

沿岸域における微生物の生態*

今 井 一 郎**

Microbial Ecology in Coastal Systems

Ichiro Imai

近年, 著しい研究技法の進展によって, 微生物の生態に関する知見が急速に集積されてきている。本稿では沿岸域における微生物の生態を, 低次生物生産過程の観点から論じた。まず最初に海洋細菌の計数法, サイズ組成, および分布密度等を概観した。次いで低栄養細菌等の活性を持つ細菌について論じた。さらに, 細菌の生産量の測定方法とその測定値を紹介し, 沿岸域の食物網における役割についての考察を加えた。特に, 近年活発に研究が展開されている細菌の捕食者の従属栄養性微小鞭毛虫類の生態を概説し, 細菌やこれらの鞭毛虫を経由する食物連鎖 (Microbial loop) について述べた。また最後に, 干潟や砂泥域の微生物の生態に関する研究についても概観した。

There have been remarkable developments in the studies on aquatic microbial ecology in the last decade because of the recently improved techniques such as epifluorescence microscopy. In this article, ecology of microorganisms in coastal ecosystems is discussed from the viewpoint of food webs. Concerning marine bacteria, a review was made on the methods for enumeration, size distributions, cell concentrations, and productions in coastal waters. The important role of bacteria and bacterial grazers of heterotrophic microflagellates in marine microbial food webs were discussed mainly focusing on "microbial loop". Finally, microbial ecology in sediments of intertidal areas was referred dealing with biomass and productivity of bacteria, and food webs.

1. はじめに

海洋の生態系において, 細菌のうちの大部分を占める従属栄養細菌は, 溶存あるいは粒状の有機物を栄養源やエネルギー源として利用し, 増殖すると同時にこれらを分解・無機化している。このような細菌の代謝・増殖活動は, 一面から見れば有機物の分解や無機栄養塩の再生と見なすことができ, 他の面から見れば自身の増殖を通じての粒状有機物の生産と認識できる¹⁾。ここで重要な点は, 他の動物にとって殆ど利用不能な溶存態有機物を, 利用可能な粒状有機物に変換することである。

従来の食物連鎖 (捕食食物連鎖: Grazing food

chain)において, 細菌は有機物を分解し, 一次生産者にとって必要な無機栄養塩を回帰させる "Remineralizer" として位置付けられてきた。しかしながら, 細菌は, 単に化学反応を触媒する酵素の袋として一次生産者に奉仕するために生息しているわけではなく, 自身のために代謝・増殖している生物である。これまでの食物連鎖の図式の中では, 細菌の "分解者" としての側面のみが強調され, "生産者" としてのそれは見落とされがちであったと言える。

「海洋環境中で, 微生物^{*1}は, 物質循環や低次生物生産過程において量的, 質的にどのような役割を演じているのか?」という問題は, 海洋の微生

* 1989年1月27日受理

** 南西海区水産研究所赤潮環境部

* 1 本稿においては, 細菌, 微細藻類, 原生動物の一部を含む広範囲の微小な生物群を微生物と呼ぶことにする。

物生態学上の中心的な課題である。微生物の生態を研究するためのまず基本となる自然環境中の微生物の存在量を比較的正確に把握できるようになったのは、最近のことである。その後、著しい研究技法の発展に伴い、微生物の生態に関する知見が急速に集積されつつある。ここでは、沿岸海域の生態系における細菌の分布、生産等について述べ、次いで、低次生物生産過程の食物網における細菌の役割、とりわけ近年研究の進展が著しい従属栄養性微小鞭毛虫類との関係や“Microbial loop”^{2,3)}等について総説する。さらに、干潟や砂泥域の微生物（とくに細菌）の生態についても概説してみたい。

2. 細菌の分布

2.1 計 数 法

海洋細菌の計数法としては、顕微鏡を用いて細胞を直接観察して計数する直接計数法と、培地を用いて計数する培養計数法がある。後者には、平板培地上に形成したコロニーを計数する平板培養法や、試料を段階的に希釈して培地に接種し増殖して濁った試験管数から生菌数を算出する MPN 法（最確数法）等があり、現在日常的に使用されている。

培養計数法⁴⁾によって得られる値は、与えられた培養条件下で増殖する能力を持つ細菌数であり、この方法で分離して得た細菌は培養によって

生理的性質や分類学的特徴等の情報を得ることが可能である。それゆえ、培養計数法は生態系における細菌の機能を研究するためには有効な手法である。しかし、培養計数法で得られる計数値は、直接計数法によって得られるそれよりも数桁低いことが一般に知られている。従って、海洋における物質循環や低次生物生産過程といった定量的局面の研究に関しては、細菌の質を問題にするのではなく量にも着目するので、直接計数法の方が適していると言える。

現在、直接計数法としては、グルタールアルデヒドあるいはホルマリンで固定した試水をアクリジンオレンジ (AO) や 4'6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) 等の蛍光染料で染色し、Nuclepore filter (孔径0.2 μm) 上に濾過捕集した後、落射蛍光顕微鏡を用いて検鏡観察を行い、計数するという方法⁵⁻⁹⁾が最も広く使われている。実際の方法の詳細は、海洋微生物研究法¹⁰⁾を参照されたい。この方法によって、各種粒状物が混在する干潟堆積物等の細菌の直接計数^{11,12)}も行われるようになった（後述）。

DAPI 染色を施した海水中の細菌の蛍光顕微鏡写真の例を Fig. 1 に示す。この写真の中の細菌細胞は青色蛍光を発している。AO 染色では、海水中に相当多く存在しサイズも細菌と近い小型の藍藻（藍細菌）^{13,14)}を細菌と区別するのは困難である¹⁵⁾が、DAPI 染色では藍細菌が橙色に見えるために両者の識別が極めて簡単である⁹⁾。さらに、DAPI 染色の場合バックグラウンド蛍光が殆ど出ないため、懸濁粒子の比較的多い試料でも細菌の検出や計数が容易にできる。

2.2 細菌のサイズ

海洋の低次生産系における細菌の役割を定量的に把握するためには、まず現存量を正確に知る必要がある。現存量を求める方法としては、細菌細胞に特有な化学成分を測定する間接的な方法と、細菌の全細胞数および平均体積を測定し変換係数を乗じて求める方法があり、昨今は後者が有効な方法として広く用いられるようになっている^{9,12,15-20)}。



Fig. 1 An epifluorescence microphotograph of DAPI-stained bacteria in a water sample collected from Suo-Nada. Bacteria are seen as blue spots with clear outlines. ($\times 1,250$)

沿岸域における微生物の生態

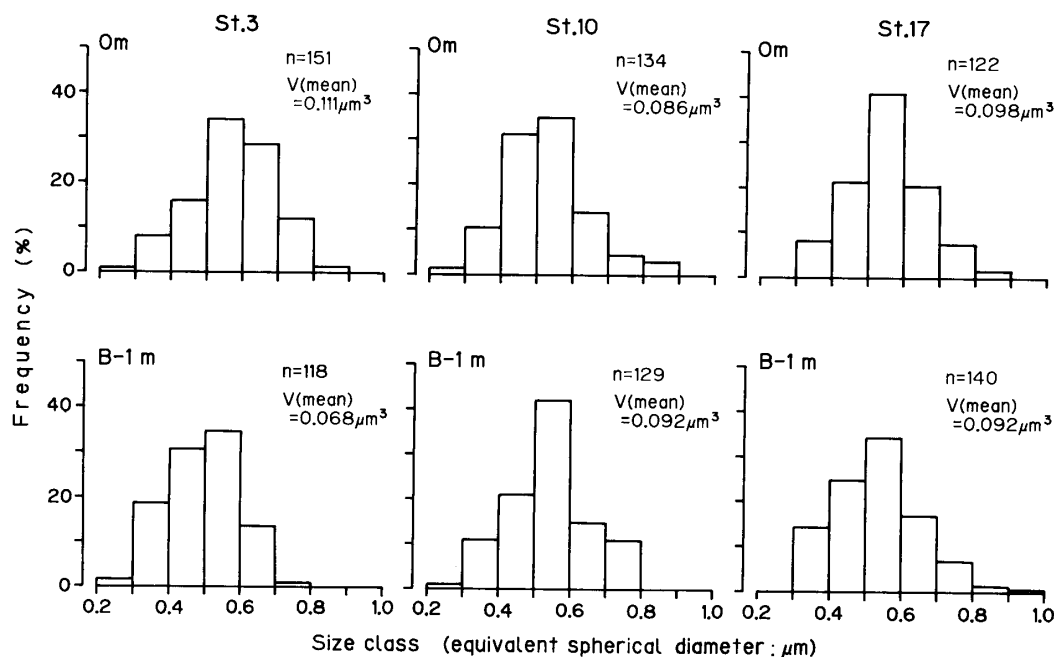


Fig. 2 Size frequency distribution of bacteria at Om and B-1m (1m above the bottom) at 3 stations of Suo-Nada, in May, 1983. Bacterial cell volumes were determined by microcomputer-assisted image analysis of the fluorescent cells on epifluorescence microphotographs. Percentage of the total number of bacteria in each size class is shown by histogram.

