



生物多様性と生態系機能

生物は、周りの環境からいろいろな元素を取り込みます。植物は、水と二酸化炭素を吸って、有機物と酸素を作り出す光合成を行います。また、環境から窒素などの多岐にわたる栄養塩を吸収します。これらの元素の安定同位体比を測定することで、植物が吸収した元素の由来や、植物がどのような状態で光合成したかを推測することができます。

一方、動物は生きていくために必要な物質を、他の生き物（餌）から得ているため、その体には餌の情報が刻まれています。この動物の持つ安定同位体比を測定することで、動物が何を食べているのかを推測することができます。また、生物に含まれる同位体比の履歴情報を、同位体比の分布情報である「同位体地図」に重ね合わせることで、植物種子や動物の移動履歴についても、近年いろいろなことがわかってきました。

生物が関わるいろいろな現象について、具体的な研究を見てみましょう。

高山の霧を吸収するハイマツ

— 雨と霧を同位体比で区別する —

久米 篤

(九州大学大学院農学研究院)

1. 日本の高山植生を特徴付けるハイマツ

ハイマツ (*Pinus pumila*) は日本の中部山岳で分布の南限とし、高山の森林限界上部に優占することの多い、マツ科・マツ属の矮生低木です(図1)。ほとんどのマツ属の樹種では幹が単幹・直立に伸張するのに対して、ハイマツは矮性低木としての性質が固定され、常に多幹・匍匐の生育型を示し、面的に広がります。濃緑色の密度の高い樹冠を持ち、高さ数メートルの斜面全体に広がる大きな群落を形成することがあり、その一方で山頂や尾根付近では高さ十数センチの矮性・匍匐型の生育形で頑張っていることもあります。

ハイマツ群落の林冠は、高さ1m範囲内に全ての葉が集中しているため、大量の針葉が地上部数mに圧縮された、例外的に高い葉密度を持ちます。針葉の投影面積を葉面積として計算すると、地表面あたりの針葉面積(葉面積指数:LAI)は $5\text{ m}^2\text{ m}^{-2}$ 以上の値となり、林冠の厚さあたりの針葉面積(葉面積密度)も $4\sim 6\text{ m}^2\text{ m}^{-3}$ となります。これは通常のマツ林というよりかは、亜高山帯域に見られるオオシラビソやトドマツの優占する森林の値に近く、かなり大きな値です。そのため、成育期間が無雪期に限られて短いにもかかわらず年間の光合成物質生産量は低地の常緑針葉樹林に匹敵するほど大きくなると推定されています。光合成には大量の水が必要となります。しかし、ハイマツが生育している高山環境では水分を保持する土壌はほとんど発達しておらず、根系の発達も抑制される上、ハイマツの生育している環境では土壌は冬季に凍結しています。雪が解けても土壌が解けなければ水を吸収することができません。

一方、日本の山岳では霧がよく発生し、地表面への霧水沈着量は降水を上回る事もあります。ハイマツ樹冠の表面積はとても大きいため、植生表面に付着した霧水が水分供給源となっている可能性があります。

そこで、このような環境下で、光合成に伴う大量の蒸散に必要な水をハイマツがどうやって得ているのかを、降水や霧水(H_2O)の水素(H)と酸素(O)の安定同位体比を利用して確かめることにしました。

2. 立山浄土平の気象環境

立山は富山県最高峰の標高3000mを超える山岳地域で、上部にはハイマツ群落がよく発達しています(図1)。山頂付近の浄土平(2839m)には富山大学立山施設があり、気象観測が行われています(図2)。

図3に、立山周辺で観測された2005年と2006年の月別降水量を示します。麓の富山市と比較して、立山山頂部の降水量は年ごとの変化幅が大き



図1. 立山室堂の斜面に広がるハイマツ群落(濃い緑色)



図2. 富山大学立山施設における気象観測

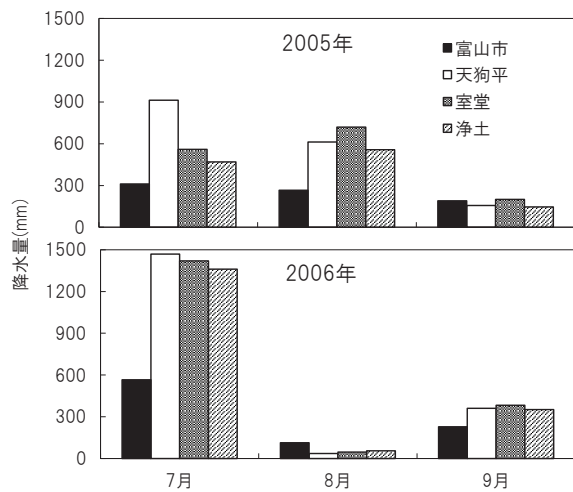


図3. 2005年と2006年の月別降水量
富山市 (標高9m)、天狗平 (標高2290m)、室堂 (標高2450m)、浄土 (標高2840m)

く、2005年の8月の降水量が600mm程度あったのに対して、2006年にはほとんど雨が降りませんでした。

山頂付近の植物群落の土壌水分量を測定しても、2006年8月の土壌水分量は2005年よりも少なくなっていました(図4)。このような状況では、2005年と比較して2006年にはハイマツの光合成速度は低下していると予想しました。ところが、実際に現地でハイマツの光合成・蒸散速度を測定したところ、2006年8月でも、ハイマツは活発に光合成・蒸散を行っていました。ハイマツは、雨が降らなくてもどこからか水を吸収しているようです。

山頂付近に濡れセンサーを設置して、葉面が濡

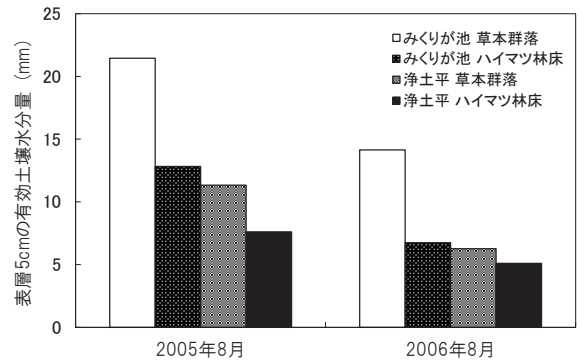


図4. 立山高山帯の2005年と2006年の表層土壌の水分量。ADR土壌水分センサーで測定 (Delta-T社、ML2x)

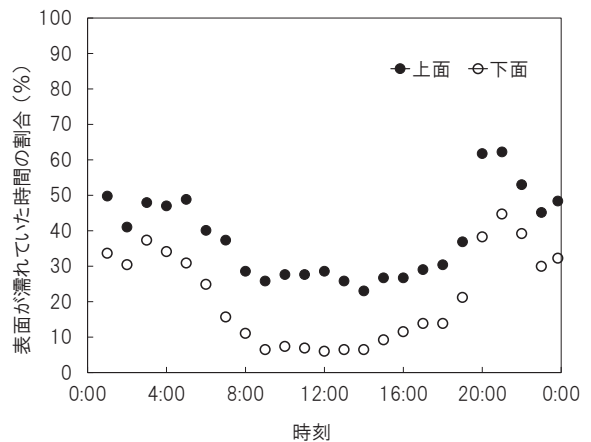


図5. 浄土平で8月に表裏45度傾けて設置した濡れセンサーの測定結果

れている時間を推定してみました(図5)。その結果、雨が降らなくても毎日夕方になると濃い霧が発生し、19:00頃には樹冠がびしょびしょに濡れていることが多いことがわかりました。実際、現地では葉の先から水がポタポタ落ちていることも観察できました。このような霧水を、ハイマツはどれくらい利用できるのでしょうか？

3. 雨と霧の同位体比

重い水分子 ($^1\text{H}^2\text{H}^{16}\text{O}$ あるいは $^1\text{H}_2^{18}\text{O}$) と軽い水分子 ($^1\text{H}_2^{16}\text{O}$) を比較すると、重い水分子は軽い水分子よりも飽和水蒸気圧が低いという性質があります。霧水は雨粒よりも小さく、地表近くの大気中を長時間漂っているため、軽い水分子が選択的に蒸発し、重い水分子が濃縮される傾向があります。そのため、雨粒と比較すると霧水の $\delta^2\text{H}$

や $\delta^{18}\text{O}$ はより多く(重く)なります。そこで、雨水と霧水、ハイマツ林の林床に供給される水(樹冠通過雨)の同位体比を調べることで、ハイマツ林床に供給される水の起源の推定を行いました。

高山環境では、通常の方法では樹冠通過雨を採取することは出来ません。いろいろ試してハイマツ林の林床のあちこちに、雨樋を加工した常時開放型雨量計を設置することにしました(図6)。この装置で採取された水が、ハイマツ樹冠を通過して、地表に供給された水ということになります。

次に、ハイマツ樹冠上に供給される雨水と霧水の量を測定し採取するために、山頂付近の富山大学立山施設に、霧水や雨水の採取装置を設置しました(図2)。霧水採取器には雨除けの屋根がついており、その下にテフロン細糸が上下に多数張られており、霧粒が糸にぶつかると、そこで水滴になって下に流れ落ちます。

採取された水の同位体を分析すると図7のようになりました。立山の高山帯では、平野部で重い水から雨になるため、軽い水の割合の高い雨が降ります。一方、霧水は空中を漂っている間に蒸発して、重い水の割合が増えます。バラツキはありますが、雨水は軽く霧水は重いというはっきりとした傾向がありました。そして樹冠通過雨は降水と霧水のちょうど真ん中付近に分布していました。単純混合モデルのエンドメンバーの両端を霧水と降水として、樹冠通過雨への霧水の寄与を計

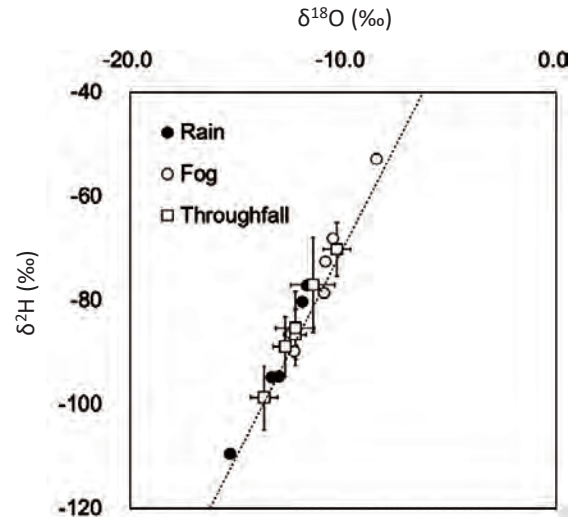


図7. 降雨(Rain)、霧(Fog)、樹冠通過雨(Throughfall)の水素と酸素の同位体比(Uehara et al. 2012)。

算して加重平均すると、霧水は約50%程度寄与しているという結果が出ました。さらに、実際に採取した水の量から得られた計算結果からも、同様の結論が得られました。これは、降雨の有無にかかわらず、ハイマツ樹冠が霧水を効率的に取り込むことで、林床に水を供給していることを示しています。

ハイマツ群落に霧水が供給される量は、霧粒の密度と風速に伴って増加しますが、細い針葉が密集するハイマツ樹冠の形態は霧水採取器とよく似ており、群落表面の風速を弱めず、霧水を効率的に採取できる形態と考えられます。風が強く霧の多い日本の高山では、ハイマツの樹冠形状は霧水の吸収に適しているようです。

日本の山岳地域では霧の発生頻度が高い場所が多く、酸性霧の被害などが問題になることもあります。水素と酸素の同位体を測定することで、他の化学物質とは独立に、森林への水の供給源を推測することができます。

謝辞

本研究は上原佳敏博士が中心となり、富山大学理学部関係者のサポートによって実施されました。特に同位体分析については佐竹洋教授の指導の下で行われました。記して感謝いたします。

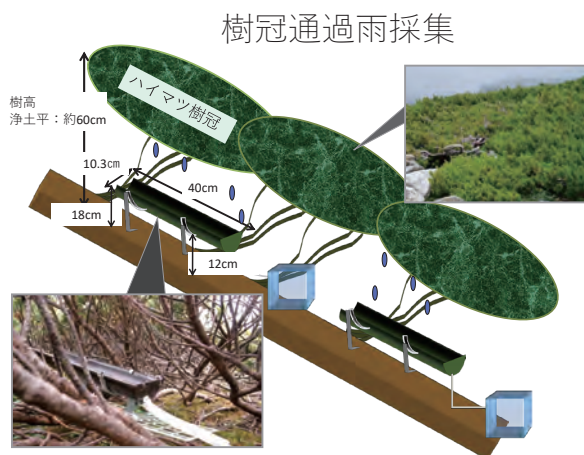


図6. ハイマツ林の樹冠通過雨(林内雨)の採取方法

文献

Uehara Y, Kume A (2012) Canopy rainfall interception and fog capture by *Pinus pumila* Regel at Mt. Tateyama in the Northern Japan Alps, Japan. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 44: 143-150.
<https://doi.org/10.1657/1938-4246-44.1.143>

久米篤 (2009) 「ハイマツ群落」 In: 高山植物学 — 高山環境と植物の総合科学 — (増沢武弘編著)、共立出版版、pp. 348-358

著者情報



久米 篤 (九州大学大学院農学研究院教授) 1996年早稲田大学大学院理工学研究科修了、博士 (理学)。1996年 JST-CREST 研究員 (広島大学森林衰退研究センター)、2004年富山大学理学部、2008年九州大学農学部附属北海道演習林などを経て2015年より現職。

(2021年3月31日掲載)

雨から来た窒素を同位体比で追跡する

木庭啓介

(京都大学生態学研究センター)

様々な生態系では、生元素の一つである窒素が図1にあるような様々な過程を受けながら循環しています。たとえば森林を見てみると、森林の大部分の窒素は有機態窒素の形で土壌に存在し、植物体には土壌と比較してずっと少ない量が存在しているだけです。そしてさらに、土壌中の植物や土壌微生物が利用できる窒素（図1のアンモニウムイオン、硝酸イオン、そして一部の有機態窒素；これらをまとめて可給態窒素と呼びます）はごく限られた量しか存在しないことが知られています。これは図1にあるように可給態窒素は土壌微生物による無機化（有機態窒素を無機態窒素であ

るアンモニウムイオンに変換する微生物過程）そして硝化（硝化菌と呼ばれる特殊な微生物がアンモニウムイオンを酸化して亜硝酸イオンや硝酸イオンに変換する微生物過程）を経て生成されないといけない、そして可給態窒素を生成する微生物も可給態を吸収同化する、ということに主な原因をもちます。可給態窒素のこの小さな存在量などから考えて、森林にいる植物はその成長において窒素が足りない状態、言い換えると窒素制限下にあると一般的に考えられています。

このような重要性を持つため、可給態窒素については、古くよりその特徴について多くの研究がなされています。その中でも特に硝酸イオンについては、土壌中で動きやすい性質を持つことから、陸上生態系から流出する時の主な窒素化合物であることが知られています。そのため、どれだけの硝酸イオンが生成されるのか、そしてそれがどれだけ渓流水に溶解込み流出してゆくかを理解することが、森林で循環できる窒素量、そして窒素循環全体を考えると大変重要になります。また一方で、降水により供給される可給態窒素は、森林の中で植物と土壌中の微生物に速やかに利用されてしまい、森林から出てくる窒素は多くはない、と考えられてきました。平たく言えば雨由来の可給態窒素は森林で「きれい」にされる、ということになります。

では、本当に「きれい」になっている、つまり雨の窒素は十分に使い切られているのでしょうか？ ここでは森林から失われる、つまり森林渓流水に含まれる窒素のうち大半を占める硝酸イオンに着目します。渓流水中の硝酸イオンの濃度を計測すると、確かに低い森林もあり、そこでは雨

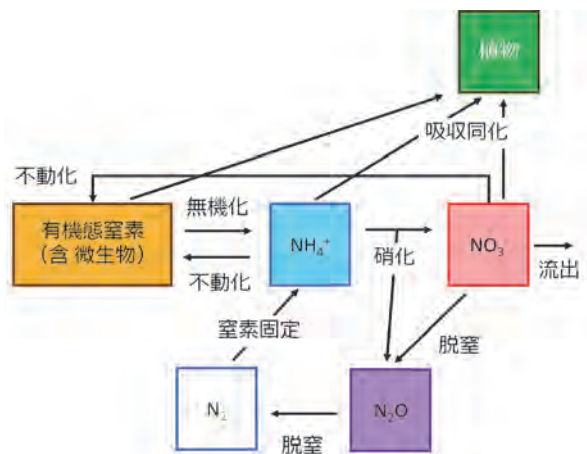


図1. 窒素循環の概略図。環境中で有機物に含まれる窒素（有機態窒素）は分解（無機化）されアンモニウムイオン（ NH_4^+ ）に、さらに硝化菌という特殊な微生物により硝酸イオン（ NO_3^- ）に変換される。アンモニウムイオン、硝酸イオン、そして一部の有機態窒素は植物や微生物に取り込まれる（吸収同化、特に土壌微生物による吸収同化を不動態と呼ぶことがある）。酸素の少ない環境では酸素ガスの代わりに硝酸イオンを用いた呼吸を微生物が行い、一酸化二窒素（ N_2O ）や窒素ガス（ N_2 ）を放出する脱窒という作用がある。また大気中の窒素は窒素固定を行う微生物によってこの循環系に取り込まれる

で入ってきた窒素が使われて、図1の窒素循環過程の硝化によって生成された硝酸イオンが植物と微生物により利用されることを免れて、ほんの少しだけ流れ出ているのだと思われます。しかし、測定してみると硝酸イオン濃度が高い森林も実際にはあります。渓流水中の硝酸イオン濃度の高低については長年研究がなされてきていますが、実際のところ、その濃度だけをつぶさに測定していても、どれだけ降水由来の硝酸イオンが渓流水中の硝酸イオンに含まれているかを知ることはなかなかできません。

そこで、安定同位体比の出番です。古くから硝酸イオンについてはその窒素安定同位体比が測定されてきました。古くは肥料由来の硝酸イオン（肥料は大気窒素から生成されるために、大気窒素と近い値を取ります）と、土壌中の硝化由来硝酸イオンを区別することを目的として窒素安定同位体比の測定が行われたりしています。しかし、これまで得られているデータを集めてみると、降水由来の硝酸イオンの取る窒素安定同位体比と、土壌中の硝化由来硝酸イオンの取る窒素安定同位体比の範囲は重なってしまっていて（図2）、渓流水中の硝酸イオンの窒素安定同位体比を測定しても、降水由来なのか、それとも土壌由来なのかを判定することができませんでした。

2000年代になって、硝酸イオンの窒素安定同位体比だけでなく酸素安定同位体比も測定する手法が開発され、また、その必要な試料量も劇的に減少したため、現在世界の多くの研究室でその測定が行われるようになってきました（永田・宮島2008）。この新しい測定によりこれまででわかってきたことの1つは、窒素安定同位体比では区別が難しかった硝化由来の硝酸イオンと降水由来の硝酸イオンでは、その酸素安定同位体比が大きく異なることです（図2）。この理由は硝酸イオンにふくまれる酸素原子の由来が異なることにあります。硝化作用（図1）によって硝酸イオンが生成されるとき、その酸素原子は水そして酸素ガスからくると考えられています（図2）。これら水

そして酸素ガスが持つ酸素安定同位体比は比較的低いことが知られているので、それを原料として作られる硝酸イオンの酸素安定同位体比も比較的低い値を取ります（図2の下側、緑四角部分）。一方で、降水由来の硝酸イオンについては、その酸素原子の一部が上空大気中のオゾン由来だと考えられています（図2）。このオゾンですが、実は大変高い酸素安定同位体比を持つことが知られています（その理由については難しいので今回は割愛します）。そのため、降水由来の硝酸イオンは極めて高い酸素安定同位体比を取ることがわかってきました（図2の上側、赤四角部分）。この特徴を利用することで、渓流水中の硝酸イオンが高い酸素安定同位体比を取るのであれば、降水由来の硝酸イオンの割合が高い、というように考えることができるということになります。

