

鳥の渡りや魚の回遊など、一生のうちに「旅」をする動物は多い。しかしその旅は、飢え、迷子、外敵などの危険があり、決して容易な旅ではない。では、なぜ動物は住み慣れた場所をすて、あえて危険を冒してまで旅をするのか？ 「月日は百代の過客にして、行きかふ年もまた旅人なり」と始まる、松尾芭蕉の「奥の細道」の序文にそのヒントがあった。ヒトにも共通する、動物を旅に「駆り立てるもの」を、ウナギとアユの回遊を例に探してみたい。

動物はなぜ「旅」をするか？

東京大学海洋研究所 塚本勝巳

1. 回遊とは何か？

「旅」は生物界に広く見られる現象です。「生きとし生けるもの、皆、旅をする」というのは少しいすぎかもしれませんが、動物のみならず、植物やミクロな生き物までもが、その一生のうちになんらかの旅をしています。鳥では「渡り」、魚では「回遊」、哺乳動物では単に「移動」とよばれる生き物たちの旅は、英語ではすべてまとめて migration (マイグレーション) です。ここでは生物の旅をひっくるめて回遊とよぶことにします。

生き物の2大目的は、大きくなって(成長)、子孫をのこす(繁殖)ことです。この2つのイベントをそれぞれ別の場所で行うようになったとき、生き物は回遊せざるをえなくなりました。したがって回遊とは、成育場と繁殖場の間の定型的移動ととらえることができます。ここで複雑な回遊現象を単純化して捉えるために、成育場と繁殖場を結ぶ環状の経路を想定し、これを「回遊環」(migration loop)とよぶことにします。この回遊環の概念は回遊行動の進化、種分化、回遊生態の比較を行うときに役立ちます。原則として、生物は種ごとに独自の回遊環をもち、「1種1回遊環」といえます。したがって、成育場や繁殖場が時間的・空間的にずれることにより、生殖隔離が起こり、その結果、種分化が生じるのです。

そもそも動物はなぜ回遊するのでしょうか？「繁殖のため」、「成長のため」、「好適な環境を求めて」など、種々の理由があげられています。しかし、どれも回遊の一面をとらえたにすぎません。繁殖と無関係に行われる回遊もあるし、成長が目的でない回遊もあるからです。すべての回遊行動の根底に潜む共通の理由はもっと根源的で、もっと単

純なものであるに違いありません。

結論を先にいうと、動物が回遊を始めたのは、それまで慣れ親しんだ環境に不都合を感じ、そこから「脱出」せざるを得なくなったためではなかったかと考えています。具体的には、それらの理由は、餌不足であったり、水温上昇であったり、あるいは個体密度の増大であったりします。こうした環境のストレスが、動物の内部にその環境から脱出する衝動を高め、最終的には個体をその場から立ち去らせる結果となります。進化し、特化した現世の動物の回遊行動では、住み慣れた環境から脱出した後の目的地は決まっておらず、そこに到達するための運動能力や方位決定のメカニズムもしっかりできていますが、原初の形の回遊行動は、まずは前の環境から、とりあえず脱出することから始まったのではないのでしょうか？またこれは現世の動物の回遊行動の第一段階でもあると考えています。

動物を回遊に駆り立てる「脱出」の衝動は、ヒトの旅にも当てはめて考えることができます。動物の行動を擬人化してとらえるのはよくないとの戒めがありますが、ヒトもまた動物であることを考えると、行動の根底にある原理は同じものであるはずで、ヒトの旅を動物の回遊に重ね合わせてみると、松尾芭蕉の紀行記「奥の細道」の序文に「脱出」の衝動を見いだすことができます。ここで芭蕉は東北の旅を思い立たいきさつを、「月日は百代の過客にして、行きかふ年もまた旅人なり」と始めています。また、「予も、いづれの年よりか、片雲の風に誘はれて漂泊の思ひやまず、海浜にさすらへ、去年の秋、江上の破屋にくもの古巢を払ひて、やや年も暮れ、春立てる霞の空に、白河の関越えんと、そぞろ神の物につきて心を狂はせ、道祖神の招きにあひて取るもの手につかず、ももひきの破れをつづり、笠の緒付け替へて、三里に炎据うるより、松島の月まづ心にかかりて、・・・」と書いています。下線を施したところが、旅の衝動を表現した部分です。なかでも「そぞろ神」は、まさに回遊の衝動を端的に表した語として注目されます。「そぞろ」は「気持ちが落ち着かず、そわそわすること」であり、「そぞろ神」は「なんとなく人の心を誘惑する神」です。動物の回遊行動におけるそぞろ神が何であり、どのようなメカニズムでそぞろ神が現れるかを明らかにするのが、回遊研究の最終ゴールのひとつなのです。

2. ウナギの回遊

ウナギは海で生まれ、川で成長した後、再び海に帰って産卵し、その一生を終えます。川で生まれ、海で成長して、また自分の生まれた川に帰ってくるサケとちょうど反対の回遊型です。東アジアに分布するニホンウナギはマリアナ諸島西方海域で生まれ、レプトセファルスとよばれる透明な柳の葉っぱ状の仔魚になって、北赤道海流と黒潮を乗り継ぎ、東アジアの国々へやってきます。その距離は3千キロにもなります。

