

## 物理・化学（水温・光・栄養塩）環境とプランクトン群集構造から診た古代湖：バイカル湖と琵琶湖

中西正己\*

### はじめに

1992年リオ・デ・ジャネイロで開かれた地球サミットで生物多様性条約が締結されたのをきっかけに、国際生物科学連合（IUBS）、環境問題科学委員会（SCOPE）及び国連教育科学文化機構（UNESCO）が生物多様性科学国際計画（International Programme of Biodiversity Science）を提唱しました。この計画の一環として文部省は、学術創成研究「地球環境攪乱下における生物多様性の保全および生命情報の維持管理に関する総合的研究（1997-2001）」を立ち上げ実施しました。

今日ご紹介させていただくバイカル湖<sup>1)</sup>と琵琶湖の生態系を支える食物連鎖の基盤であるプランクトン群集の構造に着目した話題は、学術創成研究のテーマの一つである「生態系機能の多様性」に関する基礎的研究成果の一部です。「生態系機能の多様性とは何か」、概念としては理解されていますが、その実態の解明はまだなされていないのが現状です。

水界の生態系の構成要素の一つである生物群集を有機的に繋ぐ食物網を通しての物質の流れの過程は、植物プランクトン群集を構成する藻類のサイズにより異なるという仮説の上に立って行われた調査結果のいくつかを紹介します（中西，2003，参照）。

### バイカル湖と琵琶湖の形状

バイカル湖と琵琶湖は、地球の断層活動によ

り夫々3,000万年、300万年前に誕生した構造湖で古代湖（誕生して10万年以上経つ湖沼）とも呼ばれています。

バイカル湖は、表面積、31,500 km<sup>2</sup>（世界の淡水湖沼で8番目：琵琶湖の820倍の面積）、世界最大の水深（1,620 mとも1,741 mとも言われています）と容積（23,760 km<sup>3</sup>：世界の淡水の20-25%に相当）を有する世界最古の湖です（表1）。一方、琵琶湖は、表面積、674 km<sup>2</sup>（世界の淡水湖沼で129番目）、最大水深、104 m、容積、28 km<sup>3</sup>とバイカル湖など世界の大湖沼にくらべると小さい湖ですが、日本では最古・最大の湖です（表1）。

表1. バイカル湖と琵琶湖の形状

	バイカル湖	琵琶湖
標高 (m)	456	85
経度	104-110° E	136° E
緯度	51-56° N	35.0-35.5° N
最長 (南北)	640km	68km
最大幅	80km	23km
最大水深	1,620m (1,741m)*	104m
平均水深	740m	41m
表面積	31,500km <sup>2</sup> **	674km <sup>2</sup>
容積	23,760km <sup>3</sup> ***	28km <sup>3</sup>
流入河川	336	118
流出河川	1 (アンガラ川)	1 (瀬田川)

\*世界湖沼の最大水深、\*\*世界最大面積の湖沼は塩湖、カスピ海（374,000km<sup>2</sup>）：バイカル湖は世界で8番目、琵琶湖は129番目）\*\*\*世界最大の水量（世界の淡水の20-25%に相当、琵琶湖の820倍）

\*京都大学名誉教授

バイカル湖と琵琶湖の物理・化学（水温・光・栄養塩）環境（1990-2001）

水温と光環境

バイカル湖と琵琶湖のプランクトン群集の生活と密接に関係する物理・化学諸量（水温・光・栄養塩など）を表2にまとめました。

表2. バイカル湖と琵琶湖の物理化学諸量の比較（1990-2001）

	バイカル湖	琵琶湖
水温の年間変動	0-16℃	6.8-28℃
日補償深度 (m)	19-80m	8-18m
pH	7(冬)-7.4(夏)	6.8(冬)-8.6(夏)
溶存酸素 (mg/l)	10-12mg/l	2-12mg/l
溶存無機窒素化合物-N	~1-5μM	~6-25μM
溶存無機リン酸態-P	~0.05-0.35μM	~0.02-0.07μM
溶存有機炭素	~1.400mg/m <sup>3</sup>	~1.400 mg/m <sup>3</sup>
植物プランクトンの基礎生産量	80-250g C/m <sup>2</sup> /year	120-250g C/m <sup>2</sup> /year

