

生物現存量推定の現状と問題点 —浮遊生態系を中心に—

清沢弘志・栗田貴代・浮田達也・筑後 海・松丸 智

はじめに

近年、生物現存量を炭素態現存量や窒素態現存量で表す機会が多くなった。研究の技術的レベルの向上と生物現存量見積もりの社会的要請の加速から、今後ますます関連業務が多くなるのは必至であると考えられる。日本海洋生物研究所の自社プロジェクトのひとつである勉強会プロジェクトでは、活動の一環として生物現存量見積もりに関する勉強会を企画し、関連業務が行った現存量の推定方法について情報交換を行った。生物現存量の推定は、方法論的に未解決の問題も多く、また社会的に認知された方法が確立されていないのが現状である。ここでは浮遊生態系を例に、生物現存量推定の必要性、方法、問題点を紹介する。

生物群集構造把握の必要性の一方で、分析業務の細分化と専門化の進捗により分析者が生物群集を総合的に捉える機会が減少しているのも現実である。この報告が、生物群集構造把握の一助になれば幸いである。

1. 現存量推定の必要性と時代背景

生物量を炭素態現存量や窒素態現存量もしくは体積、重量現存量で表す必要性は、生物量を個体数や細胞数などの数的側面から議論するだけでは、生物群集を構成する個々の生物種あるいは生物群について分布や挙動などの生態を論ずることはできても、生物群集の構造や動態に関しては充分な評価や解析ができないことによる。異なる生物群を同一パラメーターに置き換えて数値化することは、生物群集を構成する各生物群の現存量を量的に比較し群集構造を解明できるばかりではなく、生産、捕食、死亡などの生物過程を通じた各

生物群の物質量としての関連性を把握し群集の動態解析を可能にする。その他にも、近年質的量的な精度が求められている数値モデルを動かすまでの基本的なパラメーターとしても用いることが可能になる。

生物現存量を同一パラメーターで示し生物群集構造を解析するようになった時代背景について触れてみる。生物群集構造を炭素量で示した研究として古くは Vinogradov (1972) が挙げられる。その後蛍光顕微鏡などの技術的進歩により、1970年代の終わりには $2 \mu\text{m}$ 以下のピコサイズのプランクトンの優占的存在が報告された。また海洋生態系での古典的な捕食食物連鎖に対し、従来有機物の分解者として扱われた従属栄養性微生物が食物連鎖の起点となるとする微生物食物連鎖 (Microbial loop) が提唱され (Azam et al. 1983)、これをきっかけに生物を通じた物質循環の捉え方が大きく変貌し、生物群集構造が見直されるに至った。

一方、1980年代は社会的な環境問題が地域的から広域的な環境問題へと変貌した時代でもある。富栄養化は赤潮やHABの問題に拡大し、数値モデルの開発の発端とも言える通産省が行った富栄養化予測手法の開発が1989年に始まっている。また地球温暖化問題が話題となり1989年には全地球的な炭素循環の機構解明を目的としたJGOFSが始まった。生態系の現状把握と維持管理のために、また数値モデルのパラメーターとしてより精度の高い物質の質的・量的把握が重視され、その一環として物質循環の動的要因である生物の現存量把握が社会的に要求されるようになった。

2. 生物群集構造

生態系を把握する上では、これを構成する生物種の組成とそれぞれの現存量の定量化から生物群集構造を把握することが第1ステップであるといえる。生物群集構造の概念図を外洋の表層生産層の浮遊生態系を例に示した（図1）。生物群集は様々な分類群とサイズのプランクトンから構成され、それぞれのプランクトンは異なった時間スケールで回転し、また捕食関係などにより相互に関

連している。そこには、生産者と消費者、あるいは光合成生物と非光合成生物、また様々な栄養段階の生物が存在する。

浮遊生態系は、分類群としてバクテリア、植物プランクトン、動物プランクトンから構成される（表1）。植物プランクトンは、ピコサイズのcyanobacteriaや、微小鞭毛藻類、珪藻類、渦鞭毛藻類などからなる。また動物プランクトンは從

