

魚類の回遊履歴：解析手法の現状と課題

新井崇臣

〒028-1102 岩手県上閉伊郡大槌町赤浜2-106-1 東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター

(2001年12月17日受付；2002年1月17日改訂；2002年1月27日受理)

キーワード：回遊行動，回遊環境履歴，標識放流，負荷型記録標識，無負荷型記録標識

魚類学雑誌
*Japanese Journal of
Ichthyology*

© The Ichthyological Society of Japan 2002

Takaomi Arai. 2002. Migratory history of fishes: present status and perspectives of the analytical methods. *Japan. J. Ichthyol.*, 49(1): 1-23.

Abstract Mass movements of fish from one place to another on a regular basis are common and such migratory behavior can range in occurrence from seasonal to daily. Studies of fish migrations are generally of two kinds: those that set out to describe the migrations and those that attempt to explain them. Descriptive work deals with the overall pattern of migratory history as determined using mark-recapture, biotelemetry, micro data recording tags, and elemental analyses of hard tissues such as the otoliths, scales and spines of fish. Mark-recapture studies of fish started on a large scale between 1890 and 1900, and these studies have been one of the best ways of following the migrations of fish by analyzing the distribution of the recoveries of tagged or marked individuals. However, the track taken by the fish during migration is unlikely to be a straight line, and therefore it is difficult to determine the exact migration route. Recently, technological developments in biotelemetry and micro data recording tags have made it possible to trace the migratory history of fishes, including external and internal information recorded simultaneously as digital data. However, those methods are restricted by several limitations. For biotelemetry, there is the difficulty of tracking in rough seas or bad weather, the difficulty of tracking over long periods of time, and the frequent loss of the transmitter signal. For mark-recapture methods and micro data recording tags, recovery of the fish after tagging must be made. With smaller individuals such as larvae and juveniles, the elemental composition of hard tissues, especially in otoliths, has been used to provide valuable information on the temperature and salinity of the migratory environment experienced by each fish throughout its life history. All these methods have certain limitations that are clear when they are examined in detail and the advantages and disadvantages of each can then be evaluated and the best methods can be selected for studying the migration of each life history stage of fishes.

Otsuchi Marine Research Center, Ocean Research Institute, The University of Tokyo, 2-106-1, Akahama, Otsuchi, Iwate 028-1102, Japan (e-mail: arai@wakame.ori.u-tokyo.ac.jp)

動物がある決まった時期に一つの生息場所から他の場所に移り、再びもとの生息場所へ戻ってくることを移動 (migration) という。春になると、今まで見られなかった夏鳥が現れてさえずるようになり、秋になるとまたそれらが姿を消して冬鳥に入れかわることや、北方沿岸地方に、ある季節になるとサケが現れたり、アフリカの動物

が雨季と乾季に大移動することなど、こうした季節的な生物現象は人間の生活との関わり合いから、恐らく古くから知られていたに違いない。

生活史を通して移動を行い幾つかの生息場所を利用する現象は、哺乳類、鳥類、昆虫など多くの動物で、「渡り」、「移住」あるいは「分散」といわれている。北太平洋にすむオットセイ *Callorhi-*

*mus ursinus*はプロビロフ諸島を中心にいくつかの小島で繁殖する。これらのグループは幼獣が生まれる6月から10月の間はその付近にすむが、10月の末から12月の初めまでには繁殖地を離れる。それらのうち少数は南西下し日本沿岸までくるが、大多数は東南下しアリューシャン列島南部で冬を過ごす。幼獣や雌の成獣は、1月から4月までアラスカからカリフォルニアにかけての沿岸で生活する。北方の移動は4月に始まり、5月にはアラスカ湾に、また6月には再びプロビロフ諸島付近に集結する (Baker, 1978)。鳥類の渡りは他の動物に比べて最も発達している。なかでもキョクアジサシ *Sterna paradisaea* の渡りは規模が大きい。ユーラシア大陸や北米の北極圏で5月頃集団営巣し、8~9月頃ヨーロッパ西岸沿いにアフリカの西岸まで南下するグループと、北米および南米の太平洋岸沿いに南下するものがあり、いずれも南極圏に渡る。その行程は実に1万数千kmに及んでいる (Dorst, 1961)。

魚類にもこのような移動行動が見られる。サケ *Oncorhynchus keta* が北洋を数年間に何千キロも移動した後、稚魚期に記憶 (記銘) した自分の生まれた川 (母川) へ産卵のために回帰することはよく知られている。魚類では移動行動を「回遊」と言う。魚類では大規模な回遊はマグロの仲間やヨシキリザメ *Prionace glauca* のような大型の浮魚に多く見られるが、底魚でもタラの仲間やアブラツノザメ *Squalus acanthias* などは、かなり大規模な回遊をすることが、標識放流によって明らかにされている。アブラツノザメは分布範囲が極めて広く、全世界の南北両半球に分かれて東西に帯状に分布する (Jones and Geen, 1976)。太平洋では北米ワシントン州沖で標識放流されたものが太平洋を横断して日本近海で再捕された記録がある。大西洋ではニューファウンドランド沖とアイスランド沖やスコットランド沖の間を回遊することが、標識放流によって明らかにされている。

何千キロも魚類が回遊するのは何故か? 海洋と河川の間を危険な橋を渡りながら回遊するのは何故か? またこうした魚類はどのように母川 (産卵場) に辿り着くのであろうか? サケの母川回帰は、生物学の有名な神秘の一つであり、古くから研究の対象となってきた。Wisby and Hasler (1954) はサケの回遊機構について次のような仮説をたてた。サケは、仔稚魚期に育てられた川の匂いを刷り込まれて降海する。外洋で数年を過ごし成熟したサケは、河口に到達し、降海するときに刷り込まれ

たその特殊な匂いに刺激されて自分の遡河すべき川に入り、あとは走流性によって流れを遡る。そして自分の遡るべき支流に到達すると、仔稚魚期に刷り込まれた匂いに強く誘導され、母川に回帰する。この仮説は、種々の生化学的実験や行動実験などにより、サケの母川回帰には、嗅覚を刺激するそれぞれの川に特有な化学物質が関与していることが証明されたことにより、一般に認められるようになった。しかしながら、河川の匂いの情報を当てにできないような湾や海洋でのサケの回遊機構は依然不明である。サケに限らず、魚類の回遊現象について、生活史や生態的特性、生理機構、進化と適応戦略など、謎はつきない。一方、漁獲対象魚の回遊生態を明らかにすることは、資源保護や資源管理、さらには漁具・漁法の改良などの基礎情報として極めて重要な課題である。しかし、水中に生息し行動範囲が広いために、魚類の回遊生態の観察は、非常に難しいことから不明な点が多い。