バイカル湖の水温は季節的に0-16℃の範囲で変動します。琵琶湖（6.8-28℃）に比べかなり低い水温です。水温の鉛直分布の季節変動パターンも両湖間で大きな違いがあります（図1）。バイカル湖は、12-4月に結氷（最大120-150cm）し0℃の表面水温から水深と共に徐々に水温が上昇することにより形成される逆列成層と7-10月に見られる表層水の水温が深層水のそれより高い正列成層と年2回の水温成層が見られる dimictic lake です（バイカル湖では、2つの成層期に挟まれた6月と11月に水の鉛直

循環が活発になります）。一方、冬季でも表面水温が6.8℃を維持する琵琶湖では、1-3月に水の鉛直循環が活発化し逆列成層は見られず4月から成層の形成が始まり6-11月にかけて年一回だけ明瞭な正列成層が形成される monomictic lake です。

湖沼の動態の原動力となる植物プランクトンの光合成による有機物生産に不可欠な水中の光環境もバイカル湖と琵琶湖では大きく違います（表2, 図1）。

太陽光は、水中では水深とともに指数関数的に減衰します。表水面の太陽光（100%）の1%の光の届く深度を日補償深度（daily compensation depth）と呼びます。植物プランクトンが1日に光合成により生産する有機物量と1日に自己呼吸により消費する有機物量が等しくなる深度を意味します（日総生産量—日呼吸量 = 0）。バイカル湖の日補償深度は19-80mと季節的に大きく変動します。植物プランクトンを主成分とする比較的懸濁物質の多い表層水と少ない深層水の混合が活発化する循環期（6月と11月）に日補償深度は最大（~80m）に、植物プランクトンの多い表層水と深層水が混合しない正列成層期（8-9月）に最少（~19m）になる傾向が見られます。琵琶湖の日補償深度は、バイカル湖に比べ非常に浅く、プランクトン藻量の増加や多雨による河川からの懸濁物質の負荷の増大する6月と9-10月に最少（~8m）に、水の鉛直循環の活発になる12-3月に最大（~18m）になります。

単位体積当たりで評価される植物プランクトンの光合成による有機物生産量（mg C/m<sup>2</sup>/year）は、貧栄養水域に比べ植物プランクトンの濃度の高い富栄養水域で高い値を示しますが、単位面積当たり（水柱当たり）で評価される有機物生産量（mg C/m<sup>2</sup>/year）では日補償深度

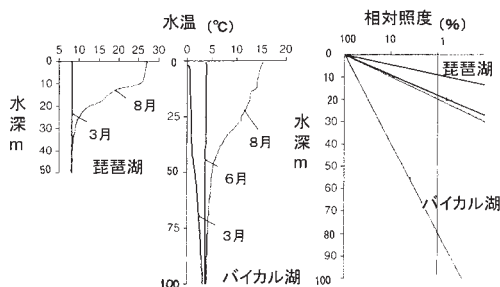


図1. バイカル湖と琵琶湖の水温の鉛直分布の季節変化と日補償深度

で補償されるため栄養状態の異なる湖沼間で大きな違いは見られません。

バイカル湖の単位体積当たりの植物プランクトンの有機物生産量は、琵琶湖のそれよりかなり低い値ですが、琵琶湖に比べ著しく深い日補償深度を有する光環境によりバイカル湖は面積当たりの有機物生産量は琵琶湖とほぼ同じ値を示します(表2参照, バイカル湖: 80-250g C/m<sup>2</sup>/year, 琵琶湖: 120-250 g C/m<sup>2</sup>/year)。

### 化学環境-1: 硝酸態窒素と溶存リン酸態リン濃度

両湖のプランクトン藻の利用可能な窒素・リンの主要な形態は硝酸態窒素(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)と溶存リン酸態リン(SRP: PO<sub>4</sub><sup>-3</sup>-P)です。NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-NとPO<sub>4</sub><sup>-3</sup>-P濃度は、バイカル湖で夫々1-5μM, 0.05-0.35μM, 琵琶湖では6-25μM, 0.02-0.07μMの範囲で季節的に変動します(表2)。両湖のNO<sub>3</sub><sup>-</sup>-NとPO<sub>4</sub><sup>-3</sup>-P濃度の関係は対照的です(図2)。バイカル湖のNO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N濃度は琵琶湖に比べ低い値を示し季節変動も小さいですが、PO<sub>4</sub><sup>-3</sup>-P濃度は高く季節的にも大きく変動します。一方、琵琶湖は逆にNO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N濃度の季節変動は大きいですがPO<sub>4</sub><sup>-3</sup>-P濃度は低い値を維持し殆ど季節変動が見ら

