

令和 3 年 6 月 17 日現在

機関番号：82101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2017～2020

課題番号：17K15056

研究課題名（和文）湖沼の季節的食物網の定量化と安定性解析

研究課題名（英文）Quantifying seasonal changes in structure and stability of lake food webs

研究代表者

角谷 拓 (Kadoya, Taku)

国立研究開発法人国立環境研究所・生物・生態系環境研究センター・室長

研究者番号：40451843

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,200,000円

研究成果の概要（和文）：乾季と雨季で水位が大きく変化するトンレサップ湖の季節的食物網の構造と安定性特性の変化の実態を明らかにすることを目的とした。胃内容物および窒素安定同位体比の分析から、特に、小型の魚食性魚種については、雨季に栄養段階の低下がみられることが明らかになった。この栄養段階の低下は、餌生物として無脊椎動物や植物性のものの比率が大きくなるためであることが示唆された。さらに、数理モデルによる食物網解析から、動物プランクトンと甲殻類の食う-食われる関係が不安定化しやすいこと、また、その安定化には、雑食性の魚種が重要な役割を果たす場合が多いことが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

栄養段階や雑食性は、生態系の安定性に大きく影響を与えることが知られている。本研究は、雑食性魚種がトンレサップ湖の生態系の安定性に重要な機能を果たしている可能性があること、さらに、このような栄養段階や雑食性が季節によって大きく変動する可能性を示した。これらの結果は、生態系の安定性を正しく理解し管理方策を考える上では、季節的な食物網の構造や特性の把握が欠かせないことを示している。

研究成果の概要（英文）：This study aimed to elucidate the seasonal changes in the structure and stability characteristics of the food web in Tonle Sap Lake, where the water level changes significantly between the dry and wet seasons. Analysis of stomach contents and nitrogen stable isotope ratios revealed that the trophic level of small piscivores, in particular, was lowered during the wet season. It was suggested that this trophic level decrease was due to the increase in the proportion of invertebrates and plant matter as diet. Furthermore, mathematical model analysis of the food web suggested that the trophic interactions between zooplankton and crustaceans tends to be destabilized, and that omnivorous fish species often play an important role in stabilizing this interaction.

研究分野：生態学

キーワード：群集 食物網 生物多様性 安定性

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

生物は常に周期的な環境変動にさらされている。そのなかでも、季節変化は気温や降水パターンが劇的に、かつ予測可能なかたちで変化するという点で、周期的環境変動の最も顕著な例である。実際、多くの生物は、季節に合わせて、繁殖タイミングなどの生活史や採餌などの行動特性を進化させてきた。このような季節的な生物の行動の変化は、当然それらの生物が形成する食う一食われるの相互作用ネットワークである食物網構造も変化させる。したがって、食物網の長期的な動態や安定性を理解するためには、季節変化のような普遍的な周期的環境変動に対し食物網がどのように応答するかを明らかにする必要がある。さらに、環境変動下での食物網動態の理解という課題は、野外での気候変動による季節的環境変化パターンの乱れや、人為による突発的な攪乱といった時間軸上で起こる不確実性の高い外的攪乱に対して、食物網がどのように影響を受けるかを予測するためにも必要不可欠である。そのため、重要性の高い課題として近年注目が高まっている。

東南アジアの最長河川であるメコン川の流域に属するトンレサップ湖は、雨季から乾季へと水位が劇的に変化する。その変化は10m近くにもおよび、その影響でトンレサップ湖の面積は雨季の3,300km²と乾季の1,600km²と大きな変化を周期的に繰り返す。このような湖の面積(すなわち生態系サイズ)の周期的な変化は、その中の食物網の構造にも大きな変化を与えているはずである。しかし、その実態を明らかにした研究はこれまで皆無である。水位変化をもとに、トンレサップ湖の季節は、乾季(2-4月)、乾季-雨季移行期(5-8月)、雨季(9-11月)および雨季-乾季移行期(12-1月)の4時期に分けられる。雨季-乾季移行期と乾季-雨季移行期におこる急激な生態系サイズの変化の帰結として予測されるのは、食う一食われる相互作用の強度の増大(生態系サイズ縮小期:雨季・乾季移行期)と緩和・減少(生態系サイズ拡大期:乾季・雨季移行期)である。すなわち、トンレサップ湖の多様な魚類を主体とした食物網は、生態系サイズの縮小期には、相対的に個体の密度が高くなることで、捕食者と餌生物の遭遇確率が高くなり、結果として捕食率が增大することが予測される。また、個体間の資源をめぐる競争も強くなることが予測される。生態系サイズの増大期の予測はその逆となる。