実際に様々な森林の渓流水を対象として、そこに含まれる硝酸イオンの濃度、そして窒素安定同位体比、酸素安定同位体比を測定してみました（図3）。濃度が低いものから高いものまで様々なサンプルがありますが、そのほとんどについて、図3下側の緑四角部分よりデータが上方にありました。つまり、渓流水硝酸イオンの酸素安定同位体比は、硝化由来の硝酸イオンが取るとされる酸素安定同位体比よりは高いことがわかります。このことは、雨由来の窒素をきれいにしていると

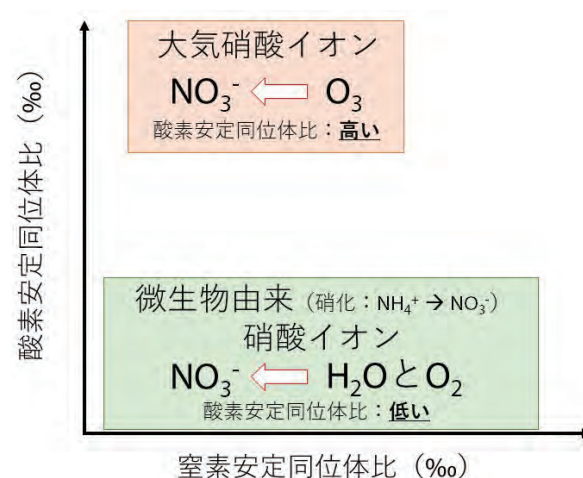


図2. 硝酸イオンの窒素・酸素安定同位体比マップ (Kendall et al. 2007 より一部改訂)。

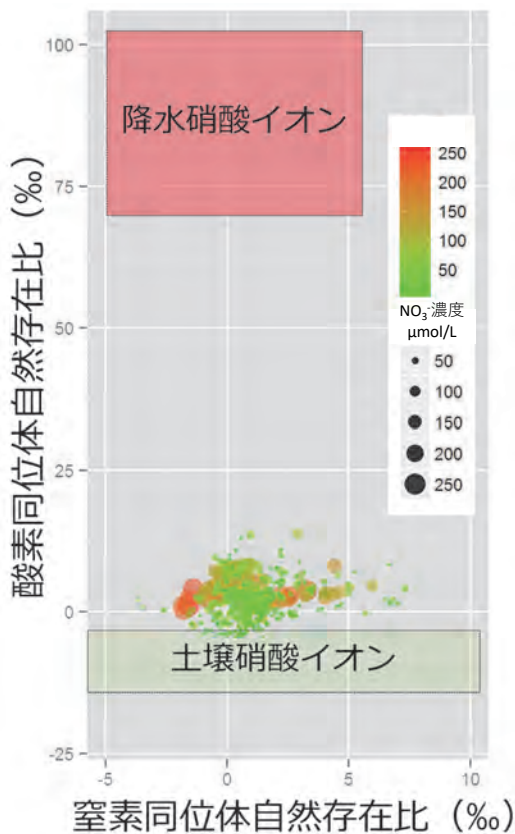


図3. 様々な森林の渓流水中に含まれる硝酸イオンの濃度とその窒素・酸素安定同位体比（木庭ら、未発表データ）
○の大きさで色で渓流水硝酸イオン濃度（単位は $\mu\text{mol/L}$ ）が表されている。土壌硝酸イオンと降水硝酸イオンの範囲はこれまで報告されている文献値などから類推されたものである。

思われる硝酸イオン濃度が低い森林でも、あまりきれいにしていないと思われる、濃度が高い森林でも、雨由来の硝酸イオンが漏れ出てしまっている、つまり使い切れていないことを表していると考えられます。ざっと降水硝酸イオンと土壌硝酸イオンの代表的な値をつかって計算してみると、おおよそ10%程度の降水硝酸イオンがそのまま渓流水へと流れ出ているという試算になります。

冒頭で述べたように、森林の植物は窒素が足りない状況にあると思われるのに、せっかく降ってきた、足りない窒素を使い切れずに流してしまうというのは不思議な感じがします。この矛盾については様々な理由が考えられています。たとえば雨自体の流出とともに植物や微生物が使えない

ま流れ出してしまう、ということが傾斜の急な森林では起こりやすいと言うことがあるでしょう。また、雨で入ってくる窒素のタイミングと植物や微生物の活性のタイミングが合わないということもあるかもしれません。傾斜が急な地域と緩い地域、雨が夏に多い地域と冬に多い地域などを比較することで、この矛盾について議論できると思われれますが、今のところまだ明確な答えは得られていません。

人間活動の増大に伴い、降水によって森林にもたらされる窒素の量が増大しており、これまで足りなかった窒素が余っている森林（窒素飽和林）というものが報告されるようになってきました（徳地ら 2011）。窒素飽和林では植物や微生物が窒素を使い切れないので、渓流水中に多くの窒素が含まれると考えられますが、では、その中には降水由来の窒素は多く含まれるのでしょうか？ ここでも硝酸イオンについて考えて見ます。素直に考えると、大量の降水由来の硝酸イオンがもたらされ、植物にとっては窒素が余っている状態なのであれば、降水由来の硝酸イオンは使われずにそのまま流れるために、渓流水中の硝酸イオンには高い割合で降水由来の硝酸イオンが含まれると考えられます。しかし、図3を見てみると、硝酸イオン濃度が高い場合でもその酸素安定同位体比が高い、という傾向は見えてきません。つまり、雨由来の硝酸イオンの割合はたとえ渓流水硝酸イオン濃度が高いところでも上昇しているようには認められません。これは、大量にもたらされた降水由来の窒素に影響を受け、土壌中の硝化活性（図1）も上昇しており、結果として降水由来の硝酸イオンが、土壌由来の硝酸イオンによって希釈され、割合としてはあまり上昇しない、ということが生じているのではないかと考えられています。大量の降水由来の硝酸イオンと、大量の土壌硝化由来の硝酸イオンが混ざって渓流水に流出してゆく、ということです。しかし、この部分についても、その重要性にもかかわらずまだわかっていない部分がたくさんあります。なお、降水由来の硝酸イ

オンの割合をより正確に算出するためには、酸素安定同位体比の異常、という特別なパラメーターを特別な測定により計算することが必要ですが、この新しいパラメーターを用いた研究も現在進んできています (角皆ら 2010)。

硝酸イオンの酸素安定同位体比測定は、今回紹介した森林の硝酸イオン除去状態の判定だけでなく、様々なところで利用されるようになっていきます。たとえば先に述べたように降水中の硝酸イオンの酸素安定同位体比が、その起源物質の酸素安定同位体比の影響を受けることを逆に利用して、どのような大気化学プロセスで降水硝酸イオンが形成されるかを解析したり、その延長として、どこで硝酸イオンが生成したかという生成場所を推定したりという研究がなされています。また、硝酸イオンが吸収同化や脱窒によって利用される (図 1) と、軽い ^{14}N や ^{16}O が選択的に利用されるので (これを同位体分別と呼びます)、これを利用して、環境中で硝酸イオンの消費が起きているかどうかを判定したりすることも可能です。さらには作物中の硝酸イオンの酸素安定同位体比から、その作物の栽培が無機栽培か有機栽培かを判定できるかもしれません (木庭 2017)。このように、1つの物質について複数の安定同位体比を測定することで、より細かくその物質の生成・消費・移動過程などを見ることが可能となります。今後ますますこのような研究が発展してゆくと考えられます。

文献

C. Kendall, E. M. Elliott, S. D. Wankel, Tracing anthropogenic inputs of nitrogen to ecosystems, In: Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science, Second Edition (eds. R. Michener, K. Lajtha), 2007, Blackwell Publishing Ltd.

角皆潤、小松大祐、代田里子、中川書子、野口泉、張勁 (2010) 三酸素同位体組成を指標に用いた大気沈着窒素 — 森林生態系間相互作用の定量的評価法. 低温科学 68 107-109.

<http://hdl.handle.net/2115/45170>

永田俊、宮島利宏 (2008) 「流域環境評価と安定同位体 — 水循環から生態系まで」 京都大学学術出版会

徳地直子、大手信人、臼井伸章、福島慶太郎 (2011) 窒素負荷に伴う森林生態系の窒素循環過程の検討. 日本生態学会誌 61 (3) 275-290.

https://doi.org/10.18960/seitai.61.3_275

木庭啓介 (2017) 有機野菜は判定できるか — 硝酸イオン同位体比の利用可能性について — 現代化学 2017 年 3 月 38-40.

著者情報



木庭啓介 (京都大学生態学研究センター教授) 1998 年京都大学大学院農学研究科博士課程中退、博士 (農学)。京都大学大学院情報学研究科助手、東京工業大学大学院総合理工学研究科講師、東京農工大学共生科学技術研究院特任准教授、農学研究院准教授をへて 2016 年より現職。

(2021 年 3 月 31 日掲載)

メタボ化した森林から流出した過剰な窒素成分は、 下流域でどう変化するの？

篠塚 賢一
(福岡工業大学)

1. 福岡市近郊森林域のメタボ化

明治時代の外国人技術者が日本の川の流れの激しさに驚き「これは川ではない。滝だ！」と発した逸話があります。日本は細長い島国で、中央に屋台骨の様に高くそびえる山々があります。一方、下流域では平野が広がり、水田の広がる「瑞穂の国」とも呼ばれています。そのため、日本の川は急傾斜な山の中を流れる川、なだらかな扇状地や平野を流れる川と緩急様々な勾配を流れています。急勾配な地形を流れる川では、水の動きも速く、ザーザーと流れ出すため、あまりその場所に留まりません。そのため、水は河川周囲の環境の影響をあまり受けず、水源の水質を反映します。一方で緩い勾配の地形を流れる川では、水の動きは遅く、ゆったりと流れるため、周囲の環境から受ける影響も大きくなります。一般的な川の山間部は急な勾配を流れ、田園地や都市域になると緩い勾配を流れます。

福岡市は、北は博多湾に面し、その周囲を三郡山地や脊振山地に囲まれています。三郡山地の河川からは、標高 430 m の山間では 7.6° の急勾配で流れ出ていますが、下流に広がる都市域に近づくと河川周囲の勾配は 0.1° と緩くなります。山間部の斜面にはスギやヒノキが植林されていますが、中流域の河川沿いには水田が広がり、下流域では商業地や住宅地が広がるようになります。

一般的に、上流にある森林では人為的な影響は少なく、河川水に含まれる硝酸イオン (NO_3^-) 濃度は低くなりますが、中・下流域の河川水では農地や畜産、ゴルフ場など人為的な影響が大きくなり、 NO_3^- 濃度が高くなると考えられています。

しかしながら、関東近郊の森林や北陸地方の森林を流れる河川からは、 NO_3^- が高濃度で流出していることが報告されています。このような森林は、窒素飽和した森林、メタボ化した森林と呼ばれており、下流への窒素汚染源となっています。窒素は生物を構成する主要な元素であり、生物の体を構成するアミノ酸やタンパク質の元になっているため、生物にとって大切な栄養元素になっています。大気中には多くの窒素ガス (N_2) が含まれていますが、反応性が低く、そのままでは多くの生物が利用することが出来ません。しかし、肥料から供給されるアンモニア態窒素 (NH_4^+) や硝酸態窒素 (NO_3^-)、そして排気ガスに含まれる窒素酸化物 (NO_x) から生成される NO_3^- は、反応性が高く流域に生息する生物へ様々な影響を与えます。日本には、大陸から長距離輸送されてきた大気汚染物質が到達し、年々増加する傾向がありました。広域の大気の流れを介して運搬されるため、都市から離れた森林にも NO_3^- をはじめとした生物が利用しやすい窒素の沢山溶けた雨が降り注ぎます。これらの窒素は樹木をはじめとした森林の生物に利用され、特に生長速度の速い若い樹木では、活発に窒素を取り込みます。しかし、福岡近郊の植林地では伐採期を迎えた十分に成長した樹木の割合が高くなっており、生長に必要な栄養をあまり必要としていません (Chiwa et al., 2012)。そのため、大気からの窒素がたくさん降ってくる場所の森林の河川からは、高濃度の NO_3^- が年間を通して流出しています。このような流域で、森林から高濃度で流出した NO_3^- は、下流域に流れていくとどうなるのでしょうか？ 実際に、福

岡市を流れる複数の河川で、地形の違いが河川水質へ与える影響を、窒素や酸素の安定同位体比を測定することによって探ることにしました。

2. 福岡市近郊の流域特徴

福岡市を流れる多々良川流域は、猪野川、須恵川、宇美川の3つの支流を持っています。森林から流れ出た河川は、農地や都市域を通過して博多湾に流れ出ます(図1)。上流から下流に下るにつれ様々な土地利用を持つ流域を流れていきます。同時に流域地形も大きく変化します。急勾配地形を持つ山間部から比較的緩い勾配を持つ農地、都市域へと変化していきます。この様な、流域の土地利用、地形の違いは、森林から高濃度の NO_3^- 濃度を持つ河川水質へ様々な影響を与えていました。

この3つの河川で測定された NO_3^- 濃度を図2に示します。森林面積が大半を占めている場所では、3つの河川とも上流には窒素飽和の森林があるため NO_3^- 濃度は高くなります(41~65 $\mu\text{mol/L}$, 2.5~4.0 NO_3^- mg/L)。しかし、猪野川都市域の割合が増加すると、 NO_3^- 濃度が大きく低下する傾向が見られました。須恵川、宇美川では都市域の濃度は夏には低下、冬には横這いかやや上昇する傾向が見られます。都市域からの人為的な窒素流出は、有機態窒素の形で流出して来ることが一

般的に知られています。須恵川、宇美川のみならず猪野川でも都市域の面積が増加すると有機態窒素が流出してくる傾向がみられ、都市域からの窒素負荷が生じていることが分かります。次に、同位体比の変化と地形の関係をより詳しくみてみましょう。

3. 下流で NO_3^- 濃度が減少する河川の特徴

硝酸中に含まれる安定同位体比の変化を見えます。脱窒素細菌が硝酸を窒素ガスに変える脱窒が起きる場合、軽い ^{14}N から先に利用されやすいため、河川水中には重い ^{15}N が残留します。図3を見ると、猪野川では脱窒の影響を受けていることが示唆されます。同様に、酸素においても、 ^{16}O が優先的に利用され、河川水中の NO_3^- に含まれる ^{18}O の割合は高くなります。脱窒による反応では、この関係が2:1で起きることが知られています(Kendall et al., 2008)。猪野川では、傾きの比が-5.8:-2.2となり、およそ2:1の関係を示しています。このことから猪野川では、脱窒による影響により NO_3^- 濃度が低下していると考えられます。猪野川の下流では須恵川や宇美川と異なり、都市域の面積割合が低いことが要因の一つとして考えられます。加えて、都市部が広がっている地形がこの3つの河川でどのように違っているのかを詳しく見ていく必要があります。

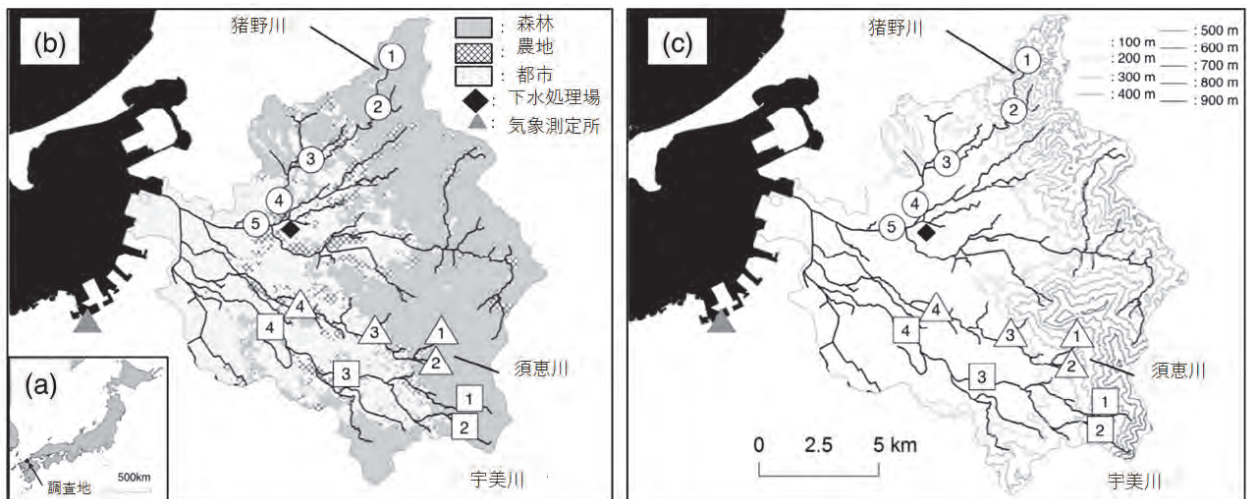


図1. 猪野川、須恵川、宇美川の流域における土地利用と地形の地図

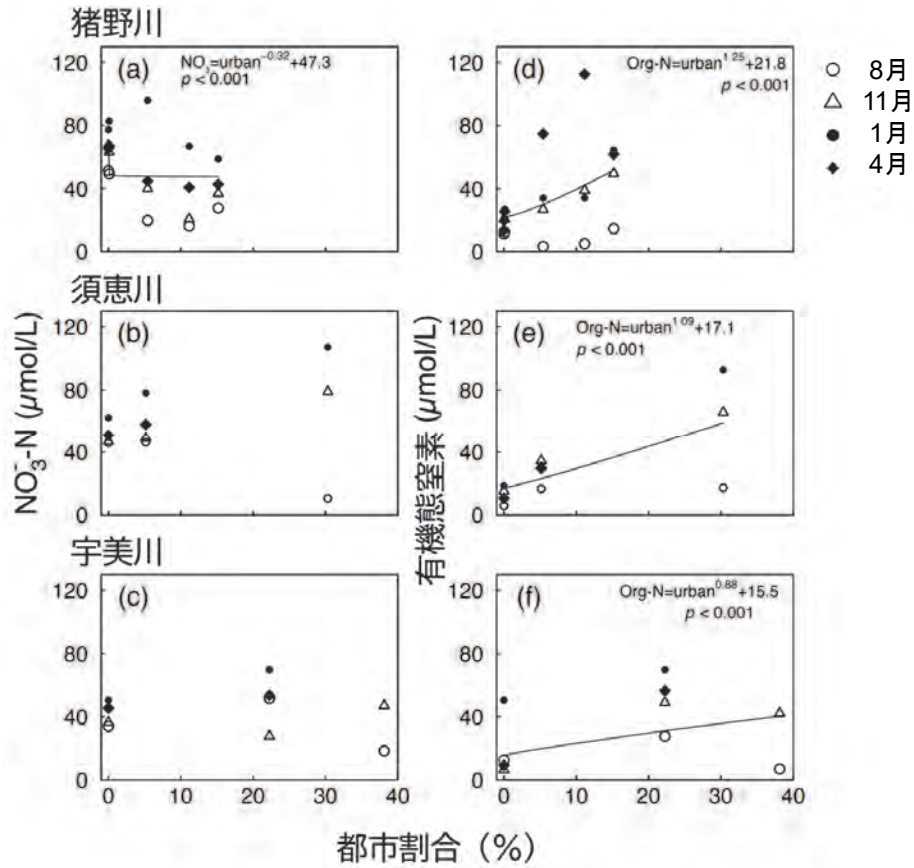


図2. 猪野川、須恵川、宇美川の市街地の割合と硝酸イオン、有機態窒素濃度の関係

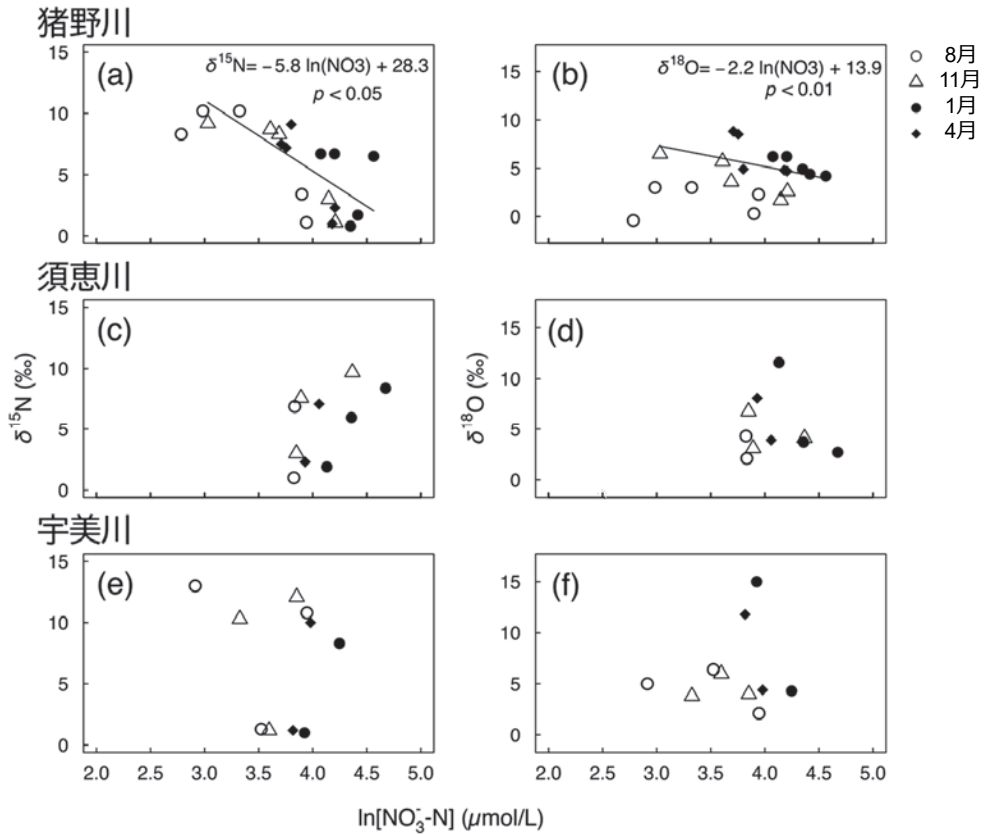


図3. 猪野川、須恵川、宇美川の硝酸イオン濃度と窒素安定同位体比、酸素安定同位体比の関係

猪野川の流域で脱窒や同化が行われやすい環境を探するために、それぞれの河川が流れる地形の特徴を解析しました。NO₃⁻を減少させる脱窒や同化といった現象は、生物によって引き起こされます。そのため、河川周囲の地形が緩やかな水が溜まりやすい場所では、水の流れが緩やかになるため、これらの生物の活動が盛んになります。一方の急な勾配の場所では、水が流れやすくなりこれらの影響は受けにくくなります。そこで、水文流出モデルを利用し、水の集まりやすい指標を比較しました。その結果、須恵川や宇美川と比べて猪野川では、都市域が増える下流域で水が集まりやすい傾向を示しました。都市域の割合が増える下流域や勾配の緩い流域を流れる場所では、上流の森林から供給されたNO₃⁻が脱窒や同化されていることがわかりました。

