

# プランクトン群集の栄養動態と環境変化の化学量効果

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	占部,城太郎
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	50巻2号
掲載ページ	p. 91-98
発行年月	2003年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## 2) プランクトン群集の栄養動態と環境変化の化学量効果

占部城太郎

京大大学生態学研究センター 〒520-2113 大津市上田上平野町

現所属：東北大学生命科学研究科 〒980-8578 仙台市青葉区荒巻字青葉

### **Stoichiometric impacts of environmental disturbance on the trophic dynamics of plankton communities**

JOTARO URABE

*Center for Ecological Research, Kyoto University, 509-3 Kamitanakami Hirano, Otsu 520-2113, Japan*

*Present address: Graduate School of Life Sciences, Tohoku University, Biological Building, Aoba, Sendai 980-8578, Japan*

*E-mail: urabe@mail.cc.tohoku.ac.jp*

---

**Abstract** Recent environmental disturbances arising from local and global changes can be viewed as alternations of the absolute and relative inputs of light, nutrients and CO<sub>2</sub>, which are the energy and material basics for sustaining ecosystems. How changes in the balance of these inputs affect trophic interactions is, however, poorly understood. With some examples in lake ecosystems, I demonstrate that trophic interactions sometime behave in paradoxical ways, but such outcomes are easily understood if considered in a stoichiometric context. The “paradox of energy enrichment” is one example. Ecological common sense says that decreased solar energy should reduce herbivore production because of reduced energy flow through primary producers. However, in a nutrient limited lake, a paradoxical increase in production of herbivorous plankton occurs by shading. This is caused by improving the of plant nutritional quality (C:N:P ratios) by shading, which outweighs the decrease in primary production. Another example is “CO<sub>2</sub> effect under dim light.” Traditionally, aquatic plants (algae) are believed to be less affected by changes in CO<sub>2</sub> concentrations due, primarily, to their ability to utilize the rich bicarbonate ions found in natural waters. However, active uptake of bicarbonate ions by algae accompanies energetic costs. Therefore, under suboptimal light conditions, increases in aqueous CO<sub>2</sub> concentration stimulates algal growth but reduces algal nutrient: carbon ratio, which in turn acts to decrease carbon use efficiency of aquatic herbivores. Thus, to understand ecosystem responses to environmental disturbances, we need to take into account interplays of multiple environmental factors. Ecological stoichiometry is a key in analyzing and predicting such effects on trophic dynamics in ecosystems.

**Key words:** stoichiometry, ecological transfer efficiency, lake ecosystems, light, carbon dioxide

---

### 1. はじめに

生態系は光をエネルギー源とし、栄養塩類を物質的基盤として成立している。近年危惧されている地域・地球規模の環境問題は、このエネルギーと物質の絶対的・相対的な供給量変化に起因すると見ることができる。これまで、環境変化に対する生物群集応答の研究では、例えば栄養塩あるいはCO<sub>2</sub>など、ある

一つの環境要因の絶対的变化に着目して行われてきた。このため、エネルギーと物質供給量の相対的な変化に対する生物群集応答については、きわめて断片的な知見しかない。一方、人間への食料供給など、高次の生物生産は重要な生態系サービス(恩恵)の一つであるとの再認識が広まりつつある。高次生物生産は基礎生産量だけでなく植食者など高次栄養段階生物への生

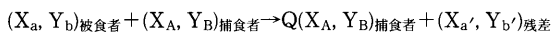
態転換効率により決まるが、この転換効率の支配要因についてもやはり断片的な知見しかない。地域・地球規模の環境変化に伴う生態系サービスの変化・変質の予測にあたって、私たちの知見は未だ脆弱である。

プランクトンを対象とした研究は、生態学の理論構築やその検証のみならず、環境科学全般にわたって大きな成果を生み出してきた。地域・地球レベルの環境変動に対する生態系応答の理解の進展は、プランクトンを対象とした研究なしにはあり得ないだろう。ここでは、湖沼のプランクトンを対象に行ってきた研究を中心に、エネルギー(光)と物質(栄養塩・CO<sub>2</sub>)の供給量バランスが変化すると、植物(植物プランクトン)の量的応答のみならず化学量の変化を介して植食者(動物プランクトン)へ至る炭素の生態転換効率が大きく変化することを紹介し、生態化学量論(Ecological Stoichiometry)を視点とした水界生態系研究の一つの方向性を示したい。

## 2. 生態化学量論

化学量論(Stoichiometry)は物質の物理的性質とその構成元素や分子構造を数量的に結びつける理論であり、化学反応における反応前後の物質の状態と構成要素の量的関係を記述する考え方である。例えば生物の呼吸は、 $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6H_2O + 6CO_2$ と記述することで、構成要素の状態と変化の数量的関係を見ることができる。生態化学量論は、このような複数元素の量的関係から、非生物と生物及び生物間の相互作用を研究する分野である(Sterner & Elser 2002)。

