

**特集 1** 今こそ水田生物群集を捉えなおす—マイクロからマクロまで—

## 安定同位体を用いた水田生態系の構造と機能の評価手法

奥田 昇

京都大学・生態学研究センター

How to assess ecosystem structure and functioning of paddy fields using stable isotopes

Noboru Okuda

Center for Ecological Research, Kyoto University

要旨：人為的に管理された湿地生態系である水田は、群集生態学の諸プロセスを検証する野外メソコスム実験場と捉えると非常に面白いシステムである。水田は生産効率の向上を目的とした施肥を行うため、強いドナーコントロールが作用し、潜在的に栄養カスケードが起こりやすい系である。また、水田はバクテリアや微細藻類を基点とした微生物食物網が卓越した系であり、その生産物は最終的に移動性の高い魚類や鳥類などの大型動物にまで転換される。このように水田食物網に関与する生物の体サイズは1  $\mu\text{m}$  未満から1 m 以上まで対数スケールで変化するため、個体群が変動する時間スケールも生物種間で大きく異なるという特徴をもつ。さらに、大型動物が水田と周辺生態系を空間的に連結することによってネットワーク構造が形成される。このように、異なる時空間スケールで繰り上げられる食物網の構造や機能を個体の計数や計量などの従来の手法のみで評価するのは困難である。そこで、本稿では、食物網の有効な解析ツールとして注目を浴びている炭素・窒素安定同位体比分析を導入して、水田生態系の構造と機能、および、景観スケールから眺めた生態系ネットワークにおける水田の役割を定量的に評価する方法論を提案したい。

キーワード：栄養カスケード、群集平均栄養段階、生産寄与率、生態系ネットワーク、量的食物網

### はじめに

水田には、適度な攪乱環境に適応した生物種が数多く生息する。水田の生物多様性は、人間の不断の手入れによって維持されてきた二次的自然の産物とも言える。水田生態系における近年の生物多様性の消失は、第三次生物多様性国家戦略でも指摘された「人間活動の縮小による危機」、すなわち、里地里山の放棄による生息環境の劣化が主な原因である。さらに、農業の近代化は生物層を攪乱し、生息地のネットワーク構造を改変することによって、生物多様性の消失に拍車をかけている。経済的合理性を追求する営農活動に生物多様性保全との妥協点を見出すには、生物多様性の増加が地域の生態系サービスの質的・量的向上につながるという科学的根拠を提示する必要がある。価値基準を内包する生態系サービスの全

てを数量化することは困難だが、生態系機能と直結する供給・調節・支持サービスを科学的に評価することは可能である。本稿では、水田の生物多様性と生態系サービスの関係を論じる第一歩として、安定同位体を用いた生態系機能の解析手法を提案したい。

### 生態系評価ツールとしての安定同位体

生態系の物質循環プロセスを解明する地球化学的アプローチに端を発する安定同位体分析手法は、生物の食性、行動、群集研究へと適用範囲を広げ、いまやDNA シークエンサーと並ぶ生態学の有用ツールとして認知されている。本手法の優れた点は、安定同位体の比率変異が熱力学的プロセスに依拠することを利用して、あらゆる自然現象を物理・化学的に説明できることにある。

例えば、ある動物の食性を知るために胃内容分析を行った場合、そのデータからは採集個体が直前に利用して

いた餌情報しか得られない。採餌行動の時間変動性を考慮すると、集団としての平均的な食性に関する確度高いデータを得るには相当量のサンプリング努力を払わねばならない。一方、動物の体組織の安定同位体比は、対象個体が食べた餌の同化過程を通じて徐々に置き換わるため、過去の一定期間の食性の積分値を反映する。したがって、安定同位体比の個体間変異は採集時の食性の時間変動性というよりむしろ食性の個体差を反映し、その同位体比変異自体が生態学的に意味づけされた情報をもっている。集団から適度なサンプル数を抽出しさえすれば、その平均食性とニッチ幅を推定できるというわけだ (Bearhop et al. 2004)。

このような安定同位体特性は、生態系の物質循環における主要な生物プロセスである「食物網」を数量化する上で威力を発揮する。本手法の利点の1つは、生物に同化されたもののみが安定同位体比に反映されること、換言すれば、未消化の餌を考慮することなく上位の消費者に転換された物質のみを推定できることにある。もう1点は、生物種の体サイズと生物時間のアロメトリーを利用して、個体内での物質の貯留時間を推定できることにある。一般に、体サイズの大きな生物ほど代謝回転速度が遅いため、より長期的な食性情報を体内に蓄積する。したがって、食物網内を流れる物質のフラックスに関する情報は体サイズの大きな消費者ほどその体内に長く保持されることになる (Cabana and Rasmussen 1996)。

群集生態学の常套手段である個体数・現存量調査から食物網内部の物質フラックスを直接に知ることはできない。一方、物質フラックスを推定するために生産量や同化量を測定することは膨大な労力を要する作業である。しかし、各生物種の体サイズと現存量に加えてその安定同位体比が既知であれば、系内外での個体の移出入がないという条件の下で、食物網内部の物質フラックスを推定することが可能となる。詳しい定式化については、後述する。