今回の研究では、下流の都市域であっても、水が停滞しやすい地形指標の河川下流部では、上流の森林から供給されたNO₃⁻が脱窒等の影響を受けて河川水中で存在形態を変化させていることがわかりました。河川水中のNO₃⁻の上昇は、止水域の富栄養化などの問題の引き金となります。日本は4方を海に囲まれていますので、沿岸域で生じる赤潮の影響がよく知られています。森林域から高濃度のNO₃⁻流出がみられる河川では、流域規模での窒素循環（「雨からきた窒素を同位体比で追跡する」を参考）を考えていく必要があります。そのため、森林域からの高濃度のNO₃⁻流出がみられても、上流から下流までのモニタリングと、集水域の地形を詳細に見て流域管理を行って行くことが重要であることがわかりました。

文献

- Chiwa M, Onikura N, Ide J, Kume A. (2012) Impact of N-saturated upland forests on downstream N pollution in the Tatara River Basin, Japan. *Ecosystems* 15: 230–241
<https://doi.org/10.1007/s10021-011-9505-z>
- Shinozuka K, Chiwa M, Tayasu I, Yoshimizu C, Otsuki K, Kume A. (2017) Difference in Stream Water Nitrate Concentrations between a Nitrogen-Saturated Upland Forest and a Downstream Mixed Land Use River Basin 4: 43
<https://doi.org/10.3390/hydrology4030043>
- Kendall, C.; Elliott, E. M.; Wankel, S.D. Tracing anthropogenic inputs of nitrogen to ecosystems. In *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*; Michener, R. H., Lajtha, K., Eds.; Blackwell Publishing Ltd.: Oxford, UK, 2008; pp. 375–449.

謝辞

本研究は九州大学農学部の関係者のサポートによって実施されました。同位体比分析については地球環境科学研究所の陀安教授の指導の下で行われました。記して感謝いたします。

著者情報



篠塚賢一（福岡工業大学情報システム工学部研究員）2017年九州大学大学院農学物環境農学専攻修士、博士（農学）。2017年から九州大学学術研究員、福岡工業大学研究員（永淵研）、2019年より福岡工業大学（徳安研）にて医療AIの研究開発研究員。

（2022年3月31日掲載）

食料生産の向上と地球温暖化の抑制に関わる水田土壌の有機物蓄積プロセスを解き明かす

矢内純太
(京都府立大学)

1. 水田土壌の有機物の重要性

土壌は陸域生態系の基盤であり、食料生産や陸域環境の保全に大きな役割を担っています。土壌の固相成分は、岩石由来の一次鉱物、土壌中で生成される二次鉱物、そして土壌に付加された動物植物遺体が土壌中で様々に化学的変化を受けて生成する土壌有機物から構成されています。そのうち土壌有機物は、土壌粒子の集合体である土壌団粒の発達や保水性向上などの物理的機能から、養分保持能や緩衝能の向上および植物への各種養分の供給などの化学的機能、さらには土壌微生物の活性化などの生物的機能にいたるまで、土壌に様々な機能を付与しています (Brady and Weil, 2007)。

水田は、「瑞穂の国」と呼ばれる日本の稲作文化を支えるとともに、モンスーンアジアを中心にコメを主食とする国々の食料生産基盤として機能して世界人口の約2/3を支えるなど、日本においても世界においても非常に重要な役割を果たしています。そのため、水田土壌は、かけがえのない土壌資源であると言えるでしょう。さて、そのような水田の土壌有機物は、分解に伴って各種養分をイネに供給することによりイネの生育を促進し収量を向上させるとともに、大気中の炭素を土壌中に隔離しているという点で地球温暖化の抑制にも貢献していると考えられています (Lal, 2004)。たとえば、世界の農耕地土壌に毎年0.4%ずつ炭素を蓄積することで、大気中の二酸化炭素の濃度上昇はゼロにできると試算されています (Minasny et al., 2017)。また、水田土壌は、一定期間湛水条件におかれることから、微生物による

有機物分解が抑制され、森林・草地・畑地などの土壌と比べ土壌有機物が蓄積されやすいことも知られています。これらのことを総合的に捉えると、水田において土壌有機物を適切に蓄積させることは、食料生産の面でも環境保全の面でも望ましいことと考えられます。

2. 土壌有機物の理化学性に基づく分画

さて、本来であれば微生物に分解されてしまう有機物が土壌中で分解されないのは、土壌団粒中に閉じ込められたり土壌鉱物に吸着されたりして、「保護」されているためであると考えられています (Six et al., 2004; Zimmermann et al., 2007)。そのため、土壌有機物を保護の仕組みによって分画し、それぞれの特徴を評価すれば、土壌有機物全体を総体として評価するよりも土壌有機物の実態がより詳細に検討できることが期待されます。そこで本研究では、土壌有機物を「①保護なし (Light Fraction: LF)」「②団粒内に保持 (Heavy Fraction: HF)」「③土壌鉱物に吸着 (Oxidizable Fraction: OxF)」「④特に化学的に難分解構造で土壌鉱物に吸着 (Non-Oxidizable Fraction: NOxF)」の4種類に分画しました (図1)。ここで、水田土壌試料としては、東北農業研究センター(秋田県)、愛知県農業総合試験場、滋賀県農業技術振興センターにおける、化学肥料と有機質肥料の管理を組合わせた長期連用水田圃場の、表層土(0-15 cm)を用いました。

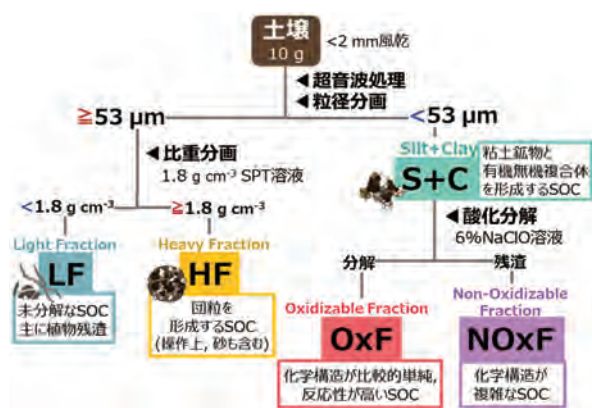


図1. 保護機構に対応した、理化学性に基づく土壌有機物の分画

3. 水田土壌の有機物の画分別存在量

さて、土壌有機物量は、一般に土壌有機炭素量の約1.7倍として求めることができます。そこで、画分ごとの重量と炭素濃度をそれぞれ測定し、それらの積として画分ごとの炭素蓄積量を算出しました。その結果、全炭素蓄積量は、秋田、愛知、滋賀の平均値でそれぞれ22.4、13.0、8.8 gC/kgでした。すなわち、土壌重量の約1～2%が土壌炭素であり、土壌重量の約2～4%が土壌有機物であることが確認されました。また、秋田、愛知、滋賀の画分ごとの存在割合は、全般的には、「③土壌鉱物に吸着 (OxF)」が45%、「④特に難分解構造で土壌鉱物に吸着 (NOxF)」が35%、「①保護なし (LF)」 「②団粒内に保持 (HF)」が10%ずつでした (表1)。このことは、水田中の土壌有機物は保護機構に対応しておよそ固有の存在割合をもち、物理的あるいは化学的に保護されているものの方がより多く存在することを示しています。それでは、これら画分ごとの有機物はどれほどの期間土壌中に存在するのでしょうか？

表1. 愛知・滋賀・秋田の水田土壌の画分別炭素蓄積割合 (平均値)

蓄積C (%)	愛知	滋賀	秋田
LF	7.9	13	9.4
HF	5.5	6.6	8.6
OxF	46	52	43
NOxF	41	29	39

4. 水田土壌の有機物の画分別平均滞留時間

そこで、有機物が平均でどの程度の期間土壌中に留まるかを表す「平均滞留時間」を、画分ごとに評価しました。すなわち、ある程度の平均滞留時間が見込まれる、「②団粒内に保持 (HF)」 「③土壌鉱物に吸着 (OxF)」 「④特に難分解構造で土壌鉱物に吸着 (NOxF)」に対し、炭素の同位体分析に基づいた¹⁴C年代測定により平均滞留時間を調べたところ、以下のような結果が得られました。

まず、画分別に比較すると、いずれも圃場や管理によって異なるものの、「④特に難分解構造で土壌鉱物に吸着 (NOxF)」では約1～3千年を示したのに対し、「③土壌鉱物に吸着 (OxF)」では非常に若いものから約2千年を、「②団粒内に保持 (HF)」は非常に若いものから約千年を示し、より強い保護機構により守られている画分ほど長い平均滞留時間を取ることがはっきりと示されました。従って、保護機構は、画分別有機物の存在量のみならず平均滞留時間にも大きな影響を与えていました。

続いて肥培管理の影響を比較すると、画分によらず、無施肥区の平均滞留時間が最も長いのに対し、化学肥料の施用により幾分短くなり、有機肥料の施用によりさらに短くなることが示されました。有機物の動態において、比較的新鮮な有機肥料を施用することで平均滞留時間が短くなることは想定されていましたが、炭素を含まない、窒素・リン・カリウムの化学肥料を施用することでも土壌有機物の平均滞留時間が短くなることは、管理の上でも非常に興味深いものでした。これは、化学肥料の施用によりイネの生育が向上し、結果として土壌に還元されるイネの根などの有機物量が増加したためと考えることができます。

さらに、圃場間で比較すると、全般的に、愛知>滋賀>秋田の順番になりました。これは、愛知と秋田が細粒質土壌であるのに対し滋賀が団粒を作りやすく鉱物への吸着もしにくい砂質土壌であること、秋田の土壌が火山灰の影響を受けていて

有機物との反応性の高い非晶質鉱物を多く含むこと、秋田の年平均気温が愛知と滋賀より低いこと（低温ほど有機物分解は進みにくい）、などを反映し、土壌有機物の比較的分解を受けやすい画分が、秋田でもっとも多く分解されずに土壌に留まっていたためと考えられました。

5. まとめ

以上みてきたように、水田の土壌有機物は、保護機構に基づいて様々な画分から構成されていて、それぞれ存在量も平均滞留時間も異なることが明らかとなりました。強調しておきたいのは、このような保護機構は、土壌の鉱物や微生物と有機物との相互作用の下で、土壌そのものがシステムとして自然に発現させているということです。従って、土壌が持つこのような保護機能をうまく活用すれば、我々は水田により多くの土壌有機物をより持続的に蓄積することができ、食料生産の向上と地球温暖化の抑制という我々の生存に関わる21世紀の重大な課題にも貢献できると考えられます。

謝辞

貴重な長期連用圃場の土壌試料をご提供くださった、東北農業研究センター、愛知県農業総合試験場、滋賀県農業技術振興センターの皆様と、ともに研究を進めてくれた研究室のメンバーに、心より感謝申し上げます。

文献

- Brady NC, Weil RR (2007) *The Nature and Properties of Soils* (14th ed.), Pearson.
- Lal R (2004) Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science* 304: 1623–1627.
<https://doi.org/10.1126/science.1097396>
- Minasny B et al. (2017) Soil carbon 4 per mille. *Geoderma* 292: 59–86.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.01.002>
- Six J, Bossuyt H, Degryze S, Denef K (2004) A history of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research* 79: 7–31.
<https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.008>
- Zimmermann M, Leifeld J, Schmidt MWI, Smith P, Fuhrer J (2007) Measured soil organic matter fractions can be related to pools in the RothC model. *European Journal of Soil Science* 58: 658–667.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2006.00855.x>

著者情報



矢内純太（京都府立大学大学院生命環境科学研究科教授）京都大学大学院農学研究科博士課程修了、博士（農学）。京都大学農学部助手、大学院地球環境学助手、京都府立大学大学院農学研究科助教授を経て、2011年より現職。専門分野は土壌学。土壌肥沃度の評価と管理、陸域生態系の持続的管理などに取り組んでいる。

（2022年3月31日掲載）

都市の大気汚染と街路樹

— 炭素安定同位体によるストレス診断 —

半場 祐子

(京都工芸繊維大学 応用生物学系)

1. 日本と世界の大気汚染

大気汚染が日本で深刻化したのは、今から60年ほど前の1960年代、高度経済成長期のときでした。工場や事業所からの大気汚染物質が数々の公害をもたらし、「産業公害型」の大気汚染として大きな問題になりました。その対策が進む一方、1970年代になると、主に都市部において、自動車などから排出される窒素酸化物の問題が「都市・生活型」の大気汚染として顕在化しました。

「都市・生活型」の大気汚染は、「産業公害型」と違って誰もが原因者になりうることもあって慢性化し、なかなか改善が進みませんでした。2004年から2019年までの京都市の二酸化窒素の量は着実に減少しているように見えますが(図1)、二酸化窒素のレベルが高い地点では、2019年にも1年の半分以上の日数で環境基準の濃度(0.02 ppm)を超えてしまっています。大気汚染は、日本においても決して過去の問題ではないのです。

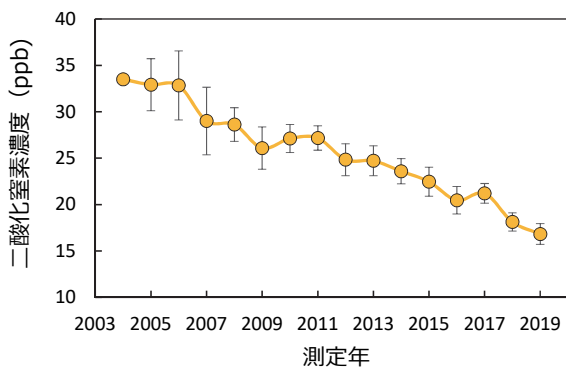


図1. 京都市の3つの大気汚染観測局（自排大宮・自排山科・自排南）で測定された二酸化窒素濃度。エラーバーは標準誤差を示す。データ：国立環境研究所 http://www.nies.go.jp/igreen/td_down.html

一方、2000年代に入って、中国やインドなどの著しい経済成長に伴って、これらの国々の大気汚染は劇的に悪化し、周辺の国々にも大きな影響を及ぼすようになりました。このようなことから、大気汚染の問題は、世界的に重要な環境問題の一つとなっています。

2. 街路樹の役割と光合成診断技術の必要性

都市に植栽されている街路樹などの樹木は、大気汚染物質を吸収したり捕捉したりすることで、都市の大気を浄化する働きをします。さらに、木陰をつくることで高温化を抑制したり、二酸化炭素を吸収したりするなどの多くの効用を持っています(図2)。光合成は街路樹の生長や生存の鍵となる生理的な働きであるため、光合成活性を維持することは、その樹木の環境適性に直結します。しかし、日本の国内外を問わず、街路樹の樹種を選ぶときには樹形や花の美しさ、管理のしやすさが優先され、光合成活性の維持はほとんど考慮されてきませんでした。

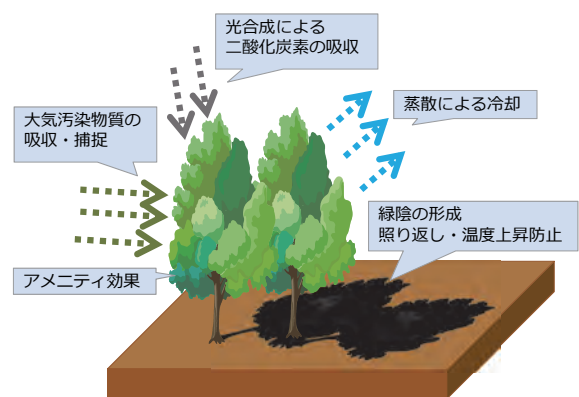


図2. 街路樹の様々な効用。引用：木本植物の生理生態 (2020)

光合成活性は様々なストレスに対して大変敏感です。特に光合成に必要な二酸化炭素を取り込む「気孔」は、ストレスを感じるといち早く閉じてしまい、その結果、光合成が妨げられてしまいます。街路樹の光合成機能を維持していくためには、気孔がどれくらいしっかりと開いているかを診断する技術が必要です。このような技術があれば、各樹種のストレス対応を診断し適切な樹種・品種を選ぶことができると同時に、樹木が植栽されている現場においてはストレスの兆候を早い段階で捉えることができるようになります。

大気汚染ストレスは、街路樹がさらされているストレスの中でも、特に顕著なものです。街路樹の健全度を診断するためには、大気汚染ストレスを診断することが不可欠となります。

3. 炭素安定同位体比による大気汚染ストレス診断

葉に含まれる光合成産物の炭素安定同位体比は、平均的な気孔の開度を反映することが分かっています (図3)。気孔があまり開いていないと、軽い方の同位体 (^{12}C) が植物に取り込まれにくくなるため、炭素安定同位体比が変化するからです。ストレスを感じると、多くの場合、気孔は閉じていきます。このようなことから、炭素安定同位体比は、自然界の植物のストレス判定に広く用いられています。

私たちは、街路樹が受けている大気汚染ストレスを診断するため、2004年から2019年にかけて

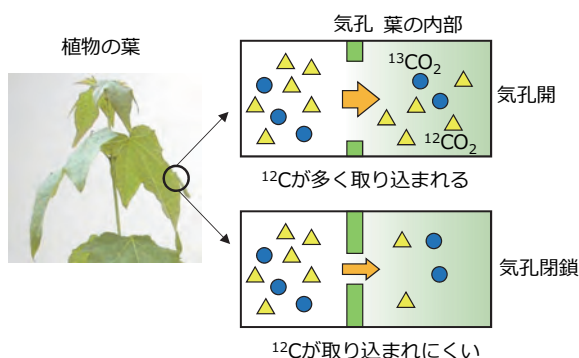


図3. 葉の内部への炭素安定同位体 ^{12}C の取り込まれ方は、気孔が開いているときと閉じているときで異なる。木本植物の生理生態 (2020) を改変。

調査を行いました。調査対象の樹木としては、「ヒラドツツジ」を選びました。ヒラドツツジは常緑の低木で、京都府だけで約90万本が植栽されており、街路樹の低木の中では40%以上を占め、日本国内でも最も多く利用されている樹木種です。

