

同位体を用いたジンベエザメの採餌生態の解明

永田 俊
Nagata Toshi

1. 謎の多いジンベエザメの生態

ジンベエザメは、現存種としては最大の魚類で、成長するとその体長は10～12 mにもなります。サメといってもその性格はきわめて温厚で、ろ過食性の採餌様式を持つため、人を襲うことはありません。沖縄の美ら海水族館に行くと、大型水槽の中で飼育されているジンベエザメを間近に見ることができますが、もしご覧になったことがあれば、その悠然と泳ぐ姿に、エイやその他の回遊魚を従えた、海の王者の風格を感じたのではないのでしょうか。しかし、このように巨大な生き物であるにもかかわらず、自然界でのジンベエザメの生態は多くの謎に包まれています¹⁾。

そもそも本種が科学的に最初に記載されたのは1828年と比較的最近のことです。それ以降、20世紀の後半ごろまでは、目視記録も乏しく、科学的な研究は遅々として進んでいませんでした。しかし近年になって、特にオーストラリアなどで、沿岸域を群泳するジンベエザメを観察するマリン・ツーリズムが人気を博していることやその経済効果もあり、ジンベエザメの生態についての関心が高まっています。また、2016年には、国際自然保護連合により、ジンベエザメは絶滅危惧種に指定されました。中華料理でサメのヒレ（フカヒレ）が珍重されることから、乱獲も危惧されています。このような背景から、今日、有効な保全策を考えるうえで不可欠な、本種の生態特性についての理解を深めることが求められています。

2. 窒素安定同位体比で探る食生態

ジンベエザメに限らず、広い海を回遊する海洋生

物が、どのような海域を泳ぎ回り、どのような餌を食べているのかを探るのは容易なことではありません。最近では、捕獲した魚に小型の記録装置や発信装置をつけて放流し、回遊経路や深度を調べるといったことも行われていますが、広大な海に放たれた個体をもう一度捕獲して、記録装置を回収することは容易ではありません。また、食性を調べるためには、捕獲した個体の消化器（胃や腸）に残っている内容物を調べるとというのが1つのやり方ですが、絶滅危惧種を多数捕獲して解剖するのはあまり推奨できることではありません。

そこで私たちは、定置網で混獲（漁獲対象種に混ざって捕獲されてしまうこと）されたジンベエザメの体組織に含まれる同位体の組成（同位体比）を精密に分析することで、ジンベエザメの回遊履歴や食生態についての情報を読み解くことを試みました（サメに対するダメージを最小限にするために、体表組織や血液のごく少量を採取したのちに放流しました）。具体的には、炭素安定同位体比（ ^{13}C と ^{12}C の存在比）、窒素安定同位体比（ ^{15}N と ^{14}N の存在比）、放射性炭素同位体比（ ^{14}C と ^{12}C の存在比）を調べましたが、ここでは、これらの結果の一部を紹介します²⁾。

窒素安定同位体比は、標準物質（大気中の窒素が用いられます）の同位体比に対する千分率（ $\delta^{15}\text{N}$ 、単位は‰、パーミル）で表され、その測定には、安定同位体比質量分析計（IRMS, Isotope Ratio Mass Spectrometry）が用いられます。では、どうして、 $\delta^{15}\text{N}$ を測ると動物の食性を調べることができるのでしょうか？実は、食物連鎖の上位の生き物ほど、 ^{15}N が含まれる比率が大きくなる（ $\delta^{15}\text{N}$ が高くなる）という規則性があるからなのです³⁾。