なお、本稿では、紙面の都合上、栄養関係に伴って生物の安定同位体比が変化する生化学プロセスの詳細は省略する。幾つかの良書で食物網解析の基本原則が解説されているので、そちらを参考にされたい (Fry 2006; 南川・吉岡 2006; Michener and Lajtha 2007; 永田・宮島 2008)。

### 水田生態系の特徴

水田は、河川氾濫原に形成される後背湿地などの一次水域を利用する生物に生息場所を提供する人工湿地生態

系と捉えることができる (Elphick 2000)。水生・陸生昆虫や脊椎動物など目視可能なサイズの生物を中心とした水田食物網の記載事例は数多あるが、その生産基盤となる微生物から消費者に至る物質やエネルギーの流れを調べた研究は多くない。水田食物網は、微細藻類やバクテリアなどの微生物を基点とした水界生態系の特徴をもつ。微細藻類は、浮遊性の植物プランクトンと土壤表層の間隙で生活する底生藻類の2者からなる。バクテリアは古典的な生態学において分解者とみなされてきたが、現在は、陸上植物残渣や植物プランクトン細胞外分泌物などの有機物源を出発点とする生産者と位置づける見方が主流である。これらの微小な生産者は、まず、鞭毛虫や繊毛虫などの小型動物プランクトンに捕食され、続いて、ワムシや枝角類などの中・大型動物プランクトン、そして、水・陸生の昆虫類や魚類・両生類へと捕食・被食の連鎖が進行する。さらに、水田内で生産された物質は里山に生息する爬虫類、哺乳類、猛禽類へと栄養転換されてゆく。

水界生態系が陸域生態系と大きく異なる点は、小さな生物から大きな生物へ順次捕食される「サイズ依存の栄養構造」が見られることにある (McCann et al. 2005)。水田食物網に参与する生物の体サイズは1  $\mu\text{m}$  未満から1 m 以上まで対数スケールで変異する。水田内で個体群を維持できない大型動物は、周辺生息地間を移動することによって食物網を空間的に連結する役割を担う。したがって、生物の体サイズスケールと利用空間スケールにおいて大きな種間変異を伴う階層構造を示すのが水田食物網の特徴と言えよう (図1)。

また、水田は生産効率の向上を目的とした施肥によって、ボトムアップの栄養カスケードが強く作用する系の特徴をもつ。化学肥料のような無機栄養塩類の負荷は微細藻類を基点とする生食連鎖を促進し、有機物源を利用するバクテリアを中心とした微生物ループの寄与を質的・量的に変化させる要因となる。水界生態系では、どちらの栄養経路が卓越するかでその生産構造や栄養転換効率が大きく変化することが知られている (Biddanda et al. 2001; Berglund et al. 2007)。

近年、水田とその周辺生息地の連続性を保つために生態回廊 (ecological corridor) の敷設が盛んに試みられている (水谷 2007)。水田魚道の設置による魚類の産卵遡上の誘引などがその代表例である。このような圃場整備は水田食物網に大きなインパクトを与えると予想される。例えば、湖沼食物網のキーストーン捕食者となる魚類は、大型動物プランクトンの捕食を介して、小型プランクトンのサイズや現存量・生産量を間接的に変化させる栄養

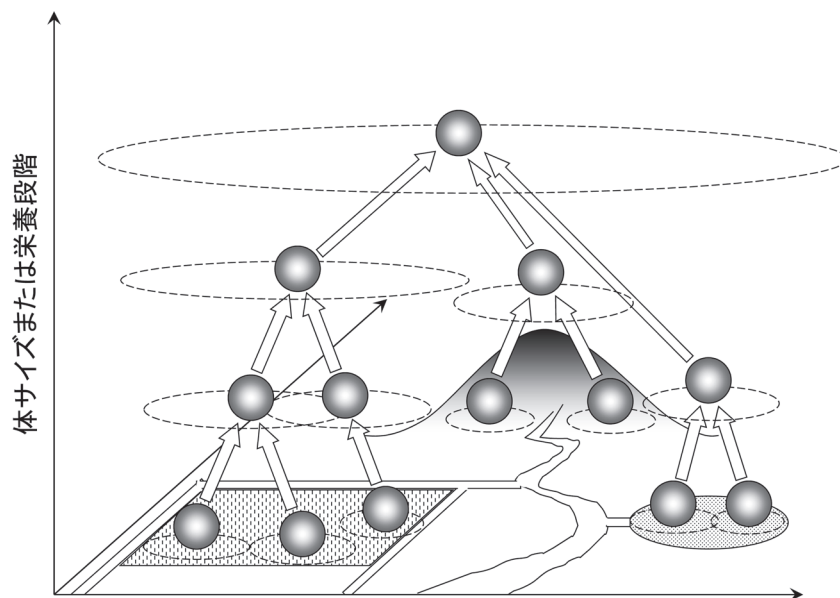


図1. 里山における生態系ネットワークと食物網構造の空間階層性。水平面座標は生息地空間を表わし、垂直座標は各生物の体サイズまたは栄養段階を表わす。生物間の捕食・被食関係は矢印で示され、点線で囲まれた範囲が各生物の行動圏を表わす。サイズ依存の栄養関係により、大きな生物ほど栄養段階が高く、行動範囲が広がる。空間食物網の概念は Holt (1996) に基づく。

