

令和 5 年 6 月 3 日現在

機関番号：32607

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2019～2022

課題番号：19K06195

研究課題名（和文）イカナゴはなぜ砂に潜るのか：行動の制御機構と高水温耐性

研究課題名（英文）Why do the Japanese sandlances burrow into the sand?

研究代表者

吉永 龍起 (Yoshinaga, Tatsuki)

北里大学・海洋生命科学部・教授

研究者番号：30406912

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：イカナゴ属は沿岸生態系のおもな食物連鎖を支え、水産資源としても重要な魚類である。一方、漁獲量は全国的に激減しており、早急な回復が望まれている。イカナゴ属は一生の大半を砂中で過ごす特徴的な生活史を持つことから、本研究では潜砂行動の生理・生態的な意義を明らかにすることを目的とした。その結果、潜砂、頭部の露出、遊泳・摂餌の3種類の行動を示し、光周期および概日リズムにより厳密に制御されていることが明らかとなった。また、砂中では鉛直的な移動を日周期的に示し、十分な深度がない場合は夜間に遊泳するなど異常行動が生じた。すなわち、イカナゴ属の保全のためには、潜砂行動を正常に維持できる底質環境が必須であると考えられる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

砂に潜る魚種は多く知られているものの、イカナゴ属は特に砂に強く依存した生活史を持っている。本研究では、イカナゴ属の潜砂行動が内的および外的な要因によって厳密に制御されていることを明らかにし、魚類の行動に関する新たな知見を得た。また、これまで未知であった砂中での行動について、鉛直移動が日周期的に発現することを明らかにした。イカナゴ属は瀬戸内海、伊勢三河湾、東北沿岸、北海道西部・北部などで重要な水産資源となっている。しかしいずれの漁場でも漁獲量は激減しており、数年にわたる禁漁措置も目立った効果が見られていない。本研究の成果を基に底質環境を整備していくことで、資源回復の一助となることが期待される。

研究成果の概要（英文）：The sandlances support the food chain of coastal ecosystems and are an important fishery resource. However, their stocks have been drastically decreasing throughout Japan, and an immediate recovery is desired. Since the fish has a unique life history in which they spend most of its life in the sand, thus this study aimed to clarify the physiological and ecological significance of their sand burrowing behavior. The results showed that three types of behaviors, buried in sand, head exposure, swimming and feeding, are strictly regulated by photoperiod and circadian rhythms. In the sand, vertical migration was observed diurnally, and abnormal behaviors such as nocturnal swimming were observed in the absence of sufficient depth. It is considered essential for the conservation of the Japanese sandlances to have a substrate environment that can maintain normal behavior.

研究分野：個体群生態学

キーワード：イカナゴ 水産資源 行動 ストレス

1. 研究開始当初の背景

(1) イカナゴ属魚類 *Ammodytes* は、日本の沿岸に広く分布する海産魚である（以下、イカナゴを本属の総称として用いる）。沿岸生態系において、イカナゴは動物プランクトン、魚類、鳥類、哺乳類など様々な動物の餌生物として食物連鎖を支えている。また、稚魚が東北地方では生しらす、関西地方では伝統的なくぎ煮の材料として珍重されている。さらに、水産養殖業における飼料の原料としても利用されている。しかしイカナゴの漁獲量は減少の一途にあり、有効な保全策の立案が急務となっている。青森県の陸奥湾周辺では、1970年代に1万トン以上あった漁獲量が近年は1トンにまで激減し、2013年より禁漁の措置がとられるに至った。また同様に国内の主要なイカナゴ漁場である伊勢・三河湾でも2016年から禁漁となった。しかし、いずれの地域でも未だ低調な状況が続いている。イカナゴは生まれてから1年以内に成熟して繁殖するため、短期間の禁漁でも個体数の増大に有効な措置と期待できる。しかし現実には資源量が回復していないことから、再生産を阻むなんらかの要因が存在しているはずである。