ウナギの回遊の起源を探るために、世界のウナギ属魚類（18種・亜種）を全て集め

て mtDNA 遺伝子の解析し、分子系統樹を得ました。またアナゴ、ウツボ、ウミヘビ、ハモなど、ウナギが属する分類群（ウナギ目）の他の仲間たちについても広く検討してみました。その結果、ウナギは今から約一億年前に、インドネシア・ボルネオ島周辺において中深層性の海水魚から派生し、海と川を行き来する回遊魚に進化していったことがわかりました。最初ウナギの祖先は、ボルネオ島付近の深い海にある産卵場とボルネオ島の河川の間で、短い回遊環を作っていました。一部のレプトセファルスは、当時赤道付近を東から西へ地球を一周していた古環赤道海流に乗って、西へ輸送されたものと考えられます。ゴンドワナ大陸とローラシア大陸の間に広がっていたテティス海を、西へ、西へと流された個体は、やがてジブラルタルを通過して北大西洋へ入り、アメリカウナギ *A. rostrata* とヨーロッパウナギ *A. anguilla* に分化していきました。こうした西への大移動とは別に、南北方向へ回遊環をのばしていったものもあり、それらのひとつが、わが国はじめ東アジア一帯に分布するニホンウナギ *Anguilla japonica* なのです。

海起源のウナギの祖先種がどうして川へ侵入していったか、その理由は推測の域をできませんが、やはり熱帯浅海域における餌不足による空腹や他種との競合、あるいは高温といった不都合な環境条件からの脱出が原因ではなかったかと考えます。そして偶然、河口を発見し、とりあえず河川へ遡上したのでしょう。熱帯は河川の生産性が高く、海は低いので、河川に遡上したウナギの祖先は豊富な餌を得て大きく成長し、貧栄養の海に残った個体に比べてより大きな卵をたくさん残すことになりました。その結果、河川遡上した親に由来する子供は生き残りがよく、個体群の中で川へ回遊した個体の子孫の割合が増えていきました。こうした繰り返しにより、熱帯におけるウナギの祖先集団の中に、河川へ回遊する行動が定着し、拡がっていったと考えるのです。

3. アユの回遊

秋、川で孵化したアユの仔魚は、直ちに川の流れにのって海に出ます。秋から冬にかけて約半年間海で成長した後、春になると川へ遡上し、中・上流域でさらに成長を続けます。秋に成熟が始まると川を下り、中・下流域の瀬で産卵して、わずか一年間の短い一生を終えます。こうしたアユの生活史のうち、春から初夏にかけてみられる稚アユの力強い遡河回遊に着目して、なぜアユは川を遡るのか考えてみましょう。

稚アユの遡河回遊の中で、主な行動は流水中の遡上行動で、その刺激は明らかに川の上流から下流に向かって流れる水流です。また遡河回遊は、小さな滝や落ち込み部で見られる、「とびはね行動」をしぼしば伴いますが、この行動の場合、刺激は勢いよく落ちる水（落水）です。刺激が大きくなると、その反応としてそれぞれの行動が活発になります。しかし、水流や落水などの刺激が一定であっても、水温が上昇したり、空腹度がすすんだりすることによって、とびはね行動や遡上行動が促進されます。こうした現象は、刺激と反応の間に「動因」とよばれる中間変数を置かないと説明できません。動因

は「動物をある行動に駆り立てる内部要因」と定義されており、衝動という言葉に置き換えることができます。

稚アユの遡河回遊の場合、その動因は個体と個体が近づきすぎたときに、個体同士を遠ざけようとして個体間に働く、反撥性であると考えられます。因に稚アユの群れにおいて、個体と個体が遠ざかりすぎた場合には、誘引性が働いて両者は近づきます。つまりアユの群れには、個体と個体の間の距離を一定に保とうとする性質があり、その距離を最適個体間距離といいます。最適個体間距離が破られたときには、それを補正するため、離反あるいは接近しようとする行動が起こります。その際、個体間に働く仮想の「力」を、それぞれ反撥性、誘引性と表現しているのです。

最適個体間距離の大きなアユの個体群ほど、反撥性が強く、同じ刺激でもよくとびはね、よく遡上することがわかっています。しかし最適個体間距離はそれぞれの個体群で一定ではなく、水温や空腹度などの環境要因や生理要因により変化します。水温の上昇や空腹度の増大によって最適個体間距離が大きくなり、動因としての反撥性が増すので、行動の閾値が下がり、同じ刺激であっても反応であるとびはね行動や遡上行動が促進されると解釈されます。

「とびだし行動」と名付けた興味深い行動があります。これは水温が上昇したときに、落水の刺激がなくても、稚アユが収容してあった水槽からとびだしてしまう行動を指しています。これは「真空活動」とよばれ、「とぶ」という行動の動因が上昇し、閾値が限界まで下がったために、刺激がなくても行動が自動的に解発されてしまった結果と解釈されます。刺激の方向に向かってとぶ、とびはね行動とちがいで、刺激がないのでランダムにとぶのがこの行動の特徴です。それはまるで水槽内の環境から逃げ出すために、水槽壁沿いに外に向かってやみくもに「脱出」を試みているようにみえます。動因レベルが極限まで上がった結果として、直接的な刺激なしでも現れるこのランダムな脱出行動は、最初に回遊を始めた個体の原始的な衝動を表しているように考えられます。

4. おわりに

ウナギとアユの研究事例をあげて、魚の回遊行動の起源と進化の過程、および回遊行動の解発機構を考えてみました。しかし「そぞろ神」の実態はいまだ謎に包まれています。アユの研究から遡河回遊の衝動が反撥性であることはわかりましたが、それがいかなる物質であるのか、あるいはどのような神経機構により支配されているのは明らかではありません。回遊研究の面白さはますます深まるばかりです。