

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年5月30日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2010～2012

課題番号：22370007

研究課題名（和文）生産者—消費者系のストイキオメトリー効果に及ぼす生物多様性の緩和機構に関する研究

研究課題名（英文）Mitigation of stoichiometry effects on biological interactions by biodiversity.

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所・教授

研究者番号：50250163

研究成果の概要（和文）：研究成果の概要（和文）：本研究は、近年の環境変化を化学量効果として捉え、その生態系への影響の大きさについてプランクトンを用いた生産者—消費者系の環境制御実験から調べることを目的に行った。理論及び実験解析の結果、消費者は餌の量だけでなく質的な変化に応じて最適摂餌量を変化させること、生存に必要な消費者の閾値餌量は種間や種内でも遺伝型によって異なること、さらに資源獲得競争への化学量効果の影響の強さは種の組み合わせによって異なることが判った。これら結果は、懸念される環境変化にともなう生態系への化学量効果の影響の強さが消費者の種及び遺伝的多様性に応じて異なることを示している。

研究成果の概要（英文）：This study was performed to clarify experimentally how stoichiometric impacts by putative environmental changes on prey (algae) - consumer (Daphnia) interactions are altered depending on genetic and species identities of consumers. Theoretical and experimental analyses showed that optimal feeding rates of the consumers change depending not only on abundance but also stoichiometry of algal food, that threshold food levels of the consumers change even within species according to the genotypes, and that outcomes of competitive interactions change depending on species identities of the consumers. These results support an idea that stoichiometric impacts on ecosystem processes are different among communities with different genetic and species identities.

交付決定額

（金額単位：円）

|        | 直接経費       | 間接経費      | 合計         |
|--------|------------|-----------|------------|
| 2010年度 | 5,000,000  | 1,500,000 | 6,500,000  |
| 2011年度 | 4,500,000  | 1,350,000 | 5,850,000  |
| 2012年度 | 4,800,000  | 1,440,000 | 6,240,000  |
| 年度     |            |           |            |
| 年度     |            |           |            |
| 総計     | 14,300,000 | 4,290,000 | 18,590,000 |

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態、環境

キーワード：動物プランクトン、生物多様性、栄養動態、個体群動態、生態化学量論、ミジンコ、藻類、資源獲得競争

1. 研究開始当初の背景  
従来の研究では、例えば富栄養化は栄養塩負

荷の増加の問題として、大気 CO<sub>2</sub> 濃度上昇は植物の炭素固定能増大の問題として個別

に調べられてきた。しかし、人間活動による大気  $\text{CO}_2$  濃度上昇や栄養塩供給量の増大は、生産者に対する炭素 ( $\text{C}$ ) と栄養塩 ( $\text{N}$ ,  $\text{P}$ ) の供給量バランスの変化として捉えることが出来る。このような炭素と栄養塩供給量のバランスの変化は生産者の種構成だけでなく化学量比 ( $\text{C}:\text{N}$  比や  $\text{C}:\text{P}$  比) を変化させる。一方、生産者—消費者系は食物網の基盤であり、環境変化の生態系影響の中心定な作用系である。環境変化に脆弱な生態系のひとつである湖沼では、生産者である藻類の成長や生元素比は、光 (エネルギー) や  $\text{CO}_2$ ・窒素・リンなど生元素の供給量バランスに応じて大きく変化するが、その消費者である動物プランクトンの体構成元素比はあまり変化しない。このため、生産者と消費者の元素比のミスマッチが生じる。元素比ミスマッチの消費者への影響は化学量効果と呼ばれ、生態転換効率への影響を通じて生産者—消費者系を異なる平衡状態に導くなど、生態系に大きな影響を及ぼすと懸念される。した生産者—消費者系に及ぼす化学量効果を調べることは、食物網の物質転移効率や群集構造に及ぼす環境変化影響の大きさを評価するうえで不可欠である。