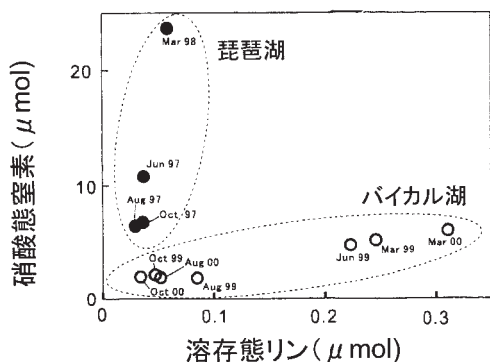


図2. バイカル湖と琵琶湖の溶存リン酸態-Pと硝酸態-N濃度比

れません。図2からNO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N/PO<sub>4</sub><sup>-3</sup>-P比(モル比)を求めますと両湖間で大きな違いが見られます(バイカル湖, 15:1, 琵琶湖, 310:1)。

### 化学環境-2: 懸濁態炭素: 窒素: リン比 (PC: PN: PP比)

プランクトン藻体が90%以上を占める両湖の懸濁態物質中の炭素(PC): 窒素(PN): リン(PP)比(モル比)をRedfield (1958)が提唱したプランクトン藻体の理想的な生元素C:N:P比(106:16:1)と比較し両湖のプランクトン藻の生活する化学環境の特徴を探ってみます。Redfield比は海洋のプランクトン藻を対象にした結果ですが淡水プランクトン藻や付着藻についても適用できることがHillebrand and Sommer (1999)とHealey and Henzel (1979)によって検証されました。両湖ともPC:PN比はほぼRedfield比(7:1)に近い値を示します。PN:PP比は、バイカル湖で13:1とRedfield比(16:1)に近い値を示しますが琵琶湖では20:1-36:1とかなり高い値を示し両湖間で大きく違います(図3)。

NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N:PO<sub>4</sub><sup>-3</sup>-P=15:1とRedfield比に近い化学環境下にあるバイカル湖のプランクトン藻体のPC:PN:PP比はRedfield比に近い102:13:1を示します(Genkai-Kato, *et al*, 2002)。バイカル湖はプランクトン藻の育成に理想的なバランスの取れた環境であると言えま

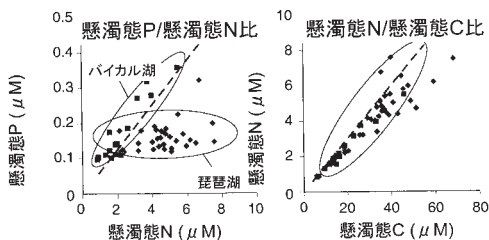


図3. バイカル湖と琵琶湖の懸濁態-P/懸濁態-N比及び懸濁態-N/懸濁態-C比

す。一方、 $\text{NO}_3^{-1}\text{-N}:\text{PO}_4^{-3}\text{-P}=310:1$ と著しく高い琵琶湖のPC:PN:PP比は160:20:1~250:36:1とRedfield比に比べPN:PP比が著しく高く琵琶湖はプランクトン藻にとってリン律速の環境であるように見えます (Tezuka,1985, Nakanishi *et al*, 1990)。バイカル湖や琵琶湖と同じ古代湖であるマラウイ湖とヴィクトリア湖のPC:PN:PP比は夫々150:18:1, 243:19:1であることが報告されています (Guildford and Hecky, 2000)。

### プランクトン

海洋・湖沼・大川などの水中で遊泳力が弱く浮遊生活をしている生物群をプランクトンと定義しています。プランクトンは、独立栄養か従属栄養型の「バクテリアプランクトン (bacterioplankton)」、独立栄養の「植物プランクトン (phytoplankton)」と従属栄養の「動物プランクトン (zooplankton)」に大別されます。

プランクトンは更にサイズにより femtoplankton (0.02-0.2 $\mu\text{m}$ : ウィルス), picoplankton (0.2-2 $\mu\text{m}$ : バクテリア), nanoplankton (2-20 $\mu\text{m}$ : 藻類・鞭毛虫・繊毛虫), microplankton (20-200 $\mu\text{m}$ : 藻類・ワムシ・甲殻類), mesoplankton (0.2-2mm), macroplankton (2-20mm), megaplankton (>20mm) と7つに分けられています。クラゲはその大きさにより meso から megaplankton にはいるプランクトンです。

