

ウナギの初期生活史と回遊の進化に関する研究

黒木 真理 (東京大学大学院農学生命科学研究科)

mari.kuroki@aqua.fs.a.u-tokyo.ac.jp

なぜ動物は旅をするのか？長い生命進化の歴史の中で、大きな危険が伴う何千キロもの大移動が始まった理由は何だったのか？その問いに対し、少しでも答えを得たいと思い、水圏生物を対象に回遊現象を研究している。なかでも、海と川の間で数千キロの大移動を行うウナギに興味をもち、その初期生活史の多様性と回遊行動の進化の研究に取り組んできた。

はじめに

ウナギ属魚類は熱帯から寒帯まで広い範囲に亘って分布する。これまで本属魚類の研究は、中・高緯度域に分布するニホンウナギ、ヨーロッパウナギ、アメリカウナギなどの温帯種を中心に進められてきた。熱帯種の産卵場や初期生活史に関する研究は、20世紀初頭、大西洋のウナギの産卵場がサルガッソ海にあると突き止めたことで有名なデンマークの海洋生物学者ヨハネス・シュミットが、その後実施した Dana II 号による世界一周航海を嚆矢とする。しかし、この航海で採集されたウナギ属レプトセファルスの大半は、当時の形態学的分類では種を同定することさえ困難であった。それ以来、熱帯ウナギの初期生活史に関する海洋研究にはほぼ進展がなかった。そこで本研究では、ウナギ属魚類の回遊生態の普遍性と多様性、ならびにその進化の過程を理解するため、熱帯種を中心としたウナギ属魚類の初期生活史と回遊の進化に関する研究を展開した。

初期生活史特性

1995-2007年のインド・太平洋における調査航海で採集したウナギ属の仔魚(レプトセファルス)について形態および遺伝子解析に基づき、ウナギ属13種・亜種の種同定を行った。耳石解析によりこれらの日齢と成長を調べると、熱帯に局所的分布する種は高成長であるのに対し、熱帯種ながら温帯まで分布する種の成長率はやや低い傾向が認められた。高緯度域の温帯・亜寒帯に分布する温帯種は、さらに低成長であった。レプトセファルスが最大伸長サイズに達する日齢(=変態日齢)は種間で大きく異なり、高緯度まで回遊する種ほど変態まで長時間を要することがわかった。さらに、レプトセファルスからシラスウナギ稚魚へと変態した後に河口に接岸した個体について、赤道域の東南アジアから約北緯65度のアイスランドまで広域に亘って9種・亜種の初期生活史を調べたところ、前述のレプトセファルスの解析結果と同様、高緯度に分布する種ほど仔魚期間と接岸回遊に要する期間(=接岸日齢)が長くなる傾向にあることがわかった。したがって、ウナギ属魚類は、各種の接岸する緯度と回遊距離によって初期生活史スケジュールが大きく異なることが明らかとなった^{1,2)}。

熱帯ウナギの産卵場と回遊パターン

外洋の産卵場から接岸場所まで数千キロの大規模回遊を行う温帯種と比較するため、インド・太平洋の主に熱帯域に生息する種の産卵場と回遊パターンについて調べた。北太平洋に生

息する熱帯種4種（オオウナギ、バイカラウナギ、セレベスウナギ、ボルネオウナギ）に着目すると、回遊パターンは2つのタイプにわけられた。オオウナギの分布域はインド・太平洋に広く複数の繁殖集団にわかれているが、北太平洋に分布するレプトセファルスはすべて北太平洋集団に属する。北太平洋に出現したオオウナギのレプトセファルスの体サイズをみると、小型個体はマリアナ海域に集中し、北赤道海流の西方に出現する個体ほど大きくなり、成育場であるインドネシア周辺では発達段階の進んだ高齢個体のみが出現した。このことから、本種の北太平洋集団はマリアナ海域に産卵場をもち、北赤道海流とミンダナオ海流によって成育場まで運ばれて加入すると推測された。バイカラウナギについては、成育場のインドネシア海域ではオオウナギと同様に発達段階の進んだ高齢個体しか出現せず、最小個体はニューギニア北東部で採集されたことから、海流を考慮するとこの東方海域に産卵場があると推測された。したがって、上記2種はいずれも西部北太平洋の外洋に産卵場をもち、数百キロの距離を回遊する中規模回遊種といえる¹⁾。これに対して、セレベスウナギとボルネオウナギの分布をみると、孵化直後から変態期まであらゆる発達段階の個体がすべてインドネシア海域内に出現した。成育場もこの周辺に限定的であることから、これら2種は半閉鎖的なインドネシア海域で産卵し、産卵場近くに接岸する小規模回遊種と推察された。

