

板鰓類研究会報

第 58 号

Report of Japanese Society for Elasmobranch Studies

No. 58

特集：サメの動き大追跡

板鰓類研究の地平線：機能性素材としてのサメの利用

海洋生物由来酸性多糖類研究の現在

-コンドロイチン硫酸を中心に-

サメ肝油の栄養機能性に関する最新情報



日本板鰓類研究会

Japanese Society for Elasmobranch Studies

2023 年 11 月 November, 2023



表紙写真：パルミラ環礁を泳ぐツマグロ

渡辺佑基（総合研究大学院大学統合進化科学研究センター）

目次

■追悼

01 後藤友明君の死を悼む

中野 秀樹

■特集：サメの動き大追跡

02 バイオロギング・バイオテレメトリー手法とサメ類

渡辺 佑基

06 水族館とバイオロギングのコラボレーションによって生まれた研究成果

中村 乙水

12 北西太平洋におけるヨシキリザメの回遊生態

藤波 裕樹・中野 秀樹・甲斐 幹彦

18 気候変動がアブラツノザメの季節回遊に与える影響: オープンデータを用いた挑戦

金森 由妃

■板鰐類研究の地平線

24 機能性素材としてのサメの利用

野村 義宏

37 海洋生物由来酸性多糖類研究の現在 -コンドロイチン硫酸を中心に-

平澤 信太郎・吉田 孝

45 サメ肝油の栄養機能性に関する最新情報

保科 由智恵・西川 正純

■情報・記録

51 東シナ海と九州北西岸におけるオナガザメ科ハチワレ *Alopias superciliosus* の出現と繁殖に関する知見

山口 敦子・鶴留 司・永光 萌衣・川久保 晶博・渡辺 真緒・古満 啓介

■イベント情報

60 板鰐類シンポジウム 2023 のお知らせ

■事務報告

61 総務・広報報告 / 会計報告

研究会報に掲載されている論文はクリエイティブ・コモンズ・ライセンス「表示-非営利-改変禁止」とします。引用する際には、各論文のクレジット（表題、著者名、誌名、巻、ページなど）を必ず表示すること、非営利目的であること、論文 PDF を改変しないことが条件となります。

後藤友明君の死を悼む

板鯰類研究会会長
中野秀樹

当会編集幹事でもあった岩手大学教授後藤友明君は 2022 年 3 月 17 日に調査中の事故により逝去されました。後藤君は当会編集幹事で板鯰類研究会報の発行や当会運営に関しても多大な貢献をされました。ここに彼の貢献と足跡を偲んで小文を捧げたいと思います。

後藤君は北海道大学水産動物学講座出身でバックグラウンドは魚類分類学でした。特にサメの分類で学位を得られています。その後、岩手県に奉職され水産試験場で地元に着した水産資源研究をされました。岩手大学農学部の水産システムコース新設にあたり招聘され、新たな水産コースの立ち上げと釜石市にある三陸水産研究センターの開設には大変な努力をされたと聞いております。東北震災以降の沿岸地域の復興の意味においても、東北の大学に新たな水産研究拠点が設立されたことの意義は大きいと思います。

後藤君の活躍は岩手県のみには留まりませんでした。水産学会への貢献、また水産研究・教育機構がおこなっている「わが国沿岸資源解析事業」においても外部委員として時に厳しい批判をし、沿岸資源の調査と把握に協力いただきました。水産研究・教育機構が実施している沿岸資源解析事業の外部レビューアーとしても厳しい査定をいただきました。最後に当板鯰類研究会においても編集幹事として研究会誌の発行を通じ会員同士の情報交換と研究会の運営に多大な貢献をいただきました。

個人的にも大学の先輩後輩として、水産研究・教育機構の業務、板鯰類研究会の活動を通じて頻繁に顔を合わせておりましたので今回の訃報に接して、まずは現実感がなかったことを覚えております。後藤君は 54 歳という若さでした。研究者としてまさに円熟したところであり、やりたかったことを多く残していたことは想像に難くありません。ここに彼の早すぎる死を悼んで追悼の言葉とさせていただきます。心より冥福をお祈りします。

令和 5 年 5 月 9 日

バイオリギング・バイオテレメトリー手法とサメ類

渡辺 佑基^{1,2} (¹国立極地研究所, ²現所属; 総合研究大学院大学統合進化科学研究センター)

Biologging and biotelemetry in the studies of sharks

Yuuki Watanabe^{1,2} (¹National Institute of Polar Research, ²current affiliation; Research Center for Integrative Evolutionary Science, The Graduate University for Advanced Studies, SOKENDAI)

動物の体に計測機器や発信器を取り付け、行動や生理に関わるパラメータを計測する手法をバイオリギングまたはバイオテレメトリーと呼ぶ。私が大学院生として研究活動を始めた2003年頃、この手法はまだマイナーで、研究者の数も利用できる機器類も限られていた。学会や学内の発表会では、他分野の先生方から「生物を見ないで機器に頼りきっている」という否定的な意見を頂戴することもあった。

しかし、それから20年たった今、状況は一変した。日本バイオリギング研究会や International Bio-logging Society など、広い研究者コミュニティが国内外にでき、手法の認知度が格段に上がった。陸上動物か水生動物かを問わず、多様な動物に多様な機器が取り付けられ、到底読み切れない数の論文が次々と発表されている。象徴的なのは、2015年に Science 誌がバイオリギング・バイオテレメトリーのレビュー論文を、陸上動物(Kays et al., 2015)と水生動物(Hussey et al., 2015)をセットにして掲載したことだ。科学の動向を左右するトップ学術誌が、この研究手法の重要性や将来性を認めたことになる。

あまり知られていないことだが、バイオリギング・バイオテレメトリー手法の発展と普及には、サメ類の研究が深く関与している。魚類の中でもサメ類は体が大きいので、いろいろな機器類を取り付けやすいからである。また、サメ類の行動に興味を持つ研究者の数が比較的多いことも理由の一つだと思われる。

そこで本稿では、バイオリギング・バイオテレメトリー手法がサメ類に応用されてきた歴史を簡単に振り返り、関連する私自身の研究を紹介したい。なお、厳密に言えば、バイオリギングとバイオテレメトリーは別物である。前者は回収の必要な記録計を使う手法を指し、後者は発信器を用いてデータを遠隔的に取得する手法を指す。けれども中間的な性質の機器もあり、両者の区別は年々曖昧になっている。本稿では区別せず、バイオリギング・バイオテレメトリー手法という言葉でひとまとめにしたい。

超音波と人工衛星による動物追跡

魚類に超音波発信器を取り付け、行動を追跡する試みが始まったのは1950年代である。最初の研究対象は河川を遡上するサケ科魚類であった(Trefethen, 1956)。面積や深さの限られる河川は行動追跡に都合がよく、またサケ科魚類は水産業上の価値が高いため、当時も今も研究者の関心が高い。この手法が適応された最初の海水魚はカツオである。ハワイ沖のカツオに発信器を取り付けてボートで追跡し、移動パターンを報告した研究が1970年に発表されている(Yuen, 1970)。

これらの技術を発展させ、サメ類に応用し、多くの重要な発見をしたのが米国の Frank Carey と Don Nelson の二人だ。彼らはそれぞれ独立に、魚類追跡のための独自の超音波発信器や受信器を開発した。動物の位置を遠隔的に特定するだけでなく、深度、温度、遊泳速度などのセンサーを組み込み、データを発信できるようにした。

たとえば Carey は、深度センサーと二つの温度センサーを備えた超音波発信器をホホジロザメに取り付け、ボートで追跡した(Carey et al., 1982)。一つの温度センサーは水温を計測し、もう一つの温度センサーはサメの筋肉の温度(体温)を計測した。そうして、ホホジロザメは多くの変温性魚類とは異なり、体温が水温よりも常に高くなっていることを実証した。また、ヨシキリザメの移動パターンと潜水行動を計測し、海洋環境との関わりを論じた 1990 年の論文(Carey and Scharold, 1990)は、魚類のバイオロギング・バイオテレメトリー研究の古典とも呼ぶべき存在になっている。

Nelson も多様なセンサー(深度、温度、コンパス、遊泳速度、照度など)を備えた超音波発信器を開発し、様々なサメ類に適用して行動生態に関する知見を深めた(Nelson, 1976)。特筆すべきことに、Nelson は滅多に見られない希少種、メガマウスザメにも発信器を取り付けてボートで追跡し、潜水パターンを報告している(Nelson et al., 1997)。近くの海でメガマウスザメが混獲されたという情報を耳にし、矢も楯もたまらず、すぐに器材を車に積んで現場に直行したのだと私は想像する。それから 25 年が経過した今でも、メガマウスザメの行動を計測した研究例は他にない。

海面にたびたび出てくる海洋動物(海生哺乳類、ウミガメ類、一部のサメ類など)に対しては、超音波発信器ではなく、人工衛星発信器を取り付けて行動を追跡する手法も幅広く使われている。アルゴスと呼ばれる、人工衛星ベースのデータ取得・測位システムが運用を開始したのは 1978 年のことである。当初の目的は海洋や気象の観測に役立てることであったが、発信器が小型化するにつれ、動物に取り付けることも可能になった。

アルゴスシステムを使って追跡した最初の海洋動物は、意外にもアザラシでもクジラでもウミガメでもなく、サメである。1982 年、長さ 10 メートルのワイヤーの先に人工衛星発信器と浮きを取り付けたものが、太平洋を泳ぐ一匹のウバザメの背中に付けられた(Priede, 1984)。この実験により、人工衛星によって海洋動物が追跡可能であることが実証された。その後、発信器のさらなる小型化、高性能化とともに、この手法は急速に普及した。

それからもう一つ、大型魚類の追跡で広く使われる機器として、ポップアップタグがある。これは、行動データを記録した後、自動的に動物の体から切り離されて海面に浮上し、データを人工衛星に送信するものである。機器を回収する必要がなく、また人工衛星発信器と違って、海面に出てこない種にも適用可能なのが最大の強みである。精度は粗いものの、照度と水温の記録から動物の移動経路を推定することもできる。

この革新的な機器は 1990 年代に開発され、初期のよく知られた応用例としては、タイセイヨウクロマグロの潜水行動や回遊パターンを明らかにした研究がある(Block et al., 1998; Block et al., 2001)。サメ類の研究でも早くから使われ、たとえばホホジロザメの大規模な回遊パターンと潜水行動を報告した論文が 2002 年に発表された(Boustany et al., 2002)。

記録計の切り離し回収

このように超音波や人工衛星を用いた動物追跡の技術は、サメ類の生態、生理に関する研究を力強く発展させてきた。しかし、データを発信して遠隔的に取得するこれらの手法では、通信速度の制限が大きいのも事実である。映像や加速度などの重いデータを取得し、サメの行動をより詳しく調べるためには、機器を回収するしかない。

この方向性で進めてきたのが私の研究である。私は大学院生の頃、バイカル湖(ロシア)に生息するバイカルアザラシの生態を研究していた。このアザラシは警戒心が強く、異変を感じるとすぐに逃げてしま

うので、記録計を取り付けた個体を再捕獲し、機器を回収することができない。そこで私はメーカーの協力を得て、記録計をタイマーで切り離して水面に浮かべ、電波信号を頼りに回収する独自のデータ取得システムを確立した(Watanabe et al., 2004)。

この手法を初めてサメ類に適用したのは、2008年のことである。ハワイ大学との共同研究でハワイ沖のイタチザメを捕獲し、記録計を取り付けて放流した。その後、切り離されて浮上してきた記録計を回収することで、深度や水温だけでなく、サメの遊泳速度や加速度、それにサメの視点から撮影した画像をも含む極めて詳細なデータを取得することができた。

この成果は当時大学院生であった中村乙水氏(現在長崎大)が筆頭著者となり、2011年に *Marine Ecology Progress Series* 誌に発表した(Nakamura et al., 2011)。この論文がサメ類の詳細な行動計測研究の先駆けになった。もっとも、Nick Whitney 氏(現在 New England Aquarium) と Adrian Gleiss 氏(現在 Murdoch University) もほぼ同時期に、同様の試みを始めていた(Whitney et al., 2010; Gleiss et al., 2011)。

今、この論文(Nakamura et al., 2011)を読み返すと、興味深い事実がいくつかある。まず、漁具で捕獲した4匹のイタチザメを放流し、データを取得しているのだが、データが一匹につき6時間しかない。現在なら、捕獲によるストレスの影響が大きく、自然状態の行動とは言えないという理由で、学術誌にリジェクトされる可能性が高いと思う。

とはいえ私たちは私たちで、切実な事情があった。広大な海でイタチザメを自由に泳がせ、記録計をタイマーで切り離して回収するなど、初めての試みであった。サメがどのくらい遠くに泳ぎ去ってしまうのかわからないので、タイマーの時間を控えめに設定したのである。

しかも、当時は記録計だけでなく、超音波発信器をもサメに取り付けてボートで追跡し、記録計が切り離されて浮上するのを待った。海上での連続的な追跡なので、日をまたぐことができず、6時間が限界だった。今ならそんなことはせず、人工衛星発信器を記録計に付け足し、機器が浮上した地点をインターネットで確認してからボートで回収に向かうだろう。当時はそうしたノウハウがまだなかった。

この論文はデータが少ないだけでなく、結論も弱い(著者である私が言うのだから間違いない)。イタチザメの潜水中の遊泳速度や加速度の変化を分析したのだが、結局サメが潜水中に何をしたのか、はっきりしない。サメの視点から撮影した画像も分析したが、決定的な狩りのシーンなどはなかった。

だが面白いことに、そうした弱さにもかかわらず、この論文はバイオリギング・バイオテレメトリー手法を用いる研究者の間では、回収式の記録計をサメ類に取り付けた先駆的な研究として広く認識されている。現在までに130回も引用されている(Google Scholarによる)という事実が、それを裏付けている。優れた研究論文とはどんなものなのか、この論文のことを思うと、私は深く考えさせられてしまう。

以上、簡単ではあるが、バイオリギング・バイオテレメトリーの手法がサメ類に応用されてきた歴史を振り返り、私の過去の研究例を紹介した。超音波発信器、人工衛星発信器、回収式記録計という三つの手法は、これからもサメ類の行動、生態、生理、環境応答などを自然環境下で調べるための主要な手法であり続けるだろう。

文献

- Block, B. A., H. Dewar, S. B. Blackwell, T. D. Williams, E. D. Prince, C. J. Farwell, A. Boustany, S. L. Teo, A. Seitz, A. Walli. 2001. Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science* 293: 1310-1314.
- Block, B. A., H. Dewar, C. Farwell, E. D. Prince. 1998. A new satellite technology for tracking the movements of Atlantic bluefin tuna. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 95: 9384-9389.
- Boustany, A. M., S. F. Davis, P. Pyle, S. D. Anderson, B. J. Le Boeuf, B. A. Block. 2002. Expanded niche for white sharks. *Nature* 415: 35-36.
- Carey, F. G., J. W. Kanwisher, O. Brazier, G. Gabrielson, J. G. Casey, H. L. Pratt Jr. 1982. Temperature and activities of a white shark, *Carcharodon carcharias*. *Copeia* 1982: 254-260.
- Carey, F. G., and J. V. Scharold. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar. Biol.* 106: 329-342.
- Gleiss, A. C., B. Norman, R. P. Wilson. 2011. Moved by that sinking feeling: variable diving geometry underlies movement strategies in whale sharks. *Funct. Ecol.* 25: 595-607.
- Hussey, N. E., S. T. Kessel, K. Aarestrup, S. J. Cooke, P. D. Cowley, A. T. Fisk, R. G. Harcourt, K. N. Holland, S. J. Iverson, J. F. Kocik. 2015. Aquatic animal telemetry: a panoramic window into the underwater world. *Science* 348, 6240.
- Kays, R., M. C. Crofoot, W. Jetz, M. Wikelski. 2015. Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348, aaa2478.
- Nakamura, I., Y. Y. Watanabe, Y. P. Papastamatiou, K. Sato, C. G. Meyer. 2011. Yo-yo vertical movements suggest a foraging strategy for tiger sharks *Galeocerdo cuvier*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 424: 237-246.
- Nelson, D. R. 1976. Ultrasonic telemetry of shark behavior. *J. Acoust. Soc. Am.* 59: 1004-1007.
- Nelson, D. R., J. N. McKibben, W. R. Strong, C. G. Lowe, J. A. Sisneros, D. M. Schroeder, R. J. Lavenberg. 1997. An acoustic tracking of a megamouth shark, *Megachasma pelagios*: a crepuscular vertical migrator. *Environ. Biol. Fishes.* 49: 389-399.
- Priede, I. G. 1984. A basking shark (*Cetorhinus maximus*) tracked by satellite together with simultaneous remote sensing. *Fish. Res.* 2: 201-216.
- Trefethen, P. S. 1956. Sonic equipment for tracking individual fish. The US Fish and Wildlife Service Special Scientific Report – Fisheries. 179: 1-11.
- Watanabe, Y., E. A. Baranov, K. Sato, Y. Naito, N. Miyazaki. 2004. Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 279: 283-289.
- Whitney, N. M., H. L. Pratt Jr., T. C. Pratt, J. C. Carrier. 2010. Identifying shark mating behaviour using three-dimensional acceleration loggers. *Endanger. Species Res.* 10: 71-82.
- Yuen, H. S. 1970. Behavior of skipjack tuna, *Katsuwonus pelamis*, as determined by tracking with ultrasonic devices. *J. Fish. Res. Board Can.* 27: 2071-2079.

(受付 : 2022 年 7 月 15 日 Received: 15 July 2022)

水族館とバイオリギングのコラボレーションによって生まれた研究成果

中村 乙水（長崎大学海洋未来イノベーション機構）

Collaboration between aquariums and biologging

Itsumi Nakamura (Organization for Marine Science and Technology, Nagasaki University)

1. はじめに

バイオリギングは、生物を意味する「バイオ」と記録するという意味の「ロギング」をつなげた造語である。観察が難しい動物の行動を直接観察する代わりに、動物に記録計を取り付けて動物自身に行動や生理状態を記録してもらうという手法である。近年、電子技術の発達により、記録計の小型化、ストレージの大容量化が可能になったことで大きく発展している。また、通信技術の発達により、遠隔でデータを送る手法も開発されている。しかし、海中に生息する魚類から遠隔でデータを得るには、海水は電波を通さないというハードルを越えなくてはならない。サメ類には固定された大きな背びれがあり、時折水面から出して泳ぐこともあるため、背びれに取り付けた発信機が水上に出た時に送信するという手段を用いることができる。そのため、魚類の種数においては硬骨魚類が圧倒的に多いにも関わらず、バイオリギング手法を用いた魚類の研究はサメ類を対象とした研究が大半を占めている。それとは別に、欧米諸国においては硬骨魚類に比べてサメ類の方がインプレッシブで研究者が多いことも理由の一つだと思われる。遠隔でデータを送る手法は、高価な装置を使い捨てるために莫大な予算が必要であり、海外では盛んに行われている一方、日本で同じ規模で行うのは現実的ではない。また、同じようなことを小規模でやっても研究成果で上回ることは難しい。そこで、著者は魚体から装置を切り離して回収するという方法で研究を進めてきた。この方法の利点は装置を再利用できるため安価なことに加えて、動画や高頻度サンプリングデータなどの時空間スケールの小さなデータが得られることである。日本国内でサメ類の生態を研究する上で、生体の確保やハンドリングの点で水族館との共同研究は非常に魅力的である。バイオリギングは生きている動物の研究に用いられるため、動物を飼育・展示している水族館と相性がいい。著者がこれまでに実施してきた水族館との共同研究の成果をいくつか紹介する。

2. ジンベエザメの体温の安定性

水は熱伝導率と比熱容量が大きく、水中に住む生物の体温は周りの海水の温度に大きく影響される。そのため、水中に住む生物にとって水温より体温を高く保つことは大きな挑戦である。環境温度よりも体温を高く保つには、奪われる熱よりも多く熱を生み出すこと、断熱性を高めて熱を奪われにくくすること、あるいはその両方が必要である。鰓呼吸である魚類は、鰓の毛細血管を血液が通過する際に血液中の熱が奪われてしまうので、水温より体温を高く保つことはさらに難しい (Stevens and Sutterlin, 1976)。そのため、多くの魚は体温調節を外部の温度に依存する外温性であり水温と体温はほぼ一致しているとされる。海洋環境には、海面から深海までたった数百 m の間に水温が十数°C以上も変化するという特徴がある。そのため、外洋に住む魚は深度を変えることで幅広い水温環境を利用して体温を調節することができる (e.g. Carey

and Scharold, 1990)。このように環境温度を利用して体温を調節することを行動的体温調節と呼ぶ。体温が環境温度によって変化する時、体が大きいほど熱容量が大きくなり、体積に対する体表面積も小さくなるので体温が変化しにくくなると考えられる。ジンベエザメは世界最大の魚類である。本研究では、ジンベエザメの体温を野外で初めて計測して、身体が大きいことがジンベエザメに体温の安定性をもたらしているかを検証した。

美ら海水族館で15年以上飼われていた飼育個体2匹、定置網で捕れた野生個体1匹を放流する際に行動記録計とともに体温計を装着し、野外での行動と体温のデータを取得した。ジンベエザメは深度変化によって幅広い水温を経験していたが、浅深移動によって水温が急激に変化しても体温はゆっくりとしか変化しないことが確認された(図1)。また、ジンベエザメの体温の上限は海面水温と同等であり、体温調節を外界の温度に依存する外温性であることが確認された。このことからジンベエザメは熱を産生するような高い代謝コストを払わずに、身体が大きいことで水温環境の変化に対して安定した体温を維持していることが示唆された。体温の変化しやすさの指標である全身熱交換係数を推定したところ、これまで報告されている他の魚類よりも小さい値を示したことから、身体が大きいことによって体温が変化しにくいことが示唆された。放流したジンベエザメは外洋で水温3-4℃しかない1000mを越える深度まで潜っていた。そのような深度まで潜る理由は明らかではないが、大きな身体に由来する体温の安定性がそのような潜水を可能にすると考えられる(Nakamura et al., 2020)。

本研究は、沖縄美ら海水族館と共同で行った。調査を行った経緯は、日本水産学会の大会でマンボウが深海でクダクラゲ類を捕食しているということを光源付きのカメラロガーで明らかにした発表をしたことがきっかけである。発表の後に美ら海水族館の松本さんに声をかけていただき、ジンベエザメを放流する予定があるので、深海で何をしているかを調べられないかということだった。当時、私はちょうどマンボウの体温を測ることで、深海でクラゲ類を食べた後に温かい海面で体温回復をするということの実証を行おうとしているところだった(Nakamura et al., 2015)。そこで、ジンベエザメの体温も測ればかなりおもしろそうだということで共同研究がスタートした。ジンベエザメのような捕獲されることが稀であり、巨体のためハンドリングも困難な魚を調査対象にすることは非常に難しい。水族館の持つ高い技術によってもたらされた成果である。

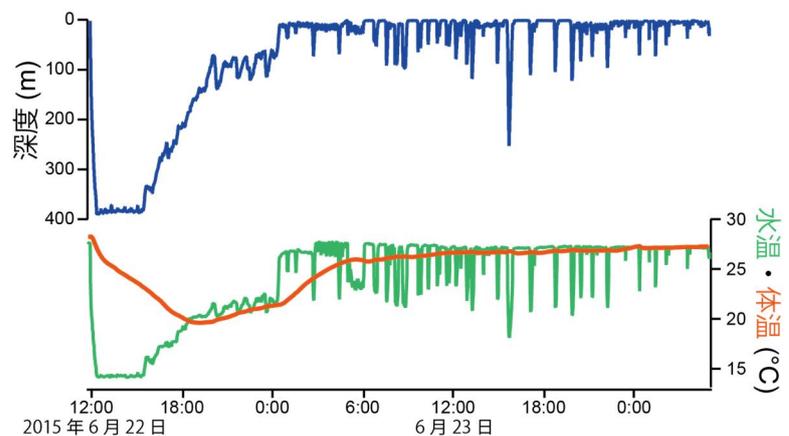


図1 ジンベエザメの深度と水温、その時の体温の変化。浅深移動によって水温が変化しても、体温はゆっくりとしか変化しない。

3. 様々な動物に共通する巡回行動

バイオリギングは同一の手法を様々な対象生物に適用することができ、様々なセンサや機器を組み合わせることで多くの情報を得ることができる。地磁気と加速度を記録することで動物の姿勢と進行方向を調べることができるが、秒単位のスケールで動物の進行方向を調べると、アオウミガメやキングペンギン、ナンキョクオットセイなど様々な動物種において、比較的安定した角速度で連続的に巡回する行動が共通

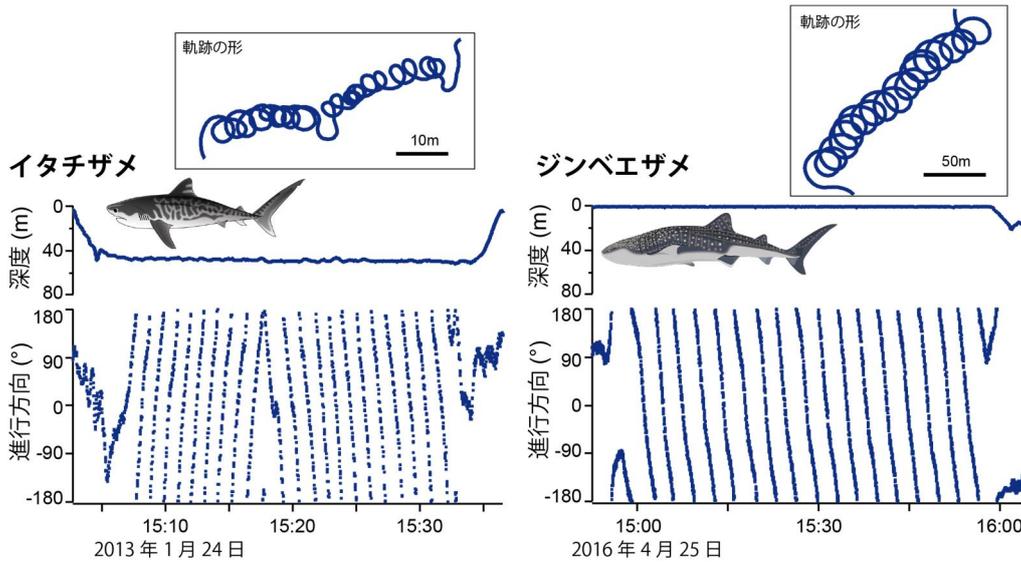


図2 連続して旋回するイタチザメとジンベエザメ

して見られるという発見がある (Narazaki et al., 2021)。この行動の機能はまだ不明であるが、幅広い動物種に共通して見られたことから、共通する機能がある可能性がある。一つの仮説として、地磁気を用いたナビゲーションがある。広く回遊する動物には磁気感覚を持つものが多く知られており、旋回行動は全方向の地磁気を観測するためであるという仮説である。