## 2. 研究の目的

藻類の消費者である動物プランクトンは貧栄養湖沼で見られる低リン濃度で培養した藻類でも一般によく成長する。しかし、同じ貧栄養条件でありながら高  $\text{CO}_2$  濃度で培養した藻類では、餌量が豊富であったとしても、その藻類のリン含量が著しく減少するので、ミジンコの成長速度は低下する。このように、消費者の成長は供給される餌だけでなく、その化学量にも左右されるが、その影響が消費者の種特性や遺伝的特性によってどの程度変化するのかよく判っていない。もし、餌の化学量効果が消費者種によって異なるなら、同じ2種の消費者間での餌を巡る競争も餌の化学量、すなわち栄養塩や  $\text{CO}_2$  濃度などの環境条件によって変化する可能性がある。このことは、富栄養化や大気  $\text{CO}_2$  濃度の化学量効果を介した生物群集への影響の大きさが、消費者群集の種構成や多様性によって異なることを意味している。すなわち、環境変化による生態系への化学量効果の大きさは消費者の種特性や多様性により異なるかも知れない。本研究は、この可能性を理論及び生産者—消費者系の環境制御実験により検証することを目的として行った。

## 3. 研究の方法

研究は、餌として藻類を、消費者としてミジンコ (*Daphnia*) を用い、①最適摂餌のモデル化、②種内遺伝子型間での成長応答実験、③ミジンコ類7種間での餌の化学量変化に対

する成長応答実験、④ミジンコ3種の個体群を用いた競争実験により行った。まず、①では、ミジンコの生理生態特性に関する先行研究から摂食・同化速度等に関するパラメータを抽出し、最適摂餌モデルに生態化学量理論を組み込んだモデルを作成することで、餌の化学量応答に対する消費者の摂食応答を調べた。ついで、②では日本の異なる地域で採集した *D.dentifera* と *D.galeata* のそれぞれ3遺伝子型について様々な餌条件下で実験を行って成長に必要な閾値餌密度を調べた。③では *D.galeata*, *D.dentifera*, *D.tanakai*, *D.pulicaria*, *D.pulex*, *D.magna*, *D.similis* について個体成長速度に及ぼす餌の化学量効果の違いを実験により定量した。④ではこれら実験から予想される競争関係の優劣について個体群を対象とした flow-through システムを用いた競争実験により検証することで、消費者の種特性や多様性に及ぼす化学量効果の大きさについて検討した。

## 4. 研究成果

### 1) 生態化学量による最適摂餌モデル

最適摂餌理論に機能的反応と生態化学量論の視点を組み込むことで、餌の量だけでなく餌の質の変化に対する最適摂餌モデルを作

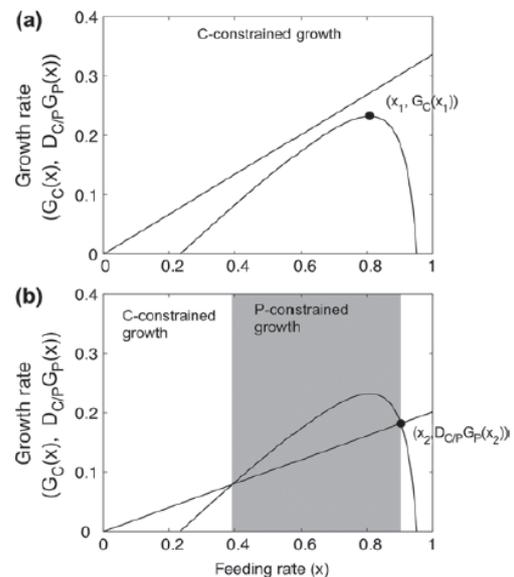


図1 生態化学量論を組み込んだ最適摂食モデル。リン含量が高い餌では炭素獲得量の純益を最大とする摂食速度が最適であるが、リン含量の低い餌ではそれより高い摂食速度のほうが最適となる。

成した。従来の最適摂餌理論は、摂食活動の上昇による利益 (炭素同化量) とコスト (行動に関わる代謝等による炭素消失量) の差分として、純益が最大となる最適な摂食速度を予測するものであった。餌の質、たとえば餌

