

ウナギの産卵回遊行動に関する生理生態学的研究

2013

東京大学 大学院 農学生命科学研究科 水圏生物科学専攻
眞鍋諒太郎

指導教員 東京大学 教授
塚本 勝巳

目次

第1章	緒言	1		
	第1節	ニホンウナギの産卵回遊	1	
	第2節	回遊の3条件	2	
	第3節	回遊経路	2	
	第4節	研究の目的	4	
第2章	遊泳能力	5		
	第1節	材料と方法	6	
		第1項	供試魚	6
		第2項	スタミナトンネル実験装置	6
		第3項	実験方法	6
		第4項	パラメータの算出	11
		第5項	タグの影響評価実験	12
		第6項	統計検定	12
	第2節	結果	13	
		第1項	遊泳速度と酸素消費量	13
		第2項	水温の影響	13
		第3項	塩分の影響	17
		第4項	成熟段階による変化	17
		第5項	ポップアップタグが遊泳能力に与える影響	17
	第3節	考察	22	
		第1項	ニホンウナギの遊泳能力	22
		第2項	環境変化に伴う遊泳効率の変化	22
		第3項	銀化ステージによる遊泳効率の変化	23
		第4項	タグの影響	24
第3章	産卵回遊における嗅覚の役割	26		
	第1節	材料と方法	27	
		第1項	黒潮水への応答実験	27
		第2項	産卵場周辺海水および飼育水への応答実験	30

第2節	結果	34
第1項	黒潮水への反応	34
第2項	産卵場周辺海水・飼育水への反応	37
第3節	考察	41
第1項	嗅覚による水塊の探索の有無	41
第2項	産卵集団の形成における嗅覚の役割	43
第4章	ニホンウナギの産卵回遊行動	45
第1節	材料と方法	46
第1項	調査の概要	46
第2項	供試魚	46
第3項	ポップアップタグの設定	48
第4項	ポップアップタグの装着方法	51
第5項	ポップアップタグを装着したウナギの放流	52
第6項	解析方法	53
第2節	結果	57
第1項	回収率とデータの質	57
第2項	水平方向の移動	58
第3項	遊泳深度と経験水温	63
第4項	日周鉛直移動	77
第5項	最長追跡期間を記録した個体の行動解析	87
第6項	黒潮を経由する経路での推定遊泳速度	93
第3節	考察	100
第1項	ポップアップタグの利点と欠点	100
第2項	捕食圧	101
第3項	産卵回遊初期における回遊経路の推定	101
第4項	日周鉛直移動の意義	104
第5章	熱帯ウナギの産卵回遊行動	107
第1節	材料と方法	108

	第1項	供試魚	108
	第2項	ポップアップタグの設定	108
	第3項	装着方法	108
	第4項	ウナギの放流場所	108
	第5項	データ解析方法	108
第2節	結果		112
	第1項	タグの浮上位置と水平方向の移動	112
	第2項	遊泳深度・経験水温	112
	第3項	日周鉛直移動	114
	第4項	月の出と月の入りに伴う行動	114
第3節	考察		119
	第1項	タグの影響	119
	第2項	捕食	119
	第3項	遊泳速度	120
	第4項	日周鉛直移動	120
	第5項	月光の影響	120
第6章	総合考察		122
	第1節	ニホンウナギの産卵回遊経路	122
	第2節	ウナギ属魚類の産卵回遊生態	125
	第3節	水産学的意義	129
	第4節	今後の課題	129
	謝辞		131
	引用文献		133
	要旨		144

第1章 緒言

第1節 ニホンウナギの産卵回遊

1973年の第1回ウナギ産卵場調査から数えて16回目、2009年夏の白鳳丸の研究航海(KH09-1)においてニホンウナギ(*Anguilla japonica*)の天然卵が計31個採集された。これにより、ニホンウナギの産卵場は西マリアナ海嶺付近にあり、夏の新月期に同期して一斉に産卵することが確定的になった(Tsukamoto et al. 2011)。また、2008～2010年にかけて行われた水産庁の漁業調査船開洋丸の調査により同海域で親ウナギが採集されたことと合わせて、ニホンウナギの産卵場問題は一応の解決をみたといえる。しかし回遊生態の観点からいえば、これは回遊環の出発点と終着点が明らかになったに過ぎず、ニホンウナギの回遊生態は依然として未解明な部分が多い。

ニホンウナギは、孵化約1週間の短いプレプトセファルス期を経て、レプトセファルスと呼ばれる透明で柳の葉状の仔魚となり、北赤道海流に乗って西へ運ばれる(Kimura et al. 2001)。レプトセファルスは成長に伴い、夜間の水深70m以浅にまで浮上する(Otake et al. 1998)。これによりエクマン輸送の影響を受け、黒潮へと乗り換える(Kimura et al. 1994)。黒潮に乗って北へ輸送される過程でシラスウナギへ変態し、東アジア一帯の河口へ接岸する(Shinoda et al. 2011)。接岸後クロコとなり淡水域の河川や汽水域の河口、あるいは海水の沿岸域など幅広く分散して定着生活を始める。数年から十数年間、黄ウナギとして成長した後、秋～初冬にかけて銀化して銀ウナギとなり、産卵場を目指して産卵回遊を開始する。

このように、ニホンウナギのライフサイクルの概略は明らかになった。しかし、ニホンウナギの生活史の中で親魚の産卵回遊に関しては産卵場が陸地から遙か離れた外洋にあるため、その生態の大部分は謎に包まれている。外洋で産卵回遊中の親ウナギが採集された例は極めて限られている(Chow et al. 2009)。ウナギ属魚類はその特徴的な動きや行動のため底引き網、刺し網などの通常漁具では採集されにくいことや、巣穴には入らない、あるいは産卵回遊中には摂餌しないため、餌や隠れ家で誘引することもできないなどの理由による。しかし、ウナギ属魚類の生活史において復路に当たる産卵回遊は繁殖につながるために重要な意味を持っている。外洋の産卵場へ正確に帰り着かなければ再生産の成功はありえないし、またこの長期の回遊期間にウナギ属魚類の成熟は進む。どのルートを通して産卵場へ行き着くのか、どのようにして産卵場を見つけるのか、どうして長距離の回遊が可能であり、またそもそもなぜ回遊をするようになったのか、ウナギ属魚類の産卵回遊に関する謎は多い。

第2節 回遊の3条件

回遊を開始し、無事に目的地に到着し、その旅を全うするには、次の3条件が必要である。1つ目の条件は、そもそも動物に回遊行動を起こさせるための内部の動因(drive,あるいはmotivation)である。動因とは、動物をある行動へと駆り立てる内部要因であると定義されている。2つ目の条件は、目的地までの距離を移動するのに十分な運動能力(locomotion)が必要となる。3つ目の条件として、目的地の方角や場所を知るための航海能力(navigation)が挙げられる。これら動因、運動能力、航海能力の3条件全てが満たされた時、初めて回遊が始まり、無事全うされる。

動因は神経活動により生ずる生理学的要因であり、脳内の複雑な神経生理学的メカニズムを経て生成される内的状態なので、今のところその実態をつかむことが難しい。一方、回遊動物の運動能力は、蓄積された体脂肪の測定や、遊泳速度や酸素消費量をスタミナトネルなどを用いて測定することで評価できる。また、航海能力については、太陽コンパス(Hasler et al. 1958)、磁気コンパス(Diebel et al. 2000)、嗅覚(Ueda, 2012)などについて感覚生理学的・行動学的なアプローチが多数行われている。しかしながらウナギの産卵回遊においては、比較的取り組みやすい運動能力や航海能力に関する研究ですらほとんど行われていないのが現状である。

第3節 回遊経路

ニホンウナギの産卵回遊生態の中で、親ウナギがどのようなルートを経て産卵場に到達するのかという回遊経路の問題は基本的で且つ重要な課題である。また、ニホンウナギは海底を這って産卵場へ行くのか、中層を遊泳するのかなど、回遊中の行動も分かっていない(Fig. 1-1)。大西洋のアメリカウナギ(*A. rostrata*)とヨーロッパウナギ(*A. anguilla*)において、産卵回遊生態を明らかにする目的で超音波発信器による行動追跡が行われた(Tesch 1978, 1989; Parker and McCleave 1997; McCleave & Arnold 1999)。これらの研究によって、ウナギは回遊の初期に日周鉛直移動を行うことが明らかにされた。ニホンウナギでも同様の手法によって、沿岸域から外洋へ出発する銀ウナギの行動を観察している(Aoyama et al. 2002)。しかし、超音波発信器による追跡記録期間は長くても1週間であったため、ウナギ属魚類の回遊行動のごく初期の段階しか追跡できていない。そのため、主たる回遊経路はおろか、沿岸域での行動でさえも、十分に解明するのが困難な状況であった。

近年、設定した時間が経過すると生物体から切り離されて海面に浮かび上がり、衛星を介してデータを送信することができる自動浮上型電波発信器付データロガー(ポップアップタグ)が考案された。このポップアップタグを用いることによって、海洋生物のより長期の

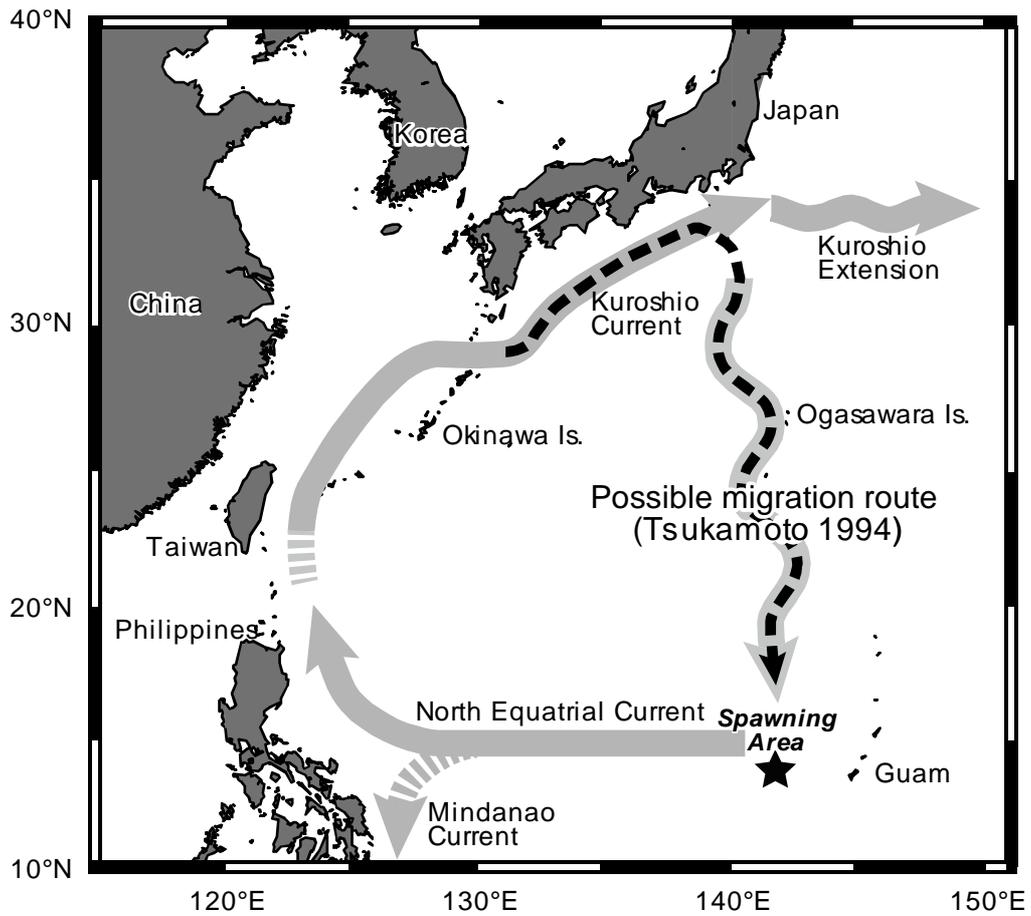


Fig. 1-1. Possible silver eel migration route (dotted black arrow) to the spawning area (black star) of *Anguilla japonica* in the western North Pacific as proposed by Tsukamoto (1994).

追跡が可能になった。これまでこの手法は、専らマグロ、サメなど大型表層魚の行動追跡に用いられてきた(Block et al. 1998, 2005; Weng et al. 2007)。しかし最近、*A. dieffenbachii* とヨーロッパウナギにおいて、ポップアップタグを用いた研究が報告されている。ニュージーランドに生息する体長 1m を超える大型のウナギである *A. dieffenbachii* では、5 か月間の長期的追跡に成功している(Jellyman and Tsukamoto 2005)。またウナギ属魚類の中では小型であるヨーロッパウナギでも、最大 126 日間の追跡に成功している(Aarestrup et al. 2009)。したがって、ウナギ属魚類でもポップアップタグは回遊経路および海洋での行動を知る上で有効なツールの一つであるといえる。しかし、ニホンウナギにポップアップタグを用いて研究した例はない。

第4節 研究の目的

本研究では、ニホンウナギの産卵回遊行動に焦点をあて、その遊泳能力を運動生理学的に、環境への応答能力を行動学的に、さらに回遊経路と経験する環境をポップアップタグを装着した放流実験により調べることを目的とした。また、こうして得られた知見を総合して、ニホンウナギの産卵回遊行動を包括的に理解することに努めた。さらに、熱帯ウナギでもポップアップタグを用いた回遊経路追跡を行い、これをニホンウナギの結果と比較することで、ウナギ属魚類の産卵回遊行動の共通点と特異な点を明らかにし、ウナギ属魚類における産卵回遊の意義を考察することも研究の狙いとした。

本章に続き第2章では、長距離の産卵回遊を達成するためにニホンウナギが備える遊泳能力を調べるため、スタミナトンネルを用いた遊泳実験を行った。黄ウナギと銀ウナギで回遊開始前後における遊泳能力の差はあるのか、また塩分、水温という環境条件が遊泳能力に及ぼす影響、さらに、銀化の進行による遊泳能力の変化を調べた。第3章では、回遊中の経路選択と産卵地点の識別と産卵群形成における嗅覚の役割に着目し、産卵回遊中に経験すると想定される環境水、さらに産卵群の形成に関与すると思われる他個体の匂いに対する反応を調べた。第4章では、過去に類例のないほど多数のポップアップタグを用いた放流実験により、実際の回遊経路と経験水温、遊泳水深を詳細に検討した。第5章では、*A. marmorata* と *A. celebesensis* の産卵回遊行動をポップアップタグによる放流実験で調べ、その結果を前章で得られたニホンウナギの結果と比較した。最後に第6章では、本研究で得られた結果を総合し、ニホンウナギの産卵場までの経路推定とウナギ属魚類の生活史における産卵回遊生態の特有性を考察した。

第2章 遊泳能力

成長期である黄ウナギ期を経たニホンウナギは、成熟開始とともに銀ウナギへ変態する(Aoyama and Miller 2003). この際、メラニンの沈着による体色の銀化や眼径と胸鰭の増大 (Okamura et al. 2007; Sasai et al. 2001)および浮袋外壁の肥厚(Yamada et al. 2001)や消化管の退縮(Okamura et al. 2007)が起こる. また、鰓の塩類細胞(Sasai et al. 1998)や網膜桿体細胞の光受容体(都築ら 1997)において様々な形態的变化の生じることが知られている. さらに、内分泌学的変化として生殖腺刺激ホルモンや雄性ホルモンの 11-ケトテストステロンが上昇することが明らかになっている(Lokman et al. 1998; Han et al. 2003a, b; Aroua et al. 2005; Sudo et al. 2011, 2012). これらは、いずれも成熟や外洋における産卵回遊への適応として説明されている. さらに、超音波発信器による行動追跡や室内実験により、黄ウナギがほとんど移動をせず、強い定着性を示すのに対し、銀ウナギが高い移動性・活動性を示す事が明らかになった(Aoyama et al. 2002). このことは成長期の黄ウナギと成熟・産卵回遊期にある銀ウナギは、それぞれのステージに対応した異なる行動特性を持つ事を示唆している. すなわち、黄ウナギから銀ウナギへの変態は、形態学的、生理学的、さらには行動学的変化を伴う、ニホンウナギの生活史における極めて大きなイベントといえる.

さらに、銀化変態に伴い、ニホンウナギは摂餌を停止することが明らかになっている. エネルギーを摂取することなく、生殖腺を発達させながら産卵場までの数千キロを泳ぎ切るため、銀ウナギが特異な運動生理学的特性を持つ事が示唆される. 事実、スタミナトンネル実験装置による研究から、銀ウナギ期のヨーロッパウナギは、サケ科魚類の 4~6 倍高い遊泳効率を持つ事が明らかになっている(Palstra and van den Thillart, 2010). しかしながら、黄ウナギ期の遊泳効率や銀化変態に伴う変化、さらには水温、塩分等の環境条件による影響については未だ調べられていない.

そこで、本研究はスタミナトンネル実験装置を用いて、ニホンウナギの銀化変態に伴う遊泳能力の変化および水温、塩分が遊泳能力に及ぼす影響を明らかにする事を目的とした.

第1節 材料と方法

第1項 供試魚

2012年8月に千葉県・利根川下流域の定置網で漁獲されたニホンウナギ10個体(TL:53.4~70.3 cm)および2011年9~12月に同様の場所で定置網により漁獲されたニホンウナギ15個体(TL:70.0~93.0 cm)を用いて実験を行った(Table 2-1). これらは実験室へ移送後、直ちにそれぞれの実験条件(淡水・海水および水温18°C・25°C)に合わせた飼育水槽(140×140×60 cm)に収容し、全暗で3日間以上馴致した. 遊泳実験の前日に供試魚をオイゲノール2‰で麻酔し、体長(BL)、体重(BW)、銀化インデックス(Okamura et al. 2007, Fig. 2-1)、胸鰭長、眼径を計測した(Table 2-1). なお、本研究で用いた供試魚は銀化ステージが、Y1:5個体、Y2:12個体、S1:8個体だった(Table 2-1).

第2項 スタミナトンネル実験装置

空調した実験室内に設置したBlazka型のスタミナトンネル(127 L:オランダ・ライデン大学製)4基を用いて実験を行った(van den Thillart et al. 2004) (Fig. 2-2, 2-3). それぞれのスタミナトンネルは、配管を通じて250 L濾過・曝気水槽と連結し、必要に応じて適宜バルブの開閉による循環・換水が可能な設計となっている. スタミナトンネル内の溶存酸素量は、測定用チャンバーにセットした酸素センサー(InPro 6050, Mettler Toledo 社製)を用いて計測した.

第3項 実験方法

遊泳実験は、それぞれの銀化ステージ(Y1, Y2, S1)の生態学的特性を考慮し、Y1(5個体)は18°Cおよび25°Cの淡水、Y2(5個体)は18°Cおよび25°Cの淡水、Y2(7個体)は25°Cの海水、S1(8個体)は18°Cの海水(35.0 ppt)で行った(Table 2-1). 実験方法はPalstra et al. (2008)に準じた. すなわち、形態計測した個体を麻酔状態のまま、それぞれの実験条件としたスタミナトンネルの遊泳チャンバー内に収容、0.4 m/sの流速中で覚醒させ、そのまま一晩馴致した. 翌日、まず流速0.1 m/sで2時間酸素消費量を計測した後、0.4 m/sから0.1 m/sずつ流速を上げ、供試魚が遊泳できなくなるまで酸素消費量の計測を行った. なお、各遊泳速度の継続時間は2時間とし、このうち最初の1.5時間を酸素消費量の測定に、残りの0.5時間を次の計測のための換水に当てた. また、Palstra et al. (2008)と同様に実験開始前の溶存酸素量を100%とし、実験中に溶存酸素量が75%を下回った場

Table 2-1 Biological data (mean \pm SD) on experimental eels of all groups after the swim trials. TL: total length; BW: body weight; SI: silvering index; EV: eye vertical length; EH: eye horizontal length; Fin: fin length

SI	n	TL (cm)	BW (g)	EV (mm)	EH (mm)	Fin (mm)
Y1	5	55.8 \pm 2.3	219.2 \pm 46.3	4.28 \pm 0.71	4.48 \pm 0.69	25.2 \pm 1.6
Y2FW	5	66.9 \pm 3.1	416.0 \pm 100.4	5.67 \pm 0.54	6.46 \pm 0.48	35.9 \pm 3.4
Y2SW	7	76.4 \pm 3.9	724.4 \pm 122.2	7.00 \pm 0.39	6.46 \pm 0.15	39.7 \pm 3.5
S1	8	82.3 \pm 6.7	939.4 \pm 206.3	8.25 \pm 0.61	8.2 \pm 0.65	45.1 \pm 5.1

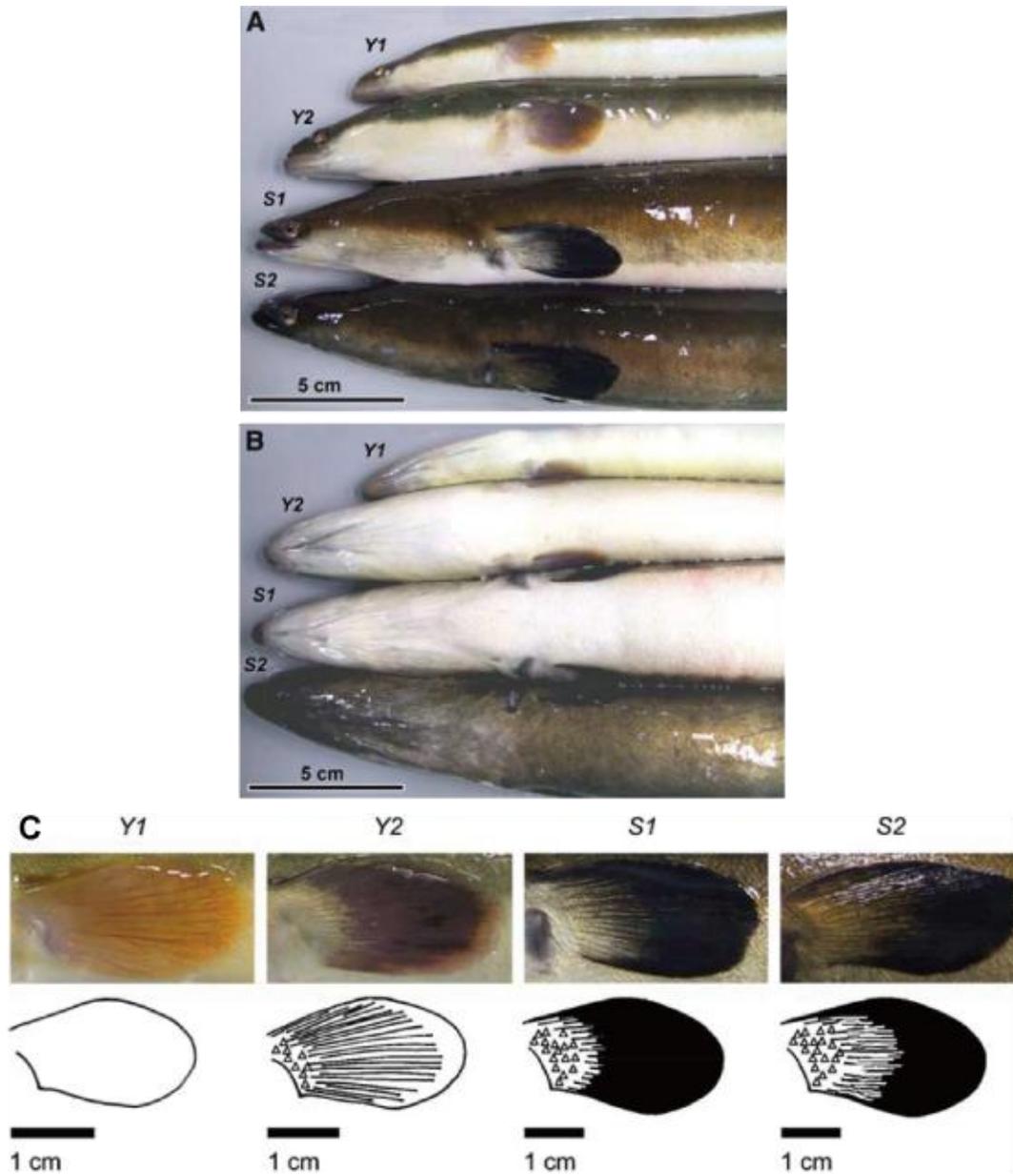


Fig. 2-1 Typical examples of the hour silvering stages of the Japanese eel. (A) Lateral view. (B) Ventral view. (C) Pectoral fin colorations. The schematic illustrations showing the distribution patterns of metallic hue (triangles) and the melanization patterns on the fins. (Reprinted from Okamura et al. 2007)

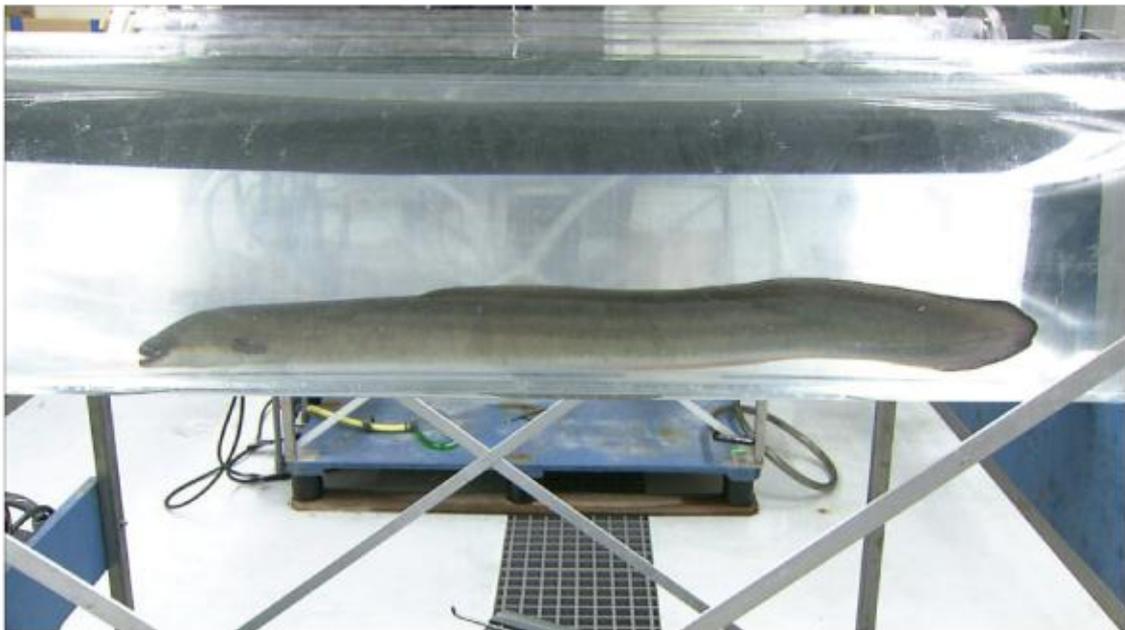


Fig. 2-2 Swim tunnel and a large silver eel swimming in one of the 4 swim tunnels.

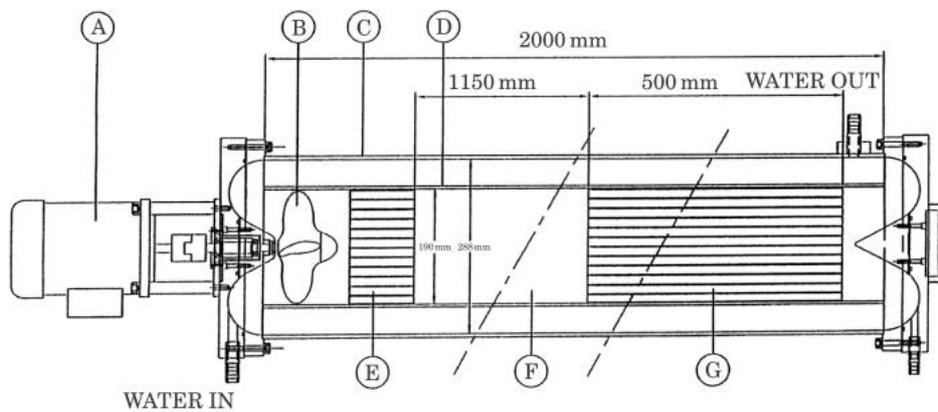


Fig. 2-3 Schematic drawing of a 2 m swim tunnel. The tunnel consists of two concentric perspex tubes of 2 m and two PVC endcaps. A: electric motor; B: propeller; C: perspex outer swim-tunnel tube; D: perspex inner swim-tunnel tube; E: PVC end-streamer; F, animal compartment; G, PVC front streamer. The propeller pushes water into the outer ring and 'sucks it' out from the inner tube. The cross-section area of the inner tube and of the outer ring have the same surface area. This results in equal flow rates at both sides. The turbulent water is pushed through streamers that have internal diameters of c. 10 mm. (Reprinted from Van den Thillart et al. 2004)

合は、計測を中断してスタミナトンネル内の換水を行い、溶存酸素量が 80-90 % に回復したのち再び計測した。

第4項 パラメータの算出

遊泳能力を比較するため、得られた酸素消費量のデータを用いて、各個体について以下により各パラメータを算出した(Palstra et al. 2008)。

1 時間遊泳した場合の体重 1kg あたり酸素消費量(MO_2 : mg O₂ kg/h)

$$MO_2 = (127 \times \Delta[O_2] / \Delta t) / (BW)$$

ここで、 $\Delta[O_2] / \Delta t$ は 1 時間あたりの酸素減少量 (mg/h)。

安静時の MO_2 (MO_{2rest} : mg O₂ kg/h)

本実験では、スタミナトンネル内の水をチャンバー内の酸素計に流して溶存酸素量を測定したため、0.1m/s の流速がないとスタミナトンネル全体の溶存酸素量を測ることはできない。そのため、0.1m/s 時の MO_2 を MO_{2rest} とした。

輸送コスト(COT : mg O₂ kg/km) … 体重 1kg あたり 1km 遊泳した場合の酸素消費量

$$COT = (127 \Delta[O_2] / \Delta d) / (BW)$$

ここで、 $\Delta[O_2] / \Delta d$ は 1 km あたりの酸素減少量。また、遊泳距離は流速と遊泳時間から算出した。

臨界遊泳速度 (U_{crit} : BL/s) (Brett, 1964)

$U_{crit} = \text{脱落前の遊泳速度} + 0.1 \times \text{脱落した遊泳速度の持続時間(分)} / 120 / (BL)$

最適遊泳速度 (U_{opt} : BL/s)

$$U_{opt} = \text{COT が最小となったときの遊泳速度}/(\text{BL})$$

第5項 タグの影響評価実験

近年、様々な海洋生物の行動研究に用いられるようになった市販のポップアップタグの装着が、ウナギ属魚類の遊泳に及ぼす影響についても調べるため、オランダ・ライデン大学において、養鰻場より購入した8個体の銀化した雌のヨーロッパウナギ(*Anguilla anguilla*, TL 76.5±1.0 cm, BW 1026±31 g, 平均±標準偏差)について MiniPAT ダミータグ(Wildlife Computers, Inc., 長さ 115 mm, 直径 20 mm, 浮力体部分の直径 40 mm, アンテナ長 170 mm, 空中重量 53 g)の影響評価実験を行った。遊泳実験は各個体について、1. 処理前, 2. タグ装着のための手術のみ, 3. タグを装着した状態, 4. タグを中性浮力にして装着した状態, 5. タグを外した状態の順番で合計5回実施した。タグの装着処理等は、MS222 (250 ppm)と benzocaine (80 ppm)により麻酔した供試魚の背鰭前 30 mm 付近を切開し、絹糸を通した 20×9 mm のテフロンプレート(厚さ 1.5 mm)を皮膚下に埋め込んだ状態を遊泳実験 2 とした。続いて、プレートより延びる絹糸の魚体から 20 mm 付近に市販状態のタグ(水中重量 -11g)を結節して遊泳実験 3 を行った。さらに、タグ下の絹糸部分に取り付けた鉛錘(11 g)により中性浮力として実験 4 を行った。最後に、全ての装置を取り外して実験 5 とした。なお、実験条件は水温 18±1 °C の海水(35 ‰)とし、タグ非装着時は 0.4 m/s, タグ装着時は 0.3 m/s の流速で一晩馴致した後、赤色光下で遊泳実験を行った。遊泳試験の流速は 0.1~0.8 m/s まで 0.1 m/s ごとに行った。実験装置の詳細およびパラメータの算出は上述の通りである。

第6項 統計検定

淡水条件と海水条件を分け、それぞれ対応のある t 検定を使用し水温間で MO_{2rest} , U_{crit} , U_{opt} を比較した。解析には Excel 統計 2010(SSRI, 東京)を用いた。タグの影響評価実験については One factor repeated measures ANOVA を使用した。解析には SPSS12.0 for Windows (SPSS Inc., Chicago, USA)を用いた。全ての解析の有意水準は 5 %とした。

第2節 結果

第1項 遊泳速度と酸素消費量

この実験に用いたウナギは、流速 0.1~1.3m/s の範囲で遊泳した。すべての遊泳実験において、遊泳速度が上がると MO_2 が上昇する傾向が認められた(Fig. 2-4)。各遊泳速度段階での例数が少なかったため、ここでは統計検定をおこなわなかった。淡水中で行った Y1 の遊泳実験において MO_2 は、水温 18°C で 50.6~150.3 mg/kg/h, 25°C で 64.0~94.2 mg/kg/h だった(Fig. 2-4a)。Y1 の最大遊泳速度時の MO_2 は 18°C で 1.0 m/s 時に 63.1 mg /kg/h, 25 °C で 0.6 m/s 時に 94.2 mg /kg/h だった。18°C 淡水下の Y1 において、0.7 m/s 以降 MO_2 が上下するのは例数が少ないため、酸素消費量が多い個体の値に影響されたためだと考えられる。淡水中で行った Y2 の遊泳実験において MO_2 は、18°C で 31.9~74.8 mg/kg/h, 25°C で 50.1~310.6 mg/kg/h だった(Fig. 2-4b)。Y2 の最大遊泳速度時の MO_2 は 18°C で 0.9 m/s の時 74.8 mg /kg/h, 25°C で 1.3 m/s の時 310.6 mg /kg/h だった。水温 18°C の海水中で行った Y2 と S1 の遊泳実験で、それぞれの MO_2 は、Y2 で 57.6~184.6 mg/kg/h, S1 で 49.0~198.48 mg/kg/h だった(Fig. 2-4c)。これらの最大遊泳速度時の MO_2 は、Y2 で 0.9 m/s の時 184.6 mg /kg/h, S2 は 1.0 m/s 時に 190.3 mg /kg/h だった。

第2項 水温の影響

水温 18 °C と 25 °C の淡水中で行った Y1 の遊泳実験の結果(両者とも n=5), MO_{2rest} と U_{crit} は、それぞれ 18 °C で 50 ± 27 mg /kg/h, 0.45 ± 0.22 BL/s, 25 °C で 64 ± 12 mg /kg/h, 0.53 ± 0.16 BL/s であり、いずれにおいても水温間で有意な差は認められなかった(Fig. 2-5)。また、0.4~1.0 m/s の範囲の COT は、18°C で 18~43 mg /kg/km(平均, 以下同じ), 25°C では 34~61 mg /kg/km だった(Fig. 2-5)。この結果から、 U_{opt} は 18°C で 1.04 ± 0.54 BL/s, 25°C で 0.91 ± 0.13 BL/s と計算され、両者に有意な差は認められなかった。

同様に淡水中でおこなった Y2 の実験結果を比較したところ、 MO_{2rest} と U_{crit} は、それぞれ 18°C で 32 ± 6 mg /kg/h と 0.69 ± 0.36 BL/s, 25 °C で 50 ± 9 mg /kg/h と 1.28 ± 0.49 BL/s だった。水温間において、 MO_{2rest} には差がなかったが、 U_{crit} では有意な差があった(Fig. 2-6, paired t-test, $p < 0.05$)。また COT は、18°C では 0.4~1.1 m/s の範囲で 29~59 mg /kg/km, 25°C では 0.4~1.3m/s の範囲で 33~66 mg /kg/km だった(Fig2-6)。この結果から、 U_{opt} は 18°C で 0.37 ± 0.17 BL/s, 25°C で

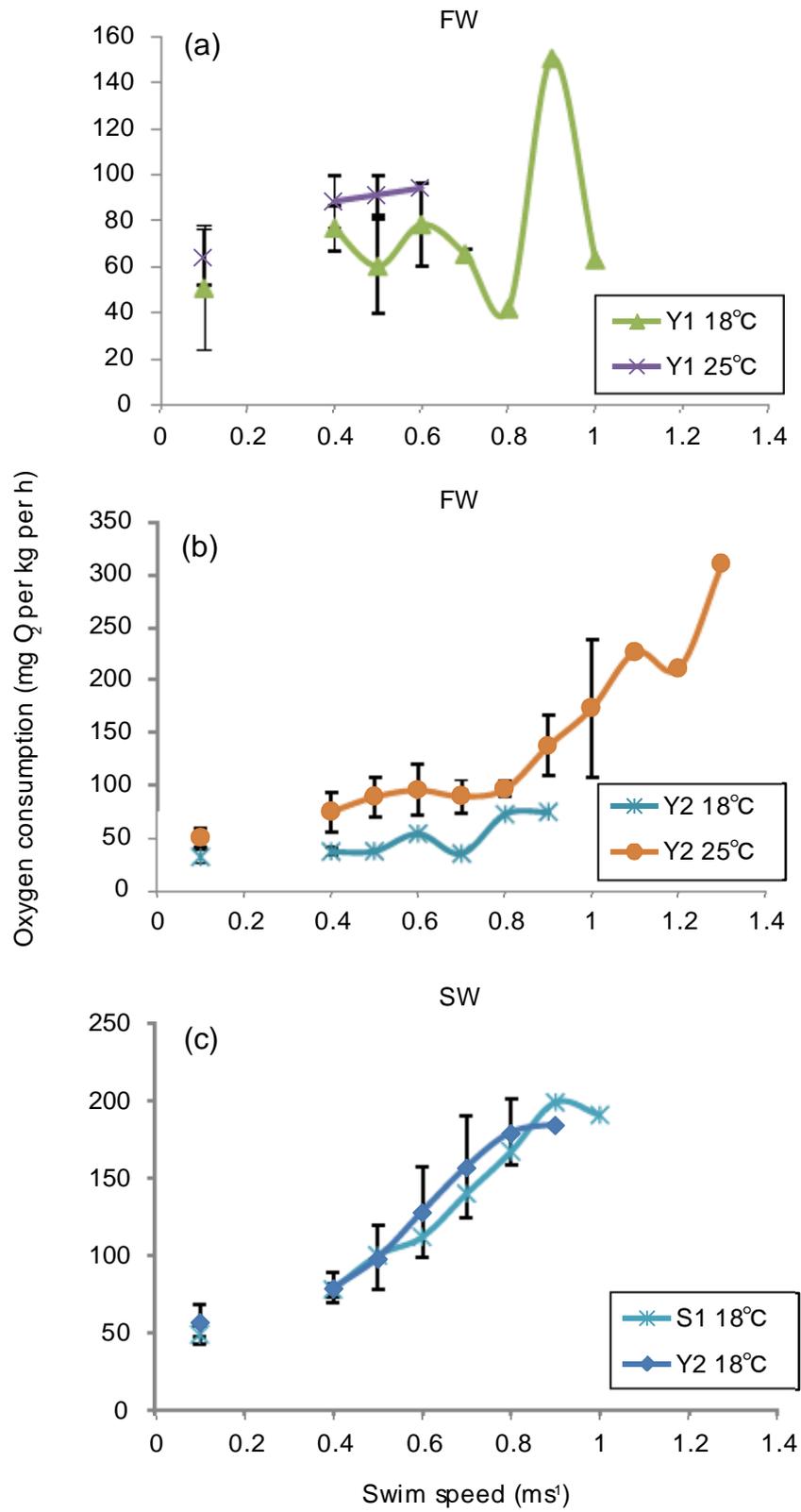


Fig. 2-4 The oxygen consumption rates of all groups.

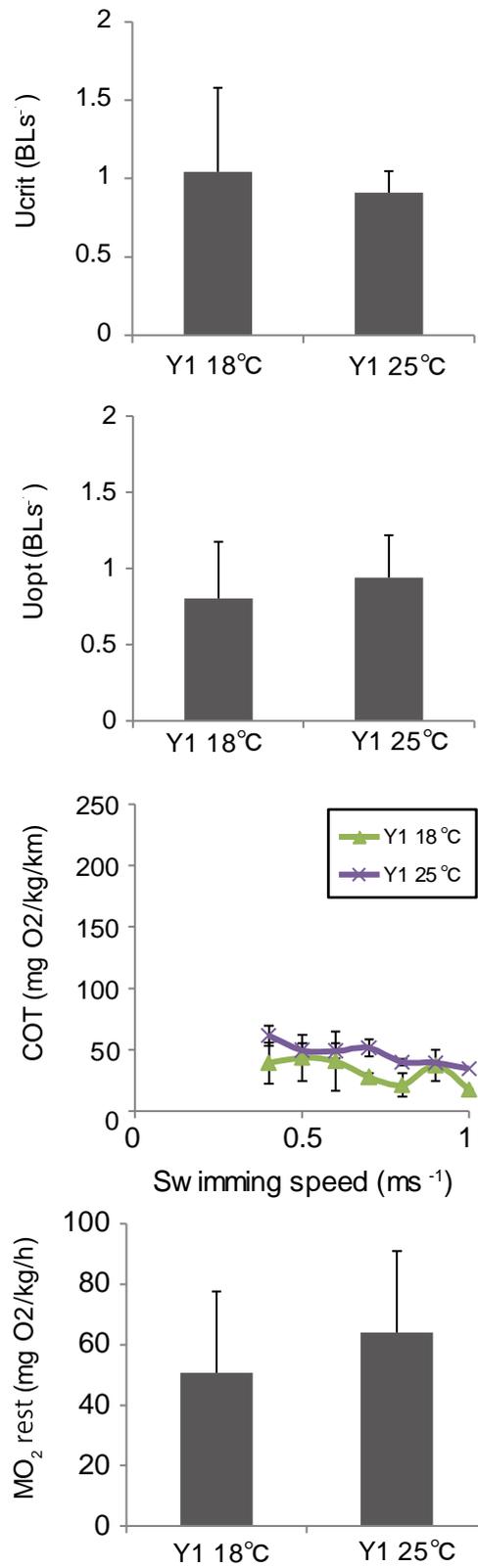


Fig .2-5 Swim parameters of Y1 in FW at 18°C, Y1 in FW at 25°C groups.

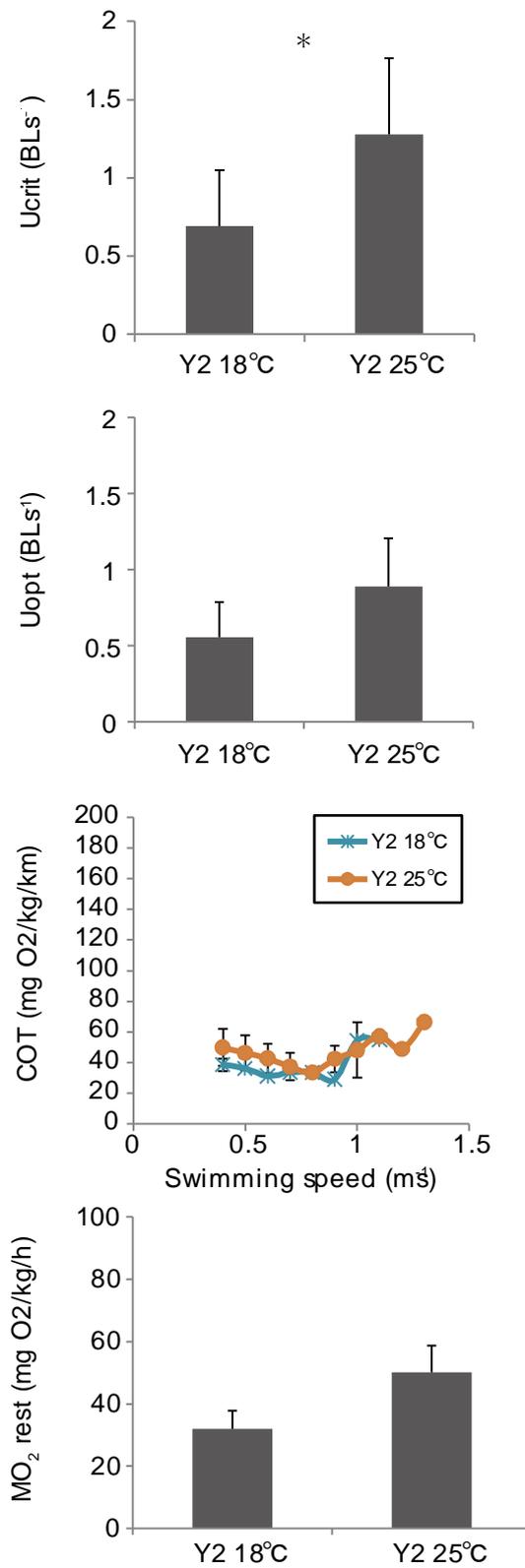


Fig. 2-6 Swim parameters of Y2 in FW at 18°C, Y2 in FW at 25 °C groups. Asterisks indicate significant differences among groups (Paired t-test, $p < 0.05$).

0.59±0.20 BL/s と計算され、両者に有意な差は認められなかった。U_{crit}には差異が認められたが(P<0.05)、これは 25°C 実験区の 1 個体のデータ(2.0 BL/s)によって平均値が押し上げられた影響だと考えられる。

第3項 塩分の影響

18°C の海水中における Y2(n=7)の遊泳実験の結果、MO_{2rest} は 58±11 mg /kg/h, U_{crit} は 1.01±0.20 BL/s だった(Fig. 2-7)。COT は 0.4~0.9m/s の範囲で 57~64 mg /kg/km だった。U_{opt} は 0.55±0.09 BL/s だった。この結果を、第2項に記述した水温 18°C の淡水中での Y2 の結果と比較したところ、U_{opt}, U_{crit}, COT のいずれにおいても有意な差はなかったが、MO_{2rest} は海水中で有意に高かった(P<0.05)。

第4項 銀化ステージによる変化

18°C の海水中で行った S1(n=8)の遊泳実験では、MO_{2rest} が 49±11 mg /kg/h, U_{crit} は 0.98±0.25 BL/s だった(Fig. 2-8)。0.4~0.9m/s の範囲で COT は 52~61 mg /kg/km であり、U_{opt} は 0.61±0.09 BL/s となった。この結果を第3項に述べた 18°C の海水中における Y2 の結果と比較したところ、いずれの指標においても有意差は認められなかった。また、18°C の淡水中で遊泳させた Y1 と Y2 で各パラメータを比較したところ、いずれの指標においても有意差は認められなかった。

第5項 ポップアップタグが遊泳能力に与える影響

水温 18°C の海水中で雌のヨーロッパウナギを用いて行ったタグ装着の影響試験の結果、まず、タグを装着個体(遊泳実験 3, 4)は未装着個体(遊泳実験 1, 2, 5)に比べて、概ね 2 倍以上酸素消費量が多かった(Fig. 2-9, P<0.05)。すなわち、タグを装着したグループの COT は 0.4 km/s 時に 78.6±12.2 mg /kg/km, 0.5 km/s 時に 75.9±14.0 mg /kg/km, 0.6 km/s 時に 76.7±13.1 mg /kg/km であったのに対し、未装着の場合は 0.4 km/s 時に 32.2±8.8 mg /kg/km, 0.5 km/s 時に 41.0±7.4 mg /kg/km, 0.6 km/s 時に 44.2±7.9 mg /kg/km, 0.7 km/s 時に 49.1±8.7 mg /kg/km, 0.8 km/s 時に 48.8±2.4 mg /kg/km だった(Fig. 2-10)。U_{crit} はタグ装着個体で 0.48±0.02 m/s, 未装着個体で 0.73±0.02 m/s だった(P<0.001)。また、COT もタグ装着により有意に増加し(p<0.05)、U_{opt} における COT では、タグ未装着時の 25 mg /kg/km から、3 倍の 75 mg /kg/km へ増加した(P<0.001)。

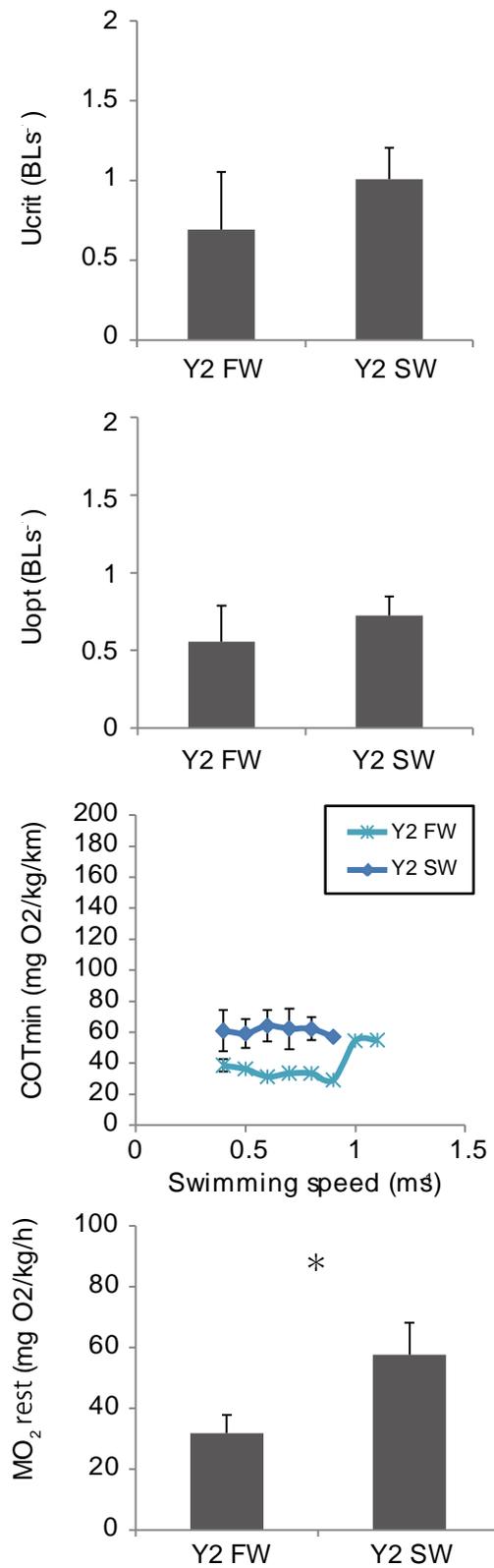


Fig. 2-7 Swim parameters of Y2 in FW at 18 °C and Y2 in SW at 18 °C groups. Asterisks indicate significant difference among groups (Paired t-test, $p < 0.05$).

