

漁場海域における微生物生態系の解析—V 南琉球島弧西方海域における細菌相について^{*1}

日 高 富 男^{*2}・島 津 誠一郎^{*2}

Analytical Research of Microbial Ecosystems in Seawater around Fishing Ground-V

On the Bacterial Flora in the West Region of the Southern Ryukyu Island Arc^{*1}

Tomio HIDAOKA^{*2} and Seiichiro SHIMAZU^{*2}

Abstract

The authors observed the bacterial flora in seawater at twelve stations across the Kuroshio from the around of Sakishima Islands to the continental shelf of the East China Sea, in July and August 1984. The seawater samples for observation were collected from 1m and 50m depth layers at the stations. The range of numbers of heterotrophic bacterial cells in the seawater samples was below 10^2 cfu/ml. The datum suggests that the region is oligotrophic zone. In the generic compositions of bacterial strains isolated from each sample, *Pseudomonas* and *Vibrio* predominated in all samples, and *Pseudomonas* of them was the most dominant in a large number of samples. Phage sensitive strains were found mostly in *Pseudomonas* and *Vibrio*. One of them, 48K-G107 (*Pseudomonas*)-phage system was distributed widely at all stations, and another one, 48K-C106 (*Vibrio compbellii*)-phage system was distributed as a resident in water mass of Kuroshio. The latter will be utilized as a microbiological indicator of Kuroshio. The other hand, the phage types of luminous bacteria, intraspecies of *Vibrio fischeri*, make localization on the continental shelf, Kuroshio area, or the around of Sakishima Islands.

海洋環境の変動に対する微生物学的パラメーターとしては、従来から海水中の細菌細胞数や菌属レベルでの細菌相がとりあげられている。細菌細胞数の変動は細菌の増殖に対して主な制限因子である有機物濃度の違いを表わし、そして細菌相の変動はその構成者である従属栄養細菌それぞれの増殖を支配する栄養分や水温、塩分濃度などの変動を意味する。よって、細菌相の構成や変動を解析するに際して、分離細菌の菌属レベルでの組成を調べるに止めず、さらに詳細に菌種組成、菌型組成まで検討すれば、環境条件のより細かな変動に対応した細

* 1 この研究は昭和59年度文部省特定研究費で行ったものである。

* 2 鹿児島大学水産学部微生物学研究室 (Laboratory of Microbiology, Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 50-20 Shimoarata 4 Chome, Kagoshima, 890 Japan)

菌相の違いを知りうることは当然である。

細菌を菌型レベルで鑑別する簡便な方法としては、バクテリオファージ（単にファージとも言う）を用いたファージ型別法が知られている。細菌とファージは宿主・寄生関係にあり、ファージはそれぞれ特異な細菌株の活力ある細胞に感染してその中で増殖し、ついにはその宿主細胞を溶菌して自ら放出する。その際ファージの宿主細胞に感染する特異性は極めて厳しく、それらの感染パターンの違いは細菌の株レベルでの鑑別を可能にする。またファージは、前述した性質ゆえに、海洋の有機物の無機化や変換に支配的役割を演じる細菌相の形成や調整に大きく関与し、間接的ながら海洋の基礎生産に係わりをもつことになる。そのような観点から、海洋におけるファージとその宿主細菌を細菌-ファージ系としてとらえ、それらの分布の様相から海域の生物生産性ひいては漁場性を知ろうとする試みがなされて、それらの間に何らかの関連があることが認められている^{1,2)}。

本調査は、「琉球弧南端海域の海洋環境に関する総合研究」と課題する特定研究に参加して、調査海域における海洋、地質、化学、生物の各分野の調査の一環として行ったものである。すなわち、先島諸島近海より採取した海水から従属栄養細菌を分離し、その細菌相の菌属組成、各菌属におけるファージ感受性菌の割合を調べた。特に分離発光細菌については菌種・菌型レベルまで調べて、それらの数量・分布をも検討した。そしてそれらの結果より、この海域の栄養階級や生物生産性を推測した。また1979年の別の調査において²⁾、黒潮海域に常在することが示唆された *Vibrio compbellii*^{3,4)} のファージ系を本調査においても検出し、この海域における常在性を再確認したのでそれにも言及する。

