



海草アマモ *Zostera marina* の葉上における 付着珪藻の季節動態と今後の展望

日野出 賢二郎^{1,2*}

¹ 公益財団法人黒潮生物研究所 (〒 788-0333 高知県幡多郡大月町西泊 560 イ)

² 長崎大学大学院水産・環境総合研究科 (〒 852-8521 長崎県長崎市文教町 1-14)

Kenjiro Hinode^{1,2*}: The phenology of epiphytic diatoms on the *Zostera marina* and future prospects. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 72: 11–17, March 10, 2024

Attached diatoms are extremely important groups as primary producers and for material cycling in coastal areas. However, ecological studies on marine attached diatoms are much less common. The present paper summarizes previous studies on the ecology of attached diatoms in coastal areas. In addition, I will present the phenology of epiphytic diatoms on a seagrass, *Zostera marina*, because few studies exist for this field where I quantified the leaf surface area of a host seagrass, the density of individuals of epifauna, and the cell density of epiphytic diatoms that could be observed on the leaves of *Z. marina* during the period from May 2017 to December 2018. Here, field observations indicate that epiphytic diatom density could be affected by the growth stage of the host seagrass and the presence of epifauna. I also describe the role and potential of attached diatoms in blue carbon.

Key Index Words: attached diatom, epiphytic diatom, seagrass, phenology

¹Kuroshio Biology Research Institute, 560 Nishidomari, Otsuki, Hata, Kochi 788-0333, Japan

²Graduate School of Fisheries Science and Environmental Studies, Nagasaki University, Bunkyo-machi 1-14, Nagasaki, Nagasaki 852-8521, Japan

* Author for correspondence: hinode@kuroshio.or.jp

はじめに

珪藻は、被殻 (frustule) と呼ばれる珪酸質の細胞外被で覆われる単細胞性の藻類である。珪酸質でできた被殻は非常に明瞭であり、長い間その形や模様によって種分類がなされてきた。海洋や湖沼、河川に生育する珪藻について、現在では、1万種以上が記載されている。しかしながら、電子顕微鏡による殻微細構造の観察に加え、細胞内小器官の配列様式や塩基配列による分子系統解析などによって、潜在的に属数は1000属を、種数は10万種を超えて存在するだろうと見積もられている (Round & Crawford 1989, Fourtanier & Kociolek 1999)。このように、珪藻類は現在の水圏で最も種多様性が高い微細藻類群であり、淡水、汽水や海水中にみられ、水がある所ならば赤道直下から極域にまで、海産種では外洋域から沿岸域にまで幅広く分布している (巖佐 1976)。特に沿岸域では浮遊珪藻だけでなく付着珪藻も多く存在し、それらが沿岸域における水圏生態系の重要なニッチを占めている。付着珪藻は、付着している基質の種類の違いによって生態学的な分類があり (鈴木・南雲 2015)、岩礁や石などの物質に付着するタイプ、海藻や海草など植物に付着するタイプ、鯨や浮遊するミジンコなどの動物体表に付着するタイプがある。各々の基質に特異的に付着する種がこれまでのフロラ研究から見出されているが、珪藻と基質との確固たる相互関係の解明には

未だ至っていないようである (Worm & Sommer 2000, 鈴木・南雲 2015)。

本稿では、付着珪藻の生態に関するこれまでの研究をレビューした後、海草アマモ葉上における付着珪藻の季節動態について著者の研究成果を紹介する。また、今後の展望として、ブルーカーボンに関する付着珪藻の可能性についても紹介したい。

珪藻の付着様式

付着珪藻はムコ多糖類を主成分とする粘性性の物質を細胞外に分泌して基質に付着したり、群体を形成したりすることができる (Daniel *et al.* 1987, Lind *et al.* 1997)。付着様式は、基質に対して水平方向に付着するタイプと、垂直方向に付着するタイプの2タイプに大別することができる (Hudon & Bourget 1981, Oemke & Burton 1986)。基質に対して水平方向に付着するタイプは運動性の有無により、滑走型と固着型の2型に細分される (田中・渡辺 1990, Kawamura & Hirano 1992, 河村 2004)。基質に対して垂直方向に付着するタイプは、付着の形態に関与する群体形成の有無とその形状、粘液の分泌様式および付着力などの性状をもとに3~6型に細分される (田中・渡辺 1990, Kawamura & Hirano 1992, 河村 1994)。ここでは、河村 (1994) の珪藻の付着様式8型を例

