

窒素・炭素安定同位体比を用いた海洋低次生態系食物網の解析

学位論文内容の要旨

近年、生態学に導入された分析手法として分子生物学的な DNA 分析法と化学的な安定同位体精密測定法がある。前者は主に系統分類や親子関係や対象生物の系統進化上の位置づけ、さらには高速 DNA 塩基配列解析法による動植物プランクトン、微生物の同定等の解析に使われ始めている。一方、後者は安定同位体比の分布を測定することにより、生態系内の物質循環の構造を知る有用な方法であり、対象生物の物質循環中の位置づけを明らかにする。生体内の同位体比の変動は、酵素反応とその複合系である代謝サイクルの速度論的な同位体効果と、生体内の代謝過程で起こる様々な同位体分岐反応によって決定される。一方、各種生物の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を測定することによって、 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップ上に植物や藻類を起点とした食物網の骨格を描き、環境変動と食物網の関係などの研究も可能となる。また、同位体比の濃縮係数の差異から食物網の構造や生物間の相互作用や代謝系の動態を知ることが出来る。そこで本研究では、海洋の低次生態系における「食物連鎖」と「窒素・炭素安定同位体比」に着目し、これまで行われてきたモデルの食物網に、安定同位体比による現場に即した解析と知見を加えることを試みた。このことによって食物連鎖の理解が深化され、生態学的観測の知見と海洋生態系モデルのギャップを埋め、更に発展させることが可能であると考えた。

栄養段階 (TL) が 1 段階上がるごとに $\Delta\delta^{15}\text{N}/\text{TL}$ は約 3 ‰、 $\Delta\delta^{13}\text{C}/\text{TL}$ は約 1 ‰ 高くなる事が過去の研究で示されているが、 $\delta^{13}\text{C}/\text{TL}$ はバラつきが大きく充分検討されていない。本研究では「窒素・炭素の同位体効果は、一次生産者から高次生産者に引き継がれる」という作業仮説を出発点として、各種海洋生態系における食物連鎖全体が持つ $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$ 比 (直線) に着目し、比較検討を行った。

本研究では、先ず、北海道釧路沖から三陸沖に渡る A-line 観測線・親潮水域において動物プランクトンを季節的に採集し、窒素/炭素安定同位体比と食物連鎖について季節的な考察を行った (第 2 章)。A-line 親潮域における栄養段階と $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ の濃縮率の関係について、5 月に採集した動植物プランクトンから求めたところ、それぞれ $3.5 \pm 0.2 \text{ ‰} / \text{TL}$ 、 $0.9 \pm 0.3 \text{ ‰} / \text{TL}$ が得られた。この数値は、これまで数多くの論文に示されていた栄養段階が 1 つあがるごとに、 $\delta^{15}\text{N}$ は約 3 ‰、 $\delta^{13}\text{C}$ は約 1 ‰ 濃縮されるという報告に矛盾しない。また、食物連鎖全体が持つ $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$ 比では、春季から夏季にかけて $\delta^{13}\text{C}$ は凡そ 1 ‰ 高くなるが、 $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$ 比に大きな違いが見られなかった。

第 3 章では、第 2 章で用いた親潮水域の動物プランクトンの他に栄養塩環境などが異なる、黒潮系暖水塊 (WCR86-B) と、これまでに誌上発表された南極海、アラスカ湾の低次生態系の各食物網の窒素・炭素安定同位体比について、異なる水域間における $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比の比較検討を行った結果をまとめた。各海域が示す $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ マップでは、概ね $\delta^{15}\text{N} = 1 \sim 15 \text{ ‰}$ 、 $\delta^{13}\text{C} = -24 \sim -18 \text{ ‰}$ であったが、南極海では $\delta^{15}\text{N} = 0 \sim 11 \text{ ‰}$ 、 $\delta^{13}\text{C} = -33 \sim -23 \text{ ‰}$ であり、 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 共に低い数値に食物網が位置していた。 $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ について統計的に比較を行った結果、生息する海域に関わらず各食物網全体が持つ $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比に大きな違いがなく、

$\delta^{15}\text{N} = (1.53 \pm 0.25)\delta^{13}\text{C} + (40.9 \pm 5.6) + \text{各海域の定数} (p < 0.05)$ 、
の共通式が得られた。

また海洋域の他に、誌上発表された淡水域 (バイカル湖、琵琶湖)、陸域 (モンゴル草原) のデータを使って、海域と陸水域の生態系間で $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比が異なるのかについて検証を行った。その結果、

陸水域でも生態系間によらず、

$$\delta^{15}\text{N} = (1.68 \pm 0.39)\delta^{13}\text{C} + (49.9 \pm 9.3) + \text{各場所の定数} (p < 0.05),$$

