

希釈培養法による小田原地先の 微小動物プランクトン摂餌圧評価

金山 健

1. はじめに

本研究を行った相模湾は最大水深約 1,500m もの水深と、湾口部と奥行き幅がほぼ等しいかなり開放的な湾を持つ (Kamatani *et al.*, 1981)。本海域は植物プランクトンに対する動物プランクトンの摂餌の影響が強く、植物プランクトン生物量および組成に影響を及ぼしている可能性が示唆されている (Kamatani *et al.*, 1981)。動物プランクトンを構成する分類群の中でも、特に繊毛虫などの微小動物プランクトンは植物プランクトンに対する摂餌の影響が強いことが知られており (Sherr & Sherr, 2002)、海域によっては、基礎生産の半分以上を消費することが明らかになっている (Tsuda *et al.*, 1989; Calbet & Landry, 2004)。また、大型動物プランクトンは小型植物プランクトンを直接摂餌することができないが、微小動物プランクトンは小型植物プランクトンを摂餌することができるため、両栄養段階をつなぐ栄養段階中間体として重要な役割を担っている。

微小動物プランクトンが主体となる微生物食物網は貧栄養海域において優勢である (Azam *et al.*, 1983; Landry & Kirchman, 2002) ため、摂餌の影響が大きいとされる外洋域での研究成果は多く出ている。しかし、河川水の流入や沿岸湧昇によって栄養塩が豊富に供給される河口域では、小型植物プランクトンが少なく、摂餌の影響は大きくないとされているため、河口域で微小動物プランクトンの摂餌の影響を調べた研究は外洋域と比較して少ない。

そこで本研究では、相模湾小田原沖にて微小動物プランクトンの摂餌実験を行い、本海域の微小動物プランクトンの摂餌速度および植物プランクトンの増殖速度を見積もった。方法としては希釈培養法を用いた。希釈培養法は、多くの場合クロロフィル *a* 濃度をベースにして行われているが、本研究ではそれに加えて植物プランクトンの細胞数ベースで解析を行った。細胞数ベースで解析を行うことで、各植物プランクトン分類群に対する微小動物プランクトンの摂餌速度を見積もり、どの分類群をより選択的に摂餌しているかを明らかにし、本海域の低次食物網に関するより詳細な知見を得ようとした。

2. 材料と方法

本研究は 2021 年 7 月 6 日に神奈川県小田原市酒匂川沖に位置する 2 地点 (St.5①、St.5②) にて実施した (図 1)。実験海水およびプランクトン試料の採取は、各観測点の CHLmax 層 (クロロフィル *a* 極大層) からバンドン採水器にて行った。CHLmax 層は JFE アドバンテック社製直読式総合水質計 (AAQ-RINKO : 177 型) を水深 50m 付近まで垂下させ、得られたデータを基に決定した。採取した海水は、微小動物プランクトンよりも大型の動物プランクトンを除去するために、直ちに船上で 100 μ m メッシュのハンドネットを用いて濾過し、実験海水とした。

微小動物プランクトンの摂餌速度および植物プランクトンの増殖速度は希釈培養法 (Landry & Hassett, 1982) により測定した。希釈培養法は、実験海水を除粒子海水で段階的に希釈することで、摂餌者である微小動物プランクトンと被食者である植物プランクトンの遭遇率を変化させ、希釈率の変化に伴う植物プランクトンの見かけの増殖速度の変動から微小動物プランクトンの摂餌速度と植物プランクトンの潜在的な増殖速度を同時に算出する方法である。本手法で培養前に行う操作は主に海水を混ぜ合わせるのみであるため、壊れやすく脆弱な細胞を有する繊毛虫類に対する影響をできる限り少なくすることが可能で、微小動物プランクトンの摂餌速度を求めるには最適な手法であるといわれている (Landry, 1993)。

実験海水の希釈に用いた除粒子海水は上記実験海水の一部をザルトリウス製ザルトクリア DY ラボ (孔径 0.22 μ m) で濾過して作成した。実験海水の割合が 30、60、100% となる 3 段階の希釈列を設定し、希釈列毎に 2 本ずつ酸洗浄 (Landry *et al.*, 1995) 済みの 1L ポリカーボネイトボトルに泡が入らないよう満たした。その後、ボトル中の植物プランクトンの増殖が栄養塩によって制限されないように十分な栄養塩を添加し、各ボトルをそれぞれ網の中に入れて港の岸壁から垂下し、自然光・海表面温度で 24 時間培養を行った。

微小動物プランクトンの摂餌速度および植物プランクトンの

増殖速度はLandry & Hassett (1982)の以下の式に従い、希釈率の変化に対するクロロフィルa濃度および植物プランクトン細胞数の回帰直線から計算した。

$$(\ln C_t - \ln C_0) / t = \mu_{\max} - mX$$

C_0 は培養開始時のクロロフィルa濃度、 C_t は培養後(t時間後)のクロロフィルa濃度、 μ_{\max} は植物プランクトンの潜在的な増殖速度、 m は微小動物プランクトンの摂餌速度、 X は希釈率を表す。