例として、被食者と捕食者及びそれぞれを構成する二つの元素 X, Y を考える。その量的関係は、



と記述することができる(Elser et al. 1996)。Qは捕食者の増加量(成長量)で、 $a + A = QA + a'$ ,  $b + B = QB + b'$  が成立する。この関係から、代謝に伴うコストがなければ、捕食者の増加量は  $a/b < A/B$  のときは X に、 $a/b > A/B$  のときは Y に律速されることが分かる。また残差の多くが植物に利用できる溶存態の栄養塩であるなら、捕食者によって回帰される栄養塩(例えば元素 X)の量は、当該物質の摂食量だけでなく被食者に含まれる他の元素(元素 Y)の割合と捕食者の各元素に対する要求量比に依存することになる。一方、残差の多くが粒状の糞であり被食者と捕食者の化学量比が大きく異なるなら、捕食者の化学量比からみて相対的に被食者に多く含まれる元素は、水界などの場合、糞粒の沈降を通じて選択的に生産層から除去されることになる。

## 3. プランクトンの化学量と栄養要求

植物プランクトンなど藻類の炭素：窒素：リン比(C:N:P

比)は、好適な生育条件下では106:16:1(モル比)、すなわちレッドフィールド比(Redfield ratio)に近い値をとる。しかし、独立栄養生物の化学量比は光量や二酸化炭素濃度、栄養塩供給量によって大きく変化する(Goldman et al. 1979, Sterner & Elser 2002, Urabe et al. 2003)。光の増加に伴って、植物は光合成を活発に行い炭素を固定するが、窒素やリンの供給が少ないと、タンパク質や核酸の生合成が十分できないため細胞分裂速度が低下する。その結果、植物の栄養器官(高等植物では葉など、藻類では細胞)は炭素過多となり、植物体のC:N,C:P比は大きくなる。一方、栄養塩供給が少なくても光量が少なくと光合成速度が鈍るので、藻類のC:N,C:P比は低い値をとる(Goldman 1986, Urabe & Sterner 1996)。藻類のC:N:P比は、光や栄養塩の供給バランスにより変化するとともに、成長速度を反映する。このことは、Droopの式に見るように、植物プランクトンの成長速度が細胞内に蓄積された栄養元素含量により決まることから明らかである(Sommer 1989, Sterner & Elser 2002)。

独立栄養生物と異なり、菌類など一部を除けば、従属栄養生物の炭素(C):窒素(N):リン(P)などの化学量比は、種ないし分類群で異なるものの、栄養条件にかかわらずほぼ一定で「恒常的」である(Andersen & Hessen 1991, Sterner & Elser 2002)。このため、例えば甲殻類プランクトンでは餌となる植物プランクトンのN:P比が自らのN:P比よりも高くなると、上記の式で示したように、Pに比べNの栄養塩回帰効率(排泄量/摂食量)が高くなる(Elser & Urabe 1999)。Urabe & Wantanabe (1992)はミジンコ類の個体レベルでの物質収支と生体C:P比から、体成長がリンに律速される最小の餌のC:P比、すなわち臨界餌C:P比(Threshold elemental ratio)を求めた。それによれば、カブトミジンコ(*Daphnia galeata*)では餌となる藻類のC:P比が300を超えると成長速度がエネルギー(炭素)ではなく、リンに律速されるという。別の研究では、ミジンコの臨界餌C:P比は150程度である、との試算もある(Hessen & Faafeng 2000)。いずれにしても、上述したように藻類の生元素比は環境条件によって大きく変動するため、動物プランクトンの餌となるセストンのC:P比が300を超える湖沼は希ではない(Urabe & Wantanabe 1992, Elser & Hasset 1994)。実際そのような湖沼では、餌となる植物プランクトンが豊富であったとしても、ミジンコ個体の成長速度は低く抑えられている(Elser et al. 1999)。また、餌の炭素量が同じでもリン含量が低下すると体成長速度が低下することは、従属栄養鞭毛虫(Nakano 1994)、カイアシ類(Villar-Argaiz & Sterner 2002)、ワムシ類(Rothhaupt 1992)でも報告されている。これらの知見は、上述した式のように、従属栄養生物の物質の出入りや成長速度が、餌(栄養)の取り込み・同化・代謝速度のみならず、餌と自らの化学量比にも強く依存していることを示し

ている。したがって、餌となる植物プランクトンの元素比は、動物プランクトンの餌としての質の評価を行う指標の一つとなる。ただし、餌の C:P 比や C:N 比が高いとしても、動物プランクトンの成長が必ずしもリンや窒素に律速されているとは限らない。炭素の質と消化能力、自ら生合成できない種々の有機物（不可欠脂肪酸など）の供給-要求量も、問題となるからである (Sterner & Shulz 1998)。

従属栄養生物がもつ窒素の多くは体構成成分、主に筋肉の形で存在している。一方、無脊椎従属栄養生物のリン含量の違いは、主にリボソーム RNA 含量の違いに起因することが近年分かってきた (Sterner & Elser 2002)。リボソーム RNA はタンパク質の生合成の場であり、RNA 含量の高い生物は体成長速度も速い (Sutcliffe 1970)。したがって、窒素要求の高い生物はよく動く逃げ足の速い生物、リン要求の高い生物は成長の速い繁殖力が旺盛な生物と形容できるかもしれない (Sterner & Elser 2002)。カイアシ類はミジンコに比べ成長は緩やかであるが、俊敏に遊泳し同じサイズのミジンコに比べて魚に捕食されにくい。このことは、ケンミジンコのコペポディッドの N:P 比が *Daphnia* に比べてはるかに高いこととよく符合する (Andersen & Hessen 1991)。Checkley (1985) はケンミジンコの卵生産速度が、餌供給量そのものではなく、餌に含まれる窒素含量に依存することを報告している。しかし、ケンミジンコ類でもノープリウス幼生の体重当たりの成長速度は高く、N:P 比は *Daphnia* 同様に高い (Villar-Argaiz 2002)。これらの知見

