月例卓話

化学分析を活用し，海洋生物の生態復元に挑む

樋　口　富　彦*

1. はじめに

海洋生物が，いつ，どこで生まれ，どのような環境を経験しながら成長してきたのかを明らかにすることは，その生物の生態を理解する上で重要である．しかし，海中を移動する生物を誕生から成長まで継続して直接観察することは容易ではない．大型の魚などの生物については，魚体に電子タグを装着し，水温，水深，位置などを記録するバイオロギングが有効である[1]．しかし，装置を取り付けることのできない小型魚や仔稚魚には適用が難しい．特に魚類では，仔稚魚期の生残がその後の資源量に大きく関わると考えられているにもかかわらず，小さな仔稚魚が実際にどのような環境を経験して成長してきたのかを個体ごとに追跡することは難しい[2]．海洋調査から得られる魚体の情報に加え，水温，塩分，プランクトン量などの環境情報は重要であるが，捕獲された一個体が実際に経験してきた環境の履歴を示すというよりは，捕獲直前の環境のスナップショットを示している．

そこで筆者らが着目してきたのが，生物自身の体に残された化学的な記録である．

例えばサンゴでは，骨格分析による水温等の環境復元が多数行われている[3]．魚類の耳石や眼球水晶体，貝類の殻など，生物が成長に伴って形成する組織には，その組織が形成されたときの環境や食物に由来する化学情報が保存されている場合がある[4]．これらの組織を時間軸に沿って分析することができれば，現在捕獲された生物から，その個体が過去に経験してきた環境や生態を遡って推定することができる．

筆者らは，特に安定同位体を利用してこのような海洋生物の「生態復元」に取り組んできた．本稿では，魚類の耳石や貝殻，眼球水晶体などの硬組織に記録された化学情報を利用し，魚類やその他の海洋生物が経験してきた環境や成長，摂餌履歴を復元する研究事例を紹介する．

2. 魚の組織に残された環境の記録

魚類の生態を調べる上で有用な組織の一つが「耳石」である．耳石は魚類の内耳に存在し，主として炭酸カルシウムからなる硬組織である．魚種によって形や大きさは異なるが，小型魚も含め，硬骨魚類は基本的に耳石を保持している．

耳石の特徴の一つは，魚の成長とともに大きくなることである．耳石には木の年輪と同じような輪紋が形成され，多くの魚類では仔稚魚期に１日に１本の日輪が形成される．このため，耳石の日輪数を計数すると魚の日齢や孵化日を推定することができる．また，魚体の成長に伴って耳石も大きくなることから，輪紋の間隔を測定することで，過去の日成長量を推定することもできる．さらに重要なのは，耳石が成長するときに周囲の環境に由来する化学情報を取り込み，一度形成された部分がその後ほとんど代謝されないことである．この性質を利用して，耳石の中心部から外縁部に向かって化学組成を分析すれば，魚が成長する過程で経験した環境を時系列に沿って復元することができる．

なかでも筆者らが利用してきたのが，耳石を構成する炭酸カルシウムの酸素安定同位体比（$\delta^{18}O$）である．耳石 $\delta^{18}O$ は周囲の水の $\delta^{18}O$ と水温の影響を受け，一般に水温が高いほど耳石 $\delta^{18}O$ は低くなる．この関係を利用することで，魚が耳石を

*愛媛大学大学院農学研究科生物環境学専攻准教授

第 428 回京都化学者クラブ例会（令和８年２月７日）講演

形成した際に経験した水温を推定できる[5]．一方，海水の $\delta^{18}O$ 自体も一定ではなく，特に淡水の影響を受ける場所では塩分とともに大きく変化する．この性質を利用すれば，耳石 $\delta^{18}O$ から経験した塩分を推定することも可能である．例えば，西表島のマングローブ域に生息する魚類を対象とした研究では，耳石 $\delta^{18}O$ を利用して魚が経験した塩分履歴を推定し，汽水域に留まる魚種と比較的高塩分の環境を利用する魚種との違いを示した[6]．

