

植物プランクトン深部極大層の初期形成過程に関する実験的研究

EXPERIMENTAL STUDY ON THE INITIAL PROCESSES OF DYNAMICS AND STRUCTURE OF DEEP CHLOROPHYLL-A MAXIMA IN STAGNATION WATER AREA

武村武¹・古里栄一²・田村恵介³・有田正光⁴

Takeshi TAKEMURA, Eiichi FURUSATO, Keisuke TAMURA and Masamitsu ARITA

¹正会員 博(学) 東京電機大学 助教 理工学部建設環境工学科 (〒350-0394 埼玉県比企郡鳩山町石坂)

²正会員 博(工) 東京電機大学 研究員 理工学部建設環境工学科 (〒350-0394 埼玉県比企郡鳩山町石坂)

³学生会員 東京電機大学大学院理工学研究科 建設環境工学専攻 (〒350-0394 埼玉県比企郡鳩山町石坂)

⁴正会員 工博 東京電機大学 教授 理工学部建設環境工学科 (〒350-0394 埼玉県比企郡鳩山町石坂)

The Deep Chlorophyll-a Maxima (DCM) around thermocline is sometimes reported to be observed in the fields such as lakes or sea. However, various factors, such as physical, chemical and biological processes which affect the formation and maintenance of it are not well known. In this paper, the initial processes of dynamics and structure of DCM with/without thermocline were investigated by experimental studies. The experiments were conducted under the control of physical conditions. The sample water for experiments was collected from the water surface of the field pond, and zooplankton was removed by filtering apparatus. Vertical distributions of water temperature and chlorophyll-a were measured during experiments. The DCM was observed to be formed only with thermocline. Compared with previous studies, we concluded that the reduction of sinking velocity of phytoplankton around thermocline was most important mechanism for the formation of DCM.

Key words : *deep chlorophyll-a maxima, phytoplankton, thermocline, sinking velocity*

1. はじめに

湖沼・貯水池・内湾等の停滞性水域においては富栄養化に伴う植物プランクトンの大増殖が様々な水質障害を引き起こすことが社会問題化している。この増殖した植物プランクトンは空間的に局在する傾向が強いが¹⁾、その代表例であるアオコや赤潮等の水面集積現象に関しては多くの研究事例が存在する^{2),3),4)}。また、局在の事例としては、光量の多い表層ではなく有光層下端の水温躍層付近の深部極大層(DCM: Deep Chlorophyll-a Maxima)の存在が古くから知られており^{5),6)}、その発生実態や形成機構についても多くの研究事例がある^{1),7),8),9)}。

DCM の発生機構としては、植物プランクトンの弱光環境への適応、無機栄養塩と光の双方が利用可能な深部の環境の選好性、細胞の浮上・沈降作用などの多様なメカニズムが指摘されている^{1),7),8),10)}。Coon ら⁷⁾は、過去の多くの DCM 研究では、その初期形成過程と維持機構とが明確に分離されておらず、初期形成過程に関する研究例は必ずしも多くないと指摘している。つまり、DCM の特徴の一つは、数ヶ月以上の時間スケールで安定して存在することであるが、多くの研究では維持機構を研究対象としているのが現実である^{1),7),11)}。一方、形成初期過程については現地観測では適切なタイミングで調査することが困難なことに加え、DCM の形成条件であると考

えられる水温躍層を高精度で実験室において作成することが難しいことも原因となり十分な研究が行われてこなかったと考えられる。また、Pick ら¹¹⁾は水温躍層付近の Chl-a ピークの形成はシストの発芽が原因であることを報告しているが、DCM の形成初期一般の説明としては、課題が残ると考える。以上の背景に基づき、本研究は実験的に DCM の初期形成過程を明らかにすることを目的とする。なお、本研究の特徴は密度(水温)の鉛直分布のみの影響が検討可能な装置を使用して実験を実施した点にある。

2. 実験装置および方法

(1) 実験装置

実験装置は図-1 に示すように大小2つの円筒形水槽の組み合わせで構成され、内側の小水槽(直径90cm×高さ90cm)は植物プランクトンの増殖に関する諸量を測定するためのもの(増殖水槽と呼ぶ)、外側の大水槽(直径106cm×高さ126cm)は増殖水槽内の水温を制御するための補助的な水槽(外部水槽と呼ぶ)である。

実験装置では外部水槽に任意の水温の水を一定の高さまで入れて増殖水槽内に任意の強さの水温躍層を形成させることが可能である。なお、本報告に使用した実験での外部水槽内に入れる水は水温を15℃、水深45cmとし

