

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

水鳥類を介した珪藻の移動メカニズムに関する研究

メタデータ	言語: ja 出版者: 公開日: 2024-05-28 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 吉岡, 夢生 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/2000207.2

博士学位論文

水鳥類を介した珪藻の移動メカニズムに関する研究

2023 年度

(2024 年 3 月)

東京海洋大学大学院

海洋科学技術研究科

応用環境システム学専攻

吉岡夢生

博士学位論文

水鳥類を介した珪藻の移動メカニズムに関する研究

2023 年度

(2024 年 3 月)

東京海洋大学大学院

海洋科学技術研究科

応用環境システム学専攻

吉岡夢生

目次

第1章 緒言

1-1. 分散の研究意義	1
1-2. 鳥類の散布者としての役割	3
1-3. 珪藻の生態	4
1-4. 珪藻の分布と分散の頻度	5
1-5. 珪藻の分散方法	6
1-6. 目的	8

第2章 体表経由 —珪藻が羽毛に付着し移動する過程の解明—

2-1. 先行研究の状況	10
2-2. 想定する分散の流れ	11
2-3. 羽毛上の珪藻種と付着量	13
2-4. 珪藻の付着量と細胞サイズおよび水中の細胞密度との関係	42
2-5. 羽毛上での乾燥に対する生存率	47
2-6. 体表経由の総合考察	62

第3章 体内経由 —珪藻が水鳥類の消化を介して排泄される過程の解明—

3-1. 先行研究の状況	69
3-2. 想定する分散の流れ	70
3-3. 体内に取り込まれる珪藻量	72
3-4. 渉禽類の排泄物中で生存状態の珪藻種とそれらの形態的特徴	74
3-5. 消化への耐性	82

3-6. 体内経由の総合考察	90
----------------------	----

第4章 総合考察

4-1. 本研究における新知見と有用性	94
---------------------------	----

4-2. 体表経由と体内経由の移動メカニズムの比較	95
---------------------------------	----

4-3. 珪藻の種類による分散方法の違い	96
----------------------------	----

4-4. 珪藻が鳥により分布を広げる可能性	97
-----------------------------	----

引用文献	101
------------	-----

図表	111
----------	-----

第1章 緒言

生物の分散は、分布の拡大や他個体群との交配、種分化に関わる重要な現象である (Slatkin 1987, ベゴンら 2003)。水圏環境における基礎生産者の微細藻類の場合は、水や風動物などを介して受動的に移動する。多くの種が広域に分布しており、これは高頻度で分散した結果であると推測される。分布拡大の経緯を知るためには、分散の過程にある移動のメカニズムの情報が必要である。微細藻類が移動する方法は主に水流であるが、これまで様々な研究により、水流以外によっても微細藻類が移動することが示唆されてきた (Kristiansen 1996)。動物は、水や風と異なり自身の生息地間を移動するため、特定の範囲や場所に運ぶ特徴をもつ。特に水鳥類は速くかつ長距離を移動する点で、より散布能力が高いと考えられる。珪藻は、微細藻類の中でも動物の体表上に生育している報告が数多くあげられているため (Round 1984)、水鳥類を介して分散している可能性がある。しかし、実際に珪藻を含む微細藻類が水鳥類により分布を広げた証拠はなく、自然環境で起こる微細藻類の分散についてはほとんどわかっていない。以上の研究状況を踏まえて、本研究では、珪藻が水鳥類を介して移動する量を推定し、その種の特徴を見出すことで、生物の移動メカニズムの1つを解明することを目的とした。

本章では、まず、分散の研究意義と珪藻の分散を調べるためのアプローチ方法を記述する。次に、鳥類の散布者としての生態学的役割について述べる。その後、珪藻の基本的な生態や分布に関する知見をまとめ、水鳥類が珪藻を運ぶ可能性を述べる。最後に、本研究の目的を提示する。

1-1. 分散の研究意義

生物の分散とは、空間と時間の流れの中で新しい場所に絶え間なく生物が移動し元の場所を離れて生きていく (移住する) 過程である (ベゴンら 2003)。分散には、餌や繁殖の機会を

探す、他者を避けるなどの能動的な分散と、何かによって偶然移動する受動的な分散がある (ベゴンら 2003)。植物など自身で移動能力をもたない生物は、受動的な分散を行う。本研究では、珪藻が元と異なる場所に移動することを「移動」とし、移動後新しい場所で増殖することを「分散」とした。つまり、分散が成功するためには、移動過程で珪藻が生存すること、移動後も増殖能力をもっていることの2つが必要になる。分散は異なる個体群と交配する機会をもたらす (ベゴンら 2003)、分散によって分布を拡大することは種分化にもつながると推測される (Slatkin 1987)。分散についての知見を得ることは、分布拡大の経緯・種分化や種多様性の要因を解明するうえで重要視される。

受動的な移動を行う生物にとって、何を媒介とするかは分散する速度や成功率に関わる要素である。移動能力をもたない生物が分散する方法として、主に水・風・動物が挙げられる。陸上植物では、主に種子を介して分散する。種子の形態や特性は種によって異なっており、分散する方法に応じた戦略であることが示された (中西 1994 ほか)。例えば、風に遠く飛ばされるために翼のような形態をもつ種、動物の体表に付着できるように細かい突起をもつ種や、被食されるために目立つ色の果実をもつ種が挙げられる (中西 1994)。動物に被食される種は、種子のサイズや色と動物に対する被食率の関係や明らかにされ (中西 1999)、種子を動物に与えて排泄物中の発芽率を調べる室内実験が行われてきた (Barnea et al. 1990)。特に動物は、水や風が散布範囲を越えて生物を運ぶ可能性があり、陸上植物においては重要な媒介者であることが示されている (Cunze et al. 2013)。これらの知見を集めて、媒介者と接触してから移動するまでの過程、すなわちメカニズムの解明に、各種の分散能力やその経路を推測することに役立てられる。

珪藻を含む微細藻類は、出現報告や分子系統解析をもとに、分散の経路が推測されてきた。渦鞭毛藻の *Cochlodinium polykrikoides* Margalef は、分子系統解析により、本邦近辺では海域によって遺伝子構造が異なっていたことが明らかになった (Nagai et al. 2009)。これは、暖流が対馬海流と黒潮海流に分岐することで2つの個体群は地理的に隔離されているためと考えられる。一方で、分布が詳細にわかっていない種については分子系統解析では分散の経路が解明

できない例もある。近年日本に移入した淡水生の付着性種 *Cymbella janischii* (A.W.F.Schmidt) De Toni は、原産地の北米から日本へ移入した可能性もあるが (Kato-Unoki et al. 2022)、本種の北米以外における分布が分かっていない。そのため、*Cymbella janischii* が日本に移入した時の経路は不明である。また、分布が解明されている種は限られており、珪藻各種の出現報告や分子系統解析だけでは媒介手段や分散経路を特定するのは難しい。珪藻の分布拡大の経緯を知るためには分散に関する知見が必要になるが、そのためには、分布情報や分子系統解析とは別にどの珪藻種が、何を介して、どれほど移動しているのかといった基本的な情報が不可欠である。これらの情報は、実際に分散を媒介するものから珪藻を採集し、移動する過程において珪藻がおかれる環境を再現した実験を行うことで、比較的容易に集められると考えた。

1-2. 鳥類の散布者としての役割

鳥類は、移動速度の速さから散布能力は高いと予想される。実際に、陸上植物において分散に関わる重要な種子散布者である (湯本 1999)。海によって地理的に隔たれた島に運ぶ例がある一方で (Carquist 1974)、数十 m 以内の短距離の分散が高頻度で起こることも実験的に示唆されている (Levey et al. 2005)。種子以外にも、浮草の葉は小型であれば水鳥類の羽毛に付着し移動することが飼育個体を用いた野外実験より示された (Coughlan et al. 2016)。よって、鳥類は植物を様々な距離間を分散できるという特徴をもっている。植物以外の生物に対しても鳥類は散布者としての役割を担っていることが示されている。軟体動物では、渉禽類の脚に付着していた個体が、オセアニアから運ばれたことが分子系統解析により明らかになった (Saito et al. 2023)。これは渉禽類が生物を散布した直接的な証拠である。野外の渉禽類の排泄物から観察された種子が発芽したことも確認されている (Lovas-Kiss et al. 2019)。

鳥類の中でも、水鳥類は水圏環境を主な生息場所に行っているため、珪藻を含む運ぶ機会が多いと考えられる。水鳥類には、淡水域に生息するカモ類やサギ類、淡水域や汽水域および海岸付近に生息する渉禽類 (シギやチドリ)、海域に生息する海鳥類 (カモメやミズナギドリ

など)が含まれる。カモ類は地理的に隔離された水域間を移動でき、池や湖など水を介して移動する機会が限られている珪藻が分散するきっかけになる。汽水域に生育する珪藻種は、シギやチドリのように汽水域を転々と移動する鳥を介すれば運ばれた後も塩分の違いによるストレスを受けることなく分散すると考えられる。海域では、珪藻が海鳥類を介して移動することで海流の方向とは異なる海域へ移動する可能性がある。水鳥類の飛行速度は移動速度が調べられている。水鳥類の飛行速度は他の水生生物よりも速く (ex. マガモ *Anas platyrhynchos* Linnaeus, C. は約 60 km/h, Manning et al. 2021)、特に付着性種にとっては水鳥類を介した移動は短距離でも貴重な分散の機会である。水鳥類を介して長距離移動が起こっていた場合、水鳥類は珪藻の分布の広さに大きく貢献しているといえる。よって、水鳥類を介した珪藻の分散に関する知見を集めることが重要視される。

1-3. 珪藻の生育環境と生態学的役割

珪藻は、珪酸質 SiO_2 の被殻をもつ微細藻類である。被殻の形態は非常に多様であり、光学顕微鏡で観察することで、種同定ができる。本分類群の種数は 10 万種以上と推定されており (Mann & Vanormelingen 2010)、微細藻類の中でも種の多様性は高いと考えられる。珪藻の生態は、水中を漂って生活する浮遊性種、岩や海藻などの基質上で生育する付着性種の 2 つに大別される。生育地については、淡水域、汽水域、海域までの様々な水圏環境である。一部の種は、土壌中のような水分の少ない場所にも見られる。主に浮遊性種において、生活環の中に休眠期をもち、その期間に休眠孢子などの被殻が厚くなった特別な形態となる分類群が存在する。珪藻の休眠期には休眠細胞と休眠孢子の 2 つの形態が報告されている。休眠孢子は珪藻の一時的な増殖に伴ってできるため、seed bank としての役割のほか、自身にとって不適合な環境を乗り切ることができる。生理特性については、種によって増殖に適した環境がある。温泉のような強酸性の水域でも生育可能であることが報告されており (DeNicola 2000)、高温や低 pH に対して強い耐性をもつ種の存在が明らかになっている。Glaser & Karsten (2020) は同じ種でも増殖に適した塩分が異なることを示唆したため、種内においても生育場所に応じ

て生理的特性が異なると考えられる。休眠細胞の生理学的な耐性については、休眠胞子を形成する一部の分類群が 5°C を下回る環境にも耐性をもつことが知られる (Durbin 1978 ほか)。

生態系において、珪藻は水圏環境の主要な生産者として知られており、その生産量は全体の 20–25% と推測されている (Werner 1977)。浮遊性種種の *Chaetoceros* は、培養環境下で 1 日に 4 回分裂することが示された (Ichimi et al. 2012)。この研究報告から、適した環境であれば短時間で大量に増殖できるため、豊富な生産量につながっていると考えられる。浮遊性種は、養殖海苔の色落ちを起こす例 (松岡ら 2005) が知られている。赤潮は生態系にも影響を及ぼす現象であり、珪藻が水圏環境において重要な生態学的地位にいることは明らかである。付着性種は軟体動物や甲殻類にとって貴重な餌資源であるため、藻場などの沿岸域における基礎生産者といえるが、海苔などの水産資源に付着し品質を低下させる例 (Kim et al. 2014) や、サンゴの白化を起こす要因としても知られる (Yamashiro et al. 2012)。このように、珪藻には多様な種・生育様式があり、水圏環境の生態系に大きな影響を与える可能性のある種も数多く存在している。生態系への影響の大きさを把握するためには、各種の分布だけでなく、どのように分散するのかを調査する必要がある。

1-4. 珪藻の分布と分散の頻度

珪藻の多くは、世界各地の水域から出現するため (Malviya et al. 2016)、広域分布種である。これは珪藻の微小さや豊富な生物量が高頻度の分散につながり、地理的に隔離され難いためと考えられる (Finlay 2002)。一方で、珪藻には多様な種があることから、種分化の頻度も高いと考えられる。種分化の 1 つとして、珪藻が分散し分布を拡大した後に地理的な隔離によって起こるケースがある。どのように分布拡大したのかを知ることは、種分化の経緯を明らかにする必要がある。先行研究では、各所の出現報告に加えて分子系統解析を行うことで、珪藻の分布拡大や分散の規模が調べられてきた。海水生・浮遊性種の *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex Cleve) Hasle は、I から III のクレードに分けられ、クレード I と III は 100 万年前に、クレード I と II は 50 万年前に分岐していることが分かっている (Casteleyn et al. 2010)。特に

この内クレード I は北極圏・南極圏を除くすべての海域に分布しているため、各地で採集し、遺伝的構造を解析した結果、ベルギーとデンマーク間、デンマークとアイルランド間では同じ遺伝子型が出現したのに対し、北アメリカ大西洋側・北アメリカ太平洋側・日本・ニュージーランドで各海域固有の遺伝子型をもつことが明らかになった (Casteleyn et al. 2010)。このことから、本種は数百 km 内では高頻度で遺伝子交流が行われている一方で、海域をまたぐような長距離間では遺伝子交流の機会は限られていると推測される。つまり、短距離分散は高頻度で行われており、長距離分散の頻度は低いといえる。また、これは海流の影響を強く受けている浮遊性種における解析結果であり、より移動能力が低い付着性種は短い距離間でも分散の機会は限られていると推測される。

水鳥類は、一般的に繁殖期では数 km から数十 km の短い移動を高頻度で行い、非繁殖期の渡りでは 1,000 km を超える。このことを考慮すると、水鳥類は珪藻の短距離移動と長距離移動の両方に関わっている可能性がある。よって、珪藻の水鳥類を介した分散に関する知見は、珪藻の各分類群の分布の成り立ちや、種分化を解明する一助となる。

1-5. 珪藻の分散方法

珪藻は水圏環境が主な生育地であるため、水流が最も一般的な分散方法であることは明らかである。海水生・浮遊性種の *Pseudo-nitzschia pungens* はヨーロッパ内では同じ遺伝子構造であるため (Casteleyn et al. 2010)、海流により常に各局所個体群との遺伝子交流があったと考えられる。水流は浮遊性種だけでなく、付着性にとっても主要な分散方法になりうる。これは、付着するための基質の面積には限りがあり、基質に付着できなかった細胞や、波などの影響で基質からふるい落とされる細胞が存在するためである。実際に、海岸付近の海水中では常に付着性種が見られ、一時的に浮遊性種よりも多く存在することがある (田中 1987 ほか)。付着性種は海岸から離れるほど細胞数が減少する傾向にあり (Kang et al. 1997)、海水中で浮遊して生育する能力はほとんどないと推測される。水中では流木や流れ藻、流水などの漂流物があるため、これらに付着して分散することも可能である (Reisser et al. 2014 ほか)。ブイを

用いた実験により、漂流物が 200 日程度で約 4,500 km を移動することも示唆されている（嶋田ら 2019）。漂流物を介した移動は、生育場所を獲得しているため、生存率が高い状態で分散できると考えられる。その一方で、Hawes et al. (2017) は、90%の海藻は風向と潮汐の影響を受けて海水中に漂い始めてから 1 回の潮汐で着岸することが分かり、移動距離は 10 km 未満であった。このことは他の漂流物にも当てはまると考えられ、長距離分散の頻度は少ない可能性がある。本邦に移入してきた淡水生の付着性種 *Cymbella janischii* は 2004 年に大分県で初めて確認され、2022 年時点で福島県以南まで分布を広げている。本種が生育している淡水域では各水域が陸により分断されているため、水以外を媒介した分散方法が必要になる。よって、特に付着性種にとって、漂流物や水流以外の媒介者も分散に密接に関わっていると推測される。

水以外の分散方法として、風と動物の 2 点が挙げられる。風を介した分散は、移動する距離や空気中における乾燥耐性の知見が得られている（Souffreau et al. 2010）。移動する量や距離に関しては、湖岸から 10 km 離れた地点にて、空気中に含まれる物質 1g あたり 3,700 殻 (=1,800 細胞) が含まれていた（Schulte et al. 2022）。さらに、これらの細胞の最大 15% は原形質が含まれていたため、生存状態で移動している可能性が示唆された。乾燥耐性については、空気中におかれるとほとんどの種は 5 分程度で死滅してしまうことが示された一方で、休眠状態の細胞であれば乾燥耐性が上がる種も確認している（Souffreau et al. 2010）。

動物を介した分散は、体表に付着して移動するケースと、被食され排泄物に含まれるケースの 2 つに大別される。動物によって移動能力は異なるため、様々な動物における調査が必要になると考えられる。珪藻は特に体表に付着する報告が多く、動物の体表上で生育する種は epizoic diatom と呼ばれる（Round 1984）。これまでに、橈脚類などの微細な動物（Prasad et al. 1989 ほか）や軟体動物などの行動範囲が狭い底生生物（Pantazidou et al. 2006 ほか）、さらには海亀類（Majewska et al. 2015a）や鯨類（Bennett 1920）といった長距離を移動する大型動物の体表からも珪藻が観察されている。動物の体表上に生育する珪藻の特徴として、海藻などほかの基質からも確認されている種以外に、その動物に特異的にみられる種が観察されている

ことが挙げられる。これらの種が動物の体表上でのみ生育するのかについては解明されていないが、動物の中で個体から個体へ珪藻が移動した結果、体表上で種分化が起こった可能性がある。これらの研究から珪藻が動物を介して移動していることは既に明らかであり、珪藻が分散する方法の1つとして挙げられる。しかし、上記の先行研究ではその動物の体表上のみ見られる特異的な種に着目しており、分散のメカニズムに関する情報はわずかである。

被食され排泄物に含まれるケースでは、魚類（小野瀬・阿部 2022）が排泄物から珪藻の生細胞を確認している。これらの報告から、珪藻を採餌している魚類や節足動物が珪藻を散布している可能性が示された。一方で、移動能力の高い動物における研究報告はほとんどない。動物は、水域から水域に移動するため、水や風と異なり分散する先がある程度定まっている。これは、分散の成功率の高さにつながる。

水鳥類を介した珪藻の分散は、淡水域で既に重要視されている（Kristiansen 1996）。カモ類の死骸や飼育個体を用いた実験から珪藻が水鳥類の体表や排泄物を介して分散している可能性が示唆されている（Schlichting 1960 ほか）。しかし、自然環境において、水鳥類に移動する珪藻の量や種はほとんど調査されていない。鳥の死骸から珪藻を採集した場合、鳥を捕獲する過程で珪藻がさらに体毛に付着するなどして、正確に水鳥類に移動する珪藻を調べられない可能性がある。室内実験では、珪藻や渦鞭毛藻が鳥の移動に対応した特性をもつのかを調べられてきた（Tesson et al. 2018, Manning et al. 2021）。このような実験は、鳥を介して移動する距離を推定するためには必要不可欠である。しかし、このような先行研究だけでは、実験に用いた種が野生の水鳥類から観察された報告はないため、運ばれやすい種であるかどうか、どれほど移動するのかといった考察はできないという問題点が挙げられる。筆者は、実際に野生の水鳥類から珪藻を採集し、それらが分散する過程で起こりうる状況（乾燥や消化）を再現した実験を行うことで、鳥から検出された珪藻の特性を明らかにでき、鳥に移動する珪藻の特徴を探ることができると考えた。

1-6. 目的

本研究では、珪藻が水鳥類を介した分散の内、水鳥類と接触して移動するメカニズムを探ることを目的とした。ここでいうメカニズムとは、どのような珪藻種が、どのような過程を経て、どれだけ移動するのかを示す。移動する種は、自然環境下で生息する野生の水鳥類から珪藻を採集することで調べられる。鳥と接触してから移動するまで、珪藻を追跡し続けるのは難しい。そこで、移動する過程で珪藻がおかれる環境を研究室で再現して、珪藻の生存率を調べる実験を行った。移動する量は、鳥と接触した珪藻の細胞数、移動する過程における珪藻の生存率の情報を組み合わせて、推定することができる。移動する量の推定には、水鳥類の飛行速度を参照するため、珪藻が移動する距離の推定にもつながる。

鳥を介して分散するケースを、羽毛や脚などの体表に付着するケース (epizoochory) と鳥に被食された後消化管を通過し排泄されるケース (endozoochory) の 2 通りに分けて考えた (Figs 1, 2)。本研究では、前者を『体表経由』、後者を『体内経由』と呼ぶ。2 つの分散方法ではメカニズムが大きく異なるため、調査や実験の内容も対応させる必要がある。体表経由では、鳥の体表上の珪藻を採集し、鳥が飛行している間の体表面の乾燥への耐性を調べた。体表上の珪藻付着量を調査し、乾燥耐性の実験結果と組み合わせることで、体表に付着後移動する量を求めることができる。体内経由では、鳥の餌生物や排泄物から珪藻を採集し、鳥が消化している間の体内の環境への耐性を調べた。鳥が取り込む珪藻の量も調べることで、体内環境への耐性の実験結果と組み合わせて、移動する量を求めることができる。

本研究で明らかになった珪藻の移動メカニズムに関する知見は、それぞれの分散のケースによって運ばれやすい種を明らかにするだけでなく、新たな移入種が分散の可能性や範囲、速度の推定において有用であると考えられる。

第2章 体表経由 —珪藻が羽毛に付着し移動する過程の解明—

2-1. 先行研究の状況

これまでに、カモ類の脚や羽毛に付着していた例がいくつか報告されている。Schlichting (1960) は、カモ類の脚や羽毛から珪藻を含む様々な種類の微細藻類を検出した。Holmes & Croll (1984) は潜水性の海鳥類の死骸を回収し、羽毛上から体表面が変色するほどの多量の珪藻を観察した。羽毛上は *Pteroncola inane* (Giffen) Round や *Tabularia investiens* (W. Smith) Williams & Round などの付着性種が定着し増殖していた。この研究報告では *Pteroncola marina* を海鳥類の羽毛上に付着する新種として記載していたが、後に海藻上に生育する *Pteroncola inane* と同種であることが示された (Round 1999)。そのほかの出現種もすべて海藻上からも出現している種であった。そのため、これまでに水鳥類の体表上で特異的にみられる種は見つかっていないことが分かる。なお、先行研究では珪藻が羽毛に接触する過程については調べられていない。羽毛への付着のしやすさは珪藻の形態や生理特性によって異なる可能性があるため、水鳥類が生息している環境に存在する珪藻種と羽毛上に付着していた種を比較する必要がある。

体表経由において、鳥が飛行している間の体表面の乾燥は、珪藻にとって分散の成功率に最も影響を与える要素である。珪藻の乾燥耐性は非常に低いことが示されている (Souffreau et al. 2010)。一方、一部の種は水鳥類が陸にあがった 4 時間後も生存できることが示されている (Schlichting 1960)。この要因として、水鳥類は頻繁に水域を出入りしているため、羽毛上の相対湿度は空気中の相対湿度よりも高く、水鳥類の羽毛の水分量はほとんど変わらないことが考えられる (Giraudeau et al. 2010)。Manning et al. (2021) は淡水珪藻の 1 種をカモ類の羽毛 1 枚分に付着させ、4 段階に分けた相対湿度環境下においてそれぞれの段階における生存率を算出した。その結果、相対湿度が高くなるほど生存できる時間が長くなることが分かり、空気中の相対湿度が高い早朝の時間帯でカモ類を介して分散しやすいと考えられた。このよう

珪藻の乾燥耐性を調べることで、珪藻が移動する距離を推定できる。

本項目では、珪藻が水鳥類の体表を介して移動する過程を解明することを目的とした。移動の過程を、珪藻が水鳥類の体表に付着することと、珪藻が体表で乾燥に耐えることの2段階に分けた。まず、珪藻が水鳥類の体表に付着する段階に関する調査として、野生の水鳥類における珪藻の付着量や付着する種の特徴を調べた。次に、珪藻が体表上で乾燥に耐える段階に関する実験として、体表に付着していた珪藻種の培養株を入手し、乾燥耐性を調べた。2つの調査及び実験から、珪藻が水鳥類の体表を介して移動する量を推定する式を作成した。これらの研究により、水鳥類の体表経由による分散の影響や珪藻各種の移動方法について考察した。

2-2. 想定する分散の流れ

本研究では、体表経由により珪藻が分散する過程 (Fig. 1) を、鳥の体表に珪藻が付着する、鳥の飛行により移動する、移動先で珪藻がふり落とされるの3段階に分けた。鳥の体表に珪藻が付着する段階は、鳥が着水している時や水浴びをした時に珪藻が羽毛に付着すると予想される。鳥の飛行により移動する段階では、珪藻は水鳥類の体表面での乾燥状態におかれると予想される。移動先で珪藻がふり落とされる段階では、移動先の水域で鳥が羽ばたきや羽繕いを行うことや換羽により、珪藻が羽毛からふり落とされると想定される。本研究では、鳥の体表に珪藻が付着する段階について明らかにするために、水鳥類を捕獲し体表上の珪藻を採集した。鳥の飛行により移動する段階について明らかにするために、体表に付着していた珪藻種の乾燥耐性を調べる実験を行った。移動先で珪藻がふり落とされる現象は偶発的に起こると考え、実験による検証は行わなかった。

本研究の水鳥捕獲調査では、帰巢した個体や渡り途中の個体を捕獲している。水鳥を捕獲した時点は珪藻が移動する途中にあたる。捕獲直前の水鳥が滞在していた場所として、捕獲地点近辺と捕獲地点から離れた採餌域のどちらかが考えられる。そのため、羽毛上の珪藻を観察する時には、捕獲地点近辺の種、または捕獲地点近辺には生息していない種が持ち込ま

れている可能性が含まれる。本研究で珪藻が水鳥類の体表を介して移動する量を推定する時には、水鳥類が放鳥した時点から捕獲地点から離れた水域に移動することを想定した。水鳥類の飛行時間や行動範囲をもとに、珪藻が乾燥状態におかれる時間を推定した。

2-3. 羽毛上の珪藻種と付着量

2-3-1. 目的

珪藻が水鳥類の羽毛に付着する段階において、水鳥類の羽毛に付着する珪藻の報告はほとんどない。珪藻が体表経由により移動するメカニズムを解明するためには、まずは様々な水鳥類の羽毛から珪藻を採集し、羽毛に付着する珪藻種についての情報を集める必要がある。陸上植物において、動物の体表に付着する種子が知られているが、これらの多くは体毛に引っかかりやすい形態をもつ（中西 1994）。そのため、珪藻類においても羽毛に付着しやすい形態をもつ種が見いだされる可能性がある。

そこで、本項目では、羽毛に付着する珪藻種を明らかにすること、それらの形態的特徴と付着量を解明することを目的として、3つの調査を行った。1つ目に、羽毛上に付着する珪藻種と細胞数を明らかにするため、潜水性の海鳥類ウトウを対象として、標本プレパラートを用いて調査した（2-3-3）。この調査により、野生の鳥の羽毛から珪藻を採集する方法を確立した。2つ目に、羽毛上に生存状態で付着する珪藻種を明らかにするために、ウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリの羽毛から採集した珪藻試料の観察と粗培養を行い、羽毛に付着していた種と海水中に存在していた種を比較した（2-3-4）。3つ目に、羽毛に付着する珪藻の生細胞数と死細胞数を明らかにするために、ウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリのほか、キアシシギなど10種のシギ・チドリの羽毛から珪藻試料を採集し、試料中の細胞数を計数した（2-3-5）。

2-3-2. 対象とした鳥

本研究では、複数羽を捕獲でき、かつ生きた状態で放鳥できる種を対象とした。鳥の捕獲にあたって、文化庁より天然記念物現状変更等の許可、環境省より鳥獣捕獲の許可を受けた。ウミネコとウトウは北海道羽幌町天売島（Figs 3-5）で営巣する個体群を、オオミズナギドリは新潟県粟島と岩手県船越大島で営巣する個体群（Figs 7,8）を、キアシシギなどの9種の渉禽類は宮城県亘理町鳥の海（Fig. 10）に生息する個体群を捕獲した。海鳥類はいずれも繁殖期

に調査を行い、帰巢した親鳥を捕獲した。渉禽類の調査地である鳥の海は汽水湖であり、様々な種類のシギが訪れる。渡りのピークは5月と8-9月の2回があり、5月は渡り後に鳥の海を訪れる個体、8-9月は鳥の海に滞在していて別の場所へ渡る個体が数多く捕獲された。これらの鳥に付着している珪藻の細胞数を、羽毛に対する付着量とした。

各水鳥類の生態状況は下記の通りである。

ウミネコ *Larus crassirostris* Vieillot

中型のカモメの1種。海岸付近から沿岸域で着水する。魚類や貝類、魚卵などを摂餌する。天売島では4-8月が繁殖期にあたり、この期間は陸地に営巣し、昼間に採餌海域と巣を往復する。天売島で営巣する個体群において、採餌範囲や繁殖期後の渡りはわかっていない。稚内市利尻島で営巣する個体群を参照すると、採餌範囲は10-140 kmで、繁殖期が終わった後は日本海周辺に滞在することが分かっている (Kazama et al. 2018)。また、海域だけではなく、淡水の河川や陸域も採餌場所として利用する (Yoda et al. 2012)。飛行速度は28.8-43.2 km/hと推測される (Spear & Ainley 2008)。本種の着水時間については報告がなく、海域における詳細な行動は不明である。本調査を行った時は5月中旬で、抱卵期にあたった。親鳥の脚にくくり縄を付ける方法か、箱罟を設置することで抱卵中の個体を捕獲した。

北海道天売島の黒崎海岸付近にて、2021年に10羽、2022年に15羽捕獲した。

ウトウ *Cerorhinca monocerata* (Pallas)

中型のウミスズメ科の1種。海岸から50 m以上離れた場所の、沿岸域で着水する。主に魚類を摂餌する。天売島では3-7月が繁殖期にあたり、陸地に巣穴を掘って営巣する。昼間は海域で採餌を行い、夜間に雛に与えるための餌生物を啜って帰巢する (Fig. 6)。営巣地から平均81 km、最大164 km離れた海域まで移動することが分かっている (Kato et al. 2003)。天売島から南方に採餌に向かうことが多く、忍路湾付近まで訪れることがある (Okado & Watanuki 2003)。飛行速度は平均54 km/hと推測される (Okado & Watanuki 2003)。海域内で

の飛行時間は平均 11 分、最長 2.4 時間で、着水は 15 分未満であることが多い一方で、最長 8 時間海上で休むことも報告されている (Kato et al. 2003)。天売島で繁殖する個体群は、繁殖期が終わった後、7-9 月にかけて樺太まで北上した後に南下し、2 月まで東シナ海で過ごした後、再び天売島に戻る (Takahashi et al. 2015)。本調査を行った時は 4 月上旬から 5 月下旬であり、抱卵期から育雛期にあたる。帰巢直後の親鳥をたも網を用いて捕獲した。

北海道天売島の赤岩灯台付近にて、2018 年に 17 羽、2019 年に 6 羽、2021 年に 40 羽、2022 年に 15 羽捕獲した。

オオミズナギドリ *Calonectris leucomelas* (Temminck)

ミズナギドリ科の 1 種。海岸から 1 km 以上離れた場所から沖合で着水する。主に魚類を摂餌する。粟島では 6 月から 11 月が繁殖期にあたり、陸地に巣穴を掘って営巣する (Fig. 9)。昼間は海域で採餌を行い、夜間に帰巣する。営巣地から 10-1000 km 離れた海域で採餌することが分かっている (Matsumoto et al. 2017)。飛行速度は 28.8-54.0 km/h と推測され (Spear & Ainley 2008)、Shiomi et al. (2012) は帰巢時の飛行速度が平均 35 km/h であることを示した。飛行時間は平均 75 分である (Garrod et al. 2021)。岩手県三貫島の個体群において、繁殖期が終わった後は、7-18 日ほどかけて南シナ海や赤道近辺のインドネシア諸島周辺まで移動することが分かっており (Yamamoto et al. 2010)、その間着水はほとんどしない。本調査を行った時は船越大島では 8 月下旬、粟島では 9 月下旬であり、育雛期にあたる。帰巢直後の親鳥を手捕りで捕獲した。

船越大島の個体は 2021 年に 25 羽、粟島の個体は 2021 年に 21 羽、2022 年に 15 羽捕獲した。

イソシギ *Actitis hypoleucos* (Linnaeus)

鳥の海にて 2022 年 5 月に 1 羽、9 月に 1 羽捕獲した。

オオソリハシシギ *Limosa lapponica baueri* Naumann

鳥の海にて 2022 年 5 月に 1 羽捕獲した。

キアシシギ *Tringa brevipes* (Vieillot)

鳥の海にて 2022 年 5 月に 6 羽、9 月に 1 羽捕獲した。

オーストラリアから日本を中継し、ベーリング海付近まで北上する (Coleman et al. 2018)。

同約 7,000 km の距離を 6-7 日かけて移動することから、飛行速度は平均 49 km/h と推定される (Coleman et al. 2018)。

キョウジョシギ *Arenaria interpres* (Linnaeus)

鳥の海にて 2022 年 5 月に 2 羽捕獲した。

クサシギ *Tringa ochropus* Linnaeus

鳥の海にて 2022 年 9 月に 1 羽捕獲した。

ソリハシシギ *Recurvirostra avosetta* (Linnaeus)

鳥の海にて 2022 年 9 月に 2 羽捕獲した。

チュウシャクシギ *Numenius phaeopus* (Linnaeus)

鳥の海にて 2022 年 5 月に 2 羽捕獲した。

トウネン *Calidris ruficollis* (Pallas)

59 日から 78 日かけて赤道近辺からベーリング海付近まで北上し、中継地として日本を利用する (Mu et al. 2020)。渡りの間は 1 日に 150 km 程度移動しているが、7 日間連続で移動することもできる (Mu et al. 2020)。

鳥の海にて 2022 年 5 月に 1 羽、9 月に 4 羽捕獲した。

メダイチドリ *Charadrius mongolus* (Pallas)

鳥の海にて 2022 年 9 月に 1 羽捕獲した。

上記の渉禽類 9 種は、湖岸から深さ約 1 m の地点に霞網を張った後、夜間に渉禽類が飛来し、網に気づかず引っかかった個体を捕獲した。試料には、捕獲時点で水面に接していない個体を用いた。

以下、ウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリをまとめて海鳥類とし、イソシギ、オオソリハシシギ、キアシシギ、キョウジョシギ、クサシギ、ソリハシシギ、チュウシャクシギ、トウネン、メダイチドリを渉禽類とし、水域に生息する鳥類をまとめて水鳥類と表す。

2-3-3. ウトウの羽毛に付着する珪藻種と各種の細胞数

Holmes & Croll (1984) は、潜水性の海鳥類ウミガラスの羽毛上から珪藻群集を観察した。この情報を参照し、海水に接する機会が多い潜水性の海鳥類であれば珪藻が羽毛に付着しやすいと考え、同じ潜水性の海鳥類であるウトウを対象とした。珪藻の種同定には細胞質を除去し、殻形態を観察する必要がある。そこで、珪藻試料から標本プレパラートを作製し、プレパラート内の珪藻の殻数を計数することで、試料中の各珪藻種の細胞数を算出した。

方法

本調査では、ウトウの羽毛に付着する珪藻と、ウトウの営巣地の土壌中に生育する珪藻を採集した。これは、ウトウが巣穴を掘る習性から、羽毛上に土壌中の珪藻が混在していると予想したためである。調査は2018年5月と、2019年7月に行った。観察にはすべて光学顕微鏡を用いた。

【ウトウの羽毛に付着する珪藻】

珪藻の採集は、1個体当たり顔周り、腹部、尾羽を、海水で濡らした歯ブラシでこすり取るように行い。それらを個体別にまとめて1本の標本瓶に保存した。体表面をこする回数は各部位につき20回程度とした。

2018年5月に17個体、2019年7月に6個体、計23個体を捕獲した。珪藻の採集は、2018年は1個体当たり顔周り（こすり取った範囲: 左右の目下 $4\text{ cm} \times 5\text{ cm} \times 2 = 40\text{ cm}^2$ ）、腹部（肩より下の $11\text{ cm} \times 6\text{ cm} = 66\text{ cm}^2$ ）、尾羽（先端 $3\text{ cm} \times 4\text{ cm} = 12\text{ cm}^2$ ）、翼（初列風切羽部分 $7\text{ cm} \times 15\text{ cm} = 105\text{ cm}^2$ ）の風切り羽の4部位（計 223 cm^2 ）、2019年は1個体当たり顔周り・腹部・尾羽の3部位（計 118 cm^2 ）を、海水で濡らした歯ブラシでこすり取るように行い、それらを個体別にまとめて1本の標本瓶に保存した。これらの試料は現地で光学顕微鏡（CX21FS2, オリンパス, 東京）を用いて検鏡し、珪藻の生細胞の様子や群体形成の有無などを観察した。残りの試料は、薬品等による固定はせずに冷凍保存（ -35°C ）したまま研究室に持ち帰り、標

本作製に用いた。

【土壌中の珪藻】

2019年7月に、天売島にてウトウの巣穴付近の土壌表面を適当量スプーンですくって標本瓶に保存した。なお、土壌の採集は特別保護区内工作物等許可を受けた。

【試料の解析と種同定】

光学顕微鏡で殻の形態を観察するために試料の標本としてプレパラート（以下、標本用プレパラート）を作製した。試料を排水管洗浄剤（パイプユニッシュ、ジョンソン、神奈川）により洗浄した（南雲 1995）。この処理試料を適当量スライドグラスに滴下し、マウントメディア（富士フイルム和光純薬、大阪）で封入後、カバーグラスをかけて作製した（長田・南雲 2001）。珪藻被殻の形態は、標本用プレパラートを光学顕微鏡（OPTIPHOT-2, ニコン, 東京）で観察、デジタルカメラ（D5100, ニコン, 東京）で写真を撮影し、記録した。その後、殻形態をもとに種同定を行った。

ウトウの羽毛から採集した珪藻試料は、1個体から得られた試料すべてを標本用プレパラートにして（1試料につき3-4枚）観察に供した。細胞数の計数は、観察したすべての珪藻種を対象とした。同定した種の海水生/淡水生および浮遊性/付着性の判別は、各種の出現報告をもとに行った（福井ら 2010, 江川ら 2018）。各種の相対出現頻度は、各々の細胞数を全珪藻種の合計細胞数で除して算出した。

土壌から採集した珪藻試料は、土壌に蒸留水に加えて混ぜ、上澄み液をスポイトで吸い取って標本用プレパラートに用いた。作製したプレパラート全体を観察し、出現した珪藻種を記録した。

結果

2018年のウトウ体表上の珪藻の細胞数の平均値（標準偏差）は 89.4 細胞（± 66.1）で、1 cm²あたりの細胞数は 0.41 であった。出現頻度 1% 以上の種の内訳は付着性の海水生種が 15 種（浮遊性 1 種, 付着性 14 種）、淡水生種が 5 種（すべて底生性）であった（Table 1）。出現

頻度が平均 3% 以上の種は、*Licmophora communis* (Heiberg) Grunow (ウトウ 16 個体に付着, 出現頻度 0–67.6%), *Pteroncola inane* (ウトウ 16 個体に付着, 出現頻度 0–28.3%), *Licmophora gracilis* (Ehrenberg) Grunow (ウトウ 15 個体に付着, 出現頻度 0–14.8%), *Licmophora paradoxa* (Lyngbye) C. Agardh (ウトウ 15 個体に付着, 出現頻度 0–19.0%), および *Tabularia investiens* (ウトウ 13 個体に付着, 出現頻度 0–15.7%) の 5 種であった。*Craspedostauros britannicus* E.J. Cox が確認されたのは 4 個体のみであったが、1 個体から 50% 以上出現した個体もあった。浮遊性種は *Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschkowsky を 2 個体から確認したが、1 個体あたり 1 細胞未満であった。淡水生の付着性種は *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow, *Humidophila contenta* (Grunow), *Luticola mutica* (Kützinger) D.G. Mann, *Mayamaea recondita* (Hustedt) Lange-Bertalot および *Pinnularia* sp. 1 の 5 種が出現し、1 個体当たり平均 2% 以下の出現頻度を示した。1 羽あたりの淡水生の珪藻は合計 2.4 細胞、海水生の珪藻は約 87.0 細胞であり、海水生の珪藻の方が圧倒的に多かった。

2019 年のウトウ 1 羽の体表上の珪藻の細胞数の平均値は 12.9 (±4.5) で、1 cm² あたり 0.11 細胞 (± 0.04) であった (Table 1)。内訳は 2018 年に比べると海水生種は少なく 7 種 (すべて付着性)、淡水生種が 6 種 (すべて付着性) 確認された。海水生種 7 種のうち、5 種は 2018 年にも見出された種であったが、細胞数は少なく、すべての個体において 1 個体あたり 1 細胞以下であった (Table 1)。淡水生の付着性種は *Encyonema lange-bertalotii* Krammer を除く 5 種が 2018 年にも出現した (Table 1)。それらの中でも *Luticola mutica* は両年合わせて 23 個体中 16 個体から確認され、8.5 細胞出現した個体も見出された (Table 1)。1 羽あたりの細胞数の合計は淡水生種が 8.8 細胞に対し、海水生種が 2.2 細胞であり、淡水生の珪藻の方が多かった。

ウトウの営巣地の土壌から出現した種は *Hantzschia amphioxys*, *Humidophila contenta*, *Luticola mutica*, *Mayamaea recondita* および *Pinnularia* sp. 1 の 5 種であり、すべて 2018 年、2019 年のウトウの羽毛上からも出現した (Table 1)。種同定に用いた殻の写真は、Plates 11 を参照。

考察

無脊椎動物や海亀、鯨類など他の生物の体表からは、特異的にみられる種が報告されている (Prasad 1989 ほか)。一方、海鳥類において、羽毛上から出現した種のほとんどは既に海藻上などほかの基質から出現報告がある種であった (江川ら 2018 ほか)。これは、潜水性の海鳥類の羽毛上の珪藻を観察した Holmes & Croll (1984) と同様の結果である。このことから、水鳥類の羽毛上で特異的にみられる種が存在する可能性は低いと考えられる。水鳥類とほかの水生生物の違いとして、水と接している時間の短さと換羽が挙げられる。鳥が飛行している間や陸に滞在している間は体表面が水面から離れるため、元々水中に生育していた珪藻にとっては生存に不利な状況になる。他の水生生物は常に水中に生息しているため、水鳥類の羽毛に比べると体表上は珪藻が安定して生育できる環境であるといえる。また、鳥類は年に 1–2 回、羽毛が生え変わり、それまで羽毛に付着していた珪藻は体表からはがれ落ちてしまう。よって、珪藻は羽毛上で生育し続けられないため、種分化が起こらず、特異的な種はいないと推測される。

ウトウの羽毛に付着する珪藻の細胞密度は 0.034–1.332 細胞 cm^2 であった (Table 1)。この値は、他の動物の体表における付着量に比べると少ないと考えられる。ヒメウミガメの甲羅上は、珪藻が定着し生育しているため、付着量は 817,900–2,768,500 細胞 cm^2 である (Majewska et al. 2015b)。ミンクの体表上からは、1 個体あたり 3,600–5,600 細胞が付着していた (Leone et al. 2014)。ミンクは鳥類と同様に、常に水中で生活している動物ではない。陸上植物においては、営巣地で海鳥類の羽毛に付着した種子が島から島へ分散していることが示されている (Aoyama et al. 2012 ほか)。その種子の数は、1 羽あたり 0.6 個であることが Aoyama et al. (2012) より示された。また、鳥類は尾脂腺から分泌される油で羽毛をコーティングする行動が見られ、この油分がバクテリアなどの微生物をはじいて付着を防ぐことや、羽毛の細かい突起が水をはじきやすいことが示唆されている (Moreno-Rueda 2017)。これらの先行研究と本調査から、鳥の羽毛の表面構造により珪藻が付着しづらくなっていると考えられる。

ウトウの羽毛に付着する珪藻の細胞数において、2018年に対して2019年は非常に少なかった。2018年と2019年の調査から羽毛に付着する土壌の珪藻の量に大きな変化はなく、海水生の珪藻の細胞数が大幅に減少していた (Table 1)。このような付着量の少なさの要因として、水鳥類の着水場所における細胞密度が考えられる。海岸付近において、海水中の珪藻の細胞密度は季節によって 10^4 - 10^7 cells/L まで変動する (田中 1987)。細胞密度の高さは、珪藻が羽毛に付着する機会の多さに関わる。この仮説を検証するためには、天売島の海岸付近の海水中における細胞密度を算出する必要がある。

2-3-4. 海鳥類3種の羽毛に生存状態で付着する珪藻種とそれらの形態的特徴

目的

前項の調査より、野生の海鳥類を捕獲し珪藻を採集する方法を確立した。また、ウトウの羽毛に海水生の珪藻が付着していたことから、珪藻が体表経路により移動する可能性が示唆された。一方で、標本用プレパラートを用いた観察では珪藻の殻のみを観察していたため、細胞の生存状態を明らかにできない課題点があった。

ウトウの羽毛上では主に海水生の付着性種が見られたが、海鳥類は種類によって着水場所などの生活が異なるため、付着する珪藻種も異なる可能性がある。そこで、本調査ではウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリの羽毛から珪藻を採集し、試料の観察と粗培養および種同定により羽毛上に生きて付着する珪藻種を調査した。

捕獲直前に海鳥が滞在していた場所として、捕獲地点近辺と捕獲地点から離れた採餌域のどちらかが考えられる。ウミネコは海岸付近に着水するが、ウトウやウミネコは着水場所が営巣地から離れているため、珪藻の種組成は営巣地近辺の海水と着水場所の海水では異なる可能性がある。Kang et al. (1997) は南極のキングジョージア半島で、海水中の浮遊性種と付着性種の生物量を調べている。調査の結果、海岸から 3 km 離れた地点における付着性種の *Licmophora* spp. や *Pseudogomphonema kamtschaticum* (Grunow) Medlin の生物量は、海岸付近のものと比較するとおよそ 5-13 分の 1 に減少していることが分かっている。このことから、営

巢地近辺の海水中に存在する珪藻の種組成は、着水場所の珪藻の種組成を把握する手掛かりの1つとなる。そこで、捕獲地点近辺で生育する珪藻種と羽毛に付着する種を比較した。羽毛に付着した種としなかった種に分別することで、羽毛に付着しやすい種の特徴を探った。捕獲地点近辺に存在しておらず、羽毛から見られなかった種は水鳥類が採餌海域から運んできた可能性がある。

方法

【海鳥類の羽毛に付着する珪藻】

2021年5月に北海道天売島にてウミネコ10個体、2021年4月から5月にウトウ40個体、2021年9月に粟島のオオミズナギドリ21個体、2021年8月に船越大島のオオミズナギドリ25個体を捕獲し、羽毛を洗浄することで珪藻試料を採集した。試料は採集後12時間以上静置し、上澄み液を除去して10mlまで濃縮した。Neutral Red（富士フィルム和光純薬, 大阪）を0.02%に希釈した染色液を0.3ml加え、1時間後に観察した。Neutral Redにより赤く染色された細胞を生細胞と判定した。この試薬を用いた理由は、毒性が低く、染色された細胞を観察した後、その試料を粗培養に用いることができるためである。染色後の試料をパスツールピペットで吸い取り、1滴分をスライドグラス上に滴下した。光学顕微鏡（CX21FS2, オリンパス, 東京およびOPTIPHOT-2, ニコン, 東京）を用いてプレパラート全体を観察し、デジタルカメラ（D5100, ニコン, 東京）で撮影することで生存種を記録した。その後、試料の残りすべてを培地に入れ、室内で粗培養を行った。培地は2% PESにメタケイ酸ナトリウム溶液0.1%を加えたものを用意した。PES培地は、Provasoil（1966）を参照し、300mlの蒸留水に、トリス5.0g、硝酸ナトリウム5.0g、グリセロリン酸ナトリウム500mg、Fe-EDTA stock solution 250mg、P-2 metal mix 250mg、Vitamine stock solution 1.5mlを加えた後、1000mlまでメスアップし、pHを7.8-8.0に調整した後、オートクレーブ滅菌（121°C, 20 min）をして作製した。培養は最長1か月間行い、1週間ごとに各試料を観察し、新たな生存種を写真撮影により記録した。

その後、観察した珪藻種を同定するために、粗培養後の試料を標本作製に用いた。

【土壌中の珪藻】

2021年、2022年に粟島にてオオミズナギドリの巣穴近辺の土壌表面を適量スプーンですくって標本瓶に保存した。試料は冷凍保存の状態で研究室に持ち帰り、標本作製に用いた。

【海水中の珪藻】

2021年4–5月と2022年5月に天売島前浜、2021年9月と2022年9月に粟島釜谷にて、口径20 cm、目合い25 μm のプランクトンネットを用いて採集した。天売島では海岸、粟島では栈橋にてプランクトンネットを投網し、ネットを水平に曳くことで海水中の珪藻をこしとった。採集地は水深1 m以上の場所を選定した。網を引き揚げ、濾しとられた試料を100 mlびんに入れた。この操作を3回行った。試料を冷凍保存した状態で研究室に持ち帰った後、形態観察による種同定のために標本用のプレパラートを作製した。

また、ウトウとウミネコの採餌海域に存在する珪藻種に関する知見を集めるため、2022年5月21日に北海道稚内市の2か所（ホテル前: 45.421° N, 141.676° E およびノシャップ岬: 45.449° N, 141.645° E）で海水50 mlを採水した。試料を研究室に持ち帰った後、上澄み液を除去し5 mlまで濃縮した。その後、形態観察による種同定のために標本用のプレパラートを作製した。

【殻の形態観察と種同定】

標本用プレパラートを作製し（南雲 1995, 長田・南雲 2001）、観察された殻形態をもとに羽毛に付着する珪藻と海水中の珪藻、粟島の土壌中の珪藻の種同定を行った。

海鳥類の羽毛から採集した珪藻試料については、1個体から得られた試料すべてを標本用プレパラートにした。このプレパラート全体を観察し、生細胞の観察時に記録した写真と比較することで生存種を判別し、種を同定した。同定した種の海水生/淡水生および浮遊性/付着性

の判別は、各種の出現報告をもとに行った。*Chaetoceros* spp. は標本を観察した時点で種同定に必要な棘などの形質が破砕しており、属までの同定とした。

海水から採集した試料については、標本用プレパラートを使って光学顕微鏡観察し、同定された珪藻種を記録した。さらに、珪藻の殻を300殻以上計数し、殻数を合計の殻数で除することで、各種の出現頻度を算出した。出現頻度が高かった種は殻面の縦横の長さを計測した。

土壌から採集した珪藻試料は、標本用プレパラート全体を観察し、出現種を記録した。

結果

【生存状態で付着していた種】

ウミネコは10個体すべてから、ウトウは45個体中15個体から、オオミズナギドリは粟島では21個体中11個体、船越大島では25個体中2個体から、生存種を観察した。ウトウは4月から5月末まで調査を続けており、珪藻を観察した個体は、4月が20個体中7個体、5月が25個体中8個体であった。ウミネコはウトウやオオミズナギドリに比べると珪藻が出現した個体数が最も多かった。羽毛に付着していた珪藻種数の合計は、ウミネコ21種（Table 2: 淡水生1種、海水・浮遊性7種、海水・付着性13種, Plates 1-4）、ウトウ20種（Table 3: 淡水生1種、海水・浮遊性5種、海水・付着性14種, Plates 5-7）、船越大島のオオミズナギドリからは2種（Table 4: 海水・浮遊性1種、海水・付着性1種, Plate 8）、粟島のオオミズナギドリ17種（Table 4: 海水・浮遊性5種、海水・付着性12種, Plates 9, 10）、であった。どの海鳥類においても、海水生の付着性種がよく羽毛に付着していた。