調査は次のようにして行いました。

- 1) 交通量が異なり、大気中の窒素酸化物 (特に二酸化窒素) の濃度が異なると予想される調査地を京都市内で21か所選定しました。
- 2) ヒラドツツジの葉の炭素安定同位体比を測定し、二酸化窒素濃度との関係を定式化しました (図4)。
- 3) 京都市内でのヒラドツツジの炭素安定同位体比をマッピングしました (図5)。

3. 京都市の中心部でヒラドツツジは強い大気汚染ストレスを受けている

京都市内では、大気中の二酸化窒素濃度が高いほど、ヒラドツツジの葉には ^{12}C が少なくなりました (図4)。二酸化窒素濃度が高い調査地のほうが、ヒラドツツジの気孔が閉じていることを示しています。高い二酸化窒素濃度が、ヒラドツツジにとってストレスとなっていることが分かります。

京都市内でヒラドツツジが受けている大気汚染ストレスのマップを見ると、京都駅近くで特に強いストレスがかかっていると思われる地点があり

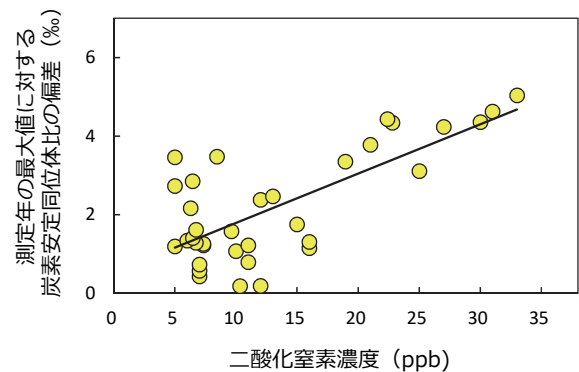


図4. 常緑低木であるヒラドツツジの葉の炭素安定同位体比の偏差と、大気中の二酸化窒素濃度との関係。炭素安定同位体比の偏差が大きいほど ^{12}C が少ないことを示す。

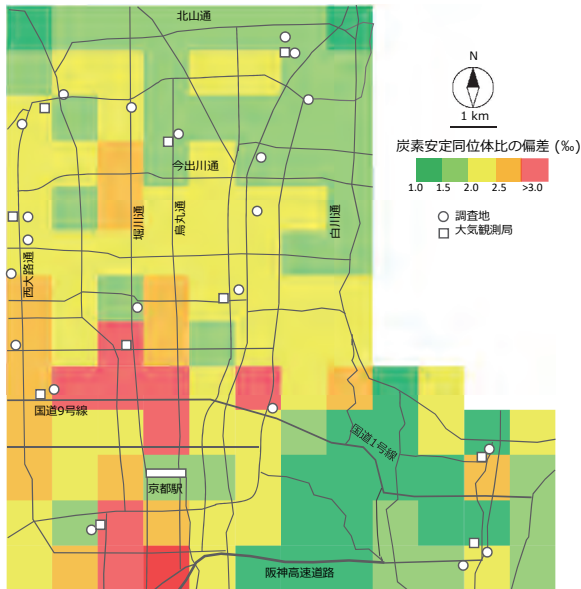


図5. 常緑低木であるヒラドツツジの葉の炭素安定同位体比の偏差を京都市内でマッピング。炭素安定同位体比の偏差が大きいほど強いストレスがかかっている。

ます(図5)。国道1号線や国道9号線沿いなどの、交通量が非常に多いところ。これに比べると、交通量が少ない北山通沿いなど北部地域や、山科のあたりは、ヒラドツツジが受けている大気汚染ストレスは比較的穏やかであるといえそうです。なお、図5の地図に示した区域内では、交通量は最も少ない地点と最も多い地点で35倍の違いがあります。

4. まとめ — 街路樹の選び方とストレス診断ツールとしての炭素安定同位体 —

ヒラドツツジは低木で管理が容易であること、病気や虫害に強いこと、花が美しいことなどから、日本国内では2017年時点で6200万本以上が植栽されており(わが国の街路樹Ⅷ)、街路樹として抜群の人気を誇っています。しかし、光合成機能の維持という観点から見ると、大気汚染濃度が高い場所には必ずしも適していないように思われま

す。植え替えの時期が来たら、別の樹種に変更することを検討してもよいかもしれません。

私たちは現在、様々な街路樹を比較して、どのような樹種が大気汚染や乾燥などの都市で顕著なストレスに強いかどうかを調査しています。この調査を通じて、街路樹としてどのような樹種が適正なのかを提案していきたいと考えています。炭素の安定同位体は、これらの調査でも強力な診断ツールとなってくれそうです。

文献

国立環境研究所データベース・大気環境月間値・年間値データ

http://www.nies.go.jp/igreen/td_down.html

飯塚康雄、舟久保敏(2018) わが国の街路樹Ⅷ 国土技術政策総合研究所資料 国土交通省国土技術政策総合研究所

<http://www.nilim.go.jp/lab/bcg/siryou/tnn/tnn1050pdf/ks105002.pdf>

半場祐子(2020)「安定同位体から見た森林樹木」 In: 木本植物の生理生態(小池孝良・北尾光俊・市栄智明・渡辺誠 編)、共立出版、pp.123-138

著者情報



半場祐子(京都工芸繊維大学応用生物学系植物分子工学研究室教授)。博士(理学)。専門は植物生理生態学。1996年に京都大学理学研究科で学位取得後、岡山大学資源植物科学研究所を経て、2004年より京都工芸繊維大学 フィールド科学教育研究センターに勤務。2012年4月より現職。

(2021年3月31日掲載)

花咲かクマさんといじわるクマさん？

— クマたちの種まきがサクラやサルナシの運命を左右する —

直江将司
(森林総合研究所)

1. 温暖化からの樹木の避難

今日では地球温暖化が急速に進んでおり、動植物への影響が懸念されています。特に、多くの生物の生息地であり、木材生産や炭素蓄積、防災などの点でも重要である森林において、森林を構成する樹木が温暖化にどのように応答するかが注目されています。樹木の種の分布範囲内でも温暖な場所では死亡率の上昇、成長量の減少、繁殖の失敗などが報告されており、かつての生息適地が温暖化によって適地でなくなっていることが分かっています。生物が温暖化から逃れる最も簡単で有力な手段は気温の低い高緯度、あるいは高標高の場所へ移動することです。野生植物の場合、移動は動物や風などを利用した種子の散布によって行われます。そのため、樹木が温暖化から逃れて移動できるかを判断する上では、種子が高緯度・高標高の場所にどれだけ散布されているかを評価する必要があります。

温暖化から逃れるために必要な移動距離は、緯度方向よりも標高方向のほうがはるかに短くなっています。例えば、100 m 標高の高い場所に移動すれば気温は約 0.65℃ 低くなるのに対し、北に向かって 100 km 移動しても約 1℃ しか低くなりません。そのため、標高方向の種子散布は樹木にとって、温暖化の影響から逃れるための最も効率的な移動手段といえます。

しかし、標高方向の種子散布を評価することは容易ではありません。既存の手法で評価しようとすると、1個1個の散布種子について、山の中に無数に生えている木のなかから親木を見つけないといけないなど、非現実的な労力が必要でした。

そのため、これまで標高方向の種子散布は評価されてきませんでした。

2. 酸素安定同位体を用いることで、樹木の標高方向の移動が検出可能に

私はこの問題に対して、酸素安定同位体を用いることで解決できないかと考えました。これまで酸素安定同位体は生物の移動に関して、主に鳥類の渡りを調べる目的で使われていました。緯度によって降水の酸素安定同位体比は異なり、降水を利用する鳥類の羽根の酸素安定同位体比も変化します。この緯度による羽根の酸素安定同位体比の変化を利用することで、越冬地に渡ってきた鳥がどの緯度からやって来たのかを評価する研究が行われていました。そこで私は緯度によって酸素安定同位体比が変化するのであれば標高によっても変化するのではないかと、また樹木の種子に適用できれば、種子がどの標高からやってきたのかわかるため、標高方向の種子散布が評価できるのではないかと考えました。この方法では散布種子の親木自体を特定する必要がないため、既存の方法と比べて非常に簡単に標高方向の種子散布を評価できます。

そこで同位体の専門家である地球研の陀安一郎先生（当時は京都大学生態学研究センター）に相談して、様々な標高で樹木の種子を採集し、種子の酸素安定同位体比を計測してみることにしました。すると多くの樹木で、標高が高くなるほどそこに生育する樹木が生産する種子の酸素安定同位体比が小さくなるという関係が見つかりました (Naoe et al. 2016a)。この関係を検量線として利

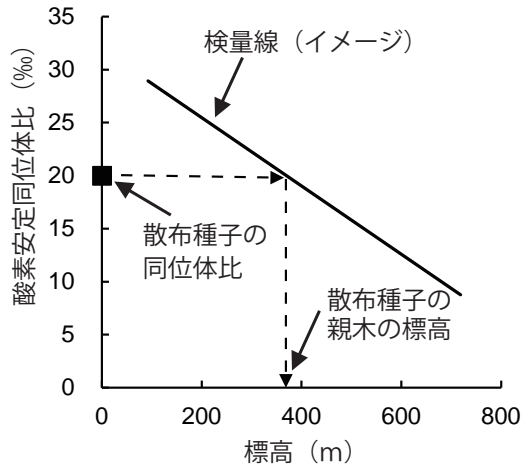


図1. 散布されていない種子の酸素安定同位体比と標高の関係

用することで、散布種子の酸素安定同位体比から、親木の生えている標高を特定することができます(図1)。そして、「種子が散布された標高(つまり、散布種子を拾った標高)」と「親木の生えている標高」の差から、種子の移動した標高差、すなわち、標高方向の種子散布距離を求めることが可能になりました。

3. クマたちはサクラのタネを高標高の場所に運ぶことで、サクラの避難を助けていた

さて、酸素安定同位体を用いることで標高方向の種子散布距離を求められるようになりましたが、どのような樹木を対象にするのが良いでしょうか？ここでは動物による種子散布、特に周食散布に注目しました¹⁾。周食散布とは、鳥類や哺乳類などの動物が種子の周りの果肉を食べる目的で種子ごと飲み込み、種子を糞として排出することで散布するというものです。動物は風などに比べて動きが複雑なため、どこに種子が散布されるか予想がつかないところがあります。ただ、せっかく標高方向の種子散布を評価できるようになっても、動物の行動圏が小さくて、種子をごく近所に散布しているようでは面白くありません。そこで行動圏が数千haと広大なツキノワグマの種子散布を評価したいと考え、ツキノワグマを中心に哺乳類を研究されている東京農工大学の小池伸介



図2. 満開のカスミザクラ

先生に相談しました。その結果、東京農業大学の山崎晃司先生(当時は茨城県立博物館)、酪農学園大学の佐藤喜和先生(当時は日本大学)や学生さんの協力を得て、東京都の奥多摩地方でツキノワグマなど哺乳類の糞から種子を採取してもらえることになりました。糞からはさまざまな樹木の種子が採集されますが、まずは哺乳類の好物である野生の桜、カスミザクラを対象にしました(図2)²⁾。

2010年から2013年にかけて、標高550~1,650mにおよぶ調査ルート(総延長16km)で哺乳類の糞を採取してもらいました。その結果、カスミザクラの種子を散布していた主な哺乳類は、散布数の多い順からツキノワグマ、テン(イタチの仲間)、アナグマ、ニホンザルで、それぞれ全体の80.3、19.6、0.07、0.03%を占めていました。

ツキノワグマとテンについて、糞から抽出したカスミザクラ種子の酸素安定同位体比から親木の標高を求め、糞の回収地点の標高との差から、標高方向の種子散布距離を求めました(図3)。その結果、ツキノワグマは平均で+307m、テンは平均で+193m、高標高の場所に偏って種子を散布していることが分かりました。この散布距離を気温減率(標高が100m高くなるたびに気温が0.65℃下がる)で換算すると、ツキノワグマは2℃、テンは1.3℃気温の低い場所にカスミザクラを移動させたことになります。地球温暖化が最も進ん

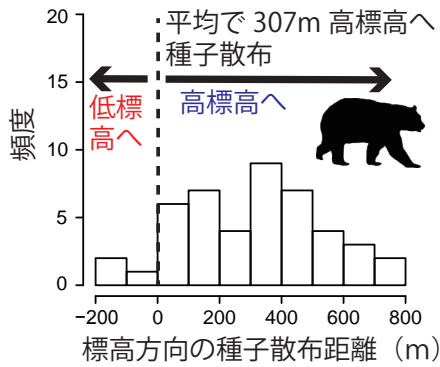


図 3. ツキノワグマによる標高方向の種子散布 (Naoe et al. 2016b)

だ場合の予想では 2100 年までの気温上昇は 4.8℃ ですから、カスミザクラは 2100 年までにツキノワグマに 3 回、もしくはテンに 4 回種子散布されれば温暖化から逃れられると考えられました。カスミザクラはサクラ亜属 *Cerasus* に分類され、同亜属で類似した生態を持つヤマザクラ、オオヤマザクラ、エドヒガンなどでも同様なパターンが期待されます。今回の研究から、ツキノワグマが野生のサクラを温暖化の危機から守る上で重要な役割を果たしていることが分かりました。

ツキノワグマ、テンによる種子散布が高標高の場所に偏っていた原因としては、エサとなる植物の開葉や結実の時期が影響していると考えられました。春から夏にかけて、植物の開葉や結実が山麓から山頂方向にかけて進みます。また春から夏にかけて、ツキノワグマやテンは植物の若葉やサクラの果実を多く利用します (図 4a)。そのため、ツキノワグマとテンはこれらのエサ植物を追いかけ山麓から山頂方向に移動し、その途中で糞をすることで高標高の場所に偏って種子を散布していたものと考えられました。

4. クマたちはサルナシのタネを標高の低い場所に運ぶことで、サルナシの避難を妨げていた

さて、夏に結実するカスミザクラでは、哺乳類がエサ植物を追いかけて山を登った結果、種子を高標高の場所に偏って散布していることがみえてきました。一方で、秋から冬には植物の紅葉・落

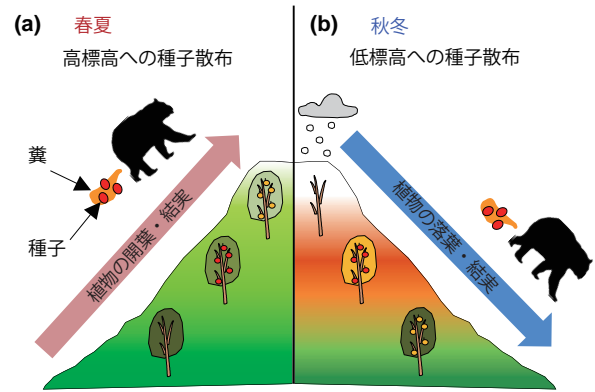


図 4. 哺乳類による種子散布 (a) 春夏では山麓から山頂にかけて植物の開葉や結実が進み、それを哺乳類が追いかけた結果、種子が高標高に散布されます。(b) 秋冬では山頂から山麓にかけて植物の落葉や結実が進み、種子が低標高に散布されることが予想されます。(Naoe et al. 2019)

葉や結実が、春夏とは逆に山頂から山麓方向に進みます。もし哺乳類がこれらのエサ植物の季節変化を追いかけて低標高へ移動するのであれば、秋から冬に結実する樹木の種子は低標高の場所に散布されることが予想されます (図 4b)。

この仮説を検証するため、秋に結実するキウイフルーツの仲間、サルナシを対象に、哺乳類による標高方向の種子散布を調べることにしました (図 5)³⁾。

カスミザクラの時と同様に奥多摩で採取された哺乳類の糞を利用し、糞中のサルナシ種子を取り出しました。種子を散布していた主な哺乳類は、散布数の多い順からタヌキ、ツキノワグマ、ニホンザル、テンの 4 種で、それぞれ全体の 36.0、29.9、20.8、13.3% を占めていました。標高方向



図 5. サルナシの果実

の種子散布の結果は、カスミザクラとは対照的なものでした。タヌキを除く哺乳類は全てサルナシを低標高の場所に偏って種子散布しており、その平均散布距離はツキノワグマでは平均で-393.1 m、ニホンザルでは-98.5 m、テンでは-245.3 mでした。タヌキでは、平均で+4.5 m、高標高の場所に散布していました。

研究結果は、秋冬結実の樹木では動物によって種子が低標高の場所に散布されるという仮説を支持するものでした。温暖化が進んでいるにも関わらず、より気温の高い低標高の場所に散布された種子は更新に失敗してしまうでしょう。サルナシの種子の一部は高標高の場所にも散布されていましたが、サクラなど春夏結実の樹木ではよりたくさんの種子が高標高に散布されてサルナシとの競合が発生することを考えると、サルナシの高標高の場所への種子散布は生息地の移動にはあまり有効ではないと考えられました。

面白いことに、タヌキはわずかですが高標高の場所に偏って種子散布していました。タヌキはコミュニケーションの手段として複数個体で糞をする場所を共有することが知られています（ため糞といいます）。そのため、コミュニケーションを維持するためにエサが少なくなっても高標高の場所を訪れているのかもしれません。

5. まとめ：温暖化が進むなかで、動物たちの種まきが果たす役割

今回、哺乳類によってカスミザクラでは高標高の場所に、サルナシでは低標高の場所に種子散布されていることが分かってきました。カスミザクラにとって哺乳類はありがたい存在、サルナシにとっては迷惑な存在ということになるのでしょうか？実はそんなに単純でもありません。標高方向の種子散布は諸刃の剣で、その果たす役割は気候変動の状況によって異なります。温暖化が進むなかでは高標高の場所への種子散布は樹木にとって有利、低標高の場所への散布は不利に働きます。一方で、寒冷化が進むと高標高への散布はより寒

いところに運ばれるので不利となり、低標高への散布は逆に有利に働くでしょう。地球では、これまで温暖化と寒冷化を繰り返してきたことを考えると、行動の異なる多様な動物に種子散布してもらうことが樹木種の長期的な存続に重要と言えます。

さて、日本を含む東アジアや欧米のような温帯地域では、森林を構成する樹木の多くは動物によって種子散布されます。このなかにはブナやナラなど、ドングリをつける樹木も含まれます。これらの樹木のほとんどは秋から冬に結実するため、サルナシのように動物によって低標高の場所に偏って種子散布されている可能性があります。温暖化が進むなか、森林の種構成や多様性、またその生態系機能がどう変化するか予測するためにも、標高方向の種子散布をさまざまな樹木を対象に調べていく必要があります。

注釈

- 1) 動物による種子散布：植物にとって、種子散布は唯一の移動手段です。植物は種子の散布に、風や水流、動物などを利用することが知られています。樹木でよくみられる動物散布には、1) 周食散布、2) 動物が種子（ドングリ）を貯えた後に食べそびれる貯食散布があります。いずれも、鳥類と哺乳類が重要な種子散布動物と考えられています。キウイフルーツやブドウ、リンゴなど果物とされるものは全て周食散布植物です。周食散布は温帯林では35～71%の樹木で見られ、種数において最もよく見られる散布タイプです。ブナやナラ類、カシ類は貯食散布植物です。貯食散布は種数は少ないですが、森林で優占する樹木に多くみられます。
- 2) カスミザクラ（霞桜、*Prunus verecunda*)：北海道から九州にかけて、また朝鮮半島や中国東部の山地に自生する野生のサクラです。
- 3) サルナシ（猿梨、*Actinidia arguta*)：国内では北海道から九州、国外では朝鮮半島や中国

北部の山地に自生するマタタビ属の1種で、コクワとも呼ばれます。果実は同じ仲間のキウイフルーツを小さくしたようなもので、人が食べても大変美味しく、哺乳類によく食べられます。

文献

Naoe S, Tayasu I, Masaki T, Koike S (2016a) Negative correlation between altitudes and oxygen isotope ratios of seeds: exploring its applicability to assess vertical seed dispersal. *Ecology and Evolution* 6: 6,817–6,823.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2380>

Naoe S, Tayasu I, Sakai Y, Masaki T, Kobayashi K, Nakajima A, Sato Y, Yamazaki K, Kiyokawa H, Koike S (2016b) Mountain-climbing bears protect cherry species from global warming through vertical seed dispersal. *Current Biology* 26: R315-R316.

