

論文 Article

瀬戸内海西部海域のナルトビエイ *Aetobatus narutobiei* の胎内仔魚期からの発育段階区分

泥谷明子¹・島本 文²・民法紗希¹・山崎大海¹・清水則雄³
和西昭仁⁴・坂井陽一⁵・橋本博明¹

Study on the development from embryo to adult stages in the Naru eagle ray,
Aetobatus narutobiei, in the western Seto Inland Sea

Akiko HIJIYA¹, Aya SHIMAMOTO², Saki MINPO¹, Hiromi YAMASAKI³,
Norio SHIMIZU³, Akihito WANISHI⁴, Yoichi SAKAI¹ and Hiroaki HASHIMOTO¹

要旨：ナルトビエイは21世紀初頭から本邦西部域で大量出現し、有用貝類等を食害するとして駆除事業が行われる一方、絶滅危惧種ともされている。本種は卵胎生魚であるが、生活史全般の発育に関する研究はない。我々は2004-12年に瀬戸内海西部域で調査を行い（標本数：胎内仔魚368尾、捕獲個体985尾）、本種の発育について、海産硬骨魚類の発育段階区分（卵-仔魚-稚魚-若魚-未成魚-成魚）を参考に検討した。その結果、本種は基本的には硬骨魚類の発育段階を経るが胎内仔魚期に仔・稚魚期を経て、若魚期として誕生することが明らかとなった。胎内では前半は卵黄栄養、後半は組織栄養によって成長し、基本的な体形を完成した。誕生後は雌の方が雄よりゆっくり、大きく発育・成長し長命の性的二形の特徴を示した。本種の仔魚発育・胎内保育の様式、および仔魚の成長を支える雌の大型化は、仔魚をより大きく発育・誕生させるための進化的デザインであると考えられる。

キーワード：瀬戸内海西部海域、ナルトビエイ、発育段階、胎内仔魚

Abstract: Since the beginning of the 21st century, the Naru eagle ray (*Aetobatus narutobiei*) has been found to be distributed in large numbers in the western sea regions of Japan. Moreover, it has been exterminated as it feeds on beneficial shellfish. It is an ovoviviparous ray, and ecological studies on this species have been carried out around the Japanese coast; however, the developmental stages in the life of the Naru eagle ray have not been reported yet. Based on our research in the western Seto Inland Sea, Japan, from 2004 to 2012 on a total of 368 embryos (uterus larvae) and 985 free-swimming individuals, we identified the developmental stages of this ray according to those of marine teleosts (stages: egg, larva, juvenile, young, immature, and mature). As a result, the Naru eagle ray embryo was found to develop from an egg and pass through the juvenile to the young stage in the uterus of the female parent, where it utilizes the yolk and ingests the uterine milk through the trophonemata. Before birth, the uterus larva completes its body form as a species. This species exhibits sexual dimorphism, where females grow slower, larger, and live longer than males. It could be considered that sexual dimorphism along with the modes of development and maintenance of the uterus larva are evolutionarily conserved mechanisms.

Keywords: The western Seto Inland Sea, Naru eagle ray, *Aetobatus narutobiei*, Developmental stage, Intra-uterine larva

1 広島大学大学院生物圏科学研究科：Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University

2 広島大学生物生産学部：Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University

3 広島大学総合博物館：Hiroshima University Museum

4 山口県下関水産振興局：Shimonoseki Fisheries Promotion Bureau, Yamaguchi Prefectural Government

5 広島大学大学院生物圏科学研究科、現所属 広島大学大学院統合生命科学研究科：Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University. Current affiliation: Graduate School of Integrated Sciences for Life

I. はじめに

ナルトビエイ *Aetobatus narutobiei* (White et al., 2013) はトビエイ目 Myliobatiformes トビエイ科 Myliobatidae マダラトビエイ属の軟骨魚類である。1989年に日本で初めて捕獲記録されたのち(山田・三谷, 1989), 21世紀初頭から九州有明海と瀬戸内海西部域で大量出現し, アサリ *Ruditapes philippinarum* やタイラギ *Atrina pectinata* などの水産上有用な二枚貝類に食害を及ぼすとして駆除事業が行われた(川原ほか, 2004; 吉田・金澤, 2009; 島本ほか, 2019)。しかし, 本種を対象とした食材としての利用や加工・飼料化の進展もあり, 「駆除」ではなく漁獲対象として「捕獲」として扱うべきとの見解もあった(和西, 2008)。その後2017年に環境省¹⁾及び水産庁(2017)²⁾は, 本種を絶滅危惧種として公表した(日本魚類学会, 2018)。

軟骨魚類は総じて体内受精をする。少なからぬ種類が卵胎生[卵黄依存型胎生(佐藤, 2014)]とされている。その中でトビエイ目のエイ類は子宮絨毛糸を持つ無胎盤性の卵胎生魚であり, 胎内(子宮)における発生初期には卵黄で, 続いて子宮絨毛糸より分泌される子宮ミルクと呼ばれる栄養物質を摂取して大きく成長して誕生するとされている(Hamlett and Koob, 1999; 佐藤, 2014)。Burgos-Vázquez et al. (2018)もトビエイ科ウシバナトビエイ属の *Rhinoptera steindachneri* の研究で, トビエイ目はエイ類のなかで唯一, 子宮ミルクである脂質組織栄養物と, タンパク質豊富な組織栄養物を分泌しているとも述べている。

トビエイ目魚類の生物学的研究においては, 胚の発生を含めた生活史 Life history や再生産 Reproduction の報告に知見が集積されている。また, 生殖器官(卵巣, 子宮や雄の交接器)の発達状況に着目した研究も多い。しかし, 発育という視点からの研究は少ない。ナルトビエイにおいても, 有明海や瀬戸内海での出現状況(山口, 2002, 2005, 2006a, 2006b; Yamaguchi et al., 2005; 橋本ほか, 2006; 和西・小柳, 2009), 成長(Yamaguchi et al., 2005; 島本, 2005; 山崎, 2013; 島本ほか, 2019), 繁殖(山口, 2004), 食性や食害(山口, 2003, 2011; 川原ほか, 2004; Yamaguchi et al., 2005; 伊藤, 2006; 浜口ほか, 2007; 伊藤・平川, 2009; 亀井・萱野, 2009; 亀井ほか, 2009; 伊藤・福田, 2010), 駆除状況(和西, 2008; 福田・銭谷, 2009; 吉田・金澤, 2009)についての研究はあるが, 発育段階については胎内仔魚に注目した泥谷ほか(2006)および泥谷(2008)に限られ, まとまった研究がない。

魚類の発育段階については Nikolsky (1963), 久保・吉原(1969)や川崎(1982)がまとめているように多くの見解がある。Nikolsky (1963)は各発育段階は取り巻く環境に対応する形態・生理上の特徴を持っているとした。また, 川崎(1982)は成長は「量的な増加の過程である」ことに対して, 発育は「質的に異なる・・・繰り返すことのない」, 「段階的な質的变化の過程」であることを強調, また成長と発育は相互に規定しあう関係にあるとした。魚類に限らず, 生物は成長の過程でいくつかの発育段階を経て生活をしていくが, その中で1年を単位とした生活サイクル(生活年周期)を繰り返す。魚類成魚の場合, 越冬-繁殖(産卵)-索餌-越冬といった生活年周期の各期があり, その間を回遊(移動)がつなぐ(川崎, 1982)。生活サイクルは同じ発育段階の生活状態としてとらえる必要があり, 発育段階研究は魚類の生態研究で必須の要件とすることができる。

筆者らは2004-12年にかけて, 主に山口県山陽小野田市周辺海域で行った調査をもとに, 魚体標本の計測形態学 Morphometry と, 生態形態学 Ecomorphology (Uchikawa and Kidokoro, 2013; 内川・木所, 2015)の解析手法から, ナルトビエイの胎内仔魚を中心として成魚に至る発育の全体像を取りまとめるものである。なお本稿では, 水産研究で用いられている海洋魚類・海産硬骨魚類の発育段階区分である, 卵 Egg-仔魚 Larva-稚魚 Juvenile-若魚 Young-未成魚 Immature-成魚 Mature (渡部・服部, 1971)を参考に分析・検討した。また, 本種と類似した中型サイズの近縁種の発育との比較から, 本種の独自性について分析する。

II. 材料と方法

標本としたナルトビエイは山口県山陽小野田市(旧小野田市)小野田の刈屋漁港(北緯33度57分東経131度9分)周辺の海域(瀬戸内海西北部)で2004-12年の毎年春-秋, 同市と山口県漁業協同組合小野田支店(以下組合と記す)との共同で本種に対する駆除作業で捕獲されたものから得た。駆除作業は「小野田あさり」と称される地元特産のアサリをナルトビエイが食害することから2003年から始まったもので, 組合所属のマナガツオ (*Pampus punctatissimus*) 漁の流し刺網漁船(網は目合約10cm, 長さ約2反(300m))を使用して行われた。なお本稿では妊娠した雌親魚胎内にあって外部卵黄囊 External yolk sac を持つ発生初期から, 卵黄を吸取消費して誕生に至るまでの間に, 駆除捕獲時の衝撃によって産出された胚または胎児 Fetus (Hamlett and Koob, 1999)を一括して胎内仔魚

Intra-uterine larva, 又は単に仔魚 Larva と呼ぶことにした。

標本採集は原則として月一回は現地に赴き駆除作業の漁船に同乗して行った。各回とも捕獲状況を視察、適宜観察したナルトビエイの写真撮影を行った。本研究で魚体調査した標本数を表1に示した。表1の「Uterine larva (胎内仔魚)」は駆除作業の衝撃で雌親魚から発出された個体を採集したものである。また表1の「Capture number (捕獲個体数)」は、水揚げされた船上や捕獲後に陸揚げされた多数のナルトビエイから可能な限り多くの個体を無作為に選別測定した年ごとの合計標本数である。選別した個体は本種の基本的測定値として用いる体盤幅 Disc width (胸鰭の両先端間の直線距離, 以下 DW と記す) を 0.1cm または 1 cm 単位で巻き尺で計測し、同時に交接器の有無で雌雄を記録した。その後、魚体調査する個体の大きさに偏りのないように雌雄とも十数から数十尾を選出した。なお、これらの数は本稿と同じ標本を用いた前報 (島本ほか, 2019) の表1で示された「採集個体数」の2005年の雄31個体, 2007年の雄14個体よりそれぞれ1個体, 3個体増えているが、今回、調査・測定記録を精査して修正したためである。

なお肉眼観察のみの未計測個体や、図1に掲げた写真撮影した胎内仔魚等の標本については表1には含めず、図1の説明や本文の「Ⅲ. 結果」の中で採集日等を示した。

胎内仔魚は採集した現場で直ちに10%海水ホルマ

リン溶液に浸漬、保存して研究室へ持ち帰り、水洗して魚体調査を行った。捕獲個体は基本的に組合魚市場の販売場 (せり場), または山陽小野田市環境衛生センター敷地内にて、時には広島大学の研究室に持ち帰り魚体調査を行った。