バイカル湖と琵琶湖で食物連鎖を通して物質循環に大きな役割を果たしているプランクトンは、ピコ・ナノ・マイクロプランクトンです。両湖の沖帯の食物連鎖は主に光合成により有機物生産を行うピコ・ナノ・マイクロプランクトン藻によって支えられています。

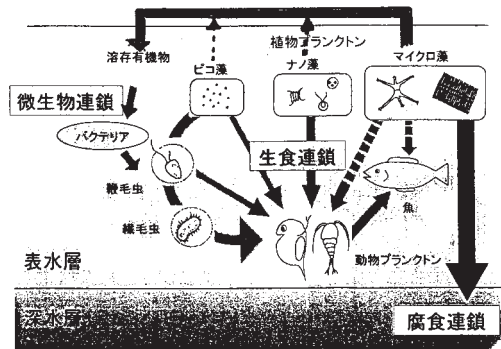


図4. サイズによりプランクトン藻は食物連鎖への関わり方が異なる

### プランクトン藻の光合成により生産された有機物の行方

プランクトン藻の光合成により生産された有機物は、湖沼でどのような運命をたどるか整理してみました。

- 1) 呼吸による消費分解：すべてのプランクトン藻に共通する分解過程です。琵琶湖では、日総生産量の23 - 38%が自己呼吸により分解されます (Nakanishi *et al*, 1992)。
- 2) 食物連鎖を通して摂食分解：プランクトン藻はそのサイズにより摂食・分解過程は違います (図4)。
  - 2)-1. 生食連鎖：多くのプランクトン藻は生きた藻体で動物プランクトンやプランクトン食の魚介類に直接摂食されます。バイカル湖や琵琶湖では重要な過程の一つです。琵琶湖では、日総生産量の7-35%が動物プランクトンに摂食されることが報告されていますが、1989年7月の調査では95-195%と植物プランクトンの日総生産量を上回る有機物が動物プランクトンにより摂食される結果も得られています (Nakanishi *et al*, 1992)。
  - 2)-2. 微生物連鎖：動物プランクトンや魚

介類に摂食されなかったプランクトン藻（主に大型のマイクロプランクトン藻）の藻体の殆どは、自己分解により溶存有機物化\*し水中に放出されます。この溶存化された藻体は、バクテリアに利用されます。バクテリアは鞭毛虫・繊毛虫・ワムシ・ミジンコなどの甲殻類を経て魚介類へと転流します。この過程を**微生物連鎖**と言います（\*外洋など貧栄養水域では窒素やリン欠乏のため光合成によって生産された有機物が蛋白質などに転流できないため光合成中に余剰の有機物を糖類として細胞外へ排出することも知られています。外洋では多糖類として光合成によって生産された有機物の90%以上が排泄されることが報告されています。また、琵琶湖では低分子のグリコール酸として日総生産量に1-11%が排泄され、バクテリアのエネルギー源として利用されています（Tanaka *et al.*, 1974）。

2)-3. **腐食連鎖**：生食連鎖・微生物連鎖を通して摂食・分解されなかったプランクトン藻の死骸は、水中や湖底でデトライタス食の動物に摂食されます。この過程に関する情報は今後の調査研究を待たねばなりません。プランクトン藻体のたどる他の過程として溶存有機物化した藻体の一部は水中で光化学反応により分解されたり、死骸の一部は化石化の道を進ることも知られています。

### サイズ分画（ピコ・ナノ・マイクロプランクトン）によるプランクトン藻とその行方

水界の食物連鎖の中で植物プランクトンは動物プランクトンや魚介類の直接・間接の餌資源として位置づけられています。しかし、前述の

ようにプランクトン藻の行方は多様です。植物プランクトンを構成しているプランクトン藻は多様でそのサイズにより異なった過程を経て転流します。一番小さいサイズのピコプランクトン藻（シアノバクテリア）は、餌としてナノ動物プランクトン（鞭毛虫・繊毛虫）からマイクロ動物プランクトン（ワムシ・甲殻類）と広く利用されますが、ナノプランクトン藻（2-20 μm）は主にマイクロ動物プランクトンや魚介類に摂食されます。一番大きいマイクロプランクトン藻（20-200 μm）は、プランクトン食の魚介類には摂食されますが動物プランクトンには殆ど摂食されず自己分解を起こし溶存有機物として水中に放出されます（マイクロ藻だけでなく生食連鎖を通して転流しなかった他のサイズのプランクトン藻も自己分解により溶存有機物化の過程を辿ります）。生食連鎖の過程を経ず水中に溶存有機物として存在するプランクトンの藻体の殆どはバクテリアに利用され、**鞭毛虫・繊毛虫**に繋がる**微生物連鎖**を通して転流します。

