

## 論文の内容の要旨

氏名：樋口貴俊

博士の専攻分野の名称：博士（生物資源科学）

論文題名：ニホンウナギの回遊と産卵に関する生態学的研究

### 第1章 緒言

ウナギ属魚類は、低緯度の中深層で産卵し、汽水域や淡水域で成長する降河回遊魚である。ニホンウナギ(*Anguilla japonica*)の産卵場はマリアナ諸島西方海域に存在し、受精卵および仔魚は北赤道海流と黒潮に輸送されて成育場である東アジアへ約 3000km の回遊を行う。仔稚魚の往路回遊の概要は明らかになっているが、成育場から産卵場に至る親ウナギの復路回遊については不明な点が多い。これまで親ウナギの回遊経路を明らかにするために、超音波発信機やポップアップタグを用いた行動追跡が行われてきた。しかし、その回遊行動や経路の詳細は未だ謎のままである。

現在までに本種の産卵場において受精卵と産卵親魚が採集されているが、産卵場へ回帰した親ウナギが産卵する正確な地点や時刻は明らかになっておらず、産卵行動が観察された例もない。そこで本研究では、まずポップアップタグによる行動追跡と数値シミュレーションによってニホンウナギの産卵回遊中の行動と経路を明らかにした。次に、2009–2012年の受精卵および孵化仔魚の採集結果に基づいて、親ウナギが産卵に至るイベントの時空間的特性を詳細に検討した。

### 第2章 回遊行動

ニホンウナギの産卵回遊行動と経路を理解するため、2008年からポップアップタグを用いた行動追跡が始まり、産卵回遊中は明瞭な日周鉛直移動を示すことが報告された。しかし、この日周鉛直移動がどのような環境要因によって制御されているのか、未だ明らかになっていない。そこで本章では銀化したニホンウナギ 27 個体にポップアップタグを装着し、日本沿岸、外洋(小笠原諸島沖)、産卵場(マリアナ諸島沖)において放流することで、遊泳行動を記録した。また、ポップアップタグの浮上地点、ポップアップタグから得られる遊泳水深と経験水温のデータを解析することで、産卵回遊中に示す日周鉛直移動の制御要因を明らかにすることを目的とした。

放流した 27 個体のうち 20 個体(74%)のタグデータを人工衛星経由で回収することに成功した。データを回収できた 20 個体のうち 11 個体(55%)において明瞭な昼夜の日周鉛直移動が認められた(図 1)。昼間の最大水深の範囲は 535.0–827.3m でありで大きな日間変動があったが、最低水温はほぼ一定(5–5.5°C)であった。また、太陽が南中する時刻に最大水深に到達し、このとき最低水温を経験する傾向が認められ、その値は 4–7°C(平均±標準偏差: 5.0±0.4°C)であった。さらに、夜間の遊泳水深は月齢との間に有意な正の相関があった。浮上および潜降中の遊泳水深は太陽高度との間に有意な正の相関が認められた。以上より、本種の日周鉛直移動は光と水温によって厳密に規定されていることが明らかになった。

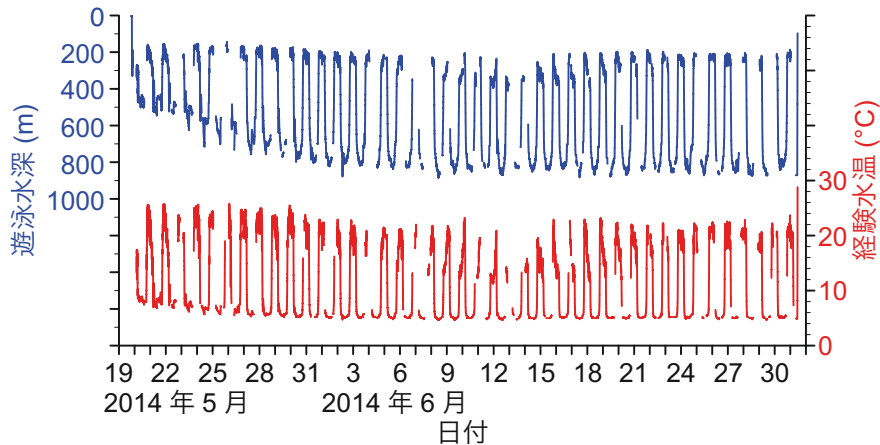


図 1. 産卵場における銀化したニホンウナギの遊泳水深(青)と経験水温(赤)