ウミネコやウトウからは、2018年および2019年のウトウの羽毛から出現した *Cocconeis costata* W.Gregory、*Cocconeis scutellum* var. *parva* (Grunow) Cleve、*Licmophora communis*、*Navicula salinicola* Hustedt、*Pteroncola inane*、*Tabularia investiens* を観察した（Tables 2-4）。これらはすべて海水生の付着性種である。淡水生種の中では、*Luticola mutica* と *Mayama recondita* が粗培養により増殖した。天売島の土壌中に生育する珪藻種として2019年の調査結果を参照すると、*L. mutica* と *M. recondita* が一致した。

Neutral Red 染色液を用いて観察した時に見つけた種と、粗培養によって増殖した種は異なっていた。ウミネコからは浮遊性種の *Bacteriastrum delicatulum* Cleve、*Chaetoceros socialis* H.S.Lauder、*Chaetoceros* sp. 1、付着性種の *Licmophora communis*、*Pteroncola inane* の5種の生細胞を Neutral Red 染色液を用いた観察により確認した。*Chaetoceros socialis* と *Chaetoceros* sp. 1 は群体の状態で観察された。浮遊性種はその後増殖せず、付着性種の *L. communis* と *P. inane* は粗培養後 1 週間のみ増殖が確認された。ウトウからは浮遊性種の *Chaetoceros socialis*、*Chaetoceros* sp. 1、*Chaetoceros* sp. 2、*Fragilaria* sp. 1、*Skeletonema* sp. 1、付着性種の *L. communis*、*P. inane* の7種の生細胞を Neutral Red 染色液を用いた観察により確認した。*Chaetoceros* 3 種と *Skeletonema* sp. 1 は群体の状態で観察された (Plate 5)。浮遊性種はその後増殖せず、付着性種の *L. communis* と *P. inane* は粗培養後 1-2 週間は増殖したがその後は観察されなくなった。一方で、*L. communis*、*Tabularia investiens* は個体番号 R37 や R25 では死細胞も観察された。Neutral Red 染色液を用いて観察した時に、ウミネコ (Table 2: 個体番号 B2, B10) とウトウ (Table 3: 個体番号 R11) から *Chaetoceros* spp. の休眠胞子を観察した。休眠胞子は葉緑体などの細胞質を含んでいたが、細胞が染色されず、生存状態は不明であった。オオミズナギドリからは Neutral Red 染色液を用いた観察では珪藻の生細胞は全く見つからず、粗培養によってのみ生存種を確認した。

一部の珪藻種は、複数の海鳥類の個体から観察された。ウミネコにおいては、*Navicula agnita* Hustedt が5個体、*Thalassiosira minima* Gaarder と *Pteroncola inane* が3個体から観察された (Table 2)。ウトウにおいては、*Navicula salinicola* が7個体、*Pteroncola inane* が6個体、*Licmophora communis* と *N. agnita* と *Tabularia investiens* が4個体、*Chaetoceros socialis* が3個体から観察された (Table 3)。粟島のオオミズナギドリにおいては、*Nitzschia perindistincta* Cholnoky が9個体、*N. salinicola* が7個体、*N. agnita* が5個体、*Navicula* sp. 2 が4個体、*Navicula* sp. 5 が3個体から観察された (Table 4)。浮遊性種の出現回数は *C. socialis* と *T. minima* の3個体が最多であったのに対し (ウミネコ, Table 2)、付着性種の出現回数は最多で *Navicula salinicola* の9個体であった (オオミズナギドリ, Table 4)。付着性種は殻長 50 μm 以内の小型

な種や殻幅が狭く細長い種が観察された。付着性種の中でも、*N. agnita* と *N. salinicola* はどの海鳥類からも3個体以上から出現していた。このような共通種がみられた一方で、海鳥類の種類による珪藻種数の差はなく、浮遊性種よりも付着性種の方が多く出現していた。ウミネコはウトウやオオミズナギドリに比べると浮遊性種を検出した個体数が多かった。また、オオミズナギドリは鳴き声により雌雄を判別したが、性別による出現種の違いは見られなかった。

【海水中の珪藻の種組成】

2021年の4月から5月にかけて天売島で出現した珪藻は合計67分類群で、5月以降に付着性種の種数が増えていく傾向がみられた (Table 5)。ウミネコとウトウの羽毛に付着した海水生の珪藻種27種の内、23種を観察した (Table 5)。種同定に用いた殻の写真は、Plates 16–60を参照。

天売島で5月11日と26日に採集した試料において、それぞれの種組成を算出したところ、どちらも *Pteroncola inane* と *Licmophora communis* の出現頻度が最も高かった (Table 6)。2種はどちらも海水生の付着性種であり、ウミネコとウトウから2回以上出現していた。*Tabularia investiens*、*Hyalosira* sp.、*Navicula salinicola* は出現頻度が10%未満で、*L. communis* や *P. inane* よりも低かったが、ウミネコとウトウからは2回以上出現していた (Table 6)。そのほかの種もほとんどが羽毛からも確認されている種であった。2022年5月11日の試料における各種の出現頻度は、*Pteroncola inane* が49.8%で最も高く、次いで *Cocconeis scutellum* var. *parva*、*Cocconeis costata* となった (Table 7)。2021年の同調査日と同様に、海水中の珪藻の90%以上は付着性種であった。

粟島の海岸で採集した試料において、2021年は *Chaetoceros* spp. が20%以上を占めており、次いで *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve が18.7%、*Thalassionema nitzschioides* が13.2%、*Bacteriastrium delicatulum* が9.8%、*Lioloma pacificum* (Cupp) Hasle が9.8%であった (Table 8)。*Chaetoceros* は標本プレパラートの中で殻の一部が破砕しており、正確な種同定ができなかったため、属までの同定にとどめた。これらの5分類群はすべて浮遊性であり、全体の50%以

上を占めたため、付着性種よりも高い出現頻度であることが分かった。付着性種の中で出現頻度が最も高かったのは *Nitzschia perindistincta* であり、次いで *Nitzschia amabilis*、*Navicula salinicola* となった (Table 8)。2022 年は *Chaetoceros* spp. などの浮遊性種の出現頻度が 7% 以下であり、最も出現頻度の高い種は付着性種の *Pteroncola inane* であった (Table 8)。

【土壌中に含まれていた種】

天売島のウトウの営巣地からは *Hantzschia amphioxys*, *Humidophila contenta*, *Luticola mutica*, *Mayamaea recondita*, *Pinnularia* sp. 1 の淡水生種 5 種が確認された (Plate 11)。*Luticola mutica* は 2021 年のウトウの羽毛の試料の粗培養により増殖した。また、*M. recondita* は 2021 年のウミネコの羽毛試料粗培養により増殖した。

栗島のオオミズナギドリの営巣地からは *Mayamaea atomus* (Kützing) Lange-Bertalot, *Humidophila inconspicua* (Kopalová & Van de Vijver) R.L.Lowe et al.、*Luticola* sp. 1、*Pinnularia* sp. 1、*Nitzschia* sp. 3 の 5 種が確認された。種同定に用いた殻の写真は、Plates 12 を参照。

【海水から出現した種と羽毛から出現した種の比較】

珪藻の種同定に用いた殻や生細胞の写真を、羽毛の試料から観察したものと海水中の試料から観察したもので比較した。羽毛の試料の珪藻の殻は Plates 1–10 を、海水中の珪藻の殻は Plates 17–60 を参照。

3 種の海鳥類のすべてにおいて、海水中に存在していた種のほとんどが羽毛に付着し海水中の出現頻度の高い付着性種が羽毛にもよく付着していた。羽毛上から見られた種は、ウミネコでは *Fragilaria* sp. 1、*Thalassiosira minima*、*Tabularia fasciculata* の 3 種、ウトウでは *Fragilaria* sp. 1、*Navicula* sp. 2 の 2 種、栗島のオオミズナギドリでは *Skeletonema* sp. 3、*Amphora* sp. 1、*Navicula* sp. 3、*Navicula* sp. 4 の 4 種であった。

天売島の海水中で見られた種の内、ウミネコの羽毛からも出現した種は、海水生の浮遊性 6 種、海水生の付着性 11 種であった (Tables 4, 10)。また、ウトウの羽毛から出現した種と比較

すると、海水生の浮遊性 4 種、海水生の付着性 13 種が天売島の海水中にも存在していた種であることが分かった (Tables 5, 10)。これらの種の内、海水中の出現頻度が 1.0% 以上だったのは、*Pteroncola inane*、*Licmophora communis*、*Tabularia investiens*、*Navicula salinicola*、*Cocconeis costata*、*Chaetoceros socialis*、*Hyalosira* sp.、*Navicula agnita* Hustedt、*Cocconeis scutellum* var. *parva*、*Cocconeis neothumensis* var. *marina* M.De Stefano, D.Marino & L.Mazzella、*Chaetoceros* sp. 1 の 11 種であった (Table 6)。すなわち、天売島の海水中に 1.0% 以上出現していた種のほとんどは 1 羽以上のウミネコまたはウトウの羽毛から出現していた。特に海水中の出現頻度が高かった *P. inane* は、ウミネコ 3 羽から、ウトウ 6 羽から出現していた。同様に海水中の出現頻度が高かった *L. communis* はウミネコ 2 羽から、ウトウ 4 羽から出現していた。この一方で、*N. salinicola* や *Hyalosira* sp. は *P. inane* と *L. communis* に比べると海水中の出現頻度が低かったにもかかわらず、ウミネコやウトウの羽毛 2 羽以上から出現していた。そのほか、海水中の出現頻度が 1.0%未満の種の内、*Bacteriastrum delicatulum*、*Pseudo-nitzschia americana* (Hasle) Fryxell、*Cocconeis scutellum* var. *parva*、*Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J.C.Lewin、*Cylindrotheca* sp.、*Navicula gregaria* Donkin の 6 種がウミネコやウトウの羽毛からも出現し、さらに羽毛に付着していた *Chaetoceros* sp. 2、*Skeletonema costatum*、*Cocconeis shikinensis*、*Navicula* sp. 1 の 4 種は 4 月の海水中からも確認された (Table 5)。天売島の海水中の出現頻度が 1%以上の種とウミネコとウトウの羽毛からも確認された種に絞って、各種の形態を殻面の外形と殻面の縦横の長さ (以下、殻長と殻幅) に着目して比較した。その結果、*Pteroncola inane* は外形が狭披針形で殻長 13–5 μm 殻幅 1–2 μm 、*Licmophora communis* は外形が棍棒形で殻長 28–34 μm 殻幅 4–5 μm 、*Tabularia investiens* は外形が狭披針形で殻長 70–20 μm 殻幅 5 μm 、*Navicula salinicola* は外形が狭披針形で殻長 10–18 μm 殻幅 2–5 μm 、*Cocconeis costata* は外形が広披針形で殻長 8–20 μm 殻幅 6–11 μm 、*Fragilaria* sp. 3 は外形が狭披針形で殻長 32–41 μm 殻幅 2–3 μm 、*Hyalosira* sp. は外形が狭披針形で殻長 5–12 μm 殻幅 2–4 μm 、*Navicula agnita* は外形が狭披針形で殻長 17–37 μm 殻幅 4–8 μm 、*Cocconeis scutellum* var. *parva* は外形が広披針形で殻長 14–18 μm 殻幅 9–11 μm 、*Cocconeis neothumensis* var. *marina* は外形が広披針形

で殻長 10–19 μm 殻幅 6–13 μm 、*Cylindrotheca closterium* は外形が狭披針形で殻長 55–80 μm 殻幅 3–5 μm 、*Cylindrotheca* sp. は外形が狭披針形で殻長 102–131 μm 殻幅 2–4 μm 、*Fragilaria* sp. 2 は外形が狭披針形で殻長 13–35 μm 殻幅 4–5 μm であった（各種の殻の写真は Appendix, Plates 17-60 を参照）。

粟島の海水中で見られた種の内、オオミズナギドリの羽毛からも出現したのは浮遊性 4 種、付着性 10 種であった。*Navicula agnita* と *Pinnularia* sp. 2 は 2021 年の海水試料からは確認されなかったが、2022 年の海水試料からは 2%以上出現していた（Table 8）。浮遊性種のうち、*Thalassionema nitzschioides* と *Nitzschia bica pitata* Cleve、*Hyalosynedra laevigata* (Grunow) D.M.Williams & Round は羽毛上から確認されたが、いずれも 1 個体のみの出現であった（Table 8）。そのほかの *Chaetoceros* spp.、*Skeletonema costatum*、*Bacteriastrum* spp.、*Lioloma pacificum* はほとんどの付着性種よりも出現頻度が高かったにもかかわらず、オオミズナギドリの羽毛からは見られなかった。付着性種で海水中の出現頻度が 10.0% 以上だった *Nitzschia perindistincta* は 9 個体のオオミズナギドリから確認された（Table 8）。これに対し、*Navicula salinicola* は海水中の出現頻度が 1.7%で 7 個体のオオミズナギドリから確認された。粟島の海水中の出現頻度が 3%以上の種とオオミズナギドリの羽毛からも確認された種に絞って、各種の形態を殻面の外形と殻面の縦横の長さ（以下、殻長と殻幅）に着目して比較した。その結果、*Actinocyclus subtilis* は外形が円形で直径 62–31 μm 、*Bacteriastrum delicatulum* は外形が円形で直径 16–18 μm 、*Bacteriastrum furcatum* は外形が円形で直径 11–16 μm 、*Cocconeis costata* は外形が広披針形で殻長 11–15 μm 殻幅 7–9 μm 、*Cocconeis neothumensis* var. *marina* は外形が広披針形で殻長 13–20 μm 殻幅 8–13 μm 、*Cocconeis* sp. 2 は外形が広披針形で殻長 15–24 μm 殻幅 10–16 μm 、*Hampora exigua* は外形が半円形で殻長 16–19 μm 殻幅 3–4 μm 、*Hyalosynedra laevigata* は外形が狭披針形で殻長 17–43 μm 殻幅 3–4 μm 、*Lioloma pacificum* は外形が狭披針形で殻長 125–165 μm 殻幅 2 μm 、*Navicula agnita* は外形が狭披針形で殻長 28–32 μm 殻幅 6–9 μm 、*Navicula salinicola* は外形が狭披針形で殻長 8–15 μm 殻幅 2–3 μm 、*Navicula pseudanglica* は外形が広披針形で殻長 13–16 μm 殻幅 5–8 μm 、*Navicula tenelloides* は外形が狭披針形で殻長 11–13

μm 殻幅 3–4 μm 、*Nitzschia amabilis* は外形が広披針形で殻長 12–18 μm 殻幅 5–7 μm 、*Nitzschia perindistincta* は外形が狭披針形で殻長 5–13 μm 殻幅 2 μm 、*Nitzschia bicapitata* は外形が狭披針形で殻長 6–23 μm 殻幅 3–5 μm 、*Pinnularia* sp. 2 は外形が狭披針形で殻長 26 μm 殻幅 6 μm 、*Psammodictyon constrictum* は外形が広披針形で殻長 18–27 μm 殻幅 8–11 μm 、*Pteroncola inane* は外形が狭披針形で殻長 8–11 μm 、*Skeletonema costatum* は外形が円形で直径 8–20 μm 、*Tabularia parva* は外形が狭披針形で殻長 11–70 μm 殻幅 4–5 μm 、*Tabularia investiens* は外形が狭披針形で殻長 25–31 μm 、*Thalassionema nitzschioides* は外形が狭披針形で殻長 49–105 μm 殻幅 3 μm であった（各種の殻の写真は Appendix, Plates 17-60 を参照）。

【稚内の海水中から観察された珪藻種】

2022 年に採水した稚内の海水の内、ホテル前では、*Cocconeis scutellum* var. *parva*、*Navicula salinicola*、*Tabularia fasciculata* など、11 種観察された。ノシャップ岬では、*Pteroncola inane*、*Tabularia fasciculata*、*Thalassiosira minima*、*Licmophora communis*、*Navicula salinicola* など 13 種を観察した。2021 年にウミネコやウトウの羽毛から出現した種の内、稚内海水からも出現した種は、*Cocconeis californica*、*Cocconeis scutellum* var. *parva*、*Cylindrotheca closterium*、*Licmophora communis*、*Navicula agnita*、*Navicula salinicola*、*Pteroncola inane*、*Tabularia fasciculata*、*Thalassiosira minima* の 9 種であった。

考察

【海鳥類の羽毛に付着する珪藻種の形態的特徴】

海水中の珪藻相と羽毛に付着する種の比較により、羽毛に付着する珪藻の特徴について考察すると、海水中に豊富に存在する種であること、細胞が比較的小型であること、殻面が狭披針形であることの 3 点が挙げられる。

1 点目については、付着性種において、天売島の海水中に高頻度で出現した *Pteroncola inane* や *Licmophora communis*、粟島の海水中に高頻度で出現した *Nitzschia perindistincta* が海鳥類複

数羽から出現したことが理由である。出現頻度の高さは羽毛に接する機会の多さにもつながるため、生物量が豊富であるほど羽毛に付着しやすいといえる。この一方で、ウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリすべてにおいて、浮遊性種は付着性種に比べて羽毛から出現した個体数が少なかった。特に、栗島の海水中では浮遊性種の出現頻度が 50%以上を占めていたが、*Skeletonema costatum* などの多くはオオミズナギドリ羽毛からは見られなかった。付着性種と浮遊性種における羽毛への付着のしやすさの要因として、海水中における状態の違いが挙げられる。海水中において、浮遊性種のほとんどは細胞をいくつも連ねた群体になる。反対に、付着性種は基質からはがれた単体の状態で浮遊しており、プランクトンネットで採集した試料を観察した中で付着性種の群体は見られなかった。この海水中における状態の違いから、浮遊性種は羽毛に付着する機会が減少したと考えられる。

2 点目の小さな細胞については、海水中に存在していた珪藻種の中でも、殻長が小さい種が羽毛からも確認されていたことが理由である。珪藻以外の水生生物では、サイズの小ささにより水鳥類を介した分散が促進されることが示唆されている (Figuerola & Green 2002)。本研究において、*Pteroncola inane* は天売島海岸の海水中において高頻度で出現し、ウミネコ・ウトウから 3 羽以上から以上観察された。本種は殻長が 10 μm 程度であり、出現頻度が同じくらい高い *Licmophora communis* に比べると小型である。よって本種は、豊富な生物量と細胞サイズの小ささから、付着性種の中でも海鳥類の羽毛に付着する機会がより多く、体表經由分散において他の種よりも有利であると推測される。*Navicula salinicola* は天売島・栗島の海水中において他の付着性種よりも出現頻度が低いにもかかわらず (0.8–8.7%, Table 6)、ウミネコ 1 羽、ウトウとオオミズナギドリ 3 羽以上から出現した。本種は殻長が 20 μm 未満であり、羽毛に付着していた珪藻種の中でも小型である。このように、細胞サイズが羽毛の付着のしやすさに関わる可能性が示唆された一方で、海水中において大型の種と小型の種の出現頻度が異なっていた点にも考慮する必要がある。例えば、羽毛に付着していた *Licmophora communis* と付着していなかった *Licmophora paradoxa* を比較すると、*L. communis* は小型で海水中の出現頻度が 15%以上であったのに対し、*Licmophora paradoxa* の出現頻度は 1% 程度である。*L.*

paradoxa は *L. communis* に比べてより大型であるが、出現頻度の低さにより羽毛に付着できなかった可能性がある。

Navicula agnita はすべての海鳥類において2回以上観察されたが、殻長が 25 μm 程度、帯面の幅が 10 μm であることから (Plates 3, 6, 9)、*N. salinicola* や *P. inane* に比べると細胞サイズが大きい。粟島の海水中で出現した *Bacteriastrum* spp. や *Skeletonema costatum* は直径 20 μm 未満であるにもかかわらず、オオミズナギドリの羽毛からは確認されなかった。そこで、3点目の殻面の外形に着目した。*Licmophora communis* など一部の種を除き、羽毛に付着している付着性種の半数以上は披針形であった (ウミネコ: 13 種中 11 種, ウトウ: 14 種中 9 種, オオミズナギドリ 12 種中 8 種)。多くは披針形の種の中でも、殻幅が狭く細長い形、すなわち狭披針形の形態である *Navicula* spp. や *Tabularia* spp. は、広披針形である *Cocconeis* spp. や *Nitzschia amabilis* に比べるとより多くの海鳥類の個体から観察された。よって、細胞の外形が狭披針形であることも、羽毛への付着のしやすさに関わると考えられる。このような形態は、羽毛の細かい隙間に潜り込むことに適している。粟島のオオミズナギドリの羽毛に付着していた珪藻種の中でも狭披針形の *Navicula salinicola* や *Nitzschia perindistincta* が高頻度で検出された。反対に、円形の *Bacteriastrum* は粟島の海水中での出現頻度が高かったが、オオミズナギドリの羽毛からは観察されなかった。よって、羽毛への付着のしやすさには細胞サイズよりも殻面の形態の方が重要な要素である可能性がある。

【海鳥類の種類間での珪藻種の比較】

調査の対象とした海鳥類3種は、ウミネコが海岸付近で、ウトウが海岸から 50 m 程離れた地点で、オオミズナギドリが海岸から 1 km 程離れた地点であり、着水場所が異なる。付着性種の一部は海岸の基質からはがれて海水中を漂うが、それらの細胞密度は海岸から離れるほど低くなる。Kang et al. (1997) は、海岸から 3 km 離れた地点における付着性種の生物量は海岸付近に比べて 5-13 分の 1 に減少していることを明らかにした。このため、ウミネコの羽毛に最も多くの付着性種がみられ、オオミズナギドリの羽毛には付着性種の数が少ないと予想

された。本調査の結果では、海鳥類の種類に関わらず付着性種の方が羽毛からよく観察され、ウミネコの羽毛から最も多く浮遊性種を確認した。この要因として、海鳥類の着水場所における海水中の細胞密度が考えられる。珪藻の細胞密度は、海岸から離れるほど低くなること示されている (Viličić 1989)。ウトウやオオミズナギドリが着水している場所は細胞密度が低く、珪藻が羽毛に付着する頻度も低くなったと推測される。細胞密度については付着性種も浮遊性種と同様であるが、付着性種は基質に付着した状態を維持することができる。羽毛に珪藻が付着する時、珪藻はまず羽毛の先端に引っかかるようにして偶発的に付着すると考えられる。その後、浮遊性種は羽毛に付着しても羽ばたきや飛行中にはがれた可能性がある。

【珪藻種の分布と分散の可能性】

ウミネコやウトウは営巣地の天売島から忍路湾や稚内までの数十 km 圏内を採餌海域とするのに対し (Kato et al. 2003, Kazama et al. 2018)、オオミズナギドリは営巣地の粟島から津軽海峡や厚岸付近までの数百 km 圏内を採餌海域とする (Matsumoto et al. 2017)。海鳥類は帰巣直前には営巣地周辺で滞在していることがある一方で、離れた採餌海域から直接帰巣するケースも想定される。海鳥類の羽毛から観察された珪藻の一部は、営巣地付近の海水中からは未観察である。このような種は、海鳥類によって営巣地から離れた海域から営巣地近辺に持ち込まれている可能性がある。例えば、ウミネコの羽毛に付着していた *Thalassiosira minima* は天売島近辺では確認されなかったため、他の海域から天売島に持ち込まれた可能性がある。本種を含め、調査で観察された珪藻種は、国内全域に分布する種や分布が正確にわかっていない種がほとんどであったが、*Tabularia* は分布が比較的詳細にわかっている。そこで、ウミネコの羽毛から出現した *T. fasciculata* と *T. investiens* がウミネコやウトウを介して分散する可能性について考察した。

ウトウの羽毛から *Tabularia investiens* が、ウミネコの羽毛から *Tabularia fasciculata* (C.Agardh) D.M.Williams & Round と *T. investiens* の2種が出現した。海水中の珪藻相の解析や江川ら (2018) から、ウミネコとウトウの採餌範囲 (0.5–150 km) において、*T. fasciculata* は稚内のみに生育

し、*T. investiens* は忍路湾から天売島、稚内の全域に分布していることが分かった。海鳥類の羽毛には営巣地近辺の海水中の珪藻が付着していることがほとんどであるが、海鳥類の採餌場所で付着した珪藻が移動している可能性もある。ウトウやウミネコの採餌範囲には稚内近辺も含まれており、天売島近辺で付着した細胞が移動する可能性は十分に考えられる。これらの分布情報から、本種は北方への分散に失敗している可能性が示唆される。一方で、稚内から天売島へと珪藻が移動するケースも想定されるが、稚内近辺には、樺太から北海道の太平洋側に南下するオホーツク海流と日本海側を北上する対馬暖流が流れており（渡辺 1964）、*T. fasciculata* が稚内から天売島に海流を介して南下する可能性は低い。よって、*T. fasciculata* を稚内から天売島に持ち運ぶ媒介者としてウミネコやウトウが挙げられ、実際に移動していることが示唆された。また、*T. fasciculata* は本州以南でも報告例があるため（田中 2009）、水温など天売島の環境は生育に適していると推測される。

【土壌中の珪藻が海域に移動する可能性】

本調査では、羽毛から採集した珪藻試料を粗培養する時に海水培地を用いた。鳥の羽毛からは *Pinnularia* など淡水域に生育する種も確認されたが、ほとんどは死滅していた。一方で、ウミネコやウトウに付着していた *Mayamaea recondita* や *Luticola mutica*、オオミズナギドリに付着していた *Nitzschia* sp. 3 は海水中でも増殖できた。淡水生種の一部は土壌に生育することが知られており、*Mayamaea*、*Luticola*、*Pinnularia*、*Hantzschia* も含まれる（Souffreau et al. 2010）。営巣地の土壌表面はわずかに水分を含んでいたが、海水中の珪藻にくらべると、はるかに水分量が少なく乾燥した環境に生育しているため、これら 3 種の乾燥耐性は高いと予想される。よって、土壌で羽毛に付着し移動先の海水中でも生存は可能であると推測される。なお、少なくとも海水中の珪藻試料中からはこれらの種は見つかっていない。

2-3-5. 水鳥類の羽毛に対する珪藻の付着量

目的

水鳥類の羽毛から珪藻を採集した調査により、珪藻が生存状態で羽毛に付着していることを確認し、羽毛に付着する種の形態的特徴を明らかにした。また、珪藻試料を濃縮することで生細胞の観察を可能にした。この手法を活かして、本調査では珪藻の生存状態を判別したうえで羽毛に対する珪藻の付着量を調査した。ウトウの羽毛上に付着する珪藻の種組成と細胞数の調査から、羽毛に付着する珪藻の細胞数は海水中の細胞密度の変動により増減していると考察した。これを検証するため、海鳥類の営巣地近辺の海水中の細胞密度の変化を調査した。

方法

珪藻の採集は、1 個体当たり顔周り、腹部、尾羽を、海水で濡らした歯ブラシでこすり取るように行い、それらを個体別にまとめて1本の標本瓶に保存した。体表面をこする回数は各部位につき 20 回程度とした。

2022 年に、天売島でウミネコ 14 個体とウトウ 15 個体、粟島でオオミズナギドリ 15 個体、鳥の海でイソシギ 2 個体、オオソリハシシギ 1 個体、キアシシギ 7 個体、キョウジョシギ 2 個体、ソリハシシギ 3 個体、チュウシャクシギ 2 個体、トウネン 5 個体、メダイチドリ 1 個体を捕獲した。各鳥の採集面積の平均値 ($n = 3$) は、Table 9 にまとめた。なお、捕獲個体数が 3 個体以下だった渉禽類は、全個体の平均値を算出した。

まず、2021 年と同様の方法で試料を濃縮・染色した。染色後の試料を 10 ml スピッツ管に移して静置し、上澄み液を除去して 5 ml 以下まで濃縮した。その後、試料を直径 1.3 mm のオムニポアメンブレンフィルター (Merck, Germany) 3-4 枚分に濃縮した。フィルター上に残った付着物を採集後 2 日以内に光学顕微鏡 (CX21FS2, オリンパス, 東京) を用いて観察した。観察された生細胞数と死細胞数を記録し、生細胞はデジタルカメラ (EOS, キヤノン, 東京) を用いて記録した。羽毛に付着する珪藻の生細胞数と死細胞数を合計することで、全体の付着量を求めた。生細胞数を全体の付着量で除することで、羽毛に付着する珪藻の生存率を算出した。

2021年4–5月、2022年5月に天売島前浜、2021年9月と2022年9月に粟島釜谷、2021年8月に船越大島にて、口径20 cm、目合い25 µmのプランクトンネットを用いて採集した。天売島では海岸、粟島では栈橋にてプランクトンネットを投網し、ネットを水平に曳くことで海水中の珪藻をこしとった。採集地は水深1 m以上の場所を選定した。網を引き揚げ、濾しとられた試料を100 mlびんに入れた。この操作を3回行った。2021年に天売島で採集した試料は、試料の1滴分(0.1 ml)に含まれる細胞数を計数した。計数の時には、各種の形態から底生性と浮遊性を判別した。プランクトンネットの濾水量をネットの口径と海水中で網を引いた長さをもとに、80 Lと推定した。試料を冷凍保存した状態で研究室に持ち帰った後、解凍して計数板を用いて珪藻の細胞数を計数した。試料に含まれる細胞数が多かった場合、試料を10分の1に希釈した。この細胞数と濾水量をもとに細胞密度(cells/L)を算出した。

結果

2022年に行った羽毛試料の観察により、鳥1個体の羽毛に付着していた珪藻の細胞数の平均値±標準偏差は、ウミネコは 10.7 ± 8.8 細胞(Table 10)、ウトウ 9.7 ± 5.1 細胞(Table 11)、渉禽類はすべての種において 25.2 ± 29.5 細胞であった(Table 13)。渉禽類において、3個体以上捕獲したキアシシギ、トウネン、ソリハシシギの羽毛に対しては、それぞれ1個体あたり 11.2 ± 15.0 細胞、 22.4 ± 19.7 細胞、 32.3 ± 28.4 細胞が観察された。ウミネコとウトウからは全く珪藻が確認されなかった個体があったが(Tables 10-13)、渉禽類は2細胞以上羽毛に付着していた(Table 13)。また、ウミネコとウトウに付着する細胞数は30細胞未満であったのに対し、渉禽類ではイソシギ(1)、キアシシギ(2)、キョウジョシギ(1)、ソリハシシギ(3)、チュウシャクシギ(1)、トウネン(3)の6個体から50細胞以上出現した。オオミズナギドリの試料は土壌が多量に混在していたため、2日以内に細胞数をすべて記録することは難しいと判断し、生細胞の記録のみ記録した。1羽あたりの生細胞数±標準偏差はウミネコ 1.3 ± 1.6 細胞、ウトウ 1.5 ± 1.4 細胞、オオミズナギドリ 2.5 ± 1.7 細胞、渉禽類は全体で 4.1 ± 5.3 細胞であった(Tables 10-13)。キアシシギ、トウネン、ソリハシシギの羽毛に対しては、それぞれ1個体あたり2.7

±1.7 細胞、2.2±2.5 細胞、9.7±10.8 細胞が観察された。ウミネコ、ウトウ、渉禽類において、付着量に対する生細胞数の割合は平均 20% 未満であり、ウミネコ・ウトウと渉禽類で大きな差はなかった。オオミズナギドリにおいて、メスの付着量は 1 羽あたり平均 2.8±1.6 細胞、オスの付着量は 1 羽あたり平均 2.5 ±2.1 細胞であり付着する量に有意な差はなかった ($P>0.1$, T 検定)。

生存率±標準偏差は、ウミネコ、ウトウ、渉禽類で算出した。ウミネコでは 12.3±16.7%、ウトウでは 13.6±12.8%、渉禽類では全個体で 16.3±10.4%、キアシシギで 20.7±8.9%、トウネンで 11.3±11.4%、ソリハシシギで 21.9±9.1%であった。渉禽類において調査月別で生存率を算出すると、5月に捕獲した個体は 17.8±8.3%、9月に捕獲した渉禽類で 14.5±12.2%であった。ウミネコ・ウトウと渉禽類の生存率に有意な差はなかった ($P>0.1$, T 検定)。

本調査では、試料の標本プレパラート作製を行わなかったため、一部の種を除き種の判別はできなかった。判別できた種の内、ウミネコやウトウで観察した *Licmophora communis* や *Pteroncola inane* はすべて死細胞の状態を観察された。ウミネコからは、淡水生の *Meridion* sp. が観察された。オオミズナギドリからは、*Nitzschia* sp. 3 がほとんどの個体から出現しており、本種だけで 1 羽あたり平均 1.5 細胞付着していた (Table 12)。この値とオオミズナギドリに付着していた全生細胞数 2.5 細胞の差から、*Nitzschia* sp. 3 以外の種は 1 羽あたり平均 1.0 細胞付着していた (Table 12)。

渉禽類において、5月に捕獲した個体から出現した珪藻は *Luticola*、*Nitzschia*、*Cylindrotheca*、*Achnanthes*、*Hantzschia* であり、特に *Luticola* や *Hantzschia* は淡水から汽水域に生育する分類群であった。9月に捕獲した個体から出現した珪藻種は *Amphora*、*Cocconeis* であり、特にソリハシシギ (3) とトウネン (2) からは *Asterionellopsis* と *Skeletonema* が 5 細胞以上の群体の状態を観察された。

海水の細胞密度については、天売島の海岸では、2021 年 5 月 11 日は 13.0×10^4 cells/L、2022 年 5 月 11 日は 2.8×10^4 cells/L であった。粟島の海岸では、2021 年に 8.8×10^4 cells/L、2022 年に 1.5×10^4 cells/L であった。船越大島の海岸では、2021 年に 1.4×10^4 cells/L であった。天売

島と粟島の両調査地点において、2021年に比べて2022年の方が細胞密度は低かった。2021年天売島の試料から、0.1 mlあたりの細胞数は4月25日から5月26日にかけて減少していた (Fig. 11)。特に、5月26日の浮遊性種の細胞数は4月25日の細胞数に対して80分の1まで減少していた。反対に、付着性種の細胞数は5倍に増加していた。

考察

Holmes & Croll (1984) は、海鳥類の体表面が変色するほど珪藻が増殖していたことを報告した。筆者が2018年から2022年にわたって様々な水鳥類を観察した中で、羽毛上の珪藻の細胞数は1個体あたり25細胞未満であることがほとんどであり、最大値はキョウジョシギ(1)の138細胞だった。なお、珪藻が羽毛上で増殖している様子は見られなかった。水鳥類が着水する時間は短く、羽毛に付着した珪藻は増殖できないためである。Holmes & Croll (1984) のような例は極めてまれであり、水鳥類が運ぶ珪藻の量は非常に少ないことが示された。Holmes & Croll (1984) の調査で扱った海鳥類は、混獲された個体であるため、直前まで海域で着水していたと推測される。羽毛は珪藻が付着しづらい基質であると考えられるが (2-3-4 参照)、非繁殖期の間などで海鳥類が長期間海上で過ごしていると、羽毛に付着した珪藻は増殖できる。本研究では繁殖期の海鳥類を対象としたが、非繁殖期であれば本研究で示した値よりも多くの珪藻が羽毛に付着し、移動する可能性がある。

本調査で捕獲した水鳥類の生息場所を比較すると、海鳥類は主に海域であるのに対し、渉禽類は多くが海岸付近や干潟に生息する。干潟には海水中の珪藻に比べて、大量の珪藻が生育していた (3-3 参照)。羽毛に付着した珪藻の細胞数は、海鳥類では1個体あたり20細胞未満であったのに対し、渉禽類では24個体中8個体が20細胞を超えており、海鳥類よりも付着量が多かった。渉禽類は着水することはほとんどないため、水鳥や海鳥に比べると珪藻が羽毛に付着する機会は少ない。しかし、採餌する時に腹部や頭部が水に浸ることがあり、水しぶきや羽繕いにより干潟の泥中の珪藻が容易に羽毛に付着する。よって、渉禽類は海鳥類よ

りも多くの珪藻を運ぶ可能性がある。なお、シギの種類内では羽毛に対する付着量に大きな差は見られなかった。これは、ほとんどのシギの種類で採餌する場所の違いがないためと考えられる。

海鳥類の種間で着水場所を比較すると、ウミネコは海岸付近、ウトウは海岸から 50–100 m 離れた地点、オオミズナギドリは海岸から 1 km 離れた地点である。珪藻の細胞密度は沖合ほど低くなる傾向があり (Bursa 1963, Viličić 1989)、羽毛に対する付着量はウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリの順に多くなると予想される。2022 年の調査において、生細胞数は、海鳥類 3 種類すべてが 1 個体あたり 0–5 細胞である。このため、着水場所の違いは珪藻の付着量に影響を与えていないと考えられる。羽毛に対する付着量には、海水中の珪藻の細胞密度のほか海鳥類の着水時間も関わる。ウトウの場合、着水時間は平均 15 分未満で、潜水や飛行の後は 60 分以上着水して休憩する (Kato et al. 2003)。オオミズナギドリは、海域で過ごす時間の半分以上は着水しており、120 分近く着水することもある (Yoda et al. 2012)。よって、海鳥類の着水時間の違いによる付着量の差は生じないと考えられる。

2019 年のウトウの羽毛に付着した細胞における土壌中の珪藻種の割合 (68.5%) を参照すると、2022 年のウトウの羽毛に付着した海水生の珪藻の量は全体の細胞数と土壌中の珪藻の細胞数の差分より推測することができる。 $8.1 \text{ cells} - (8.1 \text{ cells} \times 68.5\%) = 2.6 \text{ cells}$ より、2022 年においてウトウの羽毛に付着した海水生種の細胞数は平均 2.6 細胞と推定される。天売島の海岸における海水中の細胞密度は、2021 年から 2022 年にかけておよそ 5 分の 1 に減少している。2021 年内においても 4 月から 5 月にかけて細胞密度が大きく変化していることが示唆された (Fig. 11)。調査期間中、海鳥類の採餌海域や着水場所が変動した報告はない。よって、海水中の細胞密度の変動が、水鳥類の羽毛に対する付着量に影響を与えていると考えられる。この考察から、2018 年は海水中に豊富に珪藻があったためウトウの羽毛にも多量の珪藻が付着し、2019 年と 2022 年は海水中の珪藻の少なさからウトウの羽毛に対する珪藻の付着量がわずかであったと推測される。ウミネコとオオミズナギドリも、天売島と粟島の海水中の珪藻の細胞密度が 2021 年から 2022 年にかけて減少したことから、羽毛に付着する珪藻の細胞数も減

少したと推測される。

水鳥類の種類によって付着量は異なっていたが、生存率はどの種類でも 10–20% と低い値を示した。この要因として、羽毛に付着した時点で死滅していた、または乾燥により死滅していたことが挙げられる。海水中における珪藻の生存率は 40–80% まで変動する (Agustí & Sánchez 2002)。Manning et al. (2021) より、高相対湿度であれば珪藻は 240 分以上生存できることが示された。ウトウ、オオミズナギドリ、渉禽類の調査時間は夜間であり、気温の低下により空気は湿っていた。このことから、乾燥よりも海水中における生存状態が羽毛上の珪藻の生存率に影響を与えていたと推測される。羽毛に付着していた珪藻種の乾燥耐性については、室内実験を行って検証する必要がある (2-5 参照)。

2-3-6. 水鳥類の羽毛を介して珪藻が移動する過程の解明

2-3-3、2-3-4、2-3-5 の調査結果をまとめると、海鳥類や渉禽類の羽毛に付着する珪藻の多くは周辺水域に存在する種で、その内細胞が小型で披針形であるものが付着しやすく、さらに付着性種が羽毛上に留まりやすいことが明らかになった。海鳥類や渉禽類の羽毛に付着する珪藻の細胞数は、生息地や着水場所の細胞密度の影響を受けて変動するが、羽毛表面の構造により細胞が付着しづらいため付着量は他の動物に比べると少ないことが示された。

これらの考察から、ウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリの 3 種から観察された *Navicula salinicola* と *Navicula agnita* は、海水中の出現頻度にかかわらず複数個体の羽毛から出現したため、海鳥類を介した移動が起りやすいと考えられる。2 種の分布は非常に広く、国内では全域で見られる。この 2 種は海流などの他の方法でも分散しつつ、海鳥類の体表を介した分散も成功している可能性がある。一方で、水鳥類の羽毛に付着していなかった種、すなわち海水中での出現頻度が低く細胞が大型で披針形でない種でも、広域分布である。例えば、*Licmophora californica* は天売島の海水中における出現頻度が 1% 以下であり、ウミネコやウトウの羽毛からは観察されなかったが、羽毛によく付着していた *Licmophora communis* と同様に国内全域に分布する (寺坂ら 2005)。本研究の調査から、このような種は水鳥類の体表以外の

ものを經由して分散していると考えられる。よって、広域分布種の中でも形態によって分散方法が異なっていることが示唆された。

このため水鳥類の体表經由による分散の影響は小さいと考えられるが、本研究で示した付着量は鳥1個体あたりの値である。分散の影響について考察するためには、鳥の個体群のデータを取り入れて、個体群全体が運ぶ珪藻の量を推定する必要がある。ウトウの場合、天売島では約70万羽が生息していると推測される（環境省2017年海鳥類調査報告書）。つまり、約70万羽が営巣地から平均87km、最大164kmの採餌範囲内で、飛行と着水を繰り返していることになる（Kato et al. 2003）。営巣地から出発したウトウは多くが同じ採餌海域に向かって飛行していることが示されている（Okado & Watanuki 2023）。よって、ウトウ1個体あたりが運ぶ海水生珪藻の細胞数2.6に、ウトウの個体数700,000をかけると、1日に天売島のウトウ個体群が採餌範囲内で運ぶ珪藻の量は

$$2.6 \text{ cells/羽} \times 700,000 \text{ 羽} = 1,820,000 \text{ cells}$$

と推定される。これは、風が運ぶ珪藻の量よりもはるかに多く（Schulte et al. 2022）、水鳥類が散布者としての役割を担っていることが示唆された。調査結果に加えて、羽毛に付着していた珪藻種の乾燥耐性を調べることで、各種が移動する量をより正確に推定できる。

2-4. 珪藻の付着量と細胞サイズおよび水中の細胞密度との関係

2-4-1. 研究目的

水鳥類の羽毛に珪藻が付着する段階において、羽毛上に付着する珪藻の調査により、鳥1個体あたりの付着量はほとんどが 20 細胞以下であった。また、羽毛に付着しやすい珪藻の特徴の1つとして、細胞のサイズが小型であることが挙げられた。もし、細胞のサイズが小さいほど羽毛に付着しやすい場合、水鳥類の着水場所に小型の珪藻種が多く存在していれば、羽毛に対する付着量が増えると考えられる。本項目では、「海水中の細胞密度」と「細胞のサイズ」が付着量に及ぼす影響を室内実験によって検証した。

2-4-2. 方法

2020 年に研究室で 1 回、2022 年に千葉県館山市に位置する本学の水圏科学フィールド教育研究センター 館山ステーションにて 3 回室内実験を行った。珪藻試料については、2020 年は神奈川県野島公園でアマモや岸壁の表面に付着する珪藻群集を、2022 年は本学の水圏科学フィールド教育研究センター 館山ステーションで海に流れる用水路にて岩表面に付着する珪藻群集を、歯ブラシでこすり落とすことで得た。珪藻試料は標本瓶に入れて常温状態で研究室に持ち帰った。水槽内に 9 L (20 cm × 30 cm × 15 cm) のろ過海水を加えた。水槽の底にはエアレーションを置き、ポンプを使って海水が循環するようにした。その後、水槽に珪藻試料を一定量加えた。プラスチック板を 1 辺 2 cm の正方形に切り、中央付近に穴をあけた。釣り糸を用意し、プラスチック板にあけた穴に糸を通して結び目を作って固定した。基質としてプラスチック板を用いた理由は、羽毛よりも明確に珪藻が基質に付着している様子を観察できるためである。固定する位置は水面から 3 cm 以内の深さに調整した。釣り糸の片端に重石を付けて、もう片端を木の棒に括り付けた。木の棒を水槽にかけることで、重石が着底し、釣り糸をまっすぐに保つようにした (Fig. 12)。この釣り糸に通したプラスチック板を水槽に入れた時点で、実験開始とした。

2020 年に実験を行った時には、実験を開始してから 15, 30, 60 分後にプラスチック板を回収

し、2022年に実験を行った時には、実験を開始してから1, 5, 10, 20, 45, 60分後にプラスチック板を回収した。回収したプラスチック板はスライドグラスにおき、直接珪藻を観察した。1 cm × 1 cmの区画内にみられた珪藻をすべて計数して、1 cm²あたりに付着する珪藻の細胞数とした。

珪藻試料は研究室に持ち帰った後、標本プレパラートを作製して、光学顕微鏡 (OPTIPHOT-2, ニコン, 東京 および CX21FS2, オリンパス, 東京) を用いて形態を観察し、デジタルカメラ (D5100, ニコン, 東京 および EOS, キヤノン, 東京) で珪藻の殻を100枚以上撮影して種組成を算出した。出現頻度が3%以上の種は殻長・殻幅・帯面幅を計測し、細胞サイズ (μm³) を求めた。細胞サイズの計算方法は Olenina (2006) を用いて、出現種に最も近い形の計算式に当てはめた。例えば、*Navicula* spp. の外形は楕円柱 oval cylinder に最も近いため、 $\text{Volume} = \frac{\pi}{4} \times \text{殻長} \times \text{殻幅} \times \text{帯面の幅}$ に各数値を代入した。各種の細胞サイズの平均値に殻数をかけたものを合計し、この値を合計の殻数で割った。この計算により、各珪藻試料における細胞サイズの平均値を算出した。

また、2022年5月に採集した天売島の海水中の珪藻試料 (2-3-5 参照) において、出現頻度1.0%以上の種の細胞サイズおよび平均値を、上記と同様の手法で算出した。

基質を水中に入れた時間と基質に付着する量を散布図に示し、最小二乗法による回帰直線をひくことで相関関係を調べた。

2-4-3. 結果

各実験において扱った珪藻試料と細胞密度が異なるため、それぞれの実験結果を(a)、(b)、(c)、(d)に分けて表記する。水槽中の細胞密度 (cells/L) は、(a) 50.2×10^4 、(b) 8.7×10^4 、(c) 5.0×10^4 、(d) 0.8×10^4 であった。

細胞のサイズの平均値 (μm³) は (a) 431.8、(b) 146.3、(c) 337.6、(d) 337.6 であった。ただし、(c) と (d) は同じ珪藻試料を用いているため同一の細胞サイズとした。2020年と2022年のどちらの試料も95%以上は付着性種であり、その中でも *Navicula* や *Nitzschia* が最優占種であった。

付着量は細胞密度が高いほど多い傾向を示し、時間とともに付着量の差は開いていった。また、付着量 (cells/cm²) は時間とともに増加していき、60 分時点では (a) 539.3、(b) 150.0、(c) 96.7、(d) 20.0 となった (Fig. 13)。

珪藻の付着様式は、*Navicula* のように殻面で付着し滑走するもの、*Licmophora* や *Gomphonemopsis* のように殻の端から粘液を分泌し直立して付着するものが観察された。*Amphora* や *Cocconeis* は細胞の運動がほとんどなく、直立に付着するタイプではないため、付着していることを正確に判別できなかった。*Navicula* は水槽に基質を 1 分浸した時点で基質に付着し、滑走している様子が確認された。*Licmophora* と *Gomphonemopsis* は基質を 15 分浸した時点で直立して付着している様子が確認され、さらに 60 分後は粘液を伸ばしている細胞も見られた。

(a) の 50.2×10^4 cells/L の時の実験データを用いて、基質に付着する量と基質を水中に入れた時間の関係を用いて調べた (Fig. 14)。回帰線から、時間が経過するにつれて付着量が増加することが示された ($r = 0.936$)。

また、2022 年において海水中の珪藻の細胞サイズは平均 $461.7 \mu\text{m}^3$ であった。

2-4-4. 考察

実験の結果から、付着量は基質が海水中に浸されていた時間に比例して増加する傾向がみられた。これは、鳥が着水する時間が長いほど珪藻が羽毛に付着する量が多くなることを示唆する。さらに、付着量は海水中の細胞密度に比例して増加していた。これは、海水中における珪藻の細胞密度は水鳥類の羽毛に対する付着量に、直接的に影響を及ぼすことを示唆する。対象とした水鳥類の中で、ウトウの着水時間は平均 15 分未満で (Kato et al. 2003)、2022 年においてウトウの羽毛に対する海産珪藻の付着量は 1.4 細胞 (2-3-5)、海水中の細胞密度は 2.8×10^4 cells/L であった (2-3-5)。海水中の珪藻の細胞サイズの平均値は、実験における (a) $431.8 \mu\text{m}^3$ に最も近い。天売島の海水中の細胞密度は (a) 50.2×10^4 cells/L の 0.06 倍であることを考慮すると、ウトウの 15 分未満の着水時間で羽毛にはおよそ 8.4 cells/cm^2 が付着している

と推測される。これは実際のウトウの羽毛に対する付着量とは大きく異なっている。この要因として、基質によって珪藻の付着のしやすさが異なることが考えられる。

海鳥類の羽毛に付着する珪藻種と付着しなかった珪藻種を比較したところ、付着性種・小型な種・細胞の外形が披針形の種が羽毛に付着しやすいことが示されている。この考察を検討するために、実験のデータを用いた。まず、細胞のサイズに注目する。海水の細胞密度と付着量が比例することを利用して (Fig. 14)、(a) から (d) の4つの条件の細胞密度がすべて 5.0×10^4 cells/L だった時の付着量を算出する。この場合、60分時点での付着量は、(a) 53.9 cells/cm²、(b) 86.2 cells/cm²、(c) 96.7 cells/cm²、(d) 125.0 cells/cm² と推定される。それぞれの条件で用いた珪藻の平均の細胞サイズは (a) 431.8 μm³、(b) 146.3 μm³、(c) 337.6 μm³、(d) 337.6 μm³ である。仮説が正しければ、平均の細胞サイズが大きい (a)、(c)、(d) は細胞サイズが小さい (b) に比べて細胞サイズが小さいことになるが、(b) 86.2 cells/cm² よりも (c) 96.7 cells/cm²、(d) 125.0 cells/cm² の細胞サイズが小さくなる。よって、本実験の結果では細胞サイズが小ささと付着量の多さの関係は無関係であると考えられる。次に、細胞の外形に着目する。実験で用いた珪藻試料の50%以上を占めていた *Navicula* と *Nitzschia* はすべて披針形であり、試料間で細胞の形に大きな差はなかった。これに対して、天売島の海水中には円柱型や、三角柱型など、様々な形の珪藻が存在していた。また、海水中において浮遊性種は群体であることが多い。このことから、珪藻の羽毛への付着のしやすさには、細胞の外形も関わっている可能性がある。

2-3-4にて、付着性種はすぐに基質に付着できる能力があるため、浮遊性種よりも多く羽毛から観察されたのではないかと考察した。本実験では、新しい基質に付着した直後の珪藻の様子を観察することができた。*Navicula* は基質を水中に入れて1分後には殻面で基質に付着しており、滑走している様子が見られた。他にも、付着性種には粘液柄を伸ばして付着するタイプがあるが、*Gomphonemopsis* や *Licmophora* は基質を水中に入れて15分の時点で殻端から粘液を出して付着しており、60分以降では粘液柄を伸ばしている様子が観察された。これに対して、*Thalassiosira* は殻の一部が基質の凹凸に引っかかっている状態で観察されている。よ

って、付着性種は数分程度の短時間で新たな基質に付着することができ、一定時間羽毛上に残り続けると推測される。

2-5. 羽毛上での乾燥に対する生存率

2-5-1. 研究目的

鳥の飛行により移動する段階において、水鳥が飛行している間は、羽毛の表面が乾燥する。これは、元々水中で生育している珪藻にとって生存に不利な環境である。Manning et al. (2021) は、実験室にて相対湿度を調整して、珪藻を様々な環境におき、各相対湿度条件に対する生存率、すなわち乾燥耐性を算出している。本実験では、この手法を参照して、羽毛から出現した種の乾燥耐性を調べた。珪藻は、同種であっても産地によって生理特性が異なっている可能性がある (Glaser & Karsten 2020)。羽毛から単離した株が海水や海藻から単離した株よりも強い耐性能をもっていた場合、種内でより強い耐性をもつ細胞が羽毛上で生き残り、分散していることが示される。そこで、同種の培養株を複数種用意し、各株の乾燥耐性を調べて比較した。