本研究には、前述のジンベエザメの調査で取得された行動データやハワイで調査されたイタチザメの行動データも含まれている。ジンベエザメもイタチザメも海面や海底で円を描くように何周も旋回していた (図2)。バイオロギング調査によって得られたデータは定量的な数値データであるため、他の観点から解析することや他の生物と比較することで新たな研究成果を生むことができるという利点もある。

4. 台風の影響下におけるジンベエザメの行動

台風は海の表層を大きく攪乱する大規模気象現象である。サンゴ礁に住むサメ類は熱帯低気圧が接近すると深場へと避難することや、外洋に生息するサメ類でも台風通過前後で行動が変化することが報告されている (Heupel et al., 2003; Wang et al., 2020)。かごしま水族館で飼育されていたジンベエザメを海へ帰す際に放流後の行動を調べる目的でデータロガーを装着したところ、ちょうど台風が調査海域を通過したために台風の影響下におけるジンベエザメの行動を記録することができた。放流したジンベエザメは、台風接近前は主に海面付近や表層を泳いでいたが、台風が接近すると深度 90 m まで潜り、台風が通過するまで深いところに留まっていた (図3)。ジンベエザメに装着された深度計には台風の影響による周期の長い波が記録されており、そのような深度でも台風の影響が及ぶことがわかった (Nakamura et al., 2021)。

前述の通り、著者が使用している装置は直接回収しないとデータが得られない。魚体からタイマーによって切り離されて海面に浮上したところを船で回収するのだが、荒天時には回収することが困難である。この調査の際には天気予報により台風の接近が予め予想されていたため、台風接近前に記録計を切り離して回収する予定であった。ところが、タイマーが不発で予定通り装置が切り離されず、運良く台風通過後にサメから脱落したことによって回収できたため、偶然台風影響下における行動を記録することができた。

5. マンボウの防寒能力

マンボウは体温調節を外部の温度環境に依存する外温性の魚類であり、体温を好ましい範囲に保つために環境を選択する行動的体温調節を行う。その代表的な例が“マンボウの昼寝”と呼ばれる横倒しになって海面で浮遊する行動である。以前の研究で、

三陸沖でマンボウの行動を調べたところ、マンボウは深度 200 m 付近と海面の間を数十分間隔で往復し、深海に豊富なクダクラゲ類を食べていることが明らかになった (Nakamura et al., 2015)。深場は冷たく、海面は温かかったことから、“マンボウの昼寝”は、冷たい深場で採餌した後に体温を回復するための行動だということが示唆された。実際にマンボウの体温の変化を測ってみると、冷たい深場にいる間に体温が徐々に下がっていき、温かい海面で浮かんでいる間に体温が回復していた (図 4)。体温の変わりやすさの指標である全身熱交換係数を調べると、深場での冷却時に対して、海面での加温時の方が数倍大きいという結果が得られた。この時点では、体温回復の時間を短縮することができればすぐに深場に戻ることができるだろうと考え、マンボウは効率的に体を温めて体温回復にかかる時間を短縮しているのだと考察していた。

その後、かごしま水族館で飼育されていたマンボウを放流する際に同様の装置を装着して行動を調べたところ、鹿児島でも三陸沖と同様に海面から深度 200m までの頻繁な浅深移動を行っていた。三陸沖の環境と比べると錦江湾は水温が高く、海面付近はマンボウの好適水温よりも高くなっており、深度 200m でも三陸沖の海面付近の水温と近かった。海面はマンボウにとって暑すぎると思われるのにも関わらず、放流したマンボウは時折海面付近に姿を現していた。(余談であるが、その間に前述の巡回行動も記録されていた。)しかし、海面付近の水温まで体温が上がりきる前に深

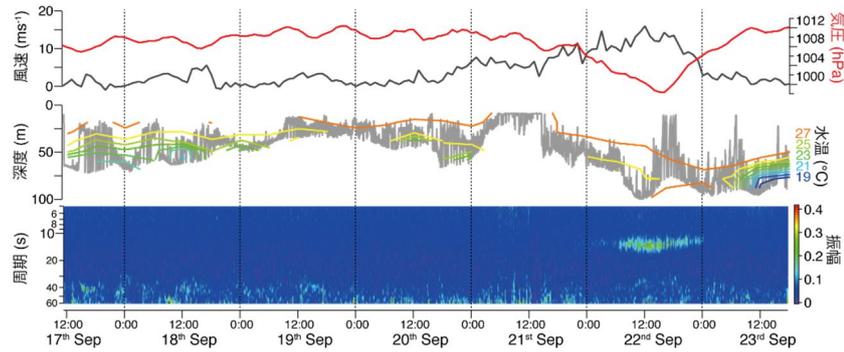
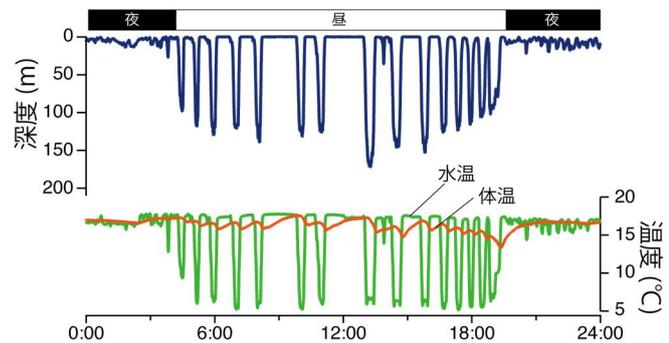


図3 台風の影響によるジンベエザメの行動の変化。台風が最接近した9月22日にジンベエザメは深くに潜り、深度の周期解析において台風のうねり由来の周期的な深度変化が見られた。

三陸沖のマンボウの1日の行動



鹿児島のマンボウの1日の行動

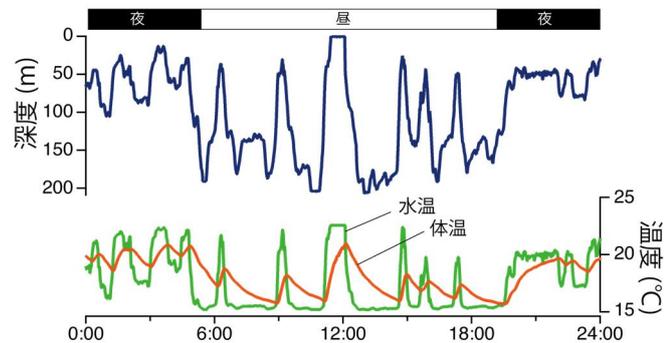


図4 三陸沖と鹿児島のマンボウの行動比較。両海域間で、深度の幅は同程度だが、水温は異なっていた。三陸沖のマンボウは海面で体温を回復していたが、鹿児島のマンボウは潜って体温を下げていた。

場に移動して体温を下げる様子が確認された（図4）。そこで、鹿児島のマンボウでも全身熱交換係数を調べてみると、三陸沖のマンボウと比べて冷却時と加温時との差が小さく、加温時は三陸沖のマンボウと同等だったのに対し、冷却時は三陸沖のマンボウより大きいという結果が得られた（Nakamura and Yamada, 2022）。この結果から、三陸沖のマンボウで見られた全身熱交換係数の大きな差について、“マンボウの昼寝”中に効率的に体を温めているという考察は間違っており、冷たい深場で体温が下がっていくのを抑制していたという解釈が妥当である。この体温の低下を抑止する能力のおかげで、マンボウにとって冷たくて過酷だが餌が豊富な深海という環境を利用することができるのだと考えられる。

元々かごしま水族館では、期間限定で春先だけ屋外水路でマンボウを展示していた。初夏に水温が高くなるとマンボウの体調が悪くなるという経験則に基づいて、暑くなる前に海へ返していた。実際、野外でのマンボウの行動を見ると暑い海面を避けて深場で体温を下げるような行動が見られており、これは経験則と矛盾しない。動物を飼育する際に温度環境は重要であるが、野外における動物の温度環境利用を調べることで、飼育に適した水温を知ることができると考えられる。

6. おわりに

バイオロギングを使った魚類の行動研究において、一番のネックとも言えるのは装着する個体の確保とそのハンドリング技術である。これまでいくつかの園館と多くの共同研究の機会を設けていただき、簡単には得難いデータを取ることで世界でも類を見ないような研究成果を上げることができた。特に体温を測ることは、動物を保定して簡単な手術をしなくてはならないため、生体のハンドリング技術に長けた水族館との共同研究でなければ難しかった。バイオロギングの利点は装置さえあれば誰でも簡単にできることであり、このような共同研究によるサメ類の行動研究のポテンシャルは大きく、今後も多くの成果が期待できる。

水族館が飼育した動物を海に戻すこと自体には賛否両論あるだろうが、飼育されていた動物がいかに野生復帰するかやどのように環境を利用しているかを調べることは、その種の生態の理解に繋がる。研究成果は生態の理解だけでなく、飼育環境の改善にもフィードバックできる。体温を外部環境に依存するような外温性の魚類では、水槽の水温調節でしか飼育個体の好む体温を達成することはできないが、特に外洋に生息するような大型の魚類は、ジンベエザメの例のように熱慣性によって好まない水温環境中にもしばらく滞在することができるし、浅深移動を行うことで体温を適切な範囲内に保つことができる。例えば、ヨシキリザメは海面から深度 400 m までを頻繁に往復し、経験水温は海面では 30 °C、深場では 10 °C ととても広い場合もあるが、体温の変動幅はそれよりずっと小さく、15~20 °C の間に保たれている（Carey and Scharold, 1990）。このようなサメを捕獲された場所の水温だからと 30 °C で飼育したらすぐに死んでしまうであろう。理想は水槽内に水温の勾配を作ってサメに能動的に体温を調節してもらうことだろうが、水を循環させなければいけない水槽でそのような環境を作ることは容易ではない。バイオロギング手法を用いて魚類の自然界での生態を調べることによって、その種を飼育する上でも非常に有益な情報を提供すると考えられる。

文献

- Carey, F. G. and J. V. Scharold. 1990. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) in depth and course. *Mar. Biol.* 342: 329–342.
- Heupel, M. R., C. A. Simpfendorfer, R. E. Hueter. 2003. Running before the storm: Blacktip sharks respond to falling barometric pressure associated with Tropical Storm Gabrielle. *J. Fish Biol.* 63: 1357–1363.
- Nakamura I, Y. Goto, K. Sato. 2015. Ocean sunfish rewarm at the surface after deep excursions to forage for siphonophores. *J. Anim. Ecol.* 84: 590-603.
- Nakamura, I., R. Matsumoto, K. Sato. 2020. Body temperature stability observed in the whale sharks, the world's largest fish. *J. Exp. Biol.* 223: jeb210286.
- Nakamura, I., H. Tsuchida, K. Tone, K. Komeyama, A. Sasaki, R. Kawabe. 2021. Behavioural response of a whale shark during the passage of a typhoon. *J. Fish Biol.* 99: 2052-2055.
- Nakamura, I. and M. Yamada. 2022. Thermoregulation of ocean sunfish in a warmer sea suggests their ability to prevent heat loss in deep, cold foraging grounds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 546: 151651.
- Narazaki, T., I. Nakamura, K. Aoki, T. Iwata, K. Shiomi, P. Luschi, H. Suganuma, C. G. Meyer, R. Matsumoto, C. A. Bost, Y. Handrich, M. Amano, R. Okamoto, K. Mori, S. Ciccione, J. Bourjea, K. Sato. 2021. Similar circling movements observed across marine megafauna taxa. *iScience.* 24: 102221.
- Stevens, E. D. and A. M. Sutterlin. 1976. Heat transfer between fish and ambient water. *J. Exp. Biol.* 65: 131–145.
- Wang, Z., R. Horwitz, H. D. Bowlby, F. Ding, W. N. Joyce. 2020. Changes in ocean conditions and hurricanes affect porbeagle *Lamna nasus* diving behavior. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 654: 219–224.

(受付：2022年8月30日 Received: 30 August 2022)

北西太平洋におけるヨシキリザメの回遊生態

藤波 裕樹¹・中野 秀樹²・甲斐 幹彦³

(¹水産研究・教育機構 水産資源研究所 水産研究センター 浮魚資源部・²水産研究・教育機構 水産資源研究所 水産研究センター 研究企画部・³水産研究・教育機構 水産資源研究所 水産研究センター 広域性資源部)

Movement ecology of blue shark (*Prionace glauca*) in the northwestern Pacific

Yuki Fujinami¹, Hideki Nakano², Mikihiko Kai²

(¹Pelagic Fish Resources Division, Fisheries Stock Assessment Center, Fisheries Resources Institute, ²Research Management Division, Fisheries Stock Assessment Center, Fisheries Resources Institute, ³Highly Migratory Division, Fisheries Stock Assessment Center, Fisheries Resources Institute)

1. はじめに

ヨシキリザメ (*Prionace glauca*) は全大洋の温帯域から熱帯域にかけて広範囲に分布する高度回遊性魚類の一種である。本種は繁殖や摂餌に関連した複雑な回遊を行うとされており、季節回遊や渡洋回遊に加え、性別や成長段階で生息地を隔てることが知られている。北太平洋においては漁業データをもとに本種の回遊モデルが提唱されており (Nakano, 1994)、初夏に北緯 20-30 度の亜熱帯海域で交尾し、雌は約 1 年の妊娠期間を経て北緯 30-40 度の温帯海域 (黒潮親潮移行域：移行域と称す。図 1 参照) で出産すること、幼魚は黒潮以北の海域を生育場とし、成長にともない温帯域から亜熱帯域に生息地を拡大するとされている。近年、技術の進歩により電子標識を用いて直接魚類の回遊様式を解明する研究が一般的に行われるようになった。しかしながら、北太平洋における外洋性サメ類の電子標識を利用した研究は他海域に比べ極めて少なく、これまで本系群の回遊モデルの検証は行われていないため本種の詳細な回遊様式や性別および成長段階による棲み分けは不明な点が多い。本稿では電子標識・漁業および調査データより明らかとなったヨシキリザメの新たな回遊生態について紹介したい。本原稿は主に国際誌に公表されたヨシキリザメ成熟雌の季節回遊 (Fujinami et al., 2021; <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v658/p163-179/>) および性別・成熟段階による生息地分離 (Fujinami et al., 2022; <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v696/p69-84/>) を基にまとめ

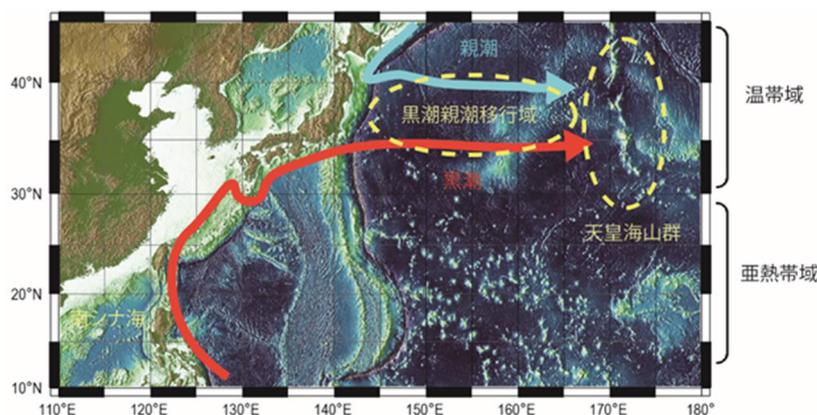


図1 北西太平洋における各海流の名称。黒潮親潮移行域はヨシキリザメの出産、生育場として重要な海域であり、移行域から天皇海山群にかけてホットスポットがあるとされる。

た内容であるため、詳細はそちらを参照していただきたい。

2. 電子標識放流調査

2015年から2021年にかけて、調査船俊鷹丸（887トン）および商業船37傳丸（167トン）にて実施された延縄漁により漁獲されたヨシキリザメ90個体に浮上型電子標識（PSAT、Wildlife Computers社製MiniPAT）、12個体に背鰭固定型電子標識（SPOT、Wildlife Computers社製SPOT6）を装着した（写真1）。漁獲された個体は性別および背鰭間長（第一背鰭基部から第二背鰭基部まで）を記録し、Fujinami et al., (2017)による換算式を用いて尾鰭前長に換算した。放流個体の成熟状態を把握するために、雄は交接器の硬化状態を記録した。雌については超音波診断機を用いて腹部の観察を行い、妊娠の有無および妊娠段階（初期・後期）を観察するとともに、尾柄血管より採取した血液を用いて性ステロイドホルモン（プロゲステロン、 17β エストラジオール）濃度を分析し、妊娠の有無を確認した。これらの調査を実施できなかった個体については報告されている50%成熟体長（Fujinami et al., 2017）をもとに成熟状態を判別した。



写真1 浮上型電子標識を装着し（第一背鰭に固定）、放流した直後のヨシキリザメ成魚雄

3. 妊娠した雌の季節回遊

2017年までに電子標識を装着した成魚雌21個体（18個体が妊娠、3個体の妊娠状態は不明だが成魚と判定）より衛星経路で行動データの取得に成功した。回遊経路を推定した結果、秋季（7-9月）に放流した妊娠初期の雌はいずれも春季（1-3月）までに亜熱帯域から温帯域に北上し（図2A, C, D）、長期データの取得に成功した個体は温帯域に北上後再び亜熱帯域に折り返していた。一方、春季に温帯域（黒潮・親潮移行域：移行域と称す）で放流した妊娠後期の個体は全て亜熱帯域に南下した（図2B）。この季節的な南北回遊は先行研究により報告されている成魚雌の回遊モデルと極めて

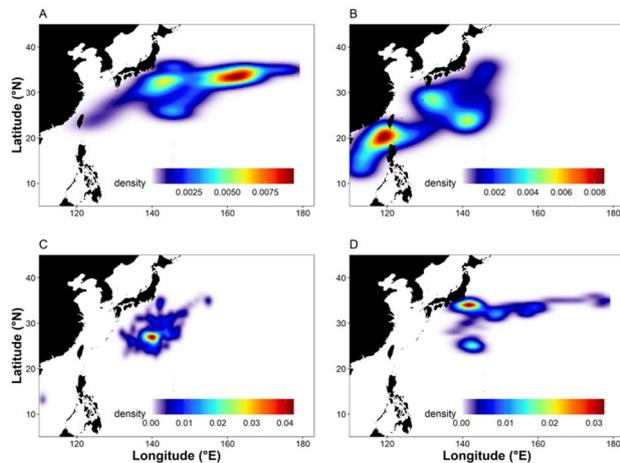


図2 ヨシキリザメ成魚雌の四半期別ホットスポット
A: 春季（1-3月）、B: 夏季（4-6月）、C: 秋季（7-9月）、D: 冬季（10-12月）

類似している。また、北上した妊娠個体はいずれも移行域に滞在する期間は短く、亜熱帯域では明瞭な日周鉛直移動を行うのに対し、移行域では昼夜を問わず水深200m以浅（日中：平均119m、夜間：平均47m）に滞在していた（図3）。幼魚が北緯35度以北に密に分布していることを踏まえ（Nakano, 1994）、ヨシキリザメは移行域滞在時に表層域で出産した可能性が高いと考えている。ヨシキリザメの好適水温帯は表層水温14~20°Cとされており（Nakano, 1994; Kai et al., 2017）、一般的にヨシキリザメは表層域が暖かい低緯度海域では好適水温帯を探して深場まで潜水するが、体長30-40cm程度で産まれてくる出生後間もない幼魚は深場まで潜水することができない。また、ヨシキリザメ幼魚（尾叉長：67-95cm）は水深40m以浅で一日の大半（96.4%）を過ごすことが報告されている（Nosal et al., 2019）。つまり、幼魚が主に滞在する

表層域が好適水温帯であり、且つ餌生物が豊富である生産性の高い移行域で出産していると考えられる。

大半のヨシキリザメの繁殖周期は約1年であると考えられており (Fujinami et al., 2017)、母親は出産後すぐに次の繁殖のために低緯度海域に南下する。この行動は他海域で報告されているように (Hazin et al., 1994) 暖かい海域に移動することで、胚の発生・初期の胎仔の成長を促進していると推察される。これらの回遊生態は、交尾から胚発生、胎仔の成長、出産までの全てのプロセスで適応度を高める繁殖戦略であり、ヨシキリザメが外洋域で高い豊度を維持できているのは母ザメの努力の賜物だと述べていただろう。

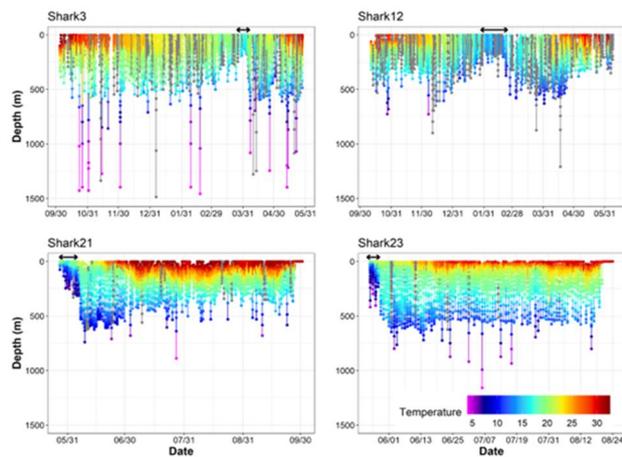


図3 長期データを取得した妊娠雌4個体の鉛直行動と経験水温。矢印は移行域滞在期間を示す。

4. 性・成長段階での生息地分離

性別や成長段階で生息地を隔てること、いわゆる棲み分けは板鰐類において多くの種で報告されており (Sims, 2005)、交尾や種内競争、個体群密度、餌の利用可能性、エネルギー需要などの社会的および生態学的要因に起因するとされている (Weamouth and Sims 2008; Mucientes et al., 2009)。ヨシキリザメにおいても季節的に性別や成長段階で生息地を隔てることが報告されている (Nakano, 1994; Vandeperre et al., 2014 など)。一方、北東太平洋では成魚雄と幼魚雌の生息地が部分的に重複していることが近年電子標識データにより明らかにされている (Maxwell et al., 2019)。そこで、2021年までに85個体から取得した電子標識データ (PSAT: n=75, SPOT: n=10) および長期間 (1967-2018年) 蓄積された体長測定データ (n=122,135) を用いて、北西太平洋におけるヨシキリザメの性別・成長段階による生息地分離について推定した。

電子標識データより推定した性別・成長段階別の行動圏 (図4) および体長データより作成した体長別空間分布 (図5) から、幼魚はいずれも温帯域に出現するが、成長にともない分布域を亜熱帯域に拡大する傾向が確認された。また、雌がより高緯度帯に移動することで出生後間もない時期より雌雄で生息地を隔てており、成熟すると棲み分けはより顕著になる。成熟雌は繁殖に関連した季節的な南北回遊を行うのに対し (亜熱帯域に南下する夏季に棲み分けは顕著)、成熟雄は主に温帯域に分布し、その生息地は部分的に幼魚と重複することが明らかとなった。しかしながら、同一海域内 (北緯35度以北) において成熟雄の方が幼魚よりも滞在する水温帯が高いため (成魚雄: 中央値 23.3°C、幼魚雄: 21.1°C、幼魚雌 15.6°C)、水温を含めた海洋環境で微細な棲み分けを行っている可能性が考えられる。実際、移行域で実施した延縄調査では同じ操業地点で成魚と幼魚が混ざって漁獲されたが、数 km ごとに成魚と幼魚それぞれの群れがあるように漁獲されていたことを強く覚えている。この点については今後、鉛直行動や海洋環境との関係を解析し、明らかにする必要がある。

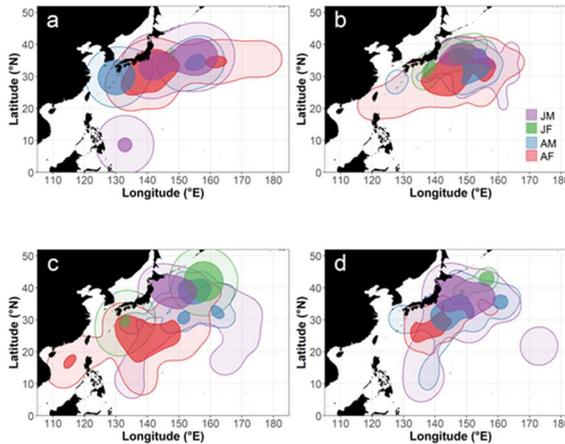


図4 ヨシキリザメの性別・成長段階別行動圏 (50%・95%カーネル密度分布)
a: 春季 (1-3 月)、b: 夏季 (4-6 月)、c: 秋季 (7-9 月)、d: 冬季 (10-12 月)、JM: 幼魚雄、JF: 幼魚雌、AM: 成魚雄、AF: 成魚雌

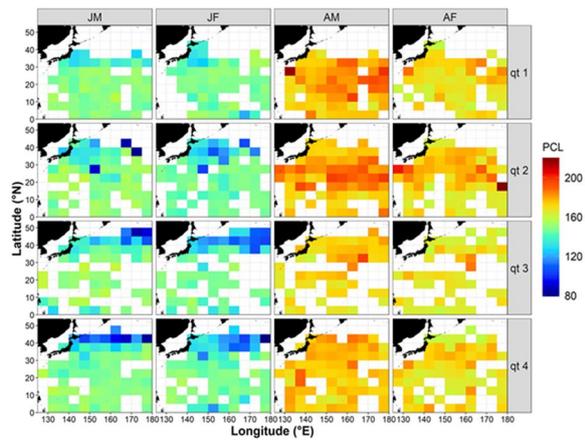


図5 ヨシキリザメの四半期別空間分布 (カラーは平均尾鰭前長: PCL)
qt1: 春季 (1-3 月)、qt2: 夏季 (4-6 月)、qt3: 秋季 (7-9 月)、qt4: 冬季 (10-12 月)、JM: 幼魚雄、JF: 幼魚雌、AM: 成魚雄、AF: 成魚雌

5. 交尾場の再検証

これまで北太平洋におけるヨシキリザメの交尾場は雌の体表における交尾痕の有無にもとづき、北緯 20-30 度の海域であると考えられてきた (Nakano, 1994)。しかしながら、著者は 4~6 月に移行域近辺で実施した調査で、真新しい交尾痕を有する成魚雌が多数漁獲されたことから交尾場は従来考えられていた範囲よりも広いのではないかと疑問を抱いていた。そこで、繁殖期に温帯域から亜熱帯域 (北緯 3.4-42.4 度) にかけて漁獲されたヨシキリザメ成魚雌の交尾痕の有無および交尾痕の状態 (傷口が新鮮か治癒しているか) を解析した結果、交尾して間もない新鮮な交尾痕を有する雌 (n=131) の約 63% が北緯 30 度以北に出現し、交尾後数週間から数か月経過したと想

