

〔農工研技報 214〕
〔197～208, 2013〕

人為的攪乱を受けない環境における魚類の 炭素・窒素安定同位体比特性

－ラオス国農業水路系を例とする水域環境多様性の検討－

森 淳* 森岡伸介** 小出水規行* Bounsong Vongvichith***
渡部恵司* 西田一也****

*資源循環工学研究領域生態工学担当

**国際農林水産業研究センター

***Living Aquatic Resources Research Center, Lao PDR

****日本学術振興会・資源循環工学研究領域生態工学担当

キーワード：炭素安定同位体比, 窒素安定同位体比, 環境要素, メコン川, 生息環境の多様性

I 緒言

ラオス国をはじめとする、メコン川流域の農業水路系に生息する淡水魚の多くは、雨季と乾季によって生息場所を使い分け、あるいは繁殖を雨期に合わせた生態を有する。また雨期になると流水域のみならず止水域である水田の面積が増大し、魚類は時空間的にみて多様な生態系の中で生活史を展開している。しかしその詳細な生態はあまり知られていない。

食物網の解析に用いられている炭素・窒素安定同位体比（それぞれ $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ ）は、水田生態系における動物の移動などの生態や水田生態系の構造の解析にも適用することができる（森ら（2009）、森ら（2008）、森ら（2006）など）。特にラオス国の農村部のような、都市部から排出される物質による人為の影響を強く受けていない地域においては物質フローの攪乱が少なく、この解析が有効であると考えられる。

本稿では、灌漑期に現地において頻出する *Esomus metallicus* と *Parambassis siamensis* の $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ を分析し、生態や環境との関係を解析した。この結果をもとに、人為の影響を受けている我が国の水田生態系において、魚類など水生生物の $\delta^{13}\text{C}$ を用いた水域環境の多様性評価の可能性を検討する。このことは、農業農村整備事業などによる農業水利施設系を整備した後に環境性を定量的に評価する手法の開発に資する。

II 対象種の特徴と調査手法

1 *E. metallicus* と *P. siamensis* の食性

Rainboth (1996) によれば、*E. metallicus* はコイ科に属し、体長は7.5cm程度、動物プランクトン、陸上昆虫、水生昆虫の幼虫を餌としている。現地では発酵させた塩辛状

のペーストにして食用にしている。*P. siamensis* はタカサゴイシモチ科に属し、体長は7cm程度、水生無脊椎動物や甲殻類などを餌としている。

2 炭素・窒素安定同位体比と食物網

生物の組織は、植物が生産した有機物あるいはこれに依存する動物を摂食、同化することによって作り出されている。餌となる生物と上位消費者の間では、生物体全体としての平均的な $\delta^{13}\text{C}$ はほとんど変わらず、上位消費者の $\delta^{15}\text{N}$ は約3%高くなる、つまり ^{15}N の割合が増えるという性質がある。このため $\delta^{13}\text{C}$ からは食物網の起源に関する、 $\delta^{15}\text{N}$ からは栄養段階に関する情報を得ることができる（和田、1984；Canaba and Rasmussen, 1991）。南川（1997）は、安定同位体比によって食物網の系統解析、栄養段階の推定、食資源の利用率推定および雑食度の推定が可能としている。

3 調査手法

2010年10月にラオス国の6地点（Fig.1）において網を用いて試料を採捕した。

調査は6箇所の調査地点で行った。これらは首都ヴィエンチャンの北方に位置する水田地帯、集落の水路および溜池である。

St.1は貯水池とつながった水路（Fig.2）、St.2は連続した水路（Fig.3）、St.3は大きな貯水池（Namxouang Reservoir）下流の河川（Fig.4）である。St.4は溜池と水路からなる養魚施設であるが（Fig.5）、粗放的な経営であり給餌されていない。St.5は道路に沿った水路（Fig.6）、St.6は上流に人家のない水田と水路で構成されている（Fig.7）。

各St.につき10尾ずつ、筋肉、消化管および骨に分け、脱脂、乾燥、粉碎を行った後専用のスズカップに

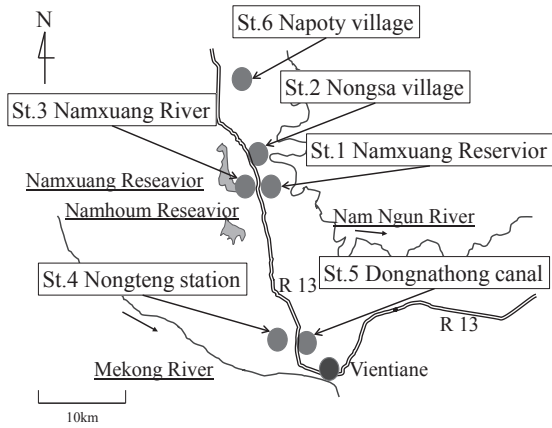


Fig.1 調査地点の位置
Location of investigation stations

充填し、サーモエレクトロン社製の質量分析器DeltaV ADVANTAEを用いて $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ を測定した。統計分析にはIBM社製SPSS19を用いた。

Ⅲ 結果

1 両種全体の特徴

*E. metallicus*はSt.3以外の調査地点において(標準体長の平均値:40.3mm, 標準偏差:3.3mm), *P. siamensis*はSt.3とSt.4において(同様に36.8mm, 3.5mm), 採捕された(Fig.8)。

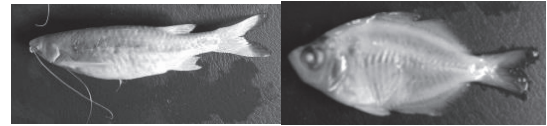


Fig.8 採捕された*E. metallicus*(左)と*P. siamensis*(右)
Caught *E. metallicus*(left) and *P. siamensis*(right)

採捕された両種全体の $\delta^{13}\text{C}$ 平均, 標準偏差, 最大値, 最小値をTable 1に示す。同様に $\delta^{15}\text{N}$ についてTable 2に示す。

*E. metallicus*の消化管を除き, 両種, 各部位ともに $\delta^{13}\text{C}$ は $\delta^{15}\text{N}$ に比べて標準偏差が大きい。*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ の標準偏差は, いずれの部位においても*P. siamensis*より大きい。

利用している餌資源の生態的特徴や成長とともに餌資源, 栄養段階が変化している可能性を把握するために, $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ および体長と $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ の相関係数を求めたが, 両種とも各部位とも, $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の間に有意な相関は認められなかった。

体長と $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ の間の相関は, *P. siamensis*の骨の $\delta^{15}\text{N}$ の間に-0.86の非常に強い負の相関($p < 0.01$)が認められたがそれ以外に有意な相関は認められなかった。

2 調査地点別の $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$

a 相関

調査地点ごとの $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ 間の相関をTable 3に示す。



Fig.2 St.1の景観(流水域と止水域で構成)
Landscape of St.1
(Consisting of lotic and static water)



Fig.3 St.2の景観(止水域で構成)
Landscape of St.2
(Consisting of static water)



Fig.4 St.3の景観
(流水域と, 上流の止水域で構成)
Landscape of St.3
(Consisting of lotic and upstream static water)



Fig.5 St.4の景観(流水域と止水域で構成)
Landscape of St.4
(Consisting of lotic and static water)



Fig.6 St.5の景観(流水域で構成)
Landscape of St.5
(Consisting of lotic water)



Fig.7 St.6の景観
(流水域と止水域で構成)
Landscape of St.6
(Consisting of lotic and static water)

