

第3節 江川遡上個体

第1項 調査地・物理環境

採集定点

調査地とした江川は、浜名湖本湖の北部に注ぐ、流程約 1km の準用河川である (Fig. 5-2-1 b)。両岸はコンクリート護岸され、一部では底固工が施されている。河口から 60m 上流には高さ 80cm のコンクリートの河口堰があり、湖から河川にかけての連続的な環境が遮断されている。河口から中流域にかけて、20m 間隔で 7 つの採集定点 (St. E-1 ~ St. E-7) を設定した (Fig. 5-1-1 b)。

環境観測

湖に接続する河口から河川中流域において、水温と塩分が季節、潮汐によりどのように変化するかを調べるため、3 ヶ月おきに定点観測を行った。観測定点は、採集定点 (St. E-1 ~ St. E-7) と同様とした。観測は 2007 年 8 月 ~ 2009 年 5 月に行った。観測時刻は、大潮の満潮時および干潮時とし、各観測定点において水深 10cm 刻みで水温と塩分を測定した。連続的な時系列データを得るため、2007 年 5 月 ~ 2009 年 9 月、St. E-4 に水温・塩分ロガー (Alec, Compact-CT) を設置し、10 分間隔の記録を行った。St. E-5 には 2007 年 7 月 ~ 2009 年 9 月、水温ロガー (Onset Computer Corporation, Stowaway TidbiT) を設置し、2 時間間隔の記録を行った。

季節および潮汐による水温・塩分の変動

St. E-1 ~ St. E-7 における水温・塩分プロファイルは、水温の季節変動と塩分の潮汐変動を示した (Fig. 5-3-1, Fig. 5-3-2)。観測定点内の水温の範囲は 5 月に 17 ~ 25°C、8 月に 24 ~ 32°C、11 月に 12 ~ 21°C、2 月に 7 ~ 12°C であり、明瞭な季節変動が見られた (Fig. 5-3-1)。春と夏 (5 月, 8 月) では河口の水温は、河川よりも高い傾向が見られた。秋と冬 (11 月, 2 月) では河口と河川の水温は同程度であった。塩分は、全期間を通じて、河口では 23 ~ 34、河川では 0 となっていた (Fig. 5-3-2)。湖の高塩分水は、河口から 60m の河口堰直下まで入り込み、それより上流には及んでいなかった。河口から河口堰までの間では、干満により、塩分が 0 ~ 34 の範囲で変動していた。

第2項 採集・標本処理・解析

採集・形態計測

St. E-2 では、下流に網口を広げた上流移動個体を採集する小型定置網 (幅 4.0m, 高さ 0.9m, 目合一辺 1mm, St. E-2-N_U) と、上流に網口を広げた下流移動個体を採集する小型定置網 (St. E-2-N_D) を設置した (Fig. 5-3-3 a)。小型定置網は昼間に設置し、

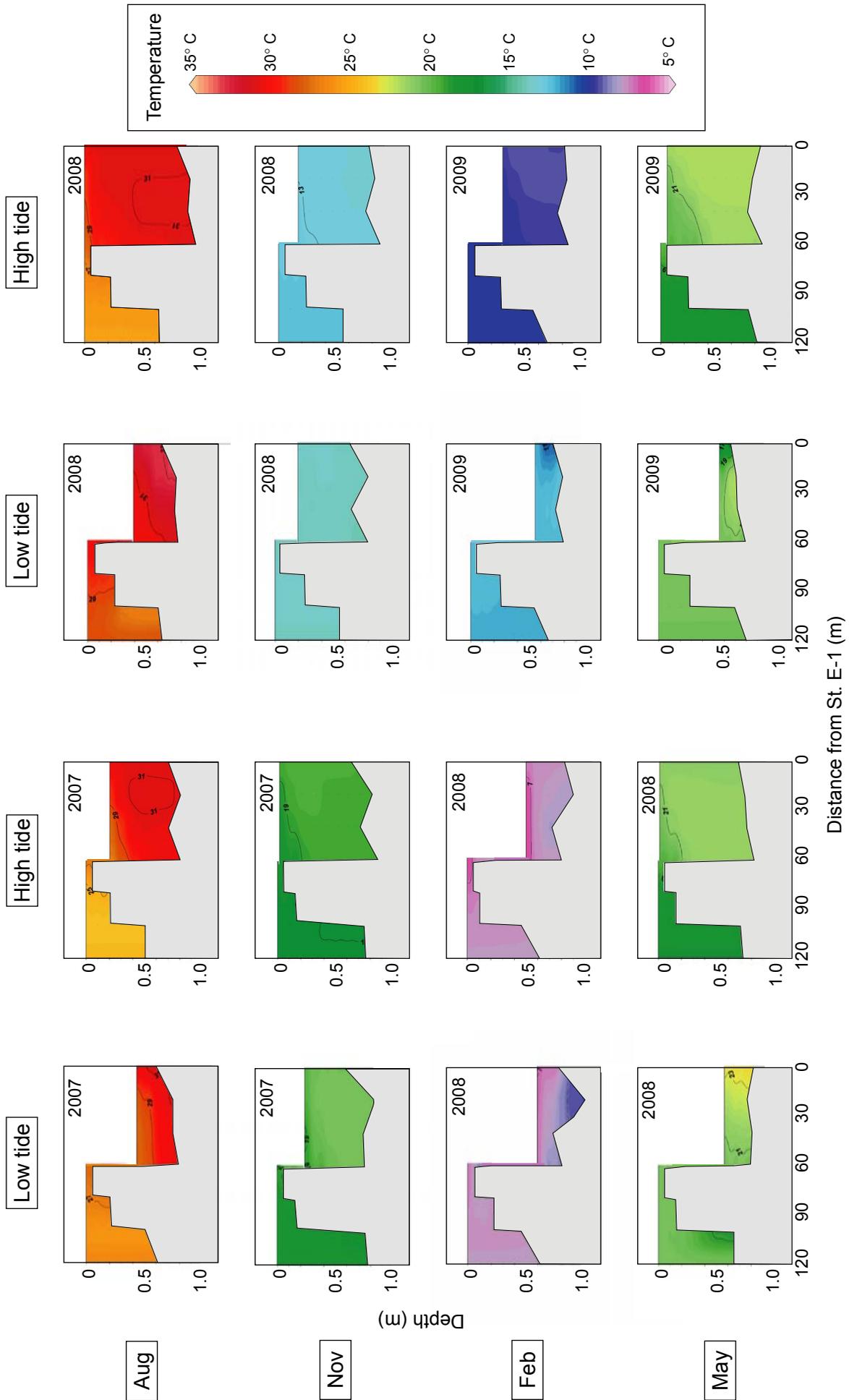


Fig. 5-3-1 Profiles of water temperature in the Egawa River in August, November, February and May during 2008 and 2009.

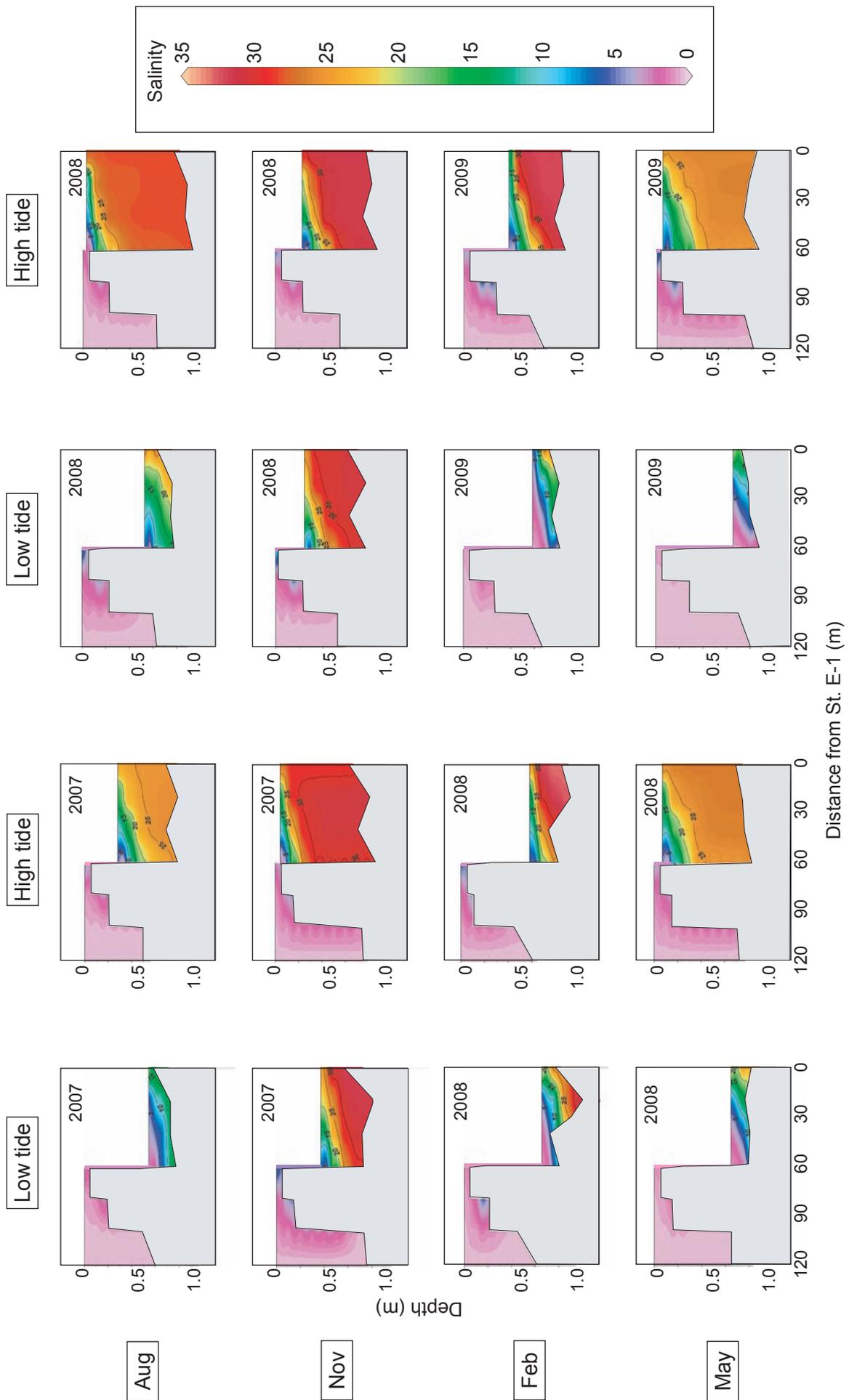


Fig. 5-3-2 Profiles of salinity in the Egawa River in August, November, February and May during 2008 and 2009.

(a)



(b)



Fig. 5-3-3 Photographs of (a) set-nets at St. E-2 and (b) an eel ramp at St. E-4 in the Egawa River.

24 時間後に採集物を回収した。調査期間は 2007 年 12 月～2009 年 9 月とし、1 月～6 月は週 1 回、それ以外は月 1 回の頻度で調査を実施した。0 年魚の出現は年をまたがっていたことから、10 月～翌年 9 月までを年度として扱い、例えば、2007 年 10 月～2008 年 9 月は 2007 年度とした。

St. E-1 から St. E-7 の 7 定点では、幅 250mm×高さ 100mm のタモ網を用いて、底質 1cm を掻くようにして曳網し、採集を行った。各定点では 0.25m² の採集を 4 回行い、1m² 当たりの個体数を調べた。調査期間は 2007 年 5 月～2009 年 9 月とし、原則として 4 月～6 月に 2 週に 1 回、それ以外では月 1 回の頻度で調査を実施した。ただし、2007 年 5 月～11 月では 2 月に 1 回とした。

St. E-4 では、登坂魚道 (Eel ramp, St. E-4-E_R) を設置し、採集調査を行った (Fig. 5-3-3 b)。魚道の終端にコレクターを仕掛け、24 時間ごとにコレクターに入った採集物を回収した。調査期間は 2007 年 5 月～2009 年 9 月とし、原則として 4 月～6 月は毎日、それ以外では月 4～8 回の調査を実施した。

小型定置網と登坂魚道を用いた採集では 1 日あたりの採集個体数を、タモ網を用いた採集では 1m² あたりの採集個体数を、CPUE として算出した。

定置網およびタモ網による調査では、同じ日に 1 定点で 30 個体以上があった場合は全ての個体数を計数した後、30 個体を無作為にサブサンプリングし、残りはその場に放流した。サブサンプリングした個体、および採集が 30 個体以下であった場合の全個体を東大水産実験所に持ち帰った。また、登坂魚道による調査では月に 31～67 個体をサブサンプリングした。

2007 年 12 月以降、オイゲノール (30ppm) で麻酔をした後、採集個体の全長、体重を計測し、色素発達段階の判別を行った。肥満度は、その個体が該当する色素発達段階の、対数変換した全長と体重の回帰直線 (Fig. 2-4-3, Table 2-4-1) から、その個体の残差をもとめ、これを残差の標準偏差で除して、算出した。漁獲による個体数密度の減少を極力抑えるため、各月各定点で 10～20 個体保存し、これ以外は形態計測後に採集地点へ再放流した。

解析

0 年魚全体について、全長、体重および色素発達段階が採集月、および採集定点の間で異なるかをそれぞれ Kruskal Wallis により調べた。群間で有意に異なる場合には Steel Dwass の多重比較を行った。次に、月ごとに全長、体重および色素発達段階が定点間で異なるかを調べるため、全長と体重については、2 群間比較では t-test, 3 群以上の間での比較では ANOVA を行った。3 群以上の群間で有意に異なった場合には

Bonferroni 補正した t-test による多重比較を行った。色素発達段階について、2 群間の比較では Mann Whitney U-test, 3 群以上の間の比較では Kruskal Wallis を行った。3 群以上の群間で有意に異なった場合には Steel Dwass の多重比較を行った。なお、月ごとに分けて比較をする際、各定点のサンプルサイズが小さくなることから、St. E-4 の下流側 (St. E-2~St. E-4) と上流側 (St. E-5~St. E-7) はまとめて解析に供した。

肥満度が採集月の間で異なるかを調べるため、ANOVA を行った。同じ採集月において、肥満度が定点間で異なるかを調べるため、2 群間では t-test, 3 群以上の間では ANOVA を行った後、群間で有意に異なる場合には Bonferroni 補正した t-test による多重比較を行った。

全ての解析の有意水準は 5%とした。また、4 個体以下の群はサンプルサイズが小さいことから、群間比較の解析から除外した。

第3項 年齢

採集調査の結果、計 7013 個体のウナギが採集され、この内 2352 個体について形態計測を行った。今川の個体を用いて構築した、全長と採集月から年齢を推定する判別分析を用いたところ(前節第3項), 2349 個体が 0 年魚と判別された。採集個体の 99.9% が 0 年魚であったため、形態計測をせずに放流した個体についても、0 年魚として扱うこととした。

第4項 出現時期

St. E-2 に双方向の定置網を設置し、0 年魚の出入りを調べたところ、2007 年度では、上流移動の個体は 12 月から 6 月にかけて出現し、そのピークは 2 月であり、下流移動の個体は 12 月から 7 月にかけて出現し、そのピークは 4 月であった。(Fig. 5-3-4)。2008 年度では、上流移動の個体は 12 月から 8 月にかけて出現し、そのピークは 3 月であり、下流移動の個体は 12 月から 6 月にかけて出現し、そのピークは 3 月であった (Fig. 5-3-4)。2007 年度では両者の CPUE に違いはなかったが (Wilcoxon, $p>0.05$), 2008 年度では下流移動の CPUE は上流移動に比べて有意に大きかった (Wilcoxon, $p<0.001$)。

St. E-1 から St. E-7 の 7 定点においてタモ網による採集調査を行ったところ、2007 年 5 月上旬の河口堰直下の St. E-4 において、0 年魚が 350 個体/m² の高密度で集まる様子が認められた (Fig. 5-3-5)。2007 年度では、0 年魚の出現は 2 月から 7 月にかけて見られたが、全期間を通して CPUE は低く、St. E-4 に高密度で集まる様子は認められなかった (Fig. 5-3-5)。2008 年度では、0 年魚の出現は 12 月から 7 月にかけて見られた。St. E-2~ St. E-4 における CPUE は 2 月から 4 月にかけて増加する傾向にあ

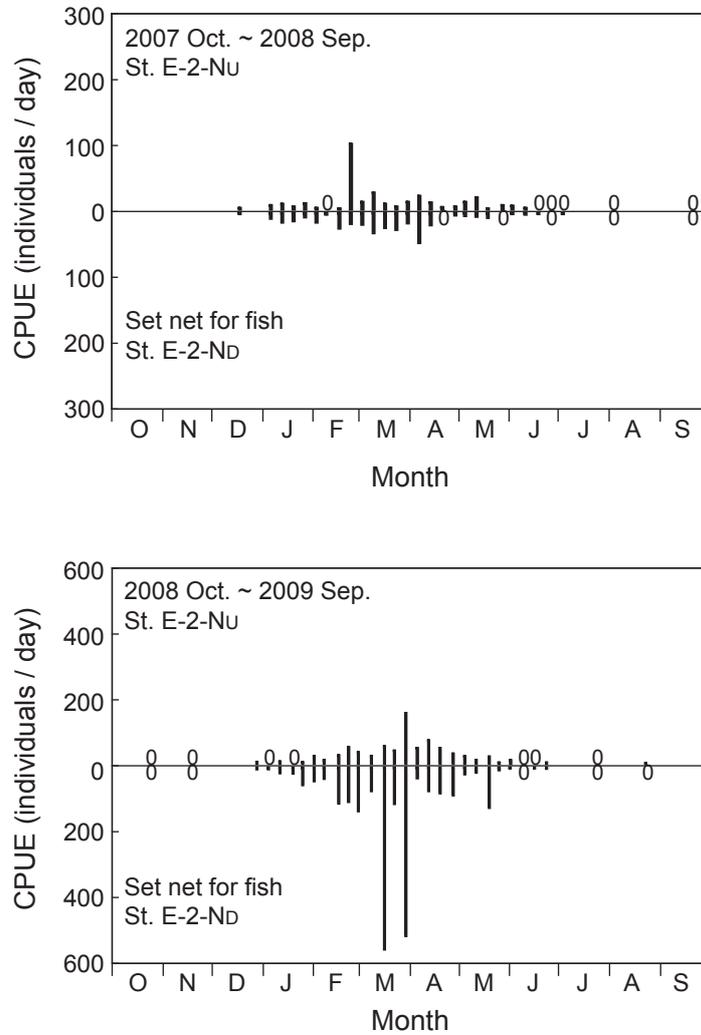


Fig. 5-3-4 Seasonal change of CPUE of 0-age eels at St. E-2-Nu (Set net for fish moving upstream) and St. E-2-Nd (Set net for fish moving upstream) in the Egawa River during 2007~2009.

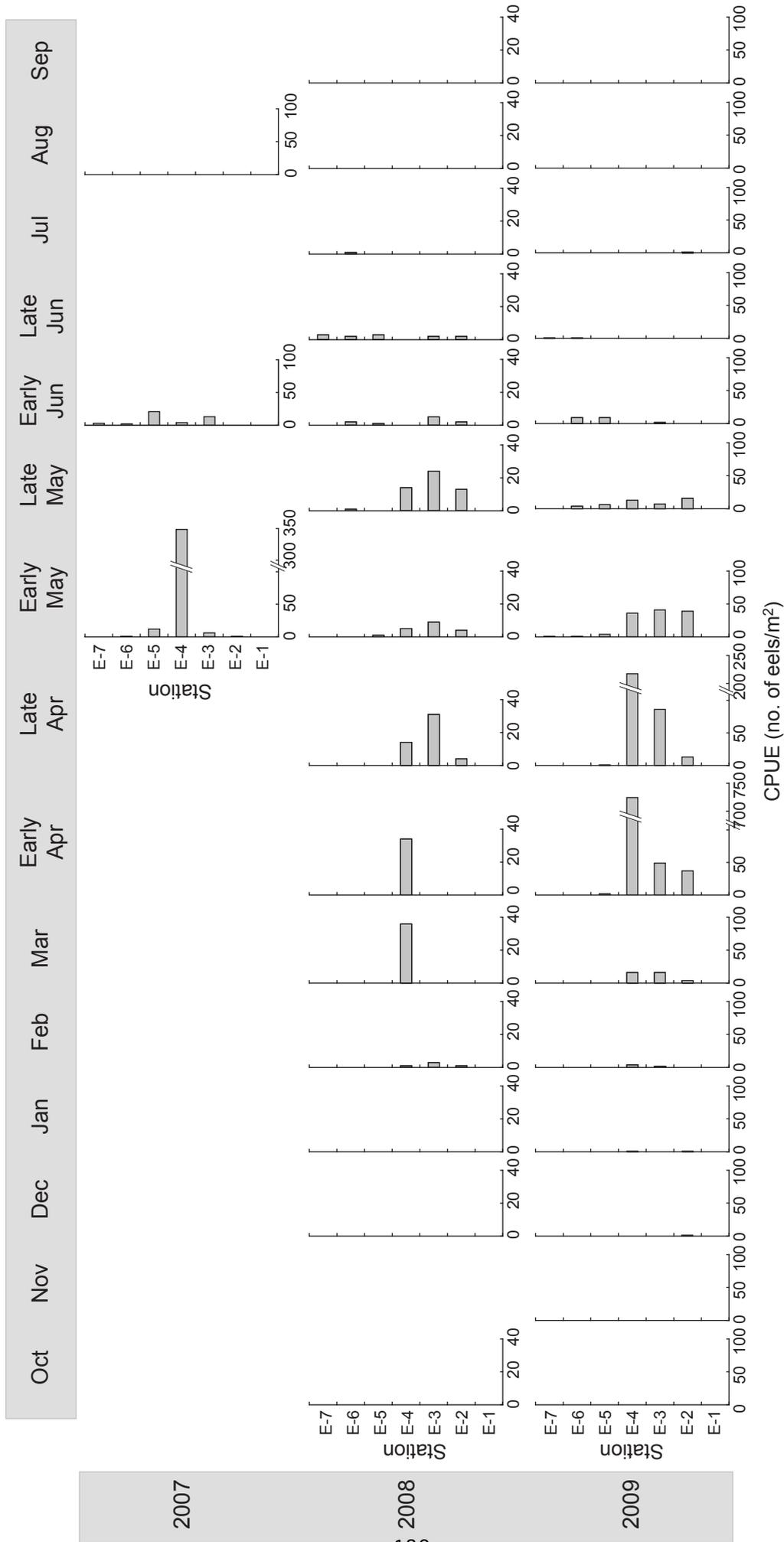


Fig. 5-3-5 Seasonal change of CPUE of 0 age eels caught by a dip net at each station of the Egawa River during 2007 to 2009.

り、4月上旬と下旬には St. E-4 で 730 個体/m² および 210 個体/m² の高密度で集まる様子が認められた (Fig. 5-3-5)。これらのことから、河口堰により遡河が妨げられ、4月から5月には河口堰直下に0年魚が集まるものと推察された。

St. E-4 において、登坂魚道を用いた採集調査を行ったところ、St. E-2 での定置網、および St. E-4 より下流でのタモ網による採集に比べて、0年魚の出現時期は遅れる傾向が見られた (Fig. 5-3-6)。調査を開始した2007年5月にはすでに0年魚は出現しており、6月まで出現が見られた。2007年度では、0年魚は4月から7月にかけて出現し、そのピークは5月17日であり、2008年度では、2月から7月にかけて出現し、そのピークは5月31日であった。このことから、登坂魚道における淡水への遡上は5月をピークとしており、一定期間、河口に滞留した後、遡河するものと推察された。

第5項 登坂魚道

登坂魚道において遡上個体が発見される4月～6月において、遡上量と環境要因との関係を調べた。月齢および登坂魚道直下 (St. E-4) の水温が遡上量と関係するかを調べるため、局所加重回帰曲線を求めた。また、登坂魚道直下における前日からの水温差、流れ込む水と St. E-4 との水温差、および降雨量が遡上量と相関するかを調べた。水温データには1日の平均値を用いた。

遡上量と環境要因 (月齢、水温、降雨量) との関係について調べたところ (Fig. 5-3-7)、遡上量は月齢、水温と弱い関係は見られるものの、明瞭な影響を与える要因は検出されなかった (Fig. 5-3-8)。2008年では月齢との関係は見られなかったが、2007年では月齢8日付近、2009年では月齢10日付近に遡上量はわずかに高い傾向が見られた (Fig. 5-3-8)。登坂魚道直下の水温 (St. E-4) と遡上量の関係を調べたところ、いずれの年でも23℃以上で減少傾向が見られた (Fig. 5-3-8)。遡上量は登坂魚道直下 (St. E-4) での前日からの水温差、上流から流入する水と登坂魚道直下との水温差および降雨量と有意な相関を示さなかった (相関係数の検定、いずれも $p > 0.05$)。

第6項 全長・体重・色素発達段階

0年魚 (N=2349) の全長と体重の範囲 (平均±標準偏差) は 49.8–103.7mm (58.9±4.1), 0.055–1.166g (0.135±0.059) であり、V_A～VII のすべての色素発達段階が見られた (Fig. 5-3-9, Table 5-3-1, 5-3-2, 5-3-3)。

0年魚の全長、体重、色素発達段階はいずれも、採集月間で有意な違いが認められた (Kruskal Wallis, いずれも $p < 0.001$, Fig. 5-3-10)。全長は、12月から4月において採集月間で有意な違いはなかったが (Steel Dwass, $p > 0.05$)、5月ではそれ以前の月に比べて有意に大きく (Steel Dwass, $p < 0.05$)、6月と7月では5月に比べて有意に大き

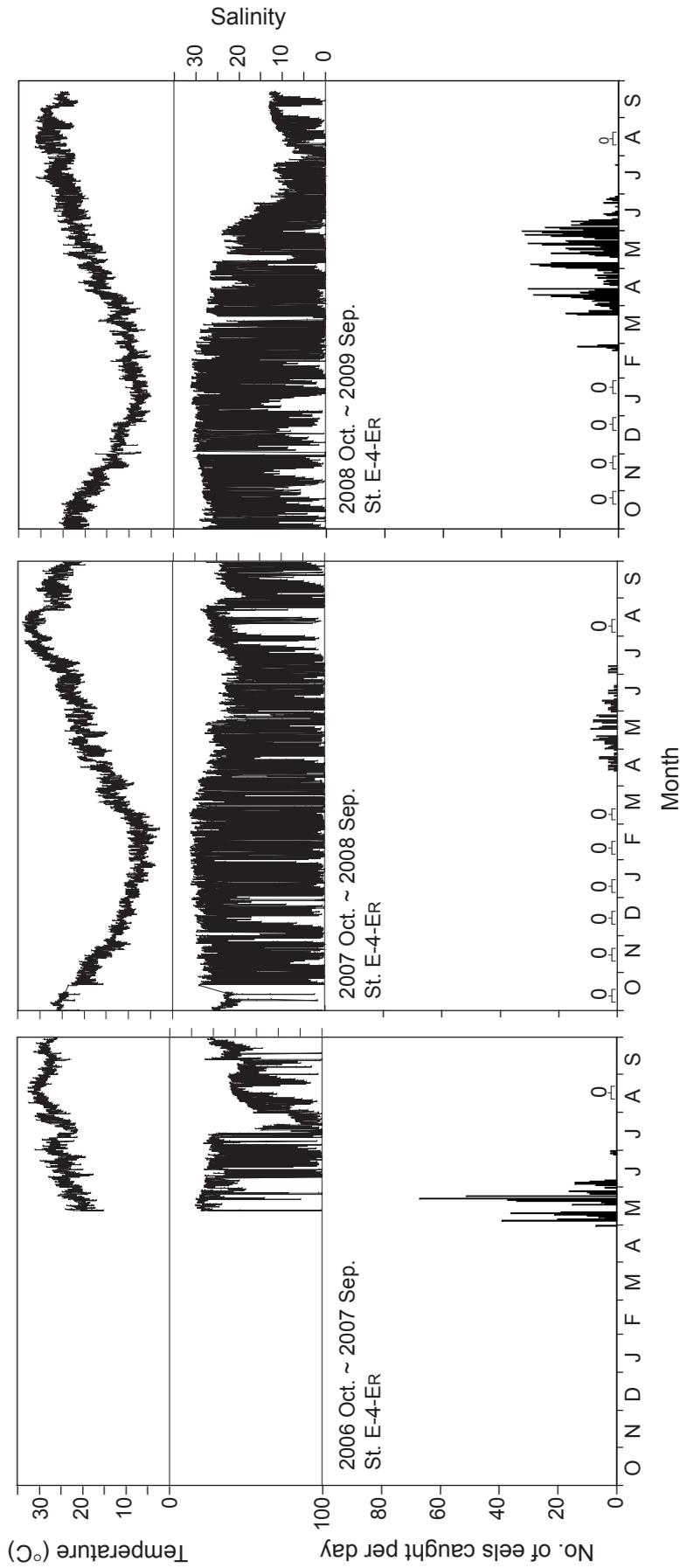


Fig. 5-3-6 Seasonal change of the number of 0-age eels caught by the eel ramp, temperature and salinity at St. E-4 in the Egawa River during 2006~2009.

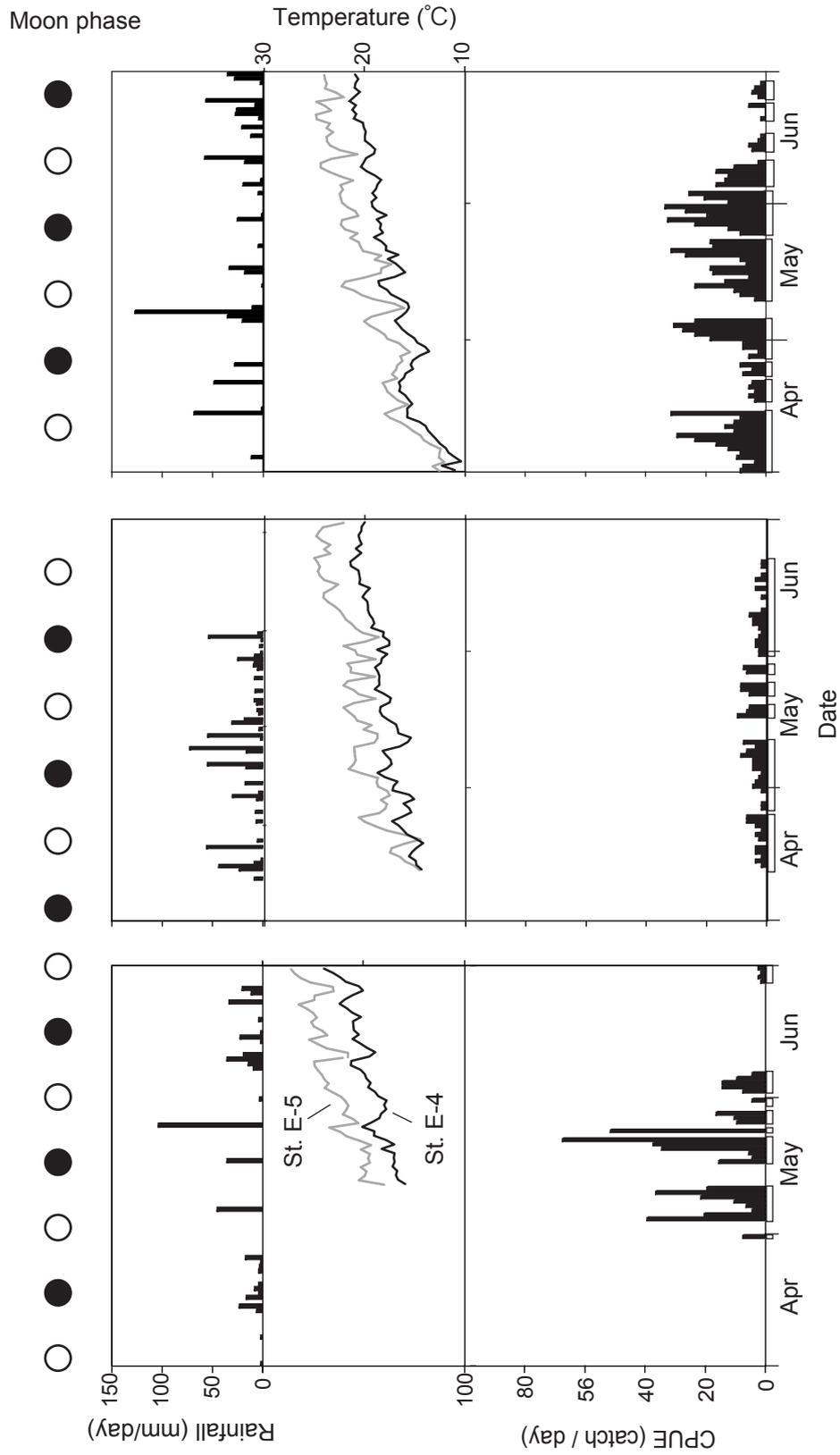


Fig. 5-3-7 CPUE (catch / day) of 0-age eels in the eel ramp, temperature at St. E-4 and St. E-5, and rainfall in the Egawa River during April to June in 2007, 2008 and 2009. moon phase is shown by white (full moon) and black (new moon) circles. Sampling time are shown by open rectangle below the x-axis in the bottom panels.

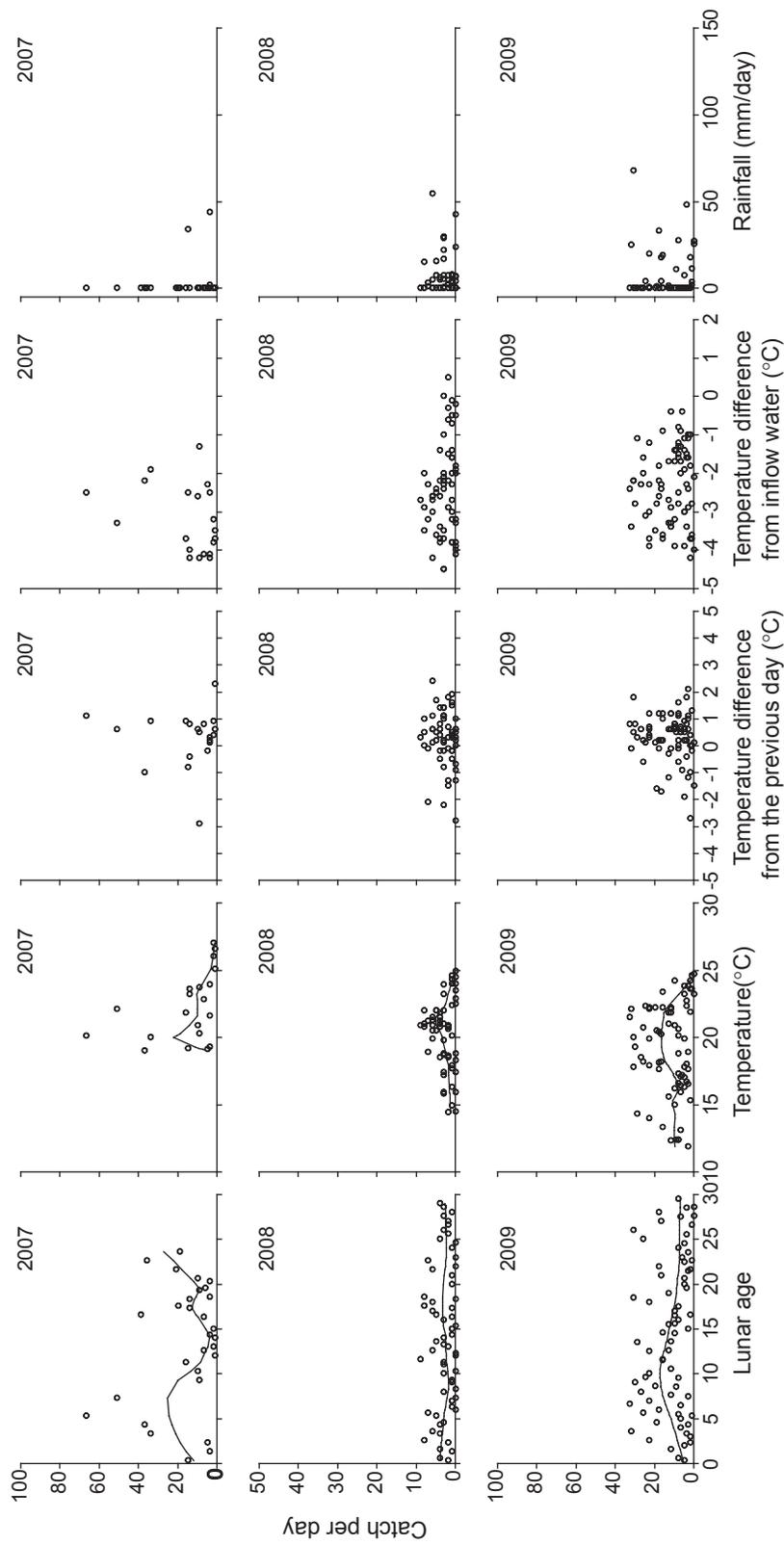


Fig. 5-3-8 Relationship between catch in the eel ramp and the environmental factors of lunar age, temperature at St. E-4, temperature difference from the previous day at St. E-4, temperature difference at St. E-4 from inflow water (St. E-5) and rainfall during April to Jun in 2007, 2008 and 2009.

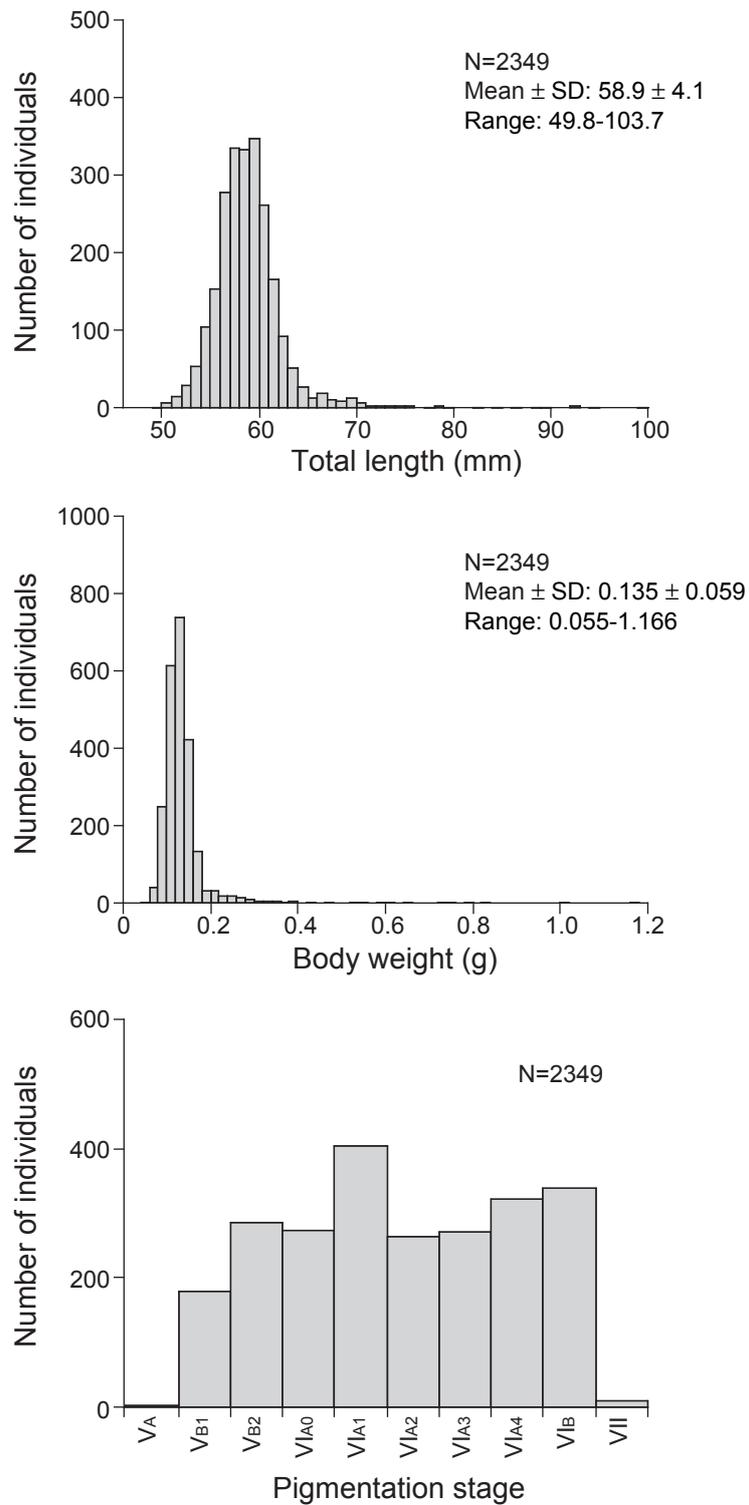


Fig. 5-3-9 Frequency distribution of total length, body weight and pigmentation stage of 0-age eels collected in the Egawa River during May 2007 to September 2009.

Table 5-3-1 Total length (mm) of 0-age eels in each month at each station of the Egawa River.

	St. E-2-Nu			St. E-2-No			St. E-3			St. E-4					
	N	Mean ± SD	Range	N	Mean ± SD	Range	N	Mean ± SD	Range	N	Mean ± SD	Range			
Oct															
Nov															
Dec	7	56.6 ± 2.2	54.0 - 60.3	5	56.8 ± 2.1	54.5 - 59.7	1	61.5							
Jan	39	58.4 ± 2.1	56.2 - 63.3	91	57.9 ± 2.1	52.2 - 64.2	1	58.1							
Feb	144	58.7 ± 2.1	52.2 - 65.7	202	58.2 ± 2.1	52.2 - 65.7	1	55.5		1	58.7				
Mar	165	58.6 ± 2.6	51.0 - 64.6	229	58.5 ± 2.4	51.7 - 64.8	4	58.6 ± 2.7	55.8 - 62.2	5	59.0 ± 1.8	57.5 - 61.7	6	58.3 ± 6.2	54.3 - 63
Apr	148	58.0 ± 2.8	50.1 - 66.0	147	58.8 ± 2.4	50.9 - 63.7	46	58.4 ± 2.0	54.7 - 63.2	16	55.9 ± 2.9	52.3 - 59.8	25	58.2 ± 3.0	53.6 - 63.2
May	87	58.8 ± 4.3	50.0 - 75.5	81	58.8 ± 3.6	51.6 - 77.7	62	59.9 ± 4.2	52.7 - 74.4	91	58.1 ± 2.8	49.8 - 64.5	91	57.4 ± 2.6	51.3 - 62.6
Jun	15	63.6 ± 6.4	55.8 - 79.0	4	59.4 ± 9.3	56.5 - 78.7	4	84.3 ± 20.0	59.7 - 100.2	66	59.9 ± 3.8	52.7 - 71.0	61	60.2 ± 5.3	51.2 - 89.8
Jul				1	92.0		2	89.7 ± 19.8	75.7 - 103.7	9	60.6 ± 5.7	52.5 - 68.8			
Aug															
Sep															
Total	605	58.5 ± 3.1	50.0 - 79.0	760	58.5 ± 3.6	50.9 - 79.0	121	60.5 ± 7.6	52.7 - 103.7	187	58.7 ± 3.5	49.8 - 71.0	184	58.5 ± 4.0	51.3 - 84.0

	St. E4 - ER			St. E-5			St. E-6			St. E-7			Total		
	N	Mean ± SD	Range	N	Mean ± SD	Range	N	Mean ± SD	Range	N	Mean ± SD	Range	N	Mean ± SD	Range
Oct															
Nov															
Dec													13	57.1 ± 2.4	- 54.0 - 61.5
Jan													132	57.9 ± 2.1	- 52.2 - 64.2
Feb	37	59.2 ± 2.3	55.2 - 64.1										395	58.5 ± 2.1	- 52.2 - 65.7
Mar	54	57.8 ± 2.9	51.7 - 63.4										493	58.4 ± 2.6	- 51.0 - 64.8
Apr	102	57.9 ± 2.4	52.8 - 62.5	3	57.1 ± 2.8	54.0 - 59.2							628	58.1 ± 2.6	- 49.8 - 66.0
May	163	59.4 ± 4.4	51.2 - 89.8	11	57.4 ± 2.1	52.5 - 59.3	6	61.5 ± 4.3	56.3 - 69.3	1	62.7		538	59.4 ± 4.3	- 50.0 - 89.8
Jun	74	62.7 ± 8.2	52.3 - 103.2	13	59.6 ± 2.0	56.6 - 62.9	14	62.8 ± 7.8	54.8 - 86.0	4	67.9 ± 3.1	63.2 - 69.7	137	63.4 ± 8.6	- 52.3 - 103.2
Jul	9	72.1 ± 12.4	58.7 - 92.5				1	66.2					13	75.9 ± 14.4	- 58.7 - 103.7
Aug															
Sep															
Total	439	59.6 ± 5.9	51.2 - 103.2	27	58.4 ± 2.4	52.5 - 62.9	21	62.6 ± 6.7	54.8 - 86.0	5	66.8 ± 3.6	62.7 - 69.7			

Table 5-3-2 Body weight (g) of 0-age eels in each month at each station in the Egawa River.