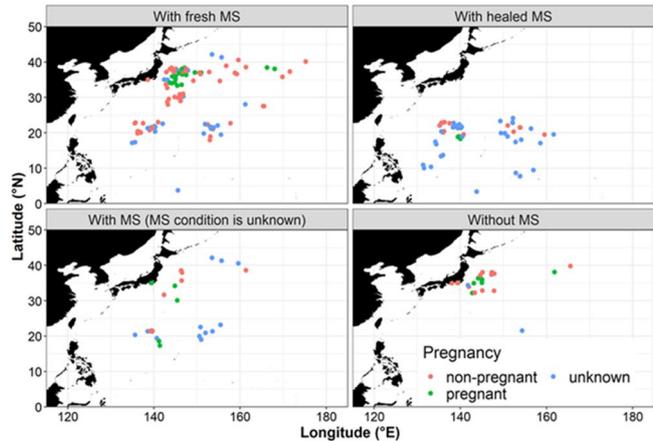


図6 繁殖期におけるヨシキリザメ成魚雌の交尾痕の有無別 (左上: 新鮮な交尾痕、右上: 治癒した交尾痕、左下: 交尾痕はあるが状態が不明、右下: 交尾痕なし) の空間分布。カラーは妊娠状態 (赤: 非妊娠、緑: 妊娠、青: 不明) を示す。

定される治癒した交尾痕を有する雌 (n=63) はいずれも北緯 30 度以南の海域 (北緯 3.4-42.2 度) で出現した (図 6)。この結果から交尾は成魚雌の季節回遊の過程で北緯 20-40 度の範囲で行われると考えられる。交尾場が亜熱帯域だけでなく温帯域にも及ぶという発見は、1) 成魚雌にとっては出産後すぐに交尾する機会が増加する、2) 成魚雄にとっては生産性の高い温帯域で成魚雌を待ち伏せできる (広大な外洋域で遭遇率を増加させる) という雌雄それぞれに生態学的利点があると推察される。後者について成魚雄は雌と比較して移動よりも成長や繁殖といった他の生活史イベントにエネルギーを費やすことが可能であろう。事実、ヨシキリザメは雄の方が雌よりも大型化することが知られており、その性差は性成熟到達後に顕著に

なる (Fujinami et al., 2019)。また、成魚雌の回遊経路および交尾痕の情報から交尾場および出産場は西偏している可能性が考えられたが、これを裏付ける証拠は現時点では不十分であるため、北太平洋全域でのデータを蓄積し、継続して調査を行う必要がある。

6. まとめ：北西太平洋におけるヨシキリザメの回遊生態

上述した電子標識・漁業および調査データの解析結果をもとに北西太平洋におけるヨシキリザメの回遊生態に関する概念図を更新した (図7)。交尾は初夏に亜熱帯域から温帯域で行われ、春季に黒潮親潮移行域周辺で出産すると考えられる。幼魚は出生後間もないころより雌雄で生息地を隔てており、雄は主に出産場周辺に、雌は雄よりも高緯度域に高密度に分布するが、雌雄ともに成長にともない亜熱帯域に生息地を拡大する。成魚は温帯域から亜熱帯域に広範囲に分布するが、雌雄で異なる回遊様式を有し、顕著な棲み分けを行う。成魚雌は繁殖に関連した季節的な南北回遊を行うのに対し、成魚雄は主に生産性が高い温帯域に分布しており、その生息地は部分的に幼魚と重複していることが明らかとなった。これまで成魚雄の分布域は主に亜熱帯域であると考えられていたため、新たな発見である。

本研究で実施した標識放流では赤道や日付変更線を超えて南半球に移動あるいは渡洋回遊した個体は確認されなかった。近年、安定同位体比 (窒素・炭素) を用いた研究により、北太平洋東部域および西部域間の交流率が著しく低いと報告されたことを踏まえると (Madigan et al., 2021)、成熟した大半の個体は北西太平洋内あるいは北東太平洋内で回遊している可能性が考えられる。しかしながら、依然として北太平洋全域での本種の回遊生態や生息適地、東西交流率など依然として不明な点が多いため、複数の国と協力し研究を継続する必要がある。

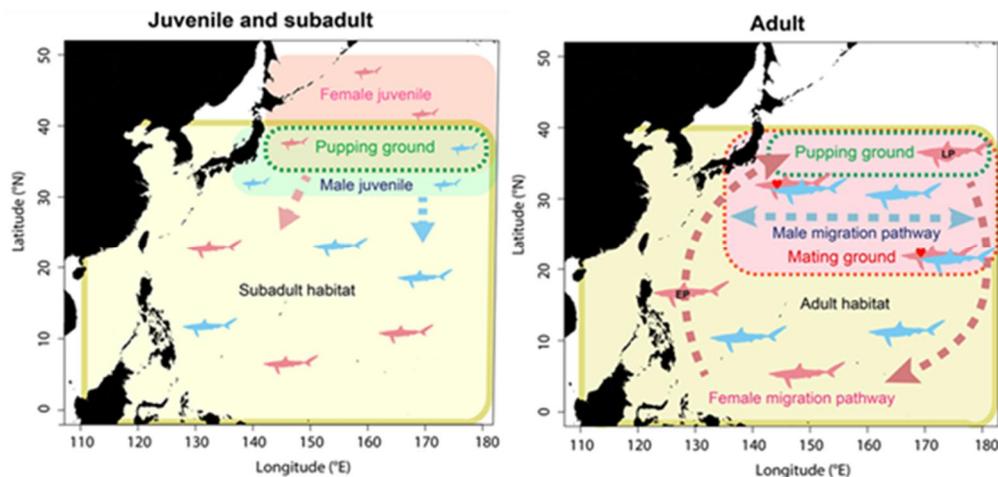


図7 北西太平洋におけるヨシキリザメの回遊に関する概念図 (左：幼魚および亜成魚、右：成魚) EPは妊娠初期の雌、LPは妊娠後期の雌を示す。

謝辞

標識放流調査を行うにあたり、調査船俊鷹丸および第37傳丸の乗組員の皆様にご多大なるご協力をいただきました。また、水産資源研究所広域性資源部まぐろ第4グループの皆様には調査および研究を進めるにあたりご助力をいただきました。ここに感謝の意を表す。本調査は水産資源調査・評価推進事業で実施されたことをここに記す。

文献

- Fujinami, Y., A. Kurashima, K. Shiozaki, Y. Hiraoka, Y. Semba, S. Ohshimo, H. Nakano, M. Kai. 2022. New insights into spatial segregation by sex and life-history stage in blue sharks *Prionace glauca* in the northwestern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 696: 69–84.
- Fujinami, Y., Semba, , Okamoto, H., Ohshimo, S., Tanaka S. 2017. Reproductive biology of the blue shark (*Prionace glauca*) in the western North Pacific Ocean. *Mar. Freshw. Res.* 68: 2018–2027.
- Fujinami, Y., Y. Semba, S. Tanaka. 2019. Age determination and growth of the blue shark (*Prionace glauca*) in the western North Pacific Ocean. *Fish. Bull.* 117: 107–120.
- Fujinami, Y., K. Shiozaki, Y. Hiraoka, Y. Semba, S. Ohshimo, M. Kai. 2021. Seasonal migrations of pregnant blue sharks *Prionace glauca* in the northwestern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 658: 163–179.
- Hazin, F. V. H., K. Kihara, K. Otsuka, C. E. Boeckman, E. C. Leal. 1994. Reproduction of the blue shark *Prionace glauca* in the south-western equatorial Atlantic Ocean. *Fish Sci* 60: 487–491.
- Kai, M., J. T. Thorson, K. R. Piner, M. N. Maunder. 2017. Predicting the spatio-temporal distributions of pelagic sharks in the western and central North Pacific. *Fish. Oceanogr.* 26: 569–582.
- Madigan, D. J., O. N. Shipley, A. B. Carlisle, H. Dewar, O. E. Snodgrass, N. E. Hussey. 2021. Isotopic tracers suggest limited trans-Oceanic movements and regional residency in North Pacific blue sharks (*Prionace glauca*). *Front. Mar. Sci.* 8: 653606.
- Maxwell, S. M., K. L. Scales, S. J. Briscoe, D. K. Bograd, and others 2019. Seasonal spatial segregation in blue sharks (*Prionace glauca*) by sex and size class in the northeast Pacific Ocean. *Divers. Distrib.* 25: 1304–1317.
- Mucientes, G. R., N. Queiroz, L. L. Sousa, P. Tarroso, D. W. Sims. 2009. Sexual segregation of pelagic sharks and the potential threat from fisheries. *Biol. Lett.* 5: 156–159.
- Nakano, H. 1994. Age, reproduction and migration of the blue shark in the North Pacific Ocean. *Bull. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish.* 31: 141–256.
- Nosal, A. P., D. P. Cartamil, N. C. Wegner, C. H. Lam, P. A. Hastings. 2019. Movement ecology of young-of-of-the-year blue sharks *Prionace glauca* and shortfin makos *Isurus oxyrinchus* within a putative binational nursery area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 623: 99–115.
- Sims, D. W. 2005. Differences in habitat selection and reproductive strategies of male and female sharks. In: Ruckstuhl KE, Neuhaus P (eds) *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, Cambridge, p 127–147.
- Vandeperre, F., A. Aires-da-Silva, J. Fontes, M. Santos, and others 2014. Movements of blue sharks (*Prionace glauca*) across their life history. *PLOS ONE* 9: e103538.
- Wearmouth, V. J. and D. W. Sims. 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Adv. Mar. Biol.* 54: 107–170.

(受付：2022年9月1日 Received: 1 September 2022)

気候変動がアブラツノザメの季節回遊に与える影響：オープンデータを用いた挑戦

金森 由妃（水産研究・教育機構 水産資源研究所）

Open data reveals the effect of climate change on the seasonal migration of North Pacific spiny dogfish

Yuki Kanamori (Fisheries Resource Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency)

1. はじめに

気候変動にともなう海洋環境の変化は世界各地において、様々な海洋生物の季節性（繁殖や回遊のパターン）を変化させている（e.g., Edwards and Richardson 2004; Asch 2015, Kanamori et al. 2019; Pinsky et al. 2020）。板鰐類は季節回遊で非常に広い空間スケールを利用しているが（Heupel et al. 2015）、この季節回遊は栄養カスケードを通して群集や生態系を時空間的につなぐ重要な役割を担っている（e.g., Dulvy et al. 2000; Hammerschlag et al. 2019）。そのため、気候変動によって板鰐類の季節回遊の時期や場所が変化してしまうことは、海洋生態系全体に大きな影響を与えると予想される。

気候変動が板鰐類の季節回遊に与える影響を理解するためには、長期データが必要になる。また、板鰐類の季節回遊は広い空間スケールを利用するため、広域データも必要になる。そのようなデータを一体どうやって取得すれば良いのだろうか？バイオロギングやテレメトリーといった手法の発展は、個人の研究者や研究室でも広域かつ長期のデータを容易に取得することを可能にしている。また、個体の位置情報だけでなく、個体を取り巻く環境や個体レベルの情報（例えば、体長や性別）も同時に取得できるというメリットもある。しかし、技術が開発される以前のデータはもちろん存在しないし、個体レベルの情報を集団レベルの情報にスケールアップする際にバイアスが生じるなど、色々な課題が残されており（e.g., Nathan et al. 2022）、この魅力的なデータが気候変動に関連する現象の理解に利用できるようになるのは、残念ながらまだまだ先かもしれない（しかし、Niella et al. 2021 のように、トラッキングデータを使って気候変動が板鰐類に与える影響に取り組んだ研究は存在する）。

その一方で、どんな生物がどこでどれだけ観測されたのか？という古典的なデータはオープン化が進められており（e.g., Maureaud et al. 2021）、誰でも利用できるようになりつつある。例えば、米国と欧州で取得された資源評価のための調査船データは、既にインターネット上に公開されている。著者も実際にデータをダウンロードしたことがあるが、板鰐類のデータも含まれていたと記憶している。日本では、解像度が落とされていることもあるが、漁獲統計データが試験研究機関から公開されている。さらには、衛星を使って取得した海水面温度やクロロフィル濃度、海底の水温の予測値、調査船で取得された水深データ、湾に限定されるかもしれないが溶存酸素濃度の予測値など、様々な海洋環境のデータがインターネット上に公開されている。こういったデータは、広域かつ長期のデータである場合が多く、気候変動に関連する現象の理解に有用であろう。

本稿では、アブラツノザメを対象に、気候変動が季節回遊に与える影響についてオープンデータを用いた研究例を紹介する。まずはアブラツノザメの基礎情報について説明し、次に研究結果を紹介する。最後

に、データを解析する上で注意が必要だった点について言及し、オープンになりつつある漁業データや調査のデータを使って板鰐類の回遊パターンを明らかにする研究の発展に貢献できればと思う。

2. アブラツノザメ

アブラツノザメ *Squalus suckleyi* はツノザメ科に属する小型のサメで、北太平洋の陸棚域全域に広く分布する（阿部 1986）。日本周辺では、東北や北海道の沖合に多く、太平洋側では千葉県以北、日本海側では山陰地方まで生息している（吉田 1991）。東北地方の太平洋側では、水深 150~300m に生息している（矢野ら 2022）。アブラツノザメは秋から冬にかけて出産のために東北地方周辺に南下回遊し、その後北上回遊することが知られている（田名部ら 1958; 図 1）。しかし、季節回遊は水温の変化に影響されているとの報告があるため（田名部ら 1958, Ebert 2003）、気候変動下における近年の季節回遊が過去の季節回遊と同様のままであるかは不明である。アブラツノザメは特定の種を餌としない opportunistic feeder であると報告がある一方で、アブラツノザメの空間分布はマイワシ、スケトウダラやイカ類などの特定の餌生物と関連があるとの報告もある（Yano et al. 2017）。

アブラツノザメは魚肉中の尿素の含有量や水銀の蓄積量が他のサメ類と比較して少ないことから、近縁種の *Squalus acanthias* とともに水産資源としての評価が高い（矢野ら 2022）。日本では、少なくとも 1894 年以降、アブラツノザメを資源として継続的に利用しており（Yano et al. 2022）、肝油は栄養補助食品として、魚肉は刺身、煮物や照り焼き等で食されるほか、ちくわ等の練り製品の原料としても用いられている（田向 2021）。そのため、資源管理を目的に、東北地方の太平洋側の漁獲量データを用いて資源評価が行われている（矢野ら 2022, 図 1）。しかし、一般に、資源量推定は「データが個体群を時空間的に包含していること」を仮定しているため、もし気候変動によってアブラツノザメの来遊時期や場所が変化してしまったら、資源量の推定精度が低下する可能性がある。

3. 気候変動はアブラツノザメの季節回遊にどんな影響を与えているのか？

Kanamori et al. (2023) では、気候変動下でアブラツノザメが季節回遊してくる時期と場所はどのように変化しているのか？、またそれらの変化に影響している要因は何なのか？について、1972 年~2019 年の沖合底曳き網漁業の漁獲統計データと気象庁や NOAA などが提供する海洋環境データを用いて取り組んだ。その結果、日本周辺に季節回遊してくる時期は 2000 年以降 1 ヶ月早くなっている一方で、季節回遊の場所は約 50 年間ほとんど変化がないことが分かった（図 2a,b）。要因を解析すると、磁場と水深の空間効果はいずれの月においてもアブラツノザメの空間分布に大きな影響を与えていた（図 2c）。しかし、日本周辺の海水温は 50 年間で上昇しているにもかかわらず（図 2d）、海水温の時間効果はいつも小さかった。その一方で、水温の空間効果と時空間効果はアブラツノザメが季節回遊してくる時期（1 月~3 月）に高くなっていた（図 2c）。

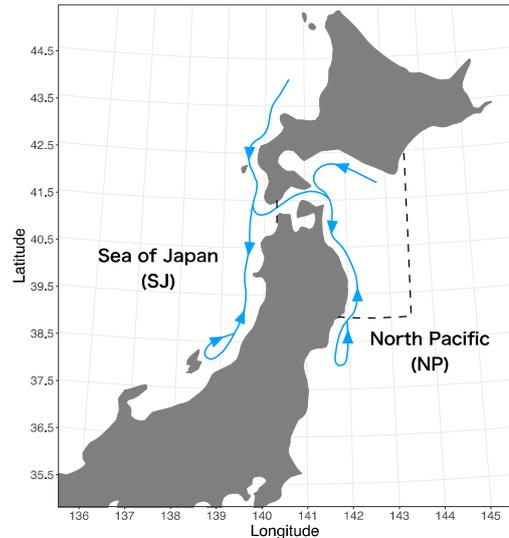


図1 アブラツノザメの季節回遊パターン（青矢印）と資源評価が行われている範囲（黒波線内）

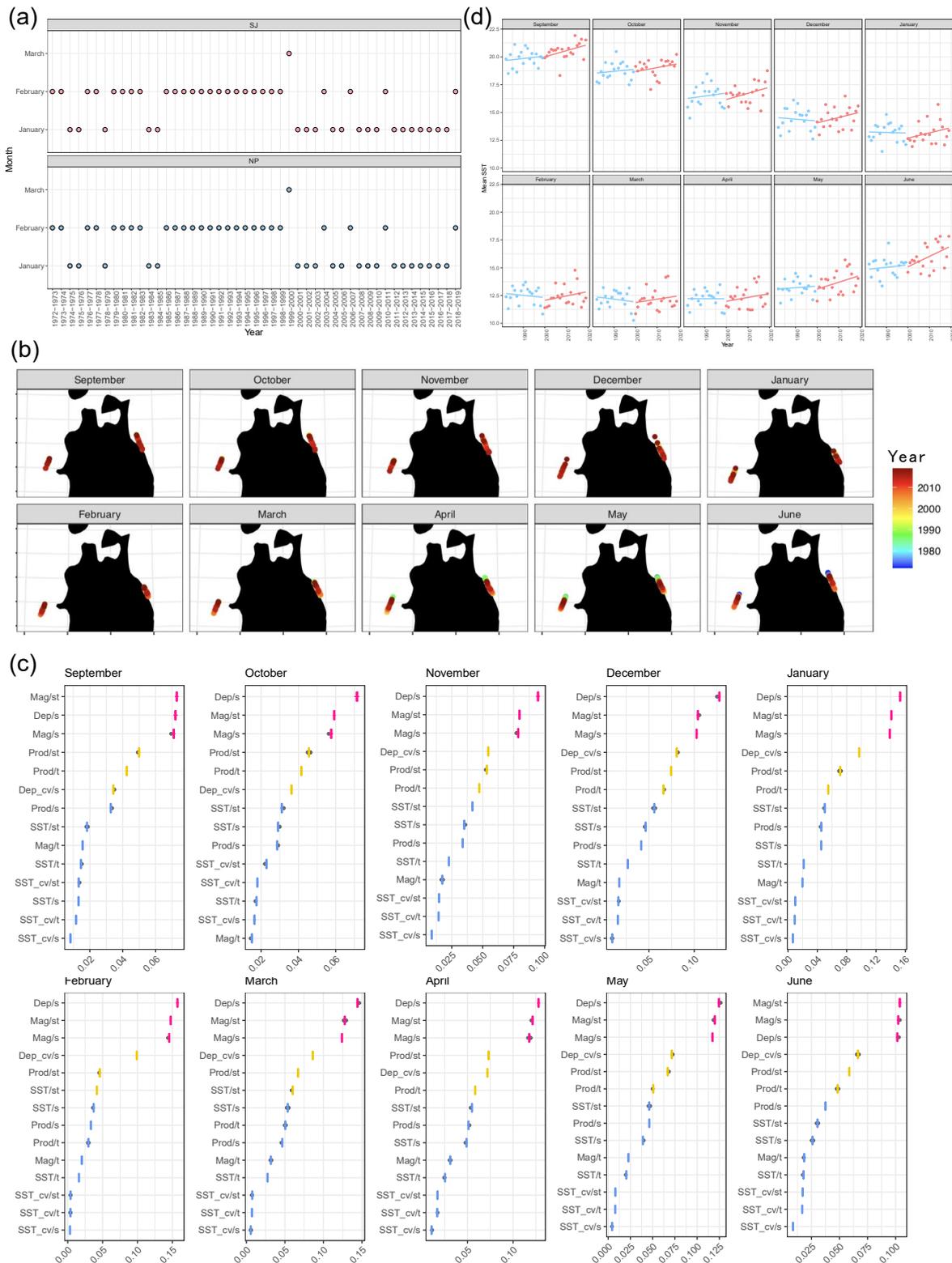


図2 (a) 季節回遊の時期の変化。SJは日本海、NPは太平洋を表す。(b) 季節回遊の場所の変化。●は推定された出現確率から算出した重心を、●の色は年を表す。(c) 季節回遊に影響する要因。横軸は影響の大きさを表す。Magは磁場、Depは平均水深、Dep_cvは水深のばらつき（つまり、海底地形の凹凸度）、Prodは生産性、SSTは海表面水温の月平均値、SST_cvは海表面水温の月内変動を表す。スラッシュの後ろのsは空間効果、tは時間効果、stは時空間効果を表す。箱ひげ図であるが、ばらつきが小さいため潰れて見えている。(d) 海水温の変化。2000年以降、傾きが大きくなる傾向にある。

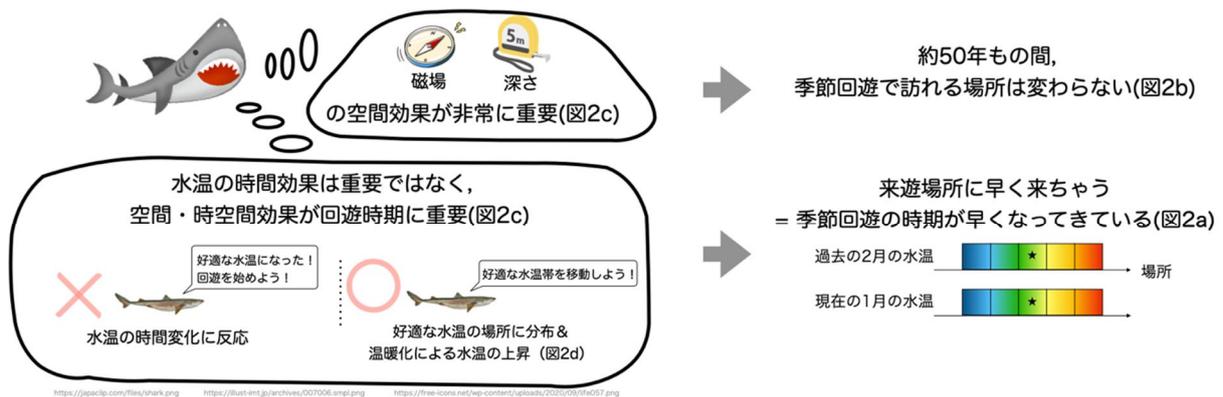


図3 研究のまとめ

これらの結果から、気候変動下におけるアブラツノザメの季節回遊のパターンとそのプロセスが明らかとなった(図3)。まず、アブラツノザメは磁場と水深の影響を大きく受けているため、気候変動下でも回遊場所は変化しにくいということである。そして、アブラツノザメは水温の年変化そのものに応答するのではなく、アブラツノザメの空間分布が水温場所によって決まるという特性により、海洋の温暖化の影響を受けて回遊時期が早くなっていることが示唆された。特に2000年以降の水温の上昇は2000年以前よりも顕著であるため、日本周辺への季節回遊してくる時期は2000年以降早くなっていると考えられる。

4. 解析する際に注意が必要だったこと

最後に、データの解析を行う上で注意が必要だった点について言及する。少し専門的で難しい話になってしまうが、オープン化されつつある漁業データや調査データを使って、板鰐類の回遊パターンを解析したい研究者の役に立ったら幸いである。

先ほど紹介した研究では、季節回遊の時期と場所はBarrierモデル(Bakka et al. 2019)と呼ばれる時空間モデルの一種を用いて毎年・毎月のアブラツノザメの空間分布を推定し(図4)、その推定結果から、アブラツノザメが出現する確率が高くなる月と場所を算出した(図2a,b)。なぜ小難しいモデルを用いるのかというと、漁場や調査地点が季節や年で変化している場合、生データから見られる生物の回遊パターンには漁業や調査といった人間の行動パターンも含まれており、板鰐類の純粋な動きと人間の動きを区別できないからである。例えば図1の空間範囲において、秋から冬にかけては漁場が宮城県や新潟県周辺に偏り、春から夏にかけては漁場が青森県周辺に偏るような場合を考えると、生データから得られるアブラツノザメの現存量のマップがアブラツノザメの行動なのか漁業者の行動なのか区別がつかないことが理解しやすいだろう。面倒かもしれないが、時空間モデルを使うことで、人間の行動パターンの影響を小さくし、板



図4 Barrierモデルで推定されたアブラツノザメの出現確率の時空間変化。実際には1972年1月～2019年12月まで推定している。7月と8月は禁漁期。色は出現確率の高低を表し、出現確率が高いほど赤い。

鯨類の回遊パターンをよりクリアにすることができるのだ。時空間モデル自体は数学や統計学などの知識が必要になってくるが、VAST、R-INLA や sdmTMB といった R パッケージを用いることで誰でも簡単に時空間モデルを扱うことができる。VAST の使い方は著者が日本語のマニュアルを作成している (https://github.com/Yuki-Kanamori/VASTmanual_inJapanese)。また、R-INLA と時空間モデル全般については著者が開催した勉強会の資料が公開されている; R-INLA (<https://github.com/Yuki-Kanamori/BlackINLA>)、時空間モデル (<https://github.com/Yuki-Kanamori/Spatio-Temporal-Statistics-with-R>)。

季節回遊の要因の特定は、勾配ブースティング (Hastie et al. 2009) という機械学習の一種を用いてアブラツノザメの時空間パターンと環境要因の関係性を記述した後、機械学習の解釈方法を応用して、各環境要因の影響を時間効果、空間効果、および時空間効果に分割して定量評価した。なぜ機械学習を用いたのかというと、生物を取り巻く環境は環境要因間で複雑な相互作用を持っていたり、生物に対して非線形に影響したりするからである。例えば海水温は深度が深くなるほど低くなるという傾向は、海水温と深度に交互作用があることを意味している。また、海水温は移流など深度以外の要因の影響も受けていると考えられ、このことは環境要因間で複雑な交互作用があることを意味している。勾配ブースティングを含む一部の機械学習の手法は、こういった複雑な現象を記述することができるため、単純な線形モデルよりも現実的な記述が可能になる。ここで、解析を行なったことがある読者は、非線形性を考慮できる一般化加法モデルを使えば良いじゃないかと思うかもしれない。しかし、色々な場所や時期に取られた生物データを応答変数、環境変数を説明変数として解析した場合、それぞれの説明変数が生物に対して統計的に有意な影響を与えているのか？や、生物に対してどんな効果があるのか？(効果の正負と大きさ) は分かるが、生物がいる場所に影響しているのか？、時期に影響しているのか？、あるいはその両方なのか？を区別することは難しい。例えば水温が生物の現存量に対して正の効果がある時、水温が高いと生物量が増えることは分かるが、水温が高い場所で生物量が多いということなのか、水温が高い年に生物量が多くなるのか、はたまた両方なのかは分からないままなのである。しかし機械学習の解釈方法を応用すれば、この問題を解決することができ、環境要因が生物に与える影響をより詳細に評価することができるため、先ほどの研究例のように回遊パターンを駆動するプロセスを推察することができるようになるのである。機械学習も数学や統計学などの知識が必要になってくるが、xgboost や lightgbm といった R パッケージを用いることで、誰でも簡単に機械学習を扱うことができる。これらのパッケージは日本語の解説がインターネット上に落ちているので、使い方が分からない時にはググってみるのが良いだろう。

謝辞

このような素敵な機会をくださった板鯨類研究会の編集者の方々に、この場を借りて厚く御礼申し上げます。

文献

- 阿部宗明. 1986. 決定版生物大図鑑 魚類. 世界文化社, 東京. 431pp.
- Asch, R. G. 2015. Climate change and decadal shifts in the phenology of larval fishes in the California Current ecosystem. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 112: E4065–E4074.
- Bakka, H., Vanhatalo, J., D. Simpson, and H. Rue. 2019. Non-stationary Gaussian models with physical barriers. *Spat. Stat.* 29: 268–288.
- Ebert, D. A. 2003. Sharks, rays and chimaeras of California. California natural History Guides No.71. University of California Press, 284pp.