ている。この下層の水温設定は、1) 実験装置の制御可能範囲内である、2) 温帯の湖沼における水温躍層を念頭に置く、という2点を踏まえた上で決定したものである。要するに、本実験装置を使用して DCM 形成に関わると考えるさまざまな要因のうち水温躍層の影響のみを検証することが可能となる。

(2) 試料水

図-2, 3に示す case 1(採水日: 平成20年6月14日), case 2(採水日: 平成20年6月21日)は両者とも東京電機大学内の第2調節池の表層水約1000Lを試料水として採取した上で実験を実施したものである。実験に先立って、実験中の動物プランクトンによる植物プランクトンの捕食の影響を排除するため、外部濾過装置(NISSO社、プライムパワー20)を用い、試料水を36時間かけて濾過して動物プランクトンを除去した。この濾過装置の孔径は、約 $50\mu\text{m}$ であった。なお、顕微鏡観察から試料水中に観測された種は、緑藻類の *Scenedesmus* 属(存在割合: 約75%)、珪藻類の *Fragilaria* 属(約4%)、緑藻類の *Coelastrum* 属(約2%)等が確認され、*Scenedesmus* 属が優占種であった。

試料水には十分な量の栄養塩を添加して栄養塩制限を回避した。添加栄養塩の窒素分としては硝酸カリウムを、リン分としてはリン酸三ナトリウムを使用した。添加後の濃度は Redfield 比を考慮して、それぞれ $10.1\text{mg}^{\text{N}}/\text{L}$ 、 $2.45\text{mg}^{\text{P}}/\text{L}$ とした(NP 比=7/1)。なお、実験は試料水採取の2日後の AM10:00 から実施した。

(3) 実験条件

実験中の光条件は実験装置全体を暗幕で覆うことにより外部光を遮断して任意に設定可能とした。また、増殖水槽の上部から人工的に市販の白色蛍光灯により照射するとともに照射時間と光強度を制御した。照度は試料水の優先種である *Scenedesmus* 属の最適照度を念頭におき 7000lux とし¹²⁾明暗条件は、L:D=13:11とした。また、実験では図-1に示した実験水槽を2個準備し、同一日に採水した同一試料水を使用して、水温躍層の有無の条件の基に同時に実験を実施した。

(4) 測定方法

実験における測定項目は、リン酸態リン($\text{PO}_4\text{-P}$)、クロロフィル a (Chl-a、植物プランクトン濃度の指標)、水温である。水温以外の分析方法は定法¹³⁾によった。水温測定にはサーミスタ(日機装ワイエスアイ社、YSI400 Series)を用い、測定時に静かに水槽内へ入れて測定を行った。測定時間間隔は1日毎とし、各項目の鉛直分布を計測した。なお、 $\text{PO}_4\text{-P}$ と Chl-a については水深5cmから75cmまでの範囲を10cm間隔、水温躍層付近ではより間隔を小さくして測定した。また、水温については水表面から最深部の80cmまで1cm間隔で測定した。測定のための試料水は、増殖水槽の中央部付近の各測定深度に設置した採水チューブの採水口より明時間(全日

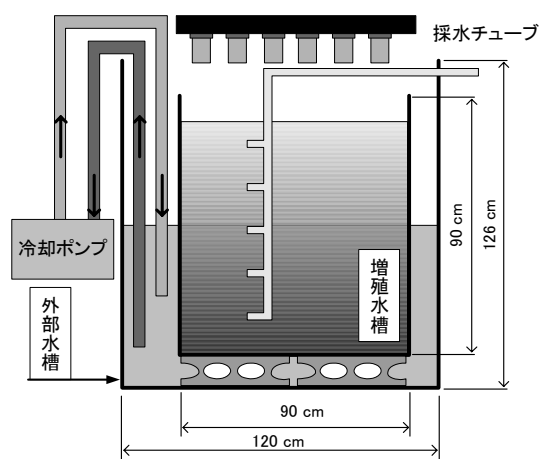


図-1 実験装置

AM11:00)に採水した。なお、採水操作では増殖水槽内はほとんど攪乱されず、水温躍層は破壊されないことが認められた。また、採水による水面低下量は 1mm/day 以下であり、その影響は小さいと考えて無視した。

3. 実験結果

図-2は case1, 図-3は case2の水温躍層の有無の両条件における水温と Chl-a の鉛直分布の経時変化に関する実験結果を示している。以下に両図より得られる知見について論ずる。

