

令和 2 年 6 月 8 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17H03868

研究課題名(和文) 川を遡上するオオメジロザメの広塩性に関する生理生態学的研究

研究課題名(英文) Physiological and ecological investigation of euryhaline bull shark

研究代表者

兵藤 晋 (Hyodo, Susumu)

東京大学・大気海洋研究所・教授

研究者番号：40222244

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,800,000円

研究成果の概要(和文)：オオメジロザメは世界の熱帯・亜熱帯の沿岸域に広く生息し、サメ類の中でほぼ唯一、淡水環境にも順応可能な広塩性種である。オオメジロザメは淡水環境でも体内の浸透圧を約600 mOsmに維持すること、腎ネフロン¹の遠位尿細管後部と集合細管に発現するNa-Cl共輸送体がNaClと尿素の再吸収能力を向上させ、オオメジロザメの広塩性に寄与することが本研究の飼育実験により明らかとなった。また、西表島浦内川での調査により、おそらく3歳までの未成熟魚が河川を利用し、塩水楔の汽水環境を好んで生息すること、浦内川のオオメジロザメ集団は隔年繁殖を行うことが明らかとなった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

魚類の広塩性は、海や河川・湖沼など異なる水圏環境への進出を促し、魚類を含む脊椎動物の進化に重要な役割を果たしてきた。オオメジロザメはサメ類の中でほぼ唯一の広塩性種であり、広塩性メカニズムの解明はオオメジロザメの生理生態学の解明に寄与するだけでなく、海洋生態系の高次捕食者である軟骨魚類の進化・適応分散の解明にとっても極めて重要である。また、フィールド調査により明らかになったオオメジロザメの様々な特徴は、亜熱帯のマングローブ生態系の保全・管理に対して重要な基礎的知見を提供するものであり、その社会的意義は大きい。

研究成果の概要(英文)：Most cartilaginous fishes are principally marine species, and only a limited number of species including the bull shark have the capacity to inhabit both seawater and freshwater environments. It is well recognized that marine cartilaginous fishes, including bull sharks in seawater, conduct urea-based osmoregulation. And, interestingly, bull sharks maintain high internal NaCl and urea levels even in freshwater environments, resulting in a plasma osmolality of 600 mOsm that is almost twice that of FW teleosts. Our results revealed that apical Na-Cl cotransporter expressed in the late distal tubule and in the collecting tubule is a key renal protein that contributes to the remarkable euryhaline ability of the bull shark. Field survey of bull sharks in the Urauchi River of the Iriomote Island further revealed that bull sharks up to three years old inhabit brackish environment of the salt wedge in the river, and that bull sharks in this area reproduce every other year.

研究分野：魚類生理学

キーワード：オオメジロザメ 広塩性 軟骨魚類 腎ネフロン 尿素 アカエイ フィールド調査 環境DNA

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

サメ・エイを含む軟骨魚類は海洋生態系の高次捕食者であり、海洋生態系の保全ならびに海洋生物資源の維持・管理という観点からきわめて重要な生物群である。加えて、尿素を利用する環境適応機構や、卵生から胎生までという多様な繁殖・発生様式など、様々なユニークな特徴を持つ。しかしながら、その生理学的メカニズムや、軟骨魚類の生態・行動に関する理解は、他の魚類と比べてきわめて遅れている。近年の乱獲や混獲の影響に加えて、このような理解不足が軟骨魚類の保護・管理を困難にしており、絶滅が危惧される軟骨魚類は準絶滅危惧を加えると、サメ類だけでも 100 種を超える (The IUCN Red List of Threatened Species 2016-2)。「軟骨魚類とはどのような生物なのか？」を理解することは、喫緊の重要な課題であった。このような中、我々は海産軟骨魚類の尿素を用いる浸透圧調節に関する研究を進め、世界をリードしてきた。

オオメジロザメ (*Carcharhinus leucas*) は世界中の熱帯・亜熱帯の沿岸域に広く生息する大型の胎生種であり、最大の特徴はその環境適応能力と生活史にある。すなわち、サメ類の中でほぼ唯一淡水環境にも順応可能な広塩性種で (谷内, 1997) 生後間もない子ザメが河川に進入して成長し、成熟後に沿岸域へ戻ると考えられている。海水中と淡水中では環境適応、食性、行動が劇的に変化するはずである。しかしながら、淡水中でも尿素を保持して高い浸透圧を維持することや (Pillans et al., 2006) 断片的な捕獲・行動調査の結果がわかっているだけで、その生理・生態は依然として不明であった。本種はなぜ海水と淡水の両環境に順応できるのか？どのような目的で河川に進入するのか？成熟するまでの数年間、常に河川に生息するのか？どのような繁殖集団を形成しているのだろうか？オオメジロザメの生理・生態を明らかにすることは、軟骨魚類という生物群の理解、ならびに熱帯・亜熱帯生態系の理解を飛躍的に高めることが期待された。

2. 研究の目的

以上の背景をもとに、本研究では飼育実験をとおりオオメジロザメの環境適応の生理学的基盤を解明するとともに、その能力が生活史においてどのように利用されているのかをフィールドで検証し、本種の生理・生態・行動を明らかにすることを目的とした