カスケード効果を発揮する (Carpenter et al. 2001)。とりわけ、空間サイズの小さな生態系では捕食者によるトップダウン栄養カスケードが強く作用することから (Polis et al. 1997)、小規模な空間に区画化された水田はこの特性を備えている。したがって、施肥による他生性資源流入が捕食者によるトップダウン栄養カスケードを促進するというドナーコントロールが水田食物網の動態を支配すると予測される。

このように、水田食物網は群集生態学の研究対象として非常に面白いシステムである。たいていの場合、水田は面積と環境条件が均一な複数の圃場に区画化されている。これらを反復のある野外メソコスム実験系と捉えて、農法や圃場整備事業の変更に伴う生物群集構造や物質循環機能の変化をモニタリングする研究は、農業生産学のみならず群集生態学の諸仮説を検証する絶好の機会を与えてくれるだろう。

### 安定同位体を用いた水田生態系の解析

上述の水田食物網の特徴を踏まえた上で、安定同位体分析を利用した生態系の構造および機能の解析手法を解説する。本稿では、安定同位体による食物網解析で最も一般的な炭素および窒素安定同位体比の使用例を紹介す

る。

水田食物網における主要な炭素源は、先述のように植物プランクトンや底生藻類などによる自生性生産物と稲藁などの陸上植物由来の他生性有機物である。湿地生態系では、維管束植物に由来する他生性有機物残差が水生動物に直接利用されることは稀である (Hamilton et al. 1992)。利用されるとすれば、他生性有機物の嫌氣的分解により生成したメタンがメタン栄養細菌を介して微生物ループに組み込まれる経路が考えられる (Bunn and Boon 1992)。安定同位体による食物網解析を行う上で基盤資源の同位体情報は不可欠であるが、これらの微細な餌資源を分離・同定して同位体比を測定することはしばしば技術的困難を伴う。

水中の細粒懸濁物を濾過採集して操作的にプランクトンとみなす場合、その中身には植物プランクトンとバクテリアが含まれる。一方、底泥表面を剥離採集したものには、底生藻類とバクテリアおよび陸上植物残渣が含まれる。底生藻類に関しては、底泥上にナイロンメッシュと強熱処理砂を敷き、底生藻類の走光性を利用してメッシュ上面に移動してきたものを分離採集する方法 (Couch 1989)、あるいは、コロイド状珪素を用いた密度勾配遠心分離法により植物残渣から藻類を分離する方法 (Hamilton et al. 2005) などがある。動物プランクトンの中には、特

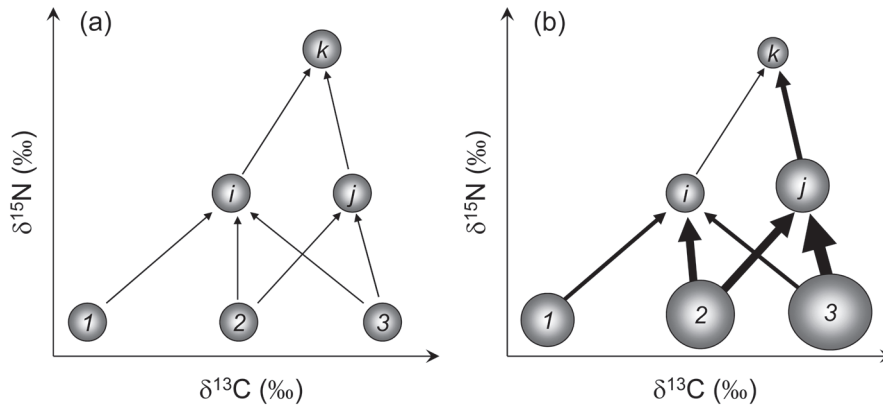


図2. 質的食物網 (a) と量的食物網 (b)。 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$  座標平面における生産者 (1~3) と消費者 (i~k) のプロットはそれぞれの栄養位置に対応する。栄養段階が高い生物ほど高い $\delta^{15}\text{N}$  値を示す。量的食物網におけるプロットサイズは現存量を表わし、矢印の太さは物質フラックスを表わす。

定のサイズの懸濁物を機械的に濾過摂食するものが多いので、植物プランクトンとバクテリアを分離するよりも懸濁物をサイズで分画の方が実用的かもしれない。食物網における藻類生産とバクテリア生産の相対的重要性を評価するには、藻類とバクテリアがそれぞれ特異的に生産し、動物には合成できない脂肪酸をマーカーとして用いる方法などが提案されている (Perga et al. 2006)。

底泥堆積物の炭素同位体比 (-29 ~ -26‰) は、たいてい  $\text{C}_3$  植物と同程度の値を示すことから、陸上植物由来の有機物が多く含まれると示唆される。小型プランクトン画分と底生藻類の炭素同位体比は環境条件によって大きく変動するものの、前者は底泥堆積物と同等かそれより低い値を示し、後者はより高い値を示すのが一般的である。食物網解析のエンドメンバー (端成分) として、小型プランクトン画分、底生藻類、デトリタス (陸上植物残渣) の三者を用いるのが最も簡便で、なおかつ、現実の水田食物網で想定される基盤資源とよく合致する (Wilson et al. 2005)。