(1) 水温躍層の形成過程

水温躍層有りの実験ケース(図-2, 3の左側)を見ると、実験開始時に鉛直方向にほぼ均一であった水温分布が、1日後には水深40cm以深の水温が約 15°C に低下していること、それより浅い部分では深部からの冷却により4日目までは徐々に水温が低下するものの光の照射と大気からの伝熱により水表面近傍では約 25°C で安定して水温躍層が形成されていく様子が分かる。なお、実験期間中に水深60cmにおいて3.5cmピッチで横断方向の水温測定を適宜実施した。その結果、横断方向の水温は一定であることが認められた。これより実験水槽内に対流は生じていないことが確認された。なお、実験は暗幕内で行ったため、風による表層混合は生じ得ない。

一方、水温躍層無しの実験ケース(図-2, 3の右列)の鉛直水温分布の経日変化を見ると、実験期間を通じて顕著な鉛直水温分布の変化は認められない。ただし、水表面近傍の薄い層では光照射と大気からの伝熱の影響を受けて数 $^{\circ}\text{C}$ 程度の水温上昇が認められる。つまり、水表面近傍に薄い水温躍層が形成されているが、この水温躍層は安定なものであったことから、水槽内にはこれによる対流現象は発生していないと判定された。この様にして形成された水温鉛直分布は、現地の湖沼等で形成される表層部の循環混合層-水温躍層-深層の3層構造ではなく、水面付近から形成される水温躍層と深層の2層構造となっているのが特徴である。これは、循環混合層の形成要因である風等の混合外力が実験系では存在しないためである。しかし、DCMは水温躍層およびこれより深