Table 1 Estimates of mean cell volume of bacteria measured in coastal waters.

Area	Methods*	Mean volume (μm^3)	References
North Carolina, U. S. A.	SEM	0.047	6)
Suo-Nada	EFM	0.041—0.126 (Grand mean, 0.098)	9)
Ohmi Bay	EFM	0.083—0.091 (Grand mean, 0.088)	12)
North Atlantic, off Portugal	EFM	0.033—0.399 (Grand mean, 0.14)	15)
Baltic Sea	EFM	0.08	17)
California, U. S. A.	SEM	0.046	23)
Lim fjord, Denmark	EFM	0.015—0.146 (Grand mean, 0.060)	24)

* SEM: Scanning electron microscopy

EFM: Epifluorescence microscopy

細菌のサイズの測定には、走査型電子顕微鏡 (SEM)^{6,21)} と落射蛍光顕微鏡^{9,16,17)} が主に用いられている。SEM の場合、試料の脱水処理過程で細胞の収縮が起こり、体積の過小評価の原因になるという指摘がある¹⁶⁾。落射蛍光顕微鏡による場合では、蛍光のハローの広がりがあれば体積の過大

評価の原因となる。現在、細菌細胞の大きさの測定には、落射蛍光顕微鏡と画像解析を組み合わせた手法が導入されてきている^{9,12,16-18,22)}。

沿岸海域（周防灘）において、実際に細菌のサイズを計測した例を Fig. 2 に示す。細菌の粒子径は球形換算で直径0.2—1.0 μm の範囲にあり、と

Table 2 Bacterial number and biomass in Suo-Nada, in 1982⁹⁾.

Date	Number (10^6 cells/ml)			Biomass (mgC/m ³)		
	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean
May	0.61	— 2.58	1.24	4.8	— 20.4	9.9
July	0.47	— 2.79	1.34	4.3	— 25.5	12.3
October	0.45	— 3.03	1.48	3.8	— 25.4	12.4
Mean			1.36			11.5

りわけ $0.4\text{--}0.7\text{ }\mu\text{m}$ の間のものが大部分を占めていた⁹⁾。また海水試料中の細菌の平均細胞体積を見た場合、1982年5, 7, 10月の周防灘においては $0.041\text{--}0.126\text{ }\mu\text{m}^3$ の範囲の値が得られている⁹⁾。Table 1に、各地の沿岸海域で測定された細菌細胞の平均体積を示した。方法や試料によって変動($0.015\text{--}0.399\text{ }\mu\text{m}^3$)が見られるものの、平均的には概ね $0.05\text{--}0.15\text{ }\mu\text{m}^3$ 程度の範囲にあるようである。

現存量を算出する際には、細胞数、平均細胞体積、および変換係数の値が必要である。炭素量で計算する場合、炭素量変換係数を用いることになるが、現在一般的に使用されている値は $75\text{--}560\text{ fg}^*\text{C}/\mu\text{m}^3$ ¹⁹⁾と人によってかなり異なる。変換係数は、天然水中の細菌から得られた値が最も望ましいと考えられる。ある湖水から得られたものでは、 $106\text{ fgC}/\mu\text{m}^3$ の値¹⁹⁾が報告されている。変換係数については今後さらなる検討が必要と思われる。

2.3 細菌の分布密度

沿岸海域における細菌の分布調査の具体的な例として、1982年5, 7, 10月に周防灘で調べた分布密度(細胞数と炭素量)⁹⁾をTable 2に示す。細胞数の最小値と最大値はそれぞれ 0.45×10^6 と $3.03\times 10^6/\text{ml}$ であり、炭素量ではそれぞれ 3.8 と $25.5\text{ mgC}/\text{m}^3$ であった($87\text{ fgC}/\mu\text{m}^3$ の炭素量変換係数²⁵⁾を使用した)。van Es and Meyer-Reil (1982)²⁶⁾は、自然水域における全菌数の分布の特徴を総説しており、河口域で 5×10^6 細胞/ml以上、沿岸域で $1\text{--}5\times 10^6$ 細胞/ml、沖合域で $0.5\text{--}1\times 10^6$ 細胞/mlと述べている。この区分に従う

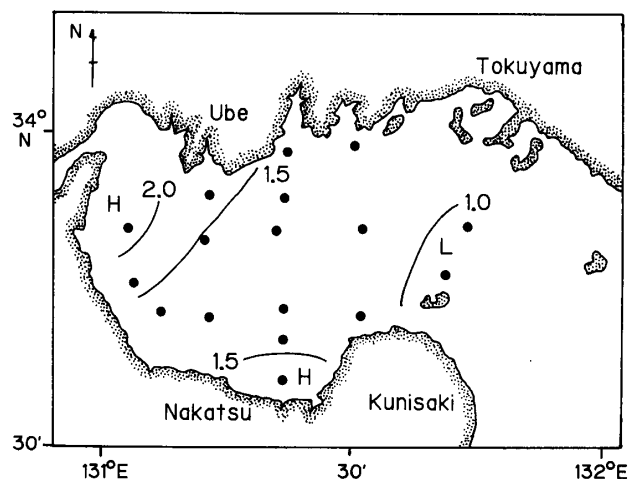


Fig. 3 Horizontal distribution of mean cell number of bacteria ($\times 10^6$ cells/ml) in water column of Suo-Nada⁹⁾. Samplings were made in May, July, and October, 1982.

ならば、周防灘では大部分の水域が“沿岸域”の範囲の値を示したことになる。

上述の周防灘での、水柱全体の細菌細胞数の平均密度⁹⁾をFig. 3に示した。全般的に灘の東部～中央部で低密度、西部と南部沿岸域で高密度であった。細菌は一般的に、沿岸→沖合、汚濁域→非汚濁域、等のような方向で減少する傾向があるといわれており²⁷⁾、周防灘においてもこの通りの傾向が認められた。

海水中の全菌数は、温帯水域では著しい季節変化を示すことが知られている。西ドイツのキール沿岸²⁸⁾、および広島湾での調査結果^{29,30)}を参照すると、冬季に少なく、春～秋季の間比較的高いレベルで推移し、その後減少している。このような変化傾向は一次生産の動向と関係していると一般に考えられている²⁷⁾。

周防灘における1982年7月と10月の細菌の平均

* 2 fg (フェムトグラム) = 10^{-15} g

現存量はそれぞれ12.30と12.44 mgC/m³であった (Table 2 参照). これらの値は同時期に調べられた植物プランクトンの現存量 (51.6と69.6 mgC/m³)³¹⁾ の23.8と17.9%を占めることになり, 量的に相当大きなものであると言えよう. 湧昇域や熱帯太平洋水域においては, 植物プランクトンの現存量と匹敵したり, あるいはそれを上回ったりすることもあると言われている^{32,33)}.

3. 活性を持つ細菌

3.1 低栄養細菌

海水中に存在している細菌のうち, どれくらいの割合のものが実際に“活性を持った状態”で, 呼吸, 代謝, 増殖等を行っているのかという問題は, 微生物生態学上の1つの大きな命題である.

前述したように, 培養計数法によって得られる細菌の計数値は直接計数法による値よりも格段に低い. その原因としては, 培養計数法で用いられる培地の有機物濃度 (5 g/l 程度) が, 自然水中の濃度 (例えば夏季の周防灘の表層水において1.58–2.08 mgC/l の範囲の値が測定されている)³⁴⁾ よりも著しく高いため, このような高有機物濃度培地中で増殖出来ない細菌が多いということが挙げられる. このような微生物は低栄養細菌 (Oligotrophic bacteria) と呼ばれ, 1980年に微生物生態研究会 (現日本微生物生態学会) の低栄養細菌分科会において, 「Oligotroph は1 mg/l の有機物を含む培地に増殖する微生物」とすることで合意されている³⁵⁾. また低栄養細菌は, 広範な有機物濃度条件下で増殖できる通性低栄養細菌と, 低有機物濃度下でのみ増殖し高濃度の有機物の存在下で増殖できない偏性低栄養細菌の2群に大別される^{35–37)}. 低栄養細菌の計数法に関しては, 培養を基本とするグラスファイバーフィルター平板法, ¹⁴C-MPN 法, M-MPN法等が考案されており, 幾つかの水域で研究が実施されている^{38–42)}. ¹⁴C-MPN 法を用いた低栄養細菌の分布が, 貧栄養海域である熊野灘と富栄養な沿岸海域である三重県尾鷲湾において調べられている³⁹⁾. その結果, 尾鷲湾の方が熊野灘よりも全従属栄養細菌数が1

桁高く, 前者では高栄養細菌が検出され, また低栄養細菌の中でも偏性低栄養細菌の割合が低かった. 一方, 熊野灘では従属栄養細菌の90%以上が偏性低栄養細菌であったという. また, 本法によると従来の高濃度培地での計数値より1–2桁高い値が得られている. 低栄養細菌は, 極めて低い濃度の有機物条件下で増殖できる (種類によっては蒸留水中のような有機物除去処理をした水にも増殖できる³⁷⁾) ので^{35,37,43)}, 代謝・増殖を通じて海域の生態系において重要な役割を演じているものと考えられる.

