

令和 6 年 6 月 18 日現在

機関番号：84201

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2021～2023

課題番号：21K05742

研究課題名（和文）魚の餌量の評価に関わるミジンコの摂餌機能の応答性

研究課題名（英文）Functional response of *Daphnia galeata* to fluctuations of food quantity and quality in Lake Biwa

研究代表者

永田 貴丸（NAGATA, Takamaru）

滋賀県琵琶湖環境科学研究センター・総合解析部門・専門研究員

研究者番号：50454624

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）：本研究では、餌藻類量が低下した現在の琵琶湖においても、カプトミジンコが、藻類量が比較的高かった1990年代と同水準の生産量を維持していることを明らかにした。また、琵琶湖のカプトミジンコは、諏訪湖の個体よりも藻類の量と質が低い環境に強く、その様な低藻類量・質の環境でも生産量を維持できることが分かった。これには、藻類量に応じて濾過スクリーン面積（摂餌器官）を柔軟に変化させる琵琶湖産カプトミジンコの機能的応答が貢献していると考えられた。本研究結果は、カプトミジンコの機能的応答が、個体の成長や生産だけでなく、現場の個体群維持にも大きく貢献することを明らかにした全く新しい知見である。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ミジンコ（*Daphnia*属）の濾過スクリーン面積（摂餌器官）の変化は、餌量に応じたものであると考えられており、餌質に対する変化はこれまで評価されてこなかった。本研究は、ミジンコの濾過スクリーン面積は、餌質自体に応じて変化しないが、餌量に応じた濾過スクリーン面積の変化は、餌質が高い（N:P比が低い）時にしか見られない反応であることを明らかにした。また、ミジンコの濾過スクリーン面積の変化が、現場での個体群サイズの維持に大きく貢献することを示した。これは、個体群生態学の発展に関わる新しい知見であり、ミジンコの濾過スクリーン面積が、餌環境（餌藻類量や質）の指標になり得ることを示すものである。

研究成果の概要（英文）：We demonstrated that even in the current Lake Biwa, where algal abundance has declined, *Daphnia galeata* has been found to maintain the same level of production as in the 1990s, when algal abundance was relatively high. In addition, it was found that *D. galeata* in Lake Biwa were more tolerant to lowered quantity and quality of food algae than those in Lake Suwa. *D. galeata* from Lake Biwa changed the size of filter screens (feeding organ) more flexibly in response to algal abundance, which may contribute considerably those tolerance to food shortages. These are the first findings that the functional response of daphnids contributes significantly not only to individual growth and production, but also to the maintenance of in situ populations.

研究分野：プランクトン生態学

キーワード：ミジンコ 摂餌機能 餌環境 生産量 琵琶湖

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

琵琶湖は、全国の湖の中でも、水質保全対策で栄養塩濃度が顕著に低下した（貧栄養化）。一方、アユ等の在来魚の漁獲量は、戻っておらず（滋賀県 2023）、近年では、貧栄養化による餌不足の影響が懸念されている。その状況の中、琵琶湖の恵みの保全・再生を目的とした「琵琶湖の保全及び再生に関する法律」が、2015年に施行された。

琵琶湖において、アユ等の在来魚の漁獲量を回復させるためには、生息・産卵環境の改善等とともに、好む餌であるカプトミジンコ (*Daphnia galeata*) を一定量確保する必要がある (Kawabata et al. 2006)。幸い、カプトミジンコは、30年以上前と同水準の現存量を保っているため、今のところ漁獲量の推移の制限要因ではない (Liu et al. 2020)。しかし、水資源として湖水の水質の向上を進めていくと、今後も、貧栄養化による餌環境の悪化は止められず、いずれカプトミジンコは現存量を保てなくなり、制限要因になる。

湖では、貧栄養化で餌環境が悪化しても、沿岸海洋の様に栄養塩を補填できない (川村ら 2011)。よって、藻類量・質の低い環境で、魚の餌のミジンコを確保しなければならない。これは、全国の湖、特に飲料水に利用される霞ヶ浦、猪苗代湖の共通課題である (ミジンコの種は多少異なる)。それ故、他湖より先に貧栄養化で餌環境が悪化した琵琶湖に着目し、琵琶湖のカプトミジンコの現存量維持には、機能的応答が効いているのではないかという学術的「問い」に答え、その知見を活かし、どこまで貧栄養化で藻類量・質が低下しても現存量を維持可能なのか (魚の餌を確保可能なのか) を検討する。

