

令和 5 年 6 月 15 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B)（一般）

研究期間：2020～2022

課題番号：20H03315

研究課題名（和文）山地湖沼の生食連鎖と腐食連鎖に及ぼす森林起源有機物の生態化学量効果

研究課題名（英文）Stoichiometric effects of leaf litter on grazing and detritus food chains in aquatic ecosystems.

研究代表者

占部 城太郎（Urabe, Jotaro）

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） 13,600,000円

研究成果の概要（和文）：11樹種の落葉を対象に、水に浸漬した際の栄養塩・有機物溶出量を測定し、樹種により炭素、窒素、リンの溶出効率が大きく異なること、いずれの樹種でも溶出効率はリンが最も高く、次いで、炭素、窒素の順であることを明らかにした。また、これら樹種の落葉浸漬液を用いて藻類成長実験を行い、藻類の成長速度や化学量が、用いた落葉樹種により異なることを示した。さらに、落葉溶出物質を栄養起源とした生物群集実験を行い、水圏に供給される落葉樹種により高次生産に果たす生食連鎖と腐食連鎖の相対的重要性が異なることを示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

個々の生態系は独立に成立しているのではなく、異地性有機物のフロー、すなわち栄養補償を介して関連している。これまで、森林から河川湖沼に流入する落葉などの異地性有機物は、炭素・エネルギー源となるため、腐食連鎖を通じて水圏高次生産を涵養していると考えられてきた。しかし、本研究により落葉は植物プランクトンの栄養源としても重要で、生食連鎖も促進すること、しかしその影響の大きさは落葉樹種によって異なっていること、などが実験的に示された。これら結果は、集水域の植生変化は河川湖沼生物群集にも大きく影響する可能性を示しており、水圏生態系の保全には集水域植生を健全に維持していくことの重要性を示している。

研究成果の概要（英文）：This study measured the concentrations of nutrients and organic matter leached from leaf litter of 11 tree species when immersed in water. The results showed that the leaching efficiencies of carbon, nitrogen, and phosphorus differed greatly among leaf litter species, with phosphorus having the highest leaching efficiency for all tree species, followed by carbon. Then, the study We then examined algal growth rate and CNP stoichiometry in litter leachate culture media from the 11 tree species. Both algal growth rate and stoichiometry were highly variable among leaf litter species. We also examined changes in aquatic communities developed in the microcosm with different leaf litter species, and showed that the relative importance between the grazing and detritus food chains for supporting higher trophic levels in aquatic ecosystems may change if the composition of tree species supplying leaf litter in the watershed is altered.

研究分野：生態学

キーワード：湖沼 異地性有機物 落葉 生食連鎖 腐食連鎖 生態化学量論 樹木 藻類

1. 研究開始当初の背景

個々の生態系は独立に成立しているのではなく、異地性有機物のフロー、すなわち栄養補償を介して関連している。しかし、その具体的な機能は必ずしも明らかではない。例えば、森林から河川や湖沼に流入する落葉などの異地性有機物は、炭素・エネルギー源となるため、腐食連鎖を通じて湖沼の高次生産を涵養していると考えられてきた。実際、植物枯死由来有機物の主体は炭素であり、それに比べて窒素やリンなどの栄養元素含量が極めて乏しい。しかし、落葉など植物枯死由来有機物を炭素・エネルギー源としてのみ強調することは栄養補償をミスコンセプトすることになりかねない。例えば、いくら落葉の炭素含量が高いとしても、難分解性で非可給態なら、受容生態系の炭素・エネルギー源とならない。一方、異地性有機物のリンや窒素含量が生物要求量比で炭素に比べて10倍少なくても、その溶出効率が20倍高ければ、異地性有機物は河川や湖沼の藻類が成長する際に必要な栄養源となる。すなわち、落葉などの異地性有機物は、腐食連鎖だけでなく、藻類の成長を起点とする生食連鎖を通じて湖沼の生産を支えているかも知れない。このように、異地性有機物の栄養補償機能を考えるには、生態化学量論の視点が不可欠である。しかし、そのような研究は未だ乏しい。