したがって耳石からは，「いつ生まれたか」「どのような速度で成長したか」「どのような水温や塩分を経験したか」という異なる情報を，同じ個体について得ることができる．

3. マサバの耳石から経験水温と成長を読む

筆者らが耳石酸素安定同位体比を利用して魚類の経験環境を調べた研究の一つが，マサバ *Scomber japonicus* を対象とした研究である[7]．マサバは日本周辺における重要な水産資源の一つである．太平洋系群では，日本南岸周辺で産卵した後，卵や仔魚が黒潮や黒潮続流によって輸送され，成長した稚魚は黒潮・親潮移行域などを成育場として利用する．しかし，仔稚魚は小さいため電子タグを装着することができず，実際に各個体がどのような水温環境を経験しながら成長したのかを直接知ることは困難であった．そこで，2004 年から 2015 年に黒潮・親潮移行域などで採集されたマサバ仔稚魚を対象として，耳石の日輪と酸素安定同位体比を解析した．

その結果，仔魚期には成長とともに耳石 $\delta^{18}O$ が低下し，稚魚期に入ると逆に増加することが明らかになった（図 1）．耳石 $\delta^{18}O$ と水温との関係を考えると，仔魚期には成長とともに比較的暖かい水温を経験し，その後，稚魚期になるとより低い水温を経験するようになったことを意味する．すなわち，耳石には仔魚から稚魚へと成長する間に経験した水温環境の変化が記録されていたことになる．

さらに，耳石から得られる経験環境と成長履歴を同じ個体で比較した．耳石の日輪間隔から求めた成長履歴をもとに個体を分類すると，初期成長が良かった個体群では，成長の遅かった個体群よりも耳石 $\delta^{18}O$ が高かった．水温に換算すると，高成長群は稚魚期後半に約 2 ℃低い水温を経験していた．この結果から，初期成長の良い個体は，高い遊泳能力を早期に獲得することで低水温域へ移動し，栄養価の高い餌を利用してさらに速く成長するという，成長と移動・摂餌環境の正の連鎖が生じた可能性が考えられた．筆者らはこの生態的な特徴を Growth Positive Spiral（正の成長スパイラル）として提案した（図 2）．

この研究で重要だったのは，耳石の輪紋という「成長の記録」と，$\delta^{18}O$ という「環境の記録」を同じ時間軸上で比較することで，どのような環境を経験した個体が良く成長したのか，さらに成長

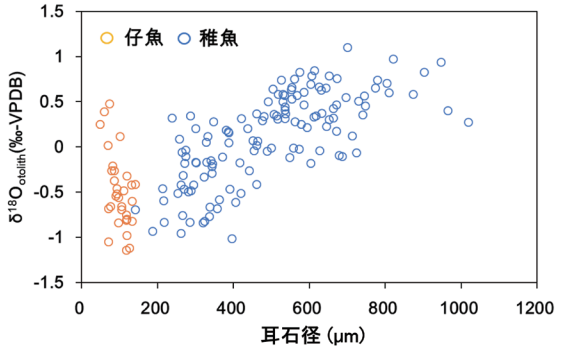


図 1 マサバ太平洋系群の耳石径と酸素安定同位体比（$\delta^{18}O$）の関係（Higuchi et al. 2019 を一部改変）[7]．



図 2 マサバ太平洋系群における Growth Positive Spiral（正の成長スパイラル）の概念図．初期成長の良い個体は，遊泳能力を早期に獲得して低水温域へ移動し，栄養価の高い餌を利用してさらに成長するという正の連鎖に入る（Higuchi et al. 2019 を一部改変）[7]．

状態の違いがその後の経験環境とどのように関係したのかまで検討できた点にある．耳石は単なる環境記録計ではなく，魚の環境と成長を結びつけて生態戦略を読み解く記録媒体として利用できるのである．