バイカル湖と琵琶湖の**有光層**（水表面から日補償深度までの層）中に存在するプランクトン藻の生物量は、炭素量にして、夫々3.2-19.2 μg/l, 40.4-316 μg/lです（Sekino *et al.*, 2007）。

バイカル湖のプランクトン藻の単位体積当たりの濃度は、琵琶湖の1/10以下と極めて低い値です。さらに、両湖の植物プランクトンのサイズ構成を比較してみると、バイカル湖は全プランクトン藻の生物量に占める大型のマイクロプランクトン藻の割合は18%以下であるのに対して、琵琶湖は34-50%と非常に高い値を示します。バイカル湖の植物プランクトンは、生食連鎖と強く繋がる**ピコ・ナノプランクトン藻の卓越した植物プランクトン構造**であるのに対して**琵琶湖のそれはマイクロプランクトン藻**



の優占する構造であると言えます。一つの理由として、貧栄養的湖沼であるバイカル湖の植物プランクトン構造は、S/V比（細胞の表面積S/体積V比）の大きいピコ・ナノプランクトンの方がマイクロプランクトン藻より増殖に有利な化学環境であることを反映しているのかもしれませんが、それにも拘わらず、小さいサイズのプランクトン藻の生物量の少ない理由の一つとして動物プランクトンによる摂食圧の大きいことが考えられます。一方、マイクロプランクトン藻の優占する中栄養的水域である琵琶湖の植物プランクトンの構造は、富栄養化の進行に伴いマイクロプランクトン藻の増殖しやすい環境を反映しているように見えます (Del Giorgio and Gasol, 1995)。

#### 従属栄養プランクトン量 (H) / 独立栄養プランクトン量 (A) 比 (H/A 比)

プランクトンを従属栄養プランクトン（従属栄養細菌・鞭毛虫・繊毛虫・ワムシ・甲殻類）と独立栄養プランクトン（ピコ・ナノ・マイクロプランクトン藻）に分け、これら2つの群集の生物量（炭素量に換算）の比を比較することによりバイカル湖と琵琶湖のプランクトン構造の特徴を探ってみます。従属栄養プランクトン (H) と独立栄養プランクトン (A) の生物量 (ug C/l) は、バイカル湖において1999-2000年にかけて7回、琵琶湖において1997-1998年にかけて4回行われた調査結果です (図5, Sekino *et al.*, 2007)。

バイカル湖のH/A比の平均値は4.26 (1.77-9.77)を示し、常に従属栄養プランクトンの生物量が独立栄養のそれを上回っています。一方、琵琶湖のそれは0.46 (0.30-1.46)を示し、1998年3月の調査結果 (1.46)を除き全て独立栄養プランクトンの生物量が従属栄養プランクトン

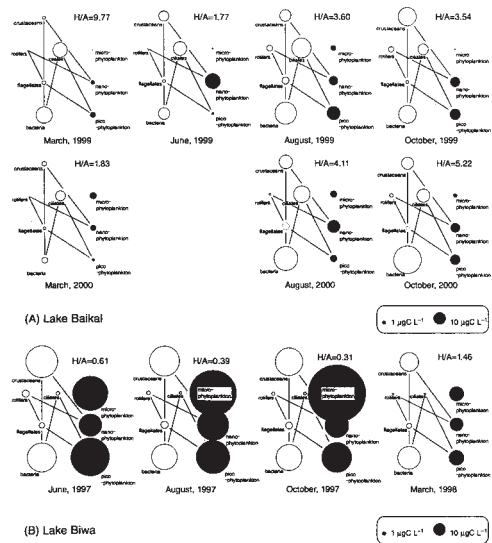


図5. バイカル湖と琵琶湖における従属栄養プランクトン (H) / 独立栄養プランクトン (A) の量比 (H/A 比) (Sekino *et al.*, 2007 原図) 従属栄養プランクトン (白円: 下段からバクテリア-鞭毛虫-繊毛虫-ワムシ-甲殻類), 独立栄養プランクトン (黒円: 下段からピコプランクトン藻-ナノプランクトン藻-マイクロプランクトン藻)

