短 報 [Note]

チベット高原・プマユムツォ湖の水温躍層 (20-25 m) 以深における
一次生産の規模とその維持機構に関する検討

松中哲也¹⁾・西村弥亜¹⁾・村上哲生²⁾・井筒康裕¹⁾・
奈良郁子³⁾・渡邊隆広³⁾・今井章雄⁴⁾・Liping Zhu⁵⁾

Study of primary production magnitude under the thermocline (20-25 m) and the continuous
supporting mechanism of production in Lake Pumayum Co, Tibetan Plateau

Tetsuya MATSUNAKA¹⁾, Mitsugu NISHIMURA¹⁾, Tetuo MURAKAMI²⁾, Yasuhiro IZUTSU¹⁾,
Fumiko Watanabe NARA³⁾, Takahiro WATANABE³⁾, Akio IMAI⁴⁾ and Liping ZHU⁵⁾

Abstract

To study the primary production magnitude under the thermocline (20-25 m) and the continuous supporting mechanism of the production in Lake Pumayum Co (a high alpine lake) located on the southern Tibetan Plateau (altitude 5,030 m), sediment traps were deployed at 50.5 m water depth in the eastern part of the lake. Based on source analysis of sinking particles trapped at depths 27 and 45 m, the following results are suggested:

- 1) The average production rate ($0.63 \text{ mg-C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) of sinking phytoplankton-derived organic carbon in the 27-45 m water layer was at least four times higher than that ($0.15 \text{ mg-C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) in the upper water layer (0-27 m). The ratio of increase (4.2) was equivalent to that (4.0) of the theoretical primary production between 13.5 and 36 m (midpoints of the above layers) (13.5 m: $0.042 \text{ mg-O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, 36 m: $0.17 \text{ mg-O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$; Murakami et al., 2007). Thus, the subsurface primary production maximum appears to have formed in the 27-45 m water layer of the lake. Moreover, although this high alpine lake is generally classified as oligotrophic and is located well above the forest line, primary production in the subsurface layer probably continued to exceed the mesotrophic magnitude.
- 2) Because of the transport and supply mechanisms of nutrients supporting such high production under the thermocline, there can be deep intrusion of river water (5°C) colder than the lake epilimnion ($10\text{--}13^\circ\text{C}$). This possibility is supported by the high average abundances of silt and clay, sinking terrestrial plant-derived organic carbon, and sinking soil-derived organic carbon in the 27-45 m water layer, as compared with the 0-27 m layer. The supply of nutrients in the 27-45 m water layer is believed to be several times higher than that of the 0-27 m

¹⁾ 東海大学大学院総合理工学研究科 〒424-0902 静岡県静岡市清水区折戸 3-20-1. Graduate school of Science and Engineering, Tokai University, 3-20-1, Orido, Shimizu-ku, Shizuoka, Shizuoka 424-0902, Japan

²⁾ 名古屋女子大学家政学部 〒467-8610 愛知県名古屋市瑞穂区汐路町 3-40. Department of Domestic Science, Nagoya Women's University, 3-40 Shioji-cho, Mizuho-ku, Nagoya, Aichi 467-8610, Japan

³⁾ 東北大学大学院環境科学研究科 〒980-8579 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6-6-20. Graduate school of Environmental Studies, Tohoku University, 6-6-20 Aramaki Aza Aoba, Aoba-ku, Sendai, Miyagi 980-8579, Japan

⁴⁾ 国立環境研究所水圏環境研究領域 〒305-8506 茨城県つくば市小野川 16-2. Water and Soil Environment Division, National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan

⁵⁾ Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Science, No.18 Shuangqing Road, Haidian District, Beijing, China
(連絡先 松中哲也 matsunaka@tokai-u.jp)

layer. The supply of nitrogen nutrients by diffusion from pore water in bottom sediments is also considered one of the mechanisms.

Keywords: Tibetan Plateau, high alpine lake, mesotrophic lake, sinking particles, supporting mechanism of subsurface maximum, deep intrusion of river water

摘要

標高 5,030 m のチベット高原南部に位置する高々山湖 (2,000 m 以上の標高にある高山湖, high alpine lake; 例えば Dokulil, 2005) ・ プマユムツォ湖の水溫躍層以深における一次生産の規模とその維持機構を検討するため, 2006 年 8 月, 湖の中央部に近い水深 50.5 m 地点でセジメントトラップ実験を行った。水深 27 m と 45 m に設置したトラップに捕捉された沈降粒子について, サイズと有機物の起源パラメーター (C/N と $\delta^{13}\text{C}$) を基に起源解析を行った結果, 以下の事柄が明らかになった。

- 1) 水深 27-45 m 層における沈降粒子となる植物プランクトン起源有機炭素の平均生成速度 ($0.63 \text{ mg-C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) は, 上層の 0-27 m 層におけるそれ ($0.15 \text{ mg-C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$) を, 少なくとも約 4 倍 (4.2 倍) 上回っていた。この増加率は, 各層の中間点である 13.5 m と 36 m の間の一次生産速度の理論値 (13.5 m: $0.042 \text{ mg-O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, 36 m: $0.17 \text{ mg-O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, Murakami et al., 2007) を基にした生産速度の増加率 (4.0 倍) とほぼ同等であることから, プマユムツォ湖の 27-45 m 付近に, 一次生産の亜表層極大が存在することが明らかになった。また, 当湖は一般に貧栄養湖に分類される高々山湖であり, 加えて森林限界を大きく超える標高にありながらも, その亜表層極大では, 中栄養湖を上回る規模で一次生産が維持されていることが示唆された。
- 2) この様な水溫躍層以深の高い一次生産を支える, 栄養塩の運搬・補給機構として, 湖の表水層の水溫 ($10\text{-}13^\circ\text{C}$) よりも, 冷たい河川流入水 (約 5°C) の深層貫入が主要な働きをしていると考えられた。この深層貫入の存在は, 湖水中の silt と clay, 陸上植物起源有機炭素, および土壌起源有機炭素の平均存在量が, 0-27 m 層より 27-45 m 層で 2 から 4 倍高いことから支持され, 下層における栄養塩の補給が, 上層より数倍高くなっていると推測された。一方, N 栄養塩については, 湖底泥からの拡散による供給も示唆された。