(2) イカナゴの特徴的な生態として潜砂行動がある。遊泳や摂餌は日中に限られ、夜間は砂中で過ごす。12時間ごとに明暗を繰り返す飼育環境下で観察すると、まず内因性の概日リズムにより明期になる直前に頭部を砂から露出する個体が現れる。その後、照度が上昇すると砂から出て数時間にわたって摂餌し、その後は再び潜砂する。これを情動性で説明すると、不安様行動（周囲の様子を伺う）から探索行動（遊泳して摂餌する）への変化である。一方、水槽内のすべての個体が探索行動を示すわけではなく、明期においても潜砂を続ける個体が存在する。興味深いことに水槽内では遊泳する個体数が常に一定であり、摂餌の機会（遊泳）と捕食回避（潜砂）の兼ね合いにより行動が制御されている可能性がある。さらに、全暗など異常な環境条件に晒すと、最初の数日間は頭部を出す行動が認められるものの、次第に完全に潜砂したままとなる。これは日増しに不安が増大した結果と解釈でき、イカナゴの潜砂行動が心理的な機構により制御されていることを意味する。仙台湾の夏眠魚を調べた研究では、体長が90mmを超えるまで成長しないと成熟できないことが分かっている。すなわち、なんらかの要因により潜砂行動が日中でも続くと、仮に水中の餌生物が多くても摂餌せず、成長が停滞した結果として再生産に寄与しない、というシナリオが想定される。イカナゴは、夏季に水温が高くなると数ヶ月間にわたって砂に潜ったまま過ごす。これは夏眠と呼ばれ、冷水性の本属魚類が温帯まで分布域を拡大することを可能とした原動力である。しかしこの現象には大きな謎がある。高水温条件下において、砂中は温度が低いわけではなく、水温と同じである。すなわち、水中で遊泳しても潜砂しても体表は等しく高温に晒されている。したがって、潜砂は水温の影響を直接的に軽減するのではなく、生理的な耐性機構の獲得に重要な行動と予想される。禁漁により親魚を保護したにも関わらず資源量が増大しないことの理由として、夏眠中に死亡している可能性が考えられている。すなわち、潜砂により高水温下でも生存を可能とする機構を理解することで、夏眠期における減耗の実態が明らかになるものと期待される。

2. 研究の目的

(1) 本研究は、イカナゴの特異な行動である“潜砂”に着目し、この行動の制御機構ならびに生理・生態的な意義を明らかにすることを目的とする。そこで、第一の問いを「どのようにして潜砂と摂餌行動が制御されているのか」、第二の問いを「なぜ潜砂すると高い水温条件下での生存が可能になるのか」とした。

(2) イカナゴは我が国の重要な水産資源であり、主要な漁場である三河湾や瀬戸内海を中心に資源管理を目的とした調査がなされてきた。潜砂や夏眠に注目した研究例も豊富にあり、例えば砂の粒径の嗜好性や、夏眠に先立つ成長と成熟の関係を調べたものなどがある。その一方で、日周的な潜砂と摂餌行動や、夏眠期における生残の実態など基礎的な研究はなされてこなかった。現在の資源管理ではイカナゴ資源が回復せず、数年にわたる完全な禁漁措置も効果を示していない。こうした現状において、イカナゴに特徴的な潜砂行動に着目して再生産を阻む原因の解明に取り組むことが、本研究の学術的独自性である。また本研究の創造性は、問題を解決するために心理学的な側面からも検証する点である。哺乳類と比べて魚類は観察者が心理状態を把握することが困難なため、明暗の嗜好性や遊泳水深などを指標とした実験系が考案されている。しかしこうした行動には偶然性も多く、再現性のある評価は難しいことが多い。さらに魚類を用いた心理的研究の問題点として、短期的な恐怖と長期的な不安という2つの情動を区別するのが困難なことが挙げられている。一方、イカナゴでは潜砂行動の発現を指標として心理状態を定量化することが可能である。すなわち、イカナゴは魚類行動学のモデル生物として有用であり、本研究の成果は精神薬の開発など応用的な研究への貢献も期待される。

