

浅い富栄養湖伊豆沼における浮遊系メタン食物連鎖： 炭素安定同位体比を用いた動物プランクトンへの寄与率の推定

安野 翔^{1*}・鹿野秀一²・藤本泰文³・嶋田哲郎³・菊地永祐⁴

¹ 仙台市役所 〒980-0803 宮城県仙台市青葉区国分町 3-7-1

² 東北大学東北アジア研究センター 〒980-8576 宮城県仙台市青葉区川内 41

³ 宮城県伊豆沼・内沼環境保全財団 〒989-5504 宮城県栗原市若柳字上畑岡敷味 17-2

⁴ 宮城教育大学環境教育実践研究センター 〒980-0845 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 149

* 責任著者 E-mail plumosussia@yahoo.co.jp

キーワード: C/Chl 比, 枝角類, デトリタス, 橈脚類

2017 年 5 月 10 日受付 2017 年 7 月 12 日受理

要旨 動物プランクトンが、浮遊性のメタン酸化細菌を摂食することでメタン起源の炭素原子を同化する経路を浮遊系メタン食物連鎖と呼ぶ。浅い富栄養湖である伊豆沼において、浮遊系メタン食物連鎖を、炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$ 値) を用いて検出することを試みた。動物プランクトン (枝角類および橈脚類) の $\delta^{13}\text{C}$ 値は、2006 年 6 月から 2008 年 9 月にかけて -38.4‰ から -26.5‰ の間で変動し、特に 2007 年 8、9 月および 2008 年 8 月に低下する傾向が認められた。動物プランクトンは、懸濁有機物 (POM; -33.5‰ ~ -27.8‰) よりもしばしば低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示したが、POM の C/Chl 比 (全有機態炭素量とクロロフィル量の比) から推定した植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、多くの月においてさらに低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示した。つまり、動物プランクトンは、大部分の月において POM 中の植物プランクトンを選択的に摂食していることが示唆された。一方、2007 年 8~9 月および 2008 年 8 月では、動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、推定した植物プランクトンよりもさらに低い値であったことから、メタン食物連鎖を通じて $\delta^{13}\text{C}$ 値の低いメタン起源の炭素原子を同化したことが示唆された。混合モデルにより、動物プランクトンに対するメタン食物連鎖の寄与率を推定したところ、2007 年 8 月で 6.5~9.6%、同年 9 月で 2.3~3.5%、2008 年 8 月で 7.3~10.9%であったが、それ以外の月ではメタン食物連鎖の寄与は検出されなかった。8~9 月に湖底直上の溶存酸素濃度が低下することで、堆積物中のメタンが水中まで到達し、浮遊系メタン食物連鎖が駆動したものと考えられる。

はじめに

メタンは、湖底堆積物中等の還元的な環境下で、メタン生成細菌が有機物を分解する際に生産される (Bastviken et al. 2004)。近年、メタンに由来する炭素原子が、湖沼食物網に取り込まれていることが明

らかになりつつある (Kiyashko et al. 2001, Jones & Grey 2011). 湖底堆積物の表層等に生じる酸化還元境界層には、好気性のメタン酸化細菌が生息しており、堆積物中から拡散してきたメタンを酸化することでエネルギーを得る一方、メタンを炭素源としても利用する。メタン酸化細菌は、ユスリカ幼虫や動物プランクトンの餌となることで、メタン起源の炭素を食物網に取り込む役割を担っている。このような物質輸送経路をメタン食物連鎖と呼ぶ (木庭・高津 2008)。

湖底まで溶存酸素が十分に供給されている場合、堆積物中のメタンは、水中に到達する前にそのほとんどが堆積物表層部位の酸化還元境界層でメタン酸化細菌によって酸化される。しかし、湖底直上の溶存酸素が極端に減少すると、メタンが酸化されずに水中まで拡散する。すると、水中で浮遊性のメタン酸化細菌が増殖し、動物プランクトンの餌資源として利用される (Jones & Grey 2011, 図 1)。夏季に湖水が成層する深い湖沼では、湖底が貧酸素化しやすくなるため、動物プランクトンに寄与するメタン食物連鎖 (浮遊系メタン食物連鎖) の駆動条件が整いやすいと考えられる。そのため、浮遊系メタン食物連鎖に関する研究は、主に成層する湖沼で行われており (Bastviken et al. 2003, Kankaala et al. 2010, Taipale et al. 2009), 浅い湖沼においては、抽水・浮葉植物であるセイヨウコウホネ *Nuphar lutea*, や沈水植物であるホザキノフサモ *Myriophyllum spicatum* から成る水生植物群落内での研究事例に限られている (Agasild et al. 2014)。

メタン生成細菌によりメタンが生成される際、大きな同位体分別を伴うため、自然界で生じるメタンは-80~-60‰という低い炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$ 値) を示すことが知られている (Deines & Grey 2006, Taipale et al. 2007)。メタン酸化細菌は、メタンを体内に取り込む際の同位体効果 (-16‰; Summons et al. 1994) により、さらに低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示す。その結果、メタン酸化細菌は、植物や微小藻類の $\delta^{13}\text{C}$ 値 (-35~-25‰; Peterson & Fry 1987, Vuorio et al. 2006) よりも極端に低い値を示すことになる。動物