<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.002>

Naoe S, Tayasu I, Sakai Y, Masaki T, Kobayashi K, Nakajima A, Sato Y, Yamazaki K, Kiyokawa H, Koike S (2019) Downhill seed dispersal by temperate mammals: a potential threat to plant escape from global warming. *Scientific Reports* 9: 14932.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-51376-6>

著者情報



直江将司（森林総合研究所東北支所森林生態研究グループ主任研究員）2012年京都大学大学院理学研究科修了、博士（理学）。2012年東京大学農学生命科学研究科研究員、特任助教、2013年森林総合研究所非常勤特別研究員などを経て2017年より現職。

（2020年3月31日掲載）

（2020年4月7日改版）

骨が記憶する過去の生態系

— 同位体分析による動物の食性復元研究 —

松 林 順

（国立研究開発法人海洋研究開発機構）

1. 過去の遺物と同位体

普段私たちが生活しているこの場所では、遠い昔にはどのような生き物がどのような生活を送っていたのでしょうか。過去の生態系の姿を知るといことは、研究者にとって最も挑戦的な研究テーマの一つです。本稿で紹介する同位体食性分析は、そんな過去の生物の暮らしを紐解くうえで重要な役割を果たします。

同じ原子番号の原子のうち、中性子の数が異なるために重さの異なる原子を同位体と呼びます。同位体は化学的な性質は同じですが、化学反応の速度にわずかな違いがあります。このため、生物の光合成型の違いや食物連鎖の段階など、生物の生理機構や生態によって同位体比が変動します。したがって、対象動物の体の同位体比とその餌となる生物の同位体比を比較することで、その動物が何を食べていたかを予測することができます。このように同位体比を用いて動物の食べ物（食性）を調べる手法を同位体食性分析といいます。

同位体として保存されている食べ物の記録は、過去の生物の情報を得たいときに役立ちます。現代の動物では、胃の内容物や糞中の不消化物からその食性を調べることができます。しかし、過去の動物ではこうした調査ができません。一方で、同位体分析は過去の遺跡から出土した動物の骨でも適用できるというメリットがあります。骨の主要な構成成分は、リン酸カルシウム的一种であるハイドロキシアパタイトですが、タンパク質であるコラーゲンも20%ほど含まれています。コラーゲンには炭素や窒素といった食性の指標となる同位体元素が多く含まれているので、遺跡から出土

した骨であっても、このコラーゲンが十分量残っていれば同位体を使った食性分析が可能です。

以下では、私がこれまでに実施した動物遺骨の同位体食性分析の結果と、そこから明らかになった過去の日本の生態系について解説します。

2. ヒグマの食性の歴史的变化

ヒグマは北半球の広範囲に分布する大型の雑食動物です。雑食動物の中でも、ヒグマの食性は「日和見的な雑食性」と呼ばれており、食物環境の変化に応じて食性を大きく変化させるという特徴があります。例えば、大型のシカなどの仲間やサケが多く分布している北アメリカでは、ヒグマは動物性の食物を多く利用しています。

一方、日本の北海道にもヒグマが生活しています。しかし、日本のヒグマは動物質の餌はあまり食べておらず、草や木の実といった植物質中心の食生活であることが知られています。北海道でもエゾシカやサケといったヒグマの餌となりそうな動物が多く分布しているのに、なぜ北海道のヒグマは植物中心の食生活を送っているのでしょうか？昔から植物質中心だったのか、何らかの理由で食性が変化したのか、いくつかの可能性が考えられます。

そこで、この研究では過去の遺跡から出土したヒグマの骨を北海道中から集めて、縄文時代から現代まで約2000年間のヒグマの食性の変化を炭素・窒素およびイオウの安定同位体分析によって調べました。



図1. ヒグマの主要な餌資源の炭素・窒素同位体比。ヒグマの値は、多く利用した餌の値に近づく。

炭素安定同位体比は、一般的な植物（C3植物）とC4植物であるトウモロコシで大きく値が異なります（図1）。一方、窒素の安定同位体比は、植物→草食動物→肉食動物の順で上昇していくという特徴があり、海由来の栄養であるサケではさらに高い値となります（図1）。また、イオウの安定同位体比は、陸域の資源と海由来の資源で大きく値が異なります。したがって、この3つの同位体元素を利用することで、ヒグマの主要な餌資源であるC3植物、陸上動物類、サケ、トウモロコシをどの程度利用していたかを正確に推定することができます。この手法を使って昔から現在ま

でのヒグマの食性の変化を復元することで「なぜ北海道のヒグマは草食傾向なのか」という疑問に答えることを目標としました。

分析の結果、ヒグマの食性は時代経過に伴って肉食傾向から草食傾向に大きく変化したことが判明しました。さらに、このヒグマの大規模な食性の変化は、北海道で開発が本格化した明治以降に急速に進行したことが明らかになりました。北海道の東部地域では、サケの利用が開発開始前の19%から、開発完了後の時代には8%まで減少していました。また、エゾシカなどの陸上動物の利用は64%から8%にまで減少していました（図2）。

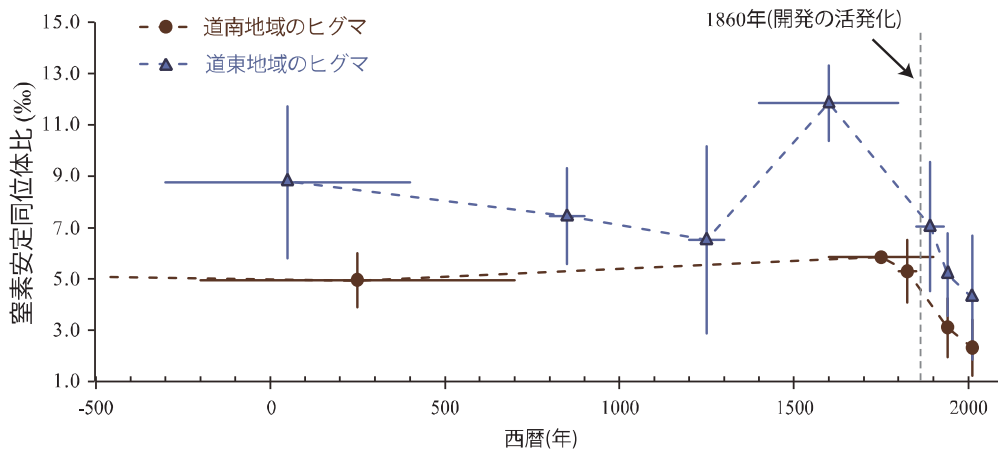


図2. 動物質食物利用の指標となる、窒素同位体比の時間変化。1860年前後を境に窒素同位体比が減少し始めたことが分かる。

本研究の成果から、北海道ではヒグマの食性の変化がおよそ100～200年前に始まり、それ以降急速に進行したことが分かりました。さらに、食性の変化が始まった時期は、開発が活発化した明治の始まりと一致しています。それでは、人の開発行為がどのようにヒグマの食性に影響を与えたのでしょうか。

サケの利用を減少させた人為的な要因としては、沿岸部でのサケ漁業やダムなどの工作物の設置が考えられます。近年、人工孵化事業などによってサケの資源量自体は増加しています。しかし、河川に戻ってきたサケのほとんどは沿岸部で捕獲され、また河川に遡った一部のサケもダムや堰に遡上を阻まれ、下流で産卵してしまいます。このため、主に山の中で生活しているヒグマはサケを利用しにくくなったと考えられます。

陸上動物の利用の減少に影響を与えた可能性があるのが、20世紀初頭に起きたエゾオオカミの絶滅です。ヒグマが捕食する陸上動物は大半がエゾシカです。しかし、エゾシカはヒグマよりも俊敏なので、大人のエゾシカを捕まえることは簡単ではありません。また、エゾシカが自然死するのは真冬がほとんどで、この時期に冬眠中のヒグマはその死骸を利用することもできません。

一方、海外の研究では、オオカミが群れで狩りをしたシカの死骸をヒグマが横取りする事例が報告されています。同様に、北海道においてもエゾオオカミが仕留めたエゾシカを横取りすることで、ヒグマが多量のシカを利用できていた可能性が考えられます。

このように、同位体分析によって過去と現在の動物の食性を比較することで、過去の生態系の変化を明らかにできる可能性があります。人による開発や気候変動などの影響によって動物の暮らしがどのように変化したかを調べるうえで、同位体分析はとても便利なツールであるといえます。

3. 絶滅種エゾオオカミの食性復元

先ほどの研究では、かつて北海道に生息してお

り20世紀初頭に絶滅したエゾオオカミの話題がでました。このエゾオオカミは、生態学的な調査がほとんどなされないまま絶滅してしまったため、彼らが当時の北海道の生態系でどのような役割を果たしていたかは全くと言っていいほど明らかになっていません。

世界的にオオカミの仲間は、多くが有蹄類などの大型陸上哺乳類を捕食しています。しかし、カナダ沿岸の一部地域では、海産物に強く依存している個体群が存在します。これらの個体群は「海辺のオオカミ」と呼ばれ、泳ぎが得意であり、サケや海獣類、貝類を食べるなど、通常のオオカミとは異なる独特の生態を持っています。北海道はカナダと環境が似ており、秋になると多くのサケが河川を遡上します。従って、エゾオオカミもカナダの海辺のオオカミと同様に、サケなどの海産物を食べていた可能性が考えられます。そこで、本研究ではエゾオオカミの食性を復元することを目的として、博物館などに所蔵されているエゾオオカミの骨を使って同位体食性分析を実施しました。

エゾオオカミの骨は、絶滅直前に収集された標本が北海道大学植物園に数点所蔵されています。また、縄文人やアイヌの遺跡からも僅かながらエゾオオカミの骨が出土しています。私たちは、北海道内の複数の博物館と協力して、7個体分のエゾオオカミの骨試料を収集しました(図3)。また、



図3. 苫小牧市美術博物館に展示されているエゾオオカミの骨標本。

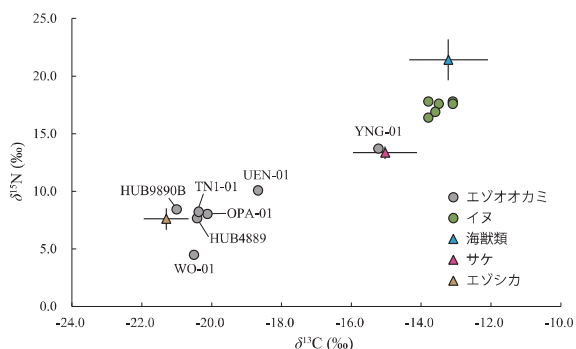


図4. エゾオオカミ（及び飼いイヌ）とその餌資源の炭素・窒素安定同位体比。

彼らの餌となる海獣類・エゾシカなどの骨も併せて収集し、炭素・窒素安定同位体比の測定を行いました（図4）。

分析の結果、7個体中5個体は栄養源のほぼ100%を陸上動物に依存していました。しかし、残りの2個体では、海産物がそれぞれ栄養源の33.1%、78.6%を占めていました。海産物の中では、サケの寄与率が特に高く、それぞれ31.1%、44.7%と推定されました。

本研究の結果から、一部のエゾオオカミ個体群では、海産物に強く依存した食性を持っていたことが明らかになりました。彼らが自然状態で海産物を多く利用していたとすれば、北海道にも「海辺のオオカミ」が存在していたこととなります。海産物を利用するオオカミは、草食動物の個体群を調整するだけでなく、海由来の栄養源を陸域へと運搬する役割を果たします。カナダの海辺のオオカミは、行動やゲノムDNAも通常のオオカミとは異なっていることが分かっていますが、エゾオオカミでも一部の個体群ではこのように特殊な生態を持っていたのかもしれませんが。

ただし、エゾオオカミが自然状態以外で海産物を利用した可能性も考えられます。それは、ヒトによる飼育です。当時、ヒトに飼育されていたイヌは、魚や海獣などの海産物をほぼ100%与えられていたことが分かっています（図4）。本研究で使用したエゾオオカミの同位体比値は、これらのイヌの値とは異なっているため（図4）、これらの個体が一生を通じて飼育されていた可能性は

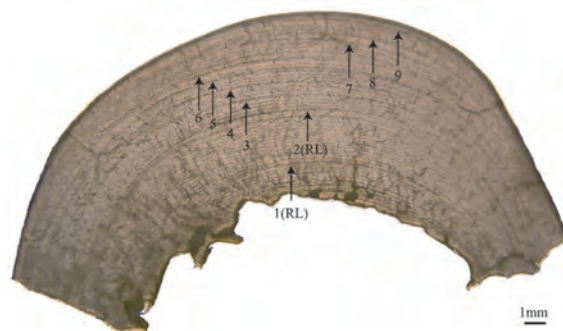


図5. ヒグマの大腿骨の横断切片の写真。複数の成長停止線（図中の矢印）が確認できる。

ありません。ただし、ある程度成長してから生け捕りにされて、数年間海産物を与えて飼育された可能性は除外できません。飼育された個体かどうかを区別するには、さらなる研究が必要です。

4. 今後の展望

過去の人や動物の骨を使った同位体分析では、10年以上の長期間における平均的な食性の情報が得られるというのが、同位体分析の分野における一般的な考えでした。しかし、最近の私たちの研究から、大腿骨のように大きな負荷がかかる丈夫な骨においては、成長方向に分割して同位体分析を実施することで、対象動物の食性の時間的変化が復元できることが分かってきました（図5）。この方法を使えば、動物の成長に従ってその食性がどのように変化してきたかということや、対象動物の餌となる生物の資源量の年変動がその動物の食性にどのような影響を及ぼすかといった、これまではできなかった分析が可能になります。

このように、新しい動物に同位体食性分析を適用するだけでなく、同位体分析の新しい活用法を見出す研究にも力を入れて、今後この分野の研究がより進展するように尽力していきたいです。

文献

Matsubayashi J, Morimoto J, Tayasu I, Mano T, Nakajima M, Takahashi O, Kobayashi K, Nakamura F (2015) Major decline in marine and terrestrial animal consumption by

brown bears (*Ursus arctos*). Scientific Reports 5: 9203.

<https://doi.org/10.1038/srep09203>.

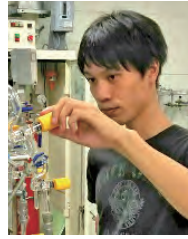
Matsubayashi J, Ohta T, Takahashi O, Tayasu I (2017) Reconstruction of the extinct Ezo wolf's diet. Journal of Zoology 302: 88–93.

<https://doi.org/10.1111/jzo.12436>.

Matsubayashi J, Tayasu I (2019) Collagen turnover and isotopic records in cortical bone. Journal of Archaeological Science 106: 37–44.

<https://doi.org/10.1016/j.jas.2019.03.010>

著者情報



松林 順 (国立研究開発法人海洋研究開発機構 JSPS 外来研究員)。2015年京都大学大学院理学研究科修了、博士 (理学)。2015年総合地球環境学研究所研究推進支援員を経て2017年より現職。

(2020年3月31日掲載)

(2020年4月7日改版)

アミノ酸の窒素同位体比が開く世界

大河内 直彦
(海洋研究開発機構)

窒素同位体比は、多様な生き物が織りなす食物網の解析に広く用いられてきました。これは、「食う－食われる」の関係によって、窒素同位体比が3～4%上昇するというよく知られた知見が基礎となっています。生き物の窒素の多くは20種類のアミノ酸の窒素ですから、個々のアミノ酸の窒素同位体比を測れば、さらに詳細な知見を得ることができます。ここではそんな研究を紹介したいと思います。

20種類のアミノ酸の中でも、生き物の食物網を知るためには特にグルタミン酸とフェニルアラニンが役に立つことがわかっています。動物にとってグルタミン酸は非必須アミノ酸（体内で合成できるアミノ酸）ですが、多くの場合自ら合成することはなく、食物に含まれるグルタミン酸をそのまま利用しています。グルタミン酸は、動物の体内でアミノ基(-NH₂)が脱離してケト酸(α-ケトグルタル酸)に代謝され、その時に窒素同位体比が分別します。これによって、捕食者のグルタミン酸の窒素同位体比は、被食者のそれに比べて平均8.0%規則的に高くなります。

一方、フェニルアラニンの代謝ではアミノ基の脱離はほとんど起きず、水酸基(-OH)が付加されてチロシンになります。アミノ基が関わらないこの代謝では、窒素同位体の分別は原理的に起こりません。したがって、フェニルアラニンの窒素同位体比は、食物連鎖を通してほぼ一定に保たれることとなります。実際、さまざまな生物について詳しく調べた結果、被食者から捕食者への同位体比の上昇は、平均するとわずか0.4%にすぎないことがわかっています。さらにほとんどの動物にとってフェニルアラニンは必須アミノ酸（体内で合成できないアミノ酸）ですから、それはすべ

て食物に由来しています。つまり高次の捕食者といえども、それがもつフェニルアラニンの窒素同位体比は、生態系の基盤をなす樹木や藻類などの植物（独立栄養生物）の同位体比に近い値をもちます。

さらに興味深いことに、そういった植物についてグルタミン酸とフェニルアラニンの窒素同位体比を比べると、非常に安定した関係性がみられます。つまり、前者が後者より、水域の植物では平均3.4%高く、陸域の植物では平均8.4%低いという生物種に依存しない関係です。上に述べたことを示したのが図1で、栄養段階とそれぞれのアミノ酸の窒素同位体比とを関連づける数式は以下ようになります（Chikaraishi et al., 2009, 2014）。

(水域生物)

$$\text{栄養段階} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}} - 3.4) / 7.6 + 1$$

(陸域生物)

$$\text{栄養段階} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}} + 8.4) / 7.6 + 1$$

ちなみに栄養段階とは、植物プランクトンなどの独立栄養生物が1、それを食べる植食者が2、植食者だけを食べる動物が3という数値です。多様な生き物を捕食することによって小数点以下の数値もありえます。重要なことは、生き物の栄養段階がグルタミン酸とフェニルアラニンの「窒素同位体比の差」の単純な一次関数として表せることです。目的生物の試料さえ手にすればその栄養段階を知ることができることが、従来法と比べた長所の一つです。栄養段階の推定誤差は、理論上0.1程度であることがわかっています。

これまでの研究は、この手法がほとんどの生態系について成り立つことを示唆してきました

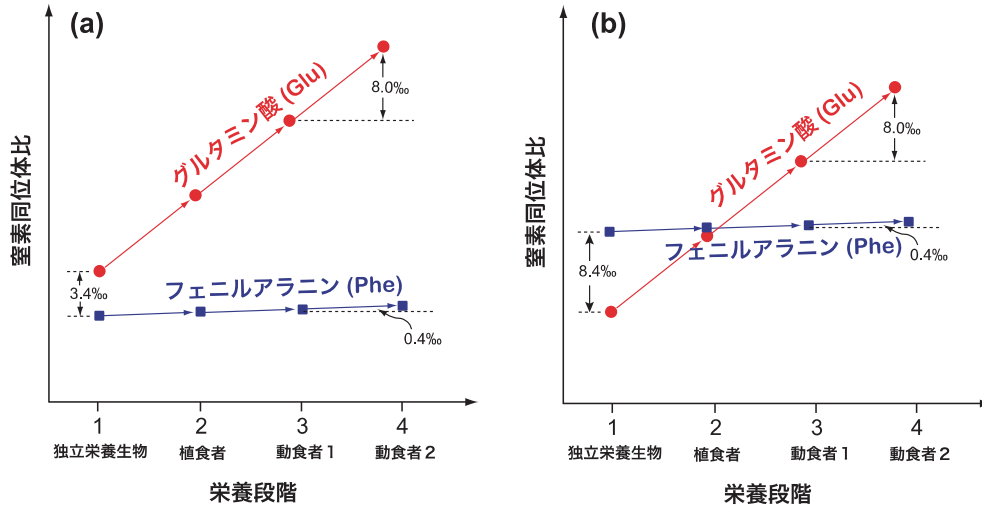


図 1. グルタミン酸 (Glu) とフェニルアラニン (Phe) の窒素同位体比を用いて、(a) 水域に暮らす生き物と (b) 陸域に暮らす生き物の栄養段階を推定する方法の原理 (Chikaraishi et al., 2009, 2014 を改変)。