安定同位体分析に基づく仮想的な食物網を図2aに示す。まず、一次生産者の炭素同位体比はその光合成特性や生育条件に応じて種や個体に固有の値を示す。それらの消費者の炭素同位体比は餌の同化過程で僅かしか変化しないため、食物網の基盤となる一次生産者の値を反映する。一方、窒素同位体比は餌の同化過程で大きな分別効果が生じるため、消費者の窒素同位体比は餌より高い値を示す。したがって、窒素同位体比は栄養段階の指標となる。このような栄養関係に伴う同位体分別の規則性を利用すると、 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$  座標平面上における各生物のプ

ロットから食物網における栄養位置を推定することができる。ただし、各生物の栄養位置 (ノード) 間の連結 (栄養リンク) の有無は安定同位体比から直接判断することができないので、栄養リンクは個々の生物の食性情報などに基づいて描画する必要がある。安定同位体比に基づく食物網解析の典型的なアプローチは、このような食物網のネットワーク図を描くことであるが (図2a)、これ自体、生態系の構造や機能を量的に表現したものではない。次節では、「量的食物網」という概念を導入することによって、食物網内部の物質フラックスを評価する新しい方法論を提案したい。

### 量的食物網と生態系機能

従来の安定同位体分析によって描かれる食物網は、各ノードの栄養位置と栄養リンクの有無によって記述されるバイナリーウェブ、いわば、食物網の骨格構造を表わしたものである (図2a)。しかし、現実の食物網において各ノードは質量の情報をもち、ノード間をつなぐリンクには物質フラックスの量が存在する。通常、野外において各リンクの物質フラックスを測定することは労力の伴う作業であり、水田食物網のように微生物が卓越した系で個々の生物種間のフラックスを定量化することは技術的にも困難である。しかし、消費者と餌源の現存量、および、それらの炭素・窒素同位体比の情報が既知であれば、各リンクのフラックスの相対量を推定することが可能となる (図2b)。このような食物網グラフは、従来の質的食物網に対して量的食物網と呼ばれる。残念な

がら、安定同位体比によって各生産者を出発点とするフラックスの絶対量を算出することはできないが、群集全体に対する各生産物の相対的重要性を評価することは可能である。それは以下のように定式化できる。

$$CPR_x = \sum_{i=1}^n (PR_{ix} * M_i) / CM \quad \text{式 1)}$$

ここで、 $CPR_x$  は全ての生産者 (1, 2, 3, ..., n) の中で生産者  $x$  の生産物が群集全体に寄与する割合、 $PR_{ix}$  は生産者  $x$  の生産物が消費者  $i$  に寄与する割合 (生産寄与率: production reliance)、 $M_i$  は消費者  $i$  の現存量、 $CM$  は群集全体の現存量を表わす。 $PR_{ix}$  は生産者が3種の場合には以下の連立方程式を用いて解析的に求めることができる (ただし、消費者の栄養段階が既知の場合)。

$$\begin{cases} PR_1 + PR_2 + PR_3 = 1 \\ PR_1 \delta^{13}C_1 + PR_2 \delta^{13}C_2 + PR_3 \delta^{13}C_3 + \Delta \delta^{13}C_{ef} * (TL - 1) = \delta^{13}C_{cons} \\ PR_1 \delta^{15}N_1 + PR_2 \delta^{15}N_2 + PR_3 \delta^{15}N_3 + \Delta \delta^{15}N_{ef} * (TL - 1) = \delta^{15}N_{cons} \end{cases} \quad \text{式 2)}$$

ここで、 $PR_1$ 、 $PR_2$ 、 $PR_3$  は生産者 1、2、3 の生産物がある消費者に寄与する割合を表わす。消費者の炭素・窒素同位体比をそれぞれ  $\delta^{13}C_{cons}$ 、 $\delta^{15}N_{cons}$ 、生産者 1~3 の炭素・窒素同位体比をそれぞれ  $\delta^{13}C_x$  と  $\delta^{15}N_x$  ( $x=1, 2, 3$ ) とする。 $\Delta \delta^{13}C_{ef}$  と  $\Delta \delta^{15}N_{ef}$  は、餌の同化過程で生じる消費者の炭素・窒素同位体比の変化量を表わし、栄養濃縮係数 (trophic enrichment factor) と定義される。両係数は栄養段階に伴って一定の値で上昇すると仮定され、文献平均値は  $\Delta \delta^{13}C_{ef}=0.8\%$  (DeNiro and Epstein 1978)、 $\Delta \delta^{15}N_{ef}=3.4\%$  (Minagawa and Wada 1984) である。ただし、分類群や摂食機能群によって濃縮係数が異なるとの報告もある (Vanderklift and Ponsard 2003)。 $TL$  は消費者の栄養段階を表わし、生産者を 1 とみなす。

