

特 集

「水族館古生物学」の展望

富田武照

沖縄美ら島財団総合研究センター

Aquarium as a new research facility for paleontological study

Taketeru Tomita

Okinawa Churashima Foundation, Okinawa Churashima Research Center, 888 Ishikawa, Motobu-cho, Okinawa, 905-0206, Japan (t-tomita@okichura.jp)

Abstract. Public aquaria have offered a novel opportunity to study large (sometimes over 2 m in body length) aquatic vertebrates that are difficult to observe in the wild or maintain in captivity at the university laboratory. The present study describes three paleontological studies of elasmobranchs that were being conducted at the Okinawa Churaumi Aquarium. These studies involved: 1) the evolutionary origin of viviparity, 2) developmental process of elasmobranch embryos, and 3) the reconstruction of paleoecology of the elasmobranch fossils using a stable isotope. Further involvement of aquaria into research would provide a broader impact on biological science, including paleontology.

Key words: aquarium, development, elasmobranch, evolution, isotope, shark, viviparity

はじめに

古生物学者にとって魅力的なテーマのひとつは、絶滅生物の生態や生理を復元することである。復元には現生生物の情報が欠かせないが、そこで問題となるのが、基礎となるべき現生生物の情報があまりに不足しているということである。筆者の専門とする板鰐類（サメ・エイ類）はその好例と言える。特に外洋性の板鰐類の多くは浅海から数百メートルの深海を日周回遊するなど広い生息域を持ち、野外での観察は困難を極める。一方、飼育下による観察を行おうとすると、多くが全長2m以上の巨体ゆえ、大量の海水を供給するシステムなど大掛かりな飼育設備のない大学や研究所などでは飼育自体がほぼ不可能である。この状況は小型発信機を用いた野生個体の追跡手法の進歩により多少改善されてきているものの（例えばSimpfendorfer and Heupel, 2012）、板鰐類の生理学的な知見は、未だ研究室で飼育可能な10種程度の小型種に限られている。そのため、少数の小型種で得られた知見を、体サイズも生態も多様な板鰐類全体に適用せざるを得ない状況が続いてきた。

本稿では、日本の水族館がその現状を開拓する可能性について言及したい。日本は、日本動物園水族館協会に加盟している水族館だけでも60館を超える、世界有数の「水族館大国」である（内田ほか, 2014）。水族館は、一義的には、飼育生物を来館者に見せることを目的とした、

観光娯楽施設である。しかし同時に、野生では観察が難しく、大学などでは飼育の難しい水棲生物を研究できる稀有な施設という側面を持つ。例えば、筆者が所属する沖縄美ら島財団が運営する沖縄美ら海水族館（沖縄県、本部町）は、水深10m、水量7500tの水槽を有し、2匹のジンベエザメ（*Rhincodon typus*）、4匹のナンヨウマンタ（*Mobula alfredi*）などの外洋性の大型種をはじめとする約20種の板鰐類を飼育展示している（図1）。特に23年



図1. 沖縄美ら海水族館の「黒潮の海」大水槽。大型の板鰐類であるジンベエザメ（矢印）やナンヨウマンタ（破線矢印）などを飼育する。

間にわたって飼育している雄のジンベエザメは全長8m, 体重10tを超えた。これだけ長期間にわたって同一個体を追跡することは野生個体ではあり得ず, この飼育個体の研究から, ジンベエザメの性成熟の過程がはじめて解明された。

ここでは, 沖縄美ら海水族館で進行中の, 古生物学の興味の対象となりうる3つのトピックについて紹介し, 水族館における古生物学研究の今後の展開について議論したい。

板鰓類における原始的な繁殖様式は胎生か

脊椎動物の繁殖方法は, 産み落とされた卵殻中で胎仔が成長する卵生と, 母体中で胎仔が成長する胎生に分けられる。板鰓類において卵生がより原始的な繁殖様式とされることが多いが, 近年異論が提出されている。議論の発端となったのはMusick博士の行った研究である。現生種のサメ類の繁殖様式を系統樹上にマッピングし, 再節約法による祖先推定を行ったところ, 板鰓類の繁殖様式の起源は胎生であるとする結果が得られている (Musick and Ellis, 2005)。