キーワード: チベット高原, 高々山湖, 中栄養湖, 沈降粒子, 亜表層極大の維持機構, 河川水の深層貫入

(2011 年 12 月 1 日受付; 2012 年 2 月 13 日受理)

はじめに

プマユムツォ湖はヒマラヤ山脈から, 北へ 50 km のチベット高原南部域に位置し, 標高 5,030 m にある高々山湖である。高山湖における一次生産速度のこれまでの研究は, 主に, ヨーロッパ・アルプスに分布する多数の湖沼を中心に行われてきているが (Dokulil, 2005), そのほとんどが亜高山湖 (500-600 m 以下の標高にある高山湖, pre-alpine lake; Dokulil, 2005) を対象としていて, 高々山湖に関する報告は, オーストリアの Gossenköllesee 湖, Schwarzsee 湖, および Vdr Finstertalersee 湖など, 数例あるのみである (Rodhe et. al., 1966; Khan, 1981; Schneider, 1984)。それらによると, 一次生産速度は $0.2\text{-}30 \text{ mg-C}$

$\text{m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ ($0.000022\text{-}0.0033 \text{ mg-O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) の範囲にあり, いずれの高々山湖も貧栄養湖に属すると報告されている。これに対し, 60 m 余りの深さを有し, 比較的規模の大きいプマユムツォ湖で, 成層期の 8 月に実測された純生産速度は, 5,000 m の標高にあり, かつ森林限界を大きく越えた地域にあるにもかかわらず, 水溫躍層 (20-25 m) 以浅の 10-20 m 層で $0.035\text{-}0.075 \text{ mg-O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Murakami et. al., 2007) と, これまで報告された高々山湖の生産速度を数十倍も上回っていた。この本湖の表水層における生産速度は, 中栄養湖である木崎湖 (長野県) の夏季の生産速度 ($0.02\text{-}0.06 \text{ mg-O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (Hayashi and Yoshioka, 2001) と同等である。更に, 本湖の生産速度は, 水深と共に増大し, 水溫躍層以深で, より大きな値を取る可能

性が水深 20 m までの実測の生産速度と水深との関係から示唆された (Murakami et. al., 2007)。これらのことから、プマユムツォ湖の湖沼型は、これまで報告されている高々山湖の湖沼型 (貧栄養湖) とは違い、むしろ中栄養湖であり、かつ成層期の 20 m 以深に一次生産の亜表層極大が存在する可能性が強く示唆される。

以上のことから、本稿では標高 5,000 m 下のプマユムツォ湖における、中栄養湖の規模を超える生産性の高い亜表層極大の可能性と共に、その存在の維持機構を明らかにすることを目的とした。そのために、水深 27 m と 45 m に設置したセジメントトラップで捕捉された沈降粒子について、サイズと有機物の起源パラメータ (C/N と $\delta^{13}\text{C}$, Meyers, 1994) を基に、植物プランクトン起源有機炭素と様々な陸起源物質 (sand, silt と clay, 土壌起源有機炭素, および陸上植物起源有機炭素) を選別し、0-27 m 層と 27-45 m 層におけるそれらの平均生成速度、あるいは平均存在量を基に解析を行った。

材料と方法

研究対象域

プマユムツォ湖は、ヒマラヤ山脈の南端から北へ 50 km のチベット高原南部域の標高 5,030 m に位置した ($28^{\circ}34'\text{N}$, $90^{\circ}23'\text{E}$)、比較的規模の大きい湖 (面積: 280 km^2 , 最大水深: 65 m) (Fig. 1) である。集水域は $1,700\text{ km}^2$ に達し (Mitamura et. al., 2003), その大部分を占めている、ヒマラヤの Yar La 氷河を水源とした Jiaqu 川, および Kongqu 川が西側から流れ込み、それぞれ湖への全流入量の 72% と 8% を占めている (Murakami et. al., 2007)。また、南側にも数本の小流入河川が存在する。一方、東側に流出河川 (Fu 川) がある。最大流入河川である Jiaqu 川の河口域の扇状地には、泥炭層をもった湿地帯が形成され、湿地草原に属する植生が分布している (Minami et al, 2010)。

湖の水質は淡水 (塩分: 0.36 g L^{-1}), 硬水 (硬度: 178-197), および弱アルカリ性 (pH: 8.3-9.2) で、湖水の主要な陽イオンと陰イオンは、 Mg^{2+} , Ca^{2+} , HCO_3^- , および SO_4^{2-} である (Mitamura et. al, 2003)。

Fig. 1. Location of Lake Pumayum Co on the Tibetan Plateau, with sampling site of sinking particles and surface sediments in the lake.

図 1. チベット高原上のプマユムツォ湖の位置, および湖内における沈降粒子と表層堆積物の採取地点。

試料採取

セジメントトラップは口径が 20 cm、深さが 60 cm の円筒形（面積：314 cm²）で、入り口に 4 cm 画の格子（幅：深さ＝1：1.5）を取り付けたものを使用した（Fig. 2）。トラップ中の沈降粒子の微生物学的分解・変質を防ぐために NaCl と C₆H₄(OH)COOH（サリチル酸）を 5：1 の割合で混合し、プレスで圧縮して作った錠剤（径：1.2 cm, 2g/個）を用いた。この防腐錠剤が徐々に溶ける様に、その 40 個を多数の小さな穴を開けたビニール袋に入れ、トラップの底に置いた。事前に行った防腐錠剤（40 個）の溶解実験では、セジメントトラップを設置する 8 日間を通して、トラップの底（約 30 cm）にサリチル酸を含む高塩分層が維持されることを、塩分の経時測定によって確認している（Fig. 2）。

2006 年 8 月 13 日から 21 日までの 8 日間、湖東部の水深 50.5 m 地点（28°33'14"N, 90°28'17"E; Fig. 1）において、水温躍層（水深 20-25 m, 藤井ら, 2009）から 2 m 下層の水深 27 m, および湖底から 5.5 m 上層の水深 45 m の 2 層にセジメントトラップを係留し、沈降粒子を採取した（Fig. 3）。設置時、表層堆積物の舞い上がりを抑えるために、できる限りゆっくりアンカーを着底させた。捕集された沈降粒子はトラップ中の上澄みをほぼ除いた後、ピペットを使って採取した。沈降粒子試料は

Fig. 2. Illustration of sediment trap and temporal variations of salinity in the dissolution experiment, with preservative tablets (NaCl + salicylic acid, 40 pieces).