3. 研究の方法

上記目的のため、2つの研究を進めた。ひとつめは、広塩性を可能にするメカニズムの研究である。美ら海水族館と共同で行ったオオメジロザメの淡水移行実験のサンプルを使用し、RNAseq による候補遺伝子の探索、qPCR や in situ hybridization による発現量変化や発現部位の解析から、メカニズムを明らかにした。尿素や NaCl の保持ならびに過剰となる水の排出への重要性から、本研究では体液調節器官の中でも腎臓に注目して進めた。オオメジロザメに加えて、エイ類の広塩性種としてアカエイを、淡水環境では生存できない種としてドチザメを比較として用いた。研究開始時には軟骨魚類でゲノム解析が進んでいたのは全頭類のゾウギンザメのみであった。そこで、オオメジロザメやアカエイの RNAseq と並行して、対照ゲノム配列として用いることを目的として、トラザメ、イヌザメ、ジンベエザメのゲノム・トランスクリプトーム解析を行い、遺伝子配列情報の整備を進めた。

ふたつめは、明らかにしたメカニズムを検証するためのフィールド研究である。西表島浦内川をフィールドに、毎年 6 月に捕獲調査を行った。捕獲調査においては、河川の塩分や水温といった環境情報を取得するとともに、捕獲個体の体サイズや臍帯痕から年齢を推定し、胃内容物から食性の解析を行った。捕獲調査に加え、これまでの予備調査からオオメジロザメが捕獲できない秋から初春にかけて、環境 DNA 調査も行った。オオメジロザメの DNA を特異的に検出する qPCR 系を確立し、河川の最大 14 箇所採水したサンプルを用いて、オオメジロザメの存在を調べた。

4. 研究成果

(1) オオメジロザメの広塩性のメカニズム

オオメジロザメは体長が最大 3-4 メートルに達する大型のサメであり、通常の研究室での飼育実験は不可能である。我々は、2011 年から 2014 年にかけて、美ら海水族館で飼育・繁殖された個体 7 尾を使用して世界でもはじめてとなる海水から淡水への移行実験を行い、サンプリングを行った。本実験は使用可能な個体数ならびに飼育実験設備の制約から、海水維持個体が 4 尾、淡水への移行個体が 3 尾ではあったが、美ら海水族館のバックヤード 15 トン水槽を使用した大規模なものであった。この実験で採取した凍結・固定サンプル、ならびに血液と尿を用いて本研究を進めた。血漿の浸透圧、尿素やイオン濃度を測定した結果、淡水移行によりいずれの値も低下したが、淡水中でも浸透圧は 617.7 mosm/kg、ナトリウムと塩化物イオン濃度はそれぞれ 213.7 mM と 177 mM、尿素濃度は 144.4 mM であり、その浸透圧は淡水棲真骨魚の約 2 倍であり、Pillans ら (2006) の報告とも一致した。飼育水の浸透圧は移行開始 2 日後、ナトリウム濃度は 4 日目から淡水移行個体の血漿の値よりも低くなっており、サンプリングまで少なくとも 3 日間以上、オオメジロザメが低浸透圧環境におかれていたことが確認された。

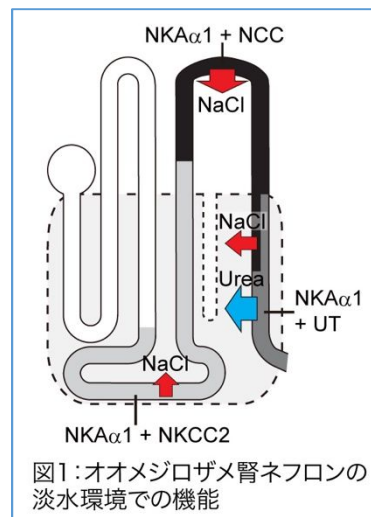
次に、尿の浸透圧、NaCl と尿素の濃度を測定し、淡水移行によって腎臓での再吸収機能がどのように亢進しているのかを計算した。オオメジロザメでは糸球体濾過量や尿量を測定できなかったため、すでに報告されている Atlantic stingray を 50% 海水に移行させた実験の値を使用し

た (Janech et al., 2006)。その結果、NaCl の再吸収量は少なくとも 1.5 倍に増加していることが示唆された。本実験ではほぼ完全な淡水まで馴致させたことから、糸球体濾過量と尿量はより大きく増加したものと考えられ、実際の腎臓での NaCl 再吸収量の増加もより顕著だと推定された。そこで、特に腎臓での NaCl 再吸収メカニズムに注目して研究を進めた。