に含まれるリン含量を考えた場合、行動に関わるコストはないので、その純益は摂食・同化速度と餌のリン含量に比例する(図1)。摂食者は成長に必要なリン:炭素比があるため、このリン獲得による成長速度と餌からの炭素獲得による成長速度の最小値として最適摂食速度を推定することが出来る。このモデルによれば、餌のリン含量が少ない場合に摂食速度はむしろ上昇するほうが純益が増加する場合があること、すなわち補償摂餌が適応的であること、その応答は餌の量や同化効率に依存すること等が判った。これまでのミジンコ類の研究では、餌の量や質の変化に対する摂食速度の応答は実験条件によって異なっていたが、このモデルはその違いをよく説明することが判った。本研究により、生態化学量論は最適摂餌理論と組み合わせることで、これまで見過ごされてきた補償摂餌等の現象を広く説明出来ることが示された。

2) 餌の化学量と成長応答の種内・種間差  
餌をめぐる競争は、生物多様性や群集集合を考えるうえで最も基本的な枠組みとなる生物間相互作用である。競争理論によれば、閾値餌密度、すなわち成長速度がゼロとなる餌密度が競争の優位性に重要となる。しかし、この閾値餌密度は餌の化学量によって異なると考えられる。もし、その変化の大きさが種間によって異なるなら、餌を巡る種間競争の優劣は餌の質によって異なると考えられる。そこで、リン含量の豊富な藻類と少ない藻類それぞれについて、様々な餌密度で *Daphnia* 属7種の成長応答を調べた。その結果、閾値餌密度は種間で異なるが、その順位はリン含量の豊富な藻類と少ない藻類で異なることが判った。さらに、2種(*D. galeata*, *D. dentifera*)について複数のクローンで成長応答を比較したところ、閾値餌密度は同種内でもクローンにより異なることが判った。

### 3) 競争実験

個体群レベルの現象である競争関係の優劣について、個体成長応答による閾値餌密度がどの程度指標性のあるものかは必ずしも検証されていない。特に餌の質が変化した場合、閾値餌密度が異なる種間で実際に競争関係の優劣が変化するのか、明らかでない。そこで、閾値餌密度が異なる *Daphnia* 属3種(*D. tanakai*, *D. dentifera*, *D. pulicaria*) 個体群について競争実験を行った(図2)。その結果、リン含量の高い餌に対して閾値餌密度の低い種はその餌での競争優位種であり、リン含量の低い餌に対して閾値餌密度の低い種はその餌での競争優位種であることが示された。さらに、餌の変化にともなう競争関係の変化は種や遺伝子型の組み合わせにより異なることも判った。これら結果は、餌

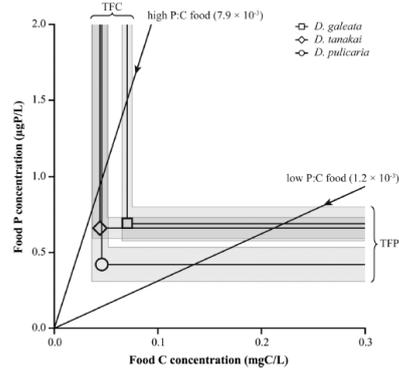


図2 餌の化学量を考慮した競争優位性。リン含量の高い餌での閾値餌密度(TFC)と低い餌での閾値餌密度(TFP)は種間で異なり、低い値の種ほど競争に優位となる。図では餌量とそのリン含量は原点を通る直線として表現される。個体群を対象とした競争実験では、この図の予想と一致する結果が得られた。

量だけでなく餌の質の変化は種間での競争の優位性を種間や種内で変化させるとともに、その大きさは構成種に大きく依存していることを示している。富栄養化や大気 CO<sub>2</sub> 濃度上昇などの環境変化は、餌の量だけでなく化学量を変化させることで動物プランクトンの群集構造に影響を及ぼすが、その影響の大きさは群集を構成する種や遺伝的な多様性に依存することが示唆された。