図 2. セジメントトラップの模式図と防腐錠剤（NaCl+ サリチル酸, 40 個）の溶解実験におけるトラップ内の塩分の経時変化。

Fig. 3. Illustration of sediment trap deployment (13-21 August, 2006), vertical profile of water temperature, and thermocline position around the site (Fujii et al., 2009), plus vertical profile of summer net production in the lake (Murakami et al., 2007).

*Theoretical primary production at 13.5 and 36 m depths (midpoints of 0-27 and 27-45 m water layers).

図 3. セジメントトラップの係留図（2006 年 8 月 13-21 日）、沈降粒子の採取地点周辺における水温の深度変化と水温躍層の位置（藤井ら, 2009）、および湖における夏季の純生産速度の深度変化（Murakami et al., 2007）。

* 水深 13.5 m と 36 m (0-27 m 層と 27-45 m 層の各中間点) における一次生産速度の理論値

分析まで 2°C で冷蔵保存し、検鏡用に一部分取した試料は 5% ホルマリン溶液で固定を行った。

沈降粒子の有機物供給源となりうる動物プランクトン (2 試料) を湖内から、一方、陸上植物 (11 試料) と土壌 (5 試料) を湖周辺域から採取した。また、沈降粒子の採取地点からグラビティーコアラを用いて柱状堆積物を採取し、表層の 0-1 cm 層を分析試料とした。いずれの試料も分析まで -30°C で冷凍保存した。

分析方法

一般に、湖沼や海洋における沈降粒子中の有機物 (以後、沈降有機物) は、様々な供給源から由来した複雑な有機物から構成されている。従って、沈降有機物をサイズと起源パラメータ (C/N と $\delta^{13}\text{C}$) を基に起源選別を行い、植物プランクトン起源有機炭素、土壌起源有機炭素、および陸上植物起源有機炭素の各寄与量を算出する必要がある。それに際し、まず、沈降粒子の検鏡 (x400) を行い、構成成分の種類 (形態)、サイズ、およびおよその存在比率の確認を行った。

それらの結果を基に、沈降粒子を湿式法で 32 μm の篩にかけ、2 つの画分 (32 μm 未満と 32 μm 以上) に分別した。32 μm 以上の画分については、水中で攪拌し、比重の違い (沈降速度の違い) によって、有機物性画分 (有機物の多い画分) と無機物性画分 (無機物の多い画分) とに分けた。後者は 80°C で 12 時間乾燥させた後秤量し、前者は下記の分析過程で、同様の方法で乾燥重量を求めた。

沈降粒子 (全沈降粒子, 32 μm 未満の画分, および 32 μm 以上の有機物性画分) の全有機炭素含有量 (Total organic carbon: TOC) と全窒素含有量 (Total nitrogen: TN) の分析は、試料を 6M HCl で酸処理を行った後、元素分析計 (Thermo Flash 1112 series) を用いて行った。一方、TOC の安定炭素同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) は、前処理装置として元素分析計を組み合わせた同位体比質量分析計 (Thermo Finnigan Delta plus Advantage) で測定した。また、表層堆積物 (63 μm 未満), 土壌 (63 μm 未満), および生物体試料についても同様に、TOC, TN, および $\delta^{13}\text{C}$ を測定した。 $\delta^{13}\text{C}$ は Vienna-PeeDee belemnite (VPDB) に対する千分率偏差 (‰) で表した。

結果と考察

全有機炭素フラックスの信頼性

トラップの回収時、事前の溶解実験と同様に、防腐剤の半分は溶けずに残っていた。また、トラップ中の沈降粒子のほぼすべては、高塩分層が形成されている底に沈積していたことから、沈降粒子はトラップに捕捉されて以後、微生物学的分解・変質をほとんど受けていないと判断された。

全沈降粒子中の TOC のフラックスは、水深 27 m で 9.8 $\text{mg-C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ であったのに対し、水深 45 m におけるそれは 23.4 $\text{mg-C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ と、前者に較べて 2.4 倍も高かった (Fig. 4)。この増加は、主として水深 45 m における沈降有機物の増加によって引き起こされたと考えられるが、

Fig. 4. Total organic carbon (TOC) fluxes at 27 and 45 m depths, and comparison of TOC and $\delta^{13}\text{C}$ in the sinking particles and surface sediments.

図 4. 水深 27 m と 45 m における TOC のフラックス, および沈降粒子と表層堆積物における TOC と $\delta^{13}\text{C}$ の比較.

セジメントトラップを設置した際、湖底から舞い上がった表層堆積物中の有機物が、5.5 m 上の水深 45 m のトラップに混入した可能性がある。まず、水深 45 m で採取した沈降粒子の TOC は $54.4 \text{ mg-C g-dry sample}^{-1}$ と、表層堆積物の TOC ($15.4 \text{ mg-C g-dry sample}^{-1}$) に比べ 3.5 倍も高かった (Fig. 4)。かつ、 $\delta^{13}\text{C}$ 値には、45 m での沈降粒子 ($-25.5 \pm 0.1\text{‰}$, $n=2$) と表層堆積物 (-23.2‰ , $n=1$) との間に 2.3‰ 程度の差が認められた (Fig. 4)。この両者の有機物の量的・質的な違いは、水深 45 m の沈降粒子が、湖底から舞い上がった表層堆積物に由来する可能性が、ほぼないことを示している。従って、上記の TOC のフラックスの違いは、実際に表層から各水深間における沈降有機物の量的違いを反映し、27 m に比べ、45 m でその沈積量が 2.4 倍も多かったことを示している。