Month	St. E-2-Nu			St. E-2-Nb			St. E-2			St. E-3			St. E-4		
	N	Mean \pm SD	Range	N	Mean \pm SD	Range	N	Mean \pm SD	Range	N	Mean \pm SD	Range	N	Mean \pm SD	Range
Oct															
Nov															
Dec	7	0.130 \pm 0.012	0.115 - 0.148	5	0.126 \pm 0.016	0.108 - 0.149	1	0.152							
Jan	39	0.137 \pm 0.018	0.090 - 0.182	91	0.133 \pm 0.017	0.093 - 0.173	1	0.124					1	0.147	
Feb	144	0.136 \pm 0.020	0.088 - 0.199	202	0.131 \pm 0.018	0.090 - 0.185	1	0.109					5	0.133 \pm 0.021	0.107 - 0.166
Mar	165	0.130 \pm 0.022	0.082 - 0.201	229	0.128 \pm 0.020	0.072 - 0.182	4	0.134 \pm 0.020	0.111 - 0.160	16	0.107 \pm 0.020	0.080 - 0.147	25	0.118 \pm 0.022	0.081 - 0.162
Apr	148	0.121 \pm 0.020	0.061 - 0.175	147	0.126 \pm 0.021	0.063 - 0.264	46	0.126 \pm 0.021	0.081 - 0.182	91	0.125 \pm 0.026	0.077 - 0.219	91	0.111 \pm 0.019	0.068 - 0.156
May	87	0.130 \pm 0.061	0.055 - 0.384	81	0.126 \pm 0.047	0.064 - 0.389	61	0.147 \pm 0.058	0.062 - 0.385	66	0.149 \pm 0.050	0.082 - 0.299	61	0.146 \pm 0.075	0.067 - 0.588
Jun	15	0.194 \pm 0.101	0.105 - 0.472	4	0.301 \pm 0.175	0.096 - 0.520	4	0.622 \pm 0.398	0.108 - 1.015	9	0.158 \pm 0.075	0.081 - 0.284			
Jul				1	0.731		2	0.766 \pm 0.566	0.366 - 1.166						
Aug															
Sep							120								
Total	605	0.131 \pm 0.035	0.055 - 0.472	760	0.130 \pm 0.036	0.063 - 0.731	120	0.164 \pm 0.150	0.062 - 1.166	187	0.134 \pm 0.041	0.077 - 0.299	184	0.124 \pm 0.049	0.067 - 0.588
Month	St. E-4-ER			St. E-5			St. E-6			St. E-7			Total		
	N	Mean \pm SD	Range	N	Mean \pm SD	Range	N	Mean \pm SD	Range	N	Mean \pm SD	Range	N	Mean \pm SD	Range
Oct															
Nov															
Dec													13	0.130 \pm 0.014	0.108 - 0.152
Jan													132	0.134 \pm 0.018	0.090 - 0.182
Feb	37	0.141 \pm 0.019	0.103 - 0.183										395	0.134 \pm 0.019	0.088 - 0.199
Mar	54	0.121 \pm 0.022	0.072 - 0.162										493	0.127 \pm 0.021	0.072 - 0.201
Apr	102	0.118 \pm 0.022	0.078 - 0.178	3	0.109 \pm 0.012	0.102 - 0.123							628	0.121 \pm 0.022	0.061 - 0.264
May	163	0.138 \pm 0.055	0.061 - 0.432	11	0.114 \pm 0.018	0.084 - 0.144	6	0.156 \pm 0.069	0.086 - 0.279	1	0.158		537	0.138 \pm 0.057	0.055 - 0.588
Jun	74	0.173 \pm 0.121	0.064 - 0.785	13	0.129 \pm 0.032	0.073 - 0.194	14	0.186 \pm 0.118	0.079 - 0.542	4	0.275 \pm 0.057	0.204 - 0.340	137	0.191 \pm 0.147	0.064 - 1.015
Jul	9	0.331 \pm 0.195	0.154 - 0.658				1	0.222					13	0.420 \pm 0.299	0.154 - 1.166
Aug															
Sep															
Total	439	0.141 \pm 0.074	0.061 - 0.785	27	0.121	0.026 \pm 0.093	-0.194	21	0.179 \pm 0.103	0.079 - 0.054	5	0.251 \pm 0.072	0.158 - 0.340		

Table 5-3-3 Monthly composition of pigmentation stages of 0-age eels caught at each station of the Egawa River.

St. E-2 - Nu										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec		3	4							
Jan		9	15	10	5					
Feb		34	47	32	19	11	1			
Mar		24	41	45	40	11	4			
Apr		5	11	16	53	33	25	4	1	
May		3		2	6	11	26	16	22	1
Jun					2	1			11	1
Jul										
Aug										
Sep										
Total		78	118	105	125	67	56	20	34	2

St. E-2 - Nd										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec		2	2	1						
Jan	1	24	23	22	11	9	1			
Feb		21	41	57	81	24	5			
Mar		7	12	20	49	30	24	4	1	
Apr			1	2	8	14	20	21	15	
May								1	3	
Jun										1
Jul										
Aug										
Sep										
Total	1	54	79	102	149	77	50	26	19	1

St. E-2										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec		1								
Jan										
Feb			1							
Mar				1	3					
Apr				1	7	8	11	11	3	
May						1	6	25	30	
Jun								1	1	2
Jul									1	1
Aug										
Sep										
Total		1	2	2	10	9	17	37	35	3

St. E-3										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec										
Jan										
Feb			2	1	1	1				
Mar		1		1	8	3	3			
Apr					9	15	32	28	7	
May					1	1	4	22	38	
Jun							2	2	5	
Jul										
Aug										
Sep										
Total		1	2	2	19	20	41	52	50	

St. E-4										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec					1					
Jan					1	4	1			
Feb			1		12	3	8	1		
Mar					3	19	34	28	7	
Apr						1	3	27	30	
May										
Jun										
Jul										
Aug										
Sep										
Total			1	0	17	27	46	56	37	

Table 5-3-3—Extended

St. E-4 -ER										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec										
Jan										
Feb		1	12	6	9	7	2			
Mar		2	3	6	24	15	4			
Apr			1	2	17	25	29	27	1	
May					3	4	16	72	68	
Jun						1	2	18	51	2
Jul								1	7	1
Aug										
Sep										
Total		3	16	14	53	52	53	118	127	3

St. E5										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec										
Jan										
Feb										
Mar										
Apr							3			
May							6	5		
Jun							2	11		
Jul										
Aug										
Sep										
Total							11	16		

St. E6										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec										
Jan										
Feb										
Mar										
Apr										
May								2	4	
Jun								1	12	1
Jul									1	
Aug										
Sep										
Total								3	17	1

St. E7										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec										
Jan										
Feb										
Mar										
Apr										
May								1		
Jun									4	
Jul										
Aug										
Sep										
Total								1	4	

All stations										
	VA	VB1	VB2	VIA0	VIA1	VIA2	VIA3	VIA4	VIb	VII
Oct										
Nov										
Dec		6	6	1	1					
Jan	1	33	39	32	17	13	2			
Feb		56	104	96	122	46	16	1		
Mar		34	56	73	127	78	69	32	8	
Apr		5	13	21	94	96	123	118	57	
May		3		2	10	17	58	143	165	1
Jun					2	2	6	33	80	7
Jul								1	9	2
Aug										
Sep										
Total	1	137	218	225	373	252	274	328	319	10

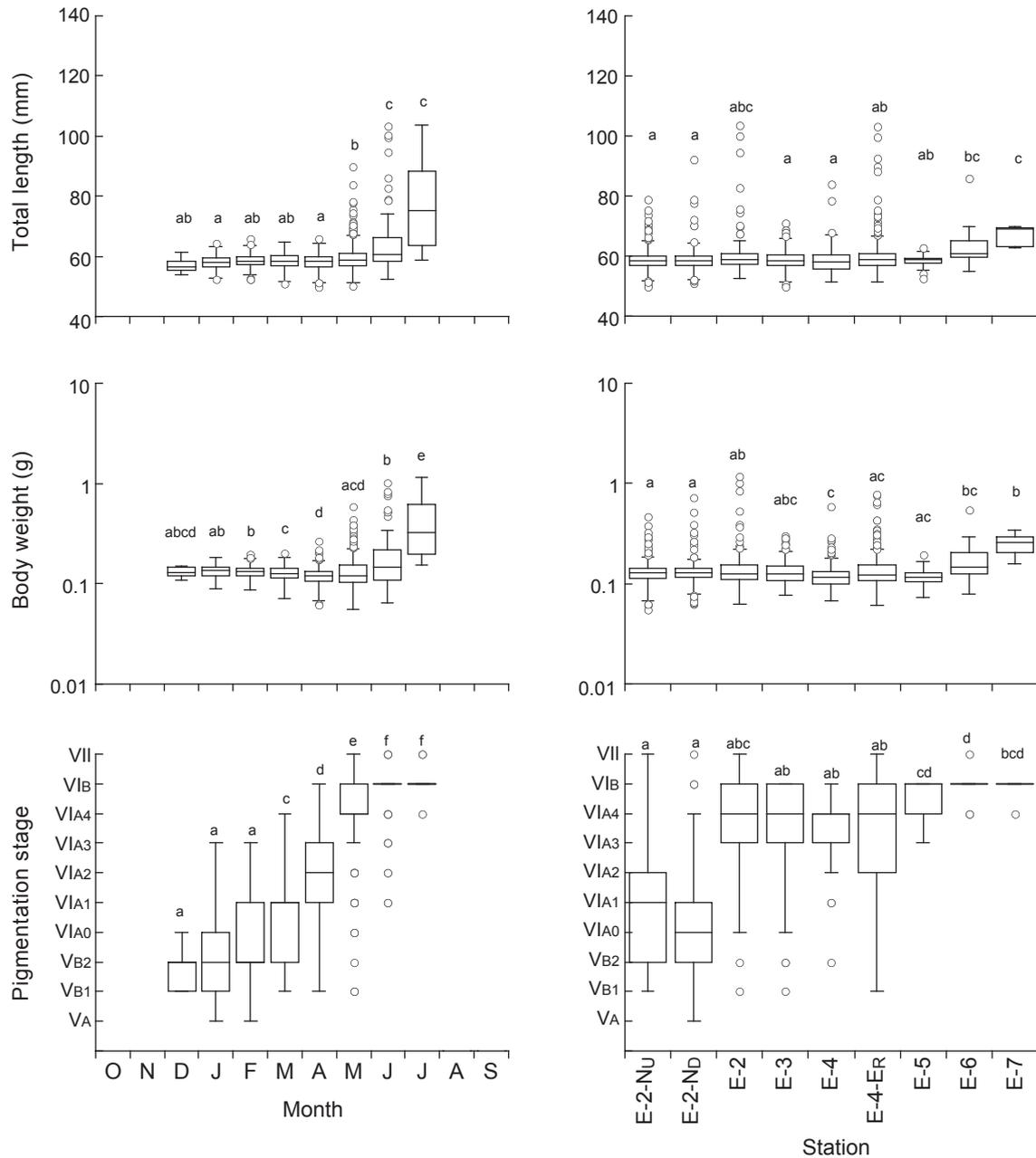


Fig. 5-3-10 Boxplots of total length (mm), body weight (g) and pigmentation stage of 0-age eels caught in each month and station at the Egawa River during Dec 2007 to Sep 2009. Body weights were plotted on a log scale. The box and band indicate the middle 50 % and median, respectively. Whiskers in pigmentation stage indicate the maximum and minimum datum within a 1.5 interquartile range. Open circles indicate outliers. Bars with different lower case letters are significantly different (Steel Dwass, P < 0.05).

かった (Steel Dwass, $p < 0.05$, Fig. 5-3-10)。体重は、12月から2月において採集月間で違いはなかったが (Steel Dwass, $p > 0.05$)、3月と4月では、いずれも前月に比べて有意に小さく (Steel Dwass, $p < 0.05$)、5月以降に増加し、6月と7月ではいずれも前月に比べて有意に大きかった (Steel Dwass, $p < 0.05$, Fig. 5-3-10)。色素発達段階は、12月から2月において採集月間で有意な違いはなかったが (Steel Dwass, $p > 0.05$)、3月から6月では、いずれも前月に比べて有意に進んでいた (Steel Dwass, $p < 0.05$, Fig. 5-3-10)。これらのことから、4月以前では0年魚の全長は変化せず、その体重は減少傾向を示し、いずれも5月以降に成長することがわかった。一方、色素発達段階は2月から6月にかけて進行させることがわかった。

0年魚の全長、体重、色素発達段階はいずれも、定点間で有意に異なっていた (Kruskal Wallis, いずれも $p < 0.001$, Fig. 5-3-10)。全長と体重は、St. E-6とSt. E-7ではそれより下流のいくつかの定点に比べて有意に大きい傾向が見られた (Steel Dwass, $p < 0.05$, Fig. 5-3-10)。河口の定置網 (St. E-2- N_U , St. E-2- N_D) における色素発達段階の上下四分位の範囲は $V_{B1} \sim VI_{A2}$ 、St. E-2~St. E-4では $VI_{A3} \sim VI_B$ であり、登坂魚道では $VI_{A2} \sim VI_B$ であった (Fig. 5-3-10)。St. E-5より上流の淡水域では $VI_{A3} \sim VII$ であり、下流の定点に比べて有意に色素発達段階が進行している傾向が見られた (Steel Dwass, $p < 0.05$, Fig. 5-3-10)。このことから、今川と同様、0年魚は体サイズの成長と色素発達段階の進行とともに、上流へと移動しており、 VI_{A3} 以降のクロコが主に淡水域へ進入していることがわかった。

1月~6月の各月において、全長、体重、色素発達段階と採集定点との関係を調べたところ、全長、体重、色素発達段階はいずれも、採集月により定点間の傾向は異なった (Fig. 5-3-11)。全長には、3月と4月において定点間の有意な違いが認められたが (t-test, $p < 0.05$)、一定の傾向は見られなかった (Fig. 5-3-11)。また、それ以外の月では定点間で有意な違いは見られず (t-test or ANOVA, $p > 0.05$)、概ね定点間で違いはないことが示唆された。体重は2月から4月の各月において、定点間で有意な違いは認められたものの (Multiple t-tests with Bonferroni correction, $p < 0.05$)、一定の傾向は認められなかった (Fig. 5-3-11)。5月と6月では、St. E-2~St. E-4の体重は、他の定点に比べて高い傾向にあった。色素発達段階は、2月から5月の各月において、定点間で有意な違いが見られた (Kruskal Wallis, いずれも $p < 0.05$, Fig. 5-3-11)。河口における定置網 (N_U , N_D) における色素発達段階はそれより上流の定点よりも未発達であった (Steel Dwass, $p < 0.05$)。

第7項 色素発達段階ごとの全長・体重・肥満度

同じ色素発達段階であっても、採集月によってその全長、体重、肥満度が異なるかを調べたところ、全長は VI_{A0} と VI_{A3} において採集月間で有意に異なったが (ANOVA, いずれも $p < 0.05$, Fig. 5-3-12), 多重比較では VI_{A0} の全長が 1 月と 4 月の間で有意に異なる以外は、いずれの 2 群間でも有意な違いはなかった (Multiple t-tests with Bonferroni correction, $p > 0.05$)。 VI_{A0} と VI_{A3} を除いた $V_{B1} \sim VI_{A4}$ において、全長は採集月間で有意な違いは認められなかった (ANOVA, いずれも $p > 0.05$, Fig. 5-3-12)。 VI_B の全長は、4 月から 7 月において、月の経過とともに増加する明瞭な傾向が認められた (ANOVA, $p < 0.05$, Fig. 5-3-12)。体重は、 V_{A2} , VI_{A3} , VI_{A4} , VI_B において、採集月間で有意に異なり (ANOVA, いずれも $p < 0.05$)、 V_{A2} , VI_{A3} , VI_{A4} では月の経過とともに概ね減少する傾向が認められるのに対し、 VI_B では月の経過とともに増加する傾向が認められた (Fig. 5-3-12)。肥満度は、いずれの色素発達段階においても、採集月間で有意に異なり (ANOVA, いずれも $p < 0.05$, Fig. 5-3-12), 月の経過とともに減少する傾向が認められた。これらのことから、同じ色素発達段階であっても、月の経過とともにその肥満度は減少する傾向にあること、 VI_B の全長と体重は、月の経過とともに増加することがわかった。

1 月～6 月の各月において、同じ色素発達段階であっても、定点間でその全長、体重、肥満度が異なるかを調べたところ、1 月～5 月では 2 月と 4 月の V_{B2} を除いて、全長は定点間で有意な違いはなかった (t-test or ANOVA, いずれも $p > 0.05$, Fig. 5-3-13)。6 月では、全長は定点間で有意に異なり、St. E-2～E-4 では他の定点に比べて大きい傾向が見られた (Fig. 5-3-13)。体重は、いくつかの色素発達段階と採集月の 4 つの組み合わせ (2 月- V_{B2} , 4 月- VI_{A2} , 4 月- VI_{A1} , 5 月- VI_{A4}) において、定点間で有意な違いは認められたものの (ANOVA, いずれも $P < 0.05$)、それらに一定の傾向は見出すことはできなかった (Fig. 5-3-13)。これらを除き、体重は定点間で有意な違いはなかった (t-test or ANOVA, いずれも $p > 0.05$)。肥満度も、色素発達段階と採集月の 3 つの組み合わせ (3 月- VI_{A1} , 4 月- VI_{A1} , 4 月- V_{B1}) において、定点間で有意な違いは認められるものの (ANOVA, いずれも $p < 0.05$)、それらに一定の傾向は認められなかった (Fig. 5-3-13)。これらを除き、肥満度は定点間で有意な違いはなかった (t-test or ANOVA, いずれも $p > 0.05$)。これらのことから、色素発達段階ごとの全長、体重、肥満度は、河川内の空間分布とは関係しないことが示唆された。

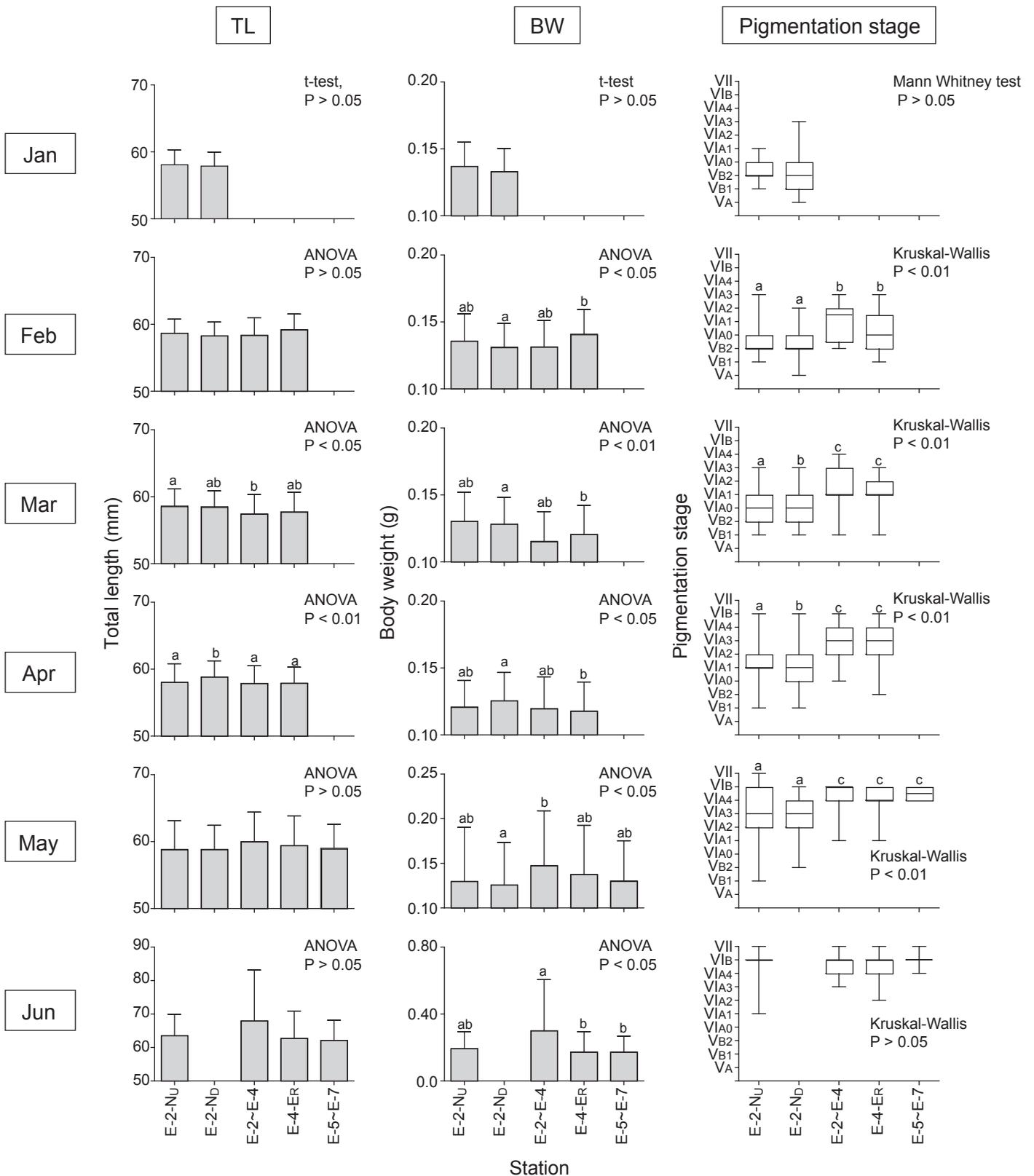


Fig. 5-3-11 Mean total length (mm), body weight (g) and pigmentation stage of 0-age eels at the Egawa River in each month during January to June. The box and band in pigmentation stage indicate the middle 50 % and median, respectively. Whiskers in pigmentation stage indicate the maximum and minimum datum within a 1.5 interquartile range. Bars with different lower case letters are significantly different (TL, BW: t-test or multiple t-tests with Bonferroni correction, pigmentation stage: Mann-Whitney test or Steel Dwass, P < 0.05). Groups with < 5 eels are excluded.

を調べたところ、全長は VI_{A0} と VI_{A3} において採集月間で有意に異なったが (ANOVA, いずれも $p < 0.05$, Fig. 5-3-12), 多重比較では VI_{A0} の全長が 1 月と 4 月の間で有意に異なる以外は、いずれの 2 群間でも有意な違いはなかった (Multiple t-tests with Bonferroni correction, $p > 0.05$)。 VI_{A0} と VI_{A3} を除いた $V_{B1} \sim VI_{A4}$ において、全長は採集月間で有意な違いは認められなかった (ANOVA, いずれも $p > 0.05$, Fig. 5-3-12)。 VI_B の全長は、4 月から 7 月において、月の経過とともに増加する明瞭な傾向が認められた (ANOVA, $p < 0.05$, Fig. 5-3-12)。体重は、 V_{A2} , VI_{A3} , VI_{A4} , VI_B において、採集月間で有意に異なり (ANOVA, いずれも $p < 0.05$)、 V_{A2} , VI_{A3} , VI_{A4} では月の経過とともに概ね減少する傾向が認められるのに対し、 VI_B では月の経過とともに増加する傾向が認められた (Fig. 5-3-12)。肥満度は、いずれの色素発達段階においても、採集月間で有意に異なり (ANOVA, いずれも $p < 0.05$, Fig. 5-3-12), 月の経過とともに減少する傾向が認められた。これらのことから、同じ色素発達段階であっても、月の経過とともにその肥満度は減少する傾向にあること、 VI_B の全長と体重は、月の経過とともに増加することがわかった。

1 月～6 月の各月において、同じ色素発達段階であっても、定点間でその全長、体重、肥満度が異なるかを調べたところ、1 月～5 月では 2 月と 4 月の V_{B2} を除いて、全長は定点間で有意な違いはなかった (t-test or ANOVA, いずれも $p > 0.05$, Fig. 5-3-13)。6 月では、全長は定点間で有意に異なり、St. E-2～E-4 では他の定点に比べて大きい傾向が見られた (Fig. 5-3-13)。体重は、いくつかの色素発達段階と採集月の 4 つの組み合わせ (2 月- V_{B2} , 4 月- VI_{A2} , 4 月- VI_{A1} , 5 月- VI_{A4}) において、定点間で有意な違いは認められたものの (ANOVA, いずれも $P < 0.05$)、それらに一定の傾向は見出すことはできなかった (Fig. 5-3-13)。これらを除き、体重は定点間で有意な違いはなかった (t-test or ANOVA, いずれも $p > 0.05$)。肥満度も、色素発達段階と採集月の 3 つの組み合わせ (3 月- VI_{A1} , 4 月- VI_{A1} , 4 月- V_{B1}) において、定点間で有意な違いは認められるものの (ANOVA, いずれも $p < 0.05$)、それらに一定の傾向は認められなかった (Fig. 5-3-13)。これらを除き、肥満度は定点間で有意な違いはなかった (t-test or ANOVA, いずれも $p > 0.05$)。これらのことから、色素発達段階ごとの全長、体重、肥満度は、河川内の空間分布とは関係しないことが示唆された。

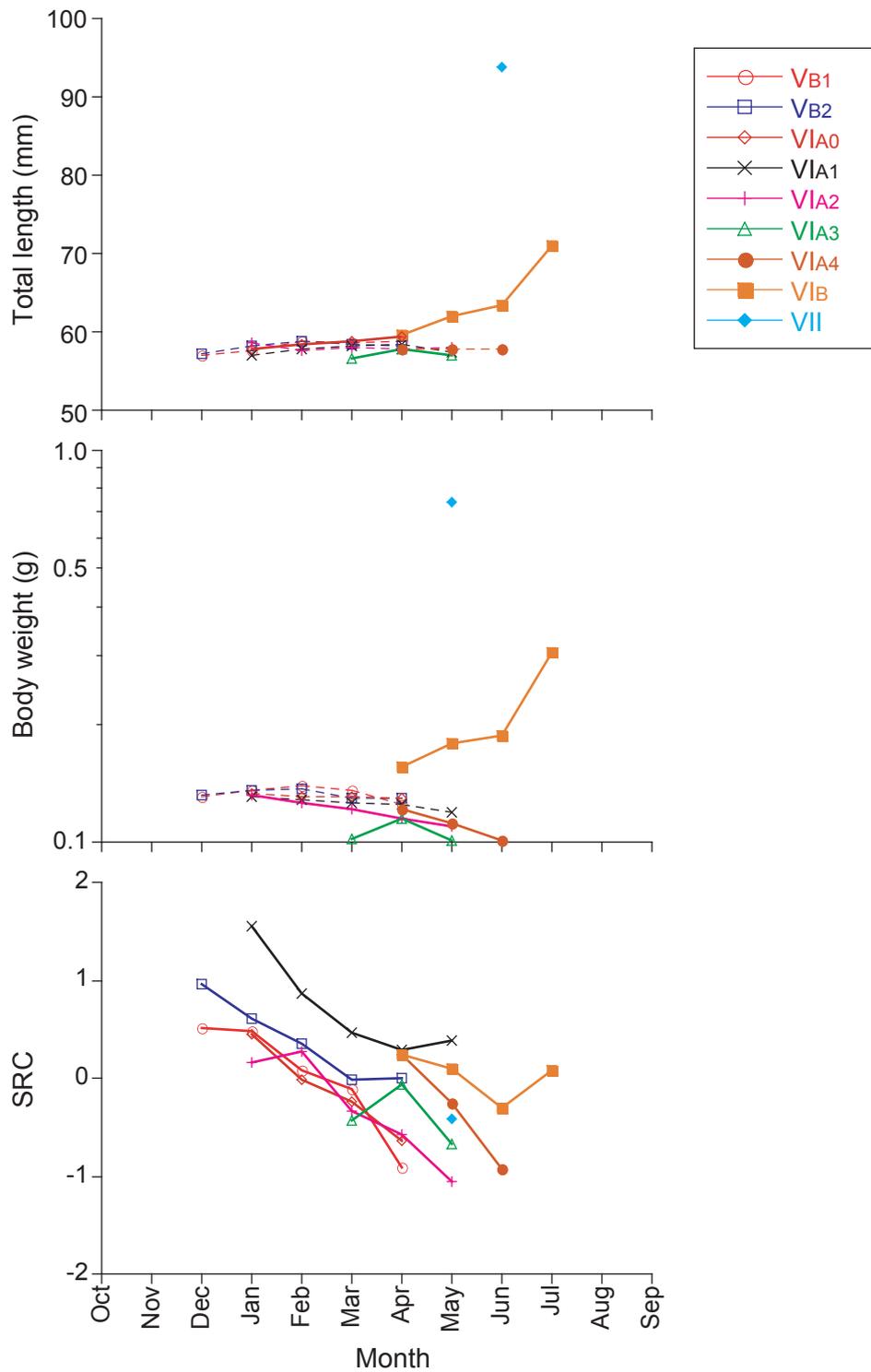


Fig. 5-3-12 Monthly change of mean total length, body weight and standardized relative condition (SRC) at each pigmentation stage of 0 age eels in the Egawa River. Body weights were plotted on a log scale. Solid line indicates significant difference among months (t-test or ANOVA, $P < 0.05$). Month groups with < 5 eels are excluded.

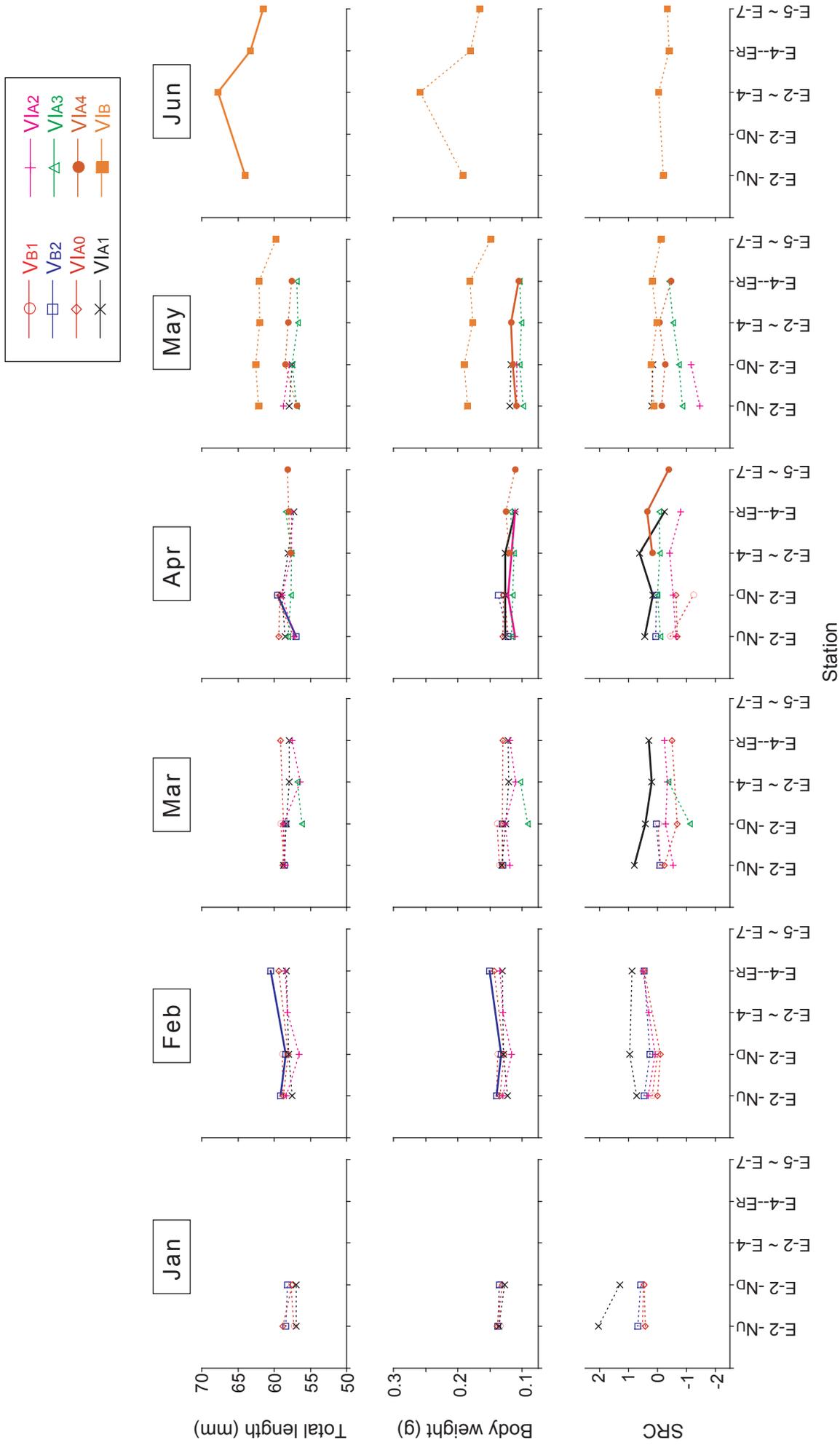


Fig. 5-3-13 Comparison of mean total length, body weight and standardized relative condition (SRC) of each pigmentation stage of 0-age eels in each month among sampling sites in the Egawa River. Solid lines indicates significant differences among months (t-test or ANOVA, $P < 0.05$). Groups with < 5 eels are excluded.

第4節 岩登り行動

行動観察

4月から5月には、江川の河口堰の縁をニホンウナギが岩登りする様子が観察された (Fig. 5-4-1)。岩登りの活動が1日の中でどのように変化するかを調べるため、2007年5月12日、2009年4月16日、5月21日に、正午から翌正午まで24時間の観察を行った。2時間おきに30分間の観察を行い、遡上トライの回数を数えた。なお、頭部を水面から出し、岩肌に露出させることを遡上トライとした。夜間の観察にはヘッドライトを用いた。30分の観察の開始時と終了時には潮位、水温および塩分の測定も行った。

昼夜・潮位との関係

2007年4月12日、2009年4月16日および5月21日において、岩登り行動の観察を行い、遡上トライ数と昼夜、潮位との関係について調べた。遡上トライは昼夜ともに認められたが、いずれの観察日においてもそのピークは夜間であった (Fig. 5-4-2)。また、遡上トライ数は満潮付近および上げ潮時に多くなる傾向が認められた。満潮および上げ潮時には湖内からの水の流入により、塩分と水温が高くなっていた。

第5節 摂餌

湖口、今川および江川で採集された計3298個体の0年魚について、胃腸内容物の有無を観察した (Fig. 5-5-1, 5-5-2, 5-5-3)。胃腸内容物には、ユスリカ類の幼虫、環形動物、卵などが見られた。

空胃率が色素発達段階、採集月、採集地点それぞれと関係するかを調べたところ、色素発達段階の進行、および12月から7月にかけての採集月の経過に伴い、空胃率は減少する傾向が認められた (Fig. 5-5-4 a, b)。また、湖口では空胃率は100%であり、今川と江川では上流の定点ほど摂餌率の高い傾向が認められた (Fig. 5-5-5)。

1月~6月の各月において、空胃率が定点間で異なるかを調べたところ、今川では2月~5月において、空胃率は上流ほど低い傾向が認められた (Fig. 5-5-6)。江川では4月~6月で上流の空胃率が低い傾向が認められた (Fig. 5-5-6)。



Fig. 5-4-1 Photograph of climbing elvers at St. E-4 in the Egawa River.

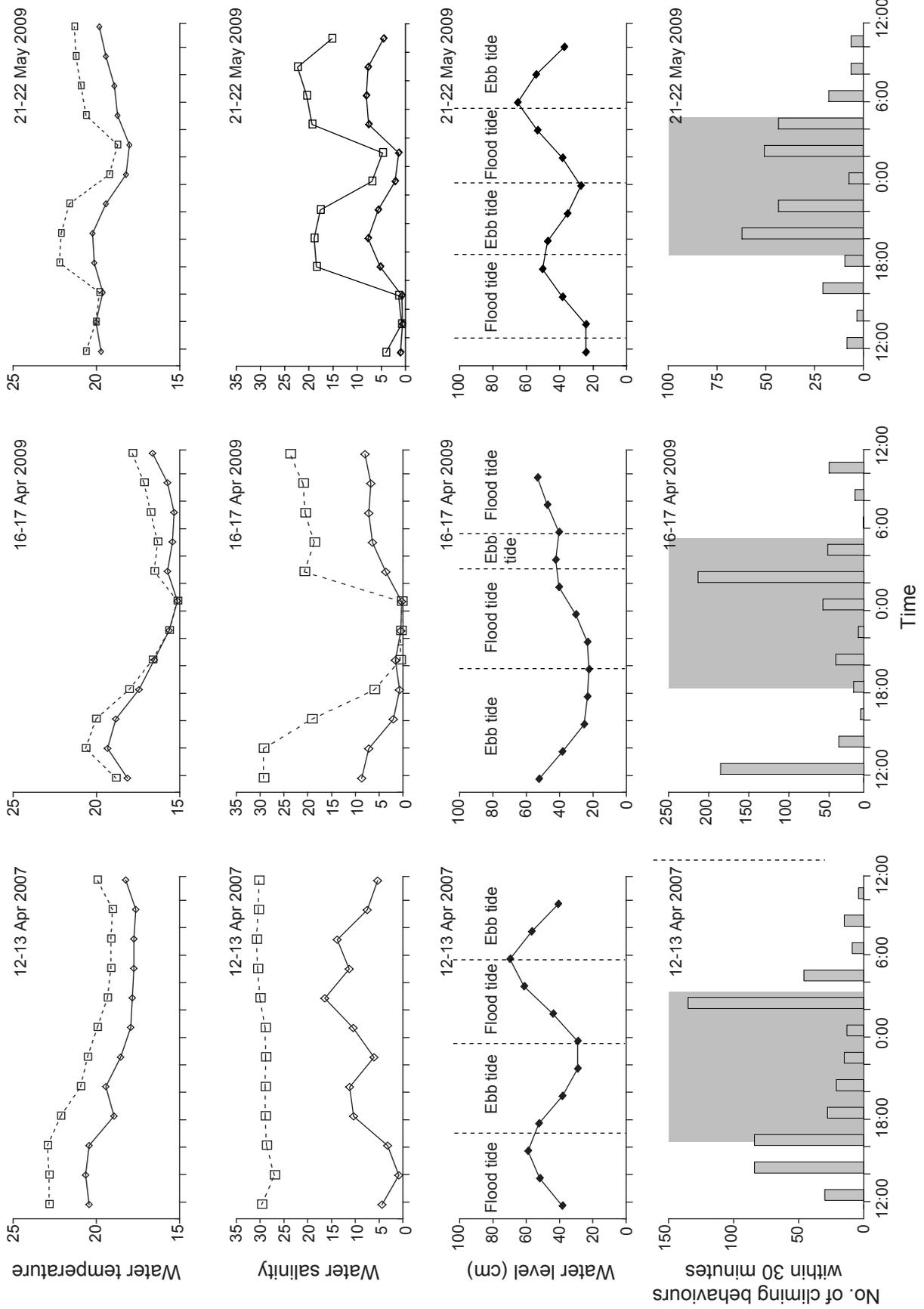


Fig. 5-4-2 Number of observed climbing behaviours of eels and environmental changes observed at St. E4 in the Egawa River.

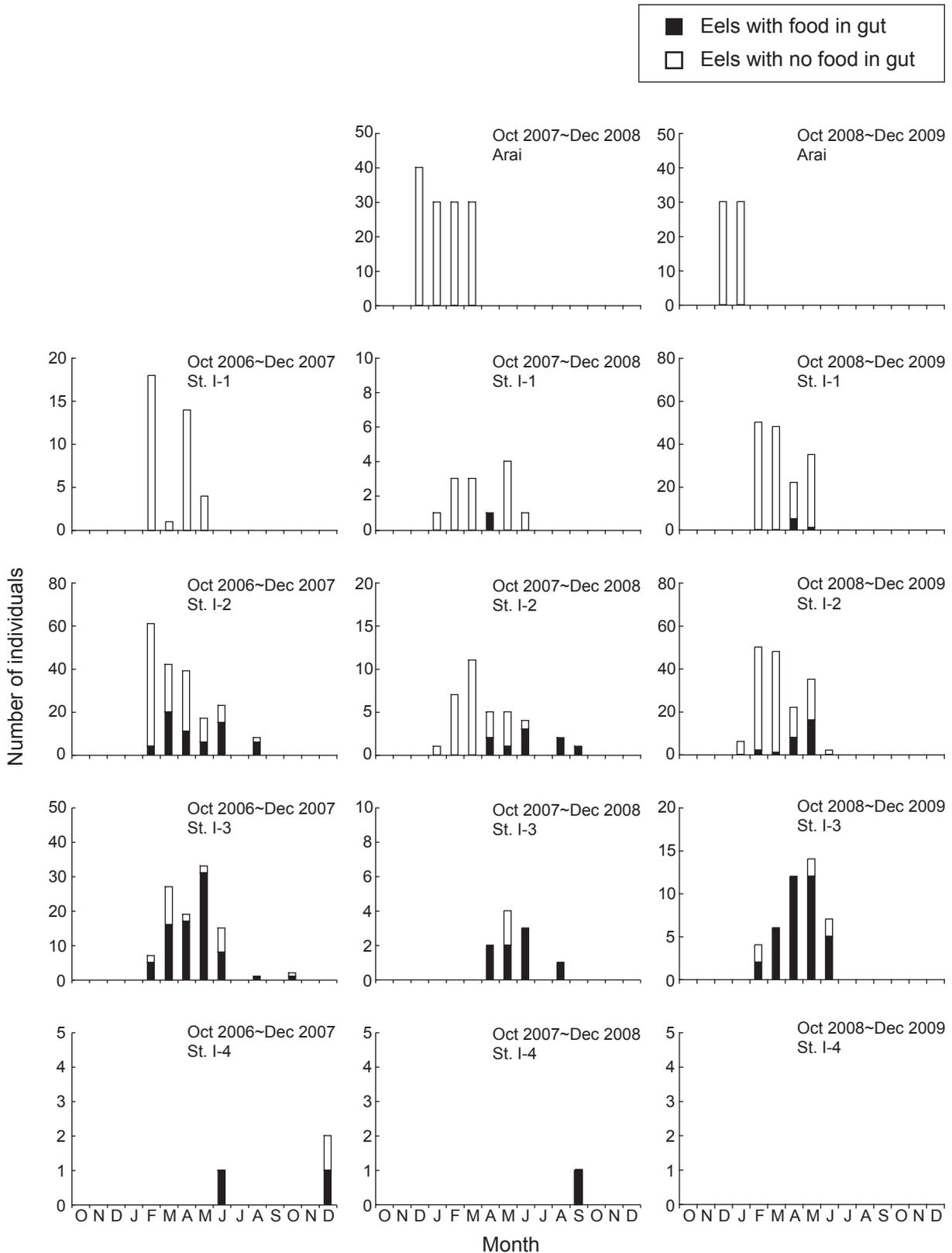


Fig. 5-5-1 Number of 0-age eels with food or no food in their gut at the entrance of Hamana Lake (Arai) and the Imagawa River during October 2007 to December 2009.

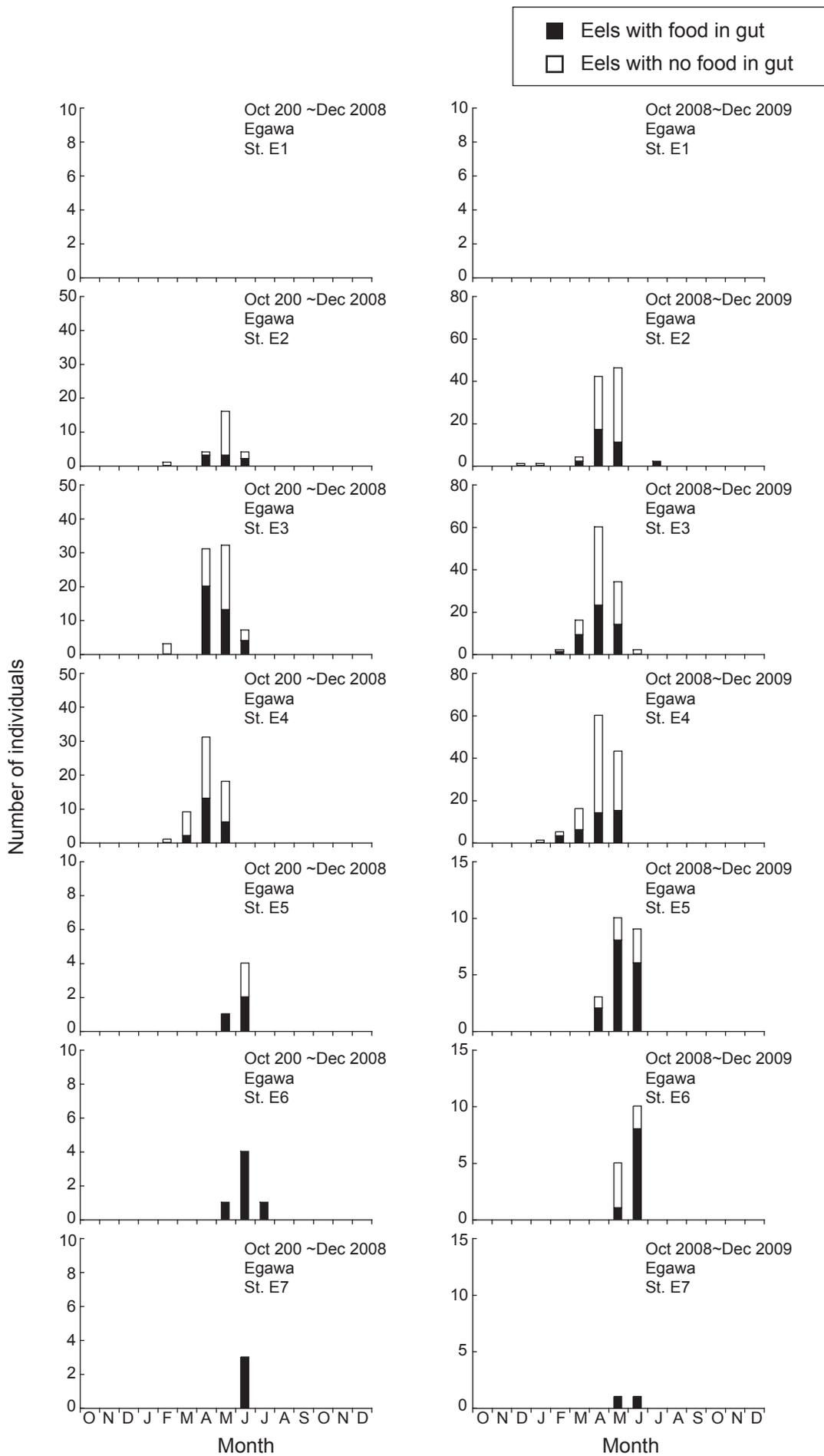


Fig. 5-5-2 Number of 0-age eels with food or no food in their gut in the Egawa River during October 2007~December 2009.