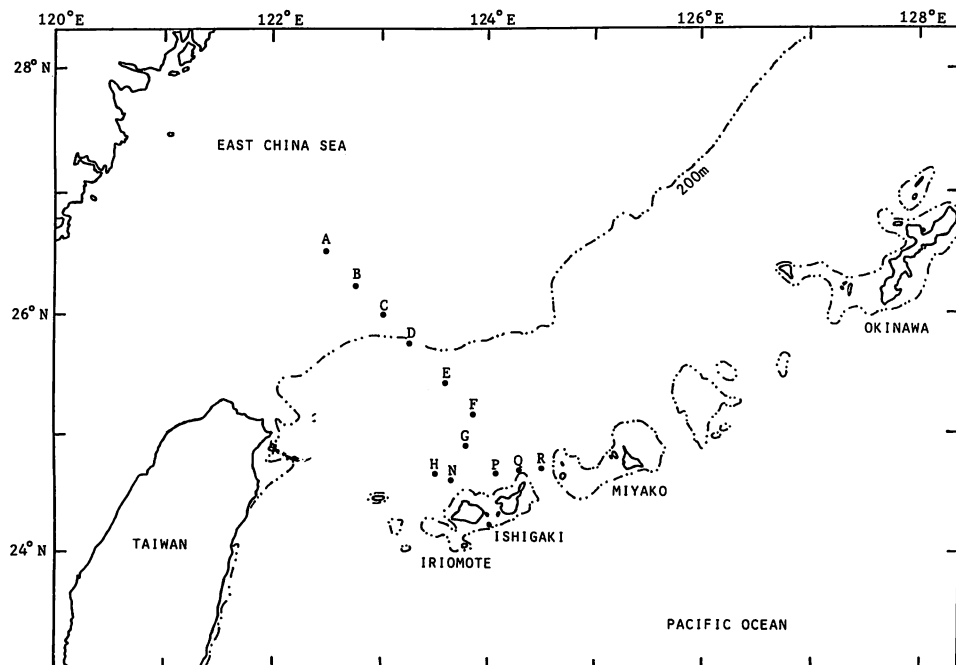


Fig. 1. Location of the 48K-sampling stations.

実験材料および方法

調査海域 黒潮流は台湾と先島諸島との間を通して東シナ海に流入し、大陸棚斜面に沿って北上する。従って、今回の調査海域である琉球弧南端西方海域は、黒潮の東シナ海への流入起点である。そこでは低温・低塩分の大陸沿岸水と高温・高塩分の黒潮表層水が何らかの割合で混合し、調査定点ごとに異なる海況を呈する海域である。

供試海水 本調査は、本学練習船敬天丸の1984年7月26日から8月28日までの航海の途中、7月28日、8月4日、8月24日の3回に分けて、先島諸島近海から黒潮流軸を横切って大陸棚に至る海域にて行なわれた。その間に様々な分野の調査が計15定点においてなされた。筆者らは、そのうちの12定点において試料海水を採取して実験に供試した。その12定点は、Fig. 1に示すとおりである。また、その定点の位置及び水深、採水日時、採水深度、採取された海水の温度などはTable 1に示した。Fig. 1、Table 1の表題に使われている“48K”は、本調査航海が1984年8月に敬天丸に乗船して行ったことを示す略号である。

Table 1. Oceanographical data for the 48K-stations.