### 第 3 章 回遊経路

ニホンウナギの産卵回遊経路について、産卵回遊初期に黒潮に乗って南東へ移動した後、産卵場へ南下する経路(黒潮順流仮説)と東アジアの河口域から産卵場へ直行する経路(直行仮説)、仔魚の往路回遊経路を遡るように産卵場へ回帰する経路(海流遡上仮説)が考えられている。近年では数値シミュレーションによってこれらの仮説を検証する試みが行われているが、正しい産卵回遊経路と航海メカニズムは明らかになっていない。これまでに、本種には磁気感覚があり、回遊中の定位に利用されている可能性が示唆されている。そこで本章では、国際標準磁場モデル IGRF12 と海洋環境モデル MIROC に基づいて数値シミュレーションを行うことで、産卵回遊経路と航海メカニズムを検討した。

親ウナギを想定した粒子を台湾沖、宮崎県沖、千葉県沖、青森県沖から追跡した。第 2 章で得られた日周鉛直移動の特徴に基づいて、夜間は水深 200m、昼間は水温 5°C の層を遊泳するように設定した。数値シミュレーションは、粒子が地磁気を構成する全磁力、偏角、伏角のそれぞれの空間分布に従って遊泳する 3 つの条件で行った。その結果、全磁力の勾配を利用した場合のみ 4 地点から投入した粒子が産卵場に到達した(図 2)。これらの粒子は、追跡開始から約 5 ヶ月後に産卵場へ到達した。

以上より、親ウナギは地磁気の勾配に従って回遊し、産卵場へ至ると推察された。また本章で推定した回遊経路は黒潮順流仮説を支持した。

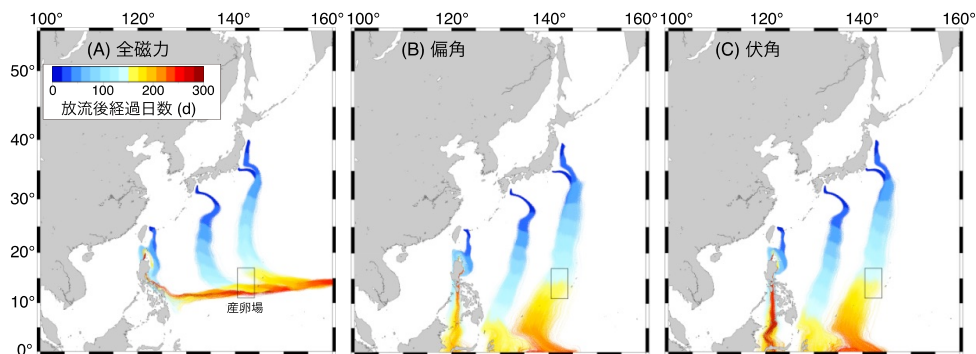


図 2. (A)全磁力、(B)偏角、(C)伏角に基づいた回遊シミュレーションの結果

## 第4章 産卵時刻

ニホンウナギ仔稚魚の耳石を用いた孵化日推定と、卵の採集調査によって、本種の産卵は5-7月の新月期に行われることが分かっている。しかし、本種の卵は受精から孵化まで約1-2日かかることから、正確な産卵時刻は明らかになっていない。そこで本章では、2009-2012年に採集された卵の採集結果に基づき、本種の産卵時刻を推定した。まず、卵の採集時刻と胚発生段階、既報の経験水温推定法に基づいてそれぞれの卵が経験した水温(経験水温)を推定した。次に、産卵場における親ウナギの遊泳水深(Higuchi et al. 2018; 第2章)と実験室内における人工受精卵の浮上速度計測実験、産卵海域で観測した水温データの結果に基づいて、卵が野外で経験した水温(環境水温)を推定した。これらの異なる方法で推定した水温が一致する時刻が、正しい産卵時刻である可能性が高いと考え、両者の比較を行った(図3A)。