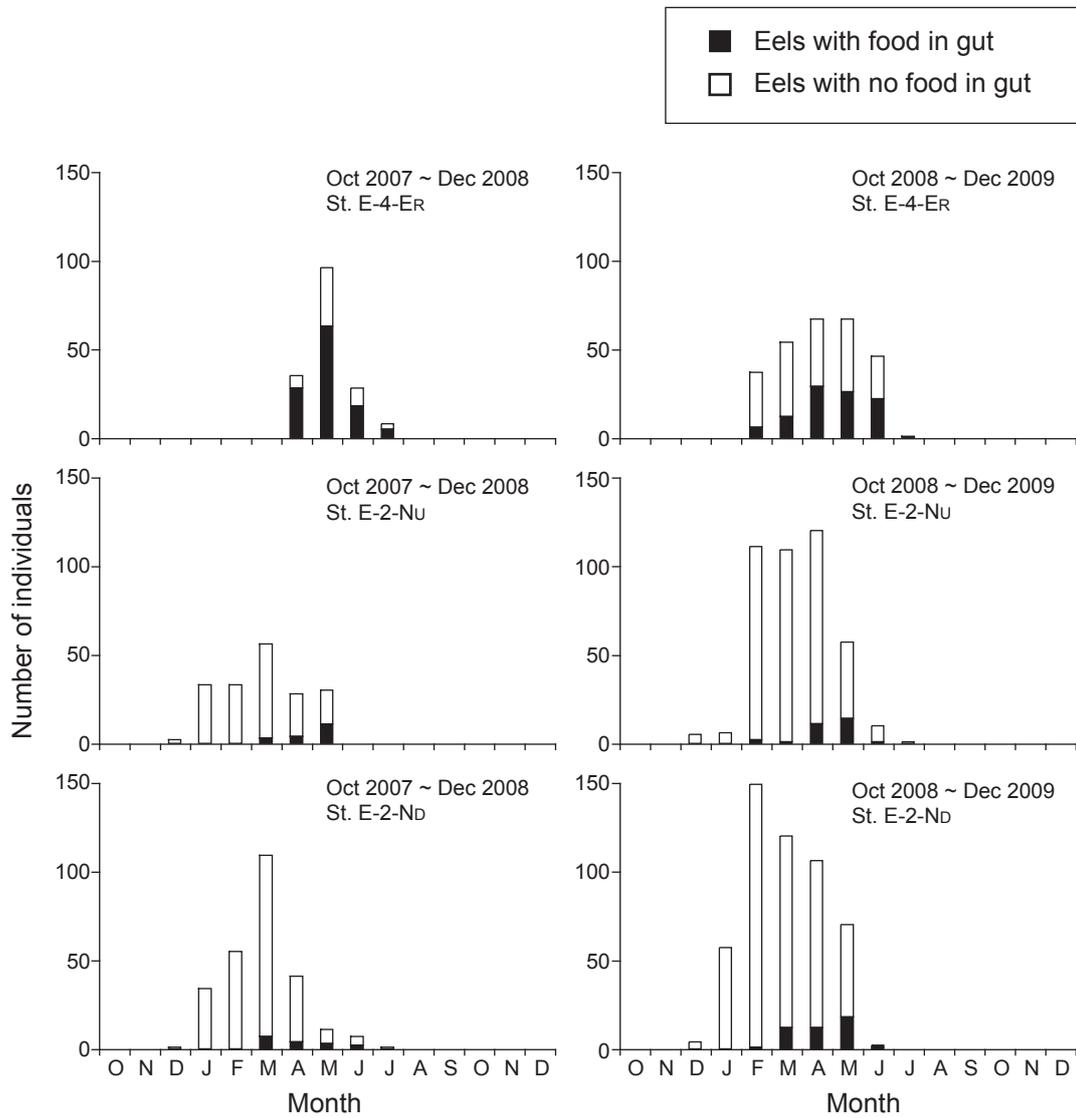


Fig. 5-5-3 Number of 0-age eels with food or no food in gut at the eel ramp (St. E-4-ER) and the set-nets (St. E-2-ND and St. E-2-NU) in the Egawa River during October 2007 ~ September 2009.

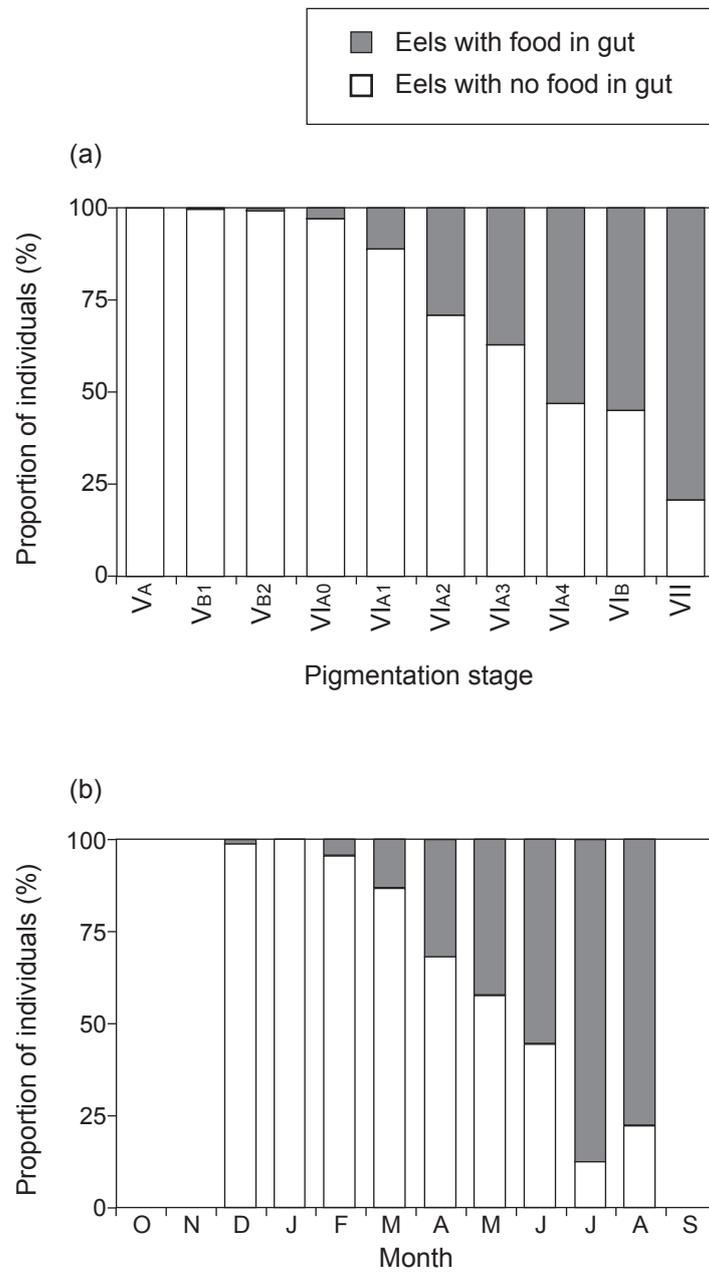


Fig. 5-5-4 Change of proportion of 0-age eels with food in their gut according to (a) pigmentation stage and (b) month.

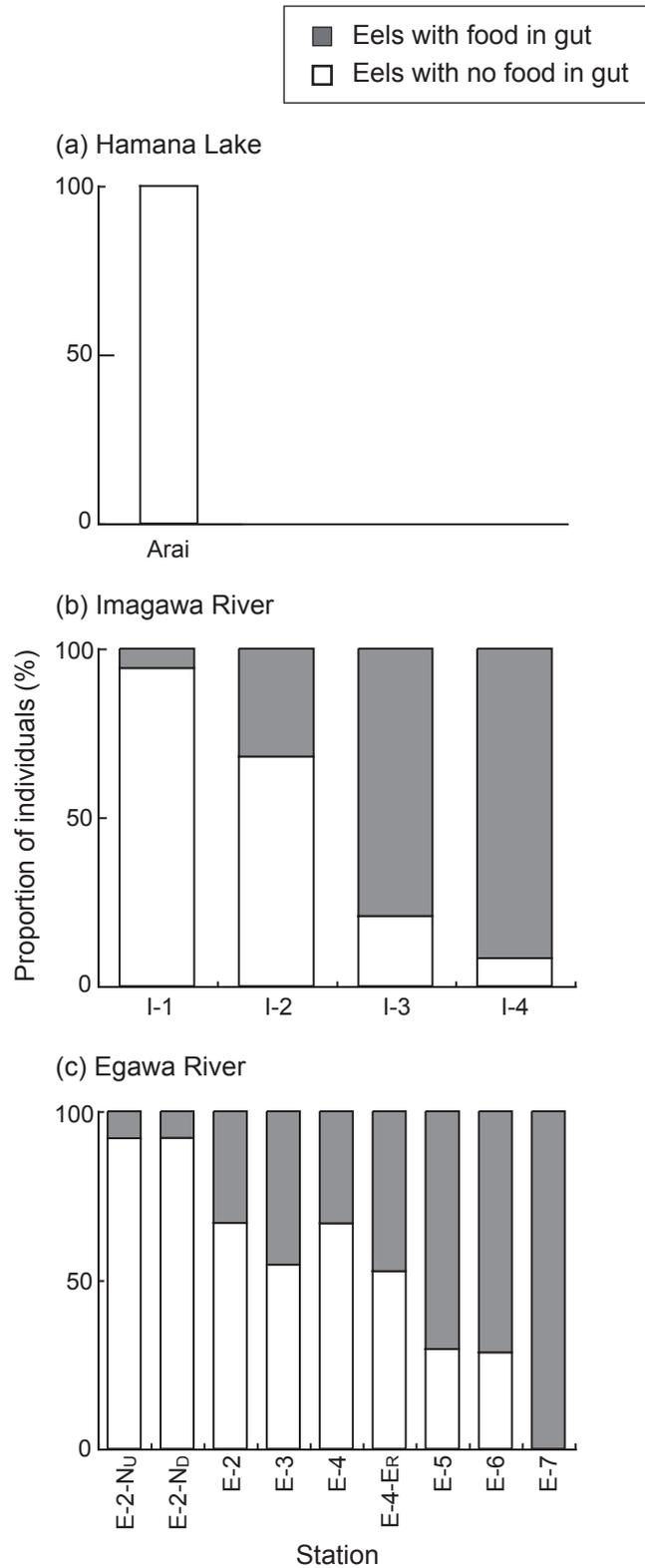


Fig. 5-5-5 Proportion of 0-age eels with food in their gut among stations in (a) Hamana Lake (Arai), (b) the Imagawa River and (c) the Egawa River.

第6節 考察

第1項 河口における滞留と遡河

今川と江川の両河川において、0年魚における淡水域への遡上は春に見られ、季節的な水温上昇と関連していることが示唆された。今川における淡水の最下流域 (St. I-3) では4月以降に出現量が増え、また江川の登坂魚道 (St. E-4-E_R) では淡水域への遡上が主に4月から6月であったことから、0年魚は3月までは河口に滞留し、4月以降に淡水域へ進入するものと推察された。他のウナギ属魚類における遡河の開始は水温と関係しているものと考えられており、ニュージーランドのウナギ属2種では12℃以下で遡河が抑制されることが報告される (August and Hicks 2008)。ヨーロッパウナギでもその閾値が10~12℃であり (Gascuel 1986, Crivelli et al. 2008)、アメリカウナギでは遡河量と水温とが相関し、遡河が水温12℃以上で盛んになることが報告される (Sorensen and Bianchini 1986, Jessop 2003, Sullivan et al. 2009)。本研究では、シラスが滞留する河口の水温は3月以降に上昇し始め (Fig. 5-2-5 St. I-2, Fig. 5-3-5)、4月には10-15℃となっていた。このことからニホンウナギでも同様に、春に水温が上昇しはじめ、10-15℃となると淡水への進入が盛んに行われる可能性が考えられた。

江川の河口において、淡水への遡上が起こる前の2~4月には、上流および下流方向へ移動する個体が多く見られ、河口を往来していることがわかった。その際、下流移動の個体は上流移動に比べて多く出現する傾向にあった。河口での往来より後の4月~5月にはその上流の河口堰直下 (St. E-4) において高密度で集まることから、下流移動の個体はそのまま湖へと移動するわけではなく、河口での滞留期間に周囲を漂っていた個体であると推察される。定置網の上流 (St. E-2~ St. E-4) の個体数密度が下流 (St. E-1) に比べて高いため (Fig. 5-3-5)、河口を漂う個体は、定置網では下流方向へ移動する個体として多く採集されたものと考えられた。ヨーロッパウナギのシラスは沿岸において上げ潮を選択的に遊泳して接岸し (Cruetzberg, 1958, 1961)、シラスは潮汐の限界域に集積する (Edeline et al. 2007)。本研究の定置網で採集された個体もまたV_{B2}~VI_{A2}のシラスであり (Fig. 5-3-10, St. E-2-N_U, St. E-2-N_D)、これらは河口へと到達した後、水温の上昇し始め、淡水へ遡上が始まるまでの間、潮汐の限界域である河口で往来を繰り返し、滞留、集積しているものと推察された。

第2項 遡河行動と環境要因

4月~6月において、登坂魚道の遡上量は水温23℃以上で少ない傾向があったが、月齢、前日からの水温差、上流からの流入水との水温差、降雨量との明瞭な関係は認められなかった。登坂魚道における遡上量は、環境による遡上活性による影響だけでなく、当然、魚道直下であるSt. E-4の個体数密度にも強く影響されるものと考えられ

る。事実、4月～6月において St. E-4 の個体数密度は 0～730 個体/m² であり、その変動が大きいことから (Fig. 5-3-5)、遡上量と環境要因との対応からは、遡上行動に対する環境要因の影響を検出できなかったのかもしれない。23℃以上では遡上量は減少傾向であったが、その水温になるのは登坂魚道における遡上終期の6月であった。遡上終期の6月には魚道直下の個体数密度が減少していたため (Fig. 5-3-5)、遡上量が少なかったものと推察される。

岩登り行動の観察を行ったところ、その行動は夜間に活発に行われる一方、昼間にも少なからず行われていることがわかった。これに対し、湖口におけるシラスの接岸は夜間にのみ見られる (第3章, Fig. 3-1-7)。岩登りを行う個体は、登坂魚道で採集された個体 (Fig. 5-3-10, St. E-4-E_R) と同様と考えれば、それらは主に色素を発達させたクロコである。色素発達段階の進行により、光への忌避性が薄まるため (松岡, 1971; Bardonnet et al., 2005)、岩登り行動は昼間にも行われているものと推察される。また、岩登り行動には潮汐との関係も見られ、満潮および上げ潮時に活発となった。湖口におけるシラスの接岸は上げ潮を選択的に遊泳することによって行われており (第3章, Fig. 3-1-10)、岩登り行動でも同様のリズムを維持していることが推察された。上げ潮および満潮時には、水温と塩分の高い湖の水が河口堰直下へと流入しており、これらの外部環境の変化によって岩登り行動が促進されていた可能性も考えられた。以上のことから、照度、潮汐リズム、あるいは潮汐に伴う水温と塩分の変動といった外部環境要因が岩登り行動の活性に影響している可能性が考えられた。

野外における観察においては、複数の要因が同時に変動することから、遡上活性に影響する環境要因を特定することは難しい。野外観察の結果、遡河時期の0年魚は水温、個体数密度、照度などの変動を経験しており、それらは遡上活性に影響しうる要因候補として考えられた。これらの個々の要因が遡上活性に与える影響をより詳細に調べるためには、単一の環境要因を操作した行動実験を行う必要があるものと考えられる。

第3項 年齢の分布と0年魚の減耗

今川では、塩分のある St. I-1 と St. I-2 で採集された個体は0年魚が多く、淡水の最下流域である St. I-3 で採集された個体は0年魚とともに1年魚と2年魚以上を含んでいた。また、淡水中流域の St. I-4 に出現する個体はほとんど1年魚以上であった。このことから、河川上流に向かって高齢個体が多く分布する可能性と、採集方法によるバイアスの可能性が考えられた。上流側の St. I-3 と St. I-4 では電気ショッカーを用いており、採集される個体には体サイズのバイアスがかからない、もしくは小サイズの個体ほど目視が難しいため、漁獲効率が落ちるものと考えられる。一方、下流側の St. I-1

と St. 1-2 の小型定置網は移動個体をトラップする漁法であるため、遡河時の移動個体に対して有効であるが、黄ウナギとなり、定着してほとんど移動しない個体には機能しないものと考えられる。そのため、小型定置網による採集を行った St.1-1 と St. 1-2 では1年魚以上の高齢個体が少なく、電気ショッカーを用いた St. 1-3 と St. 1-4 では高齢の黄ウナギが多く採集されたのかもしれない。

電気ショッカーで採集を行った St. 1-3 と St. 1-4 では、上流側の St. 1-4 に高齢個体が多く分布していた。このことは、すくなくとも淡水域においては上流に高齢個体が多い傾向にあることを示している。浜名湖の西神田川において、河川内において、上流ほど大型の個体が多く、成長に伴って、上流へと緩やかに移動することが報告されている（横内, 2010）。今川においても、ニホンウナギは成長に伴って、河川上流へと徐々に移動し、上流に高齢個体が多く出現したものと推察される。

江川では形態計測を行った 2352 個体内の、わずか 3 個体のみが判別分析で1年魚以上と推定された。小型定置網、登坂魚道はいずれも移動個体を採集する漁法であり、やはり定着した高齢個体に対しては有効でないものと推察される。加えて、タモ網による採集もまた、網口が幅 250mm、高さ 100mm の小型のタモ網を用いており、小サイズの0年魚を採集するのに有効な漁法と考えられる。このことから、いずれの漁法も遡河過程における小サイズの0年魚を採集するのに特化した漁法であったため、高齢個体の採集が極端に少なかったものと推察された。

本研究の結果、5月以降には今川と江川いずれにおいても、0年魚の出現が減少し、ほとんど採集されなかった。このことから、①遡河過程における急激な減耗、②採集調査の漁獲による減少、③調査定点外の生息場所への移動、④採集方法の漁獲効率の低下、の4つの可能性が考えられる。①の可能性には、捕食圧の高まりと種内競争による飢餓の減耗が考えられる。5月以降は、高水温期であり、捕食者の活動が高まることが考えられる。具体的なシラスおよびクロコの捕食者は定かでないものの、採集調査時にハゼ類がクロコを捕食していたのを観察したこともあり、被食のリスクは低いものではないものと推察される。また、ニホンウナギの摂餌は低水温では起こらないことから（松井, 1972; 第4章 Fig. 4-2-3）、水温の上がる春から秋が成長期にあたる。夏の高水温期には餌をめぐる競争が激しくなり、高密度で加入した0年魚の間で、飢餓が起こる可能性もある。これらのことから、遡河過程における急激な減耗を受けた可能性は十分に考えられる。

今川における電気ショッカーを用いた漁獲による黄ウナギの緩やかな減少を考えると、②の可能性は低いものと考えられる。St. 1-3 と St. 1-4 において電気ショッカーを用いて、3年にわたり毎月の定点調査を行った結果、1年魚以上の黄ウナギの漁獲は徐々に減少した（Fig. 5-2-9）。しかし、この減少傾向は緩やかであり、1回の調査で全部の

黄ウナギを漁獲するものでないことを示している。1回の調査時には定点内全域を一度探索することに留めたため、巢穴に潜む定着性のニホンウナギ (Aoyama et al., 2005) を即座に根絶するには至らないものであったと推察される。0年魚は1年魚以上に比べ、その体サイズが小さく、漁獲効率が下がることも考えられ、より漁獲圧を受けにくいことも考えられる。また、漁獲による減少を軽減するため、江川における調査では、各定点で採集された個体は形態計測を行った後に、月に10~20個体を保存し、それ以外は再び同じ地点へ放流した。これらのことから、両河川で5月以降に見られた0年魚の急激な減少は漁獲が主要因ではないものと考えられた。

③の調査定点外の生息場所へ移動の可能性もまた低いものと考えられる。今川の調査定点の最上流である St. I-4 には年間を通して、0年魚はほとんど出現しなかった。前述したように、河川内におけるニホンウナギの上流への移動は緩やかであると考えられるため、St. I-4 より上流へ移動したとは考えにくい。これ以外に、最下流の St. I-1 より下流である湖へと移動したことが考えられる。しかし、夏に0年魚の小サイズのニホンウナギが湖内で大量に採集された報告例はなく、江川の河口に設置した湖方向へ移動する魚を採集する小型定置網 (St. E-2-N_D) においても、5月以降、漁獲の増加は認められない (Fig. 5-3-4)。これより、湖へと移動した可能性もまた低いものと考えられた。

④の採集方法の漁獲効率の低下について考察すると、前述したように定置網と登坂魚道は移動個体を採集する漁法であるため、夏期以降に0年魚が生息域に定着し、移動を行わなくなると、その漁獲効率は落ちる可能性が考えられる。しかし、St. I-3 における電気ショッカーでは行動特性の変化に影響されることなく採集されるはずであるが、そこでも同様に0年魚の出現が夏以降に減少していた。以上のことを総合して考えると、河川内において、冬~春に汽水域と淡水の最下流域に現れた高密度の個体群は、夏期には、被食や飢餓によりその数を急激に減らしている可能性が高いものと考えられた。

Edeline et al. (2007) は、ヨーロッパウナギにおいて、シラス~クロコおよび小サイズの黄ウナギについて、河口から淡水域までの分布を比較した。その結果、シラス~クロコは潮汐流の限界域に高密度で分布する一方、小サイズの黄ウナギは河川内を均等に分布していた。このことから、シラス~クロコから小サイズの黄ウナギになる間に、潮汐流の限界域から下流と上流の両方向へと密度依存的に分散するものと推察された。しかし、本研究で得られた遡河過程における初夏からの急激な減耗の可能性を考えると、異なる解釈が可能となる。シラス~クロコは冬~春に潮汐の限界域 (St. I-2, St. E-4) に高密度で出現した後、急激に減耗していたとすると、高密度がなくなり均一な分布となるのは下流と上流の両方向へと分散によるものというより、高密度の個

体群が減耗していなくなったためとも考えられる。0年魚における減耗に関する知見はいままで皆無であったが、本研究の結果はそれを示唆するものであった。今後、より詳細に0年魚の減耗を調べ、滞留後の分布変動を調べる必要があるものと考えられた。

第4項 全長・体重・色素発達段階

今川と江川のいずれにおいても、色素発達段階は2月から進行する一方で、全長と体重の成長は5月以降に見られた (Fig. 5-2-12, Fig. 5-3-10)。0年魚の全長、体重は色素発達段階の VI_{A3} に減少傾向が終わり、以降、増加する傾向に転換し、その成長は VI_B 以降、顕著となる (第2章, Fig. 2-4-3)。5月以降になると、両河川における色素発達段階は主に VI_{A4} より発達した個体が多くなることから、この時点以降に全長、体重の成長が見られたものと考えられる。

同じ時期でも、その色素発達段階の組成は定点間で異なり、2月~5月の各月、今川の St. I-1 と St. I-2 にはシラス~クロコ ($V_A \sim VI_B$) が混在して出現するのに対し、St. I-3 にはクロコ ($VI_{A3} \sim VI_B$) およびその直前の VI_{A2} が主に出現した (Fig. 5-2-12)。また、江川においても、河口に滞留し小型定置網で採集された個体に比べて、それより上流の定点 (St. E-2~E-4, St. E-4-E_R) で採集された個体は、色素発達段階を進行させていた (Fig. 5-3-11)。登坂魚道における色素発達段階は時期とともに進行し、その出現盛期である4~6月には、クロコ ($VI_{A3} \sim VI_B$) およびその直前の段階 (VI_{A2}) が主に出現した。これらのことから、シラスが河口に一定時間滞留し、クロコ直前まで色素発達を進めた後、それらの一部が淡水域へと遡上するものと推察された。

ヨーロッパウナギでは、潮汐流に乗って河口を遊泳する個体群は主に V_B であるのに対して、Eel ramp を遡上する個体群は $VI_{A0} \sim VI_{A4}$ であり、 VI_{A2} が最も多い (Edeline et al. 2004)。*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)。アメリカウナギでは、水温が上昇しはじめると遡河が活発になるとともに、Haro and Kruger (1988) による区分での Stage 1-2 から Stage 3-4 へと色素発達段階は進行する (Sullivan et al. 2009)。Stage 1-2 は本研究の VI_{A1} 以前を、Stage 3-4 は VI_{A2} , VI_{A3} に相当する。これらのことから、ウナギ属魚類では共通して、クロコの直前 (VI_{A2}) まで発育した後に淡水域へ遡上するものと考えられた。

今川では、2月~5月の各月において、色素発達段階は上流ほど進行していたのに対し、全長は5月、体重は4月、5月に上流で大きくなっていた (Fig. 5-2-12)。これは、St. I-3 では4~5月になると、 VI_B の個体が多く含まれるようになるため、前述したよ

うに体サイズの成長が起きたものと考えられた。一方、江川では、5月～6月において、体重に定点間の差異が見られ、河口～河口堰までの定点 (St. E-2～St. E-4) における体重は他の定点に比べて大きい傾向が見られた (Fig. 5-3-11)。これは、河口堰により遡上を妨げられた個体が、体サイズの成長が始まる VI_{A3} 以降まで汽水に留まった結果、高成長を得たことによる可能性が考えられる。今川においても、6月になると、汽水である St. 1-2 の全長と体重は、それまで全長と体重の大きかった St. 1-3 の個体よりも大きくなっていった (Fig. 5-2-12)。汽水域の個体が VI_{A3} 以降になると体サイズの成長を始め、それらは淡水域の個体よりも高成長となることを示唆している。汽水は浸透圧の調節コストが少ないこと (Boeuf and Payan 2001; Okamura et al. 2009)、汽水域は淡水域に比べて生産力が高いことにより、高成長となる可能性が考えられる。事実、浜名湖水系で淡水域と塩分のある湖で採集した黄ウナギでは、湖の個体の成長率が大きいことがわかっており (横内 2010)、本研究の結果はこれと一致するものであった。

第5項 色素発達段階ごとの全長・体重・肥満度

色素発達段階ごとの全長、体重、肥満度の空間分布は、今川と江川で異なる傾向が見られた。今川では、 VI_B 以前における体重、肥満度は上流の定点で大きい傾向があった。全長には定点間で違いがなかったことから、体重の大きさが肥満度と対応したものとなっていた。これより、以下では全長と体重の双方を考慮した肥満度に着目する。同じ時期、同じ色素発達段階であっても、上流へ遡上した個体の肥満度は下流に残留した個体に比べて、高かった。これは、①肥満度の高い個体がより上流まで遡上したためか、もしくは②上流に遡上した個体の餌環境が好転して肥満度が高くなったために生じたものと考えられる。

一つ目の可能性は、次の第6章の行動実験において、遡上個体の体サイズと肥満度は残留個体に比べ高かったことから (第6章後述, Fig. 6-2-4)、支持される。ヨーロッパウナギやアメリカウナギでも肥満度、もしくは栄養状態の高い個体で遊泳行動が活発であることが報告される (Du Colombier et al. 2007, 2008; Imbert et al., 2008)。このことを踏まえると、河口にいた個体の内、肥満度の高い個体がより上流まで遡上していることが考えられた。しかし、二つ目の可能性もまた、今川では上流ほど摂餌を行っている個体の割合は高かったこと (Fig. 5-5-6) から、支持される。これより、今川における肥満度の空間分布を説明する二つの可能性はいずれも支持された。

江川では、今川と同様の傾向は見られず、色素発達段階ごとの全長、体重、肥満度

は、河川内の分布とは関係していなかった。St. E-4 には河口堰があり、遡河に対して物理的な障害となっている。河口堰に設置した登坂魚道を遡上する個体は、その下流の定点 (St. E-2~ E-4) の個体に比べて、全長、体重、肥満度に違いは見られなかった (Fig. 5-3-13)。このことは、今川の定点間における肥満度の差異を説明する一つ目の可能性を支持しないものである。ただし、河口堰直下には、遡上を妨げられた個体が4~5月に高密度で集積する様子が観察されており (Fig. 5-3-5)、江川では本来遡上する個体も遡上できずに下流に留まり、肥満度が上流と下流で差が出なかった可能性も考えられた。

江川において、摂餌個体の割合は、今川と同様に上流ほど高い傾向が見られた (Fig. 5-5-6)。上流で摂餌状況が良いにもかかわらず、肥満度に定点間の差異が見られないことから、今川での空間分布を説明した二つ目の可能性もまた支持されない。ただし、摂餌個体の割合における定点間の違いは今川に比べて小さいこと、江川は今川に比べて小規模な河川であるため、上流側で採集された個体も淡水に進入して間もない個体であること、などの理由で摂餌環境が肥満度に反映されていなかった可能性も考えられる。今川と江川で肥満度の空間分布が異なる原因は特定できないものの、江川における人工物の河口堰が遡上を阻害するため、稚魚の分布になんらかの影響を与えている可能性が高いものと考えられた。以上のことから、今川における調査結果は、個体の肥満度が遡河による空間分布と密接に関係することを示唆しており、一方、江川では遡河を妨げる河口堰があることにより、稚魚の本来の分布を変え、ひいては肥満度の傾向にも影響したものと考えられた。

肥満度は時間との関係においても一定の傾向で変動することがわかった。今川と江川のいずれにおいても、 VI_{A4} 以前の各色素発達段階の体重および肥満度は時間経過とともに減少する傾向にあった。すなわち、同じ色素発達段階でも出現時期が遅いほど肥満度が低くなることが示された。この理由には、二つの可能性が考えられる。一つ目の可能性として、接岸時期の早い個体ほど、肥満度が高いことが考えられる。接岸時期の早い個体ほど河川に早期に到達し、河川内においてある色素発達段階に達する時期も早まると考えられる。このため、接岸時期の早い個体が高肥満度を持つならば、上記の現象は説明される。しかし、湖口において採集された個体の肥満度は、2007年12月~2009年2月の V_{B1} で月の経過に伴わずかに減少していたものの、 V_A では採集月間で違いはなかった (Fig. 5-1-4 a)。また、2003年12月~2005年3月では、 V_A の肥満度が11月の個体で高いだけで、それ以外の月では変動なく、 V_{B1} 、 V_{B2} でも月の経過に伴う肥満度の変化は見られなかった (Fig. 5-1-4 b)。このことから、湖口を通過

する時期と肥満度には明瞭な関係は認められず、接岸時期の早い個体ほど、肥満度が高いわけではないものと考えられた。

二つ目の可能性として、河川に加入した後、肥満度が高い個体ほど色素発達が早く進行することが考えられる。浜名湖加入時の色素発達段階は時期が遅いものほどやや進行する傾向にあるものの、その大半は $V_A \sim V_{B2}$ の範囲にあった（第3章, Table 3-1-1）。冬季、湖へ加入した個体は 10°C 以下の低水温に遭遇する（第3章, Fig. 3-1-2）。 10°C 以下の低水温は耳石成長を停滞させるとともに、その色素発達の進行を遅らせる（第4章, Fig. 4-2-2）。そのため、湖で色素発達を停滞させた個体が河口へと移動し、集積することとなる。すなわち、湖への加入時期に関係なく、同程度の色素発達段階で河口に滞留、集積していくものと考えられる。それらは3月以降の水温上昇に伴って一斉に色素発達を開始するものと考えられる（Fig. 5-2-11, Fig. 5-3-10）。この時、高い肥満度を早く獲得した個体は早期に色素発達を進め、いつまでも肥満度を高められなかった個体は個体発達を遅らせている可能性が考えられる。また、高水温ほど色素発達段階の進行は早く（Dou et al. 2003a; 第4章 Fig. 4-2-2）、摂餌の開始も早めるため（第4章 Fig. 4-2-3）、河川内において高水温の微小生息域に到達した個体は色素発達を早めるとともに高い肥満度を獲得しているのかもしれない。前述した個体の肥満度と河川内における空間分布との関係を同時に考慮した場合には、早い時期に高い肥満度を獲得した個体ほど早期に色素発達をさせ、より上流に分布しているものと推察される。以上のことから、肥満度を同じ色素発達段階の個体を用いて比較すると、それらは時間的な変化や空間的差異を示しており、河川内の分布形成に重要な役割を持つことが示唆された。

第6章 行動メカニズム

黄ウナギは塩分を含む湖から淡水の河川まで広い範囲に分布する。淡水域に遡上するか海域に残留するかは、0年魚でどこまで遡河するかにより概ね決定されるものと考えられる（横内 2010）。本章では、0年魚の回遊行動を制御するしくみを行動学的見地から解明することを目的とする。

Jellyman (1977) は、稚魚期の回遊を海から河口への接岸回遊と河川内における遡河回遊との2つの明確な段階に分けられるとした。研究を実施した浜名湖水系では、浜名湖は河口域と解釈されるので、この2段階の中間に位置する河口での回遊を含め、本研究では稚魚の回遊を次の3つの生活史イベントに分けることとした。①黒潮から河口域までの移動（接岸、第3章）、②河口域での移動（湖内移動、第4章）、③河川内における移動（遡河、第5章）である。これらの回遊に直接的に関わる代表的な行動として、①では沿岸部での潮汐に伴う鉛直運動、②では低塩分水に向かう行動（以下、淡水進入行動）、③では流水に逆らって遊泳する行動（以下、遡上行動）が考えられる。

アユが落水刺激に対して飛び跳ね行動を行うように、動物はしばしばある特異的な刺激に対して反応する（Tsukamoto et al. 2009）。さらに、この刺激が一定でも、それに対する反応が変わる場合には、刺激と反応の間に、反応のレベルを修飾する動因が想定される（Tsukamoto et al. 2009）。この行動モデルにニホンウナギの淡水進入行動、遡上行動を当てはめると（Fig. 6-1-1）、それぞれの刺激には塩分勾配、流水が想定される。中間変数である動因に影響を及ぼす可能性のある要因には、発育段階などの発達要因、水温や照度などの外部環境要因、空腹や肥満度などの内部要因が挙げられる。これより、淡水進入行動、遡上行動のメカニズムを解明するには、それらの反応を修飾する動因が具体的にどの要因によって影響されるかを明らかにする必要がある。

本章では、発育段階（シラス、クロコ、黄ウナギ）、外部環境要因（塩分、流水、水温、照度、隠れ家の有無、個体数密度）、および内部要因（空腹度、体サイズ、肥満度）が淡水進入行動、遡上行動に及ぼす影響を実験的に調べることにした（Table 6-1-1）。魚類の回遊は、不適な環境に置かれた時にそれまで生息していた場所から脱出することがそもそもの始まりであるとする‘脱出理論’が提唱されている（Tsukamoto et al. 2009）。本研究では、刺激の無い条件下でランダムな方向に分散する行動を「脱出行動」と定義し、各種要因が脱出行動に及ぼす影響についても調べることにした。

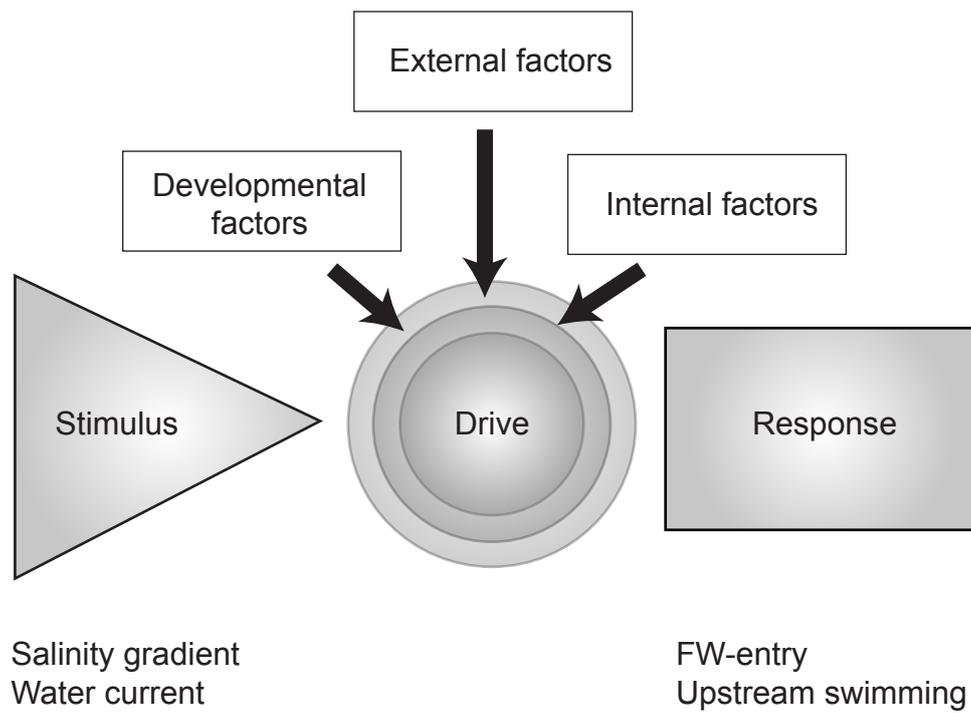


Fig. 6-1-1 Behavioural model for the inshore and upstream migration. The psychological drive for migration of juvenile eels is possibly affected by developmental factors, external factors and internal factors. Appropriate stimuli of salinity gradient or water current and the elevated level of drive may cause the response of FW-entry or upstream swimming behaviour.

Table 6-1-1 Behaviours relating to the migration of juvenile eels and possible factors affecting these behaviours.

Behaviour	Stimulus	Response	Developmental stage	Developmental factor	Factor						
					External factor			Internal factor			
					Water temperature	Light intensity	Shelter under light	Shelter under dark	Individual density	Starvation	TL · BW · Condition factor
FW-entry	Salinity gradient	Movement to low salinity	Glass eel	Chapter 1-1	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2
			Elver		Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	
			Yellow eel		Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	Chapter 1-2	
Upstream swimming	Water flow	Upstream movement	Glass eel	Chapter 2-1	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2
			Elver		Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	
			Yellow eel		Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	Chapter 2-2	
Escapement	None	Random movement	Glass eel	Chapter 3-1	Chapter 3-1	Chapter 3-1	Chapter 3-1	Chapter 3-1	Chapter 3-1	Chapter 3-1	Chapter 3-1
			Elver		Chapter 3-2	Chapter 3-2	Chapter 3-2	Chapter 3-2	Chapter 3-2	Chapter 3-2	
			Yellow eel		Chapter 3-2	Chapter 3-2	Chapter 3-2	Chapter 3-2	Chapter 3-2	Chapter 3-2	

第1節 淡水進入口行動

第1項 塩分勾配

(1) 材料と方法

供試魚

2009年1月16日～18日に湖口で採集されたシラスウナギ 270 個体を用いた。1月19日に実験所へと輸送し、パンライト水槽 (200L) にシラスウナギを収容し、飼育を始めた。海水 (水温 15℃～27℃, 塩分 30～35) を掛け流し、10月17日まで飼育した。餌としてユスリカ類の幼虫を毎日正午に与えた。

行動実験

行動実験には、3つのコンパートメントに仕切られた直方型水槽 (幅 750mm, 奥行 300mm, 高さ 300mm) を用いた (Fig. 6-1-2)。コンパートメント間を供試魚が移動できるように表層に開口部 (直径 10mm) を作った。漏斗状のガラス管 (最小内径 5mm, Fig. 6-1-3) による細工を開口部に施し、中央のコンパートメントから両側のコンパートメントへと一方通行となるようにした。

中央と片端のコンパートメントには海水、もう片端のコンパートメントには淡水を入れ、塩分勾配条件で行動実験を行った。淡水と海水には、それぞれ今川と浜名湖内で採水したものをを用いた。両端のコンパートメントには、10Lタンクからコンパートメント内へ水を供給できるようにし、中央コンパートメントの表層に直径 10mm の穴を開け、その穴をメッシュで覆い水だけをオーバーフローさせた。水槽はウォーターバスに入れ、ウォーターバスの水温をヒーターとクーラー (Reisea, LX150) により制御した。

漏斗状開口部を遮蔽板で塞いだ状態にして、中央コンパートメントに供試魚 40 個体を入れ、9時間、馴致を行った。馴致時のはじめの3時間で、飼育水温から実験水温へと徐々に温度を変えた。馴致時にはエアストーンを入れ、実験開始の30分前に水槽から取り除いた。漏斗状開口部を開放するとともに両端のコンパートメントへ淡水および海水を注入し、実験を始めた。タンクからの注入量はおよそ 0.33L/h とした。実験開始から 0.5 時間後、1 時間後、2 時間後、3 時間後に両端のコンパートメントをストロボ撮影し、画像を元に個体数を数えた。

飼育 1 日目, 35 日目, 91 日目, 216 日目, 271 日目にトライアル 1～5 を行った (Table 6-1-2)。いずれのトライアルも、水温 15℃, 暗条件 (0 lux) とした。各トライアルでは 2～6 レプリケートを設け、計 80～240 個体を用いた。

外部形態の計測

海水および淡水に移動した個体を海水進入群と淡水進入群、実験開始時のコンパートメントに残った個体を残留群とした。各トライアルでは、実験前群 (Initial)、淡水

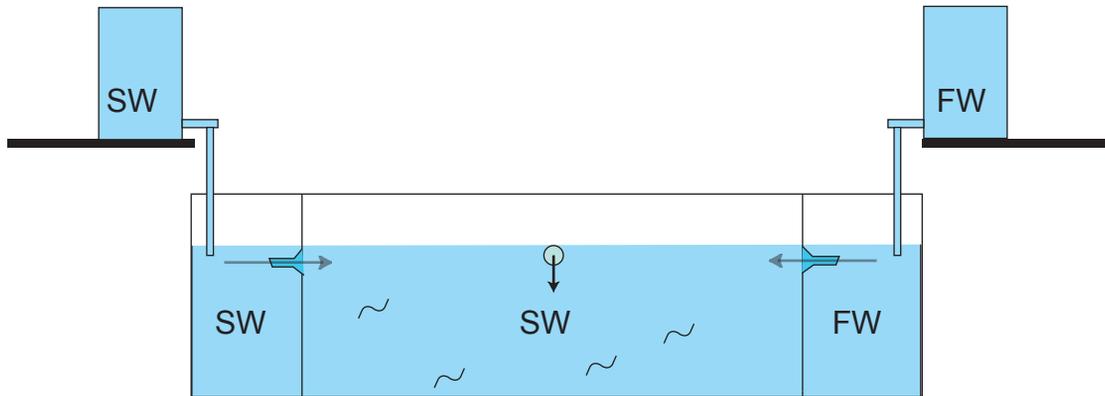


Fig. 6-1-2 Experimental apparatus for the FW entry behavioural experiment using juvenile eels, which was partitioned into three connected compartments with funnellform openings (Fig. 6-2-2) at the top of each side compartment to allow movement out of the central chamber. Arrows indicate water flow.

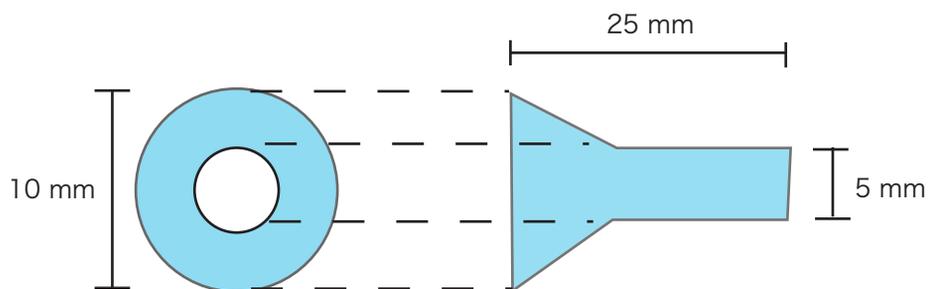


Fig. 6-1-3 Diagram showing the dimensions of the funnellform openings between the compartments of the experimental apparatus for the FW entry behavioural experiment that allows one-way movement of eels between compartments.

Table 6-1-2 Summary of the FW-entry behavioral experiment. Purpose I was to investigate the effect of development on FW-entry behaviour, purpose II was to investigate the effects of external factors on FW-entry behaviour and purpose III was to investigate the effects of internal factors on FW-entry behaviour.