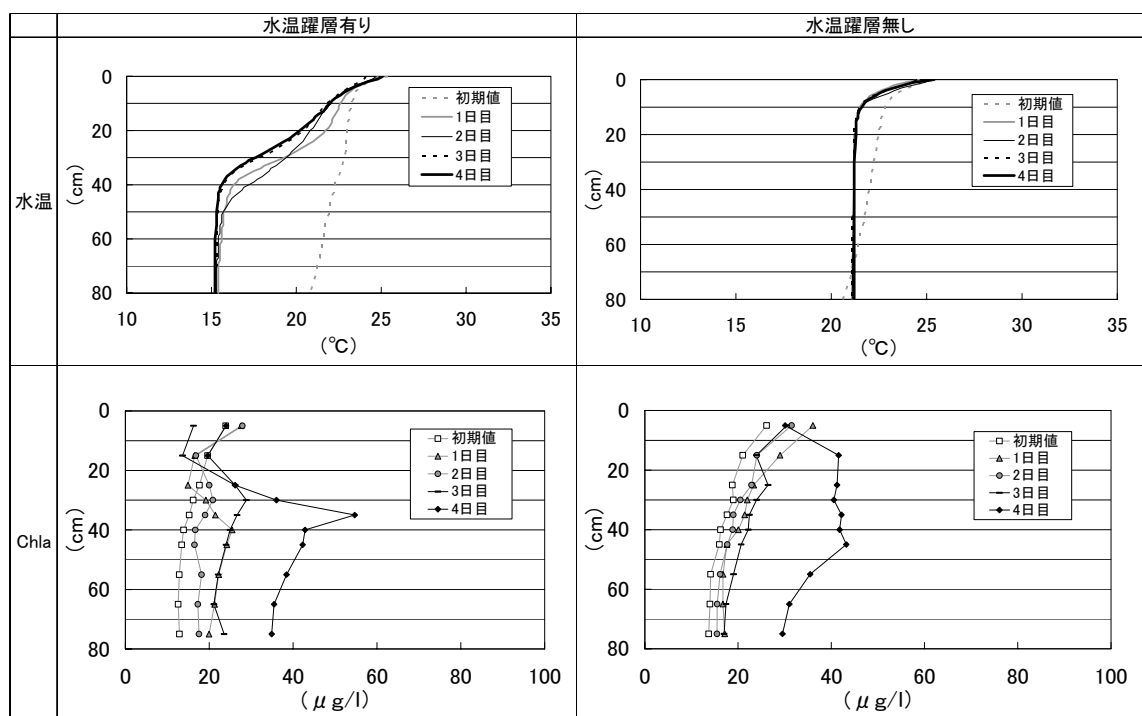


図-2 実験結果 (case1, H2O, 6 月 14 日) 左列：水温躍層有，右列：水温躍層無

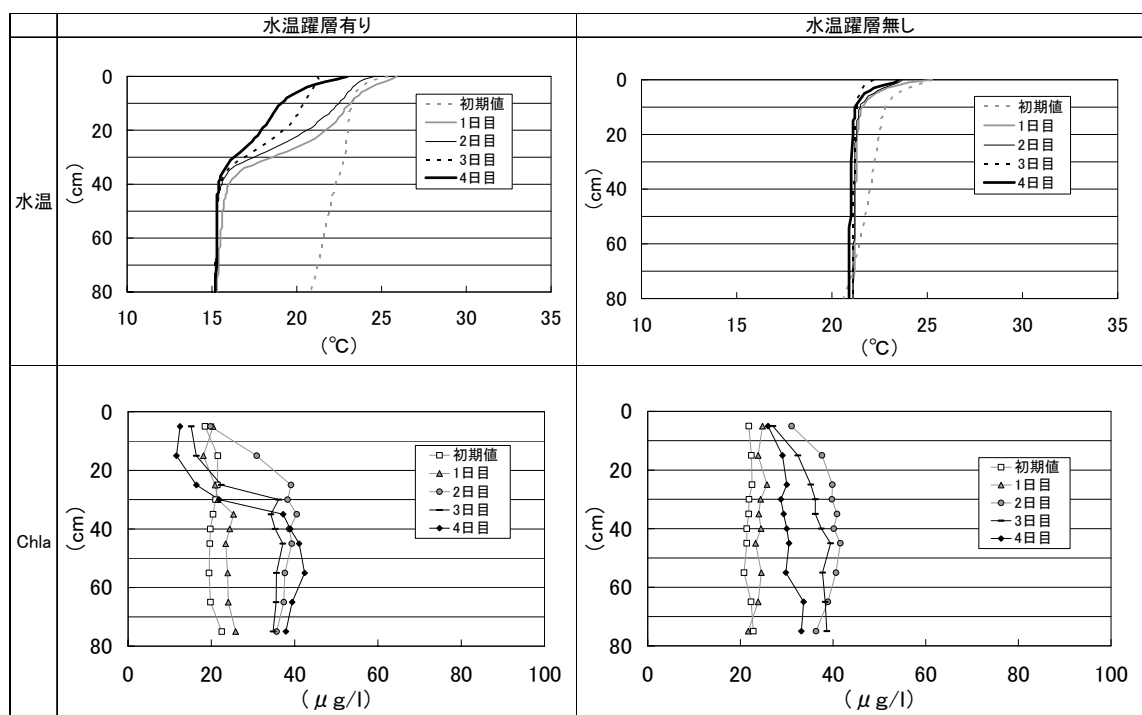


図-3 実験結果 (case2, H2O, 6 月 21 日) 左列：水温躍層有，右列：水温躍層無

部で生じる傾向があるため，DCM 形成初期過程の解明を目的としている本研究の目的達成の上での問題は生じないとする。

(2) Chl-a の鉛直分布の経日変化

Case1,2 の水温躍層有りの Chl-a の鉛直分布の経日変化 (図-2, 3 の左側) を見ると，実験開始時の鉛直に一樣な Chl-a の濃度分布が時間とともに変化し，水温躍層より下層において徐々に濃度が高くなってゆくことがわ

かる。こうした層を本論文では DCM として扱うこととする。一方，水温躍層無しの場合 (図-2, 3 の右列) は，case 1,2 で若干異なったパターンを示すものの，前述のように Chl-a 濃度が部分的に高くなっているところは認められない。

なお，case 1 では水温躍層の有無に関わらず表層付近で Chl-a 濃度が高い傾向が認められる。これは，本実験で使用した現地水中に遊泳性の渦鞭毛藻類の *Peridinium* 属が全体としては少数であるものの含まれており，それ

が遊泳によって表層に集積したためであると考えられる。一方 case 2 において、こうした傾向が確認されなかったのは、実験で用いた池水における植物プランクトン種構成の変化等に起因して、Chl-a 濃度の鉛直分布に与える *Peridinium* の影響が小さかったためであると考えられる。

以上の検討より、本実験では DCM 初期形成 (Chl-a 濃度の極大層の形成) は水温躍層が存在するとき、その下端部に形成されることが分かった。つまり、水温躍層が DCM 形成に関与していることが示唆されたと考える。以下では本実験において水温躍層が DCM 形成に寄与するメカニズムとともに、本実験において DCM の形成の要因となりうる他の項目についても検討する。

