

平成 30 年 5 月 28 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H02642

研究課題名(和文)水界生物群集に及ぼす光 栄養バランスの生態化学量効果：北米での野外実験による検証

研究課題名(英文)Stoichiometric effects of Light and nutrient balance on aquatic communities: field tests with large manipulation experiments in North America

研究代表者

占部 城太郎 (Jotaro, Urabe)

東北大学・生命科学研究科・教授

研究者番号：50250163

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 32,000,000円

研究成果の概要(和文)：生物群集は、光をエネルギー源に栄養塩を物質源として成立しているが、その供給比の変化に対する生物群集の応答は良く解っていない。そこで、生物群集を丸のまま対象に操作実験が行える湖沼野外実験施設を利用し、光-栄養塩供給量比の変化に対する湖沼生態系の応答調べた。その結果、1) 浅い湖では光の減衰は藻類をむしろ増加させること、2) 生態転換効率には生産速度や捕食圧だけでなく植物のサイズや化学量も影響を及ぼすこと、3) 落葉などの外来性有機物は腐食連鎖よりもむしろ生食連鎖を駆動させることなど、生態系レベルでの生物諸過程とその応答が具体的に明らかとなった。

研究成果の概要(英文)：Although biological communities are sustained by supplies of light and nutrients, it is not necessarily clear how changes in these supply rates affect biological processes and community structures. To uncover these uncertainties in lake and pond ecosystems, field experiments were performed using outdoor experimental facilities that were able to manipulate light and nutrient supplies to whole pond ecosystems. These field experiments clarified several novel results as follows: reduced light rather increases algal abundance through the competition with submerged aquatic plants, mass transfer efficiency from producers to herbivores are regulated by not only production and predation rates but also size and stoichiometry of producers, and allochthonous input of leaf litters promotes grazing food chains rather than detritus food chains in lakes.

研究分野：生態学

キーワード：生物群集 湖沼生態系 操作実験 食物連鎖 地球環境変化 化学量論 プランクトン 水草

### 1. 研究開始当初の背景

生物群集は光をエネルギー源に栄養塩や二酸化炭素を物質源として成立している。また、多くの生態系では隣接する生態系からの有機物流入も群集を支えていると考えられている。しかし、それら供給バランスの変化が、群集構造や生物過程にどのような影響を及ぼすのか良く解っていない。人間活動の高まりによる富栄養化や気候変化は、生態系への光供給量だけでなく、系外からの栄養塩や有機物の供給量を変化させる。よって、光と栄養塩や、有機物の供給量の変化に対する群集応答を明らかにすることは、様々な環境変化の生態系影響を予測するうえで、最も基礎的な知見を提供する。

これまでにも、このような視点から多くの研究が行われてきたが、その殆どは群集の一部を抜き出して実施した室内実験や生態系比較研究、野外調査で示唆された因果関係を元にした理論研究等である。生態系の環境応答予測には、生物群集を丸のまま対象とし、かつ反復可能な空間スケールを有する実験が不可欠である。しかし、群集全体を実験対象として操作出来る施設は国内になく、野外の生物群集全体を対象とした実験は実質的に不可能であった。

### 2. 研究の目的

本研究は、光-栄養塩バランスに対する生物群集の応答を、米国の大規模野外実験池施設等を利用して実験的に解明することを目的とした。具体的には、遮光した池や隔離水界を複数設けて実験区とし、対照区とあわせて観測を行うことで、1) プランクトン藻類と水生植物の双安定性の有無 (2015年)、2) 植物と植食者の生物量比に及ぼす生態化学量効果の影響 (2016年)、3) 外来性有機物による腐食連鎖と生食連鎖の駆動とその相対的重要性 (2017年) について明らかにすることを目的とした。

