

F-052 生物相互作用に着目した高山・亜高山生態系の脆弱性評価システムの構築に関する研究

(3) 陸系-水系間の物質フローが水系の食物網構造に及ぼす影響の解析

山梨大学工学部

岩田智也

<研究協力者> 京大大学生態学研究センター

高津文人

平成 17～19 年度合計予算額 10,780 千円

(うち、平成 19 年度予算額 3,380 千円)

※上記の合計予算額には間接経費 2,487 千円を含む

[要旨] 温暖化は陸上生態系の植物群落構造を変化させるだけでなく、陸上由来の炭素をエネルギー源としている水系食物網にも波及効果を及ぼす。とくに、温度上昇に脆弱と考えられる山岳地生態系では、陸上植生の変化に湖沼の生物群集も敏感に応答する可能性がある。しかし、山岳湖沼食物網の陸上炭素への依存特性はほとんどわかっていない。そこで本研究は、本州中部地域から北海道にいたる高山・亜高山帯の山岳湖沼を対象に、安定同位体による食物網解析と GIS による空間構造解析から湖沼群集の陸上炭素への依存特性を明らかにし、陸域環境変化に脆弱な山岳湖沼の地理的特徴を明らかにすることを目的とした。解析の結果、小湖沼ほど集水域や陸域との接点が相対的に大きく、陸上有機物が大量に流入していることを明らかにした。また、このような小湖沼では陸起源の有機物が沿岸帯の無脊椎動物群集を維持する主要なエネルギー源となっていることを示した。一方、沖帯のプランクトン群集では主に微生物が炭素循環を駆動していたが、これらも陸上有機物を呼吸基質として利用している可能性を示した。このように複数の経路を通過しながら陸上有機物は湖沼生態系全体を流れており、陸域からのエネルギー補給はとくに小型山岳湖沼の生物多様性維持に不可欠であると考えられた。このことは、小規模な湿原・池塘の食物網ほど温暖化等による植生分布や水体サイズの変化に敏感に応答する可能性を示している。

[キーワード] 山岳湖沼、食物網、安定同位体分析、地理情報システム、陸上有機物

1. はじめに

河川や湖沼などの水系の生物多様性の維持には、陸上生態系からのエネルギー補給が重要な役割を果たす。たとえば、河川生物は森林から供給される落葉などの粒状有機炭素（POC）や陸性無脊椎動物を貴重なエネルギー源としている¹⁻³⁾。一方、湖沼の生物群集は、植物プランクトンによる一次生産によって維持されていると考えられてきた。しかし、最近では湖沼の生物群集も陸上起源の炭素に強く依存していることが明らかにされつつある⁴⁻⁶⁾。これらの研究により、陸上起源の POC が動物プランクトンや底生無脊椎動物、魚類などの高次捕食者の成長に不可欠であることが指摘されている⁴⁻⁶⁾。また、陸上から河川を通じて運ばれる溶存態有機炭素（DOC）も、湖沼の微生物食物網にとって重要なエネルギー源となる⁴⁻⁶⁾。このことは、陸上生態系の変化が有機物供給パターンの変化を介して、水系の食物網に強く影響する可能性を示している。しかしながら、

山岳湖沼の食物網における陸上炭素の重要性についてはほとんど知られていない。

高山・亜高山帯の山岳湖沼は、生物学的知見のもっとも乏しい生態系のひとつである。高山・亜高山帯の陸上植生は、温暖化などの環境変化に対し脆弱であり、温度上昇が森林の分布や構造を変化させると考えられている。このような温暖化による陸上植生の変化は水系ネットワークを伝搬し、山岳湖沼の食物網に波及効果を及ぼすはずである。また、陸上炭素への依存度が生物種ごとに異なっている場合には、陸上植生の変化が湖沼の群集構造をも変化させる可能性がある。このため、温暖化に対する山岳湖沼の応答を予測するには、陸上生態系との連結構造を明らかにすることが不可欠である。しかし、このような視点で山岳湖沼の食物網を調査した研究は国内外ともにない。このことは、温暖化による高山・亜高山植生の変化が、どのように水系へと伝搬し、山岳湖沼の生物多様性に波及効果をもたらすのか予測困難であることを意味している。

2. 研究目的

本研究は、炭素安定同位体分析を用いて高山・亜高山湖沼の食物網構造を解析し、山岳湖沼群集および各生物種の陸上炭素への依存特性を明らかにする。また、地理情報システム（GIS）を用いたランドスケープ解析を行うことで、陸上炭素に強く依存している山岳湖沼の地理的特徴を抽出する。さらに、各湖沼の炭素代謝速度を測定し、陸上生態系との連結が湖沼の炭素バランスに及ぼす影響を評価する。これらの情報から、山岳湖沼と陸上生態系の連結構造を明らかにし、陸上植生変化に対し脆弱な山岳湖沼の特徴を明らかにするとともに、生物群集構造の変化を予測するための知見を得ることを目的とする。

