

6. 解析モニタリング1

琵琶湖の低酸素化の実態把握および北湖生態系に与える影響の把握に関する解析モニタリング (平成 20~22 年度 (2008~2010 年度)) : 中間報告

琵琶湖の低酸素化の実態把握および北湖生態系に与える影響の 把握に関する解析モニタリング

辻村茂男・青木眞一・奥村陽子・矢田稔¹⁾・焦春萌・石川可奈子・中島拓男²⁾・石川俊之³⁾

要約

琵琶湖北湖の今津沖中央定点(水深約 90m)における 2008、2009 年度の水深別水質調査結果について、溶存酸素濃度の変動とそれに関わる要因を中心に検討した。また、1979 年から蓄積された定点データを活用して、水温と溶存酸素濃度の年間変動パターンと、気象や湖内の成層構造との関係について解析した。2008 年度は 11 月 17 日に湖底直上 1 m の溶存酸素濃度としては過去 30 年間の最低値となる 0.5 mg/L を記録したのに対し、2009 年度は 10 月 5 日に年度最低値 2.5 mg/L を記録した後、回復傾向となった。2009 年 10 月中旬以降の深層部における溶存酸素濃度の一部回復は、10 月 8 日に通過した台風に伴う強風が深水層の湖水混合を引き起こした結果と考えられた。1979 年以降の定点における湖底直上 1 m の溶存酸素濃度変動からは、経年的な年度最低値の低下傾向は認められないが、溶存性珪酸濃度は上昇しており、全りん濃度も近年 5 年間は深底部で上昇傾向になっていることが明らかとなった。また、1989 年から 2008 年の 20 年間の各年の 3 月から 9 月の水深 0.5 m の植物プランクトンの総細胞容積の平均値と湖底直上 1 m の溶存酸素濃度の年度最低値には負の相関があったことから、深底部での溶存酸素濃度の低下に、その年の表層での植物プランクトンの生産量が寄与している可能性が示された。一方において、成層期の水温と溶存酸素濃度は 3 月の水温と溶存酸素濃度および成層開始日と有意な相関が認められたことから、深水層における秋期の溶存酸素低下の程度には春期の全循環状況が強く影響することが示唆された。また、この約 30 年間で琵琶湖の成層強度は増しており、成層期間が長くなっていることが明らかとなった。

深水層の低酸素化が生物群集に与える影響を明らかにするため、湖底の細菌群集の季節変化と広域分布について調査した。その結果、細菌群集組成は場所、季節により変化することが明らかとなり、その組成変化は、年ごとの酸素低下の深刻さ、特に湖底が微好気~嫌気状態に曝される状況にตอบสนองしていることが推察された。また、スジエビとピワオオウズムシについて、基礎代謝の低下が顕著になる溶存酸素濃度、すなわち行動がきわめて制限され生理的に逃避不能になると考えられる溶存酸素濃度を調べた結果、両種とも 2 mg/L 弱程度であることが明らかとなった。したがって、貧酸素水塊の目安として広く使われている溶存酸素濃度 2 mg/L が琵琶湖深底部においても生物に影響が出る値として意味を持つことが示された。

1. はじめに

年に 1 回、冬季に全循環する琵琶湖北湖では、水温成層の発達する成層期の深底部において溶存酸素濃度が低下する。この深底部での低酸素化現象が顕著になってきたのは 1960 年代頃であり、その要因は富栄養化に伴う表水層での有機物生産の増大とその深層への沈降であることが古くから指摘されてきた(中, 1973)。1979 年に開始した琵琶湖水深別調査(当センター環境監視部門(旧衛生環境センター環境部門))での今津沖中央定点 17B(本報告では C 点とする)では 1987 年と 2002 年に湖底直上 1 m で 0.9 mg/L の値を記録するなど、深底部における全循環期前の溶存酸素濃度の低下が毎年観測されてきた。そのよう

な中、1991 年には硫黄酸化細菌のチオプロローカの出現が確認された(Nishino et al., 1998)。チオプロローカは湖底泥の嫌気化が進むと溶出する硫化物を酸化してエネルギーを得る細菌であることから、琵琶湖の深底部において低酸素化が進行してきたことが指摘された。また、2002 年 11 月には微生物由来のマンガン酸化物の構造体メタログゲニウムが第一湖盆の深層部に広範囲に多量に出現した(一瀬ら, 2006)。メタログゲニウムの出現もまた、湖底泥の嫌気化を示している。さらに 2006 年度には記録的な暖冬による冬期鉛直混合の異常がみられた。例年であれば 1~2 月に観察される全循環が起こらず、3 月下旬になって深底

1) 滋賀県湖東環境・総合事務所、2) 元・琵琶湖環境科学研究センター、3) 滋賀大学教育学部

部の溶存酸素濃度がどうにか回復する事象が生じた。2007年秋期には第一湖盆内の深底部で溶存酸素濃度の極めて低い水塊が確認され、12月には自律型潜水ロボット「淡探」による撮影でイサザやスズエビの死骸が第一湖盆湖底の広範囲に散在しているのが見つかり（熊谷，2008）、生物への低酸素化の影響が懸念されるようになってきた。

このような背景を踏まえて、琵琶湖の低酸素化問題を的確に理解していくため、「琵琶湖の低酸素化の実態把握および北湖生態系に与える影響の把握に関するモニタリング」が2008年度からスタートした。この解析モニタリングでは、3つのサブテーマを設けて調査研究を行ってきた。「琵琶湖水深別水質解析調査研究」では、1979年から継続して実施している水深別水質調査ならびに第一湖盆での補足調査を行い、琵琶湖の中層・深層の水質の現状把握と動態解析を推進している。「琵琶湖北湖の流動場と酸素濃度分布の把握および数値解析」では、第一湖盆を中心にロガー式水温計、溶存酸素計、ドップラー式多層流向流速計による物理計測を行い、溶存酸素濃度の平面分布の解析や流動との関連性の解明を進めている。また、今津沖中央定点で蓄積されたデータを活用した数値解析を行っている。「深層部の低酸素化が生物群集に与える影響に関する研究」では無脊椎動物や微生物について酸素濃度の低下に対する応答に関する実験を行い、生物への影響評価を検討することを目的としている。

本報告では、それぞれのサブテーマで実施してきた調査研究について中間報告を行う。

2. 琵琶湖水深別水質解析調査研究

2.1 はじめに

琵琶湖北湖の深層部では、富栄養化や地球温暖化が原因と考えられる溶存酸素濃度の低下が観測されている。その溶存酸素濃度の低下は、重金属や栄養塩類の溶出および生物生息環境の悪化などを引き起こす可能性がある。そのため溶存酸素濃度の低下の要因やその寄与を検討することは重要である。ここでは琵琶湖の水深90mの地点で行った2008年度と2009年度の水質調査の結果などから、深層部での溶存酸素濃度の低下や植物プランクトン量のそれらへの影響、強風の影響による深層部での溶存酸素濃度の一部回復などについて報告する。

2.2 方法

調査地点を図1に示す。水質調査は、琵琶湖第一湖盆の水深約90mの今津沖中央定点（C点）で行った。測定水深は、0.5, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 60, 80 m および湖底直上1mの10水深とした。測定は月2回の頻度で実施した。これらに加えて水深90mのA～F点と第一湖盆の中央のL点に

おいてもC点と同様に水温と溶存酸素濃度を月1～2回の頻度で測定した。水温と溶存酸素濃度は、HydroLab製ケーブル式のクオンタ水質計を使用した。その他の水質項目は、バンドーン採水器で採水し、実験室に持ち帰り、JIS K0102に準拠した方法等で測定した。

風向風速は、彦根地方気象台の観測データを使用した。

2.3 結果と考察

調査を開始した1979年以後の今津沖中央定点（C点）での湖底直上1mの溶存酸素濃度の経年変化を図2に示す。毎年低下と回復を繰り返しているが、2008年度の年度最低値の0.5 mg/Lは、過去30年間の最低値であった。また過年度10年間で、溶存酸素濃度の年度最低値が2 mg/L未満となった年が3回あった。しかし、1987年と2002年にも年度最低値の0.9 mg/Lが観測されており、経年的に年度最低値が低下傾向であるとまではいえない。2009年度の年度最低値は、2.5 mg/Lで、過去と比べて特に低い値ではなかった。

2008年度と2009年度の今津沖中央定点（C点）での湖底直上1mの溶存酸素濃度の経月変化を図3に示す。2008

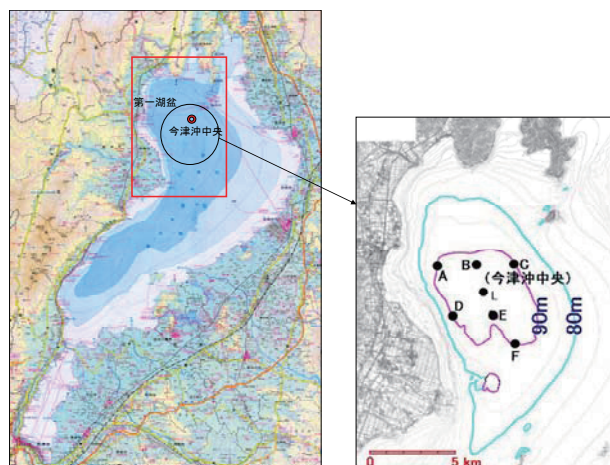


図1 調査地点

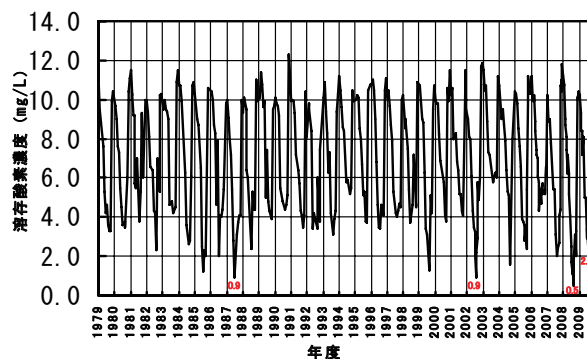


図2 今津沖中央定点（C点）での湖底直上1mの溶存酸素濃度の経年変化

年度の溶存酸素濃度は、過年度 10 年間の平均値を 5 月から下まわり、9 月には過年度 10 年間の月最低値をも下まわり、11 月 17 日には年度最低値の 0.5 mg/L となった。その後 2 月 2 日には、深層部までの湖水の鉛直混合によると考えられる溶存酸素濃度の回復が見られた。回復の時期は例年並みであった。2009 年度の溶存酸素濃度も、過年度 10 年間の平均値を 5 月から下まわり、9 月には過年度 10 年間の月最低値をも下まわり、10 月 5 日には年度最低値の 2.5 mg/L となった。しかしその後 1 月まで一部回復がみられ、2 月 9 日には表層から深層部までの湖水の鉛直混合によると考えられる溶存酸素濃度の全層での回復が見られた。全層での回復の時期は例年並みであった。図 3 の上部に彦根地方気象台の日最大風速と風向を示したが、2008 年度は、4 月から 1 月の間に台風の通過はなく、日最大風速で 15 m/s 以上の風は吹いていない。これに比べて、2009 年度は、10 月 8 日には台風通過による日最大風速 15.5 m/s の風が吹いている。10 月 19 日の一部回復は、10 月 8 日の台風通過による風の影響と考えられる。