まず胎内仔魚と標本調査として選び出した捕獲個体の DW を測定した。後者は現場での無作為調査とは別に改めて DW を計測した。次いで体重 (Body weight; 以下 BW と記す) を胎内仔魚や捕獲個体のうちの小型個体は 0.001g 単位で、その他は 100g 単位で計量した。胎内仔魚には卵黄柄 Yolk stalk と外部卵黄囊を持つ仔魚 (図 1A) もあり、その場合は卵黄柄を含めた全体重量を BW とした。BW の計量に当たっては、100g 単位で台秤で、微小な個体については電子天秤で計量した。胎内仔魚で外部卵黄囊を持つ個体はその重量を 0.0001g 単位で計量し、これを外部卵黄囊重量 External yolk sac weight とした。この場合の計量は電子天秤の上方で胎内仔魚を保持し、仔魚本体と卵黄柄の重量が計量器に掛からないようにして外部卵黄囊のみを計量した。

捕獲個体で BW が数十 kg の個体は測定者が測定個体を持ちあげたまま市販の体重計に乗り、計測値より測定者の体重を差し引いて BW 値とした。なお尾部を欠損している個体があったので BW 値の統一性のため、尾部のある個体はそれを切除して計量した。

胎内仔魚は、発育の過程で保持している卵黄を消費する (図 1A, B)。また、個体によっては腹部が顕著

表1 本稿のために生物調査したナルトビエイの個体数

Table 1 The number of specimens of the Naru eagle ray examined in the present study

Year	Month	Uterine larva		Capture number	
		female	male	female	male
2004	Jun-Jul	49	46	-	-
2005	Jun-Aug	130*	143*	109	32
2006	May-Oct	-	-	89	37
2007	May-Oct	-	-	55	17
2008	May-Nov	-	-	62	34
2009	May-Oct	-	-	54	14
2010	May-Spt	-	-	81	40
2011	May-Spt	-	-	146	66
2012	May-Spt	-	-	84	65
Total		179	189	680	305

* 駆除作業時親魚から誕生して、遊泳した仔魚雌雄各3尾を含む

* Including three free-swimming individuals after birth for both female and male which were caught by extirpation



図1 ナルトビエイの卵巣、胎内仔魚と腸部の写真（写真中の棒線は5cmを示す）

A: 外部卵黄嚢を持つ胎内仔魚。仔魚と卵黄は卵黄柄でつながっている。(2006年6月20日撮影)。B: 外部卵黄嚢(黄矢印)の吸収が進んだ胎内仔魚。腹部が膨満している(2010年7月26日撮影)。C: 捕獲時の衝撃で発出した胎内仔魚。成魚とほぼ同じ形状、体色をしている(2009年8月28日撮影)。D: 捕獲時の衝撃で親魚の総排泄口から出かけた胎内仔魚。胎内仔魚からは腸部(黄矢印)が発出した(2005年8月12日撮影)。E: Dの発出した仔魚の腸の拡大写真。左が総排泄口の方向。F: ホルマリン浸漬標本の食道から胃(右上)と大きく膨満している腸(2005年7月6日採集)。下部が総排泄口の方向。G: Fの腸部を縦に二分したところ。黒褐色の物質が入っている。H: 尾柄棘が形成されている胎内仔魚。黄矢印は尾棘を示す。(2005年7月19日撮影)。I: 尾柄棘の拡大写真(2005年8月12日採集のホルマリン浸漬標本)。J: 卵巣。大部分のエイ類は左卵巣が発達するとされており(Hamlett and Koob (1999)) 得られたのは一葉(片方)である(2006年9月11日採集)。
Fig.1 Pictures of the early life history stages of the Naru eagle ray in the western Seto inland Sea, Japan. The white bar represents 5 cm.

A: The intra-uterine larvae with an external yolk sac. The larva and yolk were connected via an external yolk stalk. (picture taken on 6/20/2006). B: The intra-uterine larva with absorbed and withered yolk (arrow) and distended abdomen. (picture taken on 7/26/2010). C: Ray larvae released by the adult fish due to shock at the time of the extermination. The larva almost had the same morphological shape and body color as those of the adult fish (picture taken on 8/28/2009). D: The larva popped out from the cloaca of an adult fish due to shock at the time of the extermination. In this picture, the intestine of the larva (arrow) came out from its cloaca (picture taken on 8/12/2005). E: A close-up picture of the intestine of the uterine larva depicted in Fig. D. The left part is the cloaca. F: The digestive organ specimen that had been preserved in the formalin solution. The upper right part includes the esophagus and stomach. The swollen part is the intestine (sampled on 7/6/2005). The lower part is the cloaca. G: The sectional view of the intestine depicted in Fig. F which contained a black material. H: The uterine larvae with fully developed caudal spine. The yellow arrows denote the caudal spines. (picture taken on 7/19/2005). I: The enlarged picture of the caudal spine of the fish depicted in Fig.H. J: The ovary of the Naru eagle ray [only one side of the ovary was developed as reported by Hamlett and Koob (1999)] (picture taken on 9/11/2006).

に膨満していた(図1B, C)。これは腸に大量の黒緑色の液状物質(図1E, G)があったため、ホルマリン浸漬標本では図の1F, Gのように固化した。測定できた一定数の個体については固化した物質を含んだまま腸を0.001g単位で計量し腸部重量 Intestine weight とした。また胎内仔魚は発育中に尾柄棘 Caudal spine (この時期1本; 図1H, I) が形成されるので、これについては未形成 Non-formation, 形成途中 Under the forming 中, 形成完了 Completion の3段階に分けて記録した。

雄の発育段階や性成熟を検討するために, LaMarca (1964), Pratt (1979), Martin and Cailliet (1988b) らにない軟骨魚類の性成熟の研究によく用いられてきた雄の交接器の長さ Clasper length (CL) と硬化度(石灰化の状況 Calcification)を調べた。CLは総排泄腔の後端から右交接器の末端までの長さをmm単位で計測, 石灰化の状況は手で触ってみることによって, 未石灰化 Non-calcified, 石灰化中 Semicalcified, 石灰化完了 Calcified の3段階で記録した。

また雌雄の発育段階区分の関連を検討するために島

本ほか (2019) の算定した DW の Bertalanffy の成長式「周防灘第 1 期」を用いて、以下の式で雌雄別に年間成長率を計算した。

$$\text{年間成長率} = (\text{ある満年齢時の DW} - \text{その前年満年齢時の DW}) / (\text{前年満年齢時の DW})$$

魚体測定の数や測定値の処理については「Ⅲ. 結果」のそれぞれの項で示した。

Ⅲ. 結果

1. 卵についての観察

2006 年 5 月 30 日に採集した複数の雌成魚の総排泄口から半透明ゼラチン様の薄膜に包まれた径 2, 3cm の黄色の複数の卵の発出を観察した。また 2006 年 9 月 11 日の調査では卵巣内に直径約 2cm の成熟した卵母細胞数個と数十の小卵 (直径およそ数 mm) が見られた (図 1J)。

2. 胎内仔魚と標本の DW 組成と性比

2006 年 6 月 20 日採集の DW が 5cm 以下の胎内仔魚 (図 1A) は生鮮状態で全体が柔軟でゼリー状であり半透明乳白色であった。腹面の中央部に幅約 5mm の卵黄柄で外部卵黄嚢とつながっていた。この時期の個体は DW 約 3cm で交接器の有無で雌雄の判別が可能であった。

胎内仔魚の DW 組成を 2004, 2005 年を込みにして図 2 に示した。図には DW14-18cm, 22-24cm と 30-32cm にモードが見られた。これは胎内仔魚が採集された 6-8 月頃には仔魚がまとまった大きさの一団で

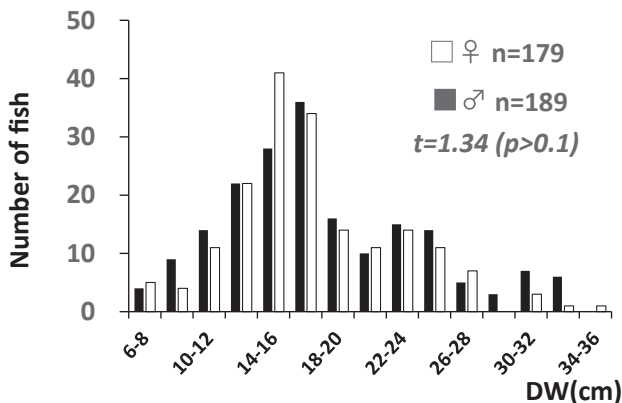


図 2 ナルトビエイ胎内仔魚の体盤幅 (DW) 組成
Fig.2 The frequency distribution of the disc width (DW) of the utero larva in the Naru eagle ray, during 2004-2005 in the western Seto Inland Sea, Japan.

成長すると考えられており (島本ほか, 2019), 同じ採集日では類似した DW の一団が採集されたためである。図 2 は採集日の異なる仔魚の測定値を合わせたため、採集日による採集数の多寡で複数のモードが生じたものといえる。図 2 の DW には全体として雌雄差がなく (2 標本 t 検定, $t=1.34$, $p > 0.1$), 性比も 1:1 (χ^2 検定, $\chi^2=0.27$, $p > 0.5$) であった。

3. ナルトビエイの DW-BW の関係及び成長について

ナルトビエイの胎内仔魚から大型の成魚に至るまでの全体的な特徴から胎内仔魚の状態を検討するために、図 3 に 2005-12 年の捕獲個体のナルトビエイの雌 (DW: 28.3-143.7cm) と雄 (DW: 32.8-103.4cm), それぞれの DW-BW の関係を採集年を込みにして示した。図 3 内の挿入図は雌雄別のマーカを省略し DW-BW の回帰関係曲線の形状を示した。ナルトビエイの雄で DW100cm 以上の個体はほとんど捕獲されていないことから、この挿入図では DW110cm までの関係を示した。さらに表 2 に島本ほか (2019) によるナルトビエイの Bertalanffy の成長式「山陽小野田 I」から計算した齢別の DW とこれらから計算した年間成長率を示した。これらの計算値をもとに成長と成長率の様子を図 4 に図示した。

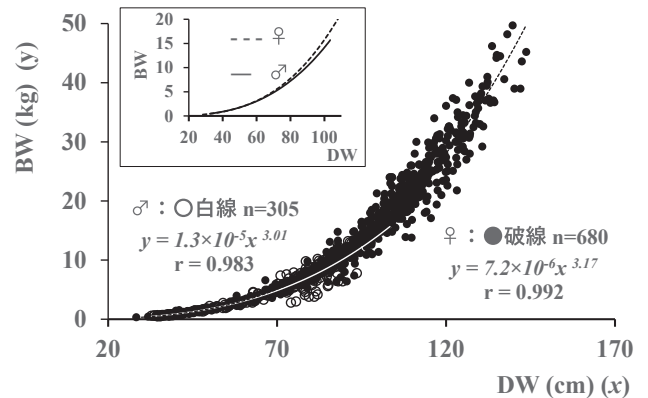


図 3 2005-2012 年に採集したナルトビエイの体盤幅 DW (x) と体重 BW (y) の関係
●と破線, ○と白線はそれぞれ雌, 雄を示す。図中の小挿入図は DW110cm 以下の回帰関係曲線の形状を示した

Fig.3 Relationship between the disc width (DW) and body weight (BW) of the Naru eagle ray sampled during 2005-12 in the western Seto Inland Sea, Japan. Solid circles and dotted line, and open circles and white line indicate the female and male individuals, respectively. The upper left panel demonstrates the relationship between DW and BW for individuals with DW up to 110cm without a mark.

