

D-0804 温暖化が大型淡水湖の循環と生態系に及ぼす影響評価に関する研究

(5) 温暖化が浮遊性生物相互作用に及ぼす影響評価に関する研究

滋賀県立大学

環境科学部

伴 修平・後藤直成

平成20～22年度累計予算額 11,260千円（うち、平成22年度予算額 3,460千円）

予算額は、間接経費を含む。

[要旨] 琵琶湖における有機物の沈降フラックスの短期的な変動に気象イベントがどの程度寄与しているのか確かめるため、2008年6月から2009年11月までの18カ月間、琵琶湖第1湖盆にて一次生産と湖底への有機物沈降フラックスを連続的に測定した。乾燥重量で表した全沈降フラックスは、実験期間を通して大きく変動し、30 mで $0.1 - 5 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、85 mで $0.1 - 4 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ だった。多くの場合、85 mでの値が30 mの2～3倍上回り、湖底へ水平方向に物質供給過程の存在する可能性が示唆された。これに対して炭素フラックスは、30 mでも85 mでも全フラックスの3.8-10%程度であり、実験期間を通して $10 - 400 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ で変動した。一次生産は、 $25 - 930 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であり、4月以降、急激に上昇した後、8月までは何度か増減を繰り返すが、以後は減少傾向を示した。30 mでの炭素フラックスは11月まで一次生産の4～30%程度だったが、12月以降は100%を上回った。これは、湖水の鉛直混合が30 m以深に達したためと考えられた。

観測期間の8割以上の日において西北西から北北西の風が卓越しており、これらの風速と全沈降フラックスの関係を見ると、大きなピークは強風の後に認められ、30 mにおけるフラックスで特に顕著だった。年間純一次生産量は、 $96 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ であり、これまでに得られた値に比べると3～7割程度低かった。一方、30 mで計算した年間炭素フラックスは、 $30 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ であり、これは一次生産のおよそ3割であった。沈降粒子の炭素同位体比は、30 mでも85 mでも6月下旬から7月上旬にかけて最も高くなり、-20%を上回った。しかし以後は減少し、10月から翌年3月までの期間は-27～-25%で安定した。4月から5月にかけて-30%以下に減少するものの以後は-20%まで急激に増加した。また、30 mでも85 mでもほぼ同じ値であり、両深度へ沈降した有機炭素の起源がほぼ同じであることを示唆した。これが7.5 mでのセストンの炭素同位体比にほぼ等しいことから考えて、湖底への有機物の沈降フラックスのほとんどが自生性有機炭素と考えられた。

[キーワード] 琵琶湖、地球温暖化、炭素フラックス、炭素同位体比、植物プランクトン一次生産

1. はじめに

地球温暖化が進行すると、気温の上昇に伴って湖の表層水温が上昇し、湖水の成層化を促進することが予測される。湖水が鉛直的に安定するということは、深層から表層への栄養塩供給が低下することを意味し、温暖化の進行によって、初夏から秋にかけての時期、いわゆる湖水の成層期に有光層内において一次生産の低下が予測される¹⁾。これは、植食者の減少を招き、さらにそれ

らを餌とする高次栄養段階の生物生産を低下させると考えられる²⁾。一方、陸域より負荷される栄養塩量に変化は見込まれないので、有光層下部の栄養塩濃度は上昇するものと考えられる。気温の上昇に伴って発達した湖水の成層期において、台風などの一時的な気象イベントによって湖水が鉛直的に攪乱された場合には、有光層内に栄養塩が急激に供給されることによって、突発的な藻類ブルームを生じる可能性が考えられる。それまでの低い一次生産のために低く抑えられていた植食性の動物プランクトンはこのブルームを効率良く利用できないので、そのほとんどが湖底に沈降することになると予想される。これは、湖底への有機物負荷の増大を意味し、成層期に湖底での酸素消費を促進する可能性を暗示させる。しかし、ここに描いたような表層水温の上昇と成層期の突発的な攪乱が湖の表層生態系に及ぼす影響について詳細に記述した研究は少ない。

2. 研究目的

本研究では、琵琶湖における沈降フラックスと植物プランクトン一次生産が湖水の流動および気象の変化にどのように応答しているのか詳細に記述することを目的とした。湖水が鉛直的に安定する期間とその期間内における攪乱頻度を、沈降フラックスや植物プランクトン生産と比較することによって、温暖化によって生じる強固な成層構造と、気象イベントによる一時的な攪乱による栄養塩の供給が沈降フラックスに与える影響について調査した。

2008年6月から2009年11月までのおよそ18ヶ月間に渡って、琵琶湖北湖第1湖盆に係留系を設置し、有機物の沈降フラックスと光環境および植物プランクトン生物量の変動について詳細に記述した。これと平行して、月に一度、光合成-光曲線を求めることにより、植物プランクトンの一次生産量を見積もった。また観測船を用いてセストン（懸濁物質）の生元素比および炭素同位体比の鉛直構造を調べた。このようにして本研究では、沈降フラックスと一次生産量について、その時間変動を詳細に記述し、風向・風速および降水量と比較した。加えて、湖底へ沈降する有機物の水平分布を詳細に把握するために、湖底表層堆積物（0-1 cm）中の有機物含有量について調べた。

3. 研究方法

沈降フラックスを連続的に測定するためのタイマー式セジメントトラップ（日油技研, MC7S-500）は琵琶湖北湖に設定した定点N3.5（水深90 m、35°23'17.2"N, 136°05'48.0"E）の30 mと85 m（図1）に2008年6月20日～2009年12月3日の期間設置した。トラップサンプルは4-6日間隔で採取するように設定し、毎月回収・設置することによって、およそ18カ月の期間、連続的にデータ採取を行った。得られた試料について乾燥重量、有機炭素重量、炭素安定同位体比をそれぞれ測定した。また、7.5 mに設置した光量子計（JFE Alec, ALW-CMP）とクロロフィル濁度計（JFE Alec, ACLW-CMP）の連続データより、光量子量とクロロフィル a 量の連続データを取得し、別途、定点T1（水深86m、35°22.0'N, E 136°06.0'E）にて毎月求めておいた光合成-光曲線を用いて植物プランクトンの純一次生産量を見積もった。これらのデータは彦根気象台でモニタリングされている風向・風速データと比較し、一時的な気象イベントが一次生産および沈降フラックスに与える影響を評価した。