食う一食われる関係における相互作用強度の変化が食物網の安定性にもたらす帰結は、餌生物と捕食者の2者間のエネルギーフラックスの視点から予測できる。具体的には、捕食者のエネルギーの滞留量を増加させ、餌生物に対して捕食者のバイオマス比率が大きくなるような生物的变化、すなわち①餌生物の成長量の増大、②捕食圧の増大、③捕食者の死亡率の減少は、2者の関係を不安定化する。さらに、このように不安定化した2者関係は、全体としては安定な食物網の中にも存在し、潜在的な不安定因子として、外部からの攪乱に非常に感度が高く脆弱である。以上の理論的背景から、季節に応じて1年の間で急激な生態系サイズの縮小と拡大を繰り返すトンレサップ湖の食物網は、生物の密度の増加により強い相互作用が卓越し潜在的な不安定因子が増加する状態(縮小期)と、密度が低下し弱い相互作用が卓越することで相互作用が平均的に弱くなり食物網内の脆弱な箇所が減少する(拡大期)との間を行き来することが予測される。

2. 研究の目的

本研究は、トンレサップ湖の季節的食物網の構造と安定性特性の変化の実態を明らかにすることを目的とした。具体的には、①トンレサップ湖の近傍に位置するカンボジア・バタンバン大学の研究者と連携し、魚類を中心とした食性解析や安定同位体分析を含めた詳細な食物網構造に関する情報を、季節ごとに取得し、食物網の基本構造の季節的变化の実態を明らかにした。②さらに、主要な魚種を対象として食物網の安定性に強い影響をもつ魚種を明らかにした。

3. 研究の方法

トンレサップ湖において雨季(ここでは7月から10月)と乾季(ここでは11月から6月)ごとに、主要な魚種の胃内容物および窒素安定同位体データを収集した。その上で、季節の違いがそれぞれの魚種の食性および栄養段階に与える影響について統計的に解析を行った。

一般に、強い相互作用で結ばれた餌生物と消費者の2者関係は不安定になりやすい点に着目し、食物網の構成要素として、食物網内に多数結ばれる餌生物-消費者関係の中から、食物網全体の安定性に強い影響を及ぼしうる餌生物-消費者関係を見つけ出すための数的手法の開発を行った。その上で、食性情報、安定同位体分析にもとづく栄養段階、体サイズなどの生態情報をもとに、トンレサップ湖でデータが得られた魚種10種を含む食物網構造を再構築し、特に系全体の安定性に強い影響を及ぼしうる餌生物-消費者関係を明らかにした。

4. 研究成果

トンレサップ湖で得られた胃内容物および窒素安定同位体比の分析から、熱帯域の季節的に水位が大きく変動する湖沼において、魚類は多様な反応を示すことが明らかになった(Table 1, 2)。特に、小型の魚食性魚種については、雨季に栄養段階の低下がみられることが明らかになった。この栄養段階の低下は、餌生物として魚類以外、すなわち無脊椎動物や植物性のものの比率が大きくなるためであることが示唆された。このような反応は既存研究にもとづいた予測と整合的であった。一方で、魚類全体としては季節による栄養段階や食性の変化のばらつきは大きく、すべての種がこの傾向に従うわけではなかった。

表 1 トンレサップ湖で観察された季節ごとの食性変化

種 & 季節	サンプル数	体長 (mm)	胃内容物		
			魚類	無脊椎動物	植物
<i>Anabas testudineus</i> (climbing perch)					
乾季	13	122 ± 14	0.52 ± 0.22	0.10 ± 0.22	0.12 ± 0.17
雨季	22	118 ± 24	0.48 ± 0.33	0.25 ± 0.29	0.11 ± 0.16
<i>Notopterus notopterus</i> (bronze featherback)					
乾季	12	197 ± 25	0.42 ± 0.26	0.27 ± 0.23	0.17 ± 0.07
雨季	6	148 ± 107	0.20 ± 0.31	0.56 ± 0.35	0.10 ± 0.07
<i>Channa striata</i> (striped snakehead)					
乾季	5	282 ± 55	0.57 ± 0.08	0.01 ± 0.00	0.08 ± 0.04
雨季	10	256 ± 90	0.47 ± 0.13	0.09 ± 0.24	0.13 ± 0.04
<i>Channa micropeltes</i> (giant snakehead)					
乾季	25	367 ± 45	0.68 ± 0.14	0.01 ± 0.04	0.11 ± 0.08
雨季	7	395 ± 89	0.70 ± 0.10	0.03 ± 0.06	0.10 ± 0.05