ベーコン (Francis Bacon: 1561-1626, 英国中世の哲学者・政治家) が若いサケの尾にリボンを結んで、その6ヶ月後の河川への遡上を調べたのが、魚類の標識放流調査の始まりとされる。古くから水産資源について行われてきた多くの標識放流は、その第一の目的が回遊の推定であったといっても過言ではない。テレメトリー利用による回遊の解析が魚類へ導入され、特定の供試動物の連続的かつ詳細な回遊行動の追跡が可能となった。また、近年のデータロガーを用いた追跡により長期間にわたる回遊行動の記録が可能となり、さらに回遊中の経験水温や深度などの情報も取得できるようになった。また、魚類耳石に含まれる微量元素分析から生涯にわたる回遊履歴の復元も可能になっている。これら多様な解析手法の進歩や改良、そして導入により数多くの魚類が研究の対象となり、今日多くの研究成果が蓄積されている。

そこで本論文では、魚類の回遊経路、回遊行動など、回遊現象を解明する基礎となる回遊履歴の解析方法について既往の知見を総括するとともに、問題点を整理し、今後の解析手法の展望について議論を行った。

魚類の回遊

回遊とは

魚は生まれてから死ぬまでの間に、規模の大小はあっても、その生活史のある決まった時期に一つの生息域から別の場所へ移動し、生息場所を変

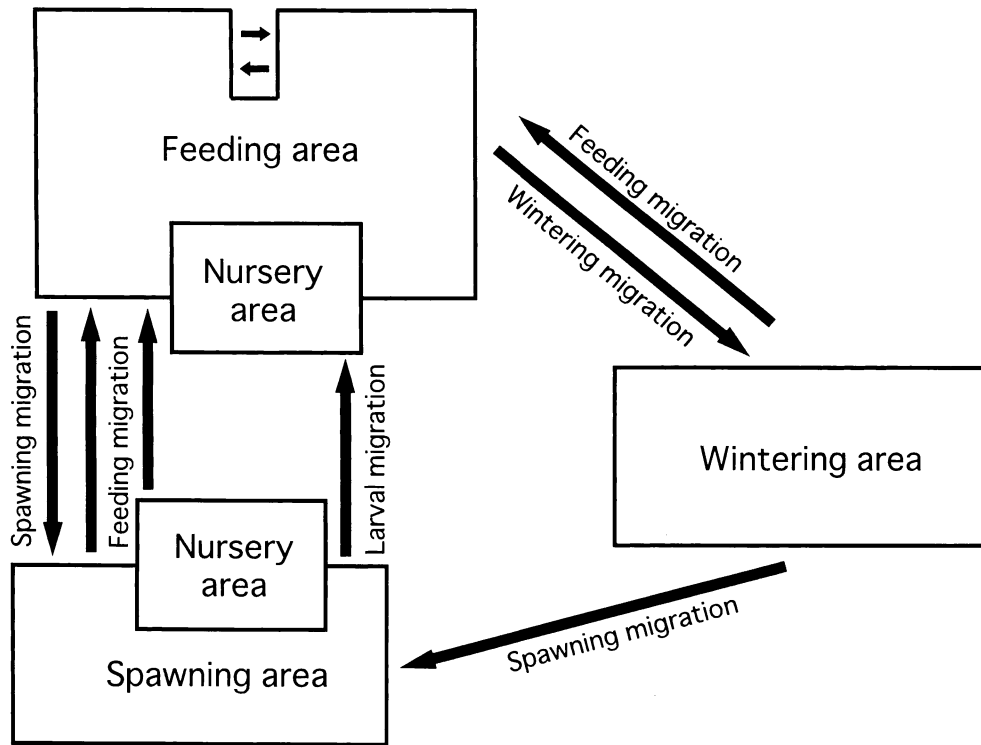


Fig. 1. The pattern of migratory movements of fishes (modified after Harden-Jones, 1968; Iwai, 1995).

えたり、あるいは再びもとの生息域へと戻ってくる。海洋の表層あるいは流れの強い河川で孵化した仔魚は、浮遊生活をする発育初期には受動的に生息場所が変わる。魚類では成長に伴って、着底して固着生活に移行するものを除くと、餌の豊富な所を求めて、あるいは適温水域を追って移動するものが多い。また、成熟に伴って繁殖に適した水域へ移動する。一生のうちに何度も産卵を繰り返すものは、産卵後再び餌を求めて移動する。このような行動は一般に回遊と呼ばれている。

魚の回遊様式は魚種によって異なり、同じ魚種でも微妙に異なることがある。また移動の原因がどこにあるのかを明確に区分できない例が多いので、回遊を分類して定義することは難しい。しかし便宜的に回遊様式はしばしばその現象の特徴に基づいて分類される (Fig. 1)。例えば、仔稚魚が海流あるいは河川の流れによって受動的に生息場所へ運ばれる過程は幼期回遊 larval migration、餌を求めて移動する過程は索餌回遊 feeding migration、産卵のため産卵場へ向かって移動する過程は産卵回遊 spawning migration、冬季に低温を避けて越冬場や深みへ移動する過程は越冬回遊 wintering migra-

tion と呼ばれる (Harden-Jones, 1968)。またこのような移動は幼期回遊以外では時として冬季と夏季とで逆方向に複合して季節的に行われ、季節回遊 seasonal migration と呼ばれる。さらにハダカイワシ類などのように日周期的に夜間は表層へ浮上し、昼間は深層へ潜行するような移動は鉛直回遊 vertical migration と呼ばれる。これらの回遊は必ずしも独立して起こるのではなく、場合によっては索餌回遊と季節回遊が重複するなど、明確に区分できないことがある。

回遊の規模もカツオ・マグロ類やサメ類のように太平洋や大西洋を大回遊するようなものから、一日のうちに沿岸のわずかの距離を往復するようなものまで様々である。また、サケ類のように河川の産卵場と海洋の生育場を両極に持つ大きな回遊環を作るもの、逆にウナギ属 *Anguilla* のように海洋の産卵場と河川の生育場を両極に持つ大きな回遊環を作るものもある。Myers (1949) はこれらを整理して、回遊を生息場所の移動に重点をおいて、(1) 通し回遊 diadromous migration、(2) 河川回遊 potadromous migration、(3) 海洋回遊 oceanodromous migration に分類した。通し回遊は、一生の