- Edwards, M. and A. Richardson. 2004. Impacts of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430: 881–884.
- Dulvy, N. K., J. D. Metcalfe, J. Glanville, M. G. Pawson, J. D. Reynolds. 2000. Fishery stability, local extinctions, and shifts in community structure in skates. *Conserv. Biol.* 14: 283–293.
- Hammerschlag, N., Schmitz, O. J., Flecker, A. S. et al. 2019. Ecosystem function and services of aquatic predators in the Anthropocene. *Trends Ecol. Evol.* 34: 369–282.
- Hastie, T., R. Tibshirani, J. Friedman. 2009. *The Elements of Statistical Learning: Data Mining, Inference, and Prediction*, 2nd edn. Springer, New York.
- Heupel, M., C. Simpfendorfer, M. Espinoza, A. Smoothey, A. Tobin, V. Peddemors. 2015. Conservation challenges of sharks with continental scale migrations. *Front. Mar. Sci.* 2: 1–7.
- Kanamori, Y., T. Yano, H. Okamura, Y. Yagi. 2023. Spatio-temporal model and machine learning method reveal patterns and processes of migration under climate change of North Pacific spiny dogfish. *J. Biogeogr.* 00: 1–11
- Kanamori, Y., A. Takasuka, S. Nishijima, H. Okamura. 2019. Climate change shifts the spawning ground northward and extends the spawning period of chub mackerel in the western North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 624, 155–166.
- Maureaud, A. A., R. Frelat, L. Pécuchet, et al. 2021. Are we ready to track climate-driven shifts in marine species across international boundaries? - A goal survey of scientific bottom trawl data. *Glob. Chang. Biol.* 27: 220–236.
- Nathan, R., C. M. Monk, R. Arlinghaus, et al. 2022. Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science* 375 eabg1780.
- Niella, Y., P. Butcher, B. Holmes, A. Barnett, R. Harcourt. 2021. Forecasting intraspecific changes in distribution of a wide-ranging marine predator under climate change. *Oecologia* 1–14.
- Pinsky, M., R. L. Selden, Z. J. Kitchel. 2020. Climate-driven shifts in marine species ranges: Scaling from organisms to communities. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 12: 153–179.
- 田名部政春・福原章・菅野嘉彦・鶴川正雄・遊佐多津雄・小島伊織・長峰良典. 1958. アブラツノザメに関する研究. 対馬暖流開発調査報告書 第4号 (漁業資源編), 84pp
- 田向常城. 2021. 青森サメ食文化の変遷と現在～弊社の展望と挑戦～. 板鰐類研究会会報 57: 42–59.
- Yano, T., T. Hattori, Y. Shibata, S. Tanaka. 2022. Over 120 years of landing trends in Japan, for the commercially exploited shark species *Squalus Suckleyi*. *Fish. Res.* 83: 917–928.
- 矢野寿和・成松庸二・三澤遼. 2022. アブラツノザメ. 令和3年度国際漁業資源の現況. 水産庁 国立研究開発法人 水産研究・教育機構. https://kokushi.fra.go.jp/R03/R03_40_QYW.pdf.
- Yano, T., S. Ohshimo, M. Kanaiwa, T. Hattori, M. Fukuwaka, T. Nagasawa, S. Tanaka. 2017. Spatial distribution analysis of the North Pacific spiny dogfish, *Squalus suckleyi*, in the North Pacific using generalized additive models. *Fish. Oceanogr.* 26: 668–679.
- 吉田英雄. 1991. アブラツノザメ, 北のさかなたち. 北日本海洋センター, 札幌. 6–7p

(受付：2022年11月29日 Received: 29 November 2022)

機能性素材としてのサメの利用

野村 義宏（東京農工大学農学部附属硬蛋白質利用研究施設）

Utilization of shark as functional material

Yoshihiro Nomura (Scleroprotein and Leather Research Institute, Faculty of Agriculture Tokyo University of Agriculture and Technology)

1. はじめに

日本におけるサメの利用は、中華食材のふか齋、はんぺんや練り製品の原料である肉、機能性食品のコンドロイチン硫酸の原料である軟骨など、丸ごと利用することが基本になっている。本研究室では、コラーゲン資源として、牛、豚などの家畜系のもの以外にも水生動物由来のものを原料とし、コラーゲンの製造から、その機能解析までの研究を行っている。本総説では、機能性素材としてのサメの利用に関する研究について解説する。

2. サメを取り巻く環境

宮城県気仙沼港には、年間 10,000 トン程度のサメ類が集約的に水揚げされることから、サメを加工する企業が集まっている（食品データ館,2022）。魚体の 50%を占めるサメ肉は、鮮度の低下にともないアンモニア臭を伴うことから下級食材という認識であり、低価格で利用可能な魚肉練り製品の補助材として利用されてきた。しかし、加工品の原材料表記に伴い魚種の呈示が必要になり、サメ肉の使用による消費者の



図1 サメの利用部位

抵抗感が増す事から、他の魚種のすり身が利用されるようになり、サメ肉の利用が減ってきている。また、コロナ禍での食材流通の減少と価格の高騰が拍車をかけている。これに対し、サメのブランド化を目指し、

地産地消を目的とした商品開発や中華食材としての認知度を高める取り組みが行なわれている。その成果でもあるが、若い方のサメに対する印象が変わってきており、鮮度の良いサメ肉の消費が向上している。図1にサメの利用可能部を示した。サメの種類にもよるが、肉は良質なタンパク質として消費されており、ハンペン は代表的な食材である。皮は鞣されて皮革製品として、鰭は中華食材、軟骨は機能性食品であるコンドロイチン硫酸の原料、魚唇はエンガワとして食用に利用されており、全ての部分が利用可能である。海外産ではあるが、深海ざめの肝臓のスクアレンが食品用として、水素添加したスクアランが化粧品原料として利用されている。サメ肝油は、ビタミンA、ビタミンD、スクアレン、アルキルグリセロール類、脂肪酸を含んでおり、機能性食品として販売されている。

3. サメ食の地域性

日本国内で食されているサメの種類は、ヨシキリザメ、アブラツノザメ、ネズミザメ、アオザメが主であり、年間 23,500 トンが水揚げされている（食品データ館,2022）。サメの排尿器官が未発達なため体内にアンモニアを蓄積することで腐敗しにくく、魚体が大きく身の損傷も少ないことから、山間部での刺身や煮魚としての需要が広まり、青森、東北の山間部、新潟県の村上、栃木、広島県の三次、宇和島などの郷土料理として残っている。各地の代表的なサメ料理を以下に紹介する。

1) 青森地域（図2 および図4）

「すくめ」は、アブラツノザメ頭部を茹でて、ほぐし、冷却すると固まった煮凝りである。アブラツノザメの皮と内臓を取り除き、むき身にしたものを「棒ざめ」として出荷している。卵は伊達巻の原料にも



図2 サメを使った料理（(有) 田向商店）

使われている。

(有) 田向商店では、三厩漁業協同組合と共同で資源管理を行い、再生可能な量の親魚を残す取り組みとして、マリンエコラベルジャパン (MELJ) の認定を受けている。日本国内でサメを使ったモデル事業と

して始めて認定されたものである。認定を受けたアブラツノザメを原料とし、マリン・エコラベル・ジャパンの認定商品として、むき鮫として「棒ざめ」を東北全域、栃木および関東の一部地区に販売している。また、2014年11月にサメの蒲焼がFish-1準グランプリを受賞している（現在は販売を行っていない）。その他、煮つけ、フライ、イヌ用の軟骨、サメ節（ネズミザメ）、機能性素材（さめ軟骨粉砕物）を製造、販売している。また、従来は散翅（サンツー；ばらばらにほぐしたフカヒレ）にしかできなかった小型のサメの鰭を、高価な排翅（パイター：姿を残したフカヒレ）に仕上げ付加価値を高める工夫も行っている。最近では、サメ節や昔ながらの製法の竹輪の加工も行っている。

2) 気仙沼地域（図3）

気仙沼には、ヨシキリザメ、ネズミザメ、アオザメが集約的に水揚げされている。震災前は地元での消費はあまり無く、ふか鰭寿司やふか鰭ラーメンが目を引く程度であった。珍味としてネズミザメの心臓を「モウカの星」として販売している（以前は、市場関係者および気仙沼市内の一部の居酒屋でしか入手できなかった）。ネズミザメの肉は、ステーキや煮つけ用として、市内でも販売されていたが、一般の家庭で食事に供される事が少なかった。㈱中華・高橋は、サメの丸ごと利用を目標として、資源量が豊富であり、肉質に水分が多いことから取り扱いが難しいヨシキリザメの完全利用の取り組みを2004年から開始している。サメ肉由来の新食材「New コラーゲンボール」を2009年から販売し、都内の料理店の鍋用食材として販売している。また、シャークナゲットは、水族館の目玉として販売されている。震災以降は、サメの街 気仙沼構想推進協議会のメンバーとしての活動を強化している。2014年には、公益財団法人 日本中華料理協会が主催となり、サメ肉を使った中華料理コンクールを後援し、サメ肉の普及に努めている（日本中華料理協会, 2014）。近年では、ピーチシャークとしてサメ肉の切り身の販売にも力を入れている。

また、サメ肉を使ったジャーキーや、ペット用にサメ軟骨や乾燥肉が販売されている。



図3 サメを使った料理（気仙沼・(株) 中華・高橋）

3) 栃木地域 (図4)

サガンボ (アブラツノザメ) またはモロ (ネズミザメ) の名称で、醤油や味醂で「漬け」として食されている。また、学校給食でフライとしても食されている。基本的には、安価な魚として流通している。栃木市の「なすび食堂」では、モロカツ丼定食が販売されている。



図4 サメを使った郷土料理

4) 庄内・上越地域 (図4)

アブラツノザメの刺身や煮付けが、郷土料理として紹介されて、正月料理として供されている。

5) 伊勢市・津地域 (図4)

「さめのたれ」として知られており、伊勢神宮に神饌として供せられたことから、この地方に広まったと考えられる。アオザメ、ドチザメ、ヨシキリザメ、シュモクザメの身を味醂、醤油、砂糖を合わせた特製のタレに漬けこみ、風乾したものである。

6) 備後北部地域 (図4)

三次の郷土史に「ワニ」を食べるという項目があり、それを参考に三次地区のワニ食をまとめた (三次市史編集委員会, 2004; 三次地方史研究会, 1998)。古事記の「因幡の白兔」に、サメのことを「和邇」とあり、貝原益軒の大和本草には、「ある種のワニは刺身や湯引きで食べられる」との記述がある。カセ (シュモクザメ科)、ネズミ・イラギ (ネズミザメ科)、オナガ (オナガザメ科)、トギレ・ボオズ (メジロザメ科) など 20 種類以上のサメが食用として販売されており、年間を通して販売されている。備後北部のワニ食は、明治に入り鱈を海外輸出品として扱う山陰の漁民が持ち込んだのが始まりのようである。料理としては、刺身、煮つけ、湯引き、フライなどがあり、三次市内の飲食店で提供されている。それ以外は、仕出し屋が、中華まん、ホットドック、ハンバーガーを提供している。

7) 瀬戸内地域 (図4)

農林水産省の「うちの郷土料理」(愛媛県 ふかの湯ざらし、https://www.maff.go.jp/j/keikaku/syokubunka/k_ryouri/search_menu/menu/fukano_yu_zarashi_ehime.html) に宇和島の郷土料理として、サメ肉の湯ざらしを酢味噌和えにして食する事が紹介されている。

8) 九州地域

平成11年発行(No.279)の鹿児島県水産技術センターの機関紙「うしお」に新谷寛治氏が、「加工原料としてのサメ肉の特性」を記述している(新谷,1999)。鹿児島市中央卸売市場におけるサメ類の入荷量は、昭和30年で2,515トン、その後、徐々に減少し、昭和45年で1,022トン、昭和50年では162トンと激減している。さつま揚げの原料として利用されてきたものが、原料の前処理・調理を必要としない「冷凍すり身」が普及するのに伴い、サメ肉の需要が激減した結果と思われる。ヨシキリザメ肉の原料特性として、脂肪含量が非常に少なく、呈味性アミノ酸が豊富である事が報告されている。しかし、筋肉中に1.5~2.0g/100gの尿素が存在することから、加工に用いる前に除去する必要がある。サメ肉を練り製品原料として利用する事の特徴は、色が白く、座りにくく、強い足を形成するといわれている。練り製品原料としての特性は、アルカリ水さらし、または塩化カルシウムさらし、を行った場合、格段にゼリー強度が高くなることが報告されている。さつま揚げの原料として利用してはいるが、原材料表記の関係からイメージの低下を考慮し、利用されなくなる傾向がある。

9) 海外 (図5)

2007年度のサメ類漁獲国の上位10ヶ国は、インドネシア、インド、スペイン、台湾、アルゼンチン、メキシコ、パキスタン、米国、日本およびマレーシアである(Ohara *et. al.*, 2010)。アフリカのデータは取



図5 世界のサメ料理

得できていないが、基本的にはふか鱈を得るためであるが、肉は食用として利用されていると考えられる。

世界のサメ料理をまとめてみた。

パロンボ (Palombo) という名称で、アブラツノザメやホシザメと思われるものが、イタリアでは食されている。

フィッシュ&ティップス：タラの白身が使用されることが多いがウバザメの肉を使用していたようである。

シャークハッシュ：バミューダの郷土料理で、サメ肉のそぼろ。

ビエンメサベ：サメのマリネのフリートという意味のスペイン、アンダルシア地方のサメ料理。

ハカール：アイスランドの発酵食品であり、サメ肉を自然発酵したもので強烈なアンモニアが特徴。

ホンオフエ：韓国料理で、ガンギエイの切り身の発酵食品。韓国全羅南道の港町である木浦の郷土料理であり、アンモニア臭が強烈である。

台湾には、伝統的なサメ料理店がある。燻製にしたサメ肉をさっと煮て、黒砂糖で味付けをし、にんにく醤油、にんにく酢、からしにんにく酢のタレを好みで付けて食する。

インドネシアの伝統的な料理であるサテにサメ肉を串に刺し、炭火で焼いた料理を出すところがある。

2019年にガーナを訪問した際、漁港にはサメが水揚げされていたが、大きすぎて捌けないよう買い手がついていなかった。

4. 機能性素材としてのサメ

サメの肝油は、昭和30年頃まで日本ビタミンやリケン化学が買い上げ、栄養剤として販売されていた。ビタミンAが合成されるようになってから、サメ肝油の需要が激減し、現在では国内生産されていない。

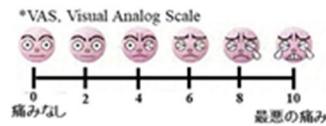
サメ軟骨は、毛細血管の新生を抑制する効果を示すことから癌の抑制につながるといった期待があり、機能性食品として販売されてきた。しかし、その科学的根拠が認められず、制癌効果を謳った機能性食品としての販売が認められていない。

サメ皮由来のコラーゲン加水分解物およびサメ肉酵素分解物の変形性関節症、骨粗鬆症や紫外線照射皮膚の改善効果を示す事を報告しているため、本項では、コラーゲンや肉の酵素分解物に関する研究を紹介する。

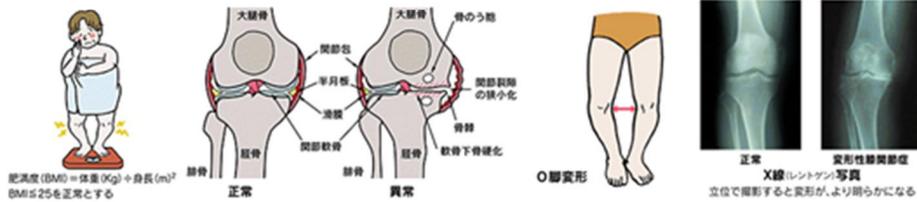
5. 変形性関節症モデル動物へのサメ皮由来コラーゲン加水分解物の投与効果

サメ皮由来コラーゲン加水分解物の摂取効果は、自然発症型変形性膝関節症モデルモルモットの関節症改善効果について検討を行った(野村ら, 2009)。変形性膝関節症の患者は、国内に2,000万人が存在し、主訴が痛みであり、軟骨変性と関節水症を伴うことが多い疾患である(図6)。変形性膝関節症モデルであるDunkin-Hartley種雄モルモット(14ヶ月齢)をコントロール群(n=8)およびサメ皮由来コラーゲン加水分解物(コラーゲン)投与群(n=8)にわけ、飼育を行った。コントロール群には滅菌水を、コラーゲン投与群には体重あたり600mg/kgになるように飲水として30日間与え、15ヶ月齢で解剖を行った。サフラニンO染色を行った膝関節部の組織像を図7に示した。コントロール群の組織像では、軟骨表面がささくれ立ち、軟骨細胞の喪失が認められた。サフラニンOの赤色の染色部が不明瞭であり、軟骨表面の破綻および染色面の減少が明らかであった。これに対し、コラーゲン投与群では、軟骨表面のささくれは認められるものの、軟骨細胞がコントロールに比べて増加し、サフラニンOの染色面も厚くなっていた。Mankin法に基

- ・国内の患者 **2,000万人**
- ・主訴-----**痛み** (問診で評価 VAS*の使用)
- ・軟骨基質の代謝異常が軟骨破壊へと進行
- ・**関節水症**を伴うことが多い



変形性関節症(OA)は加齢に伴い発症することが多く、関節軟骨の摩耗と変性、関節辺縁に見られる増殖性変化(骨棘形成)などを特徴とする疾患。

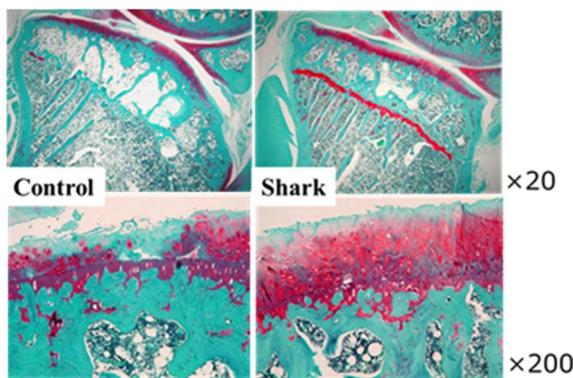


https://www.joa.or.jp/public/sick/condition/knee_osteoarthritis.html

図6 変形性膝関節症 (Osteoarthritis of Knee joint)

づいた変形性関節症の組織評価を行ったところ、コントロール群の総 Mankin score は 8.9 であり、組織構造、炎症細胞、サフラニン O 染色性の悪化が顕著であった。これに対しコラーゲン投与群で総 Mankin score が 6.4 であり、関節症の症状の改善が認められた。関節部の骨端からプロテオグリカン (PG) を抽出し、グリコサミノグリカン (GAG) 鎖を認識する 2 種類の抗体を用いてウエスタンブロッティング (WB) を行った (図 8)。抗 PG 抗体 2B6 を用いた WB の結果からは、分子量約 500kDa 以上および約 200kDa 付近のブロードなバンドが確認できた。コントロール群で、この量は多く、コラーゲン投与群で少ないものであった。3B3 の抗体を用いた結果から、コントロール群に比べ、コラーゲン投与群で高分子であるアグリカンの量の増大を認めた。よって、コラーゲン投与により、骨端のマトリックス中で、安定して構造を維持しているアグリカンが増加している可能性が考えられる。

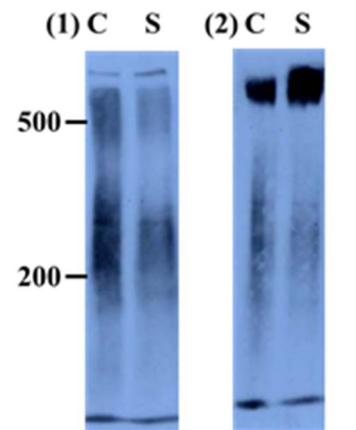
また、滑膜細胞 (HIG-82) に食餌由来のコラーゲンペプチドまたはアミノ酸を添加し、産生するヒアル



サメ皮由来コラーゲン加水分解物を投与した OAモデル膝関節部のMankinスコア

	組織構造	炎症細胞	染色性	タイトマーク	総合
Control	3.6	2.6	2.5	0.1	8.9
Shark	2.5	2.1	1.6	0.1	6.4

図7 サメ皮由来コラーゲン加水分解物を投与した OA モデル膝関節部のサフラニン O 染色像



(1)一次抗体：抗プロテオグリカン
△Di-4S抗体 (2B6)
(2)一次抗体：抗プロテオグリカン
△Di-6S抗体 (3B3)
C, control; Shark, shark

図8 サメ皮由来コラーゲン加水分解物を投与した OA モデル膝関節部の PG 抽出物の WB 像

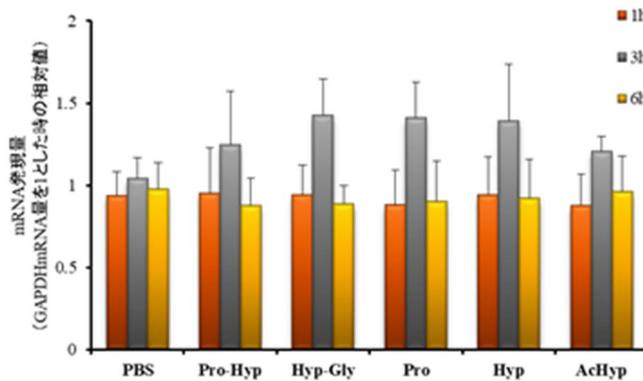


図9 コラーゲン由来ペプチド及びアミノ酸の滑膜細胞添加によるヒアルロン酸合成酵素 (*HAS-2*) mRNA の発現量への影響

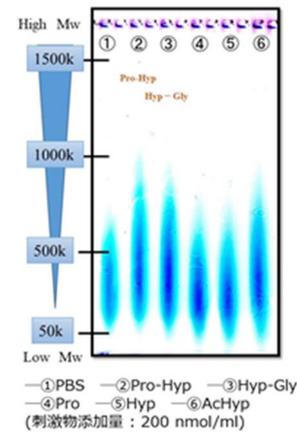


図10 コラーゲン由来ペプチド及びアミノ酸の滑膜細胞添加による産生したヒアルロン酸の分子量分布

ロン酸合成酵素 (*HAS-2*) の mRNA の遺伝子発現量 (図9) および産生するヒアルロン酸 (HA) の分子量分布を測定した (図10)。プロリル-ヒドロキシプロリン (Pro-Hyp)、ヒドロキシプロリル-グリシン (Hyp-Gly)、プロリン (Pro)、ヒドロキシプロリン (Hyp)、およびアセチルヒドロキシプロリン (AcHyp) を添加し、1, 3, 6 時間後の *HAS-2* 遺伝子の発現量を測定した。コントロールに比べ、被験物質添加3時間後に *HAS-2* の遺伝子発現量が増加した (図9)。また、HA の高分子化が確認できた (図10)。Pro-Hyp および Hyp-Gly の添加による HA の高分子化が顕著であった。HA の高分子化は、関節液の粘性の増加につながり、関節部の動きを滑らかにする可能性を意味する。また、関節部における HA が、損傷する軟骨組織の改善および炎症細胞の減少に寄与する可能性も考えられる。よって、コラーゲン摂取により滑膜細胞におけるヒアルロン酸産生に影響を与えることで変形性関節症の改善に寄与するものと考えている。

6. サメ肉摂取による骨粗しょう症改善効果

サメ魚体の 50%を占めるのが肉である。毛鹿サメは、そのままステーキや煮物として利用されている。三次のワニ (サメ) 料理や漬け井、伊勢のたれが有名であるが、東北・関東では、サメの湯引き、煮付け、フライが食膳に供されることもある。サメ肉は、多くの場合、魚肉練り製品の補助食材として利用されてきた。‘はんぺん’の原料は、主にサメ肉のすり身であり、サメ肉中の筋の除去が重要になる。機械的に分別が可能であり、筋を除いた肉を使用できる。筋は、おでんだネとして、軟骨も練りこんだもので利用されている (図1)。

日本国内において、サメは有効に利用されているが商品価値が低い。また、成分表示義務の観点から、魚種を明記する必要があるため、練り製品にサメ肉を使用することが商品価値を下げる (安価な魚肉を混ぜているという感覚) という思惑があり、あまり利用されなくなっている。そこで、当研究室と(株)中華・高橋との共同研究から、サメの筋肉を入れ、歯応えを残した練り製品を開発し、New コラーゲンボールとして売り出している。特徴としては、魚臭さを除いた事、およびコラーゲン量を高くした事である (図3)。サメ肉の摂取効果を検討した結果、骨質を高める効果を認めた (野村ら, 2012; Uehara *et al.*, 2014)。骨粗しょう症は、骨の代謝バランスが崩れ、骨形成よりも骨破壊が上回り、骨がもろくなった状態である。高齢女性の発症リスクが高くなり、閉経に伴う女性ホルモンである「エストロゲン」が減少することで骨粗し

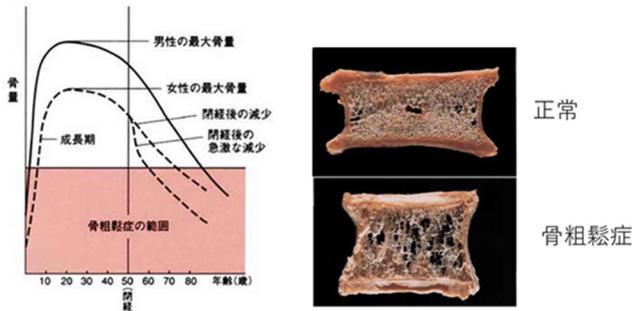


図 11 骨粗鬆症 骨量が減少し骨が弱くなったり、骨折しやすくなる病気。60 歳代の女性の半数、70 歳代の女性の約 6 割が骨折しやすい状態。女性は男性に比べ骨量が少ないのに加え、閉経後に急激に骨量が減る