E. metallicus は、St.1の筋肉 ($r=0.63$, $p<0.05$), 消化管 ($r=0.71$, $p<0.05$) で正の相関, St.4の筋肉 ($r=0.77$,

$p<0.01$), St.6の消化管 ($r=0.68$, $p<0.05$) で有意な正の相関があった。*P. siamensis* はいずれの調査地点, 部位でも負の相関がみられた。このうちSt.3の筋肉 ($r=-0.93$, $p<0.01$) と骨 ($r=-0.83$, $p<0.01$) で有意だった。

Table 1 $\delta^{13}\text{C}$ の部位別平均, 標準偏差(SD), 最大値および最小値 $\delta^{13}\text{C}$ (average by parts, standard deviation, maximum and minimum) (単位: ‰)

魚種	部位	平均	SD	最大値	最小値
<i>E. metallicus</i>	筋肉	-26.0	2.9	-20.5	-31.9
	消化管	-28.5	2.0	-23.2	-34.0
	骨	-27.0	2.6	-21.8	-33.0
<i>P. siamensis</i>	筋肉	-27.0	2.1	-21.5	-29.9
	消化管	-32.7	1.7	-29.8	-35.5
	骨	-27.6	2.0	-22.4	-30.5

体長と $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ の相関係数を**Table 4**に示す。体長と $\delta^{13}\text{C}$ に何らかの相関があれば, 成長とともに利用している餌資源が変化していることを知る手がかりとなる。

体長と $\delta^{13}\text{C}$ の間には, St.5において*E. metallicus*の骨 ($r=-0.64$, $p<0.05$) との間で有意な負の相関が, St.4において*P. siamensis*の筋肉 ($r=0.69$, $p<0.01$) および骨 ($r=0.83$, $p<0.05$) で有意な正の相関がみられた以外は, 有意な相関は認められなかった。

体長と $\delta^{15}\text{N}$ の間には有意な相関は認められなかった。

Table 2 $\delta^{15}\text{N}$ の部位別平均, 標準偏差(SD), 最大値および最小値 $\delta^{15}\text{N}$ (average by parts, standard deviation, maximum and minimum) (単位: ‰)

魚種	部位	平均	SD	最大値	最小値
<i>E. metallicus</i>	筋肉	7.9	1.6	10.9	4.9
	消化管	6.1	2.3	10.6	2.3
	骨	6.8	1.6	9.7	2.5
<i>P. siamensis</i>	筋肉	12.2	0.9	13.7	10.2
	消化管	9.4	1.6	11.9	5.4
	骨	10.6	1.0	12.6	8.8

b 調査地点間の特徴

個体ごとの部位別 $\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$ を地点別に表したグラフを, *E. metallicus*について**Fig.9**~**Fig.18**に, *P. siamensis*について**Fig.19**~**Fig.22**に, それぞれ示す。また**Table 5**に各採捕地別の $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ の平均値, 標準偏差等の統計項目を示す。この中で特徴的なものを述べる。

各調査地点においても, *E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ は $\delta^{15}\text{N}$ に比べて個体間および個体部位間のバラツキが大きかった。ここでは*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ について述べる。St.1の筋

Table 3 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の相関係数
Correlation coefficient of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$

	部位	St.1	St.2	St.3	St.4	St.5	St.6
<i>E. metallicus</i>	筋肉	0.63*	-0.51		0.77**	0.22	0.40
	消化管	0.71*	-0.13		0.59	0.07	0.68*
	骨	0.43	-0.53		0.52	0.18	0.27
<i>P. siamensis</i>	筋肉			-0.93**	-0.06		
	消化管			-0.17	-0.56		
	骨			-0.83**	-0.02		

注: *は有意水準5%, **は有意水準1%

Table 4 体長と $\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$ の相関係数
Correlation coefficient of body length and $\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$

同位体の種類	魚種	部位	St.1	St.2	St.3	St.4	St.5	St.6
$\delta^{13}\text{C}$	<i>E. metallicus</i>	筋肉	-0.30	0.51		0.07	-0.60	0.15
		消化管	-0.09	-0.08		-0.06	-0.58	0.22
		骨	-0.54	0.27		0.08	-0.64*	0.22
	<i>P. siamensis</i>	筋肉			-0.13	0.69*		
		消化管			0.01	-0.17		
		骨			-0.26	0.83*		
$\delta^{15}\text{N}$	<i>E. metallicus</i>	筋肉	-0.51	-0.32		-0.19	-0.43	0.14
		消化管	-0.03	0.26		0.37	0.14	0.33
		骨	-0.21	-0.42		-0.49	-0.02	0.29
	<i>P. siamensis</i>	筋肉			0.25	-0.11		
		消化管			-0.59	0.09		
		骨			0.41	-0.23		

注: *は有意水準5%, **は有意水準1%

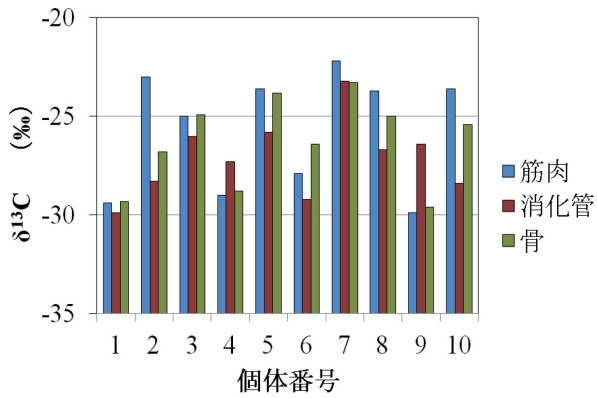


Fig.9 部位別 δ¹³C (St.1, *Esomus metallicus*)
δ¹³C by parts (St.1, *Esomus metallicus*)

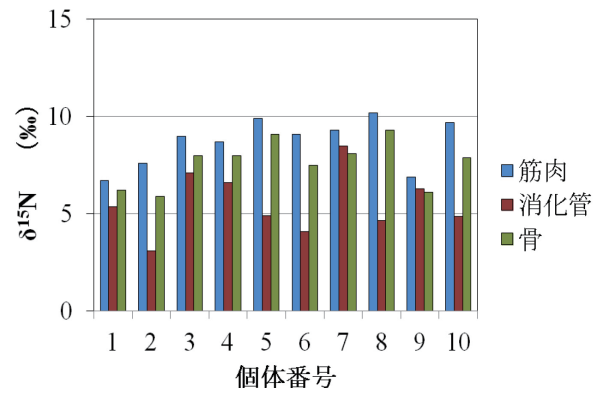


Fig.10 部位別 δ¹⁵N (St.1, *Esomus metallicus*)
δ¹⁵N by parts (St.1, *Esomus metallicus*)

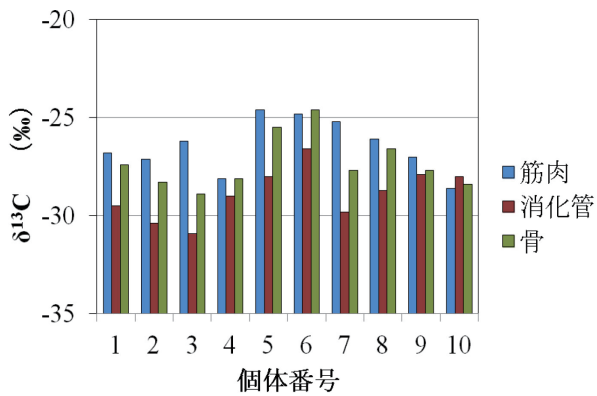


Fig.11 部位別 δ¹³C (St.2, *Esomus metallicus*)
δ¹³C by parts (St.2, *Esomus metallicus*)