48K station No.	Position		Depth (m)	Sampling			Sample water			
	Latitude (N)	Longitude (E)		Date (in 1984)	Time	Depth (m)	Temp. (°C)	Salinity (‰)	pH	DO (ml/l)
A	26° 31'00"	122° 30'00"	102	Aug. 4	24:00	1	28.7	34.18	8.32	4.40
						50	23.4	34.41	8.39	4.66
B	26° 13'42"	122° 45'42"	103	"	19:40	1	27.6	34.28	8.31	4.60
						50	22.9	34.51	8.23	4.21
C	26° 00'00"	123° 00'00"	101	"	15:15	1	29.0	34.25	8.28	4.45
						50	24.6	34.67	8.26	4.36
D	25° 46'18"	123° 15'18"	112	"	12:10	1	29.1	34.12	8.30	4.42
						50	27.2	34.71	8.33	4.46
E	25° 24'00"	123° 36'00"	1700	"	04:10	1	29.8	34.28	8.37	4.32
						50	26.6	34.67	8.28	4.48
F	25° 08'18"	123° 51'18"	2110	"	00:15	1	29.7	34.39	8.39	4.43
						50	25.8	34.74	8.34	4.60
G	24° 53'30"	123° 47'30"	1500	Jul. 28	14:35	1	30.4	34.15	8.39	4.41
						50	27.4	34.65	8.35	4.67
H	24° 40'05"	123° 30'05"	1850	"	19:30	1	30.4	—	8.30	4.42
						50	26.5	—	8.30	4.56
N	24° 36'10"	123° 38'52"	1540	Aug. 24	09:55	1	28.3	—	—	—
						50	25.6	34.63	—	—
P	24° 39'12"	124° 05'12"	1160	"	12:25	1	28.5	—	—	—
						50	27.2	34.51	—	—
Q	24° 40'48"	124° 18'00"	580	"	13:35	1	28.5	—	—	—
						50	25.0	34.71	—	—
R	24° 42'30"	124° 31'12"	520	"	14:50	1	28.5	—	—	—
						50	24.1	34.79	—	—

供試海水の採取は、以前の調査において比較的細菌数が多く生物生産性が高かった 1 m, 50 m の 2 層について行った。また各調査定点における採水にあたって、1 m 層は滅菌ポリビンで、50 m 層は J-Z 採水器によりそれぞれ無菌的に行った。

水温、塩分、溶存酸素の測定 供試海水の採水深度における温度(℃)、塩分(‰)は CTD を用い、また溶存酸素(ml/l)はウィンクラーの滴定法で測定された。これらの項目は、この研究チームの海洋学及び化学研究班員によって測定された。

使用培地 海洋細菌や海洋ファージの分離・増強・保存には、海水培地、海水寒天培地、軟海水寒天培地を使用した。海水培地とは、75%人工海水 1 l にポリペプトン(大五) 5 g と酵母エキス(大五) 1 g を溶解し、最終 pH 7.6~7.8 となるように調整してオートクレイブ滅菌(120℃, 15 分)したものである。海水寒天培地は海水培地に 1.5%濃度となるように寒天を加え加熱溶解して作成したものであり、同様に海水培地に 0.5%濃度となるように寒天を加えたものが軟海水寒天培地である。

海洋細菌の計数と分離 無菌的に採取した供試海水は直ちに船内において細菌細胞数の測定と分離操作を行なった。すなわち、各試料海水をそれぞれ 0.2 ml ずつ 10 枚の海水寒天平板に塗抹接種して培養した。培養 2 日後、それら寒天平板上に現われたコロニーのうち発光性をもつものを暗所で確認して計数し、同時に 5 枚の平板のそれらを全部分離した。また 6 日間培養後、寒天平板上に出現した全コロニーを計数して供試海水 1 ml 中の細菌細胞数(cfu/ml)を算定した。次いで、出現コロニーの分散状態が良くその数が平均的である数枚の平板を選出し、それら平板上の全てのコロニーを海水寒天斜面培地に分離移植した。それらは研究室に持ち帰り、純化してから以後の実験に供試した。船内での培養温度は 23℃~25℃であった。

