

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 1 日現在

機関番号：12601

研究種目：若手研究

研究期間：2019～2022

課題番号：19K15900

研究課題名(和文)降海か、残留か：ニホンウナギの春機発動が回遊開始メカニズムに果たす役割

研究課題名(英文)Role of puberty in the migration initiation mechanism of the Japanese eel

研究代表者

萩原 聖士 (Hagihara, Seishi)

東京大学・大気海洋研究所・特任講師

研究者番号：80704501

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：自然環境を模した大型野外実験池における放流実験により、秋に銀化するウナギと銀化しないウナギが夏季の時点でどのような生殖生理学的特徴を持っているのか調べた。その結果、秋に銀化して回遊開始するウナギは、初夏の時点で春機発動が生じていることが明らかになった。

次に、夏季に雌ウナギを採集して分析を行ったところ、銀化予定個体は残留予定個体に比べて肥満度が高く、筋肉中の脂質含有量も有意に高い値を示した。卵巣の組織観察により、銀化予定個体は卵母細胞中に油球蓄積して卵形成を進行させている様子が窺えた。また、銀化予定個体の血中11ケトテストステロン(11-KT量)は、残留予定個体に比べて有意に高い値だった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

回遊を開始する体サイズと年齢は個体変異に富み、どんな生態学的条件を満たした個体が、どのような生理学的プロセスを経て、春機発動・銀化・回遊開始に至るかは明らかでない。これを解明すれば、ウナギの生殖生理と回遊現象の理解を大きく深めることができる。

本研究の結果から、秋に銀化して回遊開始するウナギは、少なくとも初夏の時点で春機発動が生じている個体と考えられた。これは、銀化などの回遊関連の形態的・生理的变化は水温が低下する秋に生じるという従来の常識を覆すものである。

春機発動と銀化の生理生態学的機構が明らかになれば、人為催熟技術の改善に資する有用な知見にもなり得

研究成果の概要(英文)：We investigated the reproductive physiological characteristics of pre-silver and non-pre-silver eels in summer through rearing experiments in a large outdoor experimental pond that simulates the natural environment. The results revealed that eels, which begin silvering and migrating in the fall, began puberty already in early summer.

Then, wild female eels were collected and analyzed in summer. Pre-silver eels showed higher body condition and significantly higher lipid content in the muscle than non-pre-silver eels. Ovarian histology revealed that pre-silver eels accumulated oil droplets in the oocytes to promote oogenesis. In addition, blood 11-ketotestosterone (11-KT) levels in pre-silver eels were significantly higher than in non-pre-silver eels.

研究分野：生理生態学

キーワード：ウナギ 銀化 産卵回遊 降海回遊 性成熟 春機発動 意思決定機構 個体差

### 1. 研究開始当初の背景

ニホンウナギは水産重要種であるが、シラスウナギの漁獲量は減少の一途を辿り、近年は盛時の5%前後にまで落ち込んだ。このような状況から、人工種苗生産技術の改善や資源の保全に資する生態学的・生理学的知見を集積することは喫緊の課題となっている。

ウナギ属魚類は黄ウナギとして川や湖で成長した後、秋に銀ウナギに姿を変え(銀化)、外洋の産卵場へ向け回遊を開始する。魚類の回遊は(1)生態学的条件、(2)生理学的条件、(3)行動学的条件が順序よく満たされることで解発される(3 step model, Tsukamoto et al. 2009)。ニホンウナギでは、(1)ある全長以上の体サイズに達した後、(2)秋の水温低下により11-KT(アンドロゲン)が増加することで銀化が生じ、(3)11-KTと月齢により内的動因が高まり、環境刺激により回遊行動が解発されると考えられている(Sudo & Tsukamoto 2013, 2015)。

しかし上記のモデルでは、ニホンウナギが回遊開始する体サイズと年齢の個体差が非常に大きい理由を十分に説明できない(雌は471-972 mm、4-22歳、Hagihara et al. 2018)。必要な体サイズを満たしても、秋に適切な生理変化が起こらず回遊開始しない場合があるものと考えられるが、どの個体が回遊開始し、どの個体が成育場に留まるのか、個体レベルで予測することはこれまで不可能だった。

黄ウナギの生殖腺は長期間未熟な状態にあり、春機発動と銀化が生じた後に、産卵回遊を開始する(萩原 2019)。これまでの研究で、初夏の時点で発達が進行した油球期の卵母細胞を有する個体(春機発動個体と定義)と、未熟な周辺仁期の個体(非春機発動個体)に分かれることを明らかにした(Hagihara et al. in prep, 図1)。この結果から、春機発動は銀化と回遊開始の必要条件である可能性が高いと考え、「秋から冬にかけて降海し産卵回遊を始める個体は、春から初夏に春機発動した個体である」と仮説を立てた。春機発動と銀化・回遊の関連性や、春機発動が生じる生理生態学的メカニズムについて明らかにすることで、ウナギの回遊現象と生殖生理に関する理解が大幅に深まると期待される。