もし、4 種以上の生産者が存在する場合には、シミュレーションにより生産寄与率の確率分布を推定する方法もある。幾つかのモデルが提案されているが、一般公開されているソフトウェアとして IsoSource (<http://www.epa.gov/wed/pages/models/stableisotopes/isosource/isosource.htm>、2012 年 6 月 19 日確認) やベイズ推定を用いた MixSIR (<http://conserver.iugo-cafe.org/user/brice.semmens/MixSIR>、2012 年 6 月 19 日確認) などが使いやすい。解析原理の詳細は (Phillips and Gregg 2003; Moore and Semmens 2008) を参照されたい。

式 1 は、各消費者の生産寄与率 (PR) を現存量 (M)

で加重平均したものを意味する。もし、生物体として貯留されている有機物の内、ある生産者に由来する生産物が群集全体でどれだけ存在しているのか知りたければ、群集の生産寄与率 (CPR) にその現存量 (CM) を乗算すればよい。このようなアプローチは、微生物を基点とする水田食物網で効力を発揮する。何故ならば、生産者の現存量がそのまま生産量を反映するような陸上生態系と異なり、微細藻類や細菌は非常に高い生産速度を示す一方で消費者による捕食速度も速く、それらの現存量から生産量を見積もることができないためである。上述の方法を用いれば、各生産者の生産量の現場測定をせずとも、どの生産者が群集を構成する生物の総現存量に寄与しているかを知ることができる。

各消費者の栄養段階が未知の場合、式 2 を用いてその栄養段階を逆算推定することも可能である (ただし、解析的に解けるのは生産者が 2 種以下の場合)。生物群集中の各消費者の栄養段階が推定できると、食物網内の捕食・被食関係によって有機物が平均的にどの程度上位の栄養段階まで転換されたかを見積もることができる。これは次式のように表現できる。

$$CTL = \sum_{i=1}^n (TL_i * M_i) / CM \quad \text{式 3)}$$

ここで、 $CTL$  は群集の平均栄養段階、 $TL_i$  と  $M_i$  は消費者  $i$  の栄養段階と現存量、 $CM$  は群集全体の現存量を表わす。

従来の食物網研究では、生態系の構造特性を示す指標として「食物連鎖長」がしばしば用いられてきた (Post 2002)。この指標は最高次捕食者の栄養段階と同義で、安定同位体を用いることによってその栄養段階を量的に推定できるため、食物網研究で重用されている。例えば、Wilson et al. (2005) は異なる農法 (空中農薬散布、地上農薬散布、無農薬) を導入した水田における大型底生無脊椎動物群集の安定同位体分析を行い、シーズン初期の空中農薬散布水田に高い栄養段階を示す動物が出現しないことを報告した。これは、農薬散布が無脊椎動物に与える直接的影響と解釈できるが、これら 3 処理区食物連鎖長には数ヶ月足らずで差が認められなくなった。そもそも食物連鎖長概念には消費者の密度や現存量は含まれていない。したがって、ごく少数個体の高次捕食者しか存在しない食物網も、豊富な餌生物によって高次捕食者個体群が高密度かつ安定的に維持されている食物網も、高次捕食者の栄養段階が同一なら同じ高次構造をもつと判定されてしまう。これは食物連鎖長の泣き所と言