は、同じ種でも発育段階により栄養要求が異なり、カイアシ類についてはその成長・生残が幼生時に会う餌のリン含量に強く影響されることを示唆している (Villar-Argaiz & Sterner 2002)。

これまでの研究では一つの元素に注目して従属栄養生物の生態的特性や物質流への寄与を評価してきたが、時空間的に変動する自然界で各個体群の維持や物質循環への寄与を包括的に理解し評価するためには、生物が必要とする他の元素にも同時に注目する必要がある。従属栄養生物の元素比は、種ないし分類群で異なるがゆえに、各種の「生き方」のみならず生態系機能をも反映するフィンガープリントと見ることができる。

#### 4. エネルギーのパラドクス

栄養塩供給が少ない場合、光の増加は藻類の C:P 比を増加させることは既に述べた。もし餌となる藻類の C:P 比が光量の増加に伴って 300 を超えるのであれば、*Daphnia* 個体の成長は低下すると予想される。そこで、この予想を検証する実験を行った (Urabe & Sterner 1996)。実験は、セミバッチ培養で餌となるイカダモ (*Scenedesmus acutus*) を培養し、その密度が平衡に達した後に、新生カプトミジンコを培養器に投入し 6 日間育て、成長速度を評価した (Fig. 1)。栄養塩供給量が多い場合、光量が増加するにつれイカダモの平衡密度が増加し、カプトミジンコ個体の成長速度も増加した。しかし、ある一定の光量以上になるとカプトミジンコ個体の成長速度は頭打ちになっ

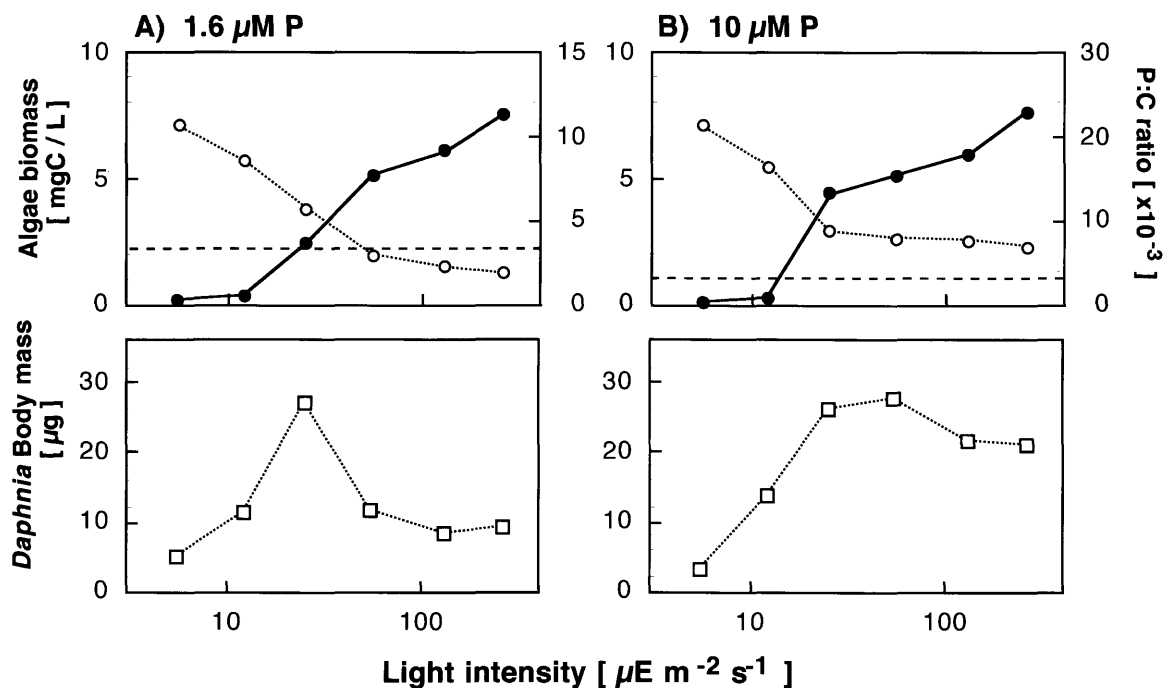


Fig. 1. Response of algae and *Daphnia* to varying light intensity under conditions with high (left) and low phosphorus supplies (right). Algal biomass (●) and P:C atomic ratio (○) are mean values during the incubation of *Daphnia*. *Daphnia* growth is given as body mass at age 6 days. Modified from Urabe and Sterner (1996).

