

1993年7月鹿島灘に形成された暖水舌と 微小プランクトンの分布

石垣 哲治*・西川 淳*・津田 敦**・寺崎 誠*

Distribution of nanoplankton around a warm water tongue in the Kashima-Nada Sea in July 1993

Tetsuji ISHIGAKI*, Jun NISHIKAWA*, Atushi TSUDA** and Makoto TERAZAKI*

Abstract: The abundances and distribution of nanoplankton were investigated within a warm water tongue and its adjacent waters in the Kashima-Nada Sea from 6 to 8 July 1993. Nanoplankton abundances in the upper 50m ranged from $3.1 \times 10^2 - 5.9 \times 10^3$ cells/ml for heterotrophic nano-flagellates (HNF), $3.8 \times 10^2 - 4.9 \times 10^3$ cells/ml for autotrophic nano-flagellates (ANF), $7.0 \times 10^2 - 8.1 \times 10^4$ cells/ml for cyanobacteria and $2.5 \times 10^5 - 1.3 \times 10^6$ cells/ml for bacteria, respectively. A tendency for abundances to decrease below the thermocline layer, which was between 50m and 100m, was seen. The depth of the maximum abundance layers for both HNF and bacteria were the same and there was also a strong correlation between the maximum abundance layers of ANF and chlorophyll *a*. However, the stations at which the maximum abundances of HNF and bacteria occurred were different from those where ANF and chlorophyll *a* maximum occurred. The HNF maximum abundance layer (10 m) occurred in the layers above the maximum abundance layer of ANFs (30 m). Although the biomass of macrozooplankton varied with different water masses, total cell numbers of nanoplankton in the water column did not.

1. 緒言

従属栄養性微小鞭毛虫類 (Heterotrophic Nano-Flagellates: HNF) は葉緑素を持たない無色の非光合成鞭毛藻類としてその存在が古くから知られ、植物プランクトンとして位置づけられていた。しかし栄養形態は当初より従属栄養を行うものと認識されていた (BEERS, 1982)。

1970年代後半、蛍光顕微鏡によって水界の総細菌数 (HOBIE *et al.*, 1977) が大きく、また [³H] (チミジン) の取り込み実験 (HOLLIBAUGH *et al.*, 1980) により細菌が早い増殖速度を示すことがそれぞれわかった。その後、Microbial loop (AZAM *et al.*, 1983) 説が提唱され、

HNF は、細菌や微小藻類等の捕食者 (FENCHEL, 1975; JOHNSON *et al.*, 1982; GOLDMAN and CARON, 1985) として、水圏生態系の物質循環に果たす役割と存在が重要視されるようになった。以後、現在に至るまで、細胞数密度の測定 (FENCHEL, 1982; DAVIS and SIEBURTH, 1982; LEINIKKI and KOUSA, 1990; HAAS, 1982; SHERR and SHERR, 1983 a, b; CARON, 1983)、捕食速度の測定 (SHERR *et al.*, 1987; NYGAARD *et al.*, 1988; NYGAARD and HESSEN, 1990) などが行われてきた。

HNF は全世界の海域に普遍的に存在することが知られている (FENCHEL, 1982; ANDERSEN nad FENCHEL, 1985)。太平洋側日本近海では、黒潮および親潮が流れる非常に変化に富んだ海洋環境を有しているが、微小プランクトン、特に HNF や独立栄養性微小鞭毛虫類 (Autotrophic Nano-Flagellates: ANF) の細胞数密度、現存量などの報告例は周防灘 (今井・伊藤, 1984)、広島湾 (岩本ら, 1993) などの沿岸での水平分布に限られている。

鹿島灘は、黒潮、親潮系水、沿岸水等が流れ込む複雑

*東京大学海洋研究所 〒164 東京都中野区南台1-15-1 Ocean Research Institute, The University of Tokyo, 1-15-1, Minamidai, Nakano, Tokyo 164, Japan

**北海道区水産研究所 〒085 北海道釧路市桂恋116 Fisheries Agency of Hokkaido 116, Katsuragoi, Kushiro, Hokkaido 085, Japan

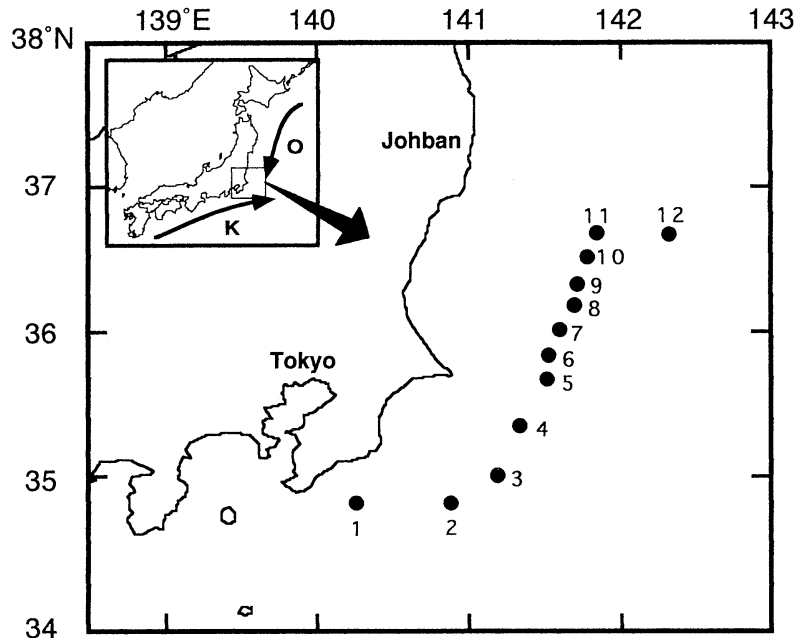


Fig. 1. Location of sampling stations during the Cruise KT 93-10 in July, 1993. Numbers denote stations. Stations 1 and 11 were not sampled. O: Oyashio current, K; Kuroshio current.