さらに、南太平洋やインド洋においても調査航海を実施し、ウナギ属各種のレプトセファルスの分布とそのサイズ組成、海洋物理環境に基づいて、それぞれの産卵場と成育場までの回遊経路を推定し、回遊パターンを明らかにした³⁻⁶⁾。

同所的に産卵する2種の分化メカニズム

北太平洋に分布するニホンウナギとオオウナギは、ともにマリアナ諸島西方海域において孵化後まもない個体が発見され、同所的に産卵することが明らかになった⁷⁾。しかし、両種の産卵場はほぼ同じであるにも関わらず、接岸する主な分布域はそれぞれ東アジアの温帯域とフィリピンやインドネシアなど東南アジアの熱帯域にわかれる。この地理分布の差異が生じる要因について明らかにするため、レプトセファルスの分布特性、産卵時期・規模、数値シミュレーションによる回遊過程の解析を行った。その結果、ニホンウナギが初夏に産卵してフィリピン沖で北赤道海流から北に向かう黒潮に乗り換えて東アジアに接岸するのに対し、オオウナギの北太平洋集団はほぼ周年に亘って産卵し、北赤道海流の流路が南にシフトしている夏季以外の時期も回遊するために、レプトセファルスの大半が北赤道海流から南へ向かうミンダナオ海流にとりこまれ、多くが東南アジアに接岸しているものと考えられた。

大西洋のサルガッソ海で同所的に産卵するヨーロッパウナギとアメリカウナギについても、両者の分化過程を検討した。ヨーロッパウナギとアメリカウナギの地理分布域は中央大西洋海嶺上に位置するアイスランドで接し、ここには両種の交雑種が存在する。そこで、アイスランドに接岸した交雑種の形態および初期生活史を調べたところ、両種の間隔的な形態学的特徴と変態・接岸日齢を示すことがわかった。これらの結果を考慮すると、ウナギ属各種の産卵生態の違い、初期生活期における成長および最大伸長期の体サイズで規定される変態のタイミングがレプトセファルスの海流による輸送距離とシラスウナギの加入場所を決定し、ひいては地理分布に差を生じさせる主要因と推測された⁸⁾。

ウナギ属魚類の回遊進化

ウナギ属魚類の初期生活史特性と回遊パターンについて得られた結果に基づき、回遊の進化過程を考察した。現在の本属の回遊生態と地理分布は、レプトセファルス of 形態的特徴、ならびに成長率、変態のタイミングなどの初期生活史特性と密接に関連しているものと推察された。ウナギ属の祖先種がインドネシア・ボルネオ島付近に起源したとする分子系統解析の結果から、本属の回遊は熱帯の局地回遊にその原型があり、これが海流、気候変動、海進・海退などの環境変動を受け、回遊生態に変異が生じたものと推測される。この中から、やがて高緯度域まで仔魚が輸送される大回遊が出現し、地理分布域が拡大する方向へと進化した。こうした回遊生態の多様化はやがて種分化を生んでいった。すなわち、ウナギ属魚類の回遊進化は、レプトセファルスの初期生活史特性の多様化によって駆動されたと考えられる。