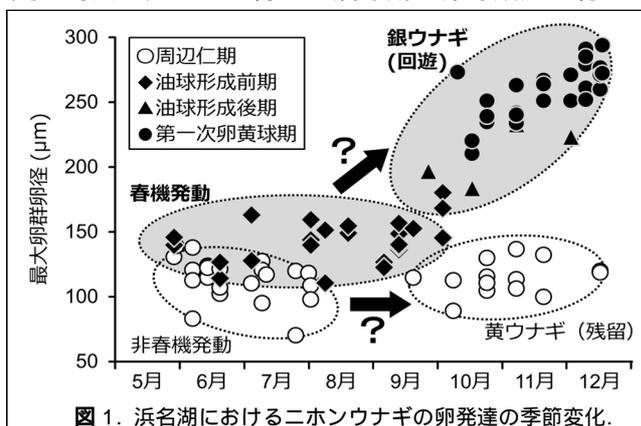


図1. 浜名湖におけるニホンウナギの卵発達の季節変化。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、ウナギの回遊開始メカニズムにおける春機発動の役割を明らかにすることである。ウナギの銀化と降河回遊に関する研究はこれまで秋に集中してきたが、夏以前の回遊予定個体に着目して回遊行動選択メカニズムの研究を行う点は本申請課題の独自性である。生態学的・生理学的・行動学的アプローチを併用し、総合的に回遊開始メカニズムの解明に取り組む点も従来の研究にはみられない特徴である。これまで全く理解されていなかったウナギの春機発動に関する生理生態学的メカニズムを理解できれば、外因性ホルモンに依存しない自然催熟法の確立に有用な知見となり、ウナギ人工種苗生産技術の改善に繋がるものと期待される。また、春機発動が生殖のみならず回遊に果たす役割を明らかにできれば、生物の回遊現象に新たな理解がもたらされる。

### 3. 研究の方法

#### (1) 大型野外実験池における標識採捕実験

夏季に天然水系で採集した全長50cm以上の雌のニホンウナギの黄ウナギ39個体(6月: 浜名湖産20個体、8月: 宮崎県産19個体)から、バイオプシー(生検)による卵巣試料採取および採血を行い、PITタグによる個体識別を行った後に自然環境を模した大型野外実験池に放流した。その後、11月に放流個体を回収してOkamura et al. (2007)の銀化インデックスに基づき銀化状態を判別した。

上記で判別した秋に銀化する個体(回遊予定個体)と銀化しない個体(残留予定個体)が、夏季の時点でどのような形態的・組織学的特徴を持っているのか調べた。全長、眼径、胸鰭長を測定し、眼径指数(Pankhurst 1982)と鰭長指数を算出した。卵巣片を解し、100個以上の卵濾胞の直径を無作為に測定し、上位20%の平均値を最大卵群卵径とした。常法により卵巣の組織切片を作製してHE染色を施し、組織学的観察に供した。

#### (2) 天然個体の生理生態学的特徴

8月に宮崎県の都農町から延岡市にかけての小規模河川において、電気ショッカーを用いて雌のニホンウナギ40個体(全長508-810 mm、体重156-837 g)を採集した。

全長、体重、眼径、胸鰭長、生殖腺重量、肝臓重量、消化管重量を測定し、肥満度、眼径指数、鰭長指数、生殖腺指数、肝臓指数、消化管指数を算出した。耳石（扁平石）切片を作製し、耳石年輪を計数することで年齢査定を行い、年齢成長速度を算出した。

卵巣片を解し、100個以上の卵濾胞の直径を無作為に測定し、上位20%の平均値を最大卵群卵径とした。常法により卵巣の組織切片を作製してHE染色を施し、組織学的観察に供した。時間分解蛍光免疫測定法により血清中の性ステロイドホルモン（11-KTおよびE2）量を測定した。魚体中の脂質含有量をソックスレー抽出法により測定した。

#### 4. 研究成果

##### (1) 大型野外実験池における標識採捕実験

11月に実験池から放流個体の回収を試みたところ、34個体が回収され（回収率87%）、そのうち7個体が体側や胸鰭の金属光沢など銀化の兆候を示した。これらの7個体は他の27個体に比べて眼径指数と胸鰭長指数が有意に高く、銀ウナギに典型的な形態的特徴を有していた。

