

耳石の元素・同位体組成を用いた魚類の回遊履歴推定

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2022-09-28 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 横内, 一樹 メールアドレス: 所属: 水産研究・教育機構
URL	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/80

出版物からのPDF
(テキストなし)

月刊海洋

特集：多元素同位体を用いた魚類の移動履歴推定—最新の技術と応用

耳石の元素・同位体組成を用いた魚類の回遊履歴推定

横内一樹

Otolith geochemical analysis for studies on migration histories of fishes

Kazuki Yokouchi

よこうちかずき：水産研究・教育機構水産資源研究所

本稿では、魚類耳石の微量元素・安定同位体組成が生態情報を復元する自然標識となることを、既報研究や総説をもとに概説する。

1. はじめに

魚類の耳石は、内耳に存在するカルシウム (Ca) を主成分とする硬組織である。耳石の輪紋は魚類の日齢・年齢形質として長く利用されてきた。個体が成長するとともに耳石も付加的に成長し、耳石には Ca を筆頭に 30 以上の微量元素が取り込まれる (Campana, 1999)。耳石中の元素組成は、環境や個体の内的な状態などから影響を受け、形成されるため (Campana, 1999; Elsdon et al., 2008)、耳石には個体が経験した環境・生理状態に関する情報が時系列に沿って保持される。したがって、耳石の中心部から縁辺部にかけての成長軸に沿った耳石微量元素・安定同位体組成は、個体レベルの移動・回遊経路やその由来を判別することを可能とする自然標識となる。自然標識は、人為的標識放流では課題となる再捕率に依存しないため、標本から遡及的に由来や履歴を推定することが可能であるという大きな利点がある (横内ほか, 2017)。

2. 耳石化学組成による回遊履歴推定のための仮定や条件

これまで、耳石微量元素組成を利用した魚類生態研究は、淡水魚や、海と川を行き来する通し回遊魚 (遡河回遊魚：サケ、降河回遊魚：ウナギ、両側回遊魚：アユ、等) について数多く行われてきた。これは、それら魚類の生息環境と生活史の持つ特徴が、耳石の化学的組成を自然標識として用いるために必要となる仮定や条件を満たしていることが大きく影響している。そのため本稿ではまず、耳石微量元素・安定同位体組成を自然標識として、回遊生態研究に応用するための前提となる諸条件について、簡単に整理したい。耳石を構成する物質の起源は、餌と環境水に由来すると考えることができる (e.g. Kerr & Campana, 2013)。元素が体内を介して耳石に取り込まれる経路は、大まかに分けると、有機物は餌、主な元素 (Ca, マグネシウム：Mg, ストロンチウム：Sr) は環境水、微量元素等はその双方に由来するもの理解されている。

具体的な元素について例示すると、Sr は主に環境水の組成変化が主要要因として変化する (Brown & Severin, 2009)。銅 (Cu) や 亜鉛 (Zn) などは海水から体組織で 1000 倍以上濃集し、耳石有機物濃度も局所的に大きく変動し、物理的な環境要因も影響を与える (e.g. Sturrock et al., 2013)。耳石に含まれる酸素の同位体比は、水温と、環境水の酸素同位体比の両方が影響し、かつそれらの寄与が定量的に理解されている (Amano et al., 2015)。このように、厳密には各元素・同位体ごとに様々に挙動は異なる。このような特徴から、付加成長する耳石の様々な元素・同位体の分析を行うことにより、総合的な経験環境の情報が得られるというメリットと、それぞれの指標ごとに、変動要因やメカニズムなどの正確な理解が求められるという制約が表裏一体にもたらされることになる。したがって、それら背景の下、耳石の分析による魚類の生態履歴の復元が可能となっている。