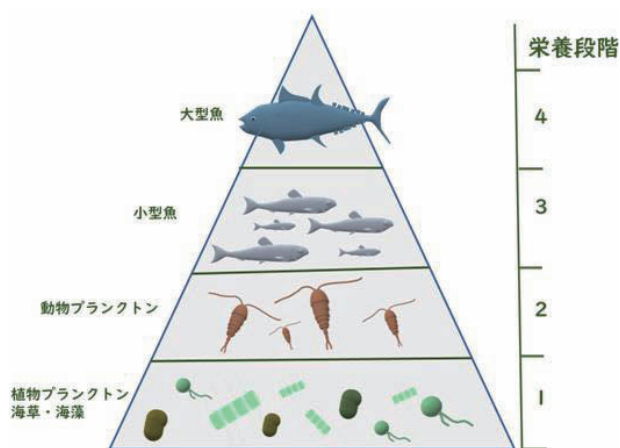


図1 海洋の食物連鎖と栄養段階を表す概念図

実際には、複数の栄養段階にまたがる魚類（雑食性魚類）も多いので、栄養段階は自然数になるとは限らない

私たち人間もそうですが、動物が餌を食べると、そこに含まれるたんぱく質やアミノ酸を消化・吸収する一方で、余分な窒素を尿として体外に排出します。この代謝過程の中で、質量の小さい ^{14}N は、質量の大きい ^{15}N に比べて選択的に（より速やかに）排出されます（ここには脱アミノ反応という生化学反応が主にかかわってきます）。したがって、動物の体に含まれる窒素は、餌に含まれる窒素に比べて、 ^{15}N が濃縮されるのです。実際、実験を行って、餌の同位体比と、それを食べた動物の同位体比を比較すると、動物の $\delta^{15}\text{N}$ の値は、餌に比べて平均で3.4%高くなります（ただし後で述べるように例外もあります）。このことから、 $\delta^{15}\text{N}$ を指標とすることで、ある動物が、食物連鎖のどの段階にあるのか（これを栄養段階といいます、図1）を以下の式を使って推定することができます。

$$\text{栄養段階} = (\text{動物の } \delta^{15}\text{N} - 1 \text{ 次生産者の } \delta^{15}\text{N}) / 3.4 + 1$$

ここで1次生産者とは、光合成によって有機物を生産する植物、つまり、海の場合ならば、植物プランクトンや海藻類のことです。また、この式の最後に1を加えているのは、1次生産者の栄養段階が定義上1であるからです。 $\delta^{15}\text{N}$ で推定する栄養段階は必ずしも1, 2, 3...といった自然数になるとは限らず、2.5とか3.8といった値もとりにうことに注意してください。例えば、ある魚がいたとして、その魚が利用する餌の半分が植物プランクトン（栄養段階1）で、残りの半分が動物プランクトン（栄養段階2）であれば、その魚の栄養段階は2.5となります。

なお、以上に説明した手法では、餌生物とそれを食べる捕食者のそれぞれについて、体組織全体の同位体比（バルク同位体比）を測定します。これに対して、最近になって、タンパク質を構成する20種類のアミノ酸のそれぞれについて化合物別の窒素同位体比を測定すると（CSIA, Compound-Specific Isotopic Analysis）、バルク同位体比だけではわからない、より詳細な食性情報やその他の情報が得られることが明らかになっています。実は私たちのジンベエザメの研究では、このCSIAという最新の手法も用いているのですが、紙幅の都合上ここでは詳細な説明は省略します。関心のある方は、Ohkouchi, *et al.*, (2017)⁴⁾をご参照ください。

3. ジンベエザメの栄養段階

前項で「動物の $\delta^{15}\text{N}$ の値は、餌に比べて平均で3.4%高くなります」と述べたあとに、「ただし例外もあります」というカッコ書きを加えましたが、実は、サメ類は残念ながらこの例外にあたります。その理由はまだ完全には明らかではないのですが、サメ類の場合、体液の浸透圧を調節するために尿素を使うという特殊な生理特性をもっているからではないかといわれています（サメ肉が臭いといわれるのは、この尿素が分解するとアンモニアが発生するためです）。尿素の生成に関わる生化学反応のために、窒素同位体比の変化の規則性が、他の魚類の場合とは異なる可能性があるのです。したがって、ジンベエザメの $\delta^{15}\text{N}$ を測定しても、単純に前出の式を使って栄養段階を求めることはできないことになります。

そこで、筆者らは、美ら海水族館のご協力のもとに、飼育しているジンベエザメの $\delta^{15}\text{N}$ を測定し、その値を、与えている餌の $\delta^{15}\text{N}$ と比較することで、餌とジンベエザメの間の $\delta^{15}\text{N}$ の差を正確に求めることにしました。美ら海水族館では、オキアミという動物プランクトンを主な餌としてジンベエザメを長期飼育していますが、この給餌条件については、克明な記録がとられています。またジンベエザメの健康状態をチェックするための血液検査のデータもあるため、餌とサメの同位体比の差が、サメの生理

状態による影響を受けるかどうかについても検討することができました。更に、ジンベエザメの糞の試料も使っていただき、餌がどの程度消化・吸収されているのかも調べました。ジンベエザメは飼育が難しい魚として知られていますから、本研究で得られた実験的なデータは大変に貴重なものといえます。