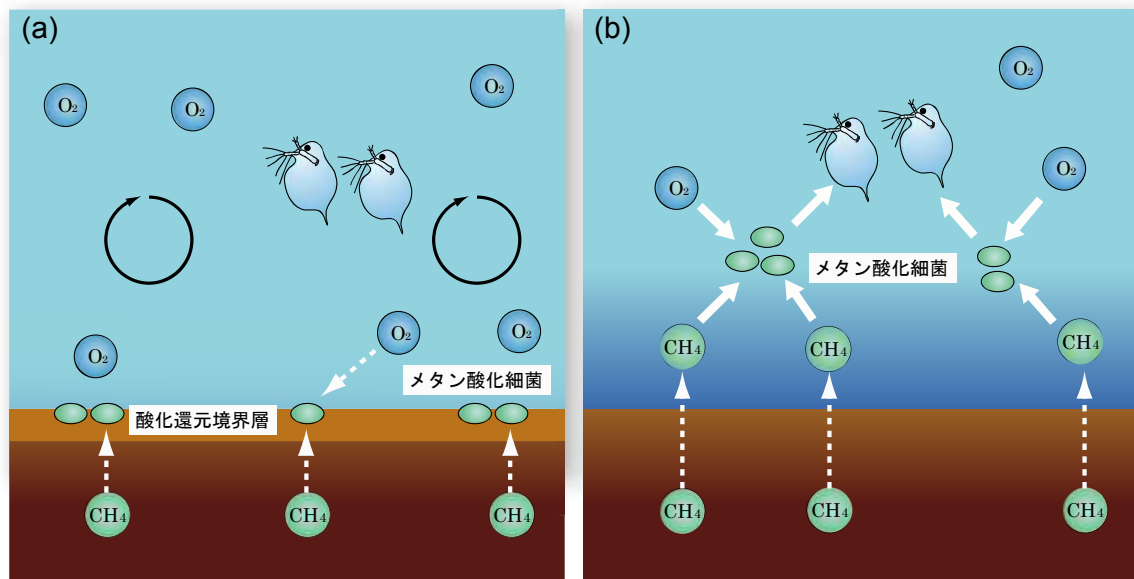


図 1. 浮遊系メタン食物連鎖の概念図。湖底まで十分に酸素が供給されている場合は、堆積物中で生成されたメタンのほとんどが堆積物表層部の酸化還元境界層にて、メタン酸化細菌により酸化される(a)。湖底直上の溶存酸素濃度が低下すると、メタンは堆積物表層部で酸化されずに水中まで到達し、浮遊性のメタン酸化細菌に炭素源として取り込まれる(b)。メタン酸化細菌が動物プランクトンに摂食されることで、メタン起源の炭素原子が動物プランクトンまで輸送される。

は、同化した餌とほぼ同じか僅かに高い $\delta^{13}\text{C}$ 値 ($0 \sim +1\text{‰}$) を示す (Post 2002). そのため、動物が植物や微小藻類よりも極端に低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示す場合、メタン食物連鎖が寄与していると考えられる。

安定同位体比による食物網解析では、植物プランクトンを中心とする懸濁有機物 (POM; particulate organic matter) を動物プランクトンの餌候補として扱うのが一般的である。しかし、POM 中には難分解性の陸上植物由来のデトリタスが含まれており、動物プランクトンは栄養価の高い植物プランクトンをより選択的に摂食する。動物プランクトンは、POM 全体よりも植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値に近い値を示すことになるため、結果的に動物プランクトンと POM の $\delta^{13}\text{C}$ 値に差が生じることになる (Grey et al. 2001, Jones et al. 1999). したがって、たとえ動物プランクトンが POM よりも低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示したとしても、植物プランクトンを選択的に同化したためである可能性もあり、メタン食物連鎖によるものとは断定できない。浮遊系メタン食物連鎖を検出するためには、安定同位体比以外の別の手法も組み合わせる必要がある。

宮城県北部に位置する伊豆沼は、水深 1.6m 程の浅い富栄養湖である (設楽 1992). 湖底に優占するオオユスリカ *Chironomus plumosus* 幼虫は、メタン酸化細菌を摂食し、特に 8~9 月に非常に低い $\delta^{13}\text{C}$ 値 ($-45 \sim -40\text{‰}$) を示すことが報告されている (Yasuno et al. 2012). そのため、動物プランクトンにもメタン食物連鎖が寄与しているかもしれない。しかし、湖底にはハス *Nelumbo nucifera* 等の枯死体に由来するデトリタスが堆積しており、湖底から巻き上がったデトリタスが POM 中に混入している可能性がある。浮遊系メタン食物連鎖の動物プランクトンへの寄与率を評価するためには、POM 中に含まれる植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を推定する必要がある。

本研究では、伊豆沼における動物プランクトンへのメタン食物連鎖の寄与率推定を試みた。はじめに、POM 中へのデトリタスの混入の程度の指標となる C/Chl 比 (全有機態炭素量とクロロフィル量の比) と POM の $\delta^{13}\text{C}$ 値から植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を推定した。そのうえで、動物プランクトンに対するメタン起源の炭素原子の寄与率を、混合モデルを用いて推定した。

