

ニホンウナギの回遊と産卵に関する生態学的研究

Ecological aspects of migration and spawning in the silver phase Japanese eel

日本大学大学院 生物資源科学研究科 生物資源生産科学専攻
博士後期課程

樋口 貴俊
Takatoshi Higuchi
2019

目次

第1章 緒言	1
第1節 ウナギの回遊生態	1
第2節 ウナギの産卵生態	4
第3節 研究の目的	5
第2章 回遊行動	7
第1節 材料と方法	7
第1項 供試魚	7
第2項 ポップアップタグの設定	9
第3項 ポップアップタグの装着方法	9
第4項 ウナギの放流	11
第5項 解析方法	12
第2節 結果	14
第1項 追跡結果	14
I. 回収率とデータの質	14
II. 水平方向の移動	15
第2項 馴致	19
第4項 日周鉛直移動	19
I. 日周鉛直移動	19
II. 夜間行動	28
III. 昼間行動	37
IV. 上昇・潜降行動	43
第5項 被食	43
第3節 考察	48
第1項 ポップアップタグによる産卵回遊経路の推定	48
第2項 産卵回遊行動の特徴	50
第3項 日周鉛直移動の意義	53

第4項	ポップアップタグによる行動追跡の課題	55
第3章	回遊経路	56
第1節	材料と方法	56
第1項	粒子追跡シミュレーション	56
第2項	海洋環境および地磁気データ	56
第3項	実験条件	56
第2節	結果	57
第1項	Ideal navigation と Random swimming	57
第2項	遊泳速度の影響	60
第3項	地磁気の影響	60
第4項	回遊過程における経験水温	68
第3節	考察	73
第4章	産卵時刻	75
第1節	材料と方法	75
第1項	ニホンウナギの産卵場調査航海	75
第2項	ニホンウナギ受精卵の採集	75
第3項	ニホンウナギ受精卵の 浮上速度の計測	75
第4項	天然卵の発育段階の決定と経験水温の推定	77
第5項	産卵時刻における潮流の推定	79
第2節	結果	80
第1項	受精卵の浮上速度	80
第2項	産卵水深	80
第3項	産卵日	80
第4項	産卵時刻	84

第3節 考察	84
第1項 産卵のタイミングとその利点	84
第2項 推定法の課題	86
第5章 産卵地点	88
第1節 材料と方法	88
第1項 海洋観測データ	88
第2項 ニホンウナギの受精卵の採集	88
第3項 受精卵の発生段階の決定	88
第4項 内部潮汐シミュレーション	89
第5項 産卵地点の推定	90
第2節 結果	90
第1項 受精卵の分布と塩分フロントの位置	90
第2項 産卵日の推定	94
第3項 内部潮汐の鉛直変化	94
第4項 産卵地点の推定	94
第3節 考察	98
第6章 総合考察	100
第1節 ニホンウナギの産卵回遊生態	100
第2節 ウナギ属魚類の産卵回遊生態	103
第3節 今後の展望	108
第4節 水産学的意義	110
謝辞	112
引用文献	114

第1章 緒言

第1節 ウナギの回遊生態

ウナギ属魚類 (*Anguilla*) は低緯度域の中深層で生まれ、汽水及び淡水域で成育する通し回遊魚であることが知られている (Tesch 2003, Aoyama 2009). ウナギ属魚類は成育場の地理分布に基づいて温帯種と熱帯種に分けることができる (Aoyama 2009). 温帯種と熱帯種はそれぞれ高緯度と低緯度に成育場をもつため、それぞれの成育場と産卵場との間で行われる回遊距離は温帯種の方が熱帯種に比べて長い (Aoyama et al. 2003, Tsukamoto 2009).

温帯種であるニホンウナギ *Anguilla japonica* は、マリアナ諸島西方海域で生まれ (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014), 孵化後約1週間の短い前期仔魚 (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、夜間に水深70m以浅にまで浮上する (Otake et al. 1998). これにより北半球では風の流れに対して直角右向きに海水が移動する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 (松井 1972). 数年から十数年間、黄ウナギとして成長した後、秋から冬にかけて性成熟を開始し、外洋の産卵場へ向けて産卵回遊を行うことが分かっている (Schmidt 1922, Tsukamoto 1992, 2009, Tesch 2003). 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、行動は明らかになっていなかった (Tsukamoto 2009). ウナギ属魚類の産卵回遊行動を明らかにするために、超音波発信機による行動追跡が行われてきた (Tesch 1978, 1989, Aoyama et al. 1999, 2002, McCleave and Arnold 1999, Chow et al. 2015). しかし超音波発信機による行動追跡は追跡期間が1週間程度と短いという欠点がある.

近年、ポップアップタグが開発され、海洋生物の長期追跡が出来るようになった. このタグは装着した魚が経験した環境情報を記録した後、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、記録したデータを人工衛星へ送信する. この追跡技術により、海洋を回遊する魚類の追跡が可能になり、長期間の遊泳水深と経験水温の情報を集積出来るようになった (Block et al. 1998, 2005, Weng et al. 2007). ポップアップタグによるウナギ属魚類の行動追跡は

2000年から始まった (Jellyman and Tsukamoto 2002). それ以降, 現在までにウナギ属 19 種・亜種の内 8 種において産卵回遊行動の追跡が行われている (Table 1). また, これらの研究の多くで明瞭な日周鉛直移動を示すことが報告されていることから, 日周鉛直移動はウナギ属魚類に共通する行動であると考えられている. ポップアップタグによるニホンウナギの行動追跡は 2008 年から行われ, 最長で 39 日間の追跡結果が報告されている (Manabe et al. 2011). また, 眞鍋 (2013) はニホンウナギの日周鉛直移動の内, 夜間の遊泳水深が月齢に対応して変化することを報告し, 日周鉛直移動には捕食者を回避する効果があるとする考えを示した. しかし, ポップアップタグを用いたニホンウナギの産卵回遊行動の追跡は沿岸域でのみ行われている. 東アジアから回遊を開始した銀ウナギがどのようなルートを通して産卵回遊の終着地点である産卵場へ回帰するのかわかっていない. また, その間の遊泳行動は, 産卵場に至るまで共通の特徴をもつのか, その特徴はどのような仕組みによって制御されているのか, 日周鉛直移動にはどのような生態学的・生理学的意味があるのかなど, 詳細は分かっていない.

さらに, 近年では数値シミュレーションによるウナギ属魚類の産卵回遊過程の推定が行われている (Chang et al. 2016, Béguer-Pon et al. 2016 a, b). これによって, 産卵回遊中の銀ウナギは常に産卵場に向けて定位することで正確に産卵場へ回帰することが示された. しかし, これらの報告からは銀ウナギがどのような環境要因を利用して定位しているかについては示されず, 正確な産卵回遊経路は未だ明らかになってはいない.

長距離回遊を行う生物の中には地磁気を利用するものがある. 地磁気を利用した渡り・回遊については伝書バトやコマドリなどの鳥類 (Gould 2009), アオウミガメなどの爬虫類 (Lohmann et al. 2008, 2009, Putman et al. 2011, 2014) などを対象に研究が行なわれている. 魚類の磁気感覚についても精力的に研究が行われている. ヒメマス (陸封型のベニザケ *Onchorynchus nerka*) は電気刺激を無条件刺激とした実験で人工磁気に条件付けできなかったことから, 彼らは磁気感覚を持たないと結論付けられた (谷野ら 1996). 一方, 回遊中のベニザケの脳付近の上耳骨に生体磁石らしき感覚器をもつことが報告された (青山ら 1991). 以上の報告により, ベニザケの磁気感覚は回帰時期のみに存在し, 陸封されて回遊しないヒメマスは磁気感覚を発達させない可能性が考えられる (谷野ら 1996). また, サケ (*O. keta*) は行動追跡によって地磁気の等磁力線に沿っ

Table 1 History of research about the spawning migrations of freshwater eels using Pop-up satellite archival transmitter.

Year	Species	Author	Journal
2002	<i>Anguilla dieffenbachii</i>	Jellyman and Tsukamoto	Mar Ecol Prog Ser
2005	<i>A. dieffenbachii</i>	Jellyman and Tsukamoto	Mar Ecol Prog Ser
2009	<i>A. anguilla</i>	Aarestrup et al.	Science
2010	<i>A. dieffenbachii</i>	Jellyman and Tsukamoto	Mar Ecol Prog Ser
2011	<i>A. japonica</i>	Manabe et al.	Mar Ecol Prog Ser
2013	<i>A. marmorata</i>	Schabetsberger et al.	Mar Ecol Prog Ser
2014	<i>A. anguilla</i>	Westerberg et al.	Mar Ecol Prog Ser
2015	<i>A. rostrata</i>	Béguer-Pon et al.	Nat Commun
2015	<i>A. marmorata</i> , two others	Schabetsberger et al.	Mar Ecol Prog Ser
2015	<i>A. anguilla</i>	Wysujack et al.	Mar Freshwater Res
2016	<i>A. anguilla</i>	Amilhat et al.	Sci Rep
2016	<i>A. anguilla</i>	Righton et al.	Sci Adv
2017	<i>A. rostrata</i>	Béguer-Pon et al.	Mar Ecol Prog Se
2018	<i>A. japonica</i> , two others	Chen et al.	Zool Stud
2018	<i>A. japonica</i>	Higuchi et al.	Zool Stud
2019	<i>A. marmorata</i> , two others	Schabetsberger et al.	Fish Manag Ecol
2019	<i>A. dieffenbachii</i>	Watanabe et al.	New Zeal J Mar Fresh

てベーリング海から北海道沿岸まで回帰することが明らかになった (Azumaya et al. 2016). 彼らは地磁気を記憶し, 地磁気による磁気コンパスを用いて回遊していることが示唆されている (Putman et al. 2014, 上田 2018).

地磁気による定位に関する研究はウナギ属魚類においても行なわれている. ヨーロッパウナギのシラスウナギ期には既に磁気感覚を持っており, 往路回遊の際に地磁気を利用している可能性が示唆されている (Durif et al. 2013, Cresci et al. 2017, Naisbett-Jones et al. 2017). また, ニホンウナギにおいても磁気感覚の存在が報告されている (Nishi et al. 2004). この報告によって, 産卵回遊を開始した銀ウナギにも磁気感覚があり, 産卵回遊時の航海に利用されている可能性が示唆された. しかし, ニホンウナギが地磁気を利用して産卵場へ回帰する定位メカニズムについては明らかになっていない.

第2節 ウナギの産卵生態

ウナギ属魚類の資源の急激な減少は 1990 年代後半から始まり, 現在では大西洋における資源量は全盛期の 1%以下にまで減少した (Dekker and Casselman 2014). この事態を受けて国際自然保護連合 (IUCN) は, ヨーロッパウナギ, アメリカウナギ, ニホンウナギ, ボルネオウナギの 4 種を絶滅危惧種に指定した (Jacoby et al. 2015). ウナギ資源が減少した理由としては, 乱獲や成育場の環境の悪化が挙げられる (Dekker 2004, Tsukamoto et al. 2009). また, 産卵場や回遊経路における海洋環境の変動も資源変動の一要因とされている (Tsukamoto et al. 2009, Kim et al. 2007, Zenimoto et al. 2009, Chang et al. 2015, 2016).

ウナギ資源の変動メカニズムを理解するためには, その産卵生態を解明する必要がある. ウナギ属魚類の中で産卵場が明らかになっているのは, 北太平洋に分布するヨーロッパウナギとアメリカウナギ, セレベスウナギ *A. celebesensis*, ボルネオウナギ *A. borneensis*, ニホンウナギである. ヨーロッパウナギとアメリカウナギの産卵場は 19 世紀初頭に小型のレプトセファルスが採集されたことでサルガッソー海にあることが明らかになった (Schmidt 1922). セレベスウナギはレプトセファルスが発見されたことでインドネシアのスラウェシ島北部にあるトミニ湾にあることが知られている (Aoyama et al. 2003). ニホンウナギは, 1991 年に小型のレプトセファルスが大量に採集されたことで, 彼らの産卵場はマリアナ諸島西方の海山域にあることが明らかになった (Tsukamoto 1992). さらに, レプトセファルスの分布に基づいて産卵場の位置を示す海山仮説と塩分

フロント仮説, 産卵期を示す新月仮説が提唱された (Kimura et al. 2001, Ishikawa et al. 2001, Tsukamoto 2003, Kimura and Tsukamoto 2006). 2005 年以降には同海域において孵化仔魚, 親ウナギ, 卵が採集された (Tsukamoto 2006, Chow et al. 2009, Tsukamoto et al. 2011, Kurogi et al. 2011, Aoyama et al. 2014). 2011 年から 2012 年までの産卵場調査航海の結果から, 卵が西マリアナ海嶺と塩分フロントの交点の南西において採集されるという第三象限仮説が提唱され, 産卵地点があるエリアが大きく絞り込まれた (Aoyama et al. 2014). また, 産卵のタイミングを推定するためにニホンウナギの耳石の微細構造解析が行われ, 彼らの産卵が夏の新月期に行われることが突き止められた (Ishikawa et al. 2001, Tsukamoto et al. 2003). また, 受精卵や孵化仔魚の採集結果から産卵が新月の数日前に行われることも分かっている (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014). しかし, ニホンウナギの産卵生態に関して, 産卵地点の時空間的特性や産卵集団の規模, 産卵行動の様子など, いくつかの謎が残されている. 最近ではニホンウナギの産卵生態を明らかにするために水中カメラシステムや有人潜水艇によるニホンウナギの産卵集団の観察が試みられており, 西マリアナ海嶺南端部の海山域においてニホンウナギと考えられる魚体が撮影された (Tsukamoto et al. 2013, Fukuba et al. 2015). しかし, Tsukamoto et al. (2013) で報告された映像がウナギ属魚類であるという直接的な証拠はない. また, 天然環境下においてウナギ属魚類の産卵行動を観察した例はない. 広大な海で産卵集団を発見するためには, 産卵イベントが起こる地点や時刻, 水深を正確に予測しなければならない.

第3節 研究の目的

本研究では, ニホンウナギの産卵回遊と産卵に焦点を当て, 成育場の東アジアからマリアナ諸島沖の産卵場へ至る過程の回遊経路と行動, そして産卵イベントの時空間的特性を明らかにすることを目的とした.

本章の緒言に続き, 第2章では銀化したニホンウナギにポップアップタグを装着し, 日本沿岸, 外洋, 産卵場から放流した. 得られた遊泳水深と経験水温のデータからニホンウナギの産卵回遊中の行動を記述し, これを制御する環境要因を検討した. 第3章では前章で得られたニホンウナギの日周鉛直移動の特徴に基づいて数値シミュレーションを行った. 東アジアから産卵回遊を開始したニホンウナギの回遊経路を推定し, 正確に産卵場へ回帰し得る定位方法を検討した. 第4章では 2009~2012 年に採集された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を推定した。次に、産卵場における銀ウナギの遊泳水深（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を推定した。これらの異なる方法で推定した水温を比較することで本種の産卵時刻の推定を行なった。第5章では海山域で特徴的な物理現象である内部潮汐の空間分布を数値シミュレーションによって求めた。この結果と過去に行われたニホンウナギの産卵場調査航海の結果との対応関係を検討することで、ニホンウナギの産卵地点決定メカニズムを検討した。最後に第6章では、本研究で得られた結果を総合し、ニホンウナギが産卵回遊を開始してから産卵に至るまでの全過程の概略を考察した。

第 2 章 回遊行動

第 1 節 材料と方法

第 1 項 供試魚

個体情報の測定

全ての放流実験に使用したウナギは、オイゲノールとエタノールを 9:1 の割合で調合した麻酔薬の 2% の希釈水溶液を用いて麻酔をかけた。麻酔後、全長 (TL)、体重 (BW) を測定した (Table 2)。Okamura et al. (2007) の銀化インデックスに基づき、銀化段階 (SI) を銀化の進行順に Y1, Y2, S1, S2 に区分した。その後、タグを装着するための基盤を装着し、麻酔が覚めるまで待った。

2011 年 11～12 月放流分

2011 年は、利根川河口で 9 月上旬から 12 月上旬に定置網とウナギ鎌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、全長が大きく、銀化段階の進んだ 16 個体を放流実験に用いた (全長 76.2～105.0 cm, 体重 0.79～1.95 kg)。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、東京大学大気海洋研究所 (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) に入れて遮光した状態で保管した。

2014 年 5 月放流分

2013 年の 11 月から 12 月にかけて愛知県の渥美湾の定置網で採集された天然の銀ウナギ 3 個体 (全長 79.2～99.2 cm, 体重 0.91～1.55 kg) を愛知県の株式会社らご研究所の遮光された大型水槽を海水で満たし、保管した。

2014 年 12 月放流分

利根川河口で 2014 年 10 月にウナギ鎌で採集された銀ウナギ 6 個体と同年 11 月 1 日に三河湾の定置網で採集された 4 個体を購入した。その内の全長の大きい 3 個体 (全長 85.2～95.5 cm, 体重 1.10～1.81 kg) を選定し放流実験に用いた。

2015 年 12 月放流分

愛知県から放流した個体は、2015 年の 11 月から 12 月にかけて愛知県の渥美湾の定置網にて採集された天然の銀ウナギ 2 個体 (全長 90.5～93.2 cm, 体重 1.32

Table 2 Biological information and release site, pop up day, duration of data acquisition and tag for the 27 Japanese eels that were tagged. TL: total length; BW: body weight; SI: Silvering index; DVM : diel vertical migration; Microwave : X-Tag (Microwave Telemetry, Inc., Maryland, USA); Wildlife: MiniPAT (Wildlife Computers, Inc., Washington, USA)

No. eel	TL(cm)	BW(kg)	SI	Catch location	Catch Method	Release day	Release location	Pop-up day	Actual duration	Fate	Tag
11-1	90.5	1.24	S1	Estuary of Tone River	Eel Sickle	2011/11/28	Kujukurihama	2011/12/7	9	Predation	Microwave
11-2	88.9	1.22	S2	Estuary of Tone River	Eel Sickle	2011/11/28	Kujukurihama	2012/2/5	69	Abnormal behavior after DVM	Wildlife
11-3	90.8	1.45	S1	Estuary of Tone River	Eel Sickle	2011/11/28	Kujukurihama	2011/12/18	20	Predation	Microwave
11-4	85.8	1.14	S2	Estuary of Tone River	Eel Sickle	2011/11/28	Kujukurihama	2011/12/12	14	Abnormal behavior after DVM	Wildlife
11-5	89.5	1.41	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	-	-	-	Microwave
11-6	85.5	1.06	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	2012/1/1	27	DVM	Wildlife
11-7	96	1.54	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	-	-	-	Microwave
11-8	78	0.83	S1	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	2012/1/21	47	DVM	Wildlife
11-9	88.5	1.2	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	2011/12/24	19	DVM	Wildlife
11-10	76.2	0.79	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	2011/12/26	21	Predation after DVM	Wildlife
11-11	90.5	1.14	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	-	-	-	Wildlife
11-12	83.2	1	S1	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	-	-	-	Microwave
11-13	78.5	0.94	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	2011/12/10	5	Surfacing just after release	Microwave
11-14	97.1	1.95	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/5	Kojigahama	-	-	-	Microwave
11-15	105	1.7	S1	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/21	Kojigahama	-	-	-	Wildlife
11-16	91.6	1.3	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2011/12/21	Kojigahama	2012/1/15	25	Abnormal behavior after DVM	Microwave
14-1	99.2	1.55	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2014/5/19	West of Mariana Is.	2014/7/1	43	DVM	Wildlife
14-2	89.8	1.1	S1	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2014/5/19	West of Mariana Is.	2014/6/14	26	Abnormal behavior	Wildlife
14-3	79.2	0.91	S1	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2014/5/30	West of Mariana Is.	-	-	-	Wildlife
14-4	85.2	1.1	S1	Estuary of Tone River	Eel Sickle	2014/12/10	West of Ogasawara Is.	2014/12/24	14	Abnormal behavior	Wildlife
14-5	95.5	1.35	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2014/12/11	West of Ogasawara Is.	2014/12/19	8	Abnormal behavior	Wildlife
14-6	94.3	1.81	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2014/12/12	West of Ogasawara Is.	2015/1/20	39	Abnormal behavior after DVM	Wildlife
15-1	98.7	1.65	S2	Gokasegawa	Fishing Weir	2015/12/22	Okuragahama	2016/1/5	14	DVM	Wildlife
15-2	91.5	1.31	S2	Gokasegawa	Fishing Weir	2015/12/22	Okuragahama	2016/1/9	18	Predation	Wildlife
15-3	89.9	1.12	S2	Gokasegawa	Fishing Weir	2015/12/22	Okuragahama	2016/1/7	16	Abnormal behavior	Wildlife
15-4	90.5	1.32	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2015/12/13	Kojigahama	2015/12/16	3	Fishing	Wildlife
15-5	93.2	1.38	S2	Mikawa Bay	Fixed Shore Net	2015/12/13	Kojigahama	2016/2/10	59	Predation after DVM	Wildlife

～1.38 kg) を株式会社いらご研究所の遮光された大型水槽に海水を満たし保管したものである。

宮崎県から放流した個体は、2015年11月に宮崎県五ヶ瀬川に設置した梁で採集された6個体の内、全長が大きく、銀化段階が進んだ3個体(全長89.9～98.7 cm, 体重1.12～1.65 kg)を宮崎県水産試験場の小林分場で保管したものである。

第2項 ポップアップタグの設定

本章では、銀化したニホンウナギに MiniPAT (Wildlife Computers, Inc., Washington, USA) (長さ115 mm, 空中重量53 g) もしくは X-Tag (Microwave Telemetry, Inc., Maryland, USA) (長さ120 mm, 空中重量40 g) を装着して放流することでウナギの遊泳行動の追跡を行った。本研究で使用したポップアップタグは共通条件として、一定の深度範囲(± 3 m) に72時間滞在した場合には、設定した浮上日以前でもタグが切り離され緊急浮上するように設定した。また、タグの初期設定として、水深1800mより高い水圧を感知した場合、圧壊防止のためにタグの緊急浮上が組み込まれている。

2011年12月に放流した16個体には、MiniPATとX-Tagをそれぞれ8基ずつ用いた。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秒毎、放流後150日で浮上するタグでは15分毎にデータを記録するよう設定した。2014年5月に放流した3個体には、MiniPATを用いた。3基はいずれも2分30秒毎に記録し、2014年6月30日に浮上するように設定した。2014年12月に放流した3個体には、MiniPATを用いた。3基はいずれも7分30秒毎に記録し、2015年5月18日に浮上するように設定した。2015年12月に放流した5個体には、MiniPATを用いた。5基はいずれも5分毎に記録し、放流後90日で浮上するように設定した。

第3項 ポップアップタグの装着方法

ポップアップタグの装着は Jellyman and Tsukamoto (2002)の方法を改変して行った (Manabe et al. 2011, Fig.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(5 cm)で保護した2本の釣り糸(60 cm, 強度18.2 kg)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3 cm

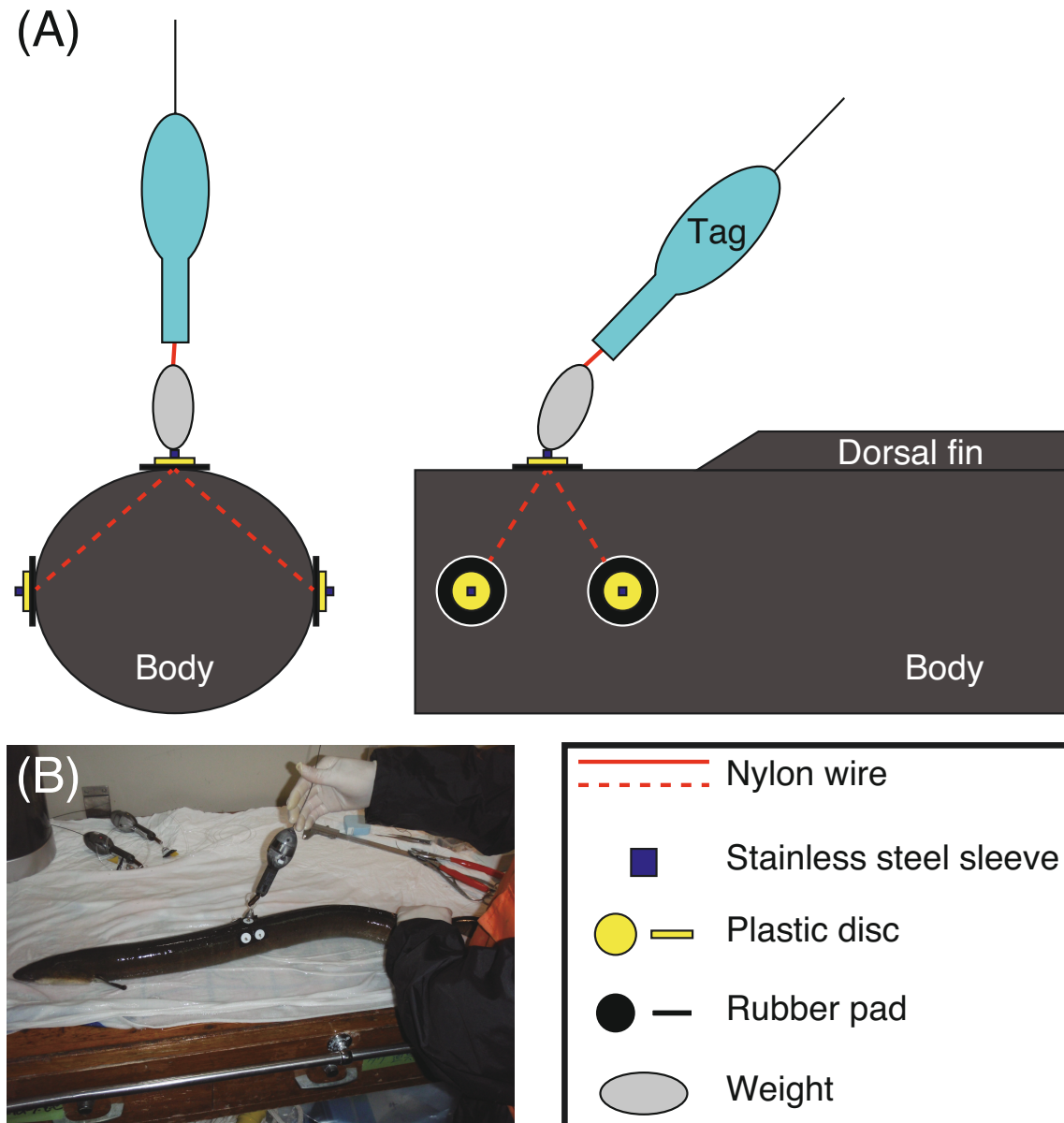


Fig.1 (A) Schematic diagram of tag attachment and (B) a photograph of a silver Japanese eel with an attached pop-up tag. Panel A was based on [Chen et al. \(2018\)](#).

後ろで左右 2ヶ所ずつ、外科用縫合針 10 号 (9.3 cm) を使って体側筋に通し、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ンプでしめ、タグを固定した。実験室内ではタグの固定部分（以下、基盤と略す）のみを装着し、放流直前に基盤とポップアップタグを結束バンドで結束した。

第 4 項 ウナギの放流

2011 年 11～12 月放流分

沿岸から追跡をスムーズに行うため、岩場などの隠れる場所が少ない砂浜を選定し、ポップアップタグを装着した 16 個体のニホンウナギを放流した。放流前日に株式会社いらご研究所から海水を満たしたプラスチックバッグに放流する個体を入れて輸送した。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。輸送に使用したプラスチック製の袋に海水と共に入れたウナギを砂浜の波打ち際から放流した。

2014 年 5 月放流分

2014 年 5 月 14 日から 6 月 4 日まで、海洋調査船なつしま (海洋研究開発機構所管) によるウナギ産卵生態調査 (NT14-09) においてポップアップタグを装着したニホンウナギ 3 個体を放流した。放流地点はニホンウナギの産卵場である西マリアナ海嶺南端の 3 地点を設定した。放流地点までは、海洋調査船なつしまで輸送した。輸送中は、周辺海域の表層水を掛け流し、遮光水槽内で保管した。1 個体目は 2014 年 5 月 19 日 1 時 2 分に 16° 59' 54" N, 142° 30' 34" E で、2 個体目は同日 19 時 49 分に 14° 29' 47" N, 142° 14' 27" E, 3 個体目は 2014 年 5 月 20 日 20 時 42 分に 11° 50' 14" N, 141° 00' 36" E でそれぞれ放流した。ウナギはプラスチック製の大型バケツにロープを取り付けた放流装置に海水とともに入れ、それを船上から海面まで下ろして放流した。

産卵場における光環境を推定するために、2014 年 5 月 23 日にマリアナ諸島西方海域におけるウナギの産卵生態調査航海 (NT-14-09) において、水中カメラシステム UNA-CAM (国立研究開発法人海洋研究開発機構 (JAMSTEC), 日本大学, Fukuba et al. 2015) に取り付けた CTD センサーによって観測した蛍光光度デ

一タを使用した。

2014 年 12 月放流分

2014 年 12 月 3 日から 12 月 17 日まで、北海道大学水産学部附属練習船おしよろ丸による日本大学・帝京科学大学共同利用実習（平成 26 年度第 9 次航海）に同乗し、小笠原諸島西方海域の 3 地点からポップアップタグを装着したニホンウナギを放流した。放流地点までは、練習船おしよろ丸で輸送した。輸送中は、周辺海域の表層水を掛け流し、遮光水槽内で保管した。1 個体目は 2014 年 12 月 10 日の 18 時 50 分に 29° 16' N 140° 24' E で、2 個体目は 2014 年 12 月 11 日の 19 時 48 分に 27° 31' N 141° 10' E、3 個体目は 2014 年 12 月 14 日の 20 時 55 分に 26° 59' N 141° 47' E でそれぞれ放流した。ウナギはプラスチック製の大型バケツにロープを取り付けた放流装置に海水とともに入れ、それを船上から海面まで下ろして放流した。

放流した地点において X-CTD（鶴見精機）によって水温と塩分を観測した。また、放流地点付近（27° 43' N 140° 47' E）において CTD（SeaBird, USA）による水温、塩分、蛍光光度（Fluorescence）の観測も行った。

2015 年 12 月放流分

ポップアップタグを装着した 5 個体のニホンウナギを放流した。放流当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。2 個体を 2015 年 12 月 13 日に愛知県恋路ヶ浜（34° 35' N 137° 04' E）で、3 個体を 2015 年 12 月 22 日に宮崎県お倉ヶ浜（32° 24' N 131° 38' E）で放流した。ポップアップタグを装着したウナギはプラスチック製の大型バケツに海水と共に入れ、波打ち際で放流した。

第 5 項 解析方法

ポップアップタグの放流地点と浮上地点は作図ソフトウェア GMT（Generic Mapping Tools: Wessel et al. 2013）を用いて視覚的に捉えた。放流地点と追跡後の浮上地点の間の直線距離を高精度計算サイト（<http://keisan.kasio.jp/>）で算出した。各個体が移動した直線距離を追跡日数で除することで移動速度を求めた。各追跡時期の黒潮の流路は海上保安庁海洋情報部の公開する海流 GIS 情報に従った（<http://www1.kaiho.mlit.go.jp/KANKYO/KAIYO/qboc/kurosio-num.html>）。

2015年12月に愛知県恋路ヶ浜と宮崎県お倉ヶ浜から放流した5個体が経験した水温環境を推定するために、DARWIN（海洋研究開発機構、<http://www.godac.jamstec.go.jp/darwin/j>）よりKY15-E03航海で日本沿岸（33°34'N 137°24' E）、KY15-16 Leg2航海で黒潮強流帯（33°02'N 135°49'E）において行われたXBT（eXpendable Bathy Thermograph）の観測データを使用した。タグが記録した水温と2航海で観測した水温データとの差を求めた。追跡期間中の各時刻において水温差が小さい海域をウナギが遊泳していたものと推定した。沿岸域から黒潮へ移動したタイミングは、”R”（R Core Team 2015）の”changeoint”パッケージ（Killick and Eckley 2014）によって、水温差の時系列データの平均と分散の変化点を検出することで決定した。

ポップアップタグに記録された水深と水温の時系列データを Deltagraph 7 for Macintosh（Red Rock Software, Inc., Salt Lake City, USA）を用いてグラフ化した。各個体の追跡記録を放流直後の順応期、日周鉛直移動期、異常行動・被食期、タグがウナギから切り離された後の漂流期に分類した。順応期は規則的な日周鉛直移動を示す前の不規則な鉛直移動を示す時期とした。日周鉛直移動期は規則的な鉛直移動を示す時期とした。マグロやカジキなどの大型の捕食者は、環境水温と体温の間に約5°Cの差があるとされている（Marcinek et al. 2001, Musyl et al. 2003, Kitagawa et al. 2000, 2001, 2004, 2007）。被食期は、外敵の攻撃による負傷などにより規則正しい日周鉛直移動を示さない時期、または捕食者の高い体温を反映して外界との温度差が5°C以上の時期とした。捕食されたと判断された個体は経験水温と環境水温の差の時系列データを R の’changeoint’パッケージによって平均値と分散の変化点を検出し、捕食された日時を推定した。漂流期は、ウナギからタグが外れるか、捕食者からタグが排出されて海面を漂流する時期とした。

各固体の放流点と浮上点の midpoint における日出没時刻は、こよみのページ（<http://koyomi8.com/>）によって求めた。さらに、Westerberg et al. (2014)と Chow et al. (2015)に基づいて、1日に示す日周鉛直移動の内の遊泳水深が10分以上連続して上昇する最初の時点を上昇開始、最後の時点を上昇終了とした。また、遊泳水深が10分以上連続して潜降する最初の時点をも潜降開始、最後の時点をも潜降終了とした。上昇開始から上昇終了までを”上昇”，上昇終了から潜降開始までを”夜間”，潜降開始から潜降終了までを”潜降”，潜降終了から上昇開始までを”昼間”とした。日周鉛直移動を示している期間の1日の遊泳水深と経験水温を夜

間、昼間、上昇、潜降の 4 つの期間に区分して解析した。

夜間の遊泳水深と月の光との関係を検討するため、各夜において月が空に出ている時間帯の遊泳水深と月が空に出ていない時間帯の遊泳水深を比較した (Mann-Whitney の U 検定)。また、夜間の遊泳水深と各日の月齢との相関を検討した (Spearman の順位相関係数)。さらに、月が空に出ている時間帯の遊泳水深と月高度との相関を検討した (Spearman の順位相関係数)。月高度は高精度計算サイト (<http://keisan.casio.jp/exec/system/1239785915>) によって算出した。1 時間毎の月高度を線形補間して求めた。しかし、太陽光の影響を受けている期間の遊泳水深のデータを除外しなければ月光の影響を正しく評価することができない。そのため、一般的に太陽の光が月やその他の天体よりも弱いとされる天文薄明 (太陽高度: -18° , Rosevear 2007) よりも太陽高度が低い期間における遊泳水深のデータのみを使用した。太陽高度の変化は Walraven (1978) の式を用いて推定した。昼間の遊泳水深と太陽の光との関係を検討するため、昼間の遊泳水深と経験水温のそれぞれにおいて太陽高度との相関を検討した (Spearman の順位相関係数)。また、日周鉛直移動による遊泳水深と経験水温の下限を知るため、各個体における 1 日毎の最大水深と最低水温の頻度分布を求めた。上昇および潜降においても太陽の光との関係を検討するため、上昇期と潜降期の遊泳水深と経験水温のそれぞれにおいて太陽高度との相関を検討した (Spearman の順位相関係数)。代表値の差の検定や相関係数の検定は "R" (R Core Team 2015) によって解析した。

第 2 節 結果

第 1 項 追跡結果

I. 回収率とデータの質

放流した全 27 個体の内、20 個体 (浮上率: 74.1%) のタグが浮上し、Argos 衛星経由でデータを回収することに成功した。データが得られた 20 個体の内、11 個体 (成功率: 55%) において遊泳水深に明瞭な周期性がみられた。また、日周鉛直移動が観察された 11 個体中 10 個体の放流時点の銀化段階は S2 で、残りの 1 個体は S1 であった。以下、各放流回次の詳細を記す。

2011 年 11~12 月放流分

放流した 16 個体の内 10 個体のタグが浮上しデータの回収に成功した (浮上

率:81.3%). タグが浮上した10個体のうち7個体は明瞭な周期性がみられ, 第2項以降の解析に利用した(成功率:70%). タグの種類別に比較すると, X-Tagの浮上率が50%, 成功率が25%であり, MiniPATの浮上率が75%, 成功率が100%となった. また, 日周鉛直移動が観察された7個体中6個体の放流時点の銀化段階はS2で, 残りの1個体はS1であった.

2014年5月放流分

放流した3個体の内2個体のタグが浮上しデータの回収に成功した(浮上率:66%). タグが浮上した2個体のうち, 1個体は不規則な遊泳を示した後, 予定追跡期間の途中で緊急浮上した. 同日に放流したもう1個体のタグは予定通りに浮上したため, 第2項以降の解析に利用した(成功率:50%).

2014年12月放流分

放流した3個体全てのタグが浮上しデータの回収に成功した(浮上率:100%). 3個体中2個体は, 不規則な遊泳を示した後, 計測期間の途中で緊急浮上した. もう1個体は, 明瞭な周期性がみられ, 第2項以降の解析に利用した(成功率:33%).

2015年12月放流分

2015年12月には愛知県恋路ヶ浜から2個体, 宮崎県お倉ヶ浜から3個体を放流し, その全個体のタグが浮上しデータの回収に成功した(浮上率:100%). 恋路ヶ浜から放流した2個体の内, 1個体は放流から3日後に緊急浮上した. もう1個体は, 明瞭な周期性がみられ, 第2項以降の解析に利用した. お倉ヶ浜から放流した3個体の内, 2個体は不規則な遊泳を示した後, 追跡期間の途中で浮上した. 残りの1個体は明瞭な周期性がみられ, 第2項以降の解析に利用した(成功率:40%).

II. 水平方向の移動

浮上した20基のポップアップタグを装着した各個体の内, 日本沿岸から放流した18個体は黒潮に沿って東もしくは南東へ移動し, 黒潮強流帯もしくは黒潮外側域でタグが浮上した(Fig.2). 千葉県九十九里浜から放流した4個体は放流地点から東もしくは南東(69.6~110.3°)に397~1120 km離れた地点でタグが

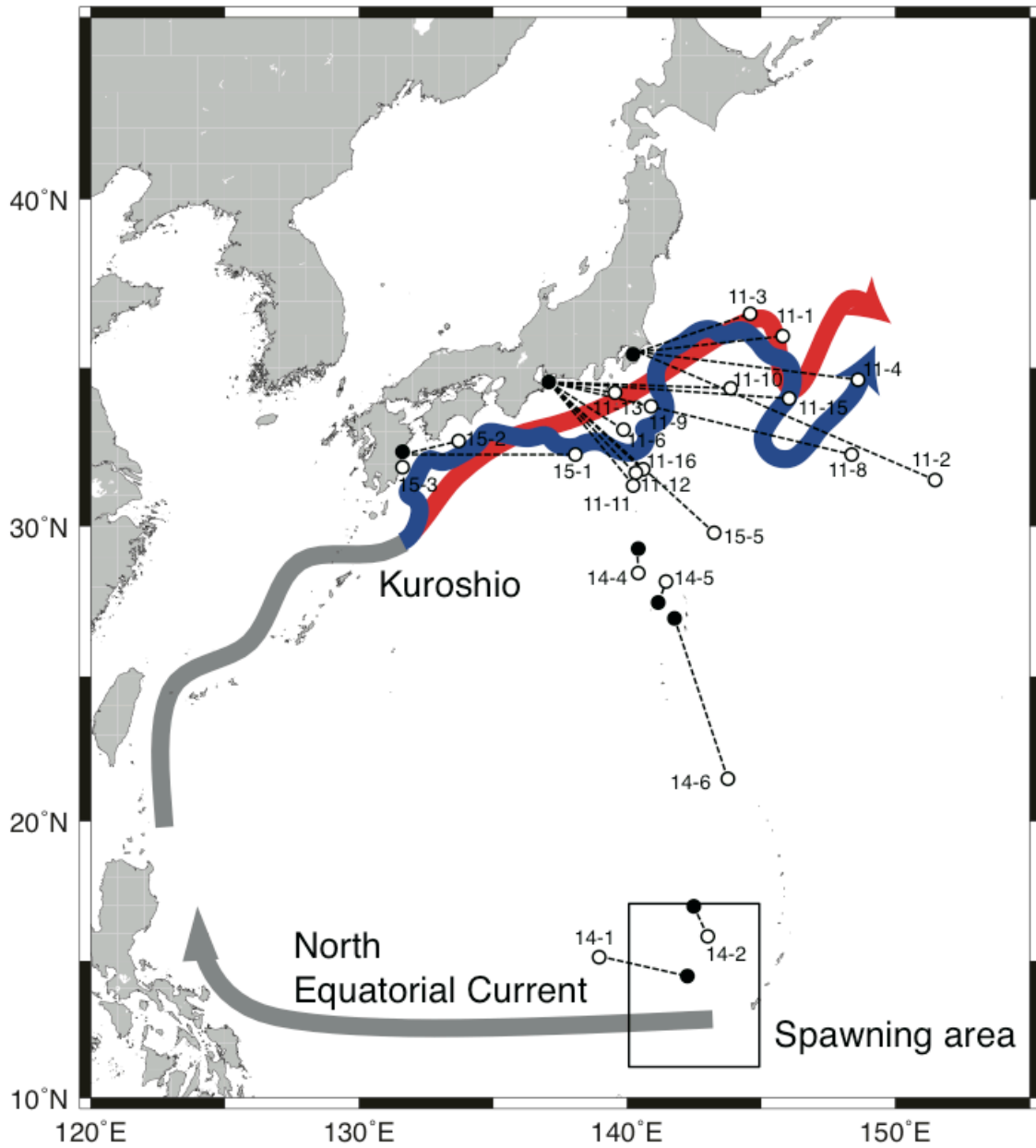


Fig.2 Eel release points (closed circles) and ascent locations of pop-up archival transmitting tags (open circles) in this study. The grey lines with an arrowhead show the general paths of the North Equatorial Current and a part of Kuroshio. Red and blue lines with arrowheads show the paths of the Kuroshio in December 2011 and December 2015, respectively.

浮上した。この内2個体は黒潮流域内でタグが浮上し、残り2個体は黒潮外側域で浮上した。愛知県恋路ヶ浜から放流した11個体中10個体は放流地点から東もしくは南東(90.0~140.0°)に231~1077 km離れた地点でタグが浮上した。さらに、その内個体11-13は黒潮流域内でタグが浮上し、残りの9個体は黒潮外側域で浮上した。個体15-4は放流した翌朝に放流地点付近において漁獲され、愛知県西尾市の西幡豆漁港まで運ばれた。宮崎県お倉ヶ浜から放流した3個体の内の1個体(個体15-1)は東(89°)に606 km移動し、遠州灘沖の黒潮強流帯においてタグが浮上した。

小笠原沖から放流した3個体の内2個体(個体14-4, 14-5)は、第4項で述べるニホンウナギの日周鉛直移動を示していなかった。過去に報告されているニホンウナギの産卵回遊行動の追跡(Manabe et al. 2011, Chow et al. 2015)ではいづれにおいても昼夜の日周鉛直移動を示すことが報告されている。このことから、個体14-4と14-5はウナギ本来の移動ではないと判断した。残りの個体14-6は日周鉛直移動を示していたため、ニホンウナギが遊泳して移動したと判断した。この個体は南南東(161.2°)へ642 km移動した。

マリアナ諸島沖から放流した2個体の内、1個体は南東(155.9°)へ133 km移動した先でタグが浮上したが、この個体はニホンウナギの日周鉛直移動を示していなかったことから、ウナギ本来の移動ではないと判断した。残りの個体14-1は日周鉛直移動を示していたため、ニホンウナギが遊泳して移動したと判断した。この個体は北西(282.7°)へ361 km移動した(Fig.2)。

上述の通り、宮崎県お倉ヶ浜から放流して遠州灘沖でタグが浮上した個体15-1と愛知県恋路ヶ浜から放流して黒潮外側域でタグが浮上した個体15-5は、どちらも同時期(2015年12月)に行動追跡を行った。追跡期間における日本沿岸と黒潮における環境水温のデータとタグが記録した水温データとの差に基づいて各個体の回遊経路を推定した。個体15-1の経験水温と2つの環境水温との差の変化点は2015年12月25日6:25に検出された(Fig.3)。放流から変化点までの経験水温と沿岸域との水温差は $0.59 \pm 2.01^{\circ}\text{C}$ であった。また、黒潮との水温差は $-5.64 \pm 1.46^{\circ}\text{C}$ であった。一方、変化点からポップアップタグが海表面に浮上する(2016年1月2日17:00)までの経験水温と沿岸域との水温差は $5.53 \pm 2.55^{\circ}\text{C}$ であった。また、黒潮との水温差は $0.123 \pm 1.29^{\circ}\text{C}$ であった(Fig.3)。

個体15-5は水温データの欠測があった。そのため変化点の検出は行わず、経験水温と2つの環境水温との差を1日毎に平均した値を比較することでウナ

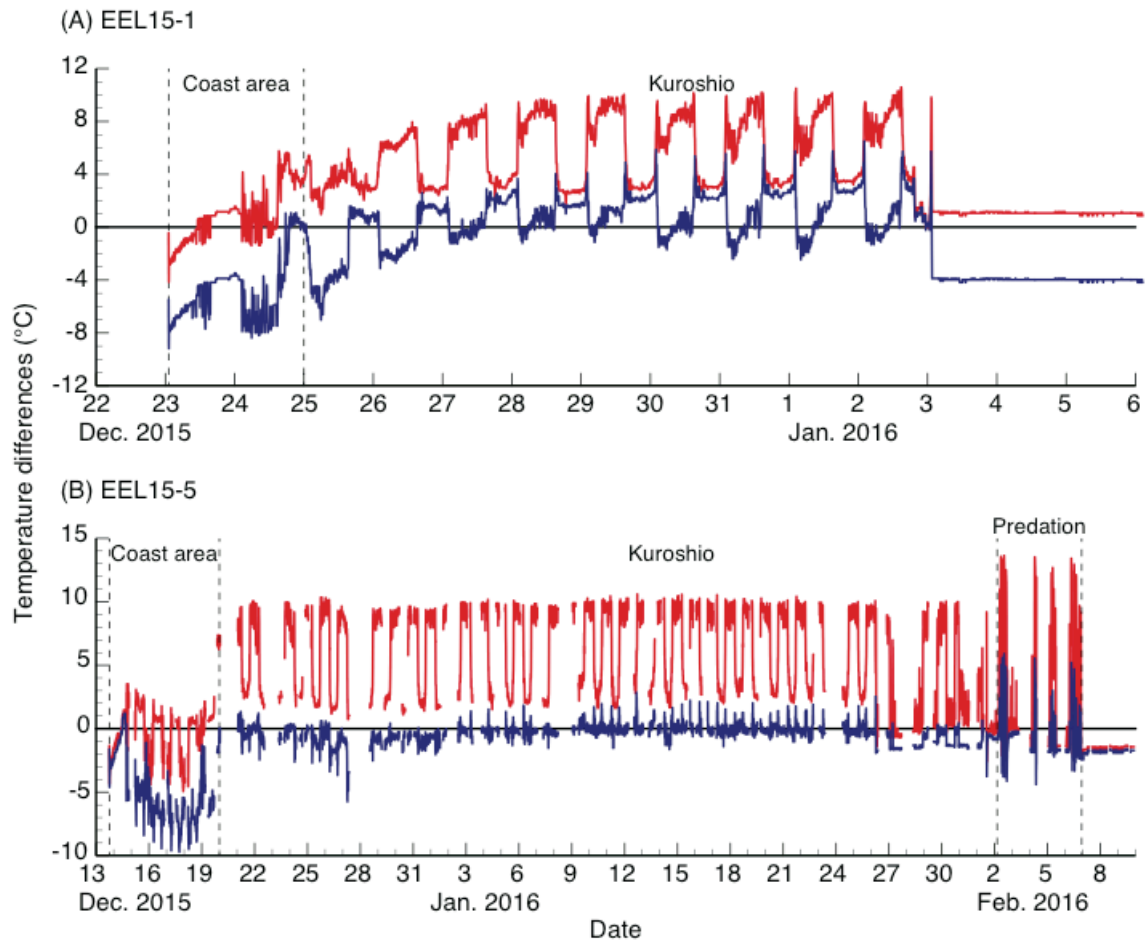


Fig.3 Differences between tag recorded temperature of EEL15-1 (A) and EEL15-5 (B) and CTD observed temperatures in coast of Japan (red line) and Kuroshio (blue line).

