

水圏生態系の安定同位体解析

Stable Isotope Analyses in Aquatic Ecosystems

吉岡崇仁*

Takahito Yoshioka

はじめに

近年、安定同位体の天然存在比 (δ 値) によって生態系の構造と機能に関する研究が盛んに行われるようになってきた。この安定同位体の天然存在比による研究は、地球化学の分野では、1940年代以後、安定同位体地球化学として発展しているが、生態学、特に生物圏における物質循環を研究対象とする生物地球化学の分野でも、1980年代になって安定同位体存在量の精密測定の有用性が次第に認められるようになってきた。生物試料の炭素や窒素などの安定同位体組成の測定は、地質学者によって始められ、Craig (1953) は、さまざまな植物の炭素同位体組成 (^{13}C 値) を測定し、そのほとんどが -27‰ 程度であったが、アメリカ中西部で採取された草本だけが -12‰ であることを報告している。この草本の種は同定されていないが、現在では、 C_4 植物であったのではないかと考えられている。このような生物体の $\delta^{13}\text{C}$ 値の測定や後に述べる同位体分別係数の測定が、生物学者ではなく、地質学者の手によって始められたには理由がある。それは、石油などの化石燃料の起源・生成過程の推定や埋蔵環境の推定など、学問的興味に加えて実利的な側面も関係していたようである。しかし、質量分析技術の進歩により、誰でも簡単・迅速に δ 値を測定することができるようになり、生物学・生態学研究者による報告数が格段に多くなってきている。水界生態系においても、さまざまな研究が行われているが、ここでは安定同位体がもつ二つの情報、「天然の標識」と「同位体分別」

(第1図) を利用した水圏生態系の研究例について概観する。

なお、ワークショップでの講演およびここで紹介している内容に関連するものとして

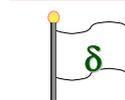
<http://www.chikyu.ac.jp/idea/seminars/isotopeseminar.htm> に資料を掲載しているほか、日本地球化学会監修の地球化学講座第5巻「生物地球化学」(南川・吉岡編著、2006年)に、安定同位体による生物地球化学研究が詳しく解説されているので、合わせて参考にさせていただければ幸いである。

天然の標識

生物学関連で同位体元素が応用された研究としては、 ^2H を用いた Schoenheimer ら (Schoenheimer and Rittenberg 1939) の生化学的物質代謝過程の解明が最初であろう。その後、 ^{14}C や ^{32}P といった放射

安定同位体: 二つの情報

天然の標識



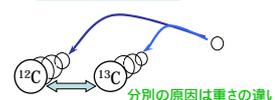
積分情報

物質の起源

物質の混合モデル

You are what you ate!

同位体分別



微分情報

生成の履歴書

物質循環過程の駆動様式

生態生理学的情報

第1図 安定同位体が持つ2つの情報

第 1 表 海底堆積有機物の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$

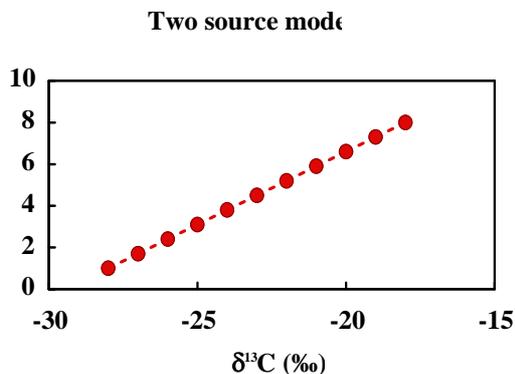
Location	(units: ‰)			
	Terrestrial		Marine	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
West coasts of Alaska, California and Mexico ¹	-26	2	~ -20	~ 9
Otsuchi River watershed ²	-26.5	1.8	-22 ~ -21	4 ~ 9
Schelde Estuary ³	-26	3.5	~ -18	~ 9

¹Peters et al. 1978; ²Wada et al. 1987; ³Middelburg and Nieuwenhuize 1998.

性同位元素を用いたトレーサ実験が盛んに行われてきた。水圏生態系では、 ^{14}C をトレーサとした海洋の一次生産速度の測定など、光合成活性の測定には、 ^{14}C が盛んに使用されてきた。しかしながら、野外での放射性同位体の使用が制約されるにつれ、安定同位体である ^{13}C を使った研究に移行している。窒素代謝に関しては、1960-70 年代以降、土壌肥科学の関係で、 ^{15}N を用いたトレーサ実験が行われている（たとえば、「重窒素利用研究法」1980、三井他編、学会出版センター）。

[起源推定：混合モデル]

これら人為的に加えられた同位体を標識としたトレーサ実験に対し、天然の標識として利用する研究もほぼ同時期に始まっている。水圏においても、1970-80 年代に沿岸、海洋における堆積物中の有機物の起源の推定を目的として、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 値の空間分布が盛んに測定されている。これらは、陸上起源の有機物が、一般に、海洋起源に比べて $\delta^{13}\text{C}$ 値、 $\delta^{15}\text{N}$ 値ともに低いこと（第 1 表）を利用して、いわゆる

