

## 海洋における細菌捕食性鞭毛虫の分布および生態\*

山本啓之\*\*・絵面良男\*\*\*

### Distribution and ecology of bacterivorous flagellates in the marine ecosystem

Hiroyuki YAMAMOTO\*\* and Yoshio EZURA\*\*\*

**Abstract:** Bacterivorous flagellates were detected in the samples from costal to oceanic sea by the cultural MPN method. According to statistical analysis with in situ results, their distribution was affected by a quantity of prey bacteria, and thresholds for growth response or continuance of flagellates were found at  $10^2$ - $10^3$ /ml as total viable bacteria by plate counting. The thresholds coincided with a result of the mixed culture with an isolated flagellate and the prey bacterium (*Alteromonas* sp.) in autoclaved natural seawater. The flagellate feeds many species of prey bacteria, and selective function on there feeding could not be determined. The role of bacterivorous flagellates in the marine ecosystem seems to be very important as the control agent for bacterial population and the facilitator in decomposition of organic materials through the food chain or food web.

#### 1. はじめに

腐食連鎖過程において、細菌群により再び生物細胞内に組み込まれた有機物は、例えば寄生細菌型では bdellovibrio や myxobacteria など (ROPER and MARSHALL, 1977; VARON and SHILO, 1980; SANGKHOBOL and SKERMAN, 1981; 花岡, 1981; YAMAMOTO *et al.*, 1982-b) およびバクテリオファージ (ZOBELL, 1946), 細菌捕食型では二枚貝 (WRIGHT *et al.*, 1982), 動物プランクトン (PETERSON *et al.*, 1978; RIEPER, 1978) および原生動物 (FENCHEL, 1970; HAMILTON and PRESLAN, 1970; CRUDS, 1977; HASS and WEBB, 1979; YAMAMOTO *et al.*, 1982-b; NISBET, 1984) など広範囲の生物群により栄養源として利用される。これらの細菌捕食型のうちでは、原生動物群が栄養源として

もっとも細菌に依存する動物群であろう。これらは、鞭毛虫類 (Mastigophora), 肉質類 (Sarcodina), 有毛類 (Ciliophora) で、純粋な細菌捕食者もあれば植物プランクトンやデトリタスとともに細菌を混食するものもあり、種々の環境に生息することが知られている (NISBET, 1984)。また、種構成の複雑さから研究上の問題点を指摘されている微小動物プランクトン (谷口, 1978) の一群として、その研究方法の確立がまたれている。

細菌捕食性原生動物群の生態やその定量的研究は、生態系における微生物群集の調節機構の解明とともに、物質循環の研究にも重要な情報をもたらすであろう。本稿においては、純粋な細菌捕食性原生動物としての鞭毛虫類を中心として、海洋での調査方法や生息分布、細菌群との関係などを述べてみたい。

#### 2. 定量的測定法

微小動物プランクトンに含まれる原生動物群は、プランクトンネットによる定量的河過採集はできない。また、試水を固定後、沈殿法により生物体を濃縮する方法 (TANIGUCHI, 1977; SUEHIRO and TEZUKA, 1981) では小型の原生動物を定量的に取り扱うのは困難であ

\* 1985年1月22日受理 Received January 22, 1985

\*\* 岐阜大学医学部微生物学講座 Department of Microbiology, Faculty of Medicine, Gifu University.

\*\*\* 北海道大学水産学部微生物学講座 Laboratory of Microbiology, Faculty of Fisheries, Hokkaido University.

る。特に細菌捕食性原生動物の多くは  $100\ \mu\text{m}$  以下であり、これを定量的に取り扱うには、メンブランフィルターによる逕過濃縮、遠心分離による分画濃縮、培養による測定などが実用的な定量法である。これらのうち、逕過や遠心分離などでは、物理的なショックによる原生動物細胞の破壊に注意しなければならない。