細菌の属同定 分離菌株は常法⁵⁾に従ってグラム反応性(3% KOH 法)⁶⁾、運動性、HUGH & LEIFSON の OF 試験、KOVACS Oxidase 試験、0/129 感受性試験、glucose からのガス生成試験、色素産生の各性状が調べられこの結果を、SHEWAN(1960)⁸⁾の図式に清水(1974)⁹⁾、絵面(1976)¹⁰⁾らの修正を加味して作成した日高(1984)⁷⁾の図式に照らし、分離菌の属レベルでの同定を行った。

バクテリオファージの検出と分離 バクテリオファージの検出は集殖法により行った。採取直後の供試海水 250 ml を 150 ml 海水培地入り 500 ml 容振盪用肩付フラスコに加え、船内(23~25℃)で 3 日間培養した後、4℃に冷蔵し研究室に持ち帰った。それら各供試海水からのファージ増強液は、それぞれ 4,500G で 30 分間遠沈した上澄みを Millipore filter (HA, 0.45μm) でろ過・無菌化して粗ファージ液とした。次いで、さきに分離しておいた海洋細菌の幼若培養菌を接種した二重寒天平板を作成し、その上に前述の各粗ファージ液を滴下して 1 晩培養する。培養後粗ファージ液滴下部分に溶菌像出現の有無を観察して、各粗ファージ液中に接種菌に対して感染能力をもつファージの存否を検査した。また分離細菌のファージ感受性も同様にして検査した。

ファージ検出試験で溶菌像が見られたものは、その溶菌部分の一部を白金線で取り出して 5 ml 程度の海水培地に懸濁し、その液を適宜希釈したものについて二重寒天平板法¹¹⁾によって溶菌斑形成を試みる。すなわち相応する宿主細菌の幼若培養液 1 ml に、適当に希釈したファージ液 1 ml を混和して 5 分間ほど保持し、その 0.2 ml を予め融解して 45℃に保った

軟海水寒天培地 3 ml に加えて手早く混和した後、予め準備しておいた海水寒天平板上に流し込み重層する。重層寒天の固化するのを待って 1 晩培養する。この方法で形成された単離溶菌斑を分離・懸濁して再び前述と同様に溶菌斑を形成させる。その過程を数回繰り返すことによって目指すファージの純化・単離を行った。それら細菌-ファージ系は宿主細菌の種類や溶菌斑形態などによって類別した。これらの操作における培養温度は 25℃ である。これら実験方法のより詳細な記載は、SPENCER(1963)¹²⁾、日高(1974)¹³⁾、HIDAKA(1971, 1977)^{14, 15)}を参照されたい。

実験結果および考察

1. 従属栄養細菌およびファージ感受性菌の分布

各調査定点の 1 m, 50 m 層における海水中的の細菌細胞数とその菌数中に占めるファージ感受性細胞数は Fig. 2 に示すとおりである。

まず Fig. 2 に示されている供試海水中的の細菌細胞数を見れば、12 の調査定点のうち黒潮流域中の D～R の 9 定点においては、1 m 層の方が 50 m 層より細菌細胞数が多い傾向にあった。これは、1 m 層が 50 m 層より水温が高かったことも要因の 1 つであろうが、細菌の発育において主な制限因子となる有機物濃度が高いことを示唆するものであろう。これに対して、大陸棚上の St. A, B, C においては、1 m 層の細菌細胞数が 56, 61, 31 cfu/ml であったのに比して 50 m 層のそれらは、75, 88, 87 cfu/ml とやや高い値であった。これは、大