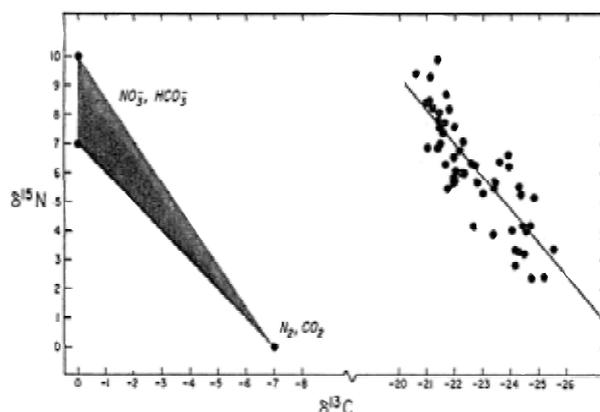


第 2 図 2 成分混合モデルの概念図

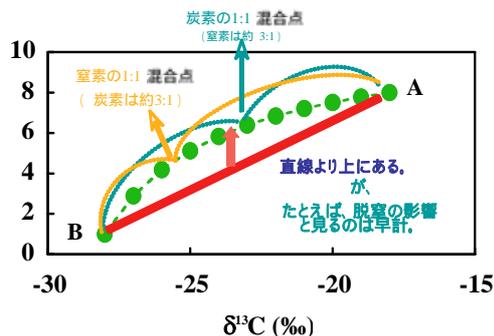
第 2 表 溶存有機物の $\delta^{13}\text{C}$

		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	
		Marine DOC		Freshwater DOC	
Calder and Parker	1968	-21.6			
	Jeffrey 1969	-23.5	~ -20.5		
Williams and Gordon	1970	-24.4	~ -21.2	-28.5	
	Eadie et al. 1978	-25.5	~ -19.6		
Willams and Druffel	1987	-22	~ -20		
	Peterson et al. 1994	-25	~ -22	-29	~ -25
	Santschi et al. 1995	-23.9	~ -21		
	Guo et al. 1996	-24	~ -20	-31	~ -25
	Fry et al. 1996	-23.4	~ -20.9		
	Schiff et al. 1997			-28.6	~ -25.5
	Benner et al. 1997	-22.2	~ -21.3		
	Karlsson et al. 2003			-29.9	~ -27.6
	Aravena et al. 2004			-28	~ -26.1
	Yoshioka et al. unpub.			-28.4	~ -22.4

混合モデルによって、陸・海起源有機物の相対的寄与率を推定するというものである（第 2 図）。淡水と海水の混合を指標する塩分と懸濁態有機炭素の $\delta^{13}\text{C}$ 値との間には明瞭な関係が見られ、陸起源有機物が海洋のどの範囲まで影響を及ぼしているかなどが理解できる（Santschi et al. 1995）。Sweeney and Kaplan (1980)は、この二つのソースの δ 値の違いを、植物が取り込む炭素および窒素源の δ 値の違いとして解釈しているが（第 3 図）。河口域・沿岸から外洋に向かって堆積物中の有機物の $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値が明瞭な傾向を示して変化していることが示されている。ただし、陸と海とで有機物の炭素・窒素含有量（C/N 比）に大きな違いがあることから、第 2 図に示した二つのソースの間の直線上に混合線は現れず、上に凸の曲線となることに注意が必要である（第 4 図）。したがって、二つのソース間の直線よりも上



第 3 図 堆積物の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の関係



第4図 起源物質のC/N比が異なる場合の混合線

に位置するからといって、たとえば、 $\delta^{15}\text{N}$ 値が大きくなる脱窒作用の影響を推測したりすることには注意が必要である。溶存有機物については、懸濁態や堆積物に比べると報告例は少ないが、やはり、陸海間の物質のやりとりの観点から $\delta^{13}\text{C}$ 値が測定されている(第2表)。海起源の溶存有機物で -22‰ 前後、陸起源で -27‰ 前後であり、第1表に示した堆積物の値や海洋植物プランクトンと陸上植物の代表的な値を反映したものとなっている。

湖沼などの淡水生態系で生産される有機物は、季節の変動など条件によって同位体組成が大きく変動することから、海域での解析に比べて複雑、不正確になりがちである。湖沼は、水中栄養塩濃度や全窒素、全リン、クロロフィル濃度などによって、富栄養湖、中栄養湖、貧栄養湖といった栄養度で分類されることが多い。一般的には、植物プランクトンの生育が活発な富栄養湖では、光合成に伴う同位体分別が小さいため $\delta^{13}\text{C}$ 値は高くなり、人為的な栄養塩の負荷により $\delta^{15}\text{N}$ 値も高くなると予想される。一方、貧栄養湖では、光合成活性も低く、人為的な栄養塩の流入も少ないので、 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ ともに低いと考えられる。しかしながら、富栄養湖でも堆積有機物の $\delta^{13}\text{C}$ 値が -33‰ 以下、 $\delta^{15}\text{N}$ 値が 0‰ 程度と非常に低かったり、貧栄養湖で $\delta^{15}\text{N}$ 値が高かったりと、予想が当てはまらない例が見られる(第3表)。

富栄養湖では、有機物の分解によって供給される低い $\delta^{13}\text{C}$ 値をもつ CO_2 が光合成に利用される可能性があること、富栄養湖では、夏季などにはかえって

窒素栄養塩枯渇状態になるため、窒素固定能を持つシアノバクテリア(藍藻類)が増殖して $\delta^{15}\text{N}$ 値が低くなる可能性などが考えられる。また、中~貧栄養湖でも、集水域や湖岸の環境が貧酸素状態になる湖では、脱窒作用によって $\delta^{15}\text{N}$ 値の低い窒素が N_2 ガスになるため、 $\delta^{15}\text{N}$ 値の非常に高くなった NO_3^- が湖に供給される場合は、有機物の $\delta^{15}\text{N}$ 値も高くなる可能性がある。中栄養湖である琵琶湖では、堆積物中の貧酸素化による脱窒の進行で、 NO_3^- と堆積物の $\delta^{15}\text{N}$ 値が高くなっていると考えられている(Yamada et al. 1996)。この NO_3^- が湖水の全循環期(1-3月頃)に表層に運ばれ、植物プランクトンに取り込まれることで、懸濁態有機物の $\delta^{15}\text{N}$ 値も高くなるものと考えられる。

河川の懸濁物については、アマゾン川など世界の大河において研究報告があり、湿地由来有機物の供給時期と寄与率の推定が懸濁態有機炭素の低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を指標として行われている(Quay et al. 1992)。われわれは、地球圏-生物圏国際協同研究計画の一環として取り組んだ「陸域生態系の地球環境変化に対する応答の研究」(IGBP-MEXT-TEMA、1997-2001年度)において、琵琶湖集水域を対象として、森林・河川・湖沼生態系における炭素・窒素循環を調査した(大手ほか、2006)。その中で、琵琶湖に流入する河川の上下流で懸濁態有機物を採取し、その炭素・窒素含量および安定同位体組成を測定したところ、上流域で採取した試料(東・西俣谷川)は高C/N、低 $\delta^{13}\text{C}$ 値で、下流域で採取した試料(姉川、天野川、

