

Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes

M. JAKE VANDER ZANDEN* ‡, JOHN M. CASSELMAN † & JOSEPH B. RASMUSSEN*

* Department of Biology, McGill University, 1205 Ave. Dr. Penfield, Montreal, PQ, H3A 1B1, Canada
† Science Development Transfer Branch, Ontario Ministry of Natural Resources, Glenora Fisheries Station, RR4, Picton, ON, K0K 2T0, Canada
‡ Present address: Department of Environmental Science and Policy, One Shields Avenue, University of California-Davis, Davis, California 95616, USA.

Species invasions pose a serious threat to biodiversity and native ecosystems^{1,2}; however, predicting and quantifying the impacts of invasive species has proven problematic^{3,4,5,6}. Here we use stable isotope ratios to document the food-web consequences of the invasion of two non-native predators, smallmouth bass and rock bass, into Canadian lakes. Invaded lakes had lower littoral prey-fish diversity and abundance than uninvaded reference lakes. Consistent with this difference, lake trout from invaded lakes had more negative ¹³C values (-29.2 versus -27.4) and reduced trophic positions (3.3 versus 3.9) than those from reference lakes, indicating differences in food-web structure. Furthermore, a comparison of the pre- and post-invasion food webs of two recently invaded lakes showed that invasion was followed by substantial declines in littoral prey-fish abundance and the trophic position of lake trout, reflecting a shift in the diet of lake trout towards zooplankton and reduced dependence on littoral fish. This study demonstrates the use of stable isotope techniques to detect changes in food-web structure following perturbations; in this instance, bass-induced food-web shifts may have severe consequences for native species and ecosystems.

Nature, 401: 464-467, 1999.

人間によって地域生態系へ新しい種が持ち込まれる→在来種の絶滅・生態系の機能喪失など
しかしながら、影響評価には労働力と金がかかるうえに、技術的にも難しい
だから、窒素と炭素の安定同位体比を用いた分析を試みる。

<窒素・炭素の安定同位体比>

$$\delta^{15}\text{N} = \left(\frac{{}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}_{\text{sample}} - {}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}_{\text{reference}}}{{}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}_{\text{sample}}} \right) \times 1000$$

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{{}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C}_{\text{sample}} - {}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C}_{\text{reference}}}{{}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C}_{\text{sample}}} \right) \times 1000$$

- ただし、reference値は、Nが大気中窒素ガス、CがPDB（貝の化石）
- ・窒素の安定同位体比は、捕食者が被捕食者に比べて3-4‰高い。
 - ・炭素の安定同位体は、栄養段階によってほとんど変動しない（< 1 ‰）
 - ・岸辺の餌は水底の餌よりも炭素の安定同位体比が高い。

カナダのNorthern Hardwood Boreal Forest transition zone の湖には、在来種としてマス（*Salvelinus namaycush*）が沿岸部に生息する魚を餌に生息していたが、そこにコクチバス (*Micropterus dolmieu*) とロックバス (*Ambloplites rupestris*) が侵入・増殖した。

表 1. Lake invaded by bass contained: (1) fewer prey-fish species, (2) fewer prey-fish species in traps, and (3) lower prey-fish catch rate.

→ Invaded lakes に餌となる小魚が少ない→食物網にも違いがみられるか？

栄養段階の一番下のレベルにおいて、窒素安定同位体比が湖ごとに異なるため、安定同位体比の絶対値をもって栄養段階の指標とすることはできない。

$$\text{Trophic Position}_{\text{consumer}} = \left(\left(\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}} \right) / 3.4 \right) + 2$$

ただし、窒素安定同位体比はTrophic Position (TP) 1 段階で3.4 高くなり、一次生産者のTP が 1、一次消費者のTP が 2 であると仮定。

図 1 a. Invaded lakes ではマスのTP=3.3→餌はプランクトン主体

Uninvaded lakes ではTP=3.9→餌は小魚中心

表 2. それぞれの湖におけるマスと小魚のTP平均・動物性プランクトンのTP平均=2.0 →Invaded lakes のマスは餌の16%が小魚でUninvaded lakes では64%が小魚。

