

博士論文（要約）

北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルス分布と食性に関する生態学的研究

(Studies on the distribution and feeding ecology of Anguilliformes leptocephali in  
the North Equatorial Current of the western Pacific Ocean)

恩田 拓堯

## 目次

第1章 諸言	1
第1節 魚類の初期生活史研究	1
第2節 ウナギ目魚類の生態と資源	1
第1項 生態と初期生活史研究	1
第2項 ニホンウナギの資源	3
第3節 北赤道海流域の海洋環境	4
第1項 物理環境	4
第2項 生物化学環境	5
第4節 本研究の目的	6
第2章 北赤道海流域におけるレプトセファルス分布・群集構造と物理環境の関係	8
第1節 材料と方法	8
第1項 調査航海の概要	8
第2項 物理観測	8
第3項 生物調査	9
第4項 データ解析	10
第2節 秋季北赤道海流域における物理環境	13
第3節 群集構造と物理環境の関係	14
第1項 分類群組成	14
第2項 地理的分布	15
第3項 全長組成	16
第4項 群集解析	16
第5項 多様度	18
第4節 鉛直分布	18
第5節 考察	19
第1項 秋季北赤道海流域における物理環境	19
第2項 レプトセファルス群集の構造	20
第3項 群集構造と物理環境の関係	23
第4項 鉛直分布と物理環境の関係	24



第 3 章	レプトセファルスを取り巻く動物プランクトン群集の構造と海洋環境の関係	51
第 1 節	材料と方法	51
第 1 項	調査点	51
第 2 項	生物サンプル	51
第 3 項	データ解析	52
第 2 節	調査海域の物理環境	53
第 3 節	無脊椎動物プランクトン群集の構造	54
第 1 項	分類群組成	54
第 2 項	分布と物理環境の関係	54
第 4 節	仔魚群集の構造	55
第 1 項	分類群組成	55
第 2 項	個体数密度と多様度	57
第 3 項	群集解析	58
第 4 項	体長組成	59
第 5 項	仔魚群集におけるレプトセファルスの分布特性	60
第 5 節	考察	60
第 1 項	無脊椎動物プランクトン群集の構造	60
第 2 項	レプトセファルスを取り巻く仔魚群集の構造	62
第 3 項	レプトセファルスを取り巻く仔魚群集の構造と海洋環境の関係	64
第 4 章	北赤道海流域におけるレプトセファルスの摂餌と海洋環境の関係	99
第 1 節	材料と方法	100
第 1 項	炭素窒素安定同位体比分析	100
第 2 項	データ解析	102
第 2 節	レプトセファルスの摂餌水深	102
第 1 項	レプトセファルスの安定同位体比組成	102
第 2 項	懸濁態有機物の安定同位体比組成	103
第 3 項	混合モデル	103
第 3 節	レプトセファルスを取り巻く動物プランクトンの安定同位体組成	104
第 4 節	考察	104
第 1 項	レプトセファルスを中心とした動物プランクトン群集の食物網構造	104
第 2 項	レプトセファルスの摂餌環境	106

第5章 総合考察	125
第1節 北赤道海流域におけるレプトセファルスの生態と海洋環境の関係	125
第1項 レプトセファルスの分布と海洋環境の関係	125
第2項 レプトセファルスの摂餌環境	126
第2節 北赤道海流域におけるレプトセファルスの輸送生態	127
第3節 本研究のまとめ	129
第4節 本研究の問題点と今後の展望	129
謝辞	130
引用文献	131
要旨	149
付表	152

## 第 1 章 緒言

### 第 1 節 魚類の初期生活史研究

ある生物が、どこで生まれ、何を食べ、どこでどのように成長・繁殖し、どのように死ぬのかなど、生態学的に見た生物の一生を生活史と呼ぶ（望岡ら 2017）。一般に、魚類の発育段階初期は卵期、仔魚期、稚魚期の 3 つに区分される。仔魚期は孵化後、各鰭の条数が定数になるなど基本的な体制が整うまでの発育段階であり、仔魚期では、初期減耗、分散、接岸回遊、変態といった生活史の中でも成育場への加入に影響する特に重要なイベントが起こるため、仔魚期の生態解明は魚類の初期生活史研究の中心となっている。特に、近年では、生物多様性条約に基づいた海洋生物多様性保全の行動計画策定のために、分散機構や海域間の連続性を理解するべく、サンゴ礁などの沿岸域に生息する魚種をはじめとした様々な魚類において初期生態の研究が展開されている（Levin 2006, Jones et al. 2009, 田和・望岡 2017）。

魚類の多くは小卵多産戦略をとる。また、死亡率は、環境変動や捕食者に対する抵抗力が最も弱い仔魚期で特に高く、成長とともに減少して幼魚以降の自然死亡は小さい。すなわち、成魚の産卵量と発育段階初期の死亡（初期減耗）は初期生残や加入量に大きく影響する（Bailey & Houde 1989, Houde 2008）。そのため、Hjort (1914) の Critical period 仮説にはじまり、Cushing (1990) の Match mismatch 仮説、Miller et al. (1988) の Bigger is better 仮説、Takasuka et al. (2003) の Growth selective predation 仮説など、餌料環境や成長と生残に関連した様々な初期減耗機構に関する仮説が提唱されている。また、発育段階初期においては、魚卵や仔魚が生残にとって不適な環境へと輸送（分散）される無効分散も魚類の加入に大きく影響する（Hjort 1914）。卵・仔魚の分布量や空間分布の解明は、成魚の産卵生態や海洋環境変動に対する応答の理解につながり、資源変動機構を理解する上でも極めて重要な基礎的課題である。また、近年では、初期生活史研究において、魚種対応型研究から、水産重要種だけでなく様々な生物を対象とした課題対応型研究への発想の転換の必要性が指摘され（望岡ら 2017）、卵・仔魚の輸送や稚魚の加入機構を深く理解するために、水産重要種以外のモデル生物を用いた研究（Iida et al. 2015）や水産重要種仔魚とそれを取り巻く生物の食性を比較する研究（Miyazaki et al. 2011, Feunteun et al. 2015）、水産重要種の産卵場における仔魚群集構造を検討する研究が行われている（Sassa & Konishi 2015, Ayala et al. 2016）。

### 第 2 節 ウナギ目魚類の生態と資源

#### 第 1 項 生態と初期生活史研究

ウナギ目魚類（ウナギ類）は熱帯や温帯を中心として世界中の様々な水域に分布し、現在 15 科 140 属 900 種以上が知られている（Nelson 2006, Eschmeyer & Fong 2016）。ウナギ類の大部

分が海水魚であり、ウツボ科やイワアナゴ科などのサンゴ礁、岩礁域、浅瀬に生息する沿岸性の種類から、シギウナギ科、ノコバウナギ科、フウセンウナギ科などの外洋中深層性の種類まで存在し、幅広い生息範囲をもつ (Smith 1979, 1989, Tsukamoto et al. 2002, Miller & Tsukamoto 2004)。水産重要種であるニホンウナギ、ヨーロッパウナギ、アメリカウナギをはじめとしたウナギ属は、河川、湖沼、沿岸域で成長したのち海洋で産卵する降河性回遊魚である (Schmidt 1922, Tsukamoto 1993, Tsukamoto et al. 1998, Tsukamoto & Arai 2001)。

近年、ニホンウナギの成熟した個体 (Chow et al. 2009) や卵 (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014) が採集されたことによって、本種は太平洋のマリアナ諸島西方海域で産卵することが明らかになった。マリアナ諸島西方海域で孵化した仔魚 (レプトセファルス) はおよそ 7 日間で摂餌を開始し (篠田 2004)、北赤道海流によって西方へと輸送され、フィリピン東岸の海域にて黒潮に乗り換えて北上する (Kimura et al. 1994, 1999)。その後、黒潮域周辺にてシラスウナギに変態したのち (Otake et al. 2006)、黒潮を離脱し、日本をはじめとした東アジア一帯の分布域へ加入する (Tsukamoto 1990)。北赤道海流域においては、ニホンウナギを中心とした研究が展開され、本種の産卵場調査に加え (Tsukamoto 1992, Shinoda et al. 2011, Tsukamoto et al. 2011)、産卵と塩分フロントの関係 (Kimura & Tsukamoto 2006, Aoyama et al. 2014)、レプトセファルスの輸送過程 (Kimura et al. 1994, 2001) などが研究されている。また、近年、アミノ酸の窒素安定同位体比を用いた栄養段階の推定によって、ニホンウナギのレプトセファルスは、マリンスノーを摂餌していることが明らかにされた (Miller et al. 2013a)。しかしながら、北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルスの採集調査の大部分は、ニホンウナギの産卵場であるマリアナ諸島西方海域で実施されている (Shinoda et al. 2011)。そのため、形態的特徴に基づく基礎的知見や採集結果に基づく分布に関する知見はまとめられているものの、北赤道海流域におけるニホンウナギの空間的な分布の特性に関する知見は少ないのが現状である。

レプトセファルスはウナギ目が属するカライワシ下区の仔魚の総称である (Smith 1979)。しかし、今日に至るレプトセファルスの生態に関する研究は、水産上重要で、かつ絶滅の危機に瀕する種を多く含むウナギ属を中心に展開されてきたため (e.g. Miller et al. 2015a, Miller & Tsukamoto 2017)、ウナギ属を除くウナギ目のレプトセファルスの生態に関する研究は比較的少ない。レプトセファルスの分布調査によって、外洋中深層に生息するノコバウナギ科、シギウナギ科、ヘラアナゴ科の産卵は外洋の広範に及ぶことが示唆されている (Wippelhauser et al. 1996, Miller et al. 2006)。一方で、サンゴ礁や岩礁などの沿岸に生息するウナギ類については、いくつかの種では沖合への産卵回遊が認められるものの (Watanabe et al. 2016, Ji et al. 2017)、基本的には成魚の生息域付近で産卵することが多い (Moyer & Zaiser 1980, Miller et al. 2002, 2016a)。また、マアナゴにおいては、レプトセファルスの分布に基づいて、日本沿岸付近だけ

でなく (Mochioka et al. 1988)、太平洋の北赤道海流域でも産卵することが示唆されている (Miller et al. 2011a, Kurogi et al. 2012)。ウナギ目レプトセファルスの群集構造については、大西洋 (Miller & McCleave 1994, 2007, Miller 1995, 2015, Richardson & Cowen 2004, Castro & Bonecker 2005, Ross et al. 2007, Anibaldi et al. 2016) やインド洋 (Miller et al. 2015b) のウナギ属の産卵場をはじめとした様々な海域で明らかにされている。また、太平洋では、ウナギ目レプトセファルス群集の構造はオーストラリア北東海域 (Miller et al. 2006)、セレベス海 (Wouthuyzen et al. 2005, Miller et al. 2016a)、東シナ海 (Miller et al. 2002, Minagawa et al. 2004)、日本沿岸域 (Kimura et al. 2006)、黒潮親潮移行域 (Takahashi et al. 2008) で明らかにされている。前述したように、北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルスの生態に関する研究の大部分はニホンウナギを対象としていた。したがって、ニホンウナギの産卵場が存在する北赤道海流域においては、ニホンウナギを取り巻くウナギ目レプトセファルスの群集構造は未だ把握されていないのが現状である。

北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルスの食性は主に消化管内容物を用いて検討されている。その結果、内容物としてオタマボヤの残骸やハウス、カイアシ類の糞粒が確認され、ウナギ目レプトセファルスはマリンスノーなどの懸濁態有機物 (POM: Particulate Organic Matter) を摂餌すると考えられている (Otake et al. 1993, Mochioka & Iwamizu 1996, Miller et al. 2011b)。また、ニホンウナギに加えて、アナゴ科のギンアナゴ属やゴテンアナゴ属においては、安定同位体比を用いた研究によって POM を長期的に摂餌することが明らかにされている (Miyazaki et al. 2011, Miller et al. 2013a)。しかし、北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルスの大部分では安定同位体比を用いた研究が行われていない。したがって、これらの普遍的な餌料、すなわちレプトセファルスの成長や生残に関わる餌は多くの種で把握されておらず、北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルスの摂餌環境は明らかにされていない。

## 第2項 ニホンウナギの資源

我が国におけるニホンウナギを含むウナギ属魚類の年間消費量のほぼすべてが養殖生産によるものである。しかしながら、ウナギ属魚類においては、未だ安定供給に貢献するほどの人工種苗の大量生産に成功しておらず、養殖生産に用いる種苗は天然のシラスウナギに依存しているのが現状である。国内におけるシラスウナギの漁獲量は、1960年代をピークに減少しており、ピーク時では200トンを超えていたものの、ここ3年間では10トン前後で推移している。これらのことから、ニホンウナギは、2014年6月に国際自然保護連合のレッドリストに絶滅危惧種 (Endangered) として掲載され、本種の資源を持続的に利用するための適切な資源管理を実施する必要性が生じている。

本種の資源変動要因の一つとして、風、海流、降雨量の変化によって、産卵場から成育場ま

での輸送環境や餌料環境を変化させる海洋環境変動が指摘されている (Kimura et al. 2001, Kimura & Tsukamoto 2006, Bonhommeau et al. 2008, Miller et al. 2009, Tzeng et al. 2012)。海洋環境変動がシラスウナギの加入に影響することは大西洋のヨーロッパウナギやアメリカウナギにおいても示唆されている (Knights 2003, Palter et al. 2005, Bonhommeau et al. 2008, Kettle et al. 2008, Miller et al. 2009)。また、摂餌開始期のウナギ属レプトセファルスでは、他種と餌を競合し飢餓に伴う減耗が生じている可能性も指摘されている (Miller et al. 2016b)。海洋環境変動がニホンウナギの初期生態に与える影響は、主に、産卵場調査 (e.g. Kimura & Tsukamoto 2006)、輸送に関する数値実験 (e.g. Kimura et al. 1999, Kim et al. 2007, Zenimoto et al. 2009, Chang et al. 2017, Lin et al. 2017)、気候変動指数と漁獲量などの比較 (Kimura et al. 2001, Tzeng et al. 2012) によって検討されている。また、前述したように、本種の分布調査は、産卵場を中心として実施されているため、北赤道海流域西部を網羅した野外調査から、本種の空間的な分布と海洋環境の関係を考察した研究は少なく、ニホンウナギの初期生態に対する海洋環境の影響メカニズムについては不明な点が多いのが現状である。

### 第3節 北赤道海流域の海洋環境

#### 第1項 物理環境

ニホンウナギをはじめとした多くのウナギ目レプトセファルスが分布する北赤道海流は北緯 8°–18°を西方へと流れる風成循環の海流で、フィリピン東岸において北方への流れである黒潮と南方への流れであるミンダナオ海流に分岐する (Toole et al. 1988, Kaneko et al. 1998, Qiu & Chen 2010a)。これらの海流は亜熱帯域と熱帯域間の塩分や熱、水塊の交換を通して地球規模の海洋循環や気候変動に影響する (Hu et al. 2015)。北赤道海流の北側の北緯 18–25°付近の表層 (水深 100 m 以浅) には亜熱帯反流が、南の北緯 5°付近には北赤道反流が存在する (Uda & Hasunuma 1969, Hasunuma & Yoshida 1978, Qiu & Chen 2010b)。特に、亜熱帯反流域では、表層の亜熱帯反流と亜表層の北赤道海流の鉛直的な流速シアと関連した中規模渦が発達している (Kobashi & Kawamura 2002, Kobashi et al. 2006, Qiu & Chen 2010b)。北赤道海流は緯度によって流速が変化し、北緯 10°–15°の海域が最も流速が速いことが知られる (Kimura et al. 1994, 2001)。その流速帯は、表層の 34.5 の塩分で定義される塩分フロントの南側に形成される (Kimura et al. 1994, 2001)。本海域には塩分によって特徴付けられる 3 つの水塊が存在し、1 つ目は表層に存在する 34.2 以下の低塩分水塊で (Toole et al. 1988)、これは降雨によって海水が薄められたもので、降雨の量や位置によって形成位置が変動する (Kimura et al. 2001)。2 つ目は、表層の低塩分水塊の下 (水深 100–300 m) に存在する 34.8 以上の高塩分水塊で、これは北太平洋亜熱帯水と呼ばれ、亜熱帯循環の中央部の蒸発過多な海域で生成された水塊である (Wyrтки & Kilonsky 1984, Kobashi et al. 2006)。3 つ目は、北太平洋亜熱帯水の下に存在する

34.7 以下の低塩分水塊であり、これは北太平洋中層水と呼ばれ、北太平洋亜寒帯循環に由来する水塊である (Schabetsberger et al. 2016)。本海流域の表層においては、34.2 以下の低塩分水塊と 34.8 以上の高塩分水塊により、34.5 の塩分で定義される塩分フロントがニホンウナギの産卵場のランドマークとして重要な役割を担っていると考えられている (Kimura et al. 2001, Kimura & Tsukamoto 2006, Aoyama et al. 2014, Schabetsberger et al. 2016)。

## 第 2 項 生物化学環境

北赤道海流は太平洋の熱帯・亜熱帯海域に位置し、表層混合層の暖水とそれに起因する成層化が特徴である (Yan et al. 1992)。そもそも、亜熱帯海域は成層が発達し、海洋下層から表層への栄養塩供給が乏しい貧栄養海域であり、生物量も少なく、時空間的な生物量の変動が小さい海域であると考えられている (Karl 1999)。Sugimoto & Tadokoro (1998) は北緯  $8^{\circ}$ – $20^{\circ}$  の北赤道海流域周辺で成層が発達し、亜表層クロロフィル極大が維持されていることを報告した。また、他の研究においても、亜熱帯海域では、表面水温が一年を通して比較的安定で、表面から水深 50–70 m 付近まで表層混合層が (Bienfang et al. 1984, Schönau & Rudnick 2015)、それ以深に亜表層クロロフィル極大が形成されることが明らかにされている (Furuya 1990, Andersen et al. 2011)。北赤道海流域の亜表層クロロフィル極大は表層混合層内の植物プランクトンが栄養塩制限を受けた結果であり (Revelante & Gilmartin 1973)、実際に、混合層におけるリン酸濃度は検出限界以下であることが報告されている (Furuya 1990)。しかし、北赤道海流などの貧栄養な亜熱帯海域では、大型藍藻類であるトリコデスミウムが海面に大繁殖するだけでなく (Saino & Hattori 1978)、小型の藍藻類も分布し窒素固定を通して一次生産に寄与することが近年明らかにされた (Kitajima et al. 2009, Shiozaki et al. 2009, Sato et al. 2010)。北赤道海流域は全新生産に対する窒素固定による生産の割合が比較的高いことから (Shiozaki et al. 2009)、窒素固定が一次生産に大きく影響する海域と考えられる。また、亜熱帯海域において、中規模渦、島、海山、台風が存在によって、微小ではあるが、栄養塩濃度についても時空間的に変動していることが明らかになってきた (Shulenberger 1978, Furuya 1986, Ditullio & Laws 1991, Toratani et al. 2008, 石田 2016)。例えば、Ditullio & Laws (1991) はハワイ沖で低気圧性の気団が通過中は表層水と大気が混合し窒素固定による生産が活発になること、気団の通過に伴い深層から栄養塩が供給されることによって、植物プランクトンの生産性が少なくとも 10 日間ほど高まることを報告し、同様の傾向が室内実験からも示唆されている (Ishizaka et al. 1983)。また、台風の移動速度がおよそ  $3 \text{ m s}^{-1}$  を超えた場合には海洋下層からの栄養塩が生じにくく、移動速度が遅いほど一次生産性が高まるなどの定量的な研究も行われている (Shibano et al. 2011)。

以上のように、貧栄養である亜熱帯海域でも生物生産が時空間的に変動することが明らかになってきており、北赤道海流域においても大気と海洋の相互作用が海洋生物に与える影響を評価するために、植物プランクトンやカイアシ類などの無脊椎動物プランクトンの群集構造やマイクロネクトンの分布と海洋環境の関係が検討されている。北赤道海流では、亜表層クロロフィル極大の形成に対応して緑藻類や懸濁態粒子が多く分布すること (Furuya 1990, 児玉 2012)、亜表層クロロフィル極大以浅では、極大層に比べて、藍藻類 (シアノバクテリア) の割合が高くなること (児玉 2012)、北赤道海流域ではカイアシ類が優占し、北赤道反流域と比べて無脊椎動物プランクトンやマイクロネクトンの分布量が少ないこと (Hidaka et al. 2013, Dai et al. 2016, Yang et al. 2017) が報告されている。しかし、Dai et al. (2016) や Yang et al. (2017) は、亜熱帯循環系の動物プランクトン群集構造の差異に着目しており、北赤道海流域のうち一部の海域でしか調査を実施していないため、北赤道海流西部における無脊椎動物プランクトン群集構造は未だ不明な点が多い。北赤道海流域ではカツオ、キハダ、ビンナガ、メバチの産卵場が存在し、仔稚魚の水平および鉛直分布と物理環境の関係 (上柳 1969, Matsumoto 1958, 1984, Boehlert et al. 1992, Tanabe et al. 2001, 2017) や食性 (Tanabe 2001) が報告されている。また、Ozawa (1986) は北赤道海流域で採集された仔稚魚の形態的特徴と一部の種の分布を、Sassa et al. (2004a) はハダカイワシ科の群集構造を報告している。さらに、近年、外洋における魚類の産卵生態を理解するために、ニホンウナギの産卵場周辺の海域における魚卵の分布が DNA バーコーディングを用いて明らかにされている (Kawakami et al. 2010, 川上 2012)。しかしながら、ニホンウナギがレプトセファルス期の大半を過ごす北赤道海流域西部では、多くの種の分布が未だ把握されておらず、北赤道海流域西部のウナギ目レプトセファルスを取り巻く仔魚群集の構造は明らかにされていない。なお、本論文では、北赤道海流のうちマリアナ諸島からフィリピン東岸までの海域を北赤道海流域と定義した。

#### 第4節 本研究の目的

一般に、魚類では、被食は初期生活史における主要な死亡要因である。しかしながら、ウナギ目レプトセファルスは、他の仔魚に比べて、最大到達体長が大きく、著しく側扁した体を持ち (Smith 1989)、魚類にとって栄養価の低いとされるサルパ類に擬態する (Miller et al. 2013b, Greer et al. 2016)。そのため、レプトセファルスは高次捕食者から捕食されにくいと考えられ、高次捕食者の胃内容物としてほとんど出現しない (Miller et al. 2015c)。

木村 (2005) は、魚類の加入機構の理解には、海流に輸送される中での、Kimura et al. (1994)、Otake et al. (1998)、Miyake et al. (2015) が指摘する鉛直移動をはじめとした生物の能動的・生理的な条件を組み込んだ生残戦略の解明が重要であることを指摘している。また、近年、ニホンウナギの加入量変動要因として輸送環境や餌料環境を変化させる海洋環境変動が指摘され



ている。しかしながら、北赤道海流域でのウナギ目レプトセファルスを採集するための調査はニホンウナギの産卵場（マリアナ諸島西方海域）を中心として限定的に実施されており、北赤道海流域におけるレプトセファルスの空間分布に関する知見は少ないのが現状である。そのため、ウナギ目レプトセファルスの分布や食性と海洋環境の関係を明らかにすることは、海洋環境に対するレプトセファルスの応答メカニズムの理解につながる。また、ウナギ目レプトセファルスとそれを取り巻く動物プランクトンの分布や食性をそれぞれ比較することは、ニホンウナギをはじめとしたウナギ目レプトセファルスの摂餌環境だけでなく、仔魚群集における位置づけや輸送特性の理解にもつながる。

そこで、本研究では、北赤道海流域のウナギ目レプトセファルスとそれを取り巻く動物プランクトン群集の構造と海洋環境の関係を検討し、ニホンウナギを中心としたレプトセファルスの分布や摂餌に関する生態と環境を考察することを目的とした。本章に続く第 2 章では、レプトセファルスの分類群組成を検討した上で、分類群ごとの水平および鉛直分布を明らかにし、海洋物理観測で得た物理環境と比較することで分布と海洋物理環境の関係について明らかにした。第 3 章では、レプトセファルスとともに採集した動物プランクトン（仔魚、無脊椎動物プランクトン）の分布を検討して、レプトセファルスを取り巻く生物環境を考察する上での基礎的知見を得るとともに、動物プランクトンの分布と物理環境の関係、レプトセファルスの分布パターンとの類似性について明らかにした。第 4 章では、炭素窒素安定同位体比を用いて、秋季北赤道海流域における動物プランクトン群集の食物網構造やレプトセファルスの摂餌水深を明らかにし、レプトセファルスの摂餌環境を検討した。第 5 章の総合考察では、本研究で得た知見と既往研究に基づき、水産重要種であるニホンウナギやマアナゴを中心としたウナギ目レプトセファルスの分布や摂餌と海洋環境の関係をもとに、分布や摂餌に関する生態と環境について考察した。

## 第2章 北赤道海流域におけるレプトセファルスの分布・群集構造と物理環境の関係

今日に至るウナギ目レプトセファルスの生態に関する研究は、水産上重要で、かつ絶滅の危機に瀕する種を多く含むウナギ属を中心に展開されてきた。実際に、北赤道海流では、ニホンウナギを中心とした研究が展開されている (e.g. Kimura et al. 2001, Tsukamoto et al. 2011, Miller et al. 2013a, Aoyama et al. 2014)。しかし、本種の野外調査は産卵場であるマリアナ諸島西方海域で集中して行われており (Shinoda et al. 2011)、北赤道海流域における空間的な分布と海洋環境の関係を検討した研究は少ない。また、北赤道海流域では、マアナゴとゴテンアナゴ属に関する報告が一部存在するものの (Mochioka et al. 1991, Miller et al. 2011a, Kurogi et al. 2012)、ウナギ属を除いたレプトセファルスの分布に関する知見は依然として少なく、レプトセファルスの水平および鉛直的な分布と物理環境の関係はほとんど把握されていない。北赤道海流域に生息する様々な種の分布を明らかにして比較することは、レプトセファルス群集におけるニホンウナギの分布特性、ひいては輸送特性などの理解につながる。

そこで、本章では、北赤道海流域において大規模な生物調査および物理観測を実施し、ウナギ目レプトセファルスの分類群組成や水平および鉛直分布、それらと物理環境の関係を明らかにすることを目的とした。

### 第1節 材料と方法

#### 第1項 調査航海の概要

海洋研究開発機構の学術研究船白鳳丸を用いて、2013年10月17日から11月28日にかけて、北赤道海流域周辺で生物調査と物理観測を実施した (KH-13-6 次航海)。北赤道海流域では、ニホンウナギは北緯 12°以北で主に採集される (Shinoda et al. 2011)。そのため、北赤道海流域においては、北緯 12°–17.5°の範囲で経度方向に 4 測線 (東経 131°、134°、137°、141°) を設定した (Fig. 2-1)。東経 131°では北緯 13°–17.5°の範囲で、東経 134°では台風の通過や悪天候のため、北緯 14°–16°の範囲で調査を実施した。また、沿岸域、黒潮域、北赤道海流域への生物の輸送過程を考察するために、通常亜熱帯反流が存在する海域 (NW 海域) に 3 測点設定した。本航海で調査した期間と測点の緯度や水深の範囲を測線または海域ごとに Table 2-1 に示す。

#### 第2項 物理観測

本航海の物理観測は、超音波ドップラー流速計 (ADCP: Acoustic Doppler Current Profiler) による観測を除いて、すべて昼間 (8:00–16:00) に実施した。一部を除く測点で、電気伝導度水温水深計 (CTD: Conductivity Temperature Depth profiler) を用いて海面から水深 1,000 m

までの水温、塩分、密度、クロロフィル蛍光を測定した。悪天候のため、北緯 17.0°、東経 131°の測点 (Stn. 36) では、水深 200 m までの CTD 観測を実施し、北緯 17.5°、東経 131°の測点 (Stn. 37) では CTD 観測を実施することができなかった。CTD 観測を実施したすべての測点で、ニスキン採水器を用いて、表層は水深 5 または 10 m、その他 50 m、100 m、150 m、200 m の計 5 層で採水した。得られた海水は、船上にて、グラスファイバーフィルター (Whatmann、直径 25 mm、目合い 7  $\mu$ m) を用いて濾過したのち、6 ml のジメチルホルムアルデヒドを加えて色素を抽出し、冷暗所で保管した。その後、研究室にて蛍光光度計 (Turner Designs 社) を用いて、Holm-Hansen et al. (1965) を参考にクロロフィル *a* 濃度を測定した。また、得られたクロロフィル *a* 濃度と CTD により観測されたクロロフィル蛍光を用いて回帰式を作成し、水深 1,000 m までのクロロフィル *a* 濃度を算出した。水温、塩分、密度、クロロフィル *a* 濃度の鉛直プロファイルは、南北に広い範囲で観測が行われた東経 131°、137°、141°の観測および分析データを使用し、Ocean Data View (version 4.7.10, Schlitzer 2003) を用いて作成した。航走中は常に、ADCP を用いて、海面から水深 26 m までを 1 層目として、水深 26 m から鉛直方向に 16 m 間隔で各層の流速を測定した。なお、ADCP の流速データを用いる際は、1 データ取得のために発射するピング数のうち、適正に受信および解析できたピング数の割合が 80% 以下のデータをノイズと判断・除去したのち、流速を 30 分ごとに平均した。