ギが海域を移動したタイミングを推定した。放流から 2015 年 12 月 19 日までは沿岸域における環境水温 ($1.48 \pm 1.06^{\circ}\text{C}$) の方が黒潮における環境水温 ($5.21 \pm 2.37^{\circ}\text{C}$) よりも経験水温との差が小さかった。2015 年 12 月 19 日から個体 15-5 が捕食される 2016 年 2 月 2 日 6:35 (第 4 項参照) までは黒潮における環境水温 ($0.65 \pm 0.83^{\circ}\text{C}$) の方が沿岸域における環境水温 ($5.75 \pm 3.51^{\circ}\text{C}$) よりも経験水温との差が小さかった (Fig.3)。

第 2 項 馴致

馴致期間は日周鉛直移動を示した 11 個体の内、日本沿岸(千葉県九十九里浜, 愛知県恋路ヶ浜, 宮崎県お倉ヶ浜)から放流した 9 個体(個体 11-2, 11-4, 11-6, 11-8, 11-9, 11-10, 11-16, 15-1, 15-5)において観察された (Figs.4~6)。外洋域で放流した 2 個体(個体 14-1, 14-6)は放流直後から水深 300 m 以深まで潜降し, その後規則正しい日周鉛直移動期を開始した (Fig.7)。馴致期間は九十九里浜から放流した個体は 2~4 日, 恋路ヶ浜から放流した個体は 1~2 日, お倉ヶ浜から放流した個体は 1 日であり, 九十九里浜から放流した個体の馴致期間は他の 2 地点から放流した個体よりも長かった。GMT (Generic Mapping Tools) により計測した放流地点から大陸棚縁辺部までの距離は, 千葉県九十九里浜では約 54.4 km, 愛知県恋路ヶ浜では約 26.88 km, 宮崎県お倉ヶ浜では約 18.91 km であり, 九十九里浜から大陸棚縁辺部までの距離が最も長かった。全 9 個体の馴致期間において水深 200 m 以浅で小規模な鉛直移動を示していた。馴致期間の初期では, 夜間は海表面付近を遊泳し, 昼間はほぼ一定の水深に止まる傾向があった。馴致期間の終期では, 夜間の鉛直移動の水深が徐々に深くなる傾向があった。また, 馴致期間終了直前には海表面付近から水深 100 m 以深へ潜降する行動が観察された。

第 4 項 日周鉛直移動

I. 日周鉛直移動

2011 年 11-12 月に千葉県九十九里浜および愛知県恋路ヶ浜から放流した 16 個体中 13 個体のポップアップタグが浮上した。この内の 10 個体 (11-2, 11-4, 11-6, 11-8, 11-9, 11-10, 11-16) は連続した鉛直移動を示した (Figs.8~10)。2014 年 5 月にマリアナ諸島沖から放流し, データが得られた 2 個体の内の 1 個体 (14-1) (Fig.11), 同年 12 月に小笠原諸島沖から放流し, データが得られた 3 個体の内

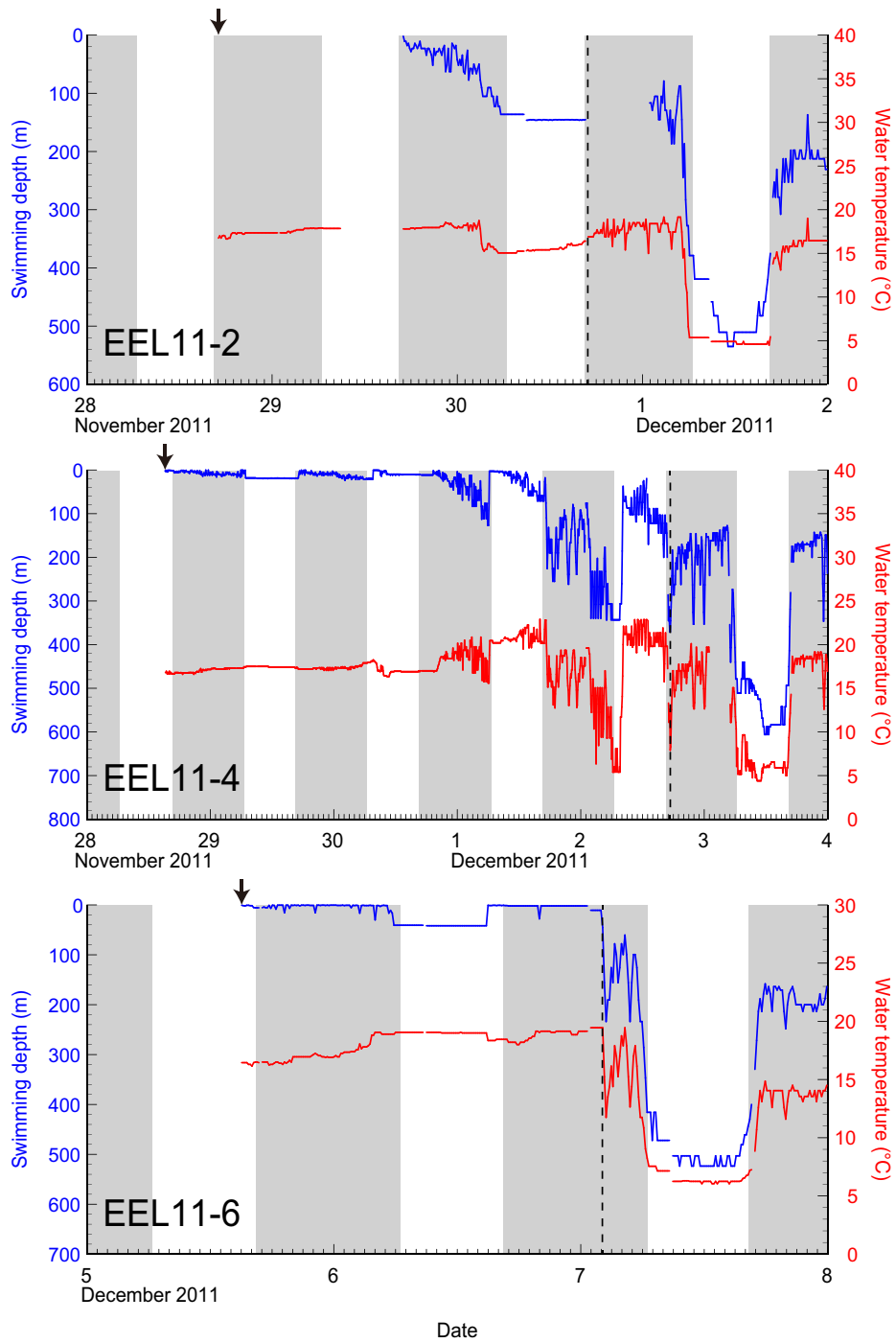


Fig.4 Swimming depth (blue lines) and water temperature (red lines) of EEL 11-2, 11-4, and 11-6 just after release. The black arrow shows timing of release. Grey shades show the periods between sunset and sunrise. Vertical dotted lines show the starting point of diel vertical migration.

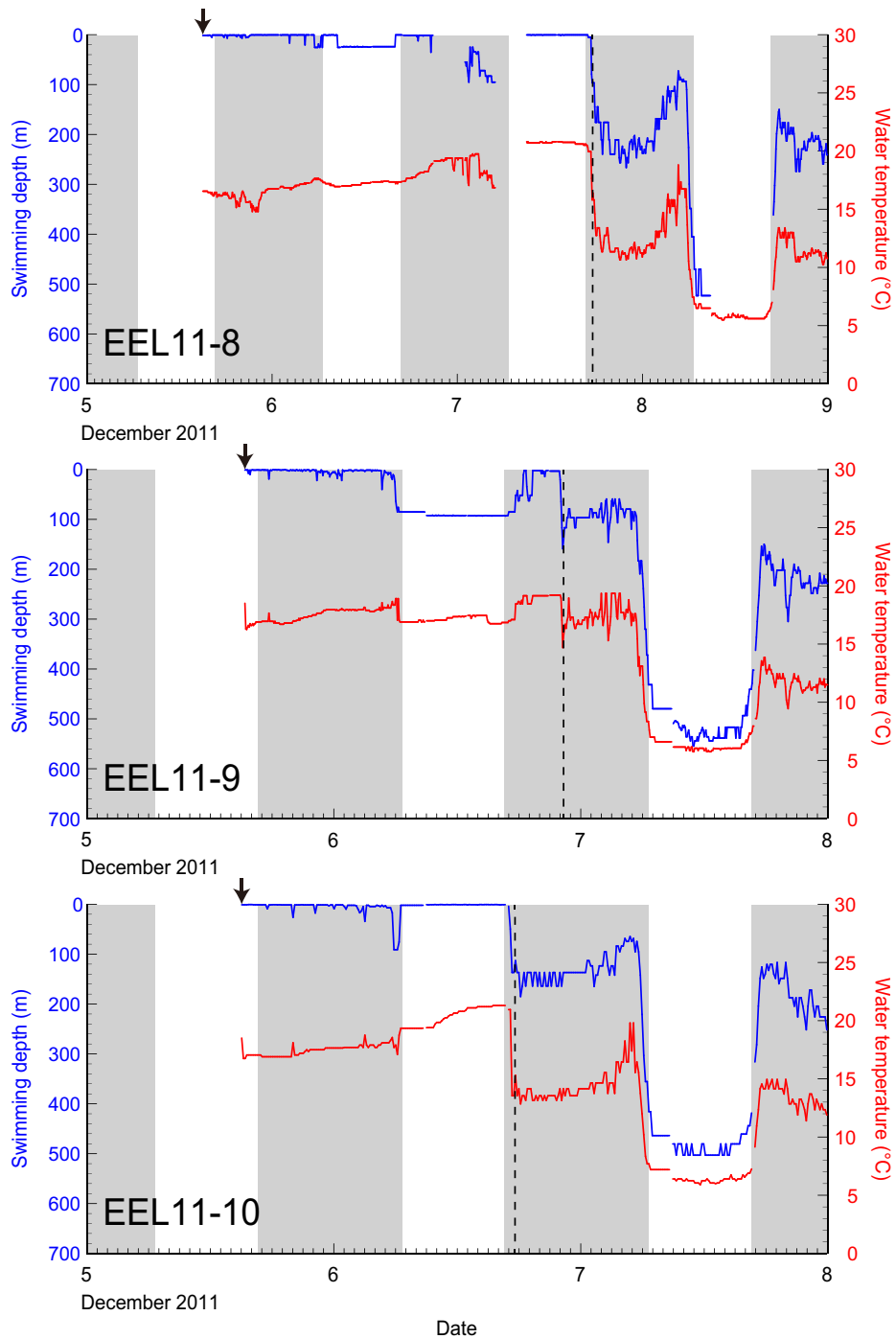


Fig.5 As in Fig.4 but about EEL 11-8, 11-9 and 11-10.

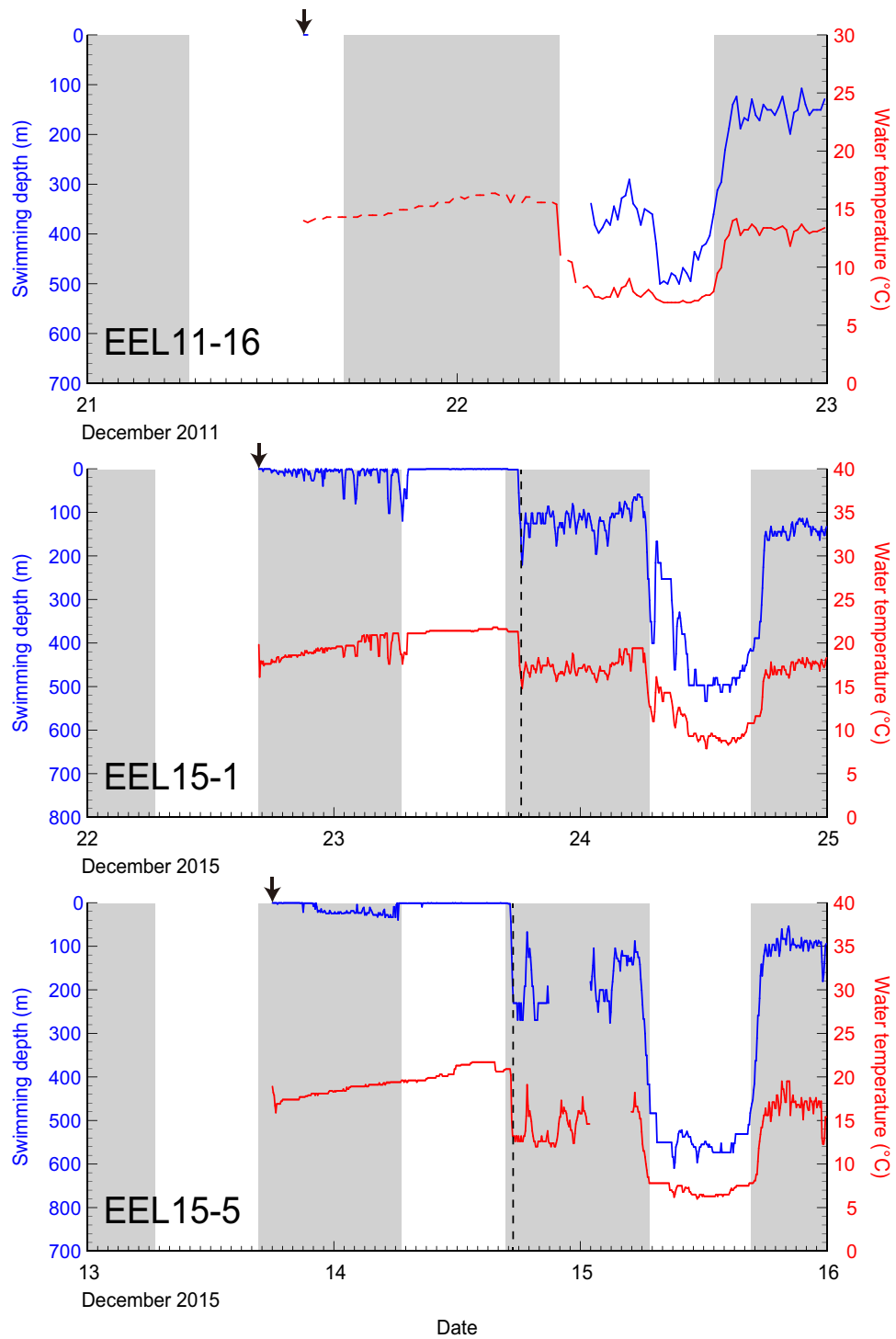


Fig.6 As in Fig.4, but about EEL 11-16, 15-1 and 15-5.

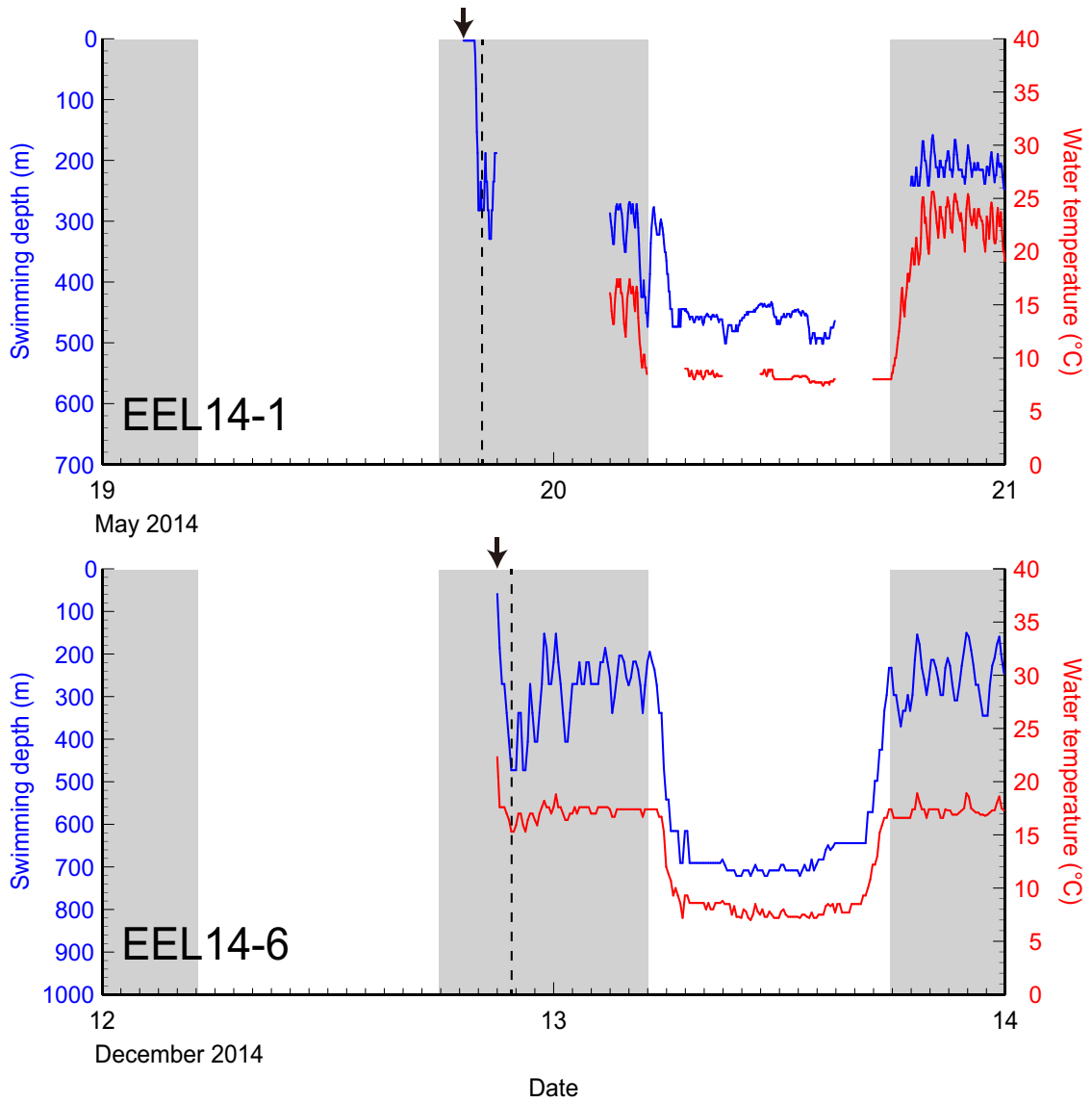


Fig.7 As in Fig.4 but about EEL 14-1 and 14-6.

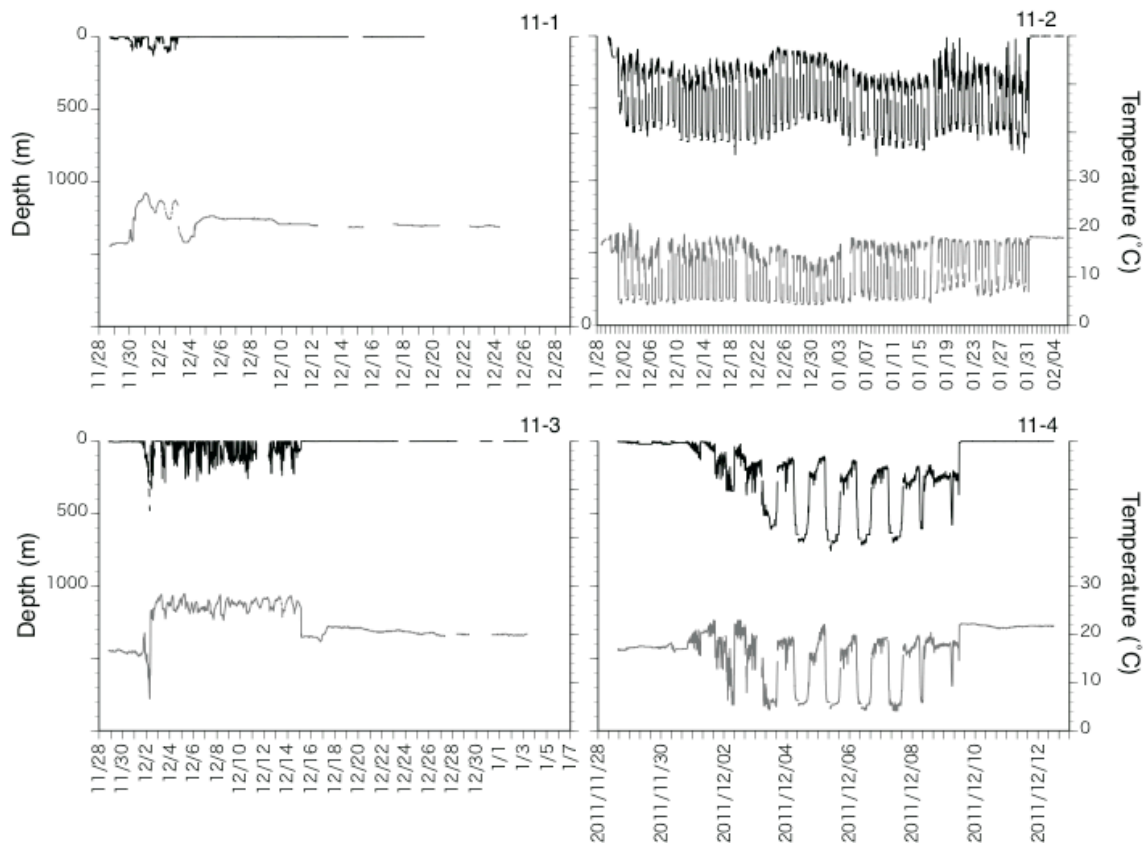


Fig.8 Swimming depth (black) and experienced temperature (gray) of EEL 11-1, 11-2, 11-3, and 11-4.

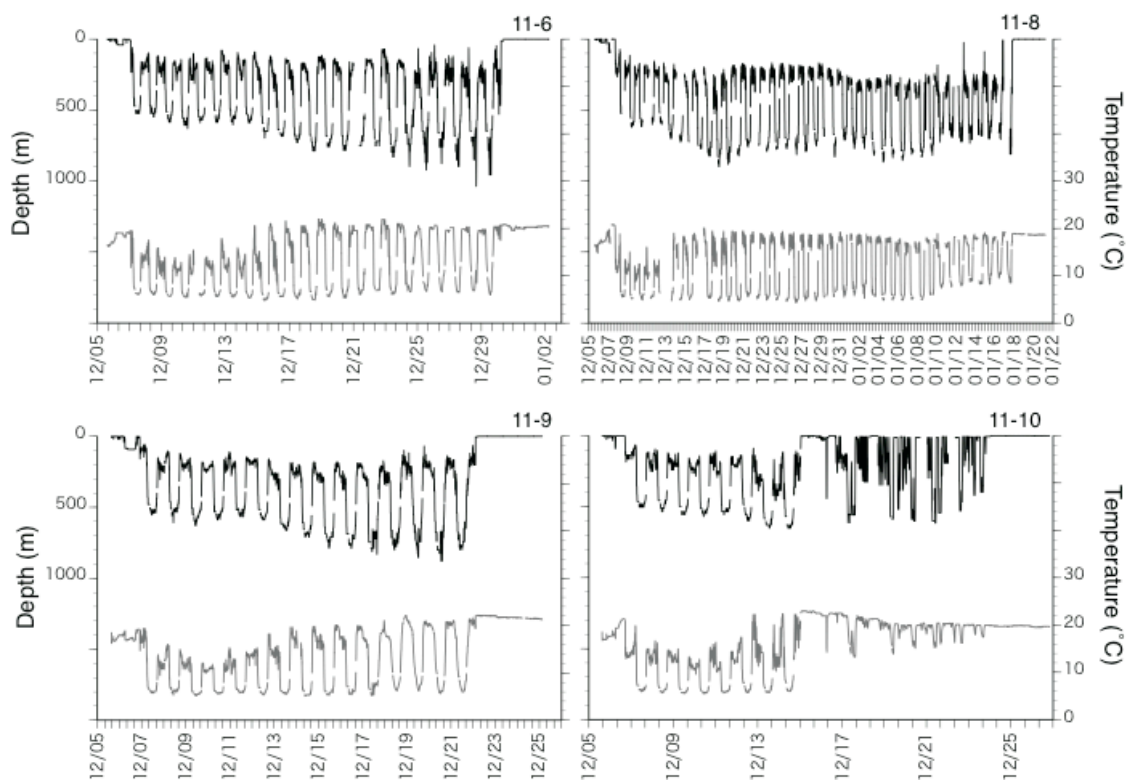


Fig.9 As in Fig.8, but about EEL 11-6, 11-8, 11-9, and 11-10.

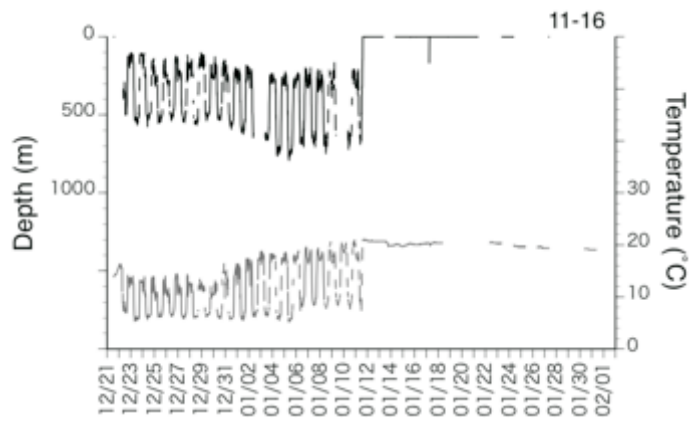


Fig.10 As in Fig.8, but about EEL 11-16.

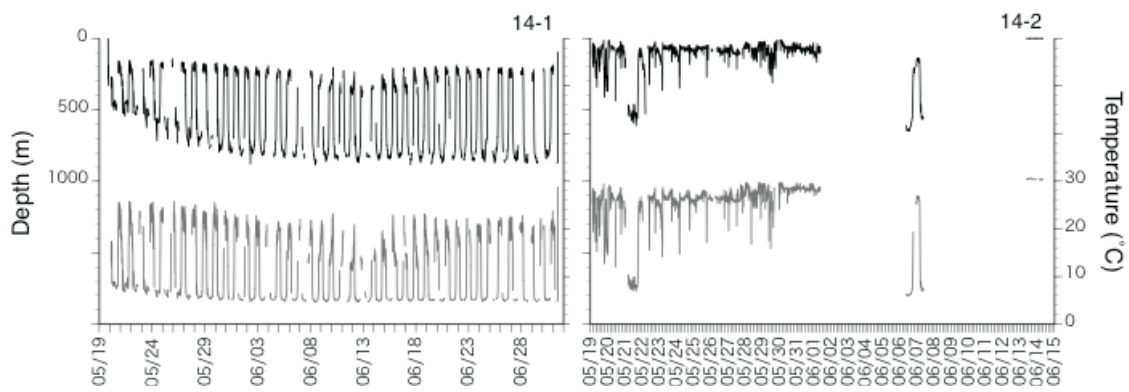


Fig.11 As in Fig.8, but about EEL 14-1, and 14-2.

の1個体(14-6)(Fig.12) , および2015年12月に愛知県恋路ヶ浜と宮崎県お倉ヶ浜から放流し, データが得られた5個体の内の2個体(15-1, 15-5)(Figs.13,14)においても連続した鉛直移動が認められた.

連続した鉛直移動が観察された11個体の内, 12月から1月にかけて追跡が行われた10個体(Figs.15A~G, I~K)は概ね17時から18時にかけて深い層から浅い層へ上昇し, 6時から7時にかけて浅い層から深い層へ潜降していた. 一方, 5月から6月にかけて追跡が行われた1個体(Fig.15H)は, 概ね18時から19時にかけて深い層から浅い層へ上昇し, 5時から6時にかけて浅い層から深い層へ潜降していた. これら11個体の上昇と潜降のタイミング(太陽高度=0°, Fig.15)は日没のタイミングと対応していた.

海域間でのウナギの日周鉛直移動を検討するため, 日本沿岸から放流した個体の内, 最も長く追跡できた個体11-2と小笠原諸島沖から放流した個体14-6, マリアナ諸島西方海域から放流した個体14-1の各個体の夜間と昼間の遊泳水深と経験水温を比較した. その結果, 夜間の遊泳水深は3海域間で有意差が認められ(Steel-Dwass検定, $p < 0.05$), 中央値の差は3~60.5mであった(Fig. 16). 昼間の遊泳水深は3海域間で有意差が認められ(Steel-Dwass検定, $p < 0.05$), 中央値の差は29~174.5mであった. 夜間の経験水温は3海域間で有意差が認められ(Steel-Dwass検定, $p < 0.05$), 中央値の差は1.05~5.65°Cであった. 昼間の経験水温はマリアナ諸島西方海域のみ他の2海域との間に有意差が認められたが(Steel-Dwass検定, $p < 0.05$), 中央値の差はわずか0~0.1°Cであった(Fig.16).

II. 夜間行動

日周鉛直移動を示した11個体(11-2, 11-4, 11-6, 11-8, 11-9, 11-10, 11-16, 14-1, 14-6, 15-1, 15-5)において, 一晩のうちに月高度が0より小さい時間帯と0より大きい時間帯における遊泳水深を比較したところ, 解析に使用した計165日中120日(72.72%)において有意差が認められた(Mann-WhitneyのU検定, $p < 0.05$)(Figs.17~19). これにより, ニホンウナギの夜間の遊泳水深は月の出没に合わせて遊泳水深を変化させていることが明らかになった. さらに, 夜間の遊泳水深と月齢との関係を明らかにするために, 解析期間が15日以上かつその期間が月齢0~15もしくは15~30(=0)を網羅している6個体(11-2, 11-8, 11-16, 14-1, 14-6, 15-5)について解析を行った. その結果, 月が空に出ている時間帯の遊泳水深は6個体全てにおいて月齢との間に有意な正の相関が認められ

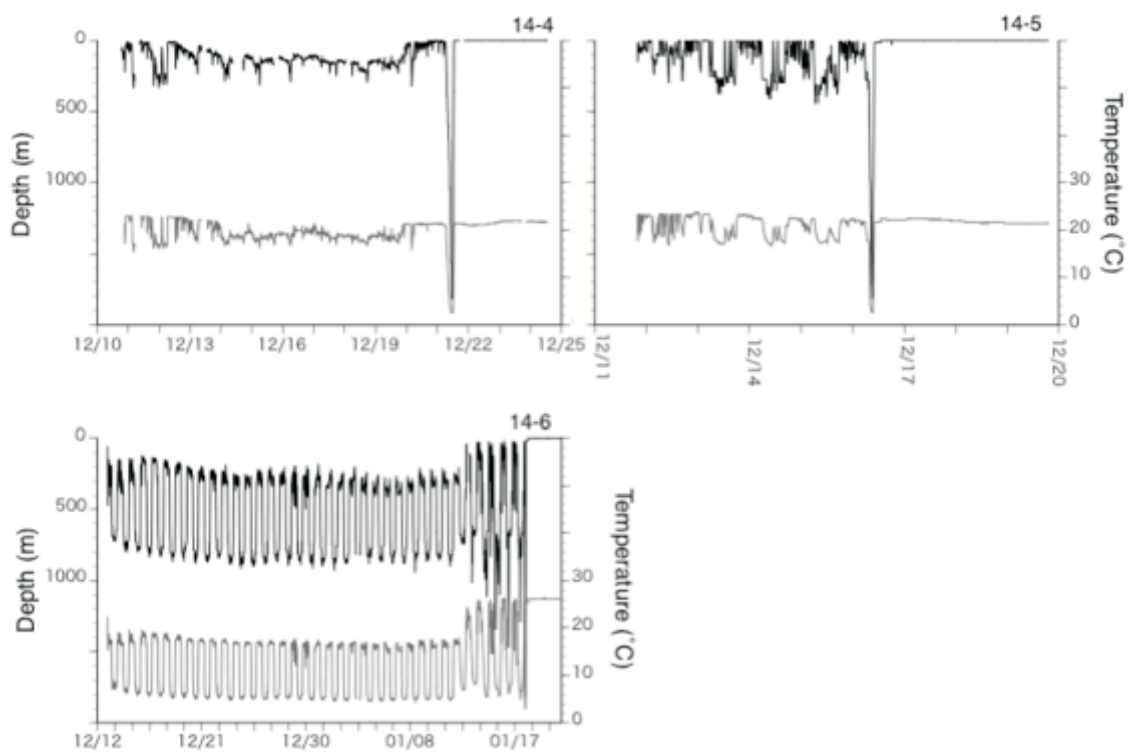


Fig.12 As in Fig.8, but about EEL 14-4, 14-5, and 14-6.

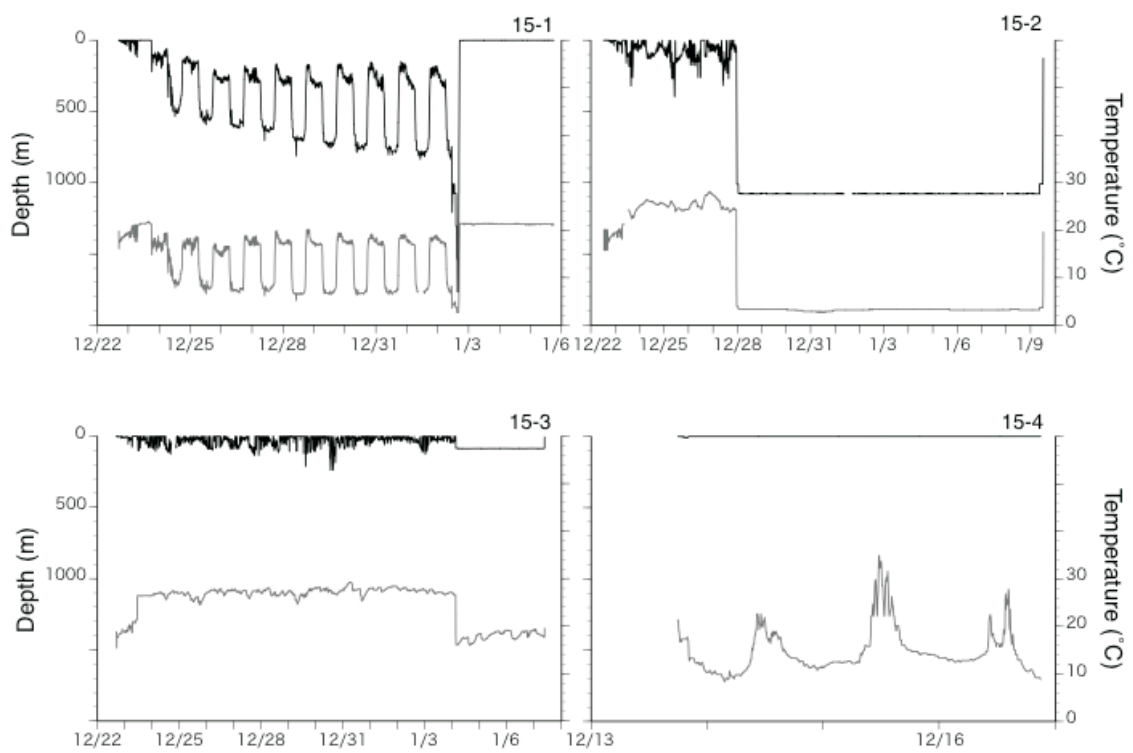


Fig.13 As in Fig.8, but about EEL 15-1, 15-2, 15-3, and 15-4.

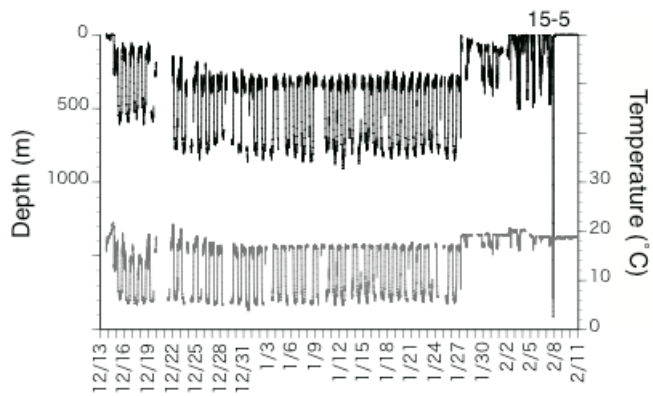


Fig.14 As in Fig.8, but about EEL 15-5.

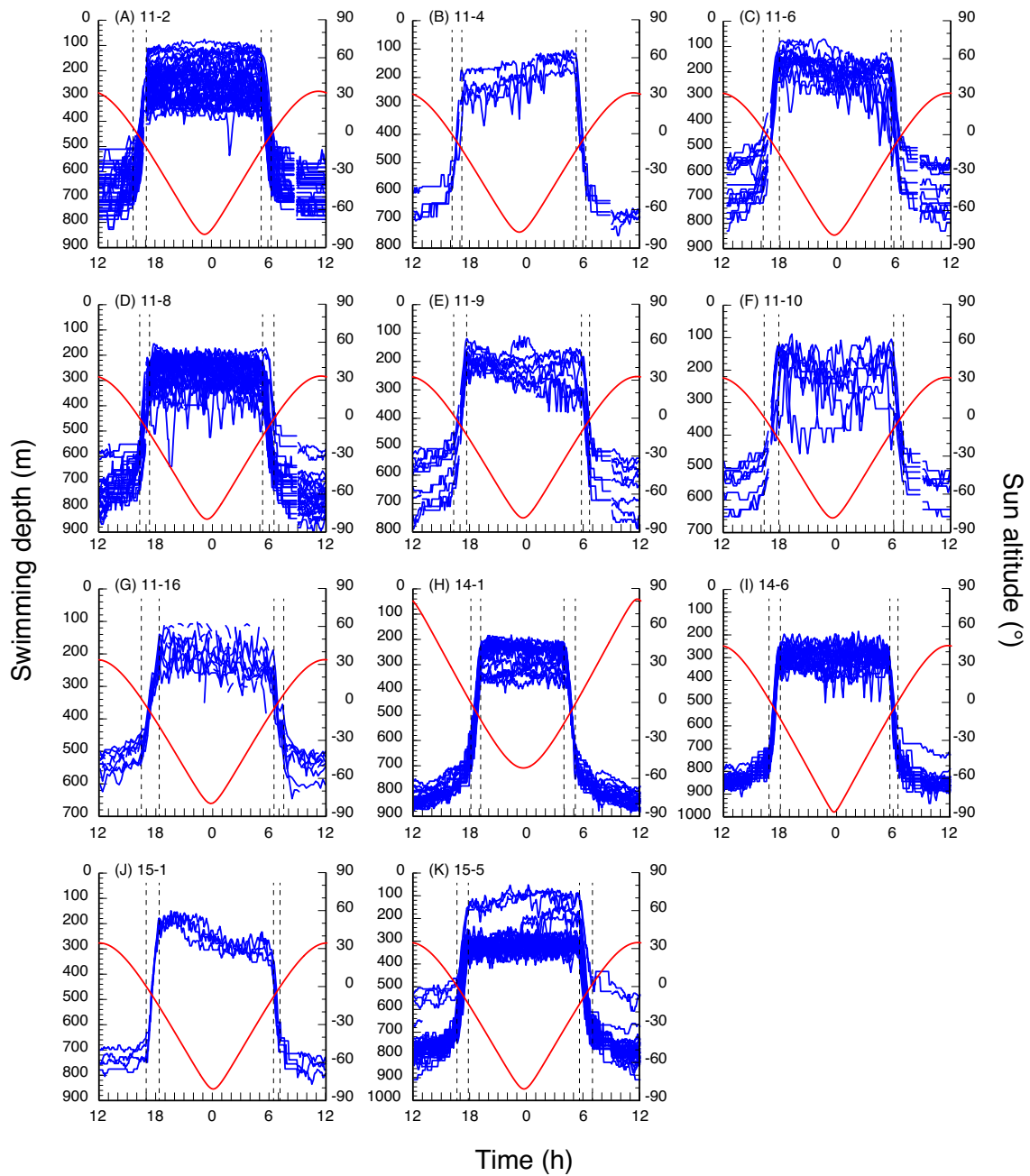


Fig.15 Swimming depths of EEL11-2 (A), 11-4 (B) , 11-6 (C) , 11-8 (D) , 11-9 (E) , 11-10 (F) , 11-16 (G) , 14-2 (H) , 14-6 (I) , 15-1 (J) and 15-5 (K) with all daily data superimposed. Swimming depths (blue lines) were separated into 4 phases by start point of ascending, end point of ascending, start point of descending, and end point of descending (vertical dashed lines) for the analyses of this study. Red lines show the averaged sun altitudes during tracking periods at the mid-points between release and pop-up location.

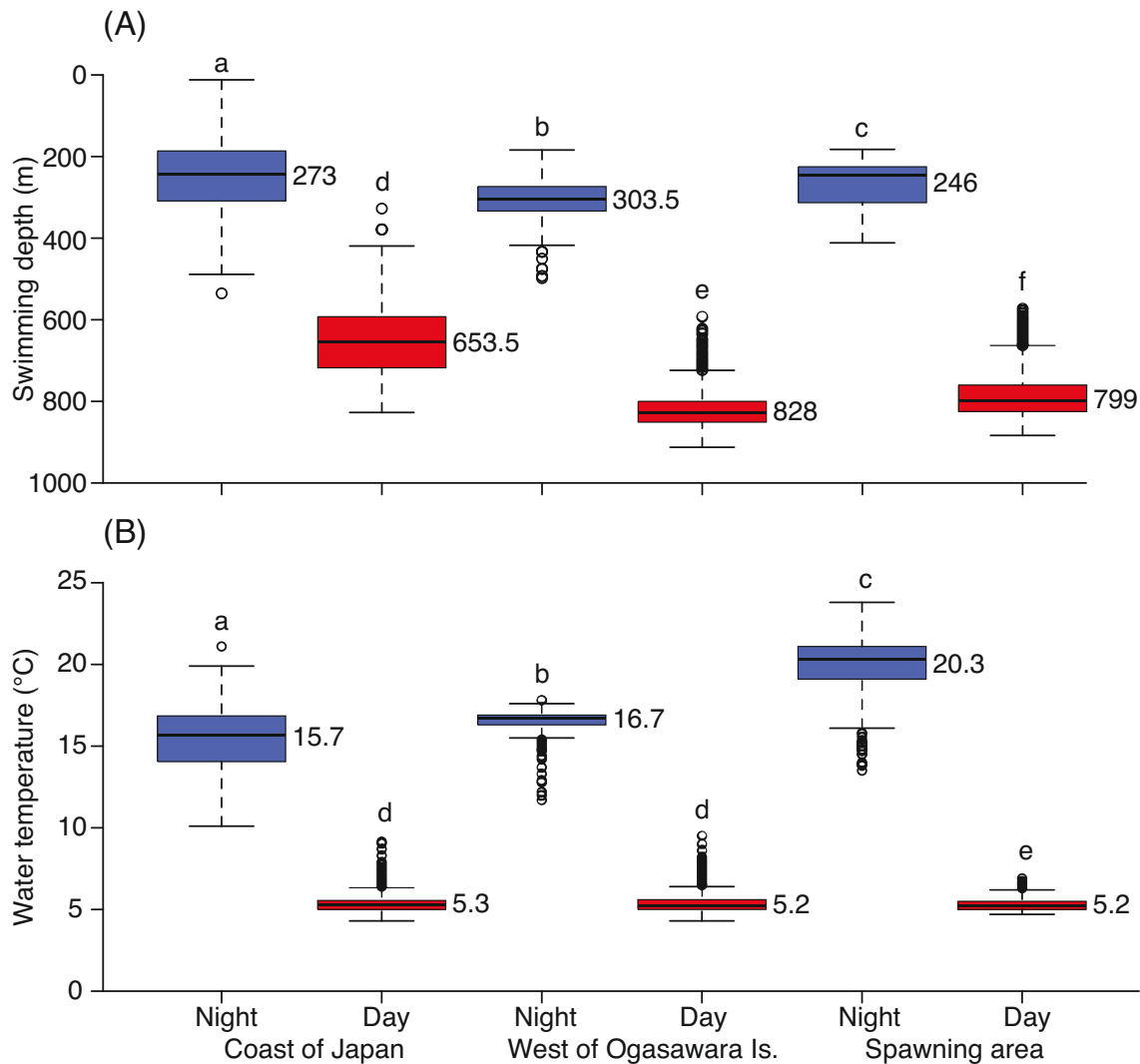


Fig.16 Swimming depth (panel A) and experienced water temperature (panel B) of EEL11-2 (Coast of Japan), 14-6 (West of Ogasawara Islands) and 14-1 (Spawning area) during nighttime (blue boxplots) and daytime (red boxplots). The horizontal line segments in each box show the median of each data, and each box shows the ranges between the first and third quartile. The horizontal line segments above and below each box show maximum and minimum of each data, respectively. Open circles show outliers of each data. The different letters above each boxplot indicate significant differences. ($p < 0.05$, Kruskal-Wallis with Steel-Dwass post hoc test).