SOROKIN (1977) は、フィルター上で試水を慎重に濃縮し、これをガラス製チェンバーに移し取り生存状態の繊毛虫と鞭毛虫を定量的に計測している。さらにメンブランフィルター (Nucleopore®) による逕過濃縮法は蛍光染色法と組合せることにより、フィルター上に集積された微生物の総数を蛍光顕微鏡下で容易に計測しうる。海水中の総細菌数を求めるために広く採用されているこの方法は、鞭毛虫の総個体数の計測にも用いられている。この方法では、試料の固定剤と蛍光色素の種類が問題となる。一般に固定法としては、ホルマリン、グルタルアルデヒドを  $1\sim 2\%$  添加することが広く用いられているが、酸性ルゴール液の  $1\%$  添加による固定保存法 (POMROY, 1984) も報告されている。蛍光色素はクロロフィルの蛍光を識別し得る FITC (fluorescein isothiocyanate) や Primulin が使用されている (CARON, 1983; SHERR and SHERR, 1983-a)。また核の存在を確認するために、DAPI (4', 6-diamidino-2-phenylindole) と FITC による二重染色法も用いられている (SHERR and SHERR, 1983-b)。この二重染色法による鞭毛虫の直接計数法は、核、葉緑体、鞭毛の存在を各々確認でき、さらに核の分裂像から FDC (frequency of dividing cells) の測定も試みられている。蛍光染色による直接計法では、細胞の大きさを計測できることから、生物量測定も可能である。しかし、この方法では、細菌捕食性であるか否かの判定が難しく、また生体と死体の判別ができないなどの欠点がある。

遠心分離法による原生動物の定量的測定については、現在のところ報告は見られない。しかし、植物のプランクトンの生試料を Percoll® の密度勾配遠心法により分離する方法が報告されている (PRICE *et al.*, 1978)。この方法を応用すれば、原生動物の生物量測定が可能と考えられる。

食性により細菌捕食性のものだけを計測する方法としては、MPN 法 (Most Probable Number, 最確数法) による培養測定法がある (LIGHTHART, 1969; CARON *et al.*, 1982; YAMAMOTO *et al.*, 1984)。細菌の生細胞懸濁液を培地とし、これに試料を接種して培養した後、培地の濁度減少と顕微鏡観察による細菌捕食性原生

動物の有無を確認する。MPN 法による計数値は、直接計数法と比較した場合、数値は低くなる傾向が認められる。しかし MPN 法では、生息数がわずかでも測定は可能であり、生きた状態での細菌捕食性の鞭毛虫、繊毛虫、アメーバなどを確認することができる。特殊な設備を必要とせず、技術的にも簡単な測定法である。ただし培養条件については、シャーレなどの培養器を用いて培地の好气的状態を維持する必要がある。また、培養条件の不適合や微生物間の競合により増殖できない種類が存在する可能性も考慮すべきである。

以上の測定法には各々長所と欠点があり、その目的に応じて使い分ける必要がある。また直接計数法と MPN 法による培養測定法を同時に実施することにより、多くの情報を得ることが可能になるであろう。

### 3. 海洋における生息分布

MPN 法による沿岸海域 (函館湾七重浜, 岩手県大槌湾) での調査結果を Table 1 と 2 に示した。細菌捕食性鞭毛虫は、夏期に増加の傾向が見られ、また常に陸性細菌や有機物の流入を受ける河口部や都市排水口付近で一般生細菌とともに高い計数値を示していた。また鉛直的には、表面水から底層水にまで生息が見られた。海水中での生息数は、 $10\sim 10^4/100\ \text{ml}$  であった。海水以外では、底泥、プランクトン、海藻などの試料からも鞭毛虫は検出され、その数は海水中の値を上回るものもあった。なお、鞭毛虫以外に繊毛虫、アメーバも存在した (YAMAMOTO *et al.*, 1984)。

外洋海域 (北太平洋) の結果 (Table 3) では、生息分布が表面水に集中する傾向が認められた。生息数は  $10\sim 10^3/100\ \text{ml}$  で沿岸海域より低い傾向があり、また鞭毛虫以外にはアメーバの存在が認められただけであった。

LIGHTHART (1969) の MPN 法による調査結果で

Table 1. Temperature and microbial densities in the surface seawater collected at Nanaehama in 1981.

station	temp. (°C)	bacteria (/ml)	bacterivorous flagellates (/100ml)
19 April			
St. A	8.4	$4.7\times 10^3$	0
St. B	11.0	$6.8\times 10^4$	$4.6\times 10^2$
27 July			
St. A	21.5	$2.2\times 10^4$	$9.5\times 10$
St. B	23.5	$1.0\times 10^5$	$3.9\times 10$

Table 2. Temperature and microbial densities in the samples collected in Otsuchi Bay at 1 July, 1981.

station	depth (m)	temp. (°C)	bacteria (/ml)	bacterivorous flagellates(/100ml)
St. 1				
surface	0	14.9	$1.1 \times 10^3$	$2.4 \times 10^2$
mud	5	—	$1.5 \times 10^4$	$4.6 \times 10^4$
St. 3				
surface	0	15.9	$4.0 \times 10^3$	$1.5 \times 10^2$
bottom	15	11.6	$2.6 \times 10^2$	$2.3 \times 10$
mud	5	—	$7.2 \times 10^4$	0
St. 5				
surface	0	14.8	$3.8 \times 10^3$	$2.9 \times 10^2$
middle	10	—	$6.1 \times 10^2$	$4.3 \times 10$
bottom	35	—	$9.5 \times 10$	$1.5 \times 10$