Trial no.	Date	Purpose	Rearing temperature before trial	Developmental stage	No. of replicates	Temperature	Density	Light intensity	Shelter	Mean proportion of individuals at end of behavioral trial		
										FW-entry	Remaining	SW-entry
1	20 Jan 2009	I	12° C	Glass eel	6	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	40.0	42.9	17.1
2	23 Feb 2009	I	16° C	Elver	5	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	47.5	38.0	14.5
3	20 Apr 2009	I	20° C	Elver	4	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	58.1	16.9	25.0
4	23 Aug 2009	I	27° C	Elver ~ Yellow eel	2	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	36.3	48.8	15.0
5	17 Oct 2009	I	21° C	Elver ~ Yellow eel	2	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	91.3	0.0	8.8
6	22 Jan 2009	II	12~15° C	Glass eel	2	20° C	40 ind./tank	0 lux	None	57.5	5.0	37.5
					2	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	36.3	32.5	31.3
					2	9° C	40 ind./tank	0 lux	None	18.8	73.8	7.5
7	23 Jan 2009	II	12~15° C	Glass eel	2	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	62.5	7.5	30.0
					2	15° C	40 ind./tank	35-65 lux	None	26.3	47.5	26.3
					2	15° C	40 ind./tank	1000-1600 lux	None	22.5	57.5	20.0
8	24 Jan 2009	II	12~15° C	Glass eel	2	15° C	40 ind./tank	1000-1600 lux	None	31.3	60.0	8.8
					2	15° C	40 ind./tank	1000-1600 lux	5 pipes	28.8	56.3	15.0
9	27 Jan 2009	II	12~15° C	Glass eel	2	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	17.5	77.5	5.0
					2	15° C	40 ind./tank	0 lux	5 pipes	15.0	68.8	16.3
10	28 Jan 2009	II	12~15° C	Glass eel	2	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	36.3	45.0	18.8
					2	15° C	100 ind./tank	0 lux	None	18.5	58.0	23.5
					2	15° C	250 ind./tank	0 lux	None	23.8	54.8	21.4
11	4 Mar 2009	III	12~15° C	Glass eel	6	15° C	40 ind./tank	0 lux	None	58.8	8.8	32.5

進入群，残留群および海水進入群を各 30 個体（30 個体に満たない場合は全個体）サンプリングし，全長，体重（湿重量）をそれぞれ 0.1mm，1mg 単位で測定し，色素発達段階を判別した。なお，計測はオイゲノール（30ppm）で麻酔しておこなった。

体のプロポーションは色素発達段階に伴って変わるため（第 2 章），第 5 章では肥満度の比較を同じ色素発達段階内でおこなった。しかし，本章では比較に用いる群は最大で 50 個体であり，色素発達段階ごとに分け，同じ色素発達段階内で肥満度を比較するには個体数が十分でなかった。本章の各トライアルでは，同じ時期に同じ場所で採集された個体群を用いており，色素発達段階の個体差は小さいため，行動により分別された群間の色素発達段階組成の差もほぼないものと予想された。このため，色素発達段階組成の群間比較を行い，色素発達組成の差がないことを確認するとともに，色素発達段階ごとに分けずに肥満度の比較を行うこととした。

本章の行動実験で計測した全個体の全長（TL），体重（BW）を用いて，対数変換した全長と体重の回帰直線を求め，その傾きは 3.84 であった。これより，個体の肥満度は下記の式で算出した。

$$K = 100 \cdot BW / (TL^{3.84})$$

解析

全長，体重および肥満度に関する群間比較は，ANOVA によって行い，群間に違いが認められた際には，Bonferroni 補正をした t-test の多重比較を行った。また，色素発達段階に関する群間比較は，Kruskal Wallis によって行い，群間に違いが認められた際には Steel Dwass の多重比較を行った。

淡水への選好性の有無を調べるため，行動実験終了時まで淡水進入した個体数および海水進入した個体数が期待度数（各進入が半数ずつ）と有意に異なるかを χ^2 -test により検定した。この検定が有意であり，かつ淡水進入に偏りがある場合に，淡水を選好するものと判断した。また，淡水もしくは海水へ進入した個体の内，淡水に進入した個体の割合を算出し，淡水選好指標とした。

次に，淡水進入および海水進入の発生率が飼育期間（Rearing period）による影響を受けているかを調べるため，以下のロジスティック回帰分析を行った。

$$\text{Log}(p/1-p) = \alpha_0 + \alpha_1 \cdot \text{Rearing period}$$

この時， p は進入個体の発生率を表す。また， α_0 は定数， α_1 は係数を表す。淡水進入と海水進入それぞれについて，実験開始から終了までの発生率を解析した。飼育期間は名義尺度として扱った。

（2）結果

全長・体重・色素発達段階

飼育 1 日目，35 日目，91 日目，216 日目，271 日目の全個体における色素発達段階

の範囲はそれぞれ $V_A \sim VI_{A1}$, $V_{A3} \sim VI_B$, $VI_{A3} \sim VI_B$, $VI_{A4} \sim VI_B$, $VI_B \sim$ 黄ウナギであった (Fig. 6-1-4)。これらはそれぞれシラス, クロコ, クロコ, クロコ~黄ウナギ, クロコ~黄ウナギに相当した。

飼育1日目のトライアル1において, 全長, 体重, 肥満度は実験前群, 淡水進入群, 残留群および海水進入群の間で有意な違いが認められた (Fig. 6-1-5, ANOVA, $p < 0.05$)。淡水進入群の体重と肥満度はいずれも, その他の群に比べて有意に大きく, 淡水進入群の全長は残留群に比べ有意に大きかった (Multiple t-tests with Bonferroni correction, $p < 0.05$)。色素発達段階もまた, 飼育1日目のトライアルでは群間で有意な違いが認められ (Kruskal Wallis, $p < 0.05$), 実験前群の色素発達段階が残留群に比べて進んでいた (Fig. 6-1-5, Steel Dwass, $p < 0.05$)。他のトライアルでは, 全長, 体重, 肥満度および色素発達段階に群間で有意な違いは認められなかった (Fig. 6-1-5, いずれも $p > 0.05$)。これらのことから, シラスでは全長, 体重, 肥満度の高いものが淡水進入し, クロコでは全長, 体重, 肥満度は淡水進入と関係しないことが示唆された。

淡水進入行動に対する塩分勾配の影響

淡水への選好は, 飼育1日目, 35日目, 91日目, 216日目, 271日目のいずれのトライアルにおいても認められた (χ^2 -test, いずれも $p < 0.05$, Fig. 6-1-6)。淡水選好指標は飼育1日目~216日目では 69.9~76.6 と同程度であり, 271日目において 91.2 と高い値を示した。このことから, シラス, クロコ, 黄ウナギは淡水への選好を持ち続けており, その終盤で淡水選好が増すことが示唆された。

飼育期間は淡水進入および海水進入の発生率に有意に影響した (Fig. 6-1-7, Table 6-1-3, $p < 0.001$)。淡水進入の発生率は飼育271日目, 91日目, 35日目, 216日目, 1日目の順で高く, 海水進入の発生率は飼育91日目, 216日目, 35日目, 1日目, 271日目の順で高かった。216日目のトライアルでは飼育水温 (27°C) から実験時の水温 (15°C) への 12°C と大きな水温低下があったため (Table 6-1-2), 淡水進入する個体の発生率を低下させた可能性がある。これを除くと概ね飼育期間が進むほど, 淡水進入する個体の発生率は高まる傾向があったものと考えられる。また, 海水進入する個体の発生率は飼育期間による影響はあったものの, ある一定の傾向を見出すことはできなかった。

以上のことから, シラス, クロコ, 黄ウナギは天然の低塩分水を選好することが分かった。また, 飼育期間が進むほど, 淡水進入の発生率は高まる傾向にあることがわかった。

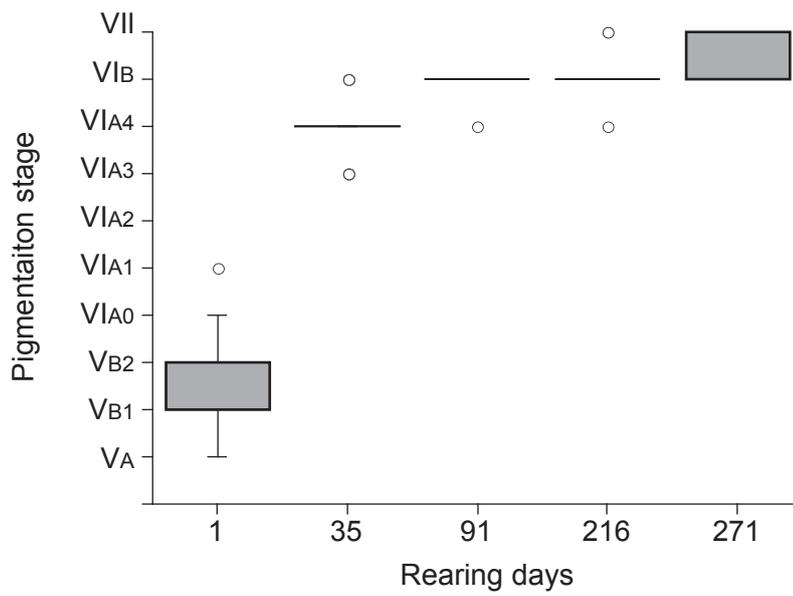


Fig.6-1-4 Boxplots of pigmentation stages at the time of FW-entry behavioural experiments. The box and band indicate the middle 50 % and median, respectively. Whiskers in pigmentation stage indicate the maximum and minimum datum within a 1.5 interquartile range. Open circles indicate outliers.

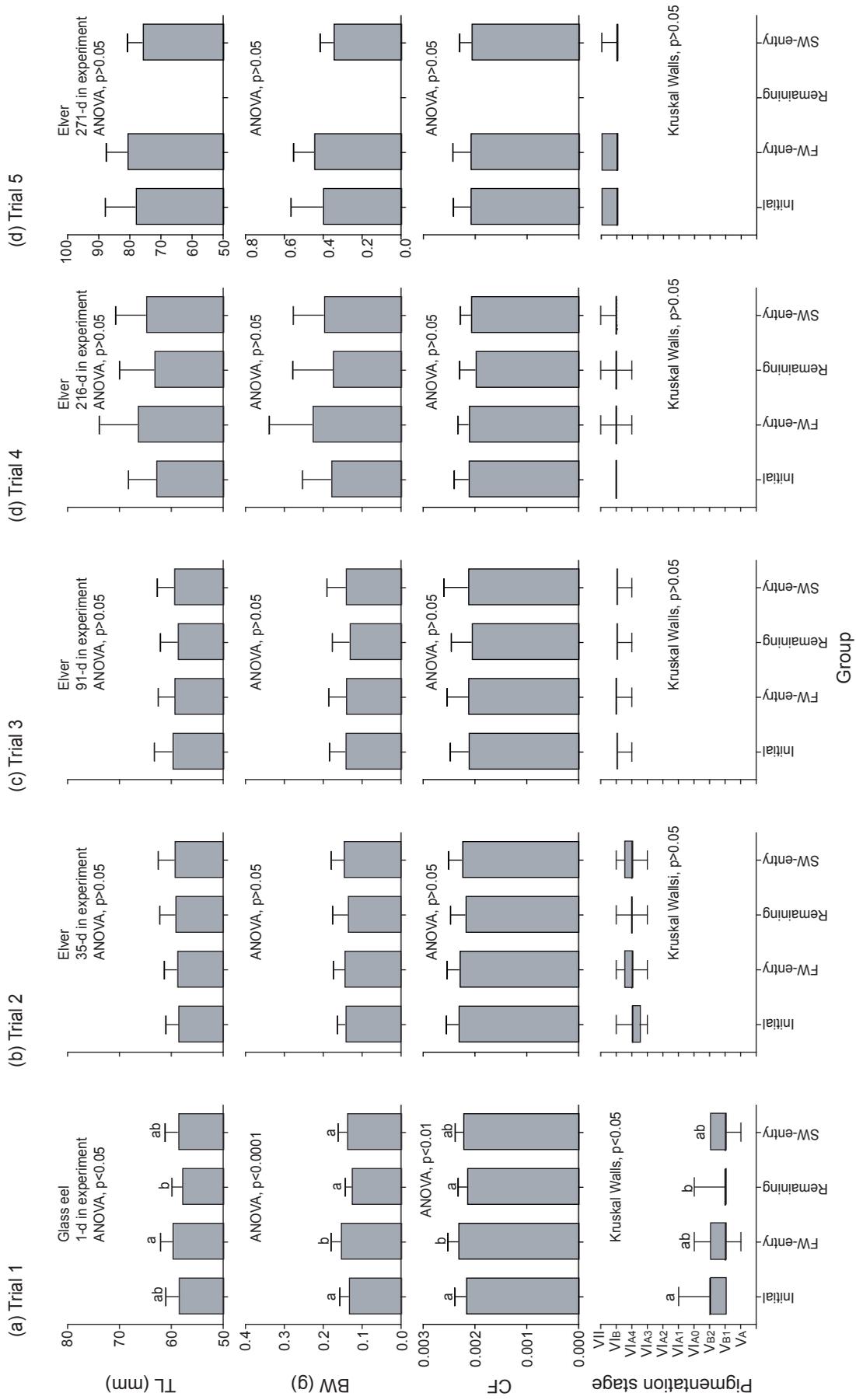


Fig. 6-1-5 Mean (\pm S.D.) total length (TL, mm), body weight (BW, g) and condition factor (CF) and range of pigmentation stages of initial group, FW-entry group, remaining group and SW-entry group in the FW-entry behavioural experiment ((a) Trial 1, (b) Trial 2, (c) Trial 3, (d) Trial 4 and (e) Trial 4).

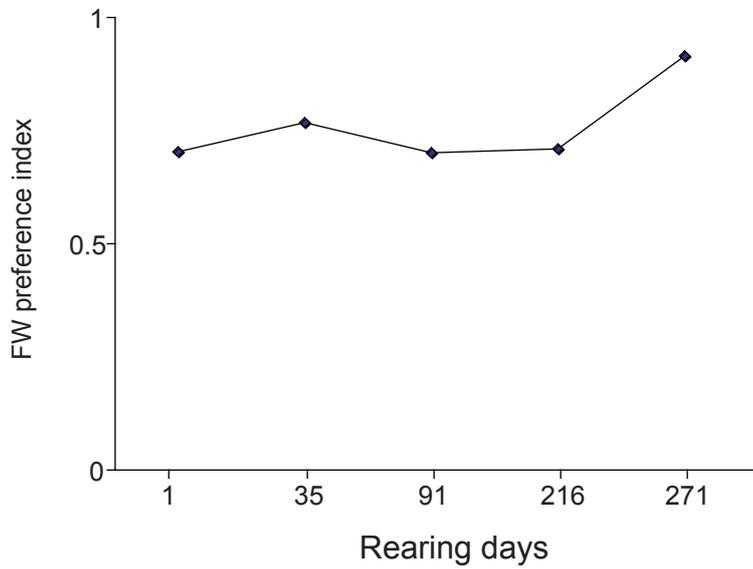


Fig. 6-1-6 Relationship between the FW preference index and rearing days in the FW-entry behavioural experiment.

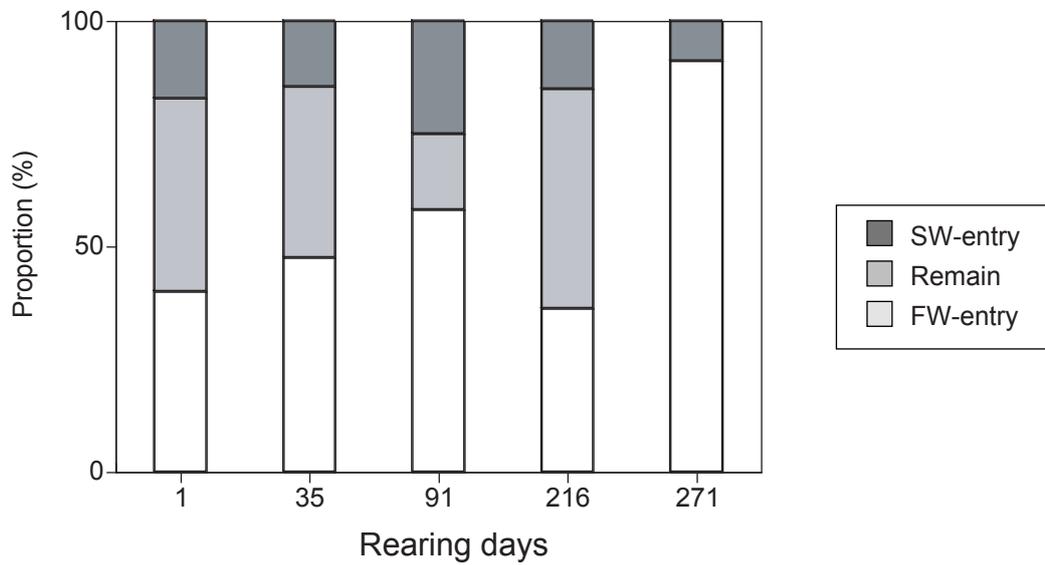


Fig. 6-1-7 Relationship between rearing days and proportion of SW-entry, remaining and FW-entry eels at the end of each trial of the FW-entry behavioural experiment.

Table 6-1-3 Effect of treatments on FW-entry behavior of juvenile eels.

Dependent variable	Independent variable	Time in trial	DF	Wald χ^2	p	Estimate
Trial 1-5	Probability of FW-entry	3 h	4	54.4	< 0.001	
Trial 6	Probability of SW-entry	Rearing duration	4	11.8	< 0.05	
		Rearing duration	4	11.8	< 0.05	
		Temperature	2	13.6	< 0.01	9° C 15° C 20° C -1.13 (± 0.33) 0.34 (± 0.25) 0.79
Probability of FW-entry	Temperature	1 h	2	20.2	< 0.001	-1.16 (± 0.29) 0.28 (± 0.22) 0.88
	Temperature	2 h	2	21.9	< 0.001	-0.98 (± 0.24) 0.12 (± 0.21) 0.86
	Temperature	3 h	2	23.9	< 0.001	-0.89 (± 0.22) 0.01 (± 0.20) 0.88
Probability of SW-entry	Temperature	0.5 h	2	0.4	> 0.05	
		1 h	2	3.5	> 0.05	
		2 h	2	16.6	< 0.001	-1.78 (± 0.49) 0.57 (± 0.31) 1.21
Probability of FW-entry	Light intensity	3 h	2	17.5	< 0.001	-1.24 (± 0.30) 0.48 (± 0.23) 0.76
		0.5 h	2	6.5	< 0.05	0 lux 35-65 lux 1000-1600 lux 0.84 (± 0.34) 0.24 (± 0.37) -1.08
		1 h	2	17.3	< 0.001	1.00 (± 0.24) -0.22 (± 0.28) -0.78
Probability of SW-entry	Light intensity	2 h	2	33.3	< 0.001	1.18 (± 0.21) -0.33 (± 0.22) -0.85
		3 h	2	31.1	< 0.001	1.10 (± 0.20) -0.45 (± 0.21) -0.65
		0.5 h	2	2.6	> 0.05	
Probability of FW-entry	Light intensity	1 h	2	3.1	> 0.05	
		2 h	2	6.2	< 0.05	0.35 (± 0.25) 0.42 (± 0.25) -0.77
		3 h	2	2.1	> 0.05	
Probability of SW-entry	Shelter (Light condition)	0.5 h	1	0.0	> 0.05	No shelter Shelter
		1 h	1	3.3	> 0.05	
		2 h	1	0.9	> 0.05	
Probability of FW-entry	Shelter (Light condition)	3 h	1	0.1	> 0.05	
		0.5 h	1	0.0	> 0.05	
		1 h	1	0.0	> 0.05	
Probability of SW-entry	Shelter (Dark condition)	2 h	1	0.0	> 0.05	
		3 h	1	1.5	> 0.05	No shelter Shelter
		0.5 h	1	0.0	> 0.05	
Probability of FW-entry	Shelter (Dark condition)	1 h	1	0.0	> 0.05	
		2 h	1	1.2	> 0.05	
		3 h	1	0.2	> 0.05	
Probability of SW-entry	Shelter (Dark condition)	0.5 h	1	0.0	> 0.05	
		1 h	1	0.0	> 0.05	
		2 h	1	4.7	< 0.05	0.86 (± 0.39) -0.86
Probability of FW-entry	Shelter (Dark condition)	3 h	1	4.8	< 0.05	0.65 (± 0.30) -0.65
		0.5 h	2	3.1	> 0.05	1.5 / L 3.7 / L 9.3 / L
		1 h	2	7.7	< 0.05	-0.04 (± 0.25) -0.35 (± 0.21) 0.39
Probability of SW-entry	Density	2 h	2	11.3	< 0.01	0.55 (± 0.18) -0.51 (± 0.16) -0.04
		3 h	2	9.7	< 0.01	0.50 (± 0.17) -0.41 (± 0.15) 0.09
		0.5 h	2	1.7	> 0.05	
Probability of FW-entry	Density	1 h	2	2.9	> 0.05	
		2 h	2	3.0	> 0.05	
		3 h	2	0.8	> 0.05	

第2項 外部環境要因と内部要因

(1) 材料と方法

供試魚

2009年1月16日～18日、1月23日～25日、および3月2日に湖口で採集したシラス1820個体を用いた。シラスは採集されてから数日以内に実験所へと輸送し、パンライト水槽(500L)に収容した。行動実験を行うまでの1～6日間、海水(12～15℃)で蓄養した。

行動実験

行動実験は前項と同じ装置を用いて、同様の手順で行った。外部環境要因の基本設定は水温15℃、照度0lux、隠れ家なし、個体数密度40個体/水槽とし、トライアル6～10ではそれぞれ単一の外部環境要因の操作(以下、環境操作、Treatment)を行った(Table 6-1-2)。トライアル6では9℃、15℃、20℃の3実験区を設け、水温の影響を調べた。トライアル7では、蛍光灯の照度を調節し、0lux、35～65lux、1000～1600luxの3実験区を設け、照度の影響を調べた。トライアル8とトライアル9では、5本の8cm塩化ビニール管を入れた区と入れない区を設け、隠れ家の影響を調べた。なお、隠れ家に関しては、明条件(1000～1600lux)のトライアル8と暗条件(0lux)のトライアル9の2条件で行った。トライアル10では、1水槽に40個体、100個体、250個体を収容した3実験区を設け、個体数密度の影響を調べた。各実験区は2レプリケートとした。

トライアル11では、基本設定の条件で6つのレプリケートを設け、行動実験を行った。海水および淡水に移動した個体を海水進入群と淡水進入群、実験開始時のコンパートメントに残った個体を残留群とし、実験前群(Initial)、淡水進入群、残留群、海水進入群の全長、体重、肥満度、色素発達段階を比較した。

外部形態の計測

トライアル10では、水温15℃、0lux実験区について、実験前群、淡水進入群、残留群および海水進入群から30個体ずつ(30個体に満たない場合は全部)サンプリングして、全長、体重(湿重量)の計測し、色素発達段階の判別を行った。

トライアル11では、各群から50個体ずつ(50個体に満たない場合は全部)サンプリングして、同様の計測を行った。

解析

全長、体重および肥満度に関する群間比較は、ANOVAによって行い、群間に違いが認められた際には、Bonferroni補正をしたt-testの多重比較を行った。また、色素発達段階に関する群間比較は、Kruskal Wallisによって行い、群間に違いが認められた際

には Steel Dwass の多重比較を行った。

次に、淡水進入および海水進入の発生率が環境操作による影響を受けているかを調べるため、ロジスティック回帰分析を行った。

$$\text{Log}(p/1-p) = \alpha_0 + \alpha_1 \cdot \text{Treatment}$$

この時、 p は進入個体の発生率、 α_0 は定数、 α_1 は係数を表す。淡水進入と海水進入それぞれについて、実験開始から 0.5 時間、1 時間、2 時間、3 時間までの発生率を解析した。環境操作における水温、照度、個体密度、隠れ家の有無は名義尺度として扱った。

(2) 結果

淡水進入行動に対する水温・照度・隠れ家・個体数密度の影響

淡水進入個体の発生率には水温、照度、個体数密度による有意な影響が見られ（実験開始 0.5 時間の個体数密度を除き、いずれも $p < 0.05$ ）、明条件および暗条件における隠れ家の有無による有意な影響は認められなかった（ $p > 0.05$, Table 6-1-3）。海水進入個体の発生率には水温、照度、暗条件における隠れ家の有無による有意な影響がいくつかの経過時間で認められ（ $p < 0.05$ ）、明条件における隠れ家の有無、個体数密度による有意な影響は認められなかった（いずれも $p > 0.05$, Table 6-1-3）。

水温が高いほど淡水進入および海水進入の発生率は高く、照度が低いほどそれらの発生率は高かった（Fig. 6-1-8, Table 6-1-3）。明条件では、隠れ家の有無は淡水進入および海水進入する個体の発生率と関係しなかった（Fig. 6-1-9, Table 6-1-2）。暗条件では、隠れ家がない場合に比べて、隠れ家がある場合に海水進入する個体の発生率は高い傾向が見られた（Fig. 6-1-9, Table 6-1-3）。個体数密度については、40 個体/水槽、250 個体/水槽、100 個体/水槽の順で淡水進入する個体の発生率は高かった（Fig. 6-1-9, Table 6-1-3）。これらのことから、高水温、低照度は淡水と海水の両方向への進入を促進させ、暗条件の隠れ家は海水進入のみを促進させることがわかった。また、個体数密度によって淡水進入の発生率が変わるものと推察された。

淡水進入行動に対する全長・体重・色素発達段階・肥満度の影響

トライアル 10 では、全長、体重、肥満度は実験前群、淡水進入群、残留群および海水進入群の間に有意な違いは認められず（ANOVA, $p > 0.05$ ）、色素発達段階も群間で有意な違いは認められなかった（Kruskal Wallis, $p > 0.05$, Fig. 6-1-10）。

トライアル 11 では、全長、体重は群間で有意な違いが認められ（ANOVA, $p < 0.05$ ）、淡水進入群で実験前群よりも有意に高かったが（Bonferroni, $p < 0.05$ ）、淡水進入群、残留群および海水進入群の間では有意な違いは認められなかった（ $p < 0.05$, Fig. 6-1-10）。肥満度は群間で有意な違いは認められなかった（ANOVA, $p > 0.05$ ）。色素発達段階は群間で有意な違いが認められ（Kruskal Wallis, $p < 0.05$ ）、淡水進入群は実験前群

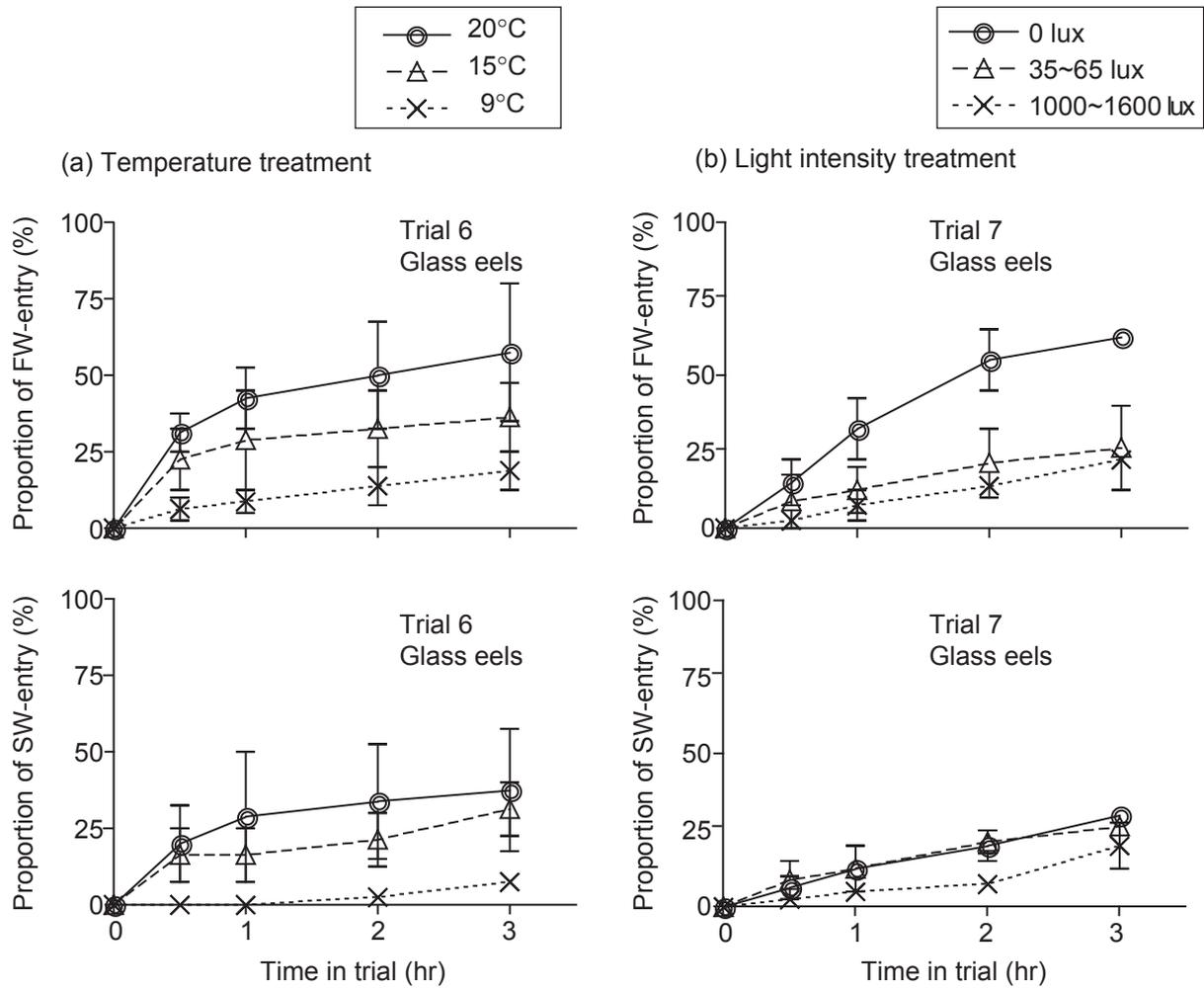


Fig.6-1-8 Temporal change of proportion of FW-entry and SW-entry glass eels in the (a) temperature treatments and (b) light intensity treatments.

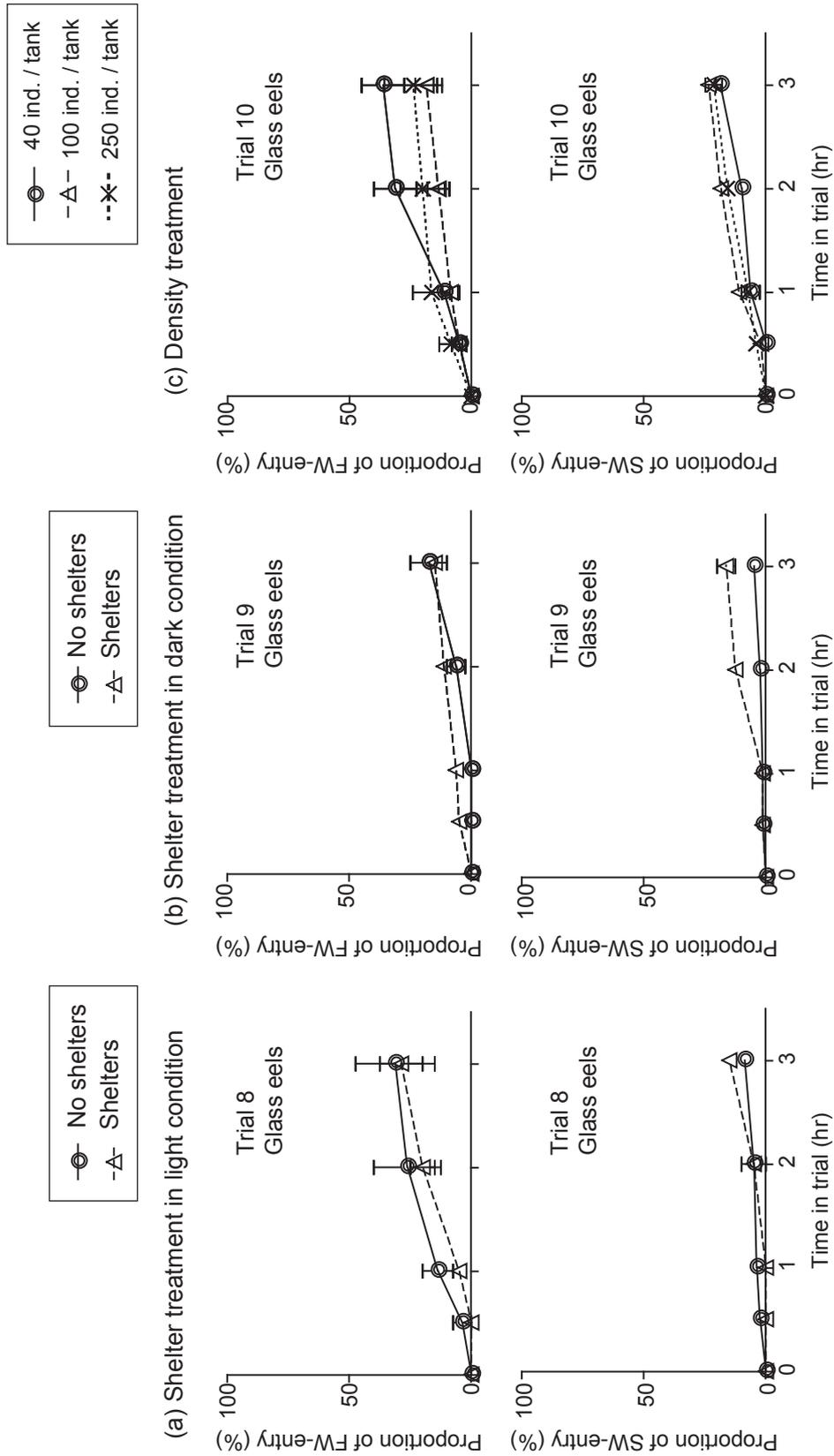


Fig.6-1-9 Temporal change of proportion of FW-entry and SW-entry glass eels in (a) each treatment of shelters in light condition, (b) each treatment of shelters in dark condition and (c) each density treatment.

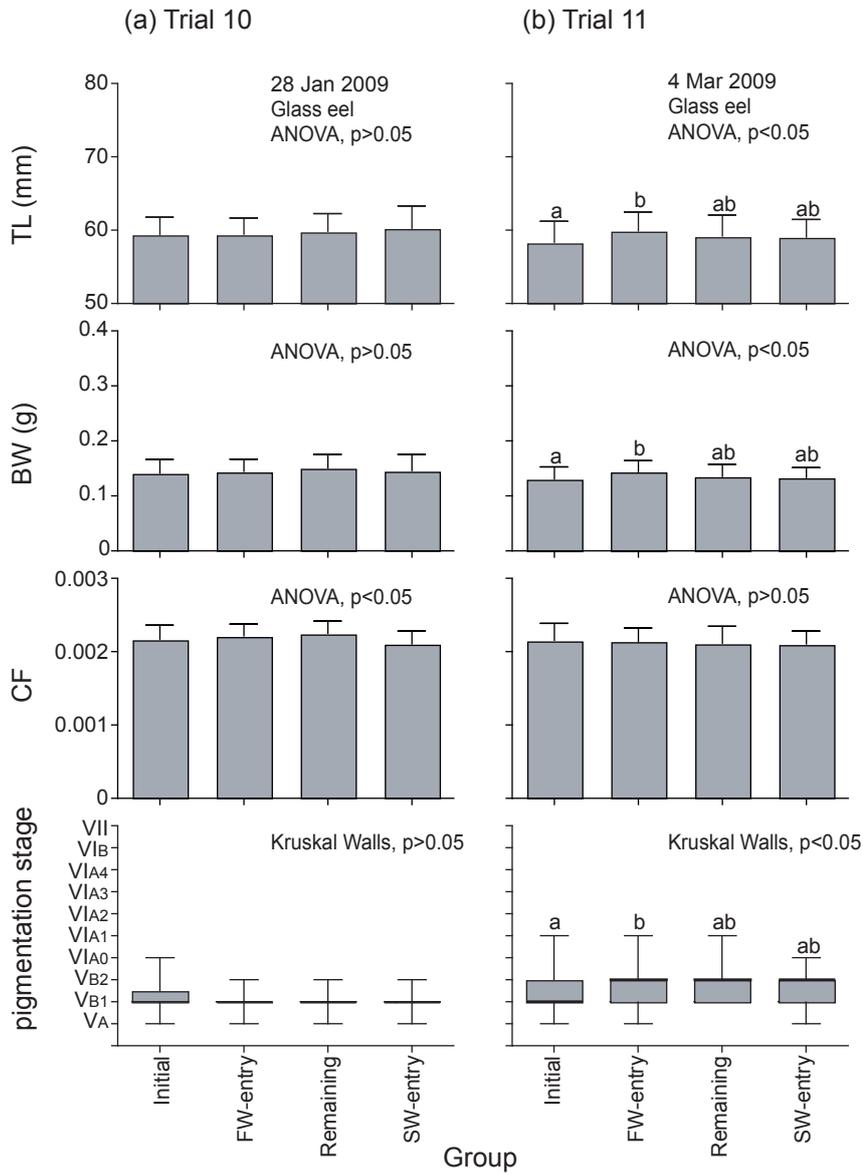


Fig. 6-1-10 Mean (\pm S.D.) total length (TL, mm), body weight (BW, g) and condition factor (CF) and range of pigmentation stages of initial group, FW-entry group, Remain group and SW-entry group in (a) Trial 10 and (b) Trial 11 of the FW-entry behavioural experiment.

よりも有意に色素発達段階を進行させていた (Steel Dwass, $p < 0.05$, Fig. 6-1-10)。これは実験中に色素発達が起こったことによるものであり、淡水進入とは関係のないものと考えられた。以上のことから、シラスの淡水進入に対して、全長、体重、肥満度、色素発達段階が及ぼす明瞭な影響は認められなかった。

第2節 遡上行動

第1項 流水

(1) 材料と方法

供試魚

2009年3月29日に江川の河口で採集したシラス200個体を用いた。シラスは採集直後に実験所へ輸送し、パンライト水槽(200L)に収容して飼育を始めた。飼育2~3日目に行動実験を行った。本実験では、飼育によりシラス~黄ウナギまでの各段階で遡上行動を見る予定であったが、魚病のため、シラスの行動実験を行った後に中止した。

行動実験

行動実験には、斜面(傾斜角 30° 、長さ290mm、奥行300mm)を設置した直方型水槽(幅600mm、奥行300mm、高さ300mm)を用いた(Fig. 6-2-1)。斜面にはタオル地を張り、その上を水が流れるように、等間隔に並んだ4つの流水口(直径1mm)を斜面最上部に設置した。流水する際の流量は毎分約1500mlとした。実験には、地下水(塩分3)を用い、水温 18°C 、照度0luxで行った。

水槽に供試魚40個体を入れ、9時間、馴致した。馴致時にはエアストーンを入れ、実験開始30分前に水槽から取り除いた。流水の開始と同時に、実験を開始した。実験時間は6時間とし、その間、赤外線ランプを用いて、上方より斜面部の動画撮影を行った。

流水ありと流水なしの2実験区を設けた。各実験区の実験を2回ずつ行うこととし、水槽による影響を考慮するため、実験に用いる水槽を1回目と2回目では実験区間で入れ替えた。

外部形態の計測

行動実験前に30個体をサンプリングし、全長、体重(湿重量)の計測、および色素発達段階の判別を行った。

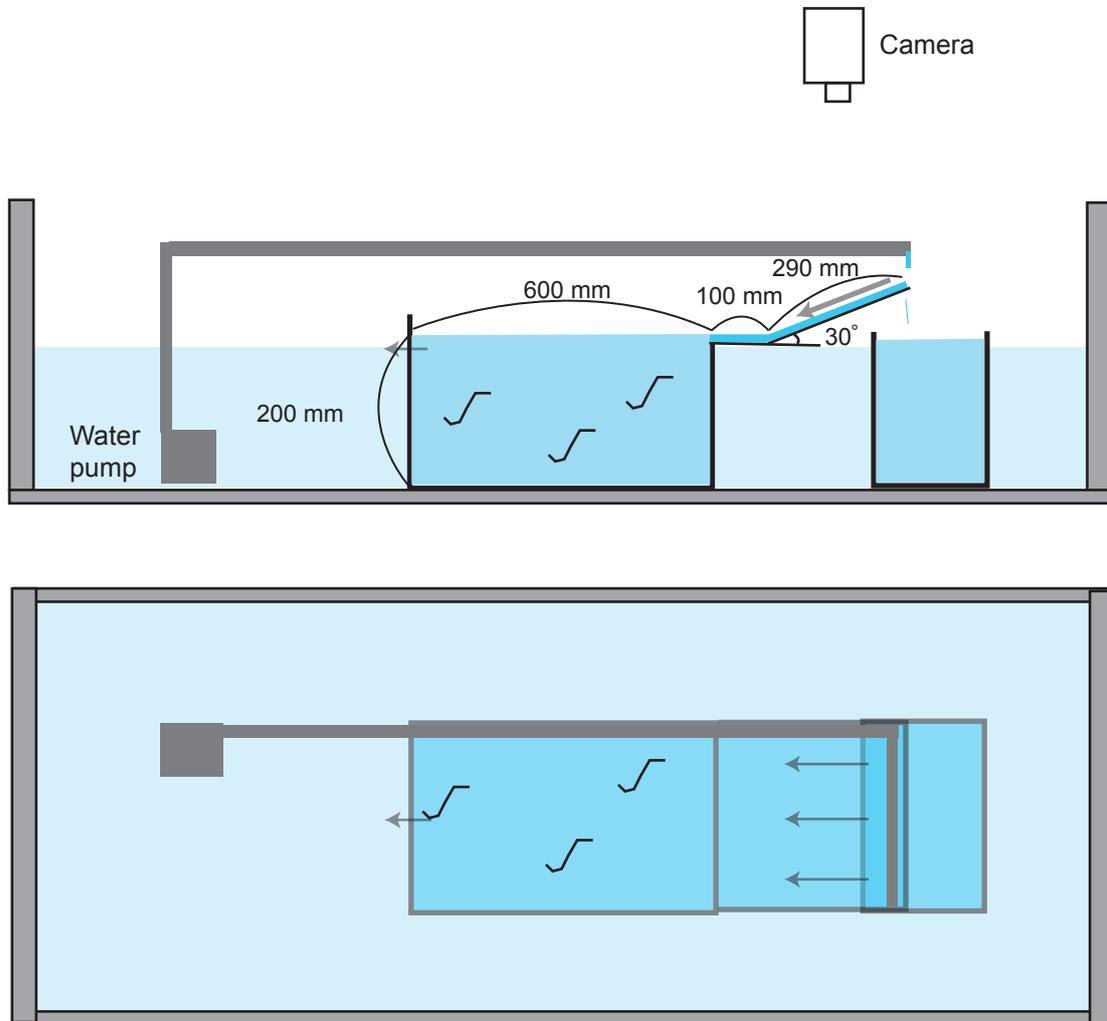


Fig. 6-2-1 Experimental apparatus for testing the upstream swimming behaviour of juvenile eels showing a side view (top) and plan view (bottom). Arrows indicate water inflow.

解析

動画撮影した映像を用いて、30分間隔で3分間の観察を行い、その間の遡上トライの回数を数えた。なお、頭部を水面から出し、斜面に露出させることを遡上トライ1回と判断した。合計遡上トライ数を水槽内にいる個体数で割り、一個体あたりの遡上トライ数を算出した。

一個体あたりの遡上トライ数（以下、遡上率とする、Upstream swimming rate）に対して、水槽（Tank）および流水の有無（Treatment）による影響があるかを調べるため、遡上率の確率密度に正規分布を仮定した一般化線型モデル（GLM）により解析した。

$$\text{Upstream swimming rate} = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{Tank} + \beta_2 \cdot \text{Treatment}$$

この時、 β_0 は定数、 β_1 、 β_2 は係数を示す。Tank, Treatment はともに名義尺度として扱った。

（2）結果

全長・体重・色素発達段階

行動実験前の全長、体重（平均±標準偏差）は、 $58.6 \pm 3.2\text{mm}$ 、 $0.123 \pm 0.027\text{mg}$ であった。色素発達段階の範囲は $VI_{A0} \sim VI_{A3}$ であり、クロコに相当する VI_{A3} の1個体を除き、発育段階はシラスに相当していた。

流水による影響

遡上率には流水の有無による有意な影響が認められ ($p < 0.001$)、流水区では、無流水区に比べて遡上率は高かった (Fig. 6-2-2)。遡上率には水槽による有意な影響は認められなかった ($p > 0.05$)。このことから、シラスは正の走流性をもつことがわかった。

第2項 外部環境要因および内部要因

前項では魚病により実験を継続できなかったため、シラスのみ正の走流性をもつことがわかった。しかし、野外調査における岩登りの観察や登坂魚道における調査で、クロコでも活発な遡上行動を示すことがわかっている。これより、クロコも正の走流性を持ち、野外ではこの段階で主に遡河が行われているものと考えられる。本項ではクロコの遡上行動が一定の流水の元で、外部環境要因と内部要因によりどのように変化するかを調べた。

（1）材料と方法

供試魚

トライアル 2~6 では、淡水進入行動のトライアル 6~11 で用いたシラスを継続飼育し、クロコ (N=1580) まで成育した個体を用いた。淡水進入の行動実験を終えたシ

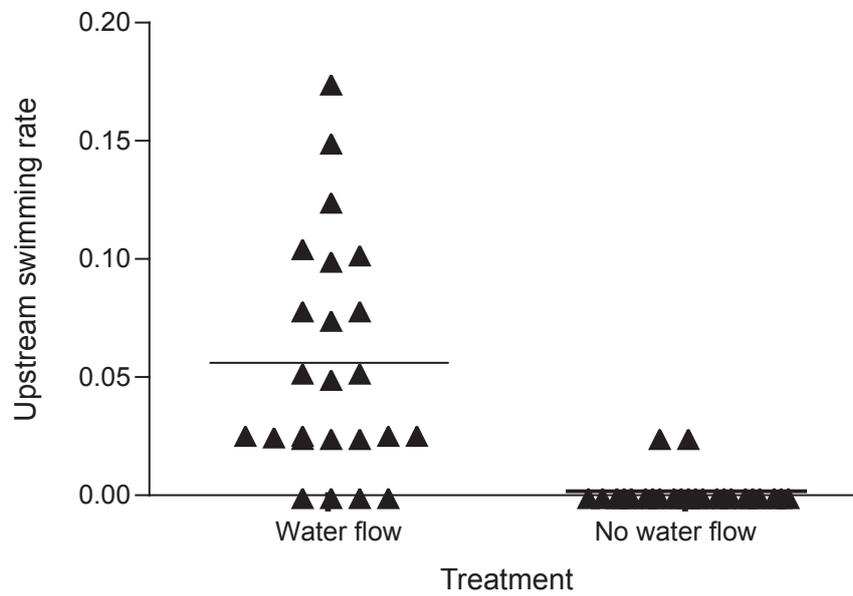


Fig. 6-2-2 The effect of water flow on upstream swimming rate (number of upstream behaviours within 3 minutes / individual in a tank). Triangles and bars indicate values at intervals of 30 minutes and mean values.