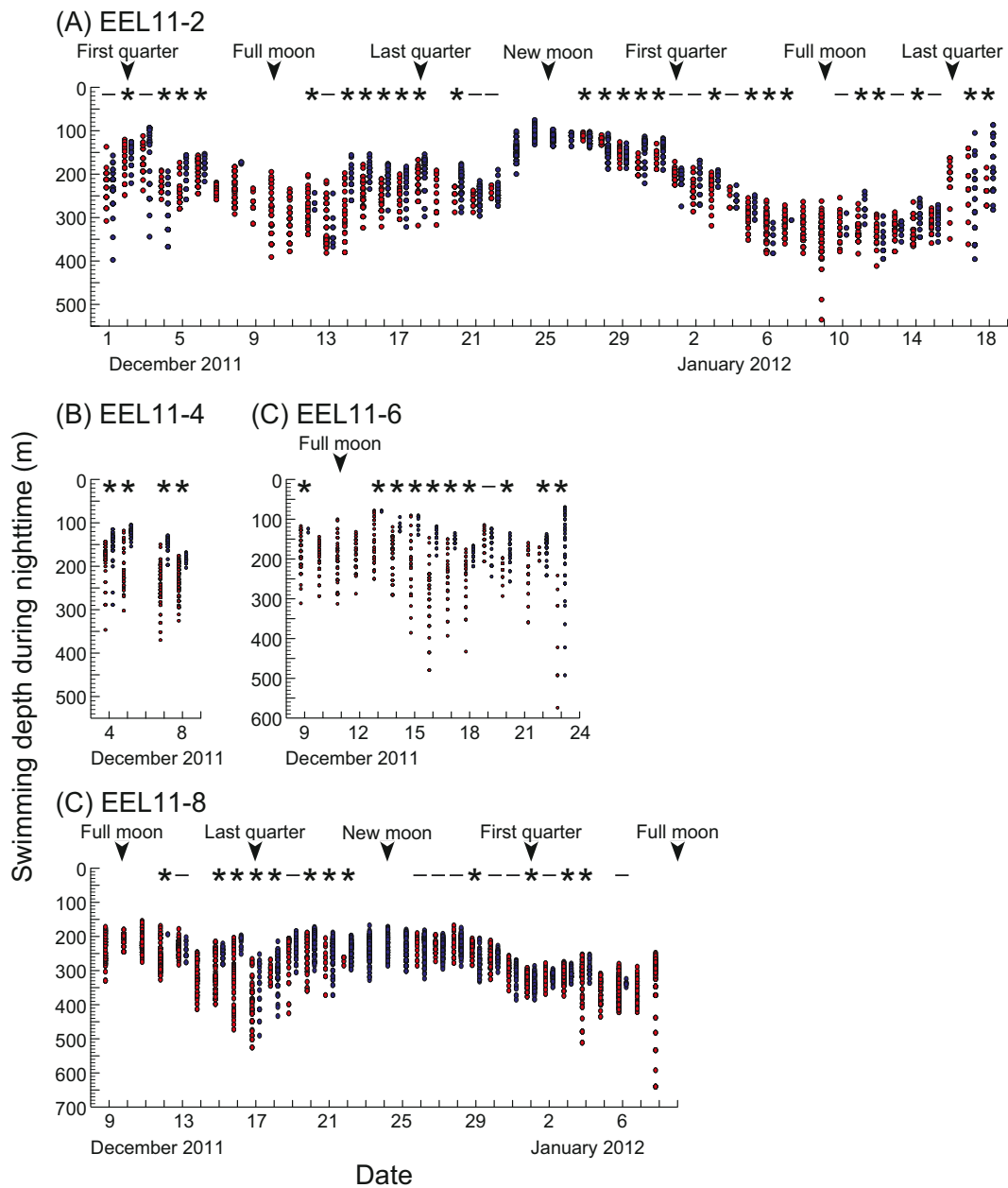


Fig.17 Swimming depths of EEL11-2 (panel A), 11-4 (panel B), 11-6 (panel C), and 11-8 (panel D) during nighttime periods for each observation period. The swimming depths were separated into nighttime with moon (red circles) and without moon (dark blue circles) periods. Asterisks shows significant differences between nighttime with moon and without moon, and bars indicate no significant differences (Mann-Whitney U test, $p = 0.06, 0.81$).

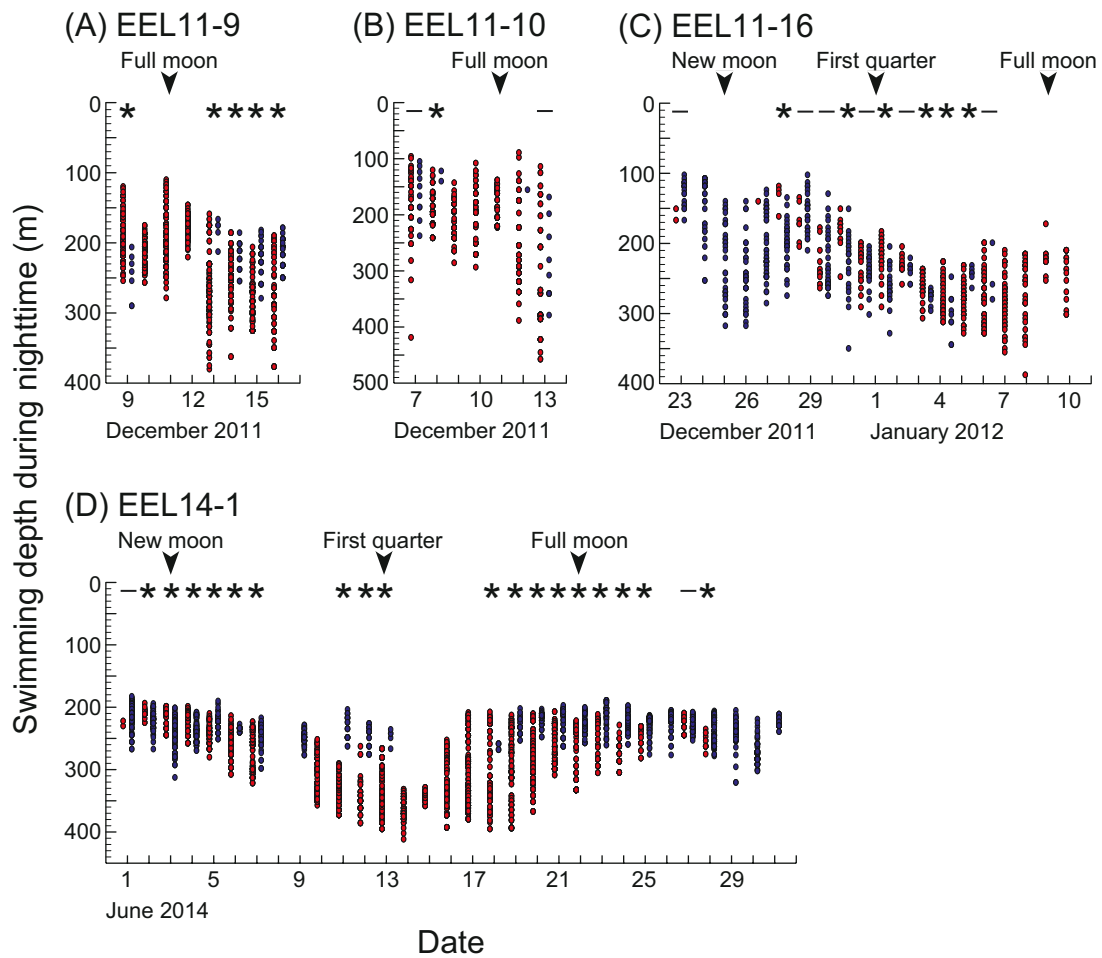


Fig.18 As in Fig.17, but for EEL11-9 (panel A), 11-10 (panel B), 11-16 (panel C), and 14-1 (panel D).

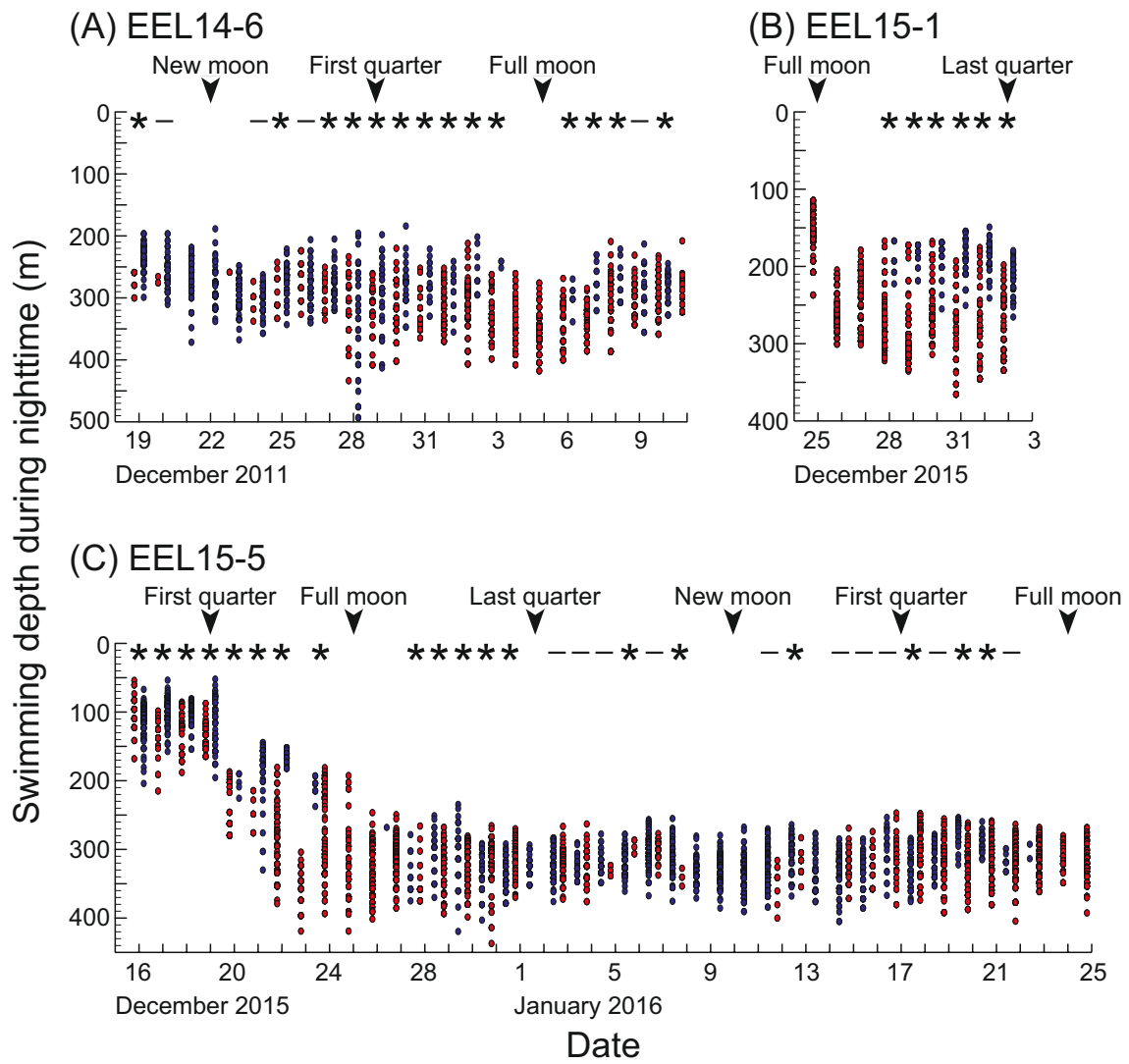


Fig.19 As in Fig.17, but about EEL14-6 (A), 15-1 (B), and 15-5 (C).

た ($p < 0.05$, $\rho = 0.07 \sim 0.67$) (Figs.20,21). 月が空に出てない時間帯の夜間の遊泳水深は 2 個体 (11-2,11-16) において月齢との間に有意な相関が認められた ($p < 0.05$, $\rho = 0.38 \sim 0.64$). 残りの 4 個体においては, 月齢との間に有意な正の相関が認められなかった ($p > 0.05$, $\rho = -0.20 \sim 0.13$) (Figs.20,21). また, 月齢との間に有意な正の相関が認められた月が空に出ている時間帯の夜間の遊泳水深は, 6 個体全てにおいて月高度との間にも有意な正の相関が認められた ($p < 0.05$, $\rho = 0.07 \sim 0.67$) (Fig.22).

海域間でのウナギの夜間の行動の違いを検討するため, 日本沿岸から放流した個体の内, 最も長く追跡できた個体 11-2 と小笠原諸島沖から放流した個体 14-6, マリアナ諸島西方海域から放流した個体 14-1 の各個体の月が空に出ている時間帯の遊泳水深を比較した. 終夜月が空に出ない新月 (月齢: 0) と遊泳水深のデータが不足している (月齢: 1) を除く 14 月齢 (月齢: 2~15) において, 遊泳水深の比較が行われた. その結果, 月齢 12 を除く 13 月齢 (月齢: 2~11, 13~15) において 3 海域間で有意差が認められた ($p < 0.05$) (Fig.23A). 月齢 12 では, 小笠原諸島沖から放流した個体 14-6 とマリアナ諸島西方海域から放流した個体 14-1 との間にのみ有意差が認められた. ($p < 0.05$) (Fig.23A). 月齢 2~15 における遊泳水深の平均値は共通して, 日本沿岸から放流した個体 11-2 が他の 2 海域よりも浅かった. 外洋の 2 個体では, 月齢 11 と 13 を除く 12 月齢において, マリアナ諸島西方海域から放流した個体 14-1 は小笠原諸島沖から放流した個体 14-6 よりも浅い層を遊泳していた. 海表面から水深 200 m の積算蛍光光度は小笠原諸島沖では 21.93, 産卵場では 39.62 であり, 2014 年 12 月~2015 年 1 月の小笠原沖は 2014 年 5~6 月の産卵場よりもクロロフィル濃度が低かった (Fig.23B).

III. 昼間行動

日周鉛直移動を示した 11 個体の, 昼間の遊泳水深と経験水温について太陽高度との相関を検討した. 昼間の遊泳水深は全 11 個体において太陽高度との間に有意な正の相関が認められた ($p < 0.05$, $\rho = 0.23 \sim 0.81$) (Fig.24). 昼間の経験水温については太陽高度との間に有意な負の相関が認められた ($p < 0.05$, $\rho = -0.77 \sim -0.29$) (Fig.24). これらの結果は, 太陽高度が高いほど深い水深と低い水温を経験し, 太陽が南中する時刻に最大水深と最低水温に到達する傾向があることを意味する. 日周鉛直移動を示した 11 個体における 1 日の最低水温は 4~8.5°C

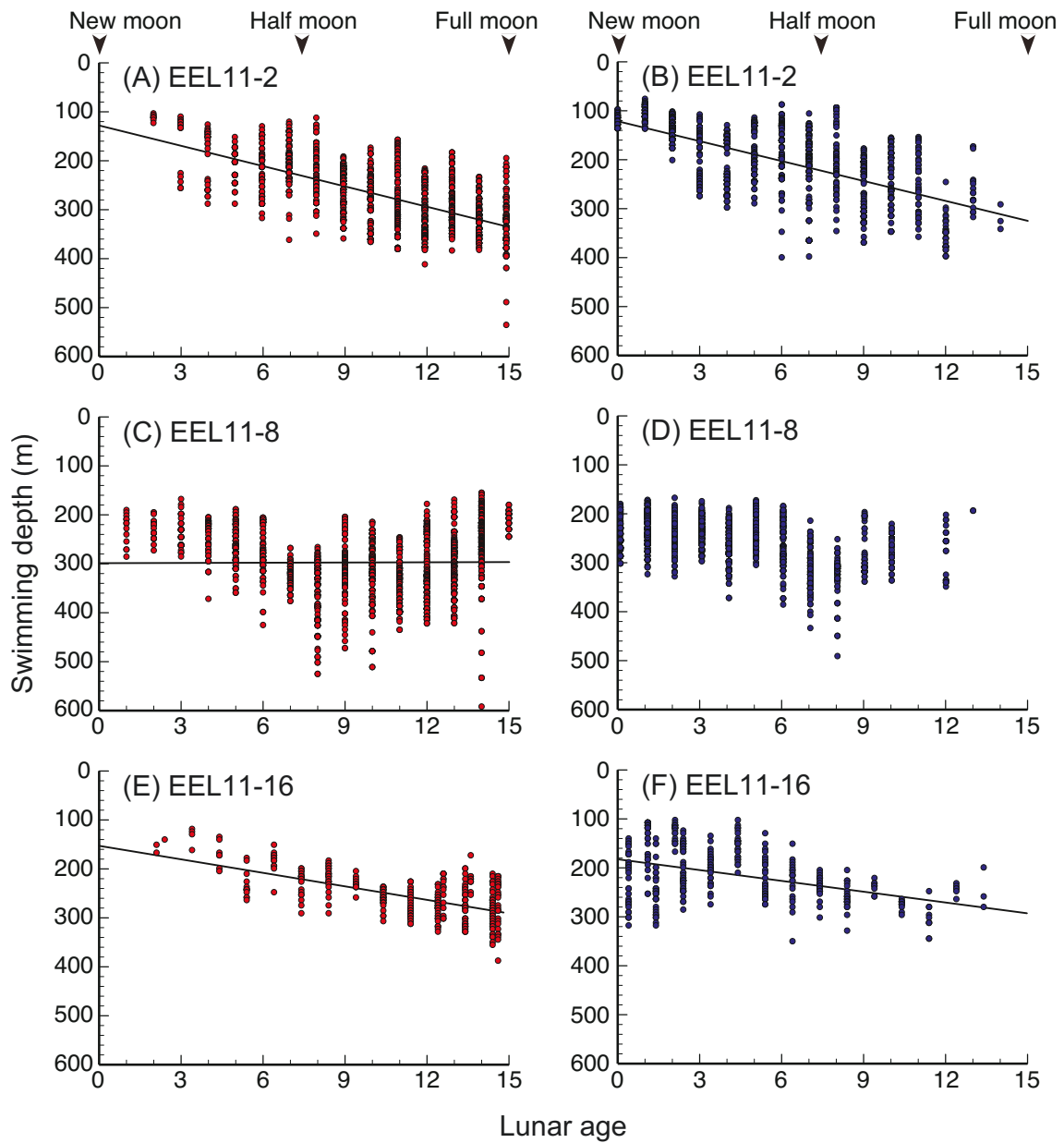


Fig.20 Relationships between lunar ages and swimming depths of EEL11-2 (panel A and B), 11-8 (panel C and D) and 11-16 (panel E and F) during nighttime periods with (left panels) and without (right panels) the moon in the sky. The two halves of the lunar month (0-30) are superimposed in inverse directions (0-15; new moon to full moon, and full moon to new moon). The regression lines are shown for significant trend cases.

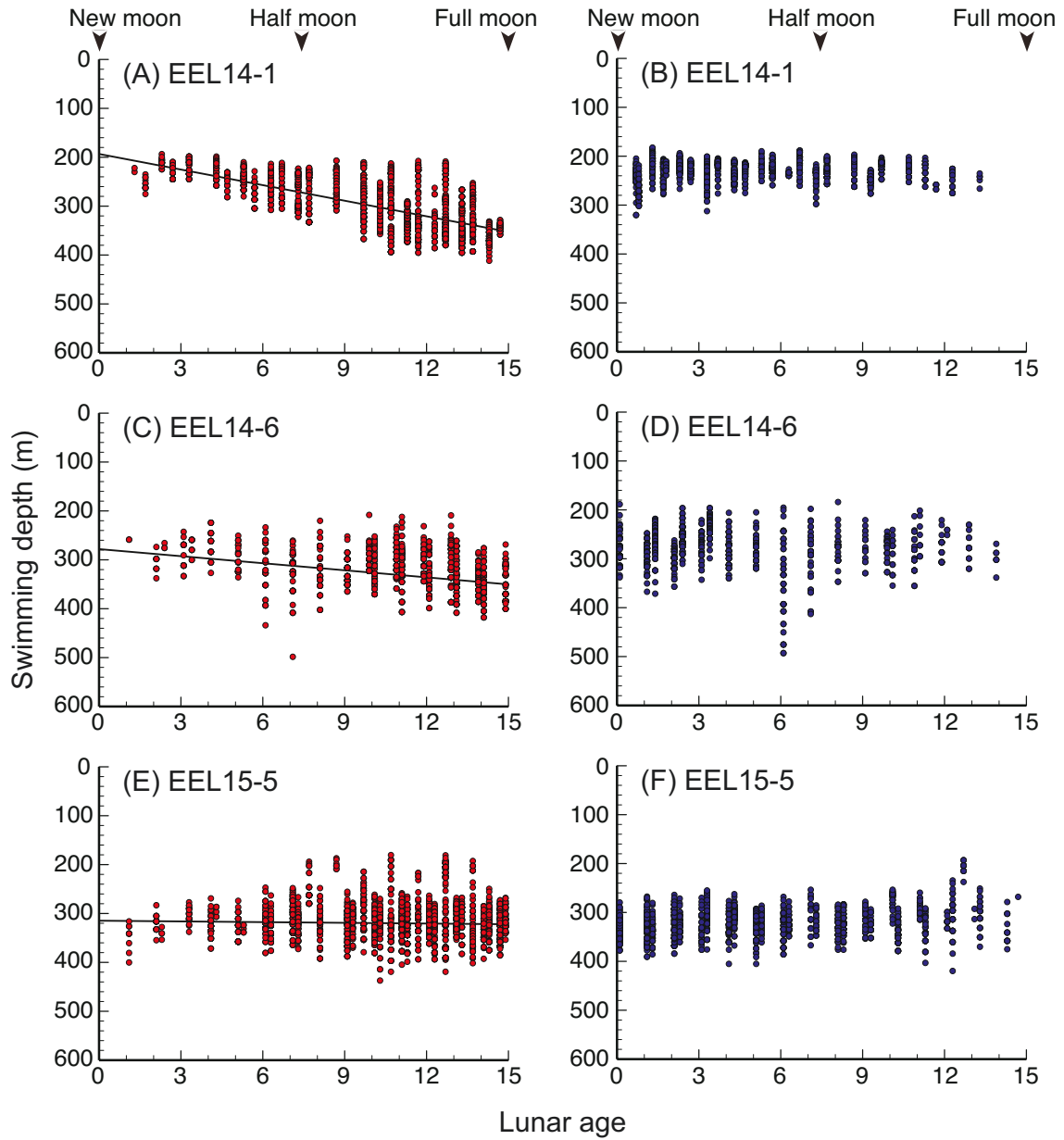


Fig.21 As in Fig.20, but for EEL14-1 (panel A and B), 14-6 (panel C and D) and 15-5 (panel E and F).

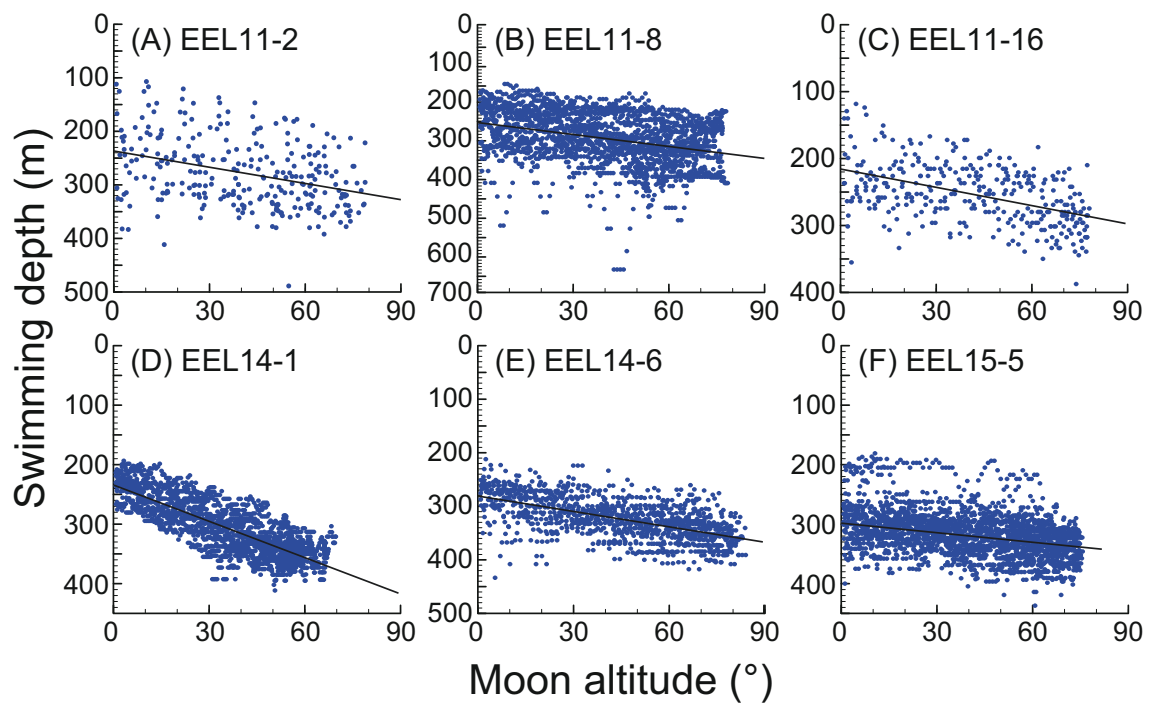


Fig.22 Relationship between moon altitude and swimming depth of EEL11-2 (A), 11-8 (B), 11-16 (C), 14-1 (D), 14-6 (E), and 15-6 (F) during nighttime periods with the moon in the sky.

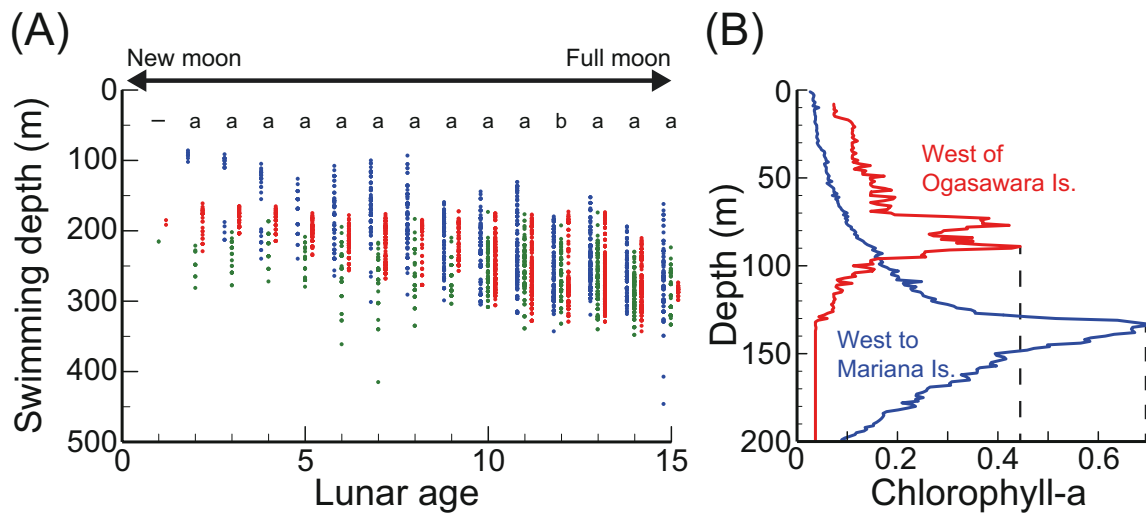


Fig.23. (A) Nighttime swimming depth of EEL11-2, 14-6 and 14-1 and (B) the vertical distributions of oceanic fluorescence. The swimming depth during nighttime with moon in the sky of EEL11-2 (left green points), EEL14-6 (middle red plot) and EEL14-1 (right blue plot). The swimming depths are plotted in relation to lunar age. The two halves of the lunar month (0-30) are superimposed in inverse directions (0-15; new moon to full moon, and full moon to new moon). Letters above each plot, “a” and “b” show significant differences among the 3 eels, and between EEL14-6 and EEL14-2, respectively. ($p < 0.05$, Kruskal-Wallis with Steel-Dwass post hoc test). The bar above the plots around new moon (lunar age 1) indicate no significant difference among th3 3 eels. ($p = 0.158$, Brunner-Munzel test)

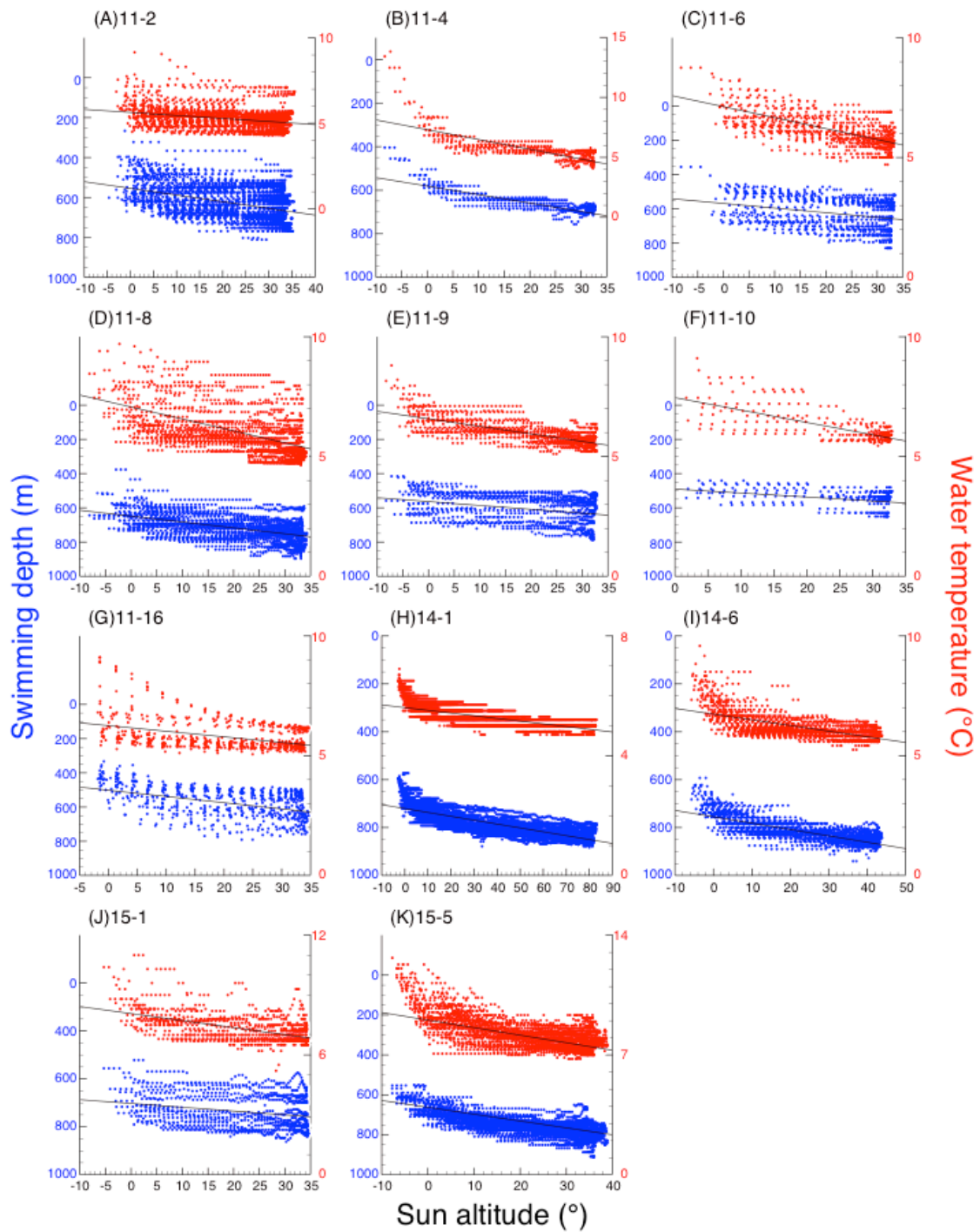


Fig.24 Relationships between sun altitude and the experienced water temperature (red plots) and swimming depth (blue plots) of EEL11-2 (A), 11-4 (B), 11-6 (C), 11-8 (D), 11-9 (E), 11-10 (F), 11-16 (G), 14-1 (H), 14-6 (I), 15-1 (J) and 15-5 (K) during daytime.

の範囲内であった。また、各個体の最頻値は 4.75～6.5°Cであった (Figs.25A～K)。解析に使用した 11 個体では、1 日の最低水温の最頻値は 5～5.5°Cであった (Fig.25L)。

IV. 上昇・潜降行動

日周鉛直移動を示した 11 個体において、潜降期及び上昇期の遊泳水深と太陽高度との相関を検討した。潜降期における遊泳水深と太陽高度は、解析に使用した全ての個体において有意な正の相関が認められた ($p < 0.001$, $\rho = 0.64 \sim 0.98$) (Fig.26)。上昇期におけるも潜降期と同様に、解析に使用した全ての個体において有意な正の相関が認められた ($p < 0.001$, $\rho = 0.80 \sim 0.99$) (Fig.27)。上昇期と潜降期の両期間において有意な強い正の相関が認められた。

第5項 被食

2014年12月の小笠原諸島沖および2015年12月に愛知県恋路ヶ浜と千葉県九十九里浜において放流したウナギの経験温度と対応するCTDデータを比較したところ、個体14-5と14-6、15-5はPSATが記録した温度と環境の水温との差が5°Cを超えており (Figs.28A,C,E)、これら3個体は最終的に捕食されたと判断した。さらに、個体14-5、14-6、15-5が経験した温度と対応する環境水温との差の変化点はそれぞれ2014年12月13日午前5:05、2015年1月12日午前5:53、2016年2月2日午前6:35において検出された (Figs.28A,C,E)。それぞれの変化点が検出された時刻における遊泳水深は59～423.5 mであった。いずれの個体もタグが海表面に浮上する前に水深1800mまでタグが沈降していた。水温の変化点が検出されてからタグが海表面に浮上する直前の大規模な沈降までの間にタグが記録した温度は25°C以下で変動していた。(Figs.28A,C,E) またこの期間、タグが深い水深に移動すると、タグは環境水温よりも高い温度を記録し、その後徐々に低下する傾向が見られた。一方、タグが浅い水深に移動すると、タグは環境水温よりも低い温度を記録し、その後徐々に上昇する傾向が見られた。個体14-5と15-5が記録した水深は海表面から水深約400mの間で日周鉛直移動を繰り返してしていたこと (Figs.28B,F)。また、個体14-6が記録した水深は、海表面から約700mの間で日周鉛直移動を示していた (Fig.28D)。

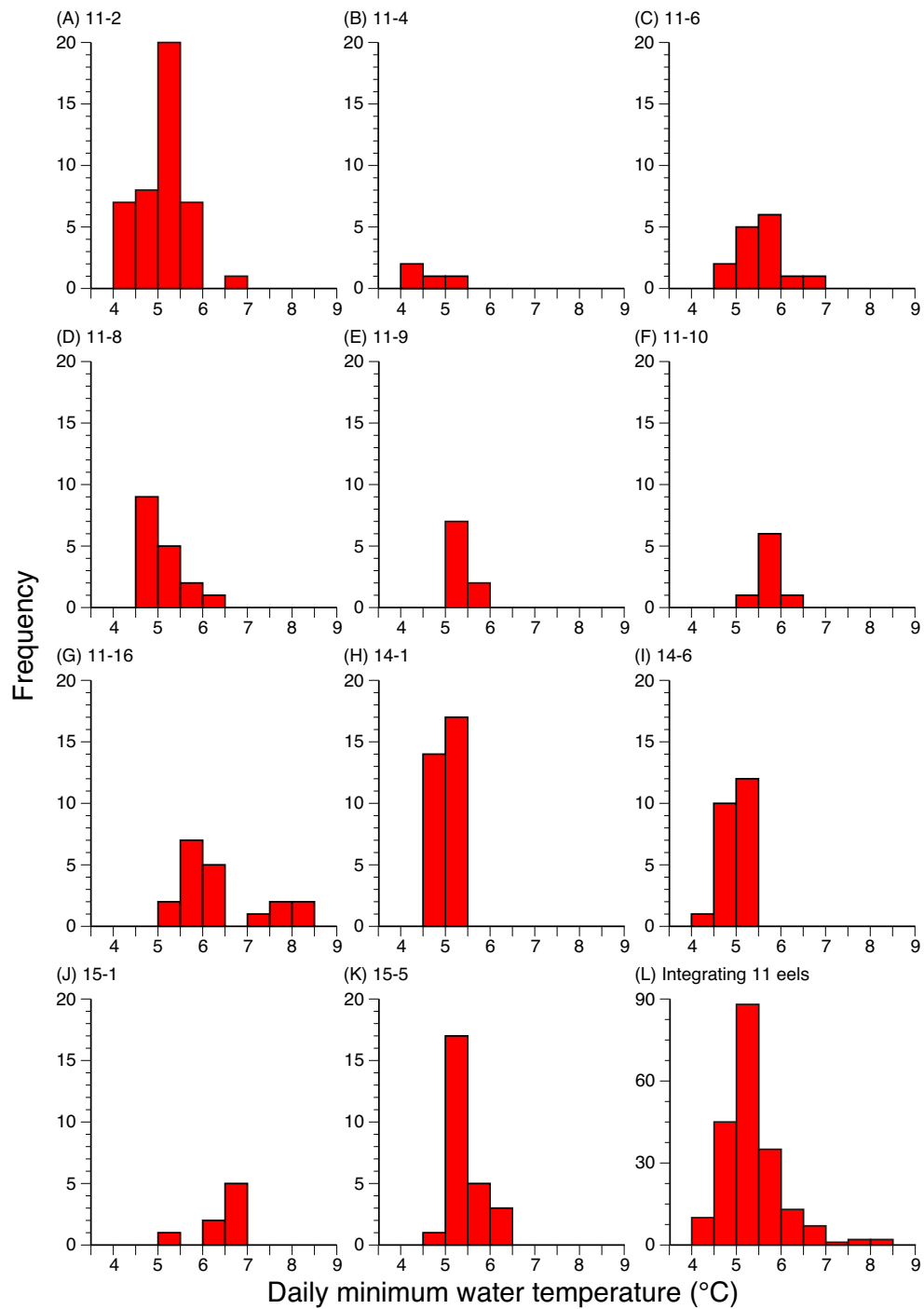


Fig.25 Histograms showing daily minimum experienced water temperatures of EEL11-2 (A), 11-4 (B), 11-6 (C), 11-8 (D), 11-9 (E), 11-10 (F), 11-16 (G), 14-1 (H), 14-6 (I), 15-1 (J), and 15-5 (K). The histograms of 11 eels are combined and shown in panel L.

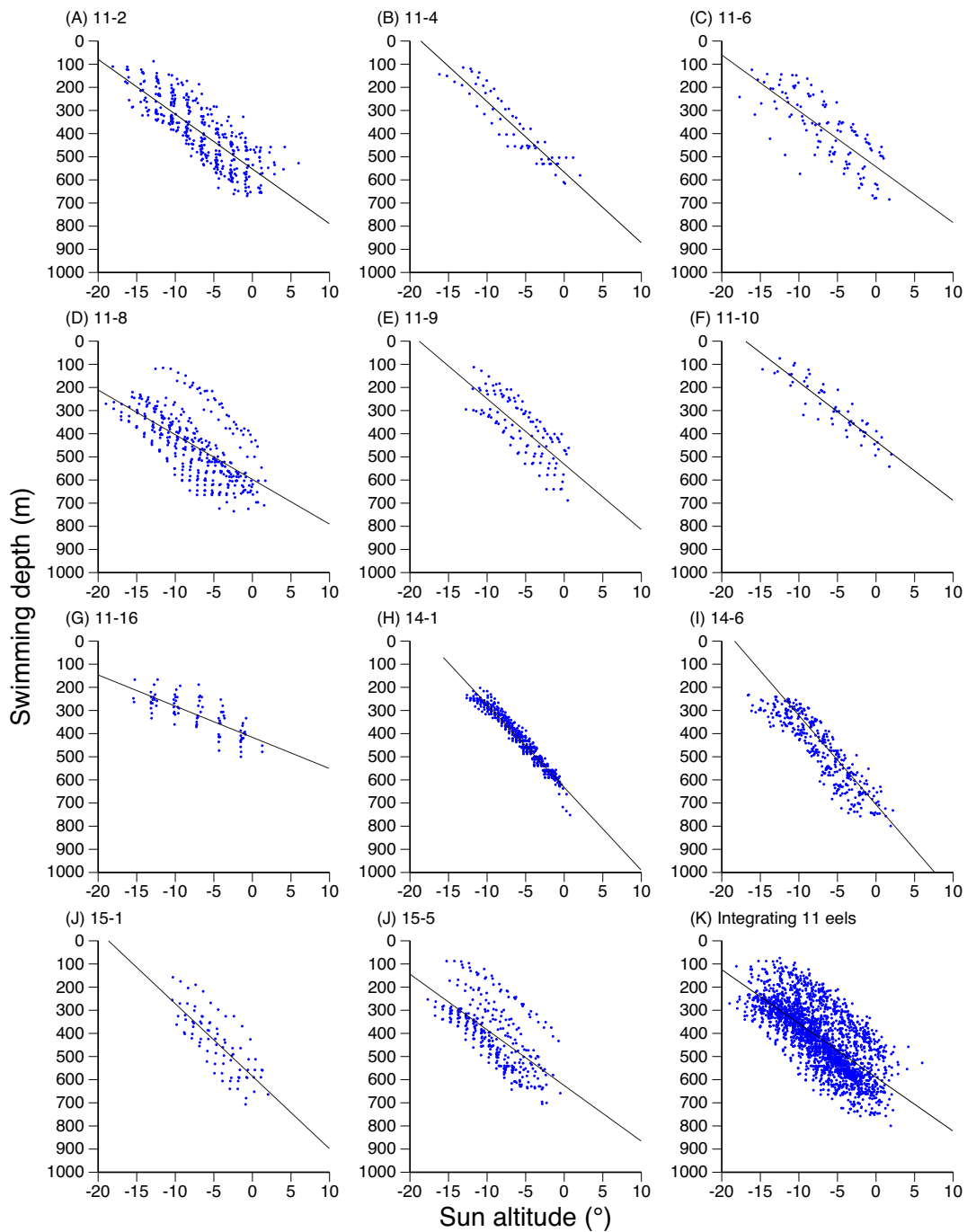


Fig.26 Relationships between sun altitude and the swimming depth of EEL11-2 (A), 11-4 (B), 11-6 (C), 11-8 (D), 11-9 (E), 11-10 (F), 11-16 (G), 14-2 (H), 14-6 (I), 15-1 (J), 15-5 (K) during the descending period. The plots of 11 eels are combined and shown in panel L.

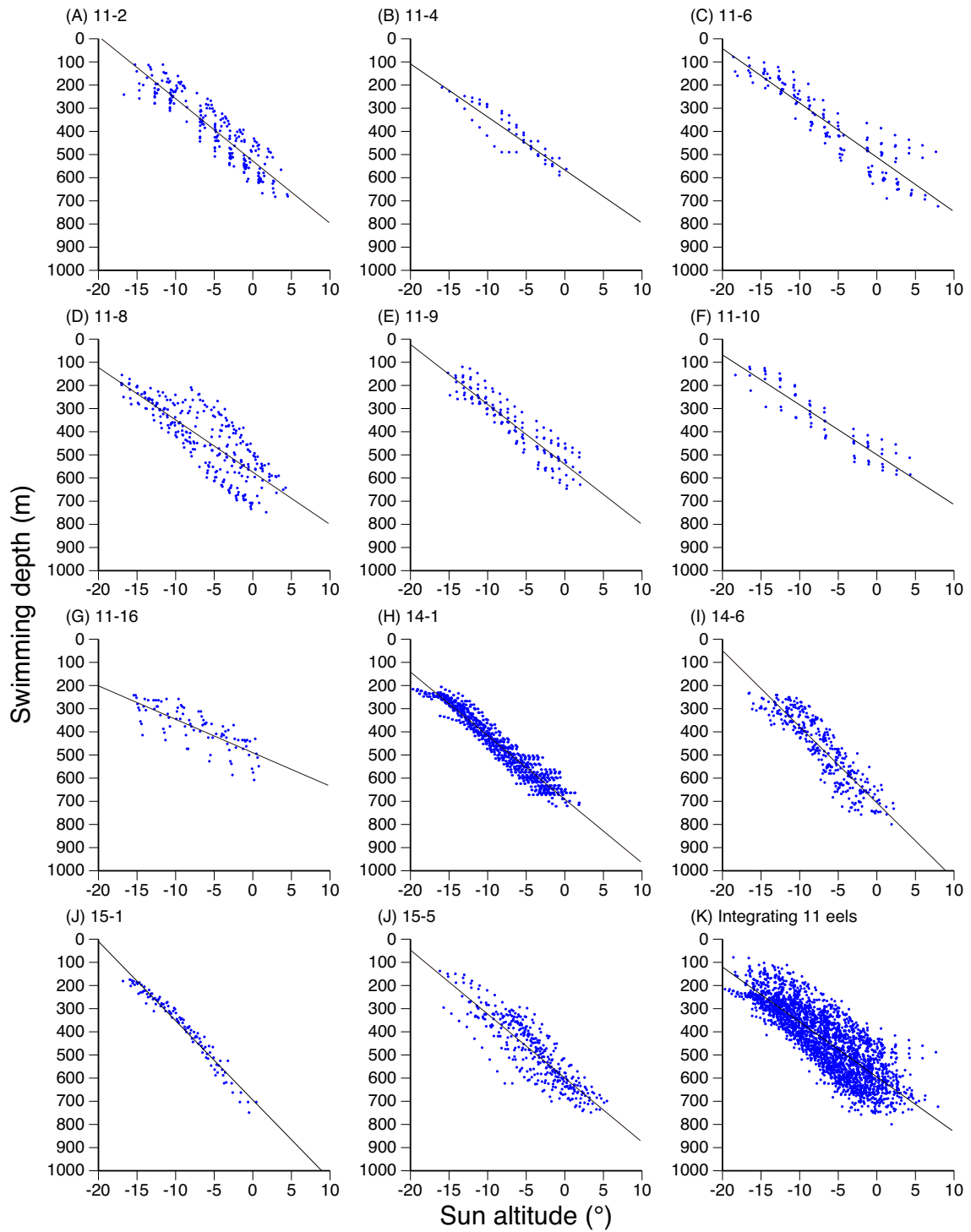


Fig.27 As in Fig.26, but in the ascending period.

