

科学研究費助成事業（学術研究助成基金助成金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 27 日現在

機関番号：14301

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2011～2012

課題番号：23657019

研究課題名（和文） 代謝理論の統合的理解：サイズスケール則と生態化学量論の調和モデル

研究課題名（英文） A synthesis of metabolic theory of ecology: Toward an integration of allometric scaling and ecological stoichiometry

研究代表者

奥田 昇 (OKUDA NOBORU)

京都大学・生態学研究センター・准教授

研究者番号：30380281

研究成果の概要（和文）：

全ての生物に共通する生化学反応である「代謝」の速度が体サイズのべき乗に比例して増加するという「代謝のサイズスケール則」に着目し、この現象を個体より上位の生物学的階層である生態系に適用することによって、「生態系メタボリズム」という生態系機能の新たな概念構築を試みた。高度に環境制御された中規模人工生態系実験装置を用いて湖沼の生態系メタボリズムを制御する要因の解析を行ったところ、代謝のサイズスケール則から導出される予測（小さな生物が優占する生態系ほどバイオマスあたりの生態系代謝速度は高くなる）とは合致せず、生態系代謝は最も希少な栄養素によって律速されることが明らかとなった。本研究は、代謝基質となる栄養素を転送する生物間相互作用の速度がシステム全体の代謝速度に影響し、生態系にとって利用可能な栄養元素比が根本的な律速因子となりうることを示唆した。生態系代謝を理解する上で、個体の代謝理論と生態化学量論を統合した新しいモデルの必要性が浮き彫りとなった。

研究成果の概要（英文）：

The rate of metabolism which is a fundamental biochemical reaction shared among all organisms scales with the power function of their body mass. Focusing on this size-scaling law, we aimed at constructing a conceptual framework of “ecosystem metabolism” to formulate a relationship between size structure and ecosystem-level metabolism of biological communities. We examined what determines the ecosystem metabolism of plankton communities in resource-controlled lake mesocosms. Our experimental results did not support the prediction deduced from the size-scaling law in that mass-specific ecosystem metabolism would be higher in communities with smaller-sized plankton. Instead, we found that plankton stoichiometry (i. e., C:N:P) was the most influential factor for the ecosystem metabolism. We suggest that the availability of least nutrients can limit the rate of transferring metabolites to all member of community under trophic interactions, consequently regulating the metabolic rate of whole community. To understand controlling mechanisms for ecosystem metabolism, we emphasize the importance of synthetic model in which ecological stoichiometry as well as allometric scaling is integrated into the metabolic theory.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
交付決定額	3,000,000	900,000	3,900,000

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：群集

1. 研究開始当初の背景

生物の代謝速度が体サイズの $3/4$ 乗に比例して増加する「クライバーの規則」が発見され、はや $3/4$ 世紀が経過した。この間、生物のサイズや分布を様々な時空間スケールから俯瞰するマクロ生態学が目覚ましい発展を遂げた。代謝の $3/4$ 乗則は、大型哺乳類から微小な単細胞生物、はたまた、ミトコンドリアや呼吸鎖複合体といった分子レベルまで、 10^{27} のサイズスケールで成り立つ生物学で最も普遍性の高い現象である (West et al. 2002)。この普遍性は、全ての生物が共有する代謝系と生物体に内在する物質運搬システムのフラクタル・ネットワーク構造によって機構論的に説明可能である (West et al. 1997)。この画期的な理論が提唱されて以降、マクロ生態学の潮流は、個体というシステムを超えた高次階層すなわち群集・生態系レベルで具現される代謝特性の理解へとシフトしつつある。しかし、生態系全体の代謝を測定する技術的難しさと既存知見の不足により、未だ説得力のある代謝理論の統合は進んでいない。そこで、申請者は、「生物多様性－生態系機能」関係の解明を目的として開発した中規模人工生態系実験装置 (CER-MES) に改良を加え、水界生態系の代謝速度を完全閉鎖系で測定するアプローチを着想するに至った。