培養開始時には未希釈の実験海水から、終了時には各希釈列のボトルから微小動物プランクトン+植物プランクトンサンプル、クロロフィルa測定用試料をそれぞれ分取した。微小動物プランクトン+植物プランクトンサンプルは200mLを酸性ルゴール溶液(最終濃度2%)で固定し、冷暗所で保存した。クロロフィルa測定用試料は1000mLを11 μ mナイロンフィルター、2 μ mGM/Fフィルター、0.7 μ mGF/Fフィルターにてサイズ分画濾過し、乾燥材を入れたプラスチック容器に入れて、測定まで暗条件下で冷凍保存した。なお、本研究では>11 μ mをマイクロサイズ、2~11 μ mをナノサイズ、0.7~2 μ mをピコサイズとした。

プランクトン試料は静置沈殿濃縮の後、生物顕微鏡下で種の同定および計数を行った。また、計数を行う際にはサイズを記載し、同定した分類群およびサイズごとにそれぞれ計数を行った。



図1 調査場所(酒匂川河口沖)

3. 結果

3.1 現地観測結果

AAQ-RINKOによる現地観測データを表1に示す。得られた50m以浅でのクロロフィルa濃度から決定したCHLmaxはSt5①で12m、St.5②で5mであった。どちらの地点においても表層ではなく、表層より数m下の層でクロロフィルa濃度が最も高かった。水温は22.99~23.02°C、塩分は31.16~31.19の範囲にあった。

表1 現地観測データ

	地点水深 (m)	CHLmax (m)	C_0 (μ g L ⁻¹)	水温 (°C)	塩分
St.5①	420	12	0.47	23.02	31.16
St.5②	381	5	1.43	22.99	31.19

3.2 微小動物プランクトン分析結果

培養開始時の微小動物プランクトンの検鏡結果を表2に示す。試料中に出現した植物プランクトン分類群のうち、*Gyrodinium spirale*および*Protoperidinium*属のほとんどは珪藻等を摂餌する従属栄養性であることが知られている(Jacobson & Anderson, 1986; Buskey *et al.*, 1992; Hansen, 1992)。そのため、本研究では*Gyrodinium spirale*、*Protoperidinium* spp.を微小動物プランクトンとして扱った。細胞数は $2.6 \times 10^3 \sim 3.1 \times 10^3$ cells L⁻¹の範囲にあり、無殻繊毛虫(図2)が全体の54~75%を占めて優占した。次いで、*Gyrodinium spirale*、*Protoperidinium* spp.と続いた。

表2 微小動物プランクトン分析結果

No.	種名	細胞数 (cells L ⁻¹)	
		St.5①	St.5②
1	渦鞭毛藻 <i>Gyrodinium spirale</i>	600	600
2	<i>Protoperidinium</i> spp.	750	0
3	無殻繊毛虫	1,675	1,900
4	有殻繊毛虫	25	50
5	櫛脚 カイアシ類ノープリウス幼生	25	0
合計		3,075	2,550

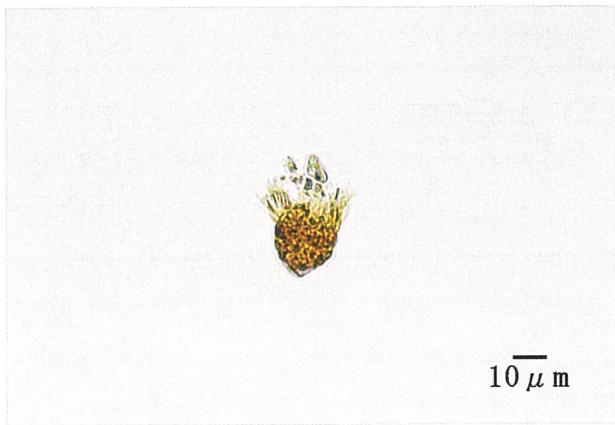


図2 無殻繊毛虫

3.3 植物プランクトン分析結果

培養開始時の植物プランクトンの細胞数を表3に示す。出現した植物プランクトンは、珪藻が26種類、渦鞭毛藻が2種類、クリプト藻、黄金色藻、ブラシノ藻、不明鞭毛藻類が各1種類の計32種類であり、珪藻類が54～64%を占めて優占した。

St.5①の最優占種はunidentified flagellatesで、*Chaetoceros curvisetum*、*Chaetoceros* spp.、Cryptophyceae、*Cylindrotheca closterium*と続いた。

St.5②の最優占種はCryptophyceaeで、Thalassiosiraceae、*Chaetoceros curvisetum*、*Chaetoceros* spp.、unidentified flagellatesと続いた。各地点の合計細胞数は $4.5 \times 10^4 \sim 1.7 \times 10^5$ cells L⁻¹の範囲にあった。

