

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和 5 年 6 月 6 日現在

機関番号：17301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H02977

研究課題名(和文) 有明海における稀少板鰓類の繁殖機構および成育場の機能解明による保全基盤の構築

研究課題名(英文) Elucidation of Reproductive Mechanisms and Functions of nursery grounds for Rare Elasmobranchs in Ariake Bay to Establish a Basis for Conservation

研究代表者

山口 敦子 (YAMAGUCHI, Atsuko)

長崎大学・水産・環境科学総合研究科(水産)・教授

研究者番号：10310658

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 11,800,000円

研究成果の概要(和文)：板鰓類(サメ・エイ類)は世界的に深刻な絶滅の危機に瀕していることが明らかにされている。本研究では、稀少な板鰓類のホットスポットとなっている有明海が、それらの成育場としての機能を果たしていること、複数のエイ類が胎内での胚発生初期に短・長期に及ぶ休眠期を持つことなど、未知の繁殖生態を明らかにしたことに加え、「胚休眠が冬季の死亡率を低減し、胎仔の発達と出産に最適なタイミングとなるよう調節することで繁殖成功を高めている」との仮説検証に成功し、胚休眠が優れた生存戦略であることを板鰓類で初めて示した。これらの包括的な繁殖機構に基づく成果により、板鰓類の保全に必要な基盤を構築した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の成果は、これまで魚類ではほとんど知られていなかった発生初期の胚休眠という特殊な繁殖戦略を複数の胎生エイ類が持つこと、親と子の双方の生残を高める優れた生存戦略であることをフィールド研究により初めて明らかにした点で、生物・生態学のみならず、温暖化などの環境変動が生物に与える影響や脊椎動物の進化過程の解明に貢献する重要な知見となった。また、干潟・河口域が内外の板鰓類を育む成育場として機能することを含め、多くの種の生態学的知見を解明したことで、国際自然保護連合(IUCN)や国内での絶滅リスク評価とレッドリスト作成、保全行動計画の策定等に速やかに役立てることが出来、社会的な貢献度も高い。

研究成果の概要(英文)：It has been indicated that elasmobranchs (sharks and rays) worldwide are facing a severe extinction risk. This study revealed general reproductive biology for rare elasmobranchs, such as the function of Ariake Bay as a nursery ground and several viviparous rays that have a diapause phase during early embryonic development in the uterus. In addition, we successfully tested the hypothesis that "embryonic diapause reduces winter mortality rates and enhances reproductive success by adjusting to the optimal timing for fetal development and birth" and demonstrated that embryonic diapause is an excellent survival strategy. These results on a comprehensive reproductive mechanism have provided the basis for conserving elasmobranchs.

研究分野：魚類学

キーワード：サメ・エイ類 繁殖生態 胚休眠 胎生 絶滅危惧種 希少種 成育場 干潟・河口域

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

近年、世界の板鰓類(サメ・エイ類)のうちの約4分の1の種が深刻な絶滅の危機に瀕していることが明らかにされているが、その生物学的知見は乏しい。申請者らはアジア周辺海域の板鰓類を研究する中で、有明海に多くの板鰓類が高密度で生息することを見出した。とりわけエイ類が多く、このうち、未記載種として申請者らが報告したものが2種、IUCN(国際自然保護連合)や環境省のレッドリストに絶滅の恐れのある種として何れかにランク付けされたものは全体の81%に及ぶ。板鰓類は本来の稀少性に加え、海洋生態系の高次捕食者としても重要な調節機能を担っており、その保全に必要な繁殖生態と成育場を明らかにすることは喫緊の課題であった。

2. 研究の目的

板鰓類の保全に必要な繁殖生態と成育場を明らかにすることは喫緊の課題である。本研究は板鰓類、特にトビエイ亜目が豊富に生息する有明海において、それらの種の多様性、繁殖生態および幼魚の出現状況を明確にし、干潟・河口域がもつ板鰓類の繁殖・成育場としての機能解明に初めて挑むものである。加えて、エイ類が胚発生初期に休眠期を持つ可能性について、その実態と戦略を明らかにし、「胚休眠が冬季の減耗をおさえ、胎仔の発達と出産に最適なタイミングとなるよう調節することでそれぞれが繁殖成功を高めている」との仮説を検証する。以上の繁殖機構を包括的に理解し、板鰓類の保全基盤を構築することが本課題の目的である。

