

マアナゴ (*Conger myriaster*) 葉形仔魚の 沿岸域への回遊機構に関する研究*¹

黒木洋明*²

Study on the inshore migration mechanism of *Conger myriaster* leptocephali

Hiroaki KUROGI

Abstract *Conger myriaster* is an important commercial fish species in Japan, Korea and China. The larvae have only been caught in shallow coastal areas, and most of them are large individuals (80-130 mm TL) at the late leptocephalus or metamorphic stage. Because of the lack of information on distributional ecology of small leptocephali, recruitment mechanism of *C. myriaster* has been a mystery in spite of many catches of large leptocephali in coastal areas. Because mature individuals have not been collected from inshore waters to continental slope where commercial fishing takes place, the spawning ground has been presumed to be in deeper offshore waters. The early life history of *C. myriaster* from spawning in offshore waters to their inshore migration remains unknown.

The distributional pattern of leptocephali in the genus *Conger* was investigated around the Kuroshio, the Kuroshio Extension in the East China Sea and the western North Pacific in order to determine the inshore migration pattern of *C. myriaster* leptocephali. *Conger* leptocephali were collected along the Kuroshio, extended southerly to latitude 26° N near the Ryukyu Islands and northerly to 38° N of the Kuroshio-Oyashio transitional zone. The leptocephali were mainly caught in the mainstream and inshore side of the Kuroshio in areas south and north of latitude 29° N, respectively. Two types of *C. myriaster* leptocephali were recognized in a total of 211 leptocephali. External pigmentary features indicated 79 individuals were *C. myriaster* (Type A), most of which were larger than 80 mm in total length (TL) and caught at low water temperature (<16°C). Most of non-type A leptocephali (N=132) were smaller than 80 mm TL and caught at higher water temperature (16-26°C), and 89.3% of randomly subsampled individuals (N=25) were identified as *C. myriaster* based on mitochondrial DNA analyses (Type B). Thus, *C. myriaster* was estimated to occupy approximately 90% of the *Conger* leptocephali collected in this study. Negative relationships between TL and water temperature indicated that the inshore migration of *C. myriaster* leptocephali occurred along the thermal gradient from warm offshore Kuroshio areas (20-26°C) to colder coastal areas (<16°C) with their growth; however, the mechanism of the inshore migration is still unclear. Generally, there is a negative relationship between temperature and density of sea water; therefore, the leptocephali should experience increasing environmental density during their inshore migration. It is not known whether the leptocephali, which are devoid of a swim bladder, regulate buoyancy. To examine the presence of buoyancy regulation of the leptocephali, the body density of live leptocephali caught from cold coastal areas in which sigma-t ranged from 25 to

2007年12月17日受理 (Received on December 17, 2007)

*¹九州大学審査学位論文 (掲載に際し投稿規定に沿って一部修正した)

*²中央水産研究所浅海増殖部 〒238-0316 神奈川県横須賀市長井 6-31-1 (Coastal Fisheries and Aquaculture Division, National Research Institute of Fisheries Science, Yokosuka, Kanagawa 238-0316, Japan)

26 (13-15°C) were measured. Repetitive measurements of the same specimens (N=10) revealed that the mean body relative density was higher in the day (1.029) than in the night (1.026), indicating that the leptocephali actively regulate the body density diurnally. The body density of leptocephali at mid-night ranged from 1.025 to 1.028, and larger individuals had a higher density, indicating the increase in the body density with the body growth. The body density of the leptocephali is ascertained to be lower in the offshore areas before migration than in the coastal areas because sea water density in upper layer of the offshore Kuroshio in which the leptocephali maintain neutral buoyancy ranging from 1.023 to 1.024. Therefore, the leptocephali are considered to increase the body density through the inshore migration process. The ability of the larvae to regulate body density is important in controlling their migration from warm to cold water areas because of a negative relationship between seawater density and temperature. The findings of the present study suggest a hypothetical pathway of the migration in which the larvae vertically migrate into deeper depths to approach coastal areas. Simulations of larval dispersal or retention by hydrodynamic models should incorporate the information on larval body density fluctuation.

Key words: *Conger myriaster*, leptocephali, mtDNA, Kuroshio, inshore migration

目次

緒言

第1章 *Conger* 属葉形仔魚の分類学的再検討

1 外部形態による *Conger* 属葉形仔魚のタイプ分け

2 分子生物学的手法による *Conger* 属葉形仔魚の種判別

2-1 ミトコンドリアDNA塩基配列による *Conger* 属成魚4種のライブラリー作成

2-2 ミトコンドリアDNA塩基配列による *Conger* 属葉形仔魚の種判別

第2章 *Conger* 属葉形仔魚の沖合域での分布生態

マアナゴ葉形仔魚の沖合・外洋域における分布

第3章 マアナゴ葉形仔魚の沿岸浅海域への出現様式

第4章 葉形仔魚の体成長

第5章 葉形仔魚耳石の微細構造と微量元素分布

1 マアナゴ葉形仔魚の耳石微細構造

2 耳石微細構造に対応した微量元素の変動

第6章 葉形仔魚の変態開始条件

1 内的要因による葉形仔魚の変態開始の把握

2 飼育実験開始時点で内的要因により変態開始が誘導されている個体を判別する指標の検討

3 内的要因により変態開始が誘導された葉形仔魚の核酸比

4 東京湾における変態開始海域

第7章 葉形仔魚の接岸回遊における能動的輸送機構

1 比重測定

2 遊泳速度測定

第8章 総合論議

1 葉形仔魚の接岸回遊機構とマアナゴ成魚分布域

2 マアナゴ葉形仔魚の沿岸域への来遊量予測の可能性

3 国際資源としてのマアナゴの管理

謝辞

引用文献

マアナゴ (*Conger myriaster* Brevoort) は日本沿岸のほぼ全域および朝鮮半島沿岸、黄海、東シナ海に広く分布し (Fig.1)、日本、韓国および中国においては重要な水産資源として底びき網漁業、かご漁業などの漁獲対象となっている。日本国内では、仙台湾、東京湾、伊勢・三河湾、瀬戸内海の各海域で漁獲量、生産額ともに上位を占め、特に内湾域で高い漁業生産をあげている (望岡, 東海, 2001)。本種の主な分布域は沿岸浅海域とされるが (波戸岡, 1993)、陸棚縁辺から大陸斜面域で操業する沖合底びき網等でも漁獲されており、水深800mを超える深海からも採集記録があることから (町田, 1984; 時村, 山田, 2001)、鉛直方向にも広い分布域を持つ種といえる。このように浅海域から沖合にかけての広い範囲で多くの漁獲が行われているにも関わらず、これまで成熟した生殖腺をもつ個体は全く得られていないことから、少なくとも、マアナゴの主要な漁場となっている沿岸浅海域から大陸棚にかけての海域には産卵場は無いものと考えられる。産卵場に関しては、本邦の南方とする説が主流であり、南西諸島近海の深海 (高井, 1959)、亜熱帯収斂線以南の黒潮水域またはその支流 (落合, 田中, 1986)、東シナ海の北緯26度から30度までの陸棚縁辺部付近 (時村, 山田, 2001) などの説があるが、生態的に直接的な証拠は今のところ得られていない。最近では、木村 (2003) および Kimura *et al.* (2004) が、分子系統学的手法を用いたマアナゴの集団構造解析に基づき、複数の産卵集団が各漁場の地先の深場に存在するとする説を提案している。また、Mochioka *et al.* (1988) は駿河湾から1個体の本種の前葉形仔魚 (全

長16mm) を報告し、駿河湾の近くに産卵場の一つが存在する可能性を示唆した。しかし、漁場の地先に産卵場が存在するとすれば様々なサイズの仔魚が沿岸域の近くに分布していてもよいが、小型の仔魚が採集された例は駿河湾の1個体の他には無く、沿岸近くに産卵場があるという説もそれを積極的に支持する生態的証拠は今のところ得られていない。以上のようにマアナゴの産卵場については諸説様々であるが、直接的な証拠が無く、いつどこでマアナゴの産卵が行われているのか全くの謎となっている。

マアナゴは、乱獲に強い魚種であると考えられていたが、近年、漁獲努力量の増加にもかかわらず漁獲量の減少傾向が見られるようになってきたことから (清水, 1996; 清水, 2003)、主要な漁場をかかえる各県で漁獲物全長制限を中心とした資源管理の取り組みが行われるようになってきた (望岡, 東海, 2001)。伊勢・三河湾においては、マアナゴは水産庁の主導する資源回復計画の対象種に指定され、的確な資源評価を行うための調査研究が始まっている (黒木ら, 2004)。マアナゴの漁獲量は長期的にも短期的にも大きく変動するため (Fig.2)、より高度な資源管理を行うためには加入量予測技術の開発が必要となっており、本種の資源加入前の葉形仔魚期の生態が注目されている (望岡, 東海, 2001)。マアナゴの葉形仔魚は、春季に突如として沿岸浅海域に現れるが、そのサイズは全長約80-130mmと仔魚としては極めて大きく、変態直前から変態期の段階である (望岡, 2001)。産卵場は少なくとも沿岸域には存在しないことから、全長80mm以下のマアナゴ葉形仔魚の大部分は、沿岸域ではなく沖合に分布すると考えられ、沖合から生育場である浅海域へと接岸回遊しているものと考えられる。伊勢・三河湾においては、船びき網によるマアナゴ葉形仔魚の混獲量

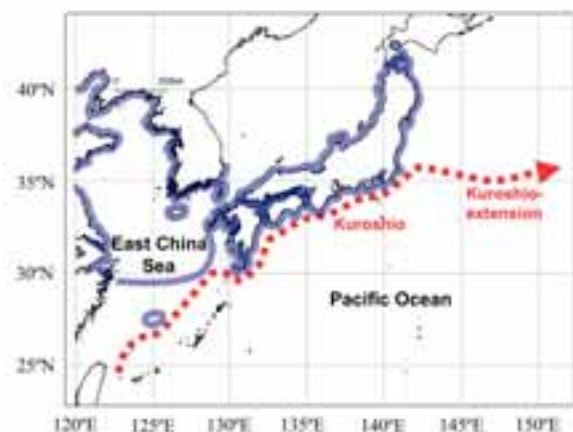


Fig. 1. Distribution of *Conger myriaster* in the western Pacific. *C. myriaster* is widely distributed in East Asia. Although many larvae and adults are caught commercially, mature individuals have not been captured.

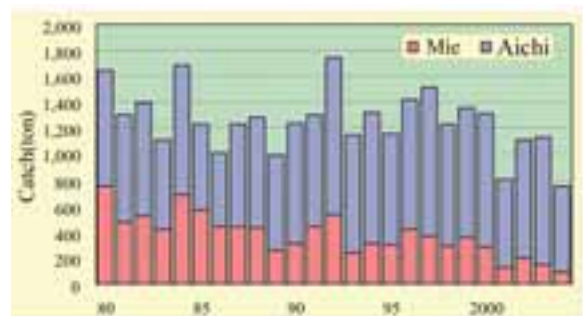


Fig. 2. Annual yields of *Conger myriaster* in Ise-Mikawa Bay (Mie and Aichi prefecture) from 1980 to 2004.

と翌年のマアナゴ漁獲量との間には正の相関関係が認められていることから(黒木ら, 2004)、加入量の変動には葉形仔魚の沿岸への輸送量が影響する可能性が高い。葉形仔魚の沿岸域への接岸回遊の過程では、海流などの海洋物理的な諸要因や、飢餓や捕食による初期減耗などの生物学的な要因が回遊に影響する可能性が想定されるが、初期生活史の大部分が不明であることから、現時点では葉形仔魚の来遊量の予測は困難である。

資源変動の予測を可能とするためには、卵・稚仔の輸送のメカニズムを明らかにすることが必要であり、水産海洋学での最重要課題とされてきた。従来は、生物を受動的な粒子とみなし、流れの状況から生物の輸送パターンを類推する「漂流型」の輸送研究が主体であったが、最近では、海流等の物理過程に何らかの生物過程が介在することによって生物が流れのままには輸送されない「滞留型」あるいは「選択的輸送型」の輸送機構の研究に重点が移りつつある(中田, 1994)。魚類を中心とした海洋生物の幼生が産卵場から成育場に確実に到達するには、海流等で輸送されることを前提とした生き残り戦略が常に存在しているはずであり、生物の能動的・生理的な条件を組み入れた生き残り戦略のモデル化が重要とされる(木村, 2005)。マアナゴの場合でも、その葉形仔魚が「決まった時季に一定のサイズより大きくなってから沿岸域に現れる」という現象を説明するには、なんらかの能動的なメカニズムの存在が必要と考えられる。

そこで本論文では、マアナゴ葉形仔魚が沖合から沿岸域に来遊し変態を開始するまでの接岸回遊の機構を主に生態的な側面から解明し、生物輸送に関わる海流等の物理的要因にマアナゴ葉形仔魚の特有の生物過程がどのように関わるのか把握することによって、漁況予測を可能とする具体的な知見を得ることを目的とする。まず第1章ではマアナゴの仔魚の分類学的な問題点を整理し、従来用いられている外部形態による方法に加え分子生物学的な手法も取り入れて、仔魚の同定法を確立する。第2章では、沖合・外洋域で採集される*Conger*属葉形仔魚の中には、第1章で確立した同定法を用いるとマアナゴが相当数含まれることを示し、沖合・外洋域でのマアナゴ仔魚の分布特性を明らかにする。第3章では、仔魚の沿岸域への出現時期と沿岸水温の関係から沿岸域に出現するパターンを抽出し、沖合での分布特性とあわせて接岸回遊のプロセスを概観する。第4章ではマアナゴ仔魚の全長・体重関係をアロメトリー式から解析し、接岸回遊のプロセスに対応した成長パターンを持つことを示す。第5章では、仔魚の耳石微細構造を記載し、第1～4章までの

結果で示された沖合から沿岸域に来遊し変態を開始するまでのプロセスが耳石の構造に対応している可能性を示す。第6章では、接岸回遊の最終段階で起こる「変態」がどのような条件で開始するのか飼育実験から示し、その結果を実際のフィールドに適用することによってマアナゴ仔魚が接岸回遊を行う戦略について論議する。第7章では、マアナゴ仔魚の体比重と遊泳速度を実験的に調べ、その結果に第2章、第3章のフィールドでの観測結果をあわせて、マアナゴ仔魚の沿岸域への来遊経路とその機構を明らかにする。第8章の総合論議では、第1～7章の結果を基に、本研究の結果を漁況予測に結び付けていく方法と資源管理の方向性について議論する。

第1章 *Conger*属葉形仔魚の分類学的再検討

マアナゴ *Conger myriaster* はウナギ目アナゴ科クロアナゴ亜科クロアナゴ属に属し、日本、韓国、中国に分布する。日本におけるクロアナゴ属(以下*Conger*属とする)魚類の成魚は、マアナゴ *Conger myriaster*、クロアナゴ *Conger japonicus*、キリアナゴ *Conger cinereus*、ダイナンアナゴ *Conger erebennus* の4種が知られている(波戸岡, 1993)。*Conger*属の葉形仔魚は、柳葉状の中庸な体型と黒色素胞を有する直線状の消化管をもち、総筋節数が138-149、最終垂直血管の筋節上の位置が50-58であることから、他の葉形仔魚と容易に識別できる(多部田, 望岡, 1988)。マアナゴの葉形仔魚は、体側正中線に沿って体前半部から一列に並ぶ黒色素胞によって*Conger*属の他種と容易に区別することが可能であり、体側の黒色素胞が体後半部に限られるか無いものは、クロアナゴと同定される(多部田, 望岡, 1988)。キリアナゴとダイナンアナゴの葉形仔魚は知られていない。

黒色素胞の沈着状態は多くの仔魚の種同定の重要な形質とされており(沖山, 1979)、前述のように*Conger*属の分類においても体側の黒色素胞の有無が検索の重要なkeyとなっている(多部田, 望岡, 1988)。しかし、記載に用いられたマアナゴ葉形仔魚は沿岸域で採集されたものであり、そのサイズは概ね全長80-130mmの伸長期後期のものである(多部田, 望岡, 1988)。本種の小型の仔魚は、1個体の前葉形仔魚(全長16mm)が駿河湾から報告されているが(Mochioka *et al.*, 1988)、単発的な出現例で、全長80mm以下のマアナゴ仔魚の分布域は基本的には不明であることから、現時点での記載が小型のマアナゴ仔魚にも当てはまるものなのか再検討が必要と考えられる。

本章では、*Conger* 属葉形仔魚の黒色素胞の発現パターンに着目して分類形質としての妥当性を再検討するとともに、分子生物学的な手法を併せて用いることにより、マアナゴ仔魚の同定法を確立する。

1 外部形態による *Conger* 属葉形仔魚のタイプ分け

材料と方法

供試魚

供試魚とした *Conger* 属葉形仔魚は、Table 1-1 に示すとおり、沿岸域（熊本県八代海）において竹波瀬網（小型の定置網）の漁獲物から得られた13個体、東シナ海および太平洋の黒潮流域から黒潮続流域にいたる沖合・外洋域において調査船によるネット採集により得られた25個体（詳細は第2章参照）の計38個体である。採集した葉形仔魚は計数形質の測定を行い、多部田、望岡（1988）に従ってアナゴ科クロアナゴ亜科のうち、総筋節数が138-149、最終垂直血管の筋節上の位置が50-58の範囲にあるものを *Conger* 属の葉形仔魚とした。

結 果

Conger 属葉形仔魚の色素胞出現パターンによるタイプ分け

供試魚の体側正中線に沿った黒色素胞の分布パターンをFig.1-1に示した。この図に示されるように材料としたTable 1-1の *Conger* 属葉形仔魚は次の3型に分類された。

a. 体側正中線に沿う黒色素胞は体の前方よりみられ、

密にみられ一列をなすもの (a-1) と、その数は少なく、体前方には数個しかみられないもの (a-2) に細分された。

b. 体側正中線に沿う黒色素胞は全体に少なく、体前方には片側に1個しかみられない。

c. 体側正中線に沿う黒色素胞は体前方にはみられず、体後方にみられるもの (c-1) と肛門後方に限られるもの (c-2) に細分された。

多部田・望岡（1988）に従うと、(a-1) と (a-2) がマアナゴ *Conger myriaster*、(c-1) と (c-2) がクロアナゴ *Conger japonicus* と同定されるが、(b) のように両者の中間的な形質をもつ個体が存在することが明らかとなった。

2 分子生物学的手法による *Conger* 属葉形仔魚の種判別

2-1 ミトコンドリアDNA塩基配列による *Conger* 属成魚4種のライブラリー作成

材料と方法

日本産 *Conger* 属4種の塩基配列ライブラリーを作成するため、東京湾、相模湾、八丈島、小笠原諸島父島、宮崎県日向灘、沖縄県石垣島で採集された成魚 (Table 1-2) を用いた。

これら成魚の筋肉組織約25mgをQIAamp DNA Tissue KitまたはQIAamp DNA Mini Kit (QIAGEN社製) を用いて全DNAを得た。全DNAに対して

プライマー A (5'-GGTCCWRCCTGCCCCAGTGA-3') および

Table 1-1. List of *Conger* leptocephali used for morphological observation and DNA sequence analyses in this study.

	Catch location	Catch date	No. of individuals	TL(mm) range
Coastal area	Yatsushiro Bay	17 Mar. 1998	13	86.6-118.2
	29°10'-30°59'N, 129°00'E	Nov. 27, 1999~Nov. 29	3	53.5-63.1
East China Sea	30°30'-31°29'N, 126°59'E-127°29'E	Nov. 11, 2000~Nov. 18	2	57.8-63.6
	27°30'-29°00'N, 126°33'E-127°30'E	Nov. 23, 2000~Nov. 27	11	45.8-83.5
	27°30'-29°00'N, 126°34'E-127°35'E	Jan. 15, 2002~Jan. 16	3	66.0-75.8
	32°20'N, 132°10'E	Dec. 3, 1999	1	69.2
Kuroshio-area	32°24'-34°21'N, 132°15'E-137°24'E	Jan. 19, 2002~Jan. 23	2	66.0-75.8
	34°00'N, 135°00'E	Jan. 24, 2003	1	75.3
Kuroshio -extention are	35°30'-36°00'N, 141°00'-142°00'E	Jan. 11, 2002~Jan. 14	2	71.5-76.1

プライマー B

(5'-CCGGTCTGRACYAGATCACGT-3')

を用いてPCR法によりミトコンドリアDNA (以下mtDNAとよぶ) の16SrRNA (以下16Sとよぶ) の後半部分を増幅した。PCR反応にはTakara EX Taqを用い、テンプレートには抽出したDNAを4-8 μ lを用いた。反応は94°Cで1分の加熱をした後、94°Cで30秒、50°Cで30秒、72°Cで90秒の過程を30回繰り返して行い、その後72°Cで6分の反応を行った。増幅した16Sの後半部分に相同なPCR産物は、QIAquick PCR Purification Kit (QIAGEN社製) により精製した。

精製したDNA断片はDNA Sequencing Kit (BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit :

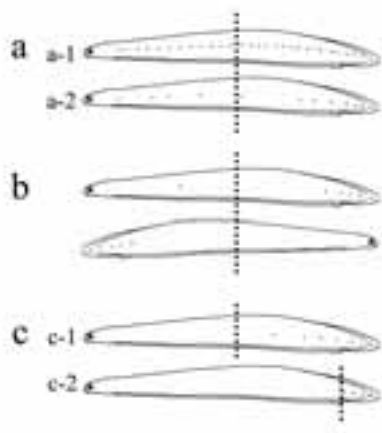


Fig. 1-1. Melanophore distributions on the lateral midline of three types of leptocephali of genus *Conger*.

Applied Biosystems 社製) によりサイクルシーケンスを行った。ラベリングしたDNA断片は、ABI/Prism 377 Autosequencerあるいは3100 Genetic Analyserにより解析を行い、5'、3'両末端から塩基配列を決定した。

マアナゴ*Conger myriaster*の塩基配列については、Inoue *et al.* (2001) によるmtDNA全塩基配列のデータも参考とした。

結 果

Conger 属 4 種のmtDNA 16SrRNA領域約550bpの塩基配列をFig.1- 2に示す。本領域には種内変異はみられず、種間変異は3~15%であり、DNAによる種同定に適切な領域と判断された。

2-2 ミトコンドリアDNA塩基配列による *Conger* 属葉形仔魚の種判別

材料と方法

供試魚は、前節で体側の黒色素胞の沈着状態によって分類された3タイプの*Conger*属葉形仔魚38個体である (Table 1- 1)。また、DNAの抽出・増幅方法および塩基配列の決定方法は、前述の成魚ライブラリーの作成と同様である。

結 果

Table 1-2. List of adult *Conger* fishes used for making library of mitochondrial DNA sequences in this study.

Species	Catch date	Catch location	No. of individuals	TL(mm) range
<i>Conger myriaster</i>	Oct. 17, 2004	Sagami Bay	4	36.7-55.4
<i>Conger japonicus</i>	Jan. 31, 1998	Hyuga-nada Sea	2	unknown
<i>Conger japonicus</i>	Mar. 24, 1998	Hyuga-nada Sea	1	unknown
<i>Conger japonicus</i>	Nov. 14, 2003	Sagami Bay	1	78.3
<i>Conger japonicus</i>	Oct. 17, 2004	Sagami Bay	1	59.7
<i>Conger erebennus</i>	Feb. 17, 2000	Tokyo Bay	2	83.8-118.2
<i>Conger erebennus</i>	Apr. 16, 2000	Tokyo Bay	3	81.6-94.0
<i>Conger erebennus</i>	Oct. 10, 2004	Sagami Bay	3	106.5-117.5
<i>Conger erebennus</i>	Oct. 15, 2004	Sagami Bay	4	84.0-120.5
<i>Conger erebennus</i>	Oct. 17, 2004	Sagami Bay	2	84.5-113.5
<i>Conger erebennus</i>	Oct. 18, 2004	Sagami Bay	4	95.7-108.5
<i>Conger erebennus</i>	May 25, 2004	Ogasawara Is.	1	159.2
<i>Conger erebennus</i>	May 25, 2004	Hachijo Is.	1	135.8
<i>Conger cinereus</i>	1999	Ishigaki Is.	2	unknown

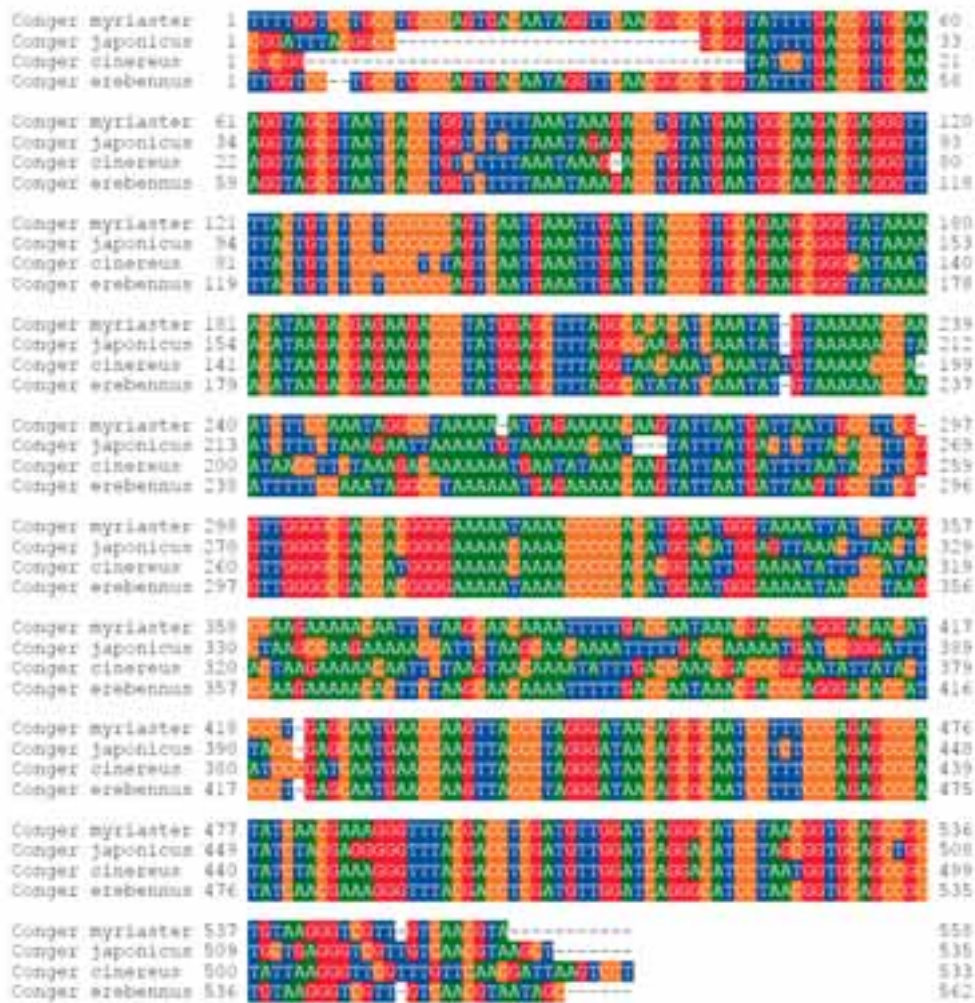


Fig. 1-2. Mitochondrial DNA sequence of approximately 550 bps containing the 16S ribosomal RNA region of four *Conger* species around Japan.



Fig. 1-3. Mitochondrial DNA sequence of 532 bps containing the 16S ribosomal RNA region of the three types of leptocephali of genus *Conger* (see Fig. 1-1), which had a sequence homologous to that of the adult *Conger myriaster*.