まず、淡水移行により、腎臓で発現が変化する候補遺伝子を網羅的に解析するため、海水飼育と淡水移行それぞれ 2 個体の腎臓サンプルを用い、RNAseq 解析を行った。シーケンスは理化学研究所の HiSeq1500 を用いて行い、Trinity による de novo assembly、Trinotate によるアノテーションを経て、異なる発現を示す遺伝子を edgeR により同定した。多くの遺伝子が同定されたが、FDR 値が 0.05 未満 (確からしさが高い)、logFC 値が 1.5 以上 (発現量が大きく増加) という制約をつけたところ、138 遺伝子に絞り込まれた。本研究では膜輸送に重要な役割をもつ Solute carrier family proteins (Slc) に注目したところ、6 つの遺伝子が同定された。その中でも Na-Cl 共輸送体 (NCC) は淡水移行により発現量が約 8 倍上昇し、NaCl の再吸収に直接関与することが考えられた。qPCR による解析でも、10 倍近い発現量の増加が確認された。

軟骨魚の腎ネフロンは、4 回のループを形成することで、サイナスとバンドルという 2 つの領域を行き来する特殊な形態を示す (Hyodo et al., 2014)。オオメジロザメの NCC 遺伝子をクローニングし、膜輸送の駆動力を提供するナトリウムポンプや尿素輸送体などとともに腎ネフロンでの発現部位を調べた。その結果、Na-K-Cl 共輸送体はバンドル領域の第 3 ループに、尿素輸送体はバンドル領域の最終分節 (集合細管) に発現しており、ナトリウムポンプは第 3 ループから第 4 ループ (遠位尿細管後部) 集合細管まで広く発現していた。一方で、NCC はサイナス領域の遠位尿細管後部に発現していた。淡水移行によって遠位尿細管後部におけるナトリウムポンプと NCC の発現は顕著に上昇し、集合細管でもナトリウムポンプと尿素輸送体の発現レベルが上昇するだけでなく、NCC が前半部で新たに発現するようになった (図 1)。狭塩性のドチザメでは NCC は遠位尿細管後部のごく一部に発現がみられるだけであり、希釈海水への移行によってナトリウムポンプの発現は変化せず、NCC や尿素輸送体は逆に発現量が低下した。以上の結果から、第 4 ループである遠位尿細管後部がオオメジロザメの広塩性にとって鍵となるネフロン分節であり、淡水移行により NaCl の再吸収能力が大きく上昇することがわかった。今回、遠位尿細管後部だけでなく、尿素再吸収部位である集合細管でもナトリウムポンプの発現が上昇し、NCC の発現が現れた。我々が提唱している尿素再吸収モデルでは、バンドル領域での NaCl 再吸収が第一段階である (Hyodo et al., 2014)。NaCl によりバンドル内の浸透圧が上昇し、それにともない水が再吸収され、形成された低尿素環境によって集合細管から尿素が再吸収される。すなわち、バンドル内での NaCl 再吸収の増加は、NaCl 再吸収能力を最大限に引き上げるだけでなく、尿素再吸収能力を向上させると考えられ、このこともオオメジロザメが広塩性を獲得できた一因と考えられた。以上の一連の成果は、Journal of Experimental Biology に掲載され (Imaseki et al., 2019) 大気海洋研究所の研究トピックスなどでも取り上げられた。

遠位尿細管後部の重要性は、他の膜輸送体分子群の発現変動によっても明らかになった。水チャネルであるアクアポリン 3 はオオメジロザメの遠位尿細管後部に発現しており、淡水移行個体では発現量が有意に低下した。淡水移行個体では、体内に過剰となる水を排出する必要があり、ネフロンに発現するアクアポリン分子を減少させることによって水の再吸収を減らし、その結果として尿量を増加させて水の排出を促進すると考えられた。遠位尿細管後部では NaCl のような有用分子の再吸収を促進すると同時に、水などの不要物質の排出を促す機能変化が起こっており、オオメジロザメの広塩性能力の鍵となる分節であることが支持された。



(2) アカエイの腎ネフロンの解析: 広塩性メカニズムの普遍性と多様性

背景ならびに方法でも述べたとおり、広塩性のサメとして確立されているのはオオメジロザメ一種である。それに対して、エイ類には沿岸・河口域で生息するものも多く、ノコギリエイや Atlantic stingray など、広塩性で河川を利用することが知られている種も複数存在する。サメ類とエイ類は板鰓類の独立した系統であり、両者の広塩性の仕組みを明らかにすることは、軟骨魚の広塩性メカニズムとその進化を理解する上で必要不可欠である。広塩性のエイ類としてよく知られるノコギリエイや Atlantic stingray は国内で研究対象とすることは困難である。そこで、汽水域にも生息し、まれに淡水でも確認されるアカエイを広塩性のモデルとして確立し、その腎ネフロンの構造と機能を調べ、オオメジロザメでの知見と比較した。

岡山大学牛窓臨海実験所との共同研究により、混獲されたアカエイを漁協から購入して飼育実験を行った。徐々に環境の塩分を低下させることにより淡水に馴致できることを確認し、尿管へのカニューレーションによって無麻酔下で自由遊泳中のエイから採尿することにも成功した。海水飼育個体の血漿ならびに尿の組成を調べたところ、今回新たに調べたトラザメならびに既報のサメ類と比べて腎臓での NaCl と尿素的再吸収能力が高いことを示唆する結果が得られた。