表2 山陽小野田周辺海域のナルトビエイの齢別 DW と成長率

計算は島本ら (2019) の Bertalanffy の成長式「山陽小野田 I」を用いた。

Table 2 The growth and growth rate of the Naru eagle ray in the western Seto Inland Sea using the von Bertalanffy equation 'Sanyo-Onoda I' in Shimamoto et al. (2019)

Age	Calculated disc width in cm		Growth rate	
	female	male	female	male
0	41.33	35.02	—	—
1	53.26	52.79	0.29	0.51
2	63.86	66.01	0.20	0.25
3	73.26	75.72	0.15	0.15
4	81.76	82.85	0.12	0.09
5	89.07	88.22	0.09	0.06
6	95.79	92.14	0.08	0.04
7	101.61	95.04	0.06	0.03
8	106.98	97.21	0.05	0.02
9	111.60	—	0.04	—
10	115.78	—	0.04	—
11	119.51	—	0.03	—
12	119.51	—	0.00	—
13	125.63	—	0.05	—
14	128.31	—	0.02	—
15	130.55	—	0.02	—

Yamaguchi et al. (2005) や島本ほか (2019) でも本種は雌が雄に比して大きくなることが明らかにされており、図3のDW-BW関係、表2や図4の成長の状況でも雌が大きくなるのがわかる。成長率からは4歳からは雌が雄を上回ることが分かる。

図3、4よりナルトビエイはおおむねDW80cm、4歳頃までは成長に雌雄差は顕在化していないとみなし、図5Aに図3のDW80cm以下の雌雄を込みにした捕獲個体(□印)の図に、捕獲個体であるが腹部が膨満していた個体(△印; DWは29.2-37.5cm)とそれ以外の胎内仔魚(○印)のそれぞれのDW-BW関係を合わせて図示した。図5Bには図5AのDW50cm未満の部分拡大して示した。図5Bからは誕生時期と考えられる腹部膨満個体のDW-BWの関係はそれ以下の胎内仔魚や、捕獲個体のDW-BW関係とは明らかに異なる、同一DWとしては大きなBWを示していることが分かる。

なお計測できた胎内仔魚の最小体重個体は8.59g

(2005年7月6日DW6.2cm雄)で、最大は814.8g(2005年8月12日DW38.9cm雄)で、計算上は胎内での成長で95倍化したことになる。

4. 胎内仔魚の卵黄吸収と腹部膨満個体

胎内仔魚の外部卵黄嚢は発育に伴って吸収されて萎縮しつつ、図1B、Cに示したように腹部が膨満していく個体が見られた。図6に胎内仔魚のDWと外部卵黄嚢重量との関係(●印)、また測定できた個体数は少ないが腹部が膨満していた胎内仔魚のDWと腸部の内容物を含めた腸部重量との関係を合わせて図示した(○印)。この図には誕生直後に遊泳した6個体の仔魚の腸部重量も示した(■印)。この結果からはDW20cmでほぼ卵黄は吸収されること、入れ替わるように腸の内容物が増加して腸が膨満していったことが分かる。誕生直後の遊泳個体(DW範囲は29.2-40.9cm)は腸部重量が少なくなって内容物が急減したことが窺われる。図5Bと図6を合わせ考えると胎内仔魚

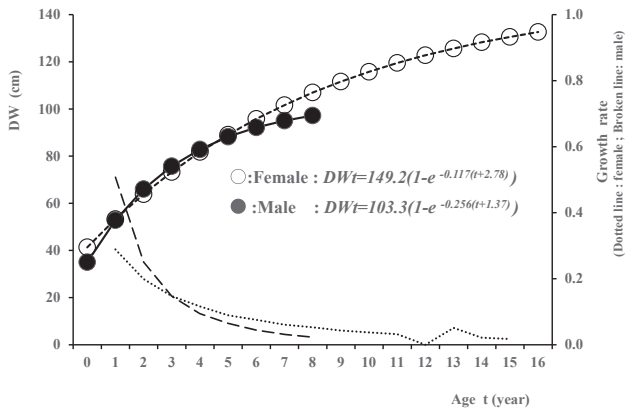


図4 表2をもとに図示したナルトビエイの成長と成長率
Fig.4 The von Bertalanffy's growth curve and yearly growth rate of both female and male of the Naru eagle ray. Data from Table 2 has been presented here.

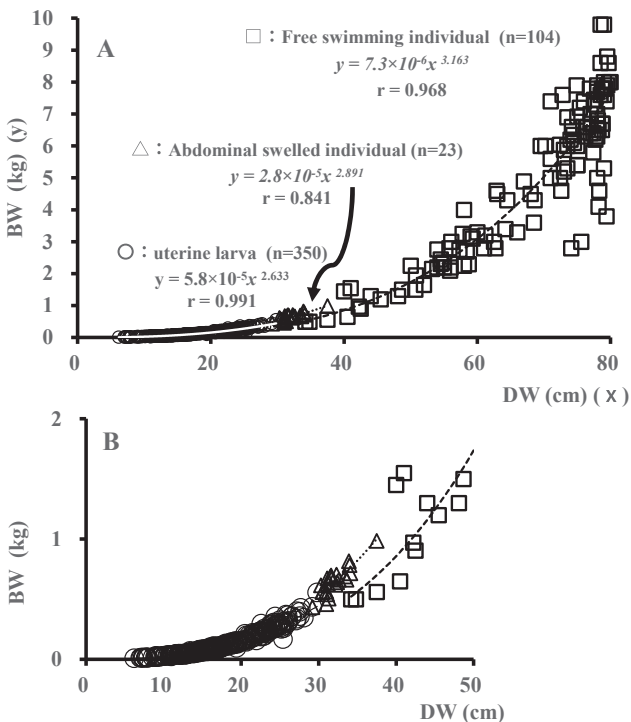


図5 A: 図3のDW80cm以下の雌雄込みにしたナルトビエイのDW (x) -BW (y) の関係。B: 上図AのDW 50cm以下を拡大して示した
Fig.5 Relationship between the disc width (DW) and body weight (BW) of the Naru eagle ray in individuals with DW up to 80 cm (see Fig. 3) without distinguishing between female and male(A). B: The enlarged view of the graph for individuals with DW up to 50 cm (B).

が卵黄を吸収し、腹部が膨満し誕生していく過程で一時的に体重が増加していたことが分かる。なお得られた試料の中で外部卵黄嚢重量の対体重比が最高を示したものは9.11% (2005年7月6日採集, DW7.8cm, BW16.22g, 外部卵黄嚢重量 1.478g) であった。さら

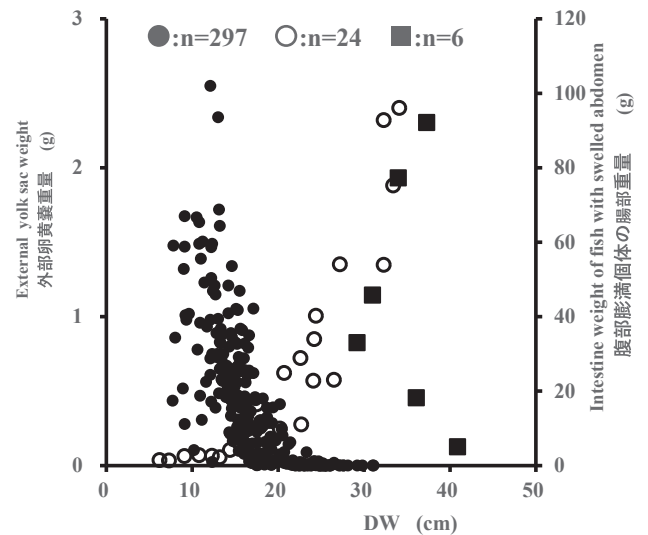


図6 ナルトビエイの胎内仔魚の体盤幅 DW と外部卵黄嚢重量との関係 (●), および腹部が膨満した個体の DW と腸部重量との関係 (○は胎内仔魚, ■は誕生直後の遊泳仔魚)

Fig.6 Relationship between the disc width (DW) and external yolk sac weight (●) in the intra-utero larvae of the Naru eagle ray, and relationship between the DW and intestine weight in the intra-utero larvae (○) or free-swimming larvae with swollen abdomen just after birth (■).

に腸部重量の対体重比は最高で18.37% (2005年8月12日採集, DW31.3cm, BW505.2g, 腸部重量 92.785g, 外部卵黄は吸収) であった。

5. 胎内仔魚の尾柄棘の形成

図7に胎内仔魚の尾柄棘の形成状況を示した。これによると尾柄棘の形成はDW8cmの頃から始まり、卵黄の吸収がほぼ終わるDW20cm (図6) の頃には完了した。

6. 雄の交接器の発達

雄の交接器の発達を見るために図8に雄のDWに対する交接器の長さCLを図示した。胎内仔魚は2005年, その他は2005-'12年の捕獲個体の測定値を用いた。図8Aには胎内仔魚と捕獲個体の交接器の石灰化の状況に応じて示した。胎内仔魚の交接器は石灰化していなかった。調べた中で遊泳個体の未石灰化個体のDWの範囲(最小から最大, 以下同じ)は32.8-78.0cm, 石灰化途中の個体は63.2-84.8cm, 石灰化完了個体は71.7-100.0cmであった。DW約80cmで石灰化はほぼ完了すると言える。図8Aの各個体の分散状況は全体としては正の相関を示した。図8Aの楕円で

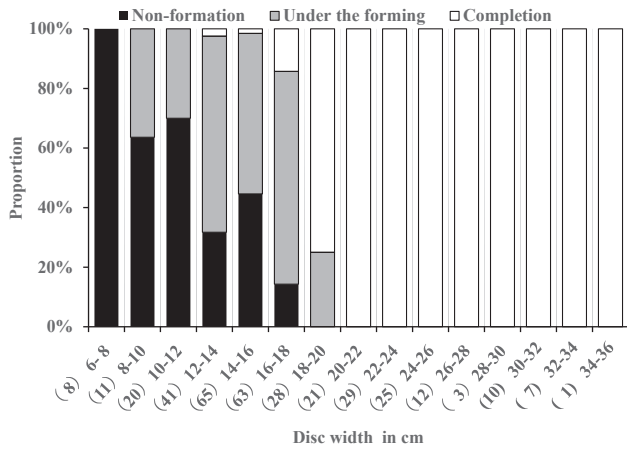


図7 ナルトビエイの胎内仔魚の尾柄棘の形成状況 () の中には調査個体数, 計 344 個体

Fig.7 The status of caudal spine formation in the utero larvae with growth in the Naru eagle ray. Specimen number has been provided in the parenthesis (344 individuals in total).