にして、基質に水平に付着する 2 型と垂直に付着する 6 型を紹介する (図 1)。A 型は *Nitzschia* 属が代表的で、基質に対して水平に付着し、滑走運動を行う。B 型は *Cocconeis* 属が代表的で、基質に対して水平に付着するが、運動性は乏しく極めて強く基質に付着する。C 型は *Ardissonca* 属が代表的で、細胞の一端から粘液を分泌し、基質から立ち上がるように付着する。D 型は *Grammatophora* 属が代表的で、細胞が帯状やジグザグ上に連結し、群体の末端細胞から分泌された粘液で基質に付着する。E 型は *Achnanthes* 属が代表的で、細胞末端から分泌される粘液で付着柄を形成して基質に付着する。F 型は *Licmophora* 属が代表的で、群体の末端細胞から分泌される付着柄で基質に付着し、粘液柄により複数細胞が連結し、樹枝状群体を形成する。G 型は *Berkeleya* 属が代表的で、粘液質のチューブ内に複数細胞が入り、糸状あるいは樹枝状群体を形成し、粘液チューブの末端で基質に付着する。H 型は *Melosira* 属が代表的で、複数細胞が糸状に連結し、群体を形成し、末端細胞が基質に付着する。これらのように様々な付着様式があることで、付着珪藻の群落では三次元的な構造が形成される。付着珪藻の群落が基質の種類、環境および季節によって変化するのは、異なる付着様式をもつ種が異なる増殖特性、環境耐性をもつためであると考えられている (Hudon & Bourget 1983, Kawamura & Hirano 1992)。しかしながら、付着様式に着目した生態学的研究は少なく、付着珪藻の多様な付着様式における生態学的意義については未だに不明な点が多い (河村 1994)。

岩上や葉上を含んだ付着珪藻の生態

沿岸域における堆積物および海草や海藻葉上で観察される付着珪藻 (以下、葉上付着珪藻) は基質によって種類が左右される。例えば、干潟に代表される砂泥底では周囲の砂粒が頻りに動くことから、岩礁上と比べて基質表面を滑走する珪藻、あるいは基質に強く固着する珪藻が優占しやすいとされる (河村 2004)。海草や海藻の場合、その形状は多様であることから、付着珪藻はそれら形状の影響を大きく受ける (Rautiainen & Ravanko 1972, Nigorikawa 1997, 大塚・辻 1999, Worm & Sommer 2000)。平滑で扁平な海草や海藻の葉上では、基質に対して直立に付着する珪藻が優占しやすく、ホンダワラ類のような複雑で立体的な微小環境を提供できる分岐の多い海藻の葉上では様々な付着様式の珪藻種がみられる (Totti *et al.* 2009)。葉上付着珪藻は、付着基質となる海草や海藻の形状に加えて、海草や海藻の生育水深やキャノピーの形状、分泌物や生理状態にも大きな影響を受ける (Tanaka 1986, Snoeijs 1995, 大塚・辻 1999)。海草や海藻の生育水深やキャノピーの形状の違いは、付着珪藻が生育する光環境を変化させる。分岐の多い海藻葉上ではその影響はより複雑であると考えられるが、弱光環境では基質に水平に付着するタイプが、より強光環境下では基質から垂直に付着するタイプが優占しやすいようである (Hudon & Bourget 1983)。また、海草や海藻の分泌物の量や生理状態は季節的に変化し、

珪藻の付着量を変化させることが知られている (Nagle 1968, Snoeijs 1995, Hinode *et al.* 2021)。

付着珪藻の増殖や光合成活性は、他の藻類や海草同様、水温や塩分、光強度、栄養塩濃度などの影響を受ける (Colijn & van Buurt 1975, Admiraal & Peletier 1980a, Beliveau & Hickman 1982)。しかしながら、沿岸域では潮の干満や波浪によって水温や塩分は短期的に大きく変化するため、水塊とともに移動する浮遊珪藻と比べて、付着珪藻ではそれらの環境要因への適応範囲は広いと考えられている (Admiraal & Peletier 1980b, 河村 2004)。水温や塩分に対する付着珪藻の増殖特性を調べた研究は未だ少ないが、以下のことが報告されている。Williams (1964) は塩分が増殖に及ぼす影響を調べ、汽水産付着珪藻 14 種が塩分 1 ~ 68 の範囲で増殖が可能であることを報告し、Admiraal (1977) は同じく汽水産付着珪藻 4 種が塩分 4 ~ 60 の範囲で光合成活性にほとんど変化がみられなかったことを報告している。一方で、Scholz & Liebezeit (2012) は干潟の付着珪藻 25 種について水温および塩分が増殖率に与える影響を調べ、水温 10 ~ 30°C、塩分 20 ~ 35 の範囲では増殖率が変化しないことと、極端な水温 (4, 40°C)、塩分 (10, 40) では増殖率が著しく低下することを確認した。

沿岸域は水塊が頻りに攪拌されることに加え、付着基質上の動植物や砂泥底に由来する栄養塩供給が起りやすいため、長期的な栄養塩の不足が付着珪藻の増殖を制限する要因になることは少ないと考えられている (大貝 1986, 河村 2001)。

付着珪藻のほとんどは独立栄養性であるため、生育域は沿岸域の有光層にある基質上に限られる。付着珪藻の中には、独立栄養性でありながら弱光環境下で有機物を取り込み増殖が可能な混合栄養性のものや、クロロフィルをもたない完全な従属栄養性のものも知られている (Hellebust & Lewin 1977, Ishii & Kamikawa 2017)。例えば、混合栄養性種では、*Nitzschia angularis* var. *affinis* (Grunow) Grunow, *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin など (Lewis & Hellebust 1976, Villanova & Spetea 2021)、従属栄養性種では、*Nitzschia putrida* (Cohn) W. Benecke, *N. leucosigma* W. Benecke, *N. alba* J.C. Lewin & R.A. Lewin などが知られている (Li & Volcani 1987)。海草や海藻の葉上では溶存有機炭素が多く生成されることや付着基質である海草や海藻によって弱光環境が作られやすいことから、混合栄養性や従属栄養性の付着珪藻も多く存在していると考えられている (Lewin & Lewin 1967, Armstrong *et al.* 2000)。

