干潟底生系および浮遊系における一次生産と それに関わる微小藻類－細菌相互間の関係

後 藤 直 成¹⁾

Primary production and relationships between micro-algae and bacteria in pelagic and benthic systems of tidal-flats

Naoshige GOTO¹⁾

Abstract

The characteristics of the production of organic matter by microphytobenthos and phytoplankton that constitute the majority of primary producers in the tidal-flat are reviewed, and the relationship between micro-algae and bacteria in benthic and pelagic systems of the tidal-flat is discussed. In inshore water, a high proportion of microphytobenthos and phytoplankton flora consists of diatoms belonging to the pennales and centrales, respectively, one of whose conspicuous characteristics is the production of an adhesive extracellular secretion that mainly consists of acid polysaccharides. The production level of extracellular organic matter by microphytobenthos is much higher than that of phytoplankton, ranging from about 30 to 70% of total primary production. Most of the extracellular organic matter of microphytobenthos is utilized by heterotrophic bacteria after being degraded by their hydrolytic extracellular enzymes. In addition, the transfer of energy and materials is carried out efficiently in the benthic system of tidal-flats, since that system has fewer trophic levels than the pelagic system. These findings suggest that the energy and materials flowing from primary producers to higher-level consumers in the benthic system are greater than those in the pelagic system, and that the transport of energy and materials through the microbial food web is an important distribution route in the tidal-flat ecosystem. When the above findings are extrapolated to support a comparison of inshore and offshore ecosystems, the tidal-flat emerges as the environment in which the transport of material and energy through microbial and detritus food web is most effective. This is because in tidal-flats the production-biomass ratio is lower, supplements of allochthonous organic matter are abundant, and benthic and pelagic system exist in close harmony.

Key words: microphytobenthos, primary production, extracellular organic matter, microbial food web

摘 要

干潟の主要な一次生産者である底生微小藻類と植物プランクトンによる有機物生産の特徴を比較し、干潟底生系と浮遊系における微小藻類－細菌間の関係について考察した。沿岸域における底生微小藻類と植物プランクトンは、それぞれ、羽状目珪藻と円心目珪藻が優占するが、これらの珪藻の大きな特徴の一つに多糖類を主成分とする細胞外有機物の生産がある。底生微小藻類の細胞外有機物生産は、植物プランクトンと比較してかなり高く、生産した有機物の約 30-70% を細胞外に分泌する。底生微小藻類によって分泌される細胞外有機物の大部分は細菌起源の細胞外加水分解酵素によって速やかに低分子化され、細菌に対して利用可能な基質となる。また、底生系は栄養段階の数が少ないため、効率の良いエネルギー転送が行われていると考えられる。これらは、底生系における微小藻類－細菌間の物質・エネルギー輸送が浮遊系と比較してかなり大きく、微生物食物連鎖を通じた物質・エネルギー輸送が干潟生態系において重要な経路になっていることを示している。干潟生態系は、沖合生態系と比較すると、底生系と浮遊系が限られた空間に密接に存在していること、外系からの有機物供給が大きいこと、生産量

¹⁾滋賀県立大学環境科学部湖沼環境実験施設 〒522-0057 彦根市八坂町 3165. Limnological Laboratory, School of Environmental Science, The University of Shiga Prefecture, 3165, Hassaka-machi, Hikone, Shiga 522-0057, Japan (E-mail: gotonao@ses.usp.ac.jp)

/現存量比が低いことなどから、生食連鎖よりも微生物食物連鎖と腐食食物連鎖を通じた物質とエネルギーの輸送が卓越する環境であると考えられる。

キーワード：底生微小藻類，一次生産，細胞外有機物，微生物食物連鎖

(2002 年 1 月 25 日受付; 2002 年 7 月 15 日受理)

はじめに

一般に、干潟は陸域と海域が隣接する推移帯(河口域)に位置し、潮汐に応じて常に冠水と干出を繰り返す広く平らな砂泥地帯と定義づけられる。このような潮間帯に位置する干潟は、その地理的環境要素(浅水・河口域、緩傾斜、波砕帯)に伴う物理・化学的特徴(物質・光エネルギー供給、砂泥堆積構造、保水力、ガス交換能)に支えられ、高い生物生産が年間を通じて維持されている(Varela and Penas, 1985; 栗原, 1988; Goto et al., 2000)。