囲んだ胎内仔魚の部分を拡大して図 8B に示した。この図の■印 (3 個体) は誕生直後遊泳した個体である。図 8B で全体を見ると DW15-25cm の胎内仔魚は交接器の伸長が緩やかになる傾向が見られたので、DW の 15cm と 25cm を境として 3 部分に分けて DW (x) と交接器長 (CL;y) の回帰関係を求めると、

DW < 15cm $y=0.065x-0.0589$ $r=0.7889$

15cm ≤ DW < 25cm 未満 $y=0.028x+0.440$ $r=0.5187$

25cm ≤ DW $y=0.059x-0.3488$ $r=0.7433$

となった。r は相関係数でどの場合も有意水準 1% で有意であった。

7. 誕生時の大きさ

採集時の捕獲作業の衝撃で雌親魚から誕生後直ぐに遊泳したり、自然状態で誕生し自由遊泳していて捕獲された個体の中で、最小個体の DW は 29.2cm であった。一方胎内仔魚の中で最大 DW の個体は 34.1cm であった。誕生後自由遊泳した個体は DW29.2-40.9cm で、DW40cm 前後のものに腹部が膨満した個体は見られなかった (図 5, 6)。

8. 誕生してから成魚に至る過程, 若魚から未成魚

性成熟するサイズ Size at maturity に達すると発育

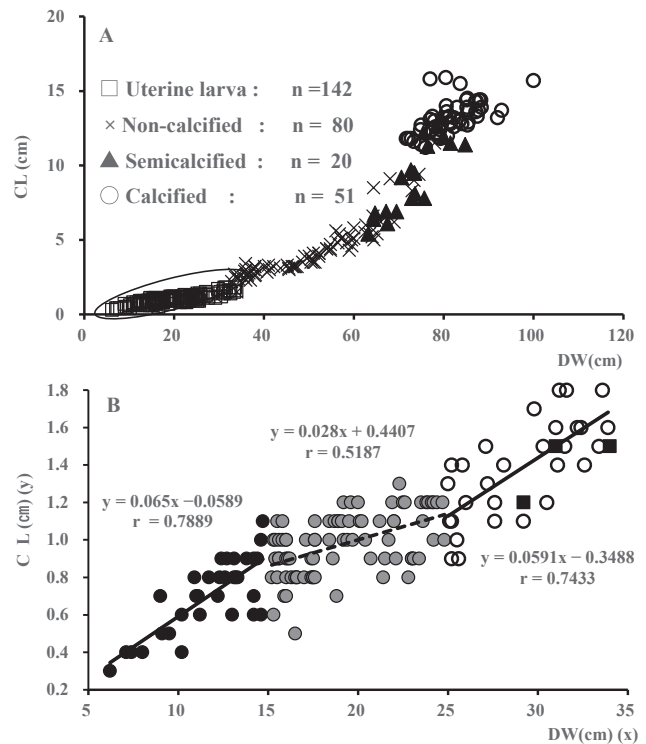


図8 雄のナルトビエイの体盤幅 DW (x) 交接器長 CL (y) の関係

図 8B は図 8A の胎内仔魚の部分 (楕円で囲んだ部分) を拡大して示した (詳細本文)

Fig.8 Relationship between the disc width (DW) and clasper length (CL) in the male Naru eagle ray (A). The enlarged view of the graph for individuals with DW up to 35 cm (B), indicated using an oval structure in Fig. 8A (refer to the text for more detail).

段階では成魚期ということになるが、雌については島本ほか (2019) によって子宮重量の対体重比 (%) である子宮重量指数 Uterine weight index (以後 UWI と記す) が急増する DW 約 90cm から、雄は交接器の石灰化が完成する DW 約 70cm (図 8A) からが成魚となる。これらの大きさは表 2 や図 4 より年齢は雌で 5 歳、雄は 3 歳である。従って DW 約 40cm で誕生して雌は 90cm、雄は 70cm に達するまでが若魚から未成魚の時期となる。この間は体形・体色は成魚と同じだが図 4 に示した成長率からみて成長は著しく、雌は 0-5 歳、雄は 0-3 歳を経過する。

9. 成魚

上述したように雌は DW90cm 以上、雄は 70cm 以上が成魚となる。採集時の調査で子宮内に卵母細胞または仔魚 (胚) が確認されたり、発出 (誕生) した仔魚が遊泳した雌親魚は調査年で違いがあったが、成魚としての最小個体、生物学的最小形 Biological minimum size は DW92.5 cm (2010 年 6 月 15 日採集) であっ

た。雄では2006年10月2日の調査でDW73.2 - 97.3cmの雄個体12尾に精管から精嚢に白色の精液を確認した。表2で示したようにDWの雌雄差が生じ始める時期のDWは3, 4, 5歳の順に雌は73.26, 81.76, 89.07cmで、雄は75.72, 82.85, 88.22cmとなる。成魚としての成長は5歳頃から雌雄差が大きくなり、雌の方が雄より大きく長命となる(図4)。またDW-BW関係(図3)をみてもDW約80cm頃から雌の方が雄より増重することが分かる。

IV. 考察—発育段階区分

1. 発育段階区分

サメ・エイ類の発育については生活史や再生産の研究で触れられることが多い。とりわけ繁殖生態が多様である(Hamlett and Koob, 1999; 佐藤, 2014; 田中, 2018)ことから胚(胎内仔魚)を含めた発育初期の

研究や、成熟と産卵における成熟サイズ、つまり成魚となる大きさとして取り上げられている。ナルトビエイについてはYamaguchi et al. (2005)や島本ほか(2019)が成長について報告する中で成魚となる大きさなどについて触れているが、一生を通してどういった発育区分になるかについては検討されていない。本稿では無胎盤性の卵胎生魚としてナルトビエイと類似した組織栄養型の繁殖生態を持っているとされるアカエイ・トビエイ類(Hamlett and Koob, 1999; 佐藤, 2014; 田中, 2018), なかでも中型の近縁類 Medium-sized Myliobatiformes のアカエイ類, マダラトビエイ類, トビエイ類やウシバナトビエイ類などと比較して発育の問題を検討したい。取り上げる種とその卵黄吸収時, 誕生時, 最大胎内仔魚および成魚となる時の大きさ(DW)を表3に掲げた。これらの種の分類上の類縁関係は図9に示すとおりである。

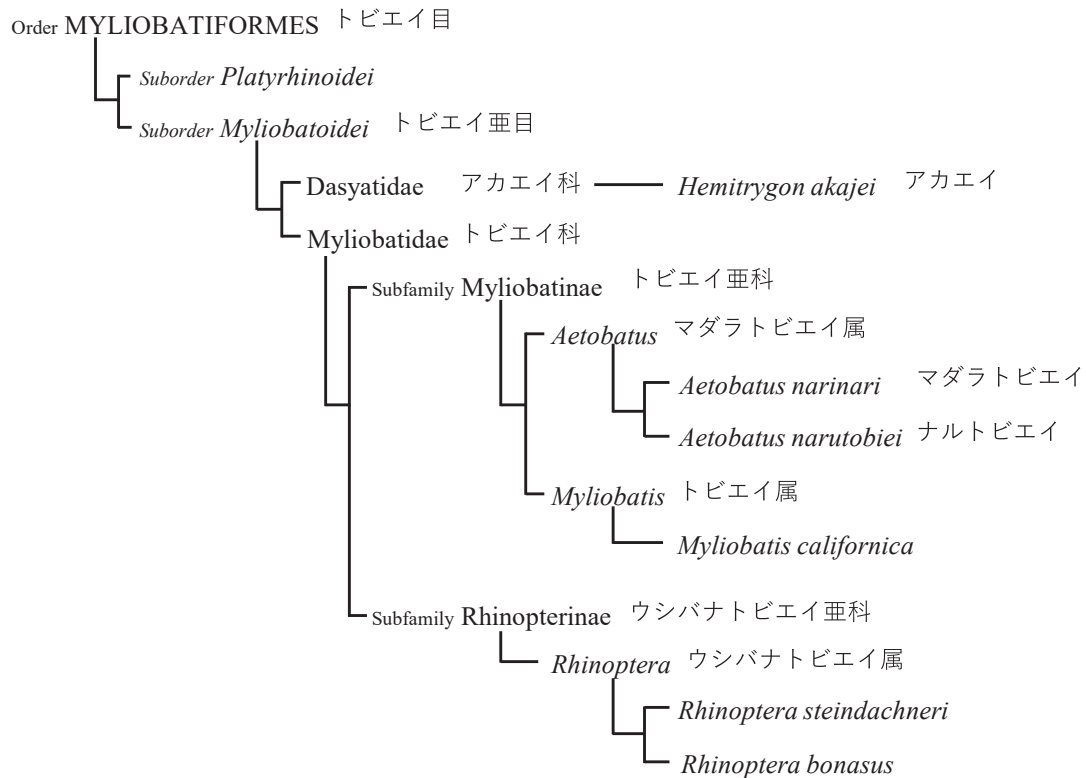


図9 中型アカエイ・トビエイ類の類縁関係。

表3の掲載魚種を記す。分類体系はNelson et al. (2016)に従った。トビエイ亜目には他に7科(ウスエイ科 Plesiobatidae, ヒラタエイ科 Urolophidae, ツバグロエイ科 Gymnuridae など)が含まれる。また、トビエイ科には他にイトマキエイ亜科 Mobulinae が含まれ、トビエイ亜科には他に2属(アオスジトビエイ属 *Aetomylaeus* と *Pteromylaeus* 属)が含まれる。日本産魚種の和名は中坊(2013)に従った。

Fig.9 Taxonomic relationships of between the medium-sized stingrays within the order Myliobatiformes.

Fish species listed in Table 3 are indicated here. The taxonomic system followed is the one described by Nelson et al. (2016). The suborder Myliobatoidei includes seven families other than Dasyatidae and Myliobatidae. The family Myliobatidae includes the subfamily Mobulinae. Two other genera (*Aetomylaeus* and *Pteromylaeus*) are included in the subfamily Myliobatinae. The Japanese names are provided following Nakabo (2013).