2. 研究の目的

河川・湖沼の食物網は、栄養塩を利用し光合成を行うことで有機物を生産する藻類が、動物プランクトンなどの餌になることで駆動する生食連鎖と、他生物の遺骸や落葉などの枯死物に含まれる有機物を細菌や菌類が利用し、原生動物や動物プランクトンの餌になることで駆動する腐食連鎖で構成されている。河川・湖沼に流入した枯死物、特に落葉は、栄養塩や有機物を供給するので、生食連鎖と腐食連鎖の両方を駆動していると考えられる。しかし、水に浸漬した落葉からの有機体炭素や窒素・リンなどの生元素の溶出効率が、落葉樹種によりどう異なっているのかは良くわかっていない。もし、樹種によって落葉からのこれら生元素の溶出効率が異なるなら、集水域の植生変化は河川・湖沼の生物群集にも大きな影響を及ぼす可能性がある。

そこで、本研究では、まず東日本に一般的な広葉樹と針葉樹の落葉を対象に、湖水等に浸漬した際の有機態炭素、窒素、リンの溶出効率を調べた。次いで、落葉樹種によって生食連鎖と腐食連鎖の駆動にどのような違いが表れるのかを推定するため、落葉浸漬液を培地とした植物プランクトンの培養実験や細菌・菌類・原生動物を含む微生物群集を対象とした群集マイクロコズム実験を行った。さらに、野外で実施した落葉を栄養源としての機能を調べるエンクロージャー実験の取りまとめを行った。それら微生物の応答から、集水域の落葉樹種が変化することで水圏生態系にどのような影響が生じる可能性があるかを検討した。

3. 研究の方法

2020年10月～11月に宮城県の蔵王、川渡、青葉山でハルニレ、ブナ、コナラ、ダケカンバ、ケヤキ、オオモミジの広葉樹6種とアカマツ、カラマツ、ヒノキ、スギ、コメツガの針葉樹5種を採集した。これらの葉は、落葉後およそ1週間以内に採集したものである。なお、コナラについては緑色と茶色の2種類の落葉を用いた。また、落葉11種計12落葉をそれぞれ個別に7日間蒸留水に浸漬した液を培地とした、緑藻類であるイカダモ (*Scenedesmus obliquus*) の培養実験を行った。実験には、窒素・リンを含まない無機培地であるCOMBOを添加した実験区とCOMBOを添加しなかった対象区を設けた。また、ブナ、コナラ、コメツガ、スギの落葉を用いて上記と同様に作成した培養液の実験区と対象区を用意し、実際の天然湖沼を想定したマイ

クロコズム実験を行うとともに、落葉添加の有無や遮光の有無を操作条件とした野外でのエンクロージャー実験について取りまとめた。

4. 研究成果

(1) 落葉とその栄養物質溶出量のストイキオメトリー

東日本に一般的な広葉樹6種と針葉樹5種を対象に、落葉の炭素(C)・窒素(N)・リン(P)含量を測定した。落葉の乾燥重量あたり炭素含有量は、樹種により、39~54%と変動した。乾燥重量あたり窒素量は1~3%と3倍の違いがみられ、オオモミジで小さく、ダケカンパで大きい値を示した。一方、乾燥重量あたりリン含量は0.02~0.99%と、樹種間で50倍もの違いがみられ、オオモミジで最も小さく、ハルニレで大きな値を示した。

ついで、これら落葉が水に浸漬した場合に溶出する溶存有機態炭素(DOC) 溶存全窒素(TDN) 溶存全リン(TDP)の溶出効率を明らかにする実験を行った。落葉に含まれる炭素に対する全有機態炭素(DOC)の溶出率と全溶存態リン(TDP)の溶出率は、経時的に増加しやがて頭打ちになる傾向がみられ、最大溶出率の平均値はDOCで26%、TDPで78%に比べて低かった。しかし、全溶存態(TDN)の溶出率は、平均8.9%と炭素やリンにくらべて低かった。この溶出率の経時パターンは、一部落葉のTDN溶出率を除いて、ミカエリス・メンテン式で良く表すこ