本研究で対象とした4航海全てにおいて経験水温と環境水温は、新月3日前の20:20-22:30においてのみ有意差が認められなかった。(Brunner-Munzel 検定,  $p > 0.05$ ; 図3B) この結果から本種の産卵のピークは新月3日前の午後9時前後であると推定された。新月3日前に行われる産卵イベントは、産卵後に受精卵や仔魚を最大限に分散させる効果があるだけでなく、親ウナギの被食リスクを下げる効果があるものと考えられた。

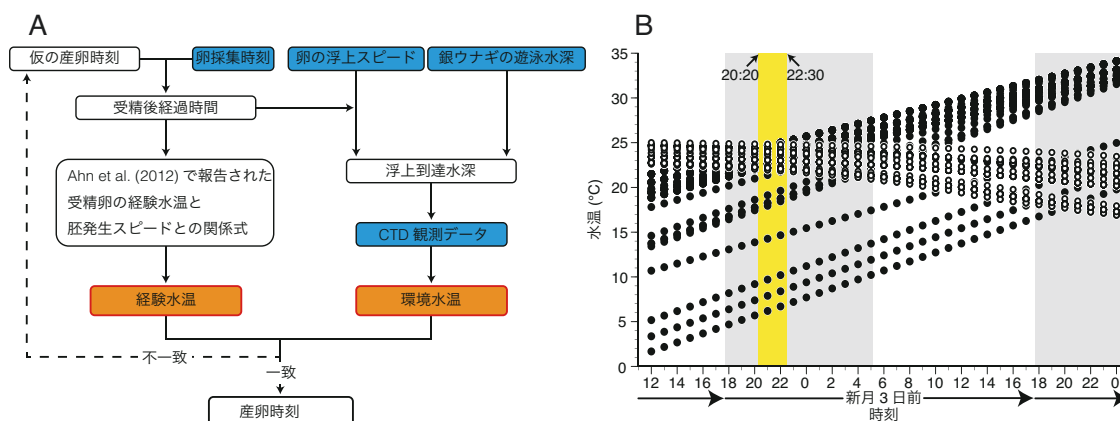


図3. (A)産卵時刻推定法と(B)産卵時刻推定結果. 新月3日前の前夜半(黄エリア)において経験水温(黒丸)と環境水温(白丸)の間に有意差が認められなかった。

## 第5章 産卵地点

ニホンウナギの受精卵は、本種の産卵場(マリアナ諸島西方海域)において採集されている。第4章で述べた通り、卵は受精から約1-2日間海流によって輸送された地点で採集されている。すなわち、卵の採集地点は親ウナギが産卵を行った正確な地点ではない。本種の正確な産卵地点を推定するためには、親ウナギが産卵地点を決定するための目印となる環境要因を明らかにする必要がある。そこで本章では、2009-2012年に実施されたニホンウナギの産卵場調査で得られた卵の採集地点、日時および鉛直分布のデータを用い、ADCPで観測した海流データに基づき、それぞれの産卵地点を推定した。さらに、数値シミュレーションによって求めた西マリアナ海嶺周辺海域の内部潮汐のエネルギー分布と推定産卵地点と

の対応関係を検討した。その結果、卵が採集された地点の近傍には内部潮汐エネルギーの強くなっている海域があることが分かった(図 4)。これらの地点が本種の産卵に用いられたものと推察された。

本種の産卵イベントに関連すると考えられた内部潮汐の高エネルギー地点は、いずれも塩分フロントの南側にある低塩分水塊の直下に位置していた。内部潮汐が引き起こす鉛直混合によって低塩分水塊に由来するマリンスノーが親ウナギの遊泳水深(約 230m; 第 2,4 章)まで輸送されることで、産卵地点決定の化学的な目印となっている可能性が考えられる。