付着珪藻が生育する基質上には、ヨコエビやワレカラなどの端脚類、アワビなどの巻貝類やウニなどの棘皮動物が多数生息している。物理的な環境要因における適応範囲が広い付着珪藻にとって、植食動物による摂食圧は増殖における主要な制限要因になっている (河村 2004, 鈴木ら 2005, Winder & Sommer 2012)。実際に、岩礁上や葉上の付着珪藻は植食動物の摂食圧が低下する冬季から春季の低水温期にブルームが多くみられている (河村 2004, Hinode *et al.* 2021)。

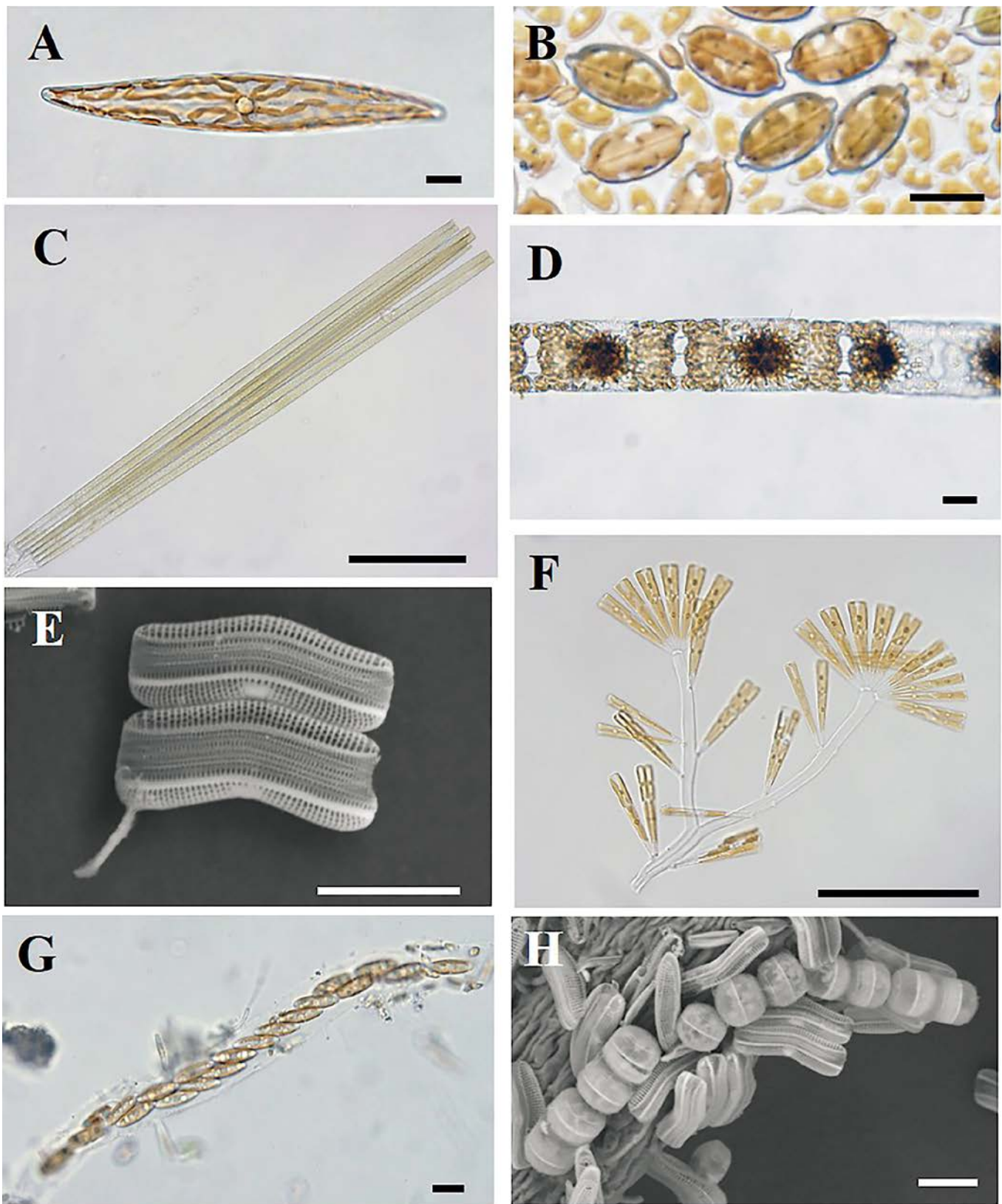


図1. 付着珪藻の8つの付着様式。

A型：匍匐滑走型 (motile prostrate), B型：匍匐固着型 (nonmotile prostrate), C型：直立型 (solitary upright), D型：群体直立型 (colonial upright), E型：付着柄単体型 (solitary mucus thread), F型：付着柄群体型 (colonial mucus thread), G型：管棲群体型 (mucus tube), H型：糸状群体型 (colonial thread). A, B, D, E, G, H: Scale bars = 20 μ m; C, F: Scale bars = 200 μ m.