耳石組成を使った生態研究の事例について、まず始めに思い浮かぶのは、回遊履歴の推定であろう。しかしながら、耳石組成を使った回遊履歴の推定が「いつ、どこを、移動・回遊していたか」といった回遊の経路の推定を意味する場合、推定のために越えるべきハードルは高い。前提となる超えるべき条件や妥当性のある仮定について整理した総説 (Elsdon et al., 2008) によると、条件として、「環境因子 (環境水組成) と耳石組成が 1 対 1 で対応する」ことが要求される。この条件は、常にどのような対象にも当てはまるものではなく、淡水の単一の水系や海中では水の組成の変化は小さく、変動しない元素については、一様の値をとってしまう。加えて、耳石の化学的組成は、それが形成された時点の成長段階、個体差、年級、有機物遍在、成長速度などの生物学的要因により大きく影響を受けることも想定される。また、環境の化学組成以外に耳石の組成に影響を及ぼす物理的要因の代表例としては水温が挙げられるが、水温が無機的に及ぼす影響はそれほど大きくないことが知られており (Amano et al., 2015)、水温変化などによる生理的な要因の影響と比べると物理的な影響は小さいものと理解されている。

上述したように、魚の移動・回遊によって個体が経験する環境が変化することで引き起こされる耳石組成の変化よりも、生理的な要因による影響が大きいという条件の下では、多くの場

合、履歴推定のための前提条件が満たされない。このような制約が該当せず、'例外的'に条件を満たすものがあり、それらは、回遊履歴推定に有用な指標となっている。代表的な指標を用いたものとして、第一に、Sr/Ca 比を用いた通し回遊魚の海と川の生活期を耳石の Sr/Ca 比から明らかにする河川-海洋往来履歴の推定手法が挙げられる。第二に、Sr 安定同位体比を用いた淡水魚の生息河川を判別する水系間移動履歴の推定手法がある。これらの手法は、通し回遊魚・淡水魚の生態研究分野において確立された手法として広く応用されている。本稿では以降、これら二つの代表的な元素・同位体指標について紹介する。他に、近年普及が進みつつある手法として、酸素同位体比を用いた回遊経路の推定手法が挙げられるが、酸素同位体比については、本特集において、白井による詳細な解説があり、参照されたい。

3. 耳石 Sr/Ca 比による推定

魚類回遊生態研究において、最も多く分析されている元素の一つは Sr である (e.g. Tsukamoto et al., 1998; Yokouchi & Daverat, 2013; Itakura et al., 2020)。Sr の海水中の濃度は外洋域ではほぼ均一で $90 \mu\text{mol kg}^{-1}$ である。de Villiers et al. (1994) は、海水中の Sr および Ca を高精度で分析し、バイアスを補正した場合の Sr 濃度および Sr/Ca 比を示した。そこでは、Sr/Ca 比は平均値が $8.539 \text{ mmol mol}^{-1}$ で変動幅は $\pm 1.4\%$ 程度であることが報告されており、非常に変動が小さいといえる。加えて、Brown & Severin (2009) は、淡水魚と通し回遊魚において、環境水の Sr/Ca 比が耳石 Sr/Ca 比変動の主要因であると結論づけている。一方で、Sr/Ca 比が一定の環境で形成されたはずである海水魚の耳石 Sr/Ca 比が非常に大きく変動することから、耳石 Sr/Ca 比は生物学的な影響の寄与も大きいとしている。また、沿岸域では Sr/Ca 比の異なる淡水の影響を受けて海水組成が変化する場合も考えることができるが、Brown & Severin (2009) は、様々な河川の Sr と Ca の組成を用いて、海水 Sr/Ca 比の塩分依存性をシュミレーションした。その結果、例えば塩分 20 以上の海水において、Sr/Ca 比の変化は生物学的な影響と比べてはるかに小さいことが示された。そのため Sr/Ca 比は、淡水の河川と海水の沿岸域間の往来の履歴については推定できるものの、

比較的高塩分の汽水～海水では Sr/Ca 比が塩分によって大きく変化しないため、汽水～海水域のみを対象とした場合には、耳石 Sr/Ca 比による塩分推定への応用は容易でないと言える。加えて、微量元素の取り込みの際に、環境変化と耳石組成の変化にはタイムラグのあることが知られている (e.g. Yokouchi et al., 2011)。