3.4 クロロフィルa分析結果

クロロフィルa分析による培養開始時のクロロフィルa濃度の結果を表4に示す。クロロフィルa濃度は0.47～1.43 μg L⁻¹の範囲にあった。

サイズ分画クロロフィルa濃度は、マイクロサイズが0.16～0.43 μg L⁻¹、ナノサイズが0.19～0.78 μg L⁻¹、ピコサイズが0.13～0.22 μg L⁻¹の範囲にあり、ナノサイズが40～54%を占めて優占し、次いでマイクロサイズ(30～33%)、ピコサイズ(15～27%)と続いた。

3.5 希釈培養法結果

希釈培養法によって見積もられた微小動物プランクトンの摂餌速度と植物プランクトンの増殖速度の概要を表4に示す。

表3 植物プランクトン分析結果

No.	種名	細胞数 (cells L ⁻¹)	
		St.5①	St.5②
1	クリプト藻	3,900	42,600
2	渦鞭毛藻	3,300	4,200
3	Peridinales	1,050	900
4	珪藻	450	2,400
5	<i>Skeletonema costatum</i>	1,650	1,800
6	<i>Thalassiosira</i> spp.	0	29,100
7	Thalassiosiraceae	0	600
8	<i>Leptocylindrus danicus</i>	0	5,400
9	<i>Leptocylindrus minimus</i>	300	1,800
10	<i>Actinoptychus senarius</i>	0	1,200
11	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	150	600
12	<i>Cerataulina pelagica</i>	7,050	21,300
13	<i>Chaetoceros curvisetum</i>	150	0
14	<i>Chaetoceros danicum</i>	300	6,000
15	<i>Chaetoceros debile</i>	450	0
16	<i>Chaetoceros decipiens</i>	450	0
17	<i>Chaetoceros denticulatum</i>	600	0
18	<i>Chaetoceros didymum</i> var. <i>anglica</i>	450	600
19	<i>Chaetoceros didymum</i> var. <i>protuberans</i>	0	2,700
20	<i>Chaetoceros radicans</i>	600	900
21	<i>Chaetoceros sociale</i>	450	6,300
22	<i>Chaetoceros subsecundum</i>	4,500	13,800
23	<i>Chaetoceros</i> spp.	300	600
24	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	0	1,800
25	<i>Gyrosigma</i> sp.	0	1,200
26	<i>Navicula membranacea</i>	3,450	6,300
27	<i>Cylindrotheca closterium</i>	1,050	0
28	<i>Pseudo-nitzschia multistriata</i>	1,200	1,500
29	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp. (cf. <i>pungens</i>)	600	3,300
30	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	600	0
31	黄金色藻	750	300
32	ブラシノ藻	11,100	12,300
	不明鞭毛藻		
	unidentified flagellates		
	合計	44,850	169,500

得られた摂餌速度および増殖速度の有意性については、回帰直線の有意性 (p<0.05) から判断した。

クロロフィルaのサイズ分画別にみると、St.5②のピコサイズにおいてのみ実験海水の希釈率を高くするほど、植物プランクトンの見かけの増殖速度は低くなり、有意な摂餌速度は得られなかった。一方、そのほかのサイズ分画においてはSt.5①、St.5②ともに有意な摂餌速度が得られた(図3)。微小動物プランクトンの摂餌速度は、マイクロサイズに対しては0.53～0.67 d⁻¹、ナノサイズに対しては0.86～1.50 d⁻¹、ピコサイズに対しては0.52 d⁻¹であった。また、各サイズ分画のクロロフィルaを合算した総クロロフィルaにより評価すると、各サイズ分画と同様に希釈率に対応した植物プランクトンの見かけの増殖速度と有意な微小動物プランクトンの摂餌速度を得られ、植物プランクトンの潜在的な増殖速度は0.61～0.76 d⁻¹、微小動物プランクトン摂餌速度は0.49～0.86 d⁻¹、植物プランクトンの増殖速度に対する微小動物プランクトンの摂餌速度の割合は80～114%の範囲にあった。