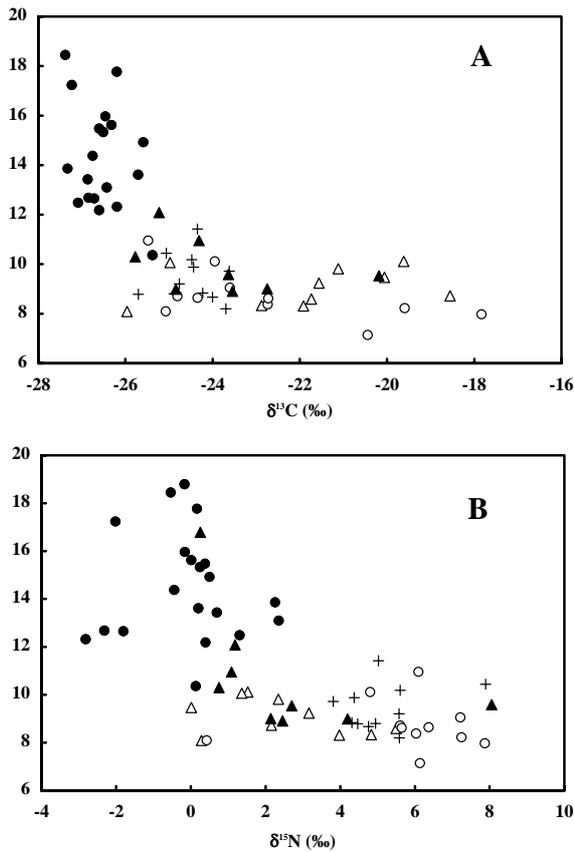
第3表 湖沼における $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の報告例

Lake	Trophic status	(units: ‰)	
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Lake Suwa ^a	eutrophic	-24.6 ± 0.5	4.0 ± 0.7
Lake Bled ^b	eutrophic	-33.3 ± 2.4	
Smith Lake ^c	eutrophic	-29.2	0.3
Lake Fukami-ike ^d	eutrophic	-27.2	
Lake Kasumigaura ^e	eutrophic		$5.7 \sim 6.9$
Lake Erie ^f	meso-eutrophic	$-25.9 \sim -24.9$	
Lake Kizaki ^g	mesotrophic	$-27.8 \sim -23.4$	$1.7 \sim 4.5$
Lake Biwa (north basin) ^h	mesotrophic	$-24.7 \sim -23.4$	$7.0 \sim 7.8$
Lake Ontario ⁱ	mesotrophic	$-27.0 \sim -23.8$	$4.0 \sim 9.4$
Lake Superior ^j	oligotrophic	$-26.5 \sim -25.5$	$4.5 \sim 6.0$
Findley Lake ^k	subalpine oligo.	$-28 \sim -33$	
Florida lakes ^l	oligotrophic	-27.1	1.4
	mesotrophic	-26.9	2
	eutrophic	-26.3	2.4
	hypereutrophic	-23.5	1.9

^aYoshioka et al. 1988; ^bCermelj et al. 1996; ^cGu et al. 1997; ^dTakahashi et al. 1990; ^eToda and Wada 1990; ^fOstrom et al. 1998b; ^gYoshioka et al. 1988; ^hYamada et al. 1996; ⁱHodell and Schelske 1998; ^jOstrom et al. 1998a; ^kRau 1980; ^lGu et al. 1996.

第4表 各栄養段階における代表的同位体組成

System	TF (δ)	Source	References	
$\delta^{13}\text{C}$	Laboratory	0.8 ± 1.1	Animals and their diets	DeNiro & Epstein (1978)
	Marine	0.73, 1.38	Animals	Rau <i>et al.</i> (1983)
	Field and laboratory	± 2	Animals or microbes and their diets	Fry & Sherr (1984)
	Arctic lake	0.1 ± 1.0	Lipid extracted zooplankton	Kling <i>et al.</i> (1992)
$\delta^{15}\text{N}$	Laboratory	3.0 ± 2.6	Animals and their diets	DeNiro & Epstein (1981)
	Land, freshwater and marine	3.4 ± 1.1	Terrestrial and aquatic consumers	Minagawa & Wada (1984)
	Laboratory	3.2	<i>Neomysis</i> reared in the laboratory	Toda & Wada (1990)
	Stream and lake	2.5 ~ 3.5	Primary producers and consumers	Fry (1991)
	Arctic lake	3.2 ± 0.3	POM and <i>Diaptomus</i>	Kling <i>et al.</i> (1992)
	Arctic marine	3.8	Primary producers and consumers	Hobson & Welch (1992)
	Lake Superior	2.7	Primary producers and consumers	Keough <i>et al.</i> (1996)
	Lake Baikal	3.3	Primary producers and consumers	Yoshii <i>et al.</i> (1999)



第5図 琵琶湖流入河川の懸濁態有機物の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$

愛知川、野洲川)は低 C/N、高 $\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$ 値で特徴づけられることが示された(第5図)。上流域のデータは、森林由来の有機物の特性を示しており、下流に向かっての変化は、河床付着藻類や人為起源の有機物負荷が下流域で起こっていることを示唆している。

[食物連鎖]

いわゆる「食う・食われる」の関係で、 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ が変動することが知られている(第4表)。 $\delta^{13}\text{C}$ 値が被食者・捕食者間であまり変わらないことから、食物連鎖の一次生産者の推定に、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は捕食者で3%ほど高くなることから、捕食者の栄養段階(一次生産者からの距離)を推定するのに応用できる(第6図)。

基本的には堆積物と同じく、混合モデルによって解析することができる。餌源が二種類の場合は、炭素または窒素どちらかの δ 値によって、相対的な割合を求めることができる。