代表的な物理的要因である水温についても、研究対象とする水域における周期的な変動、もしくは急激な勾配がある場合が想定される。そのため、耳石 Sr/Ca 比の温度依存性についても、様々な魚種において比較的好く議論されてきた。温度による分別は、液体・固体相互作用であり、内リンパ液と耳石との間で起こる。そのため、水温変化が耳石に記録されるとすれば、温度依存についてはタイムラグが存在しないことになる。耳石の Sr/Ca 比に与える水温の影響を調べた代表的な事例としては Elsdon & Gillanders (2002)がある。そこでは、水温による Sr/Ca 比への影響は小さく、また、比例関係ではないことが示されている。そのため近年では、Sr/Ca 比による温度推定は、あまり現実的ではないとされる。

4. 耳石 Sr 同位体による推定

河川水の Sr 安定同位体比 ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) は、流域の地質の同位体比を反映してそれぞれの地域で値が変化し (Bentley, 2006) , 耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ と平衡関係にあることが明らかとなっている (Kennedy et al., 1997)。そのため、 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ を利用した手法は、淡水魚の移動・回遊の推定を目的とした応用がなされ、知見の蓄積も進んでいる。本稿では、 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ と微量元素組成 (Sr/Ca, Ba/Ca) を組み合わせた個体群判別を行った Amano et al. (2018)によるビワマスの回遊生態に関する研究を紹介する。Amano et al. (2018)は、河川採取の稚魚、琵琶湖内回遊魚、産卵親魚の耳石 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ と微量元素を用いた個体群判別を行い、成育場となる琵琶湖と産卵場となる流入河川間の回遊を議論している。

由来となる流入河川において採集された稚魚の耳石の代表的な元素組成を河川間で比較したところ、特に $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ で顕著な差が見られ、また微量元素についても耳石組成が河川ごとに

特徴的な組成を示すことが明らかとされた (図 1)。また、得られた稚魚の耳石組成について判別分析を行ったところ、年級群が異なっているにもかかわらず、同一の河川 (図 2 中の UKW) では、同様の耳石組成を示していた (図 2)。この結果には、 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ が主要な要因として貢献していると考えられる。そのため、取り込みのメカニズムや指標としての有用性が一般に受け入れられていけば、多元素組成を使うことで、耳石組成をグループ分けすることができ、統計学的に由来を判別できることが示されている。さらに Amano et al. (2018) は、稚魚の耳石組成を出生河川の指標とし、同一の河川から採取された産卵親魚の稚魚期に形成された部位の耳石組成と比較することで、母川判別が可能となることを示した。すなわち、稚魚が示す当該河川内の耳石組成の分布から外れる値を持つ産卵親魚は、母川回帰せずに他河川へ迷入していたと判断される。これによって、定量的な母川回帰率や迷入個体の由来に関する知見が得られる。このように、適切な研究デザインを採用することで、淡水域における個体群の判別や回遊生態を解明することが可能となっている。

5. おわりに

耳石の微量元素・安定同位体比を、個体群や回遊生態の指標として利用するためには、元素が耳石へ取り込まれる過程を把握することが重要である。耳石微量元素組成の変動は、環境学的要因と生物学的要因が複合的に影響し、その結果として耳石組成が形成される。さらに、元素・安定同位体の取り込みは、対象とする元素や魚種によって変動メカニズムは異なる可能性がある。そのため、耳石の元素・安定同位体の変動メカニズムは、十分に解明されているとは言えないのが現状である (Campana SE, 1999; Elsdon & Gillanders, 2003; Walther & Limburg, 2012; Sturrock et al., 2012)。

本稿で紹介した通し回遊魚と比較すると、海水魚は経験する環境水の物理化学的な変動が小さく、耳石の化学的組成もあまり変動しないと考えられる。そのため、自然指標としての耳石組成の有用性は、未だ知見の蓄積が求められるものが少なくないと言えるだろう。