うちに、川と海の間を往き来する回遊で、ウナギ属、アユカケ *Cottus kazika*, サケ, サクラマス *Oncorhynchus masou* などが含まれる。一般に回遊魚 (diadromous fish) というと、この通し回遊魚のことを指す場合が多い。淡水域で生活史を完結させるが、種間または種内競争、餌の季節的変動、産卵などの要因によって湖や川の中を回遊する過程を河川回遊と呼ぶ。この回遊タイプには、オイカワ *Zacco platypus*, イサザ *Chaenogobius isaza* などが含まれる。海洋回遊は、沿岸域や外洋域で行われる大小さまざまな規模の回遊で、ニシン *Clupea pallasii*, マダラ *Gadus macrocephalus*, ブリ *Seliora quinqueradiata*, クロマグロ *Thunnus thynnus* など多数が含まれる。

通し回遊魚とその他の回遊魚 (河川回遊魚, 海洋回遊魚) の間での大きな違いは、塩分濃度の異なる媒体の間を回遊するか否かという点である。魚類も人間同様、体液の浸透圧を一定に保たなければならないので、通し回遊魚が浸透圧の大きく隔たった海水と淡水の間を移動すること自体、生理的には大変危険な行動なのである。一部の例外を除き河川回遊魚は海水中で、海洋回遊魚は淡水中で生活することは出来ない。しかし、通し回遊魚には、回遊の時期になると海洋から河川、河川から海洋へと環境水中の塩分濃度が大きく変化しても、自分の体内の浸透圧を一定に保っておくような浸透圧調節機構が備わってくる。

魚類の回遊に秘められた大きな謎に、移動能力、方位決定能力、そして回遊のきっかけとなる要因や衝動の問題がある。移動能力は目的地まで泳いでゆくための遊泳能力であったり、水の中に漂って海流あるいは河川の流れを巧みに利用するための機能であったりする。回遊中の定位についても重要である。湖や浅海域における小規模の回遊に、魚が太陽コンパスを利用することは明らかにされている (Hasler, 1971)。降海したサケは北太平洋からベーリング海にかけて2~5年回遊して成長した後、産卵のために生まれた河川まで戻ってくる。河口へ戻った後は母川の記録・識別をたどって遡河することが明らかにされている (Wisby and Hasler, 1954; Hasler and Scholz, 1983; Doving et al., 1985)。また、それ以前の定位については地磁気説を始めとしていくつかの仮説がある (Royce et al., 1968; Quinn, 1980)。しかしながら、これら二つの条件が満たされれば回遊することは可能ではあるが、能力が備わっていることと、実際に回遊を行うか否かということは、別問題である。“回遊した

い”という内的な衝動、すなわち回遊の衝動が高まることが回遊の開始には不可欠である (塚本, 1988)。この回遊の衝動のない個体は移動能力や方位決定能力が備わっていても回遊することはない。回遊の引き金は決して一様ではないが、内分泌系の働きが関与していることは多くの研究で明らかにされている。サケの仲間の海洋生活に結びつく銀化を促す内分泌活動や、多くの魚の産卵回遊に先立つ生殖腺ホルモンの活性の上昇などは日照時間の変化、水温の変化などのような環境要因と連動して、回遊を引き起こすといわれている。アユ *Plecoglossus altivelis* の遡河回遊には甲状腺ホルモンが関与していると考えられている。さらにアユが海から河川へ遡上するころになると個体間の反撥性が増大し、それまでの濃密な群から粗な群へと変化すると考えられている。こうした群中の個体間距離を指標として遡河回遊の衝動レベルを推定することが可能である (Tsukamoto and Uchida, 1992)。したがって、魚類の回遊を触発するために必要な条件として、内的衝動が最も重要であると考えられる。ただしその実体は現在のところほとんど分かっていない (塚本, 1988)。今後の回遊研究においては、回遊衝動の解明に関する研究も重要である。

回遊魚の分類

回遊魚はまず海洋と河川を往復する通し回遊魚 diadromous fish と、海洋あるいは河川のどちらか一方のみで回遊する非通し回遊魚 non-diadromous fish に分類される (Table 1)。非通し回遊魚はそれぞれの生息域の違いによって河川魚 fluvial fish, 河川・湖沼魚 fluvial-lacustrine fish, 汽水魚 brackish water fish, および海水魚 marine fish に分類することができる。一方、通し回遊魚は海洋と河川の利用の仕方によってそれぞれの生活史パターンが異なっている。これによって大きく (1) 降河回遊魚 catadromous fish, (2) 遡河回遊魚 anadromous fish, (3) 両側回遊魚 amphidromous fish の三つの回遊型に分類することができる (塚本, 1994) (Table 1)。これら通し回遊魚の生活史の3型をわかりやすく示すと Fig. 2 のようになる。降河回遊魚は生活史の長期間を淡水で過ごし、産卵のために降海する。ウナギ属、アユカケ、ヤマノカミ *Trachidermus fasciatus* などが降河回遊魚に含まれる。逆に遡河回遊魚は生活史の中の長期間を海洋で過ごし、産卵のため河川を遡上する。サケ・マス類、ワカサギ *Hypomesus transpacificus nipponensis*, シロウオ *Leu-*

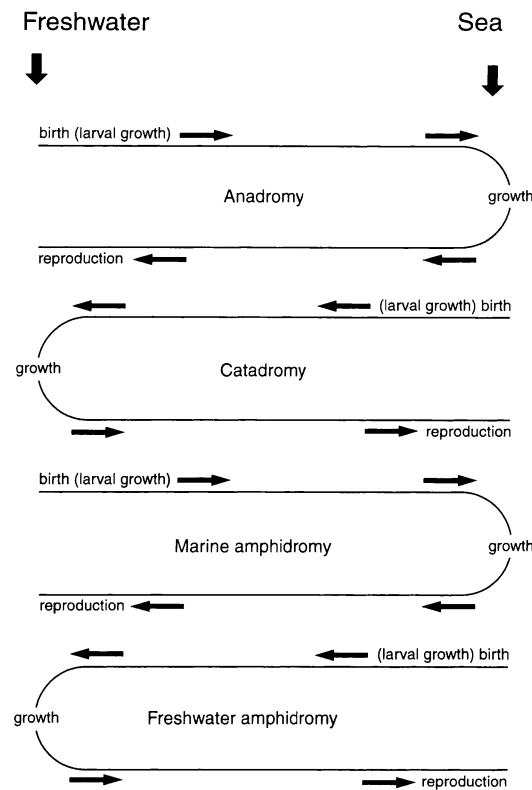


Fig. 2. Outlines of life history patterns in anadromous, catadromous and amphidromous fishes (after McDowall, 1988).