そこで、腎臓の連続切片からネフロンを三次元立体構築し、ドチザメの腎ネフロンと比較したところ、バンドル領域の解剖学的特徴にアカエイとドチザメでは大きな違いがあった。ドチザメでは、第1ループと第3ループ、集合細管からなる5本の束が直線的に走行するのに対して、アカエイでは第1ループと集合細管の周りを第3ループが長く回旋するように走行する。すなわち、バンドル内で第3ループがより発達していた。第3ループである遠位尿細管前部にはナトリウムポンプとNa-K-Cl共輸送体が発現し、NaClの再吸収分節であることを、これまでにゾウギンザメ(Kakumura et al., 2015)やドチザメ、オオメジロザメ(Imaseki et al., 2019)で示してきたが、アカエイでも同様であることを確認した。すなわち、アカエイのネフロンではNaClの再吸収能力がもともと高いことを意味している。また、(1)でも述べたとおり、バンドル領域内でのNaCl再吸収能力の向上は、最終的に尿素の再吸収を促進することにつながるため、アカエイの尿のNaClならびに尿素濃度の低さにつながったと考えている。ここまでのアカエイでの成果もすでに原著論文として公表した(Aburatani et al., 2020)。

アカエイネフロンの各分節に発現する膜輸送体については、ゾウギンザメやオオメジロザメ、ドチザメでの知見と類似しているが、いくつか明確な違いが見出されている。ひとつは、ナトリウムポンプの発現部位が拡大していることで、このことは再吸収能力の高さを反映すると考えている。もうひとつは、オオメジロザメとは異なり、淡水移行によってNCCの発現が増えないことであった。NCCの高い発現は、これまで淡水環境中でのオオメジロザメだけで見出された現象であり、オオメジロザメの広塩性メカニズムが、軟骨魚の中でもユニークなものなのかもしれない。今後アカエイならびに他のエイ類の研究が進むことで、軟骨魚の広塩性の進化を明らかにできると考えている。

(3) サメ類の全ゲノム解析情報の取得と遺伝子推定

軟骨魚類の遺伝子解析において深刻な問題は、ゲノム情報や遺伝子推定がほとんどなされていないことだった。そこで、イヌザメ、トラザメ、ジンベエザメの全ゲノム解析・遺伝子推定を行った。広塩性など恒常性維持に関わるホルモンとその受容体のサメオースログを同定し、これらの調節系が有顎脊椎動物の祖先の時点で確立していたことを示唆した。ホルモンだけでなく、形態形成や視覚など、サメ類のゲノムの様々な特徴が明らかとなり、この成果はNature Ecology & Evolutionに掲載された(Hara et al., 2018)。明らかにしたゲノム情報や推定遺伝子は、オオメジロザメでのRNAseq解析のリファレンスゲノムとしても利用した。また、コルチコイドの機能、胚発生と器官形成などの解析にも繋がり、これらの成果も原著論文として公表した(Honda et al., 2020など)。

(4) 西表島浦内川におけるオオメジロザメのフィールド調査研究

我々は、2014年から浦内川に遡上するオオメジロザメの調査を開始し、本研究でも捕獲調査を継続するとともに、捕獲した個体が生息していたと考えられる環境情報を取得し、さらには捕獲した個体の腎臓組織における遺伝子発現を調べることで、飼育実験により明らかにした広塩性のメカニズムがフィールドでも機能しているのかどうかを調べた。

刺し網による捕獲調査は、毎年6月に行った。これは、予備調査の結果から、当歳魚の河川への加入が6月以降に起こることを見出していたためである。2017年の調査では1尾のみが捕獲され、その全長は952mm、体重5500gであり、臍帯痕からも1歳魚と推定された。