方法

1. サンプル採集

2006 年 6 月から 2007 年 12 月および 2008 年 3 月から 9 月にかけて、伊豆沼の中央部 ($38^{\circ}43'16''\text{N}$, $141^{\circ}05'12''\text{E}$) にてサンプルを採集した (図 2). 伊豆沼では、ハス、ヒシ類 *Trapa* spp., ガガブタ *Nymphoides indica*, アサザ *Ny. peltata* といった抽水、浮葉植物が生育しているが、採集地点は、2008 年にヒシ類がごく少数生育しているものの、調査期間を通して概ね開放水面であった。動物プランクトンを目合 400 μm のプランクトンネットで採集し、ポリプロピレン製の容器に収容し、冷蔵して研究室に持ち帰った。懸濁有機物 (POM) のサンプルを得るため、湖面表層から湖水を採集した。POM は、狭い範囲であっても空間的にある程度の質的な不均一性を持つ可能性があるため、船上の異なる場所から湖水をバケツで 3 回すくい、それぞれポリプロピレン製の容器に収容し、冷蔵して持ち帰った。湖水サンプルは、炭素安定同位体比、全有機態炭素 (TOC; total organic carbon) およびクロロフィル a 濃度測定に供した。なお、安定同位体比用の湖水サンプルについては、調査期間中毎月採集し、TOC およびクロロフィル a 濃度測定用の湖水サンプルについては 2007 年 4 月から採集した。

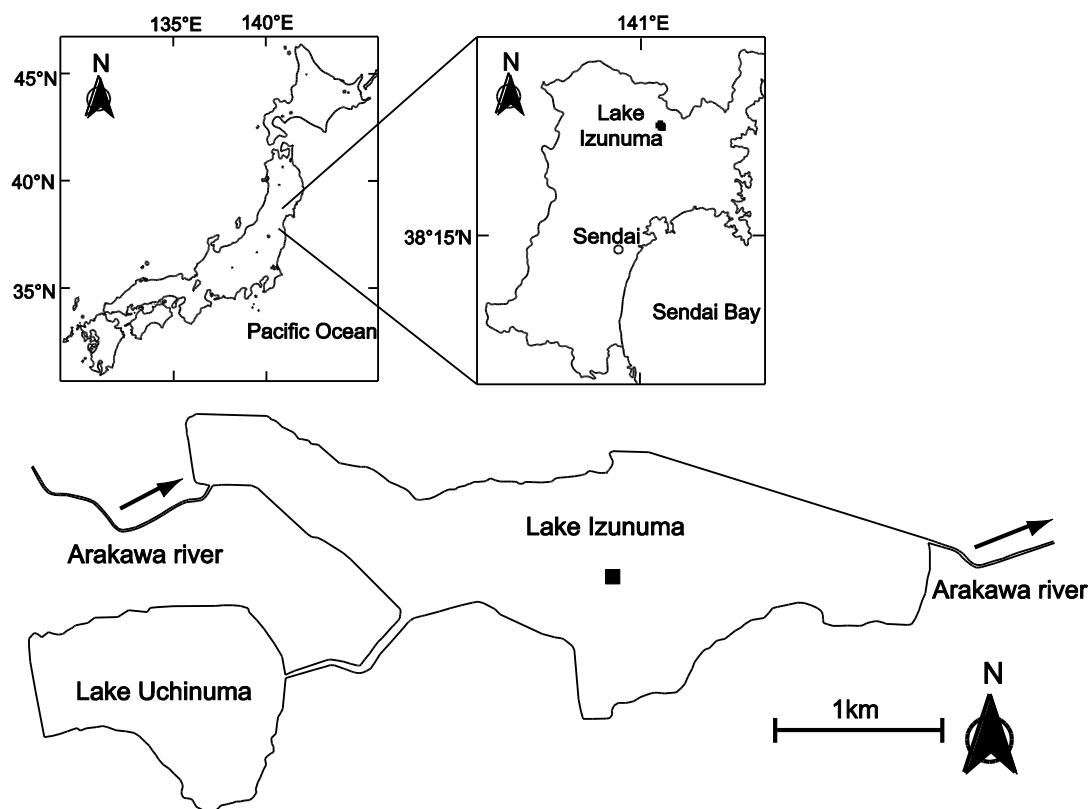


図 2. 調査地. ■は調査地点を表す.

2. C/Chl 比の測定

湖水 200～300mL を、予め秤量しておいたグラスフィルター (Whatman GF/F φ 47 mm) で濾過し、フィルター上に POM を集めた後、60℃ で乾燥させた。その後、再び秤量し、湖水の容積当たりの懸濁物質質量を求めた。なお、用いたグラスフィルターについては、予め 500℃ で 2 時間加熱処理をして有機物を除去したものを用いた。30～50mL の湖水から POM をグラスフィルターで濾過し、60℃ で乾燥させた。これに 1N 塩酸を加えて無機炭酸塩を除去し、全有機態炭素量測定のためのサンプルとした。懸濁物質質量と濾過した湖水の容積からサンプルの質量を求め、元素分析器 (Thermo Quest 社, NA-2500) で測定することで、TOC を求めた。

湖水中のクロロフィル a 量を定量するため、上記と同様に 30～50mL の湖水をグラスフィルター (Whatman GF/F φ 25mm) で濾過し、そのフィルターをジメチルホルムアミドにつけて冷暗所に静置し、クロロフィル a を抽出した。その後、Turner designs 社の 10-AU Fluorometer を用いて測定した。上記のとおり求めた湖水の容積当たりの TOC とクロロフィル a 濃度の比をとり、C/Chl 比を求めた。