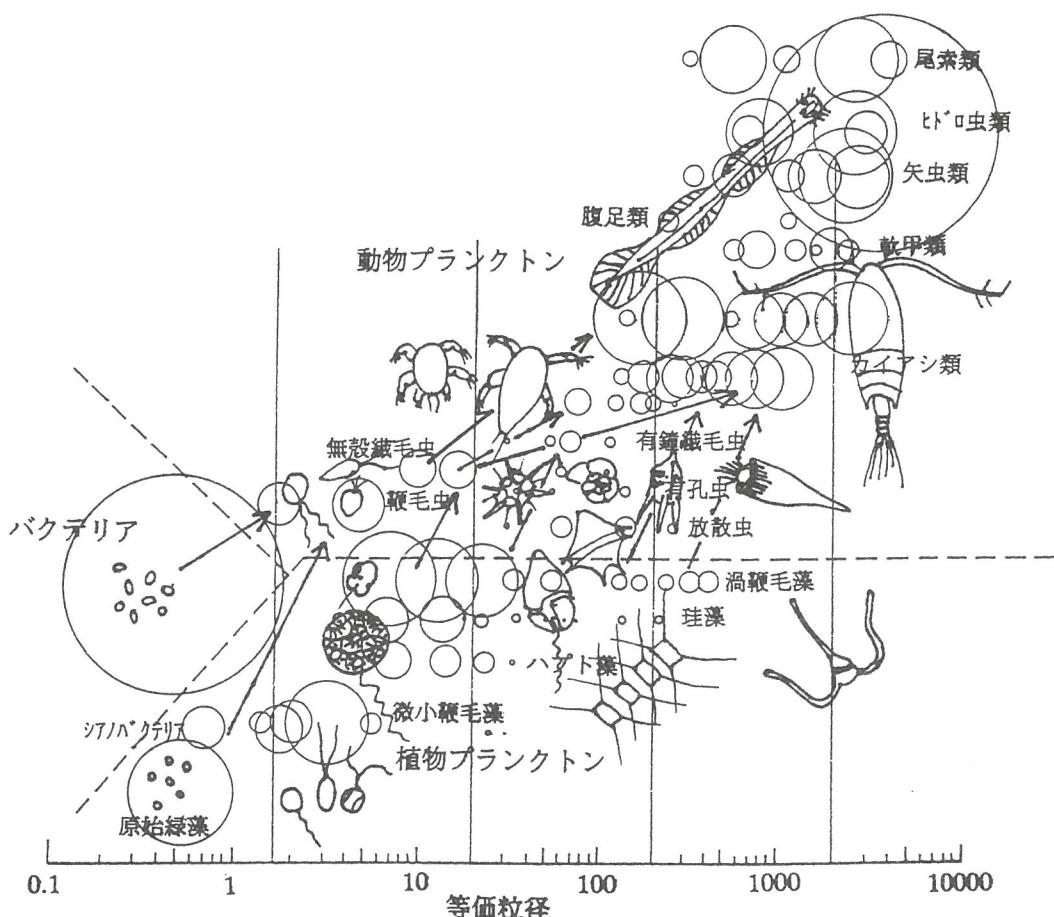


図1 プランクトン群集構造の概念図

横方向、プランクトンのサイズ（等価粒径 E S D μm ）
縦方向、プランクトン分類群の栄養段階

プランクトン群集を形態学的分類群とサイズによりカタゴリーに分類しそれぞれの炭素態現存量を円の大きさで示した代表的なプランクトンの模式図と捕食関係による物質の流れを矢印で示した
ピコプランクトンである原始緑藻類、シアノバクテリアやナノプランクトンである微小鞭毛藻類が一次生産の主体を担う、外洋の有光層を主体とする表層水柱のプランクトン現存量の量比を示した（清沢、古谷 1996 を修正）