2. 研究の目的

本研究は、全ての生物に共通する生化学反応である「代謝 (メタボリズム)」の速度が体サイズのべき乗に比例して増加するメカニズムを説明する代謝理論に着目し、この現象を個体より上位の生物学的階層である生態系に適用することによって、「生態系メタボリズム」という生態系機能の新たな概念構築を試みた。さらに、生物群集における捕食・被食を介した個体群成長の速度論として独立に発展した生態化学量論を代謝理論に組み込むことによって、高次階層生物システムとしての生態系メタボリズムの制御メカニズムを統合的に理解し、物質代謝を指標とした生態系の構造と機能の新しい評価手法を開発することを目的とした。特に、水界生態系に焦点を当て、高度に環境制御された世界最先端の中規模人工生態系実験装置を駆使して、バクテリアから魚類までを網羅した群集全体のメタボリズムをリアルタイムに測定する技術の確立を目指した。

3. 研究の方法

本研究は、水温・光量・光周期を人工的に制御した屋内大型実験施設「水域モジュール」内に設置された中規模人工湖沼生態系実験装置 CER-MES (Mesocosm Experimental System) に琵琶湖より採集されたプランクトン群集とベントスを導入し、栄養塩類 (リン・窒素) の添加比率および高次捕食者である魚類の摂餌機能多様性を操作することによって、実験タンク内の生物群集の体サイズ構造、リン/窒素比、生態系メタボリズムの変化を経時的に観測した。

さらに、実験試料の分析、データ解析を実施し、生態系メタボリズムに対するサイズスケール則と生態化学量論の相対影響を評価する代謝理論の統合モデルの基本的枠組みについて検討した。

4. 研究成果

①生態系メタボリズムの律速要因の実験的解明

中規模人工生態系実験装置を用いて湖沼の生態系メタボリズムを制御する要因の解析を行ったところ、代謝のサイズスケール則の予測 (小さな生物が優占する生態系ほどバイオマスあたりの生態系代謝速度は高くなる) に反する実験結果を得た。生態系メタボリズムに影響する要因を調べるために多変量解析をおこなったところ、プランクトン増殖の最適な栄養元素比率であるレッドフィールド比 (C:N:P=106:16:1) に対して相対的に少ない栄養塩量を添加した窒素の懸濁態有機物濃度によって生態系代謝が律速されるという結論を得た。本研究の結果は、代謝基質となる栄養素を転送する生物間相互作用の速度がシステム全体の代謝速度に影響し、生態系にとって利用可能な栄養元素比が根本的な律速因子となりうることを強く示唆した。生物群集における捕食・被食を介した個体群増殖の速度論的反応過程を説明するために発展してきた生態化学量論と生態学の代謝理論を統合した新しいモデルの必要性が浮き彫りとなった。

②生態系メタボリズムの制御メカニズムの理論的検討

生態系メタボリズムは、食物網に代表される生物群集の構造特性、および、個々の生物の代謝速度等で表される生理学的特性の両方の影響を受ける可能性がある。生物の体サイズ分布に従って生態系メタボリズムが決定することを予測するEnquistの理論予測は後者の仮説に基づくが、その理論的妥当性は種間

相互作用を明示的に考慮に入れたメカニスティックなモデルによらなければ検証できない。そこで、食物網構造・個体生理（代謝速度）の両方を取り入れた数理モデルを作成し、両機構の相対的な役割を検討した。解析の結果、体サイズ分布は、特に最大代謝速度が達成されない条件においては、食物網構造に依存して生態系メタボリズムを大きく変化させることがわかった。このことは化学量論的制約が強く働く環境下で個体代謝のサイズ依存的制約が働きにくくなることを示唆しており、実証研究の結果を強くサポートする。