ラスを 500L パンライト水槽に収容し、2~3 日間かけて徐々に低塩分へ馴致させた後、低塩分水（17~ 19℃，塩分 3.0）で 53~56 日間飼育した。約 0.01g/個体のユスリカ類の幼虫を毎日正午に給餌した。

トライアル 7 では、トライアル 5, 6 を終えてから 20~ 24 日間飼育したクロコ（N=240）を用いた。この飼育期間中に絶食の処理を行った。トライアル 8 では、トライアル 2~ 4 を終えてから 500L パンライト水槽で 15~ 20 日間飼育したクロコ（N=160）を用いた。

行動実験

行動実験は前項と同様の装置を用い、同様の手順で行った。外部環境要因の基本設定は水温 18℃，照度 0 lux，隠れ家なし，個体数密度 40 個体/水槽とし，トライアル 2~ 7 ではそれぞれ単一の環境操作を行った（Table 6-2-1）。トライアル 2 では 12℃，18℃，24℃の 3 実験区を設け，水温の影響を調べた。トライアル 3 では 0 lux，35~ 65 lux，1000~ 1600 lux の 3 実験区を設け，照度の影響を調べた。トライアル 4 では明条件における隠れ家の有無による影響を調べた。トライアル 5 では暗条件における隠れ家の有無による影響を調べた。トライアル 6 では 40 個体/水槽，100 個体/水槽，250 個体/水槽の 3 実験区を設け，個体数密度の影響を調べた。トライアル 7 の行動実験の 3 週前に，500L パンライト水槽で飼育していたクロコを，3つの 30L パンライト水槽に 150 個体ずつランダムに振り分けた。それぞれに，行動実験の 3 週間前から絶食，行動実験の 1 週間前から絶食，絶食期間無しの 3 つの処理を行った。トライアル 7 ではこれらの群をそれぞれ入れた 3 実験区を設け，絶食の影響を調べた。給餌期間には約 0.04g/個体のユスリカ類の幼虫を毎日与えた。

トライアル 8 では基本設定の条件で，4 つのレプリケートを作り，行動実験を行った。斜面を登り切った個体を遡上群，水槽内に残った群を残留群とし，実験前群，遡上群，残留群の全長，体重，肥満度，および色素発達段階を比較した。

外部形態の計測

トライアル 8 では，実験前群（Initial），遡上群，残留群を 50 個体ずつ（50 個体に満たなかった遡上群は全 23 個体）サンプリングして，全長，体重（湿重量），色素発達段階を調べた。

解析

全長，体重および肥満度に関する群間比較は，ANOVA によって行い，群間に違いが認められた際には，Bonferroni 補正をした t-test の多重比較を行った。また，色素発達段階に関する群間比較は，Kruskal Wallis によって行い，群間に違いが認められた際には Steel Dwass の多重比較を行った。

Table 6-2-1 Summary of the upstream swimming behavioural experiment. Purpose I was to investigate the effect of development on upstream swimming behaviour, purpose II was to investigate the effects of external factors on upstream swimming behaviour and purpose III was to investigate the effects of internal factors on upstream swimming behaviour.

Date	Purpose	Developmental stage	No. of replicates	Temperature	Density	Light intensity	Shelter	Starvation
Trial 1 31 Mar~1 Apr 2009	I	Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	
Trial 2 16~17 Mar 2009	II	Elvers	2	12° C	40 ind./tank	0 lux	None	
		Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	
		Elvers	2	24° C	40 ind./tank	0 lux	None	
Trial 3 18~19 Mar 2009	II	Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	
		Elvers	2	18° C	40 ind./tank	35~65 lux	None	
		Elvers	2	18° C	40 ind./tank	1000~1600 lux	None	
Trial 4 20~21 Mar 2009	II	Elvers	2	18° C	40 ind./tank	1000-1600 lux	5 pipes	
		Elvers	2	18° C	40 ind./tank	1000-1600 lux	None	
Trial 5 22~23 Mar 2009	II	Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	5 pipes	
		Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	
Trial 6 24~25 Mar 2009	II	Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	
		Elvers	2	18° C	100 ind./tank	0 lux	None	
		Elvers	2	18° C	250 ind./tank	0 lux	None	
Trial 7 14~15 Apr 2009	II	Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	3 week
		Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	1 week
		Elvers	2	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	0 week
Trial 8 5 Apr 2009	III	Elvers	4	18° C	40 ind./tank	0 lux	None	

一頭あたりの遡上トライ数（遡上率，Upstream swimming rate）に対して，用いた水槽（Tank）および環境操作（Treatment）による影響があるかを調べるため，一般化線型モデル（GLM）により解析した。

$$\text{Upstream swimming rate} = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{Tank} + \beta_2 \cdot \text{Treatment}$$

この時， β_0 は定数， β_1 ， β_2 は係数を示す。水槽は名義尺度，環境操作における水温，照度，個体密度，隠れ家の有無も名義尺度として扱った。また，水槽による影響が見られた場合には，Tukey HSD により水槽の影響を補正した上で環境操作した実験区間の差異を調べた。

（2）結果

遡上行動に対する水温・照度・隠れ家・個体数密度・絶食の影響

遡上率には，水温，照度，絶食による有意な影響が認められ（いずれも $p < 0.05$ ），明条件および暗条件における隠れ家の有無，個体数密度による影響は認められなかった（いずれも $p > 0.05$ ，Table 6-2-2）。また，トライアル 2，3，5，6 では水槽による影響も認められ（いずれも $p < 0.05$ ，Table 6-2-2），水槽による流水状態や斜面などの微小な差異が遡上行動に影響を与えた可能性が考えられた。

水槽による効果を補正して水温の影響を調べたところ，18℃と 24℃における遡上率は 12℃に比べて有意に高かった（Tukey HSD， $p < 0.05$ ，Fig. 6-2-3）。同様に，照度については，35~65 lux と 1000~1600 lux における遡上率は 0 lux に比べて有意に高かった（Tukey HSD， $p < 0.05$ ，Fig. 6-2-3）。絶食については，1 週間絶食させた群の遡上率は，3 週間絶食させた群および絶食期間なしの群に比べて，有意に高かった（Tukey HSD， $p = 0.0019$ ，Fig. 6-2-3）。これらのことから，高水温，低照度，短期的な絶食（1 週間），の条件で遡上行動が促進されることが分かった。

遡上行動に対する全長・体重・色素発達段階・肥満度の影響

トライアル 8 において，色素発達段階は実験前群，遡上群，残留群の群間で有意な違いは認められなかったが（Kruskal Wallis， $p > 0.05$ ，Fig. 6-2-4），全長，体重，肥満度は群間で有意な違いが認められた（ANOVA， $p < 0.05$ ，Fig. 6-2-4）。遡上群の全長および体重は実験前群，残留群に比べて有意に高く，残留群の肥満度は実験前群，遡上群に比べて有意に低かった（Multiple t-tests with Bonferroni correction， $p < 0.05$ ，Fig. 6-2-4）。このことから，全長，体重，肥満度の高い個体がクロコの遡上を活発に行うことが分かった。

Table 6-2-2 Effect of treatments and tank on upstream swimming rate in the upstream swimming behavioural experiment.

		d.f.	F	P
Trial 2	Temperature	2	4.69	0.0124
	Tank	2	5.61	0.0056
Trial 3	Light intensity	2	7.46	0.0014
	Tank	2	4.07	0.0226
Trial 4	Shelter (light)	1	0.01	> 0.05
	Tank	1	0.08	> 0.05
Trial 5	Shelter (dark)	1	3.34	> 0.05
	Tank	1	35.69	< 0.0001
Trial 6	Density	2	2.49	> 0.05
	Tank	2	10.28	0.0001
Trial 7	Starvation	2	6.88	0.0019
	Tank	2	2.89	> 0.05

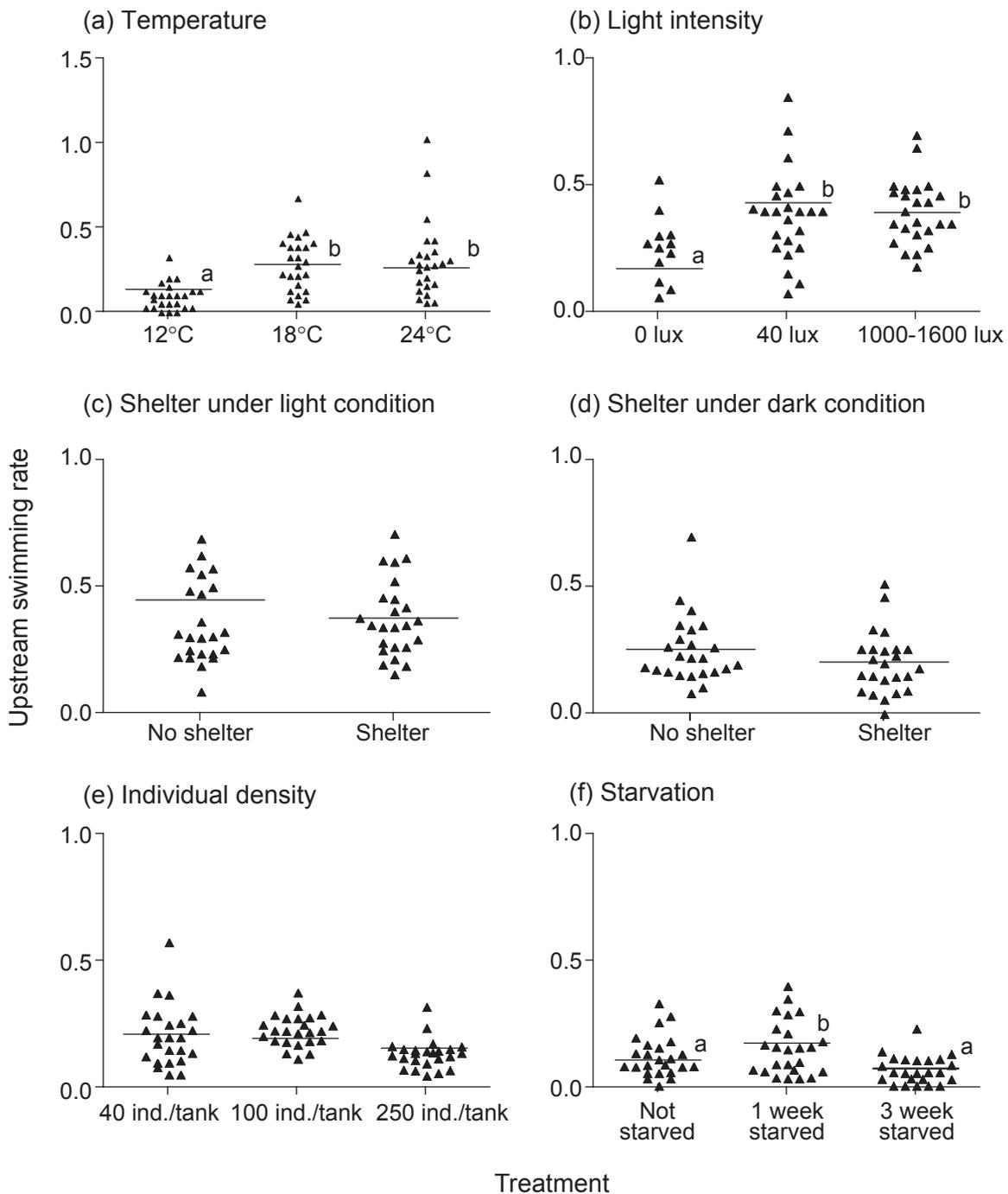


Fig. 6-2-3 The effect of treatments on upstream swimming rate (number of upstream behaviours within 3 minutes / individual in a tank). Triangles indicate each rate value that was recorded at intervals of 30 minutes. Bars indicate mean values, which were adjusted in the case of significant tank effects. Bars with different letters indicate significant differences ($p < 0.05$, Tukey HSD)

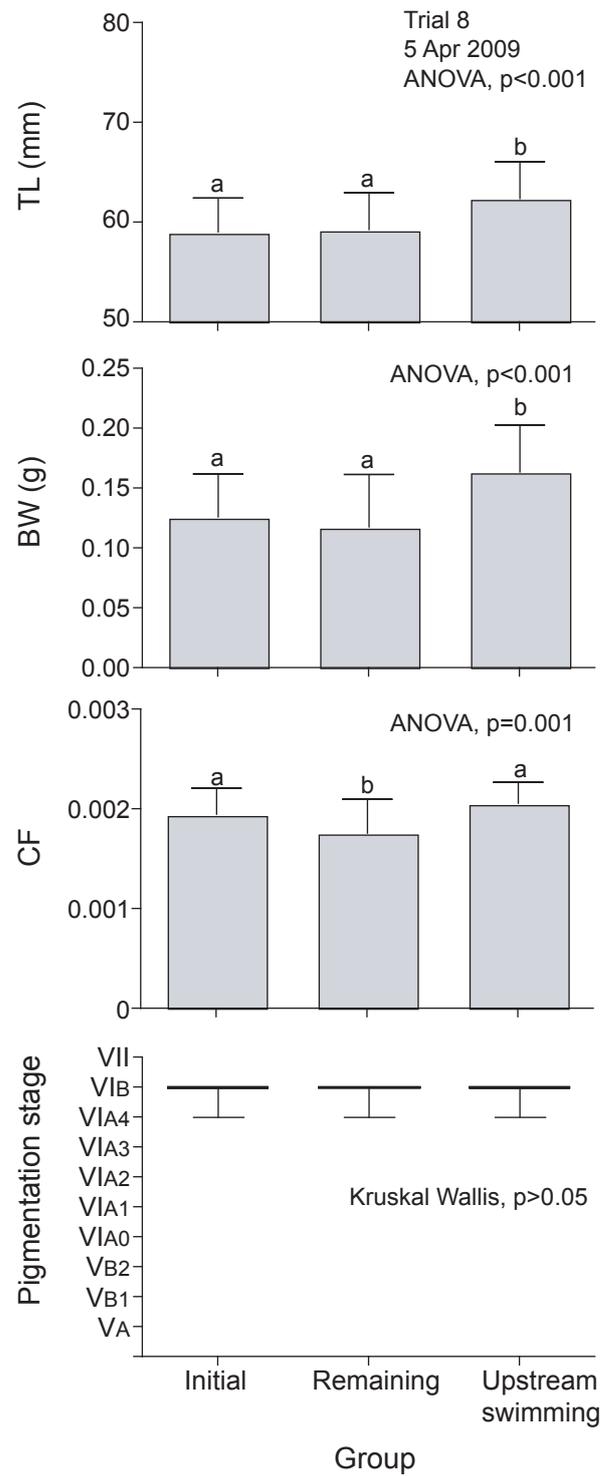


Fig. 6-2-4 Mean (\pm SD) total length (TL, mm), body weight (BW, g) and condition factor (CF) and range of pigmentation stages of the initial group, remaining group and upstream swimming group in Trial 8 of upstream swimming behavioural experiment. Bars with different letters indicate the significant differences ($p < 0.05$, multiple t-tests with Bonferroni correction.)

第3節 脱出行動

第1項 シラス期における外部環境要因および内部要因

(1) トライアル 1~3 の材料と方法

供試魚

2008年3月3日~4日に湖口で採集されたシラス 380 個体を用いた。シラスは採集された直後、および 4 日後の 2 回に分けて実験所へと輸送し、100Lパンライト水槽に収容した。行動実験を行うまでの1~5日間、海水(12~15℃)で蓄養した。

行動実験

740×345×300(mm)のポリプロピレン製のコンテナに仕切りを入れ、5つのコンパートメントを持つ水槽を装置として用いた(Fig. 6-3-1)。各コンパートメントは表層部の開口部(10 mm×10 mm)でつながっており、ここに漏斗状の細工を施し、一度移動したものは容易に戻れない構造とした。コンパートメント1から5の方向へ移動するように細工を施した。各コンパートメントでは微量のエアレーションを行った。漏斗状開口部を遮蔽板で塞いだ状態にして、供試魚をコンパートメント1に入れ、22時間、馴致を行った。漏斗状開口部を開放するとともに実験を開始した。12時間ごとに懐中電灯の下で個体数を計数した。実験に供した個体の半数がコンパートメント1から移動した時点で実験を終了した。

外部環境の基本設定は、海水、水温 15℃、全暗、個体数密度 40 個体/水槽とした。トライアル1~3ではそれぞれ水温、昼夜、個体数密度の環境操作を行い、脱出行動に対するそれらの影響を調べた。トライアル1では、10℃、15℃、20℃の3実験区を設け、水温の影響を調べた。トライアル2では、コンパートメント間の開口部を開放する時間を実験区で変え、昼のみ開口、夜のみ開口、昼夜ともに開口の3実験区を設け、昼夜の影響を調べた。トライアル3では、20 個体/水槽、40 個体/水槽、80 個体/水槽の3実験区を設け、個体数密度による影響を調べた。

解析

実験開始から終了まで、12時間毎に計数した各コンパートメントの個体数の比が、実験区間で異なるかを χ^2 testを用いて調べた。

(2) トライアル 1~3 の結果

水温、昼夜、個体数密度のいずれにおいても、各コンパートメントにいる個体の比は実験区間で有意に異なっていた(χ^2 test, いずれも $p<0.05$)。水温については、20℃において、10℃および15℃よりも脱出した個体数は多い傾向にあった(Fig. 6-3-2)。昼夜については、昼夜ともに開口した区、夜のみ開口した区、昼のみ開口した区の順で、脱出した個体数は多かった(Fig. 6-3-2)。個体数密度については、80 個体/水槽、

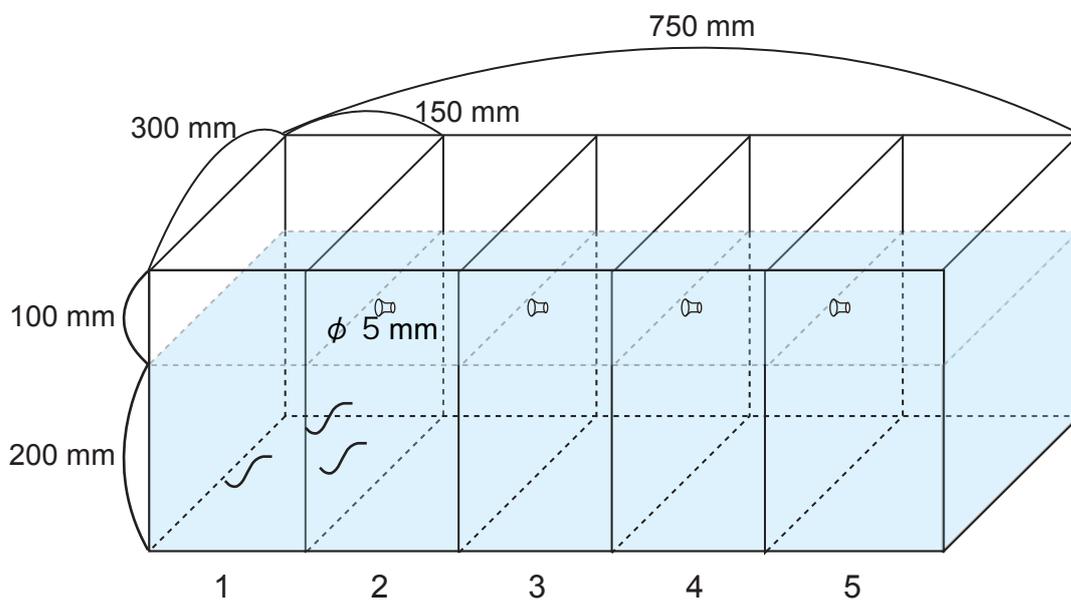


Fig. 6-3-1 Apparatus for the escapement behavioural experiment in Trial 1~3, which was partitioned into five connected compartments with funnelform openings (5 mm diameter, Fig. 6-2-2) at the top of each to allow one-way movement between compartments.

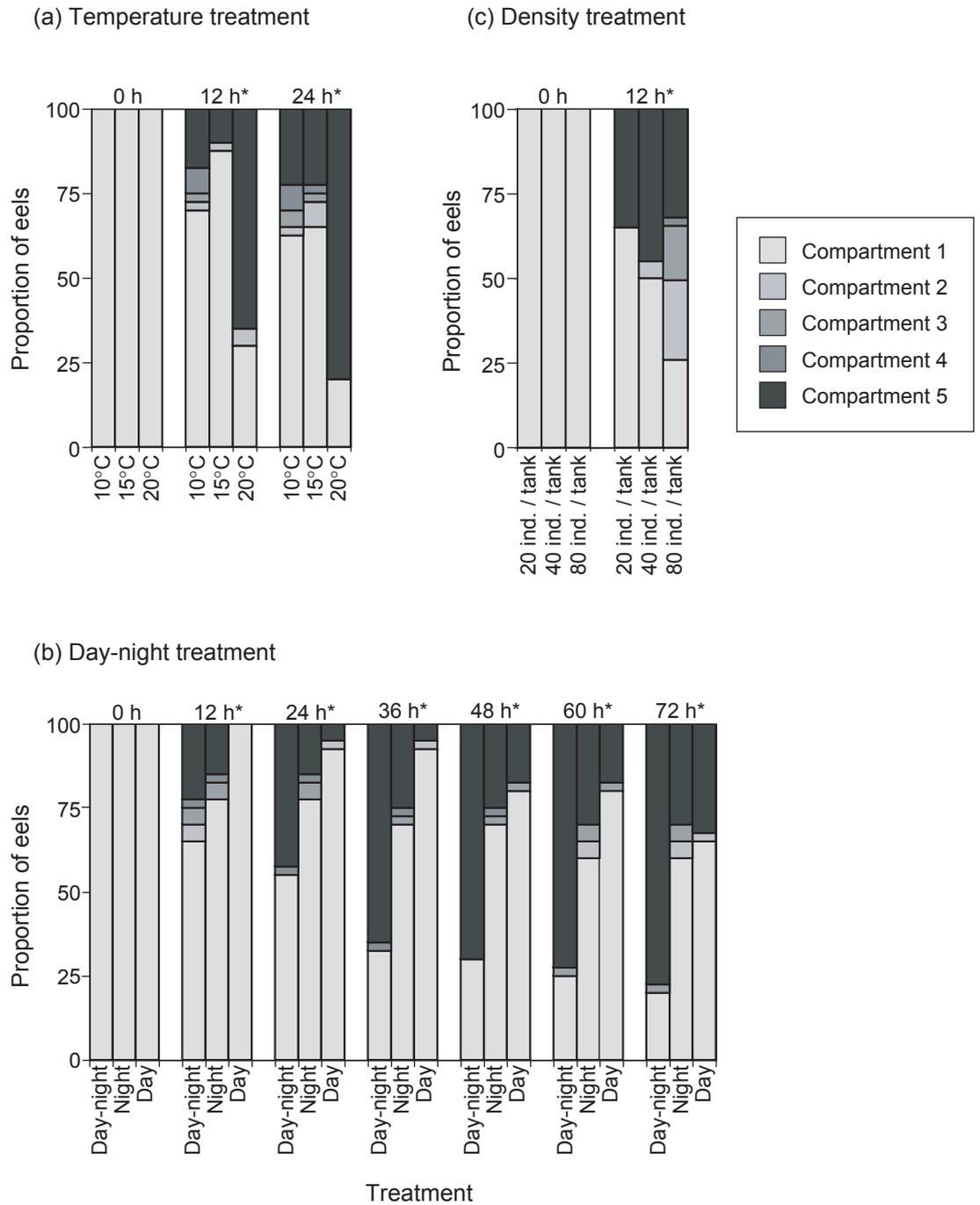


Fig. 6-3-2 Change of proportion of eels among temperature treatments, density treatments and day-night treatment in the escapement behavioural experiment. Day-night, night and day categories indicate the possible time that eels moved to other compartments. Asterisk (*) shows significantly difference among treatments in Chi-square test ($P < 0.05$).

40 個体/水槽，20 個体/水槽の順で脱出した個体数は多かった (Fig. 6-3-2)。

(3) トライアル 4~トライアル 10 の材料と方法

供試魚

2008 年 12 月 24 日，2009 年 1 月 3 日~7 日，および 2009 年 1 月 23 日~25 日に湖口で採集されたシラス 1980 個体を用いた。シラスは採集されてから数日以内に実験所へと輸送し，500 L パンライト水槽に収容した。行動実験を行うまでの 1~6 日間，海水 (12-15℃) で蓄養した。

行動実験

3 つのコンパートメントに仕切った直方型水槽 (幅 750mm，奥行 300mm，高さ 300mm) を用いた (Fig. 6-3-3)。供試魚の移動が中央から外側への一方通行となるように，仕切り壁面に漏斗状開口部を設けた。

行動実験では，3 つのコンパートメントに地下から採水した海水 (塩分 32) を入れた。実験水槽はウォーターバスに入れ，ウォーターバスの水温をヒーターとクーラー (Reisea, LX150) により制御した。

漏斗状開口部を遮蔽板で塞ぎ，中央コンパートメントに供試魚 40 個体を入れ，9 時間，馴致した。馴致時にはエアストーンを入れ，実験開始の 30 分前に水槽から取り除いた。漏斗状開口部を開放し，実験を開始した。実験開始から 1 時間，3 時間，6 時間，12 時間後に両端のコンパートメントの写真をストロボ撮影し，画像を元に個体数を数えた。

外部環境の基本設定は，水温 15℃，照度 0lux，隠れ家なし，個体数密度 40 個体/水槽とし，トライアル 4~9 ではそれぞれ単一の環境操作を行った (Table 6-3-1)。トライアル 4 とトライアル 5 では 9℃，15℃，20℃の 3 実験区で水温の影響を調べた。トライアル 6 では 1000~1600 lux，35~65 lux，0 lux の 3 実験区で照度の影響を調べた。トライアル 7 では明条件における隠れ家の有無による影響を調べた。トライアル 8 では暗条件における隠れ家の有無による影響を調べた。トライアル 9 では 40 個体/水槽，100 個体/水槽，250 個体/水槽の 3 実験区を設け，個体数密度による影響を調べた。各実験区には 2 つのレプリケートを設けた。

トライアル 10 では，基本設定条件において，4 つのレプリケートを設け，行動実験を行った。両端のコンパートメントに移動した個体を脱出群，開始時のコンパートメントに残った群を残留群とし，実験前群，脱出群，残留群の全長，体重，肥満度および色素発達段階を比較した。

外部形態の計測

トライアル 10 では，実験前群，脱出群，残留群をそれぞれ 30 個体ずつサンプリン

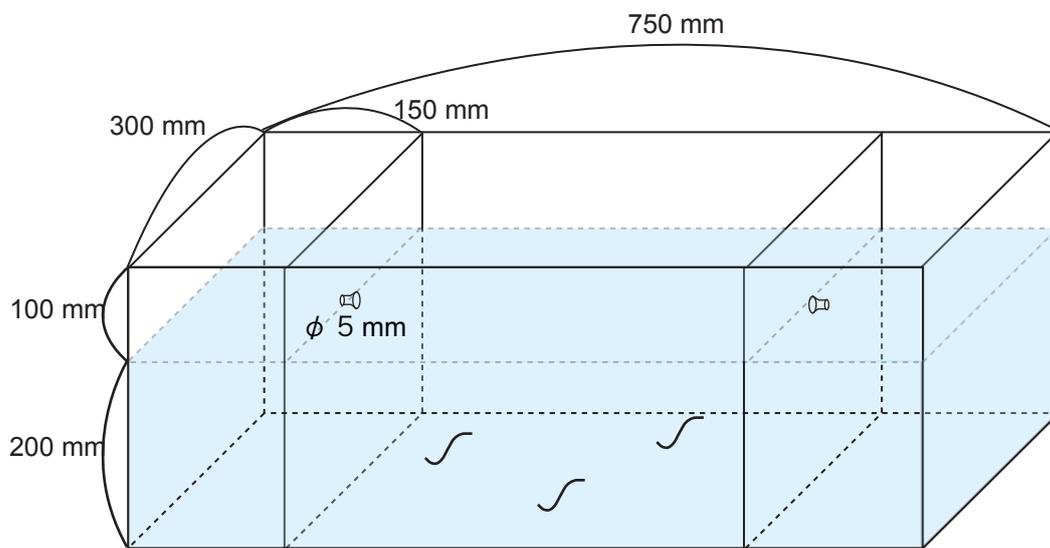


Fig. 6-3-3 Experimental apparatus for the escapement behaviour in Trial 4~15, which is partitioned into three connected compartments with funnellform openings (5 mm diameter, Fig. 6-2-2) at the top of each to allow one-way movement between compartments.

Table 6-3-1 Summary of the escapement behavioural experiment. Purpose II was to investigate the effects of external factors on escapement behaviour and purpose III was to investigate the effects of internal factors on escapement behaviour. Day-night, night and day in trial 2 indicates the time that eels could move to other compartment.

Date of behavioural test	Purpose	Developmental stage	No. of replicates	Temperature	Salinity	Density	Light intensity	Shelter	Starvation	Mean proportion of eels at the end of trial	
										Remain	Escapement
Trial 1	II	Glass eels	1	10° C	35	40 ind./tank	0 lux	None	None		
			1	15° C	35	40 ind./tank	0 lux	None	None		
			1	20° C	35	40 ind./tank	0 lux	None	None		
Trial 2	II	Glass eels	1	15° C	35	40 ind./tank	Day-night	None	None		
			1	15° C	35	40 ind./tank	Night	None	None		
			1	15° C	35	40 ind./tank	Day	None	None		
Trial 3	II	Glass eels	1	15° C	35	20 ind./tank	0 lux	None	None		
			1	15° C	35	40 ind./tank	0 lux	None	None		
			1	15° C	35	80 ind./tank	0 lux	None	None		
Trial 4	II	Glass eels	2	20° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	36.3	63.8
			2	15° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	88.8	11.3
			2	9° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	95.0	5.0
Trial 5	II	glass eels (VA~)	2	20° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	23.8	76.3
			2	15° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	51.3	48.8
			2	9° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	60.0	40.0
Trial 6	II	Glass eels	2	15° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	63.8	36.3
			2	15° C	33	40 ind./tank	35-65 lux	None	None	82.5	17.5
			2	15° C	33	40 ind./tank	1000-1600 lux	None	None	73.8	26.3
Trial 7	II	Glass eels	2	15° C	33	40 ind./tank	1000-1600 lux	5 pipes	None	82.5	17.5
			2	15° C	33	40 ind./tank	1000-1600 lux	None	None	58.8	41.3
Trial 8	II	Glass eels	2	15° C	33	40 ind./tank	0 lux	5 pipes	None	81.3	18.8
			2	15° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	76.3	23.8
Trial 9	II	Glass eels	2	15° C	33	40 ind./tank	0 lux	None	None	72.5	27.5
			2	15° C	33	100 ind./tank	0 lux	None	None	71.5	28.5
			2	15° C	33	250 ind./tank	0 lux	None	None	73.8	26.2
Trial 10	III	Glass eels	4	15° C	35	40 ind./tank	0 lux	None	None	18.8	81.3
Trial 11	II	Elvers	2	20° C	2	40 ind./tank	0 lux	None	None	37.5	62.5
			2	15° C	2	40 ind./tank	0 lux	None	None	38.8	61.3
			2	9° C	2	40 ind./tank	0 lux	None	None	68.8	31.3
Trial 12	II	Elvers	2	15° C	2	40 ind./tank	0 lux	None	None	18.8	81.3
			2	15° C	2	40 ind./tank	35-65 lux	None	None	13.8	86.3
			2	15° C	2	40 ind./tank	1000-1600 lux	None	None	6.3	93.8
Trial 13	II	Elvers	2	15° C	2	40 ind./tank	1000-1600 lux	5 pipes	None	20.0	80.0
			2	15° C	2	40 ind./tank	1000-1600 lux	None	None	8.8	91.3
Trial 14	II	Elvers	2	15° C	2	40 ind./tank	0 lux	5 pipes	None	16.3	83.8
			2	15° C	2	40 ind./tank	0 lux	None	None	15.0	85.0
Trial 15	II	Elvers	2	15° C	2	40 ind./tank	0 lux	None	3 week	32.5	67.5
			2	15° C	2	40 ind./tank	0 lux	None	1 week	11.3	88.8
			2	15° C	2	40 ind./tank	0 lux	None	0 week	27.5	72.5

グシ、全長、体重（湿重量）の計測、および色素発達段階の判別を行った。

解析

全長と体重および肥満度に関する群間比較は、ANOVA によって行い、群間に違いが認められた際には、Bonferroni 補正をした t-test の多重比較を行った。また、色素発達段階に関する群間比較は、Kruskal Wallis によって行い、群間に違いが認められた際には Steel Dwass の多重比較を行った。

脱出する個体の発生率に対して、環境操作（Treatment）による影響があるかを調べるため、以下のロジスティック回帰分析を行った。

$$\text{Log}(p/1-p) = \alpha_0 + \alpha_1 \cdot \text{Treatment}$$

この時、 p は脱出個体の発生率、 α_0 は定数、 α_1 は係数を表す。環境操作の水温、照度、個体密度、空腹、隠れ家の有無は名義尺度として扱った。

（4）トライアル 4～トライアル 10 の結果

脱出行動に対する水温・照度・隠れ家・個体数密度の影響

シラス期における脱出個体の発生率には、水温、照度、明条件における隠れ家の有無による有意な影響が認められ（いずれも $p < 0.05$ ）、暗条件における隠れ家の有無、個体数密度による影響は認められなかった（いずれも $p > 0.05$, Fig. 6-3-4, Table 6-3-2）。

水温については、トライアル 4 と 5 では水温が高いほど、脱出個体の発生率は高い傾向にあった（Fig. 6-3-4, Table 6-3-2, トライアル 4, 5）。照度については、0 lux 区では 35~65 lux 区と 1000~1600 lux に比べて脱出個体の発生率が高い傾向が認められた（Fig. 6-3-4, Table 6-3-2, トライアル 6）。明条件における隠れ家については、隠れ家のない区は、隠れ家のある区に比べて脱出個体の発生率を高める効果が認められた（Fig. 6-3-4, Table 6-3-2, トライアル 7）。

脱出行動に対する全長・体重・色素発達段階・肥満度の影響

トライアル 10 において、全長は実験前群、残留群、脱出群の群間で有意な違いが認められたが（ANOVA, $p < 0.05$, Fig. 6-3-5）、体重、肥満度は群間で有意な違いは認められなかった（ $p > 0.05$ ）。残留群の全長は、実験前群よりも有意に小さかったが（Multiple t-tests with Bonferroni correction, $p < 0.05$, Fig. 6-3-5）、脱出群とは有意な違いは認められなかった（ $p > 0.05$ ）。

色素発達段階は群間で有意な違いが認められ（Kruskal Wallis, $p < 0.05$, Fig. 6-3-5）、残留群と脱出群の色素発達段階の間には有意な違いがないものの、いずれも実験前群に比べて進行していた（Steel Dwass, $p < 0.05$ ）。これは、行動実験の間に色素発達が起きたためであると考えられた。以上のことから、残留群と脱出群の間で、全長、体重、肥満度、色素発達段階の有意な違いは見られず、シラス期の脱出行動に対して、

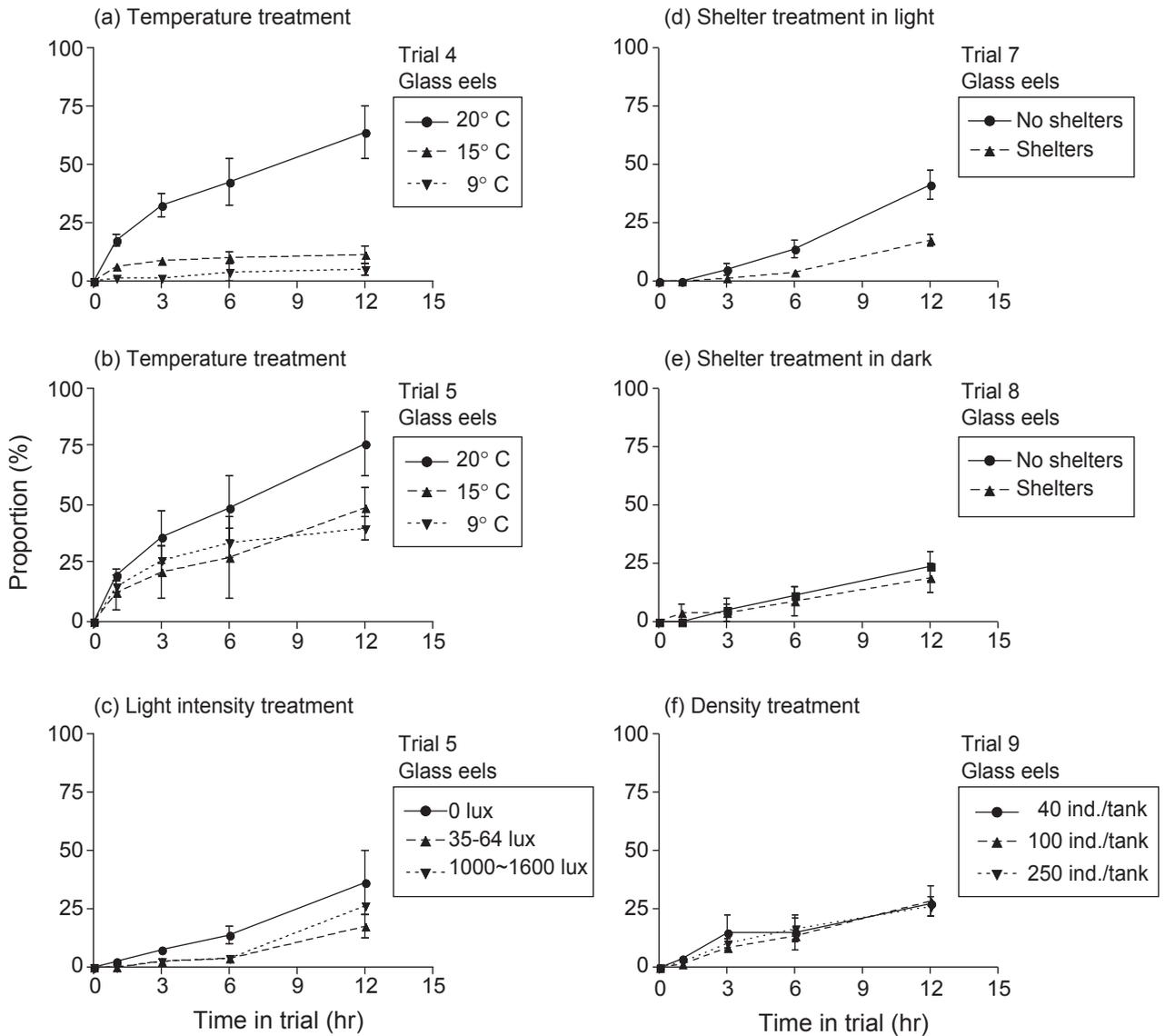


Fig. 6-3-4 Temporal change in proportion of escaping glass eels in Trials 4~9.

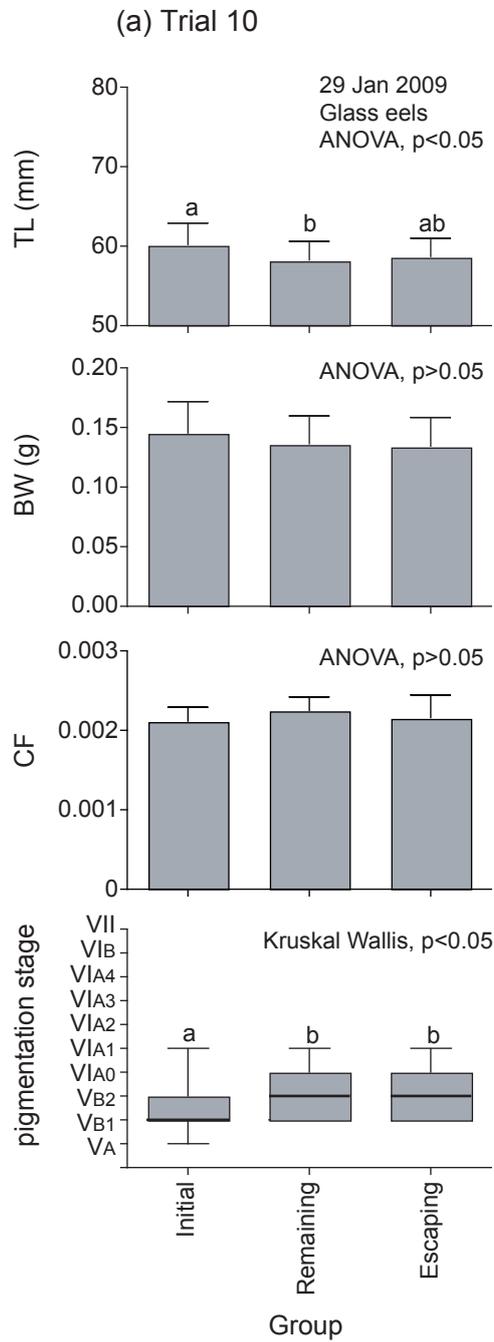


Fig. 6-3-5 Mean (\pm S.D.) total length (TL, mm), body weight (BW, g) and condition factor (CF) and range of pigmentation stages of the initial group, remaining group and escaping group in the escapement behavioural experiment.

全長，体重，肥満度，色素発達段階が及ぼす明瞭な影響は認められなかった。

第2項 クロコ期における外部環境要因および内部要因

(1) 材料と方法

供試魚

トライアル 11~15 では，トライアル 4~9 に用いたシラスウナギを継続飼育し，クロコ (N=800) まで成育した個体を用いた。トライアル 4~9 を終えたシラスを 500L パンライトに移し，2~3 日間かけて徐々に低塩分へ馴致させた後，低塩分水 (17~19°C，塩分 3.0) で 33~36 日間飼育した。餌として 0.01g/個体のユスリカ類の幼虫を毎日正午に与えた。

トライアル 15 では，トライアル 11~14 を終えた後，20~24 日間飼育したクロコ (N=240) を用いた。飼育期間中に絶食の処理を行った後，行動実験に供した。

行動実験

行動実験は前項と同じ装置を用いて，同様の手順で行った。外部環境の基本設定は低塩分水 (塩分 3.0)，水温 15°C，照度 0lux，隠れ家なし，個体数密度 40 個体/水槽とし，トライアル 11~15 ではそれぞれ単一の環境操作を行った (Table 6-3-1)。トライアル 11 では 9°C，15°C，20°C の 3 実験区を設け，水温の影響を調べた。トライアル 12 では 0 lux，35~65 lux，1000~1600 lux の 3 実験区を設け，照度の影響を調べた。トライアル 13 では明条件における隠れ家の有無による影響を調べた。トライアル 14 では暗条件における隠れ家の有無による影響を調べた。トライアル 15 の 3 週前に，500L パンライト水槽で飼育していたクロコを，3つの 30l パンライト水槽に 150 個体ずつランダムに振り分けた。それぞれに，実験の 3 週間前から絶食，実験の 1 週間前から絶食，絶食期間無し の 3 つの処理を行った。トライアル 15 では，これらの群をそれぞれ入れた 3 実験区を設け，絶食による影響を調べた。給餌期間には 0.04g/個体のユスリカ類の幼虫を毎日与えた。各実験区には 2 つのレプリケートを設けた。

外部形態の計測

両端のコンパートメントに移動した個体を脱出群，開始時のコンパートメントに残った群を残留群とした。トライアル 12 では，実験前群，照度 0 lux 区の脱出群と残留群を 30 個体ずつ (30 個体に満たなかった脱出群は死亡個体を除く計 13 個体) サンプルリングして，全長，体重 (湿重量) の計測，および色素発達段階の判別を行った。

解析

全長，体重および肥満度に関する群間比較は，ANOVA によって行い，群間に違いが認められた際には，Bonferroni 補正をした t-test の多重比較を行った。また，色素発

達段階に関する群間比較は、Kruskal Wallis によって行い、群間に違いが認められた際には Steel Dwass の多重比較を行った。

脱出する個体の発生率に対して、環境操作 (Treatment) による影響があるかを調べるため、以下のロジスティック回帰分析を行った。

$$\text{Log}(p/1-p) = \alpha_0 + \alpha_1 \cdot \text{Treatment}$$

この時、 p は脱出個体の発生率、 α_0 は定数、 α_1 は係数を表す。環境操作の水温、照度、個体数密度、絶食、隠れ家の有無は名義尺度として扱った。

(2) 結果

脱出行動に対する水温・照度・隠れ家・絶食の影響

クロコ期における脱出個体の発生率には、水温、明条件における隠れ家の有無、絶食による有意な影響が認められ ($p < 0.05$)、暗条件における隠れ家の有無による影響は認められなかった ($p > 0.05$, Fig. 6-3-6, Table 6-3-2)。

水温については、水温が高いほど、脱出個体の発生率が高い傾向が認められた (Fig. 6-3-6, Table 6-3-2)。明条件における隠れ家については、隠れ家のない区では、隠れ家のある区に比べて脱出個体の発生率が高い傾向が認められた (Fig. 6-3-6, Table 6-3-2)。絶食については、1 週間絶食させた群は、絶食期間なしの群、3 週間絶食させた群に比べて、脱出個体の発生率が高い傾向が認められた (Fig. 6-3-6, Table 6-3-2)。

脱出行動に対する全長・体重・色素発達段階・肥満度の影響

トライアル 12 において、体重と肥満度には実験前群、残留群、脱出群の群間で有意な違いが認められ (ANOVA, $p < 0.05$)、全長には群間で有意な違いは認められなかった (ANOVA, $p > 0.05$, Fig. 6-3-7)。残留群における体重および肥満度は、実験前群と脱出群に比べて有意に低かった (Multiple t-tests with Bonferroni correction, $P < 0.05$, Fig. 6-3-7)。また、色素発達段階には群間で有意な違いは認められなかった (Kruskal Wallis, $p > 0.05$, Fig. 6-3-7)。

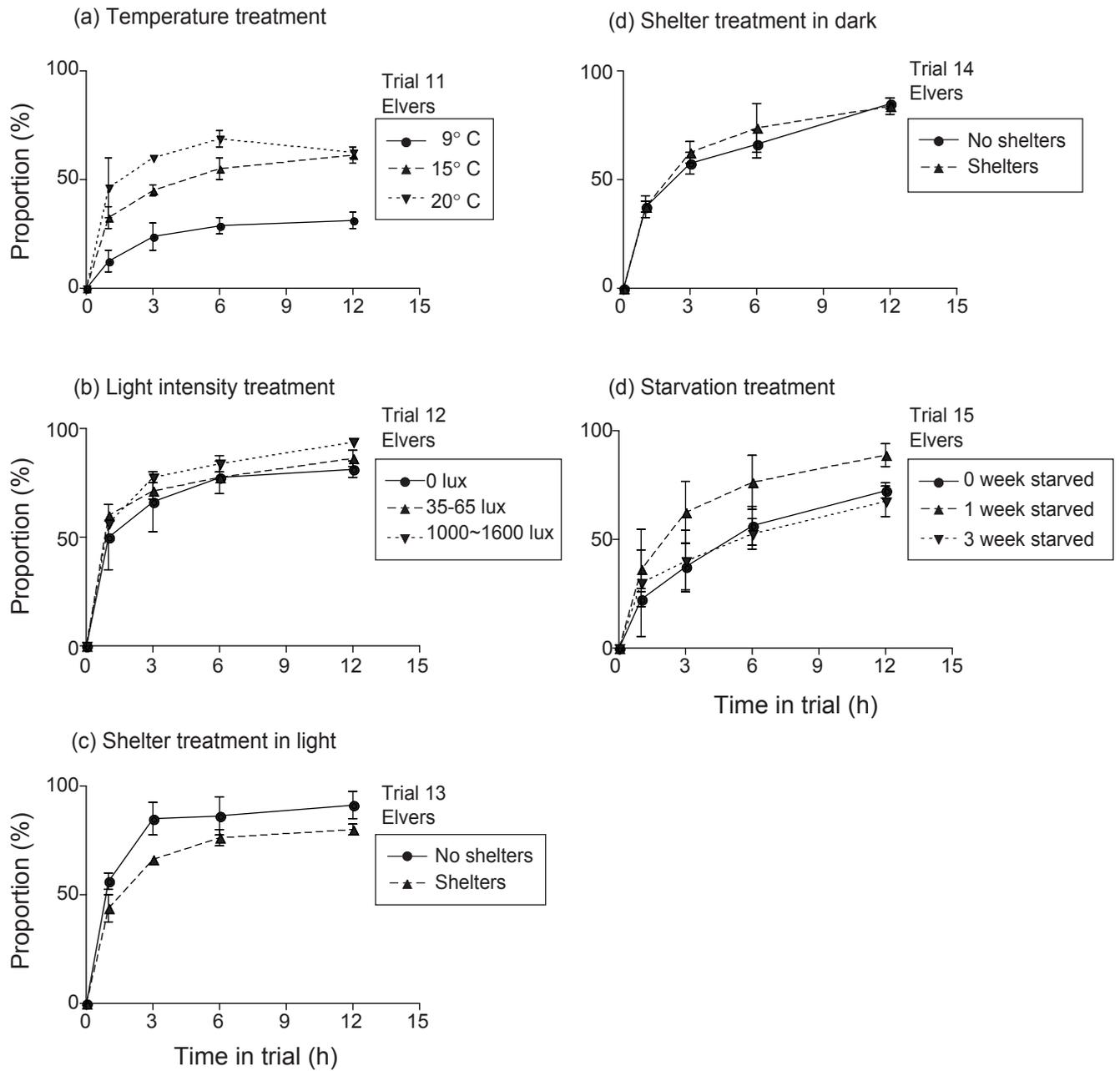


Fig. 6-3-6 Temporal change in the proportion of escaping elvers in Trial 11-15.

