

# La mer

う み

昭和 60 年 5 月

日 仏 海 洋 学 会

La Société franco-japonaise  
d'océanographie  
Tokyo, Japon

## 日 仏 海 洋 学 会 編 集 委 員 会

委 員 長: 高野健三 (筑波大学)

海外委員: H. J. CECCALDI (フランス), E. D. GOLDBERG (アメリカ), T. ICHIYE (アメリカ), T. R. PARSONS (カナダ)

委 員: 青木三郎 (東洋大学), 有賀祐勝 (東京水産大学), 半沢正男 (神戸商船大学), 井上 実 (東京水産大学), 森田良美 (東京水産大学), 村野正昭 (東京水産大学), 岡部史郎 (東海大学), 高木和徳 (東京水産大学), 宇野 寛 (東京水産大学)

### 投 稿 規 定

1. 日仏海洋学会誌「うみ」は、海洋学および水産学の分野での原著論文・原著短報・総説・資料・書評などを掲載する。
2. 用語は仏・日・英のいずれかとする。論文には約 200 語の仏文または英文要旨をつけること。欧文論文には欧文要旨のほかに約 500 語の和文要旨をつけること。
3. 図はそのまま版下になるように縮尺を考慮して鮮明に黒インクで書くこと。図・表には欧文の説明をつけること。カラー写真など特殊なものには実費を申し受けることがある。
4. 編集委員会は投稿原稿を審査する。また、原稿の字句の加除訂正を行うことがある。
5. 初校は著者が行う。
6. 著者が日仏海洋学会員である場合には、刷り 7 ページをこえたページの印刷実費は著者の負担とする。会員でない場合には第 1 ページから著者の負担とする。
7. 1 篇について 50 部の別刷を無料で著者に進呈する。これ以上の部数に対しては実費 (送料を含む) を著者が負担する。
8. 原稿 (正副 1 通ずつ) の送り先は、高野健三 (〒305 茨城県新治郡桜村 筑波大学生物科学系), または海外委員。

*Rédacteur en chef:* K. TAKANO (Université de Tsukuba)

*Rédacteurs étrangers du bureau d'édition:* H. J. CECCALDI (EPHE, Station marine d'Endoume), E. D. GOLDBERG (Scripps Institution of Oceanography), T. ICHIYE (Texas A&M University), T. R. PARSONS (University of British Columbia)

*Comité de rédaction:* S. AOKI (Université de Toyo), Y. ARUGA (Université des Pêches de Tokyo), M. HANZAWA (Université de Marine Marchande de Kobe), M. INOUE (Université des Pêches de Tokyo), Y. MORITA (Université des Pêches de Tokyo), M. MURANO (Université des Pêches de Tokyo), S. OKABE (Université de Tokai), K. TAKAGI (Université des Pêches de Tokyo), Y. UNO (Université des Pêches de Tokyo)

### RECOMMANDATIONS A L'USAGE DES AUTEURS

1. «La mer», Bulletin de la Société franco-japonaise d'océanographie, publie les articles et notes originaux dans toutes les disciplines des sciences de la mer et de la pêche.
2. Des résumés en langue française ou anglaise sont obligatoires.
3. Les figures au trait seront tracées à l'encre de Chine noire sur papier blanc ou sur calque. Les légendes des figures et des tableaux sont indispensables.
4. Le Comité de rédaction se réserve la possibilité d'apporter quelques modifications de forme ou d'ajuster certains détails à des normes d'uniformité.
5. Les premières épreuves seront corrigées, en principe, par les auteurs.
6. Les frais d'impression des pages dépassant sept pages seront à la charge des auteurs s'ils sont des membres de la Société. Les auteurs extérieurs à la Société s'en chargeront pour tous leurs pages.
7. Un tiré-à-part en cinquante exemplaires est offert gratuitement aux auteurs. Ceux qui en désirent un plus grand nombre peuvent les faire établir à leur frais.
8. Manuscrits et correspondances devront être adressés au rédacteur en chef, Kenzo TAKANO, Institut des Sciences Biologiques, Université de Tsukuba, Niihari-gun, 305 Japon, ou à un des rédacteurs étrangers, H. J. CECCALDI (EPHE, Station marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille, France), T. ICHIYE (Department of Oceanography, Texas A&M University, College Station, Texas 77843, U.S.A.), T. R. PARSONS (Department of Oceanography, University of British Columbia, Vancouver, B.C. V6T 1W5, Canada)

Article spécial n° 2

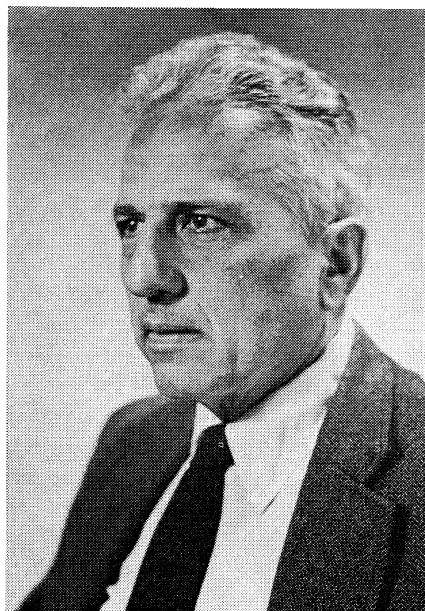
## Environmental numerologies\*

Edward D. GOLDBERG\*\*

Data about our surroundings satisfy a number of needs. First, they extend our knowledge about the make-up and reactions occurring in the oceans, airs and lands. Secondly, they serve to identify resources of use to society. They can assist in protecting the environment from the deliberate or unintentional assaults by civilization. It is to this end that I address these comments, for environmental numbers can affect our health, food and energy resources, and the integrity of communities of other living organisms.

Information about the environment can be used for regulation and for litigation. In both cases it must be resistant to challenge. It must be of a high quality suitable for the user. Clearly, this does not mean that the data must be of the highest precision or of the highest accuracy consistent with modern day methodologies. Yet, at the present time one of the international scientific scandals involves the production and management of data, some of which might be of use for societal problems. Environmental measurements are entered into computer banks such as the U. S. EPA's STORET or the National Oceanographic Centers in Moscow and Washington, C. C. without any quality control, i. e., good and bad data are combined. The reliable data contaminate the unreliable data and, as a consequence, any combination falls into the category of the latter. Thus, the retriever finds the data useless other than for historic or bibliographic purposes.

I argue that it is incumbent for the marine scientific community to formulate procedures to insure the quality of data generated for environmental management purposes. So far the regu-



latory agencies have usually been lax in this regard. The validation of the data encompasses the entire measurement program from the collection of the data to the presentation of the results with appropriate indications of precision and accuracy.

The protocols for data assesment have been developed by parts of industry, academia and governments. There are textbooks and journals dedicated to quality control and quality assurance methodologies.

The problems under study must be explicitly stated before a rational experimental plan can be evaluated. A sampling plan must address the goals of the investigation and be statistically valid. The measurement process is validated when its performance characteristics match or exceed data requirements. Primary standards are necessary to establish the worth of an ana-

\* Received November 19, 1984

\*\* Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California 92093

lytical scheme. Interlaboratory comparison exercises can strengthen confidence in the results.

There is a cost to the procurement of environmental information. Clearly there should be a complementary cost to the assesment of its worth. This latter step is a vital part of any program involved with managing the ocean's resources. Too long now has the marine science research community overlooked the need for the assessment of data gathered for the decision making process. As a consequence, regulatory agencies in their inhouse and contractual work have not maintained data validation processes that are consistent with present day needs. We have data banks with useless information. We have laboratories of regulatory agencies producing irrelevant data. What are the possible tactics for altering this situation?

First of all, any organization that is gathering environmental information for management purpose should put aside a small percentage of the funding for the purposes of data validation. Clearly, a single estimate will not satisfy all situations. For continuing projects, the percentage may clearly be less than for those at the early stage of initiation. I suspect that something like one to five percent of a budget might be applied to data assessment.

Secondly, a corps of scientists should be involved on a fulltime basis in the data validation

process. This group should be drawn from the population of investigators familiar with the environmental data being gathered and with its uses, i. e., they should have extensive field and laboratory experience as well as peer recognition. The protocols for data validation can be objectively formulated, yet there are occasions when subjective judgments will be needed. Thus, a substantial portion of the analysts might come from the more mature population of environmental scientists.

Finally, who should carry out the validation process? The group that generates the data or those investigators that manage the data banks? I suspect the former, inasmuch as they have an initial vested interest in the data that they have produced. But further, they often have needs to utilize comparable numbers from other institutions. Therefore, they require that all of the data that they retrieve from a data bank be of high quality. A reasonable price to pay for this is to establish their own quality control system.

I submit that these steps to produce environmental data of high quality can be of great use not only to those responsible for the management of environmental resources but also to those practicing scientists whose studies are purely of an academic nature.

## An internal solitary wave of large amplitude\*

Motoyasu MIYATA\*\*

**Abstract:** A theory of a finite-amplitude internal solitary wave in a two-fluid system is presented. Both the profile and the dispersion relation of the wave are different from those of the KdV or the Benjamin-Ono theory. Particular attention is paid to the fact that the present theory is valid for amplitude larger than the KdV soliton and the former is a generalization of the latter in a two-fluid system.

### 1. Introduction

Finite amplitude effects on internal waves have been studied by numerous investigators. Among other theoretical works, BENNY (1966) showed that the shallow water motions in two layers are governed by the Korteweg-de Vries equation. This theory was extended to include higher order non-linear effects by KOOP and BUTLER (1981). In addition to the shallow water theories, non-linear internal wave motion in fluids of infinite extent was analyzed by BENJAMIN (1967) and ONO (1975). These shallow-water and deep-water problems have solitary wave solutions (The formulae are given in the Appendix). JOEPH (1977) and KUBOTA et al. (1978) presented the finite-depth theory which connects these two problems.

All of the above theories are based on the expansion parameter  $\delta = A/h_1$  where  $A$  is the wave amplitude and  $h_1$  is the smaller of the two fluid depths, and therefore their results are restricted to the case when  $\delta$  is small compared with unity. However, some numerical calculations (PULLIN and GRIMSHAW, 1983, FUNAKOSHI and OIKAWA, 1984) as well as oceanographic observations (e.g. SANDSTROM and ELLIOTT, 1984) suggest the existence of large-amplitude ( $\delta > 1$ ) solitary waves. The main object of the present paper is to derive an analytical solution of a steady large-amplitude solitary wave in a two-fluid system.

### 2. Governing equations

Consider steady irrotational incompressible

two-dimensional flow in a two-layer system bounded above and below by rigid horizontal walls. Both lower and upper fluids are homogeneous with densities  $\rho_1$  and  $\rho_2$  and the depths  $h_1$  and  $h_2$  (which is assumed to be greater than  $h_1$ ), respectively (Fig. 1). The coordinate origin is at a point on the undisturbed boundary between the two layers with  $x$  in the direction of flow. The gravitational acceleration  $g$  acts in the  $z$ -direction. The wave train set-up is stationary in the  $(x, z)$  plane, with fluid velocity components  $(u_1, v_1)$  in the lower layer and  $(u_2, v_2)$  in the upper layer.

Now, in any steady two-dimensional flow, the volume flow rate per unit span in the absence of friction has the same value at every cross-section of the flow. That is, if we define

$$Q_1 = \int_{-h_1}^{\eta} u_1 dz, \quad (1)$$

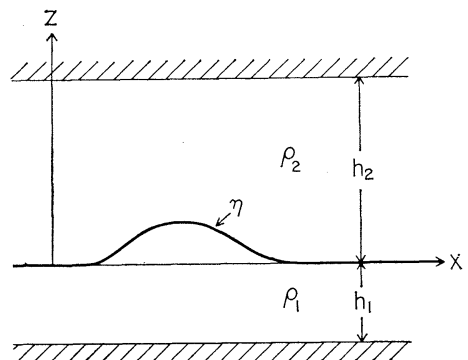


Fig. 1. The two-layer fluid system under consideration.

\* Received December 5, 1984

\*\* Geophysical Institute, University of Tokyo

$$Q_2 = \int_{\eta}^{h_2} u_2 dz, \quad (2)$$

then each of  $Q_1$  and  $Q_2$  should be constant. Also, Bernoulli's equations for the two layers with datum taken at  $z=0$  are:

$$R_1 = p_1 + \rho_1 g z + \frac{\rho_1}{2} (u_1^2 + v_1^2), \quad (3)$$

$$R_2 = p_2 + \rho_2 g z + \frac{\rho_2}{2} (u_2^2 + v_2^2), \quad (4)$$

where  $p_1$  and  $p_2$  are pressure and  $R_1$  and  $R_2$  are constant. In addition, the flow force (or the momentum flow rate per unit span, corrected for changes in horizontal pressure force) must be conserved. Therefore, if we write

$$S = \int_{-h_1}^{\eta} (p_1 + \rho_1 u_1^2) dz + \int_{\eta}^{h_2} (p_2 + \rho_2 u_2^2) dz, \quad (5)$$

then  $S$  is also constant.

Substituting (3) and (4) into (5) and integrating, we obtain

$$S - R_1(\eta + h_1) + R_2(\eta - h_2) + \frac{1}{2} \rho_1 g (\eta^2 - h_1^2) + \frac{1}{2} \rho_2 g (h_2^2 - \eta^2) = \frac{\rho_1}{2} \int_{-h_1}^{\eta} (u_1^2 - v_1^2) dz + \frac{\rho_2}{2} \int_{\eta}^{h_2} (u_2^2 - v_2^2) dz. \quad (6)$$

Since in each layer a complex potential  $w_j$  exists, we have

$$w_j(m) = \phi_j + i \psi_j, \quad m = x + iz, \quad (j=1 \text{ or } 2), \quad (7)$$

where  $\phi_j$  and  $\psi_j$  are velocity potential and stream function, so that

$$\frac{dw_j}{dm} = \frac{\partial \phi_j}{\partial x} + i \frac{\partial \psi_j}{\partial x} = \frac{\partial \phi_j}{\partial z} - i \frac{\partial \psi_j}{\partial z} = u_j - i v_j, \quad (8)$$

$w_j$  should be an analytic function which satisfies the boundary condition,

$$v_1(x, -h_1) = v_2(x, h_2) = 0. \quad (9)$$

Such a function can be given by

$$\frac{dw_j}{dm} = e^{izD} u_j(x, h), \quad (h = -h_1 \text{ or } h_2), \quad (10)$$

where  $D$  is an operator,

$$e^{izD} = 1 + i(z-h) \frac{d}{dx} + \frac{1}{2!} i^2 (z-h)^2 \frac{d^2}{dx^2} + \frac{1}{3!} i^3 (z-h)^3 \frac{d^3}{dx^3} + \dots \quad (11)$$

Equation (1) can be expressed as

$$Q_1 = \int_{h_1}^{\eta} \left[ 1 - \frac{(z+h_1)^2}{2!} \frac{d^2}{dx^2} + \frac{(z+h_1)^4}{4!} \frac{d^4}{dx^4} + \dots \right] u_1(x, -h_1) dz = (\eta + h_1) \times \left( 1 - \frac{(\eta + h_1)^2}{3!} \frac{d^2}{dx^2} \right) u_1(x, -h_1). \quad (12)$$

It should be noted that in deriving Eq. (12) the fifth and succeeding terms in Eq. (11) were neglected. This means that the following assumption was made

$$\left( \frac{A+h_1}{L} \right)^4 \ll 1, \quad (13)$$

where  $L$  is the horizontal scale of the wave and  $A$  is the amplitude. Within the same approximation, Eq. (12) can be changed to:

$$u_1(x, -h_1) = \left( 1 + \frac{(\eta + h_1)^2}{3!} \frac{d^2}{dx^2} \right) \frac{Q_1}{\eta + h_1}. \quad (14)$$

In the same way, if

$$\left( \frac{h_2 - A}{L} \right)^4 \ll 1 \quad (15)$$

is assumed, we can obtain, approximately,

$$u_2(x, h_2) = \left( 1 + \frac{(\eta - h_2)^2}{3!} \frac{d^2}{dx^2} \right) \frac{Q_2}{\eta - h_2}. \quad (16)$$

Using Eq's (10), (14) and (16), the right-hand side of Eq. (6) can be integrated. The result is:

$$S - R_1(\eta + h_1) + R_2(\eta - h_2) + \frac{1}{2} \rho_1 g (\eta^2 - h_1^2) + \frac{1}{2} \rho_2 g (h_2^2 - \eta^2) = \frac{\rho_1}{2} \frac{Q_1^2}{\eta + h_1} \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( \frac{d\eta}{dx} \right)^2 \right] + \frac{\rho_2}{2} \frac{Q_2^2}{h_2 - \eta} \left[ 1 - \frac{1}{3} \left( \frac{d\eta}{dx} \right)^2 \right]. \quad (17)$$

### 3. Solitary wave solution

Assuming waves of solitary type, we have at infinity a uniform flow with constant velocity  $c$ .

$$Q_1 = ch_1, \quad Q_2 = ch_2, \quad (18)$$

$$R_1 = \frac{\rho_1}{2} c^2 + \rho_2 g h_2, \quad (19)$$

$$R_2 = \frac{\rho_2}{2} c^2 + \rho_2 g h_2, \quad (20)$$

$$S = (\rho_1 h_1 + \rho_2 h_2) c^2 + \frac{g}{2} (\rho_1 h_1^2 + \rho_2 h_2^2) + \rho_2 g h_1 h_2. \quad (21)$$

From Eq.'s (17), (18), (19), (20) and (21), we obtain

$$\begin{aligned} & \frac{c^2}{3} [(\rho_1 h_1^2 - \rho_2 h_2^2) \eta - h_1 h_2 (\rho_1 h_1 + \rho_2 h_2)] \left( \frac{d\eta}{dx} \right)^2 \\ & + (\rho_1 - \rho_2) g \eta^4 + (\rho_1 - \rho_2) [g(h_1 - h_2) - c^2] \eta^3 \\ & + [(\rho_1 h_2 + \rho_2 h_1) c^2 - (\rho_1 - \rho_2) g h_1 h_2] \eta^2 = 0, \end{aligned}$$

which can be written in a simpler form by putting

$$\eta = h_1 \zeta, \quad x = h_1 \xi, \quad A = h_1 \alpha,$$

$$h_2/h_1 = r, \quad \rho_2/\rho_1 = s,$$

$$c_0^2 = \frac{g(\rho_1 - \rho_2) h_1 h_2}{\rho_1 h_2 + \rho_2 h_1}, \quad F^2 = c^2/c_0^2.$$

That is,

$$\frac{M}{2} \left( \frac{d\zeta}{d\xi} \right)^2 + K = 0, \quad (22)$$

where

$$M = \frac{2F^2 r^2 (1 + rs)}{3(r + s)},$$

$$K = \frac{r(1 - F^2) \zeta^2 + \left[ r - 1 + \frac{r(1 - s)}{r + s} F^2 \right] \zeta^3 - \zeta^4}{1 + \frac{r^2 s - 1}{r(1 + rs)} \zeta}.$$

Eq. (22) can be interpreted as the motion of a particle with mass  $M$  and zero total energy in a field whose potential is given by  $K$ . The

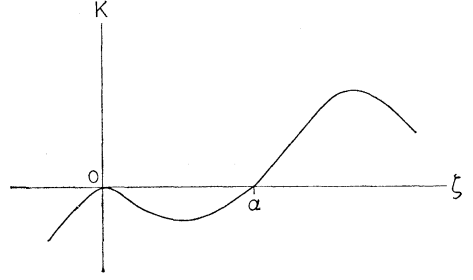


Fig. 2. The potential  $K$  as a function of  $\zeta$ . (The scales are arbitrary.)

curve for  $K$  is shown in Fig. 2. It is seen that solitary waves are possible when  $K$  is negative through  $\eta=0$  and  $\eta=\alpha$ . For this, the leading term of  $K$  must be negative:

$$F^2 > 1.$$

Since  $\alpha$  represents the amplitude of a solitary wave,  $K=0$  at  $\zeta=\alpha$  should provide the dispersion relation (Note that  $\alpha$  is also related to horizontal scale as will be shown in Fig. 4):

$$r(1 - F^2) + \left[ r - 1 + \frac{r(1 - s)}{r + s} F^2 \right] \alpha - \alpha^2 = 0,$$

or

$$F^2 = \frac{(1 + \alpha) \left( 1 - \frac{\alpha}{r} \right)}{1 - \frac{1 - s}{r + s} \alpha}. \quad (23)$$

From Eq. (22) we can also determine the upper limit for the wave height:

$$\alpha \leq \frac{1}{2} \left[ r - 1 + \frac{r(1 - s)}{r + s} F^2 \right]. \quad (24)$$

Note that if the difference of the densities of the two layers is small ( $s \sim 1$ ),

$$\alpha \leq \frac{1}{2} (r - 1).$$

Figure 3 shows the dispersion relation for various parameters. For comparison, the dispersion curves of the KdV and BENJAMIN-ONO solitary waves are also shown.

The shape of the wave is known from Eq. (22) which can be rewritten as:

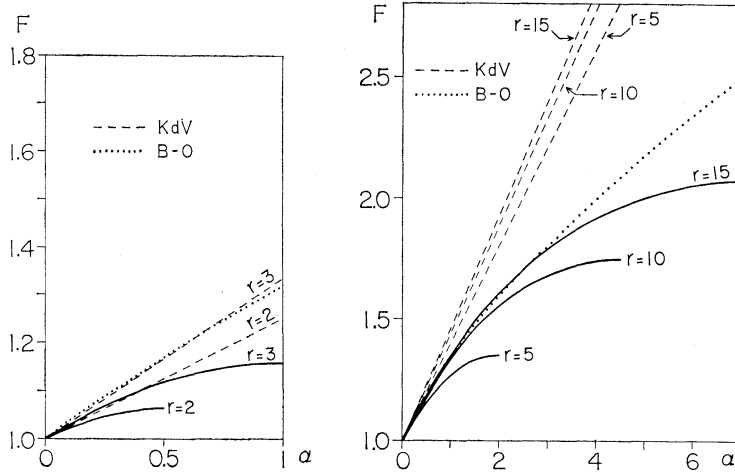


Fig. 3. The dispersion curves for several parameters of  $r$  and  $\alpha$ , with  $s=0.98$ . The corresponding curves for the KdV (broken line) and BENJAMIN-ONO (dotted line) theories are based on Eq.'s (A2) and (A4).

$$\begin{aligned} \sqrt{\frac{2}{M}} d_s^E &= \int_{\zeta} \frac{\sqrt{1+B\zeta}}{\zeta \sqrt{C+D\zeta-\zeta^2}} d\zeta \\ &= B \int \frac{d\zeta}{\sqrt{(1+B\zeta)(C+D\zeta-\zeta^2)}} \\ &+ \int \frac{d\zeta}{\zeta \sqrt{(1+B\zeta)(C+D\zeta-\zeta^2)}} = E_1 + E_3, \end{aligned}$$

where

$$\begin{aligned} B &= \frac{r^2 s - 1}{r(1+rs)}, \quad C = r(1-F^2), \\ D &= r - 1 + \frac{r(1-s)}{r+s} F^2, \end{aligned}$$

and  $E_1$  and  $E_3$  are elliptic integrals of the first and third kind (See, e.g. ABRAMOWITZ and STEGUN, 1965). Some examples of the wave form are shown in Fig. 4.

#### 4. Discussions and concluding remarks

In the two-layer model of real ocean,  $s$  is usually close to unity and in that case, both the wave form and the dispersion relation depend little on  $s$ . Thus all the calculations for Figs. 3 and 4 were done for a fixed value of  $s=0.98$ . It is to be noted that the variation of  $F^2$  is nearly quadratic in  $\alpha$  (Ev. 23). Fig. 3 shows that the dispersion curve of the obtained solitary wave is substantially different from either that of the KdV or BENJAMIN-ONO soliton except

for small  $\alpha$ . It should be noted that the upper limit exists for  $\alpha$  due to the inequality (24), but this is a necessary condition for the greatest wave height and whether or not it is also sufficient remains to be studied.

The wave profile of the present result is also quite different from the existing two theories (Fig. 4). However, the discrepancy between the obtained and the KdV solitary wave forms becomes smaller for the smaller amplitude. This can be also known from Eq. (22). That is, if  $|\zeta| \ll 1$  is assumed,  $K$  in Eq. (22) is approximated by a cubic equation of  $\zeta$ , which is an integral form of the KdV equation (BENJAMIN and LIGHTHILL 1954, FENTON 1972). In this sense the obtained wave is a generalized form of the KdV soliton for large amplitude.

For  $Q_1, Q_2, R_1, R_2$  and  $S$ , it is possible to choose values other than those given by (18), (19), (20), and (21). Then, in general, a linear term and a constant will be added to the numerator of  $K$ , so that the solution of Eq. (22) will be a periodic wave of large amplitude which is a generalization of the cnoidal wave (see e.g. BENJAMIN and LIGHTHILL 1954).

The two-layer model presented here may be too much simplified to be directly applied to the real ocean where stratification plays an important role. However, some laboratory experiments suggest that such large amplitude waves can be



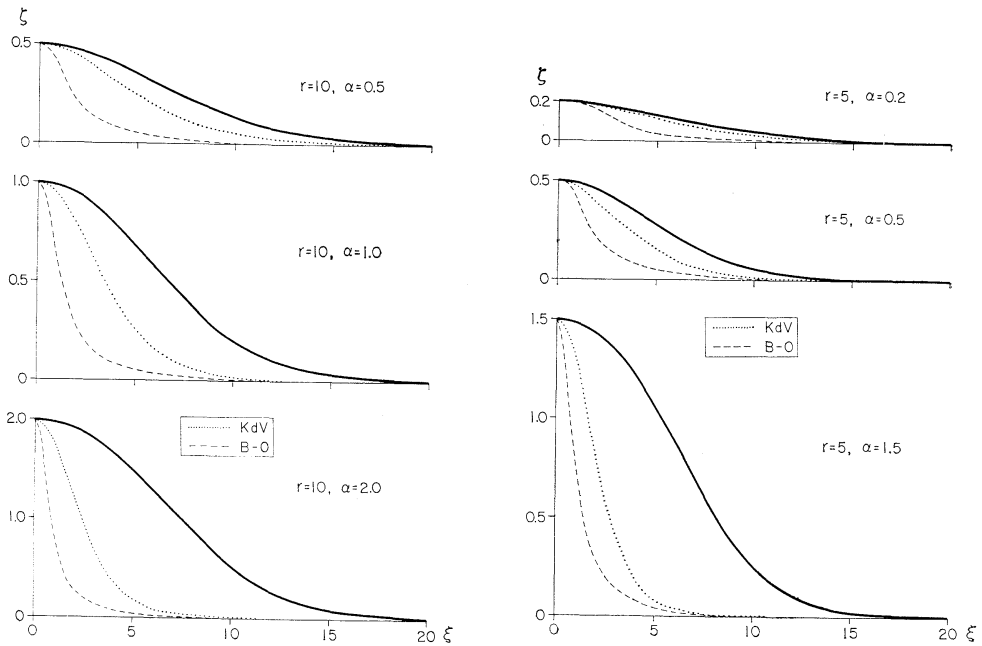


Fig. 4. Profiles of the solitary wave for various parameters of  $\alpha$  and  $r$ , with  $s=0.98$ . The KdV (dotted line) and BENJAMIM-ONO (broken line) soliton forms calculated by Eq.'s (A1) and (A3) are also plotted.

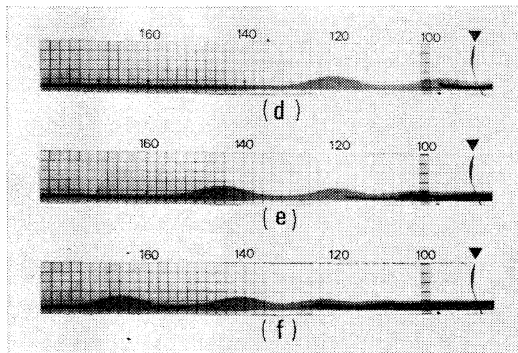


Fig. 5. Possible formation of large amplitude waves. (d), (e) and (f) shows a time sequence of the waves advancing to the left (After MANABE, 1984).

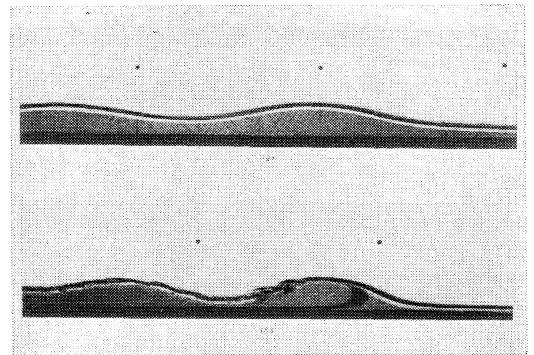


Fig. 6. Possible formation of large amplitude waves. The waves in (a) and (b) are produced in different depth ratios and they are advancing to the right (After WOOD and SIMPSON, 1984).

in fact generated. For instance, MAXWORTHY (1980) reported that large amplitude solitary waves were formed after gravitational collapse and mixing of stratified fluids. Manabe's (1984) experiment, although her main interest was on the behaviour of intruding density front using two miscible fluids, clearly shows a series of large bumps each of which resembles in shape the solitary wave discussed above (Fig. 5).

Similar feature is also seen in WOOD and Simpson's (1984) experiment (Fig. 6). The front half of a bump from Manabe's experiment is drawn in Fig. 7 to be compared with theory. Agreement is fairly good.

In summary, a non-linear integral equation has been derived to describe a steady motion in a two-layer fluid system. This equation was expanded to an approximation to provide the

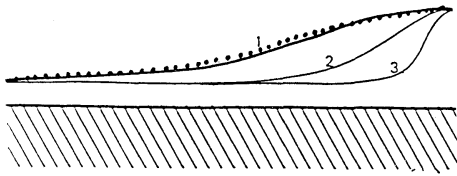


Fig. 7. Comparison of the theory (dotted line) with Manabe's experimental data (solid line 1). Corresponding KdV (solid line 2) and BENJAMIN-ONO (solid line 3) theoretical curves are also shown.

analytic solution of a solitary wave of large amplitude, which is different from either KdV or BENJAMIN-ONO soliton. The dispersion relation, with a necessary condition for the greatest wave amplitude, was also obtained.

The author wishes to thank Ms. T. MANABE, Drs. K. KAJIURA, A. MASUDA, M. YOSHIKAWA and K. ISHII for helpful discussions and comments. Drawing and typing were done by Ms. T. OSADA.

### References

- ABRAMOWITZ, M. and I.A. STEGUN (1965): Handbook of Mathematical functions. Dover, 1045 pp.
- BENJAMIN, T.B. (1967): Internal waves of permanent form in fluids of great depth. *J. Fluid Mech.*, **29**, 559-592.
- BENJAMIN, T.B. and M.J. Lighthill (1954): On cnoidal waves and bores. *Proc. Roy. Soc. A* **224**, 448-460.
- BENNEY, C.J. (1966): Long nonlinear waves in fluid flows. *J. Math. Phys.*, **45**, 52-63.
- FENTON, JOHN (1972): A ninth-order solution for the solitary wave. *J. Fluid Mech.*, **53**, 257-271.
- FUNAKOSHI, M. and M. OIKAWA (1984): Solitary waves in two-layer fluid. *Bull. Res. Inst. Appl. Mech., Kyushu Univ.*, **60**, 89-101 (in Japanese).
- JOSEPH, R.I. (1977): Solitary waves in a finite depth fluid. *J. Phys. A: Math. General*, **10**, 1225.
- KOOP, C. C. and G. BUTLER (1981): An investigation of internal solitary waves in a two-fluid system. *J. Fluid Mech.*, **112**, 225-251.
- KUBOTA, T., D. R. S. KO and L. D. DOBBS (1978): Weakly nonlinear, long internal gravity waves in stratified fluids of finite depth. *J. Hydronaut.*, **12**, 157-165.
- MANABE, T. (1984): Intrusion of water along the horizontal bottom. Master thesis, Geophysical Institute, University of Tokyo, 75 pp (in Japanese).
- MAXWORTHY, T. (1980): Experiments on solitary internal Kelvin waves. *J. Fluid Mech.* **129**, 365-383.
- ONO, H. (1975): Algebraic solitary waves in stratified fluids. *J. Phys. Soc. Japan*, **39**, 1082-1091.
- PULLIN, D.I. and R.H.J. GRIMSHAW (1983): Non-linear interfacial progressive waves near a boundary in a Boussinesq fluid. *Phys. Fluid*, **26**, 897-905.
- SANDSTROM, H. and J.A. ELLIOTT (1984): Internal tide and solitons on the Scotian Shelf: A nutrient pump at work. *J. Geophys. Res.*, **89**, 6415-6426.
- WOOD, I. R. and J. E. SIMPSON (1984): Jumps in layered miscible fluids. *J. Fluid Mech.*, **140**, 329-342.

### Appendix

The KdV equation for the two layer fluid system has the solitary wave solution of the form

$$= A \operatorname{sech}^2 \frac{x-ct}{\lambda}, \quad (\text{A1})$$

with

$$c = c_0 + \frac{Ac_1}{3}, \quad A\lambda^2 = 12 \frac{c_2}{c_1}, \quad (\text{A2})$$

where

$$c_0^2 = \frac{g(\rho_2 - \rho_1)h_1h_2}{\rho_1h_2 + \rho_2h_1},$$

$$c_1 = \frac{3c_0(r^2 - s)}{2h_1r(r+s)},$$

$$c_2 = \frac{c_0h_1^2r(rs+1)}{6(r+s)},$$

$$s = \frac{\rho_2}{\rho_1} \quad \text{and} \quad r = \frac{h_2}{h_1}.$$

The BENJAMIN-ONO equation gives the solitary wave profile of the Lorentzian type for internal wave motion of infinite extent. ( $h_2 \rightarrow \infty$ ,  $h_1 = h$ )

$$\eta = \frac{A\lambda^2}{(x-ct)^2 + \lambda^2}, \quad (\text{A3})$$

with

$$c = c_0 \sqrt{1 + \frac{3A}{4} \frac{A}{h}}, \quad \lambda = \frac{4}{3} \frac{h^2}{rA}, \quad (\text{A4})$$

where

$$c_0^2 = \frac{(\rho_1 - \rho_2)gh}{\rho_1}.$$

## 弱い非線型陸棚波方程式について

中 村 重 久

### A note on weakly-nonlinear equations of continental shelf waves

Shigehisa NAKAMURA

**Abstract:** Weakly-nonlinear equations for continental shelf waves are derived without rigid-lid approximation. These equations coincides with Pierini's equations on an  $f$ -plane as a special case of that on a beta-plane. On the  $f$ -plane the zeroth order approximation gives a linear differential equation for a Sturm-Liouville's problem, the first order approximation a Burger's equation and the second order approximation a Korteweg-deVries (KdV) equation. A discussion is devoted to what kinds of nearly-nonlinear waves are possible on some specific continental shelves around the Japanese Islands.