この説に呼応するかのように, 原始的な化石顎口類である板皮類からも興味深い化石が発見された。オーストラリアのデボン紀の地層から発見されたマテルピスキス (*Materpiscis attenboroughi*) は, メスの体内に卵黄のついた胎仔と思われる化石が含まれていた (Long *et al.*, 2008)。これらの結果は, 板鰓類のみならず顎口類の起源が胎生であるという仮説を支持するものと認識されている。ただし, Musick博士の見解については, より包括的な系統樹を用いた再解析が行われ, 卵生を板鰓類の原始的な繁殖様式とする真逆の結論が得られた (Naylor and Aschliman, 2013)。顎口類の繁殖様式の起源に関する議論は未だ決着していない。

近年, 水族館で得られた胎仔の子宮内における行動や生理に関するデータがこの議論にとって重要な意味があるものとして注目されている。これまで, 板鰓類の胎仔の生態情報は研究室で比較的容易に飼育できる卵生種に限られてきた。しかし, 近年の超音波診断技術の進歩により, 水族館で飼育されている胎生板鰓類の胎仔の子宮内における行動を観察することが可能となった (たとえばCarrier *et al.*, 2003)。その結果, 胎生と卵生の胎仔の成長過程が多くの共通点を持つことが明らかとなった。例えば, イタチザメ (*Galeocerdo cuvier*) などのような, 一部の胎生種は胎仔が出産時まで母体内で卵殻につつまれていること (Tomita *et al.*, 2018) や, 胎仔は母体内で鰓呼吸を行っていること (Tomita *et al.*, 2012; 2015; 2018) などである。その一方で, これまで「胎生種」として一括りにされていた繁殖様式に多くのバリエーションがあることが分かってきた。筆者らが明らかにしたところで

は, ネズミザメ類では胎仔に必要な酸素は子宮の内壁から供給されているのに対して, ツノザメ類では, 子宮内に取り込んだ海水 (子宮内海水) を主な酸素源としているらしい (Tomita *et al.*, 2015; 2017)。

これらの研究は, (1) 卵生から胎生へ, または胎生から卵生へという進化の障壁はこれまで考えられてきたほど高くはなく, (2) それらの進化が多系統的に起こった可能性を示唆する。顎口類の繁殖様式の起源に関する議論は, 軟骨魚類の繁殖メカニズムの一層の理解により再検討される必要があり, この過程において水族館で得られるデータは重要な役割を果たすと思われる。

胎仔研究は生物進化を明らかにするか

生物進化の過程を紐解くうえで, 化石は現存する唯一の直接証拠である。しかし, それと同程度に重要視されてきたものが, 胎仔の発生過程である。胎仔は発生とともに形態を大きく変化させるため, その発生過程に進化過程の手がかりを得ようとする試みが古くからなされてきた。この「個体発生は系統発生を繰り返す」あるいは「胎仔は成体より多くの祖先形質を持つ」とする仮説の成否については, 近年多くの議論がある (倉谷, 2005)。しかし, 問題意識を持つと持たざるとにかかわらず, 実際に多くの研究で受け入れられているパラダイムである。本稿では, 水族館における板鰓類胎仔の研究からこの仮説に対する新たな問題提起をしたい。胎仔の形態にまつわる問題の一つは, なぜ胎仔が成体と異なった形態をしているのか十分に理解されていない点である。先の仮説によると, 胎仔の形態が成体と異なるのは, 祖先の形質を残しているからということになるが, はたしてそうであらうか。

ここでは, トラザメ (*Scyliorhinus torazame*) 胎仔の外鰓についての研究を紹介したい (Tomita *et al.*, 2014)。外鰓とは, 鰓孔の外側に露出した繊維状の鰓器官のことを指し, 板鰓類では胎仔の時のみ見られる特徴である (図2A)。この器官の存在自体は少なくとも20世紀初頭には記載されているが, その機能については未解明であった。筆者が注目したのは, 外鰓の形成されるタイミングである。外鰓は胎仔の期間中ずっと存在するわけではなく, 胎仔の全長が約2cmになる発生初期から伸張を開始し, 約4cmになる発生中期になると急速に消失する。さらに胎仔の解剖観察や行動観察から, 全長4cmになる頃に顎弓や舌弓の骨格と筋肉が完成し, 呼吸行動 (口から水を吸い込み, 鰓孔から排出する) が開始されることが明らかになった (図2B)。