Table 6-3-2 Effect of treatments on probability of escapement in juvenile eels

Trial	Developmental stage	Treatment	Time in trial	DF	Wald χ^2	p	Estimate		
							9° C	15° C	20° C
Trial 4	Glass eel	Temperature	1 h	2	10.2	< 0.01	-1.49 (± 0.69)	0.17 (± 0.46)	1.33
			3 h	2	21.9	< 0.001	-1.89 (± 0.69)	0.14 (± 0.43)	1.75
			6 h	2	34.3	< 0.001	-1.33 (± 0.42)	-0.28 (± 0.32)	1.61
			12 h	2	63.1	< 0.001	-1.46 (± 0.37)	-0.58 (± 0.30)	2.04
Trial 5	Glass eel	Temperature	1 h	2	2.3	> 0.05			
			3 h	2	4.6	> 0.05			
			6 h	2	8.1	< 0.05	-0.11 (± 0.19)	-0.40 (± 0.20)	0.51
			12 h	2	21.7	< 0.05	-0.64 (± 0.19)	-0.29 (± 0.19)	0.93
Trial 6	Glass eel	Light intensity	1 h	2	0.0	> 0.05			
			3 h	2	3.0	> 0.05			
			6 h	2	7.1	< 0.05	0.94 (± 0.35)	-0.47 (± 0.45)	-0.47
			12 h	2	7.0	< 0.05	0.48 (± 0.20)	-0.50 (± 0.23)	
Trial 7	Glass eel	Shelter (Light condition)	1 h	-	-	-			
			3 h	1	1.6	> 0.05			
			6 h	1	4.4	< 0.05	0.70 (± 0.34)	-0.70	
			12 h	1	10.4	< 0.01	0.60 (± 0.18)	-0.60	
Trial 8	Glass eel	Shelter (Dark condition)	1 h	1	0.0	> 0.05			
			3 h	1	0.1	> 0.05			
			6 h	1	0.3	> 0.05			
			12 h	1	0.6	> 0.05			
Trial 9	Glass eel	Density	1 h	2	1.3	> 0.05			
			3 h	2	2.5	> 0.05			
			6 h	2	0.2	> 0.05			
			12 h	2	0.7	> 0.05			
Trial 11	Elver	Temperature	1 h	2	19.6	< 0.001	-1.00 (± 0.25)	0.21 (± 0.21)	0.79
			3 h	2	20.5	< 0.001	-0.84 (± 0.20)	0.12 (± 0.19)	0.72
			6 h	2	24.8	< 0.001	-0.93 (± 0.20)	0.17 (± 0.19)	0.76
			12 h	2	19.1	< 0.001	-0.85 (± 0.19)	0.40 (± 0.19)	0.45
Trial 12	Elver	Light intensity	1 h	2	1.6	> 0.05			
			3 h	2	2.5	> 0.05			
			6 h	2	1.3	> 0.05			
			12 h	2	5.2	> 0.05			
Trial 13	Elver	Shelter (Light condition)	1 h	1	2.5	> 0.05			
			3 h	1	7.3	< 0.01	1.20 (± 0.20)	-1.20	
			6 h	1	2.6	> 0.05			
			12 h	1	3.9	< 0.05	0.48 (± 0.24)	-0.48	
Trial 14	Elver	Shelter (Dark condition)	1 h	1	0	> 0.05			
			3 h	1	0.4	> 0.05			
			6 h	1	1.1	> 0.05			
			12 h	1	0	> 0.05			
Trial 15	Elver	Starvation	1 h	2	3.6	> 0.05			
			3 h	2	10.6	< 0.01	-0.30 (± 0.19)	0.61 (± 0.19)	-0.31
			6 h	2	10.6	< 0.01	-0.25 (± 0.19)	0.66 (± 0.20)	-0.41
			12 h	2	10.1	< 0.01	-0.29 (± 0.22)	0.81 (± 0.26)	-0.52

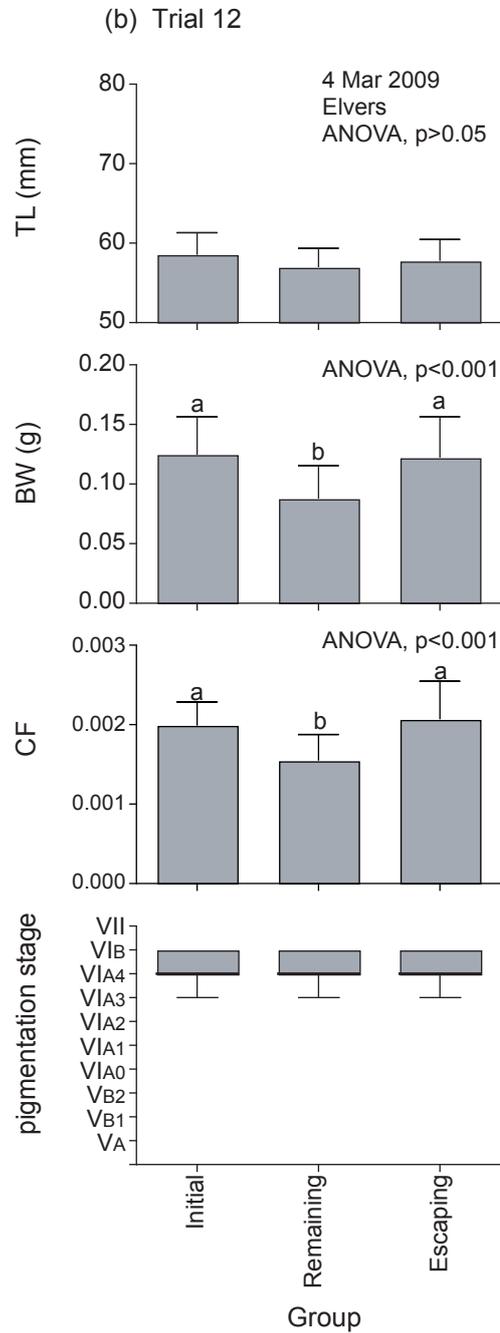


Fig. 6-3-7 Mean (\pm S.D.) total length (TL, mm), body weight (BW, g) and condition factor (CF) and range of pigmentation stages of the initial group, remaining group and escaping group in the escapement behavioural experiment.

第4節 考察

発育段階、外部環境要因、および内部要因が淡水進入行動、遡上行動、脱出行動の3種に与える影響について、本章で得られた結果を簡単にまとめる (Fig. 6-4-1, Fig. 6-4-2)。シラスの淡水進入行動は、高水温、低照度、低個体数密度により促進された。またクロコの遡上行動は、高水温、高照度、1週間の絶食、高い全長・体重・肥満度によって促進された。脱出行動は、シラスでは高水温、低照度、明条件における隠れ家なしによって促進され、クロコでは高水温、明条件における隠れ家なし、1週間の絶食、高い体重・肥満度によって促進された。これらの結果を元に、それぞれの要因が各種行動へ及ぼした影響について考察する。

第1項 発育段階が淡水進入行動へ及ぼす影響

本研究の結果、海水中で発育したシラス、クロコ、黄ウナギはいずれも、天然の陸水方向へ移動する性質があるものと示唆された。これより、接岸・遡河の過程において、水域間の水質の違いを用いて、その回遊の方向付けがなされるものと推察された。ヨーロッパウナギとアメリカウナギでは、低塩分 (Tosi et al. 1988; Edeline et al. 2004)、陸水の臭い成分 (Creutzberg 1961; Sorensen 1986; Tosi et al. 1990; Sorensen 2009) を選好することが報告されている。これと同様に、ニホンウナギでも陸水がもつ低塩分および陸水の臭いに選好性をもっており、その方向へと移動していることが考えられる。時期をずらして河口でサンプリングしたヨーロッパウナギの稚魚について、塩分選好性を調べた研究では、色素発達段階 $V_B \sim VI_{A3}$ の範囲において、それらの個体は発育に伴い淡水選好を高めると報告されている (Crean and Dick 2005)。これらの色素発達段階はシラスからクロコへの発育段階に相当する。本研究では、海水中で飼育した際、シラスからクロコへの発育過程では淡水選好は変化しておらず、クロコ~黄ウナギの段階で淡水選好が高まると推察された。いずれの種でも、発育に伴い淡水選好が強まるものと考えられる一方で、淡水選好性を変化させる発育段階は種によって異なる可能性、あるいは発育環境によって影響される可能性が示唆された。

淡水進入行動のトライアル 1~5 ではシラスから黄ウナギまでの飼育を行い、その発育段階ごとに淡水進入の発生率を調べたところ、発育に伴って淡水進入の発生率が高まる傾向にあった。ニホンウナギは0年魚で海域、河口域、河川の各生息域に定着するものと考えられることから (横内 2010)、天然環境下ではむしろ発育に伴って淡水進入の発生率の低下するものと推察される。本実験においては、飼育時の高密度ストレスや捕食者の不在等の影響により、発育によって行動が抑制されなかった可能性が考えられる。今後、より天然環境に近い条件で飼育を行い、発育に伴う淡水進入行動の変化を調べる必要があるものと考えられる。

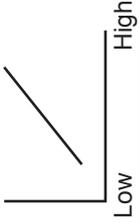
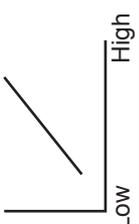
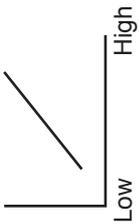
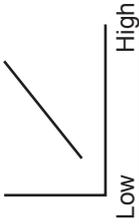
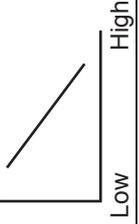
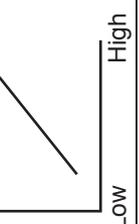
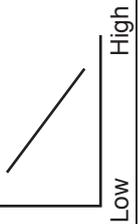
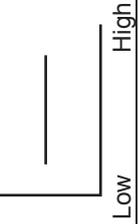
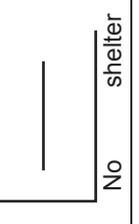
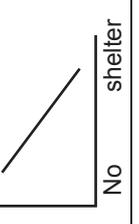
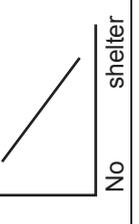
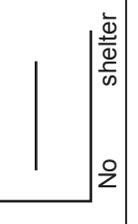
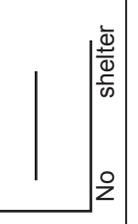
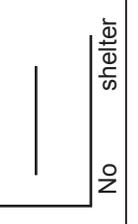
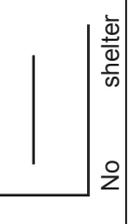
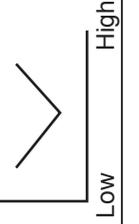
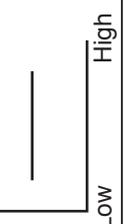
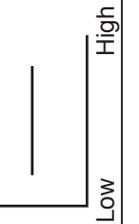
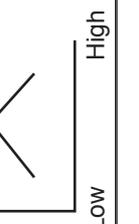
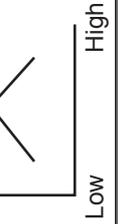
	FW - entry	Upstream swimming	Escapement	
	(Glass eel)	(Elver)	(Glass eel)	(Elver)
Temperature	Behavioral occurrence 			
Light intensity	Behavioral occurrence 			
Shelter (Light condition)	Behavioral occurrence 			
Shelter (Dark condition)	Behavioral occurrence 			
Density	Behavioral occurrence 			
Starvation				

Fig. 6-4-1 Summary of effects of external factors and starvation on FW-entry, upstream swimming and escapement behaviour.

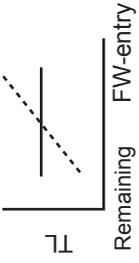
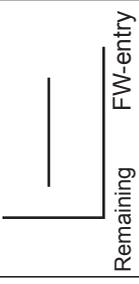
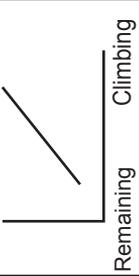
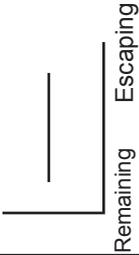
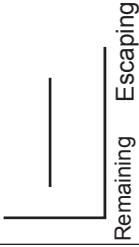
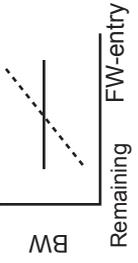
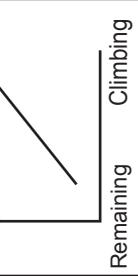
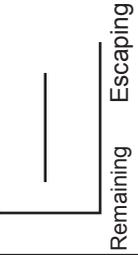
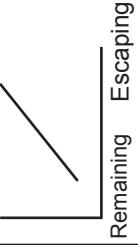
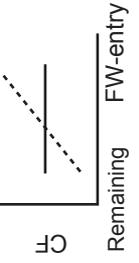
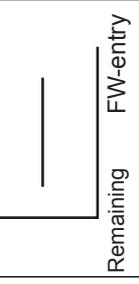
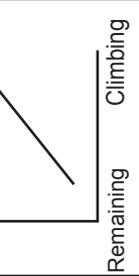
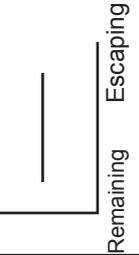
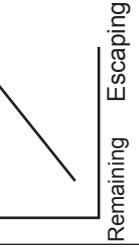
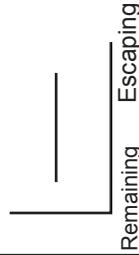
	FW - entry		Climbing	Escapement	
	(Glass eel)	(Elver)		(Glass eel)	(Elver)
Total length					
Body weight					
Condition factor					
Pigmentation stage					

Fig. 6-4-2 Summary of effects of total length, body weight, condition factor and pigmentation stage on FW-entry, upstream swimming and escapement behaviour.

第2項 外部環境要因と内部要因が淡水進入行動へ及ぼす影響

外部環境要因（水温、照度、隠れ家の有無、個体数密度）がシラスの淡水進入に及ぼす影響を調べたところ、高水温、低照度、低個体数密度の40個体/水槽で淡水進入は促進された。高水温、低照度では海水進入も同時に促進されていたことから、これらは両方向への移動を活発にさせるものと考えられる。ヨーロッパウナギの室内実験でも、高水温は淡水及び海水への進入を促進することが報告されており（Edeline et al. 2006）、本章の実験はニホンウナギでも同様であることを確認した。野外において淡水進入の現象が想定されるのは塩分勾配ができる汽水域であり、本研究においては浜名湖の湖口から流入河川の河口までに相当するものと考えられる。シラスは接岸時には潮汐に伴う鉛直運動を行い、上げ潮時には水柱を遊泳するものと考えられる。第三鉄橋における調査では、上げ潮時に温かい遠州灘の海水が湖内に流入するタイミングで、シラスは上げ潮に乗るものと推察された（第3章）。本章の実験において高水温が淡水進入を促進させたことから、上げ潮時の水温上昇が淡水進入行動を促進し、水柱における遊泳を活発にさせたものと考えられる。また、冬期には5℃程度まで低下する湖内では、湖奥に到達するまでに約3ヶ月を要していた（第4章）。湖内の低水温は淡水進入行動を抑制し、湖奥への移動を遅らせるものと考えられた。

個体数密度は、40個体/水槽から100個体/水槽になると淡水進入は抑制され、さらに高い250個体/水槽では淡水進入は促進されていた。これらの個体数密度はそれぞれ、1Lあたり1.5個体、3.7個体、9.3個体に相当する。本研究で調査した江川の河口堰下では、水深を考慮すると、高い時には1Lあたり1.5~3個体の個体数密度となっており、実験時の個体数密度は自然状態でも起こりうる範囲のものと考えられる。天然環境では、河口まで到達した稚魚は潮汐の限界域に集まり、そこで一定期間滞留していた（第5章）。河口の沖合における低密度環境は淡水進入を促進させ、河口への移動を促し、高密度の潮汐の限界域に近づくと淡水進入行動が抑制され、その場に滞留するのかもしれない。また、本実験では、暗条件において隠れ家のある場合に、隠れ家のない場合と比べて、海水進入が促進していた。シラスおよびクロコは隠れ家を利用する性質があることが知られる（松岡 1971; Dou et al. 2003b）。隠れ家がある場合に移動が起こりにくくなることは考えられるが、逆に本研究では移動が促進しており、このことは現時点では説明がつかない。これらの影響については、今後、実験を重ねる必要があるものと考えられた。

シラスの淡水進入と内部要因（全長、体重、肥満度）との関係を調べたところ、トライアル1では全長、体重、肥満度の大きな個体が淡水進入していた。一方、トライアル10とトライアル11では、全長、体重、肥満度による淡水進入への明瞭な影響は認められなかった。このため、本研究では全長、体重、肥満度とシラスの淡水進入との関係を結論するには至らなかった。ヨーロッパウナギのシラスでは、肥満度の高い個体で淡水進入が起こると報告されており（Edeline et al. 2005）、ニホンウナギのシ

ラスについても同様である可能性が残っている。これについても引き続き検討していく必要があるものと考えられる。

第3項 発育段階が遡上行動へ及ぼす影響

遡上行動実験のトライアル 1 において、シラスは流水方向へ移動する性質があり、斜面を活発に遡上しようとする様子が観察された。野外調査では、登坂魚道で採集される遡上個体は主にクロコであった（第5章）。クロコを扱った遡上行動実験のトライアル 2~7 では流水方向への遡上行動が認められ、野外と同様にクロコは流水方向へ移動する性質を持つものと考えられた。本研究では途中で飼育を中止したため、シラス、クロコ、黄ウナギの各発育段階における遡上行動への影響を調べることができなかった。各発育段階において、流水方向へ移動する性質が見られるかどうか、さらには発育段階の発達そのものが遡上行動の動因レベルに影響するかどうかについて、検討する必要があるだろう。

第4項 外部環境要因と内部要因が遡上行動へ及ぼす影響

外部環境要因（水温、照度、隠れ家の有無）がクロコの遡上行動に及ぼす影響を調べたところ、高水温、高照度により遡上行動は促進された。第5章の野外調査では、登坂魚道を遡上する個体は主に水温の高い4月以降に出現していたことから、この遡上時期には高水温により遡上が促進されていたものと考えられる。アメリカウナギでも野外調査および室内実験において、10-12℃以上の水温で遡上行動が活発になることが報告され（Gascuel 1986; Jessop et al. 2003; Linton et al. 2007; Sullivan et al. 2009）、本研究結果はこれらと一致する。江川における岩登りの観察では、岩登りは昼間も見られるものの、夜間に活性が上がっていた（第5章, Fig. 5-4-2）。このことは、高照度により遡上行動は促進された本実験結果と一致しない。この野外と実験環境での差異は、捕食者不在の実験環境、あるいは給餌する時刻が影響していた可能性がある。夜間の活動は捕食者を回避するのに有効であるが、実験環境下で捕食者がいなかったことで、高照度下の活動が抑制されなかったことが考えられる。また、飼育時には昼間に給餌を行っていたことから、学習により昼間の活動が高まった可能性も考えられた。

クロコの遡上行動と内部要因（全長、体重、肥満度、絶食）との関係を調べたところ、全長、体重、肥満度の大きな個体が遡上し、また短期間（1週間）の絶食により遡上行動は促進された。今川の野外調査では、同一色素発達段階の個体であっても上流にいる個体の肥満度は下流の個体に比べて高い傾向が見られた（第5章, Fig. 5-2-15）。この説明の1つに、高肥満度の個体がより上流まで遡河する可能性が挙げられた。本実験で得られた結果は、この可能性を支持した。また、ヨーロッパウナギのクロコを用いた遡上行動実験においても、遡上個体の肥満度が高いことが報告されており（Imbert et al., 2008）、本実験結果はこれと一致するものであった。

第5項 発育段階、外部環境要因および内部要因が脱出行動に及ぼす影響

脱出行動は、シラス期には高水温，低照度，明条件での隠れ家なしによって促進され，クロコ期には高水温，明条件での隠れ家なし，短期的（1週間）の絶食，重い体重，高い肥満度によって促進された（Fig. 6-4-1; Fig. 6-4-2）。シラスからクロコになると，脱出行動に対して，照度の影響はなくなり，絶食や体重，肥満度の影響が現れることがわかった。シラスからクロコに発育すると光が忌避性は弱まることに加え（Bardonnet et al. 2005），遡上行動で見られたように，捕食者の不在や給餌時間といった飼育環境が光に対する反応を変化させていた可能性が考えられた。

シラスでは外部環境要因で主に行動が促進されているが，クロコでは，外部環境要因だけでなく，絶食，高い体重，高い肥満度といった内部要因で脱出行動が促進された。シラスで行われる淡水進入行動は主に摂餌開始前であるのに対し，クロコで行われる遡河は，摂餌の開始以降である（Fig. 5-5-4）。ヨーロッパウナギでは，シラスから小型の黄ウナギへの過程で，回遊行動から索餌行動へと行動の局面が変わると考えられている（Edeline 2007; McCleave and Edeline 2009）。これより，クロコに発育すると餌を巡る個体間競争が起こり，そこで生じる内部要因の個体差が脱出行動とも関係しているものと考えられた。

第7章 総合考察

第1節 ニホンウナギの接岸・遡河回遊生態

第1項 産卵場から成育場までの回遊

ここでは、ニホンウナギの産卵場から成育場までの回遊について、これまでの知見と本研究で得られた結果を踏まえ、3つのフェーズに分けてまとめる。

産卵場から黒潮への乗り換え

およそ 3000km 離れたマリアナ諸島西方の産卵場から浜名湖へ来遊するウナギの接岸回遊は、巧妙に海流を利用して行われる (Tsukamoto 1992, Kimura et al. 1994)。貿易風によるエクマン輸送が仔魚であるレプトセファルスの輸送に重要な役割を果たしていると考えられている (Kimura et al. 1994)。北赤道海流の西端の分化点に到着したときには、ミンダナオ海流へ取り込まれて死滅回遊となることなく、黒潮へ乗り換えるメカニズムが存在し (Kimura et al., 1994; Zenimoto et al. 2009)、レプトセファルスが北上する黒潮に乗り換える。このようにレプトセファルスは北赤道海流から黒潮の乗り換えを巧妙に行っているものと考えられる。

黒潮から黒潮分枝流への乗り換え

黒潮に乗り換えたレプトセファルスは、黒潮から降りて東アジア一帯の成育場へと向かわなければならない。黒潮は毎時 4km と極めて強い流れであるため、降りるタイミングを逸すると房総沖から太平洋へと運ばれるため、死滅回遊となる恐れがある。ウナギは黒潮から降りるタイミングをシラスへと変態を完了させることで乗り切るものと考えられる (塚本 1994)。

黒潮中のレプトセファルスは、やがて変態を始める (Tsukamoto 1990; Sakakura et al. 1996; Otake et al. 2006)。変態に伴う劇的な形態変化により、シラスとなった個体は浮力が減少し、黒潮から離脱する (Tsukamoto et al. 2009)。この時、強大な西岸境界流である黒潮が、東アジア沿岸を北上する時に形成される黒潮分枝流が、シラスを黒潮から沿岸へ運ぶものとする。事実、静岡県水産試験場浜名湖分場は、シラスの漁獲量と沿岸水温との関係を調べ、黒潮が蛇行し、黒潮分枝流である内側反流によって沿岸に暖水波及する年には、シラスの漁獲が多くなることを報告している (松井

1972)。このことから、黒潮内で比重の大きなシラスへと変態し、黒潮から沿岸の流れへ乗り換えていると推察される。しかしながら、黒潮から沿岸までを遊泳する“海洋シラス”はほとんど採集されておらず、これまででわずか計 13 個体が採集されただけである (Shojima, 1966; Tabeta and Takai, 1973; Sakakura et al., 1996; Tsukamoto et al. 2003; 篠田, 2004; Otake et al. 2006)。このことから、黒潮離脱から沿岸域までのシラスの接岸回遊過程は、依然として謎に包まれていると言える。

沿岸における潮汐流を利用した接岸

本研究で明らかになったように、シラスは潮汐流を利用した移動 (Selective tidal stream transport, 以下 STST とする) によって浜名湖内へ接岸するものと考えられた。大西洋 2 種のウナギ属魚類でも沿岸で STST を行い、効率的な接岸を果たしていることが報告されている (ヨーロッパウナギ, Creutzberg, 1961; Gascuel 1986; アメリカウナギ, McCleave and Wipplehauser 1982; Wipplehauser and McCleave 1987, 1988)。これら STST を開始する場所など未だ明らかでないものの、シラスは巧みに海流を利用して、接岸を果たしているものと考えられる。種は異なるものの、ヨーロッパウナギのシラスは、残差流 (residual current) に乗って受動的に輸送されることにより大陸棚を通過すると考えられている (Creutzberg, 1961)。こうした沖合から沿岸への移動は、浜名湖の湖口における移動と全く異なるスケールであるが、いずれもシラスの接岸回遊と海流の強い関連を示唆している点で興味深い。

以上、ニホンウナギの接岸回遊は、強く海流に依存する回遊生態を持つものと考えられる。おそらくニホンウナギの接岸回遊には、巧みな黒潮から北赤道海流への乗り換えメカニズム (Kimura et al, 1994) 以外に、黒潮から黒潮分枝流へ、黒潮分枝流から潮汐流へと、さらに 2 回の海流の乗り換え機構が存在するものと考えられる。

第2項 接岸・遡河回遊の季節性

本研究の第3章において、浜名湖へのニホンウナギの接岸は1月を中心として11~5月であることが示された。これまでの接岸時期に関する知見を調べてみると、温帯ウナギの接岸は冬~春を中心とするが (ニホンウナギ, Tzeng 1985; Tsukamoto 1990; 篠田 2005; ヨロッパウナギ, Tesch, 2003; アメリカウナギ, Haro and Krueger 1988; Powles and Warlen 2002), 熱帯ウナギでは一年中起こると報告される (Beumer and Sloane 1990; Arai et al. 1999; Sugeha et al. 2001)。これより、緯度によって接岸期間が変化することが考えられる。ニホンウナギの接岸時期は高緯度ほど遅れるが、その

範囲はおよそ 10~4 月と報告される (Tzeng 1985; Tsukamoto 1990; 篠田 2005)。ヨーロッパウナギの接岸時期は、ヨーロッパの大西洋岸 (France, Spain and Portugal and Mediterranean coast) では主に 11~4 月であり、ヨーロッパの北部、いわゆるブリストル海峡の北東ではこれよりさらに数ヶ月遅れる (see Tesch, 2003; Zornpola et al. 2008)。このタイムラグは、北部の低水温、湾流からの距離によるものと考えられている (Tesch 2003)。アメリカウナギの接岸は、米国の North Carolina の Pivers Island の河口では 10 月から 5 月初旬に見られ、1 月~3 月が盛期である (Powles and Warlen 2002)。同じく米国の Rhode Island の河口へは 1 月~6 月に接岸し、そのピークは 4 月と 5 月である (Haro and Krueger 1988)。より北方のカナダのセントローレンス湾では 6 月下旬と 7 月であり (Dutil et al. 1989)、その接岸時期は高緯度ほど遅れる。南半球の温帯にある New Zealand では、7 月~12 月に *A. australis* と *A. dieffenbachii* の接岸が見られる (Jellyman 1977, Jellyman 1999)。これらのことから、北半球、南半球に関わらず、温帯種の接岸時期はそれぞれの半球の主に冬~春を中心としていることが分かる。一方、熱帯のインドネシアでは *A. celebesensis* と *A. marmorata* の接岸は周年行われる (Arai et al. 1999; Sugeha et al. 2001)。オーストラリアの亜熱帯域でも *A. reinhardtii* における接岸が周年認められる (Beumer and Sloane 1990)。

温帯と熱帯におけるウナギ属魚類の接岸時期の違いは、温帯ウナギの接岸時期が季節変動へ適応したためであると考えられる。接岸回遊の適応を考えると、外洋から河川まで移動する際の死亡リスクと成育場加入後の成長の 2 つの側面を考える必要がある。まず、温帯における冬季には、河口に生息する生物は、スズキのように沖合へ移動したり (落合と田中 1998)、活動活性を落として越冬したりするため、シラスが河口へと回遊する際の被食リスクは軽減されるものと考えられる。河口へ加入するまでの間、もしくは色素発達段階の VI_{A3} となるまで、ウナギ属のシラスは摂餌を停止させる (Desaunay and Guerault 1997; Tesch, 2003; Bardonnnet and Riera, 2005)。シラスは飢餓耐性と低水温耐性を持つことから (第 4 章 Table 4-1-1)、低水温の中で河口へ加入し、そこで一定期間を摂餌することなく過ごすことが可能である。このシラスの生理的な特徴は、冬に接岸する際の強みになるであろう。一方、成長という側面でも、冬に接岸することに利点があるものと考えられる。ニホンウナギのシラスおよび黄ウナギにおける摂餌開始は水温と関係しており、10℃以下では摂餌を行わない (松井 1972; 第 4 章 Fig 4-4-1)。このことから、摂餌を行い、成長する期間は春~秋に限定されることが推察される。すなわち、冬から春にかけて接岸して成育場へ加入することは、淡水生活期の 1 年目の成長期間を最大に長くすることを可能にする。これら

のことから、温帯ウナギが冬季に接岸することは、被食リスクの軽減と加入後の成長期間を最大にする利点があることが分かる。こうした温帯ウナギの接岸における季節性への適応という観点のほかにも、接岸時期が限定される原因として、温帯では親魚が産卵に向かう降海時期が限られていることなども考えられる。今後、生活史全体で温帯ウナギの持つ季節性を考える必要があるであろう。

第3項 成育場における0年魚の分布

本研究における遡河生態の調査により、冬に接岸したシラスは河口に一定期間滞留することが明らかとなった(第5章)。江川河口において、下流および上流方向に網口を広げた小型定置網では、3月をピークとしたシラスの出現が見られ、河口における往來を繰り返しながら滞留するものと推察された。その上流の河口堰に設置した登坂魚道には5月をピークに出現し、主にクロコとなって淡水へ遡上する様子が見られた。今川においても、海水および汽水と淡水最下流域では、その出現に2~3ヶ月のずれが認められた(第5章 Fig. 5-2-9)。淡水最下流域に出現する個体は、クロコおよびクロコ直前のものであった(第5章 Fig. 5-2-11, Fig. 5-2-12)。クロコとなるまでの河口における滞留は、淡水進入への生理的な準備期間としての役割もあるのかもしれない(Tesch 2003)。

河口に滞留するシラスは、春になると水温上昇とともにクロコへと発育し、それと同時に遡河を開始する。行動実験では、高水温ほど淡水進入行動および遡上行動が促進することが確認された(第6章 Fig. 6-1-8, Fig. 6-2-3)。また、水温が高いほど、色素発達段階は早く進行する(第4章 Fig. 4-2-2)。これより、季節の推移に伴う水温上昇によって、色素発達段階の進行と淡水進入行動および遡上行動の活性が同時に促されるため、遡河は発育と並行して行われるものと考えられる。ヨーロッパウナギ、アメリカウナギにおいても、水温10~12℃程度に達するとクロコへの発育と並行して、遡河を活発にすることが報告されており(Gascuel 1986; Haro and Krueger 1988; White and Knights 1997; Linton et al. 2007; Sullivan et al. 2009)、ニホンウナギにおける本研究結果はこれと一致するものであった。

今川において、0年魚の河川内分布を調べたところ、同じ色素発達段階の個体であっても、下流に残る個体に比べて、上流にいる個体の肥満度が高い傾向にあることが分かった。その原因として、もともと肥満度の高い個体がより上流まで遡上したためか、もしくは上流に遡上した個体の餌環境が好転して肥満度が高くなったため、という2つの可能性が示された(第5章)。本研究の結果からは、いずれの可能性も否定

することはできない。遡上行動実験の結果は前者の可能性を支持しており、肥満度が河川遡上か海域残留かを定める一つの要因である可能性を示していた。一方、江川のような河口堰のある特殊条件下では、肥満度と河川内分布との関係は認められなかった。河口堰による遡河の妨害により、河口堰直下にシラスが高密度で集積し、本来は遡上する個体も遡上できずにいることが考えられた。河口における連続的な環境を遮断することは、本来の遡河生態をかく乱することを示唆していた。

淡水域への遡上時期が終わり夏になると、0年魚の出現は極めて少ないものとなった (Fig. 5-2-9, Fig. 5-3-5)。これは、0年魚が加入初年度に大きな減耗を受けたためであると考えられた。海域、汽水域、淡水域によってこの死亡率に差異があるならば、河川遡上か海域残留かといった戦略の適応度に大きく影響しうるものと考えられる。一方、今川では5月以前には上流に遡上した個体ほど、発育が進み、体重の成長が見られていたが、6月頃になると、今川と江川のいずれにおいても、汽水域における個体の体サイズが淡水域の個体に比べて大きくなる傾向が見られた。このことは、水温が上がり、成長が促される時期になると、海域、汽水域、淡水域といった生息域によって成長率が異なることを示唆している。各生息域の死亡率および成長率の違いは、通し回遊型と非通し回遊型の、それぞれの回遊戦略の適応度を決める重要な要素となる。これら回遊戦略の適応度に関する考察は本章第3節で詳述するが、現時点において各生息域の死亡率および成長率について不明な点が多く、より詳細な情報が必要であると考えられる。

第2節 接岸・遡河回遊の行動メカニズム

第1項 3ステップモデル

魚がどのように回遊を開始するのかについて、アユの遡上行動を元にした3ステップモデルが提示されている (塚本 1988; Tsukamoto et al. 2009)。そこでは、アユが遡河行動を開始するには、日齢とサイズ、内分泌条件および環境条件の3条件が順序よく満たされることが必要であるとされる。すなわち、アユでは、第1条件にはそれぞれの遡上時期に特有の日齢・サイズ、第2条件には甲状腺ホルモンをはじめとする内分泌条件、第3条件には行動の引き金となる水温の上昇、照度の変化、密度の上昇、空腹状態、水深の低下などの環境条件、の各ステップが満たされることで遡河行動が開始されるものと推察されている。

ニホンウナギの接岸・遡河回遊においても、このモデルを当てはめることができる。

まず、第1条件には発育段階が当てはまり、接岸ではシラス、遡河ではクロコであることが必要条件となる。浜名湖の湖口における接岸の調査では、色素発達段階 $V_A \sim V_{B2}$ のシラスのみが出現していた。また、それらが河口へと到達した後、しばらく滞留して、遡河を開始するのが色素発達段階 VI_{B2} 以降のクロコおよびその直前であった。いずれの回遊行動も、発育段階と極めて密接に関わるものと推察された。

第2条件には甲状腺ホルモンが関係している可能性が考えられる。ニホンウナギに関する知見はないものの、ヨーロッパウナギにおいて、甲状腺ホルモンの濃度が高いほど接岸・遡河行動は活発に見られることが報告されている (Edeline et al. 2004; Edeline et al. 2005; Imbert et al. 2008)。アユの遡河や、サケ科魚類の降海にも甲状腺ホルモンの上昇が関係するものと考えられており (Tsukamoto et al. 1988; Iwata 1995)、魚類の回遊に関わる一般的なホルモンと考えられる。

第3条件の引き金となる環境条件は、本研究で行動実験を行った結果、接岸を想定した淡水進入行動では高水温、低照度、低個体数密度、遡河を想定した遡上行動では高水温、高照度、短期的な絶食などの諸条件が関係するものと推察された (第6章)。なお、遡上行動における照度の影響は、江川における観察で岩登り行動が夜間に活発であったことと一致しなかった。このことから、飼育における捕食者の不在、飼育時の給餌時刻等の影響が照度への忌避性を消失させたものと考えられ、実際の天然環境下では高照度は遡上行動を抑制する可能性があるものと推察される。

ニホンウナギの接岸・遡河回遊とアユの遡上行動では、回遊行動の解発メカニズムは多少異なるが、3要因が満たされることによって、はじめて回遊行動が開始されるという点で共通したものであった。すなわち、魚類の回遊は、その特定の時期、ある内分泌条件を満たし、最後に環境条件によって引き金が引かれることによって始まる基本的な仕組みがあるものと考えられた。

第2項 淡水進入と遡上における行動メカニズム

回遊行動に必要な要素には、移動能力とナビゲーション能力の他に、動因レベルの上昇 (動機づけ) が必要である。刺激と反応の間で反応のレベルを修飾する動因には、3ステップモデルにおける発育段階、内分泌条件、外的要因の3条件それぞれが影響するものと考えられる。本研究の行動実験では、まず刺激と反応の関係について調べ、塩分勾配を刺激とし、低塩分方向へ移動する淡水進入行動、流水を刺激とし、上流方向に移動する遡上行動の2つの系があることがわかった (Fig. 7-2-1, 第6章)。

刺激が一定の場合には、シラスの淡水進入行動は高水温、低照度および低個体数密度によって促進され、クロコの遡上行動は高水温、高照度、1週間の絶食、大きい全

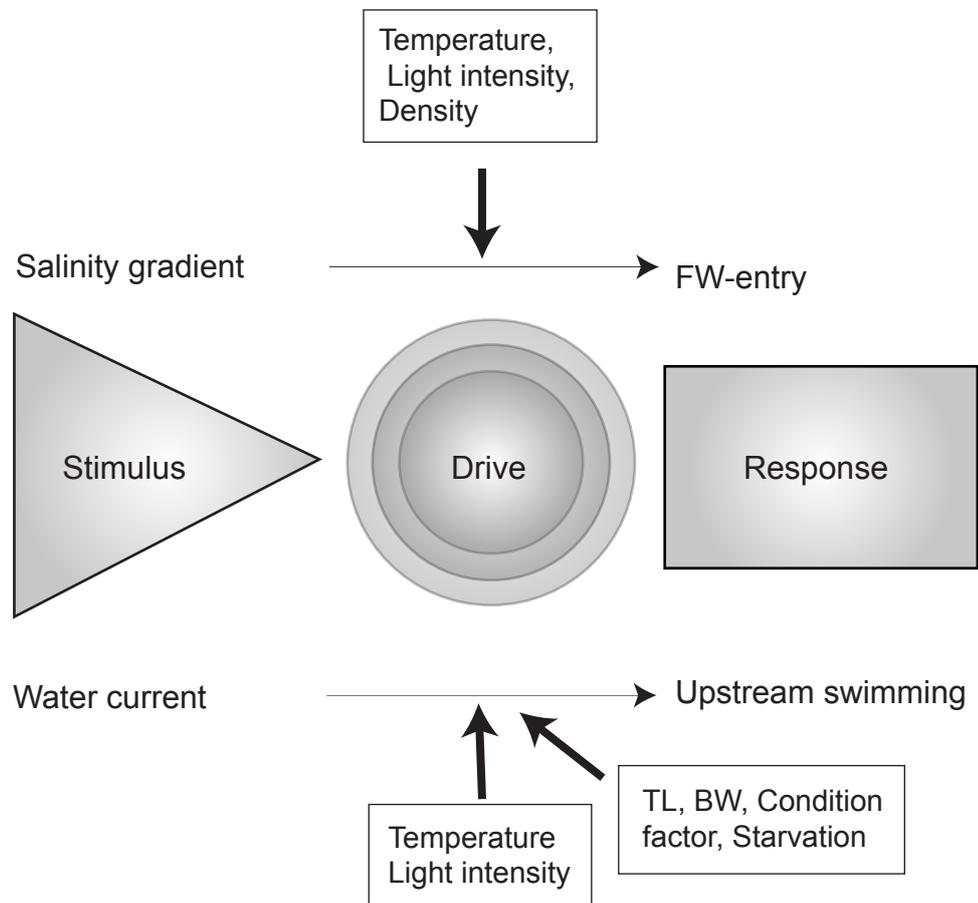


Fig. 7-2-1 Behavioural model for FW-entry behaviour of glass eels and upstream swimming behaviour of elvers. Drive in FW-entry behaviour was elevated by high temperature, low light intensity and low density. Drive in upstream swimming behaviour was elevated by high temperature, high light intensity, large total length, large body weight, high condition factor and 1-week starvation.

長・体重・肥満度によって促進された (Fig. 7-2-1)。これより、これらの要因が各種行動の動因レベルを上昇させたものと考えられた。それぞれの行動の動因レベルに影響する要因は複数あり、これらが複合的に影響して個体の動因レベルを制御しているものと考えられた。

第3項 0年魚における河川内分布の形成メカニズム

ニホンウナギは0年魚時に遡上した最上流地点を成育場における生息場所とし、川ウナギ、河口ウナギ、海ウナギが生じる (横内 2010)。このため、河口から河川における0年魚の分布形成メカニズムは回遊多型の分化と密接に関わるものと考えられる。そこで、野外調査と行動実験で得られた情報をまとめ、回遊多型の分化メカニズムを考察する。なお、以降、回遊型を簡略化して考えるため、川ウナギを河川遡上型、河口ウナギと海ウナギを合わせて海域残留型として扱うこととする。

浜名湖の流入河川の河口へ到達したシラスはしばらくそこに滞留し、クロコおよびその直前に発育すると淡水域への遡上をはじめめる。このことから、河口～淡水域における河川内分布はクロコの遡河によって形成されることが推察される。ここでは、まず今川と江川の野外調査で得られた肥満度と色素発達との関係、およびクロコの遡上行動に関する実験結果、の2つの結果を用いて、クロコの遡河による河川内分布の形成のしくみを推察する。次に、そこで推察された河川内分布が、今川の野外調査で見られた実際の0年魚の河川内分布と符合するか確認を行う。

まず、今川と江川の野外調査では、同じ色素発達段階であってもその出現時期が遅いほど、肥満度が低いことがわかった (Fig. 5-2-13, Fig. 5-3-12)。この理由を考察したところ (第5章第6節第5項)、シラスが河川に到達した後、高い肥満度を早く獲得した個体は早期に色素発達を進め、いつまでも肥満度を高められなかった個体は色素発達を遅らせていることが考えられた。このことを図にすると Fig. 7-2-2 のようになり、肥満度が高い個体ほど早く色素発達段階を進行させることを前提として、河口に滞留する時点で肥満度には個体差が生じており、遡河過程でその肥満度が変動しない場合が実線のベクトル、餌条件や水温などの微小生息域の影響で肥満度が変化する場合が破線のベクトルで表される。

クロコの遡上行動に関する実験結果では、高肥満度の個体は遡上行動を促進させていることがわかった (第6章)。これより、河川内における個体の肥満度は、遡上距離と正比例の関係をもつことが考えられ、それらの関係を Fig. 7-2-3 のようにベクトルとして表すことができる。

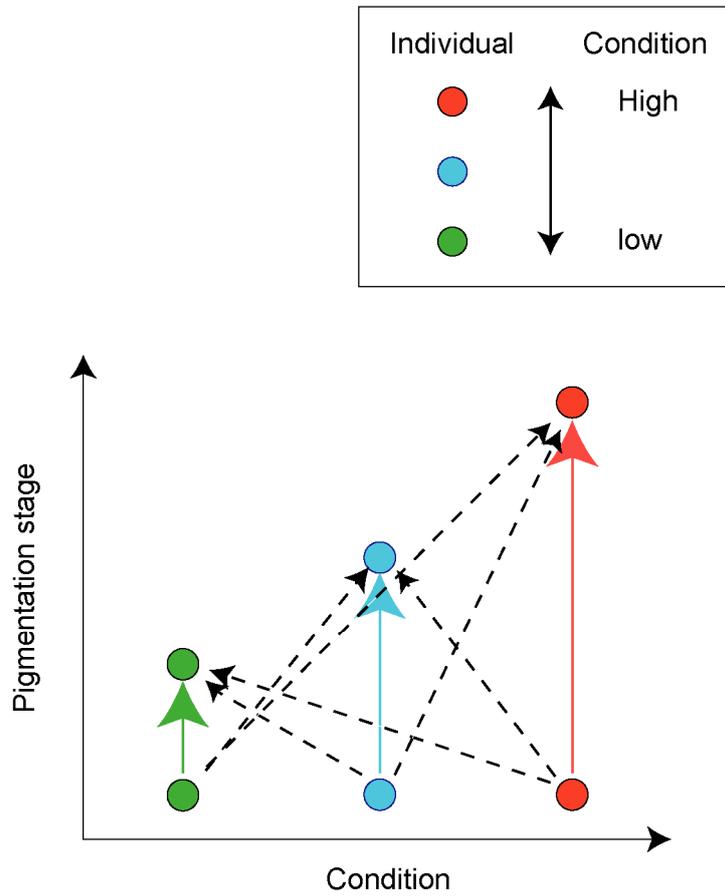


Fig. 7-2-2 Progression of pigmentation stages of elvers with different condition during a certain period. Dashed lines indicate condition and pigmentation progression of eels affected by microhabitat in river.