な海洋環境を形成し、ネット動物プランクトン群集は水塊やフロントに対応して種組成が変化し、現存量も変動することが知られている(NISHIKAWA *et al.*, 1995)。本研究は、鹿島灘におけるHNF, ANF, 細菌およびラン藻類(主に *Synechococcus*)などの微小プランクトンの細胞数密度の測定を行い、その分布構造を明らかにすることを目的とした。

2. 材料と方法

1) 採集地点と流速の測定

東京大学海洋研究所研究船淡青丸 KT93-10 次航海において、1993年7月6～8日に鹿島灘の黒潮フロント域をはさむ黒潮から親潮分枝を縦断する形で設けた、計10測点(測点2から10までと測点12)において微小プランクトンの採集を行った(Fig. 1)。また、航行中、船に搭載された ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler: 船用超音波ドップラー流速プロファイラー)により、水深0, 20, 100 および 200 m の計4層の流速を測定した。尚、船速が10ノット以上の時に測定された ADCP の値を使用した。

2) 採集と分布測定

採集は、CTD を装着したロゼット型採水器 (RMS:

以後 CTD-RMS と示す) で行った。ただし、表面のみはバケツで採水した。採水層は0, 10, 30, 50, 100, 150, 200 および 250 m の計8層とした。採水後直ちに採水器より 80 ml を取り、グルタルアルデヒドを用いて、最終濃度が1% になるように固定した。細菌と藻類は DAPI (PORTER and FEIG, 1980) で染色後、イルガランブラックで染色した孔径 0.2 μm スクレポアフィルターでろ過を行い、HNF および ANF は DAPI と Primulin (CARON, 1983) の二重染色 (SHERR and SHERR, 1983a) を行った後、イルガランブラックで染色した孔径 0.8 μm スクレポアフィルターでろ過を行い、それぞれプレパラートを船上にて作成した。プレパラートは作成までの処理を採集後3日以内に行った後、計数直前まで凍結保存 (-20°C) した。計数は航海終了後1ヶ月以内に研究室にて落射型蛍光顕微鏡 (Zeiss 社製 Axioplan) 下で行った。励起光に紫外線を用い、細菌については倍率1000倍で300細胞以上、HNF については倍率400倍で50細胞以上を計数した。ラン藻類および ANF の計数は、青色励起光による自家蛍光が橙色および赤色を発したものを、それぞれ倍率400倍にて50細胞以上に達するまで行った。なお、各プランクトンの鉛直分布図の作成には作図用ソフト Spyglass Transform 2.1 (Spyglass 社製) を使用し、内挿法を用いて求めた。また、各測点の水柱

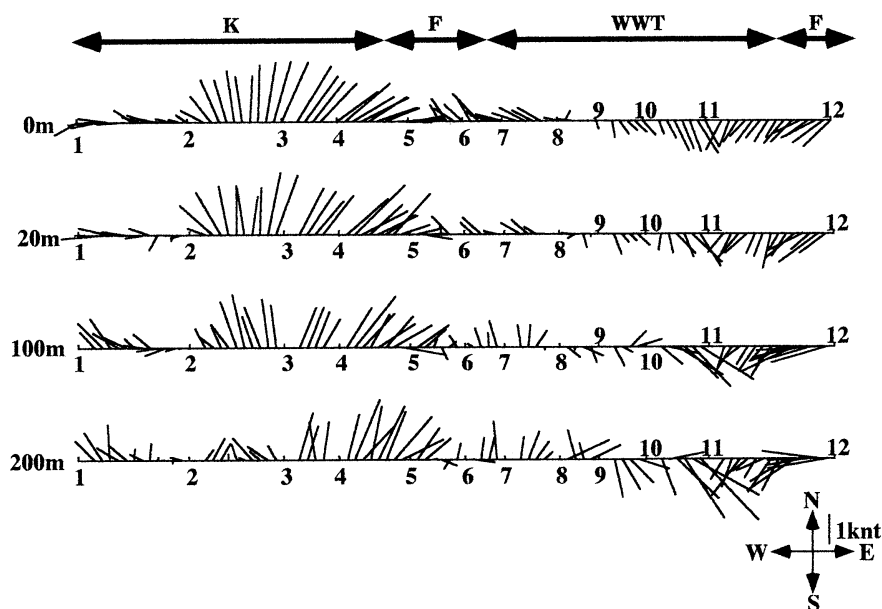


Fig. 2. Stick diagram of water flow at four depth layers recorded by the ADCP. Vectors were plotted at 5 minutes intervals. Data taken while the ship was cruising at speeds less than 10 knots were not included. K: Kuroshio, WWT: Warm Water Tongue, F: Front.

積算細胞数は内挿法によって得られた鉛直分布から1 m 間隔の細胞数密度を0 m から250 m まで積算することにより求めた。

3) 栄養塩およびクロロフィル *a* 測定

採水は10測点の0, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 125, 150, 175, 200 および250 m の計12層についてCTD-RMSにより行った。栄養塩(硝酸・亜硝酸態窒素: $\text{NO}_3\text{-N} + \text{NO}_2\text{-N}$, 以後 NO_3 と示す。リン酸態リン: $\text{PO}_4\text{-P}$, 以後 PO_4 と示す)濃度とクロロフィル *a* 量の測定は航海終了後研究室に持ち帰って行った。栄養塩濃度については、船上にて試水10mlを0.45 μm ミリポアフィルターでろ過後、凍結保存(-20°C)し、研究室にて室温で解凍し、オートアナライザー(BRAN+LUBBE社製)を用いて測定した。クロロフィル *a* 量は、船上にて試水200 mlをWhatman GF/Fフィルター(直径2.5 mm)でろ過し、N, N-Dimethylformamide(凝固点-61°C)によりクロロフィル *a* を抽出し(SUZUKI and ISHIMARU, 1990)、低温保存(-20°C)した試料を、研究室にて蛍光光度計(TURNER MODEL 111)により計測した。

3. 結果

1) 海洋環境

調査海域の海洋環境の概要(詳細はNISHIKAWA *et al.*, 1995)は以下の通りである。調査海域の全測点において0, 20, 100 および200 m の4層の流向および流速は、ほぼ同一方向かつ同速度であった(Fig. 2)。測点5, 6 および12には、フロントが形成され、親潮系水と考えられる低水温、低塩分水(6°C, 34.0 PSU 以下)が200 m 以深に認められた(Fig. 3)。測点2から4までは、全層にわたり比較的高水温、高塩分(18°C, 34.5 PSU 以上)の黒潮系水が存在し、北東方向の強い流れが観測された。測点7から10までは、250 m 以深に低塩分水(34.0 PSU 以下)が存在し、100 m 付近に黒潮系水と考えられる比較的高塩分(34.5 PSU)の暖水が流れ込むように存在する、暖水舌が形成され、特に測点7から10に向かって北西方向の流れが南向きの流れに変化する複雑な流向を示した。