すなわち、2種類の餌の同位体比と相対割合を、それぞれ、 δ_1 、 δ_2 と f_1 、 f_2 とすると、

動物が実際に食べた餌の δ 値(δ_s)は、

$$\delta_s = f_1\delta_1 + f_2\delta_2$$

で表すことができる。 $f_1 + f_2 = 1$ なので、餌1の

相対割合は、

$$f_1 = (\delta_s - \delta_2) / (\delta_1 - \delta_2)$$

となる。

動物の δ 値を δ_{animal} 、濃縮係数を δ とすると、

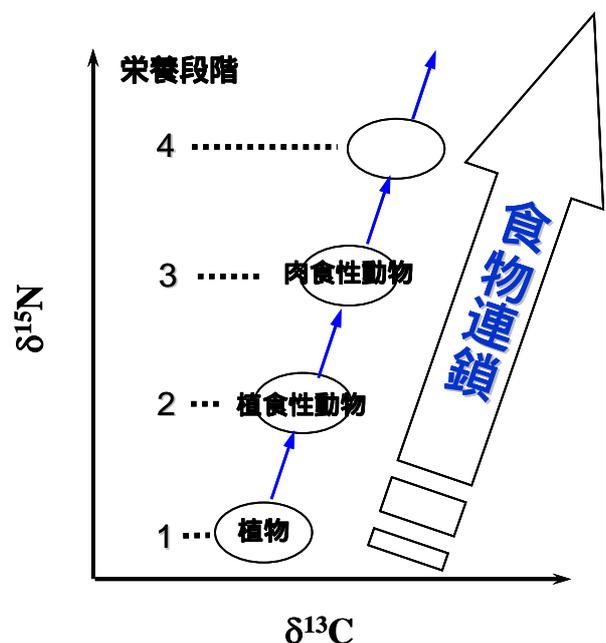
$$\delta_{\text{animal}} = \delta_s + \delta$$

であるので、

$$f_1 = (\delta_{\text{animal}} - \delta - \delta_2) / (\delta_1 - \delta_2)$$

となり、動物と餌2種類の同位体比測定で餌の割合が求められることになる。

食物連鎖解析においても、堆積物の混合モデルと



第6図 食物連鎖構造のマッピング

同様に、餌源の C/N 比の違いがある場合は、 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ で推定した餌源の寄与率が異なる可能性がある。

餌源が 3 種類の場合は、2 種類の δ 値（以下では、 δ と δ で示す）の測定が必要で、餌を 1 から 3 の、動物の餌を s の添え字で表すと、

$$f_1 = \frac{(\delta_s - \delta_3)(\delta_2 - \delta_3) - (\delta_2 - \delta_3)(\delta_s - \delta_3)}{\delta(1 - \delta_3)(\delta_2 - \delta_3) - (\delta_2 - \delta_3)\delta(1 - \delta_3)}$$

$$f_2 = \frac{(\delta_s - \delta_3) - f_1(\delta_1 - \delta_3)}{\delta_2 - \delta_3} = \frac{(\delta_s - \delta_3) - f_1(\delta_1 - \delta_3)}{\delta_2 - \delta_3}$$

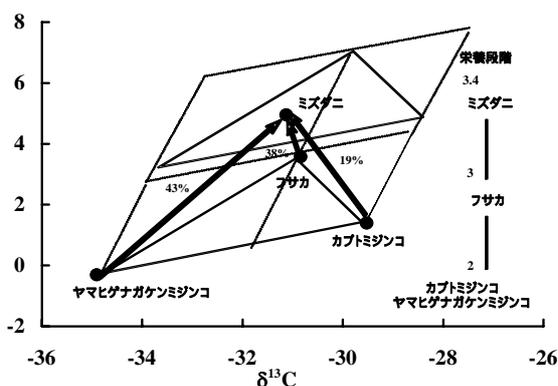
$$f_3 = 1 - f_1 - f_2$$

また、 $\delta_{\text{animal}} = \delta_s + \delta$ である。

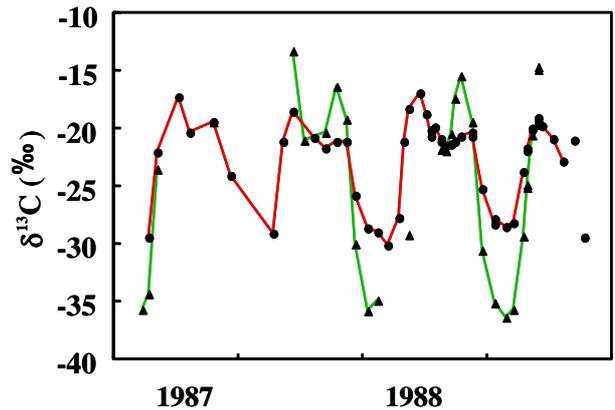
第 7 図は、長野県八ヶ岳にある白駒池の食物網の解析例である (Lee et al. 2002)。 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の測定により、ミズダニの餌としてのフサカ幼虫、カプトミジンコ、ヤマヒゲナガケンミジンコの寄与率を推定している。

餌源が 4 種類以上となると、確率論的な推定が必要となり、あらゆる餌の混合割合を sweeping out 法あるいはモンテカルロ法で検討し、それぞれの餌の利用可能な確率分布を求めることになる (Minagawa 1992)。

水圏生態系における主要な一次生産者は、植物プランクトンであるが、湖沼の植物プランクトンでは、その同位体組成に大きな季節変動のあることが知られている (Zohary et al. 1994, Yoshioka 2001)。特に、 $\delta^{13}\text{C}$ 値の変化は大きく、20%以上におよぶことがある (第 8 図)。これは、淡水の pH 緩衝能が小さいため、夏季成層期に植物プランクトンによる光合