#### 1. 緒 言

陸棚波は慣性周期より長い周期の波で、北半球の陸棚上では海岸線を右に見て進む。この陸棚波の理論は1964年 ROBINSON によって提出されて以来、いろいろの面から多くの研究がされてきた（たとえば、LEBLOND & MYSAK, 1978; GILL, 1982）。分散性についての検討も、たとえば、BUCHWALD and ADAMS (1968) によって行なわれた。さらに、BUCHWALD (1973) は発散性の条件を考慮にいたした理論を展開し、その場合の陸棚波の分散曲線は COLDWELL ら (1972) の実測とよく一致することを示した。非線型陸棚波については SMITH (1972) が理論的研究をすすめた。そして、コリオリ・パラメータ  $f$ 、陸棚の幅  $L$ 、陸棚の端の深さ  $h$  に対して微小量としてのパラメータ  $\varepsilon = fL/(gh)^{1/2}$  を利用して、非線型性と分散性がいづれもそのオーダーであると考え、ケルビン波は KdV 方程式を満足するが、陸棚波は KdV 方程式ではなくて、それによく似た方程式を満足することを明らかにした。また、SAINT-GUILY (1984) は、

とくに慣性長波について分散曲線をもとめ、非線型最大波高に対する限界を示した。PIERINI (1984) は、線型ないし弱非線型の陸棚波を記述できる発展方程式系として、3種類の方程式が可能なることを論じた。そのひとつは SMITH (1972) と同様 KdV 方程式を満すものであり、他の非線型領域の波は非線型双曲線型微分方程式あるいは Burger 方程式 (WHITHAM, 1974, p. 7) とよばれる方程式を満す。

ここでは、まず、 $\beta$ 面での陸棚波方程式を導いて、非線型項の重要性について考え、この方程式が  $f$ 面近似で Pierini の方程式と一致することを示す。 $f$ 面での非線型陸棚波方程式における海底地形のスケールの効果については、日本周辺陸棚を例にとりて考察する。

#### 2. 基礎方程式

バロトロピックな陸棚波に対しては浅水長波の方程式を出発点として考えることにする。

自由波に対する式（たとえば、LEBLOND and MYSAK, 1978; PIERINI, 1981）に外力項  $F$  を加えれば、方程式を一般的なものとして取扱うことになる。このとき、運動方程式は

$$\frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} - fv = -g \frac{\partial \zeta}{\partial x} + F_x, \quad (1)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + u \frac{\partial v}{\partial x} + v \frac{\partial v}{\partial y} + fu = -g \frac{\partial \zeta}{\partial y} + F_y, \quad (2)$$

\* Received February 28, 1985

\*\* 京都大学防災研究所附属白浜海象観測所, 和歌山県西牟婁郡白浜町堅田岬崎  
Shirahama Oceanographic Observatory, DPRI,  
Kyoto University, Katada-Hatasaki, Shirahama,  
Wakayama, 649 Japan

連続方程式は

$$\frac{\partial \zeta}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} [(\zeta+h)u] + \frac{\partial}{\partial y} [(\zeta+h)v] = 0. \quad (3)$$

ここに、 $\zeta$  は静水面からの水面変位、 $h$  は水深、また、 $F_x$  および  $F_y$  は  $F$  の  $x$  および  $y$  方向成分である。ただし、ここでの右手座標系では、海岸線を  $y$  軸、海岸線から沖向きに  $x$  軸、そして、 $z$  軸は鉛直上方を正にとる。

いま、長周期波で水面の昇降が微小であるならば、近似的に rigid-lid の仮定 (たとえば, GILL, 1982) を考えることができるであろう。これを (3) における表示として、 $\partial \zeta / \partial t \sim 0$  と書くことにすると、(3) は、 $\partial u / \partial x + \partial v / \partial y = 0$  となる。これは、 $u$  および  $v$  に対する速度ポテンシャルを導入するには便利な式である。このようにして解析は簡単で容易になるが、得られる解はそこで仮定した条件を満たすものだけに限られる。ここでは、そのような仮定を考えないことにする。

BUCHWALD and ADAMS (1968) は  $f$  を一定とした。ここでは、はじめに  $\beta$  面を考え、

$$f = f_0 + \beta_x \cdot x + \beta_y \cdot y + \dots = f_0(1 + \delta) \quad (4)$$

と書けるものとする。問題を簡潔にし、見通しをよくするために、 $\partial h / \partial x > 0$ ,  $\partial h / \partial y = 0$  とする。時間スケール  $T$  を適当にえらび、時間  $t$  の無次元表示  $\tau$  を  $t = T \cdot \tau$  によって与える。このとき、時間スケール  $T$  を周期とする陸棚上の長周期波に対して  $f \cdot T$  の逆数、 $\varepsilon$  は微量となる。この  $\varepsilon$  をつかって無次元表示をするにあたって、つぎのように  $L, L_y, U, V, N, D$  のスケールをえらび、無次元量にはプライムをつけることにする。すなわち、

$$\left. \begin{aligned} x &= L \cdot x', & y &= L_y \cdot y' = \frac{L}{\varepsilon} \cdot y', \\ u &= U \cdot u', & v &= V \cdot v' = \frac{U}{\varepsilon} \cdot v', \\ \zeta &= N \cdot \zeta', & h &= Dh'. \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

ただし、 $L$  は陸棚の幅、 $L_y$  は陸棚波の波長のスケールである。緯度  $\varphi = 30^\circ$ 、水深  $D = 1000$  m に対するロスビーの外部変形半径は  $R = (gD)^{1/2} / f \sim 1000$  km。ここで、 $L_y \sim R$  と考えると、

$$\varepsilon = \frac{L}{L_y} = \frac{L}{R} = \frac{fL}{(gD)^{1/2}}. \quad (6)$$

そして、(1) の無次元表示にあらわれる  $N = fUL / (\varepsilon g)$  を考えるにあたって、便宜的に  $N \equiv \varepsilon \cdot D$  と書くことに

すると、(5) と (6) とから

$$\left. \begin{aligned} U &= \frac{g\varepsilon^{q+1}D}{fL} = \varepsilon^{q-1}fL, \\ V &= \frac{U}{\varepsilon} \cdot \varepsilon^{q-2}fL = \varepsilon^{q-1}fL_y. \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

ここに、(5)、(6)、(7) を用いて、(1)、(2)、(3) はつぎのように書ける (以下プライム省略)。

$$v = -\frac{1}{1+\delta} \left[ -\frac{\partial \zeta}{\partial x} + F_x - \varepsilon^2 \frac{\partial u}{\partial t} - \varepsilon^q V \cdot \nabla u \right], \quad (8)$$

$$u = \frac{1}{1+\delta} \left[ -\frac{\partial \zeta}{\partial y} + F_y - \frac{\partial v}{\partial t} - \varepsilon^{q-2} V \cdot \nabla v \right], \quad (9)$$

$$\varepsilon^2 \frac{\partial \zeta}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} [(\varepsilon^q \zeta + h)u] + \frac{\partial}{\partial y} [(\varepsilon^q \zeta + h)v] = 0. \quad (10)$$

したがって、PIERINI (1984) の (8) 式に相当した式として、 $\beta$  面においてつぎようになる。

$$\begin{aligned} \varepsilon^2 \frac{\partial \zeta}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial x} [(\varepsilon^q \zeta + h) \cdot \left\{ -\frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial y} + \frac{1}{1+\delta} F_y \right. \\ \left. - \frac{1}{(1+\delta)^2} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial x \partial t} + \frac{1}{(1+\delta)^2} \frac{\partial F_x}{\partial t} \right. \\ \left. + \varepsilon^2 \frac{1}{(1+\delta)^3} \frac{\partial^3 \zeta}{\partial y \partial t^2} - \varepsilon^2 \frac{1}{(1+\delta)^3} \frac{\partial^2 F_y}{\partial t^2} \right. \\ \left. + \varepsilon^2 \frac{1}{(1+\delta)^4} \frac{\partial^4 \zeta}{\partial x \partial t^3} - \varepsilon^2 \frac{1}{(1+\delta)^4} \frac{\partial^3 F_x}{\partial t^3} \right. \\ \left. - \varepsilon^{q-2} \cdot \frac{1}{(1+\delta)} V \cdot \nabla v \right] \\ + \frac{\partial}{\partial y} [(\varepsilon^q \zeta + h) \cdot \left\{ \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} - \frac{1}{1+\delta} F_x \right. \\ \left. - \varepsilon^2 \frac{1}{(1+\delta)^2} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial y \partial t} + \varepsilon^2 \frac{1}{(1+\delta)^2} \frac{\partial F_y}{\partial t} \right. \\ \left. - \varepsilon^2 \frac{1}{(1+\delta)^3} \frac{\partial^3 \zeta}{\partial x \partial t^2} + \varepsilon^2 \frac{1}{(1+\delta)^3} \frac{\partial^2 F_x}{\partial t^2} \right\}] = 0. \quad (11) \end{aligned}$$

ただし、 $0(\varepsilon^4)$ ,  $0(\varepsilon^q)$ ,  $0(\varepsilon^{q+N})$  は無視できるものと考えた。自由波では  $F_x = F_y = 0$  であり、 $f$  面近似では  $\delta = 0$  である。このとき、上の (11) は PIERINI の (8)

式と一致する。なお、(11) 中  $V \cdot \nabla v$  については、

$$\begin{aligned} V \cdot \nabla v = & \left\{ -\frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial y} \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} \right] \right. \\ & \left. - \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial y} \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{1+\delta} F_x \right] + \varepsilon^2 \dots \right. \\ & \left. + \frac{1}{1+\delta} F_y \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} \right] \right. \\ & \left. - \frac{1}{1+\delta} F_y \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{1+\delta} F_x \right] \right\} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & -\frac{1}{(1+\delta)^2} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial x \partial t} \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} \right] \\
 & -\frac{1}{(1+\delta)^2} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial x \partial t} \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{1+\delta} F_x \right] \\
 & +\frac{1}{(1+\delta)^2} \frac{\partial F_x}{\partial t} \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} \right] \\
 & -\frac{1}{(1+\delta)^2} \frac{\partial F_x}{\partial t} \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{1}{1+\delta} F_x \right] \} \\
 & +\left\{ \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} \frac{\partial}{\partial y} \left[ \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} \right] \right. \\
 & \quad -\frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} \frac{\partial}{\partial y} \left[ \frac{1}{1+\delta} F_x \right] \\
 & \quad -\frac{1}{1+\delta} F_x \frac{\partial}{\partial y} \left[ \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial \zeta}{\partial x} \right] \\
 & \quad \left. +\frac{1}{1+\delta} F_x \frac{\partial}{\partial y} \left[ \frac{1}{1+\delta} F_x \right] \right\} + \varepsilon^2 * \dots \quad (12)
 \end{aligned}$$

### 3. 0 次の方程式

さきに導いた (11) において  $\varepsilon$  の 0 次についてみると、

$$\begin{aligned}
 & \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{h}{1+\delta} \left\{ -\frac{\partial \zeta}{\partial y} + F_y + \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial}{\partial t} \left[ -\frac{\partial \zeta}{\partial x} + F_x \right] \right\} \right] \\
 & + \frac{\partial}{\partial y} \left[ -\frac{h}{1+\delta} \left\{ \frac{\partial \zeta}{\partial y} + F_x \right\} \right] = 0. \quad (13)
 \end{aligned}$$

自由波に対しては (13) において  $F_x = F_y = 0$  として  $\beta$  面近似は

$$\begin{aligned}
 & \frac{\partial}{\partial x} \left[ \frac{h}{1+\delta} \left( -\frac{\partial \zeta}{\partial y} - \frac{1}{1+\delta} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial x \partial t} \right) \right] \\
 & + \frac{\partial}{\partial y} \left[ -\frac{h}{1+\delta} \left( -\frac{\partial \zeta}{\partial x} \right) \right] = 0. \quad (14)
 \end{aligned}$$

また、 $f$  面近似で十分な場合には  $\delta=0$  とし、さらに、陸棚の条件  $\partial h / \partial y = 0$  を考慮して、(14) はつぎのようになる。

$$\frac{\partial}{\partial x} \left( h \frac{\partial^2 \zeta}{\partial x \partial t} \right) + \frac{\partial h}{\partial x} \frac{\partial \zeta}{\partial y} = 0. \quad (15)$$

ここで、位相速度  $c$  に対する座標変換

$$y' = y + ct, \quad x' = x \quad (16)$$

を考えると、(11) から以下に示すような発展方程式を導く上で好都合である。このような動座標上での時間のスケールを  $T'$  とすると、変換前の時間スケール  $T$  に比べて、 $T'$  は異なったものであろうと考えられる。これを  $T' = T / \varepsilon^s$  ( $s$  は今の場合適当な数値) とすると、変換後の時間変数  $\tau = \varepsilon^s t$  を用いるとよいであろう。さらに、変換にともなう  $x', y'$  を  $x, y$  と書くことにして、

$$\frac{\partial \zeta}{\partial t} = \varepsilon^s \frac{\partial \zeta}{\partial \tau} + c \frac{\partial \zeta}{\partial y} \quad (17)$$

であるから、(15) はつぎのように書ける。

$$\frac{\partial}{\partial x} \left[ h \frac{\partial}{\partial x} \left( c \frac{\partial \zeta}{\partial y} \right) \right] + \frac{\partial h}{\partial x} \frac{\partial \zeta}{\partial y} = 0. \quad (18)$$

ここで、 $c = \text{const.}$  とし、

$$\zeta = \phi(x) \cdot A(y, t) + \varepsilon^s \cdot \Phi^{(1)}(x, y, t) + \dots \quad (19)$$

なる展開によって  $\varepsilon^0$  次の方程式は (18) より

$$\left. \begin{aligned}
 & c \frac{\partial}{\partial x} \left( h \frac{\partial \phi}{\partial x} \right) + \frac{\partial h}{\partial x} \phi = 0, \\
 & \frac{\partial \zeta}{\partial y} - \phi(x) \frac{\partial A}{\partial y}.
 \end{aligned} \right\} \quad (20)$$

このとき境界条件は、もともと、海岸線に対しては  $hu=0$ 、そして、波は陸棚上に限られ、沖合で波高は小さくなるという条件から

$$\lim_{x \rightarrow \infty} \zeta = 0$$

を考えるわけであるから、これに対応して、(20) の境界条件は、

$$\left| \frac{\partial \phi}{\partial x} \right| < \text{const.}, \quad (x=0 \text{ において})$$

かつ、

$$\lim_{x \rightarrow -\infty} \phi = 0$$

でなくてはならない。これは Sturm-Liouville の問題にほかならない。このことは、(20) のみならず、 $\beta$  面上の自由波に対する (14) についても同様である。

### 4. 1 次の方程式

上に導いた (17) と (19) とを考慮にいれて (11) を書きかえ、 $f$  面について ( $\delta=0$ )、 $\varepsilon$  の指数が 2 または ( $q-2$ ) より小さい項のみをとることにすると、

$$\begin{aligned}
 & -\varepsilon^s \frac{\partial}{\partial x} \left( h \frac{\partial \phi}{\partial x} \right) \frac{\partial A}{\partial \tau} + \varepsilon^2 \left( c \phi \frac{\partial A}{\partial y} - hc \phi \frac{\partial^3 A}{\partial y^3} \right) \\
 & + \frac{\partial}{\partial x} \left\{ \varepsilon^{q-2} h \left( \phi \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + c \frac{\partial \phi}{\partial x} \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} - \frac{\partial \phi}{\partial x} \frac{\partial \phi}{\partial x} \right) \right\} \\
 & \cdot \left( A \frac{\partial A}{\partial y} \right) = 0. \quad (21)
 \end{aligned}$$

ここで、とくに  $\varepsilon^1$  の次数に対しては ( $s=1, q=3$ ) をとることになり、(21) より、

$$-\frac{\partial}{\partial x} \left( h \frac{\partial \phi}{\partial x} \right) \cdot \frac{\partial A}{\partial \tau}$$

$$+\frac{\partial}{\partial x}\left\{h\left(\phi\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}+c\frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}-\frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\right\}\cdot\left(A\frac{\partial A}{\partial y}\right)=0.$$

ところで,

$$\frac{\partial A}{\partial \tau}=\varepsilon^{-3}\left(\frac{\partial A}{\partial t}-c\frac{\partial A}{\partial y}\right)$$

であるから,

$$p_1\left(\frac{\partial A}{\partial t}-c\frac{\partial A}{\partial y}\right)+q_1A\frac{\partial A}{\partial y}=0. \quad (22)$$

ただし,

$$p_1=-\varepsilon^{-1}\frac{\partial}{\partial x}\left(h\frac{\partial\phi}{\partial x}\right),$$

$$q_1=h\left(\phi\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}+c\frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}-\frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\partial\phi}{\partial x}\right).$$

ここに, (22) は非線型ハイパボリック波 (たとえば, WHITHAM, 1974, p. 19) に対応するものであり, Burger 方程式ともよばれているものである (WHITHAM, 1974, p. 7; PIERINI, 1984).

この (22) において  $q_1A\partial A/\partial y$  を無視できるならば,  $A$  についての微分方程式は線型になり,  $A=A_0\exp i(\omega t-ky)$  なる定形波に対して群速度は位相速度と同じになり  $\omega+ck=0$  で与えられる。ここに  $k$  は  $y$  軸方向の波数,  $\omega$  は周波数である。また, (22) より, 非線型効果を考慮にいれたことによって,  $c\partial A/\partial y$  は  $[c-(q_1A/p_1)]\partial A/\partial y$  と修正されることになる。この修正は,  $A$ ,  $p_1$  および  $q_1$  を含んでいるので, 従来の線型問題とは異なっていることがわかる。

## 5. 2次の方程式

前節と同様に,  $f$  面近似で (21) において,  $\varepsilon$  の指数が 2 の場合に対しては ( $s=2, q=4$ ) あるいは ( $s=2, q\geq 5$ ) の組合せを考えなくてはならない。

(i) ( $s=2, q=4$ ) の場合

$$\begin{aligned} &-\varepsilon^2\frac{\partial}{\partial x}\left(h\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\left(\frac{\partial A}{\partial t}-c\frac{\partial A}{\partial y}\right)+\left(c\phi\frac{\partial A}{\partial y}-hc\phi\frac{\partial^3A}{\partial y^3}\right) \\ &+\frac{\partial}{\partial x}\left\{h\left(\phi\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}+c\frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}-\frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\right\}\cdot\left(A\frac{\partial A}{\partial y}\right)=0. \end{aligned} \quad (23)$$

あるいは,

$$\varepsilon^{-2}\left(\frac{\partial A}{\partial t}-c\frac{\partial A}{\partial y}\right)-p_2\left(\frac{\partial A}{\partial y}-h\frac{\partial^3A}{\partial y^3}\right)-q_2A\frac{\partial A}{\partial y}=0. \quad (24)$$

ただし,

$$p_2=c\phi\cdot\left[\frac{\partial}{\partial x}\left(h\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\right]^{-1},$$

$$q_2=\left[\frac{\partial}{\partial x}\left(h\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\right]^{-1}\cdot$$

$$\frac{\partial}{\partial x}\left\{h\left(\phi\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}+c\frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\partial^2\phi}{\partial x^2}-\frac{\partial\phi}{\partial x}\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\right\}.$$

ここに得られた (24) は KdV 方程式の形になっていて, 波形のとがりを与える非線型性と波の分散性とのつりあいによってソリトン解を与えることになる。(cf. PIERINI, 1984). (24) で  $p_2$  および  $q_2$  が無視できるならば,  $A=A_0\exp i(\omega t-ky)$  で表わされる定形波についての微分方程式 (24) から, 群速度は位相速度と同じく  $\omega+ck=0$  により与えられ, 線型問題の場合と同じになる。また, (24) において, たとえ  $q_2=0$  であっても,  $p_2\neq 0$  であれば, 変数  $t$  および  $y$  を含む  $A$  については線型となるが,  $p_2$  に  $\phi$  の非線型項が含まれているため, 問題はかならずしも簡単ではない。とくに,  $p_2\cdot q_2\neq 0$  の場合の KdV 方程式の解には, 線型問題で考えたような単一周期正弦波以外に孤立波動的な波動解があることに注意しておく必要がある (たとえば, WHITHAM, 1974).

(ii) ( $s=2, q\geq 5$ ) の場合 (21) より,

$$-\frac{\partial}{\partial x}\left(h\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\cdot\frac{\partial A}{\partial \tau}+\left(c\phi\frac{\partial A}{\partial y}-hc\phi\frac{\partial^3A}{\partial y^3}\right)=0. \quad (25)$$

となつて,  $A$  に関する線型微分方程式が得られる。この場合, 基本的線型波動の場合の

$$\frac{\partial A}{\partial \tau}-c\frac{\partial A}{\partial y}=0$$

において,  $c$  が  $c[\phi/(\partial(h\partial\phi/\partial x)/\partial x)]$  と修正され, これに  $[hc\phi/(\partial(h\partial\phi/\partial x)/\partial x)]\cdot\partial^3A/\partial y^3$  が付加されたものとなっている。すなわち,

$$\frac{\partial A}{\partial \tau}-c\left[\frac{\phi}{\partial x}\left(h\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\right]\frac{\partial A}{\partial y}+\frac{hc\phi}{\partial x}\left(h\frac{\partial\phi}{\partial x}\right)\frac{\partial^3A}{\partial y^3}=0.$$

上の式は (11) を出発点として誘導されたものであり, (25) にたちもどってみれば, 各項に  $\phi$  および  $A$  を含んでいる。すなわち,  $\phi$  と  $A$  との相互作用に関連した頃の集まりであるから, 線型問題としてみるかぎり従来あらわれてくることのないものである。

## 6. 日本周辺の非線型陸棚波

ここで検討した非線型陸棚波が, 日本周辺で現実の現

Table 1. Order estimation of characteristics of continental shelf waves

Locality	(1) Kyushu East	(2) Wakayama South	(3) Off Sanriku	(4) Hokkaido Southeast	(5) Off Noshiro	(6) West of Noto Pen	(7) North of Shimane
Lat. (N)	31-33	33.5	36-40	42-43	40-41	36-37	35.0
Long. (E)	131-132	135-136	140-142	143-144	140	136-137	131-133
$f$ ( $10^{-5}s^{-1}$ )	7.7	8.0	9.0	9.9	9.4	8.7	8.3
$D$ (m)	200	500	200	200	200	200	200
$L$ (km)	20	10	30	30	30	50	100
$R = \frac{(gD)^{1/2}}{f}$ (km)	580	280	500	450	480	510	540
$\epsilon = L/R$	0.034	0.036	0.060	0.067	0.063	0.098	0.185
$fL$	1.54	0.80	2.70	2.97	2.82	4.35	8.30
$(s, q) = (1, 3)$	$v=0.27\text{cm/s}$ $T'=29.4\text{days}$	0.083 27.8	2.6 16.7	4.0 14.9	3.2 15.9	18.2 10.2	235.0 5.41
$(s, q) = (2, 4)$	$v=3.2 \times 10^{-4}$ $T'=864$	$1.1 \times 10^{-4}$ 772	$9.5 \times 10^{-3}$ 278	$1.8 \times 10^{-2}$ 222	$1.3 \times 10^{-2}$ 252	0.18 104	8.1 29.2
$(s, q) = (2, 5)$	$v=3.7 \times 10^{-7}$ $T'=864$	$1.4 \times 10^{-7}$ 772	$3.4 \times 10^{-5}$ 278	$8.0 \times 10^{-5}$ 222	$5.0 \times 10^{-5}$ 252	$1.7 \times 10^{-3}$ 104	0.28 29.2

象としてどの程度のものかを把握しておくことは無益なことではないと思われる。ただ、実在の沿岸域や陸棚域の海底地形は複雑であり、その細部にわたる検討は別の機会にゆづらねばならない。ここでは概略の数値によって陸棚波の特性をとらえることを試みる。とくに、ここで、日本周辺の水深 200 m までの陸棚のうち、(1) 九州東岸、(2) 和歌山南岸、(3) 三陸沖、(4) 北海道東岸、(5) 能代沖、(6) 能登半島西岸、(7) 島根半島北岸を対象として考えることにした。それぞれの海域を代表する位置 (lat., long.),  $f$  の値、対象水域でえらんだ水深  $D$ 、対象水域で考えた幅  $L$ 、 $f$  と  $D$  とから定まる外部変形半径  $R$  はそれぞれ Table 1 のようになっている。これらの値を用いると、(6) 式の  $\epsilon=L/R$  および  $f \cdot L$  ももとまることになる。

とくに陸棚上での長周期波 (周期  $T$ ) に対して、本文の初めに述べたように  $f \cdot T$  の逆数を微量と考えた。この  $\epsilon$  が微量であるためには、長周期波の周期  $T$  が十分長いことが必要である。ちなみに、 $T=1$  day ならば  $\epsilon \sim 0.17$  である。 $T$  がそれより短かくなるとして、たとえば  $T=0.5$  day ならば  $\epsilon \sim 0.34$ 、 $T=0.1$  day ならば  $\epsilon \sim 1.67$  となって、もはや  $\epsilon$  の値は微量とはいえなくなってしまう。はじめに  $\epsilon$  を微量として、展開した結果を、微量でない  $\epsilon$  に対して適用して議論をすることは意味がないことである。したがって、ここでは、 $\epsilon$  が微量とみなせるための目安として、 $T \geq 1$  day をとつて以下の検討をすすめることにする。

実際には、 $\epsilon$  を微量とするような  $T$  は、式の上では 1 day よりも長ければどのような値の  $T$  でもよいはずである。

$\epsilon$  の 0 次の問題は線型であり、ここでは考えないことにする。 $\epsilon$  の 1 次の場合には、すなわち、(21) で  $s=1$  かつ  $q=3$  なる場合であり、(22) に対して、たとえば、 $T=1$  day とすると、Table 1 に示すように、九州東岸では  $v=0.27$  cm/s、 $T'=29.4$  days となる。和歌山南岸では、 $v=0.0083$  cm/s、 $T'=27.8$  days となって、自由波でこのようなものが存在するかどうか現在の観測技術では確かめることはできない。 $T$  が大きくなると  $T'$  は  $T/\epsilon^2$  となると同時に  $v$  は急速に小さくなる。Table 1 をみても、九州東岸や和歌山南岸では観測によってとらえることはできそうにない。また、Table 1 をみると、三陸沖、北海道南東部、能代沖、能登半島西岸では計算上、流速が 2.6 から 18.2 cm/s の範囲にあって、 $(s, q)=(1, 3)$  の 1 次の方程式に対応した現象は流速観測によってとられる可能性はあるとみてよいであろう。とくに、島根沖では、 $(s, q)=(1, 3)$  に対応して、 $v=235$  cm/s、 $T'=5.41$  days である。これは計算上、外部変形半径に比較して陸棚の幅が大きいことによる。すなわち、 $\epsilon=L/R$  の値は約 0.2 倍であることが大きな原因となっている。

とくに、三陸沖についてみれば、Table 1 の (3) よりわかるように、 $(s, q)=(1, 3)$  の場合、 $v=2.6$  cm/s、 $T'=16.7$  days である。その流速は陸測で検出の可能性

はありそうである。そして、その周期  $T'$  は、天文潮のなかでも半月潮  $M_f$  および  $M_{sf}$  の周期に近い。このような場合、共振が考えられうるのであろうか。九州東岸と和歌山南岸では  $T'=29.4$  days および 27.8 days という例もある。

ちなみに、MAKSIMOV (1970) によれば、月と太陽の主要長周期分潮のうち、13.6-14.8 days を周期とするものおよび 27.4-31.8 days を周期とするものに対応する自然現象として、次のものを事実および推測として挙げている。すなわち、水位の変動、海流の変動、海洋内部波、大気圧および降水量の変動、地磁気の特性的変動、極の変動、電離層  $f_oF$  層の電子密度の変動、地表活動—地震の頻度、人工衛星の軌道のずれなどである。

ここで、Table 1 で  $\varepsilon$  の 2 次の場合のうち  $s=2$  かつ  $q=4$  の場合、(22) 式に対して、 $v$  の値は、島根北岸の 8.1 cm/s を除けば、観測にかからないくらいの非常に小さい値である。この場合、島根北岸の  $T'$  は 29.2 days であり、これは 1 月潮  $M_m$  の周期に近い。これを、上にみた Maksimov の所論と対比すると、自由波としての 29.2 days 周期の現象が外力としての 1 月潮  $M_m$  とどのような関係にあるかという問題は興味深いものであるが、その詳細な力学的機構は別の機会に検討すべきものと考えられる。

KdV 方程式を満すようなものは、たとえば和歌山南岸についてみると、流速は非常に小さい。そして、もしそれが存在したとしても、その波動の周期は 772 days あるいはそれより長いものである可能性はある。この場合、和歌山南岸について見るかぎり、本文で考えたような弱非線型型陸棚波方程式によって支配されるような波があったとしても、その波が、たとえば海象(流れ)観測グループ(1983)による観測から容易にとりだせるとは考えられない。

なお、非線型波としてみるかぎり、波と波との多重相互作用による共振(たとえば HSIEH and MYSAK, 1980)の問題も考慮にいれるべきであったかもしれないが、ここではとくに考えなかった。

#### 参 考 文 献

- BUCHWALD, V. T. (1973): On divergent shelf waves. *Jour. Marine Res.*, **31**, 105-115.
- BUCHWALD, V. T. and J. K. ADAMS (1968): The propagation of continental shelf waves. *Jour. Fluid Mech.*, **35**, 815-826.
- CALDWELL, D. R., D. L. CUTCHIN and M. S. LONGUET-HIGGINS (1972): Some model experiments on continental shelf waves. *Jour. Marine Res.*, **30**, 39-55.
- 海象(流れ)観測グループ(1983): 田辺湾における流れの長期連続観測. 京大防災研年報, No. 26B-2, 637-672.
- GILL, A. E. (1982): *Atmosphere-Ocean Dynamics*. International Geophysics Series, Vol. 30, Academic Press, N. Y., 662p.
- HSIEH, W. W. and L. A. MYSAK (1980): Resonant interactions between shelf waves, with applications to the Oregon shelf. *Jour. Phys. Oceanogr.*, **10**, 1729-1741.
- LE BLOND, P. and L. A. MYSAK (1978): *Waves in the ocean*. Elsevier Oceanographic Series No. 20, Amsterdam, 602pp.
- MAKSIMOV, I. V. (1970): *Geofizicheskie sili i vodi okeana*. Gidromet. Izdat., Leningrad (高野健三・遠藤昌宏共訳(1974): 地球・月・太陽による海洋・気候の長期変動. 東海大学出版会, 358pp.)
- PIERINI, S. (1984): A weakly nonlinear theory of continental shelf waves. *Jour. Fluid Mech.* **138**, 197-208.
- ROBINSON, A. R. (1964): Continental shelf waves and the response of sea level to weather systems. *Jour. Geophys. Res.*, **69**, 367-368.
- SAINT-GUILY, B. (1984): Inertial long waves in the sea. The O. G. S. Silver Anniversary Volume (A. BRAMBATI and D. SLEIJKO eds), O. G. S. Trieste, 209-216.
- SMITH, R. (1972): Nonlinear Kelvin and continental-shelf waves. *Jour. Fluid Mech.*, **52**, 379-391.
- WHITHAM, G. B. (1974): *Linear and nonlinear waves*. Wiley-Intersci., N. Y., 636pp.



## シンポジウム

### 水界における腐食連鎖過程の微小生物

#### Symposium on microorganisms in the detritus food chain of the aquatic environment

日 時： 1984年 4月 9日  
会 場： 東京水産大学  
主 催： 日仏海洋学会・日本海洋学会  
コンピーナー： 前 田 昌 調（東大海洋研）

座 長 田 中 信 彦（農水省養殖研）

- |                          |                |
|--------------------------|----------------|
| 1. やむしのデトリタス化            | 永 沢 祥 子（東大海洋研） |
|                          | 根 本 敬 久（ " ）   |
| 2. グラム陰性バクテリオプランクトンの生物生産 | 姜 憲（筑波大生物）     |
|                          | 関 文 威（ " ）     |

座 長 日 野 明 徳（東大農）

- |                           |               |
|---------------------------|---------------|
| 3. 淡水池の落葉分解期における微小動物群集の動態 | 草 野 晴 美（都立大理） |
|                           | 渡 辺 泰 徳（ " ）  |
| 4. 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（北大水産） |
|                           | 絵 面 良 男（ " ）  |

座 長 渡 辺 泰 徳（都立大理）

- |                   |                |
|-------------------|----------------|
| 5. 繊毛虫類の生態研究      | 前 田 昌 調（東大海洋研） |
| 6. 自由生活アメーバの培養と同定 | 石 井 圭 一（法政大教養） |

自然生態系において、細菌等の微生物は有機物の分解、無機化、そして無機化合物の酸化還元を行なう過程で栄養塩類を再生し、同時に自らの増殖により、あらたな有機物体を構築している。このように微生物は「分解」と「生産」の二つの機能を保持しているが、微生物およびその捕食生物が主体となる腐食連鎖が、植物プランクトンの死滅時期等における餌料生物の不足量を補足する食物移行経路の一つとして注目されている。また、沿岸水域など陸圏よりの流入有機物量の多い場における腐食連鎖の意義も大きいものと考えられているが、この食物

移行過程に関する研究はいまだ十分ではない。今回のシンポジウムは、水圏におけるデトリタスの生産、そして細菌および微小生物を捕食する動物性鞭毛虫、繊毛虫、アメーバ類の生態、分類に関する研究結果を報告することにより、腐食連鎖過程の構造、規模等の一端を明らかにする目的で開催された。

本シンポジウムの企画に関し関文威会員に、また開催会場準備およびシンポジウム進行につき須藤英雄、前田勝両会員に御協力いただいた。ここに厚く謝意を表す。

（前田昌調）

## やむしのデトリタス化\*

永沢祥子\*\*・根本敬久\*\*

### The decay of chaetognaths

Sachiko NAGASAWA\*\* and Takahisa NEMOTO\*\*

**Abstract:** This study presents the decay of chaetognath carcasses in the laboratory, their sinking rate as well as an estimate of decaying chaetognaths in Suruga and Tokyo Bays. Two media were used for the experimental disintegration of dead chaetognaths: filtered seawater (series A) and sediment with seawater (series B). Since chaetognath corpses in series B disintegrated during careful transfer by pipette it was impossible to measure the body length and record the morphological change after the third day (at most) of death. The body length of chaetognaths decreased after death, whereas their body width increased. Decrease in length was distinct after the first day of death in both series. The length gradually decreased by the 7th day and then remained half the body length at the time of death in the chaetognaths of series A.

Scanning electron micrographs of bacteria attached to chaetognath carcasses provided the following results, although no attempt was made to classify the bacteria. 1) Bacterial colonization occurred in unhealthy chaetognaths before their death. 2) Body tissues of chaetognaths became fibrous or reticulate after the first day of death. 3) Wavy bacteria sometimes covered rod-shaped bacteria after the 4th day of death, suggesting a change in bacterial flora. 4) After the 7th day of death the outline of bacteria became obscure and they appeared buried. 5) Bacteria began decreasing on the 21st day. 6) Pieces of chaetognath head remnants remained on the 35th day at 10-18°C in the laboratory. 7) Bacteria attached to carcasses in series B were not numerous.