おわりに

ウナギの蒲焼きは、多くの日本人がこよなく愛する食文化のひとつである^{9,10}。しかし、その資源は世界規模で減少の一途を辿っている。現在、国際自然保護連合 (IUCN) により、ヨーロッパウナギは絶滅危惧 IA 類、ニホンウナギとアメリカウナギは絶滅危惧 IB 類に指定されている。一方で、その他の多くの種についてはその生態や資源に関する理解が未だ十分ではなく、資源評価さえできない状態にある。ところが、ニホンウナギの供給量不足によって、その代替品として熱帯のシラスウナギが中国や日本へ輸出され、安易に利用されつつある。しかし、本研究で明らかになったように、ウナギ属の各種・集団の生活史は大きく異なるため、それぞれの生態に則した資源管理方策を立案することが肝要である。そして、研究の遅れている熱帯ウナギの生態や資源に関する科学的知見の集積は喫緊の課題である。

謝辞

本研究は多くの方々のご指導とご協力によって遂行することができました。研究を進めるにあたり、東京大学の塚本勝巳名誉教授には多大なご指導を賜りました。東京大学大気海洋研究所、同大学総合研究博物館、同大学大学院農学生命科学科水圏生物科学専攻のみなさまには、ひとかたならぬご協力とご支援を賜りました。学術研究船白鳳丸とインドネシア LIPI の Baruna Jaya VII 号の船長はじめ乗組員各位、一緒に乗船して共に観測作業にあたった研究者・技術支援員・学生の諸氏には、太平洋・インド洋・大西洋における長期に亘る調査航海のさまざまな局面でお世話になりました。心より感謝申し上げます。最後に、日本農学進歩賞にご推薦いただいた公益社団法人日本水産学会に厚くお礼申し上げます。

引用文献

1. Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Wouthuyzen S, Arai T, Tsukamoto K (2006) Contrasting patterns of growth and migration of tropical anguillid leptocephali in the western Pacific and Indonesian Seas. *Mar Ecol Prog Ser* 309:233–246.
2. Kuroki M, Miller MJ, Tsukamoto K (2014) Diversity of early life history traits in freshwater eels and the evolution of their oceanic migrations. *Can J Zool* 92:749–770.
3. Kuroki M, Aoyama J, Wouthuyzen S, Sumardiharga K, Miller MJ, Minagawa G, Tsukamoto K (2006) Ageing leptocephali of *Anguilla interioris* by otolith increments. *Coastal Mar Sci* 30:464–

4. Kuroki M, Aoyama J, Wouthuyzen S, Sumardiharga K, Miller MJ, Tsukamoto K (2007) Age and growth of *Anguilla bicolor bicolor* leptocephali in the eastern Indian Ocean. *J Fish Biol* 70:538–550.
5. Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Watanabe S, Shinoda A, Jellyman DJ, Feunteun E, Tsukamoto K (2008) Distribution and early life-history characteristics of anguillid leptocephali in the western South Pacific. *Mar Freshwater Res* 59:1035–1047.
6. Kuroki M, Miller MJ, Aoyama J, Watanabe S, Yoshinaga T, Tsukamoto K (2012) Offshore spawning for the newly discovered anguillid species *Anguilla luzonensis* (Teleostei: Anguillidae) in the western North Pacific. *Pac Sci* 66:497–507.
7. Kuroki M, Aoyama J, Miller MJ, Yoshinaga T, Shinoda A, Hagihara S, Tsukamoto K (2009) Sympatric spawning of *Anguilla marmorata* and *Anguilla japonica* in the western North Pacific Ocean. *J Fish Biol* 74:1853–1865.
8. Kuroki M, Kawai M, Jónsson B, Aoyama J, Miller MJ, Noakes DLG, Tsukamoto K (2008) Inshore migration and otolith microstructure/microchemistry of anguillid glass eels recruited to Iceland. *Environ Biol Fish* 83:309–325.
9. Kuroki M, Oijen, MJP, Tsukamoto K (2014) Eels and the Japanese – an inseparable, long-standing relationship. In: *Eels and Humans* (Tsukamoto K, Kuroki M eds), Springer, Japan, pp. 91–108.
10. Kuroki M, Righton D, Walker AM (2014) The importance of Anguillids: a cultural and historical perspective introducing papers from the World Fisheries Congress. *Ecol Freshw Fish* 23:2–6.