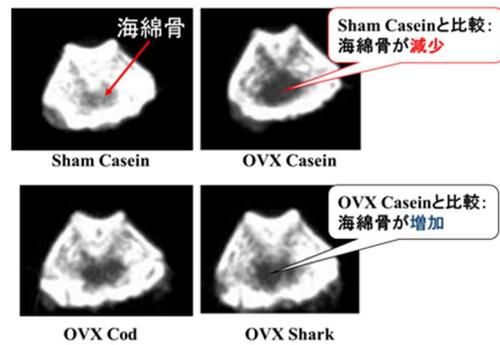


図 12 摂取タンパク質の異なる卵巣摘出ラット大腿骨遠位部の μ CT 断面図

よう症を発症する (図 11)。本研究では、卵巣摘出することでエストロゲン産生を抑制した骨粗鬆症モデルラットに対して、サメ肉を投与し、骨粗しょう症の改善効果について検討を行った。対照としてカゼインまたはタラ肉を与えた群、試験食としてサメ肉を与えた群を設定した。図 12 に大腿骨近位部の μ CT による代表的な断面図を示した。中心部が海綿骨であるが卵巣摘出していないカゼイン投与群 (Sham Casein) であり、卵巣摘出したことで海綿骨が減少していた (OVX Casein)。OVX Casein 群と比較して、タラ肉 (OVX Cod) およびサメ肉投与群 (OVX Shark) の海綿骨が改善していた。図 13 に大腿骨の骨盤側 (No.4) および脛骨側 (No.18) の骨密度を示している。その結果、サメ肉投与群において骨密度の有意な増加を認めている。

7. サメ皮由来コラーゲン

農工大・硬蛋研のサメの有効利用に関する研究は、当時廃棄物として処理されていたサメ皮の有効利用を目指したものであった。

最初に手掛けたのは、サメ皮を鞣し、革を製造する事であった。この仕事は、主に都立皮革技術センターと宮城県産業技術総合センターで行われるもので、気仙沼市の特産品として鞆や財布などが販売されている。現在は、シャークス社 (<https://sharksjapan.shopselect.net/categories/63422>) が販売している。

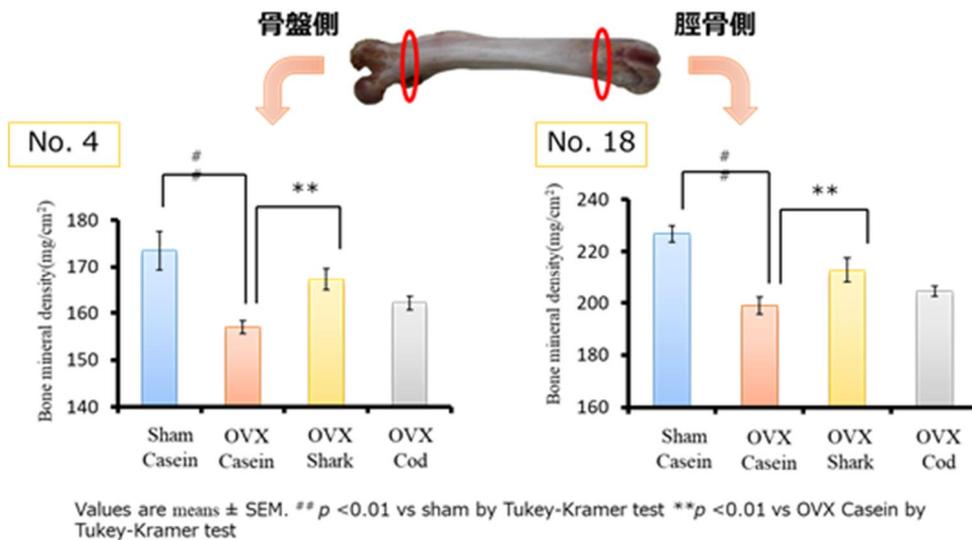


図 13 摂取タンパク質の異なる卵巣摘出ラット大腿骨 Slice No.4 および No.18 における骨密度

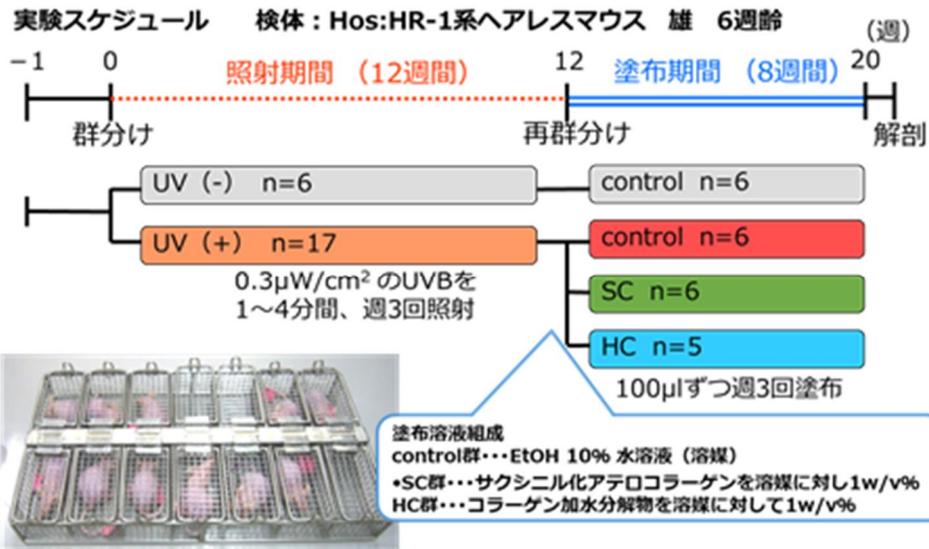


図 14 光老化モデルマウスへのコラーゲン塗布による皮膚状態改善効果

次に手掛けたのがコラーゲンの精製、特性解析、大量製造方法の確立である(上原ら, 2017)。サメ皮由来コラーゲンの特徴は、 α 鎖内に分子間架橋が存在するため、ブタ皮由来コラーゲンと異なる電気泳動像を示す。また、コラーゲンに特徴的なヒドロキシプロリン(Hyp)の存在量が低く、その為熱変性温度が低い事である。陸生動物のコラーゲン溶液の変性温度が37°C付近であるのに対し、25°C付近である。コラーゲンの変性温度は、生育環境に依存するといわれており、Hyp含量が高いほど変性温度は高くなる。マリンコラーゲンの実験室レベルでの精製は、それ程問題なかった。温度管理さえ出来ていれば、変性しないコラーゲンを精製することができた。しかし、商業レベルでの製造では、コストの問題もあり、室温での操作が基本になる。臭いの原因は、主に肉部分に由来することが多く、新鮮な状態で肉部分の物理的な削除が重要になる。次に問題になるのは、所謂サメ皮に特徴的な楯鱗(黒皮)の除去である。この黒皮を綺麗に除いておくことで最終製品である化粧品用途のコラーゲンが精製できることになる。精製した真皮を細切し、低温で酸溶媒により抽出、塩析、酸溶媒に再溶解、脱塩した後に凍結乾燥することで、スポンジ状のコラーゲンを調製することができる。このサメ皮由来のコラーゲンをサクシニル化することで、化粧

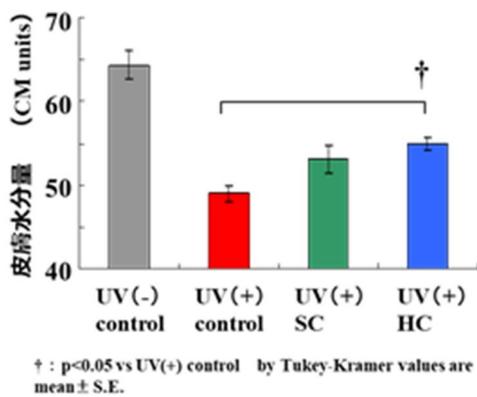


図 15 コラーゲン塗布 7 週後の光老化マウス皮膚水分量

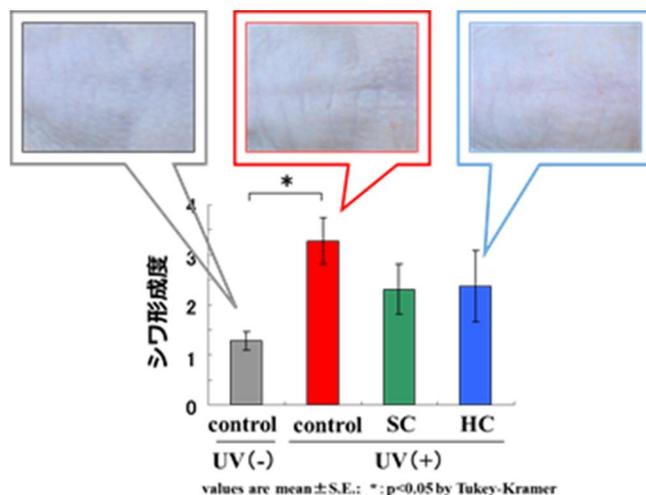


図 16 コラーゲン塗布 8 週後の光老化マウス背部皮膚のシワ形成度

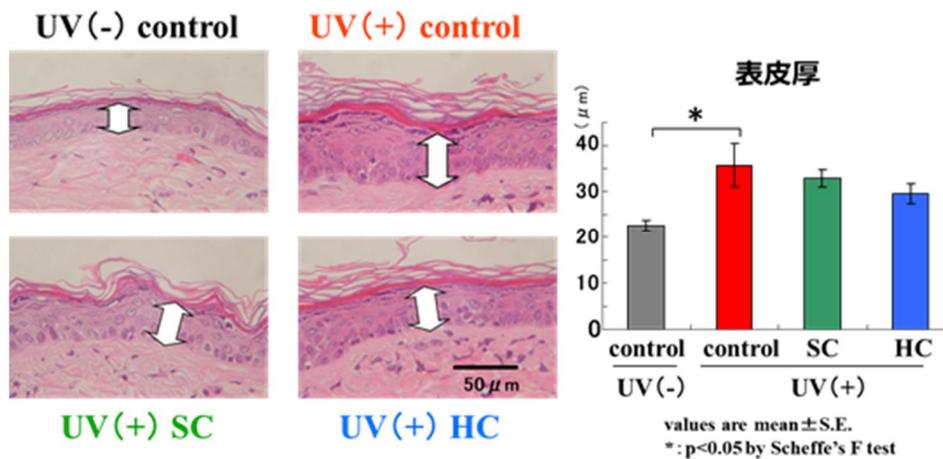


図 17 コラーゲン塗布光老化マウス背部皮膚の HE 染色像

品用途に利用することが可能になった。化粧品としての機能として、コラーゲンを塗布することによるシワ改善効果を検証した(渡部・野村,2013)。ヘアレスマウスに6週間紫外線照射し、シワを形成させた後、コラーゲン溶液(サクシニルカ化アテロコラーゲン,SC およびコラーゲン加水分解物,HC)を塗布した(図14)。図15にコラーゲン塗布7週後の皮膚水分量を示した。その結果、コラーゲン塗布により皮膚水分量の改善が認められた。図16に背部皮膚の写真および皺形成度を示した。コラーゲン塗布により皺が目立たなくなった。図17に光老化マウス背部皮膚のヘマトキシ-エオシン(HE)染色像、図18にエラスチカワングンソン染色像を示した。コラーゲン塗布により、紫外線暴露による肥厚の抑制が若干抑制されていることが認められる。また、UV(-)controlとUV(+)controlを比較した場合、紫外線暴露により凝集したエラスチン繊維が認められる。これに対して、UV(+)SCおよびUV(+)HCとUV(+)controlを比べた場合、コラーゲン塗布により真皮中のエラスチン繊維が分散しており、皮膚中のエラスチンの集合状態を改善していることを認めた。これは、紫外線照射することで励起される真皮中のエラスチン繊維の集合、表皮の肥厚、角層の剥離のような傷んだ皮膚が、コラーゲンを塗布することで改善することを示している。

また、コラーゲン加水分解物の摂取による紫外線照射マウスの皮膚状態改善効果を検討したところ、紫外線暴露によりマウスの皮膚水分量は減少するが、コラーゲン加水分解物の摂取により改善する事を認めている。これは、摂取したコラーゲン加水分解物が消化する事で生じるコラーゲン特有のジペプチド(プロリン-グリシン等)が吸収され、皮膚の

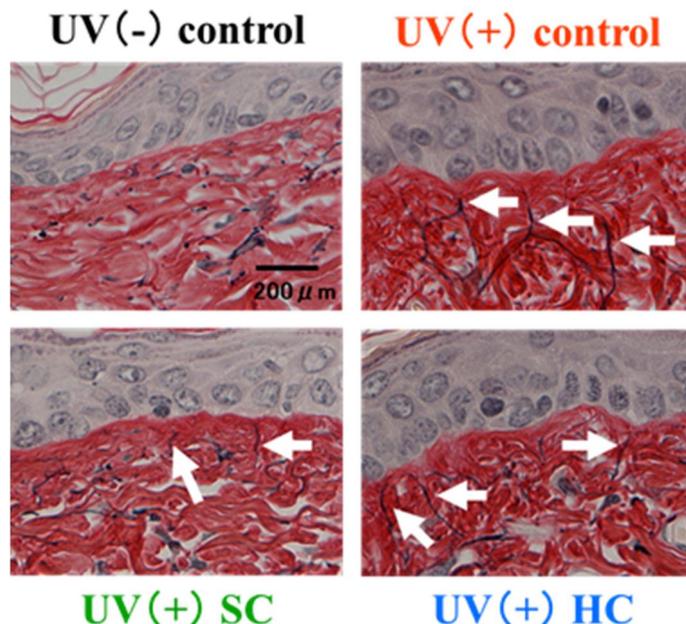


図 18 コラーゲン塗布光老化マウス背部皮膚のエラスチカワングンソン染色像

細胞のヒアルロン酸やコラーゲンの合成を促進する事で、紫外線照射により悪化した皮膚組織を改善したものと考えている (図 19)。

8. 最後に

サメの痕跡は縄文・弥生時代の遺跡からも出土しており、古くから食材として利用されている。奈良時代には、サメの干物である「さめのたれ」が伊勢神宮へ献上品として登場しており、現在でも販売されている。‘はんぺん’ や魚肉練り製品の増量剂的な使われ方が多いが、販売会社の努力により新しい商品も提案されている。

サメは、マグロはえ縄漁に伴い混獲されることが多く、高級食材であるヒレのみを採取し、それ以外の部分を海洋投棄するフィニングが問題になっていた。しかし、近年では漁獲量調査と並行してフィニングにも目を光らせており、魚体全てが水揚げされている。世界の海で可食魚が減少している現状において、サメも有効な資源である。肉部分は小骨が混入しないことから、その加工方法を工夫することで超高齢化社会に対応した機能性を加味した付加価値食品として認知度を高めることも重要と考えている。機能性食品や化粧品原料としての利用などの高価格帯商品としての利用が可能になれば、魚価を高めることも可能になる。食品として利用する場合、養殖魚が中心となってくることが予想されている。その中でもサメ類は、天然魚としての利用が可能な魚種であり、適正な資源量の把握、丸ごと利用している大型魚であることを消費者にアピールすることができれば魅力的な資源と考えることができる。

本研究を行うにあたり、多くの卒業生、公設試・企業の方、県の行政官の皆様にご助言・ご支援をいただきました。この場をお借りして皆様に感謝の意を表したいと思います。有難うございました。

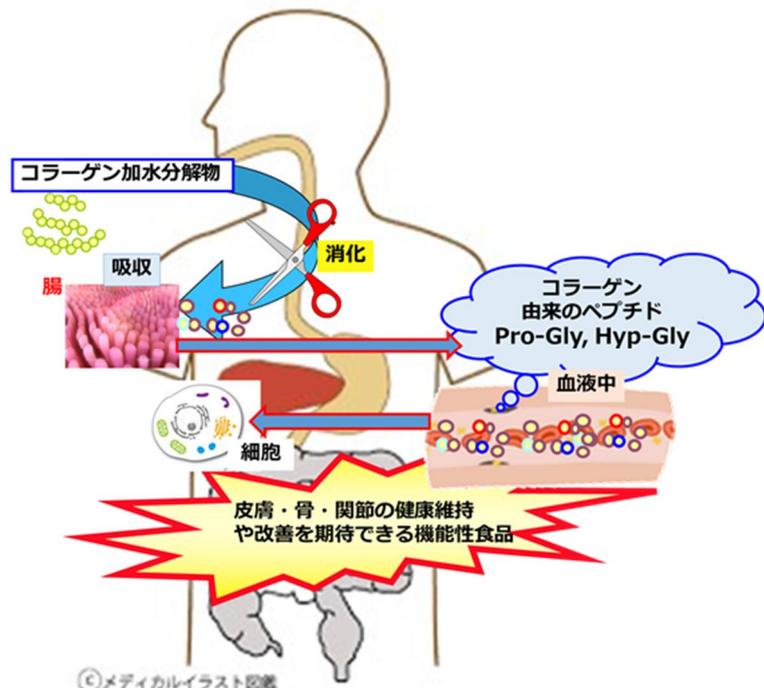


図 19 摂取したコラーゲンの作用機序のまとめ

文献

- 新谷寛治. 1999. 「加工原料としてのサメ肉の特性」 うしお 平成 11 年発行 (No. 279)
http://kagoshima.suigi.jp/ushio/book_html/ushio279/ushio279c.htm
- 公益財団法人 日本中華料理協会. 2014. 第 1 回サメ肉を使った中華料理コンクール、平成 26 年 5 月 27
<http://www.jacc.or.jp/news/news140530new.htm>
- 三次地方史研究会. 1998. ものがたり 三次の歴史、第 4 章 近現代編・(コラム) ワニを食べる pp.162-163.
- 三次市史編集委員会. 2004. 三次市史 4、V.町の生活と民族の諸相. pp.164-168.
- 野村義宏・福井武久・笹部修司・田中昌哉・清水健司・巖向群・高橋滉・宮田正彦 (発明者)・中華高橋 (特

- 許権者) .2012. 特許 4998880 「骨粗鬆症の予防又は改善剤」、登録日：2012.5.25.
- 野村義宏・高橋滉・笹辺修司. 2009. サメが丸ごと化粧品原料や機能性食品に. 生物工学会, 9: 452-453.
- Ohara, H., H. Iida, K. Ito, Y. Takeuchi, and Y. Nomura. 2010. Effects of Pro-Hyp, a collagen hydrolysate-derived peptide, on hyaluronic acid synthesis in a guinea pig model of osteoarthritis. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 74: 2096-2099.
- 食品データ館. 2022. サメ（鮫）の産地・漁獲量ランキング <https://urahyoji.com/catch-same-d/>
- Uehara, K., A. Takahashi, M. Watanabe, Y. Nomura. 2014. Shark protein improves bone mineral density in ovariectomized rats and inhibits osteoclast differentiation. *Nutrition*, 30, 719-725.
- 上原一貴・若松亜依・野村義宏. 2017. サメの丸ごと利用、日本食品機械研究会誌, 37: 1-6.
- 渡部睦人・野村義宏. 2013. コラーゲン今昔物語～3 回目 化粧品としてのコラーゲン～. *皮革科学*, 59: 1-8.

(受付：2022年7月18日 Received: 18 July 2022)

海洋生物由来酸性多糖類研究の現在 -コンドロイチン硫酸を中心に-

平澤 信太郎・吉田 孝

(弘前大学 大学院農学生命科学研究科)

Recent researches on the chondroitin sulfate and other acidic polysaccharides from marine organisms

Shintaro Hirasawa, Takashi Yoshida

(Hirosaki University Graduate School of Agriculture and Life Science)

1. はじめに

糖鎖が『第三の生命鎖』と呼ばれるようになって久しい。地球上のすべての生物に共通して、糖鎖は生体(細胞)の最外層で細胞の物理的保護や、周辺環境の形成・維持に寄与する成分として存在している分子群である。具体的には、原核生物における莢膜多糖やリポ多糖類、真核生物におけるプロテオグリカン(PG)・グリコサミノグリカン(GAG)、糖タンパク質・糖脂質に結合して細胞表面に露出した糖鎖や、植物細胞壁を構成するセルロースやペクチンなどがそれに該当する。細胞内に目を向けると、原核細胞のタンパク質は(一部の例を除いて)基本的に糖鎖修飾されないが、真核細胞においては細胞質、核、小器官など至る所に糖鎖修飾を受けたタンパク質・脂質が存在する。糖鎖は真核生物の生体中に普遍的に存在し、受精・発生・分化、組織・器官形成(細胞同士の集合・接着と解離)、栄養の保存・利用や神経作用、免疫作用における認識・情報のやり取り、疾患における生理的過程など、あらゆる生物学的な現象に関与している。さらには、分子に水溶性を付与したり、外来分子の接近を妨害したりといった下働きの面も多く備えている。

このように生命活動にとって数多くの重要な役割を持つ糖鎖であるが、生物学・生化学の一分野としての糖鎖生物学・糖鎖化学は、核酸(遺伝子)やタンパク質(それぞれ第一・第二の生命鎖と呼ばれる)の研究に比べるとまだまだ未知な領域が多いと言わざるを得ない。試しに Google Scholar (<https://scholar.google.co.jp/schhp?hl=ja>)で『glycan』というワードで検索してみると、ヒット数は約163,000件程度であるが、『genome』と『protein』ではそれぞれ約1,230,000件ならびに約892,000件のヒットがある(2022年7月の時点。ちなみに『starch』では約1,720,000件がヒットする)。ワードの選び方や検索エンジン(PubMed など)によって検索結果が異なるため単純な比較はできないが、食品科学分野以外での糖鎖研究は、遺伝子やタンパク質研究ほどには一般化されていないと言えるだろう。

これらの原因の1つに、糖鎖という物質がいわゆる生物学のセントラルドグマの外にあることが考えられる。始めに核酸があり、次いでタンパク質へと連なる遺伝情報の流れ(セントラルドグマ:生物学の基本原則)は糖鎖を含んでいない。糖鎖の設計図はどの生物の遺伝子にも書き込まれておらず、遺伝子には糖鎖の合成や分解に関わるタンパク質(酵素)の設計図があるのみである。すなわち糖鎖の生合成は鋳型合成ではなく、生体内の各所で発現した酵素の特性によって定められる。酵素の発現状況は生物ごとに、また組織ごとに同じではないので、糖鎖には微小な不均一性が見られることが多い。構造上の不均一性は、糖鎖が研究者から敬遠されやすいことの最大の原因である。糖鎖は同一個体内においても年齢や部位によって構造が変化し、機能解析には注意と工夫が必要である。糖鎖の不均一性は、実は限られた遺伝子数で多様な情報を作り出すシステムの産物でもあり、むしろ糖鎖は不均一でなければならないとも言えるのであるが、現実にはこれによって糖鎖の構造・機能解析の

ために大量のサンプル調製が必要となり、研究の難易度を引き上げてきた。これは PCR 技術により極微量のサンプルから太古の生物の遺伝情報すら解明できるようになった遺伝子の世界と対照的である。

しかしながら近年、質量分析計やレクチンマイクロアレイの開発などを始めとする分析技術のめざましい発展とバイオインフォマティクスの整備に伴い、糖鎖研究は加速しつつある(産総研, 2008)。核磁気共鳴分光法(NMR)の高性能化も追い風である。もちろん現代技術の発展のみならず、糖鎖の重要性を早期から認識して研究を行ってきた先人たちの蓄積が重要な礎となったことは言うまでもない(Roseman, 2001; Sharon and Lis, 2004)。こうして明らかになってきた糖鎖の機能は受精や発生・成長から生理機能の維持や感染の制御まで多岐に渡り、最近では神経障害等にも関与していることが示されている(産総研, 2008)。しかし、これらのほとんどは細胞表面などに露出する比較的短い鎖長の糖鎖の研究であり、糖鎖研究にはまだ、広大な未開拓地が残っている。機能性糖鎖としての多糖類である。

糖鎖はそもそも、いくつかの単糖がグリコシド結合を介して重合することで生じる。二~十糖程度の大きさの糖鎖をオリゴ糖、それ以上を多糖と呼んでおり、最も身近な多糖類はデンプンとセルロースであろう。デンプンは主に植物の貯蔵多糖で、ヒトの重要なエネルギー源である。一方でセルロースは植物細胞壁に存在して植物体を支える多糖であるが、ヒトには分解酵素が備わっていないため食用にはならない。この二者は共にグルコースのみで構成された多糖で、デンプンは $\alpha 1,4$ 結合の主鎖の他に $\alpha 1,6$ 結合で分岐した複雑な構造を持つ。セルロースは $\beta 1,4$ 結合のみで作られたシンプルな直鎖分子である。 α と β の違いは構成糖のうち非還元末端側の糖の 1 位水酸基と 6 位水酸基が同じ方向を向いているか(α)、あるいは向いていないか(β)で定まる。このようなほんのわずかな違いが大きな性状の違いを生むことが、糖鎖研究の難しさ面白さを端的に表している。

多糖類のうち、酸性官能基を備えたものを酸性多糖類(acidic polysaccharides)と呼ぶ。官能基はカルボキシ基か硫酸基である。代表的なものとしてグリコサミノグリカン(glycosaminoglycan, GAG)やペクチン、アルギン酸、フコイダンなどが挙げられる。このうち一般の動物(後生動物)が生産するのは GAG のみとされる。ペクチンとアル