また、干潟は底生系と浮遊系が限られた空間に密接に存在しており、栄養物質・生物密度が極めて高いため、摂食効率が良く、食物連鎖における栄養段階の数が少ないと考えられている(Ryther, 1969; 今井, 1989)。しかしながら、干潟の食物連鎖を通じた物質・エネルギー流の特徴を示した研究のほとんどは、生食食物連鎖、あるいは腐食食物連鎖の観点に立つものであり(Kuipers et al., 1981; 佐々木, 1989; Epstein, 1997)、1980 年代に確立された概念である微生物食物連鎖(Azam et al., 1983)を介した物質循環過程を干潟生態系に正確に反映させていない。そして、現在に至るまで、微細藻類の細胞外有機物生産に始まる微生物食物連鎖を通じた物質・エネルギー流に関してはほとんど明らかにされていない。

そこで本稿では、干潟の主要な一次生産者であり、かつ、物質循環の駆動起点である底生微小藻類の一次生産に関わる物質循環系(McLusky, 1989; 菊池, 1993)、特に細胞外有機物の生産と動態に関わる底生微小藻類-細菌間の関係について、浮遊系と比較しつつ、考察する。さらに、底生系と浮遊系における食物連鎖の特徴から、沖合域と干潟域の生態系生態学的特徴の違いを明らかにする。

一次生産と細胞外有機物生産

水圏環境における一次生産者は、沖合域では水中に浮遊している植物プランクトンであるが、一方、太陽からの光エネルギーが底泥にまで達する沿岸水域では底生微

小藻類が主要な一次生産者として加わる。大部分の底生微小藻類は底泥極表層数 mm 以浅に高密度(10^5 - 10^7 cells cm^{-3})に生息しており、堆積物中(0-1 cm)のクロロフィル a 含有量は、通常 20-400 mg chl.a m^{-2} の範囲で報告されている(Colijn and de Jonge, 1984; Brotas et al., 1995; MacIntyre et al., 1996; Nozais et al., 2001)。これは、底泥直上の水柱に見られる植物プランクトン現存量の総量とほぼ同じ、あるいはそれを大きく上回る現存量である。一般に、底生微小藻類は非常に低い光強度(水面入射光強度の 0.1~1% 程度)においても成長を維持する能力を持っており、植物プランクトンが光制限のため成長できない深度においても、底生微小藻類は生産性を示すことがある(Cahoon et al., 1993; Barranguet et al., 1996; Barranguet, 1997; Cahoon and Cooke, 1999)。このような低い光強度において適応・成長する能力は底生微小藻類の生息分布域を大きく拡大させるものであり、地球規模での底生微小藻類の生産力を考える上で重要な要素であると考えられる。

同様に、沿岸水域では、底生微小藻類の単位面積あたりの生産力は平均的な沿岸水域の植物プランクトンとほぼ同等、あるいはその数倍に達することがある(例、図 1)(Cadée and Hegeman, 1974; Varela and Penas, 1985; Cahoon and Cooke, 1992; Underwood and Kromkamp, 1999)。Underwood and Kromkamp(1999)は、さまざまな沿岸河口域の全一次生産における底生微小藻類と植物プランクトンの寄与率を比較し、底生微小藻類による一次生産は、一般的に、沿岸河口域における全一次生産の 50% に達すると評価した。また、Charpy-Roubaud and Sourmia(1990)は、全球の海洋沿岸域における底生微小藻類が示す一次生産速度の平均値を $100 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ と結論づけているが、この値は水深数十 m の富栄養化した内湾における植物プランクトンの平均的な生産力に匹敵する。

このような沿岸水域の中でも干潟は、水深が 0 m(干出時)から数 m 程度(冠水時)のため、特に、底生微小藻類による生産が卓越する場である。つまり、底生微小藻類は底泥表層数 mm 以浅に高密度に生息し、そこで盛んに光合成することによって多量の有機物を生産してい

Fig. 1. Seasonal changes in water temperature (A), average chlorophyll a concentration (B), photosynthetic rate (C), and photosynthetic activity (D) of microphytobenthos (●) and phytoplankton (○) at the Isshiki intertidal flat (Goto et al., 2000). (Vertical lines represent SD; $n=8$ for microphytobenthos and $n=3$ for phytoplankton, respectively).