3. 研究の方法

有明海に設けた定点で採集調査を行い、全種の季節的な分布や出現状況を成熟段階または年齢別に明らかにし、特に新生仔を区別するため臍帯痕の有無に留意した上で、有明海の利用状況を種別に類型化するためのデータを収集する。出現する種により、必要に応じて分類学的な検討を行う。また、成熟サイズおよび年齢、交尾・排卵・受精時期、卵殻腺内での精子貯蔵の有無等の成熟に関する諸特性について明らかにする。特に、胎生エイ類については、受精から出産に至るまでの全容を野生下において胎仔及び母体の両面から吟味し、胚発生・休眠・再開の実態解明と胎仔の発達・出産までを明らかにする。なお、胎生エイ類の休眠卵の採集や観察は極めて困難であり、これまでにほとんど研究されていなかった。そこで、代表者らが確立した手法を使い、得られた休眠卵は、蛍光顕微鏡等により細胞レベルで詳細に観察して胚発生の段階や休眠の有無、休眠卵の出現時期および休眠期間などを解析し、休眠と発生再開のタイミングを明らかにする。干潟・河口域の成育場としての機能を評価するための基礎データとして、幼魚の出現状況や胃内容物の分析を行う。なお、本研究の全ての項目については、原則として代表者(山口)および分担者(古満)の2名と大学院生らが協力して行うこととするが、研究協力者である海外の2名の研究者による協力も得て行う。

4. 研究成果

(1) 板鰓類のフィールド採集と繁殖等に関する生態的知見

有明海北部の河口域から有明海中央部にかけて設定した各定点で定期的な野外調査を4年間継続して行ったことで、多くの板鰓類を採集できた。これまでに、アカエイ、アリアケアカエイ、シロエイ、ナルトビエイ、トビエイ、スミツキザメ、シロザメ等の分布や繁殖生態に関する知見を得た。アカエイ類やトビエイ類などのエイでは一般に、雌が雄よりも著しく大きく成長し、長寿であり、雄は早熟であることがわかった。これらの成果は現在順に論文としてまとめて成果の

公表に努めているが、ここでは既に論文として公表したアカエイ (Furumitsu et al., 2019) とナルトビエイ (Yamaguchi et al., 2021) についての概要を報告する。

(2) アカエイの繁殖生態と胎仔の発達について

以下に、アカエイで明らかになった繁殖生態についての要点をまとめる。なお、アカエイの繁殖生態が未解明であった背景には、採集の際に頻繁に流産することや、胎仔の発達が劇的に速いことなど、胎生エイ類独特の難しさがある。ここで明らかにしたアカエイの繁殖生態については、Furumitsu et al. (2019) で *Ichthyological Research* に monograph として公表し、本論文は 2020 年度の paper award を受賞した。

雄は長期に及び交尾が可能で、交尾期は 7 ヶ月にも及ぶ一方で、排卵は主に 5 月に集中しており、雌の体内に精子が貯蔵されることをアカエイ類で初めて明らかにした。交尾の際にメスに噛みついて体を固定するため、オスの歯は成熟すると尖る。雌の繁殖周期は 1 年であったが、受精後から僅か 3 か月の妊娠期間を経た夏に出産する。発生初期の約 1.5 ヶ月間、胚がごく短期間、休眠する可能性を示すことができた。発生が再開してからは僅か 1.5 ヶ月間で、胎仔は目覚ましい成長を遂げる。発育が再開してから外部卵黄嚢が無くなる妊娠中期頃に、子宮ミルクの分泌が始まると体サイズはかなり大きくなる。エイの劇的な成長の仕組みは未解明である。アカエイの繁殖力は、既知の世界のアカエイ類中で最も高く、小さな胎仔を数多く妊娠する繁殖戦略を持つことがわかった。どのような環境にも広く適応可能である上に、このような繁殖戦略を持つことが、アカエイが沿岸で豊富にみられる理由なのかもしれない。