第 7 図 長野県八ヶ岳にある白駒池の食物網解析例

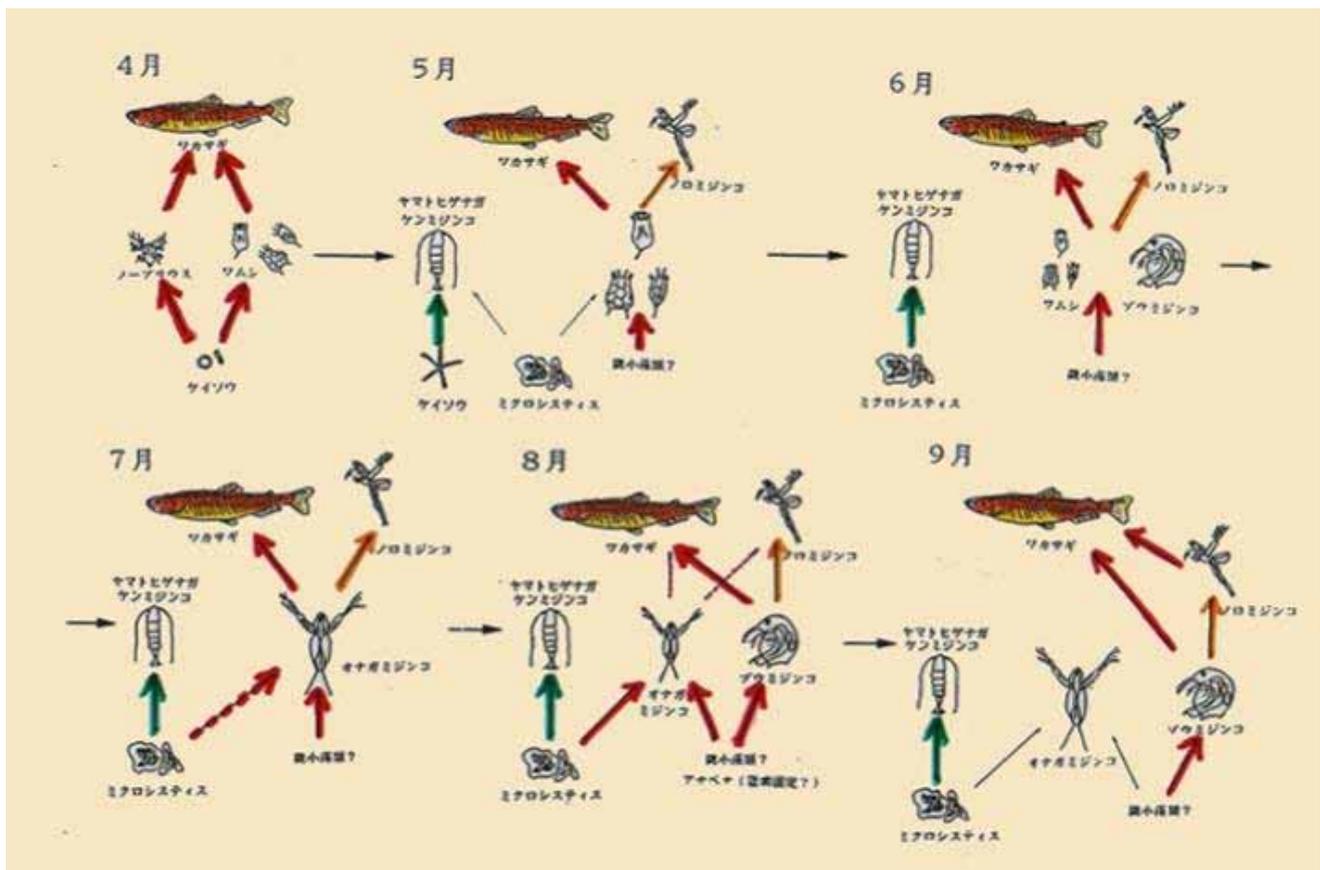


第 8 図 植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ の季節変動

成の結果、水中に溶存する CO_2 濃度が極端に低くなり、同位体分別を起こさなくなるため $\delta^{13}\text{C}$ 値が高くなることと、循環期には、水温・光量の低下によって光合成が弱まり同位体分別が大きくなるために、季節変動がこのように大きくなるものと考えられる。このような同位体組成に大きな季節変動が見られる環境では、食物連鎖の解析もむずかしくなる。日本の代表的富栄養湖である諏訪湖で行った食物連鎖の解析では、月ごとに動植物プランクトンやワカサギの採取を行い、それらの炭素・窒素同位体組成を測定した。 $\delta^{13}\text{C}$ 値は、どの試料でも大きな季節変動があり、栄養段階に伴う濃縮で解析することが困難であった。 $\delta^{15}\text{N}$ 値にも季節的な変動があり、餌間の相対寄与率をある程度以上に正確に求めることはできなかったが、約 3‰の濃縮係数を使うことで、生物種間の「食う-食われる関係」を定性的に判断することができ、食物網の動態を把握することができた (第 9 図)。

プランクトンなどの栄養段階の下位に位置する生物は、時間的変動が速く、また種ごとの試料の採取や同位体分析が難しいが、魚などの大型の生物では、時間分解能は悪い反面、積分的、平均的な系の状況を指標していると考えられるため、生態系の指標としては適している。肉食魚など栄養段階の上位にある動物の δ 値には、水圏の環境変化が反映されており、標本試料などにより過去の環境を推定することも利用できる。

第 10 図は、1986-1987 年の 2 年間、諏訪湖のワ

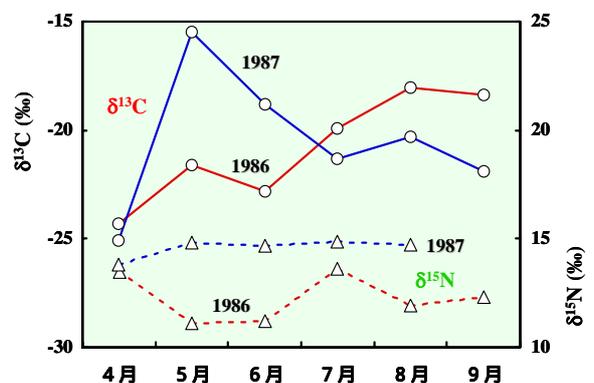


第9図 同位体からみた食物連鎖動態

カサギの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の値を測定したものである。1986年に比べて1987年で非常に高く、 $\delta^{15}\text{N}$ 値も常に高いことから、春の植物プランクトンの生育（一次生産）は1987年の方が高く、栄養塩が枯渇した状況が夏季にも継続していたものと推定される。一方、1986年は春季に $\delta^{15}\text{N}$ 値が低下していることから、窒素栄養塩が比較的多量に存在し、そのために同位体分別が起こっていた可能性が指摘できる。夏季に $\delta^{13}\text{C}$ 値が上昇し、1987年よりも高くなっているため、夏季の光合成は1986年の方が活発であったものと推定できる。これらの推定は、栄養塩濃度や植物プランクトンの現存量の指標であるクロロフィル濃度の変動から指示されるものであった。