2-5-2. 予備調査

本実験では、空気中の相対湿度と、羽毛上の相対湿度を再現した。鳥の種類によって調査地や時期は異なっているため、調査中での温度と相対湿度をそのまま実験室で再現することは難しい。そこで、“乾きやすさ”の指標となる VPD (Vapor Pressure Deficit, hPa) の値を参照し、実験室の温度に合わせて相対湿度を調整する手法を試みた。VPD は、以下の式により算出した。

$$VPD = e(t) \times \left(1 - \frac{RH}{100}\right)$$

$e(t)$ は温度 t の時の飽和水蒸気圧、 RH は相対湿度% を表す。

なお、 $e(t)$ は Tetens の式を用いて、下記の式により算出した。

$$e(t) = 6.11 \times 10^{\frac{7.5t}{t+237.3}}$$

実験で再現する環境を設定するために、気象庁 (<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/>) から各調査地近辺の月平均温度と相対湿度のデータを入手した。天売島近辺の温相対湿度は羽幌と稚内の記録を、栗島周辺の温相対湿度は新潟と函館の記録、鳥の海近辺の温相対湿度は仙台の記録を参照した (Table 14)。これらの地点を選んだ理由は、ウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリの行動範囲内であるためである (Kato et al. 2003, Matsumoto et al. 2017, Kazama et al. 2018)。鳥の海に生息する渉禽類は、渡り途中の可能性があり、行動範囲を正確につかめないため、鳥の海周辺を滞在していると想定し、調査地から最も近い観測点である仙台を選んだ。羽幌、稚内、新潟、函館は 2021 年と 2022 年の調査月のデータを平均値を算出した (Table 14)。仙台は 2022 年の 5 月と 9 月のデータを用いた。各地点の VPD は、0.22–0.70 であった (Table 14)。5 月よりも 9 月の方が気温が高く、それに伴って高い VPD を示した。

次に、鳥の羽毛上の相対湿度を調べるために、ウトウ 2 羽、オオミズナギドリ 2 羽を現地で捕獲し、腹部にペン型の温相対湿度計 (PC-5110, 佐藤計量器製作所, 東京) を差し込み、30 秒後に表示された温度と相対湿度のデータを記録した。その結果、ウトウの羽毛上の VPD は 0.04、オオミズナギドリの羽毛上の VPD は 0.21 であり、空気中の値よりも低かった (Table 14)。帰巢した個体の羽毛表面は湿っていた。

これらの情報をもとに、空気中の相対湿度における珪藻の生存率と、羽毛上の相対湿度における珪藻の生存率を調べるために、実験の設定環境も 2 パターンに分けた。

2-5-3. 実験手法

実験装置として、水槽、エアレーション、三角フラスコ、グリセリン、蒸留水、ガーゼ、プラスチックの台、温相対湿度計 (TR-72nw-S, T&D, 長野) を用意した。水槽の蓋にはエアレーションのチューブや相対湿度計のコードが通れるような穴を開けた。蒸留水とグリセリンを混ぜることで、相対湿度を一定に保った (Forney & Brandl 2002)。

【空気中の相対湿度】 VPD を 0.5 付近に設定することを目標にした。室温は平均 21.6°C の時と、25.3°C の時の 2 回行った。Forney & Brandl (2002) が提示したグリセリンと水の配分

量の計算式は 25°C の条件下における式であるため、グリセリン 50 g と蒸留水 90 ml を混ぜた。この水溶液をベースに、室温に応じて蒸留水またはグリセリンを追加した。この操作により、室温 21.6°C の時の VPD は 0.68、25.3°C の時は 0.69 に調整され、平均の相対湿度は 78% であった (Table 14)。これは、9 月の新潟や仙台と似た環境であるといえる。

【羽毛上の相対湿度】 VPD を 0.1 付近に設定することを目標にした。実験時の室温は平均 20.9°C であったため、Forney & Brandl (2002) を参照に調整し、グリセリン 10 g と蒸留水 190 ml を混ぜた。この操作により、相対湿度は 93.6%、VPD は平均 0.16 に保たれた (Table 14)。これは、オオミズナギドリの羽毛上に近い環境であるといえる。

グリセリンと蒸留水の混合液を三角フラスコに入れて水槽に入れ、溶液が飛び散らないようにガーゼで蓋をした。この三角フラスコの中にエアレーション用のチューブを通し、水槽の外にエアレーションを設置してチューブに繋いだ。水槽の中には相対湿度計の計測部を天井から垂らし入れた。実験の設備は Fig. 15 を参照。これにより、エアレーションのスイッチを入れると三角フラスコ内の混合液に空気が入り、混合液を通した空気は水槽内に充満する。相対湿度計の値は 15 分おきに確認し、設定した相対湿度よりも 5% 以上高くなった場合にはエアレーションのスイッチを切って水槽内の相対湿度を調整した。実験用の珪藻試料をのせる台には、2 mm 幅のテープを接着面が上になるようにして貼り付けた。珪藻の試料を回収後、観察するために、24 ウェルプレートを用意し、各ウェルに滅菌海水を 2-3 ml 満たした。その後、0.5% に希釈した Evans Blue (富士フィルム和光純薬, 大阪) 染色液を 1 ウェルにつき 0.3 ml 滴下した。ウェル内の Evans Blue の濃度は 0.06% となった。染色液により青く染色された細胞を死細胞と判別した。この試薬を用いた理由は、Neutral Red よりも生存または死滅を明確に区別できるためである。

実験に用いた珪藻種は、羽毛に付着していた下記の種を選定し、それぞれの培養株を用意した。培養株はすべて、実験を行うまで 20°C、L:D=12:12 の条件で管理した。培地は 2% PES にメタケイ酸ナトリウム溶液 0.1% を加えたものを用意した。

Cylindrotheca closterium

生育様式は、底生性と浮遊性の両方ある。渉禽類の羽毛の試料を培養した際に増殖した種。2022年に調査を行った際には、5月に捕獲したトウネンとキアシシギから1回ずつ観察している。

Licmophora communis

付着性・海水生種。海藻上に生育する。2022年に天売島海岸に生育していたアオサ藻綱 *Cladophora* sp. 上から単離した株を用意した。2021年に調査を行った時には、ウミネコ 10羽の内2羽から観察され、ウトウ 40羽の内4羽から観察された (Tables 6, 7)。なお、2022年の調査の時にはウトウの羽毛からは観察されず、ウミネコの羽毛からは死細胞のみが観察された。

Navicula salinicola

付着性・海水生種。海藻や砂や岩など、様々な基質上で生育する。2021年のウトウの羽毛から採集した珪藻試料を粗培養し、増殖した株を用意した。2021年に調査を行った時には、ウミネコ 10羽の内1羽から観察され、ウトウ 40羽の内7羽、栗島のオオミズナギドリ 21羽中7羽から観察された (Tables 3-5)。なお、2022年の調査の時にはウミネコの羽毛試料において1羽から生細胞が観察された。

Navicula sp. 3

付着性・海水生種。付着基質は不明。2021年のオオミズナギドリから採集した珪藻試料を粗培養し、増殖した株を用意した。オオミズナギドリ 21羽中1羽から出現した (Table 5)。

Nitzschia amabilis

付着性・海水生種。海藻や砂や岩など、様々な基質上で生育する。2022年に栗島近辺の海水中から得た珪藻試料から単離した株を用意した。2021年に調査を行った時には、オオミズナギドリ 21羽中1羽から出現した (Table 5)。

Nitzschia sp. 3

付着性種。粟島のオオミズナギドリの営巣地の土壌中から確認された。2022年に採集した試料を粗培養して単離した。2022年に調査したオオミズナギドリ 15羽中 10羽から生細胞を観察した (Table 8)。

Pteroncola inane

付着性・海水生種。主に海藻上で生育する。2022年の天売島海岸に生育していたアオサ藻綱 *Cladophora* sp. 上から単離し、増殖した株を用意した。2021年に調査を行った時には、ウミネコ 10羽の内 3羽から観察され (Table 2)、ウトウ 40羽の内 6羽から観察された (Table 3)。なお、2022年の調査の時にはウトウの羽毛からは観察されず、ウミネコの羽毛からは死細胞のみが観察された。

Tabularia investiens

付着性・海水生種。主に海藻上で生育する。2021年のウトウの羽毛から採集した珪藻試料を粗培養し、増殖した株 (羽毛株) と 2022年に天売島海岸に生育していたアオサ藻綱 *Cladophora* sp. 上から単離した株 (海藻株) を用意した。2021年に調査を行った時には、ウミネコ 10羽の内 4羽から観察され (Table 2)、ウトウ 40羽の内 4羽から観察された (Table 3)。なお、2022年の調査の時にはウミネコ・ウトウどちらからも確認されなかった。

Mayamaea recondita

土壌中から出現した種。2021年にウミネコの羽毛から採集した珪藻試料を粗培養し、増殖した株を用意した。2018年、2019年に捕獲したウトウの羽毛から観察された (Table 1)。2021年に調査を行った時には、ウミネコ 10羽の内 1羽から観察された (Table 2)。

空気中の相対湿度下におく実験では、*Cylindrotheca closterium*、*Licmophora communis*、*Pteroncola inane*、*Tabularia investiens*、*Navicula salinicola*、*Mayamaea recondita*、*Navicula* sp. 3に加えて、対照群として *Nitzschia perspicua* Cholnoky (渉禽類の排泄物から単離) を対象とした。この種は、鳥の海からは出現しておらず (Tables 16, 17)、渉禽類の羽毛に付着していなかった

と考えられるためである。

羽毛の相対湿度下におく実験では、*Pteroncola inane*、*Tabularia investiens*、*Navicula salinicola* (ウミネコ羽毛から単離した株のみ)、*Nitzschia amabilis*、*Nitzschia* sp. 3 を対象とした。それぞれの培養株を 5 日から 10 日かけてアイスカップ中で増殖させた。その後、パスツールピペットを使って底を削り、細胞を基質から剥がした。剥がれた細胞をパスツールピペットで吸い取り、直径 13 mm のオムニポアメンブレンフィルター (Merck, Germany) に 2-3 滴を滴下した。フィルターの下にはペーパータオルを敷いて、水分を除去した。水滴が完全に見えなくなった時点でフィルターをピンセットでつまんで、プラスチックの台上にあるテープに貼り付けた。これにより、乾燥後にフィルターが包まる現象を防いだ。空気中の環境に設定した時は 0, 15, 30, 60, 120 分後に 1 枚ずつフィルターを回収し、珪藻 1 種につき 3 回実験を行った。羽毛上の環境に設定した時には 0, 60, 120, 180, 240 分後に 1 枚ずつフィルターを回収し、珪藻 1 種につき 6 回実験を行った。回収したフィルターは Evans Blue 染色液を加えた滅菌海水で満たしたウェルプレートに入れて、1 時間静置した。その後、細胞が染色されたフィルターをスライドグラスにおいてカバーグラスをかけ、光学顕微鏡で観察した。フィルター 1 枚につき 300 細胞以上計数した。実験開始時点での生存率を 1 とし、各経過時間の生存率を求めた。

空気中の環境に設定した実験では、乾燥させた後に珪藻が再び増殖できるかどうかの検証も行った。計数に用いたフィルターとは別にフィルターを用意し、30, 60, 120 分乾燥させた後、フィルターを PES 培地に戻して実験前と同じ条件下で培養した。2 週間後にフィルターを顕微鏡で観察し、増殖の有無を確認した。この検証を、各乾燥時間につき 3 回ずつ行った。

2-5-4. 結果

空気中の相対湿度においた時

フィルターは 60 分後にほとんど乾ききっており、120 分時点では完全に乾いていた。

羽毛に付着していた種はすべて 120 分以内に死滅していた (Figs 16-26)。その間どの種も、

ある時間を境にして急激に生存率が低下する傾向がみられた (Figs 16-26)。その境となる時間は、*Cylindrotheca closterium* は 15 分 (Fig. 25)、*Mayamaea recondita* と *Navicula* sp. 3 は 30 分 (Figs 23, 24)、*Licmophora communis*、*Navicula salinicola*、*Pteroncola inane*、*Tabularia investiens* は 60 分 (Figs 16-22)、*Nitzschia perspicua* は 120 分 (Fig. 26) と、種によって異なっていた。増殖の有無の確認では、細胞の運動や葉緑体の状態から容易に生存していることから生細胞を判別できた。1 細胞も増殖できなかった場合、フィルターに付着していた細胞の細胞質はほとんどなく、殻のみとなっていた。各種の乾燥に対する反応は下記の通りである。

Cylindrotheca closterium (渉禽類羽毛から単離, Fig. 25)

実験開始時点では滑走している細胞が多く見られたが乾燥後 15 分時点からほとんどの細胞は動かなくなり、細胞内には油滴のようなものを生成していた。30 分時点で 90% 以上の細胞が死滅しており、細胞が破裂し原形質がこぼれている様子が見られた。60 分以上生存した細胞はいなかった。

乾燥後の増殖能力を検証した結果、30 分乾燥させた時点で増殖能力をもっていなかった。

Licmophora communis (*Cladophora* sp. から単離, Fig. 19)

実験開始から 30 分の時点で葉緑体が縮小し、元の黄土色から緑色に変色した細胞が多く見られ、60 分後には生存率が大きく低下し、約 70% の細胞が死滅していた。120 分以上生存した細胞はいなかった。実験中に新たに粘液を生成している細胞は見られなかった。

乾燥後の増殖能力を検証した結果、30 分後、60 分乾燥後は増殖能力をもっていたが、120 分乾燥させた後は増殖しなかった。

Navicula salinicola (ウトウ/ウミネコ/オオミズナギドリの羽毛から単離, Figs 16-18)

実験開始時点から 30 分後までは滑走している細胞が観察された。60 分時点での生存率に大きなばらつきがあり、120 分までに生存していた細胞はほとんど存在しなかった。死細胞は葉緑体の縮小のみで、変色はしていなかった。また、油滴等の生成物も観察されなかった。ウトウの羽毛に付着していた株は 60 分時点で約 50% が生存していたのに対して、ウミネコやオ

オミズナギドリの羽毛に付着していた株は 60 分時点では 10% 以下であった。

乾燥後の増殖能力を検証した結果、すべての株が 120 分乾燥させた後は増殖しなかった。一方で、ウトウの羽毛から単離した株とウミネコの羽毛に付着していた株は 60 分乾燥後、増殖能力をもっていた。オオミズナギドリの羽毛から単離した株は 30 分乾燥後は増殖したが、60 分乾燥後は増殖しなかった。

Navicula sp. 3 (オオミズナギドリの羽毛から単離, Fig. 24)

30 分後に急激に生存率が低下し、60 分時点では 98% の細胞が死滅していた。

乾燥後の増殖能力を検証した結果、30 分乾燥させた後は増殖したが、それ以上の乾燥時間では増殖しなかった。

Pteroncola inane (*Cladophora* sp.から単離, Fig. 22)

乾燥させてから 30 分時点で、葉緑体が縮小し緑色に変色している死細胞を観察した。60 分後には 80% 以上の細胞が死滅しており、120 分生存できた細胞はいなかった。油滴等の生成物は確認されなかった。

乾燥後の増殖能力を検証した結果、30 分では再び増殖し、60 分乾燥後では 3 回中 1 回増殖した。120 分乾燥させた後は増殖しなかった。

Tabularia investiens (ウトウの羽毛/*Cladophora* sp.から単離, Figs 20, 21)

乾燥させてから 30–60 分時点で、葉緑体に変形している死細胞を観察した。乾燥後 60 分に急激に生存率が低下した。120 分生存した細胞はいなかった。油滴等の生成物は確認されなかった。60 分時点での生存率は、ウトウから単離した株の方が *Cladophora* sp.から単離した株よりも高かった。

乾燥後の増殖能力を検証した結果、ウトウから単離した株は 30 分後、60 分乾燥後に増殖したが、*Cladophora* sp.から単離した株は 30 分乾燥後のみ増殖し、60 分後は増殖しなかった。120 分乾燥させた後は増殖しなかった。

Mayamaea recondita (ウミネコの羽毛から単離, Fig. 23)

30 分乾燥させた以降に急激に生存率が低下し、60 分後はほとんどが死滅していた。

乾燥後の増殖能力を検証した結果、30分後乾燥させた時点では増殖したが、60分以降は増殖しなかった。

Nitzschia perspicua (渉禽類排泄物から単離, Fig. 26)

羽毛から単離した種と異なり、60分時点での生存率は50%を超えており、120分経過した時点で25%以上であった。ある時間を境に急激に生存率が下がることもなかった。乾燥させている過程で、細胞内に油滴を生成している様子が見られた。

乾燥後の増殖能力を検証した結果、120分乾燥後も増殖した。

羽毛上の相対湿度においた時

フィルターは乾燥後120分時点では湿っていたが、240分時点ではほとんど乾いていた。その間、どの種も時間とともに徐々に生存率が低下していった。乾燥後240分時点での生存率は19–89%であり、すべての細胞が死滅した種はいなかった (Figs 27-31)。

Navicula salinicola (ウミネコの羽毛から単離, Fig. 27)

実験開始から60分につきおよそ10%ずつ生存率が低下していき、180分以降は生存率が横ばいになった。240分後でも50%以上の細胞は生存していた。この生存率の高さから、対象とした種の中では最も乾燥耐性が高かった。

Nitzschia amabilis (オオミズナギドリの羽毛から単離, Fig. 29)

60分以降におよそ15–20%ずつ生存率が低下していき、240分時点での生存率は20%以下であった。死細胞は葉緑体が収縮している様子が観察された。対象とした種の中では、最も乾燥耐性が低かった。

Nitzschia sp. 3 (オオミズナギドリの羽毛から単離, Fig. 31)

120分までは徐々に生存率が低下しながらも80%以上の生存率を保っていた。120–180分間に急激に生存率が落ち、180分以降の生存率は横ばいの状態になったが、数値はばらつきが大きく、15%まで低下した時もあるれば、120分までの生存率からほとんど変化していないとき

もあった。

Pteroncola inane (*Cladophora* sp.から単離, Fig. 28)

120分まではおよそ10%ずつ、生存率が低下していった。120分以降は生存率が低下する割合がさらに増え、60分ごとにおよそ20%ずつ低下していた。240分時点での生存率は40%であった。

Tabularia investiens (ウトウの羽毛/*Cladophora* sp. から単離, Fig. 30)

ウトウの羽毛から単離した株は、60分ごとに10–20%ずつ生存率が低下していき、240分時点での生存率はおよそ30%であった。*Cladophora* sp.から単離した株は、60分時点での生存率は実験開始直後とほとんど変わらなかったが、60分以降は、60分ごとに10–20%ずつ生存率が低下した。2つの株の生存率の低下の傾向に大きな差はなかったが、*Cladophora* sp.から単離した方の株が、ウトウの羽毛から単離した株よりも生存率が高かった。これは、空気中の相対湿度においたときの結果とは逆である。

2-5-5. 考察

珪藻の種による乾燥耐性の強さの違い

珪藻は種によって生存できる時間の長さが異なっていた。空気中の相対湿度においた珪藻種の中で、*Cylindrotheca closterium* はもっとも生存時間が短く30分未満であり、次いで *Navicula* sp. 3 や *Mayamaea recondita* が60分未満、*Licmophora communis*、*Pteroncola inane*、*Tabularia investiens*、*Navicula salinicola* が120分未満、*Nitzschia perspicua* が120分以上となった。つまり、羽毛に付着する種の乾燥耐性は対照の *N. perspicua* よりも低かった。羽毛上の相対湿度においた珪藻種は240分経過後も生存していたが、生存率は *Nitzschia amabilis* が20%以下であったのに対し *Navicula salinicola* は50%を超えていた。この実験から、珪藻の種によって乾燥耐性は異なっていることは明らかである。羽毛に付着する種は *C. closterium* と *M. recondita* を除くすべてが天売島や粟島の海水中に存在していた種であったが、海水中における生物量と乾燥耐性には相関がないと考えられる。

羽毛に付着していた珪藻の中には浮遊性種も含まれていた。浮遊性種の乾燥耐性についてはほとんど調べられていない。本実験で対象とした種の中で、*Cylindrotheca closterium* は、浮遊性と付着性の両方の特性を備える。本種は浮遊性種として海水中から出現報告がある（福井ら 2010）。塩分変化に応じて殻面全体で基質に付着する様式から殻端から粘液を出して付着する様式に変化し、基質からはがれやすく浮遊性に生育様式を移行している可能性が示唆された（Apoya-Horton et al. 2006）。実験の結果、*Cylindrotheca closterium* は他種よりも乾燥耐性が低いことが示された。Manning et al. (2021) は淡水生の付着性種の乾燥耐性を調べており、相対湿度 71%の環境では 120 分乾燥後に 10% 生存しており、相対湿度 88%の環境では 240 分後に 50%生存していた。本実験で研究対象とした珪藻の内、*Nitzschia perspicua* 以外はいずれも Manning et al. (2021) が扱った珪藻種と同程度の乾燥耐性を示した。付着性種の一部は潮間帯に生育しており、生育場所が一時的に干出することが想定される。これは、常に水中に生育する浮遊性種はほとんどおかれることのない状況である。よって浮遊性種よりも付着性種の方が乾燥耐性は高いと推測される。

羽毛の相対湿度においたとき、*Navicula salinicola* は羽毛に付着していた珪藻種の中でも特に乾燥耐性が高く、180 分以降は生存率に変化がなかった。羽毛の保湿度を考慮すると（Giraudeau et al. 2010）、より長距離の分散を成功させている可能性が高い。

基質の水分量による珪藻の生存状態の違い

本実験では、空気中の相対湿度においたとき（相対湿度 73.8–78.7%, VPD = 0.68）よりも、羽毛上の相対湿度においたとき（相対湿度 93.6%, VPD = 0.16）の方が生存できる時間が長く、生細胞が減少する割合も小さかった。相対湿度が 15% 上昇し、VPD が約 5 分の 1 に減少したことで、生存時間は 240 分以上まで伸びていた。相対湿度の高さと生存時間の関係については、Manning et al. (2021) でも同様のことが示されている。Souffreau et al. (2010) は、シャーレ上に珪藻を付着させており、水分を完全に除去した状態では珪藻が生存できる時間は 10 分以内であることが示唆された。一方、Manning et al. (2021) は羽毛上に珪藻を付着させており、

本実験ではフィルターに珪藻を付着させた。水滴が落ちない程度に水分を除去しているが、羽毛やフィルターにはわずかに水分が残っていた。この基質に含まれた水分が、珪藻の生存率を伸ばすことにつながったと考えられる。空気中と羽毛上の VPD を比較すると、空気中の方が 2-7 倍高い (Table 14)。この差から、自然環境では羽毛上の相対湿度が変動する可能性が高く、羽毛上で生存できる時間は実験よりも短いと考えられる。鳥の羽毛は水をはじくコーティングがされており、このコーティングがなくなると羽毛の水分量が増加し、羽毛の状態が悪くなる (Giraudeau et al. 2010)。一方で、Giraudeau et al. (2010) は、水鳥類は飼育環境で生活している間、常に羽毛上の水分量が一定であることも示した。このことから、羽毛上の相対湿度はほとんど変化せず、珪藻にとってより長く生存できる環境に保たれていると考えられる。

水鳥類の飛行時間と陸地滞在時間に対する珪藻の生存率

本研究で対象とした水鳥の中でも、ウトウやオオミズナギドリは詳細な行動が示されているため、自然環境で起こる分散の可能性について考察する。繁殖期において、ウトウは 64.8 km/h で飛行し、飛行時間は平均 11.5 分、最長 2.4 時間であるため、1 度の飛行で 12.5 km、最長で 157 km 移動すると考えられる (Kato et al. 2003)。さらに、同先行研究により、1 日の飛行回数は平均 13.8 回であることが分かっている。このため、ウトウの羽毛に付着した珪藻は 10 km 余りの移動を高頻度で行っていると考えられる。2.4 時間の飛行であった場合、羽毛上の相対湿度が 90% 以上で保たれていれば、各珪藻種は 50% 以上生存できると推測される。オオミズナギドリはウトウよりも行動範囲が最も広く、営巣地から最大 1000 km 離れた海域に移動する (Matsumoto et al. 2017)。船越大島で営巣する個体の記録から、飛行時間は平均 75 分であることが示された (Garrot et al. 2021)。オオミズナギドリの飛行速度が平均 35 km/h で、最大 54 km/h と推測されるため (Shiomi et al. 2012, Spear & Ainley 2008)、移動距離は 43-67 km 未満と予想される。よって、オオミズナギドリに付着した場合、羽毛上の相対湿度が 90% 以上で保たれていれば、50 km ほどの距離を 80% 以上の細胞が生存して移動すると考えられる。

ウトウが営巣時間に滞在する時間は日の入りから日の出までで、最長 8 時間と推定される (Kato et al. 2003)。この場合、ウトウが帰巣した時に羽毛に付着していた珪藻種はほとんどが死滅していると考えられる。羽毛上の湿度が高く保たれている場合、*Navicula salinicola* や *Nitzschia* sp. 3 のように乾燥耐性が高い種はウトウが巣を出る時点で生存し続けている可能性がある。

珪藻が羽毛からふり落とされる現象は鳥の着水時や羽ばたき、羽繕い時に偶発的に起こると考えられる。一方で、珪藻がすぐには羽毛からふり落とされることなく、着水時に水分を得ながら、複数回移動する場合も想定される。この場合、乾燥耐性が低い種であっても長距離を移動することができる。オオミズナギドリの採餌範囲は平均 100–300 km で、最大 1,000 km 離れた場所にも訪れる (Matsumoto et al. 2017)。上記で記述した海鳥類は営巣地を拠点に一定範囲内を行動するのに対し (Kato et al. 2003, Matsumoto et al. 2017, Kazama et al. 2018)、渉禽類は日本の淡水域から汽水域を渡りの中継地としており (環境省自然環境局生物多様性センター 2022)、日本国内を移動しながら渡り先へ向かう (Coleman et al. 2018, Mu et al. 2020)。渉禽類が移動を繰り返すうちに珪藻は元の生育地からより離れた場所に移動する可能性がある。

同種における株による乾燥耐性の違い

Navicula salinicola と *Tabularia investiens* は複数の株を用いて実験を行い、株による乾燥耐性の違いを検証した。*Navicula salinicola* は、増殖能力においてはウトウ・ウミネコから単離した株は 60 分乾燥後も増殖できたのに対し、オオミズナギドリから単離した株は 60 分乾燥後は増殖できなかった。ウミネコやウトウに付着していた細胞は、天売島近辺に生育したもの、オオミズナギドリに付着していた細胞は、粟島近辺に生育していたものと推測される。天売島で営巣するウミネコ・ウトウと、粟島で営巣するオオミズナギドリの採餌範囲は重なっていないことから (Kato et al. 2003, Matsumoto et al. 2017, Kazama et al. 2018)、同じ種でも株の産地によって生理特性が異なっている可能性が示唆された。

Tabularia investiens は *Cladophora* sp. から単離した株とウトウの羽毛から単離した株の 2 つの株があり、空気中の相対湿度においた時はウトウの羽毛から単離した株の方が高い乾燥耐性を示したが、羽毛上の相対湿度においたときは度の乾燥時間においても *Cladophora* sp. から単離した株の生存率の方が 10–15% 高かった。2 つの株の乾燥耐性の差はほとんどないと考えられる。ウトウが採餌海域内で飛行する時間は 60 分未満がほとんどであり (Kato et al. 2003)、本実験の結果から短時間の乾燥では生存率はほとんど低下しないことが示された。

土壤に生育していた種の乾燥耐性

Mayamaea recondita と *Nitzschia* sp. 3 は土壤中から検出された。空気中と同じ湿度においたとき、*Mayamaea recondita* は他の海産珪藻種と同等の乾燥耐性であり、比較のために用いた *Nitzschia perspicua* のような強い耐性は見られなかった。羽毛の相対湿度においたとき、*Nitzschia* sp. 3 は、データのばらつきが大きかったが、180 分以降の生存率がほぼ横ばいになっていた。これは、海産珪藻種の *Navicula salinicola* と同じ傾向である。*Mayamaea recondita* を羽毛上の相対湿度下においたときのデータ、*Nitzschia* sp. 3 を空気中の相対湿度下においたときのデータは得られていないため、2 種の詳細な乾燥耐性は解明されていない。しかし、他の海産珪藻種との比較から、土壤に生育している珪藻の乾燥耐性の高さは示されなかった。

実験手法について

Manning et al. (2021) では実験後に乾燥させた珪藻を培地に戻して増殖させ、蛍光強度を評価することで生存率を算出していた。本実験では、細胞の計数によって生存率を算出したが、実験終了していた時点で生存していた細胞が増殖能力をもっているとは限らない。そのため、空気中の相対湿度においたときに、フィルターを培地に戻して増殖能力の有無を確かめた。

生存率と増殖能力の有無の結果を比較すると、生存率が平均 10% を超えている場合は必ず増殖できたが、10% 未満では増殖できない可能性があることが示唆された。オオミズナギド

リの羽毛から単離した *Navicula salinicola* は 60 分時点で 7% 生存していたが、増殖しなかったことから、生細胞の計数だけでは詳細な乾燥耐性は解明できないと考えられる。一方、光学顕微鏡で観察するという比較的容易な方法で、乾燥耐性は調べられることが明らかになった。さらに増殖能力を評価するためには、より多くの試行回数が必要になる。

なお、羽毛の相対湿度においたとき、240 分乾燥させた時点での珪藻の生存率は最低で *Nitzschia amabilis* の 15% であるため、すべての種は 240 分乾燥させた後も増殖できたと推測される。

2-6. 体表経由の総合考察

本研究により新たに分かったことは、羽毛に付着しやすい種の形態的特徴と、水鳥類が運ぶ珪藻の量の少なさと、珪藻の乾燥耐性である。羽毛に付着しやすい種は主に海水生の付着性種であり、その中でも小型な狭披針形の種であることが示唆された。羽毛に対する付着量は鳥1個体あたり200細胞未満であり、生存率は10%程度であることが分かった。乾燥耐性を調べた実験では、羽毛に付着している種の中でも乾燥耐性が異なり、60–120分以内であれば生きてそのまま移動先に運ばれていると考えられた。

これらの知見から、水鳥類の羽毛に付着する種・付着量、水鳥の飛行時間に対する生存率を明らかにできた。本項では、調査と実験結果を踏まえて珪藻の「移動する量」を推定し、分散の可能性について考察する。海鳥類が1回の飛行で営巣地近辺から採餌海域まで移動した場合、渉禽類が捕獲地点から別の水域まで移動した場合に運ばれる珪藻の細胞数の算出を試みた。

水鳥類に移動する細胞数の推定

Navicula salinicola をモデルとして、各海鳥類により移動する量を推定する。本種は世界中に分布している海産付着性種である。この分布の広さに加えて、実際にウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリなどの羽毛から出現したことから、鳥の体表経由により移動する頻度が高いと予想される。鳥1羽が珪藻を運ぶ量は、

【各鳥に対する付着量】×【生息地近辺における海水中の出現頻度】×

【飛行時間に対する生存率】

により表した。なお、本研究では、細胞のサイズや外形によって付着量が増減する可能性を示したが、相関関係を明らかにすることはできなかった。そのため、下記の推定式には細胞のサイズおよび外形は反映していない。

ウトウにおいて、2022年の付着量は1羽あたり8.1細胞であった。2019年のデータを参照して、付着量の内、海水生の珪藻の割合は1羽あたり2.6細胞と推測される。珪藻の生存率は、

海水中の珪藻の生存率 40–80% (Agustí & Sánchez 2002) を参照して、40% とする。天売島近辺の海水中における出現頻度は 8.4% であった。羽毛上の VPD が 0.1 で保たれていたと仮定すると、ウトウが 120 分飛行した時の生存率は 81% である。

よって、ウトウ 1 羽が 120 分飛行した時に、*Navicula salinicola* が移動する細胞数は

【海水生の珪藻の付着量】 × 【海水中の珪藻の生存率】 × 【海水中における出現頻度】 × 【飛行時間に対する生存率】 で求められ、上記の数値を式に代入すると、

$$2.6 \text{ cells} \times 0.4 \times 0.084 \times 0.81 = 0.071 \text{ cells}$$

となる。この計算式から、体表経由で移動する場合、制限要因となるのは乾燥耐性以外にも海水中における珪藻の状態であり、羽毛に珪藻が付着する段階が重要と考えられる。なお、ウトウの 120 分飛行に対する移動距離はおよそ 130 km である。

また、海水中の細胞密度と付着量は比例することが、実験により分かっているため、このことも考慮する必要がある。2022 年の海水中の細胞密度は 2.8×10^4 cell/L であり、この時の付着量 2.6 細胞を基準に、細胞密度が変化した場合にも対応できる。海水中の付着性種の量が 10^3 – 10^5 cell/L であることを考慮して (田中 1987)、天売島近辺の海水中の細胞密度が 10^5 cells/L であったとすると、海水中の出現頻度、ウトウの飛行時間の条件が同じでも、付着量は 3.5 倍になり、移動する量は 0.25 細胞/羽 と算出される。

また、ウトウの個体群の規模を考慮し、天売島で営巣する 70 万羽がすべて同じ採餌海域に移動したとすると

$$0.071 \text{ cells/羽} \times 700,000 \text{ 羽} = 49,700 \text{ cells}$$

が移動すると推定される。ウトウは 1 日で採餌海域と営巣地を往復するので、この数値はウトウが珪藻を営巣地から採餌海域に 1 日で運ぶ量である。

オオミズナギドリの場合、付着量は明らかにできなかったが、他の水鳥類の羽毛上の珪藻の生存率が平均 10–20% であったことを利用して、海水生の珪藻の生細胞と死細胞数を算出できる。下記の式より、オオミズナギドリの羽毛に付着する海水生の珪藻の細胞数は

$$1.0 \text{ cells} \div (0.1 \sim 0.2) = 5 \sim 10 \text{ cells}$$

と予測できる。粟島付近の海水中における珪藻の生存率は 40% とし、*Navicula salinicola* の出現頻度は 5.3% (Table 8)、オオミズナギドリの飛行時間は 75 分とした (Garrot et al. 2021)。この飛行時間に対する生存率はおよそ 80% である (Fig. 27)。上記の数値を式に代入すると、オオミズナギドリ 1 羽が運ぶ珪藻の細胞数は

$$5-10 \text{ cells} \times 0.4 \times 0.053 \times 0.8 = 0.08-0.16 \text{ cells}$$

と推定される。オオミズナギドリはさらに長時間飛行する可能性があり、飛行時間が長くなるにつれて、羽毛に珪藻が付着する過程よりも、乾燥時間の方が移動する珪藻の量に影響を与えると考えられる。上記の通り、鳥が飛行する時間が短い分、乾燥により珪藻が死滅する可能性は低い。

運ばれやすい珪藻の特徴

実験で扱った 4 種 *Navicula salinicola*、*Pteroncola inane*、*Tabularia investiens*、*Nitzschia amabilis* は、海鳥類 1 個体以上から出現しているが、海水中の出現頻度、細胞の外形が異なる。このことを考慮すると、同じ体表経由で移動するといっても、その運ばれ方にも違いがあると考え、各種の移動過程を考察した。

Navicula salinicola

海水中における出現頻度は 5%程度であったにもかかわらず、ウミネコ、ウトウ、オオミズナギドリすべてにおいて 2 羽以上から観察されている。この付着頻度の高さには、付着性種の中でも特に細胞サイズが小さいこと、細胞の外形が狭披針形であることの 2 つが関わっていると考えられる。また、この細胞の形は、羽毛の細かい隙間に入り込むことに適している。Manning et al. (2021) は小型で披針形の *Nitzschia* を実験に用いており、この種が羽毛上で生存する可能性について、羽毛の凹凸に残った水分によってより長時間生存していると推測していた。付着量を推定する実験で、*Navicula* spp. が 1 分間に新しい基質に付着し、粘液を出して滑走している様子が観察された。同属の *Navicula salinicola* も、羽毛の隙間に入り込んだ後

に素早く粘液を出して付着している可能性がある。

なお、栗島のオオミズナギドリ 21 個体中 10 個体から本種を観察したため、海岸から 1 km 以上離れた場所にも存在していることが示された。このことから、本種は水鳥類以外の様々な基質に付着する機会が多く、漂流物を介した分散も高頻度で起こっていると推測される。

乾燥耐性に注目すると、本種は羽毛上の相対湿度において他 4 種よりも高い耐性をもつことが明らかになった。240 分以上の長距離移動にも耐える可能性をもち、ウミネコやウトウを介した 100 km 内の移動は容易であることが示された。

本種はウミネコやウトウの採餌海域である忍路湾付近（江川ら 2018）、稚内でも確認され、オオミズナギドリの採餌海域である厚岸にも分布している（田中 2009）。国内だけでなく、世界中に広く分布しており、様々な方法で分散していると考えられる。その中でも、体表経路による分散は、本種が他の種よりも速く分散するための手段となりうる。

Pteroncola inane

基質上では殻の片端から粘液を分泌して、直立して付着する。天売島の海水中における出現頻度は 28–48% で、*Navicula salinicola* に比べると高い出現頻度であった。ウミネコやウトウからもそれぞれ 3 羽以上から出現していた。羽毛上における出現頻度の高さは、海水中に豊富に存在することが要因と考えられる。培養株ではシャーレ底面に直立して付着していたが、パスツールピペットで水流を吹きかけると底面からはがれていく様子が観察された。このことから、本種は基質からはがれやすい性質をもっている可能性がある。

乾燥耐性は後述の *Tabularia investiens* と同程度であり、3 時間以内の飛行であれば 50% が生存できる。そのため、水鳥の羽毛に付着した場合、100–200 km ほどの短距離の移動は可能である。2022 年の栗島の海水中から 29% 出現していた（Table 8）。オオミズナギドリの羽毛に付着していたかどうかは不明であるが、羽毛に付着する可能性は十分にある。国内において、本種は北海道稚内から本州、沖縄まで各所で見られている（田中 2009）。また、ウミガラスの羽毛にも付着していたため（Holmes & Croll 1984）、体表経路により分散している可能性が既

に示されている。本研究の調査と実験で得た知見から、本種は体表經由により分散する場合、海水中に豊富に存在することで羽毛に付着する機会を増やし、短距離の移動を繰り返していると考えられる。

Tabularia investiens

海水中における出現頻度は *Pteroncola inane* よりも低く 5–8% だが、多くのウトウから 2 回、ウミネコから 1 回観察されている。なお、本種は殻端から粘液を分泌して直立して付着するため、*Pteroncola inane* と同じタイプである。培養株ではシャーレ底面に直立して付着していたが、パスツールピペットで水流を吹きかけると底面からはがれていく様子が観察された。このことから、本種は基質からはがれやすい性質をもっている可能性がある。羽毛から出現した回数が上記 2 種に比べると少ないが、これは *Pteroncola inane* と同じ直立して付着する様式で、なおかつ海水中における出現頻度が低いことの両方が要因であると考えられる。

乾燥耐性については、*Pteroncola inane* とほとんど同じ割合で生存率が減少していった。よって、水鳥の羽毛に付着した場合、100–200 km ほどの短距離の移動は可能である。しかし、*Pteroncola inane* よりも海水中における出現頻度が低いため、移動する量は少ないと推測される。

Nitzschia amabilis

粟島の海水中の出現頻度は 3% 程度であり、*Navicula salinicola* 1.7% と比べると出現頻度に大きな差はなかったにもかかわらず、羽毛から観察されたのは 21 個体中 1 個体であった。細胞の外形は広披針形で、殻長 10 μm 程度である (Plate 9)。同じ細胞サイズであったにもかかわらず *N. salinicola* よりも羽毛から出現する頻度が低かったのは、殻面の形態の違いによるものと考えられる。

本種の乾燥耐性は最も低く、生存率の減少速度から 5 時間以上生存できないことが示唆された (Fig. 29)。そのため、*Pteroncola inane* や *Tabularia investiens* と同様に、長距離を移動する可

能性は低く、オオミズナギドリの羽毛に付着しても採餌海域に到着するまでに死滅してしまうと推測される。一方で、本種は殻面全体で付着するタイプであり、培養株においてシャーレ底面にフィルム状に増殖していた。つまり、*Pteroncola inane* や *Tabularia investiens* のように基質からはがれやすい状態は見られなかった。このはがれやすさの特性から、*P. inane* と *T. investiens* は羽毛に付着しても1度の飛行ではがれてしまうが、*Nitzschia amabilis* は数回の飛行後に羽毛からはがれ落ちる、というケースも予想される。オオミズナギドリの飛行時間の短さと採餌範囲の広さを考慮すると、移動する距離は *P. inane* や *T. investiens* よりも長い可能性がある。

オオミズナギドリの採餌範囲は営巣地から津軽海峡近辺・厚岸に及ぶ (Matsumoto et al. 2017)。本種の分布は詳細には明らかになっていないが、厚岸では本種は確認されておらず、北海道では未観察である。体表経由を介して分散する場合、ウミネコやウトウのような短距離の移動を行う鳥の羽毛に付着する必要がある。

よって、体表経由により分散する方法には、*Navicula salinicola* のように少ない出現頻度でも形態により羽毛に付着しやすく移動する回数が増えるタイプと、*Pteroncola inane* のように海水中に豊富に存在することで羽毛への接触回数を増やして移動するタイプの2通りが考えられる。後者のタイプは基質からはがれやすい種に起こりやすく、*Tabularia investiens* も当てはまる。

羽毛上の相対湿度においたときの乾燥耐性が強い種は *Navicula salinicola* であったが、*Pteroncola inane* と *Tabularia investiens* との差は小さかった。空気中の相対湿度においたときは、3種すべてが60–120分間に死滅していた。羽毛に付着していた種の中で、比較対象として用いた *Nitzschia perspicua* のような強い乾燥耐性を示す種はなかった。ただ、強い乾燥耐性がなくて100 km内の移動は可能であることが示されている。珪藻の種の比較から、体表経由において、羽毛に付着する段階でどれだけ付着できるのかが、どれだけ移動しているのかが分散の成功に重要な鍵になると推測される。

体表經由により珪藻が分散する可能性

羽毛に付着する段階が移動メカニズムの中で最も重要であるとする、移動する量に違いがある一方で、体表經由による分散の機会、どの種にもあると考えられる。一度の飛行で移動する距離や細胞数は少なくとも、飛行回数やふるい落とされるタイミングによって 1,000 km を超える移動も可能である。天売島のウトウの個体群全体が運ぶ珪藻の量は 500,000 細胞を超えていた。この数値は、海流だけでなく風が運ぶ珪藻の量 (Schulte et al. 2022) に比べると非常に少ないが、移動能力の低い付着性種にとっては、短時間で長距離を移動する貴重な機会になりうる。

珪藻が羽毛からふるい落とされるタイミングや移動先の海域で定着できるのかについては検証されなかったため、分散が成功したことは本研究のデータでは示せない。特に、海鳥類の羽毛からはがれた後、付着性種は再び海水中に漂うことになるが、定着には基質が必要である。潮汐の影響により、海岸付近にたどり着くことはできる (Hawes et al. 2017)。その後新たな基質に付着できるかどうかは、その時の生態系や環境の影響を大きく受けると考えられる。これらの過程から、分散に成功できる細胞数がさらに減少する以上、移動する量の多い方がより成功の確率を上げることができると推測される。

第3章 体内経由 —珪藻が水鳥類の消化を介して排泄される過程の解明—

3-1. 先行研究の状況

珪藻が水鳥類の体内を生きて通過できる可能性は、古くから示唆されてきた。Proctor (1959) は野生のカモ類の死骸を採集し、その胃内容物から葉緑体を含む珪藻を観察している。さらに、Atkinson (1971) は、マガモを対象に *Asterionella*、*Melosira*、*Fragilaria*、*Tabellaria* を含む水を飲ませて、排泄物からすべての珪藻種を確認している。この内、*Melosira* は排泄後も増殖することができた。以上のことから、珪藻が体内を通過できることは明らかであり、排泄後も増殖能力をもつ種が存在する可能性も示された。そこで、本研究ではまず野外の鳥を対象に排泄物中における生存種の情報をさらに集めることに注力した。この上で、排泄物中に含まれる珪藻の殻形態を比較した。

体内経由による分散の場合、分散の成功に最も影響を与えるのは鳥の体内環境である。鳥の体温は40–42°C (Duke 1986) で、胃の中のpHは1.4と海水よりも低い。Tesson et al. (2018) は、浮遊性の渦鞭毛藻類の培養株を、鳥の胃や腸の環境を再現した培地におき、生存できる時間を調べた。その結果、栄養細胞は特に温度に耐性がなく15分以内に死滅するのに対し、休眠胞子は数時間生存できることが示された。Kuwata & Tsuda (2005) は浮遊性種 *Chaetoceros pseudocurvisetus* Mangin をカイアシ類に与え、休眠胞子は体内を通過できることを示した。珪藻においては、Atkinson (1971) が複数種の珪藻を含む水をマガモに与えて排泄物中の珪藻を調べ、*Melosira* sp. が体内環境で生存できることを明らかにした。この実験で扱った珪藻が休眠状態であったかどうかは記載されておらず、水鳥類の体内を生存して通過できる種の特徴はわかっていない。また、生理学的な特性において、珪藻の高温、低pHに対する応答を調べた報告は少ないが、一部の種は、温泉などの高温・低pHの水域に生育している (DeNicola 2000)。そこで、水鳥類の排泄物中から観察した珪藻を対象に、水鳥類の体温やpH、消化酵素への耐性の有無を調べるために実験を行った。

上記の先行研究から、体内経由による珪藻の移動メカニズムを解明するためには、自然環

境において水鳥類の排泄物中に含まれる珪藻種を調べるとともに、それらの特徴を把握する必要があると考えた。本研究では、移動メカニズムの一部として、水鳥類が珪藻を運ぶ量を推定することも目的としている。この目的を達成するため、水鳥類が珪藻を取り込む量と消化時間に対する珪藻の生存率をもとに、水鳥類の排泄物により移動する珪藻の量を推定した。

3-2. 想定する分散の流れ

本研究では、体内経由により珪藻が分散する過程を、珪藻が鳥の体内に取り込まれる、珪藻が鳥の体内の消化管を通過する、珪藻が排泄される、の3段階に分けて考える。珪藻が鳥の体内に取り込まれる段階では、鳥が珪藻を多く取り込む量が分散の成功に関わる。この段階に関する調査として、鳥の採餌場所に生育する珪藻種と細胞密度を明らかにし、鳥の採餌行動に関する先行研究を参照して鳥が珪藻を取り込む量を推定した。珪藻が鳥の体内の消化管を通過する段階では、消化管を通過しやすい珪藻の形態や消化に対する珪藻の生理学的特性を明らかにする必要がある。珪藻が排泄される段階では、鳥の排泄物中の珪藻の生存状態や増殖能力の有無を確認する必要がある。

体内経由に関する研究では、渉禽類を対象とした。これは、渉禽類の生息地が干潟であることから、より多量の珪藻を体内に取り入れていると予想したためである。渉禽類が餌を体内に取り込む時には、珪藻自体を取り込む場合と、餌である底生生物の胃内容に珪藻が含まれている場合の2通りが考えられる。本研究では、前者のケースのみを想定する。

消化時間について、シチメンチョウでは2–72時間である (Duke et al. 1968)。渉禽類では、軟体動物が消化管を滞留する時間は、わずか 25 分であることが示唆されている (Verkuil 1996)。Atkinson (1971) は珪藻を与えて 22.5 時間後に珪藻の殻を観察した。このように消化時間にはばらつきがあるため、体内環境に対する実験はより長時間のスケールで行う必要がある。

渉禽類は渡りの中継地として日本各地の水域を訪れている。渡りが春季と夏季の2回ピークがあり、春季は南方から渡ってきた個体が、夏季には北方へ渡っていく個体がみられる。渡

りの時には、渉禽類は海鳥類よりも長距離を移動している。例えば、トウネンは一度の飛行が最長 60 時間から 7 日である (Mu et al. 2020)。ただし、鳥の海で放鳥されてからすぐに渡りを行うのではなく、国内でいくつかの中継地を訪れている可能性がある (Coleman et al. 2018)。本研究では、渉禽類が鳥の海で珪藻を体内に取り込んでから 24 時間以内に別の水域に移動するケースを想定した。

3-3. 体内に取り込まれる珪藻量

3-3-1. 研究目的

珪藻が鳥の体内に取り込まれる段階において、渉禽類は採餌する時に鳥の海の底砂の珪藻や、海水中の珪藻を取り込むと予想される。特に、底砂には珪藻が豊富に存在する。渉禽類の中でも、トウネンはバイオフィルムを堆積物ごと舌でからめとるようにして取り込んでいる様子が観察されている（桑江・三好 2008）。渉禽類の珪藻を取り込む量は、渉禽類が堆積物を取り込む量とする。そこで、底砂に含まれる珪藻量と、渉禽類（トウネン）の採餌行動に関する先行研究を参照して珪藻が体内に取り込まれる量を算出した。

3-3-2. 方法

鳥の海にて、5月と9月に汽水湖の底砂の表面をスポイトで吸い取った。試料は冷蔵状態で研究室に持ち帰った。9月の試料は、砂粒が海水で浸されるまで上澄み液を除去した後、スプーンを用いてシャーレ上に10gを計り入れた。その後、パスツールピペットでシャーレ上の海水を吸い取り、計数板に入れて、細胞数を計数した。これにより、砂1g中の珪藻の細胞数を算出した。試料の残りは冷凍庫に保管した。観察にはすべて光学顕微鏡（OPTIPHOT-2, ニコン, 東京）を用いた。

3-3-3. 結果

砂1gあたりの細胞数±標準偏差は $25,120 \pm 1,530$ 細胞であった。

3-3-4. 考察

研究対象にした渉禽類の内、トウネンはバイオフィルムを採餌することが知られている。これは、舌の先端がブラシ状になっており、1度の採餌行動でより多くの砂や泥を取り込めるようになっているためと考えられる（Elnor et al. 2005）。舌の形状から、採餌量が推定されており、1回の採餌行動で2.6mg、1日あたり93–190gのバイオフィルムを取り込んでいると推

定される (Kuwaie et al. 2008, Kuwaie et al. 2012)。野外の珪藻群集の生存率は、河口域の珪藻群集 6.5–94.1% を参照すると (後藤 1988)、平均 50.3%である。底砂の珪藻の生存率が 50.3%であったとすると、トウネンが鳥の海で採餌して取り込まれる珪藻の細胞数は採餌行動 1 回で $25,120 \times 0.503 \times 0.0026 = 32.8$ 細胞であると推定される。さらに、1 分間で 60–120 回採餌することと、採餌時間が 1 日あたり 6–12 時間であることを考慮すると (Kuwaie et al. 2008, Kuwaie et al. 2012)、1 日で取り込まれる量は $32.8 \text{ cells} \times 60\text{--}120 \text{ 回} \times 6\text{--}12 \text{ 時間} = 11,808\text{--}47,232$ 細胞がトウネンに取り込まれていると考えられる。これに対し、渉禽類の羽毛に付着する珪藻は 1 個体あたり最大 138 細胞である (Table 13)。珪藻が鳥と接触する時点で、羽毛に付着する珪藻の細胞数に比べて珪藻が鳥の体内に取り込まれる量は非常に多いことが示された。

鳥の海以外の汽水域では、 $200 \times 10^3 \text{ cells/g}$ 以上の高い細胞密度を示した地点がある一方で、 $50 \times 10^3 \text{ cells/g}$ 以下の低い細胞密度の地点も存在した (Trites et al. 2005)。この先行研究と比較すると鳥の海の砂中の細胞密度は低い。渉禽類の餌資源は水域に生息する生物によって異なっており、バイオフィームを主な餌資源としているトウネンであっても、地点によっては無脊椎動物の方が餌資源として寄与している (桑江・三好 2012)。鳥の海近辺でバイオフィームが発達していなかった場合、渉禽類は主に底生生物を採餌しており、珪藻を取り込む量が少なかったと考えられる。