図 1. 愛知県一色干潟における水温(A), 底生微小藻類(●)と植物プランクトン(○)のクロロフィル a 量(B), 光合成速度(C)と光合成活性(D)の季節変化(Goto et al., 2000).

と考えられ、この極わずかな層では、その生産物に関わるさまざまな物質代謝が複雑に絡んで速やかに進行していると想像される。底生微小藻類の分布と有機物生産には底質の粒度組成が大きく影響しており、一般に砂質干潟における底生微小藻類は低密度-高同化速度を示し、一方、泥質干潟における底生微小藻類は高密度-低同化速度を示す(Leach, 1970; Colijn and de Jonge, 1984; Goto et al., 1998)。このような個体群密度と光合成速度の関係は、光合成の自己遮光や炭素制限などが関係していると考えられる(Admiraal et al., 1982; Colijn and de Jonge, 1984)。

干潟生態系における底生微小藻類の重要性は、植物プランクトンと比較して、豊富な生物量と高い生産力を年間を通じて維持していることである(Fig. 1)。底泥中に出現する底生微小藻類の優占種ならびに種組成は、植物プランクトンのような季節的な種の遷移、例えば、春の

珪藻ブルームから秋の藍藻および渦鞭毛藻のブルームのような典型的な季節変動は示さず、一年にわたり羽状目珪藻のある特定のグループが優占することがよく知られている[干潟は珪素の供給が豊富であるため、珪素欠損(N,P/Siの増加)に至らないことが主要因と考えられる](Colijn and Dijkema, 1981; Round et al., 1990)。つまり、優占する羽状目珪藻群集は、その生理生態的戦略(色素組成や各酵素の相対的割合の変化、細胞外有機物の分泌等)を用いて光合成に関わる代謝をその環境条件に巧みに適応させ(Mortain-Bertrand et al., 1988; Thompson et al., 1992)、年間を通じて干潟の従属栄養生物の有機物供給源として重要な役割を果たしていると考えられる。

一般に、沿岸水域の底泥と水中では、それぞれ、羽状目と円心目珪藻が優占するが、それら珪藻の大きな特徴の一つとして、粘着性の細胞外有機物の生産がある(Hoagland et al., 1993)。これら粘液質の物質は珪藻の蓋殻上の縦溝や粘液孔から細胞外へ分泌され、柄、棲管、粘着膜、頂パッド、あるいは根毛のような形態で藻類細胞の周りを覆っている(Hoagland et al., 1993)。この分泌物は細胞外多糖類(EPS: Extracellular Polymeric Substances)と呼ばれ、その主成分はカルボキシル基や硫酸基がついた酸性多糖類であり、ヘキソースやペントースが種々の形態で結合している(Haug and Mykkestad, 1976; Allan et al., 1972; 吉澤・中村, 1995)。

底生珪藻が分泌するEPSの分子構造に関してはほとんど解析されていないが、構成単糖類の種類と組成比に関しては多くの研究がある。それらの研究から、多くの底生珪藻はグルコースとガラクトースを主成分とするEPSを分泌していることが明らかとなってきた(Bhosle et al., 1995; Staats et al., 1999; Taylor et al., 1999)。

Smith and Underwood(1998)は、干潟の付着珪藻細胞からEPSを含むコロイド状有機物を遠心分離により抽出し、全一次生産に対するコロイド状有機物とEPS生産の割合を測定した。その結果、彼らは、コロイド状有機物とEPS生産は、それぞれ、全一次生産の8.0-10.9%と0.8-1.0%であると評価した。しかしながら、底生微小藻類細胞の周りに強く付着している細胞外有機物は2価の金属イオン(Ca^{2+} , Mg^{2+} など)と結合し、細胞外マトリックスを形成しているため、その抽出の際には、キレート剤などを用いてその架橋構造を破壊する必要がある。そこで、Goto et al.(1999)は、エチレンジアミン四酢酸(EDTA)を用いることにより、底生微小藻類と植物プランクトンの細胞外有機物を抽出・分画した。その結果、底生微小藻類は遷移期から定常期にかけて最も盛んに細

胞外有機物(細胞外有機物生産/全一次生産比 42-72%)を生産・分泌し、そのほとんどは EPS を 41-53% 含む EDTA 可溶性有機物であることを示した(植物プランクトン:細胞外有機物生産/全一次生産比 1.5-22%)。また、Middelburg et al.,(2000), Smith and Underwood(2000)らも同様に、底生微小藻類の細胞外有機物生産が全一次生産の 30-70% におよぶことを報告している。