### 3. 研究の方法

#### 2015年

光-栄養塩バランスに対するプランクトンの応答を明らかにするため、コーネル大学所有の実験池 (CUEPF) の6池を用いて、7月3日から9月28日まで、遮光マットを用いた光操作実験を行った (図1)。この実験池は30m四方、深さ1.5mである。全ての池の環境条件を同一にするため、各池の水を水深10cm程度まで排水し、水草を除去した後、近隣湖沼からポンプを用いて注水した。光の供給量は3段階 (Low: 75%遮光、Medium: 57%遮光、High: 遮光なし) とし、それぞれ2つの池に割り当てた。遮光には直径6mの浮遊性遮光マットを複数枚浮かべて、遮光レベルを調整した。

実験期間中、定期的に、水中照度、全窒素、全リン、藻類の現存量 (Chl-a濃度)、動物プランクトン生物量について測定するととも

に、沈水植物 (主に車軸藻) の生物量測定や、ドローンを用いた被覆度測定も行った。

#### 2016年

光-栄養塩バランスに対する植食者/藻類生物量比 (H/P比) 比、及び生態転換効率の応答を明らかにするため、CUEPFにおいて引き続き光操作実験を行った。本実験では、生物相のよく似た2つの池を選び、排水した後、防水カーテンを用いて、それぞれ十字型の4区画に分割した。注水後、各池の各区画について、遮光マットを用いて光供給量を4段階 (0、33、47、64%遮光) に設定した。実験期間中、定期的に藻類生物量および動物プランクトン生物量を調査した。また、一次生産速度、藻類の炭素・リン含量、藻類サイズ組成、およびプランクトン食魚の現存量も、定



図1 CUEPF実験池における光操作実験の様子

的に観測した。H/P比に対するこれら要因の影響評価は、Lotka-Volterra式を元にした線形モデルを用いて行った。

#### 2017年

CUEPFは水深が浅く、底生環境の影響が強いため、浮遊生物群集での腐食連鎖と生食連鎖の役割の解明に不向きであった。そこで、モンタナ大学の協力で、実験に独占的に利用出来る湖 (ロスト湖) を紹介していただき、モンタナ大学と共同で、6月12日から8月14日まで、隔離水界を用いた現場実験を行った (図2)。隔離水界は直径1m、深さ2mで、計12基を湖上に設置し、湖水とプランクトンを



図2 Lost湖での隔離水界実験

加えた。実験にあたっては、隔離水界の半分

を寒冷紗で覆い太陽光を90%遮光して遮光区(D区)とし、残り半分は遮光しない対照区(L区)とした。さらに、遮光区と対照区のそれぞれ3つに、外来性有機物を添加したC区と、添加しない0区を設けた。外来性有機物は、落葉3kgを破碎して水と混合し、抽出したものとし、実験0、3、6、9週目に添加した。観測は週1回の間隔で行い、Chl-a濃度、全炭素、全窒素、全リン、動物プランクトン生物量を測定した。

#### 4. 研究成果

##### 2015年

実験期間中の藻類生物量は、中遮光の2つの池よりも、高遮光の池で高かった。遮光していない2つの池では、藻類生物量が高い場合と、低い場合に分かれた(図3)。これらの傾向は、実験期間を通じて安定して見られた。また、各池の藻類生物量は、栄養塩や動物プランクトンよりも、水草生物量との相関関係が最も強かった。そこで、沈水植物の生物量と光供給量との関係を調べたところ、藻類生物量とは逆に、沈水植物は高遮光の2つの池では見られず、中遮光の池で出現していた。また、遮光していない2つの池のうち、沈水植物は藻類が優占する池では全く見られず、藻類の少ない池では最も高い生物量を示した。