The estimated sinking rate of chaetognath carcasses which came down horizontally was 4.1mm/sec. If dead chaetognaths sink with this speed in Tokyo Bay, carcasses reach the sea bottom within an hour, since the bay has a depth of approximately 13m.

Data on head-damaged or abnormal specimens of chaetognaths obtained from Suruga or Tokyo Bay made it possible to estimate the proportion of decaying chaetognaths, which account for roughly 10% of the chaetognath population in both bays.

#### 1. はじめに

東京湾の湾内部の近底層には生きたプランクトンは少なく、珪藻の殻、動物プランクトンの糞塊、かいあし類やその他の甲殻類の脱皮殻、正体不明の細片、ごみなどが多く見られる (NAGASAWA and MARUMO, 1984)。一方、動物プランクトンの死骸やそれらしい物が水中からプランクトンネットで採集されることはまれである。

WHEELER (1967) は Rhode Island と Puerto Rico の間の 7 測点で 2000~4000 m の深さからカラヌス目かいあし類の生存個体をしのぐ多数の死骸を採集した。NAGASAWA (in press) は体がふしくれだち、ぐにゃぐにゃした異常なやむしを東京湾から採集した。これらの異常な個体の筋肉内に細菌が侵襲していること、異常な個体は正常な個体に比べて摂餌活動が著しく低いことを明らかにした。異常なやむしは採集時にはまだ生きていたとはいえ、おそかれ早かれ死にいたる個体であると推定された。

生きたプランクトンとその無生物化したデトリタスに関する研究はそれぞれ単独に行なわれてきた。その両者

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

\*\* 東京大学海洋研究所

〒164 東京都中野区南台 1-15-1

Ocean Research Institute, University of Tokyo,  
1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo, 164 Japan

Table 1. Methods used for the investigation of decay of dead chaetognaths (*Sagitta crassa*)

Series	A	B
No. of <i>Sagitta</i> used	57	26
Media	Filtered seawater	Sediment+Seawater
Daily observations	Morphological change	Morphological change
Maximum (days) of daily observations	35	4
Daily measurement	Body length	Body length
Maximum (days) of daily measurement	22	3
Observations by SEM	After 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 14, 21, 28 and 35 day of death	After 1 and 4 day of death

をつなぐプランクトンの分解過程はこれまで少数の研究しか行なわれていない。実験室でかいあし類 *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS) (HARDING, 1973), 植物プランクトン *Chlorella* sp. (FUKAMI *et al.*, 1981), *Skeletonema costatum* (GREV.) CLEVE (FUKAMI, in press a, b), かいあし類 *Tigriopus japonicus* MORI (FUKAMI, in press a, b) の分解について研究が行なわれたのみである。細菌の感染はかいあし類の外骨格から始まり、ついで口から内部へと進行した (HARDING, 1973)。さらに彼は温度が分解速度に大きく影響することから、亜熱帯域ではかいあし類は死後1日、温帯の沿岸域では死後6日を過ぎると分解してしまいもはやその死骸をネッ

トで採集することは不可能であると結論した。FUKAMI (in press a, b) は動物植物プランクトンの分解過程における有機物の変化、細菌相の変化と細菌の従属栄養活性の変化を追究している。

海洋においては、やむしはその生物量がかいあし類について大きく、かいあし類を摂餌する重要な肉食者である。野外における死んだやむしの存在やその分解過程は知られていない。本研究では東京湾に卓越する *Sagitta crassa* (NAGASAWA and MARUMO, 1984) を NAGASAWA (1984) の方法で飼育し、死んだやむしを2つのシリーズにわけ室温 10-18°C で形態、体長の変化を観察し (Table 1), また走査電子顕微鏡 (SEM) 観察や、

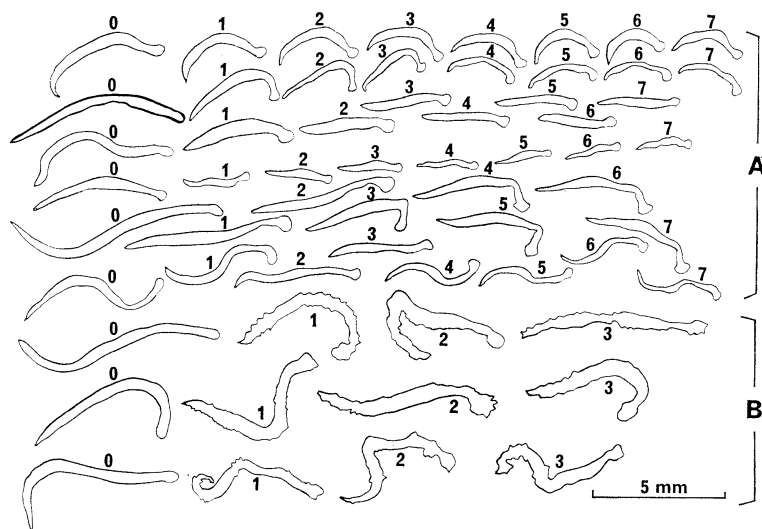


Fig. 1. Change of shape in chaetognaths (*Sagitta crassa*) which were just dead (0), after the 1st (1), 2nd (2), 3rd (3), 4th (4), 5th (5), 6th (6) and 7th (7) day of death. A and B represent two series which are referred to Table 1. Chaetognath carcasses in series B present an irregular outline due to the attachment of sediment.

その沈降速度の測定も行なった。さらにやむしの死骸が東京湾のどこにどのような状態で存在しうるかについて検討し、また野外においてデトリタスになるやむしの見積りを行なった。

## 2. 死んだやむしの形状および体長の変化

死んだ直後から7日間にわたるやむしの形状の変化をシリーズA, Bについて観察した例を Fig. 1 に示した。

死んだやむしの体はゆるやかにわん曲している。死後、体長は縮小するのに対し、体は太くなる傾向があった。シリーズBのやむしは砂泥の付着により、体の輪郭は複雑な凹凸を示した。腐食した軟らかい体に砂泥が付着しているため、スポイトで扱っても体は壊れやすかった。多くの場合、死後4日で体の切断が生じた。したがってやむしの形状はシリーズAのように長期間維持されなかった。

死んだやむしの体長の変化をシリーズA, Bについて

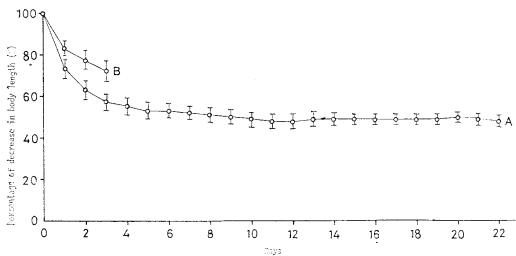


Fig. 2. Change of body length in chaetognath carcasses. Bars show standard deviation. A and B represent two series.

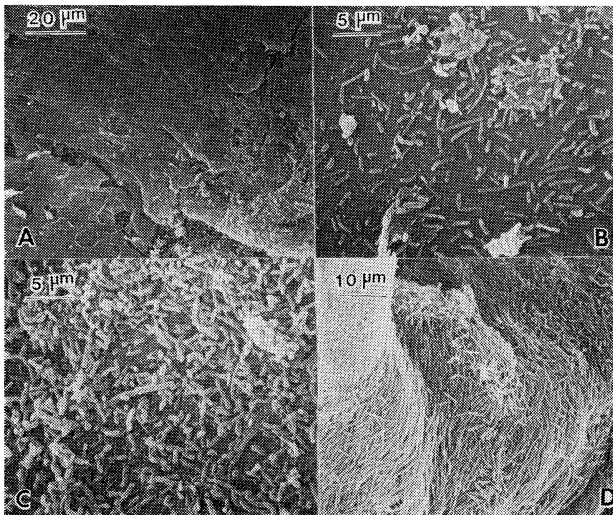


Fig. 3. Scanning electron micrographs of bacterial colonization of unhealthy chaetognaths (*S. crassa*) in series A. (A) The transparent and opaque parts correspond to the absence and presence of bacteria. (B) Bacteria are dispersed on the body of an unhealthy specimen. (C) Large numbers of bacteria cover the body of an unhealthy chaetognath. (D) Heavy concentration of bacteria dissimilar to (C) is found on another specimen.

Fig. 2 に示した。体長の減少は A, B ともに死後 1 日に著しかった。A では 7 日まで体長は徐々に減り、死亡時の体長の約半分になり、この状態が継続した。B では A に比べ体長の減少率は小さかった。

## 3. 死んだやむしの SEM による観察

飼育中やむしは弱ってくると体の一部とくに頭部か尾部が不透明になり、時間とともに不透明な部分が広がってくる。体の不透明と透明の部分は細菌の有無と明瞭に対応していた (Fig. 3A)。このように死ぬ前から細菌がやむしに付着することがしばしば起った。あるやむしには細菌はまばらに (Fig. 3B)、別のやむしには細菌が濃密に重なりあって (Fig. 3C, D) 付着していた。駿河湾から採集されたやむし *Sagitta nageae* の標本の中にも細菌におおわれた部分とそうでない部分の境界が明瞭に認められる個体が見出された (NAGASAWA *et al.*, 1984)。これは生きながらに細菌に感染しているやむしが野外にも存在することを示している。

細菌が付着している生きていた個体は SEM 用試料を作成する過程で切断されなかった。しかし死んだやむしは腐ってとろけるような状態になる。死体を固定したのち脱水処理を行なう過程で体が細分され、やむしの形をとどめなくなる。SEM で観察した細片は脱水中にとけないでかつ紛失せずに残った部分であり、死後の日数がますますつれ頭部が多く残った。

### 1) シリーズ A

死後 1 日のやむしに付着する細菌の様子を Fig. 4 に示した。細菌がやむしの体にもりあがるように密集して

付着している。いずれの細菌もその輪郭は鮮明である。一方、やむしの体は繊維状にくずれかかっている。

死後3、4日のやむしに付着する細菌の様子を Fig. 5 に示した。やむしの体表の変化が明瞭である。やむしの体は繊維状あるいは網目状を呈してくずれている。小さい桿菌の上に波状を呈する大きな細菌が付着している個体もある。細菌の形は鮮明である。

死後5、7、10日のやむしに付着する細菌の様子を Fig. 6 に示した。小さい桿菌は埋もれた状態で不明瞭なのに対し、長く波状を呈する細菌は鮮明で多数が重なりあっている。これは細菌相の変化を示すものと思われる。動物プランクトンの分解過程における細菌相の変化

は FUKAMI (in press b) によってはじめて示された。*T. japonicus* の分解においては *Vibrio* がまず卓越するが、死後3～6日までに消失し、*Vibrio* に代って死後6日以降 *Pseudomonas-Alcaligenes* と *Acinetobacter-Moraxella* が卓越した。

7日以降細菌はやむしの体に付着しているというより埋もれた状態で不明瞭であった。細菌数の減少は認められなかった。

死後14、21日のやむしにおける細菌の様子を Fig. 7 に示した。個々の細菌の輪郭は不鮮明である。細菌の塊は凹凸が顕著である。14日では細菌はすきまなく密集して付着しているが、21日にはその数は減少した。

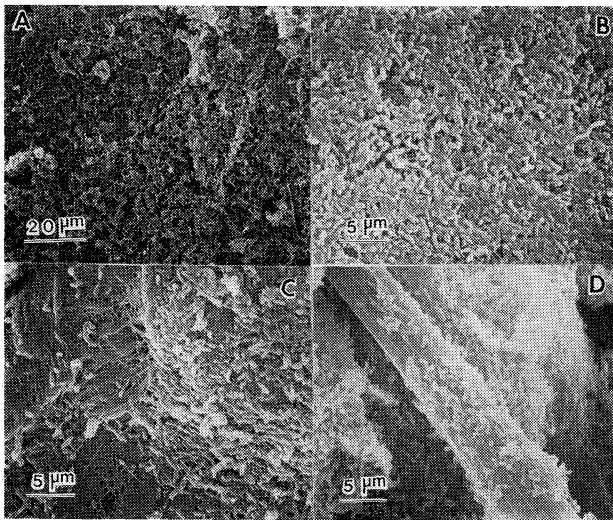


Fig. 4. Scanning electron micrographs of chaetognaths which swarmed with large numbers of bacteria after the first day of death in series A. (A) A large number of bacteria cover the body. (B) Higher magnification of bacterial colonization. (C) Body tissues of a chaetognath become fibrous. (D) Bacterial colonization occurs on the hook.

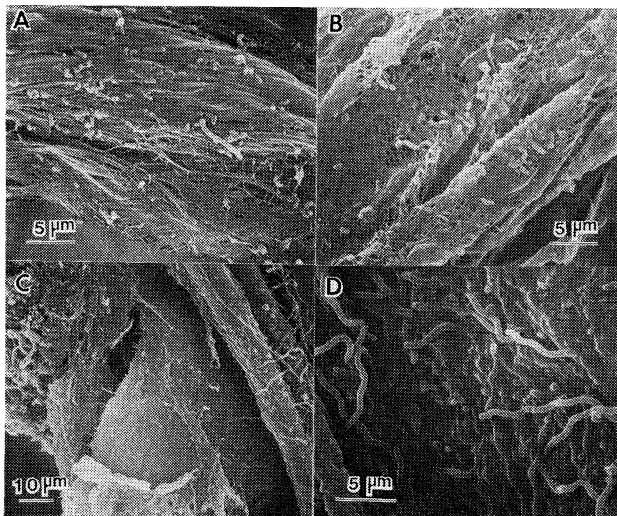


Fig. 5. Scanning electron micrographs of bacterial attachment to chaetognath carcasses in series A after the 3rd (A, B) and 4th (C, D) day of death. Body tissues become fibrous or reticulate (A, B). Large wavy bacteria which are dominant cover those which are rod-shaped (C, D).

死後28日のやむしにおける細菌の様子を Fig. 8 に示した。ざらざらした外観を呈し、細菌は埋もれており、形は不鮮明で数も少ない。

## 2) シリーズ B

死後1日のやむしに付着する細菌の様子を Fig. 9 に示した。砂泥中の珪藻の殻や正体不明の細片が多く、細菌は少ししか付着していない。これは砂泥中の原生動物が細菌を捕食するためかもしれない。死後4日では細菌はほとんど付着していなかった。

以上のことから、シリーズAでは細菌はやむしの生前から死後2週間にわたり多数存在したが、3~4週間たつと減ることがわかった。ただし、細菌はやむしの死後

1週間で埋もれた状態で形が不鮮明になった。一方、やむしの体ははじめ繊維状、網目状を呈し、のちにざらざらし、ごつごつした外観を呈し細菌の塊となった。シリーズBでは細菌は死後4日で消失した。やむしの体は水中よりも砂泥中で容易にバラバラになる傾向があった。しかし砂泥中は嫌氣的になりやすいので、やむしの分解が砂泥中でより速やかに進むとは考えにくい。

## 4. 死んだやむしの沈降速度

正常なやむしの体はまっすぐであるが、弱ってくると体全体はゆるやかに曲り、さらに死んだやむしはさまざまな形状を示す (Fig. 10)。死んだやむしが食塩水 (水

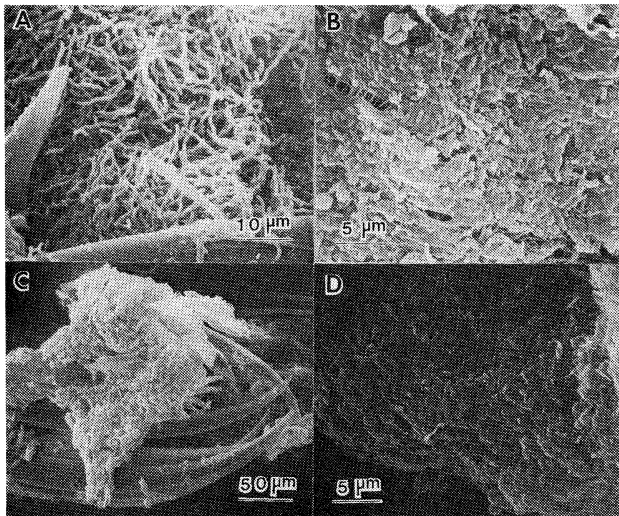


Fig. 6. Scanning electron micrographs of bacteria attached to chaetognath carcasses in series A after the 5th (A), 7th (B) and 10th (C, D) day of death. (A) Large numbers of wavy bacteria are seen on the rod-shaped ones which cover the head. (B) Wavy bacteria appear on the rod-shaped bacteria whose shape is not clear. (C) Mass of bacteria is attached to the head of chaetognath. (D) A large number of bacteria are buried and the outline of their shape is obscure.

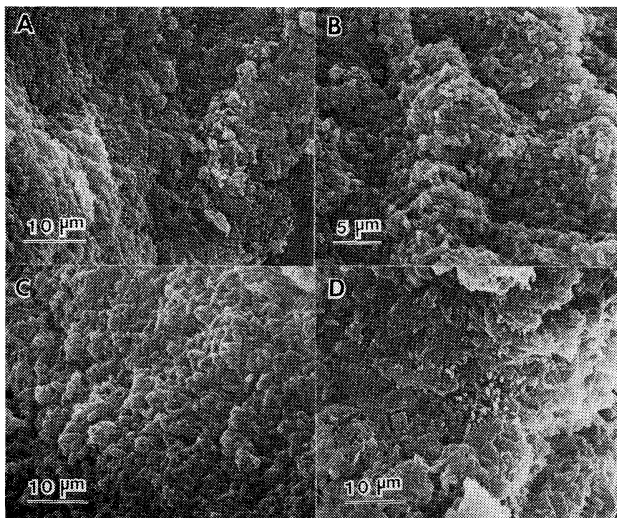


Fig. 7. Scanning electron micrographs of bacteria attached to the chaetognath carcasses in series A after the 14th (A, B, C) and 21st (D) day of death. An embedded mass of bacteria of obscure shape covers the carcasses, but bacteria decrease on the 21st day.

温 19.5°C, 比重 1.029) を沈降する速度を測定したときに、やむしが落下した状態を Fig. 10 に示した。やむしはほぼ水平、二重に折れ重なって水平あるいは鉛直の 3 つの方法で落下した。まれに途中で水平から鉛直に、鉛直から水平に方向を変えて落下することもあった。3 種類の落下様式が発生する頻度およびその沈降速度を Table 2 に示した。死んだやむしが鉛直に落下することは少なく、大部分が水平に落下した。平均の沈降速度は頻度の高い水平の場合 4.1 mm/秒であった。したがって 1 時間には約 15 m 落下することになる。この値を野外にあてはめると東京湾奥部 (水深約 13 m) ではやむしは死後 1 時間たらずで海底に到達することになる。そう

なるとやむしのデトリタス化はシリーズ B に近い状態が進むものと考えることが妥当である。

死んだやむしは 1 日に 354~414 m 落下すると計算された (Table 2)。APSTEIN (1910) は数種類の動物プランクトンの沈降速度を調べ、やむし類の沈降速度は 435 m/日 であると報告している。したがってこれは死体の速度とほぼ同じである。

## 5. やむしの崩壊とデトリタス化の見積り

NAGASAWA *et al.* (1984) は頭の一部が欠損する異常なやむしを駿河湾から採集し、このような損傷個体は多数の細菌に攻撃されているものの、採集時に生きてい

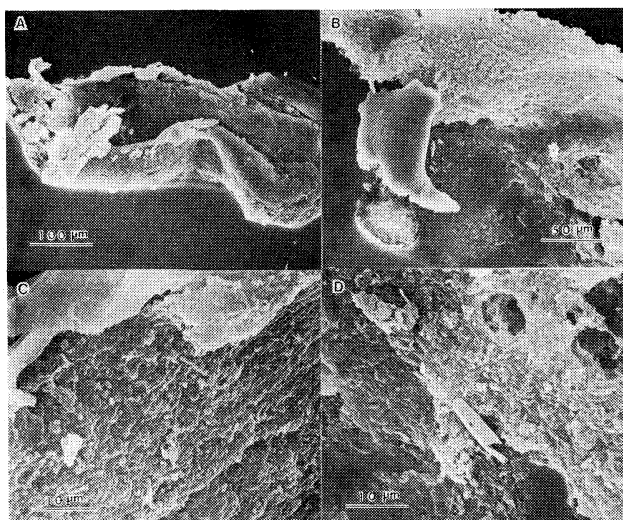


Fig. 8. Scanning electron micrographs of carcass pieces (A, B) and embedded bacteria (C, D) in series A after the 28th day of death. Pieces of carcasses present a rough appearance due to their degradation process.

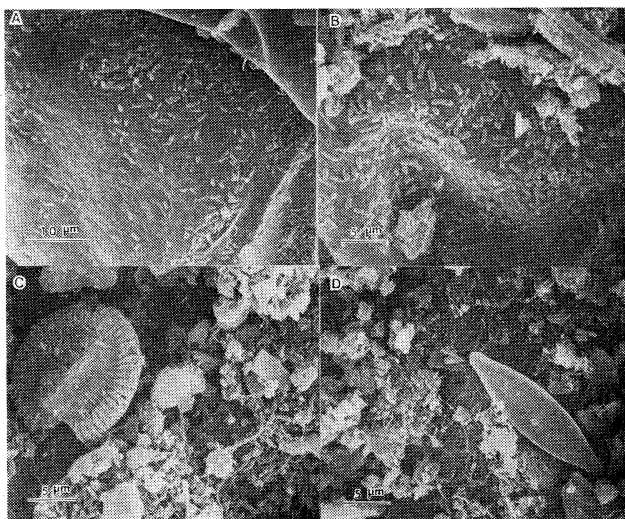


Fig. 9. Scanning electron micrographs of bacteria attached to chaetognath carcasses in series B after the first day of death. A small number of bacteria are attached (A, B), whereas diatom frustules and other pieces are abundant together with an even fewer number of bacteria (C, D). Body tissues of chaetognath carcass become fibrous (D).

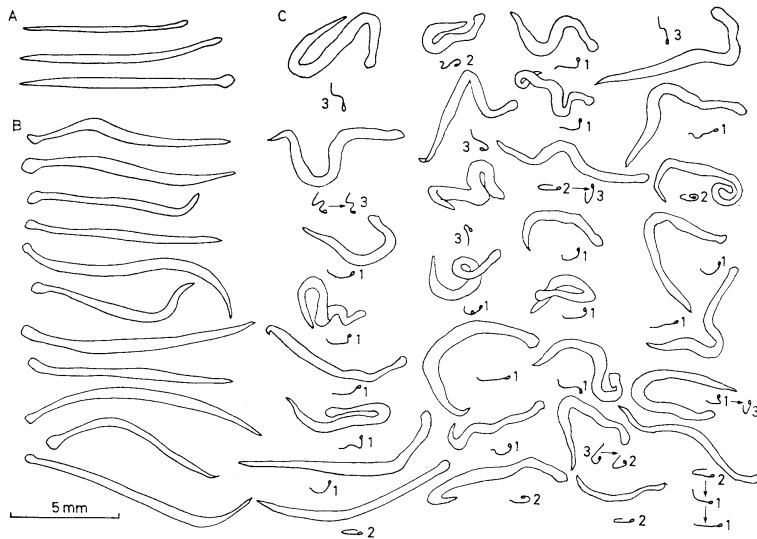


Fig. 10. Diagram showing shapes of healthy (A), unhealthy (B) and dead (C) specimens of chaetognaths. C shows how some chaetognath carcasses came down; three types of sinking such as horizontal, folded and horizontal, and vertical. Occasionally the type of sinking changed on the way (2 $\rightarrow$ 3, 1 $\rightarrow$ 3, 2 $\rightarrow$ 1).

Table 2. Frequency of three types of sinking and mean sinking rate of chaetognath carcasses

Type of sinking	No. of observations	Frequency (%)	Mean speed of sinking			
			mm/sec( $\pm$ SD)	cm/min	m/h	m/day
1. Horizontal	87	70.7	4.1 $\pm$ 0.9	24.6	14.8	354
2. Folded, horizontal	27	22.0	4.7 $\pm$ 0.9	28.2	16.9	406
3. Vertical	9	7.3	4.8 $\pm$ 0.9	28.8	17.3	414
Total	123	100.0				

た証拠があることを報告した。また頭が欠損するやむしは 25 m 以浅に多く、全体の10%を占めた。これらのやむしは生きながらに細菌に侵され、体が崩壊しつつあり、早晩死に至る個体である。NAGASAWA *et al* (1984) によれば、このような過程を経てデトリタス化するやむしは個体群全体の少なくとも2~13%である。

NAGASAWA (in press) はぶかっこうな異常なやむしを東京湾からしばしば採集し、それらの体表や体の内部に細菌が付着していることを示した。異常なやむしが全体に占める割合は1979年7月には平均で約12%、1982年6月には平均で約4%であった。これらの値は駿河湾における損傷個体がやむし群集に占める値の範囲と一致する。生存中から細菌が侵襲している異常なやむしは損傷

活動や生殖活動を営んでいるが、正常な個体に比べ、それらの活動は明らかに低下しており (NAGASAWA, in press) 死がまちがい個体であると考えられる。

駿河湾、東京湾におけるやむしの損傷個体または異常なやむしの出現に関する以上の資料に基づいて、次のことが推定される。やむし全体の約10%は生存中に細菌の侵襲をうけ、やがて死亡し、さらに細菌による分解をうけてデトリタス化が進む。

ところで、死んだやむしの沈降速度の測定からやむしは死後1時間たらずで海底に達することが推定された。海底に達した死体は底生生物に捕食されるかもしれないが、一部は捕食されずにデトリタス化が進むものと思われる。やむしの頭部はキチン質の部分が多く、他の部分



に比べて分解が遅く、実験室では35日を経ても残っていた。したがって、やむしの死骸が海底でバラバラになっても頭部は見分けやすい形で残る可能性がある。沿岸海域の海底近くにはやむしの頭部が珪藻の殻、甲殻類の脱皮殻、動物の糞塊とともに存在すると考えられる。今後、これを実証するための調査を実施すること、やむしの分解に関与する細菌の種の同定、分解過程における細菌相の変化など微生物学的な側面の研究を行なうことが必要である。

#### 文 献

- APSTEIN, C. (1910): Hat ein Organismus in der Tiefe gelebt, in der er gefischt ist? Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., **3**, 17-33.
- FUKAMI, K., U. SIMIDU and N. TAGA (1981): Fluctuation of the communities of heterotrophic bacteria during the decomposition process of phytoplankton. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **55**, 171-184.
- FUKAMI, K., U. SIMIDU and N. TAGA (a): Microbial decomposition of phyto- and zooplankton in seawater I. Changes in the organic matter. Mar. Ecol. (in press)
- FUKAMI, K., U. SIMIDU and N. TAGA (b): Microbial decomposition of phyto- and zooplankton in seawater II. Changes in the bacterial community. Mar. Ecol. (in press)
- HARDING, G. C. (1973): Decomposition of marine copepods. Limnol. Oceanogr., **18**, 670-673.
- NAGASAWA, S. (1984): Laboratory feeding and egg production in the chaetognath *Sagitta crassa* TOKIOKA. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **76**, 51-65.
- NAGASAWA, S.: Ecological significance of deformed chaetognaths associated with bacteria. Bull. Mar. Sci. (in press)
- NAGASAWA, S. and R. MARUMO (1984): Feeding habits and copulation of the chaetognath *Sagitta crassa*. La mer, **22**, 8-14.
- NAGASAWA, S. and R. MARUMO (1984): The zooplankton community and its abundance in the inner and outer parts of Tokyo Bay. La mer., **22**, 277-286.
- NAGASAWA, S., U. SIMIDU and T. NEMOTO (1984): Bacterial invasion of chaetognaths under laboratory and natural conditions. J. Oceanogr. Soc. Japan, **40**, 327-333.
- WHEELER, E. H. JR. (1967): Copepod detritus in the deep sea. Limnol. Oceanogr., **12**, 697-702.

## グラム陰性バクテリオプランクトンの生物生産\*

姜 憲\*\*・関 文 威\*\*

### Biomass production of gram-negative bacterioplankton

Hun KANG and Humitake SEKI

**Abstract:** It has been considered that the bacteria in the aquatic ecosystem are important nutritional sources for zooplankton partly because the bacterial biomass occupies a large portion of particulate organic matter in the ecosystem, and partly because bacteria are adaptive to zooplankton prey by reproducing rapidly. Gram-negative bacteria have been shown to be able to assimilate dissolved organic matter, especially in the oligotrophic aquatic ecosystem, more efficiently than gram-positive bacteria by means of binding proteins that are involved in the nutrient transport system. Hence the predominance of gram-negative forms decreased with reference to eutrophication. There are significant differences between bacterioplankton and attached bacteria in various aquatic ecosystems in relation to the concentration of dissolved organic matter from the points of nutritional and chemical constituents of the organic matter.

水圏における動物プランクトンの栄養源としての細菌の重要性は次の三点から論じられるべきであろう。第一は動物プランクトンの餌料として天然に存在している懸濁態有機物中を占める細菌量の解明、第二は動物プランクトン餌料として植物プランクトンとの適性の比較、第三は細菌が生物生産を行う速度の解明である。

第一の視点に立って、まず動物プランクトンが要求する餌料濃度を考察する。PARSONS and SEKI (1969) は大きさが違う動物プランクトンに餌料として要求される懸濁態有機炭素量を解析している (図 1)。解析対象としての動物プランクトンは *Calanus finmarchicus* で、体重が 0.005, 0.05, 0.5, 5 mg の 4 段階のものを用いている。そして、要求餌量は Winberg の式 (1956) に基いて、80% の同化効率の場合を設定している。その結果、成長率が 7% の場合には、大型の *Calanus* には 100 $\mu\text{g}/\text{l}$  の懸濁態有機炭素餌料が最低必要であり、最も小型の *Calanus* には 250 $\mu\text{g}/\text{l}$  以上もの餌料が必要で

あることが明らかとされた。この解析では懸濁態炭素が水塊の不連続層でよく形成される集塊 (aggregate) が存在する環境での考察はなされていない。この解析結果で明らかにされた *Calanus* の要求懸濁態有機炭素濃度は海洋の有光層において普遍的であるが、200 m 以深の深海では存在し得ない程高い値である。成長率 0.7% の場合は 7% の場合より要求餌料濃度は低いとしても、体重 0.5 mg の *Calanus* が成長するために要求する懸濁態炭素濃度はやはり深海に実在し得ない程高い値である。さらに動物プランクトンの捕食は餌料濃度に依存して開始したり停止したりする。この餌料濃度は *Pseudocalanus* においては 58  $\mu\text{g}\cdot\text{C}/\text{l}$ , *Euphausia pacifica* においては 131  $\mu\text{g}\cdot\text{C}/\text{l}$  であり (PARSONS, 1967), *Calanus* において約 70  $\mu\text{g}\cdot\text{C}/\text{l}$  (ADAM and STEELE, 1966) などが知られている。このように、摂餌の開始に影響する餌料密度の効果は、海洋のほとんどの場所で、常に限定要因になるものと推察される (図 2)。

つぎに、動物プランクトンの餌料供給源は植物プランクトンだけではあり得ない例を挙げる (図 3)。太平洋と熱帯の海域では動物プランクトンと植物プランクトンとの両者が示す現存量の季節変動は被食者 - 捕食者の関係とは言い難い。

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

\*\* 筑波大学生物科学系

〒305 茨城県新治郡桜村天王台 1-1-1

Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Sakura-mura, Ibaraki 305

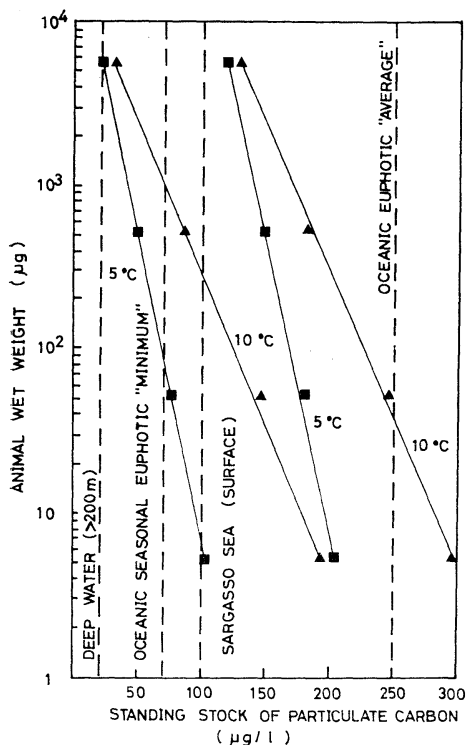


Fig. 1. Approximate standing stock of particulate carbon required by different sized zooplankton at 5 and 10°C and at two growth rates (0.7, ■-■; and 7%, ▲-▲ per day). (PARSONS and SEKI, 1970).