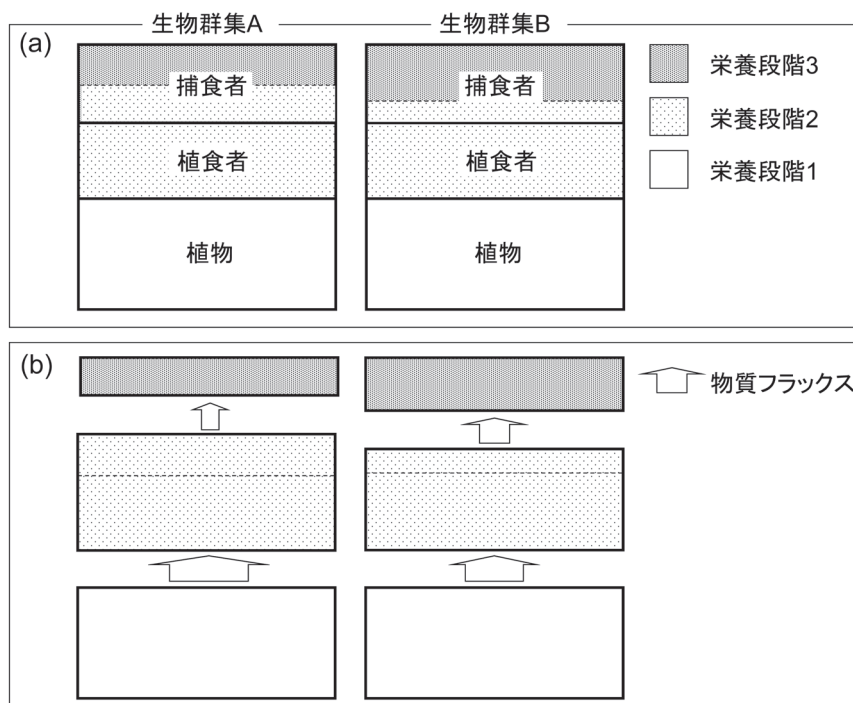


図3. 食物網の栄養構造 (a) と展開図 (b)。生物群集 A と B は 3 種 3 栄養段階からなり、ボックスの面積は各種の現存量を表わす。捕食者は植物を部分的に雑食するため、その現存量の一部は栄養段階 2 の情報をもつ。群集 A の捕食者は現存量の半分が栄養段階 2、残り半分が栄養段階 3 で構成されているので栄養段階は 2.5 となる。一方、群集 B の捕食者は現存量の 1/4 が栄養段階 2 で構成されているので栄養段階は 2.25 となる。結果として、2 つの群集の総現存量は等しいが、平均栄養段階は B の方が高くなる。この栄養構造を展開 (Unfolding) すると、群集 B の方が栄養段階 2 から 3 に転換される物質フラックスが大きいことが分かる。食物網展開の詳細は Higashi et al. (1989) を参照。

えよう。前者の栄養構造が不安定な食物網基盤上に成り立っており、脆弱性を示すことは想像に難くない。

他方、量的食物網における群集平均栄養段階は、食物網の高次栄養段階に転換される物質フラックスの指標として有効である。式 3 は式 1 と同様、各生物の栄養段階を加重平均したものを表わす。例えば、総現存量が同一で平均栄養段階が異なる 2 つの生物群集が存在するとしよう (図 3a)。これらの現存量の内訳を各栄養段階に分離・展開すると、図 3b のようになる。群集 B の平均栄養段階が高く維持されているのは、栄養段階 2 から 3 への物質フラックスが大きいことによる。物質還元的な説明をするなら、2 つの群集は同じ分子数の有機物で構成されているが、群集 B の方が捕食・被食による栄養転換を数多く経験した有機態分子の割合が高いことになる。

平均栄養段階が高いということには、もう 1 つの生態学的な意味がある。冒頭で述べたように、水田食物網は非常に微小な生物を出発点として順次大きな生物に捕食

されるサイズ依存の栄養構造を示す。体サイズの大きな高次栄養段階の生物は小さな生物に比べて単位体重当たりの代謝速度が低い (Brown et al. 2004)、体内に貯留される有機物の滞在時間が長くなると予測される。これは生態系の物質循環を考えた場合、群集の平均栄養段階が高い生態系ほど生物体内にストックされる栄養物質の単位時間当たり貯留量が高い、つまり、より多くの炭素や窒素が生物体の形で存在していることを意味する。このような予測を検証した実証研究例はまだないが、大型動物を生態系の指標とする際の新たな生態学的根拠を提供するかもしれない。

以上のように、水田に生息する生物種あるいは生物群の現存量に加えて、炭素・窒素安定同位体比を測定することによって生態系の構造や機能を量的に評価することができる。ただし、本解析は、ある閉じた空間で食物網が完結しており、系内外で個体の移出入がないことを仮定する。水田は生息地の境界が明示的な生態系であるが、

その高次捕食者となる魚類や両生類が水田のみで個体群を維持することは通常あり得ない。生物多様性の保全を考える上でも水田と周辺生息地の連結は不可欠であり、量的食物網解析を行う上でも高次捕食者の移出入を見積もることは必須である。次節では、水田を含む「里山」という景観レベルから食物網を眺めることによって、生態系ネットワークにおける水田の役割について考えてみたい。

### 生態系ネットワークにおける水田の役割

水田は人為的に区画された湿地生態系であるが、隣接する畦畔・用水路・ため池・畑地・二次林など多様な生息地と生物の移動を介して連結する。これらの生息地を含む景観レベルの空間ユニットを「里山」と定義するならば、里山はモザイク構造を成す生息地が連結した生態系ネットワークと捉えることができる（図1）。近年の里山における生物多様性の減少要因として、農業活動の放棄だけでなく、圃場管理コストの低減を目的とした圃場整備による生息地ネットワークの物理的改変の影響が指摘されている（水谷 2007）。

日本の湿地は、その面積の70%以上が開発に伴う埋め立てや水位変動などの影響で明治・大正時代から現在までに消失した（西野・浜端 2005）。水田は、これらの湿地を繁殖や採餌の場として利用する生物に代替生息地を提供する。我が国の水田は減少傾向にあるとは言え、天然湿地の30倍近い面積を有する。これらが代替湿地として有効に機能すれば、湿地生物の生息は保障されると期待される。ところが、乾田化に伴う灌漑システムの改変は魚類のような水生動物による水田と周辺生息地の往来を著しく妨げる要因となっている。たとえ些細な物理障壁であったとしても、水体を介してしか移動できない動物にとってこのような圃場整備は命取りとなりかねない（奥田・柴田 2010）。

圃場整備事業の見直しや水田魚道の設置が水生動物の回遊行動や個体群維持に与える影響もまた安定同位体を用いて評価可能である（水谷 2007）。陸起源有機物が卓越する水田と底生藻類が卓越する河川・水路の食物網では、基盤資源の炭素同位体比が明瞭に異なる値を示すことが知られている（森・柚山 2006）。このような同位体比の空間変異と動物の同位体比の時間積分効果を利用して、その生息移動履歴を推定する手法も考案されている。水田における研究事例ではないが、Shibata et al. (2011) はフナ類の主要生息地となる湖沼と産卵場として利用さ