Table 3. Temperature and microbial densities in the sample of seawater collected in North Pacific Ocean in summer, 1980.

station	depth (m)	temp. (°C)	bacteria (/ml)	bacterivorous flagellates(/100ml)
OS 7	0	12.8	$1.3 \times 10^3$	$2.3 \times 10$
179°59,9E	15	12.3	0	0
40°00,0N	95	9.3	0	0
	495	5.4	0	0
	995	3.5	$3.5 \times 10$	0
OS 22	0	5.9	$2.2 \times 10^3$	$2.4 \times 10^2$
179°59.9W	15	5.8	0	0
50°00,0N	100	2.7	2.5	0
	200	3.5	1	0
	500	3.4	2	0
OS 56	0	10.3	$2.0 \times 10^3$	$1.5 \times 10^2$
144°54,2W	40	8.5	4	0
54°35,8N				
OS 59	0	11.4	$3.1 \times 10^3$	$2.4 \times 10^2$
145°08,8W	40	9.6	3	0
49°49,0N	95	5.6	$4.8 \times 10$	0
	995	3.0	$1.7 \times 10$	0

は、沿岸海域に  $10 \sim 10^4/10 \text{ ml}$  の鞭毛虫が生息し、外洋に向うに従って生息数と種類数は減少するとしている。一方、SOROKIN (1977) は濃縮法による直接計数で  $10^6/l$  の鞭毛虫が水深 100 m でも存在し、そのピークは水深 30 m にあったと報告している。蛍光染色法による直接計数でも鞭毛虫は、沿岸から外洋へと減少傾向を示したが、その数は  $10^2 \sim 10^3/ml$  にあった (CARON, 1983; SHERR and SHERR, 1983-a)。

いずれの調査結果とも鞭毛虫は海洋に広く分布していることを示している。しかしながら直接法と培養法では、その測定値に  $10 \sim 10^2$  倍の差が見られ、一般にこの差は外洋海域において大きくなる傾向が指摘されている (CARON, 1983)。この点については、測定方法上の問題もあるが、鞭毛虫類の食性を種類毎に調べる必要もあると考える。

培養法により細菌捕食性鞭毛虫として確認された種類は、Protomastigida に属する *Bodo*, *Monas*, *Oikomonas* などをもっとも多く、わずかではあるが Rhizomastigida に属するものも認められる。出現種は  $3 \sim 5 \mu\text{m}$  の小型鞭毛虫が多く、 $10 \mu\text{m}$  達するものが沿岸海域で稀れに認められる。また、出現種類数は外洋海域で減少する傾向がある。しかし、鞭毛虫類の種類、特に自由生活型については、分類学上の検討が同時に進展する必要がある、今後この方面での研究成果が期待される。

#### 4. 生息と細菌量の関係

海洋に広くかつ優勢に出現する細菌捕食性鞭毛虫と細菌群との関係を、大槌湾と七重浜での調査結果に基づいて、相関・回帰分析により調べてみた (Fig. 1)。その結果、一般生菌数と鞭毛虫の計数値には、有意な正相関

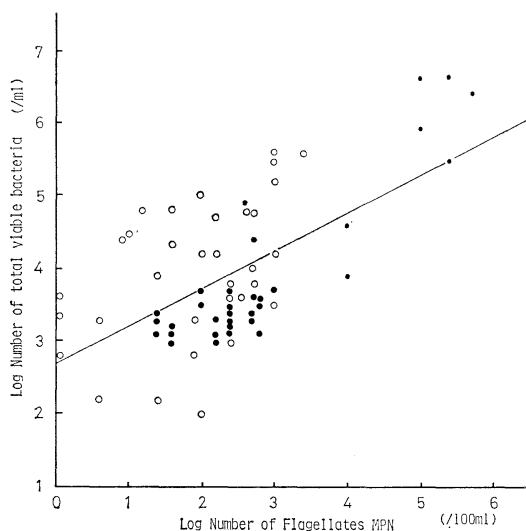


Fig. 1. Relation between flagellates and *Alteromonas* sp. 1055-1 as prey bacteria in the seawater samples.