3タイプの*Conger*属葉形仔魚のmtDNA 16SrRNA領域約550bpの塩基配列をFig.1- 3に示す。体側正中線に沿う黒色素胞の状態によって分類された3タイプは全て同一の配列を有し、マアナゴの塩基配列と一致した。すなわち、マアナゴには体側正中線に沿ってみられる黒色素胞の沈着状態に大きな個体変異があることが明らかになった。この結果に基づいて*Conger*属葉形仔魚は以下の検索表のようになり、肛門より後方の体側正中線下方の筋節上にもみ黒色素胞がみられる*Conger*属葉形仔魚にはマアナゴとクロアナゴが含まれ、DNAによる同定が必要であることが明らかになった。

- 日本周辺海域における*Conger*属葉形仔魚の検索
- 1 a 体側に黒色素胞がある 2
 - 1 b 体側に黒色素胞はない
 - クロアナゴ

2 a 体側正中線下方筋節上の黒色素胞は体の前方よりがみられ、体軸にそって一列をなす。個体によっては当該色素の数は乏しく、体片側に数個の場合もある

.....マアナゴ

2 b 体側正中線下方筋節上の黒色素胞は肛門後方にのみみられる

.....マアナゴ、クロアナゴ

論 議

ウナギ目葉形仔魚の黒色素胞は、前葉形仔魚期、葉形仔魚期、変態期の各発育期間で、黒色素胞の出現部位や形状が異なることは多くの科において認められている(多部田, 望岡, 1988; Smith, 1989)。しかし、同一の発育期内では出現部位や形状に大きな変化がみられないので、体節形質に有効な分類形質をもたないグループの種レベルの分類形質として用いられてきた(多部田, 望岡, 1988; Smith, 1989)。本研究により、*Conger* 属の体側正中線下方筋節上の特徴的な黒色素胞は、ウナギ目仔魚のなかでは例外的に大きな個体変異をもつ形質であることが明らかになった。

以上の結果から、本論文では*Conger* 属葉形仔魚の種同定を形態とDNAによる方法を組み合わせて行い、以下の名称と呼ぶことにする。

体側正中線に沿って体前半部から一列に並ぶ黒色素胞を有する個体 (Fig.1- 1; a-1, a-2, b) は、多部田, 望岡 (1988) に従ってマアナゴ*Conger myriaster* と同定され、本論文では*Conger myriaster* Type Aとした。マアナゴの色素胞の特徴を持たない*Conger* 属葉形仔魚 (Fig.1- 1; c-1, c- 2) は、多部田, 望岡 (1988) によれば、クロアナゴ*Conger japonicus* となるが、マア

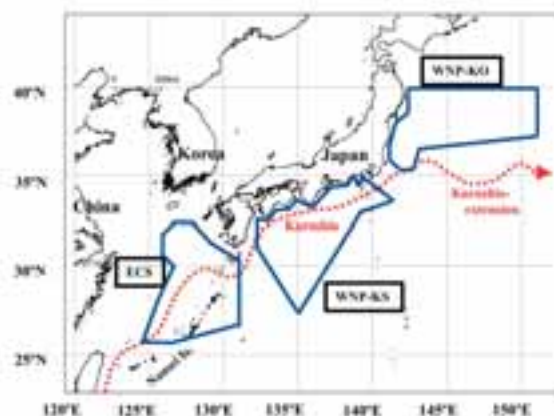


Fig. 2-1. Survey areas of this study. ECS: East China Sea, WNP-KS: Western North Pacific, Kuroshio area, WNP-KO: Western North Pacific, Kuroshio-Oyashio transitional area.

ナゴを含むその他の*Conger* 属の可能性があることから、本研究では*Conger* sp. non-Type Aとした。*Conger* sp. non-Type Aのうちの一部は、mtDNAの16SrRNA領域の部分塩基配列(約550bp)を*Conger* 属成魚のライブラリーと比較することにより種判別を行い、マアナゴ*Conger myriaster*の配列と一致したものは、*Conger myriaster* Type Bとした。

第2章 *Conger* 属葉形仔魚の沖合域での分布生態

葉形仔魚は、仔魚としては極めて大型で、長期の浮遊期間を過ごし、柳の葉のような扁平な特異な形態を持つことから、海流等による受動的な長距離分散に適応したものと考えられている(内田, 1937)。マアナゴの産卵場が高井 (1959) と落合, 田中 (1986) が想定したように南方海域にあるとすれば、マアナゴの葉形仔魚が日本の沿岸域まで到達するには、黒潮などの海流による長距離の移送が必要であろう。しかし、これまで黒潮流域でマアナゴの葉形仔魚が採集された報告はない。

第1章で述べたとおり、*Conger* 属葉形仔魚を外郭形態の特徴から同定することは困難で、色素胞の特徴が多部田, 望岡 (1988) によるマアナゴ*Conger myriaster* 葉形仔魚と一致しなくてもマアナゴの仔魚の可能性はある。本章では、まず黒潮流域を含めた東シナ海から東北海域までの広範囲から採集された葉形仔魚を精査することによって*Conger* 属葉形仔魚の分布域を把握し、さらにDNA解析による種同定手法(第1章)を用いて*Conger* 属葉形仔魚の中にマアナゴがどの程度含まれるか調べ、沖合域での分布様式を把握する。その結果から、マアナゴ仔魚の沿岸域への回遊過程における生態的諸特性について議論する。

マアナゴ葉形仔魚の沖合・外洋域における分布

材料と方法

1) 調査海域と調査時期

調査海域は、黒潮がマアナゴ仔魚の回遊に重要な役割を果たしているものと仮定し、産卵場の場所にかかわらず沿岸回遊の過程で黒潮を利用して採集が可能となるように、東シナ海から西部北太平洋にいたる黒潮流軸周辺から内側域、および東北沖の黒潮親潮移行域にいたる広範囲の沖合域に設定した (Fig.2-1)。海域間の解析は、黒潮との位置関係を基準にして上流域から、(1) 東シナ海 (ECSと略す)、(2) 西部北太平洋・黒潮域 (WNP-KS)、(3) 西部北太平

洋・黒潮親潮移行域（東北沖）（WNP-KO）の3海域に区分して行った（Fig.2-1）。調査は11月から6月までの期間に設定し、仔魚の耳石日周輪の解析（Tanaka *et al.*, 1987; Mochioka, 1989; Lee and Byun, 1996; 望岡, 2001）から逆算推定された産卵期の9月から1月の期間から、沿岸域に來遊する11月から6月（望岡, 2001）までの期間をカバーできるようにした。調査は、とりしま（探海船舶（株））、蒼鷹丸（中央水産研究所）、陽光丸（西海区水産研究所）、長崎丸（長崎大学）、開洋丸（水産庁）の5調査船によって1997年から2003年にかけて実施された10調査航海（Table 2-1）により、Fig.2-1に示す海域で仔魚の採集調査を行った。

2) 採集方法

マアナゴ葉形仔魚を対象とした沖合の調査は本研究が初めてであり、これまでの記録が全く無いことから、沖合・外洋域におけるマアナゴ仔魚の分布域を解明することを第一の目的とし、厳密な定量性は考慮しなかった。そのため、場所ごとの採集個体数は、使用したネットや曳網方法にかかわらず、一曳網あたりの数で示した。

主に使用したネットは、網口幅3mのアイザックスキッド型中層トロール網（IKMT: 3-m Isaacs Kidd Midwater Trawl）で、水深50, 100, 300mからの傾斜曳網を行った（Table 2-1）。2000年11月に行った蒼鷹丸による東シナ海調査では、同一調査点で、傾斜曳き（0-300m）と音波散乱層（水深30-130m）の直下直上を狙った階段曳きを行った（Table 2-1）。その他に、着底トロールの袖網（目合い15cm）に引っかかっていた葉形仔魚を回収する方法（東シナ海大陸棚：1997年

長崎丸）、開口面積5m²のフレームトロール（MOHT; Matsuda-Oozeki-Hu Trawl; Hu *et al.*, 2001）の水深50mからの傾斜曳網による方法（黒潮親潮移行域：1999年蒼鷹丸）、大型の中層トロール網（ニチモウ製NST-60-K1；身網長=202m、コッドエンド目合=12mm）の水深50mからの傾斜曳網による方法により葉形仔魚の採集を行った（Table 2-1）。

2000年11月の陽光丸および2002年1月の開洋丸による2航海では昼間にネット採集を行い、その他の航海では、仔魚の網口逃避（Castonguay and McCleave, 1987）を考慮して夜間に採集を行った。

大部分の採集調査点では同時に、表層から水深500mまでのCTD（Conductivity-Temperature-Depth）による観測を行い、水温（℃）、電気伝導度（塩分[PSU; practical salinity unit]に換算）、海水密度（ σ_t : kg/m³）の鉛直プロファイルを得た。また、調査時における黒潮流軸の位置情報は、海上保安庁海洋情報部発行の「海洋速報&海流推測図」のデータから得た。

3) 採集標本の処理および同定

各ネットで採集されたプランクトンサンプルは、船上で葉形仔魚を選別し、可能な場合は調査船上で外部形態による同定と測定を行った。船上での測定が出来ない場合は、70-95%エタノールあるいは5%中性ホルマリンによる固定後に同定と測定を行った。属レベルまでの同定は多部田、望岡（1988）に従って行い、体型が柳葉状で中庸な体型であることと138-149の総筋節数を有することを指標として*Conger*属の葉形仔魚を選別した。これらの仔魚に対して全長の測定、肛門

Table 2-1. Description of 10 research cruises for *Conger* leptocephali investigations. See text for details of the gears and their operations.

Cruise	Area	Gear	Towing method	No. of tows	
Torishima	Nov. 24 - Dec. 7, 1999	ECS, WNP-KS	3 m IKMT	oblique tow (0-100 m)	39
Soyo-maru	Nov. 16 - Dec. 1, 2000	ECS	3 m IKMT	oblique tow (0-300 m), step tow (30-50, 70-130 m)	41
Yoko-maru	Nov. 9 - Nov. 20, 2000	ECS	3 m IKMT	oblique tow (0-50 m)	24
Soyo-maru	Jan. 11 - Jan. 24, 2002	ECS, WNP-KS	3 m IKMT	oblique tow (0-300 m)	45
Yoko-maru	Jan. 14 - Jan. 30, 2003	WNP-KS	1.8 m IKMT	oblique tow (0-50 m)	39
Nagasaki-maru	Apr. 2 - Apr. 10, 1997	ECS	Large otter trawl, 2m Ring net	bottom to surface	14
Torishima	Jan. 16 - Jan. 23, 2001	WNP-KS	3 m IKMT	oblique tow (0-100 m)	25
Kaiyo-maru	Jan. 10 - Jan. 25, 2002	WNP-KO	Large mid-water trawl	oblique tow (0-50 m)	33
Soyo-maru	May 27 - Jun. 9, 1999	WNP-KO	MOHT	oblique tow (0-50 m)	55
Kaiyo-maru	May 22 - Jun. 4, 2001	WNP-KO	Large mid-water trawl	oblique tow (0-50 m)	48
Total					363

ECS: East China Sea, WNP-KS: Western North Pacific, Kuroshio area, WNP-KO: Western North Pacific, Kuroshio-Oyashio transitional area.

IKMT: Isaacs Kidd Midwater Trawl, MOHT: Matsuda-Oozeki-Hu Trawl

前筋節数と最終垂直血管の筋節上の位置の計数および体側に並ぶ黒色素胞の状態を観察した。

Conger 属葉形仔魚の種の同定およびタイプ分けは、第1章の結果に従って形態形質とDNA解析を組み合わせて行った。

結 果

1) 採集標本の同定結果

10調査航海において採集された葉形仔魚の総数は6,944個体で、ウナギ目の13科、カライワシ目の1科、ソコギス目1科から構成されており、そのうちアナゴ科は6,069個体で全体の87.4%を占めた (Table 2-2)。アナゴ科のうち、*Conger* 属 (アナゴ科クロアナゴ属)

の葉形仔魚は合計211個体が採集された (Table 2-3)。*Conger* 属葉形仔魚のうち、黒色素胞の特徴からマアナゴと同定できる "*Conger myriaster* Type A" は79個体で、残りの "*Conger* sp. non-Type A" (132個体) のうちの28個体についてmtDNAの16SrRNA領域の部分塩基配列 (約550bp) を調べたところ、89.3% (25個体) がマアナゴ *Conger myriaster* の配列と一致したため、マアナゴ (*Conger myriaster* Type B) と同定した (Table 2-4)。*Conger* sp. non-Type A" の残り104個体については、標本固定液の問題と考えられるDNAの断片化により目的領域の塩基配列のデータを得ることができなかったため、属までの同定にとどまった。

Table 2-2. Classification to the family level of all leptocephali collected in this study.

Cruise		DY	SY	MO	NT	OP	AG	MR	SR	NM	CH	CG	SC	EL	NO	UI	Total
Dec. 1999	Torishima	136	1	8	32	68		53	2	16	1	479				5	801
Nov. 2000	Soyo-maru	145		1	27	29	8	42	3	17	10	655	2	10	2		951
Nov. 2000	Yoko-maru		16		9	101		11			1	114					252
Jan. 2002	Soyo-maru	11	8		13	7	1	6	1	12		93					152
Jan. 2003	Yoko-maru	5		1	8	2		0	2	19	6	4401				3	4447
Apr. 1997	Nagasaki-maru				1	1		2				127					131
Jan. 2001	Torishima											16					16
Jan. 2002	Kaiyo-maru											14					14
May 1999	Soyo-maru		1		2	2		2			1	144		2			154
May 2001	Kaiyo-maru											26					26
Total		297	26	10	92	210	9	116	8	64	19	6069	2	12	2	8	6944

DY: Dyssomatidae, SY: Synphobranchidae, MO: Moringuidae, NT: Nettastomatidae, OP: Ophichthidae, AG: Anguillidae, MR: Muraenidae, SR: Serrivomeridae, NM: Nemichthyidae, CH: Chlopsidae, CG: Congridae, SC: Saccopharyngidae, EL: Elopiformes, NO: Notacanthiformes, UI: Unidentified

Table 2-3. Classification to the genus level of all Congridae leptocephali collected in this study.

Cruise		Bathymyrinae		Congrinae		Total
		A. spp.	G. spp.	C. spp.	other	
Dec. 1999	Torishima	47	388	13	31	479
Nov. 2000	Soyo-maru	41	483	78	53	655
Nov. 2000	Yoko-maru	2	87	6	19	114
Jan. 2002	Soyo-maru	7	50	29	7	93
Jan. 2003	Yoko-maru	78	4316	1	6	4401
Apr. 1997	Nagasaki-maru	7	13	19	88	127
Jan. 2001	Torishima				16	16
Jan. 2002	Kaiyo-maru				14	14
May 1999	Soyo-maru	7	81	9	47	144
May 2001	Kaiyo-maru				26	26
Total		189	5418	211	251	6069

A.: *Ariosoma*, G.: *Gnathophis*, C.: *Conger*

Table 2-4. Sizes and classification of *Conger* leptocephali collected in this study.

Cruise	<i>Conger</i> spp.		<i>C. myriaster</i> Type A		<i>Conger</i> sp. non-Type A		<i>(C. myriaster</i> Type B) ^a	
	No. of individuals	TL(mm) range	No. of individuals	TL(mm) range	No. of individuals	TL(mm) range	No. of individuals	TL(mm) range
		Mean±SD.		Mean±SD.		Mean±SD.		Mean±SD.
Torishima Nov. 1999	13	53.5-77.0 66.7±6.7	0		13	53.5-77.0 66.7±6.7	4	53.5-69.2 61.3±6.6
Soyo-maru Nov. 2000	78	23.9-97.5 57.6±19.2	0		78	23.9-97.5 57.6±19.2	11	45.8-83.5 59.4±10.1
Yoko-maru Nov. 2000	6	53.8-63.6 59.3±3.3	0		6	53.8-63.6 59.3±3.3	2	57.8-63.6 60.7±4.1
Soyo-maru Jan. 2002	29	43.3-106.2 76.1±12.2	10	62.3-106.2 84.3±11.6	19	43.3-95.3 71.8±10.4	5	66.0-76.3 73.8±4.4
Yoko-maru Jan. 2003	1	75.3-75.3 75.3±0	0		1	75.3 75.3	1	75.3 75.3
Nagasaki-maru Apr. 1997	19	77.0-97.5 88.8±5.2	12	83.0-97.5 90.5±4.6	7	77.0-95.1 86.0±5.4	0	
Torishima Jan. 2001	16	80.7-107.8 94.9±9.0	10	83.7-107.8 99.4±7.6	6	80.7-94.0 87.3±5.4	0	
Kaiyo-maru Jan. 2002	14	71.5-100.4 88.3±9.3	12	75.7-100.4 90.8±7.6	2	71.5-76.1 73.8±3.3	2	71.5-76.1 73.8±3.3
Soyo-maru May 1999	9	89.3-110.1 99.6±7.7	9	89.3-110.1 99.6±7.7	0		0	
Kaiyo-maru May 2001	26	95.2-115.0 104.0±6.2	26	95.2-115.0 104.0±6.2	0		0	
Total	211	23.9-115.0 76.0±20.0	79	62.3-115.0 96.4±10.1	132	23.9-97.5 63.9±13.6	25	45.8-83.5 64.5±9.9

The numbers of *C. myriaster* and *Conger* sp. non-Type A are equal to the number of *Conger* spp. *C. myriaster* Type B is included in *Conger* sp. non-Type A. See chapter 1 for details of Type A and B.

2) *Conger* 属葉形仔魚の水平分布

全10調査航海で得られた*Conger* 属葉形仔魚の採集場所の概略をFig.2- 2 に示した。外見の特徴からマアナゴと同定可能な"*Conger myriaster* Type A"は、東北沖の黒潮親潮移行域においては沖合の広い範囲で採集されたが、日本南岸の太平洋においては遠州灘以東の黒潮内側域に限られ、東シナ海では水深100m以浅の大陸棚上に限られた。一方、"*C. myriaster* Type B"を含む"*Conger* sp. non-Type A"は調査海域のほぼ全域から採集された。黒潮親潮移行域においては、"non-Type A"は36°N付近の黒潮主流の近く以外では採集されなかったが、日本南岸の太平洋においては遠州灘以東では"Type A"と同所から採集され、"Type A"が採集されなかった潮岬以西の黒潮内側域でも採集された。東シナ海では九州西方の大陸棚縁辺付近から南西諸島付近までの黒潮流域を含む広い範囲で採集された。以下、海域別・調査航海別に*Conger* 属葉形仔魚が採集された場所と海洋環境について記述する。

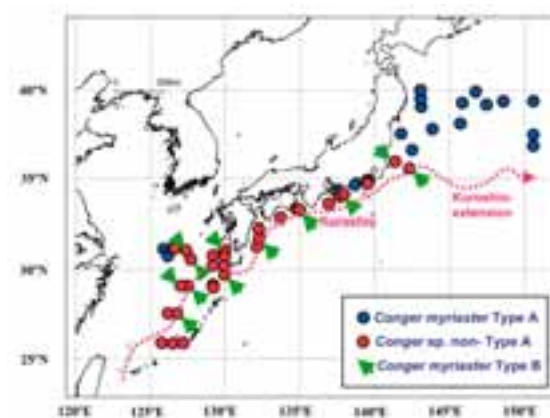


Fig. 2-2. Horizontal distribution of *Conger* leptocephali collected in this study. See Chapter 1 for details of the types of *Conger*.

2) - 1 東シナ海 (ECS) ~ 西部北太平洋・黒潮域 (WNP-KS) (潮岬以西)

1999年12月の「とりしま」と2000年11月の「蒼鷹丸」および「陽光丸」(Table 2-1)の調査により *Conger* 属葉形仔魚 (計97個体、Table 2-4) が採集された場所を (Fig.2-3) に示した。*Conger* 属葉形仔魚の分布中心は、北緯29度以南では黒潮流軸付近に見られたが、黒潮が東シナ海から太平洋へと出る29° N以北においては、黒潮流軸付近では採集されず、内側域に分布中心が移っていた。*C. myriaster* Type Aは全く採集されなかったが、27° 30'Nおよび29° 00'Nの黒潮流軸付近で採集された"*Conger* sp. non-Type A"の中に"*C. myriaster* Type B"が含まれていた (Fig.2-3)。また、Fig.2-3に示した4本の調査ライン"N1"、"N2"、"N3"、"N4"上でのCTD観測に基づいて推定された水深500mからの海洋構造(水温、密度)をそれぞれ、"N1"をFig.2-4、"N2"をFig.2-5、"N3"をFig.2-6、"N4"をFig.2-7に示した。これらの海洋構造断面図に示されるように、表層水温は20.1~25.5℃の範囲にあり、特に東シナ海の黒潮流軸付近では24℃以上の高水温であった(N1、N2、N3)。黒潮流軸付近の20℃等水温線は水深150~200mにあり、黒潮内側域では等水温線は急激に浅くなり、水深100m付近に水温躍層が形成されていた。密度(σ_t : kg/m³)の鉛直構造も水温と似た構造をしており、黒潮の内側域では等密度線は急激に浅くなる構造を示した。密度躍層は水深

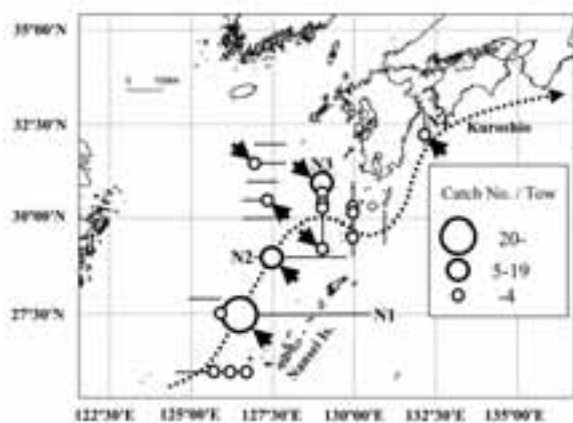


Fig. 2-3. Locations and sample sizes of *Conger* leptocephali collected by the research cruises of Torishima in December, 1999, Soyo-Maruo and Yoko-Maruo in November, 2000. See Table 2-1 for details. Arrows show the collection sites of *Conger* larvae, which were identified as *C. myriaster* using the mtDNA analysis (Type B; see Chapter 1).

100-150mに形成されており、東シナ海の調査ライン(N1、N2、N3)では、 σ_t が23-24 kg/m³以下の海水で水深100m以浅層が覆われていた。九州東岸沖の太平洋の調査ライン(N4)では、"*C. myriaster* Type B"が採集された観測点で、周囲より水温が低く密度が高い「冷水塊」が観測された。

2002年1月に行った蒼鷹丸調査(Table 2-1)においても11月と同様に、*Conger* 属葉形仔魚(17個体、Table 2-4)は、北緯29度以南では黒潮流軸付近に見られたが、北緯29度以北では、黒潮流軸付近では採集されず、内側域でのみ採集された。*C. myriaster* Type Aは採集されなかったが、27° 30'Nおよび29° 00'Nの黒潮流軸付近で得られた"*Conger* sp. non-Type A"の中に"*C. myriaster* Type B"が含まれていた (Fig.2-8)。

2003年1月に紀伊水道沖から黒潮流を横切って南方に29° N付近までの海域(135° 30'Eライン)で行われた陽光丸調査(Table 2-1)では、*Conger* 属葉形仔魚は黒潮内側域の調査点だけで1個体(Table 2-4)採集され、この個体は"*C. myriaster* Type B"と同

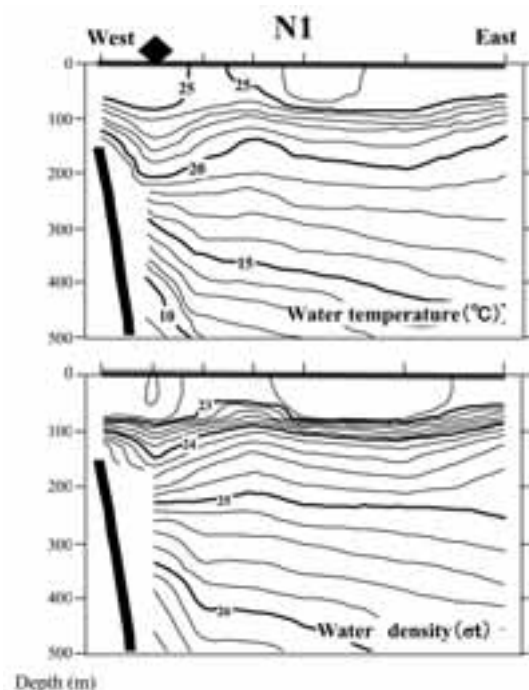


Fig. 2-4. Vertical profiles of water temperature (°C) and density (σ_t [kg/m³]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Soyo-Maruo in November, 2000. Measurements were performed at N1 line. See Table 2-1 and Fig. 2-3 for detail. ◆ indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

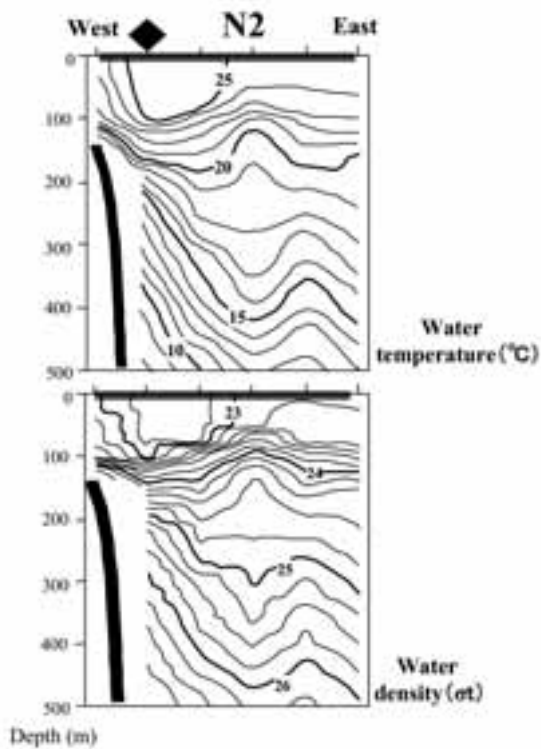


Fig. 2-5. Vertical profiles of water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and density (σ_t [kg/m^3]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Soyo-Maru in November, 2000. Measurements were performed at N2 line. See Table 2-1 and Fig. 2-3 for detail. \blacklozenge indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

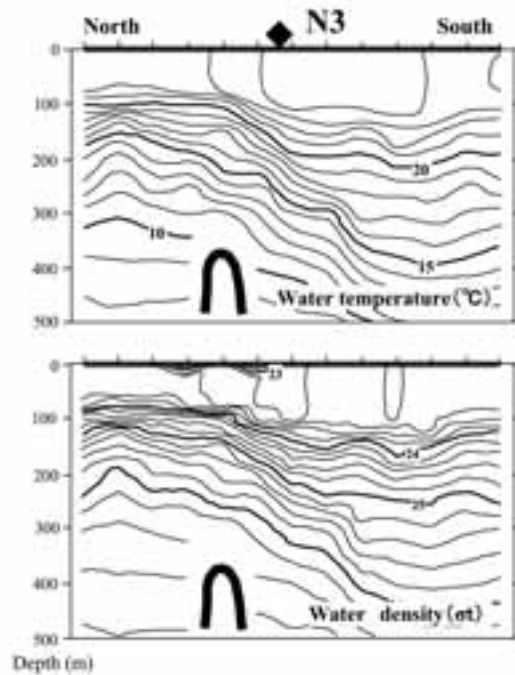


Fig. 2-6. Vertical profiles of water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and density (σ_t [kg/m^3]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Torishima in December, 1999. Measurements were performed at N3 line. See Table 2-1 and Fig. 2-3 for detail. \blacklozenge indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

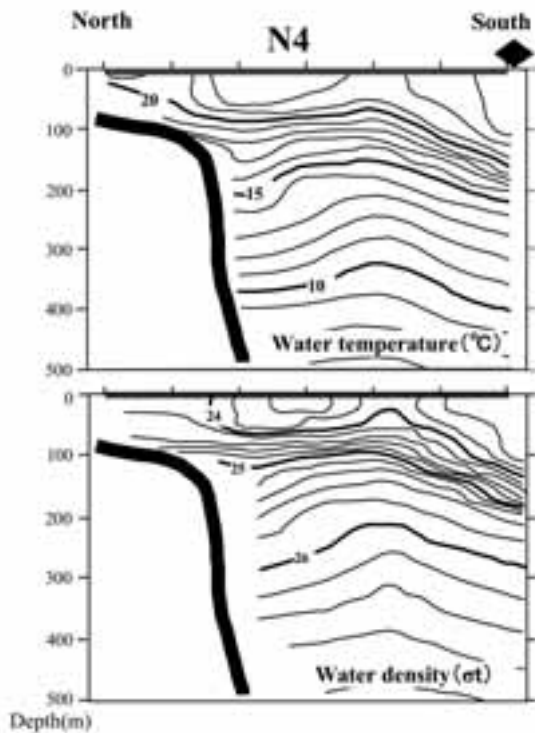


Fig. 2-7. Vertical profiles of water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and density (σ_t [kg/m^3]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Torishima in December, 1999. Measurements were performed at N4 line. See Table 2-1 and Fig. 2-3 for detail. \blacklozenge indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

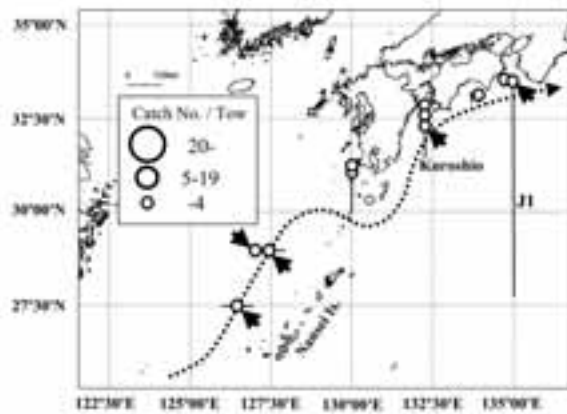


Fig. 2-8. Locations and sample sizes of *Conger leptocephali* collected by the research cruises of Soyo-Maru in January, 2002, Yoko-Maru in January, 2003. See Table 2-1 for details. Arrows show the collection sites of *Conger* larvae, which were identified as *C. myriaster* using the mtDNA analysis (Type B; see Chapter 1) .