細胞外有機物の動態と食物連鎖

底生珪藻による EPS の大量分泌は、自らの生存戦略(基質付着機能、滑走運動機能、土壌安定化機能、浮遊性、耐乾性、抗菌性など)のためと考えることができるが(Paterson, 1989; Hoagland et al., 1993; Brouwer, 2002), 沿岸水域生態系の食物連鎖網の側面から EPS の機能や役割を眺めてみると、それは従属栄養細菌の有機物源として、また、メイオ・マクロベントスに対する潜在的な食料源(EPS は溶存態有機物あるいは金属イオンの吸着により、栄養価が高まる)と考えることができる(Decho, 1990, Decho and Lopez, 1993; Kawamura et al., 1998)。これらは、食物連鎖網を通じた EPS の動態が沿岸水域生態系の物質循環において重要な役割を果たしていることを示している。

一般に、従属栄養細菌はその炭素源およびエネルギー源として低分子有機化合物を選択的に利用するため、植物プランクトンによって生産・分泌される易分解性の低分子有機物は、分泌速度とほぼ同じ速度で速やかに浮遊性細菌によって取り込まれる(Iturriaga and Zsolnay, 1983; Cho et al., 1997)。つまり、植物プランクトンの細胞外有機物は微生物食物連鎖を通じて、水圏生態系の物質循環にリンクしていると考えられる。

一方、底生微小藻類によって分泌される細胞外有機物の大部分は EPS を含む高分子有機物(>分子量 5 K)である(Underwood and Paterson, 1995; Underwood and Smith, 1998; Goto et al., 2001)。さらに、分泌された高分子有機物は粘土鉱物に吸着したり、底泥中に多量に含まれる金属イオン(Ca^{2+} , Mg^{2+} など)と結合し、その粘度を増加させるため(Parker et al., 1996), 植物プランクトン起源の細胞外有機物とはその分解の様相が異なる。高分子の有機基質が細菌細胞の周囲に存在する場合、一般に細菌は細胞表層、あるいは莢膜中に誘導酵素(主に、加水分解酵素)を分泌することによって高分子化合物を低分子化し、その分解生成物を利用する。Goto et al.(2001)は、底生珪藻(天然群集, *Amphora coffeaeformis*, *Nitzschia*

hybridaeformis)によって生産された ^{14}C 標識 EPS を干潟底泥を含むバイアル瓶に添加し、一定時間後に発生した $^{14}\text{CO}_2$ 量を測定した。同時に、バイアル瓶中の反応溶液を分子量分画し、各分子量の相対的割合の経時変化を測定した。その結果、彼らは、EPS を含む高分子有機物は細菌起源の細胞外酵素によって一旦低分子化された後、それらのほとんどは速やかに細菌によって利用されることを明らかにした。また、彼らは、底生系と浮遊系における微小藻類-細菌間の炭素フラックスを評価し、底生系では浮遊系の約 2.4 倍の炭素が微小藻類から細菌群集へと伝達されることを示した。

沖合域では浮遊系と底生系でその食物連鎖網の構造が異なる。浮遊系では生食連鎖と微生物食物連鎖が作用し、底生系では上層からの沈降有機物に依存した腐食食物連鎖が作用する。微生物食物連鎖の起点となる植物プランクトンによる細胞外有機物の生産は、一般に、全一次生産物の 5-35% の範囲にある(Larsson and Hagstrom, 1979)。また、沖合域表層で生産された有機物は下層へ沈降する過程でかなりの部分が分解を受ける。このため一般に、沖合域では微生物食物連鎖と腐食食物連鎖よりも生食食物連鎖を通じた物質・エネルギーの流れが優占すると考えられる(Fig. 2) (Ryther, 1969)。

一方、干潟域では浮遊系と底生系が密接に存在しているため、3つの食物連鎖網が互いに作用し、物質・エネルギー流の量的な点で、生食食物連鎖よりも微生物食物連鎖と腐食食物連鎖が重要な経路になっている(Fig. 2) (Kuipers et al., 1981; Epstein, 1997; Middelburg et al., 2000)。これは、干潟域の主要な一次生産者である底生微小藻類の(細胞外有機物生産)/(一次生産)比が高いこと、外系からの有機物の移送が大きいことが主要因になっていると考えられる。