さて、以上の飼育実験から得られた詳細な情報をもとにして、混獲された天然のジンベエザメ5個体の栄養段階を推定したところ、栄養段階として2.4（範囲2.2–2.6）という値が求められました。この値は、とても興味深いものです。これまで、ジンベエザメの餌は、動物プランクトンや小魚であると考えられていました。実際、美ら海水族館でも、動物プランクトン（オキアミ）を餌にして飼育をしています。しかし、動物プランクトン（栄養段階2）や小魚（栄養段階3）のみを餌としているのならば、ジンベエザメの栄養段階は3以上になるはずですが、ところが、天然のジンベエザメの栄養段階が3以下だったのです。ということは、自然界では、ジンベエザメが動物プランクトンや小魚だけでなく、植物性の餌も食べていたということになります。

今のところ、この「植物性の餌」が、植物プランクトンなのか海藻（あるいは海草）なのかは明らかではありません。ジンベエザメがなぜ植物性の餌を摂取しているのか（栄養上の必要なのか、あるいは自然界では極度の餌不足のために植物性のものも摂取せざるをえないのか）、また、植物性の餌を消化するためにどのような適応（消化酵素の分泌等）をしているのか、といったことについて、今後の研究で究明していく必要があるでしょう。

4. ジンベエザメの回遊履歴

混獲された5個体の同位体解析からは、ジンベエザメの食性以外に、回遊履歴についての情報も得ることができました。その1つは、放射性炭素同位炭素の同位体比（以下、 $\Delta^{14}\text{C}$ 、単位は‰）から得られた情報です。放射性炭素（ ^{14}C ）は、大気中の窒素に宇宙線が衝突することで生成し、その一部は二酸化炭素として海洋に吸収されます。海洋の深層では宇宙線が届かず新たな ^{14}C の生成が無いため、時間と共に、 ^{14}C は減少します（その半減期は5730年）。

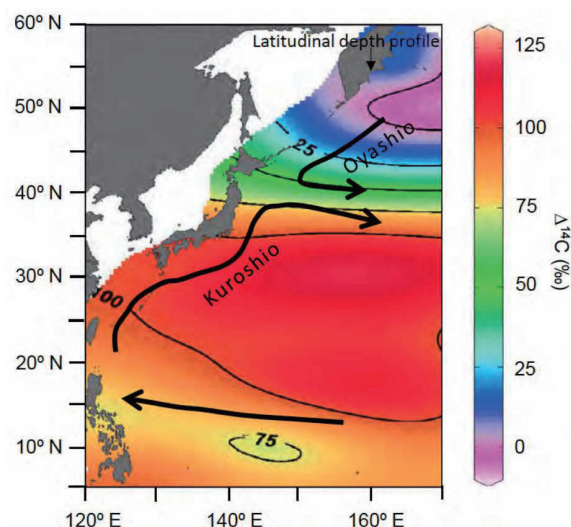


図2 西部北太平洋における放射性炭素同位体比 ($\Delta^{14}\text{C}$) の水平分布

なお本図は1990年代の観測値を含むため、1950年代の大気圏核実験に伴う放射性炭素放出の影響を強く受けている。現在の黒潮海域（中・低緯度）の $\Delta^{14}\text{C}$ の代表値は30-40‰である。Larsen *et al.* (2017)³⁾より抜粋

このため、一般的に、海洋の表層では $\Delta^{14}\text{C}$ の値が高く、深層では $\Delta^{14}\text{C}$ の値が低くなります。ところが、湧昇といって、深層水が表層に湧き上がるような海域（寒冷な高緯度の海域ではこのような現象が顕著に見られます）では、 $\Delta^{14}\text{C}$ の低い深層水が表層に湧き上がるために、表層の $\Delta^{14}\text{C}$ が低下するという現象が見られます。実際、北太平洋の西部海域全体で見ると、表層の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は、北で低く（-30～-50‰）、南で高い（30～50‰）という顕著な南北勾配が見られます（図2）。そのために、高緯度海域で採餌する魚は、体組織の $\Delta^{14}\text{C}$ が低く、低緯度海域で採餌する魚は、体組織の $\Delta^{14}\text{C}$ が高くなるということが、最近の研究の結果、明らかになっています。

では、ジンベエザメはどうだったでしょう。ジンベエザメの体組織の $\Delta^{14}\text{C}$ を、東京大学大気海洋研究所に設置されている加速器質量分析計（AMS, Accelerator Mass Spectrometry）を用いて測定しました。その結果、混獲された5個体とも、32～44‰という高い値になりました（図3）。このことは、ジンベエザメが主に中緯度から低緯度の海域（亜熱帯および熱帯海域）で採餌していたことを強く裏付けています。