3. 研究の方法

(1) 瀬戸内海（愛媛県沿岸）および三陸沿岸（岩手県）で採捕されたイカナゴ属を飼育下で観察し、様々な光条件下における行動の発現様式を明らかにした（図1-4）。

(2) 潜砂基質中での行動を観察するために、底質に白色の砂を用いて鉛直方向の移動を観察した。また底質深度の影響を検討した。

(3) 行動発現を制御する分子機構を明らかにするために、時計遺伝子の発現様式を調べた。また、潜砂により獲得される高水温耐性の機構を明らかにするため、熱ストレス応答に関わる分子群を同定した。

4. 研究成果

(1) 自然日長条件下における日周行動：2018年5月に岩手県大槌湾で採集されたイカナゴ属を用いた ($n=40$)。水槽の底に砂を敷き、アルテミアを給餌した。5:30-18:00を明期として、8日間にわたって観察した（図2）。照度が約3 luxになると、砂から頭部を露出する個体が発現した。照度が増すと遊泳個体は増加して6:15-6:30に最大となり、その後は1-33個体の範囲で増減した。照度が低下すると、同調して潜砂した。以上の結果から、頭部を露出することを不安様行動、遊泳および摂餌を探索行動と定義した。

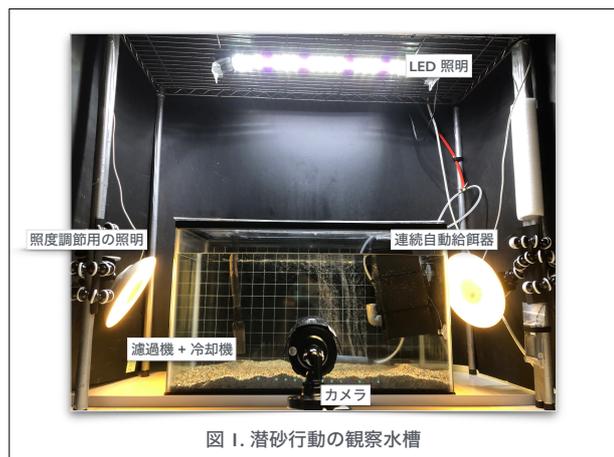


図1. 潜砂行動の観察水槽

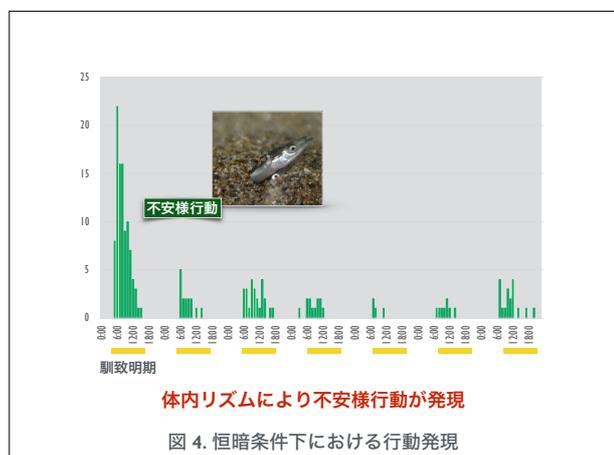
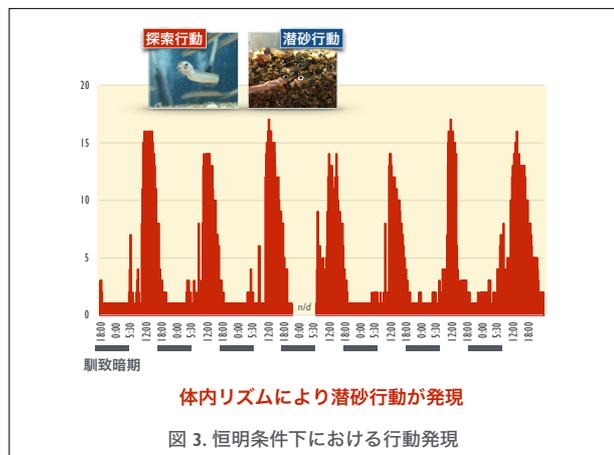
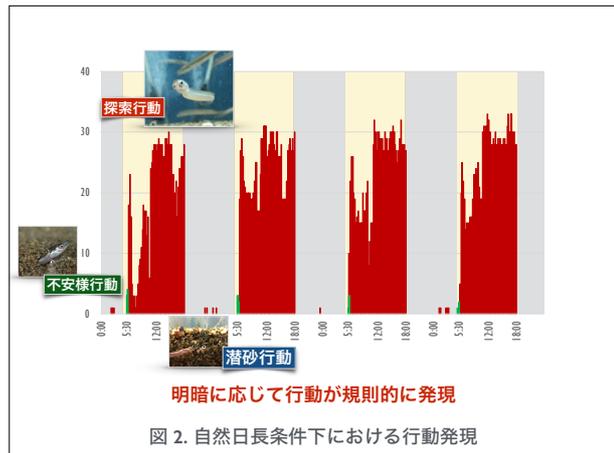
(2) 恒明条件下における行動の発現：自然日長での馴致後、恒明条件で7日間の観察を行った ($n=21$)（図3）。5:00から給餌前まで探索行動の一時的な増加が見られた。10:00に給餌すると14-17個体が探