標本試料を使った研究例としては、バイカル湖のオムルという魚の50年にわたるウロコ試料の $\delta^{13}\text{C}$ 値に、化石燃料使用に伴う大気二酸化炭素濃度の増大とその $\delta^{13}\text{C}$ 値の低下が反映されていた例（Ogawa et al. 2000）や、琵琶湖集水域の人口増加

と湖沼富栄養化の進行が底魚の一種イサザと湖底堆積物の $\delta^{15}\text{N}$ 値の増加に現れている例（Ogawa et al. 2001）などがある。これらは、安定同位体が持つ天然の標識という情報を活用し、生物試料を材料とした古環境解析の例として興味深い。また、カナダの湖沼に生息するレイクトラウト（lake trout）は、食



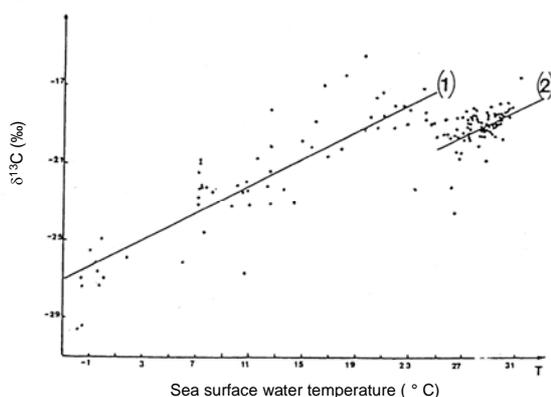
第10図 諏訪湖のワカサギの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$

物連鎖の構造が湖沼ごとに異なることから、栄養段階もそれぞれ異なっていることが、 $\delta^{15}\text{N}$ 値の解析によって明らかとされている。魚体への水銀の蓄積量も湖沼ごとに異なっており、それが魚の栄養段階と比例していることから、生物濃縮(bioaccumulation)によって水銀が蓄積されていることが示されている (Cabana and Rasmussen 1994)。このように、安定同位体分析は、重金属や人口化学物質による環境汚染の研究にも応用されている。

同位体分別:物質循環・生態生理学に関する指標

同位体分子は、質量の違いによって分別を受け、反応の前後で δ 値が変化する。その程度は、反応の駆動状況、たとえば律速因子に関する指標となる。安定同位体のもつこの情報を応用して、古環境解析や生態生理学的研究が行われている。

海洋堆積物の $\delta^{13}\text{C}$ 値は、過去の海水温や大気 CO_2 濃度の代替記録媒体 (プロキシー) になると考えられ、1980 年代以降、盛んに研究された。たとえば、Fontugne and Duplessy (1981)は、海洋表面水温と植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値の間に相関関係を見だし、水温 25 以下と以上で二つの異なる回帰直線を得ている (第 11 図)。植物プランクトン由来の有機物は、この相関関係に従って表面水温を記録しているととらえることができる。したがって、この有機物が堆積した海底の堆積物の $\delta^{13}\text{C}$ 値から過去の水温を推定できるとするものである。



第 11 図 植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ と海水面温度

大気 CO_2 濃度に関しては、植物プランクトンの光合成による炭素固定時の炭素同位体分別が、 CO_2 濃度に依存するというモデルに基づいて、推定されている。植物プランクトンは、濃度勾配にしたがって細胞内に入る海水中の溶存 CO_2 を光合成に使っていると考えられており、溶存 CO_2 濃度と同位体分別の大きさについて、研究者によって若干の表現上の違いがあるが、基本的には陸上植物の分別モデルを応用してモデル化されている(南川・吉岡 2006 参照)。

$$\Delta = es + al + (b - es - al)Ci/Ce$$

ここで、 Δ は同位体分別係数、 es は CO_2 の溶解平衡に関わる同位体分別係数、 al は CO_2 の水中での拡散に関する同位体分別係数、 b は rubisco (光合成過程において、 CO_2 を有機物に取り込む最初の段階で働く酵素) の同位体分別係数、 Ci 、 Ce は、それぞれ細胞内外の CO_2 濃度を示す。

この式から、有機物の $\delta^{13}\text{C}$ 値と海水中の溶存 CO_2 濃度に相関が期待されることから、1990 年代にさまざまな研究がなされた。しかしながら、上式からもわかるように、細胞内の CO_2 濃度 (Ci) を与えることができない場合、堆積有機物の $\delta^{13}\text{C}$ 値から溶存 CO_2 濃度を一義的に決定することができない。植物プランクトンの生育速度などに関する情報が必要であり、生育速度に加えて細胞の表面積や炭素含量 (cell carbon quota) についての情報も必要である (Popp et al. 1998)。最近では、 C_{37} アルケノンといった特定有機分子の定量と同位体組成の測定が、水温や溶存 CO_2 濃度推定に有効と考えられている。

前述のように、淡水域では、pH 緩衝能が弱いため、植物プランクトンによる光合成によって、溶存 CO_2 濃度の変動が大きく、同位体分別も大きく変動することが知られている (第 8 図)。淡水植物プランクトンの炭素同位体分別に関しては、海洋植物プランクトンと同じ、つまりは陸上植物の分別モデルが用いられているが、研究例は決して多くない。溶存 CO_2 の能動輸送 (炭素濃縮機構) を考慮した同位体分別モデルを用いた考察からは、淡水植物プランクトンは海洋植物プランクトンに比べて、溶存 CO_2 に対する親和性が高い可能性が示唆されている (Yoshioka