属性鞭毛虫類や纖毛虫類などの原生動物、海洋で最も普遍的に分布するカイアシ類などの節足動物、さらに矢虫類、ヒドロ虫類、軟体動物などの分類群からなる。一方、サイズではピコプランクトン（等価粒径 $2\text{ }\mu\text{m}$ 以下）から $20\sim200\text{cm}$ のメガプランクトンなどから構成される（Sieburth

et al. 1978）。植物プランクトンを例にとってもピコサイズのcyanobacteriaから直径 2 mm を越す大型珪藻とサイズで 10^3 倍、体積では 10^9 倍の違いがある。動物プランクトンでは、ナノサイズのHNF（従属栄養性鞭毛虫類）から 20cm を越す大型の原索動物サルバなども知られている。

表1 生物群集を構成する代表的な生物群

浮遊生態系	バクテリア	
植物プランクトン	ピコプランクトン ナノプランクトン 珪藻類、渦鞭毛藻類	原始緑藻類、シアノバクテリア 微小鞭毛生物
動物プランクトン	ナノプランクトン 纖毛虫など原生動物 カイアシ類など節足動物 矢虫、ヒドロ虫類 腹足類など軟体動物	従属栄養性微小鞭毛虫(HMF)

3. 生物現存量推定方法

炭素態生物現存量の推定フローを図2に示す。炭素態現存量の見積もりは、換算係数による推定ばかりではなく、対象生物と分類カテゴリーの決定、サンプリング、保存、計数、計測、体積（重量）換算、炭素換算、現存量推定の各過程からなる。私たちはそのそれぞれについて方法と問題点を把握しておく必要がある。

ここでは顕微鏡を用いた生物種の同定と計数結果から生物現存量を推定する方法の概要を示す。生物現存量の推定方法というと、種の同定・計数を行う分析者は、個体サイズの計測データから炭素換算係数を用い炭素態現存量を推定する方法をまず思い浮かべると思うが、クロロフィル量、POCなど化学的に直接測定する方法については省略する。

炭素換算係数について生物分類群ごとにその一例を示した（表2）。炭素換算の方法には、細胞当たりの炭素量を用いる方法、計測結果から算出した体積をもとに体積炭素換算する方法と、体長などの1つの計測値から乾重量や炭素を推定する

方法などがある。細胞当たりの炭素量を用いる方法は、ピコ、ナノサイズで計測が困難なプランクトンの場合に用いられることが多い。バクテリアの $20\text{fgC}/\text{cell}$ （Lee & Furman 1987）、cyanobacteriaの $250\text{fgC}/\text{cell}$ （Kana & Glibert 1987）、

1. 対象生物と分類カテゴリーの決定

2. サンプリング(採集)

3. サンプル保存(固定)

4. 分類カテゴリーの同定と計数

5. 計測(体長や湿重量など)