2. 研究の目的

本研究の目的は、「琵琶湖でのカプトミジンコの現存量維持には、機能的応答が効いていることを証明し、得た機能的応答に関わる科学的知見から、どこまで貧栄養で藻類量・質が低下しても現存量の維持が可能なのかを検討する」ことである。この目的達成のため、次の小目的①②を立て、本研究を遂行する。

①現在の悪化した餌環境でも、カプトミジンコの生産量が低下していないことを評価する。

②餌環境に対するカプトミジンコの機能的応答の発現性を評価する。

3. 研究の方法

(1) カプトミジンコ生産量の過去と現在での比較解析

カプトミジンコ生産量として、卵数を調べた。1990～1996年における各月の卵数は、滋賀県水産試験場が保有する琵琶湖北湖のプランクトン試料で分析した。試料の採取地点は琵琶湖北湖の舟木崎沖 (水深約 77 m) の 0～20 m 層である、プランクトン試料をホルマリンで固定する際に、卵がカプトミジンコの育房の外に落ちる場合がある。本研究では、カプトミジンコの育房内にある (抱卵している) 卵と、育房の外に落ちた卵をすべて計数し、その合計の卵数を求めた。そして、卵数は、プランクトン試料を採取した湖水量で除すことで、卵密度 (卵数 L^{-1}) に換算した。一方、現在のカプトミジンコの卵密度を調べるため、2021～2022年の月ごとに、琵琶湖北湖の今津沖 (水深 90 m) の 0～20m 層でプランクトンを採取し、カプトミジンコの卵が育房の外に可能な限り落ちないようにシュガーホルマリンで固定した。そして、採取したプランクトン試料の中から、カプトミジンコの卵数を計数した。その卵数も、プランクトン試料を採取した湖水量で除すことで、卵密度に換算した。すでに分析してあった 2015～2020年の同地点の卵密度データも、過去と現在での比較解析に用いた。

卵密度の過去と現在での比較解析に向け、各年の 1～12月の卵密度を積算し、年間卵密度 (卵数 $L^{-1} yr^{-1}$) を求めた。そして、その年間卵密度を 1990～1996年と、2015年～2022年の 2グループでまとめ、グループ間で差異があるか否かを Mann-Whitney U test で検定した。一方、各年の卵密度に及ぼす餌環境の影響を調べるため、各年の卵密度と餌環境 (クロロフィル a 濃度 (Chl. a)、浮遊物質量 (SS)、粒子態有機物量 (POC))、水温との関係を一般化線形モデル (GLM) で解析した。

(2) 在来魚とカプトミジンコの捕食者-被食者関係の確認

カプトミジンコが、琵琶湖の主要な在来魚であるアユの餌になっていることを確認するため、カプトミジンコを含む動物プランクトンと、アユの炭素・窒素安定同位体比を調べ、その関係を解析した。動物プランクトン各種の炭素・窒素安定同位体を測定するため、2021年と2022年の7月に琵琶湖北湖の沖帯 (南比良沖、水深約 60 m) の 0～10 m 層と、北湖の沿岸帯 (長命寺沖、水深約 7 m) の 0～6 m 層で動物プランクトンを採取した。各地点の動物プランクトンは、メッシュサイズが 100 μm のプランクトンネットを 0～10 m、あるいは 0～7 m まで鉛直引きすることで濾し集めた。Kawabata et al. (2006) を参考にし、採取した動物プランクトンの中から、アユが捕食すると考えられるカプトミジンコ、ヤマトヒゲナガケンミジンコ (*Eodiaptomus japonicus*)、ケンミジンコ (Cyclopoida) を、種ごと (Cyclopoida はグループ) にパスツールピペットやピンセットで 150～200 個体ずつ拾い出し、超純水で洗浄した。洗浄した各種の動物プ

ランクトンは、種ごとにスズカップに入れ、40°Cで乾燥させた。その後、乾燥させた動物プランクトンの炭素・窒素安定同位体を測定した。アユの炭素・窒素安定同位体を測定するため、2021年と2022年の7月に沖すくい漁で採取したアユ成魚を、堅田漁業協同組合から購入した。アユは、頭と背鰭の間の肉をメスで切り取り、それをリングロックチューブに入れ、40°Cで乾燥させた。乾燥させた肉は、粉末にした後、スズカップに入れて炭素・窒素安定同位体を測定した。アユの炭素・窒素安定同位体の測定は、6個体で行った。魚の炭素同位体比は、含まれる脂質の含有量によって影響を受け、誤差が生じる。そこで、その影響をなくすため、測定結果から得られたアユの炭素安定同位体比を沢田ら（2018）の式で補正した。

