

平成 31 年 5 月 24 日

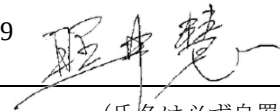
海外特別研究員最終報告書

独立行政法人 日本学術振興会 理事長 殿

採用年度 H29

受付番号 159

氏 名



(氏名は必ず自署すること)

海外特別研究員としての派遣期間を終了しましたので、下記のとおり報告いたします。

なお、下記及び別紙記載の内容については相違ありません。

記

1. 用務地（派遣先国名）用務地：ミネアポリス（国名： 米国）

2. 研究課題名（和文）※研究課題名は申請時のものと変わらないように記載すること。

生物行動に注目した生態系サービス評価のフレームワーク開発

3. 派遣期間：平成 29 年 4 月 25 日 ～ 平成 31 年 4 月 24 日

4. 受入機関名及び部局名

Department of Ecology, Evolution and Behavior, University of Minnesota

5. 所期の目的の遂行状況及び成果…書式任意 **書式任意（A4 判相当 3 ページ以上、英語で記入も可）**

（研究・調査実施状況及びその成果の発表・関係学会への参加状況等）

（注）「6.研究発表」以降については様式 10－別紙 1～4 に記入の上、併せて提出すること。

目的の遂行状況及び成果

背景

20 世紀の産業革命以降、過度の農地利用や水質汚染などに代表される人為的インパクトが自然環境の劣化を招き、多くの種が集団を維持することが難しくなっている[1]。近年、こうして失われつつある生物多様性こそが、生態系がもたらす様々な恵み（生態系サービス）の基盤であることがわかり、いかに残された生物多様性を保全し、それらがもたらす恵みを持続的に享受していくかが大きな課題になっている[2]。COP10 においても「生態系サービスの強化」が 2020 年の保全目標のひとつとされ、生態系サービスの概念とともに生物多様性の重要性が社会に広がりつつある。しかし、これまでの生物多様性保全の進行状況を顧みると、2020 年までの目標達成は難しい現状にある。このような現状にある一因として、これまでの生態系サービス評価のための枠組みでは、生態系サービス低下の主な原因を「種の絶滅」として考えてきたことがあげられる。なぜなら、一般的にみれば、種の絶滅はごく近い将来（数年先）に起こるような現象として認識されていないため、短期的な利益が重視される一般社会には喫緊の課題として浸透しにくいことが考えられる。

しかし実際には、生態系サービスは種の絶滅よりもずっと早い段階で失われうる[3]。なぜなら、生態系サービスと密接にかかわる生物行動は、周辺環境に応じて柔軟かつ迅速に変化するからである。例えば、淡水二枚貝は河川流量に匹敵する水量を浄化するが、極端に濁った水環境ではろ過食をやめてしまい、その水質浄化の効率は著しく低下する[4, 5]。このように、生態系サービスは短期的にも失われることを数値として示し、生態系サービスの喪失が切迫した問題であることを指し示す研究が必要である。

このような背景を受けて本研究では、生態系サービスの短期的な低下リスクを定量化し、保全上のホットスポットを明らかにする生態系サービス評価の枠組みを提案することを目的とする。ここでは、生態系サービスの低下リスクの指標として、人為的インパクトに応じた生態系サービスの減少速度を評価する。この枠組みで中核となるのは、人為的圧力に応じた生態系サービスの減少速度を評価する際に、各種の個体数減少だけでなく、生物の柔軟かつ迅速な行動的な応答の効果を取り入れる点である。本研究では、アメリカ・ミネソタ州におけるイシガイ類の水質浄化サービスをモデルケースとする。人為的インパクトとしては、河川流入する細粒土砂に注目した。研究フィールドのミネソタ川流域では、過度の農地利用による細粒土砂流入が大きな環境問題になっており、イシガイ類の減少要因ともなっている[4]。

生物の行動的応答を取り入れた生態系サービス評価の枠組み

先に述べたように、これまでの生態系サービス評価の枠組みは、種の絶滅/個体数の減少に注目したものがほとんどであり、生物行動を通じた迅速な応答を考慮してこなかった。そこで本研究では、以下に述べる枠組みを用いることで、生態系サービスに対する生物行動の影響を取り入れる。まず、イシガイ類による水質浄化機能[群集レベルの生態系サービス $ES_c (L g^{-1} h^{-1})$]を、群集全体のバイオマスとバイオマス当たりのろ過速度の積で表す：

$$ES_c = \sum_s F_s B_s D_s \quad (1)$$

Eq.1 のうち、 F_s は種 s の乾燥重量当たりのろ過速度、 B_s は個体あたりの軟体部の乾燥重量 (g)、そして D_s は個体群密度 ($ind m^{-2}$) を表している。このうち、乾燥重量当たりのろ過速度 F_s (行動レベルの応答) および各種の個体群密度 D_s (個体群レベルの応答) を細粒土砂の関数として表現することで、細粒土砂の増加とともにいかにイシガイ類の水質浄化機能が減少するのかをみることができる。以下に、 F_s および D_s に対して細粒土砂が及ぼす影響の推定結果について詳細に述べる。