6. 体積または乾重量の算出

7. 炭素換算

8. 現存量推定

図2 炭素態現存量の推定までの作業フロー
顕微鏡による生物分析の場合

表2 炭素態生物現存量の炭素換算係数 浮遊系について

生物分類群	換算係数		文 献
バクテリア	0.38 pgC/ μm^3 0.2 pgC/ μm^3 0.121 pgC/ μm^3 0.106 pgC/ μm^3 淡水(琵琶湖)	20fgC/cell	Lee & Furman 1987 Kogure & Koike 1987 Watson et al. 1977 Nagata 1986
従属栄養性微小鞭毛虫類(HNF)	0.071 pgC/ μm^3 0.22 pgC/ μm^3	46 $\mu\text{m}^3/\text{cell}$	Fenchel & Finley 1983 Borsheim & Bratbak 1987
植物プランクトン	C/Chl a = 40 C/Chl a = 30		Li et al. 1993 Strickland 1965
	$\log_{10}C = 0.758 \log_{10}V - 0.422$ $\log_{10}C = 0.866 \log_{10}V - 0.460$	珪藻類 珪藻類以外	Strathmann 1967
	$\log_{10}C = 0.863 \log_{10}V - 0.364$ 0.47 pgC/ μm^3 0.22 pgC/ μm^3	珪藻類以外を対象 ピコプランクトン ピコプランクトン	Verity et al. 1992 Verity et al. 1992 Booth 1988
動物プランクトン	0.06 pgC/ μm^3 0.08 pgC/ μm^3	カイアシ類	0.003 pgC/ μm^3 (ゼラチン質な動物) Ishizaka et al. 1997 (Parson et al. 1984b) Takahashi & Hoskins 1978
	$\log_{10}C = -8.37 + 3.07 \log_{10}PL$ C ugC = $7.63 \times 10^{-8} (\text{BW})^3$ C ugC = $4.27 \times 10^{-9} (\text{PL})^{3.07}$	カイアシ類平均 カイアシ類 ノーバリウス幼生 カイアシ類 成体、コベボダサ期幼生	Uye 1982 水産庁 1987 水産庁 1987 (Uye 1982の改変式)
	0.5 mgC/DW mg 0.457 mgC/DW mg 0.4 mgC/DW mg $\log_{10}DW = -9.07 + 3.26 \log_{10}L$	90%以上をカイアシ類が占める固定試料 カイアシ類平均 カイアシ類平均	Parsons et al. 1984a 引田 1986 Takahashi & Hoskins 1978 引田 1986
		カイアシ類平均	$\log_{10}DW = -9.59 + 3.41 \log_{10}L$ (カラヌス[])

備考:C、炭素量;V、体積;DW、乾重量
L、長さ(μm);BW、体幅(μm);PL、前体部長(μm)

prochlorococcus の 59fgC/cells (Li et al. 1992)などの換算値が報告されている。

体積炭素換算は、植物プランクトンや微小動物プランクトンの炭素現存量の算出に一般的に用いられる。植物プランクトンの体積算出方法としては、Kovala & Larrance (1966) や宮井ほか (1988) がある。Kovala & Larrance (1966) の方法は計測部位が多くまた微細で必ずしも実用的ではない。宮井ほか (1988) では 2 点の計測結果から体積換算を検討している。炭素量は既往の体積炭素換算係数により個体当たりの炭素量を算出する。Strathmann (1967) の換算式は有名でよく用いられる。これに対し 1 つの計測値から乾重量や炭素量を推定する方法がある。動物プランクトンの中でも大型のカイアシ類以上のサイズの動物についての炭素現存量の推定に用いられる Uye (1982)、引田 (1986) の換算式があり種や分類群ごとに詳細に調べられている。またこのほかにも動物プランクトンには様々な換算方法が報告されている。これは、動物プランクトンの場合、分類

群によりサイズ、形態が大きく異なるほか、乾重／湿重比、炭素量／乾重比も大きく異なるためである (Parson et al. 1984)。

4. 生物現存量推定方法の問題点

以上のように炭素換算には様々な方法と係数が報告されており、また研究者により用いる係数もまちまちで、どの係数が有用であるか現状では社会的に統一された見解がないのが実状である。これまで、生物現存量を同一パラメーターで示そうとする目的が先行し、換算方法など技術的検討が後追いになっていた点も多々あるように思われる。生物群集構造の解析における問題点については、高橋・Bienfang (1981)、清沢・古谷 (1996) が報告しているほか、植物プランクトンの色素量については古谷 (1990) が、またピコプランクトンの炭素換算について石坂・石川 (1996) が報告している。その詳細は個々の文献に譲るが、それらの報告の中で指摘された問題点の多くは未だ解決されていない。ここでは図 2 に示した生物現存

量推定の各過程において、炭素現存量の推定値に影響を及ぼす問題点についていくつかを紹介し問題提起をしてみたい。

4-1. 対象生物と分類カテゴリーの決定

作業フローの中で最初に挙げた対象生物と分類カテゴリーの決定は、従来の種の同定と計数分析では重視されない項目であるが、炭素現存量の推定においてはデータ精度の鍵を握るともいえる重要な過程である。1つのカテゴリーがサイズの異なる個体により構成される場合、種の同定と計数結果が正確であっても精度の高い炭素態現存量を推定できるとは限らない。例えば多くの成長段階が知られる動物プランクトンなどで顕著で、このような場合、種とサイズあるいは種と成長段階を組み合わせ細分化したカテゴリー設定が、炭素現存量の推定結果の精度向上を促すといえる。