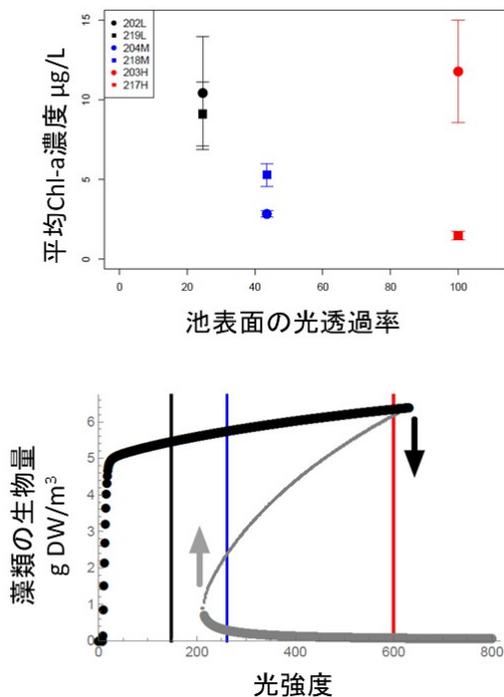


図3 光量と平均Chl-a濃度との関係(上)、および数理モデルによる、沈水植物との競争を考慮した場合の、光と藻類生物量との関係(下)。エラーバーはSEを表す

これら結果をふまえ、藻類と沈水植物との競争を考慮した数理モデルによる解析を行ったところ、光量が中程度のとき、藻類の生物量に双安定性が見られることが分かった。同

表1 線形モデルの結果

	回帰係数	95% CI	P値
log藻類サイズ	-1.26	0.50	<0.001
log藻類リン含有率	-0.85	0.11	<0.001
log一次生産速度	0.50	0.04	<0.001
log魚の現存量	-1.77	0.55	<0.001

様に沈水植物にも中程度の光量で双安定状態が再現された。この結果は、沈水植物は藻類よりも光獲得に不利であり、ある程度の光強度がないと繁茂できないこと、しかし水草は栄養塩を水中と堆積物中の両方から獲得できるため、高照度・低栄養塩条件下で有利であることを示している。

本研究の結果から、浅い湖沼における藻類の動態を決定する主要因として、光や栄養塩、植食者の影響だけでなく、沈水植物との競争も重要であることが分かった。湖沼やダムにおける有害藻類ブルームの抑止手段としてしばしば用いられる日よけカバーや化学染料などによる遮光は、沈水植物が優占する状況下においては、かえって藻類の増殖を促進する可能性が示唆された。

本研究の結果から、浅い湖沼における藻類の動態を決定する主要因として、光や栄養塩、植食者の影響だけでなく、沈水植物との競争も重要であることが分かった。湖沼やダムにおける有害藻類ブルームの抑止手段としてしばしば用いられる日よけカバーや化学染料などによる遮光は、沈水植物が優占する状況下においては、かえって藻類の増殖を促進する可能性が示唆された。

##### 2016年

藻類生物量の実験期間平均値(P)は、遮光率の最も低い2つの処理区(0%遮光区)で高かった。遮光率が最も高い処理区(64%遮光区)では、藻類生物量に池間で大きな差が見られた。植食性動物プランクトンの平均生物量(H)は47%遮光区で最も高く、33%遮光区で最も低くなった。遮光量と平均H/P比との間には、有意な相関関係は見られなかった。

藻類サイズ、藻類リン含有率、一次生産速度、およびプランクトン食性魚の現存量は、池間や同じ池でも処理区間で大きく異なっていた。H/P比とこれら要因との関係をLotka-Volterra式を用いてモデル化するとともに、観測データからその妥当性を解析した。その結果、H/P比は生産速度やプランクトン食性魚による捕食圧だけでなく、藻類のサイズやリン含有率にも、有意に影響されていることが分かった(表1)。

野外の植物/植食者生物量比は、生物群集の構造を機能的に特徴づける要素であるため、これまで様々な仮説が提唱されてきた。しかし、それら研究は、理論及び生態系の比較研究で、操作実験による野外検証は行われて来なかった。本実験から、植物と植食者の生物量比には、捕食圧や一次生産速度だけでなく、植物の餌としての質的要因も強く影響していることが、野外で初めて実証された。