た、これは機能応答による摂食量の制限によるためである。一方、栄養塩供給量が低い場合、先と同様に光量の増加によりカプトミジンコ個体の成長は増加したが、光がさらに強くなると、餌は豊富であるにもかかわらず、カプトミジンコ個体の成長は減少した。このとき餌となるイカダモの細胞当たりP含量は低くC:P比は300を超えている。このような餌環境下でリンを添加するとカプトミジンコの成長は回復する (Urabe et al. 1997)。したがって、栄養塩供給が低く光量の多い条件下でのカプトミジンコ個体の低い成長は、明らかに餌に含まれるリン含量の低下によるものである。一般に、光の増加は植物の生産を通じて植食者の成長を増加させると考えがちである。しかし、栄養塩供給が低い場合、光量の増大は餌の質の低下を通じて、むしろ植食者の成長を低下させることを示している。この現象を、Loladze et al. (2000) は「エネルギーのパラドクス」と呼んだ。

数理モデルによる解析によれば、光と栄養塩の供給バランスは餌となる植物と植食者個体群の間に複数の平衡点を作り、大別すれば植物が多く植食者の少ない安定平衡点と、植物が少なく植食者が多い安定平衡点に分かれる。その境界領域は植物の元素比の実現幅と植食者の元素要求比によって決まるという (Loladze et al. 2000)。このような光と栄養塩の供給バランスによる植物と植食者の生物量の二極化は、ミジンコ個体群を対象にした比較的大規模な室内実験からも示唆されている (Urabe et al. 2002a)。

「エネルギーのパラドクス」は自然界でも起こっているのだろうか？ 湖沼では、動物プランクトン、特に大型ミジンコ類の生物量は、プランクトン食魚類などの捕食者によるトップダウン効果に強い影響を受ける (Kerfoot & Sih 1987, 花里 1998)。このため、魚食魚の有無がプランクトン食魚類の個体群密度を介して動物プランクトンのサイズ組成や生物量、さらに、餌となる植物プランクトンの群集構造に影響を及ぼす、いわゆる栄養段階カスケードが起りやすい (Carpenter & Kitchel 1993)。しかし、カナダ・オンタリオ州の実験湖沼群にある湖では、魚食魚の個体群密度を操作してプランクトン食魚類を制御しても、大型のミジンコ類は殆ど増加しなかったという (Elser et al. 1998)。そのような湖ではリン供給が少なく、セストンのC:P比は300をはるかに超えている。エネルギーのパラドクスが効いているのかもしれない。これを確かめるため、同じ実験湖沼群にある貧栄養湖 (Lake 239) において隔離水界実験を行った (Urabe et al. 2002b)。実験には直径1 m・深さ4 mのエンクロージャを12基用い、遮光及び栄養塩 (リン酸対リン) 添加処理を行って動植物プランクトンの変動を追跡した。その結果、栄養塩の添加も遮光も行わなかったエンクロージャでは、動植物プランクトン生物量は湖水との間で大差は見られず、動物プランクトン生物量の増加は見られなかった

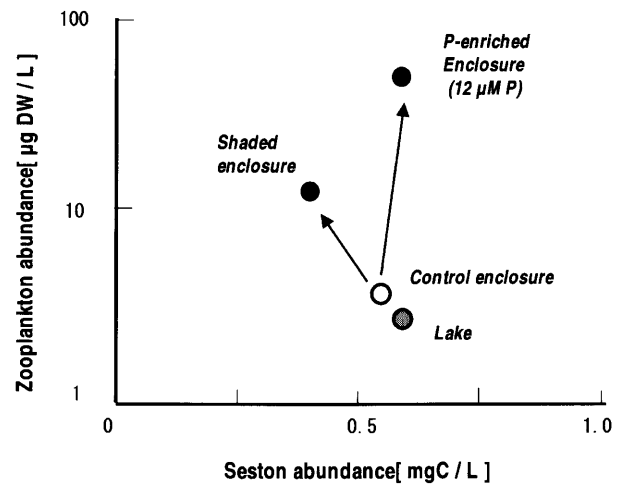


Fig. 2. Results of the enclosure experiments conducted at Lake 239, Ontario, Canada. Mean zooplankton abundance for the final three sampling date is plotted against mean seston abundance during the 4.5-week experimental run in control, P-enriched and shaded enclosures. Mean zooplankton and seston abundance in the lake during the experiments are also shown. Modified from Urabe et al. (2002).

(Fig. 2)。湖にはプランクトン食魚類が生息しているが、エンクロージャには魚は含まれていない。したがって、Lake 239における動物プランクトンの低い生物量は、トップダウン効果では説明できない。一方、リンを添加したエンクロージャでは、セストンの炭素量には大きな変化は見られないものの、そのC:P比は減少し動物プランクトン生物量は大きく増加した。さらに遮光だけした処理区では、基礎生産の低下により植物プランクトンは減少したが、C:P比が150まで減少し、動物プランクトン生物量は増大した。これらエンクロージャで卓越したのは、大型のミジンコ類 (*Daphnia*) である。すなわち、栄養塩を添加しなくても遮光しただけで餌となるセストンのC:P比が減少し、動物プランクトンが増大したのである。この結果は、Lake 239では餌となる植物プランクトンが多くても、質が悪いために動物プランクトンが増加できないというエネルギーのパラドクスが、自然界でも働いていることを示している (Urabe et al. 2002b)。