魚類の耳石微量元素組成を用いて個体群構造や回遊経路の推定を行う際には、塩分や環境水中の元素組成等の変化から個体の移動・回遊を推定するため、年齢や成長、成熟といった生物学的影響を適切な研究デザインの設定によって最小限に抑えることが重要である。

参考文献

- [1] Campana SE. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **188**: 263–297.
- [2] Elsdon TS, Wells BK, Campana SE, Gillanders BM, Jones CM, Limburg KE, Secor DH, Thorrold SR, Walther BD. 2008. Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences. *Oceanogr. Mar. Biol.* **46**: 297–330.
- [3] 横内一樹, 天野洋典, 石村豊穂, 白井厚太郎. 2017. 耳石の元素・同位体比分析による回遊生態研究 (総説). *水産海洋研究* **81**: 189–202.
- [4] Kerr LA, Campana SE. 2013. Chemical composition of fish hard parts as a natural marker of fish stocks. In: *Stock Identification Methods: Applications in Fishery Science*. Academic Press, London, Waltham, San Diego, pp. 205–234.
- [5] Brown RJ, Severin KP. 2009. Otolith chemistry analyses indicate that water Sr:Ca is the primary factor influencing otolith Sr:Ca for freshwater and diadromous fish; but not for marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **66**: 1790–1808.
- [6] Sturrock AM, Trueman CN, Darnaude AM, Hunter E. 2012. Can otolith elemental chemistry retrospectively track migrations in fully marine fishes? *J. Fish. Biol.* **81**: 766–795.
- [7] Amano Y, Shiao JC, Ishimura T, Yokouchi K, Shirai K. 2015. Otolith geochemical analysis for stock discrimination and migratory ecology of tunas. In: *Biology and ecology of Bluefin tuna*. Science publishers, Enfield, New Hampshire, pp. 225–257.
- [8] Tsukamoto K, Nakai I, Tesch WV. 1998. Do all freshwater eels migrate? *Nature* **396**: 635–636.
- [9] Yokouchi K, Daverat F. 2013. Modeling individual growth trajectories of the female European eel in relation with temperature and habitat-use history in the Gironde River, France. *Aquat. Biol.* **19**: 185–193.
- [10] Itakura H, Yokouchi K, Kanazawa T, Matsumoto M, Matoba T, Wakiya R, Shirai K, Ishimatsu A. 2020. Diverse downstream migration patterns of the anadromous Japanese grenadier anchovy *Coilia nasus* in the Chikugo River estuary and Ariake Sea, Japan. *Reg. Stud. Mar. Sci.* **39**: 101436.
- [11] de Villiers S, Shen GT, Nelson BK. 1994. The Sr/Ca-temperature relationship in coralline aragonite: Influence of variability in $(\text{Sr}/\text{Ca})_{\text{seawater}}$ and skeletal growth parameters. *Geochim. Cosmochim. Acta* **58**: 197–208.
- [12] Yokouchi K, Fukuda N, Shirai K, Aoyama J, Daverat F, Tsukamoto K. 2011. Time lag of the response on the otolith strontium/calcium ratios of the Japanese eel, *Anguilla japonica* to changes in strontium/calcium ratios of ambient water. *Environ. Biol. Fish.* **92**: 469–478.
- [13] Elsdon TS, Gillanders BM. 2002. Interactive effects of temperature and salinity on otolith chemistry: Challenges for determining environmental histories of fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 1796–1808.
- [14] Bentley RA. 2006. Strontium isotopes from the earth to the archaeological skeleton: a review. *J. Archaeol. Method. Theory* **13**: 135–187.
- [15] Kennedy BP, Folt CL, Blum JD, Chamberlain CP. 1997. Natural isotope markers in salmon. *Nature* **387**: 766–767.
- [16] Amano Y, Kuwahara M, Takahashi T, Shirai K, Yamane K, Kawakami T, Yokouchi K, Amakawa H,

