

## 学位論文の要約

Spatio-temporal dynamics of planktonic food webs in the coastal ecosystem of Lake Biwa

琵琶湖沿岸域におけるプランクトン食物網の時空間動態

酒井 陽一郎

### <背景>

生物が駆動する物質循環の総体である食物網の研究は、生態系における物質循環機構の理解において重要である。これまで多くの生態学者が、食物網における栄養相互作用とエネルギー流に関する情報を積分的に反映する炭素・窒素安定同位体比を用いて、食物連鎖長に代表される食物網の構造特性を記述し、その変動要因を解明する研究に取り組んできた。これらの研究は、群集形成の歴史が異なる生態系間の比較に依拠する。一方、生態系の内部でも、新しい摂餌機能をもつ生物の進化や移入によって、食物網は複雑化し、食物連鎖長は伸長しうる。逆に、既存の栄養ニッチを占める生物の個体群減少や絶滅は食物連鎖長を短縮するかもしれない。湖沼間比較によって食物網の構造特性を変動させる機構を解明するにあたり、その内的要素である種組成を厳密にコントロールすることはできない。そこで、本研究は、巨大湖である琵琶湖の沿岸域に見られる環境異質性に着目し、湖内の地点間比較によって種プールをコントロールした上で、局所食物網の時空間動態を捉え、その変動機構を解明することを試みた。特に、湖沼生態系における中間栄養生物であるプランクトン群集を対象として、その食物網構造に及ぼすボトムアップとトップダウンの栄養カスケード効果を野外観察と室内実験によって検証することを目的とした。

### <方法>

流域規模や土地利用様式の異なる 29 の琵琶湖流入河川の河口部沿岸域に調査定点を設置し、年 4 回懸濁態有機物 (POM) を採集した。プランクトンの餌量と質を評価するために、POM 試料の炭素・窒素量および安定同位体比の分析を実施し、同位体混合モデルを用いて陸起源 POM の寄与率推定を試みた。さらに、各調査定点における陸起源 POM 濃度の変動要因を明らかにするため、集水域の土地利用および湖岸の環境特性を変数としたパス解析を行った。

さらに、上記調査定点に加えて、周辺に流入河川が存在しない 4 地点を含む計 33

沿岸定点において、大型動物プランクトンおよびその餌となる POM の窒素安定同位体比を測定し、その栄養段階を推定した。大型動物プランクトンの栄養段階の時空間異質性をもたらす要因を解析するために、外的要因として餌および捕食者環境、そして、内的要因として動物プランクトン群集組成を用いた一般化線型モデル (GLM) を構築した。

野外での観察結果を踏まえて、捕食魚の摂食機能の多様性がプランクトン群集に与える影響を評価するため、資源量を制御したメソコスム水槽に琵琶湖の食物網を再現し、高次捕食者の摂食機能を操作する 4 処理区 (魚なし区、ベントス食魚区、混合区、プランクトン食魚区) を配置した実験を実施した。系内のプランクトン群集は 6 つのサイズに分画して、それらのバイオマスと栄養段階を調査した。これらのサイズ、バイオマス、栄養段階のデータに基づいてプランクトン食物網の構造特性を多面的に評価するため、プランクトン群集の最高栄養段階 ( $FCL$ )、群集平均の捕食者-被食者体重サイズ比 ( $PPMR$ )、および、生物量で重み付けした群集の平均栄養段階 ( $TL_{avg}$ ) の 3 つの食物網指標を算出した。各捕食者の在・不在を変数に組み込んだ一般化線形混合モデルを用いて、これらの食物網指標に及ぼす影響を解析した。

## <結果>

沿岸域の動物プランクトンの餌質の指標となる陸起源 POM 濃度は大きな時空間変動を示した。パス解析の結果、集水域における水田の面積は季節を通じて河川性 POM 濃度を増加させたが、河川性 POM 濃度は 5 月にのみ沿岸域の陸起源 POM 濃度を増加させることが明らかとなった。また、波高や湖岸傾斜といった物理特性も沿岸域の陸起源 POM 濃度を増加させる要因として検出された。

動物プランクトンの栄養段階は、顕著な時空間変異を示した。特に 5 月は高い空間変異を示し、その差は最大で 3 段階だった。GLM の結果、動物プランクトンの栄養段階は、カイアシ類割合と陸起源 POM 濃度が増加するほど上昇した。7 月よりも 5 月において動物プランクトンの栄養段階が約 1 段階高い値を示した。

捕食者機能多様性の操作実験の結果、捕食魚に対するプランクトン食物網の応答性は、3 つの食物網指標間で異なるパターンを示した。 $FCL$  はベントス食魚の存在によって伸長するが、異なる捕食魚が共存する相乗効果によって短縮することが分かった。対照的に、 $TL_{avg}$  はベントス食魚の存在下で有意に低下した。 $PPMR$  は、異なる捕食者の共存区において特に高い値を示したが、その値はプランクトン群集が実際に示すサイズレンジよりはるかに大きかった。

## <考察>

沿岸域における POM 中の陸起源有機物濃度は、集水域の水田農業に起因する濁水の流入により季節的に増加することが示唆された。さらに、湖岸の物理特性は、季節的に流入・沈降した POM の波浪による再懸濁を通じて、沿岸域の陸起源 POM 濃度を通年にわたって増加させる効果を示した。沿岸域の動物プランクトンの餌質を左右する陸起源有機物の供給は、集水域の人間活動や湖岸地形などの影響によって大きな時空間異質性を示すと結論づけられた。

動物プランクトン群集の栄養段階は、群集内に占めるギルド内捕食者の割合の増加によって上昇したが、原生動物が増加する 5 月にさらに 1 段階上昇した。この時期は、陸起源有機物が集水域から流入する時期と一致し、陸起源有機物を起点とした微生物ループの介在がプランクトン食物連鎖長を伸長させる可能性が示唆された。以上より、大型動物プランクトンの栄養段階は、プランクトン群集の栄養ギルド構造が階層化することで変異し、部分的に陸起源有機物流入のような外的要因の影響を受けることが示唆された。

捕食者操作実験の結果、魚類の摂食機能の多様性が変化することにより、プランクトン食物網の構造特性は有意に改変されることが明らかとなった。*FCL* と *PPMR* は簡便かつ様々な生態系間で比較可能な指標となりうる反面、食物網を量的に評価する指標として不適であった。一方、 $TL_{avg}$  は、食物網内のエネルギー流を反映する量的指標として有望であったが、一次生産者の生物量に左右されやすいという短所もあった。

## <結論>

本研究は、従来の湖沼食物網研究において動物プランクトンという単一ギルドとして扱われてきた中間餌生物の栄養構造が階層化することにより、単一湖沼内でさえ食物連鎖長が伸縮しうることを実証した。また、湖沼食物網の変動性は、湖沼自身が有する内因的な特性だけでなく、集水域の人間活動に起因する地域的・季節的な異地性流入によってももたらされることを示唆した。さらに、プランクトン群集によって形成されるサイズ・バイオマス・栄養構造は、捕食者の単なる密度効果だけでなく、その機能的多様性によって無視できない影響を受けることを示した。生物の捕食・被食関係を介したエネルギー流の総体である食物網の動態を理解するには、対象とする生物の移動能力や代謝速度を考慮して、適切な空間・時間スケールを設定すること、ならびに、研究目的に適った食物網指標を用いることが必要である。