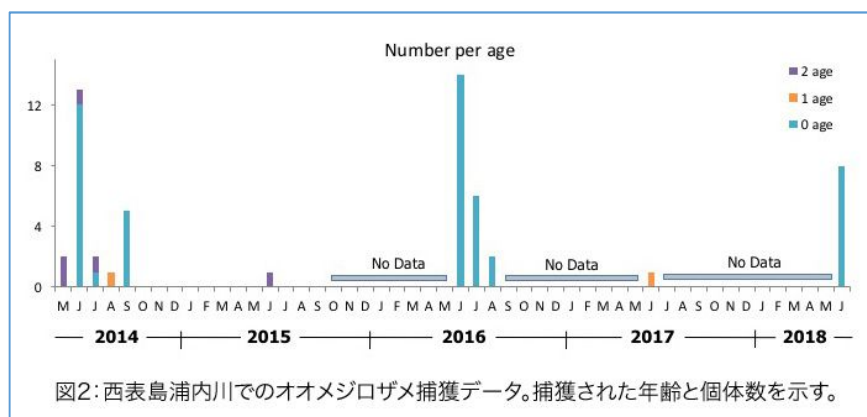


図2: 西表島浦内川でのオオメジロザメ捕獲データ。捕獲された年齢と個体数を示す。

た。2018年の調査では8尾が捕獲され、その臍帯痕の特徴から、いずれも生後間もない新規加入個体であることがわかった。2019年の調査では3個体が捕獲され、2017年と同様全て1歳魚と推定された。当歳魚の加入は過去の調査で2014年と2016年に確認されていた。本研究によって2018年にも確認され、6年間にわたって、浦内川で繁殖している個体群が隔年で繁殖していることを見出した(図2)。オオメジロザメの親魚は同じ河川の河口域で出産することが示唆されており、本研究の結果からは浦内川で繁殖する集団の繁殖が同期していることを示している。本研究期間に、浦内川の繁殖集団の集団サイズを明らかにすることはできなかったが、現在オーストラリアの研究者が中心となって世界のオオメジロザメの集団遺伝学的解析が進められている。日本のオオメジロザメサンプルとしては、本研究で得られた個体のDNAを提供して利用されており、オオメジロザメの集団解析が地球規模で行われた後には、さらに集団解析の精度を高めて親子鑑定が可能になれば、過去6年間に得られた個体のDNAを利用することで、浦内川で

繁殖する集団のサイズがどの程度なのか、さらには沖縄本島や台湾に生息する集団との交流など、生態学的に貴重な情報が多く得られると考えている。浦内川の繁殖集団サイズを推定することは、亜熱帯海洋生態系の高次捕食者であるオオメジロザメをどのように保護・管理していかなければならないのか、という点についても重要な示唆を与えるに違いない。

オオメジロザメが捕獲された環境の水温と塩分などの環境データを取得したところ、浦内川の表層には河川水が流れているものの、水深 1 m 以上になると上流でも塩分が混ざる、いわゆる「塩水楔」とよばれる水塊を形成することがわかった。冬季や豪雨のあとでは塩水楔が上流や中流では形成されていないことがあるが、そのような時にオオメジロザメが捕獲されたことはなかった。この事実は、オオメジロザメは塩水楔が存在する環境を好んで生息していることを示唆している。オオメジロザメは淡水中でも浸透圧を 600 mOsm 程度に維持することから、淡水域では体内外の浸透圧差が一般的な淡水魚の 2 倍であり、汽水域を好むということは生理学的観点から極めて納得のいくことである。捕獲された個体の腎臓から RNA を抽出し、NCC 遺伝子の発現を調べたところ、海水飼育個体と淡水飼育個体のほぼ中間的な値を示した。このことも、オオメジロザメが汽水域を好んで生息することを支持しており、「河川」が必ずしも「淡水」ではないことに気付かされる。オオメジロザメが生息する河川は、平坦な地形の大規模河川であり、潮汐により河口からかなり遡った場所でも塩水が浸入していると考えられる。オオメジロザメの生息が確認されている世界の河川で、塩水がどこまで浸入するのかを調べることが、オオメジロザメの生息環境を理解する上で重要だと考えられる。

毎年 6 月の捕獲調査に加え、初春、初秋、冬季に環境 DNA 調査も行った。環境 DNA 調査には、魚類相を調べるメタバーコーディングと、特定の魚種を高感度・定量的に解析する qPCR 法がある。本研究では、オオメジロザメの DNA の定量的検出を目的としたことから、qPCR 法を採用した。河口から上流までの 13 ヶ所で採水調査を行った。まず、オオメジロザメのミトコンドリア DNA の COI 配列を確認し、近縁種の配列と比較することで塩基置換頻度の高い領域を見出し、プライマーセットと TaqMan プローブを作製した。サメ類の環境 DNA の特徴を把握するために、飼育下のトラザメを用いて実験を行ったところ、サメ類はサケなどの真骨魚類と比べて環境 DNA の放出量が少ないことがわかった。おそらくそのことを反映して、河川でのオオメジロザメ DNA の検出量は決して高くはなかった。それでも、オオメジロザメが捕獲される 6 月には河口から上流まで広くオオメジロザメの DNA が検出されるのに対して、初秋から初春までの間は、所々で DNA が検出されるものの、検出量や検出場所には明確なパターンは得られなかった。上流から下流に向かって河川水が流れ、しかも塩水楔が存在し、その水塊構造は潮汐によって大きく変動する。そのような環境では、本研究のように四半期ごとの採水では解像度が低く、今後は頻度の高い採水作業を行うことが環境 DNA 調査には必要であることがわかった。

以上のとおり、本研究によって、オオメジロザメの広塩性メカニズムの一端が解明され、軟骨魚の中でも特徴的なメカニズムであることが示唆された。本研究でのアカエイなど、他の広塩性軟骨魚とも異なるユニークなメカニズムであることが考えられ、サメ類でほぼ唯一の広塩性種であるという、進化的な謎を解明する手がかりが得られた。生理学的研究と並行して進めたサメ類のゲノム解析の結果は、様々な「サメゲノム」の特徴をあぶり出すことに成功し、本研究のみならず、今後のさまざまな研究の基盤を支える情報を世界に送り出すことができた。また、フィールド調査からは、浦内川のオオメジロザメ集団の特徴が明らかとなった。これまでも、サメが多い年と少ない年があると、地元の漁業者や観光業者には認識されてきていたようであるが、本研究によって 6 年間にわたって隔年繁殖周期を見出したことは、亜熱帯海洋生態系の高次捕食者であるオオメジロザメの生態の理解、その保護、亜熱帯生態系の保全と管理という観点から非常に大きな成果だと考えている。