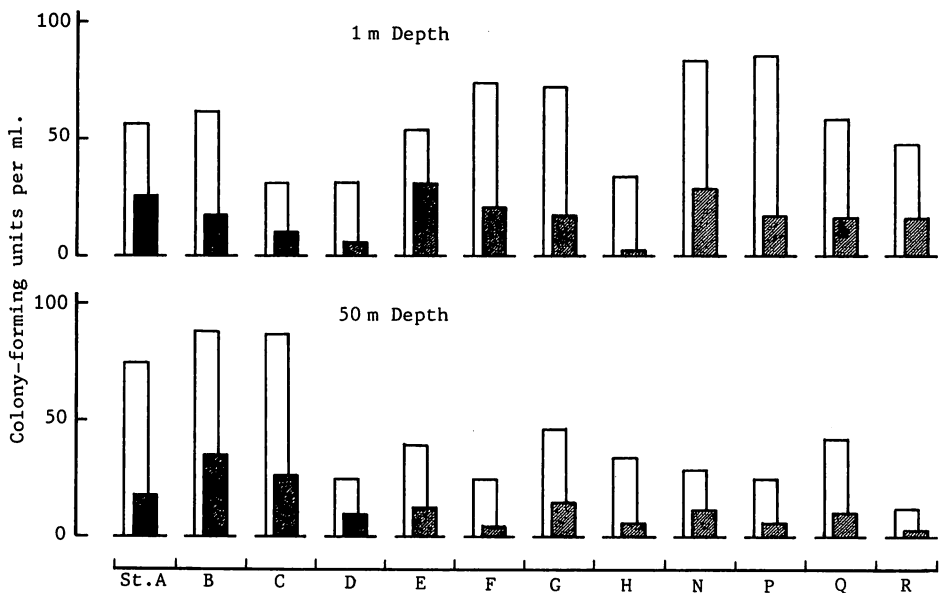


Fig. 2. Numbers (cfu/ml) of heterotrophic bacterial cells (white columns) and phage-sensitive bacterial cells (black columns) in sea water samples collected from 1 m and 50 m depth layers at the 48 K-stations.

陸棚上にあつては水深が浅いため、底層の高有機物水の湧昇や大陸沿岸水の張出しが影響して、かかる現象を呈しているのであろう。そして、1 m 層に比して 50 m 層の方が生物生産性が比較的高いことを物語っている。いずれにしても、Fig. 2 に示されるように、この調査海域では細菌細胞数が 10^2 cfu/ml を超える供試海水はなく、この海域は、吉田 (1973)¹⁶⁾ の示した“海域の栄養階級区分”に照らせば、貧栄養域であることがわかる。これは1979年の調査結果とも一致している。

次に、Fig. 2 に示されるファージ感受性菌の分布を見ると、全供試海水からファージ感受性菌が見出されている。細菌細胞数の多い試水ではそれに比例してファージ感受性菌も多く、両者の間の割合はほぼ近似しており、分離菌の約 30% がファージ感受性菌であった。



Fig. 3. Generic composition of phage sensitives (black columns) in total strains (white columns) isolated from seawater at the 48K-stations.

Generic abbreviations : P=*Pseudomonas*, V=*Vibrio*, A=*Aeromonas*, M=*Moraxella*, F=*Flavobacterium*, G+=Gram -positive, NI=Not identified.

例えば鹿児島湾のような内湾においては、海況や水質の変化に応じてファージ感受性菌の割合が著しく変動するが、この調査海域のような外洋においては海況や水質の変化が少ないためそれが安定していた。

2. 分離菌およびその中のファージ感受性菌の属組成

分離菌の属組成とその中に占めるファージ感受性菌の割合を各定点、採水深度別に Fig. 3 に示した。まず菌属組成を見ると、ほぼ全定点において *Pseudomonas* の優勢が目立ち、次いで *Vibrio* が優勢で、これらの2属が組成の大部分を占めていた。他に *Aeromonas*, *Moraxella*, *Flavobacterium* などが見出されたが、これらは全域を通して散在し菌属組成中で優占属となることはなかった。また、定点 A, B, C, D では、A から D へと大陸側から黒潮流軸方向へ進むにつれて段階的に *Pseudomonas* の割合が増加し、その分 *Vibrio* が減少していた。この傾向は、1 m 層、50 m 層の両層ともに見られた。このような細菌相の変動は、大陸棚上海域における陸側と外洋側との双方の水塊が交叉するさまをとらえた知見と言えよう。ともあれこの海域ではどの定点においても *Pseudomonas* が最優占であり、ほぼ類似した菌属組成を形成していた。*Pseudomonas* の優占性が何に起因するのかは今後詳細な実験の結果を待たねばならない。