3-4. 渉禽類の排泄物中で生存状態の珪藻種とそれらの形態的特徴

3-4-1. 研究目的

珪藻が鳥の体内の消化管を通過する段階において、これまでに水鳥類の排泄物や胃内容から珪藻が観察されているにもかかわらず (Proctor 1959, Atkinson 1971)、これらの特性は解明されていない。なぜなら、水鳥類が採餌した珪藻種と排泄物中の珪藻種との比較が行われていないためである。渉禽類の場合、堆積物と一緒に珪藻を取り込む可能性が高い。この場合、採餌場所に生育する珪藻種を調べることで、渉禽類が体内に取り込んだ珪藻を明らかにできる。渉禽類の排泄物中の珪藻は、粗培養により生存状態の確認と増殖能力の有無を確認でき、排泄物中で生存していた種と既に死滅していた種に判別することも可能である。そこで、本調査では、排泄物中の珪藻種と採餌場所に生育する珪藻種を比較することで、消化管を通過しやすい珪藻の形態や消化に対して耐性をもつ珪藻種の特徴を探る。排泄物から得た試料の粗培養で増殖した種は、体内経由分散における珪藻が排泄される段階で移動先でも増殖できることが示される。

3-4-2. 対象とした鳥

調査は2022年の5月と9月に、宮城県亘理町鳥の海で行った (Fig. 10)。鳥の海は汽水湖であり、深さ約1 mの地点に霞網を張った。夜間に渉禽類が飛来し、網に気づかず引っかかった個体 (下記9種) を捕獲した。なお、水鳥類の捕獲にあたって、環境省より鳥獣捕獲の許可を受けた。

アカアシシギ *Trinaga totanus ussuriensis* Buturlin

9月の調査時に1羽捕獲した。

イソシギ *Actitis hypoleucos* (Linnaeus)

5月の調査時に1羽、9月の調査時に1羽捕獲した。

キアシシギ *Tringa brevipes* (Vieillot)

5月の調査時に9羽、9月の調査時に1羽捕獲した。

キョウジョシギ *Arenaria interpres* (Linnaeus)

5月の調査時に4羽捕獲した。

クサシギ *Tringa ochropus* Linnaeus

9月の調査時に1羽捕獲した。

ソリハシシギ *Recurvirostra avosetta* (Linnaeus)

9月の調査時に3羽捕獲した。

チュウシャクシギ *Numenius phaeopus* (Linnaeus)

5月の調査時に2羽捕獲した。

トウネン *Calidris ruficollis* (Pallas)

5月の調査時に1羽、9月の調査時に5羽捕獲した。

メダイチドリ *Charadrius mongolus* (Pallas)

9月の調査時に1羽捕獲した。

アカアシシギ、イソシギ、キアシシギ、キョウジョシギ、クサシギ、ソリハシシギ、チュウシャクシギ、トウネン、メダイチドリを渉禽類とし、水域に生息する鳥類をまとめて水鳥類と表す。

3-4-3. 方法

【排泄物に含まれる珪藻】

鳥を捕獲した後、虫かごに入れ、暗所に30分程度静置した。虫かごの底にはネットを敷き、鳥の脚が排泄物に接触しないようにした。虫かごは1羽につき1つ用意した。排泄を確認した後、速やかに鳥を虫かごから出した。

排泄物は糞と尿酸が含まれており、この内糞をピンセットでつまんで滅菌海水で満たした10 ml スピッツ管に入れた。試料は鳥の個体別にまとめた。試料は冷蔵状態で保管し、研究室

に持ち帰った。各ウェルを滅菌海水で満たした 24 ウェルプレートを用意し、のスピッツ管内で攪拌した試料をパスツールピペットで吸い取り、各ウェルに3-5滴加えた。その後、20°C、L:D=12:12の条件で粗培養を行った。培地は2% PES にメタケイ酸ナトリウム溶液0.1%を加えたものを用意した。PESの組成については、2-3-1の項目に記載した。培養株は1週間ごとに水替えと観察を行い、増殖した種を、光学顕微鏡で観察し、写真撮影により記録した。観察は、粗培養開始から1か月間行った。スピッツ管の試料の残りは、光学顕微鏡で観察した後、標本用プレパラートを作製するため冷凍庫に保管した。

【底砂と海水中の珪藻】

鳥の海にて、5月と9月に汽水湖の底砂の表面をスポイトで吸い取った。試料は冷蔵状態で研究室に持ち帰った。また、同時期に汽水湖の水深1m未満の地点で表層の海水を採水した。試料は冷蔵状態で研究室に持ち帰った。

【標本作製と観察】

第2章と同様の方法で殻形態を観察するために、糞の試料、底砂の試料、海水の試料の標本用プレパラートを作製した（南雲 1995, 長田・南雲 2001）。珪藻被殻の形態は、標本用プレパラートを光学顕微鏡（OPTIPHOT-2, ニコン, 東京）で観察しデジタルカメラ（D5100, ニコン, 東京）で写真を撮影し記録した。

糞の試料は、粗培養により増殖した種の生細胞の写真と標本用プレパラートで観察された珪藻の殻の写真を比べることで、排泄物中で生存していた種と死滅していた種を判別し、各種を同定した。底砂の試料は試料を攪拌させた後、上澄み液を吸い取って標本用プレパラートに用いた。海水の試料は静置して珪藻を採集びんの底に沈ませた後、上澄み液を除去して標本用プレパラートを作製した。底砂の試料と海水の試料は、標本用プレパラートで観察された種を同定した後、各種の出現頻度を算出した。算出の方法は2-3-4を参照。

3-4-4. 結果

排泄物中から出現した珪藻種と各種の生存状態

採集した排泄物の多くは粘液状であり、固形の糞を採集した鳥はわずかであった。アカアシシギの排泄物試料には砂粒が含まれていた。Neutral Red を用いて試料を観察した結果、5月に採集した試料からは、珪藻は観察されず、9月に採集した試料からはアカアシシギから *Nitzschia frustulum* (Kützing) Grunow と *Nitzschia perspicua* とソリハシシギから *Nitzschia perspicua* の生細胞を確認した。

粗培養の結果、5月に採集した試料の内キアシシギ 2 個体から、9月に採集した試料の内アカアシシギ 1 個体、キアシシギ 1 個体、ソリハシシギ 1 個体、トウネン 1 個体、メダイチドリ 1 個体から珪藻の増殖を確認した (Table 15)。標本用プレパラートを用いてこれらの珪藻種の種同定を行った結果、アカアシシギの試料から増殖したのは *Diploneis smithii* (Brébisson) Cleve, *Nitzschia frustulum*, *Nitzschia perspicua*, *Nitzschia* sp. 7, 中心類珪藻の 1 種、キアシシギ (1) の試料から増殖したのは *Cyclotella atomus* Hustedt と *Cyclotella striata* (Kützing) Grunow を、キアシシギ (2) の試料から増殖したのは *Nitzschia perspicua*、キアシシギ (3) の試料から増殖したのは *Nitzschia perspicua*, *Nitzschia* sp. 7, *Nitzschia* sp. 8, *Planothidium delicatulum* (Kützing) Round & Bukhtiyarova, 中心類珪藻の 1 種、ソリハシシギの試料から増殖したのは *Nitzschia perspicua*, *Nitzschia* sp. 8, トウネンの試料から増殖したのは *Nitzschia perspicua*, *Pseudostaurosira altiplanensis* (Lange-Bertalot & Rumrich) E. Morales を、メダイチドリの試料から増殖したのは *Nitzschia perspicua*, *Nitzschia* sp. 8, 中心類珪藻の 1 種であることが分かった (Table 15)。中心類珪藻の 1 種は、非常に小形で種を同定できなかった。まとめると、これらの渉禽類の試料から合計 9 種の生きた珪藻を観察した。一方で、*Nitzschia perspicua* は、ソリハシシギ、トウネン、メダイチドリ、キアシシギ (1)、キアシシギ (3) で増殖したが、キアシシギ (2) では増殖していなかったため (Table 15)、必ずしも排泄物中で生存していたのではないことが分かった。

標本用プレパラートを観察した中で、上記の生存種とは別に、殻のみが排泄物中に残って

いた種を合計 44 種確認した (Table 15)。特に、*Achnanthes longipes* C.Agardh, *Anorthoneis vortex* Sterrenburg, *Catenula adhaerens* (Mereschkowsky) Mereschkowsky, *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *Halamphora borealis* (Kützing) Levkov, *Halamphora eunotia* (Cleve) Levkov, *Halamphora exigua* (W.Gregory) Levkov, *Navicula canalis* R. M. Patrick, *Navicula gregaria*, *Navicula salinicola*, *Nitzschia valdestriata* Aleem & Hustedt, *Planothidium septentrionale* (Østrup) Round & Bukhtiyarova の 12 種は 3 個体の渉禽類以上から死滅した状態で確認されている (Table 15)。

これらの生存種および 3 個体以上から出現した死滅種を、Plates 13-16, Plates 17-60 にまとめた。記録した珪藻各種の殻形態を比較することに用いた。

底砂の珪藻の出現種と排泄物中から出現した種との比較

5 月に採集した試料からは *Navicula canalis* が 46.9%、*Nitzschia* sp. 7 が 16.9%、*Navicula salinicola* が 6.1%、*Pseudostaurosira altiplanensis* と *Opephora mutabilis* Sabbe & Wyverman が 3.5% 見られ、1.0% 以上観察されたのは合計 13 分類群であった (Table 16)。排泄物中の珪藻試料の出現種と形態を比較した結果、底砂から出現した種の内 15 種が一致した。9 月に採集した試料からは *Catenula adhelens* が 20.6%、*Halamphora coffeiformis* (C.Agardh) Mereschkowsky と *Halamphora* sp. が 10.6%、*Nitzschia* sp. 8 が 8.0% 見られ、1.0% 以上観察されたのは合計 19 分類群であった (Table 16)。排泄物中の珪藻試料の出現種と形態を比較した結果、底砂から出現した種の内 16 種が一致した。5 月、9 月の試料を合わせると、排泄物中からも出現した種は合計 23 種であった。なお、出現種のすべてが付着性種であった。底砂から出現した珪藻種の殻形態については、Plates 17-60 を参照。

海水中の珪藻の出現種と排泄物中から出現した種との比較

5 月に採集した試料からは浮遊性種の *Pseudo-nitzschia* sp. 2 が 64.6% で最も出現頻度が高く、次いで *Cylindrotheca closterium* が 6.6%、*Navicula salinicola* が 5.7% 出現し、そのほかは 5% 以下の出現頻度であった。1% 以上出現した種は 6 種であった。排泄物中の珪藻試料の出現種と

形態を比較した結果、海水から出現した種の内 6 種が一致した。9 月に採集した試料からは *Seminavis robusta* D. B. Danielidis & D. G. Mann が 16.2%、*Halamphora* sp. が 13.0%、*Nitzschia* sp. 10 が 8.7%、*Navicula gregaria* が 5.7%、*Cocconeis* sp. 2 が 5.5% 出現した。1%以上出現した種は 18 種で、すべて付着性種であった。排泄物中の珪藻試料の出現種と形態を比較した結果、海水から出現した種の内 15 種が一致した。5 月、9 月の試料を合わせると、排泄物中からも出現した種は合計 19 種であった。海水中から出現した珪藻種の殻形態については、Plates 17-60 を参照。

3-4-5. 考察

排泄物中における生存種と死滅種の形態の違い

排泄物中から生存を確認した種は、粗培養において少なくとも 3 羽中 1 羽の試料で増殖していた。一方、死滅していた種の中でも 3 羽以上から確認されている種に着目すると、いずれもすべてのシギの個体において全く増殖していなかった。例えば、*Cocconeis placentula* は標本用プレパラートを作製した 7 羽の内、6 羽で殻のみが見つかったが、*Nitzschia* sp. 7 は 4 羽中 3 羽の試料で生存を確認している。このため、排泄物中の珪藻は種によって生存可能な種と死滅する種の 2 つに分けられる (Table 15)。

鳥の消化器官には砂嚢と呼ばれる餌生物を砕く器官があるほか、胃石が含まれていることがある (Duke 1986)。また、珪藻の細胞は珪酸質の被殻に含まれている。排泄物中にこの被殻が観察されたことから、消化中に殻の内部の細胞内容物のみ溶かされていると推測される。よって、消化管を生きて通過するためには、砂嚢や胃石による殻の破碎や、消化液を防ぐ殻の構造が必要と予想される。そこで、珪藻の形態の中でも細胞サイズ、殻の厚さ、殻の表面構造に着目した。まず、細胞サイズについては、排泄物中で見られた珪藻の殻長は 5–65 μm で、最も小型の種は *Pseudostaurosira altiplanensis*、最も大型の種は *Pleurosigma* sp. であった (Plates 54, 55)。排泄物中で生存していた種の殻長は 5–30 μm (Plates 13-16)、死滅していた種の殻長は 6–65 μm (Plates 17-60) であった。生存/死滅にかかわらず、4 個体以上の排泄物か

ら発見された種は、*Anorthoneis vortex*、*Cocconeis* sp. 2、*Navicula gregaria*、*Nitzschia perspicua*、*Nitzschia valdestriata*、*Nitzschia* sp. 7、*Nitzschia* sp. 8 の 7 種であり、いずれも殻長 30 μm 以下であった (Plates 13-16)。自然環境で生育する珪藻相を参照すると、*Nitzschia sigma* (Kützing) W.Smith や *Pseudo-nitzschia* sp. 3 などの 80 μm 以上の種が確認されている (Tables 15, 16, Plates 24, 48)。このことから、殻長 30 μm 以下の小さな種は殻の破砕を免れている可能性がある。一方で、殻の厚さにおいては、排泄物中で死滅していた種の中で殻が厚い *Achnanthes* sp. 3 を観察し、生存していた種の中で殻が薄い *Nitzschia perspicua* を観察した。Tesson et al. (2018) は渦鞭毛藻の休眠胞子が殻の厚さによってそのうでの破砕を防いでいると考察した。しかし、本調査からは、珪藻の殻の厚さと排泄物中での生存との相関は見出せなかった。最後に、殻の表面構造について、殻面の胞紋の大きさに着目した。消化液は細胞の内部へ胞紋を通して入り込むため、胞紋の大きさは消化液の入り込みやすさに関わると予想される。排泄物中で死滅していた *Achnanthes* sp. 3 や *Cocconeis* sp. 3 は胞紋一つ一つが観察され、*Navicula* spp. は胞紋列が観察された。これに対し、排泄物中で生存していた *Nitzschia* は *N. frustulum* と *N. valdestriata* を除いた 5 種において、胞紋が微小で光学顕微鏡下では観察されなかった (Plate 15)。このことから、胞紋が小さいことは消化管を通過する過程で生存に有利にはたらく可能性がある。一方で、排泄物中で生存種であった *Diploneis smithii*、*Planothidium delicatulum* は死滅していた種と同様に胞紋が観察されている。また、この要素を詳細に検討するためには、走査型電子顕微鏡を用いて胞紋の構造の観察を観察する必要がある。よって、消化管を生きて通過しやすい珪藻の形態的特徴として、細胞サイズの小ささが挙げられ、胞紋の大きさが関わっている可能性がある。

涉禽類の種類によって体内に取り込まれる珪藻の量が異なる可能性

対象とした涉禽類の内、バイオフィルムを採餌していた報告があるのはトウネンのみである (Elnor et al. 2005 ほか)。この先行研究を踏まえると、珪藻を最もよく採餌しているのはトウネンであり、多量の珪藻を体内に取り込んでいる分、生きた珪藻が排泄される確率も高い

と予想された。本調査においてトウネンから生存種を観察できたのは6羽中1羽からのみであった。キアシシギからは10羽中3羽から珪藻の生存種を確認している。キアシシギは主に甲殻類や貝類を餌生物とし、珪藻を直接採餌する種ではない。しかし、甲殻類や貝類は砂中から採餌されるため、底砂の珪藻と一緒にキアシシギの体内に取り込まれた可能性が高い。

トウネンにおいても、バイオフィーム以外の無脊椎動物を採餌していた可能性がある（桑江・三好 2012）。渉禽類の食性の違いによる珪藻種や量の違いを考察するためには、同じ種類のシギからより多くの試料を集める必要がある。

渉禽類の排泄物を介して珪藻が鳥の海に移入する可能性

糞中で生存していた10種の内、*Cyclotella striata* と *Nitzschia perspicua* と中心類珪藻1は海水中や底砂から確認されていない。*Cyclotella striata* は糞中からの出現が1個体からのみであるが、*Nitzschia perspicua* と中心類珪藻1は糞中からそれぞれ3回と6回出現しており、高頻度で体内を生きのまま通過していることが分かる。中心類珪藻1は他種に比べると非常に小型で、糞試料の標本用プレパラートから見つけることができなかった。しかし、5月の海水中から中心類珪藻2が、9月の海水中から中心類の *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad が確認されている（Table 17）。特に *C. choctawhatcheeana* は細胞サイズが近く（Plate 20）、中心類珪藻1と同種の可能性がある。*Nitzschia perspicua* は渉禽類7個体の糞試料の内6個体から確認され、未同定種の中にも形態が近い種は見つかっていない（Plates 47-51）。よって、本種は鳥の海とは別の水域から運び込まれた可能性がある。国内における本種の出現報告はほとんどなく、本種の詳細な分布は不明である。

3-5. 消化への耐性

3-5-1. 研究目的

珪藻が鳥の体内の消化管を通過する段階では、前項目で考察した形態以外にも、生理特性が関わっていると予想される。体内の環境は水域よりも高温、低 pH で、珪藻の元の生育地とは大きく異なっているためである。珪藻の乾燥耐性能が種によって異なっていたことから (2-5)、そのほかの生理特性においても種によって異なる可能性が高い。そこで、本項目では鳥の体内環境における珪藻の耐性を明らかにするために、室内実験を行った。まずは種による体内環境の耐性を比較し、その後排泄物中で生存していた種と死滅していた種の体内環境中で生存する時間を調べた。

3-5-2. 種による耐性の違い

方法

排泄物から検出された *Nitzschia* sp. 8 の培養株を用意した。対照群として、排泄物から検出されていない種の培養株を 2 種用意した。対照群の内、1 種目は沖縄県を産地とする *Cocconeopsis orthoneides* である。本種は鳥の海には生育していなかったものの (Tables 16, 17)、元の生育環境が *Nitzschia* sp. 8 と同じ干潟などの汽水域の砂地であるため、消化に耐える生理特性をもつと予想した。2 種目はオオミズナギドリの羽毛の珪藻試料から単離した *Thalassionema nitzschioides* である。本種は海水生の浮遊性種で、鳥の海の海水中からも出現している (Table 17)。渉禽類の体内に取り込まれる可能性は上記 2 種よりも低く、消化に対する耐性が低いと予想した。

なお、培地は 2% PES にメタケイ酸ナトリウム溶液 0.1% を加えたものを用いた。

体内環境として、体温 42°C、胃内の pH 2 を設定した。消化時間はニワトリやアヒルの 2.5–24 時間を参照し (Duke 1986)、最長 3 時間に設定した。暴露する環境として、実験開始前の環境の 20°C・pH 8 をコントロールとし、20°C・pH 2、42°C・pH 8、42°C・pH 2 の 4 種類の海水を用意した。通常、珪藻を培養する時には 20°C、pH 8、10 μmol/m²/s、L:D=12:12 の条

件に保っている。培養に用いている滅菌海水の pH は 7.8 であり、胃液と同じ環境にするため、これに塩酸を加えて pH を 2 に調整した (Duke 1986)。温度は、培養庫内の温度を 42°C に設定した。なお、実験は暗所で行い、3 回行った。

各培養株の細胞をパスツールピペットで吸い取り、13 mm 直径のオムニポアメンブレンフィルター (Merck, Germany) 上に滴下した。水分が除去された後、速やかにそれぞれの海水に全面が浸かるようにフィルターを沈めた。実験開始後、1, 2, 3 時間後に 1 枚ずつフィルターを回収した。これらのフィルター上の生細胞と死細胞を計数するために、実験前にシャーレに EvansBlue 染色液を加えたものを用意した。EvansBlue 染色液を入れたシャーレ内に沈めた。染色後 1 時間でフィルターを回収し、スライドグラス上に乗せて光学顕微鏡で観察した。生細胞と死細胞を計数することで、生存率を算出した。実験開始時点での生存率を 1 として、各経過時間の生存率を求めた。

結果

実験に用いた *Nitzschia* sp. 8 と、対照群の 2 種では、特に pH 2 に対する反応に大きな違いがあった。鳥の体内の環境に最も近い 42°C・pH 2 の環境では、対照群は 1 時間以内に死滅したのに対し、*Nitzschia* sp. 8 は 2 時間以上生存していた。

Nitzschia sp. 8 (Fig. 32)

20°C・pH 8 の条件では生存率にほとんど変化がなかった。42°C・pH 8 の条件では、わずかに減少傾向にあったが、3 時間暴露後も 90% 以上は生存し、温度の影響はほとんど受けていなかった。20°C・pH 2 の条件では、時間経過とともに徐々に生存率が減少していき、3 時間後は 36% が生存した。42°C・pH 2 の条件では、1 時間後から急激に生存率が減少し、3 時間後には 90% 以上が死滅した。

Cocconeopsis orthoneides (Fig. 33)

20℃・pH 8 の条件では生存率にほとんど変化がなかった。42℃・pH 8 の条件では、生存率にばらつきが生じたが、3 時間後には 75% 程度まで減少していた。20℃・pH 2 の条件では、1 時間時点で 95% 以上が死滅し、2 時間後にはすべて死滅した。42℃・pH 2 の条件では、1 時間後以内にすべてが死滅した。

Thalassionema nitzschioides (Fig. 34)

20℃・pH 8 の条件では生存率にほとんど変化がなかった。42℃・pH 8 の条件では、1 時間以降急激に生存率の割合が減少し、2 時間後はほとんど死滅、3 時間時点ですべてが死滅していた。20℃・pH 2 と、42℃・pH 2 の条件では、1 時間後以内にすべてが死滅した。

考察

すべての種において、珪藻の生存に大きな影響を与えていたのは pH 2 の環境であった。一方で、温度が 42℃ の環境に対しては、*Nitzschia* sp. 8 と *Cocconeopsis orthoneides* は 3 時間以上生存できることが示された。

このような生理特性の違いは、珪藻種の生育地にも現れていると考えられる。干潟では、干潮時に水が干上がる場所もある。このような場所では、直接太陽光が当たるため、高温になりやすい。特に下記の干潟の砂地表面は 40℃ 以上になることが報告されている (梶原ほか 2017)。糞から検出された種の *Nitzschia* sp. 2 は、元の生育地は不明であるが、鳥の海近辺で生育していた可能性がある。糞から未検出の *Cocconeopsis orthoneides* は干潟などの砂地に生育する種である。*Thalassionema nitzschioides* は浮遊性種で、基本的に干出した環境におかれることはない。このため、*Nitzschia* sp. 2 と *Cocconeopsis orthoneides* は 42℃ で高い耐性を示したと考えられる。pH 2 の環境に対しては、*Nitzschia* sp. 8 以外は耐性をもっていなかった。自然環境において、pH 2 (強酸性) の水域に生育する珪藻種は存在する (DeNicola 2002)。これらはいずれも温泉などの淡水域に生育する種であり、汽水域～海域に生育する種の pH に対する反応については未解明である。汽水域～海域において、pH 2 の強酸性の環境はほとんどない

め、汽水生種および海水生種は強酸性の環境下におかれることがない。よって、実験で扱った3種すべてが pH 2 の環境では長時間生きられなかったと考えられる。

珪藻以外の微細藻類においても、体内環境に対する耐性に関する知見が得られてきた。Tesson et al. (2018) は、渦鞭毛藻類 2 種の体内環境に対する耐性を調べ、栄養細胞は 15 分以上生存できなかったのに対し、休眠胞子は 240 分時点でも 50% 以上が生存していた。また、栄養細胞は pH よりも温度の上昇に弱く、41°C の環境下では 15 分以上生存できなかった。これに対し、本研究では珪藻類は栄養細胞の状態でも 2 時間以上生存し、珪藻の体内環境に対する耐性の高さが示唆された。

本実験では、胃内の pH と温度を再現し、その体内環境に最長 3 時間おいている。ここで、実際の鳥類の消化の中で、胃を通過する時間を参照して、実験で対象とした珪藻 3 種が生存する可能性について考察した。まず、鳥の消化管の中でも、胃や砂嚢は pH 2 の環境である。Nishii et al. (2016) は、消化管からの吸収性が低い二酸化チタンを用いて消化時間を推定し、二酸化チタンが鶏の砂嚢 (pH 2, ペプシン含む) に滞留する時間は 20–35 分であることを示した。また、Verkuil (1996) は渉禽類の消化時間と消化管全体の長さに対する胃の長さから、胃を通過する時間は 10 分未満であることを示した。これらの研究報告から、pH 2 の環境を通過する時間は 1 時間未満と推測される。*Nitzschia* sp. 8 は pH 2・42°C の環境下においたときに 3 時間時点でほとんどが死滅していたが、渉禽類の胃・砂嚢を 1 時間で通過した時の生存率は 75% を超えていると考えられる。一方で、対照種の *Cocconeopsis orthoneides* と *Thalassionema nitzschioides* は 1 時間以内に死滅していたが、より細かい時間スケールでどのように生存率が低下しているのかを観察する必要がある。

3-5-3. 排泄物から検出した珪藻種の消化耐性

方法

再現する環境として、胃や砂嚢 (42°C・pH 2) と腸 (42°C・pH 6) の 2 つを上げた。ニワトリ、アヒル、ガチョウにおいて、盲腸は pH 5.9–6.4、大腸は pH 6.0–6.6 であったことを参照し

た (Jamroz et al. 2002)。

餌が胃や砂嚢に滞留する時間は通過時間を 60 分と仮定し (Verkuil 1996, Nishii et al. 2016)、最長 120 分まで実験を行った。餌が腸に滞留する時間は、海鳥類では 5.8–9.6 時間とされており (Hilton et al. 2000)、マガモの盲腸には 10 時間以上滞留していることが示されている (Malone 1965)。さらに、Atkinson (1972) から、カモ類が珪藻を取り込んで 24 時間近く経った後の糞に珪藻が含まれることも示されている。これらの知見から、最長 24 時間まで実験を行った。

消化酵素として、胃や砂嚢を再現した環境ではペプシン (1:60000, ブタ胃粘膜由来, 富士フィルム和光純薬, 大阪) を、腸を再現した環境では α アミラーゼ (富士フィルム和光純薬, 大阪) を用意した。また、脂質を分解する酵素に対する珪藻の反応を観察するために、パンクレアチン (富士フィルム和光純薬, 大阪) も用意した。これは、リパーゼが疎水性で、海水に溶かすことができないと予想したためである。パンクレアチンには、 α アミラーゼ、トリプシン、リパーゼが含まれる。酵素は濃度や環境によって活性が異なるため、鳥の体内における分泌量は不明である。よって、先行研究で同じ酵素を用いている室内実験において、反応が速やかに進む酵素の濃度 (mg/ml) を参照して設定した。ペプシン 1:10000 が 80 μ g/ml の濃度で 5–10 分以内に血清アルブミン 400 μ g/ml を分解していたことから (加藤ら 2017)、ペプシン 1:60000 を、0.015 mg/ml に調整した。 α アミラーゼは 0.4 mg/ml の濃度において、でんぷん 1 g を分解するのに 5 分かかったことから (井桁ら 2021)、この濃度に調整した。パンクレアチンは 0.6 mg/ml の時 30 分で卵白 500 μ g を分解したことから (坂井ら 1999)、この濃度に調整した。

実験に扱った種は、*Nitzschia perspicua* と *Navicula salinicola* である。*Nitzschia perspicua* は糞中から 3 回以上生存した状態で観察された種で、*Navicula salinicola* は 3 回以上死滅状態でのみ観察されている。両種ともに鳥の海の底砂に出現していた (Table 16)。通常、珪藻を培養する時には 20°C・pH 8、10 μ mol/m²/s、L:D=12:12 の条件に保っている。培地は 2% PES にメタケイ酸ナトリウム溶液 0.1% を加えたものを用いた。

実験の手順は、次の通りである。

シャーレ上に 1.5 cm 辺のプラスチック板を沈めて、板上に珪藻を付着させた。胃の環境を再現する時は、実験開始前の環境の 20°C・pH 8 をコントロールとし、20°C・pH 2、42°C・pH 2、42°C・pH 2・ペプシンの 3 種類の海水を用意した。培養に用いている滅菌海水の pH は 7.8 であり、これに塩酸を加えることで pH を 2 に調整した。温度は、培養庫内の温度を 42°C に設定した。なお、実験は暗所で行った。0, 15, 30, 60, 120 分後にそれぞれのプラスチック板を回収し、EvansBlue 染色液に浸した。腸の環境を再現する時は、実験開始前の環境の 20°C・pH 8 をコントロールとし、42°C・pH 6、42°C・pH 2・ α アミラーゼ、42°C・pH 2・パンクレアチンの 4 種類の海水を用意した。培養に用いている滅菌海水に塩酸を加えることで pH を 6 に調整した。0, 2, 4, 8, 16, 24 時間後にそれぞれのプラスチック板を回収し、Evans Blue 染色液に浸した。なお、コントロールのみ、生存率は変動しないと仮定し、実験開始時 0 分と 120 分後または 24 時間後のみプラスチック板を回収した。

染色液に浸して 1 時間後、プラスチック板を回収し、スライドグラスにのせて、板上の珪藻の生細胞・死細胞を計 300 細胞以上計数した。全細胞数のうち生細胞が占める割合を算出した。この実験は暗所で 1 回行った。

結果

Navicula salinicola

20°C・pH 8 の環境においたとき、生存率は 70–90% だった。

20°C・pH 2 の環境においたとき、15 分時点で 70% 以上が死滅し、30 分時点ですべてが死滅した。42°C・pH 2 の環境においたとき、15 分時点で 95% 以上が死滅し、30 分時点ですべてが死滅した。ペプシンを含んでいた環境でも同様にすべての細胞が 30 分以内に死滅した。

42°C・pH 6 の環境においたとき、生存率は 2 時間で 91.6%、4 時間で 85.6%、8 時間で 14.6% と徐々に減少し、16 時間ですべてが死滅していた。 α アミラーゼを加えたときも同様に 16 時間以内に死滅した。パンクレアチンを加えた環境では生存率が 2 時間で 93.8%、4 時

間で 80.4%、8 時間で 56.9%、16 時間で 6.8%、24 時間で 2.4%であった。

Nitzschia perspicua

20°C・pH 8 の環境においたとき、生存率は 80–90%だった。

20°C・pH 2 の環境においたとき、生存率は 15 分で 89.8%、30 分で 79.5%、60 分で 56.6%、120 分で 38.8%であった。42°C・pH 2 の環境においたとき、生存率は 15 分で 85.6%、30 分で 70.7%、60 分で 9.2%、120 分で 0.9%であった。ペプシンを含んだ環境では、生存率は 15 分で 57.4%、30 分で 8.2%と急激に減少し、60 分ですべて死滅した。

42°C・pH 6 の環境においたとき、生存率は 2 時間で 77.4%、4 時間で 80.7%、8 時間で 80.3%、16 時間で 73.4%、24 時間で 62.2%であった。 α アミラーゼやパンクレアチンを加えた条件では、生存率どの暴露時間においても 70–80%であった。

考察

排泄物中で生存していた *Nitzschia perspicua* と死滅していた *Navicula salinicola* では、体内環境に対する耐性に大きな違いがあった。珪藻が胃や砂嚢に滞留する時間（30 分）に対して、*N. perspicua* は 50% 以上生存することができたが、*N. salinicola* はすべて死滅した。腸の環境において、*N. perspicua* はほとんど影響を受けなかったのに対し、*N. salinicola* は 16 時間以内に死滅した。生存時間が胃の環境においたときよりも長いのは、腸の環境の pH の値が高いためと考えられる。

N. perspicua の pH 2 および pH 6 に対する生存時間の違いから、pH 2 の胃や砂嚢を生存して通過できれば排泄物中で生存状態である可能性が高いと考えられる。消化時間が長いほど珪藻は遠くに運ばれる可能性が高いため、胃や砂嚢に滞留する時間を詳細に検討する必要がある。*N. perspicua* において、42°C・pH 2・ペプシンを含む環境において、生存できる時間は 60 分未満であった。胃の長さが 8 cm、消化管全体の長さが 60 cm であることから (Verkuil 1996)、胃に 60 分滞留していた場合、消化時間は 7.5 時間となる。渉禽類の飛行速度は平均 49 km/h と推定されるため (Coleman et al. 2018)、運ばれる距離は最大 367 km と推定される。

Nitzschia perspicua と *Nitzschia* sp. 8 はどちらも排泄物中から生存状態で確認されているが、pH 2 の環境に対する耐性には違いが見られた。42°C・pH 2 の環境に 60 分おいた時点での *Nitzschia perspicua* と *Nitzschia* sp. 8 の生存率はそれぞれ 56%と 74%である。涉禽類の排泄物において *Nitzschia perspicua* は 6 個体中 3 個体から生細胞を発見し、*Nitzschia* sp. 8 は 5 個体中 3 個体から生細胞を発見した。排泄物中で生存していた種の中でも、体内環境に対する耐性が異なることが示唆された。

酵素 ペプシンに対する反応として、*Nitzschia perspicua* はペプシンを加えて胃内環境よりも生存時間が短くなった。このため、ペプシンは珪藻の生存率の低下に関わっていることが示唆された。Tesson et al. (2018) は渦鞭毛藻類 *Apocalathium malmogiense* (G. Sjöstedt) Craveiro et al. と *Peridiniopsis borgei* Lemmermann においてペプシンを加えた環境に対する反応を調べている。その結果、*A. malmogiense* は生存していたが発芽はできなかったのに対し、*P. borgei* は生存し胞子の発芽も確認されている。この実験結果は、細胞の観察では生存していると判断されても増殖能力が失われていることを示している。本実験では、体内環境においた後の珪藻の増殖能力は検証していない。増殖能の有無を考慮した場合、*N. perspicua* の耐性はペプシンを加えたときと加えていないときで大きく異なる可能性がある。

3-6. 体内経由の総合考察

本研究により新たに分かったことは、体内を通過できる種の形態的特徴と、珪藻の消化に対する耐性である。体内の消化管を通過できるのは、破碎を免れられる小型な種で、胞紋などの殻面の穴が小さい種であることが示唆された。消化耐性を調べた実験では、特に pH に対しての耐性が種によって大きく異なり、排泄物中の生存に影響を与えたと考えられた。

本項では、調査と実験結果、および鳥の体内に取り込まれる珪藻量の推定を踏まえて珪藻の「運ばれる量」を推定し、分散の可能性について考察する。

Nitzschia perspicua が水鳥類に移動する細胞数の推定

本研究では、渉禽類を対象に排泄物中の珪藻を観察し、生存種と死滅種を観察した。この2つの間に細胞の形態的な差異はなかったことから、生理的な特性の差異によって2つに分かれていると考えられた。実際に、実験により排泄物中から生存状態で観察された種は鳥の体温や弱～強酸性に強い耐性を示した (Fig. 32)。体内環境に耐性をもたない種 *Navicula salinicola* は胃内の環境に30分以上耐えられず、腸内の環境では16時間以内に死滅した。一方で、体内環境に耐性をもつ種 *Nitzschia perspicua* は胃内の環境に30分以上耐え、腸内の環境では24時間以上生存した。これらの知見を活かして、トウネンが *Nitzschia perspicua* を体内に取り込んだ場合に移動する量を推定した。

まず、*N. perspicua* は鳥の海とは異なる水域から運び込まれた種である可能性があるため、Trites et al. (2005) を参照して、砂中の珪藻の細胞数を $50\text{--}200 \times 10^3$ cells/g とした。この条件で、*N. perspicua* がトウネンの体内に取り込まれる量は、

$$2.6 \text{ mg} \times (50\text{--}200 \times 10^3 \text{ cells/g}) \times 50.3\% \times 60\text{--}120 \text{ 回} \times 6\text{--}12 \text{ 時間} = 23,540\text{--}376,646 \text{ cells/day}$$

と推測される (後藤 1988, Kuwae et al. 2008, Kuwae et al. 2012)。

次に、トウネンの体内において、珪藻が胃と砂嚢を滞留する時間を30分、腸を滞留する時間を8時間とする。*Nitzschia perspicua* において、胃と砂嚢の滞留時間に対する生存率はおよそ9%、腸を滞留する時間に対する生存率は80% (3-5-3 参照) であることが実験により示さ

れた。よって、体内を通過するまでに生存している細胞数は取り込まれた細胞数の 7.2% であると推測される。ここまでの情報をまとめると、*Nitzschia perspicua* がトウネン 1 個体により 1 日で移動する量は、

【1 日あたりの採餌量】 × 【砂中の出現頻度】 × 【体内の滞留時間に対する生存率】

によって算出され、砂中における本種の出現頻度を 10% とすると

$$23,540-376,646 \text{ cells/day} \times 10\% \times 7.2\% = 169-2,712 \text{ cells/day}$$

と推定される。

無脊椎動物を食べる涉禽類において、排泄の間隔は 25-500 秒であることが分かっている (Verkuil et al. 2006)。トウネンがおよそ 250 秒に 1 回排泄していたとすると、採餌時間 6-12 時間で 80 回から 160 回排泄されることになる。このことを考慮して、1 日で移動する細胞数を排泄回数で除すると、*Nitzschia perspicua* は 1 回の排泄でおよそ 2.1-17.0 細胞が移動していると推測される。

鳥の海を訪れるトウネンの最大個体数は、春季は 5 羽、秋季は 20 羽であった (環境省自然環境局生物多様性センター 2022)。このことから、砂中の珪藻の量に変化していないとすると、1 日でトウネンによって移動する量は春季 800-13,600 細胞、秋季 3,400-54,200 細胞と推測される。

体内経路により移動する珪藻種の特徴

体内経路により移動する可能性のある種は、合計 10 種観察した。これらは 30 μm 以下の小型な種である他、高い消化耐性をもつと考えられる。属別にみると、排泄物中の珪藻の内特に *Nitzschia* から多くの生存種を確認したのに対し (7 種中 4 種)、*Navicula* は観察された 6 種すべてが死滅していた。実験においても、*Nitzschia perspicua* と *Navicula salinicola* では消化耐性に大きな差があった。このことから、体内経路により移動しやすい分類群が存在すると考えられる。体表経路では羽毛に珪藻が付着した後は分類群に関わらず様々な種が 240 分以上生存していたため、体表経路と体内経路の移動メカニズムの違いの 1 つとして挙げられる。強酸

性の水域において、*Nitzschia* はいくつかの種が確認されており、生物量が豊富である (DeNicola 2002)。一方で、*Navicula* も同様の水域で確認されているものの、生物量はわずかである。これは、*Navicula* が強酸性の環境ではほとんど増殖できないことを示している (DeNicola 2002)。よって、珪藻種の中でも *Nitzschia* は体内経路によって運ばれやすい種が多く含まれている可能性があると考えられる。

体内経路により珪藻が分散する可能性

体内経路により分散する種は限られているが、体内環境に対する耐性をもった種であれば、体表経路よりも多くの量が移動する可能性がある。海鳥類は魚類を採餌するため、珪藻を体内に取り込む機会は渉禽類に比べると少ない。ただし、魚類の体内には珪藻の生細胞が含まれていることが示されており (小野瀬・阿部 2022)、海鳥類の体内経路により移動する珪藻種は存在すると推測される。カモ類は水草や藻類を食べるため、植物に付着する珪藻を取り込む。渉禽類の 1 種 キアシシギの飛行速度は平均 49 km/h と推定される (Coleman et al. 2018)。採餌後すぐに飛び立ち、8 時間連続で飛行した場合、珪藻は 392 km 離れた場所に移動する。水鳥類が採餌して 24 時間近く経った後の排泄物からも珪藻が含まれており (Atkinson 1972)、この場合約 1,200 km の距離を移動すると推測される。なお、この距離を移動するためには、胃や砂囊の環境により長時間耐える必要がある。実験で扱った *Nitzschia perspicua* が胃や砂囊の環境下で生存できる時間は 60 分未満だったため、長距離移動を行える珪藻種は限られていると考えられる。

Peterson & Christopher (2003) は、水生動物の *Psephenus herricki* の糞を珪藻の Chu-10 growth medium 培地に加えて増殖速度を調べ、排泄物を含む培地では全く増殖できなくなる種と、増殖し続けられる種が存在することを明らかにした。この研究報告から、渉禽類の糞に含まれていた珪藻が移動した後で増殖できるかどうかは、排泄された後の増殖能力の有無が重要であると考えられる。本研究で行った調査では、渉禽類の糞の試料の数滴分を海水中で粗培養することで、生存種を検出した。つまり、これらの生存種は排泄された後も新しい生育地

で増殖できることが示唆された。よって、排泄物の粗培養により増殖した *Cyclotella atomus*、*Cyclotella striata*、*Diploneis smithii*、*Nitzschia frustulum*、*Nitzschia perspicua*、*Nitzschia* sp. 7、*Nitzschia* sp. 8、*Planothidium delicatulum*、*Pseudostaurosira altiplanensis*、中心類珪藻 1 の 10 種は、自然環境においても排泄物中で増殖能力を十分にもつと推測される。

第4章 総合考察

4-1. 本研究における新知見と有用性

本研究では、野生の水鳥類の羽毛や排泄物から生きた珪藻を採集し観察した。自然環境で実際に運ばれる珪藻種を観察した研究はほとんどない。さらに様々な水鳥類から試料を集めることで、水鳥類を介して運ばれる珪藻種については充実した知見を得られた。また、珪藻の乾燥耐性や消化耐性を調べるために、室内実験を行った。水鳥類の羽毛や排泄物から得た珪藻種の生理特性を調べた研究はこれまでになく、珪藻の種による分散方法の違いを示すことにつながった。さらに、調査や実験を通して、水鳥類を介した分散における鳥と接触する段階と移動する段階が明らかになったことで、珪藻が移動する量を推定することができた。

体表経由では、海鳥類の羽毛に付着するケースにおいて

$$\begin{aligned} & \text{【海水中の珪藻の細胞密度】} \times \text{【海水生の珪藻の付着量】} \times \text{【海水中の珪藻の生存率】} \times \\ & \text{【海水中における出現頻度】} \times \text{【飛行時間に対する生存率】} \end{aligned}$$

体内経由では、渉禽類の排泄物を介して運ばれるケースにおいて

$$\begin{aligned} & \text{【堆積物 1 g あたりに含まれる細胞数】} \times \text{【採餌量】} \times \text{【砂中の出現頻度】} \times \text{【海水中の珪} \\ & \text{藻の生存率】} \times \text{【体内の滞留時間に対する生存率】} \end{aligned}$$

という計算式によって、珪藻が移動する量を求めることができる。この式は、水鳥類を介した移動に限られるが、自然環境における珪藻の細胞密度や種組成、乾燥や温度・pH に対する耐性の知見があれば、様々な珪藻種に当てはめて考えられる。つまり、水鳥類から珪藻を直接採集しなくても、移動する量を求めることができる。これまでは、微細藻類の分布や分子系統解析から、各種が分布を広げた経緯を推測してきた。本研究の知見を活かすと、水鳥類の移動経路をもとに珪藻の移動経路と移動する量を予測できる。さらに、珪藻各種が現在の分布から今後水鳥類を介して移動する距離や経路を予測することにも役立つ。この点において、本研究で得た知見は珪藻の分布拡大の経緯を紐解く上で有用であると考えられる。

4-2. 体表經由と体内經由の移動メカニズムの比較

本研究では、体表經由と体内經由の移動メカニズムを調べたことで、それぞれのケースで移動する珪藻の種やその特徴および量を解明した。

移動する種の形態については、体表經由と体内經由共に細胞サイズが小さいことが挙げられた。水鳥類を介した分散以外にも、水を介した場合、小型である方が軽く、遠くに流れやすいと推測される。サイズの小ささが小さいほど分散しやすいという考察は、Figuerola & Green (2002) や Finlay (2002) でも示されている。これらの先行研究からも、サイズの小ささは様々な方法で分散している可能性があるかと推測される。体表經由では、細胞サイズに加えて狭披針形の種が羽毛に付着しやすいことが示された。これは、本研究で初めて示されたことである。種子植物では体表經由で分散する種子は動物の体毛に付着するための突起のような構造がみられるが、種の外形は披針形から円形まで存在する (中西 1994)。付着性種において、殻に突起構造がなくても、粘液を出して基質にすぐに付着できる (2-3-5 参照)。付着した後、振り落とされずにいるためには、羽毛の細かな隙間に入り込む必要がある。そこで隙間に入りやすく振り落とされづらい形態だったのが、披針形であると考えられる。また、移動する段階まで考慮すると、体表經由はどの種も羽毛に付着すればほとんどの細胞が移動するが、体内經由で移動する種は一部である。これは、移動する過程における環境の過酷さが関わっている。羽毛上の相対湿度は 90% 以上と高く、この環境であれば多くの種は 60–120 分の飛行後も生存できることが示された。すなわち、水中でなくても、高相対湿度の環境であれば多くの珪藻にとって生存可能であり、分散の成功への影響は小さいと考えられる。これに対して、体内環境は特に強酸性であることが珪藻にとって非常に過酷であることが実験により示唆された。酸性や低 pH に対して耐性をもつ種は限られていたため、種の生理特性は分散の成功に大きな影響を与えうる。

各移動ケースにおいて、1 日で運ぶ珪藻の細胞数を算出すると、体表經由 (ウトウ・1 羽・120 分飛行) は 0.071 細胞、体内經由 (トウネン・1 羽・8 時間消化) 169–2,712 細胞である。本研究で得られた知見からは、体表經由により珪藻を運ぶ量は体内經由よりも少ないことが

示唆された。なお、珪藻が移動する量を正確に比較するためには、鳥の種類と個体群を考慮する必要がある。どの水鳥類が運ぶのかというのも珪藻が移動するメカニズムを知る上で重要な要素である。

上記の考察から、珪藻にとって、体表経由は運ばれる量はわずかであるが様々な種が移動できる方法、体内経由は限られた種が多量に移動できる方法であるといえる。

4-3. 珪藻の種類による分散方法の違い

体表経由において、*Navicula salinicola* は小型な披針形であることで羽毛に付着する機会が増え、かつ乾燥耐性の高さから、より長距離を移動する推測された。一方で、*Pteroncola inane* など乾燥耐性はなくても海水中に豊富に存在する付着性種は、羽毛に付着する機会が多く、短い距離を高頻度で移動していると考えられた。このように珪藻の種によって移動メカニズムに違いがあることは、本研究において初めて示された。

本研究の室内実験で扱った珪藻種の内、*Nitzschia perspicua* と *Navicula salinicola* は乾燥耐性と消化耐性のどちらも調べられた。*Navicula salinicola* は体表経由と体内経由のどちらの研究においても試料から確認された。本種は乾燥耐性が高く、体表経由により分散するうえで、他の種よりも確実に長距離を移動すると考えられた。一方で、消化耐性は排泄物中で生存していた種に比べると非常に低い。渉禽類の体内を通過する時間は最短で 25 分である (Verkuil 1996)。これは、軟体動物を採餌した場合の消化時間であり、渉禽類の排泄物中からは生存を確認できなかったことから、珪藻の消化時間はより長時間だったと予想される。よって、体内経由により移動する可能性はほとんどないことが示唆された。

Nitzschia perspicua は、体表経由の調査において生細胞を確認していないが、乾燥耐性の実験において他の種よりも乾燥耐性が高いことが示されている。本種は *Navicula salinicola* に比べると大型ではあるが、狭披針形で、殻面全体で基質に付着するタイプであることや渉禽類の生息地である鳥の海の底砂に 10% 以上出現していること (Table 16) から、渉禽類の羽毛に付着する機会は多いと考えられる。さらに、本種は体内環境に対しても耐性をもつことが示

された。つまり、本種は体表経由・体内経由のどちらによっても分散可能である。

種子植物では、分散の方法に適した種子の形態や生理特性をもつ (Barnea 1990, 中西 1994)。珪藻を含む微細藻類においては、そのような特徴はほとんど着目されてこなかった。珪藻においてもランダムに分散しているのではなく、ある程度種の形態や生理特性によって運ばれやすい分散方法が決まっていると推測される。今後、個々の珪藻種において形態や生理特性に関する知見を集めることで、どのような種がどの方法で分散しやすいのかといった傾向を見出せると考える。これは、珪藻が移入した際に、分散の経路を特定することにもつながる点で重要視される。

4-4. 珪藻が鳥により分布を広げる可能性

本研究では、海鳥類が営巣地近辺に滞在している間や渉禽類が調査地近辺を移動する間に起こる分散を想定した。この場合、行動範囲は狭いが水鳥類の移動回数や採餌回数が多く (Kato et al. 2003 ほか)、その分珪藻を運ぶ頻度も高いと考えられる。渡りの時には長時間飛行するため、体表経由において乾燥時間が長くなり、体内経由においては採餌の機会が少なくと考えられる。乾燥耐性や消化耐性の実験結果から、*Navicula salinicola* や *Nitzschia perspicua* など一部の種は長距離を移動することが示唆された。体表経由では、比較的乾燥に強かった *Navicula salinicola* の生存率が 180 分以降横ばいになっていることを考慮すると、鳥の渡りの時にも安定して羽毛上で生存し続ける可能性がある。*Nitzschia perspicua* は約 8 時間の消化にも耐えられることが示された。よって、水鳥類の飛行速度や行動範囲を考慮すると (Matsumoto et al. 2017, Coleman et al. 2018)、短距離移動に比べると分散の成功率は非常に低いが、渡りにより珪藻が 300 km を超える分散することが可能である。これは珪藻の新たな生育地の拡大 (Stigall 2018) だけでなく、水鳥や海鳥の行動範囲内で生育する珪藻個体群間の遺伝子交流の機会を増加させ (ベゴンら 2003)、さらなる多様性を生み出すことに繋がると考えられる。

Nitzschia perspicua と *Navicula salinicola* が水鳥類を介して運ばれる場合、生理特性の違いか

ら、*N. perspicua*の方が*N. salinicola*よりも分散する方法が多く、より分散しやすいと考えられる。水や風による移動は両種とも自然に起こっているとすると、水鳥類によって運ばれる方法が多い*N. perspicua*はより広域に分布していると予想される。ここで、2種の分布に着目する。まず、国内において、*N. salinicola*は北海道から沖縄まで幅広い分布域をもつ。その一方で、*N. perspicua*は出現報告がほとんどない。世界的にみると、*N. salinicola*はヨーロッパ、北アメリカを中心に温帯域・亜寒帯域・亜熱帯域に広く分布している。一方、*N. perspicua*は温帯域に分布しているが、まだ出現報告が少なく情報不足である。珪藻の分類が複雑であることも考慮する必要があるが、*N. salinicola*の方が広く分布していると推測される。これは、本研究から得られた考察とは反対の結果であり、要因として*N. salinicola*の運ばれた後の増殖能力の高さと、*N. perspicua*は既に分布しているにもかかわらず未発見であることの2点が考えられる。前者の要因を挙げた理由は、乾燥耐性を調べた実験で、生細胞が残っていれば、*N. perspicua*と*N. salinicola*のどちらも増殖することができたためである。ただ、*N. salinicola*は乾燥後の生存率が5%以下であっても増殖した(2-5, Fig. 17)。このことから、1細胞でも移動できれば、移動先の環境に適応して増殖できることが示唆される。後者の要因を挙げた理由は、*N. perspicua*は移動先でも生存しているものの、増殖速度は低いため、フロラ調査などで発見されにくい可能性を考慮したためである。実際に、本種は渉禽類の排泄物から高頻度で出現しているにもかかわらず、鳥の海からは確認されていない(Tables 15, 16)。このように分布が詳細にわかっていない種でも、潜在的に分布を広げる可能性のある種が、本研究の取り組みによって明らかにできる。

謝辞

本研究の海鳥類に関する調査の一部は、藤原ナチュラルヒストリー振興財団に助成いただきました。

本研究を行うにあたって、北海道大学 大学院水産科学院の綿貫豊先生には、北海道天売島をはじめとした海鳥類の調査を全面的にご協力いただいたほか、研究に関してたくさんのご助言を賜りました。ここに厚く御礼申し上げます。