3. 炭素安定同位体比分析

POM 試料については、全有機態炭素量用の試料と同様にグラスフィルター (Whatman GF/F φ 47 mm) を用いて濾過し、POM をフィルター上に集めた後、60℃ で乾燥させた。その後、1N 塩酸を加えて

無機炭酸塩を除去し、炭素安定同位体比測定に供した。

動物プランクトンについては、実体顕微鏡下で分類群ごとにソーティングし、予め 500°C で 2 時間加熱処理をして有機物を除去したグラスフィルター (Whatman GF/C φ47 mm) 上に濾過して集めた後、凍結乾燥を行った。クロロホルム:メタノール = 2:1 (v:v) 混合液に試料を一晩浸して脱脂を行った。その後、グラスフィルターで濾過してフィルター上に集め、再び凍結乾燥させた後、測定に供した。

元素分析計と直結した安定同位体比質量分析計 (Finnigan 社製 DELTA plus) を用いて、連続フローモードで炭素安定同位体比を測定した。なお、安定同位体比は、以下の式で表される δ 値で表記する。

$$\delta^{13}\text{C} = (\text{R}_{\text{sample}} / \text{R}_{\text{standard}} - 1) \times 1000 (\text{‰})$$

ただし、 $\text{R} = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ である。炭素安定同位体比の標準物質として VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite) を用いて計算した。なお、測定精度は $\pm 0.1\text{‰}$ であった。

4. POM 中の植物プランクトンの炭素安定同位体比の推定

POM には、植物プランクトンだけではなく、陸上植物等に由来するデトリタス ($\delta^{13}\text{C} = -28\text{‰}$) が含まれる (Grey et al. 2001)。湖沼の動物プランクトンは、しばしば POM よりも低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示すことが知られており、POM 中のより低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示す植物プランクトンを選択的に摂食しているものと考えられている (Grey et al. 2001, Jones et al. 1999)。一方、純粋な植物プランクトンの C/Chl 比は 40 程度である (de Jonge 1980)。POM 中のデトリタスの割合が高まるにつれて C/Chl 比は上昇することを利用し、下記の式より植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を推定した。

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{pp}} = [\delta^{13}\text{C}_{\text{POM}} \times (\text{C/Chl})_{\text{POM}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{det}} \times \{(\text{C/Chl})_{\text{POM}} - (\text{C/Chl})_{\text{pp}}\}] / (\text{C/Chl})_{\text{pp}}$$

ここで、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{pp}}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{POM}}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{det}}$ はそれぞれ植物プランクトン、POM、デトリタスの $\delta^{13}\text{C}$ 値を表し、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{det}}$ は -28‰ とした。 $(\text{C/Chl})_{\text{POM}}$ 、 $(\text{C/Chl})_{\text{pp}}$ はそれぞれ POM、植物プランクトンの C/Chl 比を表す。ただし、 $(\text{C/Chl})_{\text{pp}}$ として文献値の 40 (de Jonge 1980) を用いたが、40 未満であった場合は、POM がすべて植物プランクトンで構成されるものとし、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{POM}}$ を $\delta^{13}\text{C}_{\text{pp}}$ と等しいとみなした。

5. 動物プランクトンへのメタン食物連鎖の寄与率の推定

混合モデルにより、以下の式から動物プランクトンへのメタン食物連鎖の寄与率 f を求めた。

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{zp}} = f \times \delta^{13}\text{C}_{\text{MOB}} + (1 - f) \times \delta^{13}\text{C}_{\text{pp}} \quad (1)$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{MOB}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{CH}_4} + \Delta\text{C}_{\text{MOB}} \quad (2)$$

ここで、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{zp}}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{MOB}}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{pp}}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{CH}_4}$ はそれぞれ動物プランクトン、メタン酸化細菌、植物プランクトン、メタンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を表す。メタンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、通常およそ $-80 \sim -60\text{‰}$ であるため (Deines & Grey 2006, Taipale et al. 2007)、 -80‰ と -60‰ の 2 つの値を仮定してそれぞれ解析を行った。 $\Delta\text{C}_{\text{MOB}}$ はメタ

ン酸化細菌がメタンを同化する際の同位体効果を表し、-16‰と仮定した (Summons et al. 1994) . なお、 δ 値が 0 未満であった場合は、0 とみなした。

結果

採集された動物プランクトンの分類群について

今回の調査では、枝角類のオナガミジンコ *Diaphanosoma brachyrum*, シダ *Sida crystallina*, 橈脚類のヤマトヒゲナガケンミジンコ *Eodiaptomus japonicus*, ケンミジンコ属の 1 種 *Cyclops* sp. の合計 4 分類群が採集された (表 1) . 枝角類については、2006 年 6~9 月、および 2007 年 8 月に、安定同位体比測定に十分な量が得られた。このうち 2006 年 7 月および 8 月については、オナガミジンコとシダが同じくらいの割合で混ざっていたが、安定同位体比測定に十分なサンプル量を確保することを優先し、同じ濾過食者である 2 種を混合したものを試料に供した。橈脚類については、2006~2008 年の 6~9 月にはヤマトヒゲナガケンミジンコが、11~5 月にはケンミジンコ属の 1 種のみが採集され、時期によって出現する分類群が置き換わっていた。ただし、2007 年 7 月は極めて低密度であったため、橈脚類を採集できなかった。なお、2006 年 10 月および 2007 年 10 月には両分類群が採集された。ヤマトヒゲナガケンミジンコは雑食者であり (Nagata & Okamoto 1988), ケンミジンコ目は種によって食性が異なるものの、通常雑食者と考えられているため (Brönmark & Hansson 2007), 安定同位体比測定に十分なサンプル量を確保することを優先して 2 種を混合したものを試料とした。

表 1. 炭素・窒素安定同位体比用サンプル一覧.