3. 研究方法

2005～2006年の7月～8月に、大雪（北海道）・阿寒（北海道）・八甲田（青森県）・八幡平（岩手県）・秋田駒ヶ岳（秋田県）・鳥海山（山形県）・乗鞍岳（岐阜県）・北八ヶ岳（長野県）山系の計45湖沼・湿原において野外調査を行った。また、2007年には湖沼の炭素バランスおよび光合成における炭素同位体分別モデルを推定するためのデータ収集を目的に、八甲田（青森県）・八幡平（岩手県）・北八ヶ岳（長野県）山系および富士五湖周辺の計23湖沼でも調査を行った。調査湖沼は、標高のほかに湖沼面積・形状、周囲の陸上植生が異なるように選定した。これにより、中部地方から北海道にいたる標高400～2,700mの高山帯・亜高山帯に位置する山岳湖沼のデータを収集することができた。

各湖沼では、食物網内を流れる炭素の起源（陸域起源・水域起源）を推定するための炭素安定同位体分析用試料を採集した。採集項目は、水中の溶存無機態炭素（DIC）、溶存有機態炭素（DOC）、湖沼食物網の起点となる懸濁態有機物（セストン）、底生付着藻類および陸上植物、そして消費者である動物プランクトン、底生無脊椎動物（水生昆虫など）および脊椎動物（魚類・両生類）である。DIC・DOC試料は固定剤により微生物活性を止めた状態で、また他の生物試料は採集後に冷凍または乾燥状態で実験室に持ち帰った。また、各湖沼の物理・化学的特性を評価するための計測および水試料の採集も行い、これらの分析については東北大学占部研究室と分担して行った。

本研究グループは、主に試料の炭素安定同位体分析と湖沼の地理情報解析を実施した。DICの炭素安定同位体比（DIC- $\delta^{13}\text{C}$ ）は、京都大学生態学研究センターのガスクロマトグラフ燃焼同位体質量分析計（MAT-252 GC/C/IRMS、フィニガン・マッ社）を用いて測定した。その測定結果

と同位体分別係数および炭酸解離定数を用いて、溶存 CO_2 の炭素安定同位体比 ($\text{CO}_2\text{-}\delta^{13}\text{C}$) を計算した。セストンおよび付着藻類は、GF/F フィルターで捕集した試料を濃塩酸の雰囲気曝して炭酸塩を除去し、乾燥後に山梨大学の連続フロー型安定同位体質量分析計 CF/IRMS (ANCA-GSL、セレコン社) を用いて測定した。DOC 試料の炭素安定同位体比は、GF/F フィルターで濾過した湖水に酸を添加して pH を下げ、低温で蒸発乾固させた残留物を回収して CF/IRMS で測定した。陸上植物および他の動物サンプルは、種の同定を行った後に乾燥・粉砕し、同じく CF/IRMS で炭素安定同位体比を測定した。炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) は、試料中の ^{12}C に対する ^{13}C の比を標準物質からの差の千分率で表し、以下の式で求めた。

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (\text{R}_{\text{sample}} / \text{R}_{\text{standard}} - 1) \times 1000 \quad 1)$$

ここで、R は $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ である。標準物質には PDB belemnite の $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ を用いるが、内部スタンダードには値付けした DL-アラニン (昭光通商) を使用した。

湖沼食物網の起点は、水域起源の植物プランクトン、底生付着藻類、および陸上有機物と考えられる。しかし、2005-2006 年度の調査では植物プランクトンを懸濁有機物中から分離することができなかった。このように、過去 2 年間の調査湖沼では植物プランクトンの同位体比が実測できていないことから、2007 年度の調査では光合成における炭素安定同位体分別 α を以下のモデル⁷⁾に従って推定した。

$$\alpha = 1 + \Delta k_1 + (\Delta k_2 - \Delta k_1)(1-f) \text{Ci/Ce} \quad 2)$$

ここで、 Δk_1 は CO_2 拡散に伴う分別 (0.0007)、 Δk_2 は炭酸同化に伴う分別 (0.029)、 f は能動輸送の割合、Ce と Ci はそれぞれ湖水および植物プランクトンの細胞間隙中の CO_2 濃度 (μM) である。分別モデルは、2007 年度に採集したセストンから植物プランクトンを分離し、その $\delta^{13}\text{C}$ を用いて構築した。まず、各湖沼の表水層から 20 μm メッシュの網地を用いて湖水を大量に濾過し (最大~1,000L)、濃縮したセストンをコロイドシリカ (比重 1.27 g/cm^3) を溶媒として遠心分離を行った。このゲル遠心分離法により、セストン中の植物プランクトンとデトリタスを分離することに成功した⁸⁾。次に、植物プランクトンが濃縮された上澄み部分を回収して安定同位体比を測定し、その $\delta^{13}\text{C}_{\text{pp}}$ と溶存 CO_2 の同位体比 $\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2}$ から同位体分別係数 α を計算した。

$$\alpha = 1000 / (1000 - D) \quad 3)$$

ただし、D は基質 (溶存 CO_2) と生成物 (植物プランクトン) の同位体比の差を示す。

$$D = 1000 \times (\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2} - \delta^{13}\text{C}_{\text{pp}}) / (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2}) \quad 4)$$

3)および4)式で得られた α と湖水中の溶存 CO_2 濃度 Ce を 2)の分別モデルに代入し、 $(1-f) \text{Ci}$ を最小二乗法で推定することで、植物プランクトンの光合成に伴う炭素同位体分別を定式化した。得られるモデルは溶存 CO_2 濃度の関数であるため、2005-2006 年度の調査湖沼の溶存 CO_2 濃度から