北海道天売島では、北海道大学 大学院水産科学院の調査メンバーの方々にウミネコやウトウの捕獲をご協力いただきました。岩手県船越大島では、東京大学大気海洋研究所の佐藤克文先生と調査メンバーの方々に調査生活を全面的にサポートしていただき、オオミズナギドリの捕獲をご協力いただきました。新潟県粟島では、北海道大学 大学院水産科学院および名古屋大学 環境学研究科の調査メンバー、東北大学大学院 生命科学研究所の塩見こずえ先生に、オオミズナギドリの捕獲をご協力いただきました。2021-2022 年は新型コロナウイルスの影響により、離島での調査が非常に行いづらい状況であったにもかかわらず、参加させていただき、充実した調査に取り組むことができたのは、上記の海鳥類の研究をされている方々が親身に対応してくださったおかげです。誠にありがとうございます。

シギ・チドリの捕獲および排泄物の採集は、東北大学大学院 生命科学研究所の田谷昌仁様、鳥類標識協会の細谷淳様の2名にご協力いただきました。突然のお願いであったにもかかわらず、快く対応してくださったおかげで、十分な試料を得ることができました。厚くお礼申し上げます。

本研究室にて、菅原一輝様には珪藻の培養株の一部をご提供いただきました。室内実験に協力いただいたことを感謝申し上げます。そして、藻類学研究室の皆さまに日々支えていただいたことで、充実した研究生活を送ることができました。皆さまのご厚情に深く感謝申し上げます。

本論文の副査を努めていただき、丁寧にご指導くださった神谷充伸先生、片野俊也先生、

今 孝悦先生に深謝いたします。東京海洋大学大学院の鈴木秀和先生には学部4年生時から長い間ご指導いただき、多大な助言を賜りました。最後まで楽しく研究に取り組むことができたのは、鈴木先生のご指導のおかげです。ここに厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Agustí, S., & Sánchez, M. C. 2002. Cell viability in natural phytoplankton communities quantified by a membrane permeability probe. *Limnol. Oceanogr.* 47: 818–828.
- Aoyama, Y., Kawakami, K. & Chiba, S. 2012. Seabirds as adhesive seed dispersers of alien and native plants in the oceanic Ogasawara Islands, Japan. *Biodivers. Conserv.* 21: 2787–2801.
- Apoya-Horton, M. D., Yin, L., Underwood, G. J. & Gretz, M. R. 2006. Movement modalities and responses to environmental changes of the mudflat diatom *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 42: 379–390.
- Atkinson, K. M. 1971. Further experiments in dispersal of phytoplankton by birds. *Wildfowl* 22: 98–99.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. & Friedman, J. 1990. Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos* 57: 222–228.
- Bennett, A. G. 1920. On the occurrence of diatoms on the skin of whales. *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 91: 352–357.
- ベゴン, M.・ハーパー, J.L.・タウンSEND, C.R. (著), 堀道尾 (監) 2003. 生態学—個体・個体群・群集の科学. pp. 202–244. 京都大学学術出版会, 京都.
- Bursa, A. 1963. Phytoplankton in coastal waters of the Arctic Ocean at Point Barrow, Alaska. *Arctic* 16: 239–262.
- Casteleyn, G., Leliaert, F., Backeljau, et al. 2010. Limits to gene flow in a cosmopolitan marine planktonic diatom. *PNAS* 107: 12952–12957.
- Carquist, S. 1974. Long-distance dispersal: Evidence and implications. In: *Island biology*. pp. 45–96. Columbia University Press. New York and London.
- Coleman, J. T., Milton, D. A., & Akutsu, H. 2018. The migratory movements of Grey-tailed tattler *Tringa brevipes* from Moreton bay. *Stilt*. 72: 2–8.
- Coughlan, N. E., Kelly, T. C., Davenport, J. & Jansen, M. A. K. 2015. Humid microclimates within the

- plumage of mallard ducks (*Anas platyrhynchos*) can potentially facilitate long distance dispersal of propagules. *Acta Oecologica* 65: 17–23.
- Cunze, S., Heydel, F. & Tackenberg, O. 2013. Are plant species able to keep pace with the rapidly changing climate? *PLoS One* 8: e67909.
- DeNicola, D. M. 2000. A review of diatoms found in highly acidic environments. *Hydrobiologia* 433: 111–122.
- Duke, G.E., G.A. Petrides, and R.K. Ringer. 1968. Chromium-51 in food metabolizability and passage rate studies with the ring-necked pheasant. *Poult. Sei.* 48: 1356–1364.
- Duke, G. E. 1986. Alimentary canal: secretion and digestion, special digestive functions, and absorption. In: Sturkie, P. D. (Ed.) *Avian physiology*, pp. 289–302. Academic Press. United States.
- Durbin, E. G. 1978. Aspects of the biology of resting spores of *Thalassiosira nordenskiöldii* and *Detonula confervacea*. *Mar. Biol.* 45: 31–37.
- 江川隆昭・鈴木秀和・神谷充伸・田中次郎・南雲保 2018. 北海道石狩湾産海藻付着性種相とその特徴. *Diatom* 34: 81.
- Elner, R. W., Beninger, P. G., Jackson, D. L., & Potter, T. M. 2005. Evidence of a new feeding mode in western sandpiper (*Calidris mauri*) and dunlin (*Calidris alpina*) based on bill and tongue morphology and ultrastructure. *Mar. Biol.* 146: 1223–1234.
- Figuerola, J., & Green, A. J. 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biol.* 47: 483–494.
- Finlay, B. J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296: 1061–1063.
- Forney, C. F., & Brandl, D. G. 1992. Control of humidity in small controlled-environment chambers using glycerol-water solutions. *Horttechnology* 2: 52–54.
- 福井大介・北辻さほ・池田勉・志賀直信・山口篤 2010. 北海道忍路湾におけるネット植物プランクトン群集の長期変動（1984–2004年）. *日本プランクトン学会報* 57: 30–40.
- Garrod, A., Yamamoto, S., Sakamoto, K. Q., & Sato, K. 2021. Video and acceleration records of streaked

- shearwaters allows detection of two foraging behaviours associated with large marine predators. PLoS One 16: e0254454.
- Giraudeau, M., Duval, C., Guillon, N., Bretagnolle, V., Gutierrez, C., & Heeb, P. 2010. Effects of access to preen gland secretions on mallard plumage. *Naturwissenschaften* 97: 577–581.
- Glaser, K., & Karsten, U. 2020. Salinity tolerance in biogeographically different strains of the marine benthic diatom *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae). *J. Appl. Phycol.* 32: 3809–3816.
- 後藤敏一 1988. 珪藻試料の死細胞含有率. *日本水処理生物学会誌* 24: 132–134.
- Hawes, N. A., Taylor, D. I. & Schiel, D. R. 2017. Transport of drifting fucoid algae: nearshore transport and potential for long distance dispersal. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 490: 34–41.
- Hilton, G. M., Furness, R. W. & Houston, D. C. 2000. A comparative study of digestion in North Atlantic seabirds. *J. Avian Biol.* 31: 36–46.
- Holmes, R. W. & Croll, D. A. 1984. Initial observations on the composition of dense diatom growths on the body feathers of three species of diving seabirds. In: *Proceeding of the 7th Diatom Symposium*. Mann, D. G. (ed.), pp. 265–277. Otto Koeltz. Koenigstein.
- Ichimi, K., Kawamura, T., Yamamoto, A., Tada, K. & Harrison, P. J. 2012. Extremely high growth rate of the small diatom *Chaetoceros salsgineum* isolated from an estuary in the eastern seto inland sea, Japan. *J. Phycol.* 48: 1284–1288.
- Ishii, K. I. & 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.
- 井桁千恵子・石北未来・榮昭博 2021. α -アミラーゼ活性測定法の改良とブタ膀胱および菌由来の α -アミラーゼ活性に及ぼす食塩添加の影響. *桐生大学紀要* 32: 101–103.
- Jamroz, D., Wiliczekiewicz, A., Orda, J., Wiertelcki, T. & Skorupińska, J. 2002. Aspects of development of digestive activity of intestine in young chickens, ducks and geese. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 86: 353–366.
- 梶原直人・手塚尚明・浜口昌巳 2017. 大分県中津干潟における地温とアサリ着底稚貝個体数の

- 変動特性. 日本水産工学会誌 53: 149–157.
- Kang, J. S., Kang, S. H., Lee, J. H., Chung, K. H. & Lee, M. Y. 1997. Antarctic Micro-and Nano-Sized Phytoplankton Assemblages in the Surface Water of Maxwell Bay During the 1997 Austral Summer. Korean J. Polar Res. 8(1,2): 35–45.
- 環境省自然環境局生物多様性センター 2017. 平成 28 年度 モニタリングサイト 1000 海鳥類調査報告書. 環境省, 東京.
- 環境省自然環境局生物多様性センター 2022. 令和 3 年度 モニタリングサイト 1000 シギ・チドリ類調査報告書. 環境省, 東京.
- Kato, A., Watanuki, Y. & Naito, Y. 2003. Foraging behaviour of chickrearing rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* at Teuri Island, Japan, determined by acceleration-depth recording micro data loggers. J. Avian Biol. 34: 282–287.
- 加藤良一, 木村孝真, 土井正路, 長根智洋 & 鈴木拓史 2017. 購入したタンパク質定量試薬を用いてのペプシンの酵素反応の教材化. 山形大学紀要. 16: 11–20.
- Kato-Unoki, Y., Kurihara, A., Kuge, T., Shimasaki, Y., Suzawa, Y. & Mayama, S. 2022. Genetic evidence for the invasion of *Cymbella janischii* (A. Schmidt) De Toni, 1891 in Japan. BioInvasions Rec. 11: 409–415.
- Kazama, K., Nishizawa, B., Tsukamoto, S., Gonzalez, J. E., Kazama, M. T. & Watanuki, Y. 2018. Male and female Black-tailed Gulls *Larus crassirostris* feed on the same prey species but use different feeding habitats. J. Ornithol. 159: 923–934.
- Kim, G. H., Moon, K. H., Kim, J. Y., Shim, J. & Klochkova, T. A. 2014. A revaluation of algal diseases in Korean Pyropia (Porphyra) sea farms and their economic impact. Algae 29: 249–265.
- Kelly, S. R. 2009. The Origin, genetic diversity and taxonomy of the invasive diatom *Didymosphenia geminata* (Bacillariophyceae) in New Zealand, Master's thesis, New Zealand University of Waikato, Hamilton.
- 小宮義孝. 1958. 糞便内に現われた珪藻様物体について. 寄生虫学雑誌 7: 78–80.

- Kristiansen, J. 1996. Dispersal of freshwater algae – a review. *Hydrobiologia* 336: 151–157.
- Kubo, A., Takahashi, A., Thiebot, J.-B. & Watanuki, Y. 2018. Rhinoceros auklet pair-mates migrate independently but synchronize their foraging activity during the pre-laying period. *Ibis* 160: 832–845.
- Kuwata, A. & Tsuda, A. 2005. Selection and viability after ingestion of vegetative cells, resting spores and resting cells of the marine diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, by two copepods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 322: 143–151.
- Kuwae, T., Beninger, P. G., Decottignies, P., Mathot, K. J., Lund, D. R. & Elner, R. W. 2008. Biofilm grazing in a higher vertebrate: the western sandpiper, *Calidris mauri*. *Ecology* 89: 599–606.
- Kuwae, T., Miyoshi, E., Hosokawa, et al. 2012. Variable and complex food web structures revealed by exploring missing trophic links between birds and biofilm. *Ecol. Lett.* 15: 347–356.
- 桑江朝比呂 & 三好英一. 2012. 小型涉禽類における未知の餌の探究を通じた干潟生態系の再生. 土木学会論文集 B2 (海岸工学), 68: I_1176–I_1180.
- Levey, D. J., Bolker, B. M., Tewksbury, J. J., Sargent, S. & Haddad, N. M. 2005. Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science* 309: 146–148.
- Leone, P. B., Cerda, J., Sala, S. & Reid, B. 2014. Mink (*Neovison vison*) as a natural vector in the dispersal of the diatom *Didymosphenia geminata*. *Diatom Res.* 29: 259–266.
- Lovas-Kiss, Á., Sánchez, M. I., Wilkinson, D. M., Coughlan, N. E., Alves, J. A. & Green, A. J. 2019. Shorebirds as important vectors for plant dispersal in Europe. *Ecography* 42: 956–967.
- Majewska, R., Kociolek, J. P., Thomas, E. W., De Stefano, M., Santoro, M., Bolaños, F. & Van de Vijver, B. 2015a. *Chelonicola* and *Poulinea*, two new gomphonemoid diatom genera (Bacillariophyta) living on marine turtles from Costa Rica. *Phytotaxa* 233: 236–250.
- Majewska, R., Santoro, M., Bolaños, F., Chaves, G. & De Stefano, M. 2015b. Diatoms and other epibionts associated with olive ridley (*Lepidochelys olivacea*) sea turtles from the Pacific Coast of Costa Rica. *PloS One* 10: 0130351.

- Malone, C. R. 1965. Dispersal of plankton: rate of food passage in mallard ducks. *The Journal of Wildlife Management* 29: 529–533.
- Malviya, S., Scalco, E., Audic, S., et al. 2016. Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. *PNAS* 113: E1516–E1525.
- Mann, D. G. & Vanormelingen, P. 2013. An inordinate fondness? The number, distributions, and origins of diatom species. *J. Eukaryot. Microbiol.* 60: 414–420.
- Manning, F. S., Curtis, P. J., Walker, I. R. & Pither, J. 2021. Potential longdistance dispersal of freshwater diatoms adhering to waterfowl plumage. *Freshw. Biol.* 66: 1136–1148.
- Matsumoto, S., Yamamoto, T., Yamamoto, M., Zavalaga, C. B. & Yoda, K. 2017. Sex-related differences in the foraging movement of streaked shearwaters *Calonectris leucomelas* breeding on Awashima Island in the Sea of Japan. *Ornithol. Sci.* 16: 23–32.
- 松岡 聡・吉松定昭・小野哲・一見和彦・藤原宗弘・本田恵二・多国邦尚 2005. 備讃瀬戸東部(香川県沿岸)におけるノリ色落ちと水質環境. *沿岸海洋研.* 43: 77–84.
- Moreno-Rueda, G. 2017. Preen oil and bird fitness: a critical review of the evidence. *Biol. Rev.* 92: 2131–2143.
- Mu, T., Tomkovich, P. S., Loktionov, E. Y., Syroechkovskiy, E. E. & Wilcove, D. S. 2020. Tracking the migration of red-necked stint *Calidris ruficollis* reveals marathon flights and unexpected conservation challenges. *J. Avian Biol.* 51(11).
- 中西弘樹 1994. 散布体と散布様式. 種子はひろがる 種子散布の生態学, pp. 12–20. 平凡社. 東京.
- 中西弘樹 1999. 鳥散布果実の色と大きさ. 種子散布〈助け合いの進化論 1〉鳥が運ぶ種子. 上田 恵介 (編), pp. 41–49. 築地書館. 東京.
- Nagai, S., Nishitani, G., Sakamoto, S., Sugaya, T., Lee, C. K., Kim, C. H. & Yamaguchi, M. 2009. Genetic structuring and transfer of marine dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* in Japanese and Korean coastal waters revealed by microsatellites. *Mol. Ecol.* 18: 2337–2352.
- 南雲保 1995. 簡単で安全な珪藻被殻の洗浄法. *Diatom* 10: 88.

- Nishii, M., Yasutomi, M. & Sone, Y. 2016. Effects of a whole-grain paddy rice diet on the pH distribution in the gizzard and retention time of digesta in the crop of broiler chicks. *The Journal of Poultry Science* 53: 181–191.
- Olenina, I., Hajdu, S., Edler, L. et al. 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic sea. *HELCOM Baltic Sea Environment Proceedings* 106.
- Okado, J. & Watanuki, Y. 2023. Flight altitudes of chick-rearing rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* measured by GPS Logger. *Mar. Ornithol.* 51: 109–114
- 小野瀬真勇・阿部信一郎 2022. 雑食性魚類シマヨシノボリの糞中に含まれる微細藻類生細胞. *藻類* 70: 68.
- 長田敬五・南雲保. 2001. 珪藻研究入門. *日本歯科大学紀要 一般教育系* 30: 131–141.
- Pantazidou, A., Louvrou, I. & Economou-Amilli, A. 2006. Euendolithic shell-boring cyanobacteria and chlorophytes from the saline lagoon Ahivadolimni on Milos Island, Greece. *Eur. J. Phycol.* 41: 189–200.
- Peterson, Christopher G. & Jones, Tracy L. 2003. Diatom viability in insect fecal material: comparison between two species, *Achnantheidium lanceolatum* and *Synedra ulna*. *Hydrobiologia* 501: 93–99.
- Prasad, A. K. S. K., Livingston, R. J. & Ray, G. L. 1989. The marine epizoic diatom *Falcula hyaline* from Choctawhatchee Bay, the northeastern Gulf of Mexico: frustule morphology and ecology. *Diatom Res.* 4: 119–129.
- Proctor, V. W. 1968. Long-distance dispersal of seeds by retention in digestive tract of birds. *Science* 160: 321–322.
- Proctor, Vernon W. 1959. Dispersal of fresh-water algae by migratory water birds. *Science* 130: 623–624.
- Provasoil, L. 1966. Media and prospects for the cultivation of marine algae. In: Watanabe, A. and Hattori, A. (Eds) *Cultures and Collections of algae. Proceedings of the US-Japan conference held at Hakone.* pp. 63–75. *Jpn. Soc. Plant. Physiol.*
- Reisser, J., Shaw, J., Hallegraeff, G., et al. 2014. Millimeter-sized marine plastics: a new pelagic habitat

- for microorganisms and invertebrates. *PloS One* 9: e100289.
- Round, F. E. 1984. *The Ecology of Algae*. Cambridge University Press, London.
- Saito, T., Tatani, M., Odaya, Y. & Chiba, S. 2023. Direct evidence for intercontinental dispersal of a snail via a bird. *Ecography* 2023: e06771.
- 坂井堅太郎・牛山優・真鍋祐之. 1999. 生および加熱凝固卵白のペプシンおよびパンクレアチンによる卵白タンパク質成分の消化性. *日本小児アレルギー学会誌* 13: 36–42.
- Schlichting, H. E. 1960. The role of waterfowl in the dispersal of algae. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 79: 160–166.
- Schulte, Nicholas O., et al. 2022. Blowin' in the wind: Dispersal, structure, and metacommunity dynamics of aeolian diatoms in the McMurdo Sound region, Antarctica. *J. Phycol.* 58: 36–54.
- Slatkin M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787–792.
- 嶋田陽一・大和田真紀・高木省吾. 2019. 風圧流の影響が大きい漂流ブイの移動: 天皇海山列からカナダ西海岸まで. *土木学会論文集 B2 (海岸工学)* 75: I_985–I_989.
- Shiomi, K., Yoda, K., Katsumata, N. & Sato, K. 2012. Temporal tuning of homeward flights in seabirds. *Anim. Behav.* 83: 355–359.
- Souffreau, C., Vanormelingen, P., Verleyen, E., Sabbe, K. & Vyverman, W. 2010. Tolerance of benthic diatoms from temperate aquatic and terrestrial habitats to experimental desiccation and temperature stress. *Phycologia* 49: 309–324.
- Spear, L. B. & Ainley, D. G. 1997. Flight speed of seabirds in relation to wind speed and direction. *Ibis* 139: 234–251.
- Takahashi, A., Ito, M., Suzuki, Y., Watanuki, Y., Thiebot, J. B., Yamamoto, T. & Kuwae, T. 2015. Migratory movements of rhinoceros auklets in the northwestern Pacific: connecting seasonal productivities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 525: 229–243.
- 田中信彦 1987. 天然餌料としての付着性種とその培養. *水産土木* 24: 37–41.
- 田中正明 2009. アマモ (*Zostera marina* Linnaeus) に付着する珪藻類について. *四日市大学環境情*

報論集, 12: 1–12.

寺阪隆・南雲保・田中次郎. 2005. 海産羽状目珪藻 *Licmophora* の本邦産汎布種 4 種の分布と形態. *Diatom.* 21: 91-105.

Tesson, S. V., Weißbach, A., Kremp, A., Lindström, Å. & Rengefors, K. 2018. The potential for dispersal of microalgal resting cysts by migratory birds. *J. Phycol.* 54: 518–528.

Trites, M., Kaczmarska, I., Ehrman, J. M., Hicklin, P. W. & Ollerhead, J. 2005. Diatoms from two macro-tidal mudflats in Chignecto Bay, upper Bay of Fundy, New Brunswick, Canada. *Hydrobiologia* 544: 299–319.

Verkuil, Y. & Burg, D. 1996. Stomach-pumping of waders does not necessarily provide more information on diet than faecal analysis. *Bulletin-Wader Study Group Bull* 79: 60–63.

Verkuil, Y., Dekinga, A., Koolhaas, A., van der Winden, J., van der Have, T.M. & Chernichko, I.I. 2006. Migrating broad-billed sandpipers achieve high fuelling rates by taking a multi-course meal. *Wader Study Group Bull* 110: 15–20.

Viličić, D. 1989. Phytoplankton population density and volume as indicators of eutrophication in the eastern part of the Adriatic Sea. *Hydrobiologia* 174: 117–132.

渡辺貫太郎. 1964. 北海道周辺の海況および気象の特色. *沿岸海洋研究* 3: 23-30.

Werner, D. 1977. *The Biology of Diatoms*. Blackwell Scientific, Oxford.

Yamamoto, T., Takahashi, A., Katsumata, N., Sato, K. & Trathan, P. N. 2010. At-sea distribution and behavior of streaked shearwaters (*Calonectris leucomelas*) during the nonbreeding period. *The Auk*. 127: 871–881.

Yamashiro, H., Mikame, Y. and Suzuki, H. 2012. Localized outbreak of attached diatoms on the coral *Montipora* due to low-temperature stress. *Sci. Rep.* 2: 552.

Yoda, K., Tomita, N., Mizutani, Y., Narita, A. & Niizuma, Y. 2012. Spatio-temporal responses of black-tailed gulls to natural and anthropogenic food resources. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 466: 249–259.

湯本貴和 1999. 動物は種子散布とどのように関わっているか? 種子散布研究の目的と方法. 上

田恵介 (編) 種子散布 助け合いの進化論 〈1〉 鳥が運ぶ種子: 1-16. 築地書館. 東京.

Table 1. ウトウの羽毛に付着する珪藻と各種の細胞数.

細胞数 (出現頻度: %)	2018											2019						平均値						
	5/30	5/24	5/28	5/27	5/21	5/19	5/28	5/19	5/27	5/16	5/17	5/20	5/25	5/17	5/20	7/10	7/9		7/11	7/12	7/17	7/17	平均値	
ウトウの個体番号	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	平均値
海水生																								
<i>Berkeleva rutilans</i>					3.5 (3.5)		1.0 (1.1)				2.0 (3.2)	0.5 (0.8)	4.0 (8.1)			1.0 (5.7)								0.7 (1.3)
<i>Cocconeis costata</i>	4.0 (1.3)	3.0 (1.9)	2.5 (1.7)	1.5 (0.9)	1.0 (0.5)	0.5 (1.1)	1.0 (1.7)	0.5 (4.6)	3.0 (1.9)	3.0 (4.6)	0.5 (1.9)	2.0 (4.6)	0.5 (1.3)	2.0 (12.9)										1.3 (2.1)
<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i>	1.5 (0.5)	1.5 (0.9)	1.0 (0.6)		1.0 (1.0)		1.0 (1.7)	0.5 (3.2)	2.0 (0.8)						0.5 (1.3)	0.5 (2.9)								0.7 (0.8)
<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i>																		0.5 (3.1)						0.1 (0.5)
<i>Craspedostauros britannicus</i>									29.0 (41.2)	8.5 (12.7)					0.5 (1.3)	4.0 (53.1)								2.5 (6.4)
<i>Fragilaria striatula</i>					1.0 (0.9)				1.0 (1.3)	0.5 (0.7)					1.0 (2.6)									0.2 (0.3)
<i>Gomphoseptatum aestuarii</i>					1.0 (1.0)		1.0 (1.1)	1.0 (1.4)	1.0 (1.9)	1.5 (1.4)	1.0 (1.9)													0.4 (0.5)
<i>Licmophora communis</i>	200.5 (67.6)	95.5 (58.9)	97.5 (63.3)	82.5 (45.0)	45.0 (55.1)	52.0 (60.9)	54.0 (46.6)	40.0 (24.3)	50.0 (60.9)	17.0 (27.8)	18.5 (36.7)	21.0 (18.0)	9.0 (61.2)	28.0 (58.3)	20.5 (37.1)	6.0						1.0 (13.1)		0.1 (2.1%)
<i>Licmophora gracilis</i>	28.5 (9.6)	24.0 (14.7)	20.0 (12.9)	14.0 (9.9)	1.0 (0.9)	2.5 (7.1)	8.5 (9.5)	6.0 (7.1)	3.0 (3.7)	1.0 (1.4)	1.5 (2.4)	3.5 (7.1)	5.5 (12.2)	7.5 (21.2)										7.6 (7.0)
<i>Licmophora paradoxax</i>	19.5 (6.6)	13.0 (8.1)	9.5 (6.2)	6.5 (5.3)	19.0 (19.0)	3.5 (1.1)	1.0 (1.1)	1.0 (3.7)	1.0 (1.1)	2.0 (3.0)	5.0 (7.4)	5.0 (8.6)	3.5 (7.1)	5.0 (10.7)	1.5 (4.0)									5.6 (5.5)
<i>Nagumoea</i> sp.	1.0 (0.6)																	0.5 (3.1)						<0.1 (1.7)
<i>Navicula salinicola</i>	0.5 (0.3)				2.5 (2.6)	1.0 (1.6)	1.5 (6.5)	5.5 (3.2)	4.0 (5.6)	2.0 (3.2)	1.5 (2.8)				1.5 (4.0)									1.1 (1.6)
<i>Proschkinia</i> sp.						1.0 (1.0)				1.5 (2.1)														0.2 (0.2)
<i>Pteroncola hiane</i>	34.0 (11.4)	17.5 (10.8)	15.5 (10.0)	6.5 (5.3)	11.5 (11.5)	18.0 (19.1)	15.0 (16.8)	16.5 (19.1)	14.5 (17.7)	8.0 (11.3)	9.0 (13.4)	11.0 (19.2)	14.0 (28.4)	5.0 (10.7)	2.0 (6.0)	3.5 (21.4)								11.8 (13.7)
<i>Tubularia investiens</i>	3.0 (1.0)	3.5 (2.2)	2.0 (1.4)	3.0 (2.5)	8.0 (8.0)	10.0 (10.7)	10.0 (15.8)	3.0 (3.7)	1.0 (1.3)	4.5 (6.7)	9.0 (15.5)	7.0 (14.2)			1.0 (5.7)									4.0 (5.2)
<i>Seminavis</i> sp.																		1.0 (7.0)						0.1 (1.2)
淡水生																								
<i>Hantzschia amphioxys</i>	1.0 (0.3)				2.5 (2.6)		1.0 (1.1)	1.5 (0.6)	0.5 (0.6)				1.0 (1.6)	1.0 (1.9)										0.5 (1.1)
<i>Humidiphila contenta</i>					1.0 (0.6)	0.5 (0.4)	0.5 (0.5)	0.5 (0.6)	0.5 (0.7)	0.5 (0.7)														0.5 (0.6)
<i>Luticola mutica</i>	1.5 (0.5)				4.0 (2.6)	3.0 (2.5)	0.5 (0.5)	1.5 (1.6)	2.0 (2.6)	0.5 (0.7)	2.0 (3.7)													1.0 (12.5)
<i>Miyamaea recondita</i>					1.5 (1.1)		2.5 (2.9)		2.5 (3.1)															0.4 (0.4)
<i>Pinnularia</i> sp. 1	0.5 (0.3)				0.5 (0.4)			0.0 (1.1)	0.5 (0.8)	0.5 (1.9)														0.2 (0.3)
未同定種	3.5 (1.3)	3.0 (0.7)	0.0 (0.6)	1.0 (0.4)	4.5 (0.4)	4.0 (0.4)	1.5 (0.4)	0.5 (0.3)	0.5 (0.3)	0.3 (0.2)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	0.2 (0.2)	0.1 (0.1)	0.0 (0.0)	0.41±0.30						0.1 (0.1)
細胞数密度 (cells/cm ²)	297.0	162.5	154.5	123.0	100.0	94.5	89.0	86.0	82.0	70.5	66.5	57.5	49.5	46.0	35.5	16.5	7.5	89.4±66.1						17.5
緑細胞数 (cells)																								60
																								12.9±4.5

Table 2. ウミネコの羽毛に付着していた珪藻.
○は生存状態で発見されたことを示す.

採集日 (2021年)	5/11	5/11	5/11	5/14	5/14	5/14	5/19	5/19	5/22	5/24
鳥の個体番号	B01	B02	B03	B04	B05	B06	B07	B08	B09	B10
海水生										
浮遊性										
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>		○								
<i>Chaetoceros socialis</i>		○								
<i>Chaetoceros</i> sp. 1		○						○		
<i>Fragilaria</i> sp. 1			○			○				
<i>Pseudo-nitzschia americana</i>	○									
<i>Skeletonema costatum</i>		○						○		
<i>Thlassionira minima</i>			○					○	○	
付着性										
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>						○				
<i>Cylindrotheca closterium</i>		○		○						
<i>Cylindrotheca</i> sp.						○				
<i>Hyalosira</i> sp.			○			○				
<i>Licmophora communis</i>									○	○
<i>Navicula agnita</i>				○		○		○	○	○
<i>Navicula salinicola</i>								○		
<i>Navicula</i> sp. 1						○				
<i>Nitzschia</i> sp. 1								○		
<i>Pseudostriatella</i> sp.									○	
<i>Pteroncola inane</i>		○				○	○			
<i>Tabularia fasciculata</i>		○							○	
<i>Tabularia investiens</i>						○				
淡水生										
<i>Mayamaea recondita</i>								○		

Table 3. ウトウの羽毛に付着していた珪藻。
○は生存状態で発見されたことを示す。

採集日 (2021年)	4/6	4/14	4/14	4/21	4/21	4/27	4/27	5/11	5/11	5/11	5/11	5/11	5/17	5/17	5/31
鳥の個体番号	R04	R06	R08	R11	R12	R15	R19	R25	R26	R27	R29	R30	R31	R34	R40
海水生															
浮遊性															
<i>Chaetoceros socialis</i>		○					○		○						
<i>Chaetoceros</i> sp. 1				○											
<i>Chaetoceros</i> sp. 2				○											
<i>Fragilaria</i> sp. 1				○											
<i>Skeletonema</i> sp. 1				○											
付着性															
<i>Cocconeis costata</i>															○
<i>C. shikinensis</i>		○													
<i>C. neothumensis</i> var. <i>marina</i>		○													
<i>Cylindrotheca</i> sp.							○								
<i>C. closterium</i>									○				○		
<i>Hyalosira</i> sp.					○				○						
<i>Licmophora communis</i>				○					○					○	○
<i>Navicula agnita</i>	○			○					○	○					
<i>Navicula gregaria</i>											○				
<i>Navicula salinicola</i>	○	○		○						○		○	○	○	
<i>Navicula</i> sp. 2													○		
<i>Pseudostriatella</i> sp.					○										
<i>Pteroncola inane</i>				○			○			○		○		○	○
<i>Tabularia investiens</i>				○					○				○	○	
淡水生															
<i>Luticola mutica</i>											○				

Table 4. オオミズナギドリの羽毛に付着していた珪藻。
○は生存状態で発見されたことを示す。

調査地	船越大島				栗島									
	8/25	8/26	9/25	9/25	9/25	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26
採集日 (2021年)	8/25	8/26	9/25	9/25	9/25	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26	9/26
性別	♀	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♂	♂	♀	♂	♀	♂	
鳥の個体番号	S02	S10	S27	S30	S33	S34	S35	S36	S37	S39	S41	S45	S46	
海水生														
浮遊性														
<i>Detonula confervacae</i>								○						
<i>Hyalosynedra laevigata</i>														○
<i>Nitzschia bicapitata</i>													○	
<i>Skeletonema</i> sp. 2		○												
<i>Skeletonema</i> sp. 3														○
<i>Thalassionema nitzschioides</i>														○
付着性														
<i>Actinocyclus subtilis</i>						○								
<i>Amphora</i> sp. 1							○							
<i>Cocconeis neothumensis</i>														○
var. marina														
<i>Navicula agnita</i>			○	○		○		○				○		
<i>Navicula tenelloides</i>				○	○									
<i>Navicula salinicola</i>			○	○		○		○	○	○	○			
<i>Navicula pseudanglica</i>			○	○		○					○			
<i>Navicula</i> sp. 3						○								
<i>Navicula</i> sp. 4												○		
<i>Nitzschia amabilis</i>						○								
<i>N. perindistincta</i>				○	○	○	○	○	○			○	○	○
<i>Nitzschia</i> sp. 2	○													
<i>Pinnularia</i> sp. 2								○						

Table 5. 2021年における天売島海岸の海水から出現した種.

○は出現したことを、色を塗った種はウミネコまたはウトウの羽毛から出現した種であることを示す.

採集日 (2021年)	4/11	4/25	5/11	5/26
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>		○	○	
<i>Coscinodiscus</i> sp. 1		○		
<i>Coscinodiscus</i> sp. 2		○		
<i>Chaetoceros socialis</i>	○	○	○	
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	○	○	○	
<i>Chaetoceros</i> sp. 2		○		
<i>Chaetoceros</i> spp.	○	○	○	○
<i>Fragilaria striatula</i>		○		○
<i>Fragilaria</i> sp. 2	○	○	○	○
<i>Fragilaria</i> sp. 3		○	○	○
<i>Lioloma pacificum</i>		○		
<i>Proschkinia complata</i>		○		○
<i>Pseudo-nitzschia americana</i>			○	
<i>Pseudo-nitzschia</i> sp. 1		○		
<i>Rhizosolenia</i> spp.	○	○	○	
<i>Skeletonema costatum</i>		○		
<i>Thalassiosira</i> sp. 1		○		
<i>Thalassiosira</i> sp. 2			○	
Cyst (<i>Chaetoceros</i> spp.)		○	○	○

Table 5. 2021年における天売島海岸の海水から出現した種.

○は出現したことを、色を塗った種はウミネコまたはウトウの羽毛から出現した種であることを示す.

採集日 (2021年)	4/11	4/25	5/11	5/26
<i>Achnanthes</i> sp. 1			○	○
<i>Achnanthes</i> sp. 2				○
<i>Amphora helensis</i>	○		○	○
<i>Amphora</i> sp. 2		○		○
<i>Cocconeis californica</i>		○		○
<i>Cocconeis costata</i>	○	○	○	○
<i>Cocconeis neothumensis</i> var. <i>marina</i>	○	○	○	○
<i>Cocconeis pseudomarginata</i> var. <i>intermedia</i>	○			○
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>		○		○
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	○	○	○	
<i>Cocconeis shikinensis</i>		○		
<i>Cocconeis stauroneiformis</i>	○			○
<i>Cylindrotheca closterium</i>			○	○
<i>Cylindrotheca</i> sp. 1			○	○
<i>Delphineis surirella</i>			○	
<i>Gomphonemopsis</i> sp.	○			
<i>Gomphoseptatum aestuarii</i>	○	○	○	○
<i>Grammatophora marina</i>		○	○	○
<i>Grammatophora undulata</i> var. <i>japonica</i>				○
<i>Halamphora coffeiformis</i>	○			○
<i>Hamphora exigua</i>	○			
<i>Haslea duerrenbergiana</i>		○		
<i>Hyalosira</i> sp.	○	○	○	○
<i>Licmophora californica</i>			○	○
<i>Licmophora communis</i>	○	○	○	○

Table 5. 2021年における天売島海岸の海水から出現した種.

○は出現したことを、色を塗った種はウミネコまたはウトウの羽毛から出現した種であることを示す.

採集日 (2021年)	4/11	4/25	5/11	5/26
<i>Licmophora paradoxa</i>			○	○
<i>Licmophora</i> sp. 1		○		
<i>Meridion</i> sp.	○			
<i>Nagumoea</i> sp.	○	○		○
<i>Navicula agnita</i>	○	○	○	○
<i>Navicula directa</i>		○		○
<i>Navicula gregaria</i>	○	○	○	○
<i>Navicula salinicola</i>	○	○	○	○
<i>Navicula</i> sp. 1		○		
<i>Navicula</i> sp. 5	○	○	○	○
<i>Navicula</i> sp. 6			○	
<i>Nitzschia distans</i>				○
<i>Nitzschia perindistincta</i>	○		○	○
<i>Nitzschia</i> sp. 1				○
<i>Nitzschia</i> sp. 4	○	○	○	
<i>Nitzschia</i> sp. 5				○
<i>Nitzschia</i> sp. 6				○
<i>Pseudostriatella</i> sp.	○			
<i>Pteroncola inane</i>	○	○	○	○
<i>Rhabdonema arcuatum</i>		○		○
<i>Rhoicosphenia genuflexa</i>	○		○	○
<i>Rhoicosphenia marina</i>		○	○	○
<i>Tabularia investiens</i>	○	○	○	○
<i>Tabularia parva</i>	○		○	

Table 6. 天売島の海水中における珪藻各種の出現頻度 (%) とウミネコ・ウトウから出現した回数 (個体). 出現頻度が1.0%以上、または羽毛から出現した種のみ示した. 色を塗った種は浮遊性であることを示す.

出現種	出現頻度	出現頻度	出現回数	
	海水 2021.5.11	海水 2021.5.26	ウミネコ	ウトウ
<i>Pteroncola inane</i>	38.0	28.1	3	6
<i>Licmophora communis</i>	16.3	22.4	2	4
<i>Tabularia investiens</i>	5.4	8.2	1	2
<i>Navicula salinicola</i>	5.7	0.8	2	6
<i>Cocconeis costata</i>	3.6	5.3		1
<i>Chaetoceros socialis</i>	5.9		1	3
<i>Fragilaria</i> sp. 3	5.4			
<i>Hyalosira</i> sp.	2.5	3.3	2	5
<i>Navicula agnita</i>	1.3	6.1	4	1
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>	1.4	2.9	1	
<i>Cocconeis neothumensis</i> var. <i>marina</i>		2.2		1
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	1.1		1	2
<i>Cylindrotheca closterium</i>	0.2	0.4	1	1
<i>Cylindrotheca</i> sp.	0.2		2	2
<i>Fragilaria</i> sp. 2		1.4		

Table 7. 天売島の海水中における珪藻各種の出現頻度 (%) .
 採集日は2022年5月11日. 出現頻度が1.0%以上の種のみ示した.
 色を塗った種は浮遊性であることを示す.

出現種	出現頻度
<i>Pteroncola inane</i>	49.8
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>	11.6
<i>Cocconeis costata</i>	6.4
<i>Licmophora communis</i>	6.2
<i>Navicula salinicola</i>	8.4
<i>Tabularia investiens</i>	3.6
<i>Grammatophora marina</i>	2.0
<i>Cocconeis</i> sp. 1	1.8
<i>Gomphoseptatum aestuarii</i>	1.2
<i>Fragilaria</i> sp. 2	1.0

Table 8. 粟島の海水中における珪藻各種の出現頻度 (%) とオオミズナギドリから出現した回数 (個体). 出現頻度が1.0%以上出現した種またはオオミズナギドリ羽毛からも出現した種のみ示した. 色を塗った種は浮遊性であることを示す.

出現種	出現頻度	出現頻度	出現回数
	海水 2021.9	海水 2022.9	2021.9 オオミズナギドリ
<i>Actinocyclus subtilis</i>	0.1	0.4	1
<i>Amphora helensis</i>	1.0	2.1	
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>	9.8	0.8	
<i>Bacteriastrum furcatum</i>	4.8	1.0	
<i>Bacteriastrum hyalina</i>	2.2		
<i>Chaetoceros</i> spp.	20.6	5.6	
<i>Cocconeis convexa</i>	1.4	0.2	
<i>Cocconeis costata</i>	0.5	3.1	
<i>Cocconeis dirupta</i>	0.7	2.9	
<i>C. neothumensis</i> var. <i>marina</i>	0.7	1.6	1
<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i>	1.7		
<i>Cocconeis</i> sp. 2		3.1	
<i>Cocconeis stauroneiformis</i>		1.0	
<i>Delphineis surirella</i>		1.2	
<i>Detonula confervacea</i>	<0.1		1
<i>Hamphora exigua</i>		3.5	
<i>Hyalosira obtusangula</i>	1.2	1.0	
<i>Hyalosynedra laevigata</i>	0.7	7.2	1
<i>Licmophora</i> sp. 2		1.4	
<i>Lioloma pacificum</i>	9.8		
<i>Navicula agnita</i>		4.3	5
<i>Navicula salinicola</i>	1.7	5.2	7
<i>Navicula pseudanglica</i>	0.2	0.2	1
<i>Navicula tenelloides</i>	<0.1	<0.1	2
<i>Navicula</i> sp. 7		1.6	

Table 8. 粟島の海水中における珪藻各種の出現頻度 (%) とオオミズナギドリから出現した回数 (個体). 出現頻度が1.0%以上出現した種またはオオミズナギドリ羽毛からも出現した種のみ示した. 色を塗った種は浮遊性であることを示す.

出現種	出現頻度	出現頻度	出現回数
	海水 2021.9	海水 2022.9	2021.9 オオミズナギドリ
<i>Neosynedra provincialis</i>	0.7	1.0	
<i>Nitzschia amabilis</i>	3.6	4.3	1
<i>Nitzschia bicapitata</i>	3.8	5.4	1
<i>Nitzschia perindistincta</i>	10.5	12.2	9
<i>Pinnularia</i> sp. 2		2.1	1
<i>Psammodictyon constrictum</i>	1.0	1.9	1
<i>Proboscia alata</i>	0.2	1.0	
<i>Pteroncola inane</i>		29.7	
<i>Skeletonema costatum</i>	18.7		
<i>Skeletonema japonicum</i>		1.0	
<i>Skeletonema</i> sp. 4	1.4		
<i>Tabularia parva</i>	2.2	4.1	
<i>Tabularia investiens</i>		3.7	
<i>Thalassiosira</i> sp. 1	1.9	2.3	
<i>Thalassiosira</i> sp. 2	1.2	0.8	
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	13.2	3.5	1

Table 9. 水鳥類の羽毛の洗浄面積. 数値の単位は cm².

鳥の種類	顔周り	腹	尾	合計
ウミネコ	32	88	37	157
ウトウ	40	60	12	112
オオミズナギドリ	33	110	66	209
イソシギ	3	18	8	29
オオソリハシシギ	13	43	24	80
キアシシギ	8	28	12	48
キョウジョシギ	6	13	8	27
クサシギ	6	21	17	44
ソリハシシギ	8	22	4	34
チュウシャクシギ	16	44	18	78
メダイチドリ	6	21	13	40

Table 10. ウミネコの羽毛に付着した細胞数.

鳥の 個体番号	採集日 (2022年)	生細胞数 (cells/羽)	死細胞数 (cells/羽)
B11	5/12	2	15
B12	5/12	0	9
B13	5/12	0	0
B14	5/12	1	10
B15	5/13	0	0
B16	5/13	0	12
B17	5/16	5	25
B18	5/16	0	24
B19	5/17	1	15
B20	5/17	2	7
B21	5/17	0	4
B22	5/17	4	3
平均値		1.3	10.3

Table 11. ウトウの羽毛に付着した細胞数.

鳥の個体番号	採集日 (2022年)	生細胞数 (cells/羽)	死細胞数 (cells/羽)
R41	5/6	3	6
R42	5/6	2	5
R43	5/8	2	8
R44	5/8	0	10
R45	5/8	3	6
R46	5/8	0	3
R47	5/8	2	13
R48	5/8	2	9
R49	5/10	4	9
R50	5/12	3	19
R51	5/12	2	13
R52	5/12	0	1
R53	5/16	0	10
R54	5/16	0	4
R55	5/16	0	6
平均値		1.5	8.1

Table 12. オオミズナギドリの羽毛に付着した細胞数.

鳥の 個体番号	性別	採集日 (2022年)	生細胞数 (cells/羽)		合計
			<i>Nitzschia</i> sp. 3	その他	
S47	不明	9/21	0	1	1
S48	不明	9/21	2	0	2
S49	♀	9/21	1	1	2
S50	♀	9/24	5	0	5
S51	♀	9/24	2	1	3
S52	♀	9/26	3	1	4
S53	♀	9/25	1	1	2
S54	♀	9/26	0	0	0
S55	♀	9/26	0	3	3
S56	♀	9/26	0	1	1
S57	♂	9/26	0	0	0
S58	♂	9/28	2	0	2
S59	♂	9/28	2	4	6
S60	♂	9/29	1	1	2
S61	♀	9/29	4	1	5
平均値			1.5	1.0	2.5

Table 13. 鳥の海で捕獲したシギ類の羽毛に対する付着量と出現種.

鳥の種類 (個体番号)	採集日 (2022年)	生細胞数 (cells/羽)	死細胞数 (cells/羽)
イソシギ (1)	5/24	0	6
イソシギ (2)	9/11	6	45
オオソリハシシギ	5/24	2	9
キアシギ (1)	5/23	1	4
キアシギ (2)	5/23	5	33
キアシギ (3)	5/23	1	12
キアシギ (4)	5/23	2	4
キアシギ (5)	5/23	4	19
キアシギ (6)	5/24	1	4
キアシギ (7)	9/11	5	10
クサシギ	9/10	0	11
キョウジョシギ (1)	5/23	15	123
キョウジョシギ (2)	5/24	5	12
ソリハシシギ (1)	9/10	1	6
ソリハシシギ (2)	9/10	3	15
ソリハシシギ (3)	9/11	25	47
チュウシャクシギ (1)	5/23	7	28
チュウシャクシギ (2)	5/23	3	11
トウネン (1)	5/23	2	8
トウネン (2)	9/10	0	2
トウネン (3)	9/11	1	58
トウネン (4)	9/11	7	17
トウネン (5)	9/11	1	16
メダイチドリ	9/10	1	7
平均値		4.5	25.2

Table 14. 温度と相対湿度とVPD.

場所	羽幌 5月	稚内 5月	新潟 9月	函館 9月	仙台 5月	仙台 9月
温度	12.1	9.9	23.1	19.6	13.1	20.0
相対湿度	78.0	82	75.0	76.5	75.0	74.5
VPD	0.31	0.22	0.70	0.54	0.38	0.60

場所	ウトウ 羽毛	オオミズナギドリ 羽毛	実験 1-1	実験 1-2	実験 2
温度	9.1	19.1	25.3	21.6	20.9
相対湿度	97.5	90.7	78.7	73.8	93.6
VPD	0.04	0.21	0.69	0.68	0.16

Table 15. 2022年に鳥の排泄物から出現した珪藻-1.

○は粗培養により増殖した種、×は殻のみを確認した種を示す.

キアシ: キアシシギ, メダイ: メダイチドリ, ソリハシ: ソリハシシギ, アカアシ: アカアシシギ.

鳥の種類 (採集日)	キアシ(1) (5/23)	キアシ(2) (5/24)	キアシ(3) (9/11)	アカアシ (9/10)	ソリハシ (9/10)	トウネン (9/11)	メダイチ (9/11)
出現した珪藻種							
<i>Achnanthes</i> sp. 3		×		×	×		
<i>Anorthoneis vortex</i>		×			×	×	×
<i>Catenula adhaerens</i>			×			×	×
<i>Catenula</i> sp.						×	
<i>Cocconeis placentula</i>						×	
<i>Cocconeis costata</i>						×	
<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i>		×					
<i>Cocconeis</i> sp. 2		×	×	×	×	×	×
<i>Cocconeis</i> sp. 3		×					
<i>Cocconeis</i> sp. 4		×					
<i>Cyclotella atomus</i>		○					
<i>Cyclotella striata</i>		○					
<i>Diadasmus</i> sp.		×					
<i>Diploneis crabro</i>				×			
<i>Diploneis smithii</i>				○			
<i>Fallacia</i> sp.			×			×	
<i>Gomphonemopsis</i> sp. 2					×		
<i>Gomphonemopsis</i> sp. 3						×	
<i>Grammatophora marina</i>		×					
<i>Halamphora borealis</i>				×	×	×	
<i>Halamphora</i> sp.			×			×	
<i>Halamphora exigua</i>	×		×			×	
<i>Halamphora coffeiformis</i>				×	×	×	
<i>Humidophila contenta</i>		×					
<i>Luticola mutica</i>				×			
<i>Melosira varians</i>		×					
<i>Melosira</i> sp.							×

Table 15. 2022 年に鳥の排泄物から出現した珪藻-2.

○は粗培養により増殖した種、×は殻のみを確認した種を示す.

キアシ: キアシシギ, メダイ: メダイチドリ, ソリハシ: ソリハシシギ, アカアシ: アカアシシギ.

出現した珪藻種	鳥の種類 (採集日)	キアシ(1) (5/23)	キアシ(2) (5/24)	キアシ(3) (9/11)	アカアシ (9/10)	ソリハシ (9/10)	トウネン (9/11)	メダイチ (9/11)
<i>Navicula agnita</i>			×					
<i>Navicula canalis</i>				×	×		×	
<i>Navicula gregaria</i>		×	×	×	×		×	
<i>Navicula salinicola</i>				×	×		×	
<i>Navicula</i> sp. 8					×			
<i>Navicula</i> sp. 9							×	
<i>Nitzschia frustulum</i>				×	○			
<i>Nitzschia perspicua</i>		×	×	×		○	○	○
<i>Nitzschia valdestriata</i>			×	×		×	×	
<i>Nitzschia</i> sp. 7		○	×	○	○			
<i>Nitzschia</i> sp. 8				○	×	○	×	○
<i>Nitzschia</i> sp. 9					×			
<i>Nitzschia</i> sp. 10					×			
<i>Pinnularia</i> sp. 3		×						
<i>Pinnularia</i> sp. 4					×			
<i>Planothidium delicatulum</i>				○			×	×
<i>Planothidium lilljeborgei</i>						×	×	×
<i>Planothidium septentrionale</i>			×		×		×	
<i>Planothidium</i> sp.								×
<i>Pleurosigma</i> sp.					×			
<i>Pseudogomphonema plinskii</i>							×	
<i>Pseudostaurosira altiplanensis</i>						×	○	×
<i>Rhopalodia</i> sp.					×			
<i>Seminavis recta</i>					×			
<i>Thalassiosira</i> sp. 5			×					
<i>Tryblionella apiculata</i>					×			
中心類珪藻 1				○	○			○

Table 16. 鳥の海の底砂の珪藻相. 数値は出現頻度 (%) を表す.
出現頻度が1.0%以上、または排泄物中から出現した種のみ示した.
色を塗った種は、排泄物中からも出現したことを示す.

採集日: 2022.5.25	出現頻度	採集日: 2022.9.11	出現頻度
<i>Navicula canalis</i>	46.9	<i>Catenula adhaerens</i>	20.6
<i>Nitzschia</i> sp. 7	16.9	<i>Halamphora coffeiformis</i>	10.6
<i>Navicula salinicola</i>	6.1	<i>Halamphora</i> sp.	10.6
<i>Planothidium delicatulum</i>	3.5	<i>Pseudostaurosira altiplanensis</i>	11.5
<i>Opephora mutabilis</i>	3.5	<i>Nitzschia</i> sp. 8	8.0
<i>Gomphonemopsis</i> sp. 2	2.9	<i>Navicula gregaria</i>	3.4
<i>Halamphora coffeiformis</i>	2.6	<i>Planothidium lilljeborgei</i>	5.2
<i>Cocconeis</i> sp. 2	2.0	<i>Anorthoneis vortex</i>	4.3
<i>Nitzschia valdestriata</i>	2.0	<i>Cocconeis</i> sp. 2	4.3
<i>Nitzschia</i> sp. 8	1.8	<i>Nitzschia valdestriata</i>	3.7
<i>Halamphora</i> sp.	1.2	<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	1.7
<i>Anorthoneis vortex</i>	1.2	<i>Nitzschia sigma</i>	1.7
<i>Nitzschia</i> sp. 11	1.2	<i>Pseudogomphonema</i> sp.	1.7
<i>Seminavis recta</i>	0.6	<i>Planothidium septentrionale</i>	1.4
<i>Diploneis smithii</i>	0.6	<i>Nitzschia frustulum</i>	1.2
<i>Nitzschia</i> sp. 12	0.6	<i>Nitzschia</i> sp. 10	1.2
<i>Nitzshia frustulum</i>	0.6	<i>Navicula salinicola</i>	1.2
		<i>Cocconeis placentula</i>	1.2
		<i>Pleurosira</i> sp.	1.2
		<i>Seminavis recta</i>	0.9
		<i>Nitzschia</i> sp. 13	0.9
		<i>Gomphonemopsis</i> sp. 2	0.6
		<i>Diploneis smithii</i>	0.3
		<i>Nitzschia</i> sp. 11	0.2

Table 17. 鳥の海の底海水の珪藻相. 数値は出現頻度 (%) を表す. 出現頻度が1.0%以上、または排泄物中から出現した種のみ示した. 色を塗った種は、排泄物中からも出現したことを示す.