動物プランクトン各種とアユの炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) と窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) のデータを用い、アユの餌選択性を混合モデルで解析した。混合モデルは、R version 3.6.0 のSIARパッケージを用いた。栄養段階が1つ上がるごと（動物プランクトン→アユ）の安定同位体比の濃縮係数は、炭素が $0.4 \pm 1.3\text{‰}$ 、窒素が $3.42 \pm 0.99\text{‰}$ とした (Post 2002)

(3) 餌の量と質の低下による影響（室内実験）

実験で使用したカプトミジンコは、長野県諏訪湖から採集・単離培養した系統（S クローン）と、琵琶湖北湖から採集した系統（BN クローン）である。餌としてイカダモ (*Desmodesmus subspicatus* NISE-805 株) を与えながら、餌量 ($0.4, 0.7, 1.2, 2.0 \text{ mg C L}^{-1}$) と餌質 (Low P, Middle P, High P; 餌量は全て 2.0 mg C L^{-1}) の異なる環境で14日間(0日齢から14日齢まで)飼育した。餌質の異なるイカダモは、COMBO培地中のリン濃度を50, 100, 200 mol L^{-1} のそれぞれに変えて培養することで得た。実験個体の生存数と産仔数は毎日確認し、純繁殖率と内的自然増加率を算出した。また、実験期間中に無作為に採取・固定したサンプルの体長とろ過スクリーン面積を測定した。

(4) 実環境における摂餌器官の応答

滋賀県琵琶湖環境科学センターが2020年と2021年のそれぞれ1月から12月にかけて実施した調査で得られたカプトミジンコの固定サンプルを使用し、カプトミジンコの体長と摂餌器官のろ過スクリーン面積を測定した。採集場所は琵琶湖北湖の2地点(南比良沖: site 12B・今津沖: site 17B)である。琵琶湖の水質データ(水温, Chl. a, TN:TP比)は「滋賀の環境2021(令和3年度版環境白書)」および「滋賀の環境2022(令和4年度版環境白書)」から取得し、水質とカプトミジンコのろ過スクリーン面積との関係を解析した。

4. 研究成果

(1) カプトミジンコの生産量の過去と現在での比較解析

琵琶湖のカプトミジンコの年間卵密度を求めた結果、1995年、1996年と、2015~2022年は同程度であり、1990年代前半はそれより低かった(図1左)。これにより、年間卵密度は、1990年代後半から低下していない可能性が示された。年間卵密度を過去(1990~1996年)と現在(2015~2022年)のそれぞれのグループでまとめ、両グループ間をMann-Whitney U testで比較解析したところ、有意な差は認められなかった(図1右: $p > 0.05$)。この結果から、現在の悪化した餌環境でも、カプトミジンコが生産量である年間卵密度は、過去の1990~1996年から低下していないことが明らかになった。これは、今までにない全く新しい知見である。一方、各年の卵密度に及ぼす餌環境と水温の影響をGLMで調べた結果、水温だけでなく、Chl. a, SS, POCのどの餌環境も、カプトミジンコの卵密度とは顕著な関係は認められなかった。このことから、カプトミジンコの卵密度は、1990年代から現在までの餌環境の悪化(餌量の低下)の影響を受けていないと考えられた。

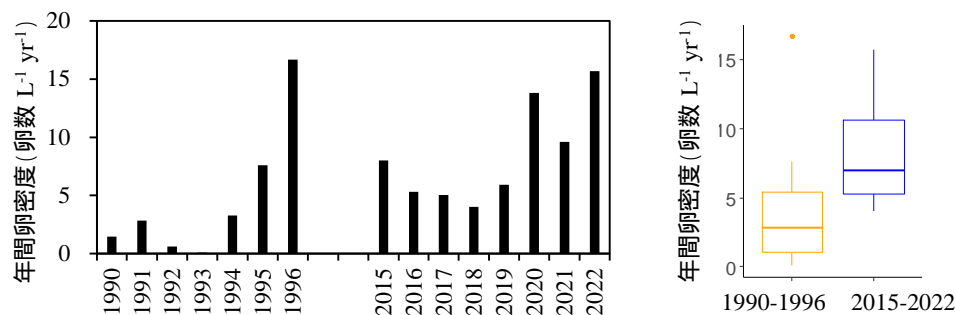


図1 過去(1990~1996年)と現在(2015~2022年)におけるカプトミジンコの年間卵密度(左)。過去と現在のそれぞれ期間における年間卵密度(右)。右図の中央線は中央値、縦棒の上限は最大値、縦棒下限は最小値、箱の上部は第一四分位数、箱の下部は第三四分位数、橙点は外れ値を示す。