大型動物プランクトンを餌としている魚, *Alosa aestivialis* を Crystal Lake に導入して, 優占動物プランクトン種を大型から小型に変えた結果, 湖中の生物群集が貧栄養型から富栄養型に変化した例がある (図 4)。この場合, 貧栄養型水界では植物プランクトンが動物プランクトンの主要な餌となりえる。しかし, 小型の動物

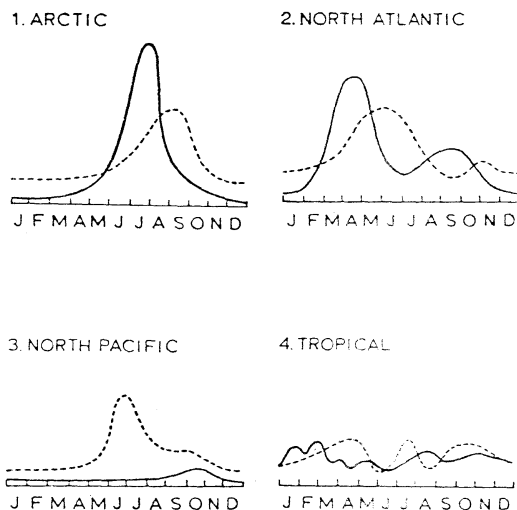


Fig. 3. Summary of seasonal cycles in plankton communities (— changes in phytoplankton biomass; --- changes in zooplankton biomass; HEINRICH, 1962)

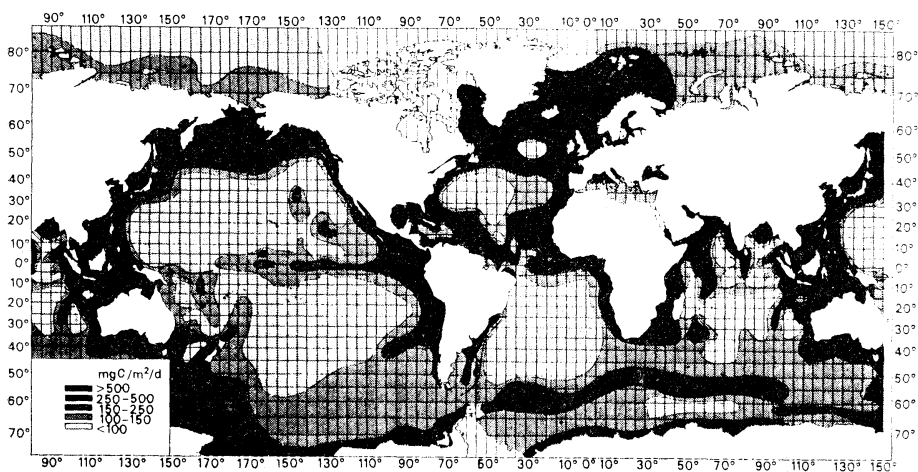


Fig. 2. Primary production in the world's oceans in mgC fixed per square meter per day. (map 1. 1. in Atlas of the Living Resources of the Seas F.A.O., ROME, 1972)

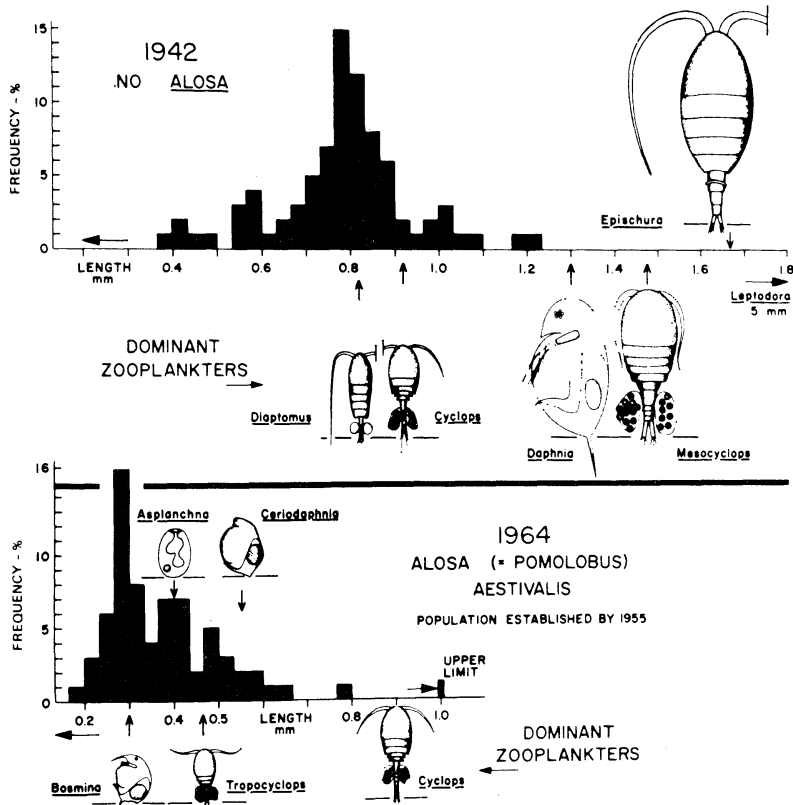


Fig. 4 Size-frequency diagrams indicating the effect of the introduction of an obligate planktivore on the size — hence, species composition — of the crustacean zooplankton of a small lake. (BROOKS and DODSON, 1965.)

プランクトンしか生息していない富栄養型の水界では、植物プランクトンの他にデトリタス、細菌などの小型懸濁粒子が動物プランクトンの餌として重要性を帯びてくることになる。これに関連して、富栄養化に伴った各水界の有機物質組成分布の変化が解析されている(図5)。両極端の例として富栄養型水界の霞ヶ浦と貧栄養型水界の太平洋とを比較してみよう。溶存態有機物の量を100とした時、平均的な組成分布は、霞ヶ浦において植物プランクトン 20、バクテリア 10、デトリタス 2であるが、太平洋においてデトリタス 0.1、植物プランクトン 0.02、バクテリア 0.002である。このように富栄養型の水界では細菌が水中の有機物成分を占める重要性は貧栄養型の水界より高くなっている。したがって、すべての水界生態系において、貢献の仕方は様々であるとしても細菌が生物生産過程で動物プランクトンの餌料として重要な位置を占めていることに疑いはない。

ほとんどすべての水界生態系では溶存態有機物は生物

作用による生産と消費との過程が平衡状態にあるために、濃度的にはほぼ定常状態にあることが知られている。そして二つの生物作用のうち消費過程は主に従属栄養細菌によってなされている。そして溶存態有機物はほとんどの水域で 1 mg/l 以下の濃度で存在している。この準位での有機物濃度を利用して生活できる生物は、ごく限られた特定の細菌群であることが判明している (SEKI, 1982)。これらの細菌群は主に自由遊泳して生活する形態を有するもの、つまりバクテリオプランクトンである。

一般に細菌は細胞膜の物理構造によってグラム陰性菌とグラム陽性菌に区別されるが、グラム陰性菌は陽性菌より栄養摂取において優れていることが判明している (HAROLD, 1972)。グラム陰性菌は細胞膜を構成するリポ多糖類と原形質膜との間に周辺結合蛋白質が存在し、栄養物質を能率よく捕獲して、細胞膜の物質輸送に関与している細胞膜結合担体 (carrier) に渡すからである。

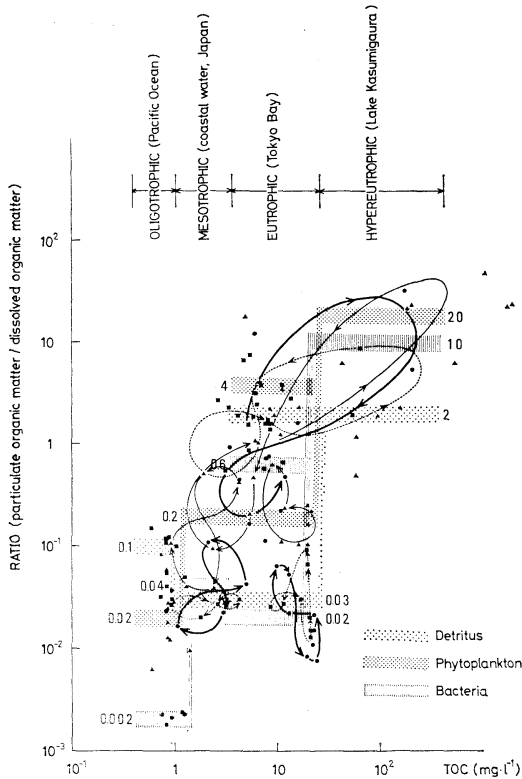


Fig. 5. Constituent distribution of organic matter in various aquatic environments with reference to eutrophication. (SEKI, H. and NAKANO, H. 1982)

このように栄養摂取機構のうえから、低濃度の栄養環境におけるバクテリオプランクトン群集はグラム陰性菌が大部分を占めていることが推察される。事実、ZOBELL (1946) による海洋中の天然細菌相と KUSNEZOV (1959) による湖水中の天然細菌相の研究によれば、99%程度のグラム陰性菌が貧栄養型水中で検出されている。これに加えて、中栄養型と富栄養型の淡水池でグラム陰性バクテリオプランクトンの生物生産における役割を研究した結果 (KANG and SEKI, 1983) を示そう (図6-10)。

中栄養型淡水池新池における溶存態有機炭素の濃度とグラム陰性バクテリオプランクトンの密度との関係には、顕著な季節的変動が認められる (図6-7)。この変動様式に基いて、1年間を4期にわけてこの両者の関係を数理解析して、図8-10に示す結果を得ている。各図の上半分は両者の現存量の変動を正弦曲線に回帰し、その曲線式を微分して得られる。1日当りの変化量を図の下半分に示したものである。溶存態有機炭素の濃度における

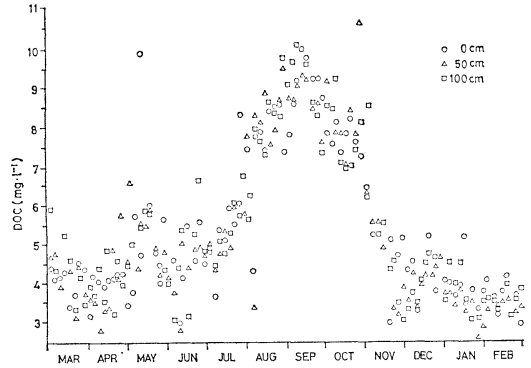


Fig. 6. Seasonal distribution of dissolved organic carbon (DOC) in the water of Shin-ike Pond. (KANG and SEKI, 1983).

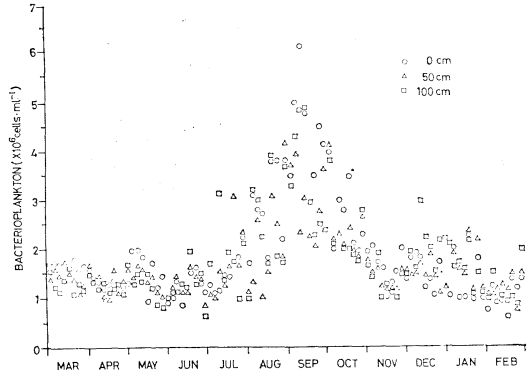


Fig. 7. Seasonal distribution of gram-negative bacterioplankton in the water of Shin-ike Pond. (KANG and SEKI, 1983).

増加の始りとグラム陰性バクテリオプランクトンの密度における増加の始りとの間にズレがみえる。このズレは1期において5日間 (図8)、2期において4.5日間 (図9)、3期において0日間 (図10)、4期においては36日間 (図11)であった。この現象は、グラム陰性バクテリオプランクトンの栄養摂取速度が非常に速いので植物プランクトンブルームの初期においては植物プランクトンから溶存態有機物が水中に放出され始めても、溶存態有機物の現存量は見掛上ふえない。その後、植物プランクトンから供給される溶存態有機物量がグラム陰性バクテリオプランクトンによる同化速度以上に増加してくれば水中の溶存態有機物濃度がはじめて増加を始める。このようにグラム陰性バクテリオプランクトンの変動に一定誘導期において、溶存態有機物濃度が変動している。このような様式により、中栄養型淡水池で溶存態有機物は

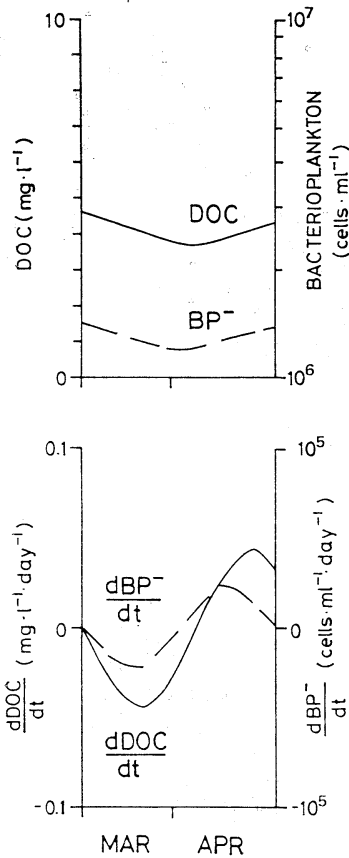


Fig. 8. Mathematical models of the abundance (DOC) and its fluctuation rate ( $d\text{DOC}/dt$ ) of dissolved organic carbon ( $F=15.04$ ,  $F_{0.01}=8.53$ ), as well as the abundance ( $\text{BP}^-$ ) and its multiplication rate ( $d\text{BP}^-/dt$ ) of gram-negative bacterioplankton ( $F=4.51$ ,  $F_{0.05}=4.49$ ) of Shin-ike Pond during the first period (sample number=18). (KANG and SEKI, 1983).

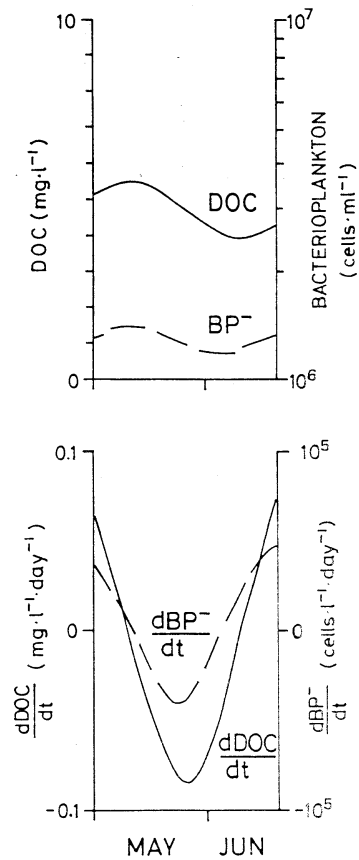
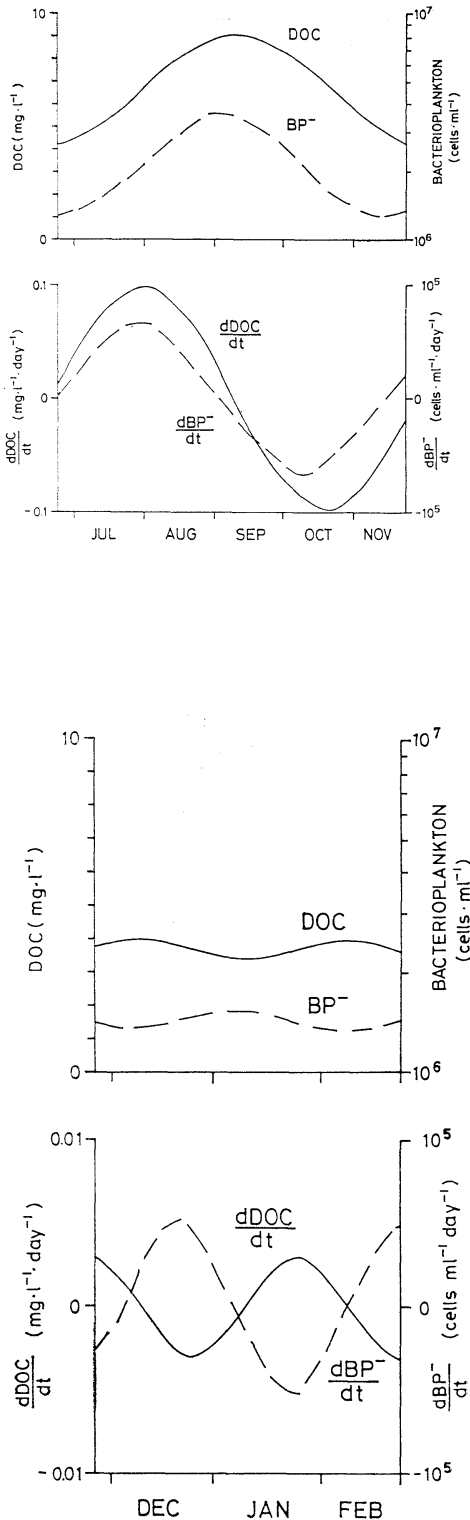


Fig. 9. Mathematical models of the abundance (DOC) and its fluctuation rate ( $d\text{DOC}/dt$ ) of dissolved organic carbon ( $F=22.21$ ,  $F_{0.01}=9.07$ ), as well as the abundance ( $\text{BP}^-$ ) and its multiplication rate ( $d\text{BP}^-/dt$ ) of gram-negative bacterioplankton ( $F=5.58$ ,  $F_{0.05}=4.67$ ) of Shin-ike Pond during the second period (sample number=15). (KANG and SEKI, 1983).

グラム陰性バクテリオプランクトンの餌料となることが明らかとなった。

ところで、この天然細菌相を占めるグラム陰性菌の優占性は、水界環境の栄養準位の上昇によって低下することが三種類の 水界、すなわち、貧栄養型の Campbell River 河口域、典型的中栄養型の新池、富栄養型との境界附近の準位にある中栄養型沼の筑波大学構内松美池で明らかとなった。すなわち、Campbell River 河口域ではグラム陰性菌が占める割合が約97%であり、新池では約80%、松美池では約60%であることが認められ

た。一方、水中の懸濁物に付着しているグラム陰性菌は環境水中の溶存態有機物濃度とは直接的な関係は認められない。各水界における浮遊性と付着性の細菌群は、溶存態有機物濃度との関係において統計的に有意性が認められた (図 12)。すなわち、新池におけるバクテリオプランクトンにおいては ①  $Y = -4.10 \times +64.33$  ( $F=6.87$ ,  $F_{0.05}=4.04$ ) 新池における付着細菌においては ②  $Y = -7.43 \times +92.90$  ( $F=5.12$ ,  $F_{0.05}=4.04$ ) 松美池におけるバクテリオプランクトンにおいては ③  $Y = -7.43 \times +78.8.30$  ( $F=9.32$ ,  $F_{0.01}=6.90$ ) 松美池に



←Fig. 10. Mathematical models of the abundance (DOC) and its fluctuation rate ( $d\text{DOC}/dt$ ) of dissolved organic carbon ( $F=374.12$ ,  $F_{0.01}=7.24$ ), as well as the abundance ( $\text{BP}^-$ ) and its multiplication rate ( $d\text{BP}^-/dt$ ) of gram-negative bacterioplankton ( $F=103.56$ ,  $F_{0.01}=7.24$ ) of Shin-ike Pond during the third period (sample number=46). (KANG and SEKI, 1983).

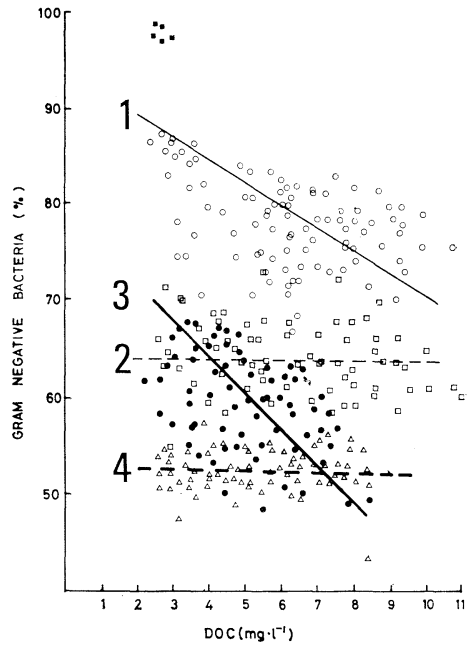


Fig. 12. The relationships between the gram-stain bacterial communities and concentration of dissolved organic carbon in a pond and bog. Bacterioplankton (○) and attached bacteria (□) in a pond, Shin-ike, bacterioplankton (●) and attached bacteria (△) in a bog, Matsumi-ike.

←Fig. 11. Mathematical models of the abundance (DOC) and its fluctuation rate ( $d\text{DOC}/dt$ ) of dissolved organic carbon ( $F=4.83$ ,  $F_{0.05}=4.26$ ), as well as the abundance ( $\text{BP}^-$ ) and its multiplication rate ( $d\text{BP}^-/dt$ ) of gram-negative bacterioplankton ( $F=4.96$ ,  $F_{0.05}=4.26$ ) of Shin-ike Pond during the fourth period (sample number=26). (KANG and SEKI, 1983).

おける付着細菌においては ④  $Y = -4.02 \times + 53.80$  ( $F=5.17$ ,  $F_{0.05}=3.94$ ). ①と②との回帰直線が交わる点における溶存態有機物の濃度は  $15.4 \text{ mg/l}$  であり、この濃度においては新池に生息する浮遊性と付着性のグラム陰性菌にとっては栄養環境が同じであることを示唆している。すなわち、細菌の栄養源となってる同化され易い溶存態有機物の濃度は固体表面のない水中と懸濁物周辺と同じ状態になってると考えられる。また②と③との交点は  $4.62 \text{ mg/l}$  であるから新池における  $15.4 \text{ mg/l}$  と松美池における  $4.62 \text{ mg/l}$  の濃度の有機物は天然細菌群集にとって全く同じ栄養価であることを示している。この結果は、貧栄養型水塊ほど溶存態有機物を占める腐植質が多くなるという従来の知見と一致している (VALLENTYNE, 1957)。一方、細菌が摂取可能な物質の最低濃度は貧栄養型、中栄養型、富栄養型の水界でそれぞれ  $0.5$ ,  $5$ ,  $50 \text{ mg/l}$  であることが判明している (JANNASCH, 1967)。したがって、図 10 に示した研究結果、細菌の栄養摂取様式からの微生物学的側面と水中の有機物の定性定量的な化学的側面とから妥当な現場観測結果と考えられる。

以上のように、水界のバクテリオプランクトン群集は水圏の栄養環境に応じて、グラム染色特性で表示される栄養摂取様式を変えながら、腐食連鎖の起点として重要な生態的地位を保っている。

#### 文 献

- ADAMS, J. A. and J. H. STEELE (1966): Shipboard experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus* (Gunnerus) In: Some Contemporary studies in marine science. BARNES, H. led. Allen and Unwin Ltd., London, 19-35.
- BROOKS, J.L. and S.I. DODSON (1965): Predation, body size, and composition of plankton. Science, **150**, 28-35.
- HAROLD, F. M. (1972): Conservation and transformation of energy by bacterial membrane. Bacteriol. Rev., **36**, 172-230.
- HEINRICH, A.K. (1962): The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. J. Cons. Int. Explor. Mer. **27**, 15-24.
- JANNASCH, H. W. (1967): Growth of marine bacteria in limiting concentrations of organic carbon in seawater. Limnol. Oceanogr., **12**, 264-271.
- KANG, H. and H. SEKI (1983): The gram-stain characteristics of the bacterial community as a function of the dynamics of organic debris in a mesotrophic irrigation pond. Arch. Hydrobiol., **98**, 39-58.
- KUSNEZOW, S. I. (1959): The Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der Seen. Veb. Deutscher Verlag der Wissenschaften., Berlin. 301.
- PARSONS, T. R., R. J. LEBRASSEUR and J. D. FULTON (1967): Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton. J. Oceanogr. Soc. Japan., **23**, 11-18.
- PARSONS, T. R. and H. SEKI (1970): Importance and General Implications of Organic Matter in Aquatic Environments. In: Organic Matter in Natural Waters. HOOD, D. W. (ed.), University of Alaska, Fairbank, 1-27.
- SEKI, H (1982): Organic Material in Aquatic Ecosystem. CRC Press, Inc: Boca Raton. Florida. 201.
- SEKI, H. and H. NAKANO (1981): Production of bacterioplankton with special reference to dynamics of dissolved organic matter in a hypertrophic lake. Kieler Meeresforsch., Sonderh., **5**, 408-415.
- VALLENTYNE, J. R. (1957): The molecular nature of organic matter in lakes and oceans with lesser reference to sewage and terrestrial soils. J. Fish. Res. Canada, **14**, 33-82.
- WINBERG, G. G. (1956): Rate of metabolism and food requirements of fishes. Nauchnye Trudy Belorusskovo Gosudarstvennovo Universiteta imeni V. I. Lenina. Minsk. F. E. J. FRY and W. E. RICLER (ed.) Transl. Ser. No. 194. Fish. Res. BD. Canada, 253.
- ZOBELL, C. E. (1946): Marine microbiology. Chronica Botanica Press. Waltham, 240.



## 淡水池の落葉分解期における微小動物群集の動態\*

草野 晴 美\*\*・渡 辺 泰 徳\*\*

### Dynamics of a microphagotroph community in a small freshwater pond

Harumi KUSANO\*\* and Yasunori WATANABE\*\*

**Abstract:** A microphagotroph community was studied in the course of leaf-litter decomposition in a small pond. The mechanism of community dynamics was studied by (1) analyzing a changing pattern of taxa composition and controlling factors with multivariate analysis, and (2) comparing population dynamics and food habits between dominant taxa. The important factors affecting the change of taxa composition were water temperature, amount of detritus on leaf-litter surface, and densities of bacteria and small flagellates. However, dry weight loss of leaf litter did not affect the taxa composition. Thus, the leaf litter influenced the dynamics of microphagotroph community through its decomposers; i. e., litter-feeding macrobenthos producing detritus on litter surface and bacteria as food resources of microphagotrophs. In addition, predation and interspecific competition between microphagotrophs also affected the dominant-taxa replacement, when the environmental conditions described above were relatively stable.

Seasonal and short-term successions of various inland-water communities are discussed, and perspectives in community ecology of microphagotrophs is suggested.

#### 1. はじめに

微小動物とは、原生動物と輪虫、線虫、腹毛類などの微小後生動物を含む微小食餌栄養動物 (microphagotrophs) を示す。これらは、河川、湖沼など様々な陸水に広く分布し、一般に増殖速度が高く、不安定な動態を示す場合が多い。それ故に食物連鎖においては、微小動物の現存量から推測される以上の役割を果たすと考えられている (FENCHEL, 1967)。また、代謝回転率が高いため、栄養塩の回帰に重要な役割を果たすという報告もある (JOHANNES, 1964, 1965, BARSDATE & PRENTKI, 1974)。微小動物の体サイズはおよそ 1 mm 以下であり、その食物は主として、細菌、微小藻類、あるいは他の微小動物である。特に細菌食者は、細菌の密度を抑えるこ

とによって細菌の活性を高め、有機物の分解を促進すると言われている (WATANABE, 1975, FENCHEL & HARRISON, 1976)。また、原生動物、後生動物を問わず、食物をめぐる種間競争 (MÜLLER & LEE, 1977) や捕食関係 (TAYLOR, 1980, SANDON, 1932) があるので、群集の遷移機構や変動要因の野外研究では、特定の分類群だけでなく、微小動物全体を調査する必要がある。

微小動物群集に関する生態学的研究は、これまでも多くなされてきたが、その目的や考え方は様々に異なっている。本報では、淡水池の落葉分解期における微小動物群集の遷移機構と変動要因について紹介し、特に微小動物のもつ生理的特性と関連させて、微小動物の群集生態学の問題点を議論したい。

#### 2. 遷移機構の研究手法

研究の方法は、室内実験と野外観察に大別できる。前者は、主に捕食や種間競争などの種間関係によって起こる優占種の交代や微小遷移のしくみ、特定の環境要因

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

\*\* 都立大学理学部生物学教室

〒158 東京都世田谷区深沢 2-1-1

Department of Biology, Tokyo Metropolitan Univ.,  
Fukazawa 2-1-1, Setagaya-ku, Tokyo 158

の効果を解明するために行なわれている。その内容は、種構成や環境要因が厳密に制御された培養系（多くの例がある）から、野外のサンプルをそのまま用いたマイクロコスム (BICK & MÜLLER, 1973, BICK & SCHMERENBECK, 1971) まで様々であるが、一般に種組成や環境要因が制限される上、空間的に均一な系に単純化されることが多い。一方、自然条件下での微小動物の動態や環境要因の変化を詳しく調べる野外研究は、具体的な個々の生息場所で、実際どの要因によってどのように群集が変化するかを推定する目的で行なわれる。微小動物の野外観察には、採集と検鏡が必要であるが、地形の複雑な池沼や河川の付着層などでは、採集の方法も多種考案され、比較検討されている (BAMFORTH, 1982, PAUL *et al.*, 1977)。特に付着層や落葉層では、多種の生物が混在し、多数の環境要因が同時に働くので、解析が困難であるが、室内条件とのギャップを補う野外研究が必要である。

本研究においては、池底の落葉分解に伴って見られる微小動物群集の経時的な変化を観察するために、均一にそろえた落葉を入れたプラスチック容器を池底に設置した。自然の落葉層は、樹種、分解程度などの条件が不均一であり、一地点で同時に採集した落葉上の微小動物の分類群構成が異なる場合があるからである。この方法は細菌や糸状菌などの微生物の研究でよく使われるリターバックと微小動物の採集容器を兼ねたものである。野外研究では、このような人為的な操作が解析をしやすくすると考えられる。また野外研究でのもう一つの策である統計学、特に多変量解析 (USHER *et al.*, 1979) を応用した。

### 3. 落葉の分解と微小動物群集の変化

#### (1) 季節遷移

本研究は、自然教育園 (東京都港区) 内の淡水池「水鳥の沼」(900 m<sup>2</sup>, 最大水深 80 cm) で行なった。周年の季節的遷移の調査で、以下のことが明らかになっている (HATANO & WATANABE, 1981)。微小動物は、夏季、特に8月に分類群数、個体数ともに最低となり、秋から翌初夏にかけて各分類群が次々に個体数のピークをもつ (図 1 および 2)。この池は、樹木で覆われているため毎年秋と晩春に多量の落葉が入り、池底で腐泥化するが、微小動物が多く見られる遷移期間は、秋の落葉が腐泥化する時期と一致する。また落葉層では水中や腐泥 (落葉層下 70~80 cm 堆積) 中よりも多様な分類群構成が見られ、微小動物が落葉の分解からはじまる腐食連鎖

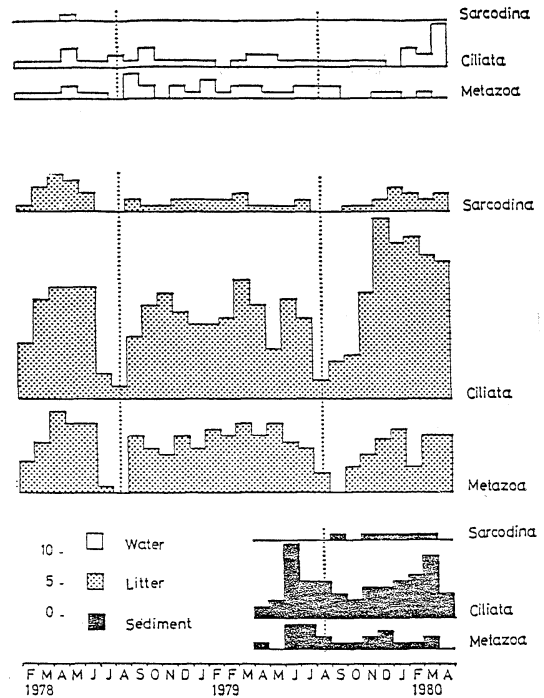


Fig. 1. Seasonal change of the number of taxa in the water, litter and sapropel layers in Mizutori-no-numa Pond, Tokyo.

に依存していることが推測された。落葉の分解は土壌、陸水においてごく一般的に見られる現象であり、微小動物が密接に関与することが指摘されながら、直接分解者ではない彼らの出現と落葉分解の関係については、ほとんど研究されていない。そこで、本研究では晩秋から晩春にかけての落葉分解過程において、落葉上の微小動物の変化を追い、その遷移機構を推定した。

#### (2) 落葉分解期の群集動態

調査に用いたプラスチック容器を図 3 に示す。落葉樹種の一つであるイイギリ *Idesia polycarpa* の落葉を一定のサイズ (直径 47 mm, 乾重量約 100 mg/disk) にそろえて入れ、池底の落葉層上に固定した。設置は1979年12月25日 (WS シリーズ) と1980年3月25日 (S シリーズ) に行ない、両シリーズとも1980年5月末まで毎週ないしは隔週に採取した。ここでは、特に落葉部に出現した微小動物、すなわち、落葉表面で匍匐または固着するものおよび落葉のごく周辺部 (落葉層間隙水と見なす) に浮遊するものについて述べる。微小動物の変化について以下の二つの方法で解析を行なった。第一に、2シリ

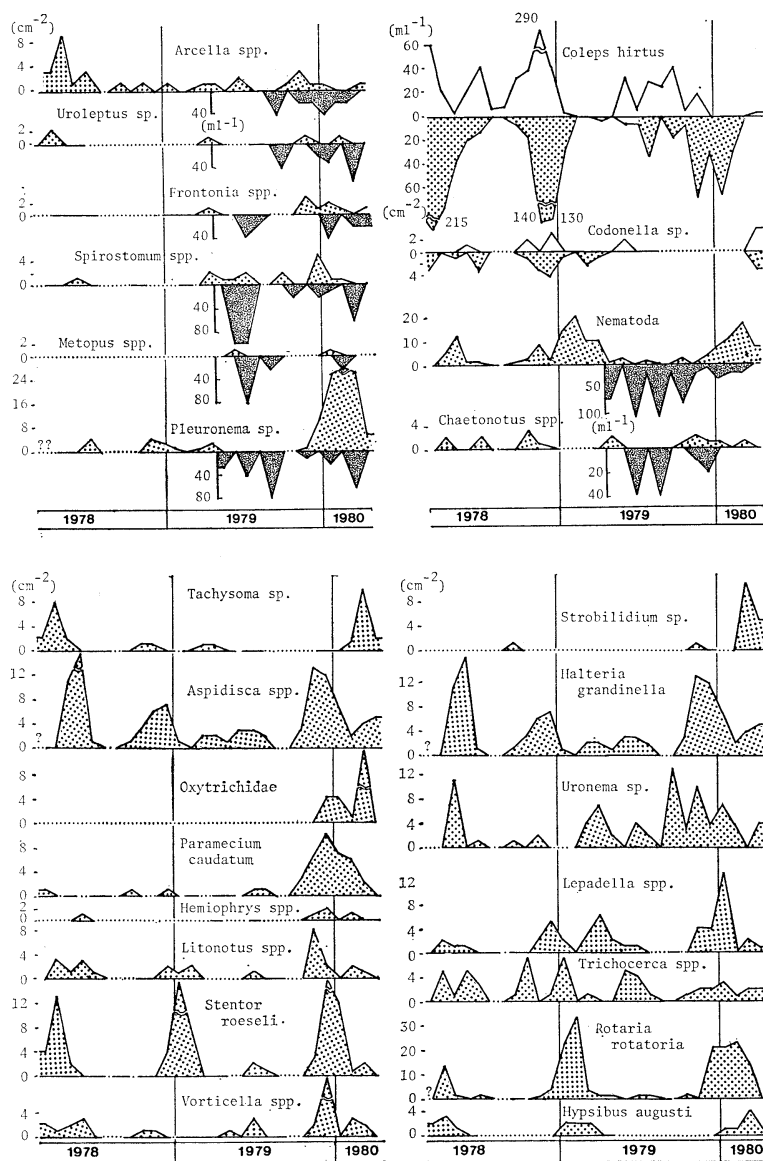


Fig. 2. Seasonal variation of microphagotroph taxa in the water (white area), litter (dotted area) and sapropel (dark area) layers.

ーズ間で分類群構成の変化パターンを主成分分析によって比較し、主成分からその変動要因を推定した。種々な分類群を含む分類群構成は非常に複雑であるため、変化のパターンを把握するためには主成分分析が、また主要因の推定には相関分析が有用である。第二に、種間関係に起因する変化は分類群数の多い野外データから統計的に把握しにくいので、優占分類群の交代や各分類群の動態と食性を比較することにより検討した。

<落葉部の環境要因>

水温、落葉乾重量、落葉表面のデトリタス量を図4に示す。落葉乾重量の初期の急激な減少は KAUSHIK & HYNES (1968, 1971) によれば水溶性成分の溶出を示すとみられ、両シリーズとも腐泥化後期の減少との間に停滞期が見られた。落葉表面上に蓄積するデトリタスには、落葉食性のヨコエビ *Jesogammarus* の糞が多く含まれていた。落葉表面積当たりの細菌数、小型鞭毛虫

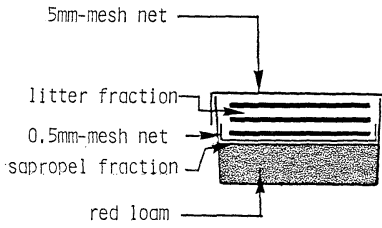


Fig. 3. The experimental vessels used for the community analysis during litter decomposition period.

