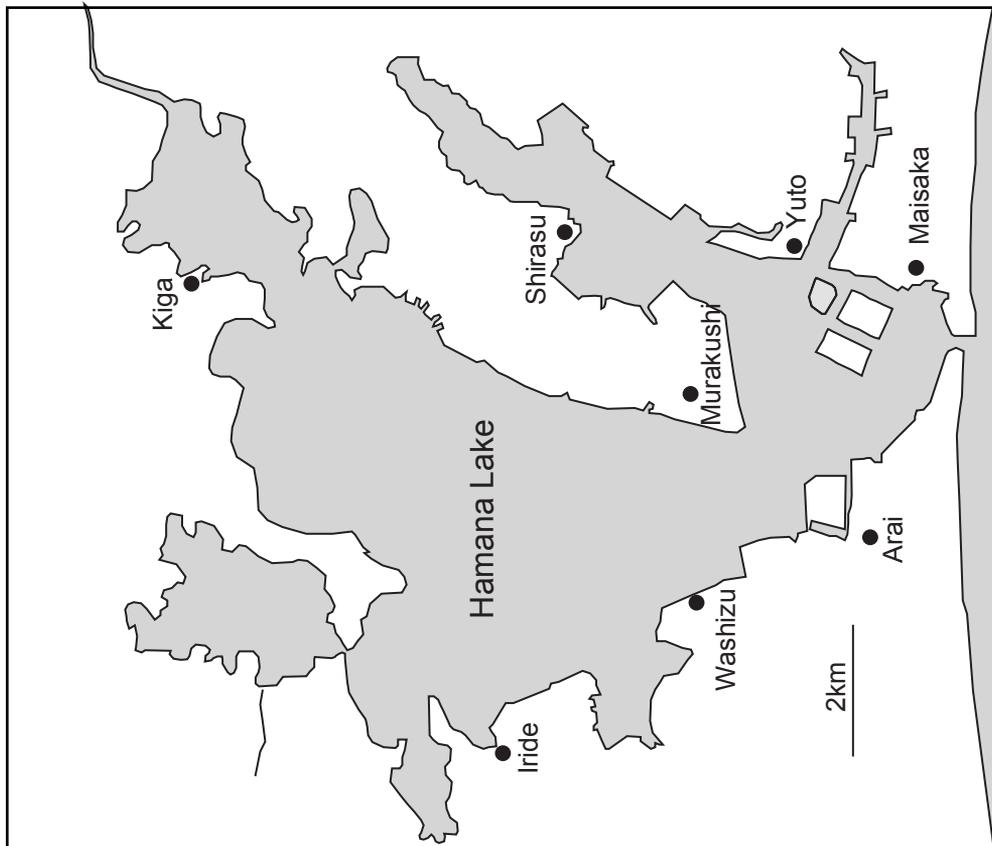
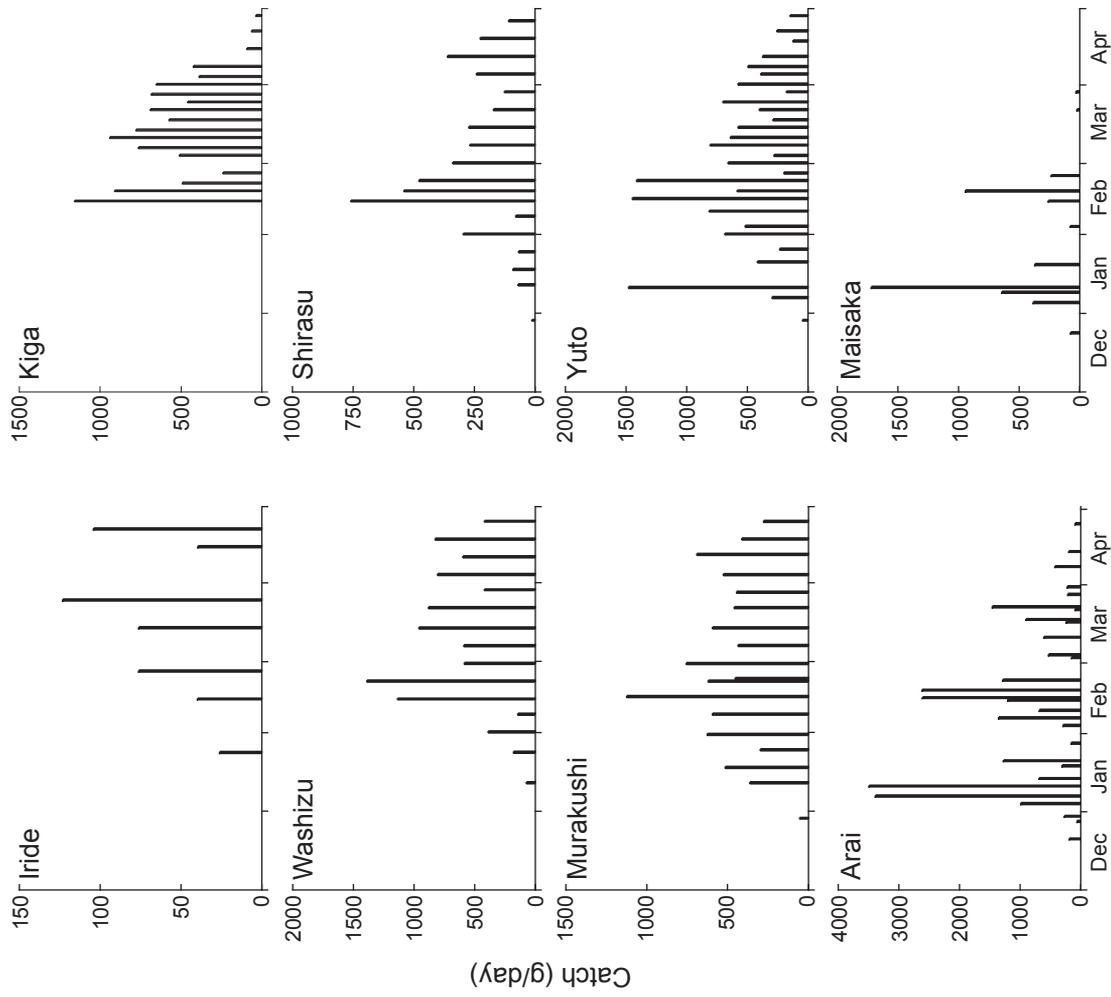