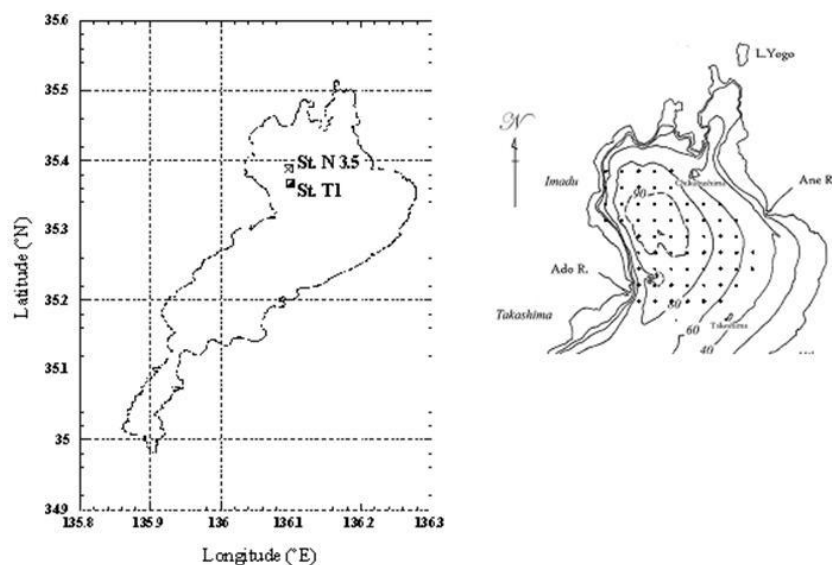


図1 琵琶湖におけるセジメントトラップ設置地点 (N3.5) およびセストン採集地点 (T1) (左図)、および湖底表層堆積物採集地点 (右図)。

クロロフィル濁度計の測定値は観測期間中、月一回の頻度で測定した同じ深度のクロロフィル a 濃度で校正を行った。クロロフィル a 濃度分析用試水は ϕ 47 mmのガラス繊維濾紙 (Whatman GF/F) にてろ過し、この濾紙を90%アセトン水溶液に一昼夜浸漬して植物色素を抽出した後、分光蛍光度計 (Shimadzu, RF-1500) を用いてクロロフィル a 濃度を定量した³⁾。深度7.5 mで得られたクロロフィル濁度計の測定値は、同じ深度でアセトン抽出法にて得られたクロロフィル a 濃度との回帰式よりクロロフィル a 濃度に換算した。光照射に対する光合成収率の曲線 (Yield-I曲線) は、パルス変調式クロロフィル蛍光測定器 (Heinz Walz, Water-PAM) により求めた。測定は室温 (15 - 25°C) で行い、測定の前に試水中の植物プランクトンは $200 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光照射下で20分間光順応させた。こうすることにより、植物プランクトンの光合成反応を各照射レベルにおいて2分以内で定常状態に近づけることができる⁴⁾。Yield-I曲線は、 $47 - 2233 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の8段階の励起光を2分間照射することで生じる蛍光値 (F_m') を測定して求められる⁵⁾。この光源にはPAMに内蔵されている波長660 nmの発光ダイオードを使用した。Yieldは $(F_m' - F) / F_m'$ で計算され、励起光照射下における光化学系IIの量子収率を表す。なお、 F_m' と F は、それぞれ最大蛍光強度と定常状態の蛍光強度を示す。単位クロロフィル a 濃度あたりのYieldは、以下の式により電子伝達速度 (ETR, $\mu\text{mol electron mg chl-}a^{-1} \text{s}^{-1}$) に変換することができる。

$$\text{ETR} = \text{Yield } I_{\text{PAR}} a^* 0.5$$

ここで、 I_{PAR} は光合成有効放射、 a^* は植物プランクトンの光吸収係数、0.5は光が光化学系Iおよび光化学系IIに1:1で吸収されると仮定したときの吸収ファクターである。ETR値は、データ解析ソフトIgorを用いて以下の式によりPlatt et al.⁶⁾の曲線モデルに曲線回帰した。

$$\text{ETR} = P_s [1 - \exp(-\alpha I / P_s)] [\exp(-\beta I / P_s)]$$

ここで P_s は光阻害欠損時の最大電子伝達速度の測定係数と定義され、 α は光照射の初期傾斜、 β は光阻害係数を示す。さらに単位クロロフィル a 濃度あたりの炭素固定量 (P_g^* , $\text{mg C chl-}a^{-1} \text{s}^{-1}$) は、ETRと炭素固定変換係数0.095⁴⁾を用いて次の式から求めた。

$$P_g^* = 0.095 \text{ ETR}$$

日間総一次生産量 ($P_g, \text{mg C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) は、連続測定したIより P_g^* を求め、これに連続測定したクロロフィルa濃度を乗じて算出した。さらに、日間総一次生産量 P_g に変換係数0.57⁷⁾ を乗じて、日間純一次生産量を算出した。

係留系とは別に、2008年7月～2009年11月の期間、定点T1において毎月、7.5 m、20 m、75 mの各深度から懸濁態炭素および炭素安定同位体測定用の試水を採取した。2009年10～11月には北湖第1湖盆の湖底に堆積物した有機炭素量の水平分布を明らかにするため、64地点において湖底表面から1 cm深までの堆積物試料を採取し (図1)、これに含まれる有機炭素、窒素、リン含有量および有機炭素・窒素同位体比を測定した。

湖底堆積物の採取には、KK式採泥器を使用した。試料を採取した後、船上で堆積物表層の酸化還元電位と水温を、それぞれ酸化還元電位計 (Mettler Toledo, Seven Go SG2; 電極部, Ag/AgCl複合電極) とデジタル温度計 (アズワン, IT-314) を用いて測定した。その後、堆積物を採泥管の下部から押し上げ棒を用いて抜き出し、堆積物表層0～1 cmの試料を採取した。採取した試料は速やかにポリエチレン製フリーザーバッグに封入し、冷暗条件にて実験室に持ち帰った。