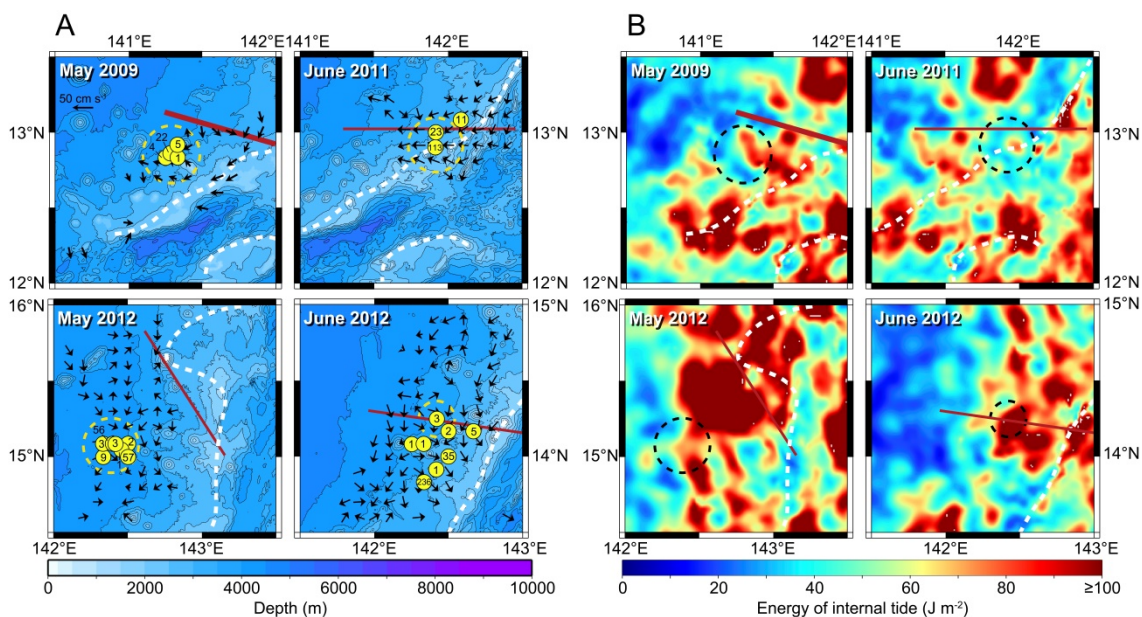


図 4. (A)受精卵の採集地点。黄丸は卵採集地点と採集卵数を示す。(B)内部潮汐のエネルギー分布。推定産卵地点(黒破線円)は塩分フロント(赤線)の南側かつ西マリアナ海嶺(白破線)の西側に位置していた。

## 第 6 章 総合考察

本研究では、ニホンウナギの産卵回遊全過程の行動と経路を検討した。さらに、本種産卵イベントの時空間的特性を検討した。ポップアップタグによる行動追跡(第 2 章)と親ウナギの回遊シミュレーション(第 3 章)において、日本沿岸から産卵回遊を開始したウナギは共通して黒潮順流仮説を支持する結果となった。しかし、黒潮が南北に走る台湾沖を出発したウナギは海流遡上仮説に近い経路を示したことから、黒潮順流仮説は黒潮が南西から北西へ向けて流れる日本沿岸域でのみ適応できるものであると考えられる。

推定産卵時刻(第 4 章)は親ウナギの日周鉛直移動の上昇期(第 2 章)の 2-3 時間後であったことから、マリアナ諸島西方海域に集結した他の親ウナギと最終成熟および排卵や産卵行動(放卵)のタイミングを同期する効果があるのかもしれない。

本研究で得られたニホンウナギの回遊、産卵生態に関する情報は、急激な減少が続く資源の変動を予測する上で科学的な根拠を提供できるだけでなく、完全養殖技術の改善に大きく貢献できるものと期待できる。