Table 1. Taxonomy of migratory fishes (after Tsukamoto, 1994)

-
- I. Diadromous fish
- A. Catadromous fish ··· *Anguilla* spp., *Cottus kazika*, *Trachidermus fasciatus*
 - B. Anadromous fish
 - 1) Anadromous population ··· *Oncorhynchus masou*, *O. keta*, *Hypomesus transpacificus nipponensis*, *Leucopsarion petersi*, *Salvelinus malma malma*
Sea-sun form
Resident form
 - 2) Fluvial population ··· *O. masou*
 - 3) Fluvial-lacustrine population ··· *O. masou* subsp., *S. malma miyabei*
lake-run form
Resident form
 - 4) Lacustrine population ··· *O. nerka kawamurae*
 - C. Amphidromous fish
 - 1) Anadromous population ··· *Plecoglossus altivelis altivelis*, *C. hangiongensis*
 - 2) Fluvial-lacustrine population ··· *C. nozawae*
 - 3) Lacustrine population ··· *C. reinii*
- II. Non-diadromous fish
- A. Fluvial fish ··· *Zacco platypus*
 - B. Fluvial-lacustrine fish ··· (?)
 - C. Lacustrine fish ··· *Chaenogobius isaza*
 - D. Brackish water fish ··· *Mugil cephalus cephalus*, *Lateolabrax japonicus*
 - E. Marine fish ··· *Thunnus* spp., *Katsuwonus pelamis*, *Seliora quinqueradiata*
-

*copsarion petersi*などが遡河回遊魚に含まれる。両側回遊魚は海洋または河川を成育場とし、それぞれの産卵場は逆に、河川または海洋となる。アユ、カンキョウカジカ *Cottus hangiongensis*などが両側回遊魚に含まれる。しかしながら、通し回遊魚の生活史パターンはこのような3つの単純な類型にあてはまるものばかりではない。例えば、遡河回遊魚に分類されるサクラマスでは、産卵のために海洋から遡河する通常回遊パターンを示す遡河回遊型個体群の中に、降海個体と河川残留個体が出現する (Table 1)。さらにこれらとは別に、同種でありながら河川で一生を過ごし降海しない河川型個体群 *fluvial population* と呼ばれる、いわゆるヤマメ *Oncorhynchus masou* が知られている (Table 1)。このように、通し回遊魚の中には、海洋と河川の利用の仕方が個体群や個体によって様々に変異し、複雑な生活史パターンを示すものが多い。したがって、回遊魚の生活史研究が進歩すると、新たな回遊型個体群が見い出され、回遊型を上記のように類型化することは一層困難になると考えられる。

回遊研究の意義

生物学的意義

魚類の回遊、特に通し回遊現象を究明することは、脊椎動物における種分化様式の多様性を探る上で、大変興味深い現象であり重要な課題である。遡河回遊魚と両側回遊魚では、種によって個体群の一部が河川や湖沼に残留したり、あるいは陸封されるため、集団間での交流に分断が起こる機会が多く、結果として集団間の分化や種分化が起こりやすい。このようにして、生活史が通し回遊魚と非通し回遊魚に分かれると、それぞれの個体群は生涯のほとんどの期間において、異なる場所で生活することになる (後藤, 1996)。回遊現象を解明することにより、地理的分布や生活史に関する理解も深まるのである。通し回遊魚は、淡水と海水という異なる浸透圧の媒体間を往き来することから、浸透圧調節機構やホルモン機能など、その生理的適応のメカニズムを解明するうえでも興味深い動物である。また、降河回遊魚、遡河回遊魚、および両側回遊魚の3つの回遊型の生活史において淡水と海水に依存する期間が異なることから、その生態的適応の違いを比較する上でも大変興味を掻き立てる対象といえよう。

現在、世界に知られている通し回遊魚は32科にわたり、その種類数は約160種にのぼる (Mc-

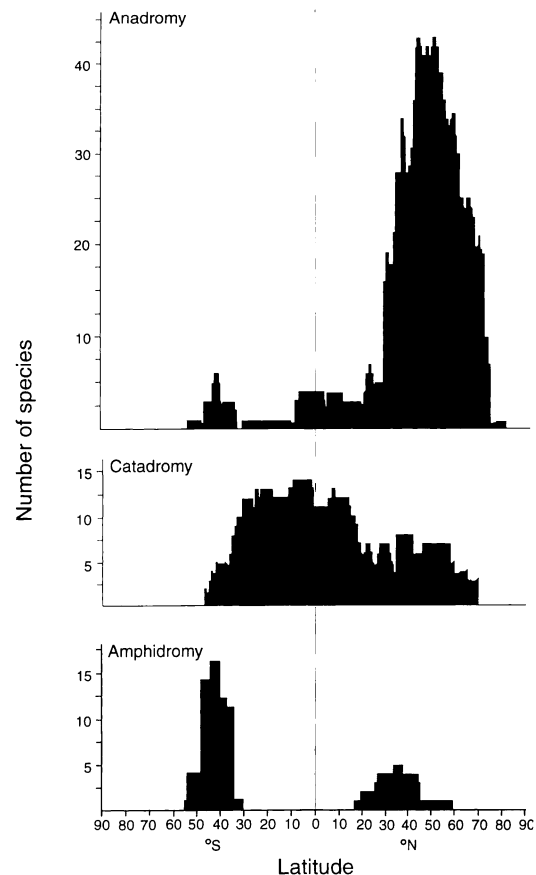


Fig. 3. Latitudinal distribution and frequency of anadromous, catadromous and amphidromous fishes (after McDowall, 1987).