水界の生物群集を考えると、トップダウン効果は鍵となる生物過程である。しかし、このような上位栄養段階からの効果が強く発揮されるのは下位栄養段階からの制御が小さいときである。トップダウン効果とボトムアップ効果の相対的重要性や栄養段階カスケードの有無は種々の生態系で検討され、論争となってきた (Strong 1992, Polis et al. 2000 など)。ここで大切なのは、トップダウン効果とボトムアップ効果の普遍的な重要性ではなく、いつどのようなときにトップダウン効果あるいはボトムアップ効果が重要になるかを検討することである (Polis et al. 2000)。トップダウン効果とボトムアップ効果

の相対的重要性は、群集の内部構造や構成種の特性に依存しているだろうが、群集を取り囲む物理・化学環境にも左右されるだろう。生態系の光-栄養塩バランスは、個々の生態系において各生物過程の相対的重要性を決める具体的な外部環境の一つである。

### 5. 光-栄養塩バランスと生態転換効率

陸上生態系では栄養段階の数は3程度であるが、水界生態系では4以上であるといわれている (Hairston & Hairston 1994)。平均的に見れば、陸上の基礎生産力は水界の4倍ほどある。したがって、陸上生態系と水界生態系の栄養段階数の違いは、古典的な「生産性」説では説明できない。Hairston & Hairston (1994) は、サイズギャップ説を提唱し、光に対する植物の生き方の違いが陸上と水界の栄養段階数の違いを生み出したのではないかと論じている。陸上では光を巡る競争のため、植物はより高い空間位置を獲得するため大型化への淘汰圧が働く。このため陸上生態系では小は花粉から大は樹木まで様々なサイズの植物資源が存在し、それに応じて様々なサイズの植食者・捕食者が存在する。そのような状況では、捕食者を専門に食べる二次捕食者の必然性が見あたらない。「一次」捕食者と同じサイズでより豊富な植食者が存在するからである。一方、水中では水という大きなエネルギーをもつ媒質に逆らって空間に定位することは難しい。光を獲得するためには、沈まないよう、小型化し浮遊することが植物にとって得策となる。微小な植物プランクトンからはじまる水界（特に沖帯）生態系では、栄養連鎖のなかで消費者のサイズは順次大きくならざるを得ず、したがって4栄養段階以上になるという。筆者は、このサイズギャップ説は、妥当なものと考えている。しかし、陸上と水界では光-栄養バランスが異なることにも注目したい。陸上に比べると水界は薄暗い。このため陸上植物のほうが炭素過多になりがちである。実際、陸上植物では栄養器官でさえ水界の藻類に比べて栄養塩含量が低く、例えばC:P比は300以上が普通である (Elser et al. 2000)。これに対し、植食者のC:N比やC:P比は陸上と水界で大きな違いはない。したがって、植物により固定された炭素当たりの植食者へのエネルギー転換量は、栄養元素が律速となるため、陸上生態系のほうが低いと予想される。

最近 Post (2000) は、様々な大きさの湖を調べ、湖沼サイズが大きくなるほど栄養段階の数が増加することを見いだしている。湖沼サイズが大きくなると栄養段階の数が増加する具体的な理由は明らかではないが、少なくとも栄養段階間の数は湖沼の生産力とは何ら関係が見られないという。しかし、湖沼の大きさと生態転換効率には関係があることを指摘したい。湖水に投入する光量は、湖水中の懸濁態・溶存態物質の量に依存するが、鉛直混合する藻類が受ける平均的な光量は混合層の厚みに

も依存する。一般に小さな湖沼では、水温躍層が浅い深度で発達するため混合層の厚みは小さい。このため、小さな湖の混合層で藻類が受ける光の平均量は、混合層の厚い大きな湖に比べ多くなる (Fee et al. 1992)。栄養塩供給に違いがなければ、小さな湖ほど動物プランクトンの餌となるセストンのC:N比やC:P比は高くなると考えられる。実際、貧栄養湖沼を比較した場合、セストンのC:P比は小さい湖沼ほど高い値をとる傾向がある (Sterner et al. 1997)。動物プランクトンの生物量は餌となるセストンの炭素：栄養塩比が高いと、捕食者がいなくても低く抑えられることは先に述べた。また、Ceberian (1999) は、水界や陸上など様々な生態系を比較し、栄養塩含量の豊富な植物をもつ生態系ほど基礎生産当たりの植食者による摂食量（炭素消費効率）が大きくなる傾向を見いだしている。植食者へ至る生態転換効率の違いを生み出す環境要因については、これまで十分には検討されてこなかった。しかし生産力が同じでも、生態転換効率が低ければ、栄養段階間の数は限られたものになるだろう (寺本 1997)。光-栄養塩バランスは、植物の化学量を経介してエネルギー生態転換効率を左右し、生態系の栄養段階数に少なからず影響を及ぼしているように見える。