動物プランクトンの分布と調査海域外も含めた海域の物理環境の関係を検討するために、海洋研究開発機構より提供された FRA-JCOPE2.1 再解析データのうち東西および南北成分の日平均流速データを使用した (Miyazawa et al. 2009)。この再解析データはシグマ座標系の海洋大循環モデルである Princeton Ocean Model を用いて作成され、その水平解像度と領域は 1/12°、北緯 10.5°–62.0°と東経 108.0°–180.0°である。なお、同再解析データを用いるにあたり、ADCP の流速データと比較し、北赤道海流域における FRA-JCOPE2.1 再解析データの高い再現性を視覚的に確認した (Fig. 2-2)。

### 第 3 項 生物調査

日中においては、ウナギ目レプトセファルスはプラントネットから逃避することが知られている (Castonguay & McCleave 1988)。そのため、本調査では、目合い 0.5 mm、開口部 8.7 m<sup>2</sup> の大型プランクトンネット Isaacs-Kidd Midwater Trawl (IKMT) を用いた生物採集を夜間 (20:00–4:00) に実施した。夜間において、ニホンウナギは、水深 10–160 m で採集されている (Kajihara et al. 1988, Otake et al. 1998)。そこで、東経 141°のそれぞれの測点で、ニホンウナギの鉛直的な分布範囲を参考に、水深 50 m と 100 m をそれぞれ水平方向に 30 分間ずつ曳網する階段曳きに加えて、水深 150 m と 200 m を対象とした階段曳きを実施した (Fig. 2-3)。東経 141°以外の測点では、表層域での鉛直分布をより詳細に検討するために、表層混合層内の

水深 30 m と 50 m を、または水温躍層上層部の水深 70 m と 100 m をそれぞれ水平方向に 30 分間ずつ曳網した。揚網後直ちにレプトセファルスを選別し、実体顕微鏡下で、多部田・望岡 (1988) や Miller & Tsukamoto (2004) など参考に形態的特徴から可能な限り下位の分類レベルまで分類群を特定した。なお、種の同定では第 3 者を用いた確認作業も可能な限り実施した。本研究では、成魚の主な生息域や生活史に基づいて、既往研究 (e.g. Miller et al. 2002) を参考に、分類群を 5 つのカテゴリー (降河回遊性ウナギ類、海洋回遊性ウナギ類、外洋中深層性ウナギ類、大陸棚・大陸棚斜面性ウナギ類、沿岸性ウナギ類) に分類した。採集個体は全長を計測し、 $-80^{\circ}\text{C}$  で冷凍保存した。

#### 第 4 項 データ解析

IKMT に取り付けたフローメーターとネットの開口面積を用いて式 2-1 で濾水量を算出し、式 2-2 により測点・水深帯・分類群ごとのレプトセファルスの個体数密度 (濾水量あたりの採集個体数) を得た。

$$\begin{aligned} \text{濾水量 (m}^3\text{)} &= \text{採集時のフローメーター回転数} \times \text{ネット口径面積 (m}^2\text{)} \times \\ &\text{無網試験深度 (m)} / \text{無網試験時のフローメーター平均回転数} \quad (\text{式 2-1}) \end{aligned}$$

$$\text{個体数密度 (ind. m}^{-3}\text{)} = \text{採集個体数 (ind.)} / \text{濾水量 (m}^3\text{)} \quad (\text{式 2-2})$$

船上にて行われた無網試験では、無網試験深度は水深 100 m、試験時のフローメーターの平均回転数は 1,077 回転であったため、これらの値を用いた。なお、東経  $131^{\circ}$ 、 $134^{\circ}$ 、 $137^{\circ}$ 、 $141^{\circ}$ 、NW 海域の測点での生物採集に用いた海水の濾水量の平均値と標準偏差は、それぞれ  $92,506.7 \pm 11,018.8 \text{ m}^3$ 、 $82,815.4 \pm 6,939.8 \text{ m}^3$ 、 $87,8301.6 \pm 3,568.4 \text{ m}^3$ 、 $87,918.5 \pm 8,128.1 \text{ m}^3$ 、 $79,437.9 \pm 4090.8 \text{ m}^3$  であった。

北赤道海流域におけるレプトセファルスの鉛直分布の特性を検討するために、北赤道海流域で個体数密度を平均し、曳網水深帯間で比較した。水深帯間の個体数密度の比較では、個体数密度データの正規性と等分散性をそれぞれ Kolmogorov-Smirnov test と  $F$  test により検討し、データの正規性と等分散性が認められた場合は Student's  $t$ -test または Paired  $t$ -test を、正規性が認められない場合は Wilcoxon signed-rank test を用いた。NW 海域では、後述するように (本章第 2 節)、北赤道海流域と比べて物理環境の特性が大きく異なっていたため、個体数密度を平均するにあたり、NW 海域のデータは除外した。採集水深間のレプトセファルスの全長組成を比較するために、レプトセファルスが 20 個体以上採集された水深における各個体の全長を用いて、全長データの正規性を Kolmogorov-Smirnov test で確認したのち、Mann-Whitney  $U$ -test

または Kruskal-Wallis test と Bonferroni test を実施した。

レプトセファルス群集の特性を評価する際は、東経 141°以外の測点の 2 つの水深帯の個体数密度を合算して使用した。東経 141°の測点では、水深帯 150–200 m においてレプトセファルスがほとんど採集されなかったため、水深 50–100 m の個体数密度のみを用いた。群集の多様性を検討するため、測点または測線ごとに Shannon-Wiener の多様度指数 ( $H'$ ) を、式 2-3 により算出した (Spellerberg & Fedor 2003)。

$$H' = -\sum_{i=1}^S (p_i \log_2 p_i) \quad (\text{式 2-3})$$

ここで、 $S$  は測点における種数、 $p_i$  は全種含めた個体数に占める種  $i$  の個体数の割合をそれぞれ示す。なお、本研究は個体数ではなく個体数密度を用いた。 $H'$  は種数が多く、かつ各種の個体数密度の差が小さいほど高い値を示し、多様性が高いことを意味する。多様度指数に加えて、測点間の群集構造の差異を評価するために、各測点の個体数密度を用いて、測点間の分類群組成の類似度 (Bray-Curtis index) を式 2-4 により求めた。なお、測点間の分類群組成の類似度指数を算出する際には、採集水深が他の測線と異なることから、東経 141°の測点は解析から除外した。また、分散を減少させるため、Field et al. (1982) や Yamamura (1999) を参考に個体数密度を 4 乗根変換 ( $\sqrt[4]{x + 0.5}$ ) した。

$$\text{Bray - Curtis index} = \sum_{i=1}^S |n_{Ai} - n_{Bi}| / (N_A + N_B) \quad (\text{式 2-4})$$

ここで、 $N_A$  と  $N_B$  は群集  $A$  と  $B$  における全個体数、 $S$  は種数、 $n_{Ai}$  と  $n_{Bi}$  は群集  $A$  と  $B$  における種  $i$  の個体数をそれぞれ示す。なお、本研究は個体数ではなく個体数密度を用いた。Bray-Curtis の類似度指数は 0 から 1 までの値をとり、高い値ほど測点間の群集組成が類似していないことを意味する。類似度の算出には、本調査を通して採集個体数が比較的多く、調査海域の東部または西部に偏った分布、全域での高密度分布など空間分布に明確な傾向が認められた 16 分類群 (ニホンウナギ、オオウナギ、ゴテンアナゴ属 sp. 4–6、オオシロアナゴ、クロアナゴ属、ギンアナゴ属、シギウナギ属、クロシギウナギ属、ヘラアナゴ属、クビナガアナゴ属、イワアナゴ科、ウツボ科、ウミヘビ科、ノコバウナギ科) の個体数密度を用いた。イワアナゴ科やウツボ科については、採集された属または亜科間の分布に明確な差異が認められなかったため、個体数密度を科レベルでまとめた。

測点間の類似度を基に Ward 法を用いたクラスター解析を行い、任意に群集グループを分類した。Ward 法は、クラスターの重心とクラスター内の各サンプルの距離の二乗和と、元々のクラスター内での重心とサンプルとの距離の二乗和の差が最小となるクラスターを結合する手法

である。さらに、群集グループ間における分類群組成の差異の度合いと有意性をノンパラメトリック多変量分散分析 (PERMANOVA: PERmutational Multivariate Analysis Of VAriance) を用いて、群集グループ間における分類群組成の差異に対する各分類群の寄与率を類似度百分率分析 (SIMPER: SIMilarity PERcentage analysis) で検討した (Clarke 1993, Anderson 2001)。PERMANOVA は、類似度をもとに群集グループ内およびグループ間の変動の差を算出することで Pseudo- $F$  を求め、分類群組成の差異の度合いを検討する手法である。Pseudo- $F$  値が高いほど、群集グループ間の分類群組成は大きく異なる (Anderson 2001)。また、分類群組成の差異の有意性を検討するために、並び替えシミュレーションを 999 回実行した。次に、SIMPER を用いて分類群組成の差異に対する各分類群の寄与率 ( $\delta_{ij}$ ) を式 2-5 により求めた。

$$\delta_{ij} = |n_{Ai} - n_{Bi}| / \sum_{i=1}^S (n_{Ai} + n_{Bi}) \quad (\text{式 2-5})$$

ここで、 $S$  は種数、 $n_{Ai}$  と  $n_{Bi}$  は群集  $A$  と  $B$  における種  $i$  の個体数をそれぞれ示す。なお、本研究は個体数ではなく個体数密度を用いた。グループ間の分類群組成の差異に特に寄与した分類群については、グループ間の個体数密度を比較するために、個体数密度データの正規性と等分散性を Kolmogorov-Smirnov test と Bartlett test で確認し、正規性と等分散性が認められた場合は、ANOVA と Tukey-Kramer test を、等分散性のみが仮定できない場合は、One way test と Bonferroni test を、正規性が認められなかった場合は、Kruskal-Wallis test と Bonferroni test を利用して多重比較を実施した。なお、群集グループ間の個体数密度の比較では、分散を減少させるため、対数変換した個体数密度 ( $\text{Log}(x+0.5)$ ) を用いた。

分布と物理環境の関係を評価するために、各分類群の個体数密度と採集水深 (水深 30 m、50 m、70 m、100 m) で平均した水温、塩分、クロロフィル  $a$  濃度、または水深 42 m の東西流速、調査日の海面高度の関係を、個体数密度と物理環境データの正規性を Kolmogorov-Smirnov test で確認し、データの正規性が認められた場合は Pearson correlation を、正規性が認められなかった場合は Spearman rank correlation を用いて検討した。なお、後述するが、水深 42 m と 106 m の東西流速に有意な正の相関が認められたため、本解析では、水深 42 m の流速データのみを用いた。次に、群集構造と物理環境の関係を評価するために、測点ごとの環境データ (採集水深で平均した水温、塩分、クロロフィル  $a$  濃度、測点ごとの水深 42 m と 106 m の東西流速、日平均海面高度、緯度、経度) を説明変数、測点ごとの 16 分類群の個体数密度を用いた分類群組成データを目的変数として、正準対応分析 (CCA: Canonical Correspondence Analysis) を実施した。CCA は、対応分析によって得られた測点スコアを目的変数、環境データを説明変数として、重み付け重回帰分析を行い、得られた測点スコアを新しいサンプルスコアとし、収束するまで作業を繰り返す分析であり (TerBraak 1986)、分類群組成に対する環境要因の影響

を容易に解析できる利点を持つ。現在では、群集生態学の分野において、細菌、魚類などの群集に影響する環境要因を特定するために広く用いられている（鈴木・竹中 2009, Hsieh et al. 2012）。CCA を実施するにあたり、分散を減らすために個体数密度を 4 乗根変換 ( $\sqrt[4]{x+0.5}$ ) した。また、本調査において、一つの測点でのみ採集されたヘラアナゴ属と、採集されたレプトセファルスが 1 分類群のみであった測点についても、分散を減少させるために、解析から除外した。さらに、本章第 3 節で述べるが、群集グループに影響する環境要因を検討するために、クラスター解析によりグループ化されなかった Stn. 40（北緯 24.0°、東経 128.5°）のデータは解析に用いなかった。多重共線性を検討するため、説明変数間の相関係数を、Pearson correlation で確認した結果、水温とクロロフィル *a* 濃度 ( $r=-0.69, p<0.001$ )、緯度 ( $r=-0.81, p<0.001$ )、水深 42 m の東西流速 ( $r=-0.47, p<0.05$ )、海面高度 ( $r=-0.53, p<0.01$ )、塩分と経度 ( $r=-0.46, p<0.05$ )、クロロフィル *a* 濃度と緯度 ( $r=0.47, p<0.05$ )、水深 42 m の東西流速と水深 106 m の東西流速 ( $r=-0.65, p<0.001$ )、緯度 ( $r=0.43, p<0.05$ )、海面高度と緯度 ( $r=-0.77, p<0.001$ )、経度 ( $r=-0.81, p<0.001$ )、緯度と経度 ( $r=-0.46, p<0.05$ ) に有意な強い相関が認められた。そのため、本章では、説明変数として、塩分、クロロフィル *a* 濃度、水深 42 m の東西流速、日平均海面高度を用いた。統計解析や多変量解析には統計処理ソフト R (Version 3.2.3) とパッケージ vegan (Version 2.4) を使用した。

## 第 2 節 秋季北赤道海流域における物理環境

東経 131°、137°、141°の水温、塩分、密度、クロロフィル *a* 濃度の南北鉛直断面図を Fig. 2-4 に示す。北赤道海流域では、一部の海域を除き、表層から水深 50–70 m 付近にかけて 28°C 以上の表層混合層が形成され、水深 50–70 m 以深に水温躍層が発達していた。北緯 15°、東経 141°の海域では、周辺海域と比べて 28°C の等温線が明確に浅くなっていたが、これは低気圧性の台風 (No. 1326) が観測前に通過したことによる局所的な湧昇が関係していると推察された (Fig. 2-1)。東経 137°の海域の表層では、北緯 14°付近まで、低緯度から 29°C 以上の高水温帯が張り出していた。表層から水深 70 m 付近では、東経 131°の海域に比べて、東経 137°や 141°の海域では比較的高塩分な環境であった。特に、東経 141°の表層の大部分では、塩分は 34.7–34.8 と高い値を示した。各海域の等密度線は水温と概ね一致していた。日射により表層の海水が温められ高水温となり、降雨に伴う淡水の流入で低塩分となることで、表層ほど低密度な水塊が形成されたと考えられる。すべての海域において、0.4  $\mu\text{g L}^{-1}$  以上のクロロフィル *a* 濃度を示す極大層は水深 100–130 m 付近に形成されていた。採集水深で平均した水温、塩分、クロロフィル *a* 濃度と水深 42 m の東西流速を Fig. 2-5 に示す。NW 海域の水温は、北赤道海流域に比べて低く、同海流では低緯度海域ほど高水温であり、東経 137°の北部で特に低水温であった。塩分はすべての測線の高緯度海域で低く、特に東経 131°や 134°の北緯 14°–15°より高緯度な海域で、

低塩分であった。東西成分の流速は、各測線の北緯 15°付近で特に低い値を示した。クロロフィル *a* 濃度は、調査海域における明確な傾向は認められなかったが、東経 131°では北緯 15°–17°の海域で、東経 134°では北緯 15°の海域で、東経 137°では北緯 13.5°や 17.0°の海域で高い値を示した。

ADCP により測定された 42 m の流速から、各測線の北緯 14°–16°付近において最も強い西方への流れが確認され (Fig. 2-1)、これは、Kimura et al. (1994) が報告した北赤道海流域で最も速い流速帯であると考えられる。また、北緯 12°–17.5°の海域で西方への流れだけでなく、東方向の流れも確認された。東経 131°では、北緯 15.5°付近で西方への流れが卓越していた。一方で、同測線の北緯 16°以北では、南東の流れが存在していたことから、東経 131°の高緯度海域で高気圧性渦が発達していた可能性が考えられた。これを検証するために、FRA-JCOPE2.1 再解析データを用いて調査海域外の海域も含めて検討した結果、北緯 15°–18°、東経 131°の海域や北緯 18°–20°、東経 137°–141°の海域で高気圧性渦が存在することが示された (Fig. 2-2)。また、これらの渦は調査期間を通して存在していた (Fig. 2-6)。北赤道海流において西方へ安定した流れが確認された流速帯は、東経 137°では北緯 12°–16°付近であった一方で、東経 131°では北緯 12°–14°付近であり、北赤道海流の強流帯は蛇行していることが示唆された (Fig. 2-2)。

### 第 3 節 群集構造と物理環境の関係

#### 第 1 項 分類群組成

各測線と NW 海域のレプトセファルス の採集結果を Table 2-2 にまとめた。本調査では、12 科 21 属、少なくとも 66 種のレプトセファルス が 1,372 個体採集された。アナゴ科 Congridae (12 種;  $n=535$ ) とノコバウナギ科 Serrivomeridae ( $\geq 1$  種;  $n=465$ ) のレプトセファルス が特に多く採集され、全体のおよそ 70% を占めた。また、ウツボ科 Muraenidae ( $\geq 31$  種;  $n=94$ )、シギウナギ科 Nemichthyidae (3 種;  $n=85$ )、ウナギ科 Anguillidae ( $\geq 3$  種;  $n=66$ )、イワアナゴ科 Chlopsidae (8 種;  $n=63$ ) も多く採集された。

アナゴ科では少なくとも 5 属 12 種のレプトセファルス が採集され、クロアナゴ属 *Conger* ( $n=253$ )、ゴテンアナゴ属 *Ariosoma* ( $n=215$ )、ギンアナゴ属 *Gnathophis* ( $n=59$ ) が優占した。また、これらの他、チンアナゴ属 *Heteroconger* やシンジュアナゴ属 *Gorgasia* のレプトセファルス も少数採集された。アナゴ科について多く採集されたノコバウナギ科は、属または種ごとの形態的特徴に関する知見が乏しく、科より下位の分類レベルでの同定が不可能であった。

ウツボ科では、ウツボ亜科 Muraeninae ( $n=77$ ) またはキカイウツボ亜科 Uropterygiinae ( $n=17$ ) が採集され、最も多くの種またはタイプのレプトセファルス が確認された。シギウナギ科では、クロシギウナギ属 *Avocettina* ( $n=17$ ) とシギウナギ属 *Nemichthys* ( $n=68$ ) のレプトセファルス が採集された。本調査で採集されたウナギ科の大部分は熱帯性のウナギ属であ



るオオウナギ *Anguilla marmorata* であり、ニホンウナギ *A. japonica* のレプトセファルスの個体数は 13 個体であった。イワアナゴ科では、*Chlopsis* ( $n=11$ )、イワアナゴ属 *Kaupichthys* ( $n=28$ )、カワリアナゴ属 *Robinsia* ( $n=10$ ) のレプトセファルスが採集された。これらの他に、採集個体数は少ないものの、ヘラアナゴ科 *Derichthidae* (2 種;  $n=29$ )、ウミヘビ科 *Ophichthidae* (2 種;  $n=9$ )、ハリガネウミヘビ科 *Moringuidae* (1 種;  $n=2$ )、ホラアナゴ科 *Synphobranchidae* (1 種;  $n=1$ )、クズアナゴ属 *Nettastomatidae* (1 種;  $n=1$ )、フウセンウナギ科 *Saccopharyngidae* (1 種;  $n=1$ ) のレプトセファルスも採集された。

降河回遊性ウナギ類（淡水域または沿岸域で成育し外洋域で産卵する分類群）として、ウナギ科が分類され、東経 137°の測線で最も多く採集された。また、ノコバウナギ科、シギウナギ科、ヘラアナゴ科、フウセンウナギ科が分類された外洋中深層性ウナギ類（外洋域で成育・産卵する分類群）は東経 137°と東経 141°の測線で高い分布割合を示した。一方で、海洋回遊性ウナギ類（沿岸域で成育し外洋域で産卵する分類群）のクロアナゴ属は、東経 131°と 134°で高い分布割合を示した。沿岸性ウナギ類（主に沿岸域で成育・産卵する分類群）として、ゴテンアナゴ属、ギンアナゴ属、イワアナゴ科、ウツボ科、ウミヘビ科などが採集された。沿岸性ウナギ類の分布割合は、NW 海域、東経 131°、東経 134°で高く、NW 海域では、採集されたレプトセファルスのおよそ 70%を占めた。大陸棚・大陸棚斜面性ウナギ類（大陸棚付近で成育・産卵する分類群）として、クズアナゴ科とホラアナゴ科に属する 2 個体が NW 海域で採集された。

## 第 2 項 地理的分布

Fig. 2-7 は、各分類群の個体数密度を測点ごとに示したものである。クロアナゴ属、ノコバウナギ科のレプトセファルスは、北緯 15°付近、東経 131°の海域で比較的高密度に分布した。しかし、ノコバウナギ科は同海域だけでなく、NW 海域と東経 131°の南部を除いた北赤道海流域の広い範囲で多く採集された。東経 134°の海域では、ノコバウナギ科に加えて、クロアナゴ属やゴテンアナゴ属のレプトセファルスも多く採集され、特に北緯 16°の測点で高い個体数密度を示した。また、ゴテンアナゴ属は北赤道海流の比較的広範囲な海域に分布し、東経 134°の北部の海域に加えて、東経 131°の北部や NW 海域で高い個体数密度を示した。また、他の沿岸性ウナギ類のギンアナゴ属、イワアナゴ科、ウツボ科、ウミヘビ科のレプトセファルスについても、東経 131°と 134°の北部または NW 海域において高頻度で採集された。これらに対して、オオウナギ *A. marmorata* をはじめとしたウナギ属は、東経 137°の海域で高頻度に採集された。また、ヘラアナゴ科ヘラアナゴ属 *Nessorhamphus* は、東経 137°と 141°でのみ採集された。クビナガアナゴ属 *Derichthys* は、北赤道海流域の北緯 13-16°の測点で採集された一方で、シギウナギ属、クロシギウナギ属、イワアナゴ科のレプトセファルスは、測線の比較的北部の海域で採集される傾向が認められた。本研究では、ニホンウナギは、北赤道海流域の比較的広い範囲で採集された

が、他の分類群の分布が少なかった東経 131°の南部にも分布した。

### 第 3 項 全長組成

各分類群のレプトセファルス全長を、緯度または経度ごとにそれぞれ Fig. 2-8 と 2-9 に示す。ウナギ属では、北緯 15–16°、東経 137°–141°の海域で全長 10 mm 未満の小型個体が、北緯 15.5°、東経 141°の測点で最小個体が採集された。また、クロアナゴ属では、北緯 15°–15.5°、東経 131°の海域でのみ全長 10 mm 未満の小型個体が採集された。これらとは対照的に、外洋中深層性ウナギ類のノコバウナギ科、クロシギウナギ属、シギウナギ属の小型個体（全長およそ 10 mm 未満）は、調査海域の広範囲な海域で採集された。沿岸性ウナギ類では、全長 15 mm 未満の小型個体は採集されなかった。ノコバウナギ科、イワアナゴ科、ウツボ科、ヘラアナゴ科では、全長と緯度または経度に明確な関係性が認められなかった。しかし、北赤道海流域では、ウナギ属は西方の海域ほど大型の個体が多く採集される傾向が認められた。また、クロアナゴ属においては、東経 131°の海域で、本調査の最小個体から最大個体まで、様々な全長の個体が採集された。一方で、ゴテンアナゴ属は、比較的小型の個体が NW 海域で集中的に、北赤道海流域東部または低緯度の海域ほどより大型の個体が採集された。また、ウミヘビ科も、NW 海域に比べて、北赤道海流域で大型の個体が採集された。ギンアナゴ属は、東経 141°で比較的小型の個体（全長 22.00 mm、32.00 mm）が採集されたが、ウミヘビ科やゴテンアナゴ属と同様に、東経 131°に比べて、NW 海域で小型の個体が多く出現した。

Fig. 2-10 に、レプトセファルス全長と採集水深の関係を示した。ウナギ属、ギンアナゴ属、シギウナギ属、ウツボ科の最小個体は水深帯 150–200 m で採集された。多くの分類群では、全長と採集水深に明確な傾向は認められなかった。しかし、ノコバウナギ科では、水深 50–100 m (Median: 22.25 cm) は水深 30–50 m (Median: 23.00 mm) に比べて、また水深 70–100 m (Median: 37.20 mm) は水深 50–100 m に比べて、採集された個体の全長は有意に大きかった (Kruskal-Wallis,  $p<0.001$ ; Bonferroni test,  $p<0.001$ )。また、ゴテンアナゴ属では、水深 70–100 m (Median: 126.50 mm) の方が、水深 30–50 m (Median: 108.95 mm) に比べて、有意に大きなサイズの個体が採集された (Mann-Whitney  $U$ -test,  $p<0.001$ )。水深 100 m 以浅では、ウナギ属やクロアナゴ属は、より深い水深 100 m で広範囲な全長組成を持つことがわかった。したがって、これらの分類群の分布水深は成長に伴い変化する可能性が示唆された。

### 第 4 項 群集解析

16 分類群の個体数密度を用いたクラスター解析の結果を Fig. 2-11 に示す。測点ごとの群集は、3 つのグループ（グループ A、B、C）と Stn. 40 のものに分類された。群集グループ A は、東経 131°の北部海域と 134°の北部海域の群集から構成された一方で、群集グループ C は、東経

137°の海域と東経 131°の南部海域の群集によって構成された (Fig. 2-12)。また、群集グループ B は、NW 海域と北赤道海流域の様々な海域の群集から構成されていた。

PERMANOVA によって、グループ間の分類群組成は有意に異なっていることが示された (Table 2-3)。また、Pseudo- $F$  の値から、群集グループ A と C 間の分類群組成が最も大きく異なっており、グループ B と C 間の分類群組成の差異が最も小さいことが示された。

Table 2-4 は、各分類群の個体数と採集割合を群集グループごとに示したものである。群集グループ A では、クロアナゴ属 (全体の 36.3%)、ノコバウナギ科 (19.7%)、ゴテンアナゴ属 sp. 5 (9.9%)、ウツボ科 (8.6%) が多く採集された。また、群集グループ A の個体数密度は、他のグループと比べて高い値を示した。群集グループ B では、特にノコバウナギ科 (46.9%)、クロアナゴ属 (10.6%)、シギウナギ属 (7.7%)、ゴテンアナゴ属 sp. 6 (6.0%) が高い採集割合を示した。これらに対し、群集グループ C では、オオウナギ (31.3%) やノコバウナギ科 (40.5%) が採集個体数の大部分を占めていた。群集グループ C では、ギンアナゴ属、シギウナギ属、ウミヘビ科のレプトセファルスは採集されず、群集全体の個体数密度は低い値を示した。一方で、Stn. 40 で採集されたレプトセファルスの大部分がギンアナゴ属であった。また、シギウナギ属やウツボ科、ゴテンアナゴ属の採集割合も高かった。

Table 2-5 は、群集グループ間の分類群組成の差異に対する各分類群の寄与率を示したものである。グループ A と B の分類群組成の差異には、クロアナゴ属 (23.7%)、ノコバウナギ科 (12.2%)、ゴテンアナゴ属 sp. 5 (10.6%)、ウツボ科 (9.8%)、イワアナゴ科 (8.1%) の個体数密度が特に大きく寄与していた。グループ A と C の差異に特に寄与した分類群は、クロアナゴ属 (26.8%)、ノコバウナギ科 (12.4%)、ウツボ科 (10.5%)、ゴテンアナゴ属 sp. 5 (8.8%)、イワアナゴ科 (8.0%) であり、グループ A と B の場合と差異に寄与する分類群が類似していた。これに対して、グループ B と C では、分類群の差異にノコバウナギ科 (25.8%) が最も大きく寄与し、さらにクロアナゴ属 (14.2%)、オオウナギ (11.5%)、ゴテンアナゴ属 sp. 5 (9.5%) が大きく寄与していた。また、沿岸性ウナギ類の寄与率は低かった。

Fig. 2-13 は、16 分類群の個体数密度をグループごとに示したものであるが、大部分の分類群で有意な差は認められなかった。一方で、群集グループ A のクロアナゴ属の個体数密度は、他の群集グループに比べて、有意に高かった。また、イワアナゴ科やウツボ科では、グループ A と B、またはグループ A と C で、個体数密度に有意差が認められ、グループ A の群集で最も高い個体数密度を示した。一方で、有意ではないものの、オオウナギはグループ C で最も高い個体数密度を示した。