沈降粒子、セストンおよび湖底堆積物中の有機炭素含有量と有機窒素含有量は、1試料あたり約15 mgを元素分析装置CHNコーダー (Yanaco, MT-5) にて測定した。堆積物試料中のリン含有量はペルオキシニ硫酸カリウム分解法により分析した。1試料あたり約25～50 mgの堆積物と蒸留水9 mLをフタ付試験管に入れ、これにペルオキシニ硫酸カリウム溶液1.44 mLを添加した。この分析用試料はオートクレーブ (120°C, 60分) にて加熱分解した後、混合試薬 (5N硫酸, モリブデン酸アンモニウム溶液, アスコルビン酸溶液, 酒石酸アンチモニルカリウム溶液をそれぞれ順に5:2:2:1の割合で混合した溶液) を0.9 mL添加・混合し10分間静置した。これを3,000 rpmで5分間、遠心分離器にかけ、得られた上澄み液の吸光度 (波長880 nm) を分光光度計 (UVIDEC-320: Jasco) にて測定した。なお、セジメントトラップで採取した沈降粒子中のリン含有量については、φ 25 mmのガラス繊維ろ紙 (Whatman, GF/F) でろ過した後、上記と同様の方法により分析した。

湖底堆積物中の炭素・窒素安定同位体比は、1試料あたり約10 mgの堆積物をスズカプセルに封入し、全自動炭素窒素安定同位体測定器 (Europa Scientific, ANCA-SL) を用いて測定した。なお、炭素・窒素安定同位体比は以下の式を用いて算出した。

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000$$

ここで、 R_{sample} は堆積物試料の $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 、 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ を示し、 R_{standard} は標準物質の $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (Peedee Belemnite)、 $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (大気中の N_2) を示す。

4. 結果・考察

実験期間を通して、一次生産は $25 - 930 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ であり、4月以降、急激に上昇した後、8月までは何度か増減を繰り返すが、以後は減少傾向を示した (図2)。乾燥重量で表した全沈降フラックスは大きく変動し、30 mで $0.1 - 5 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 、85mで $0.1 - 4 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ だった (図3)。多くの場合、85 mでの値が30 mの2～3倍上回り、湖底へ水平方向に物質供給過程の存在する可能性が示唆された。これに対して炭素フラックスは、30 mでも85 mでも全沈降フラックスの3.8～10%程度であり (図4)、実験期間を通して $10 - 400 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ で変動した (図5)。炭素フラックスでも全沈降フラックスと同様に85 mでの値が30 mでの値を上回ることが多く、またその変動パ

ターンも異なっていた。30 mにおける炭素フラックスは、2008年12月から2009年5月の期間、即ち湖水の循環期に高く、それ以外の成層期に低い傾向を示した。一次生産と炭素フラックスを比較してみると、12月から翌年3月までの冬期間に炭素フラックスが一次生産を上回っていた(図6)。30 mで見ると、炭素フラックスは11月まで一次生産の4~30%程度だったが、12月以降は100%を上回っていることが分かる(図7)。これは、湖水の鉛直混合が30 m以深に達したためと考えられる。

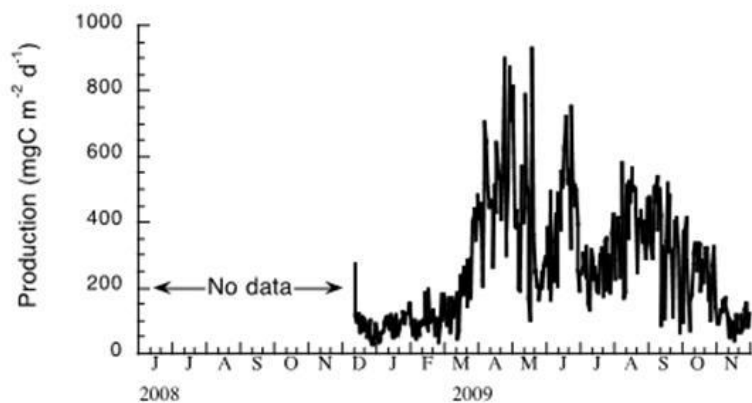


図2 2008年12月～2009年11月での琵琶湖における植物プランクトン純一次生産

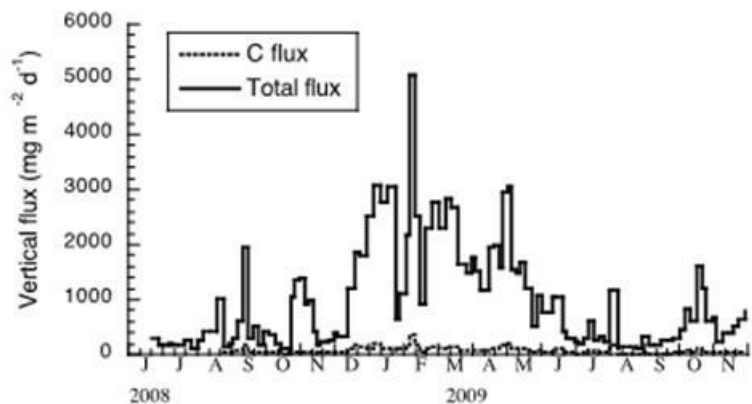
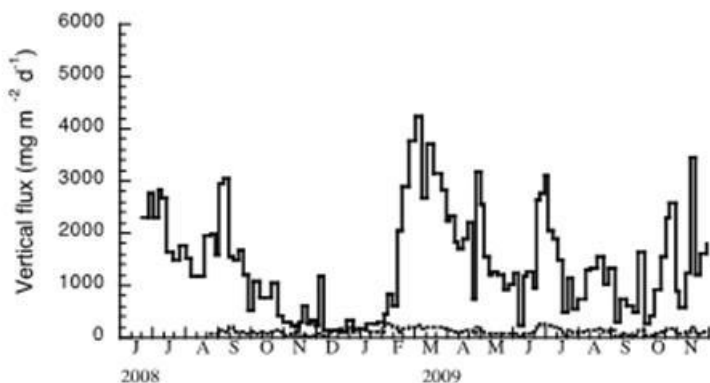


図3 琵琶湖北湖定点 (N3.5) における、2008年6月～2009年11月の30 m (上) と85 m (下) での沈降フラックス



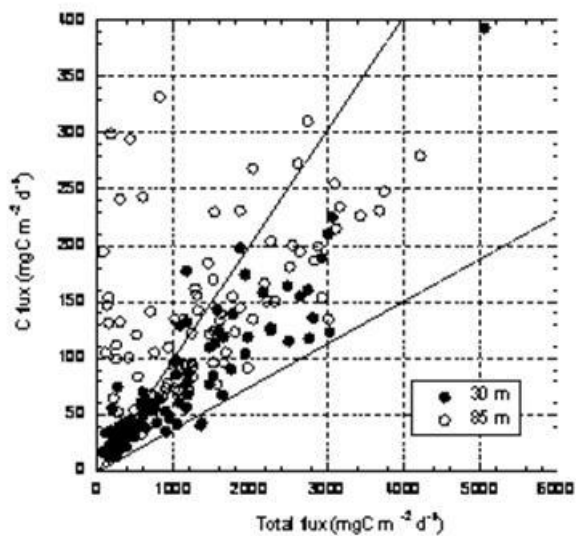


図4 琵琶湖北湖定点 (N3.5) の30 m と85 mにおける全沈降フラックスに対する炭素フラックスの関係。直線と数字は全沈降フラックスに対する炭素フラックスの割合を示す。深度30 mでは、炭素フラックスは全沈降フラックスの3.8~10%であった。