索行動を示した。その後は徐々に潜砂する個体が増え、馴致暗期に移行する時間帯までにほとんどの個体が潜砂した。すなわち、恒明条件下でも周期的な行動が発現することがわかった。一方、馴致暗期に給餌すると探索行動の発現が認められ、十分な餌の存在下では非活動期でも探索行動が発現することがわかった。

続いて、餌が常に存在するように給餌法を改善し、まず恒明条件下で7日間にわたって観察した後に、無給餌で7日間、そして再び給餌して2日間の観察を行った。本実験のみ、2019年4月に瀬戸内海で採集されたイカナゴを用いた ($n = 22$)。恒明条件下で十分量を給餌すると、馴致暗期の前半(18:00–23:00)で不安様行動の発現が抑制された。続く無給餌期間では、日数の経過とともに不安様行動の発現にばらつきが生じた。その後に給餌を再開すると、不安様行動の周期性が失われていた。すなわち無給餌により行動発現の周期性が徐々に失われたことになり、摂餌もリズム形成に重要な要因と考えられた。

(3) 恒暗条件下における行動の発現：自然日長下で7日間の馴致後に、恒暗条件下で7日間の観察を行った ($n = 25$) (図4)。不安様行動の発現は、馴致期間の明期に相当する時間帯(馴致明期)に集中した。一方、探索行動は観察されなかった。このことから、恒暗条件下でも内的リズムにより不安様行動が発現することがわかった。また、恒暗1日目は計97回の不安様行動が観察されたものの、2日目以降は4–25回に減少した。すなわち、恒暗条件下では不安様行動の発現が抑制されるものと考えられた。

(4) 砂中における鉛直移動：底質表層での定位を観察できる白砂を使用し、砂中での行動を観察した。その結果、暗期前半に表層へ移動する個体が出現し、暗期後半にかけてその数は増加した。そして明期になると遊泳行動が発現し、摂餌を終えると再び潜砂した。これらの行動は三陸沿岸および瀬戸内海の東西の海域に由来する3地点で共通したイカナゴ属に共通して観察された。続いて、底質の深度が砂中行動に及ぼす影響を検討するため、深い区画(9.0 cm)と浅い区画(<2.5 cm)を同一水槽内に設け、潜砂時にどちらの区画を選択するのかを調べた。その結果、潜砂時に深い区画のみを選択することが分かった。さらに、浅い区画のみの場合は、潜砂はするものの暗期に遊泳を繰り返す個体が出現した。