< 引用文献 >

- Aburatani N, Takagi W et al. *Zool Sci*, 37, 2020, 印刷中.
- Hara Y, Yamaguchi K et al. *Nature Ecol Evol*, 2, 2018, 1761-1771.
- Honda Y, Takagi W et al. *J Exp Biol*, 224, 2020, 印刷中.
- Hyodo S, Kakumura K et al. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*, 307, 2014, R1381-R1395.
- Imaseki I, Wakabayashi M et al. *J Exp Biol*, 222, 2019, jeb201780.
- Janech MG, Hiroi J et al. *Am J Physiol Renal Physiol*, 291, 2006, F770-F780.
- Kakumura K, Takabe S et al. *Cell Tissue Res*, 362, 2015, 677-688.
- Pillans RD, Anderson WG et al. *J Exp Mar Biol Ecol*, 331, 2006, 145-157.
- 谷内透、サメの自然史、1997、東京大学出版会

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計18件（うち査読付論文 18件／うち国際共著 4件／うちオープンアクセス 8件）

1. 著者名 Imaseki Itaru, Wakabayashi Midori, Hara Yuichiro, Watanabe Taro, Takabe Souichirou, Kakumura Keigo, Honda Yuki, Ueda Keiichi, Murakumo Kiyomi, Matsumoto Rui, Matsumoto Yosuke, Nakamura Masaru, Takagi Wataru, Kuraku Shigehiro, Hyodo Susumu	4. 巻 222
2. 論文標題 Comprehensive analysis of genes contributing to euryhalinity in the bull shark, <i>Carcharhinus leucas</i> ; Na ⁺ -Cl ⁻ co-transporter is one of the key renal factors upregulated in acclimation to low-salinity environment	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 The Journal of Experimental Biology	6. 最初と最後の頁 jeb201780
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1242/jeb.201780	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 Katsu Yoshinao, Kohno Satomi, Oka Kaori, Lin Xiaozhi, Otake Sumika, Pillai Nisha E., Takagi Wataru, Hyodo Susumu, Venkatesh Byrappa, Baker Michael E.	4. 巻 12
2. 論文標題 Transcriptional activation of elephant shark mineralocorticoid receptor by corticosteroids, progesterone, and spironolactone	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Science Signaling	6. 最初と最後の頁 eaar2668
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1126/scisignal.aar2668	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 Minegishi Yuki, Wong Marty Kwok-Shing, Kanbe Takashi, Araki Hitoshi, Kashiwabara Tomomi, Ijichi Minoru, Kogure Kazuhiro, Hyodo Susumu	4. 巻 14
2. 論文標題 Spatiotemporal distribution of juvenile chum salmon in Otsuchi Bay, Iwate, Japan, inferred from environmental DNA	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PLOS ONE	6. 最初と最後の頁 e0222052
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222052	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 Hara Y, Yamaguchi K, Onimaru K, Kadota M, Koyanagi M, Keeley Sean D., Tatsumi K, Tanaka K, Motone F, Kageyama Y, Nozu R, Adachi N, Nishimura O, Nakagawa R, Tanegashima C, Kiyatake I, Matsumoto R, Murakumo K, Nishida K, Terakita A, Kuratani S, Sato K, Hyodo S, Kuraku S	4. 巻 2
2. 論文標題 Shark genomes provide insights into elasmobranch evolution and the origin of vertebrates	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Nature Ecology & Evolution	6. 最初と最後の頁 1761 ~ 1771
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41559-018-0673-5	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 Barney Emily, Dores Michael R., McAvoy Danielle, Davis Perry, Racareanu Rona-Cristina, Iki Ayuko, Hyodo Susumu, Dores Robert M.	4. 巻 272
2. 論文標題 Elephant shark melanocortin receptors: Novel interactions with MRAP1 and implication for the HPI axis	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 General and Comparative Endocrinology	6. 最初と最後の頁 42~51
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.ygcen.2018.11.009	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 Tanegashima Chiharu, Nishimura Osamu, Motone Fumio, Tatsumi Kaori, Kadota Mitsutaka, Kuraku Shigehiro	4. 巻 5
2. 論文標題 Embryonic transcriptome sequencing of the ocellate spot skate Okamejei kenojei	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Data	6. 最初と最後の頁 180200
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/sdata.2018.200	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 Onimaru Koh, Tatsumi Kaori, Shibagaki Kazuhiro, Kuraku Shigehiro	4. 巻 5
2. 論文標題 A de novo transcriptome assembly of the zebra bullhead shark, Heterodontus zebra	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Scientific Data	6. 最初と最後の頁 180197
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/sdata.2018.197	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 Takagi W., Kajimura M., Tanaka H., Hasegawa K., Ogawa S., Hyodo S.	4. 巻 211
2. 論文標題 Distributional shift of urea production site from the extraembryonic yolk sac membrane to the embryonic liver during the development of cloudy catshark	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology	6. 最初と最後の頁 7~16
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi.org/10.1016/j.cbpa.2017.05.019	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 Okamoto E., Kusakabe R., Kuraku S., Hyodo S., Robert-Moreno A., Onimaru K., Sharpe J., Kuratani S., Tanaka M.	4. 巻 1
2. 論文標題 Migratory appendicular muscles precursor cells in the common ancestor to all vertebrates	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Nature Ecology & Evolution	6. 最初と最後の頁 1731 ~ 1736
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi:10.1038/s41559-017-0330-4	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 Onimaru K., Motone F., Kiyatake I., Nishida K., Kuraku S.	4. 巻 247
2. 論文標題 A staging table for the embryonic development of the brownbanded bamboo shark (<i>Chiloscyllium punctatum</i>)	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Developmental Dynamics	6. 最初と最後の頁 712 ~ 723
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) doi:10.1002/dvdy.24623	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 -