McMeans, Kadoya et al (2019) Ecology を改変

表 2 トンレサップ湖で観察された乾季から雨季への栄養段階の変化

種名	機能群	体長 (mm)	季節間の栄養段階	効果量	95% CI	サンプル数	
						乾季	雨季
<i>Trichopodus trichopterus</i>	omnivore	79	0.09	0.27	0.80	10	15
<i>Rasbora aurotaenia</i>	omnivore	93	0.16	0.65	0.93	8	11
<i>Pristolepis fasciata</i>	invertivore	99	0.13	0.44	0.63	16	27
<i>Trichopodus microlepis</i>	omnivore	101	0.54	2.66	1.24	9	10
<i>Paralabuca typus</i>	invertivore	103	0.16	0.59	0.94	5	37
<i>Anabas testudineus</i>	piscivore	108	-0.30	-1.02	0.94	11	9
<i>Henicorhynchus siamensis</i>	herbivore	111	0.28	0.76	0.73	9	48
<i>Thynnichthys thynnoides</i>	omnivore	112	-0.31	-1.34	0.77	9	39
<i>Labiobarbus leptocheila</i>	omnivore	124	-0.27	-0.82	0.84	8	22
<i>Parambassis wolffii</i>	piscivore	124	0.00	0.00	0.72	16	14
<i>Barbonymus gonionotus</i>	omnivore	151	0.23	0.66	0.64	12	50
<i>Mystus albolineatus</i>	piscivore	155	0.12	0.57	0.76	13	15
<i>Osteochilus melanopleura</i>	omnivore	157	-0.52	-2.09	1.10	8	12
<i>Puntiplites proctozysron</i>	omnivore	164	0.09	0.23	0.82	16	9
<i>Ompok bimaculatus</i>	piscivore	166	0.14	0.51	0.99	12	6
<i>Hemibagrus spilopterus</i>	invertivore	185	-0.03	-0.09	0.66	12	35
<i>Macrognathus siamensis</i>	invertivore	200	-0.10	-0.28	0.90	12	8
<i>Notopterus notopterus</i>	piscivore	212	-0.03	-0.10	0.81	14	10
<i>Kryptopterus apogon</i>	piscivore	216	-0.51	-1.89	1.02	13	9
<i>Clarias microcephalus</i>	piscivore	220	-0.15	-0.57	1.03	15	5
<i>Cyclocheilichthys enoplos</i>	omnivore	230	0.37	1.04	0.72	15	19
<i>Labeo chrysophekadion</i>	herbivore	231	0.01	0.02	0.80	11	13
<i>Channa striata</i>	piscivore	290	-0.30	-0.55	0.83	16	9
<i>Pangasius larnaudii</i>	omnivore	305	0.09	0.31	0.86	7	20
<i>Boesemania microlepis</i>	piscivore	311	0.43	1.47	0.93	13	10
<i>Channa micropeltes</i>	piscivore	353	0.25	0.66	0.96	16	6

McMeans, Kadoya et al (2019) Ecology を改変

さらに、主要魚種 10 種および底生生物、動物プランクトン、甲殻類を要素としたトンレサップ湖の食物網のモデル化を行い、不安定化をもたらす餌生物-消費者関係の特定と、その不安定化関係を安定化させる、すなわちキーストーン種として機能する種の特定を行った。その結果、食物網動態を記述する現実的なパラメータ範囲のなかでは、動物プランクトンと甲殻類の関係が不安定化しやすいこと (図 1)、さらに、動物プランクトンと甲殻類関係の安定化には、雑食性の魚種である *Thynnichthys thynnoides* が重要な役割を果たす場合が多いことが示唆された (図 2)。