### 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7件)

1. Iwabuchi, T. and J. Urabe. (2012) Food quality and food threshold: implications of food stoichiometry to competitive ability of herbivore plankton. *Ecosphere* 3:art51, <http://dx.doi.org/10.1890/ES12-00098.1> (査読有)
2. Iwabuchi, T. and J. Urabe. (2012) Competitive outcomes between herbivorous consumers can be predicted from their stoichiometric demands. *Ecosphere* 3:art7, <http://dx.doi.org/10.1890/ES11-00253.1> (査読有)
3. Makino, W., Q. Gong and J. Urabe. (2011) Stoichiometric effects of warming on herbivore growth: experimental test with plankters. *Ecosphere* 2:art79, <http://dx.doi.org/10.1890/ES11-00178.1> (査読有)
4. Ishida, S., A. Takahashi, N. Matsushima, J. Yokoyama, W. Makino, J. Urabe, and M. Kawata. (2011) Latitudinal and altitudinal gradients in the morphology of two hybridizing species, *Daphnia galeata* and *D. dentifera* in mature habitats. *BMC Evolutionary Biology*, 11:209, <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-11-209>

//www.biomedcentral.com/1471-2148/11/209 (査読有)

5. Urabe, J., T. Iwata, Y. Yagami, E. Kato, T. Suzuki, S. Hino and S. Ban. (2011) Within-lake and watershed determinants of carbon dioxide in the surface water: a comparative analysis for a variety of lakes in Japanese Islands. *Limnology and Oceanography*, 56:49-60. (査読有)
6. Urabe, J., S. Naeem, D. Raubenheimer, and J. J. Elser (2010) The evolution of biological stoichiometry under global change, *Oikos*, 119: 737-740. (査読有)
7. Iwabuchi, T. and Urabe, J. (2010) Phosphorus acquisition and competitive abilities of two herbivorous zooplankton, *Daphnia pulex* and *Ceriodaphnia quadrangula*. *Ecological Research*, 25: 619-627. (査読有)

[学会発表] (計 7 件)

1. 熊谷仁志, 牧野渡, 占部城太郎 「独占仮説を調べる -隣接する湖におけるミジンコ個体群の遺伝構造の比較から」日本生態学会 2013年3月9日 静岡市
2. Sou, M., Ishida, S., Ohtsuki, H., Urabe, J. Obligate sexual population of *Daphnia pulex* in Japan: are they alien of indigenous species? The Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, Aquatic Sciences Meeting. 2012年7月10日 大津市
3. Kumagai, H., Ishida, S., Makino, W., Urabe, J. Maintenance of genetic diversity in a *Daphnia* population with overwintering individuals. The Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, Aquatic Sciences Meeting. 2012年7月10日 大津市
4. Iwabuchi, T. and Urabe, J. Competitive outcomes between herbivorous consumers can change with food stoichiometry and be predicted from their stoichiometric demands. The Association for the Sciences of Limnology and Oceanography, Aquatic Sciences Meeting. 2012年7月9日 大津市
5. Urabe, J. and Shimizu, Y. Solving stoichiometric paradox of *Daphnia* growth rate. *Limnology and Oceanography*, Aquatic Sciences Meeting. 2012年7月9日 大津市
6. 占部城太郎 「群集生物量の温暖化応答 :

経験的観察と仮説」日本生態学会 2012年3月18日 大津市

7. 熊谷仁志、石田聖司、牧野渡、占部城太郎 「単純性、複雑性、二元性-とあるミジンコ個体群の遺伝構造」日本生態学会 2012年3月19日 大津市

[図書] (計 1 件)

1. Narumi K. Tsugeki and Jotaro Urabe. (2013) Eutrophication, Warming and Historical Changes of the Plankton Community in Lake Biwa during the Twentieth Century. In C. Goldman, M. Kumagai and R. Roberts (eds), *Climate Change and Inland Waters: Impacts and Mitigation for Ecosystems and Societies*, pp. 111-130. Wiley-Blackwell

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)  
なし

○取得状況 (計 0 件)  
なし

[その他]

ホームページ等

<http://meme.biology.tohoku.ac.jp/Macroecol/urabe/Project1.html>

6. 研究組織

(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

なし

(3) 連携研究者

牧野 渡 (MMAKINO WATARU)

東北大学・大学院生命科学研究科・助教

研究者番号 : 90372309

石田 聖二 (ISHIDA SEIJI)

東北大学・大学院生命科学研究科・GCOE 助教

研究者番号 : 80547331