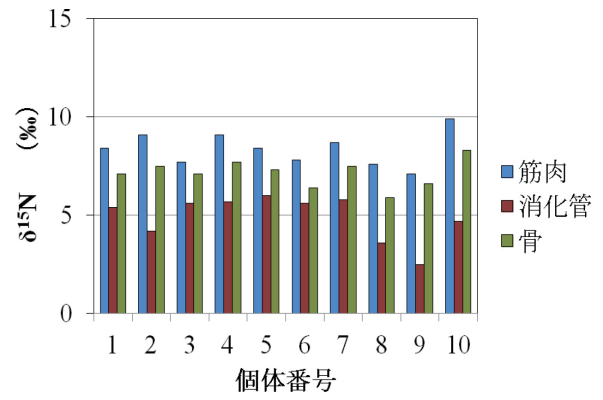


Fig.12 部位別 δ¹⁵N (St.2, *Esomus metallicus*)
δ¹⁵N by parts (St.2, *Esomus metallicus*)

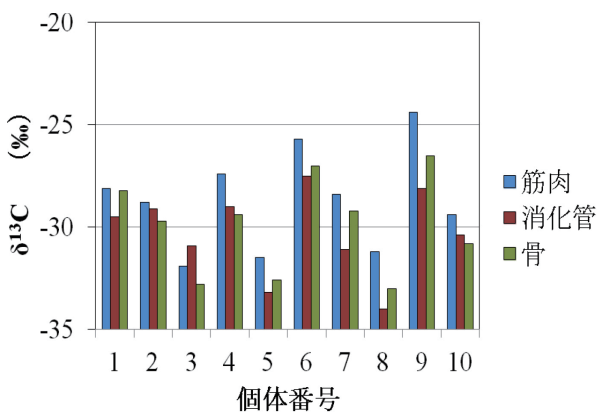


Fig.13 部位別 δ¹³C (St.4, *Esomus metallicus*)
δ¹³C by parts (St.4, *Esomus metallicus*)

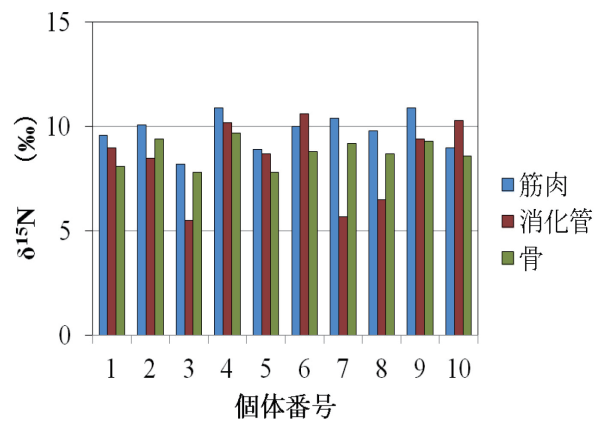


Fig.14 部位別 δ¹⁵N (St.4, *Esomus metallicus*)
δ¹⁵N by parts (St.4, *Esomus metallicus*)

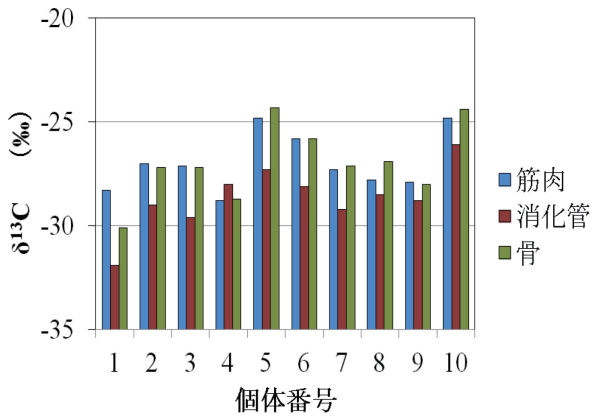


Fig.15 部位別 $\delta^{13}\text{C}$ (St.5, *E. metallicus*)
 $\delta^{13}\text{C}$ by parts (St.5, *E. metallicus*)

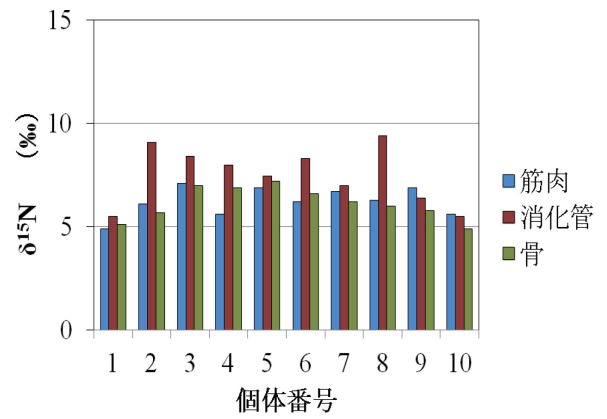


Fig.16 部位別 $\delta^{15}\text{N}$ (St.5, *E. metallicus*)
 $\delta^{15}\text{N}$ by parts (St.5, *E. metallicus*)

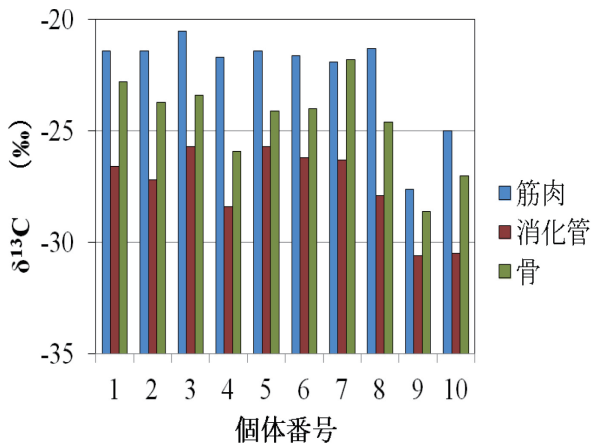


Fig.17 部位別 $\delta^{13}\text{C}$ (St.6, *E. metallicus*)
 $\delta^{13}\text{C}$ by parts (St.6, *E. metallicus*)

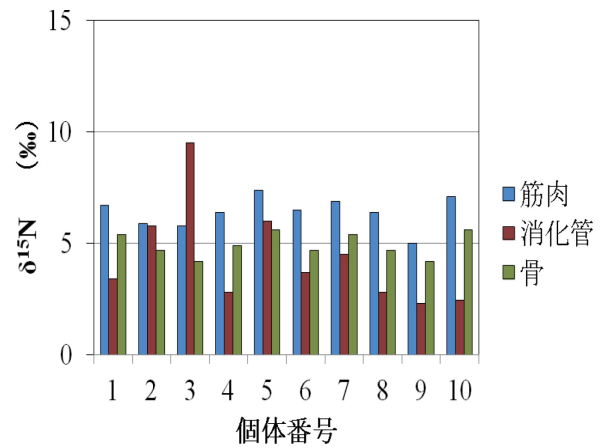


Fig.18 部位別 $\delta^{15}\text{N}$ (St.6, *E. metallicus*)
 $\delta^{15}\text{N}$ by parts (St.6, *E. metallicus*)

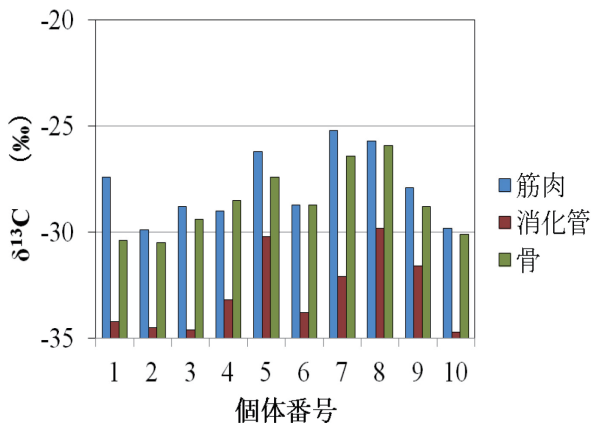


Fig.19 部位別 $\delta^{13}\text{C}$ (St.3, *P. siamensis*)
 $\delta^{13}\text{C}$ by parts (St.3, *P. siamensis*)