夏季の放流前に採取した卵巣試料を用いて最大卵群卵径の測定を行ったところ、秋に銀化した個体（銀化予定個体）は銀化しなかった個体（非銀化予定個体）に比べて、最大卵群卵径が有意に大きかった（図2）。また、組織観察を行ったところ、銀化予定個体は非銀化予定個体に比べて卵母細胞の発達が進行しており、春機発動が生じたものと考えられた。さらに、血中の性ステロイドを比較したところ、銀化予定個体は非銀化予定個体に比べて夏季の11-KTの血中濃度が有意に高かった。以上より、秋に銀化して回遊開始するウナギは、少なくとも初夏の時点で春機発動が生じていると考えられた。この結果は、銀化などの回遊関連の形態的・生理的变化は水温が低下する秋に生じるという従来の常識を覆すものであった。

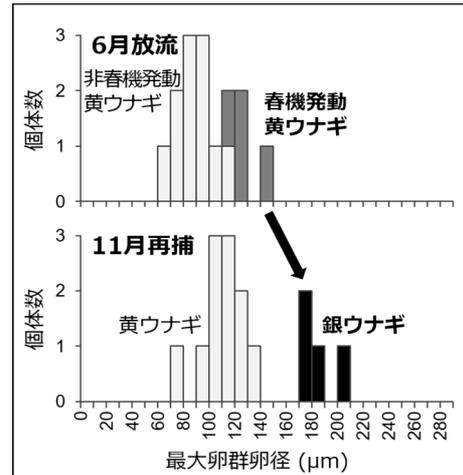


図2. 標識再捕における卵径変化と銀化。銀化に先駆けて春機発動し、卵発達が進行する。

##### (2) 天然個体の生理生態学的特徴

8月に採集した雌の天然ニホンウナギの黄ウナギ40個体は、最大卵群卵径が大きいグループ（150.2–199.2 μm, 7個体）と小さいグループ（69.7–130.0 μm, 33個体）に明瞭に分かれたことから、前者を回遊予定個体、後者を残留予定個体とみなした（図3）。

回遊予定個体（全長  $632.3 \pm 82.9$ , 545–810 mm）の年齢は  $12.3 \pm 1.4$ 、10–14歳、残留予定個体（全長  $579.8 \pm 45.6$ , 508–709 mm）は  $11.2 \pm 1.8$ 、7–16歳であった。年成長速度を比較したところ、回遊予定個体は  $47.2 \pm 8.8$ 、 $34.6$ – $62.5$  mm/年、残留予定個体は  $47.3 \pm 7.1$ 、 $36.3$ – $68.3$  mm/年であり、群間で全長・年齢・成長速度に有意差は無かった。

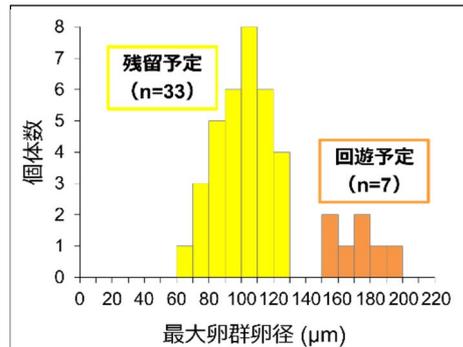


図3. 8月における最大卵群卵径。

回遊予定個体は残留予定個体に比べて肥満度、鰭長指数、生殖腺指数が有意に高く、肝臓指数と消化管指数が有意に低かった（図4）。卵巣の組織観察により、回遊予定個体は卵母細胞中に油球蓄積し、卵形成を進行させている様子が窺えた（図5）。筋肉中の脂質含有量も回遊予定個体が