次に、Fig. 3 において細菌属組成別にファージ感受性菌の占める割合を見てみると、菌属組成の優占属である *Pseudomonas* にファージ感受性菌が最も多く含まれていた。次いで *Vibrio*, *Aeromonas* に多く、その他の菌属では散在的に見られるにすぎなかった。

3. 細菌-ファージ系の分布

分離された個々の細菌-ファージ系が、調査海域においてどのような分布を示すかを、これらの宿主菌の分布で示したのが Table 2 である。

多くのファージ系は1定点または2定点に局在するのみであった。しかもそれらの分布は大陸棚上、黒潮流域、先島諸島近海の各海域で区別されていた。一方、48K-G107 (*Pseudomonas*)-ファージ系は調査海域の全定点から分離された。このファージ系は、約1ヶ月にわたる調査期間中、この海域に常在していたことになる。このようにこのファージ系が長期間広域に存在しえたのも、同海域における *Pseudomonas* の優占性と関係あるだろう。

また、1979年に行った別の調査において黒潮流域から分離された 9XK-4301 (*Vibrio compbellii*)-ファージ系は、黒潮常在性のファージ系であると考えられている。そこで、1979年から5年の歳月を経た今回の調査においてもこのファージ系が存在するかどうかを調べた。その結果、Table 2 に示される 48K-C106 菌株は、*Vibrio compbellii*-ファージに感受性を示し、これが *V. compbellii* に類する菌株であった。そしてそれに類似の菌株が多くの定点(12定点中の7定点)に分布していた。しかもそれは大陸棚上の St. A, B および先島諸島に近い St. P, Q, R には見られず、黒潮流軸の定点において検出された。このことにより、*V. compbellii*-ファージ系がこの黒潮海域に常在するファージ系であることを再確認しえて、黒潮水塊の指標微生物として有用株であることを知った。また Table 2 の中の 48K-E104 菌株もそれに類して黒潮流域にのみ分布するものであった。

4. 発光細菌の分布

この調査において供試海水から分離された発光細菌数は28株であり、それらを菌種レベルで同定すれば、*Vibrio fischeri* が優占種25株であって、*Vibrio harveyi* 2株、*Photobacter-*

Table 2. Distribution of the host strains of phage systems in seawater at the 48K-stations.

Genera* ¹	48K-strain No.	Stations											
		A	B	C	D	E	F	G	H	N	P	Q	R
P.	A202	+											
	B217		+										
	G107	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	P103										+	+	
	P206										+		
	Q219											+	
V.	A101	+											
	A104	+											
	A109	+	+										
	B209		+										
	C106* ²			+	+	+	+	+	+	+			
	C122			+									
	E104					+	+	+	+				
	Q202											+	
A.	[C117			+									

*¹ Generic abbreviations : P., *Pseudomonas* ; V., *Vibrio* ; A., *Aeromonas**² *Vibrio campbellii* strain