一方、数値モデルのパラメーターでも、目的にあったカテゴリーの設定が重要である。たとえば、従属栄養性渦鞭毛虫類は従来のプランクトン分析では植物プランクトンとして扱われてきたが、一次生産に始まる物質循環を考慮した場合には非光合成生物として取り扱う必要がある(図3、後述)。

4-2. 体積算出

体積の算出は、顕微鏡による計測結果を基に個体を幾何学立体に近似し計算式により算出する。

計測は体積を算出するまでの基本データであるが、計測部位が微細であることが多いほか、計測部位が分類群により体長、体幅、前体部長など異なることがある。また計測結果の違いが3乗倍で体積換算に影響を与えるので、同定情報の修得に比較し計測作業が軽易とはいえ充分な注意が必要であるほか、計測数についても統計学的な考慮が必要である。

細胞サイズが $2\text{ }\mu\text{m}$ 以下のピコプランクトンなど微細なプランクトンは、DAPIやAOなどの蛍光色素で染色した後、蛍光顕微鏡により細胞サイ

ズを計測する必要がある。しかし、細胞像が蛍光によるハレーションを起こすほか、写真の現像の仕方、画像解析の方法により計測結果が異なることが知られており、計測そのものが困難である場合も多い。このために多くの場合、既往の細胞炭素量を係数として用いている。

4-3. 体積炭素換算係数

体積炭素換算係数による推定結果の違いをバクテリアを例に示す。バクテリアの体積炭素換算係数としては 0.106 から $0.38\text{pgC}/\mu\text{m}^3$ と4倍近い違いのある係数値が報告されている。古澤ほか(1991)は、Kogure & Koike (1987)の $0.2\text{pgC}/\mu\text{m}^3$ 用いてバクテリア現存量を推定し、外洋の赤道表層0-200 m水柱内でのプランクトン群集を対象にバクテリア現存量が 632mgC/m^2 で生物現存量の約30%を占めたと報告した。この体積炭素換算係数を $0.38\text{pgC}/\mu\text{m}^3$ (Lee & Furman 1987)を用いて推定するとその現存量は約2倍の 1201mgC/m^2 と推定され、現存量の44.8%を占めることになる。石坂ほか(1997)は、同一データについてバクテリアを含めたピコプランクトン群集の種構成について再検討を行い、バクテリアの炭素換算係数に $0.38\text{pgC}/\mu\text{m}^3$ を用いて最終的に 1051mgC/m^2 (40.2%)と報告した。バクテリアと同様にピコサイズのcyanobacteriaやprochlorococcus(原始緑藻類)などのピコプランクトンの体積-炭素換算値としても220(Booth 1988)や $470\text{fgC}/\mu\text{m}^3$ (Verity et al. 1992)など2倍以上の異なった係数が報告されている。細胞の大きさを正確に測定することも難しいピコプランクトンの現存量は、どの細胞サイズと換算値を用いるかにより炭素現存量の推定結果が大きく左右される。

4-4. 固定と保存

ここでは固定・保存に伴う形態の変化について問題点として挙げておきたい。通常プランクトン

は分析を行うために固定・保存する必要がある。固定・保存剤としては一般にグルタールアルデヒド、ホルマリン、ルゴール溶液などが用いられるが、すべての生物の形態を保持する万能な試薬はない。また、細胞の体積が固定により萎縮し、細胞体積の推定に大きく影響することも報告されている (Verity et al. 1992; Montagnes et al. 1994)。それよると、グルタールアルデヒドによる固定で、

細胞体積は生細胞に比較し平均で 29% も減少する。また体積炭素換算の検証において、固定による体積の減少など形状の変化が考慮されていない場合が多いことも指摘されている。