今津沖中央定点 (C 点) と第一湖盆中央 (L 点) での台風通過 (10 月 8 日) 前後の溶存酸素濃度の鉛直分布 (2009 年度) を図 4 に示す。10 月 8 日の台風通過後に、水深 80 m 以深での溶存酸素濃度の一部回復がみられた。

今津沖中央定点 (C 点) での水温の鉛直分布の時間変化を図 5 に示す。夏季には温度成層の形成により、表層と深水層の水は混合せず、表層から深水層への酸素は供給されなくなる。2008 年度は、温度成層が強く 60 m 以深の 10 月以後の混合が遅かったことも、年度最低溶存酸素濃度の低下に影響を与えたと考えられる。2009 年度は温度成層が弱く、表層から中層の等温線の間隔が広がっている。また 60 m 以深では 10 月以後に混合が進んでいる。

今津沖中央定点 (C 点) での溶存酸素濃度の鉛直分布の時間変化を図 6 に示す。2008 年度の溶存酸素 2 mg/L 未満の低濃度化は、10、11 月に水深 80 m 以深の深層部のみで起こっていることがわかる。2009 年度の秋季の中層から深層部の溶存酸素濃度は、2008 年度ほど低くなっていない。10 月 8 日の台風通過後に、水深 80 m 以深での混合によると考えられる溶存酸素濃度の一部回復がみられた。このように湖上での強風が、深層部での水の混合を生じ、溶存酸素濃度の一部回復に寄与していると考えられる。

今津沖中央定点 (C 点) での全りん濃度の鉛直分布の時間変化を図 7 に示す。2008 年度は、深層部で溶存酸素濃度が低くなる時期に、同じ水深で全りん濃度は高くなっていることがわかる。これに比べて、2009 年度は深層部での溶存酸素濃度は低くなっていないにもかかわらず全りん濃度は高くなっている。10 月以後は深層部での一部混合で濃度が低下したと考えられる。

今津沖中央定点 (C 点) でのりん濃度の年度平均値の経年変化を図 8 に示す。湖底直上 1 m の全りんは、りん酸態りんの変動と同調している。全りんは近年 5 年間上昇傾向であるが、表層の濃度に影響を与えるにはいたっていない。今津沖中央定点 (C 点) での溶解性珪酸濃度の年度平均値の経年変化を図 9 に示す。全りに比べて湖底直上 1 m の珪酸は、1979 年度から 2009 年度まで上昇傾向で、表層濃度にまで影響している。

第一湖盆の水深 90 m の溶存酸素濃度の平面分布の時間変化 (2008 年度)、(2009 年度) をそれぞれ図 10、図 11 に示す。水深 90 m の溶存酸素濃度の平面分布には濃度差があり、均一には低下や回復をしていない。

今津沖中央定点 (C 点) で同時に計測している月 2 回の水深 0.5 m での植物プランクトン調査結果から、1989 年から 2008 年の 20 年間の各年の 3 月から 9 月の総細胞容積の平均値と湖底直上 1 m の溶存酸素濃度の年度最低値との関係を図 12 に示す。

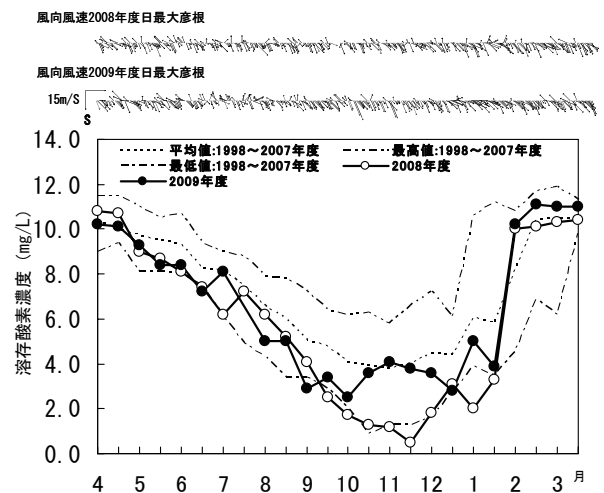


図 3 今津沖中央定点 (C 点) での湖底直上 1 m の溶存酸素濃度の経月変化

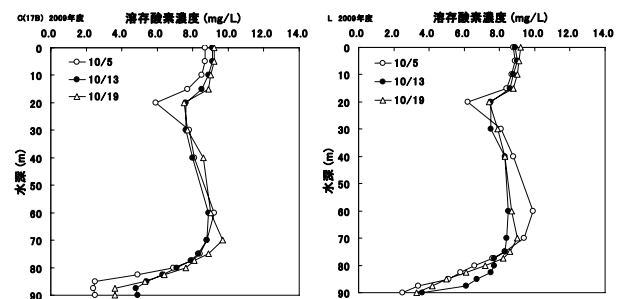


図 4 C 点と L 点での台風通過 (10 月 8 日) 前後の溶存酸素濃度の鉛直分布 (2009 年度)