Fig. 4-3-1 Location of glass eel collection stations of the Hamana Fisheries cooperative association and time series fluctuations of catches (g/day) of glass eels in each station during December 2004 to April 2005.

ヨーロッパウナギ、ニホンウナギの温帯ウナギ 3 種において、シラスの耳石から日齢を算出し、採集日から逆算して得られる産卵時期は、レプトの採集調査から推定される産卵時期に比べて遅い（李 1999, Kuroki et al. 2008, McCleave 2008）。このことは、シラスの耳石で計数される輪紋数が総日齢よりも過小評価されていることを示唆している。耳石縁辺部における狭い間隔の輪紋を計数することが困難であるため、あるいは耳石の縁辺付近に、耳石成長の停止期間を含みうるチェックが存在するため、この過小評価がなされる可能性がある。

温帯ウナギの分布域で、高緯度へと加入するシラスは接岸回遊時に 10℃以下の水温に遭遇する。例えば、アメリカウナギのシラスは、0℃まで水温が下がるカナダの St. Jeen River (48° 46'N, 64° 26'W) にも加入する（Thibault et al. 2007）。Thibault et al. (2007) は黄ウナギの耳石成長がその低水温下で越冬する間に極めて制限されるかもしれないことを示唆しており、黄ウナギにおいても耳石成長の停止が起こるかもしれない。本研究では 10℃以下で耳石成長が停止することを示したが、人為的な飼育環境は不明瞭な耳石微細構造を形成させたりすることがあるため（Campana and Neilson 1985）、耳石輪紋形成の欠如もまた、人為的な飼育のために起きた可能性も捨てきれない。本研究の結果に従えば、10℃以下の水温となる所へ加入する場合、少なくともニホンウナギのシラスは耳石を停止させる可能性があり、また湖内で実際に耳石成長を停止させていることが示唆されたため、生態調査時の耳石の利用には細心の注意が必要である。