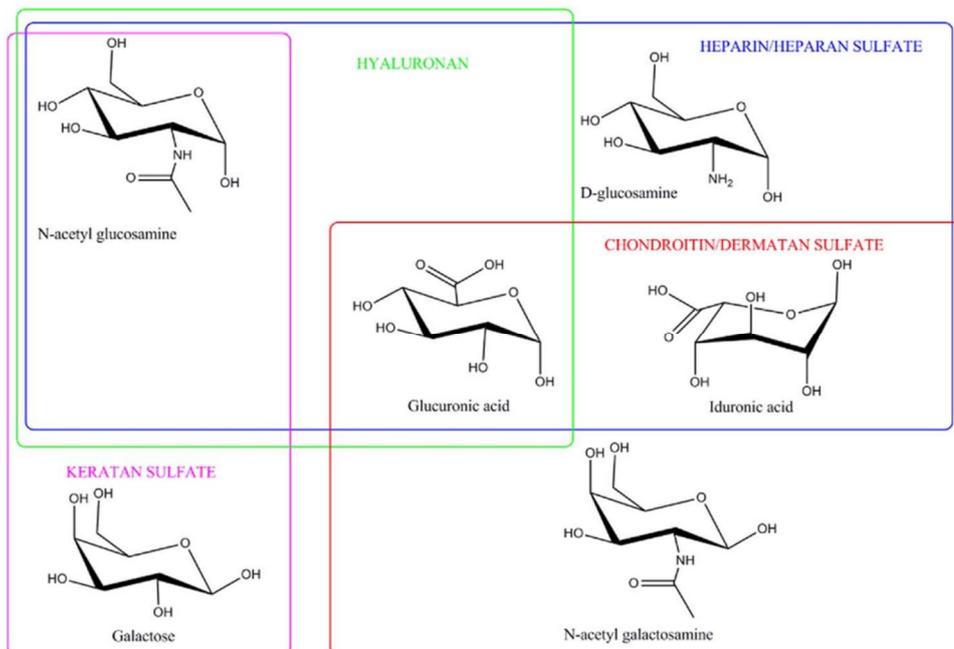


図1 各グリコサミノグリカンの基本構造 Valcarcel et al., 2017 より引用

ギン酸は共に植物の細胞壁成分であるが、アルギン酸は陸上植物では見られず、水生藻類からのみ得られる(藻類の“ぬめり”成分の一つ)。反対にペクチンは陸上植物とシャジクモ類を含むストレプト植物にみられる(石

水・竹中, 2004)。フコイダンはアルギン酸と同様に水生藻類、特に褐藻類から得られるが、棘皮動物の仲間に限っては褐藻類が生合成するフコイダンを極めて類似した構造を持つ、硫酸化フコース多糖と呼ばれる多糖類を備えており、受精の際の精子先体反応などに関与することが知られている(Ustyuzhanina et al., 2021)。

GAG はさらにコンドロイチン硫酸(chondroitin sulfate, CS)、ケラタン硫酸(keratan sulfate, KS)、ヘパリン(heparin)、ヘパラン硫酸(heparan sulfate, HS)、ヒアルロン酸(hyaluronic acid, HA)に分類される(図1)。GAG のほとんどが粘膜(mucus)にも存在することから、これらの酸性多糖は以前はムコ多糖類(mucopolysaccharides)とも呼ばれていた。動物粘膜の“ぬめり”成分であるムチン類(mucin)と語源を共にしている。実際、GAG は多くが優れた保水性を持ち、水溶液は高い粘性を示す。例えば GAG の中でも最大の分子量を持つヒアルロン酸は 1 g で 6 L の水を保持できると言われている(Jegasothy et al., 2014)。このような保水性の他に、GAG の中には抗酸化活性や抗炎症活性、抗血液凝固活性など有用な生理活性を示すものがある(Valcarcel et al., 2017; Pomin and Mourão, 2014)。また神経細胞の発達・再生に関与するという報告もある(Maeda, 2010)。そのような生理活性はヒアルロン酸以外の GAG 類が有する硫酸基に由来し、硫酸基の量や位置と生理活性との間には複雑な関係があることが知られている(Valcarcel et al., 2017; Pomin and Mourão, 2014; Song et al., 2021)。

2. コンドロイチン硫酸(CS)について

CS は硫酸基を持つ GAG の代表である(図2)。一般的にはグルクロン酸(GlcA)と *N*-アセチルガラクトサミン(GalNAc)が β 1,3 及び β 1,4 結合した[4GlcA β 1-3GalNAc β 1]という二糖単位を基本として、直鎖構造を形成する。多くの場合、少なくとも GalNAc の水酸基のいずれかが硫酸化を受けている。慣用的に GalNAc の 4 位にのみ硫酸基がある場合をコンドロイチン硫酸 A ユニット、6 位にのみ硫酸基がある場合をコンドロイチン硫酸 C ユニットと呼び、それぞれ CSA、CSC などと表記する。この 2 種類の二糖単位は、単純な直鎖構造ながらも極めて多様性に富む CS 糖鎖の主要な構成成分である(図3)。

他方で CSA 及び CSC 以外の二糖単位の存在が CS の多様性を高めている。CSA や CSC の構成二糖は硫酸基を1つ有する一硫酸化二糖であるが、より硫酸化度の高い二硫酸化や三硫酸化(以上)された二糖単位も存在する。例えば GlcA の 2 位と GalNAc の 6 位に硫酸基があればコンドロイチン硫酸 D ユニット(CSD)、GalNAc の 4 位及び 6 位に硫酸基があればコンドロイチン硫酸 E ユニット(CSE)となる。CSD は多くのサメ類、E はイカの仲間の軟骨などに存在する。タコの仲間から報告されているコンドロイチン硫酸 K ユニット(Higashi et al., 2015a) などという二糖単位も存在する。他にもまだ見出されていない二糖単位が存在するかもしれない。これらの二糖単位が集合して約 20 万 Da 前後の分子量を持つ CS 糖鎖を構成している。

ちなみに一本の“コンドロイチン硫酸”という糖鎖は決して単一の二糖単位によってのみ形成されるのではなく、例えば CSA ユニットだけで構成された“コンドロイチン硫酸 A”という糖鎖が実在するかといえば、これは非常に可能性が低い。試薬として「コンドロイチン硫酸 A」という多糖は販売されているが、CSA ユニットが大多数を占め

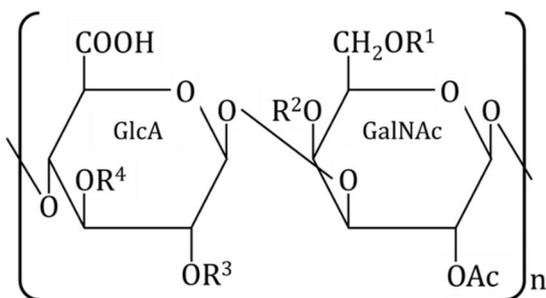


図2 コンドロイチン硫酸の基本構造

	R ¹	R ²	R ³	R ⁴
A	H	SO ₃ ⁻	H	H
C	SO ₃ ⁻	H	H	H
D	H	SO ₃ ⁻	SO ₃ ⁻	H
E	SO ₃ ⁻	SO ₃ ⁻	H	H
K	H	SO ₃ ⁻	H	SO ₃ ⁻

図3 コンドロイチン硫酸二糖単位中の硫酸基の位置

る画分であるゆえの便宜上の名称であり、それだけで構成されているわけではない。多くの場合、前述の多種類の二糖類ユニットの幾つかが(おそらく何らかの法則はありつつも)ランダムに並んでいる、というのが糖鎖としてのCSの実態と思われる。

構成二糖単位の割合や配列には何か法則が隠れているかもしれないが、これは現在のところ極めて見出すのが困難である。CSについて調査された生物種がまだ十分とは言えず、生物種間の相同・相違が不明瞭であることも一因であるが、他の糖鎖の例にもあるように、同一個体内でもCSの組成が体の部位、年齢等によって容易に変化し得ることが、その最大の障壁となっている。

さらに、CSのGlcAが5位エピマーであるイズロン酸(IdoA)に置換されたデルマタン硫酸(DS)と呼ばれる糖鎖が存在する(コンドロイチン硫酸Bと称されることもあり、命名上の混乱がある)。IdoAはイドースという希少糖のウロン酸形である。初期の報告ではブタの皮膚から抽出された糖鎖が主だったことから、デルマタン(dermatan)の名称は皮膚(derma)に由来している。DSのIdoAの2位水酸基には硫酸基が結合していることが多い。

これらの他に硫酸基を持たない二糖単位も存在し、コンドロイチン、もしくはコンドロイチン無硫酸などと呼ばれる(本稿では以後、OriginであることからCSOと表記する)。天然には無脊椎動物の細胞外マトリックスにしばしば存在することが知られており、例えば線虫(*Caenorhabditis elegans*)は硫酸化二糖単位を持たず、CSOのみを有することや、キイロショウジョウバエ(*Drosophila melanogaster*)は非常に低い硫酸化度のCS鎖を持つことが知られている(Valki et al., 2017)。巷のドラッグストア等で販売されるサプリメントには、ブタやサケ・サメなどが原料でありながら『コンドロイチン』という商品名のものがあるが、その正体は決してコンドロイチン“無硫酸”という糖鎖(CSOのみで構成された分子)ではなく、おそらくはCSAかCSCが大部分であると思われる。なぜならばCSOのみで構成された分子としてのコンドロイチン“無硫酸”は脊椎生物では確認されていない。硫酸化された二糖単位が並ぶ中に(理由は不明瞭だが)硫酸化されていない無硫酸二糖がランダムに現れるのみである。しかし生物種によってはCSOを多く有するものもあり、例えば深海ザメの一種ラブカ(*Chlamydoselachus anguineus*)の尾ビレ軟骨中のGAG類を分析した研究では、CSOが二糖単位の中で最も多く、全体の3割以上を占めることが明らかになっている(Higashi et al., 2015b)。

3. プロテオグリカン、サメ由来PG研究について

生体内のGAGは、ヒアルロン酸以外は単体では存在していない。CS類、KS、ヘパリン、HSなどのGAGは、すべて生体中でタンパク質と共有結合し「プロテオグリカン(proteoglycan, PG)」として存在(図4)している(より正確には、PGとはGAGを結合した糖タンパク質である)。PGは中心部となるコアタンパク質の違いによって分類され、哺乳類では33種類以上が報告されている。すべてのPGはGAGとの結合部分に共通したGAG結合配列を備えているが、GAGの結合数はPGの種類によって大きく異なる。

PGは存在部位によって細胞内性(intercellular)、細胞表面性(cell surface)、細胞周囲性(pericellular)、細胞外性(extra cellular)の4通りに分けられ、それぞれの部位で必要な機能・形態を発現している(Iozzo and Schaefer, 2015)。例えば主に関節軟骨に多量に含まれ物理的緩衝作用の中心を担っているアグリカンは、PGの中で最大数のGAGを保持しているが、その糖鎖(大多数はCS、一部KS)は合計100本以上あり、アグリカンの分子量は最大でおよそ200万Da近くにも及ぶ。一方で結合組織の細胞表面に発現してコラーゲン繊維の安定性に関与する

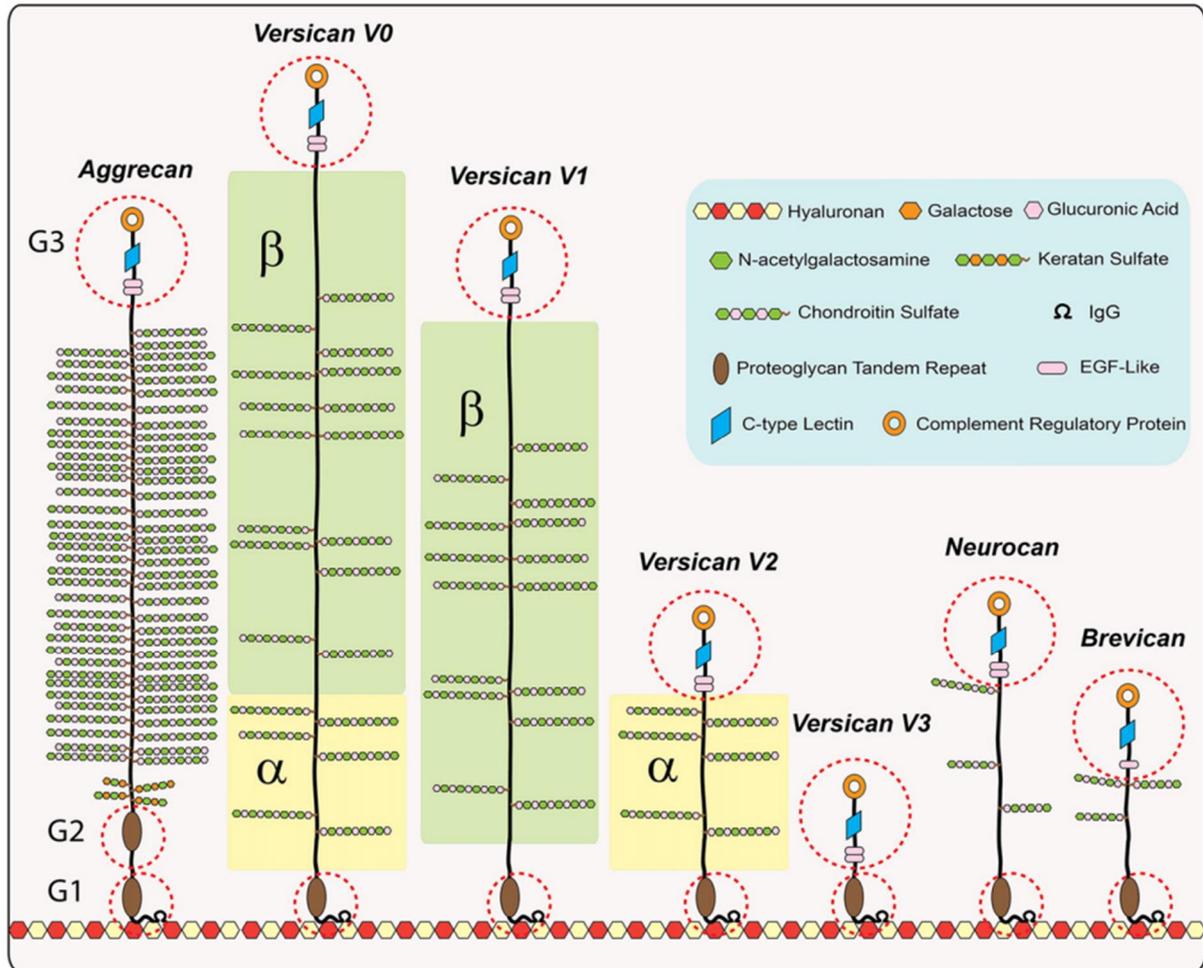


図4 各種プロテオグリカンの概略図 Iozzo and Schaefer, 2015 より引用

デコリンは、CSとDSの混成した糖鎖を1つ程度持つのみである。中にはGAGを持たないか、または時々備えているPG(パートタイムプロテオグリカンなどと呼ばれるグループ)なども報告されている(Valki et al., 2017)。

PGは1970年代に初めて存在が確認され、1973年には高濃度のタンパク質変性剤を用いて抽出する方法が確立された(Sajdera and Hascall, 1969; Oike et al., 1980)。CSと共にPGの構造や生体中の役割・生理活性が研究され、有用性も認められつつあったが、タンパク質変性剤が人体に有害な物質であることや品質管理の難しさなどから大量生産は不可能と思われていた。当時のPGの価格は実に1gあたりおよそ3千万円であったとされる。しかしながら1998年に弘前大学医学部生化学第一講座の遠藤正彦教授・高垣啓一助教授(当時)らのグループが、サケ鼻軟骨から酢酸水溶液によるPGの抽出法を開発し、大量生産と製品化に成功した。これは世界初の安価なPGの製造法であった。ここから弘前大学、青森県内の研究機関・自治体、地元商工会など産官学によるサケ鼻軟骨PGの開発事業が青森県内に展開され、文部科学大臣賞、農林水産大臣賞などの受賞を経て現在も【あおりPG】ブランドとして活動が続いている。

遠藤・高垣らのサケ鼻軟骨PGの開発チームの一員であった児島薫氏は、後に(株)グライコスモ研究所を設立し、(有)田向商店並びに弘前大学農学生命科学部と共にPG/GAGの新規な抽出原料の探索を行い、サメ軟骨からの新規な抽出方法を確立した。原料にはアブラツノザメ(*Squalus suckleyi*)またはヨシキリザメ(*Prionace glauca*)の軟骨を使用した。田向商店ではこのサメ軟骨PG/GAGをサプリメント等として販売しており、事業的成功を収めている。サメ軟骨は一部の地域を除いて非可食部位であるためほとんどが廃棄されていたが、児島氏の研究は

そのような未利用資源であるサメ軟骨に極めて高い付加価値を与えたといえる。サケの場合、約 4 kg 程度の魚体から得られる鼻軟骨はおよそ 35 g 程度であるが、サメを含む板鰓類は全身の骨格が軟骨で構成されていることから、軟骨に含まれる PG であるアグリカンの抽出原料として理想的と考えられる。アグリカンのコアタンパク質は、N 末端にヒアルロン酸と非共有結合的に結合する G1 ドメインを備えており、一方で C 末端に外皮細胞増殖因子(Endothelial Growth Factor: EGF)様ドメインやフィブロネクチン結合ドメインを備えている。EGF ドメインを有する PG は細胞増殖の促進や肌のターンオーバーに寄与すると考えられており、化粧品等への利用が期待できる。また、前述の通りアグリカンは最大量の GAG を備える PG であるため、CS(糖鎖のみ)の原料としても軟骨魚類の骨格は有望であり、実際にサメ由来 GAG はサプリメントとして市販されている。

児島氏はサケ鼻軟骨 PG の抽出からサメ軟骨 PG の開発に至るまで、常に現場で中心となって技術開発にあたった第一人者であったが、2020 年に惜しくも故人となってしまった。以来、筆者らはその研究を引き継ぎ、サメ軟骨由来 PG/GAG 抽出技術の改良ならびに構造解析に取り組んでいる。食用利用されているアブラツノザメ、ヨシキリザメ共に、軟骨抽出物の主成分はアグリカンである。筆者らは最近ではイコクエイラクブカ(*Garheorinus galeus*)の胸鰭軟骨から PG を抽出し、その糖鎖に CSD ユニットが多く含まれることを明らかにした。同様の解析を他のサメ軟骨に対しても実施したいと考えている。

4. プロテオグリカン・グリコサミノグリカン研究の今後

水生生物、特に海洋生物の CS は、陸上生物のそれに比べて分子量や硫酸基量が大きく異なり、かつ非常に多様であることが知られている(図 5)。例えば CSD、CSE、CSK のようなユニットの存在が広く知られるようになったのは海洋生物の GAG 研究がきっかけである。GAG の硫酸基量と生理活性には、複雑ながらも深い相関関係があることが明らかになってきており、海洋生物由来の PG/GAG(CS)には有用な生理活性が期待されている。

それではなぜ、海洋生物の CS には比較的複雑なものが多いのだろうか。あるいは逆に、哺乳類の CS には比較的シンプルなものが多いのはなぜだろうか。実はもともと陸上生活者だった海棲哺乳類であるクジラの軟骨に由来する CS はかなりシンプルであり、硫酸基量も高くない(Michelacci et al., 1986; Sugahara et al., 1991)。従って海洋に棲む生物なので複雑な CS が必要であるとは限らない。哺乳類への進化、もしくは脊椎動物が陸上生活化する過程で CS の複雑さが失われた、などの仮説を設定することはできる。しかしこの CS の複雑さが進化史のどこかで失われたという仮説を、現在得られている

知見のみで検証することは難しい。なぜならこの検証のためには水陸を問わずより多くの生物の CS についての知見が必要であるが、陸上脊椎動物 CS の調査はウシ、ブタ、ニワトリ以外の生物種について乏しいからである。従って未利用資源としての CS や PG の探索と同時に、様々な生物種が有する GAG について構造データを蓄積していくことが求められる。特に有袋類や両生類、硬骨魚類等についての知見は非常に重要と思われる。そしてもし CS の単純化が系統樹のどこかで起きたとすれば、その系統上の位置の他に、そのような変異を選択した進化の詳細もまた興味深い。多くの研究から CS と様々なタンパク質との非共有結合的な結合には、その硫酸基の数と位

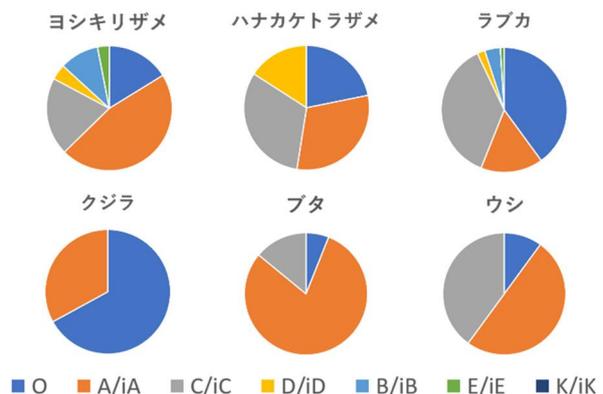


図 5 生物種ごとのコンドロイチン硫酸の構成比
ヨシキリザメ、ハナカケトラザメ、ラブカ、ブタ、ウシについては Valcarcel et al., 2017 を、クジラについては Michelacci et al., 1986 を参考にして作成した

置が関与していることが示唆されており、硫酸基が少ないほどそのような結合能は低下すると思われる(Maeda, 2010; Pomin et al., 2014)。従って脊椎動物の進化の過程で CS 上に担持する必要が無くなったタンパク質があったかもしれない、などと想像は進む。しかし一方で前述のように CSO が多いラブカの例もあることから、やはり現時点ではこれらは根拠のない憶測に過ぎない。今後の酸性多糖、硫酸化 GAG 研究の展開に期待したい。

謝辞

この総説の執筆の機会をご紹介下さいました田向商店・田向常城氏に感謝致します。また魚類軟骨 PG・GAG 研究について全般的なご指導とご協力を賜りましたグライコスモ研究所・(故)児島 薫氏に改めて敬意と謝意を表します。

文献

- 独立行政法人産業技術総合研究所(産総研). 2008. きちんとわかる糖鎖工学, 白日社.
- Higashi, K., Y. Okamoto, A. Mukuno, J. Wakai, S. Hosoyama, R. J. Linhardt, and T. Toida. 2015a. Functional chondroitin sulfate from *Enteroctopus dofleini* containing a 3-*O*-sulfo glucuronic acid residue. *Carbohydr. Polym.*, 134: 557-565.
- Higashi, K., Y. Takeuchi, A. Mukuno, H. Tomitori, M. Miya, R. J. Linhardt, T. Toida. 2015b. Composition of glycosaminoglycans in elasmobranchs including several deep-sea sharks: identification of chondroitin/dermatan sulfate from the dried fins of *Isurus oxyrinchus* and *Prionace glauca*. *PLOS ONE*, 10 (3).
- Iozzo, R. V. and L. Schaefer. 2015. Proteoglycan form and function: A comprehensive nomenclature of proteoglycans. *Matrix Biol.*, 42: 11-55.
- 石水毅・竹中悠人. 2004. 植物細胞壁ペクチンの構造と機能. *応用糖質科学*, 10: 215-219.
- Jegasothy, S. M., V. Zabolotniaia, and S. Bielfeldt. 2014. Efficacy of a New Topical Nano-hyaluronic acid in Humans. *J. Clin. Aesthet. Dermatol.*, 7: 27-29.
- Maeda, N. 2010. Structural variation of chondroitin sulfate and its roles in the central nervous system. *Cent. Nerv. Syst. Agents. Med. Chem.* 10: 22-31.
- Michelacci, Y. M. and C. P. Dietrich. 1986. Structure of chondroitin sulphate from whale cartilage: distribution of 6- and 4-sulfated oligosaccharides in the polymer chains. *Int. J. Biol. Macromol.*, 8: 108-113.
- Oike, Y., K. Kimata, T. Shinomura, K. Nakazawa and S. Suzuki. 1980. Structural analysis of chick embryo cartilage proteoglycan by selective degradation with chondroitin lyases (chondroitinases) and endo- β -D-galactosidase (keratanase). *Biochem. J.* 191: 193-207.
- Pomin, V. H., and P. A. S. Mourão. 2014. Specific sulfation and glycosylation – a structural combination for the anticoagulation of marine carbohydrates. *Front. Cell. Infect. Microbiol.*, 4: article 33.
- Roseman, S. 2001. Reflections on glycobiology. *J. Biol. Chem.*, 45: 41527–41542.
- Sajdera, S. W. and V. C. Hascall. 1969. Protein-polysaccharide complex from bovine nasal cartilage. *J. Biol. Chem.*, 244: 77-87.
- Sharon, N. and H. Lis. 2004. History of lectins: from hemagglutinins to biological recognition molecules. *Glycobiology*, 14: 53R-62R.
- Song, Y., F. Zhang, and R. J. Linhardt. 2021. Analysis of the glycosaminoglycan chains of proteoglycans. *J. Histochem. Cytochem.*, 69: 121-135.
- Sugahara, K., M. Masuda, T. Harada, I. Yamashina, P. Waard, and J. F. Vliegthart. 1991. Structural studies on sulfated oligosaccharides derived from the carbohydrate-protein linkage region of chondroitin sulfate proteoglycans of whale

- cartilage. *Eur. J. Biochem.*, 202: 805-811. Ustyuzhanina, N. E., M. I. Bilan, A. S. Dmitrenok, E. A. Tsvetkova, N. E. Nifantiev, and A. I. Usov. 2021. Oversulfated dermatan sulfate and heparinoid in the starfish *Lysastrosoma anthosticta*: Structures and anticoagulant activity. *Carbohydr. Polym.*, 261: 117867-875.
- Valcarcel, J., R. N. Carballal, R. Pérez-Martín, R. L. Reis, and J. A. Vázquez. 2017. Glycosaminoglycans from marine sources as therapeutic agents. *Biotechnol.*, 35:711-725.
- Varki, A., R. D. Cummings, J. D. Esko, P. Stanley, G. W. Hart, M. Aebi, A. G. Darvill, T. Kinoshita, N. H. Packer, J. H. Prestegard, R. L. Schnaar, P. H. Seeberger. 2017. *Essentials of Glycobiology*. 3rd ed. Cold Spring Harbor (NY), Cold Spring Harbor Laboratory Press. PMID: 27010055.