れる周辺小湿地の食物網基盤の炭素同位体比の空間変異を利用して、安定同位体分析に基づく魚類の産卵回遊調査を実施した。複数の小湿地で比較したところ、魚類の産卵回遊率は湖沼と湿地を連結する水路の物理構造特性によって影響されることが明らかとなった。このようなアプローチは、水田と周辺生息地の連結度を評価する上でも有効だろう。

水田と周辺生息地の連結は、水田食物網のみならず里山全体の生物多様性および食物網にも波及効果をもたらすと予想される。水田内で生産された昆虫類や魚類・両生類は、里山に生息する爬虫類・哺乳類・鳥類などの陸上大型脊椎動物によって利用される。これらの大型捕食者が個体群を維持するには複数の生息地にまたがって広域に採餌活動を行わねばならない（図1）。個々の生息地に形成される食物網基盤の安定同位体比が異なることを利用して、大型捕食者の生息地利用状況や水田生産物への寄与率を推定することも原理的に可能である（Inger and Bearhop 2008）。また、乾田化された水田には、水界食物網と草地食物網の2つのフェーズが存在する。これらの食物網間の炭素同位体比変異は、捕食者による水界および陸起源生物の利用率を評価するのに有効かもしれない（Park and Lee 2006；森ほか 2006）。さらに、森林に卓越するC<sub>3</sub>植物の炭素同位体比が-27‰程度の値を示すのに対し、草地に優占するC<sub>4</sub>植物が-14‰前後の高い値を示すことを利用すれば、二次林に生息する樹上性動物と田畑に生息する草地性動物に対する捕食者の依存率を推定することも可能だろう（Pringle and Fox-Dobbs 2008, 注：ただし、日本の草地でC<sub>4</sub>植物が優占するのは希であり、C<sub>3</sub>・C<sub>4</sub>植物の炭素同位体比の違いを利用する方法は熱帯・亜熱帯地域で有効である）。

微生物間の複雑な捕食・被食関係から出発する水界食物網の捕食者は、植物・植食者・肉食者からなるシンプルな陸上食物網の捕食者に比べて、高い栄養段階すなわち高い窒素安定同位体比を示す傾向がある（Park and Lee 2006）。この違いを利用して、捕食者の窒素同位体比から水界起源と陸起源の餌生物への寄与率を推定することもまた可能である。

このように、里山生態系は安定同位体比の空間異質性をもつ生息地によって構成されており、移動性の高い大型捕食者の安定同位体比に着目することによって生息地の利用状況や生息地間の連結度を評価するなどの応用が考えられる。一例として、マングローブ域に生息する肉食魚の炭素・窒素安定同位体比の個体間変異を様々な水域間で比較した研究では、生息地の断片化が進んでいる

水域ほど同位体比の個体間変異が小さくなるという現象が観察されている (Layman et al. 2007)。先に述べたように、安定同位体比の個体間変異は集団の栄養ニッチ幅を表わす。Layman et al. (2007) の観察事例は、生息地の断片化が進んだ地域ほど捕食者に利用可能なニッチの選択肢が限られた結果であると解釈できる。同様のアプローチは、里山生態系でも適用できるに違いない。

また、高次捕食者による生息地連結は食物網の時間安定性にも影響する。高次捕食者が餌密度に応じて異なる生息地を使い分けるなら、捕食者によって連結された局所食物網の動態は安定化すると理論的に予測される (McCann et al. 2005)。水田は里山生態系の単なるピースとしてではなく、生息地の連続性と食物網の安定性を保つハブとして重要な役割を担っている。生息地の連結を促進する農法や圃場整備事業が里山生態系の構造や機能、および、その安定性にどのような影響を及ぼすか評価する上で安定同位体分析の活用が期待される。

#### 健全な里山生態系の管理に向けて

農業の近代化は農作物の生産効率を飛躍的に向上する一方で深刻な流域環境問題もしばしば引き起こしてきた。リンや窒素を多く含む水田排水は河川や湖沼における富栄養化の主要因となっている。施肥に由来する無機栄養塩類は微細藻類やバクテリアに速やかに取り込まれる。これが水田内の捕食・被食関係を通じて上位の栄養段階に効率よく転換されれば、溶存態あるいは懸濁態として水田から流出する栄養物質量を抑制することが可能である。また、栄養転換の結果として、水田生物の個体数が増えれば、水田周辺に生息する陸上大型動物の個体群維持に貢献するかもしれない。水界の無機栄養塩類が魚類などの生物体に有機物として貯留されたり、陸上動物に利用されることによって水系から除去されたりする効果は、食料資源などの供給サービスや水質浄化などの調節サービス、そして、湿地生態系に依存する数多くの生物に生息基盤を提供する支持サービスに直結するだろう。このような生態系機能に裏打ちされた質的・量的に高いサービスを提供する生態系を「健全な生態系」と定義するなら、里山生態系の健全性を量的食物網解析によって評価することも不可能ではない。里山生態系の構造や機能の変化をモニタリングし、環境に配慮した農法や圃場整備事業の施行にフィードバックさせる順応的管理を実践する上で、安定同位体は将来有望な評価ツールとなるだろう。