3.2 活性を持つ細菌の計数

海水中の細菌の全細胞数を計数することは, 直接計数法によって現在可能である. この直接計数法を基本とし, 基質の取り込みや呼吸等の生理的活性を検出する方法と組み合わせて, “活性を持つ細菌” の直接計数が試みられている. 大きく分けて3つの方法がある^{27,44)}. すなわち, ①放射性同位元素でラベルした有機物を細胞内に取り込んだ細菌を検出するマイクロオートラジオグラフィー法^{45,46)}, ②呼吸系によりテトラゾリウムを還元させて不溶性のフォルマザン (濃赤色) を細胞内に形成させてそれを検出する ETS 法^{47,48)}, および③DNA 合成阻害剤と有機基質を添加し, 肥大化した細胞を検出する DVC 法⁴⁹⁾ である. これらの方法を用い米国チェサピーク湾において, Tabor and Neihof (1984)⁵⁰⁾ は“活性を持つ”細菌の数を季節的に調べた. その結果, 2, 3月の冬季を除けば少なくとも全体の50%以上が“active”であり, 6–9月は実に85%以上もの細菌が活性を持っていることが明らかとなった. 従って, 以前は自然水中の有機物濃度が低いことから, 大部分の細菌が強制的に不活性な生理状態 (休眠状態) におかれているのかもしれないという推測⁵¹⁾ もあったが, 実際には水中の大部分の細菌は活性を持った状態であると考えられる.

4. 細菌の生産と食物網

4.1 細菌の生産

沿岸域の生態系における物質循環や低次生物生

産過程での細菌の役割を定量的に明らかにするためには、細菌の増殖速度あるいは生産速度を測定することが重要な鍵となる。細菌の増殖速度（現存量を乗ずれば生産量となる）を実際に測定するのは大変に困難であるが、これまでいくつかの方法が試みられてきている。現在までに報告されている主な方法としては、①CO₂の暗固定⁵²⁾、②連続培養法⁵³⁾、③捕食者を除いた海水中での細菌細胞数の増加^{54,55)}、④フローシステム下での細菌細胞数の増加⁵⁶⁾、⑤RNA合成速度の測定^{57,58)}、⑥³H-チミジンの取り込み速度の測定^{54,59,60)}、⑦³⁵SO₄の取り込み速度の測定⁶¹⁾、⑧細胞分裂進行中の細胞が全体に対して占める割合 (Frequency of dividing cells: FDC, %) の測定⁶²⁾、⑨³H-ロイシンの取り込み速度の測定⁶³⁾、等が挙げられる。これらの方法の中で現在世界的に最も広く用いられているのは、⑥の³H-チミジン法と、⑧のFDC法である。

我が国では現在、放射性同位元素の現場での使用が厳しく制限されているため、³Hや¹⁴Cで標識された物質の取り込みを基本とする増殖速度の測定は困難な状況にある。一方FDC法は、現場での培養を必要とせず、多数の試料について細菌の増

殖速度を知ることができる。FDCを求める作業はやや忍耐を要するが、将来的にはこのFDC法が増殖速度の測定に有望であると思われる。

FDC法による増殖速度(μ)の測定の際には、FDCと μ との間の関係式が大きな問題点となってくる。現在、何人かの研究者によって関係式が求められている⁶⁴⁻⁷⁰⁾。しかしながら、これらの式の大部分は温度の影響を考慮していない場合が多い。Hagström and Larsson (1984)⁷¹⁾によると、FDCと μ との関係は温度によって大きな影響を受け、同じFDCの値でも温度が高くなればそれによって得られる μ の値は大きくなる傾向があると述べられている。またFDC法を用いる場合、増殖能を持たない細胞の割合が多いと μ の過小評価が生じる⁶²⁾。FDC法によって μ を求める場合には、今後これらの点を考慮に入れていく必要がある。

沿岸海域において測定された細菌生産の値の例をTable 3に示した。この表で示された生産量の範囲は0-178 mgC/m³/日であり、³H-チミジン法とFDC法のどちらの方法でもオーダーの異なるような差は認められない。細菌による生産量（二次生産）を植物プランクトンによる一次生産量と

Table 3 Estimates of bacterial productivity in coastal waters.

Area (Season)	Methods*	Productivity (mgC/m ³ /day)	References
West coast of Canada (June-August)	³ H-Thymidine	6.6—71	54)
California, U. S. A. (March-August)	³ H-Thymidine	0.7—53	54)
Georgia, U. S. A. (Spring)	FDC	19—178	64)
Baltic Sea (Summer)	FDC	10—30	65)
Suo-Nada (July)	FDC	3.7—19.3	67)
Osaka Bay (four seasons)	FDC	0.2—136.4	72)
West coast of Canada (Annual)	³ H-Thymidine	0—36.9	70)
West coast of Canada	FDC	0—13.0	70)

* See text

比較した場合、平均的に概ね30%前後になるとされている⁷³⁾。細菌の有機物同化効率⁷⁴⁾は平均的には約50%⁷⁴⁾と報告されており、このことを考慮するならば一次生産のかかなりの量が細菌を経由していることになる。従って、細菌は海洋の低次生物生産過程の中で、相当に重要な位置を占めていると考えられる。

4.2 細菌の捕食者

細菌は海洋環境中に量的に多く存在し、活発に代謝・増殖活動を展開している。Fig. 2 に示したように細菌のサイズは球形換算の直径で $1\ \mu\text{m}$ 以下と極めて微小であり、通常のネット動物プランクトンによる捕食はまず不可能と思われる。しかしながら、捕食等を通じて食物網の中へと参入していなければ、低次生物生産過程の中では、無駄な生物という事になってしまう。これまで、細菌の捕食者として種々の動物が論じられてきたが^{75,76)}、細菌を有効に捕食する主要な生物群は近年まで明らかでなく、海洋の食物網（食物連鎖）の中で“Missing link”となっていた^{3,77)}。

最近、海水中に生息している従属栄養性微小鞭毛虫類 (Heterotrophic microflagellates: HMF) を中心とした微小な原生動物が、細菌を餌として活発に捕食していることが明らかにされた⁷⁸⁻⁸⁰⁾。また、HMF は沿岸域の海水中に概ね 10^3 細胞/ml のオーダーの密度で生息していることも確認されてきている⁸¹⁻⁸⁴⁾。

このように HMF に関する定量的な研究が可能になったのは、細菌の場合と同様、落射蛍光顕微鏡の導入と蛍光染料を用いた染色法の発達に負うところが大きい。現在までに HMF の計数に用いられた蛍光染料は①Acridine orange⁸¹⁾、②Proflavine⁸⁵⁾、③Primulin⁸⁶⁾、④FITC (Fluorescein isothiocyanate)⁸²⁾、⑤FITC+DAPI (二重染色)^{84,87)} 等である。いずれの方法も、光合成色素の有無を確認することが HMF の計数を行う基本となっている。筆者は、⑤の FITC と DAPI の二重染色を HMF の検出・計数に用いているが、この方法で観察された HMF の例を Fig. 4 に示す。FITC 染色によって細胞全体が青色励起光下で緑