4. DCMの初期形成要因に関する考察

(1) 本実験におけるDCM形成要因

a) 光

DCM 形成要因の一つとして、ある程度深い水深での弱光環境を好む植物プランクトンの増殖による可能性が指摘されている^{14),15)}。これは、DCM 形成層が有光層下端で形成される事例が多いという現地における観測事実からの推察によるものである^{15),16)}。そこで、本実験装置における有光層の位置を確認するために、実験装置内における光の減衰を光量子計 (LI-COR Biosciences 社製, LI-250A) を用いて計測し、光の消散係数を算出した。算出された光の消散係数は 2.72m^{-1} であったことより、1%照度に相当する有光層水深は約 1.7m と推測される。本実験における DCM の形成は水深約 40cm 付近であったが、それは有光層下端より十分に浅い水深であるため、本実験における DCM 形成は、光条件によるものではないと結論づけられる。

b) 栄養塩

現地における水温躍層の上の水表面近傍の水塊は栄養塩濃度が低い場合が多い。この水表面近傍の栄養塩枯渇が DCM 形成要因となりうるとの指摘がある^{13),18)}。しかし、本実験における栄養塩濃度の鉛直分布の測定によれば、実験中の全期間に渡って水槽内のオルトリン酸態リン濃度は全層に渡って 0.05mg/L 以上であった。このことから水槽内の栄養塩濃度は植物プランクトンの増殖には十分なものであり、栄養塩枯渇は生じていないと判定された。よって、本実験における DCM 形成要因は水表面近傍の栄養塩枯渇によるものではないと結論づけられる。

c) 沈降

植物プランクトン細胞の比重はガス胞を有する藍藻類を除けば一般に水よりも重いものである¹⁶⁾。それ故、水面付近で増殖した植物プランクトンは、水温躍層を経由して水底へ向かって沈降する。この植物プランクトンの沈降速度がストークスの法則に従うとすれば、水温が上昇して水の密度が急増する水温躍層付近では沈降速度が減速するので (図-4 参照)、水温躍層付近の植物プランクトンの滞留がもたらされると考えられる。

この点を検討する為に図-3 の 2 日目から 4 日目の

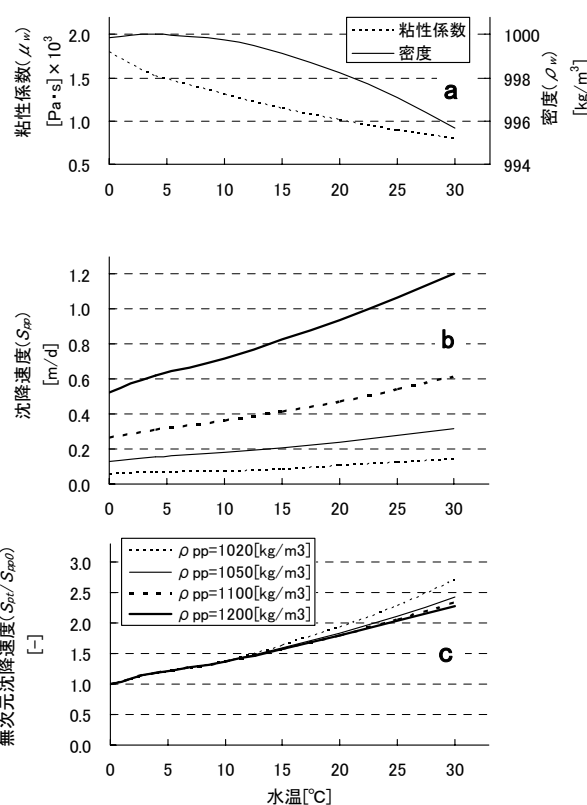


図-4 水温と密度・粘性の関係および水温と沈降速度の関係 (b, c の凡例は共通)