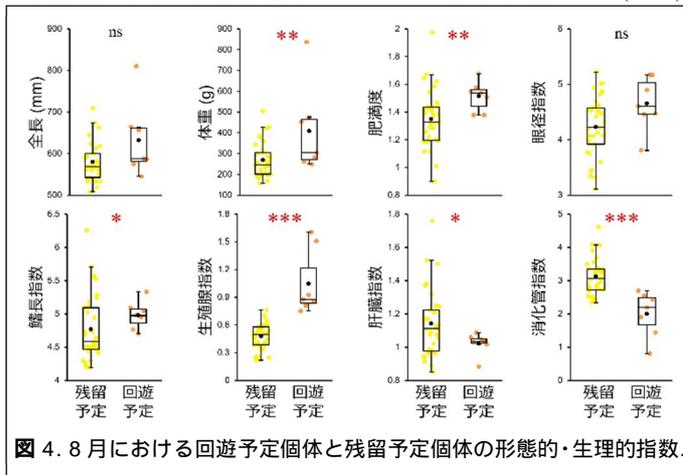


図4. 8月における回遊予定個体と残留予定個体の形態的・生理的指数。

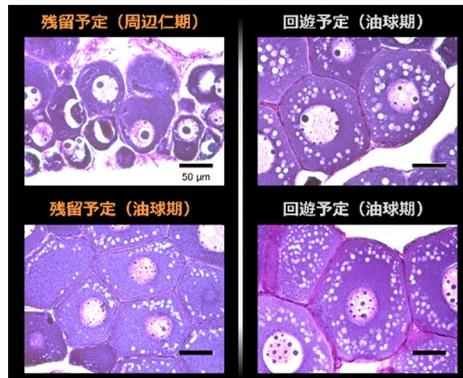


図5. 8月における回遊予定個体と残留予定個体の卵巣組織像。

有意に高い値を示し、回遊予定個体の血中 11-KT 量は残留予定個体に比べて有意に高い値だった (図 6)。E2 に有意差はなかった。

以上を総合し、「栄養状態が良い個体が春から初夏の環境刺激 (長日化や水温上昇など) により 11-KT 産生が高まることで春機発動し、春機発動した個体のみ秋季の水温低下によって銀化が生じて回遊開始する」という回遊開始の生理生態学的メカニズムが推察された (図 7)。

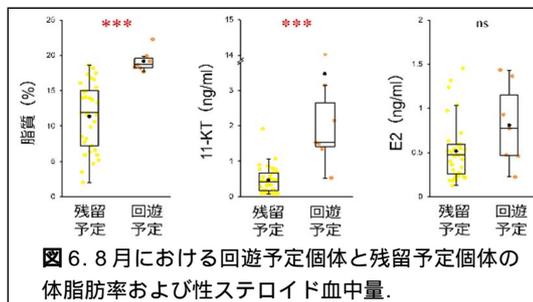


図 6. 8 月における回遊予定個体と残留予定個体の体脂肪率および性ステロイド血中量。

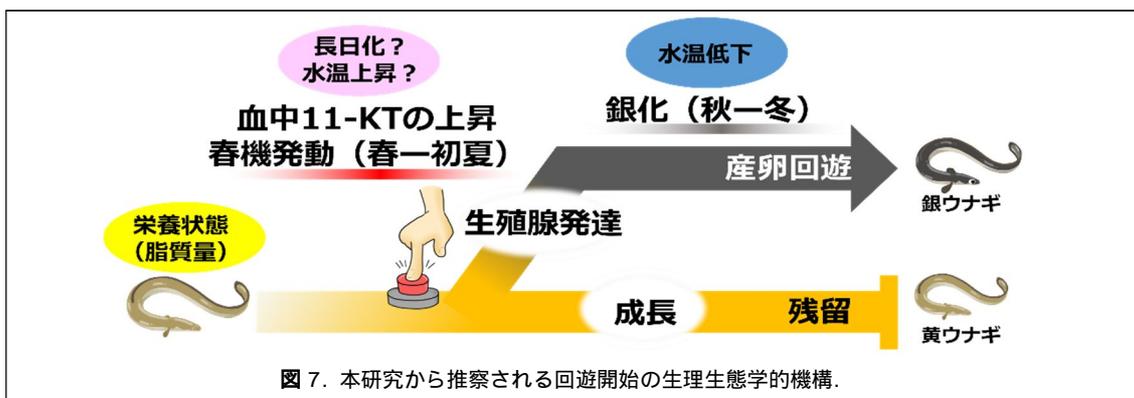


図 7. 本研究から推察される回遊開始の生理生態学的機構。

### (3) その他

調査中に宮崎県の庄手川で混獲された全長 466 mm のバイカラウナギ *Anguilla bicolor* を、本種の北限記録として報告した (Hagihara 2022)。

奄美大島において、雄のオオウナギ *Anguilla marmorata* の銀ウナギを 8 個体採集し、形態学的特徴および精巢の発達状態を報告した (Hagihara et al. 2022)。これにより、本属熱帯種と温帯種の銀化の共通点が示された。