このモデルにより α を推定した。さらに、 α は光合成時における炭素同位体分別の大きさを表すことから、 $\text{CO}_2\text{-}\delta^{13}\text{C}$ と α から 2005-2006 年に調査した全湖沼の植物プランクトンの炭素安定同位体比を推定した。

得られた $\delta^{13}\text{C}$ を用いて、各消費者のバイオマス中に占める炭素の起源推定を行った。まず、沿岸帯の食物網については、陸上植物および付着藻類をエンドメンバーとし、以下の混合比計算により底生無脊椎動物（一次消費者と捕食者）の炭素の起源推定を行った。

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{consumer}} = f_{\text{tp}} \delta^{13}\text{C}_{\text{tp}} + (1 - f_{\text{tp}}) \delta^{13}\text{C}_{\text{peri}} \quad 5)$$

ただし、 f_{tp} は消費者の体組織に占める陸上植物由来の炭素の割合であり、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{tp}}$ および $\delta^{13}\text{C}_{\text{peri}}$ はそれぞれ陸上植物および底生付着藻類の炭素安定同位体比である。次に、沖帯食物網の消費者である動物プランクトンの餌起源については、陸上植物および植物プランクトン（同位体分別モデルによる推定値）と動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ の対応関係を評価することで推定を試みた。

沖帯食物網については、その陸上有機物への依存度を従属栄養性から評価することも試みた。湖沼表水層の生物群集代謝が陸起源炭素などの他生性有機物によって維持されている場合、群集呼吸速度（CR）は総生産速度（GPP）を上回ることが知られている（ $\text{GPP/CR} < 1$ ）⁹⁾。とくに、低水温・貧栄養な山岳湖沼では自生性の有機物生産 GPP が低く、生物群集は陸上有機物を呼吸基質として多く利用していると予想される。そこで、2007 年度には表水層から採取した水試料を培養し、代謝速度（GPP と CR）とそのバランスを推定した。水試料は、ピコ（ $< 2\mu\text{m}$ ）、マイクロ（ $2\text{-}200\mu\text{m}$ ）およびマクロプランクトン（ $> 200\mu\text{m}$ ）に分画し、明瓶と暗瓶にて培養を行い、溶存酸素濃度（DO）の変化を高精度ウィンクラー法で測定した。代謝速度は、明瓶と暗瓶の DO 変化から求め、炭素代謝速度（ $\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$ ）に換算した。日群集呼吸速度 CR については、各サイズ分画の呼吸速度の和として算出した。日総生産速度 GPP については、太陽の軌道から算出した光合成有効放射（PAR; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）の日変化、表水層内の光減衰係数、および光-光合成（P-E）曲線から推定した。P-E 曲線¹⁰⁾は、強光阻害を考慮しないモデル(6)と考慮したモデル(7)のうち、データへの適合度が高いモデルを赤池情報量基準（AIC）により選択して推定した。

$$P^B = P_{\text{max}}^B \tanh(\alpha \text{PAR}/P_{\text{max}}^B) \quad 6)$$

$$P^B = P_S (1 - e^{-(\alpha \text{PAR}/P_S)}) \times e^{-(\beta \text{PAR}/P_S)} \quad 7)$$

ここに、 P_{max}^B は最大比光合成速度（ $\text{mgC mg-chla}^{-1} \text{h}^{-1}$ ）、 α は初期勾配（ $\text{mgC mg-chla}^{-1} \text{mol}^{-1} \text{m}^2$ ）、 β は強光阻害の大きさ（ $\text{mgC mg-chla}^{-1} \text{mol}^{-1} \text{m}^2$ ）、 P_S は α 、 β とともに P_{max}^B を規定する変数であり次式で表される。

$$P_{\text{max}}^B = P_S [\alpha/(\alpha + \beta)][\beta/(\alpha + \beta)]^{\beta/\alpha} \quad 8)$$