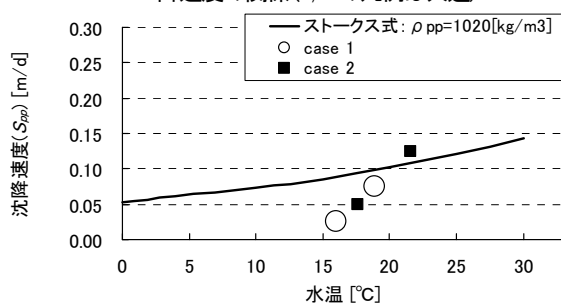


図-5 実験結果による沈降速度の推定結果とストークスの法則による計算結果の比較

Chl-a の鉛直分布の経時変化を注意深く見ると、水温低下による沈降速度の減少が伺える結果となっている。つまり、植物プランクトンの 2 日目から 4 日目のデータより、沈降に伴って生じたと考えられる水表面近傍の濃度低下領域が拡大し、低層の高濃度領域との境界が下方に移動していることが分かる。そして、この移動速度は 2 日目、3 日目、4 日目と遅くなっている。以上の実験事実より本実験における DCM 初期形成は水温躍層が植物プランクトンの沈降速度に影響を及ぼすことによって生じたと推察することが妥当であると考えられる。つまり、本実験では水温躍層が存在するとき DCM が形成されたことは既述であるが、ここではそのメカニズムとして水温躍層が植物プランクトンの沈降現象に影響を与えるためであることを明らかにしたものである。

ところで、本実験では水槽内に乱れは生じていないため、乱流拡散係数の鉛直方向の変化により DCM が形成される可能性^{5),19)}については排除できる。なお、水温低下

と沈降速度の定量的な関係については次節でより具体的に検討する。

(2) 植物プランクトンの沈降速度と水温の関係

本実験における DCM 形成は水温躍層が植物プランクトンの沈降現象に与える影響によるものであると考えられることを既述した。しかし、沈降現象に関しては表層近傍の Chl-a の濃度低下領域と低層の高濃度領域との境界の移動時間より推察して定性的に論じたものであった。ここでは、より定量的に実験結果より算出した沈降速度とストークスの法則による計算結果と比較して考察する。

a) 水温と沈降速度の関係 (ストークスの法則)

図-4 は水温と沈降速度の関係を次式に示すストークスの法則を用いて算出した結果を示す。

$$S_{pp} = \frac{1}{18\mu}(\rho_{pp} - \rho_w)gd^2 \quad (1)$$

ここに、 S_{pp} は沈降速度、 μ は水の粘性係数、 ρ_{pp} と ρ_w はそれぞれ植物プランクトンと水の密度、 g は重力の加速度、 d は球状と仮定した場合の植物プランクトンの直径である。

式(1)は沈降速度が水温によって変化する水の密度と粘性の影響を受けることを示している。図-4(a)は水温と水の密度と粘性の関係を示している。これにより、両者の沈降速度に対する寄与の度合いを知ることができる。

図-4(b)は植物プランクトンの密度 ρ_{pp} をパラメータとして水温と沈降速度の関係について式(1)より算出した結果を示している。なお、植物プランクトンの密度は種や生理学的な状態によって異なるものであるが、図中の計算例では一般に使用されている $1020 \sim 1200[\text{kg/m}^3]$ ¹⁶⁾ を使用している。また、計算に使用する植物プランクトンの直径 d としては本実験の試料水での優先種であった緑藻綱の *Scenedesmus* 属の直径である $10\mu\text{m}$ を用いている。同図より植物プランクトンの密度によらず水温上昇とともに沈降速度が増加すること、植物プランクトンの密度が大きいほど水温上昇による沈降速度の増加が顕著になることなどが分かる。

また、図-4(c)は各密度の植物プランクトンの沈降速度を水温 0°C の場合の沈降速度 S_{pp0} で無次元化した結果を示している。同図より無次元沈降速度は水温上昇とともに大きくなること、また、低温域では植物プランクトンの密度の影響は小さいが 15°C より高温で顕在化することが分かる。

ところで、現地において一般に DCM が形成されるケースの水温躍層付近の水温差は $5 \sim 10^\circ\text{C}$ の場合が多い。

図-4(c)より、例えば上層が 25°C であり下層が 15°C の水温躍層が存在する場合の植物プランクトンの下層の沈降速度は上層に対して約 3 割程度減少することになる。

b) 沈降速度に関する実験結果とストークスの法則の比較

実験における沈降速度を Chl-a 濃度のピーク値を示す位置を時間的に追跡することによって次式で求めた。

$$S_{pp-obs} = \frac{\Delta h}{\Delta t} \quad (2)$$

ここに、 S_{pp-obs} は実験結果から算定した沈降速度、 Δh は経過時間 Δt における Chl-a 濃度のピーク値を示す位置の沈降幅 $[\text{m}]$ である。

図-5 中のプロットは本実験結果より式(2)で計算された沈降速度と水温の関係をプロットしたものである。同図のプロットに対応する水温の値には Δh の幅の層の平均値を採用した。また、図中には比較のために、細胞密度 $\rho_{ss} = 1020[\text{kg/m}^3]$ と仮定して式(1)のストークスの式より計算される沈降速度と水温との関係を併せて示している。