(受付:2022年9月6日 Received: 6 September 2022)

サメ肝油の栄養機能性に関する最新情報

保科 由智恵・西川 正純
(宮城大学大学院食産業学研究科)

New aspects on functional constituents of shark liver oil

Yuchie Hoshina, Masazumi Nishikawa

(Graduate School of Food, Agricultural and Environmental Sciences, Miyagi University)

はじめに

令和3年水産庁の「国際漁業資源の現況」によると、世界のサメ・エイ類の漁獲量は、1950年前半の20万トン台から2000年代前半のおよそ86万トンまで増加したが、その後減少傾向に転じ、2019年は68.8万トンとなっている(仙波, 2022)。農林水産省の海面漁業産生統計調査によれば、我が国のサメ・エイ類の漁獲量は、年々減少傾向にあり、近年は2万トン程度に推移している(農林水産省, 2021)。

サメは日本においては古くから知られ、食されてきた食材であり、竹輪、蒲鉾といった練り製品の原料として用いられている。ヒレはいわゆるフカヒレとして高級食材となっている。サメの種類は日本近海でも50種類に及び、大型のホホジロザメ、アオザメ、ヨシキリザメ、シュモクザメ、ネズミザメから小型のアブラツノザメ、マジロザメ、ホシザメ、ヘラザメ、ヘラツノザメなどなど、多種にわたる。

サメの生体構成成分は魚類の中では特徴的で、肝臓に含まれる油脂のスクワレンや軟骨のムコ多糖のコンドロイチン硫酸などがよく知られており、物理化学的、或いは薬理学的有用性が多々報告されている。

ここでは、サメ肝油に焦点を当て、特徴的に含まれるスクワレン、ジアシルグリセリルエーテル(Diacyl glyceryl ether:DAGE, アルコキシグリセロール)などについての最新の知見を紹介したい。

○スクワレン(Squalene)

スクワレンは、6つのイソプレンから構成される直鎖状のテルペノイド系不飽和炭化水素で $C_{30}H_{50}$ の化学構造を有する(図1; 清水・仲川, 2019)。スクワレンはコレステロールをはじめとス

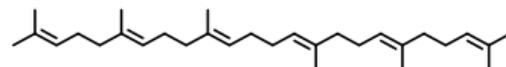


図1 スクワレン組成式

テロール類の生合成中間体として動植物に普遍的に存在し、サメでは、深海に棲息するアイザメ科のアイザメ、モミジザメ及びタロウザメの肝臓に多く、肝油中に40~70%を占める。日本近海で捕獲されるヨシキリザメやアブラツノザメ、ネズミザメの肝油にはあまり含まれてはいない。スクワレンの生理機能は、免疫力増強作用、抗ガン作用、肝機能改善作用などがよく知られているが、近年、脂質代謝改善作用、ラジカルスカベンジャー作用、そして放射線障害軽減作用、ワクチン効果増強作用などが明らかとなっている(西川, 2002)。

1. 脂質代謝改善作用 —脂質異常症の改善—

スクワレンは上述の通り肝臓でのコレステロール合成経路の中間体である(図2)。スクワレンの摂取は肝臓でのコレステロールの生合成に影響を与えられとされる。高脂血症(脂質異常症)患者を対象にスクワレンの影響を検討したヒト臨床試験を紹介すると、スクワレンを1日860mg(430mgカプセル2個)、20週間摂取した高脂血症

患者 25 人において、総コレステロール値が、開始前より 17.3%、LDL-コレステロール 22.2%、トリグリセリド値が 5.3%、の低下が認められた。さらに、プラバスタチン(高脂血症改善薬(HMG-CoA 還元酵素阻害剤))とスクワレンを併用した場合、総コレステロール 36.6%、LDL-コレステロール 46.5%、トリグリセリド値 10.9%が低下した。この作用機序について著者らは、体内蓄積したスクワレン及びその代謝物が HMG-CoA 還元酵素活性を阻害した(フィードバック阻害)ためと推察している。

2. 皮膚機能への働き

スクワレンは、皮膚や眼の網膜において、ラジカルスカベンジャーとして抗酸化的に働き組織の保護に役立つことが報告されている。特に皮膚においてスクワレンは、皮脂に元来 5~10%含まれる生体成分であり、また経口摂取で皮膚からの分泌量が増加することから、UVプロテクト作用が期待されている(西川, 2002)。

さらに、スクワレンを水素添加したスクアランは、化粧品基剤油として広く用いられており(糸井・川口, 1978)、豚眼を用いたスクワランの角膜保護効果についても有効性が報告されている(Hasegawa et al., 2019)。

3. 心血管疾患での働き

令和 2 年度の死因第 2 位は心疾患で、狭心症、心筋梗塞などは悪化すると死に至る(厚生労働省, 2022b)。スクワレンの心血管疾患への影響については、心筋梗塞モデルラットを用いたスクワレンの予防効果が報告されている(Farvin et al., 2004)。これによると、Wistar 系ラットに 2%のスクワレンを含む飼料摂取群と 2%のココナッツオイルを含む飼料摂取群を設定し、45 日間飼育後に、 β 作用薬であるイソプロテレノールを投与し、心筋梗塞を誘発させたところ、スクワレンを摂取した心筋梗塞誘発群は、ココナッツオイルを摂取した心筋梗塞誘発群に比べ心筋組織の異常が有意に抑制されるとともに、脂質過酸化のレベルにおいてもスクワレンを摂取した群で有意な低値が認められた。スクワレンの抗酸化作用による心筋組織の保護効果が示され、ヒトへの効果が期待されている。

4. 抗ウイルス作用

我が国のインフルエンザウイルス感染症は、例年 12~3 月が流行時期である。主な症状は、発熱、頭痛、関節痛、筋肉痛などが特徴であり、のどの痛み、鼻汁、咳などの症状もみられる。インフルエンザウイルスには、A 型、B 型があり、流行の原因となるのが A 型と B 型である(今井ら, 2019)。

近年、インフルエンザウイルス感染症対策として、スクワレンを含むサメ肝油の持つ抗ウイルス作用について検討されている。海田ら(2020)は、A 型インフルエンザウイルスに感染させたマウスを用いた試験で、コントロール群、乳酸菌群摂取群、サメ肝油摂取群の 3 群に分け、飼育 15 日目にインフルエンザウイルスを接種させ、サイトカイン産生の影響について検討した。その結果、IFN- γ 濃度がコントロール群とサメ肝油摂取群を比較し、サ

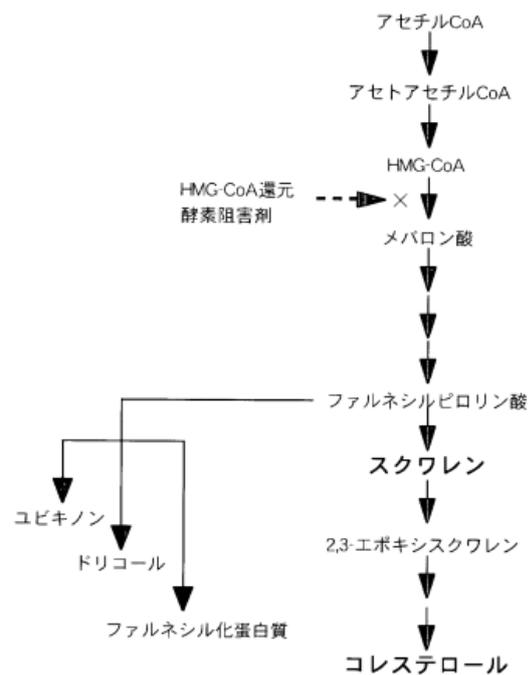


図2 コレステロール合成経路

メ肝油摂取群に有意な高値が認められた(図 3)。IFN- γ は、抗ウイルス作用は弱いものの、B 細胞やマクロファージを活性化する働きがある。このことから、IL-4 産生抑制などの免疫システムに寄与する可能性があると考察している。

さらに、ヒトを対象に鮫肝油摂取によるインフルエンザウイルス感染・発症の予防を検討した報告がある(著者ら, 2020)。健常な成人男女 110 名を対象として、サメ肝油摂取群、ビタミン C 摂取群(コントロール群)の 2 群に分けた実施した結果、サメ肝油摂取群は、ビタミン C 摂取群と比較し、インフルエンザ発症者数で有意な低値を認めた。この作用機序として、サメ肝油を摂取することで s-IgA 濃度が増加し、口腔内粘膜上皮細胞へのウイルス付着が阻止されたと考えている。

5. ワクチン効果増強作用

スクワレンにはインターフェロン誘導効果があり、ワクチンのアジュバンドとしても使われている。アジュバンドには、抗原の取り込みの促進や自然免疫受容体の刺激による抗原提示細胞を活性化する役割がある(日下部・石井, 2017)。スクワレン系のアジュバンドの特徴としては、油性であることから高い免疫性を得ることは難しいものの、摂取直前での混合であっても、アジュバンド効果を維持し、必要抗原量を減らすことが可能となる。実際に、高齢者を対象としたインフルエンザウイルスワクチン接種試験で、高い免疫応答を示すことが報告されている(Seo YB et al., 2014)。

○スクワラミン(Squalamine)

スクワラミンは Zasloff らによって 1993 年にツノザメ(*Squalus acanthias*)の胃組織から発見されたアミノステロールで、サメのエラに 0.5 μ g/g、胃に 1 μ g/g、腸に 0.02 μ g/g、肝臓・胆嚢組織に約 4~7 μ g/g 分布している。強力な血管新生抑制作用が、ウサギの角膜や bFGF、VEGF といった分裂促進因子(mitogen)を利用した内皮細胞増殖の試験により確認されている(図 4)。アメリカでは、抗ガン剤として開発が進んでいたが、見直しが掛かり、現在は加齢黄斑変性症対象とした点眼薬としてフェーズ III の臨床試験に入っている。

○ジアシルグリセリルエーテル(Diacyl glyceryl ether:DAGE, アルコキシグリセロール)

サメ肝油に含まれる栄養機能成分にジアシルグリセリルエーテルがある。ジアシルグリセリルエーテルは、海産物の他に哺乳類の母乳や骨髄、皮脂や皮膚の角化細胞にも存在している(西川, 2005)。ジアシルグリセリルエーテルは、1-O-アルキル-2,3-ジアシルグリセロールで 1 つのアルキル基と 2 個のアシル基を有する構造となっ

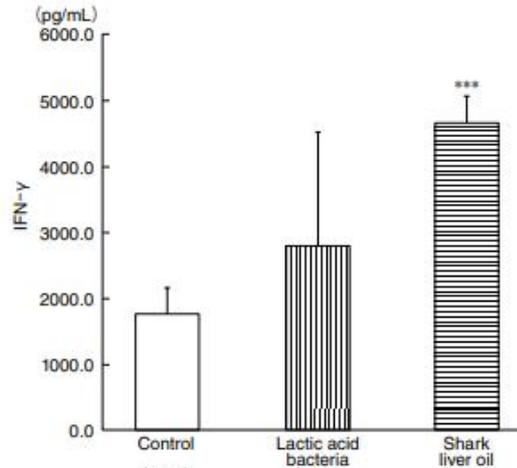


図 3 サメ肝油及び乳酸菌が IFN- γ に及ぼす影響

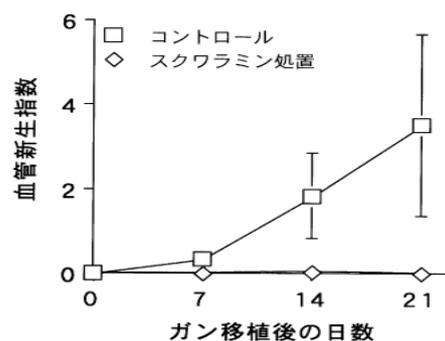


図 4 ウサギ角膜におけるスクワラミンの血管新生に及ぼす影響

ている(Imbs AB,2021))。サメの肝油中の含量はサメ種類にもよるが 5~40%に及ぶとされている(西川, 2002)。

1. 放射線障害軽減作用

ジアシルグリセリルエーテルの生理作用に関する研究の歴史は古く 1960 年代に遡る。Brohultら(1983)の研究では、放射線治療を受けている子宮頸ガン患者 255 人のうち、122 人にジアシルグリセリルエーテルを 1 日 0.3 ~2.6g を 3 週間摂取させ、非摂取群(123 人)と比較した結果、ジアシルグリセリルエーテル摂取群では、白血球数の減少が抑制されていた。骨髄は白血球をはじめとする様々な血球系細胞に分化する造血幹細胞に富む。ジアシルグリセリルエーテルは骨髄に特徴的に分布することから、放射線照射による骨髄組織の崩壊を防御したと推察された。

2. シワの形成抑制作用

ジアシルグリセリルエーテルは皮脂にも含まれるが、紫外線によるシワ形成、いわゆる光老化の抑制作用についても報告されている。ヘアレスマウスの皮膚に紫外線を定期的に照射し、紫外線によって誘発されるシワ形成に対する試験において、ジアシルグリセリルエーテルを摂取させた群は、未摂取群と比較しシワの形成が抑制される傾向を示した(図 5; 西川, 2002)。さらに皮膚の光老化で顕著となる皮膚の硬化も認められなかった。このことは、皮膚自身の防御能力を体内から高める可能性を示した結果であり、今後の展開が興味深い。

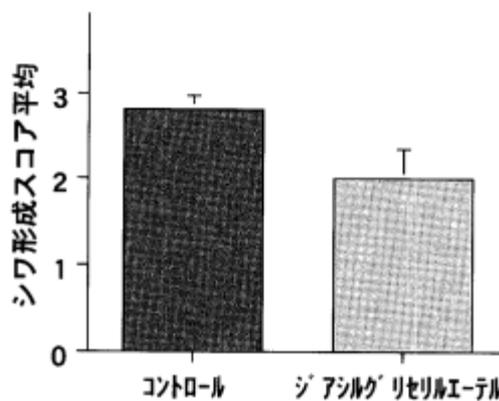


図 5 ジアシルグリセリルエーテルがシワ形成に及ぼす影響

3. 睡眠改善効果

令和 3 年度 健康実態調査(厚生労働省, 2022a)によると、多くの人が「寝つきが悪い」「夜中に目が覚める」などといった睡眠に関する不調を抱えており、睡眠の質を改善する機能性素材が求められている。そういった中、最近、サメ肝油摂取による睡眠改善作用が報告された。中川ら(2021)は、20 歳以上 64 歳以下の健康男女を対象に、試験群(イクラオイル・深海サメ肝油由来ジアシルグリセリルエーテル含有油脂加工摂取群)とプラセボ群の 2 群に分け 12 週間の摂取による睡眠の質、改善の有効性に関する検討を行った。その結果、試験群は、プラセボ群と比較し、ノンレム睡眠とレム睡眠の割合が有意に増加した。また、日中の覚醒困難のスコア点で有意な低値を示し、POMS2 による主観的な心理状態においても抑うつ・落込み、緊張・不安、活気・活力、総合的気分状態において有意な改善が認められた。

○n-3 系脂肪酸(DHA・EPA)

魚介類に豊富に含まれる DHA(ドコサヘキサエン酸)・EPA(エイコサペンタエン酸)は、私たちの身体にとって必須の脂肪酸である。サメ肝油においても種類にもよるが存在しており、モウカザメ肝油では EPA が約 7%、DHA が約 24%、アブラツノザメ肝油では、EPA が約 7%、DHA が約 12%含まれる。DHA、EPA の生理機能は多岐にわたるが、DHA に特異的な機能としては脳・眼機能の発達などの中樞神経作用が挙げられる。EPA と DHA の両化合物の機能としては、抗動脈硬化作用、降圧作用、血糖値低下作用、抗アレルギー作用、抗炎症作

用、骨強化作用、抗癌作用、さらに代謝性・循環器系疾患の脂質異常症（高脂血症）改善作用があるとされる。昨今、若年層からの罹患が懸念されている生活習慣病の改善にも繋がることからその注目度は高い（西川, 2016）。

おわりに

サメ肝油に含まれる脂質成分の効果効能について雑駁に述べてきたが、我が国の水産資源は年々減少しており、サメも例外ではない。魚食を中心とする日本食（和食）に慣れ親しんできた我々にとって、水産資源を持続的に維持・確保することこそ、次世代への素晴らしい贈り物になるのではないだろうか。

文献

- 仙波靖子. 2022. 令和3年度 国際漁獲資源の現状 サメ類の漁業と資源調査(総説). 水産庁 水産研究・教育機構, 33-1-33-5. https://kokushi.fra.go.jp/R03/R03_33_sharks-R.pdf.
- 農林水産省, 2021, 令和3年度漁業・養殖業生産統計 海面漁業生産統計調査 魚種別漁獲量, https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/index.html
- 清水直紀・仲川清隆. 2019. 過酸化脂質の構造解析を通じた酸化機構推定:スクアレンの酸化を例にして. 脂質栄養学, 28: 40-49.
- 西川正純. 2002. サメ由来の有効成分について. 日本水産学会, 68: 723-728.
- 糸井和男・川口敏雄. 1978. スクアラミンの全合成とその工業化. 油化学, 27: 659-666.
- Hasegawa, T., Yamamoto, T., & Sakamoto, Y. (2019) Evaluation of the corneal protective effects of dodecahydrosqualene (Squalene) using an in vitro porcine short-term dry eye model. *Animal Eye Research*. 38;3-8.
- 厚生労働省. 2022a. 令和3年(2021)人口動態統計月報年計(概数)の概況. 23pp.
- Farvin, K.H.S., R. Anandan, S. H. Kumar, K. S. Shiny, T. V. Sankar, and T. K. Thankappan. 2004. Effect of squalene on tissue defense system in isoproterenol-induced myocardial infarction in rats. *Pharmacol. Res.* 50: 231-236.
- 今井由美子・椎森仁美・市田 悠. 2019. インフルエンザウイルス感染症の病態. *ファルマシア*, 55: 1105-1110.
- 海田真帆・松本祥幸・小柳智・西川正純. 2020. 鮫肝油及び乳酸菌の抗インフルエンザウイルス効果. *薬理と治療*, 48: 589-597.
- 保科由智恵・松本祥幸・小柳 智・久保 明・竹田義彦・西川正純. 2020. 鮫肝油摂取によるインフルエンザウイルス感染への影響. *薬理と治療*, 48;1777-1781.
- 日下部峻斗・石井 健. 2017. アジュバンド. *アレルギー*, 66;815-816.
- Seo YB, Choi WS, Lee J, Song JY, Cheong HJ, Kim WJ. (2014) Comparison of the immunogenicity and safety of the conventional subunit, MF59-adjuvanted, and intradermal influenza vaccines in the elderly. *Clin Vaccine Immunol.*21;989-96.
- Moore KS, Wehrli S, Roder H, Rogers M, Forrest JN Jr, McCrimmon D, Zasloff M. (1993) Squalamine: an aminosterol antibiotic from the shark. *Proc Natl Acad Sci U S A.*90;1354-1358.
- 西川正純・玉井忠和, 2005. サメ肝油成分ジアシルグリセリルエーテル. *フードケミカル*. 21(9);38-42.
- Imbs AB, Velansky PV. (2021) Lipidomic profiling reveals biosynthetic relationships between phospholipids and diacylglycerol ethers in the deep-sea soft coral *Paragorgia arborea*. *Sci Rep.*11
- Brohult A, Brohult J, Brohult S, Joelsson I. (1977) Effect of alkoxyglycerols on the frequency of injuries following radiation therapy for carcinoma of the uterine cervix. *Acta Obstet Gynecol Scand.*56;411-418.

厚生労働省. 2022b. 令和3年度 健康実態調査結果の報告. 22pp.

中川 育・安武亜沙美・高田有華・岸川勝哉・近藤澄夫・野田康成. 2021. 睡眠に不満を感じている人におけるイクラオイル由来 DHA・イクラオイル由来 EPA 深海鮫肝油由来 DAGE 含有油脂加工食品の睡眠の質改善と抗ストレス効果の検証—ランダム化二重盲検プラセボ対証並行群間比較試験—. 薬理と治療, 49: 977-990.

西川正純. 2016. 魚食とDHA・EPA. 水産振興. 50: 1-66.

(受付 : 2022 年 9 月 20 日 Received: 20 September 2022)

東シナ海と九州北西岸におけるオナガザメ科ハチワレ *Alopias superciliosus* の出現と繁殖に関する知見

山口 敦子¹・鶴留 司²・永光 萌衣²・川久保 晶博²・渡辺 真緒³・古満 啓介¹
(¹長崎大学 水産・環境科学総合研究科・²西海国立公園九十九島水族館・³高知県庁)

Alopias superciliosus, the big eye thresher shark in the East China Sea and northwest Kyushu coast, Japan: occurrence, biological characteristic, and embryos

Atsuko Yamaguchi¹, Tsukasa Tsurudome², Mei Nagamitsu², Akihiro Kawakubo², Mao Watanabe³, Keisuke Furumitsu¹

(¹ Graduate School of Fisheries Science and Environmental Studies, Nagasaki University, ² Saikai National Park Kujukushima Aquarium, ³ Kochi Prefecture)

Abstract

The three Alopiidae family thresher sharks are found in Japanese waters, of which, *Alopias pelagicus* is best understood due to its relatively widespread occurrence along the Japanese coast. In contrast, information regarding the occurrence, ecology, and fisheries around Japan of the other two species, especially *A. superciliosus* is very limited. The present report provides an update on the occurrence, and describes the ecological characteristics of *A. superciliosus*, on the basis of observations made while studying three mature *A. superciliosus* female specimens on the northwestern Kyushu coast and in the East China Sea. Additionally, it discusses the embryos of five female *A. superciliosus* specimens collected off the Kochi Prefecture coast in the context of the species' reproductive cycle. On account of their ovoviviparous (oophagous) mode of reproduction, all pregnant individuals examined had one embryo each in the right and the left uterus. Further, a single pregnant female collected in the East China Sea in July had an embryo of over 1.5 m TL in each uterus. The current findings thus provide an update on the maximum recorded embryo size worldwide and suggest the possibility of *A. superciliosus* giving birth along the coast of Japan.

1. はじめに

著しく長い尾鰭上葉を持つことで特徴づけられるオナガザメ科魚類は、全世界からオナガザメ属 *Alopias* 1 属のみが知られ、ニタリ (*Alopias pelagicus*)・ハチワレ (*A. superciliosus*)・マオナガ (*A. vulpinus*) の 3 種で構成されている。いずれも非胎盤型の胎生で、胎仔は母親から供給される未受精卵を食べて成長する卵食・共食型の繁殖様式に分類される。比較的暖かい海の沿岸～沖合の表層域を中心に生息するとされる。



図1 東シナ海で採集したハチワレ *Alopias superciliosus*

日本沿岸にもこれらの全3種が生息し、そのうち、ニタリについては青森県以南の太平洋沿岸や、新潟県以南の日本海沿岸から東シナ海などの日本沿岸に比較的広く出現することから（中坊, 2018）、3種の中ではやや情報が多い。一方でオナガとハチワレについては、日本での分布がそれぞれ福島県以南の黒潮域太平洋沿岸、茨城県以南から九州南岸の太平洋沿岸および琉球列島であることから（中坊, 2018）、その出現状況や生態に関する知見は極端に乏しい。日本のサメ類の漁獲実態を把握するために1992年～2000年にかけて主要7県で行われた水揚げ港調査によれば、オナガザメ類は延縄や流し網で獲られており、その漁獲量は全サメ類の3.1%に相当したという（松永ら, 2003）。また、7県のうち青森と岩手を除く、宮城、千葉、神奈川、静岡、和歌山県でオナガザメ類の水揚げがあったという（松永ら, 2003）。その後の詳細な調査は見当たらない。日本の主要漁港におけるオナガザメ類の漁獲量は、1992年に706トンであったのに対し、2020年には78トンと記録されており、10分の1程度に減少しているが、オナガザメ類水揚げ量減少の一因として、漁獲努力量の減少が挙げられている（仙波・倉島, 2022）。一方、長崎県などで盛んにおこなわれている底曳網漁業や定置網漁など、多種多様な魚種が水揚げされる漁業種でのオナガザメ類に関する情報はなく、日本におけるオナガザメ類漁獲の実態については未だ不明な点が多い。

長崎大学の著者らの研究室では、主として沿岸域で、延縄に加え、底曳網や刺網、定置網等により漁獲される多様な板鰐類の調査研究を行っており、その調査の中でこれまでに標本とともに記録された例がなかった九州北西部沿岸および東シナ海で、2017年7月～2022年7月にかけてハチワレ標本3個体を得た（図1, 2）。本稿ではその出現記録の更新とともに、生態的な知見について考察とともに報告したい。また、長崎大学では高知県からの依頼により、土佐清水市で行われているサメ駆除事業による漁獲物の同定と生態調査を行っている。そこで得られたハチワレ5個体から得た胎仔に関する情報をあわせて、ハチワレの繁殖サイクルに関する考察を行うことを目的とする。

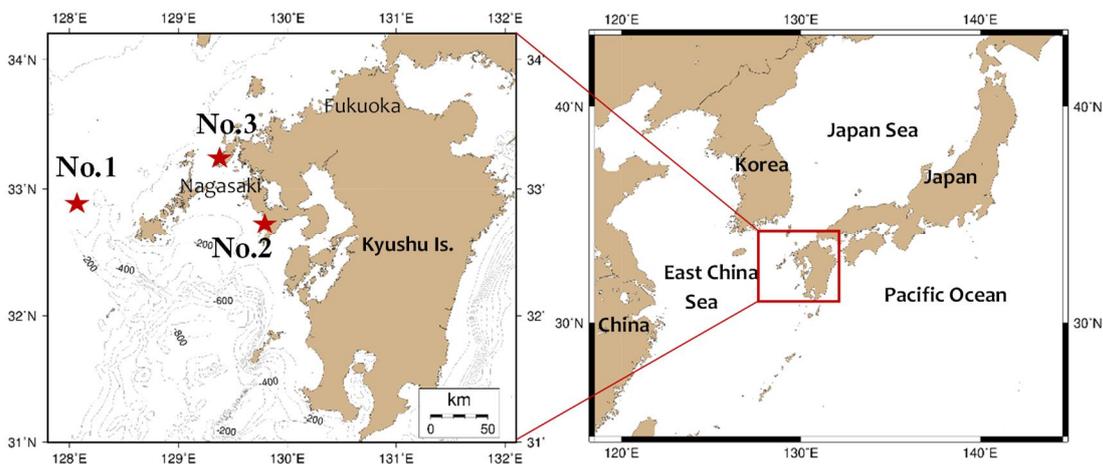


図2 ハチワレの標本の漁獲または漂着位置

2. ハチワレ *Alopius superciliosus* Lowe, 1841 について

時に沿岸の浅瀬に出現するが、沿岸の大陸棚上から沖合の水域にかけて、水深100m以深に多く生息する（Compagno, 2001）。オナガザメ類3種の中では最も深く潜る習性があり、ポップアップアーカイバルタグによる研究では、水深955m（水温5°C）まで潜った記録がある（Coelho et al., 2015）。明瞭な日周鉛直移

動が確認されており、夜間は水面近くの暖かい水域に存在し（平均水深 72 m、平均水温 21.9°C）、日中は深く潜る（平均水深 353 m、平均水温 10.7°C）ことが報告されている（Coelho et al., 2015）。この行動は、昼間に餌生物の豊富な深海の音波散乱層（SSL）付近に潜り、餌を食べるための戦略であるという（Coelho et al., 2015）。全世界の最大サイズは全長 484 cm（Compagno, 2001）であり、日本から近い台湾では、古くは 460.7 cm TL の雌（Nakamura, 1935）が報告されたが、その後の Chen et al. (1997) では、422.8 cm TL の雌が最大であったと報告された。また、雄は 245~300 cm TL、雌は 282~355 cm TL で成熟に達し、成熟年齢は雄で 9~10 歳、雌では 12~13 歳であった（Stillwell and Casey, 1976; Moreno and Moron, 1992; Chen et al., 1997; Liu et al., 1998; Varghese et al. 2017）。Chen et al. (1997) は、北西太平洋におけるハチワレの成熟サイズは大西洋など他の海域と大きく変わらないと述べている。