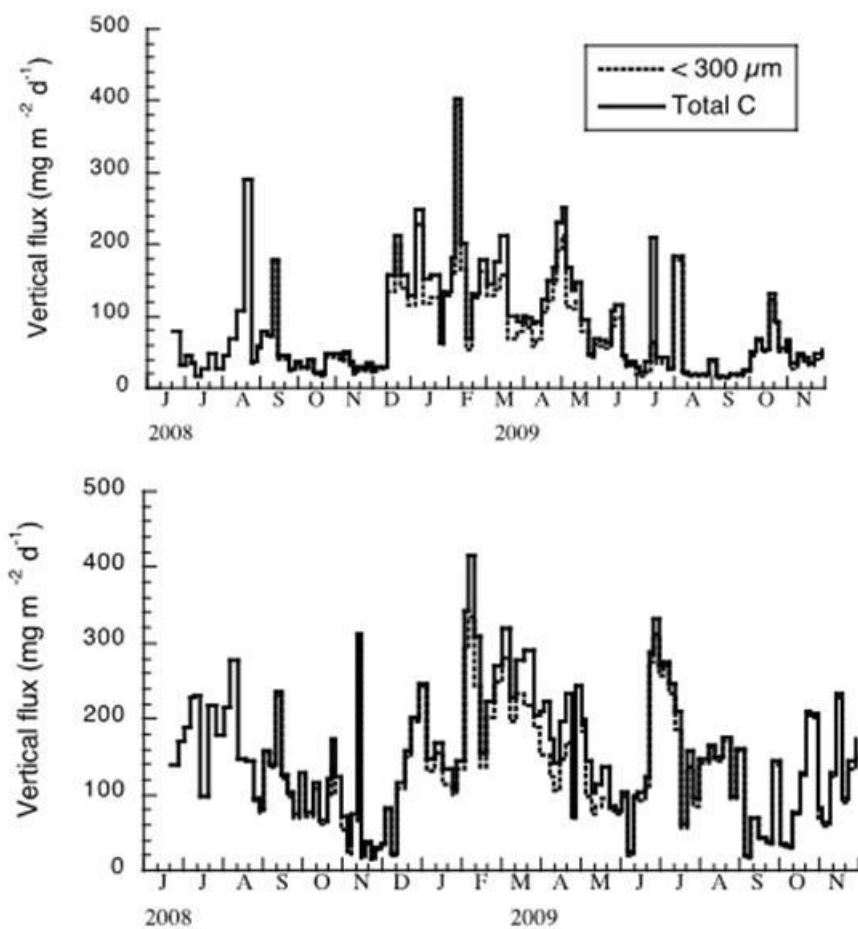


図5 琵琶湖北湖定点 (N3.5) における、2008年6月~2009年11月の30 m (上) と85 m (下) での有機炭素フラックス。

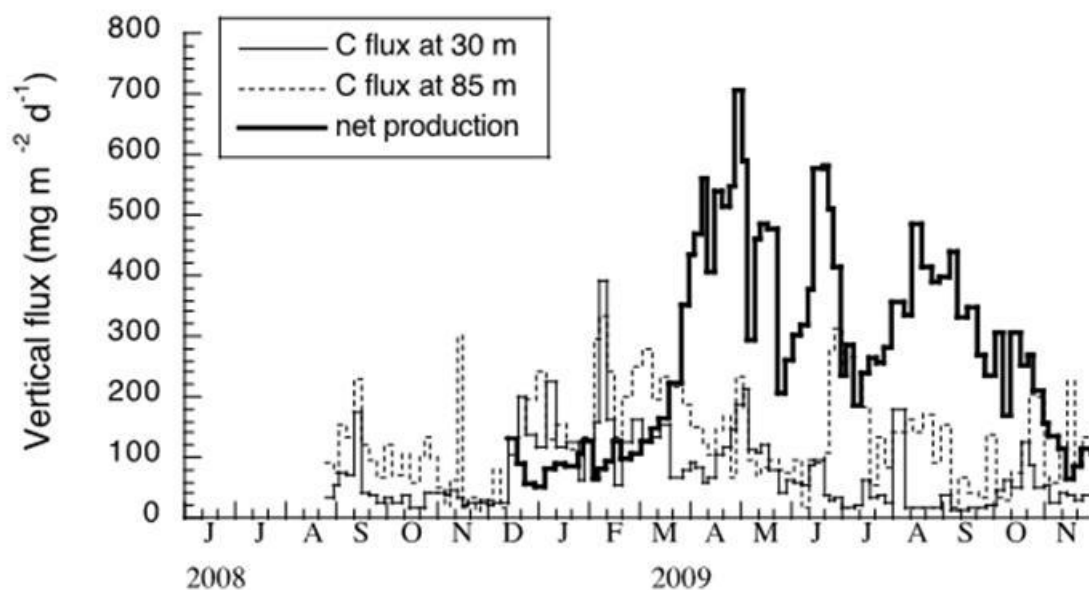


図6 琵琶湖北湖定点 (N3.5) における、2008年6月～2009年11月の純一次生産と30 mおよび85 mでの有機炭素フラックス。

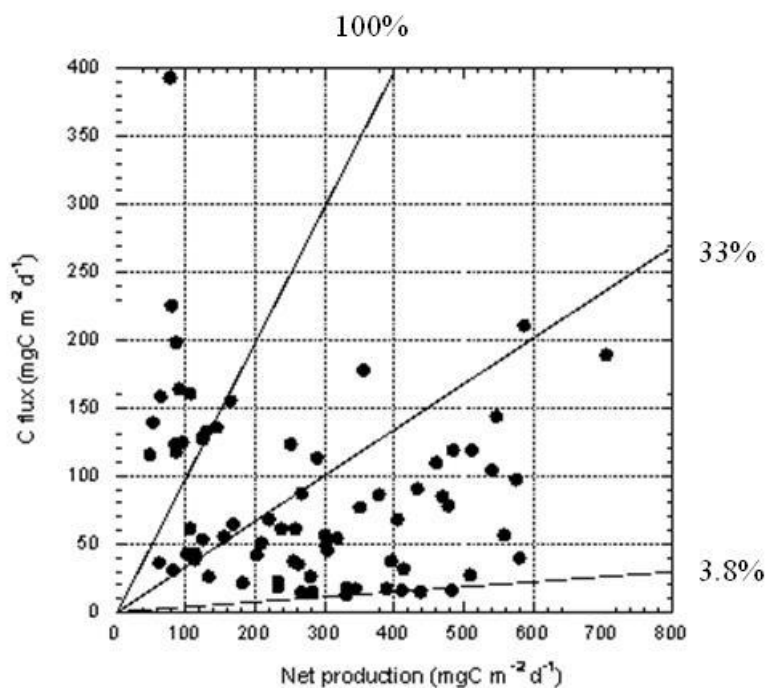


図7 琵琶湖北湖定点 (N3.5) における、純一次生産と30 mでの有機炭素フラックスの関係。直線と数字は一次生産量に対する炭素フラックスの割合を示す。有機炭素フラックスは、成層期には純一次生産の3.8～33%であるが、循環期には100%を上回った。

彦根気象台で観測された風向・風速をみると、観測期間中の 8 割以上の日において西北西から北北西の風が卓越しており、 4 m s^{-1} 以上の強い風のほとんど全てが西北西から北北西の風であったことが分かる（図 8）。これら西北西から北北西の風速（図 9）と全沈降フラックスの関係を見ると、大きなピークは強風の後に認められ、30 m の沈降フラックスで顕著だった（図 5 を参照）。特に、12 月～翌年 3 月の冬期間には強風の日が多く、冬期間の高い沈降フラックスに対応しているようであった。すでに見たように冬期間は炭素フラックスが一次生産を上回っており、明らかに過大評価と考えられた。おそらく、これは鉛直混合によって一旦沈降した粒子が再度捕捉されることによって生じるものと考えられるが、強風時に高いフラックスが認められたことは、このことをよく説明している。