ここに一枚の写真を示して問題提起を行いたい(図 3)。この写真は、従属栄養性渦鞭毛虫類の *Gyrodinium insteiatum* Freudenthal et Lee で、

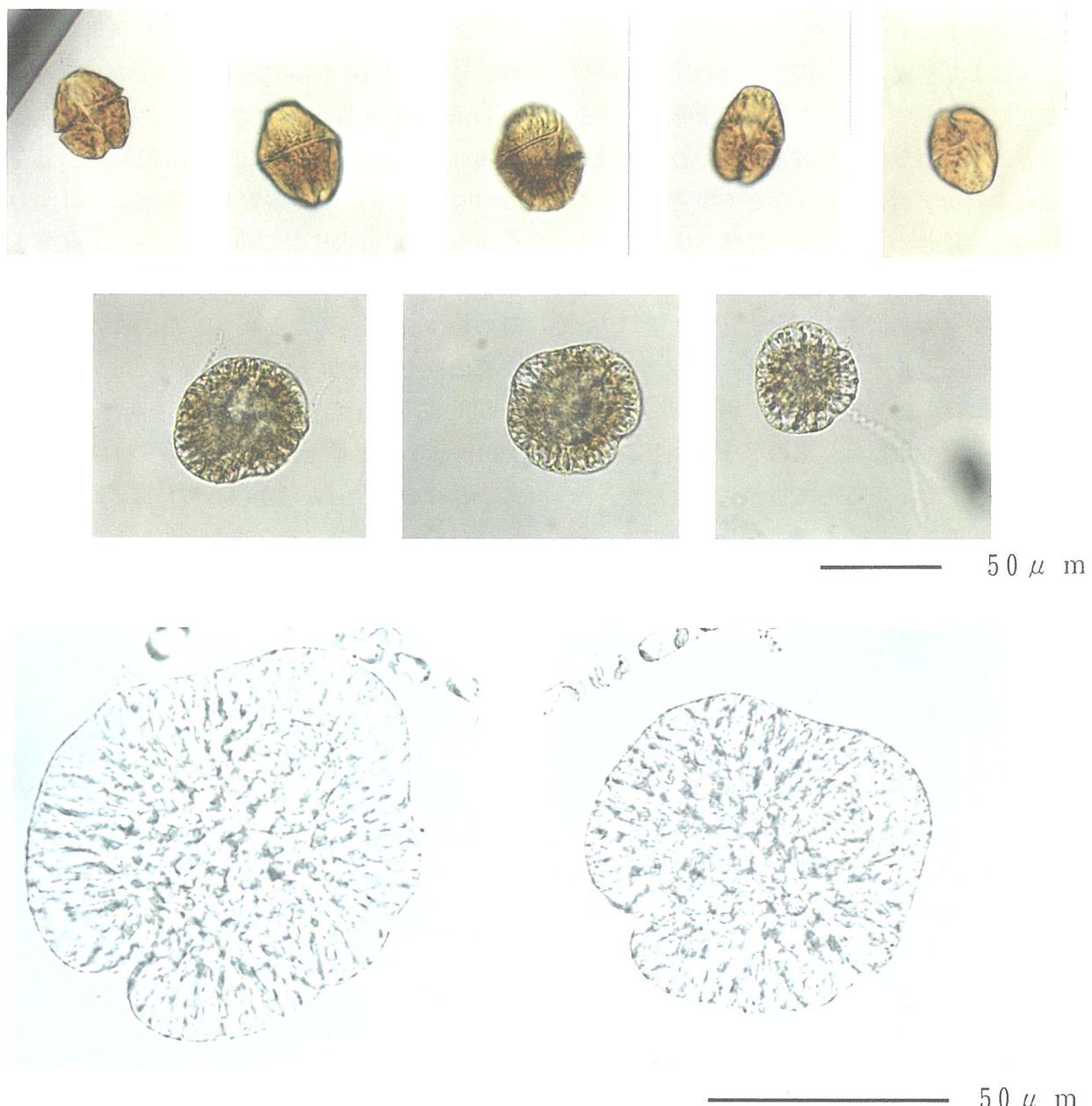


図 3 従属栄養性渦鞭毛虫類の固定による形態変化
Gyrodinium insteiatum Freudenthal et Lee 1997年5月 東京湾
 細胞長 40-65 μ m、細胞幅 20-33 μ m (生細胞)
 上段：生試料、中段：グルタールアルデヒド固定 2 時間後、下段：固定 1 日後