長い尾で餌生物となるイカ類や魚類などを叩いてから食べるところが脱穀機に似ているとして、他のオナガザメ類とともに Thresher sharks と呼ばれる。本種は特に目が大きいことに因み、英名を Bigeye thresher shark という。標準和名のハチワレとは、頭部を上から見たときに、八の字に割れているように見えるから、あるいは頭部（鉢）が割れていることに因む。出生時のサイズは全長で 64~106 cm (Bauchot, 1987; Golani, 1996; Chen et al., 1997; Varghese et al., 2017) であると推定されているが、いずれの報告においても胎仔の観察例は多くはない。妊娠期間は 12 ヶ月で、1 回あたり 4 個体の胎仔を産むこともあるが通常は 2 個体で、交尾期や出産時期といった繁殖サイクルに季節性はないと考えられている（Compagno, 2001; Varghese et al., 2017）。本種の世代時間を 17 年とし、台湾で報告された生活史に関する情報（Chen et al., 1997; Liu et al., 1998）に基づき計算された年間自然増加率は、繁殖力が弱い 3 種のオナガザメ類の中でも最も低い 0.002 であり、これは分析された他の外洋性サメ・エイ類の中でも最も低く、ハチワレの脆弱性が示唆された（Dulvy et al., 2008）。

本種は、鰭がフカヒレの原料となることが良く知られているが、サメ類の中でも肉質が非常によく、生鮮食品として、あるいは干物や燻製などの保存の効く加工品としても利用される。ハチワレ資源は減少傾向にあることが指摘され、IUCN のレッドリストでは、VU (Vulnerable : 危急種) と評価されている（Rigby et al., 2019）。また、2016 年に開催された CITES (ワシントン条約) 第 17 回締約国会議では、ハチワレ（オナガザメ属全種）をクロトガリザメ、イトマキエイ類とともに付属書 II に掲載する提案が出され、投票により決定した。そのため、2017 年よりオナガザメ属全種に対して国際取引に関する規制が行われているが、日本では商業漁業対象種の管理は地域漁業管理機関で行うべきとの考えから、留保を付している。

ハチワレの日本国内での分布域は、茨城県以南から九州南岸の太平洋沿岸および琉球列島である（中坊, 2018）。近年では、長崎県以外でも、徳島県海陽町の大里松原海岸（2019 年 11 月 25 日、徳島新聞電子版 <https://www.topics.or.jp/articles/-/288508>）や神奈川県大磯海岸（瀬能・工藤, 2016）で本種の漂着が報告されている。

3. ハチワレの出現記録と調査および計測結果

①東シナ海で採集した標本 (No. 1)

標本の情報：2017 年 7 月 13 日、以西底曳網漁業により東シナ海（海区：235-4）の水深 180~220 m 付近で漁獲され、長崎大学・山口敦子研究室に搬入後、測定と解剖を行った。全長（TL）3970 mm、尾叉長（FL）2222 mm、尾鰭前長（PCL）2082 mm、体重（BW）203.95 kg、肝臓重量 8.1 kg、成熟した雌であった（図 3）。卵巣は右側のみが発達しており、その中には無数の卵巣卵を確認できた。両子宮内にはそれぞれ

れ1個体の胎子が見られた。胎子を含めた繁殖に関する知見については後述する。

本個体の脊椎骨を採取し、厚さ0.2mmの薄切切片を作成して年齢の推定を試みた。Liu et al. (1998) に従い、本種の輪紋が年輪に相当すると仮定し、今回得た個体は21+歳であると推定した。

本個体の胃内容物は、魚類および頭足類の消化物をあわせて121.1gであり、胃内容物重量比は、0.06%と少なかった。

なお、本個体を含め、全ての標本は大型で保管できないため、筋肉標本をエタノールで保存している。胎子については標本として保管している。



図3 東シナ海産のハチワレ (長崎大学にて)
TL 3970 mm、PCL 2082 mm、BW 203.95 kg、pregnant female

②長崎市沿岸に漂着した標本 (No. 2)

標本の情報：2018年12月14日、長崎市長崎南総合事務所地域整備課の方から、長崎市深堀町の漁港にサメが漂着しているとの連絡が長崎大学(山口)にあり、トラックの確保を含めて何とか準備を整えて長崎大学から車で30分程度の場所にある現場へ向かった。サメは現場でハチワレと同定した後、長崎大学に搬入し、測定と解剖を行った。

全長は3992mm、尾叉長2276mm、尾鰭前長2120mm、体重187.16kg、肝臓重量11.4kg、成熟した雌であった(図4)。解剖の所見では、卵巣は十分に発達していたが、子宮内に胎子などは見られなかった。しかし、子宮は膨張しており、出産後と推定され、本個体も成熟個体と判断した。

本個体の胃内容物を分析したところ、アイゴ、ダツ科魚類2個体、消化不明の魚類が見つかり、全て魚類で構成されていた。いずれも消化が進んでいたものの、合計重量は469gであり、体重当たりの胃内容物重量比は、0.25%に相当した。

なお、本標本については、その長い上葉を含めた尾鰭を乾燥標本とし、長崎大学水産学部山口敦子研究室で保管している。



図4 長崎市に漂着したハチワレを調査するため、長崎大学へ運搬
TL 3992 mm、BW 187.16 kg、mature female

③長崎県平戸市志々伎町で漁獲された標本 (No. 3)

標本の情報：2022年7月1日、長崎県北部の平戸市志々伎町の定置網に本個体が入網したとの情報が佐世保市にある九十九島水族館に寄せられ、その日のうちに水族館の鶴留と永光が現地に向かい、現場でハチワレ標本の測定を行った。本標本は、全長 4080 mm、尾叉長 2150 mm、尾鰭前長 2040 mm の雌であった。その後、開腹し、卵巣および子宮を採集し、後日、長崎大学・山口敦子研究室に送付された。卵巣は十分に発達していたが、子宮内には胎仔は見られなかった。子宮は膨らんでおり、片側には、卵殻のような薄い膜が5つ見られた(図5)。これらの状況から、本個体も成熟個体であると推定した。本個体については、漁獲方法が定置網であったことから胃内容物の分析は行っていない。また、脊椎骨の切片を作成し、年齢査定を試みた結果、17+歳と推定した。



図5 平戸市の定置網に入網したハチワレの子宮内にあった卵殻らしきもの

4. ハチワレの胎仔についての新たな知見

今回得られた3個体は、いずれも雌であり、卵巣や子宮の状況から、全て成熟に達しているものと推定した。しかし、そのうち2個体は子宮内に胎仔が見られず、東シナ海で7月に漁獲されたハチワレ (No. 1) のみ、子宮内に胎仔を持っていた(図6)。胎仔の計測結果は以下の通りである。

- ・右の子宮の胎仔：TL 1532 mm、FL 900 mm、PCL 842 mm、BW 8.95 kg、雄
- ・左の子宮の胎仔：TL 1502 mm、FL 868 mm、PCL 814 mm、BW 8.25 kg、雌

先述の通り、これまでに世界の海洋で調べられたハチワレの標本数に対し、その胎仔の採集例はそれほど多くはない。これまでの世界各地から得られたハチワレの胎仔の最大サイズは 137 cm TL（北西太平洋沿岸、Chen et al., 1997）であり、インド洋（アラビア海）での研究では 118 cm TL が最大であったという（Varghese et al., 2017）。過去のデータをもとにハチワレの出生サイズは、64-106 cm TL と推定されている（Bauchot, 1987; Golani, 1996; Chen et al., 1997; Varghese et al., 2017）。しかし、今回得られた胎仔はいずれも全長で 1.5 m を超えていた。これらは Chen et al. (1997) による胎仔のステージに照合したところ、最も発達した段階であり、間もなく生まれるサイズであったと考えられる。そのことから、おそらく東シナ海で出産が行われること、また、これまでの全世界から報告されたハチワレ胎仔の最大サイズを更新する可能性があることが分かった。

繁殖力（1 腹あたりの胎仔数）について、先行研究では 2~4 個体の範囲にあるが、通常は 2 個体とされており（Varghese et al., 2017）、今回も 2 個体であったことから従来通りの結果であった。胎仔は雄と雌が 1 個体ずつ見られたため、性比は 1:1 であった。

子宮内には、胎仔に供給された栄養卵が詰まったカプセルが左右各 2 個ずつ送られており、比較的高頻度で母親から胎仔への卵の供給があるものと推定できた（図 6）。

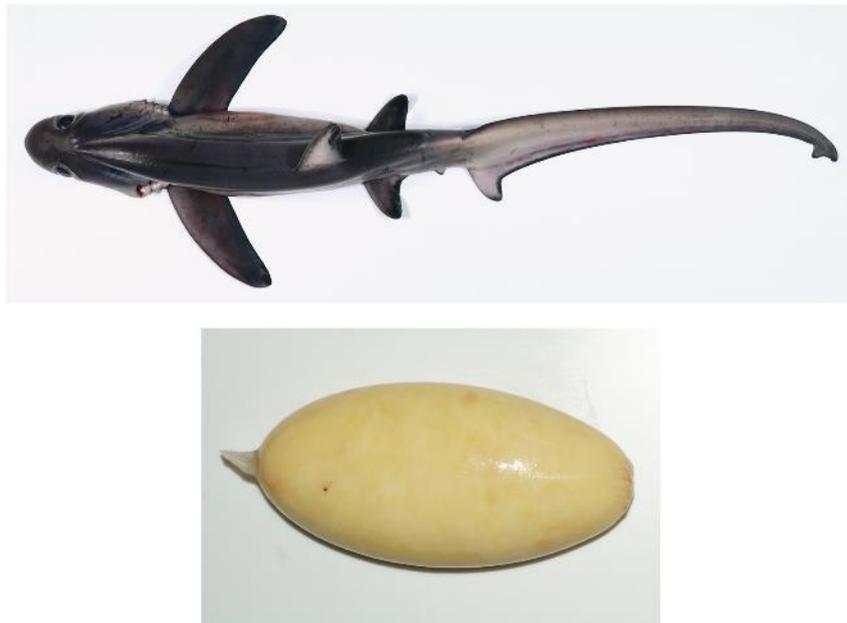


図 6 東シナ海産の個体から採集したハチワレの子宮内胎仔（1532 mm TL）と子宮に送られる卵
本胎仔はこれまでに全世界から報告された胎仔の中で最大。本写真の個体ともう一個体の胎仔は、子宮及び卵巣とともに山口研究室で保管している（標本番号は FFNU-P-02144, 02145）。

5. 繁殖生態および繁殖サイクルに関する一考察

高知県土佐清水港に水揚げされたハチワレ 5 個体はいずれも雌であり、そのうち、6 月に漁獲された全長 381 cm~417.6 cm (体重 160 kg~195.1 kg) の 3 個体は子宮内に胎仔 (3 個体とも左右の子宮に 1 個体ずつ、合計 2 個体の胎仔) を保有していた (図 7)。3 個体の胎仔の計測結果については下記のとおりである。各胎仔および筋肉についてはエタノール中で保存している。

- ① TL 73.2 cm、BW 794.0 g、メス
TL 70.9 cm、BW 726.8 g、オス (左右の子宮を特定できず)
- ② 右の子宮 : TL 84.3 cm、BW 1032.5 g、メス
左の子宮 : TL 84.2 cm、BW 997.8 g、オス
- ③ 右の子宮 : TL 77.7 cm、BW 896.6 g、オス
左の子宮 : TL 82.0 cm、BW 987.6 g、メス



図 7 高知県土佐清水市で採集したハチワレとその胎仔 (標本は山口研究室で保管。標本番号は FFNU-P-02146, 02147, 02148)。右は著者ら (山口と古満) が港でハチワレの調査をしているところ。

先行研究を参考に、九州北西沿岸と高知県沿岸については同じ系群のものと想定すれば、6 月に 70~80 cm 程度だったものが、7 月に 1.5 m に達するとは考えにくく、繁殖に周期性がないことを支持するものといえる。しかし一方で、6 月の 3 個体のメスから得られた 6 個体の胎仔はいずれも似たようなサイズであり、繁殖に周期性がないと結論づけるには至らなかった。

また、先述の通り、雌の成熟サイズはこれまでに全長 282~355 cm と推定されており、今回長崎で採集された 3 標本はいずれもそれを大きく上回るサイズであった。胎仔が見られなかったものについても十分に成熟サイズに達していたものと推定できる。

6. 日本におけるハチワレの分布域更新と繁殖に関する考察

本稿では2017年に長崎県で初の出現記録となったハチワレを含め、3個体の記録について報告した。それらとは別に、2019年1月には長崎県五島市三井楽町の白良ヶ浜に漂着したハチワレが西日本新聞長崎版に掲載されており、写真をもとに瀬能氏（神奈川県立地球の星・地球博物館）が同定したという（<https://www.nishinippon.co.jp/item/n/483002/>）。本稿で報告したNo.1の個体（2017年に採集したもの）は、長崎県五島列島の西側に位置する東シナ海で採集されており、それと2019年の漂着個体は比較的近い場所に出現したと考えることが出来る。この新聞で報告された個体を含めると2017年以降に4個体が長崎県沿岸域に出現したことになる。これまで、日本では、鹿島灘から九州南岸の太平洋沿岸、琉球列島とされていたハチワレの分布域が（中坊,2018）、東シナ海および九州北西部沿岸まで広がったことを意味する。

なお、近年の海水温上昇傾向や環境変化に伴う分布域の変化であるのかどうかを言及するには、今後の更なる研究が必要である。しかし、我々が計測したものは高知県産も含め全て雌の成熟個体であったことから、通常は沿岸域で見られることは多くないが、繁殖に関連して沿岸域に現れた可能性も否定できない。未だ日本産のハチワレに関する詳細な研究報告はないため、今後も研究を継続したい。

謝辞

ハチワレの運搬・解剖等を行うのにあたり、長崎大学水産学部海洋動物学研究室の原康二郎氏、荻野義視氏をはじめ、学生諸氏にお手伝いいただきました。この場を借りてお礼申し上げます。本研究の一部は、環境省・（独）環境再生保全機構の環境研究総合推進費（JPMEERF20221003）により実施しました。本研究の遂行と取りまとめにあたっては、長崎大学 第三期・重点研究課題（2016～2021年度）および環境研究総合推進費・環境問題対応型研究（課題番号 JPMEERF20221003：2022～2024年度）のサポートを受けました。

文献

- Bauchot, M. L. 1987. Requins, Raies et autres Batoides, Chimeres in: Fischer W., Schneider M & M.-L. Bauchot (eds.): Fiches FAO d'identification des especes pour les besoins de la peche. (Revision 1). Mediterranee et Mer Noire. Zone de peche 37. Vol. 2 Vertebres. Rome, CEE, FAO: 767-890.
- Chen, C. T., K. M. Liu, and Y. C. Chang. 1997. Reproductive biology of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1939) (Chondrichthyes: Alopiidae), in the northwestern Pacific. Ichthyol. Res. 44(3): 227-235.
- Coelho, R., J. Fernandez-Carvalho, M. N. Santos. 2015. Habitat use and diel vertical migration of bigeye thresher shark: Overlap with pelagic longline fishing gear. Mar. Environ. Res. 112: 91-99.
- Compagno, L. J. V. 2001. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Volume 2. Bullhead, Mackerel and Carpet Sharks (Heterodontiformes, Lamniformes and Orectolobiformes). FAO Species Catalogue for Fishery Purposes, No. 1, Vol. 2. Rome, FAO, viii + 269 pp.
- Dulvy, N. K., J. K. Baum, S. Clarke, L. J. V. Compagno, E. Cortés, A. Domingo, S. Fordham, S. L. Fowler, M. P. Francis, C. Gibson, J. Martinez, J. A. Musick, A. Soldo, J. D. Stevens, S.V. Valenti. 2008. You can swim but you can't hide: the global status and conservation of oceanic pelagic sharks and rays. Aquat. Conserv. 18(5): 459-482.
- Golani, D. 1996. The marine ichthyofauna of the eastern Levant—history, inventory, and characterization. Israel. J. Zool.

42: 15–55.

- Liu, K. M., P. J. Chiang, C. T. Chen. 1998. Age and growth estimates of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus*, in northeastern Taiwan waters. *Fish. Bull.* 96(3): 482–491.
- 松永浩昌・中野秀樹・石橋陽一郎・中山健平. 2003. 日本の主要な漁港におけるサメ類の種別水揚げ量の推定. *日本水産学会誌*, 69(2): 178–184.
- Moreno, J. A., and J. Moron. 1992. Reproductive biology of the bigeye thresher shark, *Alopias superciliosus* (Lowe, 1939). *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 43(1): 77–86.
- 中坊徹次編・監修. 2018. 小学館の図鑑Z 日本魚類館. 小学館
- Nakamura, H. 1935. On the two species of the thresher shark from Formosan waters. *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku imp. Univ.*, 14: 1–6.
- Rigby, C. L., R. Barreto, J. Carlson, D. Fernando, S. Fordham, M. P. Francis, K. Herman, R. W. Jabado, K. M. Liu, A. Marshall, N. Pacoureaux, E. Romanov, R. B. Sherley, H. Winker. 2019. *Alopias superciliosus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T161696A894216. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T161696A894216.en>. Accessed on 27 September 2022.
- 仙波靖子・倉島 陽. 2022. オナサガメ類 全水域. In 令和 3 年度国際漁業資源の現況. 水産庁 水産研究・教育機構. https://kokushi.fra.go.jp/R03/R03_43_THR.pdf.
- 瀬能宏・工藤孝浩. 2016. ハチワレの神奈川県大磯海岸への漂着と相模湾における出現記録. *板鰐類研究会会報*, 52: 18–21.
- Stillwell, C., and J. Casey. 1976. Observations on the bigeye thresher shark *Alopias superciliosus*, in the western North Atlantic. *Fish. Bull.* 74: 221–225
- Varghese, S. P., N. Unnikrishnan, D. K. Gulati, A. E. Ayoob. 2017. Size, sex and reproductive biology of seven pelagic sharks in the eastern Arabian Sea. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 97(1): 181–196.

(受付 : 2023 年 7 月 4 日 Received: 4 July 2023)

板鰓類シンポジウム 2023 のお知らせ

前回の開催から2年ぶりとなる「板鰓類シンポジウム 2023」を下記の日程で開催することとなりましたのでお知らせします。

分野を問わず、板鰓類に関する最新の研究発表を受け付けます。水族館の方々のご発表もお待ちしております。なお、今回は対面での開催を予定しています。

記

開催日程：2023年12月15日（金）終日

開催場所：東京大学 大気海洋研究所

〒277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5

発表形式：口頭発表／ポスター発表

発表者は会員のみ、入会は常時受け付け中

発表の申し込み期限：11月6日（月）

要旨（A4で1枚）の提出期限：11月24日（金）

参加費等：会員は無料、非会員は1000円(要旨集代として)

なお、参加のみの申し込みは、12月14日（木）まで受け付けます。

申し込み先：<https://forms.gle/VUpKC34waAZPYZ7y5>



上記の申し込み先（google フォーム）よりお申し込みください。シンポジウムの演題等につきましては、11月下旬頃にMLやホームページ等を通じてお知らせする予定です。最新の情報はホームページでご確認ください。発表者の方につきましては、申し込み締め切り後に別途ご連絡します。

皆様のご参加をお待ちしております。

問い合わせ先：長崎大学 水産学部／総合生産科学域（水産学系）

教授 山口敦子

E-Mail: y-atuko@nagasaki-u.ac.jp

■会報 58 号 総務・広報報告

新型コロナウイルス感染症が本年 5 月 8 日にこれまでの 2 類相当から 5 類感染症へと移行し、様々な社会的活動が回復してまいりました。まだご苦勞されていることも多いとは思いますが、対面で情報交換・議論することの重要性をあらためて認識しております。本研究会のシンポジウムも、2021 年度は残念ながら完全オンラインとし、実行委員会の方々だけに会場にお集まりいただきましたが、本年度はいよいよ対面でのシンポジウムが復活します。会場は東京大学大気海洋研究所（柏キャンパス）で、すでにメーリングリストでもお知らせしている通り、12 月 15 日の金曜日です。是非多くの皆様のご参加をお待ちしております。

また、一昨年度から、ホームページも一新して、広報活動の充実を図っております。過去の会報とシンポジウム情報、会員の皆さんが出版された原著論文の紹介や、書籍の紹介も充実したものとなっております。論文や書籍を出版された場合には、是非とも情報を広報担当までお寄せください。

日本板鰐類研究会では、国内の板鰐類研究を促進するため、今後とも会員相互の情報交換の場を提供してまいります。新規入会者の紹介や、当研究会へのご要望がありましたらお知らせいただくとともに、会員の皆様におかれましては今後の研究会の運営に対するご理解とご協力をお願いいたします。

日本板鰐類研究会ホームページ

<https://jses.info>

(総務幹事：兵藤 晋・広報幹事：佐藤圭一)

■会計報告

板鯰類研究会令和3年度会計報告

収入の部	金額	備考
項目		
前年度繰越	1,186,822	
2021年度会費入金分	172,000	
2021年度シンポジウム参加費	92,000	
合計	1,450,822	
支出の部	金額	備考
項目		
ホームページ関連		
ホームページ更新料	366,300	
サーバー利用料	20,167	2021年1月～2022年1月
ドメイン使用料	3,080	
シンポジウム関連		
2021年度シンポジウム開催費	286,132	
振込手数料	1,100	
合計	676,779	
次年度繰越金	774,043	

2022年12月1日現在の郵便局残高と照会した結果、上記の通り相違ありません。

会計担当 古満 啓介 (自署 古満 啓介)



監査担当 堀江 琢 (自署 堀江 琢)



年会費 正会員2,000円/年 もしくは、10,000円/6年
学生会員1,000円/年

板鯉類研究会令和4年度会計報告 2023年4月20日現在

収入の部	金額	備考
項目		
前年度繰越	774,043	
2022年度会費入金分	88,000	
合計	862,043	

支出の部	金額	備考
項目		
ホームページ関連		
ホームページ保守・サポート料	92,400	2022年9月～2023年8月
サーバー利用料	12,936	2022年8月～2023年7月
振込手数料	880	
合計	106,216	

次年度繰越金	755,827
--------	---------

2023年4月21日現在の郵便局残高と照会した結果、上記の通り相違ありません。

会計担当 古満 啓介 (自署)

古満 啓介



監査担当 堀江 琢 (自署)

堀江 琢



年会費 正会員2,000円/年 もしくは、10,000円/6年
学生会員1,000円/年

年会費の振り込みについてのお願い

2023年度も残すところあと2か月となりましたが、年会費未納の方が多数おられますので、振り込みをお願いいたします。

年会費は、学生会員1,000円、一般会員2,000円となります。

なお、一般会員に限り10,000円をお振込みいただくと6年分の年会費となります。年会費の振り込みは、下記口座をお願いいたします。

銀行：ゆうちょ銀行

支店名：〇二九店

口座記号：00250-0

口座番号：111916

口座種類：当座

加入者名：日本板鰈類研究会

会費の納入状況がご不明の場合は、会計担当の古満までご連絡いただければ納入状況をお知らせいたしますので下記までお問い合わせ下さい。

会計担当役員：古満啓介

furusuke@nagasaki-u.ac.jp

編集後記

このたび、板鰐類研究会報の発行が大幅に遅延致しましたこと、会員の皆様、原稿をご寄稿頂いた皆様にはご心配をおかけしました。昨年2022年3月17日に、当会編集幹事である、後藤友明博士が調査中の事故により急逝されました。後藤博士の後を継ぎ、残された編集チームのメンバーで、企画立案・原稿依頼と進めて参りましたが、力不足にて今に至る形となってしまいました。また、コロナ禍で引き続き活動が制限されていたこともあり、今号は内容を充実させ、2年分の合併号として出版する運びとなりました。

今号では、サメの動き大追跡という視点から特集を組みました。国内で精力的に板鰐類の行動追跡や移動・回遊、分布の研究に取り組んでおられる3名の研究者にご協力頂き、さめ類におけるバイオリギング・バイオテレメトリー研究の歴史、水族館と共同で実施してきたバイオリギング研究、ポップアップタグによる大規模な外洋性さめ類の回遊生態、気候変動がアブラツノザメの分布におよぼす影響、について紹介して頂きました。最新の技術や統計的手法の適用により、様々なスケールでのさめ類の行動特性や気候変動への応答等、多くの興味深い知見が明らかになってきていることを実感して頂けると思います。

板鰐類研究の地平線では、機能性食品の視点から、また、多糖類研究の観点から、サメ類の利用に関する研究、サメ肝油成分の最新の知見、海洋生物由来酸性多糖類研究の現在について、解説頂きました。サメを利用する多様な食文化に加え、サメに含まれる成分の多様な医学薬学上の効能、コンドロイチン硫酸の多様性に関する興味深い知見が紹介されています。前号に引き続き、サメという存在は、私たちにとって魅力的な海洋生物であると同時に重要な水産資源であること、その両面からサメを考える機会となれば幸いです。

情報・記録では、これまで日本沿岸で知見が少なかったハチワレの出現記録と繁殖に関して、これまでの出現や生態の知見とあわせて詳細な研究成果を紹介頂きました。外洋域まで広範囲に生息するさめ類の多くは、基礎的な生態情報が不足しており、また、近年では様々な規制の影響により更に情報収集の機会が限られてきているところ、このような科学的知見の価値はますます高まっています。会員の皆様には、種によらず、今後も広く情報や研究成果をお寄せ頂ければと思います。

当会では定例の板鰐類研究に関するシンポジウムだけでなく、教育機関や水族館での教育・啓蒙活動など、板鰐類にまつわる各種イベントの企画を広く募集しています。シンポジウムやその他イベントに関するご提案・ご相談は、当会事務局又は幹事までお知らせ下さい。これからも、会員間での自由で活発な情報交換を通じて板鰐類を対象とする研究の幅を広げる為、会報の充実を進めて参りますので、会員の皆様からの情報提供や誌面に対するアイデアをお寄せ頂ければ幸いです。

最後に、長年研究会報の作成にご尽力され、我々を導いて下さった後藤博士に感謝の意を示すとともに、ご冥福をお祈りいたします。

【会報編集委員記】

日本板鰐類研究会報 第58号

会長：中野 秀樹（水産研究・教育機構 水産資源研究所）

副会長：山口 敦子（長崎大学 水産・環境科学総合研究科）

編集者：

編集担当幹事：富田 武照（沖縄美ら島財団）

編集委員：仙波 靖子（水産研究・教育機構 水産資源研究所）

／ 矢野 寿和（水産研究・教育機構 水産大学校 海洋生産管理学科）

事務局：〒277-8564 千葉県柏市柏の葉 5-1-5 東京大学大気海洋研究所 日本板鰐類研究会 兵藤 晋

ホームページ：http://www.jses.info/

Report of Japanese Society for Elasmobranch Studies No. 58

C/O Hideki NAKANO

Atmosphere and Ocean Research Institute, The University of Tokyo

5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8564 JAPAN

TEL: +81-4-7136-6202 / FAX: +81-4-7136-6206

E-mail: hyodo@aori.u-tokyo.ac.jp

Web site: http://www.jses.info/