(2) 在来魚とカプトミジンコの捕食者-被食者関係の確認

2022年に動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を琵琶湖の沖帯と沿岸帯で調べたところ、同種でも

$\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の値が沖帯と沿岸帯で異なり、その値は、沖帯の方が沿岸帯より高い傾向があった(図2左)。2022年における動物プランクトン各種とアユの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を用い、アユの餌選択性を SIAR 混合モデルで解析したところ、アユは沖と沿岸帯の動物プランクトン各種を、ほぼ均一に捕食していることが分かった。ベイズ信用区間から、特に、沖と沿岸帯のヤマトヒゲナガケンミジンコ、沖のケンミジンコ、沿岸のカプトミジンコが重要な餌と考えられた。ここには図を示さなかったが、2021年も、同様の結果が得られた。以上の結果から、琵琶湖において、カプトミジンコがアユの餌になっていることを確認できた。

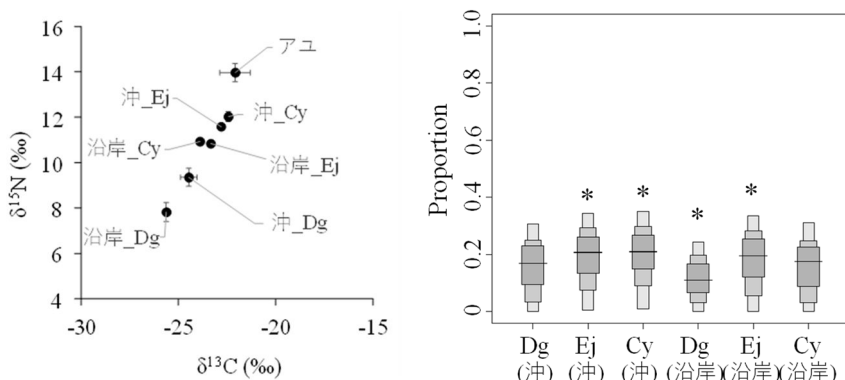


図2 2022年7月におけるアユと動物プランクトンの炭素 (^{13}C)・窒素安定同位体比 (^{15}N) の関係 (左) と、混合モデル SIAR で評価したアユの餌選択性 (右)。Dg = カプトミジンコ、Ej = ヤマトヒゲナガケンミジンコ、Cy = ケンミジンコ。*は、ベイズ 95%信用区間に 0 を含まないことを示す。

(3) 餌の量と質の低下による影響 (室内実験)

諏訪湖から単離した S クローンの純繁殖率は餌量の低下に応じて純繁殖率が低下したが、琵琶湖北湖から単離した BN クローンでは餌量が最も低い 0.4 mg C L^{-1} 条件でも高餌条件 (2.0 mg C L^{-1}) の場合と同程度の純繁殖率を示した (図 3a, c)。内的自然増加率を計算したところ、S クローンでは 0.4 mg C L^{-1} 条件で値がマイナスに転じていたが、BN クローンでは高餌条件と同等の値が維持されていた。このように、BN クローンは S クローンより明らかに餌不足 (低藻類量) に対する耐性を持っていることがわかった。 餌質の低下についても同様の傾向が認められ、Low P 処理区では S クローンの産仔数がゼロだったのに対し、BN クローンでは処理区間で明確な違いが認められなかった (図 3b, d)。

各処理区におけるろ過スクリーン面積 (体長との回帰式から算出した最小二乗平均) を比較したところ、両クローンとも餌量の低下

に応じて拡大したが、変化量は BN クローンがより大きかった (図 4a)。一方で、餌質の低下はろ過スクリーン面積に影響を与えなかった (図 4b)。つまり、カプトミジンコのろ過スクリーンは餌量に依存して変化するが、餌質の低下はこれを誘導しないことが明らかになった。

クローン間での餌量や餌質に対する脆弱性の違いは、それぞれの生息場所における餌環境の違いを反映していると解釈できる。2022年の全リン濃度 (年平均) は、諏訪湖 (0.025 mg L^{-1}) が琵琶湖北湖 (0.007 mg L^{-1}) より 3 倍以上高い。このように、琵琶湖北湖から単離した BN ク