水温躍層以深における一次生産の規模

・沈降粒子の構成成分

分別する前の沈降粒子は、いずれの深度においても、主に、内容物の多くが抜けた $5\text{--}20\mu\text{m}$ (検鏡による目視サイズ) の珪殻や $100\mu\text{m}$ より大きい動物プランクトンの殻、 $40\mu\text{m}$ より大きい陸上植物片、薄茶から茶褐色の不定形凝集体、 $70\mu\text{m}$ より大きい sand (2 mm 未満 $63\mu\text{m}$ 以上の粒子)、および $30\mu\text{m}$ 未満の silt と clay ($63\mu\text{m}$ 未満の粒子) などから構成されていた。これらのうち、silt と clay、不定形の凝集体、および珪殻が全体の 80% 以上を占め、3 者はおよそ 6:3:1 の比率で存在していた。また、珪藻以外に、元の形を留めた浮遊藻類は全く認められなかった。両者のトラップ中の全珪藻遺骸に対する浮遊珪藻類の占める割合は、いずれも 90% を越えており、残りは、主に流入河川河口域の湿地帯から運ばれて来たと考えられる付着珪藻類であった。珪殻の組成は、水深 27 m で *Cyclotella* 属 (*C. ocellata* Pantocsek と *C. comeni*us Grunow) が 95.5% を占め、45 m では、*Cyclotella* 属 (75.5%) に加え、14.5% を占める *Stephanodiscus* sp. から成っていた。一方、不定形凝集体の実体は検鏡で把握できなかったが、一部透明な部分を有するが、大部分が茶褐色で、比較的小さな物質の寄り集まりであった。このことと共に、これまでの報告 (McCave, 1975, 1984; Wakeham et al., 1988) を基にすると、この凝集体は、主として、次の 3 種の起源をもつ物質から成っている可能性が考えられる。

1) 植物プランクトンの断片などのデトリタスを多く含む懸濁態物質が沈降中に互いに凝集し大粒子化した粒子が、採集過程で崩れたもの

2) 捕食した植物プランクトンの未消化物を主成分とするフィカルペレットが、採集過程で崩れたもの
3) 腐食性物質を含む土壌起源物質

・サイズと起源パラメータによる沈降有機物の起源選別
凝集体と珪殻の両者を、起源が異なる動物プランクトンの殻と陸上植物片からできるだけ分別するには、検鏡によるこれらの目視サイズを基にすると、 $32\mu\text{m}$ の目をもった篩が適していたことから、まず、沈降粒子は $32\mu\text{m}$ 未満の画分と $32\mu\text{m}$ 以上の画分に篩い分けられた。これらのうち、 $32\mu\text{m}$ 以上の画分については、比重の違いによって有機物性画分と無機物性画分に二分され、後者の粒子のほとんどは、sand から成っていた。従って、 $32\mu\text{m}$ 以上の無機物性画分を以後、砂粒画分とする。これら 3 種の各沈降粒子とその TOC の重量と重量比、および各画分中の主要構成成分を Fig. 5 に示した。その結果、以下のことが明らかになった。

まず、27 m と 45 m からの、いずれの $32\mu\text{m}$ 未満の画分も、その大部分 (約 90%) は $30\mu\text{m}$ 未満の silt と clay から成っていた。また、全沈降粒子中の TOC に対する $32\mu\text{m}$ 未満の画分中の TOC は、27 m で 60wt%, 45 m で 93wt% を占めていた (Fig. 5)。一方、 $32\mu\text{m}$ 以上の 2 つの画分の内、砂粒画分に有機物はほとんど認められず、有機物性画分には、27 m で、全沈降粒子中の TOC の 40wt% を占める TOC が、同様に 45 m で、7wt% を占める TOC が認められた (Fig. 5)。

各画分の有機物の起源は、試料の C/N と $\delta^{13}\text{C}$ をプロットする C/N- $\delta^{13}\text{C}$ ダイアグラム (Fig. 6) を使って推定した。Fig. 6 には、各水深における 2 種の画分 ($32\mu\text{m}$ 未満の画分と $32\mu\text{m}$ 以上の有機物性画分) のプロットと共に、ブマユムツォ湖における主な 4 種の有機物供給源 (植物プランクトン、動物プランクトン、陸上植物、および土壌) の C/N と $\delta^{13}\text{C}$ の範囲を示した。これらのうち、植物プランクトンのデータのみは、試料から直接得ることができなかったため、次の様に算出を行った。まず、一般に、湖沼における動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、餌となる植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値より 1-2‰ 重くなること (DeNiro and Epstein, 1978; Yoshioka et al., 1994; Yoshii et al., 1999) から、採取した動物プランクトン (*Copepoda* sp.) の $\delta^{13}\text{C}$ の平均値 (-25.3‰ , $n=2$) を基に、当湖の植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ の範囲を算出した (Table 1)。また、その C/N は、一般に知られた湖沼プランクトンの C/N の範囲 (4-7; Meyers, 1994) を基にした (Table 1)。

まず、 $32\mu\text{m}$ 以上の有機物性画分は、いずれも、C/N

Fig. 5. Weight percent of dry weight and TOC of each sinking particle in total, at 27 and 45 m depths, with description of major components in each fraction.

* Weight percent of each sinking particle in total.

** Weight percent of TOC of each sinking particle in total.

*** Calculated organic particle assumed as cellulose [$(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$] from TOC: Organic particle (mg) = TOC (mg-C) $\cdot$ 2.25.

**** Inorganic particle (mg) = Dry weight (mg) - Organic particle (mg).

図 5. 水深 27 m と 45 m におけるサイズ別の各沈降粒子とその TOC の重量と重量比, および各画分中の主要構成成分.

* 全沈降粒子に対する各画分の重量比.

** 全沈降粒子中の TOC に対する各画分中の TOC の重量比.

*** セルロース [$(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$] と仮定し, TOC から換算した有機物性粒子: Organic particle (mg) = TOC (mg-C) $\cdot$ 2.25.