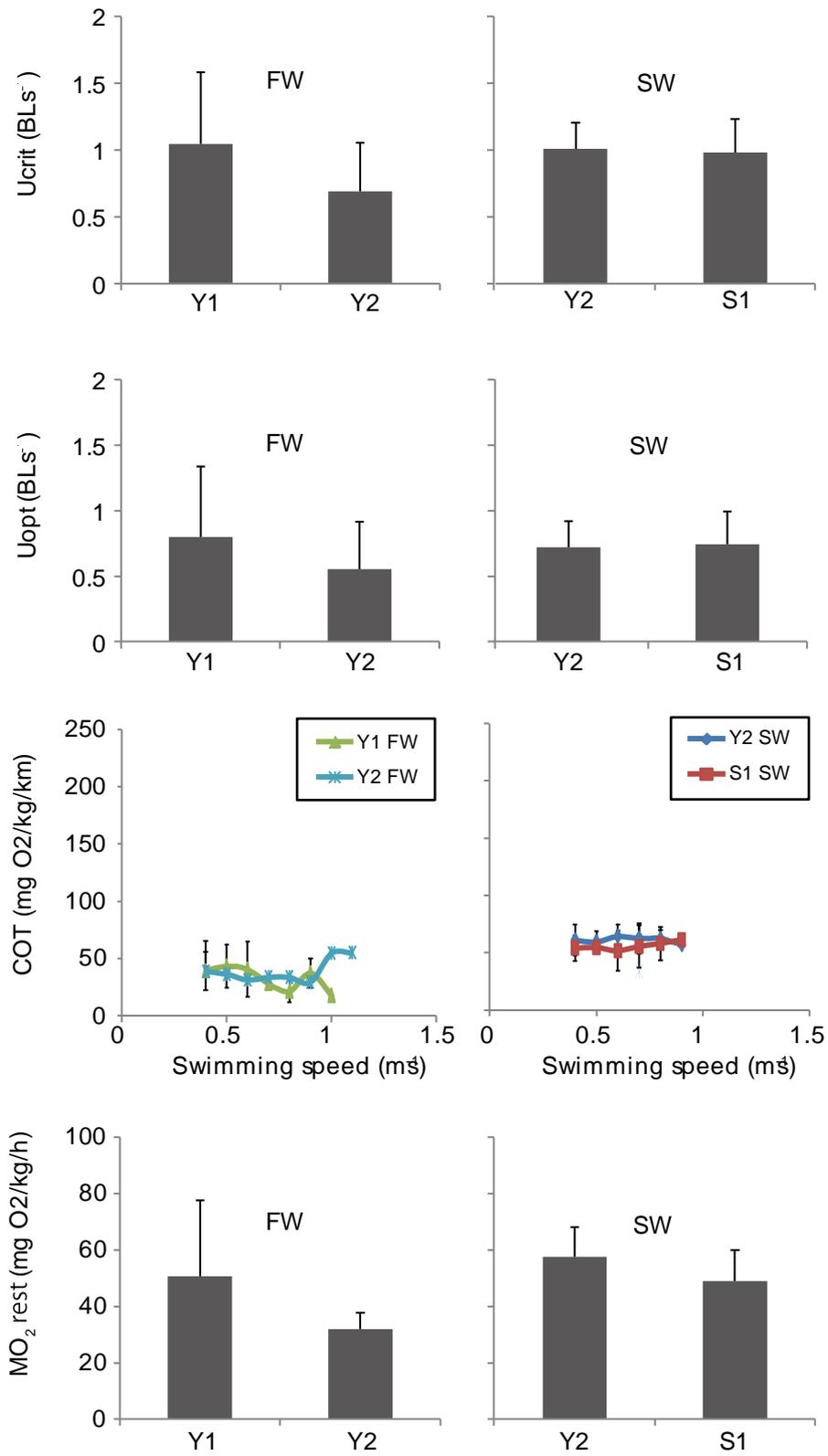


Fig .2-8 Swim parameters of Y1 in FW at 18°C, Y2 in FW at 18 °C, Y2 in SW and S1 in SW at 18°C groups.

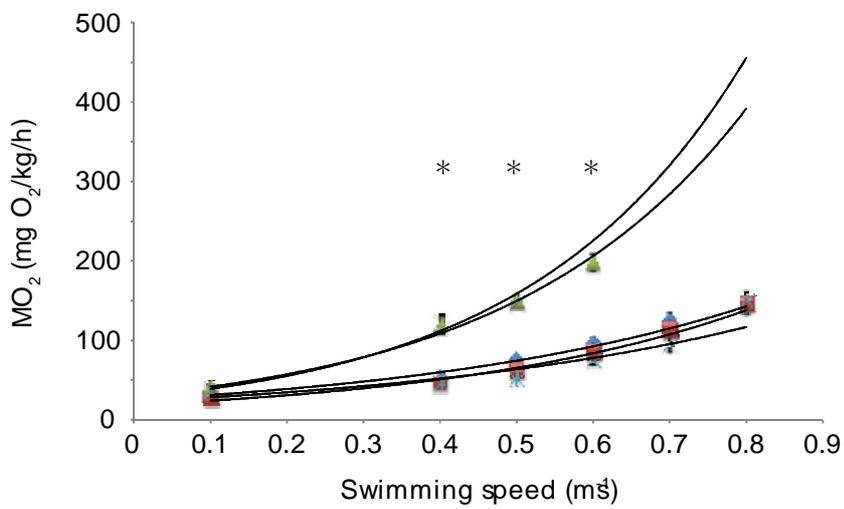


Fig. 2-9 Effect of pop-up satellite tags on MO_2 (mg O_2 /kg/h) for swimming European eels (n=8). Treatment levels were: no tag, before operation (filled triangle, blue); no tag, after operation (filled square, red), with positive buoyant tag (filled triangle, green) with neutral buoyant tag (multiplication sign, purple); no tag, final test (multiplication sign, green). All data are mean \pm SE. Data were compared using repeated measures ANOVA. Asterisk indicates significant difference from control at $P<0.05$

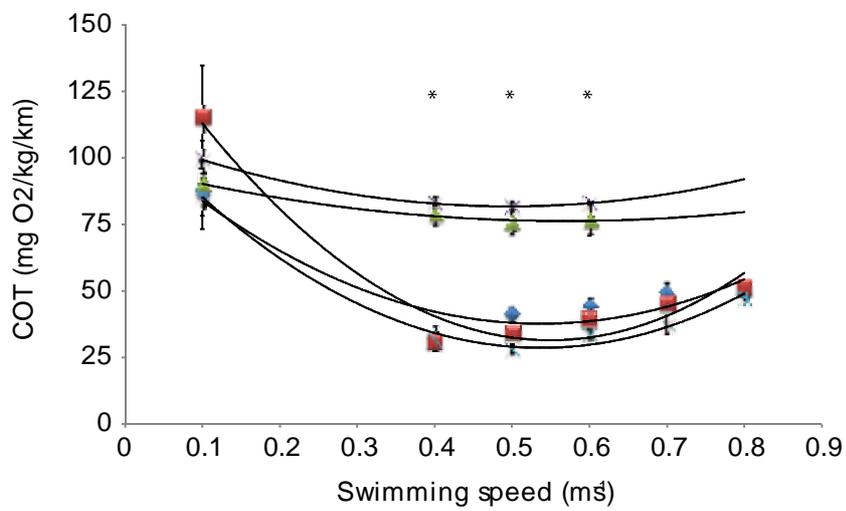


Fig. 2-10 Effect of pop-up satellite tags on COT (mg O₂/kg/km) for swimming European eels (n=8). Treatment levels were: no tag, before operation (filled triangle, blue); no tag, after operation (filled square, red), with positive buoyant tag (filled triangle, green) with neutral buoyant tag (multiplication sign, purple); no tag, final test (multiplication sign, green). All data are mean±SE. Data were compared using repeated measures ANOVA. Asterisk indicates significant difference from control at P<0.05

第3節 考察

第1項 ニホンウナギの遊泳能力

本研究により、初めてニホンウナギの産卵回遊開始前後における遊泳能力に関する知見が得られた。

アメリカウナギ(*Anguilla rostrata*)でも黄ウナギと銀ウナギで様々な遊泳速度で酸素消費量が計測されており、銀化ステージ間で差がないことが明らかにされている(Holmberg and Saunders 1979)。一方、ヨーロッパウナギにおいて黄ウナギと銀ウナギを淡水中で遊泳させ、臨界遊泳速度を計測したところ、銀ウナギの臨界遊泳速度が大きいことが明らかにされている(Quintella et al. 2010)。本研究では酸素消費量に関しては、アメリカウナギの知見と一致しているが、ヨーロッパウナギの臨界遊泳速度の知見とは一致していない。この不一致の理由として、本研究で用いた黄ウナギは下り直前の銀化していないものを厳選して用いたため銀ウナギの体長とほぼ同じであったのに対し、ヨーロッパウナギで用いられた黄ウナギは成長途中の個体が用いられたため銀ウナギとの体長に差があったためと考えられる。すなわち、ヨーロッパウナギにおいて見られた銀ウナギと黄ウナギの U_{crit} の差は体長差に起因するものと考えられ、ステージ間の差では無いと結論できる。

第2項 環境変化に伴う遊泳効率の変化

本研究では環境変化に伴う遊泳効率の変化を明らかにするため、まず、淡水中で Y1 と Y2 を用いて水温の影響を測定した。次に、Y2 のみを用いて水温 18°C で塩分の影響を計測した。これはニホンウナギの主要な生息場所が、成長期(黄ウナギ)には河川・湖沼および沿岸域であるのに対し、成熟期(銀ウナギ)は沿岸から外洋域へシフトするためである(松井, 1972)。

得られた実験結果から、まず、18°C と 25°C の水温差は、 U_{crit} 、COT、など遊泳効率を示すパラメータにほとんど影響しない事が明らかになった(Fig. 2-5, 6)。このことは、主に淡水域に生息する黄ウナギの遊泳効率、すなわち運動生理学的な特性は、少なくとも 18°C と 25°C の水温差では変化しない事を示唆する。一方で、ベニザケ(*Oncorhynchus nerka*)やギンザケ(*Oncorhynchus kisutch*)においては、最適な遊泳効率は水温が 5 度の範囲でのみ維持できるとの報告がある(Lee et al. 2003)。このことから、ニホンウナギはサケ科魚類に比べて、広い範囲の水温帯で遊泳効率が変わることなく一定の遊泳を維持できることを示しており、第 4

章で明らかになる回遊中の日周鉛直移動の水温変化への適応とも解釈できる。

そもそもニホンウナギの分布は台湾から本州北部と緯度的に広く、その分布の中心は水温の季節変化が大きな温帯域となっている。例えば、本研究で用いたウナギを採集した利根川下流部では、冬季(1月)の水温が平均 5°C 、夏季(8月)には 27°C 以上となることが報告されている(国土交通省)。これによれば、本研究で設定した水温 18°C と 25°C は、それぞれ5月と7月の水温に相当する。Kaifu et al. (2010)の岡山県児島湾水系での研究によると、5-7月はちょうどニホンウナギが活発な摂餌を行う時期と一致している。すなわち、本研究で設定した水温差は、そもそも水温変化に高い耐性を持つニホンウナギにとって摂餌期中の季節変化にしか相当しないわずかなものであったと考えられた。

一方、水温 18°C でのY2の遊泳実験の結果、淡水中と海水中での U_{crit} 、COTに有意な差は認められなかったが、 $MO_{2\text{rest}}$ が海水中で上昇することがわかった(Fig. 2-7)。同様の結果は、ベニザケやヨーロッパウナギでも報告されており、イオン調節が代謝に影響を与えているためと考えられる(Wagner et al. 2006; Palstra et al. 2008)。浸透圧調節のため基礎代謝は上昇するが、 U_{crit} 、COTなどの遊泳効率に影響を与えないということは、淡水域である河川から浸透圧の高い河口・沿岸域に到達しても直ちに外洋へと遊泳していける能力を有していることが示唆される。

以上の事から、まず、ニホンウナギの遊泳効率は水温に対してよく安定していると推察された。また、海水中では浸透圧調節に伴うと推定される基礎代謝の上昇が認められるものの、これは遊泳効率に影響を与えるほど大きくないことが明らかになった。

第3項 銀化ステージによる遊泳効率の変化

銀化ステージによる遊泳能力の変化を調べるため、水温を 18°C として淡水中でY1とY2および海水中でY2とS1の比較を行った。その結果、 U_{crit} 、COT、いずれにおいても有意な差は認められなかった(Fig. 2-8)。すなわち、成長期にあるY1から成熟開始期のY2および成熟初期のS1に至るまで、ニホンウナギの遊泳効率は変化しない事が明らかになった。このことは、これまで明らかになっている黄ウナギから銀ウナギへの変態に伴う様々な変化と大きく異なる。例えば、メラニンの沈着による体色の銀化はY2からS1の間に起こり、眼径と胸鰭はY1からS1まで通して次第に大きくなる(Okamura et al. 2007)ことが明らかに

なっている。浮袋の奇網と粘膜下組織は、黄ウナギから銀ウナギへと銀化する過程で発達することが明らかにされている(Yamada et al. 2001)。ニホンウナギの網膜において成長が進むにつれ桿体細胞密度が増すことが明らかにされている(都築 1997, 都築ら 1997)。さらに、えらの塩類細胞は銀ウナギで活性化することが明らかにされている(Sasai et al. 1998)。内分泌学的変化として銀ウナギではテストステロンと 11 ケトテストステロンが増大することが明らかとなっており、さらに 11 ケトテストステロンがニホンウナギの活動度を上昇させる働きがあることも明らかにされている(Sudo et al. 2011, 須藤 2011)。

こうした様々な形態、生理、生態学的変化を伴うにも関わらず、遊泳効率が一定である事は興味深い事実である。Palstra et al. (2008)の研究によると銀ウナギ期のヨーロッパウナギの U_{crit} , U_{opt} 時の COT, は、それぞれ 0.91 ± 0.20 BL/s, 0.77 ± 0.15 BL/s, 50 ± 8 mg /kg/km, 35 ± 8 mg /kg/h であり、本研究で得られた結果とほぼ同様である。さらに酸素消費量から計算したサルガッソー海までの産卵回遊に必要なエネルギー量は、銀ウナギの脂肪含量の 1/3 程度である事が明らかになっている(Ginneken and Thillart 2000)。ニホンウナギがヨーロッパウナギとほぼ同様の脂肪を有するとすれば、本研究の結果から、ニホンウナギは定着期にある黄ウナギ期からすでに数千キロの産卵回遊に対応できる遊泳能力を維持しているものと考えられる。

第4項 タグの影響

タグを付けた状態のウナギと付けていない状態のウナギの COT を比較したところ、タグを付けた状態のウナギの COT の方が 2 倍も高かった。これは、タグがウナギの遊泳能力を著しく低下させることを示している。また、中性浮力にしたタグを装着したウナギと中性浮力にしていないタグを装着したウナギの COT には有意な差はなかった。したがって、タグの影響はタグの浮力による影響ではなくタグを引きずる際に発生するドラッグの影響であることが推察された。

他の研究でも動物(タラ, ペンギン, アザラシ)の外部に装着するタグは遊泳能力に影響を与えることが知られている(Steinhausen et al. 2006; Saraux et al. 2011; Hazekamp et al. 2010)。Steinhausen et al. (2006) は、タイセイヨウダラ(*Gadus morhua*)の外部に長さ 9.8 cm, 直径 1.6 cm, 空中重量 37 g の発信機を取り付けスタミナトンネル内で酸素消費量を計測した結果、臨界遊泳速度と早い遊泳速度

である 0.9 LT/s 時の酸素消費量において有意差があることを明らかにしている。しかし、タイセイヨウダラが常時臨界遊泳速度に近い速度で泳ぎまわったり、早い遊泳速度を維持したまま遊泳することは考えにくいので無視できると考えられている。Saraux et al. 2011 はコウテイペンギン(*Aptenodytes forsteri*)の羽に個体識別のために取り付けたプリPPERバンドが生存率と再生産の両方に影響を与えていることを明らかにしている。さらに、Hazekampt et al. (2010) はハイイロアザラシ(*Halichoerus grypus*)に ARGOS タグ(大きさ 10.5 × 7 × 4 cm, 重さ 370 g)を装着した場合、流体力学的にどのような影響が出てくるのかシミュレーションしており、その結果ドラッグ係数が 12 %も増加することが明らかになっている。この結果はおそらく、ハイイロアザラシの生理学や行動に大きな影響を及ぼすものと予想されている。

これらのことから、ニホンウナギを長期的に追跡するのであれば、遊泳能力に影響を与えない、より小型のポップアップタグの使用が望まれる。

第3章 産卵回遊における嗅覚の役割

鳥類や魚類は位置情報の認識や目的地までのナビゲーションに嗅覚を利用することが知られている。カワラハト(*Columba livia*)は大気中の微量ガスから位置情報を得ていることが明らかになっている(Gagliardo et al. 2001; Wallraff 2004)。また、サクラマス(*Onchoryncus masou*)は沿岸から来る河川水をたよりに回遊することが明らかにされている(Ueda 2004)。したがって、嗅覚の発達しているウナギにおいても産卵回遊のナビゲーションには嗅覚がなんらかの関与をしているものと考えられる。実際、嗅覚をコントロールされたアメリカウナギは、沿岸域の追跡調査によって、嗅覚により引き潮を知覚していることが明らかにされており、嗅覚がナビゲーションにおいて重要な役割を果たしている可能性が示唆された(Barbin et al. 1998)。沿岸から外洋の産卵場へと向かう過程でニホンウナギは特徴的な水塊構造を持つ黒潮を通過する。さらに、ニホンウナギの産卵場は塩分フロントの南側の水塊中に形成されることが明らかになっている(Tsukamoto et al. 2011)。塩分フロントの北側は水の蒸発によって生じる高い塩分の水塊であり、南側は多量の降雨によってできた塩分の低い水塊であるため、両者の水塊としての特性は明らかに異なっている(Kimura and Tsukamoto 2006)。さらに、塩分フロントの南北で粒状有機物(Particulate Organic Matter, POM)も異なっているため(Miyazaki et al. 2011)、水塊の匂いも異なっていると考えられる。したがって、ニホンウナギは異なる水塊に入った際に嗅覚を用いてその水塊を識別している可能性が考えられる。

一方で、嗅覚は魚類の繁殖行動にも重要な役割を果たしていることが知られている。例えば、ウミヤツメ(*Petromyzon marinus*)において、メスがオスの性フェロモンにひきつけられることが知られている(Li et al. 2002)。また、成熟したヨーロッパウナギでは他の硬骨魚類でフェロモンとして作用するようなステロイドを放出しており、繁殖行動にフェロモンを利用していると推察されている(Huertas et al. 2006)。成熟したヨーロッパウナギと同様に、成熟したニホンウナギも産卵場周辺においてフェロモンによって産卵集団を形成している可能性が考えられる。

そこで本章では、まず Y 字水槽を用いてニホンウナギが沿岸水と黒潮水を識別できるかどうか調べた。さらに、嗅覚実験用水槽を用いて催熟したニホンウナギが産卵場周辺の海水へ反応するのか否かも調べた。また同時に他個体の飼

育海水への反応を観察し、産卵集団形成における嗅覚の役割についても調べた。

第1節 材料と方法

第1項 黒潮水への応答実験

供試魚

2011年12月に浜名湖において定置網を用いて採集した銀ウナギ19個体(全長 69.1 ± 3.7 cm, 63.0~78.2 cm; 体重 493.7 ± 111.3 g, 360~750 g)を実験に用いた。供試魚は採取後すぐに東海大学の施設である臨海実験所内のストック水槽(200×200×100 cm)に収容した。飼育水は三保の海岸からポンプを用いてくみ上げた海水(沿岸水)を使用した。水温を20 °Cに設定してウナギを飼育した。

行動実験

魚類の感知能や嗜好を知るために一般的に使用されているY字水槽を用いて、ウナギが黒潮水に反応するかを調べた。Y字水槽の基部のサイズは120×20×20 cm, Y字の水路が60×14×20 cmであり、ウナギが飛び出さないように透明なアクリル板の蓋を設置した。また、Y字の合流部分と排水パイプの手前部分の蓋に穴をあけ、仕切り版(30×18 cm)を設置した(Fig. 3-1)。Y字水槽内の飼育水はストック水槽と同じ沿岸水を使用し、水温はヒーター(パワーセーフヒーター)により 18 ± 1 °Cにした。Y字水槽全体を観察するため、高さ3 mの天井に赤外線・カラー自動切り替えCCDカメラ(Telstar TR-850)を固定した。

まず、匂い刺激溶液の拡散の様子を調べるために、トリパンプルー水溶液を使用して匂い刺激溶液の流れの可視化を行なった(Fig. 3-2)。Fig. 3-2の(a)はトリパンプルー水溶液を1.5 l/hで放出した直後を撮影したCCDカメラの静止画である。トリパンプルー水溶液がノズル先端より塩ビパイプの中に流れ込んでいる様子が確認できる。(b)はトリパンプルーを放出してから20分後の様子である。排水される前の色素が流入部全体に広がっている様子がわかる。以上の観察から、Y字水槽の流入部内に匂いを充満させるために行動観察の20分前に匂い刺激溶液を1.5 l/hで放出するように設定した。匂い刺激溶液は2009年12月12日、北緯33°24.94', 東経136°30.20'の深度5 m層で採取した黒潮海水(塩分34.5 ‰, 水温 18 ± 1 °C)を使用し、コントロールには飼育水にも使用している沿岸水を用いた。

実験は2012年1月20日から2月9日にかけて実施した。暗黒下のY字水槽の基部

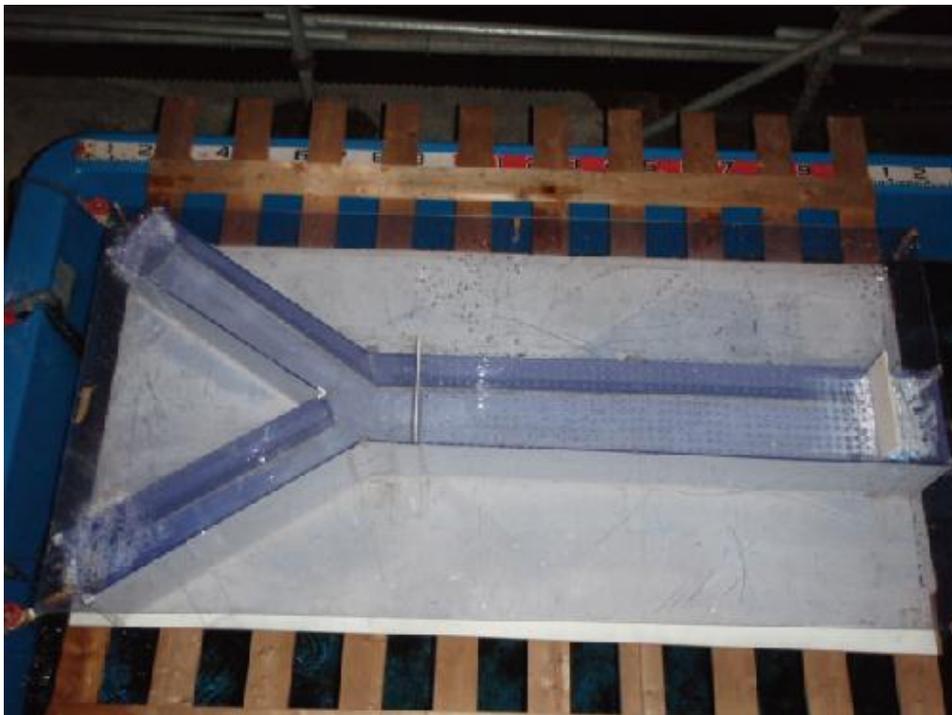
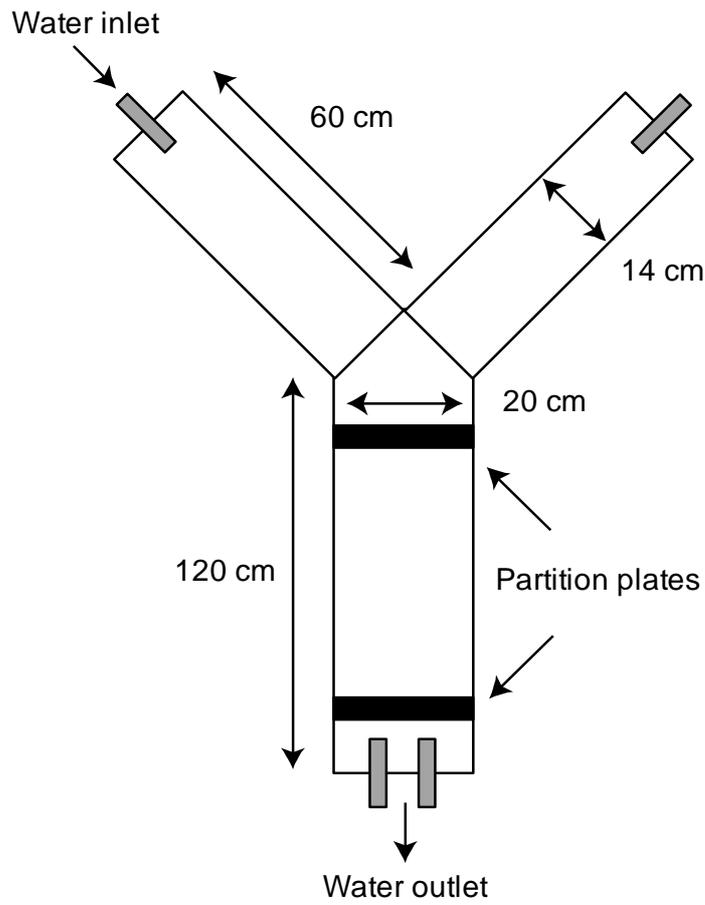


Fig. 3-1 Schematic illustration of the two-choice test tank for observing the behavior of eels, and a photograph of the actual experimental setup.

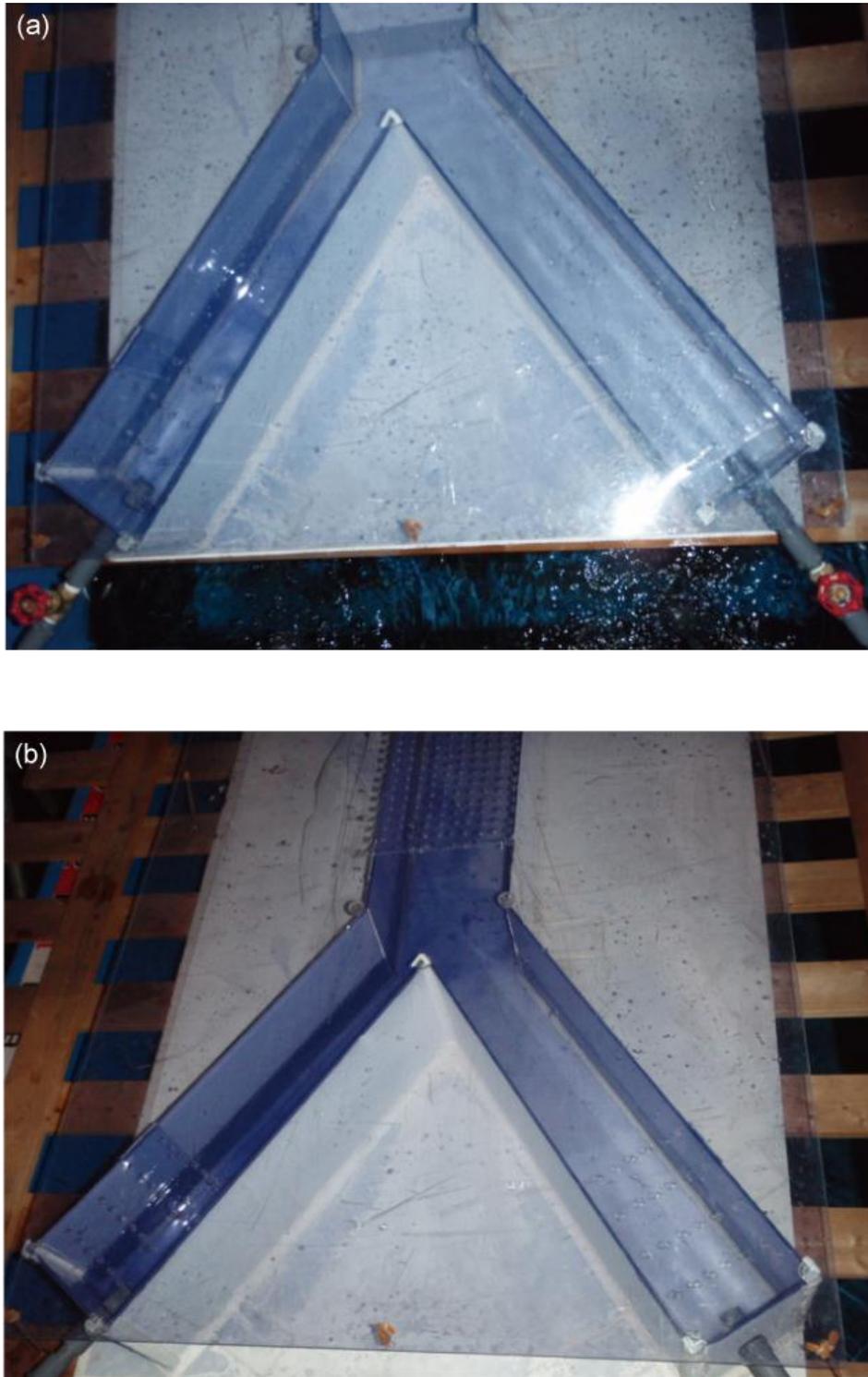


Fig. 3-2 Visualization of water flow with trypan blue. (a)Before the running water with trypan blue. (b)Running water with trypan blue after 20 minutes.

に供試魚を入れ1時間馴致してストレスを取り除いた。次に左右流入口から供試魚に対して匂い刺激溶液を与え、前方の仕切り版を外してから、挙動を別室にて映像をモニタリングしながらデジタルビデオ記録をおこなった。以下の3つの条件で匂い刺激溶液およびコントロールをY字水槽へ流した。

条件1：左右から沿岸水を流す。

条件2：右側は沿岸水、左側は黒潮水を流す。

条件3：右側は黒潮水、左側は沿岸水を流す。

撮影記録から、観察時間中にウナギが左右の流入口をつついた回数(つつき回数)と流入部にいた滞在時間(流入部滞在時間)を調べた。なお流入部滞在時間はY字水槽の左右の水路部分に頭部が入ってから出るまでの時間とした。

解析

つつき回数と流入部滞在時間の左右間の比較はMann-WhitneyのU検定を用いて行った。なお統計解析にはExcel stat 2010を用い、解析の有意水準は5%とした。

第2項 産卵場周辺海水および飼育水への応答実験

供試魚

愛知県田原市にあるいらご研究所において4年間淡水中で飼育されていたメス化養殖ウナギ(全長 76.1 ± 2.5 cm, 72.3~80.2 cm; 体重 588.3 ± 112.4 g, 420~781 g)9個体を、いらご研究所の屋外の水槽(400×100×70 cm)に入れ、実験7日前に3分の1海水に移し、3日前に完全海水(塩分30%)に移して海水馴致を行った。海水馴致後、供試魚はサケ脳下垂体抽出液(Salmon Pituitary Extract, SPE)を堀江他(2008)の方法に従って投与し、人為催熟した。SPE投与は7回行った。投与期間中は、供試魚は500Lのパンライト中で飼育した。飼育水は地下海水(塩分30%)を用い、水温は20℃に保った。

行動実験

実験にはポリプロピレン樹脂の水槽(134×50×38 cm)を用い(Fig. 3-3)、水槽はいらご研究所内の実験室に設置し、水槽内には供試魚の隠れ家として塩ビパイプ(直径12 cm, 長さ70 cm)を設置した。供試魚が安定して一定方向を向いて落ち着くように、パイプ片方を5 mmのトリカルネットで蓋をした。パイプ正面には観察用の赤外線・カラー切り替え CCDカメラ(Telstar TR-850)を設置した。匂

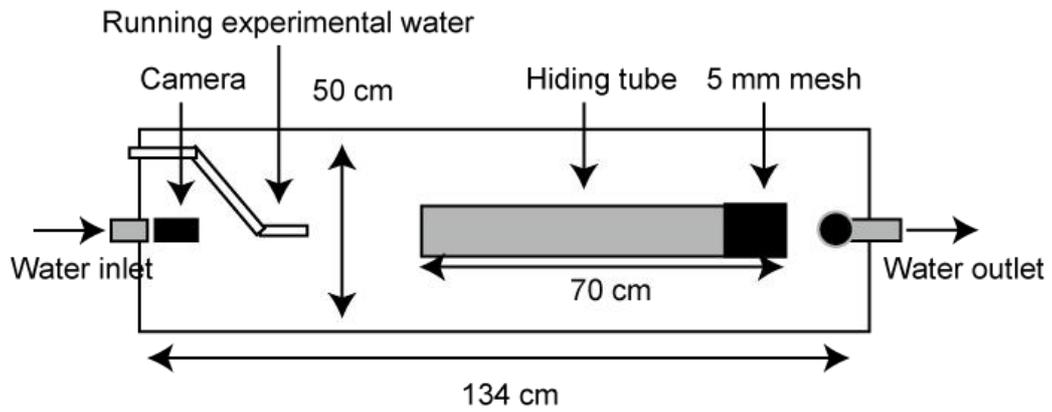


Fig. 3-3 Schematic illustration of the experimental aquarium for observing the behavior of eels, and a photograph of the actual experimental setup.

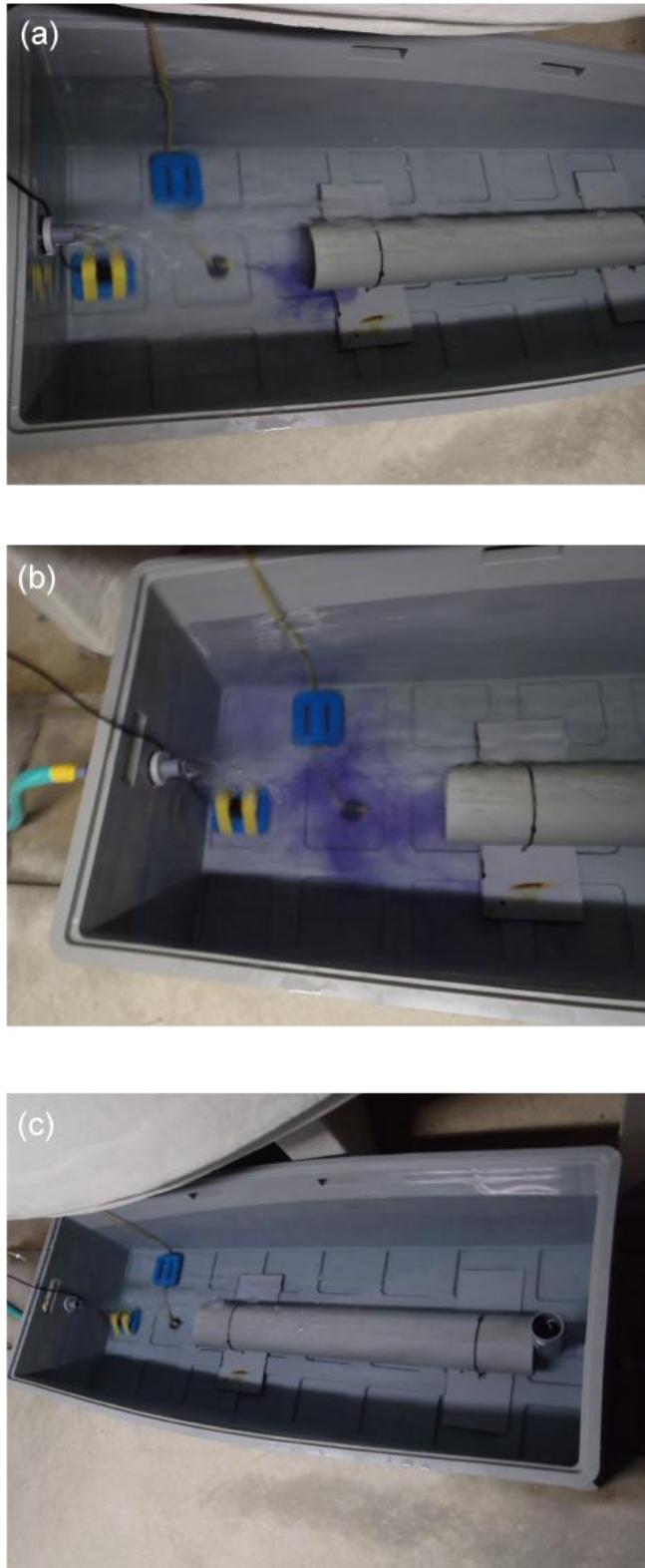


Fig. 3-4 Visualization of water flow with trypan blue in the experiment tank. (a)Running water with trypan blue. (b)After 1 minute. (c)After 5 minutes.

い刺激溶液放出ノズルをパイプ先端に向けて固定した。また、人影によるストレスを防ぐためにビデオの観察は別室で行った。

まず、匂い刺激溶液の拡散の様子を調べるために、トリパンプルー水溶液を使用して匂い刺激溶液の流れの可視化を行なった(Fig. 3-4)。Fig. 3-4の(a)はトリパンプルー水溶液放出直後を撮影した CCD カメラの静止画である。トリパンプルー水溶液がノズル先端より塩ビパイプの中に流れ込んでいる様子が確認できる。(b)はトリパンプルー水溶液を 30 秒間放出した 1 分後の様子である。排水される前の色素が塩ビパイプ正面に広がっている様子がわかる。(c)は放出 5 分後の様子である。5 分後には放出したトリパンプルー水溶液がほぼ排水されている様子がわかる。以上の観察から、匂い刺激溶液を与える時間を 30 秒間とし、観察時間は 5 分間とした。次の匂い刺激溶液を流すのは観察が終わってから 10 分後とした。

匂い刺激溶液は塩分フロントの北側の海水(塩分フロント北側海水)、塩分フロントの南側の海水(塩分フロント南側海水)、産卵場付近の海水(産卵場海水)、養殖オスウナギ飼育水、メス化ウナギ飼育水、ヒト絨毛性ゴナドトロピン(Human Chorionic Gonadotropin, HCG)により人工催熟させたオスウナギの飼育水(催熟オス飼育水)、SPEにより人工催熟させたメス化ウナギの飼育水(催熟メス飼育水)とした。塩分フロント北側海水は 2012 年 5 月 21 日に N16°30', E142°25'の深度 200 m にて採水した海水(塩分 35.3 ‰)とした。塩分フロント南側海水は 2012 年 5 月 20 日に N15°00', E142°30'の深度 200 m にて採水した海水(塩分 35.0 ‰)とした。産卵場海水は 2012 年 5 月 21 日にウナギ卵が採集された N14°15', E142°05'の地点の深度 200 m にて採水した海水(塩分 35.0 ‰)とした。養殖オスウナギ飼育水、メス化ウナギ飼育水、催熟オス飼育水、催熟メス飼育水は 8 月 20 日, 21 日, 10 月 24 日にそれぞれの水槽(200×100×100 cm)から採取した海水(塩分 30 ‰)とした。

実験は 2012 年 8 月から 12 月にかけて行った。実験時は、暗黒下のチェンバー内に地下海水を常時換流させながら塩ビパイプ先端部の供試魚頭部に対して各種匂い刺激溶液を与え、その前後の挙動を別室にて映像をモニタリングしながらデジタルビデオ記録をおこなった。また、供試魚には、実験開始まで最低 24 時間水槽内で馴致してストレスを除いた個体を用いた。匂い刺激は 19:00 から 24:00 にかけて与え、供試魚に 2 セット匂い刺激溶液を流した。1 セット目は養殖オスウナギ飼育水、メス化ウナギ飼育水、催熟オス飼育水、催熟メス飼育

水、塩分フロント北側海水、産卵場海水、塩分フロント南側海水、地下海水の順に匂い刺激溶液を与えた。2セット目は1セット目が終わった1時間後に逆の順番で与えた。以上一連の操作をSPE投与前とSPE投与1回目、4回目、7回目の1日後から5日後にかけて行った。

解析

本研究ではウナギがパイプの高さよりも高く吻端を上げる行動(頭上げ)を指標行動として利用した。しかし、頭上げの回数は個体間により大きなばらつきがあるため、この指標を直接各匂い刺激溶液間の比較に利用することは出来ない。そこで、各匂い刺激溶液の頭上げ回数を全ての匂い刺激溶液で観察した頭上げ行動の総数で割った値をウナギが各匂い刺激溶液時における活動度と定義し、この活動度を匂い刺激溶液間の比較に用いた。

各匂い刺激溶液間および各注射回数間における活動度の比較はKruskal-Wallis testを用いた。群間で有意な差が認められた場合、総当たりで比較するためSteel-Dwass testを行った。なお統計解析にはExcel stat 2010を用いた。全ての解析の有意水準は5%とした。

第2節 結果

第1項 黒潮水への反応

流入口への接触回数

左右共に沿岸水を流した実験1において、左側の流入口への接触回数は 0.4 ± 0.8 回で右側の流入口への接触回数は 0.6 ± 1.6 回だった(Fig. 3-5)。左側から黒潮水を流した実験2では、左側の流入口への接触回数は 1.5 ± 2.7 回で右側の流入口への接触回数は 1.1 ± 1.7 回だった。右側から黒潮水を流した実験3では、左側の流入口への接触回数は 0.8 ± 1.3 回で右側の流入口への接触回数は 0.8 ± 1.1 回だった。流入口への接触回数は黒潮水側と沿岸水側で有意な差は認められなかった($p > 0.05$)。

流入部での滞在時間

実験1において、左側の流入部での滞在時間は 15.5 ± 38.5 秒で右側の流入部での滞在時間は 68.2 ± 236.8 秒だった(Fig. 3-6)。実験2では左側の流入部への滞在時間は 101.7 ± 280.5 秒で右側の流入部への滞在時間は 116.3 ± 339.9 秒であり、

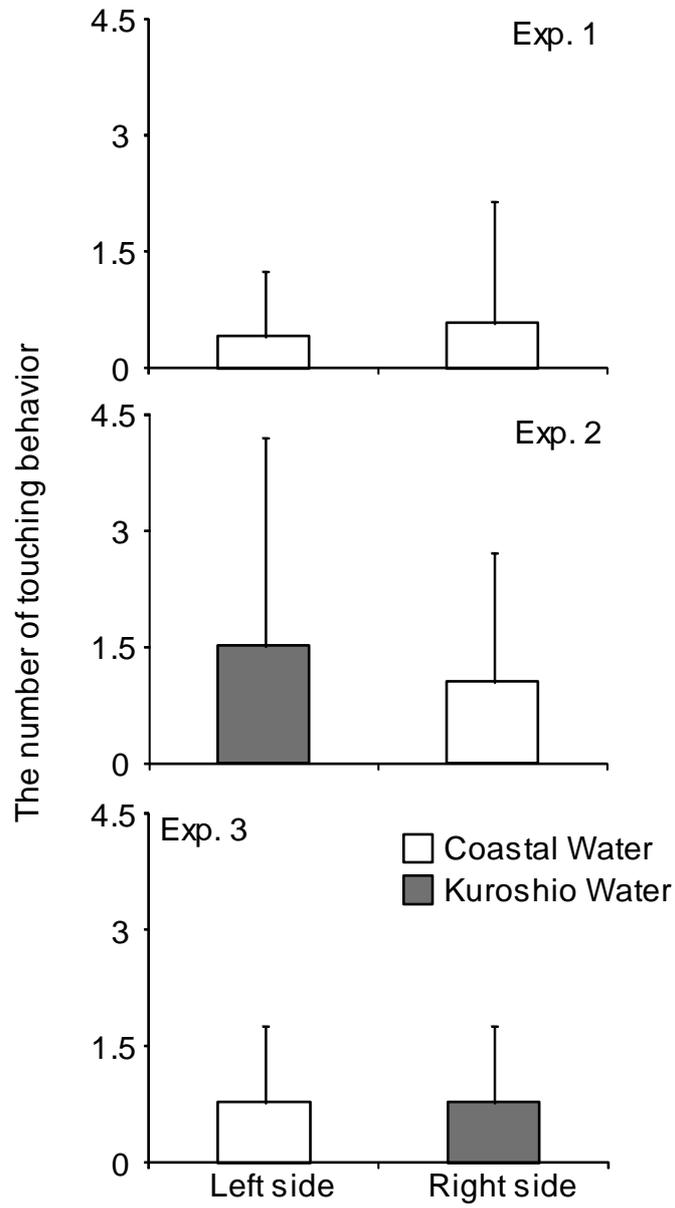


Fig. 3-5 The number of touching behavior in Exp. 1-3.

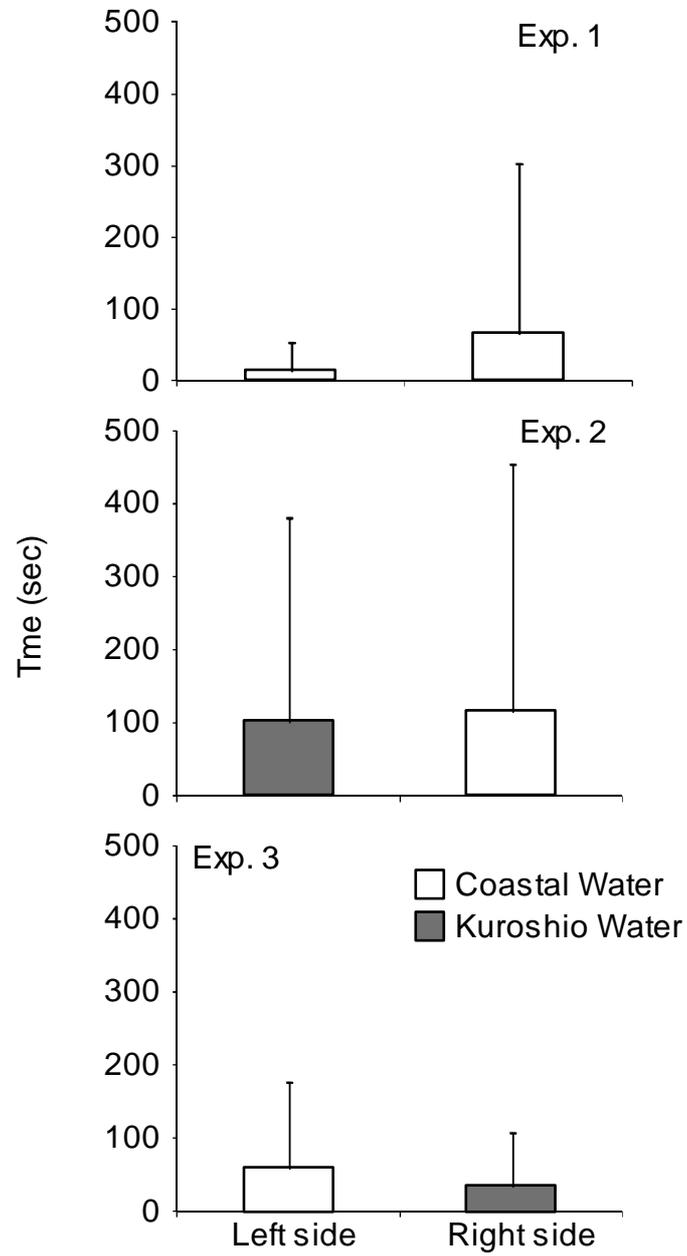


Fig. 3-6 The time of staying at each arm in Exp. 1-3

実験3では左側の流入部への滞在時間は 36.5 ± 73.0 秒で右側の流入部への滞在時間は 59.8 ± 118.5 秒だった。流入部での滞在時間に関して黒潮水側と沿岸水側で有意な差は認められなかった($p > 0.05$)。

第2項 産卵場周辺海水・飼育水への反応 行動観察

Fig. 3-7は供試魚の正面からの静止画を示している。(a)はノズルから匂い刺激溶液を与える直前の静止画である。(b)は刺激直後の画像である。ここでは匂い刺激溶液として飼育水を放出している。刺激後は前進や後退する行動が見られたが、大きな動きの変化は無かった。このように、ノズルからの匂い刺激溶液が水槽内と同じ飼育水の場合には、ノズルからの流水刺激による前進や後退などの動きが観察されるものの、それ以外の反応は起こらないことが確かめられた。

(c)の画像は、催熟メス飼育水による刺激を与えた際に見られる行動変化である。飼育水放出時には観察されない頭上げ行動が観察された。頭上げ行動は刺激開始直後に反応として頭上げするものと考えられた。また、この頭上げ行動は、一度ではなく催熟メス飼育水放出中に何度も見られた。すなわち、この実験系は、ウナギにとってなんらかの意味を持つ匂いを提示すれば、それに対応したウナギの行動変化を検出できるものと考えられた。

各匂い刺激溶液間の比較

注射前、注射1回目および4回目の各匂い刺激溶液に対する活動を比較したところ、群間で有意な差が認められ、催熟メス飼育水は他の刺激に比べ有意に高い活動度を示した($p < 0.05$)(Fig. 3-8)。一方、注射7回目では、各匂い刺激溶液における活動に群間で有意な差は認められなかった。

注射回数別による比較

各匂い刺激溶液に対する活動度が注射回数により変化するのかを調べた。その結果、全ての匂い刺激溶液の処理において、注射回数による活動度の有意な変化は認められなかった($p > 0.05$)(Fig. 3-9)。

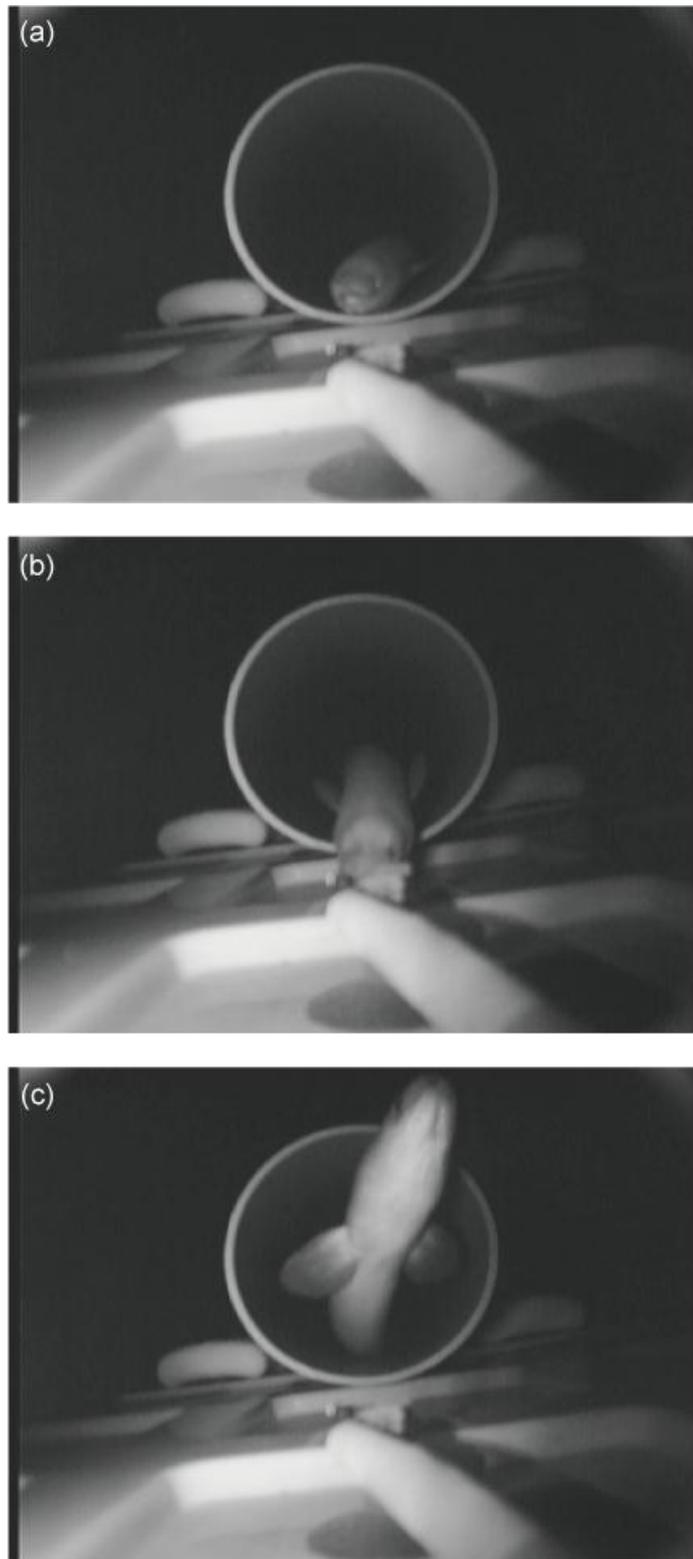


Fig. 3-7 The top photograph (a) is before the running water. The middle photograph (b) is just running water. The bottom photograph (c) is that the eel is raising her head after running water.