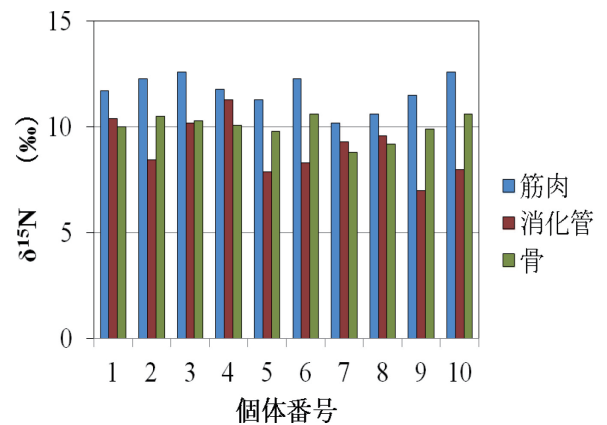


Fig.20 部位別 $\delta^{15}\text{N}$ (St.3, *P. siamensis*)
 $\delta^{15}\text{N}$ by parts (St.3, *P. siamensis*)

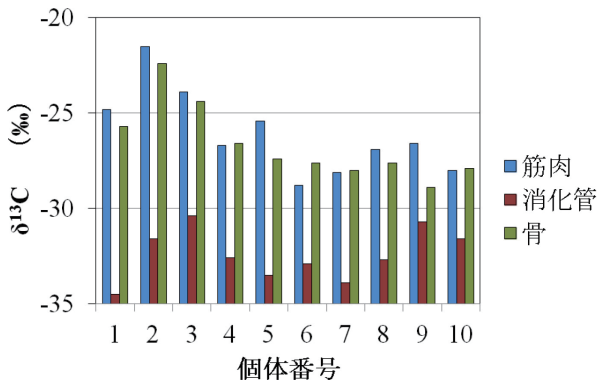


Fig.21 部位別 δ¹³C (St.4, *P. siamensis*)
δ¹³C by parts (St.4, *P. siamensis*)

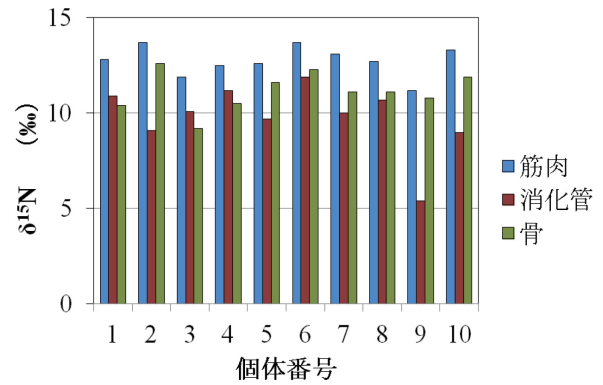


Fig.22 部位別 δ¹⁵N (St.4, *P. siamensis*)
δ¹⁵N by parts (St.4, *P. siamensis*)

Table 5 地点別 δ¹³C・δ¹⁵Nの統計項目
Statistical value of δ¹³C・δ¹⁵N by station

同位体	種類	地点	部位	平均	標準偏差	最大	最低	範囲	歪度	尖度	S-W
δ ¹³ C	<i>E. metallicus</i>	St.1	骨	-26.3	2.3	-23.3	-29.6	6.3	-0.3	-1.3	0.387
			消化管	-27.1	1.9	-23.2	-29.9	6.7	0.6	0.6	0.810
			筋肉	-25.7	3.0	-22.2	-29.9	7.7	-0.4	-1.9	0.045*
		St.2	骨	-27.3	1.4	-24.6	-28.9	4.3	1.1	0.4	0.190
			消化管	-28.9	1.3	-26.6	-30.9	4.3	0.1	-0.5	0.931
			筋肉	-26.5	1.3	-24.6	-28.6	4.0	-0.1	-0.9	0.745
		St.4	骨	-29.9	2.4	-26.5	-33.0	6.5	-0.0	-1.3	0.412
			消化管	-30.3	2.1	-27.5	-34.0	6.5	-0.6	-0.4	0.610
			筋肉	-28.7	2.5	-24.4	-31.9	7.5	0.3	-0.6	0.695
		St.5	骨	-27.0	1.8	-24.3	-30.1	5.8	0.0	-0.1	0.662
			消化管	-28.7	1.5	-26.1	-31.9	5.8	-0.6	2.0	0.663
			筋肉	-27.0	1.4	-24.8	-28.8	4.0	0.6	-0.8	0.289
	St.6	骨	-24.6	2.0	-21.8	-28.6	6.8	-0.8	0.3	0.571	
		消化管	-27.5	1.8	-30.6	-30.6	4.9	-0.9	-0.5	0.073	
		筋肉	-22.4	2.2	-27.6	-27.6	7.1	-2.0	3.4	0.001**	
	<i>P. siamensis</i>	St.3	骨	-28.6	1.6	-25.9	-30.5	4.6	0.5	-0.8	0.397
			消化管	-32.9	2.0	-29.8	-35.5	5.7	0.5	-1.0	0.441
			筋肉	-27.9	1.7	-25.2	-29.9	4.7	0.4	-1.2	0.368
St.4		骨	-26.7	2.0	-22.4	-28.9	6.5	1.3	1.3	0.109	
		消化管	-32.4	1.4	-30.4	-34.5	4.1	0.1	-1.0	0.826	
		筋肉	-26.0	2.2	-21.5	-28.8	7.3	0.9	0.6	0.519	
δ ¹⁵ N	<i>E. metallicus</i>	St.1	骨	7.1	2.0	9.3	2.5	6.8	-1.4	2.3	0.079
			消化管	5.5	1.6	8.5	3.1	5.4	0.4	-0.0	0.936
			筋肉	8.7	1.2	10.2	6.7	3.5	-0.7	-0.9	0.234
		St.2	骨	7.1	0.7	8.3	5.9	2.4	-0.3	0.1	0.942
			消化管	4.9	1.1	6.0	2.5	3.5	-1.2	0.7	0.054
			筋肉	8.4	0.8	9.9	7.1	2.8	0.3	-0.5	0.893
		St.4	骨	8.7	0.7	9.7	7.8	1.9	-0.2	-1.3	0.471
			消化管	8.4	1.9	10.6	5.5	5.1	-0.6	-1.2	0.144
			筋肉	9.8	0.9	10.9	8.2	2.7	-0.4	-0.5	0.720
		St.5	骨	6.1	0.8	7.2	4.9	2.3	-0.2	-1.1	0.676
			消化管	7.5	1.4	9.4	5.5	3.9	-0.3	-1.1	0.531
			筋肉	3.2	0.7	7.1	4.9	2.2	-0.6	-0.4	0.537
	St.6	骨	4.9	0.5	5.6	4.2	1.4	-0.1	-1.4	0.155	
		消化管	4.3	2.2	9.5	2.3	7.2	1.5	2.3	0.042*	
		筋肉	6.4	0.7	7.4	5.0	2.4	0.7	-0.6	0.811	
	<i>P. siamensis</i>	St.3	骨	10.0	0.6	10.6	8.8	1.8	-1.0	0.3	0.222
			消化管	9.0	1.3	11.3	7.0	4.3	0.2	-0.8	0.891
			筋肉	11.7	0.8	12.6	10.2	2.4	-0.7	-0.4	0.358
St.4		骨	11.2	1.0	12.6	9.2	3.4	-0.4	-0.2	0.904	
		消化管	9.8	1.8	11.9	5.4	6.5	-1.7	4.1	0.058	
		筋肉	12.8	0.8	13.7	11.2	2.5	-0.7	0.4	0.562	