の生物量より多いプランクトン構造です。H/A比から見るバイカル湖と琵琶湖のプランクトン構造は対照的です。

バイカル湖と琵琶湖間では従属栄養プランクトンの生物量に大きな違いは見られませんが、独立栄養プランクトンの生物量に大きな違いがあります。両湖間でみられたH/A比の大きな違いは、独立栄養プランクトンの生物量の多少により生じているように思われます。富栄養化の進行が生食連鎖を通して摂食されにくいマイクロプランクトン藻の増殖を促進し、H/A比の値の低下に繋がるという報告もあります (Del Giorgio and Gasol, 1995)。琵琶湖のH/A比の値の小さい (1以下) 要因の一つは、大型のマイクロプランクトン藻の生物量の大きいことにあります。プランクトンのH/A比は、基本的にはプランクトン藻の増殖速度 (bottom up)

と摂食される速度 (top down) の強弱で決まります。水界のプランクトン構造はプランクトン藻の増殖速度と多様な過程を通しての捕食者による摂食速度との複雑な相互作用の結果を反映していると言えます。H/A 比から見る限り、バイカル湖のプランクトン群集は、琵琶湖に比べ食物連鎖を通して回転率の高い構造を有していると考えられます。

### 生物量から見た植物プランクトンの優占種の生態学的意味

湖沼や海洋に生息するプランクトン藻の優占種は水中に現存する藻体量で評価されています。前述のようにプランクトン藻の運命はそのサイズにより異なり回転率も違います。このことを考慮し、琵琶湖のプランクトン藻の生物量 (総細胞体積 / l) の季節変化の生態学的意味を考えてみます (図 6)。琵琶湖のプランクトン藻の生物量の季節変化に大きく関与し、優占種となっている種の殆どは生食連鎖を通して消費されにくい大型のマイクロプランクトン藻です (ウログレナの細胞はナノ藻類のサイズですが群体を形成しているので機能的にはマイクロプランクトン藻)。一方、生食連鎖を通して動物プランクトンに摂食されやすいピコ・ナノプランクトン藻の生物量は年間を通して比較的少なく季節的にも大きく変化せずマイクロプランクトン藻の生物量の減少する冬季を除きマイナーな存在です。中栄養的な琵琶湖は、大型のマイクロプランクトン藻の増殖に有利な化学環境がありますが、S/V 比のより大きなピコ・ナノプランクトン藻にとっても同じことが言えます。琵琶湖のような中栄養湖では、増殖速度に対して生食連鎖を通して摂食される速度が極めて遅いマイクロプランクトン藻が優占種となる可能性が大きいと考えられます。一方、マイクロプ

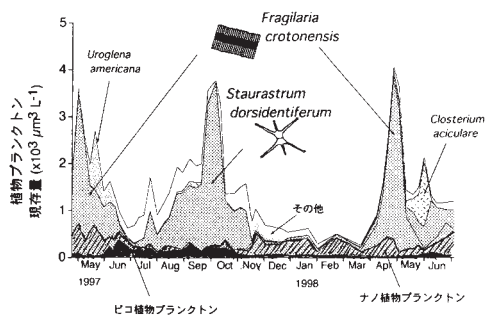


図 6. 琵琶湖の植物プランクトンの生物量の季節変化

ランクトン藻より大きい増殖速度を有するピコ・ナノプランクトン藻は増殖速度に匹敵するほどの摂食圧を受けるため水中に現存する生物量は少ないと言えるかもしれません。この仮説の検証は今後の重要な研究課題の一つです。

生物量 (現存量) から評価される植物プランクトンの優占種は、そのほとんどが直接、生食連鎖に繋がらない藻類であり、回転率が速く生物量として水中に残存しにくいピコ・ナノプランクトン藻の実態が十分に反映されていない面もあることに留意する必要があります。ライフスパンの短いプランクトン藻の生物量は、ライフスパンの長い食物連鎖の上位に位置する魚介類の生物量と生態学的に少し意味が違うように思いもいます。