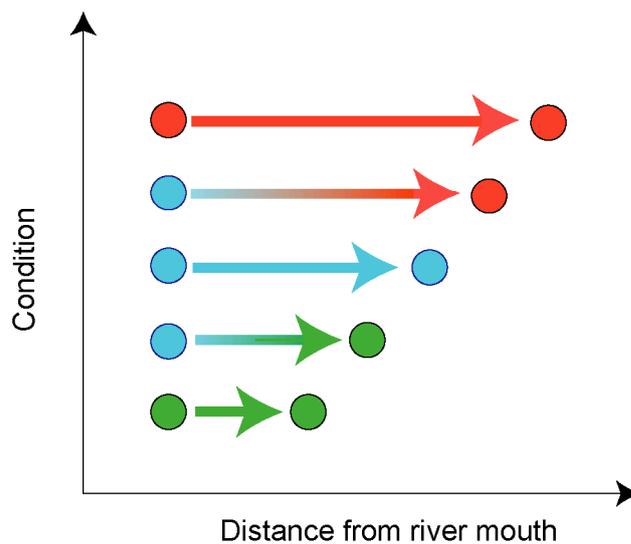


Fig. 7-2-3 Progression of upstream migration of individuals with different condition during a certain period. Color gradations indicate condition and migrated distance of eels affected by microhabitat in river.

遡河過程において個体がもつ肥満度によって、色素発達および遡上距離の両者に影響するという上記 2 つの関係があり、これらを一つの図にまとめたものが Fig. 7-2-4 となる。これにより、遡河過程において高肥満度の個体は、より上流へ遡上し淡水域に分布することとなり、その色素発達も速い一方、低肥満度の個体は下流に残留し、その色素発達も遅れていることが推察される。行動実験の結果では、遡上行動の動因レベルには肥満度のほか、水温、照度、絶食期間なども影響していたことから、同じ肥満度の個体であってもそれらの影響で遡上距離はばらつくであろうし、色素発達も水温や個体差により、ばらつくものと推察される (Fig. 7-2-5)。このように肥満度を通して、色素発達段階の進行と遡上距離が決まり、それぞれにある程度ばらつきをもたせたものが 0 年魚の河川内分布になると推察することができる (Fig. 7-2-6)。

ここで予想された河川内分布を今川の野外調査で見られた実際の 0 年魚の分布と比較してみると、上流の定点で色素発達段階が進行している点 (Fig. 7-2-6①)、同じ色素発達段階であっても上流の個体で肥満度が高い点 (Fig. 7-2-6 ②) において、今川における実際の分布と一致していた。このことから、肥満度による色素発達および遡上行動への影響を基にした河川内分布の形成の推察結果は、今川で見られた実際の河川内分布の形成をおよそ説明するものであることがわかった。

前述したように、クロコの遡上行動の動因レベルは、肥満度のほか、水温、照度、絶食期間なども影響する。より一般化するならば、肥満度だけでなく、個々の個体が河川内で経験する他の要因によっても、個体の動因レベルは影響され、遡上行動が促進、もしくは抑制され、分布が形作られる。例えば、河川内で水温の高い微小生息域に遭遇したものは、同肥満度をもつ他の個体よりも上流へ遡上する行動をとるであろう。また、江川で見られたように、河口堰による障壁により、肥満度が河川内分布に関係しないこともありうる。このように、肥満度、水温、照度、短期的な絶食等の諸要因の変化によって生じる動因レベルの個体差、および河川内で遭遇する地形といった要素が複合的に影響し、0 歳魚の河川内分布は形成されるものと考えられる。

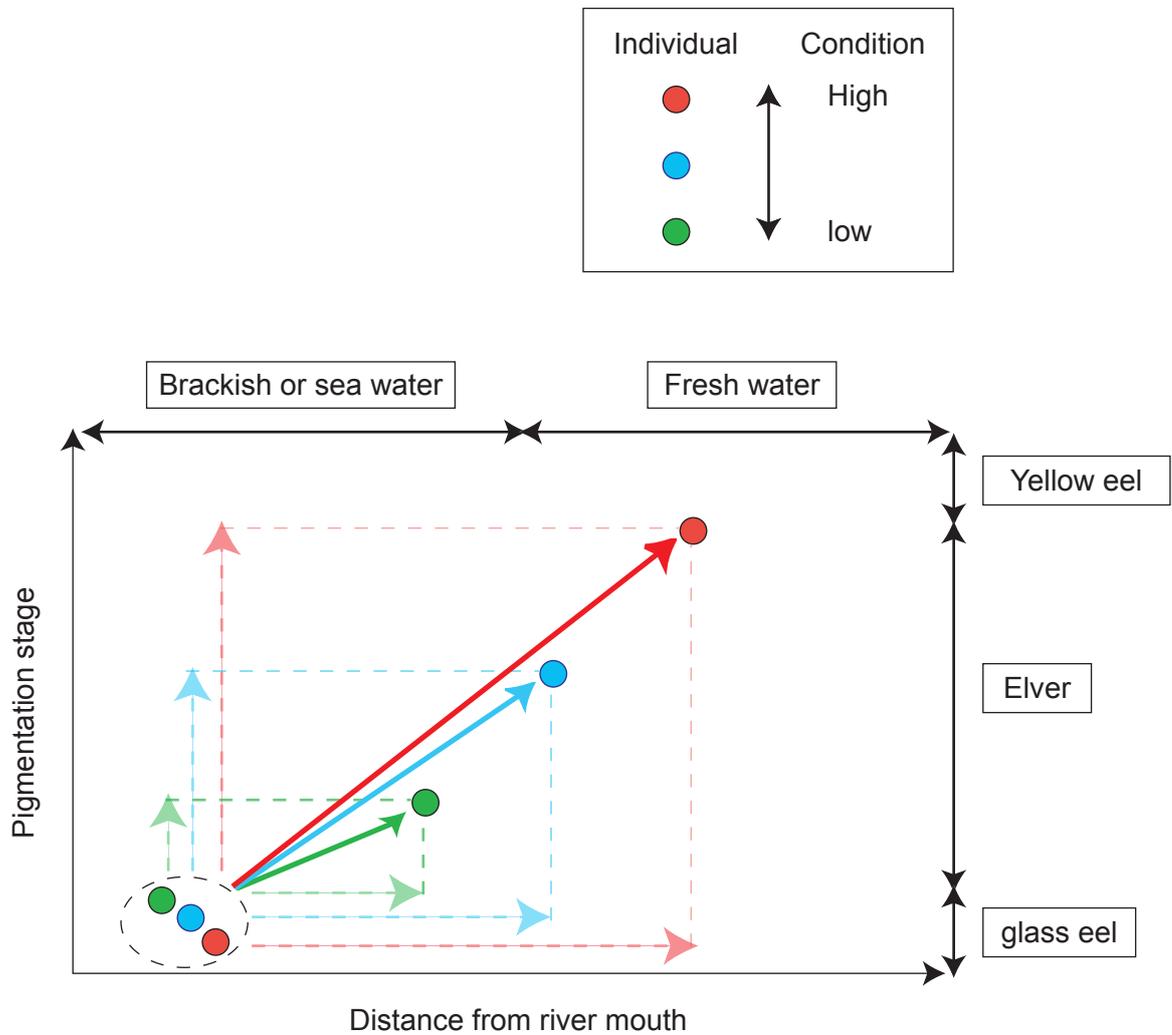


Fig. 7-2-4 Progression of pigmentation stage and upstream migration of individuals with different condition factor during a certain period.

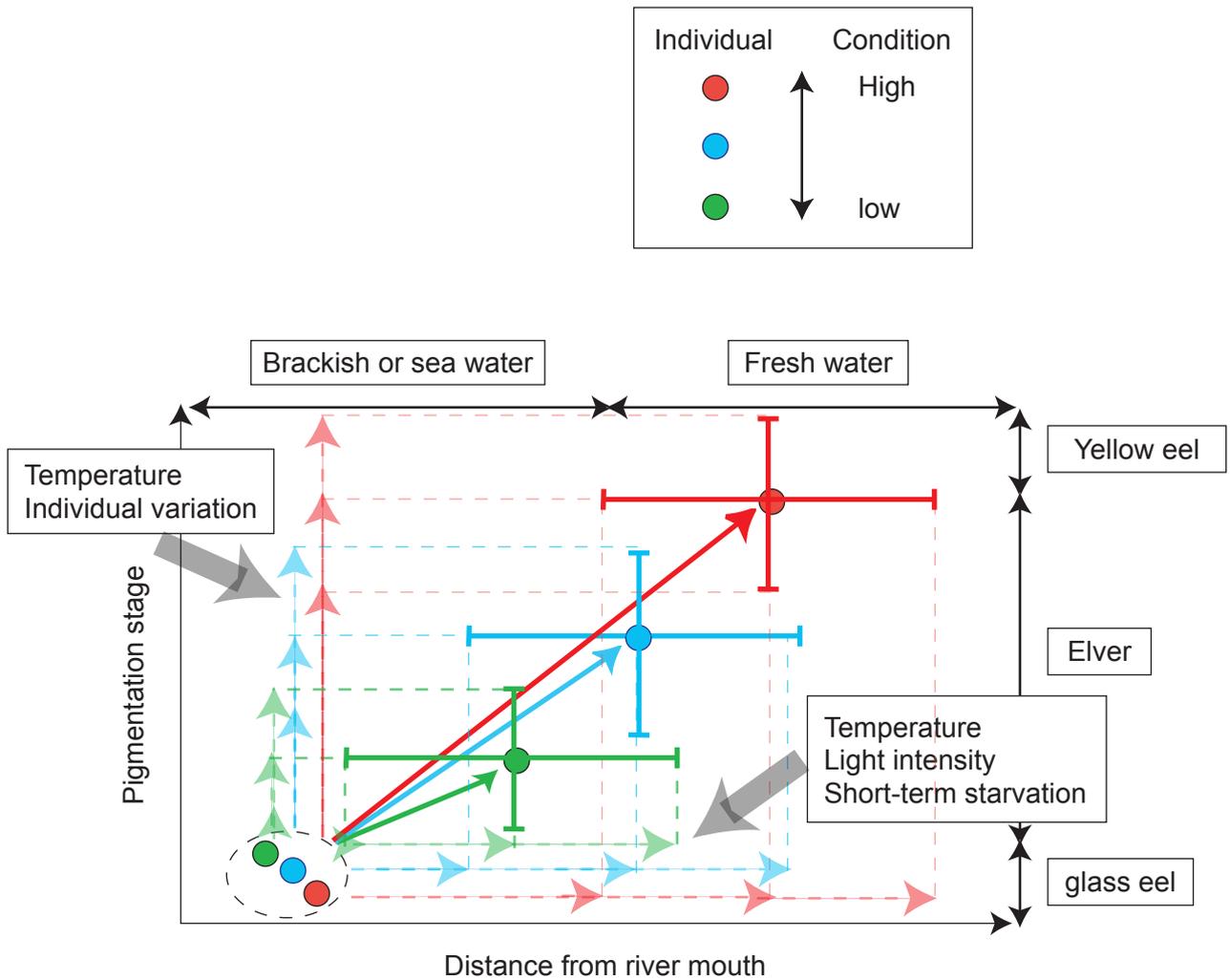


Fig. 7-2-5 Variation induced by exogenous and endogenous factors during upstream migration of individuals with different condition factor during a certain period.

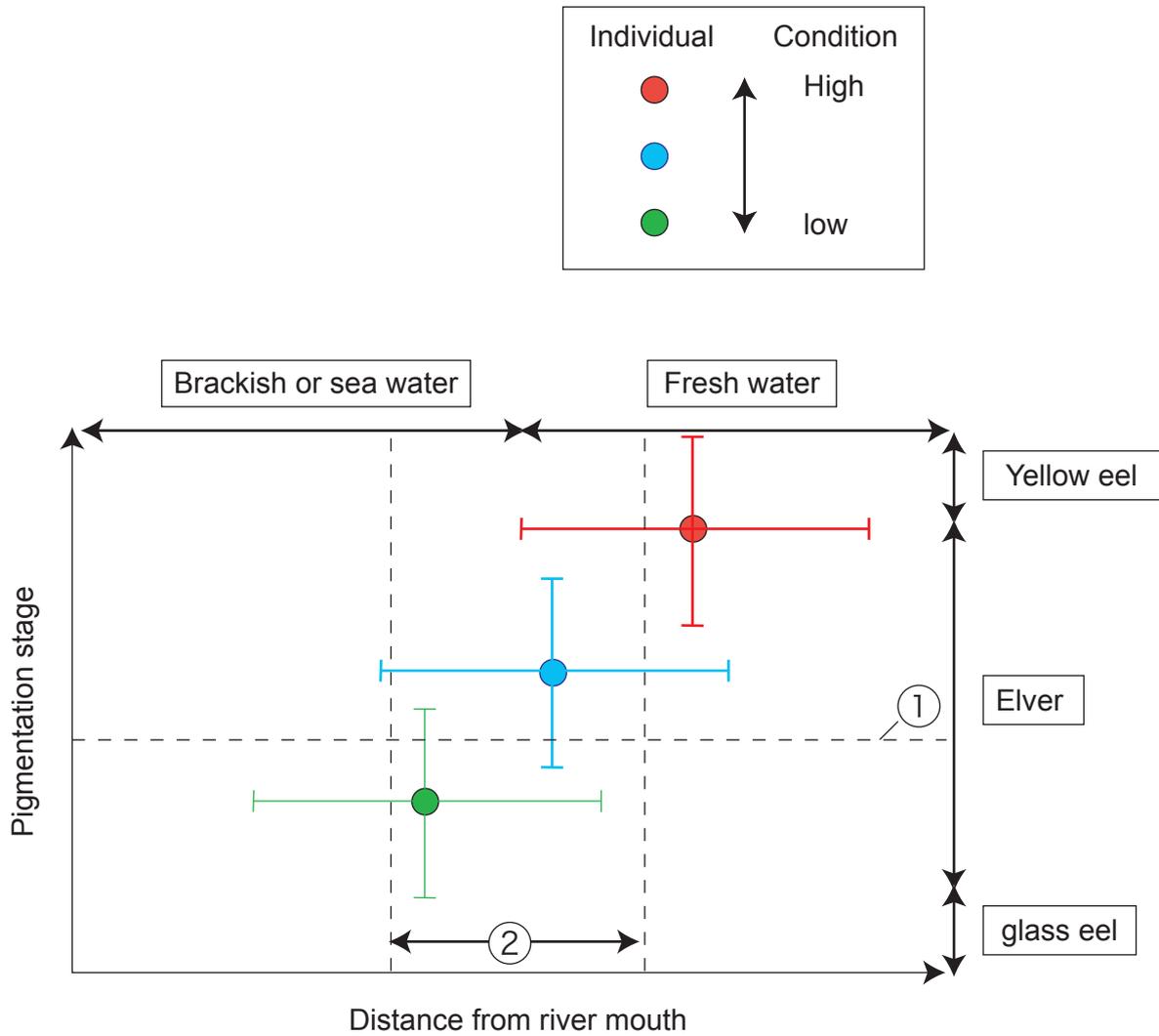


Fig. 7-2-6 Variation of pigmentation stage and upstream migration of individuals with different conditions during a certain period. ① represents that the condition of individuals with the same pigmentation stage is high at an upper station. ② represents that the pigmentation stage at an upper station is more progressed than that at a lower station.

第3節 ウナギ属魚類の回遊多型とその適応的意義

第1項 通し回遊の進化

Gross (1987) は、魚類の回遊現象は生物生産性の傾斜に沿って進化するものと説明した。高い生産性をもつ環境にたまたま移動したものが、生産性の低い環境に残ったものより多くの子孫を残し、繁栄する。その結果、偶発的な移動は規則的な回遊となり定着するとされる。

低緯度域では、海より川の生産性が高く、海水魚の個体群の一部が淡水域まで進入する。このようにはじめは短期間の淡水依存の生活史を持つ海水性両側回遊魚に始まって、やがて、成長に有利な熱帯淡水域への依存度を高めていった結果、産卵のためだけに海へ降りるウナギ属魚類のような降河回遊魚が生まれたと考えられている (Gross 1987)。一方、川より海の高生産性の高い高緯度域では、淡水魚が海への依存を高め、産卵するためだけに川を遡上するシロサケやカラフトマスのような遡河回遊魚が生まれたとされる (Gross 1987)。低緯度域には降河回遊魚の種数が多く、高緯度域には遡河回遊魚の種数が多いことにより (McDowall 1987)、この仮説は裏付けられている。

通し回遊魚とされる個体群には、しばしば非通し回遊型の生活史を過ごす個体が出現する。遡河回遊魚のサケ科魚類の多くの種では、遡河回遊を行う個体のほかに、河川に残留し生涯を送る個体がいる (Maekawa and Nakano 2002)。降河回遊魚であるウナギ属魚類は、熱帯における小規模回遊の種から、成育場を高緯度域の温帯にもつ大規模回遊の種が分化してきたものと考えられている (黒木 2007)。海で一生を過ごす海ウナギの存在が北半球の温帯種であるニホンウナギ (Tsukamoto et al. 1998; Tsukamoto and Arai 2001)、ヨーロッパウナギ (Daverat and Tomas 2006; Lamson et al. 2006)、アメリカウナギ (Jessop et al. 2008) で報告されている。高緯度域まで分布を広げた温帯種で、生産性の高い海域に残留する、非通し回遊型の海ウナギが出現したのと考えられる。海ウナギは、海水魚起源と考えられるウナギ属魚類にとって、先祖返りの現象とも言える (塚本 1994; Tsukamoto et al. 2002)。また、ヨーロッパウナギ、アメリカウナギ、ニホンウナギの温帯ウナギ 3 種を一括りにすると、高緯度ほど海ウナギの割合が高くなる回遊型の緯度ラインがあることが示唆されている (Daverat et al. 2006)。さらに、ニホンウナギでは種内でも、同様の回遊型の緯度ラインがあるものと示唆されている (Tsukamoto et al. 2009)。これより、非通し回遊型である海ウナギの出現割合が緯度の生産性の傾斜に従って変わることが示唆されている。

第2項 サケ科魚類における回遊多型の分化

サケ科魚類は一般的に川を産卵場、海を成長の場として利用する遡河回遊魚として認識されている。シロザケ *Oncorhynchus keta* やカラフトマス *Oncorhynchus gorbuscha* では全ての個体が遡河回遊性の生活史を送るが、サケ科魚類の多くの種では、個体群内に降海型のほかに生涯川に留まる河川残留型が出現する (Maekawa and Nakano 2002)。回遊多型の分化メカニズムについて、サケ科魚類で先駆的に多くの研究がなされており、ウナギ属における分化を考える上での足がかりとして、ここではそれらについて簡単に概観する (前川と中野 1994; 玉手と山本 2004 参照)。

生活史多型をもつサケ科魚類では、多くの個体群で雄では降海型と河川残留型が、雌では原則として降海型のみが出現する (前川と中野 1994)。雄の降海型と河川残留型の分化は、河川内での成長速度の違いによって生じるという仮説が提示されている。タイセイヨウサケ *Salmo salar* では、孵化してから春期に速い成長速度を示した個体が、最初の秋に成熟し河川残留型雄となり、河川内成熟をしなかった個体の内、夏期に高成長を示した個体が、翌春にスモルト化し降海するという (Thorpe 1982; Baglinière and Maisse 1985)。夏期に成長が悪かった個体は未分化候補として河川に残り、翌年以降に、河川内成熟、スモルトまたは未分化個体に分化する同様の過程を経る (玉手と山本 2004)。このような成長とスモルトの関係は、アメマス *Salvelinus leucomaenis* (Yamamoto and Nakano 1996)、サクラマス (Hirata et al. 1986; Tamate and Maekawa 2002, 2003) でも同様の結果が得られている。

サケ科魚類の雄は、河川残留型と降海型で異なる繁殖戦略をもつ。降海型の雄は大サイズとなって産卵場に戻り、河川残留型の雄は小サイズで産卵に参加する。そして、降海型の雄は闘争によって雌を獲得するファイターになるのに対し、河川残留型の雄は雌を獲得する競争には加わずペアの産卵に忍び込んで受精成功を得ようとするスニーカーとなる (小関と Fleming 2004)。闘争には大きな体サイズが、スニッキングには小さな体サイズは有利となる (Gross 1985)。

こうした雄の代替繁殖戦略がどのように個体群に維持されてきたのかについて、いくつか仮説が提示されている (Gross 1996)。一つ目は、各回遊型の頻度に着目したものである。一方の回遊型の数が多くなれば競争が激しくなるため、もう一方の回遊型の適応度 (次世代に残す子孫の数の期待値) が高くなる。このモデルは「負の頻度依存選択」とよばれ、両者の適応度の均衡が保たれたところで、多型は進化的に安定となる。二つ目は、個体群の中における個体の地位に着目したものである。ここで、地位とは体サイズや成長、肥満度など、個体の相対的な競争能力を意味し、個体の地

位が高いほど適応度が高い関係（適応度関数）があると考えられる。この適応度関数の傾斜が回遊型によって異なり、その適応度関数が個体の地位上のある点において交差するならば、その点を境に個体は自身の地位に対してより高い適応度を与える回遊型を採用すると考える。このモデルは「地位依存選択」とよばれ、自身の置かれた状況でより適応度の高い戦略を採用する条件戦略である。サケ科魚類の雄における回遊多型とそれに伴う代替繁殖表現型は、それらの適応度に対する頻度や地位の影響を通して、進化的に安定な戦略として維持されていると考えられる。

雄では降海型と河川残留型が出現するのに対して、雌では原則として降海型のみが出現する（前川と中野 1994）。これは、雄では異なる代替繁殖表現型をもつことで回遊多型が維持されるが、雌では、その適応度は一般に体サイズに依存する孕卵数に比例するため（Wootton 1984）、大型化する降海型の利点が圧倒的に大きいためであると考えられる。例外として、南限付近では河川残留型の体サイズは降海型とほぼ同じになってしまうため、雌の河川残留型が現れるものと考えられる（中野と前川 1994; Maekawa and Nakano 2002）。このように、雌雄ではその繁殖方法を通して、適応度への関与が異なるため、雌雄間で回遊多型の形成に差異が生じるものと考えられる。

回遊多型をもつサケ科魚類では、緯度によって河川残留型と降海型の割合が変化する緯度ラインが見られる。南方の低緯度域ほど、河川残留個体の出現頻度が高く、南限では雌雄のすべての個体が残留型となる（前川と中野 1994）。南方の河川ほど、水温や生産力が高まるため、良好な成長条件を有している（玉手と山本 2004）。そのため、南方では幼魚の成長速度が速く、河川残留型雄の出現が高まり、さらにある緯度より南では雌においても河川内成熟が可能となるため、残留型個体群が出現するのかもしれない（玉手と山本 2004）。しかし、南方の個体群が残留型になりやすいことは、このような成育環境だけで説明することはできず、遺伝的な形質があるものと報告されている（Yamamoto et al. 1999）。このことから、南限域の個体群は「河川内成熟の臨界サイズの小型化」（前川と中野 1994）、あるいは「スモルト化の臨界サイズの大型化」（Yamamoto et al. 1999）の遺伝的な形質を持ち、南限域における残留型個体群の出現が多くなるとする仮説が提示されている。

第3項 ウナギ属魚類における回遊多型の分化

本研究では、ニホンウナギにおいて肥満度をはじめ、水温、短期的な絶食などの諸要因の変化により生じる動因レベルの個体差によって、河口～淡水域までの分布が形成され、その結果、海域残留型と河川遡上型の回遊多型が生じるものと考えられた。

このことから、個体は自身の置かれた状況に応じて、残留するか河川遡上するかを選択する条件戦略を行っていると考えられる。

ヨーロッパウナギの研究では、個体の栄養状態、あるいは肥満度によって河川遡上するか海域に残留するかが決まるといふ仮説が提示されている (Edeline 2007; McCleave and Edeline 2009)。野外調査では、河口に残留するであろう個体の肥満度が河川遡上する個体に比べて、低いと報告されている (Edeline et al. 2004)。同様にアメリカウナギにおいても、下流域にいる個体ほど肥満度が低い傾向にあることが報告されている (Sullivan et al. 2009)。さらにヨーロッパウナギを用いた行動実験では、肥満度の低下により淡水選好から海水選好へと変わること (Edeline et al. 2006)、遊泳する個体は遊泳しない個体に比べて肥満度、あるいは栄養状態の指標である「乾燥重量/湿重量」が高いこと (Edeline et al. 2005; Du Colombier et al. 2007, 2008; Imbert et al. 2008) が報告される。コンディション (栄養状態、あるいは肥満度) が回遊型の分化過程に影響するという点において、本研究のニホンウナギにおける結果はこれらの研究と一致する。

海域残留型と河川遡上型の適応度は肥満度とどのような関係を持っているのだろうか。一般的に、河川に比べて海で捕食圧が高いと考えられることから、海域に残留すると死亡率は高まるものと考えられる。一方、海および河口における成長は淡水域に比べて良いものと推察され、今川における野外調査でもこのことが示唆された。このことから、河口を含む海域は低生存率、高成長であり、河川は高生存率、低成長であると位置づけられる。ウナギ属魚類において、高肥満度ほど適応度が高いという基本的な関係がある一方で、海域残留型と河川遡上型ではその関係性に差異があることが推察されている (Edeline 2007; McCleave and Edeline 2009)。すなわち、海域残留型は移動に要するコストがないため、貯蓄したエネルギーの少ない低肥満度の個体にとってその適応度は比較的高く、河川遡上型は移動コストを負担する一方で高生存率の生息域へと歩を進めるため、貯蓄したエネルギーの多い高肥満度にとってその適応度は比較的高いと考えられる。このように、肥満度による適応度は海域残留型と河川遡上型で異なり、個体自身の肥満度によって、より高い適応度の回遊型を採用する条件戦略をとっている可能性があるものと考えられた。

本研究ではクロコの遡上行動を促進させる肥満度以外の要因として、高水温、高照度、短期的な絶食が挙げられた。個体の遭遇する水温、照度、絶食期間により、その適応度が変わる場合には、その場に残留するか遡上するかの内、より適応度の高い行動を進化させることが考えられる。高水温で遡上個体の適応度が高まる理由には、後

述する緯度ラインとの関係、あるいは高水温下において海・河口域での捕食されるリスクが高まることなどが挙げられる。また、短期的な絶食を受けたときには、クロコは上流の河川へと新たな餌場を求めることがその個体の適応度が高めるのかもしれない。残留と河川遡上の各回遊型の適応度関数を交差させる要因であればなんでも、両表現型の維持に関与する可能性が考えられる (Brockman 2001)。肥満度以外に、水温、照度、絶食期間などの要因が、残留するか遡上するかといった回遊多型の分化に関わる行動に影響を与える可能性があるものと考えられる。

ニホンウナギが海と河川の両方に生息し、成育場の多様性を持つことによって、生残の危険分散、個体密度の緩和が起こるものと考えられる (横内 2010)。すなわち、一方の回遊型が増えると、もう一方の回遊型の競争が減るといった適応度の均衡した関係があり、ニホンウナギは個体数密度に依存して生息域を選択する可能性も考えられる。ニホンウナギでは河川に遡上した後、再び汽水域や海域へと向かう下流移動個体が生ずることが報告されており、それらの個体は遅れて河川に遡上した個体から生じる (横内 2010)。すなわち、遅れて淡水域に到達した個体は、先に河川に遡上した個体群によって作られた高密度で競争の高い環境に遭遇するため、再び下流へと戻ることが考えられる。ヨーロッパウナギでも、シラスから黄ウナギにかけて、密度依存的な分散を行うことが報告されている (Edeline et al. 2007)。本研究の行動実験では、シラスの淡水進入行動が個体数密度の増加により抑制され、さらに増加すると促進されることが示唆された。この結果から即座に生態の現象を説明することはできないが、個体数密度がニホンウナギ稚魚の行動に影響を与える可能性はある。また、個体数密度は餌競争や隠れ家の競争などを通して行動に影響するかもしれない。個体数密度がシラス、クロコの回遊行動にどのような影響を与えているかについても研究を重ねる必要がある。

ニホンウナギは南北で回遊型の割合が異なる緯度ラインがあり、南方ほど河川遡上型の割合が高くなると示唆されている (Tsukamoto et al. 2009)。ニホンウナギは単一の任意交配集団であり、同じ遺伝的形質をもった個体群が南北に分布し (吉澤 2006; Aoyama 2009)、海、河口および河川の異なる生息域に分布する個体群にも遺伝的な差はない (Han et al. 2010)。この特徴は、強い母川回帰性をもつために、地域集団ごとに遺伝的形質をもちうるサケ科魚類とは全く異なる。サケ科魚類においても、南方ほど、河川内成熟の臨界サイズを小型化、あるいはスモルト化の臨界サイズを大型化することで、河川残留型の割合が増す緯度ラインが形成されるものと考えられている (前川と中野 1994; Yamamoto et al. 1999)。Yamamoto et al. (1999) は、緯度の

異なるイワナ 3 個体群において、南方より北方の個体群の方が小さいサイズでスマルト化しやすいことを報告しており、サケ科魚類では北方の地域個体群は遺伝的に残留型になりやすいものと考えられる（玉手と山本 2004）。これに対して、単一の任意交配集団であるニホンウナギでは、地域ごとに異なる遺伝的形質をもつことはできない。接岸した緯度は南方であるほど、水温は高い。このため、本研究で確かめられた水温による淡水進歩行動および遡上行動の促進が、ニホンウナギにおける回遊型の割合の緯度クラインと関係する可能性が考えられる。すなわち、南方では高水温により河川遡上の行動が促進されることから、河川遡上型が多くなるかもしれず、ニホンウナギはこうした緯度による水温の違いを通して、緯度クラインを生じさせている可能性が考えられた。ただし短期的な行動がどの程度、クライン形成に影響しているのかは定かではないため、より長い時間スケールの行動を検討する必要がある。

雌雄間で回遊多型の形成に差異が生じるサケ科魚類と異なり、ニホンウナギでは河川遡上と海域残留の分化後に性決定がなされる。ニホンウナギは全長 300mm を超えたあたりから生殖腺が発達し、性分化がおこると考えられている（佐藤ら 1962）。生殖腺の性分化が現れるのがこの時期であり、どの時期に潜在的な性決定がなされるのかは定かではない。しかし、遡上型と海域残留型に分化した後に淡水域から河口域へとハビタットシフトする下流移動個体は、河口ウナギと類似した性比をもつことが報告される（横内 2010）。このため、ニホンウナギの性決定は、河川遡上と海域残留の分化後に起こるものと考えられている（横内 2010）。

通常、サケ科魚類の性は、個体発生の初期段階で決定されるものと考えられる（Devlin and Nagahama 2002）。すなわち、降海型、河川残留型に分化する前にすでに性が決まっており、雌は南限を除いてほとんどが降海するのに対し、雄では河川残留型が出現するといったように、雌雄によって異なる回遊戦略をもっていた（中野と前川 1994）。しかし、ニホンウナギでは回遊多型の分化後に性決定が起こることから、性による適応度の違いは分化の戦略には反映されないものと推察される。

浜名湖で採集された銀ウナギの回遊型と性別を調べた研究では、川ウナギでは雌が 7 割である一方、河口ウナギと下流移動個体ではともに雌が 4 割で雄が 6 割を占めていた（横内 2010）。また、ニホンウナギ（松井 1972）、アメリカウナギ（Helfman et al. 1984）、オーストラリアの *A. reinhardtii*（Walsh et al. 2004）において、生息域によって性比が異なると報告され、雌は淡水域に多く出現するのに対し、雄は河口域に多く出現する傾向にあるものと考えられる。しかし、アメリカウナギやニホンウナギで、水系によっても性比は異なることも報告されている（Oliveira and McCleave 2000; 横

内 2010)。ウナギ属魚類の性決定には、高密度ストレス (Roncarati et al. 1997; Krueger and Oliviera 1999), あるいはクロコ以降の高い初期成長が (Holmgren and Mosegaard 1996), 雄の割合を高めると言われているが, その近接要因の全容解明には至っていない。

Helfman et al. (1987) は, アメリカウナギにおいて, 雄は若齢で成熟することを優先し, 雌は時間をかけても体サイズを大きくすることを優先するとする仮説を提唱した。雄の体サイズは適応度にはほとんど影響なく, 産卵場にたどりつくために最低限必要な体サイズ以上に大きくなる必要はない。一方, 雌は孕卵数が体サイズに依存するため (Wootton 1984), 体サイズが大きくなることと, それにかかるコストに適応度は依存する。繁殖成功がサイズに依存する度合いをサイズ有利性という (Ghiselin, 1969)。サイズ有利性が雌雄間で異なることは, 成長するにつれてサイズ有利性の小さい性から大きい性へと性を変える性転換や, 自分が成長できる可能性の大小に合わせて, 可能性が大きい時にはサイズ有利性の大きい性になる環境性決定などを進化させることが知られている (中園と桑村 1987)。ウナギ属魚類では, 後者のように, 環境性決定の仕組みを進化させている可能性が考えられる。すなわち, ウナギ属魚類における性決定機構ははっきりとはしないものの, 河川遡上および海域残留の後に, その定着した環境に合わせて個体の適応度の最大化が行われるような性決定メカニズムのある可能性があり, 今後の更なる研究が期待される。

第4項 現生の回遊とその起源

現在の回遊魚はそもそもどのようにして回遊を始めたのだろうか。アユでは, 飛び出し行動と呼ばれる, 無刺激下でのランダムな方向へ移動する行動が見られ, この前環境からの脱出が回遊の進化的, 行動学的なはじまりであるとする"脱出理論"が提唱されている (Tsukamoto et al. 2009)。

本研究では, ニホンウナギの稚魚において, 刺激の無い条件下でランダムな方向に分散する行動を「脱出行動」と定義し, その動因レベルに影響する要因について検討をおこなった。その結果, シラスでは高水温, 低照度, 明条件における隠れ家なし, クロコでは高水温, 明条件において隠れ家なし, 短期的な絶食, 重い体重・高い肥満度によって脱出行動が促進された。一方, ニホンウナギの生態に則したシラスの淡水進入行動は高水温, 低照度および低個体数密度によって促進され, クロコの遡上行動は高水温, 高照度, 1週間の絶食, 全長・体重・肥満度の上昇によって促進されていた。このことから, シラスの淡水進入行動とクロコの遡上行動, 並びにそれぞれの発

育段階における脱出行動が、概ね共通した要因によって制御されていると推察された。これより、これら3種の行動特性が密接に連携しており、同様な動因を共有することが示唆された。

回遊を始める前、熱帯起源のウナギ属魚類の祖先は、個体が著しく不都合な環境に置かれた時、そこを脱出したいという内的衝動が高まることで、ランダムに他の生息域へと移動していたと想像できる。その衝動に個体差があれば、同じ刺激に対しても衝動が強く発現する個体ほど他の生息域へ移動する頻度は高い。その中で、たまたま河川に移動したことで、子孫の数を増やすことができたと考えれば、その強い衝動を発現させる個体の遺伝子が子孫に広まっていくものと考えられる。さらにその子孫の中でも、河川の方へと正確に移動できる個体ほど、適応度が高くなるため、方向づけをするプログラムの遺伝子も自然選択されていくものと考えられる。こうして脱出を発端とした移動から、現在の定型的循環移動の回遊に至ったと考えれば、現在の回遊行動にも、脱出への動因レベルが根底に働いていると考えられる。

一生のうちに、一度しか海と川の間を回遊しないウナギ属魚類は、河川が成長に都合が良いことを知って、そこへ回遊するわけではない。接岸および遡河の過程にある個体は、比較対象をもたずに、「ここではないどこか」に行きたい衝動によって、現場から他の場所へと移動しようとするのではないか。この時、進化の過程でもった方向付けの遺伝子、すなわち、塩分勾配や流水に対して移動する性質を持つことで、移動方向が定まるものと考えられる。このように、アユとウナギにおける行動学的な研究結果は、脱出行動そのものが回遊の進化的起源であったと推定されると同時に、現生の回遊行動の根底には「ここではないどこか」を目指した脱出の衝動が働いているものと考えられることができる。

第4節 水産学における研究の意義

1970年代以降、ニホンウナギのシラス加入量は急激に減少しており（Tatsukawa 2003）、持続的な資源利用のためにも保全管理の方策を講じる必要がある。本研究では、成育場へ加入した年に強い減耗が起きていることが示唆された。0年魚は汽水の河口域から淡水の最下流域に多く出現しており、0年目の減耗を抑制するためにはこれらの生息域を主に保全する必要があるものと考えられる。現在よく見られる河口域の護岸整備は、稚魚の隠れ家をなくすとともに、植生を失い、ニホンウナギ稚魚の餌となるベントスを含む食物網を破壊している可能性がある。ニホンウナギだけでなく、

他の稚仔魚にとっても河口域は成育の場として重要であり、河口から淡水最下流域までを保護することは保全に有効であると考えられる。

江川において、人工物である河口堰が遡河を妨げていることが観察された。遡河を阻害することは、河川全体を生息域として利用できなくさせ、環境収容力の低下を招くものと考えられる。また、江川では、今川で見られたような上流ほど肥満度が高いといった空間分布は見られず、河口堰が本来の空間分布の形成を妨げていた可能性も考えられた。長い進化の過程で環境に適応してきた生物にとって、変則的な環境は少なくとも現在の個体群にとっては不適なものと考えられ、人工物が生態系に及ぼす影響について慎重に考える必要がある。

ニホンウナギの回遊多型の分化は、水温、照度、短期的な絶食や肥満度などの諸要因が複合的に影響して起こるものと考えられた。その中の一つの要因として、肥満度挙げられた。レプトセファルスから変態してシラスとなり、遡河を開始するまでは摂餌を行わないことから (Desaunay and Guerau 1997; 第5章 Fig. 5-5-6), シラスの肥満度はレプトセファルスで経験した成育環境によって左右される可能性が考えられる。温暖化による海洋環境の変動はレプトセファルスの成長に影響すると報告されていることから (Bonhommeau et al 2008; Miller et al. 2009), シラスの肥満度を通して、回遊多型の分化にまで影響する可能性がある。河川遡上型と海域残留型では性比も異なってくることから (横内 2010), 回遊型間の割合の変化は性比のバランスを崩す恐れもある。気候変動とそれによるニホンウナギの生態の変化について注意して見ていく必要があるだろう。本研究で得られた結果は、こうした地球環境変動に対するニホンウナギの応答を推測する際に重要な情報となる。

第5節 今後の課題

本研究では接岸、湖内移動、遡河に関わる行動として、淡水進入行動、遡上行動、脱出行動を取り上げ、肥満度、水温、照度、短期的な絶食などの要因がそれぞれ影響することがわかった。これらの単一の要因が行動に影響することはわかったものの、複数の要因が及ぼす場合の交互作用については全くわかっていない。また、これらの行動によって成育場での分布が形成された後、個々の個体は海域、河口域、淡水域のそれぞれの各生息域に定着するため、ある時期を境に移動は抑制されるものと考えられる。本研究では、シラス~黄ウナギへと発育しても、淡水進入行動が抑制されることはなかった (Fig. 6-1-7)。これは、移動が抑制される発育段階に達していなかったため、あるいは高個体数密度による飼育、もしくは捕食者の不在により移動の抑制が

引き起こされなかったためであると考えられる。今後、生息域決定に関わる移動の抑制がどのように起こるかを調べる必要がある。

野外での遡河生態に関する調査では、今川と江川では肥満度の空間分布が異なっていた。江川における河口堰が遡河を妨げ、空間分布を乱した可能性が考えられた。今後、肥満度の空間分布の形成過程をより詳細に調べる必要があるものと考えられる。また、0年魚は夏以降にほとんど採集されず、餌を巡る競争による飢餓や被食により、激しい減耗が起きているものと推察された。この減耗の原因を詳細に調べる必要があるとともに、回遊多型のコスト・ベネフィットを考える上で、淡水域、河口域および海域の生息域ごとの死亡率、成長率についても調べる必要があるだろう。

謝辞

本研究を行うに際し、その機会を与えて戴くとともに、温かい御指導と御鞭撻を賜った東京大学大気海洋研究所の塚本勝巳教授に深く感謝申し上げます。東京大学農学生命科学研究科附属水産実験所の鈴木讓教授には、論文審査の際に有益な御指摘を賜るとともに、長期間にわたる同所での研究生生活を温かく見守って戴いた。東京大学農学生命科学研究科の青木一郎教授、東京大学大気海洋研究所の渡邊良朗教授、大竹二雄教授には、論文審査に際して多くの貴重な御指摘を承った。心より御礼申し上げます。

研究全般にわたって御指導、御助言下さった東京大学大気海洋研究所の青山潤特任准教授に心より感謝申し上げます。シラスウナギの生態に関する貴重な御助言、耳石解析に関する御指導を戴いた東京医科大学の篠田章助教に深く御礼申し上げます。

東京大学大気海洋研究所行動生態計測分野の横内一樹博士には、夜を徹した行動実験を手伝って戴き、また公私にわたって温かい御助言を戴いた。同分野の飯田碧博士には、日々の研究生生活の中での温かい御助力と励ましを戴いた。同分野の須藤竜介氏には、トラップ製作のための柴狩りやウナギの採集調査に協力を戴き、また研究に関する議論を頻繁にして戴いた。同分野の黒木真理博士（現 東京大学総合研究博物館）には、飼育実験に協力して戴くとともに多大な助言を賜った。深く感謝申し上げます。

浜名漁業協同組合新居支所の菅沼章二氏、鈴木広光氏、佐藤鉄也氏、荻野正義氏、加藤康之氏をはじめとする組合の方々に研究に関して深い御理解を戴き、シラスウナギの採集に御協力を戴いた。ここに厚く感謝申し上げます。浜名漁業協同組合気賀支所の峰野政二氏は、メッコ網を貸して下さるとともに、採集方法に関して御指導戴いた。深く感謝申し上げます。静岡県水産試験所浜名湖分場の鷺山裕史氏には、湖内の環境測定に関して御協力戴いた。ここに厚く感謝申し上げます。

東京大学農学生命科学研究科附属水産実験所の水野直樹技官、城夕香技官には浜名湖の環境調査や実験に用いるウナギの飼育に御協力を戴いた。また、同所職員、学生各位には温かい御協力を賜った。株式会社いらご研究所の田中悟所長、山田祥朗博士をはじめとする同所の方々には、飼育実験に関する多大な御協力を戴いた。心より感謝

申し上げます。

東京大学大気海洋研究所の大矢真知子技官には公私にわたり、温かい御援助を戴いた。同研究所の Michael J. Miller 博士，渡邊俊博士、皆川源博士（現 リテラ・クレア証券），渡邊国広博士（現 国土交通省），畑瀬英男博士には研究生活において数多くの御支援を戴いた。東京大学大気海洋研究所行動生態計測分野の川上達也氏，海部健三氏，萩原聖士氏をはじめとする諸氏には、研究生活において多くの御協力を戴いた。小説家の阿井文瓶氏には，いつも温かい励ましを戴いた。心より御礼申し上げます。

最後に、大学院進学に理解を示し、経済的支援をしてくれた両親に深く感謝する。

引用文献

- Aoyama, J., Shinoda, A., Sasai, S., Miller, M. J. & Tsukamoto, K. (2005) First observations of the burrows of *Anguilla japonica*. *Journal of Fish Biology* 67 (6), 1534-1543
- Aoyama, J. (2009) Life history and evolution of migration in catadromous eels (Genus *Anguilla*). *Aqua-BioScience Monographs*, 2, 1-42
- Arai, T., Aoyama, J., Limbong, D. & Tsukamoto, K. (1999) Species composition and inshore migration of the tropical eels *Anguilla* spp. recruiting to the estuary of the Poigar River, Sulawesi Island. *Marine Ecology Progress Series* 188, 299-303
- Arai, T., Limbong, D. & Tsukamoto, K. (2000) Validation of otolith daily increments in the tropical eel *Anguilla celebesensis*. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1078-1084
- August, S. M. & Hicks, B. J. (2008) Water temperature and upstream migration of glass eels in New Zealand: implications of climate change. *Environmental Biology of Fishes* 81(2), 195-205
- Bagliniere, J. L. & Maisse, G. (1985) Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican Massif, France. *Aquaculture* 45, 249-263
- Bardonnet, A., Bolliet, V. & Belon, V. (2005) Recruitment abundance estimation: role of glass eel (*Anguilla anguilla* L.) response to light. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 321 (1), 181-190
- Bardonnet, A. & Riera, P. (2005) Feeding of glass eels (*Anguilla anguilla*) in the course of their estuarine migration: new insights from stable isotope analysis. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 63 (1-2), 201-209
- Bertin, L. (1956) *Eels - a biological study*. Cleaver-Hume Press, London.
- Beumer, J. & Sloane, R. (1990) Distribution and abundance of glass eels *Anguilla* spp in east Australian waters. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 75 (6), 721-736
- Boeuf, G. & Payan, P. (2001) How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology C - Toxicology and Pharmacology*, 130 (4), 411-423
- Bolliet, V. & Labonne, J. (2008) Individual patterns of rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels synchronised to water current reversal. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 362 (2), 125-130
- Bolliet, V., Lambert, P., Rives, J. & Bardonnet, A. (2007) Rhythmic swimming activity in *Anguilla anguilla* glass eels: synchronisation to water current reversal under laboratory conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 344 (1), 54-66
- Bonhommeau, S., Chassot, E., Planque, B., Rivot, E., Knap, A. H. & Le Pape, O. (2008) Impact of climate on eel populations of the Northern Hemisphere. *Marine Ecology Progress Series* 373, 71-80
- Briand, C., Fatin, D., Ciccotti, E. & Lambert, P. (2005) A stage-structured model to predict the effect of temperature and salinity on glass eel *Anguilla anguilla* pigmentation development.