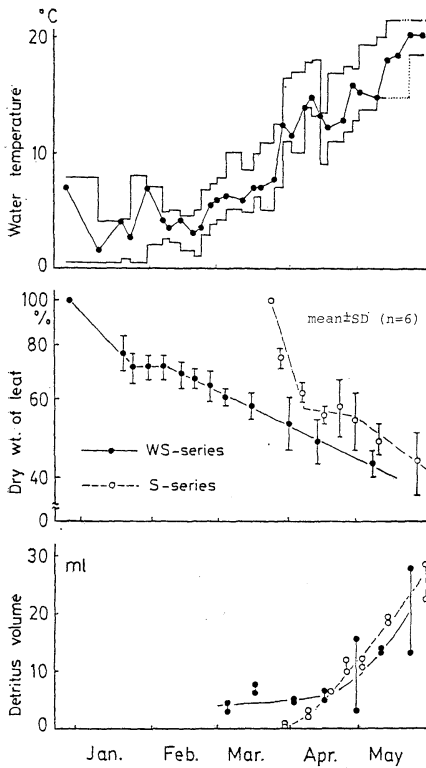


Fig. 4. Changes in environmental variables during the experimental period. Top: water temperature (max., min. and mean). Middle: Dry weight of the leaf litter. Bottom: Detritus volume on the litter surface.

(体サイズ  $20\mu\text{m}$  以下) 数を図 5 に示す。細菌数は 1 回、小型鞭毛虫数は 2 回のピークがあり、後者の場合は両シリーズで異なる時期に見られた。各要因間の相関を表 1 に示す。水温、落葉乾重量、デトリタス量は、いずれも単調変化なため、有意な相関が得られたが、他は統計学

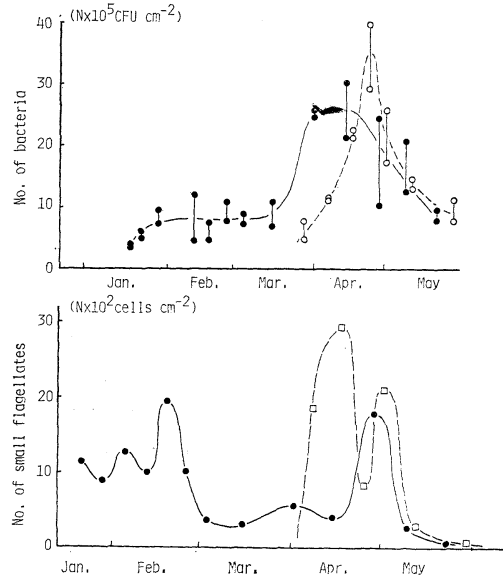


Fig. 5. Dynamics of bacteria and small flagellates ( $<20\mu\text{m}$ ) in the leaf-litter fractions of WS-series (solid line) and S-series (broken line).

上独立な変化のパターンをもつと考えられた。

#### <微小動物群集の変化>

この調査期間中、落葉部に 75 分類群 (94 種以上) の微小動物が観察された。低密度 ( $5\text{cm}^{-2}$  以下) の個体数は計数時の誤差が相対的に大きくなるため、主要出現分類群 ( $5\text{cm}^{-2}$ , かつ 15 サンプル以上に出現) を対象にして構成の変化を両シリーズで比較し、変動要因を推定した。まず 25 主要分類群をその動態パターンに従い、クラスター分析によって 10 グループにまとめた (図 6)。

*Coleps hirtus* 等 4 種の繊毛虫はグループ化されず、独特な変化のパターンをもっていたことがわかる。次に、10 グループからなる構成の変化について主成分分析を行った。その結果、第三主成分までで、総分散の 62% (I, 23.66%, II, 20.42%, III, 18.00%) を占めた。第一、二主成分空間での各サンプル (グループ構成)、各グループの成分負荷を図 7 (上) に示す。構成の変化 (図中の数字が時系列を示す) を第一主成分について見ると、両シリーズとも単調増加で、S シリーズは WS シリーズの後半期に相当する。このことから、第一主成分は水温に関連したグループ構成の変化を説明すると予想される。第一主成分は、水温、落葉乾重量、デトリタス量のいずれにも有意な相関をもつが、落葉乾重量は扁相

Table 1. The correlation matrix of the five environmental factors in Mizutori-numa Pond.

	water temperature	detritus volume	dry weight of litter	density of bacteria
detritus volume	0.772*			
dry weight of litter	-0.728*	-0.636*		
density of bacteria	0.385	0.212	-0.344	
density of flagellates (<20 $\mu$ m)	-0.209	-0.383	0.296	0.062

\* significant at the 1% level.

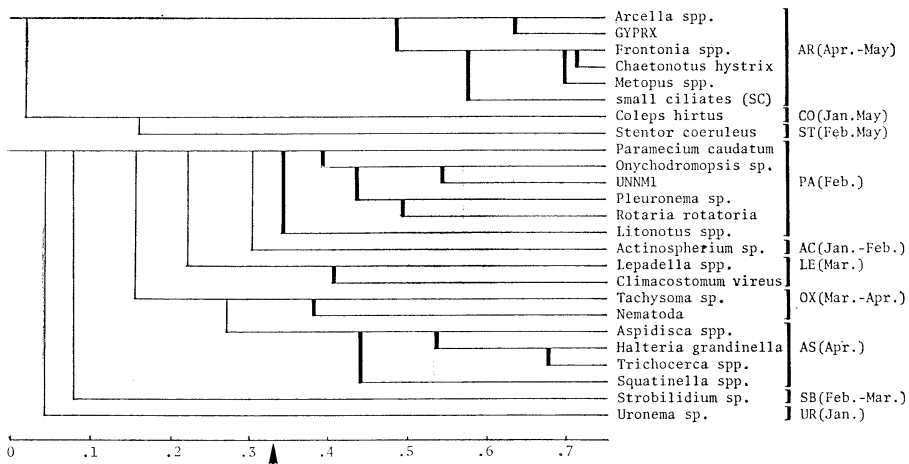


Fig. 6. Cluster analysis for the 25 common taxa in leaf fractions. The thick vertical lines join taxa found to be associated at 5% level. Respective groups of associated taxa are expressed by two capitals with their peak periods in parentheses.

係数が低く ( $r_p = -0.191$ ), 主に水温 ( $r = 0.821$ ,  $p < 0.001$ ,  $r_p = 0.500$ ) とデトリタス量 ( $r = 0.807$ ,  $p < 0.001$ ,  $r_p = 0.448$ ) の効果が重要であると考えられた。FINLAY (1980) は、重回帰分析によって富栄養化した小池底泥の繊毛虫数が、酸化還元電位 (Eh) と密接な関係をもつことを示しているが、本研究では、デトリタスの蓄積が落葉表面の Eh の低下など、微小動物の微小環境条件に影響する可能性があると考えた。図 8 に本調査におけるデトリタス量と微小動物の分類群多様度 (シャノン・ウィーバー指数  $H'$ ) を示す。 $H'$  は、デトリタスの堆積が落葉表面で厚さ平均 0.3~1.0mm の時に高い値を示し、それ以上多くなると再び低下する。5月の  $H'$  の低下は水温 (18~22°C) の影響ではなく、デトリタス蓄積による落葉部の還元化によるものと推測される。同様に第二主成分についてみると、両シリーズとも一山型の変化をしており、そのピークはどちらも4月にあ

る。このことから第二主成分に要因として細菌数 ( $r = 0.589$ ,  $p < 0.001$ ) が考えられた。しかし、単独要因としては決定係数が低く ( $r^2 = 0.347$ ), 他の要因の影響が大きいと推測される。細菌数の第二主成分への回帰は、細菌の増加期で  $y = 0.14x - 1.55$ ,  $r = 0.67$  ( $y$ : 第二主成分,  $x$ : 細菌数 ( $10^{-5} \text{ cm}^{-2}$ )), 減少期では  $y = 0.14x - 2.34$ ,  $r = 0.70$  と、定数項のみに差が見られ、第二主成分の同じ値に対して減少期の細菌数が高かった。おそらく、統計学上独立として扱った要因間に因果関係が存在し、影響しあっているためであろう。例えば、落葉食性のヨコエビは、落葉上の微生物をも摂食する (KAUSHIK & HYNES, 1971) が、糸状菌を選択的に消化し、細菌はそのまま排泄するという報告がある (BÄRLOCHER & KENDRICK, 1973)。一般に陸水における落葉の分解では、糸状菌の果た役割は大きい (BÄRLOCHER, 1974) が、ヨコエビの生息は糸状菌を減少させる。従って、そ

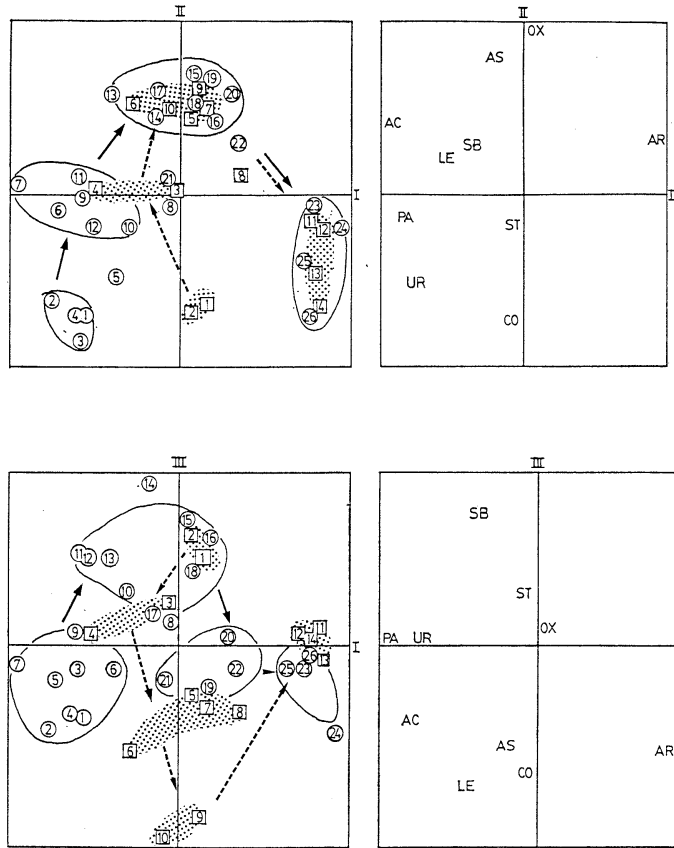


Fig. 7. Plots on the first three axes of principal component analysis of ten taxa groups. The left figures show the relative positions of 40 litter fractions. The numerals in circles and squares indicate the time series in WS-(enclosed in solid line circles) and S-(shade area) series, respectively.

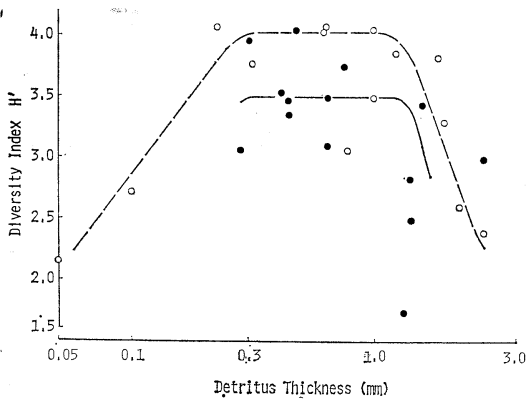


Fig. 8. The correlation between the diversity index [H'] and detritus thickness accumulated on leaf litter.

の糞を多く含むデトリタスでは細菌の成長が促進される可能性がある。図7(下)は、第一、三主成分空間にプロットした場合を示す。第三主成分についてみると、4月に、WS、S両シリーズ間で異なる変化が認められた。また、第三主成分は5月を除いて小型鞭毛虫数の増減とほぼ逆の変化をしている。しかし、相関係数は有意ではあるが低く ( $r = -0.432, p < 0.01$ )、第二主成分と同様他要因の影響が大きいと考えられる。

さらに、クラスター分析によるグループ化と各グループの成分負荷から、分類群間やグループ間の実現ニッチの差異の程度を読みとることができる (MIRACLE, 1974)。本研究での実現ニッチとは、環境要因が変化する過程で時間軸上に表わされたものであり、食物網における位置を含まない。また、各グループの成分負荷が、

Table 2. Dominant taxa replacement in WS-series. The dominant and subdominant taxa were defined here about their densities of more than 25 cm<sup>-2</sup> and 10 to 25 cm<sup>-2</sup> leaf surface, respectively.

WS-series date	dominant	subdominant
Jan. 22	Coleps	Uronema
Jan. 29	Coleps	Pleuronema
Feb. 5	Coleps	Pleuronema
Feb. 13	—	Coleps, Pleuronema Nematoda
Feb. 19	—	Coleps, Nematoda
Feb. 26	Strobilidium	Coleps, Pleuronema
Mar. 4	Strobilidium	Nematoda, Rotaria Pleuronema
Mar. 16	Nematoda	Tachysoma, Hypsibus
Apr. 2	Nematoda	Aspidisca
Apr. 15	UNSCX Nematoda	Aspidisca, Coleps
Apr. 29	UNSCX	Nematoda, Coleps
May 10	UNSCX	Coleps, Frontonia
May 23	UNSCX, Coleps	Fronthnia

そのニッチの成分に関する要因の特性を直接示すものではない。特に餌との関係では、次節で述べるように動態に時差が生じるからである。しかし、この方法は、同じ食性タイプが多種重複して出現する場合、主要因と同時に各々の出現パターンを把握できる利点がある。

<微小動物の種間関係>

調査期間中にWSシリーズの落葉部で優占した微小動物を表2に示した。ここでは、優占者を密度 25 cm<sup>-2</sup> 以上のもの、準優占者を 10-25 cm<sup>-2</sup> のものとして記載した。それによると、1~2月には自由遊泳性で小型の繊毛虫とその捕食者（これも自由遊泳性繊毛虫）が優占し、その後4月中旬にかけて匍匐性の繊毛虫や線虫に交代した。このような優占者の交代は、室内の実験やマイクロコスムで報告されるパターン（HAMM, 1964; BICK, 1960）とよく似ている。2月末から4月中旬にかけての期間は、環境要因が比較的一定した時期であり、微小動物の種間関係、すなわち餌をめぐる競争や捕食によって優占者が交代したと推測される。

微小動物には雑食性デトリタス食性の種が多い。このため、個々の分類群の動態を比較することによって捕食や競争の程度を知ることは困難であるが、食性から種間関係が推測できる2~3の例について検討した。小型繊

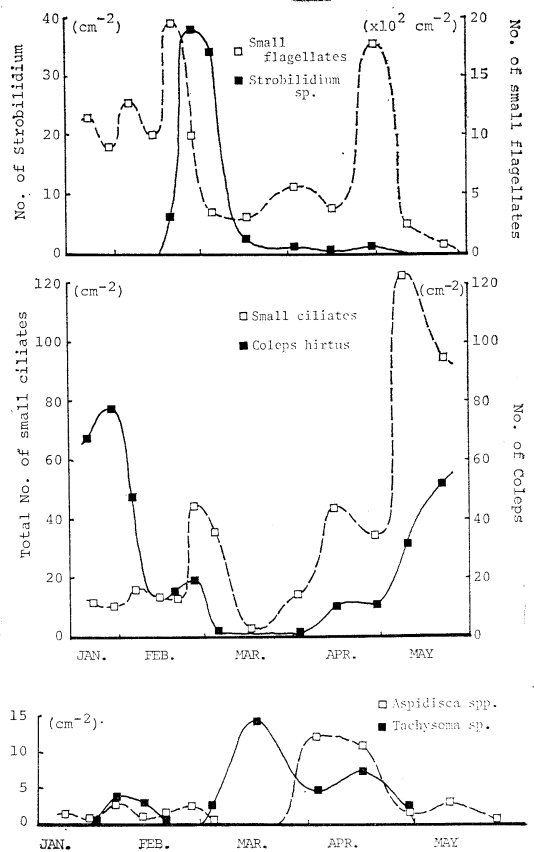


Fig. 9. Dynamics of prey predator interaction (top and middle), and of ecologically close interaction (bottom).

毛虫には、細菌食性と小型鞭毛虫食性のものが見られた。湖沼のプランクトンとしてよく出現する小型繊毛虫 *Strobilidium* sp. と餌の小型鞭毛虫の動態を図9（上）に示す。二者の2月から3月にかけての個体数ピークには約一週間の時差があり、*Strobilidium* が小型鞭毛虫に大きな影響を与えたことが考えられる。但し、4月以降、*Strobilidium* はおそらく食物以外の要因によって増加せず、4月の鞭毛虫数のピークには無反応であった。*Strobilidium* を含む小型繊毛虫全体（体サイズ 30 μm 以下）とその捕食者 *Coleps hirtus* の動態を図9（中）に示す。餌となる小型繊毛虫は、*Uronema*, *Halteria*, *Strobilidium* およびその他 30μm 以下の未同定繊毛虫 (UNSCX) を合計したものである。*Coleps* は雑食性であるが、*Frontonia* や *Stentor* 等の雑食者が藻類や鞭毛虫をより好むのに対して、小型繊毛虫をよく摂食する。小型繊毛虫の捕食者として、他に肉食性の *Litono-*

*tus* や *Hemiphrys* が2月に出現したが、低密度 ( $4 \text{ cm}^{-2}$  以下) であった。1月の *Coleps* の個体数ピークは、晩秋の小型繊毛虫数ピーク (図2参考) に続くものと推測される。同じことが5月にも繰り返されている。また、3月初回の小型繊毛虫数の低下は、*Strobilidium* の減少と細菌食性 taxa が匍匐型微小動物に交代したことによると考えられる。このような小型繊毛虫と *Coleps* の動態は、BICK (1958) によってやはり淡水池の藻葉層で報告されている。

図9 (下) は、3月から4月にかけて優占した2 taxa の下毛目繊毛虫の動態を示す。グループ OX および AS に属する *Tachysoma* と *Aspidisca* は、共に基底表面を匍匐し、主として細菌食性の生態的近縁者である。*Tachysoma* は周年の季節遷移において *Aspidisca* より出現期間が短い (図2) が、WS シリーズで両者は約1か月間密度  $5 \text{ cm}^{-2}$  以上で混在し、また全期間で個体数ピークが互いにずれた振動が見られた。このことは両者が混在する時の種間競争を予想させる。

#### 4. 微小動物群集の遷移機構

本調査池「水鳥の沼」では、落葉層存在期に多くの微小動物が出現するが、落葉の分解過程における分類群構成の変化に対する環境要因の作用機構は図10のようにまとめることができる。全期間を通して、微小動物の出現は、水温によって強く影響される (季節的遷移)。一般に、水温は微小動物の増殖に直接影響するが、調査中の優占種の交代は必ずしも水温の勾配に沿ったものではなかった (表2)。従って、落葉の分解が、その分解程度 (落葉乾重量) ではなく、デトリタスを増加させる落葉食性マクロベントスや細菌などの分解者を通して微小動物に影響するのと同様に、水温もまた、それら他生物

を介して間接的に影響するところが大きいと考えられる。しかし、この分類群構成の変化の中には、環境要因の変化から独立した分類群の交代 (種間関係に基づく遷移) が組みこまれていることが推測された。自然界に出現する微小動物の分類群構成の変化は、個々の場所の環境条件やそこに生息する他の生物との関係によって決定され、場所によって様々に異なるパターンを示す。河川では、微小動物は主として底泥や付着層に存在し、やはり季節的な変化を示すことが報告されている (SUEHIRO & TEZUKA, 1981)。しかし、そのような周年変化とは別に降雨増水による付着層の剝離や有機物、細菌の流入など、一時的な環境の変化の直後に数日間の遷移が起こると言われている (SUEHIRO, KUSUOKA とともに未発表)。これは、微小動物相互の捕食や種間競争によって、各季節ごとに見られる一時的な平衡状態への回復と考えられている。本調査池水鳥の沼は水位の安定した静水であるが、気候要因の変化とは別に、落葉の投入、秋と春の細菌数の増加、他生物の働きによる影響など、微小動物にとっては一年に数回の大きな環境の変化があると考えられる。季節遷移やそこに組みこまれている短期間の群集遷移は、そうした微小動物にとつての環境の安定性という側面からも解析されるべきであろう。

#### 5. 微小動物の群集生態学について

微小動物の群集構造やその変化に関する研究で、考えなければならない問題が二点ある。第一に、一般に微小動物の野外研究は、生活史のうちの成長、分裂期の個体だけを見ているのであって、休眠期にあるものを無視している。多くの微小動物では、嚢子や耐久卵によって成長に不適当な環境条件下をすごすことが知られており、繊毛虫では休眠嚢子を形成する種としない種では、環境

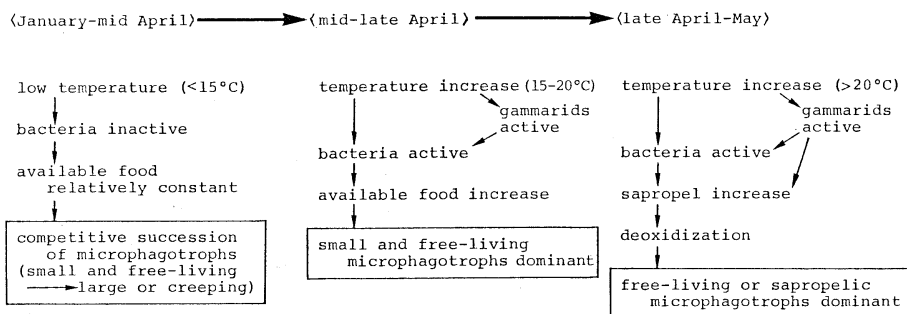


Fig. 10. Summary of the causal relation between water temperature and the dynamics of microphagotroph community in Mizutori-no-numa Pond during a litter decomposition period.



条件の変化に対して異なる動態を示すと言われている (TAYLOR, 1981)。季節的遷移に休眠期が組み込まれているならば、微小動物の「群集」は本来休眠期にあるものも含めるべきであろう。この事は、微小生物の群集遷移が大型生物のそれと性質を異にする特徴であると同時に、野外における群集の把握を困難にしている。

第二の点は、微小動物の「群集 (または個体群)」の空間的な理解である。隔離された静水池沼は、流水によって受動的な拡散が絶えず起きている河川に比べて、一つの生息場所として扱いきやすい。本調査池水鳥の沼も微小動物の自由遊泳による移動可能な一つの生息場所であり、その中に含まれる微小動物を一つの群集として考えることができる。その場合、甲殻類などのプランクトンにおける池沼内空間分布の研究 (TERAGUCHI, *et al.*, 1983, MIRACLE, 1977) と同様、群集の空間的な大きさや群集内部の空間的变化を環境の物理化学的構造との関連から理解する必要がある。MAGUIRE (1964) は原生動物の隔離された水域への移入について報告している。いわゆる生息場所外の環境が問題になる受動的な分散は、野外の微小動物の最も特徴的な側面であるにも関わらず、定量化が困難なため未開拓である。また、池内の微小動物は、個体数変化と同時に垂直分布 (GOULDER 1975, 1980) や水平分布 (草野, 未発表) の変化も起きており、種によって分布変化の機構やパターンが異なることが確められている。こちらの問題は、生息場所内の環境構造と微小動物の遊泳能力や誘引物質等に対する反応との関係に関するものである。以上のように休眠機構や行動などの生理的特性を考慮しつつ野外での動態を研究することは、これまで主に環境指標や腐食連鎖の一端として扱われてきた微小動物生態学の新しい方向と考えられる。

#### 文 献

- BÄRLOCHER, F. & B. KENDRICK (1973): Fungi in the diet of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *Oikos*, **24**, 295-300.
- BÄRLOCHER, F. & B. KENDRICK (1974): Dynamics of the fungal population on leaves in a stream. *J. Ecol.*, **62**, 761-791.
- BARSDATE, R. J. & R. T. Prentki (1974): Phosphorus cycle of model ecosystems: significance for decomposer food chains and effect of bacterial grazers. *Oikos*, **25**, 239-251.
- BAMFORTH, S. S. (1982): The variety of artificial substrates used for microfauna. *In* Artificial Substrates (ed. J. CAIRNS, Jr.), Ann Arbor Sciences Pub.
- BICK, H. (1958): Ökologische Untersuchungen an Ciliaten fallaubreicher Kleingewässer. *Arch. Hydrobiol.*, **54**, 506-542.
- BICK, H. (1960): Ökologische Untersuchungen an Ciliaten und anderen Organismen aus verunreinigten Gewässern. *Arch. Hydrobiol.*, **56**, 378-394.
- BICK, H. & H. P. MÜLLER (1973): Population dynamics of bacteria and protozoa associated with the decay of organic matter. *Bull. Ecol. Res. Comm.*, (Stockholm) **17**, 379-386.
- BICK, H. & W. SCHMERENBECK (1971): Vergleichende Untersuchung des Peptonabbaus und der damit verbündeten Ciliatenbesiedlung in strömenden und stagnierenden Modellgewässern. *Hydrobiologia*, **37**, 409-446.
- FENCHEL, T. (1967): The ecology of marine microbenthos. I. The quantitative importance of ciliates as compared with metazoans in various types of sediments. *Ophelia*, **4**, 121-137.
- FENCHEL, T. & P. HARRISON (1976): The significance of bacterial grazing and mineral cycling for the decomposition of particulate detritus. *In* The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes (ed. J. M. ANDERSON & A. MACFADUEN), Blackwell Scientific Publications.
- FINLAY, B. J. (1980): Temporal and vertical distribution of ciliophoran communities in the benthos of a small eutrophic loch with particular reference to the redox profile. *Freshwater Biol.*, **10**, 15-34.
- GOULDER, R. (1975): The effects of photosynthetically raised pH and light on some ciliated protozoa in a eutrophic pond. *Freshwater Biol.*, **5**, 313-322.
- GOULDER, R. (1980): The ecology of two species of primitive ciliated protozoa community found in standing freshwaters (*Loxodes magnus* Stokes and *L. striatus* Penald). *Hydrobiologia*, **72**, 131-158.
- HAMM, A. (1964): Untersuchungen über die Ökologie und Variabilität von *Aspidisca costata* (Hypotricha) im Belebtschlamm. *Arch. Hydrobiol.*, **60**, 286-339.
- HATANO, H. & Y. WATANABE (1981): Seasonal change of protozoa and micrometazoa in a small pond with leaf litter supply. *Hydrobiologia*, **85**, 161-174.
- KAUSHIK, N. K. & H. B. N. HYNES (1968): Experimental study on the role of autumn-shed leaves in aquatic environments. *J. Ecol.*, **57**, 229-243.
- KAUSHIK, N. K. & H. B. N. HYNES (1971): The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.*, **68**, 465-515.

- JOHANNES, R. E. (1964): Phosphorus excretion and body size in marine animals: microzooplankton and nutrient regression. *Science*, **146**, 923-924.
- JOHANNES, R. E. (1965): Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 434-442.
- MAGUIRE, B. Jr. (1963): The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monogr.*, **33**, 161.
- MIRACLE, M. R. (1974): Niche structure in freshwater zooplankton: a principal components approach. *Ecology*, **55**, 1306-1316.
- MIRACLE, M. R. (1977): Migration, patchiness, and distribution in time and space of planktonic rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, **8**, 19-37.
- MÜLLER, W. A. & J. J. LEE (1977): Biological interactions and the realized niche of *Euplotes vannus* from the salt marsh aufwuchs. *J. Protozool.*, **24**, 523-527.
- PAUL, R. W. Jr., E. L. KUHN, J. L. PLAFKIN, J. CAIRNS, Jr., & J. G. CROXDALE (1977): Evaluation of natural and artificial substrate colonization by scanning electron microscopy. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **96**, 506-519.
- SANDON, H. (1932): *The Food of Protozoa*. Cairo Univ. Press.
- SUEHIRO, S. & Y. TEZUKA (1981): Seasonal change in ciliate populations in the bottom sediment of a polluted river. *Jap. J. Limnol.*, **42**, 1-7.
- TAYLOR, W. D. (1980): Observations of the feeding and growth of the predacious oligochaete *Chaetogaster landi* on ciliated protozoa. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **99**, 360-368.
- TAYLOR, W. D. (1981): Temporal heterogeneity and the ecology of lotic ciliates. In *Perspectives in Running Water Ecology* (ed. M. A. LOCK & D. D. WILLIAMS), Plenum Press, N. Y.
- TERAGUCHI, M., D. E. STUCKE & M. M. NOGA (1983): Spatial dynamics of *Mesocyclops edax* (S. A. FORBES), *Tropocyclops prasinus maximus* (KIEFER), *Diaptomus pallidus* (HERRICK), *Ceriodaphnia lacustris* (BIRGE), *Bosmina longirostris* (O. F. MÜLLER), *Daphnia parvula* (FORDZCE) and Nauplii in a Northeastern Ohio Pond. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **68**, 863-883.
- USHER, M. B., P. R. DAVIS, J. R. W. HARRIS & B. C. LONGSTAFF (1979): A profusion of species? Approaches towards understanding the dynamics of the populations of the micro-authropods in decomposer communities. In *Population Dynamics* (ed. R. M. ANDERSON, B. D. TURNER & L. R. TAYLOR), Blackwell Scientific Pub., Melbourne.
- WATANABE, Y. (1975): Effects of partial sterilization on epibenthic microbial community of river bed. *Jap. J. Ecol.*, **25**, 53-60.

## 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戸過採集はできない。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

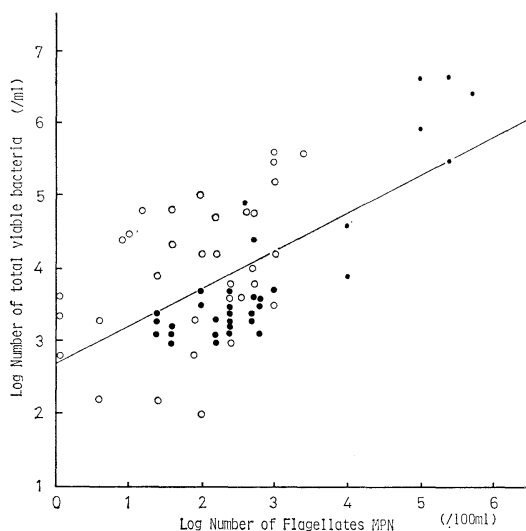


Fig. 1. Relation between flagellates and *Alteromonas* sp. 1055-1 as prey bacteria in the seawater samples.

(○); coastal surface seawater  
 (●); ocean surface seawater  
 (◐); seawater of seaweed culture

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

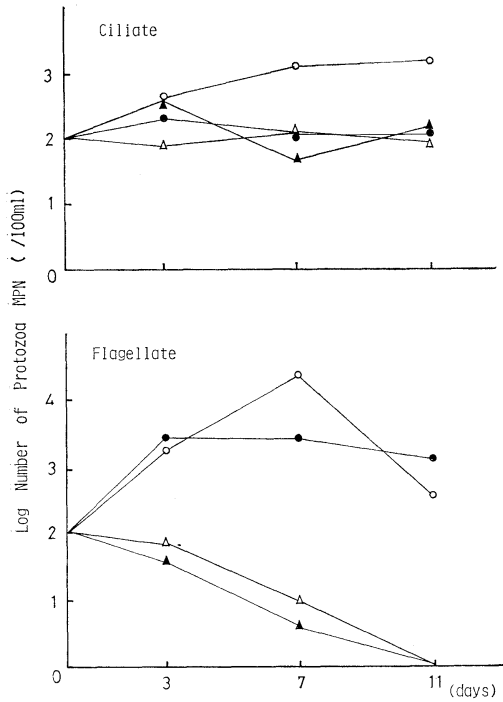


Fig. 2. Growths of protozoa with the different densities of bacterial cells in the autoclaved seawater added with antibiotic drugs (streptomycine, 250 $\mu$ g/ml; peniciline G, 250IU/ml). bacterial density:  $10^2$ ( $\circ$ )  $10^3$ ( $\Delta$ )  $10^4$ ( $\bullet$ ) (/ml)

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

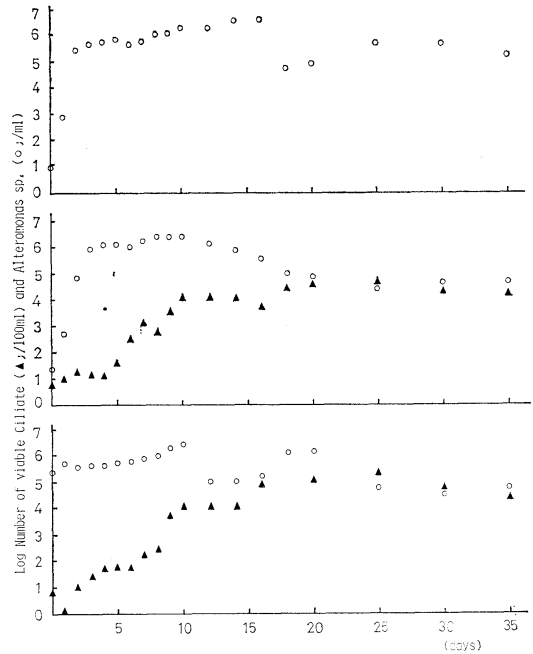


Fig. 3. Growths of bacterivorous flagellate on *Alteromonas* sp. 1055-1 in the autoclaved natural seawater filtered with 0.22 $\mu$ m filter (Millipore GS filter). ( $\blacktriangle$ ); flagellate per 100ml. ( $\circ$ ); *Alteromonas* sp. 1055-1 per ml.

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、太平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 comensis</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

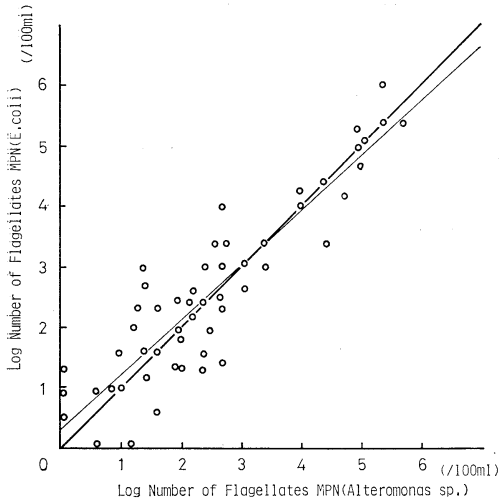


Fig. 4. Growth of a flagellate on two bacteria, *Alteromonas* sp. 1055-1 and *E. coli*.  
 $r=0.909$   $Y=0.288+0.906X$

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.