4. マイワシの経験環境と回遊経路復元へ

上述のように，耳石 $\delta^{18}O$ から魚が経験した水温や塩分を推定できる．しかし，「何℃の水にいたか」が分かったとしても，それだけでは「どこにいたか」を特定することはできない．同じ温度・塩分条件を持つ水塊が広い海域に存在する可能性があるためである．

そこで，化学分析から得られた情報と海洋環境データや数値シミュレーションを組み合わせることで，魚の経験環境を実際の位置情報へ変換できるのではないかと考えた．

この考え方をマイワシ *Sardinops melanostictus* に適用したのが，Sakamoto et al.（2019）による研究である[8]．

この研究では，耳石を成長方向に沿って精密に切削するマイクロミリングと，微量炭酸塩の酸素安定同位体分析を組み合わせることで，マイワシの耳石 $\delta^{18}O$ プロファイルを 10〜30 日程度の時間分解能で得た．さらに，海水 $\delta^{18}O$ と塩分の関係やデータ同化海洋モデルを利用し，耳石に記録された $\delta^{18}O$ プロファイルと一致する移動経路を，個体ベースモデルによって探索した．この方法の大きな特徴は，耳石の分析結果だけから位置を決定しようとするのではなく，魚自身が保持する化学情報を海洋モデルの環境場と照合している点にある．これによって，人工的なタグを付けることができない小型魚についても，孵化から漁獲までにどのような移動経路をとった可能性が高いかを推定することが可能になった．

このような研究が可能になった背景には分析技術の進歩もある[9]．従来の酸素安定同位体比分析では比較的多量の炭酸カルシウム試料を必要としたため，小さな耳石を成長方向に細かく分割して分析することには限界があった．微量炭酸塩同位体分析技術の発展によって，より少ない試料から酸素安定同位体比を測定できるようになり，仔稚魚期を含む時系列の情報を読み出すことが可能になってきた[10]．したがって，化学情報を用いて空間的な回遊履歴を復元するところまで研究が進展している．

5. 保存されたマアジの耳石から 40 年間の変化を読む

耳石を利用する研究には，もう一つの大きな利点がある．魚が漁獲された後でも耳石に記録された情報は残る．そのため，過去に採集され研究機関などに保管されてきた耳石があれば，現在から数十年前の魚の生態を遡って調べることも可能である．

この特徴を利用し，1960〜1970 年代と 2000〜2010 年代のマアジ *Trachurus japonicus* の生活史を比較した[11]．研究に利用したマアジは九州西方沖で採集されたもので，保存されていた耳石の日輪と酸素安定同位体比を解析することによって，成長履歴と経験水温の年代間比較を行った．耳石を切削ラインに沿って連続的に分析した結果（図 3a），2000〜2010 年代に採集されたマアジでは，1960〜1970 年代に比べて孵化時期が早くなっていた．1960〜1970 年代では 3〜5 月に孵化した個体がみられたのに対して，2000〜2010 年代では 2〜4 月に孵化しており，近年ほど早い時期に生まれる傾向が認められた．また，同じ季節に採集された個体を比較すると，近年の個体では成長に対応する耳石半径が大きかった．

一方，耳石 $\delta^{18}O$ から推定された経験水温には，興味深い特徴が認められた．東シナ海周辺では近年水温が上昇しているものの，春から夏にマアジが経験した水温には，1960〜1970 年代と 2000〜2010 年代との間で大きな違いが認められなかった（図 3b）．この結果は，海の水温が上昇したからといって，魚が単純に以前より高い水温を経験するようになるとは限らないことを示している．つ