### 6. 弱光下におけるCO<sub>2</sub>の化学量効果

今後100年の間に大気CO<sub>2</sub>濃度は2~3倍上昇すると危惧されており (Houghton & Intergovernmental Panel on Climate Change 2001)、これにより陸上植物の炭素固定量も増大すると予測されている (DeLucia et al. 1999, Hendrey et al. 1999 など)。また、陸上植物による炭素固定量の増加は、植物自身の資源配分や化学量比を経介して、土壌の物質循環速度や植食者個体群の成長にも波及効果を及ぼすことがしだいに分かってきた (例えば、Jones et al. 1998, Agrell et al. 2000)。一方、水界生態系では、大気CO<sub>2</sub>濃度上昇に伴う生物群集への波及効果に関する知見はほとんどない。これは、多くの藻類が水中に豊富に存在する炭酸水素イオンを能動的に取り込み、細胞内部でCO<sub>2</sub>に変換する能力 (Carbon-Concentration Mechanisms: CCMs) を有しているため、水中のCO<sub>2</sub>分圧が上昇しても藻類の成長速度や化学量はあまり変化しないと考えられているためであろう (Raven 1997)。しかし、CCMsの駆動には亜鉛などのほか、エネルギーを必要とする (Morel et al. 1994, Beraldin et al. 1998)。したがって、藻類の成長や化学量に対するCO<sub>2</sub>濃度の変化影響は、エネルギーを獲得しにくい弱光下で顕在化するかもしれない。

そこで、自然条件で見られる種々の光量・CO<sub>2</sub>分圧下でイカダモ (*Scenedesmus acutus*) を培養し、その成長速度と元素含量を測定した (Urabe et al. 2003)。その結果、イカダモの成長は十分な光量のもとではCO<sub>2</sub>分圧に影響されないが、弱光下ではCO<sub>2</sub>分圧に伴って増加した (Fig. 3)。また、リンの供給量

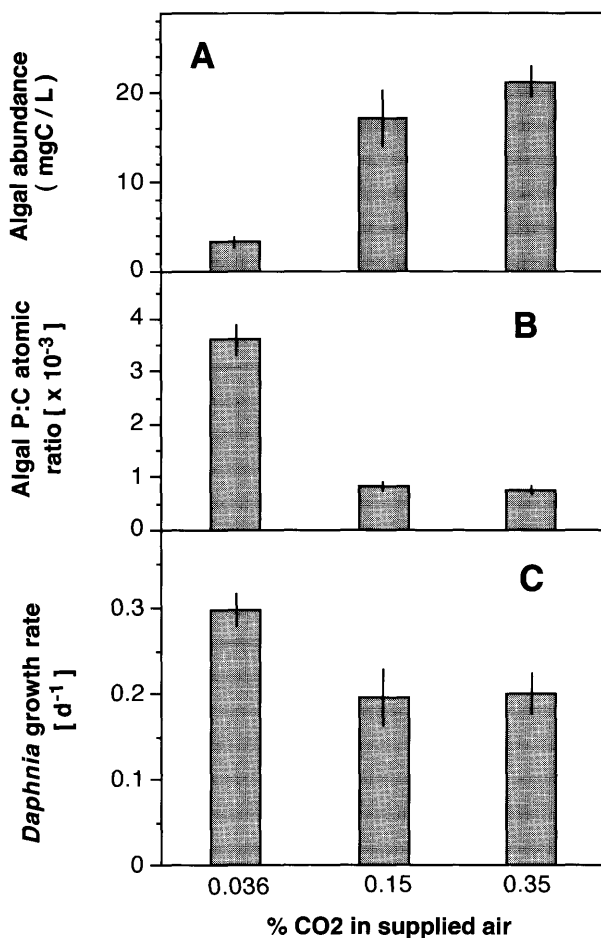


Fig. 3. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on (a) saturation level of algal abundance, (b) algal P:C ratio when algae reached saturation abundance, and (c) *Daphnia* growth rate when fed on algae grown under the same CO<sub>2</sub> conditions. This experiment was done under the low light condition (50 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). High CO<sub>2</sub> concentrations in air were used to set pCO<sub>2</sub> in the experimental medium within the range found in natural lakes. Modified from Urabe et al. (2003)

が少ない場合には、CO<sub>2</sub>分圧の増加に伴ってイカダモ細胞が炭素過多になり、C:P比が300を大きく上回ることも分かった。さらに弱光下・高CO<sub>2</sub>分圧下で培養したイカダモを餌として与えた場合、ミジンコ (*D. pulicaria*) の成長速度は低下した。これら一連の結果は、上記予想を裏付けるものである。光量・栄養塩供給が少ない環境下では、CO<sub>2</sub>分圧の増加は藻類の質的応答を介し、基礎生産者から植食者へ至る炭素の転換効率を減少させることになる。

既に述べたように、湖水中の植物プランクトンが受け取る平均光量は大きい湖ほど減少する傾向がある。したがってCO<sub>2</sub>分圧の変化の影響は、混合層が「薄暗い」大きな湖沼ほど大きいと考えられる。また外洋にいたっては、さらに薄暗く、CCMsを駆動する亜鉛などの微量元素も乏しい (Morel et al. 1994)。