## 繊毛虫類の生態研究\*

前 田 昌 調\*\*

### An outline of ecological studies on ciliated protozoa in the aquatic environment

Masachika MAEDA\*\*

**Abstract:** The grazing food chain which starts from primary producers and extends to consumers is a main process for the transfer of organic materials in the aquatic environment. In this process the populations of consumers, zooplankton and fishes, are regulated by phytoplankton biomass, and it is said that zooplankton can not obtain enough food on many occasions if phytoplankton is the only available food for them. The detritus food chain is thought to compensate for this deficiency in supply of food. Heterotrophic microorganisms, such as bacteria, zooflagellates, amoeba and ciliates are the main components of this food chain. Although many works on the ecology of tintinnid ciliates have been carried out by marine biologists, non-loricated ciliates such as gymnostomes, oligotrichs and hypotrichs which are the predominant species among the microorganisms present in the detritus food chain in sediment and water have not received so much attention. In this paper the ecology of ciliated protozoa in the aquatic environment is briefly described and generic descriptions of oligotrichine ciliates, which are common species in the aquatic environment, are also given.

原生動物は主として Sarcodina (肉質虫類), Mastigophora (鞭毛虫類), Sporozoa (孢子虫類; Apicomplexa, Microspora, Myxospora, Ascetospora を含む), Ciliophora (繊毛虫類) らによって構成されているが、主要グループの一つである繊毛虫類では、これまでに自由生活種約 4,700, 寄生種 2,500個体が記載されている。繊毛虫類の形態上の諸特徴は以下の如くである。

- (1) 少なくとも生活環の一時期には繊毛を保有する。
- (2) 繊毛基底部には infraciliature が存在する。
- (3) 大核, 小核の二種類の核を保有する。小核(生殖核)は細胞分裂に関与し, 大核は栄養核とも呼ばれ代謝機能活性を保有する。
- (4) 有性生殖では生殖核の交換をともなう接合型の過程

を経る。

- (5) Astomatida, Suctorida 等を除く大半の種は口器を保有し, 粒状物あるいは繊維状藻類等を摂食する。

#### 食 性

繊毛虫には体外溶存態有機物を利用して増殖しうるものや, 体内共生藻類より栄養塩を摂取する種類もあるが, 多くのものは生物, 非生物態固形物を摂食して生育する。その中でも大半の種類は懸濁粒子摂食者であり, 微小藻類, 細菌, デトリタス等を食す。細菌摂食繊毛虫の増殖効率は単一細菌株よりは数種細菌混合系を餌料とした場合に増大することが知られている (HARGITT and FRAY, 1917)。他に酵母や無色鞭毛虫を摂食する種類や, 体の10倍近い繊維状藻類を取り入れる植食性のもの (*Frontonia* 属など) から, *Didinium* 属などのように体の 2~3 倍大の *Paramecium* を消化する carnivorous 繊毛虫も多数報告されている。

*Didinium* は *Paramecium* の捕獲に際し toxicyst お

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

\*\* 東京大学海洋研究所, 〒164 東京都中野区南台 1-15-1

Ocean Research Institute, University of Tokyo,  
1-15-1 Minamidai, Nakano-ku, Tokyo 164, Japan

よび pexicyst とよばれる二種類の棘を *Paramecium* 体内に刺しこみ、その毒作用により餌生物の動きをとめた後、口器を用いて体内に取り入れる。固着生活者である Suctoria は tentacle とその先端にある haptocyst を用いて餌となる繊毛虫などを捕え、消化液を餌生物体内に送りこむ。その後 tentacle は陥入し導管となり消化液の作用で細分化された餌生物が体内に輸送される。

繊毛虫の餌料消化過程は特徴的である。まず餌は buccal cavity (口腔) を介して food vacuole (食胞) 内に貯えられる。食胞は粒状物あるいは有機物の搬入を検知して形成され、食物が満たされると次の食胞が出現する。食物を保持した food vacuole (食胞) は口腔部より離れるが、その時点で食胞内 pH は 2 付近にまで低下し、摂取された微生物等は死ぬ。その後食胞内部は弱いアルカリ性にまで回復するが、この時期に食胞周囲には消化酵素を保持した lysosome 粒が集合し、食胞膜と融合し食物を分解する。不消化残渣を含んだ食胞は細胞肛門付近で数個が融合し、排出胞を形成した後体外に出される。食胞の形成より排出までの過程は 1~3 時間である。

繊毛虫のある種類は固形物のみならず溶存態有機物をも利用して増殖する。SOLDO and MERLIN (1972) は海産繊毛虫 *Uronema*, *Miamiensis* と *Parauronema* の増殖培地について報告したが、その構成成分はアミノ酸、核酸塩基類、脂質とビタミン類である。多くの繊毛虫は単体のアミノ酸分子よりは蛋白質やペプチドの存在下においてよりよく増殖する。核は繊毛虫体積の 数 10% を占める主たる構成要素の一つであるが、*Uronema nigricans* は核酸を除いた合成培地では増殖できない。また、*Tetrahymena pyriformis* はグアニンの体内合成を行なえないと報告されている (FLAVIN and GRAFF,

1951)。脂質は生体膜において種々の重要な機能に関与している。増殖に脂肪酸を必須とする繊毛虫は少ないが、培養系に添加した場合には明らかに細胞収量が増大する例が多い。

## 分 布

繊毛虫の棲息場所は多岐に富み海洋、湖沼、地下水、土壌、哺乳類消化管あるいは魚介類の鰓等にも恒常的に出現する。水圏の繊毛虫は種数・量とも多く、寄生種を除くと生態的には固着性の種と自由游泳性のものに分けられる。固着性のは Suctoria と Peritricha の種に多く、海洋では栄養塩濃度の高い沿岸域のような場所に多く出現するが、*Vortitella* 属等の種は、外洋水域においても、珪藻体上に密集して固着し、水中に浮遊している。自由游泳性の繊毛虫の中で、主として基盤上を匍匐するものは底土中に多く出現するが、懸濁態デトリタス中にも分布し、その数は  $10^3 \sim 10^4$  cells  $\text{cm}^{-3}$ -detritus にいたる場合もある (表 1)。デトリタス中に大型粒子を摂食する hypotrich ciliates が出現した場合には鞭毛虫の数は少ないが、細菌摂食性の scuticociliates が分布する場合には flagellates の数も多かった。主として浮遊生活をする繊毛虫では、従来 lorica を保有する tintinnids が注目されてきたが、その後 BEERS *et al* (1971) により、oligotrichine ciliates が広くまた量的にも多く出現することが明らかにされた。

## 分 類

繊毛虫は基準標本 (type specimen) の製作が非常に困難であるため、その分類同定は原著論文の種記載および図をもとに行なわれる。繊毛虫分類学は 1800 年代の DUJARDIN (1841), CLAPARÈDE and LACHMANN

Table 1. Numbers of ciliates and flagellates on suspended detritus in seawater

Detritus origin	Form	Size (cm)	No. of ciliates		No. of flagellates
			Scuticociliates	Hypotrichs	
Zooplankton	degenerated	0.3×0.18×0.06	19	0	46
Zooplankton	degenerated	0.1×0.16×0.02	5	2	4
Zooplankton	degenerated	0.15×0.15×0.02	49	0	73
Zooplankton	degenerated	0.28×0.21×0.01	80	2	0
Zooplankton	degenerated	0.17×0.09×0.01	51	0	187
Zooplankton	degenerated	0.24×0.17×0.02	35	9	0
Macroalgae	fresh	0.17×0.11×0.01	1	0	2
Macroalgae	degenerated	0.15×0.15×0.01	160	0	800
Macroalgae	fresh, small part degenerated	0.2×0.1×0.01	4	0	139
Zooplankton	amorphous	0.16×0.12×0.15	0	0	10

Table 2. List of interstitial ciliates and their distribution in East Head. (after CAREY and MAEDA, 1985)

	1	2	3	4	5	6
<i>Trachelocerca coluber</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Tracheloraphis phoenicopterus</i>	.	.	.	+	+	+
<i>Tracheloraphis prenanti</i> var. <i>oligocineta</i>	.	.	.	.	.	+
<i>Remanella rugosa</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Remanella margaritifera</i>	+	+	+	.	.	.
<i>Geleia fossarta</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Prorodon vacuolatus</i>	.	+	+	+	+	.
<i>Urotricha armata</i>	.	.	.	+	+	+
<i>Coleps tessellatus</i>	.	.	.	.	+	+
<i>Lacrymaria coronata</i>	+	+	+	+	+	.
<i>Mesodinium pulex</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Litonotus fasciola</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Loxophyllum compressum?</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Conchostoma longissimum</i>	.	+	+	+	+	+
<i>Scaphidiodon navicula</i>	.	+	+	+	+	.
<i>Cardiostomatella vermiforme</i>	+	+	+	+	+	.
<i>Uronema marinum</i>	.	.	.	.	.	+
<i>Platynematum denticulatum</i>	.	.	+	+	+	+
<i>Pleuronema marinum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Blepharisma grayi</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Strombidium cinctum</i>	.	+	+	+	+	+
<i>Amphisiella faurei</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Trachelostyla caudata</i>	+	+	+	.	.	.
<i>Trachelostyla pediculiformis</i>	.	+	+	+	+	+
<i>Epiclintes felis</i>	.	+	+	+	+	+
<i>Aspidisca binucleata</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Diophrys appendiculata</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Discocephalus rotatorius</i>	.	.	+	+	.	.

(1858), STEIN (1867), EHRENBURG (1838), BÜTSCHLI (1887-9), KENT (1881-2) 等により大方の体系が組たてられ、KAHL (1930-5) により集大成された。以降第二次世界大戦時における研究機関、人的交流体制および資料収集保存体制の破壊、その後の世界的規模にわたる分類学の衰退等が原因となり、繊毛虫分類研究の大きな発展はみられなかったが、新種記載に関しては数は多く、海産繊毛虫の種数も KAHL (1930-5) 記載種数の約2倍となっている。

The Committee on Systematics and Evolution of the Society of Protozoologists (1980) によると、繊毛虫は3綱、21目に分けられるが、寄生種を主構成種としている4目および固着性繊毛虫類の2目を除いても15目にわたる自由游泳種が自然界に分布している。表2に英国南部ポーツマス付近海底土中に出現した繊毛虫の種類

を示した。試料を採取した地点はデトリタス濃度が連続的に変化する場所で、海草類が茂る Stap. 5, 6 付近のデトリタス量はイギリス海峡の波浪がおしよせる Stap. 1, 2 と比較して約100倍多い。このような場に出現する繊毛虫類の種類は当然のことながら異なるが、gymnostome なよび hypotrich に属する種類が多かった。海洋におけるこれまでの繊毛虫研究は Suborder Tintinnida を中心に行なわれてきたわけであるが、このように底土環境には tintinnids 以外の種が非常に多く、これまでも500種以上が報告されており、また、水中には Suborder Oligotrichina に属する繊毛虫が多く出現する。

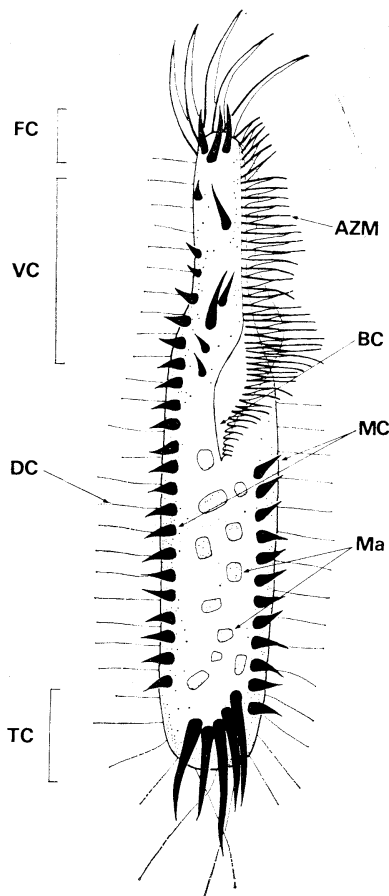


Fig. 1. *Trachelostyla pediculiformis* (COHN, 1866) KAHL, 1932. Entire organism, ventral view, (AZM) adoral zone of membranelles, (FC) frontal cirri, (VC) ventral cirri, (MC) marginal cirri, (TC) transverse cirri, (DC) dorsal cirri, (BC) buccal cavity, (MA) macronuclei. (after MAEDA and CAREY, 1984).

繊毛虫の形態的分類同定は、体形、口器の位置、繊毛・棘毛の配列、核・収縮胞の数と位置などを基準として行なわれる。繊毛配列は gymnostome ciliates より hypotrichs に進化するに従い複雑化し、また、繊毛は集合化して cirrus (棘毛) の形態を示す。図1に hypotrich ciliates, *Trachelostyla pediculiformis* の分類上の特徴を示した。一般に hypotrich ciliates は接触走性が強く、体腹側に特徴的器官が集まっている。その中でも棘毛の配列はこの種類の分類上の主特徴である。AZM (adoral zone of membranelles) は peristome (口器) をとりまき、その membranelles の運動により水流を作り餌を体内に送り込む。体の左右両側に配列する棘毛は marginal cirri (MC) と呼ばれる。頭部先端に位置する棘毛は両 marginal cirri の中側に配列する ventral cirri (VC) より独立している場合には frontal cirri (FC) とよび、両者の間に目瞭な境界がない場合には frontoventral cirri と称す。この繊毛虫は体中央部に ventral cirri を保持しないことが特徴であるが、他の多くの hypotrich ciliates は数本の棘毛配列 (ventral cirral row) を持つ。また、transverse cirri (TC) の後方、体の最後端には caudal cirri を保有するものが多い。水圏の自由游泳性繊毛虫の中で優先的に出現する

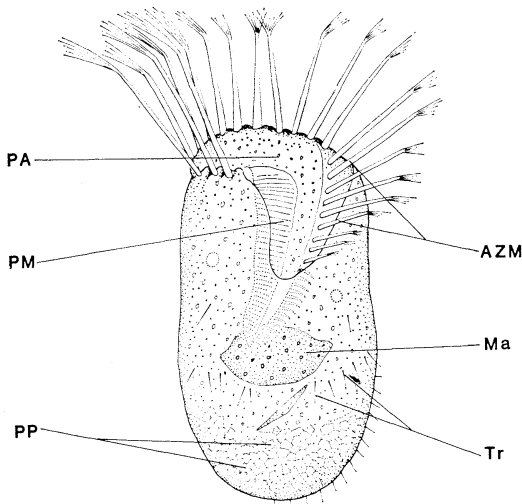


Fig. 2. *Strombidium macronucleatum* DRAGESCO, 1960 (after DRAGESCO, 1960). (AZM) adoral zone of membranelles or apical membranelles, (Ma) macronuclei, (Tr) trichite, (PA) peristomial area, (PM) paroral membrane, (PP) polygonal cortical platelet or polysaccharide plate

Table 3. Classification of oligotrichine ciliates

Order	Oligotrichida
Suborder	Oligotrichina
Family	Halteriidae
Genus	<i>Halteria</i> <i>Halterioforma</i> <i>Meseres</i> <i>Jeannellia</i> <i>Parastrombidium</i> <i>Octocirrus</i> <i>Spelaeonecta</i>
Family	Strombidiidae
Genus	<i>Strombidium</i> <i>Tontonia</i> <i>Metastrombidium</i>
Family	Strobilidiidae
Genus	<i>Patronella</i> <i>Strobilidium</i> <i>Strombidinopsis</i> <i>Lohmanniella</i> <i>Ciliospina</i>

oligotrichine ciliates は、匍匐性 ciliates とは異なり卵形の体で、membranelles が頭部をとりまいている (図2)。体側部位には発達した cirri 等はないが、cilia, bristle を保持するものはある。これらの繊毛虫は大きさ数10 $\mu$ m で、動きは大変に早く、同定は他の繊毛虫と比較して容易ではない。

### oligotrichine ciliates

CORLISS (1979) によると Suborder Oligotrichina には3科, 19属がふくまれている。筆者は原著論文をもとにして oligotrichine ciliates 全種の分類再検討を行なったが、その結果 *Buehringa*, *Laboea* 属の種は *Strombidium* 属に、*Cephalotrichium* 属と *Sphaerotrichium* 属の ciliates は *Strobilidium* 属に移した。また、*Metastrombidium* 属は、Family Strombidiidae に属するものとした (表3)。

Family Halteriidae CLAPARÈDE and LACHMANN, 1858: 小型種。体の先端に位置する apical membranelles の輪は開いている。somatic ciliature を保有するが、多くの種では何本かの bristle となっている。急速に移動し、多くは淡水に生息する。海産種に関する報告もある。

Genus *Halteria* DUJARDIN, 1841 (図3): 体はほぼ球形または長円体形。membranelles of adoral zone は

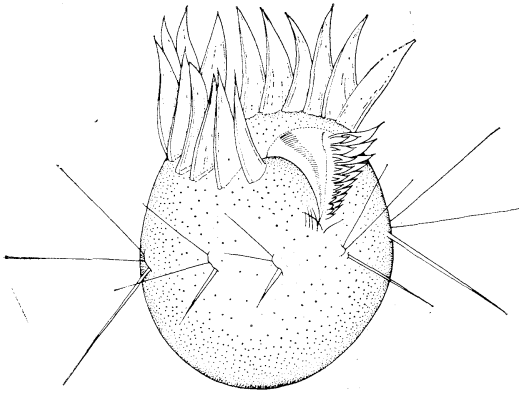


Fig. 3. *Halteria geleiana* SZABO, 1935 (after MACKINNON and HAWES, 1961).

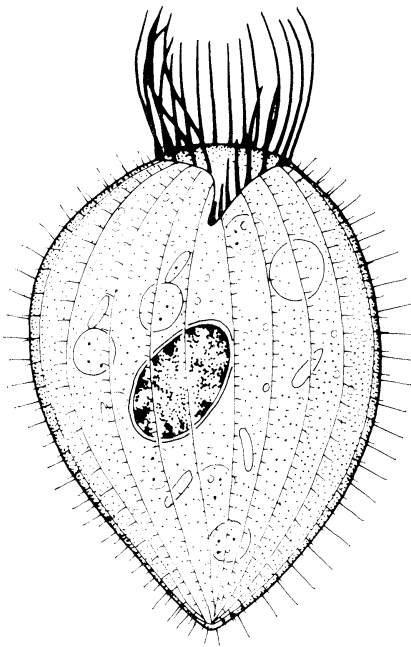


Fig. 4. *Meseres cordiformis* SCHEWIAKOFF, 1892 (after SCHEWIAKOFF, 1893).

長短 2 種類の膜によって構成されている。体の中央には bristle の列が水平方向にとりまく。淡水種。一種は海水中よりも報告されている。

Genus *Halterioforma* HORVÁTH, 1956: 体は長円体形。体腹には何本かの cirral row が、体最後部には一本の長い cilia が位置する。淡水種。

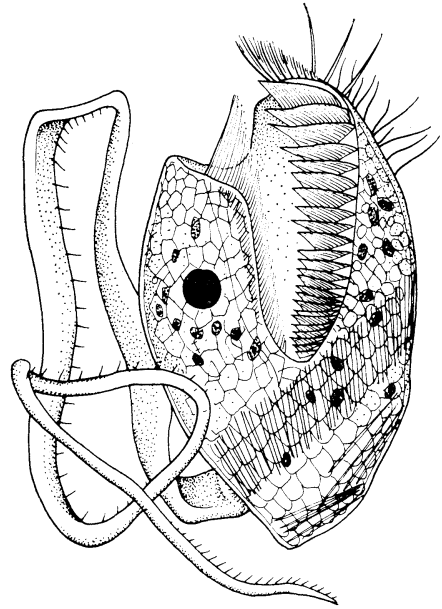


Fig. 5. *Tontonia appendiculariformis* FAURÉ-FREMIET, 1914 (after FAURÉ-FREMIET, 1924).

Genus *Parastrombidium* FAURÉ-FREMIET, 1924: 体はほぼ球形に近く、先端部は斜め方向に切断された様相を示す。AZM は口部の左側より下方に発達し、右側上部にいたる。体腹部は短い繊毛でおおわれている。海産種。

Genus *Meseres* SCHEWIAKOFF, 1892 (図 4): 体は伸縮し倒卵形よりハート形に変化する。peristomial area を除いた体全域は短い繊毛列によっておおわれている。淡水種。

Genus *Jeannellia* TUCOLESKO, 1962: 体後部は丸く先端部は水平方向に切断された様相を示す。体腹部は短い繊毛でおおわれ、また、縦方向の溝が多くある。淡水種。

Genus *Spelaeonecta* JANKOWSKI, 1975: 体は卵形で溝状の斜めの縞によっておおわれている。buccal cavity は小さく、体の先端部に位置する。体最後端部には一本の長い cilia がある。全種地下洞窟水中にて発見された。

Genus *Octocirrus* RAO, 1928: 体はほぼ球形。8本の cirri が体先端部をとる。シストを形成し、発芽時は短い繊毛が体全体をおおっている。土壤中より分離。記載不十分な種である。

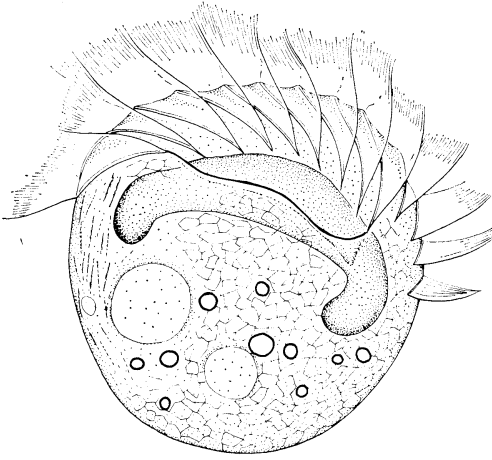


Fig. 6. *Metastrombidium sonnifer* JANKOWSKI, 1980 (after FAURÉ-FREMIET, 1924).

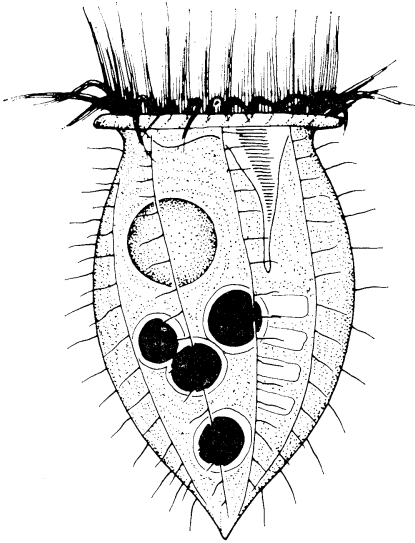


Fig. 7. *Strobilidium marinum* FAURÉ-FREMIET, 1924 (after FAURÉ-FREMIET, 1924).

Family Strombidiidae FAURÉ-FREMIET, 1969: apical membranelles の輪は開いている。somatic ciliature は極度に少ないか、または全く見られない。体後部には骨格構造物様の trichite があり、また polysaccharide plaque を保持する種もある。多くは海産種であるが、淡水にも頻度多く出現する。

Genus *Strombidium* CLAPARÈDE and LACHMANN, 1858 (図 2): 体は円錐体形か卵形、あるいは体後部

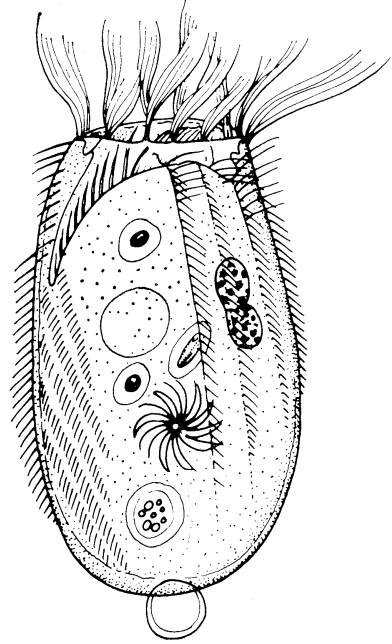


Fig. 8. *Strombidinopsis gyrans* KENT, 1882 (after KAHL, 1932).

が伸長している種もある。somatic ciliature はない。trichite の集合した特有なバンドを持ち、また、体後部が polysaccharide plaque でおおわれている種が多い。海産種。淡水種も少数報告されている。

Genus *Tontonia* FAURÉ-FREMIET, 1914 (図 5): 大型種。深く切れこんだ peristome (口部) が体腹側にある。AZM は peristome の左側に位置する (左右は繊毛虫の側より表わす)。特徴ある尾部が背側後部より生じ、体長の数倍にまで伸長する。海産種。

Genus *Metastrombidium* FAURÉ-FREMIET, 1924 (図 6): 体は球形。peristome はほぼ腎臓形をしている。adoral membranelles は体左側より生じ、peristome の後方に連なっている。buccal cavity 中に陥入している membranelles は他より大きい。馬てい形の核は体中 peristome の下方に位置する。somatic ciliature はない。海産種。

Family Strobilidiidae SCHEWIAKOFF, 1892: apical membranelles は頭頂部に位置し、その輪は閉じている。somatic ciliature は発達していないが、繊毛列を作る場合もある。海産および淡水種。

Genus *Patronella* CORLISS, 1979: adoral membra-



nelles は、その膜間が連なりフリルのように頭頂部をとりまいている。体側には somatic ciliature が見られない。海産種。

Genus *Strobilidium* SCHEWIAKOFF, 1892 (図 7): 頭頂部をとりまく adoral membranlles は繋がっていない。体側部の somatic ciliature は数本の繊毛列を作る。海産および淡水種。

Genus *Strombidinopsis* KENT, 1882 (図 8): 体は円筒形。体腹・背部全体は繊毛によっておおわれている。淡水種。

Genus *Lohmanniella* LEEGAARD 1915, 体はほぼ球形。apical membranelles は長短二種の膜によって構成されている。海産種。

Genus *Ciliospina* LEEGAARD, 1915: 体の左右両端は突起している。海産種。記載不十分な種である。

#### おわりに

繊毛虫の大半は固定すると原形をとどめないほどに変形するため、その分類同定は生きた状態で行なう必要がある。また、動きが速く、容易に死滅するので迅速な顕微鏡観察が要求される。筆者は繊毛虫の直接観察の他、解像力の高いビデオカメラとノマルスキー型顕微鏡とを組合わせて、その分類特徴を録画しているが、静止画像、スローモーション等の操作機能を加えると写真影像よりは多くの情報を貯えることができる。繊毛虫分類上の総覧の文献の中で最近のものとしては KAHL (1930-5) をあげることができるが、KAHL 以後も多くの新種記載は行なわれており、また、KAHL に間違いがないわけではない。水圏生態研究を行なう上で、これら生物の分類情報は不可欠の要素であるが、現在の繊毛虫分類学の水準より判断していたずらに同定をいそがず該当する属の種につき、その分類再検討を行なった後に種名を決定する作業が、必要かと思われる。

自然界における繊毛虫の分布構造、増殖率、摂餌率あるいは餌生物の種類等についての生態情報はいまだ十分とはいえないし、特に繊毛虫分布の不均一性は微生物生態系解析上の難点となっているが、今後の情報蓄積努力により腐・生食連鎖の key animals の一つとしての繊毛虫の生態的意義が明らかにされるものと考えられる。

#### 文 献

BEERS, J. R., M. R. STEVENSON, R. W. EPPLEY and E. R. BROOKS (1971): Plankton populations

- and upwelling off the coast of Peru, June 1969. Fish. Bull., U. S. Dept of Comm., **69**, 859-876.
- BÜTSCHLI, O. (1887-9): Protozoa. Abt. 3. Infusoria und System der Radiolaria. In H. G. BRONN (ed.), Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Vol. **1**, C. F. Winter, Leipzig, 1098-2035.
- CAREY, P. G. and M. MAEDA (1985): Horizontal distribution of psammophilic ciliates in fine sediments of the Chichester Harbour area. J. Natural Hist., (*in press*).
- CLAPARÈDE, E. and J. LACHMANN (1858): Études sur les Infusoire et les rhizopodes. Mem. l'Inst. Nat. Genevois, **6**, 261-482 (published in 1859).
- COHN, F. (1866): Neue Infusorien im Seeaquarium. Zeitschrift für wissenschaft. Zool., **16**, 253-302.
- Committee on Systematics and Evolution of the Society of Protozoologists (1980): A newly revised classification of the protozoa. J. Protozool., **27**, 37-58.
- CORLISS, J. O. (1979): The ciliated protozoa. characterization, classification and guide to the literature, 2nd ed., Pergamon Press, London. 455pp.
- DRAGESCO, J. (1960): Ciliés mésopsammiques littoraux: Systématique, morphologie, écologie. Trav. Stat. Biol. Roscoff, **12**, 1-356 (Nouvelle série).
- DUJARDIN, M. F. (1841): Histoire naturelle des zoophytes, infusoires. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris. 684pp.
- EHRENBERG, C. G. (1838): Infusions thierchen als Vollkommene Organismen, Ein Blick in das Tiefere Organische Leben der Natur. Nebst einem Atlas von Vierundsechszig Colorirten Kupfertafeln, Leopold Voss, Leipzig. 612pp.
- FAURÉ-FREMIET, E. (1914): Deux infusoire planktoniques, *Tontonia appediculariformis* (n. gen., n. sp.) et *Climacostomum diedrum* (n. sp.). Arch. Protistenk., **34**, 95-107.
- FAURÉ-FREMIET, E. (1924): Contribution à la connaissance des infusoires planktoniques. Bull. Biol. Fr. Belg., Suppl. No. **6**, 1-171.
- FAURÉ-FREMIET, E. (1969): Remarques sur la systématique des ciliés Oligotrichida. Protistol., **5**, 345-352 (published in 1970).
- FLAVIN, M. and S. GRAFF (1951): Utilization of guanine for nucleic acid biosynthesis by *Tetrahymena geleii*. J. Biol. Chem., **191**, 55-61.
- HARGITT, G. T. and W. W. FRAY (1917): The growth of *Paramecium* in pure cultures of bacteria. J. Exp. Zool., **22**, 421-456.
- HORVATH, J. (1956): Beiträge zur Kenntnis einiger neuer Bodenciliaten. Arch. Protistenk., **101**, 269-276.
- JANKOWSKI, A. W. (1975): [A conspectus of the

- new system of subphylum Ciliophora Doflein, 1901] (Abstr.) In U. S. Balashov (ed.) [Account of Scientific Sessions on Results of Scientific Work, year 1974: Abstracts of Reports]. Akad. Nauk SSSR, Zool. Inst. Leningrad, 26-27 (*in Russian*).
- JANKOWSKI, A. W. (1980): [Conspectus of a new system of the phylum Ciliophora]. Trudy Zool. Inst. Leningr., **94**, 103-121 (*in Russian*).
- KAHL, A. (1930-35): Urtiere oder Protozoa. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria), eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen Tintinnidae. In F. DAHL (ed.), Die Tierwelt Deutschlands, G. Fischer, Jena, parts 18 (year 1930), 21 (1931), 25 (1932), 30 (1935), 1-886.
- KENT, W. S. (1881-2): Manual of the Infusoria. David Bogue, London, **2**, 473-913.
- LEEGAARD, C. (1915): Untersuchungen über einige Planktonciliaten des Meeres. Nyt Mag. f. Naturv., **53**, 1-37.
- MACKINNON, D. L. and R. S. J. HAWES (1961): An introduction to the study of protozoa. Oxford Univ. Press, 506pp.
- MAEDA, M. and P. G. CAREY (1984): A revision of the genera *Trachelostyla* and *Gonostomum* (Ciliophora, Hypotrichida), including redescrptions of *T. pediculiformis* (COHN, 1866) KAHL, 1932 and *T. caudata* KAHL, 1932. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), **47**, 1-17.
- RAO, H. S. M. (1928): I. Studies on soil protozoa, Part 1. Protozoan fauna of some Mysore soils. J. Indian Inst. Sci., **11A**, 111-116.
- SCHEWIAKOFF, W. (1892): Über die geographische Verbreitung der Süßwasser-protozoën. Ver. Nat. Med. Ver. Heidelb., (NS) **4**, 544-567.
- SCHEWIAKOFF, W. (1893): Über die geographische Verbreitung der Süßwasser-Protozoën. Mém. Acad. Impér. Sci. St.-Pétersbourg (7<sup>e</sup> série), **41**, 1-201.
- SOLDO, A. T. and E. J. MERLIN (1972): The cultivation of symbiote-free marine ciliates in axenic medium. J. Protozool., **19**, 519-524.
- STEIN, F. (1867): Der Organismus der Infusionstiere nach eigenen Forschungen in Systematischer Reihenfolge Bearbeitet. II. Leipzig, 355pp. (monograph on heterotrichs).
- SZABO, M. (1935): Neuere Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Halteria* (Protozoa, Ciliata). Arch. Protistenk., **86**, 307-317.
- TUCOLESCO, J. (1962): Protozoaires des eaux souterraines. I. 33 espèces nouvelles d'infusoires des eaux cavernicoles roumaines. Ann. Speleol., **17**, 89-105.

## 自由生活アメーバの培養と同定\*

石 井 圭 一\*\*

### Some problems in the identification of free-living amoebae

Keiichi ISHII\*\*

**Abstract:** One of the knottiest problems in recent protozoology is the specific identification of naked free-living amoebae. Yet SCHAEFFER (1926) insisted most free-living amoebae can be recognized as easily as ciliates. This is true, but only after one has learned how to recognize amoebae. Now, a useful background on the taxonomy and systematics on the principal genera and species of amoebae may be obtained from the recent publications, nevertheless a great many unknown species remain to be found, described, identified, and classified. There are presently less than ten amoebologists in the world today possible to recognize the large and middle free-living ones. I shall discuss briefly how the current matter remains to be able to readily distinguish them for most investigators, that there exists much disagreement and controversy about the morphological contours of sufficient permanency, the confusion of pseudopodial terminology, and comments on the laboratory cultivation.