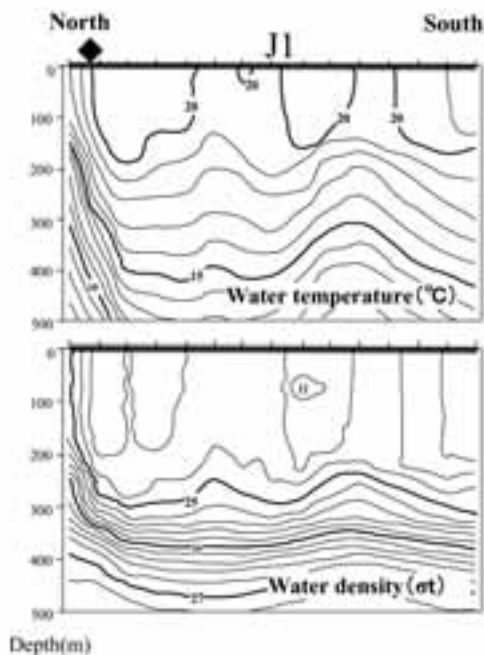


Fig. 2-9. Vertical profiles of water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and density (σ_t [kg/m^3]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Yoko-Maru in January, 2003. Measurements were performed at J1 line. See Table 2-1 and Fig. 2-8 for detail. \blacklozenge indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

定された (Fig.2- 8)。Fig.2- 9 に調査ライン「J1」上 (Fig.2- 8) でのCTD観測に基づいて推定された水深500mからの海洋構造 (水温、密度) を示した。表層水温は $17.9\sim 21.6^{\circ}\text{C}$ の範囲にあった。黒潮流軸付近では 15°C 等水温線は水深400m付近にあったが、黒潮流軸から内側域では急激に浅くなり水深150m付近まで上昇した。密度躍層は水深300-400mの深い層にあり、 σ_t が $25\text{kg}/\text{m}^3$ の等密度線は黒潮流軸付近では水深280m付近にあったが、黒潮内側域では水面まで急上昇した。

1997年4月に東シナ海大陸棚上 (水深70-100m) で

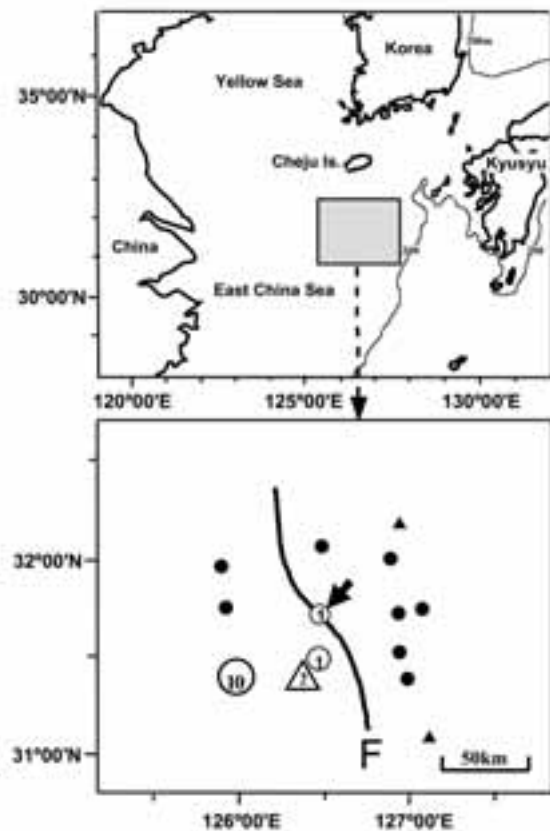


Fig. 2-10. Locations and sample sizes of *Conger myriaster* Type-A leptocephali collected by the research cruises of Nagasaki-Maru in April, 1997. See Table 2-1 for details. Symbols indicate the types of collection gear: circles, wing net of otter trawl; triangles, 2 m ring net. Open signs and closed signs indicate locations with fish catch and no fish catch, respectively. Numbers in the open signs indicate the number of specimens. Arrow shows location where other *Conger* leptocephali (non-Type A; see Chapter 1) were collected (N=7). The shaded line (F) shows the thermohaline front between Continental Coastal Water (west) and Tsushima Current Water (east) .

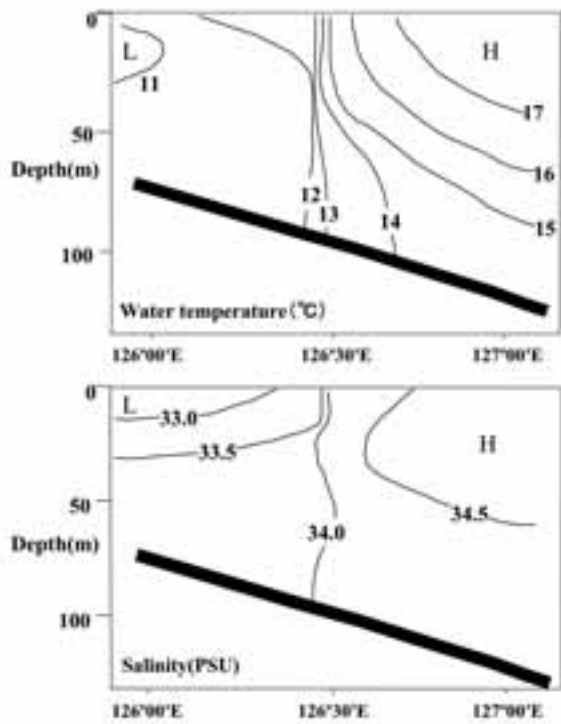


Fig. 2-11. Vertical profiles of water temperature (°C) and salinity (PSU) along the central line of survey area by Nagasaki-Maru in April, 1997. See Table 2-1 for detail. Thick solid lines indicate sea bottom.

行なわれたオッタートロールによる底魚採集調査（長崎丸、Table 2- 1）においては、“*C. myriaster* Type A”と“*Conger* sp. non-Type A”の両タイプが計19個体（Table 2- 4）採集された（Fig.2-10）。調査海域には大陸沿岸水と対馬暖流系水との熱塩フロントが観測されたが（Fig.2-11）、“Type A”が大陸沿岸水域を中心にフロント付近にかけて採集されたのに対して、“non-Type A”はフロント付近でのみ採集された。

2) - 2 西部北太平洋・黒潮域 (WNP-KS) (潮岬以東)

2001年1月に相模湾、駿河湾、伊豆諸島海域で行った「とりしま」調査（Table 2- 1）、2002年1月に伊勢湾沖および相模湾で行った蒼鷹丸調査（Table 2- 1）により*Conger*属葉形仔魚（計28個体、Table 2- 4）が採集された場所を（Fig.2-12）に示した。相模湾内などの沿岸にかなり近い調査点でのみ採集され、その沖では全く採集されなかった。相模湾と駿河湾では“*C. myriaster* Type A”と“*Conger* sp. non-Type A”の両タイプが採集され、伊勢湾沖では“*C. myriaster* Type A”

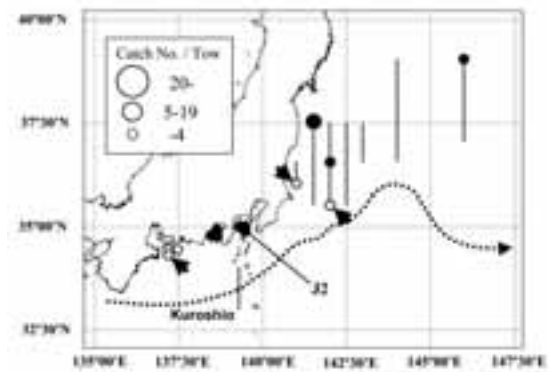


Fig. 2-12. Locations and sample sizes of *Conger* leptocephali collected by the research cruises of Soyo-Maru in January, 2002, Torishima in January, 2001 and Kaiyo-Maru in January, 2002. See Table 2-1 for details. Closed and open circles indicate *Conger myriaster* Type A and *Conger* sp. non-type A (see Chapter 1), respectively. Arrows show the locations where *Conger myriaster* larvae, which were identified as Type B *C. myriaster* using the mtDNA analysis (see Chapter 1), were collected.

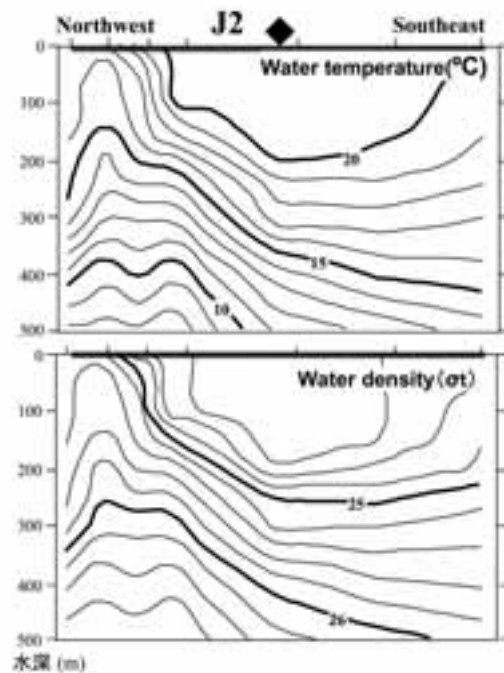


Fig. 2-13. Vertical profiles of water temperature (°C) and density (σ_t [kg/m³]) across the Kuroshio Current obtained during the research cruise of Torishima in January, 2001. Measurements were performed at J2 line. See Table 2-1 and Fig. 2-8 for detail. ◆ indicates the position of an axis of the Kuroshio. Thick solid lines indicate sea bottom.

は採集されなかったが"*Conger* sp. non-Type A"の中に"*C. myriaster* Type B"が含まれていた。「とりしま」の調査ライン「J2」上 (Fig.2-12) でのCTD観測に基づいて推定された水深500mからの海洋構造(水温、密度)をFig.2-13に示した。表層水温は16.3~20.9℃の範囲にあった。黒潮流軸付近では16℃等水温線は水深300m付近にあったが、黒潮流軸から内側域では急激に浅くなり、ライン北西端の相模湾内では水面直下まで上昇した。 σ_t が25kg/m³の等密度線は、黒潮流軸付近では水深250m付近にあったが、黒潮内側域では水面まで急上昇した。

2) - 3 西部北太平洋・黒潮親潮移行域 (WNP-KO)

2002年1月に常磐海域から東北の東方沖で行った開洋丸調査 (Table 2- 1) により*Conger* 属葉形仔魚 (14個体、Table 2- 4) が採集された場所を示した。"*C. myriaster* Type A"と"*Conger* sp. non-Type A"の両タイプが14個体 (Table 2- 4) 採集され、調査海域南部の2調査点から採集された"*Conger* sp. non-Type A"は2個体とも "*C. myriaster* Type B"と同定された。

東北の東方沖で行った1999年5-6月の蒼鷹丸調査と2001年5月の開洋丸調査 (Table 2- 1) により採集された*Conger* 属葉形仔魚 (計35個体、Table 2- 4) が採集された場所をFig.2-14に示した。これらの採集個体はすべて"*C. myriaster* Type A"であった。

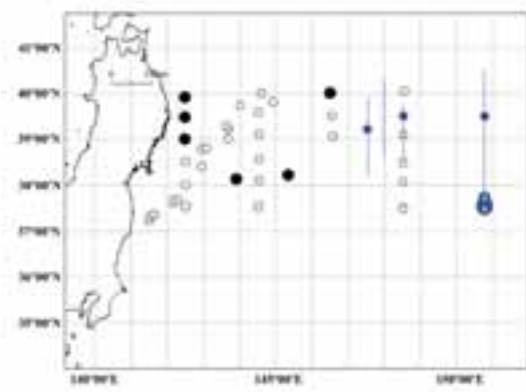


Fig. 2-14. Locations of *Conger myriaster* Type A leptocephali collected by the research cruises of Soyo-Maru in May, 1999 (blue solid circles) and Kaiyo-Maru in May, 2001 (black solid circles). Blue solid lines indicate survey transects of Soyo-Maru. Open circles indicate locations with fish no fish catch. *Conger* sp. non-Type A were not collected throughout these two cruises.

3) *Conger* 属葉形仔魚のサイズおよび发育ステージ

Fig.2-15に、東シナ海 (ECS)、西部北太平洋・黒潮域 (WNP-KS)、西部北太平洋・黒潮親潮移行域 (WNP-KO) における10調査航海で採集された*Conger* 属葉形仔魚211個体 (Table 2- 4) の全長組成を海域別に示した。全長のモードは、東シナ海では50-60mm台、西部北太平洋・黒潮域では70mm台、西部北太平洋・黒潮親潮移行域では90mm台と、黒潮の上流から下流に向かってサイズが大きくなる傾向が認められた。また、211個体の*Conger* 属葉形仔魚の中に外部形態からみた変態を開始している個体は含まれておらず、すべて葉形仔魚としての成長の途上にある「伸長期」と判定された。

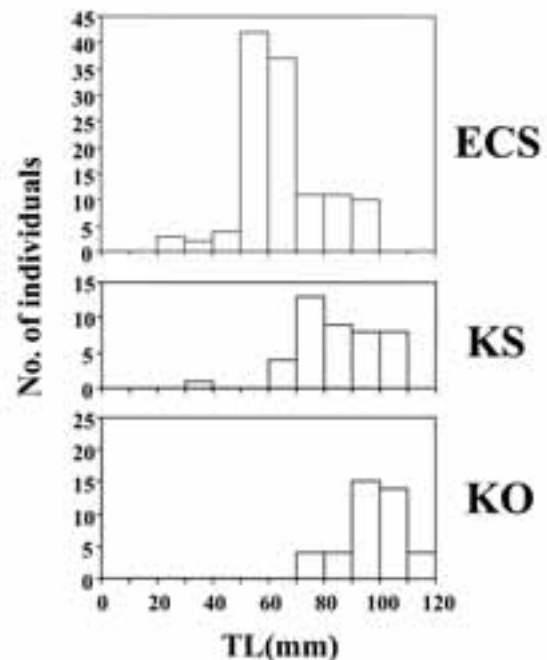


Fig.2-15. Total length frequency distribution of *Conger leptocephali*. ECS: East China Sea, WNP-KS: Western North Pacific, Kuroshio area, WNP-KO: Western North Pacific, Kuroshio-Oyashio transitional area.

4) マアナゴ葉形仔魚の分布水温と体サイズ

Fig.2-16にマアナゴ*Conger myriaster* 葉形仔魚の分布水温と全長 (mm) との関係を示した。Type A, Type Bに示した。Type A, Type Bは、およそ全長70-80mmを境界として明瞭に2つのグループに分かれた。大部分のType Aの個体は全長80mm以上で水温16℃以下に分布していたが、対照的にType Bの個体は、大部分が全長80mm以下であり、多くは水温

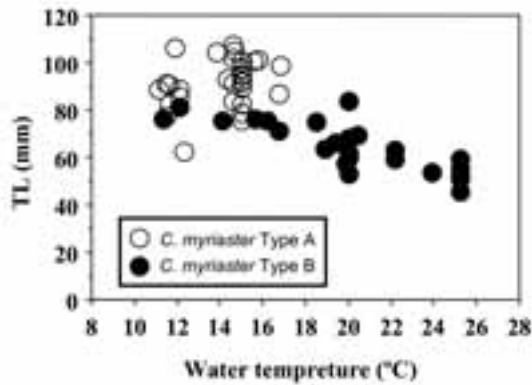


Fig.2-16. Relationship between water temperature and body size of *Conger myriaster* leptocephali in the East China Sea and the western North Pacific. Water temperature was averaged from the surface to the maximum depth for each tow at 1 m intervals obtained from CTD profile.

16°C以上に分布していた。

なお、本研究で使用したネットは開放型であり、傾斜曳きで採集された仔魚の分布水深がネットの最大到達水深から表層までのどの層であるか特定できないので、真の分布水温は不明である。したがって、マアナゴ葉形仔魚が採集された定点でのCTD観測データを用いてネットが通過した水柱の1m間隔の水温の平均値を算出し分布水温とした。

5) 黒潮流軸付近での分布水深の推測

2000年11月に蒼鷹丸により実施された東シナ海の調査航海 (Table 2-1) では、水深300mからの傾斜曳きと同時に音波散乱層 (水深130-30m) の直下直上を狙った階段曳きを行った。この調査航海において黒潮流軸付近に設定された調査定点 (27° 30'N, 126° 33'E) は、全10調査航海の中で*Conger* 属葉形仔魚が最も多く採集された場所である (Fig.2-3)。その採集数は、3 m-IKMT (スキャンマー装着) による水深300mからの傾斜曳きで34個体、水深100mからの階段曳きで11個体であった。曳網方法別に採集された*Conger* 属葉形仔魚の全長を比較すると、両者に有意な差は認められなかったが (t-test: $t=1.728$, $p=0.0911$)、全長組成 (Fig.2-17) では、全長60mm未満の個体は水深300mからの傾斜曳きと水深100mからの階段曳きの両方で採集された一方で、全長60mm以上の個体は水深300mからの傾斜曳きで大部分が採集されており、サイズにより分布水深が異なる可能性が示唆された。水深100mからの階段曳きでの全長組成は水深100m以浅に分布する個

体のサイズを示すことから、黒潮流軸付近では、全長60mm未満では水深100m以浅に分布し、全長60mmを超えると水深100-300mに分布の中心が移るものと推測された。

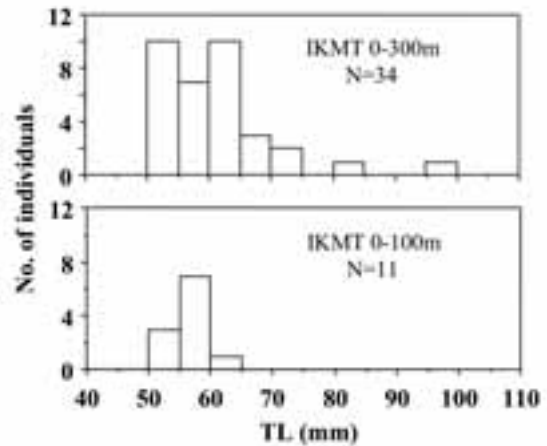


Fig.2-17. Total length frequency distribution of *Conger* leptocephali collected at a station on transect N1 at 27° 30'N in the Kuroshio mainstream in the East China Sea by net tows ranging 0-300 m depth (upper) and 0-100 m depth (lower) conducted in the same night, November 23, 2000. See Fig. 2-3 for details.

論 議

1) 沖合域でのマアナゴ葉形仔魚の分布

マアナゴ葉形仔魚の分布は、これまで日本および韓国の沿岸浅海域に限定されていたが (多部田, 望岡, 1988; Lee and Byun 1996)、本研究の結果、27° 30'Nの南西諸島近くの東シナ海から東北沖の黒潮流軸移行域に至る広範囲の海域に分布することが明らかとなった (Fig.2-2)。沿岸域で本種の成熟した親魚が得られていないことから、沖合から沿岸域へと来遊するものと推測されていたが (高井, 1959; 窪田, 1961; Tanaka *et al.*, 1987; 多部田, 望岡, 1988; Lee and Byun, 1996; 清水, 1996, 2001, 2003, 2005; 望岡, 東海, 2001; 木村, 2003; Kimura *et al.*, 2004; Katayama and Shimizu, 2006)、そのことを直接裏付ける証拠が得られたことになる。

Miller *et al.* (2002) は、2000年11-12月の東シナ海における葉形仔魚の分布を調べ、仔魚の外部形態からの同定の結果、クロアナゴ*Conger japonicus*もしくはキリアナゴ*Conger cinereus*と考えられる*Conger* 属葉形仔魚の分布を報告し、マアナゴ*Conger myriaster*

は分布しないものとした。本研究においても、Miller *et al.* (2002) と同時期に東シナ海で調査を行い (2000年11月の蒼鷹丸調査、Table 2-1)、マアナゴ葉形仔魚の外部形態の特徴である体側正中線に並ぶ黒色素胞をもつ個体 (*Conger myriaster* Type A) は同様に得られていない。しかし、体側に黒色素胞を持たない *Conger* 属葉形仔魚 (*Conger* sp. non-Type A) は、多部田、望岡 (1988) に従うとクロアナゴ (*Conger japonicus*) となるが、*Conger* sp. non-Type A は、mtDNA の塩基配列の解析により同定 (第1章) すると、約 9 割はマアナゴの塩基配列と一致 (*Conger myriaster* Type B) したことから、*Conger* 属葉形仔魚の大部分はマアナゴだったものと考えられる。

沿岸域の標本から記載されたマアナゴ葉形仔魚 (多部田、望岡、1988) と同じ色素胞のタイプを持つ *Conger myriaster* Type A は、沖合域では主に黒潮親潮移行域と東シナ海大陸棚で採集され、遠州灘から関東近海を除く大部分の海域では、*Conger myriaster* Type B との重複分布は見られなかった (Fig.2-2)。Type A と Type B はサイズも異なっており (Fig.2-16)、概ね全長80mmまではType B、全長80mmを超えるとType Aとなる。Type A と Type B を分けるポイントである体側の黒色素胞は、仔魚の分類形質においては極めて重要な要素とされているが (沖山、1979)、マアナゴ葉形仔魚の場合はこの原則は当てはまらず、むしろ成長のステージを示すものであると言える。この発見により、マアナゴ葉形仔魚の分布と成長の全体像を知ることが可能となった。

2) マアナゴの産卵海域の推定

木村 (2003) および Kimura *et al.* (2004) は、mtDNA 調節領域と核DNAマイクロサテライト領域の塩基配列に基づく集団構造解析により、マアナゴの産卵場は日本周辺の沿岸域に複数あり、複数の繁殖集団が存在する可能性を示唆している。本研究では、耳石日周輪から推定した産卵期 (9月から1月) の範囲の期間に大部分の調査を実施していることから、主要なマアナゴ漁場の地先に産卵場が存在するのであれば、東シナ海および太平洋の沿岸域あるいは地先沖合からは小型の仔魚が採集されることが期待される。しかし実際に採集されているマアナゴ仔魚の最小全長は、東シナ海で40mm台、太平洋では60mm台であり、マアナゴ漁場の地先からは産卵場が近傍にあることを示唆する小型の葉形仔魚 (<20mm TL) は全く得られなかった。また、得られたマアナゴ仔魚の全長は、黒潮の上流の場所ほど小さくなる傾向があることから、成長しながら黒潮により輸送されるものと推測された。実際、東シ

ナ海の中南部 (27° 30'N 126° 33'E) においては黒潮流軸付近でマアナゴ仔魚が得られており (Fig.2-3)、黒潮による受動的な輸送を前提とすれば、仔魚は調査海域のさらに南方から輸送されてきたものと考えられる。したがって、仔魚の分布特性から判断する限りでは、マアナゴの産卵場所が日本周辺の沿岸域に存在する可能性は低く、高井 (1959) や落合、田中 (1986) が想定したように、東シナ海の南部か、それ以南の海域に産卵海域の一つが存在すると考える方が妥当であろう。

3) マアナゴ葉形仔魚の接岸回遊過程

本研究で得られたマアナゴ仔魚の沖合域での分布パターンをみると、29° N以南の東シナ海においては仔魚の分布中心は黒潮流軸付近にあり (Fig.2-3)、黒潮による仔魚の輸送が強く示唆されるが、接岸回遊のプロセスを黒潮の流れだけで説明するのは難しい。東シナ海の北緯29° Nから30° N付近で黒潮がトカラ海峡を通り太平洋に出る海域の周辺では、仔魚の分布中心は黒潮の流れを外れ、岸よりの内側域に移った (Fig.2-3)。したがって、接岸回遊の第一段階は「黒潮本流を離脱する」ことから始まるものと考えられる。黒潮本流を離脱した後に主群が水平方向に接岸回遊するのであれば、黒潮内側域では回遊中の仔魚が多数採集されてもよいのだが、太平洋に入ると黒潮流軸付近と外側域では全く採集されず、内側域でも採集数は東シナ海と比較するとわずかとなった (Fig.2-8)。マアナゴの主要漁場の東京湾がある関東周辺では、本種の仔魚は相模湾内でしか採集されていない (Fig.2-12)。すなわち、黒潮離脱後の主群の回遊方向は水平ではない可能性が高い。

葉形仔魚の全長と採集場所の水温の関係 (Fig.2-14) を見ると、およそ全長60-80mmを境界として高水温の場所 (>18°C) から低水温の場所 (<16°C) へと分布域を変化させることが示唆され、全長60mm以上に成長すると低水温を指向するようになるものと考えられる。東シナ海の黒潮流軸付近での葉形仔魚の全長組成 (Fig.2-15) からは、全長60mmより大きくなると水深100-300mの深い層に潜ることが示唆されたが、黒潮流軸での水温の鉛直プロファイルを見ると (Fig.2-13)、水深100m以浅では水温24°C以上あるが水深300mでは水温15°C くらいまで低下することが分かる。すなわち、「黒潮本流を離脱する」第一段階は、黒潮下部の低水温の深い層に鉛直的に潜ることから始まるものと考えられる。

その後、黒潮内側域から沿岸域では等水温線は急激に浅くなることから (Fig.2-4, 2-5, 2-6, 2-7, 2-9, 2-

13)、等水温線に沿って回遊すれば沿岸浅海域に到達することが可能である。

第3章 マアナゴ葉形仔魚の沿岸浅海域への出現様式

マアナゴの葉形仔魚は、全長約80-130mmのサイズの葉形仔魚期から変態初期のものが、春季の日本の沿岸各地および韓国の浅海域に出現する。同じ海域では毎年ほぼ同じ時期に出現するが、異なる海域間では出現期間に違いがみられ、高緯度ほど、あるいは黒潮から離れるほど出現が遅くなる傾向がある(望岡, 2001; Lee and Byun, 1996)。

第2章より、マアナゴ仔魚は成長にともない高水温域から低水温域を指向するようになることが示唆され、接岸回遊に水温が密接に関与していることが示された。そこで本章では、本種の沿岸浅海への接岸回遊機構を明らかにするため、相模湾の沿岸浅海域でさらに詳細な調査を行った。

相模湾は三浦半島をはさんで東京湾の西側に位置する(Fig.3- 1)。東京湾は閉鎖的な内湾であるのに対して、相模湾は黒潮の影響をしばしば受ける開放的な湾である。東京湾でのマアナゴ漁獲量は多く(清水, 2003)、その葉形仔魚は黒潮を経由して東京湾へ来遊するので、仔魚はまず黒潮に面した相模湾に現れるものと考えられる。したがって、相模湾は外海からの葉形仔魚の来遊状況をとらえるのに適したモデル海域になると判断し、相模湾においてイワシ類のシラスを対象とした船曳網漁船により混獲されているマアナゴ葉形仔魚の混獲の有無を直接確認して正確な来遊時期を

把握することとした。

材料と方法

1) マアナゴ葉形仔魚の出現時期の決定とサンプルの採集

神奈川県鎌倉市由比ヶ浜から横須賀市長井までの地先の水深約5-50mの海域(Fig.3- 1)で操業しているシラス船びき網漁船によりマアナゴ葉形仔魚が混獲される期間を出現期間とした。相模湾におけるマアナゴ葉形仔魚の出現期間は概ね11月から5月とされていることから(望岡, 2001)、出現期間の調査は1999年11月から2003年6月に行った。1月1日から3月10日までの期間は相模湾におけるシラス船びき網漁業は禁漁であるため、禁漁期間中の混獲の有無は、神奈川県水産総合研究所が実施している試験操業に同乗して調査した。

各シーズンの始期の決定は、操業船に対する葉形仔魚の混獲の有無に関する聞き取り、あるいは可能な場合は1~3隻の操業船に葉形仔魚の混獲があった際の連絡とサンプルの確保を依頼し、現物を入手後に多部田, 望岡(1988)に従って同定を行い、シーズン最初のマアナゴと確認された場合に、その採集日を出現の始期と決定した。シーズンの終期は、操業船からの聞き取り、または操業日誌により葉形仔魚が混獲されなくなった日から決定した。

シラス船曳網により混獲されたマアナゴ葉形仔魚は、適当業船に同乗して採集を行うことで新鮮な状態のものを入手した。採集した葉形仔魚は1網あたり50尾を上限として無作為に抜き出し、多部田, 望岡(1988)にしたがって同定の後、全長(mm)を測定した。

2) 相模湾の沿岸水温

神奈川県横須賀市長井の地先(水深3-4m)から揚水ポンプで汲み上げた海水を、独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所横須賀庁舎構内で休日を除く毎日午前8時30分に測温した。相模湾では沿岸域の水温が気温に影響されて加温冷却されることはほとんどなく、厳冬期(2月)においても庁舎構内での水温測定値と距岸500mでの水深3m水温の差が1℃以内であるので、庁舎構内での測定値を相模湾沿岸水温の代表値と見なして解析に供した。

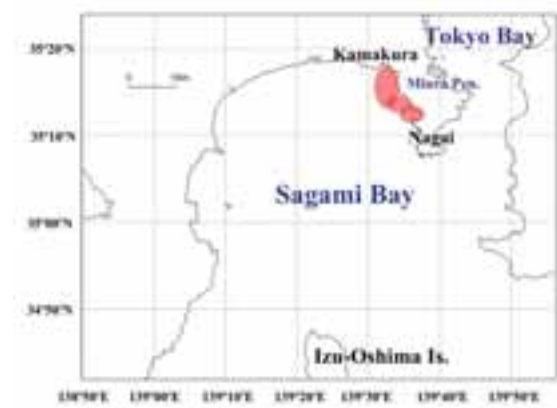


Fig. 3-1. Areas where *Conger myriaster* leptocephali were identified to be caught as a by-catch of sardine larvae fishery along the coast of Sagami Bay, Japan.