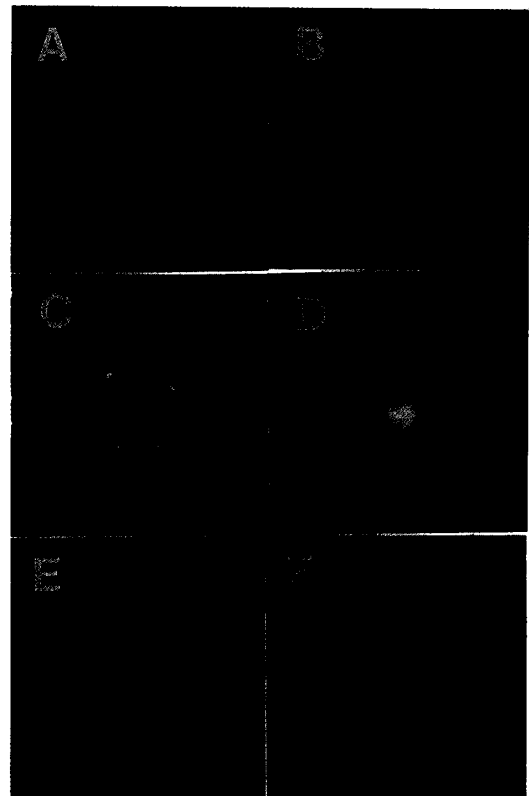


Fig. 4 Epifluorescence microphotographs of heterotrophic microflagellates in water samples collected from Suo-Nada, in May, 1983. The samples were stained with DAPI and FITC. The cells of heterotrophic microflagellates are seen as green fluorescence when observed under blue-light excitation (A, C, E). Nuclei of the same heterotrophic microflagellates shown in A, C, and E are clearly visible as blue fluorescence when observed under ultraviolet excitation (B, D, and F, respectively). Several blue spots of probably ingested bacteria are observed inside the cell of choanoflagellate (F). ($\times 1,250$)

色に見える (Fig. 4, A, C, E)。紫外線で励起すると細胞内の核が青色蛍光を発し (Fig. 4, B, D, F)、形態が類似した非生物粒子（核を持たない）との識別が容易となる⁸⁴⁾。また、Fig. 4, F にも示されたように、捕食されて HMF の細胞内に取り込まれた細菌の検出も、この方法では可能である^{84,87,88)}。

1983年5月および7月の周防灘における HMF の粒子径分布を Fig. 5 に示した。球形換算の直径

で2—4 μm の粒子径の大きさのものが大部分を占めていた。同様の傾向は陸水（琵琶湖）においても認められている⁸⁹⁾。サイズの小さい細菌を主たる餌として摂食栄養を営むHMFにとっては、効率の良い摂食と増殖のためにはこのように小さいサイズ（10 μm 以下）であることが重要な形態的特徴である⁹⁰⁾。

HMFの分布密度を周防灘において調べた結果をTable 4に示す。1983年5月には $0.5-3.5 \times 10^3$ 細胞/ml, 7月では $0.9-4.5 \times 10^3$ 細胞/mlであった。同時に調べた細菌の細胞数はHMFの約1,000倍であり、現存量（炭素量）は2—3倍であった。温帯の沿岸域を中心に測定されたHMFの細胞数については、周防灘の場合と同様、概ね 10^3 細胞/mlのオーダーの報告^{81-83,91)}が多い。

それでは実際にHMFはどれだけの速度で細菌を捕食しているのでしょうか？ Fenchel (1982)⁹²⁾は、6種類のHMFについて濾水率（Clearance rate）を実験的に求め、 $0.14-7.9 \times 10^{-5}$ ml/時間/細胞の範囲の値を得た（20℃）。種によって細胞の大きさが異なるために比較的広い範囲の値となっているが、各種の平均細胞体積で補正すると、HMFは1時間当たり自身の体積の約 10^5 倍の水を処理することになるという。デンマーク沿岸のLim fjordでこの値を適用した場合、HMFによる1日当たりの海水濾過率は12—67%（平均20%）と見積もられた⁸¹⁾。また、細菌の生産量とHMFによる捕食量は近い値を示すというような報告^{93,94)}も認められる。以上述べてきたように海洋の生態系において、細菌は旺盛に増殖し、

HMFはそれを活発に捕食していると想定される。

4.3 Microbial food web（微生物食物網）

海洋環境中において、増殖を通じて生産された

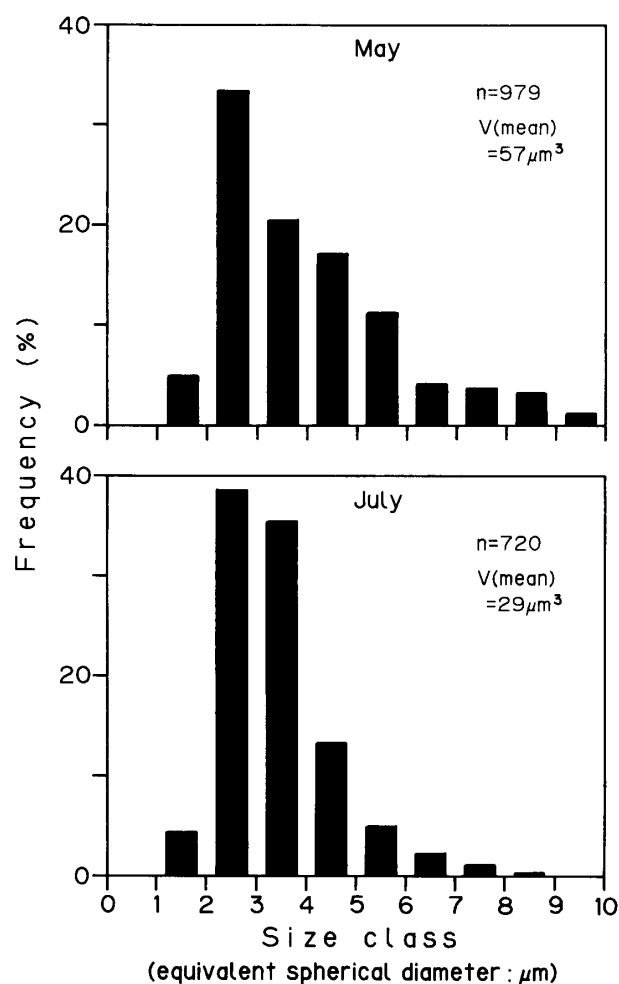


Fig. 5 Size frequency distribution of heterotrophic microflagellates in Suo-Nada, in May⁸⁴⁾ and July, 1983. Percentage of the total number of cells in each size class is shown by histogram.

Table 4 Number and biomass of heterotrophic microflagellates (HMF) and bacteria in Suo-Nada, in May⁸⁴⁾ and July, 1983.

	May (18 Sts.)			July (8 Sts.)		
	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.	Mean
HMF						
Number (10^3 cells/ml)	0.5	— 3.5	1.4	0.9	— 4.5	2.1
Biomass (mgC/m ³)	1.9	— 13.9	5.5	1.9	— 9.0	4.3
Bacteria						
Number (10^6 cells/ml)	0.4	— 2.2	1.4	0.3	— 3.6	1.5
Biomass (mgC/m ³)	3.2	— 17.4	11.2	2.5	— 30.8	12.8

沿岸域における微生物の生態

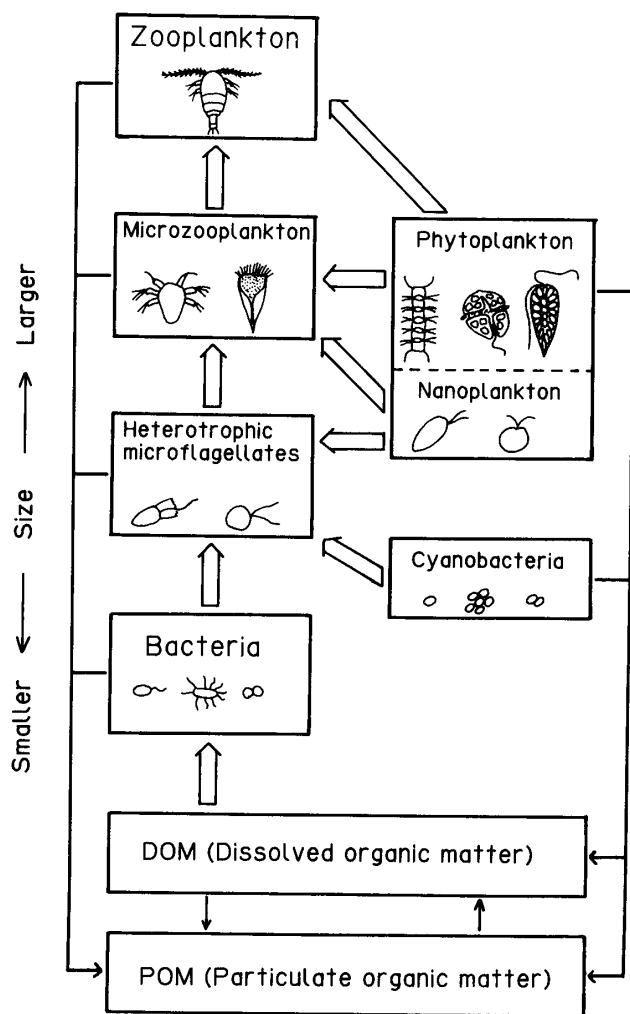


Fig. 6 A schematic representation of marine planktonic food web including "microbial loop".