マイクロ、ピコサイズにおいては、植物プランクトンの見か

表 4 希釈培養法結果

	C ₀	P ₀	m	μ _{max}	R ²	PP _{grazed}
	(μg L ⁻¹)	(cells L ⁻¹)	(day ⁻¹)	(day ⁻¹)		(%)
St.5①						
Chlorophyll <i>a</i>						
Micro	0.16		0.67	0.80	0.91 *	83
Nano	0.19		1.50	0.75	0.82 *	200
Pico	0.13		0.52	0.76	0.89 *	69
Total	0.47		0.86	0.76	0.92 *	114
植物プランクトン優占種						
Cryptophyceae		3,900	0.90	1.30	0.80 *	70
<i>Chaetoceros curvisetum</i>		7,050	-0.71	-0.90	0.13	-
<i>Chaetoceros</i> spp.		2,250	0.57	0.57	0.17	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>		3,450	0.13	0.50	0.04	-
unidentified flagellates		11,100	0.50	0.58	0.59	-
St.5②						
Chlorophyll <i>a</i>						
Micro	0.43		0.53	1.01	0.72 *	52
Nano	0.78		0.86	0.38	0.70 *	226
Pico	0.22		-0.30	0.49	0.08	-
Total	1.43		0.49	0.61	0.55 *	80
植物プランクトン優占種						
Cryptophyceae		42,600	0.94	1.11	0.91 *	85
Thalassiosiraceae		29,100	0.40	0.10	0.08	-
<i>Chaetoceros curvisetum</i>		21,300	-0.45	-0.75	0.16	-
<i>Chaetoceros</i> spp.		11,700	0.00	-0.20	0.00	-
unidentified flagellates		12,300	0.83	1.07	0.47	-

C₀:実験開始時(現場海域)のクロロフィル*a*濃度(μg L⁻¹)
 P₀:実験開始時(現場海域)の植物プランクトン現存量(cells L⁻¹)
 m:微小動物プランクトンの摂餌速度(d⁻¹)
 μ_{max}:植物プランクトンの潜在的な増殖速度(d⁻¹)
 R²:希釈率に対する植物プランクトンの見かけの増殖速度の回帰モデル決定係数
 *:回帰直線の有意性 p<0.05
 PP_{grazed}:基礎生産に対する摂餌圧(%)

けの増殖速度は負にならなかったが、ナノサイズでは希釈率30%以外のすべての希釈率において負の見かけの増殖速度を示した。

さらに植物プランクトン出現種のうち、各地点細胞数優占上位5種類を用いて、種ごとの見かけの増殖速度を計算した。St.5①の優占上位5種(unidentified flagellates, *Chaetoceros curvisetum*, Cryptophyceae, *Chaetoceros* spp., *Cylindrotheca closterium*)のうちCryptophyceaeのみ希釈率に対応した見かけの増殖速度の有意な変化がみられた(図4)。Cryptophyceaeの潜在

的な増殖速度は1.30 d⁻¹で、それに対する微小動物プランクトンの摂餌速度は0.90 d⁻¹であった。サイズごとのCryptophyceaeでは、マイクロ、ナノサイズのいずれも希釈率に対応した見かけの増殖速度の変化は見られたが、有意ではなかった。また、残りの4種(*Chaetoceros curvisetum*, *Chaetoceros* spp., *Cylindrotheca closterium*, unidentified flagellates)についても、希釈率に対応した有意な増殖速度の変化は認められなかった。