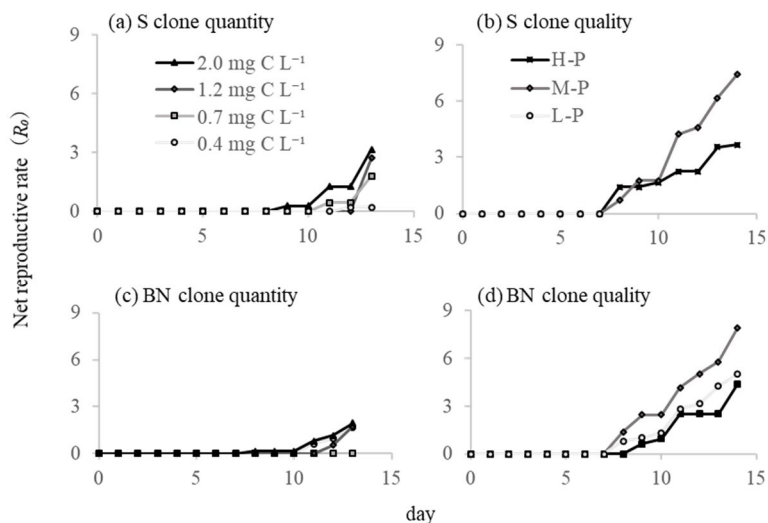


図3. 餌の量 (a, c) および質 (b, d) と各クローンの純繁殖率の関係

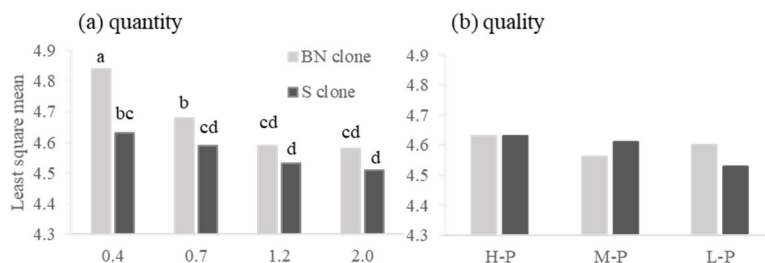


図4. 餌量 (a) と餌質 (b) の違いとカプトミジンコのろ過スクリーン面積の関係。図中の符号の違いは多重比較 (Tukey-Kramer検定) における有意差 ($p < 0.05$) を表す。

ローンは、餌の量と質ともに低い環境に適応していると考えられた。

(4) 実環境における摂餌器官の応答

カプトミジンコ野外個体群のろ過スクリーン面積は、経時的に変化しており、調査地点間でも大きく異なっていた(図5)。ろ過スクリーン面積に対する各調査日・地点の水温、餌量(Chl.a)、餌質(TN:TP比)の影響を一般化線形混合モデル(GLMM)で解析したところ、餌量や餌質とろ過スクリーン面積の間には負の相関が認められた(表1)。このように、琵琶湖のカプトミジンコは、餌量の変化に応じて柔軟にろ過スクリーンの大きさを変化させながら個体群を維持していることがわかった。ただし、餌質とろ過スクリーン面積の間に負の相関があったということは、ろ過スクリーンの拡大は、餌質が高い時(TN:TP比が低い時)にのみ起こることを意味する。

一般に、湖沼の富栄養化や貧栄養化が生態系構造に及ぼす影響は、生物の現存量の変化に着目して評価される(池田ら 2018)。しかし、本研究により、水質の変化に伴う藻類の質の変化がミジンコの動態に影響を及ぼしうることや、その影響の程度がミジンコの遺伝的系統に依存して異なることが明らかになった。

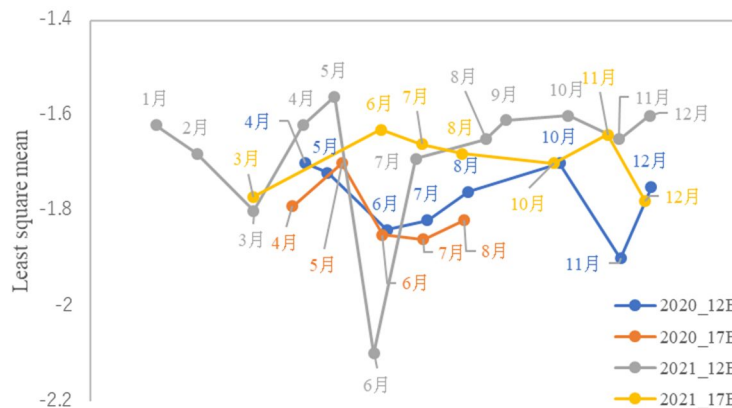


図5. 各地点におけるカプトミジンコのろ過スクリーン面積の経時変化

表1. ろ過スクリーン面積に対する水温と餌環境の影響 (GLMM)