Two-source mixing model:
マスTP=小魚TP×小魚餌%+動物性プランクトンTP×動物性プランクトン餌%
餌における小魚%+動物性プランクトン餌%=100
より、小魚餌%と動物性プランクトン餌%が計算できる。

図1b. Uninvaded lakes 炭素安定同位体比: -27.5‰→岸辺の餌で全体の62% (表 2)
Invaded lakes: -29.2‰→水底の餌で全体の27% (表 2)

表 2 で%Fishと%Littoral の相関が高かった (r²=0.84)→図 2

- ・ MacDonald湖とClean湖の比較による経時的検討（図 3）
バスの侵入する以前の生態学的な条件はほぼ同じ。
MacDonald: バスの侵入1987
Clean: バスの侵入1993
- ・ 沿岸生態系と水底生態系は湖の生態系におけるそれぞれ独立した構成要素であると考えられることが多いが、本研究で対象とした湖ではマスによってそれら 2 つが結びつけられていた。そして、その結びつきの程度は、侵入種であるバスの影響を受けているようだ。
- ・ 侵入したバスの影響は、もともとの生態系の構造によって異なるだろう。例えば、沿岸から離れた場所に小魚がたくさんいるような湖では、マスとバスの餌が重ならないために、バスがマスの生態に与える影響は小さいだろう。
- ・ 生態系全体としての物質の流れとエネルギー循環を検討する必要性は今後、ますます増えるだろう。その時に安定同位体比を使うと何がわかるのかをこの論文では示すことができた。

（おまけ）
バブアニューギニア高地人の低タンパク適応についてわかっていること

1. 日常的な摂取タンパク量は40g以下。
2. 窒素出納：日本人がふだんの 2 倍のタンパク質を摂取すると 1 0 日以降は新しい平衡状態にはいるが、高地人が日本人とおなじレベルのタンパク質を摂取すると 1 0 日以降も窒素蓄積。
3. 不可避窒素損失量：無タンパク質食摂取時に尿中窒素排出量が他の集団より少なく、全体量としても少ないために、内因性窒素代謝レベルが低いのではないかと考えられる。
4. 尿素帯窒素の利用：¹⁵Nでラベルした尿素を経口投与した場合、投与から 4 日目における体内残存尿素%は、日本人がふだんの食事をとった場合 4 %に対して、高地人がサツマイモを食べた場合30%であった。ふだんの食事をとった日本人は、血清タンパクとしてとりこまれた尿素態窒素は 0 に対して、サツマイモを食べる高地人は 0. 0 1 %であった。

窒素安定同位体比の変動要因についてわかっていること

1. 摂取した食べ物より、体を構成する窒素の同位体比は3-4‰高い (enrichment)。
2. 餌が同一である限り加齢による変化なし。
3. 必須アミノ酸がそうでないアミノ酸よりも窒素安定同位体比が低い。すなわち、アミノ酸の転移反応がenrichmentに関与している可能性
4. 脱アミノ反応で生じた軽いアンモニアは体外に排出される。
5. 尿素回路の各酵素活性はタンパク質摂取量の高低によって変化する。高タンパク食を摂取した場合、飢餓によるアミノ酸からの糖新生が起こる状況において、活性は上昇する。

窒素安定同位体は、タンパク質栄養における適応と摂取の異なる 4 集団でどう変動するか？

- あ) 低タンパク適応・低タンパク摂取： 7 1 サンプル
- い) 低タンパク適応・高タンパク摂取： 3 4 サンプル
- う) 高タンパク適応・高タンパク摂取： 2 3 サンプル
- え) 高タンパク適応・低タンパク摂取： 1 0 サンプル

集団間に違いは存在するか？

その原因は、食べ物か、代謝か？代謝であればどのくらいの時間で変化するものか？

高地人の低タンパク適応とは何か？