(○); coastal surface seawater

(●); ocean surface seawater

(◐); seawater of seaweed culture

$$r=0.620 \quad Y=2.659+0.528X$$

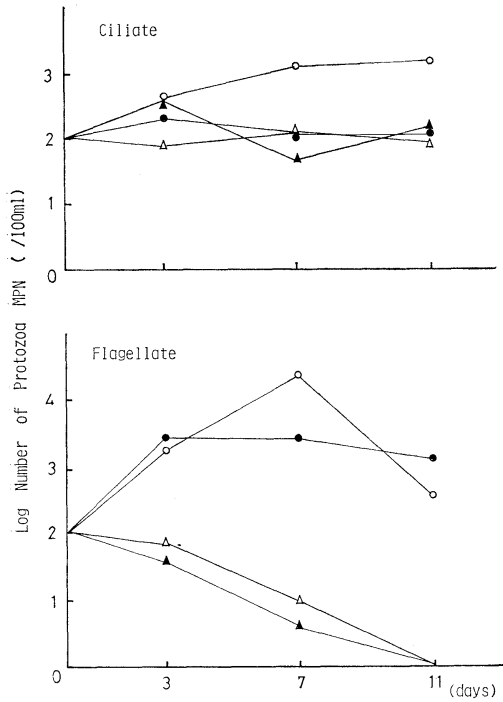


Fig. 2. Growths of protozoa with the different densities of bacterial cells in the autoclaved seawater added with antibiotic drugs (streptomycine, 250 $\mu$ g/ml; peniciline G, 250IU/ml). bacterial density:  $10^2$ ( $\circ$ )  $10^3$ ( $\Delta$ )  $10^4$ ( $\bullet$ ) (/ml)

が認められた。また一般生菌数を従属変数として回帰直線を求めてみると、Y切片が一般生菌数にして  $10^2 \sim 10^3$  /mlであった。この生菌数は、海水中における細菌捕食性鞭毛虫の生息限界を示すものといえる (YAMAMOTO *et al.*, 1984)。

このような生息限界を示す回帰分析の結果は、LIGHT-HART (1969) が  $5.8 \times 10^2$  /ml の生菌数を報告している。また直接計数法による結果では、従属栄養性鞭毛虫の細胞数に対し、総細菌数はその約  $10^3$  倍に相当することが示されている (今井・伊藤, 1984)。

海洋現場の調査結果には、種々の環境および生物学的要因が複合的に反映されるので、これを解析するには系の単純化とモデル実験が必要となる。そこでこの鞭毛虫の生息限界について、海洋より分離した鞭毛虫と細菌の各1種類ずつを滅菌天然海水に接種した単純な培養系によりモデル実験を行った。まず、抗生物質を添加して細菌の増殖を阻害した培養系 (Fig. 2) では、細菌数  $10^4$  /ml 以上のレベルでのみ鞭毛虫の増加が認められた。こ

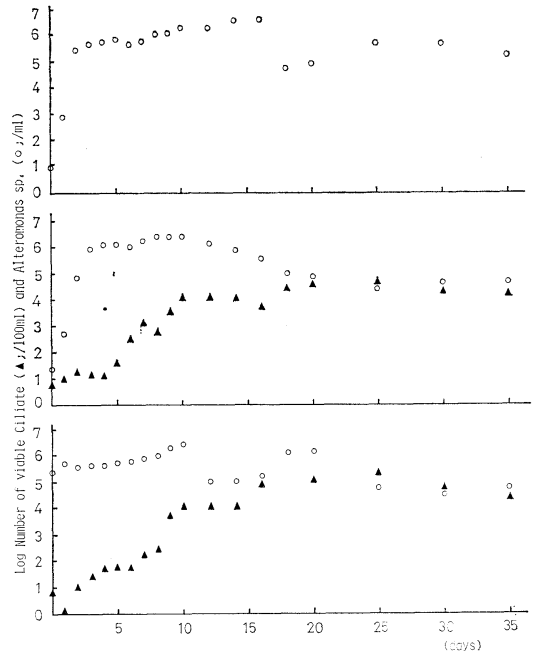


Fig. 3. Growths of bacterivorous flagellate on *Alteromonas* sp. 1055-1 in the autoclaved natural seawater filtered with 0.22 $\mu$ m filter (Millipore GS filter). ( $\blacktriangle$ ); flagellate per 100ml. ( $\circ$ ); *Alteromonas* sp. 1055-1 per ml.