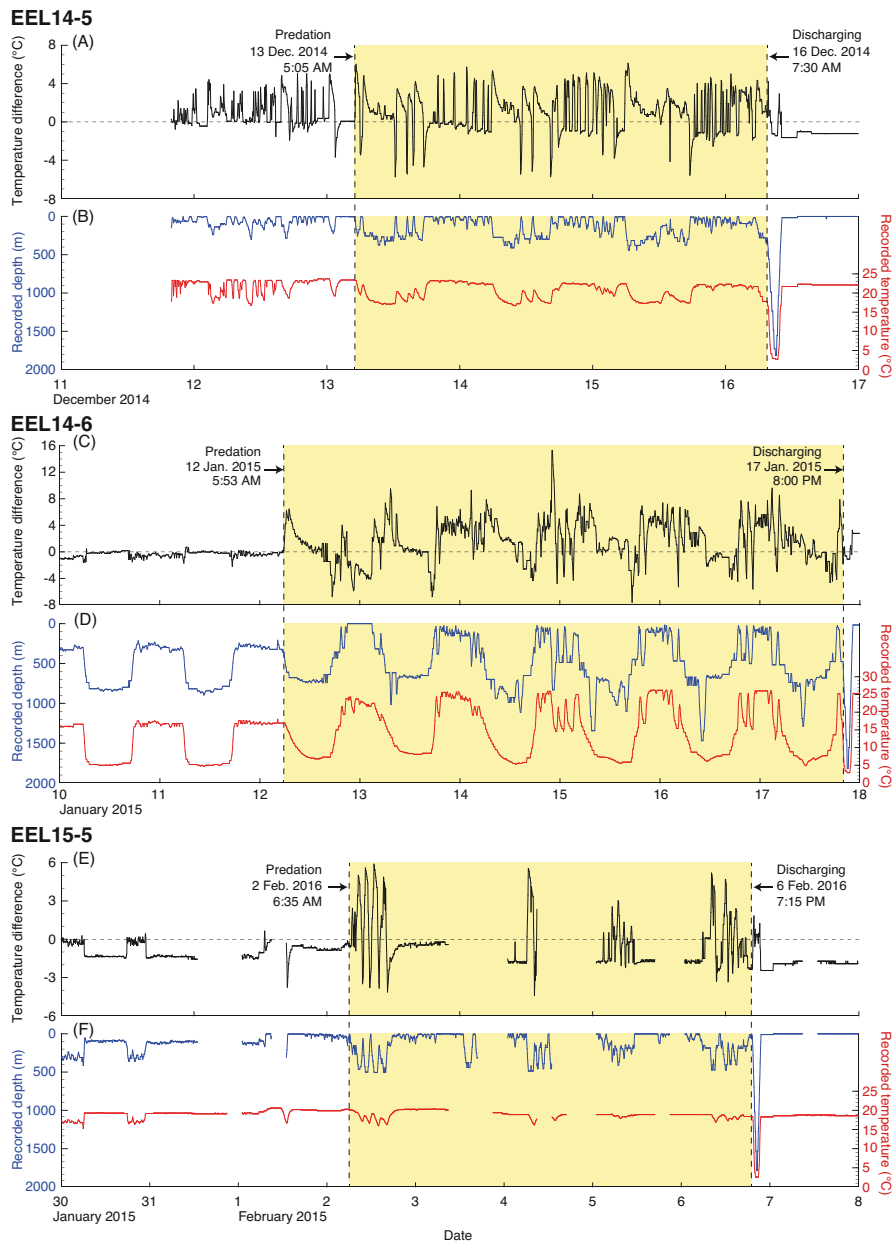


Fig.28 Predation and predators discharging the tag events of EEL14-5, 14-6 and 15-5. Differences between tag recorded and observed environmental temperatures of (A) EEL14-5, (C) 14-6 and (E) 15-5. Swimming depths (blue line) and experienced temperatures (red line) of PSATs that were attached to (B) EEL14-5, (D) 14-6 and (F) 15-5. The timing of predation and discharging are shown by vertical dashed lines on the left and right sides of predation periods (yellow shading), respectively.

第3節 考察

第1項 ポップアップタグによる産卵回遊経路の推定

本研究では日本沿岸，小笠原諸島沖，産卵場におけるニホンウナギの回遊行動を明らかにし，東アジアから産卵場へ至る回遊行動の全体像を捉えることができた．日本沿岸から放流したニホンウナギのほぼ全てが放流点から東もしくは北東へ移動して黒潮沿い，もしくは黒潮外側域に達していた．2015年12月に宮崎県お倉ヶ浜から放流した個体15-2は放流点から606km離れた遠州灘沖の黒潮強流帯でタグが浮上した．この個体の経験水温と環境水温との差から，放流後，宮崎県沖の沿岸域を遊泳し，2015年12月25日6:25に沿岸域から黒潮に侵入し，その後黒潮強流帯の中で追跡を終了したものと推察された (Fig.29)．ニホンウナギは昼間，約5°Cの水温を経験することが明らかになった (Figs.16,25)．ニホンウナギと同じ温帯ウナギであるニュージーランドオオウナギ *A. dieffenbachii* とニホンウナギの黄ウナギは5~6°Cの水温を経験すると活動が低下することが報告されている (Jellyman 1991, 1997, Itakura et al. 2018)．ニホンウナギも日周鉛直移動によって低水温を経験することで活動度が著しく低下することが考えられ，産卵回遊中のニホンウナギは夜間のみ水平移動していると考えられる．黒潮に侵入してから海表面に浮上するまでの9日間タグを装着した個体15-2が遊泳していたと仮定すると，この個体は30.34 km/dayで遊泳していたと考えられる．この遊泳速度は水深177~200mにおける一般的な黒潮の流速 (30.24 ± 6.11 km/day: Sekine 2002) と近い値を示した．同じ時期に追跡が行われた個体15-5は，まず愛知県沖の黒潮の西側を遊泳し，2015年12月19日に黒潮に侵入したものと推定された．この個体は黒潮内を約45日間遊泳した後に捕食され，ポップアップタグ浮上地点まで運ばれたものと推察された (Fig.29)．この個体も個体15-2と同じ速度で移動していたと仮定すると，黒潮に侵入してから捕食されるまでに34°55'N 146°E付近の黒潮続流の蛇行域まで北上したと考えられる．黒潮続流は房総半島沖から岸から離れ，160°E付近にかけて南北に蛇行しながら東に向かう海流である．以上のことから，降海したニホンウナギは沿岸を離れた後黒潮に乗って一旦北東に移動し，駿河湾沖から黒潮続流に達すると蛇行域で黒潮外側域に離脱すると推察された．しかし，2011年12月に千葉県九十九里浜から放流した4個体 (11-1, 11-2, 11-3, 11-4) は，黒潮続流沿いに伊豆小笠原マリアナ島弧 (140°E付近) よりも東へ移動した．特に，個体11-2は産卵場のある142°Eよりも1000 km以上東へ移動した．Miyake et al. (2015) は，

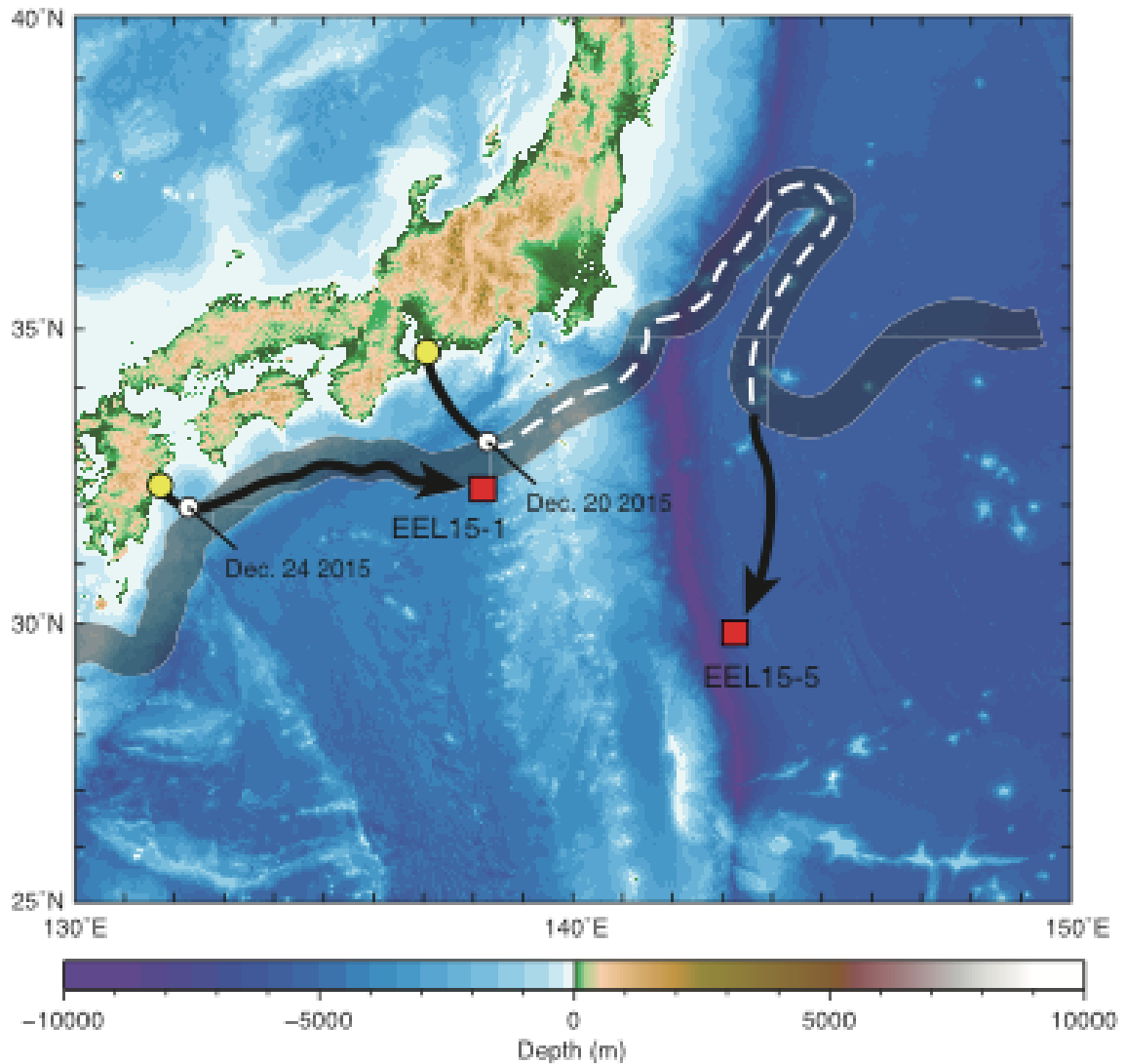


Fig. 29 Estimated migration routes of EEL 15-1 and 15-5. The topographic map was plotted from the topographic data of SRTM15 Plus (Becker et al. 2009) using the Generic Mapping Tools (GMT, Wessel et al. 2013)

日周鉛直移動を行うイセエビ *Panulirus japonicus* のフィロゾーマ幼生の回遊経路を数値シミュレーションによって推定し、黒潮続流によって東へ輸送された後に黒潮反流に乗って小笠原海嶺付近まで戻ってくる可能性を示した。同様に、黒潮続流によって東へ移動したニホンウナギも黒潮反流を利用して小笠原海嶺のある 140° E 付近にまで戻ってくる可能性が考えられる。2014 年に小笠原諸島沖で追跡したニホンウナギ（個体 14-6）は放流地点から 642 km 南下したことから、この個体は伊豆小笠原マリアナ島弧に沿って産卵場へ向けて南下したものと考えられた。

以上のニホンウナギの移動経路を総合すると、日本沿岸から降海したウナギは黒潮を利用して東へ移動し、黒潮続流から反流に乗って外洋域へ移動した後に産卵場へ向けて南下していく回遊経路が推定された (Fig.30)。この推定回遊経路は過去の研究の結果とも整合的である。Manabe et al. (2011)は黒潮強流帯においてポップアップタグを装着したニホンウナギが黒潮沿い東へ移動したことを報告した。さらに、Chen et al. (2018)では、台湾東岸から放流したニホンウナギが黒潮に沿って鹿児島県近海まで北上したことを報告した。しかし、本章では黒潮続流まで北上し、黒潮外側域に離脱することを初めて示した。この推定結果は、ニホンウナギが産卵回遊を行う際に黒潮を利用する”黒潮順流仮説” (塚本 1994) を裏付けるものとなった。

産卵回遊初期に海流の影響を受ける現象は、他のウナギ属魚類においても知られている。大西洋のサルガッソー海に産卵場を持つヨーロッパウナギはポップアップタグによる行動追跡によって南向きの流れであるアズレス海流とカナリア海流に従って南下する可能性を示した (Righton et al. 2016)。また、カナダ東岸から放流したアメリカウナギは大陸棚縁辺部においてメキシコ湾流に沿って東へ移動した (Béguer-Pon et al. 2015, 2017)。このことから、ウナギ属魚類の内、少なくとも温帯域における 3 種は類似した回遊経路の特徴を持つものと考えられる。

第2項 産卵回遊行動の特徴

沿岸域から追跡した個体は共通して放流直後は 100 m 以浅で鉛直移動が観察された。この鉛直移動において昼間は夜間よりもわずかに深い水深を遊泳していた (Figs.4~7)。Tesch 1989 はヨーロッパウナギを超音波発信機によって追跡し、沿岸域における遊泳水深は海底地形の影響を受けることを報告した。

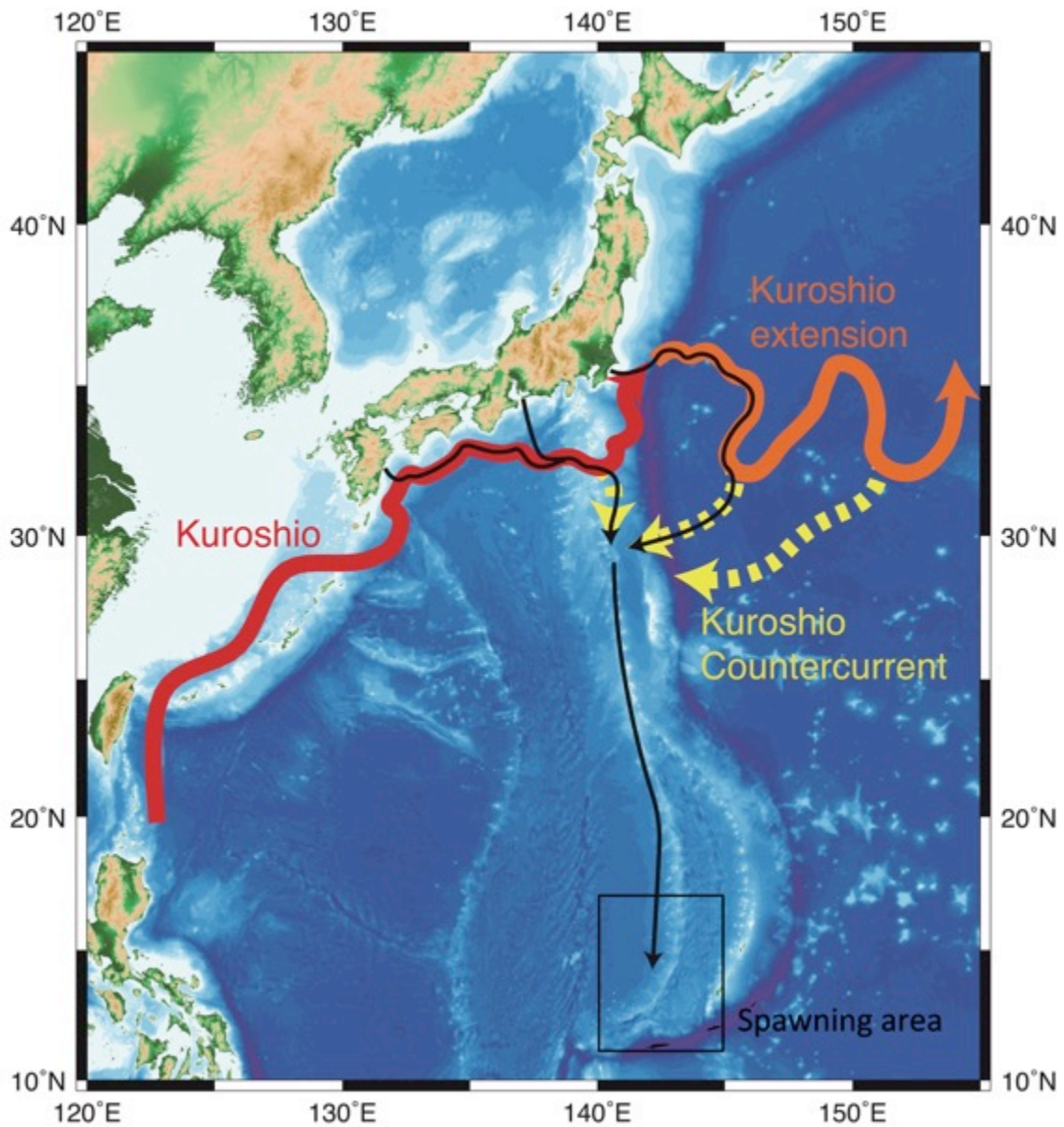


Fig. 30 Estimated migration routes of silver Japanese eels (black lines with arrow head). The topographic map was plotted the topographic data of SRTM15 Plus (Becker et al. 2009) using the GMT (Wessel et al. 2013). The red line, orange line, and yellow broken line show the paths of Kuroshio, Kuroshio Extension, and Kuroshio Countercurrent. The spawning area region is shown by the open square.

本研究では昼間の遊泳水深が放流後徐々に深くなって行ったことからニホンウナギの回遊初期においても海底の影響を受けていたと考えられる。海底の深度が深くなる方向へ遊泳することで迷わず沖へ向かって移動できるものと推察された。また、昼間の遊泳水深は夜間の遊泳水深に比べて変化が少なくほぼ一定の水深に滞在していたことから、水平方向にも移動せず、同じ場所に留まっていた可能性がある。一方、夜間は海表面付近を遊泳していた。ヨーロッパウナギとアメリカウナギは沿岸域において沖へ向かう潮流を選択的に利用することが知られている (McCleave and Arnold 1999, Béguer-Pon et al. 2014)。ニホンウナギは昼間よりも捕食リスクの少ない夜間に潮流に乗って効率よく沖へ移動するために海表面付近に浮上するものと考えられた。放流直後の馴致の期間の長さは遠浅の九十九里浜沖は長く、遠浅でない恋路ヶ浜とお倉ヶ浜沖は短かったことから、海底が十分に深くなる大陸棚縁辺部まで移動したニホンウナギは日周鉛直移動を示すものと推察された。小笠原諸島沖と産卵場から放流した個体 14-2 と 14-6 は沿岸域から追跡した個体で見られたような行動は示さず、放流直後から日周鉛直移動を開始した。これら 2 個体の放流地点はどちらも海底の水深が 2000 m よりも深かったことから放流直後の小規模な鉛直移動は海底地形の影響を受ける沿岸域特有の行動であると考えられた。

日本沿岸、小笠原諸島沖、産卵場の全ての海域において追跡したニホンウナギは共通の昼夜の日周鉛直移動を示した。この日周鉛直移動の夜間の遊泳水深は月齢が満月に近く、月高度が高いほど深い水深を遊泳していた。また、その遊泳水深はクロロフィル濃度が高い海域ほど浅い水深を遊泳していたことから、夜間の行動は月の光に対応してその遊泳水深を調節していると考えられた。一方、昼間の遊泳水深は太陽高度が高いほど深い水深を遊泳する傾向が認められたことから、昼間の遊泳水深は太陽の光に対応して変化し、太陽南中時刻に 1 日の最大水深に到達することが考えられる。また、1 日の最大水深は水温によって規定されていることが明らかになった。1 日の内、最も大きく水深が変化する上昇・潜降期において、潜降開始および上昇終了のタイミングは太陽高度 -20° 付近であった (Figs.26,27)。太陽伏角 20° は一般的に太陽光の影響が全くなくなり完全に暗くなる時刻とされている (高須 1977)。太陽光の影響が現れ始めるタイミングから潜降を開始することから、日周鉛直移動を示すウナギは常に一定の光を感じるように遊泳水深を調節しているものと推察された。ウナギ属魚類は銀化に伴い眼形が増大し、網膜の桿体細胞が多くなることが知られている

(都築ら 1997, Aoyama and Miller 2003). この組織学的な変化は、産卵回遊中の微弱な光の変化を感知するためのものであると考えられる. 以上より、ニホンウナギの日周鉛直移動は昼と夜に関わらず常に光に対応して遊泳水深を変化させ、その最大水深は水温 5°C で規定されていることが明らかになった.

第3項 日周鉛直移動の意義

本研究では3個体(14-5,15-6,15-5)において経験水温と環境水温との差が大きく変化した点が検出されたことから、これらの個体は体温を環境よりも高く保つことのできる大型の生物に捕食されたものと考えられた. ヨーロッパウナギが産卵回遊中に海棲哺乳類に捕食された例があるが(Wahlberg et al. 2014), 個体 14-5, 14-6, 15-5 の捕食者は海棲哺乳類の体温 (>30°C, Austin et al. 2006, Horsburgh et al. 2008, Wahlberg et al. 2014) よりも低かったことから、大型の魚類に捕食されたものと考えられる. 潜降した際に環境水温よりも高い温度を保ち、深い層に滞在している間に徐々に体温が低下していたことから、体温を高く保つ大型魚類による捕食が考えられる(Kitagawa et al. 2001). 捕食者は海表面から水深約 400m の間で日周鉛直移動を繰り返していたことから(Figs.28B,F), 西部北太平洋に分布するマグロ属(e.g. メバチ, クロマグロ) 魚類である可能性がある(Schaefer and Fuller 2010, Kitagawa et al. 2001). 個体 14-6 の捕食者は、海表面から約 700m の間で日周鉛直移動を示しており(Fig.28D), メカジキに捕食されたと考えられる(Evans et al. 2014). いずれの個体もタグが海表面に浮上する前に水深 1800m までタグが沈降していたことから、この現象の直前に捕食者から排出されたものの推定された(Fig.28). これにより、これらのウナギ3個体は約3~5日間捕食者の体内に取り込まれていたと推定された. 被食期間中にポップアップタグが記録した水深と温度は捕食者の体温と遊泳行動を反映していることが考えられる.

一般的に外洋性の魚類や動物プランクトンにとって日周鉛直移動は、昼間の捕食者からの回避と、夜間の索餌最大化の働きがあることが知られている(Iwasa 1982, Lampert 1989). まず昼間の捕食者からの回避については、上述のように、ニホンウナギの捕食者としてマグロ属魚類やメカジキなどが挙げられる. これらは典型的な視覚捕食者であり、明るい環境で摂餌する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). 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でも

視覚が効かない400から900mの深層を遊泳するものと推察される。また、本研究において日周鉛直移動の各フェーズにおいて月や太陽の光に対応して遊泳水深が変化する傾向が認められた。個体14-5, 14-6, 15-5はいずれも朝方の浅い層で捕食されていた (Fig.28)。潜降直前の時間帯は被食リスクの高い時間帯であると推察された。

ニホンウナギは産卵回遊中に全く摂餌を行わないと考えられている (Chow et al. 2010)。従って、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という理由はウナギ属魚類には適用できない。夜間浅層へ上昇浮上する行動はウナギ属魚類特有の理由があると考えられる。日没時の潜降・上昇期には、約1時間で約4倍の水圧変化を経験することがわかった (Figs.26,27)。ニホンウナギは銀化に伴って鰾の機能が亢進することが報告されている (Yamada et al. 2001)。この亢進は日周鉛直移動の潜降時には経験する水圧の上昇に合わせて血液から鰾内にガスを取り込むことで鰾の内圧を調節するためであると考えられる。また、*A. anguilla* において高水圧を経験することで卵形成が進むことが知られている (Sébert et al. 2009)。また、ニホンウナギは産卵回遊中に水圧の変化だけでなく水温の変化も経験する (Fig.16)。ニホンウナギは冬季に産卵回遊を開始する時点では油球形成期または卵黄形成初期にまで卵形成が進むことが分かっている (Utoh et al. 2004)。すなわち、ニホンウナギは産卵回遊中に卵形成を進行させることが考えられる。ヨーロッパウナギでは、彼らが産卵回遊中に経験するであろう水温の変化を実験室内で再現することでテストステロン量が上昇することが報告されている (Mes et al. 2016)。ニホンウナギにおいても実験室内で水温の変化を経験させることで卵形成が進むことが報告されている (Mikawa et al. 2019)。本研究によってニホンウナギが日周鉛直移動によって経験する1日の最低水温は産卵回遊の終始に渡って約5°Cで一定であることが分かった。一方、夜間の遊泳水深は光環境に対応して規定されていることから、その時に経験する水温はウナギが回遊する海域や時期によって変動することが考えられる (Fig.23)。ニホンウナギの産卵回遊は水温の低い冬季の温帯域から始まり、水温の高い夏期の熱帯域で完了するため、本種が産卵回遊を進める過程で夜間の経験水温は上昇していくと考えられる。夜間の経験水温の上昇は *A. dieffenbachii* においても観察されている。このような環境の変化によって卵形成を進める効果もあるものと考えられる。

第4項 ポップアップタグによる行動追跡の課題

ポップアップタグによる行動追跡によってそれ以前これまでに行われてきた超音波発信機による行動追跡よりも長い期間の追跡が可能になった。また、超音波発信機では追跡が困難であった外洋域でも長期間の追跡が可能になった。しかし、本研究でニホンウナギを追跡した期間は最長で69日間であった。また、放流したほぼ全ての個体は予め設定した追跡期間を満了することなく、タグの緊急浮上によって追跡が終了していた。約半年間かけて東アジア沿岸からマリアナ諸島西方海域へ至るニホンウナギの産卵回遊の全過程を追跡するためには不十分な追跡期間である。本研究では海域毎に得られた断片的な情報を総合することでニホンウナギの産卵回遊行動の全体像を推定したが、同一の個体が成育場から産卵場へ至るまでの連続した回遊行動を記録することが理想的である。ポップアップタグを用いて十分な期間の追跡に成功しない理由としてポップアップタグの大きさが考えられる。魚類を対象としたバイオリギング手法において魚体重に対するタグ重量比は2%以下が望ましいとされている(Winter 1983, Jepsen et al. 2001)。本研究で使用したMiniPATとX-Tagの空中重量はそれぞれ53gと40gであり、放流実験に使用したニホンウナギ(790~1950g)には大きいと考えられる。また、魚類に装着したポップアップタグの浮力体は水流の抵抗を大きく受けるが分かっており、追跡中の個体に影響を及ぼすことが報告されている(Grusha and Patterson 2005)。ニホンウナギの日周鉛直移動は超音波発信機(重量11g)による追跡でも観察されていることから(Chow et al. 2015)、ポップアップタグを装着したことによる異常行動ではないと考えられるが、ポップアップタグを用いた場合の追跡期間の短さは、タグが魚体に与えるストレスや損傷が原因であると考えられる。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、タグの性能の改良や小型化が望まれる。

第3章 回遊経路

第1節 材料と方法

第1項 粒子追跡シミュレーション

ニホンウナギの産卵回遊過程を推定するために、Hsiung et al. 2018 に従って3次元粒子追跡シミュレーションを行った。産卵回遊を行う銀ウナギを想定した粒子の移動過程を以下の式によって求めた。

$$X_P(t+\delta t) = [X_P(t) + u(t) \times \delta t + \delta l_{diff}] \quad (1)$$

$$Y_P(t+\delta t) = [Y_P(t) + v(t) \times \delta t + \delta l_{diff}] \quad (2)$$

上記式は1秒間 (t) で移動した粒子の位置 $[X_P(t+\delta t), Y_P(t+\delta t)]$ を求めるものである。 u と v は粒子が移動する前の位置 $[X_P(t), Y_P(t)]$ における東方向、北方向の海流速である。使用した流速データについては第2項で記述する。同一座標に複数の粒子が存在した場合、ランダムな方向に拡散するように設定した。 (δl_{diff}) その際、粒子が拡散する速度は外洋域における拡散係数 ($100 \text{ m}^2\text{s}^{-1}$) とした (Zenimoto et al. 2009)。

第2項 海洋環境および地磁気データ

粒子追跡シミュレーションで使用する流速および水温データは数値モデルである the Model for Interdisciplinary Research On Climate (MIROC version 4, JAMSTEC, Kawamiya et al. 2005) を使用した。このモデルは、気候変動に関する政府間パネル (IPCC) の排出シナリオに関する特別報告書 (Nakicenovic 2000) で提示された二酸化炭素排出シナリオ (A1B シナリオ) に基づいて地球温暖化が進行した場合の地球環境を想定して構築された。粒子追跡シミュレーションでは、このモデルによって作成した流速および水温のデータ (解像度: 緯度 0.1° \times 経度 0.1°) を1ヶ月毎に平均したものを使用した。

本章で行う粒子追跡シミュレーションでは、地磁気の空間分布に基づいて回遊中の銀ウナギの遊泳方向を設定した。地磁気の空間分布は国際標準地球磁場モデル (IGRF-12, Thebault et al. 2015) を使用して、地磁気を構成する3つの成分 (全磁力, 伏角, 偏角) を再現した。

第3項 実験条件

日周鉛直移動はウナギの産卵回遊において重要な行動学的特徴である。そこ

で本研究では第2章の結果に基づいて各粒子が日周鉛直移動を示すように設定した。1日(24時間)の内、12時間を夜間と定義して沿岸域におけるニホンウナギの平均的な遊泳水深である200mに滞在するように設定した。残りの12時間は昼間と定義して、回遊中のニホンウナギが昼間に経験する水温5°Cの層を選択し、遊泳するように設定した。

計算期間は海洋環境に影響を及ぼすエルニーニョでもラニーニャでもない平常年をアメリカ海洋大気庁地球温暖化予測センターが公開する Oceanic Niño Index (<https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/precip/CWlink/MJO/climwx.shtml>) に基づいて選定し、2003年12月1日から360日間とした。計算開始時における粒子の位置は、第2章でポップアップタグを装着した銀ウナギを放流した千葉県沖(35°30'N 140°30'E)と宮崎県沖(32°24'N 131°42'E)、ニホンウナギの主要な分布域の南端である台湾沖(23°54'N 121°36'E)、北端である青森県沖(40°54'N 141°48'E)の4地点に設定した。粒子は各地点から1000粒ずつ投入した。マリアナ諸島西方海域におけるニホンウナギ受精卵の採集結果に基づいて、産卵海域を11~17°N 140~145°Eとし、追跡期間内にこの範囲に侵入粒子が産卵場に到達したとものと判断した。

第2節 結果

第1項 Ideal navigation と Random swimming

先行研究である Chang et al. 2016 では、追跡した粒子が常に産卵場へ向けて定位する 'Ideal navigation' と定位方向がランダムに変化する 'Random swimming' について検討された。その結果、Ideal navigation では全ての粒子が産卵海域に到達し、Random swimming では全ての粒子が海域に到達しなかった。Chang et al. 2016 では、海洋環境モデルである JCOPE2 (Miyazawa et al., 2009) を用いて実験が行われた。そこで、使用したモデルの違いによる実験結果の違いを検討するため、MIROC の使用して Chang et al. 2016 と同じ条件で粒子追跡シミュレーションを行った。その結果、MIROC を用いた場合でも Chang et al. 2016 の結果同様に Ideal navigation では全ての粒子が産卵海域に到達し (Fig.31)、Random swimming では全ての粒子が海域に到達しなかった (Fig.32)。このことから2つのモデルによる計算結果には大きな差がないものと判断した。

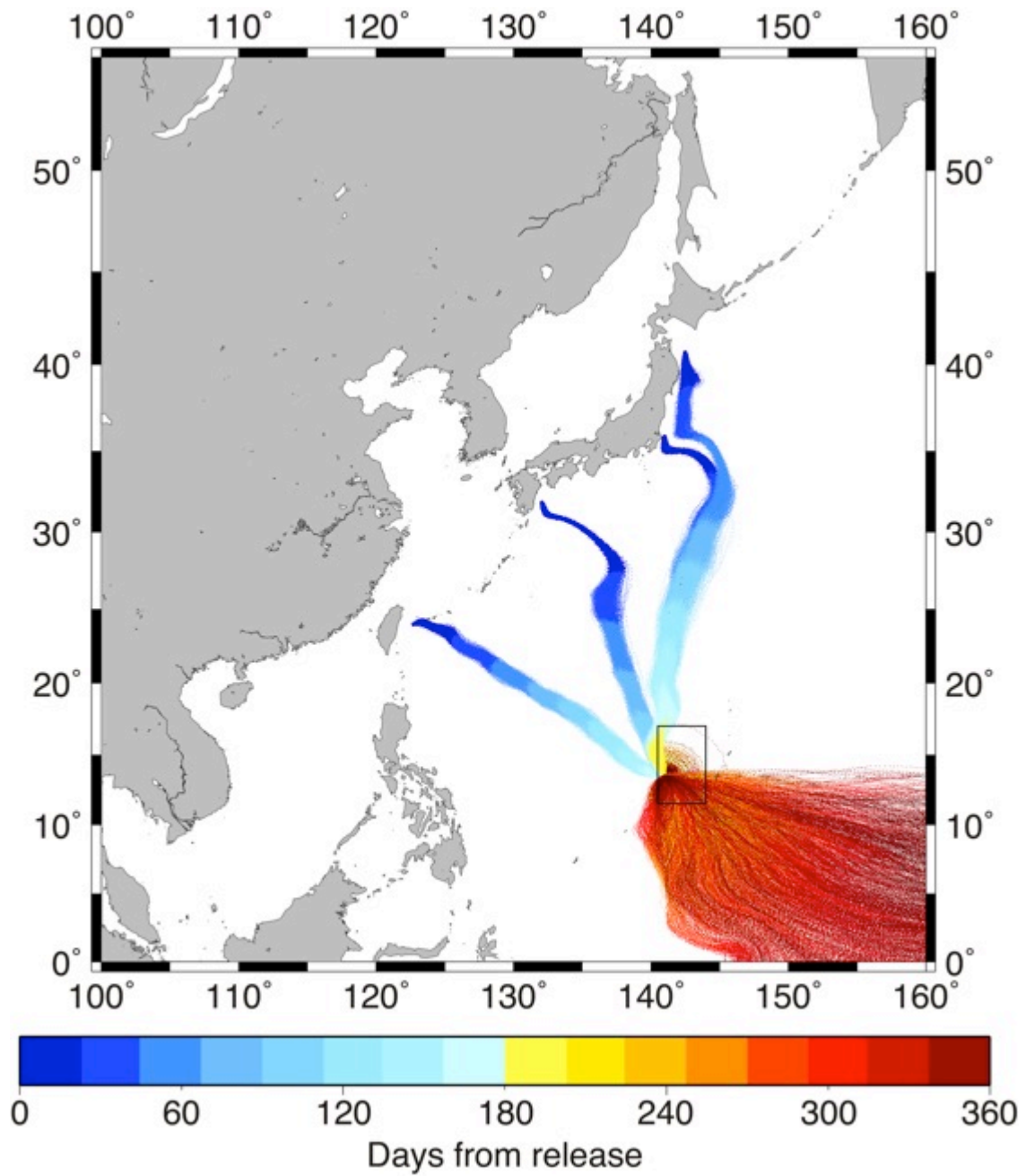


Fig.31 Depth-integrated trajectories of virtual particles for the Ideal navigation scenario at a swimming speed of 40 cm s^{-1} . The rectangular box shows the location of of the spawning area.

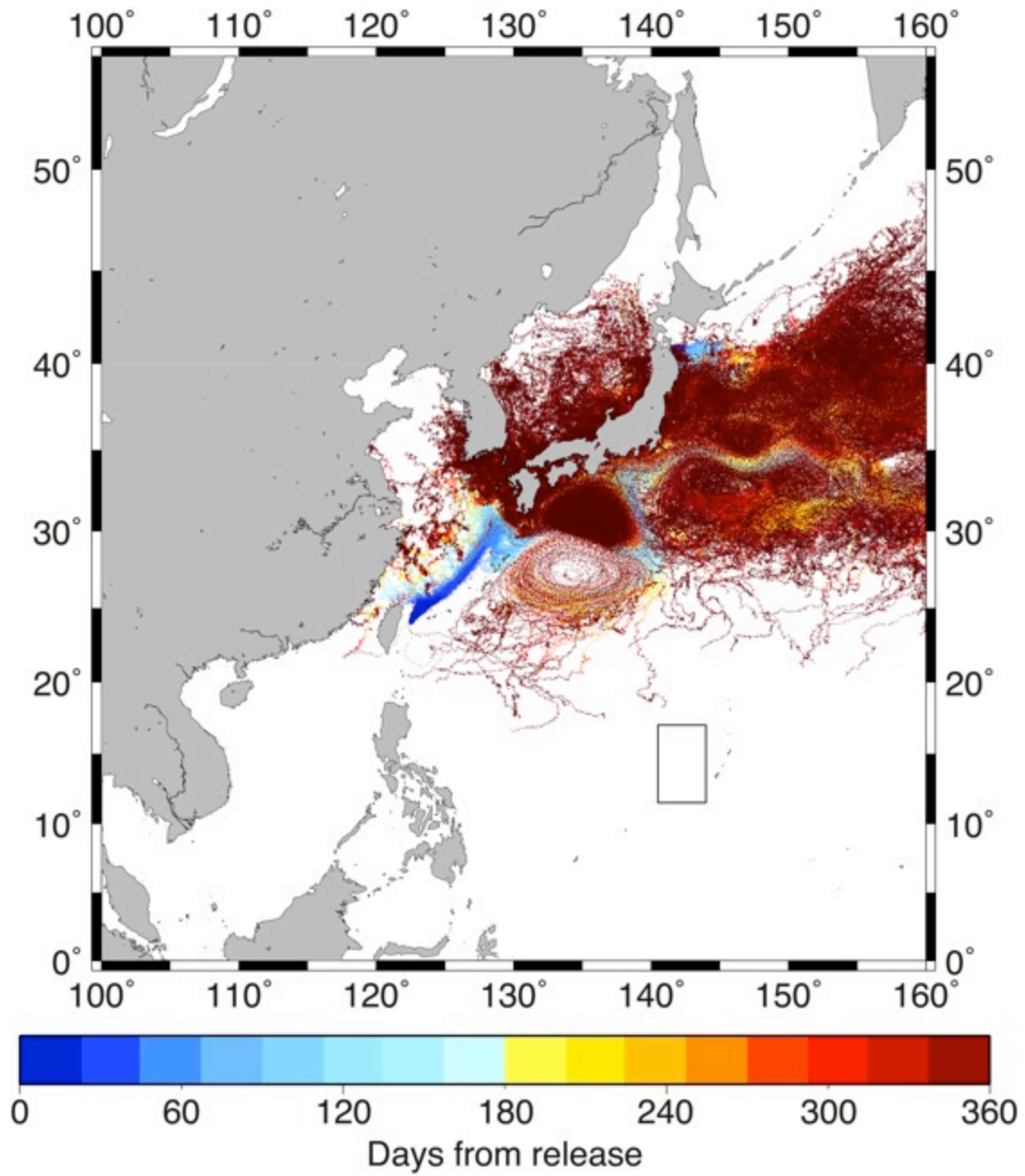


Fig.32 As in Fig.29, but in the Random swimming scenario.

第2項 遊泳速度の影響

産卵回遊を行う銀ウナギの遊泳速度が実験結果に与える影響を検討するため、遊泳速度を 0, 20, 40, 60, 80 cm s^{-1} の4条件で粒子を追跡し、各粒子が産卵場へ到達するタイミングを比較した。

0 cm s^{-1} で遊泳した場合、銀ウナギは水平方向へ遊泳せず、日周鉛直移動のみ行うことを意味する。この場合、粒子は追跡期間（360日間）内に産卵海域に到達することはなかった。20 cm s^{-1} で遊泳した場合、追跡を行なった100個の内、974個の粒子が最終的に産卵海域に到達した。40～80 cm s^{-1} で遊泳した場合には、追跡を行なった全ての粒子が産卵海域に到達した。粒子が産卵海域に到達した時期は20, 40, 60, 80 cm s^{-1} でそれぞれ2004年6月26日～2005年3月19日、2004年3月19日～2004年6月28日、2004年2月13日～2004年4月7日、2004年1月27日～2004年3月5日であった（Fig. 33）。ニホンウナギの主要な産卵期は5～8月であると考えられている（Tzeng 1990, Tsukamoto 1990, 多部田ら 1987, McCleave and McCleave 1987）。実験を行なった5つの遊泳速度の内、40 cm s^{-1} で遊泳した場合、産卵期に最も多くの粒子が産卵海域に到達していた。このことから、第3項において定位方向を検討する際の遊泳速度を40 cm s^{-1} とした。

第3項 地磁気の影響

国際標準地球磁場モデルによって作成した水深200 mの全磁力の分布は概ね成育場のある北西から産卵場のある南東へ向けて低くなる勾配が見られた（Fig.34）。そこで全磁力を用いて定位する場合、粒子は常に全磁力の弱い方角へ向けて遊泳するものとした。また、伏角の分布は概ね北から南へ向けて浅くなる勾配があった（Fig.35）。伏角を用いて定位する場合、粒子は常に伏角の弱い方角へ向けて遊泳するものとした。偏角は各地点における北と磁北との角度の差を表している（Fig.36）。伏角を用いて定位する場合、粒子は常に磁南へ向けて遊泳するものとした。

上記の条件で粒子追跡シミュレーションを行った結果、全磁力を用いて定位した場合、台湾沖から投入した全ての粒子は追跡期間内に産卵場へ到達した（Fig. 37）。一方、他3地点から投入した粒子は産卵場よりも東へ移動した。偏角と伏角を用いて定位した場合、千葉県沖と青森県沖から投入した粒子は追跡期間内に産卵場へ到達したが、台湾沖と宮崎県沖から投入した粒子は産卵場よりも西の海域を南へ移動した（Figs.38, 39）。いずれの地磁気成分を利用した場合にお

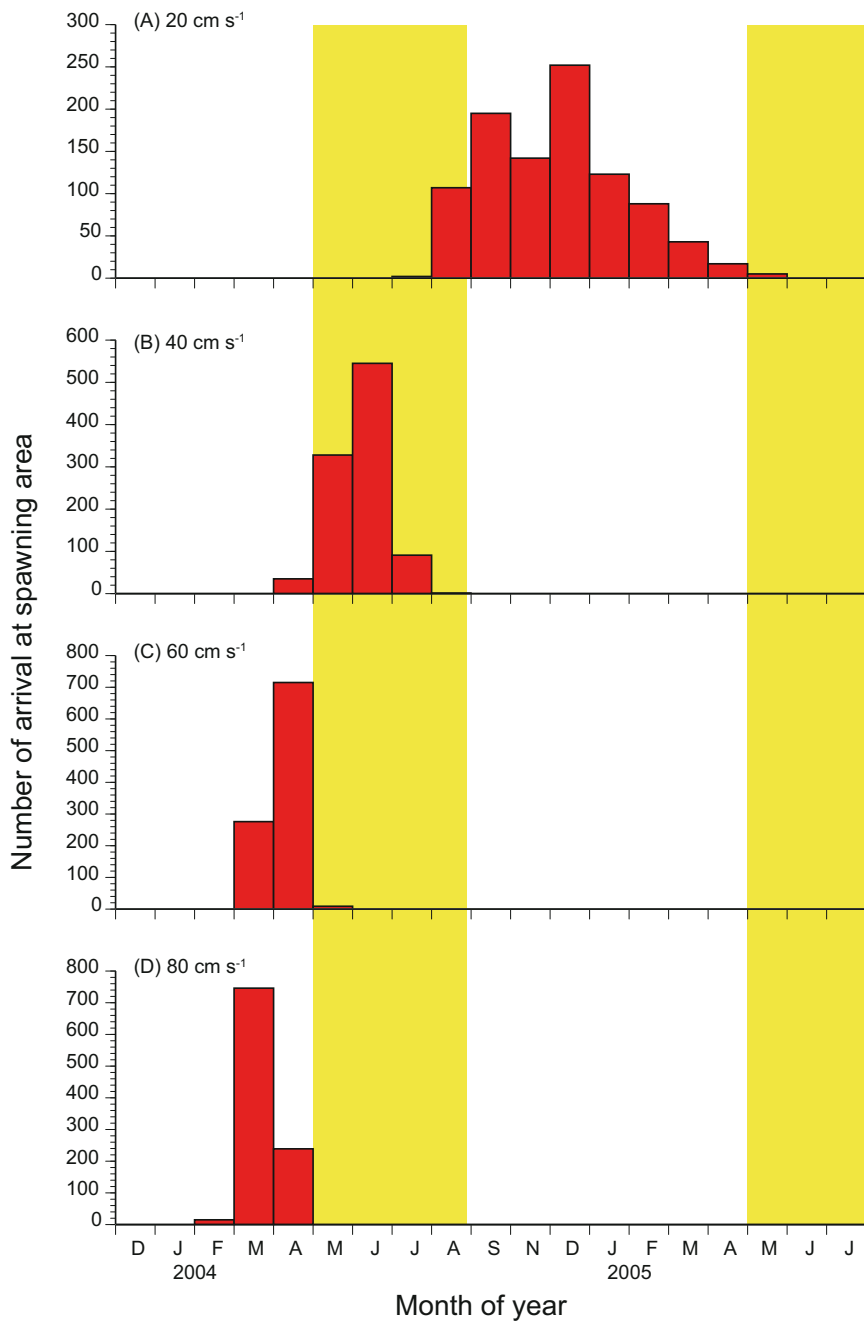


Fig.33 Histograms showing number of virtual particles arriving at the spawning area over time for the Ideal navigation scenario with 4 cases of swimming speed, 20 cm s^{-1} (A), 40 cm s^{-1} (B), 60 cm s^{-1} (C), and 80 cm s^{-1} (D). The yellow areas mark the spawning periods.