行動レベル：細粒土砂の対するろ過速度の応答

行動レベルでの細粒土砂に対するイシガイ類の応答を調べるために野外実験を実施した。野外実験では、チペワ川（ミネソタ川流域）のイシガイ類 5 種を対象に、異なる細粒土砂濃度のもとでろ過速度を比べた。イシガイ類を一個体ずつ 1.5L のコンテナに一時間馴致し、コンテナ内の水の細粒土砂の初期濃度と実験終了時の濃度の違いをはかることで、単位時間あたりのろ過速度を算出できる。ろ過速度の算出には以下の式を用いた[5]：

$$F (L g^{-1} h^{-1}) = (V/Bt) \ln(C_0/C_a) \quad (2)$$

V は水槽の水量 (L)、B は実験に用いたイシガイ類の軟体部の乾燥重量 (g)、t は時間 (h)、C₀ は初期の細粒土砂濃度 (mg L⁻¹)、C_a は実験終了後の細粒土砂濃度 (mg L⁻¹) である。

より頑健な解析結果を得るために、野外実験と合わせて文献調査も行った。Google Scholarにおいて、次の検索キーワードを用いて文献を調べた：(unio* OR "freshwater mussel*") AND ("filtration rate*" OR "clearance rate*")。検索結果に表示された498件の文献のうち、以下の条件を満たすものを統計解析に加えることとした。a) 二枚貝の軟体部の乾燥重量によって標準化されろ過速度、もしくはこの単位に変換できる基準でろ過速度を計っている、b) 実験開始時の細粒土砂濃度を報告している、c) 実験中の水温を報告している。これらの基準に基づいて文献の選別を行ったところ、11の文献がこれらの基準を満たしていた[6-16]。これら11の文献から、本文中もしくは図表からろ過速度、細粒土砂の初期濃度、水温のデータを得た。

野外実験 (44データポイント)、文献データ (42データポイント) と合わせて、合計86のろ過速度に関する実測値を得た。この中には、18種のイシガイ類から得られたろ過速度の実測値が含まれている。種IDをランダム効果とした階層ベイズモデルを用い、細粒土砂の初期濃度および水温がろ過速度に及ぼす影響を調べた：

$$\ln F_i \sim \text{Normal}(\mu_i, \sigma_F^2) \quad (3a)$$

$$\mu_i = \beta_{0,s} + \beta_{1,s} \text{Temp}_i + \beta_{2,s} \ln \text{TSS}_i \quad (3b)$$

ここで、 β_s は種sの切片、もしくは水温 (Temp_i) および細粒土砂の初期濃度 (TSS_i) の回帰係数を表している。このモデルをベースとして、まずは「回帰係数を種特異的であるとするモデル」と「種の間で回帰係数に違いはないとするモデル」のパフォーマンスをWAICに基づいて比べ、よりパフォーマンスのよいモデルの推定結果を採用することとした。解析には、統計解析ソフトウェアJAGSを用いた。

解析の結果、回帰係数 β_1 および β_2 を種特異的とするモデル (WAIC = 258.0) よりも、種間で変異がないとするモデル (WAIC = 256.8) の予測精度のほうが高かった。種間で変異がないとするモデルから、イシガイ類は細粒土砂の増加に対してきわめて鋭敏に反応し ($\beta_2 = -0.34, 95\% \text{ CI} = -0.54 \text{ to } -0.14$)、ろ過速度は急速に低下することが分かった。一方、水温の効果は有意ではなかった。

個体群レベル：細粒土砂に対する個体群密度の応答

個体群レベルの細粒土砂に対する応答は、個体群密度の応答として評価した。ここでは、ミネソタ川で行われたイシガイ類の広域モニタリングデータを用い、細粒土砂がイシガイ各種の個体群密度に及ぼす影響を調べた。このモニタリングデータは、Minnesota Department of Natural Resourcesがミネソタ川流域の400以上の地点でイシガイ類個体数を調べたものである (時間当たりの発見個体数として記録されている)。本研究の解析では、細粒土砂濃度などの環境要因がセットで得られる175地点のみを統計解析に用いることとした (環境要因データについてはWatershed Pollutant Load Monitoring Network [<https://www.pca.state.mn.us/wplmn/data-viewer>]および引用文献[17]より得た)。統計解析には、各調査地点で見つかったイシガイ類の個体数 Y_{is} (地点iおよび種s) を目的変数、説明変数に細粒土砂濃度 (TSS)、全窒素濃度 (TN)、全リン濃度 (TP)、標高 (Elev) を説明変数とした階層ベイズモデル (誤差構造：ポアソン分布) を用いた：