れに対して抗生物質無添加の培養系 (Fig. 3) では、生菌数  $10^2 \sim 10^3$  /ml においても  $10^2$  /100ml の鞭毛虫が計数された。この結果は、海洋現場の調査結果で示された鞭毛虫の生息限界  $10^2 \sim 10^3$  /ml を裏付けるとともに、鞭毛虫の生息には栄養源となる細菌細胞の再生産が円滑に進行し、継続的にこれが供給される必要性を示すものであろう。また、細菌と鞭毛虫の生息密度を考慮しなければならないが、単純に計算した場合、1 ml の容積中で鞭毛虫 1 個体当たり細菌細胞  $10^2 \sim 10^3$  個が供給されていれば、鞭毛虫の生息は充分に維持されると考えられる。このよな鞭毛虫の生息限界は、鞭毛虫の  $1/10 \sim 1/10^3$  以下の低い値である。今後の課題としては、種々の群集密度における各微生物の数量的関係を調べ、またそのエネルギー代謝や物質代謝を測定し、海洋の微生物群集の示す動態と比較する必要がある。

##### 5. デトリタス、デブリス集塊での生息

海洋において浮遊あるいは沈降している様々なデトリタスやデブリス集塊などには、その周囲の海水よりも高

密度な微生物群集の存在することが知られている。例えば FENCHEL (1970) は、サンゴ礁の デトリタス 1g に細菌が  $10^9$ , 鞭毛虫が  $10^7$ , 繊毛虫が  $10^4$  などその他多くの微生物が存在し、その鞭毛虫のすべてと繊毛虫の一部が細菌捕食性であったと報告している。また CARON (1982) は、大西洋中部において採取した デブリス集塊 (マリンスノー) の細菌捕食性原生動物の MPN が周囲の海水の  $10\sim 10^4$  倍に達し、その構成微生物の鞭毛虫の多いことを報告している。七重浜や大槌湾でも懸濁物の多い試料では計数値が高く、また鞭毛虫、繊毛虫、アメーバなど多くの種類が観察された。また、深層水の デトリタスにおいても原生動物の生存していることが報告されており (SILVER, 1984), これらの懸濁粒子は海洋における原生動物の生息場所として重要であるといえる。さらに、海水中においてデトリタスや凝集体により形成される微生物の不均一な分布状態は、直接計数法と培養 MPN 法の測定値に生じる差の原因のひとつもなっているであろう。

デトリタスや集塊における細菌群の総数および生菌数は非常に高く、その代謝活性は高いとされている (SEKI, 1972; WIEBEE and POMEROY, 1972)。それ故、栄養源である細菌細胞が充分に供給されるデトリタスや集塊は、細菌捕食性鞭毛虫にとって格好の生息場所である。また海水中を浮遊している細菌群の大部分が生理的に不活性な状態で存在するとの報告 (FUKAMI, 1983) など

を考慮すると、自然海水中において鞭毛虫はデトリタスや集塊にかなり依存しているとも考えられる。この点については、前項で述べた生息限界の問題とともに検討を加える必要がある。

## 6. 細菌捕食作用について

海洋より分離した鞭毛虫を16種の細菌と各々培養した結果 (Table 4) では、鞭毛虫の世代時間や細菌の減少率は細菌種により差が見られるが、いずれの細菌も栄養源として鞭毛虫に捕食されている。SHERR *et al.* (1983) による *Monas* sp. の細菌捕食実験の結果でも、細菌種により鞭毛虫の増殖率は変動している。またその捕食率は細菌種の影響をほとんど受けないが、細菌濃度により大きく変動することを示している。彼らの結果によれば、鞭毛虫は一個当たり  $10\sim 75$ 個/時の細菌を摂取し、その値は鞭毛虫細胞の  $30\sim 200\%$ の重量に匹敵するとしている。細菌捕食量などについては今後他の細菌捕食性原生動物と比較検討する必要がある。また、細菌捕食の機構が種類により異なる (NISBET, 1984) ことも考慮しなければならない。

細菌捕食作用においては、特定の細菌種を選択的に捕食するか否かは問題となるが、これまでの結果で鞭毛虫には、大型繊毛虫に見られるような選択的捕食性 (CURDS, 1977) は認められていない。また、培養 MPN 法による調査結果 (Fig. 4) を見ても細菌種による計数

Table 4. Decrease rate of prey bacteria, and the maximum growth and generation time of bacterivorous flagellate.