なお、上記のNISHIKAWA *et al.*, (1995)の区分に従い、本調査海域は、測点2から4までを黒潮域、測点7から10までを暖水舌域、そして測点5, 6 および12をフロント域と定義した。水温躍層は、黒潮域の50~100 m 層、フロント、暖水舌域の50~60 m 層にそれぞれ存在した。

栄養塩濃度の鉛直分布は測点5を除く全測点の0~30 m までは、 NO_3 , PO_4 ともに枯渇していた。しかし、測

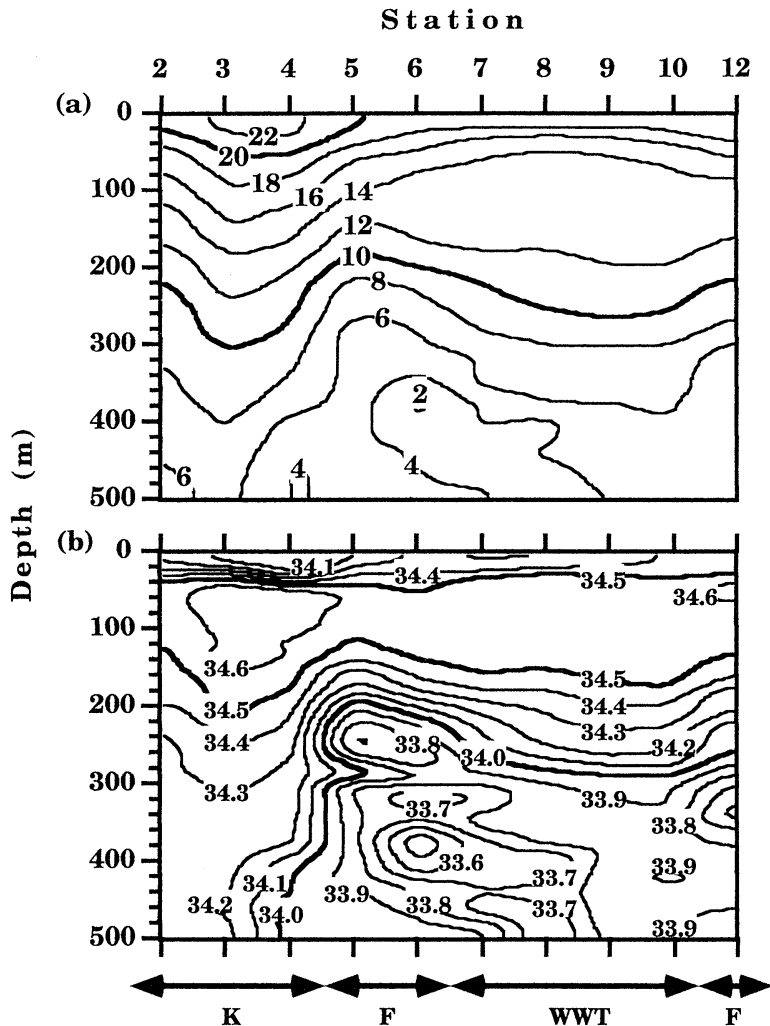


Fig. 3. Vertical profiles of (a) temperature ($^{\circ}\text{C}$) and (b) salinity (PSU) at Kashima-Nada Sea, off the Pacific coast of central Japan. Abbreviations follow Fig. 2.

点5の表面では、 $0.98\ \mu\text{M}$ (NO_3), $0.1\ \mu\text{M}$ (PO_4) と比較的高い値が観測された (Fig. 4)。

2) 微小プランクトンの細胞数密度と鉛直分布

HNF, 細菌, ラン藻類およびANFの調査海域における0~250 mまでの水柱積算細胞数の平均値はそれぞれ、 1.7×10^{11} , 7.0×10^{13} , 2.1×10^{12} , 1.5×10^{11} cell/mlであった。黒潮域, フロント域および暖水舌域それぞれの間で各生物の水柱積算個体数の関係は以下の通りであった。細菌およびラン藻類では、黒潮域に比べフロント域の方が有意に多かったが ($p < 0.05$: Mann-WhitneyのU検定), 他の海域間には有意差が認められなかった。HNF

およびANFでは3海域それぞれの間で有意差が認められなかった。また、ラン藻類とANFでは、水温躍層上層(50m)の上側に分布の中心があったが、細菌とHNFでは水温躍層の上側と下側でほぼ等しい水柱積算細胞数を示した (Fig. 5)。

クロロフィルaは30 mにおいて極大層を示した。測点5の30 mにおいて最大値 $4.28\ \mu\text{g}/\text{l}$ が観測された (Fig. 6)。

ラン藻類の分布極大層はSCM (Subsurface chlorophyll maximum layer: 亜表層クロロフィル極大層) より上の10 mに存在した。細胞数密度は 10^4 cell/ml 台に達し、水温躍層の下層では水深とともに急激に減少し、