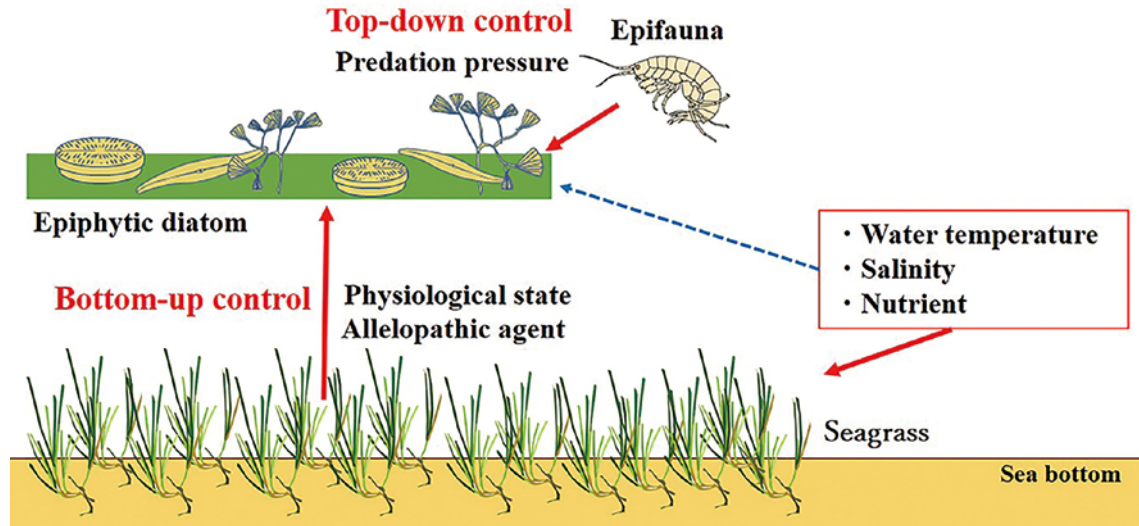


図2. 海草アマモ、付着珪藻および葉上動物における三者間の相互関係の概念図。

海草アマモ葉上における付着珪藻の季節動態

前述したように、葉上付着珪藻の季節動態は物理的な環境要因よりも基質となる海草や海藻の生理状態、葉上動物の摂食圧に大きく影響を受ける（図2）。ここでは著者が調査したアマモ *Zostera marina* Linnaeus の葉上における付着珪藻の季節動態（Hinode *et al.* 2021）を紹介する。

長崎県新上五島町有川湾のアマモ場で2017年5月から2018年12月にかけて毎月アマモ草体を採集し、アマモ葉の表面積、付着珪藻の細胞密度および葉上動物の個体数密度を定量的に調べた。得られた時系列データは統計解析ソフトR（R Core Team 2020）を用いて記述分析を行った。葉の表面積はアマモの生長に伴って変化しており、6月に最大となり、10月に最少となった。葉の表面積が増加する伸長期に付着珪藻の細胞密度は減少し、葉の表面積が減少する成熟・枯死期に付着珪藻の細胞密度は増加した（図3）。アマモは動物、藻類および微生物の付着を阻害する物質を分泌し、その生成はアマモの伸長期ほど多いことが知られている（伊奈 1991, 黒田ら 2008, Jendresen & Nielsen 2019）。この阻害物質により、葉上付着珪藻の細胞密度が低く維持されたと考えられる。また、アマモの成熟・枯死期に付着珪藻の細胞密度が増加したのはアマモ表面から放出される溶存有機物の増加や付着を阻害する物質の分泌量の低下が要因だろうと推察される。

葉上動物の個体数密度のピークは、付着珪藻の細胞密度のピークから約4ヶ月後であった。夏季に巻貝や端脚類などの葉上動物の個体数密度が増加したのは、水温上昇のほか、増殖した付着珪藻あるいは成熟した草体を摂食したことによるものであると考えられる。一方で、冬季に観察された葉上動物の個体数密度の低下に伴い、前述の阻害物質の分泌量の低下も加わり、付着珪藻の細胞密度が増加した可能性が高い。以上から、葉上付着珪藻の細胞密度は、基質となる植物の生理状態（葉の表面積）や葉上動物の季節変動の影響を大きく