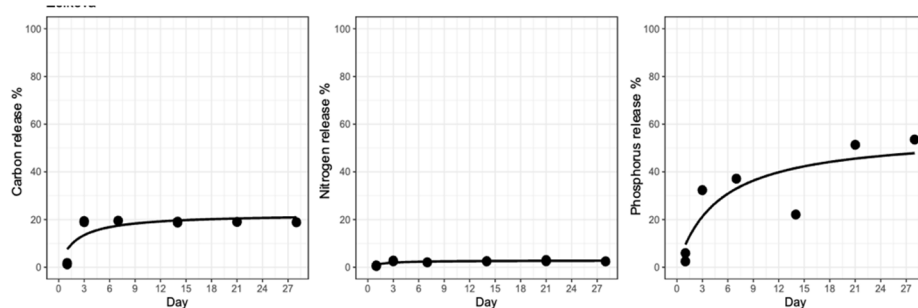


図1 落葉を水に浸漬した際の溶存態有機炭素、溶存態全窒素及び溶存態全リンの葉の溶出効率(落葉元素含量に対する溶出量の割合)、ケヤキ落葉の例。

とができた(図1)。ミカエリス・メンテン式の最大推定溶出率(D-max)と溶出容易性を指標する半飽和定数(k)は、いずれの

樹種落葉でもTDPで大きく、DOCやTDPで低かった。これら結果から、DOCやTDNは水溶性の画分は少ないものの速やかに溶出することが分かった。一方、落葉に含まれるリンの殆どは水溶性で、数週間程度でほぼ溶出することが分かった。最大溶出量のN/P比は、オオモミジやコナラ落葉を除くと6以下で、Redfield比(16:1)に比べて遥かに低かった。この結果から、落葉は河川や湖沼などの水圏生態系に対して、窒素よりもむしろリン供給源として重要であることが示唆された。なお、各生元素の落葉からの溶出率には、針葉樹種と落葉樹種との間で有意な差は見られなかった。

(2) 藻類成長実験

上記11種の落葉を水に浸漬した溶液を用いて藻類(*Scenedesmus*)を培養し、その成長速度(細胞分裂速度)生産速度(炭素蓄積速度)及び細胞内C、N、P含量を調べた。その結果、藻類の生産速度は微量栄養素の添加に関わらず、TDN溶出量が多い落葉による培養液ほど増加した。一方、緑藻の成長速度はTDPの溶出量が多い落葉の培養液で高くなる傾向がみられたが、ハルニレ、コメツガの落葉で作成した培養液では、TDPの濃度に関わらず、藻類の成長速度は微量元素を添加しないと増加しなかった(図2)。また、ヒノキでは微量元素を添加すると藻類の成長はむしろ減少した。藻類のC、N、P含量も、異なる落葉浸漬水の培養液の間で異なっていた。この結果から、落葉樹種が異なると、溶出する溶存栄養物質の化学量比によって藻