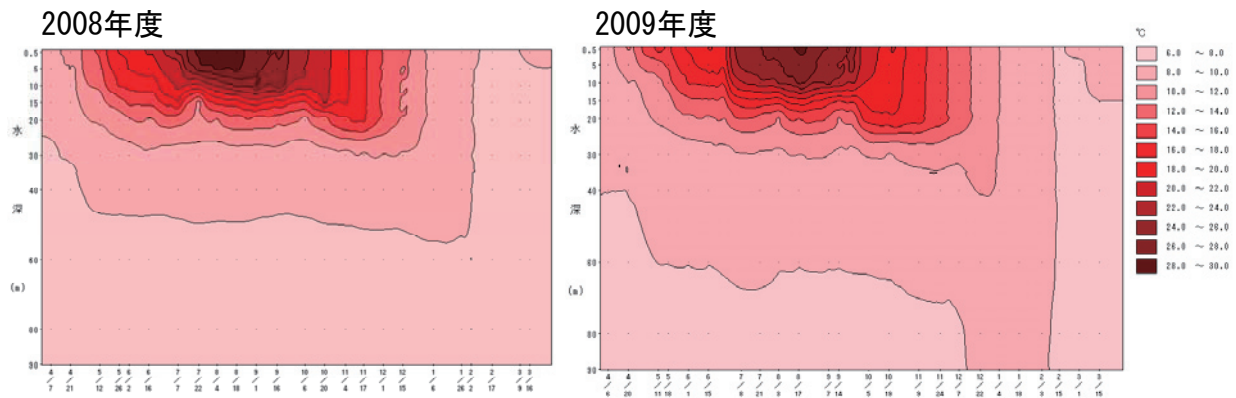


図5 今津沖中央定点（C点）での水温の鉛直分布の時間変化（グラビア3頁参照）

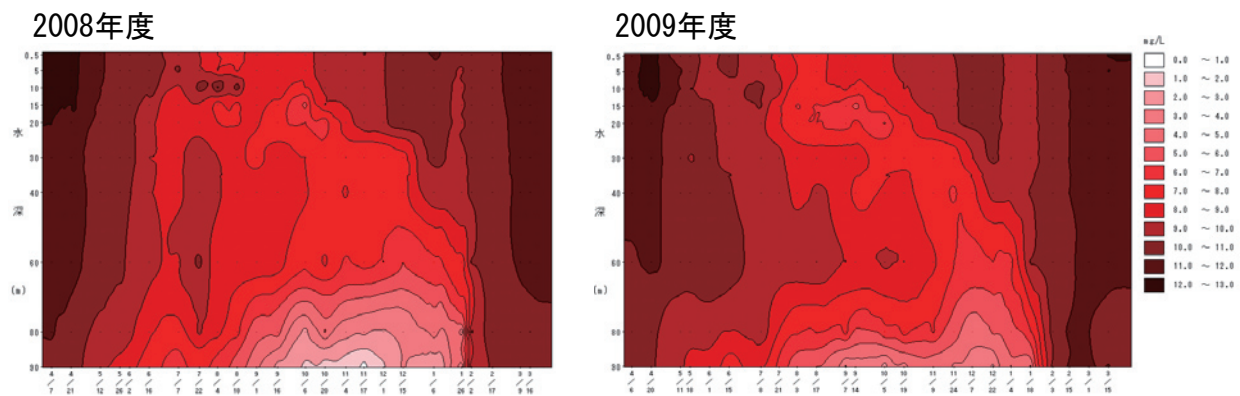


図6 今津沖中央定点（C点）での溶存酸素濃度の鉛直分布の時間変化（グラビア3頁参照）

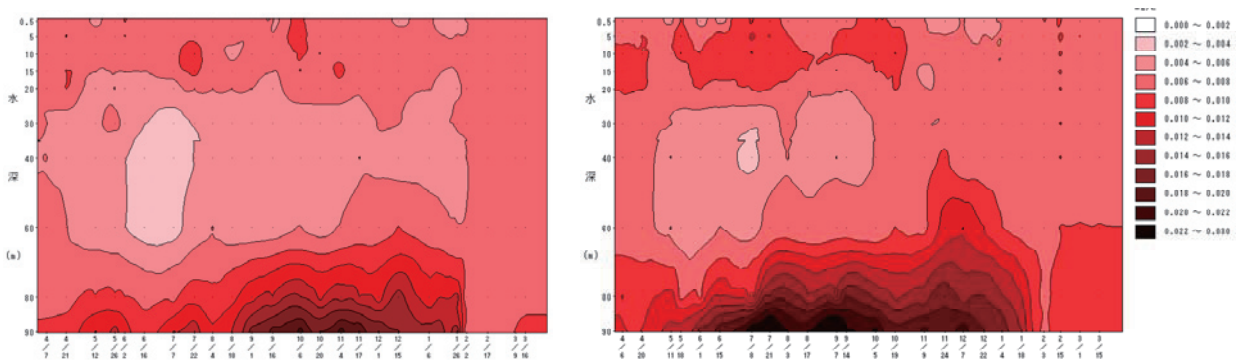


図7 今津沖中央定点（C点）での全りん濃度の鉛直分布の時間変化（グラビア3頁参照）

各年の3月から9月の総細胞容積の平均値と溶存酸素濃度の年度最低値には、相関係数 $R = -0.568$ ($P < 0.01$) の負の相関があった。これは表層で生産された植物プランクトンが湖底まで沈降して、分解し酸素の消費に関与したものと考えられる。このことは水深90mの深層部での溶存酸素濃度の低下に、その年の表層での植物プランクトンの生産量が寄与している可能性を示すものである。

2.4 まとめ

- ① 2008年度のC点での湖底直上1mの溶存酸素濃度の年度最低値の0.5 mg/Lは、過去30年間の最低値であった。しかし、経年的に年度最低値が低下傾向ではない。
- ② 2009年度のC点での湖底直上1mの溶存酸素濃度の、10月19日の一部回復は、10月8日の台風通過による日最大風速15.5 m/sの風の影響と考えられる。
- ③ 2009年度の台風通過の風による溶存酸素濃度の一部回復は、水深80 m以深でみられた。

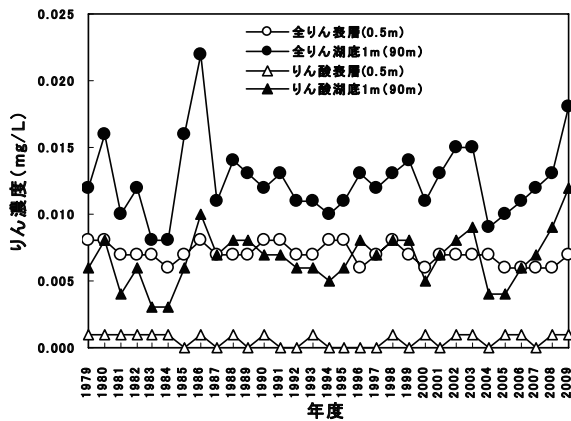


図8 今津沖中央定点 (C点) でのりん濃度の経年変化

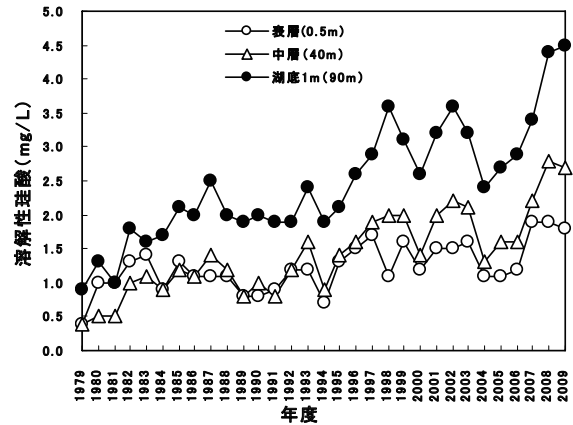


図9 今津沖中央定点 (C点) での溶解性珪酸の経年変化

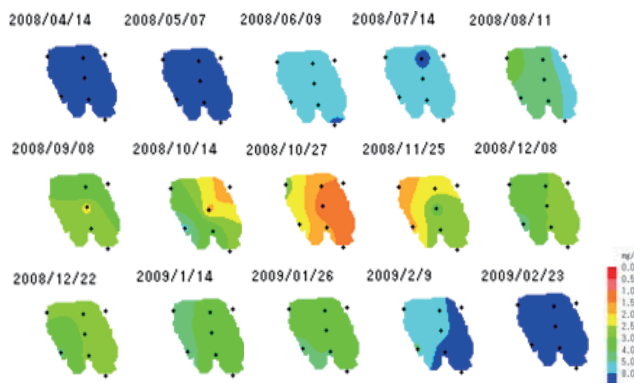


図10 第一湖盆の水深90 mの溶存酸素濃度の平面分布の時間変化 (グラビア4頁参照)

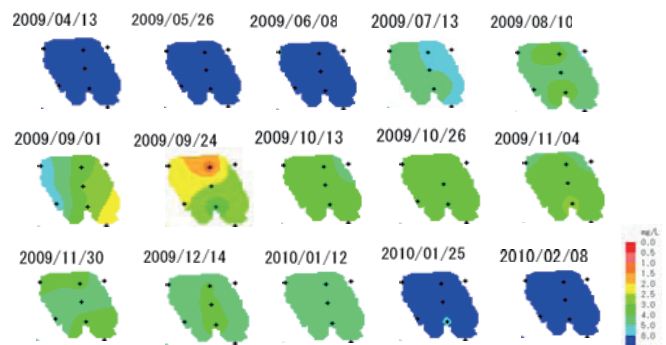


図11 第一湖盆の水深90 mの溶存酸素濃度の平面分布の時間変化 (グラビア4頁参照)

- ④ 2008年度は、温度成層が強く60 m以深の10月以後の混合が遅かった。2009年度は、温度成層が弱く、10月以後に60 m以深での混合が進んだ。
- ⑤ 2008年度の溶存酸素2 mg/L未満の低濃度化は、10, 11月に水深80 m以深の深層部のみで起こっている。
- ⑥ 2008年度は、深層部で溶存酸素濃度が低くなる時期に、同じ水深で全りん濃度は高くなっている。2009年度は深層部での溶存酸素濃度は低くなっていないにもかかわらず全りん濃度は高くなっている。
- ⑦ 湖底直上1 mの全りんは近年5年間上昇傾向であるが、表層の濃度に影響を与えるにはいたっていない。湖底直上1 mの珪酸は、1979年度から2009年度まで上昇傾向で、表層濃度にまで影響している。
- ⑧ 水深90 mの溶存酸素濃度の平面分布には濃度差があり、均一には低下や回復をしていない。
- ⑨ 各年の3月から9月の水深0.5 mの植物プランクトンの総細胞容積の平均値と湖底直上1 mの溶存酸素濃度の年度最低値には、負の相関があった。このことは水深90 mの深層部での溶存酸素濃度の低下に、その年の表層での植物プランクトンの生産量が寄与している可能性を示す。

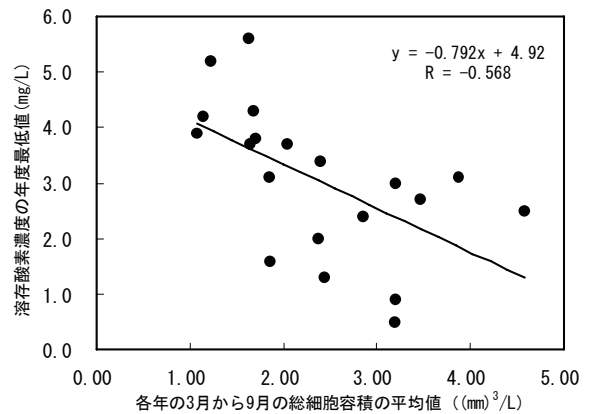


図12 水深0.5 mの各年の3月から9月の植物プランクトンの総細胞容積の平均値と湖底直上1 mの溶存酸素濃度の年度最低値との関係

3. 琵琶湖北湖の流動場と酸素濃度分布の把握および数値解析

3.1 はじめに

世界中で、全地球規模の地球温暖化が進行している。これにより、集中豪雨や熱波などの異常気象の頻度が高くなっている。これらの気候変動は、気温、湿度、降水、風向・風速、雲量といった湖の物理境界条件の変化により、湖の物理構造（水温、混合パターン・時期、成層強度）を変化させ、湖の水質、生態系への影響を及ぼす（IPCC, 2007）。平年より暑い気候の年には、大気の影響を直接受ける表水層では、深水層に比べて水温の上昇は大きくなる。この場合、表水層と深水層間の水の密度差はより大きくなり、成層は強化され、成層期間も延長される可能性がある。スイスのチューリッヒ湖では表水層と深水層で水温上昇の幅が異なった結果、1950年代から1990年代にかけて水塊の安定度が20%上昇し、成層期間が2-3週間延長された（Livingstone, 2003）。また、地球温暖化によって、完全循環湖が不完全循環湖へ移行する湖がある。例えば、ドイツのコンスタンス湖は、年一回循環湖であるが、気温の長期上昇に伴い、冬期湖水全循環が不完全になった年が現れたことが観測で分かった（Straile et al., 2003）。

地球温暖化が湖の物理構造に対する影響の将来予測についての数値シミュレーションによれば、この影響は地球温暖化のシナリオに依存するが、成層が強化され、成層期間が延長されるという点は共通している（McCormick 1990; De Stasio et al., 1996）。また、数値シミュレーション将来予測によると、成層の強化とともに、湖の循環型が変化する可能性も示唆されている（Danis et al., 2004）。湖の循環型の変化の典型的な例としては池田湖がある。池田湖では、1970年代後半以降、数年にわたり冬季全循環が起らず、深水層が半恒久的に無酸素化している（平江, 2000）。