(5) 恒明条件下における砂中行動:恒明条件下で3日間の観察を行ったところ、主観的暗期と明期のいずれにおいても表層移動はほとんど観察されなかった ($n=20$)。したがって、環境光は表層への移動を強く抑制する可能性が示唆された。

(6) 恒暗条件下における砂中行動:恒暗条件下で4日間の観察を行った ($n=26$)。2日目までは暗期に表層移動する個体数が増加したものの、3日目以降は暗期と主観的明期を通じて一定の割合で底質表層に定位するようになった。続いて砂中行動の発現要因について検討するため、馴致期間の給餌時刻と明期の開始時刻をそれぞれ遅延させる条件で観察した。その結果、給餌時刻を遅延させても行動に変化は見られなかった。一方、明期の開始時刻を遅延させると、この時刻に同調して暗期に表層移動個体が出現した。すなわち、砂中行動は光によって制御されており、明期と暗期が周期的に繰り返されることで底質中での行動リズムが維持されることが明らかとなった。

(7) 行動の内的リズムを制御する分子機構:時計遺伝子である *clock* 発現量の日周変動を、脳と肝臓でそれぞれ比較した。自然日長条件下では、脳における *clock* 遺伝子の発現量は1日を通してほぼ一定であった。また、恒暗および恒明条件下でも脳における発現が認められ、光条件に関わらず恒常的に発現しているものと考えられた。一方、肝臓では明期に移行する時間帯において *clock* の発現が抑制されており、代謝に関わる分子群の発現を制御する機能を担っている可能性が示唆された。

(8) 熱ストレス応答に関わる分子群:瀬戸内海で採集したイカナゴを実験に用いた。水温 15°C で4日間にわたって馴致した後、2日ごとに 1°C ずつ 26°C まで水温を上昇させた (23日間)。続いて7日間にわたって 28°C で維持し、最後に 30°C まで上昇させた。その結果、水温が 30°C に到達するまでに死亡した個体はなかった。一方、 30°C では約12時間以内にほとんどの個体が死亡した。不安様行動の発現は水温が 18°C 前後でピークが見られ、 28°C でも発現が認められた。遊泳行動も同様に水温 18°C 前後で活発に発現していた。一方、砂中での移動行動は、水温の上昇にともなって頻度が増加した。続いて、3段階の水温 (22 , 26 , 30°C) でそれぞれ採集した筋肉組織について遺伝子解析を行った。9種類の HSP ファミリー遺伝子についてそれぞれ設計したプライマを用い、半定量 PCR によって相対的な発現量を求めた。その結果、6種類について PCR による増幅が確認された。このうち、4種類 (*hsp10*, *hsp60-2*, *hsp70*, *hsp70-14*) については、水温の上昇にともなって発現量が增大することがわかった。

(9) 新種記載および地域個体群の形態的特徴:イカナゴ科 Ammodytidae は7属からなり、本研究で用いたイカナゴ属 *Ammodytes* は最も派生的と考えられている。一方、イカナゴ科の系統関係は明らかとなっておらず、特に特に祖先的な属では分類体系も未整理のままである。そこで、インド洋に生息するタイワンイカナゴ属について、未記載であった2種 (*Bleekeria albicauda*, *Bleekeria nigrilinea*) を新種記載した (Psomadakis et al., 2021)。また、潜砂行動に重要と考えられる皮膚の構造に注目して日本各地の個体群を比較したところ、仙台湾を境として皮褶数には地理変異が存在することが明らかとなった。

引用文献

Psomadakis PN*, Yoshinaga T, Wah ZZ, Ida H (2021). Description of two new species of sandlances, genus *Bleekeria* (Perciformes, Ammodytidae) from the Andaman Sea (northeastern Indian Ocean). *Zootaxa* 4903, 419–429 (10.11646/zootaxa.4903.3.7)