結 果

1) 相模湾での出現時期と沿岸水温

マアナゴ仔魚の相模湾における出現時期は11月から5月の期間であったが、出現開始時期は年により少しずつ異なっていた (Fig.3- 2)。初めてマアナゴ葉形仔魚の混獲が確認された日は、2000年来遊群 (2000年の春にかけて沿岸域に来遊するシーズンの群) では2000年1月19日、2001年来遊群では2001年1月16日、2002年来遊群では2001年12月12日、2003年来遊群では2002年11月16日であり、最も来遊が早かった2003年来遊群と最も遅かった2000年来遊群では約2ヶ月の差があった。この最も差があった2カ年の相模湾沿岸の水温変化とマアナゴ葉形仔魚の出現期間を見ると (Fig.3- 2)、水温低下が早いと早く出現し、水温低下が遅いと遅く出現する傾向が見られ、初めてマアナゴ葉形仔魚の混獲が確認された日は水温が16℃未滿に初めて下

がる日とほぼ一致していた。2001年来遊群と2002年来遊群についても全く同じ傾向が見られたことから (Fig.3- 2)、相模湾においては水温が16℃より低くなるとマアナゴ葉形仔魚が現れるものと結論された。また、混獲量から見たマアナゴ葉形仔魚出現の盛期は、いずれの年でも3月初旬から4月初旬頃にかけてで、年間で最も水温が低い12℃から14℃の時期に出現のピークを迎えていた。

2) 相模湾来遊時のマアナゴ葉形仔魚の体サイズ

2000年から2002年の3カ年に採集したマアナゴ葉形仔魚の全長組成をFig.3- 3に示した。12月から1月にかけてシーズンの初めに採集された葉形仔魚は、全長80-90mm台の沿岸域では最小サイズに属する個体が中心で、体側正中線に並ぶ色素胞は少ない傾向があった。その後はいったん全長100-120mm台の個体が比較的大型の個体が採集されるようになるが、3月から4月にも再び全長100mm以下の個体が多く採集される場合があった。このように、全長80-90mm台の小型個体が中心に採集されるケースはシーズンあたり少なくとも2-3回認められたことから、1シーズン中に複数の群が沿岸域に来遊することが明らかになった。

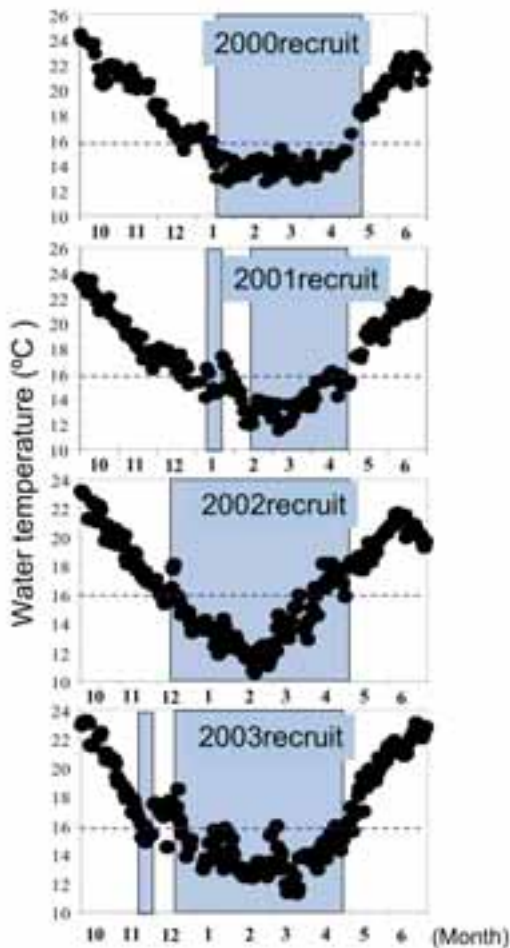


Fig. 3-2. Sea water temperature of the coastal waters (●) in which the Conger larvae appeared (blue area) in the coast of Sagami Bay from 2000 to 2003. First appearance of the larvae in the season coincide with descend of the water temperature below 16℃.

論 議

1) 沿岸来遊期の水温

4年間の調査結果より、相模湾沿岸でのマアナゴ葉形仔魚の出現開始の時期は沿岸水温が16℃より低下する時期と一致しており、16℃以下の低水温になることがマアナゴ葉形仔魚の沿岸に来遊する条件の一つであることが明らかになった。黒潮が沖を流れる九州から関東の太平洋岸では、マアナゴ葉形仔魚の出現時期は11月から5月の期間であり (望岡, 2001)、その間の水温変動の傾向は相模湾とほぼ同じであることから、出現する水温条件は同様に16℃以下に水温が低下することと考えてよいだろう。瀬戸内海などの内湾へは若干遅れて、1月以降のさらに水温が低くなってから出現するが、これは内湾へと入っていくのに要する時間差によるものと考えられる。一方、親潮の影響を受ける茨城県沿岸の常磐海域では、2月から4月くらいに地先水温が10℃以上に上昇するとマアナゴ葉形仔魚が出現し始め、水温10℃~15℃の時期に来遊する (Katayama and Shimizu, 2006)。常磐海域より北に位置する仙台湾や韓国沿岸でのマアナゴ葉形仔魚の出現時期は3~6月 (佐伯, 2001; Lee and Byun, 1996) と常磐海域よりも若干遅いが、水温が10℃以上に上昇するもの遅れることから、常磐海域と同様の傾向があ

るものと推測される。各地の仔魚の出現状況をまとめると、まず黒潮の影響を受けやすい地域から来遊が始まり、それから黒潮に面した地域にある内湾へと向かう。出現の盛期は最低水温期の2月から4月初旬で、4月下旬～5月に水温が約15℃以上に上昇すると黒潮に近い地域では来遊が終わるが、その水温上昇期にまだ水温が低く保たれている黒潮流路から離れた北の地域では少し遅れて来遊し始めると理解される。

マアナゴ葉形仔魚の沿岸域への来遊が始まるのは、関東以南の黒潮域沿岸では水温下降期であるのに対し

て常磐海域以北では水温上昇期と異なっているが、水温がおよそ10～16℃の時期に来遊するという点ではどの海域でも一致している。したがって、複数の地域集団の存在を仮定（木村, 200; Kimura *et al.*, 2004）しなくても、全国各地での出現時期の違いは説明可能であり、すべての海域で「水温」を軸とする共通の来遊メカニズムが存在するものと考えられる。

2) 水温勾配による接岸回遊

マアナゴ葉形仔魚が沿岸に来遊してくる時には10～

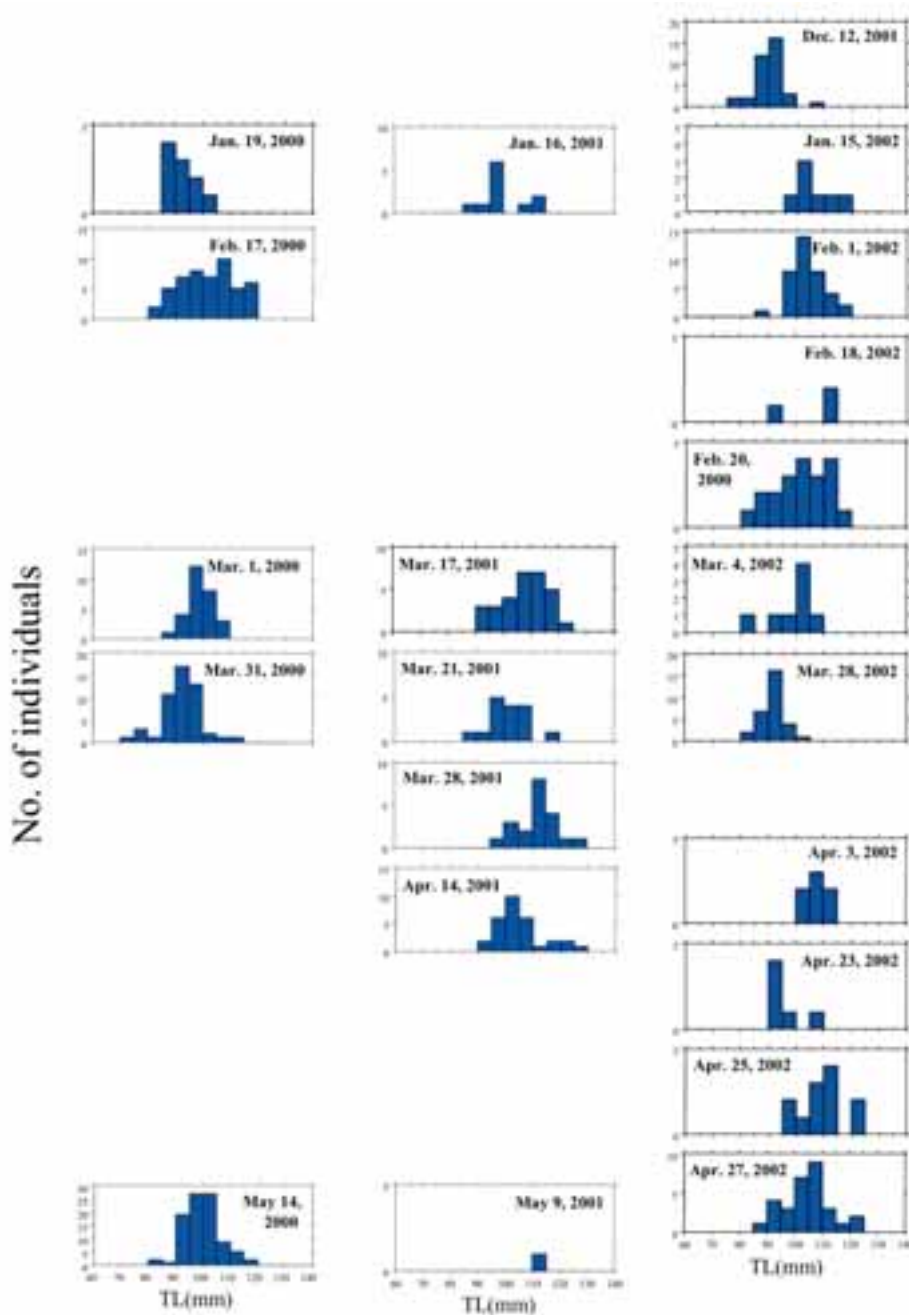


Fig. 3-3. Temporal changes in total length distributions of *Conger myriaster* larvae collected along the coast of Sagami Bay from 2000 to 2002.

16°C の低水温の条件が必要であることが明らかになった。また、第2章の結果からは、全長60mm以下の時期に高水温の場所 (>18°C) にいたマアナゴ葉形仔魚は全長60-80mm以上に成長すると低水温 (<16°C) を指向するようになることが示唆されている。つまり仔魚は沖合から沿岸への回遊の過程で高水温から低水温に向けるということになる。このような低水温指向となったマアナゴ葉形仔魚が沿岸へと来遊する冬季から春季には、黒潮と沿岸域との間で顕著な水温勾配を形成する「西岸境界流フロント」により沿岸側が低水温となることに加え、瀬戸内海の水道部（豊後水道、紀伊水道）や東京湾口などの内湾入口には顕著な熱塩フロントが発達するので（柳, 1990）、岸に近ければ近いほど水温が低くなる。したがって、10~16°C の低水温を指向して水温勾配に逆らい岸方向に回遊すれば、自動的に沿岸域へ到達することが可能である（Fig.3-4）。第2章では沖合の仔魚がいったん鉛直的に潜る可能性が示唆されたが、黒潮内側域では等水温線は急激に浅くなることから（Fig.2-9、Fig.2-12）、水温が低すぎる水塊 (<10°C) に入らなければ、やはり浅海域に到達できる。このような回遊のメカニズムであれば、マアナゴ葉形仔魚が最低水温期に来遊することは合理的な現象である。

日本海側にはマアナゴが分布するが、その葉形仔魚の採捕は報告がない（清水 2004）。前述のとおり太平洋側では黒潮と沿岸域の間に「西岸境界流フロント」が存在し沿岸側が低水温となるのに対して、日本海側

では「沿岸境界流」である対馬暖流の水温フロントは沖側に形成され沿岸域は逆に高水温となる（小川, 1997）。東シナ海における仔魚の分布（第2章）から見て、おそらく葉形仔魚は対馬暖流により日本海側に輸送されていたと考えられるが、海洋構造が太平洋側と異なり沿岸域が低水温とならないことから、低水温指向のマアナゴ葉形仔魚が沿岸域に集積して現れることはない。したがって、日本海沿岸域ではマアナゴ仔魚の分布密度が低くなるため採捕が困難であると説明できる。

第4章 葉形仔魚の体成長

マアナゴの仔魚が成長して変態開始するまでの成長段階は大まかに、前葉形仔魚期と葉形仔魚期に分けられる（望岡, 2001）。前章までの結果より、葉形仔魚として成長し、質的に大きな形態的变化が無い「葉形仔魚期」に、生態的には沖合・外洋から沿岸浅海域へと接岸回遊を行い、生活場所を大きく変えることが明らかとなった。接岸回遊の過程では、黒潮流域から内側域、さらに東京湾などの内湾へと回遊することから、物理的的海洋環境だけではなく餌料生物環境も大きく変化すると推測される。本章ではマアナゴの全長-体重関係を解析することにより、分布場所による葉形仔魚の体成長の違いを明らかにする。

材料と方法

体重の測定値に用いる重量データとして、測定が容易な「湿重量」を用いることが適当か判断するため、水分含量が非常に多い葉形仔魚（Pfeiler, 1984a；

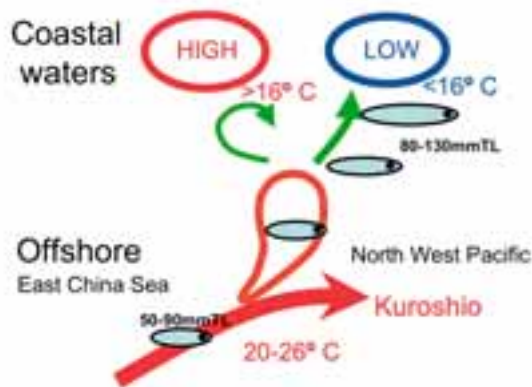


Fig. 3-4. A schematic showing of the inshore migration of conger larvae involving swimming across a thermal gradient from warm offshore waters (20-26°C) to colder coastal waters (<16°C). Horizontal migration aiming for colder temperature, may automatically lead the larvae to cold coastal waters (<16°C).

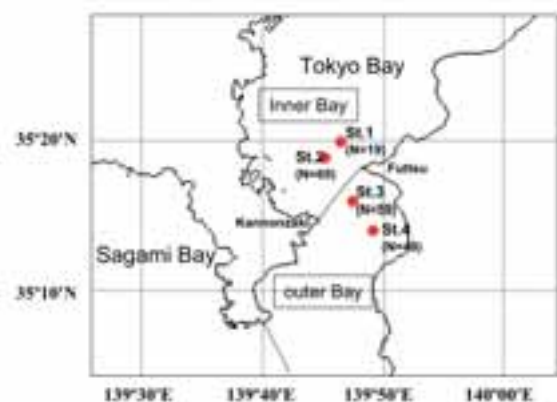


Fig. 4-1. Sampling locations (St.1-4) of *Conger myriaster leptocephali* in Tokyo Bay, used for analysis of length-weight relation (Feb 5, Feb 14, Feb 25, March 8, 2002).

Donnelly *et al.*, 1995 ; Pfeiler, 1999) の湿重量が水分以外の体成分を反映した値であることの確認を行った。材料は、相模湾沿岸で2002年4月27日にシラス船曳網により採集されたマアナゴ葉形仔魚30個体を用い、氷冷下で1日放置し、湿重量 (g) を測定した後、凍結乾燥によって乾重量 (g) を測定し、両者間の相関を調べた。

全長-体重関係の解析にあたっては、内湾域から沖合の幅広い範囲 (東京湾、相模湾中央部、東シナ海から関東沖の黒潮流軸～内側域) から採集された伸長期の葉形仔魚を用い、全長 (mm)、湿重量 (g) を速やかに測定した後解析に供した。東京湾では、神奈川県観音崎と千葉県富津岬を結んだ線より内側が「東京湾内湾」、外側が「東京湾外湾」と呼称されており、その内湾と外湾に2点ずつの計4調査定点を設け (Fig.4-1)、2002年2月5日、2月14日、2月25日、3月8日に、神奈川県水産総合研究所が用船した船びき網漁船により196個体 (内湾88個体、外湾108個体) を採集した。相模湾中央部では、水産庁が用船した「とりしま」により2001年1月16日から1月22日にかけてIKMTネットにより16個体を採集した (Table 2-4、Fig.2-8)。東シナ海から関東の黒潮流軸～内側域においては、中央水産研究所調査船蒼鷹丸により2002年1月11日から1月23日にかけてIKMTネットにより29個体を採集した (Table 2-4、Fig.2-8、Fig.2-12)。

全長と湿重量の解析には、魚類の全長体重関係を示すのにしばしば用いられているアロメトリー式

$$\text{体重} = a \times \text{全長}^b \quad (a, b \text{ は定数}) \quad \dots (I)$$

を用いた。(I) 式の両辺の自然対数をとると、次式

$$\ln \text{体重} = \ln (a) + b \times \ln \text{全長} \quad \dots (II)$$

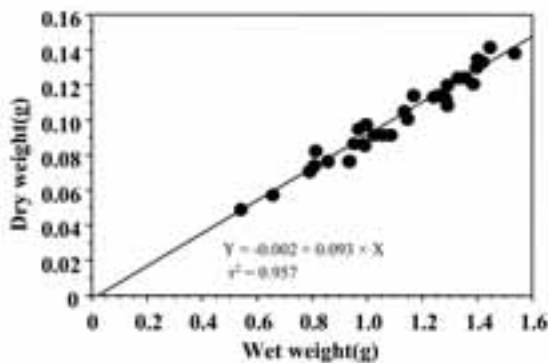


Fig. 4-2. Relationship between wet-weight and dry-weight of *Conger myriaster leptocephali* (N=30) collected in Sagami Bay on April 27, 2002.

が得られる。したがって、全長と体重のデータがアロメトリー式にあてはまるものと仮定すれば、全長と体重の対数値は直線回帰することになり、(II) 式のb値は一次式の傾きとなる。そこで、得られた全長と湿重量のデータは対数値 (自然対数) に変換し、採集場所別に「 \ln 湿重量」と「 \ln 全長」の回帰分析を行い、b値を算出した。

結 果

マアナゴ葉形仔魚期の湿重量と乾重量の両者は高い相関 ($r^2=0.957$) がみられたので (Fig.4-2)、葉形仔魚の体重として「湿重量」を用いることとした。

採集された海域別に「 \ln 湿重量」と「 \ln 全長」の回帰分析を行った。その結果、東京湾内湾および外湾、相模湾中央部、東シナ海から関東の黒潮流軸～内側域での回帰直線は、いずれも傾きの95%信頼区間が正值の範囲にあり、有意な回帰を示した (Fig.4-3)。回帰直線の傾き、すなわちアロメトリー式のb値は、東京湾内湾で4.054、東京湾外湾で3.176、相模湾中央部で3.075、東シナ海から関東の黒潮流軸～内側域で2.649となった。

論 議

湿重量と乾重量には高い相関がみられ、湿重量が大きい個体は単なる水膨れにより重量が大きいのではないことが明らかとなった。葉形仔魚の体の大部分は透明なゼラチン質の細胞間物質で占められており、その主成分はグリコサミノグリカン (以下GAGと略す) である (Pfeiler, 1984b)。このGAGは変態時に使われるエネルギー源であるので (Pfeiler, 1986)、栄養状態すなわちエネルギー蓄積の指標として体サイズを見る場合は、全長より湿重量を使う方が適切である。

葉形仔魚が単なる相似形で大きくなるのであれば、体重は全長の3乗で回帰することになり、この場合、アロメトリー式のb値は3となる。また、b値が3未満の場合は「体重より全長が大きくなっている」ことを示し、逆にb値が3を超える場合は「全長よりも体重が大きくなっている」ことを示すことになる。Donnelly *et al.* (1995) は、アナゴ科ゴテンアナゴ属 *Ariosoma balearicum* の葉形仔魚の核酸をはじめとする体成分を分析し、その成長に2段階あることを示唆した。すなわち、「細胞数を増やし、体重より全長が増える」始めの段階 (phase I a) と、続く「細胞外基質を増やし、全長より体重が増える」段階 (phase I b) である。

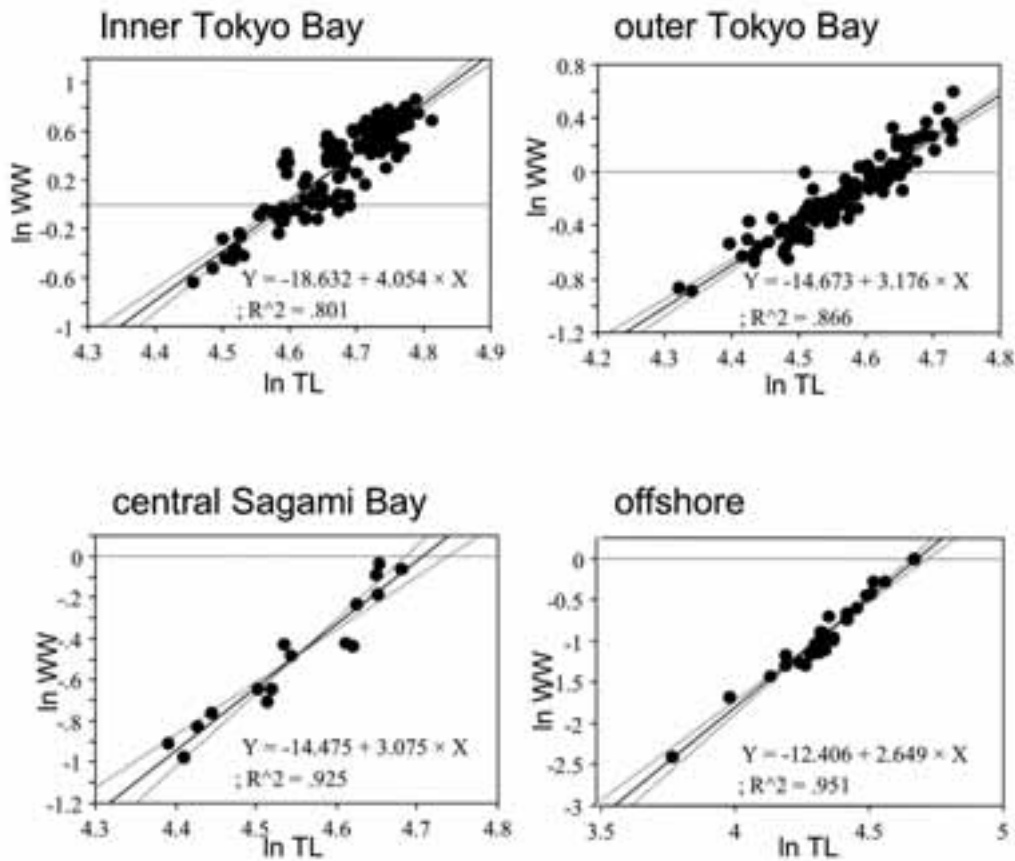


Fig.4-3. Relationship between total length (TL) and wet weight (WW) of *conger myriaster* larvae collected in inner Tokyo Bay, outer Tokyo Bay, central Sagami Bay, and offshore from the Kuroshio mainstream to coastal side of the Kuroshio.

Donnelly *et al.* (1995) の成長段階区分に、前述のアロメトリー式のb値が示す全長と体重の成長関係をあてはめると、b値が3未満の場合が"phase I a"、b値が3を超える場合は"phase I b"に該当するものと考えることができる。以上により、採集海域別に算出されたb値を用いて、マアナゴ仔魚の接岸回遊段階と成長の関係を以下に論議する。黒潮を離脱し接岸回遊の途上にある「東シナ海から関東の黒潮内側域」の葉形仔魚 (b=2.649) は"phase I a"の段階にあるが、沿岸域に来遊して内湾域へと入る段階の葉形仔魚(相模湾中央部: b=3.075、東京湾外湾: b=3.176) では"phase I a"から"phase I b"への過渡的な段階を迎える。その後、内湾域へと入ると (東京湾内湾: b=4.054)、"phase I b"となり伸長期の葉形仔魚として最終的な成長を行う。このように、マアナゴ葉形仔魚の体成長パターンは外洋から沿岸域への回遊のプロセスに対応したものであり、成長と餌料環境が密接な関係があることを考え

ば、海域の生産力に対応した成長パターンを持つと考えられる。

第5章 葉形仔魚の耳石の微細構造と微量元素分布

Pannela (1971) が初めて魚類の耳石に日周輪が存在することを報告して以来、魚類の初期生活史を日レベルで解析することが可能となった。マアナゴ葉形仔魚ではTanaka *et al.* (1987) が初めて耳石の微細な輪紋構造を報告し、その後、輪紋の日周性の確認 (Mochioka *et al.*, 1987)、詳細な構造の記載 (Lee and Byun, 1996)、微量元素分布 (Otake *et al.*, 1997) の研究などが行われており、特に変態期に形成される構造については詳細な記載が行われている。さらに、不明な点が多いマアナゴの初期生態についての情報を得る目的で、沿岸域に来遊した葉形仔魚の耳石微細構造の解析により、産卵期、沿岸に来遊するまでの日数、

Table 5-1. *Conger myriaster* leptocephali used for otoliths observations. Sampling locality, sampling date, sampling gear, number of specimens.