採集日: 2022.5.25	出現頻度	採集日: 2022.9.11	出現頻度
<i>Pseudo-nitzschia</i> sp. 2	64.6	<i>Sminavis robusta</i>	16.2
<i>Cylindrotheca closterium</i>	6.6	<i>Halamphora</i> sp.	13.0
<i>Navicula salinicola</i>	5.7	<i>Nitzschia</i> sp. 10	8.7
中心類珪藻 2	4.3	<i>Navicula gregaria</i>	5.7
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	3.8	<i>Cocconeis</i> sp. 2	5.5
<i>Navicula gregaria</i>	1.4	<i>Pseudostaurosira altiplanensis</i>	4.6
<i>Navicula agnita</i>	0.9	<i>Nitzschia sigma</i>	4.1
<i>Cyclotella atomus</i>	0.9	<i>Cocconeis placentula</i>	3.9
<i>Amphora helensis</i>	0.9	<i>Seminavis recta</i>	3.6
<i>Nitzschia</i> sp. 10	0.5	<i>Planothidium septentrionale</i>	3.2
		<i>Navicula</i> sp. 10	2.7
		<i>Anorthoneis vortex</i>	2.7
		<i>Opephora mutabilis</i>	2.7
		<i>Catenula adhaerens</i>	2.5
		<i>Navicula salinicola</i>	2.3
		<i>Planothidium lilljeborgei</i>	2.3
		<i>Pseudogomphonema</i> sp.	2.1
		<i>Nitzschia</i> sp. 8	1.6
		<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	0.9
		<i>Diploneis smithii</i>	0.9
		<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	0.9
		<i>Nitzschia valdestriata</i>	0.5

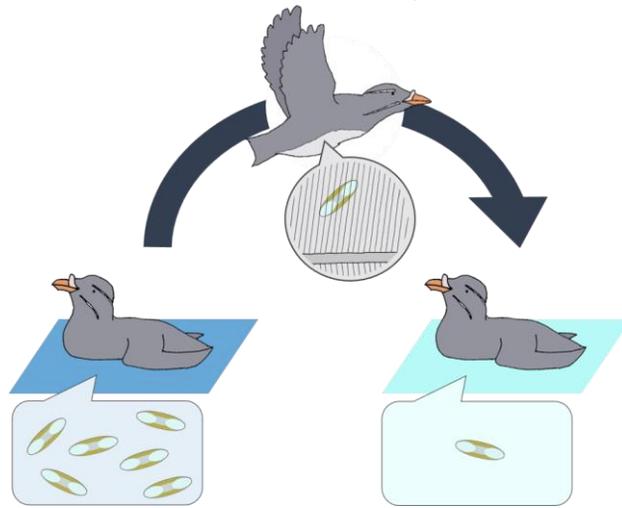


Fig. 1. 体表経由の過程を表した模式図.

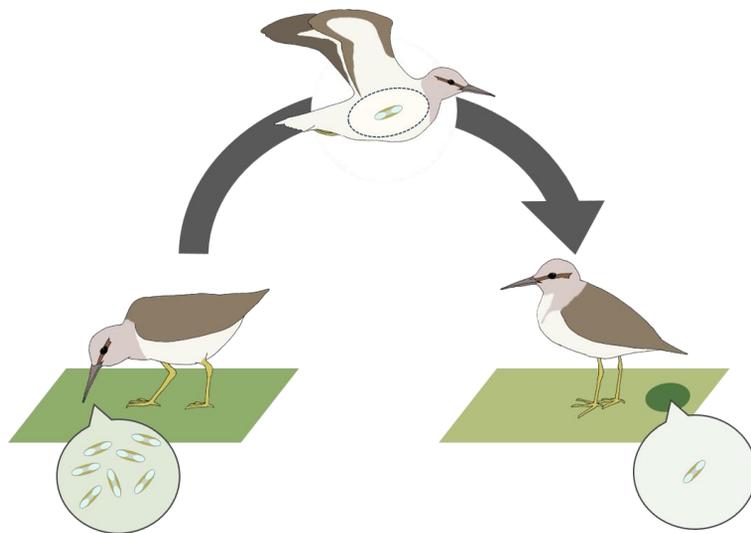


Fig. 2. 体内経由の過程を表した模式図.

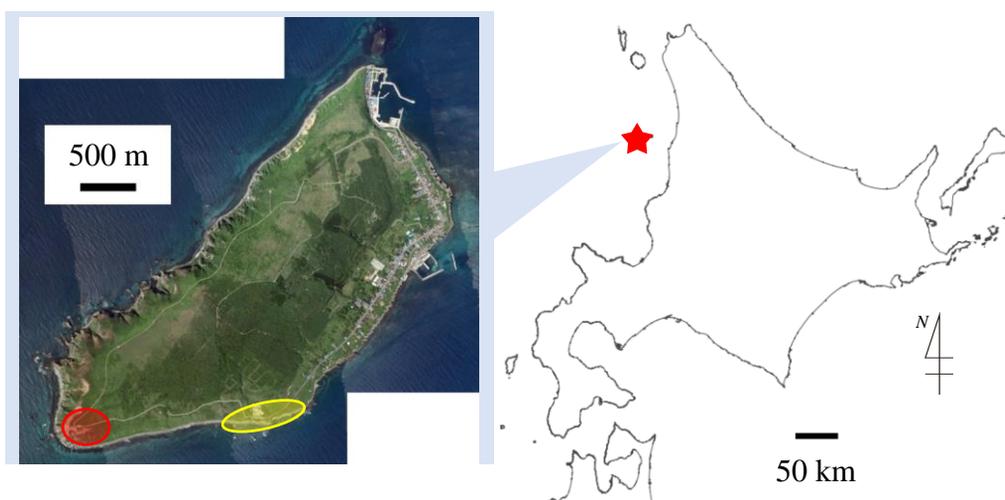


Fig. 3. ウトウ・ウミネコの営巣地. 白地図の★が天売島を指す. 航空地図の赤色部分はウトウを捕獲した場所、黄色部分はウミネコを捕獲した場所を示す. 地図は国土地理院から引用.



Fig. 4. ウミネコの営巣地.



Fig. 5. ウトウの営巣地.

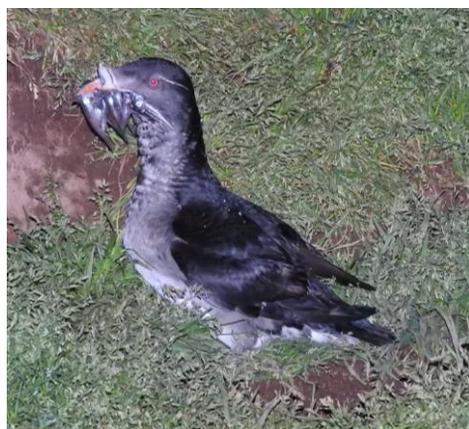


Fig. 6. 帰巢したウトウ.

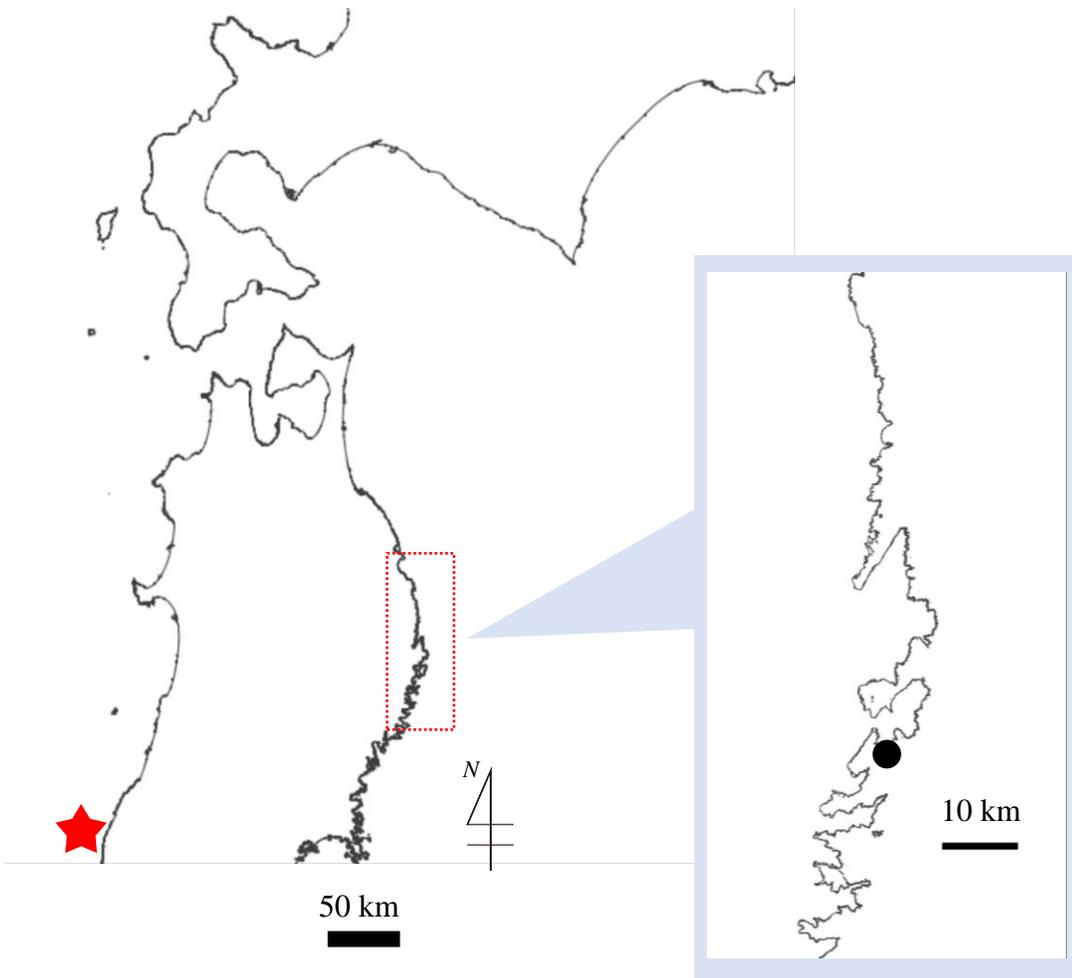


Fig. 7. オオミズナギドリの調査地. 右側の●は岩手県船越大島、左側の★は新潟県粟島を示す. 地図は国土地理院から引用.



Fig. 8. オオミズナギドリの巣穴.



Fig. 9. 巣穴に潜むオオミズナギドリ.

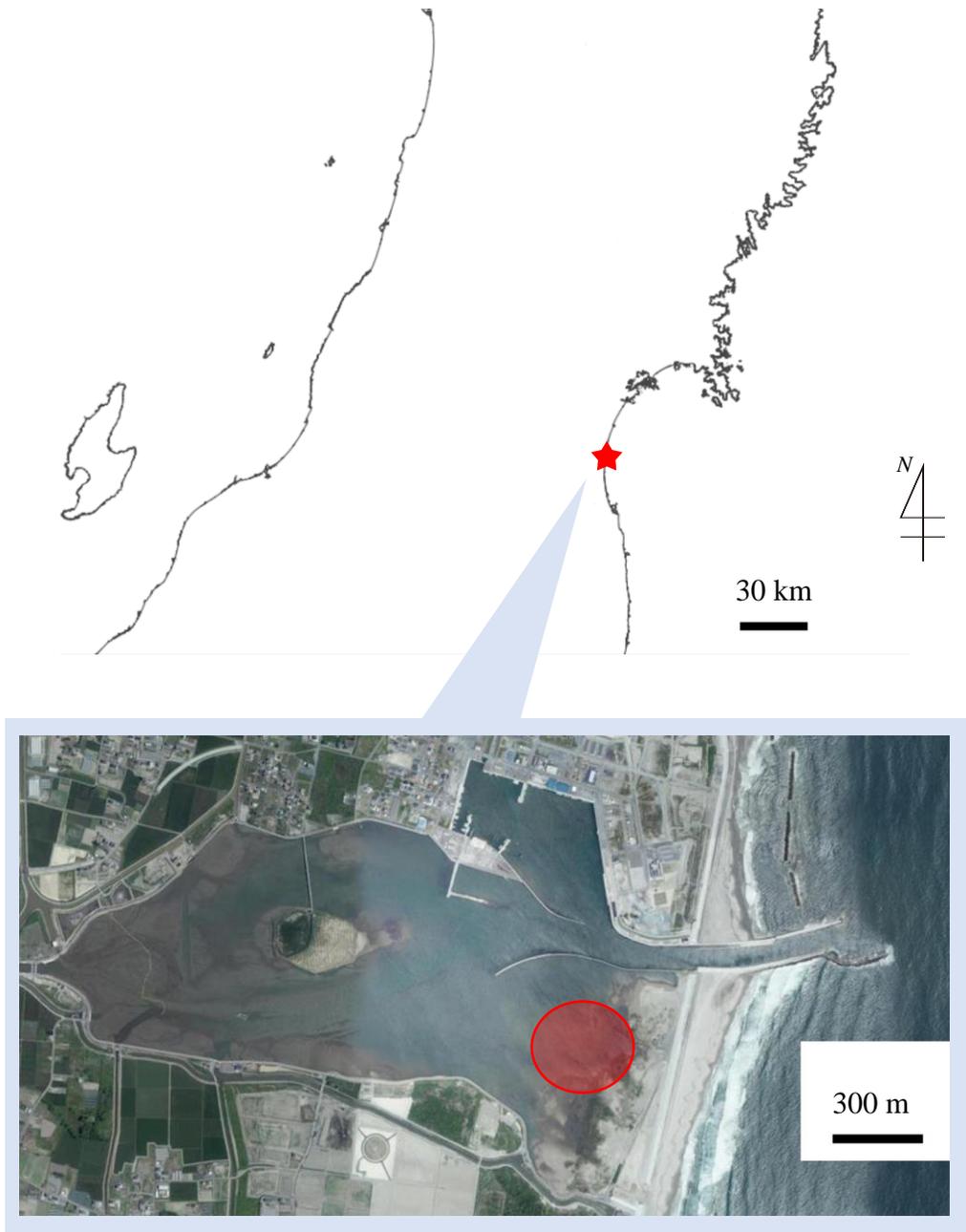


Fig. 10. シギ類の調査地 鳥の海の場所. 航空写真の赤色部分に震網を設置した. 地図は国土地理院から引用.

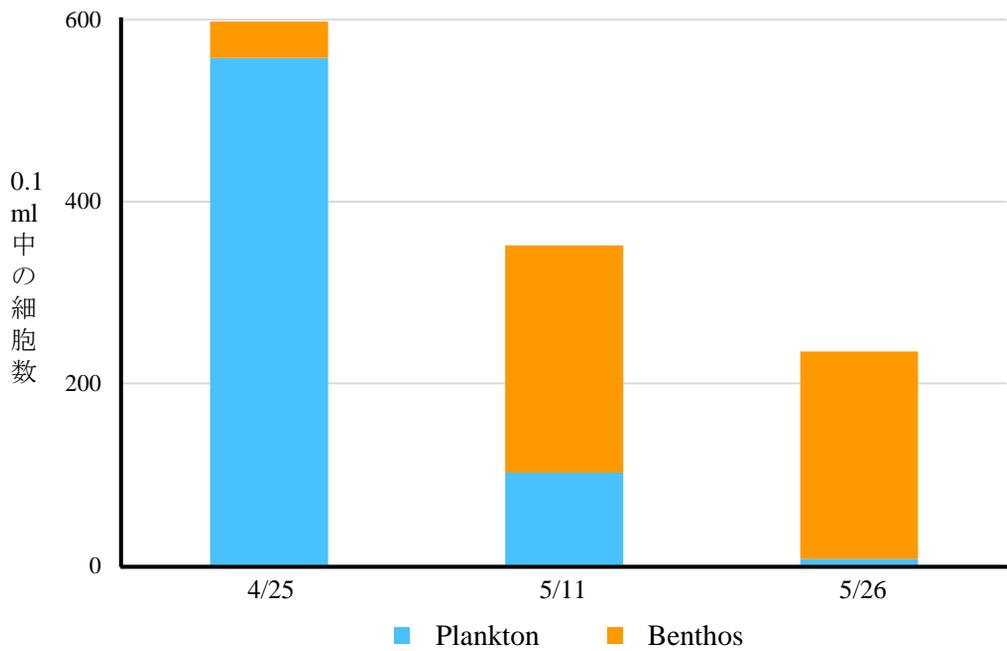


Fig. 11. 2021年に天売島海岸の海水中に存在していた珪藻の細胞数. それぞれのバーの下に採集日を示した.

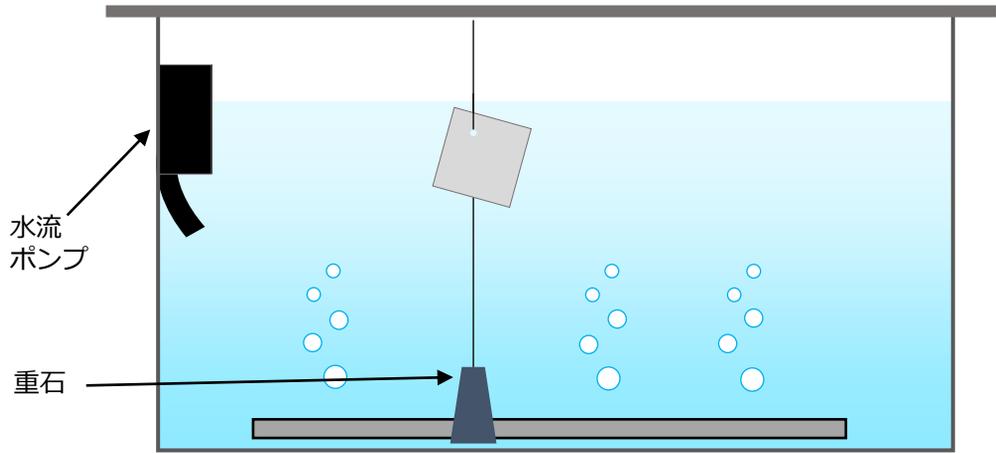


Fig. 12. 付着量の推定の実験で用いた装置.

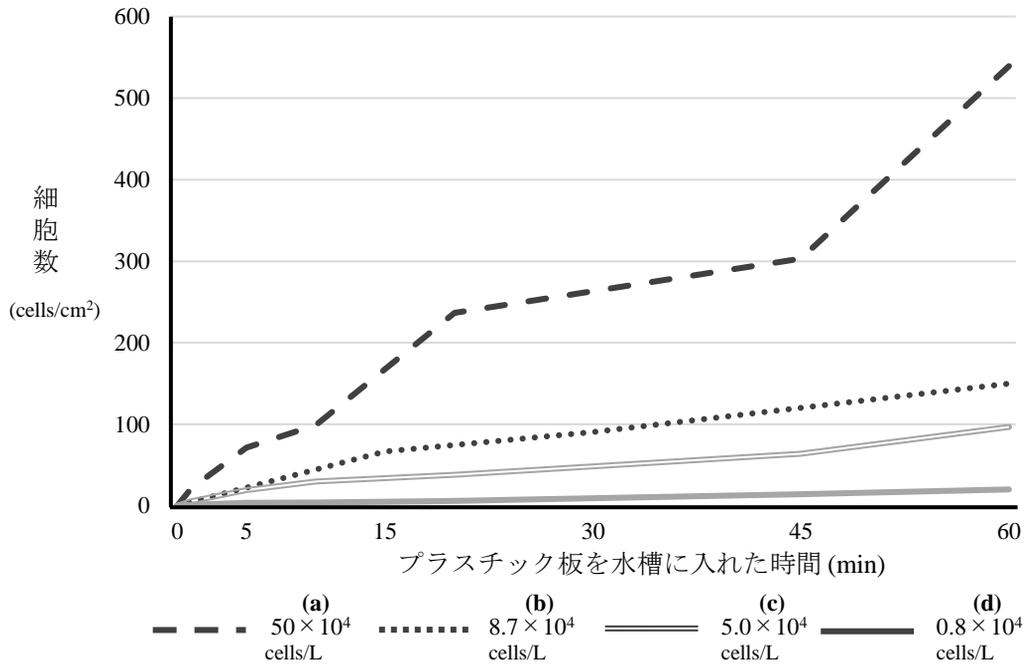


Fig. 13. プラスチック板に対する珪藻の付着量.

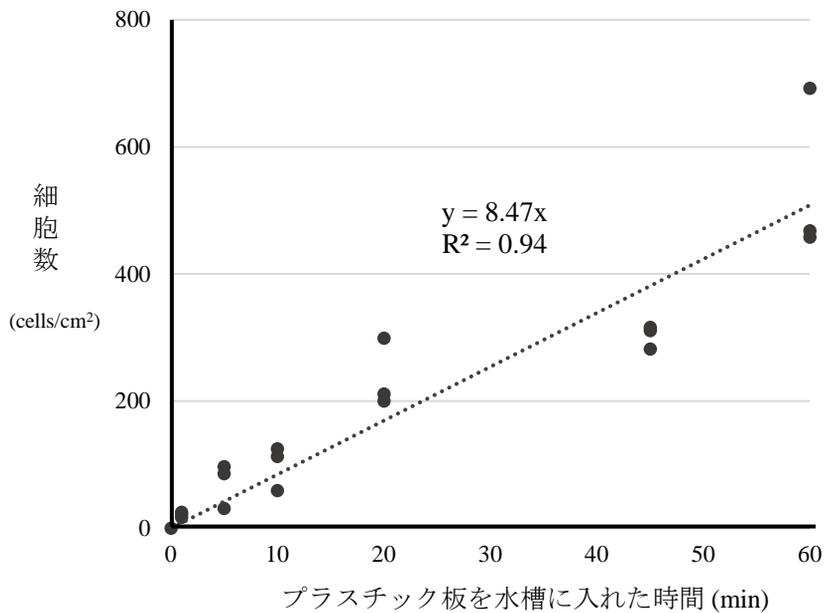


Fig. 14. 水中に入れた時間と付着量の関係. 散布図は海水中の細胞密度が (a) 50×10^4 cells/Lの時のデータを表示した.

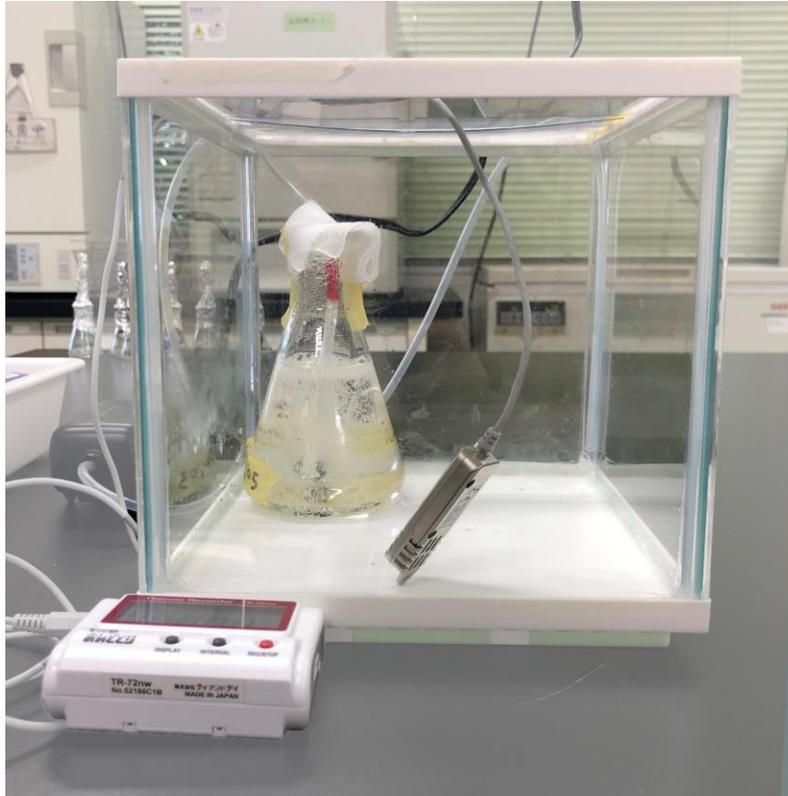


Fig. 15. 乾燥耐性の実験に用いた装置.

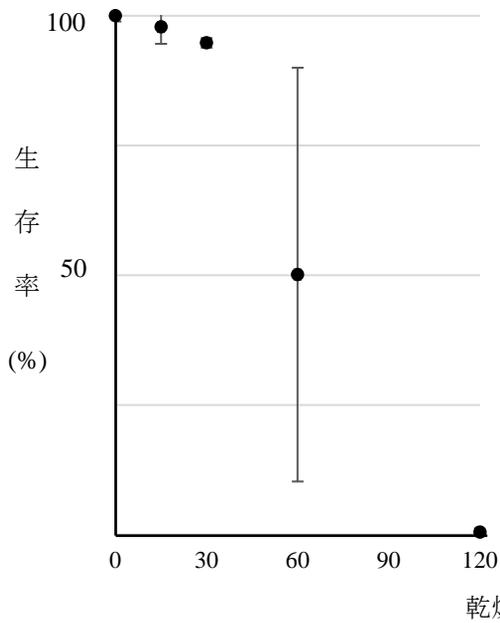


Fig. 16. 湿度78%の時の*Navicula salinicola* (ウトウ羽) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

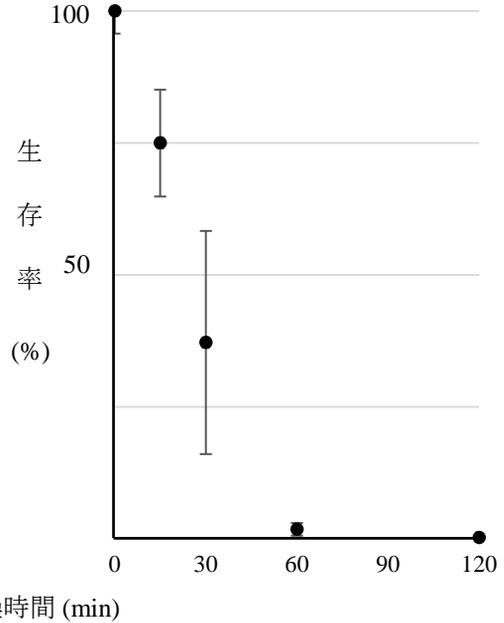


Fig. 17. 湿度78%の時の*Navicula salinicola* (ウミネコ羽) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

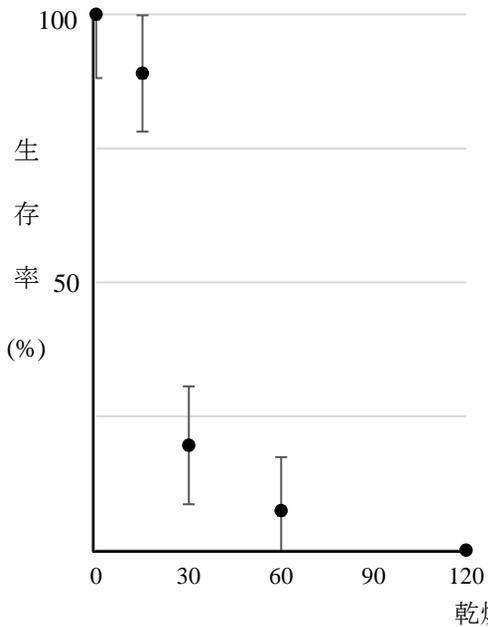


Fig. 18. 湿度78%の時の*Navicula salinicola* (オオミズナギドリ羽) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

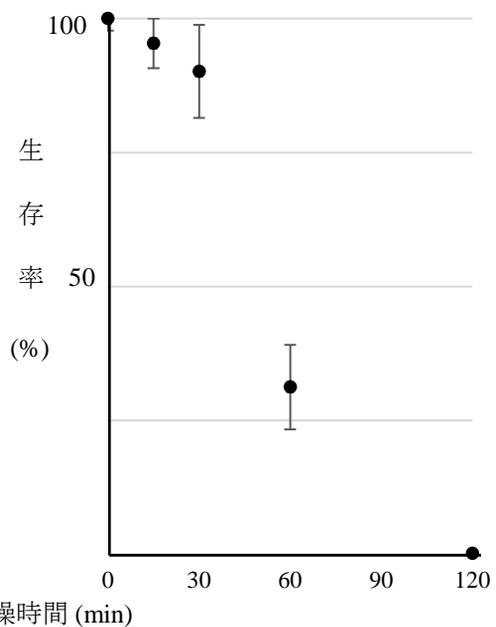


Fig. 19. 湿度78%の時の*Licmophora communis* (緑藻) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

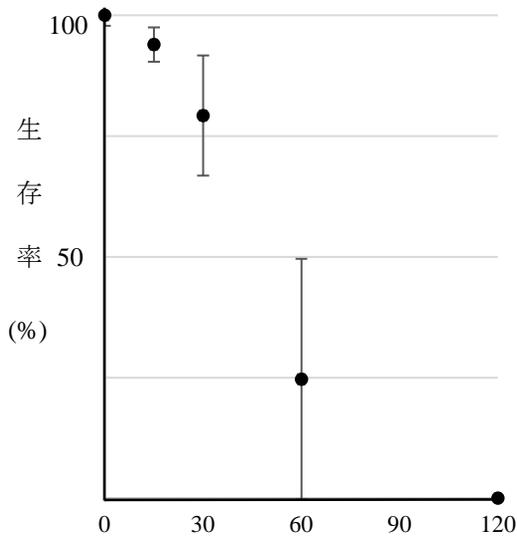


Fig. 20. 湿度78%の時の*Tabularia investiens* (ウトウ羽) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

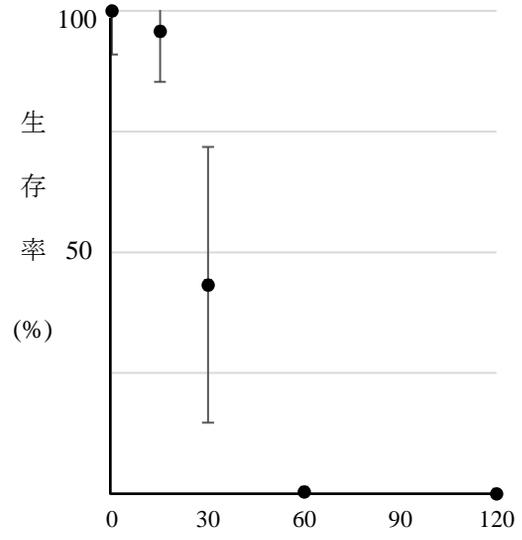


Fig. 21. 湿度78%の時の*Tabularia investiens* (緑藻) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

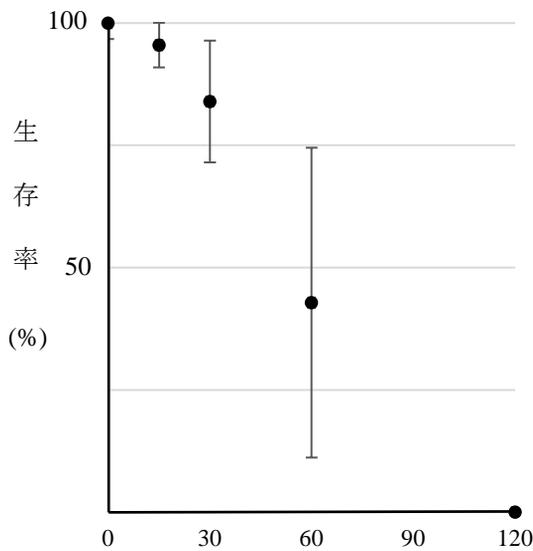


Fig. 22. 湿度78%の時の*Pteroncola inane* (緑藻) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

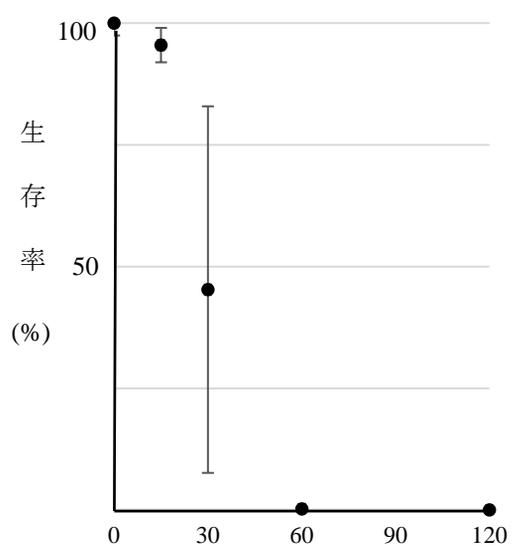


Fig. 23. 湿度78%の時の*Mayamaea recondita* (ウミネコ羽) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

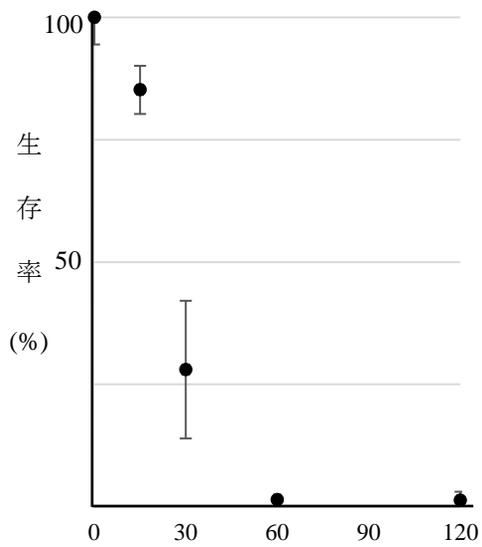


Fig. 24. 湿度78%の時の*Navicula* sp. 3 (オオミズナギドリ羽) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

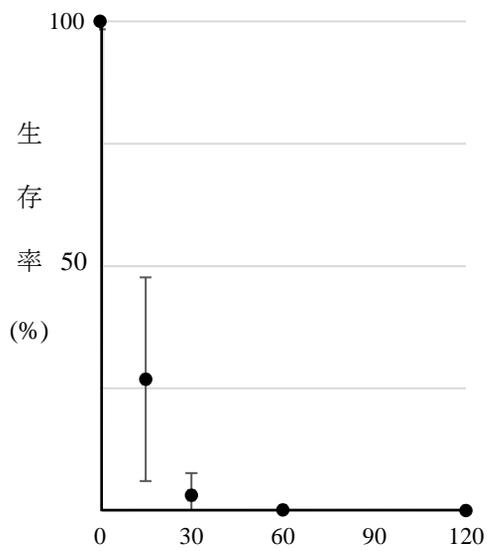


Fig. 25. 湿度78%の時の*Cyindrotheca closterium* (キアシシギ羽) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

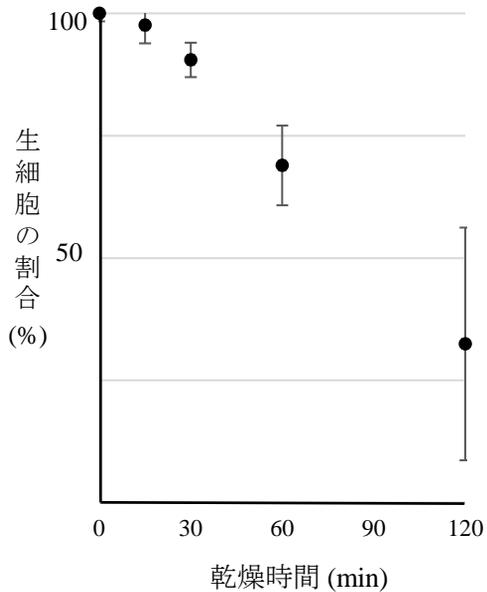
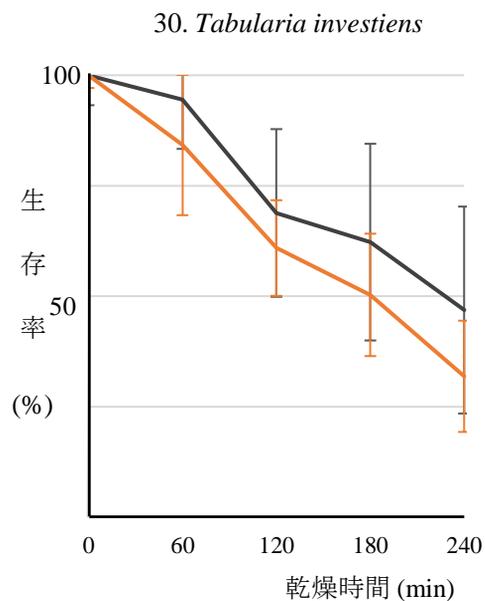
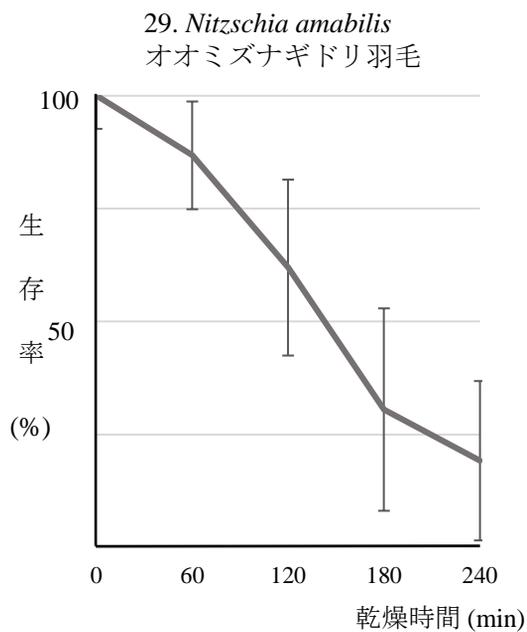
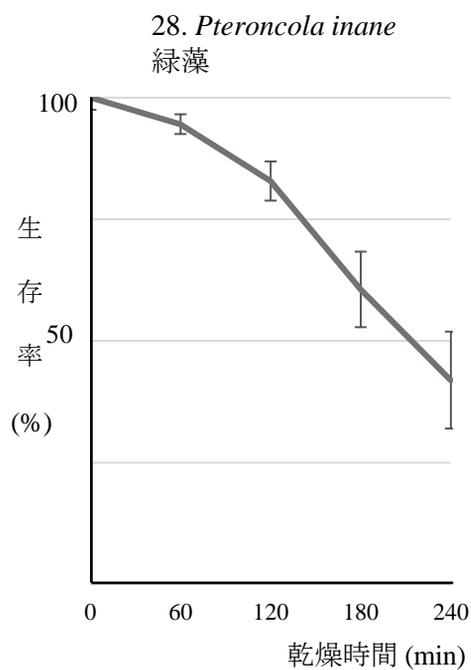
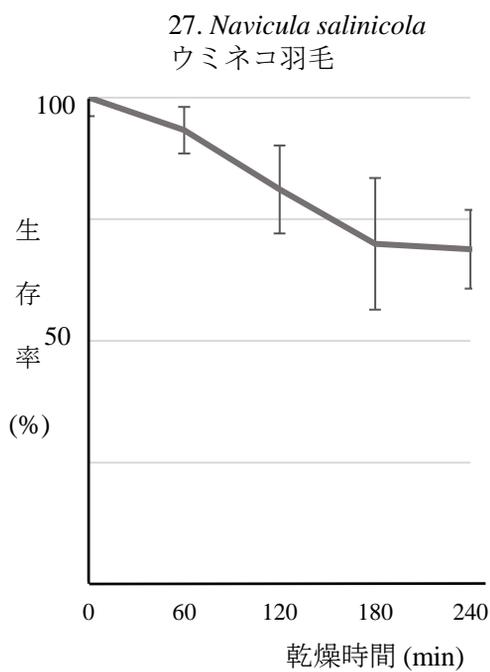


Fig. 26. 湿度78%の時の*Nitzschia perspicua* (シギ類の排泄物) の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.



Figs 27-30. 湿度90%の時の各種の乾燥耐性.
27. *Navicula salinicola*, 28. *Pteroncola inane*,
29. *Nitzschia amabilis*, 30. *Tabularia investiens*. n=3, barはSDを示す.

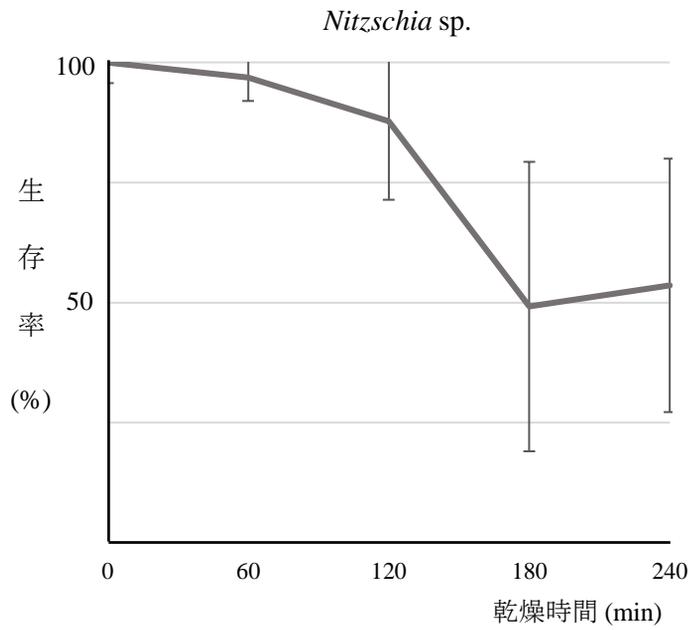
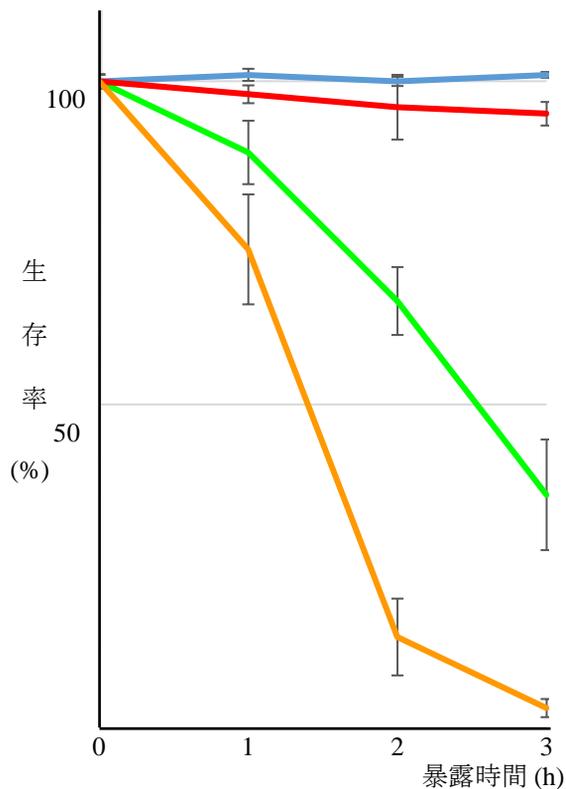
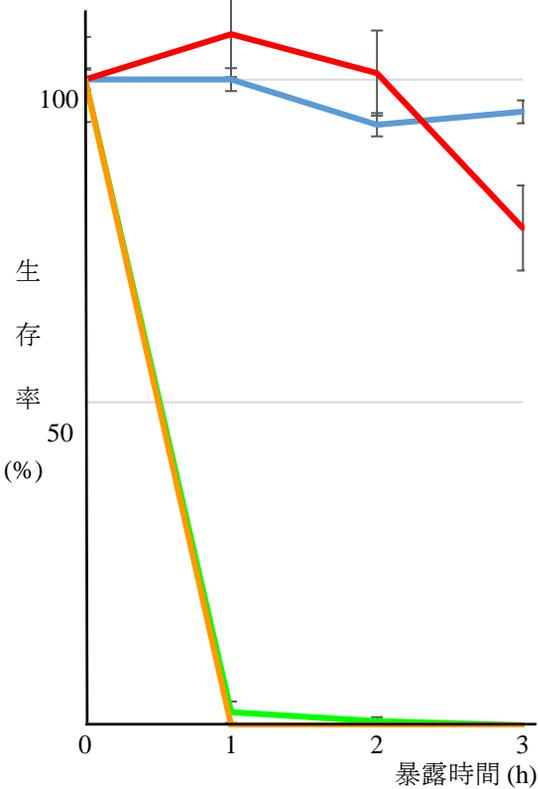


Fig. 31. 湿度90%の時の*Nitzschia* sp. 3の乾燥耐性. n=3, barはSDを示す.

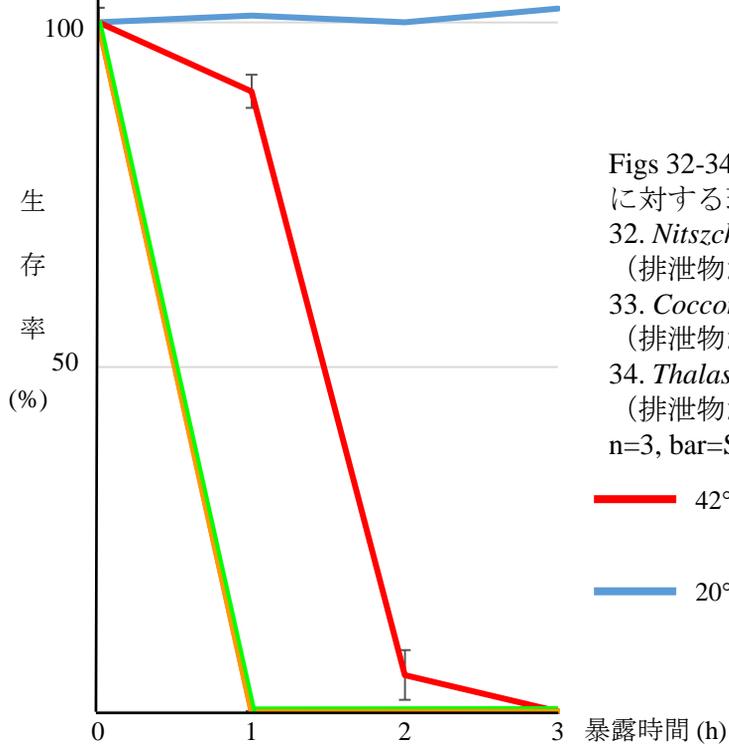
32. *Nitzschia* sp. 8



33. *Cocconeopsis orthoneoides*



34. *Thalassionema nitzschioides*



Figs 32-34. 水鳥の体温、胃内のpH
に対する珪藻の生細胞の割合.

32. *Nitzschia* sp. 8

(排泄物から検出)

33. *Cocconeopsis orthoneoides*

(排泄物から未検出)

34. *Thalassionema nitzschioides*

(排泄物から未検出)

n=3, bar=SD.

— 42°C, pH=8 — 42°C, pH=2

— 20°C, pH=8 — 20°C, pH=2

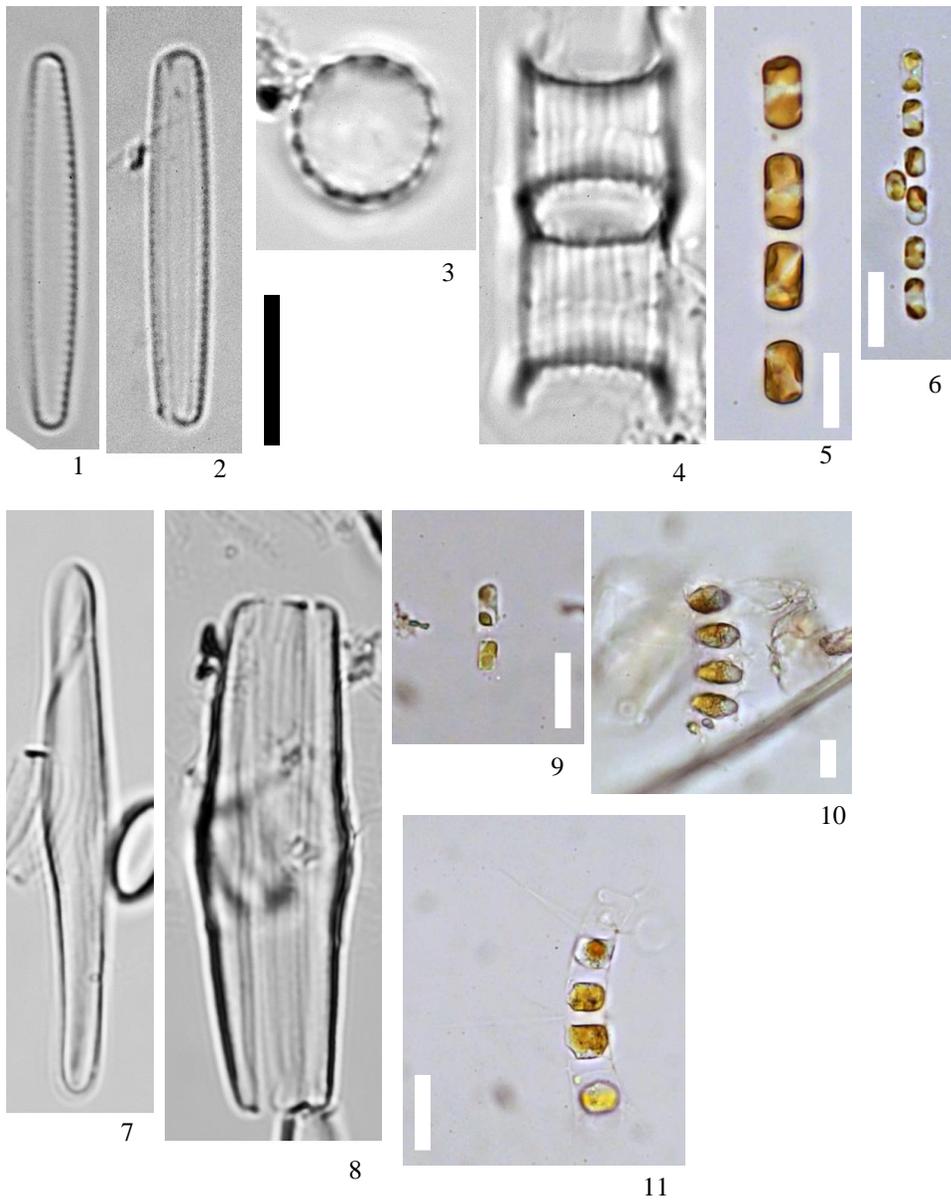
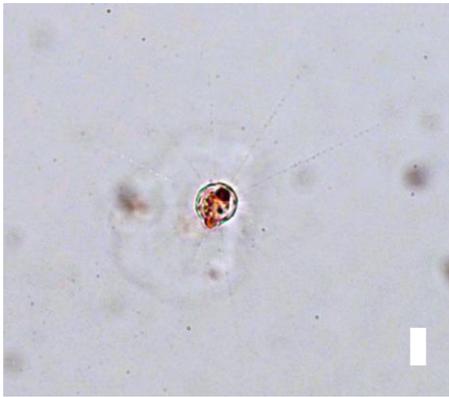


Plate 1. ウミネコの羽毛から出現した珪藻-1.

Figs 1, 2. *Pseudo-nitzschia americana*, Figs 3-6. *Skeletonema costatum*,
 Figs 7, 8. *Fragilaria* sp. 1 (Scale bars =10 μ m. 1-4, 7, 8 のScale bar は写真外に
 5, 6は写真中に表示), Fig. 9. *Chaetoceros socialis*, Fig. 10. *Chaetoceros* sp. 1
 (Scale bar =50 μ m), Fig. 11. Cyst (*Chaetoceros* spp., Scale bar =20 μ m).