注1：表中のS-WはShapiro-Wilk検定を指す。
注2：*は有意水準5%，**は有意水準1%を表す。

肉で見れば、個体番号1のように-29.4%の低い値を示す個体がある一方で、個体番号7のように-22.2%の高い値を示す個体もある。さらに同じ個体であっても、個体番号2のように個体部位間のバラツキが大きいものもみられた (Fig.9)。これらの個体間ならびに同一個体部位間のバラつきは、St.4でもみられた (Fig.13)。

これに対してSt.2 (Fig.11), St.5 (Fig.15)は比較的個体間、個体部位間のバラツキが小さい。このことはTable 5の標準偏差からも確認できる。Table 5において消化管の標準偏差は2部位より小さかった。St.6は、 $\delta^{13}\text{C}$ の低い個体と高い個体に分かれた (Fig.17)。

c $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップと分布・平均値

Fig.23に調査地点毎の炭素-窒素安定同位体分布を示す。*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ は地点間のバラツキが大きい。また地点内の個体間にも分布の差がみられた。この特徴については後述する。

調査地点ごとに*E. metallicus*の筋肉、消化管および骨の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ のヒストグラムを描くと、Fig.24のように正規分布しているとは考えにくいものがみられた。このため、まず①分布の正規性を検定した後に等分散性を検定し、②それぞれの結果に応じた方法で有意差の検討を行い、③多重比較によりどの調査地点間に有意差が存在

するかを判定することにした。

Shapiro-Wilk検定を行い正規性を検証したところ、筋肉の $\delta^{13}\text{C}$ についてはSt.1とSt.6において正規分布するという帰無仮説が棄却された (それぞれ順に、 $p<0.05$, $p<0.01$)。同様に消化管の $\delta^{15}\text{N}$ についてSt.6において正規分布するという帰無仮説が否定された ($p<0.05$)。筋肉の $\delta^{13}\text{C}$ をKruskal Wallis検定を行った結果、有意差が見られた ($p<0.01$)。Steel-Dwassの方法により多重比較を行ったところ、St.6は他の全ての調査地点に対して有意に高かった ($p<0.05$)。同様に消化管の $\delta^{15}\text{N}$ についても有意差が見られ ($p<0.01$)、Steel-Dwassの方法により多重比較を行ったところ、St.4はSt.1, St.2, St.6に対して、St.5はSt.2に対してそれぞれ有意に高かった ($p<0.05$)。

*E. metallicus*の正規分布していた部位・同位体について一元配置分析を、等分散ではなかった骨・ $\delta^{15}\text{N}$ についてはDunnnett T3の方法により、その他はTukeyの方法により、それぞれ多重比較を行った (Table 6 ~ Table 9)。

P. siamensis (筋肉および骨)の $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ の平均値についてt検定を行ったところ、いずれもSt.3-St.4間に有意差は認められなかった。

d 水域環境と標準偏差

St.1からSt.6まで*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差にみられた固有差は、現地の土地利用、特に水域の面積・配置との関連があると考え、環境要素を説明変数とする重回帰分析を行った。具体的には、日本の淡水魚の移動分散範囲はほぼ1km以内であるとの知見が得られていることから (西田ら (2006), 竹村ら (2006) など)、航空写真をもとに半径1km以内の土地利用を解析し、水田面積率、溜池面積率、溜池の数、大きな水路 (幅2m以上)の延長、大きな貯水池の有無、流速の大小を説明変数とした。

筋肉の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差を目的変数とし、共線性を考慮して重回帰分析を行ったところ、水田面積率 ($\beta=0.565$, $p<0.05$)、溜池面積率 ($\beta=0.836$, $p<0.05$)、大きな水路の延長 ($\beta=0.655$, $p<0.05$)を説明変数とする重回帰式が得られた ($R^2=0.998$)。

また同様に消化管の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差を目的変数として重回帰分析を行ったところ、水田面積率 ($\beta=0.894$, $p<0.05$)、溜池面積率 ($\beta=1.390$, $p<0.05$)を説明変数とする重回帰式が得られた ($R^2=0.938$)。

骨の $\delta^{13}\text{C}$, 全ての部位別 $\delta^{15}\text{N}$ については有意な重回帰式は得られなかった。

IV 考察

1 栄養段階と食性

St.4で採捕された*E. metallicus*の筋肉の平均 $\delta^{15}\text{N}$ は9.8‰, *P. siamensis*は12.8‰, 両者の差は3.0‰となった。この差は栄養段階の1に相当する。

*P. siamensis*は肉食者を食う三次消費者ではないから、

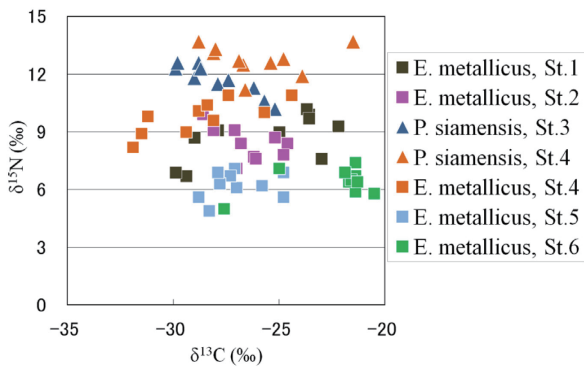


Fig.23 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップ (筋肉)
 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ map (muscle)

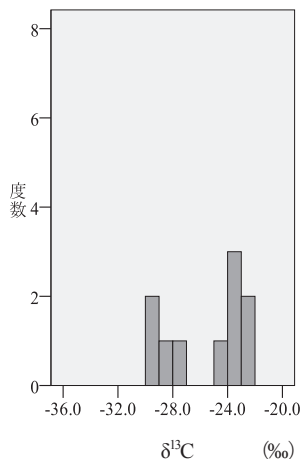


Fig.24 *E. metallicus* 筋肉の $\delta^{13}\text{C}$ 分布 (St.1)
 $\delta^{13}\text{C}$ distribution of *E. metallicus* muscle (St.1)

Table 6 $\delta^{13}\text{C}$ の平均差の有意確率 (*E. metallicus*-消化管)*
Significance probability of $\delta^{13}\text{C}$ average difference
(*E. metallicus*-digestive tube)

	St.1	St.2	St.4	St.5
St.1				
St.2	0.19			
St.4	0.02*	0.40		
St.5	0.31	1.00	0.25	
St.6	0.99	0.42	0.01**	0.60

Table 7 $\delta^{13}\text{C}$ の平均差の有意確率 (*E. metallicus*-骨)*
Significance probability of $\delta^{13}\text{C}$ average difference
(*E. metallicus*-bone)

	St.1	St.2	St.4	St.5
St.1				
St.2	0.80			
St.4	0.00**	0.04*		
St.5	0.95	1.00	0.02*	
St.6	0.31	0.03*	0.00**	0.08

Table 8 $\delta^{15}\text{N}$ の平均差の有意確率 (*E. metallicus*-筋肉)*
Significance probability of $\delta^{15}\text{N}$ average difference
(*E. metallicus*-muscle)