和名	学名	採集時期	サンプル数
懸濁有機物	POM		84
シダ	<i>Sida crystallina</i>	2006年4月~2007年12月 2008年3~9月	3/月
			6
		2006年6月	3/月
		2006年7,9月 2007年8月	1/月
オナガミジンコ	<i>Diaphanosoma brachyrum</i>	2006年9月	1
シダ + オナガミジンコ	<i>S. crystallina</i> + <i>D. brachyrum</i>		2
		2006年7,8月	1/月
ヤマトヒゲナガケンミジンコ	<i>Eodiaptomus japonicus</i>		25
		2006年6,7,8,9月	1/月
		2007年6,8,9月	3/月
		2008年6,7,8,9月	
ケンミジンコ属の1種	<i>Cyclops</i> sp.		31
		2006年11,12月	2/月
		2007年2,3,4,5,11,12月	
		2008年3,4,5月	3/月
ヤマトヒゲナガケンミジンコ + ケンミジンコ属の1種	<i>E. japonicus</i> + <i>Cyclops</i> sp.		4
		2006年10月	1/月
		2007年10月	3/月

炭素安定同位体比の季節変化

POM の $\delta^{13}\text{C}$ 値は、調査期間中に -33.5‰ から -27.8‰ の間で推移した。2006 年には明確な季節変動パターンは見られなかったが、2007 年と 2008 年では 7～9 月に低下する傾向が認められた。

2007 年 4 月から 2008 年 9 月にかけて、POM の C/Chl 比を推定したところ、38.2(2008 年 9 月)から 132.1(2008 年 3 月)の範囲で推移した。POM の C/Chl 比と $\delta^{13}\text{C}$ 値から植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を推定したところ、 -38.4‰ (2007 年 12 月)から -27.3‰ (2007 年 5 月)の範囲で推移しており、推定した植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、多くの月で POM より低い値であった。ほとんどの月でその差は 2.4‰ 以内であったが、2007 年 10 月、12 月には $\delta^{13}\text{C}$ 値の差は顕著であり、それぞれ 5.3‰ 、 7.3‰ であった。

動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、POM よりも広い範囲(-38.4‰ ～ -26.5‰)で変動した(図 3)。年ごとにみると、2006 年には明瞭な季節変動は示さず、変動幅も小さかったが(-33.3‰ ～ -30.0‰)、2007 年では -38.2‰ ～ -28.9‰ 、2008 年では -35.5‰ ～ -28.4‰ とより大きな変動幅を示した。動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は 8～9 月に顕著に低下し、2007 年 8 月ではシダの $\delta^{13}\text{C}$ 値が -38.2‰ 、2007 年 9 月と 2008 年 8 月にはヤマトヒゲナガケンミジンコの $\delta^{13}\text{C}$ 値がそれぞれ -36.6‰ 、 -35.5‰ であった。

動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を同時期に採集された POM と比較すると、多くの月においてより低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示し、その差は最大で 5.7‰ に及んだ(図 3)。一方、推定した植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、動物プランクトンよりもしばしば低い値であり、その差は最大で 5.4‰ であった。しかし一方で、2007 年 8～9 月、