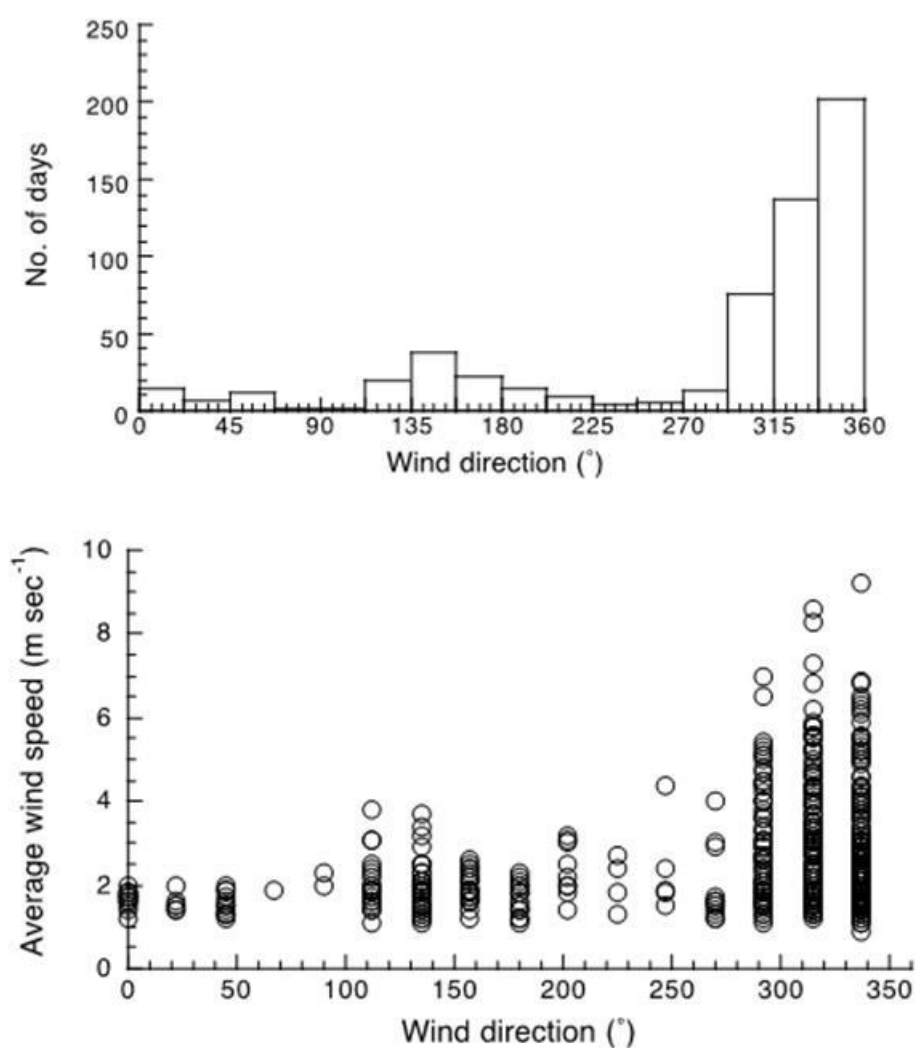


図8 彦根気象台における、2008年6月～2009年11月の風向（上）および風速（下）の頻度分布。

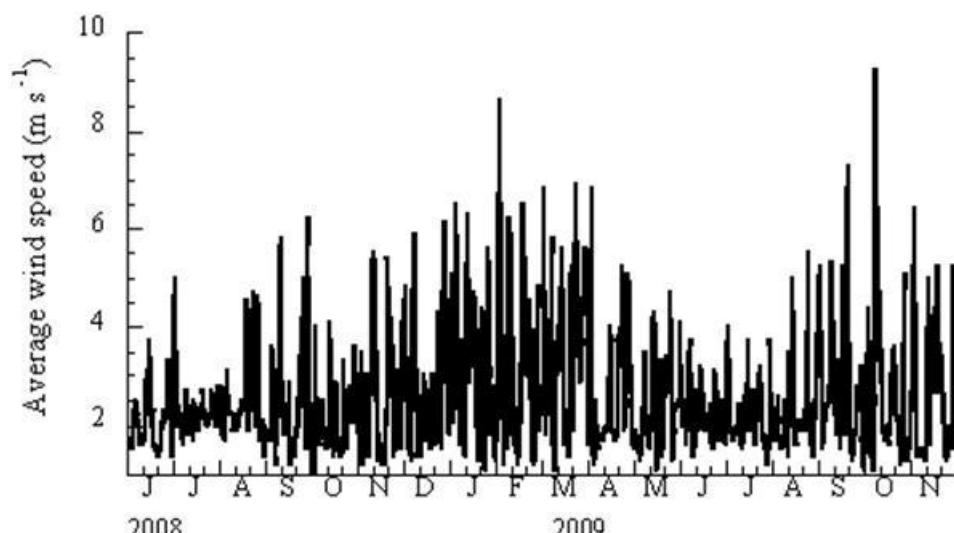


図9 彦根気象台で観測された2008年6月～2009年11月における西北西から北北西の風の日平均風速。

連続測定結果より得られた年間純一次生産量は、 $96 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ であり、これまでに得られている $140 - 340 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ や $323 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ 比べると3～7割程度低い値となった（表1）。一方、30 mで計算した年間炭素フラックスは、 $30 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ であり、これは一次生産のおよそ3割が沈降していたことを示す（表2）。この値はこれまでの研究と比較するとやはり4～5割程度低かったが、生産量に対する炭素フラックスの割合は過去に得られた値に近い。

表1 これまでの研究と本研究での日間生産量と年間生産量の比較。本研究は純生産量を求めたが、他の研究は総生産を求めていることに注意せよ。

| Daily production ($\text{g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) | Annual production ($\text{g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) | Reference |
|--|---|--|
| 0.20-2.17 | 140-340 | JIBP-PF Research Group of Lake Biwa 1975 ⁸⁾ |
| 0.91-2.67 | --- | Nakanishi et al. 1992 ⁹⁾ |
| 0.45-1.14 | --- | Takahashi et al. 1995 ¹⁰⁾ |
| 0.28-1.29 | --- | Urabe et al. 1995 ¹¹⁾ |
| 0.25-2.20 | 323 | Yoshimizu et al. 2002 ¹²⁾ |
| 0.02-0.93 | 96 | This study |

表2 これまでの研究と本研究での日間沈降炭素フラックスと年間沈降炭素フラックスの比較。カッコ内は一次生産に対する沈降フラックスの割合を示す。

| Daily flux (g C m ⁻² d ⁻¹) | Annual flux (g C m ⁻² y ⁻¹) | Reference |
|--|---|--|
| 0.29-1.15* (11-79%) | --- | Nakanishi et al. 1992 ⁹⁾ |
| 0.09-0.14* (8-22%) | --- | Takahashi et al. 1995 ¹⁰⁾ |
| 0.06-0.54 (24-26%) | 78 (24%) | Yoshimizu et al. 2002 ¹²⁾ |
| 0.01-0.21 (3-59%) | 30** (31%) | This study (from April to November) |
| 0.05-0.39 (31-504%) | --- | This study (from December to March) |

*) 成層期のみ、**) 2008年12月～2009年11月の積算値

沈降粒子の炭素同位体比は、30 mでも85 mでも6月下旬から7月上旬にかけて最も高くなり、-20%を上回った(図10)。しかし、以後は減少し10月から翌年3月までの期間は-27～-25%で安定していた。4月から5月にかけて-30%以下に減少するものの6月以降は再び-20%まで急激に増加した。30 mでも85 mでも炭素安定同位体比はほぼ同じ値を示しており、両深度へ沈降した有機炭素の起源がほぼ同じであることを示唆した。定点T1におけるセストンの炭素安定同位体比は、最も深い70 mで若干低い傾向は見られたが、沈降粒子の炭素安定同位体比とほぼ同じ変動を示した(図11)。特に、7.5 mでのセストンの炭素同位体比は沈降粒子のそれとほぼ等しい値を示した。このことは、湖底への沈降フラックスのほとんどが自生性の有機炭素であることを強く支持する結果となった。