(3) ナルトビエイの繁殖生態と胚休眠の実態：その生存戦略の解明

東アジアの稀少種であるマダラトビエイ科ナルトビエイの包括的な生殖システムと繁殖生態に加え、板鰓類(サメ・エイ類)を含む魚類では未だほとんど知られていない「胚休眠(Embryonic diapause)」*の実態とその生態的意義、休眠後の速やかな胎仔の発達過程をはじめて解明した。妊娠期間は 1 年間だが、休眠はそのうちの 9.5 ヶ月にも及ぶことがわかった。本研究の結果、雌は雄に比べて成熟サイズが大きく、成熟に達する年齢も 2 倍遅いことに加え、雄の自然死亡率は雌の約 2 倍高いこと、繁殖様式は組織栄養型の胎生で、雌雄ともに成熟後は毎年繁殖し、繁殖サイクルは季節的に同期すること、12 ヶ月の妊娠期間のうち休眠期は約 9.5 ヶ月にも及び、休眠から目覚めた胚はわずか 2.5 ヶ月で目覚ましい成長を遂げ、生まれることなど、多くの新知見を明らかにした。本研究の結果、ナルトビエイの胚休眠は、厳しい環境下で生き残るための優れた生存戦略であり、親と子の双方に利益をもたらしていることを初めて明らかにすることが出来た。本研究で明らかにしたユニークで柔軟な繁殖・生存戦略の解明は、魚類の知られざる繁殖システム解明への第一歩として生物・進化・生態学分野への貢献が期待されるとともに、科学的基盤に基づく本種の管理・保全の指針を提供するものとなった。研究の成果は *Frontiers in Marine Science* で公表し、長崎大学論文賞を受賞した。

ナルトビエイは、左右に 2 つの機能的な子宮を持つ胎生エイ類の中では極めて低い繁殖力で、一回の産仔数は平均 3 匹であることが明らかになった。貝を捕食するナルトビエイの夏季の生息地が、アサリ等の二枚貝漁場と重なることに加え、地球温暖化の影響と同期して増加した可能性があることから、公的プログラムにより過去 20 年間にわたり駆除された結果、エイの生息数は減少しており、生態系への影響が懸念されている。

(4) 干潟河口域の成育場としての機能評価

定期的な採集調査により得られた幼魚（臍帯痕あり、0歳魚と査定された個体）のデータを種別に解析し、定点・季節別の分布密度や出現条件、幼魚の胃内容物分析結果とあわせて、干潟・河口域の利用状況を解析した。その結果、有明海に生息する種にとどまらず、外海から繁殖のために回遊してくる種も含め、ナルトビエイをはじめ、少なくとも9種のサメ・エイ類が有明海の干潟・河口・浅海域を成育場としていること、各種の繁殖・出産時期を少しずつずらすことで、各種の幼魚は捕食者を避け、限られた空間と餌資源を順に利用していることが明らかになった。

（5）繁殖機構と成育場の機能解明に基づく保全基盤の構築

本研究課題で得られた成果に基づき、絶滅リスクや保全計画に必要となる繁殖特性値、繁殖期、等を網羅的に明らかにしたことで、優先的に保護すべき海域、期間、個体サイズなどの検討が可能となった。有明海の広大な干潟・河口域における板鰐類の成育場の機能評価を行うことが可能となり、保全基盤を構築することができた。この海域は、特にナルトビエイのように生存に必要な要件が極めて限定的な種にとって、その要件を満たす限られた繁殖地かつ新生仔の成育場として重要な機能を担うことがわかった。繁殖地での継続的な強い捕獲圧により減少したナルトビエイを速やかに回復させることは、その繁殖特性から見ても困難であることから、将来的には科学的根拠に基づくエイの保全と管理が必要である。

加えて、本課題で得られた多くの種の生態学的知見、特に繁殖機構や成育場に関する知識は、研究代表者（山口）が委員を務めている国内（環境省での海洋生物の絶滅の恐れの評価）や国外（IUCN・国際自然保護連合）での絶滅リスクの評価やレッドリスト作成、保全に資する行動計画の策定）などの議論に速やかに役立てることができた。特に、IUCNでは責任著者として、50種を超えるサメ・エイ類のテクニカル・レポートの執筆と、ホームページ上でのレッドリストの公表に至ったことは特筆すべきである。