St.5②の優占上位5種(Cryptophyceae, Thalassiosiraceae, *Chaetoceros curvisetum*,

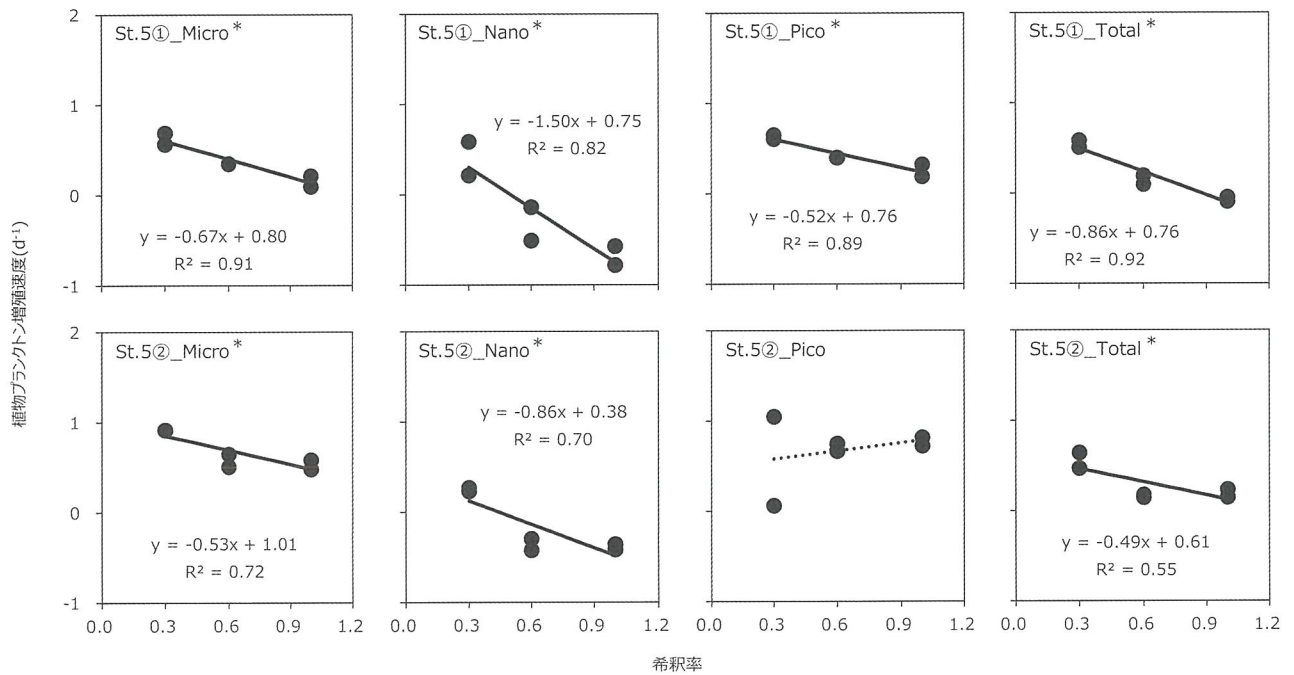


図3 各サイズ分画の希釈培養法結果 (クロロフィルa ベース)

Pico:0.7-2μm

Nano:2-11μm

Micro:>11μm

Total:すべてのサイズを合算して算出したもの

*: 回帰直線の有意性 p<0.05

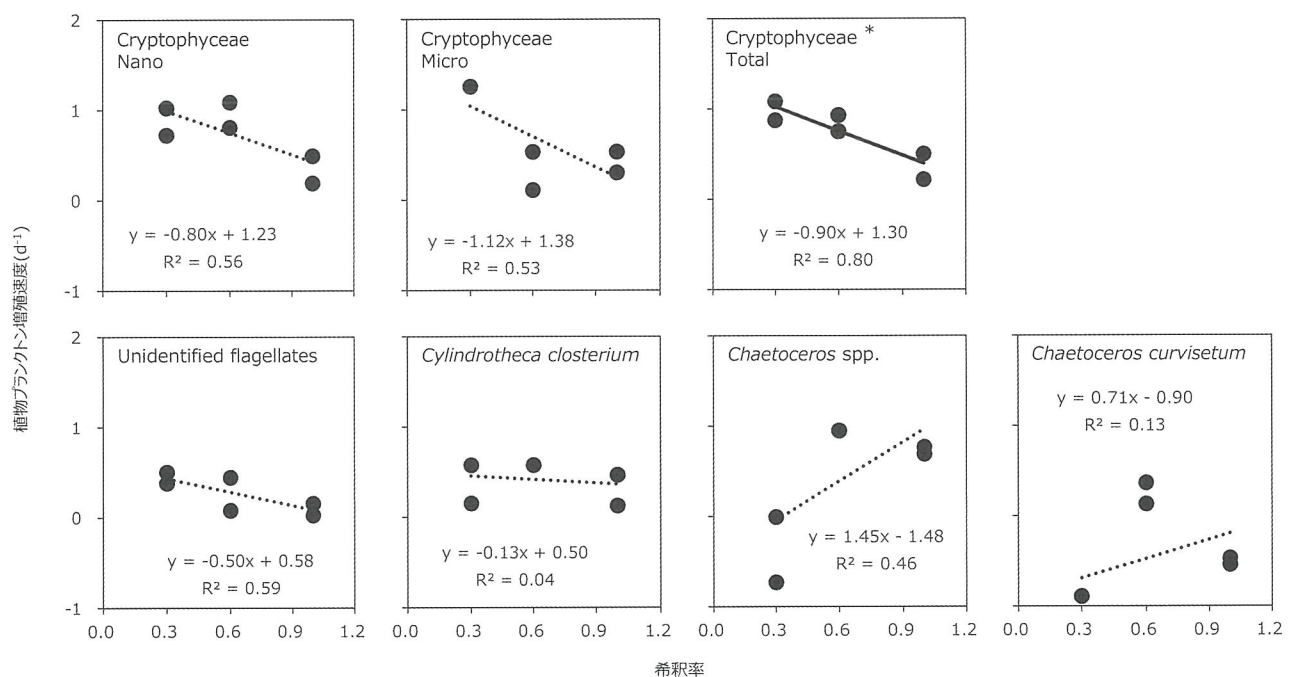


図4 St.5①における各植物プランクトン分類群の希釈培養実験結果 (細胞数ベース)