### < 引用文献 >

- 萩原聖士**. (2019). 銀化変態. 「ウナギの科学 (塚本勝巳 編)」. 朝倉書店. pp 106–110.
- Hagihara S.** (2022). Northernmost record of the bicolor eel *Anguilla bicolor* from mainland Kyushu, and a note on previous occurrences in Japan. *La mer* 60, 1–7.
- Hagihara S.**, Sudo R. (*in press*). Metamorphosis and Silvering. In: Tsukamoto K., Watanabe S., Kuroki M. (eds), *Eel Science (Fisheries Science Series)*. Springer.
- Hagihara S.**, Wakiya R, Maeda T, Kimura S. (2022). Morphological and gonadal histological characteristics of the silver-phase male *Anguilla marmorata*. *Journal of Fish Biology*. DOI: 10.1111/jfb.15139
- Hagihara S.**, Aoyama J., Limbong D., Tsukamoto K. (2018). Age and growth of migrating tropical eels, *Anguilla celebesensis* and *Anguilla marmorata*. *Journal of Fish Biology* 92, 1526–1544.
- Okamura, A., Yamada, Y., Yokouchi, K., Horie, N., Mikawa, N., Utoh, T., Tanaka, S., Tsukamoto, K. (2007). A silvering index for the Japanese eel *Anguilla japonica*. *Environmental Biology of Fishes* 80, 77–89.
- Pankhurst, N. W. (1982). Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *Journal of Fish Biology* 21, 127–140.
- Sudo, R., Tsukamoto, K. (2013). The onset mechanisms of the spawning migrations of anguillid eels. In *Physiology and Ecology of Fish Migration* (Ueda, H. & Tsukamoto, K. eds.). pp. 56–80. CRC Press.
- Sudo, R., Tsukamoto, K. (2015) Migratory restlessness and the role of androgen for increasing behavioral drive in the spawning migration of the Japanese eel. *Scientific Reports*. 5:17430.
- Tsukamoto, K., Miller, M. J., Kotake, A., Aoyama, J., Uchida, K. (2009). The origin of fish migration: The random escapement hypothesis. *American Fisheries Society Symposium* 69, 45– 61.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Hagihara Seishi	4. 巻 60
2. 論文標題 Northernmost record of the bicolor eel <i>Anguilla bicolor</i> from mainland Kyushu, and a note on previous occurrences in Japan	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 La mer	6. 最初と最後の頁 1~7
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.32211/lamer.60.1-2_1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Hagihara Seishi, Wakiya Ryoshiro, Maeda Tatsuhiko, Kimura Shingo	4. 巻 101
2. 論文標題 Morphological and gonadal histological characteristics of the silver phase male Indo Pacific eel <i>Anguilla marmorata</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Journal of Fish Biology	6. 最初と最後の頁 749 ~ 752
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/jfb.15139	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Horiuchi M, Hagihara S, Kume M, Chushi D, Hasegawa Y, Itakura H, Yamashita Y, Adachi S, Ijiri S	4. 巻 11
2. 論文標題 Morphological and molecular gonadal sex differentiation in wild Japanese eel <i>Anguilla japonica</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Cells	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3390/cells11091554	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Hagihara S, Aoyama J, Limbong D, Tsukamoto K	4. 巻 97
2. 論文標題 Morphological, ecological and physiological characteristics of downstream migrating and non-migrating Pacific bicolor eels <i>Anguilla bicolor pacifica</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Fish Biology	6. 最初と最後の頁 1842 - 1845
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1111/jfb.14528	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Hagihara S., Aoyama J., Sudo R., Limbong D., Ijiri S., Adachi S., Tsukamoto K.	4. 巻 96
2. 論文標題 Reproductive physiological characteristics of tropical Celebes eels <i>Anguilla celebesensis</i> in relation to downstream migration and ovarian development	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Fish Biology	6. 最初と最後の頁 558-569
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jfb.14231	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計5件 (うち招待講演 4件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 萩原聖士
2. 発表標題 ウナギの銀化と降海回遊
3. 学会等名 東アジア鰻学会 公開シンポジウム うな井の未来9 ~川のウナギの生物学~ (招待講演)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 萩原聖士, 板倉光, 長谷川祐也, 井尻成保, 足立伸次, 塚本勝巳
2. 発表標題 初夏までに春機発動したウナギが秋に銀化する
3. 学会等名 東アジア鰻学会 第4回研究発表会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 萩原聖士
2. 発表標題 ウナギの春機発動・銀化・降海回遊
3. 学会等名 第1回ウナギ学の現状 (研究会) (招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 秋原聖士
2. 発表標題 熱帯ウナギの降海回遊生態と、若手研究者の育児生態（若手の会講演会）
3. 学会等名 令和元年度日本水産学会北海道支部大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 秋原聖士
2. 発表標題 ウナギの性成熟
3. 学会等名 大森淡水グループ第40回鰻供養祭記念シンポジウム「宮崎発ウナギ研究最前線 "ウナギの今"」（招待講演）
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------