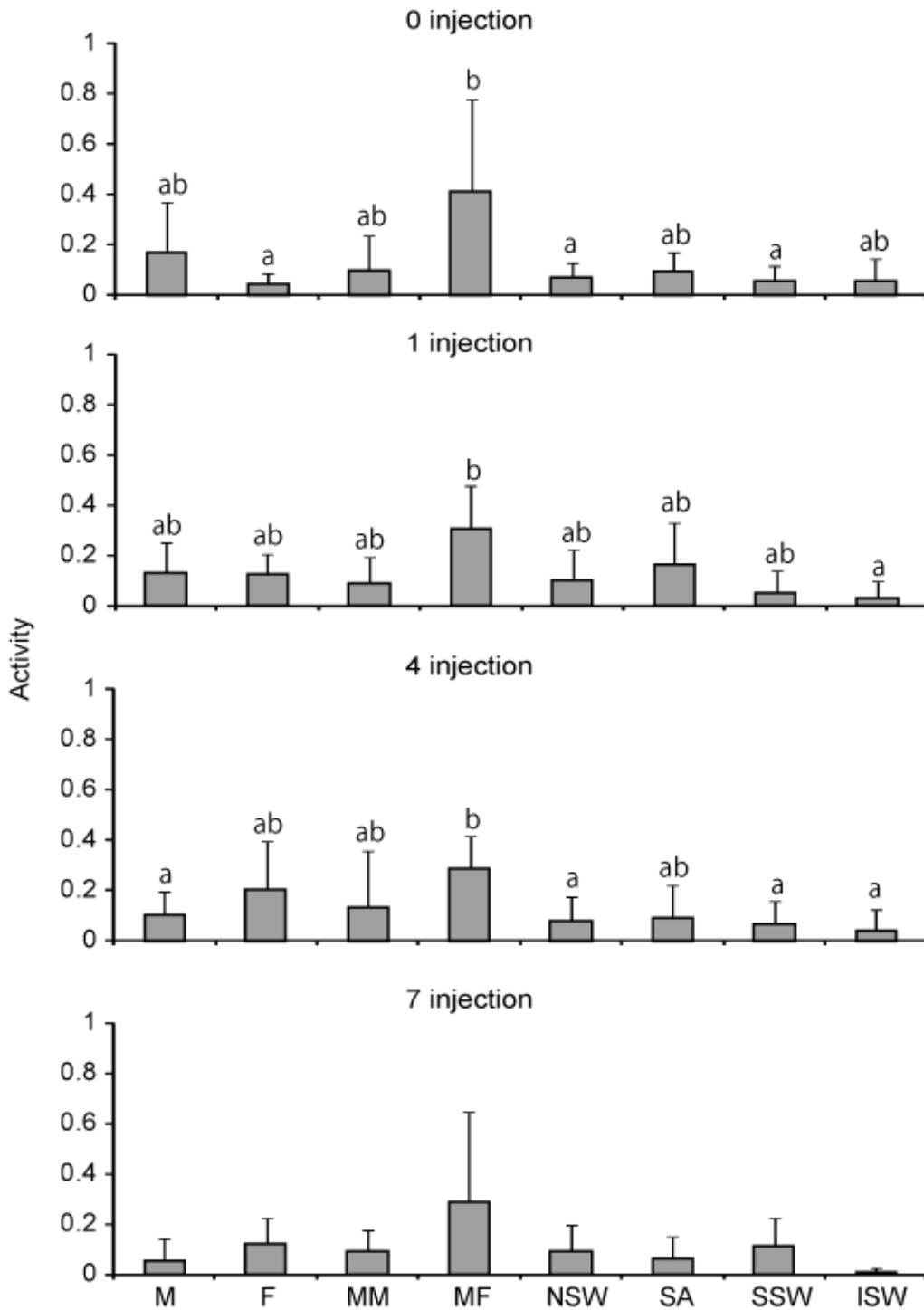


Fig .3-8 The activity of eels among different number of injections. Letters indicate significant differences among groups (Steel Dwass, $p < 0.05$). Under letters indicate breeding water and water around spawning area. M:Male, F:Female, MM:Mature male, MF:Mature female, NSW:Northern side of the salinity front water, SA:Spawning area, SSW:Southern side of the salinity front water, ISW: Irago sea water.

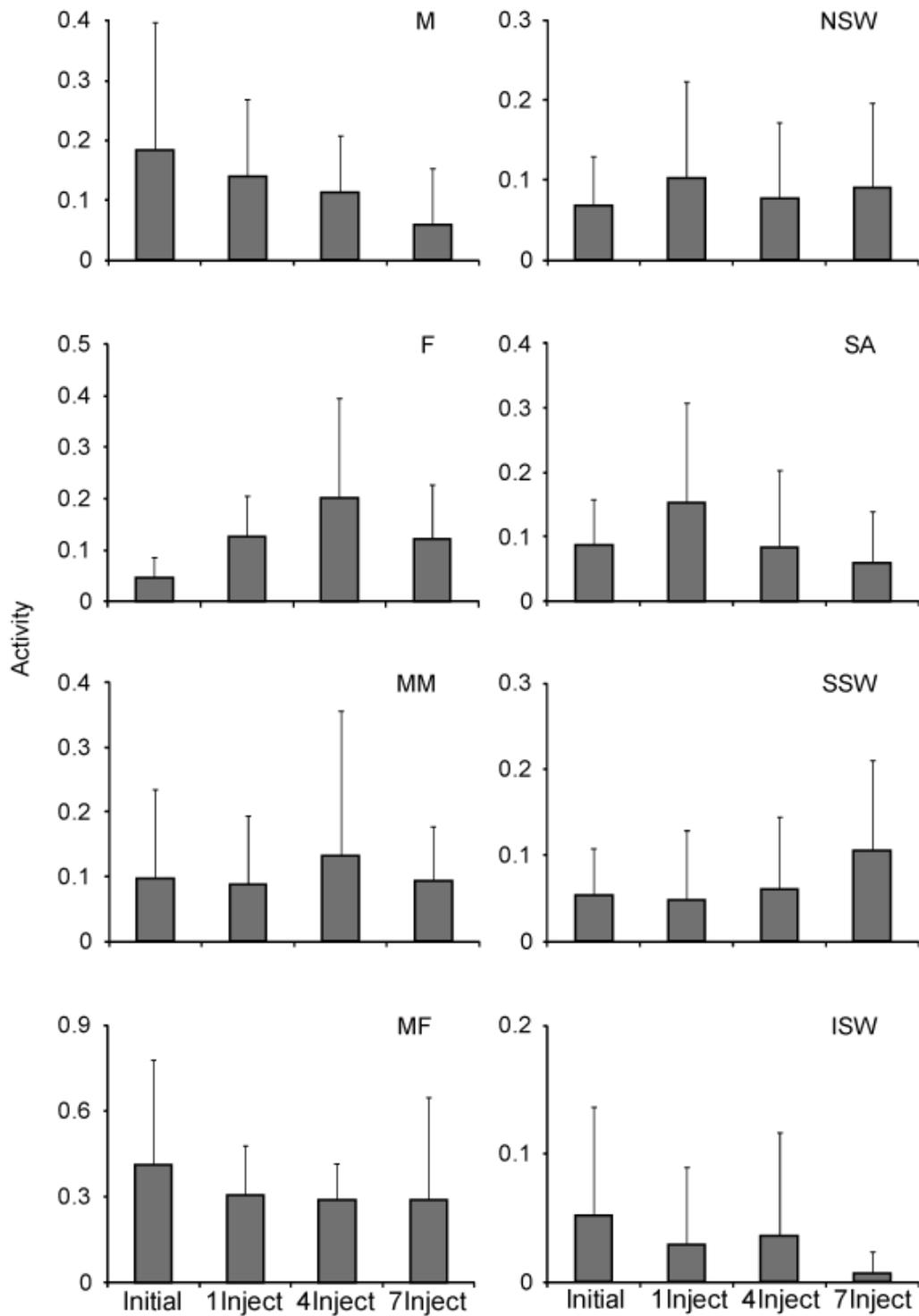


Fig. 3-9 The activity of eels among different stimulus water. Under letters indicate breeding water and water around spawning area. M:Male, F:Female, MM:Mature male, MF:Mature female, NSW:Northern side of the salinity front water, SA:Spawning area, SSW:Southern side of the salinity front water, ISW: Irago sea water.

第3節 考察

第1項 嗅覚による水塊の探索の有無

脊椎動物は、生存するための重要な情報を感覚器官で取得している。感覚器官—中枢神経系では、環境に存在する様々な物理・化学的刺激を生態情報に変換し感知・認知している。このうち化学物質の受容過程は化学受容と呼ばれ、主に嗅覚器、味覚器で受容される。魚類は、環境水中に溶けた化学物質を嗅覚器・味覚器で受容する。魚類の嗅覚器からの情報は、索餌行動、雌雄の認識、生殖・繁殖行動、誘引・忌避行動、成群形成などの行動の発現制御において重要性が指摘されている(DeBose and Nevitt 2008)。さらに回遊のナビゲーションにも重要であるとされ、それぞれの系群の産卵水域を識別・特定する際にも嗅覚を用いられていると考えられている(Johansen 1982)。

ウナギの嗅球は終脳に密着しており、終脳の吻側に位置し、嗅上皮との間は長い嗅神経により連結されている(Mukuda and Ando 2003)。こうした嗅覚系の形態、および外部形態や嗅板の枚数、配列パターンを他魚種と比較するとウナギはこれらが著しく発達していることから、ウナギは行動が嗅覚に大きく依存する高度嗅覚性魚類と考えられる。これはウナギの行動からも支持される。ウナギはレプトセファルス期から強い光忌避性(Otake et al. 1998)を持っており、生活史の大部分を占める黄ウナギ期は典型的な夜行性型の行動パターンを示すため(Aoyama et al. 2002)、捕食には嗅覚を利用していると考えられる。さらに産卵回遊を行う銀ウナギ期においても、嗅覚が重要な役割を果たす可能性が指摘されている。例えば、Barbin et al. (1998)はアメリカウナギにおいて、降りの時期に、鼻をワセリンで塞ぎ嗅覚阻害処理をした銀ウナギ8個体と無処理の銀ウナギ17個体にそれぞれ音響発信機を装着して河川から河口域において追跡している。その結果、無処理の銀ウナギの17個体中12個体は97時間以内に河口域から海へと脱出したのに対し、鼻をふさいだ銀ウナギ8個体では、わずか2個体しか河口域から海へと脱出できなかった。また、この2個体は河口域から脱出するのに180時間もかかっていることが明らかとなった。また、Westin (1998)は銀ウナギ期のヨーロッパウナギを用いて、鼻をワセリンで塞いだ無嗅覚ウナギ208個体と無処理のウナギ230個体にそれぞれ標識を付けてバルト海へ放流したところ、無処理のウナギは33個体南西のバルト海からサルガッソー海へ向かう出口の付近で採捕したことを報告している。一方で、無嗅覚銀ウナギはサルガッソー海とは反対方向にあたる北西の岸沿いで採捕されたことを報告している。

さらに、ウナギの産卵回遊中の行動の多くは分かっていないが、近年の研究により昼間は深度 600 m 以上の深い層を夜間は 200 m よりも浅い層を遊泳していることが報告されている(Aarestrup et al. 2009). これにより、昼間に有光層(200 m)よりも深い深度を遊泳しているため、産卵場へのナビゲーションは視覚以外の手段を利用しているものと考えられている. 本章では、嗅覚がナビゲーション機能に作用していると考え、産卵回遊中に経験すると想定される黒潮水と産卵場付近の水に対して嗜好性や忌避反応があるかを調べた.

まず、黒潮水に対する嗜好性に関して Y 字水路を用いて調べたところ、黒潮水とコントロールの流入口への接触回数と滞在時間は共に有意な違いは認められなかった. 次に、ノズルを鼻先に向けて、ニホンウナギの卵が採集された塩分フロント付近の海水、及び塩分フロント南側および北側の海水を銀ウナギに与えたところ、コントロールとの間に統計的な有意差は認められなかった. さらに、この傾向は SPE 投与により人為的に成熟させても変化は無かった. 本研究の結果からは産卵回遊中にニホンウナギがナビゲーションに嗅覚を利用しているという証拠を得ることは出来なかった. これは海洋環境の再現が不十分だったために、ニホンウナギの産卵回遊中のナビゲーション行動をシュミレーション出来なかったことによるものと考えられる. ニホンウナギは産卵回遊を開始し、沿岸域から外洋域へと出た後、日中は深度が 500~800 m で水温 4~10°C の低水温の中深層を遊泳し、夜間は深度が 100~500 m で水温が 14~22°C の暖かい表層を遊泳する日周鉛直移動を行うことが明らかになっている(Manabe et al. 2011 と第 4 章). したがって今後は、より大きな水槽中で日中と夜間で水温を変化させて実験するなど、出来る限りニホンウナギが経験する海洋環境を再現し実験を行う必要があると考えられる.

また本研究では、Y 字水槽実験では Y 字アームへの接触回数と滞在時間に着目し、産卵場周辺海水および飼育水への応答実験では頭上げ行動を取り上げた. これらの行動は直接的にはナビゲーションへの行動とは考えにくく、今後直接回遊に関係した別の行動パラメータを模索する必要があるかもしれない. これまで、ナビゲーションを明らかにするためにベニザケでは円形的水槽内で磁場を変化させた際の定位方向が観察されている(Quinn and Brannon 1982). また、4 つのアームがついた水槽の中で磁場を変化させた際にどのアームに入っていたか観察されている(Quinn 1980). 産卵場への方向など地磁気を考慮した実験系を考案するなど新たな実験水槽による行動観察の導入も嗅覚を利用したナビゲ

ーションの理解への重要な課題であると考えられる。

第2項 産卵集団の形成における嗅覚の役割

多くの魚種で産卵や繁殖行動において嗅覚を利用していることが知られている。例えばウミヤツメにおいて、オスがメスよりも早く産卵場である河川にたどり着き(Applegate 1950)、メスがオスの出した性フェロモンに引き付けられることが明らかにされている(Li et al. 2002)。また、遡河回遊魚であるサクラマス(*Oncorhynchus masou*)において、排精している早熟オスは排卵メス尿に誘引されることが明らかになっている(Yambe et al. 1999)。さらに、ラウンドゴビー(*Neogobius melanostomus*)のメスは合成されたステロイドに誘引されることが明らかになっている(Corkum et al. 2008)。したがって、地形的な目印の少ない外洋においてウナギが嗅覚を全く使わずに群れあるいはペアを作り繁殖行動するとは考えにくい。ある種のフェロモン様作用を持つ匂い物質に対する感受性は保持していると考えの方が合理的である。

本章では、ウナギがフェロモンを利用した繁殖行動をすることを想定して、ウナギ飼育水への反応性を調べた。4種類の飼育水(養殖オスウナギ飼育水、メス化ウナギ飼育水、催熟オス飼育水、催熟メス飼育水)を銀ウナギの鼻先にノズルで与えたところ、催熟メス飼育水で刺激したときにコントロール(いらごくみ上げ海水)に比べ有意に高い活動度を示した。この傾向は、SPE投与1, 4回目にも同様であった。SPE投与7回目では統計的には有意な差は認められなかった。ヨーロッパウナギでは人為催熟による性成熟の過程で粘膜中の細胞が減少することが報告されている(Pankhurst and Lythgoe 1983)。したがってSPE投与7回目で、催熟メス飼育水への反応が鈍くなったことは人為催熟による影響による可能性が考えられる。しかし、SPE投与7回目でも催熟メス飼育水時における活動度は他の刺激水より高い平均値を示していることから、実験期間を通じて催熟メス飼育水はウナギの活動度を高める働きがあったと考えられる。

生殖・産卵行動にはつがいを形成しなければならないことを考えると、本実験で使用した雌ウナギは催熟オス海水で反応性が高まるものと予想された。しかし、本実験では催熟メス飼育水という同性の飼育水に反応したことになる。近年の研究により、ウナギの産卵場は西マリアナ海嶺の南端付近のごく狭い海域で産卵が行われていることが明らかになっている(Tsukamoto et al. 2011)。さらに、調査で得られた天然ウナギ卵を用いて、そのミトコンドリアDNAの多型解

析をしたところ、産卵行動には最少でも 77 匹のメスウナギが参加していることが明らかとなっている(Tsukamoto et al. 2011)。これは、ウナギは自然環境下において集団産卵をしていることを意味している。したがって雌が別の雌の匂いによって集まることは広い外洋で産卵集団を形成する上で重要な働きをする可能性があるかと推察される。また、人為催熟させたウナギの集団交配の際に、雌同士が併走して泳ぐ行動 (*cruise together*) が観察されており(Dou et al. 2008)、外洋でも雌同士が集合することが示唆される。また Dou et al. 2008 では雌雄間でも *cruise together* が起こることを観察している。さらに 1 対 3 交配時に雌ウナギの排泄口付近に雄ウナギが匂いをかぐように鼻先でつつく行動が見られている(山田私信)。したがって、雄ウナギも雌の匂いを利用していることが考えられる。今後は、雄ウナギを材料にして、催熟メス飼育水への反応を調べる必要がある。

ところで、催熟メス飼育水が、どのような種類の匂い物質を含んでいるために、ウナギに大きな反応を引き起こしたのか、その匂い物質は産卵回遊中のウナギにとってどのような意味を持つのかという点は興味深い、ここまでの実験からだけでは明確な結論をだすことは出来ない。今後、詳しい匂い成分の分析をして、ウナギの行動を活発にさせる匂いを特定する必要がある。

第4章 ニホンウナギの産卵回遊行動

温帯に分布するウナギ属魚類は秋から冬にかけて性成熟を開始してから外洋の産卵場に向けて長期の回遊へと旅立つことが知られている(Schmidt 1922, Tsukamoto 1992, 2009, Tesch 2003). これまでの外洋における採集努力により, 近年, 卵, 初期孵化仔魚, 成熟したニホンウナギが採集され, ニホンウナギの産卵場は西マリアナ海嶺の南端付近であることが推定された(Tsukamoto et al. 2003, 2011, Tsukamoto 2006, Chow et al. 2009). これらの研究はニホンウナギの産卵生態に関して重要な情報をもたらした. しかし, 外洋を回遊中のニホンウナギが採集されたことがないため, 成育場から産卵場に至る回遊経路, 遊泳深度と経験水温は明らかになっていない(Tsukamoto 2009).

ウナギ属魚類の海洋における行動を明らかにするため, これまでに音響発信器を用いて数多くの追跡研究が行われてきた(Tesch 1978, 1989, Aoyama et al. 1999, 2002, McCleave and Arnold 1999). しかし, これらの追跡はウナギに取り付けた音響発信器からのシグナルを受信するためにウナギに十分に近づかなければならないことと小型ボートを使用して追跡するため, 追跡期間はかなり短くなり(およそ1週間), 何ヶ月もの長期に及ぶ産卵回遊全体を把握することは難しい.

近年, 電波発信器付きロガー(ポップアップタグ)の開発により, 魚類の移動を長期間追跡できるようになった. このタグは装着した魚の遊泳深度と経験水温を記録した後, 設定された切り離し日になると魚から離れ海面へと浮上し, 記録したデータを衛星へと送信する. この技術により, 海洋を回遊する魚類の追跡が可能になり, 長期間の遊泳深度と経験水温の情報を集積できるようになった(Block et al. 1998, 2005, Weng et al. 2007).

Jellyman and Tsukamoto(2002, 2005, 2010)は海洋におけるウナギ属魚類の回遊の研究において初めてポップアップタグを使用した. この研究では, ニュージーランドに固有のウナギ, *Anguilla dieffenbachii* の産卵回遊を161日間追跡するのに成功した. また, Aarestrup et al. (2009)はヨーロッパウナギ(*A. anguilla*)の産卵回遊を126日間追跡するのに成功している.

そこで, 本章ではニホンウナギの産卵回遊をポップアップタグを用いて追跡し, 回遊経路, 遊泳深度と経験水温などの回遊行動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 調査の概要

ウナギの放流は、2008年1月から2011年12月まで、各年の秋季から冬季(11月下旬から1月上旬)にかけておこなった。天然の銀ウナギ(銀化ステージ:S1またはS2)にポップアップタグを装着して(Fig. 4-1)日本列島の太平洋岸(千葉県九十九里浜, 愛知県恋路ヶ浜)と沖合(長崎県甕列島沖, 利根川河口沖, 種子島沖, 遠州灘沖, 黒潮流域)で放流した。アーカイバルデータは衛星経路で回収し, 遊泳深度と経験水温, タグの浮上地点・日時のデータを取得した。

第2項 供試魚

2008年1月放流分

天然の銀ウナギを放流実験に用いた。2008年1月7日の夜間に, 甕列島沖合の表層を遊泳している銀ウナギが漁船に近づいてきたところをタモ網により20個体採集した。採集したウナギは漁船内に設置された現場海水(水温 18°C)を満たした水槽(100×100×50 cm)に入れ, 放流まで飼育した。

2008年11月放流分

2008年10月に, 千葉県利根川河口において定置網とウナギガマを用いて採集された銀ウナギ10個体を購入して, 各シーズンの放流実験に用いた。また, 2008年11月に, 三河湾において定置網を用いて採集された銀ウナギ1個体も購入してそのシーズンの放流実験に供した。採集場所から学術研究船・淡青丸(海洋研究開発機構)まで, 海水を満たしたプラスチックバッグに入れて輸送し, 船内に設置された海水(20~25 °C)を満たした水槽(140×140×60 cm)に入れて, そのシーズンの放流まで飼育した。

2009年12月放流分

2009年8月から11月下旬に, 千葉県利根川河口において定置網とウナギガマを用いて採集された銀ウナギ20個体を購入して, 各シーズンの放流実験に用いた。採集場所から学術研究船・淡青丸(海洋研究開発機構)まで, 海水を満たしたプラスチックバッグに入れて輸送し, 船内に設置された海水(20~25 °C)を満たした水槽(140×140×60 cm)に入れて, そのシーズンの放流まで飼育した。

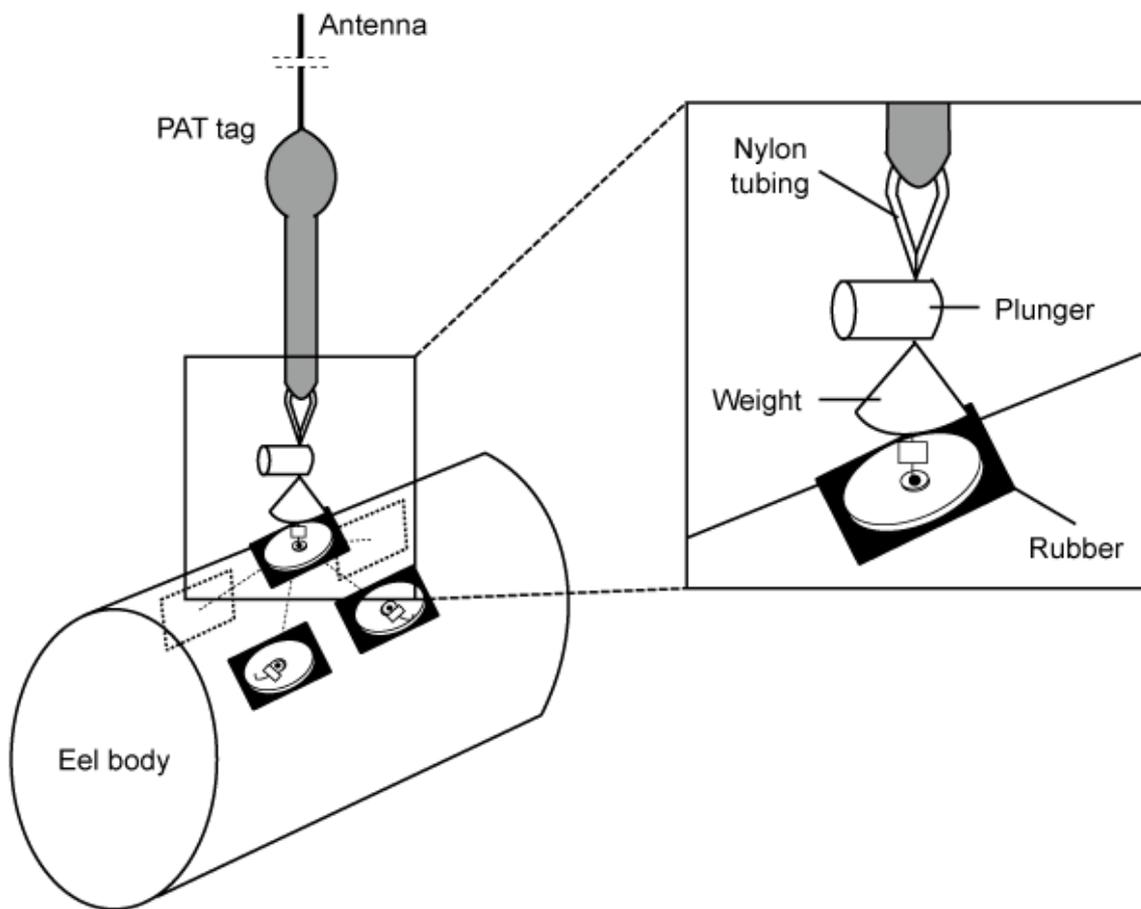


Fig. 4-1 Tag attachment method used in this study.

2010年12月放流分

2010年9月下旬から10月上旬に、千葉県利根川河口において定置網とウナギガマを用いて採集された銀ウナギ20個体を購入して、各シーズンの放流実験に用いた。採集場所から学術研究船・淡青丸(海洋研究開発機構)まで、海水を満たしたプラスチックバッグに入れて輸送し、船内に設置された海水(20~25℃)を満たした水槽(140×140×60 cm)に入れて、そのシーズンの放流まで飼育した。

2011年11~12月放流分

2011年では、利根川河口で9月上旬から12月上旬に定置網とウナギガマで採集された銀ウナギ12個体と、三河湾で11月上旬から12月下旬に定置網で採集された銀ウナギ10個体を購入し、放流実験に用いた。これらのウナギは海水を満たしたプラスチックバッグに入れ、大気海洋研究所(千葉県柏市)まで輸送し、実験室内に設置した20℃の海水を満たした水槽(140×140×60 cm)に入れて飼育した。放流前日に放流場所まで海水を満たしたプラスチックバッグに入れて輸送した。

測定方法

すべての放流実験に使用したウナギはオイゲノール(2%)で麻酔した後、全長(TL cm)、体重(BW kg)を測定した。Okamura et al. (2007)の銀化インデックスに基づき、銀化発達段階をY1、Y2、S1、S2に区分した(Table 4-1)。その後、タグを装着し、放流現場周辺の海水を満たしたプラスチックバッグに入れて麻酔が覚めるまで待った。

第3項 ポップアップタグの設定

2008年1月放流分

放流実験には、3基のPAT-Mk10(Wildlife Computers, Inc., Washington, USA) (長さ175 mm, 空中重量75 g)を用いた(Table 4-1)。水温(0.05℃刻み)、深度(0.5 m刻み)、照度を2秒間隔で計測するように設定した。深度データを12の区画(bin)に(Bin 1: <1 m; Bin 2: 1-9 m; Bin 3: 10-49 m; Bin 4: 50-99 m; Bin 5-12は100-199 mから800-899 mまで100 m間隔)、水温を9つの区画に分けた(Bin 1: 3.0-5.9℃, Bin 2-9は6.0-8.9℃から27.0-29.9℃まで3.0℃間隔)。衛星経由での通信量を小さくするため、各区画で24時間ごとに集計された頻度分布と、その間の最大

Table 4-1 Biological and release site data, pop up day, duration of data acquisition and tag for the Japanese eels that were tagged. TL: total length; BW: body weight; SI: silvering index

Fish code	TL(cm)	BW(kg)	SI	Catch location	Release day	Release location	Pop up day	Actual duration (days)	Tag
07-1	70.0	0.62	S1	Offshore of Koshiki Island	2008/1/8	Koshiki Island	2008/1/15	7	Wildlife
07-2	80.0	1.27	S2	Offshore of Koshiki Island	2008/1/8	Koshiki Island	2008/1/27	19	Wildlife
07-3	88.7	1.58	S2	Offshore of Koshiki Island	2008/1/8	Koshiki Island	2008/1/24	16	Wildlife
08-1	90.6	1.30	S2	Estuary of Tone River	2008/11/21	Tanegashima Island	2008/11/24	3	Wildlife
08-2	89.9	1.18	S1	Estuary of Tone River	2008/11/21	Tanegashima Island	2008/11/25	4	Wildlife
08-3	92.4	1.52	S2	Estuary of Tone River	2008/11/21	Tanegashima Island	2008/12/22	31	Wildlife
08-4	89.4	1.36	S1	Estuary of Tone River	2008/11/21	Tanegashima Island	2008/11/27	6	Wildlife
08-5	96.0	1.50	S2	Estuary of Tone River	2008/11/21	Tanegashima Island	2009/1/1	41	Wildlife
08-6	97.7	1.52	S2	Mikawa Bay	2008/11/26	Tanegashima Island	×	×	Wildlife
09-1	81.0	1.00	S1	Estuary of Tone River	2009/12/8	Offshore of Chiba	×	×	Wildlife
09-2	83.5	1.20	S2	Estuary of Tone River	2009/12/8	Offshore of Chiba	2009/12/25	17	Wildlife
09-3	90.0	1.38	S1	Estuary of Tone River	2009/12/8	Offshore of Chiba	2009/12/13	5	Wildlife
09-4	91.3	1.28	S1	Estuary of Tone River	2009/12/8	Offshore of Chiba	2009/12/13	5	Wildlife
09-5	87.6	1.26	S2	Estuary of Tone River	2009/12/8	Offshore of Chiba	×	×	Wildlife
09-6	84.5	0.84	S2	Estuary of Tone River	2009/12/10	Enshunada	2010/5/10	151	Wildlife
09-7	88.8	1.22	S1	Estuary of Tone River	2009/12/10	Enshunada	2010/5/10	151	Wildlife
09-8	84.5	0.96	S2	Estuary of Tone River	2009/12/10	Enshunada	2010/5/10	151	Wildlife
09-9	87.5	1.22	S1	Estuary of Tone River	2009/12/10	Enshunada	2009/12/20	10	Wildlife
09-10	82.5	1.08	S2	Estuary of Tone River	2009/12/10	Enshunada	2009/12/14	4	Wildlife
10-1	92.3	1.42	S2	Estuary of Tone River	2010/12/18	Offshore of Chiba	2011/1/8	21	Microwave
10-2	90.5	1.36	S1	Estuary of Tone River	2010/12/17	Offshore of Chiba	×	×	Microwave
10-3	92.0	1.24	S2	Estuary of Tone River	2010/12/17	Offshore of Chiba	×	×	Microwave
10-4	87.5	1.14	S2	Estuary of Tone River	2010/12/17	Offshore of Chiba	×	×	Microwave
10-5	86.5	1.26	S1	Estuary of Tone River	2010/12/17	Offshore of Chiba	×	×	Microwave
10-6	86.0	1.08	S2	Estuary of Tone River	2010/12/18	Offshore of Chiba	2011/2/8	52	Microwave
10-7	87.0	1.16	S2	Estuary of Tone River	2010/12/18	Offshore of Chiba	×	×	Microwave
10-8	87.0	1.16	S2	Estuary of Tone River	2010/12/17	Offshore of Chiba	×	×	Microwave
10-9	92.6	1.42	S2	Estuary of Tone River	2010/12/17	Offshore of Chiba	2011/3/5	78	Microwave
10-10	83.0	1.02	S2	Estuary of Tone River	2010/12/17	Offshore of Chiba	×	×	Microwave
11-1	90.5	1.24	S1	Estuary of Tone River	2011/11/28	Kujukurihama	2011/12/7	9	Microwave
11-2	88.9	1.22	S2	Estuary of Tone River	2011/11/28	Kujukurihama	2012/2/5	69	Wildlife
11-3	90.8	1.45	S1	Estuary of Tone River	2011/11/28	Kujukurihama	2011/12/18	20	Microwave
11-4	85.8	1.14	S2	Estuary of Tone River	2011/11/28	Kujukurihama	2011/12/12	14	Wildlife
11-5	89.5	1.41	S2	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	×	×	Microwave
11-6	85.5	1.06	S2	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	2012/1/1	27	Wildlife
11-7	96.0	1.54	S2	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	×	×	Microwave
11-8	78.0	0.83	S1	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	2012/1/21	47	Wildlife
11-9	88.5	1.20	S2	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	2011/12/24	19	Wildlife
11-10	76.2	0.79	S2	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	2011/12/26	21	Wildlife
11-11	90.5	1.14	S2	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	2011/12/30	25	Wildlife
11-12	83.2	1.00	S1	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	2011/12/29	24	Microwave
11-13	78.5	0.94	S2	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	2011/12/10	5	Microwave
11-14	97.1	1.95	S2	Mikawa Bay	2011/12/5	Beach in Aichi	×	×	Microwave
11-15	105.0	1.70	S1	Mikawa Bay	2011/12/21	Beach in Aichi	2012/1/26	36	Wildlife
11-16	91.6	1.30	S2	Mikawa Bay	2011/12/21	Beach in Aichi	2012/1/15	25	Microwave

値, 最小値で送信するように設定した. 2008年1月放流分は, タグが記録できる上限である放流後90日と, その間の通過点を調べるために放流後7日と30日で浮上するように設定した. なお, ウナギが死亡した場合を考慮し, 一定の深度範囲(± 2.5 m)に96時間滞在すると, 設定した浮上日以前にタグが切り離され浮上するように設定した.

2008年11月放流分

放流実験には, 6基のPAT-Mk10を用いた. 水温(0.05°C 刻み), 深度(0.5 m刻み), 照度を2秒間隔で計測するように設定した(Table 4-1). 2008年1月の追跡結果を考慮し, ニホンウナギの経験する環境により適合するように集計する区画を変更し, 深度データは14の区画に (Bin 1: <1 m; Bin 2: $1-9$ m; Bin 3: $10-49$ m; Bin 4: $50-99$ m; Bin 5-13は $100-199$ mから $900-999$ mまで 100 m間隔; Bin 14: >1000 m), 水温は14の区画に分けた(Bin 1: $2.0-3.9^{\circ}\text{C}$, Bin 2-13は $4.0-5.9^{\circ}\text{C}$ から $26.0-27.9^{\circ}\text{C}$ まで 2.0°C 間隔; Bin 14: $>28^{\circ}\text{C}$). また, 時間帯による水深, 水温の変化を調べるため, 各区画で6時間ごとに集計された頻度分布と, その間の最大値, 最小値を送信するように設定した. 2008年11~12月放流分は, 2008年1月放流分と同様の理由で, 放流後7-84日で浮上するように設定した. なお, ウナギが死亡した場合を考慮し, 一定の深度範囲(± 2.5 m)に72時間滞在すると, 設定した浮上日以前にタグが切り離され浮上するように設定した.

2009年12月放流分

放流実験には, 10基のMiniPAT(Wildlife Computers, Inc., Washington, USA)(長さ 115 mm, 空中重量 53 g)を用いた (Table 4-1). 水温, 深度, 照度を10分間隔で記録するよう設定した. なお, 一定の深度範囲(± 3 m)に72時間滞在すると, 設定した浮上日(150 日)以前にタグが切り離され浮上するように設定した.

2010年12月放流分

放流実験には, 10基のX-Tag(Microwave Telemetry, Inc., Maryland, USA)(長さ 120 mm, 空中重量 40 g)を用いた (Table 4-1). 水温, 深度, 照度を15分間隔で記録するよう設定した. なお, 一定の深度範囲(± 3 m)に72時間滞在すると, 設定した浮上日(150 日)以前にタグが切り離され浮上するように設定した.

2011年11～12月放流分

放流実験には、MiniPAT と X-Tag をそれぞれ 8 基用いた (Table 4-1)。2011 年放流分では放流後 90 日、または 150 日でタグが浮上するように設定し、放流後 90 日で浮上するタグでは 1 分 15 秒ごと、放流後 150 日で浮上するタグでは 15 分ごとに記録するよう設定した。なお、一定の深度範囲(± 3 m)に 72 時間滞在すると、設定した浮上日以前にタグが切り離され浮上するように設定した。

第4項 ポップアップタグの装着方法

ウナギに安全かつ確実にポップアップタグを装着する方法を検討するため、2008 年 1 月の放流実験に先立ち、ポップアップタグの装着実験をおこなった。タグの装着は Jellyman and Tsukamoto (2002)の方法を改変しておこなった(Fig. 4-1)。ポップアップタグはウナギの背鰭基部に装着した。タグの通し穴にナイロンチューブ(5cm)で保護した 2 本の釣り糸(60cm, 強度 18.2kg)を通して輪を作り、さらに釣り糸の端を圧壊防止装置に通し、これらをダルマクリップでしめて固定した。このラインの端を、背鰭基部の約 3cm 後ろで左右 2 ヶ所ずつ、外科用縫合針 10 号(9.3 cm)を使って側筋に通し、タグをウナギの背側に取り付けた。それぞれのラインの端にゴムとプラスチック製の円盤を通し、きつく引っ張った後クリップでしめ、タグを固定した。

この方法で、三河湾で採集され、いらご研究所で飼育されていた銀ウナギ 3 個体(全長 67.5–75.2 cm)に、PAT-Mk10 と同サイズのダミーポップアップタグ (Wildlife Computers, Inc., 長さ 175 mm, 浮力体の直径 40mm, 空中重量 75 g)を装着した。装着後、水槽(400×100×55cm)に入れ、海水中(30‰, 12～20 °C)で 2 ヶ月半飼育した。飼育期間中、タグ装着手術の際の傷の広がりや出血などの魚体の損傷や、ウナギの衰弱、死亡はなく、タグ装着による明らかな悪影響はみられなかった。また、タグの脱落もなく、この方法で魚体を傷めずに確実にタグが装着できると判断した。以上のことから本研究では各年すべてのウナギに、この方法でポップアップタグを装着した。

ただし、2008 年 11～12 月以降の放流分では、タグを中性浮力に保つために、11～14g の錘を圧壊防止装置の直下に取り付けた。また、2012 年 11～12 月の放流分は、実験室内でタグの固定部分のみを装着し、放流現場まで輸送した後、インシュロックでポップアップタグを取り付けた。

第5項 ポップアップタグを装着したウナギの放流

2008年1月

2008年1月8日に、ポップアップタグを装着した3個体(S1とS2, 70.0~88.7 cm TL, 0.62~1.58 kg BW)を甑列島の沖合、水深700mの場所(31°30'10"N, 129°33'36"E)で漁船「もくせい」から放流した。

2008年11月

2008年11月に、淡青丸の研究航海(KT-08-31次航海：2008年11月20日から12月2日)において、ポップアップタグを装着した6個体(利根川河口で採集した5個体と三河湾で採集した1個体, S1とS2, 89.4~97.7cmTL, 1.18~1.52kgBW)を種子島の沖合水深約1000mの海域(30°00'25"E, 131°01'37"N)で放流した(Table 4-1)。6個体のうち5個体は2008年11月21日の1時00分から、残りの1個体は11月26日の18時40分に放流した。

2009年12月

2009年12月に、淡青丸の研究航海(KT-09-26次航海：2009年12月7~21日)において、ポップアップタグを装着したウナギ10個体(S1とS2, 81.0~91.3cmTL, 0.84~1.38kgBW)を放流した(Table 4-1)。5個体を12月8日の20時00分から利根川河口沖合の水深1000m以深の地点(35°34'00"N, 141°22'00"E)で、残りの5個体を12月10日の20時40分から遠州灘の水深1000m以深の地点(33°40'00"N, 136°30'00"E)で放流した。

2010年12月

2010年12月に、淡青丸の研究航海(KT-10-29次航海：2010年12月11~22日)において、ポップアップタグを装着したウナギ10個体(S1とS2, 83.0~92.6cmTL, 1.02~1.42kgBW)を放流した(Table 4-1)。4個体を12月17日5時00分から利根川河口沖合の黒潮より北側の海域(35°18'51"N, 141°13'32"E)で、3個体を同日19時00分から利根川河口沖合の黒潮より南側の海域(34°00'00"N, 142°00'00"E)で、残りの3個体を12月18日の2時00分から利根川河口沖合の黒潮流域(35°42'15", 141°01'09"E)で放流した。

2011年11～12月

沿岸から追跡するため、2011年11～12月には砂浜でポップアップタグを装着した16個体のウナギ(S1とS2, 76.2～105.0cmTL, 0.79～1.95kgBW)を放流した(Table 4-1)。4個体(MiniPAT装着2個体, X-Tag装着2個体)を11月28日に千葉県九十九里浜(35°29'25"N, 140°25'32"E)で、12個体(MiniPAT装着6個体, X-Tag装着6個体)を12月5日と21日に愛知県恋路ヶ浜(34°35'14"N, 137°04'29"E)で放流した。

第6項 解析方法

データセットの作成

2008年1月と11月放流個体のデータは、放流日から浮上日までを追跡期間とし、全期間のデータを解析に使用した。なお、2008年11月放流個体では、追跡期間中に表層に常に滞在し深度変化もなかった個体は死亡したと判断し解析から除外し、経験水温、遊泳深度、日周鉛直移動の解析には、周期的な鉛直移動が明瞭にみとめられた個体(08-3, 08-5)のデータのみを使った。

2009～2011年に得られた水温と深度の時系列データは、その質に基づいて3つのカテゴリーに分けた。すなわち、カテゴリー1は周期的な鉛直移動が明瞭にみられた個体、カテゴリー2は周期的な鉛直移動がみられたがその期間が10日間より短かった個体、あるいは追跡日数が10日より短かった個体、また、データの欠損が多かった個体である。カテゴリー3は周期的な鉛直移動がみられなかった個体とした。遊泳深度、経験水温のデータ解析にはカテゴリー1に属する個体のみを用いた。得られた時系列データは、放流後の数時間は表層を漂ったり急潜行を示すため、ウナギ本来の遊泳行動を示していないと考え、放流時刻から翌日の0時までの期間を除外した。データの取得が放流日の翌日以降から始まっていた場合は、データの取得開始時間からデータセットに含めた。ポップアップタグが設定した浮上日以前に切り離された場合は、切り離し装置が作動するために要する最後の72時間を削除した。また、圧壊防止装置が作動したと判断された場合は、急浮上の開始以降の期間を削除した。このように切り出されたデータの期間を追跡期間とした。なお、タグが浮上する前に長期間水深0m、または水深1000mで動かなくなった3個体(09-6, 09-7, 09-8)は追跡期間の初期に死亡していたと判断し、解析から除外した。

日周鉛直移動の解析では個体の鉛直移動のみを解析対象とするため、カテゴ

リー1 のデータを用い、さらに追跡期間中で深度が明瞭な周期性を示している期間のみを使用した。

移動距離と遊泳速度の推定

タグの浮上点の位置と放流地点との間の距離を高精度計算サイト (<http://keisan.casio.jp/>) で算出した。その移動距離を追跡日数で除し、遊泳速度を算出した。

また、2007 年度の 1 個体と 2008 年度の 2 個体、さらにカテゴリー1 の 10 個体について、黒潮を経由したと仮定した場合の遊泳速度を求めた。Seaturtle (<http://www.seaturtle.org/>) で 2007 年度、2008 年度、2010 年度、2011 年度の流向・流速のデータを得て、黒潮の流れを判断した。各年の黒潮流軸の位置は、海洋情報研究センターが提供している MIRC 黒潮流軸図に従って決定した (<http://www.mirc.jha.or.jp/knowledge/KCP/>)。

黒潮を経由した場合の移動経路は、放流地点から黒潮まで(沿岸海域)とタグ浮上点から黒潮まで(外洋域)を最短距離で結び、その間は黒潮上を移動したと仮定し、その距離を地図上で求めた。さらに、大陸棚から離れると水深が深くなり、黒潮流域ではその内側に比べて水温が顕著に上昇することから、遊泳深度と経験水温のパターンに基づき各水塊での滞在日数を求めた(Fig. 4-2)。すなわち、遊泳する最深部が浅く、最高経験水温が 15 °C 前後の期間を沿岸水域で過ごし、その後最深部が深くなってから、または経験水温が 20 °C 前後に上昇してからの期間を黒潮流域で過ごしたと仮定してそれぞれの滞在期間を求めた。黒潮から離れた地点で浮上した個体については、最低経験水温の上昇、または遊泳深度最深部の上昇以降から追跡期間終了までを沖合で過ごしたと仮定し、その滞在日数とした。

さらに、ウナギの 1 日間の平均遊泳速度を、主な遊泳深度とそこでの滞在時間、その水深における黒潮の流速に基づき以下の式で算出した。

$$\text{遊泳速度(km/day)} = (\text{移動距離(km)} - \text{黒潮流速(km/day)} \times \text{黒潮滞在日数}) / \text{追跡日数}$$

主な遊泳深度における黒潮流速の値は、気象庁が発行した総合診断表第 2 章 黒潮(<http://www.data.kishou.go.jp/kaiyou/shindan/sougou/html/2.2.2.html>) により、50~250m 層で 0.8m/s、250~350m 層で 0.6m/s、600~800m 層で 0.2m/s

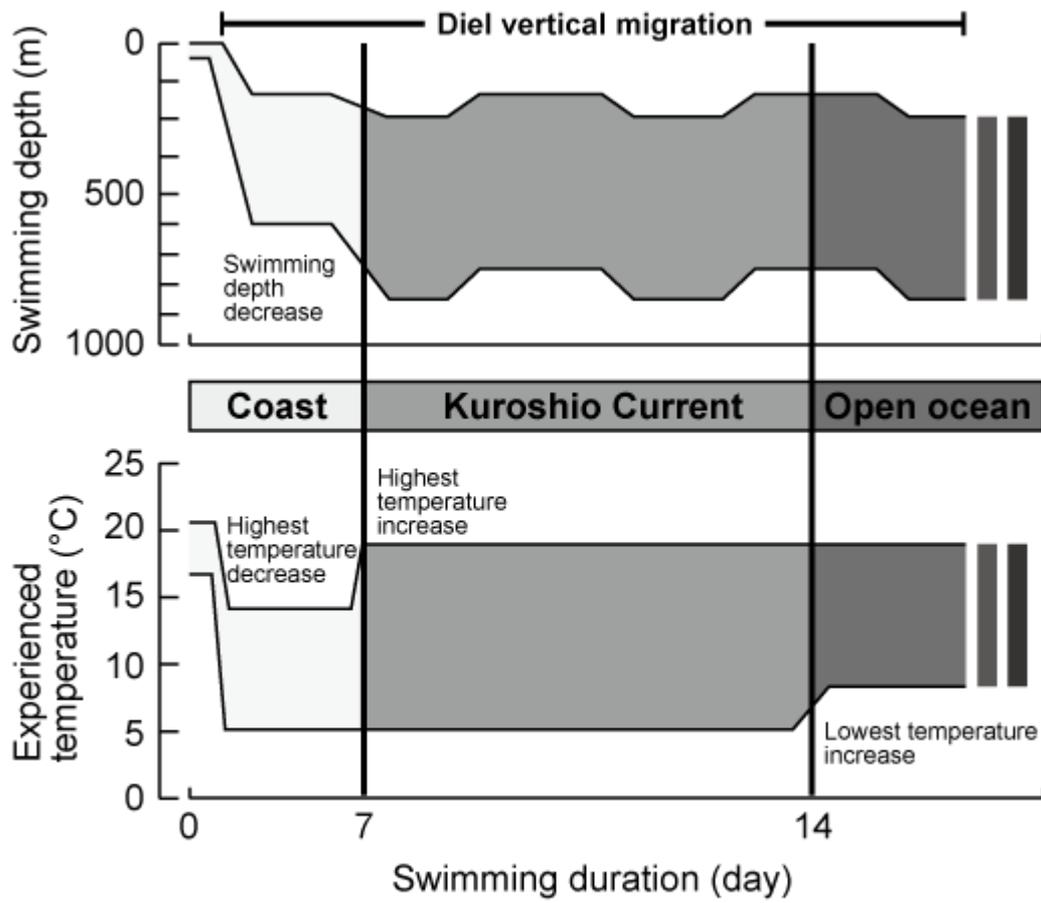


Fig. 4-2 Schematic swimming depth and experienced temperature of *Anguilla japonica* during their spawning migration from the coast to the open ocean.