世界の深水湖（フランスのレマン湖、アメリカのエリー湖など）では、深湖底の低酸素化問題が深刻になっている。低酸素化に伴い、湖底から栄養塩や化学物質が溶出し、湖底生物の生息域は縮小している。日本の最大の湖である琵琶湖において、当初、この低酸素化問題は富栄養化が進んだことによる現象として捉えられてきた。富栄養化対策は積極的に進められてきたが、近年、地球温暖化による暖冬や成層強化などが関与していると思われる低酸素問題が話題になることが多くなってきている。本報では、当センターの水温、溶存酸素長期観測データを解析し、その季節変化、経年変化の駆動力を解析した。

3.2 方法

当センターは、琵琶湖の第一湖盆の今津沖中央定点 C

点（図1）において、水深別0.5, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 60, 80, 90 mで、1979年から現在まで2週間1回のペースで水温、溶存酸素、水質の調査を続けて行っている。これらのデータを湖内データとして用いた。気象データは、彦根気象台（35° 16' 30.0" N, 136° 14' 36.0" E; 87 m）のデータ（<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etm/index.php>）を利用した。北極大気振動の情報はアメリカのNational Oceanic and Atmospheric Administration <http://www.cpc.noea.gov/products/precip/CWLink>からダウンロードした。また、湖水の安定度解析は、シュミット安定度指数（Schmidt Stability Index）を使った（Schmidt, 1928; Idso, 1973）。

$$SSI = \frac{1}{A_0} \int_{z_0}^{z_m} A_z (z - z_g) (\rho_z - \rho_g) dz \quad (\text{kg} \cdot \text{m} / \text{m}^2),$$

$$z_g = \frac{1}{V} \int_{z_0}^{z_m} A_z (1 - \rho_z) z dz \quad (\text{m}) \quad (1)$$

ここで、SSIは、シュミット安定度指数で、成層状態か

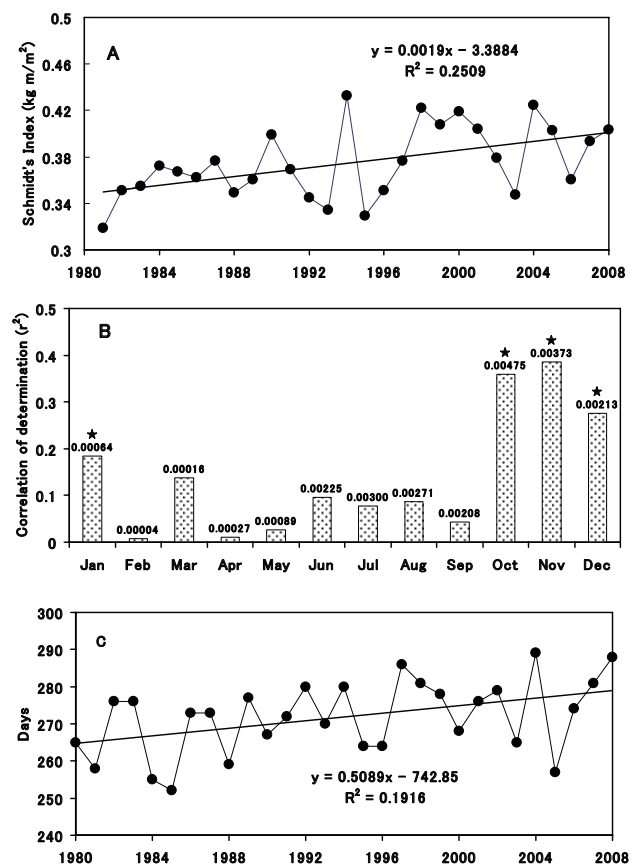


図 13 A: 琵琶湖におけるシュミット安定度指数 (SSI) の年平均値の変化 B: 各月の SSI 線形長期トレンドの決定係数。スターマークが付いているのは顕著なトレンド ($P < 0.05$)、数値は年増加率である C: 1980年から2008年までの琵琶湖の毎年の成層日数 (days) の変化

ら密度均一分布まで混ざるため必要な仕事を表すものである。また、 A_0 (m^2)は琵琶湖の表面積を、 z (m)は水深を、 z_m (m)は最大水深を、 z_0 (m)は表面水深を、 A_z (m^2)は水深 z における湖水面積を、 ρ_z (kg/m^3)は水深 z における湖水密度を、 ρ_g (kg/m^3)は琵琶湖の重心の水深 z_g (m)における湖水密度を、 V は琵琶湖北湖の体積をそれぞれ表す。なお、本研究では、湖水の密度は湖水温度だけに依存することとした。

データの前処理として、30年間における2週間1回のデータを毎日データがあるように線形補間し、月平均値を計算した。この月平均値を用いて統計解析をした。また、時系列の自己相関を無くすために、Pyper and Peterman (1988)の方法を参考にした。

毎年3月(1980年から2008年までの29年分)の各水層(水深0.5, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 60, 80, 90の10層)の月平均水温、月平均溶存酸素および各年の成層開始日が、その年の各水層の4月~12月の月平均水温、月平均溶存酸素にどのくらいの影響があるかを知るため、互いの相関係数(単

相関)と有意確率を求めた。

3.3 結果と考察

図13Aで示すように、この約30年間(1980年から2008年まで)、琵琶湖成層強度シュミット安定度指数(SSI)の年平均値は顕著に増えたことが分かる。各月で分けて見ると、この年平均値の変化は主に10月~1月に有意に増えたことが分かる(図13B)。また、1980年から2008年までの琵琶湖の毎年の成層日数は有意に増えたことが明らかになった(図13C)。

各層の春3月の平均水温と4月~12月の平均水温との相関係数(図14A)を見ると、有意な相関が見られ、特に深水層において強い相関が12月まで続く。つまり、深水層の4月~12月の平均水温は、春の3月の平均水温に大きく影響される。また、各層の春3月の平均溶存酸素濃度と4月~9月の平均溶存酸素濃度も有意に相関し、とくに深水層においては12月まで強い相関が継続する(図14B)。つまり、深水層の平均溶存酸素濃度は、春の3月における平均溶存酸素濃度に大きく影響される。琵琶湖深水層の低酸素化問題は、春の全循環状態(春の溶存酸素濃度)と関

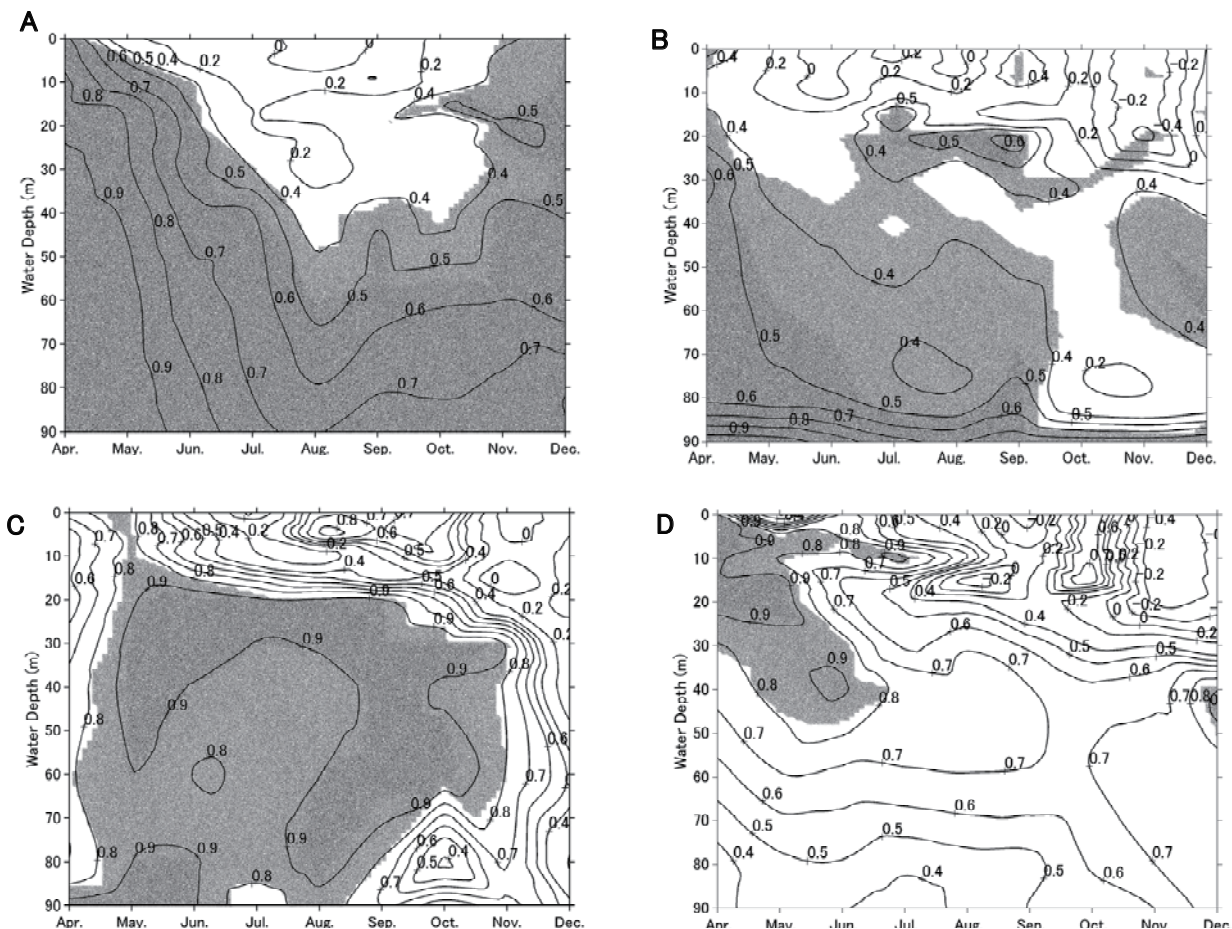


図14 A:各層の春3月の平均水温と4月~12月の平均水温との相関係数
 B:各層の春3月の平均溶存酸素濃度と4月~12月の平均溶存酸素濃度との相関係数
 C:成層開始日と各層の4月~12月の平均溶存酸素濃度との相関係数
 D:成層開始日と各層の4月~12月の平均水温との相関係数。
 縦軸は水深で、横軸は4月~12月である。図の影部分は、有意な相関 ($P < 0.05$) である。