Dowall, 1988). これは硬骨魚類の約2万種の0.8%に過ぎない。McDowall (1988) が数えたこの種類数には、ハゼ科 *Gobiidae* やカジカ科 *Cottidae* などの通し回遊魚の数種が抜け落ちており、すべてが網羅されているとはいえないが、実際の割合でも1%を越えることはないであろう。通し回遊魚の出現種数頻度を見ると、遡河回遊魚は北緯30~70°の範囲から寒帯域で極めて高く、対照的に降河回遊魚は熱帯域に多く出現している (Gross et al., 1988) (Fig. 3)。この理由として、河川と海洋の生産力の違いがその基礎となっており、その傾斜に沿って回遊現象が進化したと考えられている (Fig. 4)。実際、温帯から極域で遡河回遊魚が卓越するのは、そこでの餌量の指標となる一次生産量が河川より海洋で高いために、生活史を通じて淡水域で過ごす個体よりも、海洋へ回遊して成長する個体の方が高い適応度を得るからである。例えば、高緯度地方の淡水魚から分化したと考えられるサケ科

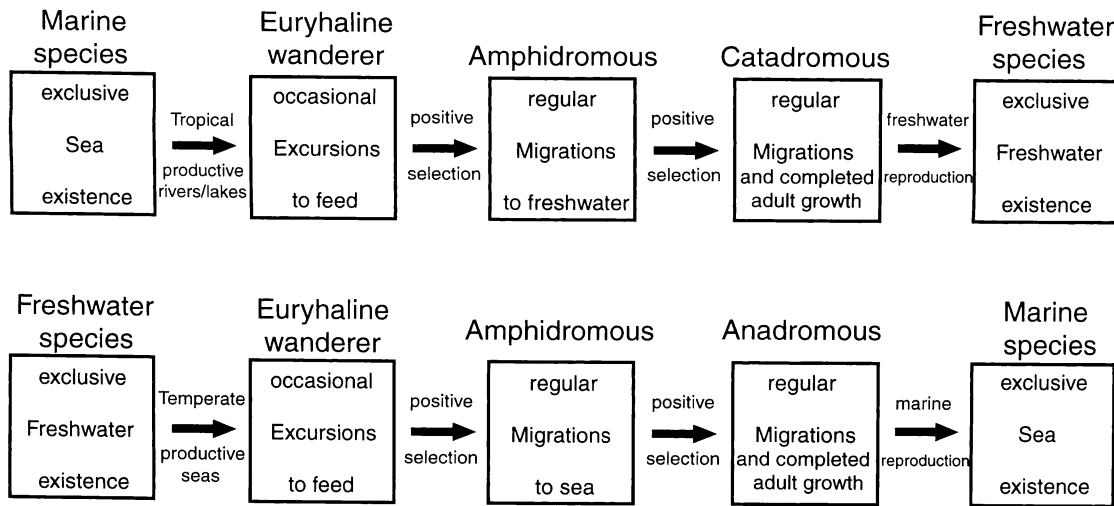


Fig. 4. Overview of the evolution of diadromy in fishes (after Gross, 1987).

Salmonidaeのうち、系統的に古い形質を持っているイワナ属 *Salvelinus* の魚は、サケ属 *Oncorhynchus* やサลม属 *Salmo* のような系統的に新しいサケ科に比べて孵化後長い間淡水にとどまり、ある程度大きくなってから降海する。またサケ属の中でも新しく派生したと考えられるカラフトマス *Oncorhynchus gorbusha* は、本来淡水域に産卵場を持つ遼河回遊魚でありながら河口の海水域に産卵する群もある。これは大きく見れば、淡水魚から生じた遼河回遊魚のサケ・マス類が海への依存度を高めつつ、海水魚へと移行しつつある過程と解釈することができ、Gross et al. (1988) の仮説に合致する。これとは逆に、熱帯域では海より河川の方が生産性は高く、ボラ *Mugil cephalus cephalus* やミナミクロダイ *Acanthopagrus sivicolus* などの海水魚では、その個体群の一部が、河川の淡水域まで進入しているのがしばしば観察される (瀬能, 1985)。こうした餌の豊富な環境に進入した広塩性魚類は、やがて成長のためその個体群全体が、一定期間淡水域で過ごすようになり、まず海水性の両側回遊魚へと変わっていったと考えられる。これらはさらに成長に有利な淡水域への依存を強め、やがて産卵のためにだけ降海する降河回遊魚へと進化していった (Fig. 4)。さらに、こうした個体群が産卵も淡水中で行えるようになった場合には淡水魚に変化し、通し回遊を行わない種となる (Gross, 1987)。回遊の進化の道筋を知ることも、種分化や地理的分布を知るうえで重要な課題である。

湖や浅海域における小規模の回遊に魚が太陽コ

ンパスを利用することが明らかにされている (Hasler, 1971)。通し回遊魚のサケの仲間が、産卵のために母川の河口まで回帰した後、産卵場、つまり生まれた場所の水の匂いの記憶を辿って遡上することはよく知られている。サケやサメの仲間は実験的には地磁気の水平成分および鉛直成分の変化にตอบสนองして行動を変えることがわかっており、広大な海洋でも磁気コンパスを使って定位する可能性がある。魚類は一般的にいて、水温、海流とその前線、化学感覚、太陽や偏向などの天空コンパス、地磁気などを道標にして回遊するといわれている (Legget, 1977)。このように、定位についての仮説はいくつかあるものの、これらは明確に実証されるまでには至っていない。海洋を大規模に回遊するカツオ・マグロ類やサメ類など非通し回遊魚がどのような方法で定位するかを解明することも回遊研究の重要な課題である。

以上のことから、魚類の回遊は生活史進化や種分化の過程と要因を究明する上で、さらに生理的機構や行動特性を理解する上で、重要な研究対象であるといえる。

水産学的意義

カツオ・マグロ類、サケ・サクラマスなどのサケ科や、アユ、ウナギ属などは、水産資源として重要な魚類である。したがって、生物資源の利用という観点から回遊を解明することは、系群の識別に必要なだけでなく、それぞれの系群の生活史を追跡したり、漁獲変動を見積もったり、資源管

理の方法を考える上で不可欠である。漁業資源となる魚種では系群の動態が資源変動を左右する鍵となっているからである。ウナギ属、カツオ・マグロ類、サメの仲間は、広く太平洋や大西洋を季節によって回遊している。例えば、クロマグロは日本海西南部でも産卵するが、太平洋では30°N以南の西部太平洋に主産卵場がある。孵化した仔魚は北上し、体長20 cmの若魚となって春から夏に日本近海に来遊し、秋から冬にかけて南下する。同様の回遊を繰り返すうち、かなりの個体は夏から秋に太平洋を横断してカルフォルニア近海へ達する。このような回遊群はその周辺で南北に回遊して数年を過ごした後、産卵のために再び太平洋を横断して産卵場へ向かって大回遊をする (Bayliff, 1980)。また、大西洋ではバハマ北西沖で放流されたクロマグロが北東方向に長距離の回遊をして、ノルウェー近海へ達することが明らかにされている。それらを狙う漁師も魚群と行動を共にするので、漁場も移動する。したがって、魚群の回遊状況を推定することができれば、漁場の移動を適切に追跡することができる。