4. 結果・考察

湖沼に供給される陸上有機物量（とくに陸起源の DOC）は、湖沼形状によって大きく変化する

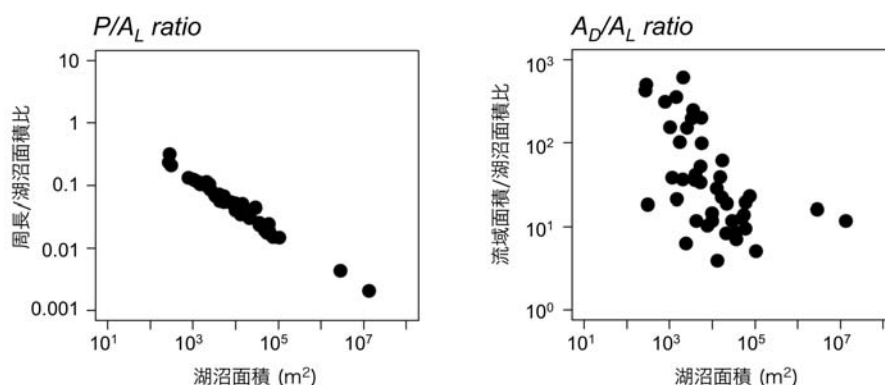


図 3-1 湖沼面積と周長/湖沼面積比および湖沼面積と流域面積/湖沼面積比の関係。小湖沼ほど相対的に陸域との接点が多く、単位水表面積あたりの流域面積が大きい。

ことが知られている¹¹⁾。そこで地理情報システムを用いた流域景観解析を行った結果、水表面積 (A_l) が小さな湖沼ほど相対的に湖沼の周囲長が長く、また流域面積 (A_d) も大きいことを明らかにした (図 3-1)。このことは、小湖沼ほど陸域との接点および陸上資源の寄与域が大きいことを意味しており、そのような湖では陸上からの炭素補給量も大きくなる可能性を示している。そこで、湖沼の大きさと炭素 (DOC および CO_2) の起源との関係について解析を行った。その結果、湖沼面積に関わらず DOC の $\delta^{13}\text{C}$ は一貫して -27‰ 前後の値を示し (図 3-2)、 C_3 植物に由来する陸起源有機物の $\delta^{13}\text{C}$ 値にほぼ一致していた。一方、DOC 濃度は小面積湖沼ほど急激に上昇していた (図 3-2)。このことから、山岳湖沼では水中の溶存有機炭素のほとんどが陸起源であり、その量が水体サイズの小さな湖できわめて高くなることが明らかとなった。また、溶存 CO_2 の同位体比についてみると、大きな湖沼では大気 CO_2 の $\delta^{13}\text{C}$ に近い値 (-8‰ 前後) を示すのに対し、面積とともにその値は低下し、小湖沼では -25‰ 以下と陸上有機物に近い値を示した (図 3-2)。このように、陸域との接点が多く、また相対的に集水域面積の大きな小型山岳湖沼には陸起源の有機物が大量に流入し、湖内の生物群集の代謝によって活発に無機化されていると考えられた。これらの結果は、小湖沼の沿岸帯および沖帯の生物群集が陸上からのエネルギー補給に強く依存している可能性を示唆している。

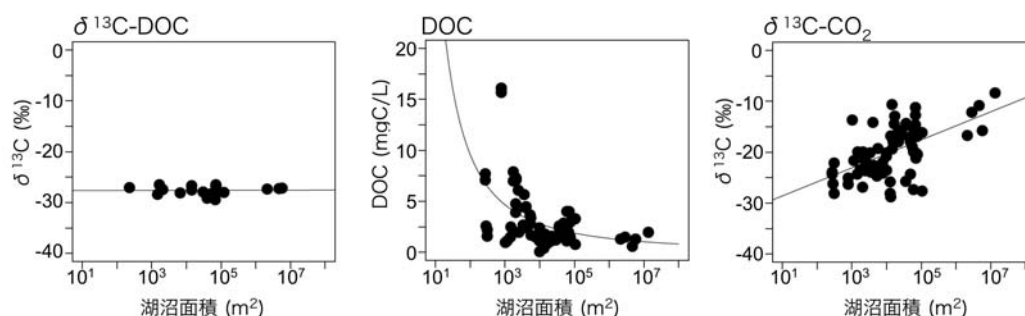


図 3-2 湖沼面積と DOC の炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$)、DOC 濃度および溶存 CO_2 の $\delta^{13}\text{C}$ の関係。

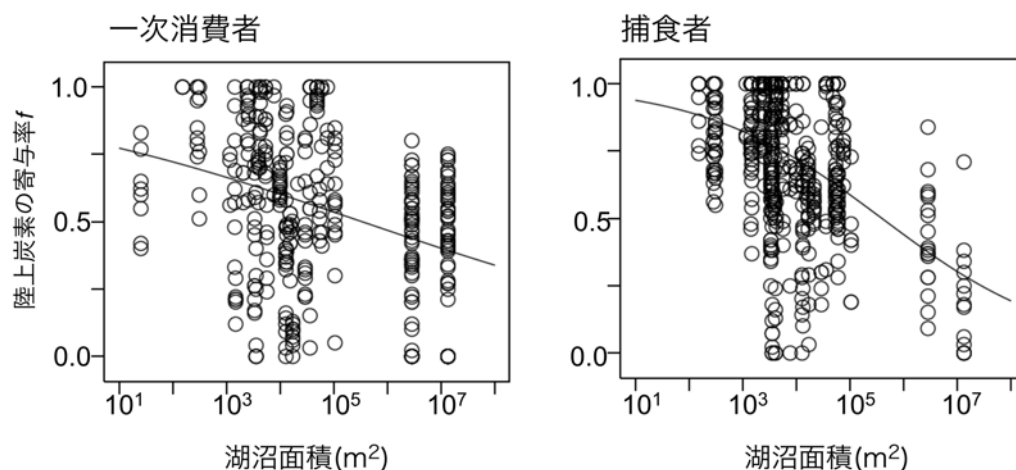


図 3-3 湖沼面積と沿岸帯無脊椎動物（一次消費者と捕食者）の陸上有機物への依存度 f_p との関係。図には最尤法により推定したロジットモデルの曲線を示している。