(Ohkouchi et al., 2017)。この新しい方法の応用例について以下に紹介します。

東北沖の底魚の例

世界有数の漁場の一つとして知られる東北沖で採取された底魚類、つまり海底および海底付近を主な生活場にする多様な生き物の栄養段階を推定した結果を図 2 に示します (Ohkouchi et al., 2016)。ここで示した 25 種の生物の栄養段階は 2.6 から 4.5 まで分布することがわかります。同じカレイ目で

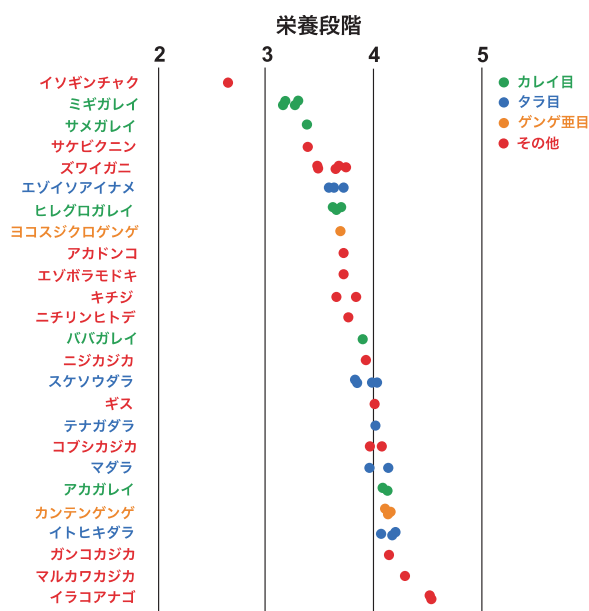


図 2. 東北沖で採取された生き物の栄養段階 (Ohkouchi et al., 2016 を改変)。

もミギガレイは平均 3.2 であるのに対し、アカガレイは 4.1 程度でかなり異なるようです。また蒲鉾の材料になるスケソウダラの栄養段階は平均 3.9、蒲焼きにして食されるイラコアナゴの栄養段階は最も高い 4.5 であることがわかります。

このように、直接観察することの難しい深海に暮らす魚の食性を垣間見ることができます。しかし生き物の栄養段階を明らかにすることの面白さは、他の現象と重ねて考えることによってさらに引き立てられます。次に、そういった例について見ていきましょう。

環境変化が生き物の食性に及ぼす影響：琵琶湖のイサザの例

よく知られているように、琵琶湖では高度成長期に富栄養化が進行しました。琵琶湖の北湖では、1950 年代から深層水中に硝酸が蓄積し始めています。60 年代から 70 年代にかけて、夏になると各地でアオコが発生し水質の悪化は顕著になりました。こういった水質汚染と、それにブルーギルやブラックバスなど移入種の増加によって、プランクトン種や魚種が大きく入れ替わりました。そんな環境変化が生態系や生き物の食性にどのような影響を及ぼしてきたのでしょうか？ そんな問いに答えるべく、ハゼ科魚類のイサザを用いた研

究を紹介します。

イサザは研究用試料として20世紀初頭から琵琶湖の北湖で採取され、ホルマリン固定されて保存されてきました。このホルマリン固定ではアミノ酸の窒素同位体比は変質しないので、こういった試料を用いることにより過去の生態系情報を保持しているはずです。

京都大学がもつ膨大なアーカイブ試料の中から選び出されたほぼ同じ体長をもつ1歳魚のイサザのアミノ酸窒素同位体比を図3に示しました(Ogawa et al., 2013)。それによると、20世紀を通してイサザの栄養段階は3.2～3.3の横ばいでほとんど変化していません。つまり富栄養化は進んだものの、イサザの食糧の平均的な栄養段階は2.2～2.3で変わらず、主に動物プランクトンやヨコエビなどを食し続けてきたと推定されます。環境と生態系が大きく変化したのですが、それに伴って代替種を食べることで適応してきたのでしょう。食物連鎖の中における機能という意味ではあまり変わらなかったと言うこともできそうです。

わが国の湖沼において環境汚染が顕著に進行し

たのは、高度成長期のことが多いですから、環境変化が生態系に及ぼす影響を知るには、過去の記録を読むことが重要になります。その一方で全国各地の博物館や大学などには、琵琶湖のイサザのようにホルマリン固定試料として膨大な数の試料が保存されています。そういった保存試料の解析が進めば、環境変化が生態系に及ぼしてきた影響が、これまで以上に明らかになってくるでしょう。

縄文人の食性解析

有機物の塊である生き物の軟体部は多くの場合、死後すぐに分解されてしまいます。しかし、生物が作り出す硬組織中には、長期にわたって有機物が保存されます。実際、骨（リン酸カルシウム）、歯（リン酸カルシウム）、卵の殻（炭酸カルシウム）、貝殻（炭酸カルシウム）といった硬組織中に含まれるアミノ酸を抽出して窒素同位体比を測定すると、その生物の食性を復元することができることが知られています。ここでは、私たちが東京大学と共同で行った、骨化石の中に含まれるコラーゲンのアミノ酸を用いて、縄文人の人骨化石に応用した例について紹介しましょう。

図4は、内陸である長野県の栃原岩陰遺跡、北村遺跡（それぞれ縄文時代早期、後期）で見出された縄文人骨と、北海道の沿岸域の北黄金貝塚（縄文時代前期～中期）で見出された縄文人骨から抽出したコラーゲン中のアミノ酸の窒素同位体比を示したものです(Naito et al., 2010, 2013)。内陸部の縄文人は、同所で発見される動物と同一の生態系に属し、その栄養段階が平均すると2.7程度であることがわかります。つまり彼らのタンパク源の少なくとも7割程度が、化石として残されているシカなどの草食動物から来ていたことを示唆しています。それに対し、沿岸域に住む当時の縄文人のタンパク源は、海洋生態系に大きく偏っていたことがわかります（タンパク源の8割程度）。海陸両方のタンパク源に依存するこのようなケースでは、その栄養段階を一義的に決めることは理論上できませんが、図4からは海からくるタンパ

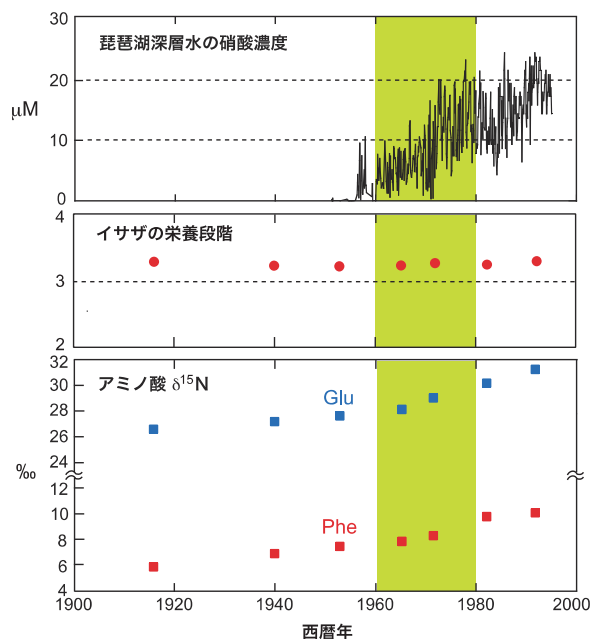


図3. 20世紀における琵琶湖(北湖)の深層における(上)硝酸濃度の変化、(中)イサザの栄養段階の変化、(下)グルタミン酸とフェニルアラニンの窒素同位体比の変化(Ogawa et al., 2013を改変)。

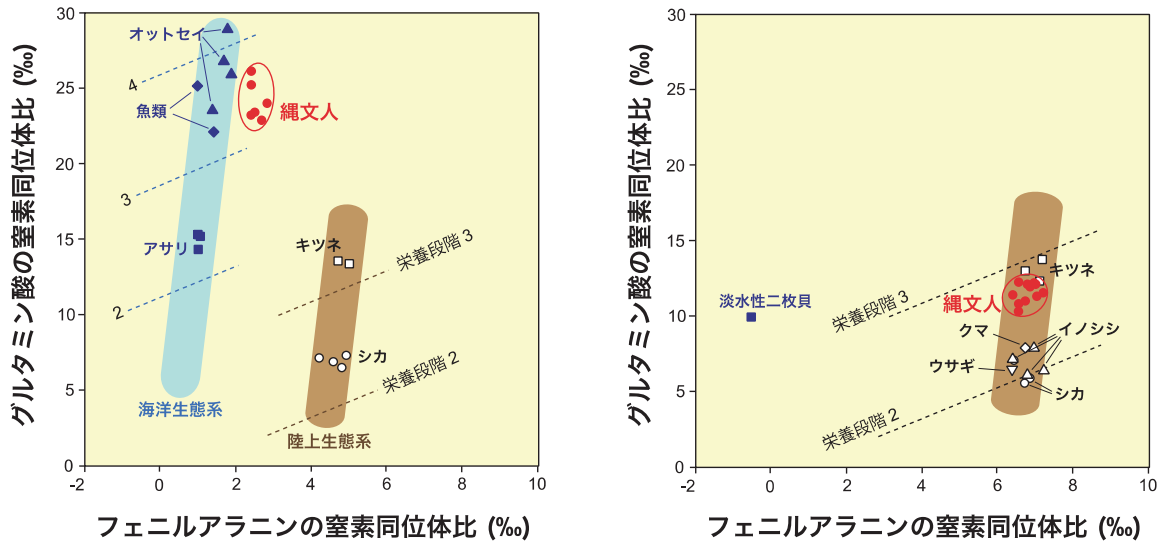


図 4. 縄文人の食性解析へ応用した例。(左)北海道沿岸域にある北黄金貝塚から得られた骨や貝試料の分析結果 (Naito et al., 2010 を改変)。(右) 内陸の栃原岩陰遺跡と北村遺跡から得られた骨や貝試料の分析結果 (Naito et al., 2013 を改変)

ク源がホタテの栄養段階 (~2.4) よりもいくらか高かったことが予想され、高次捕食者である魚類やオットセイなどをかなり口にしていただであろうことも窺えます。

おわりに

このようにアミノ酸の窒素同位体比は、生き物の食性に関する多様な研究のツールになり、さまざまな分野で少しずつ応用され始めています。ここでは述べませんでした、フェニルアラニンの窒素同位体比が植物、ひいてはその栄養源となる硝酸やアンモニアなどの窒素同位体比に大きく左右されることを用いて、生物が生息していた環境場の復元や移動経路の追跡にも応用できます。たとえば、サケの骨に記録された同位体記録を用いて回遊ルートの推定などが行われています (Matsubayashi et al., 2020)。

さらにここで紹介した方法論は、微生物が関わる系でも基本的に成り立つことがわかっています。つまり、生食連鎖の裏側ともいべき腐食連鎖でも、アミノ酸の窒素同位体比を用いた栄養段階推定法は原理的に威力を発揮します (Yamaguchi et al., 2017)。このようにアミノ酸の窒素同位体比は、自然界における生き物の暮らし

を知る貴重なツールになるのです。

文献

- Chikaraishi Y, Ogawa NO, Kashiyama Y, Takano Y, Suga H, Tomitani A, Miyashita H, Kitazato H, Ohkouchi N (2009) Elucidation of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Limnology and Oceanography, Method 7*: 740-750.
<https://doi.org/10.4319/lom.2009.7.740>
- Chikaraishi Y, Steffan SA, Ogawa NO, Ishikawa NF, Sasaki Y, Tsuchiya M, Ohkouchi N (2014) High-resolution food webs based on nitrogen isotopic composition of amino acids. *Ecology and Evolution 4*: 2423-2449.
<https://doi.org/10.1002/ece3.1103>
- Matsubayashi J, Osada Y, Tadokoro K, Abe Y, Yamaguchi A, Shirai K, Honda K, Yoshikawa C, Ogawa NO, Ohkouchi N, Nagata T, Naito YI, Miyamoto H, Nishio S, Tayasu I (2020) Tracking long-distance ocean migration of marine fishes using compound-specific stable isotope analysis of

- amino acids. *Ecology Letters* 23: 881–890.
<https://doi.org/10.1111/ele.13496>
- Naito Y, Honch N, Chikaraishi Y, Ohkouchi N, Yoneda M (2010) Quantitative evaluation of marine protein contribution in ancient diets based on nitrogen isotope ratios of individual amino acids in bone collagen: An investigation at the Kitakogane Jomon site. *American Journal of Physical Archaeology* 143: 31–40.
<https://doi.org/10.1002/ajpa.21287>
- Naito Y, Chikaraishi Y, Ohkouchi N, Yoneda M (2013) Evaluation of carnivory in inland Jomon hunter-gatherers based on nitrogen isotope ratios of individual amino acids in bone collagen. *Journal of Archaeological Science* 40: 2913–2923.
<https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.03.012>
- Ohkouchi N, Shibata H, Nomaki H, Ogawa NO, Chikaraishi Y, Goto T, Fujikura K, Kitazato H (2016) A monitoring result of polychlorinated biphenyls (PCBs) in deep-sea organisms and sediments off Tohoku during 2012–2014: temporal variation and the relationship with the trophic position. *Journal of Oceanography* 72: 629–639.
<https://doi.org/10.1007/s10872-016-0359-z>
- Ohkouchi N, Chikaraishi Y, Close HG, Fry B, Larsen T, Madigan DJ, McCarthy MD, McMahon KW, Nagata T, Naito YI, Ogawa NO, Popp BN, Steffan S, Takano Y, Tayasu I, Wyatt ASJ, Yamaguchi YT, Yokoyama Y (2017) Progresses and challenges with the use of amino acid nitrogen isotopic compositions in ecological and biogeochemical studies. *Organic Geochemistry* 113: 150–174.
<https://doi.org/10.1016/j.jorggeochem.2017.07.009>
- Ogawa NO, Chikaraishi Y, Ohkouchi N (2013) Trophic position estimates of formalin-fixed samples with nitrogen isotopic compositions of amino acids: an application to gobiid fish (Isaza) in Lake Biwa, Japan. *Ecological Research* 28: 697–702.
<https://doi.org/10.1007/s11284-012-0967-z>
- Yamaguchi Y, Chikaraishi Y, Takano Y, Ogawa NO, Imachi H, Yokoyama Y, Ohkouchi N (2017) Fractionation of nitrogen isotopes during amino acid metabolism in heterotrophic and chemolithoautotrophic microbes across Eukarya, Bacteria and Archaea: Effects of nitrogen sources and metabolic pathways. *Organic Geochemistry* 111: 101–112.
<https://doi.org/10.1016/j.jorggeochem.2017.04.004>

著者情報



大河内直彦（海洋研究開発機構海洋機能利用部門部門長）1995年東京大学大学院理学系研究科修士、博士（理学）。京都大学生態学研究センター研修員、北海道大学助教、ウッズホール海洋研究所ポストドクトラルフェロー、固体地球統合フロンティア研究システム研究員などを経て、2019年より現職。

（2022年3月31日掲載）

サケは海でどこを泳いで帰ってくるの？ — 同位体地図 (アイソスケープ) を用いた回遊経路の復元 —

松 林 順
(中央大学)

1. 魚類同位体比の“履歴”復元

私は 2015 年に学位を取得後、総合地球環境学研究所の陀安一郎教授が代表を務める CREST プロジェクト「沿岸生態系の多様性機能評価のための多元素同位体トレーサー技術の開発」に従事するポスドクとして雇ってもらいました。当時、このプロジェクトで取り組んでいた課題の一つが、魚類の軽元素同位体比の履歴を復元する手法の開発でした。

生物の体組織に含まれる炭素や窒素などの軽元素同位体比は、生物の栄養源や生息地などの指標として生態学的な研究で頻繁に用いられています。これらの同位体比が個体の生まれた直後から死ぬ前までの一生の間でどのように変化したかを明らかにすることができれば、同位体比から得られる生態学的な情報を最大化することができます (このような同位体比の時系列変化を本稿では“履歴”と呼びます)。このため、魚類の軽元素同位体比の履歴を復元することができれば、生活史全体での生息地や餌環境の変化を推定することができ、生態学的な研究が大きく進展すると考えられます。

同位体比の履歴を復元する手法は、継続的に成長する組織を持つ哺乳類 (体毛)、鳥類 (羽根)、鯨類 (ヒゲクジラのヒゲ)、硬骨魚類 (耳石) などでも応用されてきました。中でも、魚類の耳石は一定期間ごとに輪紋が形成されるため、個体の年齢と同位体比を対応させやすいという利点があり、多くの研究で用いられてきました。しかし、耳石はほぼ純粋な炭酸カルシウム (CaCO_3) できているため、窒素やイオウのように生態学的に重要な軽元素の同位体比の履歴を高い時間解像度

で復元することはできませんでした。

そこで、私は耳石の代わりに魚類の骨を使って同位体比の履歴を復元する手法を模索しました。骨にはコラーゲンというタンパク質が含まれているため、軽元素の分析が可能です。さらに、魚類の脊椎骨では耳石と同様に年輪が形成されることから、過去の同位体比の情報が残されているかもしれないと考えました (図 1)。

脊椎骨に過去の同位体情報が残されているかどうかを検証するために、北海道の河川に遡上したサクラマスを使用しました。サクラマスは、他の遡河性のサケの仲間と比べて河川に長期間 (1 年半程度) 滞在してから海に降りるという特徴があるため、河川のシグナルが検出しやすいと考えました。実際に海から産卵のために河川へと遡上したサクラマスの脊椎骨を複数の切片に区切り、河川と海で大きく値が変動するイオウ安定同位体比を測定したところ、脊椎骨の中心部から河川のシグナルを検出することに成功しました (図 2)。以上より、脊椎骨には魚が過去に経験した同位体比の履歴が復元されていることを証明することに成功しました。

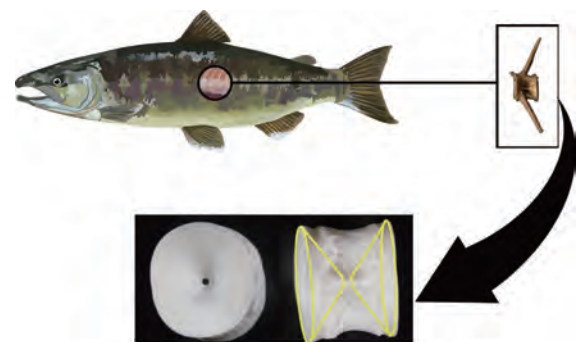


図 1. サケの脊椎骨および脊椎骨椎体

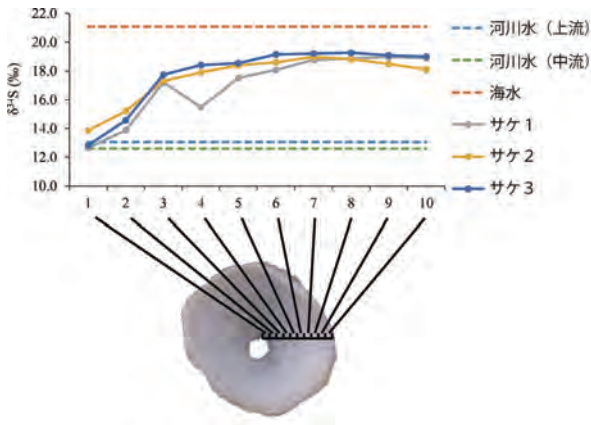


図2. サクラマス脊椎骨から復元したイオウ安定同位体比の履歴

2. サケの脊椎骨に残された同位体比の履歴

さて、いよいよ本稿の本題に入ります。著者は学生時代、ヒグマとその食物であるサケのつながりについて研究していたこともあり、魚類ではサケに強く興味を抱いています。そこで、同位体比の履歴を復元する手法を産卵のために河川に遡上したサケに適用してみました。すると、サケの同位体比の時系列変化は、非常に興味深い傾向を示しました。脊椎骨を成長方向に10等分して窒素安定同位体比を測定したところ、骨の部位によって7.0%を超える同位体比の変動が見られたのです。しかも、同位体比の増減の傾向は、どの個体でも概ね一致していました。