**** 無機物性粒子: Inorganic particle (mg) = Dry weight (mg) - Organic particle (mg).

が 14-18 とかなり高く, 陸上植物の領域にプロットされた。一方, $32 \mu\text{m}$ 未満の画分は, C/N が 8-10 の範囲を, $\delta^{13}\text{C}$ はいずれの画分も -26.0‰ を示し, そのプロット範囲は, 植物プランクトンの領域により近い所にプロットされた。従って, $32 \mu\text{m}$ 以上の有機物性画分は, 主に陸上植物に起源をもち, $32 \mu\text{m}$ 未満の画分は, 植物プランクトン起源有機物を主とし, 他の供給源からの有機物とが混合したものであると推察された。

顕微鏡観察の結果, $32 \mu\text{m}$ 未満の沈降有機物の多くは, 不定形凝集体から成り (Fig. 5), この凝集体は主に植物プランクトンと土壌を起源としていると推察された。しかし, その画分の C/N- $\delta^{13}\text{C}$ ダイアグラム上での位置 (Fig. 6) は, 陸上植物起源有機物の領域ともそれ程遠くなく, 陸上植物からのある程度の寄与の可能性も考えら

れた。そこで, $32 \mu\text{m}$ 未満の沈降有機物に対する植物プランクトン, 陸上植物, および土壌からの各寄与率 (f_{phyto} , f_{terre} , および f_{soil}) を, Fig. 6 に示した沈降粒子 ($32 \mu\text{m}$ 未満) の $\delta^{13}\text{C}$ と C/N ($\delta^{13}\text{C}_{\text{sink}}$ と C/N_{sink}), および Table 1 に示した植物プランクトン, 陸上植物, および土壌の $\delta^{13}\text{C}$ の平均値 ($\delta^{13}\text{C}_{\text{phyto}}$, $\delta^{13}\text{C}_{\text{terre}}$, および $\delta^{13}\text{C}_{\text{soil}}$) と C/N の平均値 ($\text{C/N}_{\text{phyto}}$, $\text{C/N}_{\text{terre}}$, および C/N_{soil}) から, 以下の式を基に算出した。

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{sink}} = f_{\text{phyto}} \cdot \delta^{13}\text{C}_{\text{phyto}} + f_{\text{terre}} \cdot \delta^{13}\text{C}_{\text{terre}} + f_{\text{soil}} \cdot \delta^{13}\text{C}_{\text{soil}}$$

$$\text{C/N}_{\text{sink}} = f_{\text{phyto}} \cdot \text{C/N}_{\text{phyto}} + f_{\text{terre}} \cdot \text{C/N}_{\text{terre}} + f_{\text{soil}} \cdot \text{C/N}_{\text{soil}}$$

$$f_{\text{phyto}} + f_{\text{terre}} + f_{\text{soil}} = 1$$

その結果, $32 \mu\text{m}$ 未満の沈降有機物に対する植物プラン

Fig. 6. C/N- $\delta^{13}\text{C}$ diagram of sinking particles ($\varphi < 32\ \mu\text{m}$ and $\varphi \geq 32\ \mu\text{m}$) at 27 and 45 m depths, and organic sources (phytoplankton, zooplankton, terrestrial plants, and soil).

図 6. 水深 27 m と 45 m における沈降粒子 ($32\ \mu\text{m}$ 未満の画分と $32\ \mu\text{m}$ 以上の有機物性画分) と有機物供給源 (植物プランクトン, 動物プランクトン, 陸上植物, および土壌) の C/N と $\delta^{13}\text{C}$ のダイアグラム。

クトン, 陸上植物, および土壌の寄与率は, 水深 27 m で, それぞれ 68.9%, 9.7%, および 21.4%, 一方, 水深 45 m で, それぞれ 72.0%, 6.5%, および 21.5% であると推定された。従って, $32\ \mu\text{m}$ 未満の沈降有機物は, 主に植物プランクトン起源有機物から成り, 土壌と陸上植物に由来する有機物がそれぞれ約 20% と 6-10% 程度混在したものであった。

ここで, これからの議論の対象となる, この沈降有機物中の植物プランクトン起源有機物の由来については, 本湖, または河川の両者が考えられる。しかし, 前述の

通り, トラップで捕集された珪殻の組成が, プマユムツオ湖に生息している浮遊性の種類によって 90% 以上占められていたことから, その植物プランクトン起源有機物のほとんどが, 河川ではなく, 本湖に由来するものと考えられる。

・沈降する植物プランクトン起源有機炭素の平均生成速度

$32\ \mu\text{m}$ 未満の画分の TOC (27 m: 1.5 mg-C, 45 m: 5.4 mg-C, Fig. 5) と前節で得られた植物プランクトン起源有機炭素の寄与率 (27 m: 68.9%, 45 m: 72.0%) を使って求めた, 沈降する植物プランクトン起源有機炭素 (Sinking plankton-derived organic carbon: SPOC) のフラックスは, 水深 27 m で $4.1\ \text{mg-C m}^{-2}\ \text{d}^{-1}$, 水深 45 m で $15.5\ \text{mg-C m}^{-2}\ \text{d}^{-1}$ であることが分かった。これらのフラックスを基に, 2 層間における SPOC の生成速度の違いを, 対象としている水深に関係なく直接比較できる様にするため, 0-27 m の上層 27 m 間, および 27-45 m の下層 18 m 間における, 平均生成速度を以下の式を基にそれぞれ算出した。ここで, 27-45 m 層における SPOC のフラックス値は, 水深 27 m と 45 m のフラックスの差 ($11.4\ \text{mg-C m}^{-2}\ \text{d}^{-1}$) を用いた。

Production rate of SPOC ($\text{mg-C m}^{-3}\ \text{d}^{-1}$)

$$= \text{SPOC flux (mg-C m}^{-2}\ \text{d}^{-1}) / \text{Water column (m)}$$

その結果, SPOC の平均生成速度は 0-27 m 層で $0.15\ \text{mg-C m}^{-3}\ \text{d}^{-1}$, および 27-45 m 層で $0.63\ \text{mg-C m}^{-3}\ \text{d}^{-1}$ となり, 上層に比べ, 下層で約 4 倍 (4.2 倍) 高いことが明らかになった (Fig. 7)。

上記の生成速度の違いに関する議論では, 有機物の沈降中における分解に関する考慮は, 全くなされてい

Table 1. Range and average of C/N and $\delta^{13}\text{C}$ of organic sources (phytoplankton, zooplankton, terrestrial plants, and soil) in and around Lake Pumayum Co.

