

Reduced light increases herbivore production due to stoichiometric effects of light/nutrient balance

J. Urabe, M. Kyle, W. Makino, T. Yoshida, T. Andersen, and J.J. Elser

Ecology, 2002, pp-

この論文の概要

生態学的な常識による予測

光の供給量の増加は一次生産者の生産性とアバンダンスを増加し、消費者の生産性を促進させるはずである。

予測と実際の観察との違い

先行研究によると、栄養塩供給量が低い環境で光が強くなると藻類のアバンダンスは増加したが、植食者の成長は低下した。

この理由を説明する仮説

この原因は、光合成量によって炭素量が増加し、生産者の炭素：栄養塩の比が高くなる(=エサとしての質が下がる)ためである。(Urabe & Sterner 1996; Sterner et al. 1997,1998; Elser et al. 1998)

仮説に基づく予測

この仮説が正しいならば、光量が減少すると植食性プランクトンの成長と生産は増加するはずである。

予測の検証

野外の湖で光と栄養塩の供給条件を変えてエンクロージャを行い、藻類と植食性プランクトンのバイオマスの変化を観察した。

実験結果

栄養塩の供給量が低い環境では、光の供給が減少することで実際に植食者のバイオマスが増加した。これは、藻類の栄養塩比率と植食者の要求比率についてのミスマッチの度合い(=stoichiometric imbalance)が低下したためである。

結論

この研究によって、自然界では光と栄養塩の供給バランスが食物網の間の変換効率に影響を与えることが示された。

Introduction

Stoichiometry とは何か。

エサとなる生産者の持つ栄養塩の元素比率と、消費者がエサを摂食して利用する際の栄養塩の要求比率は異なっている。生産者と捕食者の間のこのミスマッチが小さいほど、捕食者は摂食に対して成長の効率が良くなり、このような生産者が捕食者にとって[良い]エサであるという考え方。

この論文では C:P 比率について扱っている。

資源の供給バランスは環境により異なる。

光と栄養塩の供給は生態系を維持するエネルギー的、物質的な基礎である。気候の変化によって生態系への光と栄養塩の絶対的/相対的な供給量は変化する。

生態系の予測を行うためには、資源のバランスを考えることが重要である。

生態系プロセスの変化の予測を行うとき、単一の環境変数に対する応答のみに着目するのは不適切である。なぜなら栄養的な相互作用は複数の環境要因により制約を受けるからである。

この研究では光と栄養塩の供給バランスに着目した。

単一の環境要因が変化する影響についてはこれまでよく研究されてきた。

光と栄養塩の供給バランスの変化が生態系プロセスに与える影響についてほとんど理解されていない。

Materials and Methods

Enclosure experiment

カナダのオンタリオにある実験湖で、1999年の7~8月にかけて、12個のエンクロージャ(直径1m, 深さ4m)で光と栄養塩の供給についての操作を行った。

5日ごとに動物プランクトンとセストン(有機懸濁物+植物プランクトン+バクテリア=植食性動物プランクトンのエサ)について観察を行った。

(1) 光の供給量についての操作

利用できる光がそのままの条件と少ない条件のものを用意した。光合成に利用できる光(PAR)は、shaded では control の7%となった。

- ✓ 6個のエンクロージャはそのままにした(control treatment、以下 control と表記)
- ✓ 6個のエンクロージャにスクリーンで覆いをかけた(shaded treatment、以下 shaded と表記)

(2) 栄養塩供給量についての操作

それぞれの光の条件(shaded/control)のエンクロージャで、無機リンとしてKH₂PO₄を0,0.75,1.5,3,6,12 µgP/l の六段階で添加した。

それぞれのエンクロージャで窒素が制限栄養塩とならないように、NH₄NO₃の十分な添加を行った。

Daphnia growth assay

エンクロージャ内にあるセストンのうち、動物プランクトンが利用できるものがどれだけあるか調べた(Table.1)。

動物プランクトンは大部分のセストンをエサとすることができる。

(注) 100%を超えているのはおそらくサンプリングエラーによる。

エサの質について評価するため、エサの量を二段階(元のままのもの、60%減らしたもの)に変えて assay して Daphnia の成長率を調べた。

Results and Discussion

エサの動態

セストンの平均の炭素量(C)は、shaded/control の両方でリンの添加量による影響は無かった。

セストンの平均の炭素量(C)は、光の遮蔽によって control に比べて 20-30%減少した。(Fig.1A, E)