窒素安定同位体比の変動の要因として、二つの可能性が考えられました。一つはサケの食性の変化です。窒素安定同位体比は、捕食者の食物連鎖上の位置（栄養段階）が上昇するごとに約3%増加するとされています。したがって、サケの栄養段階が成長に伴って2段階以上変動していれば、観測された同位体比の変化を説明することができます。もう一つの要因は、海域ごとの一次生産者の同位体比（ベースライン）の違いです。海洋表層における一次生産者である植物プランクトンの同位体比は、その海域における硝酸の窒素安定同位体比によって決まります。窒素安定同位体比のベースラインが大きく異なる海域をサケが回遊していれば、脊椎骨の同位体比の変動を説明できる

かもしれません。

サケの脊椎骨の窒素安定同位体比を変動させる要因を特定するために、アミノ酸の窒素安定同位体比分析を実施しました。通常、タンパク質全体に含まれている窒素安定同位体比は、生物の栄養段階が上昇するにつれて濃縮します。一方で、タンパク質を構成するアミノ酸ごとに同位体比を測定すると、フェニルアラニンなどの特定のアミノ酸では、栄養段階ごとの窒素安定同位体比の変化が極めて小さいことが知られています。さらに、この分析ではフェニルアラニンとグルタミン酸の窒素安定同位体比を比較することで、対象生物の栄養段階を推定することが可能です（図3）。したがって、サケの脊椎骨の部位ごとにフェニルアラニンの窒素安定同位体比と栄養段階の変動を調べれば、サケの同位体比の変化が食性によるものなのか、回遊によるものなのかを識別できると考えました。

アミノ酸の窒素安定同位体比を測定したところ、サケの栄養段階は脊椎骨のどの部位においてもほぼ一定でしたが、ベースラインの窒素安定同位体比は大きく変動していました（図4）。このため、観測された脊椎骨の同位体比の変動は、海洋におけるサケの回遊の履歴を反映していることが分かりました。

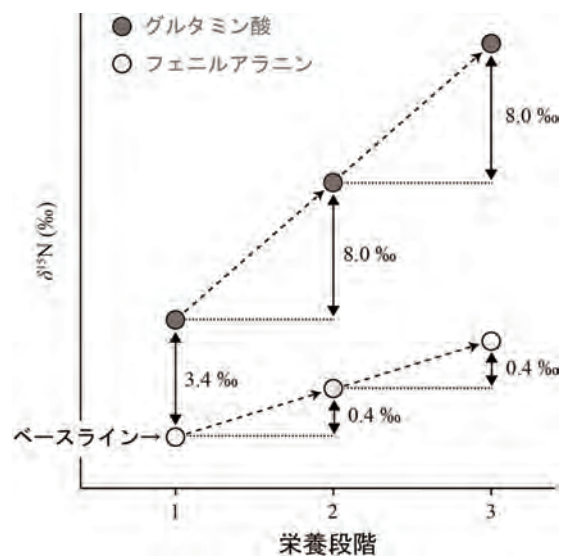


図3. 生物の栄養段階とフェニルアラニン、グルタミン酸の窒素安定同位体比の関係

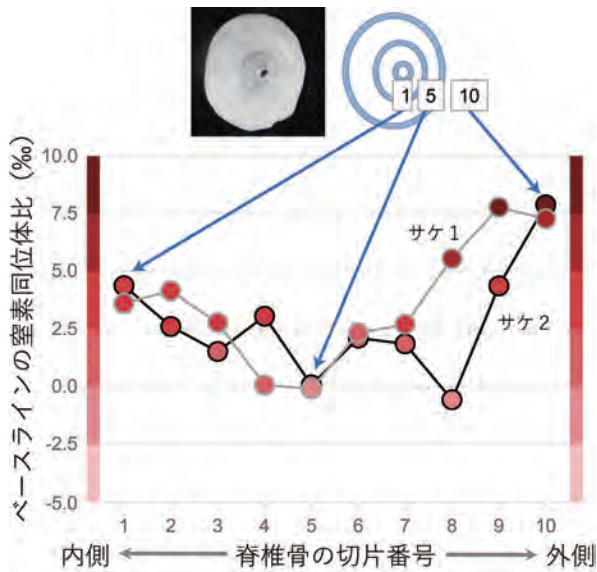


図4. サケの脊椎骨から復元した窒素安定同位体比の履歴

3. 海洋における窒素安定同位体比の分布地図

サケの窒素安定同位体比の履歴が回遊を反映していたということは、サケの回遊範囲における窒素安定同位体比の分布地図を作成することができれば、同位体比からその回遊経路を予測できる可能性があります。このような同位体比の分布地図はアイソスケープと呼ばれています。そこで、サケの回遊範囲である北太平洋を対象として、アイソスケープの作成を試みました。北太平洋の広範囲で採取された動物プランクトン試料から、比較的長寿で遊泳能力の低いカイアシ類6種を抽出しました。続いて、これらの試料のタンパク質全体およびアミノ酸ごとの窒素安定同位体比を測定し、北太平洋における窒素安定同位体比のベースラインのアイソスケープを作成しました(図5)。

北太平洋では、ベーリング海東部の大陸棚において最も高い窒素安定同位体比が検出されました。海底の堆積物中では、微生物による脱窒という作用により、間隙水中の硝酸塩に含まれる窒素安定同位体比が上昇します。一般的な海域であれば、堆積物は有光層よりも深部に存在するため、脱窒の影響を受けた間隙水が植物プランクトンに影響することはほとんどありません。しかし、広くて浅いベーリング海東部の大陸棚では、脱窒によ

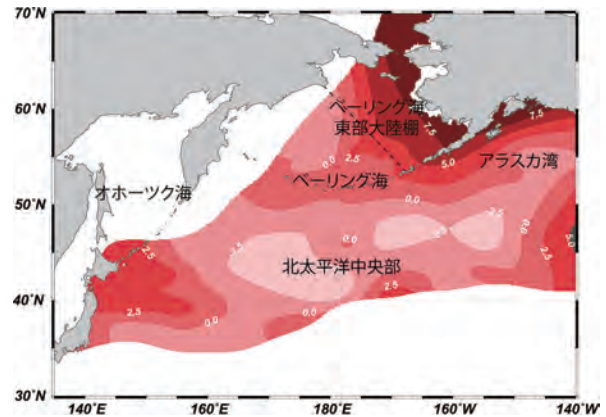


図5. 北太平洋における窒素安定同位体比の分布地図

り窒素安定同位体比が上昇した間隙水が植物プランクトンに取り込まれ、食物網全体が高い窒素安定同位体比を持つようになったと考えられます。

その他の海域における窒素安定同位体比の変動は、窒素利用効率によって説明できます。窒素利用効率とは、深層から表層に供給される硝酸塩に対する、植物プランクトンに利用された硝酸塩の割合です。海水の鉛直混合により深層から豊富な栄養塩が供給される北太平洋中央部では、植物プランクトンの生産量は硝酸以外の微量栄養素(鉄など)によって制限されているため、窒素利用効率が低くなります。このような海域では、軽い窒素安定同位体を多く含む硝酸塩が優先的に植物プランクトンに取り込まれます。一方で、硝酸塩の供給が少ない海域では窒素利用効率が高く、軽い窒素安定同位体が枯渇した硝酸が植物プランクトンに取り込まれます。つまり、硝酸の窒素安定同位体比は窒素利用効率と負の相関を持っています。

4. アイソスケープによるサケの回遊経路復元

サケの窒素同位体比の履歴とアイソスケープを組み合わせて、回遊経路を個体ごとに推定する統計モデルを構築しました。このモデルでは、サケが遡上した場所と同一の河川で産まれたこと、サケの体サイズが増加するにつれて移動距離が増加することの二つの仮定を置いています。そして、モデル中においてサケは一つ前の切片(最初の切片の場合は、遡上した河川)からスタートして、

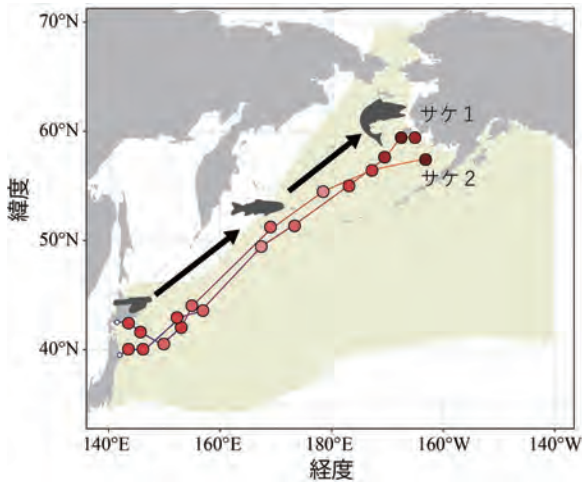


図 6. 同位体比から推定したサケ 2 個体の回遊経路。脊椎骨の部位ごとにサケの存在確率が最も高い地点を赤い○で示しており、色の濃さはその場所のアイソスケープ (図 5) を示している

次の脊椎骨切片の同位体比に近い場所により高い確率で移動していきます。こうしてすべての切片について、形成時における潜在的な分布域を確率分布で表現し、その中で最も確率の高かった点をつないで移動経路を推定しました (図 6)。モデルの結果によると、どちらの個体も北海道近海から成長に伴ってベーリング海へと北上し、最終的にベーリング海東部の大陸棚へと到達する回遊ルートが示されました。

日本近海から成長に伴ってベーリング海に移動する回遊経路は、過去の漁獲調査による研究で示された日本系サケの回遊経路と概ね一致しています。一方で、本研究で予想された回遊経路では、日本系サケが成長の最後の時期にベーリング海東部の大陸棚に至るといった新たな経路の存在が示唆されました。サケの骨格が最後に成長するのは、性成熟の時だと考えられます。このため、日本系サケは栄養塩に富み生物生産が非常に盛んなベーリング海大陸棚で甲殻類などの餌を食べて性成熟することで海での回遊を終える、つまりこの海域が海での回遊のゴールとなっていることが考えられました。

5. 今後の展望

海洋の広範囲を回遊する生物がどのようなルー

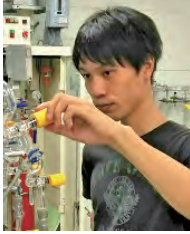
トを辿ってきたかを明らかにすることは、海洋生態学において最も難しい課題の一つでした。本研究では、この謎に包まれた海洋生物の回遊行動を解き明かす新しい方法として、同位体比が利用できることを示しました。普段私たちの食卓にならぶ海産物の多くは、乱獲を防止するために厳密な資源管理に基づいて漁獲数などが規制されています。このとき、どのような魚がどのような回遊経路を持っていて、それが個体ごとにどの程度ばらついているのかという情報が得られれば、資源管理の方法や資源量の推定がより高精度になります。このように、海洋生物の回遊経路を推定することは、私たちの生活にも密接に結びついた重要なテーマだと言えますので、今後は本研究で開発した手法をより多くの生物に応用して、その履歴を明らかにしていきたいと思えます。

文献

- Matsubayashi, J., Y. Osada, K. Tadokoro, Y. Abe, A. Yamaguchi, K. Shirai, K. Honda, C. Yoshikawa, N. O. Ogawa, N. Ohkouchi, N. F. Ishikawa, T. Nagata, H. Miyamoto, S. Nishino and I. Tayasu (2020) Tracking long-distance migration of marine fishes using compound-specific stable isotope analysis of amino acids. *Ecology Letters* 23: 881-890. <https://doi.org/10.1111/ele.13496>
- Matsubayashi, J., Y. Saitoh, Y. Osada, Y. Uehara, J. Habu, T. Sasaki and I. Tayasu (2017) Incremental analysis of vertebral centra can reconstruct the stable isotope chronology of teleost fishes. *Methods in Ecology and Evolution*, 8: 1755-1763. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12834>
- Matsubayashi, J., Y. Umezawa, M. Matsuyama, R. Kawabe, W. Mei, X. Wan, A. Shimomae and I. Tayasu (2019) Using segmental isotope analysis of teleost fish vertebrae to estimate trophic discrimination factors of bone

collagen. *Limnology and Oceanography: Methods*, 17: 87-96.
<https://doi.org/10.1002/lom3.10298>

著者情報



松林 順 (中央大学工学部人間
総合理工学科助教)。2015 年京都
大学大学院理学研究科修了、博士
(理学)。2015 年総合地球環境学
研究所研究推進支援員、2017 年
国立研究開発法人海洋研究開発機
構 JSPS 外来研究員を経て 2020
年より現職。

(2021 年 3 月 31 日掲載)

魚の骨の鉛同位体から魚の生息海域を特定できるか？

西村 日向子
(富山大学)

1, 気候変動と魚の分布域の変動

豊かな海に囲まれている日本は昔から四季を通して様々な水産物が採れます。例えば、鯖^{サワラ}は瀬戸内海に春に産卵のために来遊することから「春告げ魚」といわれ親しまれてきました。カツオは江戸時代の俳人山口素堂が「目には青葉 山ほととぎす 初鯨」とも詠ったように、初夏の訪れを告げるものとして、江戸から重宝されていました。秋の味覚の代表格秋刀魚^{サンマ}は「秋に採れる刀の様な魚」として、鱒^{ブリ}は冬に脂のりがよく美味しいことから「師走の魚」として私達日本人に非常に馴染み深い魚です。紹介したこれらの四季の旬の魚は、分布適水温に従い季節的に回遊する「回遊性魚類」であり、日本の沖合域における主要な水産資源となっています。

しかし近年の海水温の上昇などによる海洋環境の変動で、分布域の移動などが起こり、魚が採れる場所が変化し、水産業へ影響を及ぼしています。例えば、ブリは北海道での来遊量が増え、既存の産地では漁獲量が減ってきています。また、サワラについても、東シナ海に主に分布していましたが1999年以降の海水温の上昇傾向に伴って日本海に北上し、日本海での漁獲量が増えました。気候変動に関する政府間パネル(IPCC)第5次評価報告書では、このまま海水温の上昇が続いていけば何十年か先には世界中の漁場で水産物の漁獲量が減っていくと警鐘をならしています。

こうした海洋環境変動に対して、持続的に水産資源を利用していくためには、水産物の資源量や生育場・回遊場などの把握が重要になっており、これらの研究が様々な研究機関で精力的に行われています。

2, 生育場や回遊場所を把握する方法

魚の生育場所や回遊場所の解析手法の始まりは標識放流だとされています。これは個体に標識票を取り付けるなどして魚に目印を付け、再び捕獲した際に放流地点の情報と紐づけをし、回遊経路を推定する方法です。科学技術の発達に伴い、データロガーなどの魚の移動経路や経験水温・水深などの情報を時系列に得られる計測機器を魚に取り付けるバイオロギング手法が行われるようになってきました。ただ、これらの計測機器は価格が高く、またロガーの回収率が低いなどの難点があり、ある程度回収率の見込める場合にしか適用できないなどの問題があります。一方で、ロガーの回収を必要としない方法としては、魚の耳石を用いた解析方法が知られています。耳石は魚の内耳部分にある硬組織で、一定間隔で輪紋状に形成される組織です。耳石は、筋肉組織などと違って、代謝回転速度が極めて遅く、取り込んだ元素が一生にわたって保存されるため、その個体が被った環境履歴を時系列的に解析するのに有用です。例えば、耳石のSr/Ca比(カルシウムに対するストロンチウムの濃度比)や酸素同位体比を用いることで、稚魚期から捕獲時に至るまでの移動履歴の復元が行えます。また近年では、海洋の水塊トレーサーとして知られるネオジムの同位体を用いた回遊履歴の推定なども行われています。

本研究では、代謝速度が遅く、2価の重金属元素(鉛や亜鉛など)が比較的高濃度に含まれている脊椎骨部位に着目し、今まであまり分析に用いてこられなかった鉛同位体比の分析を行いました。鉛同位体比が生育場推定の指標になるかを検討するために、まずは様々な産地で水揚げされた

魚を集め、魚の脊椎骨を分析し、全生育期間（稚魚期から捕獲時まで）にあたる同位体比情報を明らかにしました。次に、産地ごとに魚の鉛同位体比を比較し、生育場の推定に利用できる化学指標であるかを検討しました。

3, 三大洋の海水中の鉛はそれぞれ異なる値を持つ

環境試料に含まれる鉛 (Pb) には質量数の異なる4つの安定同位体 (^{204}Pb , ^{206}Pb , ^{207}Pb , ^{208}Pb) があります。 ^{204}Pb は、安定同位体で、時間の経過とともに濃度が変化しませんが、それ以外の同位体 (^{206}Pb , ^{207}Pb , ^{208}Pb) は ^{238}U (ウラン)、 ^{235}U 、 ^{232}Th (トリウム) が放射壊変を経て生成する同位体です。

石油・石炭、Pb 鉱石中のウランやトリウムの含有量は産地ごとに異なるため、それらの鉛同位体比も産地ごとに固有の値を取ります。現在、各国で使用している化石燃料や鉱石は、その使用の過程で Pb を大気に放出します。放出された Pb は近傍の海洋に供給され、海水の鉛同位体比を変化させます。インド洋・太平洋・大西洋の三大洋の海洋表層水の鉛同位体比を見ると、それぞれ異なる同位体比を持つことがわかっています (図1)。

太平洋と大西洋で見られるような海水の鉛同位体比の違いが、魚類の骨格部にも反映される場合、鉛同位体比を魚の生育場の推定に利用できるのではないかと考えました。

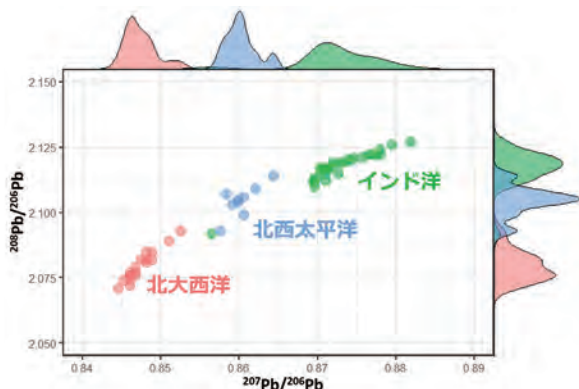


図1. インド洋・北西太平洋・北大西洋における海洋表層の鉛同位体比 (P. Pinedo-González et al., 2018; Zurbrick et al., 2017)

4, 魚の骨の鉛同位体比からわかったこと

日本海 (富山)・東シナ海 (長崎)・太平洋 (宮城、静岡)・大西洋 (フランス、ノルウェー) で水揚げされたサバ・アジから脊椎骨部位を取り出し、鉛同位体比の分析を行いました。すると、日本の近海に分布するサバ・アジ (太平洋系群、対馬暖流系群) と大西洋に分布するサバ・アジとでは、鉛同位体比が異なることがわかりました (図2)。

また、それぞれの海域で生育していたアジ・サバは、生育した海域の海水の鉛同位体比と類似した同位体比を持つこともわかりました。

また、北海道厚田川に遡上したシロサケの脊椎骨の鉛同位体比分析を行い、先行研究 (Li et al., 2020) で報告されているカナダのブリティッシュコロンビアに遡上したサケの個体 (筋肉組織) の鉛同位体比と比較したところ、両者は異なる値を持つことがわかりました (図3)。

シロサケは、系群ごとで回遊生態が異なっており、日本系のサケ (北海道遡上個体) はオホーツク海やベーリング海やアラスカ湾などの北太平洋沿岸全域を広く回遊するのに対し、北米系 (カナダブリティッシュコロンビア州遡上個体) はアラスカ湾を中心に回遊します。

アラスカ湾の海水は、北米で工業的に用いられているオーストラリア型の鉱床の鉛同位体比 ($^{207}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$, $^{208}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$) と同じく、高い値を持つ傾向にあると報告されています。そのため、日