表 1. プマユムツオ湖における有機物供給源 (植物プランクトン, 動物プランクトン, 陸上植物, および土壌) の C/N と $\delta^{13}\text{C}$ の範囲と平均値。

Organic sources	C/N			$\delta^{13}\text{C}$ (‰, vs VPDB)		
	range		average	range		average
	min.	max.		min.	max.	
Phytoplankton	4.0*	7.0*	5.5	-27.3**	-26.3**	-26.8
Zooplankton	4.7	4.9	4.8 (n=2)	-25.6	-25.0	-25.3 (n=2)
Terrestrial plants	12.1	115.2	41.9 (n=11)	-28.4	-25.6	-26.6 (n=11)
Soil	7.5	9.0	8.1 (n=5)	-23.4	-22.9	-23.1 (n=5)

*General C/N range of lacustrine phytoplankton (Meyers, 1994).

**Calculated $\delta^{13}\text{C}$ range of phytoplankton from average $\delta^{13}\text{C}$ of zooplankton (Yoshioka et al., 1994; Yoshii et al., 1999).

Fig. 7. Average production rates of sinking phytoplankton-derived organic carbon (SPOC) in 0-27 and 27-45 m water layers.

図7 水深 0-27 m 層、および 27-45 m 層における沈降する植物プランクトン起源有機炭素 (SPOC) の平均生成速度。

い。湖沼の沈降粒子は、一般に数十 m d⁻¹ (日本陸水学会, 2006) の沈降速度をもっていると言われていることから、0-27 m 間、および 27-45 m 間を、一日を要さずに沈降し、その水深間で生成された SPOC の多くは、生成後、その水中で微生物学的分解をさほど受けずにセジメントトラップに取り込まれている可能性が高い。これに対し、0-27 m 間で生成され、45 m まで沈降して来る SPOC は、最大で上記の SPOC の約 2 倍の時間を要する。このことは、45 m のトラップで捕集された沈降有機物は、27 m のそれと比べ、より分解を受け、量的減少を受けていることを示唆している。従って、その様な沈降中における分解に関する考慮は、上記の議論ではされていないことから、Fig. 7 で示した 0-27 m 層に対する 27-45 m 層での SPOC の平均生成速度の 4 倍の差は、過小評価であると考えられる。

・中栄養湖の規模を超える一次生産速度をもつ亜表層極大の存在

前述の通り、プマユムツォ湖の水深 20 m での一次生産速度の実測値は、0.075 mg-O₂ l⁻¹ h⁻¹ (Murakami et. al., 2007) となり、中栄養湖である木崎湖 (長野県) のそれ (0.02-0.06 mg-O₂ l⁻¹ h⁻¹) (Hayashi and Yoshioka, 2001) を少し上回っていた。このことは、寺井ら (2009) が報告し

た溶存態有機炭素の存在量 (5-6 mg-C l⁻¹) から示唆される湖の栄養レベルとも矛盾しない。従って、前節の結果はプマユムツォ湖の水温躍層以深の 27-45 m 間で、中栄養湖より更に高い一次生産速度をもつ亜表層極大の存在を反映したものと考えられる。湖沼における光合成産物の亜表層極大の存在は、これまで比較的多くの湖で報告されている (例えば Ichimura et. al., 1968; Kiefer and Holm-Hansen, 1972; Fee, 1976; Brooks and Torke, 1977; Davey and Heaney, 1989; Hino et. al., 1998; Nakanishi et. al., 1999)。これらの報告を基にすると、亜表層極大の形成メカニズムは、主として二つに大別される。一つは、ほとんど活性を失った珪藻などの植物プランクトンの単なる沈積による場合 (例えば Kiefer and Holm-Hansen, 1972; Hino et. al., 1998)、もう一つは、生育条件に適した水深での生育・繁殖による場合 (例えば Ichimura et. al., 1968; Fee, 1976; Davey and Heaney, 1989; Nakanishi et. al., 1999) である。まず、前に示した一次生産速度を反映すると考えられる SPOC の平均生成速度の増加率 (4.2 倍) は、各層の中間点である 13.5 m と 36 m における一次生産速度の理論値 (Fig. 3 に示した純生産速度と水深の関係式から算出した値, 13.5 m: 0.042 mg-O₂ l⁻¹ h⁻¹, 36 m: 0.17 mg-O₂ l⁻¹ h⁻¹, Murakami et. al., 2007) を基にした生産速度の増加率 (4.0) とほぼ同等であることから、この上層 (0-27 m) から下層 (27-45 m) に至る間でプマユムツォ湖の一次生産は、少なくとも 4 倍程度に増大していると推察される。このことから、更に 40 m から 50 m に至る底層付近まで、当湖の一次生産速度の理論値にある程度したがった生産が行われている可能性がある。その様な生産が考えられる状況で、Murakami et. al. (2007) が観測した成層期における溶存酸素 (DO) 濃度が、30 m から 50 m の水深においても 110% の過飽和を維持していることは、この水深間においても分解を大きく上回る光合成が進行していることを示している。また、当湖における植物プランクトンのバイオマスは、10 m 以深で深さと共に増加する傾向を示す (Murakami et. al., 2007)。これは、標高 5,030 m 下の湖の表層における強光、あるいは紫外線阻害に適応したものと考えられるが (Blumenthaler and Ambach, 1990; Blumenthaler et. al., 1993; Williamson, 1995; Laurion et. al., 2000)、水深と光の減衰率との関係から、30-45 m 近辺の水深においても、光合成に良好な強度 (50-100 μmol s⁻¹ m⁻²) (Murakami et. al., 2007) の光が浸透し、それに適合した植物プランクトンの存在が考えられる。このことは、実際に、27 m 以深で、それより上層に認められなかった *Stephanodiscus* sp.