Prey Bacteria	Decrease rate of bacteria		Flagellate	
	3d.	5th.(days)	Maximum growth. (cells/ml)	Generation time (h)
<i>Achromobacter aquamarinus</i>	56.3	61.2(%)	$4.7\times 10^5$	8.3
<i>Pseudomonas perfectomarinus</i>	53.5	71.6	$1.3\times 10^6$	6.6
<i>Pseudomonas nigrifaciens</i>	12.0	14.0	$5.7\times 10^5$	3.8
<i>Pseudomonas piscicida</i>	46.4	54.9	$1.1\times 10^6$	4.4
<i>Vibrio haloplanktis</i>	44.4	48.0	$6.2\times 10^5$	8.0
<i>Vibrio adoptatus</i>	53.0	63.9	$1.0\times 10^6$	6.0
<i>Vibrio parahaemolyticus</i>	44.0	49.3	$1.6\times 10^6$	4.0
<i>Alteromonas comunis</i>	43.2	67.5	$1.1\times 10^6$	7.7
<i>Alteromonas macleodii</i>	44.5	49.8	$1.2\times 10^6$	8.3
<i>Beneckea campbelli</i>	38.3	49.8	$1.5\times 10^6$	8.7
<i>Photobacterium mandapamensis</i>	40.7	54.0	$6.3\times 10^5$	6.4
<i>Lucibacterium harveyi</i>	49.8	55.4	$9.6\times 10^5$	8.0
<i>Aeromonas proteolytica</i>	36.4	66.8	$8.5\times 10^5$	6.2
<i>Flavobacterium uliginosum</i>	45.0	58.0	$1.1\times 10^6$	4.4
<i>Escherichia coli</i>	64.5	78.4	$1.1\times 10^6$	4.8
<i>Staphylococcus aureus</i>	29.4	41.2	$2.3\times 10^5$	10.7

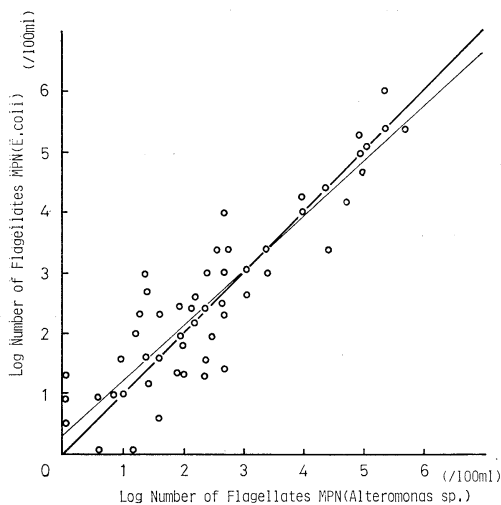


Fig. 4. Growth of a flagellate on two bacteria, *Alteromonas* sp. 1055-1 and *E. coli*.  
 $r=0.909$   $Y=0.288+0.906X$

値の偏りは認められないことから、鞭毛虫に選択捕食性はないといえる。むしろ、非選択的に多くの細菌種を捕食することが明らかである。

しかし現象的には鞭毛虫の存在下において、特定の細菌群が増加あるいは減少することが観察されている (ENZINGER and COOPER, 1976; GÜDE, 1979; YAMAMOTO *et al.*, 1982-a, -b, 1983; MALLORY *et al.*, 1983)。これは、鞭毛虫の細菌捕食によって直接的に生じたものではない。むしろ、細菌群の適応や競合などの相互作用が細菌捕食作用により促進され、細菌の増殖率と捕食率のバランスが変化することにより、短期間の内に細菌叢の変動が生じたものであろう。すなわち、鞭毛虫の細菌捕食作用は細菌群の存在量を一定のレベルに抑制するとともに、その間接的な効果として細菌叢の質にも影響を与えるものである。

## 7. 生態系における役割

細菌を栄養源として利用する生物には多くのものが知られている。では、これらの生物群の中で細菌捕食性鞭毛虫類はどのような位置にあり、またどのような役割を果しているのであろう。この点について、最後に考察してみたい。

天然海水に細菌を接種すると短時日の内に接種細菌数は減少し、時には検出されなくなる。一般にこの現象は海水の抗菌作用と呼ばれているが、その主役は細菌捕食性原生動物群や細菌寄生性細菌群などの微生物群であ

る。しかも海水中においては、陸性細菌から海洋細菌まで広くこの抗菌作用の影響を受けている (YAMAMOTO *et al.*, 1982-a, -b)。さらにこの抗菌作用の大部分は、原生動物の細菌捕食作用に依存することが明らかにされている (MCCAMBRIDE and McMEEKIN, 1980)。以上のことから、細菌捕食性原生動物は、海水中の微生物群集において細菌群を量的にコントロールする細菌捕食者であると位置づけることができる。