各分類群の個体数密度と水温、塩分、クロロフィル  $a$  濃度、東西流速、海面高度の関係を Table 2-6 に示す。東西流速との有意な相関はオオウナギのみで認められた。これに対して、水温は、イワアナゴ科、ゴテンアナゴ属 sp. 4 と sp. 6、ギンアナゴ属、ウツボ科、シギウナギ科、ウミ

ヘビ科と、塩分はクロアナゴ属、ゴテンアナゴ属 sp. 5、イワアナゴ科、ウツボ科、ノコバウナギ科と有意な負の相関を示した。また、イワアナゴ科、ゴテンアナゴ属 sp. 5、シギウナギ属は、クロフィル *a* 濃度と有意な正の相関を示した。

CCA により得られた各軸に対する各環境要因の寄与率や軸ごとの固有値、累積寄与率を Table 2-7 に示す。第 1 軸と第 2 軸は、測点間の分類群組成の差異を有意に説明し、それらの寄与率は 63.2%と 25.0%であった。また、説明変数のうち塩分と海面高度は、測点間の分類群組成の差異を有意に説明していた。そこで、第 1 軸と第 2 軸を用いて、環境データと測点または種の関係を表した (Fig. 2-14)。第 1 軸は塩分の寄与が大きく、群集グループ A を構成していた測点と群集グループ C を構成していた測点は、第 1 軸に沿って対照的に位置付けられた。第 2 軸は海面高度の寄与が大きく、第 2 軸では、グループ C の測点は比較的近くにまとまり、グループ A や B の測点は広範囲に位置付けられた。また、群集グループ間でみると、第 2 軸に沿った明確な傾向は認められなかった。大部分の分類群は、比較的中心付近に位置付けられたが、いくつかの分類群については特定の環境要因との顕著な関係が示唆された。クロアナゴ属は、第 1 軸の右側に位置したことから、レプトセファルスの中でも特に、分布が低塩分に強い影響を受けていることが示された。一方で、オオウナギは第 1 軸の左側に位置しており、クロアナゴ属とは対照的に高塩分な海域で高い個体数密度を示すものと推測された。ノコバウナギ科は、他の分類群と比べ、低い海面高度の海域に分布する点で特徴付けられていた。

#### 第 5 項 多様度

東経 134°、137°、141°の測線や NW 海域では、23 から 29 種のレプトセファルスが採集された (Table 2-2)。東経 131°の測線では、45 種以上の多様なレプトセファルスが出現した。Fig. 2-15 に、個体数密度を用いて算出した測点ごとの多様度を示す。多様度は、東経 137°、141°の測点に比べて、NW 海域、東経 131°、134°で高い値を示す傾向があり、特に東経 131°、134°の北部海域で、3.0 以上の高い値を示した。

#### 第 4 節 鉛直分布

水深帯 150–200 m で採集されたレプトセファルスの大部分がノコバウナギ科、ウツボ科、イワアナゴ科であり、他の分類群はほとんど採集されなかった (Fig. 2-10)。東経 141°の測点で得られた個体数密度を水深帯別に Fig. 2-16 に示す。水深帯 50–100 m におけるレプトセファルスの個体数密度 ( $2.8 \pm 0.6$ ) は、水深帯 150–200 m の個体数密度 ( $0.70 \pm 0.2$ ) に比べて有意に高かった (Paired *t*-test,  $p < 0.001$ )。

シギウナギ属とノコバウナギ科では、水深 30–50 m における個体数密度の方が、水深帯 70–100 m に比べて、有意に高かった (Wilcoxon signed-rank test,  $p < 0.05$ ) (Fig. 2-17)。また、ク

ロシギウナギ属やゴテンアナゴ属も、有意ではないが水深帯 30–50 m で高い個体数密度を示した。一方で、他の分類群は、水深帯 70–100 m の方が、水深帯 30–50 m に比べて、高い個体数密度を示し、特にニホンウナギを除くウナギ属とクロアナゴ属、クビナガアナゴ属、ウツボ科では、その関係性は有意であった (Wilcoxon signed-rank test,  $p < 0.05$ )。また、水深帯 30–50 m において、ヘラアナゴ属やウミヘビ科のレプトセファルスは採集されなかった。

## 第 5 節 考察

### 第 1 項 秋季北赤道海流域における物理環境

FRA-JCOPE2.1 再解析データから得た調査日ごとの海面高度から、東経 131°では、およそ北緯 17°–18°を中心として高気圧性渦が発達していたことが示唆された。この海域の中規模渦は力学的高度偏差データを用いた研究でも確認されており (Hasunuma & Yoshida 1978, Kobashi & Kawamura 2002)、この海域に定常的に存在するものと考えられる。この中規模渦は、水深 100 m 以浅に存在する亜熱帯反流とそれより下層に存在する北赤道海流の流速シアに関連した傾圧不安定によって形成されるもので (Qiu & Chen 2010b)、東経 137°の北部で認められた高気圧性渦と連なることで、亜熱帯反流域の一部となる (Kobashi & Kawamura 2002, Kobashi et al. 2006)。そのため、本調査海域の北部では、高い海面高度で特徴付けられた高気圧性渦が存在し、高気圧性渦が少なくとも水深 100 m 以浅の海洋環境に大きく影響していると推察された。

本研究における物理環境の特性は同海流で実施された様々な研究結果と概ね一致していた。例えば、本研究では、表層混合層は水深 70 m 以浅に形成され、その下部の水深 100–130 m 付近で亜表層クロロフィル極大が存在した。これらは、グライダーを用いて北赤道海流域の水温、密度、流動環境を検討した研究 (Schönau & Rudnick 2015) や熱帯から亜熱帯域にかけて植物プランクトンの分布を調査した研究 (Furuya et al. 1990) の結果と類似する。また、15°C 以下の等温線が低緯度ほど浅くなる傾向が認められたが、これには北緯 8°付近に存在するミンダナオドームでの湧昇が関係していると考えられる (Kashino et al. 2009)。水深 400 m 以浅の塩分についてみると、既往研究と同様 (Toole et al. 1988, Kimura et al. 2001)、塩分で代表される 3 つの水塊が存在した。一方で、本研究では、東経 141°の水深 100 m 以浅の塩分は、春から夏季に行われた研究結果に比べると (Kaneko et al. 1998, Kimura et al. 2001, Aoyama et al. 2014)、高い値を示したが、低緯度から張り出す低塩分水塊は降雨によってその位置が変動するため表層の塩分の変動は時空間的に大きいことがすでに知られており (Kimura et al. 2001, Schönau & Rudnick 2015)、秋季のニホンウナギの産卵環境は、本種の産卵盛期の夏季と比べて、大きく異なる可能性が考えられた。

北赤道海流域を含む西部亜熱帯海域は、貧栄養な海域であるものの、台風の通過によって、植物プランクトンの空間分布の局所的な変動が認められている (Lin 2012)。本研究においても、

調査期間に 3 つの台風が調査海域を通過しており (Fig. 2-1)、東経 141°の海域をはじめとして、台風の経路と対応するように、東経 134°や 137°の局所的な海域で高いクロロフィル *a* 濃度が認められ、台風の通過に伴う植物プランクトンの分布量の増加が示唆された。しかし、この影響を定量的には把握するためには、低濃度での栄養塩の変動や台風の移動速度、植物プランクトンの組成を考慮する必要がある。植物プランクトンは種にもよるが、台風の通過に伴った栄養塩増加から、およそ 2–3 日後をピークとして増殖し 10 日間ほどで通過前の分布量まで減少する (Ditullio & Laws 1991)。このことを踏まえると、東経 131°の北部でみられた高いクロロフィル *a* 濃度は、台風の通過から、およそ 20 日間後の観測によって測定されているため (Fig. 2-1, Table 2-1)、台風以外の環境要因が影響している可能性も考えられる。海面高度および流速から、東経 131°では、およそ北緯 17°–18°を中心とし北緯 15°付近を縁辺部とした高気圧性渦が発達していた (Fig. 2.2, 2-6)。そのため、クロロフィル *a* 濃度が増加した要因の一つとして、岩田・鈴木 (1999) が指摘するように、高気圧性渦の縁辺部で湧昇が起こり、生産性が増加したことが考えられる。しかし、岩田・鈴木 (1999) は黒潮親潮移行域の高気圧性暖水渦縁辺部におけるクロロフィル *a* 濃度増加のメカニズムを栄養塩動態や周辺の水塊構造から検討したものであり、本調査海域に共通するメカニズムであるかは不明である。また、高気圧性渦の集積作用に伴うフィリピンや台湾付近の沿岸水、すなわち黒潮域の海水の取り込みも要因の一つとして考えられる。高気圧性渦による海水の取り込みに伴い、縁辺部で高いクロロフィル *a* 濃度が認められることは主に前線渦で報告されており (Everett et al. 2015)、本研究で得た NW 海域でも高いクロロフィル *a* 濃度を示すことや沿岸域や大陸棚で産卵される生物が東経 131°–134°の北部 (高気圧性渦域) に高密度で出現することと大きく矛盾しない。さらに亜熱帯反流域では、高気圧性渦だけでなく低気圧性の中規模渦も発達することが知られる (Chang et al. 2017)。このことから、高気圧性渦の縁辺部で高いクロロフィル *a* 濃度がみられた要因として、低気圧性渦により湧昇した比較的高栄養な海水が高気圧性渦に取り込まれた可能性も考えられる。いずれにしても、局所的な現象ではあるが、秋季の北赤道海流域では、中規模渦の存在や低気圧性の気団の通過が、植物プランクトンの分布量を増加させ、無脊椎動物プランクトンなどの分布に影響を与える可能性が考えられた。また、北赤道海流域の北西部の中規模渦は定常的に存在する可能性があること、中規模渦の存在や低気圧性の気団の通過による植物プランクトンの分布量の増加は少なくとも 10–20 日間確認されていることから (Ditullio & Laws 1991, Everett et al. 2015)、中規模渦縁辺部での植物プランクトンの分布量の増加は比較的長期にわたって維持される可能性も考えられた。

## 第 2 項 レプトセファルス群集の構造

本研究では、既往研究と同様に、ウナギ目レプトセファルスを形態的特徴に基づいて可能な限

り下位の分類レベルまで同定した。外洋域に出現するクロアナゴ属のクロアナゴとマアナゴは形態が著しく類似し、形態的特徴に基づいて識別することは困難であることが報告されている（黒木 2008）。また、ノコバウナギ科は世界中に少なくとも 10 種確認されており（Nelson 2006）、北赤道海流域において複数種分布する可能性が考えられるが、形態的特徴に基づいて種を特定することは困難であった。そのため、本研究では、既往研究と同様に、種から科までの様々な分類レベルの分類群を多変量解析に用いており、高位分類レベルでまとめた分類群は個体数が多く、多変量解析で得られた群集グループ間の分類群組成の差異に対する寄与率については過大評価されている可能性がある。ただし、前述したように、ウナギ属を含むウナギ目レプトセファルスの種間で餌を競合している可能性が指摘されているにもかかわらず、これまでウナギ属以外のレプトセファルスの在不在や空間分布はほとんど把握されていなかった。したがって、分類レベルの異なる生物の分布データを解析に用いて群集特性を把握することは、類似した分布パターンをもつ分類群の存在の検討につながるため、本海流域における種間関係を検討する上での重要な知見を提供すると考えられる。

秋季の北赤道海流域ではアナゴ科とノコバウナギ科が主に優占し、これらの科の優占は他の研究結果と同様であった（Miller et al. 2006, Miller & McCleave 2007, Takahashi et al. 2008）。本研究では、少なくとも 66 種またはタイプのレプトセファルスが出現し、北赤道海流域のレプトセファルス群集の種多様性は、大西洋のサルガッソ海（およそ 50 種）と同程度であった（Miller & McCleave 1994）。また、本調査海域における出現種数はセレベス海の Tomini 湾（およそ 126 種）などの沿岸と比べると少なく、これは北赤道海流域ではセレベス海に比べてアナゴ科やウツボ科などの沿岸性ウナギ類の種数が少ないことが関係している（Miller et al. 2016a）。

北赤道海流域におけるレプトセファルス群集は 3 つのグループに分かれ、グループ間の分類群組成は有意に異なっていた。群集グループ A は、主に東経 131°の北部と 134°の北部の群集で構成され、群集を代表する分類群として、クロアナゴ属、ノコバウナギ科、沿岸性ウナギ類のギンアナゴ属、ゴテンアナゴ属、イワアナゴ科、ウツボ科などがあげられた。また、北赤道海流域の北西部は、チンアナゴ属、シンジュアナゴ属、ウミヘビ科、ハリガネウミヘビ科などの沿岸性ウナギ類が多数出現し、多様性が高い海域であった。大西洋の亜熱帯循環系の南西部における採集調査では、沿岸性ウナギ類が多く出現することで、多様度が周辺の海域に比べて増加することが報告されており（Miller & McCleave 2007）、本研究結果と合致する。以上から、グループ A は、他の海域に比べて、ノコバウナギ科だけでなく、クロアナゴ属や多様な沿岸性ウナギが高密度に分布する群集といえる。

これに対して、群集グループ C は、主に東経 137°の海域の群集で構成され、クロアナゴ属や沿岸性ウナギ類の分布密度が低い群集であった。東経 137°の海域では、ノコバウナギ科が優占し、オオウナギが多く採集されたことから、これらがグループ C の群集を代表する主な分類群

であった。ノコバウナギ科やオオウナギの優占に加えて、沿岸性ウナギ類の多くが出現しないために低い多様度を示したものと考えられる。南太平洋 ( $5^{\circ}$ – $30^{\circ}$ S,  $160^{\circ}$ – $175^{\circ}$ E) での調査からも、ノコバウナギ科が優占し、かつ多様度が低い群集の存在が報告されており (Miller et al. 2006)、多様度の低い群集の中でのノコバウナギ科の優占は他の海域と共通すると考えられる。

群集グループ B では、ノコバウナギ科の個体数が群集全体の大半を占めており、これに加えて、シギウナギ属やクロアナゴ属、ゴテンアナゴ属も比較的多く分布していた。群集グループ A ほどではないが、沿岸性ウナギ類も比較的高頻度に採集され、グループ間の分類群組成の差異に寄与していた。このことから、グループ B の群集は、群集グループ C と同様に、外洋性中深層ウナギ類の個体数が群集の大半を占めるものの、群集グループ A のようにクロアナゴ属や沿岸性ウナギ類も比較的高頻度で出現することを特徴とすると考えられる。また、群集の形成位置からみた場合においても、グループ B を構成する群集は、概ねグループ A と C の群集が存在する海域の間に存在していた。

ウナギ目レプトセファルス分布に関する多くの既往研究では、孵化後およそ 2 週間に相当する全長 10 mm 未満の小型個体を用いて産卵の位置や範囲などの産卵場を検討している (e.g. Miller et al. 2002)。そこで、本調査で得られた小型個体の分布を検討したところ、秋季においては、クロアナゴ属 ( $n=2$ ) は、北緯  $15^{\circ}$ – $15.5^{\circ}$ 、東経  $131^{\circ}$  の海域、すなわちグループ A の群集がみられた北赤道海流域の北西部の海域で、ウナギ属 ( $n=4$ ) は、北緯  $15.5^{\circ}$ 、東経  $137^{\circ}$  の海域、すなわちグループ C の群集が見られた北赤道海流域東部の海域で産卵していたと推察された (Fig. 2-18)。クロアナゴ属マアナゴの孵化後およそ 1 週間に相当するレプトセファルス (プレプトセファルス) は北緯  $16^{\circ}$ – $22^{\circ}$ 、東経  $136^{\circ}$  の海域で (Miller et al. 2011a, Kurogi et al. 2012)、ニホンウナギやオオウナギなどのウナギ属のプレプトセファルスは北緯  $15^{\circ}$ 、東経  $137$ – $142^{\circ}$  付近の海域で採集されており (Kuroki et al. 2009, 2012, Shinoda et al. 2011)、本調査結果と大きく矛盾しない。一方で、外洋中深層性ウナギ類のノコバウナギ科 ( $n=26$ ) やシギウナギ科 ( $n=6$ ) は、他の海域での傾向と同様に (Wippelhauser et al. 1996, Miller et al. 2006)、広範囲な海域で小型個体が採集される傾向があり、北赤道海流域の全域で産卵しているものと考えられた。オオウナギやクロアナゴ属は局所的な高密度分布により、ノコバウナギ科は広範囲な分布により、群集グループの分類群組成を特徴付けていた。以上より、外洋での外洋中深層性ウナギ類の広範囲な、またはクロアナゴ属やウナギ属の局所的な海域での産卵は、それぞれのレプトセファルスの分布や北赤道海流域の群集構造に大きな影響を与えているものと考えられた。

### 第 3 項 群集構造と物理環境の関係

CCA によって、塩分は、測点ごとの分類群組成の差異を有意に説明し、グループ間の差異にも



寄与していることが明らかになった。特に、北赤道海流域北西部で高頻度に出現したクロアナゴ属は塩分に強く依存した分布であることが示唆された。事実、本分類群が高密度分布した北赤道海流域の北西部は、特に低塩分な海域であった。また、クロアナゴ属の他にも、ノコバウナギ科、沿岸性ウナギ類のゴテンアナゴ属 sp. 5、イワアナゴ科、ウツボ科は北赤道海流域北西部で高い分布密度を示しており、その結果、分布と塩分に有意な負の相関が認められたと推察される。したがって、海流域北西部における低塩分水の存在が、クロアナゴ属、ノコバウナギ科、多くの沿岸性ウナギ類の分布、さらにはそれらの出現を特徴とした群集グループの分布に大きな影響を与えていることが示唆された。一方で、グループ C の群集は、東経 131°に比べて、比較的高塩分な東経 137°の海域に分布していた。北赤道海流域の北西部では、低塩分水塊だけでなく、高気圧性の中規模渦が発達していた。他の海域では、中規模渦は仔魚を集積させ、仔魚群集の構造に大きく影響を与えることが示唆されている (Holliday et al. 2012)。そのため、本研究におけるグループ A の群集は、高い分布密度を示したが、これには高気圧性渦の集積作用が関係していると考えられる。すなわち、高気圧性渦の集積作用によって、多くの分類群が、海流域の北西部で高密度に分布した結果、低塩分と分布が関連付けられたものと推察された。

また、海面高度は測点間の分類群組成の差異を有意に説明したものの、海面高度と群集グループ間の差異に明確な関係性は認められなかった。亜熱帯反流域は高い海面高度で特徴付けられる (Uda & Hasunuma 1969)。そのため、本研究における海面高度は NW 海域や北赤道海流域の北部で特に高い値を示したと考えられる。亜熱帯反流域では北太平洋亜熱帯前線に伴う浅い東方への流れが存在し、北赤道海流域と比べて低水温の海域であることが知られている (Uda & Hasunuma 1969, Hasunuma & Yoshida 1978)。これより、沿岸性ウナギ類やシギウナギ属が出現、あるいは高密度分布した NW 海域や北赤道海流域の北部は、亜熱帯反流の影響を強く受ける海域と考えられる。大西洋の亜熱帯収束帯付近では、沿岸性ウナギ類のゴテンアナゴ属の一種 *Ariosoma balearicum* が前線に伴う東方への海流によって外洋へと輸送されることが示唆されている (Miller 2002)。したがって、太平洋においても、沿岸性ウナギ類の一部は亜熱帯反流によって東方の海域へ輸送されているものと考えられた。これは、北赤道海流域で得た沿岸性ウナギ類の多くは、NW 海域で採集した個体よりも大きい体サイズを示したことから支持される。これに対して、ノコバウナギ科は、低い海面高度、すなわち高水温に強く影響を受けた分布をもつことで、他の分類群の分布の傾向と異なっていた。これは、本科が他の分類群とは異なり、北赤道海流域の広範な海域に分布し、高水温な東経 137°の南部海域でも比較的高い分布密度を示したためと考えられる。以上から、秋季の北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルス群集では、外洋性ウナギ類、ウナギ属、クロアナゴ属の産卵海域の広さや位置といった生物学的要因に加えて、高気圧性渦の集積作用といった物理学的要因がその構造的特徴に強く影響を及ぼしていると考えられた。

高気圧性渦域で高密度に分布するクロアナゴ属やノコバウナギ科は海流域の北西部または全域で産卵するのに対し、比較的安定した西方への流れが存在する強流域で主に分布していたオウナギは調査海域東部の北緯 15.5°付近で産卵する傾向が認められた。また、ニホンウナギは海流域東方のマリアナ諸島西方海域で産卵する (Tsukamoto et al. 2011)。本研究において、ニホンウナギの採集個体数が少なく、本種の分布に明確な傾向は認められなかった。しかしながら、海流域の高気圧性渦は定常的に存在するのにもかかわらず (Hasunuma & Yoshida 1978)、1961–2007 年の調査結果によると、北緯 15°–20°、東経 131°の海域における本種の採集個体数は多くはない (Shinoda et al. 2011)。このことは、ニホンウナギやオウナギの産卵場が北赤道海流域のより東方に存在することと関係している可能性がある。ウナギ目レプトセファルスには、高気圧性渦域に収束されやすい種とされにくい種が存在し、北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルスの生態に海洋環境が与える影響は、産卵位置に伴って異なることが考えられた。しかしながら、高気圧性渦などの海洋環境に対する生物の応答を理解するためには、ウナギ目レプトセファルスだけでなく、その他の生物についても分布や体長組成と物理環境の関係を明らかにし、類似した産卵特性をもつ種との分布特性との比較が必要である。そこで、続く第 3 章で、レプトセファルスを取り巻く動物プランクトン (仔魚、無脊椎動物プランクトン) 群集の構造と海洋環境の関係について検討した。

#### 第 4 項 鉛直分布と物理環境の関係

ウナギ目レプトセファルスは水深 150–200 m に比べて、水深 50–100 m で高密度に分布していた。秋季の北赤道海流域では、水温躍層が水深 70 m 以深に形成されていたことから、夜間におけるレプトセファルスは、表層混合層から水温躍層上部付近にかけて高密度で分布しているものと推察された。この結果は、レプトセファルスを層別に採集したサルガッソ海や大西洋 (Castaguay & McCleave 1987, Miller 2015)、北赤道海流域 (Kajihara et al. 1988, Otake et al. 1998) での報告と一致しており、夜間に水深 100 m 以浅で高密度に分布することは、レプトセファルス共通の分布特性と考えられる。夜間において、レプトセファルスが海洋表層に分布する要因の一つとして、Miller (2015) は、高水温環境下における代謝促進を指摘している。これは、他の仔魚でも報告されている (Wurtsbaugh & Neverman 1988)。レプトセファルスはマリンスノーを摂餌することが示唆されており (Otake et al. 1993, Mochioka & Iwazumi 1996, Miller et al. 2013)、そのマリンスノーの分布量は表層混合層直下で高いことが報告されている (Lampitt et al. 1993, Hebel & Karl 2001, Pilskaln et al. 2005)。消化管内容物の目視調査から、レプトセファルスは、昼間、日没、日出時に主に摂餌していることが示唆されている (Miller et al. 2011b)。これに対して、夜間に採集したレプトセファルスの消化管にも内容物が認められており (Otake & Mochioka 1993)、レプトセファルスの摂餌周期に対する見解は一致していな

い。いずれにせよ、ニホンウナギやクロアナゴ属などいくつかの分類群のレプトセファルスは夜間に好適な摂餌環境に高密度で分布していることが明らかになった。

また、表層域におけるレプトセファルスの鉛直分布パターンは、分類群によって異なることが明らかになった。本調査では、ウナギ属、クロアナゴ属、ギンアナゴ属、クビナガアナゴ属、ヘラアナゴ属、イワアナゴ科、ウツボ科、ウミヘビ科のレプトセファルスは、水深帯 30–50 m と比べて、水深帯 70–100 m で高頻度に採集され、水温躍層上部付近が主な分布水深であると考えられた。一方で、水深 30–50 m で高密度に分布したことから、ゴテンアナゴ属、シギウナギ属、クロシギウナギ属、シギウナギ属、ノコバウナギ科の主な分布以深は表層混合層であるものと考えられた。水温躍層では、表層混合層に比べると、流速は遅いものの西向きの流れが安定して存在する (Schabetsberger et al. 2016)。また、数値シミュレーションを用いた数値実験によって、浅い水深に分布する個体ほど、複雑な流動環境を経験し、赤道海流域に長期間滞留することが報告されている (Hsu et al. 2017)。このことから、水深 70–100 m に分布する個体は、より効率的に、北赤道海流を西方へと輸送されると考えられる。実際に、成育場についてみると、ヘラアナゴ科を除いて、水深躍層上部で高密度分布した分類群は、降河回遊性ウナギ類、海洋回遊性ウナギ類、沿岸性ウナギ類であり、これらは東アジアや台湾、フィリピンをはじめとした北赤道海流域西方の沿岸域を主要な成育場とすると考えられる。一方で、ゴテンアナゴ属を除いて、表層混合層で高密度に分布した分類群は外洋域を成育場とする外洋中深層性ウナギ類のものであった。これらのことから、例外はあるものの、北赤道海流表層域におけるレプトセファルスの鉛直分布は成育場を沿岸と外洋にもつ分類群の間で異なることが明らかになった。以上から、ウナギ目レプトセファルスの外洋域における鉛直分布は水平輸送において重要な役割を担っていると考えられた。また、種によって鉛直分布が異なる要因の一つとして摂餌水深の違いが指摘されており (Miyazaki et al. 2011)、分類群ごとの摂餌水深に関しては第 4 章で記述する。

ニホンウナギのレプトセファルスでは黒潮への乗り換えのために成長に伴って分布水深を浅化させることが知られており (Otake et al. 1998)、本調査海域の西側 (北緯 19.0°、東経 129.5° 付近) では、全長 40 mm 程度の個体が水深 50 m 以浅で多く採集されている (Kajihara et al. 1988)。本研究において水深帯間のニホンウナギの全長組成に大きな差異は認められなかったことから、本種の分布水深の変化には成長以外の要因も関係している可能性が考えられる。しかしながら、本研究ではニホンウナギの採集個体数が比較的少ないことや Kajihara et al. (1988) の調査対象海域を調査できていないことから、本種の分布水深の変化を詳細に理解するためには、本調査海域よりも西側の海域も含めた広範囲な海域での調査が必要である。

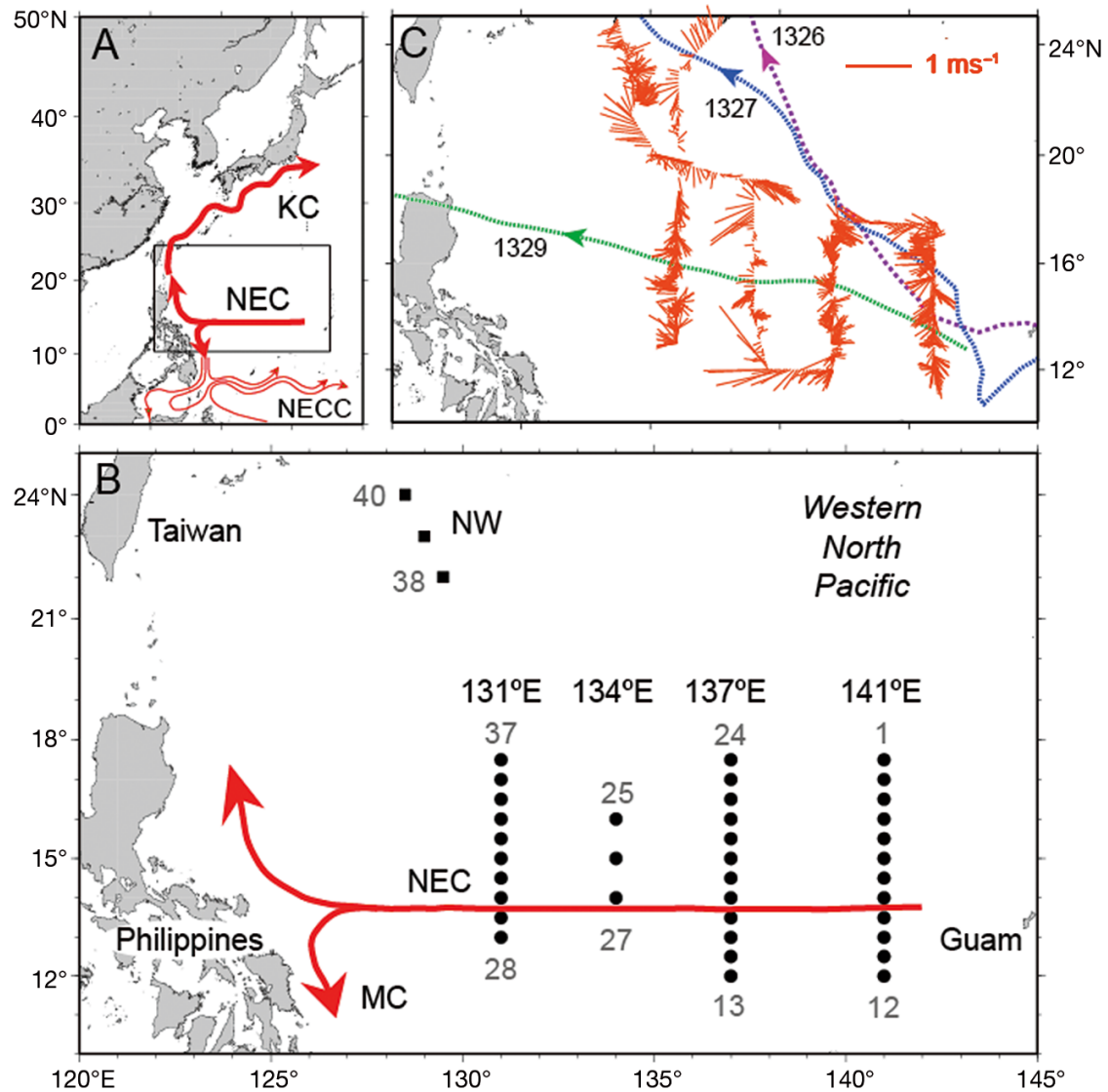


Fig. 2-1 (A) Location of the study area (black rectangle) in the western North Pacific, (B) Isaacs-Kidd Midwater Trawl sampling stations during the R/V 'Hakuho Maru' KH-13-6 cruise in the North Equatorial Current (NEC) and 3 stations to the North West (NW) area in October and November 2013, and (C) the acoustic Doppler current profiler current vectors that were measured at 42 m depth during the cruise. The tracks of 3 typhoons that crossed the study area, typhoons 1326 (crossed 141°E on 11 October 2013), 1327 (crossed 141°E on 19 October 2013), and 1329 (crossed 141°E on 28 October, 137°E on 28 October, 134°E on 29 October, 131°E on 30 October 2013), are shown in (C) (storm track data were obtained from Japan Meteorological Agency). General patterns of major ocean currents are shown for the Mindanao Current (MC), North Equatorial Counter-Current (NECC), and Kuroshio Current (KC), but the NEC flows through a wider zone of latitude (~8° to 18°N) than shown by the arrow.