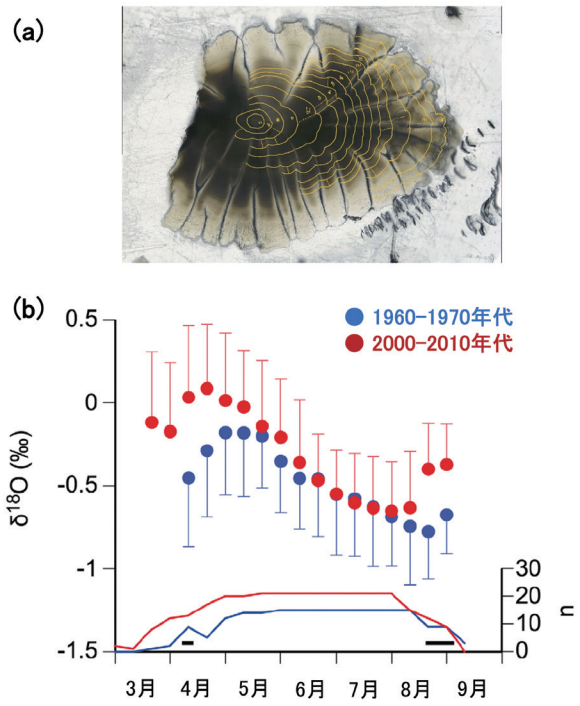


図 3　（a）マアジ対馬暖流系群の耳石と，輪紋に沿った切削ガイド．（b）酸素安定同位体比の時系列変動の年代間比較（Takahashi et al. 2024 を一部改変）[11]．

まり，海洋環境そのものが変化する一方で，マアジは生活史のタイミングを変化させていると考えられる．

さらにマアジでは，高時間分解能の耳石 $\delta^{18}O$ 分析を用いて，水平移動だけではなく鉛直的な生息場所の変化についても研究を進めてきた．東シナ海に生息するマアジは，仔魚期には表層に分布し，稚魚期にはより深い半底層へ生息場所を変える．この鉛直移動に伴って経験水温が変化するため，移行時期を耳石 $\delta^{18}O$ から推定できると考えた．解析の結果，生息層の移行開始は平均 23.1 ± 9.6 日齢，その移行を代表する時点は 35.1 ± 10.3 日齢と推定され，移行には平均 31.3 ± 17.2 日を要した[12]．これは，魚がある一日に突然表層から底層へ移るのではなく，成長とともにある程度の期間をかけて生息層を変化させていることを示す結果である．

このようにマアジの研究では，耳石の化学情報を利用することで，過去数十年間の生態変化と個体発生に伴う鉛直移動という，異なる時間スケールの生態を読み解くことができた．

6. 魚類から他の海洋生物へ

ここまで魚類の耳石を中心に紹介してきた．しかし，生物が成長する際に形成した硬組織に残された化学情報から過去の生態を復元するという考え方は，魚類だけに限定されるものではない．その一例が貝類の殻である．貝殻にも炭酸カルシウムが含まれ，殻の酸素安定同位体比は形成時の水温などの環境情報を保持する．筆者らは最近，この特徴を利用して，深海熱水噴出域に生息する巻貝類の幼生期の生態復元にも取り組んだ[13]．

深海熱水噴出域には，固有の生物群集が存在する．研究対象とした *Shinkailepas* 属の巻貝類は，成体になると深海の熱水噴出域に生息する一方，浮遊幼生期を持つ．しかし，微小な幼生を広大な海洋中で直接追跡することは極めて困難であり，幼生が水柱のどの層を移動しているかは十分に分かっていなかった．

そこで，幼生期に形成され，着底後も殻の先端に残される幼生殻と，変態・着底後に形成された後成殻について化学分析を行った．研究では酸素安定同位体比に加え，熱水の影響を評価する指標として Ba および Mn を分析している．分析の結果，北西太平洋の水深 440 m の熱水域から得られた 2 種では，幼生殻の $\delta^{18}O$ から推定された形成水温は平均 18.7〜19.5 ℃ 程度であったのに対し，後成殻では平均 9.8〜10.6 ℃ 程度であり，幼生期には成体の生息場所より明瞭に暖かい水温を経験していた（図 4）．また，後成殻では幼生殻より Ba/Ca および Mn/Ca 比が高く，酸素安定同位体比だけでなく微量元素の分析結果も合わせることで，幼生期には熱水の影響を強く受ける環境に留まっていなかった可能性が示された．以上の結果から，これら熱水域固有の巻貝の浮遊幼生が，深海底付近に留まらず，有光層またはその近傍に相当する上層まで移動していた証拠が得られた．