とした。

追跡期間中に経由した水塊とそこでの滞在日数をより厳密に特定するために、追跡期間が最も長く、外洋の東経 148°あたりで浮上した個体番号 11-2 と、伊豆小笠原島弧で浮上した個体番号 11-16 で、水深-水温プロファイルを作成し、特徴的なパターンを示すいくつかの期間に分解し、それぞれ沿岸、黒潮、沖合に滞在していたと判断した。得られた水深-水温プロファイルを、浮上点周辺の海域で得られた CTD データと比較し、通過した水塊に滞在していた日数を調べた。CTD データは、気象庁が発行した、海洋気象観測船による海洋・海上気象観測資料 (http://www.data.kishou.go.jp/kaiyou/db/vessel_obs/data-report/html/ship/ship.php) から、海洋気象観測船 凌風丸(気象庁)の調査航海で得られた結果を抜粋して使用した。11-2 との比較は、1201 航海の 3 調査点(沿岸域：34°44'02"N, 140°23'98" ; 黒潮域：34°13'30"N, 140°59'81"E ; 沖合：33°30'04"N, 141°29'80"E) を、11-6 との比較は、1111 航海の 3 調査点(沿岸域：33°58'65"N, 136°59'71" ; 黒潮域：32°59'37"N, 137°01'46"E ; 沖合：30°58'98"N, 136°59'13"E) のデータを使った。

遊泳深度と経験水温、日周鉛直移動の解析

2008 年 1 月と 11 月に放流した個体から得られたデータは、100m 以浅の層の遊泳が稀だったため、100m 以浅に設定した 4 つの水深区分を 1 つにまとめて解析に供した。また、2008 年 11 月放流分では昼夜の行動の違いを調べるため、6 時 00 分～18 時 00 分を日中、18 時 00 分～6 時 00 分を夜間として解析した。

2009～2011 年に放流した個体では時系列に沿ったデータが得られたため、より詳細に日中と夜間での遊泳深度と経験水温を比較するため、日出から日没までを日中、日没から日出までを夜間として分け、データを比較した。ここで、東へ移動していくと日出日没時間はずれていく。そのため、各日の日出日没時間は、放流日における放流地点と、浮上日におけるタグ浮上点でのそれぞれの日出と日没の時刻を高精度計算サイト(<http://keisan.casio.jp/>)で算出し、次に両者の時間差を浮上までの日数で割り、1 日分の時刻のずれとして足していくことで、放流後日数に対する日出日没時間とした。

水温と深度変化の周期性を調べるため、IGOR Pro 6.12AJ(WaveMetrics, Inc., Oregon, USA)を用いて高速フーリエ変換によるスペクトル解析をおこなった。

さらに、カテゴリー1のうち、最も長い期間のデータが得られた 1 個体について

て、深度および水温が明瞭に追跡個体の日周鉛直移動を示している期間のみのデータを切り出し、詳細に解析した。この解析では、放流点とタグの浮上点の midpoint での日出・日没の時間を計算し、昼間を日出から日没まで、夜間を日没から日出までとしてデータを分けた。次に、月の出入り時間を計算し、夜間を月が出ている時間と出していない時間に分けた。日出日没と月の出入りの時間は、高精度計算サイト(<http://keisan.casio.jp/>)で算出した。これらの、昼間、月の出ている夜間、月の出していない夜間、の3つの時間区分を用いて、各区分でのウナギの経験深度と水温を調べた。

第2節 結果

第1項 回収率とデータの質

放流した45個体のうち32個体(71%)のタグが浮上し、データを衛星経由で回収することに成功した(Table 4-1)。32個体のうち28個体(88%)で、切り離し装置が作動してタグが浮上した。そのうち6個体は水深1800m前後へ急速に潜行した後に表層までタグが浮上していたため、圧壊防止装置が作動してタグが切り離されたと判断した。設定した追跡日数に達したためタグが浮上したのはわずか4個体(13%)だった。放流実験ごとの回収率は、すべてX-Tagを使った2010年で最も低い30%(10個体3個体)、その他の年は80~100%だった。タグの種類別に比較すると、X-Tagの回収率は44%(18個体中8個体)だったのに対し、PAT-Mk10とMiniPATの回収率はどちらも89%(それぞれ9個体中8個体、18個体中16個体)とほぼ2倍高かった。データ回収に成功した個体の全長は 87.3 ± 6.2 cm(平均 \pm 標本標準偏差、以下同じ)、体重は 1.20 ± 0.24 kgであり、失敗した個体の全長(89.4 ± 4.9 cm)および体重(1.31 ± 0.24 kg)と有意な差はなかった(t-test, $p > 0.05$)。

データが得られた日数は3~152日であり(平均 35 ± 42 日)、切り離し装置が作動した場合は3~78日(平均 24 ± 19 日)のデータが得られた。タグの種類ごとに切り離し装置が作動した場合のデータが得られた日数を比較すると、PAT-Mk10で3~41日間(18 ± 13 日間)、MiniPATで4~69日間(23 ± 18 日間)、X-Tagで5~78日間(30 ± 24 日間)だった。

2009~2011年に得られた24個体分のデータのうち、10個体のデータがカテゴリー1、4個体がカテゴリー2、10個体がカテゴリー3として分けられた。カテゴリー1のうち9個体のデータは2011年の放流実験で得られた。2011年は回収

率(81%), データの質(69%がカテゴリー1)ともに良好だった。MiniPAT のみの結果を見れば, 回収率 100%で 88%がカテゴリー1 と最も成功した。各年を通じてタグの種類ごとに回収されたデータ数に対するカテゴリー1 のデータの割合を比較すると, MiniPAT で 44%, X-Tag で 38%であり, 大差はなかった。

第2項 水平方向の移動

本研究で得られたポップアップタグデータのうち, 3 基のデータ(09-6, 09-7, 09-8)は, 深度と経験水温がまったく変化しない期間が追跡開始 10~60 日以降 150 日まで続いておりウナギが死亡し回遊経路を示していないと判断したため, 以降の解析から除外した。残る 29 基のうち, 26 基(90%)は放流地点より東方で浮上した。2008 年 1 月の放流では, 放流後 7~19 日で, 放流地点西方の東シナ海, 甌列島の南西, 種子島南方の黒潮流域, でタグが 1 基ずつ浮上した(放流点からそれぞれ 181km, 113km, 245km)(Fig. 4-3)。2008 年 11 月の種子島沖からの放流では, タグは放流後 3~41 日で浮上し, そのうち 2 基は放流点からほぼ動いていなかった。しかし, その他 3 基は北東~東へ 325~1409km 移動しており, 黒潮流域, 黒潮続流域, さらに東経約 146°の外洋域へそれぞれ移動していた(Fig. 4-4)。同様に, 2009~2011 年の放流実験においても, タグは放流後 4~78 日で, 放流地点から東~南東の範囲の 2~1120km 離れた地点で浮上した(Fig. 4-5)。各年の放流点からタグ浮上点への方位角は $111 \pm 45^\circ$ であり, タグを装着したウナギが概ね東南東へ移動していたことを示していた(Fig. 4-6)。また, 年により黒潮の流路は変化するものの, タグの浮上地点は, 黒潮流域と黒潮続流域に沿っていることが多かった(Fig. 4-3, 4-4, 4-5)。黒潮流域に沿ったタグの浮上は東経 149°まで連続的にみられ, タグを装着したウナギが黒潮に沿って移動したことを示していた。東経 146~152°では, 4 基のタグが黒潮よりも南方に大きく離れた地点(北緯 32~33°)で浮上した。移動速度には大きな幅があり, 0.1~360.1 km/day(57.1 ± 78.1 km/day)だった。なお, 本研究で使用したポップアップタグは連続的に照度を記録しており, WC-GPE (Wildlife Computers)を用いることでタグが移動した経路が推定できる。しかし, 得られた結果は後述するように日中の遊泳深度が深く(>400m), 信頼できる位置推定ができなかったため, 照度による移動経路の推定はおこなわなかった。

カテゴリー1 の結果だけに着目すると, 追跡期間(11~66 日間)の移動距離は 306~1120 km (608 ± 295 km)であり, その方位角は $107 \pm 26^\circ$ で, やはり東南東への

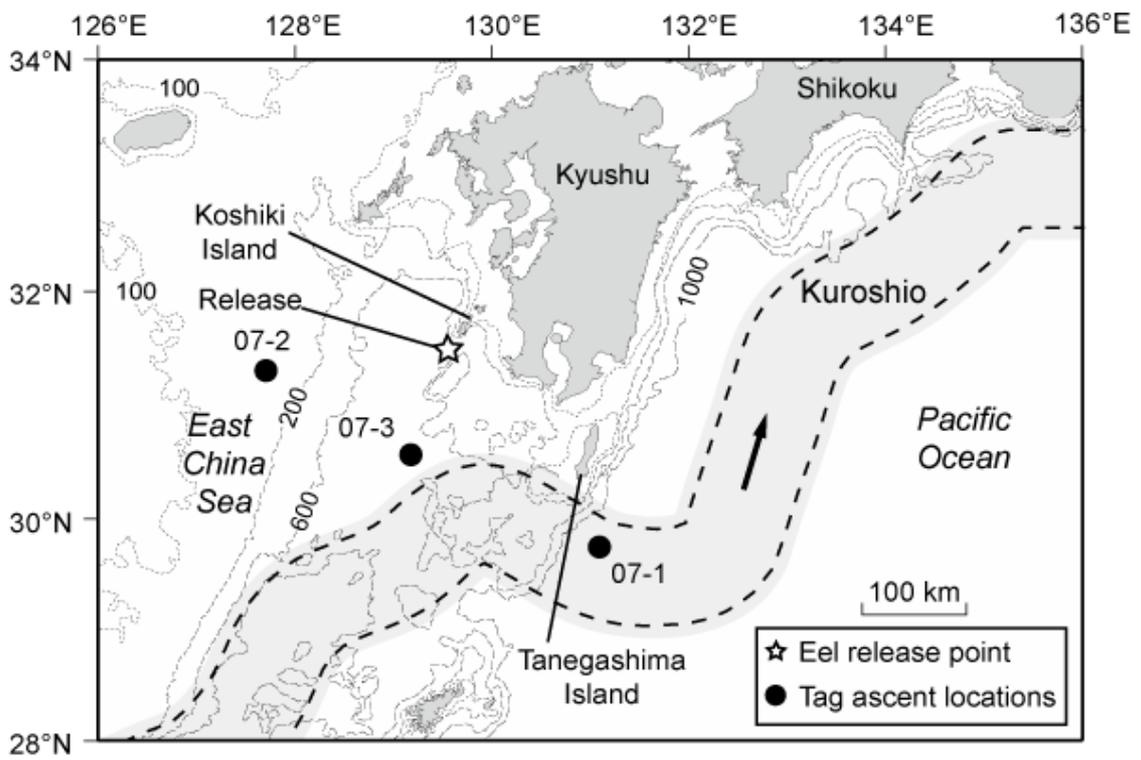


Fig. 4-3 Eel release point and ascent locations of PAT tags in 2008.

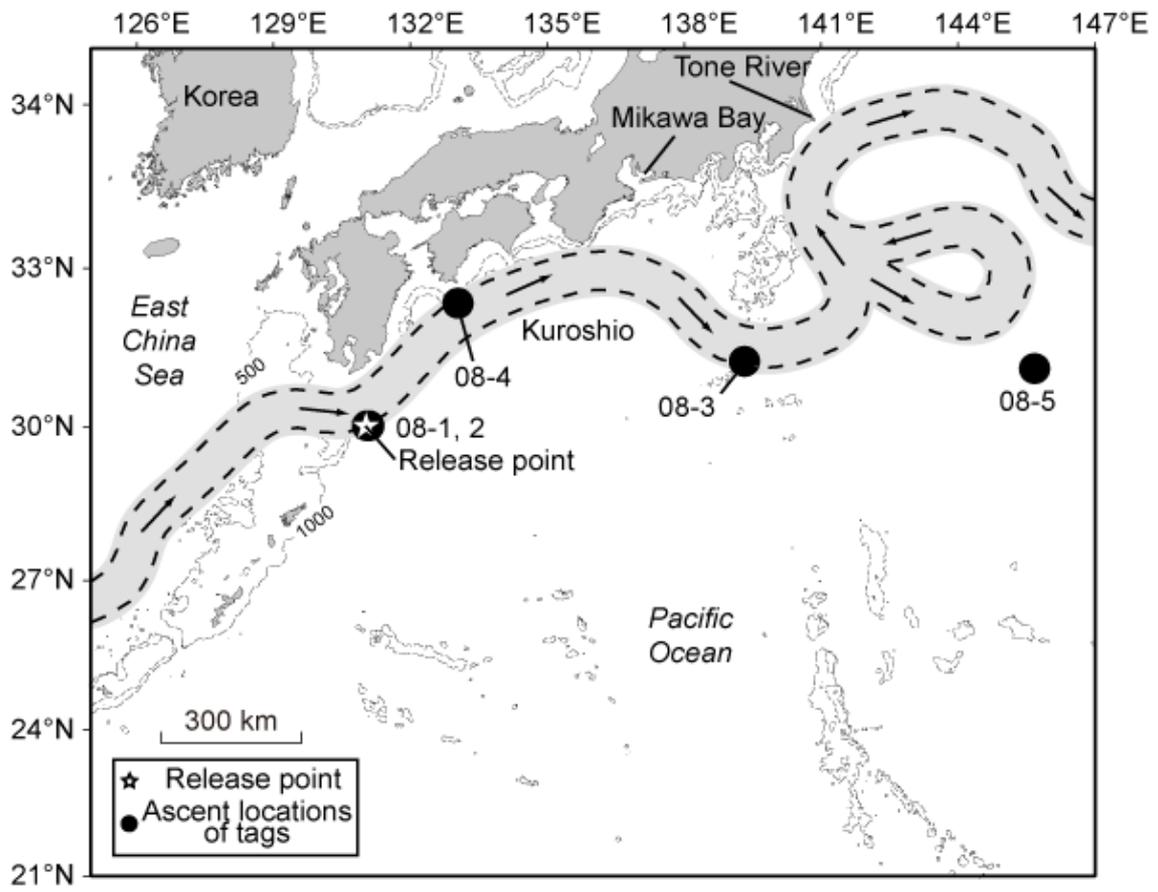


Fig. 4-4 Eel release point and ascent locations of PAT tags in 2008.

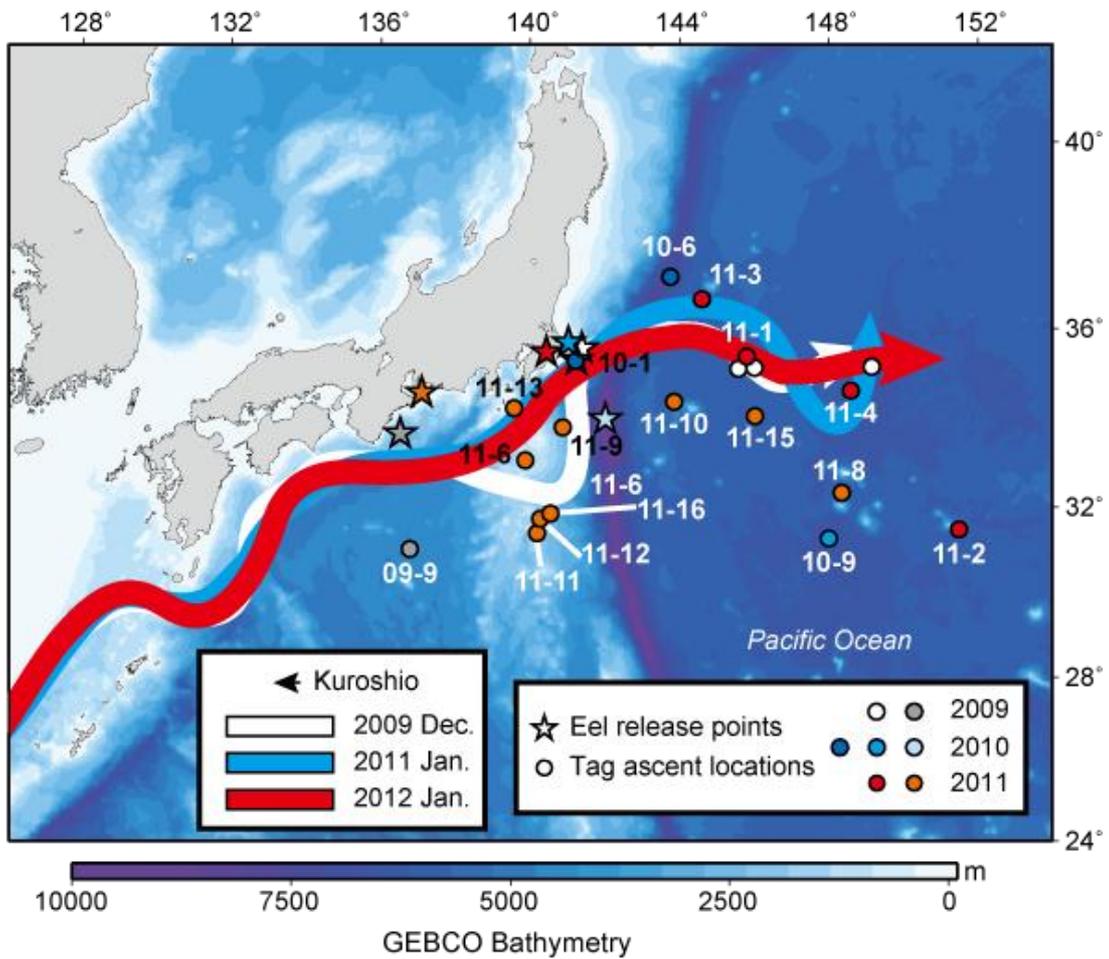


Fig. 4-5 Eel release points and ascent locations of PAT tags in 2009, 2010 and 2011.

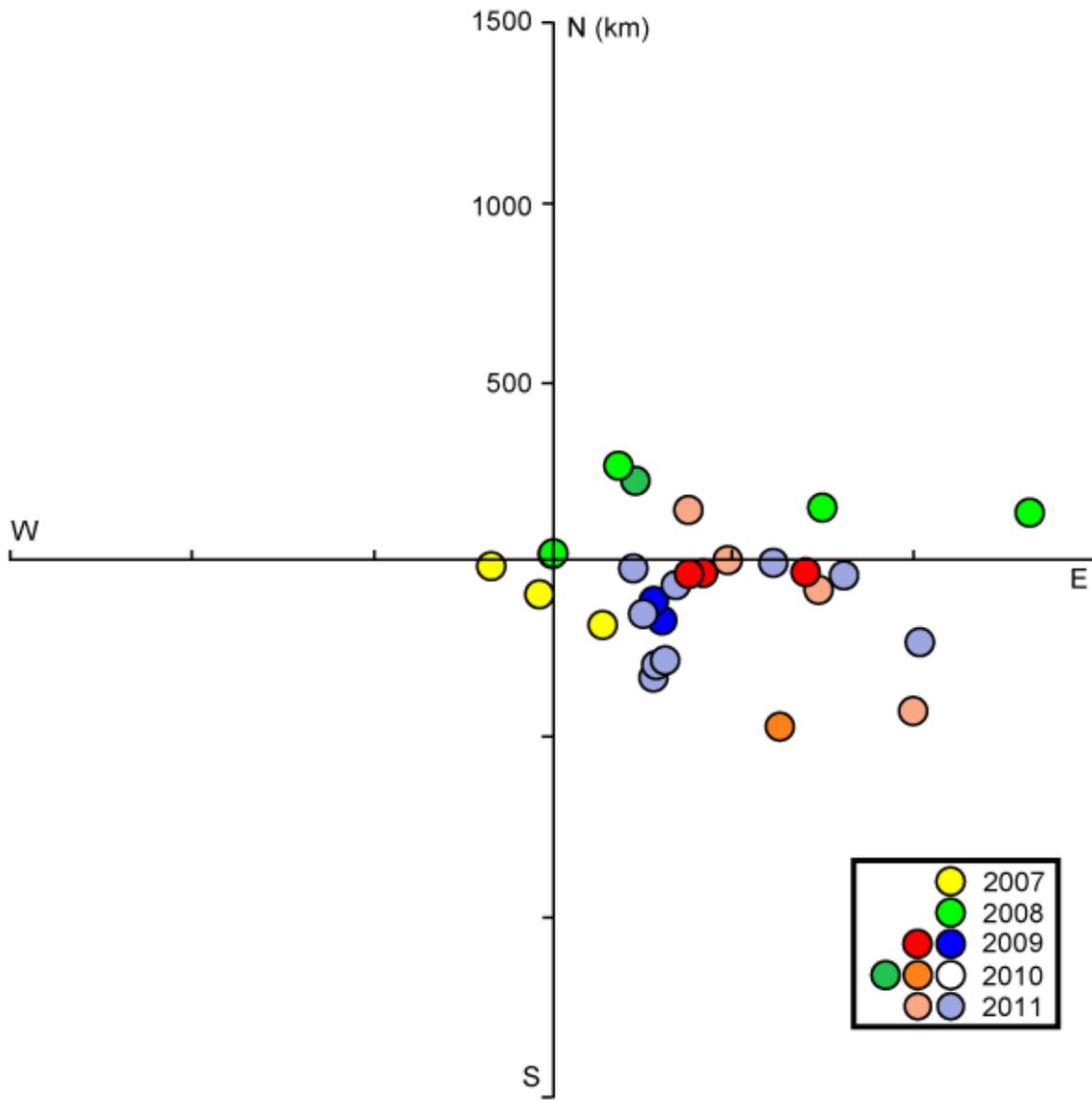


Fig. 4-6 The direction and the distance from the releasing points.

移動がみとめられた。移動速度は 6.2~68.3km/day(23.8 ± 15.8 km/day)だった。極端に遅い個体(10-6, 11-6)と速い個体(11-4)を除けば、他の 4 個体は 17.0~25.0km/day とほぼ同様の速度だった。

第3項 遊泳深度と経験水温

2008年放流個体

2008年1月に放流した3個体と2008年11月に放流した個体は、いずれも幅広い深度と水温を経験していた(Figs.4-7~10)。2008年11月に放流してデータが回収できた5個体のうち3個体は、浮上までの期間が3~6日と短く、放流後すぐに海底(水深1000m層)まで沈んでいたため、解析から除外した。

2008年1月放流個体の最も深い遊泳深度は、07-1で376m、07-2で888m、07-3で552mであり、すべて放流後3日以内にみられた(Fig. 4-7)。この放流後3日間では、07-1は主に200m以浅を遊泳しており、一方、07-2と07-3は、0~199mと500~599mの2つの層を頻繁に遊泳していた。放流後3日目以降では、07-1はそれまでと同様、200m以浅の層を遊泳していた(0~144m, 20.2~17.2°C)。07-2は0~648m層を遊泳し、経験水温は21.0~6.0°Cだったが、放流後9日目で遊泳深度は急に浅くなり(<368m)、経験水温も高くなった(23.9~15.0°C)(Fig. 4-8)。07-3も放流後4日目で遊泳深度が浅くなり、経験水温が高くなった(0~312m, 26.9~15.0°C)(Fig. 4-7, 8)。

2008年11月放流個体では、データの回収に成功した5個体のうち2個体でそれぞれ30日間と39日間の追跡に成功し、両者とも2008年1月放流分とは異なる遊泳パターンを示した(Figs. 4-9~12)。08-3は、追跡期間を通じて遊泳深度が深くなり、遊泳深度の幅が広がっていた(Fig. 4-9)。全日の深度を比較すると、放流初日の遊泳深度は16~474mであり、最浅部は16日目の232mまで徐々に下降し、18日目以降は16~264mで変化していた。最大深度も放流日の472mから徐々に下降し、18日目以降は1016~1600mまで潜っていた。1日に移動した深度幅は、16日目までは424~656mだったが、18日目以降は816~1440mに達した。主な遊泳層も徐々に深くなり、放流後10日目までは夜間に100~199m層と日中に500~599m層を遊泳していたのが、11~20日目では夜間に200~299m層と日中に600~799m層を、21~29日目では夜間に300~499m層と日中に600~799m層を主に遊泳していた(Fig. 4-10)。対して経験水温の幅は追跡期間を通じて著しい変化はなく、最低水温は3.8~8.2°C、最高水温は17~25.4°C

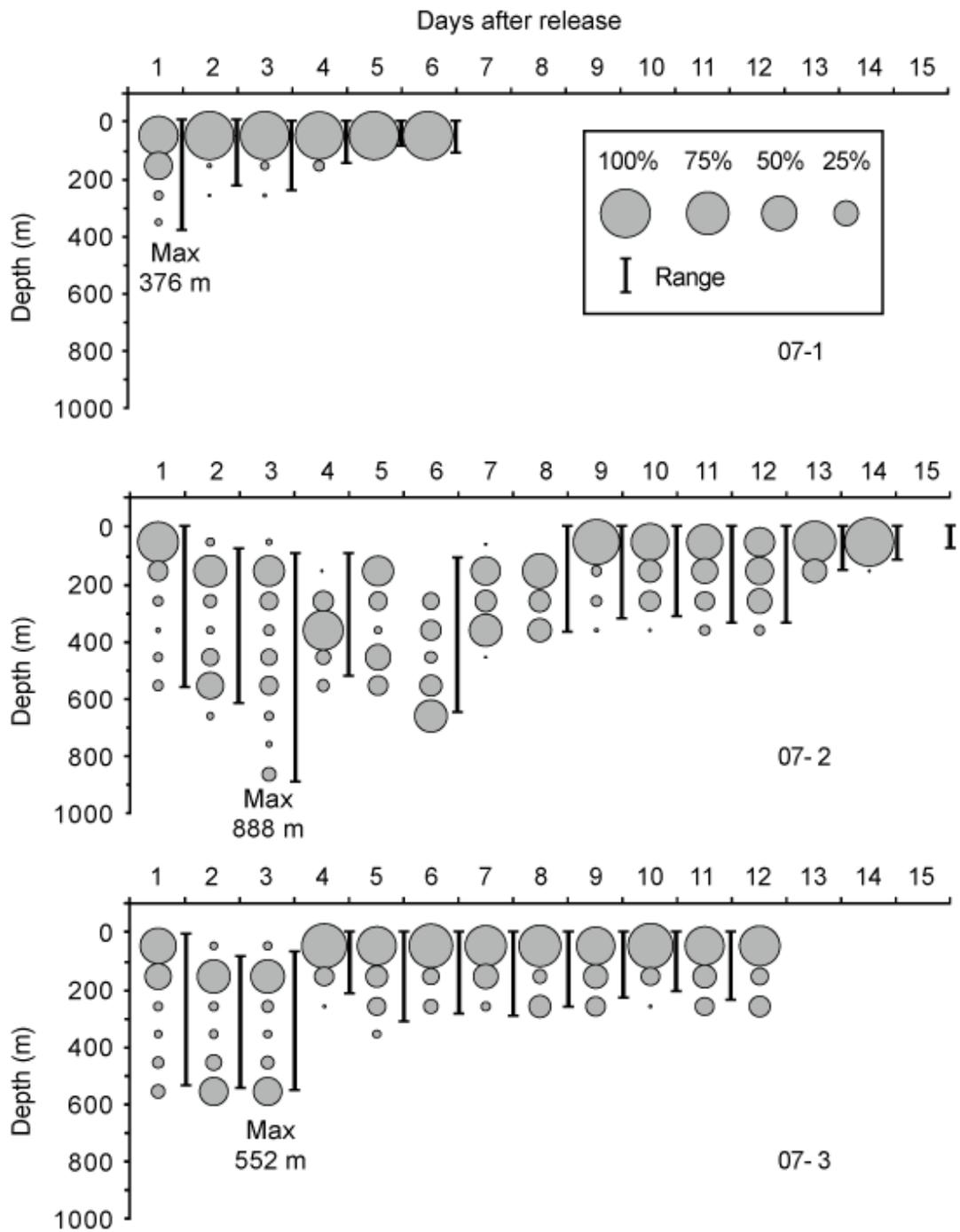


Fig. 4-7 Percentage of time spent by 3 eels at various depths in 2007. Each bar indicates the total range of swimming depths and the circle sizes correspond to the percentages of time at each depth.

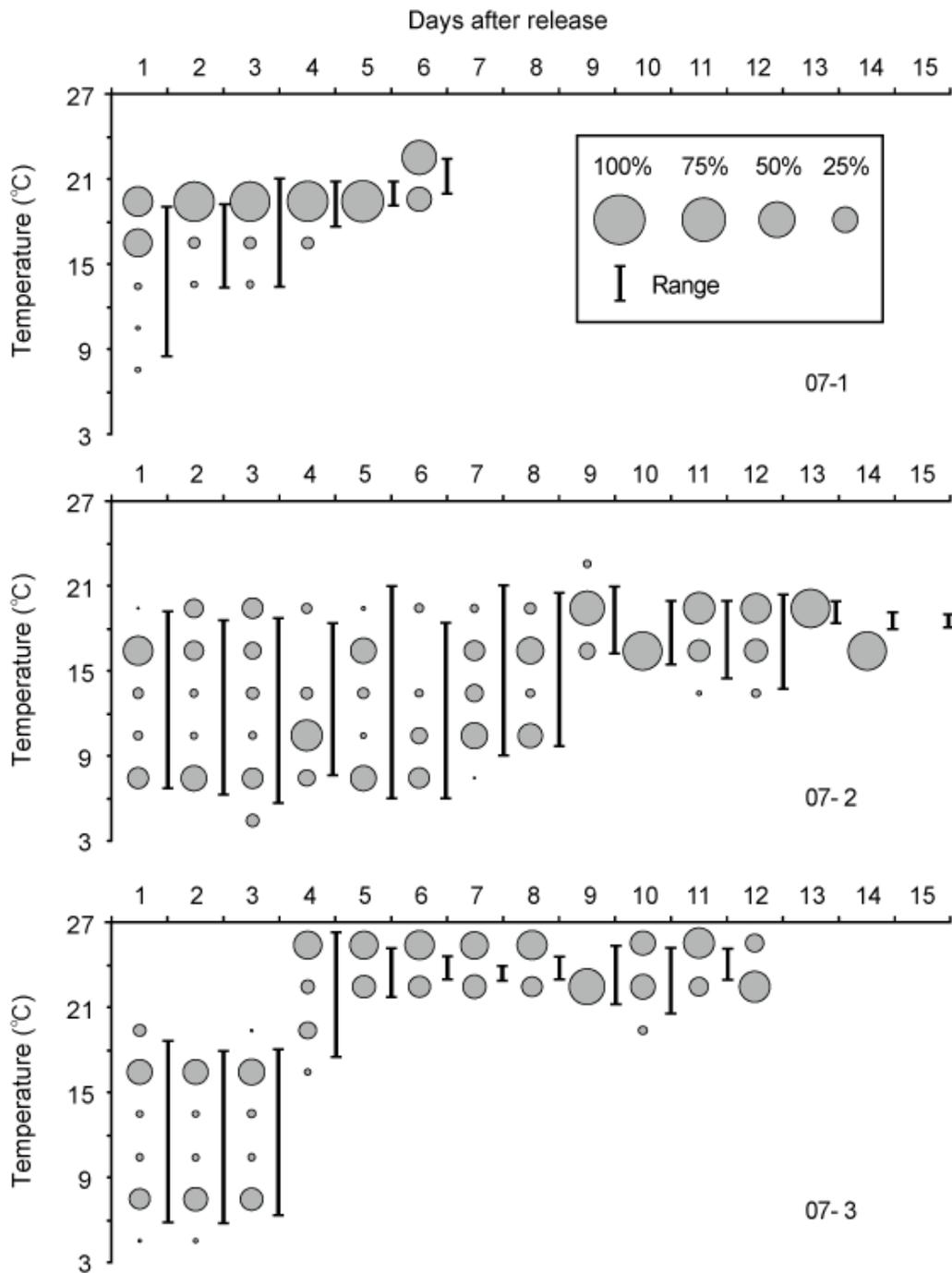


Fig. 4-8 Percentage of time spent by 3 eels at various water temperatures in 2007. Each bar indicates the total range of swimming depths and the circle sizes correspond to the percentages of time at each depth.

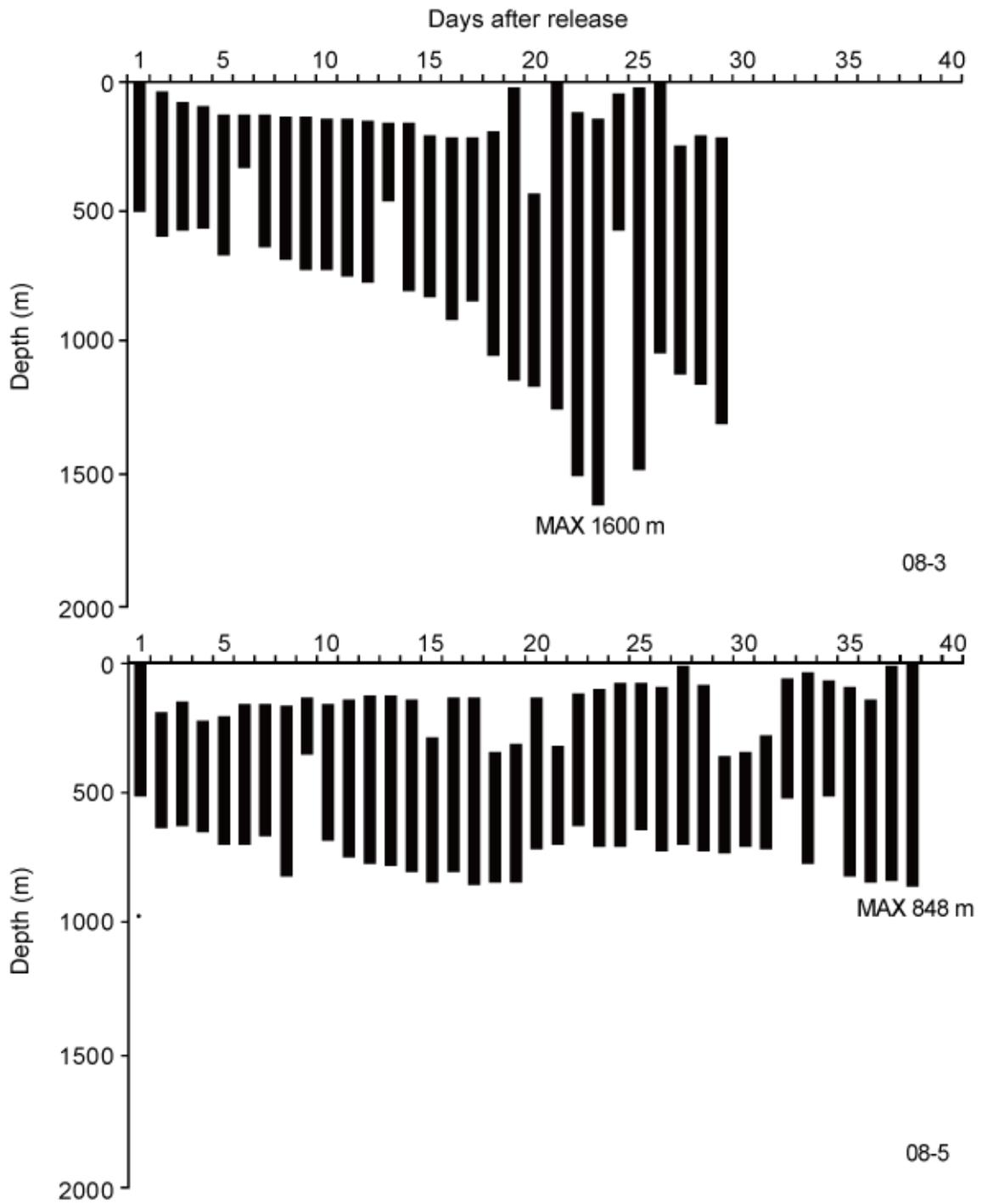


Fig. 4-9 Total range of swimming depths of 08-3 and 08-5.

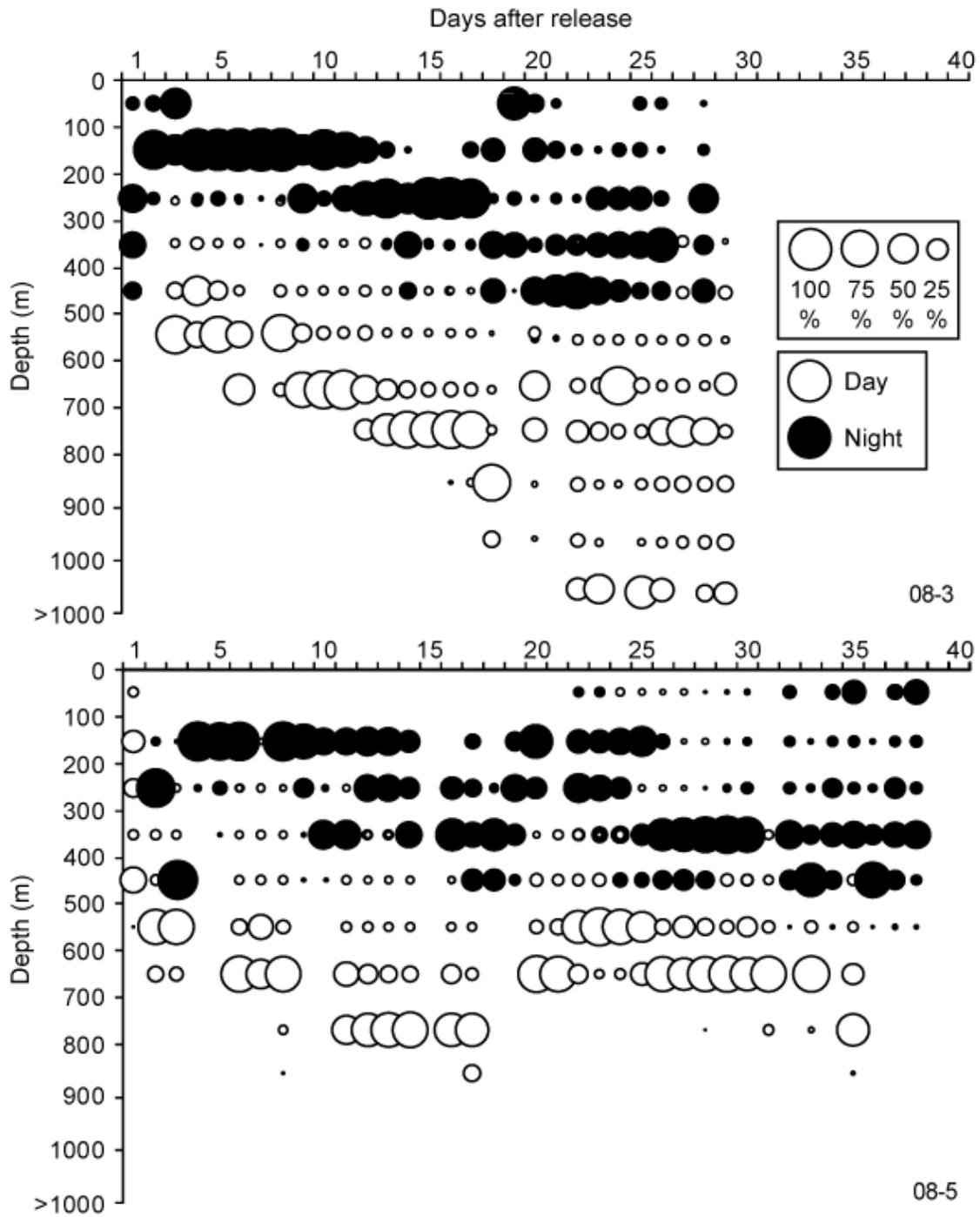


Fig. 4-10 Percentage of time spent by 08-3 and 08-5 at various depths in 2008, shown by the circle sizes. Day: 6:00 - 18:00, Night: 18:00 - 6:00.

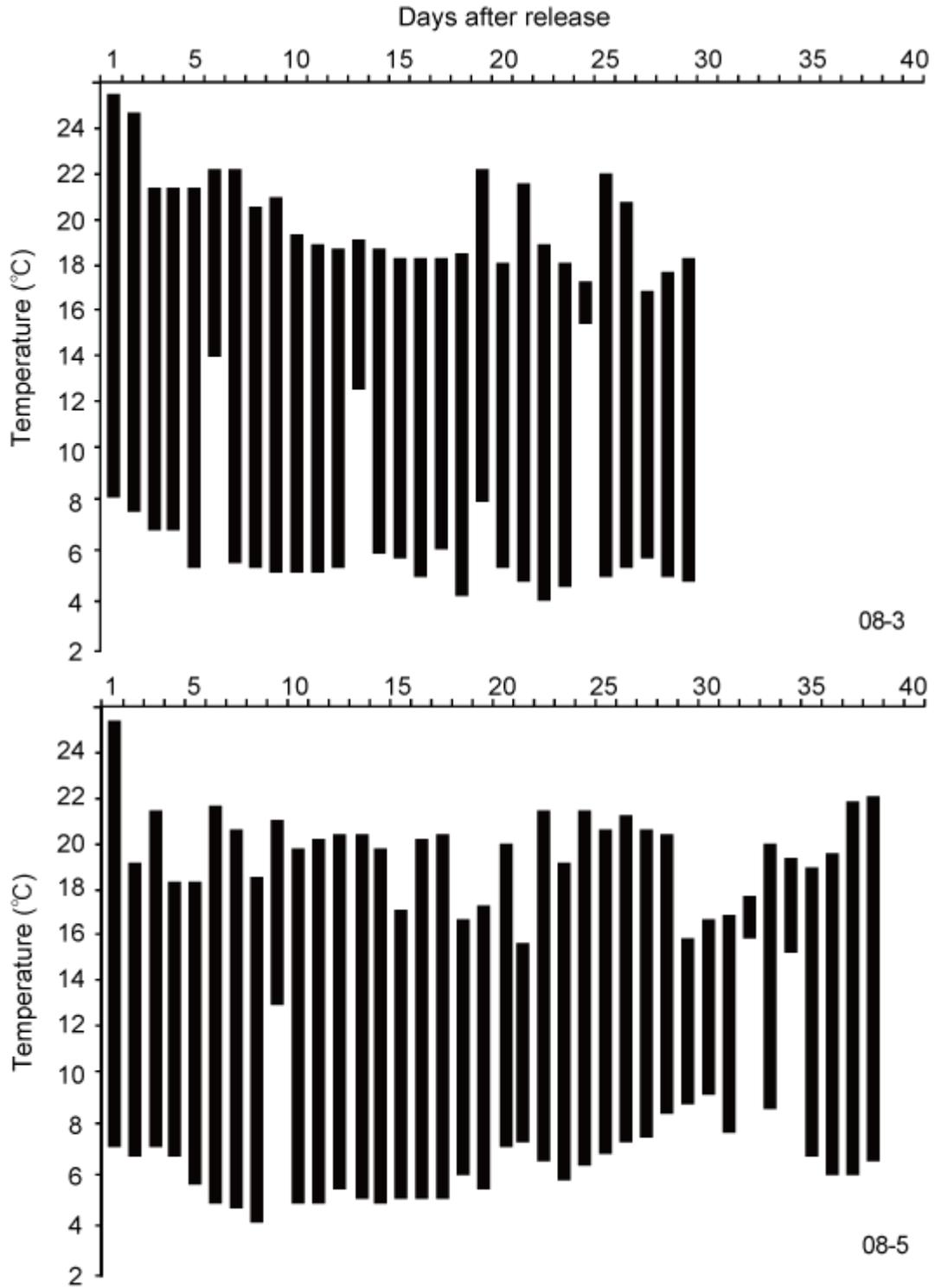


Fig. 4-11 Total range of experiencing water temperature of 08-3 and 08-5.

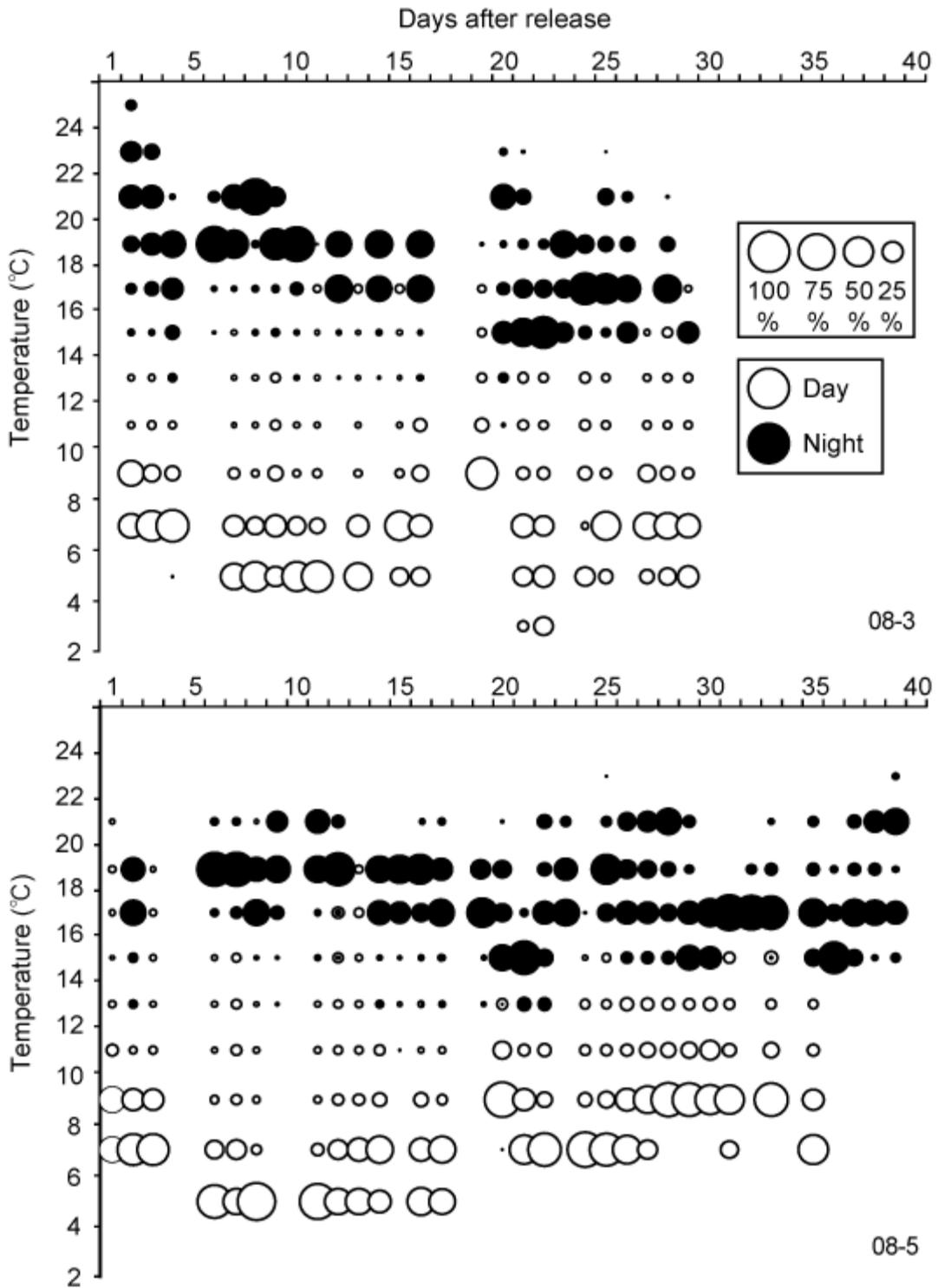


Fig. 4-12 Percentage of time spent by 08-3 and 08-5 at various water temperatures in 2008, shown by the circle sizes. Day: 6:00 - 18:00, Night: 18:00 - 6:00.

であり、1日のうちの水温幅は11.4~17.2℃だった(Fig. 4-11, 12).

一方、08-5は追跡期間を通じて、遊泳深度はやや上下に変化したものの、移動する深度幅はほぼ同じだった(Fig. 4-9). 全日の遊泳深度を比較すると、最浅部は2日目から17日目までが比較的浅く120~184mだったが、18日目以降は300m以深を遊泳する場合も多かった。最深は放流日の504mから17日目の840mまで徐々に深くなり、20日目に700m前後まで上昇したが、その後再び下降した。1日に移動した深度幅は追跡期間を通じて大きな変化はなく、360~848mだった。主な遊泳層は、15日目までは夜間の浅い層が100~199m層であり、日中の深い層は500~599m層から700~799m層へと徐々に深くなった。20日目以降も同様に、夜間の浅い層は300~399mとほぼ一定だったが、日中の深い層は500~599mから700~799mへとやや下降する傾向がみられた(Fig. 4-10). 経験水温は、最低水温が極端に高かった2日間を除くと、最低4.2~9.6℃、最高16.0~25.4℃であり、1日のうちの水温幅は7.0~18.0℃だった(Fig. 4-11, 12).

2009~2011年放流個体

2009~2011年にデータが回収された24個体のうち、カテゴリー1に分けられた10個体の遊泳深度と経験水温を比較したところ、多くの個体で追跡開始から1~5日目は表層付近を漂っており、その後周期的な鉛直移動を始めていた(Fig. 4-13, 14). 主な遊泳深度と経験水温の範囲は、個体によって異なるものの、およそ100~800mと4~20℃だった。追跡期間中の遊泳深度と経験水温には3パターンがみとめられた。すなわち、追跡期間を通じて遊泳深度がやや浅くなり、経験水温が低下していくパターン、経験水温と遊泳深度が一定の幅を保ちながら周期的に上下するパターン、遊泳深度が追跡初期に深くなっていき水深幅が広がり、経験水温がその後上昇するパターンの3つである。

利根川沖で放流され、福島県沖約240kmの地点で浮上した10-6は、5日目までは150~535mを遊泳していたが、その後やや浅い層を遊泳するようになり、7日目以降の遊泳深度は81~584mとなった(Fig. 4-13). 経験水温は追跡期間を通じて低下し、15日目までは3.5~18.9℃だったが、16日目以降は2.4~12.9℃と、最低水温がほぼ同じだったのに対し、最高水温は顕著に低下していた。

千葉県九十九里浜で放流し、1131km離れた外洋域で浮上した11-2と、747km離れた黒潮続流域で浮上した11-4は、10日目まで主に100~700m層を遊泳し、4~22℃を経験していた(Fig. 4-13). 11-2では11日目から追跡終了まで、1日の

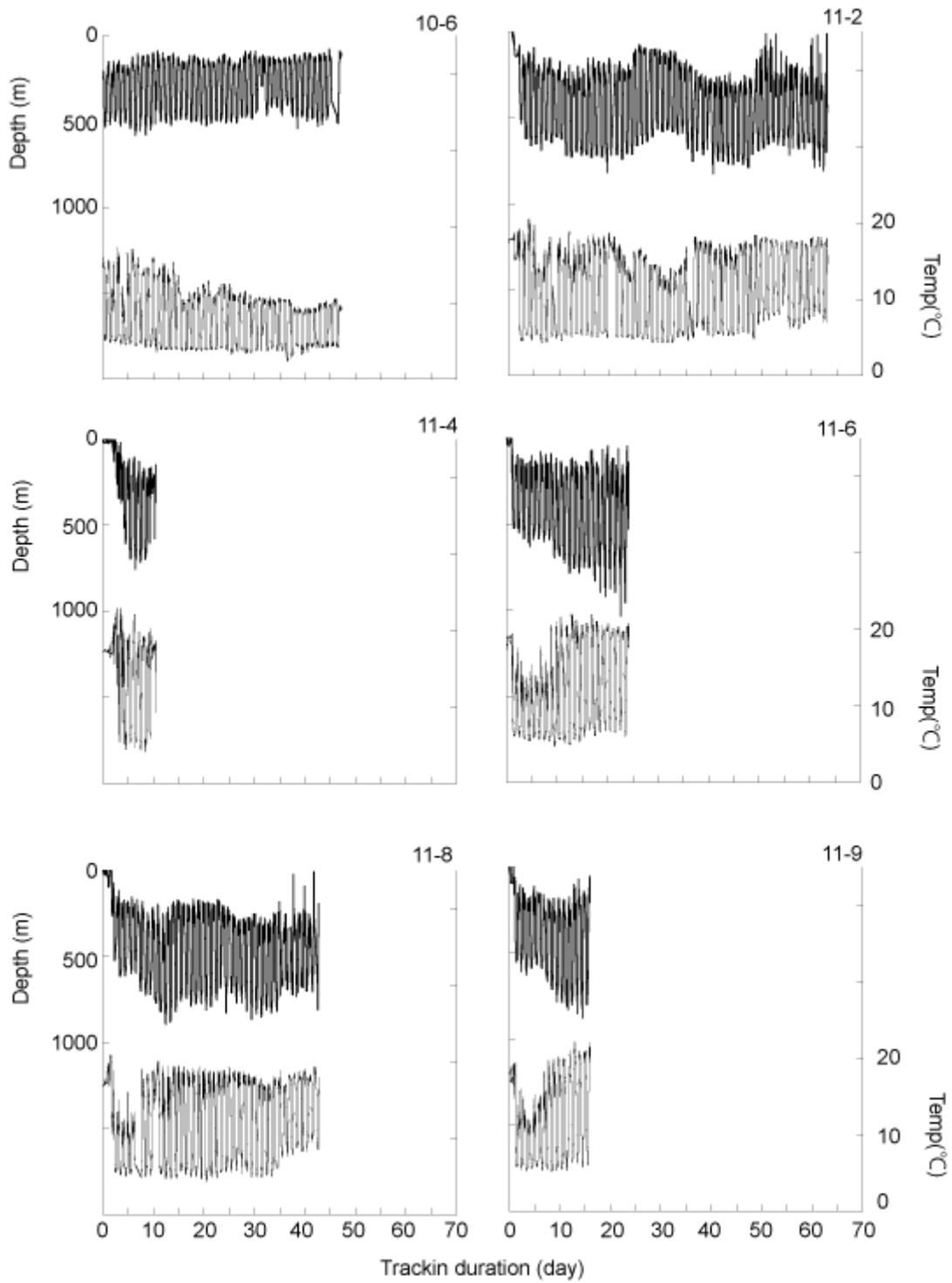


Fig. 4-13 Swimming depth and experienced temperature of 10-6, 11-2, 11-4, 11-6, 11-8 and 11-9.

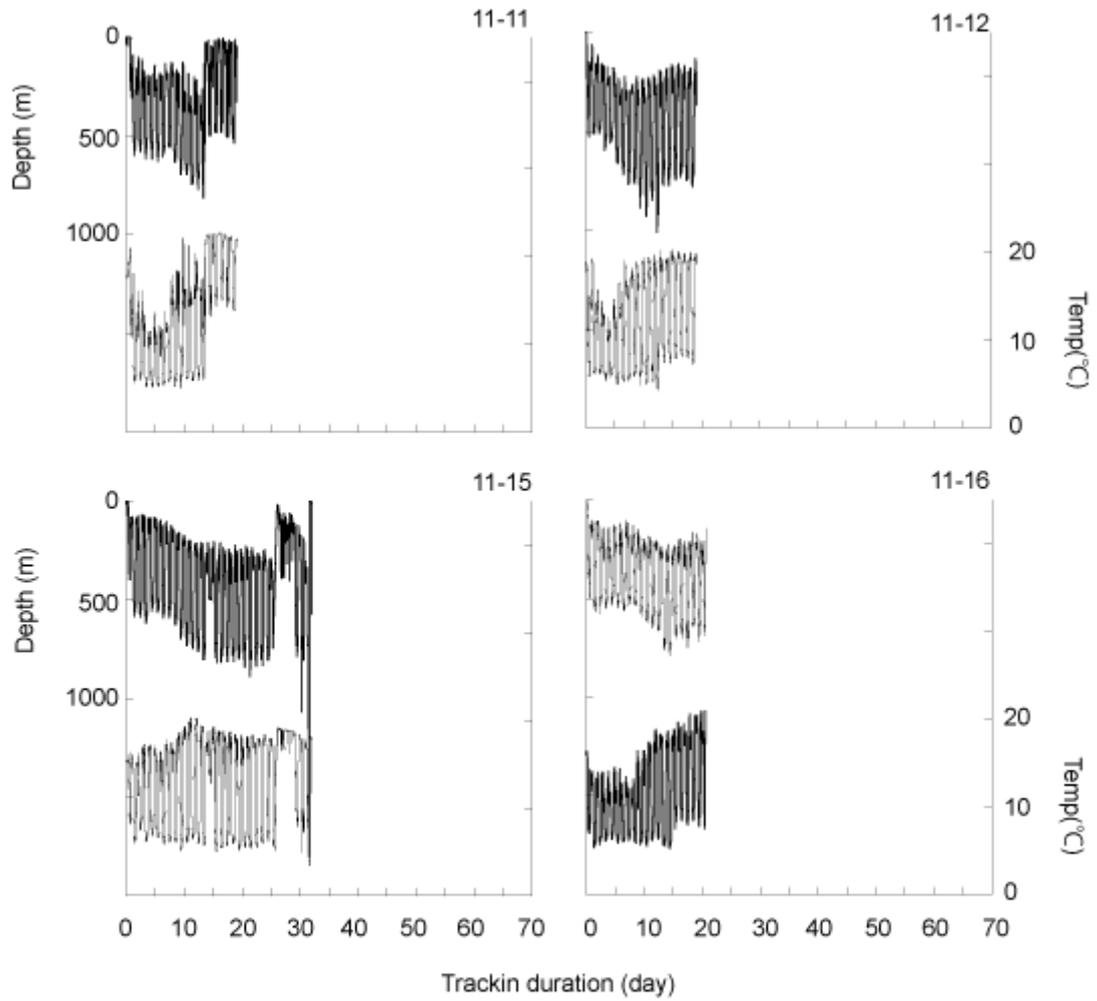


Fig. 4-14 Swimming depth and experienced temperature of 11-11, 11-12, 11-15 and 11-16.