Pico:0.7-2μm

Nano:2-11μm

Micro:>11μm

Total:すべてのサイズを合算して算出したもの

*: 回帰直線の有意性 p<0.05

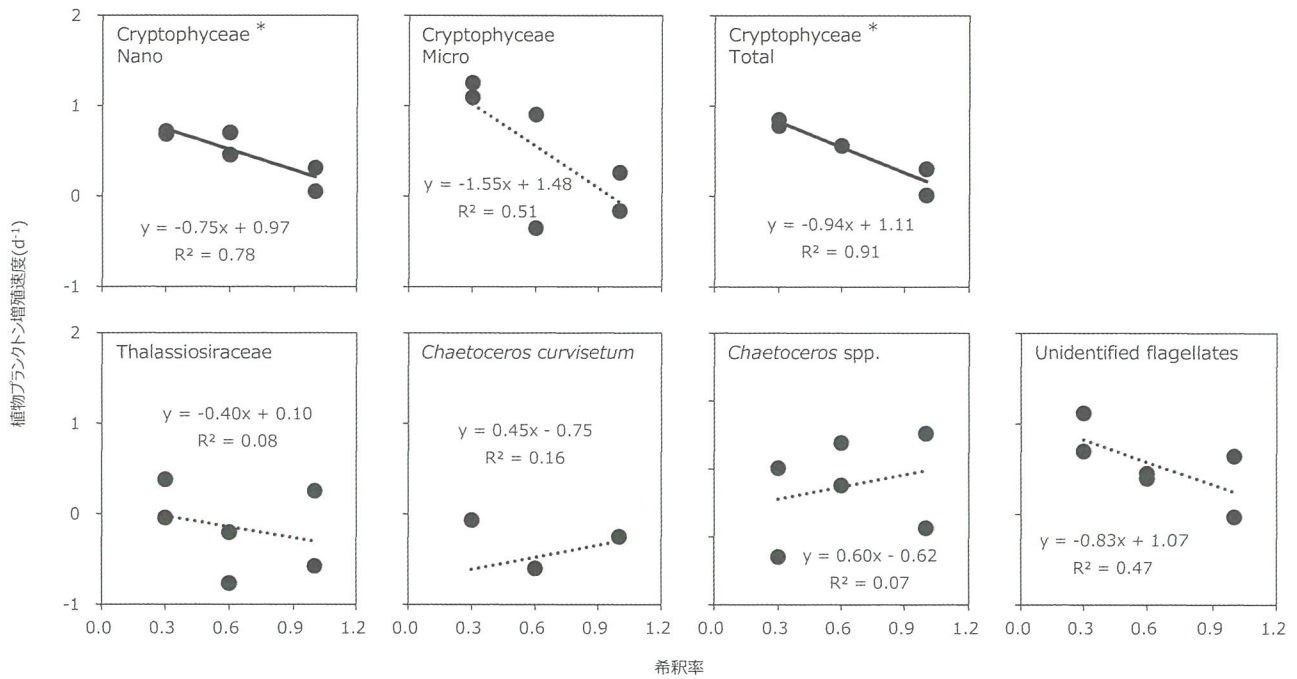


図5 St.5②における各植物プランクトン分類群の希釈培養実験結果 (細胞数ベース)

Pico:0.7-2μm
 Nano:2-11μm
 Micro:>11μm
 Total: すべてのサイズを合算して算出したもの
 *: 回帰直線の有意性 $p < 0.05$

unidentified flagellates, *Chaetoceros* spp.) のうち、Cryptophyceaeのみ希釈率に対応した見かけの増殖速度の有意な変化がみられた (図5)。Cryptophyceaeの潜在的な増殖速度は 1.11 d^{-1} で、それに対する微小動物プランクトンの摂餌速度は 0.94 d^{-1} であった。サイズごとのCryptophyceaeでは、マイクロ、ナノサイズのいずれも希釈率に対応した見かけの増殖速度の変化は見られたが、ナノサイズのみ有意であった。Cryptophyceaeのナノサイズの潜在的な増殖速度は、 0.97 d^{-1} で、それに対する微小動物プランクトンの摂餌速度は 0.75 d^{-1} であった。また、残りの4種 (*Thalassiosiraceae*, *Chaetoceros curvisetum*, *Chaetoceros* spp., unidentified flagellates) については、希釈率に対応した有意な増殖速度の変化は認められなかった。

4. 考察

4.1 現地観測結果について

採水を行った2地点間で水温、塩分に特に大きさはなかつ

た。また、調査日の前週は降水量 10 mm h^{-1} (気象庁:国土交通省) を超える雨が数日にわたって降り続いたこと、酒匂川という大きな河川の河口沖で調査を行ったことから、本研究結果は河川水の影響が大きいことが予想される。

4.2 プランクトン、クロロフィルa分析結果について

本調査結果では、既往研究 (奥津ら, 2012) と同様に、微小動物プランクトンにおいて無殻繊毛虫が大きな割合を占めた。本海域の無殻繊毛虫のサイズは $15 \sim 25 \mu\text{m}$ が大半を占めたが、時に $30 \mu\text{m}$ を上回る個体もみられた。これら無殻繊毛虫は他の微小動物プランクトン分類群と比較して小型ではあるが、細胞数が圧倒的に多かった。

植物プランクトン細胞数について、St.5①と比較してSt.5②では約3.8倍もの細胞数が確認された。植物プランクトン分類群組成においても、St.5①では*Chaetoceros*属等の長い連鎖群体を作るものが優占しているのに対して、St.5②ではCryptophyceae、*Thalassiosiraceae*等の $10 \mu\text{m}$ 程度の小型植物プランクトンが優占する等大きな違いがみられた。