〔学会発表〕 計38件 (うち招待講演 11件 / うち国際学会 10件)

1. 発表者名 Shigehiro Kuraku
2. 発表標題 Visual ecology of whale shark revealed by whole genome sequencing
3. 学会等名 5th International Whale Shark Conference (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Kazuaki Yamaguchi, Mitsumasa Koyanagi, Yuichiro Hara, Akihisa Terakita, Shigehiro Kuraku
2. 発表標題 Whale shark visual ecology revealed by genomic and spectroscopic analysis
3. 学会等名 Annual Meeting of American Elasmobranch Society (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山口 和晃、小柳 光正、寺北 明久、工樂 樹洋
2. 発表標題 サメを知らずに脊椎動物を語れるかーゲノムから視覚を探る
3. 学会等名 異分野融合による次世代光生物学研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 工樂 樹洋
2. 発表標題 野生ジンベエザメの食性をDNAメタバーコーディングで探る
3. 学会等名 第4回軟骨魚類研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 油谷直孝、兵藤晋、高木互
2. 発表標題 軟骨魚類の中でもユニークなエイ類の腎ネフロン:尿の組成と形態的特徴から考察する機能
3. 学会等名 第30回バソプレシン研究会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 兵藤晋、今関到、柏原知実、若林翠、尾崎聡、高木互、松本瑠偉、佐藤圭一、原雄一郎、工樂樹洋、櫻井もも子、立原一憲
2. 発表標題 広塩性軟骨魚オオメジロザメの環境適応：飼育実験とフィールド調査
3. 学会等名 第89回日本動物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 林暁智、兵藤晋、勝義直
2. 発表標題 ゾウギンザメのプロゲステロン受容体の機能解析
3. 学会等名 第89回日本動物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 野本昌代、西村理、渡邊太朗、種子島千春、Marty Wong、高木互、工樂樹洋、兵藤晋
2. 発表標題 淡水エイの体液調節：腎臓による水排泄と塩分再吸収のメカニズム
3. 学会等名 第89回日本動物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 高木互、宮西弘、兵藤晋
2. 発表標題 アフリカハイギョの塩分耐性と直腸腺における浸透圧調節
3. 学会等名 第89回日本動物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Susumu Hyodo, Itaru Imaseki, Midori Wakabayashi, Satoru Ozaki, Yuichiro Hara, Keiichi Sato, Katsunori Hara, Shigehiro Kuraku
2. 発表標題 Euryhaline mechanisms of bull shark, with special reference to kidney function
3. 学会等名 13th International Congress on the Biology of Fish (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 兵藤晋、工樂樹洋、立原一憲、佐藤圭一
2. 発表標題 広塩性オオメジロザメの研究：飼育実験とフィールド調査から
3. 学会等名 板鯰類シンポジウム2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 尾崎聡、今関到、兵藤晋、原雄一郎、工樂樹洋、鈴木雅一、松本瑠偉、村雲清美、植田啓一、佐藤圭一
2. 発表標題 オオメジロザメの環境適応における腎臓の役割とそのメカニズム
3. 学会等名 板鯰類シンポジウム2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 柏原知実、黄國成、今関到、兵藤晋、佐藤圭一、立原一憲
2. 発表標題 環境DNAによるオオメジロザメの浦内川生息状況調査
3. 学会等名 板鯰類シンポジウム2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 柏原知実、Marty Wong、峰岸有紀、今関到、佐藤圭一、立原一憲、兵藤晋
2. 発表標題 浦内川に生息するオオメジロザメの生理生態：環境DNAを用いた調査から
3. 学会等名 平成31年度日本水産学会春季大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Susumu Hyodo
2. 発表標題 Recent topics on shark osmoregulation and reproduction
3. 学会等名 AORI-NTOU joint symposium on Ocean Science (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Mitsutaka Kadota, Yuichiro Hara, Kazuaki Yamaguchi, Osamu Nishimura, Shigehiro Kuraku
2. 発表標題 CTCF in early vertebrate evolution: lessons from jawless and cartilaginous fishes about its phylogeny and establishment of epigenomic functions
3. 学会等名 Annual Meeting of Society for Molecular Biology and Evolution 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shigehiro Kuraku
2. 発表標題 Elasmobranch shark genome analysis enabled by chromosome-scale scaffolding
3. 学会等名 CeMEB Marine Evolution 2018 (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shigehiro Kuraku
2. 発表標題 Genomic exploration of 400 million years of elasmobranch evolution: clues for visual ecology of sharks
3. 学会等名 The 1st AsiaEvo Conference (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 工樂樹洋
2. 発表標題 ゲノム情報が切り拓く分子レベルのサメ研究の現状と展望
3. 学会等名 板鰐類シンポジウム2018
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 工樂樹洋
2. 発表標題 Genomic exploration of 'fish' diversity including jawless and cartilaginous fishes
3. 学会等名 第24回小型魚類研究会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Shigehiro Kuraku
2. 発表標題 'Anti-model' biology assisted by whole genome analysis of sharks and reptiles
3. 学会等名 第51回日本発生生物学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Susumu Hyodo
2. 発表標題 Molecular and functional evolution of neurohypophysial hormone system: with special reference to a possible function of newly discovered V2b receptor in catshark
3. 学会等名 18th International Congress of Comparative Endocrinology（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Susumu Hyodo
2. 発表標題 Physiological and ecological investigation of euryhaline bull shark using captive and wild individual
3. 学会等名 University of Hawaii and University of Tokyo Joint Symposium on Ocean, Coastal, and Atmospheric Sciences (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Shigehiro Kuraku
2. 発表標題 Tales about Scaffolding and Evaluating Megabase-Scale Vertebrate Genome Sequences
3. 学会等名 Plant Animal Genome Conference XXVI (招待講演) (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 工樂樹洋
2. 発表標題 脊椎動物誕生前後のゲノム進化を探る：円口類・軟骨魚類は何を教えてくれるのか？
3. 学会等名 日本遺伝学会第89回大会 (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 兵藤晋
2. 発表標題 ネフロンと比較形態と腎機能：サメのネフロンを中心に
3. 学会等名 Tokyo Vertebrate Morphology Meeting (招待講演)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 兵藤晋
2. 発表標題 魚類の体液調節
3. 学会等名 第35回内分泌代謝学サマーセミナー（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 兵藤晋
2. 発表標題 海洋生物研究への招待：サメ類をモデルに
3. 学会等名 第57回生命科学夏の学校（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 小川駿太郎、田中宏典、柴垣和弘、兵藤晋
2. 発表標題 トラザメ胚の腎発生とネフロン形成の機能形態学的解析
3. 学会等名 第88回日本動物学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 工樂樹洋、兵藤晋、山口和晃
2. 発表標題 ゲノムからみる脊椎動物内分泌系の進化：大規模配列情報整備から分子探索まで
3. 学会等名 第42回日本比較内分泌学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 山口和晃、兵藤晋、工樂樹洋
2. 発表標題 板鰓類の全ゲノムシーケンスから明らかとなった有顎脊椎動物ペプチドホルモンの起源と進化
3. 学会等名 第42回日本比較内分泌学会大会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 野本昌代、工樂樹洋、西村理、種子島千春、M.K.S. Wong、渡邊太朗、兵藤晋
2. 発表標題 淡水エイはどのようにして淡水環境に適応しているのか
3. 学会等名 第3回サメ類研究座談会
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 兵藤晋
2. 発表標題 広塩性オオメジロザメの生理生態学的研究
3. 学会等名 第3回サメ類研究座談会
4. 発表年 2017年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