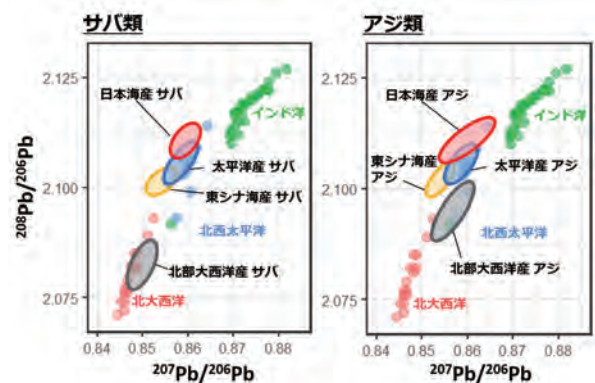


図2. 日本の近海 (太平洋系群、東シナ系群・対馬暖流系群) と大西洋に分布するサバ・アジの鉛同位体比

本系と北米系を比較すると、日本系よりも長期間アラスカ湾を回遊する北米系のシロサケはより図の右上に位置するような同位体比をとったのだと考えられます。

続いて、本研究の日本産のサバと、先行研究で報告されているニシンの鉛同位体比の値を比較し、太平洋の西側、東側とでどう異なるかを調べ

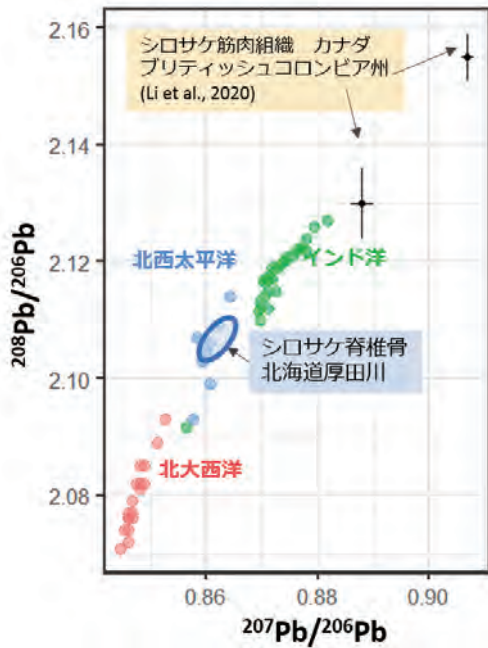


図 3. 北海道に遡上したシロサケと、カナダブリティッシュコロンビア州に遡上したシロサケ (Li et al., 2020) の鉛同位体比

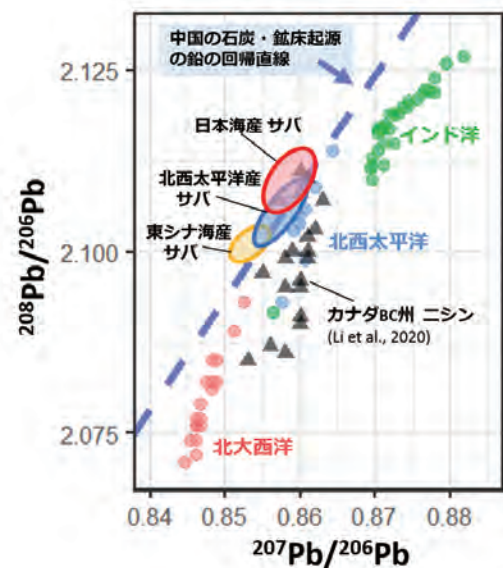


図 4. 日本近海に生息するサバ (本研究) と、カナダブリティッシュコロンビア州沿岸域に生息するニシン (Li et al., 2020) の鉛同位体比

ました (図 4)。カナダ沿岸域で採取されたニシンに比べ、日本近海のサバは $^{208}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$ 比がより高い値を示しており、中国の石炭・鉱床起源の鉛の回帰直線に近づく傾向がありました。

中国やアジアで発生するエアロゾルは $^{208}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$ が高くなる傾向にあります。北太平洋の表層海水は、アジアからの大気の影響による Pb 汚染の影響が全域的にありますが、距離的に近い太平洋西側 (日本近海) と、遠い太平洋東側 (カナダ沿岸域) とでは、アジア大陸由来のダストの沈積量が違うために、太平洋西側に生息する魚種の方がより高い $^{208}\text{Pb}/^{206}\text{Pb}$ を持つような値を持ったと考えられます。

5. 今後どんなことに応用できそうか？

これまで行ってきた研究から、①太平洋と大西洋に生息する魚、②太平洋の西側と東側に生息する魚とで脊椎骨の鉛同位体比が有意に異なることが分かり、両者の間で生育場の推定や産地判別ができる可能性があることが分かりました。

産地判別の用途で鉛同位体を用いるにはコストがかかり実用化は難しいため、今後の展開としては市場価値が高く、国際的に資源管理の求められている魚種 (特にマグロなど) の生育場推定や回遊履歴の復元等に活用したいと考えています。具体的には、成魚の大型のマグロの椎体を成長縞毎にサンプリングし、Pb 同位体比の変化を分析することで、回遊・移動履歴の成長段階に応じた解析ができると考えています。また成魚だけでなく、データロガー (記録型標識) の取り付けが難しい 0 歳魚 (尾差長 20 cm 程度のマグロ) を対象とすることで、従来得ることが難しいとされている幼魚期の回遊生態情報の収集が可能になると考えています。

文献

Li M., Weis D., Smith E. K., Shiel E. A., Smith D. W., Hunt P.V. B., Torchinsky A., Pakhomov A. E. (2020) Assessing lead sources in fishes

of the northeast Pacific Ocean, Anthropocene, 29:

<https://doi.org/10.1016/j.ancene.2019.100234>

Pinedo-González P., West J. A., Tovar-Sanchez A., Duarte M. C., Sañudo-Wilhelmy A. S. (2018) Concentration and isotopic composition of dissolved Pb in surface waters of the modern global ocean, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 235: 41-54

Zurbrick M. C., Gallon, C. and Flegal R. A. (2017) Historic and Industrial Lead within the

Northwest Pacific Ocean Evidenced by Lead Isotopes in Seawater, *Environmental Science & Technology*, 51: 1203-1212

著者情報



西村日向子（富山大学工学部生物圏環境科学専攻修士2年）
環境化学計測第Ⅱ講座 堀川研究室所属。

（2021年3月31日掲載）

長距離を移動する昆虫の同位体を調べて分かること

大塚 彰
(農研機構)

昆虫には季節の変化に合わせて長い距離を移動するものがあります。ここで言う長距離とはどのくらいの距離を言っているのでしょうか。数 km ? 数十 km ? いやいや、もっと長い距離です。西日本を例にして長距離移動性の昆虫を見てみましょう。

春の桜が散り青葉の季節になる 5 月頃から梅雨時期まで、日本の南の温かい湿った大気が徐々に勢いを増して来ると、中緯度帯で低気圧が発生し、東シナ海を西から東に移動するようになります。そういった低気圧はその南側に南西からの強い風を伴っています。この暖かい南西風は熱エネルギーを北へと運ぶのですが、中国南部など南方でこの時期に発生する移動性の昆虫もこの気流を利用し東シナ海を越えて九州など西日本に飛来するようになります。その距離は数百 km から 1,000 km を越えることがあります。ここで対象とする移動距離はこのようなスケールです。具体的な昆虫種としてはハスモンヨトウ、アワヨトウ、ツマジロクサヨトウなどのヤガ類や、トビイロウンカ、セジロウンカなどのイネウンカ類がその代表です。こうした長距離移動性昆虫の同位体を調べるとどんなことが分かるのでしょうか。

1. 水素の安定同位体比

それを知るために北米大陸での移動性昆虫の代表であるオオカバマダラ (monarch butterfly, *Danaus plexippus*) の研究を見てみましょう。このチョウは冬季にメキシコなど北米大陸の熱帯地域で越冬し、春以降世代を繰り返しながら北上し、夏季にカナダ南部以南、ロッキー山脈より東部の北米大陸で生育し、秋になるとまた熱帯地域の越

冬地まで戻ります。Hobson ら (1999) は大勢のボランティアの協力を得て、夏季に北米大陸の 33 地点でこの虫の卵を自然に生えている寄主植物トウワタ (*Asclepias curassavica*) に付けその上で幼虫を育てて羽化させました。その翅の水素の安定同位体比 $\delta^2\text{H}_m$ を調べました。自生するトウワタは天水のみで育ちます。これはとても大がかりな研究ですね。測定の結果、メキシコ湾岸からカナダ南部にかけて、緯度が増えるにしたがって $\delta^2\text{H}_m$ の値が徐々に小さくなりました。北米大陸の降水中の重水素の安定同位体比は緯度が増えるにしたがって小さくなることが知られていますから (緯度効果)、両者の関係は直線回帰式で表現できて

$$\delta^2\text{H}_m = 0.62 \times \delta^2\text{H}_p - 79 \text{ (‰)}$$

ここで $\delta^2\text{H}_p$ は降水中の重水素の安定同位体比です (添え字 p は precipitation の意味)。

降水⇒餌であるトウワタ⇒オオカバマダラの翅の順に重水素が移って行ってこのような関係が生まれていることが分かります。

この研究ではさらに 99.9% の重水を使って異なる重水濃度の水を用意してトウワタとそれに寄生したオオカバマダラを育て、トウワタの $\delta^2\text{H}_a$ と翅の $\delta^2\text{H}_m$ との関係を調べ、直線回帰式

$$\delta^2\text{H}_m = 0.99 \times \delta^2\text{H}_a + 1.4 \text{ (‰)}$$

を得ています。傾きがほぼ 1 で切片が小さな値ですから、オオカバマダラの翅の安定同位体比はトウワタの安定同位体比にはほぼ等しく、重水素は餌

から翅へ割合をあまり変えず移行していることが分かります。最初の式と合わせて考えると降水の重水素がトウワタに同化される時にその割合が減っていることが示唆されます。

このような大陸における降水と翅の水素の安定同位体比の関係は他の種でも報告されています。Holderら(2018)の重水と寄主植物の大麦を使った室内飼育実験によるとヤガ類のアメリカキヨトウ(*Mythimna unipuncta*)の翅の同位体比と降水との関係式は

$$\delta^2\text{H}_{\text{moth}} = 0.40 \times \delta^2\text{H}_p - 84.4 \text{ (‰)}$$

切片の値は上のチョウと近いですが、傾きはさらに小さくなっています。一方北米大陸のトンボ類3種(*Aeshna interrupta*, *Aeshna umbrosa*, *Pachydiplax longipennis*)について、それらの翅の同位体比と降水の関係式は

$$\delta^2\text{H}_{\text{dragonfly}} = 0.91 \times \delta^2\text{H}_p - 42.5 \text{ (‰)}$$

のように得られています。トンボの幼虫ヤゴは水中で過ごし、微小な甲殻類や水生昆虫をエサとするため、幼虫が草食のチョウ目とは異なり、切片、傾きともにより大きな値となっていることが興味深いです。

こうした関係式と降水の $\delta^2\text{H}_p$ 地図を使えば捕獲した昆虫がどの緯度帯から移動して来たのかを推定することができます。それを見るために今度は場所をユーラシア大陸に移してさらに3種の同位体研究について見てみましょう。

最初の例は中国の渤海にある島で光トラップを用いて捕獲されたチョウ目のタマナヤガ(*Agrotis ipsilon*)です。小さな島でのモニタリングですので海の上空を移動していた個体が捕獲されていると考えられ、5、6月の早いシーズンでは $\delta^2\text{H}_{\text{moth}}$ が-41から-32‰と高い値を示す個体が20パーセントと多く、これは南からの飛来を示唆していますが、秋の9-10月になると-62から-51‰と

低い値を示す個体が80パーセント弱のように主体となり、北部地域からの戻りの移動を示唆しました。

同様に、タジキスタンなど中央アジアで捕獲されたウスバキトンボ(*Pantala flavescens*)の例では5月に捕獲された成虫の翅の $\delta^2\text{H}_{\text{dragonfly}}$ は-78.7から-49.6‰となり、その後6月から10月にかけては中央アジアの個体群が主体となり、その同位体比は-170.9から-91.7‰とより低い値となりました。この研究では本種が冬季にエチオピアで発生していることや、エチオピアで捕獲した別種のトンボの翅の $\delta^2\text{H}_{\text{dragonfly}}$ が-61から-35‰の値となり、シーズン初期のウスバキトンボの値に近いことなどから、東アフリカが5月の飛来虫の飛来源ではないかと推定されています。

さらに、中国大陸では主に熱帯、亜熱帯地域分布するミカンコミバエ(*Bactrocera dorsalis*)と言う熱帯果実などに卵を産む重要害虫が発生しています。気候変動によってこれらの分布域が大陸のより北部へと拡大しないかと懸念されています。そこで北京市の市場、その郊外の有機ブドウ園と中国各地(南から海南省海口市(20.0°N)、広東省広州市(23.1°N)、福建省福州市(26.1°N)、湖北省武漢市(30.6°N)、江蘇省宜興市(31.3°N))に設置したトラップで誘殺されたミカンコミバエの体全体を乾燥後粉碎し、同位体を計測しました。その結果、中国各地のミカンコミバエの $\delta^2\text{H}$ は平均で南から-80.3から-93.5‰で、緯度が上がるにしたがって小さな値となりました。一方北京市で捕獲されたミカンコミバエの $\delta^2\text{H}$ の平均値は-88.1‰と-87.1‰であり、福州市の値に近いものでした。そのため、北京市のミカンコミバエはそこで羽化したものではなく、中国南部から飛来したものと示唆されました。

以上のように、大陸での春の北向きの長距離移動や秋の南への戻り移動について虫の水素安定同位体比を調べることで個体ごとに出生地のおおよその緯度帯を推定できることが分かってきました。

2. ストロンチウムの安定同位体比

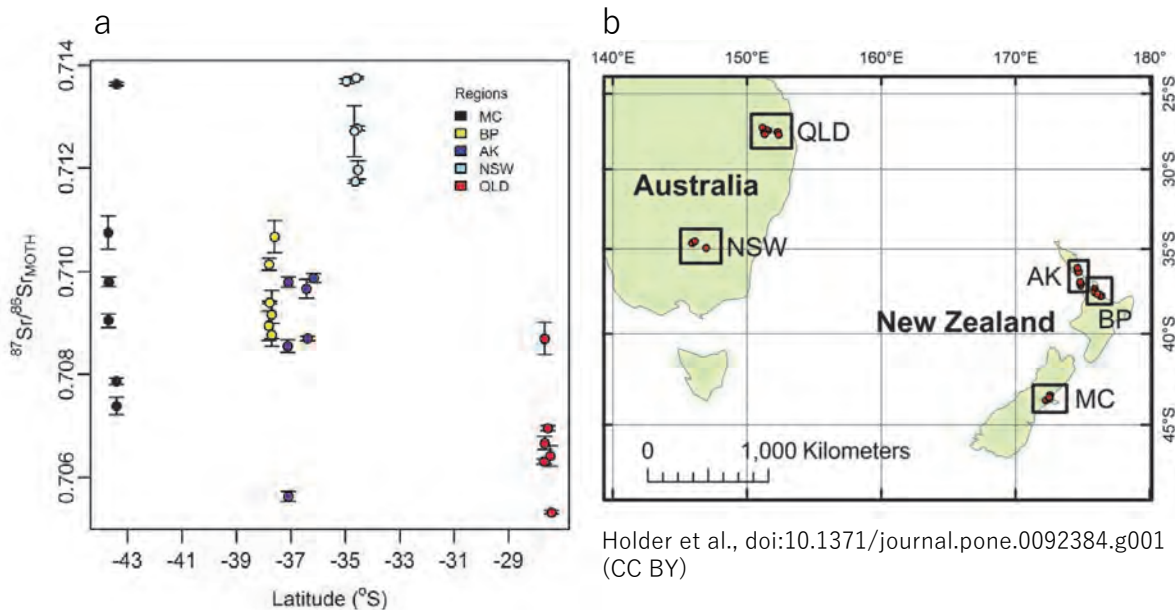
次に昆虫とストロンチウムの安定同位体比 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ について見てみましょう。ストロンチウムの場合 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ の値は岩石の種類とそれらの形成年代によって異なってきますから（第3章 重元素同位体を参照）、これらが異なる地域で育った昆虫はその $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ 値がどのような値になるのか興味あるところです。

Holder ら (2014) はニュージーランドとオーストラリアの異なる地質地域のトウモロコシを食べて育ったオオタバコガ (*Helicoverpa armigera*) の翅を除いた体の同位体比を調べました。その結果図1のように $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ 値は地域によって異なる値となりました。地質図を参照すると、一番値が高かったオーストラリアのNSW付近はオルドビス紀の地質で年代が古く、値が低かったQLDは若い火成岩の値を反映しているのではないかと考察されています。またニュージーランドのMC付近は背景の山から流れ出る河川による扇状地となっているため地質的に非一様なものが混ざり、虫の採集地点ごとに値がばらばらしているのだらうと考察されています。さらにストロンチウムに加えて、水素、鉛の同位体解析を合わせて判別モデ

ルを作れば75%の精度で出生地を判別できることを示しました。

3. 我々の取り組み

冒頭に紹介しましたように日本には色々な種類の農業害虫が飛来してきます。また国内で発生した個体群が盛んに分散しています。これら移動・分散の実態をより正確に把握し、発生予察に役立てることで、害虫の適切な管理による農作物の保護を実践することが重要です。これまで長距離移動性害虫の研究では、様々なモニタリング手法を用いて発生調査を行い飛来のタイミングなどを明らかにし、飛来があった地点から気流を解析したり、虫の遺伝子を分析したり、殺虫剤に対する感受性の検定を行ったり、中国での発生情報を収集したりして移動・分散実態に迫ってきました。上の2つの節で見たように同位体解析は長距離移動性害虫の研究に新しい解析軸を提供します。中国大陸は日本に飛来する多くの昆虫の飛来源であり、地質学的に日本列島より古いので、ストロンチウムの解析が利用できるかもしれません。さらに複数の元素の安定同位体比を適切に組み合わせ、既存の解析法と合わせて総合的に考察すれば、



Holder et al., doi:10.1371/journal.pone.0092384.g003 (CC BY)

Holder et al., doi:10.1371/journal.pone.0092384.g001 (CC BY)

図1 a. オオタバコガのストロンチウム安定同位体比 b. オオタバコガのサンプリング場所

トラップで捕獲した虫を個体ごとに飛来個体なのか国内で発生した個体なのかを区別できるかもしれません。例えばシーズンの初期に捕獲した虫は越冬したものなのか、飛来したものなのかを区別できればその後の防除対策に役立ちます。同位体解析を使って飛来源をより絞り込めるようになれば、飛来予測手法の改良が可能となるでしょう。こうした観点から、我々のグループは長距離移動性のヤガ類であるアワヨトウとツマジロクサヨトウの同位体解析に取り組んでいます。国内では地球研と、海外では飛来源である中国の研究機関と共同研究を進めており、同位体解析によって長距離移動性昆虫の移動・分散実態の新しいイメージが得られるようになることを期待しています。

文献

Hobson K, Wassenaar L & Taylor O (1999) Stable isotopes (δD and $\delta^{13}C$) are geographic indicators of natal origins of monarch butterflies in eastern North America. *Oecologia* 120: 397–404.
<https://doi.org/10.1007/s004420050872>

Hobson (2018) Inferring origins of migrating insects using isoscapes: a case study using the true armyworm, *Mythimna unipuncta*, in North America. *Ecological Entomology* 43: 332–341.

<https://doi.org/10.1111/een.12505>

Holder P, Armstrong K, Hale R, Millet M-A, Frew R, Clough T, Baker J (2014) Isotopes and trace elements as natal origin markers of *Helicoverpa armigera* – an experimental model for Biosecurity Pests. *PLoS ONE* 9 (3): e92384.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092384>

著者情報



大塚 彰（農業・食品産業技術総合研究機構）長距離移動性害虫のモニタリングや飛来実態解明、飛来予測技術の開発をテーマとし、中国、韓国、ベトナムとの共同研究を推進している。

（2021年3月31日掲載）