したがって、外洋ではCO<sub>2</sub>分圧の変化による食物網動態への化学量効果は、潜在的に大きいかもしれない。しかし、水界のCO<sub>2</sub>分圧は大気との相互作用だけで決まるものではないことにも留意する必要がある。陸上で固定された有機物の数%が無機炭素として直接・間接的に水界に流入するため (Cole & Caraco 2001, Pacala et al. 2001), 多くの湖沼ではCO<sub>2</sub>に関して過飽和であり、その分圧は大気の10倍以上に達する湖沼もある (Cole et al. 1994)。このことは、水界のCO<sub>2</sub>分圧が陸域起源の有機物や無機炭素の流入に強く依存していることを示しており、湖沼については土地利用や集水域の植物による炭素固定能の増大が、大気からの直接的影響以上に、CO<sub>2</sub>分圧を上昇させる可能性があることを示唆している。なお、外洋生態系に及ぼす中・長期的環境変動の化学量効果については、Sterner & Elser (2002) を参照されたい。

ここで示したCO<sub>2</sub>の実験は、単一の緑藻種とミジンコを用いた単純なシステムにすぎず、多くの種からなる自然界の群集にも同様の顕著な応答があるとは限らない。しかし、その実験結果は、CO<sub>2</sub>分圧の変化が光や栄養塩など他の環境要因と共役的に働くことで水界生物群集に波及的な影響を及ぼすことを示している。植物プランクトンの栄養塩を巡る種間競争や動物プランクトンとの相互作用は多くの研究で調べられてきた (Sommer 1989 など)。しかし、これらの相互作用に対して光量・CO<sub>2</sub>濃度、水温などがいかに共役的に影響を及ぼすかについては、きわめて断片的な知見しかない。大気CO<sub>2</sub>濃度の変化や温暖化に対する水界生態系の応答を精度良く予測するためには、集水域や沿岸域の土地利用など地域レベルの環境を背景とした、各要因による共役的影響を紐解くことが不可欠である。生物活動を複数元素の状態と数量的関係から理解を試みる生態化学量論は、生態系間の栄養動態の違いばかりでなく、環境変化に対する生物群集の応答を予測する有効な枠組みを提供すると考えられる。

## 謝 辞

本論文は2003年3月に行われた日本プランクトン学会春季シンポジウムで発表した内容に加筆したものである。花里孝幸博士と田中祐志博士には、発表と執筆の機会を与えていただいたことを深く感謝する。

## 引用文献

- Agrell, J., E. P. McDonald & R. L. Lindroth 2000. Effects of CO<sub>2</sub> and light on tree phytochemistry and insect performance. *Oikos* **88**: 259-272.
- Andersen, T. & D. O. Hessen 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 807-814.
- Beardall, J., A. Johnston & J. Raven 1998. Environmental regulation of CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms in micro-