魚類の耳石と巻貝の殻は，生物学的には全く異なる器官である．しかし，研究手法には共通点が

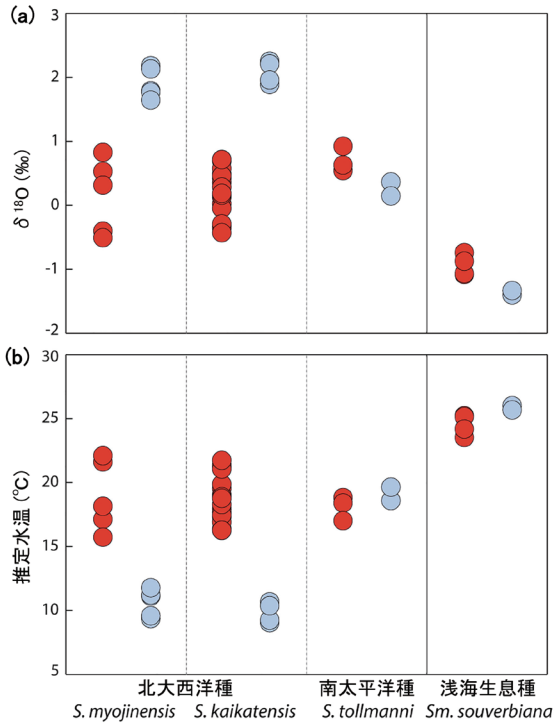


図 4　(a) 貝殻の酸素安定同位体比．(b) 酸素安定同位体比から推定した水温．赤丸：幼生殻，青丸：着底後に形成された殻（Yahagi et al. 2026 を一部改変）[13]．

ある．どちらも，生物自身を直接追跡する代わりに，その個体が過去に形成した炭酸カルシウム組織に残された化学記録から，生物の移動を逆算しているのである．マサバやマイワシでは，小型であるため直接追跡できなかった仔稚魚の過去を耳石から復元した．それを貝殻に展開すれば，さらに追跡が困難な微小な無脊椎動物幼生の生態を読み解くことも可能になる．

7.「どこにいたか」から「何を食べたか」へ

耳石や貝殻の分析によって，生物がどのような環境を経験して移動してきたのかを読み取ることが可能になってきた．一方，生物の生活史を理解するには，「どこにいたのか」とともに，「そこで何を食べて成長したのか」を知る必要がある．

そこで筆者らが新たに注目している組織が，魚類の眼球水晶体である．魚類の眼球水晶体は主としてタンパク質からなり，中心部の周囲に新しい組織が層状に付加されながら成長する．このため，異なる層に含まれる安定同位体を分析することによって，その魚の摂餌履歴を時間軸に沿って読み出せる可能性がある[14]．

ただし，ここには一つ問題があり，水晶体の中心部は魚が孵化して餌を食べ始める以前から形成されている．そのため，中心部の成分は魚自身が食べた餌ではなく，卵黄などを介して親から受け取った栄養を反映していると考えられる．天然魚の摂餌履歴を水晶体から復元するためには，まず「どこまでが親由来で，どこからが摂餌由来の情報なのか」を明らかにする必要があった．

そこで筆者らは，初期餌料を ^{15}N で標識する飼育実験を行った．魚が最初に摂餌するワムシを ^{15}N で標識し，その餌を摂取させた後，魚の眼球水晶体断面を NanoSIMS で分析することによって，^{15}N/^{14}N の二次元分布を調べた．NanoSIMS は，試料中の元素や同位体の分布を微小な領域ごとに分析できる装置である．これにより，組織内の局所的な同位体情報を捉え，成長に伴って組織に