係が深いことが分かる。

もうひとつ琵琶湖深水層の低酸素化問題と関係が深いのは、成層開始日である。成層開始日と各層の4月～12月の平均溶存酸素濃度との相関係数を図14Cに示す。成層開始日が早ければ早いほど琵琶湖深水層の低酸素化問題が厳しくなることが分かる。また、成層開始日と各層の4月～12月の水温には正の相関があることが分かる(図14D)。つまり、成層が遅ければ遅いほど深水層の水温が高くなる。

更に解析を進めた結果、琵琶湖深水層の3月の各層の平均溶存酸素濃度は、春の全循環状況と関係が深いことが分かった。各水深冬季湖水混合指数WMI(12月の平均水温と3月の平均水温との差)と各水深の3月の平均溶存酸素濃度との決定係数(寄与率、独立変数が従属変数のどれくらいを説明できるかを表す。この値が高いということは、得られた回帰式の予測能力が高いことを意味する)(図15)で見ると、水深60m、80mおよび90mでの決定係数が高く、全循環期の水の混合と3月の深湖底の平均溶存酸素濃度との相関が有意であることが分かった。

また、冬季の北極大気振動の影響を調べるため、冬季の北極大気振動指数AOI_w(Arctic Oscillation Index)と表水層epilimnion(A)、水温躍層metalimnion(B)、深水層hypolimnion(C)の4月から12月までの水温との決定係数を計算した(図16)。この図で分かるように、冬季の北極大気振動の影響は深水層で大きくなっている。特に意味深いことは、この顕著な影響が、春(4月、5月)までだけではなく、夏・秋(6月～10月)まで続くことである。

このように、冬季の北極大気振動、そして、冬季全循環期湖水混合の状況は、その年の春・夏・秋の深水層の平均溶存酸素濃度に大きく影響することが分かる。

北極大気振動の異常や、夏の異常気象(猛暑、洪水など)の頻発は、地球温暖化と深い関係があると思われる(Thompson and Wallace, 1998)ことから、琵琶湖深水層の低酸素化問題は、地域のみの問題ではなく、地球規模の環境問題であるといえる。だが、そのメカニズムの解明にはまだ情報が不足しており、更なる研究が必要である。

4. 深水層の低酸素化が生物群集に与える影響～湖底の細菌群集の季節変化と広域分布～

4.1 はじめに

近年、琵琶湖深水層、特に、水深90mエリアの湖底直上1mの溶存酸素濃度D0が1mg/Lを下回るケースがしばしば観測されている(滋賀県2009)。また、2007年12月には、当センターが保有する自律型潜水ロボット「淡探」により、同エリアにおいて大量のイサザやエビ類が死亡している様子が観察され、その原因として酸素欠乏が推測さ

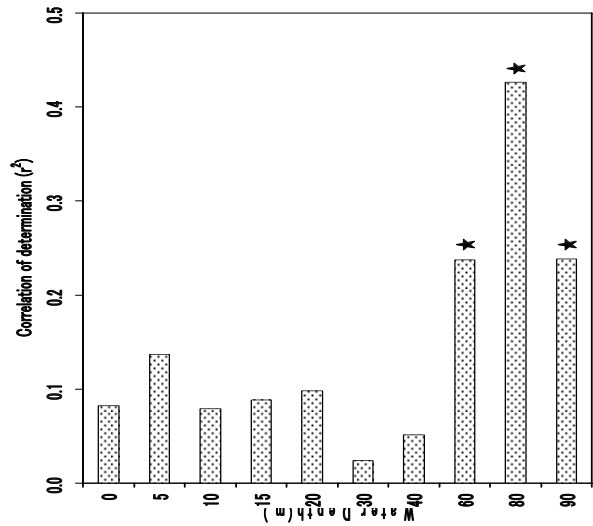


図15 各水深冬季湖水混合指数WMI(Winter Mixing Index, 12月の平均水温と3月の平均水温との差(T₁₂-T₃))と各水深の3月の平均溶存酸素濃度との決定係数(相関係数rの2乗で、寄与率とも呼ばれる)。スターマークが付いているのは有意な相関(P<0.05)である

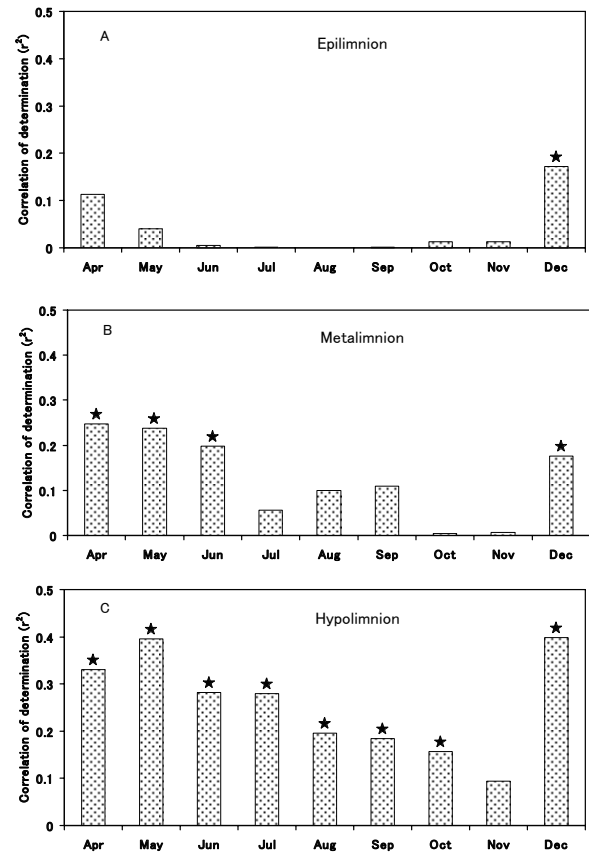


図16 冬季の北極大気振動指数AOI_w(Arctic Oscillation Index)と表水層epilimnion(A)、水温躍層metalimnion(B)、深水層hypolimnion(C)の4月から12月までの水温との決定係数。スターマークが付いているのは有意な相関(P<0.05)である

れている(熊谷, 2008)。このように、最近の深水層の酸素の低下は、湖底上で酸素を利用する生物群集にとって深刻な状況になっている。本研究では、深水層の低酸素化が湖底に生息する大型の底生動物への影響を把握するとともに、微生物相の変化を指標として、琵琶湖北湖の低酸素化状況を評価する手法の開発を試みる。ここでは、バクテリア(真正細菌)の群集組成の変化を分子生物学的手法(PCR-DGGE法)により季節変化および広域分布モニタリングを行った。

4.2 方法

コアサンプリング

調査は、2007年4月～2008年2月まで早崎90(35°23.4N', 136°7.7'E)において、HR型不攪乱採泥器(離合社製)を用いてコアサンプル(直径11cm)を採取した。また、その中にアクリルチューブ(直径46mm)3本を差し込み、サブコアサンプルを得た。サブコアサンプルは、湖水-底泥の境界面から0-2, 2-5, 5-8cmに切り分け、それぞれチャック付ポリ袋に入れた。泥はポリ袋内でよく混ぜた後、マイクロチューブに移して-20℃に保存した。

また、2009年6月および11月(実際のD0測定日およびサンプル採取日は表のとおりであるが、本報告では夏の調査シリーズを6月、秋～冬に行った調査シリーズを11月とする。)に同様の方法で広域分布調査を行った。調査地点名、採取日、水深を、表1に示す。

泥からの遺伝子抽出・遺伝子増幅

DNA抽出は、泥サンプルに適したDNA抽出キットFast DNA SPIN Kit for soil(Q-biogene社製)を用いた。得られたTotal DNAをテンプレートとして、真正細菌のユニバーサルプライマー341F-GC(5'-GC-cctacgggaggcagcag-3')および518R(5'-attaccggcgtctg-3')あるいは907R(5'-ccgtcaattccctt(a/g)agttt-3')によるPCR(遺伝子増幅)を行った。PCRのための混合液は次のとおり。DW 11.3・1, 10xBuffer 2・1, dNTPmix 1.6・1, Primer-F 2・1, Primer-R 2・1, Template DNA 1・1, Takara Ex Taq 0.1・1。テンプレートDNAは、土壌に含まれるPCR阻害物質の影響を軽減させるため100倍希釈を使用した。また、PCR条件は、95℃ 3min, 94℃ 1min-64℃ 1min(2サイクル毎に1℃下げるタッチダウン法)-72℃ 3minを9サイクル, 94℃ 1min-55℃ 1min-72℃ 10minを1サイクルで行いPCR産物は4℃で保存した。

真正細菌フローラの解析(PCR-DGGE法)

DGGEは、DCode微生物群集解析システム(Bio-rad社製)

表1 広域分布調査の地点

Sta.	Depth (m)	Lat N (°)	Lon E (°)	Sampling date	
N1	71.6	35.4405	136.0970	10-Jun-09	12-Nov-09
N2	82.7	35.4222	136.0983	10-Jun-09	10-Dec-09
N3	89.5	35.4059	136.1005	10-Jun-09	12-Nov-09
N4	90.9	35.3793	136.0968	12-Jun-09	18-Dec-09
N5	88.4	35.3603	136.0979	12-Jun-09	18-Dec-09
N6	97.7	35.3365	136.1030	12-Jun-09	10-Dec-09
le	70	35.2141	135.9883	12-Jun-09	24-Dec-09
Wani 50	44.2	35.1739	135.9456	30-Jun-09	24-Dec-09
C	53.9	35.3826	136.0563	22-Jun-09	19-Nov-09
B	85.4	35.3879	136.0677	22-Jun-09	19-Nov-09
A	90.1	35.3921	136.1121	22-Jun-09	19-Nov-09
HY90	89.1	35.3687	136.1354	22-Jun-09	10-Dec-09
HY70	68.4	35.3941	136.1577	2-Jul-09	2-Dec-09
HY50	37.5	35.4029	136.1813	2-Jul-09	2-Dec-09
HY30	22.1	35.4048	136.1943	2-Jul-09	2-Dec-09
S2	3.7	35.0525	135.8937	30-Jun-09	12-Nov-09
Yabase	11.5	35.0113	135.9027	30-Jun-09	2-Dec-09