$$Y_{is} \sim \text{Pois}(\lambda_{is}) \quad (4a)$$

$$\ln \lambda_{is} = \ln D_{is} - \ln \epsilon + \ln E_{is} \quad (4b)$$

$$\ln D_{is} = \xi'_{j(i)s} + \xi_{4,s} \text{Elev}_i + \zeta_{t(i)} + \eta_{is} \quad (4c)$$

$$\xi'_{js} = \xi_{0,s} + \xi_{1,s} \text{TSS}_j + \xi_{2,s} \text{TN}_j + \xi_{3,s} \text{TP}_j + \omega_{js} \quad (4d)$$

式 (4b) におけるパラメータ ϵ はデータを面積当たりの個体数に変換する数値 (0.0712)、 E_{is} は調査時間を示す。なお、水質データ (TSS、TP、TN) は、HUC12と呼ばれる支流を単位とした流域

スケールでしか得られなかった。目的変数と説明変数の空間スケールの不一致の問題を解消するために、切片はHUC12単位で変化するものと仮定し、この空間スケールで働く説明変数として水質の効果を取り入れた。解析にはJAGSを用いた。なお、この解析は細粒土砂濃度の効果に注目しているため、以下の解析結果の項では本効果にのみ言及する。

対象とした175地点で確認された21種のイシガイ類のデータに統計解析を施したところ、細粒土砂濃度の個体群密度に対する効果は種によって大きく異なっていた。これは、種によって応答に大きな相違はないと推定された行動レベルの応答と対照的な結果である。このうち、3種は細粒土砂濃度の増加とともに有意に減少していた。その一方で、2種が細粒土砂に対して正の応答を示した。そのほかの種に対しては明瞭な効果は認められなかった。

群集レベルでみた生態系サービス（水質浄化速度）の細粒土砂に対する応答

冒頭で述べた式（1）に対し、細粒土砂濃度の関数としてあらわした F_s および D_s を代入することで、細粒土砂の増加に応じた水質浄化速度の応答を調べることができる。代入後の関数は以下のよう表すことができる。

$$ES_c = \sum_s^K [\exp(\mu_{\beta_0} + \mu_{\beta_1} Temp) TSS^{\beta_2}] [\exp(\xi_{0,s} + \xi_{1,s} TSS)] B_s \quad (5)$$

式(5)で必要となる各種パラメータは、上述のモデルから推定した値を利用した。さらに、本研究の大きな目的である「行動レベルの応答が生態系サービスの低下に及ぼす影響」を詳しく検討するため、パラメータ $\beta_2 = 0$ とした場合の応答の分析も行い（細粒土砂濃度にかかわらず、各個体が最大のパフォーマンスを発揮する場合に相当）、行動による応答がある場合と比べた。

解析の結果、行動レベルの応答があることにより、イシガイ類によるろ過速度は著しく低下することがわかった。同程度の細粒土砂濃度であったとしても、行動レベルの応答がある場合では、ない場合に比べて最大で50%のろ過速度の減少が認められた。この結果は、行動レベルの応答の影響は甚大であることを示している。さらに、詳細なシミュレーションの結果から、このパターンはイシガイ類群集の特性（種の構成など）にほとんど影響を受けないことも分かった。このため、行動レベルの応答を考慮することは、生態系サービスの低下リスクを評価するうえで欠かせない要素であることが示された。なお、本研究の成果は応用生態学の分野をけん引する学術雑誌Journal of Applied Ecology誌にて査読中である。

どのような場所を優先的に保全すべきか

上記の結果を要約すると、イシガイ類の群集構成によらず、細粒土砂の増加は著しい水質浄化機能の低下をもたらすことが分かった。しかし、保全のための予算には限りがあるため、何らかの形で保全すべき場所の優先付けを行う必要がある。ここでカギとなるのは、本来水質浄化機能のポテンシャルが高い場所はどこか、という問いである。前述の結果から、イシガイ類群集の細粒土砂濃度の増加に対する脆弱性は、水質浄化機能の観点からはいずれの場所でも同程度であるとみることができる。この場合、もともとポテンシャルがある場所を優先的に保全することで（“ホットスポット”）、より高い保全効果をあげることができるだろう。