同図より実験結果とストークスの式による計算結果を比較すると、沈降速度がオーダー的に一致すること、両者とも沈降速度と水温が正の相関を持っているなどの一致点が認められる。この結果は水温躍層が沈降速度に与える影響が DCM の形成をもたらすという既述の推察を補強する結果であると考えられる。

しかし、詳細に見るとストークスの式で計算される沈降速度に対する水温の影響は実験結果より小さい事が認められる。この乖離の原因は、本実験における測定が 1 日おきであるために沈降速度の推定精度は高くはないこと、植物プランクトンの沈降速度はそれぞれの個体の沈降速度ではなく間接的に求められていること、球形ではない細胞や群体形状の植物プランクトン（本実験の場合は、緑藻類の *Scenedesmus* 属）に球形を仮定したストークスの法則を適用したことなどが考えられるものの、詳細な原因については不明である。よって、植物プランクトンの沈降速度を精度高く見積もるためには今後の追加的な検討が必要であると考えている。

(3) DCM 初期形成機構に関する歴史との関連

実際の水域における DCM 初期形成と維持機構についての初期の研究では沈降速度や乱流拡散係数の鉛直分布など、物理的な過程が重要な役割を演じている可能性があると考えられてきたものの多様な要素が関係しているため結論を出すには至らなかった^{5),6),17)}。その中で Steele 等⁶⁾は DCM 形成には水温躍層下部の沈降速度の減少が原因となりうる点に着目している。しかし、ストークスの法則から推定した植物プランクトンの沈降速度は現地での観測値に比較してオーダーが 2~3 程度と非常に大きくなることから、最終的には生物学的な要因の影響が卓越しているとの結論を得ている。また、彼等の研究は維持機構についてのものであり、その形成過程と維持機構との分離を行われていない。その後の沈降速度の変化に着目した研究でも深部での栄養塩や光条件に応じた生物学的な応答性との関連で考察されており^{18),19)}、純粋な物理的な過程としての植物プランクトンの沈降現象と DCM 形成との関係に関する研究は存在しない。

本研究では研究史的には古いテーマではあるものの、現象を単純化した実験を行い DCM 初期形成が植物プランクトンの沈降現象のみによって説明しうる可能性を明

らかにした点に新規性があると考える。

なお、本実験で DCM を形成したのは試料水中で優占種であった緑藻類の *Scenedesmus* 属である。一方、一般に現地において DCM を形成する植物プランクトンは珪藻類²⁰⁾²¹⁾であることが多い。その意味では本実験で観察した緑藻類は必ずしも現地の代表的種ではない。しかし、本研究で提案した植物プランクトンの沈降による DCM 形成という観点からは、植物プランクトンの種が問題ではなく、それが遊泳や浮力制御等の能力を保持するかどうかの問題である。その意味では本実験での優占種である緑藻類の *Scenedesmus* 属は珪藻類と同様に遊泳や浮力制御等の能力を有していないことから、現地での現象を説明する上では問題がないと考えられる。

ところで、本研究においては DCM の初期形成において物理的な沈降現象が重要な役割を果たすと結論付けたが、現地の植物プランクトンの沈降速度は、生理学的な状態や化学変化を受けても変動する^{16),19)}。従って、植物プランクトンの現地での沈降速度を精度高く見積る研究が必要である。さらに、本実験では検証できなかった DCM 形成機構として指摘されている要素を確認するために、例えば消散係数を上げて有光層を上層厚に一致させる、あるいは栄養塩を下層のみに付加し栄養塩の鉛直分布を変化させる等、といった新たな制御を行うことによって、さらに現象解明を進めることができると考えられる。また、実験水槽内における植物プランクトンの活性を評価するために、溶存酸素の測定等を行うことも必要となろう。なお、現地における DCM 初期形成と維持機構については、これらの実験的な知見を総合化し、前述の生理学的な状態や化学変化等を組み合わせたモデルの開発が不可欠であり、これも残された課題である。

5. まとめ

本研究は停滞水域において観測される植物プランクトンの深部極大層 (DCM) の初期形成過程を実験的に検討し、その形成機構を明らかにしようとしたものである。実験装置は水温躍層の他に光条件や栄養塩の濃度などの制御が可能であり単純化された物理条件を再現しうるものとした。実験は現地湖沼で採取した試料水を濾過した上で約 4 日間実施した。その結果、DCM は水温躍層の存在という物理条件のみでも形成されうることを明らかにした。また、そのメカニズムとしては水温躍層が形成された条件下において植物プランクトンが沈降するとき、その沈降過程の水温低下がもたらす沈降速度の減少にあることを明らかにした。さらに、従来指摘されている DCM 形成機構と我々の研究結果の関係について論じた。