- Journal of Fish Biology 67, 993-1009
- Brockman, H. J. (2001) The evolution of alternative strategies and tactics. *Advances in the Study of Behavior* 30, 1-51
- Campana, S. E. (1983) Feeding periodicity and the production of daily growth increments in otoliths of steelhead trout (*Salmo Gairdneri*) and starry flounder (*Platichthys Stellatus*). *Canadian Journal of Zoology* 61 (7), 1591-1597
- Campana, S. E. (1984) Interactive effects of age and environmental modifiers on the production of daily growth increments in otoliths of plainfin midshipman, *Porichthys notatus*. *Fishery Bulletin* 82 (1), 165-177
- Campana, S. E. (2001) Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology* 59 (2), 197-242
- Campana, S. E. (2005) Otolith science entering the 21st century. *Marine and Freshwater Research* 56 (5), 485-495
- Campana, S. E. & Neilson, J. D. (1985) Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42 (5), 1014-1032
- Cheng, P. W. & Tzeng, W. N. (1996) Timing of metamorphosis and estuarine arrival across the dispersal range of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 131, 87-96
- Ciccotti, E., Ricci, T., Scardi, M., Fresi, E. & Cataudella, S. (1995) Intraseasonal characterization of glass eel migration in the River Tiber: space and time dynamics. *Journal of Fish Biology* 47, 248-255
- Cieri, M. D. & McCleave, J. D. (2000) Discrepancies between otoliths of larvae and juveniles of the American eel: is something fishy happening at metamorphosis? *Journal of Fish Biology* 57 (5), 1189-1198
- Cieri, M. D. & McCleave, J. D. (2001) Validation of daily otolith increments in glass-phase American eels *Anguilla rostrata* (Lesueur) during estuarine residency. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 257 (2), 219-227
- Crean, S. R., Dick, J. T. A., Evans, D. W., Rosell, R. S. & Elwood, R. W. (2005) Survival of juvenile European eels (*Anguilla anguilla*) transferred among salinities, and developmental shifts in their salinity preference. *Journal of Zoology*, 266, 11-14
- Creutzberg, F. (1958) Use of tidal streams by migrating elvers (*Anguilla vulgaris*, Turt.). *Nature* 181, 857-858
- Creutzberg, F. (1961) On the orientation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. *Netherlands Journal of Sea Research* 1, 257-338
- Crivelli, A. J., Auphan, N., Chauvelon, P., Sandoz, A., Menella, J. Y. & Poizat, G. (2008) Glass eel recruitment, *Anguilla anguilla* (L.), in a Mediterranean lagoon assessed by a glass eel trap:

- factors explaining the catches. *Hydrobiologia* 602, 79-86
- Daverat, F., Limburg, K. E., Thibault, I., Shiao, J. C., Dodson, J. J., Caron, F. O., Tzeng, W. N., Iizuka, Y. & Wickstrom, H. (2006) Phenotypic plasticity of habitat use by three temperate eel species, *Anguilla anguilla*, *A. japonica* and *A. rostrata*. *Marine Ecology Progress Series* 308, 231-241
- Daverat, F. & Tomas, J. (2006) Tactics and demographic attributes in the European eel *Anguilla anguilla* in the Gironde watershed, SW France. *Marine Ecology Progress Series* 307, 247-257
- De Casamajor, M. N., Bru, N. & Prouzet, P. (1999) Influence of night brightness and turbidity on the vertical migratory behaviour of glass eels (*Anguilla anguilla* L.) in the Adour estuary. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture* 355, 327-347
- Deelder, C. L. (1952) On the migration of the elver (*Anguilla vulgaris* Turt.) at sea. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 20, 187-218
- Desaunay, Y. & Guerault, D. (1997) Seasonal and long-term changes in biometrics of eel larvae: a possible relationship between recruitment variation and North Atlantic ecosystem productivity. *Journal of Fish Biology* 51, 317-339
- Devlin, R. H. & Nagahama, Y. (2002) Sex determination and sex differentiation in fish: an overview of genetic, physiological, and environmental influences. *Aquaculture* 208 (3-4), 191-364
- Dou, S., Miller, M. J., & Tsukamoto, K. (2003a) Growth, pigmentation and activity of juvenile Japanese eels in relation to temperature and fish size. *Journal of Fish Biology* 63, 152-165
- Dou, S. & Tsukamoto, K. (2003b) Observations on the nocturnal activity and feeding behavior of *Anguilla japonica* glass eels under laboratory conditions. *Environmental Biology of Fishes* 67, 389-395
- Du Colombier, S. B., Bolliet, V., Lambert, P. & Bardonnnet, A. (2007) Energy and migratory behavior in glass eels (*Anguilla anguilla*). *Physiology and Behavior* 92 (4), 684-690
- Du Colombier, S. B., Lambert, P. & Bardonnnet, A. (2008) Is feeding behaviour related to glass eel propensity to migrate? *Estuarine Coastal and Shelf Science* 80 (3), 323-329
- Dutil, J. D., Michaud, M. & Giroux, A. (1989) Seasonal and diel patterns of stream invasion by American eels (*Anguilla rostrata*) in the northern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Zoology* 67 (1), 182-188
- Edeline, E. (2007) Adaptive phenotypic plasticity of eel diadromy. *Marine Ecology Progress Series* 341, 229-232
- Edeline, E., Bardonnnet, A., Bolliet, V., Dufour, S. & Elie, P. (2005) Endocrine control of *Anguilla anguilla* glass eel dispersal: effect of thyroid hormones on locomotor activity and rheotactic behavior. *Hormones and Behavior* 48, 53-63
- Edeline, E., Beaulaton, L., Le Barh, R. & Elie, P. (2007) Dispersal in metamorphosing juvenile eel *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 344, 213-218

- Edeline, E., Dufour, S., Briand, C., Fatin, D. & Elie, P. (2004) Thyroidal status is related to migratory behavior in glass eels of *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 282, 261-270
- Edeline, E., Dufour, S. & Elie, P. (2005) Role of glass eel salinity preference in the control of habitat selection and growth plasticity in *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series* 304, 191-199
- Edeline, E., Lambert, P., Rigaud, C. & Elie, P. (2006) Effects of body condition and water temperature on *Anguilla anguilla* glass eel migratory behavior. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 331 (2), 217-225
- Egusa, S. (1972). Pigmentation in the elvers of the Japanese eel. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 38 (10), 1203
- Elie, P., Lecomte-Finiger, R., Cantrelle, I. & Charlon, N. V. (1982) Definition des limites des differents stades pigmentaires durant la phase civelle d'*Anguilla anguilla* L. *Vie Milieu* 32, 149-157
- Feunteun E., Laffaille P., Robinet T., Briand C., Baisez A., Olivier J. M. & Acou A. (2003) A review of upstream migration and movements in inland waters by anguillid eels: towards a general theory. In: Aida, K., Tsukamoto, K., Yamauchi, K. (eds), *Eel Biology*, Springer Verlag. Tokyo. pp 191-213
- Fukuda, N., Kuroki, M., Shinoda, A., Yamada, Y., Okamura, A., Aoyama, J. & Tsukamoto, K. (2009) Influence of water temperature and feeding regime on otolith growth in *Anguilla japonica* glass eels and elvers: does otolith growth cease at low temperatures? *Journal of Fish Biology* 74 (9), 1915-1933
- Gascuel, D. (1986) Flow carried and swimming migration of the glass eel (*Anguilla anguilla*) in the tidal area of a small estuary on the French Atlantic coast. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 40, 321-326
- Ghiselin, M. T. (1969) The evolution of hermaphroditism among Animals. *Quarterly Review of Biology* 44(2), 189-208
- Gibson R. N. (1992) Tidally-synchronised behaviour in marine fishes. In: Ali, M. A. (eds.), *Rhythms in Fishes (NATO-ASI series A, vol 236)*, Plenum Press, New York. pp 63-81
- 後藤晃, 前川光司 (1989) 魚類の繁殖行動 : その様式と戦略をめぐって. 東海大学出版会, 東京.
- Gross, M. R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In Potts, G. & Wootton, R. (eds.), *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, 55-75, Academic Press.
- Gross, M. R. (1985) Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313 (5997), 47-48
- Gross, M.R. (1987) Evolution of diadromy in fishes.: In: Dadswell, M. J., Klauda, R. J., Moffitt, C. M., Saunders, R. L., Rulifson, R. A. & Cooper, J. E. (eds.), *American Fisheries Society* 1, Bethesda, Maryland, pp 14-25

- Gross, M. R. (1996) Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* 11, 92-98
- Gross, M. R., Coleman, R. M. & Mcdowall, R. M. (1988) Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* 239 (4845), 1291-1293
- Han, Y. S., Iizuka, Y. & Tzeng, W. N. (2010) Does variable habitat usage by the Japanese eel lead to population genetic differentiation? *Zoological Studies* 49 (3), 392-397
- 原田泰志 (1994) 通し回遊進化の生活史モデル. In: 後藤晃, 塚本勝巳, 前川光司 (編) 川と海を回遊する淡水魚. 生活史と進化, 東海大学出版会, 東京. pp 186-205
- Hastie T. & Tibshirani R. (1990) *Generalized Additive Models*. Chapman and Hall, London.
- Haro, A. J. & Krueger, W. H. (1988) Pigmentation, size, and migration of elvers (*Anguilla rostrata* (Lesueur)) in a coastal Rhode island stream. *Canadian Journal of Zoology* 66 (11), 2528-2533
- Heldt, H. & Heldt, H. (1929) Études sur les civelles de Sidi-Daoud. *Bulletin de la station océanographique de Salammbô* 16, 1-23.
- Helfman, G. S., Bozeman, E. L. & Brothers, E. B. (1984) Size, age, and sex of American eels in a Georgia river. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113 (2), 132-141
- Helfman G. S., Facey D. E., Hales L. S. Jr. & Bozeman E. L. Jr. (1987) Reproductive ecology of the American eel. In: Dadswell, M. J., Klauda, R. J., Moffitt, C. M., Saunders, R. L., Rulifson, R. A., Cooper, J. E. (eds.) *Common Strategies of Anadromous and Catadromous Fishes*. American Fisheries Society Symposium 1, 42-56
- Helfman G. S., Collette B. B., Facey D. E. & Bowen B. W. (2007) *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*, 2nd Edition. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Hirata, T., Goto, A. & Hamada, K. (1986) Bimodal length frequency distribution in 0+ aged masu salmon, *Oncorhynchus masou*, in a natural stream of southern Hokkaido. *Japanese Journal of Ichthyology* 33 (2), 204-207
- Holmgren, K. & Mosegaard, H. (1996) Implications of individual growth status on the future sex of the European eel. *Journal of Fish Biology* 49 (5), 910-925
- Huuskonen, H. & Karjalainen, J. (1998) A preliminary study on the relationships between otolith increment width, metabolic rate and growth in juvenile whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Archives fur Hydrobiologica* 142 (3), 371-383
- Imbert, H., Arrowsmith, R., Dufour, S. & Elie, P. (2008) Relationships between locomotor behavior, morphometric characters and thyroid hormone levels give evidence of stage dependent mechanisms in European eel upstream migration. *Hormones and Behavior* 53 (1), 69-81
- 稲葉俊, 山本精二 (1938) シラスウナギと其養殖. 静岡水試浜名分場.
- Iwata, M. (1995) Downstream migratory behavior of salmonids and its relationship with cortisol and thyroid hormones: a review. *Aquaculture* 135, 131-139

- Jellyman, D. J. (1977) Invasion of a New Zealand freshwater stream by glass eels of two *Anguilla* spp. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11 (2), 193-209
- Jellyman, D. J. (1979) Upstream migration of glass eel (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 13, 13-22
- Jellyman, D. J. & Lambert, P. W. (2003) Factors affecting recruitment of glass eels into the Grey River, New Zealand. *Journal of Fish Biology* 63 (5), 1067-1079
- Jessop, B. M. & Dixon D. A. (2003) Annual variability in the effects of water temperature, discharge, and tidal stage on the migration of American eel elvers from estuary to river. *Biology, Management, and Protection of Catadromous Eel*, 3-16
- Jessop, B. M., Cairns, D. K., Thibault, I. & Tzeng, W. N. (2008) Life history of American eel *Anguilla rostrata*: new insights from otolith microchemistry. *Aquatic Biology* 1(3): 205-216
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Kimura, R. & Nakazono, A. (1999) Seasonal changes of the RNA/DNA ratio, size and lipid contents and immigration adaptability of Japanese glass eels, *Anguilla japonica*, collected in northern Kyushu, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238 (1), 1-19
- Kawakami, Y., Mochioka, N., Morishita, K., Toh, H. & Nakazono, A. (1998) Determination of the freshwater mark in otoliths of Japanese eel elvers using microstructure and Sr/Ca ratios. *Environmental Biology of Fishes* 53 (4), 421-427
- Kim, W. S., Yoon, S. J., Kim, J. W., Lee, J. A. & Lee, T. W. (2006) Metabolic response under different salinity and temperature conditions for glass eel *Anguilla japonica*. *Marine Biology* 149 (5), 1209-1215
- Kim, W. S., Yoon, S. J., Moon, H. T. & Lee, T. W. (2002) Effects of water temperature changes on the endogenous and exogenous rhythms of oxygen consumption in glass eels *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 243, 209-216
- Kimura, S., Tsukamoto, K. & Sugimoto, T. (1994) Model for the larval migration of the Japanese eel: roles of the trade winds and salinity front. *Marine Biology* 119, 185-190
- 小林牧人, 金子豊二, 会田勝美 (2002) 内分泌. In 会田勝美 (編) 魚類生理学の基礎. 恒星社厚生閣, 東京, pp 128-153
- Kotake, A., Arai, T., Ohji, M., Yamane, S., Miyazaki, N. & Tsukamoto, K. (2004) Application of otolith microchemistry to estimate the migratory history of Japanese eel *Anguilla japonica* on the Sanriku Coast of Japan. *Journal of Applied Ichthyology* 20 (2), 150-153
- Krueger, W. H. & Oliveira, K. (1999) Evidence for environmental sex determination in the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environmental Biology of Fishes* 55 (4), 381-389
- Kuroki, M., Kawai, M., Jonsson, B., Aoyama, J., Miller, M. J., Noakes, D. L. G. & Tsukamoto, K. (2008) Inshore migration and otolith microstructure/microchemistry of anguillid glass eels recruited to Iceland. *Environmental Biology of Fishes* 83 (3), 309-325
- Lamson, H. M., Cairns, D. K., Shiao, J. C., Iizuka, Y. & Tzeng, W. N. (2009) American eel, *Anguilla*

- rostrata*, growth in fresh and salt water: implications for conservation and aquaculture. Fisheries Management and Ecology 16 (4), 306-314
- Lamson, H. M., Shiao, J. C., Iizuka, Y., Tzeng, W. N. & Cairns, D. K. (2006) Movement patterns of American eels (*Anguilla rostrata*) between salt- and freshwater in a coastal watershed, based on otolith microchemistry. Marine Biology 149 (6), 1587-1588
- 李泰源 (1999) ウナギ *Anguilla japonica* の産卵期. 月刊海洋号外, 18, 34-40
- Leatherland, J. F., Farbridge, K. J. & Boujard, T. (1992) Lunar and semi-lunar rhythms in fishes. In: Ali MA (eds.), Rhythms in Fishes (NATO-ASI series A, vol 236), Plenum Press, New York. pp 83-107
- Lecomte-Finiger, R. (1992) Growth history and age at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. Marine Biology 114, 205-210
- Lin, Y. J. & Tzeng, W. N. (2009) Validation of annulus in otolith and estimation of growth rate for Japanese eel *Anguilla japonica* in tropical southern Taiwan. Environmental Biology of Fishes 84 (1), 79-87.
- Linton, E. D., Jonsson, B. & Noakes, D. L. G. (2007) Effects of water temperature on the swimming and climbing behaviour of glass eels, *Anguilla* spp. Environmental Biology of Fishes 78(3), 189-192
- 前川光司, 中野繁 (1994) 遡河回遊から淡水生活へ. In: 後藤晃, 塚本勝巳, 前川光司 (編) 川と海を回遊する淡水魚. 生活史と進化, 東海大学出版会, 東京. pp 206-221
- Maekawa, K. & Nakano, S. (2002) To sea or not to sea: a brief review on salmon migration evolution. Fisheries Science 68 (supplement 1), 27-32
- Martin, M. H. (1995). Validation of daily growth increments in otolith of *Anguilla rostrata* (Lesueur) elvers. Canadian Journal of Zoology 73, 208-211
- Massou, A. M., Le Bail, P. Y., Panfili, J., Lae, R., Baroiller, J. F., Mikolasek, O., Fontenelle, G. & Auperin, B. (2004) Effects of confinement stress of variable duration on the growth and microincrement deposition in the otoliths of *Oreochromis niloticus* (Cichlidae). Journal of Fish Biology 65 (5), 1253-1269
- Massou, A. M., Panfili, J., Lae, R., Baroiller, J. F., Mikolasek, O., Fontenelle, G. & Le Bail, P. Y. (2002) Effects of different food restrictions on somatic and otolith growth in Nile tilapia reared under controlled conditions. Journal of Fish Biology 60 (5), 1093-1104
- 松田義弘 (1999) 浜名湖水のふしぎ. 静岡新聞社, 静岡.
- 松井魁 (1972) 鰻学 (養成技術編). 恒星社厚生閣. 東京.
- 松岡玳良 (1971) シラスウナギのかくれ場に対する選択性について一実験. 静岡水産試験場研究報告. 44(4), 51-60
- Maynard Smith, J. (1982) Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press, Cambridge.
- McCleave, D. J. & Kleckner, R. C. (1982) Selective tidal stream transport in the estuarine migration

- of glass eels of the American eel (*Anguilla rostrata*). Journal du Conseil 40, 262-271
- McCleave, J. D. (2008) Contrasts between spawning times of *Anguilla* species estimated from larval sampling at sea and from otolith analysis of recruiting glass eels. Marine Biology 155 (3), 249-262
- McCleave, J. D. & Edeline, E. (2009) Diadromy As a conditional strategy: patterns and drivers of eel movements in continental habitats. In: Haro, A. J., Smith K. L., Rulifson R. A., Moffitt C. M., Klauda R. J., Dadswell, M. J., Cunjak R. A., Cooper J. E., Beal K. L. & Avery, T. S. (eds.) Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment. American Fisheries Society, Symposium 69, Bethesda, Maryland, pp 97-119
- McDowall, R. M. (1987) The occurrence and distribution of diadromy among fishes. In Dadswell, M. J., Klauda, R. J., Moffitt, C. M., Saunders, R. L. & Rulifson R. A. (eds.) Common strategies of anadromous and catadromous fishes, American Fisheries Society Symposium 1, 1-13
- McDowall R. M. (1988) Diadromy in fishes. Croom Helm, London.
- Methot, R. D. & Kramer, D. (1979) Growth of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae in the sea. Fishery Bulletin 77(2), 413-423
- Miller, M. J., Kimura, S., Friedland, K. D., Knights, B., Kim, H., Jellyman, D. J. & Tsukamoto, K. (2009) Review of ocean-atmospheric factors in the Atlantic and Pacific Oceans influencing spawning and recruitment of Anguillid eels. In: Haro, A. J., Smith, K. L., Rulifson, R. A., Moffitt, C. M., Klauda, R. J., Dadswell, M. J., Cunjak, R. A., Cooper, J. E., Beal, K. L. & Avery, T. S. Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment. American Fisheries Society, Symposium 69, Bethesda, Maryland, pp 231-249.
- 森 主一 (2000) 動物の生態 京都大学学術出版会, 京都
- Morrison, W. E. & Secor, D. H. (2004) Abundance of yellow-phase American eels in the Hudson River estuary. Transactions of the American Fisheries Society 133(4), 896-910
- Mosegaard, H., Svedang, H. & Taberman, K. (1988) Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45 (9), 1514-1524
- Mugiya, Y. & Uchimura, T. (1989) Otolith resorption induced by anaerobic stress in the goldfish, *Carassius Auratus*. Journal of Fish Biology 35 (6), 813-818
- 中川征章, 野中忠 (1976) 浜名湖におけるシラスウナギ漁獲についての二, 三の知見. 静岡水産試験場研究報告. 10, 77-82
- 中園明信, 桑村哲生 (1983) 魚類の性転換 東海大学出版会, 神奈川
- Neilson, J. D. & Geen, G. H. (1982) Otoliths of Chinook salmon (*Oncorhynchus Tshawytscha*) - daily growth increments and factors influencing their production. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39 (10), 1340-1347
- Neilson, J. D. & Geen, G. H. (1985) Effects of feeding regimes and diel temperature cycles on otolith increment formation in juvenile Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. Fishery

- Bulletin 83 (1), 91-101
- 落合明, 田中克 (1998) 新版魚類学 (下) 改訂版. 恒星社厚生閣, 東京
- Okamura, A., Yamada, Y., Mikawa, N., Horie, N., Utoh, T., Kaneko, T., Tanaka, S. & Tsukamoto, K. (2009) Growth and survival of eel leptocephali (*Anguilla japonica*) in low salinity water. *Aquaculture* 296 (3-4), 367-372
- Oliveira, K. & McCleave, J. D. (2000) Variation in population and life history traits of the American eel, *Anguilla rostrata*, in four rivers in Maine. *Environmental Biology of Fishes* 59 (2), 141-151.
- Otake, T., Inagaki, T., Hasumoto, H., Mochioka, N. & Tsukamoto, K. (1998) Diel vertical distribution of *Anguilla japonica* leptocephali. *Ichthyological Research*, 45, 208-211
- Otake, T., Miller, M. J., Inagaki, T., Minagawa, G., Shinoda, A., Kumura, Y., Sasai, S., Oya, M., Tasumi, S., Suzuki, Y., Uchida, M. & Tsukamoto, K. (2006) Evidence for migration of metamorphosing larvae of *Anguilla japonica* in the Kuroshio. *Coastal Marine Science* 30, 453-458
- 小関 右介, Fleming, I. A. (2004) 繁殖から見た生活史二型の進化: 性選択と代替繁殖表現型. In: 前川光司 (編), サケ・マスの生態と進化, 文一総合出版, 東京. pp 71- 106
- Payan, P., De Pontual, H., Edeyer, A., Borelli, G., Boeuf, G. & Mayer-Gostan, N. (2004) Effects of stress on plasma homeostasis, endolymph chemistry, and check formation during otolith growth in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61 (7), 1247-1255
- Poole, W. R., Reynolds, J. D. & Moriarty, C. (2004). Early post-larval growth and otolith patterns in the eel *Anguilla anguilla*. *Fisheries Research* 66, 107-114
- Powles, P. M. & Warlen, S. M. (2002) Recruitment season, size, and age of young American eels (*Anguilla rostrata*) entering an estuary near Beaufort, North Carolina. *Fishery Bulletin* 100 (2), 299-306
- Radtke, R. & Fey, D. P. (1996) Environmental effects on primary increment formation in the otoliths of newly hatched Arctic charr. *Journal of Fish Biology* 48 (6), 1238-1255
- Reichert, M. J. M., Dean, J. M., Feller, R. J. & Grego, J. M. (2000) Somatic growth and otolith growth in juveniles of a small subtropical flatfish, the fringed flounder, *Etropus crossotus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 254 (2), 169-188
- Roncarati, A., Melotti, P., Mordenti, O. & Gennari, L. (1997) Influence of stocking density of European eel (*Anguilla anguilla*, L.) elvers on sex differentiation and zootechnical performances. *Journal of Applied Ichthyology* 13 (3), 131-136
- Russell E. S. (1931) Some theoretical consideration on the "overfishing" problem. *Journal du conseil* 6 (1), 3-20
- Sakakura, Y., Tsukamoto, Y., Tsukamoto, K. & Okiyama, M. (1996). First record of *Anguilla japonica* glass eel collected in the Kuroshio current. *Fisheries Science* 62 (3), 496-497

- 柵瀬信夫 (1978) 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. 日本大学博士論文.
- 佐藤英雄, 中村中六, 日比谷京 (1962) ウナギの生殖腺の成熟に関する研究 - I. 性分化および生殖腺の成熟過程. 日本水産学会誌 28 (6), 579-584
- 嶋田正和, 山村則男, 粕谷英一, 伊藤嘉昭 (2005) 生活史の進化. 動物生態学 新版, 海游舎, 東京. pp 127-165
- 篠田章 (2004) ウナギの接岸回遊生態に関する研究. 東京大学博士論文.
- Shinoda, A., Tanaka, H., Kagawa, H., Ohta, H. & Tsukamoto, K. (2004) Otolith micro structural analysis of reared larvae of the Japanese eel *Anguilla japonica*. Fisheries Science 70 (2), 339-341
- Shojima, Y. (1966) Report on a capture of an elver of Japanese eel, *Anguilla japonica* T.et S., in the East China Sea. Nippon Suisan Gakkaishi 32, 41-44
- Simon, J. & Dorner, H. (2005) Marking the European eel with oxytetracycline, alizarin red and coded wire tags: an evaluation of methods. Journal of Fish Biology 67 (5), 1486-1491
- Simon, J., Dorner, H. & Richter, C. (2009) Growth and mortality of European glass eel *Anguilla anguilla* marked with oxytetracycline and alizarin red. Journal of Fish Biology 74 (1), 289-295
- Sola, C. & Tongiorgi, P. (1996) The effect of salinity on the chemotaxis of glass eels, *Anguilla anguilla*, to organic earthy and green odorants. Environmental Biology of Fishes 47 (2), 213-218
- Sola, C. & Tosi, L. (1993) Bile salts and taurine as chemical stimuli for glass eels, *Anguilla anguilla* - a behavioral study. Environmental Biology of Fishes 37 (2), 197-204
- Sorensen, P. W. (1986) Origins of the freshwater attractant(s) of migrating elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*. Environmental Biology of Fishes 17 (3), 185-200
- Sorensen, P. W. (2009) Stream water creates a discernable odor gradient that migratory juvenile American eels may follow inshore. Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment 69, 841-844
- Sorensen, P. W. & Bianchini, M. L. (1986) Environmental correlates of the freshwater migration of elvers of the American eel in a Rhode Island brook. Transactions of the American Fisheries Society 115, 258-268.
- Strubberg, A. C. (1913) The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Meddelester fra Kommissionen for Havunderogesler, serie Fiskeri Copenhagen 4, 1-11
- Sugeha, H., Arai, T., Miller, M. J., Limbong, D. & Tsukamoto, K. (2001) Inshore migration of the tropical eels *Anguilla* spp. recruiting to the Poigar River estuary on north Sulawesi Island. Marine Ecology Progress Series 221, 233-243
- Sugeha, H. Y., Shinoda, A., Marui, M., Arai, T. & Tsukamoto, K. (2001) Validation of otolith daily increments in the tropical eel *Anguilla marmorata*. Marine Ecology Progress Series 220,

291-294

- Sullivan, M. C., Wuenschel, M. J. & Able, K. W. (2009) Inter and intra estuary variability in ingress, condition and settlement of the American eel *Anguilla rostrata*: implications for estimating and understanding recruitment. *Journal of Fish Biology* 74 (9), 1949-1969
- Tabeta, O. & Takai, T. (1973) An elver of *Anguilla japonica* found in the northern part of the South China Sea. *The Journal of the Shimonoseki University of Fisheries* 22, 1-5
- Tabeta, O., Tanka, K., Yamada, J. & Tzeng, W. N. (1987) Aspects of the early life history of the Japanese eel *Anguilla japonica* determined from otolith microstructure. *Nippon Suisan Gakkaishi* 53, 1727-1734
- 玉手剛, 山本祥一郎 (2004) サケ科魚類における二つの生活史. In: 前川光司 (編), サケ・マスの生態と進化, 文一総合出版, 東京. pp 43-69
- Tamate, T. & Maekawa, K. (2002) Individual growth and phase differentiation of lacustrine masu salmon, *Oncorhynchus masou*, under artificial rearing conditions. *Ichthyological Research* 49 (4), 397-400
- Tamate, T. & Maekawa, K. (2003). Sexual differences in size dependent smolting rate of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Fisheries Management and Ecology* 10 (4), 277-279
- Tatsukawa, K. (2003) Eel resources in East. Asia. In: Aida, K., Tsukamoto, K. & Yamauchi, K. (eds.) *Eel. Biology*, Springer-Verlag, Tokyo. pp 293-300
- Tesch, F. W. (2003) *The eel*. London, Blackwell Publishing.
- Thibault, I., Dodson, J. J., Caron, F., Tzeng, W. N., Iizuka, Y. & Shiao, J. C. (2007) Facultative catadromy in American eels: testing the conditional strategy hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* 344, 219-229
- Thorpe, J. E. (1977) Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L) under artificial rearing conditions. *Journal of Fish Biology* 11 (2), 175-184
- Thorpe, J. E., Talbot, C. & Villarreal, C. (1982) Bimodality of growth and smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture* 28 (1-2), 123-132
- Tongiorgi, P., Tosi, L. & Balsamo, M. (1986) Thermal preferences in upstream migrating glass eels of *Anguilla anguilla* (L). *Journal of Fish Biology* 28 (4), 501-510
- Tosi, L., Sala, L., Sola, C., Spampanato, A. & Tongiorgi, P. (1988) Experimental analysis of the thermal and salinity preferences of glass eels, *Anguilla anguilla* (L), before and during the upstream migration. *Journal of Fish Biology* 33 (5), 721-733
- Tosi, L., Spampanato, A., Sola, C. & Tongiorgi, P. (1990) Relation of water odor, salinity and temperature to ascent of glass eels, *Anguilla anguilla* (L) - a laboratory study. *Journal of Fish Biology* 36 (3), 327-340
- 塚本勝巳 (1988) アユの回遊メカニズムと行動特性. In: 上野輝彌, 沖山宗雄(編) 現代の魚類学. 朝倉書店, 東京, pp 100-133
- 塚本勝巳 (1994) 通し回遊魚の起源と回遊メカニズム. In: 後藤晃, 塚本勝巳, 前川光司 (編) 川と

- 海を回遊する淡水魚. 生活史と進化, 東海大学出版会, 東京. pp 2-17
- Tsukamoto, K. (1985) Mass marking of ayu eggs and larvae by tetracycline-tagging of otoliths. Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 51 (6), 903-911
- Tsukamoto, K. (1988) Otolith tagging of ayu embryo with fluorescent substances. Nippon Suisan Gakkaishi 54, 1289-1295
- Tsukamoto, K. (1989) Otolith daily increments in the Japanese eel. Nippon Suisan Gakkaishi 55 (6), 1017-1021
- Tsukamoto, K. (1990) Recruitment mechanism of the eel, *Anguilla japonica*, to the Japanese coast. Journal of Fish Biology 36, 659-671
- Tsukamoto, K. (1992) Discovery of the spawning area for the Japanese eel. Nature 356, 789-791
- Tsukamoto, K. (2006) Spawning of eels near a seamount. Nature 439 (7079), 929-929
- Tsukamoto, K., Aida, K. & Otake, T. (1988) Plasma thyroxine concentration and upstream migratory behavior of juvenile ayu. Nippon Suisan Gakkaishi, 54, 1687-1693
- Tsukamoto, K. & Arai, T. (2001) Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. Marine Ecology Progress Series 220, 265-276
- Tsukamoto, K., Aoyama, J. & Miller, M. J. (2002) Migration, speciation, and the evolution of diadromy in anguillid eels. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59(12), 1989-1998
- Tsukamoto, K., Lee, T. & Fricke, H. (2003) Spawning area of the Japanese eel. In: Aida K., Tsukamoto K., Yamauchi K. (eds.), Eel Biology, Springer Verlag. Tokyo. pp 121-140
- Tsukamoto, K., Miller, M. J., Kotake, A., Aoyama, J. & Uchida, K. (2009) The origin of fish migration: the random escapement hypothesis. In: Haro, A. J., Smith, K. L., Rulifson, R. A., Moffitt, C. M., Klauda, R. J., Dadswell, M. J., Cunjak, R. A., Cooper, J. E., Beal, K. L. & Avery, T. S. (eds.) Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment. American Fisheries Society, Symposium 69, Bethesda, Maryland, pp 45-61
- Tsukamoto, K., Nakai, I. & Tesch, W. V. (1998) Do all freshwater eels migrate? Nature 396 (6712), 635-636
- Tsukamoto, K., Yamada, Y., Okamura, A., Kaneko, T., Tanaka, H., Miller, M. J., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, T. & Tanaka, S. (2009) Positive buoyancy in eel leptocephali: an adaptation for life in the ocean surface layer. Marine Biology 156 (5), 835-846
- Tzeng, W. N. (1985) Immigration timing and activity rhythms of the Eel, *Anguilla japonica*, elvers in the estuary of northern Taiwan, with emphasis on environmental influences. Bulletin of the Japanese Society of Fisheries and Oceanography 47-48, 11-27
- 上村信夫, 伏見浩 (1979) 浜名湖の性状に関する海洋学的研究 I. 水温とその季節的特性 静岡水産試験場研究報告, 13, 21-41
- 梅澤彰馬 (1991) ウナギの初期生活史と接岸回遊機構に関する研究. 東京大学博士論文
- Umezawa, A. & Tsukamoto, K. (1991) Factors influencing otolith increment formation in Japanese

- eel, *Anguilla japonica* T. & S., elvers. *Journal of Fish Biology* 39, 211-223
- Umezawa, A., Tsukamoto, K., Tabeta, O. & Yamakawa, H. (1989) Daily growth increments in the larval otolith of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Japanese Journal of Ichthyology* 35 (4), 440-444
- Walsh, C. T., Pease, B. C. & Booth, D. J. (2004) Variation in the sex ratio, size and age of longfinned eels within and among coastal catchments of southeastern Australia. *Journal of Fish Biology* 64 (5), 1297-1312
- White, E. M. & Knights, B. (1997) Environmental factors affecting migration of the European eel in the Rivers Severn and Avon, England. *Journal of Fish Biology* 50 (5), 1104-1116
- Wippelhauser, G. & McCleave, D. J. (1988) Rhythmic activity of migrating juvenile American eels (*Anguilla rostrata*). *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* 68, 81-91
- Wippelhauser, S. G. & McCleave, D. J. (1987) Precision of behavior of migrating juvenile American eels (*Anguilla anguilla*) utilizing selective tidal stream transport. *Journal du Conseil* 44, 80-89
- Wootton, R. J. (1984) Introduction: strategies and tactics in fish reproduction. In: Potts, G. W. & Wootton, R. J. (eds.) *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London. pp 1-12
- Wright, P. J. (1991) The Influence of Metabolic-Rate on Otolith Increment Width in Atlantic Salmon Parr, *Salmo-Salar* L. *Journal of Fish Biology* 38 (6), 929-933
- Yamamoto, S., Morita, K. & Goto, A. (1999) Geographic variations in life history characteristics of white spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). *Canadian Journal of Zoology* 77 (6), 871-878
- Yamamoto, S. & Nakano, S. (1996) Growth and development of a bimodal length frequency distribution during smolting in a wild population of white spotted charr in northern Japan. *Journal of Fish Biology* 48 (1), 68-79
- Yamamoto, T., Ueda, H. & Higashi, S. (1998) Correlation among dominance status, metabolic rate and otolith size in masu salmon. *Journal of Fish Biology* 52 (2), 281-290
- 横内一樹 (2010) 浜名湖水系におけるウナギの資源生態学的研究. 東京大学博士論文
- 吉澤菜津子 (2006) ニホンウナギの集団構造と産卵生態に関する研究. 東京大学修士論文
- Zenimoto, K., T. Kitagawa, Miyazaki, S., Sasai, Y., Sasaki, H. & Kimura, S., (2009) The effects of seasonal and interannual variability of oceanic structure in the western Pacific North Equatorial Current on larval transport of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Journal of Fish Biology* 74 (9), 1878-1890
- Zornpola, S., Katselis, G., Koutsikopoulos, C. & Cladas, Y. (2008). Temporal patterns of glass eel migration (*Anguilla anguilla* L. 1758) in relation to environmental factors in the Western Greek inland waters. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 80 (3), 330-338

要旨

ニホンウナギ *Anguilla japonica* の産卵場から成育場に至る約三千キロに及ぶ回遊は、接岸と遡河によって完了する。しかし、わずか 60mm に満たない小さなシラスウナギ（以下、シラス）が、沿岸から河口まで どこをどのように遊泳しているのか、あるいは成育場に参加した個体が自身の定着場所をどのように決定しているか、不明な点が多い。一方で、近年の耳石の微量元素分析から、成育場として淡水域を利用する通常の川ウナギの他に、河口域や海域に住みつ়汽水ウナギや海ウナギと呼ばれる個体群のいることがわかった。また、これらの回遊多型の分化は 0 年魚で起こるものと考えられている。しかし、回遊多型の生じる過程とメカニズムはいまだ明らかになっていない。そこで本研究では、浜名湖とその流入河川（浜名湖水系）におけるニホンウナギの接岸・遡河生態を明らかにすることを目的に、まず基礎的情報として（1）稚魚期の色素発達過程を検討し、発達段階を整理した。次に、野外調査に基づいて（2）湖口における接岸、（3）湖内の移動、および（4）流入河川の今川と江川における遡河の実態を明らかにした。さらに室内実験により、（5）シラスの接岸行動とクロコの遡河行動を解発させる要因について調べ、行動学、生態学の両面からニホンウナギの回遊多型の分化メカニズムについて考察した。

1. 色素発達段階

稚魚期の色素発達過程を明らかにするため、2003 年 12 月～2005 年 5 月に浜名湖水系で採集したニホンウナギ稚魚（N=412）を用いて、脊索、神経頭蓋上部、体前部体表、および体後部体表における黒色色素の発現状態を観察した。その結果、ニホンウナギの色素発達は、脊索ではやや遅れるものの、他の部位ではほぼヨーロッパウナギと同様の過程を辿って進行することがわかった。これより、脊索以外の部位における色素発達に基づいて定義されているヨー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）を、ニホンウナギにもおおむね適用できることがわかった。しかし、接岸生態を詳細に記述するためには色素発達初期の V_B をさらに細分化する必要があるため、これを吻から延びる体表の色素が眼球より後方に到達したか否かを境界指標にして 2 段階（ V_{B1} , V_{B2} ）に分け、あわせて計 9 段階（ V_A - VI_B ）をニホンウナギの色素発達段階とした。飼育実験（N=10）を行い、この区分の妥当性を試した結果、これらの段階が順序正しく、一方向的に進むことを確認した。さらに、ヨーロッパウナギでは黄ウナギ期が明瞭に定義されていないので、ニホンウナギにおいては腹腔内のグアニン

沈着の完了をクロコ期と黄ウナギ期の境界指標と定義して、黄ウナギ期を区分することとした。2007年～2009年に浜名湖水系で採集されたニホンウナギの0年魚(N=3298)を用いて、色素発達段階の進行に伴う全長と体重の変化を調べたところ、 VI_{A3} を境として、全長、体重とも減少から増大に転換した。そこで本研究では V_A VI_{A2} までをシラス、 VI_{A3} VI_B をクロコとして分類することとした。

2. 接岸回遊生態

ニホンウナギの接岸回遊生態を明らかにするため、潮汐流の影響を強く受ける湖口(塩分30～36)において、2003年～2005年にアンカーネットを用いて周年のシラス採集調査を実施した。2003年12月13日～2004年3月11日と2004年12月13日～2005年3月7日の期間は隔日で連続採集を行い、他の期間は原則として月に1～5回の調査を行った。調査期間中、計543個体のシラスが採集され、浜名湖のシラス接岸時期は11月～5月であることがわかった。また、個体数密度データの自己相関分析を行ったところ、個体数密度には30-32日周期の変動が観察され、およそ月周期でシラス加入の波が出現することがわかった。個体数密度は下弦から新月にかけて高く、満月には低い傾向が認められた。1日の内では、シラスは夜間にのみ出現した。上げ潮時の個体数密度は下げ潮時に比べて高く、選択的潮汐輸送を行うことが示唆された。一般化加法モデル(GAM)を用いて、干潮後のシラスの出現状況を調べたところ、干潮の150～180分後にシラスの出現率が最大となった。これは遠州灘の海水が急激に湖内に流れ込むことによって水温が急上昇するタイミングと一致していた。

3. 湖内における回遊生態

浜名湖水系においては河口と位置づけられる浜名湖(塩分9～35)の中で、シラスがどのように回遊しているかは不明であった。そこで湖奥の西神田川河口で2005年1月～12月に定置網を用いて調査したところ、シラスの出現開始とピークはそれぞれ2005年2月10日と2005年4月13日であることがわかった。湖口における出現開始とピークが2004年11月13日と2005年1月4日であったことと比べると、湖奥で約3ヶ月、シラスの出現が遅れており、シラスが湖口から湖奥まで回遊するのに要す期間はおよそ3ヶ月間であると推定された。一方で湖口の51個体と湖奥の41個体の耳石による日齢査定の結果、2～4月における推定日齢は湖口で147～203日齢、湖奥で154～196日齢であり、湖口・湖奥間で有意な差は認められなかった。この日齢査定結果と野外調査による回遊期間のズレとの矛盾をさらに詳しく検討するため、水温と摂餌状態がニホンウナギ稚魚の耳石成長に与える影響を実験的に調べた。アリザリンコンプレクソン溶液で耳石

に時刻表記したシラス (N=516) を水温 5, 10, 15, 20, 25, 30℃の 6 段階の水温条件と給餌/無給餌の 2 条件の組み合わせで 30 日間の飼育を行ったところ、給餌区と無給餌区ともに、5℃, 10℃ではほぼ全個体で耳石成長が停止することがわかった。湖内は冬期、水温が 10℃以下となり、湖内回遊中のシラスの耳石成長が停止するためにこのようなズレが生じたものと考えられた。

4. 遡河生態

湖内流入河川の河口から遡上するニホンウナギ 0 年魚の遡河生態を明らかにするため、2007 年 2 月~2009 年 9 月に、今川に河口から上流に 4 定点を設け、定置網、電気ショッカーを用いて稚魚を採集した。また江川では 7 定点においてすくい網、定置網、および河口堰に設置した登坂魚道を用いて調査した。その結果、計 8389 個体のニホンウナギが採集され、両河川ともに、0 年魚の多くは、月間平均水温 10~12℃の 2~3 月には河口の感潮域に滞留し、14℃以上となる 4 月以降に淡水域へ移動することがわかった。また、淡水域に移動した個体の色素発達段階を調べたところ、そのほとんどは VI_{A3} 以降で、クロコ期になって初めて遡河することがわかった。次に、下流に留まった個体と遡上した個体に形態的差があるか否かを調べるため、同じ月、同じ色素発達段階の個体の肥満度を定点間で比較したところ、今川においては、2~5 月の肥満度は上流ほど大きい傾向が見られた。また空胃率 (6~100%) は下流ほど高かった。こうした空間分布は、もともと肥満度の高い個体がより上流まで遡上したためか、もしくは上流に遡上した個体の餌環境が好転して肥満度が高くなったために生じたものと推察された。

5. 行動メカニズム

ニホンウナギの生活史における接岸行動、湖内移動および遡河行動の行動学的背景を明らかにするため、発育段階 (シラス, クロコ, 黄ウナギ), 外部環境要因 (塩分, 流水, 水温, 照度, 隠れ家の有無, 個体数密度), および内部要因 (空腹度, 体サイズ, 肥満度) が稚魚の各種行動特性 (淡水侵入行動, 遡上行動, 脱出行動) に及ぼす影響を実験的に調べた。シラス~黄ウナギに天然水で調整した塩分勾配を与えた場合、発育段階に関わらず低塩分水を選好し、明瞭な淡水侵入行動を示すことがわかった。シラスとクロコに流水刺激を与えた場合は、上流に向かって活発に遡上行動を示し、強い正の走流性を示した。シラスの淡水進入行動は、高水温, 低照度, 低個体数密度により促進された。またクロコの遡上行動は、高水温, 高照度, 1 週間の絶食, 全長・体重・肥満度の上昇によって促進された。さらに、刺激の無い条件下でランダムな方向に分散する行動を「脱出行動」と定義し、これを修飾する要因について検討したところ、シラスでは高水温, 低照度, 明条件における隠れ

家なしによって脱出行動は促進され、クロコでは高水温、明条件における隠れ家なし、1週間の絶食、体重・肥満度の上昇によって促進された。シラスの淡水進入行動とクロコの遡上行動、並びにそれぞれの発育段階における脱出行動が、概ね共通した要因によって制御されていることから、これら3種の行動特性が密接に連携しており、同様な動因を共有することが示唆された。すなわち、接岸、湖内移動および遡河の各種の生活史イベントは、まず脱出の動因レベルの上昇によって解発され、その後、塩分勾配と流水によって方向付けされた結果生じるものと考えられた。

本研究の結果、ニホンウナギの接岸と遡河は、沿岸の潮汐流や温帯における季節性など、規則的に変化する環境に適応し進化してきたものと考えられた。さらに、水温、照度、短期的な絶食や肥満度などの諸要因の変化によって生じる動因レベルの個体差によって、河川遡上するか海域に残留するかが決定され、その結果ウナギの回遊多型が生じるものと考えられた。単一集団として、南北に広く分布するニホンウナギは、接岸、遡河時に遭遇する多様で偶発的な環境変化に対し、柔軟な行動の可塑性を示し、複数の回遊多型をもつことで様々な水圏環境に適応してきたものと考えられた。