上記の干潟域における物質・エネルギー流の特徴は以下のさまざまな研究結果からも支持される。付着珪藻は強いケイ酸質の細胞殻を持っているため、ある種のマクロベントス(例えば、アワビの幼生)は、珪藻細胞の周りの細胞外有機物だけを舐めるようにはぎ取り栄養源としている(Kawamura et al, 1998)。さらに、付着珪藻は植物プランクトンと比較して、干潟の主要なマクロベントスである二枚貝類(あさり、バカ貝など)によって補食・消化されにくい傾向にある(後藤ら, 未発表)。これらのことは、干潟の主要な一次生産者である付着珪藻が干潟の生食食物連鎖を通じた物質・エネルギー輸送に従来考えられていた程寄与していない可能性を示している。また、さまざまな干潟における底生微小藻類と植物プランクト

Fig. 2. Food web structures in inshore and offshore waters.

図 2. 沖合域と沿岸域における食物連鎖網の構造。

ンの生産量/現存量比(回転速度)を比較すると、前者は後者より一桁低い傾向が見られる(Gargas, 1980; Cahoon and Cooke, 1992; Goto et al., 2000)。これは、底生微小藻類が植物プランクトンよりも高次捕食者に利用されていないことを示唆している。Middelburg et al.(2000)は、干潟において¹³Cによるパルス・チェイス実験を行い、底生微小藻類により固定された炭素の行方を追跡した。その結果、彼らは、細菌に移送される炭素量が最も多く、次いで、大型底生動物、中型底生動物の順であったと報告した。これらのことは、底生微小藻類の生産物は微生物食物連鎖を通じて底生生物の生産に大きく寄与していることを示している。また、干潟は栄養段階の数が少ないため、高次栄養段階に転送される物質・エネルギー量は沖合域と比較して多く、効率の良い生物生産が行われている環境であると考えられる。

おわりに

干潟が持つ高い生産力の一つの要因として、底生微小藻類の生産が挙げられる。底生微小藻類の生産は藻類細胞自体の生産に加えて、細胞外有機物の生産によって底生生物の生産に寄与していることが明らかとなってきた。つまり、干潟の生物生産には、古典的生食食物連鎖のみでなく、微生物食物連鎖ならびに腐食食物連鎖が大きく寄与していることが明らかとなった。これは、従来考えられてきた干潟域の生物生産が過小評価であったこ

とを示している。

このように高い生産力とそれに伴う水質浄化能を有する干潟を維持していくことは重要な課題である。しかしながら、日本の干潟は、埋め立て、浚渫、干拓などにより、1945年に約82,000 ha存在した干潟が、1991年では51,443 haまで減少している(環境庁自然保護局, 1994)。それに対して、環境修復あるいは環境悪化に対する緩和策としての人工干潟の造成はわずかである(総面積271 ha, 1991年当時)。そのような目的で造成された人工干潟ではあるが、天然干潟に匹敵するだけの生物量・種数ならびに水質浄化能を持った人工干潟は未だ生まれていない。干潟における本研究のような微細藻類を含む食物網を取り入れた研究が本格的になされいうちに、人工干潟で天然干潟を補うのは時期早々であると考えられ、今後、干潟の保全・修復と共に干潟生態系のより詳細な機能や構造の解明が進むことが期待される。

文 献

- Admiraal, W., H. Peletier and H. Zomer (1982): Observations and experiments on the population dynamics of epipelagic diatoms from an estuarine mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 14: 471-487.
- Allan, G. C., J. Lewin and P. G. Johnson (1972): Marine polymers. IV. Diatom polysaccharides. IV. Diatom polysaccharides. *Botanica Marina*, 15: 102-108.
- Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Mayer-Reil