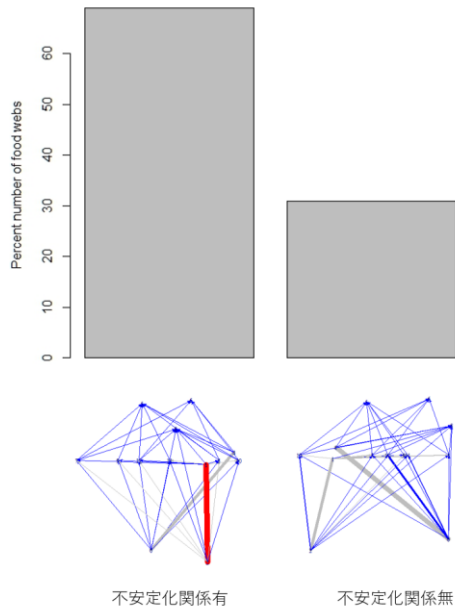


図 1. 食物網モデルの繰り返しのうち不安定な餌生物-消費者関係が検出された食物網の頻度。赤い矢印は不安定な関係（動物プランクトン-甲殻類）を示す。

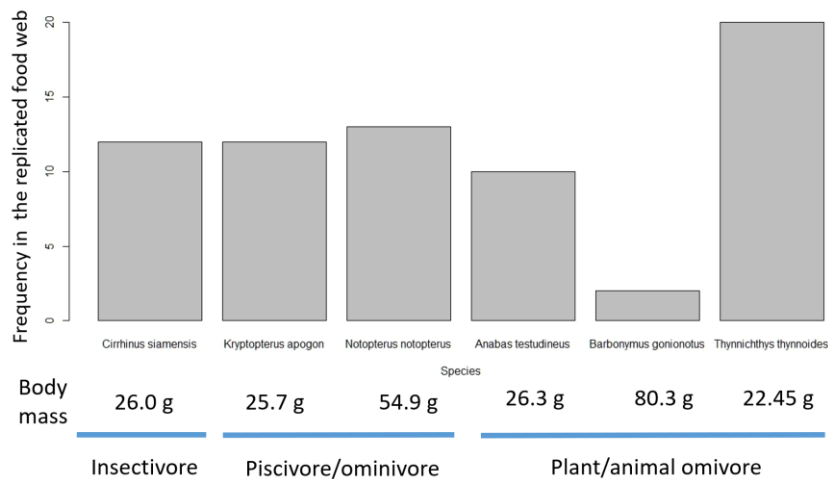


図 2. 食物網モデルの繰り返しのうち不安定な餌生物-消費者関係を安定化させる役割を果たしていた割合。

栄養段階や雑食性は、生態系の安定性に大きく影響を与えることが知られている。本研究は、雑食性魚種が実際にトンレサップ湖の生態系の安定性に重要な機能を果たしている可能性があること、さらに、このような栄養段階や雑食性が季節によって大きく変動する可能性を示した。したがって、生態系の安定性を正しく理解するためには、季節的な食物網の構造や特性の把握が欠かせないことを示している。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 3件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Matsuzaki Shin-ichiro S., Suzuki Kenta, Kadoya Taku, Nakagawa Megumi, Takamura Noriko	4. 巻 99
2. 論文標題 Bottom-up linkages between primary production, zooplankton, and fish in a shallow, hypereutrophic lake	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 2025 ~ 2036
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.2414	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 McMeans Bailey C., Kadoya Taku, Pool Thomas K., Holtgrieve Gordon W., Lek Sovan, Kong Heng, Winemiller Kirk, Elliott Vittoria, Rooney Neil, Laffaille Pascal, McCann Kevin S.	4. 巻 100
2. 論文標題 Consumer trophic positions respond variably to seasonally fluctuating environments	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 e02570 ~ e02570
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.2570	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kadoya Taku, Gellner Gabriel, McCann Kevin S.	4. 巻 21
2. 論文標題 Potential oscillators and keystone modules in food webs	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology Letters	6. 最初と最後の頁 1330 ~ 1340
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/ele.13099	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 2件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 角谷拓、鈴木健大、山口晴代、松崎慎一郎
2. 発表標題 日本陸水学会第83回大会
3. 学会等名 次世代型生態系観測の展開と活用-群集生態学から気候変動モニタリングまで
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 角谷拓
2. 発表標題 陸域・陸水生態系への気候変動影響と適応
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 角谷拓
2. 発表標題 湖沼・流域の生態系の評価と保全
3. 学会等名 第21回自然系調査研究機関連絡会議（招待講演）
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関			
カナダ	University of Guelph	University of Toronto		
フランス	University of Toulouse			
Cambodia	University of Battambang			