類の成長速度や生産速度は変化し、さらに藻類細胞のC/N比やC/P比が変化することで、それを餌とする動物プランクトンの成長にも影響を及ぼすことが示唆された。

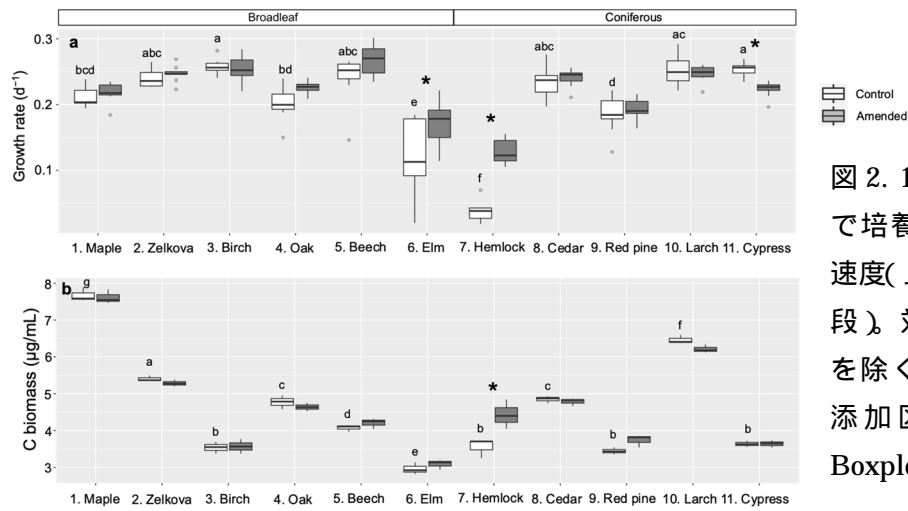


図 2. 11 樹種の落葉浸漬水で培養した緑藻類の成長速度(上段)と生産速度(下段) 対照区(白)とN,Pを除く微量元素を加えた添加区(灰)の結果をBoxplotで示している。

(3)微生物応答実験

ブナ、コナラ、スギ、コメツガの落葉を水に浸漬した溶液を培地としたマイクロコズム実験を行った。実験は、藻類の他、ラン性細菌、細菌、菌類、独立鞭毛藻(ANF)及び従属栄養生物(原生動物や動物プランクトン)を各培地に一定量加えることで実施した。その結果、藻類の増加率はブナ、コナラ、スギの培養液で高かったが、コメツガによる培養液では増殖はきわめて低かった。また、コメツガやスギの培養液では、独立栄養の鞭毛藻(ANF)の増殖も低かった。しかし、コメツガによる培養では細菌の細胞数は低いものの、それを餌とする従属栄養の原生動物(HNF)が他の培養液に比べて有意に増加した。また、微量元素を加えると、コメツガによる培養液では菌類が増加した。このように、独立栄養生物(イカダモやANF)と従属栄養生物(菌類やHNF)の応答は、異なる樹種の培養液によって異なっていた。この結果から、落葉は水圏生態系の異地性有機物として重要であるが、落葉樹種により食物連鎖への機能的役割が異なり、コメツガ落葉による生食連鎖駆動は、ブナやコナラの落葉に比べると弱いことが示唆された。

(4)エンクロージャー実験

落葉を添加した場合としない場合、及び遮光した場合としない場合の条件で行ったエンクロージャー(隔離水回)実験における動物プランクトンの応答とその栄養起源を解析した。落葉を栄養源として添加すると、動物プランクトンの生物量は遮光しない条件ではよく増加したが、遮光し

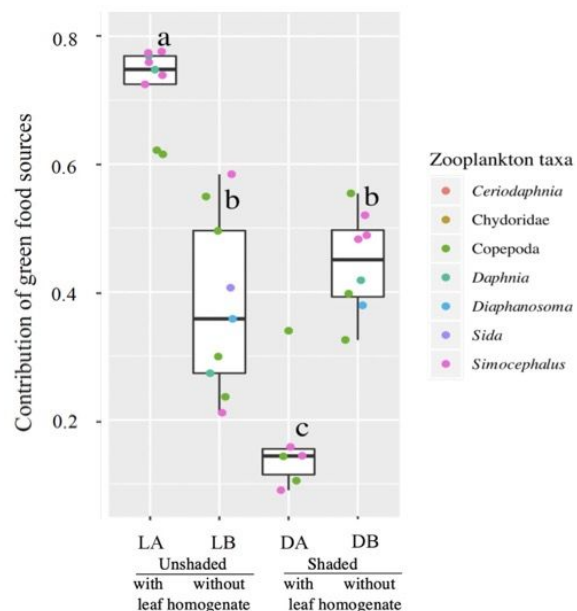


図 3 山地湖沼で行ったエンクロージャ実験の安定同位体分析による結果。落葉添加+非遮光(LA)、落葉非添加+非遮光(LB)、落葉添加+遮光(DA)、落葉非添加+遮光(DB)条件で、動物プランクトン各種の摂食量に占める生食連鎖起源有機物の割合。