を用いた。30～70%の変性剤の濃度勾配をつけた6%アクリルアミドゲルを石井ら(2000)に従って作成し、PCR産物を100Vで18時間電気泳動を行った。アクリルアミドゲルは、エチジウムブロマイド染色を行い、ゲル上のバンドパターンを、FPQuestソフトウェア(Bio-rad社製)を用いて解析した。

4.3 結果

早崎90における季節変化

早崎沖90m(HY90)地点において、月1回の観測で得られたD0の鉛直プロファイルの変化を図17に示す。HY90は、北湖90m湖盆の東部に位置するが、湖底-1m(直上1m)において採水および滴定法によって測定したD0の変化をみると、2007年4月19日の10.1mg/Lから次第に減少し、10月16日には2.5mg/Lまで減少した。その後、2008年1月23日の3.2mg/Lまで低い濃度で変動し、2月20日10.4mg/Lに回復しているのを確認した。また、同地点において採取した底泥コアの写真を図18に示した。泥の表面は酸化層とよばれる黒っぽい部分に2cm程度まで覆われており、それより深いところでオリーブ灰、さらに暗灰色を示した。季節変化を見ると酸素が低くなるにつれて、酸化層が薄くなり、11月のように表面の酸化層が剥がれている場合も見られた。

また、DGGEのアクリルアミドゲルのパターンの1例を図19に示した。ゲルの下方には、シアノバクテリアなど、年間を通して見られるバンドが見られる一方、ゲルの上方では、酸素が低下する時期にバンドが濃くなっている様子が見られる。これらのバンドを切り出して、再度PCRを行った後、塩基配列を解読したところ、ポリリン酸蓄積菌のような有酸素と無酸素環境を繰り返すようなところに生息するといわれているタイプ、鉄還元菌のような還元的な環境で見られる種に近い塩基配列が得られた。さらに、

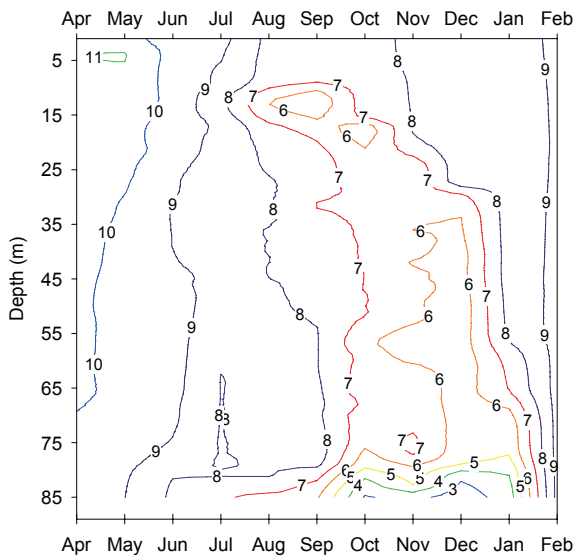


図 17 HY90 における DO の変化
(2007 年 4 月～2008 年 2 月)

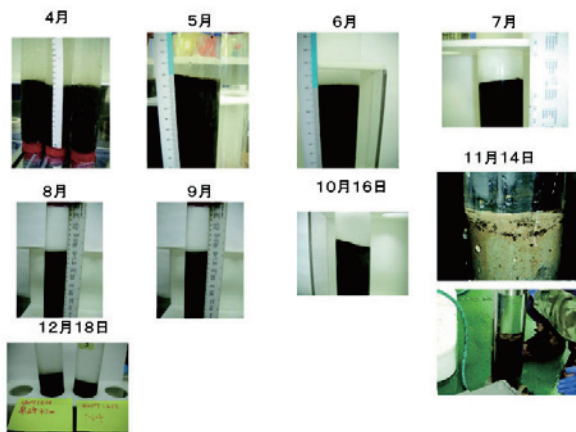


図 18 HY 地点における底泥の変化
(2007 年 4 月～2008 年 2 月)
(グラビア 4 頁参照)

これらのパターンについて系統解析を行ったところ、図 20 のようになり、湖底の表層で細菌組成が季節によって変化していることがわかった。特に、6 月～9 月までは夏のパターン、11 月～2 月までは冬のパターンが顕著にみられ、季節の変わり目に大きく変化していた。

広域分布調査

2009 年 6 月と 11 月に行った広域分布調査時に測定された湖底-1m の DO 濃度を図 21 に示した。南湖の比較地点 Yabase は、浚渫溜地の中央に位置しており、6 月は 1.0 mg/L であったが、11 月には 11.1 mg/L まで回復している。さらに、水深が約 40 m よりも浅い地点(Wani50, HY30, S2)

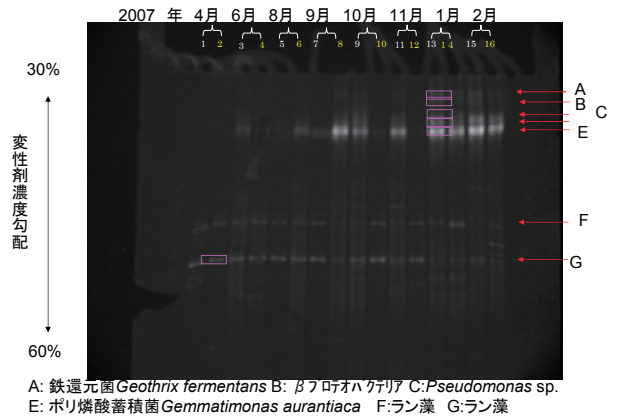


図 19 PCR-DGGE による真正細菌フローの変化
HY90 0-2 cm (左レーン), 2-5 cm (右レーン)
(グラビア 4 頁参照)

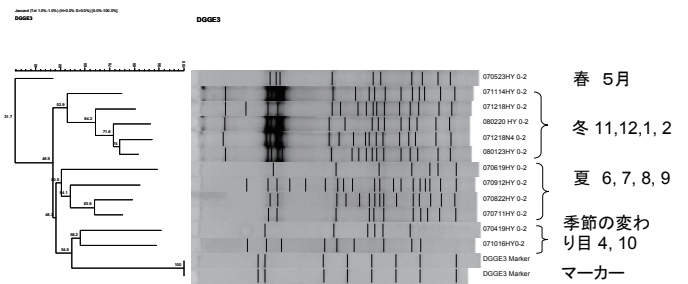


図 20 早崎 90 における底泥 0-2 cm における真正細菌のバンドパターンの系統解析

では、6 月の DO が 11 月よりも低い傾向を示したが、深いエリアでは 11 月の方が DO は低い傾向が見られた。深いエリアの分布では、6 月の DO は B 地点が最も低く 6.3 mg/L であったが、11 月は N4 で最も低く 2.8 mg/L であった。水深が深いところは、11 月に DO が低下しやすいが、水深 100m の最深部 (N6) が最も下がるということではなく、湖盆の形態や環境要因が影響を受けた分布を示した。

広域分布調査で採取した真正細菌用のユニバーサルプライマーで DGGE による解析を行い、地点ごとの細菌群集組成の類似度 (Pearson correlation) を算出し、デンドログラム (UPGMA 法) を作成したところ、図 22 および図 23 のようになった。1 2 月は、341F-518R を用いた場合に場所による明確な違いが明確に見られなかったため、341F-907R プライマーを用いた。

細菌群集は地点によって異なる組成を示し、6 月は N4, A, HY90 といった 90 m 湖盆に類似の組成があることがわかった (図 22 エリア 6-1)。11 月になると組成パターンは変化し、3つのエリアに分類できたが、南湖および水深の浅いエリア (図 23 エリア 11-1)、第一湖盆東西ライン (エリア 11-2)、南北ライン (エリア 11-3) で類似の組成となった。

4.4 考察

真正細菌（バクテリア）は、それぞれに代謝機能を有するため、生態系の機能解析に役に立つと考えられ、特に、近年、培養によらず環境中のメタゲノムを分子生物学的な分析手法を用いることにより現場の群集構造を直接検出および解析できるようになったという利点から（e.g. Simon and Daniel, 2009）、バイオマーカーとして湖沼環境における人為的汚染の評価にしばしば用いられている（e.g. Kostanjšek et al., 2005）。深水層の湖水－湖底境界層では、湖水から沈降した有機物を細菌類が分解する際に酸素を消費することが、酸素の低下の一因と考えられるが、そのプロセスの詳細なところはよくわかってない。そこで、本研究では、湖底表面の真正細菌の群集構造変化を通して、湖底環境の機能的変化を知るため、分子生物学的手法の1つであるPCR-DGGE法（Muyzer et al., 1993）を用いて、時間的・空間的に解析し、湖底直上の酸素濃度との関係を検討した。DGGEのアクリルアミドゲル上に検出されたバンドの塩基配列を解読したところ、ポリリン酸蓄積菌、鉄還元菌といった種に近い配列を示し、酸素の低下と対応して、細菌群集組成が変化していることが確認された。