Sampling locality		Sampling date	Gear	No. of individuals	
	Yatsushiro Sea	off Yatsushiro city, Kumamoto	Feb. 19, 1997	Takehaze ^a	20
	Yatsushiro Sea	off Yatsushiro city, Kumamoto	Mar. 23, 1997	Takehaze ^a	20
	Yatsushiro Sea	off Yatsushiro city, Kumamoto	Apr. 24, 1997	Takehaze ^a	20
	Yatsushiro Sea	off Yatsushiro city, Kumamoto	May 9, 1997	Takehaze ^a	11
Coastal area	Tosa Bay	off Haruno town, Kochi	Apr. 2, 2002	Boat seine	10
	The Seto Island Sea	off Shimotsui town, Okayama	Apr. 24, 2001	Boat seine	10
	Sagami Bay	off Hayama town, Kanagawa	Mar. 17, 2001	Boat seine	15
	Sagami Bay	off Hayama town, Kanagawa	Apr. 27, 2001	Boat seine	30
	Tokyo Bay	off Futtsu, Kanagawa	Feb. 21, 2001	Boat seine	62
	Sendai Bay	off Ishinomaki city, Miyagi	May 17, 1999	Midwater trawl	16
				Subtotal	214
	WNP-KO	37°30'-39°35'N, 147°30'-150°45'E	May 28-Jun. 9, 1999	MOHT	9
	ECS (Continental Shelf)	31°25'-31°45'N, 125°55'-126°23'E	Apr. 4, 1997	Otter trawl	12
	ECS (Kuroshio mainstream)	27°30'N, 126°33'E	Nov. 23, 2000	IKMT	7

^a Takehaze: a small set net with lattice of bamboo poles.

WNP-KO: Kuroshio-Oyashio transitional area, ECS: East China Sea

成長率などの日齢査定から得られる情報が蓄積されてきた (Lee and Byun, 1996; Otake *et al.*, 1997; 望岡, 2001; 木村, 2003; Kimura *et al.*, 2004)。しかし上記先行研究では、接岸回遊のプロセスに対応した環境等の履歴を再現するまでには至っておらず、さらに詳細な生態情報や生態と対応した耳石構造などの知見が必要である。本章では、耳石微細構造をさらに詳細に記載し、第2章から第4章で明らかとした葉形仔魚の接岸回遊過程と耳石構造との関係を明らかにする。

1 マアナゴ葉形仔魚の耳石微細構造

材料と方法

1) 供試魚

耳石微細構造の観察に供した葉形仔魚は、沿岸域の標本として九州から東北にいたる各地沿岸域で採集された伸長期から変態期のマアナゴ葉形仔魚214個体、沖合・外洋域の標本として黒潮親潮移行域で採集された9個体、東シナ海の大陸棚上で採集された12個体、東シナ海の黒潮流軸付近で採集された7個体である (Table 5-1)。沿岸域での供試魚は、主としてシラス船びき網、竹羽瀬網 (潮流を利用した小型の定置網) 等の漁業の混獲物から得たが、東京湾では神奈川県水産技術センターが実施した船びき網による調査、仙台湾では宮城県水産研究開発センターが実施した中層トロール網による調査による採集物から得た。

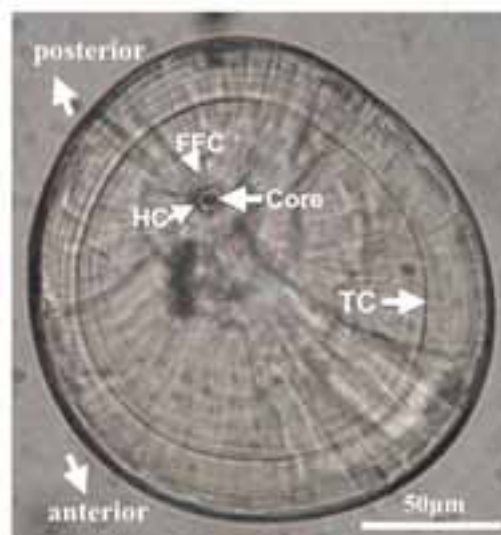


Fig.5-1. *Conger myriaster* in fully grown leptocephalus stage. Sagittal otolith viewed with transmitted light microscope (X300). HC: hatch check, FFC: first feeding check, TC: trigger check. See text for details of signs.

2) 耳石微細構造の観察

頭骸骨内にある内耳から耳石 (扁平石; sagitta) を実体顕微鏡下で摘出し、脱イオン水と95%エタノールでそれぞれ1回洗浄した後、スライドガラス上にシアノアクリレート樹脂で包埋した。包埋した耳石は、800~2000番の耐水研磨紙およびダイヤモンドペーストで核直前まで研磨した後に、全体の構造を確認するために光学顕微鏡で観察を行った。その後、核が表出

するまで研磨してから0.05規定の塩酸で30秒間エッチングを行い、再度光学顕微鏡で観察した。一部のサンプルは、さらに金コーティングを施し、走査電子顕微鏡で詳細な微細構造の観察を行った。

結 果

1) 光学顕微鏡による観察

最大伸長期のマアナゴ葉形仔魚の耳石の光学顕微鏡像をFig.5- 1 に示す。耳石研磨面上での方向は、内耳に収まっていた状態の耳石の向きを基準として、吻に向く方向を「前方」を、尾部に向く方向を「後方」として示した。耳石のこの写真に示されるように、耳石中心部には核が存在し、その周辺を孵化時に形成され

たと考えられる孵化輪 (HCと略す[Hatch check]) が取り囲んでいる。孵化輪の外側には不明瞭な輪紋が数本続いた後に摂餌開始時に形成されたと考えられる明瞭な輪紋 (FFCと略す[First feeding check]) が見られる。FFCまでの耳石成長は核を中心に同心円状だが、その後は前方に成長が良く、後方の成長は悪いため、耳石全体で見ると後方に偏心した構造となる。沿岸域で採集された大部分の個体の耳石には、黒い1本のリングとしてはっきりと認識できる輪紋の不連続帯 (このような構造はCampana and Neilson (1985) によりチェック (check) と称されているため、以下本論文では「チェック」と呼ぶ。) が観察された (Fig.5- 1)。このチェックは低倍率観察でも十分識別可能な程明瞭であり、耳石全体を観察すると、チェックを境界として、

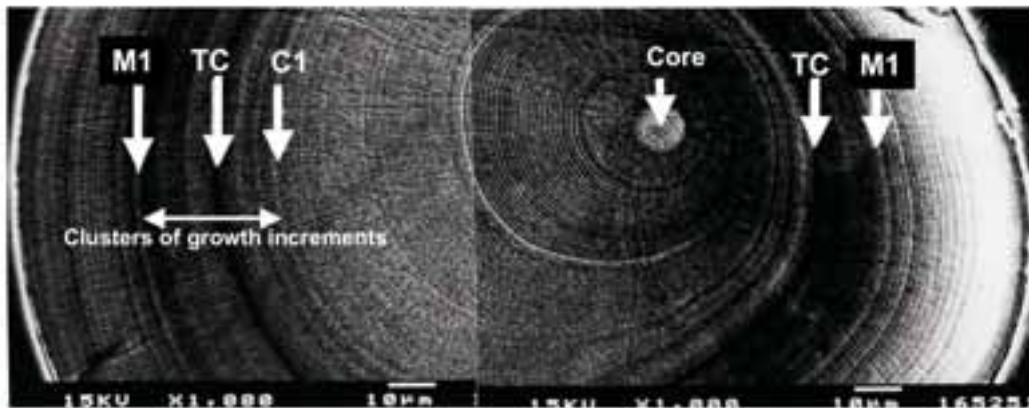


Fig.5-2. SEM photograph showing the otolith microstructure of *Conger myriaster* in early metamorphic stage. C1: most inner part in "clusters of growth increments (Lee and Byun, 1996)", TC: trigger check (see Fig.5-1), M1: first increment in metamorphic zone in which the width of growth increments increases. See text for details of signs.

Table 5-2. Sampling areas, numbers and sizes of *Conger myriaster* leptocephali in which characteristic structures were observed in the otoliths.

Sampling area	No. of individuals TL(mm) range	CL ^a in otolith	TC ^b in otolith
		No. of individuals TL(mm) range	No. of individuals TL(mm) range
Coastal area	214	214	202
	77.4-133.1	77.4-133.1	93.4-133.1
WNP-KO	9	7	3
	89.3-110.1	92.1-109.6	100.4-109.6
ECS (Continental Shelf)	12	12	0
	83.1-97.5	83.1-97.5	-
ECS (Kuroshio mainstream)	7	2	0
	55.8-97.5	82.8-97.5	-

^aCL: "clusters of growth increments (Lee and Byun, 1996)", see Fig.5-2.

^bTC: "trigger check", see Fig.5-1.

WNP-KO: Kuroshio-Oyashio transitional area, ECS: East China Sea

後方の耳石成長が急激に良くなり、チェックの外側では前方と後方の耳石の成長幅は同程度となった (Fig.5-1)。個体によっては複数のチェックが見える場合があったが、耳石の成長方向の変化を指標とすれば共通構造のチェックは容易に認識できた。「チェック」はこのように特徴的な構造であるが、マアナゴの耳石では、構造を記載したTanaka *et al.* (1987) とLee and Byun (1996) のいずれの論文においても記載が無いため、本研究において「TCマーク[Trigger check]」と新たに名称を与えた。

2) 走査電子顕微鏡による観察

Fig.5-2 に変態期初期の個体の耳石の走査電子顕微鏡による観察像を示した。中心部からTCマーク手前までは明瞭な日周輪 (Mochioka *et al.*, 1989) が認められた。光学顕微鏡により観察されたTCマークは、深くエッチングされており、構造微細輪紋が数本集合し不明瞭となる「微細輪紋の集合帯; clusters of growth increments (Lee and Byun, 1996)」の一部をなしていた。「微細輪紋の集合帯」の一番内側の1本目を、ここでは「C1」と呼ぶ (Fig.5-2)。「微細輪紋の集合帯」は、Lee and Byun (1996) にならい、以下「クラスター構造」と呼ぶことにする。クラスター構造の外側では輪紋間隔が2倍以上に拡がり明瞭な輪紋構造が見られた。輪紋間隔が拡がる部分は、肛門の前進が始まった変態期の個体にのみ認められ、Tanaka *et al.* (1987) とLee and Byun (1996) が示唆したとおり変態期に形成される構造であることがわかった。この輪紋間隔が拡がり始める部分に相当する1本目の輪紋をここでは「M1」と呼ぶ (Fig.5-2)。また、前述のTCマークは大部分の個体で「M1」よりも内側に認められた。

3) 特徴的な構造を指標とした耳石の成長段階区分

以上述べてきたマアナゴ葉形仔魚の耳石に共通してみられる特徴的な構造をFig.5-3 に模式的に示す。これらの共通構造を指標として、マアナゴ仔魚耳石の成長段階は以下の4段階に区分された。

- L1a: クラスター構造が形成されていない段階 (C1なし)
- L1b: クラスター構造が形成されているがTCは無い段階 (C1あり)
- L2: TCが形成されているが変態期輪紋は無い段階 (M1なし)
- M: 変態期輪紋が形成されている段階 (M1あり)

4) 葉形仔魚の採集場所による構造の差異

沿岸域で採集された伸長期のマアナゴ葉形仔魚の耳石にはすべてクラスター構造が認められた (Table 5-2)。沖合で採集された葉形仔魚では、黒潮親潮移行域の9個体のうち7個体、東シナ海大陸棚上の12個体のすべて、東シナ海の黒潮流域で採集された7個体のうち全長80mmを超える2個体にもクラスター構造が認められた (Table 5-2)。黒潮親潮移行域で採集された2個体と東シナ海の黒潮流軸の観測点で採集された全長50-60mm台の5個体の耳石には中心部から縁辺まで明瞭な輪紋が続き、クラスター構造が確認できなかった。

沿岸域で採集された個体の耳石の大部分はTCマークが認められたが、全長90mm台以下の個体にはTCマーク形成前と見られる段階のものが12個体認められた (Table 5-2)。一方、黒潮親潮移行域で採集された葉形仔魚では9個体中3個体にTCマークが認められたが、東シナ海では大陸棚上の12個体と黒潮流域で採集された7個体のいずれにもTCマークが確認できなかった (Table 5-2)。

2 耳石微細構造に対応した微量元素の変動

材料と方法

材料としたマアナゴ葉形仔魚は、熊本県八代海で1996年5月2日に採集された、肛門の前進が始まったことが視覚的に確認される変態期初期の4個体 (全長92.8-102.3mm) である。前述の光学顕微鏡観察と同様の処理方法で耳石の核を含む面を鏡面研磨した。研磨後、耳石表面にカーボン蒸着を施し、波長分散型X線

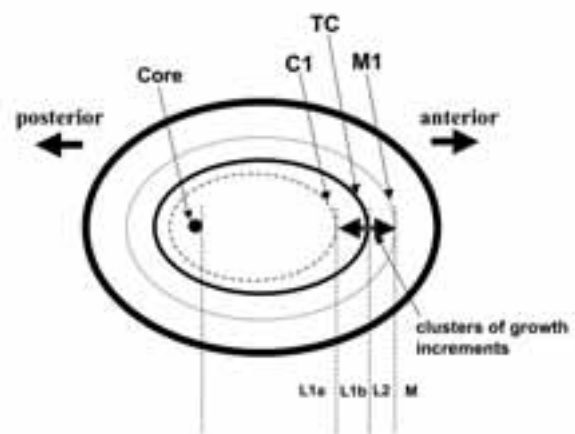


Fig.5-3. Schematic diagram of the otolith microstructure of *Conger myriaster* in early metamorphic stage. See text for details of signs.

マイクロアナライザー (JEOL JXL-8900M) によってストロンチウム (Sr) とカルシウム (Ca) の定量分析を行った。測定条件は以下の通りである。加速電圧: 15kV、ビーム径: 1 μm 、測定時間: 10秒; 標準試料: CaSiO_3 , SrTiO_3 。Sr/Ca $\times 10^3$ で表した数値を以下、Sr/Ca比と呼ぶ。

測定は核から耳石成長が良い方向 (前方) に縁辺部まで引いたライン上で行い、TCマークを中心として核方向に24 μm 、縁辺方向に32 μm の範囲を4 μm 間隔でSrとCaの定量を行った。さらに1回目の測定ラインと平行に2本ラインを追加して同様の測定を行い、1点につき3回分の測定値を得た。その3回の平均値からSr/Ca比を算出した。

結 果

Fig.5- 4に、4個体の耳石の核方向から縁辺にいたる元素定量分析から算出されたSr/Ca比を、TCマークでそろえて平均した結果を示した。TCマークより内側 (核方向) の点では12-13で安定していたが、TCマーク上で15程度に急上昇してピークを形成した。TCマークより外側 (縁辺方向) の点では11-12と小さくなり、縁辺近くではさらに10以下となった。

4個体を平均化したSr/Ca比を示したFig.5- 4では、TCマーク前後の変動が平滑化されているため、4個体のうちの1個体のSr/Ca比変動を、"C1"、"TCマーク"、"M1"の構造と対比させてFig.5- 5に示した。C1までは同比は12から14の範囲で変動していたが、クラスター構造に入ると16程度に急上昇し、TCマークでピークに達して約17であった。その外側ではいったん

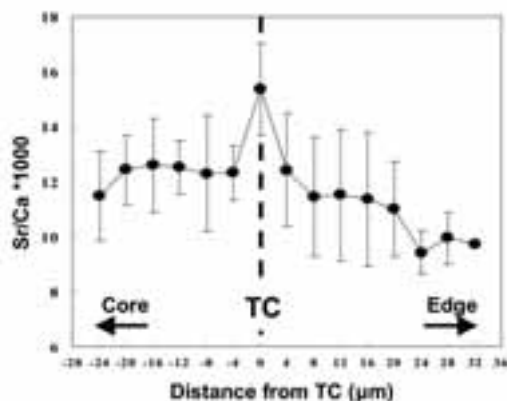


Fig.5-4. *Conger myriaster* in early metamorphic stage. Profile of the otolith Sr:Ca concentration ratios averaged around trigger cheek "TC". Error bars indicate standard deviation (N=4).

12程度まで急降下し、M1で再度14くらいまで上昇して小さなピークを形成した。その外側では減少していき縁辺付近では9程度になった。

論 議

1) クラスター構造の形成要因

Lee and Byun (1996) は、韓国沿岸に来遊したマアナゴ葉形仔魚の耳石に観察された「クラスター構造」は、東シナ海の大陸棚を回遊している時に形成されたものと推測した。本研究で調べた日本沿岸各地で採集されたマアナゴ葉形仔魚の耳石にも例外なく「クラスター構造」は見られることから (Table 5- 1)、その形成には接岸回遊に関わるイベントが関係している可能性が高いと考えられた。

接岸回遊開始前にある東シナ海の黒潮流軸付近で採集された個体には、「クラスター構造」がある個体とない個体が混在していたが (Table 5- 2)、クラスター構造が認められたのは、全長80mmを超える2個体に限られていた (Table 5- 2)。黒潮流軸付近に分布するマアナゴ葉形仔魚では、全長60mm以下の個体は水深100m以浅、全長60mm以上の個体は水深100-300mの深い層に分布することが示唆されており (第2章; Fig.2-15)、クラスター構造が見られた2個体は低水温の深い層に分布していた可能性が高い。また、沿岸域ではすべての個体にクラスター構造が見られたが (Table 5- 2)、仔魚が沿岸域に現れる水温条件は16°C以下の低水温であることから (第3章参照)、クラスター構造は低水温域で形成されるものと考えられる。したがっ

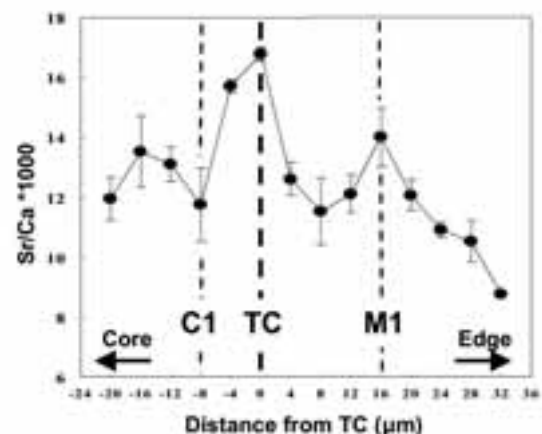


Fig.5-5. Profile of the otolith Sr:Ca concentration ratios of a *Conger myriaster* in early metamorphic stage. Error bars indicate standard deviation (N=3). Vertical broken lines indicate positions of characteristic structures shown in Fig.5-3.

て、クラスター構造は葉形仔魚が黒潮を離脱して高水温域から低水温域へと接岸回遊を行う過程（第2章、第3章）で形成されたものと言える。

大西洋から地中海に分布するマアナゴの近縁種の *Conger conger* の葉形仔魚の耳石には微細輪紋が不明瞭となる"diffuse zone"が存在することが知られているが (Correia *et al.*, 2002; Antunes and Correia, 2003)、マアナゴ耳石の「クラスター構造」は耳石日周輪が不明瞭となる点で"diffuse zone"に似る。Correia *et al.* (2002) は、"diffuse zone"はリズミカルな日周鉛直移動が止んだときに耳石日周輪紋形成が乱れて形成され、浅海域に到達した時に形成されるものと推測した。マアナゴ葉形仔魚の耳石に見られるクラスター構造は、高水温域から低水温域に移動してから形成されるものと考えられ、沖合で採集された個体にも見られることから、沿岸域に到達後に形成されるのではなく、分布水温の変化による日周鉛直移動パターンなどの生態的事象の変化に対応している可能性が示された。

2) TCマークの形成要因

TCマーク周辺におけるSr/Ca比の変動を見ると、その値はTCマークでピーク値を示す (Fig.5- 4)。個別にSr/Ca比変動を見ると、TCマークの外側では一旦減少するが再度M1でピークを示した後に減少している (Fig.5- 5)。Sr/Ca比は水温や塩分などの環境履歴を反映することが多くの例で知られているが (Radtke, 1989; Radtke *et al.*, 1990; Secor, 1992; Townsend *et al.*, 1992; Secor *et al.*, 1995; Townsend *et al.*, 1995)、沿岸域と沖合の黒潮親潮移行域の環境が大きく異なる海域でTCマークがある個体とない個体が同時に採集されており (Table 5- 1)、TCマーク周辺のSr/Ca比の変動が外部環境変化にともなったものとは考えにくい。

大西洋に生息する *Anguilla anguilla* と *Anguilla rostrata* のシラスウナギの耳石には明瞭なチェックがあり、「変態開始」を意味するものとして "metamorphosis check (MC)" すなわち「変態チェック」と称されている (Lecomte-finiger, 1992; Tzeng *et al.*, 1994; Wang and Tzeng, 1998)。この"MC"は本研究で示した"TCマーク"と非常によく似た構造であるが、TCマークは変態開始時の輪紋と推定される"M1"よりも内側に形成され、外部形態からは伸長期と判断される多くの個体で既に形成されていたことから、「変態開始」を意味する構造と解釈することには疑問の余地がある。Otake *et al.* (1997) は、マアナゴ耳石のSr/Ca比がピーク値から減少していく理由を、ス

トロンチウムと親和性が高いグリコサミノグリカン (以下GAGと略す) が変態の進行に伴って分解される現象 (Pfeiler, 1984) と連動するためと推測している。TCマークが変態開始を意味するものであれば、TCマーク形成後の葉形仔魚では体制の作り替えにともなう主要な細胞外基質であるGAGが減少していくはずであるが、実際には、TCマークは最大伸長期に達する前の段階の葉形仔魚の耳石に形成されている。最大伸長期に達する直前の段階では細胞外基質の増加により体重が大きく増加することから (Donnelly *et al.*, 1995) (第4章参照)、TCマーク形成後の最大伸長期に達するまでの期間はむしろGAGをさかんに合成蓄積している段階と考えられる。したがって、TCマーク上でSr/Ca比がピーク値を示しその後減少する現象は、変態の進行と同期してGAGとSr/Ca比が減少する現象 (Otake *et al.*, 1997) とは別個のメカニズムによるものであろう。

Toole *et al.* (1993) は、Dover soleの変態前の仔魚の耳石縁辺付近にSr/Ca比のピークがあることを報告し、成長段階の変化にともなうストレスが起因するものと推測した。マアナゴ仔魚においても、Sr/Ca比のピークを形成するTCマークを境界として耳石の成長方向も変化していることから、成長段階が変化したことが示唆されるが、その変化は形態的な変態が始まる以前に起こるものである。したがって、変態直前の仔魚体内で何らかの劇的な生理的な変化が起こり、その結果、TCマークが形成されたものと考えられる。しかし、ウナギ *Anguilla japonica* では、Sr/Ca比のピークが変態開始を意味するものと推測されており (Arai *et al.*, 1997)、TCマークが *Anguilla anguilla* と *Anguilla rostrata* に見られる変態チェック"MC"と非常に似た構造であることを考えあわせると、マアナゴ耳石に見られるSr/Ca比のピークは、変態開始を直接意味するものではないにせよ、「変態」に関連する前兆的現象である可能性は否定できない。TCマークがどのような成長段階区分を意味するのかについては、第6章において飼育実験の結果もふまえて詳しく議論する。

第6章 葉形仔魚の変態開始条件

葉形仔魚の変態に関する研究は多いが、劇的な形態変化が起こる変態開始後のプロセスに注目したものが主体である。マアナゴについては、変態の進行にともなう形態と行動の変化 (窪田, 1961; 内田, 1964; 浅野ら, 1978; 渡辺ら, 2004)、甲状腺ホルモンの動態 (Yamano *et al.*, 1990)、耳石の成長パターンと微量

元素変動 (Lee and Byun, 1996; Otake *et al.*, 1997) などが詳細に調べられている。一方、変態開始時点に着目した研究例は、形態変化にともなう耳石の微細構造と微量元素の変化に関するもの (Lee and Byun, 1996; Otake *et al.*, 1997; Arai, 1997) に限られている。

仔魚が変態を開始する時期、場所および環境条件は、その後の加入や地理的分布を決める重要な要因である。特に葉形仔魚は、極めて長期の浮遊期間を過ごすことから、変態開始のタイミングが加入の成否に及ぼす影響は顕著であろう。沿岸域に來遊したマアナゴ葉形仔魚が、その場で変態を開始して着底すれば、その海域に加入した初期資源とみなすことができるが、「どのような状態の葉形仔魚がどのような場所で変態を開始するのか」という問題については不明な点が多い。

そこで本章では、マアナゴ葉形仔魚を飼育条件下で変態開始が誘導される条件を検討することによって仔魚自身に起因する内的な要因を推定し、その結果を実際のフィールドに適用して外的な環境要因を推定することによって、変態開始条件を内的要因と外的要因の両面から把握することを目的とする。

なお、「変態」は内分泌に支配された現象であり、本来「変態開始」は内分泌学的な変化として記述されるべきであるが、その仕組みは解明されていない (Yamano *et al.*, 1990; Pfeiler, 1999)。一般に変態は「形態の変化」と理解されているが、形態的な変化が起これば摂餌や遊泳行動といった生態的な変化を引き起こすものと考えられる。したがって本論文では、「変態開始」を生態と関連付けて理解するために、内分泌学的な変化ではなく、「外部からとらえることが可能な形態的な変化が始まること」を変態開始の定義とする。

1 内的要因による葉形仔魚の変態開始の把握

変態前の葉形仔魚を同一の環境下において飼育し、変態する個体としない個体を分離できれば、外部環境による影響をすべての実験個体で同一とすることができるため、変態開始は葉形仔魚自身の「内的な要因」によるものと考えられる。そこで本節では、マアナゴ葉形仔魚を採集して水槽中に収容し、無給餌の飼育条件下で変態開始の有無を調べた。

材料と方法

1) 供試魚

2001年3月18日に相模湾沿岸域の神奈川県三浦郡葉

山町地先 (35° 16' N, 139° 34' N) でシラス船びき網漁船により採集されたマアナゴの葉形仔魚31個体を用いた。採集場所の水深は13m、水温は12.8°C で、魚群探知機によって葉形仔魚と推定される反応は水深3m付近にあった。

葉形仔魚は、0.5t円形流水式パンライト水槽に収容し、水温14.1°C で2日間馴致した後、変態を開始していない個体を選んで実験に供した。

なお変態開始の判定は、望岡 (2001) に従い、変態にともなう形態変化が最も早く認識できる「肛門の前進」の程度を数値化した肛門前筋節数の総筋節数に対する比 (number of pre-anal myomere / number of total myomere; 以下、PAM/TM値と言う) により行った。すなわち、PAM/TM値0.79以上の個体は変態前の「伸長期」、PAM/TM値0.79未満の個体は「変態期」と判定した。

2) 水槽収容下での変態開始の把握

マアナゴ葉形仔魚の水槽実験は、およそ湿重量1gを境界としたサイズの大小による便宜的な2群に分けて行うこととし、大型群 (A群) (15個体、全長122.5 ± 7.0 mm (平均 ± 標準偏差 以下同じ)、湿重量1.189 ± 0.259 g) と、小型群 (B群) (16個体、全長110.9 ± 7.7 mm、湿重量0.792 ± 0.164 g) をそれぞれ60cm水槽 (約50ℓ) に収容した。大小2群の仔魚を収容した2つの水槽は、隣同士に並べて直射日光が当たらない屋内に設置し、自然光条件で実験を行った。2つの

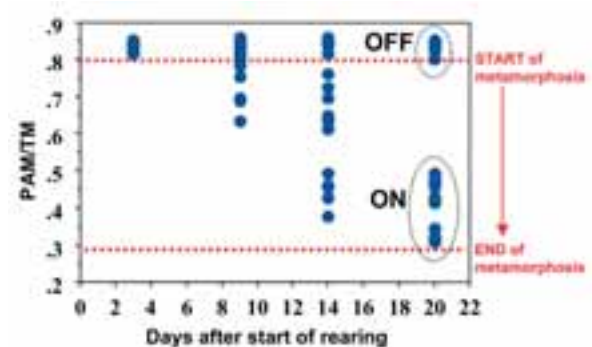


Fig. 6-1. Daily changes of *Conger myriaster* leptocephali in ratios of pre-anal myomere to total myomere (PAM/TM) after rearing without feeding. The leptocephali were divided into two groups in 20 days after the start of rearing: about one-third of which started metamorphosing (named "ON" individuals) and the rest remained at leptocephalus stage (named "OFF" individuals).