	St.1	St.2	St.4	St.5
St.1				
St.2	1.00			
St.4	0.24	0.01**		
St.5	0.80	0.07	0.00**	
St.6	0.06	0.00**	0.00**	0.01**

Table 9 $\delta^{15}\text{N}$ の有意確率 (*E. metallicus*-骨)**
Significance probability of $\delta^{15}\text{N}$ average difference
(*E. metallicus*-bone)

	St.1	St.2	St.4	St.5
St.1				
St.2	1.00			
St.4	0.24	0.19		
St.5	0.91	0.99	0.48	
St.6	0.09	0.00**	0.00**	0.00**

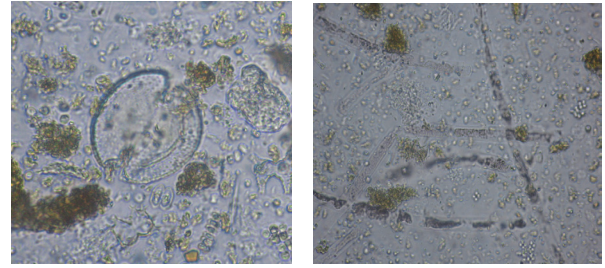
注：*はTukeyの方法，**はDunnett T3の方法による

*E. metallicus*はこれより栄養段階が1低い一次消費者，すなわち草食であることが明らかになった。*E. metallicus*の消化管内容物調査では植物プランクトンやデトリタスが見いだされた (Fig.25 森岡，未発表) こともこのことと符合する。

2 両種の $\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$ 特性の違い

両種とも $\delta^{13}\text{C}$ の標準偏差は $\delta^{15}\text{N}$ より大きい。このことは，魚体を構成する有機物の起源である生産者の $\delta^{13}\text{C}$ に多様性があることを示している。この差が生じる要因は，餌資源の違いあるいは同一餌資源内の $\delta^{13}\text{C}$ 偏差である。

*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の間には，St.1，St.4およびSt.6において有意な正の相関がみられた一方で，St.2に



(ツツミモ属の一種) (サヤミドロ属の一種)

Fig.25 *E. metallicus*の消化管内容物 (森岡，未発表)
Digestive tube contents of *E. metallicus* (Morioka, unpublished)

おいては負の相関がみられた。*E. metallicus*の栄養段階が2であることから，餌となった生産者の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の間に何らかの相関が存在する場合があること，正負双方の相関がみられたことから，*E. metallicus*が利用している生産者の生息環境や生態的地位-利用している空間や資源，すなわち光合成に用いられている溶存態無機炭素 (Dissolved Organic Carbon : DIC) や溶存態無機態窒素 (Dissolved Inorganic Nitrogen : DIN) など-に固有性があることが示唆された。この固有性とは，DICの $\delta^{13}\text{C}$ ，DINの $\delta^{15}\text{N}$ が生息環境による違いとなって現れる。

体長と $\delta^{13}\text{C}$ との間には明確な相関がみられず，成長による餌資源の変化は確認できなかった。また体長と $\delta^{15}\text{N}$ の間にも相関は認められず，栄養段階の変化は確認できなかった。

次に両種間の $\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$ 差について考察する。全般的に*P. siamensis*は*E. metallicus*に比べて標準偏差が小さかった。生産者の $\delta^{13}\text{C}$ は，後述するように生育環境の影響を受け分布域が広く，1次消費者である*E. metallicus*はこの多様性を受けのに対して，2次消費者である*P. siamensis*の $\delta^{13}\text{C}$ は1次消費者の $\delta^{13}\text{C}$ の違いが相殺されるため，標準偏差が小さくなったと考えられる。

また消化管の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差が他の2部位に比べて小さかったのは，同位体回転速度の速い消化管が採捕場所の生産者の $\delta^{13}\text{C}$ に収束するためと考えられる。

3 地点ごとの特徴

調査地点は，St.1，St.3，St.4，St.6のように止水域である溜池・ダム・水田と，流水域である農水路で構成される地点，止水域で構成されるSt.2，流水域で構成されるSt.5に分けられる。

St.1を例に水域環境と $\delta^{13}\text{C}$ 分布の関係を考えることにする。ここでは，St.5など流水域あるいは止水域のみで構成されている調査地点に比べると流速，水深などの水の物理性などの水域環境が多様である。 $\delta^{13}\text{C}$ のバラつきが大きく，しかも一般的に骨は筋肉より低い $\delta^{13}\text{C}$ を示すにもかかわらず，逆転している個体もみられる (Fig.9)。この傾向はSt.4でも同様である (Fig.13)。これらの地点では，様々な生息場所で育成した個体-そこで利用してきた有機物の $\delta^{13}\text{C}$ は多様であり，同位体の回転速度が遅

い骨に、より強く刻印されている一が集まって個体群を形成していると考えられる。

一方St.6では、ほとんどの個体の骨の $\delta^{13}\text{C}$ は筋肉より低く、しかも個体番号9と10以外の個体はかなり近い値を示した (Fig.17)。これは、St.6は上流に溜池はあるものの、流速の小さな水路と水田によって構成される、かなり均質的な空間であり、本種が利用した餌資源の炭素起源に共通性があるためと考えられる。

また、 $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差と環境要素との重回帰分析の結果から、水域の多様性や止水域の面積が大きいと $\delta^{13}\text{C}$ の標準偏差は大きいことが明らかになった。次にこのことについて考察する。

4 採捕地点間の差と藻類 $\delta^{13}\text{C}$ の固有性

*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ は-20.5%から-31.9%の広い分布域にあり、しかも採捕地点間で有意差が見られた。一般に、-20%前後の高い $\delta^{13}\text{C}$ を示す生産者は、

①植物プランクトンなどの藻類

または

②約-15%から-10%の高い $\delta^{13}\text{C}$ を示す C_4 植物またはその腐植が、これより低い $\delta^{13}\text{C}$ を示す C_3 植物などの有機物と混合している場合

である。

C_4 植物のほとんどが陸上植物だから、魚類の $\delta^{13}\text{C}$ に C_4 植物が影響を与えるとすれば、流域の多くが例えばトウモロコシ (*Zea mays*) のような C_4 植物が長年にわたって栽培され、土壤に含まれる有機物の多くがトウモロコシの腐植で占められ表面流によって水域に流入するというような極めて特殊な環境である。現地の土地利用状況から、②のメカニズムは考えにくく、*E. metallicus*は植物プランクトンを餌としている蓋然性が高い。

それでは逆に、これより低い $\delta^{13}\text{C}$ を示した個体も含まれていたのはなぜだろうか。プランクトンが-20%前後の値をとるのは、外洋のように大気とのガス交換が平衡状態にあるときである。湖沼など陸水の閉鎖系水域ではプランクトンの遺骸が分解され、光合成基質である溶存態無機炭素 (DIC: Dissolved Organic Carbon) の $\delta^{13}\text{C}$ が低くなることもある (山田・吉岡, 1999)。植物プランクトンが、大気から水中に取り込まれた CO_2 だけでなく、溜池内で分解されて生成された $\delta^{13}\text{C}$ の低いDICをも利用していれば、植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ は低くなり、したがってこれを餌として利用する生物の $\delta^{13}\text{C}$ は低くなる。これはプランクトン生活以外の生活史を有する藻類でも同様である。

我が国の水田生態系においてもこの現象が観測されている。以下、栃木県大田原市内の溜池直下流 (A地区) に生息していた、植物プランクトン食であるマツカサガイ (*Pronodularia japonensis*) でも-32.7%の低い $\delta^{13}\text{C}$ が観測された (森ら, 2009) Fig.26のマツカサガイは $\delta^{13}\text{C}$ が約-26.9%のFPOM (Fine Particulate Organic Matter: 細