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 2件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Psomadakis PN*, Yoshinaga T, Wah ZZ, Ida H	4. 巻 4903
2. 論文標題 Description of two new species of sandlances, genus Bleekeria (Perciformes, Ammodytidae) from the Andaman Sea (northeastern Indian Ocean)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Zootaxa	6. 最初と最後の頁 419-429
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/zootaxa.4903.3.7	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 Amiya N*, Yoshinaga T, Ida H, Aoyama J, Yoneda M	4. 巻 43
2. 論文標題 Unique morphological characteristics of Japanese sand lances, genus Ammodytes, possibly endemic along the northern Sanriku Coast	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Coastal Marine Science	6. 最初と最後の頁 32-35
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.15083/00079482	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 吉永龍起, 青山 潤	4. 巻 51
2. 論文標題 日本沿岸におけるイカナゴ類の種組成と形態の緯度勾配	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 月刊海洋	6. 最初と最後の頁 627-631
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 富山 毅, 吉永龍起, 阿見彌典子, 米田道夫	4. 巻 51
2. 論文標題 イカナゴ類における近年の諸問題	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 月刊海洋	6. 最初と最後の頁 595-597
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 田中千香也, 阿見彌典子, 吉永龍起	4. 巻 51
2. 論文標題 イカナゴ属において生活史特性を制御する遺伝子群の網羅的解析	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 月刊海洋	6. 最初と最後の頁 619-622
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 -

〔学会発表〕 計16件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 小林勇斗, 片岡真暉, 阿見彌典子, 吉永龍起
2. 発表標題 イカナゴ属魚類の潜砂行動における底質深度の影響
3. 学会等名 令和5年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 仲野菜夕, 阿見彌典子, 田中千香也, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 栄養状態の違いがイカナゴの夏眠期にかけての遊泳行動と肝臓レプチン発現に与える影響
3. 学会等名 令和5年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 日比野静葉, 加藤正道, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 イカナゴにおける夏眠の開始時期と水温との関係
3. 学会等名 令和5年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 仲野菜夕, 吉永龍起, 阿見彌典子
2. 発表標題 栄養状態の異なるイカナゴにおける夏眠期にかけて行動変化
3. 学会等名 第33回魚類生態研究会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 仲野菜夕, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 肝臓内レプチンはイカナゴの夏眠に関与するか?
3. 学会等名 第46回日本比較内分泌学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 日比野静葉, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 イカナゴの夏眠に伴う遊泳行動とメラトニンの変化
3. 学会等名 第46回日本比較内分泌学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 小林勇斗, 片岡真暉, 阿見彌典子, 吉永龍起
2. 発表標題 イカナゴ属魚類における行動の制御機構: 砂中の行動
3. 学会等名 令和4年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 片岡真暉, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 イカナゴの夏眠開始から終了直前にかけての行動様式
3. 学会等名 令和4年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 仲野菜夕, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 栄養状態がイカナゴの夏眠と被食回避に及ぼす影響
3. 学会等名 令和4年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 日比野静葉, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 イカナゴの夏眠におけるテストステロンの関与
3. 学会等名 令和4年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 宮崎善弥, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 イカナゴの夏眠期における内分泌的变化
3. 学会等名 第40回日本動物行動学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 片岡真暉, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 イカナゴの夏眠開始に先立つ行動の変化
3. 学会等名 第40回日本動物行動学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 仲野菜夕, 阿見彌典子, 佐野孝輔, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 栄養状態がイカナゴの夏眠に及ぼす影響
3. 学会等名 第40回日本動物行動学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 宮崎善弥, 阿見彌典子, 吉永龍起, 天野勝文
2. 発表標題 イカナゴの潜砂行動におけるメラトニンの関与
3. 学会等名 第35回下垂体研究会学術集会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 津野拓海, 小谷健二, 竹谷裕平, 吉永龍起
2. 発表標題 東北地域以北のイカナゴとオオイカナゴの生物学的特性の解明
3. 学会等名 日本水産学会秋季大会・福井
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 松田絵里, 関 貴弘, 山路大一, 阿見彌典子, 吉永龍起
2. 発表標題 イカナゴ属魚類における潜砂行動の制御機構: 光条件
3. 学会等名 日本水産学会秋季大会・福井
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
---------	---------