の共通式が得られ、海域の食物網がもつ $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比とは大きく異ならないことが分かった。海域、陸水域の全ての生態系間から得られた式は

$$\delta^{15}\text{N} = (1.62 \pm 0.24)\delta^{13}\text{C} + (45.2 \pm 5.5) + \text{各場所の定数} (p < 0.05),$$

であり、摂餌過程における窒素・炭素同位体分別に関して、上記食物網を通して $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比が一定の共通式で表せることを見出した。

これらの結果から、蛋白合成の基礎となるアミノ酸合成に関する主要な代謝経路の多くは、殆ど全ての細胞や生物で共通していること、また一次生産者から高次生態系にわたる摂餌過程において、食物連鎖上の窒素/炭素安定同位体比の同位体効果にアミノ酸合成にまつわる中間代謝駆動時における速度論的な要因 (kinetic isotope effect) と生態学的な要因 (Ecological effect) が絡み合っ $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ の同位体効果が起きていると考えられた。

最後に、窒素安定同位体比が組み込まれた NPZD 及び NEMURO 2 層モデルを用いて、モデル内における動物プランクトンと実際の観測結果の比較検証と考察を行った。この結果を第 4 章にまとめた。海域に渡って多様に生息する生物 (特に捕食者) に対し、食物連鎖上の窒素安定同位体比を使って位置づけを明確化することにより、生態系モデル構成に捉われずに、モデルと観測された栄養段階において定量的な比較が可能であることを示した。

まとめると、本論文では、海域、陸水域など異なる生態系間で $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比に共通性があることを見出し、一般式を提示した。この新しい知見は、地域によらず統一的な規則性が、低次生態系から高次生態系に渡って引き継ぎ、維持されていることを示している。この結果は、生体中のアミノ酸代謝機構と安定同位体比の変動について、実験及び解析が進むことにより、将来、自然生態系における食物連鎖の新しい生理生態学的意義が提示できるものと期待できる。

また、生態系モデルの検証ツールとして安定同位体比を用いることにより、動物プランクトンなどの高次動物の動態の検証に有用であることを示した。高次動物の観測試料については、海域やデータ期間、サンプル数や種なども非常に限られ、かつ時空間的な 'ゆらぎ' も含まれている。このため、用いるモデルの海域スケールが大きくなればなるほど、定量的な比較というのが難しいのが現状であったが、安定同位体を用いることにより、観測・モデル・その検証という流れで生態系モデルの高度化が可能であると期待できる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 久 万 健 志
副 査 教 授 齊 藤 誠 一
副 査 教 授 埴 山 雅 秀
副 査 教 授 岸 道 郎 (環境科学院)
副 査 フェロー 和 田 英太郎
(独立行政法人 海洋研究開発機構)

学位論文題名

窒素・炭素安定同位体比を用いた海洋低次生態系食物網の解析

近年、生態学に導入された分析手法として分子生物学的な DNA 分析法と化学的な安定同位体精密測定法がある。前者は主に系統分類や親子関係や対象生物の系統進化上の位置づけ、さらには高速 DNA 塩基配列解析法による動植物プランクトン、微生物の同定等の解析に使われ始めている。一方、後者は安定同位体比の分布を測定することにより、生態系内の物質循環の構造を知る有用な方法であり、対象生物の物質循環中の位置づけを明らかにする。生体内の同位体比の変動は、酵素反応とその複合系である代謝サイクルの速度論的な同位体効果と、生体内の代謝過程で起こる様々な同位体分岐反応によって決定される。一方、各種生物の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を測定することによって、 $\delta^{13}\text{C}-\delta^{15}\text{N}$ マップ上に植物や藻類を起点とした食物網の骨格を描き、環境変動と食物網の関係などの研究も可能となる。また、同位体比の濃縮係数の差異から食物網の構造や生物間の相互作用や代謝系の動態を知ることが出来る。そこで本研究では、海洋の低次生態系における「食物連鎖」と「窒素・炭素安定同位体比」に着目し、これまで行われてきたモデルの食物網に、安定同位体比による現場に即した解析と知見を加えることを試みた。このことによって食物連鎖の理解が深化され、生態学的観測の知見と海洋生態系モデルのギャップを埋め、更に発展させることが可能であることを示すことが目的である。

栄養段階 (TL) が 1 段階上がるごとに $\delta^{15}\text{N}/\text{TL}$ は約 3 ‰、 $\delta^{13}\text{C}/\text{TL}$ は約 1 ‰高くなる事が過去の研究で示されているが、 $\delta^{13}\text{C}/\text{TL}$ はバラつきが大きく充分検討されていない。本研究では「窒素・炭素の同位体効果は、一次生産者から高次生産者に引き継がれる」という作業仮説を出発点として、各種海洋生態系における食物連鎖全体が持つ $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比 (直線) に着目し、比較検討を行った。