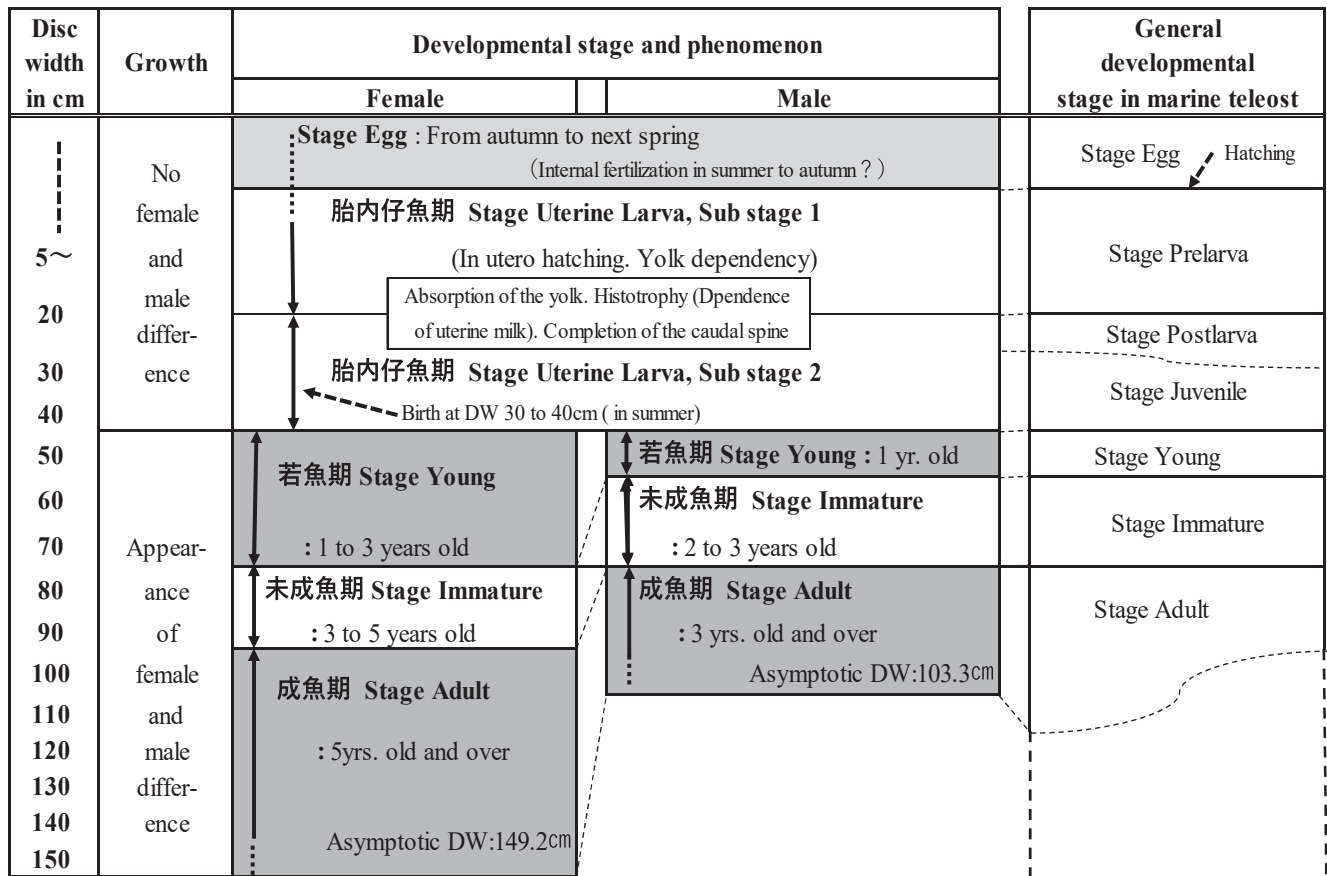


図 10 ナルトビエイの発育概念図
Fig. 10 The conceptual diagram of the development in the Naru eagle ray

渡部・服部（1971）の取りまとめた海洋魚類の発育段階区分，卵－前・後期仔魚－稚魚－若魚－未成魚－成魚の各期を参考にして，ナルトビエイの発育段階区分を試みた（図 10）。渡部・服部（1971）の区分は海産硬骨魚類についてまとめたものであるため，今回のナルトビエイのように軟骨魚類でしかも卵胎生魚についての区分はそれとは異なったものになる。

2. 卵期から誕生までの胎内仔魚期
2-1. 卵期 Stage Egg（秋から次年の春）

一般的な卵生の硬骨魚類では卵は体外受精後孵化までが卵期である。ナルトビエイは卵胎生魚で体内受精し胎内で孵化するので，その間が卵期となる。2006年5月30日に親魚の総排泄口から発出された径2-3cmの黄色の卵は水揚げされた衝撃で子宮から出たもので，島本ほか（2019）が明らかにしている7月以後の胎内仔魚の成長から見るとこれらは体内受精していたと考えられる。有明海のナルトビエイは夏季に出産，交尾，その後排卵が行われると報告されている（Yamaguchi et al., 2005; 山口, 2006b）が，瀬戸内海西部海域でも6月から8月にかけて発出した仔魚から

胎内での成長が想定され，夏季に誕生（出産）すること（島本ほか，2019），その後の9月に雌成魚の卵巣に成熟した卵母細胞が見られ（図 1J），排卵前と考えられること，また10月に雄成魚が精液を保持していた（2006年10月2日の調査）こと等から，夏季に出産の後，排卵，交尾の可能性が予想され，有明海のナルトビエイと似た状況と言える。ただ図 1A に示した卵黄を持った仔魚が6月に出現していることから，そのあとの秋に親魚は続けて交尾すると考えられるが，次年の6月誕生までの半年以上（秋冬季），ナルトビエイは採集されてこなかったため，実態は不明である。

山口（2014，2017）^{3,4)} はトビエイ亜目のエイ類の胎仔が発生初期に休眠する可能性を示唆した。そして Furumitsu et al.（2019）はアカエイ *Hemirhamphys akajei* が妊娠の前半期の短い期間，胚の発育が休止・休眠することを示した。このことから考えると，ナルトビエイも産仔後の夏から秋頃に交尾し，胎内受精した胚は休眠して次年度の5月には発出した卵がみられ，6月頃には外部卵黄嚢を持った胎内仔魚（図 1A）が現れるとすると，受精後の秋から冬の半年以上の休止・休

眠の卵か胚を経て胎内で発育していくかもしれない。

ナルトビエイに近縁のトビエイ属の *Myliobatis californica* (アメリカカリフォルニア太平洋岸) は出産後すぐ交尾し、9-12ヶ月間妊娠すること (Martin and Cailliet, 1988a), またウシバナトビエイ属の *Rhinoptera bonasus* (アメリカ大西洋岸チェサピーク湾; Smith and Merriner, 1986) や Golden cownose ray, *R. steindachneri* (メキシコ太平洋側北岸; Bizzarro et al., (2007)) は出産後すぐ排卵して妊娠期間が11-12ヶ月であること、特に *R. bonasus* は産仔後の6, 7月に子宮に卵を、8月には発生初期の胚が観察されていることから、ナルトビエイも類似した生態を持つと考えられる。いずれにしても胎内孵化や発育の様子は様々で、今後の研究が必要であろう。

2-2. 胎内仔魚期 Stage Uterine larva (5-8月頃)

硬骨魚類では体外受精卵が孵化すると仔魚期であるが、ナルトビエイは胎内で受精、孵化、発育し誕生の時点では親魚と同じ体色と体形で誕生する。この間の時期が胎内仔魚期で、形態や体色の変化から以下に示す2つの時期 (sub stage) に区分される。

Sub Stage 1 (硬骨魚類の卵黄を吸収する前期仔魚期 Stage Prelarva に当たる): DW 約 6-20cm。卵黄栄養による時期で、卵黄を吸収するまでの時期。体色は半透明白色。幅約 5mm の卵黄柄と結ばれた外部卵黄嚢は DW の約 1/4 の大きさ (図 1A)。DW 8-10cm で尾柄棘の形成が始まり (図 7) 体色も頭部と胸鰭部分は乳白色だが、体幹部は灰黒色を呈する (図 1B)。DW 17cm から体全体が灰黒色となり、20cm となると卵黄は吸収 (図 6) され、尾柄棘が完成される (図 7)。雄の交接器は DW 約 15cm までは伸長するが、その後の DW 20-25cm の間は伸長が鈍化する。この Sub stage 1 から次の Sub stage 2 までは交接器は石灰化していない (図 8)。

Sub Stage 2 (硬骨魚類の餌をとり始め形態変化の著しい後期仔魚期 Stage Postlarva から種としての特徴が現れる稚魚期 Stage Juvenile に当たる): DW 約 20-40cm。卵黄を吸収し子宮ミルクに依存して誕生するまでの時期。外部卵黄はほぼ吸収され卵黄柄も細く短く糸状になる (図 1B)。DW が 23cm を越えると外部卵黄嚢や卵黄柄は体外に痕跡もなくなっていく (図 1C, 図 6)。

図 1C, D のような個体 (DW 約 40cm) は図 1B の個体 (DW 約 20cm) とは明らかに大きく背側体色は成魚と同じ黒色、腹側は白色となっており発育が進んだ。この特徴からこの段階では硬骨魚類の稚魚期に相当すると言える。なお調査での捕獲・水揚げ時、衝撃でとび出た個体には腹部 (腸) が膨満した個体が見られるようになる (図 1B, C, 図 5)。

Sub Stage 1 から 2 の期間で注目すべき点は卵黄がほぼ吸収される DW 約 20cm で尾柄棘が完成されること (図 7)、その後背面体色が黒化すること、DW 25cm からは雄の交接器が伸長すること (図 8B) など、種としての基本的体制が整うことである。誕生するまでは交接器の有無によって雌雄の判別はできるが、体全体の成長では雌雄差はないと言える (島本ほか, 2019; 図 2)。量的には DW は数 cm (5月) から 40cm (8月) に伸長するが、図 5 から検討すると体重は約 100 倍になると考えられた。

Hamlett and Koob (1999) はトビエイ垂目のアカエイ類は誕生までに成長するには卵黄の内容物では不十分であること、アカエイ科アメリカアカエイ *Dasyatis americana* の胎内仔魚の胃・腸は発育初期に組織栄養物質の消化と吸収に機能していること、腸には緑がかった粘性の脂肪分に満ちた組織栄養液 (いわゆる子宮ミルク) で満たされると述べた。このエイは卵から胎内発育し誕生間際には重量で 3,750% になると述べ、膨大な成長をすることを示した。さらにナルトビエイと同じトビエイ科トビエイ属の *Myliobatis freminvilli* やウシバナトビエイ属の *R. bonasus* についても同様の紹介をしている。後者では子宮ミルクの供給で卵からの成長で重量は 3,000 倍になることも紹介している。Burgos-Vázquez et al. (2018) もウシバナトビエイ属の *R. steindachneri* の研究でトビエイ目類はエイ類では唯一脂質組織栄養を行い、さらにタンパク質豊富な組織栄養物も分泌していると述べている。