Table 2-1 Details of the sampling in the North Equatorial Current region and the North West area during the KH-13-6 cruise.

Region	Start time	Finish time	Latitude (N)	Depth range (m)
North Equatorial Current region	131°E transect line	18 November 2013	13.0°–17.5°	4722–7240
	134°E transect line	05 November 2013	14.0°–16.0°	4757–5394
	137°E transect line	29 October 2013	12.0°–17.5°	4454–5565
	141°E transect line	22 October 2013	12.0°–17.5°	3191–4909
North West area	09 November 2013	11 November 2013	22.0°–24.0°	4498–5789

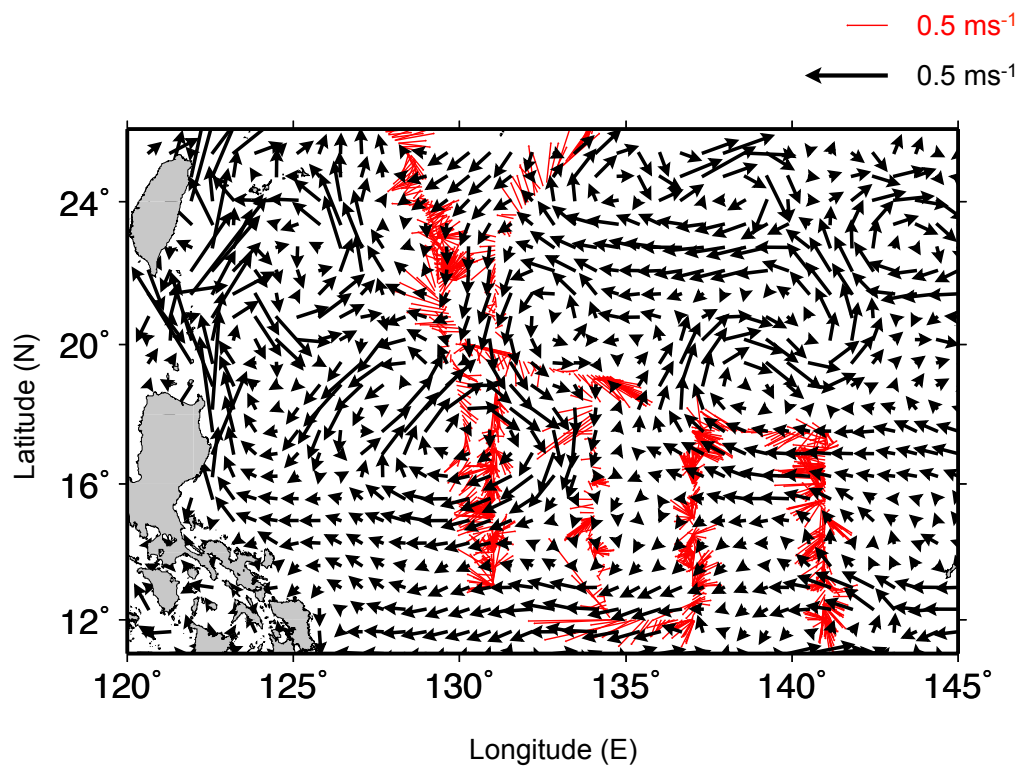


Fig. 2-2 Averaged velocity fields in the study area during the KH-13-6 cruise in 2013. Black arrows indicate the flow velocity and direction at 50 m depth of FRA-JCOPE2.1 reanalysis data. Red bars indicate the velocity and direction at 42 m depth measured by acoustic Doppler current profiler during the KH-13-6 cruise.

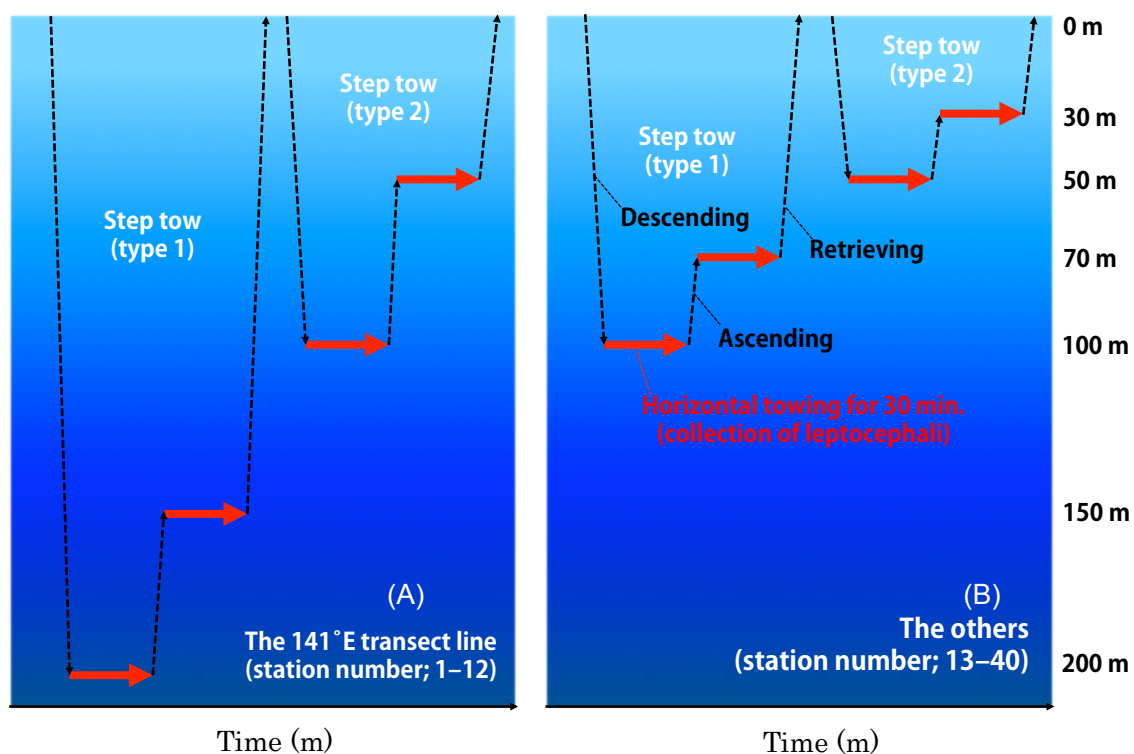


Fig. 2-3 Sampling schemes of the step tows using the Isaacs-Kidd Midwater Trawl (A) along the 141°E transect line and (B) along the other transect lines and in the northwest area during the KH-13-6 cruise. Red arrows show the towing at the target depths for collection of zooplankton such as leptocephali. Broken lines show the descending, ascending, or retrieving of the Isaacs-Kidd Midwater Trawl during the KH-13-6 sampling survey. The step tows of the type 1 indicate the investigation in the deeper depth layer compared to those of the step tows of the type 2 during the KH-13-6 sampling survey.

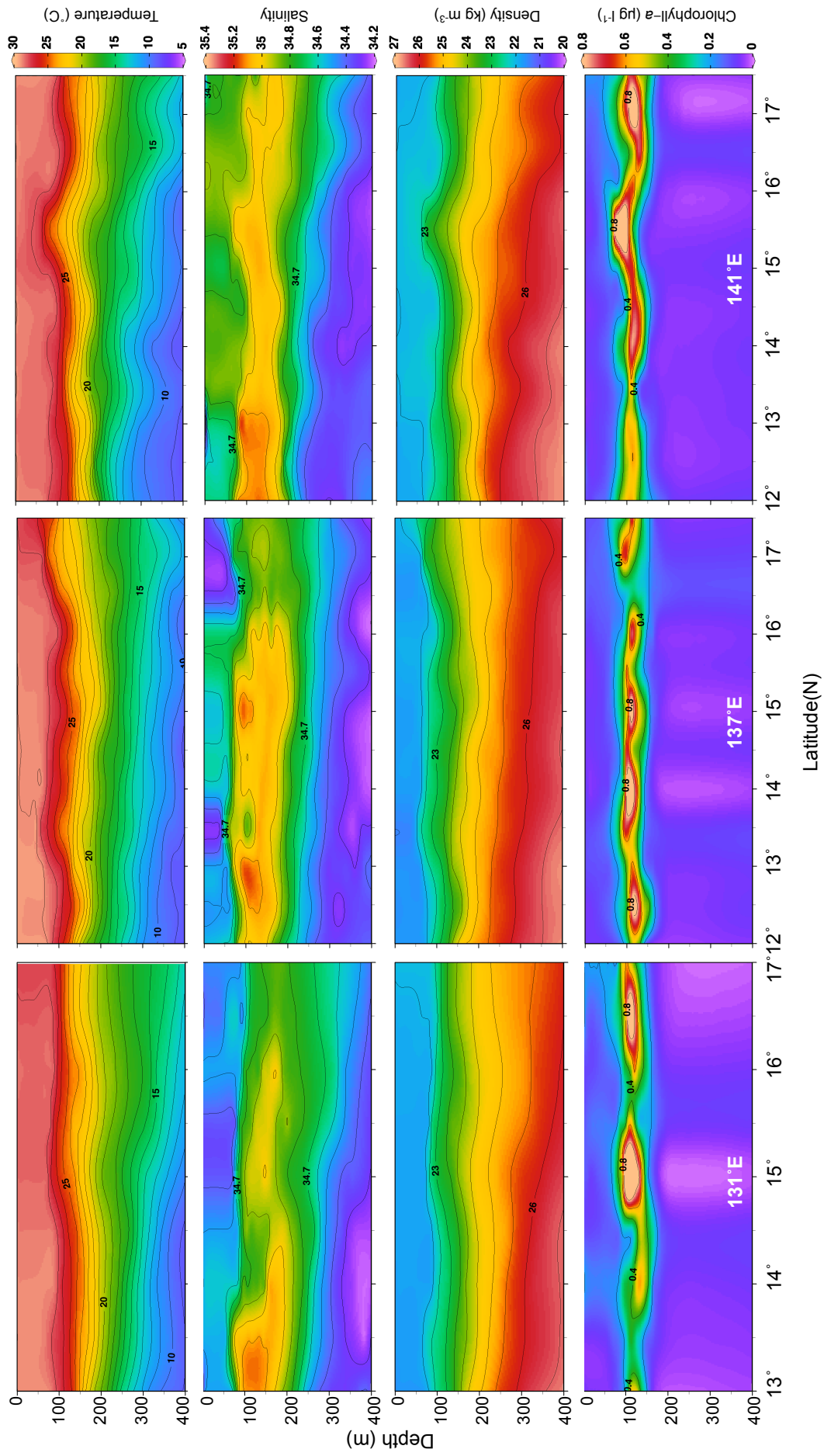


Fig. 2-4 Vertical profiles of temperature, salinity, density, and chlorophyll-*a* concentration in the upper 400 m depth of the 3 major transects of the sampling survey in the North Equatorial Current region during the KH-13-6 cruise.



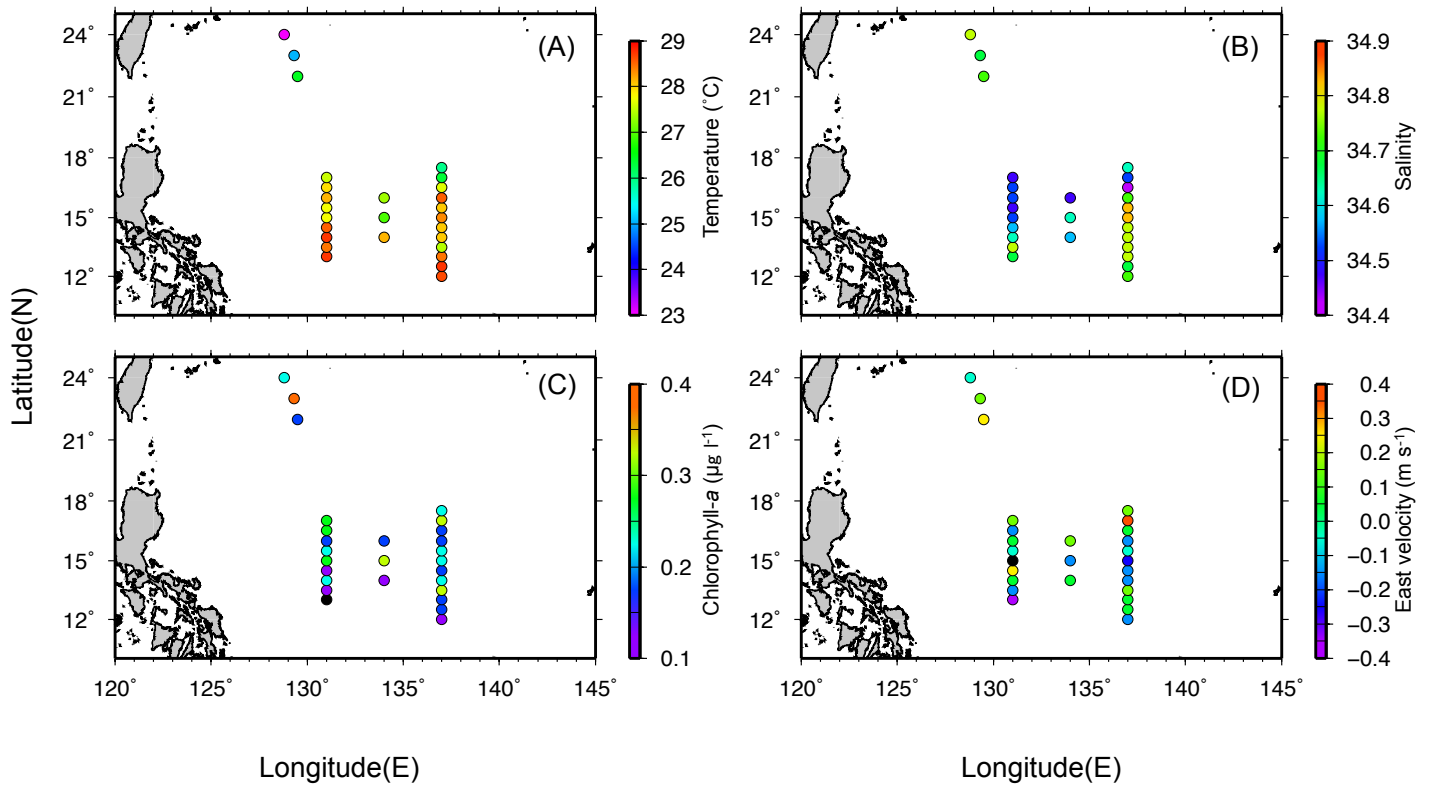


Fig. 2-5 Horizontal plots of (A) temperature, (B) salinity, and (C) chlorophyll-*a* concentration averaged by the target depths (30, 50, 70, and 100 m depths) and (D) east velocity at 42 m depth measured by the acoustic Doppler current profiler in the study area during the KH-13-6 cruise.

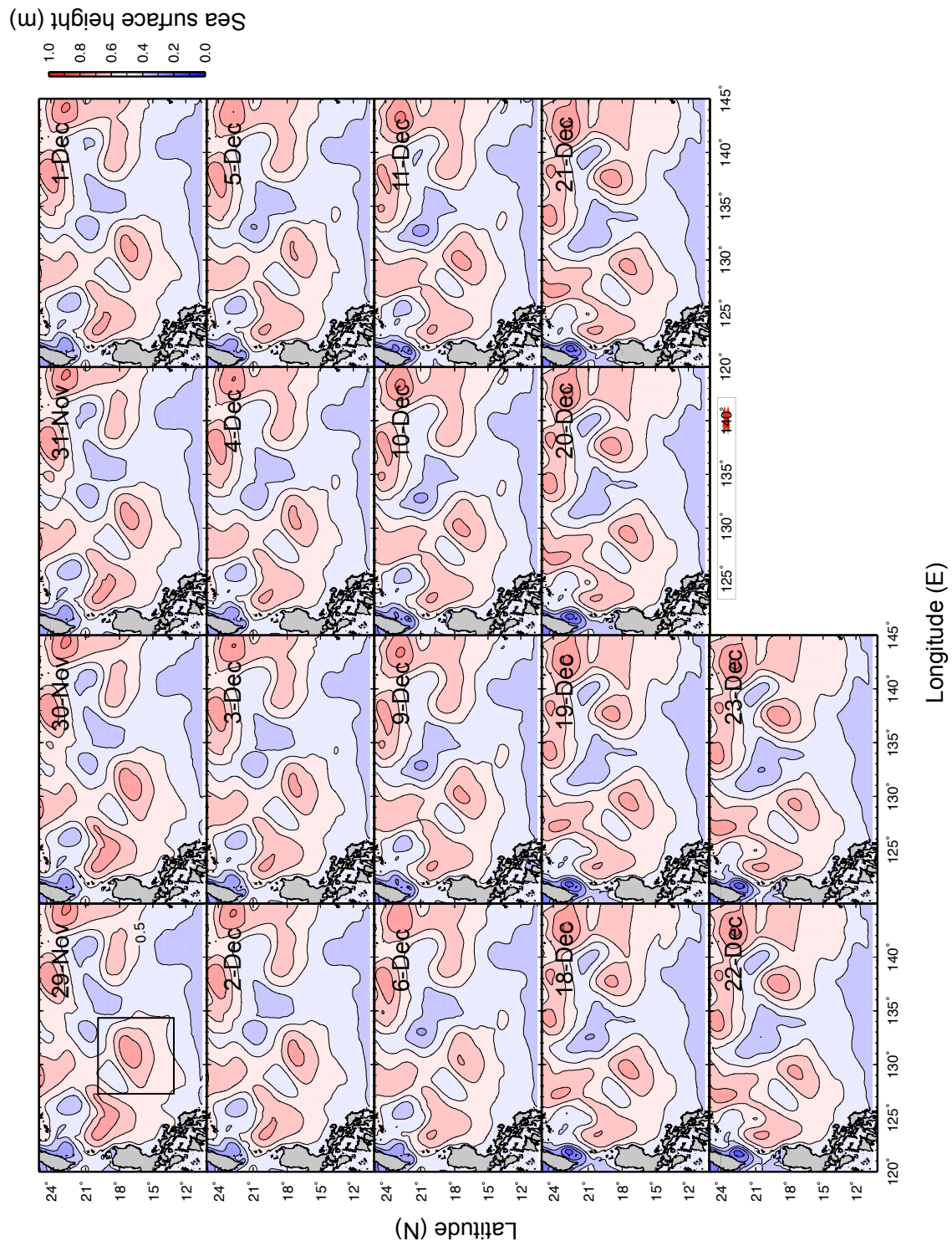


Fig. 2-6 Daily mean sea surface height of FRA-JCOPE2.1 reanalysis data in each sampling day in the study area during the KH-13-6 cruise. Sea surface height are at 0.1 m increments. Square indicates the location of the anticyclonic eddy formed in the northwest of the North Equatorial Current on 29 November 2013.

Table 2-2 Number of individuals (n), relative abundance (%), and total length (TL) range of leptocephali collected at stations along each transect and the NorthWest (NW) area during the KH-13-6 sampling survey. Taxa are characterized by their adult life histories based on the habitats as catadromous (CT), migratory marine eel (MM), shelf (SH), slope (SL), or ocean (OC).

Taxon	Life history	NW Area		131°E		North Equatorial Current		134°E		137°E		141°E		Total		TL range (mm)
		n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	
Anguillidae (≥3 species, n = 66)																
Anguilla japonica	CT	4	3.0	4	0.8	1	0.5	3	1.0	1	0.5	13	0.9	26.3–56.9		
Anguilla marmorata	CT			9	1.8			14	4.5			23	1.7	13.0–45.0		
Anguilla marmorata/luzonensis	CT							27	8.6			27	2.0	8.8–15.3		
Anguilla bicolor pacifica	CT							1	0.3			1	0.1	48.5		
Anguilla spp. (unidentified)	CT							1	0.3	1	0.5	2	0.1	5.8–9.3		
Chlopsidae (8 species, n = 63)																
Chlopsis	SH	1	0.7	4	0.8	3	1.4	3	1.0			11	0.8	37.5–56.4		
Kaupichthys	SH	2	1.5	16	3.1	5	2.4	1	0.3	4	2.0	28	2.0	15.4–76.0		
Robinsia	SH	2	1.5	1	0.2	2	0.9	1	0.3	4	2.0	10	0.7	19.6–97.0		
Chlopsidae spp. (unidentified)	SH	4	3.0	6	1.2	2	0.9			2	1.0	14	1.0	38.5–71.2		
Congridae (12 species, n = 535)																
Ariosoma sp. 3	SH			1	0.2			1	0.3			2	0.1	171.0–218.0		
Ariosoma sp. 4	SH	4	3.0	4	0.8	14	6.6	5	1.6	2	1.0	29	2.1	63.0–176.0		
Ariosoma sp. 5	SH	1	0.7	30	5.9	45	21.3	15	4.8	1	0.5	92	6.7	82.0–193.0		
Ariosoma sp. 6	SH	13	9.6	12	2.3	14	6.6	10	3.2			49	3.6	78.0–301.5		
Ariosoma majus (sp. 7)	SH	10	7.4	7	1.4	4	1.9	5	1.6	6	3.0	32	2.3	68.5–312.0		
Ariosoma spp. (unidentified)	SH	3	2.2	3	0.6	2	0.9	3	1.0			11	0.8	84.0–127.0		
Conger	MM	3	2.2	210	41.1	24	11.4	14	4.5	2	1.0	253	18.4	8.8–67.0		
Gnathophis	SH	33	24.4	24	4.7					2	1.0	59	4.3	21.8–75.6		
Gorgasia	SH			1	0.2	1	0.5					2	0.1	26.8–31.7		
Heteroconger	SH					1	0.5					1	0.1	87.6		
Congridae spp. (unidentified)		2	1.5			1	0.5	2	0.6			5	0.4	79.9–88.0		
Derichthyidae (2 species, n = 29)																
Derichthys	OC			4	0.8	6	2.8	6	1.9	3	1.5	19	1.4	9.2–38.0		
Nessorhamphus	OC							1	0.3	4	2.0	5	0.4	20.0–82.3		
Derichthyidae spp. (unidentified)	OC							5	1.6			5	0.4	12.2–15.4		
Moringuidae (1 species, n = 2)																
Moringua sp. (unidentified)	SH			2	0.4							2	0.1	41.4–45.7		
Muraenidae (≥ 31 species, n = 94)																
Uropterygiinae	SH	2	1.5	6	1.2	3	1.4	4	1.3	2	1.0	17	1.2	25.9–81.5		
Muraeninae	SH	11	8.1	40	7.8	11	5.2	5	1.6	10	5.0	77	5.6	30.3–75.0		
Nemichthyidae (3 species, n =85)																
Avocettina	OC	2	1.5	1	0.2	7	3.3	3	1.0	4	2.0	17	1.2	7.0–113.5		
Nemichthys	OC	23	17.0	22	4.3	10	4.7	8	2.6	5	2.5	68	5.0	8.2–151.5		
Nettastomatidae (1 species, n = 1)																
Saurenhelys sp. (unidentified)	SL	1	0.7									1	0.1			
Ophichthidae (2 species, n = 9)																
Neenchelys	SH			1	0.2	1	0.5					2	0.1	70.0–71.7		
Myrophinae sp. (unidentified)	SH	5	3.7	2	0.4							7	0.5	51.0–60.3		
Sacopharngidae (1 species, n = 1)																
Sacopharngidae sp. (unidentified)	OC									1	0.5	1	0.1	8.6		
Serrivomeridae (≥ 1 species, n = 465)																
Serrivomeridae spp. (unidentified)	OC	7	5.2	101	19.8	53	25.1	171	54.6	133	65.8	465	33.9	6.0–85		
Synphobranchidae (1 species, n = 1)																
Ilyophinae sp. (unidentified)	SL	1	0.7									1	0.1	116.8		
Unidentified/preleptocephali																
		1	0.7			1	0.5	4	1.3	15	7.4	21	1.5			
Total leptocephali		135		511		211		313		202		1372				
Shelf taxa total		91	67.4	160	31.3	108	51.2	53	16.9	33	16.3	445	32.4			
Slope taxa total		2	1.5	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	2	0.1			
Oceanic taxa total		32	23.7	128	25.0	76	36.0	194	62.0	150	74.3	580	42.3			
Catadr./ migr. marine taxa total		7	5.2	223	43.6	25	11.8	60	19.2	4	2.0	319	23.3			
Number of taxa		29		45		26		22		26		66				
H' (Shannon-Weiner's H')		3.95		3.26		3.47		2.39		1.99						
Number of stations		3		10		3		12		12		40				

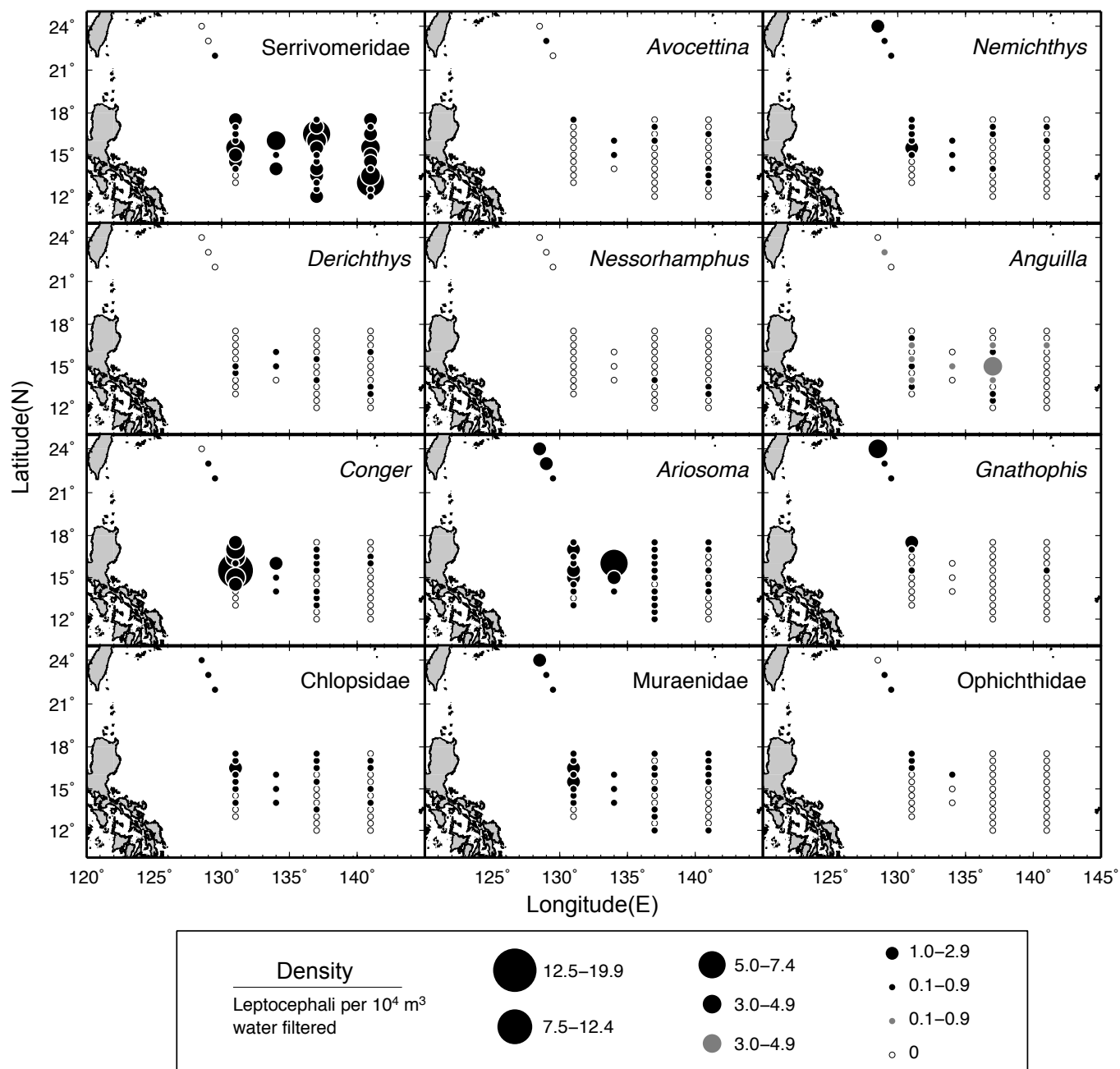


Fig. 2-7 Densities of the main taxa of leptocephali collected at the stations during the KH-13-6 sampling survey. Gray colors indicate the stations where *Anguilla japonica* leptocephali were collected during the KH-13-6 sampling surveys.