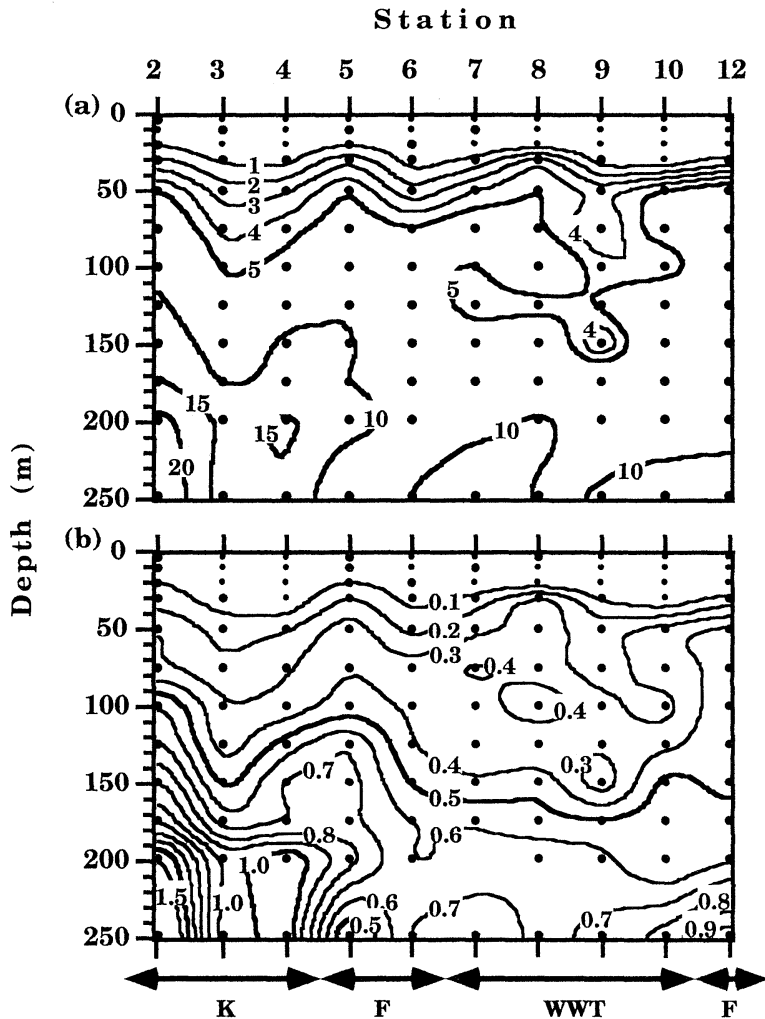


Fig. 4. Vertical profiles of nutrients in the Kashima-Nada Sea, off the Pacific coast of central Japan. (a) NO₃ (μM) and (b) PO₄ (μM). Small dots at sampling depths indicate undetectable concentrations of the nutrients. Other abbreviations follow Fig. 2.

100 m 以深では 10^2 cells/ml 以下であった。測点 5 の 10 m において最大細胞数密度 8.1×10^4 cells/ml が観測された (Fig. 6)。

細菌は、測点 2 の 10 m において 1.3×10^6 cells/ml であったことを除き、調査海域全水柱において 10^5 cells/ml 台であった。分布極大層は 30 m に存在し、100 m 以深では 3.0×10^5 cells/ml 以下であった (Fig. 7)。

ANF と HNF は、50 m 以浅では 10^3 cells/ml 台であったが、50 m 以深では急激に減少し、 10^2 cells/ml 以下となる傾向が見られた。ANF の分布極大層は 30 m に存在し、SCM と一致した。しかし、現存量の大小では常にクロロフィル *a* とは一致せず、ANF の最大細胞数

密度はクロロフィル *a* が最大値を示した測点 5 ではなく測点 8 の 30 m (4.9×10^3 cells/ml) に存在した。測点 5 の 30 m における ANF の細胞数密度は 3.3×10^3 cells/ml であった。100 m 以深では ANF はほとんど検出されなかった。一方、HNF の分布極大層は ANF の極大層に比べて浅く、10 m に存在した。測点 4 の 10 m において最大細胞数密度 5.9×10^3 cells/ml が観測され、この値は他の測点より 2~3 倍高い値であった。100 m 以深では HNF は測点 5、6 の 150 m においてそれぞれ 1.7×10^3 、 1.1×10^3 cells/ml であったが、通常 10^2 cells/ml 台であった (Fig. 6, 7)。

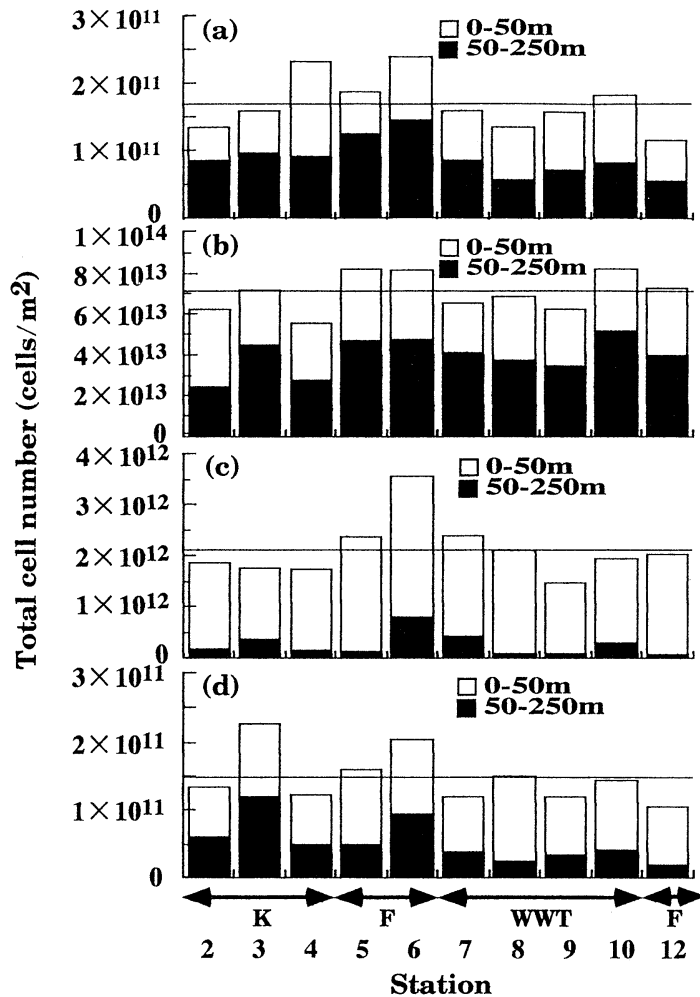


Fig. 5. Total cell number (cells/ml) of (a) HNF, (b) bacteria, (c) cyanobacteria, and (d) ANF in the 0-50 m and 50-250 m water columns at each station. Solid lines indicate mean values over all stations. Abbreviations follow Fig. 2.