#### 引用文献

- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, Fuller RA, Macleod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73:1007-1012
- Berglund J, Muren U, Båmstedt U, Andersson A (2007) Efficiency of a phytoplankton-based and a bacteria-based food web in a pelagic marine system. *Limnology and Oceanography*, 52:121-131
- Biddanda B, Ogdahl M, Cotner J (2001) Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters. *Limnology and Oceanography*, 46:730-739
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85:1771-1789
- Bunn SE, Boon PI (1992) What sources of organic carbon drive food webs in billabongs? A study based on stable isotope analysis. *Oecologia*, 96:85-94
- Cabana G, Rasmussen JB (1996) Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93:10844-10847
- Carpenter SR, Cole JJ, Hodgson JR, K Itchell JF, Pace ML, Bade D, Cottingham KL, Essington TE, Houser JN, Schindler DE (2001) Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs*, 71:163-186
- Couch CA (1989) Carbon and nitrogen stable isotopes of meiobenthos and their food resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 28:433-441
- DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42:495-506
- Elphick CS (2000) Functional equivalency between rice fields and seminatural wetland habitats. *Conservation Biology*, 14:181-191
- Fry B (2006) *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York
- Hamilton SK, Lewis Jr. WM, Sippel SJ (1992) Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia*, 89:324-330
- Hamilton SK, Sippel SJ, Bunn SE (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
- Higashi M, Burns TP, Patten BC (1989) Food network unfolding: an extension of trophic dynamics for application to natural ecosystems. *Journal of Theoretical Biology*, 140:243-261
- Holt RD (1996) Food webs in space: an island biogeographic perspective. In: Polis GA, Winemiller KO (eds), *Food Webs: Integration of Patterns & Dynamics*, 313-323. Chapman & Hall, New York



- Inger R, Bearhop S (2008) Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *International Journal of Avian Science*, 150:447-461
- Layman CA, Quattrochi JP, Peyer CM, Allgeier JE (2007) Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters*, 10:937-944
- McCann KS, Rasmussen JB, Umbanhowar J (2005) The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8:513-523
- Michener R, Lajtha K (2007) *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, 2nd edn. Blackwell Publishing Ltd, Oxford
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: further evidence and the relation between  $\text{d}^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48:1135-1140
- 南川 雅男, 吉岡 崇仁 (2006) 生物地球化学. 培風館, 東京
- 水谷 正一 (2007) 水田生態工学入門. 農文協, 東京
- Moore JW, Semmens BX (2008) Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters*, 11:470-480
- 森 淳, 水谷 正一, 松澤 真一 (2006) 食物網からみた農業生態系の物質循環. 筑波大学陸域環境研究センター 電子モノグラフ, 2:39-46
- 森 敦, 柚山 義人 (2006) 水田生態系における食物網構造と物質循環: 原川排水路と西風堤 (国営いさわ南部地区) を事例として. *農業工学研究所技報*, 204:105-114
- 永田 俊, 宮島 利宏 (2008) 流域環境評価と安定同位体: 水循環から生態系まで. 京都大学学術出版会, 京都市
- 西野 麻知子, 浜端 悦治 (2005) 内湖からのメッセージ: 琵琶湖周辺の湿地再生と生物多様性保全. サンライズ出版, 彦根市
- 奥田 昇, 柴田 淳也 (2010) 生物多様性を育む生態系ネットワーク: 安定同位体分析を用いた評価手法の開発. (独立行政法人科学技術振興機構 (JST) 中国総合研究センター 編) 中国・日本科学最前線—研究の現場から—2010年版, 275-278. 独立行政法人科学技術振興機構 中国総合研究センター, 東京
- Park H-H, Lee J-H (2006) Arthropod trophic relationships in a temperate rice ecosystem: a stable isotope analysis with  $\text{d}^{13}\text{C}$  and  $\text{d}^{15}\text{N}$ . *Environmental Entomology*, 35:684-693
- Perga M-E, Kainz M, Matthews B, Mazumder A (2006) Carbon pathways to zooplankton: insights from the combined use of stable isotope and fatty acid biomarkers. *Freshwater Biology*, 51:2041-2051
- Phillips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136:261-269
- Polis GA, Anderson WB, Holt RD (1997) Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28:289-316
- Post DM (2002) The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution*, 17:269-277
- Pringle RM, Fox-Dobbs K (2008) Coupling of canopy and understory food webs by ground-dwelling predators. *Ecology Letters*, 11:1328-1337
- Shibata J, Karube Z, Oishi M, Yamaguchi M, Goda Y, Okuda N (2011) Physical structure of habitat network differently affects migration patterns of native and invasive fishes in Lake Biwa and its tributary lagoons: Stable isotope approach. *Population Ecology*, 53:143-153
- Vanderklift MA, Ponsard S (2003) Sources of variation in consumer-diet  $\text{d}^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136:169-182
- Wilson AL, Ryder DS, Watts RJ, Stevens MM (2005) Stable isotope analysis of aquatic invertebrate communities in irrigated rice fields cultivated under different management regimes. *Aquatic Ecology*, 39:189-200