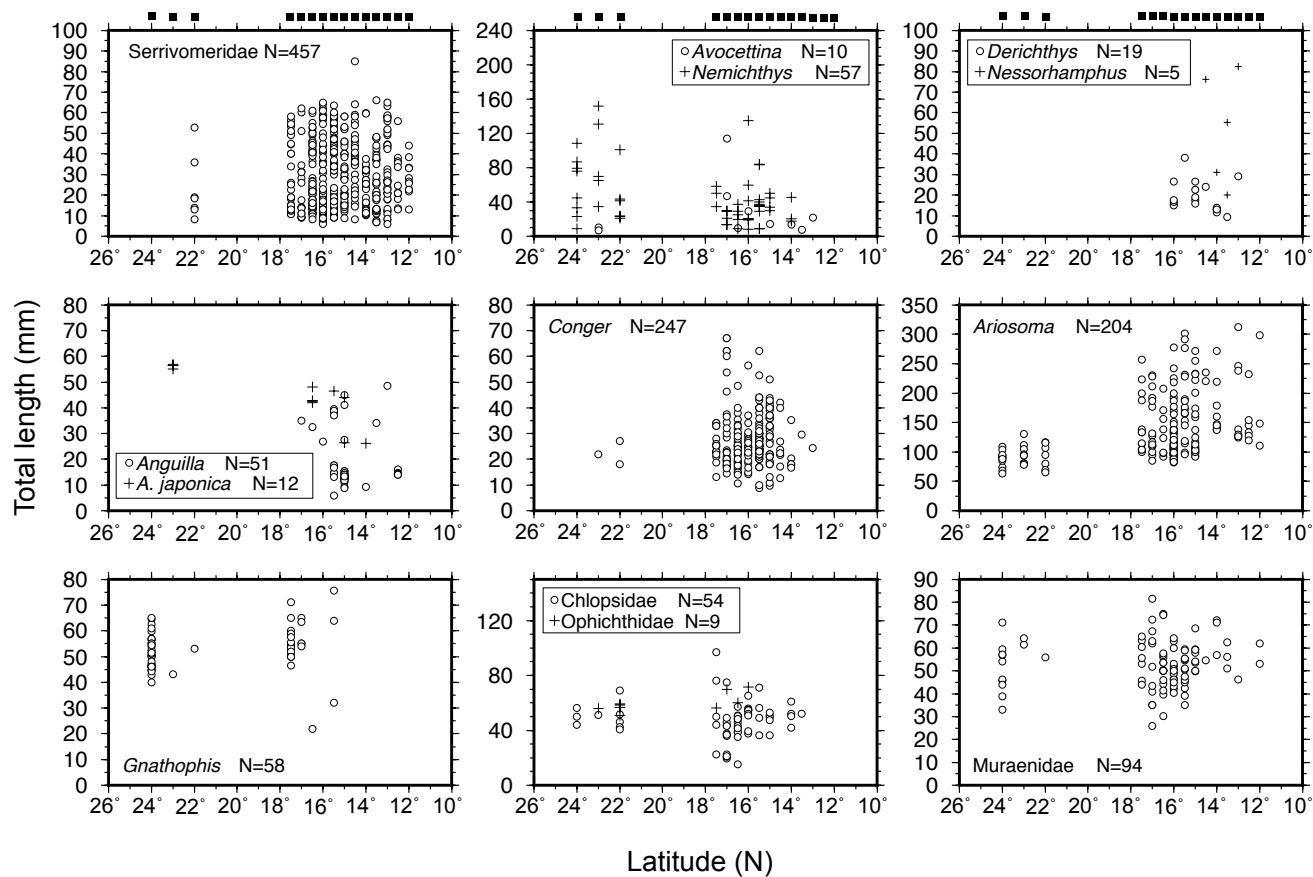


Fig. 2-8 Total length of individual leptocephali of main taxa collected at each latitude during the KH-13-6 sampling survey. Black squares at the top of the panels show latitudes where stations were located in the North Equatorial Current transects of the northwest area.

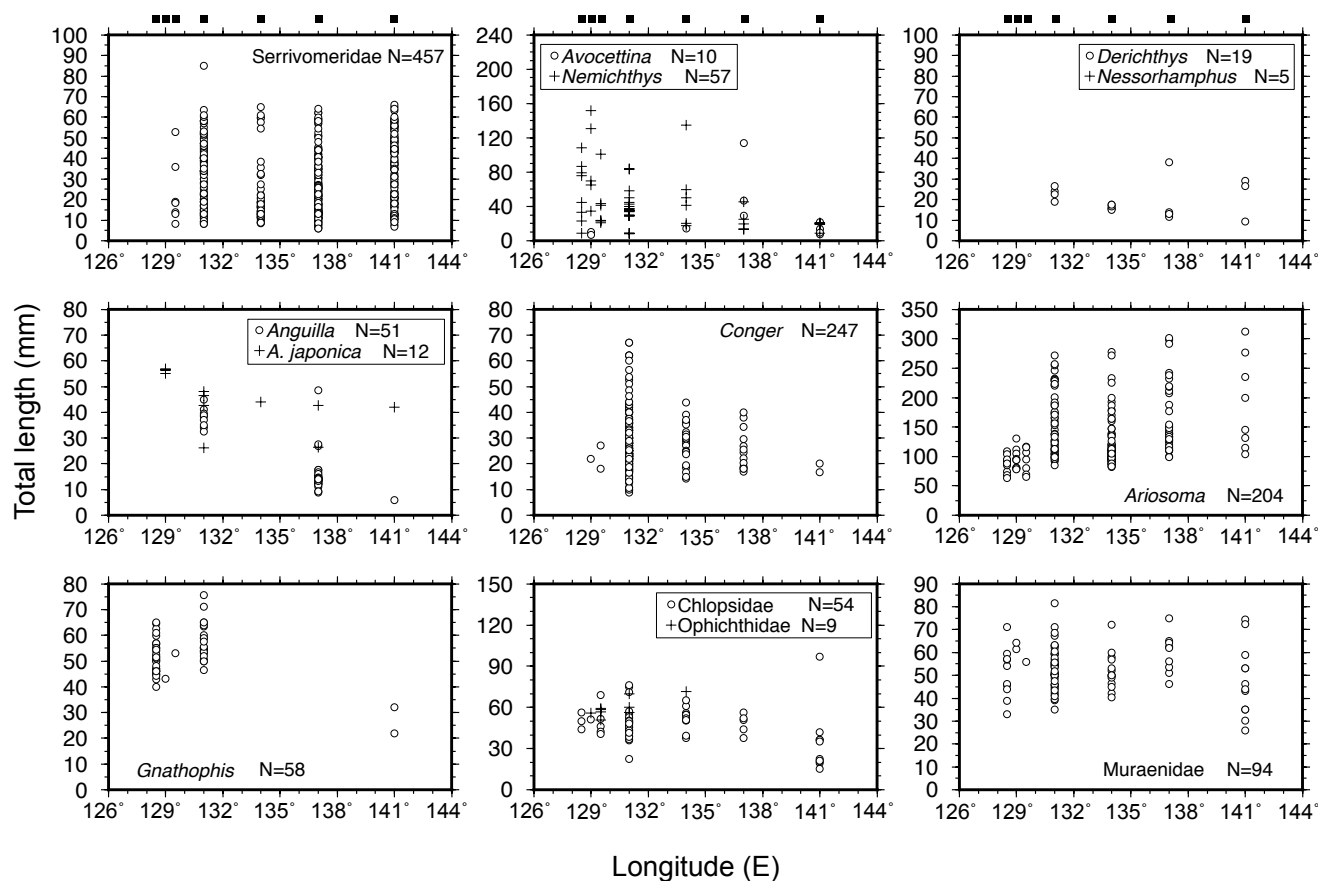


Fig. 2-9 Total length of individual leptocephali of main taxa collected at each longitude during the KH-13-6 sampling survey. Black squares at the top of panels show longitudes where stations were located in the northwest area or in the 4 transects across the North Equatorial Current.

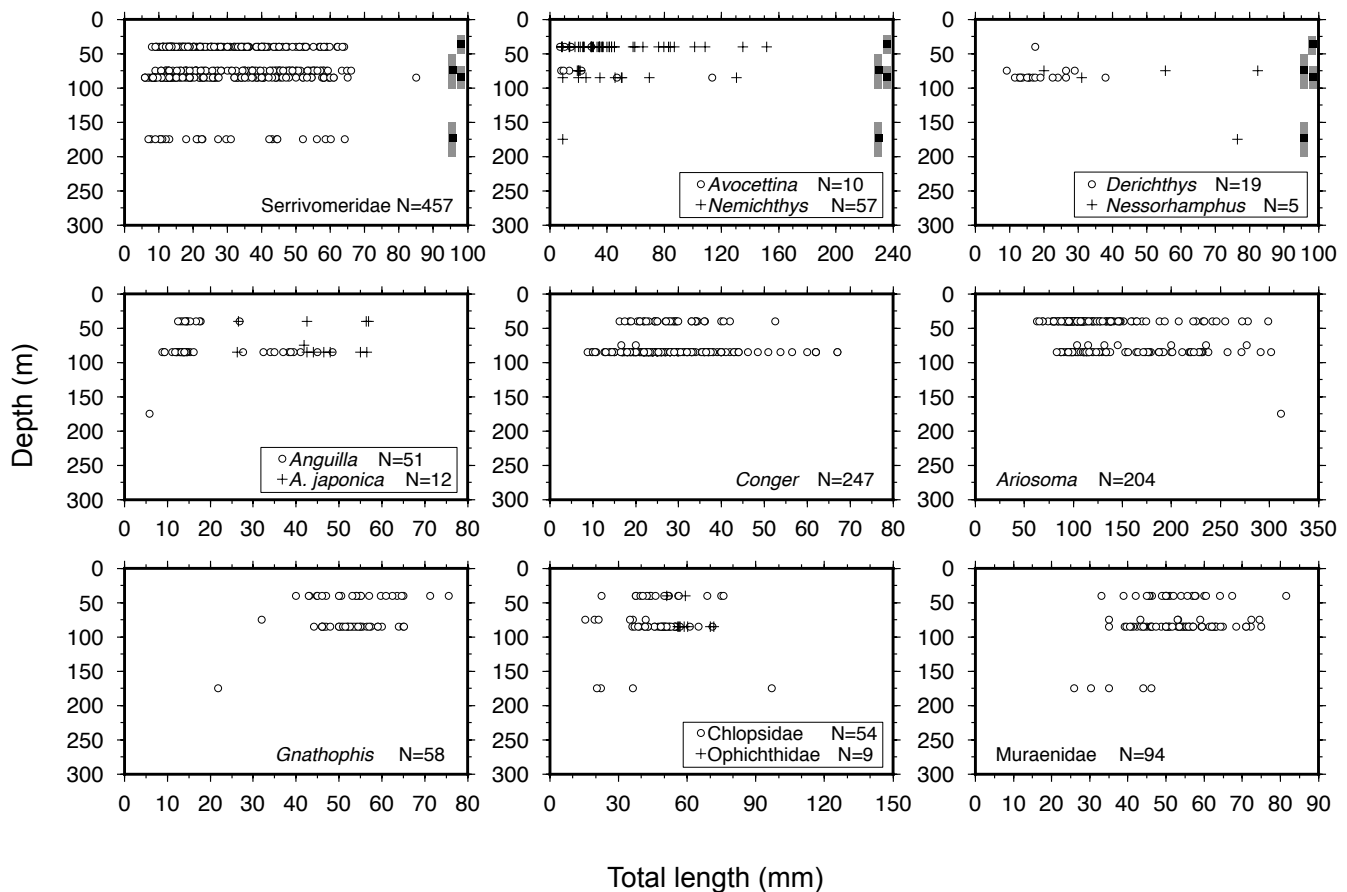


Fig. 2-10 Sizes of individual leptocephali collected at each depth range plotted at the average depth of each type of Isaacs-Kidd Midwater Trawl deployment during the KH-13-6 sampling survey. Gray bars in the upper right of top panels show ranges of depths of each type of deployment, and black squares show average depths where data are plotted.

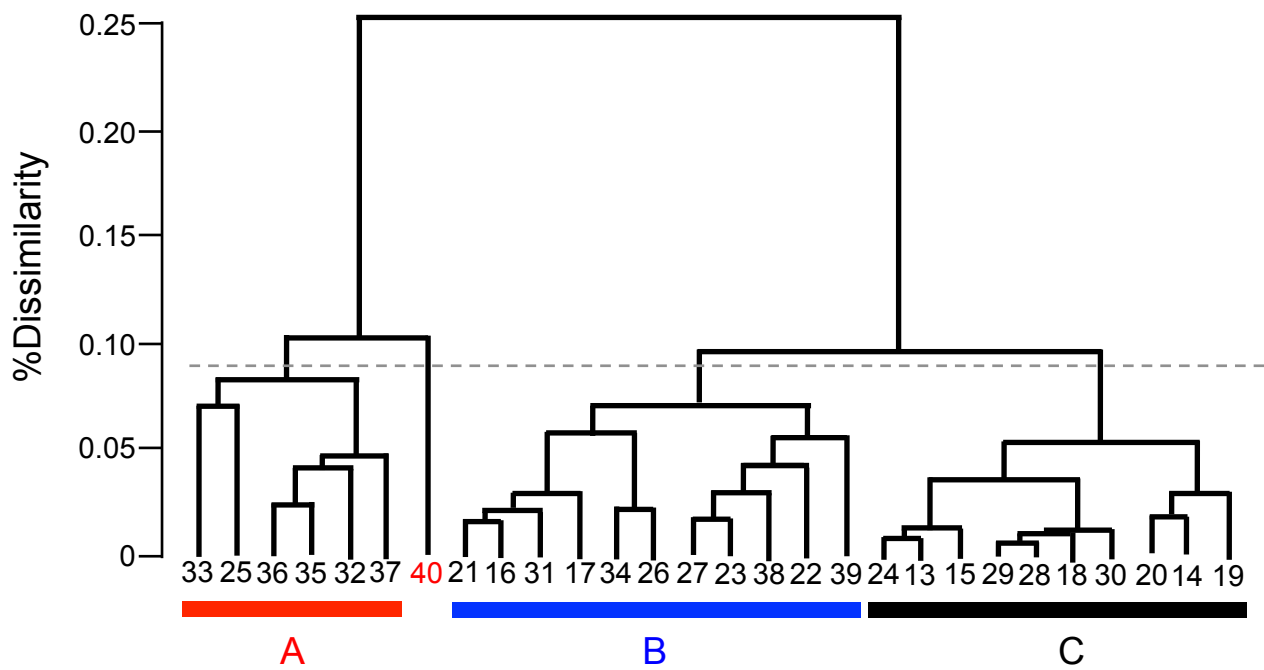


Fig. 2-11 Results of the cluster analysis of 16 taxa of leptocephali, with the 3 main cluster groups of stations labeled in the dendrogram. The numbers show the station numbers of the KH-13-6 sampling survey as shown in Figure 2-1.



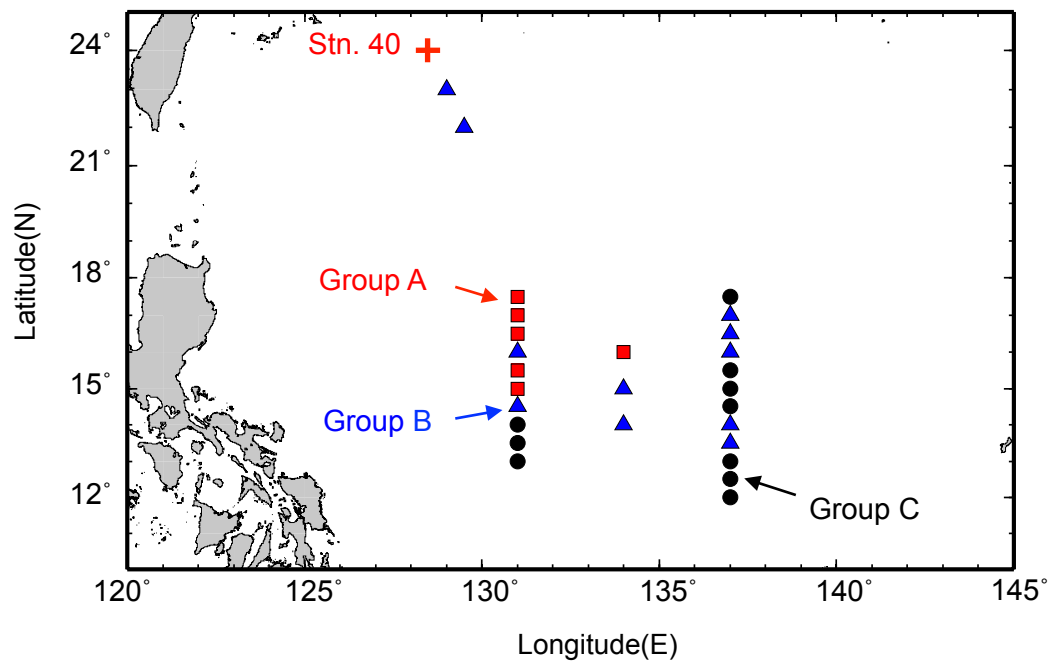


Fig. 2-12 Locations of the cluster groups obtained from the cluster analysis (see Fig. 2-11). Circles, triangles, and squares show the stations in the cluster group A, B, and C, respectively. Cross shows the location of the station 40.

Table 2-3 Results of permutational multivariate analysis of variance using the densities of leptocephali of 16 main taxa at each station during the KH-13-6 sampling survey.

Assemblage	Pseudo- <i>F</i>	<i>p</i> value
Group A - Group B	7.8	<0.01
Group A - Group C	19.6	<0.01
Group B - Group C	6.2	<0.01

Table 2-4 Number of individuals and relative abundance of leptocephali of 16 taxa in each cluster group.

Family	Taxon	Group A		Group B		Group C		Stn. 40	
		n	% of total	n	% of total	n	% of total	n	% of total
Anguillidae	<i>Anguilla japonica</i>	3	0.5	7	2.0	2	1.5		
	<i>Anguilla marmorata</i>	8	1.4	1	0.3	41	31.3		
Chlopsidae Congridae	<i>Ariosoma</i> sp. 4	34	5.8	13	3.7	3	2.3	3	4.5
	<i>Ariosoma</i> sp. 5	14	2.4	10	2.9	2	1.5	1	1.5
	<i>Ariosoma</i> sp. 6	58	9.9	20	5.7	13	9.9		
	<i>Ariosoma majus</i>	20	3.4	21	6.0	6	4.6	2	3.0
	<i>Conger</i>	9	1.5	6	1.7	3	2.3	8	11.9
		212	36.3	37	10.6	2	1.5		
Derichthyidae	<i>Gnathophis</i>	24	4.1	2	0.6			31	46.3
	<i>Derichthys</i>	7	1.2	8	2.3	1	0.8		
	<i>Nessorhamphus</i>			1	0.3		0.0		
Muraenidae		50	8.6	17	4.9	5	3.8	10	14.9
Nemichthyidae	<i>Avocettina</i>	2	0.3	11	3.1	2	1.5		0.0
	<i>Nemichthys</i>	24	4.1	27	7.7			12	17.9
Ophichthidae		4	0.7	5	1.4				
Serrivomeridae		115	19.7	164	46.9	53	40.5		
Total no. ind.		584		350		131		67	
No. tows		6		11		10		1	
Total catch rate		10.4		3.8		1.6		8.0	

Table 2-5 Percent contributions (CTB) of 13 taxa to between-group dissimilarity between cluster groups from similarity percentage analysis. Only taxa contributing over 4% are shown.

Family	Taxon	Group A and B %CTB	Group A and C %CTB	Group B and C %CTB
Anguillidae	<i>Anguilla marmorata</i>		5.8	11.5
Chlopsidae		8.1	8.0	
Congridae	<i>Ariosoma</i> sp. 4	4.6		
	<i>Ariosoma</i> sp. 5	10.6	8.8	9.5
	<i>Ariosoma</i> sp. 6	4.6	4.6	5.0
	<i>Ariosoma majus</i>			
	<i>Conger</i>	23.7	26.8	14.2
	<i>Gnathophis</i>	6.2	5.3	
Derichthyidae	<i>Derichthys</i>			4.3
Muraenidae		9.8	10.5	5.7
Nemichthyidae	<i>Avocettina</i>			4.1
	<i>Nemichthys</i>	5.6	6.4	7.4
Serrivomeridae		12.2	12.4	25.8

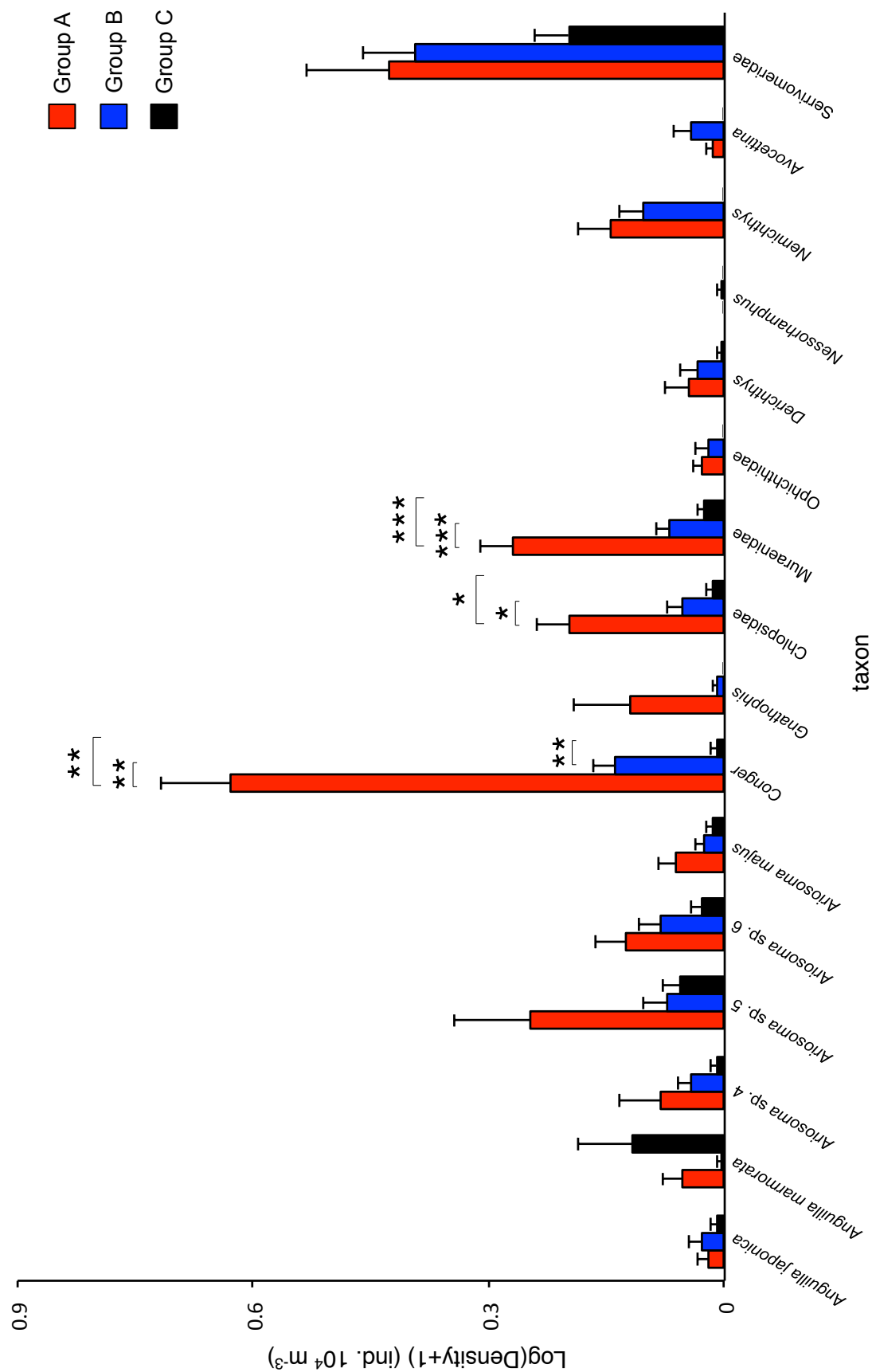


Fig. 2-13 Densities of each group among main contributed taxa collected during the KH-13-6 sampling survey. Red, blue, and black bars show the mean densities in the cluster group A, B, and C, respectively. Vertical bars indicate standard error. Asterisks indicate significant differences (Tukey Kramer test and Bonferroni test, \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ ). Zero values indicate no sample was collected.

Table 2-6 Results of pearson correlation or spearman rank correlation using densities of 16 taxa, temperature, salinity, and chlorophyll-*a* averaged by the target depths (30, 50, 70, and 100 m depths), velocity at 42 m depth, and sea surface height. Thin and Bold values indicate the pearson and spearman correlation coefficients, respectively. Asterisks indicate the significant relationships (\* $p<0.05$ , \*\* $p<0.01$ , \*\*\* $p<0.001$ )

Family	Taxon	Temperature	Salinity	Chlorophyll- <i>a</i>	velocity	Sea Surface height
Anguillidae	<i>Anguilla japonica</i>	<b>-0.12</b>	<b>-0.11</b>	<b>0.35</b>	<b>-0.17</b>	<b>0.16</b>
	<i>Anguilla marmorata</i>	<b>0.24</b>	<b>0.06</b>	<b>0.10</b>	<b>-0.43*</b>	<b>-0.16</b>
Chlopsidae		<b>-0.65***</b>	<b>-0.51**</b>	<b>0.42*</b>	<b>0.29</b>	<b>0.68***</b>
Congridae	<i>Ariosoma</i> sp. 4	<b>-0.48*</b>	<b>-0.35</b>	<b>-0.05</b>	<b>0.32</b>	<b>0.16</b>
	<i>Ariosoma</i> sp. 5	0.02	-0.41*	0.01	0.14	-0.002
	<i>Ariosoma</i> sp. 6	<b>-0.60***</b>	<b>-0.23</b>	<b>0.47*</b>	<b>0.29</b>	<b>0.50**</b>
	<i>Ariosoma majus</i>	<b>-0.28</b>	<b>-0.17</b>	<b>-0.10</b>	<b>0.18</b>	<b>0.14</b>
	<i>Conger</i>	<b>-0.29</b>	<b>-0.65***</b>	<b>0.20</b>	<b>0.22</b>	<b>0.46*</b>
Derichthyidae	<i>Gnathophis</i>	<b>-0.50**</b>	<b>-0.07</b>	<b>0.27</b>	<b>0.23</b>	<b>0.63***</b>
	<i>Derichthys</i>	<b>-0.09</b>	<b>-0.09</b>	<b>0.20</b>	<b>-0.04</b>	<b>-0.004</b>
	<i>Nessorhamphus</i>	<b>0.03</b>	<b>0.18</b>	<b>0.08</b>	<b>-0.13</b>	<b>-0.10</b>
		<b>-0.49**</b>	<b>-0.45*</b>	<b>0.34</b>	<b>0.13</b>	<b>0.72***</b>
Muraenidae		<b>-0.37</b>	<b>-0.15</b>	<b>0.38*</b>	<b>0.22</b>	<b>0.06</b>
Nemichthyidae	<i>Avocettina</i>	<b>-0.65***</b>	<b>-0.24</b>	<b>0.14</b>	<b>0.17</b>	<b>0.66***</b>
	<i>Nemichthys</i>	<b>-0.43*</b>	<b>-0.27</b>	<b>0.25</b>	<b>0.36</b>	<b>0.57*</b>
Ophichthidae		<b>0.16</b>	<b>-0.47*</b>	<b>-0.11</b>	<b>0.10</b>	<b>-0.30</b>
Serrivormeridae						

Table 2-7 Summary of the results of canonical correspondence analysis performed on the densities of 16 taxa of leptocephali. Asterisks indicate significant explanatory factors or axes (\* $p<0.05$ , \*\* $p<0.01$ , \*\*\* $p<0.005$ ).