### 追記

近年、バイカル湖の沿岸水域の底生生物群集に大きな変化が起こっているようです (Timoshkin, et al. 2015)。2014-15 年頃から糸状緑藻の *Spirogyra* (アオミドロ) が全湖沿岸水域に分布を広げ大繁茂しています。他にも糸状緑藻の *Stygoecolonium tenue* や *Ulothrix zonata*、藍藻の *Phormidium*, *Oscillatoria* の異常増殖があちこちで見られるようになったようです。これら藻類の繁茂する水域や下水の流

入する沿岸には数億個体の巻貝の死骸が打ち上げられています。更に、バイカル湖を象徴する固有種の一つである淡水海綿が病気に罹り深刻な状態にあります。これら深刻な沿岸水域の底生生物群集の異変は、沿岸の自然浄化能力を超える過剰な栄養塩の流入に加え、下水処理施設の老朽化による浄化機能の喪失、船舶からの汚水流出による沿岸水域の富栄養化と大きく関係していると結論づけています。500種を超える固有種を育ててきた世界最古のバイカル湖の今後が心配です。

## 注

- 1) ソビエト連邦解体（1991年8月）直前の1989年11月、ソビエト科学アカデミーは、「バイカル湖を世界の科学者に開放し、国際共同研究によって基礎科学の発展を図り、バイカル湖の多様な生態系の保全に寄与する」ことを目的とした非政府的国際共同研究組織、「バイカル湖国際生態学研究センター（BICER：Baikal International Center for Ecological Research）」を立ち上げました。日本も1991年3月に「日本BICER協会」を設立し、同年12月に加入しました。BICERへの加入により日本もバイカル湖の生態学的調査研究が容易にできるようになりました。今日の話題に繋がる「バイカル湖における植物プランクトンの光合成による有機物生産とその行方—プランクトン群集の多様な構造から—についての調査研究」（中西、2003）は、BICERの理念に基づいてロシア科学アカデミーのイルクーツク陸水学研究所（所長：Prof. M. A. Grachev）と京大大学生態学研究センター（研究代表：中西正己）との間で研究の意義・計画・組織について意見交換後、

BICERの共同研究として同意書を交し1997-2001年に実施されました（BICERは2015年に解散されたとのことです）。

## 参考文献

- Del Gioglio, P.A. & J.M.Gasol (1995): *Am. Nat.*, 146: 135-146
- Genkai-Kato, M. *et al* (2002): *Ecol. Res.*, 17: 135-142
- Genkai-Kato, M. *et al* (2003): *Limnology*, 4: 113-117
- Guilford, S. J. & R.E.Hecky (2000): *Limnol. Oceanogr.* 45: 1213-1223
- Healey, F. O. & C. L. Henzel (1979): *J. Fish. Res. Bd. Canada* 36: 1364-1368
- Hillebrand, H. & U. Sommer (1999): *Limnol. Oceanogr.* 44: 440-446
- Kozhova, O. M. & L. R. Izmet'seva (1998): *Lake Baikal* pp. 447, Buckheys Publisher
- 森野浩（1994）：バイカル湖（森野浩・宮崎信之編），pp.137-166, 東大出版
- Nakanishi, M. *et al* (1988): *Jp. J. Limnol.*, 49: 175-184
- Nakanishi, M. *et al* (1990): *Jp. J. Limnol.*, 51: 185-189
- Nakanishi, M. *et al* (1992): *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 35: 47-67
- 中西正己（2003）：第17回「大学と科学」公開シンポジウム講演要旨集（生物多様性の世界），pp.40-49, クバプロ
- Redfield, A. C. (1958): *Am. Science* 46: 205-221
- Sekino, T. *et al* (2007): *Limnology*, 8: 227-232
- Tanaka, N. *et al* (1974): *Jp. J. Limnol.*, 35: 91-98
- Tezuka, Y. (1985): *Jp. J. Limnol.*, 46: 239-246
- Timoshkin, O. A. *et al* (2015): In abstract, 6<sup>th</sup> International Vershchagin Baikal



Conference/ 4<sup>th</sup> Baikal Symposium in  
Microbiology, pp.37-39  
Yokoyama, T. (1984): Lake Biwa (ed. Horie, S):

pp. 43-126, Dr. W. Junk Publishers  
Yoshida, T., *et al* (2003): *Limonology* 4:53-62