東京湾に1995年5月に優占的に出現した。上段は生試料の写真で、細胞の大きさが $40\sim65\text{ }\mu\text{m}\times20\sim33\text{ }\mu\text{m}$ であった。中段と下段はそれぞれ、グルタールアルデヒドで固定後2時間後と1日後である。細胞は固定後明らかに膨潤の結果肥大化し、1日後には破裂崩壊した細胞も観察された。橢円体として体積を求め体積炭素換算を行うと、生細胞に対して2時間後と1日後の細胞炭素量はそれぞれ3.9倍、7.0倍に推定される。またもう一点、肥大化した細胞では種の同定ができずGymnodiniales目と同定される。このことが、パラメーターの集計において大きな問題を生ずる。本種は分類学的には渦鞭毛藻類（植物プランクトン）として扱われるが、栄養段階を異にする光合成色素を持たない従属栄養性渦鞭毛虫類（H-Dino; heterotrophic-dinoflagellates）でもある。かつて瀬戸内海の家島で*Gyrodinium dominans*による*Gymnodinium mikimotoi*赤潮の捕食について調査した際、種の同定と現存量の把握するために、調査地に顕微鏡を含む生物分析機材を持ち込み採集後直ちに同定と計数を行っている（鈴木

私信）。この例は、生物現存量を推定する上で炭素現存量換算方法のほか、調査計画から解析に至る研究調査を通じた方法の再検討が必要であることを示唆する良き例である。

おわりに

現状では炭素態生物現存量の推定のそれぞれの過程に未だ解決されていない多くの検討課題があることは明らかである。生物現存量の推定結果を示す場合に現時点では、将来的に研究結果を相互比較するためにも、試料の固定や保存の処理方法のほか、体積の算出方法、体積-炭素の換算方法などの詳細を結果とともに明記することが必要最低限であると考えられる。一方で、他の化学的な現存量推定方法などと相互比較するほか、日頃から情報収集を行い最も適切な方法を常に見極めていく必要があるといえる。私たちの技術力は、マニュアルありきではない、思考力と創造力に富む主体性を持った技術力でありたい。目的に応じた自主的な検証が必要のようである。

参考文献

- 1) 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.
- 2) Booth, B. C. 1988 Size classes and major taxonomic groups of phytoplankton at two locations in the subarctic Pacific Ocean in May and August, 1984. *Marine Biology*, 97: 275-286.
- 3) Borsheim, K. Y. and G. Bratbak 1987 Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36: 171-175.
- 4) Fenchel, T. and B. J. Finlay 1983 Respiration rates in heterotrophic, free-living protozoa. *Microb. Ecol.*, 9: 99-122.
- 5) 古澤一思・清沢弘志・石川公敏・高橋正征 1991 中部北太平洋における炭素循環メカニズム調査研究(4) 代表点でのプランクトンの群集構造のサイズ別炭素量による把握, 日本海洋学会春季大会 要旨: 270-271.
- 6) 古谷 研 1990 海洋におけるピコ・ナノプランクトン現存量測定法の現状. 月刊海洋, 22: 93-98.
- 7) 引田禮一郎 1986 沿岸環境調査マニュアル「底質・生物編」恒星社厚生閣, 日本海洋学会編集, pp. 149-158.