	CCA1***	CCA2**	CCA3	CCA4
Biplot scores of environmental variables				
Salinity***	-0.91	0.28	0.27	0.10
Chlorophyll- <i>a</i>	0.18	0.43	0.27	-0.84
Velocity	-0.02	0.07	-0.91	-0.42
Sea surface height*	0.51	0.82	-0.24	0.02
Summary statistics for ordination axes				
Eigenvalues ( $\times 10^3$ )	2.28	0.90	0.34	0.09
Species-environment correlation	0.82	0.68	0.55	0.51
Cumulative percentage variance				
of species data	24.9	34.7	38.4	39.3
of species-environment relation	63.2	88.2	97.5	100.0

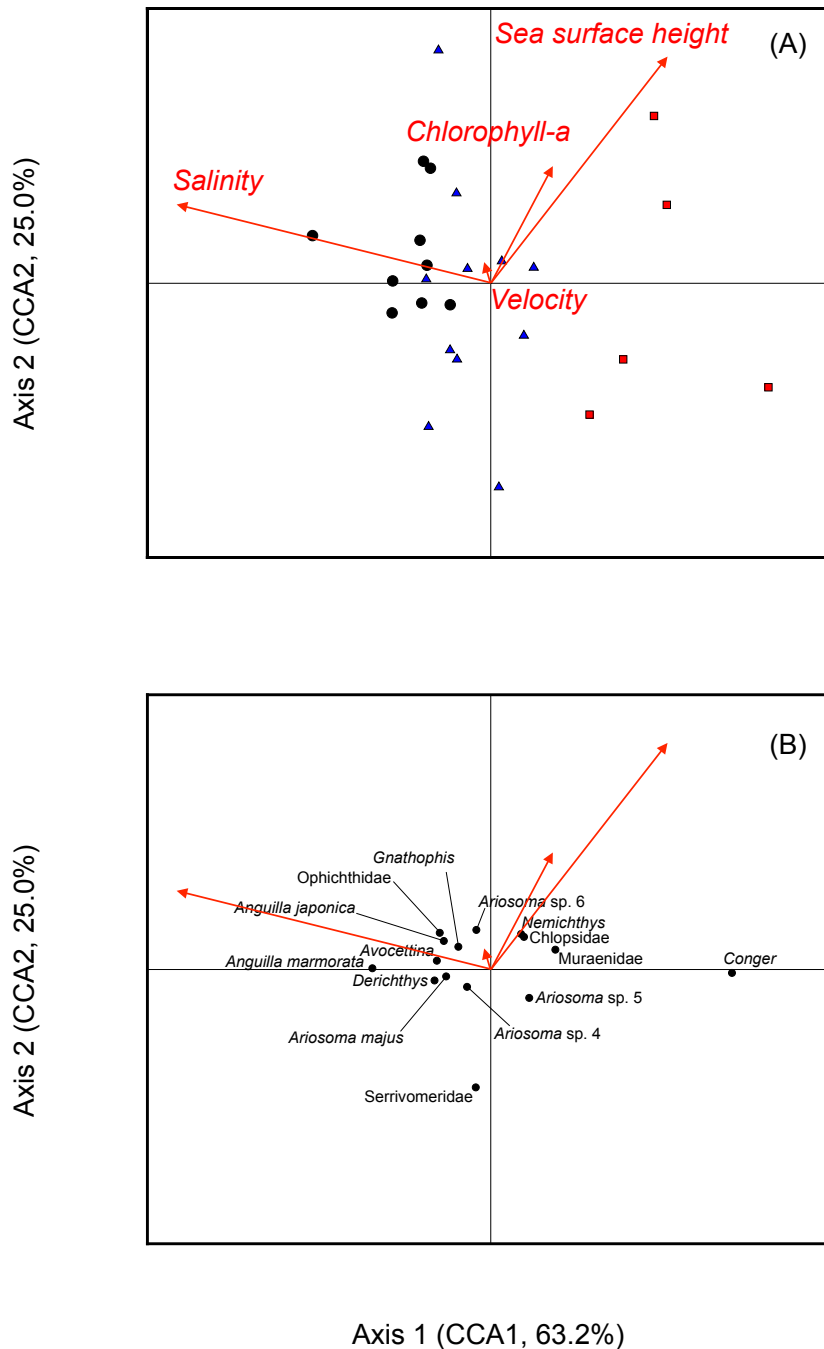


Fig. 2-14 Canonical correspondence analysis ordinations of (A) stations and (B) species of leptocephali. The lengths and directions of the arrow represent the strength and direction of the effect of the environmental variables on the ordination: for example, the plot of *Conger* on ordination indicates that their distributions are influenced negatively by the salinity contributed to CCA1 as shown in Table 2-6. Circles, triangles, and squares in (A) show the stations in the cluster group A, B, and C, respectively.



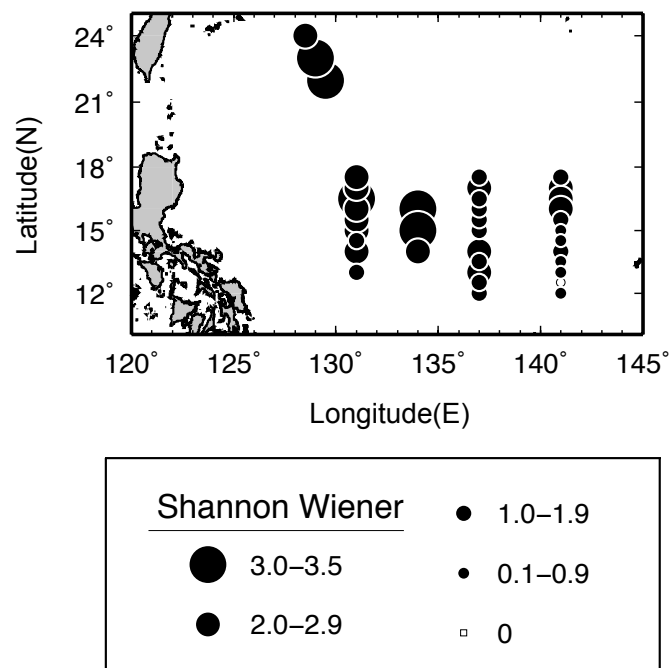


Fig. 2-15 Individual-station Shannon-Wiener species diversity index values calculated using the densities of leptocephali of each taxon collected at the stations of the KH-13-6 sampling survey.

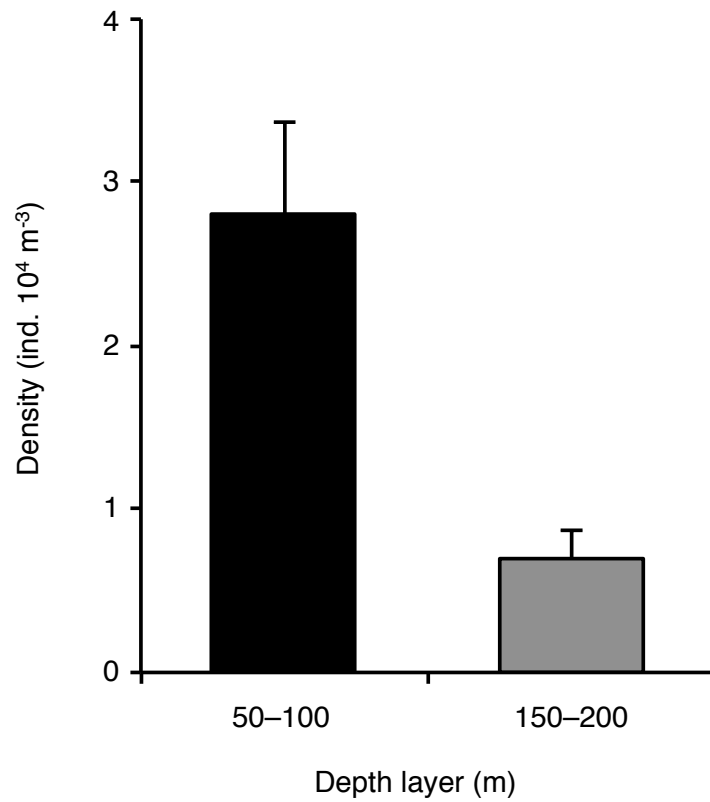


Fig. 2-16 Averaged densities of leptocephali in the Isaacs-Kidd Midwater Trawl deployments that towed horizontally at 50 and 100 m or at 150 m and 200 m along the 141°E transect line during the KH-13-6 sampling survey. Vertical bars indicate standard error.

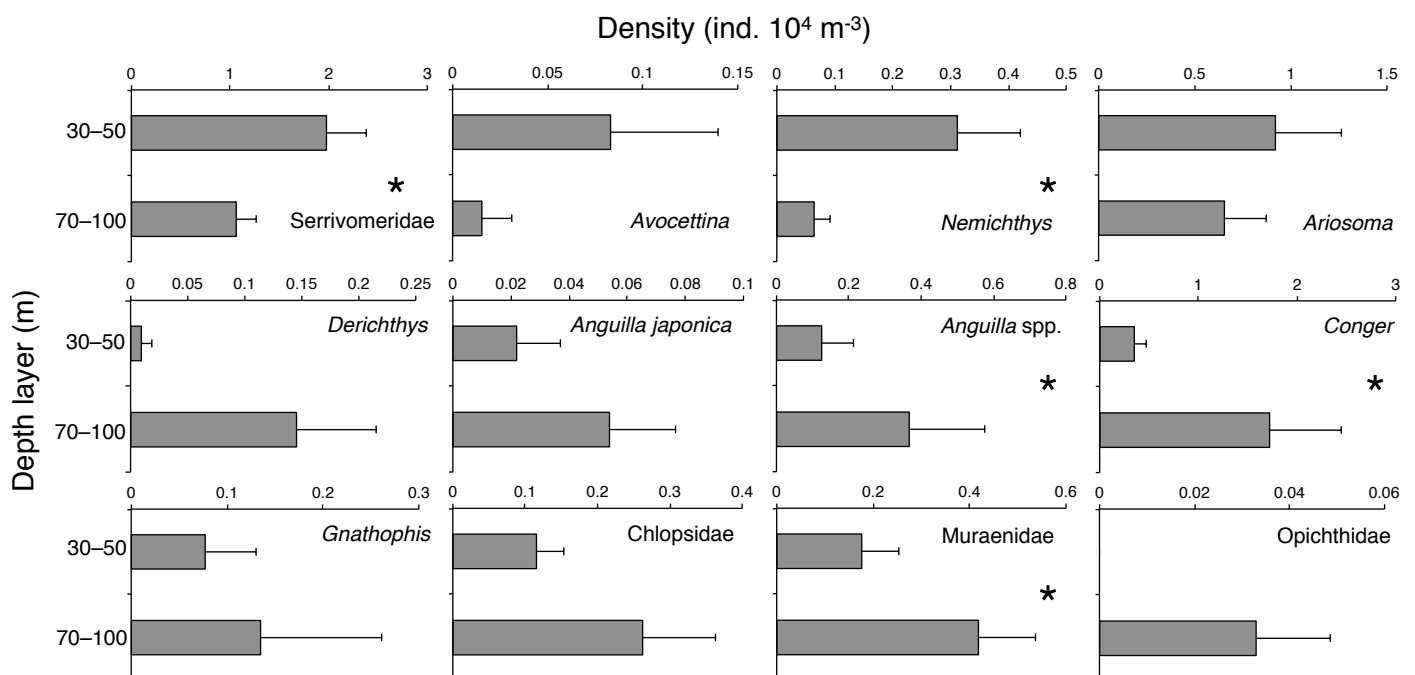


Fig. 2-17 Averaged densities of main taxa of leptocephali in the Isaacs-Kidd Midwater Trawl deployments that towed horizontally at 30 and 50 m or at 70 m and 100 m in the 3 western transects during the KH-13-6 sampling survey. Vertical bars indicate standard error. Asterisks indicate significant differences (Wilcoxon signed-rank test,  $p < 0.05$ ). Zero values indicate no sample was collected.

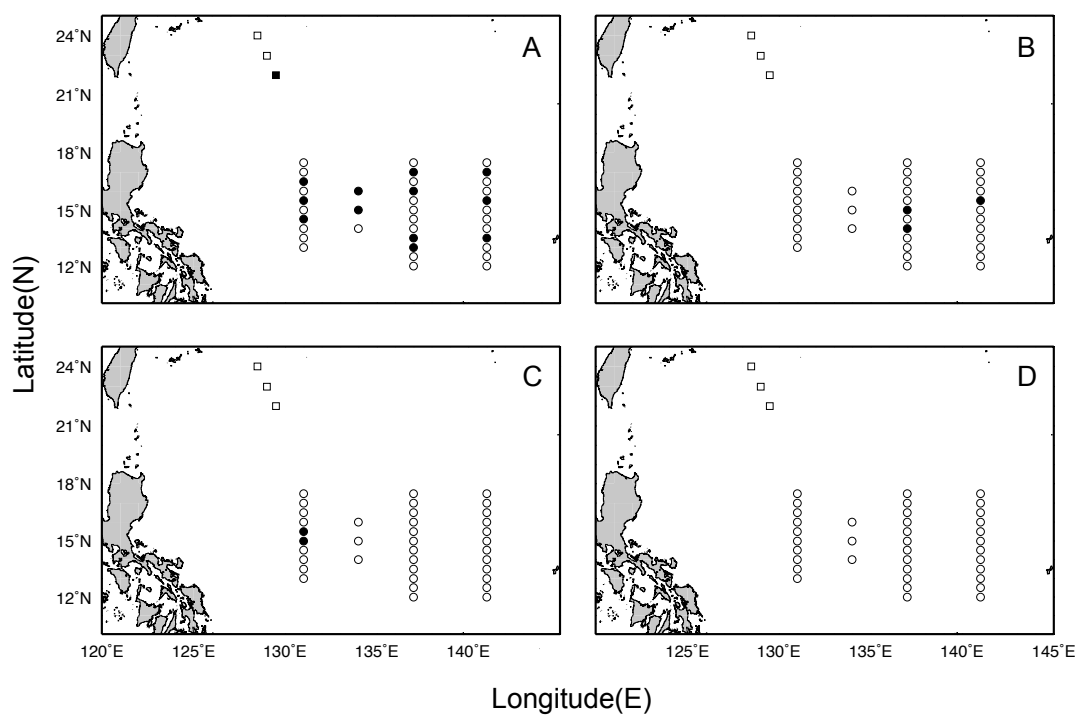


Fig. 2-18 Spawning area of (A) Serrivomeridae, (B) *Anguilla*, (C) *Conger*, and (D) shelf eels in the North Equatorial Current during the autumn. Black colors indicate the stations collected  $\leq 10$  mm TL leptocephali during the KH-13-6 cruise. White colors indicate that the small leptocephali were not collected during the KH-13-6 cruise.

### 第 3 章 レプトセファルスを取り巻く動物プランクトン群集の構造と海洋環境の関係

本博士論文の第 3 章 (pp. 51–98) は、投稿論文として、学術雑誌へ投稿予定のため、学位授与日から 5 年間インターネットでの公表をすることができません。

#### 第 4 章 北赤道海流域におけるレプトセファルスの摂餌と海洋環境の関係

本博士論文の第 4 章 (pp. 99–124) は、投稿論文として、学術雑誌へ投稿予定のため、学位授与日から 5 年間インターネットでの公表をすることができません。

## 第 5 章 総合考察

本博士論文の第 5 章（pp. 125–130）は、投稿論文として、学術雑誌へ投稿予定のため、学位授与日から 5 年間インターネットでの公表をすることができません。

## 謝辞

本研究を遂行するにあたり、東京大学大学院新領域創成科学研究科/大気海洋研究所の木村伸吾教授には、大規模な調査航海を用いた研究を行う機会と環境を与えて頂いたばかりでなく、終始にわたって御指導と御鞭撻を賜った。深く謝意を表する。東京大学大学院農学生命科学研究科の大竹二雄名誉教授、東京大学大学院新領域創成科学研究科/大気海洋研究所の白木原國雄教授、東京大学大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センターの青山潤教授、東京大学大学院新領域創成科学研究科/大気海洋研究所の小島茂明教授には、論文審査に際して、多くの貴重な御指導を賜った。ここに厚く御礼申し上げる。

東京大学大学院新領域創成科学研究科/大気海洋研究所の三宅陽一助教には、研究の初期から今日に至るまでひとかたならぬ御助力と御助言を賜った。東京大学海洋アライアンスの山本光夫特任准教授には、本研究に関して有益な助言を賜った。日本大学生物資源科学部の **Michael J. Miller** 博士には、論文作成だけでなく、レプトセファルスの種同定に対する手ほどき、レプトセファルスの生態、本研究の結果について有益な御助言を賜った。心より御礼申し上げる。

東京大学大気海洋研究所の竹茂愛吾博士（現 水産研究・教育機構国際水産資源研究所）、同所の板倉光博士（現 神戸大学大学院理学研究科）には、本研究を進めるにあたり、多大なる御助力と有益な御助言を賜った。ここに厚く御礼申し上げる。

北赤道海流域における研究航海では、東京大学大学院農学生命科学研究科の黒木真理助教、長崎大学水産学部の銭本慧博士（現 合同会社フラットアワー）、台湾大学の **Yu-San Han** 教授にひとかたならぬ御協力を頂いた。同海域における生物調査、仔魚の選出、海洋物理観測には、東京大学大気海洋研究所の石垣秀雄氏、竹内誠氏、戸田亮二博士、海洋研究開発機構学術研究船白鳳丸の乗組員の方々、同乗研究者の方々から御協力頂くことで可能となった。心より御礼申し上げる。

魚類稚魚の種の同定においては、神奈川県生命の星・地球博物館の瀬能宏博士に貴重なお時間を割いて御指導頂いた。安定同位体比分析では、東京大学大学院理学系研究科の宮島利宏助教、東京大学大気海洋研究所の早乙女伸枝氏に御指導頂いた。ここに深く感謝の意を表する。

東京大学大気海洋研究所生物海洋学分野において、牧原渉氏（現 日本放送協会）には、本研究の無脊椎動物プランクトンの種同定において御協力頂いた。同分野の今井和子氏（現 株式会社PSC）、甲斐野翼氏（現 東日本高速道路株式会社）、**Yin Shengle** 氏、千葉剣之介氏（現 東京電力）には、調査においてひとかたならぬ御協力を頂いた。同分野の山口聖氏（現 佐賀県有明水産振興センター）ならびに諸先輩、後輩には、研究の様々な点に貴重な御指摘を頂くとともに、研究生活において数多くの御支援を頂いた。厚く御礼申し上げる。

最後に、長い学究生活を暖かく見守ってくれた両親に深く感謝する。



## 引用文献

- Abell J, Emerson S, Renaud P (2000) Distributions of TOP, TON and TOC in the North Pacific Subtropical Gyre: implications for nutrient supply in the surface ocean and remineralization in the upper thermocline. *J Mar Res* 58:203–222
- Alemaný F, Deudero S, Morales-Nin B, López-Jurado JL, Jansà J, Palmer M, Palomera I (2006) Influence of physical environmental factors on the composition and horizontal distribution of summer larval fish assemblages off Mallorca island (Balearic archipelago, western Mediterranean). *J Plankton Res* 28:473–487
- Altabet MA (1988) Variations in nitrogen isotopic composition between sinking and suspended particles: implications for nitrogen cycling and particle transformation in the open ocean. *Deep-Sea Res A, Oceanogr Res Pap* 35:535–554
- Andersen N, Nielsen T, Jakobsen H, Munk P, Riemann L (2011) Distribution and production of plankton communities in the subtropical convergence zone of the Sargasso Sea. II. Protozooplankton and copepods. *Mar Ecol Prog Ser* 426:71–86
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol*:32–46
- Anibaldi A, Franciosi CB, Massari F, Tinti F, Piccinetti C, Riccioni G (2016) Morphology and species composition of southern adriatic sea leptocephali evaluated using DNA barcoding. *PLoS One* 11:1–18
- Aoyama J, Watanabe S, Miller MJ, Mochioka N, Otake T, Yoshinaga T, Tsukamoto K (2014) Spawning sites of the Japanese eel in relation to oceanographic structure and the West Mariana Ridge. *PLoS One* 9:1–10
- Ayala D, Riemann L, Munk P (2016) Species composition and diversity of fish larvae in the Subtropical Convergence Zone of the Sargasso Sea from morphology and DNA barcoding. *Fish Oceanogr* 25:85–104
- Bailey KM, Houde ED (1989) Predation on eggs and larvae of marine fishes and recruitment problem. *Adv Mar Biol* 25:1–83
- Bienfang PK, Szyper JP, Okamoto MY, Noda EK (1984) Temporal and spatial variability of phytoplankton in a subtropical ecosystem. *Limnol Ocean* 29:527–539
- Boehlert GW, Watson W, Sun LC (1992) Horizontal and vertical distributions of larval fishes around an isolated oceanic island in the tropical Pacific. *Deep-Sea Res A, Oceanogr Res Pap* 39:439–466
- Bonhommeau S, Chassot E, Planque B, Rivot E, Knap AH, Pape OL (2008) Impact of climate on eel

- populations of the Northern Hemisphere. *Mar Ecol Prog Ser* 373:71–80
- Castonguay M, McCleave JD (1987) Vertical distributions, diel and ontogenetic vertical migrations and net avoidance of leptocephali of *Anguilla* and other common species in the Sargasso Sea. *J Plankt Res* 9:195–214
- Castro MS, Bonecker ACT (2005) Leptocephali collected off the eastern coast of Brazil (12–23°S). *Zootaxa* 953:1–28
- Catul V, Gauns M, Karuppasamy PK (2011) A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae. *Rev Fish Biol Fish* 21:339–354
- Chang YL, Sheng J, Ohashi K, Béguer-Pon M, Miyazawa Y (2015) Impacts of interannual ocean circulation variability on Japanese eel larval migration in the western north pacific ocean. *PLoS One* 10:1–25
- Chang YL, Miyazawa Y, Beguer-Pon M (2017) The dynamical impact of mesoscale eddies on migration of Japanese eel larvae. *PLoS One* 12:1–17
- Chow S, Kurogi H, Mochioka N, Kaji S, Okazaki M, Tsukamoto K (2009) Discovery of mature freshwater eels in the open ocean. *Fish Sci* 75:257–259
- Chow S, Kurogi H, Katayama S, Ambe D, Okazaki M, Watanabe T, Ichikawa T, Kodama M, Aoyama J, Shinoda A, Watanabe S, Tsukamoto K, Miyazaki S, Kimura S, Yamada Y, Nomura K, Tanaka H, Kazeto Y, Hata K, Handa T, Tawa A, Mochioka N (2010) Japanese eel *Anguilla japonica* do not assimilate nutrition during the oceanic spawning migration: Evidence from stable isotope analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 402:233–238
- Clarke KR (1993) Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust J Ecol* 18:117–143
- Conley WJ, Hopkins TL (2004) Feeding ecology of lanternfish (Pisces: Myctophidae) larvae: prey preferences as a reflection of morphology. *Bull Mar Sci* 75:361–379
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv Mar Biol* 26:142–155
- Cuttitta A, Arigo A, Basilone G, Bonanno A, Buscaino G, Rollandi L, Garcia Lafuente J, Garcia A, Mazzola S, Patti B (2004) Mesopelagic fish larvae species in the Strait of Sicily and their relationships to main oceanographic events. *Hydrobiologia* 527:177–182
- Cuttitta A, Bonomo S, Zgozi S, Bonanno A, Patti B, Quinci EM, Torri M, Hamza M, Fatah A, Haddoud D, Turki A El, Ramadan AB, Genovese S, Mazzola S (2016) The influence of physical and biological processes on the ichthyoplankton communities in the Gulf of Sirte (Southern Mediterranean Sea). *Mar Ecol* 37:831–844

- Dai L, Li C, Yang G, Sun X (2016) Zooplankton abundance, biovolume and size spectra at western boundary currents in the subtropical North Pacific during winter 2012. *J Mar Syst* 155:73–83
- David MK (1999) Minireviews: a sea of change: biogeochemical variability in the North Pacific Subtropical Gyre. *Ecosystems* 2:181–214
- Deniro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 42:495–506
- Deniro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 45:341–351
- Dilling L, Wilson J, Steinberg D, Alldredge A (1998) Feeding by the euphausiid *Euphausia pacifica* and the copepod *Calanus pacificus* on marine snow. *Mar Ecol Prog Ser* 170:189–201
- Ditullio G, Laws EA (1991) Impact of an atmospheric-oceanic disturbance on phytoplankton community dynamics in the North Pacific central Gyre. *Deep-Sea Res A, Oceanogr Res Pap* 38:1305–1329
- 土居秀幸・兵藤不二夫・石川尚人（編）（2016）安定同位体を用いた餌資源・食物網調査法. 共立出版, 東京. pp. 1–144
- Eschmeyer WN, Fong JD (2016) Species by family/subfamily in the catalog of fishes. California Academy of Science, Institute for Biodiversity Science and Sustainability. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>)(Accessed 15.05.16)
- Everett JD, MacDonald H, Baird ME, Humphries J, Roughan M, Suthers IM (2015) Cyclonic entrainment of preconditioned shelf waters into a frontal eddy. *J Geophys Res Ocean* 120:677–691
- Feunteun E, Miller MJ, Carpentier A, Aoyama J, Dupuy C, Kuroki M, Pagano M, Réveillac E, Sellos D, Watanabe S, Tsukamoto K, Otake T (2015) Stable isotopic composition of anguilliform leptocephali and other food web components from west of the Mascarene Plateau. *Prog Oceanogr* 137:69–83
- Field JG, Clarke KR, Warwick RM (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar Ecol Prog Ser* 8:37–52
- Furuya K (1986) Summer phytoplankton community structure and growth in a regional upwelling area off Hachijo Island, Japan. *J Exp Biol Ecol* 96:43–55
- Furuya K (1990) Subsurface chlorophyll maximum in the tropical and subtropical western Pacific Ocean: vertical profiles of phytoplankton biomass and its relationship with chlorophyll *a* and particulate organic carbon. *Mar Biol* 105:529–539

- Ghanbarifardi M, Malek M (2009) Distribution, diversity, and abundance of rocky intertidal fishes in the Persian Gulf and Gulf of Oman, Iran. *Mar Biol Res* 5:496–502
- Greer AT, Woodson CB, Guigand CM, Cowen RK (2016) Larval fishes utilize Batesian mimicry as a survival strategy in the plankton. *Mar Ecol Prog Ser* 551:1–12
- Hasunuma K, Yoshida K (1978) Splitting of the Subtropical Gyre in the western North Pacific. *J Oceanogr Soc Jpn* 34:160–172
- Hebel DV, Karl DM (2001) Seasonal, interannual and decadal variations in particulate matter concentrations and composition in the subtropical North Pacific Ocean. *Deep Sea Res II* 48:1669–1695
- Herzka SZ, Holt GJ (2000) Changes in isotopic composition of red drum (*Sciaenops ocellatus*) larvae in response to dietary shifts: potential applications to settlement studies. *Can J Fish Aquat Sci* 57:137–147
- 日高 清隆 (2000) 西部熱帯太平洋有光層内の動物プランクトン・マイクロネクトン食物網の構造と機能に関する研究. 東京大学博士論文.
- Hidaka K, Kawaguchi K, Tanabe T, Takahashi M, Kubodera T (2003) Biomass and taxonomic composition of micronekton in the western tropical-subtropical Pacific. *Fish Oceanogr* 12:112–125
- Hirahara M, Chikaraishi Y, Toda T (2015) Isotopic discrimination of  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  of amino acids among the calanoid copepod *Acartia steueri* and its food items, eggs, and fecal pellets. 32:29–32
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in light of biological research. *Rapp PV Réun Cons Perm Int Explor Mer* 20:1–228
- Holliday D, Beckley LE, Millar N, Olivar MP, Slawinski D, Feng M, Thompson PA (2012) Larval fish assemblages and particle back-tracking define latitudinal and cross-shelf variability in an eastern Indian Ocean boundary current. *Mar Ecol Prog Ser* 460:127–144
- Holm-Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland JD (1965) Fluorometric determination of chlorophyll. *J Cons Int Explor Mer* 30:3–15
- Houde ED (2008) Emerging from Hjort's shadow. *J Northwest Atl Fish Sci* 41:53–70
- Hsiao SH, Fang TH, Shih CT, Hwang JS (2011a) Effects of the Kuroshio Current on copepod assemblages in Taiwan. *Zool Stud* 50:475–490
- Hsiao SH, Kâ S, Fang TH, Hwang JS (2011b) Zooplankton assemblages as indicators of seasonal changes in water masses in the boundary waters between the East China Sea and the Taiwan Strait. *Hydrobiologia* 666:317–330
- Hsieh HY, Lo WT, Wu LJ, Liu DC (2012) Larval fish assemblages in the Taiwan Strait, western

- North Pacific: linking with monsoon-driven mesoscale current system. *Fish Oceanogr* 21:125–147
- Hsu AC, Xue H, Chai F, Xiu P, Han YS (2017) Variability of the Pacific North Equatorial Current and its implications on Japanese eel (*Anguilla japonica*) larval migration. *Fish Oceanogr* 26:251–267
- Hu D, Wu L, Cai W, Gupta AS, Ganachaud A, Qiu B, Gordon AL, Lin X, Chen Z, Hu S, Wang G, Wang Q, Sprintall J, Qu T, Kashino Y, Wang F, Kessler WS (2015) Pacific western boundary currents and their roles in climate. *Nature* 522:299–308
- Ichikawa K (2001) Variation of the Kuroshio in the Tokara Strait induced by meso-scale eddies. *J Oceanogr* 57:55–68
- Iida M, Watanabe S, Tsukamoto K (2015) Oceanic larval duration and recruitment mechanism of the amphidromous fish *Sicyopterus japonicus* (Gobioidei: Sicydiinae). *Reg Stud Mar Sci* 1:25–33
- Ishikawa S, Suzuki K, Inagaki T, Watanabe S, Kimura Y, Okamura A, Otake T, Mochioka N, Suzuki Y, Hasumoto H, Oya M, Miller MJ, Lee TW, Fricke H, Tsukamoto K (2001) Spawning time and place of the Japanese eel *Anguilla japonica* in the North Equatorial current of the western North Pacific Ocean. *Fish Sci* 67:1097–1103
- 石田洋・古澤一思・牧野高志・石坂丞二・渡邊豊 (2016) 西部北太平洋亜熱帯海域における台風の影響を受けた可能性のある植物プランクトン群集組成と沈降粒子. *海の研究* 25:17–41
- Ishizaka J, Takahashi M, Ichimura S (1983) Evaluation of coastal upwelling effects on phytoplankton growth by simulated culture experiments. *Mar Biol* 76:271–278
- 岩田樹哉・鈴木敦 (1999) 栄養塩から見た暖水塊93Aの構造の検討. *静岡大学地球科学研究報告* 26:83–89
- Ji HS, Hwang K, Choi JH, Cha H, Kim JK (2017) Estimation of spawning area of *Pisodonophis sangjuensis* Ji and Kim, 2011 (Pisces: Ophichthidae) based on leptocephali size and distribution. *Ocean Sci J*. 52:293–299
- Johnson TB, Miller MJ, Tsukamoto K, Terazaki M (2006) First record of a leptocephalus larva ingested by a chaetognath. *Coast Mar Sci* 30:1978–1981
- Jones GP, Almany GR, Russ GR, Sale PF, Steneck RS, Oppen MJH Van, Willis BL (2009) Larval retention and connectivity among populations of corals and reef fishes: history, advances and challenges. *Coral Reefs* 28:307–325
- Kajihara T, Tsukamoto K, Otake T, Mochioka N, Hasumoto H, Oya M (1988) Sampling leptocephali with reference to the diel vertical migration and gears. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54:941–946
- Kaneko I, Takatsuki Y, Kamiya H, Kawae S (1998) Water property and current distributions along the WHP-P9 section (137°–142°) in the western North Pacific. *J Geophys Res* 103:12959
- Karl (1999) A sea of change: biogeochemical variability in the North Pacific Subtropical Gyre.

