

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。

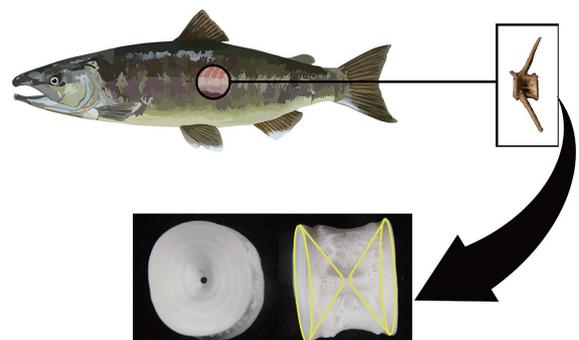


図1. サケの脊椎骨および脊椎骨椎体

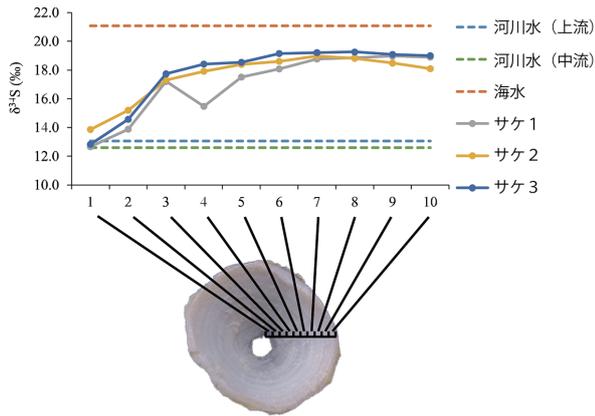


図2. サクラマス脊椎骨から復元したイオウ安定同位体比の履歴

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。

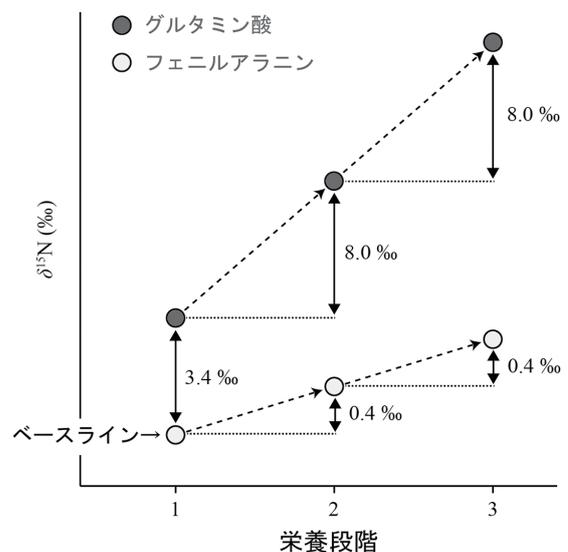


図3. 生物の栄養段階とフェニルアラニン、グルタミン酸の窒素安定同位体比の関係

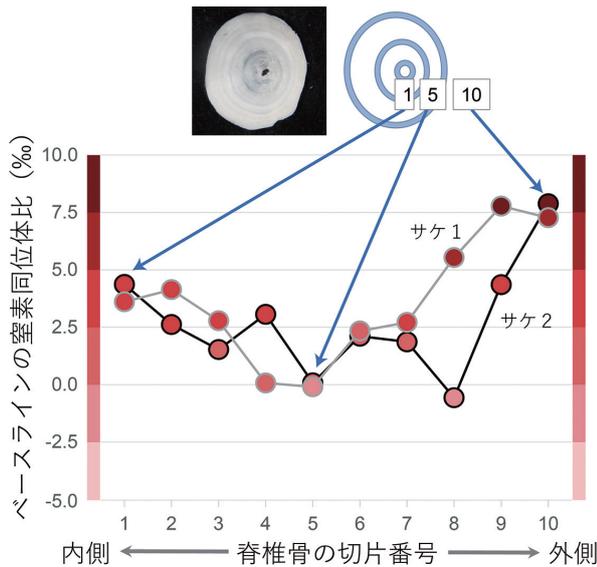


図4. サケの脊椎骨から復元した窒素安定同位体比の履歴

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

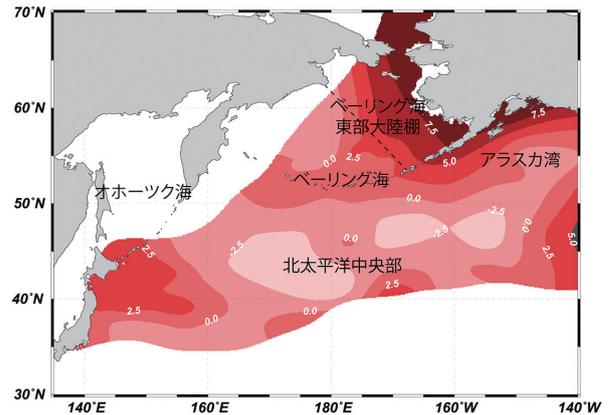


図5. 北太平洋における窒素安定同位体比の分布地図

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、

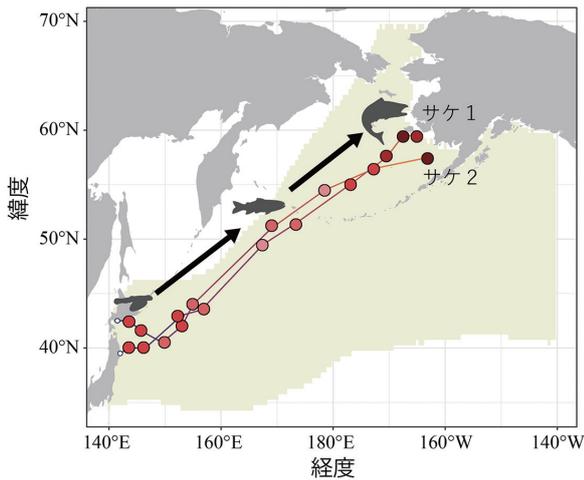


図 6. 同位体比から推定したサケ 2 個体の回遊経路。脊椎骨の部位ごとにサケの存在確率が最も高い地点を赤い○で示しており、色の濃さはその場所のアイソスケープ (図 5) を示している

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

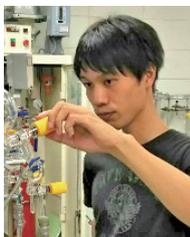
トを辿ってきたかを明らかにすることは、海洋生態学において最も難しい課題の一つでした。本研究では、この謎に包まれた海洋生物の回遊行動を解き明かす新しい方法として、同位体比が利用できることを示しました。普段私たちの食卓にならぶ海産物の多くは、乱獲を防止するために厳密な資源管理に基づいて漁獲数などが規制されています。このとき、どのような魚がどのような回遊経路を持っていて、それが個体ごとにどの程度ばらついているのかという情報が得られれば、資源管理の方法や資源量の推定がより高精度になります。このように、海洋生物の回遊経路を推定することは、私たちの生活にも密接に結びついた重要なテーマだと言えますので、今後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