##### 2017年

全有機炭素濃度(DOC)は、外来性有機物とし

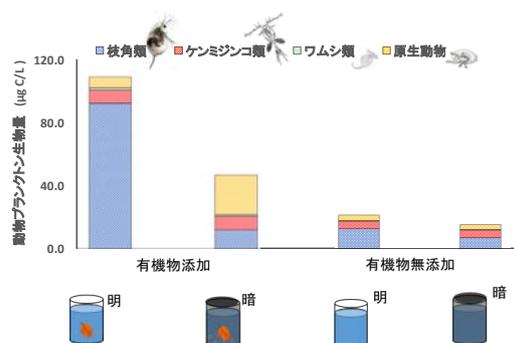


図4 Lost 湖での各処理区に対する動物プランクトン生物量の応答

て落ち葉抽出液を添加した処理区 (LC 区および DC 区) では、添加しない対照区に比べて 2.4 倍上昇した。また、落葉添加区では全窒素・全リン濃度も増加した。このことは、落ち葉が水中に供給された際、DOC だけでなく、わずかしか含まれないはずの窒素やリンも、速やかに水中に溶出することを示している。なお、遮光した処理区 (D0 区および DC 区) と遮光しなかった対照区 (L0 区および LC 区) の比較では、栄養塩濃度に差はなかった。

動物プランクトンの平均生物量は、LC 区で最も高く、次いで DC 区、D0 区、L0 区の順であった (図 4)。これらの結果から、各処理区での腐食連鎖と生食連鎖の動物プランクトン生産に対する量的な貢献度を求めたところ、外来性有機物の添加は腐食連鎖よりも、藻類の生産を促し、生食連鎖を駆動することで動物プランクトンの生産を増加させることが分かった。

従来、外来性有機物は、湖沼を支える重要なエネルギー源の 1 つであり、腐食連鎖を通じて高次生産を支えていると考えられてきた。しかし本研究により、外来性有機物として重要な落葉は、有機炭素に加え、リンなどの栄養塩を供給することで、生食連鎖も駆動していることが明らかとなった。さらに従来の見方とは大きく異なり、光供給量が多い場合、外来性有機物は、腐食連鎖よりもむしろ生食連鎖を経由した物質流を駆動することで、高次生産を増大させることが示された。

上記の主要な結果とは別に、得られた結果の一部は室内実験や総説論文に活用した。なお、上記 3 年に渡って行われた野外実験の主要な結果は逐次国際誌にて発表する予定である。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

{  
[雑誌論文] (計 5 件)

- ① Lewandowska, A.M., ..., J. Urabe (他 34 名) (2016) The influence of balanced and imbalanced resource supply on

biodiversity functioning relationship across ecosystems. *Philosophical Transactions B*, 371: 20150283.

- ② Thomas R. Anderson, Dag O. Hessen, Maarten Boersma, Jotaro Urabe, Daniel J. Mayor (2017) Will Invertebrates Require Increasingly Carbon-Rich Food in a Warming World? *The American Naturalist*, 190: 725-742.
- ③ Vanni, M. J., ... J. Urabe (他 72 名) (2017) A global database of nitrogen and phosphorus excretion rates of aquatic animals. *Ecology* 98:1475. [Data Paper]
- ④ Urabe J., Y. Shimizu, T. Yamaguchi (2018) Understanding the stoichiometric limitation of herbivore growth: the importance of feeding and assimilation flexibilities. *Ecology Letters*, 21: 197-206.
- ⑤ I-Ching Chen, Chih-hao Hsieh, Michio Kondoh, Hsing-Juh Lin, Takeshi Miki, Masahiro Nakamura, Takayuki Ohgushi, Jotaro Urabe, Takehito Yoshida (2017) Filling the gaps in ecological studies of socioecological systems. *Ecological Research*, 32:873-885.