が全珪藻に対し 15% もの割合で出現していたことから強く支持される。従って、プマユムツォ湖の亜表層極大は、活性の落ちた植物プランクトンの単なる沈積によるのではなく、光をはじめとする生育条件に合った水深での活発な生育・繁殖によって形成されていると判断される。

水温躍層以深における一次生産の維持機構

当然のことであるが、光条件の他に栄養塩の補給態勢の維持も亜表層極大の形成・持続に不可欠である（例えば Fee, 1996）。さらに、中栄養湖を上回る生産規模をもつと考えられるその様な亜表層極大を、再生生産のみで長期間維持することは、栄養塩のバランスの点から極めて難しい。すなわち、湖水が成層している状況においても、他の場所から栄養塩が補給される新生産が必要である。対象としたサンプリング地点では、その補給源として、湖底泥と陸が考えられる。

まず、湖底泥には、比較的多量の N, P, および Fe などの栄養塩物質は存在するが、その内、N 栄養塩のみが酸化的な深水層に溶け出ることができ、拡散によって亜表層極大に達することが知られている（Morel and Hering, 1993; Nakanishi et. al., 1999）。他の 2 種の栄養塩は、プマユムツォ湖の様に強い酸化的な底層環境（Murakami et. al., 2007）では、深水層に溶出・拡散して行くことがほとんど不可能な状態にある（例えば Nakanishi et. al., 1999）。すなわち、プマユムツォ湖の亜表層極大への、底層からの N 栄養塩の拡散供給は期待できるが、P や Fe のそれは期待できないと考えられる。従って、陸からの栄養塩の補給が、27-45 m 層の高い一次生産の維持に、より大きく寄与していると考えられる。その陸からの供給ルートとして、主に二つが考えられる。一つ

は、風成塵による空からのルート、もう一つは河川によるルートである。各ルートの可能性について、沈降粒子に含まれていた 4 種の陸起源物質を対象に検討を行った。前述の通り、各層における沈降粒子から、サイズによって sand と、silt と clay とに分別した 2 画分と、SPOC と同様に、起源パラメータ (C/N と $\delta^{13}\text{C}$) を使って算出した沈降有機物の一部である陸上植物起源有機炭素 (Sinking terrestrial plant-derived organic carbon: STOC), および土壌起源有機炭素 (Sinking soil-derived organic carbon: SSOC) の計 4 者について、0-27 m 層と 27-45 m 層における実験期間 8 日間の湖水 1 m³ 当たりの各平均存在量 (Average abundance) を以下の様に算出し、Table 2 に示した。

Average abundance (mg m⁻³)

= Weight (mg) / {Area of trap mouth (m²) · Water column (m)}

上層に対する下層の比率は、4 成分いずれもが 1 以上で、特に sand より比重が小さい silt と clay, STOC, および SSOC の比率は 2 から 4 と比較的高い値を示した。これらの陸起源物質の湖への供給ルートとして、もし風送による供給が主であったとすると、陸起源物質の下層での増加を説明することは難しい。それに対し、河川経由であれば、この増加率を以下に述べる様に説明可能である。

まず、河川ルートによる栄養塩の供給とは、単に湖への河川の流入が必要・十分条件であることを意味する訳ではない。その流入水が水温躍層内やそれ以深の亜表層極大の水深に貫入していく必要がある。湖への流入水の大半 (72%) を占める Jiaqu 川は、当湖から南へ 50 km 程度しか離れていないヒマラヤの Yar La 氷河を水源とし、湖の西側に、集水域からの土壌起源物質を伴って流れ込

Table 2. Average abundances per 1 m³ of terrestrial-derived matter (sand, silt and clay, SSOC, and STOC) in 0-27 and 27-45 m water layers during experimental period.

表 2. 水深 0-27 m 層と 27-45 m 層における 4 種の陸起源物質 (sand, silt と clay, SSOC, および STOC) の 1 m³ 当りの平均存在量とそれらの上層に対する下層の比率.

Sinking particles	Average abundance (mg m ⁻³)		under/upper (abundance ratio)
	upper layer (0 – 27 m)	under layer (27 – 45 m)	
Sand	5.5	6.4	1.2
Silt&Clay	34.8	97.0	2.8
STOC*	0.18	0.38	2.1
SSOC**	0.38	1.49	3.9

*Sinking terrestrial plant-derived organic carbon

**Sinking soil-derived organic carbon

んでいるが、この流入水の温度は、夏季の湖の表水層の水溫 (11-13°C, Fig. 3) よりかなり低く、一日を通し約 5°C と、深水層の水溫 (5-7°C, Fig. 3) に近い値を示す。この様な湖水表層よりかなり低い水溫をもつ河川水は、湖底に沿ってしばらく移動した後、水溫躍層の中や、それ以深に貫入することが知られていること (例えば Tanaka et al., 1996; 遠藤ほか, 2007) から、プマユムツォ湖もこのケースであると考えられる。すなわち、流入する河川水の温度と Fig. 3 の水溫の深度分布から判断すると、当湖の水溫躍層 (7-11°C) 以深から 5°C 近い湖底 (50.5 m) にかけて河川水の貫入が起きていると考えられる。この可能性は、Table 2 で示した陸起源物質の、上層に対する下層の比率の違いから説明できる。すなわち、特に、sand より比重が小さく、運搬の途中で沈降によって失われにくい silt&clay, STOC, および SSOC の比率が、2 から 4 と比較的高い値を示していることから、27-45 m 層に対する陸からの物質の運搬が、深層貫入によって上層よりも数倍高くなっていると推察される。更なる検証が必要であるが、以上の結果は、栄養塩の運搬も同様の状況にあることを強く示唆している。

従って、深水層への良好な光強度の浸透と共に、成層した湖の密度層に沿った河川水の深層貫入による栄養塩の供給、および湖底泥からの拡散による N 栄養塩の供給が、プマユムツォ湖の 27-45 m 層における亜表層極大の存在と、その中栄養湖レベル以上の一次生産を支えている主要な要因と考えられる。

謝辞

東海大学海洋学部の水島毅先生に動物プランクトンの同定を、奈良教育大学の藤井智康先生には水溫のデータの提供をして頂きました。また、編集委員会、および査読者の方々に有用なコメントを頂きました。ここに記して深く感謝致します。本研究の一部は、日本学術振興会二国間交流事業 (研究代表者: 西村弥重) の支援により行われました。