#### はじめに

裸アメーバの記載は MÜLLER (1786) が嚙矢で、約50年後に初めて EHRENBERG (1832) が amoeba の名を付けたという。研究の出発点で繊毛虫にすでに100年以上の遅れがあった。やがて LEIDY (1879), PÉNARD (1902), CASH and HOPKINSON (1905) のモノグラフが公刊されたが記載種数は各々 11, 55, 18種であった。その後 SCHAEFFER (1926) は自由生活の大・中型アメーバ 39種を、擬足の相違に注目して、見事に 5科19属に整理し、はじめて近代的分類系を与えた。彼の分類理論は明解で、アメーバ分類学の出発点となった。しかし後続の類書は1冊も出版されず、他の原生動物群では全く考えられないような状況が約50年間続いたのである。

近年 PAGE (1976) は淡水および土壌アメーバ 120種を 12科 42属に、BOVEE and SAWYER (1979) は海産 76種を 15科 34属に分類し、より適切な標徴も明記されるようになった。また LEE *et al.* (未刊) もアメリカ原

生動物学会から近日発刊されるはずである。一方、自由生活アメーバの感染症が契機となり、小型土壌アメーバでは SINGH (1975), GRIFFIN (1978), BYERS (1979), SCHUSTER (1979), MARTINEZ (1981) が刊行され、自由生活裸アメーバも他の原生動物と同様に種の同定ができる気運となった。

しかし、これら最近の文献でも、科以上の体系、属の基準 (criterion)、用語や種の記述内容、種名などに不統一が多く、依然として同定者を悩ませている。その主な理由として: (1) SCHAEFFER 以前の原記載は再同定できないものが多く、その結果 synonym や homonym が増加し、それらは大略属名 130, 種名 800以上に及ぶと思われる。(2) 固定標本作製が困難で、ごく最近までタイプ標本が皆無であった。(3) 元来アメーバは安定した標徴 (characteristic) に乏しく、かつ標徴としての適性やその重要度などに対する見解が著者によってめまぐるしく変化している。(4) アメーバの記載用語が著しく不統一で、鞭毛虫類 (COX, 1980) や繊毛虫類 (CORLISS, 1979) の完備さとは雲泥の差がある。(5) 粘菌やいわゆる動菌類 (Proteomyxa) などの類似グループの細胞

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

\*\* 法政大学教養部生物学研究室

Laboratory of Biology, Hosei University

(amoeboid) と誤認の危険が多い。(6) 1個体のとり得る形態が極めて多様で、同種の個体が全く別種と、また別種のもが同種と誤りやすい。(7) 1960年以前の記載はほとんど培養を省略している。(8) いわゆるアメーバの正常型の規定が欠如している、などがある。以上のうち、特に最重要と思われる培養、外形、擬足に関して、現時点でアメーバの同定をするためにはどのような問題があるかを指摘してみよう。

### 裸アメーバ (naked amoebae)

最も新しい原生動物の分類体系 (LEVINE, *et al.*, 1980, INOKI, 1981) によると、裸アメーバは根足虫上綱の Lobosea 綱の 1 亜綱 Gymnamoebia に相当する。しかし *Leptomyxa*, *Rhizamoeba*, *Stereomyxa* などの所属する Acarpomyxea 綱をも含めるかどうか (BOVEE and SAWYER, 1979), 粘菌類との境界も明確でない。特に問題があるのは有殻アメーバ (tested amoebae) で、古来 *Cochliopodium* (LEVINE *et al.*, 1980) や *Hyalodiscus* を有殻アメーバとする立場があった。しかし、電顕の適用で *Vannella* の体表に精密な骨格構造 (scale) が発見され、(HAUSMANN and STOCKEM, 1972), 続いて *Cochliopodium* や *Hyalodiscus* のみならず *Thecamoeba* や *Goccevia*, *Mayorell*, *Paramoeba*, *Vexillifera*, *Pseudoparamoeba* など多数の属で tectum, scale, glycostyle coating などの硬構造が確認されつつあり、この境界はますます複雑化している。LEVINE *et al.* (1980) は裸アメーバは葉状擬足により運動することと記しているが、*Filamoeba*, *Echinamoeba*, *Stachyamoeba* などは “truly filose pseudopodia” を持つという (PAGE, 1976)。BOVEE and SAWYER (1979) の filose の定義は糸状擬足と同じで、アメーバの分類ではこの Lobosea と Filosea の例の如く、綱の区別すらあやふやである。

### 採集と培養

採集材料中にしばしば同種らしいアメーバの大集団を見出すこともあるが、類似の 2~3 種の混合であるかどうか、またそのアメーバが正常状態といえるかどうか、形態スペクトルの問題が常在するため、培養せずにアメーバの同定はできない。KIRBY (1950) と MACKINNON and HAWES (1966) 以後に原生動物の採集、培養、観察法に関する成書はないようである。現在は PAGE (1981) のリーフレットのほか、淡水や土壌アメーバでは PAGE (1976)、海産では BOVEE and SAWYER (1979) が採集と培養の指針となる。固定には NISSENBAUM

(1953) が、染色は一般的な CLARK *ed.* (1973) の外に PAPPAS (1954), PAGE (1967) が役立つ。これらの文献に記述されないこつのようなものは: まず採集瓶のほぼ 1/3 量以下の材料を採水する。採集場所に共存する水草、海藻の断片、沈屑などを混在させたものと、そうでないものと、同一個所から 2 瓶採集する。淡水では下記浸出液作製用に採集個所の土壌も採取する。土壌アメーバでは土壌の乾燥をさける。アメーバは低温には耐えるが高温 (一般に約 26°C) に弱いのでその配慮が必要であるなどである。

培養は最高の増殖率よりも、成功率を重視する。失敗の多くは豊栄養が原因。淡水アメーバ用塩類溶液は上記文献から総塩類濃度 0.2~0.3mM, pH 6.6~7.2 のものをまず試用する。それで成功しなかった場合のみ土壌浸出液 (PAGE, 1976) に替える。食細菌性の中・小型種と土壌アメーバには *E. aerogenes* または *E. coli* を前日に接種した 0.6~1.0% 単純寒天平板を選ぶ。中型以上の食肉性や食藻性アメーバは、小型種より難しいが、1.0~1.5% 液浸単純寒天平板 (NN-agar plate, overlay) に別に培養した *Tetrahymena*, *Colpidium*, *Paramecium*, *Chilomonas*, *Chlamydomonas*, volvocid algae や珪藻類のうちから 1 種をよく洗浄して少な目に加える。最初から液体培養や富栄養寒天を使用しないことが大切である。

### 外形 (contour, body outline)

アメーバは一生の間に 2 度と同一の体形をとらないといわれる (BOVEE, 1953)。1 匹のアメーバのどの状態を正常形態とみなすか、定義のつけようがない (Fig. 1)。結局、その種のとり得る多様な形態の全スペクトルを把握する以外に方法がない。BOVEE (1953) は (1) 基質に付着しているが静止している時、(2) 水中に浮遊している時、(3) わずかに外形の変形はあるが行動はない状態、(4) ゆっくりとした前進時、(5) 中程度の速度で前進しているとき、(6) 速度の最も高いとき、の 6 時期を設定した。この提案はあまりにも煩雑で、かつ (2) と (3)、(3) と (4) と (5) の区別は多分に主観的すぎる。最近ではこれらを整理し、(1) 基質に付着しているが、前進運動はなく、体の変形運動もほとんど見られない静止時、(2) 中庸速度で前進しているとき、(3) 放射型、これは BOVEE の (2) に大略相当 (下記参照) する、(4) 分裂期、の 4 時期に重点をおき、特に低速や高速時に特徴のある種や、シスト形成 (encyst) や鞭毛形成 (flagellation) のある場合はそれらを追加する方法がとられて

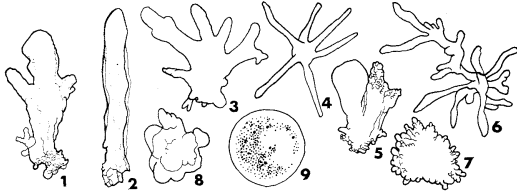


Fig. 1. Polymorphism in *Amoeba proteus*.

1. Moderate locomotion. 2. Monopodial state.
3. Slow locomotion. 4. Radiate state.
5. Slowly active stage. 6. Floating stage.
7. Division stage. 8. Inactive form. 9. Degenerating state. Redrawn from photographs.

いる。

裸アメーバを、巨大、大型、小型アメーバと呼ぶことがよくある(BOVEE and JAHN, 1973)。これらに中型を加え、巨大(500 $\mu$ m~数mm)、大型(80 $\mu$ m~500 $\mu$ m)、中型(40~80 $\mu$ m)、小型(40 $\mu$ m以下)の4つの俗称を与えることは、特に裸アメーバでは便利である。巨大アメーバはほとんど多核。大型アメーバは雑食(omnivorous)または肉食性(carnivorous)で典型的な食碗(food cup)を形成する食細胞(phagocytosis)で摂餌するが、シストを形成する種はまれである。寒天平板では積水(overlay)を必要とし、もっぱら液体培養が適用される。中型アメーバは肉食性、雑食性、植食性(herbivorous)、細菌食性(bactivorius)など個性的な食性で、食細胞活動は大型と同様。ふつう0.6~0.8%寒天平板で積水せずに培養でき、シストを形成する種も多くなる。いわゆる土壌アメーバを代表とする小型アメーバは1%寒天平板で培養可能、ほとんどが細菌食で典型的な食碗を欠き、シストを形成する。中型以上の等張塩類溶液は約0.5m OSM、小型アメーバはその10倍程度である。

### 運動型(locomotive form)

これはアメーバのいわゆる標準状態(Fig. 1-1)であるが、どのような運動時を指すか具体的な基準がなく、そこに記載者と同定者との食い違う危険が常につきまとう。そこで、著者は可能な限り運動状態のそろったアメーバを得るために次の方法で集めた材料を仮に正常運動型とみなしている。

(1) 培養した容器を鏡検し、分裂期の個体の混在を確認する。(2) アメーバを塩類溶液(amoeba saline)で数回洗い(下記5または6の方法)、大型アメーバは1晩、

小型アメーバは約4~6時間暗黒中で絶食させる。(3) 塩類溶液で2~3回洗い、器底に接着したアメーバのみを液浸対物レンズで観察する。スライドグラスに移す場合は、水流をあてて水中に浮遊させ、マイクロピペットで拾い出す。接着力が強く水流で体が分断されるアメーバは(6)の方法で浮遊させマイクロピペットで集める。(4) 一般にアメーバの体形や前進速度に強い影響を与える環境要因は、外液のイオン組成; pH(ふつうpH 6.8~7.2); 水温(ふつう18~24 $^{\circ}$ C); 光(検鏡には標本面の照度60lx以下が安定、形態は約600lx以下が安全。紫外線と赤外線は多層膜コーティングした干渉フィルターあるいは緑色フィルターで濾過する); 中型以上のアメーバはマイクロモル程度のアミノ酸、ペプチッドやタンパク質、重金属イオン、ある種の表面活性剤でごく短時間に影響される(未発表)ので、容器の洗滌のほか、傷つけたアメーバが混在しないことに注意する。(5) 上記の洗滌は、培養液や餌の混在を除去する以外に、生理的条件のそろったアメーバを集団として選別することが目的である。基質に対する接着性の極端に強くないアメーバは、やや太目の駒込ピペットで器底全面に水流を吹きつけ、全アメーバを強制的に浮遊させる。すぐに新容器に全液を移し、数分間静止後、少くとも半数以上の個体が接着したことをSTEMIで確かめ、容器を傾けて全液を静かに注出し、直ちに新液を注加する。この操作を2~3回くり返すと、体形も運動速度も非常に均一なアメーバのみが残留する。(6) 接着性が強固で上記方法では傷つけやすい*Hyalodiscus*, *Unda*, *Vannella*, *Platyamoeba*などは、淡水および海産アメーバともに1/10稀釈溶液中で水流を使って攪拌すると容易に浮遊できる。これをほぼ原液濃度に復帰させる。

### 休止型(inactive form)

前進運動がみられず、特に目立った体形変化もない運動休止の状態を指すが、*Rhizamoeba*, *Hartmannella*, *Janickina*, *Vahlkampfia*, *Pelomyxa*, *Vexillifera*, *Subulamoeba*など(Fig. 2)の種では、ほぼ半球状になるものが多いので、単にrounded formと記載されることが多い(BOVEE and SAWYER, 1979)。しかし、*Amoeba*, *Trichamoeba*, *Chaos*, *Polychaos*, *Thecamoeba*, *Flabellula*, *Vannella*, *Mayorella*などでは一時的に停止しても擬足が完全に消失せず、外形が球形化しない(Fig. 1-8)ばかりか、尾部構造も、従って体の前後軸も残存することが多く、休止型の定義は困難である。さらに退行性変性をおこしはじめたアメーバも一

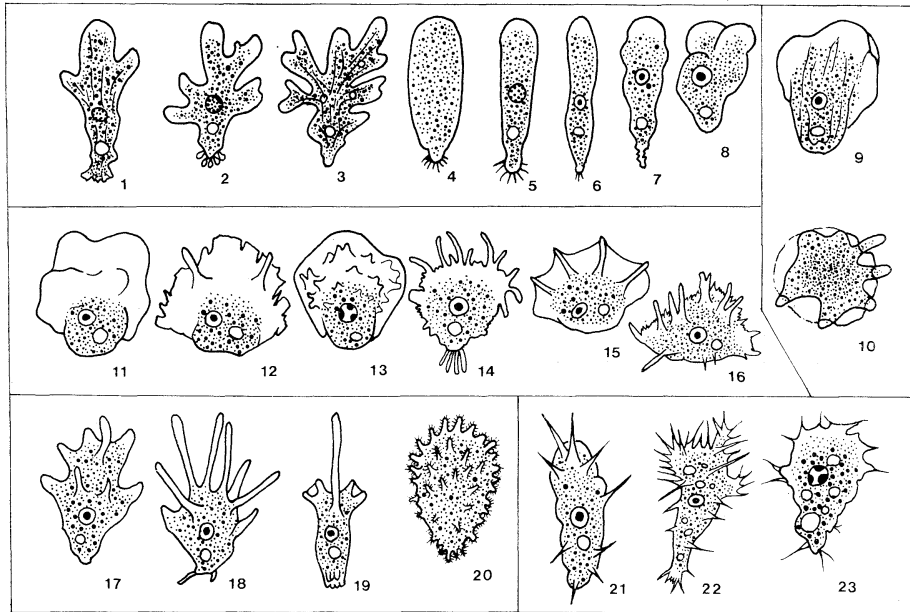


Fig. 2. Principal genera of free-living naked amoebae.

1. *Amoeba*. 2. *Polychaos*, *Metachaos*. 3. *Chaos*. 4. *Pelomyxa*. 5. *Trichamoeba*.
6. *Hartmannella*, *Saccamoeba*, *Rhizamoeba*, *Cashia*, *Hartmannina*, *Glaeseria*, *Janickina*.
7. *Vahlkampfia*. 8. *Naegleria*, *Adelphamoeba*, *Tetramitus*, *Heteramoeba*.
9. *Thecamoeba*, *Striamoeba*, *Sappinia*. 10. *Cochliopodium*, *Gocevia*.
11. *Vannella*, *Clydonella*, *Platylamoeba*, *Lingulamoeba*, *Discamoeba*, *Rosculus*.
12. *Flabellula*, *Unda*. 13. *Pessonella*. 14. *Gibbodiscus*. 15. *Hyalodiscus*.
16. *Flamella*. 17. *Mayorella*, *Paramoeba*, *Flagellipodium*. 18. *Vexillifera*, *Striolatus*, *Pontifex*, *Triaenamoeba*, *Pseudoparamoeba*. 19. *Oscillosignum*, *Subulamoeba*, *Mastigamoeba*. 20. *Dinamoeba*. 21. *Acanthamoeba*. 22. *Echinamoeba*, *Filamoeba*.
23. *Stachyamoeba*.

般に球形化し (Fig. 1-9), また分裂期に入ると半球状となり静止することや (Fig. 1-7), 観察のための光が刺激となり休止型も前進を開始しやすいことなども, この時期の同定を難しくしている独特の問題点といえよう。放射型のように, 可逆的にこの休止型を作る標準的方法が開発されることが望まれる。

#### 放射型 (radiate form, radiate state)

古くは特定の種や属の体形と考えられていたが, 大多数のアメーバは外液を攪拌されるとこの体形をとることが知られるようになり, *Astramoeba* や *Dactylospheerium* などの属が廃止された。さらに, この形態は種の特徴を現わすこと (Fig. 3) から, アメーバの新しい標徴に追加されるようになった (BOVEE, 1953, '64)。しかし, 現在では下記のような諸原因で各種の類似形が生じることがわかっている。(1) アメーバを外液中

で攪拌し浮遊させる。この場合, 沈下し基質に接すると直ちに接着し放射形は消失する。(2) やや古くなった液体培養中で自然に浮遊したとき。この場合放射形となる個体はむしろ少数で, 浮遊個体の大部分は不規則ないわゆる heterotactic 形 (GREBECKI and GREBECKA, 1978) となる。(3) 新しい塩類溶液または培養液中でも一部の個体がしばしば長時間安定した典型的な放射形となる。これはかつて *Astramoeba* と名付けられた *Flabellula*, *Vannella* などの特定の種でおこり (BOVEE, 1964), 誘因は不明。(4) *Amoeba* や *Mayorella* でも, やや古い培養を新鮮な塩類溶液と静かに置換すると, (3) と同様の現象がおこることがある。(5) 外液の陽イオン濃度を低下あるいは上昇させると, 放射形が作れる。特に  $Ca^{2+}$  イオン濃度の低下が有効である (KIYARA and ISHII, 1985)。

これらの各放射形が細部にいたるまで同じかどうか疑

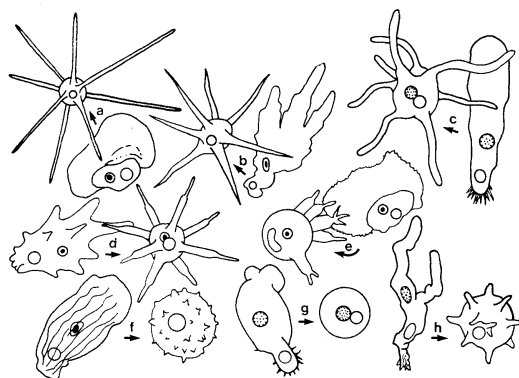


Fig. 3. Radiate forms.

- a. *Flabellula symmetrica*.
  - b. *Polychaos timidum*.
  - c. *Trichamoeba osseosaccus*.
  - d. *Mayorella spumosa*.
  - e. *Cochliopodium erinaceum*.
  - f. *Thecamoeba corrugata*.
  - g. *Amoeba limicola*.
  - h. *Metachaos diminutivum*.
- Redrawn from BOVEE, 1953.

問であり、その機構もどの程度共通しているか不明である。また浮遊あるいは接着性の消失と放射形になることとの因果関係もよくわからない。現在、攪拌形 (disturbed state)、浮遊形 (pelagic state, floating stage, afloat) や放射形 (radiate form, radiate state) の語が同義語として混用されているが、今後の混乱を防止する上で用語の規定が必要である。いずれにしても安定した分類標徴の乏しいアメーバで、これが基本体形の1つとして利用されることは有効で、上記(5)の方法は高率に長時間再現性のある放射形を人工的に作れる点から、同定の標準的手法として推奨したい。

### 擬足 (pseudopodium, pseudopod)

最も重要なアメーバの器官で、仮・假・偽・虚などの文字があてられるが、*pseudēs* (false, deceptive) の語意からは“擬”が適当と思われる。裸アメーバの擬足は電顕的に分化した永久あるいは半永久構造ではなく、原形質流動により生じる細胞の部分的な伸長または突出構造 (cytoplasmic extensions) で、原則として細胞の変形や移動時に全く新たに形成され、運動が終了すると消失する点がユニークである。擬足の役割は単に運動と摂食 (endocytosis) のみでなく、機械的、電気、光、音波、イオン濃度や浸透圧、温度変化など、外界の刺激に対して最も鋭敏に反応 (MAST, 1964, NOLAND and

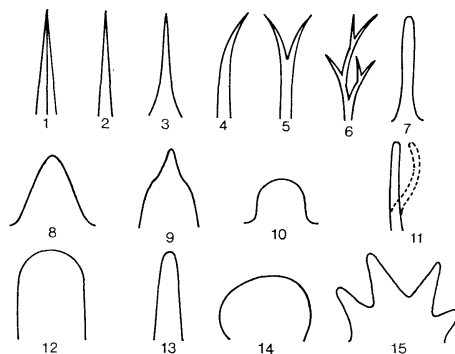


Fig. 4. Lobopodial types.

1. (axopod). 2. filose (filopod). 3. microspine.
4. acanthopod. 5. furcate. 6. ramose. 7. digitipod.
8. pyramidopod. 9. mamillipod. 10. boss.
11. flagellipod. 12. clavate. 13. conopod.
14. pharopod. 15. dactylopod.

GOJDICS, 1967, BOVEE and JAHN, 1973, HOUTEN, *et al.*, 1981) し、また餌の種類や他個体の識別などアメーバの生活を直接左右する大多数の刺激の受容域と考えられる。従って擬足の種類は肉質虫類 (Sarcodina) の高次分類群 (taxon) を決定する最重要な標徴で、古くから (1) 葉状 (lobo-), (2) 糸状 (filo-), (3) 根状・網状 (rhizo-, reticulo-), (4) 有軸 (axo-) の4型に分類された (HALL, 1953; KUDO, 1971; GRELL, 1973; SLEIGH, 1973; WESTPHAL, 1976; FARMER, 1980)。最近になって擬足内部の原形質流動の様式および軸糸 (axial core) の微細構造の相違も導入し、axo- filo-, reticulo-, lobo-, myxo- の5型に分ける傾向が強いが (JAHN, *et al.*, 1979; LEVINE, *et al.*, 1980; INOKI *et al.*, 1981)、未だ定説がない。擬足に関する主な問題点は: (1) myxopodia を根状あるいは網状擬足と同義に使用する著者がかなり多い (HALL, 1953; FARMER, 1980)。 (2) 糸状擬足の吻合 (anastomosing) の有無については、肯定 (HALL, 1953; FARMER, 1980; LEVINE, *et al.*, 1980) と否定 (KUDO, 1963, '71; JAHN, *et al.*, 1979) と、中間の立場 (SLEIGH, 1973) とがある。 (3) もし吻合するものも糸状擬足に包含すると、網状擬足との相違は内部を流れる顆粒の多少だけになる。糸状擬足が透明外質だけでなくわずかに微細顆粒を含む点では現在多くの著者が一致している (WESTPHAL, 1976; JAHN, *et al.*, 1979)。最も権威ある文献 (LEVINE, *et al.*, 1980) でも網状擬足は透明または微細顆粒を含むとして、両者の定義は混沌としている。 (4) 糸状擬足はミ

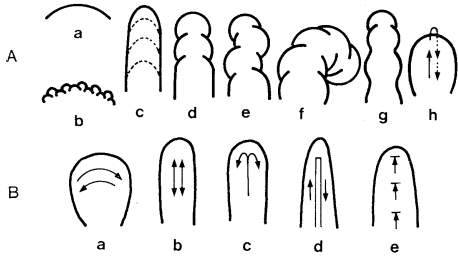


Fig. 5. A. various types of lobopodial formations: a. smooth. b. waves. c. bulge. d.~g. eruptive. h. tractor-like. B. Endoplasmic flow: a. shuttle. b. two-way pulling. c. fountain. d. counter e. jerking.

クロフィラメント性の軸系をもって定義される (JAHN, *et al.*, 1979) が、この擬足がすべて軸系を持つかどうか未確認なうえ、有軸擬足のように光顕で軸系の有無が識別できないため、同定に際しては実際的でない。特に *Filamoeba* や *Echinamoeba* (Fig. 2) だけでなく、*Vexillifera* の葉状擬足とも光顕では区別できない。(5) 糸状擬足の内部流動は対向流 (Fig. 5B-d), 葉状擬足は一方向流との区別もあるが (JAHN, *et al.*, 1979), 放射型の葉状擬足や *Filamoeba* の擬足では対向流がみられることもある。

### 葉状擬足 (lobopodium)

裸アメーバの擬足はほとんどこのタイプである。形状の相違により多数の低次の名称がある。記載に多出するものを図示した (Fig. 4)。最近の同定用の文献中に前進時に擬足はない (*e. g.* *Vannella* and *Platyamoeba*, in PAGE, 1976, p. 42, 43, 97; *Striamoeba*, in BOVEE and SAWYER, 1979, p. 36-38; *Clydonella vivax*, in JAHN, *et al.*, 1979, p. 162) という記述に出くわして面くらうことがしばしばある。分類学の記載や記相 (*e. g.* PAGE, 1969, p. 437) ですら全く同様で、同定しようとする者を甚だしく惑わしている。これは SCHAEFFER (1926) 以来 determinate と indeterminate の区別が導入されたが、indeterminate の擬足で前縁に小突出が急速に小波状に形成されることによって擬足が伸長する現象 (WILBER, 1946) が遠因となった。その後 *Mayorella*, *Hyalodiscus*, *Thecamoeba* や多くの土壌アメーバも同様であることから、BOVEE (1953) がこれらの擬足形成を eruptive waves と clear anterior waves (Fig. 5A-b) に2大別し、同時に全く別の flagellipodium に waving 擬足なる語も使用した。これと前後して

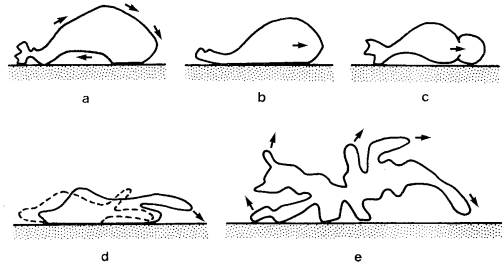


Fig. 6. Modes of locomotion in naked amoeba. a. rolling. b. creeping. c. rupture. d. inchworm fashion. e. walking.

JAHN and JAHN (1949) が擬足によらない運動法として protoplasmic waves を設定したが、これが上記のどの waves を意味するのか明確でなく。このような過程から現在でも同一著者の同文献の中ですら pharopodium や単擬足型の conopodium や clavate 形の単擬足 (Fig. 4) には特に注意が必要である。“全裸アメーバ中 determinate と indeterminate の両擬足を持つのは *Oscillosignum* のみである” という記述も (JAHN, *et al.*, 1979) この混同の例である。

リマックス型 (limax amoeba) の語も古くからよく使われているが、本来アメーバの外形と擬足形成とを同時にあらわす便利な語で、*Hartmannella* を代表として *Glaeseria*, *Saccamoeba*, *Cashia* など円筒形 (扁平な断面ではない) の体形で、擬足形成が eruptive (Fig. 5A-d~g) でなく細胞質の steady flow (Fig. 5A-a~c) によるものを指す (PAGE, 1974)。にもかかわらず *Vahlkampfia*, *Naegleria*, *Adelphamoeba*, *Tetramitus*, *Heteramoeba* のように扁平な擬足で eruptive な形成を特徴とするものにもしばしばこの語が使用されている。用語の設定にあたって擬足の形態と擬足形成の過程とアメーバ自体の移動法との3者の混同が多すぎる。これらはいずれもアメーバの同定に最も役立つ標徴なので、整理した試案を図示しておく (Fig. 4~6)。葉状擬足に関する疑問点も未だ非常に多く残されている。

アメーバに特有のウロイド (uroid) も擬足の一つと考えられる重要な標徴であるが、体後端部 (尾部) そのものを指す場合 (ALLEN, 1973; PAGE, 1976; JAHN, *et al.*, 1979) と、尾部の糸状、こぶ状などの突出構造をいうこと (GRELL, 1973) とあり、現在必ず記載される構造だけにこまった問題である。

### おわりに

上記のほかにアメーバ独特の分類標徴は：透明外質の



分布形態; ridge, fold, ripple などの表層構造; 収縮胞, 結晶胞, 高比重顆粒, 各種液胞などの細胞質内含有物; 共生体や寄生体; 核構造と核分裂の様式 (RAIKOV, 1982); シスト期や鞭毛虫期の特徴; 食性と捕食様式; 抗原性などようやく多岐にわたり, 電顕構造も採用されつつある。しかし, ここで紹介した擬足以上の問題点が内在していて, 新種の前記載はもとより, 前出の成書による同定も困難な現状である。

### 文 献

- ALLEN, R. D. (1973): Biophysical aspects of pseudopodium formation and retraction. *In* K. W. JEON (ed.), *The Biology of Amoeba*, Academic Press, New York, 201-247.
- BOVEE, E. C. (1953): Morphological identification of free-living Amoebida. *Iowa Acad. Sci.*, **60**, 599-615.
- BOVEE, E. C. (1964): Morphological differences among pseudopodia of various small amoebae and their functional significance. *In* R. D. ALLEN and N. KAMIYA (ed.), *Primitive Motile Systems in Cell Biology*. Academic Press, New York, 189-220.
- BOVEE, E. C. and T. L. JAHN (1973): Locomotion and behavior. *In* K. W. JEON (ed.), *The Biology of Amoeba*. Academic Press, New York, 249-290.
- BOVEE, E. C. and T. K. SAWYER (1979): Marine Flora and Fauna of the Northeastern United States. Protozoa: Sarcodina: Amoebae. National Marine Fisheries Service, USA.
- BYERS, T. J. (1979): Growth, reproduction, and differentiation in *Acanthamoeba*. *Internat. Rev. Cytol.*, **61**, 283-338.
- CASH, J. and J. HOPKINSON (1905): *The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa*, Vol. 1. The Ray Society, London.
- CLARK, G. (ed.) (1973): Staining Procedure used by the Biological Stain Commission. ed. 3. Williams & Wilkins, Baltimore.
- CORLISS, J. O. (1979): *The Ciliated Protozoa*, ed. 2. Pergamon Press, Oxford.
- COX, E. R. (ed.) (1980): *Phytoflagellates*. Elsevier North Holland, New York.
- EHRENBERG, C. G. (1832): Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien und ihrer geographisch Verbreitung besonders in Sibirien. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin*, 1831, 1-88.
- FARMER, J. N. (1980): *The Protozoa*. C. V. Mosby, St. Louis.
- FULTON, C. (1977): Cell differentiation in *Naegleria gruberi*. *Ann. Rev. Microbiol.*, **31**, 597-629.
- GREBECKI, A. and L. GREBECKA (1978): Morphodynamic types of *Amoeba proteus*: A terminological proposal. *Protistologica*, **14**, 349-358.
- GRELL, K. G. (1973): *Protozoology*. Springer-Verlag, Berlin.
- GRIFFIN, J. L. (1978): Pathogenic free-living amoebae. *In* J. P. KREIER (ed.), *Parasitic Protozoa*, Vol. 2, Academic Press, New York, 507-549.
- HALL, R. P. (1953): *Protozoology*. Prentice-Hall, New York.
- HAUSMANN, E. and W. STOCKEM (1972): Pinocytose und Bewegung von Amöben VIII. Mitteilung: Endocytose und intrazelluläre Verdauung bei *Hyalodiscus simplex*. *Cytobiologie*, **5**, 281-300.
- HOUTEN, J. Van, D. C. R. HAUSER and M. LEVANDOWSKY (1981): Chemosensory behavior in Protozoa. *In* M. LEVANDOWSKY and S. H. HUTNER (ed.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, ed. 2, Vol. 4. Academic Press, New York, 67-125.
- 猪木正三 (編) (1981): 原生動物図鑑. 講談社サイエンスティフィク. p. 786 (用語解説)
- JAHN, T. L. and F. F. JAHN (1949): How to know the Protozoa, ed. 1. Brown, Dubuque.
- JAHN, T. L. and E. C. BOVEE (1964): Protoplasmic movement and locomotion of Protozoa. *In* S. H. HUTNER (ed.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, Vol. 3, Academic Press, New York, 61-129.
- JAHN, T. L. and E. C. BOVEE (1967): Motile Behavior of Protozoa. *In* T. CHEN (ed.), *Research in Protozoology*, Vol. 1, Pergamon Press, Oxford, 41-200.
- JAHN, T. L., E. C. BOVEE and F. F. JAHN (1979): How to know the Protozoa, ed. 2. Brown, Dubuque.
- JONES, A. R. (1972): *The Ciliates*. St. Martin's, New York.
- KIHARA, A. and K. ISHII (1984): Radiate state in amoebae. *Bull. Fac. Lib. Arts, Hosei Univ.*, **52**, 71-81.
- KIRBY, H. (1950): *Materials and methods in the study of Protozoa*. Univ. California Press, Berkeley.
- KUDO, R. R. (1963, 1971): *Protozoology*. ed. 4 and 5. Charles C. Thomas, Springfield.
- LEE, J. J., H. SEYMOUR, H. HUTNER and E. C. BOVEE: Illustrated Guide to the Protozoa. Society of Protozoologist, Lawrence. (in press).
- LEIDY, J. (1879): Freshwater rhizopods of North America. *Rept. U. S. Geol. Surv. Terr.*, **12**, 1-324.
- LEVINE, N. D., *et al.* (1980): A newly revised

- classification of the Protozoa. *J. Protozool.*, **27**, 37-58.
- MACKINNON, D. L. and R. S. J. HAWES (1966): An introduction to the study of Protozoa. Oxford Univ. Press, London.
- MARTINEZ, A. J. (1981): Free living amoebas in human infections. *Am. Soc. Microbiol.*, Bryn-Mawr.
- MAST, S. O. (1964): Motor response in unicellular animals. In G. N. CALKINS and F. M. SUMMERS (ed.), *Protozoa in Biological Research*. Hafner Publ., New York, 271-351.
- MÜLLER, O. F. (1786): *Animalcula Infusoria Fluviatilia et Marina. Havniae et Lipsiae*.
- NISSENBAUM, G. (1953): A combined method for the rapid fixation and adhesion of ciliates and flagellates. *Science*, **118**, 31-32.
- NOLAND, L. E. and M. GOJDICS (1967): Ecology of free-living Protozoa. In T. CHEN (ed.), *Research in Protozoology*, Vol. 2, Pergamon Press, Oxford, 215-266.
- PAGE, F. C. (1967): Taxonomic criteria for limax amoebae, with descriptions of 3 new species of *Hartmannella* and 3 of *Vahlkampfia*. *J. Protozool.*, **14**, 499-521.
- PAGE, F. C. (1969): *Platyamoeba stenopodia n. g., n. sp.*, a freshwater amoebae. *J. Protozool.*, **16**, 437-441.
- PAGE, F. C. (1976): An illustrated key to freshwater and soil amoebae. *Freshwater Biological Assoc. Sci. Publ.* **34**, Titus Wilson & Son, Kendal.
- PAGE, F. C. (1981): The culture and use of free-living Protozoa in teaching. *Inst. Terrestrial Ecology*, Cambridge.
- PAPPAS, G. D. (1954): Structural and cytochemical studies of the cytoplasm in the family Amoebidae. *Ohio J. Sci.*, **54**, 195-222.
- PÉNARD, E. (1902): *Faune rhizopodique du Bassin de Léman*. Henry Kundig, Genève.
- RAIKOV, I. B. (1982): *The Protozoan nucleus*. Springer-Verlag, Wien.
- SCHAEFFER, A. A. (1926): Taxonomy of the amebas. *Papers Dept. Marine Biol. Carnegie Inst. Wash.*, **24**, 1-116.
- SCHUSTER, F. L. (1979): Small amebas and amoeboid flagellates. In M. LEVANDOWSKY and S. H. HUTNER (ed.), *Biochemistry and Physiology of Protozoa*, ed. 2, Vol. 1. Academic Press, New York, 215-285.
- SINGH, B. N. (1975): *Pathogenic and non-pathogenic amoebae*. The Macmillan Press, London.
- SLEIGH, M. (1973): *The biology of Protozoa*. E. Arnold, London.
- WESTPHAL, A. (1976): *Protozoa*. Blackie, Glasgow.
- WILBER, C. G. (1946): Notes on locomotion in *Pelomyxa carolinensis*. *Trans. Am. Micr. Soc.*, **65**, 318-322.