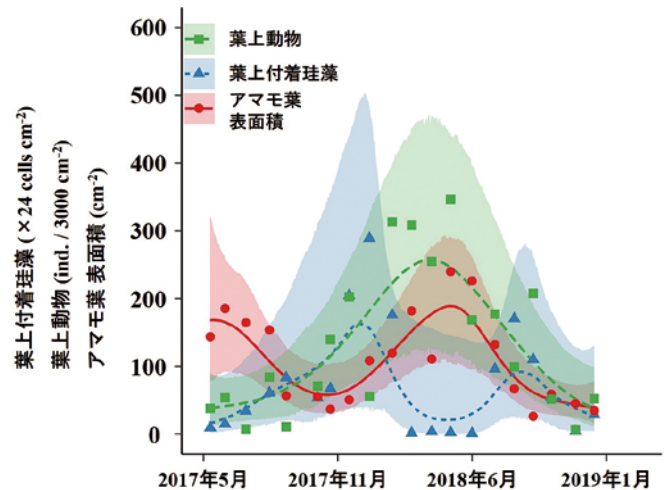


図3. アマモ葉の表面積とアマモ葉上付着珪藻の総細胞密度、葉上動物の総個体密度。Hinode *et al.* (2021) の Figure 2 を改変。実線と点線は時系列観測データに一般化加法モデル（Generalized Additive Models: GAM）を当てはめ得られた結果を示す。色付きの範囲は95%信用区間を示す。

受けることが現場観測から示唆された。

季節的に優占する葉上動物の種類が、葉上付着珪藻の群集組成に影響を与えることもある。例えば、端脚類の一部では粘液柄を形成して基質に対して垂直に付着するタイプを選択的に摂餌すること（Hudon & Bourget 1983, 河村 1994, 細見ら 2006）や、巻貝類では歯舌を使って基質に水平に固着するタイプを舐めとって摂餌することが知られている（河村 2004）。有川湾のアマモ場に出現した端脚類の胃内容物を調べたところ、付着柄形成型珪藻 *Climacosphenia moniligera* Ehrenberg（図4A）の被殻の断片のみが検出された（図4B）。このように、葉上動物の嗜好性の影響によって、付着珪藻の

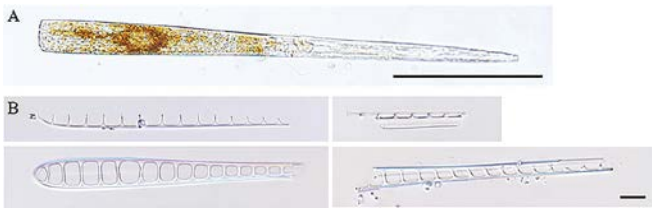


図 4. A: *Climacosphenia moniligera* の生細胞. Scale bar = 200 μm.
B: ヨコエビ類の胃内容物から検出された *C. moniligera* の被殻の断片.
Scale bar = 20 μm.

群集組成が変化する可能性が考えられる。本研究では、アマモ、葉上附着珪藻および葉上動物の三者間の相互関係を現場の観測から明らかにしようと試みた。海藻藻場でも同様の研究を実施したが、ホンダワラ類のような複雑な形状の海藻は表面積の定量化が困難であることや、季節によって複数種の海藻が混在することで基質藻体との相互関係の理解が困難であることなどが課題として挙げられた。今後、基質となる海草や海藻類、葉上附着珪藻および葉上動物の相互関係について、さらなる知見の蓄積が望まれる。

展望：ブルーカーボンに関する附着珪藻の可能性

地球規模の気候変動は、主に二酸化炭素（以下、CO₂）の増加によって引き起こされ、陸上や海洋生態系を脅かす最大の脅威となっている（Hoegh-Guldberg *et al.* 2019）。海洋では沿岸域ほど温暖化の影響を強く受けやすいことから、海草・海藻藻場や暖水域のサンゴ礁の減少が予測されている（Nicastro *et al.* 2013, Spalding & Brown 2015, Hyndes *et al.* 2016, Kumagai *et al.* 2018）。沿岸域における一次生産は主に海草や海藻によるものであるが、外洋域における一次生産は植物プランクトンによるものである。特に珪藻類は高い一次生産量を有しており、世界の年間炭素固定量の最大 20% を担っていると見積もられていることから（Nelson *et al.* 1995, Field *et al.* 1998）、それらは海洋の物質循環においても極めて重要である（Tréguer & Pondaven 2000, Takahashi *et al.* 2012, Takao *et al.* 2020）。海草や海藻の群落である藻場は、光合成を通じて CO₂ を除去し、長い時間スケールで炭素を隔離できることから気候変動緩和のための重要なツールであると示唆されている（McLeod *et al.* 2011, Duarte 2017）。藻場は単位面積当たりで陸上の熱帯雨林に匹敵する一次生産量を有している（Duarte & Chiscano 1999）。その生産量のうち、海草の場合、珪藻類を主体とした葉上の微細藻類の一次生産量は、海草全体の 22 ~ 61% を占めると推定されており（Hemminga & Duarte 2000）、海草藻場全体の一次生産量を考えるうえで附着珪藻類は決して無視することができない存在といえる。藻場は高い一次生産量を有する生態系であるが、季節的に生態系の総一次生産量（GEP）は大きく変動する。著者が調査した長崎県大村湾のアマモ場および隣接するガラモ場では GEP は夏季に高く、冬季に低かった（Hinode *et al.* 2020）。水温に