	Coefficients	SE	Wald statistics	p value
(Intercept)	4.6100	0.1664	27.71	0.000
Water Temp.	-0.0069	0.0043	-1.63	0.104
Chl.a	-0.0194	0.0082	-2.35	0.019
N:P	-0.0065	0.0031	-2.10	0.036

残念ながら、本研究では、どこまで餌の藻類量と質が低下しても、カプトミジンコが生産量を維持可能なかの具体的な数値を出すまでには至らなかった。しかし、1990年代と比べて餌環境が悪化した現在の琵琶湖でも、カプトミジンコは1990年代と同水準の生産量を保っており、それは、摂餌器官のろ過スクリーン面積のサイズを、柔軟に変化させることで成せるものであることを明らかにできた。これは、機能的応答が、個体の成長や生産量だけでなく、さらに波及的に個体群維持にも貢献することを実証した全く新しい知見であると考えられる。

<引用・参考文献>

池田将平, 一瀬諭, 古田世子, 占部城太郎 (2018) 琵琶湖北湖における植物プランクトン群集の季節変化とその長期変動: PEGモデルとの比較. 水環境学会誌, 41:115-122.

Kawabata K, Narita T, Nishino M (2006) Predator-prey relationship between the landlocked dwarf ayu and planktonic Crustacea in Lake Biwa, Japan. Limnology, 7:199-203.

川村嘉応, 久野勝利, 横尾一成 (2011) 佐賀県有明海で実施されている栄養塩添加の現状. 佐賀県有明水産振興センター研究報告, 25:81-87.

Liu X, Dur G, Ban S, Sakai Y, Ohmae S, Morita T (2020) Planktivorous fish predation masks anthropogenic disturbances on decadal trends in zooplankton biomass and body size structure in Lake Biwa, Japan. Limnology and Oceanography, 65:667-682.

Post D M (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumption. Ecology, 83:703-718.

沢田隼, 米倉竜次, 丸山敦 (2018) アユの炭素・窒素安定同位体分析のための脂質量補正式と筋肉, 卵巣, 粘液における濃縮係数. 魚類学雑誌, 65:1-7.

滋賀県 (2023) アユ. <https://www.pref.shiga.lg.jp/ippan/shigotosangyou/suisan/18666.html>, 2024年6月14日アクセス.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔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 米山貴将・坂本正樹・永田貴丸
2. 発表標題 餌環境の違いによるカプトミジンコのろ過スクリーン面積への影響
3. 学会等名 日本陸水学会第87回大分大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 米山貴将、大島功基、坂本正樹
2. 発表標題 餌の質によるミジンコの生活史特性とろ過スクリーン面積への影響
3. 学会等名 日本陸水学会第86回大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 米山貴将、大島功基、坂本正樹
2. 発表標題 餌の量と質によるミジンコの生活史特性とろ過スクリーン面積への影響
3. 学会等名 日本陸水学会甲信越支部会第48回研究発表会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 永田貴丸、酒井陽一郎、中村光穂、岡本高弘、早川和秀
2. 発表標題 琵琶湖における動物プランクトンの餌量・質の変化について
3. 学会等名 日本陸水学会第85回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 坂本正樹、河合哲太、福島侑樹
2. 発表標題 魚類と無脊椎捕食者のカイロモンに対するミジンコの表現型応答
3. 学会等名 日本陸水学会第85回大会
4. 発表年 2021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
研究分担者	酒井 陽一郎 (SAKAI Yoichiro) (90772335)	滋賀県琵琶湖環境科学研究センター・総合解析部門・主任研究員 (84201)	
研究分担者	岡本 高弘 (OKAMOTO Takahiro) (70508473)	滋賀県琵琶湖環境科学研究センター・環境監視部門・主任専門員 (84201)	
研究分担者	坂本 正樹 (SAKAMOTO Masaki) (20580070)	富山県立大学・工学部・准教授 (23201)	

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
---------	---------