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 16 件）

- ① Sakai Y., Z. Karube, T. Takeyama, A. Kohzu, C. Yoshimizu, T. Nagata, I. Tayasu, N. Okuda, Seasonal and site-specific variability in terrigenous particulate organic carbon concentration in near-shore waters of Lake Biwa, Japan, *limnology*, 14 巻, 2013, 167-177, DOI 10.1007/s10201-012-0394-4, 査読有
- ② 福森香代子, 奥田昇, 生物代謝のスケールアップ：個体から生態系へ, *日本生態学会誌*, 63 巻, 2013, 113-123, http://ci.nii.ac.jp/vol_issue/nels/A000193852_jp.html, 査読有
- ③ Mougé, A., M. Kondoh, Diversity of interaction types and ecological community stability, *Science*, 337 巻, 2012, 349-351, DOI: 10.1126/science.1220529, 査読有
- ④ Kuwae T., E. Miyoshi, S. Hosokawa, K. Ichimi, J. Hosoya, T. Amano, T. Moriya, M. Kondoh, R. C. Ydenberg, R. W. Elner, *Ecology Letters*, 15 巻, 2012, 347-356, DOI:10.1111/j.1461-0248.2012.01744.x, 査読有
- ⑤ Nakazawa T., M. Ushio, M. Kondoh, The role of body size in multispecies systems, *Advances in Ecological Research*, 45 巻, 2011, 269-302, DOI: 10.1016/B978-0-12-386475-8.00007-1, 査読有
- ② 仲澤剛史, 潮雅之, 近藤倫生, 捕食者と被食者の体サイズ比のスケール依存性, Joint Meeting of the 59th Annual Meeting of ESJ and the 5th EAFES International Congress, 2012 年 3 月 21 日, Ryukoku Univ., Otsu
- ③ 近藤倫生, 大久保賞受賞講演 食物網をめぐる生態学：群集構造と動態をむすぶ、第 21 回日本数理生物学会年会（招待講演）、2011 年 9 月 14 日、東京（明治大学）
- ④ Fukumori, K., Y. Sakai, K. Nishimatsu, I. Tayasu, M. Kondoh, N. Okuda, Functional diversity of predators alter ecosystem metabolism in experimental lake mesocosms, The 5th International Symposium of the Biodiversity and Evolution Global COE project（招待講演）, 2011 年 7 月 9-10 日, Kyoto Univ., Kyoto
- ⑤ Sakai Y., K. Fukumori, K. Nishimatsu, N. Okuda, Predator feeding functional diversity as a driver for lake food web alterations, The 5th International Symposium of the Biodiversity and Evolution Global COE project, 2011 年 7 月 9-10 日, Kyoto Univ., Kyoto

〔図書〕（計 6 件）

- ① 吉田丈人他編, 奥田昇他分担執筆, 共立出版, 「シリーズ現代の生態学 9 淡水生態学のフロンティア」, 2012, 269pp
- ② 永田俊他編, 奥田昇他分担執筆, 京都大学出版会, 「温暖化の湖沼学」, 2012, 289pp
- ③ 日本生態学会編、奥田昇他分担執筆、文一総合出版、「エコロジー講座 5 生物間相互作用が作り出す生物多様性」、2012、69pp
- ④ Okuda, N., T. Takeyama, T. Komiya, Y. Kato, Y. Okuzaki, Z. Karube, Y. Sakai, M. Hori, I. Tayasu, T. Nagata, Springer, “A food web and its long-term dynamics in Lake Biwa: a stable isotope approach In: Lake Biwa: Interactions between Nature and People” 2012, 205-210
- ⑤ Kondoh, M., A. Hasting (Ed), University of California Press, “Encyclopedia of Theoretical Ecology”, 2012, 848pp

〔産業財産権〕

○出願状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：

〔学会発表〕（計 44 件）

- ① M. Kondoh, Ecological complexity and biodiversity maintenance: a community network approach, Annual Meeting of Society for Mathematical Biology(招待講演), 2012 年 7 月 26 日, Knoxville, USA

番号：
出願年月日：
国内外の別：

○取得状況（計 0 件）

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

<http://www.ecology.kyoto-u.ac.jp/~nokuda/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究代表者

奥田 昇 (OKUDA NOBORU)
京都大学・生態学研究センター・准教授
研究者番号：30380281

(2) 研究分担者

近藤 倫生 (KONDOH MICHIO)
龍谷大学・理工学部・准教授
研究者番号：30388160