水産資源は天然生物資源で無主物であるため、万人に公開され利用されている。このような状態では競争的な漁獲の結果として乱獲が必然的に起こるため、何らかの措置をとらなければならない。資源に影響を及ぼす人為の中で、漁業の占める割合は圧倒的に大きい。回遊の詳細を正確に、かつ定量的に確定できれば、漁獲量の制限、漁獲努力量や漁具の制限、漁獲物の体長制限、網目の大きさの制限、禁漁期や禁漁区の設定など、資源管理や漁業管理の方策を構築する上で多大に貢献する。

回遊履歴の解析手法

魚類の回遊履歴を調べる手法として、大きく標識放流調査、負荷型記録標識調査、そして無負荷型記録標識調査の三つがあげられる。標識放流調査は個体の移動を知ることができ、最も直接的な推測法である。負荷型記録標識を用いる手法としては、バイオテレメトリー（センサーを組み込んだ発信器を体表面や体内に装着し追跡により回遊情報を得る手法）とデータロガー（ICメモリーを組み込んだ超小型の自動式記録計を装着し長期間の記録を取得する方法）を用いる手法がある。前者は、個体に超小型記録計を装着し、行動を追跡し、後者は、自由に回遊している時に経験する、遊泳深度、水温、水中照度などを時系列的に記録

し回収後解析するものである。また、EPMA (electron probe microanalysis, 波長分散型X線分析)、PIXE (particle induced X-ray emission, 荷電粒子励起X線分析)、シンクロトロン蛍光X線分析法などの非破壊表面分析法を用いて、硬組織から環境情報を抽出して魚類の回遊環境履歴を復元する手法もある。これは、個体の耳石、鱗、背鰭棘や胸鰭棘などの硬組織中に蓄積された微量元素を解析する方法である。この場合は生物には何も装着せず、無負荷の状態で解析が行えるので無負荷型記録標識による回遊の推定法と位置づけられている。各論ではこの三つの回遊履歴の解析手法の現状と問題点を述べる。

標識放流

標識放流は、魚類の回遊履歴解析手法では最も古く、1890年～1900年頃から回遊調査に大規模に導入されている (Harden-Jones, 1968)。タグピン、迷子札、カフスなどの標識票を魚体に装着したり、鰭切除標識 (fin-clipping) などをして魚自体に目印を付けて、個体別に放流した地点が分かるようになっていく。標識個体の再捕状況から回遊経路を推定するものである。標識放流調査では漁業者や釣人から放流を行った研究機関や研究者への再捕報告により、多くの情報を入手することができる。これは単に回遊経路の情報だけでなく、成長や資源量の推定を行うための資料としても利用できる。ただし、標識を取り付けただけでは調査にはならず、必ず再捕情報が必要である。また回遊情報は、放流地点と再捕地点の点と点を結び合わせた情報しか入手できず、再捕獲されるまでの回遊経路は不明である。したがって、放流地点から再捕地点までの回遊経路や回遊行動は推測するしかない。また、漁業を利用して標識放流魚の再捕情報を得られるという長所を持つ反面、陸上動物や海産哺乳類と比べて魚類への標識は装着しにくく脱落しやすい短所を持つ。移動が大きい場合が多く、放流対象範囲も規定しにくい。

これらの欠点を克服するため、標識技術は大きく進展している。魚体内の目印に放射性トレーサー（アクチンバブルトレーサーともいう。イリジウムなどの希土類元素を用いる）を活用する研究も推進されている (Griffin, 1952)。希土類元素や、天然魚にはあまり存在しない元素を魚の体内に入れて放流し、再捕した魚の鱗標本などに中性子を当ててその元素を放射化するなどして標識魚を発見する。新しい標識用素材として医療用の生体親

和性を持つハイドロキシアパタイト (HAP) が検討され、また新しいタイプの標識として corded wire tag (金属線を磁化して生物体内に埋め込む標識) (Johnson, 1990; Shaul and Clark, 1990; Miller and Able, 2002) や PIT (passive integrated transponder, 個体識別できる信号に反応する電子回路が内蔵されている体内標識) (Prentice et al., 1990) が注目を集めている。負荷型記録標識を用いた回遊調査に比べ、標識が安価で一度に大量の標識票を装着することができるなどの点から、現在も魚類の回遊・移動の調査で幅広く用いられている。

近年サメ類の大回遊が標識放流調査によって解明されつつある。例えば世界中の海に生息しているヨシキリザメは北大西洋を時計回りに回遊しており、ニューヨーク沖で放流されたサメがヨーロッパからアフリカの沿岸に回遊し、再度メキシコ湾に向かって移動していくと考えられている。ニューヨークで標識放流された後、エクアドルの南で再捕獲された個体もあり、直線距離で約7000 kmも移動したことになる (Casey and Kohler, 1991)。また、ニューヨーク沖で放流されたアオザメ *Isurus oxyrinchus* が大西洋を横断してヨーロッパ側で再捕された例も報告されている (Casey and Kohler, 1992; Bres, 1993)。

負荷型記録標識

超音波発信器 (ピンガー) などのバイオテレメトリー技術と、近年のマイクロエレクトロニクス急速な発達に伴いICメモリーを組み込んだ超小型のデータロガーの技術が進歩し、魚類の回遊を、個体別の詳細なそして連続した情報や記録として解析することが可能になった。

バイオテレメトリーの技術を魚類の回遊行動の研究に初めて利用したのは、1957年に行われた数種のサケ科魚類 (*Oncorhynchus tshawytscha*, *O. kisutch*, *Salmo gairdnerii*) の遡河回遊の追跡調査である (Henderson et al., 1966)。ハワイにある水産研究所では1970年代から、高速で遊泳するカツオやマグロに超音波ピンガーを装着し、その回遊行動を研究している (Yuen, 1970; Holland et al., 1990; Brill et al., 1993)。サメ類ではこれまでに20種類以上についてテレメトリーによる回遊行動の研究が行われている (Nelson, 1990)。数時間から数日間ほどのブリの行動追跡にも用いられている (上野山, 1977; 村山, 1977; 町中, 1977)。近年では、ウナギ *A. japonica* の産卵回遊行動の追跡にもバイオテレメトリーの手法が用いられている (Aoyama et al.,