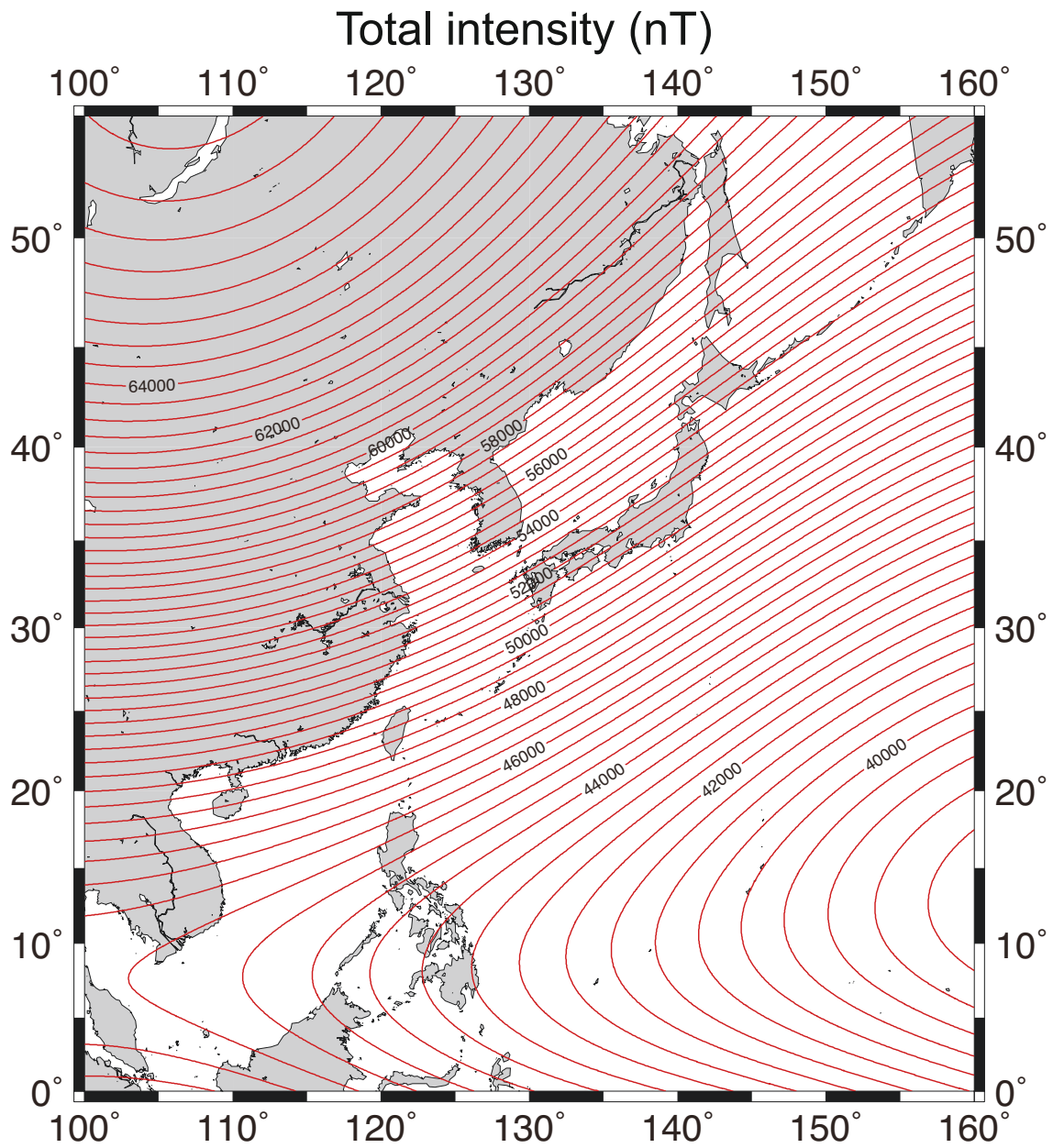


Fig.34 Map of total field intensity of geomagnetic elements. The contour interval is 500 nT.

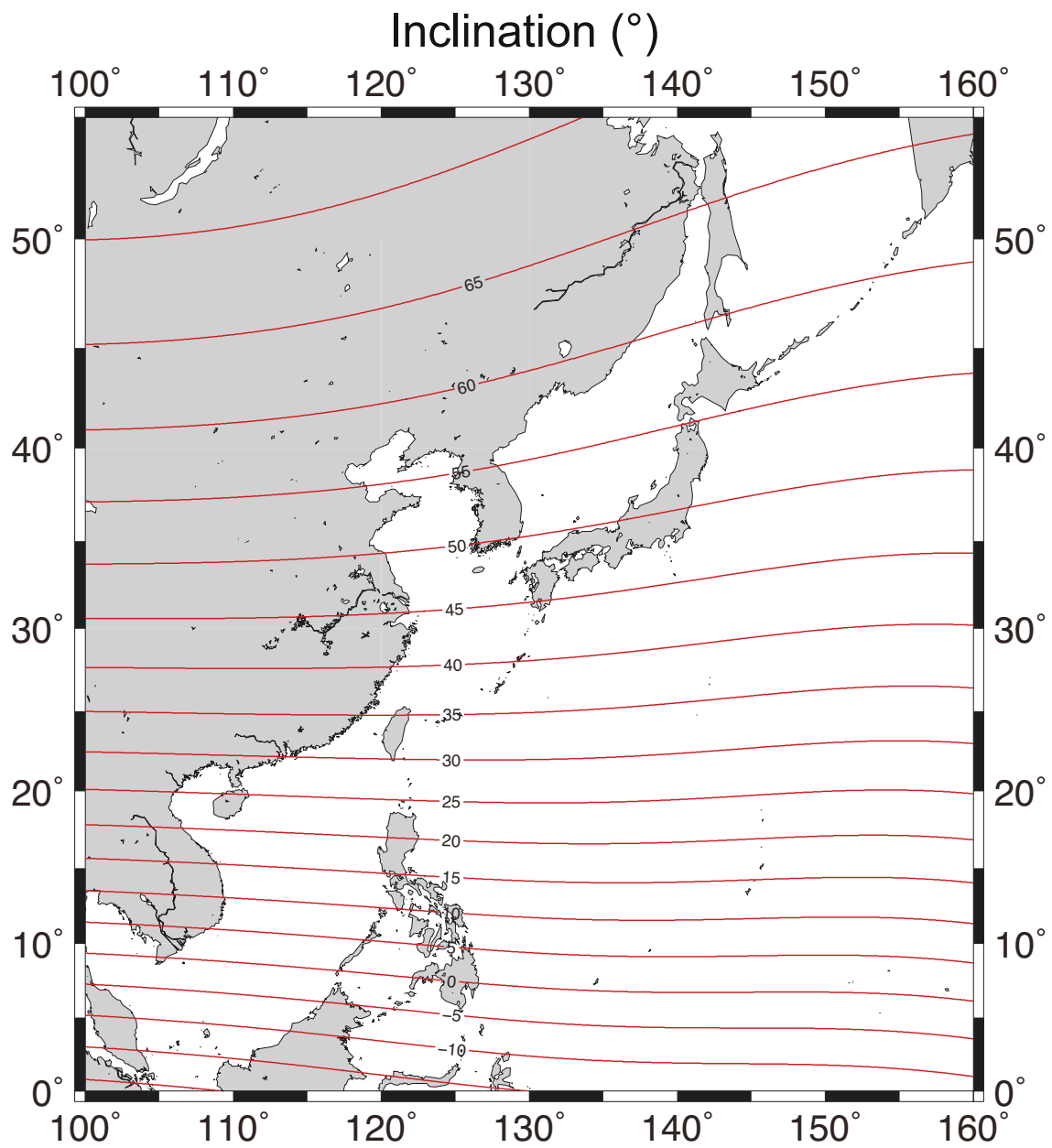


Fig.35 Map of inclination angle of geomagnetic elements. The contour interval is 5° .

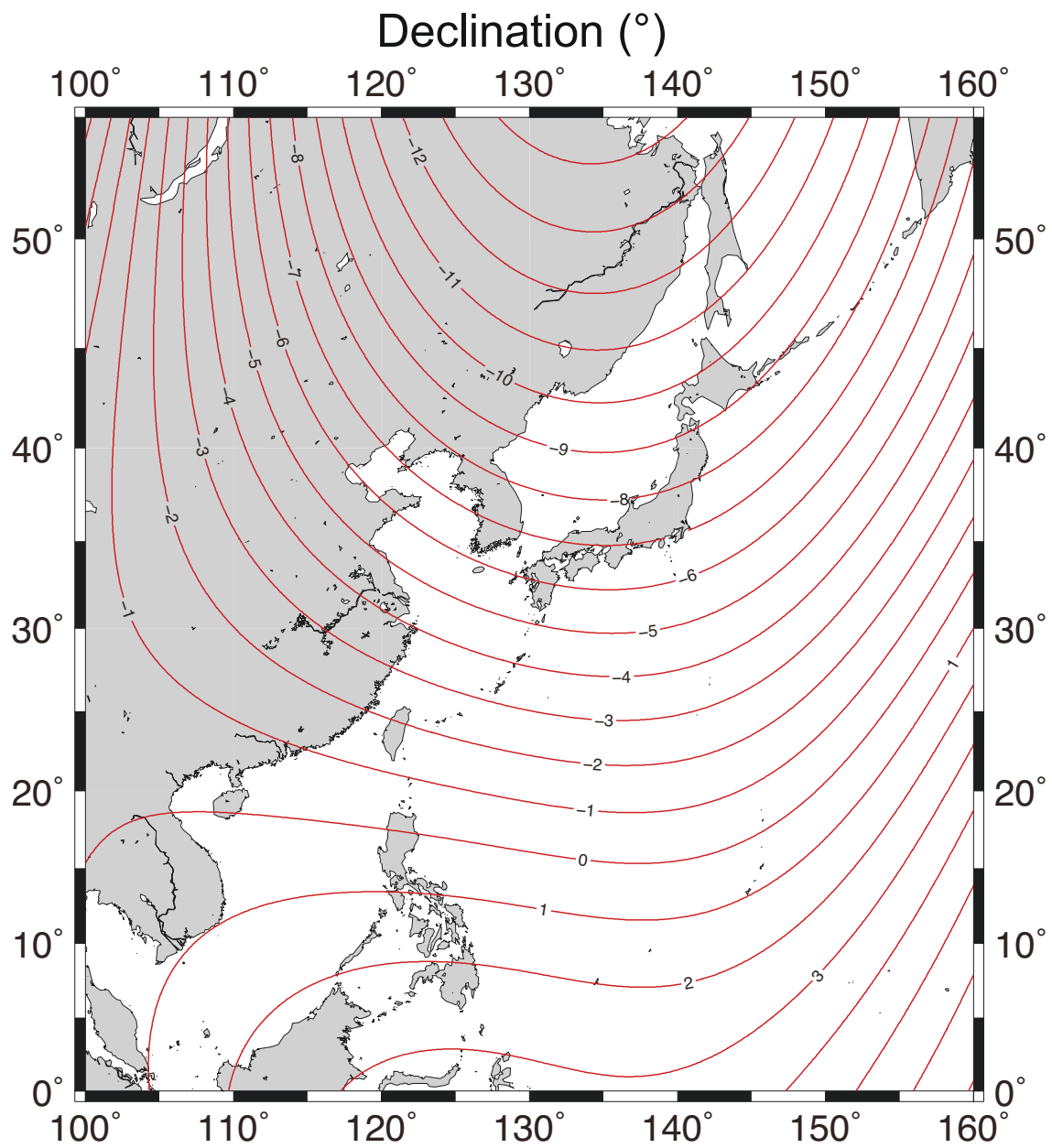


Fig.36 Map of declination angle of geomagnetic elements. The contour interval is 1° .

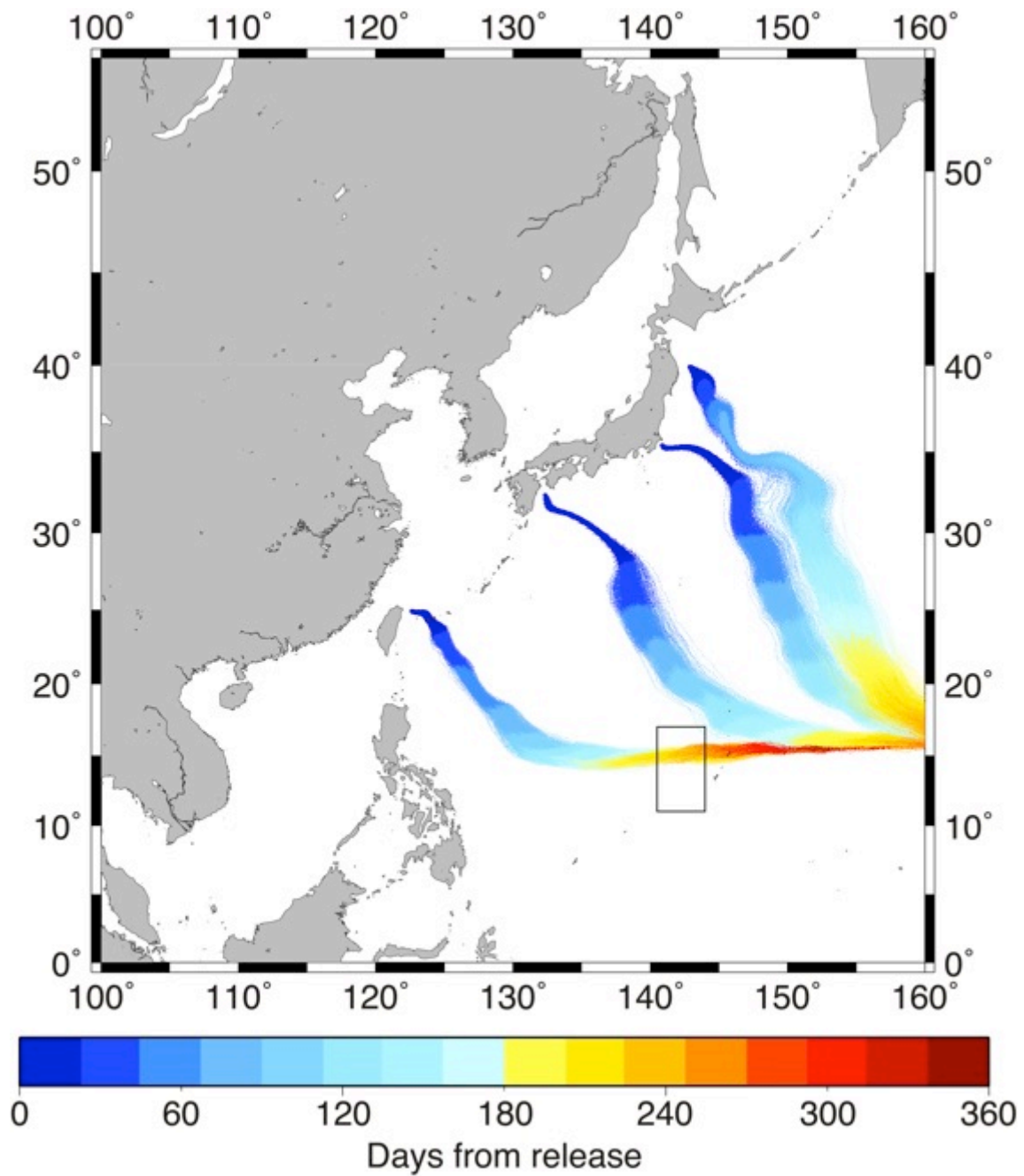


Fig.37 Depth-integrated trajectories of virtual particles for the scenario at the standard angle (0°) to the isolines of geomagnetic total intensity with swimming speed of 40 cm s^{-1} . The rectangular box shows the location of the spawning area.

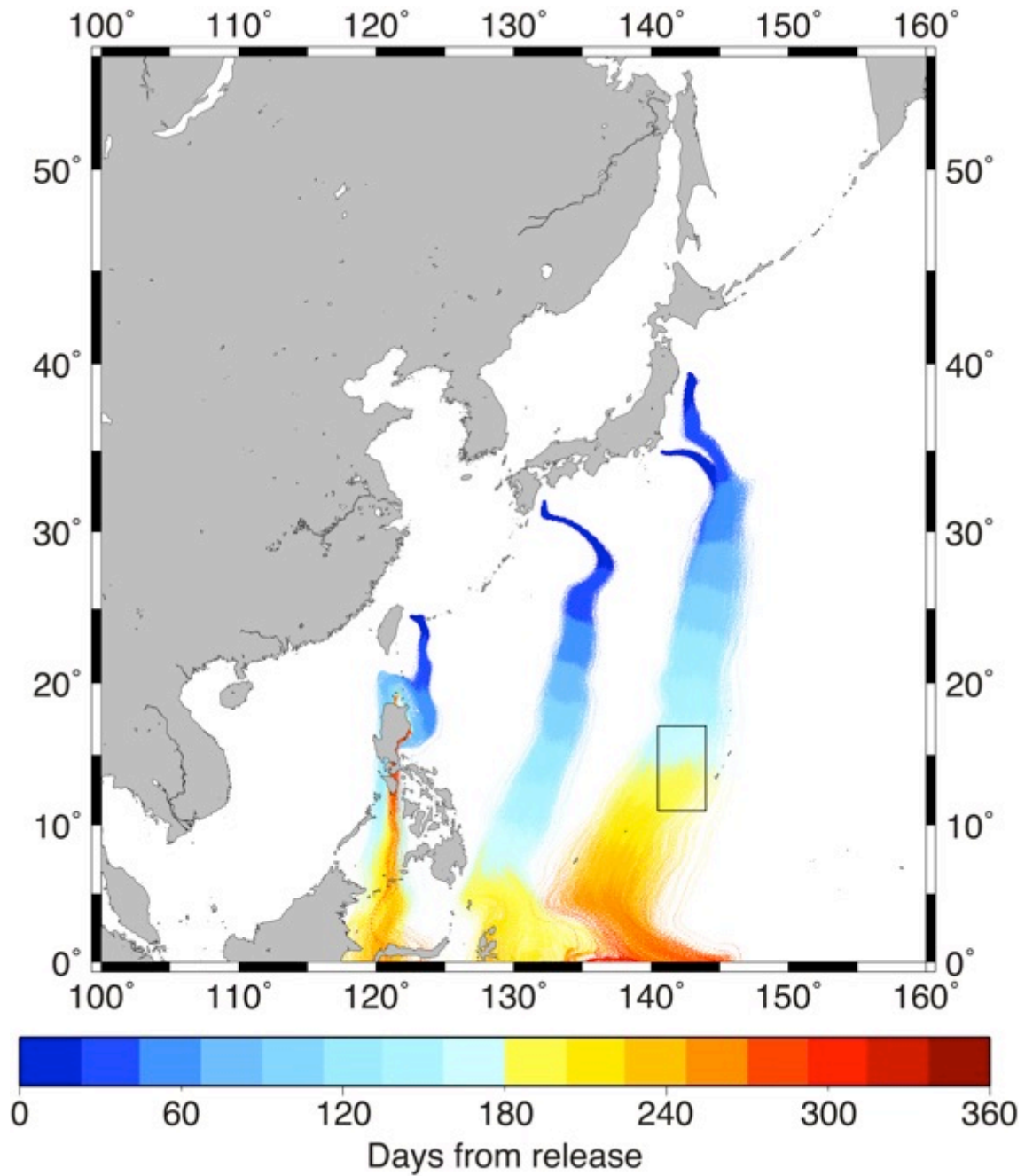


Fig.38 As in Fig.37, but in the scenario at the standard angle (0°) to the isolines of geomagnetic inclination angle.

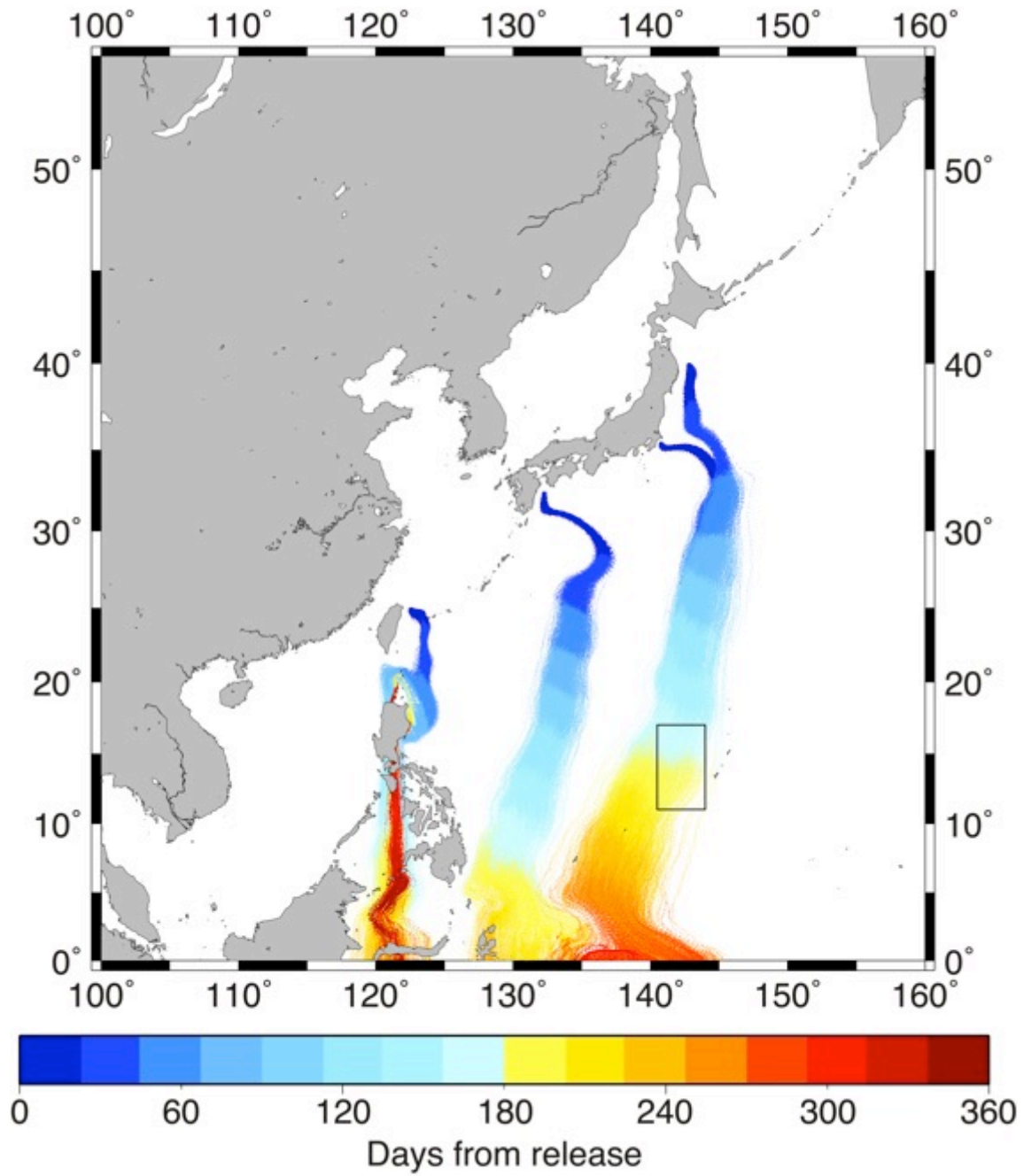


Fig.39 As in Fig.37, but in the scenario at the standard angle (0°) to the isolines of geomagnetic declination angle.

いても、4地点全てから投入した粒子が産卵場に到達することはなかった。

そこで、上記条件の遊泳方向を基準 (0°) として、地磁気各成分に対して $-90 \sim 90^\circ$ の範囲で一定の角度を維持するように設定した上で再度実験を行うことで、4地点全てから投入した粒子が産卵場に到達する条件を検討した。

伏角を用いて定位した結果、台湾から投入した粒子は基準となる角度に対して $-55 \sim -70^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した (Fig. 40A)。宮崎から投入した粒子は基準となる角度に対して西へ $-35 \sim -20^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。千葉県から投入した粒子は基準となる角度に対して $-10 \sim +10^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。青森県から投入した粒子は基準となる角度に対して $-5 \sim +5^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。

偏角を用いて定位した結果、台湾から投入した粒子は基準となる角度に対して $-50 \sim -70^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した (Fig. 40B)。宮崎から投入した粒子は基準となる角度に対して西へ $-35 \sim -20^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。千葉県から投入した粒子は基準となる角度に対して $-15 \sim +5^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。青森県から投入した粒子は基準となる角度に対して $-10 \sim +5^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。

全磁力を用いて定位した結果、台湾から投入した粒子は基準となる角度に対して $-20 \sim +40^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した (Fig. 40C)。宮崎から投入した粒子は基準となる角度に対して西へ $0 \sim +40^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。千葉県から投入した粒子は基準となる角度に対して $+20 \sim +50^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。青森県から投入した粒子は基準となる角度に対して $+25 \sim +50^\circ$ を維持した場合に産卵場へ到達した。基準となる角度に対して $+25 \sim +40^\circ$ を維持した場合でのみ、4地点から投入した粒子が産卵場へ到達した。特に、 $+30^\circ$ を維持した場合においては、投入した粒子の 97% が産卵場へ到達した (Fig.41)。この条件を海流のない静水環境においても検討した。その結果、静水環境においても4地点から投入した粒子の 92% が産卵場へ到達した (Fig.42)。

第4項 回遊過程における経験水温

異なる4地点から投入した粒子が産卵場へ到達するまでに夜間に経験した水温を記録した。昼間の経験水温は第2節第3項から 5°C で一定であるとした。青森県沖と千葉県沖から投入した粒子は投入後、 $17 \sim 18^\circ\text{C}$ で僅かな変動を示していた (Figs.43A,B)。その後、 25°N 付近と 20°N 付近において水温の上昇が観察

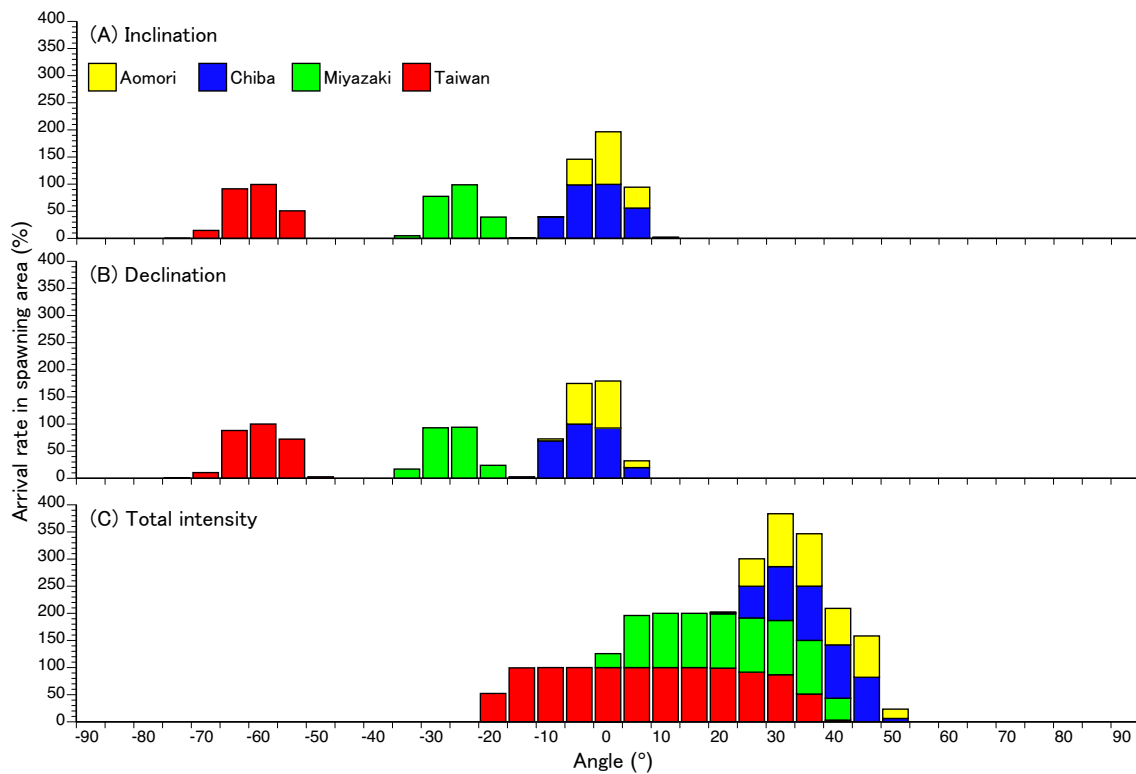


Fig.40 Histogram showing percentage of virtual particles that were released from off Aomori (yellow bars), Tonegawa (blue bars), Miyazaki (green bars) and Taiwan (red bars) arriving at the spawning area for each scenario at the each angle (-90–90°) to the isolines of each geomagnetic element, total intensity (A), inclination (B) and declination (C) with swimming speed of 40 cm s^{-1} .

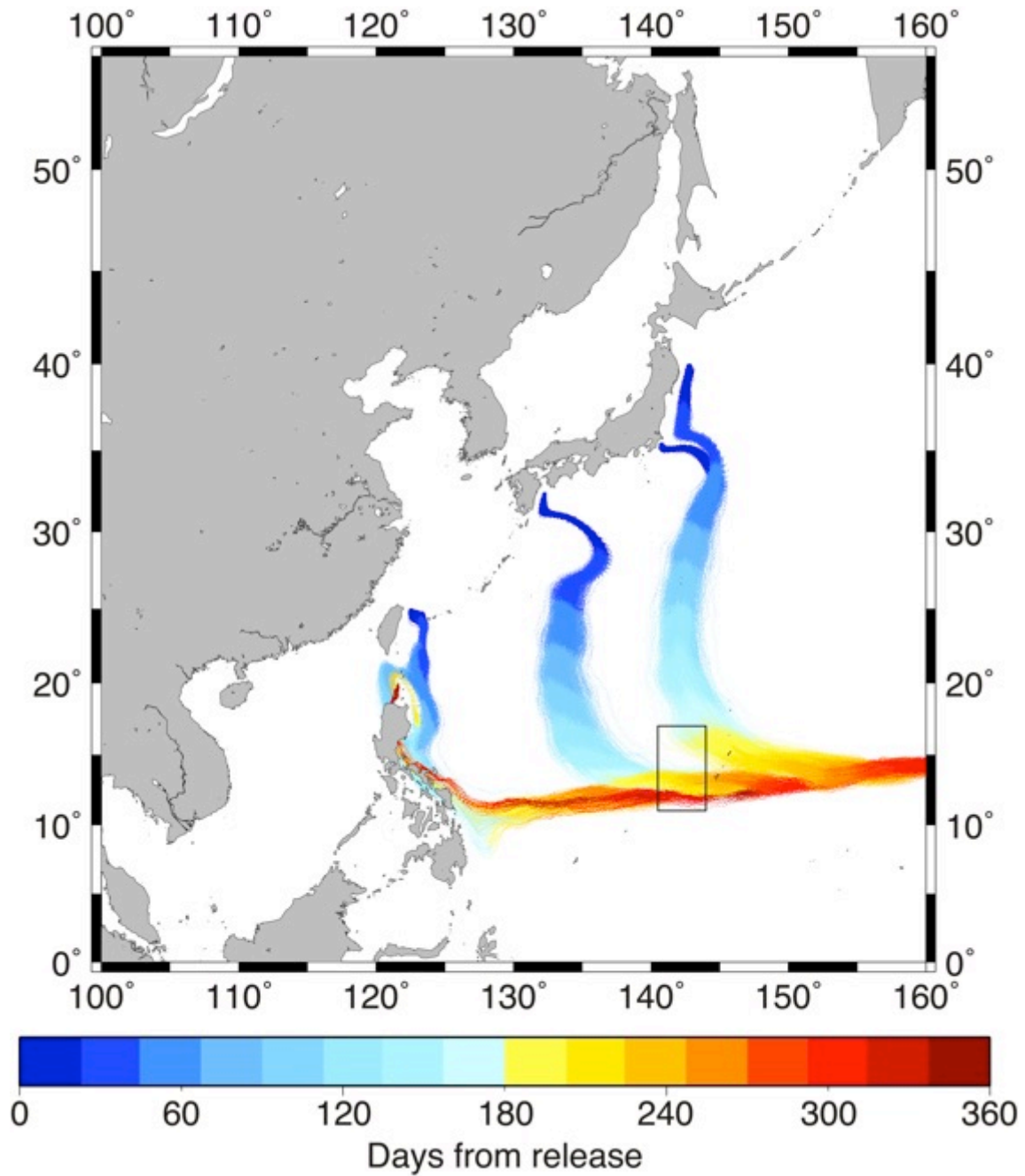


Fig.41 As in Fig.37, but in the scenario at the 30° to the isolines of geomagnetic total intensity.

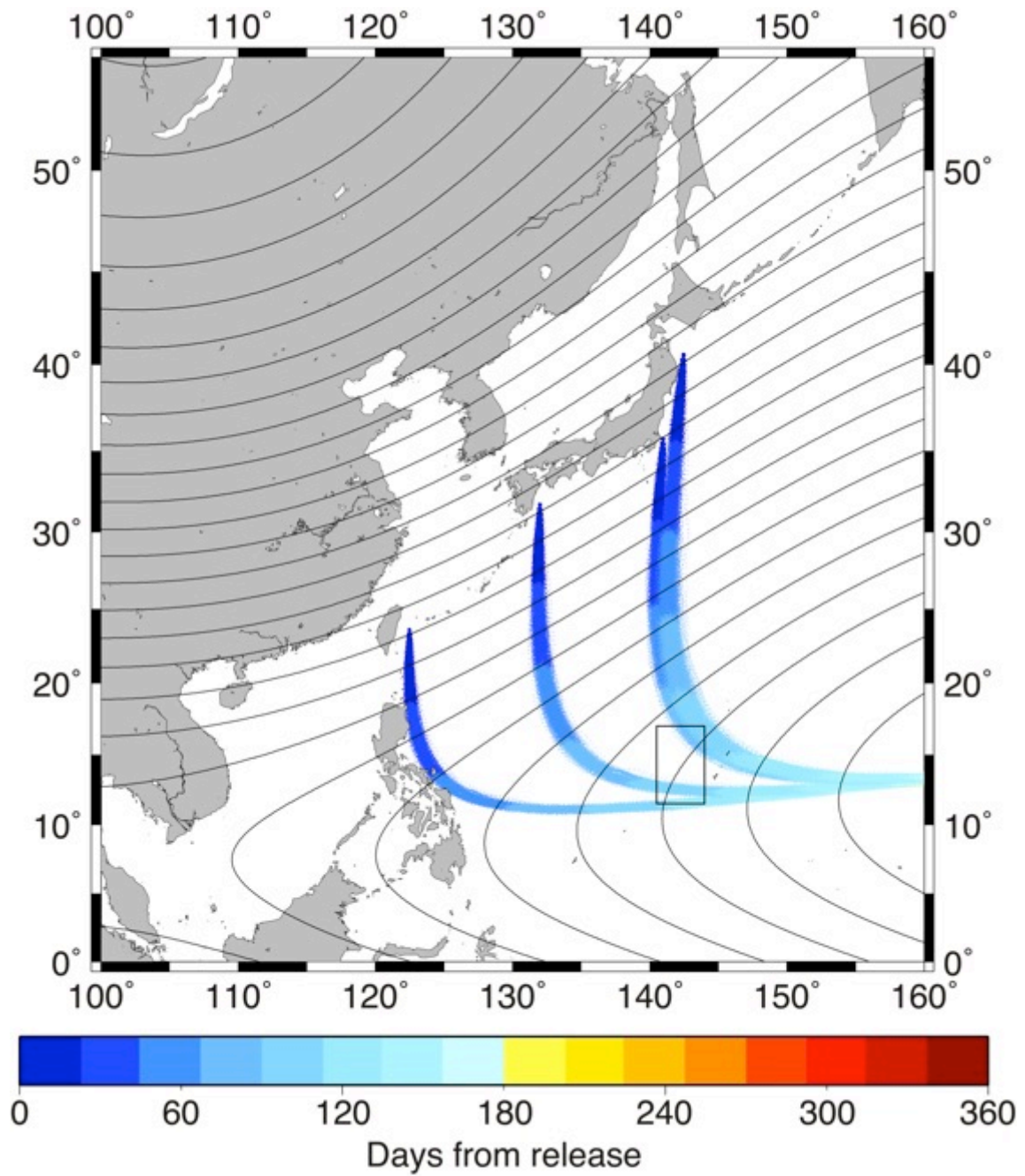


Fig.42 As in Fig.41, but in the scenario without ocean currents.

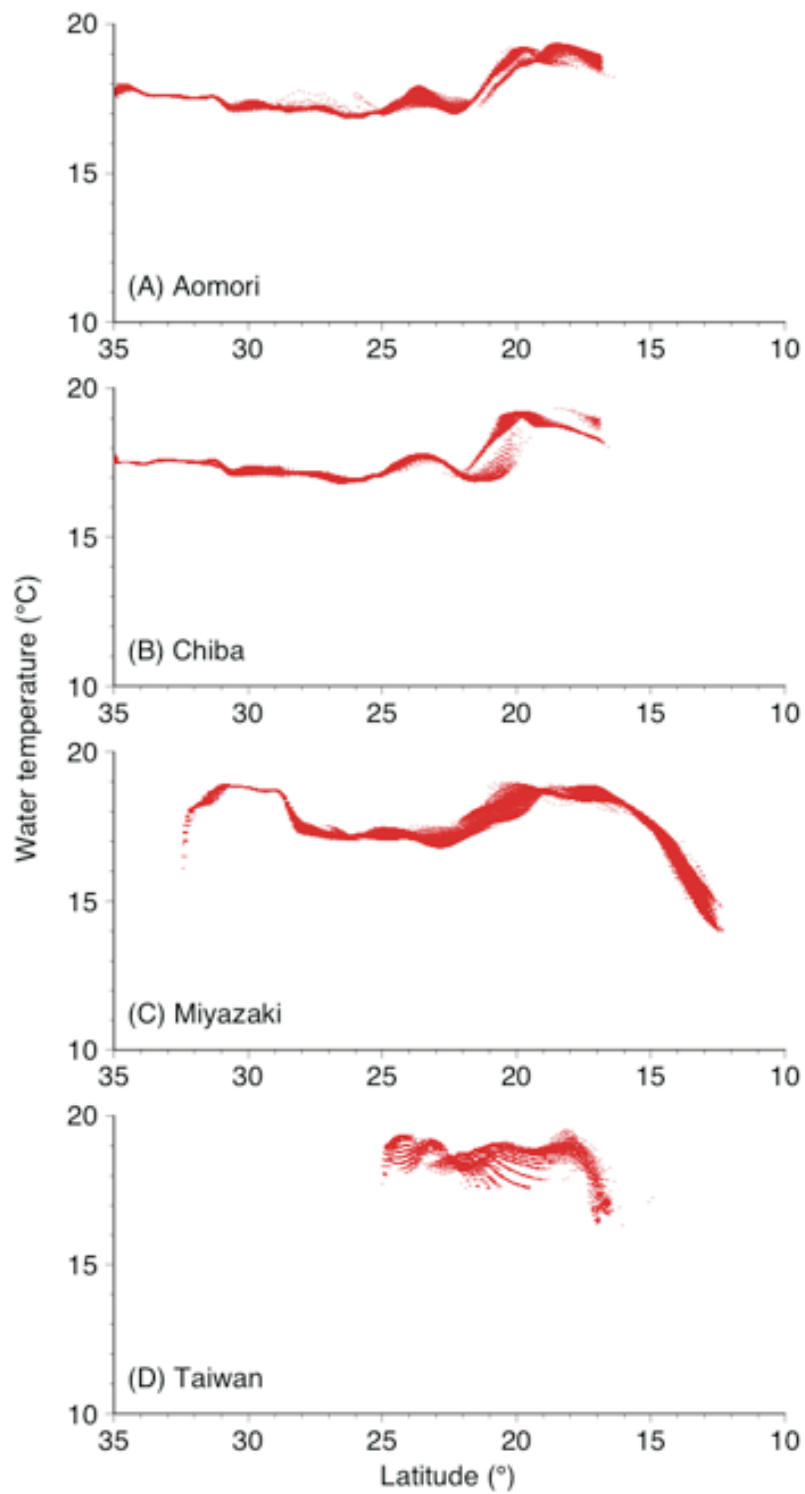


Fig.43 Estimated experienced water temperatures of migrating silver Japanese eels by the simulation under the scenario of Fig.41.

された。宮崎県沖から投入した粒子は、投入後直ちに 16°C から 19°C にかけて経験水温が上昇した (Fig43C)。その後、31° N 付近で経験水温は約 17°C にまで下降した。20° N 付近では再び経験水温の上昇が観察された。台湾沖から投入した粒子は 18~19°C の水温を経験していた (Fig43D)。宮崎県沖と台湾沖から投入した粒子は共通して 22° N 付近から経験水温が下降した。

第3節 考察

粒子が全磁力の勾配に対して 30° の方向に遊泳した場合に最も高い割合で産卵場にたどり着いたことから、日本沿岸から産卵回遊を開始したニホンウナギは黒潮の影響を受けて東へ流され、黒潮を離脱した後に産卵場へ向けて南下すると考えられた。この経路は塚本 (1994) が提唱した黒潮順流仮説を支持する結果となった。また、Chang et al. (2016) で報告された *Ideal navigation* とも類似した経路であった。一方、台湾から追跡を行なった粒子は黒潮の影響を受けずに南下した後、産卵場へ向けて東進する経路をとったことから、黒潮順流仮説は日本沿岸から回遊を開始したウナギにのみ適用できるものと考えられた。台湾から追跡した粒子が黒潮の影響を受けなかった理由として、ウナギの遊泳方向が黒潮の流向に逆行したためであると考えられる。Cheng et al. (2018) では、台湾沿岸からポップアップタグを装着したニホンウナギを放流し、移動経路の追跡が行われた。その結果、放流個体は黒潮に沿って北上した。Cheng et al. (2018) の結果は黒潮順流仮説を支持した。しかし、Cheng et al. (2018) で使用されたニホンウナギはいずれもシラスウナギ期に採捕され、飼育された個体であった。ヨーロッパウナギにおいて飼育された個体は産卵回遊時の行動や定位に影響を及ぼすことが知られている (Westin 1990, 1998, 2003)。また、Cheng et al. (2018) の個体の全長は 64.6~80.1cm と小さかったことから、ポップアップタグの影響を大きく受け、正しい回遊経路を示さなかった可能性がある。台湾と宮崎県から回遊を開始した粒子は産卵場のある 140°E 付近よりも西側の海域で 15°N 付近まで南下した後、産卵場へ向けて東進した。産卵回遊中のウナギの夜間の遊泳水深 (200m) における全磁力の勾配は 15°N 付近で東西方向に変化しており、この勾配の変化に対応して粒子の遊泳方向も変化したものと考えられる。現在までにニホンウナギの分布域の一部である中国や韓国から産卵回遊を開始した個体の行動追跡が行われた例はないが、地理的に考えると東シナ海を回遊し、大

陸棚縁辺部を流れる黒潮に合流するものと予想できる。全磁力を用いて定位することでこれらの個体も高い確率で産卵場へ回帰できるものと考えられる。

数値シミュレーションによる銀ウナギの回遊経路の推定は大西洋におけるヨーロッパウナギとアメリカウナギについても行われているが、回遊中は常に産卵場へ向けて定位する *Ideal navigation* による結果が報告された (Béguier-Pon et al. 2016)。 *A. anguilla* においても磁気感覚があり、回遊中の定位に利用されている可能性が考えられている (Durif et al. 2013)。本研究で行われたニホンウナギの産卵回遊シミュレーションの様に地磁気の空間分布を利用することで、より詳細な産卵回遊経路と定位方法を検討できるだろう。

第1節でも述べた通り、地磁気を利用して大回遊を行う代表的な種としてサケ属魚類やウミガメなどが挙げられる。彼らは自分の生まれた河川や砂浜付近の地磁気の特徴を記憶することで大回遊が可能となると考えられている (Lohmann et al. 2008, Putman et al. 2011, 2014)。特にウミガメは回遊過程で経験した地磁気的全磁力と伏角から磁場地図を作成し、この地図に基づいて自分の位置情報を得ることで定位しているとされている (Putman et al. 2011, 2014)。この機能によって、ウミガメが個体ごとに回帰すべき河川や砂浜が異なるにもかかわらず正確に定位することができると考えられる。一方、東アジアに広く分布するニホンウナギの産卵場はマリアナ諸島西方海域の1ヶ所のみである (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014)。また、ニホンウナギがウミガメと同様の方法で産卵場へ回帰するためには仔稚魚の往路回遊の過程で地磁気を経験し、その経験に基づいて復路回遊を行う必要がある。しかし、本章と第2章の結果から銀ウナギの回遊経路は仔稚魚の往路回遊の経路とは異なることが分かった。このことからニホンウナギの産卵回遊においては磁場地図に基づく定位は適用できないと考えられる。さらに、本章では数値シミュレーションによって異なる地点から回遊を開始した銀ウナギが産卵場へ回帰する条件を見出した。これによって、ニホンウナギはシラスウナギ期に接岸・加入した河川の位置に関わらず地磁気に対して共通の角度を維持しながら遊泳することで産卵場へ回帰できるものと考えられた。

第4章 産卵時刻

第1節 材料と方法

第1項 ニホンウナギの産卵場調査航海

本研究ではニホンウナギの受精卵が採集された4回の産卵場調査航海 (KH09-2, KH11-6, KH-12-2 Leg1, Leg2) の結果を使用した (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014). 各航海はそれぞれ2009年5月14日～6月3日, 2011年6月24日～7月10日, 2012年5月13～6月1日, 2012年6月6日～6月28日に実施された.

第2項 ニホンウナギ受精卵の採集

本研究で使用した計593個の卵は学術研究船白鳳丸 (海洋研究開発機構) によって2009年5月, 2011年6月, 2012年5月, 2012年6月に実施された4回の調査航海において採集された. まず, 塩分プロファイルの観測によって塩分フロントの位置を決定した. 塩分フロントの定義と観測方法については次章第2節1項に記述する. 産卵場所と推定される塩分フロントと西マリアナ海嶺との交点の南西の海域にグリッド状の測点を設けサンプリングが行われた. サンプリングには, 口径3m, 網目0.5mmのプランクトンネットORI-Big Fishを使用し, 水深200m以浅の層を曳網した (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014). 採集された卵は船上で形態学的または分子遺伝学的に種同定された (Watanabe et al. 2004, Minegishi et al. 2009, Yoshinaga et al. 2011).