+: presence

ium leiognathi 1 株であった。また、それらのなかでファージ感受性のある菌株は、*V. fischeri* の 12 株と *V. harveyi* の 1 株の計 13 株であった。それら各菌種、菌株の分布は Table 3 に示した通りである。調査海域での発光細菌の分布にはつぎのような特徴が見られた。まず、大陸棚上の St. A, B の水深 1 m 層において多く検出され、その菌種は *V. fischeri* であった。黒潮流域の定点では *V. fischeri* に混って *V. harveyi* と *P. leiognathi* が散在していた。それらは、1 m 層よりも 50 m 層に多く、*V. harveyi* と *P. leiognathi* の分離菌 3 株はすべて 50 m 層に分布していたものであった。分離 *V. fischeri* のうちファージ感受性の 12 株についてファージ型別すると、a, b, c, d(仮称)の 4 型に分けられた。それら菌型レベルでの分布は、a, b 型のそれぞれの 3 株が St. A に、c 型 4 株のうち 1 株が St. A に他の 3 株が St. B に分布していた。d 型は a, b, c 型とは離れて St. Q に見られた。このように分離菌種、菌株の水平、垂直的な分布の違いの要因は Table 1 にみられる試料海水の水温や塩分の差異に求められよう。すなわち大陸棚上の St. A, B では低温・低塩分の大陸沿岸水が主体であり、そして St. C 付近からはそれに高温・高塩分の黒潮表層水が徐々に混合し、黒潮流軸に近寄るに従って黒潮水が主体となっている。このような両水塊の傾斜的混合割合が各発光細菌種の分布を規制しているのであろう。このことは一般従属栄養細菌と発光細菌の分布に共通する規制条件と見られる。そして結局のところ大陸棚上、黒潮流域、先島諸島近海など各海域の海洋環境の分化に応じて細菌の菌型レベルでの棲み分けが認められた。

Table 3. Distribution of luminous bacterial species in seawater at the 48K-stations.

48K-station No.	Sample depth (m)	Bacterial count (cfu/ml seawater)		Isolated strains of L. B. species* ³		
		H. B.* ¹	L. B.* ²	V. f.	V. h.	P. l.
A	1	57	10	10(7)* ⁴		
	50	75	1	1		
B	1	61	3	3(3)		
	50	88	1	1		
C	1	32	0			
	50	87	0			
D	1	31	0			
	50	35	0			
E	1	53	0			
	50	39	1		1	
F	1	73	0			
	50	25	0			
G	1	72	1	1		
	50	45	1	1		
H	1	34	0			
	50	34	3	3		
N	1	82	1	1		
	50	29	0			
P	1	85	0			
	50	14	2	1	1(1)	
Q	1	60	2	2(2)		
	50	42	2	1		1
R	1	48	0			
	50	13	0			
12 Stations	24 Samples	[Total]		25(12)	2(1)	1
					28(13)	

*1: Heterotrophic bacteria

*2: Luminous bacteria

*3: V. f. = *Vibrio fischeri*, V. h. = *Vibrio harveyi*, P. l. = *Photobacterium leiognathi*.

*4: Figures in parentheses give the number of phage sensitive strain

次いで、St. A では試料海水採取後しばらくしてイカが釣獲され、そのイカの内臓から発光細菌が分離された。それは St. A の海水から分離されている *V. fischeri* -b 型と同じ菌株であった。そして、それと同じ菌株が同季節に鹿児島湾内海水中からも分離された。この菌株の特性については今後の精査をまたねばならぬが、それは魚介類に関連する菌株であろう。これらのことから、海水中に浮遊生活している発光細菌株のうちあるものは魚介類の消化管や発光器官に共生していたものが遊離してきたものであるという生態的関連を知ることができた。また、東シナ海大陸棚上と内湾である鹿児島湾の両海域に、魚介類に関連する

菌株が共通して見出されたことは興味深いことであり、今後さらに追試して生態学的な意味をも追及したい。

要 約

本調査は、琉球弧南端海域の海洋環境に関する特定研究に参加して、先島諸島近海及びその西方海域における海洋、地質、化学、生物の各分野の調査の一環として行ったものである。