先ず、北海道釧路沖から三陸沖に渡る A-line 観測線・親潮水域において動物プランクトンを季節的に採集し、窒素/炭素安定同位体比と食物連鎖について季節的な考察を行った。A-line 親潮域における栄養段階と $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ の濃縮率の関係について、5 月に採集した動植物プランクトンから求めたところ、それぞれ $3.5 \pm 0.2\text{‰}/\text{TL}$ 、 $0.9 \pm 0.3\text{‰}/\text{TL}$ が

得られた。この数値は、これまで数多くの論文に示されていた栄養段階が1つあがるごとに、 $\delta^{15}\text{N}$ は約3‰、 $\delta^{13}\text{C}$ は約1‰濃縮されるという報告に矛盾しない。また、食物連鎖全体が持つ $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比では、春季から夏季にかけて $\delta^{13}\text{C}$ は凡そ1‰高くなるが、 $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比に大きな違いが見られなかった。

さらに上記で用いた親潮水域の動物プランクトンの他に栄養塩環境などが異なる、黒潮系暖水塊(WCR86-B)と、これまでに誌上発表された南極海、アラスカ湾の低次生態系の各食物網の窒素・炭素安定同位体比について、異なる水域間における $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比の比較検討を行った。各海域が示す $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ マップでは、概ね $\delta^{15}\text{N}=1\sim 15\text{‰}$ 、 $\delta^{13}\text{C}=-24\sim -18\text{‰}$ であったが、南極海では $\delta^{15}\text{N}=0\sim 11\text{‰}$ 、 $\delta^{13}\text{C}=-33\sim -23\text{‰}$ であり、 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}$ 共に低い数値に食物網が位置していた。 $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ について統計的に比較を行った結果、生息する海域に関わらず各食物網全体が持つ $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比に大きな違いがなく、

$\delta^{15}\text{N} = (1.53 \pm 0.25) \delta^{13}\text{C} + (40.9 \pm 5.6) + \text{各海域の定数} (p < 0.05)$ 、
の共通式が得られた。また海洋域の他に、誌上発表された淡水域(バイカル湖、琵琶湖)、陸域(モンゴル草原)のデータを使って、海域と陸水域の生態系間で $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比が異なるのかについて検証を行った。その結果、陸水域でも生態系間によらず、

$\delta^{15}\text{N} = (1.68 \pm 0.39) \delta^{13}\text{C} + (49.9 \pm 9.3) + \text{各場所の定数} (p < 0.05)$ 、
の共通式が得られ、海域の食物網がもつ $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比とは大きく異なることが分かった。海域、陸水域の全ての生態系間から得られた式は

$\delta^{15}\text{N} = (1.62 \pm 0.24) \delta^{13}\text{C} + (45.2 \pm 5.5) + \text{各場所の定数} (p < 0.05)$ 、
であり、摂餌過程における窒素・炭素同位体分別に関して、上記食物網を通して $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比が一定の共通式で表せることを見出した。これらの結果から、蛋白合成の基礎となるアミノ酸合成に関する主要な代謝経路の多くは、殆ど全ての細胞や生物で共通していること、また一次生産者から高次生態系にわたる摂餌過程において、食物連鎖上の窒素/炭素安定同位体比の同位体効果にアミノ酸合成にまつわる中間代謝駆動時における速度論的な要因(kinetic isotope effect)と生態学的な要因(Ecological effect)が絡み合っており、 $\delta^{15}\text{N}/\delta^{13}\text{C}$ の同位体効果が起きていると考えられることが分かった。

最後に、窒素安定同位体比が組み込まれたNPZD及びNEMURO 2層モデルを用いて、モデル内における動物プランクトンと実際の観測結果の比較検証と考察を行った。多様に生息する生物(特に捕食者)に対し、食物連鎖上の窒素安定同位体比を使って位置づけを明確化することにより、生態系モデル構成に捉われずに、モデルと観測された栄養段階において定量的な比較が可能であることを示した。

以上、本論文では、海域、陸水域など異なる生態系間で $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 比に共通性があることを見出し、一般式を提示した。この新しい知見は、地域によらず統一的な規則性が、低次生態系から高次生態系に渡って引き継ぎ、維持されていることを示している。この結果は、生体中のアミノ酸代謝機構と安定同位体比の変動について、実験及び解析が進むことにより、将来、自然生態系における食物連鎖の新しい生理生態学的意義が提示できるものと期待できる。また、生態系モデルの検証ツールとして安定同位体比を用

いることにより、動物プランクトンなどの高次動物の動態の検証に有用であることを示した。

審査員一同は、本研究が、水圏の食物連鎖に関する統合的な知見を得たものと高く評価し、申請者が博士（水産科学）の学位を授与される資格のあるものと判定した。