そこで、どのような景観特性を持つ場所が、より高いレベルで個体群密度を維持できるのかを明らかにする一般的な数理モデルを導出した。この数理モデルは、確率論に基づく集団動態を仮定することで一般性を保ちながらも、流域をなす河川ネットワークの枝分かれ状の形が集団動態に及ぼす影響を取り入れたモデルである。このモデルによる予測の結果、より複雑な枝分かれ構造をもつ場所において、より安定的なメタ個体群動態が維持されると予測された。この数理モデルの予測は一般的なものであり、流域生態系に生息するイシガイ類にも十分応用できる。高いレベルの個体群密度が維持されやすい“複雑な河川の枝分かれ構造を持つ場所”に重きをおく保全戦略を考えることにより、イシガイ類の水質浄化機能を効果的に維持、回復することができるだろう。なお、数理モデルの導出およびその検証を行った研究は、学際的学術雑誌PNASに掲載された[18]。

結論

以上のとおり、研究計画当初の目的は達成され、学術論文としての成果発表も順調になされた。

引用文献

1. Dudgeon D., Arthington A.H., Gessner M.O., Kawabata Z., Knowler D.J., Leveque C., Naiman R.J., Prieur-Richard A.H., Soto D., Stiassny M.L., et al. 2006 Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* **81**, 163-182.
2. Cardinale B.J., Duffy J.E., Gonzalez A., Hooper D.U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G.M., Tilman D., Wardle D.A. 2012 Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* **486**, 59-67.
3. McConkey K.R., O'Farrill G. 2015 Cryptic function loss in animal populations. *Trends in Ecology & Evolution* **30**, 182-189.
4. Hansen A.T., Czuba J.A., Schwenk J., Longjas A., Danesh-Yazdi M., Hornbach D.J., Foufoula-Georgiou E. 2016 Coupling freshwater mussel ecology and river dynamics using a simplified dynamic interaction model. *Freshwater Science* **35**, 200-215.
5. Tuttle-Raycraft S., Morris T.J., Ackerman J.D. 2017 Suspended solid concentration reduces feeding in freshwater mussels. *Science of The Total Environment* **598**, 1160-1168.
6. Kryger J., Riisgård H.U. 1988 Filtration rate capacities in 6 species of European freshwater bivalves. *Oecologia* **77**, 34-38.
7. Vanderploeg H.A., Liebig J.R., Nalepa T.F. 1995 From picoplankton to microplankton: temperature-driven filtration by the unionid bivalve *Lampsilis radiata siliquoidea* in Lake St. Clair. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**, 63-74.
8. Baker S., Hornbach D. 2000 Physiological status and biochemical composition of a natural population of unionid mussels (*Amblema plicata*) infested by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *The American Midland Naturalist* **143**, 443-452.
9. Baker S., Hornbach D. 2001 Seasonal metabolism and biochemical composition of two unionid mussels, *Actinonaias ligamentina* and *Amblema plicata*. *Journal of Molluscan Studies* **67**, 407-416.
10. Gatenby C.M. 2000 A study of holding conditions, feed ration, and algal foods for the captive care of freshwater mussels, Virginia Tech.
11. Pusch M., Siefert J., Walz N. 2001 Filtration and respiration rates of two unionid species and their impact on the water quality of a lowland river. In *Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida* (pp. 317-326, Springer).
12. Liu Y., Xie P., Wu X.-P. 2009 Grazing on toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa* PCC7820 by *Unio douglasiae* and *Corbicula fluminea*. *Limnology* **10**, 1-5.
13. Gatenby C.M., Kreeger D.A., Patterson M.A., Marini M., Neves R.J. 2013 Clearance rates of *Villosa iris* (Bivalvia: Unionidae) fed different rations of the alga *Neochloris oleoabundans*. *Freshwater Mollusk Biology and Conservation* **16**, 9-21.
14. Vanden Byllaardt J., Ackerman J.D. 2014 Hydrodynamic habitat influences suspension feeding by unionid mussels in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* **59**, 1187-1196.
15. Lauceri R., Austoni M., Caviglia F., Kamburska L., Lami A., Morabito G., Pflueger V., Benavides A.M.S., Tonolla M., Torzillo G. 2017 Coupling a bio-accumulator organism and MALDI-TOF MS: an early warning detection system for microcystins in water bodies. *Journal of Applied Phycology* **29**, 2979-2988.
16. Ferreira-Rodríguez N., Fernández I., Cancela M.L., Pardo I. 2018 Multibiomarker response shows how native and non-native freshwater bivalves differentially cope with heat-wave events. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **28**, 934-943.
17. Dolph C., Hansen A., Kemmitt K., Janke B., Rorer M., Winikoff S., Baker A., Boardman E., Finlay J. (2017). Characterization of streams and rivers in the Minnesota River Basin Critical Observatory: water chemistry and biological field collections, 2013-2016. Available at: <https://doi.org/10.13020/D6FH44>.

18. Terui A., Ishiyama N., Urabe H., Ono S., Finlay J.C., Nakamura F. 2018 Metapopulation stability in branching river networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**, E5963-E5969.