一方、フェニルアラニン（アミノ酸の一種）の窒素安定同位体比からも、回遊履歴に関する興味深い情報が得られました。最近の研究の結果、フェニル

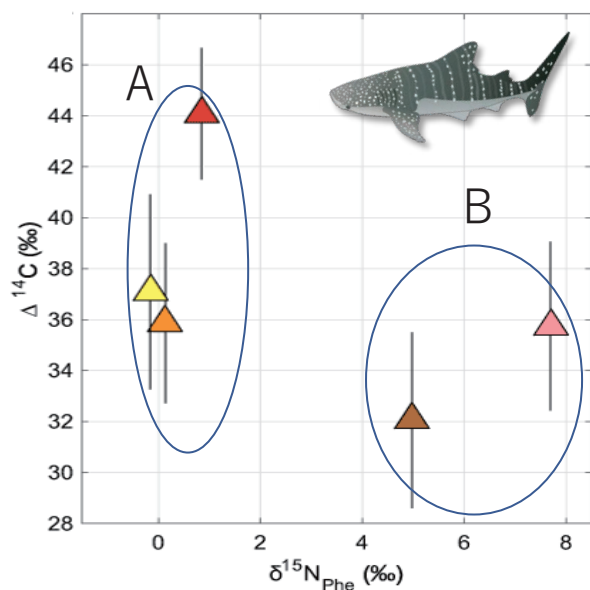


図3 同位体による個体別の回遊履歴の推定

放射性炭素同位体比（縦軸）はどの個体でも高い値（30-44‰）を示したことから、これらの個体はいずれも中・低緯度海域を回遊していたことがわかる。一方、フェニルアラニンの窒素安定同位体比（横軸）からは、外洋域を回遊していた個体（Aグループ）と、沿岸湧昇域を回遊していた個体（Bグループ）がいたことが推察できる。Wyatt *et al.* (2019)²⁾のデータをもとに作図した

アラニンの窒素安定同位体比（ $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ ）は、魚類の採餌海域についての情報を与えてくれることが分かっています⁴⁾。 $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ が低い（0‰程度）ということは、窒素固定という反応（大気中の窒素をアンモニアに変換して生物が利用できる形にする代謝で、シアノバクテリア等の微生物で見られる）が活発に起きている外洋域で採餌していたことを示します。一方、 $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ が高い（6‰程度）ということは、沿岸湧昇による窒素の供給が活発におこる海域で採餌していたと判断することができます。このことを念頭においてジンベエザメの $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ の測定結果を見ると、5個体のうち3個体は $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ が低く（窒素固定海域で採餌）、2個体は $\delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}}$ が高い（沿岸湧昇海域で採餌）ことが分かります（図3）。この結果は、ジンベエザメの回遊・採餌海域が、個体

によって分化している（個体によって大きく異なる）ことを示唆するもので、極めて興味深いものです。

5. まとめ

ジンベエザメのような巨大なサメの体組織のごく一部を採取して、その同位体組成を詳細に調べることで、その個体がどのような食性や回遊履歴を有するのかを解析することができます。本稿では、生態学の中で比較的広く用いられている窒素安定同位体を使った栄養段階の推定方法に加えて、放射性炭素同位体比やアミノ酸化合物別の窒素安定同位体比といった最新の手法の適用例もご紹介しました。

これらの方法を効果的に適用していく上では、本稿でご紹介したように、飼育実験を行って、各種同位体比の有する情報を正確に解釈するための基礎的な検討をすることが不可欠です。今後、このような基礎的な知見を充実させていくことで、安定同位体や放射性同位体を、海洋動物の生態を明らかにする有効なツールとして、ますます有意義に活用していくことができると期待しています。

〔謝辞〕

本研究は科学技術振興機構 CREST(JPMJCR13A4)の支援を受けて行われました。

参考文献

- 1) Rawat, D., and Brooks, K.S., *Journal of Fish Biology*, **80**, 1019-1056 (2012)
- 2) Wyatt, A., *et al.*, *Ecological Monographs*, **89**, e01339 (2019)
- 3) Minagawa, M., and Wada, E., *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 1135-1140 (1984)
- 4) Ohkouchi, N., *et al.*, *Organic Geochemistry*, **113**, 250-174 (2017)
- 5) Larsen, T., *et al.*, *Methods in Ecology and Evolution*, DOI: 10.1111/2041-210X.12851 (2017)