さらに、天然海水に接種した細菌のみが急激に減少する点についても、前項で述べたように、原生動物の細菌捕食作用に依存する割合は高い。しかも、天然海水中に存在する固有の細菌群による細菌相変化にも影響を示している (YAMAMOTO *et al.*, 1983)。従って、細菌捕食性原生動物群は細菌群を量的にコントロールすることに加えて、細菌捕食作用により生じる効果によって細菌相変化、すなわち細菌群の質的变化にも影響する。

細菌捕食作用は、単に細菌群の量や質をコントロールするだけではない。例えば、デトリタスの分解過程において分解作用を主として営むのは細菌群であるが、細菌群と細菌捕食性原生動物との組合せにより、その分解過程の促進されることが知られている (FENCHEL, 1974; SHERR *et al.*, 1982)。これは、細菌群の間引き効果によって生じる代謝活性の賦活化である。細菌群のみで増殖した場合には過度の競合などから代謝活性は低下していくが、細菌捕食作用を受けた場合には細菌量が一定レベルに抑制されて競合などによる影響は軽減される。さらに、その環境に適応した細菌群が優勢となり、分解活性は一定状態を維持して行くと考えられる。すなわち、細菌捕食性原生動物は、その捕食作用により細菌群の代謝機能にも影響する。

細菌捕食性原生動物は、栄養源を細菌に依存する割合が高いと考えられることから、他の細菌捕食性生物よりも、細菌捕食者としての役割や機能は重要である。そしてこの原生動物群において鞭毛虫は、その広い生息分布、低細菌密度での生息維持、広い捕食範囲などの諸性質から、海洋の微生物生態系における細菌捕食者としての役割や機能は大きいと考えられる。さらに、腐食連鎖において、細菌捕食性鞭毛虫はより高次の食物連鎖あるいは食物網につながる食物環を構成する一員として重要な位置にあるといえる。今後、他の細菌捕食性あるいは細菌寄生性の微生物の生態と比較検討を行うことにより、この鞭毛虫の生態系全体における生態的位置は一層明確なものとなるであろう。

## 文 献

- CARON, D. A., P. G. DAVIS, L. P. MADIN and J. M. SIEBURTH (1982): Heterotrophic bacteria and bacterivorous protozoa in oceanic macroaggregates. *Science*, **218**, 795-797.
- 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.
- CURDS, C. R. (1977): Microbial interaction involving protozoa. In F. A. SKINNER and J. M. SHEWAN (ed.), *Aquatic Microbiology*. Academic Press, 69-105.
- ENZINGER, R. M. and R. C. COOPER (1976): Role of bacteria and protozoa in the removal of *Escherichia coli* from estuarine waters. *Appl. Environ. Microbiol.*, **31**, 758-763.
- FENCHEL, T. (1970): Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 14-20.
- FENCHEL, T. (1974): The significance of bacterivorous protozoa in the microbial community of detrital particles. In J. CAIRNS, Jr. (ed.), *Aquatic Microbial Communities*, Garland Publishing Inc., 529-544.
- FENCHEL, T. (1980a): Suspension feeding in ciliated protozoa: functional response and particle size selection. *Microb. Ecol.*, **6**, 1-11.
- FENCHEL, T. (1980b): Relation between particle size selection and clearance in suspension-feeding ciliates. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 733-738.
- FUKAMI, K., U. SIMIDU and N. TAGA (1983): Distribution of heterotrophic bacteria in relation to the concentration of particulate organic matter in seawater. *Can. J. Microbiol.*, **29**, 570-575.
- GÜDE, H. (1979): Grazing by protozoa as selection factor for activated sludge. *Microb. Ecol.*, **5**, 225-237.
- HAMILTON, R. D. and J. E. PRESLAN (1970): Observations on the continuous culture of a planktonic phagotrophic protozoan. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **5**, 94-104.
- 花岡正季 (1981): 海水より分離した腸炎ビブリオ捕食細菌の生物学的性状. *阪市医誌*, **30**, 209-246.
- HASS, L. W. and K. L. WEBB (1979): Nutritional mode of several nonpigmented microflagellates from the York River Estuary, Virginia. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **39**, 125-134.
- 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*, **17**, 219-233.
- LIGHTHART, B. (1969): Planktonic and benthic bacterivorous protozoa at eleven stations in Puget Sound and adjacent Pacific Ocean. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **26**, 299-304.
- MALLORY, L. M., C. YUK, L. LIANG and M. ALEXANDER (1983): Alternative prey: A mechanism for elimination of bacterial species by protozoa. *Appl. Environ. Microbiol.*, **46**, 1073-1079.
- MCCAMBRIDGE, J. and T. A. MCMEEKIN (1980): Relative effects of bacterial and protozoan predators on survival of *Escherichia coli* in estuarine water samples. *Appl. Environ. Microbiol.*, **40**, 907-119.
- NISBET, B. (1984): Nutrition and feeding strategies in protozoa. *Croom Helm.*, 280.
- PETERSON, B. J., J. E. HOBBIE and J. F. HANEY (1978): Daphnia grazing on natural bacteria. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 1039-1044.
- POMROY, A. J. (1984): Direct Counting of bacteria preserved with Lugol iodine solution. *Appl. Environ. Microbiol.*, **47**, 1191-1192.
- PRICE, C. A., E. M. REARDON and R. R. L. GUILLARD (1978): Collection of dinoflagellates and other marine microalgae by centrifugation in density gradients of a modified silica sol. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 548-553.
- RIEGER, M. (1978): Bacteria as food for marine harpacticoid copepods. *Mar. Biol.*, **45**, 337-345.
- ROPER, M. M. and K. C. MARSHALL (1977): Lysis of *Escherichia coli* by a marine myxobacter. *Microb. Ecol.*, **3**, 167-171.
- SANGKHOBOL, V. and A. B. D. SKERMAN (1981): *Saprospira* species — Natural predators. *Current Microbiology*, **5**, 169-174.
- SEKI, H. (1972): The role of microorganisms in the marine food chain with reference to organic aggregate. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **29**, 245-259.
- SHERR, B. F., E. B. SHERR and T. BERMAN (1983): Decomposition of organic detritus: A selective role for microflagellates protozoa. *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 765-769.
- SHERR, B. F., E. B. SHERR and T. BERMAN (1982): Grazing, growth and ammonium excretion rates of a heterotrophic microflagellate fed with four species of bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, **45**, 1196-1201.
- SHERR, B. F. and E. B. SHERR (1983a): Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **16**, 1-7.
- SHERR, E. B. and B. F. SHERR (1983b): Double-staining epifluorescence technique to assess frequency of dividing cells and bacterivory in natural populations of heterotrophic microprotozoa. *Appl. Environ. Microbiol.*, **46**, 1388-1393.
- SILVER, M. W., M. M. GOWING, D. C. BROWNLEE