そこで、湖沼食物網の陸上有機物への依存度 f_p に影響を及ぼす要因について、解析を行った。海外の研究事例では、低水温・貧栄養水域の食物網は外来生有機物に強く依存する一方で、自生性の有機物生産が活発な湖沼では陸上依存度が低くなることが報告されている⁹⁾。そこで、沿岸帯食物網を対象に、水温、自生性の底生藻類の現存量（クロロフィル a 量）および湖沼面積が無脊椎動物（一次消費者と捕食者）の f_p に及ぼす影響を一般化線形モデルにより評価した。その結果、無脊椎動物の f_p には双方とも湖沼面積が最も影響していることが明らかとなった（図 3-3）。すなわち、ユスリカに代表される一次消費者とルリボシヤンマやゲンゴロウ類、センブリ類などの捕食者ともに、小湖沼ほど陸上有機物に強く依存する傾向が見られ、小型山岳湖沼では陸起源有機物を起点とするエネルギー流が沿岸帯食物網を維持していることが明らかとなった。とくに、特定の餌資源に特化することが多い一次消費者よりも捕食者でこの傾向が顕著であり（図 3-3）、山岳地の小湖沼では高次栄養段階を維持するエネルギー基盤として陸上からのエネルギー補給が

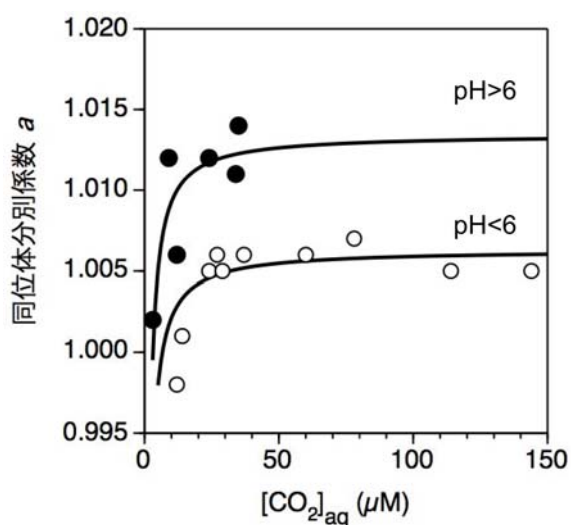


図 3-4 植物プランクトンの光合成に伴う炭素同位体分別（酸性湖沼と中性湖沼）。

きわめて重要であると考えられた。

次にプランクトン群集を主体とする沖帯食物網の炭素起源推定を実施した。ゲル遠心分離法により、従来困難であったセストンからの植物プランクトンの分離に成功し、植物プランクトンの光合成にともなう炭素同位体分別をモデル化⁷⁾した。その結果、光合成による同位体効果の分別係数 α を溶存 CO_2 濃度の関数として定式化することに成功した（図 3-4）。この同位体分別モデルは、酸性湖沼（ $\text{pH} < 6$ ）と中性湖沼（ $\text{pH} > 6$ ）で異なっており、腐植栄養湖のような酸性湖沼で光合成時の同位体効果が小さい傾向にある。この機構については不明であるが、植物プランクトンの群集組成または光合成活性の違いが関係していると考えられる。

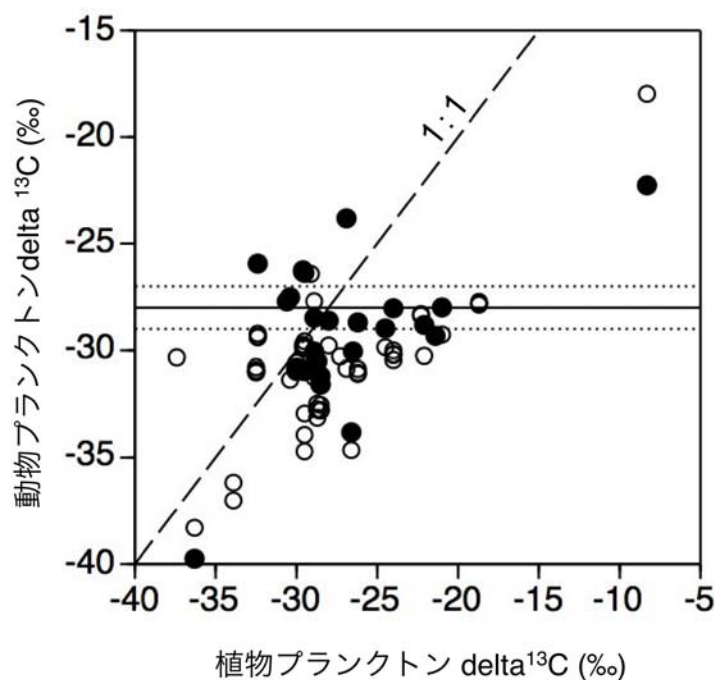


図 3-5 植物プランクトン PP と動物プランクトン ZP の炭素安定同位体比。●ケンミジンコ ○ミジンコ。破線は、PP と ZP の $\delta^{13}\text{C}$ 等値線 (1:1) であり、ZP の炭素源がほぼ全て PP に由来しているとき、この線上にデータがプロットされる。実線と点線は、陸上有機物の一般的な $\delta^{13}\text{C}$ 値 (-26~-29‰) である。

次に得られたモデルを 2005-2006 年度に調査した湖沼に適用して植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ を推定し、動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値との対応関係を評価した。その結果、代表的な動物プランクトンであるケンミジンコ類とミジンコ類ともに、多くの湖沼で植物プランクトンや陸上植物より低い $\delta^{13}\text{C}$ 値 (図の破線と実線で囲まれた領域より低い値) を示していた (図 3-5)。このことは、自生性の植物プランクトンや他生性の陸上有機物のほかに、動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ を低下させる他のエネルギー源が存在している可能性を示唆している。具体的な特定には至っていないが、化学合成細菌 (メタン酸化細菌など) によっ