4. 考察

大西洋の沿岸および外洋における HNF の細胞数密度は、 $1.0 \times 10^2 \sim 3.7 \times 10^4$ cells/ml (PORTER *et al.*, 1985; SANDERS *et al.*, 1992) であり、沿岸において高い値を示し最大 10^4 cells/ml 台であったが、沿岸から外洋に向かって減少し外洋において平均 10^2 cells/ml 台、最大 10^3 cells/ml 台であると報告されている。また、DAVIS *et al.*, (1985) によると北大西洋において海域の水深の増加(沖合に向かう)とともに表層の HNF の細胞数密度は減少していき、水深 200 m までの沿岸海域では $3.1 \times 10^3 \sim 9.0 \times 10^4$ cells/ml、水深 200 m 以上の沖合海域では $6.6 \times 10 \sim 1.6 \times 10^2$ cells/ml であった。また、DAVIS and

SIEBURTH (1982) によると ANF の細胞数密度は北大西洋において沿岸から外洋に向かって減少し $5.0 \times 10^2 \sim 9.0 \times 10^3$ cells/ml であると報告されている。DAVIS *et al.*, (1985) の区分では、本調査海域(水深 1000~2000 m) は大陸斜面に属し、大陸斜面表層での HNF の細胞数密度は $7.1 \times 10^2 \sim 1.5 \times 10^3$ cells/ml であると報告している。事実、本調査の結果は 50 m 以浅における HNF と ANF の細胞数密度が $3.1 \times 10^2 \sim 5.9 \times 10^3$ HNF/ml および $3.8 \times 10^2 \sim 4.9 \times 10^3$ ANF/ml であることを示したので (Fig. 6, 7), 太平洋側日本近海の大陸斜面表層 50 m における HNF と ANF の細胞数密度は北大西洋のそれとほぼ同程度であることが明らかとなった。

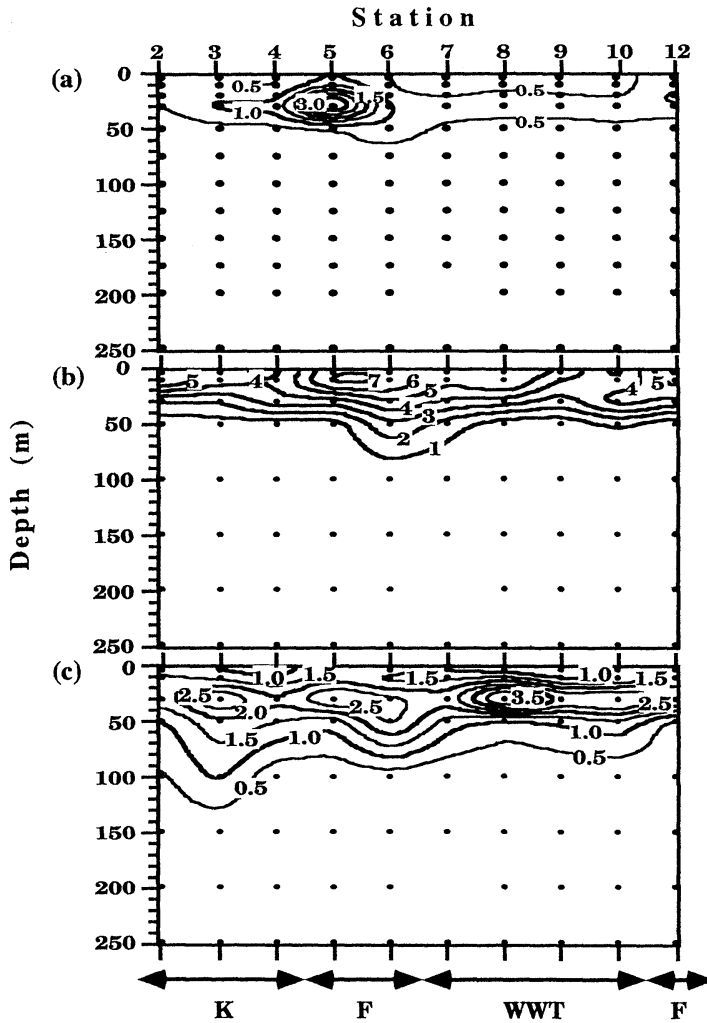


Fig. 6. Vertical profiles of (a) chlorophyll *a* ($\mu\text{g/l}$), (b) cyanobacteria ($\times 10^4$ cells/ml), and (c) ANF ($\times 10^3$ cells/ml) in the Kashima-Nada Sea, off the Pacific coast of central Japan. Abbreviations follow Fig. 2.

TOWNSEND and CAMMEN (1985) によれば、Maine 湾では夏季に SCM が 20~30 m 層に存在し、35 μm 以上の原生生物の現存量は SCM と 75~100 m 層との 2 層で分布極大を示したと報告している。これは深いところの流れのシャー (shear: 流れを横切る方向に流速が変化すること) や表面の暖水等と下層の低水温低塩分水との境界である 75~100 m 層に密度躍層などが生じたことによって、原生生物の栄養源となる生物死骸などのデトリタス粒子や生物生産にともなって排出される有機物などが表層から沈降して 75~100 m 層に集積したためであると考察した (TOWNSEND and CAMMEN, 1985)。また、大陸棚のフロント域では、ナノサイズとマイクロサ

イズのプランクトンの細胞数密度が SCM 付近で増加するということが知られている (LONGHURST and HARRISON, 1989)。本調査海域ではフロント域を除き HNF および細菌の分布極大は 10 m にあり、SCM (30 m) と一致しなかったが、フロント域の測点 5 と 6 では HNF と細菌の分布極大は 10 m と 150 m の 2 層に存在した (Fig. 7)。フロント域において流向が測点 5 から 6 に向かって東向きから北西方向へと変化する複雑な流れにあり、また 150 m 付近に親潮系の低水温低塩分水が存在し、150 m 以浅に黒潮系の暖水が存在していたため (Fig. 3)、シャーが 150 m 付近に生じていたものと考えられる。したがって、この海域のフロント域では表層が