よる生理的な応答や海草と海藻の季節消長によるものが大きいと考えられるが、植物プランクトンや附着珪藻などの季節動態が生態系の一次生産量にどの程度寄与するのかは未解明のままである。

深層水や堆積物への炭素貯留を促進する海洋沈降粒子の形成に藻類が生成する多糖類が接着剤として作用することが知られている（Huang *et al.* 2021）。これまでは、この接着性多糖類が、大型藻類でのみ報告されていたが、近年、浮遊珪藻の *Chaetoceros* や *Thalassiosira* でも生成されることが明らかになった（Vidal-Melgosa *et al.* 2021）。このような炭素貯留に関わる新たな生成物の発見はブルーカーボン生態系として知られる藻場や塩湿地、マングローブ林のような大型の光合成生物に加え、干潟や岩礁域に生育する附着珪藻の炭素貯留への貢献を予感させる。

近年では海藻養殖場も新たな炭素固定の場として考えられている（Duarte *et al.* 2017, Sato *et al.* 2022）。海藻養殖場を一つの生態系とした場合、養殖海藻のほか海水中の植物プランクトン群集、海中養殖施設および養殖海藻に附着する珪藻類の動態も明らかにしていく必要があると考える。今後の人間活動と地球変動緩和の両立に向けた取り組みとして、附着珪藻の生態学的研究に終わりはなく、さらなる知見の蓄積が望まれる。

おわりに

附着珪藻の分類に関する研究を進展させてきた諸先輩方の功績により、附着珪藻の図鑑や図説は以前よりも増え、附着珪藻の種同定に要する労力は大きく減ってきている。附着珪藻は沿岸生態系の複雑な食物網や物質循環を支える重要な一次生産者であることが少しずつ明らかになってきており、附着珪藻と他の生物との係わりに関する生態学的知見は益々必要になってくると思われる。

最後に、私はこれまで附着珪藻の生態学的研究が進まない要因の一つは、珪藻が持つ美しさにあると考えている。珪藻類は被殻が明瞭であるため、その形や模様に基づき現生種および化石種で多くの新種が記載されてきた。附着珪藻の生態学的研究を行うなかで常に未同定種あるいは未記載種が次から次に確認される。「この美しい生き物」は、長い年月をかけて泥臭くフィールドに通い続ける生態学者を魅了し、分類学の道へ誘ってしまうのかもしれない。私も「ミイラ取りがミイラになる」ことのないようにしたいと思う。

引用文献

- Admiraal, W. 1977. Influence of light and temperature on the growth rate of estuarine benthic diatoms in culture. *Mar. Biol.* 39: 1-9. doi.org/10.1007/BF00395586
- Admiraal, W. & Peletier, H. 1980a. Distribution of diatom species on an estuarine mud flat and experimental analysis of the selective effect of stress. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 46: 157-175. doi.org/10.1016/0022-0981(80)90029-5