文献

Blumenthaler, M. and W. Ambach (1990): Indication of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in Alpine regions. *Science*, 248: 206-208.
Blumenthaler, M., W. Ambach and M. Huber (1993): Altitude effect of solar UV radiation dependent on albedo, turbidity

and solar elevation. *Meteorologische Zeitschrift*, 2: 116-120.
Brooks, A. S. and B. G. Torke (1977): Vertical and seasonal distribution of chlorophyll a in Lake Michigan. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34: 2280-2287.
Bureau of Geology, Marine Resources of Xizang Autonomous (1993): Region regional geology of Xizang (Tibet). Geological Publishing House, Beijing. (in Chinese)
DeNiro, M. J. and J. Hamilton (1978): Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42: 495-506.
Dokulil, M. T. (2005): European alpine lakes. In *The lakes handbook, Volume 2: Lake Restoration and Rehabilitation*, P. O'Sullivan and C. Reynolds (ed.): 159-178. Blackwell Science Ltd, Oxford.
遠藤修一・奥村康昭・川嶋宗継・福山直憲・大西祐子・中村直子・馬場礼子・田中聡子 (2007): 野洲川河川水の分散. *陸水学雑誌*, 68: 15-27.
Fee, E. J. (1976): The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the experimental lakes area, northwestern Ontario; Implications for primary production estimates. *Limnology and Oceanography*, 21: 767-783.
藤井智康・中山祐介・小寺浩二・清水裕太・村上哲生・西村弥重 (2009): チベット・プマユムツォ湖における物理特性. 2006 日中共同チベット・プマユムツォ湖学術調査・研究報告書, 西村弥重 (編著): 13-24. 東海大学ヒマラヤ遠征委員会, 平塚.
Hino, K., J. G. Tundisi and C. S. Reynolds (1986): Vertical distribution of phytoplankton in a stratified lake (Lago Dom Helvecio, Southeastern Brazil) with special reference to the met. alimnion. *Japanese Journal of Limnology*, 47: 239-246.
Hino, S., H. Mikami, J. Arisue, Y. Ishikawa, K. Imada, R. Yasutomi, T. Kawamura and K. Takano (1998): Limnological characteristics and vertical distribution of phytoplankton in oligotrophic lake Alan-Panke. *Japanese Journal of Limnology*, 59: 263-279.
Ichimura, S., S. Nagasawa and T. Tanaka (1968): On the oxygen and chlorophyll maximum found in the metalimnion of a mesotrophic lake. *The Botanical Magazine, Tokyo*, 81: 1-10.
Khan, M. A. (1981): Summer phytoplankton measurements of two lakes from Austrian Alps using carbon-14 technique. *Jahresbericht der Abteilung für Limnologie Innsbruck*, 7: 192-195.
Kiefer, D. A., O. Holm-Hansen, C. R. Oldman, R. Richards

- and T. Berman (1972): Phytoplankton in Lake Tahoe: deep-living populations. *Limnology and Oceanography*, 17: 418-422.
- Laurion, I., M. Ventura, J. Catalan, R. Psenner and R. Somaruga (2000): Attenuation of ultraviolet radiation in mountain lakes: Factors controlling the among- and within-lake variability. *Limnology and Oceanography*, 45: 1247-1288.
- Meyers, P. A. (1994): Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chemical Geology*, 114: 289-302.
- McCave, I. N. (1975): Vertical flux of particles in the ocean. *Deep-Sea Research*, 22: 491-502.
- McCave, I. N. (1984): Size spectra and aggregation of suspended particles in the ocean. *Deep-Sea Research*, 31: 329-352.
- Minami, M., T. Tezuka, L. Zhu and M. Nishimura (2010): Survey of vascular flora around Lake Pumayum Co, an alpine lake located in the southeastern Tibetan plateau in China. *植物地理・分類研究*, 58(1): 50-56.
- Mitamura, O., Y. Seile, K. Kondo, N. Goto, K. Anbutsu, T. Akatsuka, M. Kihara, T. Qung, Tsering and M. Nishimura (2003): First investigation of ultraligotrophic alpine Lake Puma Yumco in the pre-Himalayas, China. *Limnology*, 4: 167-175.
- Morel, F. M. and J. G. Hering (1993): Principles and applications of aquatic chemistry. Wiley-Interscience, New York.
- Murakami, T., H. Teral, Y. Yoshiyama, T. Tezuka, L. P. Zhu, T. Matsunaka and M. Nishimura (2007): The second investigation of Lake Puma Yum Co located in the Southern Tibetan Plateau, China. *Limnology*, 8: 331-335.
- Nakanishi, M., T. Sekino, T. Kimoto, R. Tsuda and M. Kumagai (1999): A hypothesis on formation of the subsurface Chlorophyll maximum observed in Lake Biwa in September of 1994. *Japanese Journal of Limnology*, 60: 125-137.
- 日本陸水学会 (2006): 陸水の辞典. 講談社, 東京.
- Rodhe, W., H. E. Hobbie and R. T. Wright (1966): Phototrophy and heterotrophy in high mountain lakes. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 16: 302-313.
- Schneider, U. (1984): Phytoplankton und Primärproduktion in Hochgebirgsseen des Kanton Tessin (Schweiz). In *Ökologie alpiner Seen* (Laufener Seminarbeiträge 2/84), W. Zielonkowski and R. Schumacher (ed.): 6-15. Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, Laufen.
- Tanaka, Y., T. Kimoto and R. Tsuda (1996): Turbid water penetration from Yasu River into Lake Biwa at the seasonal thermocline. *Japanese Journal of Limnology*, 57: 457-465.
- Yoshii, K., M. G. Melnik, O. A. Timoshkin, N. A. Bondarenko, P. N. Anoshko, T. Yoshioka and E. Wada (1999): Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal. *Limnology and Oceanography*, 44: 502-511.
- Yoshioka, T., E. Wada and H. Hayashi (1994): A stable isotope study on seasonal food web dynamics in a eutrophic lake. *Ecology*, 75: 835-846.
- Hayashi, H. and T. Yoshioka (2001): Chlorophyll a and primary production. In *Lake Kizaki, limnology and ecology of a Japanese lake*, Y. Saijo and H. Hayashi (ed.): 248-253. Backhuys Publisher, Leiden.
- Wakeham, S. G. and E. A. Canuel (1988): Organic geochemistry of particulate matter in the eastern tropical North Pacific Ocean: Implications for particle dynamics. *Journal of Marine Research*, 46: 183-213.
- Wakeham, S. G. and C. Lee, (1993): Production, transport, and alteration of particulate organic matter in the marine water column. In *Organic Geochemistry*, M. H. Engel and S. A. Macko (ed.): 145-169. Plenum Press, New York and London.
- Williamson, C.E. (1995): What role does UV-B radiation play in fresh water ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 40: 386-392.