以上のように、本研究課題は学術的な貢献に加え、社会的な貢献も果たすことが出来た。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計13件（うち査読付論文 11件 / うち国際共著 9件 / うちオープンアクセス 9件）

1. 著者名 K. Hara, K. Furumitsu, T. Aoshima, H. Kanehara, A. Yamaguchi	4. 巻 34(1)
2. 論文標題 Age, growth, and age at sexual maturity of the commercially landed skate species, <i>Dipturus chinensis</i> (Basilewsky, 1855), in the northern East China Sea	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Applied Ichthyology	6. 最初と最後の頁 66-72
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/jai.13575	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 古満啓介, 山口敦子	4. 巻 68(2)
2. 論文標題 トビエイ科トビエイ属 <i>Myliobatis hamlyni</i> スミレトビエイ (新称) の日本における分布記録とトビエイとの形態比較に基づく新たな識別法	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 魚類学雑誌	6. 最初と最後の頁 117-128
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11369/jji.20-042	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 Jiwei Qi, Fanglei SHI, Baowei ZHANG, Xiao CHEN, Xing JIE, Keisuke FURUMITSU, Joel B. CORUSH, Atsuko YAMAGUCHI, Jie ZHANG	4. 巻 -
2. 論文標題 Insights into genetic variation and demographic history of sharpnose rays: Examinations of three species of <i>Telatrygon</i> (Elasmobranchii, Dasyatidae) from the Indo West Pacific	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Integrative Zoology	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) 10.1111/1749-4877.12614	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 該当する
1. 著者名 古満啓介・山口敦子	4. 巻 57
2. 論文標題 特集：胎仔研究の今 - 有明海におけるアカエイの繁殖生態と胎仔の発達について	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 板鰐類研究会報	6. 最初と最後の頁 11-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 佐藤 圭一, 山口 敦子, 兵藤 晋	4. 巻 57
2. 論文標題 板鰐類の繁殖の多様性研究の現状と成果および将来展望について (特集: 胎仔研究の今)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 板鰐類研究会報	6. 最初と最後の頁 1
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 無
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 Yamaguchi, A, Furumitsu, K, Wyffels, J	4. 巻 8:768701
2. 論文標題 Reproductive Biology and Embryonic Diapause as a Survival Strategy for the East Asian Endemic Eagle Ray <i>Aetobatus narutobiei</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Marine Science	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) 10.3389/fmars.2021.768701	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 該当する

1. 著者名 Rigby, C.L., Derrick, D., Dylidin, Y.V., Herman, K., Ishihara, H., Jeong, C.-H., Semba, Y., Tanaka, S., Volvenko, I.V., Walls, R.H.L. & Yamaguchi, A.	4. 巻 T104021947A104021988
2. 論文標題 <i>Aetobatus narutobiei</i> , Naru Eagle Ray	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The IUCN Red List of Threatened Species	6. 最初と最後の頁 1-14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T104021947A104021988.en	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 該当する

1. 著者名 Rigby, C.L., Walls, R.H.L., Derrick, D., Dylidin, Y.V., Herman, K., Ishihara, H., Jeong, C.-H., Semba, Y., Tanaka, S., Volvenko, I.V. & Yamaguchi, A.	4. 巻 T60148A104113935
2. 論文標題 <i>Hemirhynchus akajei</i> , Red Stingray	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The IUCN Red List of Threatened Species	6. 最初と最後の頁 1-13
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T60148A104113935.en	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 該当する

1. 著者名 Rigby, C.L., Walls, R.H.L., Derrick, D., Dylidin, Y.V., Herman, K., Ishihara, H., Jeong, C.-H., Semba, Y., Tanaka, S., Volvenko, I.V. & Yamaguchi, A	4. 巻 T161357A124471213
2. 論文標題 Myliobatis tobijei, Japanese Eagle Ray	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The IUCN Red List of Threatened Species	6. 最初と最後の頁 1-8
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T161357A124471213.en	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 該当する

1. 著者名 Rigby, C.L., Walls, R.H.L., Derrick, D., Dylidin, Y.V., Herman, K., Ishihara, H., Jeong, C.-H., Semba, Y., Tanaka, S., Volvenko, I.V. & Yamaguchi, A.	4. 巻 T60147A12444795
2. 論文標題 Telatrygon acutirostra, Sharpnose Ray	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The IUCN Red List of Threatened Species	6. 最初と最後の頁 1-14
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T60147A12444795.en	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 該当する