- Admiraal, W. & Peletier, H. 1980b. Influence of seasonal variations of temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2: 35–43.
- Armstrong, E., Rogerson, A. & Leftley, J. W. 2000. The abundance of heterotrophic protists associated with intertidal seaweeds. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 50: 415–424. doi.org/10.1006/ecss.1999.0577
- Beliveau, D. J. & Hickman, M. 1982. Isolation and response to temperature of five diatom species. *Arch. Protistenkd.* 126: 355–370. doi.org/10.1016/S0003-9365(82)80043-2
- Colijn, F. & van Buurt, G. 1975. Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms. *Mar. Biol.* 31: 209–214. doi.org/10.1007/BF00387148
- Daniel, G. F., Chamberlain, A. H. L. & Jones E. B. G. 1987. Cytochemical and electron microscopical observations on the adhesive materials of marine fouling diatoms. *Br. Phycol. J.* 22: 101–118. doi.org/10.1080/00071618700650131
- Duarte, C. M. 2017. Reviews and syntheses: hidden forests, the role of vegetated coastal habitats in the ocean carbon budget. *Biogeosciences* 14: 301–310. doi.org/10.5194/bg-14-301-2017
- Duarte, C. M. & Chiscano, C. L. 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquat. Bot.* 65: 159–174. doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00038-8
- Duarte, C. M., Wu, J., Xiao, X., Bruhn, A., Kause-Jensen, D. 2017. Can seaweed farming play a role in climate change mitigation and adaptation? *Front. Mar. Sci.* 4:100. doi.org/10.3389/fmars.2017.00100
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. & Falkowski, P. 1998. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237–240. doi: 10.1126/science.281.5374.237
- Fourtanier, E. & Kociolek, J. P. 1999. Catalogue of the diatom genera. *Diatom Res.* 14: 1–190. doi.org/10.1080/0269249X.1999.9705462
- Hellebust, J. A. & Lewin, J. 1977. Heterotrophic nutrition. In: Werner, D. (ed.) *The Biology of Diatoms*. pp. 169–197. University of California Press, California.
- Hemminga, M. A. & Duarte, C. M. 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Hinode, K., PUNCHAI, P., SAITSU, M. *et al.* 2020. The phenology of gross ecosystem production in a macroalga and seagrass canopy is driven by seasonal temperature. *Phycol. Res.* 68: 298–312. doi.org/10.1111/pre.12433
- Hinode, K., Kamisaki, H., Nishihara, G. N. *et al.* 2021. The phenology of epiphytic diatoms and epifauna observed on *Zostera marina* of Arikawa Bay, Nagasaki Prefecture, Japan. *Plankton Benthos Res.* 16: 179–190. doi.org/10.3800/pbr.16.179
- Hoegh-Guldberg, G., Jacob, D., Taylor M. *et al.* 2019. The human imperative of stabilizing global climate change at 1.5°C. *Science* 365: 6459. doi.org/10.1126/science.aaw6974
- 細見暁彦・吉村千洋・中島典之・古米弘明 2006. 多摩川における洪水前後の河床微細有機物の動態とその底生動物群集構造への影響. *土木学会論文集 G* 62: 74–84
- Huang, C., Vidal-Melgosa, S., Sichert, A. *et al.* 2021. Secretion of sulfated fucans by diatoms may contribute to marine aggregate formation. *Limnol. Oceanogr.* 66: 3768–3782. doi.org/10.1002/lno.11917
- Hudon, C. & Bourget, E. 1981. Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1371–1384. doi.org/10.1139/f81-184
- Hudon, C. & Bourget, E. 1983. The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities. *Bot. Mar.* 26: 317–330. doi.org/10.1515/botm.1983.26.7.317
- Hyndes, G. A., Heck, K. L., Vergés A. *et al.* 2016. Accelerating tropicalization and the transformation of temperate seagrass meadows. *Bioscience* 66: 938–948. doi.org/10.1093/biosci/biw111
- 伊奈和夫 1991. 海洋付着生物の嫌いな物. *色材協会誌* 64: 464–470.
- Ishii, K. & Kamikawa, R. 2017. Growth characterization of non-photosynthetic diatoms, *Nitzschia* spp., inhabiting estuarine mangrove forests of Ishigaki Island, Japan. *Plankton Benthos Res.* 12: 164–170. doi.org/10.3800/pbr.12.164
- 巖佐耕三 1976. 珪藻の生物学. 東京大学出版会.
- Jendresen, C. B. & Nielsen, A. T. 2019. Production of zosteric acid and other sulfated phenolic biochemicals in microbial cell factories. *Nat. Commun.* 10: 4071. doi.org/10.1038/s41467-019-12022-x
- 河村知彦 1994. 海産付着珪藻の分類と生態. *付着生物研究* 10: 7–25. doi.org/10.4282/sosj1979.10.2_7
- 河村知彦 2001. 海底の岩盤上・葉上に生育する付着珪藻類の動態. *日本プランクトン学会報* 482: 128–130.
- 河村知彦 2004. 付着珪藻の生態. *日本水産学会誌* 70: 788–789.
- Kawamura, T. & Hirano, R. 1992. Seasonal changes in benthic diatom communities colonizing glass slides in Aburatsubo Bay, Japan. *Diatom Res.* 7: 227–239. doi.org/10.1080/0269249X.1992.9705216
- Kumagai, N. H., Molinos, J. G., Yamano, H., Takao, H., Fujii, M. & Yamanaka, Y. 2018. Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to-coral community shift under climate warming. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* 115: 8990–8995. doi.org/10.1073/pnas.1716826115
- 黒田理恵子・上田京子・木村太郎 2008. 福岡県筑前海産褐藻アカモク *Sargassum horneri* の成熟と粘質多糖類の変化. *日本水産学会誌* 74: 166–170. doi.org/10.2331/suisan.74.166
- Lewin, J. & Hellebust, J. A. 1976. Heterotrophic nutrition of the marine pennate diatom *Nitzschia angularis* var. *affinis*. *Mar. Biol.* 36: 313–320.
- Lewin, J. & Lewin, R. A. 1967. Culture and nutrition of some apochlorotic diatoms of the genus *Nitzschia*. *J. Gen. Microbiol.* 46: 361–367. doi.org/10.1099/00221287-46-3-361
- Li, C.-W. & Volcani, B. E. 1987. Four new apochlorotic diatoms. *Br. Phycol. J.* 22: 375–382. doi.org/10.1080/00071618700650441
- Lind, J. L., Heimann, K., Miller, E. A., van Vilet, C., Hoogenraad, N. J. & Wetherbee, R. 1997. Substratum adhesion and gliding in a diatom are mediated by extracellular proteoglycans. *Planta* 203: 213–221. doi.org/10.1007/s004250050184
- McLeod, E., Chmura, G., Bouillon, S. *et al.* 2011. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Front. Ecol. Environ.* 9: 552–560. doi.org/10.1890/110004
- Nagle, J. S. 1968. Distribution of the epibiota of macroepibenthic plants. *Contrib. Mar. Sci.* 13: 105–144.
- Nelson, D. M., Tréguer, P., Brzezinski, M. A., Leynaert, A. & Quéguiner, B. 1995. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: Revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochem. Cycles* 9: 359–372. doi.org/10.1029/95GB01070
- Nicastro, K. R., Zardi, G. I., Teixeira, S., Neiva, J., Serrão, E. A. & Pearson, G. A. 2013. Shift happens: trailing edge contraction associated with recent warming trends threatens a distinct genetic lineage in the marine macroalga *Fucus vesiculosus*. *BMC Biol.* 11: 6. doi.org/10.1186/1741-7007-11-6
- Nigorikawa, A. 1997. Succession of marine epiphytic diatoms in winter at Nou Town, Niigata Prefecture, Central Japan. *Diatom* 13: 171–183.