水槽には同一系統の海水を同時に引き込んで流水方式とし、2時間あたりの流入水量が水槽内の海水体積とほぼ等しくなるようにした。飼育海水は、神奈川県横須賀市長井地先から取水した海水を砂ろ過したものを、水温の調整は行わなかった。実験中の水温範囲は14.1-15.0℃であった。

葉形仔魚の採集日を0日として、2日目、9日目、14日目、20日目に全実験魚を水槽から取り上げ、0.1% Phenoxy-ethanol海水中で麻酔した後、PAM/TM値を測定した。測定後は速やかに元の水槽に戻した。なお個体識別はしなかった。

結 果

Fig.6- 1 にA群とB群の2群を合わせた31個体のPAM/TM値が、水槽収容後の日数とともにどのように変化したか示した。水槽収容2日目の時点では、全ての個体でPAM/TM値は0.8以上あり、変態開始前の

伸長期と判断された。9日目にはPAM/TM値が0.63～0.79の範囲にある6個体が出現し、変態を開始したことが確認された。14日目には最もPAM/TM値が低い個体は0.38となり、変態期とみなされる0.79未満の個体は11個体に増加した。14日目の測定終了後、B群の水槽でオーバーフロー事故が発生し、収容していた16個体中の8個体が流失したため、以降の仔魚総数は23個体となった。20日目には、9日目の時点で変態開始していた11個体の数値は0.31～0.48の範囲となり変態が進行したが、新たに変態開始する個体は出現せず、変態した個体としない個体が明瞭に分かれた (Fig.6- 1)。すなわち、実験開始時点では全て伸長期であり、外見では区別がつかないが、これらの中に変態を開始できる個体 (以下ON個体と呼ぶ) とできない個体 (以下OFF個体と呼ぶ) が混在していたことになる。また、大型個体 (A群) のON個体は15個体中11個体 (73.3%) であったが、小型個体 (B群) にはON個体は含まれていなかった (0%)。すなわちON/OFFの

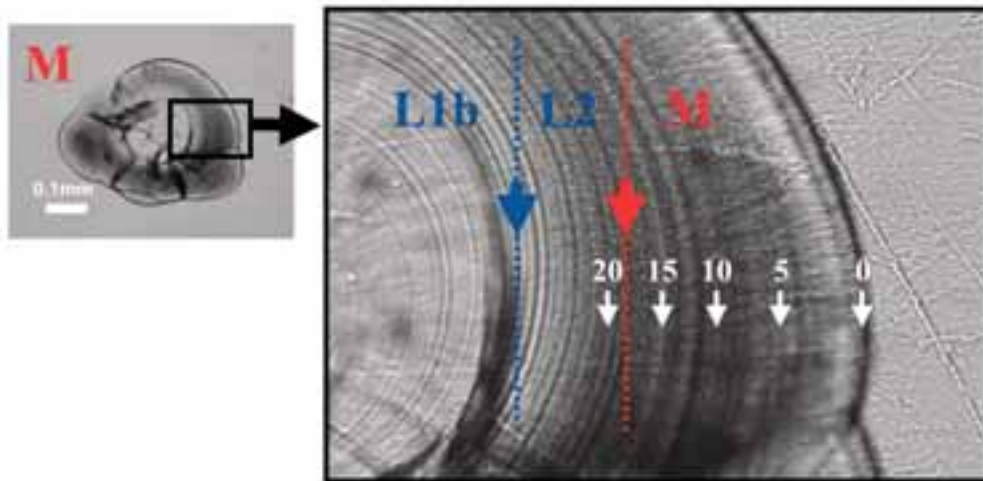


Fig.6-2. Otolith microstructure at the start of rearing was estimated by back-calculation for 20 days using daily growth increments. Photograph shows "M" stage of otolith of "ON" individual after the 20 days rearing, which was "L2" stage of otolith at the start of the rearing.

Table 6-1. Otolith growth stage of *conger myriaster* defined by existence of characteristic microstructure (see Fig. 5-3) The stage at the start of rearing was estimated by back-calculation for 20 days (i, e the duration of rearing) using daily growth increments. Red and blue characters indicate ON and OFF individuals, respectively.

Otolith growth stage	L1b	L2	M
START	13	10	0
END	9	4	10

“ON” individuals (red text)
“OFF” individuals (blue text)

差はサイズに依存したものであり、その境界はおおよそ湿重量1gであった。

2 飼育実験開始時点で内的要因により変態開始が誘導されている個体を判別する指標の検討

飼育実験終了後に、実験の開始時点にさかのぼって変態開始が内的に誘導されていたのか否かを判定するためには、個体の履歴が保存されている部位を用いて検討する必要がある。そこで本節では、日レベルで成長履歴を保持している耳石が指標となり得るか検討した。

材料と方法

実験終了後に、流失した8個体を除く23個体の葉形仔魚から耳石を摘出し、微細構造を観察した。仔魚耳石が、第5章で示した耳石微細構造による成長段階区分(L1a, L1b, L2, M)のどの段階にあるか判定した後に、耳石縁辺から日周輪紋を20本内側にたどって実験開始時の耳石成長段階を推定した(Fig.6-2)。

結 果

Table 6-1 に実験終了後と逆算推定した実験開始時の耳石の成長段階(L1a, L1b, L2, M)を示した。ON個体の耳石は、実験開始時には全てL2と推定されたのに対して、OFF個体の耳石は実験開始時には全てL1bと推定され、ON/OFFの両者は耳石微細構造によって明確に区別された。L1b段階とL2段階の違いは耳石にTCマークの有無であり(第5章参照)、20日間の実験中に変態を開始したON個体は水槽収容の時点ですでに耳石にTCマークが存在していたことが明らかになった。したがって耳石の「TCマーク」は、飼育実験開始時点で内的要因により変態開始が誘導されている個体を判別する指標として有効であった。

3 内的要因により変態開始が誘導された葉形仔魚の核酸比

内的要因により変態開始が誘導された個体(ON個体)は、実際に変態が始まる前であっても体内で生理的な変化が起きている可能性が高い。また、仔魚の核酸比(RNA/DNA比)は耳石成長に反映されることが知られている(Clemmsen and Doan, 1996)。本節では、内的な変態開始誘導の有無(ON/OFF)を耳石構造により判定し(前節参照)、葉形仔魚の栄養状態や成長段階の生化学指標として用いられている核酸比

(RNA/DNA比) (Donnelly *et al.*, 1995; Bishop *et al.*, 2000) についてON・OFF個体間での比較を行う。

材料と方法

1) 供試魚

前節と同様に、2001年3月18日に相模湾沿岸域の神奈川県三浦郡葉山町地先(35°16'N, 139°34'N)から、シラス船びき網漁船により採集されたマアナゴ葉形仔魚を用いた。仔魚は採集後生かした状態で速やかに実験室に持ち帰り、0.1% Phenoxy-ethanol海水中で麻酔の後、全長、湿重量、PAM/TM値を測定した。PAM/TM値が0.8以上の確実に変態開始していないと判断される15個体を分析用サンプルに選び、速やかに-80°Cで冷凍保存した。

2) 内的な変態開始誘導の有無(ON・OFF)の判別

まず、冷凍保存の葉形仔魚を凍結状態のまま胸鰭基部で切断した。体幹部はそのまま凍結し、切り離れた頭部は95%エタノールで固定した。頭部から耳石を摘出し、5章の方法で研磨処理して耳石微細構造の観察を行った。前節の結果にしたがって、耳石にTCマークが観察される個体は"ON個体"、観察されない個体を"OFF個体"と判定した。

3) 核酸比の測定

核酸量(DNA、RNA量)測定には頭部を除いた体幹部を用い、凍結状態(-80°C)のまま粉碎の後、粉末状にしてよく攪拌した。冷凍粉末化したサンプルは、個体毎にDNA量、RNA量を測定した。DNA、RNAの定量は、Schmidt-Thaunhauser-Schneider法(STS法)を、水野(1969)、嶋田、寺山(1975)が一部改良したSTS変法に準じて、中野(1988)の手順に従って行い、核酸比(RNA/DNA比)を算出した。

結 果

15個体の葉形仔魚の耳石微細構造の観察の結果、10個体がON、5個体がOFFと判定された。ON/OFFの群別にRNA/DNA比の値を比較したところ(Fig.6-3)、ON個体が有意に高い値をとることがわかった(t-test; $p < 0.05$)。

4 東京湾における変態開始海域

マアナゴの主要な漁場となっている東京湾においては、葉形仔魚は必ず湾内に来遊してくるはずであり、

来遊後に変態・着底する場所が存在するものと考えられる。そこで東京湾の湾口部で葉形仔魚の分布と発育段階（変態の有無）を調べることにより、外的な環境要因による変態開始条件を検討した。

また、マアナゴ葉形仔魚の天然海域での餌料としては、尾虫類（オタマボヤの仲間）が一日に数回脱ぎ捨てるゼラチン質の胞巣（ハウス）が知られている（Mochioka and Iwamizu, 1996；Sato *et al.*, 2001）。そこで、葉形仔魚調査海域である東京湾における餌料環境を把握するため、内湾域で優占する尾虫類のワカレオタマボヤ *Oikopleura dioica* の分布量の季節変化と葉形仔魚来遊期の東京湾周辺における場所による違いを調査した。

材料と方法

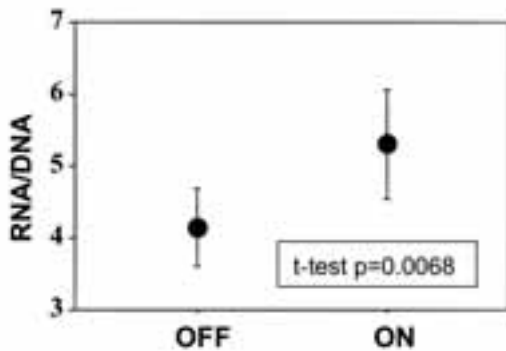


Fig. 6-3. Comparison of RNA/DNA ratios between ON individuals (N=10) and OFF individuals (N=5) distinguished from the otoliths microstructure. Error bars indicate standard deviation.



Fig. 6-4. Sampling sites of *Conger myriaster* leptocephali (St.1 - St.4) and their dietary plankton (St.1 - St.4, OP) .

1) 葉形仔魚調査海域

マアナゴの主要な漁場の一つである東京湾の湾口部に4調査定点を設け (Fig.6- 4 [St.1~St.4])、2002年2月5日、2月14日、2月25日、3月8日の4回、神奈川県水産総合研究所が用船した船びき網漁船「第八山茂丸」により、掛け回し方式の一艘びきのシラス船びき網による採集調査を行った。

採集されたマアナゴ葉形仔魚は氷冷下で実験室に持ち帰り、全長、湿重量、PAM/TM値を測定した。

2) 東京湾の餌料環境調査

分布量は、濾水計を装着した口径36cm、目合0.1mmのプランクトンネット (CMS-Oネット；伊東，望岡，2005) による海底から水面まで鉛直曳きで得られたサンプル中の *Oikopleura dioica* の個体数を計数し、1 m³あたりの個体数として示した。分布量の季節変化は葉形仔魚調査海域の定点St.2 (Fig.6- 4) において、2004年3月8日、4月15日、7月14日、10月29日、2005年1月24日の5回調査した。葉形仔魚来遊期 (2004年3月8日) には、葉形仔魚調査海域の4調査点 (St.1~St.4、Fig.6- 4) に東京湾口に追加調査点 (St.OP、Fig.6- 4) を加えた5調査点においてプランクトン採集を行い、東京湾における分布特性を調べた。また調査海域の海洋構造は神奈川県水産技術センターが毎日Web上で公開している「東京湾口海況図」から得た (Fig.6- 5)。

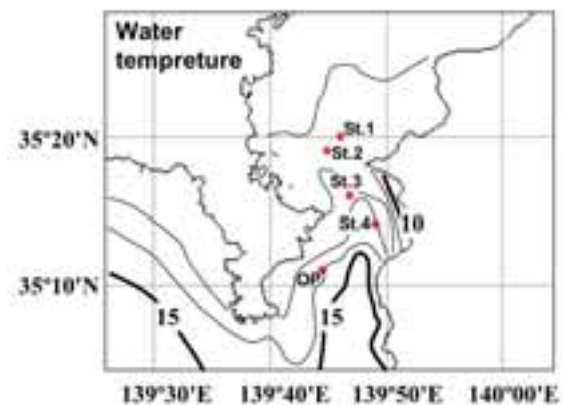


Fig. 6-5. Horizontal distributions of sea surface temperature (°C) and salinity (PSU), March 8, 2004, obtained from "Daily Oceanographic Chart of mouth of Tokyo Bay" drawn by Kanagawa Prefectural Fisheries Technology Center and Chiba Prefectural Fisheries Research Center.

結 果

1) 各調査点での葉形仔魚のサイズと成長段階

Table 6-2 に各調査日での4つの調査点 (St.1~St.4) におけるマアナゴ葉形仔魚の採集数を示し、内数 (括弧内) として変態期 (PAM/TM値<0.79) の個体数を示した。変態期の個体は、観音崎と富津岬を結んだ線の内側 (東京湾内湾) のSt.1およびSt.2のみに出現し、線の外側 (東京湾外湾) のSt.3およびSt.4では伸長期の個体しか採集されなかった。したがって東京湾内湾はマアナゴ葉形仔魚が形態的に変態を始める海域と考えられる。

Fig.6-6 に、調査期間を通じた各調査点で採集されたマアナゴ葉形仔魚の全長 (mm) と湿重量 (g) の平均値を示した。東京湾内湾 (St.1, St.2) の仔魚のサイズは東京湾外湾 (St.3, St.4) のものよりも有意に大きく、成長しながら外海から内湾へと来遊するものと考えられた。また、サイズに依存する内的な変態開始の誘導の有無 (ON/OFF) を湿重量 1g を基準にして判定すると (6-1節参照)、変態期を除いた伸長期の葉形仔魚に占めるON個体の割合は、St.1: 94.7%、St.2: 58.0%、St.3: 22.0%、St.4: 32.7%となり、外湾から内湾に入る過程でONとなり変態が開始するものと考えられた。

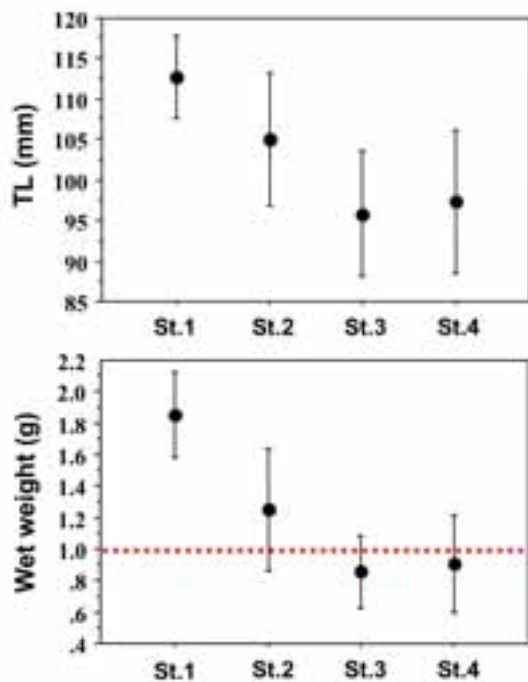


Fig. 6-6. Total length (mm) and wet weight (g) of *Conger myriaster* leptocephali collected at 4 sites in Tokyo Bay (St.1 - St.4, see Fig. 6-4). Error bars indicate standard deviation.

2) *Oikopleura dioica* 分布量の季節変化および分布特性

2) - 1 季節変化

東京湾湾口部の定点 (St.2) における *Oikopleura dioica* 分布量の季節変化をFig.6-7に示した。水温が低い冬から春にかけての時期は 1 m^3 あたり600~2000個体の高密度での分布がみられたが、水温が高い夏から秋にかけてはほとんど分布していなかった。また、調査期間を通じて採集された尾虫類は *Oikopleura dioica* 一種であった。したがって、*Oikopleura dioica* 分布量も多い時期に同期してマアナゴ葉形仔魚が湾内に来遊していることが示唆された。

2) - 2 東京湾湾口部における分布特性

東京湾湾口部の5調査点における *Oikopleura dioica* の分布量をFig.6-8に示した。東京湾の中に入るほど *Oikopleura dioica* の分布量は多く、マアナゴ葉形仔魚にとって東京湾内湾の餌料環境は良好であることが示唆された。また、南端の調査定点 (St.OP) で他種の *Oikopleura* 属がわずかに採集されたが、その他の定点では *Oikopleura dioica* 一種しか採集されなかった。したがって、東京湾においては *Oikopleura dioica* が尾虫類の中で圧倒的な優先種であることが明らかになった。

論 議

1) 内的要因による変態開始の誘導

本章では、変態前の葉形仔魚を同じ条件下で湿重量が約1gを境界とした大小2群に分けて水槽に収容し実験的に形態変化を追跡したところ、変態を開始した

Table 6-2. The number of *Conger myriaster* leptocephali collected at 4 sites (St.1 - St.4, see Fig. 6-4) around mouth of Tokyo Bay from February to March, 2002. Number-s in parentheses indicate the number of metamorphic individuals judged from ratio of pre-anal myomere to total myomere (PAM/TM) less than 0.79.

	St.1	St.2	St.3	St.4
Feb. 5, 2002	0	0	19 (0)	0
Feb. 14, 2002	0	45 (3)	0	12 (0)
Feb. 25, 2002	0	4 (3)	30 (0)	20 (0)
Mar. 8, 2002	50 (31)	30 (4)	10 (0)	17 (0)
Total	50 (31)	79 (10)	59 (0)	49 (0)

個体は大きいグループのみに出現した。変態開始する個体が出現したことは、水槽に収容するという行為が変態開始を妨げる外的刺激とはならないことを意味する。また、飼育実験にともなう外的な刺激は実験魚すべてで同一と見なせることから、実験開始時点において無給餌条件で変態を開始できる個体（ON個体）とできない個体（OFF個体）が混在していたものと考えられ、変態開始の内的なトリガーの存在が示唆された。その内的なトリガーは体成長と関連しており、外的な変態開始を妨げる刺激が無い条件下においても、湿重量が約1gを超えるまで成長しないと内的なトリガーが引かれることはないものと考えられた。

また、実験開始時の耳石構造を日周輪から逆算して推定したところ、変態開始個体（ON個体）の耳石にはTCマークが実験開始以前に形成されていたが、変態しなかった個体（OFF個体）にはTCマーク（第5章参照）が未形成であった。したがってON/OFFの両者は耳石構造の違いにより判別可能であり、内的要因による変態開始の誘導の有無を判定する指標として耳石に形成される「TCマーク」が有効なツールとなることが示された。

さらに、この耳石を指標として判別した2群間で核酸比（RNA/DNA比）を比較したところON個体が有意に高い値を示したことから、変態直前の体内でタンパク合成活性が高まっていることが示唆された。ニシン仔魚でも変態前の時期にRNA/DNA比のピークが存在することが知られており（福田，1988）、仔魚の変態直前にRNA/DNA比が急激に高まる現象は普遍的なものかもしれない。耳石のTCマークが形成されてから実際に形態的な変態を開始するまでの過渡的な期間は、「変態開始の準備期間」と位置づけられる。

2) 外的要因による変態開始



Fig. 6-7. Monthly changes in abundance of *Oikopleura dioica* at St.2 located in inner Tokyo Bay. (see Fig. 6-4.)

東京湾口部での調査の結果、マアナゴ葉形仔魚はどこでも変態を開始するのではなく、富津岬と観音崎を結んだ線以北の東京湾内湾に入ってから変態を開始することが明らかとなった。その海域は相対的に低水温低塩分の浅海域という特長を有しており（Fig.6-5）、内湾域特有の環境が与える外的刺激が変態開始要因となっている可能性が考えられる。茨城県沿岸の常磐海域においても非常に浅い静穏な海域で変態期仔魚が集中して採捕されたことが報告されており（小沼，1996）、東京湾だけの現象ではない。また、大西洋の葉形仔魚においても、浅い沿岸域の環境が変態開始のメカニズムと関係している可能性が指摘されている（Pfeiler *et al.*, 1990）。一方、沖合の水深5000mを超える黒潮親潮移行域で採集されたマアナゴ葉形仔魚はサイズが大きい個体も含め全て外部形態から見ると変態前であったが（第2章参照）、その耳石にはTCマークが3分の1に存在し（第5章参照）、変態開始可能な成長段階であった。以上から、変態すべき内湾域にたどり着くまでは変態を開始しないものと考えられ、変態開始の最終的なトリガーは外的な要因による可能性が高い。

また、東京湾の変態期の個体は湿重量2gを超えるものも多く、水槽内では変態開始できる最小サイズの湿重量約1gを大きく超えていた。このことは、変態を開始できる内的な条件が整っているにもかかわらず、変態開始の準備期間を延長して葉形仔魚としての成長を続けていたことを示唆しており、前述の黒潮親潮移行域の例もあわせて考えれば、仔魚自身の内的な要因だけでは変態開始の十分条件とはならないことを意味する。

以上を総合すると、内的な要因と外的な要因が両方そろった段階で始めて変態を開始できるものと考えられる。仔魚が最適な着底場所にたどりつくまで変態を

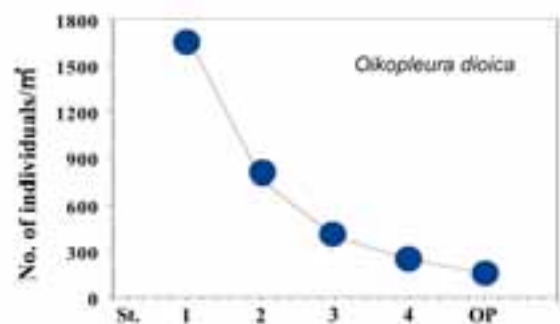


Fig. 6-8. Abundance of *Oikopleura dioica* at 5 sites around mouth of Tokyo Bay, March 8, 2004. (St.1 - St.4 and OP, see Fig. 6-4.)

遅らせる例はサンゴ礁に生息する魚種でも知られており (Victor, 1986; McCormick, 1999)、「変態開始の準備期間」を持つことは成育場である静穏な内湾域に確実に着底するための戦略となっているのだろう。

3) 成長の観点からみた最低水温期の内湾に回遊する戦略的意義

Oikopleura dioica の分布量から見ると、マアナゴ葉形仔魚にとっての餌料環境は湾外と比べて内湾では非常に良いことが示唆された。さらに、仔魚が外海から内湾に入ってくる過程で、餌料密度の上昇と葉形仔魚のサイズの増大が同期することも示された。本章で示した飼育実験の結果からは、変態開始の内的なトリガーが成長と関連したものであることが示唆されており、およそ湿重量 1 g を超えると変態開始できる状態となる。餌料環境という外的な要因が結果的に体成長を支配していることを考えれば、内湾の豊富な餌料環境が変態開始のトリガーとなったという見方も可能である。

一般に温帯域沿岸では水温上昇期に植物プランクトンのブルーミング現象 (Carefoot, 1977) が見られ、マアナゴ仔魚の主群が沿岸へと来遊する 2 月～4 月の最低水温期 (第 3 章参照) は、水温が上昇期と比べると生物生産が低調と考えられがちであるが、東京湾における尾虫類の現存量は最低水温期に年間で最大であった。このような最低水温期に内湾に来遊することは、尾虫類を餌料とする葉形仔魚の成長には非常に有利な戦略である。

一方、変態し着底した後のマアナゴ稚魚の餌料は、ヨコエビ類などの小型甲殻類や多毛類などの小型底生生物であり (鍋島, 2001)、沿岸域の小型底生生物の現存量は低水温期に少なく水温が上昇してから多くなる傾向がある (風呂田, 1997; 森, 1998 など) ことから、低水温の時期に変態・着底すれば餌への遭遇機会が少なくなり、稚魚の成長には不利と考えられる。しかし、変態の進行速度は水温に依存していて低水温条件では変態の進行速度は遅くなることが知られており (渡辺ら, 2004)、早い時期 (例えば 2 月) に来遊したマアナゴ仔魚は低水温条件で長くすごさなくてはならないので、結果、変態進行速度は遅くなる。遅い時期 (例えば 4 月) に来遊した仔魚はすぐに水温上昇期を迎えることから、変態の進行速度は速くなり、結果的に来遊時期にかかわらず同時期の水温上昇期に変態を完了して底生に移行するメカニズムが存在するものと考えられる。実際、変態直後の稚魚が現れるのは 6 月頃からであり (反田, 2004)、水温上昇期と一致している。したがって、マアナゴ葉形仔魚は、仔魚としても

変態後の稚魚からみても餌条件の最も良好な時期に、沿岸域に来遊していると言えるだろう。

Cushing (1972) は「仔魚の餌となる生物の生産が、仔魚の出現と時間的にも空間的にも一致した時に高い資源加入量をもたらされる」とし、match-mismatch 仮説と呼ばれている。マアナゴ葉形仔魚は、黒潮を介して長い距離を回遊すると考えられるため (第 2 章、第 3 章)、受動的に流されるだけであれば時間的にも空間的にも mismatch となる確率が高い。このようなマアナゴがアナゴ科魚類の中で最も繁栄している種の一つとなったのは、低水温期の内湾域へ接岸回遊することで極めて有利な成長戦略を持つ方向に進化した結果であろう。

第 7 章 葉形仔魚の接岸回遊における能動的輸送機構

魚類や海産無脊椎動物の浮遊期幼生の輸送機構を扱った研究には、輸送過程での受動的側面をとらえ幼生を粒子とみなして海流による物理的輸送を検討する従来からの研究に加えて、近年では、熱帯サンゴ礁に生息する魚類仔魚の retention 機構の研究 (Swearer *et al.*, 1999; Jones *et al.*, 1999; Cowen *et al.*, 2000; Atema *et al.*, 2002) など能動的側面に焦点をあてた研究が報告されている。

沿岸浅海域では、遊泳力の乏しい仔魚が能動的に輸送されるメカニズムとして、潮汐や昼夜に対応した鉛直移動の存在が知られている (田中, 1991a, b)。外洋域においては、ウナギの葉形仔魚が産卵場付近を流れる北赤道海流からルソン海流 (黒潮源流) への乗り換えのメカニズムとして、成長にともなって獲得する鉛直移動能力から説明する仮説が提案されている (Kimura *et al.*, 1994)。葉形仔魚は浮袋を持たないことから鉛直移動に必要な浮力調整のメカニズムは不明とされるが (Smith, 1989; Pfeiler, 1999)、マダイ仔魚では成長にともなって比重が変化することが知られており (Kitajima *et al.*, 1993)、葉形仔魚においても浮力調整を体そのものの比重を調整することにより行っている可能性は否定できない。

第 2 章では、東シナ海の黒潮流軸上の観測から、水深 100m 以浅にいた仔魚が成長にともなって低水温の 100～300m の深い層に潜る可能性を指摘した。太平洋の黒潮内側域ではマアナゴ仔魚がほとんど獲れない (第 2 章) にもかかわらず、沿岸域の水温が低下すると突如として大量の仔魚が沿岸に出現する (第 3 章)。一般に高水温海水よりも低水温海水の方が密度は高く、第 2 章で示した海洋構造図も水温場と密度場が良

く似た構造を示している。したがって、第2章で示した低水温域へと向かう接岸回遊のプロセスは仔魚の比重調節により密度の高い水塊に乗り換えることにより実現している可能性がある。

そこで本章では、マアナゴ葉形仔魚の比重が昼夜の違いあるいは成長によりどのような変化をするのか実験的に明らかにし、その結果を第2章と第3章で示した仔魚の分布特性と海洋構造の結果と照らし合わせることで、比重調整による接岸回遊のメカニズムについて論議する。さらに変態前の葉形仔魚がどのくらい遊泳能力を持つか測定し、生育場を探索する能動的な回遊手段としての「遊泳」の可能性についても論議する。

1 比重測定

材料と方法

1) 供試魚

2001年3月18日に相模湾沿岸域の神奈川県葉山町地先(35° 16' N, 139° 34' N)においてシラス船びき網に混獲されたマアナゴ葉形仔魚を用いた。採集場所の水深は13m、水温は12.8℃で、魚群探知機によって葉形仔魚と推定される反応は水深3m付近にあった。持ち帰った仔魚は0.5tパンライト水槽に収容し、水温14.1℃で2日間馴致した。飼育海水は、神奈川県横須賀市長井地先から取水した海水を砂ろ過したものを用い、水温の調整は行わなかった。水槽は直射日光が当たらない屋内に設置し、自然光条件で観察を行った。

予備的な仔魚の昼夜観察の結果、水槽の中での遊泳層により、(1)昼夜問わず中層から表層にいる群(以下SS群と言う)、(2)昼間は底層、夜間は中表層にいる群(以下SB群)、(3)昼夜問わず底層にいる群(以下BB群)の3群が認められたことから、採集から3日後までにこの3群を選別し、全長(Total length: TL)、湿重量(Wet body mass: WM)、総筋節数(Total number of myomere: TM)および肛門前筋節数(Pre-Anal myomere: PAM)を測定し、すべて変態前の伸長期の仔魚であることを確認してから、それぞれ約30個体ずつ60cm水槽に収容し供試魚とした。3群を収容した3つの水槽は、直射日光が当たらない屋内で隣同士に並べて設置し、光条件は自然光とした。3つの水槽には同一系統の海水を同時に引き込んで流水方式とし、3時間あたりの流入水量が水槽内の海水体積とほぼ等しくなるようにした。飼育海水は、神奈川県横須賀市長井地先から取水した海水を砂ろ過したものを用い、水温の調整は行わなかった。実験中の水温は

14.1℃であった。また、採集から11日後には変態を開始した個体が確認されたことから、これらは変態期の供試魚とした。

2) 比重測定法

横須賀市長井地先水深3mからくみ上げた海水(水温14.1℃、塩分34.45 PSU、比重1.0257)を原水として、比重0.002刻みに重い方に20段階、0.0003刻みに軽い方に5段階の比重の異なる海水シリーズを作成した。比重を重くするために原水に加えた混合物は、高分子で浸透圧に影響しないFicollTM400(Amersham Pharmacia Biotech)を用い、軽くする方は蒸留水をそれぞれ原水に加えて調製した。0.1% Phenoxy-ethanolで麻酔した葉形仔魚を海水シリーズの中に静かに入れ、中性浮力をとった比重段階の海水の比重をその仔魚の比重とした。測定後の葉形仔魚は直ちに通常海水中に戻して覚醒させた。

3) 日周変化の測定

SB群から10個体を無作為に選び、全長および湿重量を測定後60cm水槽に収容した。午前2時、午後2時、午後9時、翌日午前2時の4回、水槽から1匹ずつ取り上げて比重を測定し同じ水槽に戻した。個体識別は行わなかった。

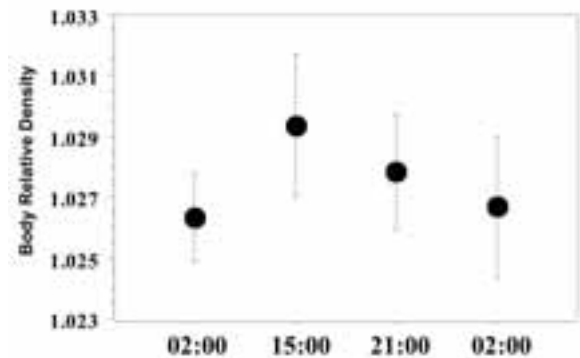


Fig. 7-1. Body relative density of *Conger myriaster leptocephali*. Leptocephali in a pre-metamorphic state were held in a 500 litre tank; three groups were recognized according to their position in the tank: upper layer at alltimes (group SS), upper layer during the night but lower layer in daylight not including group SS (group SB), lower layer at alltimes (group BB). Diurnal fluctuation in body relative density measured 4 times in 24 hours (2:00, 15:00, 21:00, 2:00) from group SB (n=10, without replacement). Error bars indicate standard deviation.