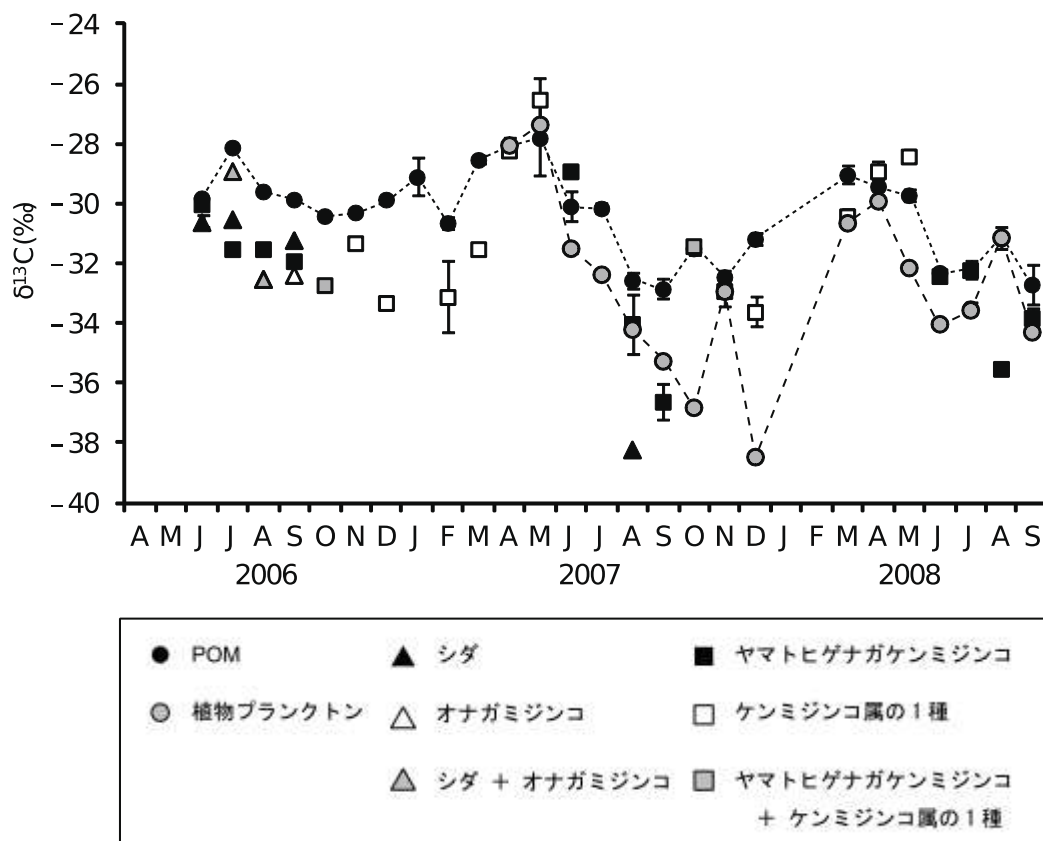


図 3. POM、植物プランクトンおよび動物プランクトンの炭素安定同位体比($\delta^{13}\text{C}$ 値)の季節変動。植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値については、2007 年 4 月から POM の $\delta^{13}\text{C}$ 値と C / Chl 比を用いて推定した。

2008年8月では、推定した植物プランクトンよりも動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値の方が低く、その差は2007年8月で4.0‰、同年9月で1.4‰、2008年8月で4.4‰であった。

動物プランクトンへのメタン食物連鎖の寄与率

2007年8月、9月、2008年8月に動物プランクトンへのメタン食物連鎖の寄与が検出された。メタンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を-80‰と-60‰の2通りの仮定に基づく寄与率を計算したところ、2007年8月ではシダでそれぞれ6.5%、9.6%、同年9月にヤマトヒゲナガケンミジンコでそれぞれ2.3%、3.5%の寄与率を示した。2008年8月では、ヤマトヒゲナガケンミジンコへの寄与率がメタンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を-80‰と仮定して7.3%、-60‰と仮定して10.9%であった。なお、他の月では、動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値が推定された植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値以下であったため、メタン食物連鎖の寄与率を0とみなした。

考察

本研究では、伊豆沼において動物プランクトンへの浮遊系メタン食物連鎖の寄与を検出することを試みた。まずPOMのC/Chl比と $\delta^{13}\text{C}$ 値を用いて、POMに含まれる植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値を推定したところ、ほとんどの月において動物プランクトンと同等かそれよりも低い $\delta^{13}\text{C}$ 値であった。つまり、動物プランクトンがPOMよりも低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示したのは、POMの中から $\delta^{13}\text{C}$ 値の低い植物プランクトンを選択的に摂食したためだと考えられる(図3)。動物プランクトンが、POMに含まれる $\delta^{13}\text{C}$ 値の低い植物プランクトンをより選択的に摂食するために、POMよりも低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示す事例は、他の湖沼においても報告されている(Grey et al. 2001, Jones et al. 1999, Rautio et al. 2011)。

2007年8月のシダ、同年9月と2008年8月のヤマトヒゲナガケンミジンコの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、調査期間内でも特に低く(-38.2~-35.5‰)、推定された植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値よりもさらに1.4~4.4‰低い値であった(図3)。そのため、浮遊系メタン食物連鎖を通じて、動物プランクトンが $\delta^{13}\text{C}$ 値の低いメタン起源の炭素原子を同化したことが示唆される。この時期には、湖底に生息するオオユスリカの幼虫が低い $\delta^{13}\text{C}$ 値を示しており(-45~-40‰)、堆積物中のメタン濃度も1年を通じて最も高い値に達している(Yasuno et al. 2012)。さらに、この時期の湖底の溶存酸素濃度は、湖底直上10~30cmにおいて2~4mg/Lまで低下していることから(Yasuno et al. 2012)、堆積物中のメタンが水中まで拡散し、浮遊性のメタン酸化細菌に同化されることで、浮遊系メタン食物連鎖が駆動したと考えられる。一方、2006年には、2007~2008年の8~9月のような顕著な $\delta^{13}\text{C}$ 値の低下は見られなかった(図3)。調査期間の2006~2008年は、伊豆沼のハス群落が拡大している途中段階に当たる。ハス群落が拡大するほど、葉が光を遮断することで植物プランクトンの光合成が阻害され、さらに風が遮られることで湖水が攪拌しづらくなるため、貧酸素化しやすくなると考えられる。2007~2008年では湖面に占めるハス群落の割合が40%程であったが、2006年時点では25%未満であった(鹿野秀一 未発表データ)。そのため、2006年には湖水が攪拌して溶存酸素が湖底まで十分に供給されたために、メタンが水中まで拡散する前にそのほとんどが堆積物表層部位で酸化され、浮遊系メタン食物連鎖が駆動しなかったのかもしれない。