遊泳深度が約 600 m の幅を示しながら周期的に上下するパターンがみとめられた。この期間の経験水温は、11～36 日目は最低水温が 4.4～5.5 °C でほとんど変化しないが、最高水温は 13.4～18.9 °C と幅広く、最小深度とは逆の変化を示した。37～49 日目は最低水温(4.8～6.4 °C)、最高水温(16.7～18.4 °C)ともに最小深度と同様の変化を示した。50 日目以降では逆に、最高水温がほぼ一定だったのに対し(17.4～18.5 °C)、最低水温は大きく変化した(6.7～9.2 °C)。

愛知県恋路が浜で放流し、伊豆諸島から八丈島周辺にかけて浮上した 5 個体(11-6, 11-9, 11-11, 11-12, 11-16)と東に離れた外洋域で浮上した 2 個体(11-8, 11-15)は、放流後からの最高経験水温は比較的低温で主に 12～17 °C だったが、7～9 日目以降で数日のうちに明らかな上昇を示し、約 20 °C で推移するようになった (Figs. 4-13, 14)。この期間の最低経験水温は 5～6 °C とほぼ一定であり、経験する水温範囲も広がっていた。また、放流後数日間は比較的浅い 200m 前後までしか潜らず、徐々に深い深度まで潜るようになった。11-6 と 11-9 は、最高経験水温が上昇して以降で最小深度には大きな変化がみられないものの、最大深度が深くなり、11-6 では 1000m を越える潜行もみられた。同様に、他の 3 個体(11-8, 11-12, 11-16)でも経験水温が上昇する期間に最大遊泳深度が深くなっていった。そのうち 11-12 と 11-16 では、それぞれ 14 日目と 16 日目以降で、最大遊泳深度がやや浅くなり、最低経験水温が約 3 °C 上昇した。追跡期間が 45 日間と長かった 11-8 では、遊泳深度の増大と経験水温の上昇以降は、11-2 と類似したパターンを示した。

11-11 と 11-15 でも同じく、追跡期間の初期に経験水温が上昇し遊泳深度が深くなるパターンがみとめられ、さらに後半に遊泳深度と経験水温の急激な上昇がみられた (Figs. 4-14)。11-11 では、150～800 m 層を主に遊泳していたが、14 日目に 26.5 m まで上昇し、15 日目以降は 4～537m の範囲で遊泳していた。遊泳深度の上昇に伴い、経験水温も 13.2～22.7 °C に上昇した。

データが回収できたうち 6 個体(09-2, 09-3, 09-4, 09-9, 09-10, 11-15)では追跡開始から 1～15 日後に、1～3 時間で 1071～1883 m を潜り 1375～1912 m に達する急速な潜行行動がみられた (Fig. 4-13, 15, 17)。また、3 個体(11-1, 11-3, 11-10)は、追跡期間が短く周期的な鉛直移動がみられなかったため解析には用いなかったものの (Figs. 4-15, 16)、11-3 では 14 日間にわたって経験水温が 22.9～28.4 °C で推移するなど、水深と海域から予想される海水温に比べて経験水温が非常に高く、クロマグロやサメ類など、体温が海水温よりも高く保たれている捕食者

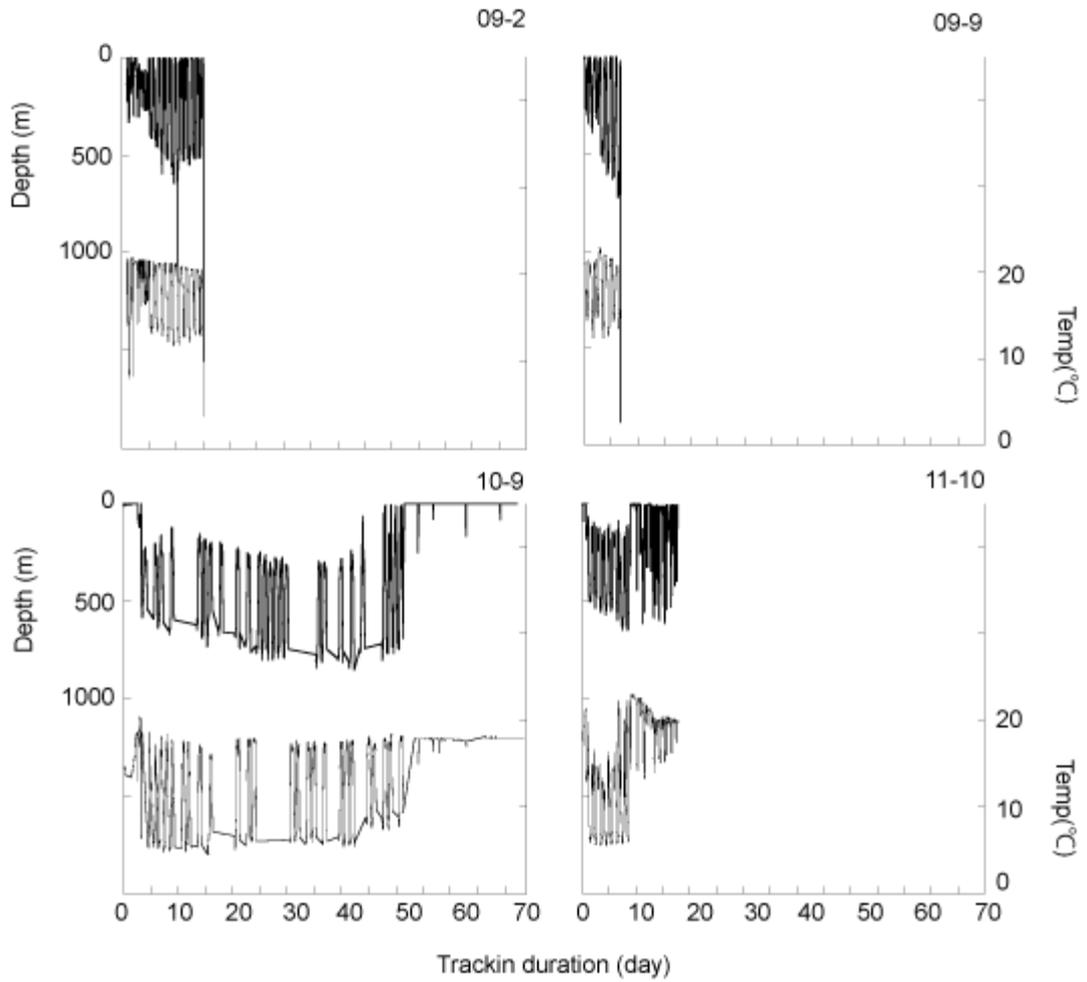


Fig. 4-15 Swimming depth and experienced temperature of 09-2, 09-9, 10-9 and 11-10.

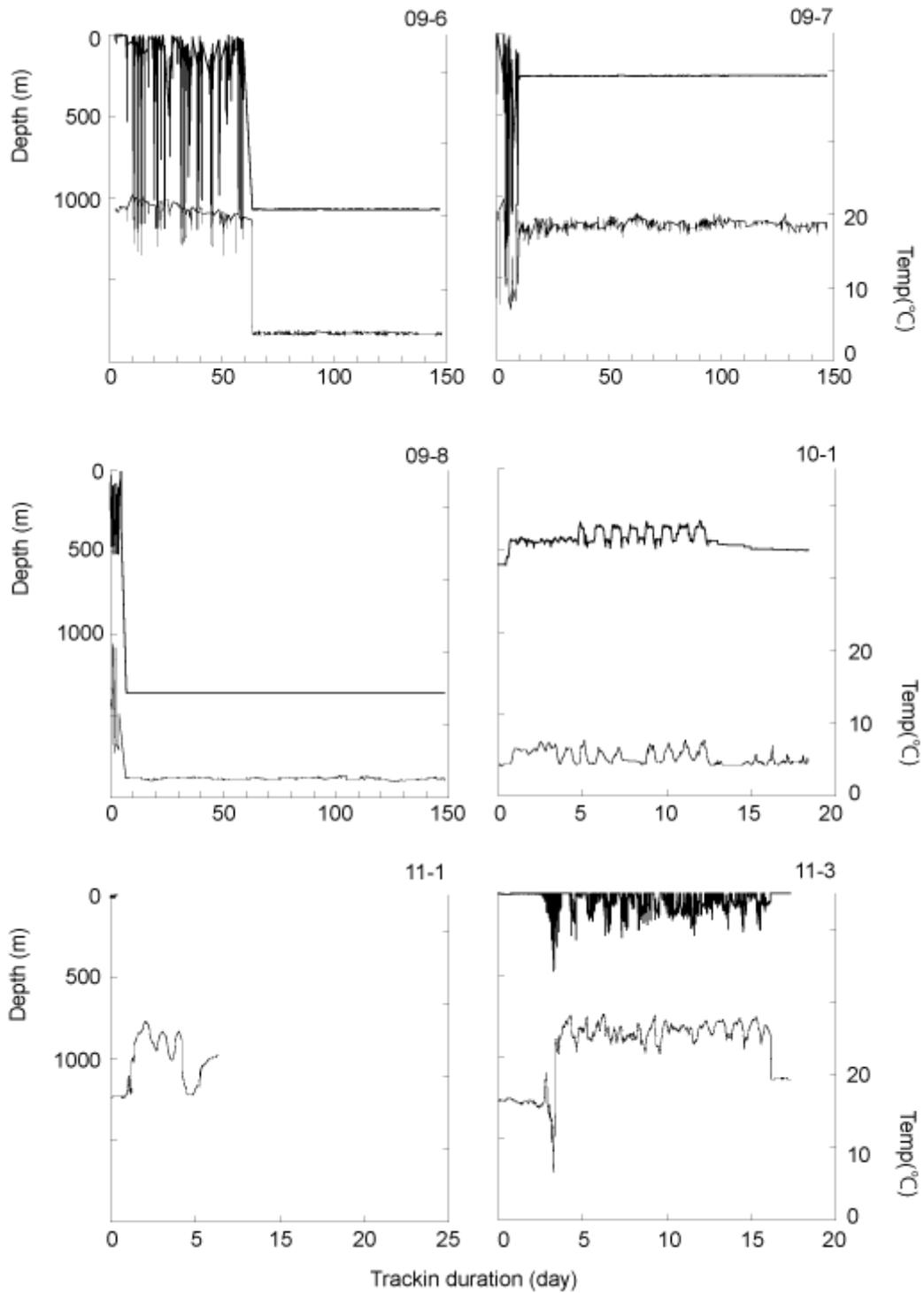


Fig. 4-16 Swimming depth and experienced temperature of 09-6, 09-7, 09-8, 10-1, 11-1 and 11-3

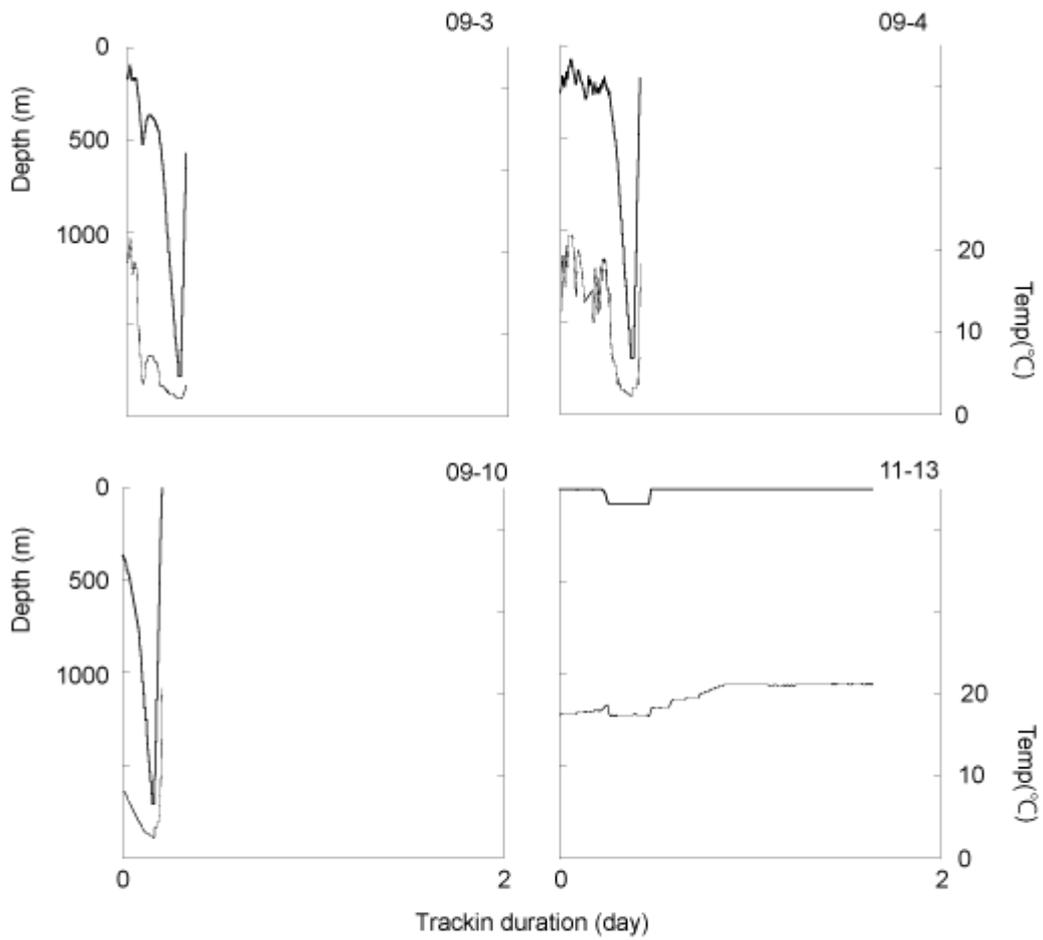


Fig. 4-17 Swimming depth and experienced temperature of 09-3, 09-4, 09-10 and 11-13.

に食べられたと判断した。

水深-水温プロファイル

2011年11月に放流し、データが回収できたなかで最も追跡期間が長かった11-2と、八丈島南方で浮上した3個体分のうち最も追跡期間が長かった11-16について、遊泳水深と経験水温のプロファイルを環境水のプロファイルと比較した(Figs. 4-18~20)。

11-2の追跡期間1~10日目までの水温-水深プロファイルは、沿岸海域のプロファイルと、11~21日目までのそれは黒潮流軸のプロファイルと、ほぼ一致した(Fig. 4-18)。22~36日目のプロファイルは、同じ水深であっても沿岸水よりも冷たいほうに偏り、37~50日目のプロファイルは再び黒潮流軸と一致した。51~63日目のプロファイルは紡錘形になりどの水域とも一致せず、さらに同じ水深であっても浮上時には冷たく、沈降時には温かい水温を経験していた(Fig. 4-19)。11-16のプロファイルは、追跡期間の1~9日目は沿岸海域と一致し、10~15日目は沿岸海域と黒潮の間、16~21日目は黒潮と外洋域の中間の値を取り(Fig. 4-20)、この個体が間違いなく黒潮を横切って八丈島南方に到達したことが示された。

第4項 日周鉛直移動

2008年11月に放流したうちの2個体は、日中と夜間で遊泳層と経験水温が大きく異なり、ウナギが日周鉛直移動をしていることが示された。さらに2010年と2011年に放流したうちカテゴリー1に分けられた10個体も、遊泳深度と経験水温を用いてスペクトル解析をおこなったところ、深度、水温ともおよそ12時間と24時間の2つの周期性が認められた(Fig. 4-21)。さらに日中と夜間で遊泳水深と経験水温が大きく異なっていたことから(Fig. 4-22~24)、周期的な鉛直移動が日周鉛直移動であることが明らかとなった。すなわちニホンウナギは、昼間は水温4~10°C(平均6.7±2.5°C)、水深400~1000m(平均611.5±135.1m)の層に滞在し、夜間になると浮上して、水温8.0~22.0°C(平均15.1±3.5°C)、水深0~500m(平均263.3±99.2m)の層を遊泳していた。

全追跡期間中のウナギの鉛直方向の移動速度を求めたところ、すべての個体で±5 m/min以下の移動が大部分を占め、稀に±20~30 m/minの移動もみられた(Figs. 4-25, 26)。時刻ごとに比較すると、6時前後に沈降する方向への、18時前

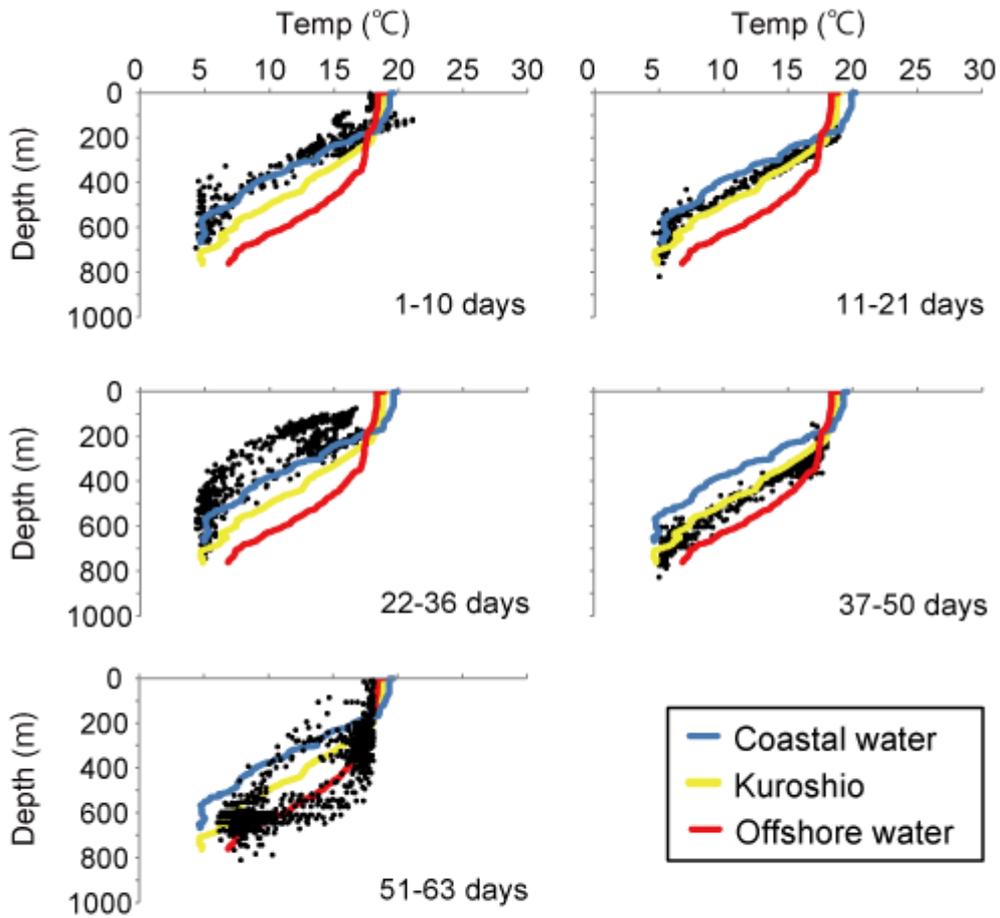


Fig. 4-18 Comparing profiles between experienced water temperature in 11-2 and profiles of coastal water, kuroshio, offshore water.

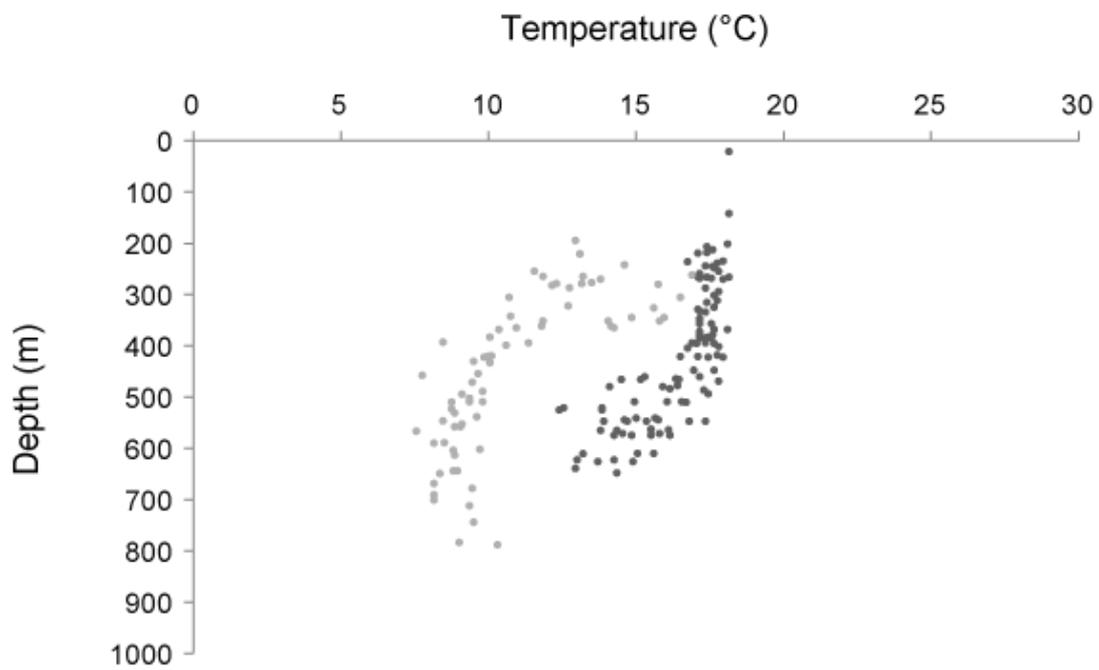


Fig.4-19 Profiles of experienced water temperature of 11-2 from 51 to 63 days after releasing. Grey circles and black circles indicates profiles during ascent movement and descent moment, respectively.

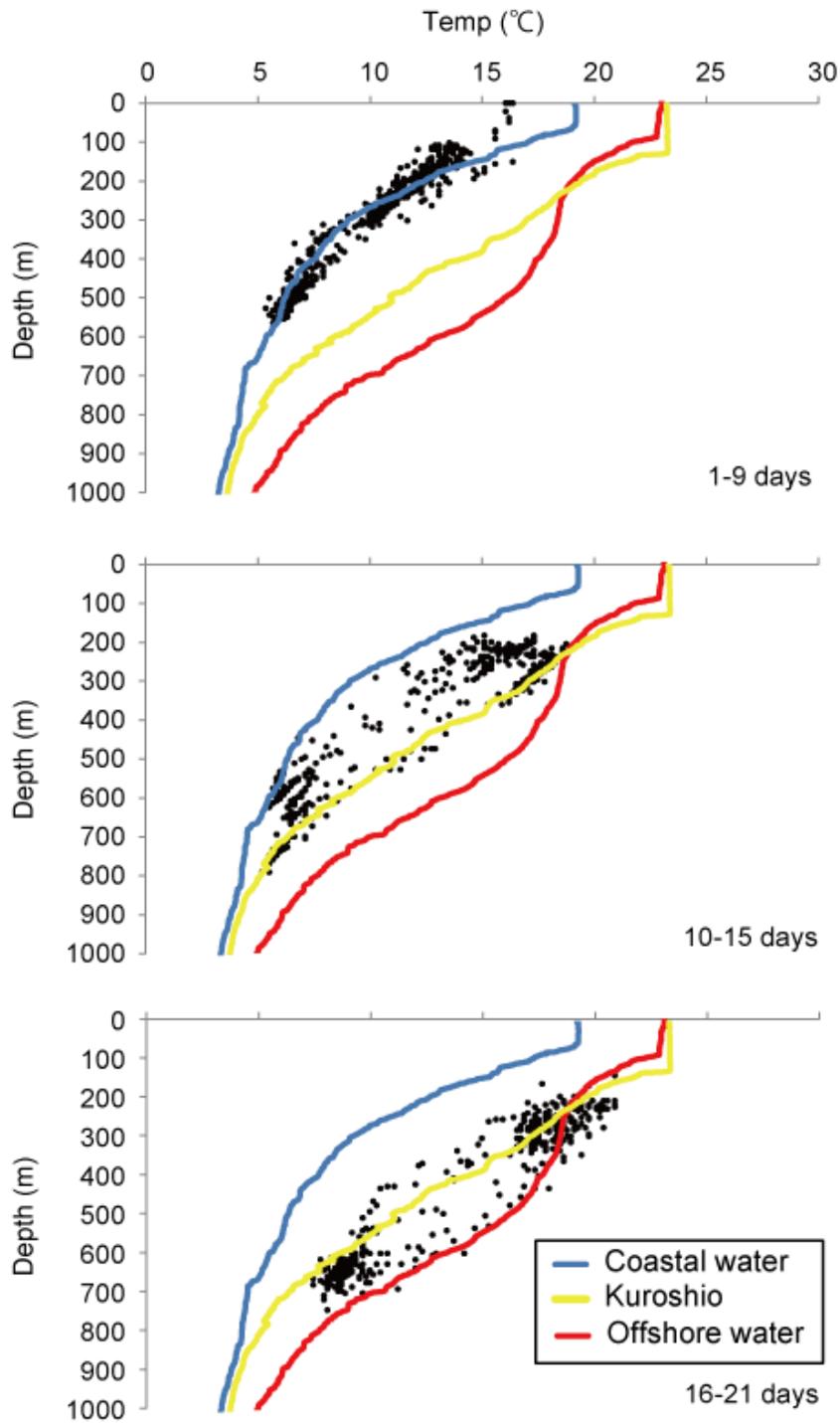


Fig. 4-20 Comparing profiles between experienced water temperature of 11-16 and profiles of coastal water, kuroshio, offshore water.

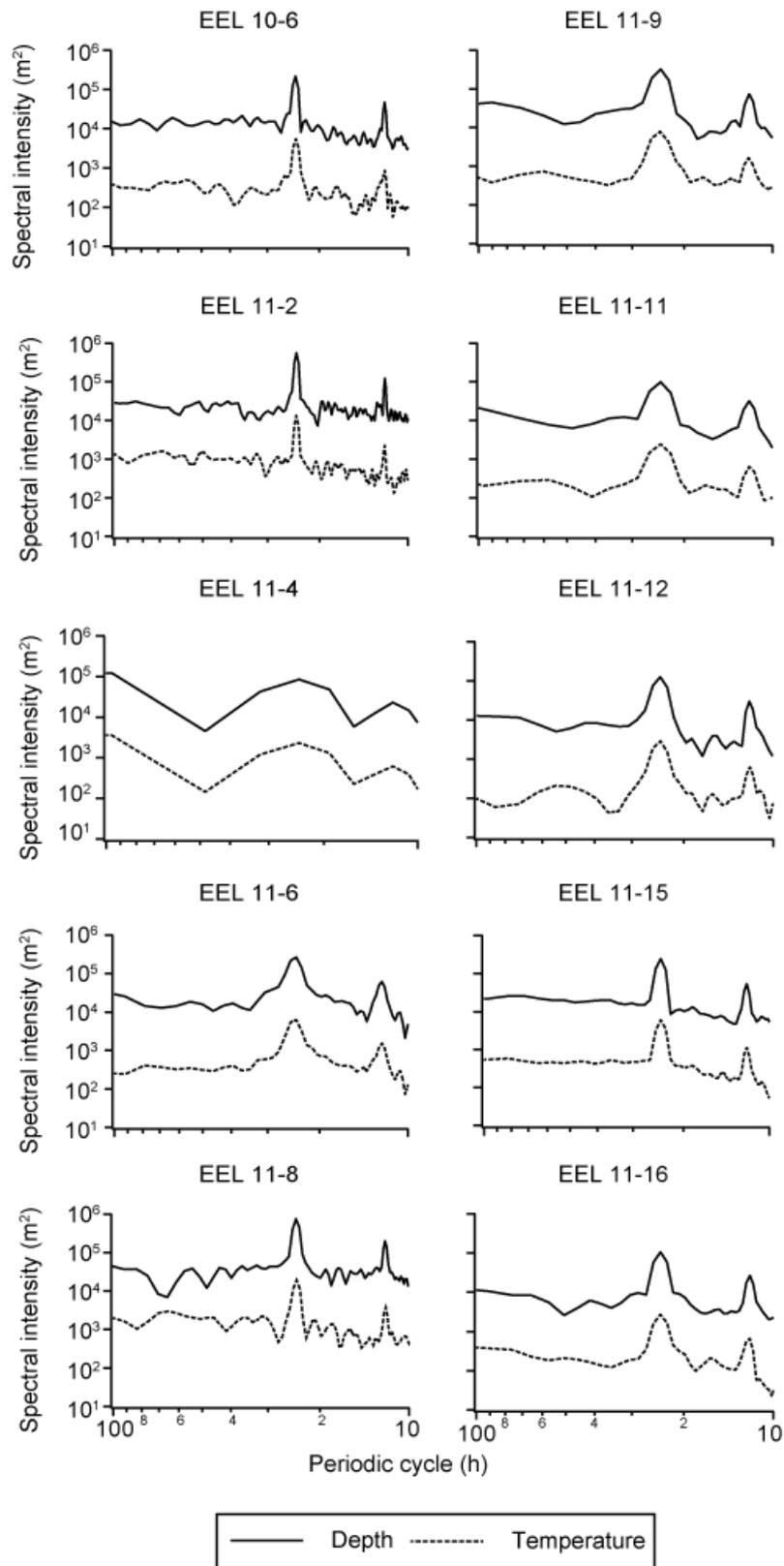


Fig. 4-21 Spectral intensity of periodic cycle in swimming depth and water temperature for all eels of category 1.

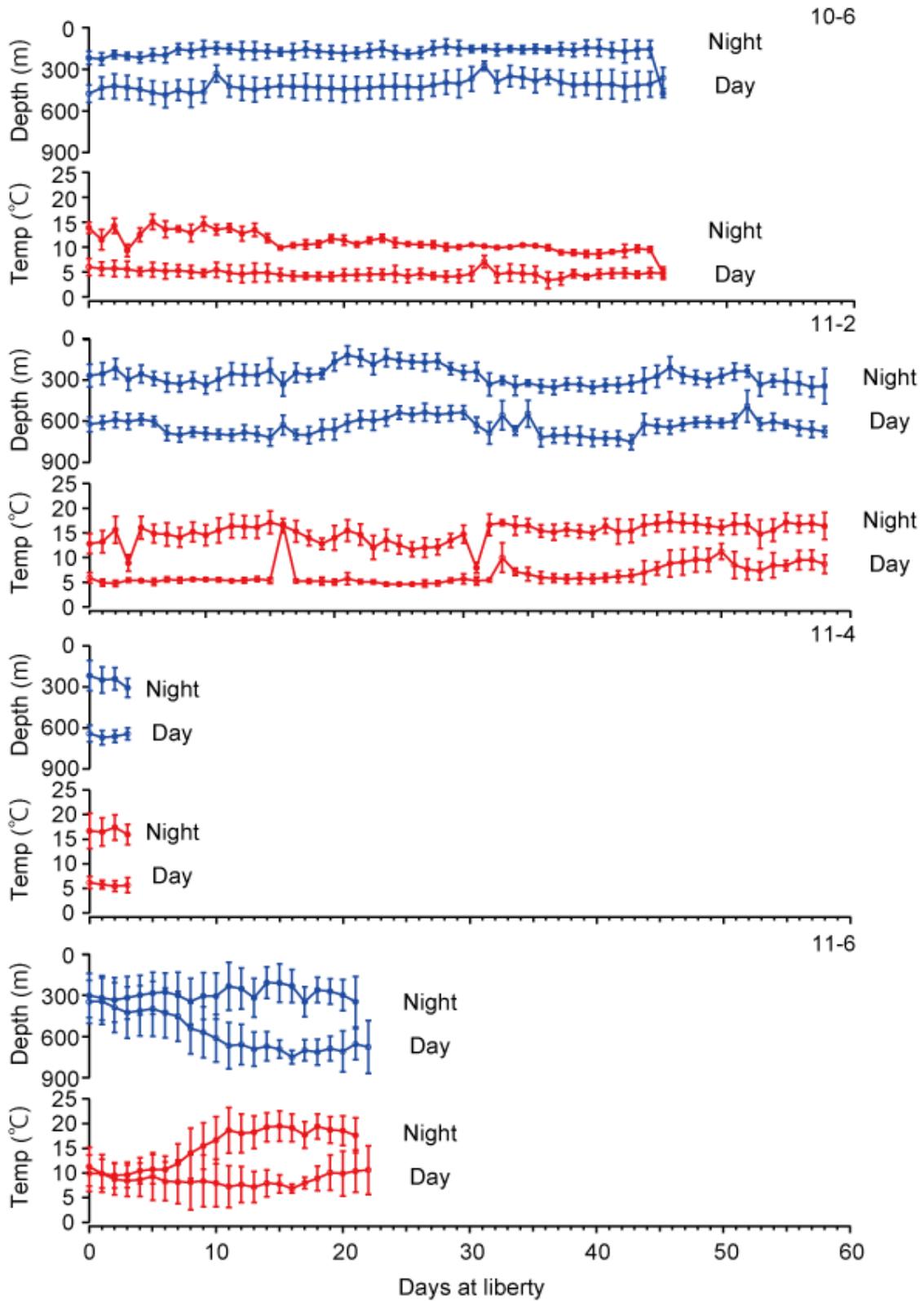


Fig. 4-22 Daily mean values of swimming depth and temperature of 10-6, 11-2, 11-4 and 11-6. Data are expressed as the mean \pm SD.

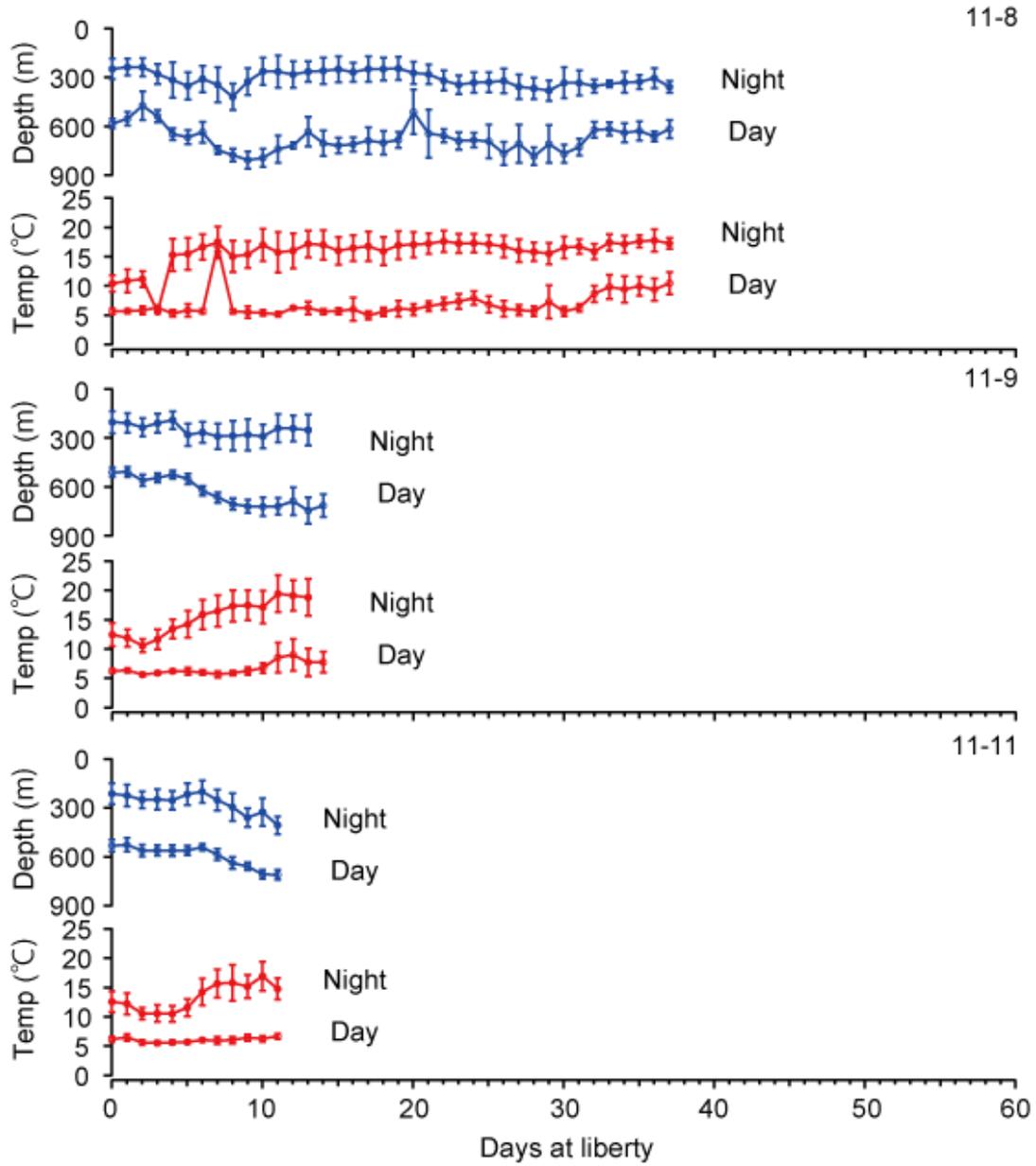


Fig. 4-23 Daily mean values of swimming depth and temperature of 11-8, 11-9 and 11-11. Data are expressed as the mean \pm SD.

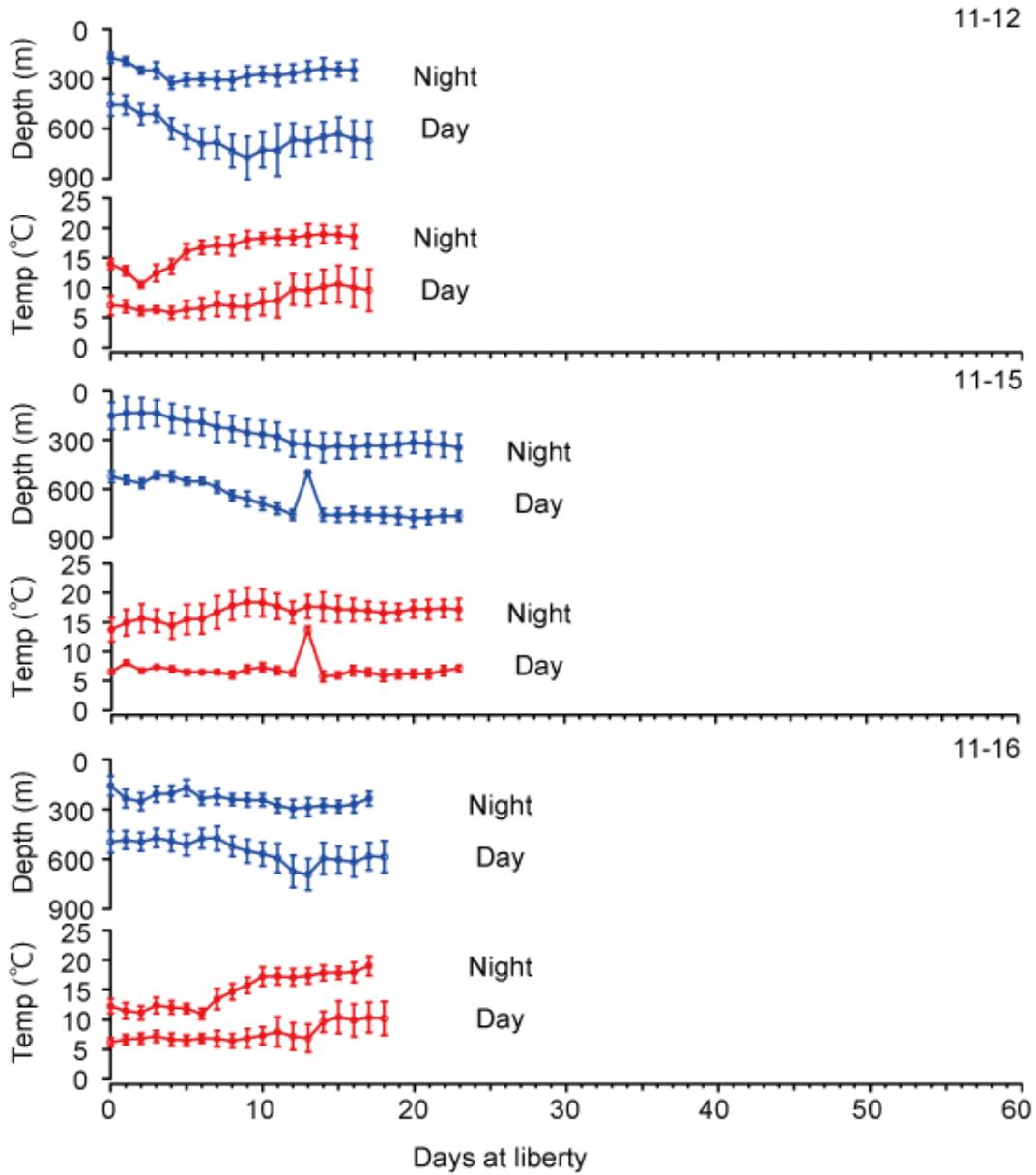


Fig. 4-24 Daily mean values of swimming depth and temperature of 11-12, 11-15 and 11-16. Data are expressed as the mean \pm SD. Open and closed circles indicate day and night.

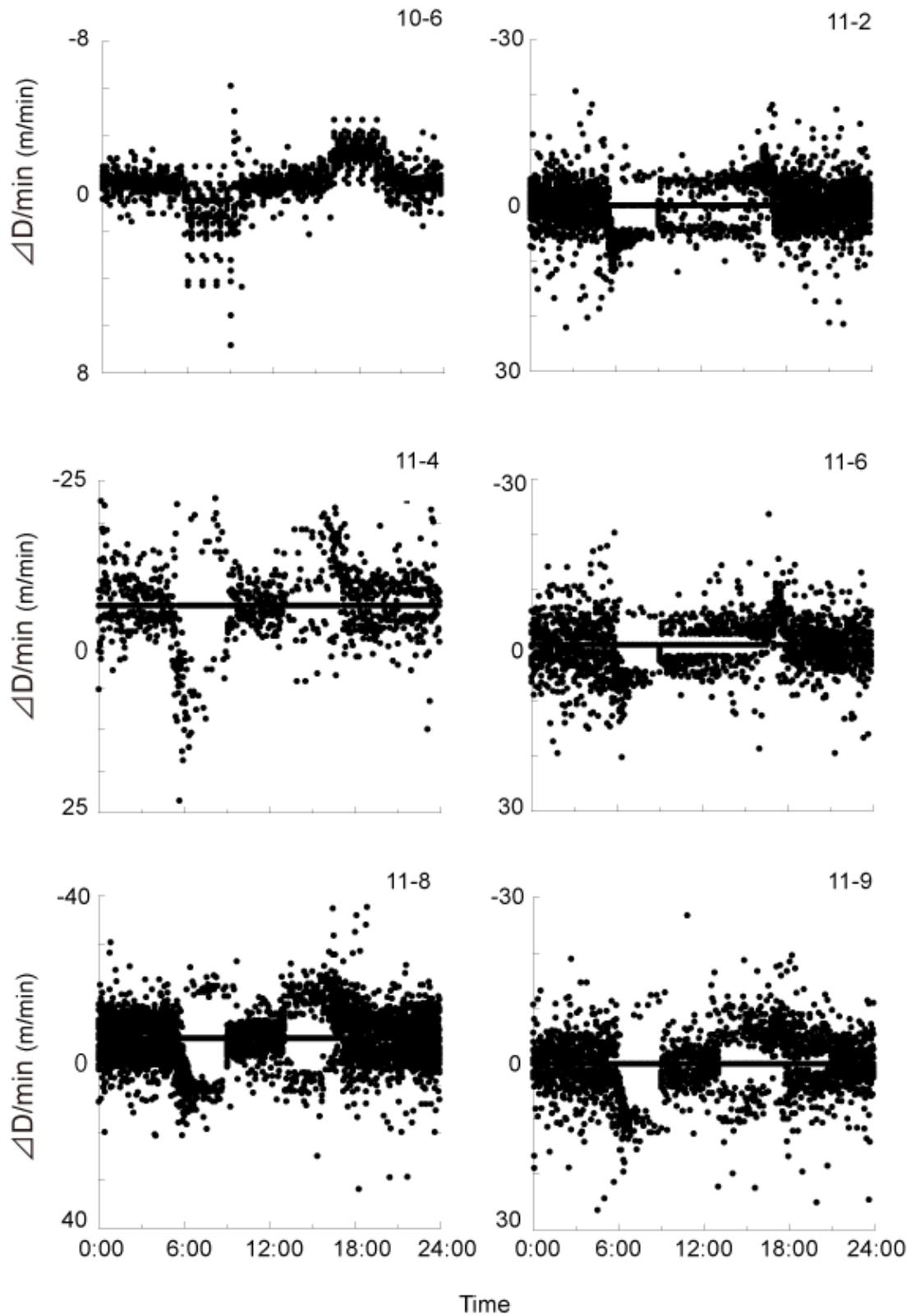


Fig. 4-25 Distance of vertical movement per min ($\Delta D/\text{min}$ (m/min)) for 10-6, 11-2, 11-4, 11-6, 11-8 and 11-9 in category 1.

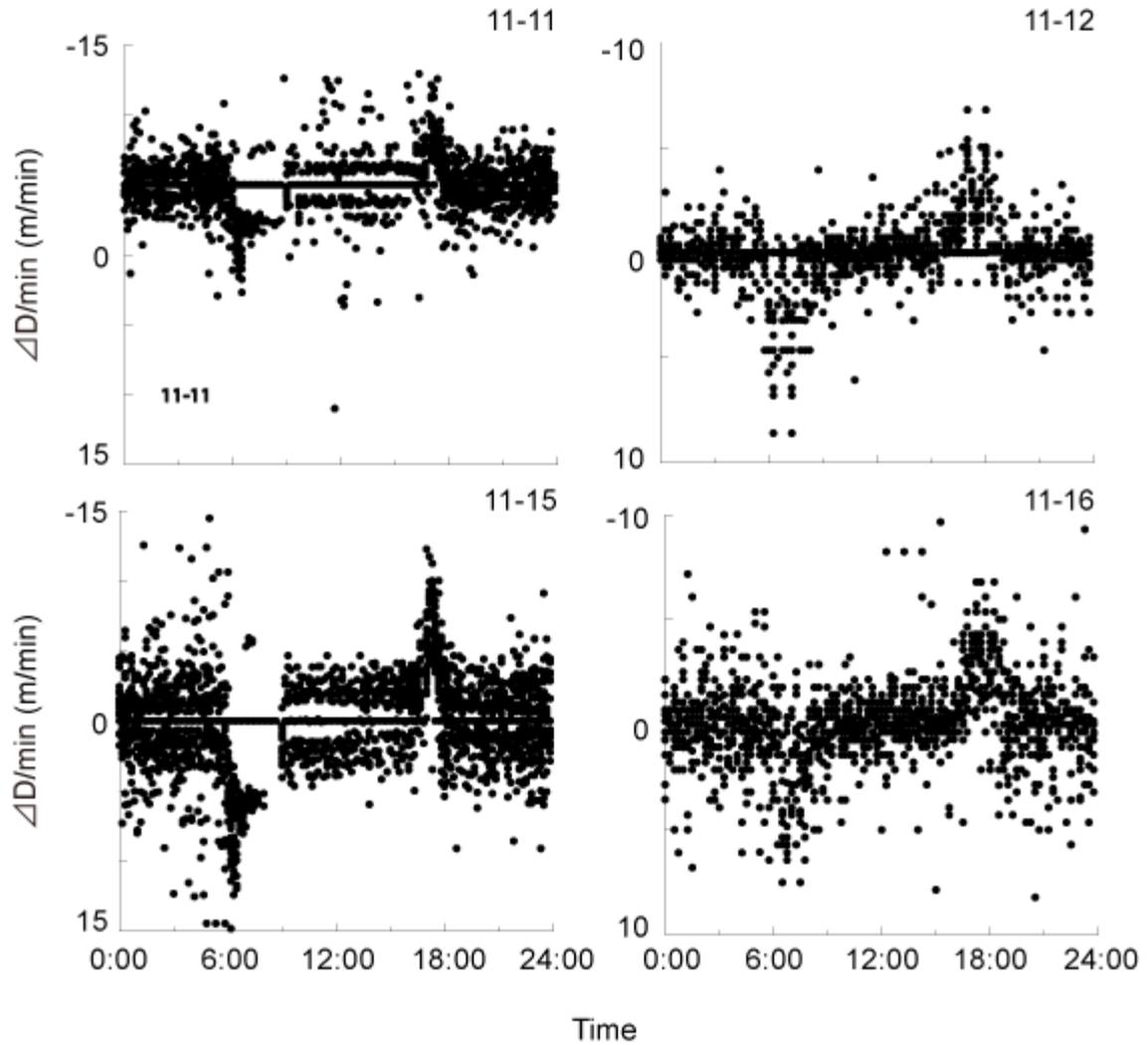


Fig. 4-26 Deistance of vertical movement per min ($\Delta D/\text{min}$ (m)) for 11-11, 11-12, 11-15 and 11-16 in category 1.