細菌が、主に HMF によって捕食されて食物網へと参入していることが明らかになってきた。このように、低次生物生産過程において Missing link であった部分が解明されるにつれ、従来の食物網の図式の見直しが提案されるようになった^{2,95,96}。Fig. 6 に現在考えられる、細菌や HMF を含んだ食物網の単純化した図式を示す。これは、Sieburth *et al.* (1978)⁹⁵ と Azam *et al.* (1983)² の考え方を基本にしたものである。溶存態有機物（他の大部分の生物にとって利用不可能）を利用して細菌が増殖し、HMF はこれを藍細菌（径 $1\mu\text{m}$ 前後の光合成を行う原核生物）と併せて捕食する。HMF は類似した大きさの植物性ナノプランクトンと併せて、より大型の微小動物プランクトン（繊毛虫等）

に摂食される。この微小動物プランクトンも大型の植物プランクトンと一緒に、より大型の動物プランクトンに摂食されることになる。この図で示されたように、これまでの植物プランクトン（大型のもの）を起点とした、いわゆる "Grazing food chain" の他に、側鎖が存在することになる。すなわち、溶存態の有機物（究極的には一次生産に由来する）は細菌を通じて粒状化され、HMF、微小動物プランクトン等を経由して食物網へと戻されることになる。このような連環は "Microbial loop"²⁾ と呼ばれている。

上記の Microbial loop について、"Link or sink" 論争^{97,98} が近年盛り上がっている。すなわち、Microbial loop を通じて転送される有機物が高次の動物の餌として重要であるという立場と、Microbial loop を通じて有機物が転送される間に大部分が呼吸分解されてしまい、無機栄養塩の再生回帰には重要であるが高次の動物の餌としてはたいして意味がない、という立場である。この問題は現在多くの研究者の関心を集めている。

最近の研究結果によると、細菌を捕食するのは HMF だけでなく、光合成色素を持つ微小な鞭毛藻類（とくに Chrysophyceae の仲間）も活発に細菌を捕食していることが明らかにされた⁹⁹⁻¹⁰¹。さらに約 $20\mu\text{m}$ より小さい繊毛虫類が海水中に相当量生息しており、細菌や藍細菌を捕食していることも報告されている¹⁰²。また、繊毛虫類の多く（場合によっては海水試料中の繊毛虫類の 40% 前後を占めることもある）は、その細胞内に葉緑体を含有し^{103,104}、実際に光合成を行う能力を持っていることが示された¹⁰³。HMF の食性を見ると、細菌を摂食する他、種類によっては溶存有機物（高分子多糖類）を低濃度で取り込んだり¹⁰⁵、HMF 自身の細胞の大きさとあまり変わらないサイズの植物性ナノプランクトンをも摂食したり¹⁰⁶ することが最近明らかにされた。以上のように、サイズの小さい生物においては、独立栄養と従属栄養の区別が明確でない場合が多く、また栄養段階別に単純に捉えることも困難な状況になってきている。

このような背景から Sherr and Sherr (1988)¹⁰⁷⁾ は、いわゆる従属栄養や独立栄養の原核および真核の単細胞生物を、総て Microbial food web に包含してしまうことをごく最近提唱した。そしてこの Microbial food web が、後生動物を主体とした、より高次の食物網を支える餌になるという。一次生産の大部分が、大型の動物プランクトンに直接利用できないような小さいサイズの植物プランクトンによって占められている場合、両者の間をつなぐ link として繊毛虫類や HMF のような従属栄養生物が重要な役割を演ずる^{3,107)} であろうことは想像に難くない。すなわち、細菌や藍細菌、小型の植物性ナノプランクトン等が、捕食を通じてより大きいサイズの HMF や繊毛虫類へと変換されるのである。この際には、たとえ転送効率が悪くなっても、Microbial food web を通じたもののみが高次の食物網に参入できると考えられよう¹⁰⁷⁾。富栄養水域である大阪湾においてさえも、季節によっては径 $10\ \mu\text{m}$ 以下のものが全植物プランクトンの約80%あるいはそれ以上を占めることが報告されている¹⁰⁸⁾。従って、沿岸域における低次生物生産過程を、今回紹介したような観点からもう一度検討し直すことは、意義のあることと思われる。

5. 干潟域の微生物

5.1 干潟域における細菌の分布

干潟域は遠浅海岸の潮間帯であり、浄化の場としてだけでなく、有用水産生物の幼期の生育場あるいは有用藻類や二枚貝類の主要な生息の場として重要である。また干潟生態系は微生物活動の活発な場として認識されている。

しかしながら、我が国沿岸の干潟域においては微生物についての定量的な知見は極めて少ない。Table 5 に、山口県大海湾の干潟(主に砂によって構成される)において調べた細菌の分布を、他の干潟や浅海砂泥底での結果と比較して示した。大海湾においては細胞数で $0.62-2.92 \times 10^9/\text{cm}^3$ 、現存量にして $8.0-40.5\ \mu\text{gC}/\text{cm}^3$ の値が得られた。また鉛直的な分布傾向は、3 cm 以浅でやや高密度であったものの、下層との差はさほど著しくなかった。他の水域の堆積物中の測定値と比較すると、やや低い方の値を示している。堆積物中の細菌の分布密度は、構成粒子のサイズに影響を受け、粒子が細かい程密度が高くなる傾向があるとされている¹¹²⁾。また堆積物中の細菌の大部分は粒子表面に付着して存在しているという^{113,114)}。

Table 5 から明らかなように、堆積物中には通常 10^9 細胞/ cm^3 のオーダーで細菌が存在している。海水中では既に述べたように 10^6 細胞/ ml のオーダーの密度であった (Table 2 参照)。両者の間には3桁の差がある。すなわち、1 cm 深の堆積物中には海水10 m 深分にも相当する細菌が生息していることになる。干潟域は単純に量的な面か

Table 5 Estimates of mean cell volume, number, and biomass of bacteria reported from different types of sediments.

Area	Sampling depth(cm)	Mean cell volume(μm^3)	Number (10^9)	Biomass	References
Salt marsh U. S. A.	0—21	0.09—0.26	1—14 (cm^{-3})	$14\text{gC}/\text{m}^2$ (Annual mean)	109)
Sandy sediment Kiel Bight, 18m	0—1	< 0.3	1.7—7.2 (g^{-1} , dry sed.)	$12-169\ \mu\text{gC}$ (g^{-1} , dry sed.)	110)
Intertidal area Bay of Fundy	0—5	0.13—0.14	2—5 (cm^{-3})	$1.6-2.8\text{gC}/\text{m}^2$	111)
Intertidal area Ohmi Bay	0—20	0.105—0.226 (Grand mean, 0.159)	0.62—2.92 (cm^{-3})	$8.0-40.5\ \mu\text{gC}/\text{cm}^3$ $2.22-3.76\text{gC}/\text{m}^2$	12)

沿岸域における微生物の生態

ら見ても、浄化や生物生産の場として重要であることが窺える。

5.2 干潟域における細菌の生産と食物網

干潟や浅海底の堆積物における細菌の生産は、我が国では測定例がなく、世界的にもまだ報告が少ない。現在 ^3H -チミジン法で生産量が調べられているが、その報告例を Table 6 に示す。生産量としては概ね $1\text{--}800\text{ mgC/m}^2/\text{日}$ の範囲の値が見積もられている。堆積物中の細菌生産量は、その環境中の有機物含量と相関すると言われている⁷³⁾。オーストラリアの珊瑚礁において Moriarty *et al.* (1985)¹¹⁶⁾ は細菌による生産量を測定し、同時に測られた堆積物表面の一次生産量と比較したところ、夏季にはその30—40%に相当したという。

干潟の堆積物中やその表面に生息している細菌は、食物網を通じてメイオベントスあるいはマクロベントス等と深く係り合っているものと考えられる。細菌の捕食者としては、原生動物では無色の鞭毛虫類¹¹⁸⁾ や繊毛虫類¹¹⁹⁾、メイオベントスでは橈脚類、線虫類、多毛類等¹²⁰⁾、マクロベントスにおいては大型のゴカイ類¹²¹⁾、さらにはナマコ類¹¹⁶⁾ 等が挙げられる。Montagna (1984)¹²⁰⁾ は、米国の塩湿原である Salt marsh の干潟においてメイオベントスによる細菌の捕食を調べた。その結果、多毛類が最も活発に細菌を捕食していることが判明した。また、メイオベントス全体では1時間当たりに細菌現存量の約3%を摂食しており、このことは、細菌の回転時間が概ね30時間以内でない

とその現存量を維持できないことを意味している。この研究は、干潟域の食物網において細菌が量的に相当に重要であることを示唆していると言える。

Fig. 7 に Fenchel (1970)¹²²⁾ の描いたデトライタス粒子上の、細菌、微小な珪藻類、無色の従属栄養性微小鞭毛虫類、および繊毛虫類等の微小生物によって構成される小さな群集を示した。図からも明らかなように、サイズも栄養段階も異なる微生物達が、一定の空間内に至近距離で混在している。このような微小な生物による群集は、干潟域の堆積物中や表面においても砂粒やデトライタスを場として形成されているものと想像される。ベントスは、デトライタスや砂泥粒子を摂取すれ



Fig. 7 The microbial community on a detrital particle (Fenchel, 1970)¹²²⁾. Scale bar = 0.1 mm.