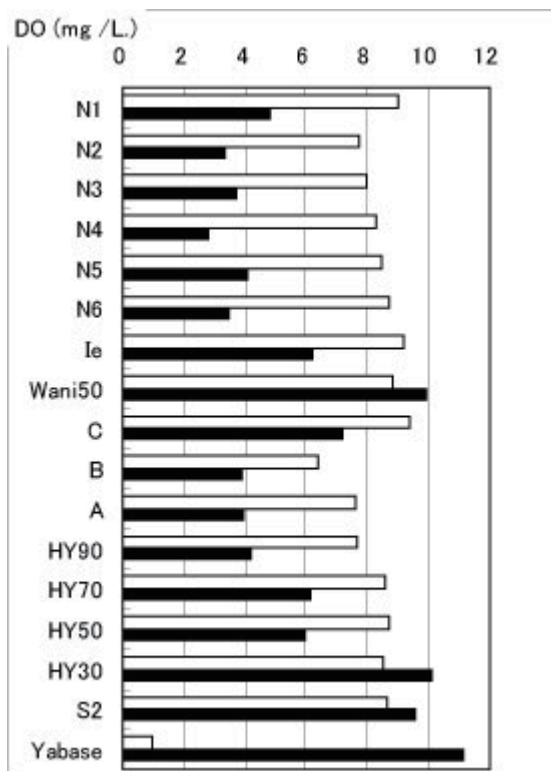


図21 湖底-1mにおけるDO濃度
（白抜きは2009年6月、
黒は2009年11月に観測）

湖底直上のDOは、例年、春の成層時期から減少し、11月くらいまで低下しつづける。その後、ゆっくりと回復しはじめ、1から2月の全循環の時期に大きく回復するというパターンを示すことが近年の調査でわかってきた（滋賀県, 2009）。しかし、2007年はDOの小さな回復が遅れ、HY90においても2月に全循環が起こるまで低い濃度が継続したため、湖底表面における季節的な変化は11月から2月までの期間、類似の細菌群集パターン（冬）が継続したものと考えられた。

一方、広域的な分布調査を行った2009年は、10月に台風が襲来したため、11月にはDOの小回復がみられ、いずれの地点においても例年と比較して深刻なDOの低下にならなかった。湖底表面の細菌群集のパターンは、場所によって異なることがわかったが、6月に酸素が低下しやすい90m湖盆で類似のパターンが見られたのに対し、11月は異なるパターンを示した。台風の影響によって極端なDO低下が続かなかったことが関係していると考えられた。

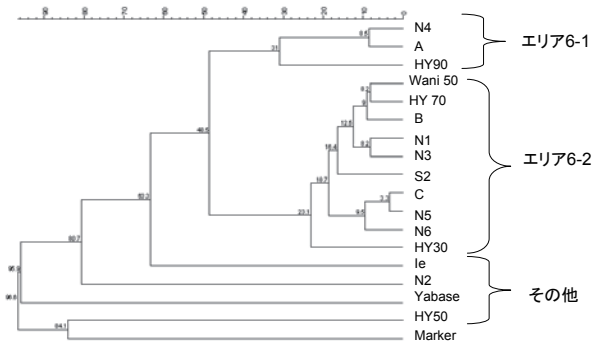


図22 2009年6月の真正細菌群集組成によるエリア分類 0-2cm層の分類例

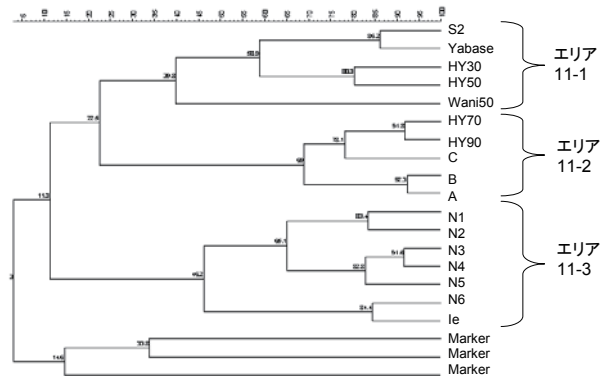


図23 2009年11月の真正細菌群集組成によるエリア分類 0-2cm層の分類例

こうした結果から、湖底の細菌群集の組成は、年ごとに变化する酸素低下の深刻さ、すなわち、好気状態から微好気、さらに嫌気に変化する環境に応じて敏感に応答しているものと考えられ、微生物群集をモニタリングすることによって、湖底環境、特に代謝状況に関わる情報を得るのに役に立つとの期待が高まった。これは、分析の1例であるが、今後、さらに地点による違いや、解析条件を変えた場合についても調査を行って、情報を集積していくことが重要である。

湖底環境の把握には、これまで化学分析が一般的に行われてきた。しかし、採水および採泥した時点の状況を把握するには精度よく得られるが、琵琶湖の第一湖盆のような水深90 mの深い環境で、継続的なモニタリングをすることは容易ではない。連続的に観測できる機器を導入するとともに、その場の履歴情報を得られる生物指標を活用できるようになると、物質代謝状況を含めて理解が深まるものと期待される。

4.5 まとめ

2007年の経月調査によると、水深90 mエリア (HY90) における湖底表面の細菌群集パターンの季節変化が明確に見られた。クラスター解析をしたところ、6月～9月(夏)、11月～2月(冬)のパターンに分類された。一方2009年6月および11月に琵琶湖17地点において、広域的な分布調査を行ったところ、場所による違いがみられたとともに、6月は水深90 m湖盆の地点で類似の細菌群集パターンを示した。冬の細菌群集組成は、気象の影響等による年ごとの酸素低下の深刻さ、特に湖底が微好気状態～嫌気状態に曝される状況に反応していると推察された。

5. 深水層の低酸素化が生物群集に与える影響～生物の貧酸素耐性～

5.1 はじめに

湖底での酸素低下の影響を考えるうえで、生物に対する影響は非常に重要なものである。例えば、現在の窒素やリンの基準値にも、その重要性が見て取れる。窒素やリンを栄養塩として増殖する植物プランクトンは、湖底で分解される時に酸素を消費するが、窒素やリンの基準値は、湖底での酸素低下と生物の生存の関係を根拠の一つとしている(門田ら, 1980)。

生物を大きく二つに分けるとするならば、細胞内に核をもつ真核生物と核をもたない原核生物にわけられる。このうち、真核生物は有機物からエネルギーを得る際に酸素が必要とする代謝(好気代謝)が基本である。一方、原核生物には好気代謝を行うものの他に、酸素を使わずに有機物からエネルギーを得る代謝(嫌気代謝)を行うものもいる。

いいかえれば、酸素の乏しい環境で生存できるのは一部の細菌に限られている。大気中の酸素にくらべ水に溶けている酸素(溶存酸素)は、境界面で低下しやすい。生物が地面で酸欠する事例は稀であるが、水底(湖底・海底・河床)での酸欠事例は国内外で多くの事例が報告されている(Diaz and Rosenberg, 2008)。水底に生息する生物が顕著な影響を受ける溶存酸素濃度として2 mg/Lから3 mg/Lという値が広く使われている。この値は、大半の魚類が生存できない溶存酸素濃度の値である。このため、ある魚類の生存に影響が出る値はこの2 mg/Lから3 mg/Lという値には必ずしもあてはまらないことに注意しなければいけない。すなわち、魚種によって影響をうける溶存酸素濃度は異なるが、2 mg/Lから3 mg/Lという低い値になると大半が影響をうけている、と解釈するのが妥当といえよう。

甲殻類、水生昆虫や貧毛類など魚類以外の水底の生物に対する溶存酸素濃度の低下については個々の種についての研究例はあるものの、魚類のように目安となる数値を設けるようなレビュー研究はほとんどない。実際に飼育した経験や、溶存酸素濃度の異なる場所での採集経験から、酸素低下に強い生き物と弱い生き物がいるという感覚を研究者が持つことは可能であるが(おそらく正しい推察であるが)、実際に、溶存酸素濃度がどのような数値になると影響が出るかについて具体的な数値を持つことは非常に重要である。例えば、大量の斃死事例が見つかった場合、溶存酸素の低下で説明できる状況であったか(必要条件を示すことであり、十分条件である根拠ではない)、あるいは長期的に密度が変化した場合、溶存酸素濃度の変化で説明できるか、といった考察をする場合、根拠となる具体的な数値がなければ、考察は推測の域を抜けられない。

貧酸素耐性は、critical oxygen concentration (Pc; Ultsch et al., 1978; Saint-Paul, 1984) といわれる方法で計測した。Pcは、平常代謝が急激に低下する溶存酸素濃度を求めたもので、Pc以下の環境では、通常の生活を送ることが困難になり、十分な運動を行うこともできない。Pcの他に、溶存酸素濃度が生物に与える影響を評価する場合、半数致死濃度 Lc_{50} が用いられることが多い。 Lc_{50} の利点は、測定がシンプルであり、飼育する水の溶存酸素濃度の調製以外には特別な機械を要しないことである。一方、統計的な処理を行うために十分な個体数を用いなければいけないことや、一定の溶存酸素濃度に曝露する時間によって求まる値が変化しうることなどが難点といえる。これに対し、Pcは一個体から求められるという利点があり、信頼できるデータを得るまでの繰り返し実験を行いやすい。一方、正確な値を求めるためには、溶存酸素濃度を十分な精度で求める必要があることと、基礎代謝の変化点を統計的に求めるために、計算機が必要であるという難点が

あった。現在は、溶存酸素濃度を高精度で記録できる機械が以前に比べ安価になったことや、入手しやすい統計ソフトウェアの存在によって、かつての難点はもはや難点ではなくなってきた。また、 Lc_{50} を求めるには、個体の生死の判定が必要だが、 P_c の実験では生死の判定が必要ない。魚類の鰓の動きのように生存を確認する目安となるものを持つ生物では問題ないが、動かなくなった際に生存の確認が困難な生物も存在する。琵琶湖の湖底に生息するウズムシなどはまさにこのような生物である。本研究では、異なる生物での貧酸素耐性の違いを理解するためにも、 P_c を指標に評価をすすめることとした。ここでは、スジエビ (*Palaemon paucidens*) とビワオオウズムシ (*Bdellocephala annandalei*) についての実験結果を報告する。