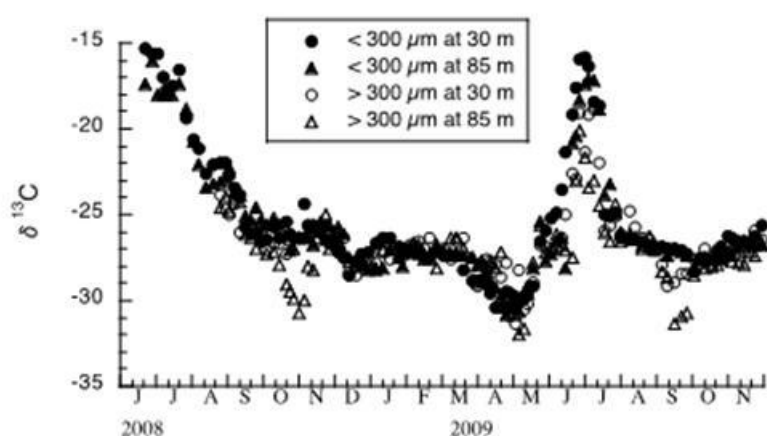


図10 琵琶湖北湖定点(N3.5)における、2008年6月～2009年11月の30 mおよび85 mでの炭素安定同位体比の季節変化。

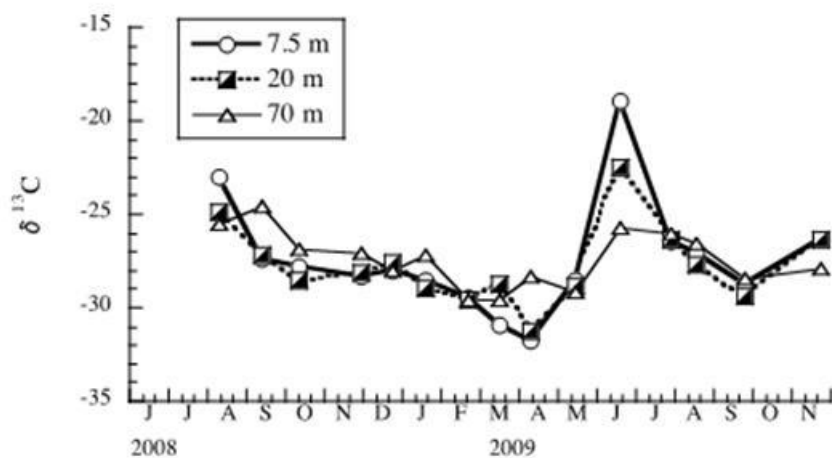


図11 琵琶湖北湖定点 (T1) における、2008年6月～2009年11月の7.5 m、20 m、70 mでの炭素安定同位体比の季節変化。

琵琶湖北湖に設定した46定点における湖底堆積物中の炭素含有量の水平分布をみると、第1湖盆中央部より若干北に偏って炭素含有量の高い部分が分布しており、 $12.6 - 57.8 \text{ mg g}^{-1}$ の範囲にあった(図12)。窒素含有量もほぼ同様の分布パターンを示し、 $1.9 - 8.8 \text{ mg g}^{-1}$ であった(図13)。リン含有量も同様の分布を示したが、炭素や窒素に比べてより顕著に北に偏った地点に集中して分布する傾向が認められ、 $0.23 - 0.90 \text{ mg g}^{-1}$ の範囲にあった(図14)。

本調査地点において炭素安定同位体比は北西域で低く、南東域で高くなる傾向を示したが(図15)、その変動幅は $-26.9 \sim -24.8\%$ と極めて類似しており、またセジメントトラップで捕集された沈降粒子のそれにほぼ一致した(図10を参照)。一方、窒素安定同位体比は $3.3 \sim 8.4\%$ を変動し、炭素含有量と同様に第1湖盆中央部より若干北に偏って高い値を示す傾向が認められた(図16)。

堆積物の分析で見られた、湖底堆積物表面における炭素、窒素、リンの集積箇所は第1湖盆中央部よりやや北に偏った地域であった。そして、これは琵琶湖北湖で夏季から秋季にかけて湖底近傍の溶存酸素量が最も低下する範囲と良い一致を示した。セジメントトラップを設置したN3.5はちょうどこの近傍に位置している。本研究で、30 mでの炭素フラックスより85 mでのフラックスが多くの場合で高かったことは、この地域へのセストン、あるいは再懸濁した堆積物の集積機構が存在する可能性を暗示させたが、堆積物表面における炭素、窒素、リン含有量や窒素安定同位体比の偏在性はこの仮説を強く支持するものであった。