- Kashino Y, España N, Syamsudin F, Richards KJ, Jensen T, Dutrieux P, Ishida A (2009) Observations of the North Equatorial Current, Mindanao Current, and Kuroshio Current system during the 2006/07 El Niño and 2007/08 La Niña. *J Oceanogr* 65:325–333
- Kashino Y, Ishida A, Hosoda S (2011) Observed ocean variability in the Mindanao Dome region. *J Phys Oceanogr* 41:287–302
- Kawakami T, Aoyama J, Tsukamoto K (2010) Morphology of pelagic fish eggs identified using mitochondrial DNA and their distribution in waters west of the Mariana Islands. *Environ Biol Fishes* 87:221–235
- 川上達也 (2012) DNAを分類形質とした浮遊性魚卵の種査定と初期発生に関する研究. 東京大学博士論文.
- 川口弘一 (1974) 西部北太平洋における魚類マイクロネクトンの生態. *J Oceanogr Soc Jpn* 30:312–318
- Kendall AW, Ahlstrom EH, Moser HG (1984) Early life history stages of fishes and their characters. pp. In: Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW, Richardson SL (eds.) *Ontogeny and systematics of fishes*. Am Soc Ichthyol Spec Publ. pp. 11–22
- Kettle AJ, Bakker DCE, Haines K (2008) Impact of the North Atlantic Oscillation on the trans-Atlantic migrations of the European eel (*Anguilla anguilla*). *J Geophys Res* 113:G03004
- Kim H, Kimura S, Shinoda A, Kitagawa T, Sasai Y, Sasaki H (2007) Effect of El Nino on migration and larval transport of the Japanese eel (*Anguilla japonica*). *ICES J Mar Sci* 64:1387–1395
- 木村伸吾 (2005) 仔魚の輸送と加入量変動. In: 渡邊良朗 (編) 海洋生命系のダイナミクス第4巻海の生物資源-生命は海でどう変化しているか-. 東海大学出版会, 東京. pp. 241–258
- Kimura S, Tsukamoto K (2006) The salinity front in the North Equatorial Current: a landmark for the spawning migration of the Japanese eel (*Anguilla japonica*) related to the stock recruitment. *Deep Sea Res II* 53:315–325
- Kimura S, Tsukamoto K, Sugimoto T (1994) A model for the larval migration of the Japanese eel: roles of the trade winds and salinity front. *Mar Biol* 119:185–190
- Kimura S, Döös K, Coward AC (1999) Numerical simulation to resolve the issue of downstream migration of the Japanese eel. *Mar Ecol Prog Ser* 186:303–306
- Kimura S, Inoue T, Sugimoto T (2001) Fluctuation in the distribution of low-salinity water in the north equatorial current and its effect on the larval transport of the Japanese eel. *Fish Oceanogr* 10:51–60
- Kimura Y, Miller MJ, Minagawa G, Watanabe S, Shinoda A, Aoyama J, Inagaki T, Tsukamoto K (2006) Evidence of a local spawning site of marine eels along northeastern Japan, based on the distribution of small leptocephali. *Fish Oceanogr* 15:183–190

- Kitajima S, Furuya K, Hashihama F, Takeda S, Kanda J (2009) Latitudinal distribution of diazotrophs and their nitrogen fixation in the tropical and subtropical western North Pacific. *Limnol Oceanogr* 54:537–547
- Knights B (2003) A review of the possible impacts of long-term oceanic and climate changes and fishing mortality on recruitment of anguillid eels of the Northern Hemisphere. *Sci Total Environ* 310:237–244
- Kobashi F, Kawamura H (2002) Seasonal variation and instability nature of the North Pacific Subtropical Countercurrent and the Hawaiian Lee Countercurrent. *J Geophys Res* 107:3185
- Kobashi F, Mitsudera H, Xie SP (2006) Three subtropical fronts in the North Pacific: observational evidence for mode water-induced subsurface frontogenesis. *J Geophys Res Ocean* 111:1–16
- 児玉武稔 (2012) 太平洋熱帯亜熱帯海域における栄養塩環境変動と植物プランクトン群集動態に関する研究. 東京大学博士論文.
- 久保田洋 (2007) III-2. 小型浮魚仔稚魚の分布生態研究. *Nippon Suisan Gakkaishi* 73:937–938
- 黒木洋明 (2008) マアナゴ (*Conger myriaster*) 葉形仔魚の沿岸域への回遊機構に関する研究. 水研センター (現 水産教育・研究機構) 研報 24:105–152
- Kurogi H, Mochioka N, Okazaki M, Takahashi M, Miller MJ, Tsukamoto K, Ambe D, Katayama S, Chow S (2012) Discovery of a spawning area of the common Japanese conger *Conger myriaster* along the Kyushu-Palau Ridge in the western North Pacific. *Fish Sci* 78:525–532
- 黒木真理 (2007) ウナギ属レプトセファルス分布と回遊に関する生態学的研究. 東京大学博士論文.
- Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Yoshinaga T, Shinoda A, Hagihara S, Tsukamoto K (2009) Sympatric spawning of *Anguilla marmorata* and *Anguilla japonica* in the western North Pacific Ocean. *J Fish Biol* 74:1853–1865
- Kuroki M, Miller MJ, Aoyama J, Watanabe S, Yoshinaga T, Tsukamoto K (2012) Offshore spawning for the newly discovered anguillid species *Anguilla luzonensis* (Teleostei: Anguillidae) in the western North Pacific. *Pacific Sci* 66:497–507
- Lampitt RS, Wishner KF, Turley CM, Angel MV (1993) Marine snow studies in the Northeast Atlantic Ocean: distribution, composition and role as a food source for migrating plankton. *Mar Biol* 116:689–702
- Levin LA (2006) Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Intergr Comp Biol* 46:282–297
- Liénart C, Feunteun E, Miller MJ, Aoyama J, Mortillaro JM, Hubas C, Kuroki M, Watanabe S, Dupuy C, Carpentier A, Otake T, Tsukamoto K, Meziane T (2016) Geographic variation in stable isotopic and fatty acid composition of anguilliform leptocephali and particulate organic matter

- in the South Pacific. Mar Ecol Prog Ser 544:225–241
- Lin II (2012) Typhoon-induced phytoplankton blooms and primary productivity increase in the western North Pacific Subtropical Ocean. J Geophys Res Ocean 117
- Lin YF, Wu CR, Han YS (2017) A combination mode of climate variability responsible for extremely poor recruitment of the Japanese eel (*Anguilla japonica*). Sci Rep 7:1–8
- Llopiz JK, Cowen RK (2009) Variability in the trophic role of coral reef fish larvae in the oceanic plankton. Mar Ecol Prog Ser 381:259–272
- Loeb VJ (1979) Larval fishes in the zooplankton community of the North Pacific Central Gyre. Mar Biol 53:173–191
- Loeb VJ (1980) Patterns of spatial and species abundance within the larval fish assemblage of the North Pacific Central Gyre during late summer. Mar Biol 60:189–200
- Logerwell EA, Smith PE (2001) Mesoscale eddies and survival of late stage Pacific sardine (*Sardinops sagax*) larvae. Fish Oceanogr 10:13–25
- Longhurst AR (1985) The structure and evolution of plankton communities. Prog Oceanogr 15:1–35
- 牧原 渉 (2016) 北赤道海流域における動物プランクトン群集の構造および分布特性. 東京大学修士論文.
- Matsumoto WM (1958) Description and distribution of larvae of four species of tuna in Central Pacific waters. Fish Bull U. S. 58:31–78
- Matsumoto WM (1984) Synopsis of biological data on skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*. NOAA Tech Rept NMFS Cir 451
- McConnaughey T, McRoy CP (1979) Food-web structure and fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. Mar Biol 53:257–262
- McCormick MI (1999) Delayed metamorphosis of a tropical reef fish (*Acanthurus triostegus*): a field experiment. Mar Ecol Prog Ser 176:25–38
- Mied RP, Shen CY, Trump CL, Lindemann GJ (1986) Internal-inertial waves in a Sargasso Sea front. J Phys Oceanogr 16:1751–1761
- Miller MJ (1995) Species assemblages of leptocephali in the Sargasso Sea and Florida Current. Mar Ecol Prog Ser 121:11–26
- Miller MJ (2002) The distribution and ecology of *Ariosoma balaericum* (Congridae) leptocephali in the western North Atlantic. Environ Biol Fishes 63:235–252
- Miller MJ (2009) Ecology of anguilliform leptocephali: remarkable transparent fish larvae of the ocean surface layer. Aqua-BioSci Monogr 2:1–94
- Miller MJ (2015) Nighttime vertical distribution and regional species composition of eel larvae in the western Sargasso Sea. Reg Stud Mar Sci 1:34–46



- Miller MJ, McCleave JD (1994) Species assemblages of leptocephali in the Subtropical Convergence Zone of the Sargasso Sea. *J Mar Res* 52:743–772
- Miller MJ, McCleave JD (2007) Species assemblages of leptocephali in the southwestern Sargasso Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 344:197–212
- Miller MJ, Tsukamoto K (2004) An introduction to leptocephali: biology and identification. Ocean Research Institute, University of Tokyo
- Miller MJ, Tsukamoto K (2017) The ecology of oceanic dispersal and survival of anguillid leptocephali. *Can J Fish Aquat Sci* 74:958–971
- Miller MJ, Otake T, Minagawa G, Inagaki T, Tsukamoto K (2002) Distribution of leptocephali in the Kuroshio Current and East China Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 235:279–288
- Miller MJ, Aoyama J, Mochioka N, Otake T, Castle PHJ, Minagawa G, Inagaki T, Tsukamoto K (2006) Geographic variation in the assemblages of leptocephali in the western South Pacific. *Deep Sea Res I* 53:776–794
- Miller MJ, Kimura S, Friedland KD, Knights B, Kim H, Jellyman DJ, Tsukamoto K (2009) Review of ocean-atmospheric factors in the Atlantic and Pacific Oceans influencing spawning and recruitment of anguillid eels. *Mar Natl Serv Fish* 69:231–249
- Miller MJ, Yoshinaga T, Aoyama J, Otake T, Mochioka N, Kurogi H, Tsukamoto K (2011a) Offshore spawning of *Conger myriaster* in the western North Pacific: evidence for convergent migration strategies of anguilliform eels in the Atlantic and Pacific. *Naturwissenschaften* 98:537–543
- Miller M, Otake T, Aoyama J (2011b) Observations of gut contents of leptocephali in the North Equatorial Current and Tomini Bay, Indonesia. *Coast Mar Sci* 35:277–288
- Miller MJ, Chikaraishi Y, Ogawa NO, Yamada Y, Tsukamoto K, Ohkouchi N (2013a) A low trophic position of Japanese eel larvae indicates feeding on marine snow. *Biol Lett* 9:1–5
- Miller MJ, Norman MD, Tsukamoto K, Finn JK (2013b) Evidence of mimicry of gelatinous zooplankton by anguilliform leptocephali for predator avoidance. *Mar Freshw Behav Physiol* 45:375–384
- Miller MJ, Stepputtis D, Bonhommeau S, Castonguay M, Schaber M, Vobach M, Wysujack K, Hanel R (2013c) Comparisons of catches of large leptocephali using an IKMT and a large pelagic trawl in the Sargasso Sea. *Mar Biodivers* 43:493–501
- Miller MJ, Bonhommeau S, Munk P, Castonguay M, Hanel R, McCleave JD (2015a) A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels: a re-examination of the data. *Biol Rev* 90:1035–1064
- Miller MJ, Feunteun E, Aoyama J, Watanabe S, Kuroki M, Lecomte-Finiger R, Minegishi Y, Robinet

- T, Réveillac E, Gagnaire PA, Berrebi P, Tsukamoto K, Otake T (2015b) Biodiversity and distribution of leptocephali west of the Mascarene Plateau in the southwestern Indian Ocean. *Prog Oceanogr* 137:84–102
- Miller MJ, Dubosc J, Vourey E, Tsukamoto K, Allain V (2015c) Low occurrence of ubiquitously present leptocephalus larvae in the stomach contents of predatory fish. *ICES J Mar Sci* 72:275–283
- Miller MJ, Wouthuyzen S, Sugeha HY, Kuroki M, Tawa A, Watanabe S, Syahailatua A, Suharti S, Tantu FY, Otake T, Tsukamoto K, Aoyama J (2016a) High biodiversity of leptocephali in Tomini Bay Indonesia in the center of the Coral Triangle. *Reg Stud Mar Sci* 8:99–113
- Miller MJ, Feunteun E, Tsukamoto K (2016b) Did a "perfect storm" of oceanic changes and continental anthropogenic impacts cause northern hemisphere anguillid recruitment reduction? *ICES J Mar Sci* 73:43–56
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA, Marschall EA (1988) Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual framework. *Can J Fish Aquat Sci* 45:1657–1670
- Minagawa G, Miller MJ, Aoyama J, Wouthuyzen S, Tsukamoto K (2004) Contrasting assemblages of leptocephali in the western Pacific. *Mar Ecol Prog Ser* 271:245–259
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48:1135–1140
- Miyake Y, Wada E (1967) The abundance ratio of  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  in marine environments. *Rec Oceanogr Work Jpn* 9:37–53
- Miyake Y, Kimura S, Itoh S, Chow S, Murakami K, Katayama S, Takeshige A, Nakata H (2015) Roles of vertical behavior in the open-ocean migration of teleplanic larvae: a modeling approach to the larval transport of Japanese spiny lobster. *Mar Ecol Prog Ser* 539:93–109
- 宮崎幸恵 (2012) 安定同位体分析に基づく西部太平洋に生息するウナギ目幼生の餌料環境とニホンウナギの栄養段階に関する研究. 東京大学博士論文
- Miyazaki S, Kim HY, Zenimoto K, Kitagawa T, Miller MJ, Kimura S (2011) Stable isotope analysis of two species of anguilliform leptocephali (*Anguilla japonica* and *Ariosoma major*) relative to their feeding depth in the North Equatorial Current region. *Mar Biol* 158:2555–2564
- Miyazawa Y, Zhang R, Guo X, Tamura H, Ambe D, Lee JS, Okuno A, Yoshinari H, Setou T, Komatsu K (2009) Water mass variability in the western North Pacific detected in a 15-year eddy resolving ocean reanalysis. *J Oceanogr* 65:737–756
- Mochioka N, Tabeta O, Kubota T (1988) A pre-leptocephalus larva of *Conger myriater* (family Congridae) collected from Suruga Bay, central Japn. *Jpn J Ichthyol* 35:184–188

- Mochioka N, Iwamizu M (1996) Diet of anguillid larvae: leptocephali feed selectively on larvacean houses and fecal pellets. *Mar Biol* 125:447–452
- Mochioka M, Tabeta O, Kakuda S, Tsukahara H (1991) Congrid leptocephali in the western North and Middle Pacific II. Non-exterilium *Ariosoma* type larvae. *Bull Mar Sci* 48:606–62
- 望岡典隆・木下泉・南卓志（2017）第1章 魚類初期生活史研究のこれまでとこれから. 望岡典隆・木下泉・南卓志（編）魚類の初期生活史研究. 恒星社厚生閣, 東京. pp. 9–15
- Moyer JT, Zaiser J (1982) Reproductive behavior of moray eels at Miyake-jima, Japan. *Japan J of Ichthyol* 28:244–468
- 千原光雄・村野正昭（編）（1997）日本産海洋プランクトン検索図説. 東海大学出版会, 東京. pp. 1–1574
- Nagasawa S (1984) Laboratory and egg production in the chaetognath *Sagitta crassa* Tokika. *J Exp Mar Biol Ecol* 76:51–65
- Nelson JS (2006) *Fishes of the World*. 4<sup>th</sup> (ed). John Wiley and Sons, Hoboken, NJ.
- 沖山宗雄（編）（2014）日本産稚魚図鑑第二版. 東海大学出版会, 東京. pp. 1–1639
- Olivar MP, González-Gordillo JI, Salat J, Chust G, Cózar A, Hernández-León S, Fernández de Puellas ML, Irigoien X (2016a) The contribution of migratory mesopelagic fishes to neuston fish assemblages across the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. *Mar Freshw Res* 67:1114–1127
- Oliver MP, Sabatés A, Pastor MV, Pelegí JL (2016b) Water masses and mesoscale control on latitudinal and cross-shelf variations in larval fish assemblages off NW Africa. *Deep Sea Res I* 117:120–137
- Otake T, Mochioka N (1993) Possible food sources of Japanese eel leptocephali, *Anguilla japonica*. In: Tsukamoto K (ed.) Preliminary report of the Hakuho-maru Cruise KH-91-4. Ocean Research Institute. The University of Tokyo, Tokyo.
- Otake T, Nogami K, Maruyama K (1993) Dissolved and particulate organic matter as possible food source for eel leptocephali. *Mar Ecol Prog Ser* 92:27–34
- Otake T, Inagaki T, Hasumoto H, Mochioka N, Tsukamoto K (1998) Diel vertical distribution of *Anguilla japonica* leptocephali. *Ichthyol Res* 45:208–211
- Otake T, Miller MJ, Inagaki T, Minagawa G, Shinoda A, Kimura 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. *Coast Mar Sci* 30:453–458
- Ozawa T (ed.)(1986) *Studies on the oceanic ichthyoplankton in the western North Pacific*. Kyushu University Press, Fukuoka.
- 小沢貴和（1973）北西大西洋におけるヨコエソ科魚類ヤベウキエソ *Vinciguerria nimbaria* (Jordan and Williams) の初期生活史について. 鹿児島大学水産学部紀要. 22:127–141

- Palter JB, Lozier MS, Barber RT (2005) The effect of advection on the nutrient reservoir in the North Atlantic Subtropical Gyre. *Nature* 437:687–692
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One* 5:1–5
- Pilskaln CH, Villareal TA, Dennett M, Darkangelo-Wood C, Meadows G (2005) High concentrations of marine snow and diatom algal mats in the North Pacific Subtropical Gyre: implications for carbon and nitrogen cycles in the oligotrophic ocean. *Deep Sea Res I* 52:2315–2332
- Qiu B, Chen S (2010a) Interannual-to-decadal variability in the bifurcation of the North Equatorial Current off the Philippines. *J Phys Oceanogr* 40:2525–2538
- Qiu B, Chen S (2010b) Interannual variability of the North Pacific Subtropical Countercurrent and its associated mesoscale eddy field. *J Phys Oceanogr* 40:213–225
- Qu T, Gan J, Ishida A, Kashino Y, Tozuka T (2008) Semiannual variation in the western tropical Pacific Ocean. *Geophys Res Lett* 35:3–7
- Rebstock G a. (2001) Long-term stability of species composition in calanoid copepods off southern California. *Mar Ecol Prog Ser* 215:213–224
- Reeve MR (1970) The biology of Chaetognath 1. Quantitative aspects of growth and egg production in *Sagitta hispida*. In: Steele JH (ed.) *Marine foods chains*, Oliver and Boyd, Edinburgh. pp. 168–189
- Reiss CS, Panteleev G, Taggart CT, Sheng J, DeYoung B (2000) Observations on larval fish transport and retention on the Scotian Shelf in relation to geostrophic circulation. *Fish Oceanogr* 9:195–213
- Revelante N, Gilmartin M (1973) Some observations on the chlorophyll maximum and primary production in the eastern North Pacific. *Int Rev Hydrobiol* 58:819–834
- Richardson DE, Cowen RK (2004) Diversity of leptocephali larvae around the island of Barbados (West Indies): relevance to regional distributions. *Mar Ecol Prog Ser* 282:271–284
- Riemann L, Alfredsson H, Hansen MM, Als TD, Nielsen TG, Munk P, Aarestrup K, Maes GE, Sparholt H, Petersen MI, Bachler M, Castonguay M (2010) Qualitative assessment of the diet of European eel larvae in the Sargasso Sea resolved by DNA barcoding. *Biol Lett* 6:819–822
- Ross SW, Casazza TL, Quattrini AM, Sulak KJ (2007) Anguilliform larvae collected off North Carolina. *Mar Biol* 150:681–695
- Sabatés A, Saiz E (2000) Intra- and interspecific variability in prey size and niche breadth of myctophiform fish larvae. *Mar Ecol Prog Ser* 201:261–271
- Saino T, Hattori A (1987) Geographical variation of the water column distribution of suspended

- particulate organic nitrogen and its  $^{15}\text{N}$  natural abundance in the Pacific and its marginal seas. Deep-Sea Res A, Oceanogr Res Pap 34:807–827
- 酒井均, 松久幸敬 (1996) 安定同位体地球化学、東京大学出版、東京. pp. 1–403
- Sassa C, Kawaguchi K (2004b) Larval feeding habits of *Diaphus garmani* and *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the transition region of the western North Pacific. Mar Ecol Prog Ser 278:279–290
- Sassa C, Hirota Y (2013) Seasonal occurrence of mesopelagic fish larvae on the onshore side of the Kuroshio off southern Japan. Deep Sea Res I 81:49–61
- Sassa C, Konishi Y (2015) Late winter larval fish assemblage in the southern East China Sea, with emphasis on spatial relations between mesopelagic and commercial pelagic fish. Cont Shelf Res 108:97–111
- Sassa C, Moser GH, Kawaguchi K (2002) Horizontal and vertical distribution patterns of larval myctophid fishes in the Kuroshio Current region. Fish Oceanogr 11:1–10
- Sassa C, Kawaguchi K, Hirota Y, Ishida M (2004a) Distribution patterns of larval myctophid fish assemblages in the subtropical-tropical waters of the western North Pacific. Fish Oceanogr 13:267–282
- Sato M, Hashihama F, Kitajima S, Takeda S, Furuya K (2010) Distribution of nano-sized cyanobacteria in the western and central Pacific Ocean. Aquat Microb Ecol 59:273–282
- Schabetsberger R, Miller MJ, Dall’Omo G, Kaiser R, Økland F, Watanabe S, Aarestrup K, Tsukamoto K (2016) Hydrographic features of anguillid spawning areas: potential signposts for migrating eels. Mar Ecol Prog Ser 554:141–155
- Scheltema RS (1966) Evidence for trans-Atlantic transport of gastropod larvae belonging to the genus *Cymatium*. Deep-Sea Res, Oceanogr Abstr 13:83–95
- Schmidt J (1922) The breeding places of the eel. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 211:178–208
- Schönau MC, Rudnick DL (2015) Glider observations of the North Equatorial Current in the western tropical Pacific. J Geophys Res Ocean 120:3586–3605
- Shibano R, Yamanaka Y, Okada N, Chuda T, Suzuki SI, Niino H, Toratani M (2011) Responses of marine ecosystem to typhoon passages in the western subtropical North Pacific. Geophys Res Lett 38:1–5
- Shinoda A, Aoyama J, Miller MJ, Otake T, Mochioka N, Watanabe S, Minegishi Y, Kuroki M, Yoshinaga T, Yokouchi K, Fukuda N, Sudo R, Hagihara S, Zenimoto K, Suzuki Y, Oya M, Inagaki T, Kimura S, Fukui A, Lee TW, Tsukamoto K (2011) Evaluation of the larval distribution and migration of the Japanese eel in the western North Pacific. Rev Fish Biol Fish

篠田章 (2004) ウナギの接岸回遊に関する生態学的研究. 東京大学博士論文.

Silas EG, George KC (1969) On the larval and postlarval development and distribution of the mesopelagic fish *Vinciguerria nimbaria* (Jordan and Williams)(family Gonostomatidae) off the west coast of India and the Laccadive Sea. *J Mar Biol Ass India* 11:218–250

下田和孝・中島美由紀・伊藤富子・河内香織・柳井清治・伊藤絹子 (2005) サクラマス我的生活史ステージの発展に伴う安定同位体比の変化. *日本生態学会誌* 55:371–376

Shiozaki T, Furuya K, Kodama T, Takeda S (2009) Contribution of N<sub>2</sub> fixation to new production in the western North Pacific Ocean along 155°E. *Mar Ecol Prog Ser* 377:19–32

Schlitzer R (2003) Ocean Data View (<http://www.awi-bremerhaven.de/GEO/ODV>)

Shulenberger E (1978) The deep chlorophyll maximum and mesoscale environmental heterogeneity in the western half of the North Pacific Central Gyre. *Deep-Sea Res* 25:1193–1208

Smith DG (1979) Guide to the leptocephali (Elopiformes, Anguilliformes, Notacanthiformes). NOAA Tech Rep NMFS Circ. 424:1–39

Smith DG (1989) Introduction to leptocephali. In: Böhlke EB (ed.) *Fishes of the western North Atlantic: Leptocephali*. Mem Sears Found Mar Res. pp. 657–668

Spellerberg IANF, Fedor PJ (2003) A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and 'Shannon-Wiener' Index *Glob Ecol Biogeogr* 12:177–179

Stequert B, Menard F, Marchal E (2003) Reproductive biology of *Vinciguerria nimbaria* in the equatorial waters of the eastern Atlantic Ocean. *J Fish Biol* 62:1116–1136

Su WC, Lo WT, Liu DC, Wu LJ, Hsieh HY (2011) Larval fish assemblages in the Kuroshio waters east of Taiwan during two distinct monsoon seasons. *Bull Mar Sci* 87:13–29

杉崎宏哉・児玉真史・市川忠史・山田圭子・和田英太郎・渡邊朝生 (2013) 安定同位体による新食物網解析法-数値の解釈と基礎生産者の同位体比推定記述モデルの検討-. *J Fish Technol* 6:57–68

Sugimoto T, Tadokoro K (1998) Interdecadal variations of plankton biomass and physical environment in the North Pacific. *Fish Oceanogr* 7:289–299

鈴木千夏・竹中眞 (2009) 土壌微生物生態研究における正準対応分析 (Canonical Correspondence Analysis: CCA) の利用法. *土と微生物* 63:32–38

多部田修・望岡典隆 (1988) ウナギ目. 沖山 (編) *日本産稚魚図鑑初版*. 東海大学出版会, 東京.