記録された環境や生態に関する情報を，より細かな空間スケールで調べることができる．この方法では，^{15}N が高い部分を標識餌由来の組織として可視化できる．結果として，餌由来の窒素が眼球水晶体へ取り込まれる様子が捉えられ，中心部では親由来の影響が残り，その外側から摂餌履歴が反映されることが示された．カタクチイワシを用いた実験では，水晶体中心部の直径 40〜50 μm 程度までは親由来の栄養で形成され，その後に摂餌由来の情報が反映されることがわかった．この研究が進めば，胃内容物を調べたときに得られる「捕獲直前に何を食べていたか」という情報に加えて，成長の途中で利用した餌資源を時間方向に遡って解析できる可能性がある．

耳石からは経験した環境を，水晶体からは摂餌したものを読み取る．同じ個体からこれらの異なる情報を組み合わせることで，その魚が「いつ，どのような場所にいて，そこで何を食べながら成長したのか」という生活史を，より総合的に復元することが可能になりつつある．

8. まとめ

海洋生物の生活を，その誕生から成長まで直接観察し続けることは困難である．特に小型の魚類や仔稚魚，あるいは深海に生息する生物の微小な幼生では，人工的なタグを利用した追跡にも限界がある．しかし，直接見ることができないからといって，その生物の過去を知ることができないわけではない．

魚類の耳石には，日齢，成長とともに，形成時に経験した水温や海水の化学的特徴が記録されている．マサバではこれらの情報を同一個体で解析することにより，経験水温と成長を結びつけることができた[7]．マイワシでは，さらに海洋モデルと組み合わせることで，耳石の化学情報から回遊経路を復元することが可能となった[8]．またマアジでは，過去に保存された耳石を利用することで，約 40 年間の環境変化に伴う生活史の変化を個体の記録から読み解くことができた[11]．

さらに，この考え方は魚類に限られない．深海熱水域に生息する巻貝では，幼生殻と変態後の殻に残された酸素安定同位体と微量元素の情報から，直接観察することが困難な幼生の鉛直移動を復元することができた[13]．これらに共通するのは，生物が成長しながら形成した組織を「過去を記録した媒体」として利用するという考え方である．そして現在は，耳石だけでなく眼球水晶体を利用することで，「どのような場所にいたか」という経験環境に加えて，「何を食べていたか」という摂餌履歴まで復元することを目指している．

分析技術の高感度化・高空間分解能化によって，これまで試料量が少なすぎて測れなかった組織や成長段階についても化学情報を得られるようになってきた．同時に，化学分析だけですべてを説明するのではなく，海洋環境データ，数値シミュレーション，生態調査，環境 DNA など，異なる手法から得られる情報を組み合わせることが重要になっている．

生物は，自ら経験した環境のすべてを体に記録しているわけではない．しかし，耳石，貝殻，眼球水晶体などの組織には，その個体がどのように生きてきたのかを知るための手がかりが化学的な情報として保存されている．その小さな記録を化学分析によって読み解き，直接見ることのできない海洋生物の過去を復元する．そして得られた情報を，変化する海洋環境に対する生物の応答の理解や，沿岸生態系の保全，水産資源の持続的利用につなげていく．

今後も，「化学を活かしつつ生態を調べる」ことを基本として，海洋生物が自らの体に残した化学情報から，その生活史を読み解いていきたい．

文献

1）北川貴士，バイオロギングによるマグロ・カツオ類の行動生理学的研究，海洋と生物，37，622–625（2015）．

2）伊藤進一，船本鉄一郎，志田修，上村泰洋，髙橋素光，白井厚太朗，樋口富彦，小松幸生，横井孝暁，坂本達也，郭晨穎，石村豊穂，気候変動が水産資源の変動に与える影響を理解する上での問題点と今後の展望，海の研究，27，59–73（2018）．