<p>東京大学大気海洋研究所 生理学分野 http://physiol.aori.u-tokyo.ac.jp/seiri/ プレスリリース：サメのゲノムを解読-サメの進化・生態の解明への新たな手がかり- http://www.riken.jp/pr/press/2018/20181009_1/ 研究トピックス：オオメジロザメはなぜ河川でも生息できるのか？その生理学的メカニズムの解明 https://www.aori.u-tokyo.ac.jp/research/topics/2019/20190704.html プレスリリース：ゾウギンザメからミネラルコルチコイド受容体の単離に成功～発現解析によって生殖器官での発現量が多いことを発見 https://www.aori.u-tokyo.ac.jp/research/news/2019/20190605.html プレスリリース：降海から北方回遊へ：大槌湾内におけるサケ稚魚の時空間分布を環境DNA分析により解明 https://www.aori.u-tokyo.ac.jp/research/news/2019/20190905.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	工樂 樹洋 (Kuraku Shigehiro) (40391940)	国立研究開発法人理化学研究所・生命機能科学研究センター・ユニットリーダー (82401)	
研究分担者	立原 一憲 (Tachihara Katsunori) (70264471)	琉球大学・理学部・教授 (18001)	
研究分担者	佐藤 圭一 (Sato Keiichi) (80721745)	一般財団法人沖縄美ら島財団(総合研究センター)・総合研究センター 動物研究室・上席研究員 (88003)	
連携研究者	野畑 重教 (Nobata Shigenori) (00526890)	東京大学・大気海洋研究所・特任助教 (12601)	
連携研究者	峰岸 有紀 (Mineghishi Yuki) (80793588)	東京大学・大気海洋研究所・助教 (12601)	