Takahashi M, Mochioka N, Shinagawa S, Yatsu A, Nakazono A (2008) Distribution patterns of leptocephali in the Kuroshio-Oyashio transitional region of the western North Pacific. *Fish Oceanogr* 17:165–177

- Takasuka A, Aoki I, Mitani I (2003) Evidence of growth-selective predation on larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Sagami Bay. *Mar Ecol Prog Ser* 252:223–238
- Tanabe T (2001) Feeding habits of skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* and other tuna *Thunnus* spp. juveniles in the tropical western Pacific. *Fish Sci* 67:563–570
- Tanabe T, Ogura M, Takahashi M (2001) Early life ecology of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, based on survey cruises off Palau and Micronesia, 1992–1996. *Jpn Agric Res Q* 35:67–77
- Tanabe T, Kiyofuji H, Shimizu Y, Ogura M (2017) Vertical distribution of juvenile skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* in the tropical western Pacific Ocean. *Jpn Agric Res Q* 51:181–189
- 田中玲子・小澤貴和 (2002) 2000年1月の西太平洋熱帯・亜熱帯外洋域における仔魚の分布. 鹿児島大学水産学部紀要 51:33–42
- Tatsukawa K (2003) Eel resources in East Asia. In: Aida K, Tsukamoto K, Yamauchi K (eds.) *Eel biology*. Springer-Verlag, Tokyo. pp. 293–300
- 田和篤史・望岡典隆 (2017) DNAバーコーディングによる浮遊性魚卵の種同定. 望岡典隆・木下泉・南卓志 (編) 魚類の初期生活史研究. 恒星社厚生閣, 東京. pp. 31–40
- Ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167–1179
- Toole JM, Zou E, Milard RC (1988) On the circulation of the upper waters in the western equatorial Pacific Ocean. *Deep-Sea Res A, Oceanogr Res Pap* 35:1451–1482
- Toratani M (2008) Primary production enhancement by typhoon Ketsana in 2003 in western North Pacific. *Proc SPIE* 7150:715013
- Tsukamoto K (1990) Recruitment mechanism of the eel, *Anguilla japonica*, to the Japanese coast. *J Fish Biol* 36:659–671
- Tsukamoto K (1992) Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature* 356:789–791
- Tsukamoto K, Arai T (2001) Facultative catadromy of the eel *Anguilla japonica* between freshwater and seawater habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 220:265–276
- Tsukamoto K, Nakai I, Tesch WV (1998) Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396:635–636
- Tsukamoto K, Aoyama J, Miller MJ (2002) Migration, speciation, and the evolution of diadromy in anguillid eels. *Can J Fish Aquat Sci* 59:1989–1998
- Tsukamoto K, Chow S, Otake T, Kurogi H, Mochioka N, Miller MJ, Aoyama J, Kimura S, Watanabe S, Yoshinaga T, Shinoda A, Kuroki M, Oya M, Watanabe T, Hata K, Ijiri S, Kazeto Y, Nomura K, Tanaka H (2011) Oceanic spawning ecology of freshwater eels in the western North Pacific. *Nat Commun* 2:179
- Tzeng WN, Tseng YH, Han YS, Hsu CC, Chang CW, Emanuele D, Hsieh C (2012) Evaluation of

- multi-scale climate effects on annual recruitment levels of the Japanese eel, *Anguilla japonica*, to Taiwan. PLoS One 7
- Uda M, Hasunuma K (1969) The eastward subtropical countercurrent in the western North Pacific Ocean. J Oceanogr Soc Jpn. 25:201–210
- 上柳昭治 (1969) インド・太平洋におけるマグロ類仔稚魚の分布-ビンナガ産卵域の推定を中心とした検討-. Bull Far Seas Fish Res Lab 2
- 魚谷逸朗・松崎加奈穂・牧野祐子・野田聖無・稲村修・堀川貢 (1981) 北西オーストラリア海域産マグロ・カツオ類稚仔の食性. Bull Jpn Soc Sci Fish 47:1165–1172
- Vander Zanden MJ, Cabana G, Rasmussen JB (1997) Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and literature dietary data. Can J Fish Aquat Sci 54:1142–1158
- Vander Zanden MJ, Clayton MK, Moody EK, Solomon CT, Weidel BC (2015) Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: A literature synthesis. PLoS One 10:1–16
- Verity PG, Smetacek V (1996) Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems. Mar Ecol Prog Ser 130:277–293
- Victor BC (1986) Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). Can J Fish Aquat Sci 43:1208–1213
- Volkman J, Tanoue E (2002) Chemical and biological studies of particulate organic matter in the ocean. J Oceanogr 58:265–279
- Wada E, Ohki K, Yoshikawa S, Parker PL, Baalen C Van, Matsumoto GI, Aita MN, Saino T (2012) Ecological aspects of carbon and nitrogen isotope ratios of cyanobacteria. Plankt Benthos Res 7:135–145
- Waite AM, Muhling BA, Holl CM, Beckley LE, Montoya JP, Strzelecki J, Thompson PA, Pesant S (2007) Food web structure in two counter-rotating eddies based on  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  isotopic analyses. Deep Sea Res II 54:1055–1075
- Wang CH, Tzeng WN (2000) The timing of metamorphosis and growth rates of American and European eel leptocephali. Fish Res 46:191–205
- Watanabe S, Hagihara S, Miller MJ, Machida M, Komatsu K, Nishida S, Tsukamoto K (2016) Collection of spawning-condition eels of *Ariosoma meeki* in the Kuroshio Current in the East China Sea. J Mar Biol Assoc United Kingdom:1–7
- Wippelhauser GS, Miller MJ, McCleave JD (1996) Evidence of spawning and the larval distributions of snipe eels (Family Nemichthyidae) in the Sargasso Sea. Bull Mar Sci 59:298–309
- Wouthuyzen S, Miller MJ, Aoyama J, Minagawa G, Sugeha HY, Suharti SR, Inagaki T, Tsukamoto K



- (2005) Biodiversity of anguilliform leptocephali in the central Indonesian Seas. *Bull Mar Sci* 77:209–223
- Wurtsbaugh WA, Neverman D (1988) Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature* 333:846–848
- Wyrski K, Kilonsky B (1984) Mean water and current structure during the Hawaii-to-Tahiti shuttle experiment. *J Phys Oceanogr* 14:242–254
- 山路勇 (編) (1984) 日本海洋プランクトン図鑑. 保育社, 大阪. pp. 1–537
- Yamamura K (1999) Transformation using  $(x+0.5)$  to stabilize the variance of populations. *Res Popul Ecol (Kyoto)* 41:229–234
- Yan XH, Ho CR, Zheng Q, Klemas V (1992) Temperature and size variabilities of the western Pacific warm pool. *Science* 258:1643–1645
- Yang G, Li C, Guilini K, Wang X, Wang Y (2017) Regional patterns of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  stable isotopes of size-fractionated zooplankton in the western tropical North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res Part I* 120:39–47
- Yatsu A, Sassa C, Moku M, Kinoshita T (2005) Night-time vertical distribution and abundance of small epipelagic and mesopelagic fishes in the upper 100 m layer of the Kuroshio-Oyashio Transition Zone in Spring. *Fish Sci* 71:1280–1286
- Young JW, Davis TL (1990) Feeding ecology of larvae of southern bluefin, albacore and skipjack tunas (Pisces: Scombridae) in the eastern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 61:17–29
- Zenimoto K, Kitagawa T, 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*. *J Fish Biol* 74:1878–1890

## 論文の内容の要旨

論文題目：北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルスの分布と食性に関する生態学的研究 (Studies on the distribution and feeding ecology of Anguilliformes leptocephali in the North Equatorial Current of the western Pacific Ocean)

氏名：恩田拓哉

北赤道海流は北緯 8°–18°を西方へと流れ、フィリピン東岸の海域で黒潮とミンダナオ海流に分岐する。本海流域では、我が国の水産重要種であるニホンウナギをはじめとした多くのウナギ目魚類の産卵場が存在し、それらの仔魚（レプトセファルス）が分布する。近年、ニホンウナギの加入量変動要因として輸送環境や餌料環境を変化させる海洋環境変動が指摘されている。しかしながら、ウナギ目レプトセファルスを採集するための調査はニホンウナギの産卵場（マリアナ諸島西方海域）を中心として限定的に実施されており、北赤道海流域におけるレプトセファルスの空間分布に関する知見は少なく、野外調査に基づいたニホンウナギをはじめとするウナギ目レプトセファルスの分布と海洋環境の関係に関する研究は大きく立ち遅れているのが現状である。そこで、本研究では、海洋環境に対する北赤道海流域のウナギ目レプトセファルスの応答を理解するため、レプトセファルス、ウナギ目以外の仔魚、無脊椎動物プランクトンの分布や摂餌と海洋環境の関係を明らかにして比較することを目的に、2013 年 10 月から 11 月にかけて、調査航海（KH-13-6 次航海）による生物調査や物理観測を実施した。以下に研究成果の概要を示す。

### 北赤道海流域におけるレプトセファルスの分布と物理環境の関係

物理環境がウナギ目レプトセファルスの分布に与える影響を理解するために、分類群ごとの水平鉛直分布と物理環境の関係を検討した。本調査航海では、外洋で産卵するアナゴ科クロアナゴ属、ウナギ科、シギウナギ科、ノコバウナギ科、さらには沿岸で産卵するアナゴ科ゴテンアナゴ属、イワアナゴ科、ウツボ科が多く採集された。外洋中深層性ウナギ類のノコバウナギ科は北赤道海流域の広範囲で高密度に分布した。一方で、クロアナゴ属や沿岸性ウナギ類は本海流域の北西部で、ウナギ属は東部で高密度に分布した。多変量解析の結果、レプトセファルス群集の構造は本海流域の北西部と東部で大きく異なることが明らかになった。また、クロアナゴ属、沿岸性ウナギ類、ノコバウナギ科などが高密度で分布した北西部では高気圧性渦が発達していることが明らかになった。このことから、レプトセファルスの北赤道海流域北西部での高密度分布は、高気圧性渦の集積作用によるものと考えられた。小型個体の分布を検討したところ、ノコバウナギ科は北赤道海流域の広範囲で産卵するのに対し、ウナギ属は西方への流れ

が卓越する本流域、クロアナゴ属は高気圧性渦が発達する北西部の限定的な海域で産卵することが示唆された。したがって、高気圧性渦の集積作用が分布に与える影響は産卵位置によって大きく異なると推測された。

夜間の鉛直分布を検討したところ、レプトセファルスは表層混合層から水温躍層上部にかけて高密度に分布することが示唆された。ゴテンアナゴ属、シギウナギ科のシギウナギ属やクロシギウナギ属、ノコバウナギ科は表層混合層で高密度に分布した。一方で、ニホンウナギや他のウナギ属、クロアナゴ属、イワアナゴ科、ウツボ科、ウミヘビ科などは水温躍層上部で主に分布していた。また、成育場を外洋、沿岸にもつ種の間で主な分布水深が異なる傾向が認められ、外洋域でのレプトセファルスの水平輸送において、鉛直分布が重要な役割を担っている可能性が示された。

### レプトセファルスを取り巻く動物プランクトン群集の構造と海洋環境の関係

海洋環境が動物プランクトンの分布に与える影響をより詳細に理解するために、ウナギ目レプトセファルスを取り巻く仔魚および無脊椎動物プランクトンの分布と、物理環境の関係を検討した。レプトセファルスとともに採集された仔魚の分類群組成を調べたところ、ウナギ目を除いた 12 目 94 種の仔魚が出現した。ウナギ目レプトセファルスの採集個体数は仔魚全体の 2% であった。また、外洋で産卵する魚類の採集個体数は全体の 70% 以上を占めた。特に、ハダカイワシ目、ワニトカゲギス目、ニシン目が優占し、ハダカイワシ目ではゴコウハダカが、ワニトカゲギス目ではヤベウキエソが、ニシン目ではタイワンアイノコイワシ属の一種が多く採集された。外洋表層性魚類のタイワンアイノコイワシ属は、北赤道海流域の北西部では低い分布密度を示したが、本流域では高い分布密度を示した。一方で、沿岸性、大陸棚性、ゴコウハダカやヤベウキエソを含む外洋中深層性の魚類は、高気圧性渦が発達する北赤道海流域の北西部で高密度分布した。このことから、高気圧性渦の集積作用はウナギ目レプトセファルスだけでなく仔魚群集全体に影響を及ぼしていることが明らかになった。小型個体の分布を検討したところ、北赤道海流域の北西部で低密度に分布したタイワンアイノコイワシ属は本流域で産卵する傾向が認められた。また、高気圧性渦域で高密度分布したヤベウキエソは北西部で、ハダカイワシ科は北赤道海流域の広範囲で産卵する傾向が認められた。したがって、仔魚全体に共通する特性として、高気圧性渦の集積作用が分布に与える影響は産卵位置によって異なるものと考えられた。また、その影響は北赤道海流域の本流域で産卵する種の方が、北西部で産卵する種に比べて小さいと推察された。

無脊椎動物プランクトンの分布特性を調べたところ、無脊椎動物プランクトンの分布量についても高気圧性渦域で多いことが明らかになった。高気圧性渦縁辺部の海域では、高いクロロフィル *a* 濃度が認められ、植物プランクトンの分布量が多いと考えられた。したがって、この

海域では、レプトセファルスの餌と考えられている動植物プランクトンの死骸や糞粒から構成されるマリンスノーが豊富に存在すると推測された。

### 北赤道海流域におけるレプトセファルスの摂餌と海洋環境の関係

動物プランクトン群集における食物網構造やウナギ目レプトセファルスの摂餌環境を理解するため、懸濁態有機物 (POM)、レプトセファルス、ウナギ目以外の仔魚、無脊椎動物プランクトンの炭素窒素安定同位体比組成を検討した。これらの安定同位体比を比較したところ、大部分の仔魚は無脊椎動物プランクトンを主に摂餌するのに対して、レプトセファルスはマリンスノーや POM を主に摂餌する傾向が認められた。このことから、マリンスノーが豊富な高気圧性渦域はレプトセファルスにとって好適な餌料環境であると考えられた。また、高気圧性渦はレプトセファルスを北赤道海流の北西部に集積させるだけでなく、レプトセファルスの餌料環境に影響することで、複数の分類群の高密度分布を支えていることが示唆された。

レプトセファルスの安定同位体比組成は分類群間で異なっていた。POM の安定同位体比組成が水深 100 m 以浅と水深 150 m 以深で大きく異なることから、分類群間の安定同位体比の差異は、摂餌する水深を反映した結果であると考えられた。混合モデルを用いてレプトセファルスの安定同位体比に対する水深ごとの POM の寄与率を調べたところ、ゴテンアナゴ属やシギウナギ属は水深 5–50 m の極表層で POM やマリンスノーを摂餌するのに対して、ニホンウナギやオオウナギは水深 50 m 付近と 150 m 以深で摂餌することが示唆された。これらの摂餌水深については、本研究や既往研究で報告された昼間や夜間の分布水深と一致したことから、ウナギ属やゴテンアナゴ属、シギウナギ属は一日を通して摂餌を行っているものと考えられた。また、高気圧性渦によって北赤道海流の北西部で高密度に分布していたクロアナゴ属、ギンアナゴ属、イワアナゴ科、さらにノコバウナギ科、ウツボ科、ウミヘビ科の間では摂餌水深が類似していることも示唆された。

本研究の結果、知見が乏しかった北赤道海流域におけるウナギ目レプトセファルスの分布特性や摂餌環境について、中規模渦の集積作用や餌料環境改善に伴う分布密度の上昇、産卵位置の変化に伴う分布パタンの差異、成育場を沿岸・外洋に持つ種の間における主分布水深の差異、種間の摂餌水深の差異、日中・日没後の摂餌、仔魚群集における低い優占度、他仔魚と異なる餌の利用などが明らかになった。得られた知見は、海洋環境がニホンウナギなどのウナギ目魚類の初期生態に与える影響の評価に不可欠であり、これらの魚類の加入量予測に大きく貢献できるとともに、中でも特異的な形態をもつウナギ目レプトセファルスの生物学的基礎情報および生態学的地位に関する知見を提供するものである。

Supplement table. Japanese name and scientific name of taxa collected by the Isaacs-Kidd Midwater Trawl sampling survey during the KH-13-6 cruise in the North Equatorial Current

Order		Japanese name	Taxon	Scientific name	Order	Japanese name	Taxon	Scientific name
ウナギ目	ニホンウナギ		<i>Anguilla japonica</i>		ヒメ目	ツマリヨコエソ		<i>Gonostoma atlanticum</i>
	オオウナギ		<i>Anguilla marmorata</i>			ツマリヨコエソ属 spp.		<i>Gonostoma</i> spp.
	オオウナギ/ソノウナギ		<i>Anguilla marmorata/uzonensis</i>			オニハダカ属 spp.		<i>Cyclothone</i> spp.
	ババカラウナギ		<i>Anguilla bicolor pacifica</i>			ヨコエソ科 spp.		<i>Gonostomidae</i> spp.
	ウナギ属 spp.		<i>Anguilla</i> spp.			ヨウジエソ		<i>Pollichthys mauli</i>
	ハリガネウミヘビ属 sp.		<i>Moringua</i> sp.			ヤベウキエソ		<i>Vinciguerra nimbria</i>
	ヤセアナゴ属 spp.		<i>Chlopsis</i> spp.			ウキエソ属 spp.		<i>Vinciguerra</i> spp.
	イワアナゴ属 spp.		<i>Kaupichthys</i> spp.			ギンハダカ科 spp.		<i>Phosichthyidae</i> spp.
	カワアナゴ属 spp.		<i>Robinsia</i> spp.			ヨロイホシエソ		<i>Stomias nebulosus</i>
	イワナゴ科 spp.		<i>Chlopsidae</i> spp.			フニトカガキス属 spp.		<i>Stomias</i> spp.
	キカイウツボ亜科 spp.		<i>Uropterygiinae</i> spp.			ホソフニトカガキス		<i>Macrostomias pacificus</i>
	ウツボ亜科 spp.		<i>Muraeninae</i> spp.			トカガハダカ科 spp.		<i>Astronesthidae</i> spp.
	リュウキュウホラアナゴ亜科 spp.		<i>Ilyophinae</i> sp.			ヤリホシエソ属 spp.		<i>Leptostomias</i> spp.
	ムカンウミヘビ属 spp.		<i>Neelcheilus</i> sp.			ホリエソ		<i>Photonectes albipennis</i>
	ニシン目	ニンギョウアナゴ亜科 spp.		<i>Myrophinae</i> spp.			ホリエソ属 spp.	
ニシキウアナゴ亜科 spp.			<i>Ariosoma</i> sp. 3		ダイニチホシエソ属 sp. 4		<i>Eustomias</i> sp. 4	
ゴテンアナゴ属 sp. 3			<i>Ariosoma</i> sp. 4		ホリエソ科 spp.		<i>Melanostomidae</i> spp.	
ゴテンアナゴ属 sp. 4			<i>Ariosoma</i> sp. 5		ホウキボシエソ		<i>Photostomias lemi</i>	
ゴテンアナゴ属 sp. 5			<i>Ariosoma</i> sp. 6		ホウキボシエソ科 spp.		<i>Malacosteidae</i> spp.	
ゴテンアナゴ属 sp. 6			<i>Ariosoma majus</i> (sp. 7)		ミツマタヤリウオ属 spp.		<i>Idiacanthus</i> spp.	
オオシロアナゴ			<i>Ariosoma</i> spp.		フニトカガキス目 spp.		<i>Stomiliformes</i> spp.	
ゴテンアナゴ属 spp.			<i>Conger</i> spp.		アカエソ属 spp.		<i>Synodus</i> spp.	
クロアナゴ属 spp.			<i>Gnathopis</i> spp.		ボウエンギョ属 spp.		<i>Gigantura</i> spp.	
ギンアナゴ属 spp.			<i>Gorgasia</i> spp.		フカミフチエソ属 spp.		<i>Ahlesaurus</i> spp.	
シンジュアナゴ属 spp.			<i>Heteroconger</i> spp.		フチエソ属 sp. 1		<i>Scopelosaurus</i> sp. 1	
チンアナゴ属 spp.			<i>Congridae</i> spp.		チメエソ属 spp.		<i>Berthalbella</i> spp.	
アナゴ科 spp.			<i>Derichthys</i> spp.		チメエソ科 spp.		<i>Scopelarchidae</i> spp.	
クビナガアナゴ属 spp.			<i>Nessorhamphus</i> spp.		ヤリエソ属 spp.		<i>Coccorella</i> spp.	
ニシン目		ヘラアナゴ属 spp.		<i>Derichthidae</i> spp.		マダラヤリエソ属 spp.		<i>Evermannella</i> spp.
	ヘラアナゴ科 spp.		<i>Saurenchelys</i> spp.		ムカンヤリエソ		<i>Odontostomops normalops</i>	
	クロシギウナギ属 spp.		<i>Sacopharngidae</i> spp.		ヤリエソ科 spp.		<i>Evermannellidae</i> spp.	
	シギウナギ属 spp.		<i>Engraulidae</i> spp.		ムナヒレハダカエソ		<i>Sudis afox</i>	
	ノコハナギ科 spp.		<i>Diplophos taenia</i>		ヒシナガハダカエソ属 spp.		<i>Uncisudis</i> spp.	
	イトアナゴ属 spp.		<i>Diplophos</i> spp.		サヨリナメハダカ		<i>Stemonosudies macrura</i>	
	フウセンウナギ科 spp.		<i>Signipops gracilis</i>		オクロナメハダカ		<i>Stemonosudies elegans</i>	
	タイワンアイノコイワシ属 spp.		<i>Signipops elongatus</i>		クロナメハダカ		<i>Lestidrops</i> sp. 1	
	カタクチイワシ科 spp.		<i>Signipops</i> spp.		ハダカエソ属 spp.		<i>Lestidrops mirabilis</i>	
	ネッタユメハダカ				ナメハダカ属 spp.		<i>Lestidium</i> spp.	
	ユメハダカ属 spp.				ハダカエソ科 spp.		<i>Paralepididae</i> spp.	
	ヨコエソ				ミズウオ亜目 spp.		<i>Alepisauridae</i> spp.	
	オオヨコエソ							
	ヨコエソ属 spp.							

Supplement table. Continued.

Order	Japanese name		Scientific name		Order	Japanese name		Scientific name	
	Taxon		Taxon			Taxon		Taxon	
ハダカイウン目	フトミカツキハダカ		<i>Bolinichthys distofax</i>		カレイ目	ロウソクナヒキ		<i>Etmelichthys struhsakeri</i>	
	ホシミカツキハダカ		<i>Bolinichthys longipes</i>			ニシキベラ属 spp.		<i>Thalassoma</i> spp.	
タラ目	ゴコウハダカ		<i>Ceratoscopelus warmingii</i>		アジ目	ベラ科 spp.		Labridae spp.	
	ハダカイウン属A群		<i>Diaphus</i> A group		アジ目	タイワンブダイ		<i>Scalotomus carolinus</i>	
アジ目	ハダカイウン属B群		<i>Diaphus</i> B group			ブダイ科 spp.		Scaridae spp.	
	ハダカイウン属 spp.		<i>Diaphus</i> spp.		アジ目	オニボウズギス属 spp.		<i>Chiasmodon</i> spp.	
アジ目	カガミイワシ		<i>Lampadena luminosa</i>			クロボウズギス属 spp.		<i>Pseudoscopus</i> spp.	
	カガミイワシ属 sp. 1		<i>Lampadena</i> sp. 1		アジ目	クロボウズギス科 spp.		Chiasmodontidae spp.	
アジ目	カガミイワシ属 sp. B		<i>Lampadena</i> sp. B			ナンヨウボウズハゼ属 sp.		<i>Siphodon</i> sp.	
	カガミイワシ属 sp. C		<i>Lampadena</i> sp. C		アジ目	ハゼ亜目 sp. 2		Gobioidel sp. 2	
アジ目	ホタルビハダカ		<i>Lampadena urophaos</i>			ハゼ亜目 sp. 3		Gobioidel sp. 3	
	カガミイワシ属 spp.		<i>Lampadena</i> spp.		アジ目	ハゼ亜目 sp. 4		Gobioidel sp. 4	
アジ目	ホントガリハダカ		<i>Lampantactis nobilis</i>			ハゼ亜目 sp. 5		Gobioidel sp. 5	
	トンガリハダカ属 sp. A		<i>Nannobranchium</i> sp. A		アジ目	ハゼ亜目 sp. 6		Gobioidel sp. 6	
アジ目	ツマリドンダリ		<i>Hygophum proximum</i>			ハゼ亜目 sp. 7		Gobioidel sp. 7	
	ドンダリハダカ		<i>Hygophum reinhardtii</i>		アジ目	ハゼ亜目 sp. 8		Gobioidel sp. 8	
アジ目	ドンダリハダカ属 spp.		<i>Hygophum</i> spp.			ハゼ亜目 spp.		Gobioidel spp.	
	ツマリハダカ		<i>Triphaturus nigrescens</i>		アジ目	ムカンクワコチ		<i>Scombrolabrax heterolepis</i>	
アジ目	ヒサハダカ		<i>Taenigichthys minimus</i>			フウライカジキ		<i>Tetrapturus angustirostris</i>	
アジ目	ヒシハダカ		<i>Myciophum obtusirostre</i>		アジ目	マカンジキ科 spp.		Istiophoridae spp.	
	ススキハダカ属 spp.		<i>Myciophum selenops</i>			クロンビカマス		<i>Promethichthys prometheus</i>	
アジ目	マカリハダカ		<i>Myciophum</i> spp.		アジ目	ハンナガクロタチ		<i>Nesarchus nasutus</i>	
	ハダカイウシ科 spp.		<i>Symbolophorus evermanni</i>		アジ目	クロタチカマス		<i>Gempylus serpens</i>	
アジ目	リュウウグウノツカイ属 spp.		<i>Myclophidae</i> spp.			アブラソコムツ		<i>Lepidocybium flavobrunneum</i>	
	サイウオ属 spp.		<i>Regalecus</i> spp.		アジ目	クロタチカマス科 spp.		Gempylidae spp.	
アジ目	カクレウオ科 spp.		<i>Bregmaceros</i> spp.			カツオ		<i>Katsuwonus pelamis</i>	
アジ目	アジ目 spp.		<i>Carapidae</i> spp.		アジ目	キハダ		<i>Thunnus albacares</i>	
	カエルアングウ科 spp.		<i>Ophidiiformes</i> spp.			ビンナガ		<i>Thunnus albulunga</i>	
アジ目	ミツクリエナガチョウチンアングウ科 spp.		<i>Antennariidae</i> spp.		アジ目	サバ科 spp.		Scombridae spp.	
	アングウ目 spp.		<i>Ceratiidae</i> spp.		アジ目	サバ亜目 spp.		Scombroidei spp.	
アジ目	サカムラキンメ		<i>Gigantactis</i> group A			コウベダルマガレイ属 spp.		<i>Crossorhombus</i> spp.	
	クロレレザヨリトビウオ		<i>Lophiiformes</i> spp.		アジ目	ダルマガレイ		<i>Engyprosope grandisquama</i>	
アジ目	トビウオ科 spp.		<i>Dietrichthys parini</i>			ダルマガレイ属 sp. 1		<i>Engyprosope</i> sp. 1	
	スミクイウオ属 spp.		<i>Oxyptorhamphus convexus convexus</i>		アジ目	ダルマガレイ属 spp.		<i>Engyprosope</i> spp.	
アジ目	トゲメキス		<i>Exocoetidae</i> spp.			ホシダルマガレイ		<i>Bofius myriaster</i>	
	トゲメキス		<i>Synagrops</i> spp.		アジ目	セイテンビラメ属 sp. 1		<i>Asterorhombus</i> sp. 1	
アジ目	ヤセムツ科 spp.		<i>Pseudogramma polycantha</i>			セイテンビラメ属 sp. 2		<i>Asterorhombus</i> sp. 2	
	アジ科 spp.		<i>Sphyrænoptera bairdianus</i>		アジ目	ウサビフダ		<i>Ranzania laevis</i>	
	シマカツガ属 spp.		<i>Epigonidae</i> spp.						
アジ目	シマカツガ属 spp.		<i>Carangidae</i> spp.						
			<i>Brama</i> spp.						