Table 6 Estimates of bacterial productivity and turnover time in sediments of intertidal area and coastal sea.

Area	Season	Depth	Productivity (mgC/m ² /day)	Turnover time	References
Seagrass beds Australia	March, June	Surface	12 (March)	20d (June)	60)
Coastal sea Georgia, U. S. A.	October	0—25cm	100—800	170—4,400h	115)
Coral reef flat Australia	Summer Winter	Surface (—5 mm)	120—370 1—78	1—2d 4—16d	116)
Intertidal flat Oregon, U. S. A.	December	0—15 cm	55	10d	117)

ば、消化管内で消化吸收可能なものを食物として利用できることになる。このような場合、デトライタスや砂泥粒子よりも、これらに付着・増殖している細菌や珪藻類等の微生物達が重要な役割を演じている¹²³⁾ことは言うまでもない。上述のようなやり方であれば、細菌も比較的大型のベントスの餌として貢献できよう。海水中では、細菌がゴカイ程度の大きさの生物に直接捕食されて餌になることは考えにくく、そこに至るまでには数段の食段階を経ているのが普通である。このような点に注目するならば、干潟域においては、微生物による生産が短い経路で（時には直接に）サイズの大きい高次の生物へと転送されており、大変効率の良い生物生産が行われているものと想像される。以上述べてきたように、干潟域は潜在的に非常に高い生産力を持つ場であると考えられる。

6. おわりに

以上、沿岸域の生態系における微生物の生態を、低次生物生産過程の観点から紹介し、論じてみた。従属栄養細菌に関しては、増殖と被捕食が釣り合った動的平衡状態が成立し、生息する殆どの細菌は増殖能力を持っていると、個人的見解ではあるが考えていた。しかし、細菌はもともと有機凝集体等の高栄養環境下で増殖しており、遊離している細菌は活性は持っているが飢餓状態で増殖できずに水中を“放浪している”のではないか、という説^{124,125)}が最近提唱され、一方では3.1で述べた低有機物条件下で増殖する低栄養細菌の研究もあり、細菌の存在状態といった基本的な事象に関しても未解明の問題が多い。

1980年代になって、HMFに関する研究がMicrobial loopとの関連で爆発的に展開されてきている。欧米の学術誌が新しく届くと、殆ど必ずと言って良いほどこの関連分野の論文が幾つか掲載されている。4.3において述べたように、微小な単細胞生物は現在、従属栄養と独立栄養の厳密な区別が成立しにくい状況になってきている。Microbial food web¹⁰⁷⁾の構成要素としてそれぞれの生物群を位置付けし、それらの間の相互関係(増

殖、捕食、被捕食、食性等)を定量的に明らかにしていくことが、今後の重要な課題と思われる。

干潟の微生物に関しては、想像を雑えてかなり大胆に論じた。細菌や微小藻類(主に珪藻類)の生産を明らかにし、これらを出発点とする食物網を定性的、定量的に解明することによって、初めて生物生産の場としての干潟を正確に把握することが可能になると思われる。

謝 辞

本稿に対して有益な御意見を賜った、京都大学農学部石田祐三郎教授、ならびに南西海区水産研究所赤潮環境部伊藤克彦博士に、深く感謝の意を表します。また、今回のようなテーマで考えをまとめる機会を与えていただいた、愛媛大学工学部柳 哲雄博士に、厚く御礼を申し上げます。

参 考 文 献

- 1) 門田 元(1975): 微生物の生産とその物質循環機能。海洋の微小生物。(大島泰男編), 恒星社厚生閣, 31-43.
- 2) Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil and F. Thingstad (1983): The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257-263.
- 3) Sherr, E. B., B. F. Sherr and G. A. Paffenhöfer (1986): Phagotrophic protozoa as food for metazoans: a “missing” trophic link in marine pelagic food webs? *Mar. microb. Food Webs*, **1**, 61-80.
- 4) 清水 潮(1985): 培養計数法。海洋微生物研究法。(門田 元・多賀信夫編), 学会出版センター, 41-52.
- 5) Hobbie, J. E., R. J. Daley and S. Jasper (1977): Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. environ. Microbiol.*, **33**, 1225-1228.
- 6) Bowden, W. B. (1977): Comparison of two direct-count techniques for enumerating aquatic bacteria. *Appl. environ. Microbiol.*, **33**, 1229-1232.
- 7) Porter, K. G. and Y. S. Feig (1980): The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 943-948.
- 8) Coleman, A. W. (1980): Enhanced detection of bacteria in natural environments by fluorochrome staining of DNA. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 948-951.

沿岸域における微生物の生態

- 9) 今井一郎 (1984): 周防灘における海洋細菌の粒子径組成と現存量. 南西水研報, No. 17, 183-196.
- 10) 木暮一啓 (1985): 直接計数法. 海洋微生物研究法. (門田 元・多賀信夫編), 学会出版センター, 33-40.
- 11) Dale, N. G. (1974): Bacteria in intertidal sediments: Factors related to their distribution. *Limnol. Oceanogr.*, **19**, 509-518.
- 12) Imai, I. (1987): Size distribution, number and biomass of bacteria in intertidal sediments and seawater of Ohmi Bay, Japan. *Bull. Japan. Soc. microb. Ecol.*, **2**, 1-11.
- 13) Johnson, P. W. and J. McN. Sieburth (1979): Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.*, **24**, 928-935.
- 14) Waterbury, J. B., S. W. Watson, R. R. L. Guillard and L. E. Brand (1979): Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, **277**, 293-294.
- 15) Rheinheimer, G. and R. Schmaljohann (1983): Investigations on the influence of coastal upwelling and polluted rivers on the microflora of the northern Atlantic off Portugal. I. Size and composition of the bacterial population. *Bot. Mar.*, **26**, 137-152.
- 16) Fuhrman, J. A. (1981): Influence of method on the apparent size distribution of bacterioplankton cells: Epifluorescence microscopy compared to scanning electron microscopy. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **5**, 103-106.
- 17) Hagström, A. (1984): Aquatic bacteria: Measurements and significance of growth, in *Current Perspectives in Microbial Ecology*. Ed. by M. J. Klug and C. A. Reddy, American Society for Microbiology, Washington, 495-501.
- 18) Bjørnsen, P. K. (1986): Automatic determination of bacterioplankton biomass by image analysis. *Appl. environ. Microbiol.*, **51**, 1199-1204.
- 19) Nagata, T. (1986): Carbon and nitrogen content of natural planktonic bacteria. *Appl. environ. Microbiol.*, **52**, 28-32.
- 20) Nagata, T. (1988): Contribution of planktonic bacteria to the carbon cycling in lake environment. *Top. Prok. Bio.*, **1**, 16-23.
- 21) Krambeck, C., H. J. Krambeck and J. Overbeck (1981): Microcomputer-assisted biomass determination of plankton bacteria on scanning electron micrographs. *Appl. environ. Microbiol.*, **42**, 142-149.
- 22) Maeda, M. and N. Taga (1983): Comparison of cell size of bacteria from four marine localities. *La mer*, **21**, 207-210.
- 23) Fuhrman, J. A., J. W. Ammerman and F. Azam (1980): Bacterioplankton in the coastal euphotic zone: Distribution, activity and possible relationships with phytoplankton. *Mar. Biol.*, **60**, 201-207.
- 24) Rieman, B., P. Nielsen, M. Jeppesen, B. Marcusen and J. A. Fuhrman (1984): Diel changes in bacterial biomass and growth rates in coastal environments, determined by means of thymidine incorporation into DNA, frequency of dividing cells (FDC), and microautoradiography. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**, 227-235.
- 25) Ferguson, R. L. and P. Rublee (1976): Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 141-145.
- 26) van Es, F. B. and L. A. Meyer-Reil (1982): Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria, in *Advances in Microbial Ecology*. vol. 6. Ed. by K. C. Marshall, Plenum Press, New York, 111-170.
- 27) 木暮一啓 (1985): 水の生態系. 微生物生態学II——生態系の中の微生物——. (清水 潮編), 共立出版, 40-90.
- 28) Zimmermann, R. (1977): Estimation of bacterial number and biomass by epifluorescence microscopy and scanning electron microscopy, in *Microbial Ecology of a Brackish Water Environment*. Ed. by G. Rheinheimer, Springer-Verlag, Berlin, 103-120.
- 29) 今井一郎 (1985): 海水・底泥中の微生物の挙動と有機物分解機能——微生物の挙動—III——. 潮間帯周辺海域における浄化機能と生物生産に関する研究, 昭和59年度研究成果報告書, 東海水研・南西水研, 145-157.
- 30) 今井一郎 (1986): 海水・底泥中の微生物の挙動と有機物分解機能——微生物の挙動—IV——. 潮間帯周辺海域における浄化機能と生物生産に関する研究, 昭和60年度研究成果報告書, 東海水研・南西水研, 131-138.
- 31) 山口峰生・安楽正照 (1984): 瀬戸内海西部周防灘における基礎生産について. 南西水研報, No. 17, 135-149.
- 32) Watson, S. W. (1978): Role of bacteria in an upwelling ecosystem, in *Upwelling Ecosystem*. Ed. by R. Boje and M. Tomczak, Springer-Verlag, Berlin, 139-154.
- 33) 前田昌調 (1982): 海水中の細菌現存量の測定とその意義, 微生物の生態10——微生物生態論の諸側面. (微生物生態研究会編), 学会出版センター, 33-44.
- 34) 今井一郎・伊藤克彦・寺田和夫・神蘭真人 (1986): 周防灘における *Chattonella* 耐久細胞の分布と夏季