## 資 料

### 潜水調査船ノチル

フランスの潜水調査船ノチル (Nautil) が日仏日本海溝共同調査 (KAIKO) のため来日する。

Nautil は「おおむ貝」の意で、Nautilus と同義語である。KAIKO は、日本とフランスが共同して、1984年、85年に日本列島沿いに行う深海底の調査で、その目的は、海溝に沿う大洋底の沈みこみのしくみを理解することであり、巨大地震発生のしくみや予知についての知識を得ることである。昨年は観測船ジャン・シャルコ (2200トン) が来日し、日仏の研究者が、マルチナロービーム測深器や重力計や磁力計などを使って精密な予備調査を行った。その結果にもとづいてえられた約10カ所で、ノチルが潜水調査を行う。

ノチルは、建造中は SM97 の名で呼ばれていた。SM は Submersible (潜水船) の意で、97は 97% の意である。この潜水船は 6000 m まで潜れる。この深さよりも深い海底は、海底の全面積の 3% しかない。つまり、6000 m まで潜れば、海底の 97% までを調べることができる。それで SM97。空中重量は 18.5 トン、長さ 8 m、

幅 2.7 m、高さ 3.45 m、乗組員は 3 名で、室の広さは内径 2.1 m である。直径 12 cm の窓が 3 つついている。推進器は 4 つあって、水平および鉛直方向に動くことができる。最大速度は 2.5 ノットで、1 ノットの速さで動くときの行動半径は 15 km である。潜航時間は通常は 13 時間であるが、非常時には 130 時間までのばせる。

装備としては、マニピュレータ 2、水中電話、ビデオ送信器 1、ソナー 1、テレビカメラ 1、写真機 2、投光器 (3 kW) 6、海底下プロファイラー 1 などがある。

この潜水船の特徴の一つは軽さである。軽いために海上の支援船も小さくてすむ。「軽さ」は、チタン合金、ガラス繊維、炭素繊維、シタクティックフォーム、電子機器などについての高い技術を使って達成できた。

潜水中の航行機器や調査機器も高い性能をもっている。外界への視野は広い。200 kg までの重量物をのせることができるので、調査機器をあらたに持ちこんだり、マニピュレータで採取した資料を収納し、持ち帰ったりするのも容易である。

### 第 3 回 JECSS (Japan and East China Seas Study) 研究集会

第 1 回 (1981 年)、第 2 回 (1983 年) にひきつづいて、第 3 回研究集会が、本学会および日本海洋学会、アメリカ地球物理連合後援のもとに、筑波大学で 5 月 13 日から 18 日まで開かれた。海洋物理が中心となっていることは、前回、前々回と同じである。

会期をほぼ通しての出席者は、日本 30、中国 8、韓国 7、アメリカ 6、で計 51 名となるが、このほか数名の日本人が 1 日または 2 日だけ出席していたようである。

5 月 16 日は科学博を見学した。この科学博のため、宿泊施設の確保は容易ではなかったが、諸機関および関係

者の好意でかろうじて何とか解決できた。

集会の内容は回を重ねるにしたがって充実してきた、というのが多くの参加者の見方のようなのである。小規模ながら新しい国際研究も芽生えそうである。

Proceedings は Deep-Sea Research の特集号として約 1 年後に刊行される予定である。

第 4 回研究集会は 1987 年に開かれる。第一候補地は中国 (杭州または青島)、第二候補地は韓国となったが、両国間に国交がないので場合によってはふたたび日本で開かれることになるかも知れない。(高野健三)

### 「気候変動研究計画」

——気候研究をめざさない？——

“World Climatic Research Programme” (WCRP) とは、その名のとおりに、世界じゅうのくにぐにが協力して気候のしくみを研究しようという計画である。日本では、1978 年に日本学術会議の中に世界気候小委員会が設けられた。WCRP に対応する日本名は「気候変動研究

計画」である。気候と海とはかかわりが深そうなので、気候を理解するためには海を学ばなければならない、と考えるのがいわば学界情勢\* なので、日本の計画もそれを反映して、1978 年 8 月に上記小委員会の中に海洋作業グループが設けられ、気候を理解するための海の研究に

ついて立案をはかることとなった。

近年の日本では気候がらみの海洋研究はほとんどなかったし、研究者の関心もうすく、「気候変動研究計画」に海洋研究を含めることは時期尚早とも思えた。

海洋作業グループの世話人は鳥羽良明だったが、「作業グループはどのような方針で進むか」という点を検討することなく数カ月が経過した。この間、「“climate”が“ocean climate”を含むことは自明」だとする考え方、つまり、「海の研究はほぼすべて climate research になり得る」とする考え方、が強かった。「climate は大気の大現象であって、海の現象ではない。海は表面水温を通して大気の大境界条件の一つとして働いているだけである」と考えるのが妥当であろうが、後者は少数派（もしかすると私だけ）だった。

当時のもう一つの特徴は「閉鎖的、排除的計画」を考えていたことである。作業グループの念頭にあったのは AMTEX (Air Mass Transformation Experiment) ではなかったかと推測する。AMTEX は GARP (Global Atmospheric Research Programme) の中の一つの国際共同研究である。これに、東大・京大の少数の海洋研究者が参加していたことを私はずっとのちにアメリカできいて知った。今回の計画でもそれに似た方式を首脳の間ではじめから諒解していたらしい。この想像が見当はずれでないことを示す一例をあげよう。気象庁海洋気象部、気象研海洋研究部、水路部海象課（当時）が参加しない（気候のための）海洋研究はあり得ないから、部長、課長に小委に加わってもらい、同時に海洋作業グループにも加わってもらうことを作業グループに提案した（1979年4月1日、東大海洋研）ところ、誰の（といても3名であるが）賛成も得られず、一委員からはかなり

\* といっても、1970年代のはじめころまでは、先進国の海洋研究の指導者たちは、「気候研究のための海洋研究」にむしろ反対の立場を取っていた。1970年代のはじめに中規模渦の存在が確認されたことが、この傾向に拍車をかけた。気候のための海洋研究は時期尚早だ、という考えが大勢を占めていた。気候についてのある国際研究集会で、気象・気候研究者側が、海洋研究者の積極的な参加を求めたところ、「中規模渦の働きが明らかになるまで20年待ってほしい。20年が長すぎるというのなら、あなた方も気象・気候の研究をしばらくやめて、海の中規模渦を私たちと一緒に研究したらよいではないか」という発言が海洋側から出たことがある。

海洋研究者がある程度の積極性をもって気候の研究集会に参加したのは、1974年にストックホルムで開かれた集会—Physical basis of climate and climate modelling—が最初だといわれる。

強い反対が出た。賛成は得られなかったが、そのころ世話人は私になっていたので、やや強引に反対を押し切り、つぎの小委（4月7日）に提案し、諒承を得た。「閉鎖・排除型」は「開放型」に変わり、海洋学会春季大会のおりに、はじめて WCRP の説明会が、いわば研究者大衆に対して開かれた（東海区水研、1980年4月9日）。「Climate」は“Ocean climate”を含まないことが小委で確認された。

以後、作業グループは参加希望者らにアンケートを実施したり、研究計画書を出してもらったり、研究計画についての検討会を主催するなど活動を続ける一方、小委ではいろいろな作業グループがとりまとめた研究計画の素案をもとに気候変動研究計画の立案にとりかかっていた。これが1982年ころまで続くが、この間、海洋研究に参加を希望していた方々はもちろんのこと、その他の海洋研究者にも随時、情報が流されていたと思う。その後、情報はほぼ絶えた。私がサボっているからだ、と見る向きもある。ときどき「WCRP はその後どうなっているか」ときかれて、誤解のあることがわかってきたので、いちおう説明しておこうというのが本文の趣旨である。

その後、計画の取りまとめが進むにつれて、仕事の分担の仕方が変わり、海洋作業グループが扱っていた課題のうち、データ解析（たとえば表面水温と気候との相関をしらべることは「診断」（世話人、朝倉正）に、数値研究は「数値研究」（片山昭）に移り、「観測」（“表層混合層”と“海が運ぶ熱量”）の世話人が私となった。さらにその後、「観測」は二分され、“表層混合層”と“海が運ぶ熱量”の世話人はそれぞれ鳥羽と私になる。

“データ観析”は、一人でもできるし、経費もさしてかからないので地味な存在であるが、気候のための海洋研究の出発点として非常にたいせつな位置を占める。しかし、これまでの実績から考えて仕方がないことであろうが、「診断」の中ではしばしば無視されがちであった。ときどき「忘れてもらっては困る」と異議を申し立てたのは私だけである。

小委はたびたび開かれたが、いろいろな計画の意義、目的・手段の妥当性などは、ほとんど検討されなかった。そして、「無視され」、「忘れられる」かわりに、いつも潰されそうな目にあっていったのが“海が運ぶ熱量”である。その根拠が、計画のあいまいさにあるのなら結構であるが、昨年末ころまでに、つぎつぎとでてきた理由はつぎのようになる。(1) この計画は人工衛星に頼っており、人工衛星が飛ぶのはかなり先だから、見送りたい

## 学 会 記 事

1. 昭和60年3月20日、東京水産大学で常任幹事会が開かれ、会則改正などについて協議された。
2. 昭和60年4月27日 東京水産大学で幹事会が開かれ、会則改正案などが検討された。
3. 逝去 佐々木 巽
4. 退会者 森安茂雄, 林 慎二, 三浦知之, 間庭愛信
5. 住所変更

岩下光男 〒064 札幌市中央区南4西13丁目  
サニー第二マンション 105

中村保昭 〒850 長崎市国分町49  
水産庁西海区水産研究所

安井 正 〒131 墨田区立花1-23-3-401

上原研吾 〒750 下関市彦島西山町4-16-29  
ウシオ露機下関営業所

仲村俊毅 〒038-26 西津軽郡鰺ヶ沢大字赤石字大  
和田39 青森県水産試験場

須磨崎一治 〒112 文京区白山5-1-3-101  
(財)放射線安全技術センター

森実庸男 〒779-13 愛媛県東予市河原津241-5  
愛媛県水産試験場東予分場

麻崎昭仁 〒816 春日市小倉1699-11

赤松英雄 〒781-21 吾川郡伊野町枝川2474-26

尾本幹夫 〒171 豊島区高田 3-30-14-702号  
東京製鋼繊維ロープ(株) (賛助会員)  
〒443 蒲郡市豊岡町中村 1-1

6. 交換・寄贈出版物 東海大学海洋研究所研究報告など35種。

### 日仏海洋学会役員

顧問 ユベール・ブロッシェ ジャン・デルサルト  
ジャック・ロベール アレクシス・ドランデール  
ベルナル・フランク ミシュル・ルサージュ  
ロベール・ゲルムール ジャック・マゴー  
レオン・ヴァンデルメルジュ

名誉会長 オーギュスタン・ベルク

会長 富永政英

副会長 高野健三, 森田良美

常任幹事 有賀祐勝, 宇野 寛, 佐伯和昭, 関 文威,  
高木和徳, 松生 治

幹 事 青木三郎, 阿部友三郎, 石野 誠, 井上 実,  
岩下光男, 岡見 登, 川原田裕, 菊池真一,  
草下孝也, 斎藤泰一, 佐々木幸康, 佐藤孫七,  
高橋 正, 奈須敬二, 根本敬久, 半沢正男,  
丸茂隆三, 三浦昭雄, 山中麿之助

監 事 久保田 穰, 辻田時美

評議員 青木三郎, 青山恒雄, 赤松英雄, 秋山 勉,  
安達六郎, 阿部宗明, 阿部友三郎, 新崎盛敏,  
有賀祐勝, 石野 誠, 石渡直典, 市村俊英,  
井上 実, 今村 豊, 岩井 保, 岩崎秀人,  
岩下光男, 岩本康三, 宇野 寛, 大内正夫,  
小倉通男, 岡市友利, 岡部史郎, 岡見 登,  
岡本 巖, 梶浦欣二郎, 梶原昌弘, 加藤重一,  
加納 敬, 鎌谷明善, 川合英夫, 川上太左英,  
川原田裕, 菊池真一, 草下孝也, 久保田 穰,  
黒木敏郎, 小泉政美, 小林 博, 西条八束,  
斎藤泰一, 斎藤行正, 佐伯和昭, 坂本市太郎,  
坂本 亘, 佐々木幸康, 佐藤孫七, 猿橋勝子,  
柴田恵司, 庄司大太郎, 須藤英雄, 関 文威,  
平 啓介, 隆島史夫, 多賀信夫, 高木和徳,  
高野健三, 高橋淳雄, 高橋 正, 高橋正征,  
谷口 旭, 田村 保, 辻田時美, 寺本俊彦,  
鳥羽良明, 富永政英, 鳥居鉄也, 中野猿人,  
永田 豊, 奈須敬二, 奈須紀幸, 西沢 敏,  
西村 実, 根本敬久, 野村 正, 畑 幸彦,  
半沢正男, 菱田耕造, 日比谷 京, 平野敏行,  
深沢文雄, 深瀬 茂, 淵 秀隆, 前田昌調,  
増沢譲太郎, 松生 治, 丸茂隆三, 三浦昭雄,  
三宅泰雄, 宮崎龍雄, 村野正昭, 元田 茂,  
森田良美, 安井 正, 柳川三郎, 山口征矢,  
山路 勇, 山中麿之助, 山中一郎, 山中 一,  
吉田多摩夫 (五十音順)  
マルセル・ジュゲラリス, ジャン・アंकテ  
イル, ロジェ・ベリカ

(山元龍三郎)。事実は、この計画は人工衛星に頼っていないので、「人工衛星」という語はどこにも出でてこない。打ちあげられるかどうかは当時はまったくわかっていなかったアメリカの人工衛星をアテにしていたのは“表層混合層”で、そのためにある席上で“表層混合層”は失笑をかったことがある。内容が検討されていない一例である。(2) この計画が扱う時間規模が長すぎる(同上)。事実は長すぎない。内容を読めばわかるように、季節変化を扱うのである。緯度線を横切って南北に海が運ぶ熱量の年較差は、低緯度・中緯度では、大気も運ぶ熱量の年較差よりもずっと大きい。(3) 参加研究者がすくなくすぎる。“表層混合層”は、内容はよくわからないが、参加研究者が多いからよい。「気候変動計画」は気候を研究する必要はない。研究者に広く研究費がゆきわたり、いつの日にか気候研究に役立てばそれでよい(松野太郎)。(4) 参加研究者がすくない観測はうまくゆくはずがない(松野太郎)。これほど珍種の説を私はこれまで聞いたことがない。

(3)の後半は、気候研究をしないのに「気候研究」の

名で国民から研究費をかすめ取ろうというのである。

昨年8月6日～8日に気象庁で「気候変動研究集会」が開かれた。あとで松野太郎に聞いて、これが、いろいろな個人・グループから出ている計画の審査会の意味をもっていただいていたことがわかった。審査(?)を受ける資格があるのは、主催者から講演依頼を受けた人々だけである。私は、「海が運ぶ熱量」について話をするようにいわれたが、いつも同じ人が話をするのもどうかと思って竹松正樹に話してもらった。これもあとで聞いたが、「代表者が話さない計画は評価が非常に低く」なったそうである。この3日間に90の講演があった。そのうち、海(水)にかかわるのは9である。そのうち4つは、1978年に世界気候小委が設けられ、海洋作業グループが設けられて(海洋研究者に計画をつのって)から6年間、どこにも出てこなかった新しい計画である。そのいっぽう、6年前から、公開の席上で説明され、内容が検討され、修正・改良されてきた“データ解析”や“数値研究”は、気象庁と気象研のものを除いて、すべて排除されていた。研究者大衆が長い時間をかけて計画を練ったことが底辺の力となって、ようやく実現の段階にさしかかった。その段階に至って、それまでは何もしていなかった

真打が登場し、大衆は遠ざけられた。準備と実行とがちがった顔ぶれで行われることがはじめからわかっていた人々、そうなるように行動してきた賢い人々は、準備にまじめに取りくまない(数年先に実施される研究の経費の内訳などわかるはずがない、といって内訳を出さなかった首脳もいた)。だから、そういう計画の内容はいい加減であり、「学問」の立場で検討されては困るのである。いっぽう、そういう慣行を知らない大衆は、まじめに計画を作り、批判を受ければ修正する。しかし、内容に立ち入った検討をきちんと行うと意義の高さ、実行能力などが明らかになってしまい、「準備」だけで切り捨てるわけにもゆかなくなるおそれが生ずる。いずれにしても、計画の検討は歓迎されない。本誌に、“表層混合層”計画への意見が投稿され、掲載されたことがある。その意見に対する反論はもちろん出ない。

このようにして、「カネは一流、格は三流」となって、国民は損をし、研究(?)は外国では恥をかく。

「気候研究変動計画」がどうなっているのか、その中で海洋研究がどうなっているのか、という点については鳥羽良明、浅井富雄らが詳しいはずである。(高野健三)

## 営 業 案 内

- 科学魚探SIMRAD
- 理研式GEK
- 曳航式水温計

D. B. T.	水中テレビジョン	採泥器類
C/S T D	自記流向流速計	電気流速計
水中照度計	比重計, 水色計, 標準海水	船用機器模型及標本類
水中濁度計	アクアラング	標識票類
溶存酸素測定器	プランクトンネット類	
サリノメーター	採水器類	

株式会社 **本 地 郷**

東京都中央区勝どき3丁目3番5号 ちどきビル内 〒104 TEL 533-7771(代)  
TELEFAX 533-4094

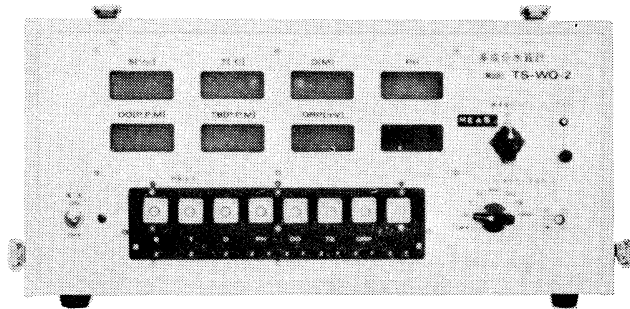
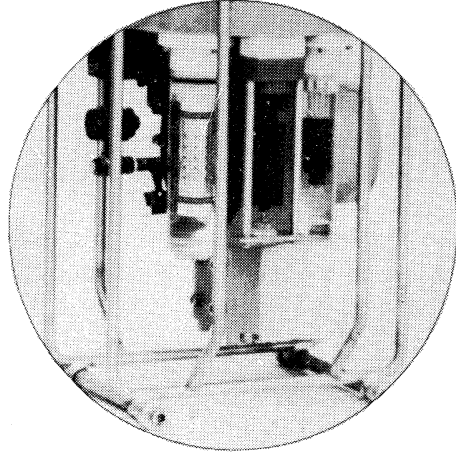
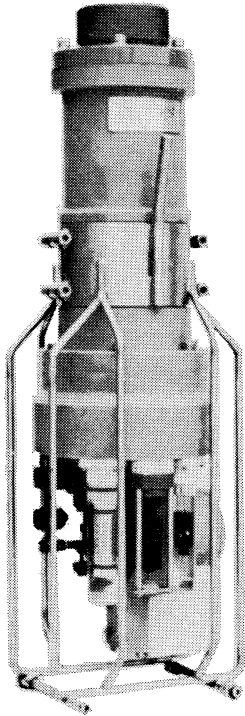
代表取締役 宮本 悟 取締役 大塚 昌治

# 多成分水質計 MODEL TS-WQ-2R

## 水質調査に新時代を画す！

弊社の水質計測に関する長年の経験とお客様の現場経験に基づく御指導によって設計いたしました。

現場において、合計8項目の水質を同時に、迅速に、容易に、しかも高精度で測定することができます。観測者は、リアルタイムで調査海域の状況を把握しつつ観測計画（測線間隔、測点間距離、測定深度及び深度間隔など）を適切に変更実施することが可能になりました。

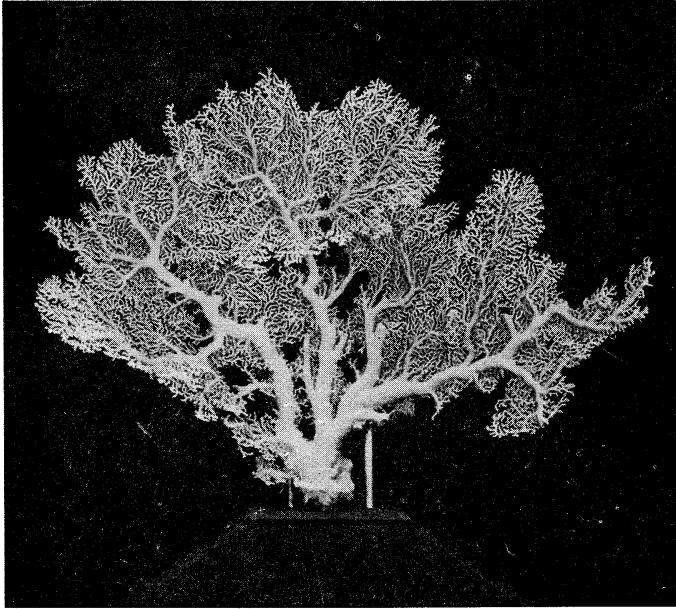


項目 要目	水 温	塩 分	深 度	水素イオン 濃度 (PH)	溶 酸 素 濃度 (DO)	濁 度	酸 化 還元電位 (ORP)	(ブランク)
測定方式	白金抵抗体	電磁誘導	ストレングージ	複合ガラス電極	隔膜電極	透過光、散乱比較式	白金電極	—
測定範囲	0～32℃	10～35‰	0～50m	4～12	0～20ppm	オプション (0～100ppm) (0～500ppm)	-500 ～ +500mV	—
精 度	±0.1℃	±0.05%	±0.3%FS	±0.05	±0.5ppm	±5%FS	±1%FS	—

**T.S.K**

株式会社 鶴見精機

横浜市鶴見区鶴見中央2丁目2番20号  
電話(045)521-5252(代) FAX045-521-1717  
テレックス3823750 TSK JPN J



# 珊瑚美術館

「クイーン・コーラル」 ↑  
深海潜水艇“はくよう”により採集された、世界で一番美しい珊瑚。

高さ 1m 幅 1.2m 重さ 12kg

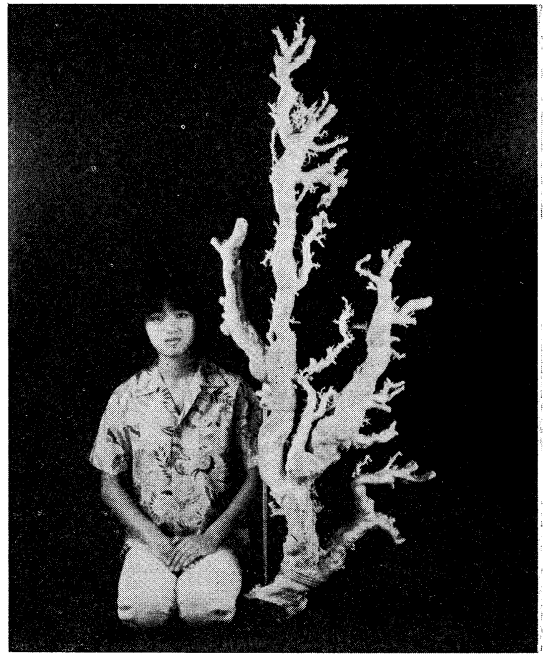
採集場所 徳之島近海

採集年月日 昭和54年7月4日

世界最大の珊瑚 ー  
高さ 1.6m, 重さ 35kg の歴史上最大といわれる“ジャンボサンゴ”

採集場所 沖縄近海

採集年月日 昭和49年5月



花とさんごと美術館

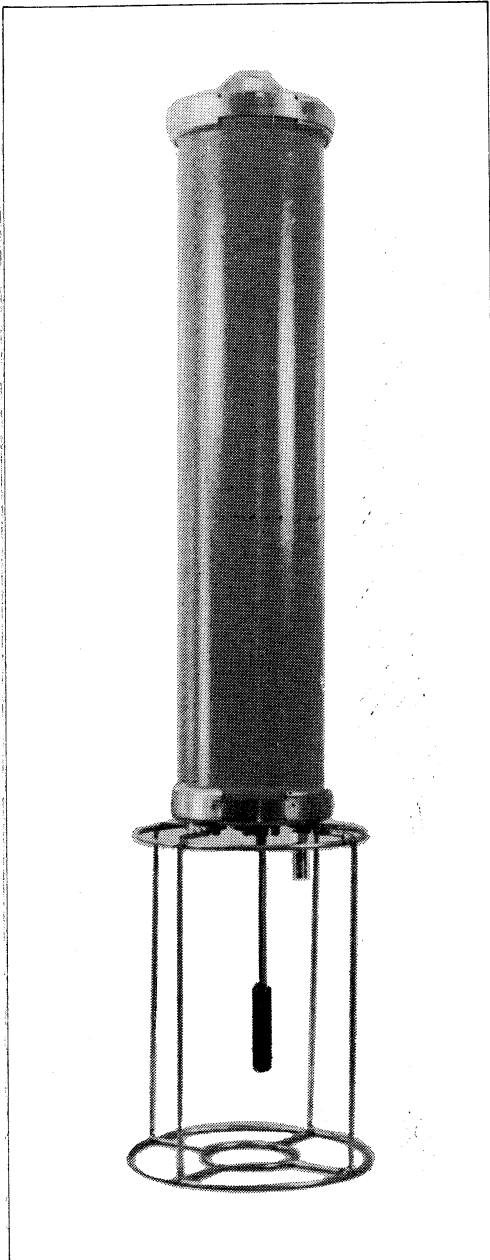


## 沖縄さんご園

本社 / 〒903 那覇市首里金城町 3-5 ☎ (0988) 86-3535 (代)  
さんご園事業所 / 〒901-03 糸満市字摩文仁 1102 ☎ (09899) 7-3535 (代)  
ホテル店事業所 / 〒903 那覇市首里山川町 1-132-1 ☎ (0988) 84-3535 (代)



# バブルメモリ電磁流速計



BUBBLE MEMORY SYSTEM

## UECEM2000

UNION  
ELECTROMAGNETIC  
CURRENT  
METER

### 四大特長

#### 1. バブルメモリデータロガー内蔵

- 1メガビットの高容量バブルカセット方式
- 機械的可動部なく保守不要
- 不揮発性で、媒体エラーなし
- 低電力消費システム
- 各種パソコンに容易に接続可能

#### 2. 多機能マイクロプロセッサ内蔵

- 計測パラメータは簡単なキーボード操作で入力
- 液晶ディスプレイによる対話方式
- ベクトルアベレージ演算機能
- 装置内のセルフチェック機能

#### 3. 高精度センサ

- コンパクトなベクトル電磁流速センサ
- ハイレスポンスの高性能ホール素子コンパス
- 標準4ch— X、Y 流速、コンパス、水温
- オプションセンサー—電気伝導度、深度、濁度

#### 4. 取扱い容易

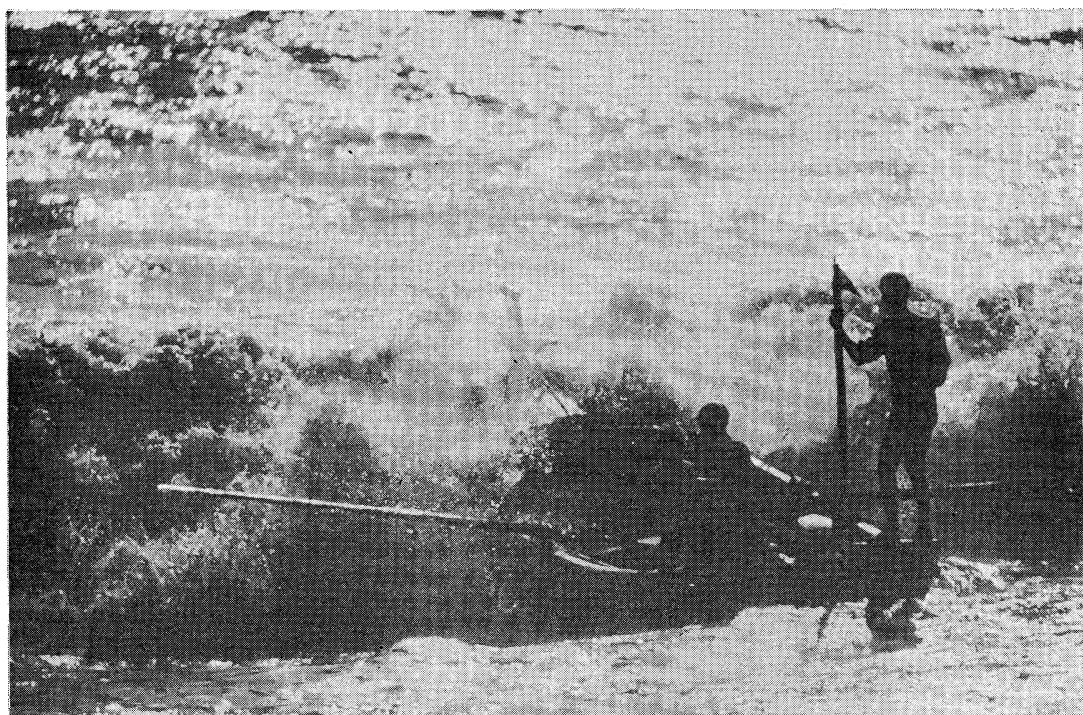
- 軽量、非腐食の特製FRP耐圧ケース
- 係留が容易で、波浪域でも良好なデータ取得
- 接続ミスのない1パック電源使用

この他にも表層域から海深  
まで、すべての測流技術を  
結集した各種流測計があり  
ます。



株式会社 **ユニオン・エンジニアリング**  
本社 神戸市中央区海岸通3丁目1-1  
〒650 KCCビル4F TEL 078-332-3381(代)  
東京支店 東京都中央区銀座7丁目18  
〒104 銀座スカイハイツ602号 TEL 03-543-5399

# 好奇心



身近なもの、夢のあるもの、美しいもの、未来。自然、動物、魚、鳥、そして人々の笑顔。ほんのちょっとした好奇心が、なにげない情景を感動のドラマに変える。新しい興味が新しい世界を造る。今日から明日、そして未来へ——  
好奇心いっぱい。



**読売広告社**

支社：中央・新橋・渋谷・新宿・池袋・上野・蒲田・立川・横浜・北海道・仙台・名古屋・大阪・広島・小倉・福岡

本社：東京都中央区銀座1-8-14 TEL567-8111(代)

## 賛 助 会 員

旭化成工業株式会社  
株式会社内田老鶴園新社 内田悟  
株式会社 沖繩さんご園  
株式会社 オセアノート  
小樽船用電機株式会社  
社団法人 海洋産業研究会  
小 山 康 三  
三信船舶電具株式会社  
三洋水路測量株式会社  
シュナイダー財団極東駐在事務所  
昭和電装株式会社  
新日本気象海洋株式会社  
株式会社 鶴見精機  
株式会社 東京久栄  
東京製網繊維ロープ株式会社  
中川防蝕工業株式会社  
日本アクアラング株式会社  
日本テトラポッド株式会社  
深田サルベージ株式会社  
古野電気株式会社  
丸文株式会社  
三井海洋開発株式会社  
宮 本 悟  
株式会社ユニオン・エンジニア  
ング 佐野博持  
吉野計器製作所  
株式会社 読売広告社  
株式会社 離合社  
株式会社 渡部計器製作所

東京都千代田区有楽町 1-1-2 三井ビル  
東京都千代田区九段北 1-2-1 蜂谷ビル  
那覇市首里金城町 3-5  
東京都世田谷区北沢 1-19-4-202  
小樽市色内町 3-4-3  
東京都港区新橋 3-1-10 丸藤ビル  
東京都文京区本駒込 6-15-10 英和印刷社  
東京都千代田区神田 1-16-8  
東京都中央区日本橋堀留町 1-3-17  
東京都港区南青山 2-2-8 DFビル  
高松市寺井町 1079  
東京都世田谷区玉川 3-14-5  
横浜市鶴見区鶴見中央 2-2-20  
東京都中央区日本橋 3-1-15 久栄ビル  
東京都中央区日本橋本町 1-7-1  
東京都千代田区神田鍛冶町 2-2-2 東京建物ビル  
神奈川県厚木市温水 2229-4  
東京都新宿区西新宿 2-7-1 新宿第一生命ビル17F  
東京都千代田区神田錦町 1-9-1 天理教ビル8階  
東京都中央区八重洲 2-3-13 藤和ビル  
東京都中央区日本橋大伝馬町 2-1-1  
東京都千代田区一ツ橋 2-3-1 小学館ビル  
東京都中央区かちどき 3-3-5 かちどきビル 隣本地郷  
神戸市中央区海岸通 3-1-1 KCCビル4F  
東京都豊島区駒込 7-13-14  
東京都中央区銀座 1-8-14  
東京都千代田区鍛冶町 1-10-4  
東京都文京区向丘 1-7-17

昭和 60 年 5 月 25 日 印刷  
昭和 60 年 5 月 30 日 発行

う み 第 23 巻  
第 2 号

定価 ￥1,600

編集者 高 野 健 三

発行所 日 仏 海 洋 学 会  
財団法人 日仏会館内  
東京都千代田区神田駿河台2-3  
郵便番号:101  
電話:03(291)1141  
振替番号:東京5-96503

印刷者 小 山 康 三  
印刷所 英 和 印 刷 社

東京都文京区本駒込 6-15-10  
郵便番号:113  
電話:03(941)6500

# Tome 23      N° 2

## SOMMAIRE

### Article spécial

Environmental numerologies .....Edward D. GOLDBERG 41

### Notes originales

An internal solitary wave of large amplitude .....Motoyasu MIYATA 43

A note on weakly-nonlinear equations of continental shelf waves (in Japanese)··Shigehisa NAKAMURA 49

### Colloque

*Microorganisms in the detritus food chain of the aquatic environment (in Japanese)*

Introduction .....Masachika MAEDA 55

The decay of chaetognaths .....Sachiko NAGASAWA and Takahisa NEMOTO 56

Biomass production of gram-negative bacterioplankton .....Hun KANG and Humitake SEKI 64

Dynamics of a microphagotroph community in a small freshwater pond  
..... Harumi KUSANO and Yasunori WATANABE 71

Distribution and ecology of bacterivorous flagellates in the marine ecosystem  
..... Hiroyuki YAMAMOTO and Yoshio EZURA 81

An outline of ecological studies on ciliated protozoa in the aquatic environment··Masachika MAEDA 89

Some problems in the identification of free-living amoebae .....Keiichi ISHII 97

Miscellanées ..... 105

Procès-Verbaux ..... 107

## 第 23 卷      第 2 号

### 目      次

#### 特別寄稿

環境数霊術 .....Edward D. GOLDBERG 41

#### 原      著

大きな振幅の内部孤立波 (英文).....宮田元靖 43

弱い非線型陸棚波方程式について .....中村重久 49

#### シンポジウム

「水界における腐食連鎖過程の微小生物」

まえばき .....前田昌調 55

やむしのデトリタス化 .....永沢祥子, 根本敬久 56

グラム陰性バクテリオプランクトンの生物生産 .....姜 憲, 関 文威 64

淡水池の落葉分解期における微小動物群集の動態 .....草野晴美, 渡辺泰徳 71

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 81

繊毛虫類の生態研究 .....前田昌調 89

自由生活アメーバの培養と同定 .....石井圭一 97

資      料 ..... 105

学会記事 ..... 107