2009年5月には31個の卵が新月2日前から前日にかけて採集された (Tsukamoto et al. 2011). 2011年6月には147個の卵が新月3日前から2日前にかけて採集された. 2012年5月には131個の卵が新月2日前から新月当日にかけて採集された. 2012年6月には284個の卵が新月3日前から前日にかけて採集された (Aoyama et al. 2014). 4航海に共通して新月2日前に集中して卵が採集された (Fig.44).

第3項 ニホンウナギ受精卵の浮上速度の計測

ニホンウナギの受精卵と孵化仔魚の浮上速度を実験室内で計測した. この実験で使用した受精卵は, 人工催熟した3個体の雄と1個体の雌による自発的な産卵によって得られた. 3個体の雄は天然のシラスウナギを株式会社いらご研究所において飼育養成したものをを使用した. 1個体の雌は人工種苗生産によって作

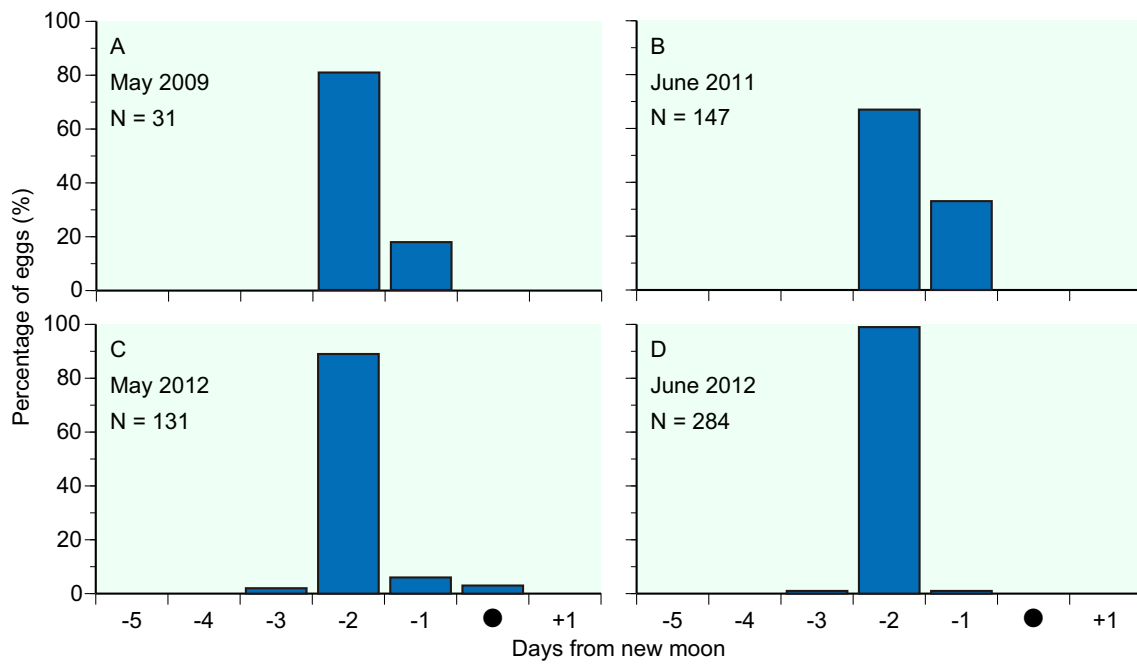


Fig.44 Dates of the collection of Japanese eel eggs in relation to the new moon during each cruise period. A total of 593 eggs of Japanese eels were collected during four cruises in (A) May 2009, (B) June 2011, (C) May 2012, and (D) June 2012. All collection dates are plotted in relation to the date of the new moon in each month.

られたクロコに Estradiol-17 β を添加した餌を与えることで雌化して養成したものを使用した。これら4個体は Kagawa et al. (1997) と Okamura et al. (2000) の手法に従って人工的に成熟させた (Okamura et al. 2007)。得られた受精卵は 23~25°C の海水によって種々の発生段階 (桑実胚, 耳胞眼胞形成期, 孵化直前, 前期仔魚) に至るまで培養した。

卵と孵化仔魚の浮上速度は発生段階毎に 10~11 回計測した。浮上実験には海水 (水温:20°C, 塩分:35‰) を満たしたアクリル製水槽 (容量 27L, 幅 30cm×長さ 10cm×高さ 90cm) を使用した。この水槽の底面の中央部には小さな穴が空いており, そこにゴム製のチューブとシリンジを接続している。シリンジを使って海水と共に受精卵または前期仔魚を水槽の底層に注入することで浮上速度を計測した。発生段階毎の浮上速度は Kruskal-Wallis 検定および Steel-Dwass 検定によって比較した。

第4項 天然卵の発育段階の決定と経験水温の推定

産卵場で採集された卵の発生段階は山本ら (1975) の指標に従って決定した。

本章では, 産卵時刻を推定するために卵が経験した2種の水温を用いた。これら2種の水温はそれぞれ”Incubation temperature”と”Experienced temperature”とした。まず, 仮の産卵時刻を設定して各卵が採集されるまでの時間を求めた (Fig.45)。

Incubation temperature は採集された卵がその発生段階に至るために経験した水温とした。Ahn et al. (2012) で報告された各発生段階に対応した関係式 (桑実胚: 式1, 原腸胚: 式2, 耳胞眼胞形成期: 式3, 心臓形成期: 式4, 孵化直前: 式5) の変数に受精後経過時間 (ET) を代入することで Incubation temperature を求めた。

$$\text{incubation temperature} = \frac{ET - 11.39}{-0.2233} \quad (1)$$

$$\text{incubation temperature} = \frac{ET - 15.383}{-0.3} \quad (2)$$

$$\text{incubation temperature} = \frac{ET - 67.822}{-1.9889} \quad (3)$$

$$\text{incubation temperature} = \frac{ET - 2.5222}{-88.689} \quad (4)$$

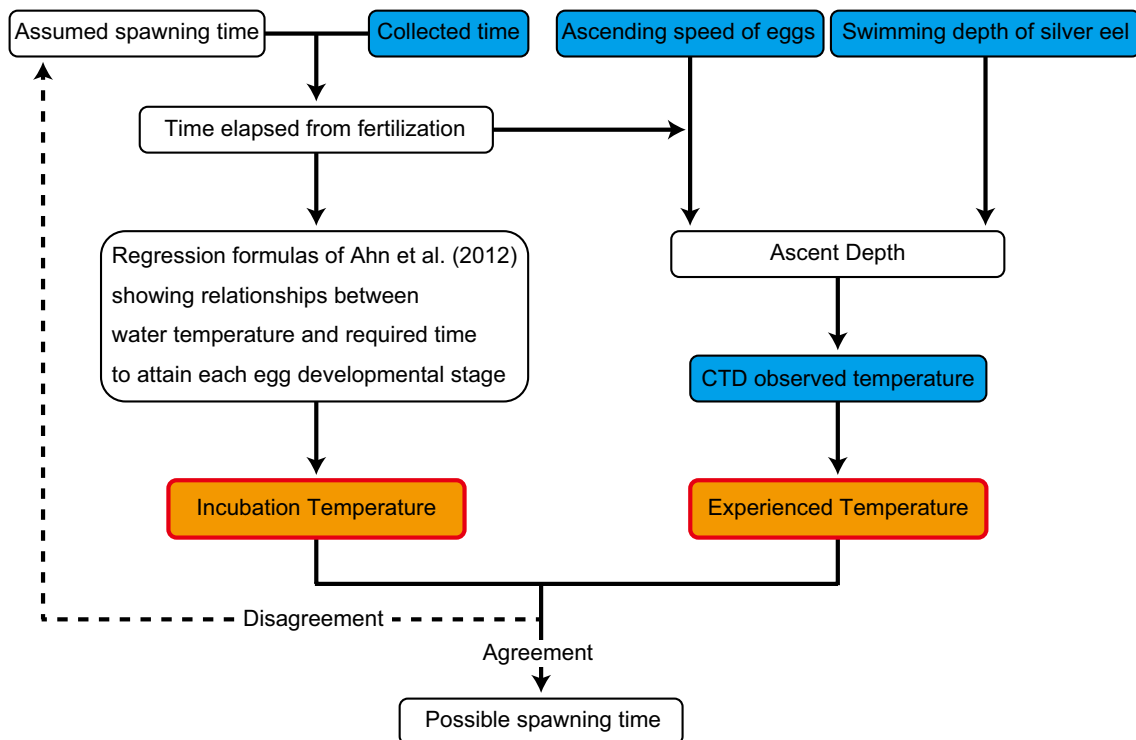


Fig.45 Method used to estimate the spawning time of Japanese eels. Egg collection times (Fig.44), ascending speed of eggs (Fig.46), swimming depth of silver eels (Fig.47), and Conductivity Temperature Depth profiler observed water temperatures are indicated by blue ovals. The assumed spawning time (overlap of the incubation and experienced temperatures, indicated by orange ovals) is considered to be the possible spawning time.

$$\text{incubation temperature} = \frac{ET - 102.52}{-2.8556} \quad (5)$$

受精卵の浮上到達水深 (AD_{ET}) は、産卵水深 (SD) と卵の浮上速度 (AS)、受精後経過時間 (ET) に基づいて求めた (式6)。

$$AD_{ET} = SD - AS \times ET \quad (6)$$

Experienced temperature は産卵水深から卵が浮上する過程で経験した水温の平均値である (式7)。卵が受精して ($n=0$) から採集される ($n=ET$) までの各時間ステップでの浮上水深 (AD_n) における観測水温 ($Temp_{AD_n}$) を積算し、受精後経過時間で除することで求めた。本章では各時間ステップを1分間とした。

$$\text{experienced temperature} = \frac{1}{ET} \sum_{n=1}^{ET} (Temp_{AD_n}) \quad (7)$$

第2章より、ニホンウナギは産卵場において昼夜の日周鉛直移動を示し、その遊泳水深は月の光に対応して変化することが分かっている。そこで産卵水深は産卵場においてポップアップタグを装着したニホンウナギの追跡結果(第2章, 個体14-1) に基づいて推定した。2009~2012年に受精卵が集中して採集された新月2日前(第2項, Fig.44)における夜間の遊泳水深の平均値を産卵水深とした。浮上過程で卵が水温躍層のある水深150mに到達した場合、そこで卵の浮上は停止するものとした (Tsukamoto et al. 2009)。

もし、設定した仮の産卵時刻が正しければ Incubation temperature と Experienced temperature は一致するはずである。2つの水温の間に有意差が認められなかった時刻を真の産卵時刻として推定した (Brunner-Munzel 検定) (Fig.45)。

第5項 産卵時刻における潮流の推定

ニホンウナギの産卵場における潮流を推定するために、Niwa and Hibiya 2014の手法に従い、2009年から2012年にかけてニホンウナギの受精卵が採集された地点における潮流速の変化を推定した。尚、このモデルを用いた解析方法の詳細は次章第2節で説明する。

第2節 結果

第1項 受精卵の浮上速度

各発生段階（桑実胚, 耳胞眼胞形成期, 孵化直前, 孵化仔魚）の浮上速度はそれぞれ 4.32 ± 0.11 ($4.2 \sim 4.5 \text{ m h}^{-1}$), 3.69 ± 0.31 ($3.1 \sim 4.1 \text{ m h}^{-1}$), 0.49 ± 0.72 ($-0.6 \sim 2.0 \text{ m h}^{-1}$), $7.24 \pm 0.32 \text{ m h}^{-1}$ ($6.9 \sim 8.1 \text{ m h}^{-1}$) であった (Fig.46). 各発生段階間の浮上速度において有意差が認められた ($p < 0.001$). この結果は, 胚発生が進むにつれて浮上速度が小さくなり, 孵化すると浮上速度が急激に大きくなることを意味する (Tsukamoto 2009). ニホンウナギは産卵場において水温躍層のある水深 150 m 付近にまで上昇した後に孵化することが分かっているため (Shirai et al. 2018), 孵化直前, 孵化仔魚における結果は受精卵の浮上速度の検討からは除外した. さらに, 桑実胚期は受精直後の3時間程度であることから (Ahn et al. 2012), 浮上途中の発生段階であると考えられる耳胞眼胞形成期の平均浮上速度 (3.69 cm s^{-1}) を本章における代表的な浮上速度として産卵時刻の推定に使用した.

第2項 産卵水深

産卵場において追跡した個体 14-1 の新月 2 日前 (2014 年 6 月 24 日) における夜間の平均遊泳水深は $229.2 \pm 9.9 \text{ m}$ であった (Fig.47). 本章では産卵水深を 230 m とした.

第3項 産卵日

2009 年から 2012 年にかけて学術研究船白鳳丸によって採集された 593 個の卵の内, 53 個の卵の発生段階を決定することができた. 残りの 540 個は, 死卵であったり, 形態学的観察の後に撮影された胚の写真が不鮮明だったりしたため, 発生段階を決定することが出来なかった. 産卵日時推定に使用した卵は, 耳胞・眼胞形成期が 7 個, 心臓形成期が 9 個, 孵化期が 37 個であった (Fig.48). それぞれの卵の発生段階に基づく **Incubation temperature** と浮上スピードに基づく **Experienced temperature** を求め, 一致した日を産卵日として推定した. 2009 年 5 月では耳胞・眼胞形成期と孵化期の卵の産卵日が 5 月 20 日 (新月-3) と推定された. 2011 年 6 月では耳胞・眼胞形成期, 心臓形成期, 孵化期の産卵日が 5 月 29 日 (新月-3) と推定された. 2012 年 5 月では心臓形成期と孵化期の産卵日は 5 月 18 日 (新月-3) に, 心臓形成期と耳胞・眼胞形成期は 5 月 19 日 (新月-2)

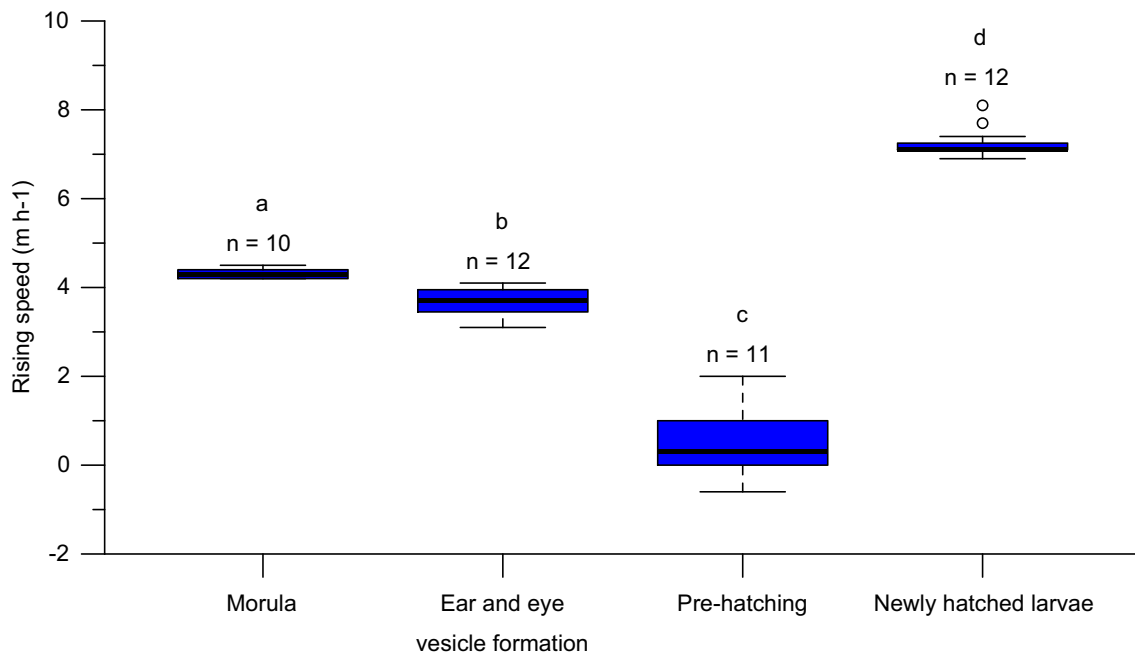


Fig.46 Box plots showing a comparison of ascending speeds among eggs at the morula, ear and eye vesicle formation, immediately pre-hatching stages, and of newly hatched larvae of Japanese eels. The horizontal line segments in each box show the median of each data, and each box shows the ranges between the first and third quartile. The horizontal line segments above and below each box show maximum and minimum of each data, respectively. Open circles show outliers of each data. The numbers above each box plot indicate the sample sizes for each developmental stage. Different letters above the boxes indicate a significant difference ($p < 0.05$, Kruskal-Wallis with Steel-Dwass post hoc test).

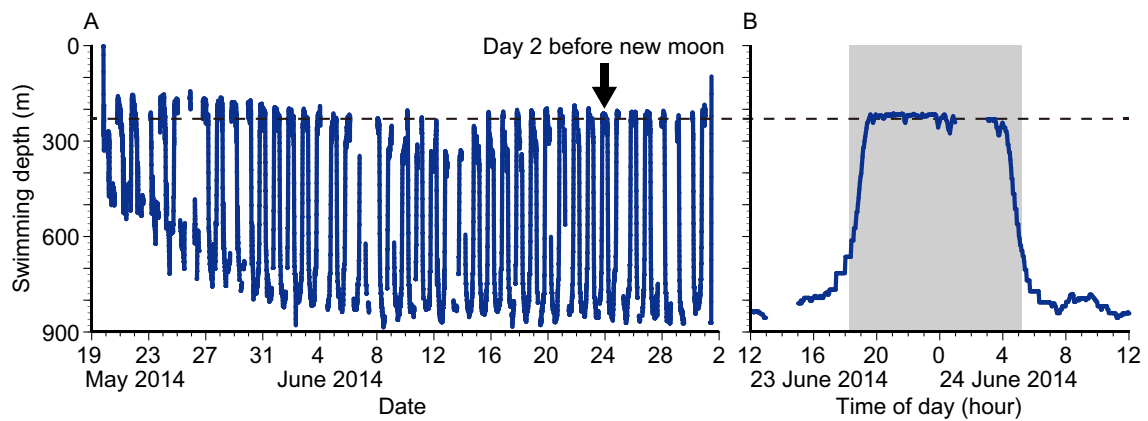


Fig.47 Swimming depth of a silver Japanese eel tagged with a pop-up satellite archival tag along the West Mariana Ridge. (A) The Japanese eel showed a repeated steady diel vertical migration. The black arrow indicates the swimming depth on day 3 before the new moon. (B) Enlarged vertical movement on day 3 before the new moon. The shaded area shows the time between sunset and sunrise. The horizontal dashed line indicates the average swimming depth during the period spent swimming in shallow waters at night (229.2 ± 9.9 m).

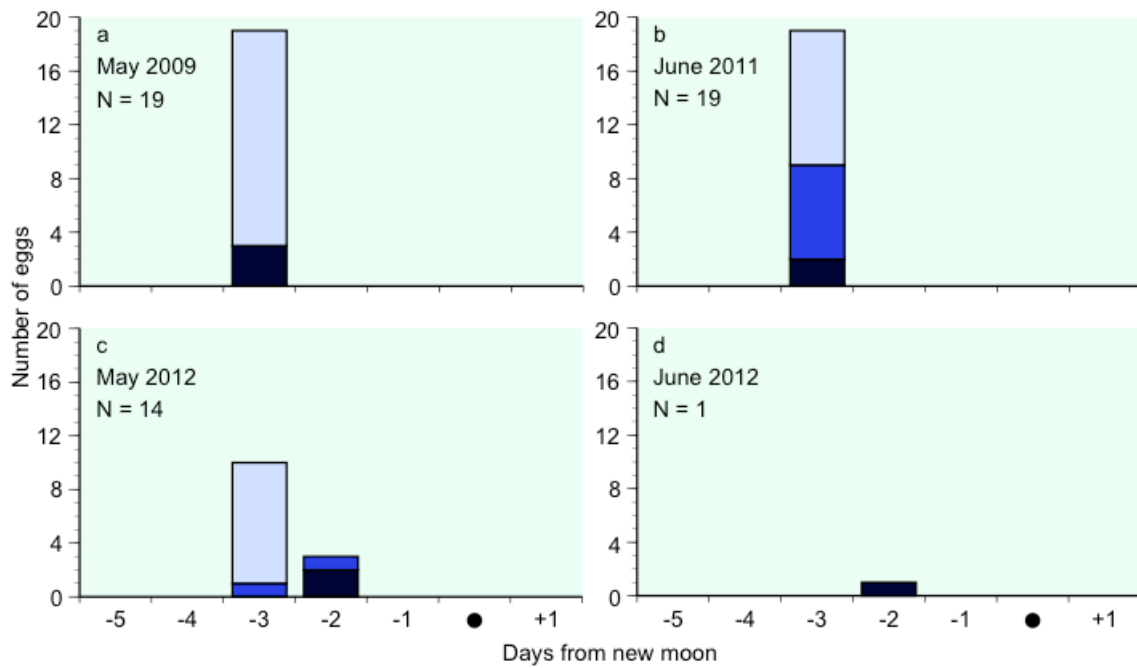


Fig.48 Estimated spawning dates in relation to the new moon during each cruise period. The determined developmental stages of eggs are as follows: ear and eye vesicle formation stage (dark blue bars), heart formation stage (blue bars), and immediately pre-hatching (light blue bars). All collected eggs are plotted in relation to the date of the new moon of each month: (a) May 2009, (b) June 2011, (c) May 2012, and (d) June 2012.

に推定された (Fig.46). 2012年5月19日の7時46分に St.8-4 (15° 05' N 142° 24' E) で採集された20個の卵の内、1個の卵が心臓形成期、11個の卵が孵化直前であった。2012年5月20日の1時43分～4時30分に St.8-13 (15° 05' N 142° 20' E) , 8-14 (15° 00' N 142° 20' E) で採集された8個の卵の内、1個の卵が心臓形成期、1個の卵が耳胞・眼胞形成期であった。2012年6月では耳胞眼胞形成期の産卵日は6月18日(新月-2)に推定された (Fig.48)。解析に使用した53個中49個(97%)の卵の産卵日が新月3日前であると推定されたことから、新月3日前が産卵のピークであると推定された。

第4項 産卵時刻

推定した Incubation temperature は設定した仮の産卵時刻が遅くなるほど高くなる傾向があった。一方、Experienced temperature は仮の産卵時刻が遅くなるほど低くなる傾向があった。推定した Incubation temperature と Experienced temperature は新月3日前の20:20～22:30において有意差が認められなかった ($p > 0.05$) (Fig. 49)。この期間における Incubation temperature と Experienced temperature はそれぞれ $22.07 \pm 3.94^{\circ}\text{C}$ と $23.21 \pm 0.95^{\circ}\text{C}$ であった。有意差が認められなかった新月3日前20:20～22:30における潮汐流の東方向の流速は $-3.30 \pm 0.58 \sim 3.14 \pm 0.53 \text{ cm s}^{-1}$ にかけて変動していることが分かった。これは干潮から上げ潮に相当する時間帯である。

第3節 考察

第1項 産卵のタイミングとその利点

本章の最大の特長は、野外の卵採集結果と室内の人工授精で得られた卵の浮上速度計測データ、銀ウナギの遊泳水深(第2章)、受精卵の発生スピード (Ahn et al. 2012) からウナギの産卵時刻を推定したことである。新月3日前に産卵することは、その後を迎える大潮の時期に卵や仔魚を最大限に分散させる効果があると考えられる。また、2011年には発生の進んだ孵化直前の卵が採集された20時間後に、より発生の進んでいない耳胞眼胞形成期の卵がほぼ同一地点で採集されたことは、2日にわたって産卵イベントが生じたことを示唆する。推定産卵時刻(20:20～22:30)は、ニホンウナギの日周鉛直移動によって深層から浅層へ上昇した2～3時間後であった(第2章)。上昇の直後に産卵することは、産

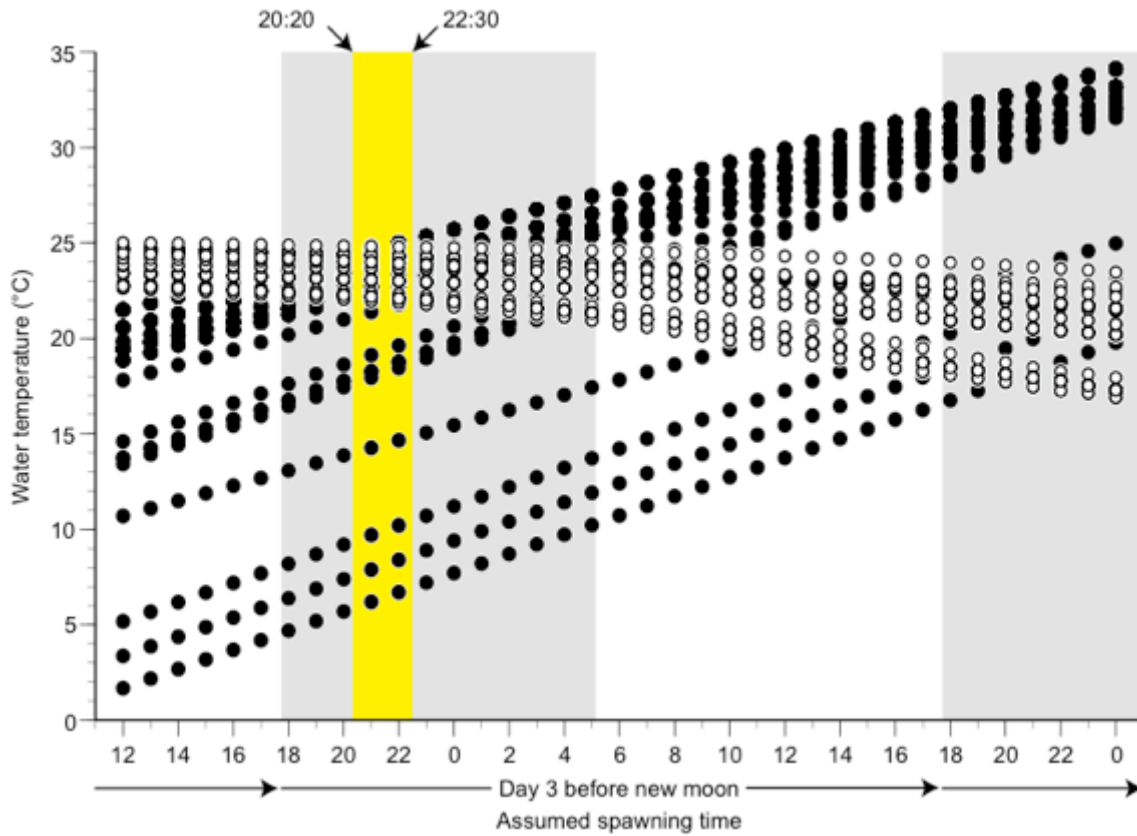


Fig.49 Estimated spawning time on days 2 to 4 before the new moon. The incubation temperature calculated by equations 1–5 (black circles) and experienced temperature calculated by equation 7 (white circles) for 53 of all 593 eggs at each assumed spawning time (horizontal axis), estimated following the method shown in Fig. 1. Comparison of the two types of water temperatures that are plotted above each assumed spawning time showed no significant difference from 20:20 to 22:30 h on day 3 before the new moon ($p > 0.05$, Brunner–Munzel test) (yellow area). The grey-shaded areas show the time between sunset and sunrise, which is averaged among the four research cruises.

卵イベントに参加する他の親ウナギと産卵のタイミングを同期する効果があるものと考えられる。さらにこの時間帯は干潮から上げ潮にかけての時刻と一致していた。ナミハタ *Epinephelus ongus* (Nanami et al. 2013) やキクメイシモドキ *Oulastrea crispata* (Zayasu et al. 2015) などの海洋生物は憩潮に同期して産卵することが知られている。これは産卵後に迎える上げ潮によって卵を効率的に分散させることによって被食リスクを下げる効果があると考えられる。

推定産卵時刻の推定経験水温は約 22~23°Cであった。この推定産卵水温は、ニホンウナギの産卵行動が活発に起こる水温と近い値であった(18~22°C) (Dou et al. 2007, 2008, Okamura et al. 2014)。また、受精卵の孵化率が高い水温(22~25°C)とも近い値であった(Ahn et al. 2012)。経験水温から見ても産卵時刻と産卵水深は、親ウナギの産卵行動と受精卵の発生の至適な水温条件に矛盾しない。

天然環境においてニホンウナギの産卵行動を観察することで、本章で推定した産卵時刻を産卵場で検証する必要がある (Tsukamoto et al. 2013, Fukuba et al. 2015)。産卵集団を発見し、産卵行動を観察できれば産卵規模や性比など、ニホンウナギの産卵生態に関する複数の謎が明らかになるだろう。また、資源減少への対処として、近年では完全養殖技術開発が行われている。現在までにニホンウナギとヨーロッパウナギ、アメリカウナギ、ニュージーランドオオウナギ、オーストラリアウナギ *A. australis* において、ホルモン投与による人工催熟、人工授精 (Yamamoto and Yamauchi 1974, Boëtius and Boëtius 1980, Lokman and Young 2000, Oliveira and Hable 2010) が成功しているが、外因性ホルモンを使用しない自然催熟による人工繁殖は成功していない。実際の産卵行動を観察することでニホンウナギが産卵する時刻における光や潮汐、水温などの詳細な物理環境が明らかになれば自然催熟機構を、特に最終成熟と排卵を誘導する環境と生理機構を理解するための重要な手がかりが得られるものと期待される。

第2項 推定法の課題

本章では、過去の調査航海の結果と卵の浮上実験、銀ウナギの遊泳水深に基づいて産卵時刻を推定する新たな手法を提案した。この推定の精度をより高めるためには、いくつかのパラメータを改良しなければならない。産卵水深は約 230m であると仮定した。この水深は本種の産卵海域であるマリアナ諸島西方海域において産卵親魚を探索し、観察することで実際の産卵水深を確認する必要がある。また、卵の浮上速度の計測は一定の水温と塩分の海水を使用して行わ

れた。しかし、実際の海洋においては水深の変化に伴って水温や塩分、密度も変化する。卵の浮上過程の精度を高めるためには、同様の実験を様々な水温や塩分の海水を用いて行う必要があると考えられる。さらに、Ahn et al. (2012)が報告した経験水温と胚発生速度の関係式も、産卵時刻を推定する上では改善の余地がある。本章で推定した Experienced temperature は卵の浮上過程で経験する水温の変化を再現している。しかし、Ahn et al. (2012)の関係式は常に一定の温度を経験することを前提としたものである。Experienced temperature の変化パターンに応じて受精卵の発生実験を行うことでより詳細な経験水温を推定することができるだろう。

第5章 産卵地点

第1節 材料と方法

第1項 海洋観測データ

産卵場における塩分フロントの位置と海流を知るため、学術研究船白鳳丸による2009年5月、2011年6月、2012年5月、2012年6月に実施された4回の調査航海の結果を使用した (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014). 塩分の鉛直分布の観測にはCTD (Seabird, USA) と投下式のX-CTD (株式会社鶴見精機) が使用された. 2009年5月におけるCTD観測の一部は、練習船天鷹丸 (国立研究開発法人水産研究・教育機構) の第180次航海によって行われた. 観測地点は西マリアナ海嶺の東西に11~17°Nにかけて設定された. 塩分フロントの位置を決定するために水深100 m以浅において南北方向に塩分が急激に変化した緯度を東西それぞれの測線において決定した.

本研究で対象としている4回の調査航海において、海流速の鉛直プロファイルは船底に設置した音響ドップラー流向流速計 (ADCP) を使用して1秒間隔で観測した. ADCP はトランスデューサーから既知の周波数の超音波を発射し、水流と共に移流する水中懸濁粒子から反射して戻って来た超音波の位相差を検出して流速を算出する. そのため、船舶の航行速度や針路が変化すると信号の受信状況が不安定になりデータの欠測やスパイクノイズが生じる. データの精度を保つため、各データに含まれるノイズの割合が20%以下のものを使用した. 受精卵が採集された地点の周辺における流速の水平分布は、Generic Mapping Tools 4 (GMT) のblockmean コマンド (<https://www.soest.hawaii.edu/gmt/>) によって0.08°間隔に設定したメッシュ内の平均流速を求めた.

第2項 ニホンウナギの受精卵の採集

受精卵の採集方法は第4章1節2項に記述した通りである.

2011年6月の産卵場における卵の鉛直分布を調べるため、事前に卵が採集されたStn.4 (13°00' N 141°55' E) においてプランクトンネット (ORI-Big Fish) の曳網を複数回行なった. この調査では20分間の水平方向の曳網を異なる6層 (60, 120, 150, 180, 250, 420 m) において行った.

第3項 受精卵の発生段階の決定

受精卵の発生段階は第4章2節3項に記述した通りである.

第 4 項 内部潮汐シミュレーション

産卵場における内部潮汐の時空間的分布を知るため、数値シミュレーションを行った。数値シミュレーションには、海流を計算するための数値モデルである Princeton Ocean Model (Blumberg and Mellor 1987) に 1/60° 間隔の海底地形データである ETOPO1 (Smith and Sandwell 1997) と水温・塩分の空間分布データである World Ocean Atlas (アメリカ海洋大気庁 国立海洋データセンター, Levitus et al. 1994a,b) を組み込み、主要四分潮 (M2, S2, K1, O1) の潮汐ポテンシャルで駆動した。このモデルの計算範囲は 80°S から 80°N, 水平方向の解像度は 1/20°, 鉛直方向の解像度は σ 座標系で 40 層とした (Niwa and Hibiya 2014)。以上の条件で各地点と水深における順圧潮汐流と傾圧潮汐流の振動数 (ω , rad sec⁻¹) と速度振幅 (amp , m sec⁻¹), 速度位相 (phs , rad), 浮力振動数 (bvf , rad sec⁻¹) を求めた。

本章では内部潮汐の分布を捉えるために、内部潮汐のエネルギーの分布を求めた。まず、各時刻における内部潮汐流の東西成分 U (式 8), 南北成分 V (式 9), 鉛直成分 W (式 10) を計算した。次に、各成分から内部潮汐エネルギー (J m⁻³, 式 11) を求めた。計算期間は第 4 章で推定した産卵日に基づいて、産卵が行われたと考えられる月の下弦の月 (t_0 , 月齢 23) から翌月の上弦の月 (t_1 , 月齢 7) までとした。その際の時間ステップは 60 秒間とした。以下の式で使用する変数の先頭に付いている u, v, w は、各変数の東西成分, 南北成分, 鉛直成分を表している。また、各潮汐成分 (M2, S2, K1, O1) の振動数はそれぞれ ω_{M2} , ω_{S2} , ω_{K1} , ω_{O1} とした。

$$U = \sum_{t=t_0}^{t_1} (u_{amp} \times \cos(\omega_{M2} \times t - u_{phs}) + u_{amp} \times \cos(\omega_{S2} \times t - u_{phs}) + u_{amp} \times \cos(\omega_{K1} \times t - u_{phs}) + u_{amp} \times \cos(\omega_{O1} \times t - u_{phs})) \quad (8)$$

$$V = \sum_{t=t_0}^{t_1} (v_{amp} \times \cos(\omega_{M2} \times t - v_{phs}) + v_{amp} \times \cos(\omega_{S2} \times t - v_{phs}) + v_{amp} \times \cos(\omega_{K1} \times t - v_{phs}) + v_{amp} \times \cos(\omega_{O1} \times t - v_{phs})) \quad (9)$$

$$W = \sum_{t=t_0}^{t_1} \left(\frac{W_{amp}}{\omega_{M2}} \times \sin(\omega_{M2} \times t - w_{phs}) + \frac{W_{amp}}{\omega_{S2}} \times \sin(\omega_{S2} \times t - w_{phs}) \right. \\ \left. + \frac{W_{amp}}{\omega_{K1}} \times \sin(\omega_{K1} \times t - w_{phs}) + \frac{W_{amp}}{\omega_{O1}} \times \sin(\omega_{O1} \times t - w_{phs}) \right) \quad (10)$$

$$Energy\ of\ internal\ tide = (U^2 + V^2) + (bv f^2 \times W^2) \quad (11)$$

第 5 項 産卵地点の推定

産卵地点を絞り込むために、産卵が起きてから卵が採集されるまでの間に受精卵が海流によって輸送された距離を推定した。輸送された時間は第 4 章の結果に基づいて、新月 3 日前の 21 時に産卵が起きた場合の‘受精後経過時間’とした。輸送速度はニホンウナギの産卵場を流れる北赤道海流の平均流速 (20 cm sec⁻¹) とし、調査航海毎に卵の輸送距離を推定した (Richardson and Walsh 1986, Zhang et al. 2017)。本研究では、産卵時刻の推定に用いられた卵の採集地点の中心点から輸送距離を半径とした範囲内に実際の産卵地点があったものと考えた。推定した産卵地点と内部潮汐エネルギーの水平、鉛直分布との対応関係を検討した。

第 2 節 結果

第 1 項 受精卵の分布と塩分フロントの位置

2009 年 5 月には、13° 30' N 140° 00' E と 12° 00' N 143° 30' E で明瞭な塩分フロントが認められ、12° 55' N 141° 55' E で西マリアナ海嶺と交差していたものと考えられる (Figs.50A, 51A, 52A)。グリッド調査によって 31 個の受精卵が塩分フロントの南側である 12° 51' N 141° 17' E 付近で採集された (Fig.52A)。

2011 年 6 月には、明瞭な塩分フロントが 13° 00' N 142° 10' E で海嶺と交差するように観測された (Figs.50B, 51B, 52A)。その後、147 個の受精卵が塩分フロントの直下もしくは南側で採集された (Fig.52A)。

2012 年 5 月には、低塩分層が 16°N 付近まで及んでおり、塩分フロントは 15° 05' N 143° 05' E 付近において海嶺と交差していたものと考えられる (Figs.50C, 51C, 52A)。その後、131 個の受精卵が塩分フロントの南側 (15° 03' N 142° 25' E) で採集された (Fig.52A)。

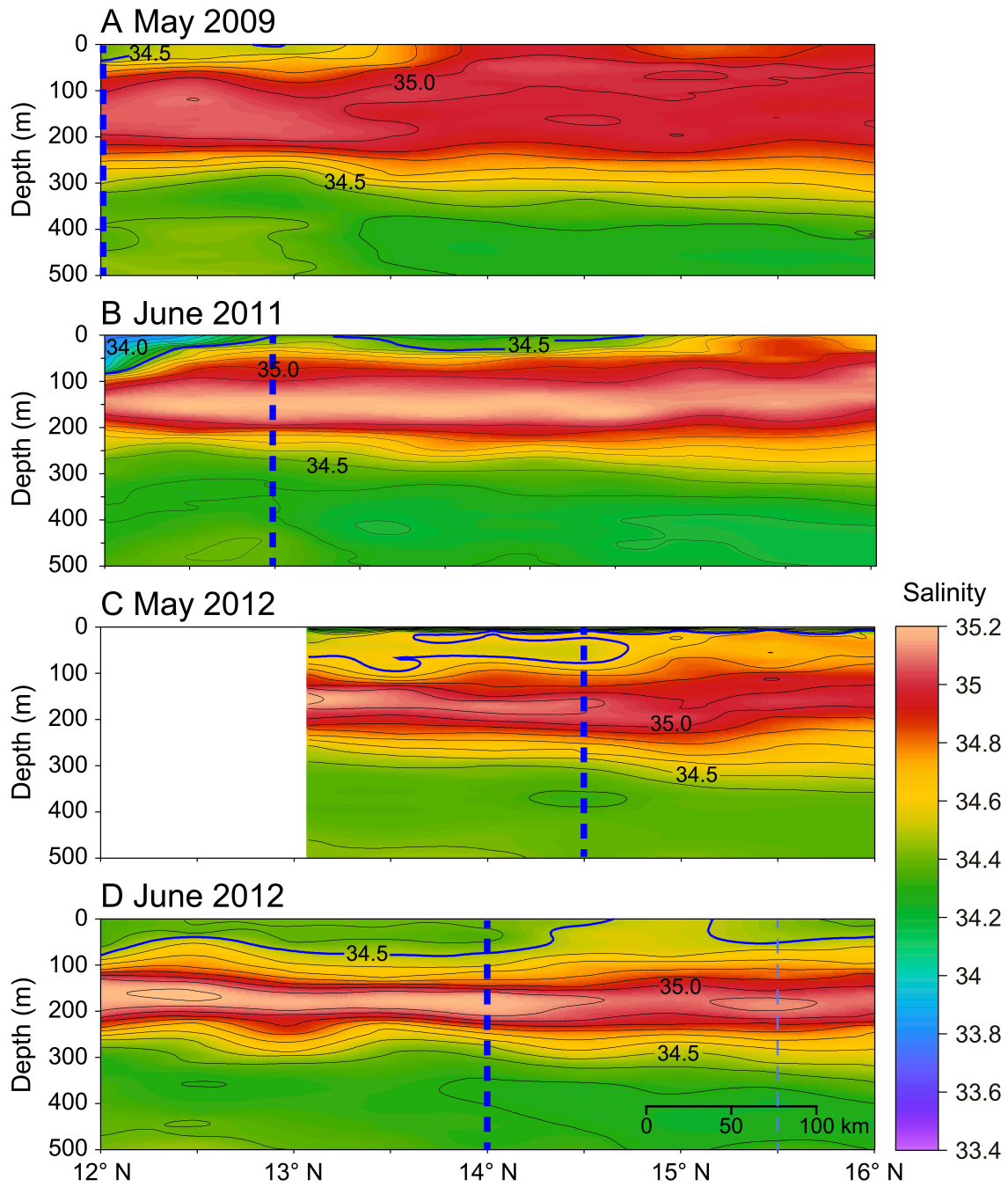


Fig.50 Salinity structure along the West Mariana Ridge. Hydrographic sections of the salinity structures east side of transects of stations in (A) May 2009, (B) June 2011, (C) May 2012, and (D) in June 2012, respectively. Blue dotted lines show location of a salinity front, and light blue dotted thin line shows weak salinity change in the shallow layer.

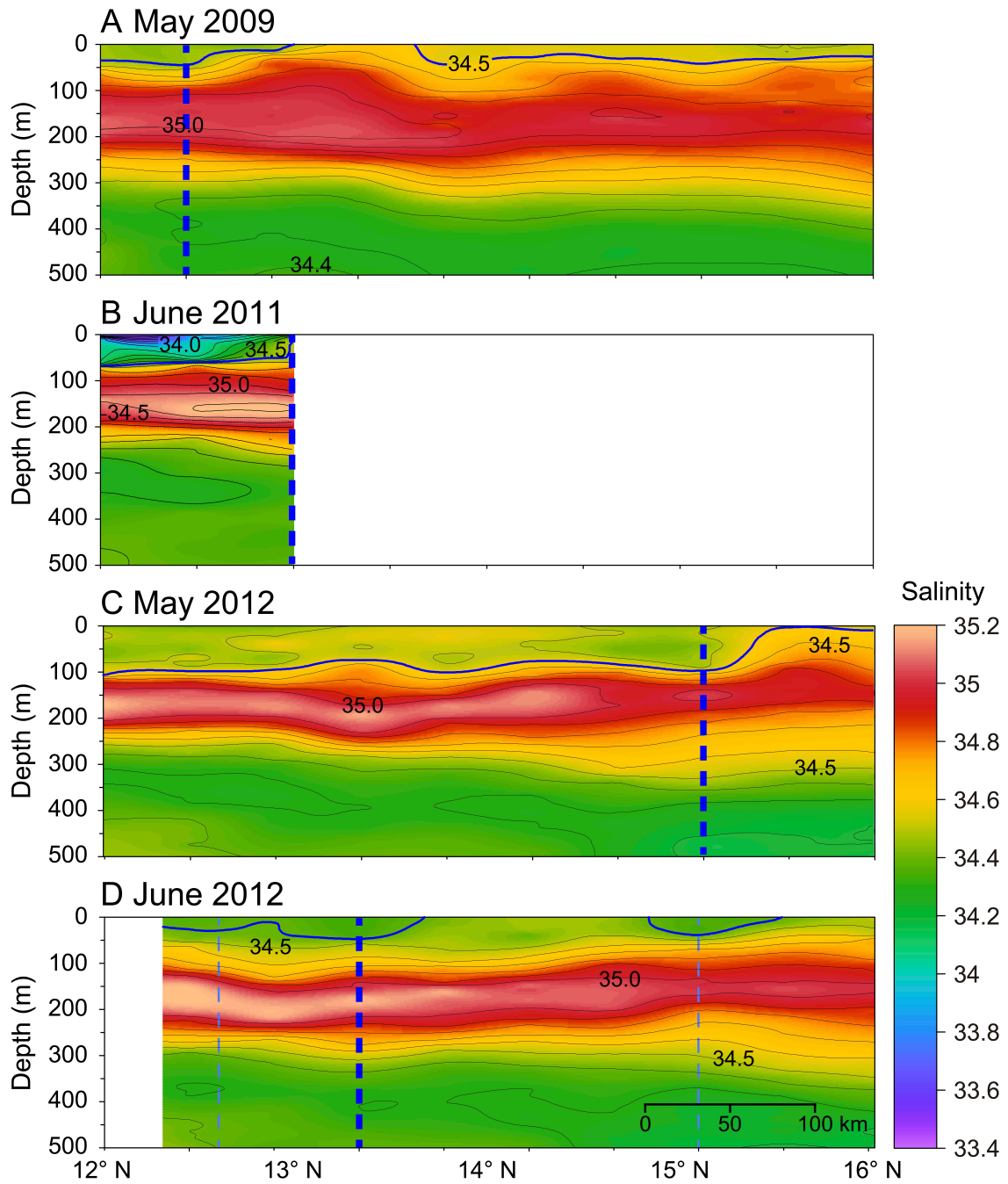


Fig.51 As in Fig.50, but on the west side of the West Mariana Ridge.