佐藤 (2014) や田中 (2018) らは軟骨魚類の繁殖様式を概括する中でアカエイ類やトビエイ類は「脂質組織栄養型」として胎内で発育し、発生初期は卵黄依存、後に子宮ミルクを摂取し非常に大きく成長している。今回のナルトビエイの誕生時期のナルトビエイ仔魚の腹部の膨満状況とその内容物の性状、胎内での成長についての栄養の態様も同様であると確認される。なお図 6 からは卵黄重量の急減と腸部重量の増加はナルトビエイの卵黄栄養から組織栄養 (子宮ミルク) への移行は急激に起こることを示しており、

Sub Stage 1 から 2 への栄養源のシフトが移行する質的な変化を遂げていると言える。厳密にはこの移行は卵黄を保持しながら組織栄養に移っていることが窺われる。

卵生の硬骨魚類では、孵化後仔魚前・後期を経て、体の各部位の発達が進むが体形や体色が成魚の状態とは違っている時期を稚魚期としている（渡部・服部, 1971）。その点ではナルトビエイを含めてアカエイ・トビエイ類は誕生までに仔・稚魚期を経て種として基本的な体制が整い、若魚まで到達したことになる。Hamlett and Koob (1999) は卵生の軟骨魚類はどの種も仔魚期の段階はなく卵内での発育完了後、Hatchling（魚類の孵化幼生）はほとんど親の「ミニチュア」で現れ（誕生す）ると述べたが、このことは卵胎生のエイ類も同様である。表 3 に掲げたエイ類において各研究者は卵黄吸収時や誕生時、そして最大胎内仔魚の体の大きさを明示していることは、卵黄栄養から組織栄養への移行を重視しており、本研究でナルトビエイの胎内仔魚期の発育を、Sub Stage 1（卵黄依存）、Sub Stage 2（子宮ミルク依存）に分けたことは妥当であると考えられる。

表 3 では卵黄吸収時や誕生時の DW はアカエイではそれぞれ 6-10.7cm, 9.5-13cm であるが、トビエイ類は様々だが 10 数-20cm, 20-数十cm とアカエイより大きい。アカエイ亜科（Subfamily Dasyatidae）魚類 19 種の親魚の DW と誕生時の最大個体の関係を調べた Furumitsu et al. (2019) は親魚が大きい種ほど大きな個体を産出することを報告しているため、トビエイ類でもそういったことが起こりうることが示唆される。また表 3 に示したように同一種でも生息域、すなわち環境によっても誕生する大きさに違いが生じるものと考えられる。さらに同一種のエイでも誕生時の大きさは数 cm から 10 数 cm の幅があることがわかる。誕生した仔魚の大きさは初期の生残や成長等にも影響する重要な問題として検討されることが重要であろう。

3. 誕生後、若魚 Stage Young- 未成魚 Stage Immature- 成魚 Stage Mature の各期

ナルトビエイは硬骨魚類の発育段階でいう稚魚期を終わって誕生することになるので、誕生後は若魚期として始まる。

3-1. 若魚期 Stage Young（雌雄とも DW30-40cm で誕生後、雌は DW70cm まで、年齢は 2, 3 歳ころまで。雄は DW50cm, 年齢約 1 歳まで）

渡部・服部（1971）の硬骨魚類の発育区分では稚魚期の次に若魚期を置き、「体形はほぼ種の特徴をあ

らわし、・・・（略）・・・形態的な諸形質は発達中で、成長の盛んな時期・・・（略）・・・二次性徴なども現れていない」としている。ナルトビエイは誕生の時点で DW30-40cm であるが、外観上は親魚と同形である。島本ほか（2019）が報告したように雌では DW-UWI 関係で UWI が増大する約 DW90cm までの時期、図 4 から類推して年齢は 2, 3 歳ころまで。雄では図 8A からは交接器の伸長が停滞していた DW 約 50cm までの時期が、二次性徴が現れていないと考えてこの間が若魚期と言える。年齢は 1 歳まで。図 4 から雌雄ともこの期は高い成長率を示し盛んな成長を示したが、雌雄の成長の差が顕著になり始めている。

3-2. 未成魚期 Stage Immature（雌 DW70-90cm 年齢 3-5 歳、雄 50-70cm 1-3 歳の時期）

生殖能力を有する成魚となる前の性的に未熟な時期で、雌では上述したように UWI が急増する DW70cm から 90cm までの時期（島本ほか, 2019）で図 4 から年齢 3-5 歳がこの時期と言える。雄は図 8A から交接器が伸長し石灰化が完成する DW 約 70cm までの、年齢 1-3 歳の時期である。

3-3. 成魚期 Stage Mature（DW 雌 90cm 以上年齢 5 歳以上、雄 70cm 以上 3 歳以上の時期）

生殖が可能となる時期、つまり成熟サイズ（Size at maturity）に達して以降の時期である。前項で触れたように雌は DW 約 90cm 以上、年齢は 5 歳以降、雄は DW70cm 以上、年齢は 3 歳以上である。このことは「Ⅲ結果 9. 成魚」で示したように実際的にも雌成魚の生物学的最小形が DW92.5cm であったこと、雄は DW73.2cm 以上の個体に精嚢に白色の精液を確認したことからの確と言えよう。雄の DW70cm 以降は成長の雌雄差が大きくなり、雌の方が雄より大きく、長命となる（図 4）。島本ほか（2019）は雌の最大 DW は 142-145cm, 最高齢標本は 16-18 歳に対して雄はそれぞれ 104-110cm, 8 歳と報告している。

4. まとめ

本稿では渡部・服部（1971）の海洋硬骨魚類の発育区分に準拠してナルトビエイについて発育段階区分を試みた。サメ・エイ類の魚類の繁殖様式は多様であり（Hamlett and Koob, 1999；佐藤, 2014；田中, 2018）、発育も独特のものを持っていて、硬骨魚類一般の発育区分で検討することが妥当であるかは議論があるかもしれない。しかしながら軟骨魚類のサメ・エイ類と硬骨魚類の発育区分を対比させる一つの試みと

して意義のあることと考えている。

これまでサメ・エイ類の中の卵胎生魚の発育過程をとらえた報告は多い。たとえば Slender smoothhound *Gollum attenuates* (Yano, 1993), アカエイ *H. akajei* (Furumitsu et al., 2019), *R. bonasus* (Smith and Merriner, 1986) についてなどがあり、それらでは卵から卵黄を持った胚が胎内で孵化・発育し、卵黄を吸収して誕生するまでの過程が報告され Stage (段階) 区分もされている。しかし生活史全般にわたる発育に関する報告は見当たらないと思われる。表3に掲げたように調べたアカエイ・トビエイ類の生活史や再生産の研究では性成熟の視点で成熟区分を行っている研究はあるが、発育段階の視点では少ない。本研究ではナルトビエイは、胎内で孵化し一定期間発育して誕生するが、この時期を一括して胎内仔魚期とした。この期間2つの Sub Stage を経る中で硬骨魚類で言う仔・稚魚期を経て若魚期として誕生することを明らかにした。これは硬骨魚類の発育段階と対比させることで認識できたことである。

ナルトビエイの発育・成長の過程でさらに重要な点は見えてきたように本種は雌雄で発育の状況に違いがあることである。性比が胎内仔魚期では雌雄差がなかった(図2)が自由遊泳していて自然界で捕獲されたものでは雌の方が多かったこと(島本ほか, 2019)、誕生後は雌が雄より発育・成長が相対的にゆっくりで、長命で大型化することなど、前報(島本ほか, 2019)で議論した性差(性的二形)の問題も深める必要があろう。なお成長や成熟の雌雄差については Schluessel (2008) がマダラトビエイ *White spotted eagle ray (Aetobatus narinari)* も同じ傾向であることを報告しており、同属種には類似した生態があるのかも知れない。エイ類とは分類的にも異なるサメ類のジンベイザメ *Rhincodon typus*, を研究した Meekan et al. (2020) はジンベイザメも雌が雄よりは発育・成長が遅く、長命であることを明らかにして体サイズの性的二形を論じ、それが性特異的な生活史戦略を示唆しているとした。ナルトビエイの今回の発育研究に示された仔魚の発育様式、胎内保育様式、および仔魚の成長を支える雌の大型化、性的二形の様式は仔魚をより大きく、発育・誕生させるために進化的にデザイン化された生活史戦略の実際を示していると考えられる。

V. 総合討論—特に用語について

ナルトビエイの体内受精した卵は、胎内で孵化し一定期間発育して誕生するが、この時期を一括して、述べてきたように胎内仔魚期とした。

サメ・エイ類の中の卵胎生魚の胎内での発育過程をとらえた報告は多い。たとえば *G. attenuates* (Yano, 1993), アカエイ (Furumitsu et al. 2019), *R. bonasus* (Smith and Merriner, 1986) についてなどがあり、それらでは卵から卵黄を持った胚が胎内で孵化・発育し、卵黄を吸収して誕生するまでの過程も説明され Stage (段階) 区分もされている。発育段階区分の視点から見るとサメ・エイ類の胎内仔魚に広く一般に用いられている用語は胚 Embryo が通常で、卵黄の吸収・消失にかかわらず胎内に存在する間、従って誕生直前まで一括して用いられている。誕生直前まで胎内発育の過程で重要なのは多くの研究者が明らかにしたように胎内仔魚の栄養が卵黄から脂質組織栄養(子宮ミルク)に代わる点であるので、著者らはこの変化は一般の卵生硬骨魚類が卵黄吸収(前期仔魚期)から外部栄養(後期仔魚期)への変化に匹敵する質的な変化としてとらえ、胎内仔魚期を二分して Sub-Stage 1, 2 としたところである。

なお Hamlett and Koob (1999) や Furumitsu et al. (2019) は胎内仔魚に関して Fetus (胎児), Foetal (Fetus の形容詞) という語を用いている。Martin and Cailliet (1988a, b) も Bat ray *M. californica* について Fetus を用いている。

本稿では胎内で稚魚期を経て誕生した個体を若魚としたが、これは渡部・服部 (1971) が「若魚」(Young (若い人たち, 動物の子) または Adolescent (青年期の若人)) を当てておりこれに拠ったものである。誕生した個体についての呼称は研究者によって様々で Schluessel (2008) はマダラトビエイ *A. narinari* に、Furumitsu et al. (2019) はアカエイに、Burgos-Vázquez, et al. (2018) は *R. bonasus* に、共に Neonate (新生児) と呼んだ。Bassos-Hull et al. (2014) は *A. narinari* に、Neer and Thompson (2005) や Baldassin et al. (2008) は *R. bonasus* に、Bizzarro et al. (2007) は Golden cownose ray *R. steindachneri* に、Pup (子犬, 犬ころ) を呼称として使っている。別に Hamlett and Koob (1999) はサメ・エイ類の再生産についてまとめた中で誕生魚に hatchling (幼生) を用い、Furumitsu et al. (2019) はアカエイ亜科魚類の雌親魚の大きさと生まれる仔の最大サイズとの検討では、仔について Young と呼んでいる。ここで示した用語は、発育段階を意識したものでなく、生まれた動物に対する一般的な呼称といえる。