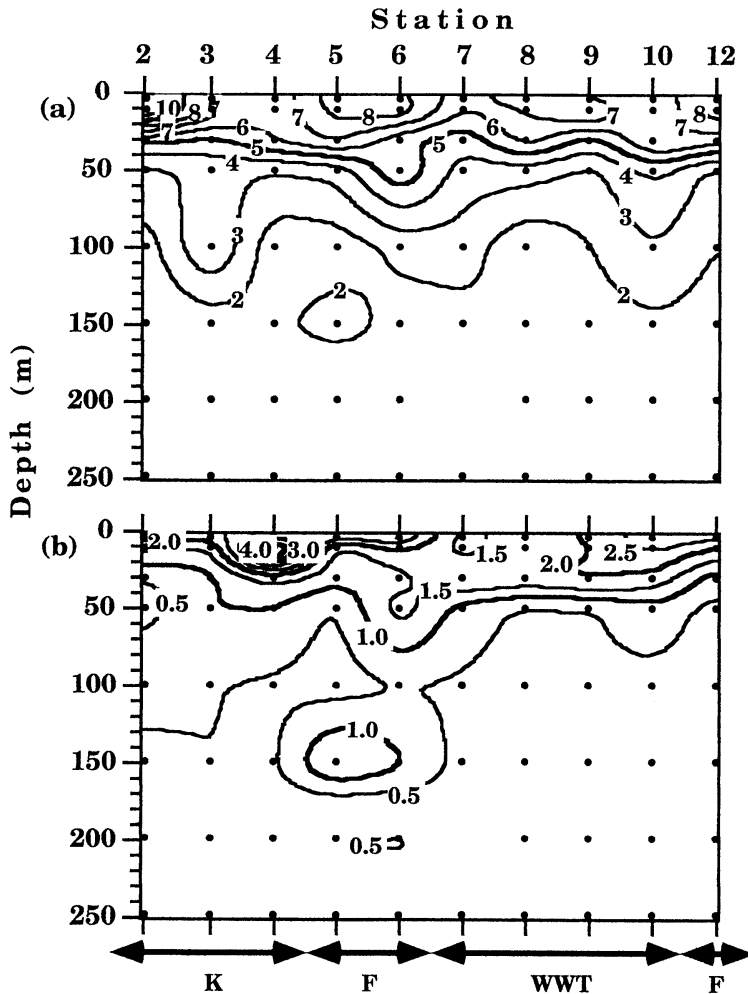


Fig. 7. Vertical profiles of (a) bacteria ($\times 10^5$ cells/ml), and (b) HNF ($\times 10^3$ cells/ml) abundances in the Kashima-Nada Sea, off the Pacific coast of central Japan. Abbreviations follow Fig. 2.

ら沈降する生物死骸などのデトリタス粒子や生物生産にともなって排出される有機物などが150m付近に集積したため、2層分布極大が形成されたと考えられる。

本調査海域は暖水舌を形成する複雑な海況を呈していた。大型動物プランクトンの総生物量には水塊により顕著な差が認められ、黒潮域ではフロント域および暖水舌域に比較して有意に小さかった(NISHIKAWA *et al.*, 1995)。一方、微小プランクトンの水柱積算細胞数は、細菌とラン藻類において黒潮域とフロント域の間で有意差が認められた以外、水域による顕著な差が認められなかった。この理由として、第1には、種レベルでは各微小プランクトンの水柱積算細胞数について水域による差の可能性

は考えられるが、微小プランクトンの種の同定が困難であるため本調査では微小プランクトンを高次分類群レベルで計数したことが考えられる。第2には、微小プランクトンの水柱積算細胞数は水塊変化、すなわち水温および塩分の変化に規定されるものではなく、水柱内に溶解する各微小プランクトンの増殖に寄与する有機物や微量元素の量などの化学的な要因に規定されるからであると考えられる。

HNFは細菌(HAAS and WEBB, 1979; FENCHEL, 1982)やラン藻類(JOHNSON *et al.*, 1982; ITURRIAGA and MITCHELL, 1986)を捕食することが知られている。SHERR *et al.* (1984)は定点季節変化について調査した結

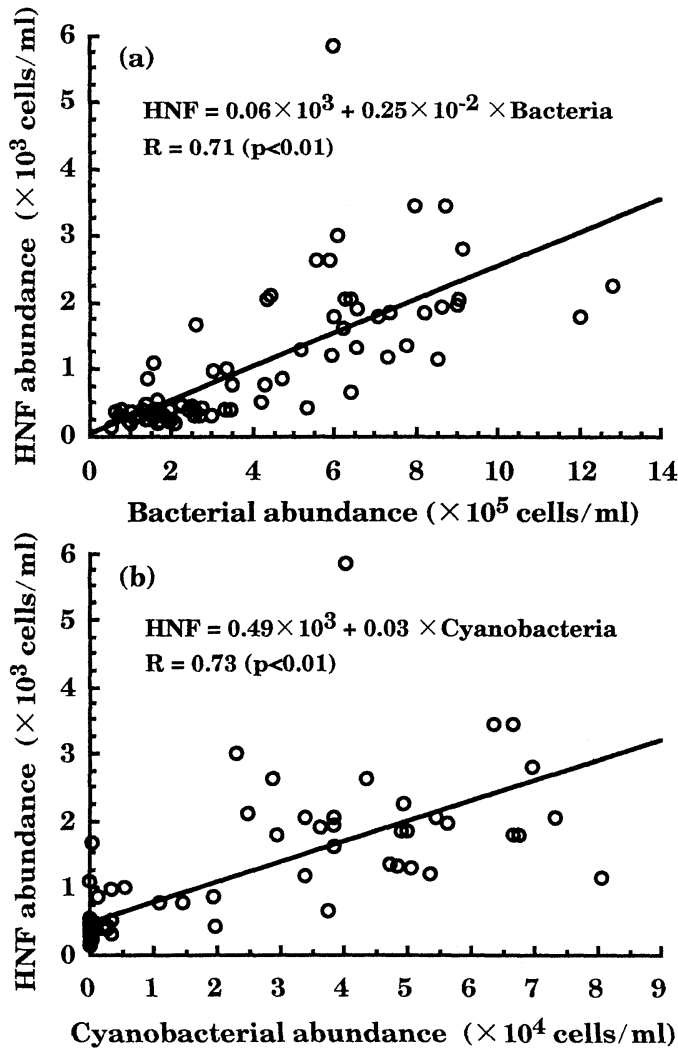


Fig. 8. Relationships in abundance between (a) bacteria and HNF, and (b) cyanobacteria and HNF in the 0-250 m water from of the Kashima-Nada Sea, off the Pacific coast of central Japan.