1. 著者名 R.H.L., Rigby, C.L., Derrick, D., Dylidin, Y.V., Herman, K., Ishihara, H., Jeong, C.-H., Semba, Y., Tanaka, S., Volvenko, I.V. & Yamaguchi, A.	4. 巻 T161507A124497048
2. 論文標題 Hemitriakis japonica, Japanese Topeshark	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The IUCN Red List of Threatened Species	6. 最初と最後の頁 1-16
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T161507A124497048.en	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 該当する

1. 著者名 Furumitsu, K., Wyffels, J. T., Yamaguchi, A.	4. 巻 66(4)
2. 論文標題 Reproduction and embryonic development of the red stingray Hemitrygon akajei from Ariake Bay, Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ichthyological Research	6. 最初と最後の頁 419-436
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10228-019-00687-9	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 該当する

1. 著者名 Shi, F, Wang, H, Yamaguchi, A, Zhang, B, Zhang, J	4. 巻 14(3)
2. 論文標題 Isolation and Characterization of Polymorphic Microsatellite Loci from Pale-edged stingray, <i>Telatrygon zugei</i> (Elasmobranchii, Dasyatidae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Integrative zoology	6. 最初と最後の頁 318-322
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1749-4877.12331	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 該当する

[学会発表] 計10件(うち招待講演 4件/うち国際学会 1件)

1. 発表者名 山口敦子
2. 発表標題 海と魚の研究で世界へ
3. 学会等名 リケジョセミナー(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山口敦子
2. 発表標題 有明海および八代海の魚類について ~これまでに実施してきた調査研究をもとに~
3. 学会等名 環境省 有明海・八代海等総合調査評価委員会 海域再生小委員会(招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山口敦子
2. 発表標題 胎生エイ類の発生初期に見られる胚休眠の謎
3. 学会等名 日本比較内分泌学会 シンポジウム(招待講演)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Atsuko Yamaguchi
2. 発表標題 Life history of fishes and their relationship with the environment
3. 学会等名 IOC Sub-Commission for the Western Pacific (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 原康二郎, 古満啓介, 山口敦子
2. 発表標題 東シナ海におけるモヨウカスベの年齢, 成長, および成熟
3. 学会等名 板鰐類シンポジウム2021; 東京大学大気海洋研究所共同利用集会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山口敦子, 古満啓介, Jennifer Wyffels
2. 発表標題 ナルトビエイの繁殖戦略と胚休眠の生態的意義 ~ 板鰐類研究の更なる発展へ
3. 学会等名 板鰐類シンポジウム2021; 東京大学大気海洋研究所共同利用集会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山口 敦子, Jennifer Wyffels, 古満 啓介
2. 発表標題 アカエイ <i>Hemitrygon akajei</i> の繁殖生態と胚休眠の可能性
3. 学会等名 2019年度日本魚類学会年会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yen-Jun Wang, Wen-Pei Tsai, Shuhei Ohnishi and Atsuko Yamaguchi
2. 発表標題 Using two-sex stage-based matrix model for assessing eagle ray in Ariake Bay.
3. 学会等名 Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Atsuko Yamaguchi and Keisuke Furumitsu
2. 発表標題 Role of estuarine and coastal areas as nursery grounds of elasmobranchs.
3. 学会等名 Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山口敦子、古満啓介
2. 発表標題 アカエイ類の繁殖戦略：特に初期発生と胎仔の発達
3. 学会等名 軟骨魚類研究会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>アカエイの繁殖生態～胎生エイ類では初！短期の胚休眠に続く胎仔の劇的な発達過程を解明 https://www.nagasaki-u.ac.jp/ja/science/science208.html ナルトビエイの受精卵は9ヶ月半も休眠する～謎に包まれたサメ・エイ類の繁殖戦略「胚休眠」の生態的意義 https://www.nagasaki-u.ac.jp/ja/science/science262.html</p>

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
研究 分 担 者	古満 啓介 (Furumitsu Keisuke) (30554266)	長崎大学・水産・環境科学総合研究科(水産)・特任研究員 (17301)	

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