若魚の後の未成魚や成魚についての用語としては、再生産に関する研究で特に成魚となる体の大きさである成熟サイズを検討していくつかの呼称がある。表3

表3 いくつかの中型アカエイ・トビエイ類の卵黄吸収時・誕生時・最大胎内仔魚の大きさ、および成魚となる大きさとその調査指標

大きさは体盤幅 Disc width (DW) で示し、CL は交接器長 Clasper length を示す、単位はcm

Table 3 Body size in disc width at the time of the absorption of the yolk and the birth, the maximum size of the embryo in the utero, and the size to become an adult ray in some medium-sized Dasyatidae and Myliobatidae ray species. (DW:disc width in cm, CL:clasper length)

Species name (English name / Japanese name)	Study location	Size (DW) at absorption of the yolk	Birth size (DW) (Max uterine larva)	Survey indicators in the size (DW) at maturity		Size at maturity (DW) F: female M: male	Reference
				Female	Male		
<i>Hemirhynchus akabei</i> (red stingray / akabei)	Ariake Sound, Kyushu, Japan	6-10.7	9.5-13 (12.884)	Development status in ovary and uterus including their weight	DW-CL relationship Testicular /clasper condition	F: 52.22 *1 M: 32.15 *1	Furumitsu et al. (2019)
<i>Aetobatus narinari</i> (white-spotted eagle ray / madaratobiei)	Northeast coast in Australia and Taiwan Strait	No data	47.7-57.0 54 on average	Development status in ovary and uterus including their weight Development status in oocyte including its diameter Existence and status in trophonemata	DW-CL relationship Testicular /clasper condition	F: 150 *1 M: 130 *1	Schluessel et al. (2010)
	Venezuelan coast	11.5	(44.5)	Observation in the gonad Presence of the pregnancy	DW-CL relationship	F: 134.9 *1 M: 129.2 *1	Tagliafico et al. (2012)
	Northeastern Gulf of Mexico	No data	41.0-73.2	No data	DW-CL relationship Testicular /clasper condition	F: no data M: 127 *1	Bassos-Hull et al. (2014)
<i>Aetobatus narutobiei</i> (naru eagle ray / narutobiei)	The western Seto Inland Sea, Japan	20	29.2-40.9 (34.1)	Uterus weight	DW-CL relationship Testicular /clasper condition Existence of semen in the vas deferens	F: 90 M: 70	Shimamoto et al. (2019), the present study
<i>Myliobatis californica</i> (bat ray)	California coast, American Pacific coast	No data	22.0-31.5	Status of the oocyte, egg and uterus Width of the uterine tube	DW-CL relationship Testicular /clasper/ vas deferens condition Existence of semen	F: 88.1 *1 M: 45-62.2	Martin and Cailliet (1988a, b)
	Northern Gulf of Mexico	about 20	32.3, (44.0) 41.3 on average	Status in the ovary and oocyte Status in trophonemata	DW-CL relationship Clasper condition Development in the vas deferens and rhipidion *2	F: 96 M: 90	Smith and Merriner (1986)
	Northern Gulf of Mexico	No data	33.6 (39.5)	Size of the oocyte Width of the uterus	DW-CL relationship Clasper condition Vas deferens coiling	F: 65.3 *1 M: 64.2 *1	Neer and Thompson (2005)
<i>Rhinoptera bonasus</i> (cownose ray)	Ubatuba Aquarium in Brazil	No data	38 in male (in captivity)	No data	No data		Baldassin et al. (2008)
	Southwest Coast of Florida, USA (in Gulf of Mexico)	13.3 Histotrophy from DW 15 and above	20.2-22.5	Length and weight of the ovary Existence of the scars at copulation	Length and weight in the testis Development in the vas deferens and rhipidion *2 Existence of semen in the seminal vesicle	F: 70.1 *1 M: 68.1 *1 Completion of maturation at DW 71.2 in both female and male	Poulakis (2013)
<i>Rhinoptera steindachneri</i> (golden cownose ray)	Gulf of California	No data	38-45 (43)	Observation of ovary and oocyte Existence of the embryo in the uterus	• DW-CL relationship • Clasper condition	F70.2cm*1 M69.9cm*1	Bizzarro et al. (2007)
	Southern Gulf of California	No data	38.1-42 (38.1)	Status of the ovary (oocyte and follicle) and oviduct Status of the uterus including its weight	DW-CL relationship Clasper /testis seminal vesicle condition	F71.8 *1 M68.5 *1	Burgos-Vázquez et al. (2018)

* 1 How to decide the size at maturity of adult fish : DW at 50% sexual maturity

* 2 The rhipidion is a triangular mass of tissue lying at the tip of the clasper, which is formed in an adult. (LaMarca, 1964; Smith and Thmpson, 1986; Pulakis, 2013)

に示すような成熟サイズの検討のために様々な調査指標が調べられており、雌では卵巣、子宮、卵母細胞、栄養子宮絨毛糸等の、雄では交接器の長さや石灰化、

生殖器の精巣、輸精管や貯精囊等の状態が調査されている。そのうえで卵巣や交接器の成熟・発達状態と体の大きさ (DW) に対する 50% 性成熟時を明らかに

することで成熟サイズの判定を行っていることが多い。その結果成熟状況を示す用語としてアカエイについては Immature-Premature-Mature (Furumitsu et al. 2019) という語が用いられ、White spotted eagle ray では Juvenile, Sub-adult, Adult, Mature (Schluessel et al. 2010) が用いられている。また Tagliafico et al. (2012) と Bizzarro et al. (2007) は、それぞれマダラトビエイ *A. narinari* と Golden cownose ray *R. steindachneri* の性成熟の発達の区別で Immature, Mature を用いている。Martin and Cailliet (1988b) は、Bat ray でも Immature, Maturing, (Full) mature を用いている。Poulakis (2013) も Immature, Mature を使っているが、交尾時の噛みあとの有無で Juvenile, Adult も用いている。前記したように Bizzarro et al. (2007) は *R. steindachner* を Pup (子犬, 犬ころ) と呼びつつ性的には未熟であることから、誕生個体にも Immature を当てている。変わった用語としては LaMarca (1964) はトビエイ亜目ウロトリゴン科の Yellow stingray *Urolophus jamaicensis* の DW に対する交接器の伸長が鈍化した DW で sub-adult, early adult といった用語を用いている。いずれにしても掲げた用語は発育段階の区分というより主に性成熟の状況の把握、つまり性的に未成熟か、成熟かを区別する視点から諸用語を用いていると言える。それらの中で、Burgos-Vázquez et al. (2018) は上記した性成熟の指標を調べながらも 'Developmental stage (発育段階)' と明記し、発育を意識して Juvenile, Neonate, Adult などの語を用いている。以上のように調べた範囲では、発育段階という視点からみると不統一に様々な用語が用いられている。本稿で示したようにサメ・エイ類で発育段階について一般的な規定が整理されることが期待される。特に誕生後の性的に未成熟な時期、性差が生じ始める時期である若魚とした時期を明瞭にすることが望まれる。

【謝辞】

本稿はナルトビエイの研究報告としては本誌に掲載された成長についての前報 (島本ほか, 2019) に続く姉妹報であると言ってもよい。掲載の機会を与えてくださった広島大学総合博物館の研究報告編集委員会と、本稿の校閲を丁寧に行っていただいた査読者に心より御礼申し上げます。前報同様、本稿でも当初よりナルトビエイの調査研究にご理解と励ましを賜った広島大学水圏資源研究室の本学名誉教授 故 具島健二博士には哀悼の意を込めて御礼申し上げます。調査研究では標本の採集から処理に至るまで、長年にわ

たり山口県漁業協同組合小野田支店、並びに同県山陽小野田市役所の漁業者や職員の方々に大変お世話になった。御礼を申し上げる。本研究室に所属した中田悠介修士をはじめ歴代の学生、院生諸君には標本の採取、解剖など諸作業に従事してもらった。それらの多くの参加者に心からの御礼を申し上げる。本稿は卒業論文や修士論文として直接取りまとめた水圏資源研究室の学生・院生諸君の研究成果によるところがほとんどである。本論文の著者以外で本稿の作成に協力し校閲を頂いた諸君の氏名を記して御礼としたい。越智雄一郎博士、新野洋平博士、土岡伸三修士、中田悠介修士、酒井大和氏、吉田大輔氏、神鳥浩典氏の各氏。水圏資源生物学研究室の准教授の富山 毅博士には本研究の取りまとめへの励まし、貴重なご助言を頂き、研究文献の探索などにもお力添えをいただいた。御礼申し上げます。本研究は本学「平成 15 年度地域貢献研究」助成金 (代表: 橋本博明) による支援を受けた。

【注】

- 1) 環境省 (2017): 【魚類】海洋生物レッドリスト
<http://www.env.go.jp/press/files/jp/106403.pdf>. (参照 2017-11-29)
- 2) 水産庁 (2017): 海洋生物レッドリストの公表について
<http://www.jfa.maff.go.jp/j/press/signen/170321.html>. (参照 2017-11-27)
- 3) 山口敦子 (研究代表者) (2014): エイ類 (トビエイ亜目) 胎仔の発生初期に見られる胚休眠の実態と環境への適応戦略. 科研費助成事業研究 成果報告書 (平成 26 年 6 月 16 日現在).
<https://kaken.nii.ac.jp/ja/file/KAKENHI-PROJECT-23380112/23380112seika.pdf>
- 4) 山口敦子 (研究代表者) (2017): エイ類 (トビエイ亜目) 発生初期の胚が極めて短期間休眠することの実証的研究. 科研費助成事業 研究成果報告書 (平成 29 年 6 月 22 日現在).
<https://kaken.nii.ac.jp/ja/file/KAKENHI-PROJECT-26660161/26660161seika.pdf>

【文献】

- 伊藤龍星 (2006): ナルトビエイによる二枚貝の食害. おおいたアクア・ニュース, 22, 7-8.
- 伊藤龍星・平川千修 (2009): 胃と腸の内容物から見た周防灘南部沿岸におけるナルトビエイの食性. 水産技術, 1(2), 39-44.
- 伊藤龍星・福田祐一 (2010): 飼育下におけるナルトビエイの摂餌行動と摂餌痕跡形成. 水産技術, 2(2), 73-77.