本調査海域の海水中細菌細胞数は全ての試水で 10^2 cfu/ml 以下であって、この海域が貧栄養域であることを示した。供試海水中の細菌属組成は全海域にわたり *Pseudomonas* と *Vibrio* が優勢であり、特に *Pseudomonas* が多くの定点、深度で最優占属であった。さらに *Pseudomonas* や *Vibrio* の優勢に対応して、それらの菌属のなかにはファージ感受性菌株が多かった。その中の 48K-G107(*Pseudomonas*) -ファージ系の宿主菌は、調査全海域にわたって分布していた。また、1979年の別の調査時に検出され黒潮海域の常在ファージ系と考えられていた *Vibrio campbellii* -ファージ系は、今回の調査においても黒潮流域に特異的かつ広域に分布していた。このことによりこのファージ系の黒潮常在性と黒潮水塊の指標微生物としての有用性を再確認しえた。また分離発光細菌を菌種およびファージ型の分布を見れば、調査海域の環境の分化に応じて *Vibrio fischeri* の菌型レベルでの棲み分けがあることを知り得た。

この特定研究の計画・実施にあたって多大の御尽力、御援助をいただいた研究代表者武石泰亮教授をはじめ、共同研究者や敬天丸乗組員の各位に深甚の謝意を表します。また試料採取に際しては原田直道学生の補助をいただいたことに深謝する。

文 献

- 1) 日高富男・河口貴史・白浜真之(1979): 漁場海域における微生物生態系の解析-I. 琉球島弧周辺海水中的のバクテリオファージの分布. 鹿大・水・紀要, **28**, 47-55.
- 2) 日高富男(1980): 漁場海域における微生物生態系の解析-II. 琉球島弧周辺海域に常在するバクテリオファージ系について. 鹿大・水・紀要, **29**, 327-337.
- 3) BAUMANN, P., L. BAUMANN and M. MANDEL(1971): Taxonomy of marine bacteria: the Genus *Benetkea*. *J. Bacteriol.*, **107**, 26-8-294.
- 4) KRIEG, N. R. and J. G. HOLT(1984): "Bergey's Manual of Systematic Bacteriology", Vol. 1, Williams & Willkins, Baltimore, pp 516-550.
- 5) HARRIGAN, W. F. and M. E. MCCANCE(1966): "Laboratory Methods in Microbiology", Academic Press, New York.
- 6) BUCK, J. D. (1982): Nonstaining(KOH)method for determination of Gram reactions of marine bacteria. *Appl. and Environ. Microbiol.* **44**, 992-993.
- 7) 日高富男・島津誠一郎(1984): 鹿児島湾内海水中の細菌属組成の季節変動. 鹿大・水・紀要, **33**, 97-105.
- 8) SHEWAN, J. M., G. HOBBS and W. HODGKISS(1960): The *Pseudomonas* and *Achromobacter* groups of bacteria in the spoilage of marine white fish. *J. Appl. Bacteriol.*, **23**, 463-468.

- 9) 清水潮 (1974) : 海洋微生物の分類と生態. 多賀信夫編 “海洋微生物”, 45-65, 東京大学出版会.
- 10) 絵面良男 (1976) : 厚岸湾より分離した海洋細菌の分類学的研究. 学位論文 (北海道大学).
- 11) ADAMS, M. A. (1959) : “Bacteriophages”, Interscience Publishers, Inc., New York.
- 12) SPENCER, R. (1963) : Bacterial viruses in the sea. in “Symposium on Marine Microbiology.” (C. H. OPPENHEIMER, ed.), 350-365, Charles. C. Thomas, Springfield, Illinois.
- 13) 日高富男 (1974) : 海洋バクテリオファージ. 多賀信夫編 “海洋微生物”, 81-89, 東京大学出版会.
- 14) HIDAKA, T. (1971) : Isolation of marine bacteriophages from sea water. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **37**, 1199-1206.
- 15) HIDAKA, T. (1977) : Detection and isolation of marine bacteriophage system in the southwestern part of the Pacific Ocean. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.*, **26**, 55-62.
- 16) 吉田陽一 (1973) : 低次生産段階における生物生産の変化. 日本水産学会編 “水圏の富栄養化と水産増養殖”, 92-103, 恒星社厚生閣.