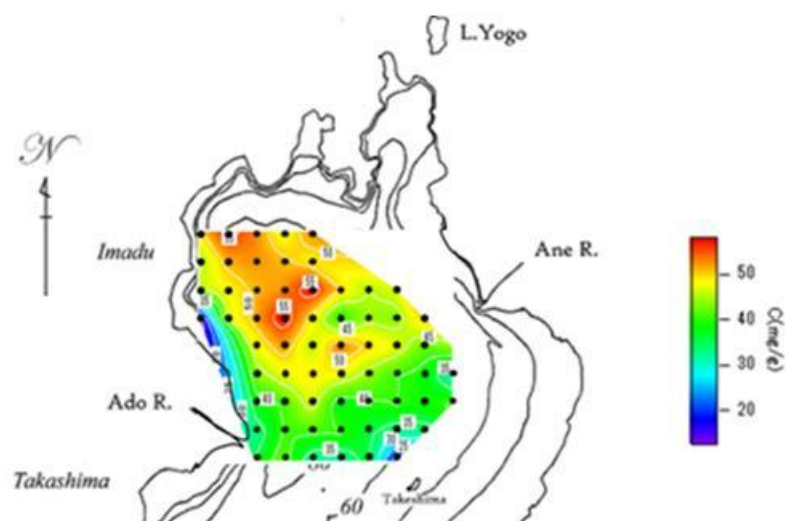


図12 琵琶湖北湖第1湖盆周辺水域における、2009年10月～2009年11月での湖底表面堆積物中の有機炭素含有量の水平分布。

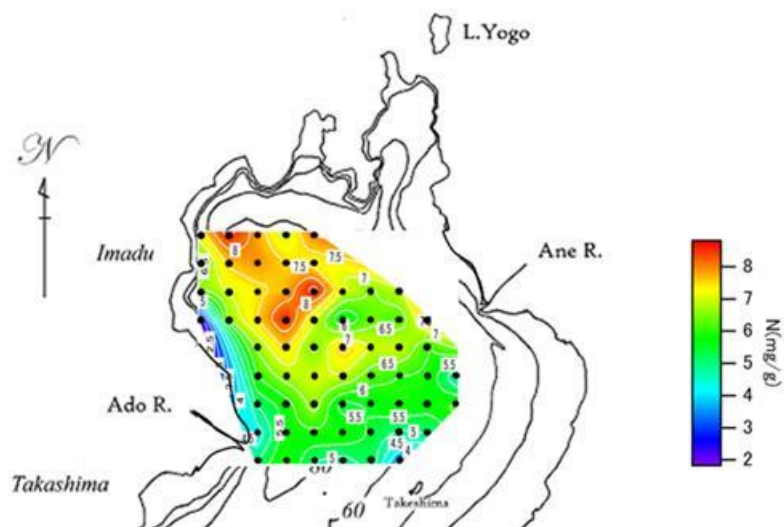


図13 琵琶湖北湖第1湖盆周辺水域における、2009年10月～2009年11月での湖底表面堆積物中の有機窒素含有量の水平分布。

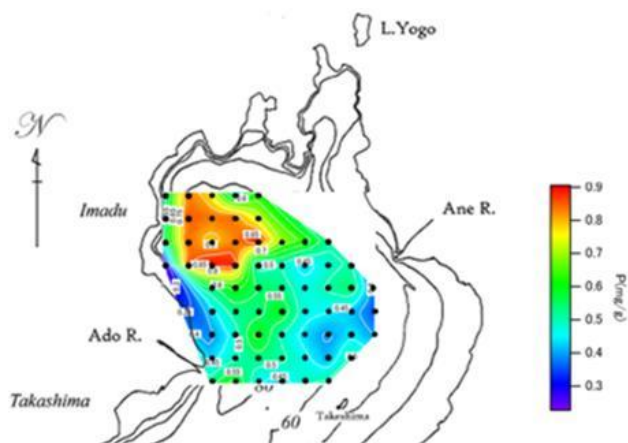


図14 琵琶湖北湖第1湖盆周辺水域における、2009年10月～2009年11月での湖底表面堆積物中のリン含有量の水平分布。

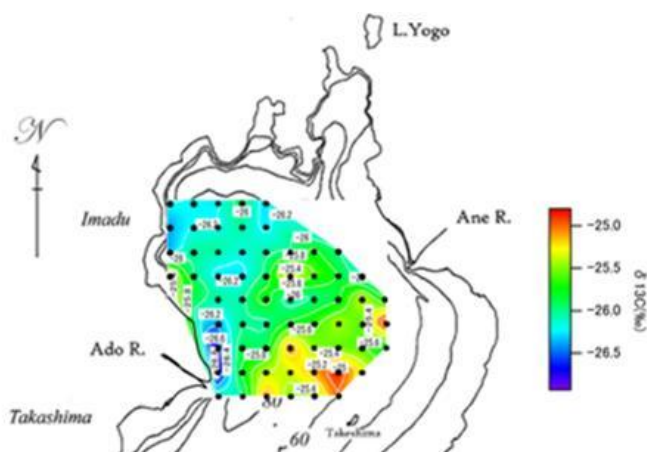


図15 琵琶湖北湖第1湖盆周辺水域における、2009年10月～2009年11月での湖底表面堆積物中の炭素安定同位体比の水平分布。

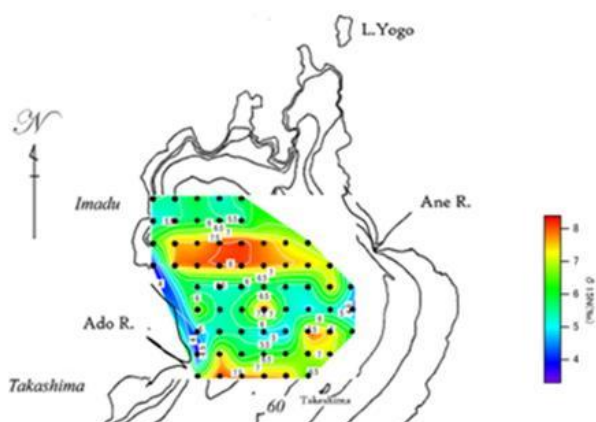


図16 琵琶湖北湖第1湖盆周辺水域における、2009年10月～2009年11月での湖底表面堆積物中の窒素安定同位体比の水平分布。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

本来、有機物は湖底へ沈降しながら分解されてゆくため、理論的には浅層での炭素フラックスより深層でのそのほうが遙かに小さいはずである。しかし、本研究の結果は全く逆であり、水平方向からの物質輸送が湖沖帯における有機物フラックスに影響を与えている可能性を示唆した。これは、湖における物質輸送過程に湖水の流動が大きく関わっている可能性を示しており、湖底への有機物輸送を考えると、重要な要素となることを示唆する。そして、湖水の流動、特に内部波に関わる湖水の動きは風向風速に大きく依存するため、気候変動に大きく影響される可能性を内在している。即ち、気候変動の長期トレンドが湖の沈降フラックスに影響を与える可能性を示している点において重要な知見を与えたものと確信する。また、鉛直循環期における沈降フラックスが過大評価する証拠を得たことは、今後同様の観測をする際の注意点を与え、また、これまでの報告を再検討する際においても重要な示唆を与えることになるだろう。

(2) 環境政策への貢献

本研究の成果は、温暖化が大型湖沼の生態系と物質循環に及ぼす影響評価のうえで不可欠な基礎的情報であり、温暖化影響予測モデルの高精度化に貢献する。この意味において、環境政策に貢献している。今後、陸水学会等での発表を通じて、成果の広報・普及に努める。

6. 引用文献

- 1) Verburg P, Hecky RE and Kling H (2009) Ecological consequence of a century of warming in Lake Tanganyika. *Science* 301: 505-507.
- 2) O'Reilly CM, Alin SR, Plisnier P-D, Cohen AS and McKee BA (2003) Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature* 424: 765-768.
- 3) Parsons TR, Maita Y and Lalli CM (1984) A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford.
- 4) Goto N, Kihira M and Ishida N (2008) Seasonal distribution of photosynthetically active phytoplankton using pulse amplitude modulated fluorometry in the large monomictic Lake Biwa, Japan. *J Plankton Res* 30: 1169-1177.
- 5) Genty B, Briantais JM and Baker NR (1989) The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochem Biophys Acta* 990: 87-92.