これらの観察から示唆される仮説は以下の通りである。(1) 呼吸行動が開始できる発生中期までは, 鰓孔の内側の鰓に水を送り込むことができない。そのため, (2) 発生初期の胎仔は鰓孔の外側に鰓を露出させ (外鰓), 周囲

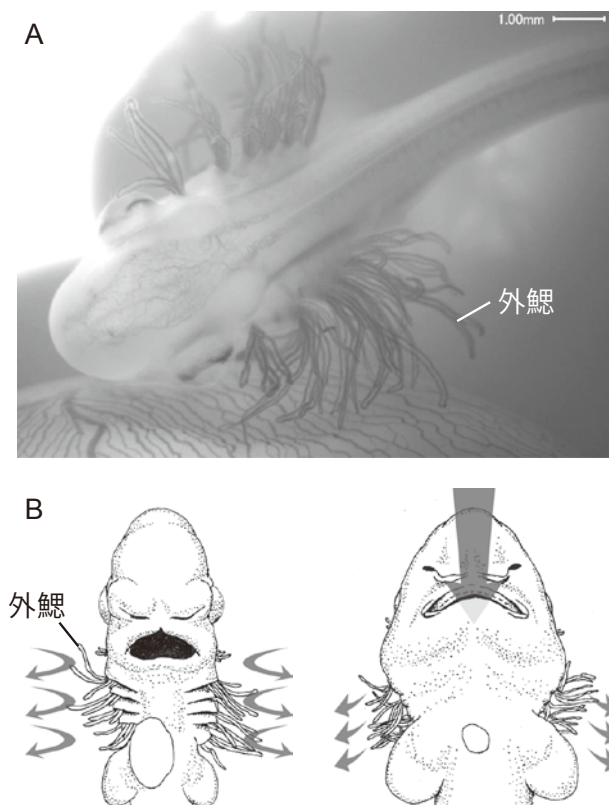


図2. トラザメにおける呼吸器の発生過程. トラザメ胎仔の外鰓 (A). 胎仔の発生に伴う呼吸方法の変化 (B). 全長約4 cm以下の個体では、環境水から外鰓を通じて直接酸素を取り込む (左). 一方、全長約4 cm以上の個体では、口から取り込んだ水を鰓孔の内側の鰓に送り込むことで呼吸を行う (右). 矢印はおおまかな水の流れを示す.

の水との直接ガス交換を行っている (図2B左). 発生初期の胎仔では鰓孔の内側の鰓 (内鰓) が機能していないという観察結果も、この説を支持している.

当然、上記の結果は、外鰓が祖先形質なのかという点については何も示唆していない. しかし重要な点は、胎仔の形態の中には、機能的に意味のある形質があるということである. 胎仔は、必ずしも成体に至る途上の「不完全な」生物というわけではなく、成体とは異なる (子宮や卵殻内の) 環境で生き抜くために十分適応した生物体である. つまり、胎仔といえども自然淘汰を免れているわけではなく、周囲の環境に適応するために二次的な形質を獲得する可能性が十分あるということである. 胎仔の成体とは異なる形質を見たときに、それが祖先形であると短絡するのではなく、胎仔期特有の環境に適応した結果、二次的に獲得された形質である可能性を十分に検討する必要がある. 胎仔の機能形態学に関する研究は、未探索の分野であり、胎仔の入手や飼育が比較的容易な水族館がこの分野の一翼を担うと考えている.

硬組織の同位体から探る生態

同位体とは、同じ原子番号を持つがわずかに重さの異なる原子のことを指す. 生物体が環境から原子を取り込むときに、同時に微量の同位体が体内に取り込まれる. 生物の硬組織中に取り込まれる同位体の比率 (同位体比) が、水温や餌の種類などの生息環境や生態を反映して変動することから、化石の同位体比を調べることで生態復元を試みる研究が、多くの分類群で行われてきた. 比較的最近の例では、魚竜類の骨格中の酸素同位体比から、体温を復元した例がある (Barnard *et al.*, 2010).