果、HNF と細菌の細胞数密度の間に正の相関が見られる時、両者が捕食被捕食関係にあることを報告した。また、沿岸、外洋および陸水における HNF に対する細菌の細胞数密度比はほぼ 1000 であるとされている (FENCHEL, 1986; SANDERS *et al.*, 1992)。さて、本調査海域の全水柱について、HNF と細菌、HNF とラン藻類それぞれ細胞数密度の間には (Fig. 8), $R=0.71$, $R=0.73$ の危険率 1% で正の相関がみられたが、HNF に対する細菌の細胞数密度比は平均 482 (Fig. 9) であり、上記の値より高かった。また、各微小プランクトンの細胞数密度は水温躍層以深において急激に減少し、ラン藻と

ANF は約 70% が 50 m より浅層に分布していたのに対し、細菌と HNF は、50 m を境界とした上下でほぼ同程度分布していた (Fig. 5)。50 m 以浅と 50 m 以深での HNF と細菌、HNF とラン藻類それぞれの細胞数密度の関係は次の通りであった。50 m 以浅では、HNF と細菌、HNF とラン藻類 ($R=0.44$, $R=0.50$) には、ともに危険率 1% で正の相関が認められたが、50 m 以深では、HNF と細菌、HNF とラン藻類 ($R=0.28$, $R=0.21$) ともに危険率 5% で正の相関を示さなかったものの、HNF と細菌の相関では $p=0.08$ であり、かなりの相関があるものと考えられる (Fig. 10)。以上から

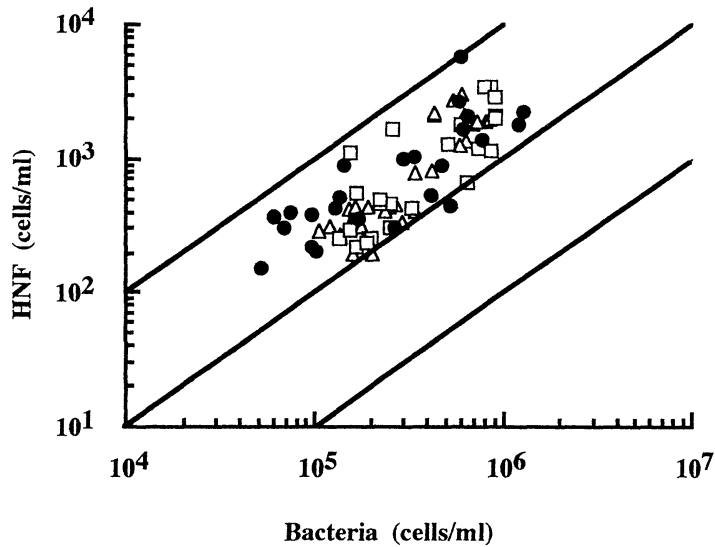


Fig. 9. Relationship in abundances of bacteria and HNF observed during the Cruise KT 93-10. The three lines represent bacteria/HNF ratios of 100, 1000 and 10000. Mean ratio in the Kuroshio area (black circle) was 423.4, at the Front area (white triangle) was 527.1 and in a warm water tongue area (white square) was 493.6. The overall mean was 481.6.

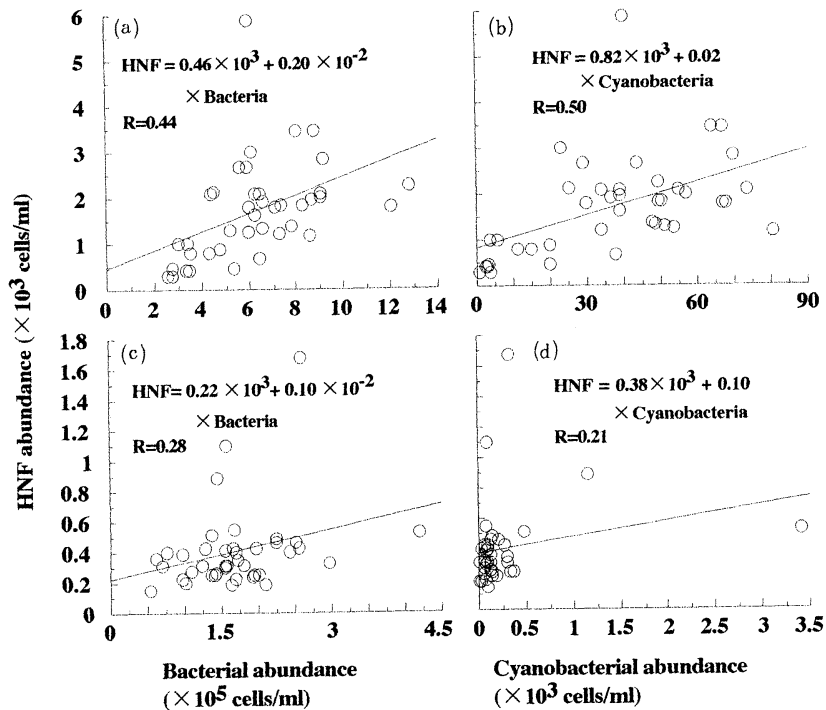


Fig. 10. Relationships in abundance of bacteria and HNF (a, c) and cyanobacteria and HNF (b, d) in the 0-50 m (a, b) and 50-250 m (c, d) water columns in the Kashima-Nada Sea, off the Pacific coast of central Japan.

HNF は水温躍層の上側でラン藻と細菌の両方を捕食し、水温躍層の下側では主に細菌を捕食しているのではないかと推測される。

さて、ANF にも従属栄養を行う種が知られ (ESTEP *et al.*, 1986; BENNET *et al.*, 1988; ANDERSSON *et al.*, 1989), 今回の計数値にはこれらの種も含まれていたものと推察される。また、ANDERSSON *et al.* (1989) によれば、従属栄養を行う ANF は増殖のために従属栄養を行い、貧栄養条件下で生き残る戦略として光合成による独立栄養を行う。しかし、本研究は短期間の観測であったため、観測中に現場海域の時系列変動を明らかにできなかった。従って、空間的分布からは HNF と細菌、HNF とラン藻類それぞれの間に捕食被捕食関係があると推察されるが、時系列的に現場海域において HNF と細菌、HNF とラン藻類それぞれの細胞数密度の変動周期が同調していた状態にあったか否か、また従属栄養を行う ANF が増殖する状態か個体群保存を行う状態であったか、それぞれについて判断することは現時点では難しい。

今回の調査結果から太平洋側日本近海の微小プランクトン (主に HNF と ANF) の細胞数密度は水温躍層以深において急激に減少するが、水温躍層以浅においては 10^3 cells/ml であり、従来の報告値とほぼ同程度であることが明らかとなった。今後は、微小プランクトンの海洋生態系内における動態を明らかにするために、捕食者である大型動物プランクトンとの関係を明らかにする必要がある。さらに微小プランクトンの種の同定法の簡便化により詳細な種組成の調査を行っていきたい。