伊豆沼の動物プランクトンに対するメタン食物連鎖の寄与率を混合モデルにより推定したところ、最大で7.3~10.9%であった。Kankaala et al. (2010)は、フィンランドの湖沼群で動物プランクトンへのメタン

食物連鎖の寄与率を最大で 28~50%と見積もった。Bastviken et al. (2003)は、スウェーデンの湖沼で同様に動物プランクトンへの寄与率を 5~15%と推定した。これらの湖沼では、夏季の顕著な成層と湖底直上での無酸素化、さらに水中からメタンが検出されており、水中にメタン酸化細菌の生息に適した環境が形成されていた。一方、伊豆沼では、夏季に湖底直上の溶存酸素濃度が 2~4mg/L まで低下したものの、湖底付近での著しい貧酸素化は見られなかった(Yasuno et al. 2012)。そのため、上記の湖沼に比べ、伊豆沼では浮遊系メタン食物連鎖が駆動しづらいために、動物プランクトンに寄与するのも湖底直上の溶存酸素濃度が低下しやすく、堆積物中のメタン濃度が高くなる 8~9 月頃に限られると考えられる。

限られた事例ではあるが、伊豆沼以外にも浮葉・抽水植物が繁茂する浅い湖沼において、動物プランクトンや底生動物へのメタン食物連鎖の存在が報告されている(Yamaki & Yamamuro 2013, Agasild et al. 2014)。近年、国内の浅い湖沼での富栄養化に伴い、ハスやヒシ類の群落が拡大し、貧酸素化が生じる事例が報告されている(Yamaki & Yamamuro 2013, Nishihiro et al. 2014, 田尻ほか 2014, 赤堀ほか 2016)。これらの湖沼では、本調査時の伊豆沼よりも顕著な溶存酸素濃度の低下が確認されており、メタン食物連鎖が生じている可能性が考えられる。今後、水生植物群落によるメタン食物連鎖への影響を明らかにするために、知見の集積が望まれる。

謝辞

東北大学大学院農学研究科の伊藤絹子博士には、安定同位体比分析装置の使用を快諾して頂いた。宮城県伊豆沼・内沼環境保全財団の方々には、現地調査の際に多大なご協力を頂いた。記して感謝申し上げます。本研究の一部は、日本学術振興会科学研究補助金(No. 20570013, No. 20570014)によって実施された。

引用文献

- Agasild, H., Zingel, P., Tuvikene, L., Tuvikene, A., Timm, H., Feldmann, T., Salujõe, J., Toming, K., Jones, R.I. & Nõges, T. 2014. Biogenic methane contributes to the food web of a large, shallow lake. *Freshw. Biol.* 59: 272–285.
- 赤堀由佳・高木 俊・西廣 淳・鏡味麻衣子. 2016. 印旛沼において浮葉植物オニビシの繁茂が水質に与える影響. *陸水学雑誌* 77: 155-166.
- Bastviken, D., Ejlertsson, J., Sundh, I. & Tranvik, L. 2003. Methane as a source of carbon and energy for lake pelagic food webs. *Ecology* 84: 969–981.
- Bastviken, D., Cole, J., Pace, M. & Tranvik, L. 2004. Methane emissions from lakes: dependence of lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate. *Glob. Biogeochem. Cycles* 18. DOI: 10.1029/2004GB002238

- Brönmark, C. & Hansson, L.A. 2007. 湖と池の生物学: 生物の適応から群集理論・保全まで. 占部城太郎(監訳). 共立出版, 東京.
- de Jonge, V.N. 1980. Fluctuations in the organic carbon to chlorophyll a ratios for estuarine benthic diatom populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2: 345–353.
- Deines, P. & Grey, J. 2006. Site-specific methane production and subsequent midge mediation within Esthwaite Water, UK. *Arch. Hydrobiol.* 167: 317–334.
- Grey, J., Jones, R.I. & Sleep, D. 2001. Seasonal changes in the importance of the source of organic matter to the diet of zooplankton in Loch Ness, as indicated by stable isotope analysis. *Limnol. Oceanogr.* 46: 505–513.
- Jones, R.I. & Grey, J. 2011. Biogenic methane in freshwater food webs. *Freshw. Biol.* 56: 213–229.
- Jones, R.I., Grey, J., Sleep, D. & Arvola, L. 1999. Stable isotope analysis of zooplankton carbon nutrition in humic lakes. *Oikos* 86: 97–104.
- Kankaala, P., Taipale, S., Li, L. & Jones, R.I. 2010. Diets of crustacean zooplankton, inferred from stable carbon and nitrogen isotope analyses, in lakes with varying allochthonous dissolved organic carbon content. *Aquat. Ecol.* 44: 781–795.
- Kiyashko, S.I., Narita, T. & Wada, E. 2001. Contribution of methanotrophs to freshwater macroinvertebrates: evidence from stable isotope ratios. *Aquat. Microb. Ecol.* 24: 203–207.
- 木庭啓介・高津文人. 2008. 流域環境におけるメタン酸化とメタン食物連鎖の評価. 永田 俊・宮島利宏(編). 流域環境評価と安定同位体 水循環から生態系まで, pp. 240–248. 京都大学出版会, 京都.
- Nagata, T. & Okamoto, K. 1988. Filtering rates on natural bacteria by *Daphnia longispina* and *Eodiaptomus japonicus* in Lake Biwa. *J. Plankton Res.* 10: 835–850.
- Nishihiro, J., Kato, Y., Yoshida, T. & Washitani, I. 2014. Heterogeneous distribution of a floating-leaved plant, *Trapa japonica*, in Lake Mikata, Japan, is determined by limitations on seed dispersal and harmful salinity levels. *Ecol. Res.* 29: 981–989.
- Peterson, B.J. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 18: 293–320.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703–718.
- Rautio, M., Mariash, H. & Forsström, L. 2011. Seasonal shifts between autochthonous and allochthonous carbon contributions to zooplankton diets in a subarctic lake. *Limnol. Oceanogr.* 56: 1513–1524.
- 設楽 寛. 1992. 伊豆沼・内沼をとりまく社会条件. 伊豆沼・内沼環境保全対策検討委員会(編). 伊豆沼・内沼環境保全対策に関する報告書, pp. 155–164. 宮城県.
- Summons, R.E., Jahnke, L.L. & Roksandic, Z. 1994. Carbon isotopic fractionation in lipids