- and F. Thingstad (1983): The ecological role of water column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10: 257-263.
- Barranguet C., M. R. Plante-Cuny and E. Alivon (1996): Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean coast. *Hydrobiologia*, 333: 181-193.
- Barranguet C (1997): The role of microphytobenthic primary production in a Mediterranean Mussel Culture Area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 753-765.
- Bhosle, N. B., S. S. Sawant, A. Garg and A. B. Wagh (1995): Isolation and partial chemical analysis of exopolysaccharides from the marine fouling diatom *Navicula subinflata*. *Botanica Marina*, 38: 103-110.
- Brotas, V., T. Cabrita, A. Portugal, J. Serodio and F. Catarino (1995): Spatio-temporal distribution of the microphytobenthic biomass in intertidal flats of Tagus Estuary (Portugal). *Hydrobiologia*, 300/301: 93-104.
- Brouwer, J. de. (2002): Dynamics in extracellular carbohydrate production by marine benthic diatom. *Netherlands Institute of Ecology, Yerseke, the Netherlands*.
- Cadée, G. C. and J. Hegeman (1974): Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 8: 260-291.
- Cahoon, L. B. and J. E. Cooke (1992): Benthic microalgal production in Onslow Bay, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 84: 185-196.
- Cahoon, L. B., G. R. Beretich Jr., C. J. Thomas and A. M. McDonald (1993): Benthic microalgal production at Stellwagen Bank, Massachusetts, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 102: 179-185.
- Cahoon, L. B. and J. E. Cooke (1999): The role of benthic microalgae in neritic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology*, 37: 47-86.
- Charpy-Roubaud, C. and A. Sournia (1990): The comparative estimation of phytoplanktonic, microbenthic and microphytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs*, 4: 31-57.
- Cho, J. C., M. W. Kim, D. H. Lee and S. J. Kim (1997): Response of bacterial communities to changes in composition of extracellular organic carbon from phytoplankton in Daechung Reservoir (Korea). *Archiv für Hydrobiologie*, 138: 559-576.
- Colijn, F. and K. S. Dijkema (1981): Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll a on an intertidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 4: 9-21.
- Colijn, F. and V. N. de Jonge (1984): Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 14: 185-196.
- Decho, A. W. (1990): Microbial exopolymer secretions in ocean environments: Their role(s) in food webs and marine processes. *Oceanography and Marine Biology*, 28: 73-153.
- Decho, A. W. and G. R. Lopez (1993): Exopolymer microenvironments of microbial flora: Multiple and interactive effects on trophic relationships. *Limnology and Oceanography*, 38: 1633-1645.
- Epstein, S. S. (1997): Microbial food webs in marine sediments. I. Trophic interactions and Grazing Rates in two tidal flat communities. *Microbial Ecology*, 34: 188-198.
- Gargas, E. (1980): Production and photosynthetic efficiency of microalgae (phytoplankton and microbenthos) in a shallow Danish fjord. *Vatten*, 2: 125-138.
- Goto, N., O. Mitamura, H. Terai and N. Ishida (1998): Physicochemical features and primary production of microphytobenthos and phytoplankton at Wakaura tidal flat in Japan. *Japanese Journal of Limnology*, 59: 391-408.
- Goto, N., T. Kawamura, O. Mitamura and H. Terai (1999): Importance of extracellular organic carbon production in the total primary production by tidal-flat diatoms in comparison to phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 190: 289-295.
- Goto, N., O. Mitamura and H. Terai (2000): Seasonal variation in primary production of microphytobenthos at the Isshiki intertidal flat in Mikawa Bay. *Limnology*, 1: 133-138.
- Goto, N., O. Mitamura and H. Terai (2001): Biodegradation of photosynthetically produced extracellular organic carbon from intertidal benthic algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 257: 73-86.
- Haug, A. and S. Myklestad (1976): Polysaccharides of marine diatoms with special reference to *Chaetoceros* Species. *Marine Biology*, 34: 217-222.
- Hoagland, K. D., J. R. Rosowski, M. R. Gretz and S. C. Roemer (1993): Diatom extracellular polymeric substances: function, fine structure, chemistry, and physiology. *Journal of Phycology*, 29: 537-566.
- 今井一郎 (1989): 沿岸域における微生物の生態. 沿岸海洋研究ノート, 27: 85-101.
- Iturriaga, R. and A. Zsolnay (1983): Heterotrophic uptake and transformation of phytoplankton extracellular products. *Botanica Marina*, 26: 375-381.
- Kawamura, T., R. D. Roberts and H. Takami (1998): A review of the feeding and growth of postlarval abalone. *Journal of Shellfish Research*, 17: 615-625.
- 環境庁自然保護局 (1994): 第4回自然環境保全基礎調査. 海域生物環境調査報告書(干潟・藻場・サンゴ礁調査)第1巻干潟.
- 菊池泰二 (1993): 干潟生態系の特性とその環境保全の意義. *日本生態学会誌*, 43: 223-235.
- 栗原康 (編著) (1988): 河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー. 東海大学出版会, 東京.
- Kuipers, B. R., P. A. W. J. de Wilde and F. Creutzberg (1981): Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 5: 215-221.
- Larsson, U. and A. Hagstrom (1979): Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Marine Biology*, 52: 199-206.
- Leach, J. H. (1970): Epibenthic algae production in an