て生産される有機物の $\delta^{13}\text{C}$ はきわめて低いことが知られており¹²⁾、このような微生物食物網起源 (メタノトロフなど) のエネルギーが山岳湖沼の動物プランクトン群集を維持している可能性が考えられた。本結果は、山岳湖沼沖帯における微生物食物網を介した炭素流の重要性について、新たな研究課題を提示することができたと言える。

このように湖沼沖帯の表水層では、陸起源有機物と植物プランクトンのほかに、化学合成独立栄養細菌起源の有機物がプランクトン群集を維持している可能性が示された。このことは、C ソースが 3 つ以上存在していることを示しており、炭素の安定同位体比のみでは他生性有機物への依存度 f を解析的に求めることができない。そこで、サイズ分画ごとに沖帯表水層の総生産と群集呼吸速度を推定し、群集代謝の従属栄養性を定量化した。低生産湖沼の代謝速度は従来測定が困難であったが、明暗瓶培養による DO 変化を高精度ウィンクラー法¹³⁾で測定することで定量化を可能にした。ここで、Duarte and Agusti (1998)⁹⁾は一般に低生産水域ほど外来性有機物への依存が高くなり、呼吸が自生性の有機物生産 (GPP) を上回る傾向 ($\text{GPP}/\text{CR} < 1$) があることを広範な文献調査から明らかにしている。そこで、貧栄養な山岳湖沼を対象にこの予測を検証したところ、生産と呼吸のバランスはほとんどの湖沼で 1 以上であり ($\text{GPP}/\text{CR} > 1$)、生産性の低い山岳湖沼であっても表水層では生産が呼吸を上回ることを明らかにした (図 3-6)。このことは、湖沼表水層の生物群集は呼吸が卓越するほどには陸上有機物に依存していないことを示唆している。サイズ分画ごとに、ピコプランクトン ($< 2\mu\text{m}$)、マイクロプランクトン ($2\text{--}200\mu\text{m}$) およびマクロプランクトン ($> 200\mu\text{m}$) の呼吸速度についてみると、いずれも総生産の低下とともに減少したが、量的にはピコプランクトンの呼吸がどの湖沼でも卓越していた (図 3-6)。すなわち、小型光合成

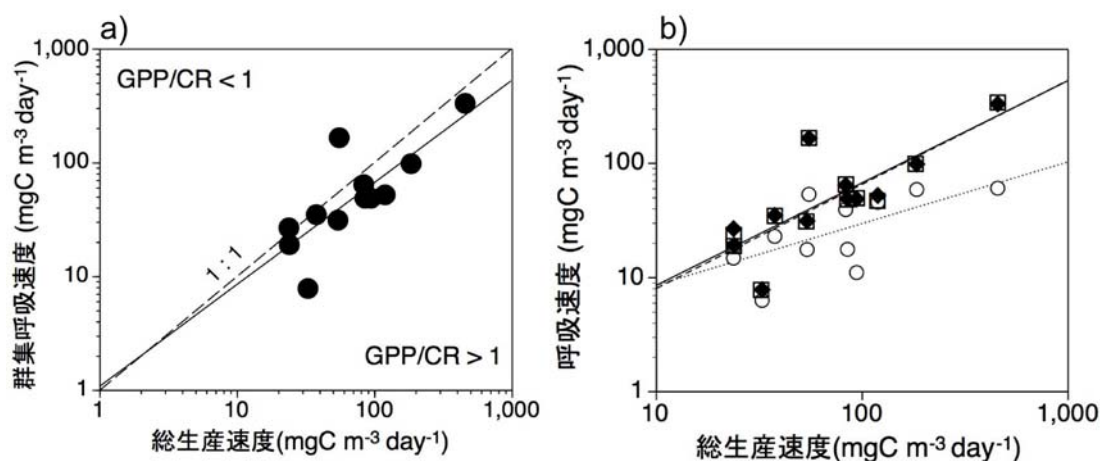


図 3-6 a)湖沼表水層の総生産速度に伴う群集呼吸速度の変化。実線は、調査湖沼のデータに対して推定した回帰直線を、破線は $GPP/CR=1$ を示す。b) 総生産速度とプランクトンのサイズごとの呼吸速度との関係。○はピコプランクトン、□はピコ+マイクロプランクトン、◆は群集呼吸（ピコ+マイクロ+マクロプランクトン）を示す。点線、破線および実線は、それぞれ○、□および◆に対する回帰直線を示す。

生物や細菌を主体とする微生物群集が、湖沼表水層の炭素循環のほとんどを駆動していることを示していた。さらにサイズごとの代謝速度のパターンを見ていくと、ピコプランクトンの呼吸速度に対する回帰直線の傾きがとくに緩く、低生産湖沼でも GPP の低下ほどには微生物群集の呼吸速度は減少しない（図 3-6）。このことから、沖帯食物網は総生産を上回るほどには他生性有機物に依存していないものの、微生物群集は自生性の有機物のほかに陸上有機物や他のエネルギー源（メタノトロフなど）を利用している可能性が高いと考えられる。とくに、湖沼内の DOC の多くは陸起源と考えられることから（図 3-2）、陸起源有機物を起点とする微生物食物網がプランクトン群集の維持に果たす役割は少なくないと考えている。