後に浮上する方向への大きな移動の頻度が高くなっていた。この結果をもとに1時間あたりの鉛直方向の移動距離を概算したところ、主に5～6時台と、17～18時台にそれぞれ大きく沈降、浮上することがわかった(Figs. 4-27, 28)。1時間あたりに沈む最大の距離は83.1～318.2 m、浮上する最大の距離は84.2～298.9 mと推定された。移動が集中する時間帯以外はほとんど鉛直方向の移動はなかった。

同様に、移動に伴う経験水温の変化量を求めたところ、大部分が0～0.1 °C/minだった(Fig. 4-29, 30)。経験水温の変化は鉛直移動が大きくなる6時前後と18時前後に大きくなり、約0.2～0.4 °C/minの頻度が多くなった。日中と夜間を比較すると、深層に滞在していた日中の温度変化(ほぼ0.1 °C/min以下)よりも表層を遊泳している夜間(ほぼ0.2 °C/min以上)のほうが経験水温の変化が大きい傾向がみとめられた。

2011年11～12月に放流したカテゴリー1の9個体のデータを総合し、月齢と遊泳水深を比較したところ、夜間の主な遊泳水深が満月前後の期間では200 m前後だったのに対し、新月前後の期間では主に100 m前後、個体によってはごく表層(20 m以浅)まで浮上していた(Fig. 4-31)。最深部は最浅部に同調して変化しており、1日の水深幅はおよそ500～800 mで一定だった。経験水温は、最低水温がおよそ5 °C前後ではほぼ一定であり、最高水温が夜間の水深変化に同調して上下する傾向がみられた。

第5項 最長追跡期間を記録した個体の行動解析

2011年11月28日に九十九里浜から放流した個体(11-2)は放流から69日後に、放流点から1120 km離れた地点でタグが浮上し、追跡期間は本研究で最長の66日間を記録した。この個体の行動について詳しく解析した結果、放流直後の沿岸域では200 m未満の浅い深度を遊泳していたが、3日後から48日後までは、明瞭な日周鉛直移動を示すことがわかった(Fig. 4-13)。そこで、この個体について2011年11月30日5時00分から2012年1月16日7時00分までの水深および水温のデータを使用してより詳細に日周鉛直移動の際の行動パターンを解析した。

経験水深ならびに水温のグラフに、その期間の月の周期をあわせてみると、月の変化に同調して、一日の最浅・最深および最高温度も変化していた(Fig. 4-32)。すなわち、追跡期間中の2度の満月時(12月10日と1月9日)には、それぞれ比較的深い水深(195 mと262 m)までしか浮上しなかったが、新月時(12月24日)

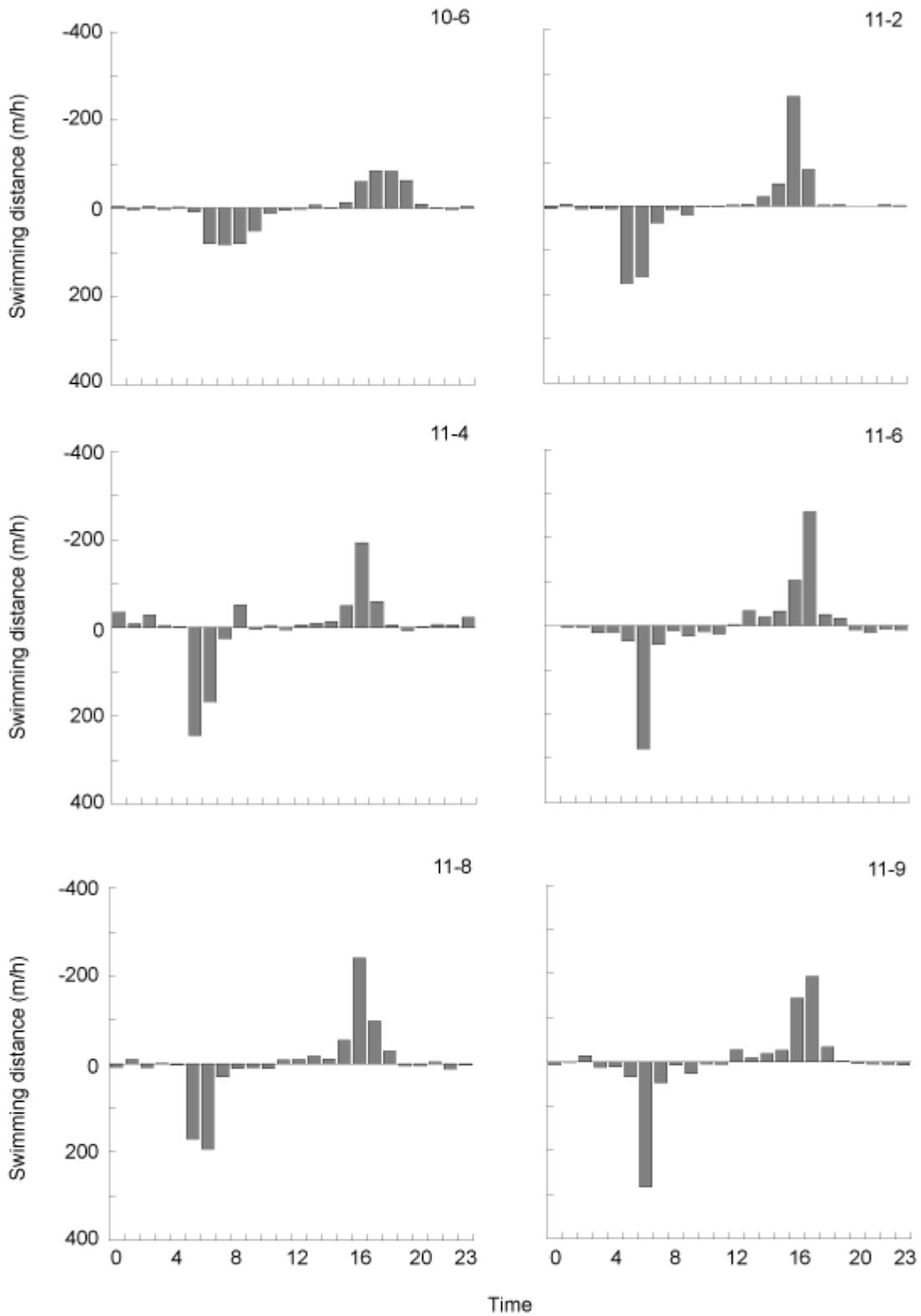


Fig. 4-27 Estimated vertical swimming distance for 1 hour (m/h) for 10-6, 11-2, 11-4, 11-6, 11-8 and 11-9 in category 1.

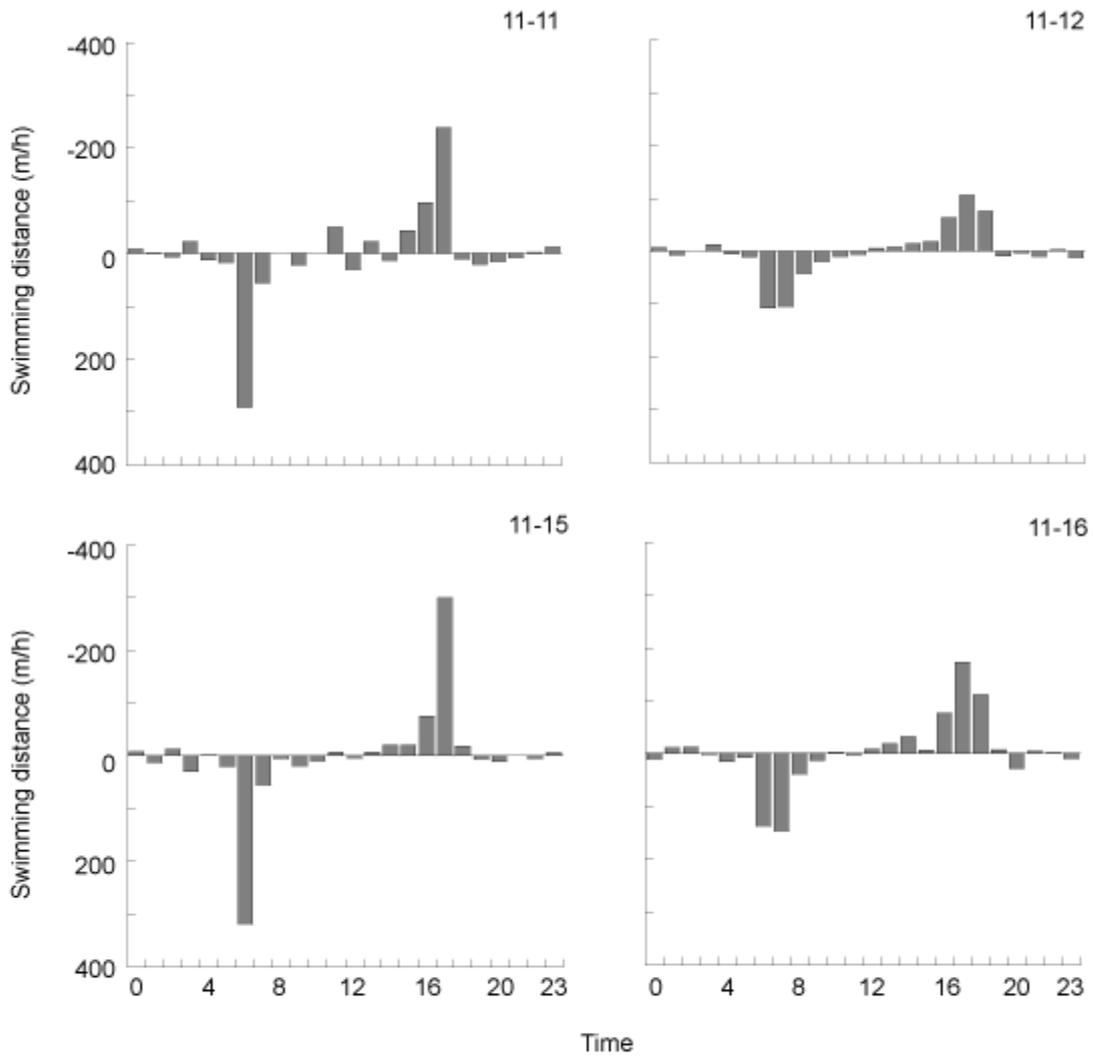


Fig. 4-28 Estimated vertical swimming distance for 1 hour (m/h) for 11-11, 11-12, 11-15 and 11-16 in category 1.

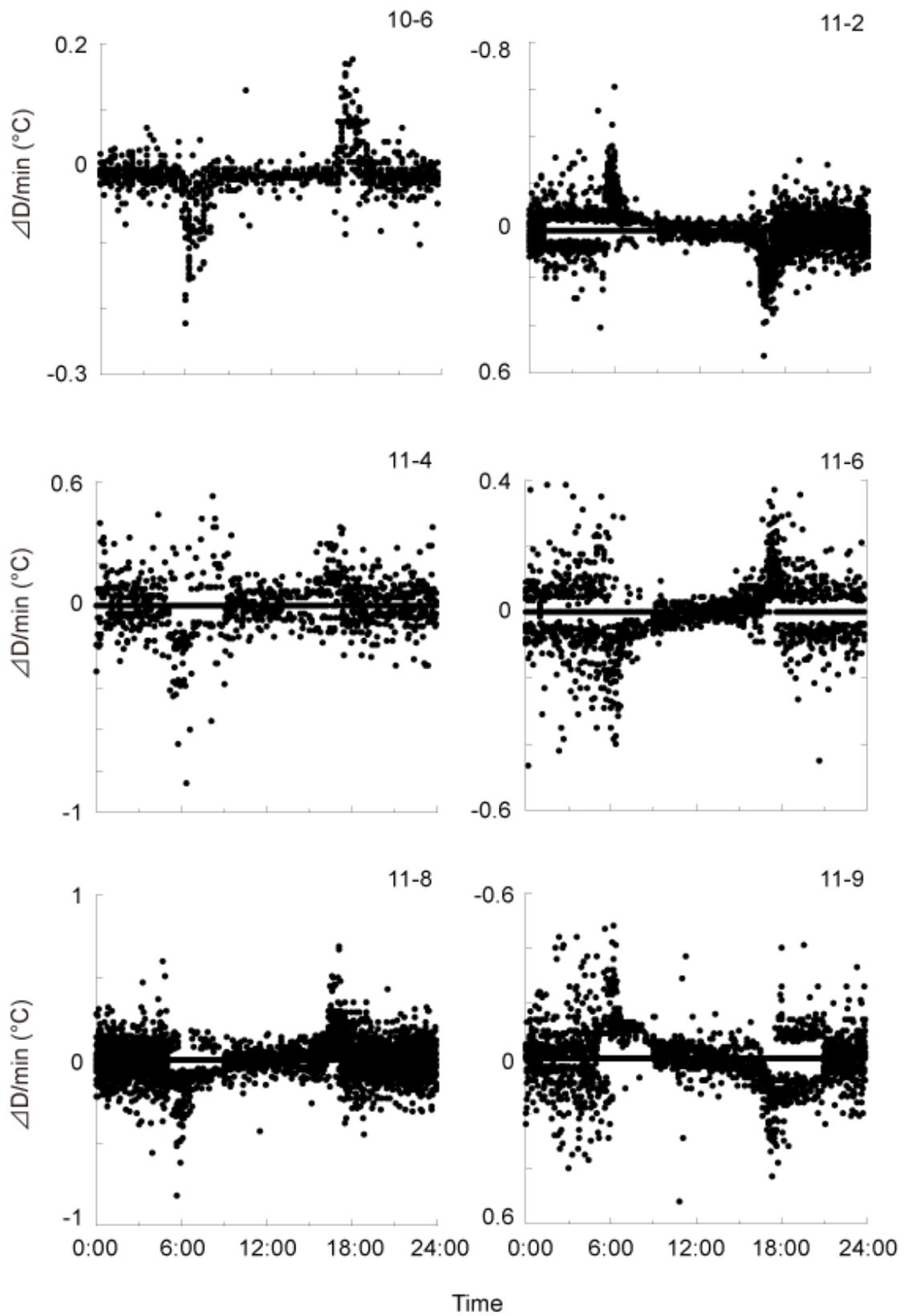


Fig. 4-29 Changes in experienced temperature per min ($\Delta D/\text{min}$ ($^{\circ}\text{C}$)) for 10-6, 11-2, 11-4, 11-6, 11-8 and 11-9 in category 1.

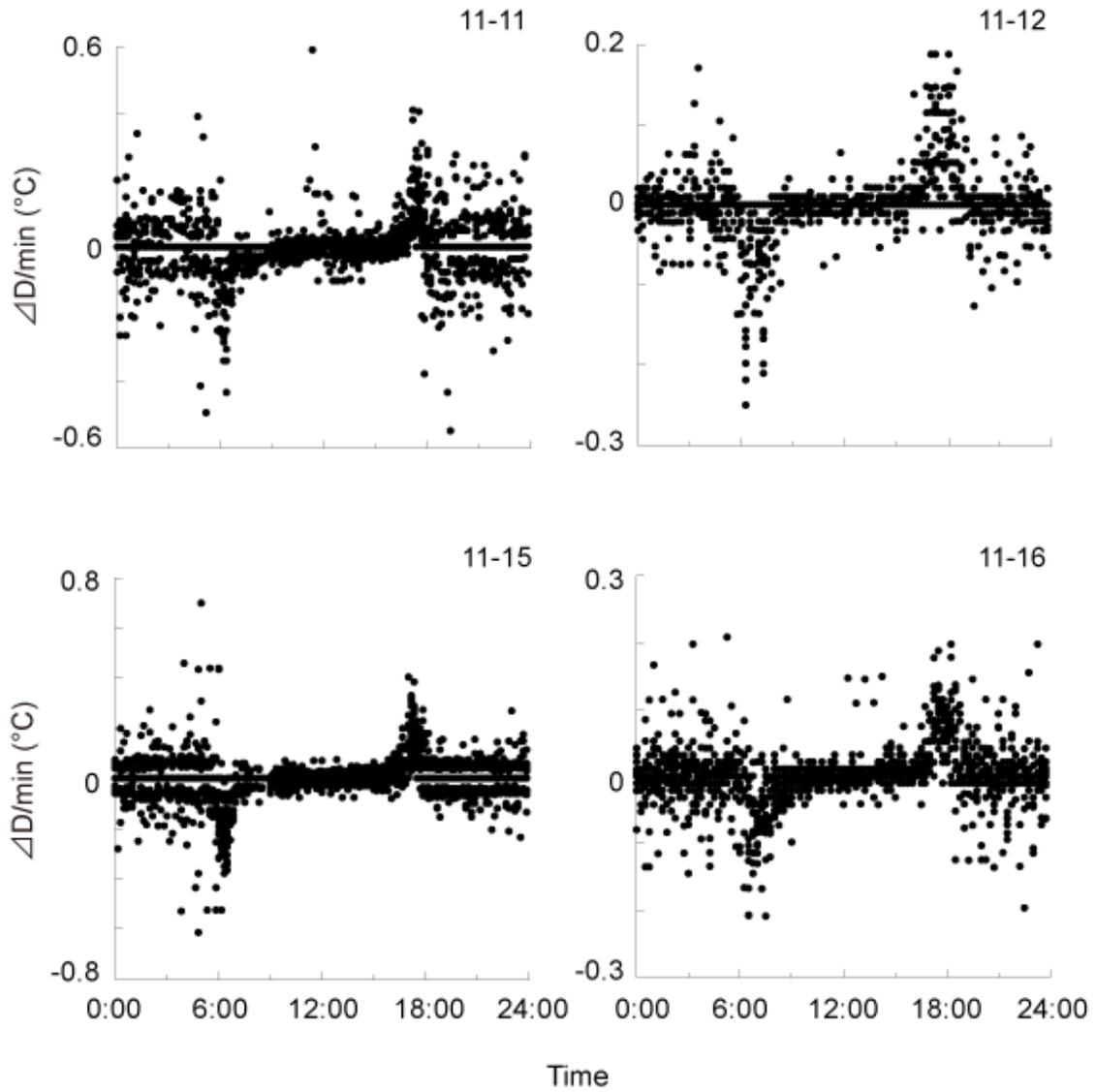


Fig. 4-30 Changes in experienced temperature per min ($\Delta D/\text{min}$ ($^{\circ}\text{C}$)) for 11-11, 11-12, 11-15 and 11-16 in category 1.

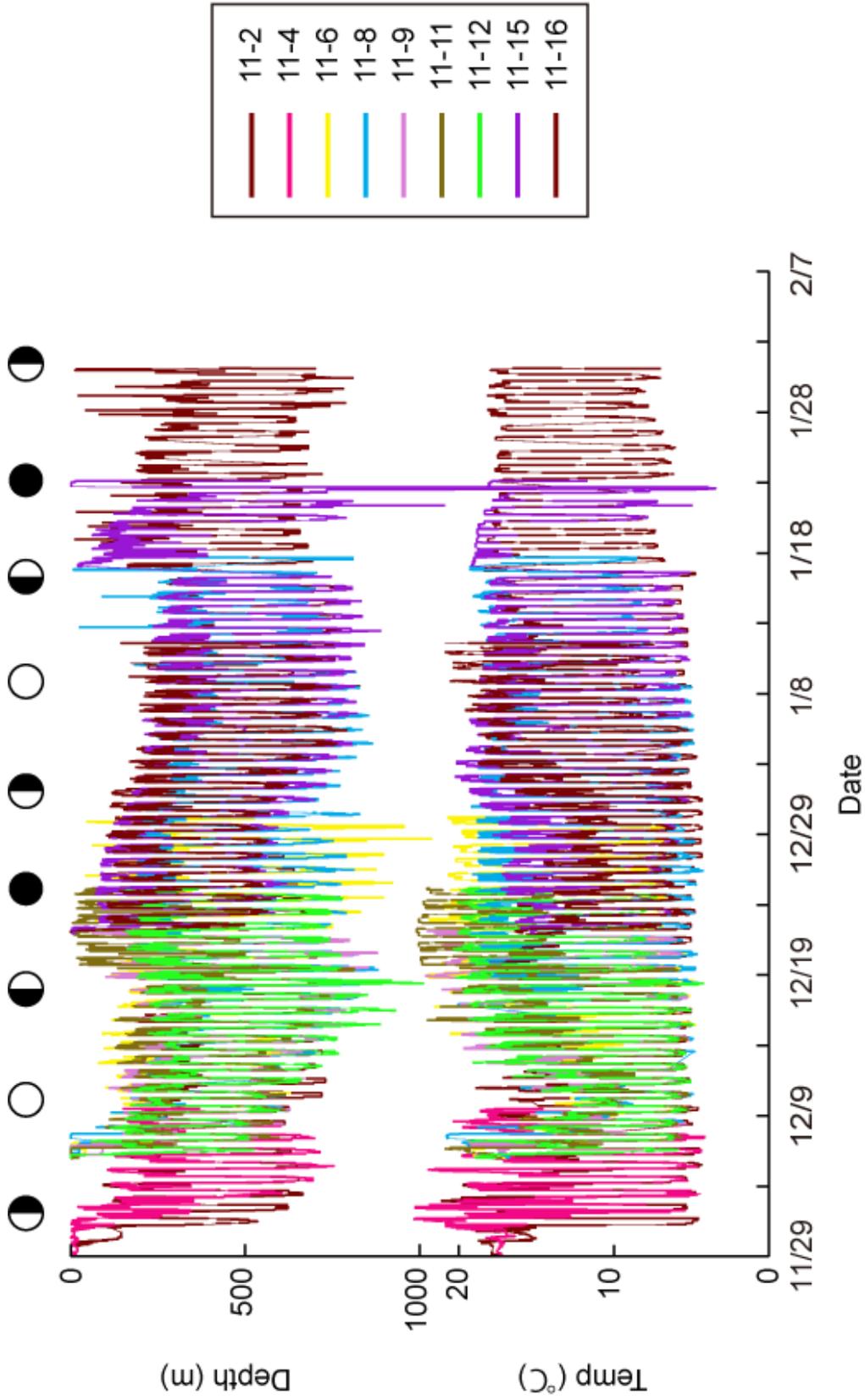


Fig. 4-31 Swimming depth and experienced water temperature of migrating silver eel of *Anguilla japonica*. The data of all category 1 eels were combined to indicate the periodicity with lunatic cycle.

には最浅の 75 m まで浮上していた。最低温度は 5°C 前後であり、これは期間を通してほぼ同じだった。

11-2 の日周鉛直移動は、日出および日没の前後で行われていた(Fig. 4-32)。また、昼間は水深 400~800 m に位置し、そこでの経験水温は 4~7 °C であった(Fig. 4-33b)。一方、夜間の行動に着目すると、月齢によって深度および経験水温が違うことが明らかとなった(Fig. 4-33c, d)。すなわち、月が出ていない夜は、平均水深 217 m で平均水温 14.7 °C までに、また月の出ている夜は、平均水深 286 m で平均水温 15.0 °C に位置していた(Fig. 4-34, 35)。日周鉛直移動の水深幅は、平均 506 m とほぼ一定だった(Fig. 4-36)。

第 6 項 黒潮を経由する経路での推定遊泳速度

2008 年放流の 3 個体(07-1, 08-3, 08-5)は、黒潮に沿って移動した場合それぞれ 290, 1100, 1600 km 移動したと推定でき、07-1 は追跡期間の半分で黒潮に乗ったとすると、そのときの遊泳速度は、それぞれ 6.8 km/day, 2.1 km/day, 6.4 km/day だったと推定できた。2009~2011 年のカテゴリ 1 の個体で黒潮を経由したと考えた場合の移動距離は 414~1586 km だった。最も北に達した 1 個体(10-6)は黒潮を経由していないと判断され、沿岸で 15 日、沖合で 34 日間過ごしていた(Table 4-2)。黒潮から出ていないと判断された 3 個体(11-4, 11-6, 11-9)は、沿岸で 3~8 日、黒潮で 8~17 日過ごしていた。その他の 6 個体は沿岸から黒潮を通過して沖合に出たと判断され、それぞれの水域における滞在日数は、2~8 日間、7~47 日間、5~17 日間だった。八丈島南方で浮上した 3 個体はほぼ同じ遊泳速度で、13.5~14.2 km/day だった。黒潮続流域で浮上した 11-4 の遊泳速度は著しく速く、54.3 km/day であり、11-15 も 19.7 km/day とやや速かった。対して、続流域南方で浮上した 2 個体(11-8, 11-15)と伊豆諸島近辺で浮上した 1 個体(11-9)の遊泳速度はやや遅く(それぞれ 9.3 km/day, 7.3 km/day)、黒潮続流域南方で浮上した 1 個体(11-2)と伊豆諸島近辺で浮上した 1 個体(11-6)の遊泳速度は負の値となり(それぞれ -12.8 km/day, -10.4 km/day)、黒潮を逆行していたことを示していた。

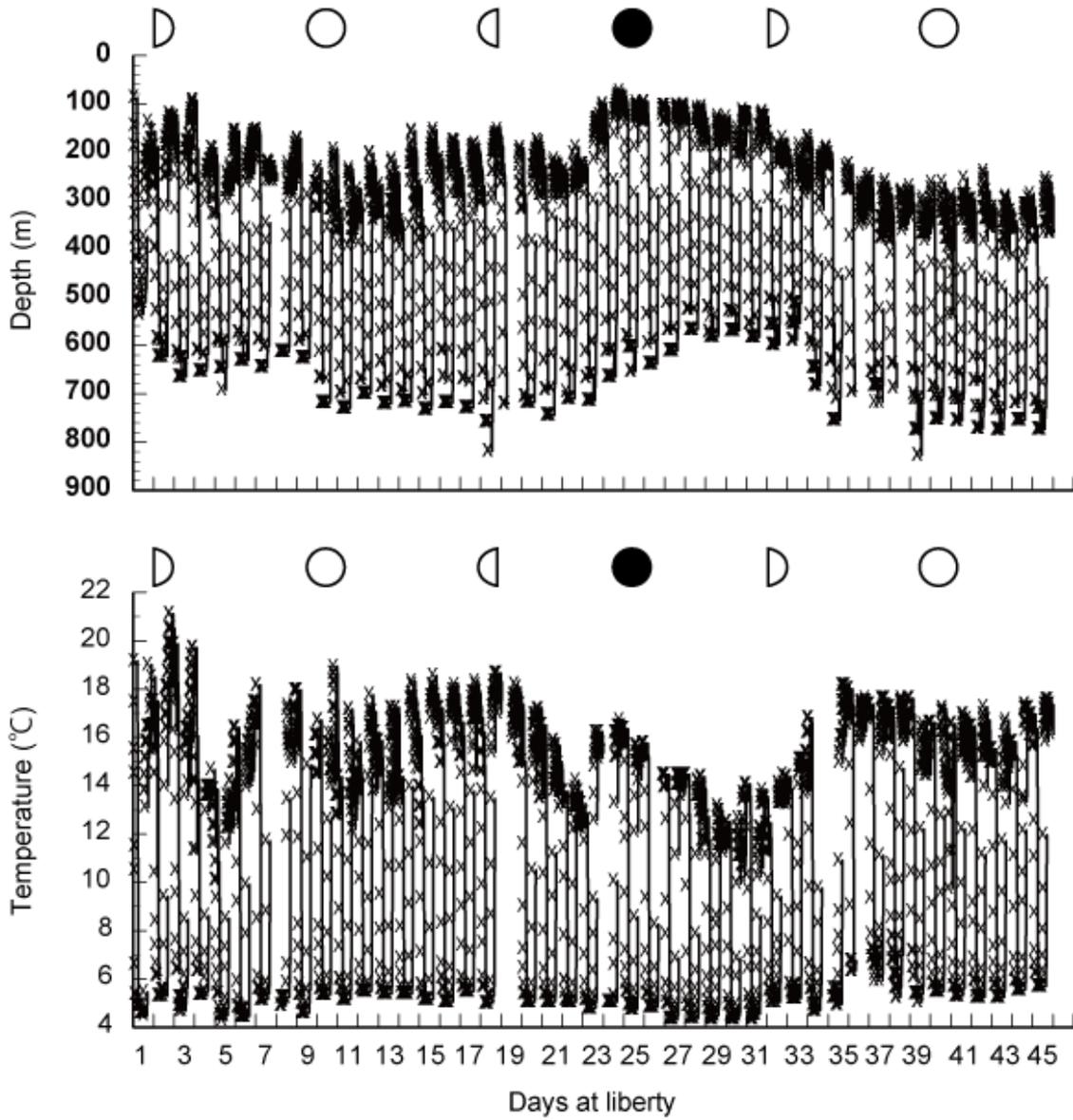


Fig.4-32 Periodic changes in swimming depth and experienced water temperature with lunatic cycle of 11-2.

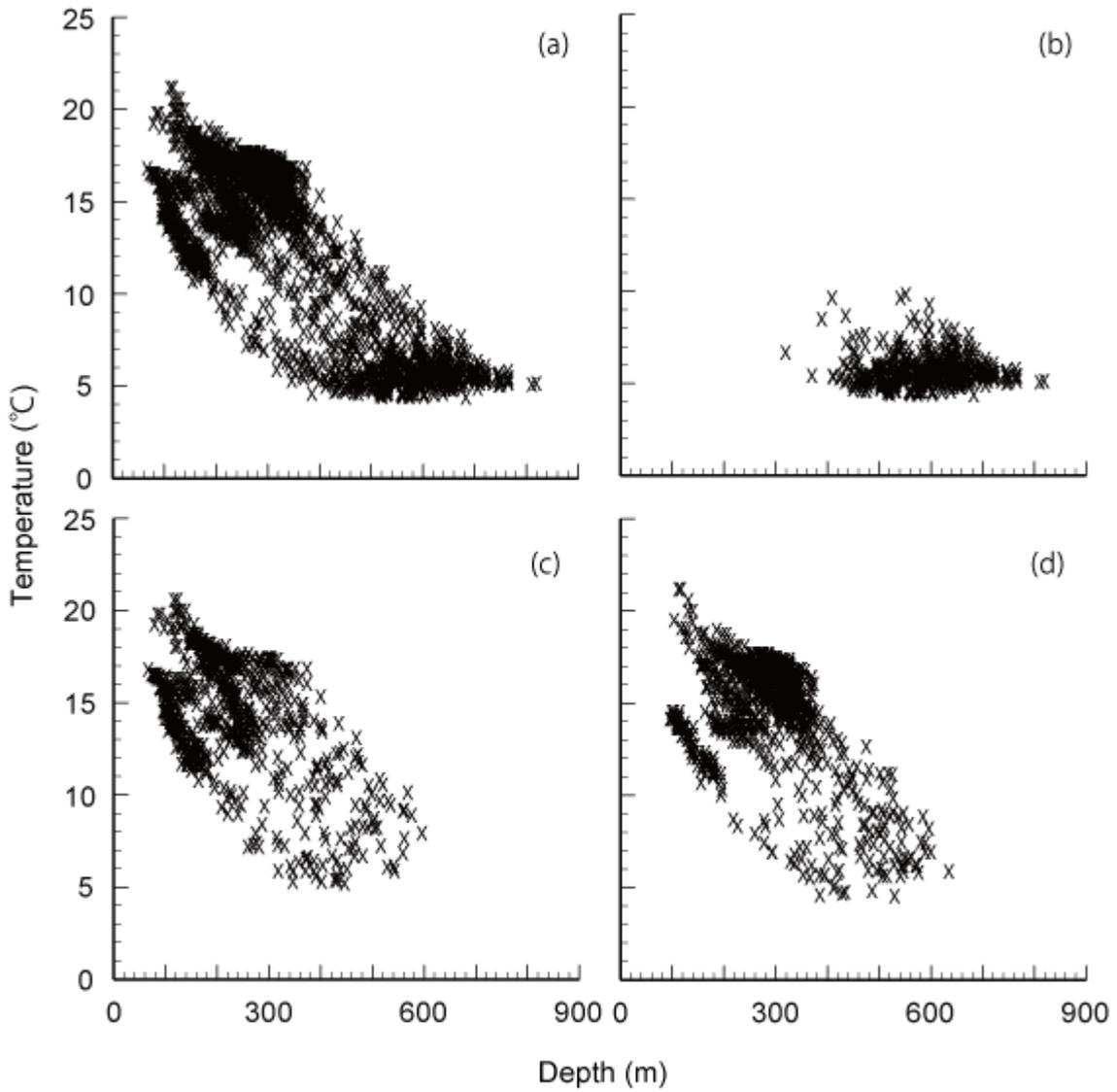


Fig. 4-33 Relation between experienced water temperature and swimming depth of 11-2 in (a) all day and (B) daytime and (C) night time during moonset and (D) night time during moonrise.

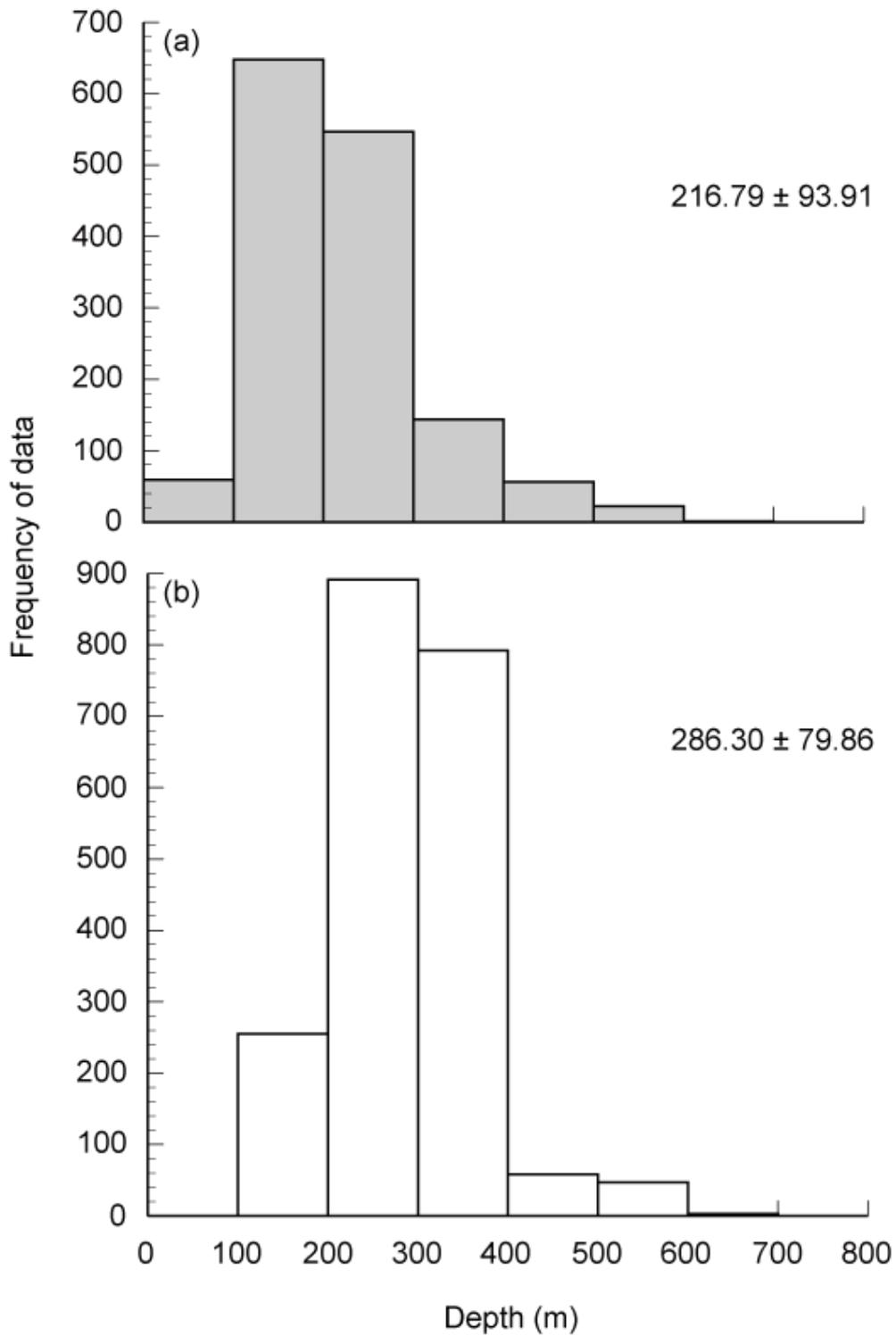


Fig. 4-34 Differences in swimming depth (m) of 11-2 spent during night time between the night with moon light (a) and the night without moon light (b).

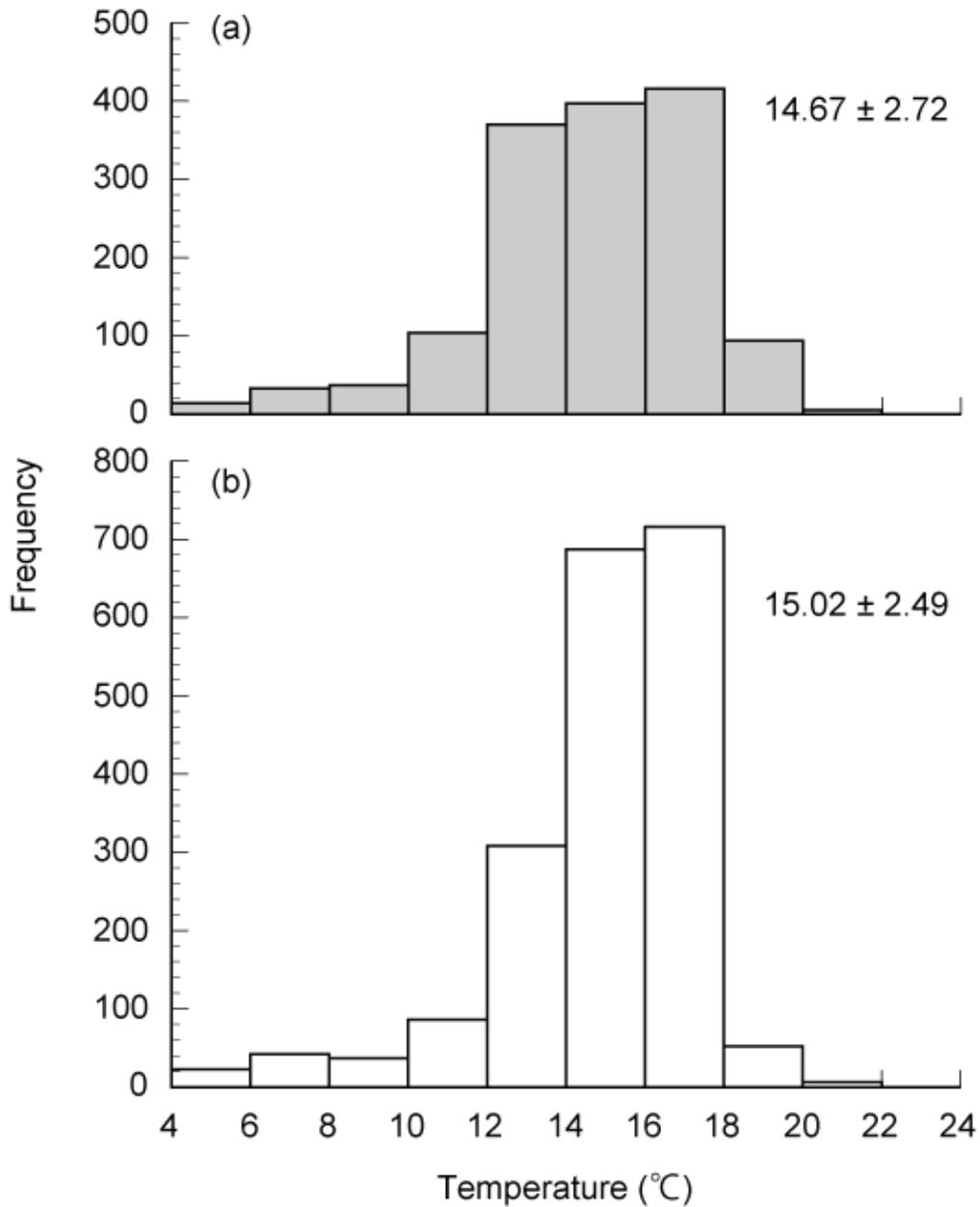


Fig. 4-35 Differences in temperature (°C) of 11-2 spent during night time between the night with moon light (a) and the night without moon light (b).

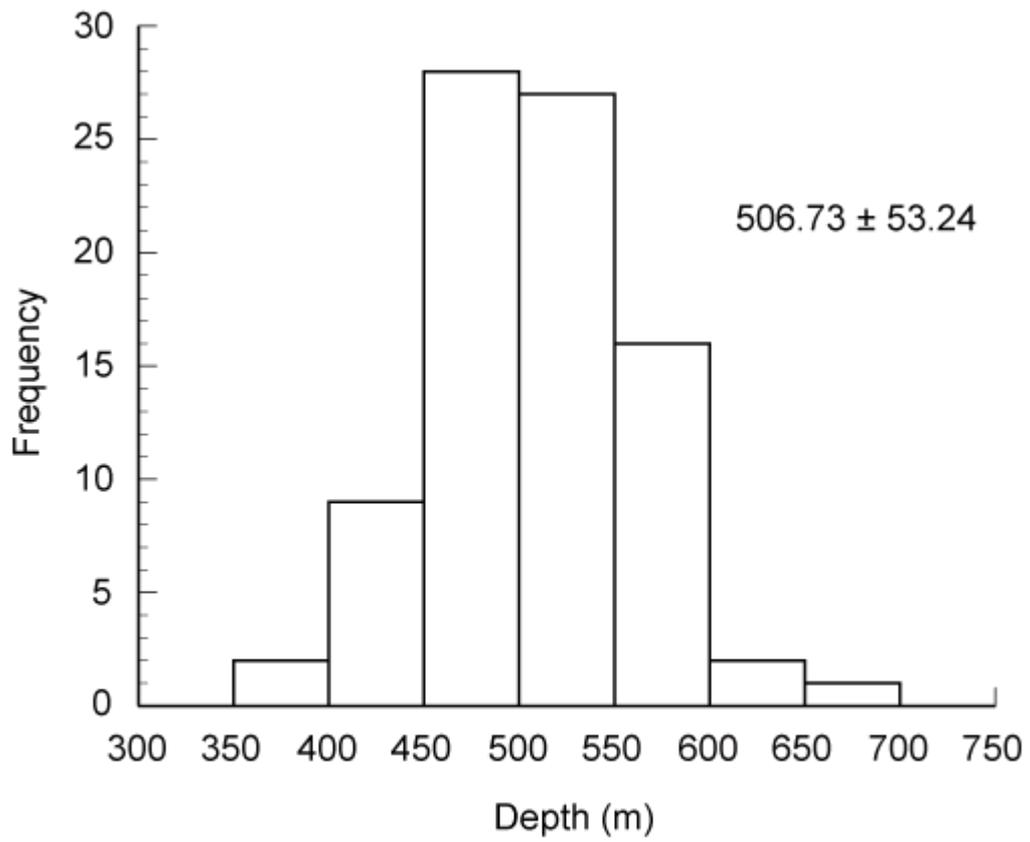


Fig. 4-36 Total range of swimming depths of migrating silver eel (11-2).

Table 4-2. Estimated duration in each water mass during early spawning migration of *Anguilla japonica*

Fish code	Tracking period (days)	Duration in the water mass (days)		
		Coastal	Kuroshio	Open ocean
10-6	49	15	0	34
11-2	66	2	47	17
11-4	11	3	8	0
11-6	25	8	17	0
11-8	45	7	27	11
11-9	17	6	11	0
11-11	22	7	7	8
11-12	21	6	7	8
11-15	33	8	18	7
11-16	22	8	7	5

第3節 考察

第1項 ポップアップタグの利点と欠点

ポップアップタグに限らずバイオロギング研究では、タグを装着したことが動物の行動に影響し、本来の行動を示さないおそれがある。例えば、ポップアップタグを用いたヨーロッパウナギと *A. dieffenbachii* の回遊経路の調査では、ウナギのサイズが十分に大きくても、その遊泳がタグのドラッグ効果(タグを引きずる抵抗により遊泳コストが上昇する)により阻害されていることが示唆された (Jellyman and Tsukamoto, 2002; Aarestrup et al. 2009)。また、本研究で用いた最も小さなウナギ(07-3, 70cmTL)は追跡期間を通じて 100 m 以浅を遊泳していた。また他の2個体も主に 0~100 m 層に滞在していた。これらの観察結果から、ウナギがタグの浮力とドラッグ効果のために表層で遊泳している可能性が考えられた。このことから、それ以降の放流では錘を付けることで浮力を調節し、また、小型のポップアップタグを使うことでタグの影響を小さくした。その結果、2008年11月以降の放流ではウナギはより深い深度を泳ぐようになり、昼と夜間の水深の違いも明瞭になった。追跡期間も長くなり、本研究を通じて小型化されたタグの使用と装着方法の変更により結果が改善された。個体のサイズもデータ回収の失敗に影響はせず、本研究では本来のウナギの回遊行動に近いデータが得られたと考える。

本研究でのデータ回収率は71%であり、過去のポップアップタグを使った研究と同等の回収率だった。ポップアップタグをウナギ属魚類に用いた研究では、3~4個体を使った Jellyman and Tsukamoto (2002, 2005, 2010)と Beguer-Pon et al. (2012)で70~100%、22個体を使った Aarestrup et al. (2009)で63%である。しかし、タグの種類で回収率には大きな差があり、X-Tag では回収率が著しく低かった。追跡期間を通じて解析が可能だったデータ(カテゴリー1)は42%の個体で得られ、Jellyman and Tsukamoto (2005)が報告したように、データが回収できていても有益な情報を含んでいない場合があった。今後、ポップアップタグを使った研究を展開していく上で、対象種の選定、装着方法の改善に加え、タグの性能の改良や小型化、対象種に適したタグの開発も望まれる。

第2項 捕食圧

放流後、経験水温が急上昇したのち、27℃前後の非常に高い水温を経験していた4個体(07-3, 11-10, 11-01, 11-03)と、水深変化に対して海域から予想され

るよりも高い水温を経験していた2個体(11-11, 11-15)の経験水温は、これらの個体が肉食性魚類に捕食されたことを示唆している。本研究の調査地域では、ホオジロザメ(*Charcharodon carcharias*)とクロマグロ(*Thunnus orientalis*)が潜在的な捕食者として考えられる(Nakaya 1994, Kitagawa et al. 2002)。これら捕食者の胃内温度は、ホオジロザメで23.4~27.6 °C(Goldman, 1997)、クロマグロで10~30 °C(Carey et al. 1984)であると報告されている。また、クロマグロの体温は水温よりも高く保たれていることがアーカイバルタグを用いて明らかとなっている(Kitagawa et al. 2001)。経験水温が急上昇したこれらの個体では、捕食者に食べられ、その胃内温度を測定していたのだろう。例えば07-3は放流後4日後に捕食され、その後、タグが吐き出され、もしくは排泄されて表層に浮上したのだろう。胃内に挿入した測定器が排出されることはサメで報告されている(Goldman, 1997)

アメリカウナギのポップアップタグ放流実験でも、同様の経験水温の変化が報告されており、8個体中6個体(75%)が捕食されたと考えられた(Beguer-Pon et al. 2012)。さらに、捕食された後の遊泳深度の変化を捕食者の候補であるタイセイヨウクロマグロ(*Thunnus thynnus*)とニシネズミザメ(*Lamna nasus*)の遊泳行動と比較したところ、6個体のうち5個体の遊泳深度はニシネズミザメの行動パターンと一致していた(Beguer-Pon et al. 2012)。また、本研究でみられた、水深-水温プロファイルが上昇時と潜行時でまったく異なる曲線を描いている個体(例えば11-2)もクロマグロのように日周鉛直移動をおこない周期的に体温が変動する魚類に捕食された可能性がある(Kitagawa et al. 2001)。本研究で捕食されたと考えられる個体は、放流個体の少なくとも13%になる(45個体中6個体)。ウナギに外科的手術によりタグを装着した場合、出血により捕食者を誘引する、捕食者に視認される危険性が高まる、タグの影響で逃避する能力が低下するなど、捕食に対して脆弱になることが推察される。そのため捕食による死亡を過大評価している可能性もあるが、回遊中のウナギにおいて、被食が死亡の主な要因のひとつであると考えられた。

第3項 産卵回遊初期における回遊経路の推定

塚本(1994)は、ニホンウナギが産卵場へ向けて南下する前に、黒潮の流れを利用して東に輸送されるという仮説を立てた。本研究でタグをつけたウナギはほぼすべてが放流点から東へ移動して黒潮沿い、もしくは黒潮流路のやや南の水

域に達していた。タグの浮上点はウナギが回遊する通過点を表していると考えられることから、ニホンウナギは沿岸を離れたのち黒潮に乗って東に移動し、駿河湾沖から黒潮続流域に達すると黒潮を離脱し南下を始めると推定できる。この結果は、塚本(1994)の仮説から予想される結果と一致している。しかしながら、そこに到達するまでの経路や遊泳速度といった水平方向の移動の詳細は、遊泳深度が大きく変化するために照度による位置推定ができなかったために特定することができなかった。また、黒潮による輸送の影響で放流点から浮上点までの経路は直線にならないと考えられ、このような要因がニホンウナギの回遊初期における回遊経路推定を困難にしている。本研究では、経験水温と深度を詳細に解析することで、日本沿岸を出発してから黒潮を越え南下を始めまでの経路を推定した。

本研究で最も西の甕島沖で放流した個体と種子島沖で放流した個体は、黒潮に乗って東に遊泳したと考えられた。また、黒潮続流域や伊豆諸島と八丈島周辺に達した個体も、経験水温のパターンが放流後数日で沿岸から黒潮に移行したことを示しており、河川から出発したウナギはまず黒潮に乗って東へ移動することがわかった。しかし、千葉沖で放流した1個体(10-6)は黒潮に乗らずに放流後東北へ移動したと考えられた。関東以西では沿岸から沖へ向けて泳ぎ出せば黒潮に到達するが、千葉より東では移動できる方向が開けているため、地形による適当なナビゲーションができず、この個体は南下できなかったものと考えられる。さらに、八丈島周辺の個体の経験水温は黒潮を通過して数日後に八丈島に達したことを示していた。

放流点から黒潮を経由して浮上点に到達したと仮定したときの遊泳速度は、極端に速かった1個体(11-4)を除き、2.1~19.7km/dayとなった。過去のポップアップタグを使った研究でウナギ属魚類の平均遊泳速度は、ヨーロッパウナギ(87~106cmTL)で13.8km/day、*A. dieffenbachii* (128~145cmTL)で18.3km/dayだと推定されている(Jellyman and Tsukamoto, 2005; Aarestrup et al. 2009)。本研究で黒潮を経由したと仮定したときの遊泳速度はこれらの推定値とほぼ一致した。一方、本研究で放流点と浮上点をまっすぐに泳いだときの推定遊泳速度はこれらの速度の1.5~2倍程度で(17.0~25.0 km/day)、使ったウナギのサイズがやや小さいことを考えると、この値は過大評価である可能性がある。しかし、データが得られたニホンウナギが遊泳した実際の速度を求めることは、これらの個体の回遊経路が正確にわからないため困難である。例えば、50km/dayを越えた個体は、

黒潮表層の強い流れ(1m/s = 86.4km/day)で輸送され黒潮続流域に運ばれたのかもしれない。また、日周鉛直移動をおこなうため、実際の遊泳距離は水平距離よりも長くなると予想される。さらに、水温の高い浅い層に滞在している夜間だけ泳いでいると仮定すれば、遊泳速度は27.0~28.4 km/dayとなり、時間帯によっては、水平の移動距離から推定するよりも速い速度で泳いでいる可能性もある。より正確な遊泳速度推定のためには、広範囲のCTDデータと経験水温・深度を詳細に照合し、実際の回遊経路を明らかにすることが必要だろう。

八丈島周辺で浮上した3個体(11-11, 12, 16)の遊泳速度は13.5~14.2km/dayであり、この速度で泳げば、黒潮(幅およそ60 km)を5日間あれば通過することが可能である。他の個体も、約3~8日で通過できると予想されるが、経験水温から推定した黒潮滞在日数は7~47日と長かった。また、遊泳速度が負の値になる個体もあり、黒潮をさかのぼる方向に泳いでいたと推測された。これらのことから、ニホンウナギは速やかに黒潮を横切って外洋へ出るのではなく、黒潮域に留まって東へ輸送されていると考えられた。ニホンウナギは黒潮に乗って輸送されることで、回遊初期のエネルギー消費が抑制され、長距離の回遊が可能になるのだろう。

ヨーロッパウナギではニホンウナギと同様に、回遊初期に海流を利用して移動していることが示唆されている。Aarestrup et al. (2009)は、ポップアップタグを用いてアイルランド西部からのヨーロッパウナギの回遊を4~126日間追跡することで、回遊経路が生育場と産卵場であるサルガッソー海を結ぶほぼ一直線であることを示し、ヨーロッパウナギはカナリー海流のような、南と西に流れる海流に乗ることで、遊泳速度と輸送効率を高めていると主張した(Aarestrup et al. 2009)。両者は、生育場と産卵場の位置関係、その間に存在する海流がまったく異なるため、遊泳する方向と経路は大きく違うものの、どちらも回遊初期に海流を利用して輸送される点は一致している。数多くの研究で海流は生活史を全うする上で重要な役割を果たしていることが知られており(Metcalf et al. 2002, 2006)、黒潮はニホンウナギの回遊が達成する上で重要な役割を果たしていると考えられる。

ポップアップタグは主に伊豆小笠原島弧から東経148°までの範囲の黒潮流路の南側で浮上したことから(Fig. 4-5)、この範囲で黒潮を離脱し南下を始めると考えられた。本研究では追跡日数が長くても70日程度であり、もっと東の地点で南下が起きる可能性はあるものの、少なくとも伊豆小笠原島弧より東側が、ウ

ナギが回遊経路を南方に変える海域であると考えられた。通過した水塊の推定に基づき、八丈島周辺に達したうち少なくとも3個体(11-11, 11-12, 11-16)については、回遊初期に沿岸から黒潮を通過して外洋に出て、伊豆小笠原島弧に沿って南下していたといえる。対して黒潮続流域で南下を始めたと判断された個体については、経験した水塊の変化も明瞭には認められず、黒潮を離脱したタイミングと位置を推定できなかった。放流場所ごとに比較すると、愛知県沿岸と遠州灘沖で放流した個体はほとんどが伊豆小笠原島弧沿いに達し、一方で、利根川沖や九十九里浜で放流した個体は黒潮続流域に達していた。より西の種子島から放流した個体は、南下を始めることなく八丈島周辺まで達していた。これらのことから、ニホンウナギの回遊経路は沿岸地形と海流に大きく影響され、その初期には沿岸から黒潮に乗り東へ輸送されるという原則があるものの、回遊を開始する場所によって経路が異なることが推測できた。すなわち、千葉県以西の個体では、黒潮によって東へ流され、伊豆小笠原島弧付近で南下を始める、以東の個体では黒潮続流域まで流され、広い範囲で南下を始める、という2つの回遊経路が推定された。

第4項 日周鉛直移動の意義

本研究でニホンウナギは、昼間は水温4~10 °C(平均6.7±2.5 °C)、水深400~1000 m(平均611.5±135.1 m)の層に滞在し、夜間になると浮上して、水温8~22 °C(平均15.1±3.5 °C)、水深0~500 m(平均263.3±99.2 m)の層を遊泳していた。したがって、ニホンウナギは産卵回遊中に昼間は深い層、夜間は浅い層を遊泳する日周鉛直移動を行うことが明らかとなった。この日周鉛直移動はタグを装着し、放流4日目から最大65日目まで観察された。この期間はウナギが沿岸から外洋へ向かう段階にあたりと想定される。同様の日周鉛直移動は温帯種であるヨーロッパウナギと *A. diffenbachii* でも観察されている(Tesch 1989; Jellyman and Tsukamoto 2002, 2005, 2010; Aarestrup et al. 2009)。大西洋、南太平洋、北太平洋にそれぞれ分布する温帯種のウナギ全てで日周鉛直移動が観察されたことから、この日周鉛直移動はウナギ属魚類に共通する行動特性であることが推察される。

一般的に外洋性の魚類にとって日周鉛直移動は、昼間に捕食者から回避し、夜間に索餌の最大化させる働きがあることが知られている(Iwasa 1982)。このう

ち、まず昼間の捕食者からの回避に着目してみる。追跡した海域でニホンウナギの捕食者として可能性のあるものは、第2項で述べたようにホオジロザメ、クロマグロなどが考えられる。クロマグロは典型的な視覚捕食者であり、主に昼間摂餌しており、夕暮れと夜明けはあまり頻繁には摂餌せず、夜間はほぼ表層に滞留して摂餌していないことがアーカイバルタグを用いた追跡研究によって明らかにされている(Kitagawa et al. 2004)。一方で、ホオジロザメも主に視覚による索餌をしているが、終日摂餌を行うことが知られている(Buckley and Miller 1994; Holland et al. 1990b; Reintjes and King 1953; Scott and Cattanch 1998)。これらの捕食者は、短い期間だけであれば、800 m以上の深い層に潜行することが出来るが、基本的には100 mよりも浅い層を頻繁に遊泳していることが知られている(Wilson et al. 2005; Weng et al. 2007)。したがって、これらの捕食者から逃避するためニホンウナギは捕食圧の高い昼間に視覚が効かない500~800 mと深い層にいることが推察される。

ところで、ウナギ属魚類は産卵回遊中に摂餌を行わないと考えられている(Chow et al. 2010)。したがって、多くの外洋性の魚類で確認されている索餌のために夜間表層へ上昇する行動はウナギ属魚類には適用できない。捕食者からの回避以外の日周鉛直移動の理由、特に夜間に浅い層へと上昇する理由はウナギ属魚類特有の理由があると考えられる。この理由の一つとして、遊泳行動の物理的な制約が挙げられる。ニホンウナギが昼間の深い層で経験する水温は4-10 °Cである。これは遊泳を続けるには冷たすぎると考えられる。実際、*A. dieffenbachii*の黄ウナギは5, 6 °Cの水温を経験すると活動が止まってしまうことが報告されている(Jellyman 1991, 1997)。ニホンウナギは産卵場まで約2500 kmもの距離を受動輸送のみで移動しているとは考えらず、夜間に高い水温の層へと上昇し産卵場へ向けて遊泳しなければならない。

また、ウナギ属魚類は日周鉛直移動することにより、自主的に体温調節し成熟をコントロールしている可能性がある。産卵回遊開始時のニホンウナギの卵は第一次卵黄球期であり、GSIも3以下の個体がほとんどであるため、成熟にはほど遠い状態である(Sudo et al. 2011)。したがって、産卵回遊中に成熟を進行させる必要がある。産卵回遊中に成熟を進行させる要因としてこれまでに、水温(Boëtius and Boëtius 1980; Sato et al. 2006)、水圧(Dufour and Fontaine 1985; Sebert et al. 2009)と遊泳行動が(Palstra et al. 2007, 2009)が考えられている。このうち、水温は成熟に強い影響を与えることが実験的に確かめられている。例えば、ニホ

ンウナギでは18~22 °Cの水温は成熟にとって最適だが(Sato et al. 2006; Dou et al. 2008), 10 °Cの冷たい水温は成熟を止めてしまうことが報告されている(Sato et al. 2006). また, 行動実験により14 °Cの水温では産卵が起こらないことも確かめられている(Dou et al. 2008). もし捕食者からの回避のために水深の深い層に回遊中常にいた場合, 水温が低いため, 成熟が進行しない. したがって, 成熟を進行させるために温かい浅い層へ上昇する必要がある. 一方で, もし水温の高い浅い層に常にいた場合, 捕食者からのリスクの上昇とともに産卵場に着く前に最終成熟まで到達してしまう可能性がある. 最終成熟期のヨーロッパウナギの胴回りは初期の銀ウナギの2倍もあり(Tesch 2003; van Ginneken and Maes 2005), これは横断面を4倍にしている. 膨張した腹部は遊泳のコストが増加を招くと予想される. したがって低温の深層へ潜ることは成熟の観点からみると, 冷たい水温を経験することが過成熟の調節につながっていると捉えることができる.