- intertidal mudflat. *Limnology and Oceanography*, 15: 514-521.
- MacIntyre, H. L., R. J. Geider and D. D. Miller (1996): The ecological role of the "Secret Garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. I. distribution, abundance and primary production. *Estuaries*, 19: 186-201.
- McLusky, D. S. (1989): Primary producers. In *The estuarine ecosystem*: 49-76. Blackie Academic & Professional, New York.
- Middelburg, J. J., C. Barranguet, H. T. S. Boschker, P. M. J. Herman, T. Moens and C. H. R. Heip (2000): The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ ^{13}C -labeling study. *Limnology and Oceanography*, 45: 1224-1234.
- Mortain-Bertrand, A. C. Decolas-Gros and H. Jupin (1988): Growth, photosynthesis and carbon metabolism in the temperate marine diatom *Skeletonema costatum* adapted to low temperature and low photon-flux density. *Marine Biology*, 100: 135-141.
- Nozais, C., R. Perissinotto and S. Mundree (2001): Annual cycle of microalgal biomass in a South African temporarily-open estuary: nutrient versus light limitation. *Marine Ecology Progress Series*, 223: 39-48.
- Paterson, D. M. (1989): Short-term changes in the erodibility of intertidal cohesive sediments related to the migratory behavior of epipellic diatoms. *Limnology and Oceanography*, 34: 223-234.
- Parker, D. L., B. R. Schram, J. L. Plude and R. E. Moore (1996): Effects of metal cations on the viscosity of a pectin-like capsular polysaccharide from the cyanobacterium *Microcystis flos-aquae* C 3-40. *Applied and Environmental Microbiology*, 62: 1208-1213.
- Round, F. E., R. M. Crawford and D. G. Mann (1990): *The diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ryther, J. H. (1969): Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166: 72-76.
- 佐々木克之 (1989): 干潟の物質循環. 沿岸海洋研究ノート, 26: 172-190.
- Smith, D. J. and G. J. C. Underwood (1998): Exopolymer production by intertidal epipellic diatoms. *Limnology and Oceanography*, 43: 1578-1591.
- Smith, D. J. and G. J. C. Underwood (2000): The production of extracellular carbohydrates by estuarine benthic diatoms; the effects of growth phase and light and dark treatment. *Journal of Phycology*, 36: 321-333.
- Staats N., B. de Winder, L. J. Stal and L. R. Mur (1999): Isolation and characterization of extracellular polysaccharide from the epipellic diatoms *Cylindrotheca closterium* and *Navicula salinarum*. *European Journal of Phycology*, 34: 161-169.
- Thompson, P. A., M. Guo and P. J. Harrison (1992): Effects of variation in temperature. I. On the biochemical composition of eight species of marine phytoplankton. *Journal of Phycology*, 28: 481-488.
- Taylor, I. S., D. M. Paterson and A. Mehlert (1999): The quantitative variability and monosaccharide composition of sediment carbohydrate associated with intertidal diatom assemblages. *Biogeochemistry*, 45: 303-327.
- Underwood, G. J. C. and D. M. Paterson, (1995): The measurement of microbial carbohydrate exopolymers from intertidal sediments. *Limnology and Oceanography*, 40: 1243-1253.
- Underwood, G. J. C. and D. J. Smith (1998): Predicting epipellic diatom exopolymer concentrations in intertidal sediments from sediment chlorophyll a. *Microbial Ecology*, 35: 116-125.
- Underwood, G. J. C. and J. Kromkamp (1999): Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Advances in Ecological Research*, 29: 93-153.
- Varela, M. and E. Penas (1985): Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the Ria de Arosa, NW Spain. *Marine Ecology Progress Series*, 25: 111-119.
- 吉澤一家・中村文雄 (1995): *Synedra acus* Kützting の増殖と細胞外有機物. *Diatom*, 11: 9-15.