- の赤潮. 日本水産学会誌, **52**, 1665-1671.
- 35) 石田祐三郎 (1986): Oligotrophic microorganisms の定義についての覚えがき. 日本微生物生態学会報, **1**, 51-53.
 - 36) Ishida, Y., K. Shibahara, H. Uchida and H. Kadota (1980): Distribution of obligately oligotrophic bacteria in Lake Biwa. Bull. Japan. Soc. sci. Fish., **46**, 1151-1158.
 - 37) Ishida, Y., I. Imai, T. Miyagaki and H. Kadota (1982): Growth and uptake kinetics of a facultatively oligotrophic bacterium at low nutrient concentrations. Microb. Ecol., **8**, 23-32.
 - 38) Ishida, Y. and H. Kadota (1979): A new method for enumeration of oligotrophic bacteria in lake water. Arch. Hydrobiol. Beih. ergebn. Limnol., **12**, 77-85.
 - 39) 石田祐三郎・赤木美治 (1985): 低栄養従属栄養細菌 (低栄養細菌). 海洋微生物研究法. (門田 元・多賀 信夫編), 学会出版センター, 81-98.
 - 40) Ishida, Y., M. Eguchi and H. Kadota (1986): Existence of obligately oligotrophic bacteria as a dominant population in the South China Sea and the West Pacific Ocean. Mar. Ecol. Prog. Ser., **30**, 197-203.
 - 41) Akagi, Y., N. Taga and U. Simidu (1977): Isolation and distribution of oligotrophic marine bacteria. Can. J. Microbiol., **23**, 981-987.
 - 42) Yanagita, T., T. Ichikawa, T. Tsuji, Y. Kamata, K. Ito and M. Sasaki (1978): Two trophic groups of bacteria, oligotrophs and eutrophs: Their distributions in fresh and sea water areas in the central northern Japan. J. gen. appl. Microbiol., **24**, 59-88.
 - 43) Carlucci, A. F., S. L. Shimp and D. B. Craven (1986): Growth characteristics of low-nutrient bacteria from the north-east and central Pacific Ocean. FEMS Microbiol. Ecol., **38**, 1-10.
 - 44) Staley, J. T. and A. Konopka (1985): Measurement of *in situ* activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. Ann. Rev. Microbiol., **39**, 321-346.
 - 45) Meyer-Reil, L. A. (1978): Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for the determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters. Appl. environ. Microbiol., **36**, 506-512.
 - 46) Tabor, P. S. and R. A. Neihof (1982): Improved microautoradiographic method to determine individual microorganisms active in substrate uptake in natural waters. Appl. environ. Microbiol., **44**, 945-953.
 - 47) Zimmermann, R., R. Iturriaga and J. Becker-Birck (1978): Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration. Appl. environ. Microbiol., **36**, 926-935.
 - 48) Tabor, P. S. and R. A. Neihof (1982): Improved method for determination of respiring individual microorganisms in natural waters. Appl. environ. Microbiol., **43**, 1249-1255.
 - 49) Kogure, K., U. Simidu and N. Taga (1979): A tentative direct microscopic method for counting living marine bacteria. Can. J. Microbiol., **25**, 415-420.
 - 50) Tabor, P. S. and R. A. Neihof (1984): Direct determination of activities for microorganisms of Chesapeake Bay populations. Appl. environ. Microbiol., **48**, 1012-1019.
 - 51) Stevenson, L. H. (1978): A case for bacterial dormancy in aquatic systems. Microb. Ecol., **4**, 127-133.
 - 52) Sorokin, Yu. I. (1971): On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters. Int. Revue ges. Hydrobiol., **56**, 1-48.
 - 53) Jannasch, H. W. (1969): Estimations of bacterial growth rates in natural waters. J. Bacteriol., **99**, 156-160.
 - 54) Fuhrman, J. A. and F. Azam (1980): Bacterioplankton secondary production estimates for coastal water of British Columbia, Antarctica, and California. Appl. environ. Microbiol., **39**, 1085-1095.
 - 55) Wright, R. T. and R. B. Coffin (1984): Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine bacteria by its impact on bacterial production. Microb. Ecol., **10**, 137-149.
 - 56) Meyer-Reil, L. A. (1977): Bacterial growth rates and biomass production, in Microbial Ecology of a Brackish Water Environment. Ed. by G. Rheinheimer, Springer-Verlag, Berlin, 223-236.
 - 57) Karl, D. M. (1979): Measurement of microbial activity and growth in the ocean by rates of stable ribonucleic acid synthesis. Appl. environ. Microbiol., **38**, 850-860.
 - 58) Karl, D. M., C. D. Winn and D. C. L. Wong (1981): RNA synthesis as a measure of microbial growth in aquatic environments. I. Evaluation, verification and optimization of methods. Mar. Biol., **64**, 1-12.
 - 59) Fuhrman, J. A. and F. Azam (1982): Thymidine

沿岸域における微生物の生態

- incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: Evaluation and field results. *Mar. Biol.*, **66**, 109-120.
- 60) Moriarty, D. J. W. and P. C. Pollard (1982): Diel variation of bacterial productivity in Seagrass (*Zostera capricorni*) beds measured by rates of thymidine incorporation into DNA. *Mar. Biol.*, **72**, 165-173.
- 61) Jassby, A. D. (1975): Dark sulfate uptake and bacterial productivity in a subalpine lake. *Ecology*, **56**, 627-636.
- 62) Hagström, A., U. Larsson, P. Hörstedt and S. Normark (1979): Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. *Appl. environ. Microbiol.*, **37**, 805-812.
- 63) Kirchman, D. L., S. Y. Newell and R. E. Hodson (1986): Incorporation versus biosynthesis of leucine: Implications for measuring rates of protein synthesis and biomass production by bacteria in marine systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **32**, 47-59.
- 64) Newell, S. Y. and R. R. Christian (1981): Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity. *Appl. environ. Microbiol.*, **42**, 23-31.
- 65) Larsson, U. and A. Hagström (1982): Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.*, **67**, 57-70.
- 66) Hanson, R. B., D. Shafer, T. Ryan, D. H. Pope and H. K. Lowery (1983): Bacterioplankton in arctic ocean waters during late Austral winter: Abundance, frequency of dividing cells, and estimates of production. *Appl. environ. Microbiol.*, **45**, 1622-1632.
- 67) 今井一郎 (1985): 微生物の動態. 海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究(第I期)成果報告書. 科学技術庁研究調整局, 233-236.
- 68) Turley, C. M. and K. Lochte (1985): Direct measurement of bacterial productivity in stratified waters close to a front in the Irish Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **23**, 209-219.
- 69) Nagata, T. (1987): Production rate of planktonic bacteria in the north basin of Lake Biwa, Japan. *Appl. environ. Microbiol.*, **53**, 2872-2882.
- 70) Albright, L. J. and S. K. McCrae (1987): Annual bacterioplankton biomasses and productivities in a temperate west coast Canadian fjord. *Appl. environ. Microbiol.*, **53**, 1277-1285.
- 71) Hagström, A. and U. Larsson (1984): Diel and seasonal variation in growth rates of pelagic bacteria, in *Heterotrophic Activity in the Sea*. Ed. by J. E. Hobbie and P. J. LeB. Williams, Plenum Press, New York, 249-262.
- 72) 今井一郎 (1987): 微生物の生産. 海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究(第II期)成果報告書. 科学技術庁研究開発局, 307-312.
- 73) Cole, J. J., S. Findlay and M. L. Pace (1988): Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **43**, 1-10.
- 74) Payne, W. J. (1970): Energy yields and growth of heterotrophs. *Ann. Rev. Microbiol.*, **24**, 17-52.
- 75) ZoBell, C. E. and C. B. Feltham (1937-38): Bacteria as food for certain marine invertebrates. *J. mar. Res.*, **1**, 312-317.
- 76) 多賀信夫 (1982): 海洋生態系の食物網における被食者としての細菌の役割. 微生物の生態10——微生物生態論の諸側面. (微生物生態研究会編), 学会出版センター, 45-63.
- 77) 今井一郎 (1985): 海洋における食物連鎖の Missing link. 海洋と生物, No40, 362-363.
- 78) Haas, L. W. and K. L. Webb (1979): Nutritional mode of several non-pigmented microflagellates from the York River estuary, Virginia. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **39**, 125-134.
- 79) Fenchel, T. (1982): Ecology of heterotrophic microflagellates. I. Some important forms and their functional morphology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**, 211-223.
- 80) Sieburth, J. McN. (1984): Protozoan bacterivory in pelagic marine waters, in *Heterotrophic Activity in the Sea*. Ed. by J. E. Hobbie and P. J. LeB. Williams, Plenum Press, New York, 405-444.
- 81) Fenchel, T. (1982): Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **9**, 35-42.
- 82) Sherr, B. and E. Sherr (1983): Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy. *Est. coast Shelf Sci.*, **16**, 1-7.
- 83) Sherr, B. F., E. B. Sherr and S. Y. Newell (1984): Abundance and productivity of heterotrophic nanoplankton in Georgia coastal waters. *J. Plankton Res.*, **6**, 195-202.
- 84) 今井一郎・伊藤克彦 (1984): 1983年5月周防灘における従属栄養性微小鞭毛虫類の分布. 南西水研報,