- 6) Platt T, Gallegos CL and Harrison WG (1980) Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J Mar Res* 38: 687-701.
- 7) Goto N, Miyazaki H, Nakamura N, Terai H, Ishida N, Mitamura O (2008) Relationships between electron transport rates determined by pulse amplitude modulated (PAM) chlorophyll fluorescence and photosynthetic rates by the traditional and common methods in natural freshwater phytoplankton. *Fund Appl Limnol*, 172: 121-134.
- 8) JIBP-PF Research Group of Lake Biwa (1975) Productivity of freshwater communities in Lake Biwa. In: Mori S and Yamamoto G (eds) Productivity of communities in Japanese Inland

- waters. Kyoto University, Otsu, pp 1-45.
- 9) Nakanishi M, Tezuka Y, Narita T, mitamura O, Kawabata K and Nakano S-i (1992) Phytoplankton primary production and its fate in a pelagic area of Lake Biwa. Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol 35: 47-67.
 - 10) Takahashi M, Hama T, Matsunaga K and Handa N (1995) Photosynthetic organic carbon production and respiratory organic carbon consumption in the trophogenic layer of Lake Biwa. J Plankton Res 17: 1017-1025.
 - 11) Urabe J, Nakanishi M and Kawabata K (1995) Contribution of metazoan plankton to the cycling of nitrogen and phosphorus in Lake Biwa. Limnol Oceanogr 40: 232-241.
 - 12) Yoshimizu C, Urabe J, Sugiyama M, Maruo M, Nkayama E and Nakanishi M (2002) Carbon and phosphorus budgets in the pelagic area of Lake Biwa, the largest lake in Japan. Verh Internat Verein Limnol 28: 1409-1414.

7. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない。

8. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文（査読あり）>

特に記載すべき事項はない。

(2) 口頭発表（学会等）

- 1) 伴 修平、後藤直成、由水千景、陀安一郎、石川俊之、熊谷道夫、永田俊：日本陸水学会第74回大会、大分（2009）「琵琶湖における一次生産と鉛直フラックスの連続測定」

(3) 出願特許

特に記載すべき事項はない。

(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

特に記載すべき事項はない。

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない。

(6) その他

特に記載すべき事項はない。