本研究で得られたクロロフィルa濃度は、夏季の相模湾に

で行われた既往研究のもの（橋本ら，2012）と比較して概ね同程度であった。また、サイズ分画クロロフィル a においてはナノサイズが最も大きな割合を占め、植物プランクトン検鏡結果では20 μm 以下の植物プランクトン細胞数が多かった。これは、同じく夏季の相模湾において20 μm 以下の植物プランクトンやバクテリアの生物量が多く微生物食物網が発達したという既往研究（奥津ら，2012）と同様の傾向を示した。

4.3 希釈培養法について

ピコ・ナノサイズの小型植物プランクトンは微小動物プランクトンが摂餌するのに適した被食者であり（Verity, 1985; Calbet *et al.*, 2001; Kobari *et al.*, 2010）、本海域の微小動物プランクトン分類群の大部分を構成した無殻繊毛虫とその被食者にとっての最適なサイズ比率は8:1とされている（Hansen *et al.*, 1994）。このサイズ比率は、本海域の無殻繊毛虫とナノサイズの植物プランクトンにおいて概ね合致する。それに加えて、微小動物プランクトンと小型植物プランクトンの間には強い捕食被食関係があり（Calbet & Landry, 1999）、珪藻などの大型植物プランクトンよりもピコ、ナノサイズの植物プランクトンを多く摂餌していることが報告されている（Verity, 1985; Sherr *et al.*, 1987）。

本調査結果も同様であり、ナノサイズの植物プランクトンに対する微小動物プランクトンの摂餌速度がピコ、マイクロサイズと比較して大きいことから微小動物プランクトンはナノサイズをより好んで摂餌していることが分かった。本海域のナノサイズの植物プランクトンは主にCryptophyceae、unidentified flagellatesによって構成されており、Cryptophyceae、特にナノサイズのCryptophyceaeに関しては細胞数から算出した微小動物プランクトンの摂餌圧も同様に高かったことから、ナノサイズの中でも特にCryptophyceaeを選択的に摂餌していることが明らかとなった。

過去の知見とは異なり、微小動物プランクトンのピコサイズに対する摂餌圧は高くなかった。サイズ分画クロロフィルの中でも、全体に占める割合が小さかったことから、本調査時の調査地点ではピコサイズの植物プランクトンは他のサイズほど、重要な役割を担っていないと考えられる。

細胞数で優占していた*Chaetoceros*属および*Cylindrotheca closterium*が、希釈率に対応した見かけの

増殖速度を得られなかったのは、前者は長い鎖状群体を作ること、後者は細胞両端が針状に長く伸びている形状であるため、無殻繊毛虫が摂餌することができなかったと考えられる。

また、今回の実験ではプランクトンの計数を行うための試料量が少なく、計数の際に生じる誤差が大きくなってしまった。そのため、細胞数が少ない植物プランクトン分類群については、回帰直線の有意性が低くなる傾向にある。

Zhang *et al.* (2001) は、これまでに様々な海域で行われた希釈培養法の結果をまとめ、微小動物プランクトンの1日あたりの摂餌速度は、植物プランクトンの増殖速度の0～271%に相当していたと報告している。本調査結果で得られた値はこの範囲内に含まれた。

世界中で行われた希釈培養法の結果を比較してみると、植物プランクトンの増殖速度に対する微小動物プランクトンの摂餌速度の割合は、外洋域（約70%）と貧栄養水域（60～70%）で高いことが知られている（Calbet & Landry, 2004; Guo *et al.*, 2014）。本研究結果では、それを上回る植物プランクトンの増殖速度に対する微小動物プランクトンの摂餌速度が確認されたことから、河口域においても外洋域と同等かそれ以上の非常に大きなエネルギーが微小動物プランクトンに流れていることが明らかとなった。

しかし、本研究では微小動物プランクトンを捕食する大型動物プランクトン（>100 μm ）を除去して希釈培養法を行ったため、得られた微小動物プランクトンの摂餌速度は潜在的なものであり、自然海域における実際の値よりも過大に見積もっている可能性を考慮しなければならない。

5. まとめ

本海域では無殻繊毛虫が主要な微小動物プランクトン分類群であり、主な植物プランクトン摂餌者となっている。微小動物プランクトンはナノサイズの植物プランクトンをよく摂餌しており、その中でもCryptophyceaeをより選択的に摂餌していることが明らかとなった。本海域の微生物食物網の起点となる基礎生産者を明らかにすることができたのは、希釈培養法において植物プランクトン分類群ごとに計数を行い、摂餌対象をより詳細に評価したことによる。また、微小動物プランクトンは植物プランクトンの基礎生産を1日当たり80～