- and J. O. CORLISS (1984): Ciliated protozoa associated with oceanic sinking detritus. *Nature*, **309**, 246-248.
- SOROKIN, YU. I. (1977): The heterotrophic phase of plankton succession in the Japan Sea. *Mar. Biol.*, **41**, 107-117.
- SUEHIRO, S. and Y. TEZUKA (1981): Seasonal change in ciliate populations in the bottom sediment of a polluted river. *Jap. J. Limnol.*, **42**, 1-7.
- TANIGUCHI, A. (1977): Distribution of microzooplankton in the Philippine Sea and the Celebes Sea in summer, 1972. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **33**, 82-89.
- 谷口 旭 (1978): 微小動物プランクトン生体量測定の問題点. *海洋科学*, **10**, 871-876.
- VARON, M. and M. SHILO (1980): Ecology of aquatic bdellovibrios, *In* M. R. DROOP and H. W. JANNASCH (ed.), *Advances in Aquatic Microbiology*, vol. 2, Academic Press, 1-48.
- WIEBE, W. J. and L. R. POMEROY (1972): Microorganisms and their association with aggregates and detritus in the sea: A microscopic Study. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **29**, 325-352.
- WRIGHT, R. T., R. B. COFFIN, C. P. ERSING and D. PEARSON (1982): Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 91-98.
- YAMAMOTO, H., Y. EZURA and T. KIMURA (1982a): Effects of antibacterial action of seawater on the viability of some bacterial species. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1427-1431.
- YAMAMOTO, H., Y. EZURA and T. KIMURA (1982b): Evaluation of biological agents affecting on the survival of *Vibrio parahaemolyticus* in seawater. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1433-1439.
- YAMAMOTO, H., Y. EZURA and T. KIMURA (1983): Changes of bacterial flora in stored seawater and in incubated seawater inoculated with *Vibrio parahaemolyticus*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **49**, 295-300.
- YAMAMOTO, H., Y. EZURA and T. KIMURA (1984): Distribution of bacterial parasites and predators in the coastal sea area. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 1395-1406.
- ZOBELL, C. E. (1946): Marine microbiology. *Chronica Botanica Co.*, 82-83.