5. 本研究により得られた成果

（1）科学的意義

3 年間にわたる本研究グループの調査により、山岳湖沼食物網と陸上生態系の連結構造についてパターンを明らかにすることができた（図 3-7）。まず、湖水中の有機物の多くは陸起源と考えられ、小型山岳湖沼ほど陸上有機物が大量に流入していることを明らかにした。これは、小湖沼ほど陸域との接点が相対的に長く、さらに陸上資源の寄与域も大きくなり、陸域との相互作用が増大することによって考えられた。また、水生昆虫を主体とする沿岸帯食物網と陸上生態系との連結強度も湖沼の水体サイズによって変化し、小湖沼ほど陸起源の有機物流が卓越することを明らかにした。とくに、小湖沼では高次栄養段階の無脊椎動物ほど陸上炭素に強く依存する傾向がみられ、生物群集全体を維持するエネルギー源として陸起源有機物は非常に大きな役割を果たしていると考えられる。一方、沖帯表層の生物群集は、呼吸が総生産を上回るほどには陸上有機物に依存していない。しかし、湖沼内の溶存 CO_2 の炭素安定同位体比 ($CO_2-\delta^{13}C$) は、小湖沼ほど値が低下して陸上有機物のシグナル (-27‰-30‰) に近づいてゆく（図 3-2）。表水層では湖の大

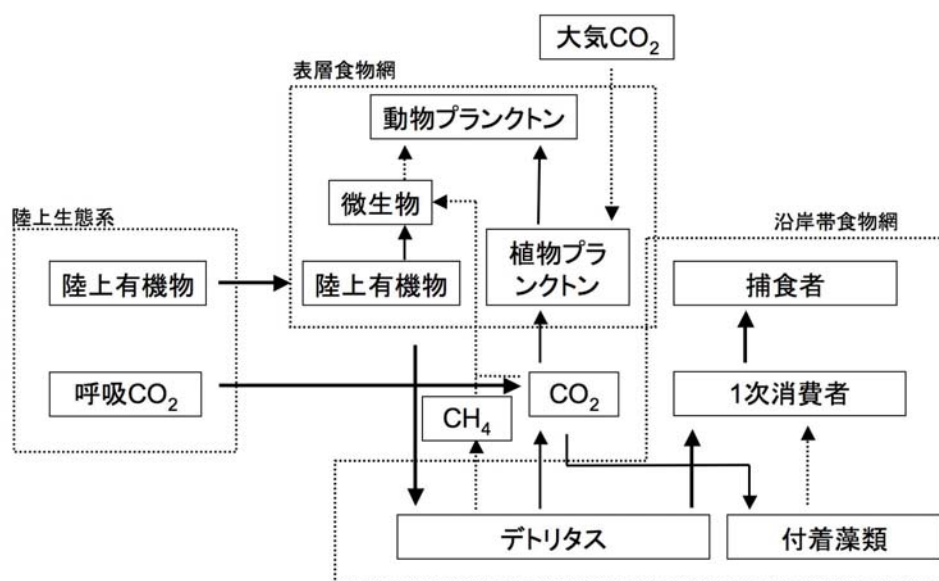


図 3-7 小型山岳湖沼と陸上生態系との連結構造。図の矢印は、湖沼食物網の維持に重要な有機物流を示す。本研究結果からとくに重要と思われた有機物の流れを、実線で示した。

きさに関わらず生産が呼吸を上回る傾向にある一方で、小湖沼では $\delta^{13}\text{C}$ の低い CO_2 が増加することから、底生環境で陸上有機物が呼吸基質として活発に代謝されているか、あるいは土壌呼吸由来の CO_2 が湖内に多く流入していると考えられた。また、山岳湖沼表層の炭素循環を主に駆動しているのは $2\mu\text{m}$ 以下の微生物群集であり、これらも他生性の陸上有機物を呼吸基質として利用している可能性を示した。また、陸上有機物から従属栄養細菌へのエネルギー流だけでなく、メタン酸化細菌や他の化学合成細菌を起点とする有機物生産が、動物プランクトンの成長の一部を担っている可能性も示された。このような微生物食物網は、デトリタス（陸上Cを多く含む）から生成する CH_4 や CO_2 を基質としている可能性が高く、これら微生物を介した高次栄養段階へのエネルギーの転流も陸上生態系からの有機物補給の上に成立していると思われる（図 3-7）。このように炭素循環の視点でみると、複数の経路を通過しながら陸上有機物はシステム全体を流れており、この陸域からのエネルギー補給はとくに小型山岳湖沼の生物多様性維持に不可欠であると考えられる。このことは、温暖化や土地利用など人間活動による植生や純生態系生産（NEP）の変化が陸上有機物の供給速度を変化させることで、山岳湖沼生物群集に大きく影響することを示唆している。

（２）地球環境政策への貢献

本研究グループの調査により、環境変化に対する山岳湖沼の脆弱性を予測するための基礎的知見を集積することができた。すなわち、高山・亜高山湖沼や湿原の生物群集は周囲植生に大きく