1997)。安定同位体組成の季節変化には、生態生理学的にも環境科学的にも重要な知見が隠されていると考えられるが、さらなる研究が必要である。

おわりに

水圏生態系における安定同位体解析の例を見てきたが、天然の標識としての情報と同位体分別による物質循環過程に関する情報を用いて、さまざまな研究が行われてきたことがわかる。これらの研究を通して、水圏環境中における物質循環過程を診断する指標として、安定同位体組成がもつこれら二種類の情報が非常に有効であることが理解される。同位体分析手法が簡便迅速になってきたことから、今後さらに研究がなされることであろう。しかしながら、同位体分別に基づく生態生理学的な研究は、陸上植物の光合成や水利用などに関する研究と比べると、まだ少ない状況にある。人間活動に影響を受ける水圏環境を診断するうえで、水生生物の生態生理学は重要な項目であり、安定同位体の情報をさらに活用すべきと考えられる。また、ここではふれなかった窒素同位体分別などは、富栄養化問題などと直接関わるものであり、今後の進展が望まれる。

引用文献

- Aravena, R., L. I. Wassenaar and S. C. Spiker (2004) Chemical and carbon isotopic composition of dissolved organic carbon in a regional confined methanogenic aquifer. *Isotopes in Environmental and Health Studies*, 40:103-114.
- Benner, R., B. Biddanda, B. Black and M. McCarthy (1997) Abundance, size distribution, and stable carbon and nitrogen isotopic compositions of marine organic matter isolated by tangential-flow ultrafiltration. *Marine Chemistry*, 57:243-263.
- Cabana, G. and J. B. Rasmussen (1994) Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, 372:255-257.
- Calder J. A. and P. L. Parker (1968) Stable carbon isotope ratios as indices of petrochemical pollution of aquatic system. *Environmental Science and Technology*, 2:535-539. (cited by Williams and Gordon 1970)
- Cermelj, B., J. Faganeli, B. Ogorelec, T. Dolenc, J. Pezdieq and B. Smodieq (1996) The origin and recycling of sedimented biogenic debris in a subalpine eutrophic lake (Lake Bled, Slovenia). *Biogeochemistry*, 32:69-91.
- Craig, H. (1953) The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 3:53-92.
- DeNiro, M. J. and S. Epstein (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42:495-506
- DeNiro, M. J. and S. Epstein (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45:341-351
- Eadie, B. J., L. M. Jeffrey and W. M. Sackett (1978) Some observations on the stable carbon isotope composition of dissolved and particulate organic carbon in the marine environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42:1265-1269.
- Fontugne, M. R. and J.-C. Duplessy (1981) Organic carbon isotopic fractionation by marine plankton in the temperature range -1 to 31°C. *Oceanologica Acta*, 4:85-90.
- Fry, B. (1991) Stable isotopes diagrams of freshwater food webs. *Ecology*, 72:2293-2297
- Fry, B. and E. B. Sherr (1984) $\delta^{13}\text{C}$

- measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*, 27:13-47.
- Fry, B., E. T. Peltzer, C. S. Hopkins Jr. A. Nolin and L. Redmond (1996) Analysis of marine DOC using a dry combustion method. *Marine Chemistry*, 54:191-201.
- Gu, B., V. Alexander and D. M. Schell (1997) Stable isotopes as indicators of carbon flows and trophic structure of the benthic food web in a subarctic lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 138:329-344.
- Guo, L., P. H. Santschi, L. A. Cifuentes, S. E. Trumbore and J. Southon (1996) Cycling of high-molecular-weight dissolved organic matter in the Middle Atlantic Bight as revealed by carbon isotopic (^{13}C and ^{14}C) signatures. *Limnology and Oceanography*, 41: 1242-1252.
- Hobson, K. A. and H. E. Welch (1992) Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 84:9-18.
- Hodell, D. A. and C. L. Schelske (1998) Production, sedimentation, and isotopic composition of organic matter in Lake Ontario. *Limnology and Oceanography*, 43:200-214.
- Jeffrey, L. M. (1969) Lipids of marine waters. Symposium on organic matter in natural waters, University of Alaska, College, September 1968. (cited by Williams and Gordon 1970)
- Karlsson, J., A. Jonsson, M. Meili and M. Jansson (2003) Control of zooplankton dependence on allochthonous organic carbon in humic and clear-water lakes in northern Sweden. *Limnology and Oceanography*, 48:269-276.
- Keough, J. R., M. E. Sierszen and C. A. Hagley (1996) Analysis of a Lake Superior coastal food web with stable isotope techniques. *Limnology and Oceanography*, 41:136-146
- Kling, G. W., B. Fry and W. J. O'Brien (1992) Stable isotopes and planktonic trophic structure in Arctic lakes. *Ecology* 73:561-566
- Lee, J. Y., T. Yoshioka and T. Hanazato (2002) Faunal trophic interaction in an oligotrophic-dystrophic lake (Shirakoma-ike, Japan). *Limnology*, 3:151-158.
- Middelburg, J. J. and J. Nieuwenhuize (1998) Carbon and nitrogen stable isotopes in suspended matter and sediments from the Schelde Estuary. *Marine Chemistry*, 60:217-225.
- Minagawa, M. and E. Wada (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48:1135-1140
- Minagawa, M. (1992) Reconstruction of human diet from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in contemporary Japanese hair: a stochastic method for estimating multi-source contribution by double isotopic tracers. *Applied Geochemistry*, 7:145-158.
- 南川雅男・吉岡崇仁 (共編) (2006) 「生物地球化学」地球化学講座第 5 巻、日本地球化学会監修、培風館、pp.256 .
- 三井進午・吉川春寿・中根良平・熊沢喜久雄 (編) (1980) 「重窒素利用研究法」学会出版センター、pp. 279.
- Ogawa, N.O., K. Yoshii, N.G. Melnik, N.A. Bondarenko, O.A. Timoshkin, N.S. Smirnova-Zalumi, V.V. Smirnov and E. Wada. (2000) Carbon and nitrogen isotope studies of the pelagic ecosystem and environmental fluctuations of Lake Baikal. In: *Lake Baikal. A Mirror in Time and Space for Understanding Global Change Processes*, (Ed. K. Minoura), Elsevier Science, p.262-272.
- Ogawa, N. O., T. Koitabashi, H. Oda, T. Nakamura,