このような研究において常に問題になることが、現生種の同位体組成が、どのような環境・生態要因を反映するのか現生種で十分に検証されていない点である. 例えば、水棲変温動物における酸素同位体比は水の温度指標とされることが多いが、その同位体比-水温の換算式は、大半の水棲脊椎動物で得られていないばかりか、種間のばらつきについては未解明な部分が多い.

同位体を用いた板鰐類化石の研究はあまり多くはない. 数少ない研究の一つは、2003年に行われた、オトダス (*Otodus obliquus*) という大型の化石ネズミザメ類の椎体を用いた研究である (MacFadden *et al.*, 2004). この研究では成長輪にそって椎体を削り取り、その粉末に含まれる方解石の酸素同位体比が計測された. その結果、このサメが生存中に繰り返し周囲の海水の温度変化を経験していると結論づけている. しかし、実際にどのような温度帯を経験したのかという点については結論を保留している. 実際のところ、現生種であっても、酸素同位体比-水温の換算式を導き出すことは非常に難しい. なぜなら、多くの板鰐類は、水平移動だけでなく活発な日周鉛直移動を繰り返しており、特定の個体が経験した水温を追跡することが困難なためである.

このような問題を解決するうえで、水族館は理想的な条件を提供する. 水族館では、水槽内の水環境や餌環境を常時記録しており、飼育生物が経験した環境変化を高精度で推定できる. そのため、特定の個体の体組織の同位体比と環境値を比較し、その換算式を得ることが可能となる. 意外にも、このような研究は最近始まったものである. たとえば沖縄美ら海水族館では、ジンベエザメの体組織の炭素同位体や窒素同位体と餌環境を対比させた研究が行われた (Wyatt *et al.*, 2019). その結果、ジンベエザメにおける餌環境と同位体比との関係が初めて解明されただけでなく、組織の種類によって同位体の取込み速度に差があることも明らかとなった. 同様の手法を化石種に適用するためには、現生種における種間のばらつきを調査することが必須であり、今後の課題といえる.

「水族館古生物学」の展望

以上、水族館において現在進行形で行われている板鰐類の飼育を基盤とした研究課題についていくつか紹介してきた。本稿では、板鰐類に的を絞って紹介してきたが、鯨類やペンギン類などの海棲脊椎動物や、オウムガイに代表される頭足類など、古生物学的なトピックに上がりやすい生物を飼育している水族館も多く、これらの園館での研究にも大きな可能性を感じている。そこで、最後に水族館での古生物研究の将来について議論し、本稿の結論としたい。

水族館と科学の関わりは近年急速に変化しつつある。元来、水族館は観光娯楽施設としての要素が強く、水族館は飼育に専念し、その過程で得られた科学的知見を外部の研究者が利用するという図式が続いてきた。一方、近年の動向として研究活動が水族館の社会的要請であるとする認識が急速に広まっており（内田ほか, 2014）、研究活動を業務の一部と位置付ける水族館が増えている。例えば、沖縄美ら海水族館が、専門の研究者からなる研究部門を持つに至ったのは象徴的な出来事と言えよう。これは世界的な傾向であり、例えば米国における SEZARC など水族館の研究業務をサポートする NPO さえ存在する。水族館の研究機関としての側面は、今後一層強くなっていくだろう。一方、水族館としては、科研費などの研究費の安定的な確保や、研究を専門的に行うための組織体制の構築などが急務である。

筆者が、特に古生物学研究者を志す学生諸君に伝えたいことは、水族館は諸君の研究人生を捧げるに価する研究機関であるという点である。古生物学や進化学を研究するうえで、大学や博物館と並んで水族館はその就職先として十分魅力的である。次世代の研究者がいかに水族館内部から画期的な成果をあげることができるかが、水族館での研究活動の将来のありかたを占う上で極めて重要なことである。

謝辞

この小稿を執筆する機会を与えていただいた藪本美孝博士、水族館での研究を支えていただいている佐藤圭一博士を始めとする沖縄美ら海水族館のスタッフに感謝の意を表す。また、編集委員長である守屋和佳博士、査読者である宮田真也博士、仲谷一宏博士には内容に関して多くのコメントをいただいた。併せて感謝の意を表す。