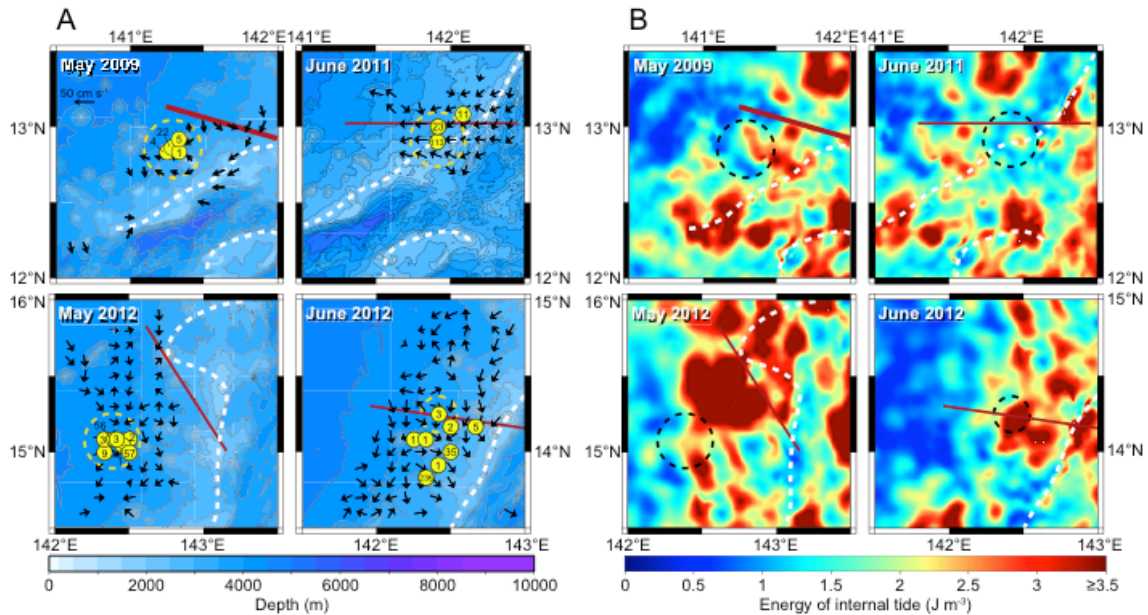


Fig.52 Locations of egg and preleptocephalus collections, salinity fronts and internal tide energy distribution. (A) Bathymetric map of the southern West Mariana Ridge region where a total of 593 Japanese eel eggs (yellow circles with the number of eggs) were collected in May 2009, June 2011, May 2012, and June 2012 (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014). The general salinity front positions (Figs.47 and 48) are represented by red lines. (B) Horizontal distributions of the depth-integrated internal tide kinetic energy from 150–200 m on the 3rd day before new moon when spawning occurred during each research period. Black contours express the corresponding bottom depth illustrated by color in panel a, and the positions of the highest seamount ridge areas are shown by dotted white lines. ADCP current directions and relative velocities are shown by black arrows. The collection locations of eggs and preleptocephali are plotted by yellow circles and orange triangles, respectively. The sampling stations with no Japanese eel eggs or larvae are shown by white circles.

2012 年 6 月には、塩分フロントは $14^{\circ} 10' N$ $142^{\circ} 50' E$ 付近において海嶺と交差するように観測された (Figs.50D, 51D, 52A). また、この調査航海では、 $13^{\circ} 05' N$ $142^{\circ} 15' E$ と $15^{\circ} 55' N$ $143^{\circ} 12' E$ 付近においても低塩分水塊が観測された (Figs.50D, 51D). その後、284 個の受精卵が塩分フロントの南側で採集された (Fig.52A).

第 2 項 産卵日の推定

産卵日の推定結果は第 4 章 2 節 3 項の通りである.

第 3 項 内部潮汐の鉛直変化

2011 年 6 月における受精卵の鉛直分布調査の結果、ニホンウナギの受精卵は水深 150m と 180m で採集された. その他の 60, 120, 250, 420m では受精卵は採集されなかった. 受精卵が採集された層はクロロフィル極大層 (100~150 m) の直下であった (Fig.53, Aoyama et al. 2014). この調査が行われた地点における内部潮汐の鉛直変化を数値シミュレーションによって求めたところ、水深 182 m において内部潮汐エネルギーが最大となり、受精卵が採集された層と一致した. 西マリアナ海嶺の西側の内部潮汐エネルギーは、受精卵が採集された緯度付近において強い地点が認められた (Fig.54). これらの内部潮汐の高エネルギーは塩分フロントの南側に位置し、クロロフィル極大水深 (Fig.53) から推定産卵水深まで連続していた. 受精卵が採集された水深と内部潮汐エネルギーの鉛直変化、第 4 章で推定した産卵水深 (230 m) に基づいて、第 4 項の解析では、150~230 m の層の内部潮汐エネルギーの水平分布を求めた.

第 4 項 産卵地点の推定

北赤道海流の平均流速 (約 20 cm sec^{-1}) とニホンウナギの卵の受精後経過時間 (第 4 章) に基づいて卵の輸送距離を推定した. 本研究で対象とした 2009 年 5 月, 2011 年 6 月, 2012 年 5 月, 2012 年 6 月に採集された受精卵はそれぞれ 20.8 ± 3.4 , 19.9 ± 3.0 , 20.5 ± 3.2 , 13.1 km 輸送されたと推定された (Fig.55). この結果から、各新月期における卵採集地点を中心とした輸送圏内にニホンウナギの産卵イベントが存在していたと推定される. この輸送圏内には、4 航海で共通して内部潮汐のエネルギーが高い地点が認められた (Fig.52B).

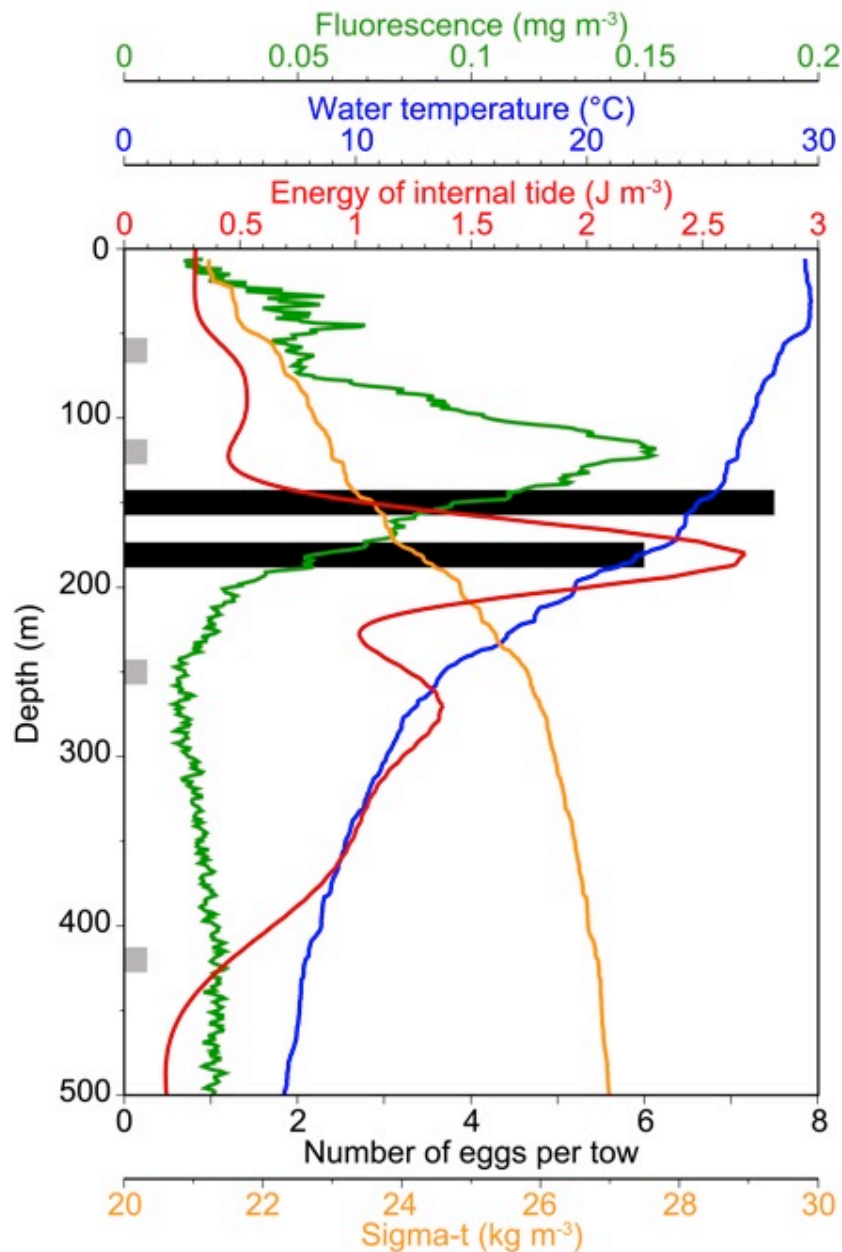


Fig.5.3 Vertical distribution of eggs and oceanographic parameters. Collection depths of eggs (black bars) in relation to water temperature (blue line), water density (orange line), and fluorescence (green line) observed at 13°N–141°55'E on 29 June 2011 (Aoyama et al. 2014) and the simulated internal tide energy (red line) at the same location on the 3rd day before new moon (29 June 2011). Gray squares denote the towing depths at which no Japanese eel eggs were collected.

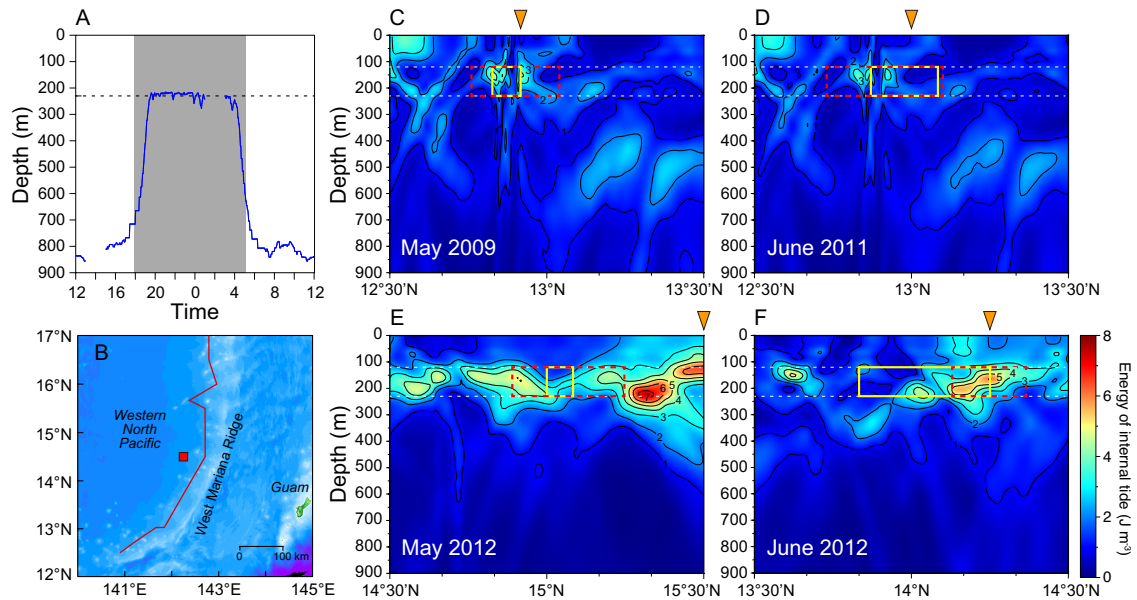


Fig.54 Downward extension of internal tide energy into the nighttime swimming depths of a tagged Japanese eel in the spawning area. (a) Swimming depths of an *A. japonica* silver eel tagged with a pop-up archival satellite transmitting tag on the 3rd day before new moon (modified from Fig.15). The possible spawning layer (213–281 m) estimated from the swimming depths at night on the 3rd day before new moon is shown by dotted lines in panels a and c-f. (b) Map showing the internal tide energy transect (red line) and the release location of the tracked silver eel (red square). (c-f) The latitudinal distribution of internal tide potential energy across each egg collection area. The orange triangle indicates the crossing point of the most distinct salinity front in each survey and the internal tide vertical section transect (red line in panel b). The yellow box indicates the latitude where egg catches were carried out and highlights the subsurface energy level at the possible spawning layer.

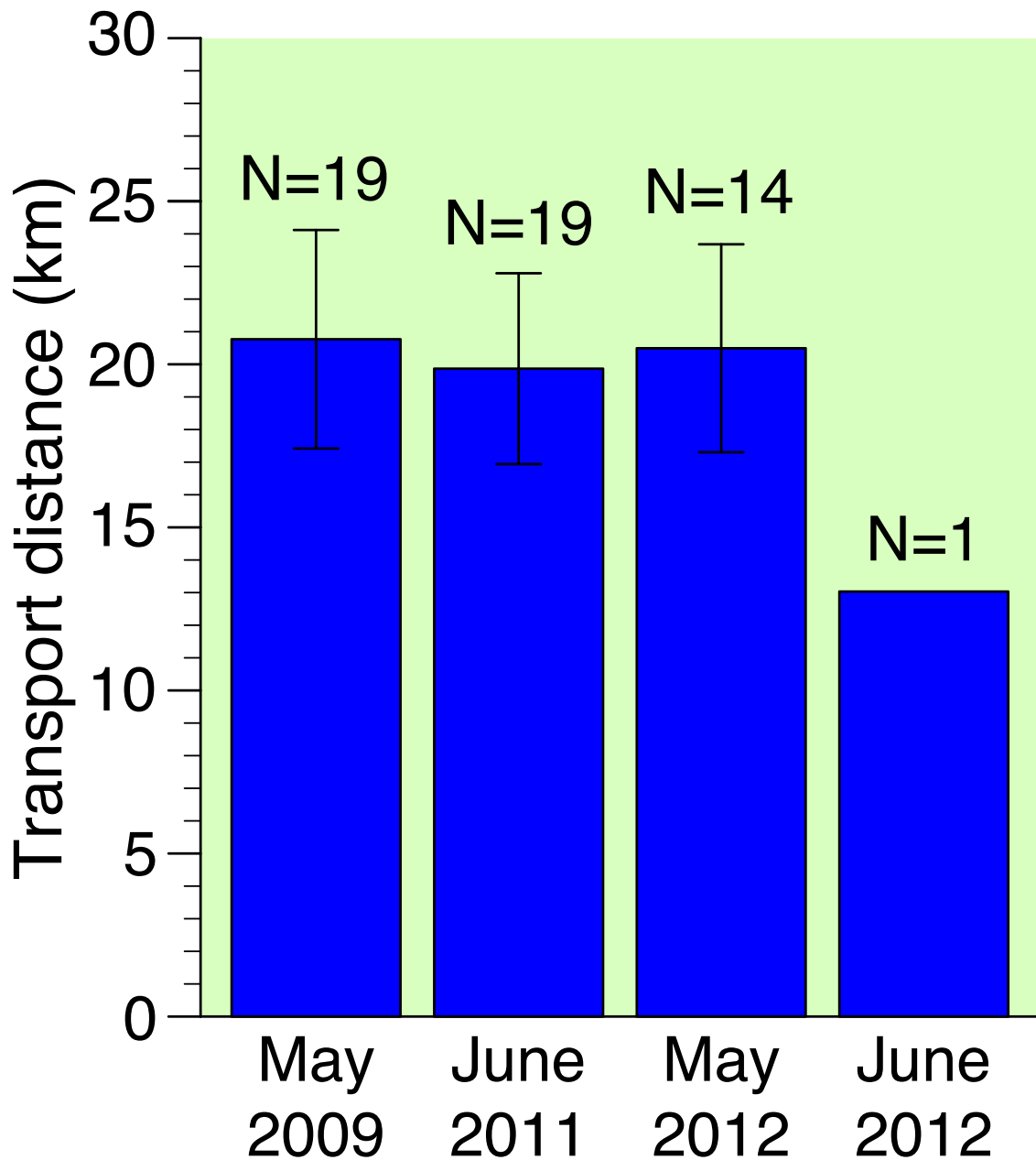


Fig.55 Transport distance ranges of eggs within the North Equatorial Current. Possible transport distances for 53 undamaged Japanese eel eggs estimated by multiplying the general speed of the North Equatorial Current (about 20 cm s^{-1}) (Richardson and Walsh 1987, Zhang et al. 2017) by the elapsed time after fertilization determined based on the developmental stage (Ahn et al. 2012). The blue bars and error bars indicate the average and standard deviation of transport distances.

第3節 考察

本研究はニホンウナギ受精卵の分布、塩分フロントの位置、産卵時刻、内部潮汐の空間分布の詳細な情報を総合することで産卵生態の一端を明らかにした。この成果は卵やプレレプトセファルス、産卵親魚の採集 (Chow et al. 2009, Tsukamoto et al. 2011, Kurogi et al. 2011, Aoyama et al. 2014) によって産卵場の概略が明らかになるまでの数十年間の努力に続くものである。特に、2012年以降の研究成果 (Tsukamoto et al. 2013, Fukuba et al. 2015) はニホンウナギの産卵行動を直接観察するため、産卵が行われるであろう地点を絞り込むというものであった。しかし、ニホンウナギが産卵地点を決定するための物理学的・生物学的な要因は謎であった (Tsukamoto 2009, Schabetsberger et al. 2016)。そこで本研究では、内部潮汐が産卵地点決定のための目印となるという新たな仮説を提唱した。

内部潮汐エネルギーの分布と卵の採集地点の対応結果から、内部潮汐エネルギーの高い地点において産卵イベントが生じている可能性が考えられた。内部潮汐エネルギーの強い地点は西マリアナ海嶺南端部の複雑な海底地形の構造によって生成されたものと考えられる (Gardner 2010, Holloway and Merrifield 1999, Qian et al. 2010)。

ウナギ属魚類が産卵地点を決定する方法を明らかにするためにウナギの持つ感覚器官を考慮した仮説が立てられてきた。そのうちの一つは、ウナギには磁気感覚があり産卵地点決定に利用されているというものである (Nishi et al. 2004, Durif et al. 2013)。ニホンウナギの産卵場であるマリアナ諸島西方海域では海底火山において磁力線の方向が乱れる磁気異常が発生していることが報告されている (Yamazaki and Stern 1997)。この磁気異常が特異点となり、産卵地点の目印となっていると考えられてきた (塚本 2017)。しかし、ニホンウナギの産卵地点の緯度は年や月によって変動する塩分フロントの位置によって変化することが分かっているため (Aoyama et al. 2014)、ニホンウナギが産卵地点を決定する際の目印にはならないだろう。もう一つの可能性として、嗅覚による産卵地点の決定が考えられている。ウナギ属魚類の嗅覚は鋭敏で (Tesch 2003) 産卵場における水塊の化学的な違いを感知している可能性がある (Tsukamoto et al. 2013, Schabetsberger et al. 2016)。ニホンウナギの産卵場において塩分フロントの南北では動物・植物プランクトンの生物相が異なることが分かっており (Nishida et al. 1991)、これに由来する懸濁物であるマリンスノーの成分組成の違いによって産

卵海域における水塊の違いを感じ取っている可能性がある。ニホンウナギの産卵は塩分フロントの南側の水塊で生まれると考えられているため、ここで生まれたウナギは仔魚期に産卵海域特有の匂いを銘記していると考えられる (Tsukamoto 1992, Tsukamoto et al. 2011)。しかし、比重の測定によって産卵海域におけるマリンスノーは水温躍層 (100~150 m) に滞留しやすいと考えられている (Tsukamoto et al. 2009)。第4章で決定したニホンウナギの推定産卵水深は約 230 m であり、マリンスノーが滞留する水深とは約 100 m の隔りがある。そのため、産卵回遊を行い産卵場にたどり着いた銀ウナギがどの様にしてマリンスノーを感知しているのかは説明されていない。

海嶺や大陸棚付近で内部潮汐が卓越する場所では潮汐混合と呼ばれる局所的な鉛直混合が引き起こされることが知られている (Lien and Gregg 2001, Garrett 2003, Zhang and Alford 2015)。また、ニホンウナギの産卵海域においてマリンスノーが滞留する 150 m から本種の産卵水深である 230 m 付近にかけて内部潮汐エネルギーの高い層が認められたことから、潮汐混合によって局所的にマリンスノーが活発に産卵水深まで沈降することが考えられる (Fig.53)。これによって銀ウナギはマリンスノーの匂いを感知することができ、産卵地点の目印として利用している可能性がある。

今後は天然環境においてニホンウナギの産卵行動を観察することで内部潮汐エネルギーの高い地点で産卵に至るという仮説 (内部潮汐仮説) を実証する必要がある。さらに、産卵行動が観察された地点と観察されなかった地点を比較することでニホンウナギの産卵地点決定にマリンスノーが利用されているという仮説を実証できるものと期待できる。

第6章 総合考察

第1節 ニホンウナギの産卵回遊生態

本研究では回遊を開始したニホンウナギが産卵場へ回帰するまでの産卵回遊経路の全過程を明らかにした。東アジア沿岸から泳ぎだしたニホンウナギは大陸棚縁辺部までは海底地形を頼りに沖を目指し（第2章）、その後は地磁気的全磁力に従って定位する（第3章）(Fig.56)。仔稚魚の往路回遊によって東アジアのどの河川に接岸したとしても、一定のルールに従って遊泳することで正確に産卵場へ回帰することができるものと考えられる。長距離を回遊する動物が定位する際、様々な環境要因を使うことが知られている (Mouritsen 2018)。ニホンウナギが回遊中に示す昼夜の日周鉛直移動は太陽や月の光に合わせて遊泳水深を変化していたことから（第2章）、彼らは産卵回遊の終始に渡って一定以下の光を感じるように上昇と潜降を繰り返しているものと考えられる。これに基づくと、ウナギを感じる光は常に一定であるため、天体の光は定位には利用できないものと考えられる。しかし、第3章で得られた産卵回遊経路では、設定した産卵場へ侵入する場所が回遊を開始した地点によって異なっていた (Fig.41)。青森県沖と千葉県沖から回遊を開始した場合は産卵場の北から産卵場へ侵入し、宮崎県沖と台湾沖から回遊を開始した場合は $15\sim 11^{\circ}$ N の範囲で西から産卵場へ侵入した。また、青森県沖と千葉県沖の粒子と宮崎県沖と台湾沖の粒子は産卵場内の一点に集まることはなかった。さらに、ニホンウナギの産卵地点は塩分フロントの位置に対応して変動することから (Aoyama et al. 2011)、地磁気による定位だけでは産卵場の中に存在する産卵地点へ辿り着くことはできないものと考えられる。Mouritsen (2018)は大規模な回遊や渡りをその進行段階と目的地までの距離に基づいて長距離フェーズ、中距離フェーズ、短距離フェーズに分けてそれぞれ異なる環境要因を使い分けて定位すると考えた。ニホンウナギにおいてもこれと同様に、産卵回遊の進行に伴って異なる方法で定位すると考えられる。第3章の地磁気による定位は、Mouritsen (2018)の長距離フェーズに相当するだろう。また、第5章で明らかにした内部潮汐による産卵地点の決定は産卵地点周辺に集まった銀ウナギに適用できる短距離フェーズに相当すると考えられる。地磁気による定位によって産卵場まで到達した銀ウナギが産卵地点に至るためには、その間を繋ぐ中距離フェーズの定位が必要である。ニホンウナギの産卵地点は西マリアナ海嶺南端部の海山列と塩分フロントの交点の南西側にあることが分かっている (Tsukamoto et al. 2011, Aoyama et al. 2014)。地磁

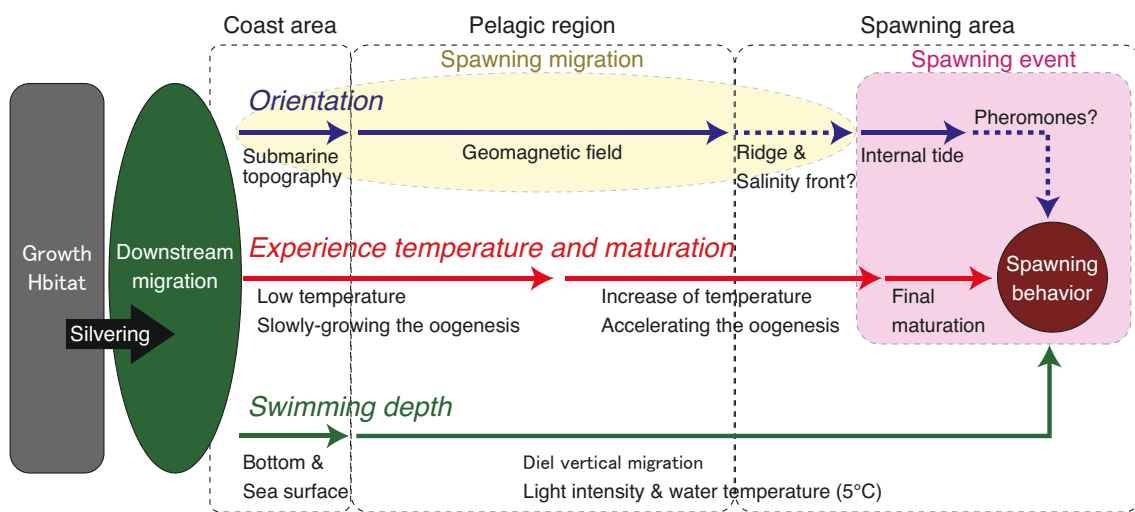


Fig.56 Model for orientation method (blue line) and oogenesis (red line), and controlling factor of diel vertical migration (green line) of Japanese eels during their migration from downstream migration (green oval) to Spawning spawning behavior (Red circle).

気による定位によって銀ウナギが産卵場へ侵入した地点が塩分フロントよりも北であった場合は、海嶺沿いに南下することで産卵地点へ向かうことができ、塩分フロントの南側に侵入した場合は、海嶺近傍の内部潮汐の卓越した産卵地点に向かう蓋然性が考えられる。塩分フロントの南側かつ内部潮汐の卓越する場所に集合した銀ウナギが産卵行動を起こすものと考えられる。しかし、ニホンウナギの産卵は海水中に放精、放卵する体外受精によって行われる (Dou et al. 2007, 2008)。海洋生物の体外受精は個体間距離が大きくなるほど、受精率が低くなることが報告されている (Babcock and Mundy 1992)。当然、海中に放出された卵と精子が高い確率で遭遇し、受精しなければ再生産は成功せず、資源量を維持することはできない。そのため、ニホンウナギが産卵を成功させるためには雄と雌が極めて近い距離に近づかななくてはならないだろう。これを実現するためには、数～数十 km スケールの内部潮汐高エネルギーパッチの中で他個体と出会う必要がある。ウナギ属魚類は産卵集団を形成する際、フェロモンを利用すると考えられている (Sorensen 1986, Briand et al. 2002)。内部潮汐高エネルギーパッチまで回遊した銀ウナギは最終的にフェロモンによって集合することが考えられる。

第4章で明らかになったニホンウナギの産卵時刻とこれまで行われてきた生理学的研究を対応させることで、自然界における最終成熟のプロセスを推定した。ニホンウナギの完全養殖技術を確立させるために、ホルモン投与を用いた最終成熟過程に関する研究が行われてきた。ウナギの卵成熟起因ステロイド (MIS) である $17\alpha,20\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one ($17\alpha,20\beta$ -DHP) の合成を促す黄体形成ホルモン (luteinizing hormone: LH) が大量に分泌される LH サージのタイミングについては分かっていないが、MIS に反応して卵母細胞が卵成熟する能力 (卵成熟能) を獲得したウナギに性ステロイドホルモンの一種である $17\alpha,20\beta$ -DHP を投与すると、約 20 時間で排卵することが報告されている (Kagawa et al. 1997, Dou et al. 2007)。また、ニホンウナギは $17\alpha,20\beta$ -DHP 投与後約 12 時間以内に卵核胞崩壊 (GVBD) を迎えることが分かっている (Kagawa et al. 2009a)。さらに、GVBD を迎えた卵母細胞に Prostaglandin (PG) を添加すると排卵が開始されることが報告されている (Kagawa et al. 2003)。生理学的実験の結果を第4章で推定した産卵時刻に当てはめると、 $17\alpha,20\beta$ -DHP の生産を制御する 17α -hydroxyprogesterone の分泌は産卵時刻である新月3日前の21時の20時間前に当たる新月4日前の午前1時頃に起こり、その後の一連の反応は日

中に進むことになる。しかし、これらの生理学的実験のほとんどは変動のない高水温 (>20°C) において行われている。実際には産卵場において昼間に 787.6 ± 54.9 m, 5.2 ± 0.3 °C を経験し、夜間に 267.3 ± 52.6 m, 18.2 ± 3.0 °C を経験する日周鉛直移動を示すことが分かっている (第2章)。10°C 以下の低水温ではニホンウナギの卵形成が進行しないことが分かっている (Sato et al. 2006)。最終成熟においても日周鉛直移動の昼間の水温ではステロイド合成や孵化に関与する酵素の活性が著しく低下すると予想され、一連の反応が停止すると考えられる。日中の低水温を経験している間に最終成熟が一旦停止すると仮定した場合、新月 4 日前において遊泳水深が上昇した直後から 17 α ,20 β -DHP 産生が始まり、新月 3 日前の遊泳水深の上昇中または上昇直後に卵核胞崩壊 (GVBD)、推定産卵時刻 (第4章) にかけて排卵が生じ、推定産卵時刻に放卵 (産卵) に至ると考えられる。一部の魚類では昇温処理をすることで LH サージを引き起こすことができる (Stacey et al. 1979)。ニホンウナギにおいても同様の現象が起きるとすれば、新月 4 日前の上昇時に経験する水温の上昇によって LH サージが引き起こされる可能性がある。天然環境下においても日没や水圧・水温変化と連動してホルモンのサーージが起こり、最終成熟が完了して、産卵行動に至るものと推察される (Kagawa et al. 2009a, 2009b, 2013, Fig.57)。

第2節 ウナギ属魚類の産卵回遊生態

世界に分布するウナギ属魚類 19 種・亜種の内、8 種においてポップアップタグによる行動追跡が行なわれている (Table 1)。種によって遊泳水深と経験水温の分布は様々であるが、夜間の方が昼間よりも浅い層を遊泳する昼夜の日周鉛直移動である点で共通している (Table 3)。オオウナギ *A. marmorata* とヨーロッパウナギ *A. anguilla* において、本研究で報告したように日出没のタイミングに合わせて上昇、潜降を行うことが報告されている (Schabetsberger et al. 2013, Westerberg et al. 2014)。また、オオウナギとポリネシアロングフィンウナギ *A. megastoma*、ニュージーランドオオウナギの夜間の遊泳水深の変化が、月の周期と連動していることが報告されている (Schabetsberger et al. 2013, 2015, Watanabe et al. 2019)。本研究では既報のことに加えて、夜間の遊泳水深が月高度とも対応しており、月の光に対応して遊泳水深を調節していることを明らかにした。また昼間や潜降、上昇においても太陽の光に対応して遊泳水深を変化させている

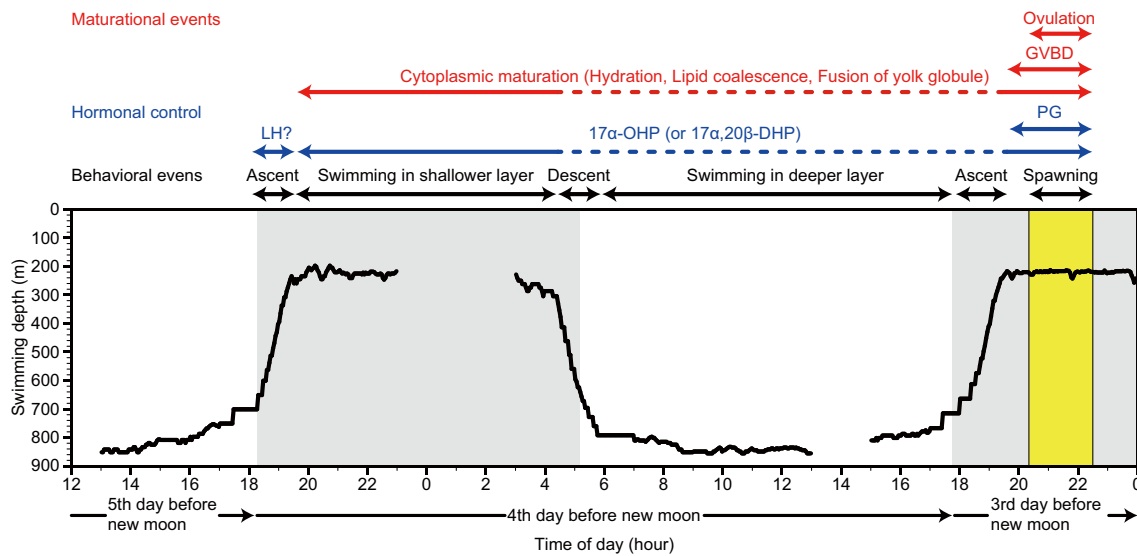


Fig.57 The conjectured sequence of physiological and behavioural events occurring during the final maturation of Japanese eels. The details on oocyte maturational events (red two-way arrows) and hormonal surges (blue two-way arrows) are based on previous physiological experiments (please refer to the general discussion). LH, PG and GVBD are lutenizing hormone, prostaglandin and germinal vesicle breakdown, respectively. The behavioural features (black two-way arrows and bottom panel) are based on the diel vertical migration of Japanese eels tagged with pop-up satellite archival tags in their spawning area. The grey-shaded areas show the time between sunset and sunrise at the mid-point between release and surface locations of the tagged eels, calculated using the Keisan Online Calculator (<http://keisan.casio.jp/exec/system/1239785915>; Casio Computer Co., Ltd). The yellow bar shows the estimated spawning time.

Table.3 Examples of the mean swimming depths and experienced temperatures (mean \pm SD) during day and night of migrating silver eels (*Anguilla* spp.) tagged with pop-up satellite archival transmitters in temperate and tropical areas.

Species	Daytime		Nighttime		Reference
	Depth	Temperature	Depth	Temperature	
<i>A. japonica</i>	787.6 \pm 54.87 m	5.2 \pm 0.3 °C	267.3 \pm 52.6 m	18.2 \pm 3.0 °C	Eel 14-1 of This study
<i>A. bicolor pacifica</i>	602 \pm 77.3 m	7.5 \pm 1.1 °C	165 \pm 75.6 m	20.0 \pm 3.8 °C	Chen et al. (2018)
<i>A. anguilla</i>	564 \pm 125 m	10.12 \pm 0.89 °C	282 \pm 138 m	11.68 \pm 0.48 °C	Arestrup et al. (2009)
<i>A. rostrata</i>	618 \pm 16 m	12 °C	141 \pm 14 m	24 °C	Béguer-Pon et al. (2015)
<i>A. marmorata</i>	631 m	6 °C	175 m	23 °C	Shcabetsberger et al. (2013)
<i>A. megastoma</i>	743 m	5.6 °C	186 m	22.9 °C	Shcabetsberger et al. (2013)
<i>A. obscura</i>	312 m	15.1 °C	226 m	19.7 °C	Shcabetsberger et al. (2013)
<i>A. dieffenbachii</i>	928 m	5.6 °C	336 m	19.8 °C	Watanabe et al. (2019)

ことを明らかにした。また、日中の経験水温は約 5°C で一定であり、産卵回遊が進むに連れて1日に経験する水温差が大きくなる可能性も見出された (Fig.16)。この傾向は南太平洋に分布する温帯ウナギであるニュージーランドオオウナギにおいても見られた (Watanabe et al. 2019)。また、産卵場まで数十 km の局所的な小規模回遊を行う熱帯ウナギのセレベスウナギ (Aoyama et al. 2003) においても、同様の日周鉛直移動を示すことがわかっている (眞鍋 2013)。以上のようにより、本研究で明らかになったニホンウナギの日周鉛直移動の特徴は多くの点において他のウナギ属魚類の日周鉛直移動と共通している。日周鉛直移動はウナギ属魚類に共通のメカニズムで制御されていることが推察される。また、ウナギ属に共通する日周鉛直移動の特徴は、本属の共通祖先がインドネシア周辺で降河回遊生態を成立させた際に獲得した行動形質であると考えられる。

ウナギ目の中では、外洋中深層に生息し、ウナギ科と近縁とされるノコバウナギ科魚類 (Inoue et al. 2010) は日常的に日周鉛直移動を示すことが知られている (Scott and Scott 1988)。一方、より遠縁とされるアナゴ科に属するマアナゴ *Conger myriaster* は東アジア沿岸の成育場から九州パラオ海嶺の産卵場へ向けて回遊を行う (Miller et al. 2011, Kurogi et al. 2012)。Kawazu et al. 2015 は産卵回遊を開始したマアナゴを東シナ海で採集した。このマアナゴはいずれも海底付近で採集されたことからウナギ科のような日周鉛直移動は示さないものと考えられる。ウナギ目内において系統的に古く、大陸斜面に生息するホラアナゴ科のイラコアナゴは、卵黄形成後期に至るまでの各卵母細胞発達段階の個体が、広範囲の広い水深帯で底曳網により大量に漁獲されることから、大規模な産卵回遊も日周鉛直移動も行わないと考えられている (萩原ら 2008)。以上のことからウナギ目の日周鉛直移動はおよそ1億5千万年前にウナギ科、シギウナギ科、ノコバウナギ科の共通祖先とアナゴ科、ハモ科、ウミヘビ科の共通祖先が分化した後に獲得した行動であると考えられる。

第2章の考察でも述べた通り、産卵回遊開始時のニホンウナギの卵母細胞は油球形成期または卵黄形成初期と、成熟にはほど遠い状態であり (Sudo et al. 2011)、産卵回遊中の日周鉛直移動を行う際に経験する水圧と水温の変化によって卵形成が進むと考えられる。一方で、産卵場まで数十 km の局所的な小規模回遊を行う熱帯ウナギのセレベスウナギ (Aoyama et al. 2003,) は産卵回遊開始時には卵母細胞発達が卵黄形成中期まで進行することが分かっている (Hagihara et al. 2012, in press)。また、セレベスウナギにおいてもニホンウナギと同様の日周

鉛直移動を示すことがわかっている (眞鍋 2013). このことから熱帯ウナギであっても卵黄形成後期まで卵形成を進めるためには日周鉛直移動が不可欠なのだろう. しかし, ニホンウナギの産卵場で採集された銀ウナギは生殖腺比重量 (GSI) が 47.8% にまで達し, 体型も腹部が膨張しており (Tsukamoto et al. 2011), 遊泳には適さないものと考えられる. ニホンウナギが東アジアから産卵場へ向かう過程で体型の変化が起きてしまうと, 遊泳能力が低下し, 捕食されるリスクが上昇することが考えられる. 実際, 外洋域においてニホンウナギは大型魚類に捕食されることが分かった (第2章). この問題を解消するためには, 産卵回遊初期 (沿岸域) ~ 中期 (外洋域) では卵形成を進めず, 産卵場に近づいた終期に卵形成を加速させることが望ましい. 実際に, 福島沖の大陸棚縁辺で採集された産卵回遊初期のニホンウナギは卵黄形成初期の卵母細胞を有しており, 河川内の銀ウナギと同程度の発達段階だった (Matsuya et al. 2015). 第2章では, ニホンウナギの産卵回遊が進むに連れて 1 日に経験する水温差が大きくなることが分かった (Fig.16). 冬に産卵を行うイサザ *Gymnogobius isaza* は日周鉛直移動による 1 日の経験水温の差が一定の値を下回ると卵形成が加速する可能性が示唆されている (Hidaka et al. 1987). 冬季の温帯域から回遊を開始し, 夏季の熱帯域に産卵に至るニホンウナギの場合は, 1 日に経験する水温差が一定の値を上回ることで卵形成を加速させることが考えられる. Mikawa et al. (2019) は, 銀ウナギが水温差を経験することで卵形成が進むことを報告した. しかし, この報告では, GSI が $2.42 \pm 0.43\%$ であった銀ウナギが 3 ヶ月の実験期間で 8.5% に上昇したに過ぎなかった. また, この実験で銀ウナギが経験した水温は $5 \sim 15^{\circ}\text{C}$ (水温差 10°C) であり, 沿岸域におけるニホンウナギの日周鉛直移動に相当する (第2章, Fig.16). Mikawa et al. (2019) の銀ウナギの GSI が十分に進行しなかった理由として, 銀ウナギの経験した水温差が小さかったことが考えられる. 数値シミュレーションによる回遊過程の推定結果によると (第3章, Fig.43), 銀ウナギが夜間に経験する水温は亜熱帯反流がある 20°N 付近から急激に上昇することが分かった. このことから, ニホンウナギは亜熱帯反流を超えて熱帯域の環境を経験すると卵形成が進行するものと推察した. 以上のことから, 本属魚類の日周鉛直移動は配偶子形成に必須の行動である可能性が考えられる.

以上より, 分布緯度や回遊規模の違いに関わらずウナギ属魚類に共通してみられる産卵回遊中の日周鉛直移動は, 本属魚類の共通祖先が降河回遊生態を進化的に成立させる過程で獲得した, 産卵回遊と繁殖の成功に必須の行動なのだ

ろう。

ウナギ属魚類 19 種亜種の内、正確な産卵場が分かっているのは卵と産卵親魚の採集に成功しているニホンウナギのみである。しかし、レプトセファルス分布から他のウナギ属魚類の産卵場も推定されている。アメリカウナギとヨーロッパウナギは大西洋のサルガッソー海 (Schmidt 1925), セレベスウナギとボルネオウナギはセレベス海やトミニ湾 (Aoyama et al. 2003, Wouthuyzen et al. 2009), オオウナギは北太平洋と南太平洋のサモア東方海域 (Kuroki et al. in review), オーストラリアウナギとニュージーランドオオウナギはフィジー西方海域 (Miller et al. 2009), ニューギニアウナギ *A. interioris* はスマトラ島沖の海溝海域 (Jespersen 1942), モザンビークウナギ *A. mossambica* とアフリカベンガルウナギ *A. bengalensis labiata* はマダガスカル島東方のマスカリン海嶺 (Robinet et al. 2003, Réveillac et al. 2009, Pous et al. 2010) にそれぞれ推定されている。これらの推定産卵場はいずれも海嶺や大陸棚、島などの近くに位置しており、内部潮汐が励起される地形的特徴を持っている (Fig58)。このことから、他のウナギ属魚類の産卵場においてもニホンウナギで得られた内部潮汐仮説を適用できる可能性がある。本研究で使用した内部潮汐は全球モデルに基づいて計算しているため、他の海域においても容易に内部潮汐の空間分布を求めることができる。特に、近年ではアメリカウナギとヨーロッパウナギの産卵場がサルガッソー海ではなく、大西洋中央海嶺に位置する可能性が提案されている (Eda et al. unpubl.)。大西洋中央海嶺付近の海域に本研究で得られた仮説を適用することで、これまで採集されたことのない卵や産卵親魚を発見することが期待できる。

第3節 今後の展望

ニホンウナギが成育場を出発してから産卵場へ至るまでの回遊過程の大部分が明らかになった。しかし、第1節で述べたように産卵場に辿り着いた銀ウナギが産卵地点に至る定位メカニズムは未だ謎のままである。西マリアナ海嶺に沿って南下することで産卵地点に向けて移動することができるが、主要な海山を除けばその水深は 3000 m よりも深い。そのため、海山列の地形を直接感知して定位しているとは考えにくい。過去に行われた産卵場調査航海の結果から銀ウナギを産卵地点へ導き得る物理学的な環境要因を探索する必要がある。さらに、最終的なニホンウナギの産卵集団形成に関与すると考えられるフェロモン

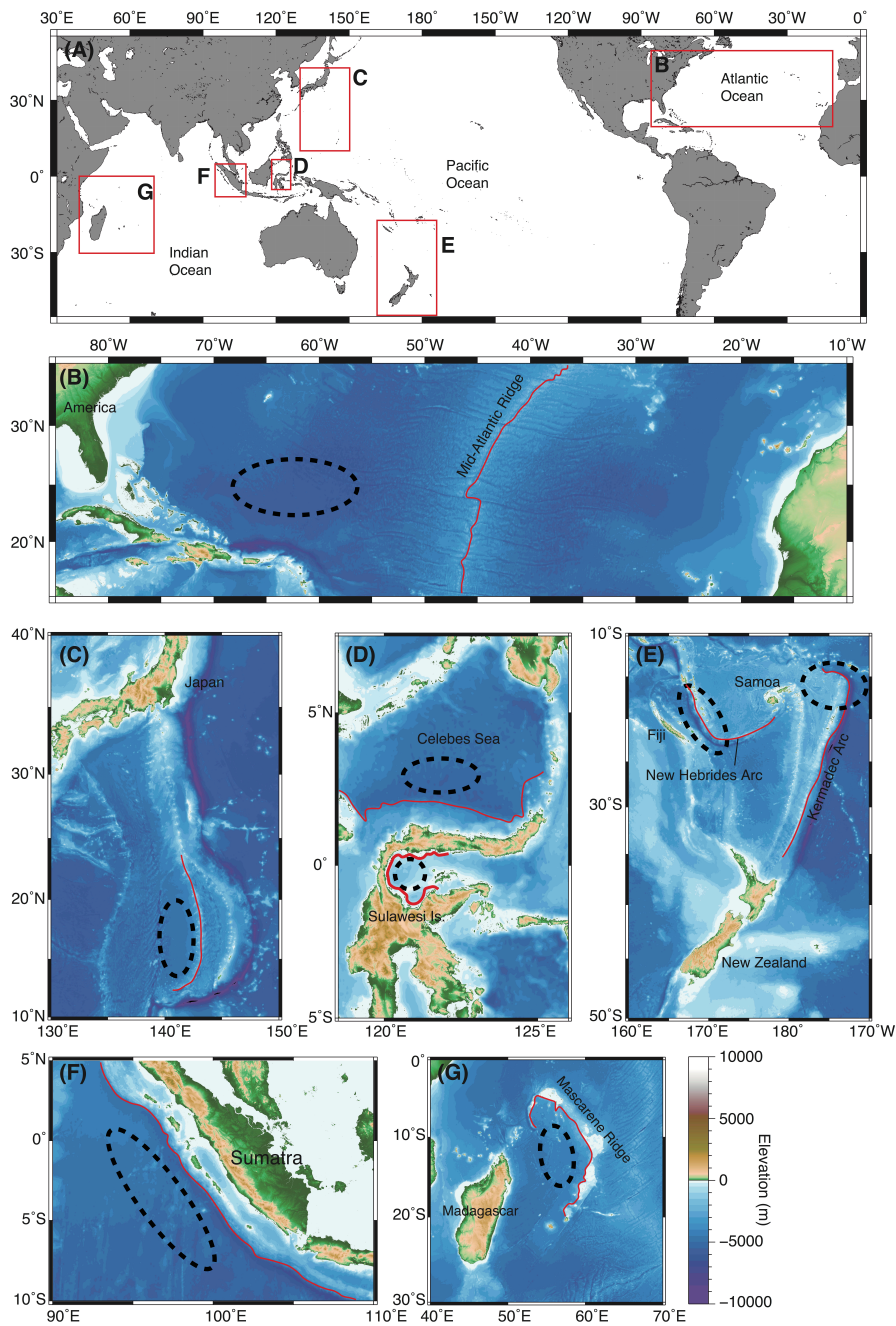


Fig.58 (A) Global distribution of possible spawning area of anguillid eels in (B) North Atlantic, (C) western North Pacific, (D) Indonesian Seas, (E) west of Fiji, (F) east of Sumatra, (G) Mascarene Ridge. The possible spawning areas are shown by dotted open circles. The red lines show the topographical characteristics that may generate internal tide.