- 8) Ishizaka, J., K. Harada, K. Ishikawa, H. Kiyosawa, H. Furusawa, Y. Watanabe, H. Ishida, K. Suzuki, N. Handa and M. Takahashi 1997 Size and taxonomic plankton community structure and carbon flow at the equator, 175° E during 1990-1994. *Deep-Sea Research II*, 44 (9-10) : 1927-1949.
- 9) 石坂丞二・石川公敏 1996 単細胞プランクトン態有機炭素量の推定. 月刊海洋, 号外No. 11: 177-182.
- 10) Kana, T. M. and P. M. Glibert 1987 Effect of irradiances up to 2000 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ on marine *Synechococcus* WH7803- I . Growth, pigmentation, and cell composition. *Deep-Sea Research*, 34: 479-495.
- 11) 清沢弘志・吉谷 研 1996 海洋植物プランクトン群集－沖合い、沿岸、内湾など－. 月刊海洋, 号外No. 10: 175-187.
- 12) Kogure, K. and I. Koike 1987 Particle counter determination of bacterial biomass in seawater. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53: 274-277.
- 13) Kovala, P. E. and J. D. Larrance 1966 Computation of phytoplankton cell numbers, cell volume, cell surface, and plasma volume per liter from microscopical counts. *Seattle, Dept. Oceanogr. Univ. Washinton. Spec. rep.*, 38: 1-91.
- 14) Lee, S. and J. A. Fuhrman 1987 Relationship between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53: 1298-1303.
- 15) Li, W. K. W., P. M. Dickie, B. D. Irwin and A. M. Wood 1992 Biomass of bacteria, cyanobacteria, prochlorophytes and photosynthetic eukaryotes in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research*, 39: 501-519.
- 16) 宮井博・松崎加奈恵・小川数也・杉原拓郎 1988 植物プランクトンの形態に基づく種類別生物量の簡易推定法. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 35: 121-126.
- 17) Montagnes D. J. S., J. A. Berges, P. J. Harrison and F. J. R. Taylor 1994 Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 1044-1060.
- 18) Nagata, T. 1986 Carbon and nitrogen content of natural planktonic bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 52: 28-32.
- 19) Parson, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli 1984a *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press, 173pp.
- 20) Parson, T. R., M. Takahashi and B. Hargrave 1984b The primary formation of particulate materials. In, *Biological Oceanographic Processes 3rd ed.*, pp. 61-118.
- 21) Sieburth, J. M., V. Smetacek and J. Lenz 1978 Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fraction. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1256-1263.
- 22) Strathmann, R. R. 1967 Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 411-418.
- 23) Strickland, J. D. H. 1965 Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In. *Chemical Oceanography*, 1, Academic Press, pp. 477-610.
- 24) 水産庁研究部研究課 1987 周辺海域漁場基本図作成事業 動物プランクトン調査マニュアル、水産庁研究部研究課、19pp.
- 25) Takahashi, M. and K. D. Hoskins 1978 Winter condition of marine plankton populations in Saanich Inlet, B. C., Canada. II.

- micro-zooplankton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 32: 27-37.
- 26) 高橋正征・P. K. Bienfang 1981 東部亜熱帯太平洋海域における植物プランクトン群集の構造と動態. 月刊 海洋科学, 13: 551-554.
- 27) Uye, S. 1982 Length-weight relationships of importamt zooplankton from the Inland Sea of Japan. *Journ. oceanogr. soc. Japan*, 38: 149-158.
- 28) Verity, P. G., C. Y. Robertson, C. R. Tronzo, M. G. Andrews, J. R. Nelson and M. E. Sieracki 1992 Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen con-tent of marine photosynthetic nanoplank-ton. *Limnol. Oceanogr.*, 37: 1434-1446.
- 29) Vinogradov, M. E., V. V. Menshutkin and E. A. Shushkina 1972 On mathematical simula-tion of a pelagic ecosystem in tropical water of the ocean. *Marine Biology*, 16: 261-268.
- 30) Watson, S. W., T. J. Novitsky, H. L. Quinby and F. W. Valois 1977 Determination of bac-terial number and biomass in the marine environment. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33: 940-946.