4) 各群の比重の測定

SS群、SB群、BB群から無作為にそれぞれ10~20個体を選び比重測定を行った。日周変化の影響を最小限に抑えるため、測定はすべて午前0時から午前2時の間に行った。測定後の仔魚からは耳石を摘出し、光学顕微鏡で観察し、第5章で示した耳石微細構造による成長段階(L1a, L1b, L2, M)を判定した。

結 果

1) 比重の日周変化

仔魚の比重は午前2時に最も低く 1.0263 ± 0.0015 (平均 ± 標準偏差 以下同じ)、昼間の午後3時に 1.0294 ± 0.0023 と最も高い値を示した。日没後の午後9時にはやや減少して 1.0278 ± 0.0019 となり、翌日の午前2時には 1.0267 ± 0.0023 となり、実験開始時の比重とほぼ同じ平均値にもどった (Fig.7-1)。

2) 水槽内での分布が異なる各群の比重

2) - 1 各群の体サイズ、成長段階

各群ごとの体サイズの平均値は、SS群: 全長 111.9 ± 6.7 mm (平均 ± 標準偏差 以下同じ)、湿重量 0.855 ± 0.225 g、SB群: 全長 113.3 ± 7.0 mm、湿重量 0.868 ± 0.179 g、BB群: 全長 121.1 ± 5.7 mm、湿重量 1.193 ± 0.155 gで、BB群は全長、湿重量ともに他の2群と比べてサイズが大きかった。6章で定義した耳石から判定した成長段階は、SS群ではL1b: 100%、SB群ではL1b: 36.4%、L2: 63.6%、BB群ではL2: 100%であった。したがって、SS群-SB群-BB群の順に成長が進んでいると判定された。

2) - 2 各群の平均比重

午前2時に計測した各群の平均の比重は、SS群: 1.0255 ± 0.0011 (平均 ± 標準偏差)、SB群: 1.0263 ± 0.0015 、BB群: 1.0282 ± 0.0021 で、SS群-SB群-BB群の順に比重が大きくなった (Fig.7-2)。

3) 変態の進行にともなう比重変化

仔魚の比重は肛門前筋節数の総筋節数に対する割合(PAM/TM値)の減少に伴って増加した (Fig.7-3)。PAM/TM値は変態の進行の指標となり、その値が減少するほど変態が進行していることを表しているの、図は変態の進行にともなう比重が増加したことを示す。

2 遊泳速度測定

材料と方法

1) 供試魚

比重測定で用いた葉形仔魚と同じ2001年3月18日に相模湾沿岸域の神奈川県葉山町地先 ($35^{\circ} 16' N$, $139^{\circ} 34' N$)においてシラス船びき網に混獲されたマアナゴ葉形仔魚を用いた。これらの仔魚の中から、肛門の位置から変態前と判断される11個体を選び供試魚とした。遊泳速度を測定後、仔魚を0.1% Phenoxyethanol海水で麻酔し、全長を測定した。

2) 測定方法

遊泳速度の測定装置は、福田 (1990) を参考にして、内径18mmの透明アクリル製管 (長さ50cm) に、一定の流量で海水が流れるようにバルブ付きの流入口と流出口を設けたものを作成した。そのパイプ内に葉形仔魚を収容した後に海水を流し、徐々に流量を上げていってパイプ内を流れに逆らって1分間以上定位できる最大の流量を測定した。流量は1~3回測定し、単位時間あたりの流量をパイプ内側の断面積で除して管内流速の平均値を算出した。遊泳速度 (cm / 秒) は管内流速の平均値と同じとみなした。

結 果

遊泳速度を測定した仔魚のサイズは、平均全長 118.1 ± 9.0 mm (平均 ± 標準偏差) で105.0~129.1 mmの範囲にあり、沿岸域に来遊後間もない個体から変態直前の個体が含まれていた。計算された遊泳速度は、最も遅い個体で 5.1 ± 0.6 cm / 秒 (平均 ± 標準偏差)、最も速い個体は 21.0 ± 0.9 cm / 秒であった。遊

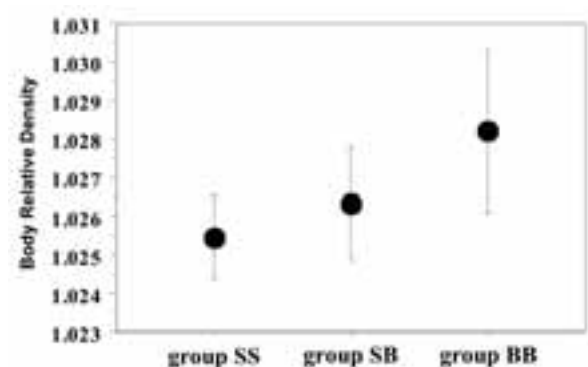


Fig. 7-2. Body relative density of leptocephali in each group as measured at 2:00. Error bars indicate standard deviation. see Fig. 7-1 for full explanation.

泳速度測定値の11個体全ての平均は11.5 ± 5.0 cm / 秒で、1日に9.9 km進む速さに相当した。

論 議

1) 日周鉛直移動

複数種のウナギ目葉形仔魚で、昼夜での採集水深の変化などを根拠として、日周鉛直移動を行うことが示唆されている (Castonguay and McCleave, 1986; McCleave and Kleckner, 1987; Kajihara *et al.*, 1988; McCleave, 1993; Otake *et al.*, 1998; Williamson *et al.*, 1999; Correia *et al.*, 2002)。葉形仔魚は浮袋を持たないことから、その鉛直移動メカニズムとしては遊泳する以外にないものとされ (Smith, 1989)、浮力調整のメカニズムについての詳細は不明であった (Pfeiler, 1999)。本章では葉形仔魚の比重が日周変化していることを直接測定により明らかにし、葉形仔魚が比重調整によって日周鉛直移動している可能性を初めて示した。第6章の結果からは、マアナゴ仔魚が変態する海域が内湾の浅い海域であることが明らかとなったが、仔魚はリズムカルな日周鉛直移動により海底を感知し、これが外的な刺激の一つとなって変態開始すべき浅海域に近づいたことを知る可能性が示唆された。

2) 成長にともなう比重の増加と回遊生態との関係

沿岸域で採集したマアナゴ葉形仔魚の変態前の伸長期 (耳石段階L1b~L2) から変態期 (耳石段階M) を通じて、成長段階が進むにつれて仔魚は比重を増加させていることが明らかになった。カタクチイワシとマダイでは魚卵・仔稚魚の発育段階の進行に伴い比重を変化させることが知られており、成長にともなう生

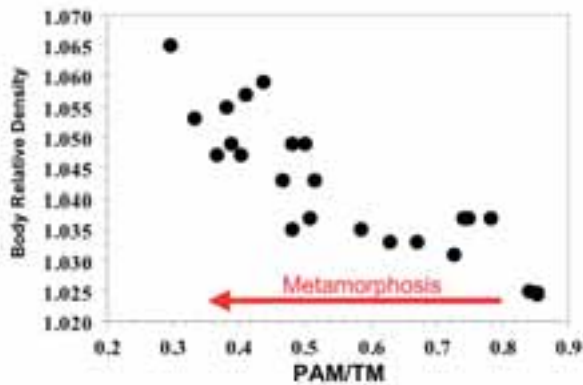


Fig. 7-3. Body relative density and ratio of pre-anal myomere to total myomere (PAM/TM) of *Conger myriaster* leptocephali in metamorphosis.

態変化に対応した現象である可能性が指摘されている (田中, 1991; Kitajima *et al.*, 1993)。第2章および第3章では、マアナゴ葉形仔魚の接岸回遊を「高水温域から低水温域に向かう現象」として説明できることを指摘したが、どのように低水温域を指向するのかというメカニズムは説明できなかった。しかし、塩分が大きく変化しない条件下では水温が低下すれば海水比重は増大する関係にあり、仔魚の比重が成長にともない増加するということは、言い換えると、成長にともなって定位できる海水の水温が低下するということになる。つまり、沿岸来遊前の段階でも成長にともなって比重を増加させることを示すことができれば、「高水温域から低水温域に向かう現象」を比重の面から説明することができる。

水槽中のマアナゴ葉形仔魚の中で表層近くに浮いて観察されたSS群は、すべての個体が耳石にTCマークが無いL1bの段階であり、変態開始の準備が整う前の段階と判断された。L1bは沿岸域にいるマアナゴ葉形仔魚の中では最も若い段階であることから、個体の状態から判断すれば沖合から沿岸域への接岸回遊の途

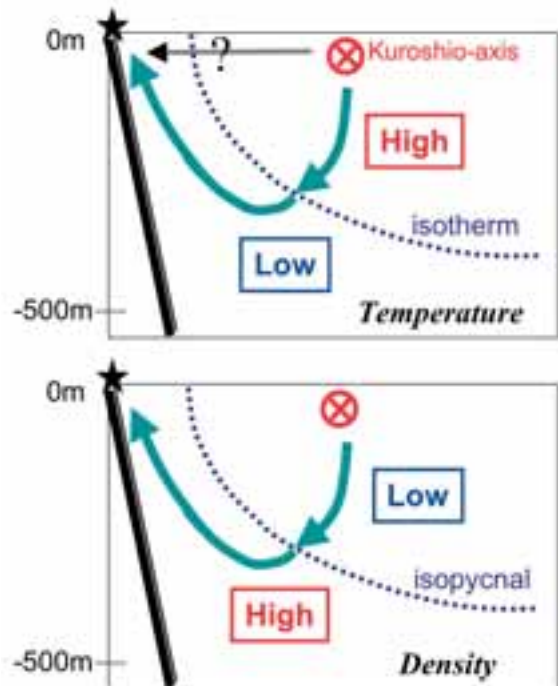


Fig. 7-4. Schematic diagram of hypothetical inshore migration pattern for *Conger myriaster* leptocephali from Kuroshio mainstream to coastal areas. The findings of the larval body density increasing through the inshore migration process suggest a hypothetical pathway of the migration in which the larvae vertically migrate into deeper depths to approach coastal areas.

上にある段階と見なすことができる。SS群の平均比重は1.0257 (σ_t に換算すると25.7 kg/m³)で、沿岸域では表層付近の海水(密度: $\sigma_t=25\sim 26$ kg/m³)とはほぼ釣り合っていたものと考えられるが、この海水密度は東シナ海の黒潮流軸付近では水深200-300m付近の値と一致する(第2章:Fig.2-4, 2-5)。第2章では黒潮流軸付近の水深100mより浅い層にいた全長60mm以下の葉形仔魚が全長60mm以上に成長するにつれて水深100~300mの深い層に潜る可能性を指摘した。葉形仔魚の比重が周囲の海水の比重と釣り合っていたとすれば、黒潮流軸の表層近く(Fig.2-4, 2-5; $\sigma_t=23$ kg/m³以下)に分布していた仔魚は体比重が1.023程度のはずである。その後成長するにしたがって黒潮表層付近から黒潮下部の水深200-300m層に移動するには、体比重を1.025程度まで増加させなければならない(Fig.2-4, 2-5)。したがって黒潮流軸上の高水温域にいた葉形仔魚は体比重を増加させることにより、沿岸域と同程度に低水温の深い層に鉛直移動したのと考えられる(Fig.7-4)。その黒潮流域の深い層に潜った葉形仔魚が沿岸来遊時まで平均的な比重を大きく増減させることが無いと仮定すれば、 $\sigma_t=25\sim 26$ kg/m³の等密度面に沿って沿岸浅海域へと回遊するものと考えられる(Fig.7-4)。第2章で示した沿岸来遊直前の時期(11月)の日向灘沖合におけるIKMT ネット傾斜曳き(水深100mから表層)の結果を見ると、*Conger*属葉形仔魚の採集場所(Fig.2-3)は等密度線($\sigma_t=25$ kg/m³)が周囲より浅く水深100m付近に上昇した海域(Fig.2-7)であり、ネットが等密度線($\sigma_t=25$ kg/m³)に届かない観測点では採集されていない。関東近海での観測においても同様の結果が得られている(Fig.2-12, Fig.2-13)。これらの事実は、等密度面に沿って深い層から沿岸域へと回遊する仮説の傍証となる。マアジ*Trachurus japonicus*仔稚魚の東シナ海から太平洋への輸送に関連した海洋構造研究においても、等密度面上の同じ特性を持つ水塊の重要性が指摘されており(斉藤ら, 2004)、今後の実証的な研究の進展が期待される。

3) 内湾域への移入機構—接岸回遊の最終過程

マアジ葉形仔魚は成長に伴って体比重が増加することが明らかとなったが、最低水温期の沿岸域の海水密度 $\sigma_t=25\sim 26$ kg/m³と釣り合う1.026を超える段階(耳石段階L2:Fig.7-2)、すなわち「変態開始の準備期間」に入った段階になると、変態前であっても底生に移行するものと考えられる。低水温期の内湾入り口にはしばしば熱塩フロントが形成され、フロント内側はより水温が低くなるが塩分濃度も低いため海水

密度は高くならない(弱密度フロント)ことから、フロントの外側と内側で浮力は大きく変化しない。熱塩フロントでは表層に収束流があり(キャベリング効果)、底層では逆にフロントから離れる流れが卓越する(柳, 1990)ことから、フロントを越えるタイミングで体比重を増加させ、浮遊から底生に移行すれば、仔魚は流れに乗ってフロントを越え内湾域に入ることができる。このような鉛直方向の移動は成長にともなう比重増加のほか、日周鉛直移動でも可能である。異体類や甲殻類など遊泳能力の低い幼生の接岸回遊には潮汐流を選択的に利用する例(選択的潮汐輸送)が知られており(田中, 1991a, b)、沿岸域の流れをうまく利用して接岸回遊の最終段階となる極浅い変態開始する海域(第6章)に入るのかもしれない。

しかし、マアジの葉形仔魚のサイズは仔魚としては極めて大きく、底生に移行すれば一般に流れの影響は受けにくくなることから、もっと積極的な移動を行っている可能性もある。本章で示した変態直前の段階の仔魚の遊泳速度は平均11cm/sec程度あり、これは1日におよそ10kmは進むことができる速度である。一般的には、葉形仔魚は受動的に輸送されることを強調されがちであるが(例えば、木村, 2003)、意外に高い遊泳能力を備えていることが本研究でわかった。すなわち、接岸回遊の最終段階では積極的に遊泳することによって変態開始に適した内湾の浅海域に進入する可能性が高い。6章で示したとおり、接岸回遊のゴールとなる変態海域付近では、水深が非常に浅いことに加えて、沿岸域の中でもより低水温であり、塩分濃度が低い海域である。さらに、葉形仔魚の餌料と言われる尾虫類の現存量も高い。これらの環境の違いを感じ、接岸回遊の終点に向かうと考えられる。

以上述べてきたように、マアジ葉形仔魚の接岸回遊は、受動的な過程ではなく、比重調整を行うことで高水温域から低水温域を選択して沖合から沿岸へと向かい、その後、遊泳等の積極的な手段により内湾へと進入する、2段階の能動的なメカニズムにより生産力が高い沿岸域に確実に到達するための過程と理解される。

第8章 総合論議

1 葉形仔魚の接岸回遊機構とマアジ成魚分布域

西部北太平洋において最も大規模な接岸回遊を行うことで知られるウナギ*Anguilla japonica*の葉形仔魚では、マリアナ諸島西方の産卵場から日本の沿岸への長距離の回遊を成功させるうえで、西岸境界流の黒潮による葉形仔魚の受動的輸送が重要な条件とされる

(Tsukamoto, 1990; Tsukamoto, 1992; Kimura *et al.*, 1994; Kimura *et al.*, 1999)。北大西洋においても、ヨーロッパに生息する *Anguilla anguilla*、北アメリカ大陸の沿岸に生息する *Anguilla rostrata* および *Conger oceanicus* の産卵海域は低緯度のサルガッソー海にあり (Schmidt, 1931; Kleckner and McCleave, 1985; McCleave and Miller, 1994)、葉形仔魚は西岸境界流であるフロリダ海流 (Florida Current)・湾流 (Gulf Stream) の流れを利用して長距離の回遊を行うものと推測されている (Kleckner and McCleave, 1985; McCleave and Miller, 1994)。しかし、太平洋と大西洋のいずれの場合においても受動的な輸送だけで葉形仔魚の接岸回遊の全行程を説明することは難しく、特に沿岸種の葉形仔魚が強流帯の西岸境界流を離脱して沿岸域へと到達するメカニズムを具体的に示す研究例はない (McCleave, 1993; McCleave and Miller, 1994; McCleave *et al.*, 1998; Correia *et al.*, 2004)。マアナゴ *Conger myriaster* の葉形仔魚については、本研究において、受動的に黒潮により流されるだけではなく、比重調整により水塊を選択し低水温の沿岸域へと向かう能動的な過程を経て接岸回遊を行うことが明らかになり (第7章)、受動的な側面を強調されがちな葉形仔魚において、初めてその接岸回遊のメカニズムを能動的な側面から解明した研究例となった。大西洋に生息する *Conger oceanicus* の葉形仔魚は、水温が低い時期 (8~17°C) の沿岸域に変態直前から変態初期の段階のものが現れることが知られており (Bell *et al.*, 2003; Correia *et al.*, 2004)、マアナゴ *Conger myriaster* の沿岸域への出現パターンに非常によく似ている。したがって、大西洋に生息する *Conger* 属においてもマアナゴと同様のメカニズムで接岸回遊を行っている可能性が高く、本研究の結果は大西洋においても適用可能と考えられる。

また、接岸回遊後のマアナゴ葉形仔魚は浅海域で変態を開始して着底・加入する (第5章)。わが国の主要なマアナゴ漁場の一つである伊勢・三河湾においては、船曳網による葉形仔魚の混獲量と翌年のマアナゴ漁獲量との間には正の相関関係が認められていることから (黒木ら, 2004)、沿岸域に來遊後のマアナゴの葉形仔魚の大部分は來遊した海域で資源加入していくものと考えられる。葉形仔魚が高水温域から低水温域へ向かうことにより沿岸域への回遊を行えば (第3章)、最低水温期の水温が接岸回遊を制限することになる。すなわち、マアナゴの葉形仔魚が高水温の南方海域から回遊 (第2章) してくるのだとしても、年中水温が高い地域には接岸できない (Fig.3-4)。実際、南西諸島では、マアナゴの葉形仔魚の分布が確認された黒潮 (第

2章) が近くを流れているにもかかわらず、本種の葉形仔魚の沿岸域への出現は見られず成魚も分布していない。水温が年間で一番低い2月の東シナ海の表層水温分布を見ると (Fig.8-1)、水温の低い場所とマアナゴの分布域 (Fig.1) がほぼ一致している。したがって、マアナゴの分布域は沿岸の年間最低水温により決定される可能性が高いと考えられる。

2 マアナゴ葉形仔魚の沿岸域への来遊量予測の可能性

本論文では初めて直接的な証拠に基づいてマアナゴ葉形仔魚が黒潮に乗って回遊していることを示したが、マアナゴが南方海域で生まれ黒潮に乗って日本沿岸まで来遊するとの考えは以前よりあった (高井, 1959; 落合, 田中, 1986; 時村, 山田, 2001)。そのため、漁況予測の手段として葉形仔魚の来遊量を黒潮との関連で予測することが考えられ、仙台湾、東京湾、大阪湾などのマアナゴの主要産地の水産研究機関では、黒潮の大蛇行の有無、黒潮の離岸距離、黒潮系の暖水波及と仔魚の来遊との関連を見出す試みがなされ

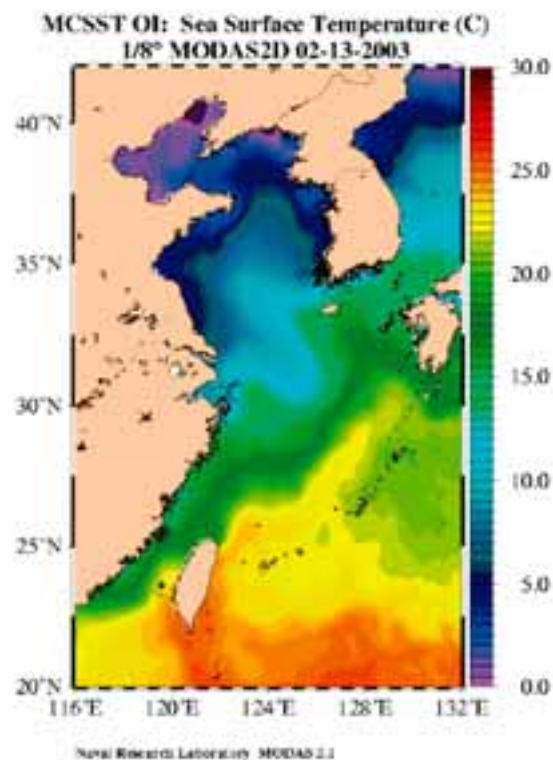


Fig. 8-1. Approximate sea surface temperature (SST) on February 13, 2003. The SST reaches its lowest level around this time of the year. SST map was obtained from the Naval Research Laboratory (USA).

ている（佐伯，2001；清水，2005；鍋島，2004）。しかし、黒潮と明瞭な関係が得られているのは、なぜか黒潮から遠く離れた仙台湾周辺（佐伯，2001）に限られていた。その理由を以下に論議する。

黒潮等の海流の流れや暖水波及による仔魚の輸送を考える場合、対象とする種の仔魚が表層流の流れに乗ることができる比較的浅い水深帯に分布しているという前提が必要である。実際、ウナギ *Anguilla japonica* では、葉形仔魚が表層から水深100mに均一分布するとの条件で、数値モデルを用いたシミュレーションによりマリアナ諸島近海の産卵場からの輸送を推定し、接岸回遊後のシラスウナギの分布特性をうまく説明することに成功している（Kimura *et al.*, 1999）。東シナ海南部に産卵場があるマアジ *Trachurus japonicus* においては、卵・仔稚魚は50m以浅の表層流により主に輸送されることから（佐々，小西，2002）、粒子に見立てた仔魚の輸送を前述のKimura *et al.*, (1999) と同じ数値シミュレーションにより推定し、現実の仔魚分布と合う結果を得ている（金，2004）。しかし、本研究により想定されたマアナゴ葉形仔魚の黒潮から沿岸域への来遊経路は、表層近くを伝って沿岸へ現れるのではなく、いったん黒潮下部の深い層を経て、等密度面に沿って沿岸の浅い海域へと現れるというものであった（第7章、Fig.7-4）。したがって、海洋環境とマアナゴ葉形仔魚の来遊との関係をみる場合、多くの成功例がある従来の表層流による受動的な輸送を前提としたモデルとは異なった視点が必要である。

ここで、第3章でマアナゴ葉形仔魚の来遊パターンを調べた相模湾を例に、来遊直前のマアナゴ仔魚が留まっていると推定される密度が高く水温の低い中底層の水塊が沿岸の表層に現れる条件を考えてみる。マアナゴ葉形仔魚が来遊し始める冬季には、北からの季節風が卓越するようになり、南に開いた相模湾では表層の海水が吹送流により沖合へと運ばれる。その補流としては中底層からの湧昇流が考えられるが、湧昇してきた水塊が沿岸域に現れれば沿岸の水温が下がることになる。このような中底層の低水温の水塊に葉形仔魚が乗って湧き上がるようにして沿岸域へ来遊するのであれば、16℃以下に水温が低下すると相模湾にマアナゴ仔魚が突如来遊し始めると結論した第3章の結果を説明することができる。以上のように、マアナゴ仔魚の沿岸域への来遊に季節風が関係するとすれば、暖冬で季節風の勢力が弱い年は、仔魚の来遊が少なくなると推測されるが、実際、大阪湾では暖冬の翌年はマアナゴ漁獲量が減ることが報告されている（鍋島，2004）。今後、黒潮下部の水塊と沿岸水との相互関係を明らかにし、さらに底層の水塊が沿岸域へと現れる

条件と葉形仔魚の沿岸への来遊との関係を詳細に調べていく必要がある。その際に、耳石に微細構造として記録されている成長履歴と回遊履歴（第5章）は来遊動態解析を行う上での有力なツールとなるであろう。

相模湾など黒潮流域の関東以南の沿岸域では、マアナゴ葉形仔魚の来遊が始まるのは水温下降期であったが、東北海域では遅れて水温上昇期に来遊する（第3章）。したがって相模湾を例にした季節風により沿岸に来遊するという説明は、東北海域にはそのまま適用できない。黒潮勢力が強い年には仙台湾へのマアナゴの来遊量が多いことが知られており（佐伯，2001）、東北海域での仔魚の来遊は黒潮の影響を受けやすいものと考えられる。このことは、東北海域における仔魚の分布が海流の影響を受けやすい表層付近にあったことを示唆するが、東北海域では低水温の親潮の影響を強く受けており、親潮系水の海水密度が黒潮系水よりも高いことから説明できる。親潮系水の σ_t は26~27 kg/m³（Kokita and Omori, 1999）と高いため、黒潮域起源の水塊（ $\sigma_t < 26$ kg/m³）は常に親潮系水の上に乗る形となる。そのため、南から東北海域に入ってきた黒潮系水塊にいる仔魚は黒潮勢力に連動して表層近くを回遊するのであろう。東北沖合の黒潮親潮移行域からは無効分散と思われるマアナゴ葉形仔魚が多数採集されている（第2章）ことから、東北海域への黒潮勢力が弱い場合は黒潮続流によって東へ流される個体が多くなり、その結果、東北海域では黒潮勢力と仔魚来遊量との間にわかりやすい関係が見られるものと考えられる。