- No.17, 219-233.
- 85) Haas, L. W. (1982): Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic micro-organisms. *Ann. Inst. oceanogr.*, Paris, **58**(S), 261 - 266.
 - 86) Caron, D. A. (1983): Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Appl. environ. Microbiol.*, **46**, 491-498.
 - 87) Sherr, E. B. and B. F. Sherr (1983): Double-staining epifluorescence technique to assess frequency of dividing cells and bacteriivory in natural populations of heterotrophic microprotozoa. *Appl. environ. Microbiol.*, **46**, 1388-1393.
 - 88) Sherr, B. F. and E. B. Sherr (1984): Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems, in *Current Perspectives in Microbial Ecology*. Ed. by M. J. Klug and C. A. Reddy, American Society for Microbiology, Washington, 412-423.
 - 89) Nagata, T. (1988): Seasonal abundance, grazing impacts on bacteria, and vertical distribution of heterotrophic microflagellates in the south basin of Lake Biwa. *Jpn. J. Limnol.*, **49**, 167-174.
 - 90) Fenchel, T. (1986): The ecology of heterotrophic microflagellates, in *Advances in Microbial Ecology*. Vol. 9. Ed. by K. C. Marshall, Plenum Press, New York, 57-97.
 - 91) Andersen, P. and H. M. Sorensen (1986): Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **33**, 99-109.
 - 92) Fenchel, T. (1982): Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**, 225-231.
 - 93) Wikner, J., A. Andersson, S. Normark and A. Hagström (1986): Use of genetically marked minicells as a probe in measurement of predation on bacteria in aquatic environments. *Appl. environ. Microbiol.*, **52**, 4-8.
 - 94) Nagata, T. (1988): The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 504-517.
 - 95) Sieburth, J. McN., V. Smetacek and J. Lenz (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 1256-1263.
 - 96) Williams, P. J. LeB. (1981): Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the plankton food web. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.*, **5**, 1-28.
 - 97) Ducklow, H. W., D. A. Purdie, P. J. LeB. Williams and J. M. Davies (1986): Bacterioplankton: A sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science*, **232**, 865-867.
 - 98) Sherr, E. B., B. F. Sherr and L. J. Albright (1987): Bacteria: Link or sink? *Science*, **235**, 88.
 - 99) Kimura, B. and Y. Ishida (1985): Photophagotrophy in *Uroglena americana*, Chrysophyceae. *Jpn. J. Limnol.*, **46**, 315-318.
 - 100) Estep, K. W., P. G. Davis, M. D. Keller and J. McN. Sieburth (1986): How important are oceanic algal nanoflagellates in bacteriivory? *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 646-650.
 - 101) Porter, K. G. (1988): Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. *Hydrobiologia*, **159**, 89-97.
 - 102) Sherr, E. B., B. F. Sherr, R. D. Fallon and S. Y. Newell (1986): Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 177-183.
 - 103) Stoecker, D. K., A. E. Michaels and L. H. Davis (1987): Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature*, **326**, 790-792.
 - 104) Laval-Peuto, M. and F. Rassoulzadegan (1988): Autofluorescence of marine planktonic Oligotrichina and other ciliates. *Hydrobiologia*, **159**, 99-110.
 - 105) Sherr, E. B. (1988): Direct use of high molecular weight polysaccharide by heterotrophic flagellates. *Nature*, **335**, 348-351.
 - 106) Goldman, G. C. and D. A. Caron (1985): Experimental studies on an omnivorous microflagellate: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain. *Deep-Sea Res.*, **32**, 899-915.
 - 107) Sherr, E. and B. Sherr (1988): Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 1225-1227.
 - 108) 山口峰生 (1987): 植物プランクトンの生産——現存量と生産量. 海洋生物資源の生産能力と海洋環境に関する研究 (第II期) 成果報告書. 科学技術庁研究開発局, 297-302.
 - 109) Rublee, P. A. (1982): Seasonal distribution of bacteria in salt marsh sediments in North Carolina. *Est. coast. Shelf Sci.*, **15**, 67-74.
 - 110) Meyer-Reil, L. A. (1983): Benthic response to sed-

沿岸域における微生物の生態

- imentation events during autumn to spring at a shallow water station in the western Kiel Bight II. Analysis of benthic bacterial populations. *Mar. Biol.*, **77**, 247-256.
- 111) Cammen, L. M. and J. A. Walker (1986): The relationship between bacteria and micro-algae in the sediment of a Bay of Fundy mudflat. *Est. coast. Shelf Sci.*, **22**, 91-99.
- 112) Meyer-Reil, L. A. (1984): Bacterial biomass and heterotrophic activity in sediments and overlying waters, in *Heterotrophic Activity in the Sea*. Ed. by J. E. Hobbie and P. J. LeB. Williams, Plenum Press, New York, 523-546.
- 113) Meyer-Reil, L. A., R. Dawson, G. Liebezeit and H. Tiedge (1978): Fluctuations and interactions of bacterial activity in sandy beach sediments and overlying waters. *Mar. Biol.*, **48**, 161-171.
- 114) Weise, W. and G. Rheinheimer (1978): Scanning electron microscopy and epifluorescence investigation of bacterial colonization of marine sand sediments. *Microb. Ecol.*, **4**, 175-188.
- 115) Fallon, R. D., S. Y. Newell and C. S. Hopkinson (1983): Bacterial production in marine sediments: will cell-specific measures agree with whole-system metabolism? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **11**, 119-127.
- 116) Moriarty, D. J. W., P. C. Pollard, W. G. Hunt, C. M. Moriarty and T. J. Wassenberg (1985): Productivity of bacteria and microalgae and the effect of grazing by holothurians in sediments on a coral reef flat. *Mar. Biol.*, **85**, 293-300.
- 117) Kemp, P. F. (1987): Potential impact on bacteria of grazing by a macrofaunal deposit-feeder, and the fate of bacterial production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **36**, 151-161.
- 118) Fenchel, T. (1975): The quantitative importance of the benthic microfauna of an arctic tundra pond. *Hydrobiologia*, **46**, 445-464.
- 119) Fenchel, T. (1969): The ecology of marine micro-benthos IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia*, **6**, 1-182.
- 120) Montagna, P. A. (1984): *In situ* measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **18**, 119-130.
- 121) 栗原 康 (1980): 干潟は生きている. 岩波書店, 219 p.
- 122) Fenchel, T. (1970): Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 14-20.
- 123) Fenchel, T. M. and B. B. Jørgensen (1977): Detritus food chains of aquatic ecosystems: The role of bacteria, in *Advances in Microbial Ecology*. vol. 1. Ed. by M. Alexander, Plenum Press, New York, 1-58.
- 124) Kjelleberg, S., M. Hermansson, P. Mardén and G. W. Jones (1987): The transient phase between growth and nongrowth of heterotrophic bacteria, with emphasis on the marine environment. *Ann. Rev. Microbiol.*, **41**, 25-49.
- 125) Morita, R. Y. (1988): Bioavailability of energy and its relationship to growth and starvation survival in nature. *Can. J. Microbiol.*, **34**, 436-441.