第5章 熱帯ウナギの産卵回遊行動

淡水域や沿岸域の成育場から外洋域の産卵場へと向かうウナギ属魚類の大規模な産卵回遊は、温帯種において集中的に研究がされてきた(Jellyman and Tsukamoto 2002, 2005, 2010; Aarestrup et al. 2009; Manabe et al. 2011). これらの研究によってヨーロッパウナギ, *Anguilla dieffenbachii* とニホンウナギの温帯種3種は産卵回遊中に昼間に冷たい深層を遊泳し、夜間に暖かい浅層を遊泳する日周鉛直移動を行うことを明らかにしている. 一方、ウナギ属魚類の温帯種に比べて熱帯種の産卵回遊行動に関しては知見が不足している.

分子系統学的研究により、ウナギ属魚類の起源は熱帯であることが明らかにされている(Aoyama et al. 2001; Tsukamoto et al. 2002; Minegishi et al. 2005). また、原初の産卵回遊は熱帯域に成育場と産卵場があり、短い距離を回遊するものだったと推定されている(Tsukamoto et al. 2002; Aoyama et al. 2003). 熱帯ウナギの1種である *A. celebesensis* の回遊距離は 80 km と推定されており(Aoyama et al. 2003), 温帯ウナギよりも回遊距離が短い(ヨーロッパウナギ: ~5000 km, Tesch 2003; *A. dieffenbachii*: 2500 km, Jellyman and Tsukamoto 2010; ニホンウナギ: 2500 km, Tsukamoto et al. 2011). 一方で、同じ熱帯種である *A. marmorata* はこれらの種と比べて中規模の回遊(1000 km, Kuroki et al. 2006)を行うことが知られている. これらのことから、短距離、中距離の回遊距離を持つ熱帯ウナギの回遊行動の調査は、ウナギ属魚類の産卵回遊行動の把握に有効であると考えられる. さらに、熱帯ウナギの回遊行動を温帯ウナギの回遊行動と比較することにより、産卵回遊生態の進化過程についても重要な情報が得られるものと期待される.

そこで本章では、第4章でニホンウナギに用いたポップアップタグを適用して熱帯種の *A. celebesensis* と *A. marmorata* の産卵回遊を追跡し、回遊経路、遊泳深度と経験水温などの産卵回遊行動を調べた.

第1節 材料と方法

第1項 供試魚

2010年2月下旬から3月上旬にかけてインドネシア・スラウェシ島のポソ川において梁を用いて、銀化した *A. celebesensis* 4個体と銀化した *A. marmorata* 1個体を採集した(Table 5-1)。採集したウナギは3分の1海水で満たしたプラスチックバッグ(110×85 cm)の中に入れ、氷で冷やしつつ運び、ポソ川河口の沿岸に設置した木枠で組んだ水槽(200×100×100 cm)に入れて放流日まで3日以上馴致した。

第2項 ポップアップタグの設定

放流実験には、すべて MiniPAT(Wildlife Computers, Inc., Washington, USA)(長さ115 mm, 空中重量53 g)を用いた。タグが記録できる上限である放流後150日と、その間の通過点を調べるために放流後14日で浮上するように設定した。なお、ウナギが死亡した場合を考慮し、一定の深度範囲(± 3.0 m)に、72時間滞在すると設定した浮上日以前にタグが切り離され浮上するように設定した。放流後14日で浮上するタグでは水温、深度、照度を75秒ごと、放流後150日で浮上するタグでは300秒ごとに記録するように設定した。また、ポップアップタグが水圧で壊れるのを防ぐため圧壊防止装置(RD1800, Wildlife Computers, Inc.)を取り付け、深度1800m以深になるとポップアップタグが切り離されるようにした。

第3項 装着方法

ポップアップタグの装着は、第4章と同様の方法で装着した(Fig. 5-1)。また、装着前に、全長と体重を測定した。

第4項 ウナギの放流場所

2010年2月22日に *A. celebesensis* の中から3個体(I10-1, I10-2, I10-3)、3月11日に *A. celebesensis* 1個体(I10-4)と *A. marmorata* 1個体(I10-5)をポソ川河口の沿岸から2 km 程沖合から個々に放流した(Fig. 5-2)。

第5項 データ解析方法

放流日のデータ取得開始時間がタグによってばらつきがあり、その上放流時のストレスがかかることも考えられるため、放流当日のデータを解析から除外

Table 5-1 Biological and release site data, pop up day, duration of data acquisition and tag for the tropical eels that were tagged. TL: total length; BW: body weight; SI: silvering index

Fish code	TL(cm)	BW(kg)	Species	Release day	Release location			Pop up day	Actual duration (day)	Tag
I10-1	88.7	1400	<i>A. celebesensis</i>	2010/2/22	S 01 22 32	E 120 45 00	2010/3/13	19	MiniPAT	
I10-2	93.7	2050	<i>A. celebesensis</i>	2010/2/22	S 01 22 18	E 120 44 57	2010/3/8	14	MiniPAT	
I10-3	90.4	1640	<i>A. celebesensis</i>	2010/2/22	S 01 22 27	E 120 44 48	2010/3/9	15	MiniPAT	
I10-4	89.9	1350	<i>A. celebesensis</i>	2010/3/11	S 01 22 15	E 120 44 53	2010/6/23	104	MiniPAT	
I10-5	106.5	3400	<i>A. marmorata</i>	2010/3/11	S 01 22 15	E 120 44 53	2010/4/5	25	MiniPAT	



Fig. 5-1 *Anguilla celebesensis* with Mini-PAT tag (Top).
Scenery of releasing *A. marmorata* with Mini-PAT tag (Bottom).

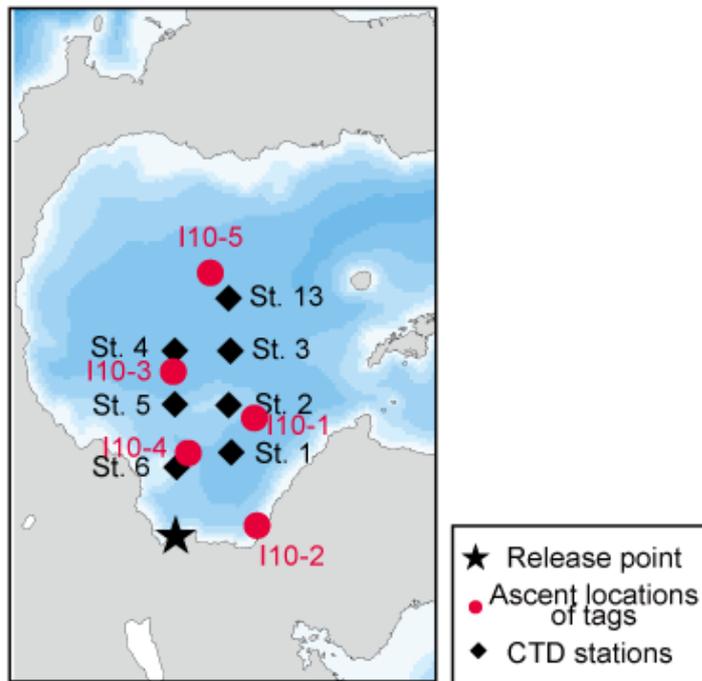
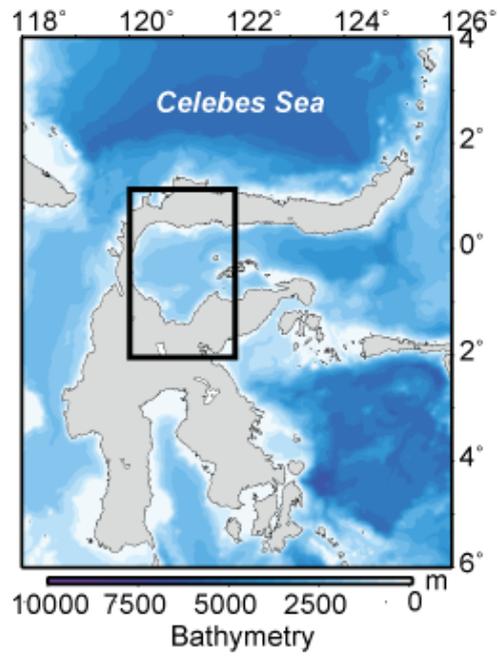


Fig. 5-2 The release point of tropical eels and ascent locations of tags. CTD stations by use of the Hakuhomaru in 2010.

し、放流翌日の 0 時以降のデータを解析に使用した。衛星経由で得られた水温と水深の時系列データを、その質に基づいて 2 つのカテゴリーに分けた。すなわち、カテゴリー1は明瞭な日周鉛直移動が7日間以上見られた個体、カテゴリー2は明瞭な日周鉛直移動が7日間以上見られなかった個体とした。

経験水温、遊泳深度、日周鉛直移動の解析にはカテゴリー1に分類された個体のみを用いた。研究船白鳳丸の KH09-5 次航海において 2010 年 3 月 6 日から 10 日にかけてトミニ湾内の環境情報を把握するため CTD 調査を行った(Fig. 5-2)。水温と水深変化の周期性を調べるため、IGOR Pro 6.12AJ(WaveMetrics, Inc., Oregon, USA)を用いて高速フーリエ変換によるスペクトル解析をおこなった。放流点とタグの浮上点の midpoint を取り、その場所での日出・日没の時間、また月の出入り時間を計算し、昼間を日の出から日没までの時間とし、夜間は月が出ている時間と出していない時間の二つに分け、これら 3 つの時間区分を用いて、その時のウナギの遊泳深度と経験水温をプロットし、日周鉛直移動と月齢の関係を調べた。

第2節 結果

第1項 タグの浮上位置と水平方向の移動

放流した全てのタグデータを衛星経由で回収することに成功した(100%)。I10-4 以外は緊急切り離し装置が作動して浮上した。I10-1, I10-2, I10-3, I10-5 は追跡途中から、切り離し装置が働く状態である ± 3 m 未満の深度変化しか記録されていないにもかかわらず、タグが切り離されていなかった。おそらく、深度変化がみられなくなった後の記録はウナギが死亡して動かなくなった状態を表しているだろう。

全てのポップアップタグはトミニ湾内で浮上し、追跡距離は 49~144 km で追跡期間は 14~104 日間であった(Fig. 5-3)。このうちカテゴリー1に分類される個体は 5 個体中 2 個体(I10-3, I10-4)であり、残りの 3 個体(I10-1, I10-2, I10-5)はカテゴリー2であった。追跡距離と追跡日数からそれぞれの熱帯ウナギの遊泳速度を求めたところ、I10-3 は 6.1 km, I10-4 は 0.5 km/day だった。

第2項 遊泳深度・経験水温

1 週間以上にわたり遊泳深度と経験水温のデータを取得できた I10-3 は放流 2 日目から 12 日目まで昼間に 350~550 m の層を遊泳し、8.0~10.5 °C の水温を経

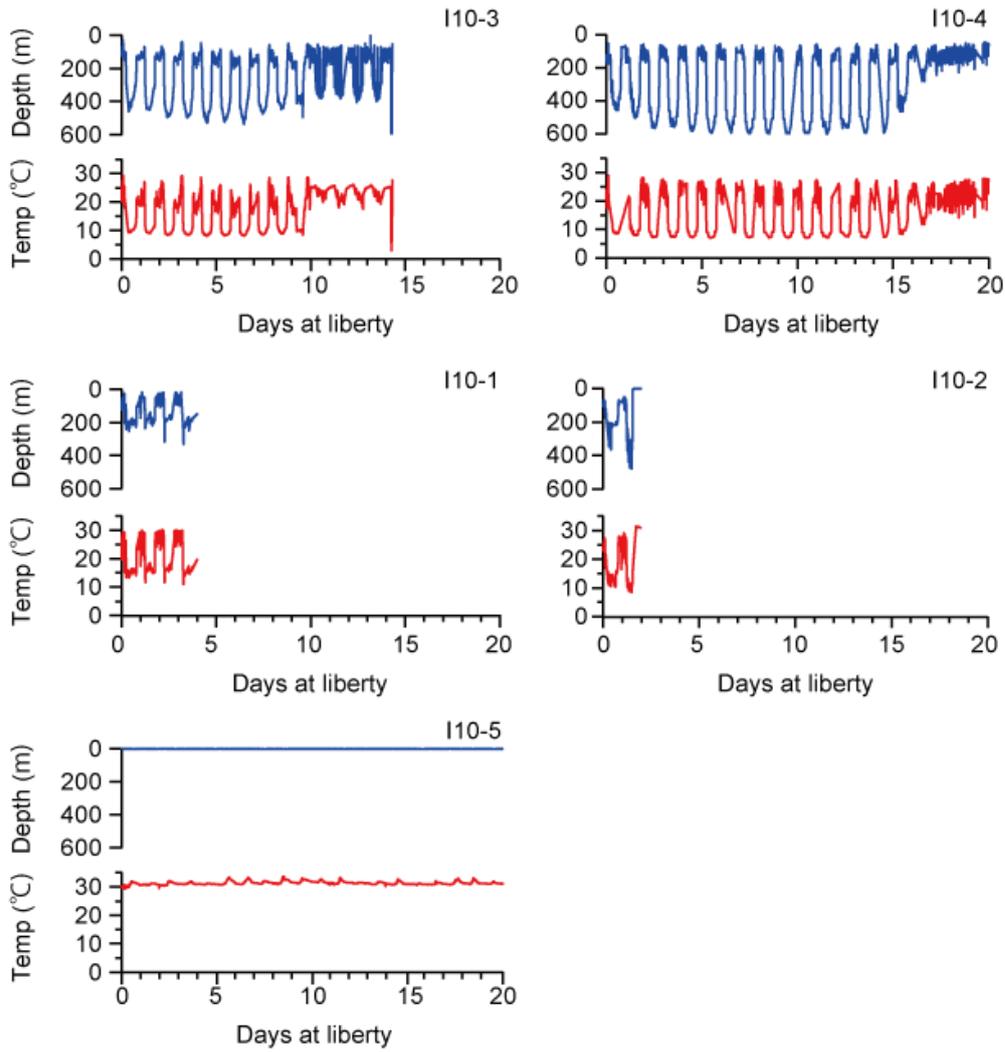


Fig. 5-3 Swimming depth and temperature of *Anguilla marmorata* and *A. celebesensis* I10-1, I10-2, I10-3, I10-4 and I10-5.

験していた。夜間は0~200 mの層を遊泳し、14.0~30.0 °Cの水温を経験していた。しかし、13日目以降400 mの層を遊泳していたにもかかわらず、CTDで得られた400 mの水温10 °Cと比べてもかなり温かい水温である18.0~25.0 °Cの水温を経験していた。I10-4は放流2日目から18日目まで昼間に350~600 mの層を遊泳し、8.5~14.0 °Cの水温を経験していた。夜間は50~200 mの層を遊泳し、16.0~28.0 °Cの水温を経験していた。19日目以降は50~300 mの層を遊泳し、14.0~28.0 °Cの水温を経験していた。

第3項 日周鉛直移動

I10-3の2月23日0:00から3月5日0:00まで、またI10-4の3月12日0:00から3月28日0:00までの日周鉛直移動を行っていた期間の遊泳深度と経験水温データについて、周期性があるかどうかスペクトル解析した結果、I10-3は遊泳深度、経験水温ともおよそ12時間と24時間の2つの周期性が認められた。I10-4は遊泳深度、経験水温ともに24時間の周期性のみ認められた(Fig. 5-4)。I10-3は日周鉛直移動中昼間に 418.2 ± 72.5 mの深い層を遊泳し、 9.9 ± 2.0 °Cの低い水温を経験していた。夜間は 137.7 ± 41.4 mの浅い層を遊泳し、 20.5 ± 3.4 °Cの暖かい水温を経験していた。I10-4は日周鉛直移動中昼間に 506.5 ± 77.2 mの深い層を遊泳し、 9.1 ± 2.5 °Cの低い水温を経験していた。夜間は 132.8 ± 60.3 mの浅い層を遊泳し、 21.9 ± 3.9 °Cの暖かい水温を経験していた(Fig. 5-5)。

第4項 月の出と月の入りに伴う行動

夜間の行動に着目すると、I10-3は夜間満月付近の月齢の月が出ているかいないかによって遊泳深度および経験水温が違う傾向がみられた。すなわち、月が出ていない時間帯は深度40~80 mの層を遊泳し、25~29 °Cの水温を経験していた。一方、月が出ている時間帯では、深度100~180 mの層を遊泳し、15~20 °Cの水温を経験していた(Fig. 5-6)。

追跡期間中新月付近だったI10-4は夜間に上下方向の移動は見られず、深度40~80 mの層を遊泳し、25~29 °Cの水温を経験していた(Fig. 5-7)。

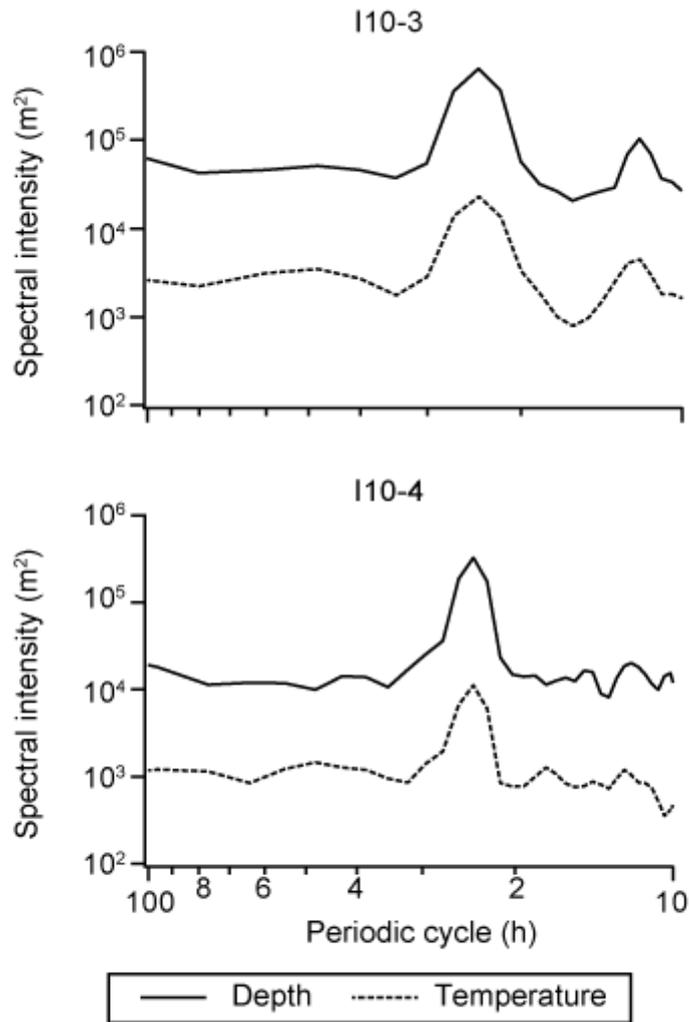


Fig .5-4 Spectral intensity of periodic cycle for I10-3 and I10-4.

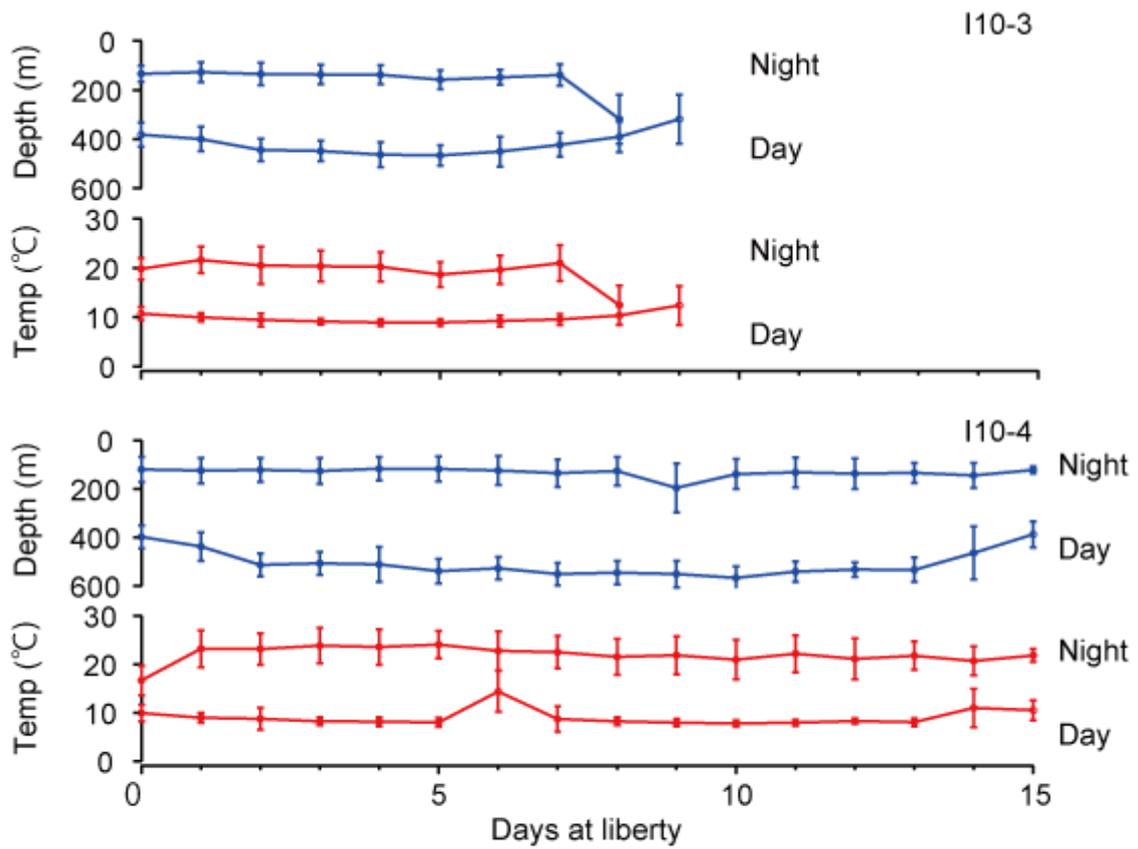


Fig. 5-5 Daily mean values of swimming depth and temperature of I10-3 and I10-4. Data are expressed as the mean \pm SD.

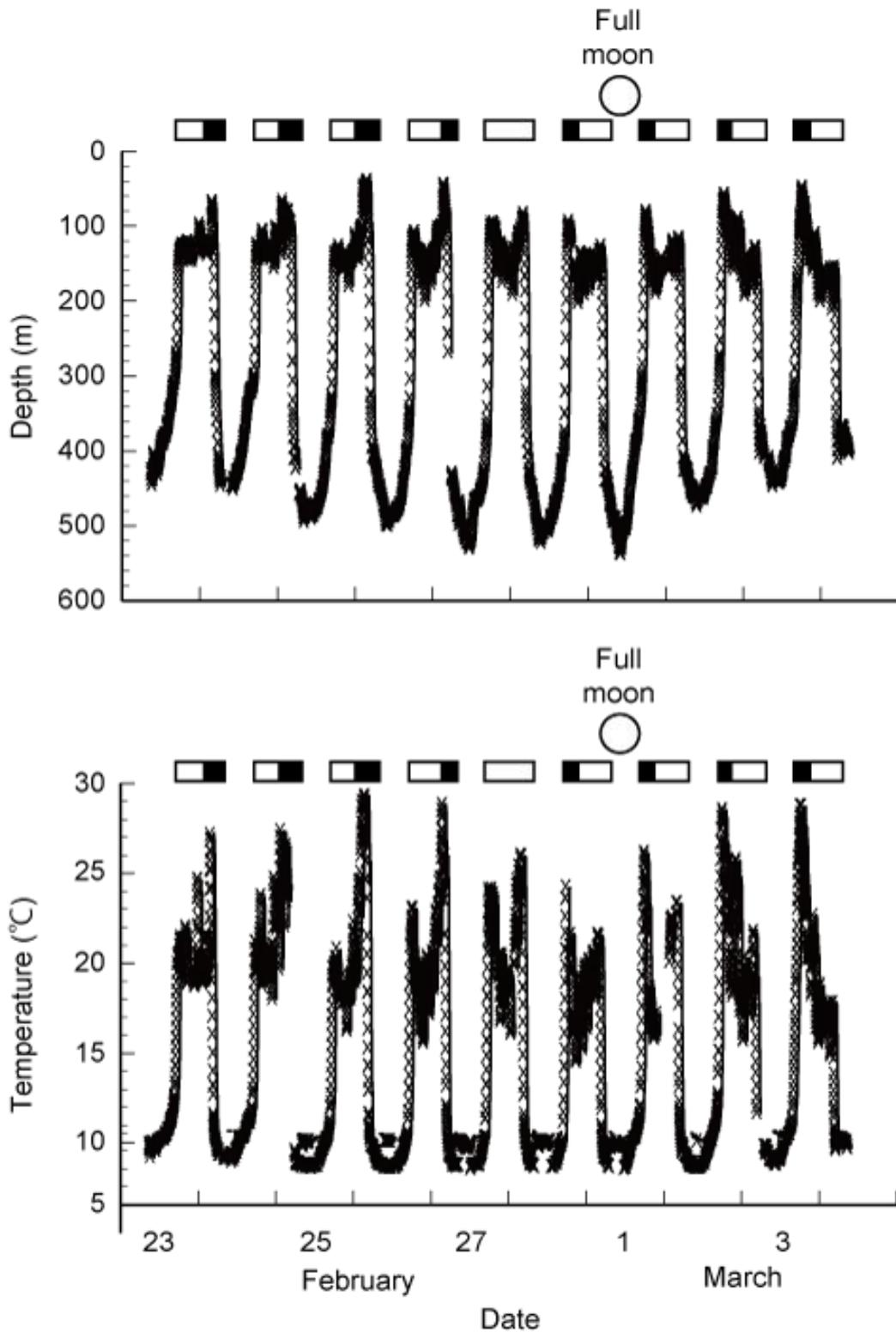


Fig. 5-6 Swimming depth and temperature of I10-3. White bar shows the time that the moon appears during night.

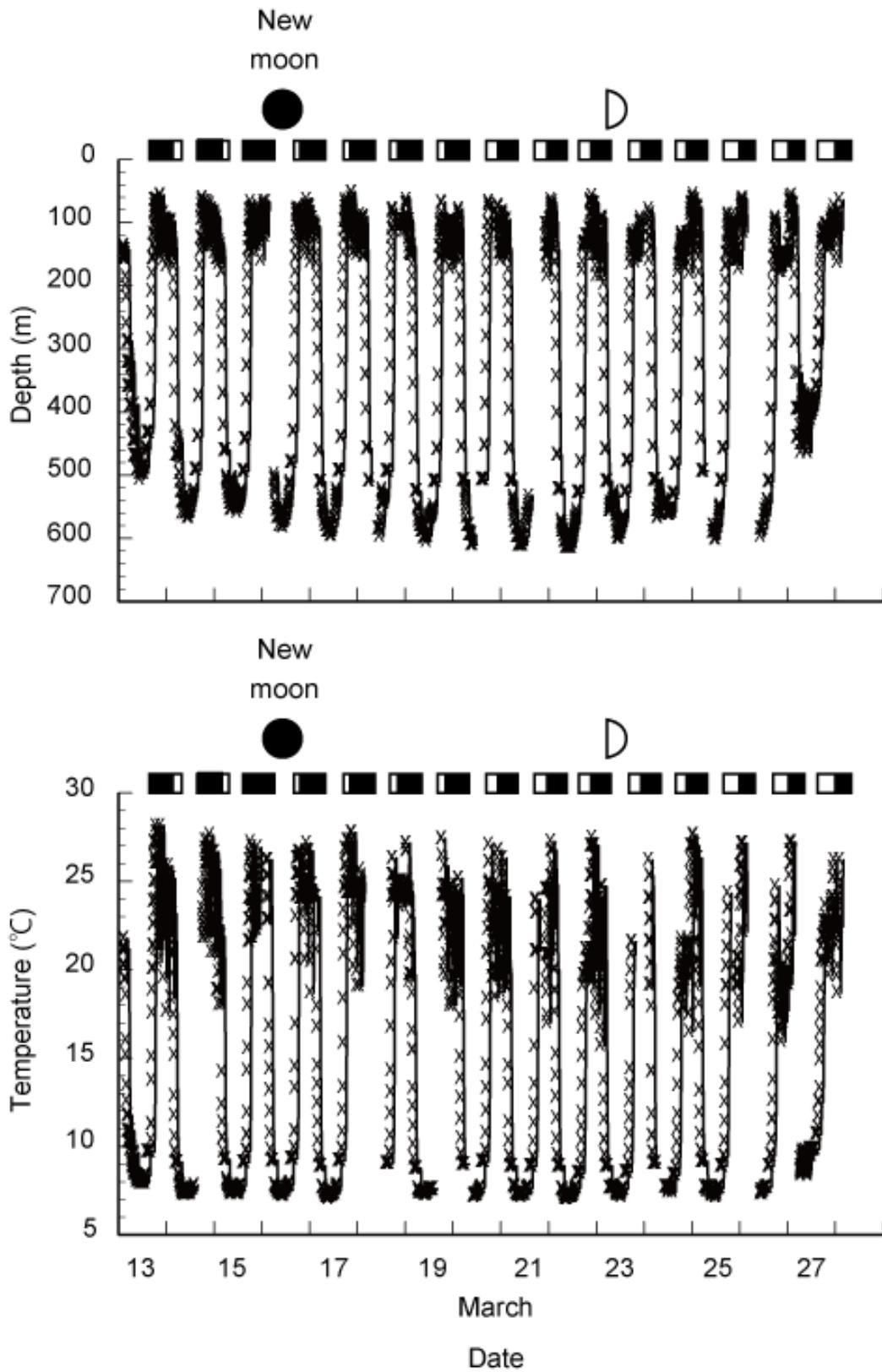


Fig. 5-7 Swimming depth and temperature of I10-4. White bar shows the time that the moon appears during night.

第3節 考察

第1項 タグの影響

実験に用いた個体の中で最も大きい個体は *A. marmorata* の 3400 g, *A. celebecensis* で最も大きい個体は 2050 g だった。遊泳深度と経験水温データの変化を記録することができ、かつ 1 週間以上の追跡ができた個体は供試魚の中でも 1350 g と 1640 g で小さかった。ウナギ属魚類の中でも大型である *A. dieffenbachii* (6000~10550 g) におけるポップアップタグを用いた追跡研究では数日でタグが脱落することが報告されているものの、最大で 161 日間追跡できたことが報告されている (Jellyman and Tsukamoto 2005)。また、ウナギ属魚類の中でも小型であるヨーロッパウナギ (1700~2400 g) でも最大で 126 日間追跡できた報告がされているが (Aarestrup et al. 2009)、ヨーロッパウナギよりもさらに小型であるニホンウナギ (620~1580 g) に関しては 39 日間のみ追跡にとどまっている (Manabe et al. 2011)。過去の追跡研究の結果から、ウナギ属魚類においては 1700 g を超えて大きいサイズの個体を用いれば、最大で 100 日間を超える追跡が期待できる。しかし、本研究で用いた *A. celebecensis* も 1700 g を超えるサイズの個体を用いたが、長期間に亘る追跡データは得られなかった。過去のポップアップタグを用いた追跡研究と本研究において、大きいサイズでも個体によって追跡期間がばらつくことから、個体ごとにタグの影響に対する反応が違い、今回使用した大型の個体でもタグの影響に対する反応の違いにより、長期間に亘る追跡ができなかった可能性がある。

第2項 捕食

I10-3 において遊泳深度の変化のパターンが追跡の途中から変わったことが観察された (Fig. 5-3)。また CTD データから得られた 400 m の水温は約 10 °C であるにも関わらず、遊泳深度のパターンが変化してから 400 m の深い層で 18.0~25.0 °C の高い水温を経験していた。同様の現象はアメリカウナギ (*A. rostrata*) のポップアップタグを用いた追跡研究においても観察されており、これはアメリカウナギとともにポップアップタグがサメやマグロに捕食されたことにより、経験水温のデータが捕食者の胃内温度を反映しているために起こったことが明らかとなっている (Beguir-Pon et al. 2012)。このことから、I10-3 もサメやマグロなどの大型の捕食者に捕食され、タグが胃内温度を記録していた可能性が考えられる。

第3項 遊泳速度

放流地点から浮上地点までを結ぶ距離を日数で割って解析に供した *A. celebesensis* と2個体の遊泳速度を推定したところ、I10-3は6.1 km, I10-4は0.5 km/day だった。ポップアップタグを用いて追跡された温帯種、ヨーロッパウナギ, *A. dieffenbachii*, ニホンウナギの推定遊泳速度はそれぞれ 13.8 km/day, 18.3 ~ 25.1 km/day, 2~15 km/day と報告されている(Aarestrup et al. 2009; Jellyman and Tsukamoto 2005; Manabe et al. 2011)。熱帯ウナギの遊泳速度は温帯ウナギの遊泳速度よりも遅く、半分以下の遊泳速度であった。

北大西洋と太平洋に生息する温帯ウナギの回遊距離は長大である。ヨーロッパウナギはヨーロッパからサルガッソー海まで実に 5000 km もの距離を回遊する(Tesch 2003)。また, *A. dieffenbachii* はニュージーランドからフィジー海盆までおよそ 2500 km の距離を回遊する(Jellyman and Tsukamoto 2010)。ニホンウナギは東アジア一帯から西マリアナ海嶺の南端までおよそ 2500 km の距離を回遊する(Tsukamoto et al. 2011)。一方で, トミニ湾内に産卵場があると推定されている *A. celebesensis* の回遊距離はわずか 80 km である(Aoyama et al. 2003)。回遊距離と遊泳速度から *A. celebesensis* の回遊期間を推定すると 13~160 日間であった。温帯種のウナギであるヨーロッパウナギ, *A. dieffenbachii*, ニホンウナギではそれぞれ 362 日間, 99~136 日間, 166~1250 日間であった。これらのことから, 温帯種と回遊期間を比較すると, *A. celebesensis* では回遊期間が短かった。

第4項 日周鉛直移動

本研究により, *A. celebesensis* も他の温帯種のウナギ属魚類と同様に日周鉛直移動を行うことが確認された。また *A. celebesensis* の遊泳深度は他の温帯種のウナギ属魚類よりも浅く暖かい水温帯に滞在することも明らかとなった。温帯種よりも高い水温を遊泳することは産卵回遊中により早く成熟するためであると推察された。

第5項 月光の影響

I10-3において, 夜間に満月付近の月が出た時間帯は遊泳深度が深くなり, 満月付近の月が出ていない時間帯は遊泳深度が浅くなる傾向がみられた(Fig. 5-6)。また, I10-4においては新月付近の月が出た時間帯と出ていない時間帯では遊泳深度に変化はみられなかった(Fig. 5-7)。さらに, I10-3とI10-4の満月期と新月

期を比較すると、満月期の方が深く潜る傾向がみられた。これらのことは、*A. celebesensis* は産卵回遊中に月の影響を受けていることを示唆している。満月期にも月が出ていない夜間には浅い層を遊泳する傾向がみられたことから、月の照度に反応して遊泳深度を変えているものと考えられる。

第6章 総合考察

第1節 ニホンウナギの産卵回遊経路

本研究で、ニホンウナギの、沿岸から黒潮流域に至るまでの回遊初期の経路が推定された。すなわち、沿岸から泳ぎ出したウナギは黒潮によって東に輸送され、伊豆小笠原島弧よりも東方で南下を始める(第4章, Fig. 4-5)。南下を始める場所は正確にはわからなかったが、房総半島以西から回遊を開始した個体は伊豆小笠原島弧に達した時点で南下を始め、房総半島より東から回遊を始めた個体は伊豆小笠原島弧より東に流され、外洋域で南下するものと推測された。事実、八丈島周辺から南方には、房総半島より西方で放流されデータ回収に成功した22個体中10個体(45%)が到達しており、それらのうち6個体は黒潮を横切っていたと推定された(第4章, Fig. 4-5)。一方、房総半島より東側で放流したものは、タグの到達点は外洋域に散在していた(第4章, Fig. 4-5)。以上のことから、本研究では、産卵場である西マリアナ海域までの追跡はできなかったが、ニホンウナギの多くは伊豆小笠原島弧を南下して西マリアナ海域の産卵場へ向かう経路をとるものと推測された(Fig. 6-1)。この経路は、ウナギの回遊経路に関する過去の研究に基づいて想定されたいくつかの経路(Tsukamoto 2009)のうち、塚本(1994)によって提示された仮説と一致する。

ニホンウナギの産卵場が西マリアナ海嶺南端部の海山域である(Tsukamoto et al. 2011)ことを考慮すると、産卵場の方角や場所を知るための能力(navigation)が必要であり、そのためには産卵場に到達する経路を示す目印の存在が想定される。島弧や海嶺など、特徴的な海底地形は、産卵場へと到達する経路をしめす目印としての役割を果たすだろう。本研究でもウナギの遊泳深度はその海域の水深によって変わりうることを示唆され(第4章)、日周鉛直移動によって感知される海底地形の変化を経路決定に用いている可能性は十分に考えられる。ウナギに重力異常を感知する能力があるか否かはまだ十分に検討されてはいないが、もしこれがあるとするれば、本研究の結果はこれと矛盾するものではない。また、ニホンウナギは磁気を感じる能力があり、これが回遊中のナビゲーションに重要な役割を果たしていると考えられている(Nishi et al. 2004)。実際に、伊豆小笠原島弧に沿って南に行くに従って地磁気が弱まることが知られており(渡邊未発表データ, Fig 6-1)、これもまた経路を決定するために重要な環境要因となる可能性がある。以上のことから、本研究の結果示唆された伊豆小笠原島弧沿いに南下する経路は、ニホンウナギが長距離回遊を達成するために現在最も合理的な仮説と考えられる。

さらに、ニホンウナギが約2500 kmに及ぶ長距離の産卵回遊を達成するには、目的地までの距離を移動するための十分な運動能力(locomotion)も必要である。本研究でおこなったス

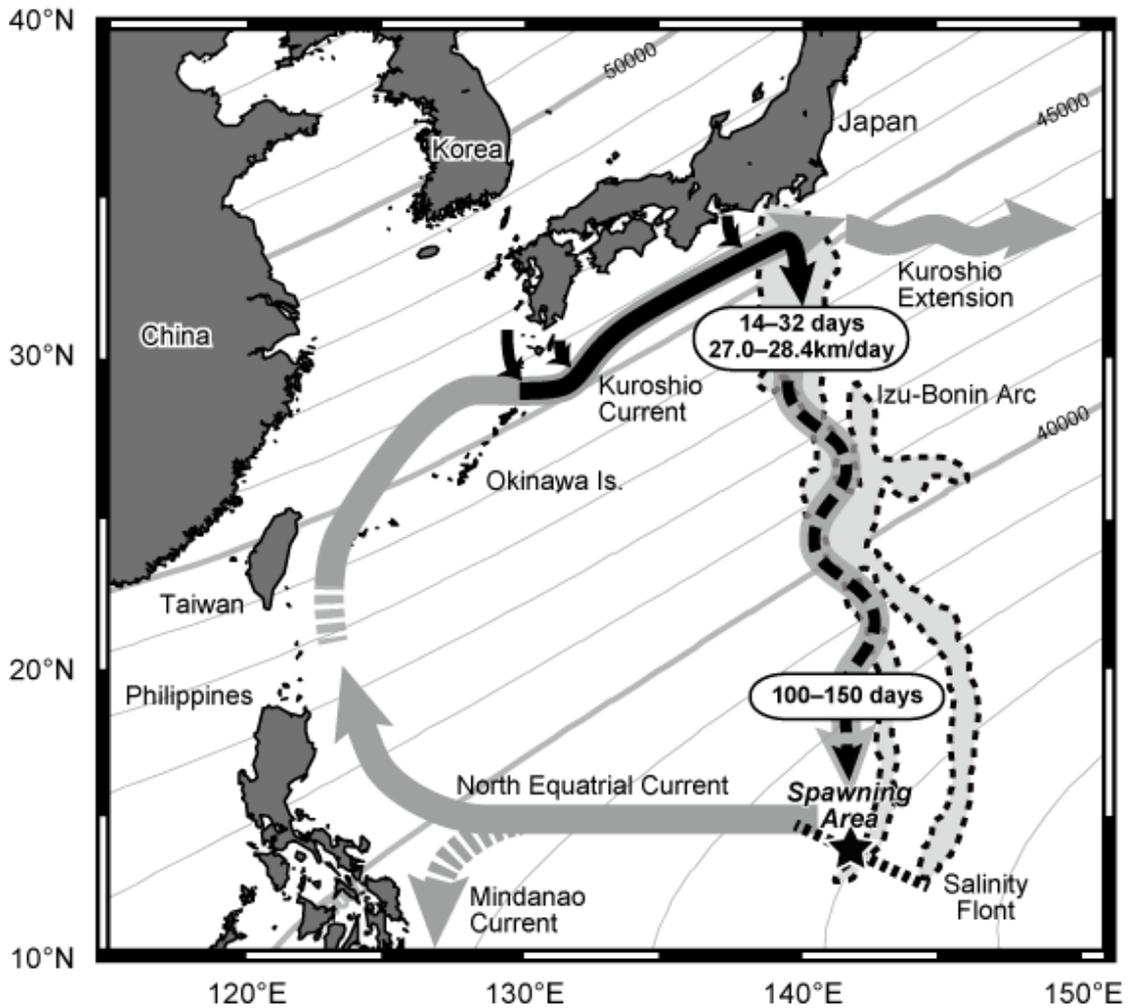


Fig. 6-1. Silver eel migration route (black arrow) from the Japanese coast to offshore of *Anguilla japonica*, with expected duration and migration speed suggested by this study. Most probable migration route (dotted black arrow) to the spawning area (black star) is also shown. Grey lines indicate earth magnetid field (nT).