謝 辞

本研究を遂行するにあたりその推進にご協力を戴くとともに有益なご意見を賜った東京大学海洋研究所教授川口弘一博士および水産庁南西海区水産研究所赤潮環境部長前田昌調博士による深甚なる謝意を表します。論文校閲の労を執られた東京大学海洋研究所助教授西田周平博士に心から謝意を表します。英文校閲をいただいた東京大学海洋研究所 Dhugal LINDSAY 氏に謝意を表します。また、船上での観測、採集には東京大学海洋研究所研究船淡青丸上之清尚元船長をはじめ乗組員の方々に深く感謝致します。

文 献

- ANDERSON, P. and T. FENCHEL (1985): Bacterivory by microheterotrophic flagellates in seawater samples. *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 198-202.
- ANDERSSON, A., S. FALK, G. SAMUELSSON and A. HAGSTROM (1989): Nutritional characteristics of a mixotrophic nanoflagellate, *Ochromonas* sp. *Microb. Ecol.*, **17**, 251-262.
- AZAM, F., T. FENCHEL, J.G. FIELD, J.S. GRAY, L.A. MEYER-REIL and F. THINGSTAD (1983): The ecological of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257-263.
- BEERS, J.R. (1982): An introduction and historical overview. *Ann. Inst. oceanogr., Paris.*, **58S**, 5-14.
- BENNETT, S.J., R.W. SANDERS and K.G. PORTER (1988): Chemosensory responses of heterotrophic mixotrophic flagellates to potential food sources. *Bull. Mar. Sci.*, **43**, 764-771.
- CARON, D.A. (1983): Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic Appl. Environ. Microbiol., **46**, 491-498.
- DAVIS, P.G. and J.M. SIEBURTH (1982): Differentiation of phototrophic and heterotrophic nanoplankton populations in marine waters by epifluorescence microscopy. *Ann. Inst. oceanogr., Paris.*, **58S**, 249-260.
- DAVIS, P.G., D.A. CARON, P.W. JHONSON and J.M. SIEBURTH (1985): Phototrophic and apochlorotic components of picoplankton and nanoplankton in the North Atlantic: geographic, vertical, seasonal and diel distributions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **21**, 15-26.
- ESTEP, K.W., P.G. DAVIS, M.D. KELLER and J.M. SIEBURTH (1986): How important are oceanic algal nanoflagellates in bacterivory? *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 646-650.
- FENCHEL, T. (1975): The quantitative importance of the benthic microfauna of an arctic Tundra Pond. *Hydrobiologia*, **46**, 445-464.
- FENCHEL, T. (1982): Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**, 225-231.
- FENCHEL, T. (1986): The Ecology of heterotrophic microflagellates. *In*, *Advances in Microbial Ecology*, Vol.9, K.C. MARSHALL (ed.), Plenum Press, New York, 57-97.
- GOLDMAN, J.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.
- HAAS, L.W. (1982): Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic microorganisms. *Ann. Inst. oceanogr., Paris.*, **58S**, 261-266.
- 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.
- 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.
- HOLLIBAUGH, J.T., J.A. FUHRMAN and F. AZAM (1980): Radioactively labelling of natural assemblages of bacterioplankton for use in trophic studies. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 172-181.
- 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**, 219-231.
- ITURRAGA, R. and B.G. MITCHELL (1986): Chroococcoid cyanobacteria: a significant component in the food web dynamics of the open ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **28**, 291-297.
- 岩本典子・今井一郎・上真一(1993): 夏季の広島湾における細菌と従属栄養性微小鞭毛虫類の出現密度の変動。日本プランクトン学会報, **40**, 55-66.
- JHONSON, P.W., H.S. XU and J.M. SIEBURTH (1982): The utilization of chroococcoid cyanobacteria by marine protozooplankters but not calanoid copepods. *Ann. Inst. oceanogr., Paris.*, **58S**, 297-308.
- LEINIKKI, P.K. and H. KUOSA (1990): Estimation of flagellate grazing on bacteria by size fractionation in the northern Baltic Sea. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **34**, 283-290.
- LONGHURST, A.R. and W.G. HARRISON (1989): The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Prog. Oceanogr.*, **22**, 47-123.
- NISHIKAWA, J., A. TSUDA, T. ISHIGAKI and M. TERAZAKI (1995): Distribution of euphausiids in the Kuroshio front and warm water tongue with special reference to the surface aggregation of *Euphausia pacifica*. *J. Plankton Res.*, **17**, 611-629.
- NYGAARD, K. and D.O. HESSEN (1990): Use of ¹⁴C-protein-labeled bacteria for estimating clearance rates by heterotrophic and mixotrophic flagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **68**, 7-14.
- NYGAARD, K., K.Y. BORSHEIM and T.F. THINGSTAD (1988): Grazing rates on bacteria by marine heterotrophic microflagellates compared to uptake rates of bacterial-sized monodisperse fluorescent latex beads. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **44**, 159-165.
- PORTER, K.G. and Y.S. FEIG (1980): The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 943-948.
- PORTER, K.G. E.B. SHERR, M. PACE and R.W. SANDERS (1985): Protozoan in planktonic food webs. *J. Protozool.*, **32**, 409-415.
- SANDERS, R.W., D.A. CARON and U.G. BERNINGER (1992): Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **86**, 1-14.
- SHERR, E.B. and B.F. SHERR (1983a): Double-staining epifluorescence technique to assess frequency of dividing cells and bacterivory in natural populations of heterotrophic microprotozoa. *Appl. Environ. Microbiol.*, **46**, 1388-1393.
- SHERR, B.F. and E.B. SHERR (1983b): Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **16**, 1-7.
- SHERR, B.F. and E.B. SHERR and R.D. FALLON (1987): Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate *in situ* protozoan bacterivory. *Appl. Environ. Microbiol.*, **53**, 958-965.
- SHERR, B.F. and E.B. SHERR and S.Y. NEWELL (1984): Abundance and productivity of heterotrophic nanoplankton in Georgia coastal waters. *J. Plankton Res.*, **6**, 195-202.
- SUZUKI, R. and T. ISHIMARU (1990): An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N, N-dimethylformamide. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **46**, 190-194.
- TOWNSEND, D.W. and L.M. CAMMEN (1985): A deep protozoan maximum in the Gulf of Marine. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **24**, 177-182.

Received September 13, 1996

Accepted April 30, 1997.