- Oemke, P. M. & Burton, M. T. 1986. Diatom colonization dynamics in a lotic system. *Hydrobiologia* 139: 153–166. doi.org/10.1007/BF00028099
- 大塚泰介・辻彰洋 1999. 中海本庄水域の植物表生珪藻 (1): 宿主植物による種組成の違い. *Laguna (汽水域研究)* 6: 129–143.
- 大貝政治 1986. のり葉体及びのり網に着生する珪藻の生態に関する研究. *水産大学校研究報告* 34: 170–222.
- Rautiainen, H. & Ravanko, O. 1972. Epiphytic diatom flora of the benthic macrophyte communities on rocky shores in the southwestern archipelago of Finland, Seili Islands. *Nova Hedwigia* 23: 827–842.
- R Core Team. 2020. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (accessed on 10 February 2020).
- Round, F. E. & Crawford, R. M. 1990. Phylum Bacillariophyta. In Margulis, L. *et al.* (eds.) *Handbook of Protozoista*. pp. 574–596. Jones & Barlett Publishers, Boston.
- Sato, Y., Nishihara, G. N., Tanaka, A. *et al.* 2022. Variability in the net ecosystem productivity (NEP) of seaweed farms. *Front. Mar. Sci.* 24: 861932. doi.org/10.3389/fmars.2022.861932
- Scholz, B. & Liebezeit, G. 2012. Growth responses of 25 benthic marine Wadden Sea diatoms isolated from the Solthörn tidal flat (southern North Sea) in relation to varying culture conditions. *Diatom Res.* 27: 65–73. doi.org/10.1080/0269249X.2012.660875
- Snoeijs, P. 1995. Effects of salinity on epiphytic diatom communities on *Pilayella littoralis* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *Écoscience* 2: 382–394. doi.org/10.1080/11956860.1995.11682307
- Spalding, M. D. & Brown, B. E. 2015. Warm-water coral reefs and climate change. *Science* 350: 769–771. doi.org/10.1126/science.aad0349
- 鈴木貞治・日下啓作・千葉充子 2005. 気仙沼湾における海草類および葉上動物の分布. *宮城水産研報* 5: 47–54.
- 鈴木秀和・南雲保 2015. 珪藻類の採集と光学顕微鏡観察. *分類* 15: 75–81. doi.org/10.18942/bunrui.KJ00009868551
- Takahashi, T., Sweeney, C., Hales, B. *et al.* 2012. The changing carbon cycle in the Southern Ocean. *Oceanography* 25: 26–37. doi.org/10.5670/oceanog.2012.71
- Takao, S., Nakaoka, S., Hashihama, F. *et al.* 2020. Effects of phytoplankton community composition and productivity on sea surface $p\text{CO}_2$ variations in the Southern Ocean. *Deep Sea Res. Part I* 160: 103263. doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103263
- Tanaka, N. 1986. Adhesive strength of epiphytic diatoms on various seaweeds. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 52: 817–821. doi.org/10.2331/suisan.52.817
- 田中志穂子・渡辺仁治 1990. 日本の清浄河川における代表的付着藻類群集 *Homoeothrix janthina-Achnanthes japonica* 群集の形成過程. *藻類* 38: 167–177.
- Totti, C., Poulin, M., Romagnoli, T., Perrone, C., Pennesi, C. & De Stefano, M. 2009. Epiphytic diatom communities on intertidal seaweeds from Iceland. *Polar Biol.* 32: 1681–1691. doi.org/10.1007/s00300-009-0668-4
- Tréguer, P. J. & Pondaven, P. 2000. Silica control of carbon dioxide. *Nature* 406: 358–359. doi.org/10.1038/35019236
- Villanova, V. & Spetea, C. 2021. Mixotrophy in diatoms: Molecular mechanism and industrial potential. *Physiol. Plant.* 173: 603–611. doi.org/10.1111/ppl.13471
- Vidal-Melgosa, S., Sichert, A., Ben Francis T. *et al.* 2021. Diatom fucan polysaccharide precipitates carbon during algal blooms. *Nat. Commun.* 12: 1150. doi.org/10.1038/s41467-021-21009-6
- Williams, R. B. 1964. Division rate of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size. *Ecology* 45: 877–880. doi.org/10.2307/1934940
- Winder, M. & Sommer, U. 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698: 5–16. doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2
- Worm, B. & Sommer, U. 2000. Rapid direct and indirect effects of a single nutrient pulse in a seaweed-epiphyte-grazer system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 202: 283–288. doi.org/10.3354/meps202283

(2023年7月28日受付, 2023年12月18日受理)

通信担当編集委員: 渡邊 裕基