1999)。バイオテレメトリーの利点は対象魚の水平位置、水温そして水深などを基地局や船上から連続的に測定できることにある。

多くの回遊生物は、産卵場と成育場を結ぶ回遊経路、いわゆる回遊環 (ループ) を形成する。それらは地球上の緯度・経度で特定できる水域であり、特に海洋を大規模に回遊する魚類がどのようにしてそれらの水域を知るのかは、古くから関心の持たれている問題である。サケ科の母川回帰回遊行動の針路決定については、回帰回遊終盤の河口付近に達したサケが、川の匂いを手がかりに母川を察知するとされている、いわゆる「嗅覚すり込み説」がある (Wisby and Hasler, 1954)。嗅覚すり込み説は、ベニザケ *Oncorhynchus nerka* やニジマス降海型スチールヘッド *O. mykiss* に超音波ピンガーを装着し、遊泳行動を追跡した研究等により、支持されている (Quinn et al., 1989; Ruggerone et al., 1990)。河川水の流入による水温躍層や塩分躍層が発達している水路内で、サケがこのような躍層に沿って遊泳していたことから、沿岸域でも河川と同様の嗅覚をたよりに回遊することが示唆されている。また、Krimley (1993) はアカシユモクザメ *Sphyrna lewini* の回遊機構を調査するために、超音波ピンガーを用いている。アカシユモクザメは、夜間に定着場を離れ約100 kmほど離れた索餌場へと移動する。しかし、日中過ごす水域は毎日ほぼ同じである。超音波ピンガーにより得られた4個体の回遊経路と、回遊経路に沿った水中照度・海流・水温・海底地形・地磁気とを合わせて考察した結果、最も対応関係の良かったのが地磁気分布であった。一般にサメ類は頭部にある感覚器で磁気を感知することが知られている。しかし、この結果だけでは地磁気との対応が良かったということを示すにすぎず、アカシユモクザメが地磁気を利用して定位しているという確証にはならない。

バイオテレメトリーを用いる場合、追跡のための労力は多大であり、対象魚を見失うことや天候などに制約されることが多い。開放的な水域では1個体しか追跡できないこと、また媒体として超音波を用いているために、記録上にノイズが多く混入し、高精度のデータを得にくいという難点がある。従来、バイオテレメトリーにより得られたデータは、長くても3~4日であった。しかし近年、このような欠点を克服する試みも行なわれつつあり、半閉鎖的な湾内で数ヶ月にわたり複数の大西洋タラ *Gadus morhua* の位置情報を取得したり

(Wroblewski et al., 1994), 河口域で固定式と移動式の受波器を用いてヒラメ科 *Paralichthys dentatus* の0歳魚を数週間にわたり追跡したり (Szedlemayer and Able, 1993), 湖で約一年にわたりビワコオオナマズ *Silurus biwaensis* の回遊行動を追跡した事例もある (Takai et al., 1997).

データロガーを用いる手法では、現在のところ対象魚の正確な水平的な位置を推定することは困難であるが、回遊中の水温、塩分、深度、遊泳速度、摂餌行動などを長期間にわたって測定することはできる。アーカイバルタグ（超小型データロガー方式による照度と水温の情報から緯経度を推定する）をクロマグロに装着した調査では1年半から4年半にわたる回遊行動の追跡に成功している (Inagake et al., 2001)。長期間連続記録という点では、標識放流調査やバイオテレメトリー技術に比べ明らかに有利である。しかし、これまでは測定器機の大きさや回収の不確実性が原因で、比較的大型で繁殖場に戻ってくる可能性の高い海洋生物（海亀、海鳥など）に利用が限られていた。1990年頃より、データロガーの小型化が着実に進み、近年では魚類にも応用可能なサイズにまで小型化され、新機能も随時追加されている。この手法は、バイオテレメトリーの手法とは違い、追跡を必要とせず高精度のデータを大量に取得できる点で優れている。ほとんどノイズの心配がなく、記録を数値的に扱いやすいという利点もある。しかしながら、依然として回収の問題は残っており、ある程度以上の回収率が見込める魚種や海域での応用が前提条件になっている。この点では、従来の標識放流調査法と同様の欠点をもっている。

現在主に利用されているのは、河川に遡上し、再捕率が高いサケ科 (Boehlert, 1997; Ogura, 1997; Tanaka et al., 2000; Naito et al., 2000; Walker et al., 2000; Friedland et al., 2001) や特定海域で再捕率が高いカレイ、ヒラメ類 (Metcalf and Arnold, 1997; 梨田, 1997) に対してである。マグロ類 (Gunn et al., 1999; Block et al., 1998a, b; Lutcavage et al., 1999; Kitagawa et al., 2000, 2001; Marcinek et al., 2001; Inagake et al., 2001)、ブリの未成魚 (笠井ほか, 1998; Kasai et al., 2000)、ジンベイザメ *Rhincodon typus* (Gunn et al., 1999)、およびタラ (Righton et al., 2001) などへの応用例もある。再捕率は、魚種や放流水域などによって異なるが、サケやヒラメでは現在のところ30~70%である (内藤, 1997)。データロガーを通常の標識票と同様に考え、多数装着すればある程度の回収は可能で

ある。しかし、現時点ではデータロガーの単価が下がることが前提であろう。最近、クロマグロの回遊経路推定に衛星を利用した切り離し式浮上型標識（ポップアップタグ）が使用され、本種の回遊履歴推定に多大な成果を上げている (Block et al., 1998a; Lutcavage et al., 1999; Marcinek et al., 2001)。現在のところ標識がかなり大きいのが難点であるが、衛星を利用するため、標識放流地点から標識が切り離される地点まで、ほぼ確実にデータを収集できるのが最大の利点である。今後、魚類の回遊履歴解析の発展のため、標識の小型・軽量化など、さらなる技術開発が期待される。