5.2 方法

実験に用いたスジエビは、琵琶湖で漁業者が採取したものをを用いた。一方、ビワオオウズムシは、水深 90 m の地点において係留物のアンカーに付着したものを採集した。状態のよい個体を実験に用いるため、低温インキュベータ (福島工業 FMU-133I) 内で、8°C で 5 日以上飼育した個体を用いた。飼育に用いた水は、琵琶湖の 40 m 以深で採水した水を未濾過で用いた。5 日以上飼育したスジエビは、飼育水と同じく 40 m 以深で採水した湖水をいれた 300 mL のフラン瓶に移した。ビワオオウズムシの実験では、100 mL のフラン瓶を使用した。フラン瓶の上部には、光学式溶存酸素センサー (LD0 Hach US) を設置し、センサーと瓶間は、プチルゴムテープを用いて密栓とした。実験は、低温インキュベータ (福島工業 FMU-133I) 内で行い、インキュベータ内の温度は 8°C、照明はせず暗条件とした。実験は、スジエビの場合は死亡が確認するまで継続しビワオオウズムシの場合は DO 濃度がゼロになるまで継続した。実験中はロガー (Hq40d, Hach, USA) のインターバルモードを用いて、溶存酸素濃度を 1 分ごとに計測し、USB メモリ記録機能によってデータの記録を行った。実験中の溶存酸素濃度は、30 分移動平均を用いて平滑化した後、酸素消費速度を計算した。30 分ごとの酸素消費速度とその時点での瓶の溶存酸素濃度を一つのデータセットとし、それぞれの個体での実験期間をとおした Critical Oxygen concentration (P_c) を算出した。 P_c の推定は、統計ソフトウェア R のパッケージ (segmented; Muggeo, V. M. R. (2008)) を用いた。

5.3 結果

暗条件で実験を行ったが、個体の状態を確認するために時々様子を観察したところ、スジエビでは溶存酸素濃度が低くなると瓶の上部へと遊泳を試みる行動が見られた。し

かし、溶存酸素濃度がさらに低くなると、瓶の下部でじっとするようになった。これは、魚類でみられる鼻上げ行動に対応するものと思われる。一方、ビワオオウズムシは瓶のガラス面に密着していたが、溶存酸素濃度と瓶内での位置の対応は観察では判別できなかった。しかし、実験中にフラン瓶内で卵を産む個体が見られた。その後産卵した個体は組織が崩壊したため、産卵後に死亡したものと判断した。

実験結果から求めた P_c はスジエビ、ビワオオウズムシともに 2 mg/L 弱程度であった。ただし、繰り返しを十分に実施することができなかったため、 P_c の推定値ならびに信頼区間については求めている。

5.4 考察

室内実験によって求めた P_c の値は、酸素の低下に伴い動物個体が運動代謝を徐々に減らし、さらに基礎代謝も減らし始める酸素濃度と理解されている。そのため、 P_c 濃度以下では、運動のために必要な代謝を継続することが困難であり、個体が酸素低下を回避することが生理的に不可能になる濃度と考えられる。2008 年にみつけたイサザやスジエビの斃死現象は、酸素濃度が 2.05 ± 0.87 mg/L の範囲で発見された。今回得られたスジエビの P_c の値は、溶存酸素濃度低下のため、スジエビがこの水域から逃れられなくなり死亡したという見方を支持している。

溶存酸素濃度 2 mg/L という値は、湖沼での溶存酸素濃度の環境基準における“工業用水 2 級・環境保全”の利用目的に該当する C 類型の基準値である。C 類型はもともと DO 値が低い類型であり、公共水域に該当する湖沼では最低でも達成すべき溶存酸素濃度である。また、冒頭で述べたように、海域を含む多くの水域で“貧酸素水塊”と呼ばれる溶存酸素濃度の目安となる数値である (数値には多少の幅がある)。今回、琵琶湖の深底部に生息する生物であるスジエビ、ビワオオウズムシにおいても溶存酸素濃度が 2mg/L という値が十分意味を持つことを示すことができた。

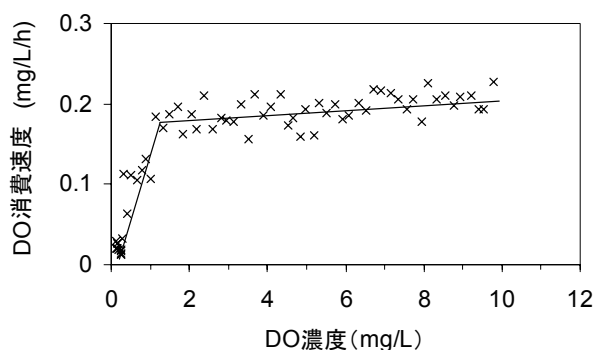


図 24 スジエビの実験結果の例

一方、生物に対する溶存酸素濃度の低下を評価するうえで、今回測定した Pc や Lc50 といった指標には、大きな難点がある。それは、Pc や Lc50 がごく短い間の溶存酸素濃度の低下を実験室内で再現した短期曝露である点である。潮間帯やサンゴ礁のように、溶存酸素濃度の低下が日周期で起こる場合は、Pc や Lc50 の値と実際に水域で起きている現象を強く結びつけて論じられるだろう。しかし、琵琶湖のように低い溶存酸素濃度を記録するのが数週間から数か月にわたる場合は、短期曝露で得られた値よりもっと高い値での影響を考える必要がある。今回得られた Pc 値は、“ほとんど動けなくなる”溶存酸素濃度の値であるが、“少し動ける”溶存酸素濃度の環境中で、採餌活動への影響や捕食者からの回避への影響を考えることも必要であろう。また、溶存酸素濃度が低下した場合、その深刻さは絶対値だけではなく、低下した期間がどれくらい続いたか、という評価も必要である。そのような評価において、ある閾値以下になった期間を求めるのであれば、今回求めた Pc 値は閾値を決定するうえで重要な資料となりうる。

6. 謝辞

31 年間の継続した観測に関わられてきた多くの皆様の努力に感謝します。

7. 引用・参考文献

青木眞一・古角恵美・一瀬諭・矢田稔(2009):琵琶湖の水深 90m 地点での 2008 年度の深層部の溶存酸素濃度の低下について. 日本陸水学会第 74 回大会講演要旨集, 93.

青木眞一・奥村陽子・橋本信代(2010):琵琶湖の水深 90m 地点での 2009 年度の深層部の溶存酸素濃度の低下について. 日本陸水学会第 75 回大会講演要旨集, 172.

De Stasio, B. T., Jr., D. K. Hill, J. M. Kleinmans, N. P. Nibbelink and J. J. Magnuson(1996):Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton. *Limnology and Oceanography*, 41:1136-1149.

Diaz, R. J. and R. Rosenberg(2008):Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 321:926-929.

平江多績(2000):池田湖の周辺環境と水質. 国立環境研究所研究報告, 154:242-249

一瀬諭・若林徹哉・岡本高弘・藤原直樹・井上健・加賀爪敏明・宮島利宏 (2006):琵琶湖深層部の微生物由来マンガン酸化物構造体 *Metallogenium* の発生. 用水と排水, 48: 439-447.

Idso, S. B. (1973):On the concept of lake stability. *Limnology and Oceanography*, 18:681-683.

石井浩介・中川達功・福井学(2000):微生物生態学への変性剤濃度勾配ゲル電気泳動法の応用. *Microbes and*

Environments, 15:59-73.

門田元・合田健・坂本充・村上彰男・八木正一(1980):湖沼の隣に係る水質目標についての検討結果—窒素, 燐等水質目標検討会報告—. *水質汚濁研究*, 3:143-158.

Kostanjsek, R., A. Lapanje, D. Drobne, S. Nikcevic, A. Perović, P. Zidar, J. Štrus, H. Hollert and G. Karaman (2005):Bacterial community structure analyses to assess pollution of water and sediments in the Lake Shkodra/Skadar, Balkan Peninsula. *Environmental Science and Pollution Research*, 12:361-368.

熊谷道夫(2008):地球温暖化が琵琶湖に与える影響. *環境技術*, 37:407-413.

熊谷道夫・青田容明・焦春萌・石川可奈子(2006):台風の影響と溶存酸素濃度の変化. 平成 16 年度滋賀県琵琶湖環境科学研究センター試験研究報告:44-50.

Livingstone, D. M. (2003):Impact of secular climate change on the thermal structure of a large temperate central European lake. *Climatic Change*, 57:205-225.

McCormick, M. J. (1990):Potential changes in thermal structure and cycle of Lake-Michigan due to global warming. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119:183-194.

Muggeo, V. M. R. (2008):Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R News*, 8:20-25.

Muyzer G, E. C. de Waal and A. G. Uitterlinden(1993):Profiling of complex microbial populations by denaturing gradient gel electrophoresis analysis of polymerase chain reaction-amplified genes coding for 16S rRNA. *Applied and Environmental Microbiology*, 59:695-700.

中賢治(1973):びわ湖深層の全循環期前の溶存酸素量の永年変化について. *陸水学雑誌*, 34:41-43.

Nishino, M., M. Fukui and T. Nakajima(1998):Dense mats of *Thioploca*, gliding filamentous oxidizing bacteria in Lake Biwa, Central Japan. *Water Research*, 32:953-957.

Pyper, B. J. and R. M. Peterman(1988):Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 55:2127-2140.

Saint-Paul U(1984):Physiological adaptation to hypoxia of a neotropical characoid fish *Colossoma macropomum*, Serrasalminidae. *Environmental Biology of Fishes*, 11:53-62.

Schmidt, W. (1928):Über die Temperatur- und Stabilitätsverhältnisse von Seen. *Geogr. Ann.*, 10: 145-177.

滋賀県(2009):滋賀の環境 2009 (平成 21 年度版 環境白書) .

Simon, C. and R. Daniel(2009):Achievements and new knowledge unraveled by metagenomic approaches. *Applied Microbiology and Biotechnology* 85:265-276.

Straille, D., K. Jöhnk and H. Rossknecht(2003):Complex effects of

winter warming on the physicochemical characteristics of a deep lake.
Limnology and Oceanography, 48:1432-1438.

Ultsch, G. R., H. Boschung and M. J. Ross(1978): Metabolism, critical oxygen tension, and habitat selection in darters (*Etheostoma*).
Ecology, 59: 99-107.

Thompson, D. W. J. and J. M. Wallace(1998):The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. *Geophysical Research Letters*, 25:1297-1300.