については、実験室内で人工催熟したニホンウナギが放出する化学物質を探索し、同一の化学物質を産卵場においても探索することでより精度の高い産卵地点の推定ができるだろう。これらの情報と本研究で得られた産卵地点の時空間的特性に基づいてニホンウナギの産卵イベントを予測し、天然環境においてニホンウナギの産卵行動を観察することで、本研究で推定した産卵イベントを産卵場で検証する必要がある (Tsukamoto et al. 2013, Fukuba et al. 2015)。もし、産卵集団を発見し、産卵行動を観察できれば産卵規模や性比、産卵の方法など、ニホンウナギの産卵生態に関するいくつかの謎が明らかになるだろう。また、本研究で行ったニホンウナギの日周鉛直移動の詳細な解析と数値シミュレーションを他のウナギ属魚類に適用し、種間比較することで本属の産卵回遊行動の意義と進化について考察できるだろう。

第4節 水産学的意義

現在までにニホンウナギ、ヨーロッパウナギ、アメリカウナギ、オーストラリアウナギ、ニュージーランドオオウナギにおいて、第1節で述べたような外因性ホルモンの投与による人工催熟、人工授精 (Yamamoto and Yamauchi 1974, Boëtius and Boëtius 1980, Lokman and Young 2000, Oliveira and Hable 2010) が成功しているが、外因性ホルモンを用いない自然催熟による人工種苗生産は成功していない。この理由として、天然環境下におけるウナギ属魚類の配偶子形成および成熟機構の詳細が不明であったことが考えられる。本研究ではニホンウナギの産卵回遊における行動学的特徴から配偶子形成および最終成熟の過程を推定した。ニホンウナギが産卵回遊から産卵に至る過程で経験する水温や水圧、光環境の変化を実験室内で再現し、銀ウナギに経験させることで外因性ホルモンの依存しない自然催熟技術を確立できるものと考えられる。

第3章では地磁気と海流のデータに基づいて銀ウナギの回遊経路と産卵場への到達率を推定した。この手法で使用した地磁気と海流のデータは数値モデルによって作成されているため、銀ウナギの産卵回遊成功率の予測が可能である。また、数値シミュレーションによる回遊過程の推定は仔稚魚の往路回遊においても行われている (Kimura et al. 1999, Kim et al. 2007, Zenimoto et al. 2009, Hsiung et al. 2015, 2017, 2018, Han et al. 2016, Westerberg et al. 2017, Chang et al. 2018)。本研究とこれらの手法を組み合わせることによって海洋におけるニホンウナギ

の回遊過程の全てを予測することができ、本種の資源変動を予測することができるものと考えられる。この情報は、絶滅が危惧されているニホンウナギの効果的な資源管理方策を立案する際に科学的な根拠を提供できるものと期待される。

謝辞

本研究を遂行するにあたり、終始暖かいご指導をいただき、研究の楽しさを教えてくださった東京大学大学院農学生命科学研究科の塚本勝巳特任教授、並びに日本大学大学院生物資源科学研究科の小島隆人教授に深く感謝の意を表す。同研究科の松宮政弘教授、荒功一教授、高井則之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る。近畿大学農学部の渡邊俊講師には研究のあらゆる局面において有益なご助言をいただいた。ここに深くお礼申し上げます。

愛媛県農林水産研究所水産研究センターの眞鍋諒太郎博士にはポップアップタグの装着技術およびデータ解析方法をご指導いただいた。心より感謝申し上げます。株式会社いらご研究所の高橋正志氏、花岡彰宏氏、山田祥朗博士、岡村明浩博士、堀江則行博士、三河直美博士、宮崎県水産試験場の稲野俊直博士（現近畿大学水産研究所 准教授）、NPO 法人セーフティ・ライフ&リバーの大森仁志氏、田中義久氏には放流個体の調達やタグ装着実験の実施においてご支援を賜った。心より御礼申し上げます。国立研究開発法人海洋研究開発機構の海洋調査船なつしまの乗組員の方々には、研究を進めるにあたり必要不可欠である調査航海を運営していただいた。北海道大学水産学部附属練習船おしよる丸の乗組員の方々には小笠原諸島沖における銀ウナギの放流に際してご支援を賜った。心より御礼申し上げます。

東京大学大気海洋研究所の木村伸吾教授と熊観梅博士（現 上海交通大学海洋学院 助教）には粒子追跡シミュレーション技術を懇切丁寧にご指導いただいた。厚くお礼申し上げます。

株式会社いらご研究所の山田祥朗博士には人工受精卵の浮上速度計測実験に多大なるご援助をいただいた。心より感謝申し上げます。

東京大学大学院理学系研究科の日比谷紀之教授と同大学院教育学研究科附属海洋教育センターの丹羽淑博特任准教授には内部潮汐の時空間分布に関する数値シミュレーション技術を懇切丁寧にご指導いただいた。厚くお礼申し上げます。

東京大学大学院農学生命科学研究科の Michael J. Miller 博士には、論文作成や論文査読に際して、多くの貴重なご指摘をいただいた。同研究科の萩原聖士博士には、学位論文をまとめるにあたって、常に有益なご指導をいただいた。心より感謝申し上げます。

本研究を行うにあたり、東京大学大学院農学生命研究科の大矢真知子氏と日

本大学生物資源科学部の山梨津乃氏には，研究を円滑に進めるにあたってご理解とご協力をいただき，常に暖かい激励をいただいた．感謝申し上げます．

日本大学生物資源科学部ウナギ学研究室の同期，後輩諸氏の存在が，研究を進めていく上で，大きな励みとなったことをここに記すともに，心より感謝申し上げます．

尚，本研究は 2019 年度笹川科学助成金（課題番号：2019-4070）の援助を受けた．付記して謝意を表す．

最後に，大学院進学に理解を示し，終始暖かく支えてくれた家族に深く感謝する．

引用文献

- Ahn, H., Yamada, Y., Okamura, A., Horie, N., Mikawa, N., Tanaka, S., & Tsukamoto, K. (2012). Effect of water temperature on embryonic development and hatching time of the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Aquaculture*, 330, 100-105.
- Aoyama, J. (2009). Life History and Evolution of Migration in Catadromous Eels (Genus *Anguilla*) Aqua-BioScience Monographs, 2, 1-42.
- Aoyama, J., & Miller, M. J. (2003). The silver eel. In "Eel Biology" Ed by K Aida, K Tsukamoto, K Yamauchi.
- 青山亮一, 榊陽, 小倉未基, & 加藤守. (1992). 紅鮭頭部における磁性微粒子の分布について. *日本応用磁気学会誌*, 16(3), 594-597.
- 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., 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(1-3), 31-36.
- Aoyama, J., Wouthuyzen, S., Miller, M. J., Inagaki, T., & Tsukamoto, K. (2003). Short-distance spawning migration of tropical freshwater eels. *The Biological Bulletin*, 204(1), 104-108.
- Aoyama, J., Watanabe, S., Miller, M. J., Mochioka, N., Otake, T., Yoshinaga, T., & Tsukamoto, K. (2014). Spawning sites of the Japanese eel in relation to oceanographic structure and the West Mariana Ridge. *PLoS One*, 9(2), e88759.
- Austin, D., Bowen, W. D., McMillan, J. I., & Boness, D. J. (2006). Stomach temperature telemetry reveals temporal patterns of foraging success in a free-ranging marine mammal. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 408-420.
- Ayala, D. J., & Munk, P. (2018). Growth rate variability of larval European eels (*Anguilla anguilla*) across the extensive eel spawning area in the southern Sargasso Sea. *Fisheries Oceanography*, 27(6), 525-535.
- Azumaya, T., Sato, S., Urawa, S., & Nagasawa, T. (2016). Potential role of the magnetic field on homing in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) tracked from the open sea to coastal Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull*, 6, 235-241.

- Babcock, R. C., & Mundy, C. N. (1992). Reproductive biology, spawning and field fertilization rates of *Acanthaster planci*. *Marine and Freshwater Research*, 43(3), 525-533.
- Becker, J. J., Sandwell, D. T., Smith, W. H. F., Braud, J., Binder, B., Depner, J., Fabre, D., Factor, J., Ingalls, S., Kim, S-H., Ladner, R., Marks, K., Nelson, S., Pharaoh, A., Trimmer, R., Von Rosenberg, J., Wallace, G., Weatherall, P. (2009). Global bathymetry and elevation data at 30 arc seconds resolution: SRTM30_PLUS. *Marine Geodesy*, 32(4), 355-371.
- Béguet-Pon, M., Castonguay, M., Benchetrit, J., Hatin, D., Verreault, G., Mailhot, Y., Tremblay, V., Lefavre, D., Legault, M., Stanley, D., Dodson, J. J. (2014). Large-scale migration patterns of silver American eels from the St. Lawrence River to the Gulf of St. Lawrence using acoustic telemetry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(10), 1579-1592.
- Béguet-Pon, M., Castonguay, M., Shan, S., Benchetrit, J., & Dodson, J. J. (2015). Direct observations of American eels migrating across the continental shelf to the Sargasso Sea. *Nature Communications*, 6, 8705.
- Béguet-Pon, M., Ohashi, K., Sheng, J., Castonguay, M., & Dodson, J. J. (2016). Modeling the migration of the American eel in the Gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology Progress Series*, 549, 183-198.
- Béguet-Pon, M., Shan, S., Thompson, K. R., Castonguay, M., Sheng, J., & Dodson, J. J. (2015). Exploring the role of the physical marine environment in silver eel migrations using a biophysical particle tracking model. *ICES Journal of Marine Science*, 73(1), 57-74.
- Béguet-Pon, M., Shan, S., Castonguay, M., & Dodson, J. J. (2017). Behavioural variability in the vertical and horizontal oceanic migrations of silver American eels. *Marine Ecology Progress Series*, 585, 123-142.
- Block, B. A., Dewar, H., Williams, T., & Prince, E. D. (1998). Archival tagging of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Marine Technology Society. Marine Technology Society Journal*, 32(1), 37.
- Block, B. A., Teo, S. L., Walli, A., Boustany, A., Stokesbury, M. J., Farwell, C. J., Weng, K. C., Dewar, H., & Williams, T. D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature*, 434(7037), 1121.

- Blumberg, A. F., & Mellor, G. L. (1987). A description of a three—dimensional coastal ocean circulation model. Three—dimensional coastal ocean models, 4, 1-16.
- Böetius, I., & Böetius, J. (1980). Experimental maturation of female silver eels, *Anguilla anguilla*. Estimates of fecundity and energy reserves for migration and spawning. Dana, 1, 1-28.
- Boëtius, J., & Harding, E. F. (1985). A re-examination of Johannes Schmidt's Atlantic eel investigations. Dana (Denmark).
- Briand, C., Fatin, D., & Legault, A. (2002). Role of eel odour on the efficiency of an eel, *Anguilla anguilla*, ladder and trap. Environmental Biology of Fishes, 65(4), 473-477.
- Chang, Y. L., Sheng, J., Ohashi, K., B_guer-Pon, M., & Miyazawa, Y. (2015). Impacts of interannual ocean circulation variability on Japanese eel larval migration in the western North Pacific Ocean. PLoS one, 10(12), e0144423.
- Chang, Y. L., Miyazawa, Y., & B_guer-Pon, M. (2016). Simulating the oceanic migration of silver Japanese eels. PLoS One, 11(3), e0150187.
- Chang, Y. L., Miyazawa, Y., Beguer-Pon, M. (2017). The dynamical impact of mesoscale eddies on migration of Japanese eel larvae. PLoS one, 12(3), e0172501.
- Chang, Y. L. K., Miyazawa, Y., Miller, M. J., & Tsukamoto, K. (2018). Potential impact of ocean circulation on the declining Japanese eel catches. Scientific reports, 8(1), 5496.
- 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(1), 257-259.
- 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(1), 257-259.
- Chow, S., Okazaki, M., Watanabe, T., Segawa, K., Yamamoto, T., Kurogi, H., Tanaka, H., Ai, K., Kawai, M., Yamamoto, S., Mochioka, N., Manabe, R., Miyake, Y. (2015). Light-sensitive vertical migration of the Japanese eel *Anguilla japonica* revealed by real-time tracking and its utilization for geolocation. PLoS One, 10(4), e0121801.
- Conkright, M. E., Levitus, S., & Boyer, T. P. (1994). World Ocean Atlas 1994: Temperature (Vol. 1). US Department of Commerce, National Oceanic and

- Atmospheric Administration, National Environmental Satellite, Data, and Information Service.
- Cresci, A., Paris, C. B., Durif, C. M., Shema, S., Bjelland, R. M., Skiftesvik, A. B., & Browman, H. I. (2017). Glass eels (*Anguilla anguilla*) have a magnetic compass linked to the tidal cycle. *Science advances*, 3(6), e1602007.
- Dekker, W. (2003). Status of the European eel stock and fisheries. In *Eel biology* (pp. 237-254). Springer, Tokyo.
- Dekker, W., & Casselman, J. M. (2014). The 2003 Qu_bec Declaration of Concern about eel declines—11 years later: Are eels climbing back up the slippery slope?. *Fisheries*, 39(12), 613-614.
- Dou, S. Z., Yamada, Y., Okamura, A., Tanaka, S., Shinoda, A., & Tsukamoto, K. (2007). Observations on the spawning behavior of artificially matured Japanese eels *Anguilla japonica* in captivity. *Aquaculture*, 266(1-4), 117-129.
- 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(2), 151-164.
- Durif, C. M., Browman, H. I., Phillips, J. B., Skiftesvik, A. B., Vøllestad, L. A., & Stockhausen, H. H. (2013). Magnetic compass orientation in the European eel. *PloS one*, 8(3), e59212.
- Evans, K., Abascal, F., Kolody, D., Sippel, T., Holdsworth, J., & Maru, P. (2014). The horizontal and vertical dynamics of swordfish in the South Pacific Ocean. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 450, 55-67.
- Fukuba, T., Miwa, M., Watanabe, S., Mochioka, N., Yamada, Y., Miller, M. J., Okazaki, M., Kodama, T., Kurogi, H., Chow, S. & Tsukamoto, K. (2015). A new drifting underwater camera system for observing spawning Japanese eels in the epipelagic zone along the West Mariana Ridge. *Fisheries Science*, 81(2), 235-246.
- Gardner, J. V. (2010). The West Mariana Ridge, western Pacific Ocean: Geomorphology and processes from new multibeam data. *GAS Bulletin*, 122(9-10), 1378-1388.
- Garrett, C. (2003). Oceanography: mixing with latitude. *Nature*, 422(6931), 477.
- Gerkema, T. (2002). Application of an internal tide generation model to baroclinic spring-neap cycles. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 107(C9), 7-1.

- Gould, J. L. (2009). Animal navigation: a wake-up call for homing. *Current Biology*, 19(8), R338-R339.
- Grusha, D. S., & Patterson, M. R. (2005). Quantification of drag and lift imposed by pop-up satellite archival tags and estimation of the metabolic cost to cownose rays (*Rhinoptera bonasus*). *Fishery Bulletin*, 103(1), 63-70.
- Hagihara, S., Aoyama, J., Limbong, D., & Tsukamoto, K. (2012). Morphological and physiological changes of female tropical eels, *Anguilla celebesensis* and *Anguilla marmorata*, in relation to downstream migration. *Journal of Fish Biology*, 81(2), 408-426.
- Hagihara S., Aoyama J., Sudo R., Limbong D., Ijiri S., Adachi S. Tsukamoto K. (in press). Reproductive physiological characteristics of tropical Celebes eels *Anguilla celebesensis* in relation to downstream migration and ovarian development. *Journal of Fish Biology*.
- 萩原聖士, 伊藤正木, 服部努, 成松庸二, 佐藤美智男, 及川貴明, 塚本勝巳. (2008). 東北沖太平洋におけるイラコアナゴの分布と繁殖. *東北底魚研究*. 28, 48-58.
- Han, Y. S., Lin, Y. F., Wu, C. R., Iizuka, Y., Castillo, T. R., Yambot, I. U., Mamalangkap, M. D., Yambot, A. V. (2016). Biogeographic distribution of the eel *Anguilla luzonensis*: dependence upon larval duration and oceanic currents. *Marine Ecology Progress Series*, 551, 227-238.
- Hidaka, T., & Takahashi, S. (1987). Reproductive strategy and interspecific competition in the lake-living gobiid fish Isaza, *Chaenogobius isaza*. *Journal of Ethology*, 5(2), 185-196.
- Holloway, P. E., & Merrifield, M. A. (1999). Internal tide generation by seamounts, ridges, and islands. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 104(C11), 25937-25951.
- Horsburgh, J., Morrice, M., Lea, M. A., & Hindell, M. A. (2008). Determining feeding events and prey encounter rates in a southern elephant seal: a method using swim speed and stomach temperature. *Marine Mammal Science*, 24(1), 207-217.
- Hsiung, K. M., Kimura, S., Han, Y. S., Takeshige, A., & Iizuka, Y. (2018). Effect of ENSO events on larval and juvenile duration and transport of Japanese eel (*Anguilla japonica*). *PloS one*, 13(4), e0195544.
- Ichikawa, T., Kodama, M., Aoyama, J., Shinoda, A., Watanabe, S., Tsukamoto, K.,

- Miyazaki, S., Kimura, S., Yamada, Y., Nomura, K., Tanaka, H., Kazeto, Y., Hata, K., Handa, T., Tawa, A., & Mochioka, N. (2010). Japanese eel *Anguilla japonica* do not assimilate nutrition during the oceanic spawning migration: evidence from stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 402, 233-238.
- Inoue, J. G., Miya, M., Miller, M. J., 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(3), 363-366.
- Ishikawa, S., Suzuki, K., Inagaki, T., Watanabe, S., Kimura, Y., Okamura, A., Otake, T., Mochioka, N., Suzuki, Y., Hasumoto, H., Oya, M., Miller, M. J., Lee, T. W., Fricke, F., Tsukamoto, K. (2001). Spawning time and place of the Japanese eel *Anguilla japonica* in the North Equatorial Current of the western North Pacific Ocean. *Fisheries science*, 67(6), 1097-1103.
- Itakura, H., Miyake, Y., Kitagawa, T., & Kimura, S. (2018). Site fidelity, diel and seasonal activities of yellow – phase Japanese eels (*Anguilla japonica*) in a freshwater habitat as inferred from acoustic telemetry. *Ecology of freshwater fish*, 27(3), 737-751.
- Iwasa, Y. (1982). Vertical migration of zooplankton: a game between predator and prey. *The American Naturalist*, 120(2), 171-180.
- Jacoby, D., & Gollock, M. (2014). *Anguilla japonica*. The IUCN Red list of threatened species. Version 2014.3.
- 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(1), 7-14.
- Jellyman, D. J. (1997). Variability in growth rates of freshwater eels (*Anguilla* spp.) in New Zealand. *Ecology of Freshwater Fish*, 6(2), 108-115.
- Jellyman, D., & Tsukamoto, K. (2002). First use of archival transmitters to track migrating freshwater eels *Anguilla dieffenbachii* at sea. *Marine Ecology Progress Series*, 233, 207-215.
- Jespersen, P. (1942) Indo-Pacific leptocephalids of the genus *Anguilla*: systematic and biological studies. *Dana Report*, 22, 1-128.
- Jepsen, N., Davis, L. E., Schreck, C. B., & Siddens, B. (2001). The physiological response of Chinook salmon smolts to two methods of radio-tagging. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130(3), 495-500.
- Kagawa, H., Tanaka, H., Ohta, H., Okuzawa, K., & Iinuma, N. (1997). Induced

- ovulation by injection of 17, 20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one in the artificially matured Japanese eel, with special reference to ovulation time. *Fisheries science*, 63(3), 365-367.
- Kagawa, H., Tanaka, H., Unuma, T., Ohta, H., Gen, K., & Okuzawa, K. (2003). Role of prostaglandin in the control of ovulation in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fisheries science*, 69(2), 234-241.
- Kagawa, H., Horiuchi, Y., Kasuga, Y., & Kishi, T. (2009a). Oocyte hydration in the Japanese eel (*Anguilla japonica*) during meiosis resumption and ovulation. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 311(10), 752-762.
- Kagawa, H., Kasuga, Y., Adachi, J., Nishi, A., Hashimoto, H., Imaizumi, H., & Kaji, S. (2009b). Effects of continuous administration of human chorionic gonadotropin, salmon pituitary extract, and gonadotropin-releasing hormone using osmotic pumps on induction of sexual maturation in male Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Aquaculture*, 296(1-2), 117-122.
- Kagawa, H., Sakurai, Y., Horiuchi, R., Kazeto, Y., Gen, K., Imaizumi, H., & Masuda, Y. (2013). Mechanism of oocyte maturation and ovulation and its application to seed production in the Japanese eel. *Fish physiology and biochemistry*, 39(1), 13-17.
- Kawamiya, M., Yoshikawa, C., Kato, T., Sato, H., Sudo, K., Watanabe, S., & Matsuno, T. (2005). Development of an integrated Earth system model on the Earth Simulator. *J. Earth Simulator*, 4, 18-30.
- Kawazumi, M., Kameda, T., Kurogi, H., Yoda, M., Ohshimo, S., Sakai, T., Tsukamoto, Y., Mochioka, N. (2015). Biological characteristics of *Conger myriaster* during the initial stage of spawning migration in the East China Sea. *Fisheries science*, 81(4), 663-671.
- Killick, R., & Eckley, I. (2014). changepoint: An R package for changepoint analysis. *Journal of statistical software*, 58(3), 1-19.
- Kim, H., Kimura, S., Shinoda, A., Kitagawa, T., Sasai, Y., & Sasaki, H. (2007). Effect of El Niño on migration and larval transport of the Japanese eel (*Anguilla japonica*). *ICES Journal of Marine Science*, 64(7), 1387-1395.
- Kimura, S., Döös, K., & Coward, A. C. (1999). Numerical simulation to resolve the issue of downstream migration of the Japanese eel. *Marine Ecology Progress Series*,

- 186, 303-306.
- Kimura, S., & Tsukamoto, K. (2006). The salinity front in the North Equatorial Current: a landmark for the spawning migration of the Japanese eel (*Anguilla japonica*) related to the stock recruitment. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(3-4), 315-325.
- Kimura, S., Tsukamoto, K., & Sugimoto, T. (1994). A model for the larval migration of the Japanese eel: roles of the trade winds and salinity front. *Marine Biology*, 119(2), 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(1), 51-60.
- Kitagawa, T., Nakata, H., Kimura, S., Itoh, T., Tsuji, S., & Nitta, A. (2000). Effect of ambient temperature on the vertical distribution and movement of Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus orientalis*. *Marine Ecology Progress Series*, 206, 251-260.
- Kitagawa, T., Nakata, H., Kimura, S., & 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(3), 161-180.
- Kitagawa, T., Boustany, A. M., Farwell, C. J., Williams, T. D., Castleton, M. R., & Block, B. A. (2007). Horizontal and vertical movements of juvenile bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) in relation to seasons and oceanographic conditions in the eastern Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography*, 16(5), 409-421.
- Kleckner, R. C., & McCleave, J. D. (1988). The northern limit of spawning by Atlantic eels (*Anguilla* spp.) in the Sargasso Sea in relation to thermal fronts and surface water masses. *Journal of Marine Research*, 46(3), 647-667.
- Kobayashi, M., Aida, K., & Hanyu, I. (1986). Gonadotropin surge during spawning in male goldfish. *General and comparative endocrinology*, 62(1), 70-79.
- Kurogi, H., Okazaki, M., Mochioka, N., Jinbo, T., Hashimoto, H., Takahashi, M., Tawa, A., Aoyama, J., Shinoda, A., Tsukamoto, K., Tanaka, H., Gen, K., Kazeto, Y.,

- Chow, S. (2011). First capture of post-spawning female of the Japanese eel *Anguilla japonica* at the southern West Mariana Ridge. *Fisheries Science*, 77(2), 199-205.
- Kurogi, H., Mochioka, N., Okazaki, M., Takahashi, M., Miller, M. J., Tsukamoto, K., Ambe, D., Katayama, S., Chow, S. (2012). Discovery of a spawning area of the common Japanese conger *Conger myriaster* along the Kyushu-Palau Ridge in the western North Pacific. *Fisheries Science*, 78(3), 525-532.
- Lampert, W. (1989). The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology*, 3(1), 21-27.
- Levitus, S., Burgett, R., & Boyer, T. (1994). World Ocean Atlas 1994, vol. 3, Salinity, NOAA Atlas NESDIS 3. US Department of Commerce, Washington, DC.
- Lien, R. C., & Gregg, M. C. (2001). Observations of turbulence in a tidal beam and across a coastal ridge. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106(C3), 4575-4591.
- Lohmann, K. J., Putman, N. F., & Lohmann, C. M. (2008). Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19096-19101.
- Lohmann, K. J., Putman, N. F., & Lohmann, C. M. (2008). Geomagnetic imprinting: A unifying hypothesis of long-distance natal homing in salmon and sea turtles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), 19096-19101.
- Lokman, P. M., & Young, G. (2000). Induced spawning and early ontogeny of New Zealand freshwater eels {*Anguilla dieffenbachii* and *A. australis*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 34(1), 135-145.
- 眞鍋諒太郎. (2013). ウナギの産卵回遊行動に関する生理生態学的研究 (博士論文, 東京大学).
- Manabe, R., Aoyama, J., Watanabe, K., Kawai, M., Miller, M. J., & 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.
- Marcinek, D. J., Blackwell, S. B., Dewar, H., Freund, E. V., Farwell, C., Dau, D., Seitz, A. C., Block, B. A. (2001). Depth and muscle temperature of Pacific bluefin tuna examined with acoustic and pop-up satellite archival tags. *Marine Biology*, 138(4), 869-885.

- 松井魁. (1972). 鰻学 (生物学的研究篇).
- Matsuya, N., Hagihara, S., Wada, T., Ijiri, S., Adachi, S. (2015). Morphological and physiological characteristics of an oceanic-migrating Japanese eel *Anguilla japonica* off Fukushima, Japan. *Coastal marine science*, 38(1), 8-11.
- McCleave, J. D. (2003). Spawning areas of the Atlantic eels. In *Eel biology* (pp. 141-155). Springer, Tokyo.
- McCleave, J. D., & 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(4), 510-536.
- McCleave, J. D., & Kleckner, R. C. (1987). Distribution of leptocephali of the catadromous *Anguilla* species in the western Sargasso Sea in relation to water circulation and migration. *Bulletin of Marine Science*, 41(3), 789-806.
- Mes, D., Dirks, R. P., & Palstra, A. P. (2016). Simulated migration under mimicked photothermal conditions enhances sexual maturation of farmed European eel (*Anguilla anguilla*). *Aquaculture*, 452, 367-372.
- Mikawa, N., Yamada, Y., Horie, N., Okamura, A., Utoh, T., Tanaka, S., & Tsukamoto, K. (2019). A preliminary experiment regarding the natural induction of gonadal development in female Japanese eels without hormone treatment. *Aquaculture Research*.
- Miller, M. J., Kimura, S., Friedland, K. D., Knights, B. R. I. A. N., Kim, H. E. E. Y. O. N. G., Jellyman, D. J., & Tsukamoto, K. A. T. S. U. M. I. (2009). Review of ocean-atmospheric factors in the Atlantic and Pacific oceans influencing spawning and recruitment of anguillid eels. In *American Fisheries Society Symposium* (Vol. 69, pp. 231-249).
- Miller, M. J., Yoshinaga, T., Aoyama, J., Otake, T., Mochioka, N., Kurogi, H., & Tsukamoto, K. (2011). Offshore spawning of Conger myriaster in the western North Pacific: evidence for convergent migration strategies of anguilliform eels in the Atlantic and Pacific. *Naturwissenschaften*, 98(6), 537.
- Miller, M. J., Bonhommeau, S., Munk, P., Castonguay, M., Hanel, R., & McCleave, J. D. (2015). A century of research on the larval distributions of the Atlantic eels: a re-examination of the data. *Biological Reviews*, 90(4), 1035-1064.
- Minegishi, Y., Yoshinaga, T., Aoyama, J., & Tsukamoto, K. (2009). Species identification of *Anguilla japonica* by real-time PCR based on a sequence detection

- system: a practical application to eggs and larvae. *ICES Journal of Marine Science*, 66(9), 1915-1918.
- Miyake, Y., Kimura, S., Itoh, S., Chow, S., Murakami, K., Katayama, S., Takeshige, A., & Nakata, H. (2015). Roles of vertical behavior in the open-ocean migration of teleplanic larvae: a modeling approach to the larval transport of Japanese spiny lobster. *Marine Ecology Progress Series*, 539, 93-109.
- Miyazawa, Y., Zhang, R., Guo, X., Tamura, H., Ambe, D., Lee, J. S., Okuno, A., Yoshinari, H., Setou, T. & Komatsu, K. (2009). Water mass variability in the western North Pacific detected in a 15-year eddy resolving ocean reanalysis. *Journal of oceanography*, 65(6), 737-756.
- Mouritsen, H. (2018). Long-distance navigation and magnetoreception in migratory animals. *Nature*, 558(7708), 50-59.
- Moyer, J. T., & Zaiser, M. J. (1982). 三宅島でのウツボ類の産卵行動. *魚類学雑誌*, 28(4), 466-468.
- Musyl, M. K., Brill, R. W., Boggs, C. H., Curran, D. S., Kazama, T. K., & Seki, M. P. (2003). Vertical movements of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) associated with islands, buoys, and seamounts near the main Hawaiian Islands from archival tagging data. *Fisheries Oceanography*, 12(3), 152-169.
- Nagahama, Y., & Yamashita, M. (2008). Regulation of oocyte maturation in fish. *Development, Growth & Differentiation*, 50, S195-S219.
- Naisbett-Jones, L. C., Putman, N. F., Stephenson, J. F., Ladak, S., & Young, K. A. (2017). A magnetic map leads juvenile European eels to the Gulf Stream. *Current Biology*, 27(8), 1236-1240.
- Nakicenovic, N., Alcamo, J., Grubler, A., Riahi, K., Roehrl, R. A., Rogner, H. H., & Victor, N. (2000). Special report on emissions scenarios (SRES), a special report of Working Group III of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press.
- Nanami, A., Sato, T., Ohta, I., Akita, Y., & Suzuki, N. (2013). Preliminary observations of spawning behavior of white-streaked grouper (*Epinephelus ongus*) in an Okinawan coral reef. *Ichthyological research*, 60(4), 380-385.
- Nishi, 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(17), 2965-2970.

- Nishida, S., Chae, J. H., Kobayashi H., Takahashi, K. (1994) Studies on zooplankton in the subtropical and tropical waters of the Western North Pacific. Preliminary report of the Hakuho Maru cruise KH-91-4 (eds Otake, T. & Tsukamoto, K.) 81–85.
- Niwa, Y., & Hibiya, T. (2001). Numerical study of the spatial distribution of the M2 internal tide in the Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 106(C10), 22441-22449.
- Niwa, Y., & Hibiya, T. (2014). Generation of baroclinic tide energy in a global three-dimensional numerical model with different spatial grid resolutions. *Ocean Modelling*, 80, 59-73.
- Ohta, H., Kagawa, H., Tanaka, H., Okuzawa, K., Iinuma, N., & Hirose, K. (1997). Artificial induction of maturation and fertilization in the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Fish physiology and biochemistry*, 17(1-6), 163-169.
- Okamura, A., Zhang, H., Tanaka, S., Hore, N., Mikawa, N., Utoh, T., & Oka, H. P. (2000). Re-examination of the spermatozoid ultrastructure of eels: observations of the external morphology of spermatozoa in three species. *Journal of fish biology*, 57(1), 161-169.
- Okamura, A., Yamada, Y., Yokouchi, K., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, T., Tanaka, S., Tsukamoto, K. (2007). A silvering index for the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Environmental Biology of Fishes*, 80(1), 77-89.
- Okamura, A., Horie, N., Mikawa, N., Yamada, Y., & Tsukamoto, K. (2014). Recent advances in artificial production of glass eels for conservation of anguillid eel populations. *Ecology of Freshwater Fish*, 23(1), 95-110.
- Oliveira, K., & Hable, W. E. (2010). Artificial maturation, fertilization, and early development of the American eel (*Anguilla rostrata*). *Canadian Journal of Zoology*, 88(11), 1121-1128.
- Otake, T., Inagaki, T., Hasumoto, H., Mochioka, N., & Tsukamoto, K. (1998). Diel vertical distribution of *Anguilla japonica* leptocephali. *Ichthyological Research*, 45(2), 208-211.
- Pous, S., Feunteun, E., & Ellien, C. (2010). Investigation of tropical eel spawning area in the South-Western Indian Ocean: Influence of the oceanic circulation. *Progress in Oceanography*, 86(3-4), 396-413.
- Putman, N. F., Endres, C. S., Lohmann, C. M., & Lohmann, K. J. (2011). Longitude perception and bicoordinate magnetic maps in sea turtles. *Current Biology*, 21(6),

- 463-466.
- Putman, N. F., Scanlan, M. M., Billman, E. J., O'Neil, J. P., Couture, R. B., Quinn, T. P., Lohmann, K. J. & Noakes, F. L. G. (2014). An inherited magnetic map guides ocean navigation in juvenile Pacific salmon. *Current Biology*, 24(4), 446-450.
- Qian, H., Shaw, P. T., & Ko, D. S. (2010). Generation of internal waves by barotropic tidal flow over a steep ridge. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 57(12), 1521-1531.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Réveillac, É., Robinet, T., Rabenevanana, M. W., Valade, P., & Feunteun, É. (2009). Clues to the location of the spawning area and larval migration characteristics of *Anguilla mossambica* as inferred from otolith microstructural analyses. *Journal of fish biology*, 74(9), 1866-1877.
- Richardson, P. L., & Walsh, D. (1986). Mapping climatological seasonal variations of surface currents in the tropical Atlantic using ship drifts. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 91(C9), 10537-10550.
- Righton, D., Westerberg, H., Feunteun, E., Økland, F., Gargan, P., Amilhat, E., Metcalfe, J., Lobon-Cervia, J., Sjöberg, M., Simon, J., Acou, A., Vedor, M., Walker, A., Trancart, T., Brämick, U., Aarestrup, K. (2016). Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea. *Science Advances*, 2(10), e1501694.
- Robinet, T., Lecomte-Finiger, R., Escoubeyrou, K., & Feunteun, E. (2003). Tropical eels *Anguilla* spp. recruiting to Réunion Island in the Indian Ocean: taxonomy, patterns of recruitment and early life histories. *Marine Ecology Progress Series*, 259, 263-272.
- Rosevear, J. M. (2007). U.S. Patent No. 7,218,575. Washington, DC: U.S. Patent and Trademark Office.
- Sato, N., Kawazoe, I., Suzuki, Y., & Aida, K. (2006). Effects of temperature on vitellogenesis in Japanese eel *Anguilla japonica*. *Fisheries Science*, 72(5), 961-966.
- Satoh, H., Yamamori, K., & Hibiya, T. (1992). Induced spawning of the Japanese eel. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58(5), 825-832.
- Schabetsberger, R., Økland, F., Aarestrup, K., Kalfatak, D., Sichrowsky, U., Tambets, M., Dall'Olmo, G., Kaiser, R., Miller, P. I. (2013). Oceanic migration behaviour of

- tropical Pacific eels from Vanuatu. *Marine Ecology Progress Series*, 475, 177-190.
- Schabetsberger, R., Økland, F., Kalfatak, D., Sichrowsky, U., Tambets, M., Aarestrup, K., Gubili, C., Sarginson, J., Boufana, B., Jehle, R., Dall'Olmo, G., Miller, M. J., Scheck, A., Kaiser, R. & Quartly, G. (2015). Genetic and migratory evidence for sympatric spawning of tropical Pacific eels from Vanuatu. *Marine Ecology Progress Series*, 521, 171-187.
- Schabetsberger, R., Miller, M. J., Dall'Olmo, G., Kaiser, R., Økland, F., Watanabe, S., Aarestrup, K., Tsukamoto, K. (2016). Hydrographic features of anguillid spawning areas: potential signposts for migrating eels. *Marine Ecology Progress Series*, 554, 141-155.
- Schmidt, J. (1923). IV.—The breeding places of the eel. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 211(382-390), 179-208.
- Schoth, M., & Tesch, F. W. (1982). Spatial distribution of 0-group eel larvae (*Anguilla* sp.) in the Sargasso Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 35(3), 309.
- Scott, W. B., & Scott, M. G. (1988). *Atlantic fishes of Canada*.
- Sébert, M. E., Amérand, A., Vettier, A., Weltzien, F. A., Pasqualini, C., Sébert, P., & Dufour, S. (2007). Effects of high hydrostatic pressure on the pituitary–gonad axis in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). *General and Comparative Endocrinology*, 153(1-3), 289-298.
- Sébert, P., Vettier, A., Amérand, A., & Moisan, C. (2009). High pressure resistance and adaptation of European eels. In *Spawning Migration of the European Eel* (pp. 99-127). Springer, Dordrecht.
- Sekine, Y. (2002). Geostrophic velocity of the Kuroshio south of Japan. *Bulletin of the Faculty of Bioresources-Mie University (Japan)*.
- 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(3), 591-611.
- Schaefer, K. M., & Fuller, D. W. (2010). Vertical movements, behavior, and habitat of bigeye tuna (*Thunnus obesus*) in the equatorial eastern Pacific Ocean, ascertained

- from archival tag data. *Marine Biology*, 157(12), 2625-2642.
- 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(3), 591-611.
- Sorensen, P. W. (1986). Origins of the freshwater attractant (s) of migrating elvers of the American eel, *Anguilla rostrata*. *Environmental Biology of Fishes*, 17(3), 185-200.
- Stagey, N. E., Cook, A. F., & Peter, R. E. (1979). Spontaneous and gonadotropin-induced ovulation in the goldfish, *Carassius auratus* L: effects of external factors. *Journal of Fish Biology*, 15(3), 349-361.
- 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
- 高須謙一. (1977). 薄明について—その生物日長に対する意義—. *農学研究*, 56(2), 75-83.
- 多部田修, 田中邦明, 山田寿郎, & 曾万年. (1987). Aspects of the early life history of the Japanese eel *Anguilla japonica* determined from otolith microstructure. *日本水産学会誌*, 53(10), 1727-1734.
- 谷野章, 佐藤敦, 宮田忠明, 水谷圭朗, 榊陽, 北村章二, ... & 小倉未基. (1996). ヒメマスの磁気感覚に関する行動実験. *日本水産学会誌*, 62(6), 911-919.
- 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(2), 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(1), 9-20.
- 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(1), 9-20.

- Tesch, F. W. (2003). *The Eel* Blackwell Science Oxford.
- Thébault, E., Finlay, C. C., Beggan, C. D., Alken, P., Aubert, J., Barrois, O., Bertrand, F., Bondar, T., Boness, A., Brocco, L., Canet, E., Chambodut, A., Chulliat, A., Coïsson, P., Civet, F., Du, A., Fournier, A., Fratter, I., Gillet, N., Hamilton, B., Hamoudi, M., Hulot, G., Jager, T., Korte, M., Kuang, W., Lalanne, X., Langlais, B., Léger, J. M., Lesur, V., Lowes, F. J., Macmillan, S., Manda, M., Manoj, C., Maus, S., Olsen, N., Petrov, V., Ridley, V., Rother, M., Sabaka, T. J., Saturnino, D., Schachtschneider, R., Sirol, O., Tangborn, A., Thomson, A., Tøffner-Clausen, L., Vigneron, P., Wardinski, I., Zvereva, T. (2015). International geomagnetic reference field: the 12th generation. *Earth, Planets and Space*, 67(1), 79.
- Thorpe, S. A. (1975). The excitation, dissipation, and interaction of internal waves in the deep ocean. *Journal of Geophysical Research*, 80(3), 328-338.
- Tukamoto, K. (1990). Recruitment mechanism of the eel, *Anguilla japonica*, to the Japanese coast. *Journal of Fish Biology*, 36(5), 659-671.
- Tsukamoto, K. (1992). Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, 356(6372), 789.
- 塚本勝巳. (1994). ウナギ-大回遊の成立. 川と海を回遊する淡水魚-生活史と進化-, 42-58.
- 塚本勝巳. (2017). 世界で一番詳しいウナギの話. 飛鳥新社.
- 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(3), 221-229.
- Tsukamoto, K. (2006). Oceanic biology: spawning of eels near a seamount. *Nature*, 439(7079), 929.
- Tsukamoto, K. (2009). Oceanic migration and spawning of anguillid eels. *Journal of fish biology*, 74(9), 1833-1852.
- 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(3), 221-229.
- Tsukamoto K., Yamada, Y., Okamura, A., Kaneko, T., Tanaka, H., Miller, M. J., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, T., Tanaka, S. (2009). Positive buoyancy in eel

- leptocephali: an adaptation for life in the ocean surface layer. *Marine biology*, 156(5), 835-846.
- 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.
- Tsukamoto, K., Mochioka, N., Miller, M. J., Koyama, S., Watanabe, S., & Aoyama, J. (2013). Video observation of an eel in the *Anguilla japonica* spawning area along the West Mariana Ridge. *Fisheries science*, 79(3), 407-416.
- 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受容細胞の分化. 平成9年度日本水産学会春季大会講演要旨集, p.93
- Tzeng, W. N. (1990). Relationship between growth rate and age at recruitment of *Anguilla japonica* elvers in a Taiwan estuary as inferred from otolith growth increments. *Marine Biology*, 107(1), 75-81.
- 上田宏. (2018). 太平洋サケの母川記銘・回帰機構に関する研究. *日本水産学会誌*, 84(4), 590-602.
- Utoh, T., Mikawa, N., Okamura, A., Yamada, Y., Tanaka, S., Horie, N., Akazawa, A., Oka, H. P. (2004). Ovarian morphology of the Japanese eel in Mikawa Bay. *Journal of Fish biology*, 64(2), 502-513.
- Wahlberg, M., Westerberg, H., Aarestrup, K., Feunteun, E., Gargan, P., & Righton, D. (2014). Evidence of marine mammal predation of the European eel (*Anguilla anguilla* L.) on its marine migration. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 86, 32-38.
- Walraven, R. (1978). Calculating the position of the sun. *Solar energy*, 20(5), 393-397.
- Watanabe, S., Minegishi, Y., Yoshinaga, T., Aoyama, J., & Tsukamoto, K. (2004). A quick method for species identification of Japanese eel (*Anguilla japonica*) using real-time PCR: An onboard application for use during sampling surveys. *Marine Biotechnology*, 6(6), 566-574.
- Watanabe, S., Higuchi, T., Noshiro, M., Manabe, R., Miller, M. J., Jellyman, D. J., & Tsukamoto, K. (2019). Reexamination of the spawning migration of *Anguilla dieffenbachii* in relation to water temperature and the lunar cycle. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 1-17.

- 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.
- Wessel, P., Smith, W. H., Scharroo, R., Luis, J., & Wobbe, F. (2013). Generic mapping tools: improved version released. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 94(45), 409-410.
- Westerberg, H., Pacariz, S., Marohn, L., Fagerström, V., Wysujack, K., Miller, M. J., Freese, M., Pohlmann, J-D, Hanel, R (2017). Modeling the drift of European (*Anguilla anguilla*) and American (*Anguilla rostrata*) eel larvae during the year of spawning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Westerberg, H., Sjöberg, N., Lagenfelt, I., Aarestrup, K., & Righton, D. (2014). Behaviour of stocked and naturally recruited European eels during migration. *Marine Ecology Progress Series*, 496, 145-157.
- Westin, L. (1990). Orientation mechanisms in migrating European silver eel (*Anguilla anguilla*): temperature and olfaction. *Marine biology*, 106(2), 175-179.
- 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(3), 257-270.
- Westin, L. (2003). Migration failure in stocked eels *Anguilla anguilla*. *Marine Ecology Progress Series*, 254, 307-311.
- Winter, J. D. (1983). Underwater biotelemetry. *Fisheries techniques*.
- Wouthuyzen S., Aoyama, J., Sugeha, H. Y., Miller, M. J., Kuroki, M., Minegishi, Y., Suharti, S. R., Tsukamoto, K. (2009). Seasonality of spawning by tropical anguillid eels around Sulawesi Island, Indonesia. *Naturwissenschaften*, 96(1), 153-158.
- 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(3), 804-814.
- Yamamoto, K., & Yamauchi, K. (1974). Sexual maturation of Japanese eel and production of eel larvae in the aquarium. *Nature*, 251(5472), 220.
- 山本喜一郎, 山内皓平, & 春日清一. (1975). ウナギの初期発生について. *日本水産学会誌*, 41(1), 21-28.
- Yamazaki, T., & Stern, R. J. (1997). Topography and magnetic vector anomalies in the

- Mariana Trough. JAMSTEC J. Deep Sea Res, 13, 31-45.
- Watanabe, S., Shinoda, A., Oya, M., Miyazaki, S., Zenimoto, K., Sudo, R., Takahashi, T., Ahn, H., Manabe, R., Hagihara, S., Morioka, H., Itakura, H., Machida, M., Ban, K., Shiozaki, M., Ai, B., Tsukamoto, K. (2011). Genetic identification and morphology of naturally spawned eggs of the Japanese eel *Anguilla japonica* collected in the western North Pacific. Fisheries Science, 77(6), 983-992.
- Zayas, Y., Miyazaki, K., Lien, Y. T., & Okubo, N. (2015). Direct evidence of sexual reproduction in the zebra coral, *Oulastrea crispata* (Anthozoa, Scleractinia), in Japan. Invertebrate Reproduction & Development, 59(2), 61-65.
- Zenimoto, K., Kitagawa, T., Miyazaki, S., Sasai, Y., Sasaki, H., & Kimura, S. (2009). The effects of seasonal and interannual variability of oceanic structure in the western Pacific North Equatorial Current on larval transport of the Japanese eel *Anguilla japonica*. Journal of Fish Biology, 74(9), 1878-1890.
- Zhang, S., & Alford, M. H. (2015). Instabilities in nonlinear internal waves on the Washington continental shelf. Journal of Geophysical Research: Oceans, 120(7), 5272-5283.
- Zhang, L., Wang, F. J., Wang, Q., Hu, S., Wang, F., & Hu, D. (2017). Structure and variability of the North Equatorial Current/Undercurrent from mooring measurements at 130 E in the Western Pacific. Scientific reports, 7, 46310.