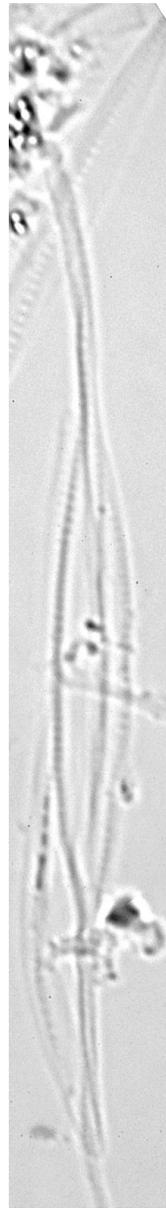
1



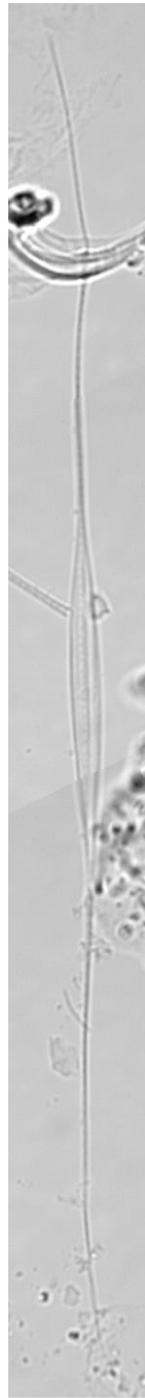
4



5



2



3

Plate 2. ウミネコの羽毛から出現した珪藻-2.
 Fig. 1. *Bacteriastrum delicatulum*, Fig. 2. *Cylandrotheca closterium*
 Fig. 3. *Cylandrotheca* sp. , Figs 4, 5. *Thlassiosira minima*.
 Scale bars =10 μ m. (2-4 は写真外に1, 5は写真中に表示).

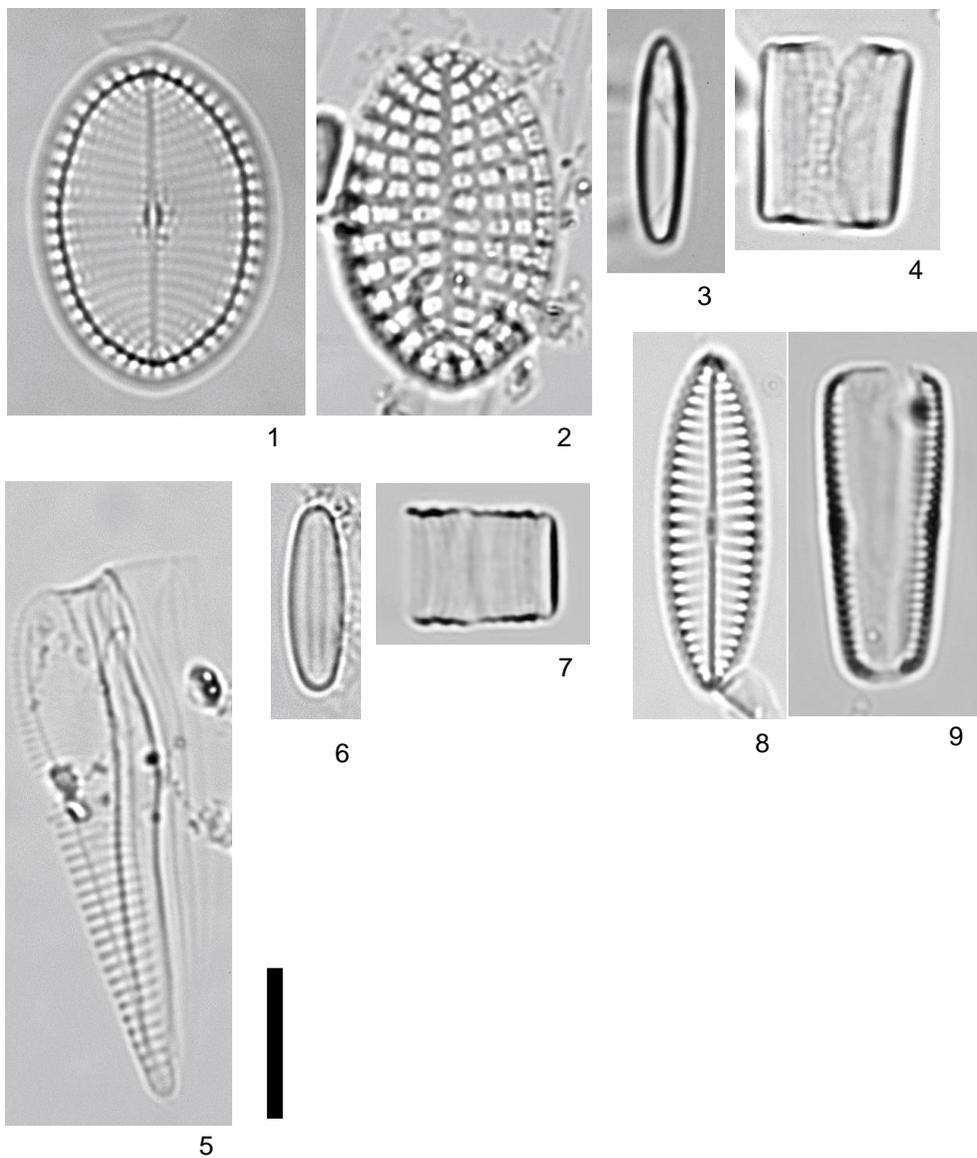


Plate 3. ウミネコの羽毛から出現した珪藻-3.

Figs 1, 2. *Cocconeis scutellum* var. *parva*, Figs 3, 4. *Pteroncola inane*,

Fig. 5. *Licmophora communis*, Figs 6, 7. *Hyalosira* sp., Figs 8, 9. *Navicula agnita*.

Scale bar = 10 μ m.

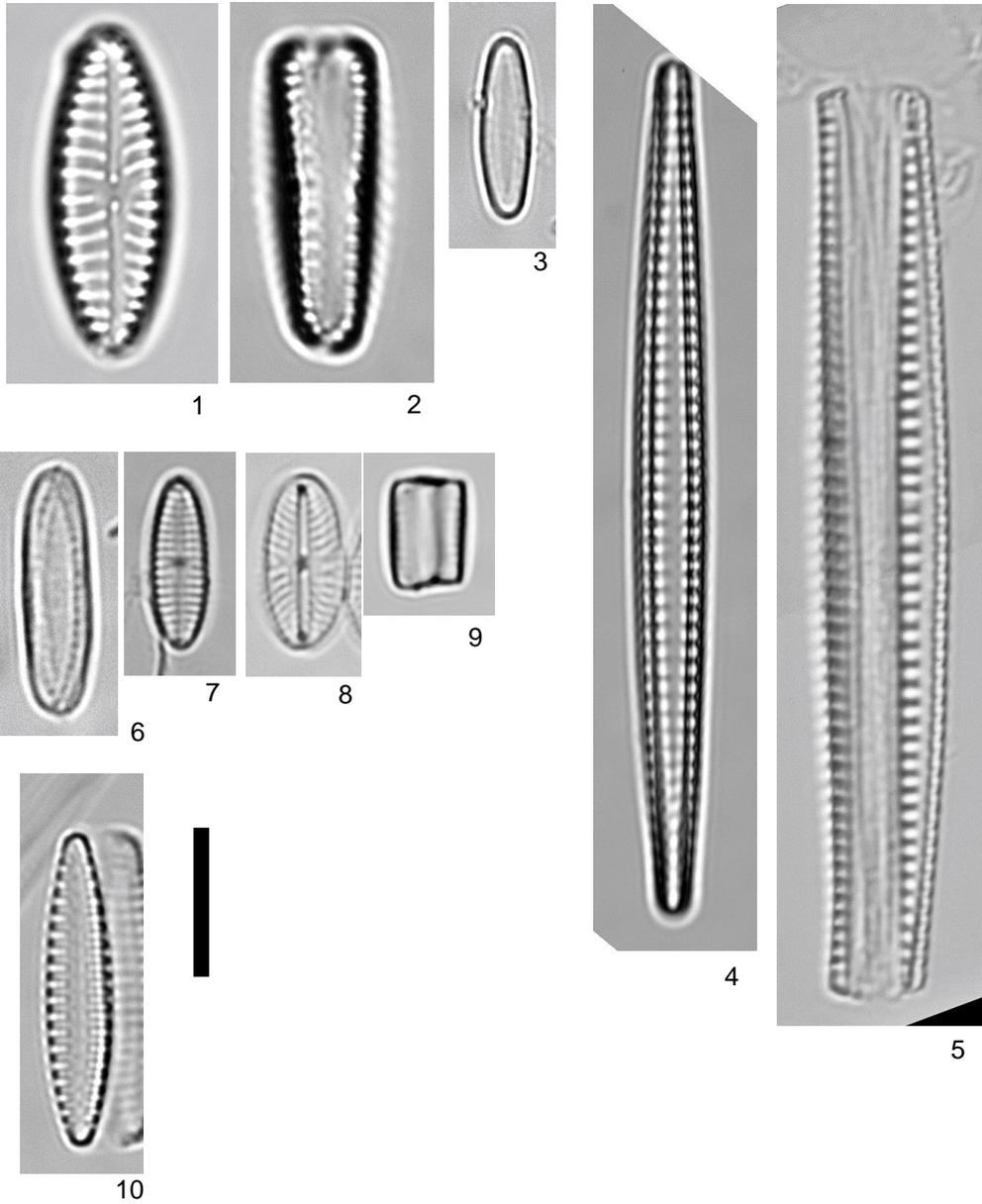


Plate 4. ウミネコの羽毛から出現した珪藻-4.
 Figs 1, 2. *Navicula* sp. 1, Fig. 3. *Pseudostriatella* sp., Figs 4, 5. *Tabularia fasciculata*,
 Fig. 6. *Nitzschia* sp. 1, Fig. 7. *Navicula salinicola*, Figs 8, 9. *Mayamaea recondita*,
 Fig. 10. *Tabularia investiens*. Scale bar =10 μ m.

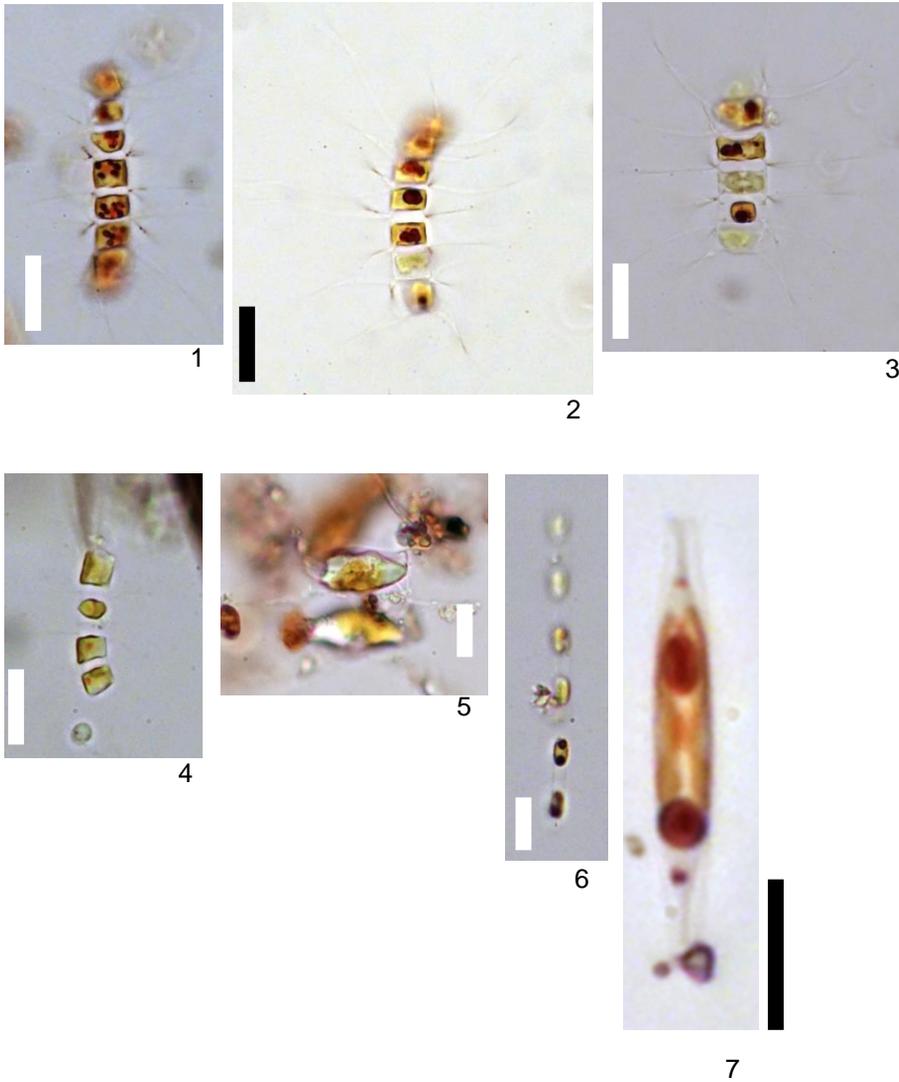


Plate 5. ウトウの羽毛から出現した珪藻-1.

Figs 1, 2. *Chaetoceros* sp. 1, Fig. 3. *Chaetoceros* sp. 2, Fig. 4. *Chaetoceros socialis*,
 Fig. 5. Cyst (*Chaetoceros* spp.), Fig. 6. *Skeletonema* sp. 1, Fig. 7. *Fragilaria* sp. 1.
 Figs 1-3 のScale bar は50 μm , Figs 4-7のScale barは10 μm .

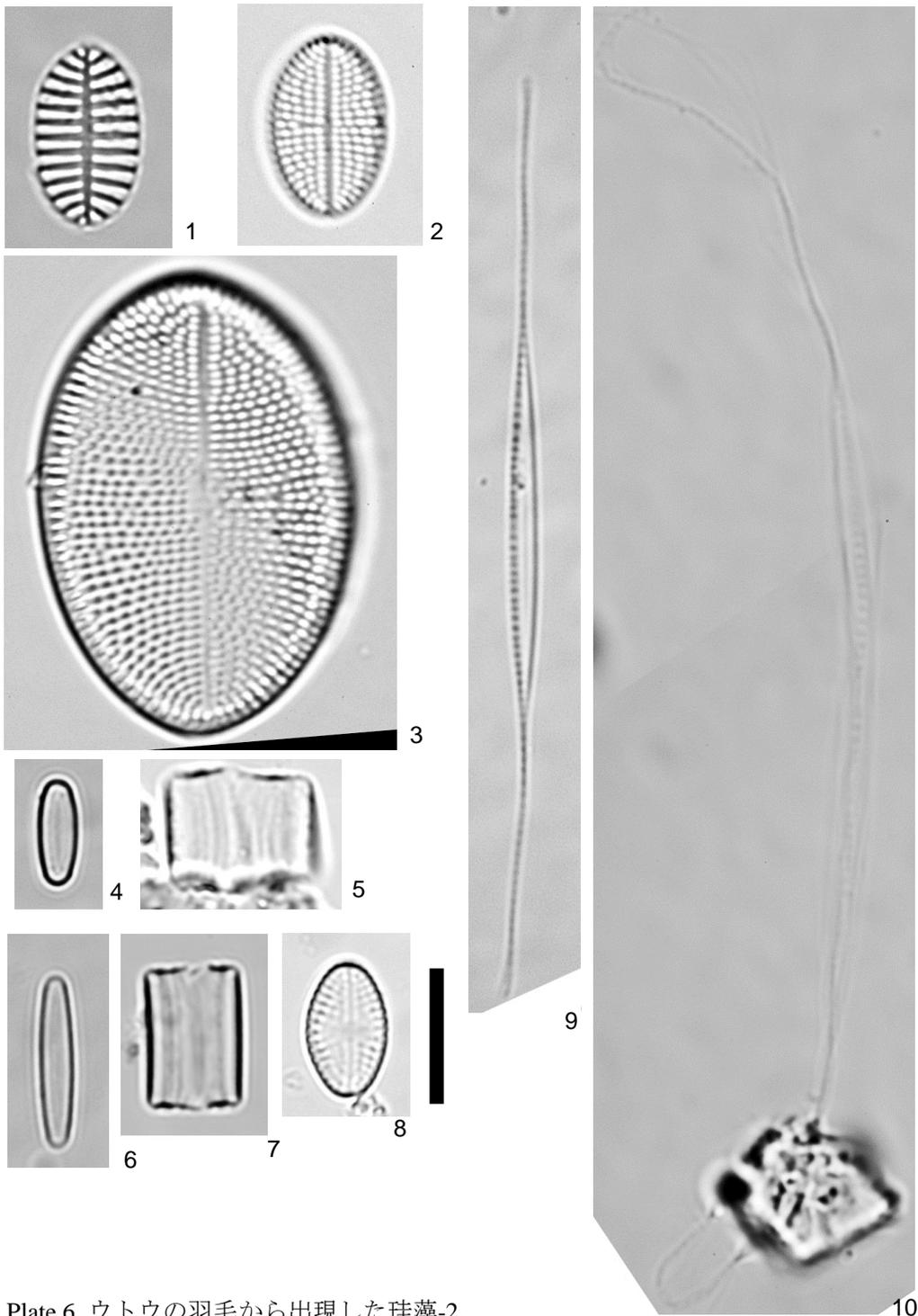


Plate 6. ウトウの羽毛から出現した珪藻-2.

Fig. 1. *Cocconeis costata*, Fig. 2. *Cocconeis neothumensis* var. *marina*,

Fig. 3. *Cocconeis shikinensis*, Figs 4, 5. *Hyalosira* sp., Figs 6,7. *Pteroncola inane*,

Fig. 8. *Luticola mutica*, Fig. 9. *Cylandrotheca closterium*, Fig. 10. *Cylandrotheca* sp. .

Scale bar =10 μ m.

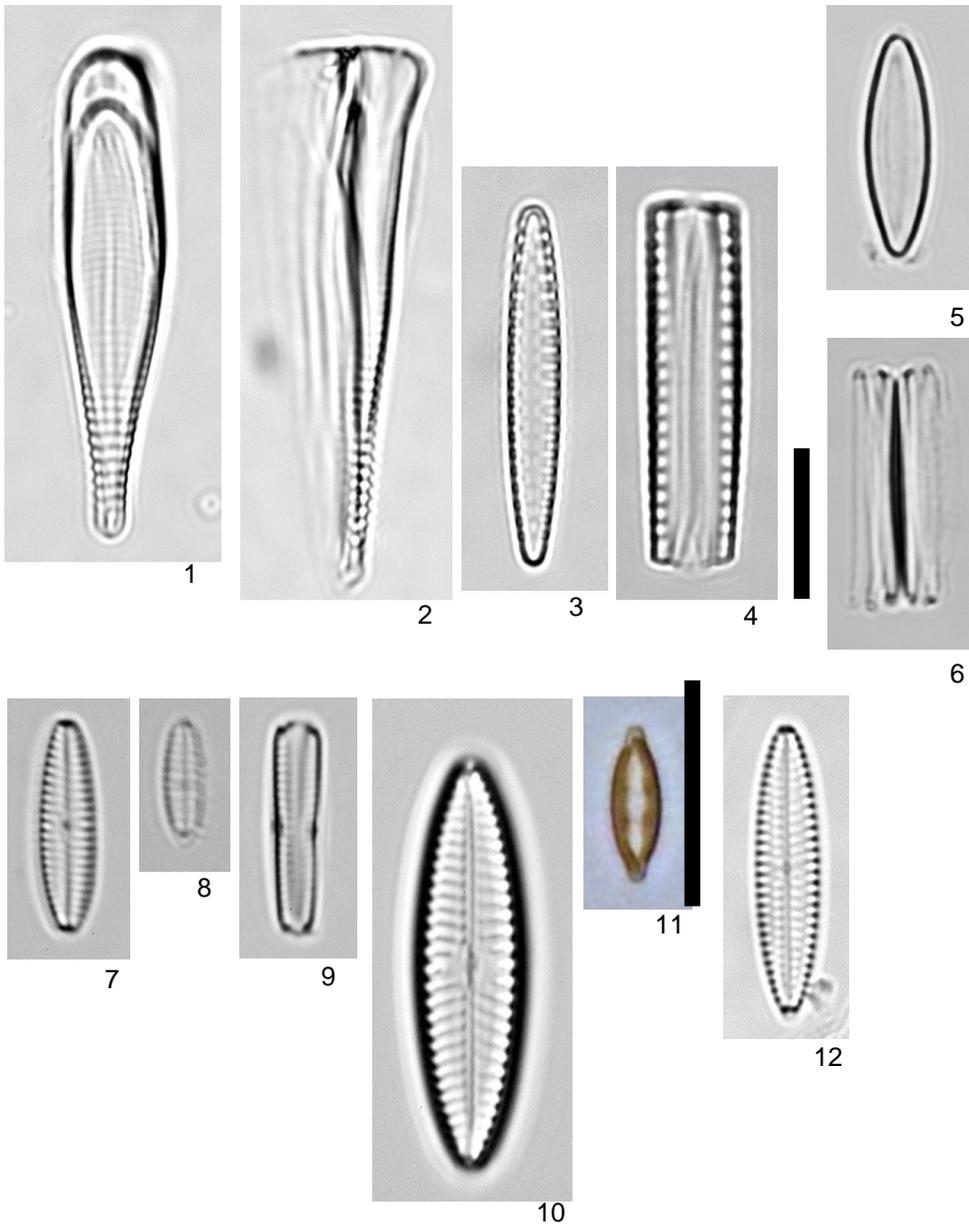


Plate 7. ウトウの羽毛から出現した珪藻-3.

Figs 1, 2. *Licmophora communis*, Figs 3, 4. *Tabularia investiens*,
 Figs 5, 6. *Pseudostriatella* sp., Figs 7-9. *Navicula salinicola*, Fig. 10. *Navicula agnita*,
 Fig. 11. *Navicula gregaria* (Scale bar =10 μ m), 12. *Navicula* sp. 2.
 Figs 1-10, 12 のScale bar は10 μ m.

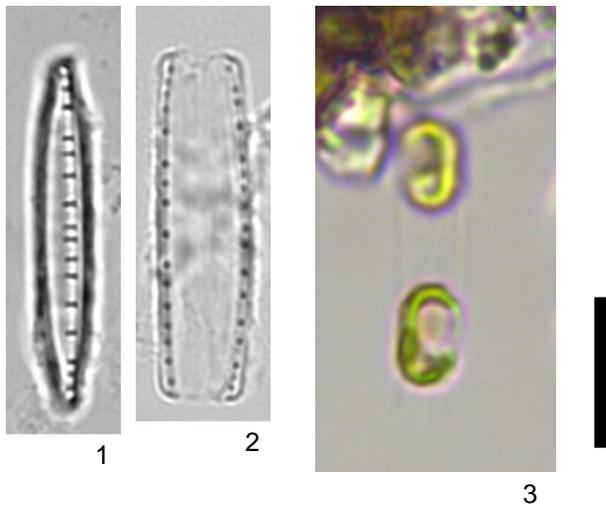


Plate 8. オオミズナギドリの羽毛から出現した珪藻-1.
Figs 1, 2. *Nitzschia* sp. 2, Fig. 3. *Skeletonema* sp. 2. Scale bar =10 μ m.

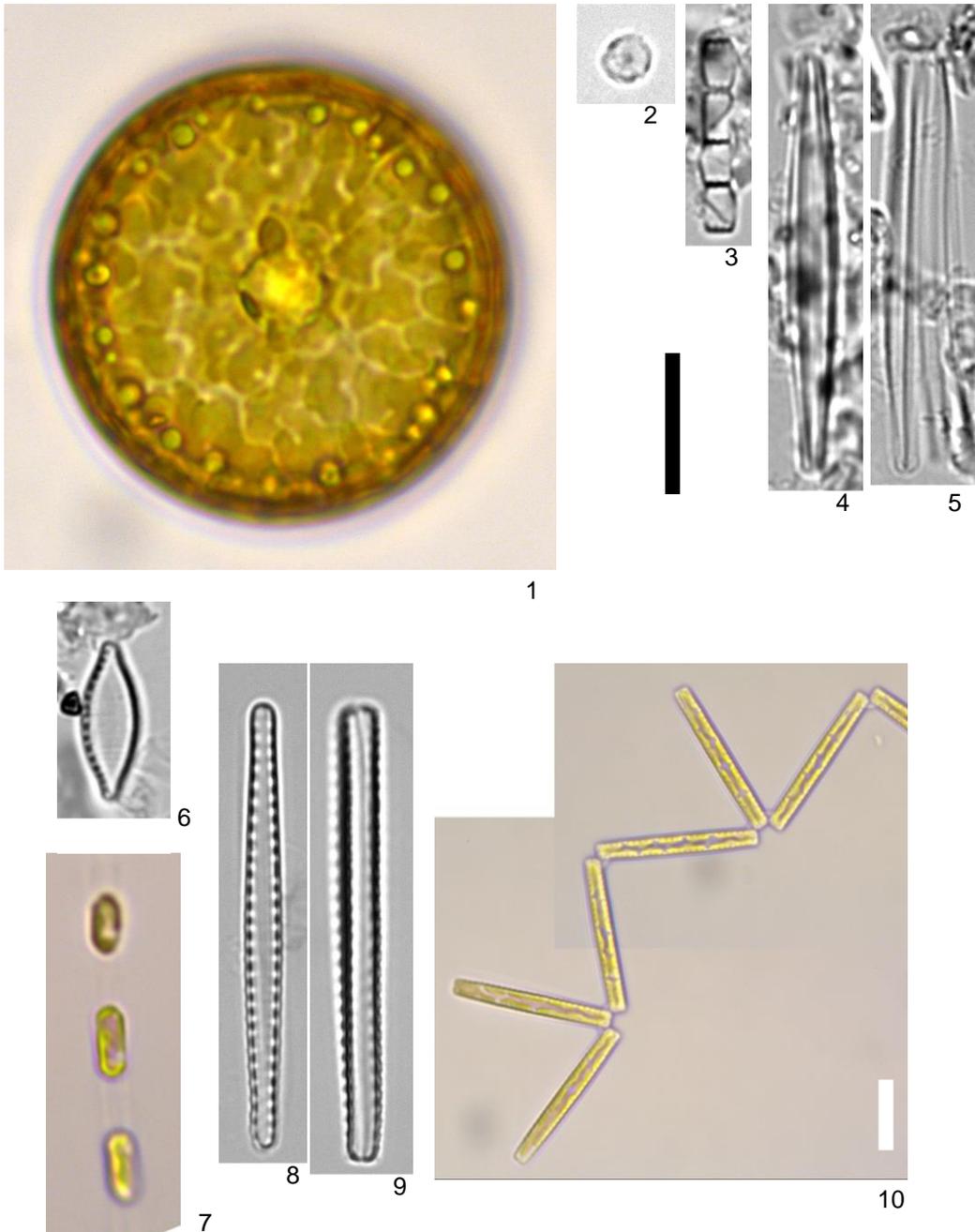


Plate 9. オオミズナギドリの羽毛から出現した珪藻-2.
 Fig. 1. *Actinocyclus subtilis*, Figs 2,3. *Detonula confevacae*, Figs 4,5. *Hyalosynedra* sp.
 Fig. 6. *Nitzschia bicapitata*, Fig. 7. *Skeletonema* sp. 3,
 Figs 8-10. *Thalassionema nitzschioides*.
 Scale bar =10 μ m. (Figs 1-9は写真外にFig. 10は写真中に表示)

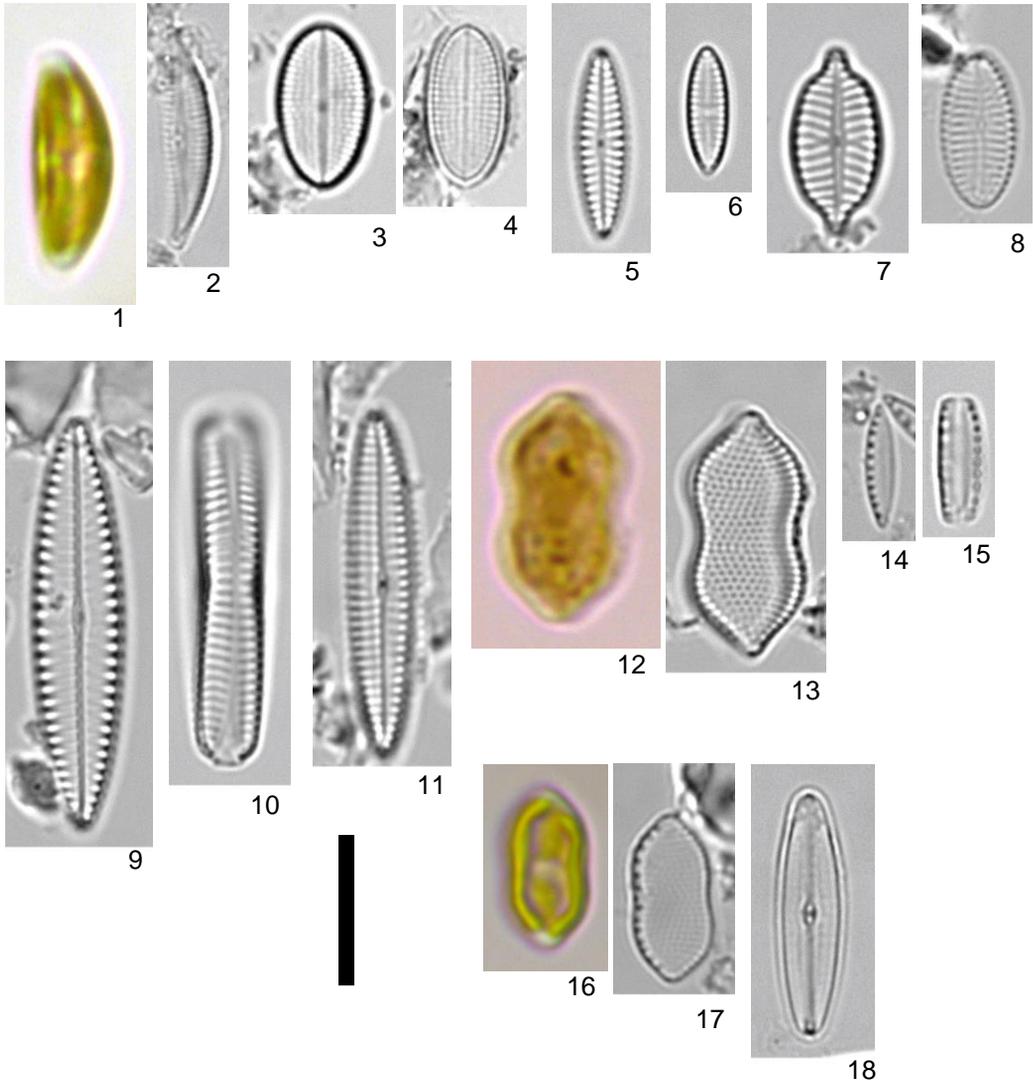


Plate 10. オオミズナギドリの羽毛から出現した珪藻-3.

Figs 1, 2. *Amphora* sp. 1, Figs 3, 4. *Cocconeis neothumensis* var. *marina*,
 Fig. 5. *Navicula tenelloides*, Fig. 6. *Navicula salinicola*, Fig. 7. *Navicula pseudanglica*,
 Fig. 8. *Navicula* sp. 4, Figs 9, 10. *Navicula agnita*, Fig. 11. *Navicula* sp. 3,
 Figs 12, 13. *Psammodictyon constrictum*, Figs 14, 15. *Nitzschia perindistincta*,
 Figs 16, 17. *Nitzschia amabilis*, Fig. 18. *Pinnularia* sp. 2. Scale bar = 10 μ m.

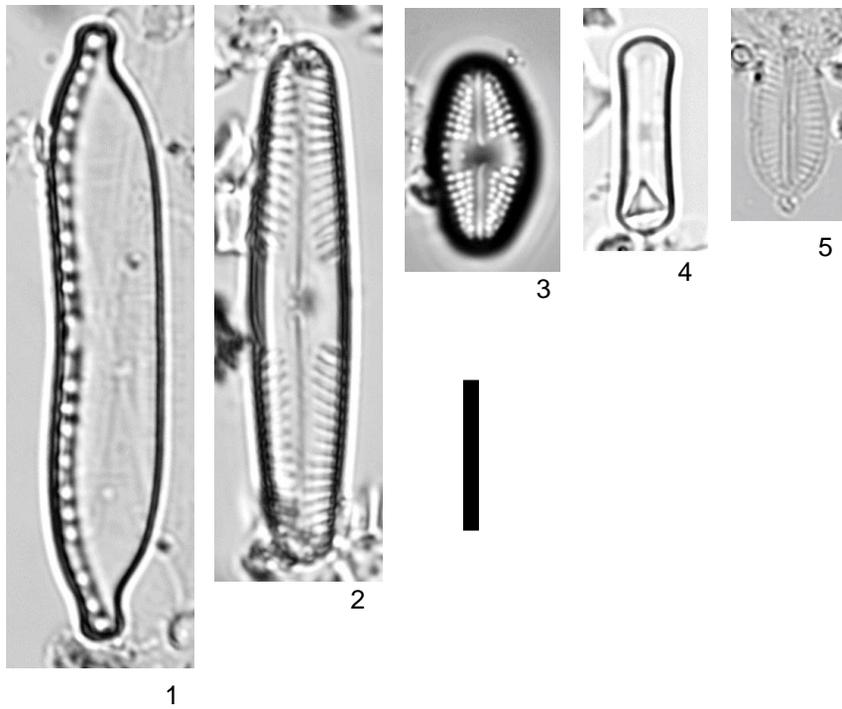


Plate 11. 天売島のウトウ営巣地から出現した珪藻。
Fig. 1. *Hantzschia amphioxys*, Fig. 2. *Pinnularia* sp. 1, Fig. 3. *Luticola mutica*,
Fig. 4. *Humidophila contenta*, Fig. 5. *Mayamaea recondita*. Scale bar =10 μ m.

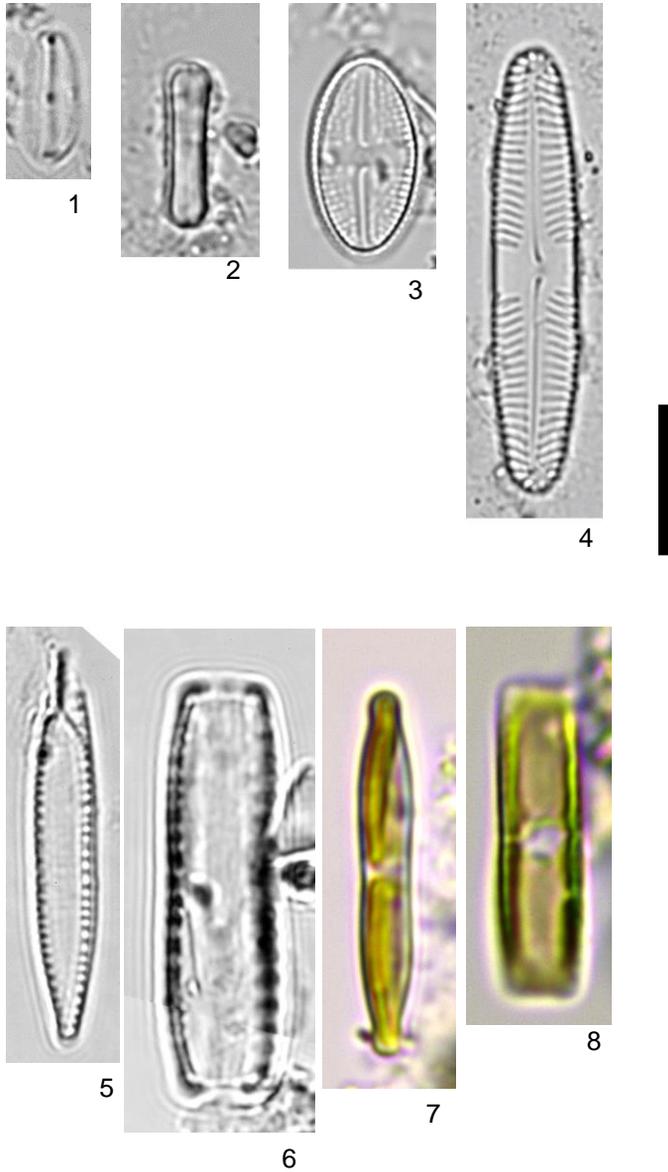


Plate 12. 粟島のオオミズナギドリ営巣地から出現した珪藻。
 Fig. 1. *Mayamaea atomus*, Fig. 2. *Humidophila contenta*, Fig. 3. *Luticola* sp. 1,
 Fig. 4. *Pinnularia* sp. 1, Figs 5-8. *Nitzschia* sp. 3. Scale bar =10 μ m.

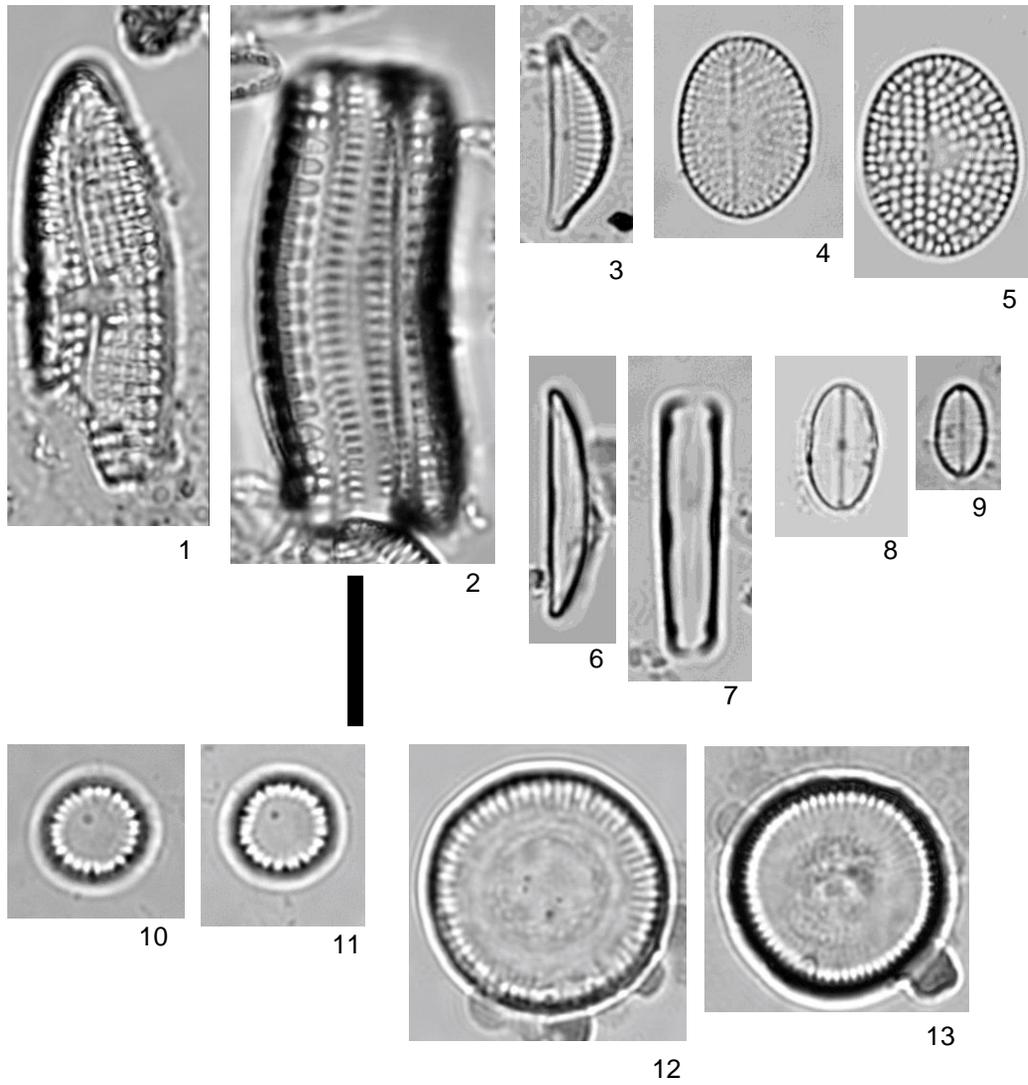


Plate 13. シギ類の排泄物から確認された種-1.

Figs 1, 2. *Achnanthes* sp. 3, Fig. 3. *Hamphora exigua*, Figs 4, 5. *Anorthoneis vortex*,
 Figs 6, 7. *Catenula abhaerens*, Figs 8, 9. *Cocconeis neothumensis* var. *marina*,
 Figs 10, 11. *Cyclotella atomus*, Figs 12, 13. *Cyclotella striata*. Scale bar =10 μ m.

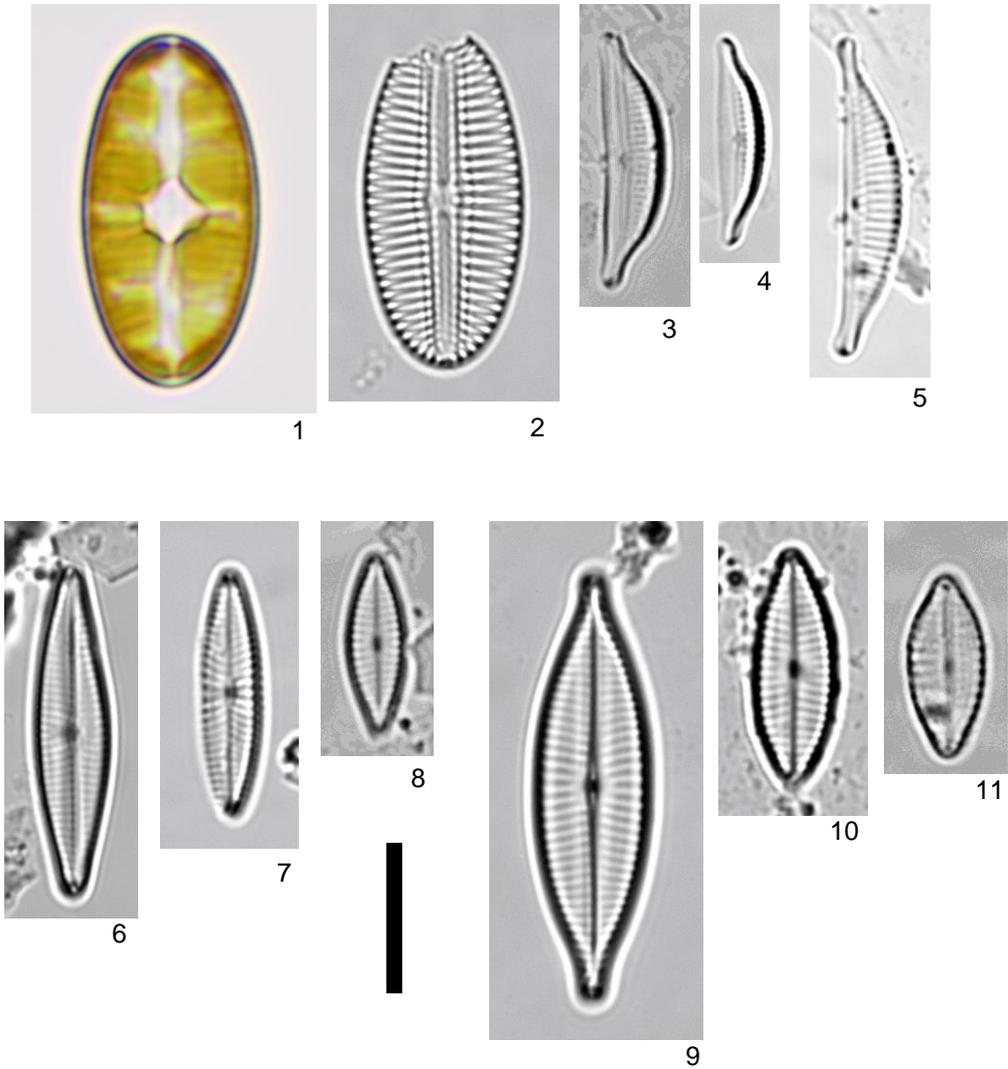


Plate 14. シギ類の排泄物から確認された種-2.

Figs 1, 2. *Diploneis smithii*, Figs 3, 4. *Halamphora borealis*,

Fig. 5. *Halamphora coffeiformis*, Figs 6-8. *Navicula canalis*, Figs 9-11. *Navicula gregaria*.

Scale bar =10 μ m.

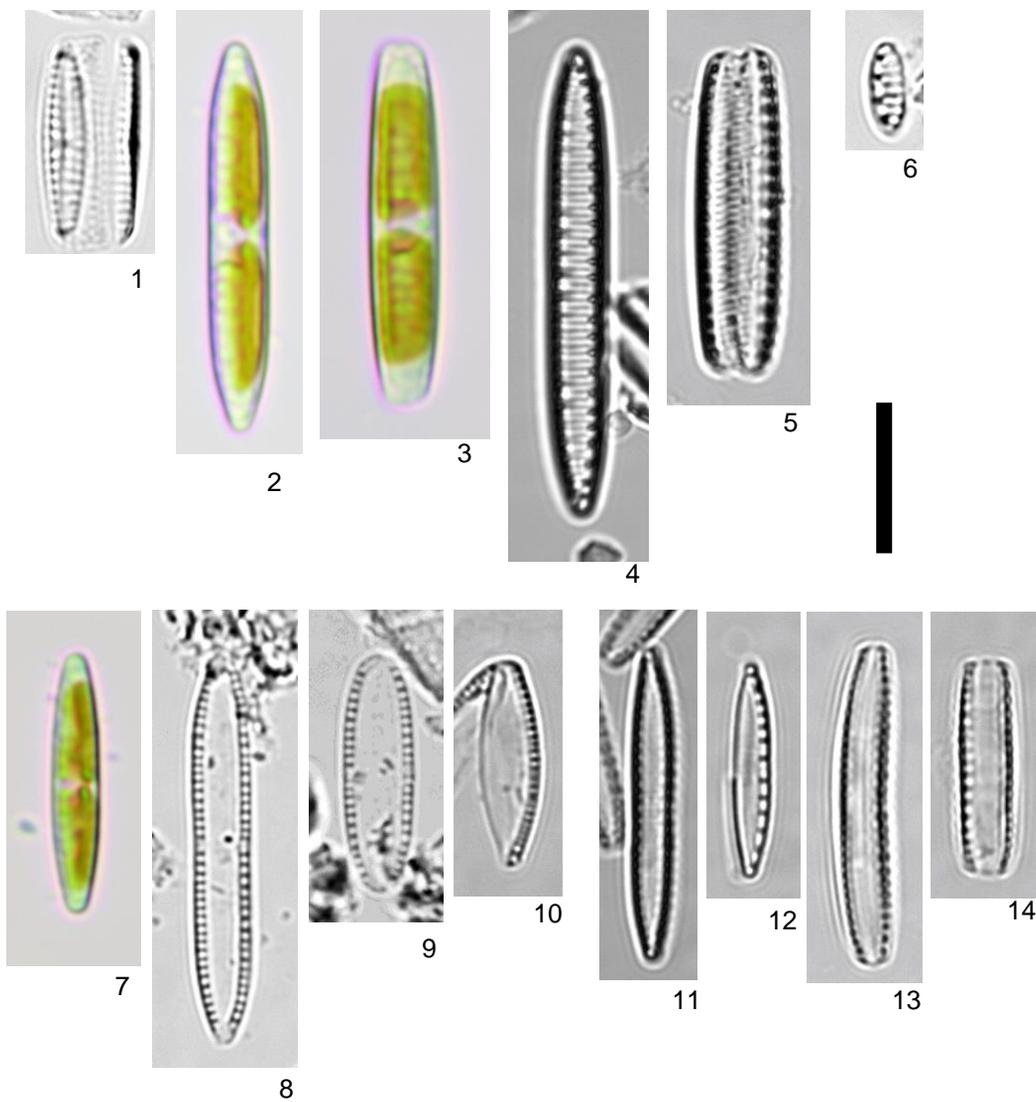


Plate 15. シギ類の排泄物から確認された種-3.

Fig. 1. *Navicula salinicola*, Figs 2-5. *Nitzschia frustulum*, Fig. 6. *Nitzschia valdestriata*, Figs 7-10. *Nitzschia perspicua*, Figs 11-14. *Nitzschia* sp. 7. Scale bar =10 μ m.

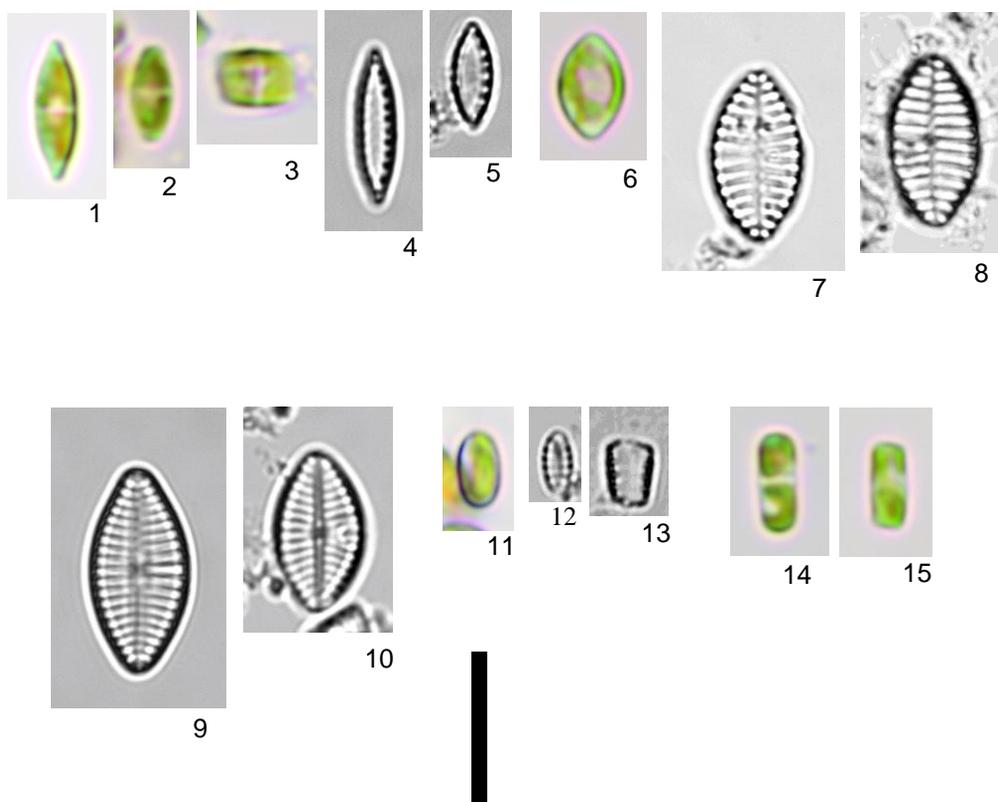


Plate 16. シギ類の排泄物から確認された種-4.
 Figs 1-5. *Nitzschia* sp. 8, Figs 6-8. *Planothidium delicatulum*,
 Figs 9, 10. *Planothidium septentrionale*, Figs 11-13. *Pseudostaurosira altiplanensis*,
 Figs 14, 15. 中心類珪藻 1. Scale bar =10 μ m.