- from methanotrophic bacteria: relevance for interpretation of the geochemical record of biomarkers. *Geochim. Cosmochim. Acta* 58: 2853–2863.
- Taipale, S., Kankaala, P., Hämäläinen, H. & Jones, R.I. 2009. Seasonal shifts in the diet of lake zooplankton revealed by phospholipid fatty acid analysis. *Freshw. Biol.* 54: 90–104.
- Taipale, S., Kankaala, P. & Jones, R.I. 2007. Contributions of different organic carbon sources to *Daphnia* in the pelagic food web of a small polyhumic lake: results from mesocosm DI^{13}C -additions. *Ecosystems* 10: 757–772.
- 田尻浩伸・松本潤慶・田米希久代・中野夕紀子. 2014. ラムサール条約湿地・片野鴨池の溶存酸素量の経時変化と水生植物の関係. *伊豆沼研報* 8: 23-34.
- Vuorio, K., Meili, M. & Sarvala, J. 2006. Taxon specific variation in the stable isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of lake phytoplankton. *Freshw. Biol.* 51: 807–822.
- Yamaki, A. & Yamamuro, M. 2013. Floating-leaved and emergent vegetation as habitat for fishes in a eutrophic temperate lake without submerged vegetation. *Limnology* 14: 257–268.
- Yasuno, N., Shikano, S., Muraoka, A., Shimada, A., Ito, T. & Kikuchi, E. 2012. Seasonal changes in the contribution of methane-oxidizing bacteria to food sources of larval chironomids in a polymictic lake. *Limnology* 13: 107–116.

Trophic transfer of methane-derived carbon to zooplankton in eutrophic shallow lake
Izunuma inferred from carbon stable isotope analysis

Natsuru Yasuno^{1*}, Shuichi Shikano², Yasufumi Fujimoto³,
Tetsuo Shimada³ & Eisuke Kikuchi⁴

¹ Sendai City Government. 3-7-1 Kokubun-cho, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-0803, Japan

² Center for Northeast Asian Studies, Tohoku University. 41 Kawauchi, Aoba-ku, Sendai, Miyagi
980-8576, Japan

³ Miyagi Prefectural Izunuma-Uchinuma Environmental Foundation. 17-2 Shikimi, Wakayanagi,
Kurihara, Miyagi 989-5504, Japan

⁴ Environmental Education Center, Miyagi University of Education. 149 Aoba, Aramaki, Aoba-ku,
Sendai 980-0845, Japan

* Corresponding author E-mail: plumosussia@yahoo.co.jp

Abstract Recent studies have revealed that lacustrine consumers such as zooplankton assimilated methane-derived carbon by feeding on planktonic methane-oxidizing bacteria. In this study, we estimated the use of methane-derived carbon by zooplankton (copepods and cladocerans) using carbon stable isotope analysis. Carbon stable isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$) of zooplankton fluctuated from -38.4‰ to -26.5‰ during June 2006 to September 2008. Zooplankton often showed more depleted $\delta^{13}\text{C}$ values than particulate organic matter (POM) collected at the same time, whereas $\delta^{13}\text{C}$ values of phytoplankton, which were estimated from $\delta^{13}\text{C}$ values and C/Chl ratios of POM, were often more depleted than those of zooplankton. These results indicated that zooplankton selectively fed on phytoplankton contained in POM. On the other hand, zooplankton showed more depleted $\delta^{13}\text{C}$ values than phytoplankton in August and September 2007, and August 2008, indicating that zooplankton assimilated ^{13}C -depleted methane-derived carbon by feeding on methane-oxidizing bacteria. We estimated dietary contributions of methane-oxidizing bacteria to zooplankton using a two-source mixing model. The dietary contributions were 6.5 to 9.6% in August 2007, 2.3 to 3.5% in September 2007, and 7.3 to 10.9% in August 2008, whereas the contributions were not detected in other months. During August and September, biogenic methane produced in the sediment could reach the water column without being oxidized due to a depletion of dissolved

oxygen concentrations above the lake bottom. Consequently, the methane-derived carbon was able to be transferred to zooplankton via methane-oxidizing bacteria.

Keywords: C/Chl ratio, Cladocera, Copepoda, detritus

Received: May 10, 2017/ Accepted: July 12, 2017