文献

- Barnard, A., Lécuyer, C., Vinecent, P., Amiot, R., Bardet, N., Buffetaut, E., Cuny, G., Fourel, F., Martineau, F., Mazin, J. and Prieur, A., 2010. Regulation of body temperature by some Mesozoic marine reptiles. *Science*, **328**, 1379–1382.
- Carrier, J. C., Murru, F. L., Walsh, M. T. and Pratt, H. L. Jr., 2003. Assessing reproductive potential and gestation in nurse sharks (*Ginglymostoma cirratum*) using ultrasonography and endoscopy: an example of bridging the gap between field research and captive studies. *Zoo Biology*, **22**, 179–187.
- 倉谷 滋, 2005. 個体発生は進化を繰り返すのか. 122p., 岩波書店, 東京.
- Long, J. A., Trinajstić, K., Young, G., D. and Senden, T., 2008. Live birth in the Devonian period. *Nature*, **453**, 650–652.
- MacFadden, B., Labs-Hochstein, J., Quitmyer, I. and Jones, D. S., 2004. Incremental growth and diagenesis of skeletal parts of the lamnoid shark *Otodus obliquus* from the early Eocene (Ypresian) of Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **206**, 179–192.
- Musick, J. A. and Ellis, J. K., 2005. Reproductive evolution of chondrichthyans. In Hamlett, W. C. and Jamieson, B. G. M., eds., *Reproductive biology and phylogeny of Chondrichthyes*, vol. 3, 45–79. Science Publishers, Enfield.
- Naylor, G. and Aschliman, N., 2013. How many species of living sharks, skates and rays are there, and how did they arise over the course of evolution? In Sato, K., ed., *Proceeding of the International Symposium, Reproduction of Marine Life, Birth New Life! Investigating the Mysteries of Reproduction*, 5–12. Okinawa Churaumi Aquarium, Motobu.
- Simpfendorfer, C. A. and Heupel, M. R., 2012. Assessing habitat use and movement. In Carrier, J. C., Musick, J. A. and Heithaus, M. R., eds., *Biology of sharks and their relatives, second edition*, 579–601. CRC Press, Boca Raton.
- Tomita, T., Toda, M., Ueda, K., Uchida, S. and Nakaya, K., 2012. Live-bearing manta ray: how the embryo acquires oxygen without placenta and umbilical cord. *Biology Letters*, **8**, 721–724.
- Tomita, T., Nakamura, M., Sato, K., Toda, M. and Nakaya, K., 2014. Onset of buccal pumping in catshark embryo: How breathing develops in the egg capsule. *PLoS one*, **9**, e109504.
- Tomita, T., Cotton, C. and Toda, M., 2015. Ultrasound and physical models shed light on the respiratory system of embryonic dogfishes. *Zoology*, **119**, 36–41.
- Tomita, T., Nozu, R., Nakamura, M., Matsuzaki, S., Miyamoto, K. and Sato, K., 2017. Live-bearing without placenta: Physical estimation indicates the high oxygen-supplying ability of white shark uterus to the embryo. *Scientific Reports*, **7**, 11744.
- Tomita, T., Touma, H., Murakumo, K., Yanagisawa, M., Yano, N., Oka, S., Miyamoto, K., Hanahara, N. and Sato, K., 2018. Captive birth of Tiger shark (*Galeocerdo cuvier*) revealed the shift of respiratory mode across parturition. *Copeia*, **106**, 292–296.
- 内田詮三・荒井一利・西田清徳, 2014. 日本のお水族館. 224p., 東京大学出版, 東京.
- Wyatt, A. S. J., Matsumoto, R., Chikaraishi, Y., Miyairi, Y., Yokoyama, Y., Sato, K., Ohkouchi, N. and Nagata, T., 2019. Enhancing insights into foraging specialization in the world's largest fish using a multi-tissue, multi-isotope approach. *Ecological Monographs*, **89**, e01339.
- 富田武照は、研究計画の立案と論文の執筆に関するすべての項目を担当した。

(2018年10月9日受付, 2018年12月28日受理)