[学会発表] (計 11 件)

- ① Kazama, T., Tokita, K., Yamamitchi, M., Katano, I., Doi, H., Yoshida, T., Hairston, N. G., Urabe, J. (2016) Effects of "light:nutrient balance" and herbivorous zooplankton community: an experimental study. The 63rd annual meeting of Japanese Society of Ecology (Sendai, Japan)
- ② 時田紘太郎, 風間健宏, 山道真人, 片野泉, 土井秀幸, 吉田丈人, N. G. Hairston, 占部城太郎 (2016) 光のパラドックス: なぜ弱光下で植物プランクトンは増えるのか 日本生態学会第 63 回大会(仙台)
- ③ Yamamichi, M., Kazama, T., Tokita, K., Katano, I., Doi, H., Yoshida, T., Hairston Jr., N. G., Urabe, J. (2016) Shady phytoplankton paradox: Why phytoplankton increases under low light. 101st ESA Annual Meeting (Florida, USA)
- ④ Kazama, T., Tokita, K., Yamamitchi, M., Yin, X., Katano, I., Doi, H., Yoshida, T., Hairston, N. G., Urabe, J. (2017) Light and nutrient balance, and mass transfer efficiency: a field manipulation experiment with plankton. The 64th annual meeting of the Ecological Society of Japan (Tokyo,

- Japan)
- ⑤ Tokita, K., Kazama, T., Yamamichi, M., Yin, X., Kataono, I., Doi, H., Yoshida, T., Hairston, N. G., Urabe, J. (2017) Why the turbidity of the macrophytes-dominated pond is low? Verification of allelopathic effects of Chara and Elodea on phytoplankton. The 64th annual meeting of the Ecological Society of Japan (Tokyo, Japan)
- ⑥ Urabe, J. (2017) Lake ecosystems and warming: lessons from an empirical study. The 17th International Symposium of River and Lake Environment (招待講演) (国際学会) (Ohtsu, Shiga)
- ⑦ 風間健宏・平間文也・Tyler Tappenback・土居秀幸・片野泉・吉田丈人・山道真人・James Elser・占部城太郎 (2017) 光：栄養塩バランスと生態転送効率—プランクトンを用いた野外操作実験. 日本陸水学会第 82 回大会 (仙北市)
- ⑧ 平間文也・風間健宏・Tyler Tappenback・土居秀幸・片野泉・吉田丈人・山道真人・James Elser・占部城太郎 (2017) 木葉・ミジンコ：湖沼二次生産に対する外来性有機物の影響. 日本陸水学会第 82 回大会 (仙北市)
- ⑨ 野口拓水・風間健宏・平間文也・Tyler Tappenback・土居秀幸・片野泉・吉田丈人・山道真人・James Elser・占部城太郎 (2017) ミジンコの成長に及ぼす自生性と外来性有機物の栄養評価. 日本陸水学会第 82 回大会 (仙北市)
- ⑩ 平間文也・占部城太郎・風間健宏・Tyler Tappenback・土居秀幸・片野泉・吉田丈人・山道真人・James Elser (2018) 二次生産に及ぼす生食—腐食連鎖の相対的役割：湖沼隔離水界を用いた実験的解析. 日本生態学会第 65 回大会 (札幌)
- ⑪ 風間健宏・平間文也・Tyler Tappenback・土居秀幸・片野泉・吉田丈人・山道真人・James Elser・占部城太郎 (2018) 光・外来性有機物の供給バランスと繊毛虫個体群の成長速度. 日本生態学会第 65 回大会 (札幌)

[図書] (計 0 件)

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)

○取得状況 (計 0 件)

[その他]

<http://tohokuecology.jp/urabe/Project4.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

占部城太郎 (URABE JOTARO)

東北大学・大学院生命科学研究科・教授  
研究者番号：50250163

(2) 研究分担者

吉田丈人 (YOSHIDA TAKEHITO)

東京大学・大学院総合文化研究科・准教授  
研究者番号：40447321

山道真人 (YAMAMICHI MASATO)

東京大学・大学院総合文化研究科・助教  
研究者番号：70734804

土居秀幸 (DOI HIDEYUKI)

兵庫県立大学・シミュレーション学  
研究科・准教授  
研究者番号：80608505

片野 泉 (KATANO IZUMI)

奈良女子大学・自然科学系・准教授  
研究者番号：90414995