- algae. *Can. J. Botany* **76**: 1010-1017.
- Carpenter, S. R. & J. F. Kitchell 1993. The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press, New York, 385 pp.
- Cebrian, J. 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *Am. Nat.* **154**: 449-468.
- Checkley, D. M., Jr. 1985. Nitrogen limitation of zooplankton production and its effect on the marine nitrogen cycle. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.* **21**: 103-113.
- Cole, J. J. & N. F. Caraco 2001. Carbon in catchments: connecting terrestrial carbon losses with aquatic metabolism. *Mar. Freshwat. Res.* **52**: 101-110.
- Cole, J. J., N. F. Caraco, G. W. Kling & T. K. Kratz 1994. Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science* **265**: 1568-1570.
- Darchambeau, F., P. J. Faerovig & D. O. Hessen 2003. How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia*, in press.
- DeLucia, E. H., J. G. Hamilton, S. L. Naidu, R. B. Thomas, J. A. Andrews, A. Finzi, M. Lavine, R. Matamala, J. E. Mohan, G. R. Hendrey & W. H. Schlesinger 1999. Net primary production of a forest ecosystem with experimental CO<sub>2</sub> enrichment. *Science* **284**: 1177-1179.
- Elser, J. J. & R. P. Hassett 1994. A stoichiometric analysis of the zooplankton-phytoplankton interaction in marine and freshwater ecosystems. *Nature* **370**: 211-213.
- Elser, J. J., D. Dobberfuhl, N. A. MacKay & J. H. Schampel 1996. Organism size, life history and N:P stoichiometry: Towards a unified view of cellular and ecosystem processes. *Bioscience* **46**: 674-684.
- Elser, J. J., T. H. Chrzanowski, R. W. Sterner, & K. H. Mills 1998. Stoichiometric constraints on food-web dynamics: a whole-lake experiment on the Canadian shield. *Ecosystems* **1**: 120-136.
- Elser, J. J. & J. Urabe 1999. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology* **80**: 735-751.
- Elser, J. J., W. F. Fagan, R. F. Denno, D. R. Dobberfuhl, A. Polarin, A. Huberty, S. Interlandi, S. S. Kilham, E. McCauley, K. L. Schulz, E. H. Siemann, R. W. Sterner 2000. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* **408**: 578-580.
- Elser, J. J., K. Hayakawa & J. Urabe 2001. Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: *Daphnia* response to seston phosphorus enrichment. *Ecology* **82**: 898-903.
- Fee, E. J., J. A. Shearer, E. R. DeBruyn & E. U. Schindler 1992. Effects of lake size on phytoplankton photosynthesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49**: 2445-2459.
- Goldman, J. C., J. J. McCarthy & D. G. Peavey 1979. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic water. *Nature* **279**: 210-215.
- Goldman J. C. 1986. On phytoplankton growth rates and particulate C:N:P ratios at low light. *Limnol. Oceanogr.* **31**: 1358-1363.
- Hairton, N. G., Jr., & N. G. Hairton, Sr. 1993. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *Am. Nat.* **142**: 379-411.
- 花里孝幸 1998. ミジンコ: その生態と湖沼環境問題. 名古屋大学出版会, 名古屋, 256 pp.
- Hendrey, G. H., D. S. Ellsworth, K. E. Lewin & J. A. Nagy 1999. A free-air enrichment system for exposing tall forest vegetation to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Glob. Chang. Biol.* **5**: 293-309.
- Hessen, D. O. & B. O. Faafeng 2000. Elemental ratios in freshwater seston: implications for community structure and energy transfer in food webs. *Arch. Hydrobiol. Spec. Adv. Limnol.* **55**: 349-363.
- Houghton, J. T. & Intergovernmental Panel on Climate Change 2001. Climate change 2001: The Scientific Basis: Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate change. Cambridge University Press, New York, 892 pp.
- Jones, B. J., Jr & P. J. Mulholland 1998. Carbon dioxide variation in a hardwood forest stream: an integrative measure of whole catchment soil respiration. *Ecosystems* **1**: 183-196.
- Kerfoot, W. C. & A. Sih 1987. *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England, New England.
- Loladze, Y. K., Y. Kuang & J. J. Elser 2000. Stoichiometry in producer-grazer systems: linking energy flow with element cycling. *Bull. Math. Biol.* **62**: 1137-1162.
- Morel, F. M. M., J. R. Reinfelder, S. B. Roberts, C. P. Chamberlain, J. G. Lee & D. Yee 1994. Zinc and carbon colimitation of marine phytoplankton. *Nature* **369**: 740-742.
- Nakano, S. 1994. Carbon:nitrogen:phosphorus ratios and nutrient regeneration of a heterotrophic flagellates fed on bacteria with different elemental ratios. *Arch. Hydrobiol.* **129**: 257-271.
- Pacala, S. W. and others 2001. Consistent land- and atmosphere-based U.S. carbon sink estimates. *Science* **292**: 2316-2319.
- Polis, G. A., A. L. W. Sears, G. R. Huxel, D. R. Strong & J. Maron 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trend. Ecol. Evol.* **15**: 475-473.
- Raven, J. A. 1997. Inorganic carbon acquisition by marine autotrophs. *Adv. Bot. Res.* **27**: 85-209.
- Rothhaupt, K. O. 1996. Algal nutrient limitation affects rotifer growth rate but not ingestion rate. *Limnology and Oceanography* **40**: 1201-1208.
- Sommer, U. 1989. *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Springer, Berlin, 369 pp.
- Sterner, R. W., J. J. Elser, E. J. Fee, S. J. Guildford & T. H. Chrzanowski 1997. The light:nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *Am. Nat.* **150**: 663-684.
- Sterner, R. W. & K. I. Schulz. 1998. Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check. *Aquat. Ecol.* **32**: 261-279.
- Sterner, R. W. & J. J. Elser 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, 439 pp.
- Strong, D. R. 1992. Are trophic cascade all wet? The redundant differentiation in trophic architecture of high diversity ecosystems. *Ecology* **73**: 748-754.
- Sutcliffe, W. H. J. 1970. Relationship between growth rate and ribonucleic acid concentration in some invertebrates. *J. Fish. Res. Bd of Can.* **27**: 606-609.
- 寺本 英 1997. 数理生態学. 朝倉出版, 東京, 183 pp.
- Urabe, J. & Y. Watanabe 1992. Possibility of N- or P-



- limitation for planktonic cladocerans: an experimental test. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 244–251.
- Urabe, J. & R. W. Sterner 1996. Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* **93**: 8465–8469.
- Urabe, J., J. Clasen & R. W. Sterner 1997. Phosphorus-limitation of *Daphnia* growth: is it real? *Limnol. Oceanogr.* **42**: 1436–1443.
- Urabe, J., J. J. Elser, M. Kyle, T. Sekino & Z. Kawabata 2002a. Herbivorous animals can mitigate unfavourable ratios of energy and material supplies by enhancing nutrient cycling. *Ecol. Lett.* **5**: 177–185.
- Urabe, J., M. Kyle, M. Makino, T. Yoshida, T. Andersen & J. J. Elser 2002b. Reduced light increases herbivore production due to stoichiometric effects of light/nutrient balance. *Ecology* **83**: 619–627.
- Urabe, J., J. Togari & J. J. Elser 2003. Stoichiometric impacts of increased carbon dioxide on a planktonic herbivore. *Glob. Chang. Biol.* **9**: 818–825.
- Villar-Argaiz, M. & R. W. Sterner 2002. Life history bottlenecks in *Diaptomus clavipes* induced by phosphorus-limited algae. *Limnol. Oceanogr.* **47**: 1229–1233.
- Villar-Argaiz, M., J. M. Medina-Sanchez & R. Carrillo 2002. Linking life history strategies and ontogeny in crustacean zooplankton: implications for homeostasis. *Ecology* **83**: 1899–1914.

2003年6月30日受付, 2003年7月7日受理