- 内川和久・木所英昭 (2015) : 若齢スルメイカの摂餌生態－生態形態学 (Ecomorphology) 的アプローチ, 日本海区水研 日本海ブロック試験研究集録, 47, 59-60.
- 亀井良則・萱野泰久 (2009) : 岡山県沿岸域におけるナルトビエイの出現状況. 岡山水試報, 24, 28-31.
- 亀井良則・浜口昌巳・萱野泰久 (2009) : 岡山県沿岸域で採捕されたナルトビエイの消化管内容物. 岡山水試報, 24, 32-34.
- 川崎 健 (1982) : 『浮魚資源』. 恒星社厚生閣.
- 川原逸朗・伊藤史郎・山口敦子 (2004) : 有明海のタイラギ資源に及ぼすナルトビエイの影響. 佐有水研報, 22, 29-33.
- 久保伊津男・吉原友吉 (1969) : 『水産資源学 (改訂版)』, 共立出版株式会社.
- 佐藤圭一 (2014) : サメ・エイ類にみられる繁殖様式の多様性. 内分泌研究, 40(152), 79-82.
- 島本文 (2005) : 瀬戸内海に出現したナルトビエイ *Aetobatus flagellum* の生態について. 広島大学卒業論文.
- 島本文・泥谷明子・民法紗希・山崎大海・和西昭仁・坂井陽一・橋本博明 (2019) : 瀬戸内海西部, 山陽小野田市周辺海域におけるナルトビエイ *Aetobatus narutobiei* の年齢と成長について. 広島大総合博物研報, 11, 15-24.
- 田中 彰 (2018) : 軟骨魚類の繁殖と発生. 日本魚類学会編 : 『魚類学の百科事典』. 丸善出版, pp. 416-417.
- 中坊徹次 (編) (2013) : 『日本産魚類検索全種の同定, 第三版』. 東海大学出版会.
- Nikolsky, G. V. (1963) : 『魚類生態学』 (亀井健三訳), 新科学文献刊行会.
- 日本魚類学会 (2018) : シリーズ・Series, 日本の希少魚類の現状と課題. 魚類学雑誌, 65(1), 97-116.
- 橋本博明・坂井陽一・具島健二・泥谷明子・酒井大和・島本文・光永晴美・河口隆裕・浜口昌巳 (2006) : 山口山陽小野田海域へ来遊し捕獲されたナルトビエイの生態について. 平成 20 年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 75.
- 浜口昌巳・佐々木美穂・薄 浩則・吉田大輔・橋本博明 (2007) : 山口県山陽小野田海域で採捕されたナルトビエイの消化管内容物の遺伝子解析による同定. 平成 19 年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 175.
- 泥谷明子・酒井大和・島本文・橋本博明・坂井陽一・具島健二・光永晴美・河口隆裕 (2006) : ナルトビエイの胎内仔魚の発育について. 平成 20 年度日本水産学会春季大会講演要旨集, 75.
- 泥谷明子 (2008) : 瀬戸内海におけるナルトビエイ *Aetobatus flagellum* の資源生物学的研究. 広島大学大学院修士論文.
- 福田祐一・銭谷 弘 (2009) : 豊前海中津地先におけるナルトビエイの駆除とその効果. 大分県水試調研報, 2, 5-9.
- 山口敦子 (2002) : 有明海における板鰓類について. 板鰓類研究会報, 38, 29-33.
- 山口敦子 (2003) : 有明海のエイ類について－二枚貝の食害に関して－. 月刊海洋, 35, 241-245.
- 山口敦子 (2004) : 有明海におけるナルトビエイの繁殖生態. 平成 16 年度日本水産学会大会要旨集, 54.
- 山口敦子 (2005) : 有明海におけるエイ類の漁獲量変動について. 板鰓類研究会報, 41, 8-12.
- 山口敦子 (2006a) : 日本沿岸域へのナルトビエイ *Aetobatus flagellum* の出現と漁業への影響. 月刊海洋号外, 45, 75-79.
- 山口敦子 (2006b) : ナルトビエイの生活史と保護の必要性. 東大海洋研, 共同利用研究集会, 「軟骨魚類を探る」講演要旨集, 22.
- 山口敦子 (2009) : 有明海が育むサメ・エイ類. 田北徹・山口敦子・日本魚類学会自然保護委員会編 : 『干潟の海に生きる魚たち』東海大学出版会, 33-64.
- 山口敦子 (2011) : ナルトビエイによる二枚貝の食害とそれに対する取り組みについて. 日本水産学会誌, 77, 127.
- 山崎大海 (2013) : 周防灘におけるナルトビエイの資源生物学的研究. 広島大学大学院修士論文.
- 山田梅芳・三谷卓美 (1989) : ナルトビエイ. 西海区水産研究所ニュース, 61, 1.
- 吉田幹英・金澤孝弘 (2009) : 有明海福岡県海域におけるナルトビエイの駆除状況. 福岡水海技セ研報, 19, 163-169.
- 和西昭仁 (2008) : ナルトビエイの不思議. 水産研究センターだより－「がいかい」「ないかい」合併号－, 1, 7-8.
- 和西昭仁・小柳隆文 (2009) : 周防灘沿岸域に出現するナルトビエイの生態に関する知見 I－山陽小野田沖における出現傾向. 山口県水産研究セ報, 7, 69-76.
- 渡部泰輔・服部茂昌 (1971) : 魚類の発育段階の形態区分とそれらの生態的特徴. さかな, 7, 54-59.
- Baldassin, P., Gallo, H. and Azevedo, V.G. (2008): Reproduction of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus* Mitchell, 1815 (Elasmobranchii, Rhinoptera), in captivity and newborn care. *Braz. J. Biol.*, 68(4), 905-906.
- Bassos-Hull, K., Wilkinson, K.A., Hull, P.T., Dougherty, D.A., Omori, K.L. Ailloud, L.E., Morris, J.J. and Hueter, R.E. (2014): Life history and seasonal occurrence of the spotted eagle ray, *Aetobatus narinari*, in the eastern Gulf of Mexico. *Environ. Biol. Fish.*, 97, 1039-1056.
- Bizzarro, J.J., Smith, W.D., Fernando Márquez-Farías, J. and Hueter, R.E., (2007): Artisanal fisheries and reproductive biology of the golden cownose ray, *Rhinoptera steindachneri* Evermann and Jenkins, 1891, in the northern Mexican Pacific, *Fish. Res.*, 84, 137-146.
- Burgos-Vázquez, M. I., Chávez-García, V. E., Cruz-Escalona, V.

- H., Navia, A. F. and Mejia-Falla, P. A. (2018): Reproductive strategy of the Pacific cownose ray *Rhinoptera steindachner* in the southern Gulf of California. *Mar. Freshw. Res.*, 70(1),93-106.
- Furumitsu, K., Wyffeeles J. T. and Yamaguchi, A. (2019):Reproduction and embryonic development of the red stingray *Hemitrygon akajei* from Ariake Bay, Japan. *Ichthyol. Res.*, 66, 419-436.
- Hamlett, W. C. and Koob, T.J. (1999): Female reproductive system. Hamlett,W.C., ed.: *Sharks, skates, and Rays*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 398-443.
- LaMarca, M. J. (1964):The functional anatomy of the clasper and clasper gland of the yellow stingray, *Urolophus jamaicensis* (Cuvier). *J. Morphol.*, 114, 303-323.
- Martin, L. K. and Cailliet, G. M. (1988a): Aspects of the reproduction of the bat ray, *Myliobatis californica*, in Central California. *Copeia*, 1988, 754-762.
- Martin, L. K. and Cailliet, G. M. (1988b): Age and growth determination of the bat ray, *Myliobatis californica* Gill, in Central California. *Copeia*, 1988, 762-773.
- Meekan M. G., Taylor, B.M., Lester, E., Ferreira, L.C., Sequeira, A.M.M., Dove, A.D.M., Birt, M.J., Aspinall, A., Brooks, K. and Thums, M. (2020): Asymptotic growth of whale sharks suggests sex-specific life-history strategies. *Front. Mar. Sci.*, <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.575683>
- Neer, J. A. and Thompson B.A. (2005):Life history of the cownose ray, *Rhinoptera bonasus*, in the northern Gulf of Mexico, with comments on geographic variability in the history trait. *Environ. Bio. Fish.*, 73, 321-331.
- Nelson, J.S., Grande, T.C., Wilson. M.V.H. (2016):Fishes of the World (5th ed). John Wiley & Sons, New Jersey.
- Poulakis, G. R. (2013):Reproductive biology of the cownose ray in the Chalotte Harbor estuarine system, Florida. *Mar. Coast. Fish.: Dynamics, Management, and Ecosystem Sci.*, 5(5), 159-173.
- Pratt, H. (1979):Reproductive biology in the blue shark, *Prionace glauca*. *Fish. Bull.*, 77, 445-470.
- Schluessel, V. (2008):Life history, population genetics and sensory biology of the white spotted eagle ray, *Aetobatus narinari* (Eupharsen, 1790) with emphasis on the relative importance of olfaction., PhD dissertation, The University of Queensland, pp378.
- Schluessel, V., Bennett, M. B. and Collin, S. P., (2010):Diet and reproduction in the white-spotted eagle ray *Aetobatus narinari* from Queensland, Australia and the Penghu Islands, Taiwan. *Mar. Freshw. Res.*, 61, 1278-1289.
- Smith, J. W. and Merriner, J.V. (1986):Observations on the reproductive-biology of the cownose ray, *Rhinoptera-bonassus*, in Chesapeake Bay. *Fish. Bull.*, 84(4), 871-877.
- Tagliafico, A., Rago,N., Rangel, S. and Mendoza, J. (2012):Exploitation and reproduction of the spotted eagle ray (*Aetobatus narinari*) in the Los Frailes Archipelago, Venezuela. *Fish. Bull.*, 110, 307-316.
- Uchikawa, K. and Kidokoro, H. (2013):Feeding habit of juvenile Japanese common squid *Todarodes pacificus*. Relationship between dietary shift and allometric growth. *Fish. Res.* 152, 29-36.
- White, W.T., Furumitsu, K. and Yamaguchi, A. (2013):A new species of eagle ray *Aetobatus narutobiei* from the Northwest Pacific: an example of the critical role taxonomy plays in fisheries and ecological sciences, *Plos One*, 8 (12), e83785. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083785>
- Yamaguchi, A., Kawahara, I. and Ito, S. (2005):Occurrence, growth and food of longheaded eagle ray, *Aetobatus flagellum*, in Ariake Sound, Kyushu, Japan. *Environ. Biol. Fish.*, 74, 229-238.
- Yano, K. (1993):Reproductive biology of the slender smoothhound, *Gollum attenuatus*, collected from New Zealand waters. *Environ. Biol. Fish.*, 38, 59-71.

(2021年8月31日受付)

(2021年11月26日受理)