参考文献

- 1) Klausmeier, C. A. and Litchman, E. : Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns, *Limnol. Oceanogr.*, vol.46, pp.1998-2007, 2001.
- 2) Paerl, H. W. : Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters, *Limnol. Oceanogr.*, vol.33, pp.823-847, 1988.
- 3) Oliver, R. L. and Ganf, G. G. : Freshwater Blooms, *The Ecology of Cyanobacteria*, Whitton, B.A. and Potts, M. eds., , Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp.149-194, 2000.
- 4) Cooke, G. D., Welch, E. B., Peterson, S. A. and Nichols, S. A. : Restoration and Management of Lakes and Reservoirs, Taylor & Francis, 2005.
- 5) Jerlov, N. G. : Maxima in the vertical distribution of particles in the sea, *Deep-Sea Research*, vol.5, pp.173-184, 1959.
- 6) Steele, J. H. and Yentsch, C. S. : The Vertical Distribution of Chlorophyll, *J. mar. biol. Ass. U.K.* vol.39, pp.217-226, 1960.
- 7) Coon, T. G., Lopez, M., Richerson, P. J., Powell, T. M. and Goldman, C. R. : Summer dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe, *Journal of Plankton Research*, vol.9, pp.327-344, 1987.
- 8) Moll, R. A. and Stoermer, E. F. : A hypothesis relating trophic status and subsurface chlorophyll maxima in lakes. *Archiv fur Hydrobiologie*, vol.94, pp.425-440, 1982.
- 9) Fee, J. : The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lake of the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario: Implication for primary production estimates, *Limnol. Oceanogr.*, vol.21, pp.767-783, 1976.
- 10) 中西正己, 関野樹, 紀本岳志, 津田良平, 熊谷道夫 : 琵琶湖で 1994 年 9 月に観測された水温躍層内クロロフィル極大層形成に関する仮説, *陸水学雑誌*, vol.60, pp.125-137, 1999.
- 11) Pick, F. R., Nalewajko, C. and Lean, D. R. S. : The origin of a metalimnetic chrysophyte peak, *Limnol. Oceanogr.*, vol.29, pp.125-134, 1984.
- 12) ARUGA, Y. : Ecological Studies of Photosynthesis and Matter Production of Phytoplankton I. Seasonal Changes in Photosynthesis of Natural Phytoplankton, *Bot. Mag. Tokyo.*, vol.78, pp.280-288, 1965.
- 13) 日本分析化学会北海道支部 : 水の分析 (第 5 版), 化学同人, 2005.
- 14) E. G. Jorgensen : The adaptation of plankton algae. IV. Light adaptation indifferent algal species, *Phycol. Plant.*, vol.22, pp.1307-1315, 1969.
- 15) Tilzer, M. M., Paerl, H. W. and Goldman, C. R. : Sustained viability of aphotic phytoplankton in Lake Tahoe (California-Nevada), *Limnology and Oceanography* vol.22, pp.84-91, 1977.
- 16) Reynolds, C. S. : The ecology of phytoplankton, Cambridge University press, 2006.
- 17) Riley, G. A., Stommel, I. H. and Bumpus, D. F. : Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic, *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, 12, pp.1-169, 1949.
- 18) Heaney, S. I., Davey, M. C. and Brooks, A. S. : Formation of sub-surface maxima of a diatom within a stratified lake and in a laboratory column *Journal of Plankton Research*, 11 (6), pp.1169-1184, 1989.
- 19) Tilman, D. and Kilham, P. : Sinking in freshwater plankton: some ecological implications of cell nutrients status and physical mixing processes, *Limnol. Oceanogr.*, 21, pp.409-417, 1976.
- 20) Fahnenstiel, G. L. and Glimme, J. M. : Subsurface chlorophyll maximum and associated *Cyclotella* pulse in Lake Superior., *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 68, pp.605-616, 1983.
- 21) Davey, M. C. and Heaney, S. I. : The control of sub-surface maxima of diatoms in a stratified lake by physical, chemical and biological factors, *J. Plankton Res.*, 11, pp.1185-1189, 1989.

(2009. 9. 30 受付)