藻類の炭素固定量は光の強度(=光合成量)に強く依存する。

セストン中の C:Chl-a 比は、shaded が control に比べて平均で 10-20%低かった。(Fig.1B, F)
低い光+高いリン供給では藻類の Chl-a が増加する。(Healey and Hendzel 1979)。

セストン中の C:P 比は、shaded が常に control よりも低かった。(Fig.1C, G)

セストン中の C:P 比は、shaded と control の両方でリンの添加量が増加すると減少した。(Fig.2B)

リンの取り込み量は、光量に影響されずリンの供給量に依存する。(Urabe and Sterner 1996, Sterner et al. 1997)

動物プランクトンのバイオマス動態

リン添加量大きい control と全ての shaded で増加した。(Fig.1D, H)

セストン中の C 量の時間的な減少は植食者のバイオマスの増加が原因と考えられる。

リンの添加量大きいとき、shaded と control の両方で顕著に増加した。(Fig.2C)

この結果は古典的な生態学の理論からの予測と合っている。

= 栄養段階が偶数の食物網では、富栄養化は生産者ではなく植食者を増加させる(Oksanen et al. 1981, Power 1992)

リン添加量低いとき、shaded では control に比べて明らかに大きかった。(Fig.2C)

この結果は古典的な理論からは説明できない。

リン供給量が低い条件で太陽光が減少すると、一次生産からの物質変換効率が改善されることで植食者の生産性が増加すると考えられる。

リンの添加による動物プランクトンへの影響は、動物プランクトンの種によって異なった(Fig.3)

セストン中の C:P 比 (=リン含有率)に対して、Daphnia は敏感に应答したが Diaptomus ではほとんど应答が見られなかった。

Diaptomus の C:P 比は、Daphnia に対して 1/2-1/3 と低いために、Daphnia よりも C:P 比の高いエサによる恩恵を受けにくい。

リン添加なしの control で Diaptomid が優占した。

逆に、Diaptomid copepods は利用できるリンの少ない環境では有利となる。

全てのエンクロージャで動物プランクトンのバイオマスはセストンの C 量とは相関を持たなかったが、C:P 比とは強い相関を示した。(Fig.4A, B)

エサ中のリンの欠乏は Daphnia(=湖での主要な植食者)の成長制限となる。(Urabe et al. 1997)

エサの C:P 比が ~ 300 を超えると、Daphnia の成長に制限がかかると予測されている(Hessen 1992, Urabe and Watanabe 1992, Sterner 1993)。エンクロージャ内のセストンの C:P 比は初期値がこの閾値を超えており(=リン欠乏 ; Fig.2B, Fig.5B)、この予測を支持する。

Daphnia の成長速度は、リン添加量低いとき(0.3)shaded のほうが control を上回った。(Fig.5A)

太陽光の低下は光合成量を下げることでエサに含まれるリンの割合を増加させ、エサの質を向上させる。(Urabe and Sterner 1996, Sterner et al 1998)

まとめ

光/栄養塩の不均衡な供給は、食物網間の変換効率に影響を与える。

光/栄養塩バランスの変化は生態系の栄養塩リサイクルの割合と効率を変化させると考えられる。

消費者による栄養塩リサイクル(CNR)は、一次生産者と消費者の間の stoichiometric balance に強く依存する。

stoichiometric な影響を組み込んだ生態学的理論が必要である。

生産者 消費者間の相互作用について、光または栄養塩の片方のみに着目したこれまでの理論では、この研究のような側面からの予測は困難である。

生産者と消費者の elemental imbalance は水界や陸上の系で広く見られる。

- ✓ 陸上植物と植食性昆虫で同様の応答が見られる。(Lincoln 1993, Cotrufo et al. 1998, Coviella and Trumble 1999)
- ✓ 陸上植物の葉の構成元素比は光と栄養塩の供給バランスに依存する。(Chapin 1980, Agrell et al. 2000)

生態学的意義

現在の生態学において、気候による攪乱がエネルギー変換効率や生物間相互作用に与える影響についての予測は重要である。(Chapin et al. 1997, Harrington et al. 1999, McCann 2000)

このような予測のためには、光/栄養塩バランスの変化が生産者と消費者の相互作用の stoichiometry にどのような影響を与えるか説明する必要がある。