- N. Ohkouchi and E. Wada (2001) Fluctuations of nitrogen isotope ratio of gobiid fish (Isaza) specimens and sediments in Lake Biwa, Japan, during the 20th century. *Limnology and Oceanography*, 46:1028-1036.
- 大手信人・川崎雅俊・木平英一・吉岡崇仁・占部城太郎(2006)陸水生態系の構造と機能、「地球環境と生態系 陸域生態系の科学」(武田博清・占部城太郎編) 共立出版(印刷中)。
- Ostrom, N. E., D. T. Long, E. M. Bell, and T. Beals (1998a) The origin and cycling of particulate and sedimentary organic matter and nitrate in Lake Superior. *Chemical Geology*, 152:13-28.
- Ostrom, P. H., N. E. Ostrom, J. Henry, B. J. Eadie, P. A. Meyers, and J. A. Robbins (1998b) Changes in the trophic state of Lake Erie: discordance between molecular $\delta^{13}\text{C}$ and bulk $\delta^{13}\text{C}$ sedimentary records. *Chemical Geology*, 152:163-179.
- Peters, K. E., R. E. Sweeney and I. R. Kaplan (1978) Correlation of carbon and nitrogen stable isotope ratios in sedimentary organic matter. *Limnology and Oceanography*, 23:598-604.
- Peterson, B., B. Fry, M. Hullar, S. Saupe and R. Wright (1994) The distribution and stable carbon isotopic composition of dissolved organic carbon in estuaries. *Estuaries*, 17:111-121.
- Popp, B. N., E. A. Laws, R. R. Bidigare, J. E. Dore, K. L. Hanson and S. G. Wakeham (1998) Effect of phytoplankton cell geometry on carbon isotopic fractionation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 60:69-77.
- Quay, P. D., D. O. Wilbur, J. E. Richey, J. I. Hedges, A. H. Devol and R. Victoria (1992) Carbon cycling in the Amazon River: Implications from the ^{13}C compositions of particles and solutes. *Limnology and Oceanography*, 37:857-871.
- Rau, G. H., A. J. Mearns, D. R. Young, R. J. Olson, H. A. Schafer and I. R. Kaplan (1983) Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*, 64:1314-1318
- Santschi, P. H., L. Guo, M. Baskaran, S. Trumbore, J. Southon, T. S. Bianchi, B. Honeyman and L. Cifuentes (1995) Isotopic evidence for the contemporary origin of high-molecular weight organic matter in oceanic environments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 59:625-631.
- Schiff, S. L., R. Aravena, S. E. Trumbore, M. J. Hinton, R. Elgood and P. J. Dillon (1997) Export of DOC from forested catchments on the Precambrian Shield of central Ontario: Clues from ^{13}C and ^{14}C . *Biogeochemistry*, 36:43-65.
- Schoenheimer, R. and D. Rittenberg (1939) Studies in protein metabolism. *Journal of Biological Chemistry*, 127: 285-299.
- Sweeney, R. E. and I. R. Kaplan (1980) Natural abundances of ^{15}N as a source indicator for nearshore marine sedimentary and dissolved nitrogen. *Marine Chemistry*, 9:81-94.
- Takahashi, K., E. Wada, and M. Sakamoto (1990) Carbon isotope discrimination by phytoplankton and photosynthetic bacteria in monomictic Lake Fukami-ike. *Archiv für Hydrobiologie*, 120:197-210.
- Toda, H. and E. Wada (1990) Use of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios to evaluate the food source of the mysid, *Neomysis intermedia* Czerniawsky, in a eutrophic lake in Japan. *Hydrobiologia*, 194:85-90.
- Wada, E., M. Minagawa, H. Mizutani, T. Tsuji, R. Imaizumi and K. Karasawa (1987) Biogeochemical studies on the transport of organic matter along the Otsuchi River watershed, Japan. *Estuary, Coastal and Shelf Science*, 25:321-336.
- Williams, P. M. and E. R. M. Druffel (1987) Radiocarbon in dissolved organic matter in the central North Pacific Ocean. *Nature*,

330:246-248.

- Williams, P. M. and L. I. Gordon (1970) Carbon-13:carbon-12 ratios in dissolved and particulate organic matter in the sea. *Deep-Sea Research*, 17:19-27.
- Yamada, Y., T. Ueda and E. Wada (1996) Distribution of carbon and nitrogen isotope ratios in the Yodo River watershed. *Japanese Journal of Limnology*, 57:467-477.
- Yoshii, K., N. G. Melnik, O. A. Timoshkin, N. A. Bondarenko, P. N. Anoshko, T. Yoshioka and E. Wada (1999) Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal. *Limnology and Oceanography*, 44:502-511.
- Yoshioka, T. (1991) Assessment of primary production in eutrophic lake from carbon and nitrogen isotope ratios of a carnivorous fish (a pond smelt). *Mass Spectroscopy*, 39(5):277-281.
- Yoshioka, T. (1997) Phytoplanktonic carbon isotope fractionation: equations accounting for CO₂-concentrating mechanisms. *Journal of Plankton Research*, 19:1455-1476.
- Yoshioka, T. (2001) Stable isotope studies. In "Lake Kizaki", Saijo, Y. and Hayashi, H. (eds), Backhyus Publisher, Leiden, The Netherlands, pp. 173-181.
- Yoshioka, T., E. Wada and Y. Saijo (1988) Isotopic characterization of Lake Kizaki and Lake Suwa. *Japanese Journal of Limnology*, 49:119-128.
- Zohary, T., J. Erez, M. Gophen, I. Berman-Frank and M. Stiller (1994) Seasonality of stable carbon isotopes within the pelagic food web of Lake Kinneret. *Limnology and Oceanography*, 39:1030-1043.