3）内山遼平，山崎敦子，渡邊剛，サンゴ骨格中の Sr/Ca 比を用いた過去数百年間の水温復元研究の現状：海域による温暖化傾向の差異，地球化学，59，119–128（2025）．

4）Tzadik, O. E., Curtis, J. S., Granneman, J. E., Kurth, B. N., Pusack, T. J., Wallace, A. A., Hollander, D. J., Peebles, E. B., Stallings, C. D., Chemical archives in fishes beyond otoliths: A review on the use of other body parts as chronological recorders of microchemical constituents for expanding interpretations of environmental, ecological, and life-history changes, Limnology and Oceanography: Methods, 15, 238–263 (2017).

5）Gou, Y., Higuchi, T., Iino, Y., Nagasaka, T., Shimizu, Y., Shirai, K., Kitagawa, T., Determination of temperature-dependent

otolith oxygen stable isotope fractionation on chum salmon *Oncorhynchus keta* based on rearing experiment, Frontiers in Marine Science, 9, 1072068 (2022).

6) Shirai, K., Koyama, F., Murakami-Sugihara, N., Nanjo, K., Higuchi, T., Kohno, H., Watanabe, Y., Okamoto, K., Sano, M., Reconstruction of the salinity history associated with movements of mangrove fishes using otolith oxygen isotopic analysis, Marine Ecology Progress Series, 593, 127–139 (2018).

7) Higuchi, T., Ito, S., Ishimura, T., Kamimura, Y., Shirai, K., Shindo, H., Nishida, K., Komatsu, K., Otolith oxygen isotope analysis and temperature history in early life stages of the chub mackerel *Scomber japonicus* in the Kuroshio-Oyashio transition region, Deep-Sea Research Part II, 169–170, 104660 (2019).

8) Sakamoto, T., Komatsu, K., Shirai, K., Higuchi, T., Ishimura, T., Setou, T., Kamimura, Y., Watanabe, C., Kawabata, A., Combining microvolume isotope analysis and numerical simulation to reproduce fish migration history, Methods in Ecology and Evolution, 10, 59–69 (2019).

9) Ishimura, T., Tsunogai, U., Gamo, T., Stable carbon and oxygen isotopic determination of sub-microgram quantities of CaCO3 to analyze individual foraminiferal shells, Rapid Communications in Mass Spectrometry, 18, 2883–2888 (2004).

10) Muto, D., Ishimura, T., Takahashi, M., Nishida, K., Extracting daily isotopic records on fish otolith (Trachurus japonicus) by combining micro-milling and micro-scale isotopic analysis (MICAL-CF-IRMS), Rapid Communications in Mass Spectrometry, 36, e9366 (2022).

11) Takahashi, M., Higuchi, T., Shirai, K., Ito, S., Yoda, M., Interdecadal variabilities in growth and temperature trajectories of *Trachurus japonicus* juveniles: 1960s–1970s versus 2000s–2010s, Marine Ecology Progress Series, 741, 301–313 (2024).

12) Enomoto, M., Ito, S., Takahashi, M., Sassa, C., Higuchi, T., Shirai, K., Vertical habitat shifts of juvenile jack mackerel estimated using otolith oxygen stable isotope, Progress in Oceanography, 208, 102897 (2022).

13) Yahagi, T., Tanaka, K., Higuchi, T., Shirai, K., Takahata, N., Sano, Y., Kojima, S., Kano, Y., Gastropod shells record larval migration from deep-sea hydrothermal vents to the euphotic zone, Science Advances, 12, eadx7045 (2026).

14) Harada, Y., Ito, S., Ogawa, N. O., Yoshikawa, C., Ishikawa, N. F., Yoneda, M., Ohkouchi, N., Compound-Specific Nitrogen Isotope Analysis of Amino Acids in Eye Lenses as a New Tool to Reconstruct the Geographic and Trophic Histories of Fish, Frontiers in Marine Science, 8, 796532 (2022).