た条件ではさほど増加しなかった。また、安定同位体分析から、遮光した場合には動物プランクトンの生物量の多くは落葉起源の有機物で構成されていたが、遮光しない場合は動物プランクトンの生物量の大半は藻類が生産した有機物で構成されていた（図3）。これらの結果から、落葉を添加した場合の動物プランクトンの生物量の増加は、落葉が溶出する栄養塩によって藻類の生産量が増加したためであること、十分に光がない場合には、落葉から溶出される炭素有機物が豊富にあっても動物プランクトンの生物量はさほど増加しないことがわかった。これら一連の実験から、落葉から溶出される溶存物質の化学量・比は水圏の高次生産速度を決める上で重要であること、さらに、集水域の樹種が変化すると水圏における生食連鎖と腐食連鎖の相対的重要性が変化することが示された。

(5) その他の成果

上記培養実験等で用いた動植物プランクトンの一部を単離培養し、その行動・生態特性や微生物との関係についても解析し、例えばミジンコ類では系統によって共在細菌叢が異なるなど、予想外の結果を得ることが出来た。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計6件（うち査読付論文 6件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Hirama, F., J. Urabe*, H. Doi, T. Kazama, T. Noguchi, T. H. Tappenbeck, I. Katano, M. Yamamichi, T. Yoshida, J. Elser	4. 巻 10
2. 論文標題 Terrigenous subsidies in lakes support zooplankton production mainly via a green food chain and not the brown food chain.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Frontiers in Ecology and Evolution	6. 最初と最後の頁 1-15
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fevo.2022.956819	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する
1. 著者名 Tian, X., H. Ohtsuki, J. Urabe	4. 巻 36
2. 論文標題 Competitive consequences determined by phenotypic but not genetic distance: a study with asexual water flea genotypes.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Functional Ecology,	6. 最初と最後の頁 2152-2162
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.14105	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Ohtsuki, H., H. Norimatsu, T. Makino, J. Urabe	4. 巻 12
2. 論文標題 Invasions of an obligate asexual daphnid species support the nearly neutral theory	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 7305
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-022-11218-4	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Yamada, S., J. Urabe.	4. 巻 66
2. 論文標題 The death feigning behaviors increase the survival rate of littoral cladocerans under predation by odonate larvae.	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Freshwater Biology	6. 最初と最後の頁 2030-2037
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/fwb.13808	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 Ichige, R., J. Urabe.	4. 巻 85
2. 論文標題 Divergence of the Host-Associated Microbiota with the Genetic Distance of Host Individuals Within a Parthenogenetic Daphnia Species	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Microbial Ecology	6. 最初と最後の頁 1-11
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00248-023-02219-5	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 占部城太郎・丸岡奈津美・榎本めぐみ・高野(竹中)宏平・一柳英隆・小黒芳生・石郷岡康史・中静透	4. 巻 84
2. 論文標題 ダム湖におけるChlorophyll-a量への温暖化影響：経験モデルによる解析	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 日本陸水学会誌	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	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5件(うち招待講演 0件/うち国際学会 0件)

1. 発表者名 鈴木碩通・一柳英隆・占部城太郎
2. 発表標題 ダム湖動物プランクトン群集の構造決定機構：全国のダム湖間比較による解析
3. 学会等名 日本陸水学会第85会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 鈴木碩通・一柳秀英隆・占部城太郎
2. 発表標題 機能群とタクサでの群集構造決定要因の違い：動物プランクトンを用いた検証
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Pei-chi HO, Suzuna NAKAJIMA, Jotaro URABE
2. 発表標題 Stoichiometry of leaf litter leakage influences phytoplankton growth
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中島涼菜・占部城太郎
2. 発表標題 落葉とその浸出溶存物質の炭素・窒素・リン比：樹種による違い
3. 学会等名 日本生態学会第69回全国大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 Pei-chi HO, Suzuna NAKAJIMA, Jotaro URABE
2. 発表標題 Stoichiometry of leaf litter leachate affects autotrophic and heterotrophic microbial composition in freshwater food web
3. 学会等名 日本生態学会第70回全国大会
4. 発表年 2022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
研究協力者	牧野 渡 (Makino Wataru)	東北大学・大学院生命科学研究科・助教	

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			
米国	University of Montana			