粒有機物) を濾過して、-28.9%の偽糞を排出している。餌としていた植物プランクトンはマツカサガイの $\delta^{13}\text{C}$ を勘案すれば-34%前後と推定される。すなわちFPOMは、約-34%の植物プランクトンと、-28.9%のそれ以外のFPOM – おそらく陸上植物由来のデトリタスが主であろう – から構成されていると推定できる。Fig.27にこれまでに採捕した淡水二枚貝の $\delta^{13}\text{C}$ 分布を示す。これは生息環境による植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ の固有性を表している。栃木県内の溜池Bの直下流に生息するマツカサガイの $\delta^{13}\text{C}$ は-40.3%、さらに栃木県内の溜池C直下流に生息している、マツカサガイの近似種であるヨコハマシジラガイ (*Inversium yokohamensis*) は-33.9%だった。マシジミ属 (*Corbicula* sp) はA地区で-33.9%だったのに対して、これらよりはるかに広い流域を持つ栃木県思川で-24.8%、岩手県いさわ南部地区の原川で-26.9%だった。

溜池直下流に生息する二枚貝の $\delta^{13}\text{C}$ は低い傾向がみられたのは前述のように閉鎖系水域内で生成された $\delta^{13}\text{C}$ の低いDICが利用されているためであると考えられる。現時点で河川や流域を有する農業水路の二枚貝の $\delta^{13}\text{C}$ が高い値を示すメカニズムを特定することは出来ないが、水田で採捕されたカイミジンコ類 (Cypris) の $\delta^{13}\text{C}$ が約-20%を示した (森ら, 2007) ことから、大気と水田はガス平衡か、これに近い状態にあり、水田で生育する植

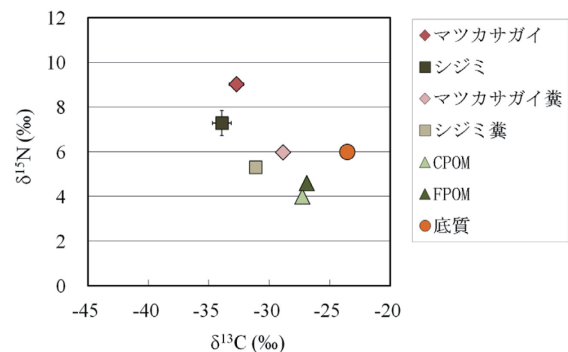


Fig.26 溜池Aの二枚貝の $\delta^{13}\text{C}$ (森ら (2007) を改変) $\delta^{13}\text{C}$ of bivalve in pond A (Mori et al. (2007), recasted)

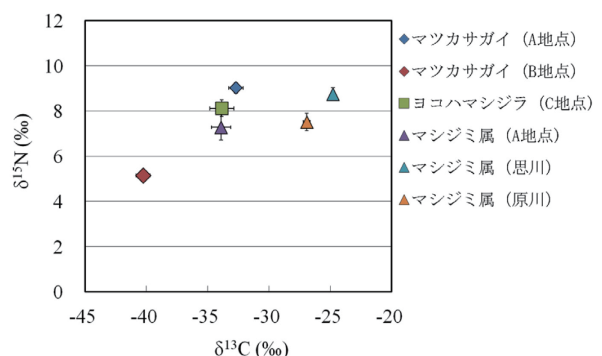


Fig.27 二枚貝の $\delta^{13}\text{C}$ 分布 (森ら (2007) を改変) $\delta^{13}\text{C}$ distribution of bivalve (Mori et al. (2007), recasted)

物プランクトンは溜池で生育したプランクトンに比べ高い $\delta^{13}\text{C}$ を示す可能性がある。河川や流域を有する農業水路の二枚貝がこれより高い $\delta^{13}\text{C}$ を示すのは、流域内の水田から排出された植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ が高いためかもしれない。

本調査地において *E. metallicus* 全体の $\delta^{13}\text{C}$ 分布域が広い要因は、*E. metallicus* の餌である植物プランクトンなどの藻類が光合成に利用するDICが多様な $\delta^{13}\text{C}$ を示すためと考えられる。DICを多様にする要因は、当該地域に点在する溜池やダムなど止水域における藻類の生育環境の違いと考える。

5 環境の多様性と関係

St.1からSt.6の*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差は、閉鎖系水域である溜池、ダムまたは水田と、流水域である水路で構成される場合に大きくなり、溜池あるいは水路が主体となっている水域では小さくなった。これは、水域で生産される植物プランクトンなどの藻類の $\delta^{13}\text{C}$ に環境による固有性を有すると考えられる—今回の調査では植物プランクトンなどの藻類の $\delta^{13}\text{C}$ は計測していないが、植物プランクトンの遺骸が池底に堆積している恒久的水域では低くなると予測される—のに対して、均質な環境においては生産者の $\delta^{13}\text{C}$ が一定の値に収束するためと考えられる。得られた重回帰式から水田面積率と溜池面積率が標準偏差を大きくすることが導き出されたのは、水域が広いことが水域環境の多様性に結びついているためだろう。

しかしながら、標準偏差のみを水域環境の多様性指標とすることは不十分であろう。たとえばSt.6の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差はSt.2やSt.5に比べて大きかったが、この水域環境はSt.1やSt.4と同様な程度に多様とは言いがたい。このことは、前述のようにかなり低い $\delta^{13}\text{C}$ を示す8尾の個体と高い値を示す2尾に分かれたことにも現れている。1次消費者の $\delta^{13}\text{C}$ を用いて水域環境の多様性を評価する場合、標準偏差と分布の双方を考慮すべきである。

6 我が国水田生態系への適用にむけて

本稿では植物プランクトンなどの藻類食の*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差が環境の多様性を指標する可能性について述べた。我が国に同様な生態を持つ種が生息していれば、生息環境の多様性の指標として用いることが出来る可能性がある。

国内には植物プランクトン食の魚類として、ハクレン (*Hypophthalmichthys molitrix*)、ゲンゴロウブナ (*Carassius cuvieri*) などが生息しているが、両種とも生息域は限定的である。濾過食者である二枚貝によっても、水域内の藻類の $\delta^{13}\text{C}$ 分布を計測できる。しかし、二枚貝は魚類ほど移動しないから、*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ が一定範囲内の餌生物の $\delta^{13}\text{C}$ 特性を表したのに対して、二枚貝は採捕地点に流下する水に含まれる藻類の $\delta^{13}\text{C}$ 特性を示すに過ぎ

ないと考えられる。

本調査の結果をもとに、岩手県奥州市の農業排水路である原川において、水域環境の多様性を指標する種を抽出するための予察的調査を行ったところ、流速の小さな水域に生息していたタイリクバラタナゴ (*Rhodeus ocellatus ocellatus*) に、 -19.9% の高い $\delta^{13}\text{C}$ を示す個体と低い $\delta^{13}\text{C}$ (-26.9%)を示す個体がみられた (N=9)。このほかモツゴ (*Pseudorasbora parva*)、フナ類 (*Carassius* sp) でも同様に、高い $\delta^{13}\text{C}$ を示した個体と低い値を示した個体が含まれていた (モツゴ: $-21.1\sim-29.2\%$, N=13; フナ類: $-20.1\sim-27.1\%$, N=15) (森, 未発表)。これらのうち少なくとも高い値を示した個体は、植物プランクトンまたは付着藻類に由来する食物網にあり、採捕された集団が利用している餌生物の生態的地位の多様性、つまり水域環境の多様性を指標している可能性がある。ただしこれらの種はいずれも雑食であるから栄養段階は2を超える。餌資源の $\delta^{13}\text{C}$ の多様性は、1次消費者である*E. metallicus*ほどは鋭敏に反映されないかも知れない。我が国の水田生態系に生息する魚類の $\delta^{13}\text{C}$ が1次消費者の $\delta^{13}\text{C}$ 多様性がどの程度相殺されているか、今後の課題である。