無負荷型記録標識

生物によって作られる硬組織の一部は、鉱物化して生体鉱物を形成する。魚類では鱗、耳石などがそれである。硬組織の主成分は炭酸カルシウムであり、鱗は体表面を保護し、耳石は平衡感覚と聴覚に関与すると考えられている。耳石には日周輪や年輪が形成されることから、水産資源学上重要な齢査定形質として硬骨魚類の生活史研究に重用されている。耳石は齢査定形質として有用であるだけでなく、標識としても用いることができる。卵や孵化直後の仔魚には、外部タグや鰭切除などの標識を用いることや負荷型記録標識を装着することは不可能である。卵や仔魚の段階で標識できれば、発育初期を対象とした野外の標識放流実験や室内の行動実験にも利用できる画期的手法となる。Tsukamoto (1985, 1988) は、耳石の炭酸カルシウムの結晶にテトラサイクリン（黄色）やアリザリンコンプレクソン（赤色）などの蛍光物質が取り込まれることを利用して、卵・仔稚魚の耳石自身を生きた内部標識 (internal biotag) として利用する「耳石標識法」を考案した。耳石は非細胞性の組織であることから代謝回転率が極めて遅く (Ichii and Mugiya, 1983; 山田・麦谷, 1988)、中心部から外側へ成長層が沈着していくので、耳石内部に標識した層は生涯失われることはない。耳石標識法はアユ (塚本, 1991)、マダイ *Pagrus major* (Tsukamoto et al., 1989)、ニシン (八幡ほか, 1991)、ストライプトバス *Morone saxatilis* (Secor and Houde, 1995)、サクラマス (Tsukamoto, 1995) に適用され、野外の大量標識実験においても既に実用化されて、これら魚類の回遊生態を明らかにしている。この他、ハタハタ *Arctoscopus japonicus*、ブリ、シマアジ *Pseudocaranx dentex*、サケ、イワナ属、ニジマス、ヒラメ *Paralichthys olivaceus* など

が標識可能であることが確認され、ほとんどすべての魚種に適用可能と考えられる(塚本, 1998)。しかし、外部から肉眼で標識の確認ができないこと、耳石の摘出作業ならびに肥厚した耳石をもつ高年齢魚の標識確認作業が煩雑であることが欠点である。

蛍光物質が鱗のカルシウムに取り込まれることを利用して、初生鱗が発生した後に標識処理を行い、再捕魚の鱗を用いて標識の検出を行う方法も可能である(中村・桑田, 1994)。耳石を摘出する煩雑な作業に比べ鱗の採集が簡便であること、また標本の入手に高価な経費がかかる魚種を対象とする際、鱗さえ入手すれば良い点など、耳石標識法に比べて有利な点がある。しかし当然のことながら、鱗の発生前の仔魚や魚卵には適用できない。また、鱗は耳石に比べて代謝率が高いので(Ichii and Mugiya, 1983; 山田・麦谷, 1988)、長期にわたる追跡調査を行う際には標識の残留率の低下が懸念される。目的により耳石標識と使い分けが必要であろう。

耳石では、発育過程の魚の生理状態や外部環境の変化により、チェック(太い輪紋)の形成や耳石輪紋幅(輪紋間隔)に変化が生じる。人為的に水温ショックを繰り返し与えることにより耳石にチェックをバーコード状に刻印し、これを標識として用いる耳石標識法もサケ科の回遊行動調査などで試みられている(Volk et al., 1990, 1994, 1999; Courtney et al., 2000)。この方法は標識剤を用いる必要がない点で優れているが、天然でも生じるチェックマークとの判別が難しい点や、初期に与える大きな水温ストレスがその後の成長・生残に影響を及ぼすなどの問題点が残っている(Volk et al., 1999)。

生息環境水中の微量元素も耳石に取り込まれ生涯にわたって蓄積保存される。したがって、耳石は個体の生活履歴や回遊履歴を書き込んだ魚の「履歴書」のようなものであるといえる。この微量元素特性と日周輪や年輪とを組み合わせることにより回遊履歴情報を調べようとする試みは1980年代からはじまり、1990年代になって急速に進歩している。耳石中の微量元素の中でもストロンチウム(Sr)は濃度も高く、さらに環境水中のストロンチウム濃度、あるいは塩分や水温などの変化に応じて耳石中の濃度も変化することから、個体の回遊履歴研究によく用いられる(Fig. 5, Table 2)。

Radtke et al. (1990) は、大西洋ニシンの仔魚の耳石Sr:Ca比から経験水温を見積もり回遊履歴を推

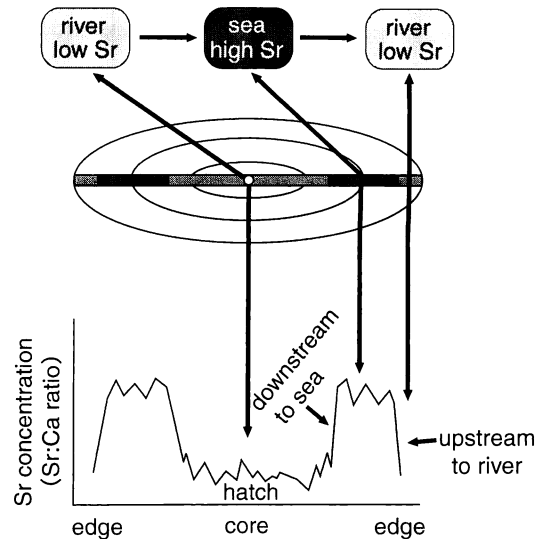


Fig. 5. Overview of otolith microchemical analysis (Sr concentration or Sr:Ca ratio) with special reference to the patterns of change of Sr concentration or Sr:Ca ratio in anadromous fishes.

定した。まず、飼育魚の耳石のSr:Ca比と成育温度との逆比例相関式を求めた。次に、実際の海域で採集したニシン仔魚のSr:Ca比を調べ、さらに耳石輪紋数から孵化後の日数を測定した。採集日をもとに輪紋と日数を対応させて、さらに得られたSr:Ca比を水温に換算し日数と対応させた。この推定経験水温の経時変化から、仔魚は餌生物の豊富な沿岸低温域に來遊していることを推定した。標識放流調査や負荷型記録標識による調査では、放流してから再捕するまでの期間しか回遊を追跡することしかできない。しかしながら、耳石による調査では、魚種ごとに水温や塩分などの換算式などを作成すれば、孵化から採集されるまでの全生活史の回遊履歴を復元することができる。

海水中のSr濃度は約8 ppm、河川では地域的な差はあるものの海水濃度の1/100である(Kennedy et al., 1997)。このように、海水と淡水とでは含まれるストロンチウムの濃度が大きく異なるために、特に通し回遊魚の耳石のストロンチウム濃度、あるいはSr:Ca比(カルシウムに対するストロンチウムの濃度比: Sr濃度 $\times 10^3$ /Ca濃度)はその個体の回遊行動によく合致し、このことを利用して個体の回遊履歴を再構築することができる(Fig. 5, Table 2)。

このような耳石の微量元素特性を用いた回遊研究で、その実用例が最も多い魚類はウナギ属であ