以上、本研究により海洋環境とマアナゴ葉形仔魚の接岸回遊には密接な関係があることが示されたが、今後、仔魚の来遊量予測モデルを作成し漁況予測を行っていく場合、海域により黒潮と接岸回遊との関係が異なることを考慮する必要がある。東海（2004）は、全国のマアナゴ漁獲量の変動パターンを調べ、地理的に近い地域間では正相関が見られるが、離れた地域間では相関が無く、特に東北地方の宮城県と福島県の漁獲量変動はその他の地域と逆相関することを指摘している。本研究により明らかとなった沿岸域への回遊メカニズムから考えれば、漁獲量変動パターンは仔魚の沿岸域の来遊量の変動と関係することが強く示唆される。すなわち、各地沿岸に来遊するマアナゴ葉形仔魚の量は黒潮を中心とした海洋環境に支配されており、その時の海洋環境に応じて各地への来遊量が決まる。同じ黒潮起源の仔魚が各地のマアナゴ資源へと加入するわけであるから、地域間での資源の分配が生じ、その結果、地域間で異なる漁獲量変動パターンが生じるものと考えられる。今後、海洋環境と気象に関する

様々なパラメータを用いて詳細な解析を行うことで、精度の高い漁況予測が可能となるだろう。

3 国際資源としてのマアナゴの管理

本研究の結果、マアナゴの産卵場は従来から考えられていたように、南方海域に産卵場がある可能性が極めて高いことが明らかとなり、各地の地先の深場に産卵場があるとする木村（2003）およびKimura *et al.*（2004）の説を支持する証拠は本研究からは得られなかった。各地の地先に産卵場があるのだとすれば、地域単位での資源管理を考えればよい。しかし、ウナギに近い生活史をマアナゴも持つということになれば、広い範囲での管理を考える必要がある。マアナゴは日本だけでなく、韓国や中国でも重要な漁獲対象種となっており、本研究により明らかとなった東シナ海におけるマアナゴ葉形仔魚の分布と黒潮による輸送から考えると、日本、中国、韓国などの東アジア全体で同一の資源を利用している可能性が高い。これまでの漁場単位で行われている資源管理は、漁獲加入した資源をいかに有効に利用して最大の漁獲量を確保することを目標とする「成長管理」により策定されているが、将来的には国際資源として産卵親魚の取り残しを考慮した「加入管理」を考える必要があるだろう。特に、産卵場が東シナ海南部からそれ以南にあるのだとすれば、主に中国と韓国により利用されている東シナ海漁場は、産卵場までの距離が日本沿岸より近いことになり、さらに漁場面積も広い（時村・山田 2001）ため、過剰な漁獲が産卵親魚に与える影響は大きいと考えられる。マアナゴ漁獲量の長期的な減少傾向（望岡、東海、2001）に歯止めをかけるには、日本国内だけの管理では不十分であり、中国や韓国と連携しての加入管理が今後必要であろう。

謝 辞

本論文を取りまとめるにあたり御指導をいただいた九州大学大学院農学研究院教授・中園明信博士、本論文を御校閲いただいた同教授・松井誠一博士、同助教授・及川信博士に心から感謝する。また、マアナゴ研究へと導いていただき、公私にわたって終始暖かく粘り強いご指導と激励をいただいた九州大学大学院農学研究院助手の望岡典隆博士に心から感謝する。長崎大学水産学部名誉教授・多部田修博士には、沖合での調査を始めるきっかけを与えていただいたうえに、本研究全体を通じて暖かいご指導と激励をいただいた。心より感謝する。

また沿岸域での葉形仔魚の採集は、多くの漁業者・

関係者のご協力なしでは到底実施し得なかった。さらに長年の経験をもとにした様々なアドバイスをいただいた。以下にお名前を記して心より感謝したい。八代漁業協同組合・白川孝一氏、同増殖センター・安田親史氏、横須賀市漁業協同組合大楠支所・岩崎晃次氏、長井漁業協同組合・故長嶋慎治氏、葉山町漁業協同組合・矢嶋宏氏、神奈川県水産技術センター・清水詢道氏、同・船木修氏、兵庫県立農林水産技術総合センター水産水産技術センター・反田實氏、宮城県水産研究開発センター（現・宮城県石巻水産事務所）・佐伯光広氏、三重県科学技術振興センター水産研究部・沖大樹博士、愛知県水産試験場漁業生産研究所・水野正之氏。

DNA解析にあたっては、以下の皆様のご指導とご協力を賜った。お名前を記して心より感謝する。九州大学理学部・小早川みどり博士、九州大学大学院生物資源環境科学府（現・日本IBMソリューションズ）・志賀慈子氏、東京都島しょ農林水産総合センター・千野力氏。また*Conger*属成魚の分類にあたっては、大阪市立自然史博物館・波戸岡清峰博士に標本調査の便宜を図っていただいたうえに丁寧にご指導をいただいた。心より感謝する。

耳石微量元素分析に際しては、格別のご配慮とご指導を賜った福岡歯科大学教授（現・独立行政法人水産大学校理事長）藤英俊博士、同大学中央研究室技官・森下孝一郎氏に心より感謝する。

沖合・外洋域の調査では多くの方に調査本来の目的でない葉形仔魚の採集にご協力をいただいた。ここに記して心より感謝する。中央水産研究所（現・東北区水産研究所）・上原伸二博士、中央水産研究所・大関芳沖博士、東京大学海洋研究所助教授・河村知彦博士、中央水産研究所（現・農林水産技術会議調査官）・木村量博士、中央水産研究所・久保田洋博士、東京大学海洋研究所助手・猿渡敏郎博士、西海区水産研究所・堀川博博士、中央水産研究所（現・北海道区水産研究所）・谷津明彦博士、西海区水産研究所・吉村拓博士、西海区水産研究所・依田真理氏、東京大学海洋研究所教授・渡邊良朗博士。1997年から2003年にかけて葉形仔魚採集にご協力いただいた調査船は以下のとおりである。船長以下乗組員の皆様のご努力に敬意を表したい。長崎丸（長崎大学）、とりしま（探海船舶株式会社）、蒼鷹丸（中央水産研究所）、陽光丸（西海区水産研究所）、探海丸（北海道区水産研究所）、開洋丸（水産庁）、淡青丸（東京大学海洋研究所）。なお、「とりしま」は2回の調査航海でマアナゴ仔魚の生態解明に極めて重要な役割をはたしたが、2003年3月事故により沈没し、2名の乗組員の方が行方不明となった。痛恨の極みである。

1997年12月からスタートし、現在も年1回のペースで開催されている「アナゴ漁業資源研究会」(通称アナ研)においては、活発な議論の中で調査の初期段階から数々の有意義なアドバイス・コメント・励ましをいただいた。同研究会世話人代表の東京海洋大学教授・東海正博士、世話人の大阪府水産試験場・鍋島靖信氏をはじめとする世話人・参加者の皆様には心より感謝する。

独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所横須賀庁舎の皆様には数々のご指導、ご協力、ご支援を賜った。元海区水産業研究部長・正木康昭博士には、本研究をご理解いただき特段のご配慮をいただいた上に大学院社会人入学にあたって格別のお取り計らいをいただいた。前海区水産業研究部長・鶴田義成博士、浅海増殖部・輿石裕一郎長、資源増殖研究室長・堀井豊充博士には本研究を円滑に進める上での環境に格別のご配慮をいただいた。浅海生態系研究室長(現・北海道区水産研究所部長)・福田雅明博士には、研究環境にご配慮いただくとともに、乗船調査、核酸測定および比重測定にあたってご指導とご協力をいただいた。生物特性研究室長・青野英明博士には、常日頃から惜しみない励ましと有益な示唆をいただくとともに、遊泳速度測定にあたりご指導いただいた。渡部諭史博士、片山知史博士には、議論を通じて有益なご示唆をいただくとともに研究生活を支えていただいた。丹羽健太郎氏には、DNA解析にあたって惜しみないご指導とご協力をいただいた。調査艇「あらいそⅡ」船長・梶ヶ谷義一氏には、長年に経験に基づく的確な判断と卓越した操船技術により、沿岸域調査での多くの貴重なデータ収集に多大なご貢献をいただいた。阿部俊平君は乗船調査、サンプル測定、データ整理などで多大なご協力をいただいた。野地美紀さんには業務の範囲を越えてデータ・文献の整理にご協力いただいた。佐藤真弓さんには、本研究に関わる様々な雑事を卓越した処理能力でこなしていただくとともに常日頃から励ましをいただいた。お名前をすべてあげることができなかったが、支えていただいた職員の皆様には心より感謝する。

妻・佳子は日常生活を支えてくれただけでなく、休日のサンプリング、測定、飼育管理などの面倒な仕事を楽しんで手伝ってくれた。心より感謝する。

本研究は、中央水産研究所一般研究課題「マアナゴ仔稚魚の沿岸域への来遊過程の把握(平成13-17年度)」の一環として実施した。一部は水産庁の「わが国周辺漁業資源調査」および日本科学協会「笹川科学研究助成」により実施した。関係各位に感謝申し上げる。

引用文献

- Antunes C. and Correia A. T., 2003: Sagitta microstructure of European conger eel, *Conger conger* (L.), leptocephali compared with leptocephali of the eel, *Anguilla anguilla* (L.). *Arch. Fish. Mar. Res.*, **50** (3), 227-237.
- Arai T., Otake T. and Tsukamoto K., 1997: Drastic changes in otolith microstructure and microchemistry accompanying the onset of metamorphosis in the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **161**, 17-22.
- 浅野博利, 久保喜計, 吉松定昭, 1978: 飼育実験におけるマアナゴ葉形幼生の形態変化と行動について. 近畿大学農学部紀要, **11**, 25-31.
- Atema J., Kingsford M. J. and Gerlach G., 2002: Larval reef fish could use odour for detection, retention and orientation to reefs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **241**, 151-160.
- Bell G. W., Witting D. A. and Able K. W., 2003: Aspects of Metamorphosis and Habitat Use in the Conger Eel, *Conger oceanicus*. *Copeia*, **3**, 544-552.
- Bishop R. E., Torres J. J. and Crabtree R. E., 2000: Chemical composition and growth indices in leptocephalus larvae. *Mar. Biol.*, **137**, 205-214.
- Campana S. E. and Neilson J. D., 1985: Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 1014-1032.
- Carefoot T., 1977: Pacific Seashores, University of Washington Press, Seattle, 208pp.
- Castonguay M. and McCleave J. D., 1986: Vertical distribution, diel and ontogenetic vertical migrations and net avoidance of leptocephali of *Anguilla* and other common species in the Sargasso Sea. *J. Plankton Res.*, **9**, 195-214.
- Castonguay M. and McCleave J. D., 1987: Distribution of leptocephali of the oceanic Species *derichthys serpentinus* and *Nessorhamphus ingolfianus* (Family derichthyidae) in the western sagasso sea in relation to physical oceanography. *Bull. Mar. Sci.*, **41** (3), 807-821.
- Clemmesen C. and Doan T., 1996: Does otolith structure reflect the nutritional condition of a fish larva? Comparison of otolith structure and biochemical index (RNA/DNA ratio) determined on cod larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*,

- 138, 33-39.
- Correia A. T., Able K. W., Antunes C. and Coimbra J., 2004: Early life history of the American conger eel (*Conger oceanicus*) as revealed by otolith microstructure and microchemistry of metamorphosing leptocephali. *Mar. Biol.*, **145**, 477-488.
- Correia A. T., Antunes C. and Coimbra J., 2002: Aspects of the early life history of the European conger eel (*Conger conger*) inferred from the otolith microstructure of metamorphic larvae. *Mar. Biol.*, **140**, 165-173.
- Cowen R. K., Kamazima M., Lwiza M., Sponaugle S., Paris C. B. and Olson D. B., 2000: Connectivity of marine populations: Open or Closed?. *Science*, **287**, 857-859.
- Cushing D. H., 1972: The production cycle and the numbers of marine fish. *Symposia of the Zoological Society of London*, **46**, 213-232.
- Donnelly J., Torres J. J. and Crabtree R. E., 1995: Proximate composition and nucleic content of premetamorphic leptocephalus larvae of the congrid eel *Ariosoma balearicum*. *Mar. Biol.*, **123**, 851-858.
- 福田雅明, 1990: ニシン仔稚魚の体側筋の発達と遊泳速度の変化. 日本水産学会誌, **56** (1), 11-17.
- 福田雅明, 1988: ニシン稚仔魚の発育過程—生化学的手法を用いた発育の推定—. 栽培技研, **17** (1), 69-80.
- 風呂田利夫, 1997: 底生動物, 「東京湾の生物誌」 (沼田眞, 風呂田利夫編), 築地書館, 東京, pp. 45-114.
- 波戸岡清峰, 1993: アナゴ科, 「日本産魚類検索」 (中坊徹次編), 東海大学出版会, 東京, pp. 186-192.
- Hu F., Oozeki Y., Tokai T. and Matsuda K., 2001: Scale model of a new midwater trawl system for sampling pelagic larval and juvenile fish. *Fish. Sci.*, **67**, 254-259.
- Inoue J. G., Miya M., Tsukamoto K. and Nishida M., 2001: Complete mitochondrial DNA sequence of *Conger myriaster* (Teleostei: Anguilliformes): novel gene order vertebrate mitochondrial genomes and the phylogenetic implications for Anguilliform families. *J. Mol. Evol.*, **52**, 311-320.
- 伊東宏, 望岡典隆, 2005: 沿岸域におけるメソプランクトンの採集を目的としたネットの設計. 九大農芸誌, **60** (2), 179-186.
- Jones G. P., Milicich M. J., Emslie M. J. and Lunow C., 1999: Self-recruitment in a coral reef fish population. *Nature*, **402**, 802-804.
- Kajihara T., Tsukamoto K., Otake T., Mochioka N., Hasumoto, H., Machiko O. and Tabeta O., 1988: Sampling Leptocephali with Reference to the Diel Vertical Migration and the Gears. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **54** (6), 941-946.
- Katayama S. and Shimizu Y., 2006: Occurrence pattern of white-spotted conger larva, *Conger myriaster*, in southern Tohoku area. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.*, **70** (1), 10-15.
- 木村伸吾, 2005: 仔魚の輸送と加入量変動, 「海洋生命系のダイナミクス 第4巻 海の生物資源—生命は海でどう変化しているか—」 (渡邊良朗編), 東海大学出版会, 神奈川, pp. 241-258.
- Kimura S., Döös K. and Coward A. C., 1999: Numerical simulation to resolve the issue of downstream migration of the Japanese eel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **186**, 303-306.
- Kimura S., Tsukamoto K. and Sugimoto T., 1994: A model for the larval migration of the Japanese eel: roles of the trade winds and salinity front. *Mar. Biol.*, **119**, 185-190.
- Kimura Y., Ishikawa S., Tokai T., Nishida M. and Tsukamoto K., 2004: Early life history characteristics and genetic homogeneity of *Conger myriaster* leptocephali along the east coast of central Japan. *Fish. Res.*, **70**, 61-69.
- 木村伸郎, 2003: マアナゴの集団構造に関する生態学的研究. 東京大学学位論文.
- 金熙容, 2004: マアジの卵・稚仔輸送過程, 「海流と生物資源」 (杉本隆成編), 成山堂書店, 東京, pp. 112-119.
- Kitajima C., Yamane Y., Matsui S., Kihara Y. and Furuichi M., 1993: Ontogenetic change in buoyancy in the early stage of red sea bream. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59** (2), 209-216.
- Kleckner R. C. and McCleave J. D., 1985: Spatial and temporal distribution of American eel larvae in relation to North Atlantic Ocean current systems. *Dana*, **4**, 67-92.
- Kokita T. and Omori M., 1999: Long distance dispersal of larval and juvenile rockfish, *Sebastes thompsoni*, with drifting seaweed in the Tohoku area, Northwest Pacific, estimated by analysis of otolith microstructure. *Bull. Mar. Sci.*, **65** (1), 105-118.
- 窪田三朗, 1961: マアナゴの生態・成長ならびに変態に

- 関する研究. 三重大学水産学部紀要, **5** (2), 190-236.
- 黒木洋明, 福田雅明, 堀井豊充, 2004: 平成15年マアナゴ伊勢・三河湾の資源評価. 我が国周辺水域の漁業資源評価, 水産庁増殖推進部・独立行政法人水産総合研究センター, 461-470.
- Lecomte-Finiger R., 1992: Growth history and at recruitment of European glass eels (*Anguilla anguilla*) as revealed by otolith microstructure. *Mar. Biol.*, **114**, 205-210.
- Lee T. W. and Byun J. S., 1996: Microstructural growth in otoliths of conger eel (*Conger myriaster*) leptocephali during the metamorphic stage. *Mar. Biol.*, **125**, 259-268.
- 町田吉彦, 1984: マアナゴ, 「沖繩舟状海盆及び周辺海域の魚類」 (岡村収, 北島忠弘編), 日本水産資源保護協会, pp. 92-93.
- McCleave J. D., 1993: Physical and behavioural controls on the oceanic distribution and migration of leptocephali. *J. Fish Biol.*, **43**, 243-273.
- McCleave J. D. and Kleckner R. C., 1987: Distribution of leptocephali of the catadromous *Anguilla* species in the western Sargasso sea in relation to water circulation and migration. *Bull. Mar. Sci.*, **41** (3), 789-806.
- McCleave J. D., Brickley P. J., O'Brien K. M., Kistner D. A., Wong M. W., Gallagher M. and Watson S. M., 1998: Do leptocephali of the european eel swim to reach continental waters? Status of the question. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **78**, 285-306.
- McCleave J. D. and Miller M. J., 1994: Spawning of *Conger oceanicus* and *Conger triporiceps* (Congridae) in the Sargasso Sea and subsequent distribution of leptocephali. *Env. Biol. Fish.*, **39**, 339-355.
- McCormick M. I., 1999: Delayed metamorphosis of a tropical reef fish (*Acanthurus triostegus*): a field experiment. *Mar. Biol. Prog. Ser.*, **176**, 25-38.
- Miller M. J., Otake T., Minagawa G., Inagaki T. and Tsukamoto T., 2002: Distribution of leptocephali in the Kuroshio Current and East China Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **235**, 279-288.
- 水野重樹, 1969: 核酸の一般的定量法, 東京大学出版会, 東京, pp. 1-250.
- 望岡典隆, 2001: マアナゴの初期生態. 月刊海洋, **33** (8), 536-539.
- 望岡典隆, 東海正, 2001: マアナゴの資源生態と漁業. 月刊海洋, **33** (8), 525-528.
- Mochioka N., Tabeta O. and Kanda T., 1989: Daily growth increments in otoliths of the conger eel *Conger myriaster* leptocephali, in "Working Group on Eel, European Inland Fisheries Advisory Commission (EIFAC)", Porto, pp. 1-2.
- Mochioka N. and Iwamizu M., 1996: Diet of anguillid larvae: leptocephali feed selectively on larvacean houses and fecal pellets. *Mar. Biol.*, **125**, 447-452.
- Mochioka N., Tabeta O. and Kubota T., 1988: A pre-leptocephalus larva of *Conger myriaster* (Family Congridae) collected from Suruga Bay, Central Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, **35** (2), 184-188.
- 森純太, 1998: 捕食者としてのエビジャコの生態, 「砂浜海岸における仔稚魚の生物学」 (千田哲資, 木下泉編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 65-77.
- 鍋島靖信, 2001: マアナゴの成長と食性. 月刊海洋, **33** (8), 544-550.
- 鍋島靖信, 2004: 大阪府におけるアナゴ漁獲量の変化とアナゴレプト来遊期の水域環境と漁獲量との関係についての検討 (要旨), 「マアナゴ資源と漁業の現状」 (東海正, 清水詢道, 反田實, 鍋島靖信, 望岡典隆編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 141-142.
- 中野広, 1988: 稚仔魚研究のための核酸の定量法. 海洋と生物, **10** (1), 23-26.
- 中田英昭, 1994: 輸送, 「魚類の初期減耗研究」 (田中克, 渡邊良朗編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 72-82.
- 落合明, 田中克, 1986: 魚類学 (下), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 576-582.
- 小川嘉彦, 1997: 水産技師のための海況学入門, 海洋水産資源開発センター, 東京, pp. 1-272.
- 沖山宗雄, 1979: 稚魚分類学入門” 幼期形態の読みかた. 海洋と生物, **2** (2), 53-59.
- 小沼洋司, 1995: マアナゴ幼生 (レプトセファルス) の変態海域. 茨城水試研報, **33**, 103-107.
- Otake T., Inagaki T., Hasumoto H., Mochioka N. and Tsukamoto K., 1998: Diel vertical distribution of *Anguilla japonica* leptocephali. *Ichthyol. Res.*, **45** (2), 208-211.
- Otake T., Ishii T., Ishii T., Nakahara M. and Nakamura R., 1997: Changes in otolith strontium: calcium ratios in metamorphosing *Conger myriaster* leptocephali. *Mar. Biol.*, **128**, 565-572.
- Pannella G., 1971: Fish otoliths: daily growth pattern and periodical patterns. *Science*, **173**, 1124-1127.
- Pfeiler E., 1984a, Changes water and salt content

- during metamorphosis of larval bonefish. *Bull. Mar. Sci.*, **34** (2), 177-184.
- Pfeiler E., 1984b: Glycosaminoglycan breakdown during metamorphosis of larval bonefish *Albula*. *Mar. Biol. Lett.*, **5**, 241-249.
- Pfeiler E., 1986: Towards an explanation of the developmental strategy in leptocephali larvae of marine teleost fishes. *Env. Biol. Fish.*, **15** (1), 3-13.
- Pfeiler E., Almada E. and Vrijenhoek R. C., 1990: Ontogenetic changes in proteins and isozyme expression in larval and juvenile bonefish (*Albula*). *J. Exp. Zool.*, **254**, 248-255.
- Pfeiler E., 1999: Developmental physiology of elopomorph leptocephali. *Comp. Biochem. Physiol. Part A*, **123**, 113-128.
- Radtke R. L., 1989: Strontium-calcium concentration ratios in fish otoliths as environmental indicators. *Comp. Biochem. Physiol.*, **92** (2), 189-193.
- Radtke R. L., Townsend D. W., Folsom S. D. and Morrison, M. A., 1990: Strontium: calcium concentration ratios in otoliths of herring larvae as indicators of environmental histories. *Env. Biol. Fish.*, **27**, 51-61.
- 佐伯光広, 2001: 仙台湾におけるマアナゴ漁業と資源管理. 月刊海洋, **33** (8), 561-565.
- 斉藤勉, 秋山秀樹, 瀬藤聡, 2004: 九州南部における海洋構造の変動, 「マアジの産卵と加入機構—東シナ海から日本沿岸へ—」 (原一郎, 東海正編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 52-68.
- 佐々千由紀, 小西芳信, 2002: 東シナ海におけるマアジ仔稚の分布と輸送. 月刊海洋, 号外**31**, 92-98.
- Sato R., Tanaka Y. and Ishimaru T., 2001: House production by *Oikopleura dioica* (Tunicata, Appendicularia) under laboratory conditions. *J. Plankton Res.*, **23** (4), 415-423.
- Schmidt J., 1931: Eels and conger eels of the North Atlantic. *Nature*, **128** (3232), 602-604.
- Secor D. H., 1992: Application of otolith microchemistry analysis to investigate anadromy in Chesapeake Bay striped bass *Morone saxatilis*. *Fish. Bull.*, **90**, 798-806.
- Secor D. H., Henderson-Arzapalo A. and Piccoli P. M., 1995: Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **192**, 15-33.
- 嶋田拓, 寺山宏, 1975: 核酸の化学I生化学実験講座2, 東京化学同人, 東京, pp. 6-11.
- 清水詢道, 1996: 東京湾のマアナゴ資源について— I. 漁業の実態と資源管理に関する予察. 神水研研報, **1**, 7-13.
- 清水詢道, 2001: 東京湾のマアナゴ資源について— IV. 初期資源量の推定. 神水研研報, **6**, 1-5.
- 清水詢道, 2003: 東京湾のマアナゴ資源について. 神水研研報, **8**, 1-11.
- 清水詢道, 2004: 趣旨説明にかえて, 「マアナゴ資源と漁業の現状」 (東海正, 清水詢道, 反田實, 鍋島靖信, 望岡典隆編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 78-84.
- 清水詢道, 2005: 東京湾へのマアナゴ葉形仔魚の来遊. 神水研研報, **10**, 1-7.
- Smith D. G., 1989, Introduction to leptocephali, in "Fishes of the Western North Atlantic Memoir No. I, Part 9, Vol. 2" (ed. by Bohlke E. B.), Sears Foundation for Marine Research, New Haven, pp. 657-668.
- Swearer S. E., Caselle J. E., Lea D. W. and Warner R. R., 1999: Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature*, **402**, 799-802.
- 多部田修, 望岡典隆, 1988: ウナギ目 Anguilliformes, 「日本産稚魚図鑑」 (沖山宗雄編), 東海大学出版会, 東京, pp. 21-62.
- 高井徹, 1959: 日本産重要ウナギ目魚類の形態. 生態および増殖に関する研究. 水講研報, **8**, 1-340.
- Tanaka K., Tabeta O., Mochioka N., Yamada J. and Kakuta S., 1987: Otolith microstructure and ecology of the conger eel (*Conger myriaster*) larvae collected in the SetoInland Sea, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **53** (4), 543-549.
- 田中克, 1991a, 再生産と流れの構造—課題と展望 「流れと生物と—水産海洋学特論—」 (河合英夫編), 京都大学学術出版会, 京都, pp. 148-157.
- 田中克, 1991b: 接岸回遊の機構と意義, 「魚類の初期発育」 (田中克編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 52-68.
- 田中祐志, 1991: 魚卵・仔魚の比重変化と流れの構造に関連した分布・移動, 「流れと生物と—水産海洋学特論—」 (河合英夫編), 京都大学学術出版会, 京都, pp. 60-78.
- 反田實, 2004: 播磨灘における着底期稚アナゴの採集, 「マアナゴ資源と漁業の現状」 (東海正, 清水詢道, 反田實, 鍋島靖信, 望岡典隆編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 168-167.
- 時村宗春, 山田梅芳, 2001: 東シナ海におけるマアナゴ

- の分布. 月刊海洋, **33** (8), 580-584.
- 東海正, 2004: あなご類県別漁獲量の変動について, 「マアナゴ資源と漁業の現状」(東海正, 清水詢道, 反田實, 鍋島靖信, 望岡典隆編), 日本水産資源保護協会, 東京, pp. 250-251.
- Toole C. L., Markle D. F. and Harris P. M., 1993: Relationships between otolith microstructure microchemistry, and early life history events in Dover sole, *Microstomus pacificus*. *Fish. Bull.*, **91**, 732-753.
- Townsend D. W., Radtke R. L., Corwin S. and Libby D. A., 1992: Strontium:calcium ratios in juvenile Atlantic herring *Clupea harengus* L. otoliths as a function of water temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **160**, 131-140.
- Townsend D. W., Radtke R. L., Malone D. P. and Wallinga J. P., 1995, Use of otolith strontium:calcium ratios for hind-casting larval cod *Gadus morhua* distributions relative to water masses on Georges Bank. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **119**, 37-44.
- Tsukamoto K., 1990: Recruitment mechanism of eel, *Anguilla japonica*, to the Japanese coast. *J. Fish Biol.*, **36**, 659-671.
- Tsukamoto K., 1992: Discovery of the spawning area for Japanese eel. *Nature*, **356**, 789-791.
- Tzeng W. N., Wu H. F. and Wickstrom H., 1994: Scanning electron microscopic analysis of annulus microstructure in otolith of European eel, *Anguilla anguilla*. *J. Fish Biol.*, **45**, 479-492.
- 内田恵太郎, 1937: 魚類の浮遊幼期に見られる浮泛機構に就て (I). 科学, **7** (13), 540-546.
- 内田恵太郎, 1964: 稚魚を求めて—ある研究自叙伝—. 岩波書店, 東京, pp. 1-207.
- Victor B. C., 1986: Delayed metamorphosis with reduced larval growth in a coral reef fish (*Thalassoma bifasciatum*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 1208-1213.
- Wang C. H. and Tzeng W. N., 1998: Interpretation of geographic variation in size of American eel *Anguilla rostrata* elvers on the Atlantic coast of North America using their life history and otolith ageing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **168**, 35-43.
- 渡辺哲理, 福井篤, 鈴木伸洋, 魚谷逸郎, 2004: 飼育下でのマアナゴ葉形仔魚の変態と水温. 日本水産学会誌, **70** (1), 66-68.
- Williamson G., 1999: Is this how baby eels cross the Atlantic Ocean? *Ocean Challenge*, **9** (2), 40-45.
- Yamano K., Tagawa M., deJesus E. G., Hirano T., Miwa S. and Inui Y., 1991: Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *J. Comp. Physiol. B.*, **161**, 371-375.
- 柳哲雄, 1990, 熱塩フロント, 「潮目の科学—沿岸フロント域の物理・化学・生物過程」(柳哲雄編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 103-157.