114%消費しており、河口域においても外洋域と同様に低次食物網の中で、一次消費者として重要な役割を担っていることが示唆された。

今回、実験を行ったことで浮上した問題点としては、クロロフィル分析に試料の大部分を使用したことで、プランクトン検鏡に使用する試料が極めて少量になってしまったため、高希釈率のプランクトン細胞数のばらつきが大きくなってしまったことが挙げられる。また、これに関連して、大半の植物プランクトン分類群の回帰直線の有意性が低く、結果を採用できなかった。これらを解決する手段としては、より大きな培養ボトルを使用する、各希釈率のレプリケートを増やす等が考えられる。今後は各分析に用いる試水の量に留意した実験方法の改良を行い、より正確な摂餌圧の評価を行っていく必要があると思われる。

参考文献

- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., and Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10: 257-263.
- Buskey, E. J., Strom, S., and Coulter, C. 1992. Bioluminescence of heterotrophic dinoflagellates from Texas coastal waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 159: 37-49.
- Calbet, A. and Landry, M. R. 1999. Mesozooplankton influences on the microbial food web: direct and indirect trophic interactions in the oligotrophic open ocean. *Limnological Oceanography*, 44: 1370-1380.
- Calbet, A. and Landry, M. R. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing and carbon cycling in marine systems. *Limnological Oceanography*, 49: 51-57.
- Calbet, A., Landry, M. R., and Nunnery, S. 2001. Bacteria-flagellate interactions in the microbial food web of the oligotrophic subtropical North Pacific. *Aquatic Microbial Ecology*, 23: 283-292.
- Guo, C., Liu, H. B., Zheng, L. P., Qun, S. S., Chen, B. Z., and Huang, B. Q. 2014. Seasonal and spatial patterns of picophytoplankton growth, grazing and distribution in the East China Sea. *Biogeosciences*, 11: 1847-1862.
- Hansen, B., Bjornsen, P. K., and Hansen P. J. 1994. The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnological Oceanography*, 39: 395-403.
- Hansen, P. J. 1992. Prey size selection, feeding rates and growth dynamics of heterotrophic dinoflagellates with special emphasis on *Gyrodinium spirale*. *Marine Biology*, 114: 327-334.
- 橋本 慎治・堀本 奈穂・石丸 隆・才野 敏郎. 2012. 相模湾表層における植物プランクトンの成長速度と微小動物プランクトンの捕食速度の季節変動. *帝京科学大学紀要*, 8: 21-25.
- Jacobson, D. M. and Anderson, D. M. 1986. Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms. *Journal of Phycology*, 22: 249-258.

- Kamatani, A., Ogura, N., Nakamoto, N., Funakoshi, M., and Iwata, S. 1981. Distribution of nutrients in Sagami Bay during 1971-1973. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 47: 1493-1498.
- Kobari, T., Mitsui, K., Ota, T., Ichinomiya, M., and Gomi, Y. 2010. Response of heterotrophic bacteria to the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Research II*, 57: 1671-1678.
- Landry, M. R. 1993. Estimating rates of growth and grazing mortality of phytoplankton by the dilution method. In: Kemp, P.F., Sherr, B.F. and Cole, J.J.(eds.), *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis, Boca Raton, pp. 715-722.
- Landry, M. R. and Hassett, R. P. 1982. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Marine Biology*, 67: 283-288.
- Landry, M. R. and Kirchman, D. L. 2002. Microbial community structure and variability in the tropical Pacific. *Deep-Sea Research II*, 49: 2669-2693.
- Landry, M. R. Kirshtein, J., and Constantinou, J. 1995. A refined dilution technique for measuring the community grazing impact of microzooplankton, with experimental tests in the central equatorial Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 120: 53-63.
- 奥津 剛・荒 功一・広海 十朗. 2012. 相模湾沿岸域のプランクトン生態系における微生物連鎖の構造：クロロフィルa <20 μ m、バクテリア、従属栄養性ナノ鞭毛虫及びマイクロ動物プランクトンの季節変遷. *日本プランクトン学会報*, 59: 1-19.
- Sherr, E. B. and Sherr, B. F. 2002. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie van Leeuwenhoek*, 81: 293-308.
- Sherr, B. F., Sherr, E. B., and Fallon, R. D. 1987. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. *Applied and Environmental Microbiology*, 53: 958-965.
- Tsuda, A., Furuya, and K., Nemoto, T. 1989. Feeding of micro- and macrozooplankton at the subsurface chlorophyll maximum in the subtropical North Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 132: 41-52.
- Verity, P. G. 1985. Grazing, respiration, excretion, and growth rate of tintinnids. *Limnological Oceanography*, 30: 1268-1282.
- Zhang, W., Xiao, T. and Wang, R. 2001. Abundance and biomass of copepod nauplii and ciliates and herbivorous activity of microzooplankton in the East China Sea. *Plankton Biology and Ecology*, 48: 28-34.