タミナトンネルの実験から、銀ウナギの18°C海水中における U_{opt} は0.61 BL/sであり、これはほぼ0.5 m/sに相当する(第2章)。ニホンウナギは回遊中に日周鉛直移動をおこない、日中のほぼ12時間は水温が5°C前後の約600 m層に滞在している(第4章)。ニホンウナギと同様に温帯に生息する*A. dieffenbachii*では、5~6°Cで動かなくなる(Jellyman 1991, 1997)。回遊中のニホンウナギが最適遊泳速度で夜間に浅層に滞在している12時間だけ泳ぐと仮定すると、海流を考慮しないときの移動距離は21.6 km/dayとなる。八丈島南方に到達した3個体(11-11, 11-12, 11-16)で推定した、海流を考慮しない場合の1日の移動距離(27.0~28.4 km/day)はこの値とほぼ同じであり、回遊中のニホンウナギは最適遊泳速度かそれよりやや速い速度で泳いでいるものと考えられた。ヨーロッパウナギは最適遊泳速度(0.6 m/s)で回遊距離である6500 kmを泳ぐことができ、その後の産卵に要するエネルギーも十分に残していることから(Ginneken and van den Thillart et al. 2000)、ニホンウナギでも最適遊泳速度に近い速度で泳いでいるというこの推定は妥当かもしれない。以上の推定値(21.6~28.4 km/day)を用いると、回遊開始からニホンウナギが産卵場に到達するまでに88~116日が必要である。種子島沖で放流した1個体は32日後に黒潮と伊豆小笠原島弧の交点周辺に達し、愛知県沿岸で放流して八丈島南方に達したうちの水塊滞在日数が推定できた3個体(11-11, 11-12, 11-16)は黒潮を離脱するまでに13~15日かかっている。この結果から、九州から関東までの沿岸から泳ぎ出したニホンウナギが島弧に沿った南下を始めるまでに、2週間から1ヶ月かかることが示唆された。以上の本研究で得られた結果を総合すると、ニホンウナギは産卵場にたどり着くまでに約100~150日を要すると推定され、これは降河回遊(11~1月)から産卵期(4~5月)までの期間とほぼ対応する。さらに、伊豆小笠原島弧沿いには、亜熱帯循環によって形成される南へ向かう弱い流れが効率的な遊泳に寄与している可能性もある(Tsukamoto 2009)。従って、少なくとも日本沿岸に生息するニホンウナギでは、伊豆小笠原島弧を南下する経路が、経路決定と遊泳能力の点から最も妥当であると考えられた。

これまでにニホンウナギの回遊経路について、塚本(1994)の他にいくつかの推測がなされてきた。例えば、松井(1972)は、回遊を始めたウナギは、黒潮の下に存在する南へ向かう深層流の中を泳いで、それぞれの生息地からまっすぐに産卵場へ向かうと考えた。しかし、当時はニホンウナギの産卵場が沖縄諸島周辺にあると考えられており、西マリアナ海域が産卵場であると判明した現在においてはこの経路は考えにくい。横瀬(2008)は、黒潮をさかのぼって産卵場である西マリアナ海域へ到達するという仮説を提唱した。この仮説では、マリアナ海域で湧昇した深層流や、生産性の高い海山周辺のプランクトンブルームなどに含まれるなんらかの物質が誘因物質として働くとしている(横瀬, 2008)。しかし、本研究の嗅覚実験では産卵場周辺の環境水に対する反応はみとめられなかった(第3章)。さらに横瀬

(2008)の仮説では、産卵場周辺の物質が日本沿岸まで運ばれて回遊個体がこれを感じなければならないこと、またこれを正確に遡って2000km異常も先の匂いの源流に到達しなくてはならないこと、さらに黒潮に逆らって長距離を泳ぐことは遊泳効率が悪いことなど、多くの困難な条件を克服する必要があるためやや考えにくい。本研究のポップアップタグの浮上地点は、回遊初期に限られるものの、横瀬の仮説を支持するものではない。

ニホンウナギの産卵場は西マリアナ海嶺と塩分フロントの交点の西側に形成されることから、塩分フロントの位置で産卵場が決定されると考えられている(Tsukamoto et al. 2011)。また、アメリカウナギとヨーロッパウナギでは、水温フロントと海藻(*Sargasso sp.*)のような生物由来の物質が産卵場を示し回遊を終わらせるきっかけとなると考えられている(McCleave and Kleckner 1985; McCleave 1987)。しかし、人工催熟させたニホンウナギを用いた本研究の行動実験では、塩分フロント周辺の水と産卵場周辺海水に対して、他の水塊と異なる反応を示すという結果は得られず(第3章)、産卵回遊の終着点をどのように認識し、移動をやめるのかについてはわからなかった。一方で、成熟した他個体の匂いには活発に反応したことから、ニホンウナギは雌の匂いを頼りに産卵群を形成する可能性が推察された。

以上、本研究で得られた一連の結果により、これまでほとんど分かっていなかったニホンウナギの産卵回遊生態の一端を明らかにすることができた。

第2節 ウナギ属魚類の産卵回遊生態

本研究ではウナギ属魚類3種(ニホンウナギ, *A. marmorata*, *A. celebesensis*)にポップアップタグを取り付け、産卵回遊行動を記録した。これにより、*A. dieffenbachii* とヨーロッパウナギの研究と合わせて、現在まで5種のウナギ属魚類の海洋での産卵回遊生態の一端が明らかとなっている。このうち、ニホンウナギ、ヨーロッパウナギ、*A. dieffenbachii* は温帯種に分類され大規模な回遊を行う。一方、*A. marmorata* と *A. celebesensis* は熱帯域に生息し、*A. marmorata* の回遊距離は約1000 kmと中規模回遊であり、*A. celebesensis* では約80 kmと小規模回遊を行う。生息域や回遊スケールが異なるにも関わらず日周鉛直移動は *A. marmorata* を除く全ての種で見られた。これはウナギ属魚類が熱帯種の小規模回遊から温帯種の大規模回遊に進化する過程で、日周鉛直移動が保存されて来たことを示しており、ウナギにおける日周鉛直移動が現在も適応的な行動であることが示唆される。ウナギ属魚類に最も近縁な魚類はノコバウナギ属魚類やシギウナギ属魚類など外洋中深層性のウナギ目魚類である(Inoue et al. 2010)。こうした中深層性ウナギ目魚類は日周鉛直移動を行わない(Böhlke 1989)。したがって、海洋での産卵回遊で見られる日周鉛直移動はウナギ属魚類に特

有の行動であると考えられる。

ウナギ属魚類の日周鉛直移動を行う理由として、第4章で捕食者からの逃避と成熟のための温度調節を挙げた。一般に、多くの中深層性の生物は日周鉛直移動を行う (Stich and Lampert 1981, Levy 1987, Wurtsbaugh and Neverman 1988)。これは昼間の捕食者からの逃避と夜間の摂餌のための行動であると説明されている (Iwasa 1982)。しかし、ウナギ属魚類は産卵回遊期間中に摂餌を行わないと考えられている (Chow et al. 2010)。したがって、ウナギ属魚類の日周鉛直移動は成熟の温度調整に関連している可能性がある点で特異である。

ウナギ属魚類の降海回遊時の成熟度と成育場から産卵場までの回遊距離との間には負の相関関係があることが指摘されている (Todd 1981, Yokouchi et al. 2009)。また近年、回遊距離が 100 km 以下とごく短い *A. celebesensis* の成熟度 (GSI) が 6.9 ± 1.8 であることが報告された (萩原 2012)。しかし一方で、これは回遊距離が 1500~3000 km であると推定されている *A. dieffenbachii* とほぼ同様の成熟度である (Fig. 6-2)。したがって、ウナギ属魚類の回遊開始時の成熟度には、単純な回遊距離以外の要因も関連していると考えられる。卵発達に影響する要因として、水温 (Boetius and Boetius 1980)、圧力 (Dufour and Fontaine 1985, Sebert et al. 2009)、遊泳運動 (Palstra et al. 2007, Palstra et al. 2009) が知られている。このうち、回遊中に経験する水温は最も大きな影響を及ぼすものと推測される (Table 6-1)。つまりウナギ属魚類の回遊開始時の成熟度に対して、産卵回遊中の経験水温はその後の成熟の進行に大きく関連しているものと推察される。すなわち、*A. celebesensis* では産卵場までの回遊距離が短いため、回遊開始時の GSI が高く、さらに高い経験水温により成熟を進める。一方、ヨーロッパウナギはウナギ属魚類の中で最も産卵回遊距離が長いので、産卵回遊開始時の GSI を低くし、回遊中の低い経験水温により産卵場に到達するまでゆっくりと成熟する。ニホンウナギと *A. dieffenbachii* は産卵回遊距離がどちらも 2500 km 程度であるが、GSI はニホンウナギが約 2 付近であるのに対し、*A. dieffenbachii* は 7 である。また組織学的観察からも、回遊開始時のニホンウナギは第一次卵黄球期の卵巣であるのに対して (Sudo et al. 2011)、*A. dieffenbachii* はすでに第二次卵黄球期まで成熟が進行していることが知られている (Todd 1981)。ニホンウナギは成熟に最適な 20 °C 以上の水温 (Sato et al. 2006) を経験しているが、*A. dieffenbachii* が回遊中に経験する水温は 17°C 以下であり、産卵場までの成熟はより緩やかに進行するものと考えられる。ウナギ属魚類は世界各地へ生息域を広げる過程でさまざまな水温の場所へと進出していった。この過程で、それぞれの産卵場に適切な成熟状態で到達できるように降海時の成熟度と回遊中の経験水温や回遊深度を適応させてきたと考えられる。

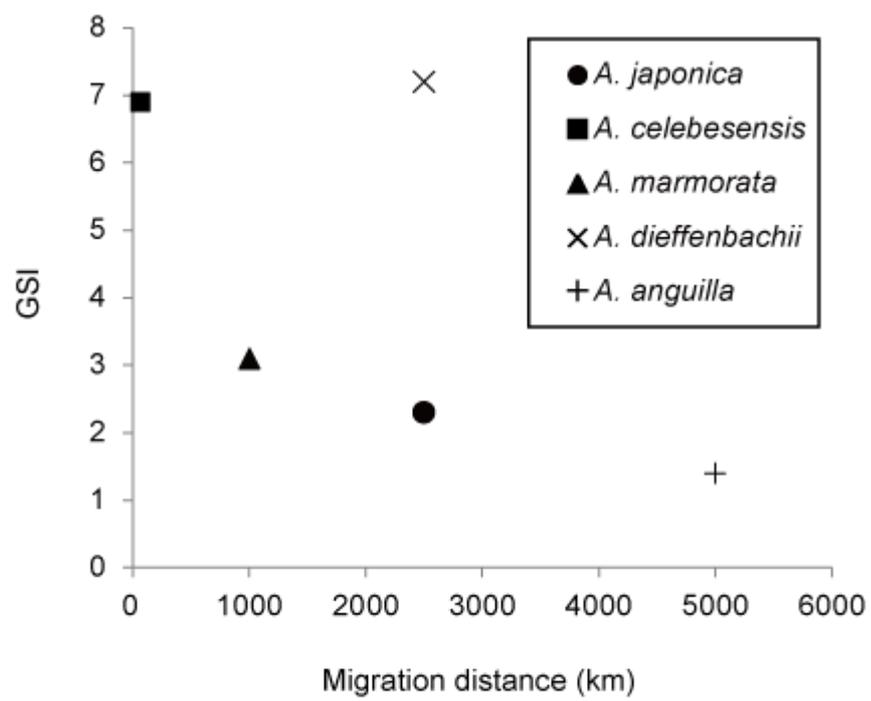


Fig. 6-2 Relationship migration distance and GSI for temperate eels

Table 6-1 Approximate distances of migration and GSI and experiencing temperature during diel vertical migration during oceanic migration and estimation of swimming speed

Species	Migration distance (km)	GSI (Average)	Temperature (°C)
<i>A. japonica</i>	2500 (Tsukamoto et al. 2011)	2.3 (Okamura et al. 2007)	4.0-22.0 (This study)
<i>A. celebesensis</i>	80 (Aoyama et al. 2003)	6.9 (萩原 2012)	8.5-28.0 (This study)
<i>A. marmorata</i>	1000 (Kuroki et al. 2006)	3.1 (萩原 2012))	-
<i>A. dieffenbachii</i>	2500 (Jellyman and Tsukamoto 2010)	7.2 (Lokman et al. 1998)	5.0-17.0 (Jellyman and Tsukamoto 2010)
<i>A. anguilla</i>	5000 (Tesch 2003)	1.4 (Ginneken et al. 2007)	7.1-12.0 (Aarestrup et al. 2009)

第3節 水産学的意義

ニホンウナギは我が国において年間10万トン以上も消費される水産重要魚種である。しかし、天然水域におけるウナギの漁獲は消費量の1%にすぎず、消費されるほとんどのウナギは天然シラスウナギを種苗とした養殖魚に依存している。しかし、1969年をピークにシラスウナギの資源量は減少の一途を辿っている(Tatsukawa 2003, Dekker 2003)。特に2009～2011年にかけては記録的な不漁が続いており絶滅危惧種に登録される可能性も指摘され初めてきた。こうした天然のシラスウナギの不足を補うために、人工種苗生産技術の開発に多大な労力が費やされた。人為催熟によるウナギ属魚類の人工種苗生産は1960年代から始まり、1974年には世界で初めてウナギ属魚類の人工孵化がニホンウナギにおいて実現し、孵化後5日目までの発生が観察された(Yamamoto and Yamauchi 1974)。それから約30年の時を経て、ついにシラスウナギの生産が成功した(Tanaka et al. 2003)。さらに、近年、人工孵化により得られたシラスウナギを成熟させ第2世代の作出にも成功している。以上のように、ニホンウナギの種苗生産技術の進展は目覚ましい。しかし、卵からシラスウナギまでの生残率は著しく低く、現時点では天然資源の不足を補うには至っていない。この原因の一つとして人為催熟により得られる卵の卵質の問題が挙げられている。現在、人為催熟には主にサケやコイの脳下垂体抽出物を用いられており、これが卵質の低下の原因の一つであると考えられている。したがって、環境操作による脱ホルモン自然催熟技術を確立する必要がある。これにはウナギが天然環境下でどのように成熟していくのかを知る必要がある。ニホンウナギは産卵回遊を開始した時点では、生殖腺が第一次卵黄球期であり、成熟の初期段階であり、これ以降の成熟は産卵回遊中に進行する。本研究により、産卵回遊中に経験する環境の一端が明らかになった。すなわちニホンウナギは、昼間は水温4–10℃(平均6.7±2.5℃)、水深400–1000m(平均611.5±135.1m)の層に滞在し、夜間になると浮上して、水温8–22℃(平均15.1±3.5℃)、水深0–500m(平均263.3±99.2m)の層を回遊すると考えられた。また、昼間は概ね有光層以下の水深600m付近にいるために、終日暗い環境で過ごすことが明らかになった。以上のことを踏まえて、水温・日長・水圧などの環境操作のみで成熟をさせることにより、得られる卵の質を向上させることができ、本研究の結果は人工種苗生産技術の開発研究に貢献できるものと思われる。

第4節 今後の課題

本研究では、ニホンウナギの外洋域へと出発する行動を観察することはできなかった。今後、沿岸域における追跡調査において、超音波発信器によって水平方向の移動を観察し、

さらにデータロガーを使用することで、鉛直方向の移動に加え加速度を詳細に観察することでウナギの尾鰭の動きや前後の動きを知ることができる。これらのことからウナギの遊泳行動の変化、潮汐の利用、行動と月齢の関係について明らかにしたい。また、どのような環境刺激が引き金となって沿岸域における銀ウナギの産卵回遊行動が始まるのか知るために、設置型の受信機とウナギに装着する大量の発信器によって産卵回遊行動開始前後の行動を明らかにする必要があると考える。

本研究で追跡出来た期間は最長で 69 日だった。マリアナ沖で採集されたウナギのレプトセファルスの耳石日周輪解析から、産卵は初夏を中心に起こることが推定されている (Tsukamoto et al. 1998)。銀ウナギが初冬から冬にかけて下ることを考えると、産卵回遊はおよそ 6 ヶ月間に亘る。したがって、今回確認出来た産卵回遊行動は本種の産卵回遊期間のほんの一部である。本研究で得られたデータは衛星経由で得たデータであるため、データ量に制限があった。今後、産卵回遊行動の全貌を解明するためには、より長期かつ詳細な追跡を行う必要がある。今後は、基盤の小型化や省電力化などデータロガーの改良、ポップアップタグの直接的な回収や、よりダメージの少ない装着方法の改良など調査方法の改善を行うことで、産卵場に至るまでの産卵回遊行動を長期間に亘って明らかにしていきたい。

謝辞

本研究を進めるにあたり、本研究の機会と終始温かいご指導を戴いた東京大学大気海洋研究所の塚本勝巳教授に深く感謝申し上げます。東京大学農学生命科学研究科附属水産実験所の鈴木讓教授、東京大学大気海洋研究所新領域創成科学研究科の木村伸吾教授、北海道大学北方生物圏フィールド科学センターの上田宏教授、東京大学農学生命科学研究科の山川卓准教授には論文審査に際して多くの貴重なご指摘と暖かいご指導を賜った。ここに厚く御礼申し上げます。東京大学大気海洋研究所の青山潤特任准教授、北川貴士准教授、渡邊俊博士、川上達也博士、須藤竜介博士ならびに国土技術政策総合研究所の渡辺国広博士には、研究の各方面において貴重なご助言とご支援を戴いた。心よりお礼申し上げます。

オランダライデン大学の Guido E. E. J. M. van den Thillart 博士、Erik Burgerhout 氏、Sebastiaan A. Brittijn 氏にはスタミナトンネルの実験に関して貴重なご指摘を戴いた。ここに深くお礼申し上げます。

いらご研究所の吉岡孝正部長、山田祥朗博士、岡村明浩博士、堀江則行博士、三河直美博士にはタグ装着試験の実施及び嗅覚実験の実施においてご助言とご支援を賜った。東海大学海洋生物学科の庄司隆行教授をはじめ、庄司研究室の学生各位には、嗅覚実験の実施においてご助言とご協力を賜った。また、東京大学農学生命科学研究科附属水産実験所の職員、学生諸氏には温かいご助力を賜った。ここに厚くお礼申し上げます。

国立極地研究所の内藤靖彦名誉教授、武蔵工業大学の京相雅樹講師には、ポップアップタグの追跡実験に関してご指導と貴重なご指摘を戴いた。熊本県の原田博之氏には、鹿児島県甑島沖での銀ウナギの調達、ポップアップタグの追跡研究に関して多大なご協力とご助力を賜った。ここに深くお礼申し上げます。

東京大学大気海洋研究所の萩原聖士博士（現 北海道大学）には、インドネシアでのサンプリングに際しひとかたならぬご協力を頂いた。ポソ県テンテナ町のウナギ漁師の Koan 氏と Tomi 氏は、ウナギが採集されると直ちに連絡して下さり、優先的にウナギを供与して頂いた。同町の Antun Lawani 氏、Gunawan Mohubu 氏には採集調査の全般に亘って御支援して頂いた。Dris Ruslam Lumentut 氏をはじめとするフィクトリーホテルのご家族の方々は、ウナギの情報収集に協力して下さり、滞在期間をとおして本当の家族の一員のように温かく接して下さった。ここに厚くお礼申し上げます。

東京大学大気海洋研究所の大矢真知子技術職員には公私にわたり、温かいご支援を戴いた。同所の Michael J. Miller 博士、横内一樹博士（現 長崎大学）には度々有益な

御助言を頂いた。同所の安孝珍博士，中村政裕氏には論文作成に際し多大なる御協力をいただいた。ここに御礼申し上げます。北里大学の吉永龍起講師，東京大学大気海洋研究所の井上潤博士，篠田章博士(現 東京医科大学)，畑瀬英男博士，黒木真理博士 (現 東京大学総合研究博物館)，飯田碧博士 (現 琉球大学)，福田野歩人博士 (現内モンゴル大学)，海部健三博士 (現 東京大学農学生命科学研究科)，錢本慧博士(現 長崎大学)，山根広大博士，天野洋典氏，澤田悦子氏，鈴木享子氏，岡澤洋明氏 (現 マルハニチロ水産)，田村百奈美氏 (現 日産自動車) には研究生活において暖かい激励をいただいた。ここに深く感謝の意を表する。

最後に，終始温かく見守ってくれた家族に心より感謝申し上げます。

引用文献

- Aarestrup, K., Okland, F., Hansen, M. M., Righton, D., Gargan, P., Castonguay, M., Bernatchez, L., Howey, P., Sparholt, H., Pedersen, M. I., McKinley, R. S. (2009) Oceanic Spawning Migration of the European Eel (*Anguilla anguilla*). *Science* 325:1660-1660
- Aoyama, J., Hissmann, K., Yoshinaga, T., Sasai, S., Uto, T. & Ueda, H. (1999). Swimming depth of migrating silver eels *Anguilla japonica* released at seamounts of the West Mariana Ridge, their estimated spawning sites. *Marine Ecology-Progress Series* 186, 265-269.
- Aoyama, J., Nishida, M., Tsukamoto, K. (2001) Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eel, genus *Anguilla*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20:450-459
- Aoyama, J., Sasai, S., Miller, M. J., Shinoda, A., Nakamura, A., Kawazu, K., Tsukamoto, K. (2002) A preliminary study of the movements of yellow and silver eels, *Anguilla japonica*, in the estuary of the Fukui River, Japan, as revealed by acoustic tracking. *Hydrobiologia* 470:31-36
- Aoyama, J. and Miller, M. J. (2003). The silver eel. In *Eel Biology* Ed by Aida, K., Tsukamoto, K. & Yamauchi, K., Springer, Tokyo, pp. 107–117.
- Aoyama, J., Wouthuyzen S, Miller, M. J., Inagaki, T, Tsukamoto, K. (2003) Short-distance spawning migration of tropical freshwater eels. *Biological Bulletin* 204:104-108
- Applegate, V. C. (1950). Natural history of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) in Michigan. (Special Scientific Report: Fisheries) U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.
- Aroua, S., Schmitz, M, Baloche, S., Vidal, B., Rousseau, K., Dufour, S. (2005) Endocrine evidence that silvering, a secondary metamorphosis in the eel, is a pubertal rather than a metamorphic event. *Neuroendocrinology* 82
- Barbin, G. P., Parker, S. J., McCleave, J. D. (1998) Olfactory clues play a critical role in the estuarine migration of silver-phase American eels. *Environmental Biology of Fishes* 53:283-291
- Beguer-Pon, M., Benchetrit, J., Castonguay, M., Aarestrup, K., Campana, S. E., Stokesbury, M. J. W., Dodson, J. J. (2012) Shark Predation on Migrating Adult American Eels (*Anguilla rostrata*) in the Gulf of St. Lawrence. *Plos One* 7:e46830
- Boëtius, I. and Boëtius, J. (1980) Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. *Dana* 1:1–28

- Block, B. A., Dewar, H., Williams, T., Prince, E. D., Farwell, C., Fudge, D. (1998) Archival tagging of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*). *Marine Technology Society Journal* 32:37-46
- Block, B. A., Teo, S. L. H., Walli, A., Boustany, A., Stokesbury, M. J. W., Farwell, C. J., Weng, K. C., Dewar, H. & Williams, T. D. (2005) Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature* 434:1121-1127.
- Böhlke, E.B. (Ed.) 1989. Fishes of the western North Atlantic. Part 9. Vol. 1. Orders Anguilliformes and Saccopharyngiformes (pp 1-655). Vol. 2. Leptocephali (pp 657-1055). Sears Foundation for Marine Research, Memoir (Yale University), New Haven
- Brett, J. R. (1964) The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21:1183-1226
- Buckley, T. W., Miller, B. S. (1994) Feeding habits of yellowfin tuna associated with fish aggregation devices in American Samoa. *Bulletin of Marine Science* 55:445–459
- Burgerhout, E., Manabe, R., Brittiijn, S. A., Aoyama, J., Tsukamoto, K., van den Thillart, G. (2011) Dramatic effect of pop-up satellite tags on eel swimming. *Naturwissenschaften* 98:631-634
- Carey, F. G., Kanwisher, J. W., Stevens, E. D. (1984) Bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) warm their viscera during digestion. *Journal of Experimental Biology* 109: 1–20
- Chow, S., Kurogi, H., Katayama, S., Ambe, D., Okazaki, M., Watanabe, T., Ichikawa, T., M, Kodama., 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. *Marine Ecology Progress Series* 402: 233–238
- Chow, S., Kurogi, H., Mochioka, N., Kaji, S., Okazaki, M., Tsukamoto, K. (2009) Discovery of mature freshwater eels in the open ocean. *Fisheries Science* 75:257-259
- Corkum, L. D., Meunier, B., Moscicki, M., Zielinski, B. S., Scott, A. P. (2008) Behavioural responses of female round gobies (*Neogobius melanostomus*) to putative steroidal pheromones. *Behaviour* 145:1347-1365

- DeBose, J. L. and Nevitt, G. A. (2008) The use of odors at different spatial scales: Comparing birds with fish. *Journal of Chemical Ecology* 34:867-881
- Dekker, W. (2003). Status of the European eel stock and fisheries. in “Eel Biology” Eds. by Aida, K., Tsukamoto, K., and Yamauchi, K., Springer, Tokyo, Japan, pp. 237-254.
- Diebel, C. E., Proksch, R., Green, C. R., Neilson, P., Walker, M. M. (2000) Magnetite defines a vertebrate magnetoreceptor. *Nature* 406:299-302
- Dou, S. Z., Yamada, Y., Okamura, A., Shinoda, A., Tanaka, S., Tsukamoto, K. (2008) Temperature influence on the spawning performance of artificially-matured Japanese eel, *Anguilla japonica*, in captivity. *Environmental Biology of Fishes* 82:151-164
- Dufour, S., Fontaine, Y. A. (1985) La migration de reproduction de l’anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.): un role probable de la pression hydrostatique dans la stimulation de la fonction gonadotrope. *Bull Soc Zool Fr* 110:291-299
- Gagliardo, A., Odetti, F., Ioale, P. (2001) Relevance of visual cues for orientation at familiar sites by homing pigeons: an experiment in a circular arena. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 268:2065-2070
- Goldman, K. J. (1997). Regulation of body temperature in the white shark, *Carcharodon carcharias*. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 167:423-429.
- 萩原聖士. (2012). 熱帯ウナギの航海回遊と産卵に関する生理生態学的研究. 東京大学博士論文.
- Han, Y. S., Liao, I. C., Huang, Y. S., Tzeng, W. N., Yu, J. Y. L. (2003a) Profiles of PGH-alpha, GTH I- α , and GTH II- α mRNA transcript levels at different ovarian stages in the wild female Japanese eel *Anguilla japonica*. *General and Comparative Endocrinology* 133:8-16
- Han, Y. S., Liao, I. C., Tzeng, W. N., Huang, Y. S., Yu, J. Y. L. (2003b) Serum estradiol-17 beta and testosterone levels during silvering in wild Japanese eel *Anguilla japonica*. *Comparative Biochemistry and Physiology B Biochemistry & Molecular Biology* 136:913-920
- Hasler, A. D., Horrall, R.M., Wisby, W. J., Braemer, W. (1958) Sun-orientation and homing in fishes. *Limnology and Oceanography* 3:353-361
- Hazekamp, A. A. H., Mayer, R., Osinga, N. (2010) Flow simulation along a seal: the impact of an external device. *European Journal of Wildlife Research* 56:131-140

- Holland, K., Brill, R., Chang, R. (1990b) Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices. *Fishery Bulletin* 88:493–507
- Holmberg, B. and Saunders, R. L. (1979). The effects of pentachlorophenol on swimming performance and oxygen consumption in the American eel (*Anguilla rostrata*). *Rapports et procès-verbaux des réunions / Conseil permanent international pour l'exploration de la mer* 174, 144–149.
- 堀江則行, 宇藤朋子, 三河直美, 山田祥朗, 岡村明浩, 田中 悟, 塚本勝巳 (2008). ウナギの人工種苗生産における採卵法が卵質に及ぼす影響 (搾出媒精法と自発産卵法の比較). *日本水産学会誌*, **74**, 26-35
- Huertas, M., Scott, A. P., Hubbard, P. C., Canario, A. V .M , Cerda, J. (2006) Sexually mature European eels (*Anguilla anguilla* L.) stimulate gonadal development of neighbouring males: Possible involvement of chemical communication. *General and Comparative Endocrinology*
- Iwasa, Y. (1982). Vertical Migration of Zooplankton: A Game Between Predator and Prey. *The American naturalist* 120: 171147:304-313
- Inoue, J. G., Miya, M., Miller, MJ., Sado, T., Hanel, R., Hatooka, K., Aoyama, J., Minegishi, Y., Nishida, M., Tsukamoto, K. (2010) Deep-ocean origin of the freshwater eels. *Biology letters* 6:363-366
- Jellyman, D. J. (1991) Factors affecting the activity of two species of eel (*Anguilla* spp.) in a small New Zealand lake. *Journal of Fish Biology* 39:7–14
- Jellyman, D. J. (1997) Variability in growth rates of freshwater eels (*Anguilla* spp.) in New Zealand. *Ecology of Freshwater Fish* 6: 108-115
- Jellyman, D. J. (1991) Factors affecting the activity of two species of eel (*Anguilla* spp.) in a small New Zealand lake. *Journal of Fish Biology* 39:7–14
- Jellyman, D. and Tsukamoto, K. (2002) First use of archival transmitters to track migrating freshwater eels *Anguilla dieffenbachii* at sea. *Marine Ecology Progress Series* 233:207-215
- Jellyman, D. and Tsukamoto, K. (2005) Swimming depths of offshore migrating longfin eels *Anguilla dieffenbachii*. *Marine Ecology Progress Series* 286:261-267
- Jellyman, D. and Tsukamoto, K. (2010) Vertical migrations may control maturation in migrating female *Anguilla dieffenbachii*. *Marine Ecology Progress Series* 404:241-247
- Johnsen, P. B. (1982). Establishing the physiological and behavioral determinants of chemosensory orientation. In *Mechanisms of Migration* in Ed by. McCleave, J. D, Arnold, G. P., Dodson, J. J. and Neill, W. H., *Fishes Plenum*, New York, pp.

379–386

- Kaifu, K., Miyazaki, S., Aoyama, J., Kimura, S., Tsukamoto, K. (2012). Diet of Japanese eels *Anguilla japonica* in the Kojima Bay-Asahi River system, Japan. *Environmental Biology of Fishes in press*
- 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. *Marine Biology* 119:185-190
- 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. *Fisheries Oceanography* 10:51-60
- Kimura, S. and 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 Research Part II* 53:315-325
- Kitagawa, T., Nakata, H., Kimura, S. and Tsuji, S. (2001) Thermoconservation mechanisms inferred from peritoneal cavity temperature in free-swimming Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. *Marine Ecology Progress Series* 220:253-263.
- Kitagawa, T., Kimura, S., Nakata, H., Yamada, H. (2004) Diving behavior of immature, feeding Pacific bluefin tuna (*Thunnus thynnus orientalis*) in relation to season and area: the East China Sea and the Kuroshio-Oyashio transition region. *Fisheries Oceanography* 13:161-180
- Kuroki, M., Aoyama, J., Miller M. J., Wouthuyzen, S., Arai, T., Tsukamoto, K. (2006) Contrasting patterns of growth and migration of tropical anguillid leptocephali in the western Pacific and Indonesian Seas. *Marine Ecology Progress Series* 309:233-246
- Lee, C.G., Farrell, A.P., Lotto, A., MacNutt, M. J., Hinch, S. G., Healey, M. C. (2003) The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks. *Journal of Experimental Biology* 206:3239-3251
- Levy, D. A. 1987. Review of the ecological significance of diel vertical migrations by juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Pages 44–52 in H. D. Smith, L. Margolis, and C. C. Wood, editors. *Sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) population biology and future management*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 96
- Li W. M., Scott A.P., Siefkes, M. J., Yan, H. G., Liu, Q., Yun, S. S., Gage, D. A. (2002) Bite acid secreted by male sea lamprey that acts as a sex pheromone. *Science*

296:138-141

- Lokman, P. M., Vermeulen, G. J., Lambert, J. G. D., Young, G. (1998) Gonad histology and plasma steroid profiles in wild New Zealand freshwater eels (*Anguilla dieffenbachii* and *A. australis*) before and at the onset of the natural spawning migration. I. Females. *Fish Physiology and Biochemistry* 19:325-338
- Manabe, R., Aoyama, J., Watanabe K, Kawai M, Miller MJ, Tsukamoto K (2011) First observations of the oceanic migration of Japanese eel, from pop-up archival transmitting tags. *Marine Ecology Progress Series* 437:229-240
- 松井 魁. (1972). 鰻学 (生物学的研究篇). 恒星社厚生閣. 東京.
- McCleave, JD, Kleckner, RC (1985) Spatial and temporal distribution of American eel larvae in relation to north-atlantic ocean current systems. *DANA-A Journal of fisheries and marine research* 4:67-92
- McCleave, J. D. (1987). Migration of *Anguilla* in the ocean: Signposts for adults! Signposts for leptocephali? In *Signposts-in-the-Sea. Proceedings of a Multidisciplinary Workshop on Marine Animal Orientation and Migration* (Hernkind, W. F. & Thistle, A. B., eds), pp. 102–117. Tallahassee, FL: Florida State University.
- McCleave, J. D. and Arnold, G. P. (1999) Movements of yellow- and silver-phase European eels (*Anguilla anguilla* L.) tracked in the western North Sea. *Ices Journal of Marine Science* 56:510-536
- Metcalfe, J. D., Arnold, G. P., McDowall, R. A. (2002) Migration. In: Hart PJB, Reynolds JD (eds) *Handbook of fish biology and fisheries, Vol I*. Blackwell Scientific, Oxford, pp. 175–199
- Metcalfe, J. D., Hunter, E. & Buckley, A. A. (2006). The migratory behaviour of North Sea plaice: Currents, clocks and clues. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 39:25-36
- Minegishi, Y., Aoyama, J., Inoue, J. G., Miya, M., Nishida, M., Tsukamoto, K. (2005) Molecular phylogeny and evolution of the freshwater eels genus *Anguilla* based on the whole mitochondrial genome sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:134-146
- Miyazaki, S., Kim, H. Y., Zenimoto, K., Kitagawa, T., Miller, M. J., 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. *Marine Biology* 158:2555-2564
- Mukuda, T. and Ando, M. (2003) Medullary motor neurones associated with drinking behaviour of Japanese eels. *Journal of Fish Biology* 62:1-12

- Nakaya, K. (1994) Distribution of white shark in Japanese waters. *Fisheries Science* 60: 515–518
- Niahi, T; Kawamura, G; Matsumoto, K (2004) Magnetic sense in the Japanese eel, *Anguilla japonica*, as determined by conditioning and electrocardiography. *Journal of experimental biology* 207:2965-2970
- Okamura, A., Yamada, Y., Horie, N., Utoh, T., Mikawa, N., Tanaka, S., Tsukamoto, K. (2007a) Effects of water temperature on early development of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fisheries Science* 73:1241-1248
- Okamura, A., Yamada, Y., Mikawa, N., Horie, N., Utoh, T., Kaneko, T., Tanaka, S., Tsukamoto, K. (2009) Growth and survival of eel leptocephali (*Anguilla japonica*) in low-salinity water. *Aquaculture* 296:367-372
- Okamura, A., Yamada, Y., Yokouchi, K., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, T., Tanaka, S., Tsukamoto, K. (2007b) A silvering index for the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Environmental Biology of Fishes* 80:77-89
- Okamura, A., Yamada, Y., Tanaka, S., Horie, N., Utoh, T., Mikawa, N., Akazawa, A., Oka, H. P. (2002) Atmospheric depression as the final trigger for the seaward migration of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Marine Ecology Progress Series* 234:281-288
- Otake, T., Inagaki, T., Hasumoto, H., Mochioka, N., Tsukamoto, K. (1998) Diel vertical distribution of *Anguilla japonica* leptocephali. *Ichthyological Research* 45:208-211
- Palstra, A., Curiel, D., Fekkes, M., de Bakker, M., Szekely, C., van Ginneken, V., van den Thillart, G. (2007) Swimming stimulates oocyte development in European eel. *Aquaculture* 270:321–332
- Palstra, A., van Ginneken, V., van den Thillart, G. (2008) Cost of transport and optimal swimming speed in farmed and wild European silver eels (*Anguilla anguilla*). *Comparative Biochemistry and Physiology A Molecular & Integrative Physiology* 151:37-44
- Palstra, A., van Ginneken, V., van de Thillart, G. (2009) Effects of swimming on silvering and maturation of the European eel, *Anguilla anguilla* L. In: van den Thillart G, Dufour S, Rankin JC (eds) Spawning migration of the European eel. *Fish and Fisheries Series*, Vol 30. Springer, Dordrecht, p 229–251
- Palstra, A. P. and van den Thillart, G. (2010) Swimming physiology of European silver eels (*Anguilla anguilla* L.): energetic costs and effects on sexual maturation and reproduction. *Fish Physiology and Biochemistry* 36
- Pankhurst, N. W. and Lythgoe, J. N. (1982) Structure and color of the integument of the

- European eel *Anguilla anguilla* (L). *Journal of Fish Biology* 21:279-296
- Pankhurst, N. W. and Lythgoe, J. N. (1983) Changes in vision and olfaction during sexual maturation and in the European eel *Anguilla anguilla* (L). *Journal of Fish Biology* 23:229-240
- Parker, S. J. and McCleave, J. D. (1997) Selective tidal stream transport by American eels during homing movements and estuarine migration. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77:871-889
- Quinn, T. P. (1980) Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon fry. *Journal of Comparative Physiology* 137:243-248
- Quinn, T. P., Brannon, E. L. (1982) The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts. *Journal of Comparative Physiology* 147:547-552
- Quintella, B. R., Mateus, C. S., Costa, J. L., Domingos, I., Almeida, P. R. (2010) Critical swimming speed of yellow- and silver-phase European eel (*Anguilla anguilla*, L.). *Journal of Applied Ichthyology* 26:432-435
- Saraux, C., Robinson-Laverick, S. M., Le Maho, Y., Ropert-Coudert, Y., Chiaradia, A. (2011) Plasticity in foraging strategies of inshore birds: how Little Penguins maintain body reserves while feeding offspring. *Ecology* 92:1909-1916
- Sasai, S., Aoyama, J., Watanabe, S., Kaneko, T., Miller, M. J., Tsukamoto, K. (2001) Occurrence of migrating silver eels *Anguilla japonica* in the East China Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 212:305-310
- Sasai, S., Kaneko, T., Hasegawa, S., Tsukamoto, K. (1998) Morphological alteration in two types of gill chloride cells in Japanese eels (*Anguilla japonica*) during catadromous migration. *Canadian Journal of Zoology*. 76:1480-1487
- Sato, N., Kawazoe, I., Suzuki, Y., Aida, K. (2006) Effects of temperature on vitellogenesis in Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fisheries Science* 72:961-966
- Scott, M. D. and Cattanch, K. L. (1998) Diel patterns in aggregations of pelagic dolphins and tunas in the eastern Pacific. *Marine Mammal Science*. 14:401-428
- Schmidt, J. (1923). Breeding places and migration of the eel. *Nature* 111, 51-54.
- Sébert, P. S., Vettier, A., Amerand, A., Moisan, C. (2009) High pressure resistance and adaptation of European eels. In: van den Thillart G, Dufour S, Rankin JC (eds) Spawning migration of the European eel. *Fish and Fisheries Series*, Vol 30. Springer, Dordrecht, p 99-127
- Shinoda, A., Aoyama, J., Miller, M. J., 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, T. W., Tsukamoto, K. (2011) Evaluation of the larval distribution and migration of the Japanese eel in the western North Pacific. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21:591-611
- Steinhausen, M. F., Andersen, N. G., Steffensen, J. F. (2006) The effect of external dummy transmitters on oxygen consumption and performance of swimming Atlantic cod. *Journal of Fish Biology*. 69:951-956
- Stich, H. B., and W. Lampert. (1981) Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*. 293:396–398.
- 須藤竜介. (2011). ニホンウナギの産卵回遊の開始機構に関する生理生態学的研究. 東京大学博士論文.
- Sudo, R., Tosaka, R., Ijiri, S., Adachi, S., Aoyama, J., Tsukamoto, K. (2012) 11-ketotestosterone Synchronously Induces Oocyte Development and Silvering-related Changes in the Japanese Eel, *Anguilla japonica*. *Zoological Science* 29:254-259
- Sudo, R., Tosaka, R., Ijiri, S., Adachi, S., Suetake, H., Suzuki, Y., Horie, N., Tanaka, S., Aoyama, J., Tsukamoto, K. (2011) Effect of temperature decrease on oocyte development, sex steroids, and gonadotropin beta-subunit mRNA expression levels in female Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fisheries Science* 77:575-582
- Tanaka, H., Kagawa, H., Ohta, H., Unuma, T., Nomura, K. (2003) The first production of glass eel in captivity: fish reproductive physiology facilitates great progress in aquaculture. *Fish Physiology and Biochemistry* 28:493-497
- Tatsukawa, K. (2003). Eel resources in East Asia. in “Eel Biology” (ed. by Aida K., Tsukamoto K., and Yamauchi K.), Springer-Verlag, Tokyo, Japan, pp. 293-298.
- Tesch, F. W. (1978) Telemetric observations on the spawning migration of the eel (*Anguilla anguilla*) west of the European continental shelf. *Environmental Biology of Fishes* 3:203–209.
- Tesch, F. W. (1989) Changes in swimming depth and direction of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) from the continental shelf to the deep sea. *Aquatic Living Resources* 2:9–20
- Tesch, F. W. (2003) The eel. Blackwell Science, Oxford
- Tesch, F. W. and Rohlf, N. (2003) Migration from continental waters to the spawning grounds. Pages 223-234 in: Aida, K., K. Tsukamoto, and K. Yamauchi, eds. *Eel Biology*. Springer, Tokyo.
- Todd, P. R. (1981) Morphometric changes, gonad histology and fecundity estimates in migrating New-zealand fresh water eels (*Anguilla* spp). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 15:155-170

- Tsukamoto, K. (1992). Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature* 356, 789-791.
- 塚本勝巳, 後藤晃, 前川晃司. (1994) 川と海を回遊する淡水魚, 東海大学出版会, 東京, p 42-58
- Tsukamoto, K., Lee, T. W., Mochioka, N., (1998) Synchronized spawning of *Anguilla japonica* inferred from daily otolith increments in leptocephali. *Ichthyological research* 45:187-193
- Tsukamoto, K., Otake, T., Mochioka, N., Lee, T. W., Fricke, H., Inagaki, T., Aoyama, J., Ishikawa, S., Kimura, S., Miller, M. J., Hasumoto, H., Oya, M. & Suzuki, Y. (2003). Seamounts, new moon and eel spawning: The search for the spawning site of the Japanese eel. *Environmental Biology of Fishes* 66, 221-229.
- Tsukamoto, K. (2006). Spawning of eels near a seamount. *Nature* 439, 929-929
- Tsukamoto, K. (2009) Oceanic migration and spawning of anguillid eels. *Journal of fish biology*. 74:1833-1852.
- Tsukamoto, K., Chow, S., Otake, T., Kurogi, H., Mochioka, N., Miller, M. J., 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. *Nature Communications* 2:179
- 都築和美. (1997) ニホンウナギの網膜における光需要細胞の分化. 平成8年度名古屋大学農学部卒業論文, pp.19
- 都築和美, 大村百合, 植松一真, 塚本勝巳. (1997) ウナギの網膜における光需要細胞の分化. 平成9年度日本水産学会春季大会講演要旨集, p.93
- Ueda, H. (2004) Salmon homing migration as an instance of the background and present status of research. *Zoological Science* 21:1256
- Ueda, H. (2012) Physiological mechanisms of imprinting and homing migration in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. *Journal of Fish Biology* 81:543-558
- van den Thillart, G., van Ginneken, V., Korner, F., Heijmans, R., van der Linden, R., Gluvers, A. (2004) Endurance swimming of European eel. *Journal of Fish Biology* 65:312-318
- van Ginneken, V., Maes, G. E. (2005) The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its lifecycle, evolution and reproduction: a literature review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 367-398
- van Ginneken, V., Durif, C., Balm, S. P., Boot, R., Verstegen, M. W. A., Antonissen, E., van den Thillart, G. (2007) Silvering of European eel (*Anguilla anguilla* L.): seasonal changes of morphological and metabolic parameters. *Animal Biology*

57:63-77

- van Ginneken, V., van den Thillart, G. (2000) Physiology - Eel fat stores are enough to reach the Sargasso. *Nature* 403:156-157
- Wagner, G. N., Kuchel, L. J., Lotto, A., Patterson, D. A., Shrimpton, J. M., Hinch, S. G., Farrell, A. P. (2006) Routine and active metabolic rates of migrating adult wild sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka Walbaum*) in seawater and freshwater. *Physiological and Biochemical Zoology* 79:100-108
- Wallraff, H. G. (2004) Avian olfactory navigation: its empirical foundation and conceptual state. *Animal Behaviour* 67:189-204
- Weng, K. C., O'Sullivan, J. B., Lowe, C. G., Winkler, C. E., Dewar, H., Block, B. A. (2007) Movements, behavior and habitat preferences of juvenile white sharks *Carcharodon carcharias* in the eastern Pacific. *Marine Ecology Progress Series* 338:211-224
- Westin, L. (1998) The spawning migration of European silver eel (*Anguilla anguilla L.*) with particular reference to stocked eel in the Baltic. *Fisheries Research* 38:257-270
- Wilson SG, Lutcavage ME, Brill RW, Genovese MP, Cooper AB, Everly AW (2005) Movements of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic Ocean recorded by pop-up satellite archival tags. *Marine Biology* 146:409-423
- Wurtsbaugh, W. A. and Neverman, D. (1988) Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature* 333:846-848
- Yamada, Y., Zhang, H., Okamura, A., Tanaka, S., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, T., Oka, H.P. (2001) Morphological and histological changes in the swim bladder during maturation of the Japanese eel. *Journal of Fish Biology* 58:804-814
- Yamamoto, K. and Yamauchi, K. (1974) Sexual-maturation of Japanese eel and production of eel larvae in aquarium. *Nature* 251:220-222
- Yambe, H., Shindo, M., Yamazaki, F. (1999) A releaser pheromone that attracts males in the urine of mature female masu salmon. *Journal of Fish Biology* 55:158-171
- Yokouchi, K., Aoyama, J., Tsukamoto, K. (2009) Why has the Japanese eel not declined to the levels of the European and American eels? A possible explanation from the movement and age structure of growth phase eels. *American Fisheries Society Symposium* 69:911-913
- 横瀬久芳. (2008). ウナギ資源の現状と保全 日本ウナギの産卵場に関する地学的アプローチ. 月刊海洋. 48:45-58

論文の内容の要旨

水圏生物科学専攻
平成 21 年度博士課程 進学
氏 名 眞鍋 諒太郎
指導教員名 塚本 勝巳

論文題目 ウナギの産卵回遊行動に関する生理生態学的研究

回遊とは繁殖と成長の場を結ぶ移動であり、魚類の生態を考える上で最重要の生活史イベントのひとつといえる。ニホンウナギの産卵場は西マリアナ海嶺の南端部にあることが明らかとなったが、成育場の東アジアからこの産卵場に至る産卵親魚の回遊行動については未だ謎に包まれている。本研究ではまず、スタミナトンネルを用いてニホンウナギの産卵回遊開始時の遊泳能力を実験的に測定した。また、行動実験から回遊と産卵集団形成における嗅覚の役割を検討した。さらに、電波発信機付ロガー(ポップアップタグ)を用いて、ニホンウナギの実際の回遊行動と経路の解明を試みた。最後に、これらの結果と熱帯ウナギについて得られた追跡結果を比較検討した。以上を総合し、ウナギの産卵回遊行動を包括的に理解することを目的とした。

1. 遊泳能力

ニホンウナギにおける産卵回遊開始前後の遊泳能力を明らかにするため、Blazka 型スタミナトンネルを用いて、ウナギの安静時と遊泳時の酸素消費量(それぞれ MO_{2rest} , MO_2 : mg/kg/h)を異なる銀化段階、水温、塩分において測定した。これより輸送コスト(COT: mg/kg/km)と最適遊泳速度(U_{opt} : BL/s)を求め、臨界遊泳速度(U_{crit} : BL/s)を記録した。利根川水系で採集した銀化インデックス Y1 と Y2 の黄ウナギ(それぞれ、5 個体、全長 53.4–58.9 cm と 12 個体、62.7–81.0

cm) および S1 の銀ウナギ(8 個体, 73.2–93.0 cm)を水温 18 °C と 25 °C の淡水および 18 °C の海水中で遊泳させたところ, すべてのグループで遊泳速度が上がると MO_2 が上昇する傾向がみられた. 黄ウナギの MO_{2rest} , U_{crit} , U_{opt} を 18 °C と 25 °C で比較して水温の影響をみたところ, Y2 の U_{crit} 以外いずれのグループでも有意差は認められなかった. COT は, Y1, Y2 とともに 18 °C より 25 °C で安静時に有意に高かったが, 遊泳時には差が認められなかった. このことから, 成長期の黄ウナギは, 少なくとも 18 °C と 25 °C の水温差では, 遊泳効率は水温による影響を受けないものと考えられた. 一方, 塩分の影響を見るため, 水温 18 °C の海水と淡水中で行った Y2 の遊泳実験では, 遊泳時の COT, U_{crit} , U_{opt} には差はなかったが, MO_{2rest} と安静時の COT は海水中で有意に高かった. これは海水中で浸透圧調節などの生理的適応に必要なエネルギーが上昇するためと推察された. 次に, S1 と Y2 の 18 °C 海水中で遊泳能力を比較したが, いずれの指標においても有意差は認められなかった. 以上より, 銀ウナギへの変態は形態と生理など様々な変化が生じることが知られているが, 少なくとも S1 までの変態過程においては, 運動生理学的な変化とそれに伴う遊泳効率の上昇は起きないことが明らかになった.

2. 産卵回遊行動における嗅覚の役割

産卵回遊における経路決定と繁殖個体群の形成に嗅覚が果たす役割を明らかにするため, 回遊中に経験すると想定される環境水に対するウナギの反応を行動実験により調べた. まず, 日本沿岸域から産卵場に向かうニホンウナギが黒潮に遭遇することを想定し, 2011 年 12 月に浜名湖の定置網で採集された銀ウナギ計 19 個体(S1 と S2, 全長 63.0–78.2 cm)を用いて, 沿岸水(静岡県三保で採水)と黒潮水(2009 年 12 月に遠州灘の水深 5 m で採水)に対する反応を比較した. 沿岸水で満たした Y 字水槽下流部に銀ウナギを収容し, 上流部の左右からそれぞれ沿岸水と黒潮水を注水し, 左右水路における滞在時間と左右流入口に接触した回数を比較したところ, どちらの海水に対しても有意な選好性は認められなかった.

次に, 産卵集団形成時に嗅覚の果たす役割を明らかにするため, 底に隠れ家用パイプを設置した水槽(134×50×38 cm)にメス化ウナギ(8 個体, 全長 72.3–80.2 cm)を収容し, パイプの前に設置した刺激ノズルから外洋水と, 他個体を飼育した海水を流して反応を調べた. 様々な成熟段階における反応の違いを見るため, サケ脳下垂体抽出液 (SPE) を 7 回投与して催熟し, それぞれ投与前, 1, 4, 7 回目に実験した. ニホンウナギの産卵は西マリアナ海嶺上, 北緯 15 °付近で概ね東西方向に形成される塩分フロントの直南で起こることがわかっているため, 実験に用いる外洋水として, この塩分フロントの北側と南側の海水, お

よび実際にウナギ卵が採集された産卵地点の海水を使用した。他個体の飼育海水としては、養殖オスウナギ、メス化ウナギ、人工催熟したオス、人工催熟したメスの計4群それぞれを飼育した水を使用した。これに飼育原水の地下海水も加え、刺激海水に対する反応として観察される「頭上げ行動」の出現回数を記録した。その結果、外洋水の間では有意差は見られなかったが、成熟したメスの飼育水に対する反応は、SPE投与前、1回目、4回目において、他の飼育水および外洋水に比べ有意に高かった。以上より、ニホンウナギは産卵回遊の最終段階では塩分フロント南北の海水の匂いを識別しないが、産卵集団形成時には成熟したメス個体の匂いを利用している可能性が示された。

3. ニホンウナギの産卵回遊行動

沿岸域から産卵場へ至るウナギの産卵回遊経路と遊泳行動を明らかにするため、2007-2011年度に、ポップアップタグを装着した銀ウナギ計45個体(S1とS2, 全長70.0-105.0 cm)を東シナ海・甌島沖(2007年度), 種子島沖(2008年度), 利根川河口沖・遠州灘(2009年度), 利根川河口沖(2010年度), 九十九里浜・愛知県恋路ヶ浜(2011年度)で放流した。ポップアップタグは、放流後7-150日の間に浮上するよう、切離し日をそれぞれ設定した。その結果、放流した45個体のうち32個体(71%)のタグデータを衛星経由で回収することに成功した。浮上したポップアップタグ29基のうち、26基(90%)は放流場所から東へ2-1409 km離れた地点で浮上したことから、放流個体は概ね西から東へ移動していることがわかり、産卵回遊の初期には黒潮を利用して回遊するものと考えられた。タグデータが時系列で入手できた2009年度以降に放流した24個体中10個体において明瞭な昼夜の日周鉛直移動が認められた。遊泳深度と経験水温データについてスペクトル解析を行った結果、深度、水温ともおよそ12時間と24時間の2つの周期性が認められた。すなわちニホンウナギは、昼間は水温4-10 °C(平均 6.7 ± 2.5 °C), 水深400-1000 m(平均 611.5 ± 135.1 m)の層に滞在し、夜間になると浮上して、水温8-22 °C(平均 15.1 ± 3.5 °C), 水深0-500 m(平均 263.3 ± 99.2 m)の層を回遊すると考えられた。これは、昼間は浅層に存在する視覚捕食者を回避し、捕食者の活動が停止する夜になると、水温がより高い浅層に浮上して生殖腺の成熟を進める適応的な行動と考えられた。

2011年11月28日に九十九里浜から放流した個体は最長69日間の追跡期間を記録し、直線移動距離は1120 kmであった。この個体の行動について詳しく解析した結果、放流直後の沿岸域では200 m未満の浅い深度を遊泳していたが、3日後から48日後までは、昼間は328-827 m, 夜間は75-643 mの層の間で明瞭な日周鉛直移動を示すことがわかった。また夜間浮上時の水深には月周性が見られ、2度の満月時(12月10日と1月9日)には、それぞれ比較的深い水深(195

m と 262 m) までしか浮上しなかったが、新月時(12月24日)には最浅の 75 m まで浮上したことが明らかになった。これは親ウナギが産卵回遊中、夜間月あかりの影響を受けて浮上深度を調節していることを示している。一方、日周鉛直移動の水深幅は、394–665 m(平均 506 ± 53 m) とほぼ一定であった。

4. 熱帯ウナギの産卵回遊行動

熱帯ウナギの産卵回遊行動を明らかにするため、インドネシア・スラウェシ島のポソ湖で採集された銀ウナギ *Anguilla celebesensis* 4 個体(全長 88.7–93.7 cm) と *A. marmorata* 1 個体(106.5 cm) に、それぞれポップアップタグを装着してポソ川河口沖合から放流した。ポップアップタグは、放流後 14–150 日で浮上するように設定した。放流したすべてのタグデータを衛星経由で回収することに成功した。すべてのポップアップタグはトミニ湾内で浮上し、追跡期間は 14–104 日間であった。そのうち、*A. celebesensis* 2 個体で明瞭な日周鉛直移動がみられた。遊泳深度と経験水温データについてスペクトル解析を行った結果、深度、水温ともおよそ 12 時間と 24 時間の 2 つの周期性が認められた。すなわち、*A. celebesensis* においてもニホンウナギ同様、昼間水温 8–12 °C(平均 9.6 ± 2.2 °C)、水深 300–600 m(平均 443.5 ± 83.9 m) の層に滞在し、夜間になると浮上して、水温 14–30 °C(平均 20.9 ± 3.6 °C)、水深 0–200 m(平均 136.3 ± 47.6 m) の層を回遊すると考えられた。これらはニホンウナギと同様の行動で、ウナギ属魚類に共通した特性であると考えられた。

以上本研究では、遊泳能力測定、嗅覚行動解析、ポップアップタグ放流など多方面からウナギの産卵回遊行動を検討し、これまでほとんど不明であったウナギの産卵回遊行動に関して多くの新知見を集積した。本研究で得られた産卵回遊中の生物学的知見と環境データは、基礎生物学の発展に貢献するだけでなく、ウナギの人工種苗生産技術の開発研究に大きく貢献するものと期待される。