- Otake T. 2018. Low-fidelity homing behaviour of Biwa salmon *Oncorhynchus* sp. landlocked in Lake Biwa as inferred from otolith elemental and Sr isotopic compositions. *Fish. Sci.* **84**: 1–15.
- [17] Elsdon TS, Gillanders BM. 2003. Reconstructing migratory patterns of fish based on environmental influences on otolith chemistry. *Rev. Fish. Biol. Fish.* **13**: 217–235.
- [18] Walther BD, Limburg KE. 2012. The use of otolith chemistry to characterize diadromous migrations. *J. Fish. Biol.* **81**: 796–825.

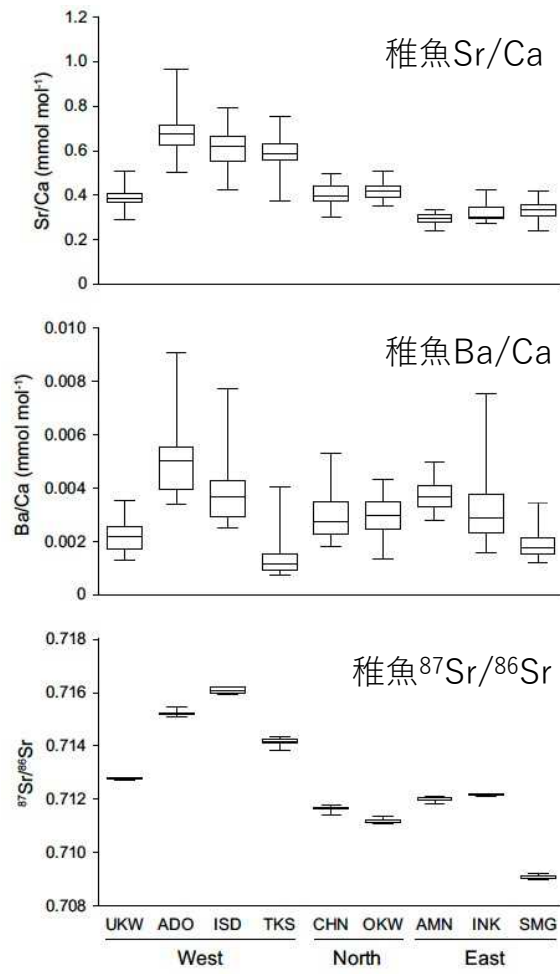


図1. ビワマス稚魚の耳石微量元素・同位体組成 (Amano et al., 2018 を改変).

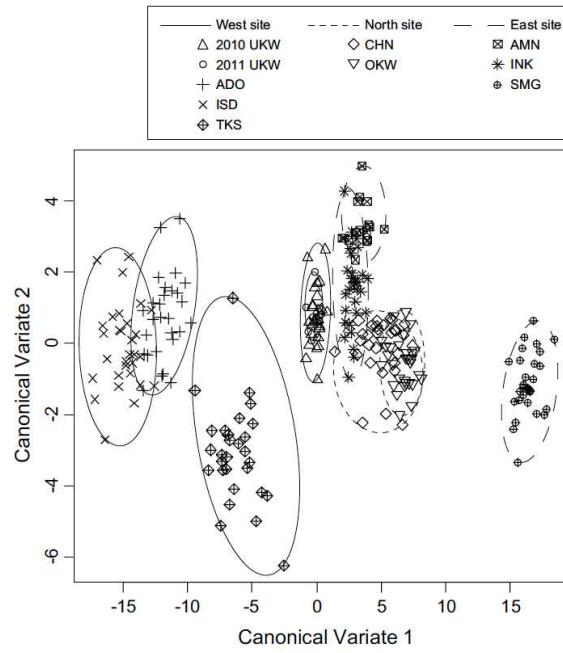


図2. 耳石組成の判別分析プロット：ビワマ
ス稚魚（出典：Amano et al., 2018）.