我が国の農業水利施設系では人家から排出された $\delta^{15}\text{N}$ の高い無機態窒素が藻類に吸収され、食物網の上位消費者の $\delta^{15}\text{N}$ を上昇させていることがある (森, 2004)。純農村地域に位置し、かつ上流側に集落がないSt.6では、*E. metallicus* (筋肉)の $\delta^{15}\text{N}$ が6.4%となった。降雨に含まれている硝酸態窒素の $\delta^{15}\text{N}$ は0%前後である。この値は、*E. metallicus*の栄養段階 (2) から推測される値と整合するから、水田生態系における人為の影響の有無、程度の基準と考えられる。

タイリクバラタナゴ、モツゴおよびフナ類を含めて、農業水利施設を含めた農村地域の水域に生息する魚類など水生生物の中から、食性、移動分散範囲、生活史、生息の広範性を考慮して、植物プランクトンや付着藻類を餌の起源とする種を抽出できれば、その $\delta^{13}\text{C}$ 解析によって、農業水利施設系の生息環境の評価と整備後の生息環境の多様性のモニタリングに利用できる。この場合、生息環境の多様性は水域生態系の多様性とみなしてよい。

V 結 言

ラオス国のメコン川流域において淡水魚の採捕調査を行い、類出する*E. metallicus*と*P. siamensis*の $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ を分析した結果、以下の知見を得た。

- ① 既往文献では動物プランクトン、陸上昆虫、水生昆虫の幼虫を餌とするとされていた*E. metallicus*は、植物プランクトンを餌としている。
- ② *E. metallicus*の餌は、利用している環境や物質など、生息環境による生態的地位の固有性があることが示唆された。

- ③両種とも成長とともに餌資源や栄養段階が変化する証左は得られなかった。
- ④植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ は生育環境の影響を受け分布域が広く、1次消費者である*E. metallicus*の $\delta^{13}\text{C}$ はこの多様性を反映しているのに対して、2次消費者である*P. siamensis*の $\delta^{13}\text{C}$ は1次消費者の $\delta^{13}\text{C}$ の違いが相殺されるため、標準偏差が小さくなると考えられる。
- ⑤*E. metallicus*の筋肉の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差を目的変数、水田面積率 ($\beta=0.565$, $p<0.05$)、溜池面積率 ($\beta=0.836$, $p<0.05$)、大きな水路の長さ ($\beta=0.655$, $p<0.05$) を説明変数とする重回帰式が得られた ($R^2=0.998$)。同種の消化管の $\delta^{13}\text{C}$ 標準偏差を目的変数、水田面積率 ($\beta=0.894$, $p<0.05$) 溜池面積率 ($\beta=1.390$, $p<0.05$) を説明変数とする重回帰式を得た ($R^2=0.938$)。

参考文献

- 1) Canaba, G., Rasmussen, J.B. (1991) : Modeling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes, *Nature*, 372, 255-257.
- 2) 南川雅男 (1997) : 安定同位体比による水圏生態系構造の解明, *水環境学会誌*, 20(5), 12-16.
- 3) 森 淳・渡部恵司・小出水規行・竹村武士 (2009) : トウキョウダルマガエルの器官別炭素安定同位体比, *農業農村工学会論文集*, 261, 93-94.
- 4) 森 淳・渡部恵司・吉田 豊 (2009) : 安定同位体を用いたマツカサガいの食性の解析, *平成21年度農業農村工学会大会講演会要旨集*, 66-67.
- 5) 森 淳・水谷正一・塩山房男・中茎元一・柿野亘・松澤真一 (2007) : 安定同位体比法による水田に生息するドジョウの餌の推定, *平成19年度農業土木学会講演要旨集*, 540-541.
- 6) 森 淳・渡部恵司・小出水規行・竹村武士 (2008) : 安定同位体比を用いたニホンアカガエルの移動の推定, *平成20年度農業農村工学会大会講演会講演要旨集*, 700-701.
- 7) 森 淳・水谷正一・松澤真一 (2006) : 動物個体群の炭素安定同位体比分布は何を示すのか?, *平成18年度農業土木学会大会講演会講演要旨集*, 308-309.
- 8) 森 淳 (2004) : 農業用排水路と溜池における生物を媒介とした物質循環, *農村計画学会誌*, 23(3), 203-210.
- 9) 西田一也・藤井千春・皆川明子・千賀裕太郎 (2006) : 一時的な水域で繁殖する魚類の移動・分散範囲に関する研究, *農業土木学会論文集*, 74(4), 553-565.
- 10) Rainboth, W. J (1996) : *Fishes of the Cambodian Mekong*, FAO, 74 : 182.
- 11) 竹村武士・小出水規行・奥島修二・山本勝利・相賀啓尚 (2006) : 谷津田域におけるタモロコの移動と分散 - 個体識別法による追跡調査, *農村工学研究所技報*, 204, 33-41.
- 12) 和田英太郎 (1984) : 生物による窒素・炭素安定同位体比の変動 - 海洋への応用 -, *月刊海洋科学*, 16, 117-123.

Characteristics of Carbon and Nitrogen Stable Isotope Ratios of Fishes Living in an Environment Free from Human Influence

-Investigation of Diversity of Aquatic Environment in Agricultural Canal System in Laos-

MORI Atsushi, MORIOKA Shinsuke, KOIZUMI Noriyuki, Bounsong Vongvichith, WATABE Keiji and NISHIDA Kazuya

Summary

We investigated Carbon and Nitrogen isotope ratio of *Esomus metallicus* and *Parambassis siamensis* that are common freshwater fish species inhabiting the Mekong River in Laos. Our findings in this study were as follows :

- [1] *E. metallicus* fed phytoplankton, even though the previous study reported that this species preferred zooplankton and terrestrial and aquatic insects..
- [2] Carbon isotope ratio of *E. metallicus* suggested that the fish feed had endemism of ecological niche, that is what environment and organic resource the fish utilized, in accordance with the habitat.
- [3] Evidence for changes of food resources and trophic levels along with growth were not detected for both species.
- [4] $\delta^{13}\text{C}$ of phytoplankton was widely distributed due to the influence of diversity of growth environment. $\delta^{13}\text{C}$ of *E. metallicus* as primary consumer in ecosystem reflected the diversity. However, standard deviation (SD) of $\delta^{13}\text{C}$ for *P. siamensis* was lower than *E. metallicus* because the differences among $\delta^{13}\text{C}$ of primary consumers were offset.
- [5] We derived multiple regression equation ($R^2=0.998$) based on muscle $\delta^{13}\text{C}$ of *E. metallicus* as objective variable and area ratio of paddy fields ($\beta=0.565$, $p<0.05$) and ponds ($\beta=0.836$, $p<0.05$) and length of wide canals ($\beta=0.655$, $p<0.05$) as explanatory variable. Further, another multiple regression equation ($R^2=0.938$) was derived using SD of digestive tract $\delta^{13}\text{C}$ of *E. metallicus* as objective variable and area ratio of paddy fields ($\beta=0.894$, $p<0.05$) and area ratio of ponds ($\beta=1.390$, $p<0.05$) as explanatory variable.

Keywords : Carbon stable isotope ratio, Nitrogen stable isotope ratio, Environmental element, The Mekong River, Habitat diversity