依存していること、またその傾向は水体サイズが小さい山岳湖沼ほど顕著であることを明らかにした。とくに、小湖沼ほど流域面積が相対的に大きくなる傾向があり、それによって陸上からの影響を強く受けることを明らかにした点は、環境保全政策に大きな貢献を果たすものと期待している。なぜなら、我が国の多くの山岳湖沼は流域面積が小さな小湖沼であり、流域内のわずかな植生変化にも生物群集が敏感に応答する可能性を示しているからである。これら成果は、林道や登山道の整備など山岳地域の環境政策にも活用できるであろう。同様に、温度上昇や酸性化による陸上植生の変化や水体サイズの縮小は、とくに貧栄養で小さな湖沼の沿岸帯生物群集から変化させていくことが予想される。これに該当するのは主に湿原や池塘であり、その沿岸帯食物網の中にはルリボシヤンマ属のように山岳地域に象徴的な昆虫種が多く含まれる。具体的な水系食物網への波及効果としては、乾燥化などに伴う水体サイズの縮小や温度上昇に伴う陸域の有機物生産の増加は、陸上生態系からの炭素補給により依存した生物群集へと湖沼食物網を変化させる可能性が考えられる。一方、植生改変による陸上有機物の流入量減少は、とくに小型山岳湖沼の底生食物網を縮小させると考えられる。このように、陸域環境変化に対する山岳湖沼群集の脆弱性をエネルギーフローの視点で捉え、陸域と強くリンクした湖沼を水体サイズにより抽出できることを予測した点が本研究の最大の成果である。生物多様性モニタリングや保全政策を、脆弱性の高い生態系から重点的に実施する場合に、本研究成果を礎石として進めていくことが可能であると考えている。

6. 引用文献

- (1) Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J.R. and Cushing, C. E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- (2) Nakano, S. and Murakami, M. (2001) Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 166-170.
- (3) Nakano, S., Miyasaka, H. and Kuhara, N. (1999) Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology*, 80: 2435-2441.
- (4) Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S.R., Kitchell, J. F., Hodgson, J. R., Van de Bogert, M. C., Bade, D. L., Kritzberg, E. S. and Bastviken, D. (2004) Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature*, 427: 240-243.
- (5) Carpenter, S. R., Cole, J. J., Pace, M. L., Van de Bogert, M.C., Bade, D. L., Bastviken, D., Gille, C. M., Hodgson, J. R., Kitchell, J. F. and Kritzberg, E. S. (2004) Ecosystem subsidies: terrestrial support of aquatic food webs from ^{13}C addition to contrasting lakes. *Ecology*, 86: 2737-2750.
- (6) Cole, J. J., Carpenter, S. R., Pace, M. L., Van de Bogert, M. C., Kitchell, J. F. and Hodgson, J. R. (2006) Differential support of lake food webs by three types of terrestrial carbon. *Ecology Letters*, 9:558-568.
- (7) Yoshioka, T. (1998) Phytoplanktonic carbon isotope fractionation: equations accounting for CO_2 -concentrating mechanisms. *Journal of Plankton Research*, 19:1455-1476.
- (8) Hamilton, S.K., Sippel, S.J. and Bunn, S.E. (2005) Separation of algae from detritus for stable isotope or ecological stoichiometry studies using density fractionation in colloidal silica. *Limnology and*

Oceanography Methods, 3: 149-157.

- (9) Duarte, C. M. and Agustí, S. (1998) The CO₂ balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science*, 281: 234-236.
- (10) Platt, T., Gallegos, C.L. and Harrison, W.G. (1980) Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 38: 687-701.
- (11) Canham, C.D., Pace, M.L., Papaik, M.J., Primack, A.G.B., Roy, K.M., Maranger, R.J., Curran, R.P. and Spada, D.M. (2004) A spatially explicit watershed-scale analysis of dissolved organic carbon in Adirondack lakes. *Ecological Applications*, 14: 839-854.
- (12) Kohzu, A., Kato, C., Iwata, T., Kishi, D., Murakami, M., Nakano, S. and Wada, E. (2004) Stream food web fueled by methane-derived carbon. *Aquatic Microbial Ecology*, 36: 189-194.
- (13) Carignan, R., Blais, A.-B. and Vis, C. (1998) Measurement of primary production and community respiration in oligotrophic lakes using the Winkler method. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1078-1084.

7. 国際共同研究等の状況

なし

8. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文（査読あり）>

なし

<その他誌上発表>

- 1) 大串隆之、仲岡雅裕、近藤倫生編：シリーズ群集生態学第4巻、京都大学学術出版会、(2008) 印刷中
「第4章 陸域と水域の生態系をつなぐ：流域動脈説の提唱（執筆担当：岩田智也）」

(2) 口頭発表（学会）

- 1) 岩田智也、保坂啓太、望月菜穂香、占部城太郎、鈴木孝男、八神遥介、加藤恵理子、加藤聡史、福井学、小島久弥、藤井正典、堤正純、末松耕平、高津文人：第55回日本生態学会（2008）
「高山・亜高山帯における陸域-水域間の連結：湖沼食物網への陸上炭素の流入」

(3) 出願特許

なし

(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

- 1) 第53回日本生態学会大会シンポジウム 環境変化に対する生態系の応答—生物間相互作用の視点から（2006年3月25日、新潟市朱鷺メッセ、観客100名）

(5) マスコミ等への公表・報道等
なし

(6) その他
なし