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報。

出現場所はI–X に分けて示した。I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物。

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Asterinellopsis gracilis</i> (Plate 17, Fig. 1)					+					
<i>Aulacoseira</i> sp. (Plate 17, Fig. 2)					+					
<i>Bacillaria</i> sp. (Plate 17, Fig. 3)					+				+	
<i>Bacteriastrum delicatulum</i> (Plate 18, Fig. 1)	+			+	+					
<i>Bacteriastrum furcatum</i> (Plate 18, Fig. 2)					+					
<i>Bacteriastrum hyalina</i> (Plate 18, Fig. 3)					+					
<i>Chaetoceros socialis</i> (Plate 19, Fig. 1)	+	+		+						
<i>Chaetoceros</i> sp. 1 (Plate 19, Figs 2-4)	+	+		+	+					
<i>Chaetoceros</i> sp. 2 (Plate 19, Figs 5, 6)		+		+						
<i>Chaetoceros</i> spp.				+	+					
<i>Coscinodiscus</i> sp. 1 (Plate 20, Fig. 1)				+						
<i>Coscinodiscus</i> sp. 2 (Plate 20, Fig. 1)				+						
<i>Cyclotella atomus</i> (Plate 20, Figs 3, 4)								+		+
<i>C. choctawhatcheeana</i> (Plate 20, Figs 5, 6)								+		+
<i>C. striata</i> (Plate 20, Figs 9, 10)									+	
<i>Detonula confervacae</i> (Plate 20, Figs 7, 8)			+		+					
<i>Fragilaria striatula</i> (Plate 21, Fig. 1)				+						
<i>Fragilaria</i> sp. 1 (Plate 21, Figs 2, 3)	+	+								
<i>Fragilaria</i> sp. 2 (Plate 21, Figs 4-6)				+						
<i>Fragilaria</i> sp. 3 (Plate 21, Figs 7-9)				+						

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報。

出現場所はI–X に分けて示した。I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物。

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Hyalosynedra laevigata</i> (Plate 22, Figs 1-3)			+		+					
<i>Lioloma pacificum</i> (Plate 22, Fig. 4)					+					
<i>Nitzschia bicapitata</i> (Plate 22, Figs 5-7)			+		+					
<i>Proboscia alata</i> (Plate 23, Figs 1, 2)					+					
<i>Proschkinia complata</i> (Plate 24, Figs 3, 4)				+	+					
<i>Pseudo-nitzschia americana</i> (Plate 24, Fig. 4)	+			+						
<i>Pseudo-nitzschia</i> sp. 1 (Plate 24, Fig. 1)				+						
<i>Pseudo-nitzschia</i> sp. 2 (Plate 24, Fig. 3)										+
<i>Pseudo-nitzschia</i> sp. 3 (Plate 24, Fig. 2)					+					
<i>Rhizosolenia</i> spp.				+	+					
<i>Skeletonema costatum</i> (Plate 25, Figs 1, 2)	+			+	+					
<i>Skeletonema japonicum</i> (Plate 25, Figs 3, 4)					+					
<i>Skeletonema</i> sp. 1 (Plate 25, Fig. 5)		+								
<i>Skeletonema</i> sp. 2 (Plate 25, Fig. 6)			+							
<i>Skeletonema</i> sp. 3 (Plate 25, Fig. 7)			+							
<i>Skeletonema</i> sp. 4 (Plate 25, Fig. 8)					+					
<i>Skeletonema</i> sp. 5 (Plate 25, Fig. 9)					+					
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Plate 24, Figs 5, 6)			+	+	+			+		

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報.

出現場所は I – X に分けて示した. I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物.

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Thalassiosira angulata</i> (Plate 26, Fig. 1)								×		
<i>Thalassiosira minima</i> (Plate 26, Fig. 2)	+									
<i>Thalassiosira</i> sp. 1 (Plate 26, Figs 3, 4)				+	+					
<i>Thalassiosira</i> sp. 2 (Plate 26, Fig. 5)				+						
<i>Thalassiosira</i> sp. 3 (Plate 26, Fig. 6)					+					
中心類珪藻 1 (Plate 24, Figs 10, 11)										+
中心類珪藻 2 (Plate 24, Figs 12, 13)								+		
Cyst (<i>Chaetoceros</i> spp.) (Plate 27, Figs 1-5)				+						

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報。

出現場所は I – X に分けて示した。I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物。

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Actinocyclus subtilis</i> (Plate 28, Fig. 1)			+		+					
<i>Achnanthes longipes</i> (Plate 28, Fig. 5)									+	
<i>Achnanthes pseudogroenlandica</i> (Plate 29, Figs 1, 2)				+	+					
<i>Achnanthes</i> sp. 1 (Plate 29, Fig. 3)				+						
<i>Achnanthes</i> sp. 2 (Plate 28, Figs 2-4)					+				+	+
<i>Amphora helensis</i> (Plate 29, Figs 4, 5)				+	+					+
<i>Amphora</i> sp. 1 (Plate 29, Fig. 8)			+							
<i>Amphora</i> sp. 2 (Plate 29, Fig. 9)				+						
<i>Anorthoneis vortex</i> (Plate 29, Figs 10, 11)								+	+	+
<i>Catenula adhaerens</i> (Plate 29, Figs 12-15)									+	+
<i>Cocconeis californica</i> (Plate 30, Figs 1, 2)				+					+	+
<i>Cocconeis convexa</i> (Plate 30, Figs 3, 4)					+					
<i>Cocconeis costata</i> (Plate 30, Figs 5-7)		+		+	+			+		+
<i>Cocconeis dirupta</i> (Plate 30, Figs 10-12)					+					
<i>C. neothumensis</i> var. <i>marina</i> (Plate 30, Figs 8, 9)		+	+	+	+					
<i>C. pseudomarginata</i> var. <i>intermedia</i> (Plate 31, Figs 1, 2)				+						
<i>C. placentula</i> (Plate 31, Figs 3, 4)								+	+	+
<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i> (Plate 32, Figs 1, 2)	+			+	+					
<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i> (Plate 32, Figs 3, 4)				+				+	+	+
<i>C. scutellum</i> var. <i>posidoniae</i> (Plate 32, Fig. 5)					+					

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報.

出現場所はI–X に分けて示した. I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物.

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Cocconeis shikinensis</i> (Plate 33, Figs 1, 2)		+		+	+					
<i>Cocconeis stauroneiformis</i> (Plate 33, Fig. 3)				+	+					
<i>Cocconeis</i> sp. 1 (Plate 33, Figs 4, 5)				+	+					
<i>Cocconeis</i> sp. 2 (Plate 34, Figs 1, 2)								+	+	+
<i>Cocconeis</i> sp. 3 (Plate 34, Fig. 3)										+
<i>Cocconeis</i> sp. 4 (Plate 34, Fig. 4)										+
<i>Cocconeis</i> sp. 5 (Plate 34, Fig. 5)									+	
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Plate 35, Figs 1-3)	+	+		+				+		
<i>Cylindrotheca</i> sp. (Plate 35, Figs 4, 5)	+	+		+						
<i>Diademsis</i> sp. (Plate 36, Fig. 4)								+		+
<i>Delphineis surirella</i> (Plate 36, Fig. 1)				+						
<i>Diploneis crabro</i> (Plate 36, Figs 2, 3)									+	+
<i>Diploneis smithii</i> (Plate 36, Figs 4-6)								+	+	+
<i>Encyonema</i> sp. (Plate 36, Fig. 9)									+	
<i>Entomoneis</i> sp. (Plate 37, Figs 1, 2)									+	
<i>Eunotia</i> sp. (Plate 38, Fig. 10)					+					
<i>Fallacia</i> sp. (Plate 36, Figs 7, 8)										+

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報.

出現場所はI–X に分けて示した. I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物.

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Gomphonemopsis</i> sp. 1 (Plate 38, Fig. 1)				+						
<i>Gomphonemopsis</i> sp. 2 (Plate 38, Figs 2-4)									+	+
<i>Gomphonemopsis</i> sp. 3 (Plate 38, Fig. 5)										+
<i>Gomphoseptatum aestuarii</i> (Plate 38, Figs 6, 7)				+	+					
<i>Grammatophora marina</i> (Plate 38, Fig. 8)				+	+				+	+
<i>G. undulata</i> var. <i>japonica</i> (Plate 38, Fig. 9)				+						
<i>Hamphora exigua</i> (Plate 39, Figs 1, 2)				+	+					+
<i>Halamphora borealis</i> (Plate 39, Figs 3, 4)									+	+
<i>Halamphora coffeiformis</i> (Plate 39, Figs 5, 6)				+					+	+
<i>Halamphora</i> sp. (Plate 39, Figs 7, 8)								+	+	+
<i>Haslea duerrenbergiana</i> (Plate 39, Figs 9, 10)				+	+					
<i>Humidophila contenta</i> (Plate 39, Fig. 11)						+	+			+
<i>Hyalosira obtusangula</i> (Plate 40, Figs 3, 4)					+					
<i>Hyalosira tropicalis</i> (Plate 40, Figs 1, 2)					+					
<i>Hyalosira</i> sp. (Plate 40, Figs 5-9)	+	+		+						
<i>Licmophora californica</i> (Plate 41, Figs 1, 2)				+						
<i>Licmophora communis</i> (Plate 42, Fig. 1)	+	+		+	+					
<i>Licmophora gracilis</i> (Plate 42, Fig. 2)									+	
<i>Licmophora paradoxa</i> (Plate 41, Fig. 3)				+						

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報.

出現場所は I – X に分けて示した. I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物.

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Licmophora</i> sp. 1 (Plate 42, Fig. 3)				+						
<i>Licmophora</i> sp. 2 (Plate 42, Fig. 4)					+					
<i>Luticola mutica</i> (Plate 40, Fig. 10)		+					+			+
<i>Luticola</i> sp. 1 (Plate 40, Fig. 11)							+			
<i>Luticola</i> sp. 2 (Plate 40, Fig. 12)									+	
<i>Luticola</i> sp. 3 (Plate 40, Fig. 13)									+	
<i>Luticola</i> sp. 4 (Plate 40, Fig. 14)									+	
<i>Mastogloia cuneata</i> (Plate 43, Figs 1, 2)					+					
<i>Mastogloia</i> sp. 1 (Plate 43, Fig. 3)					+					
<i>Mastogloia</i> sp. 2 (Plate 43, Figs 6, 7)					+					
<i>Mayamaea atomus</i> (Plate 43, Fig. 5)							+	+		
<i>Mayamaea recondita</i> (Plate 44, Fig. 4)	+				+					
<i>Melosira varians</i> (Plate 44, Fig. 1)										+
<i>Melosira</i> sp. (Plate 44, Fig. 2)										+
<i>Meridion</i> sp. (Plate 44, Fig. 3)				+						
<i>Nagumoea</i> sp. (Plate 44, Fig. 4)				+						
<i>Navicula agnita</i> (Plate 44, Figs 5, 6)	+	+	+	+	+			+		+
<i>Navicula canalis</i> (Plate 44, Figs 7-9)									+	+
<i>Navicula directa</i> (Plate 44, Fig. 10)				+						
<i>Navicula gregaria</i> (Plate 44, Fig. 11)		+		+				+	+	+

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報.

出現場所はI–X に分けて示した. I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物.

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Navicula salinicola</i> (Plate 44, Figs 12, 13)	+	+	+	+	+			+	+	+
<i>Navicula pseudanglica</i> (Plate 45, Figs 4, 5)			+		+					
<i>Navicula tenelloides</i> (Plate 44, Figs 14, 15)			+		+				+	
<i>Navicula sp. 1</i> (Plate 45, Figs 1, 2)	+			+						
<i>Navicula sp. 2</i> (Plate 45, Fig. 3)		+								
<i>Navicula sp. 3</i> (Plate 45, Fig. 6)			+							
<i>Navicula sp. 4</i> (Plate 45, Fig. 7)			+							
<i>Navicula sp. 5</i> (Plate 45, Figs 8-10)				+						
<i>Navicula sp. 6</i> (Plate 46, Fig. 1)				+						
<i>Navicula sp. 7</i> (Plate 45, Fig. 11)					+					
<i>Navicula sp. 8</i> (Plate 46, Fig. 2)								+	+	+
<i>Navicula sp. 9</i> (Plate 46, Fig. 3)										+
<i>Navicula sp. 10</i> (Plate 46, Fig. 4)								+		
<i>Neosynedra provincialis</i> (Plate 47, Fig. 1)					+					
<i>Nitzschia amabilis</i> (Plate 47, Figs 2-4)			+		+					
<i>Nitzschia frustulum</i> (Plate 47, Figs 5-7)									+	+
<i>Nitzschia perindistincta</i> (Plate 47, Figs 8-12)			+	+	+					
<i>Nitzschia perspicua</i> (Plate 48, Figs 1-4)										+
<i>Nitzschia sigma</i> (Plate 48, Figs 5, 6)								+	+	
<i>Nitzschia valdestriata</i> (Plate 48, Figs 7-9)								+	+	+

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報.

出現場所はI–X に分けて示した. I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 渉禽類の排泄物.

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Nitzschia</i> sp. 1 (Plate 48, Figs 10, 11)	+			+						
<i>Nitzschia</i> sp. 2 (Plate 48, Figs 12, 13)			+							
<i>Nitzschia</i> sp. 3 (Plate 49, Figs 1, 2)			+			+				
<i>Nitzschia</i> sp. 4 (Plate 49, Fig. 3)				+						
<i>Nitzschia</i> sp. 5 (Plate 49, Figs 4, 5)				+						
<i>Nitzschia</i> sp. 6 (Plate 49, Fig. 6)				+						
<i>Nitzschia</i> sp. 7 (Plate 49, Figs 7-11)									+	+
<i>Nitzschia</i> sp. 8 (Plate 49, Figs 12, 13)								+	+	+
<i>Nitzschia</i> sp. 9 (Plate 50, Fig. 1)										+
<i>Nitzschia</i> sp. 10 (Plate 50, Figs 2-4)									+	+
<i>Nitzschia</i> sp. 11 (Plate 50, Fig. 5)									+	
<i>Nitzschia</i> sp. 12 (Plate 50, Figs 7, 8)					+				+	
<i>Nitzschia</i> sp. 13 (Plate 50, Fig. 6)					+				+	
<i>Nitzschia</i> sp. 14 (Plate 50, Fig. 9)								+		
<i>Nitzschia</i> sp. 15 (Plate 51, Figs 1, 2)				+						
<i>Nitzschia</i> sp. 16 (Plate 51, Figs 3, 4)					+					
<i>Opephora mutabilis</i> (Plate 51, Fig. 5)								+	+	

Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報.

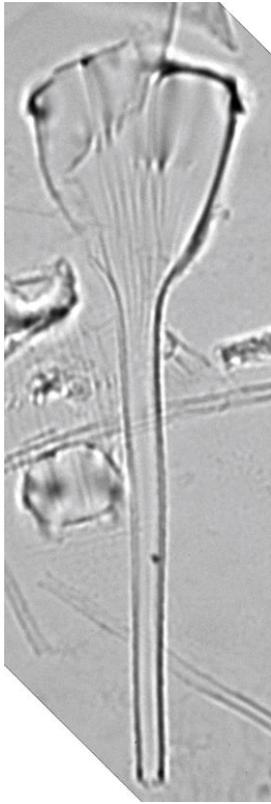
出現場所は I – X に分けて示した. I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物.

出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Pinnularia</i> sp. 1 (Plate 52, Figs 1, 2)						+	+			
<i>Pinnularia</i> sp. 2 (Plate 52, Fig. 3)			+		+					
<i>Pinnularia</i> sp. 3 (Plate 52, Fig. 4)										+
<i>Pinnularia</i> sp. 4 (Plate 52, Fig. 5)										+
<i>Planothidium delicatulum</i> (Plate 53, Figs 1-4)									+	+
<i>Planothidium lilljeborgei</i> (Plate 53, Figs 5-7)								+	+	+
<i>Planothidium septentrionale</i> (Plate 53, Figs 8-12)									+	+
<i>Planothidium</i> sp. (Plate 53, Figs 13, 14)										+
<i>Pleurosigma normanii</i> (Plate 54, Fig. 1)									+	
<i>Pleurosigma</i> sp. (Plate 54, Figs 2, 3)				+					+	+
<i>Pleurosira</i> sp. (Plate 55, Fig. 1)									+	
<i>Psammodictyon constrictum</i> (Plate 55, Figs 2-4)						+				
<i>Pseudogomphonema plinskii</i> (Plate 55, Figs 5-7)										+
<i>Pseudogomphonema</i> sp. (Plate 55, Figs 8-9)								+	+	
<i>Pseudostaurosira altiplanensis</i> (Plate 55, Figs 10, 11)								+	+	+
<i>Pseudostriatella</i> sp. (Plate 56, Figs 1-3)	+	+		+						

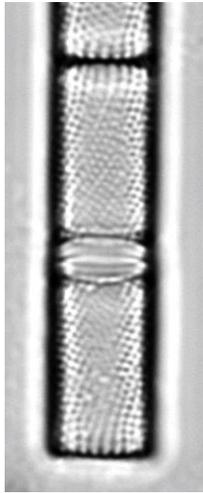
Appendix 2021 – 2022 年の試料から得られた珪藻種の出現情報.

出現場所はI–X に分けて示した. I. ウミネコ羽毛, II. ウトウ羽毛, III. オオミズナギドリ羽毛, IV. 天売島海水, V. 粟島海水, VI. 天売島ウトウ営巣地, VII. 粟島オオミズナギドリ営巣地, VIII. 鳥の海海水, IX. 鳥の海底砂, X. 涉禽類の排泄物.

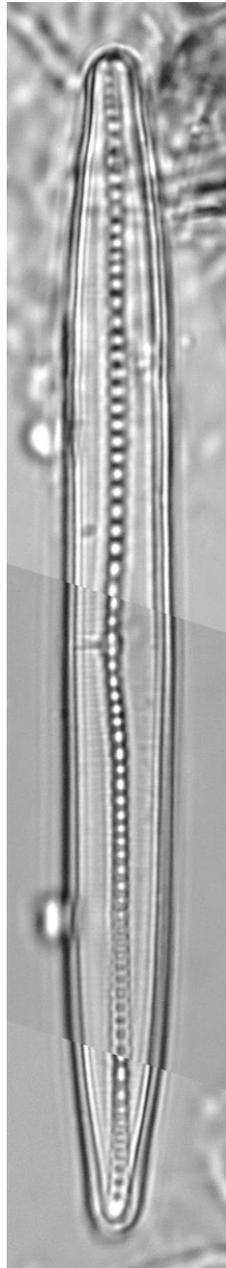
出現種	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
<i>Pteroncola inane</i> (Plate 56, Figs 4-7)	+	+		+	+					
<i>Rhabdonema arcuatum</i> (Plate 57, Fig. 1)				+						
<i>Rhopalodia sp. 1</i> (Plate 57, Fig. 2)										+
<i>Rhopalodia sp. 2</i> (Plate 57, Fig. 3)					+					
<i>Rhoicosphenia genuflexa</i> (Plate 57, Figs 4-7)				+	+			+		
<i>Rhoicosphenia marina</i> (Plate 57, Figs 8, 9)				×	+					
<i>Seminavis recta</i> (Plate 58, Figs 3-5)								+	+	+
<i>Seminavis robusta</i> (Plate 58, Figs 1, 2)								+		
<i>Surirella sp.</i> (Plate 58, Fig. 6)									+	
<i>Tabularia fasciculata</i> (Plate 59, Figs 1, 2)	+									
<i>Tabularia investiens</i> (Plate 59, Figs 3, 4)	+	+		+	+					
<i>Tabularia parva</i> (Plate 59, Figs 5, 6)				+	+					
<i>Tryblionella apiculata</i> (Plate 60, Figs 1, 2)									+	+
<i>Tryblionella sp. 1</i> (Plate 60, Fig. 3)									+	
<i>Tryblionella sp. 2</i> (Plate 60, Fig. 4)									+	



1



2



3

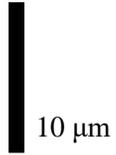
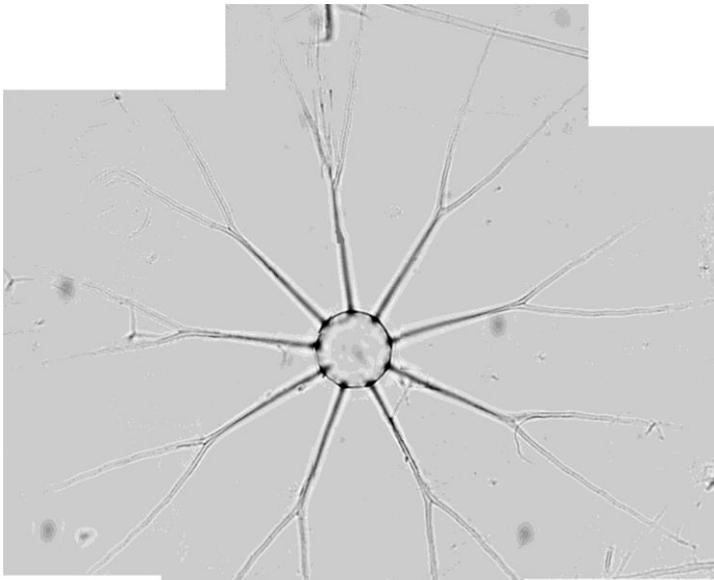


Plate 17.

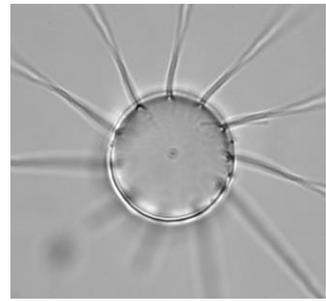
Fig. 1. *Asterinellopsis gracilis*, Fig. 2. *Aulacoseira* sp. , Fig. 3. *Bacillaria* sp. .



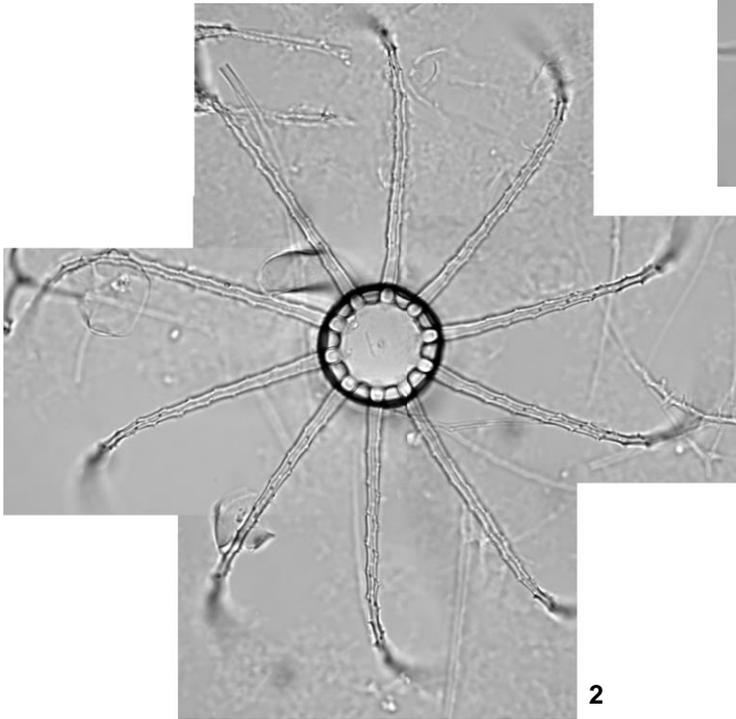
10 μ m



1



3



2

Plate 18.

Fig. 1. *Bacteriastrium delicatulum*, Fig. 2. *Bacteriastrium furcatum*,
Fig. 3. *Bacteriastrium hyalina*.

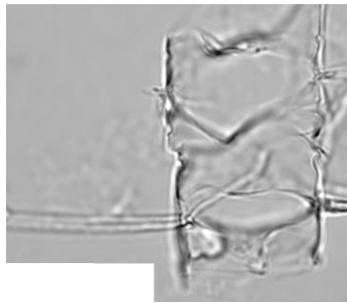


1

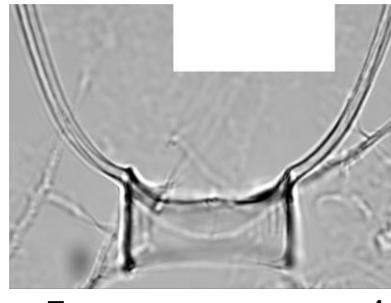


2

10 μm

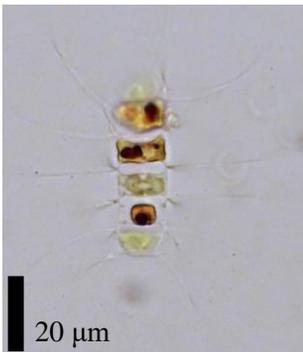


3



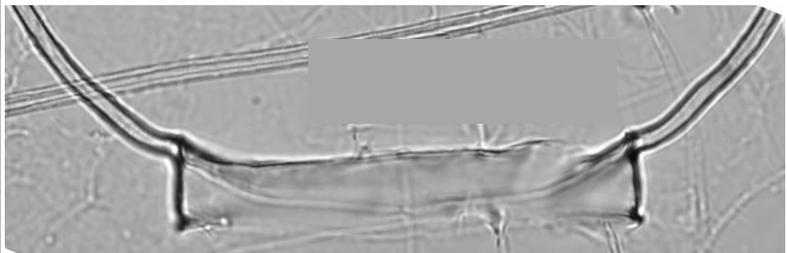
4

10 μm



5

20 μm



6

Plate 19.

Fig. 1. *Chaetoceros socialis*, Figs 2-4. *Chaetoceros* sp. 1, Figs 5, 6. *Chaetoceros* sp. 2.

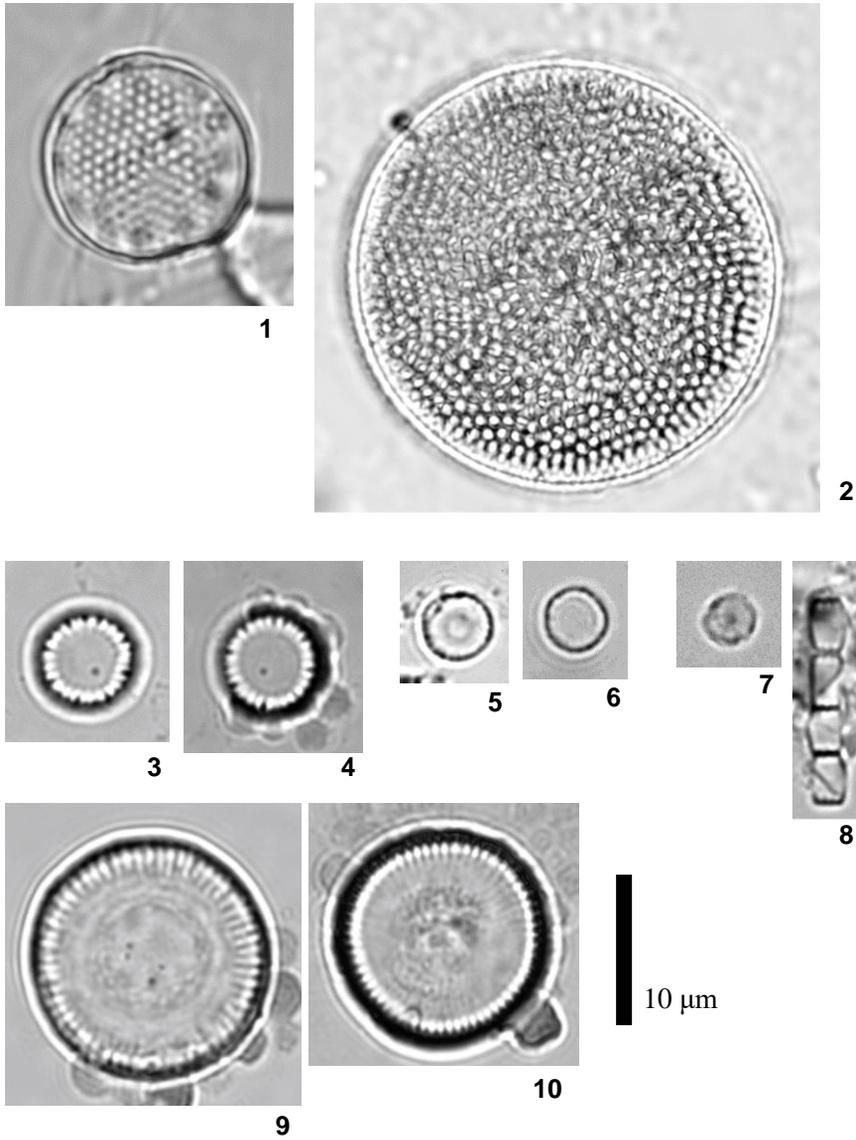


Plate 20.

Fig. 1. *Coscinodiscus* sp. 1, Fig 2. *Coscinodiscus* sp. 2, Figs 3, 4. *Cyclotella atomus*,
 Figs 5, 6. *Cyclotella choctawhatcheeana*, Figs 7, 8. *Detonula confervacae*,
 Figs 9, 10. *Cyclotella striata*.

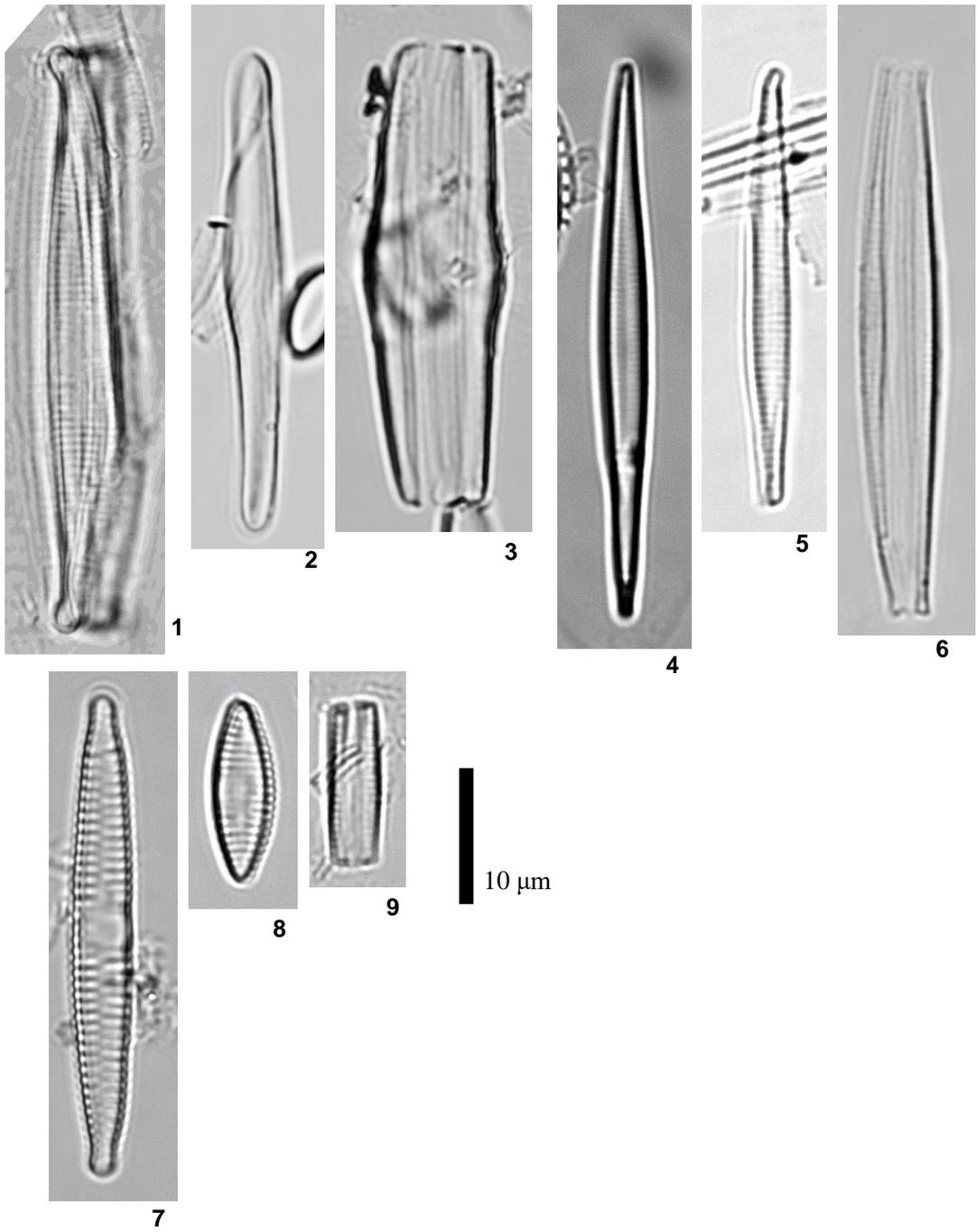


Plate 21.

Fig. 1. *Fragilaria striatula*, Figs 2, 3. *Fragilaria* sp. 1, Figs 4-6. *Fragilaria* sp. 3, Figs 7-9. *Fragilaria* sp. 2.

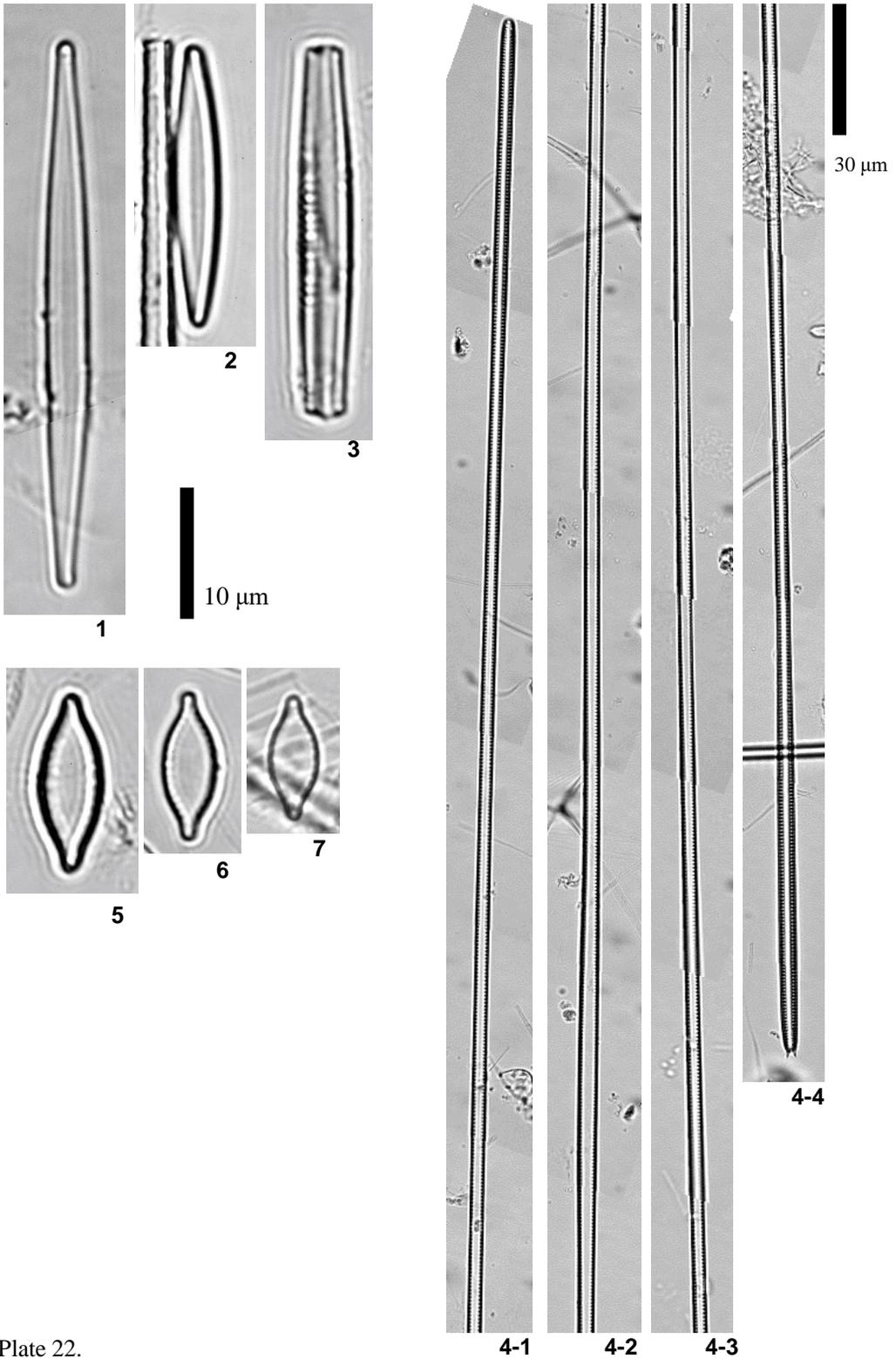


Plate 22.

Figs 1-3. *Hyalosynedra laevigata*, Fig 4. *Lioloma pacificum*, Figs 5-7. *Nitzschia bicapitata*.

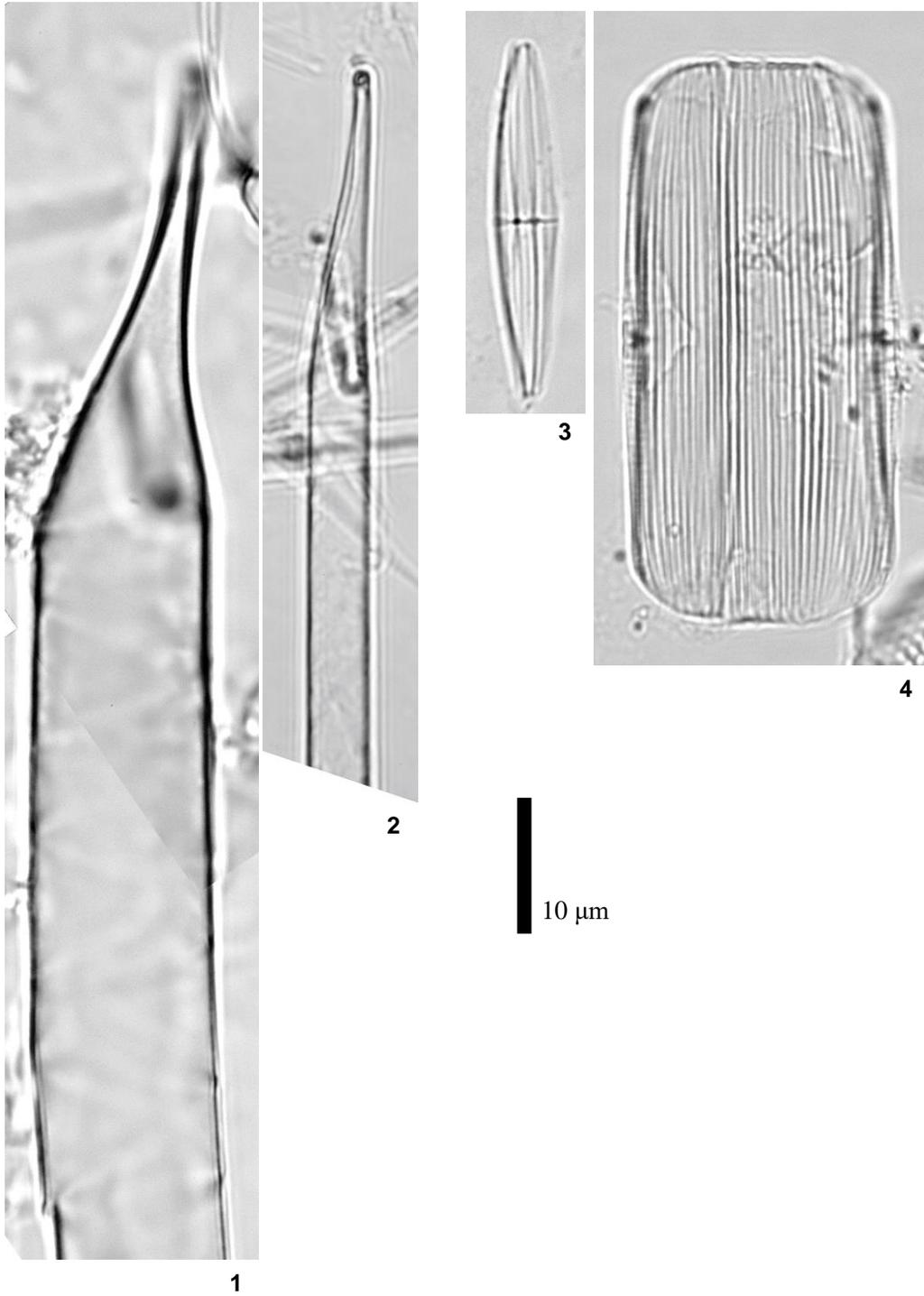


Plate 23.

Figs 1, 2. *Proboscia alata*, Figs 3, 4. *Proschkinia complata*.

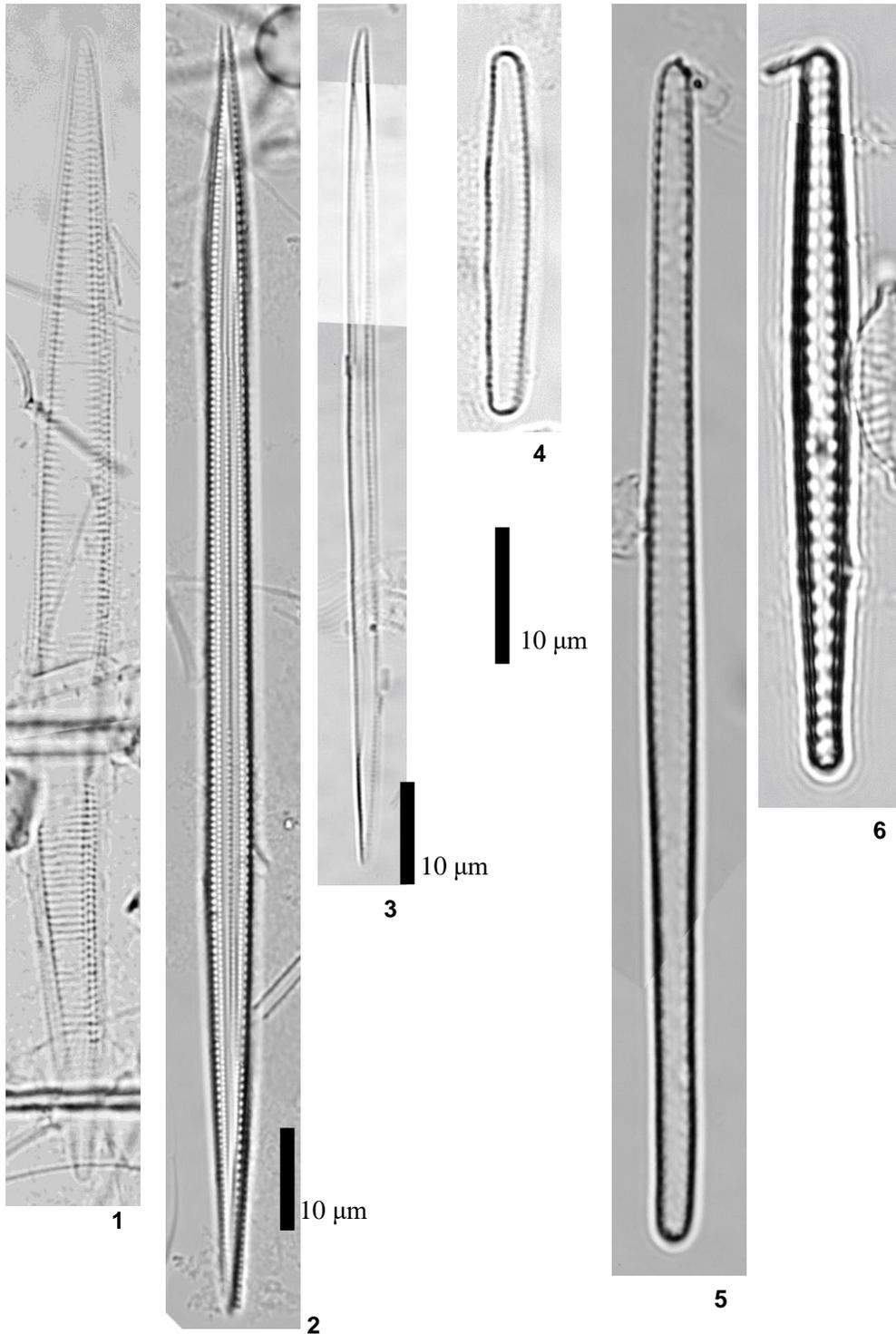


Plate 24.

Fig. 1. *Pseudo-nitzschia* sp. 1, Fig. 2. *Pseudo-nitzschia* sp. 3, Fig. 3. *Pseudo-nitzschia* sp. 2,
 Fig. 4. *Pseudo-nitzschia americana*, Figs 5, 6. *Thalassionema nitzschioides*.

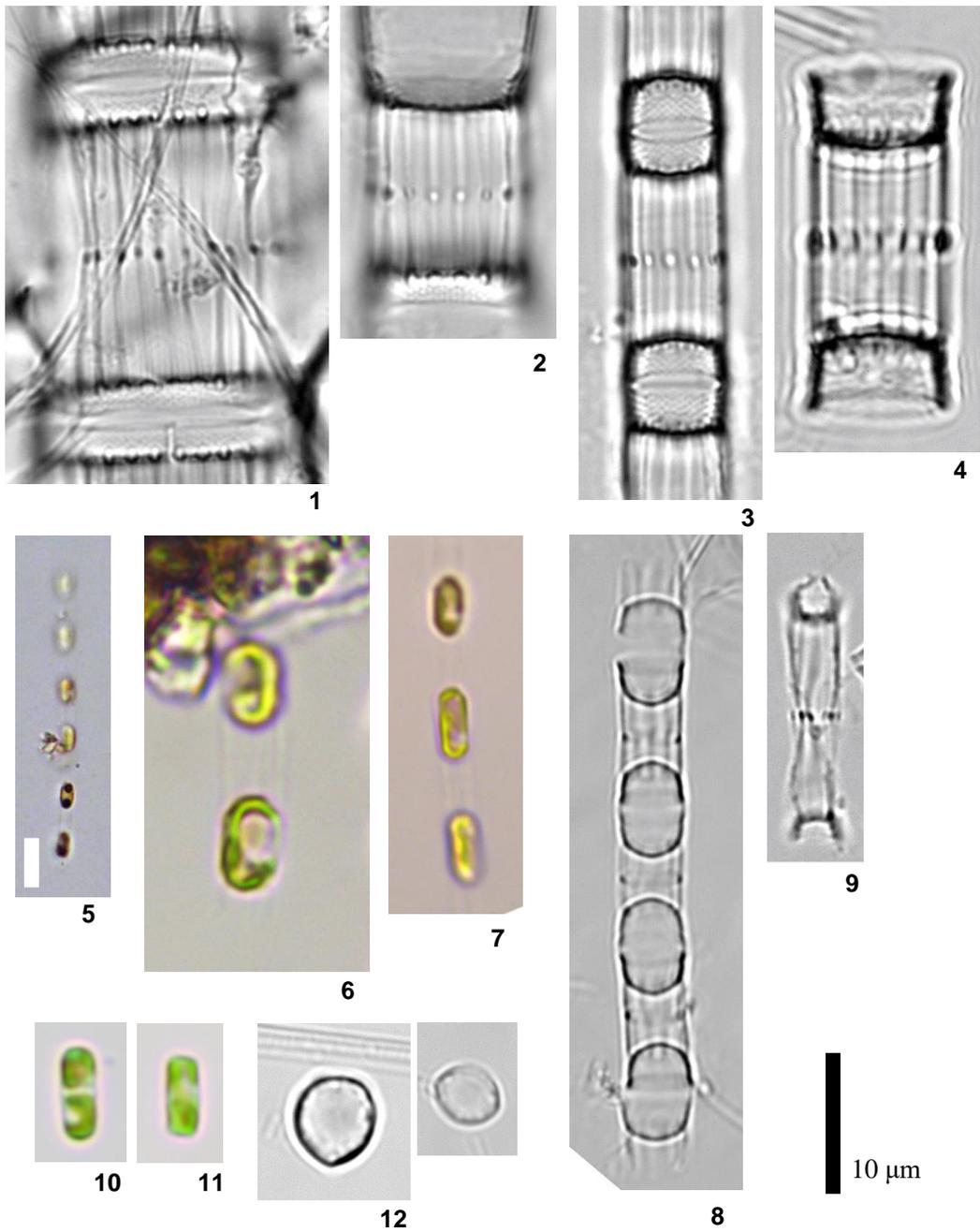


Plate 25.

Figs 1, 2. *Skeletonema costatum*, Figs 3, 4. *Skeletonema japonicum*,
 Fig. 5. *Skeletonema* sp. 1, Fig. 6. *Skeletonema* sp. 2, Fig. 7. *Skeletonema* sp. 3,
 Fig. 8. *Skeletonema* sp. 4, Fig. 9. *Skeletonema* sp. 5, Figs 10, 11. 中心類珪藻 1,
 Figs 12, 13. 中心類珪藻 2.

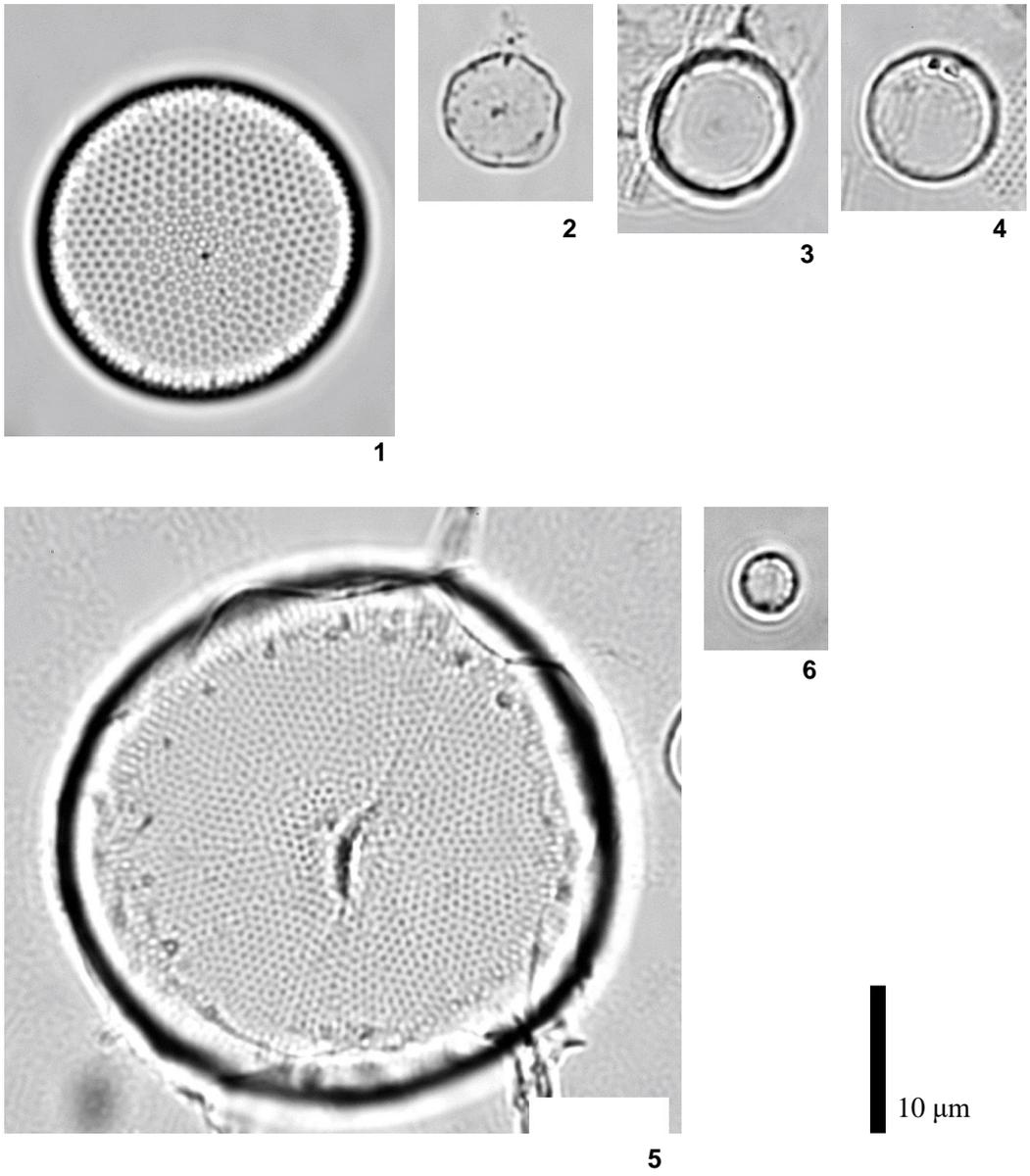
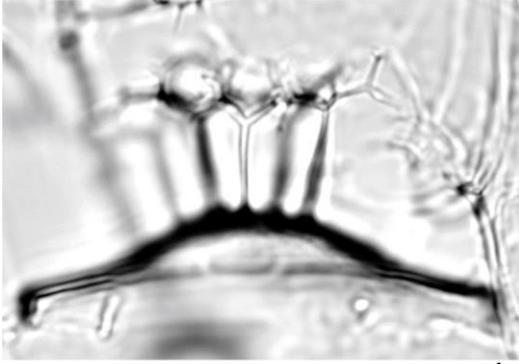
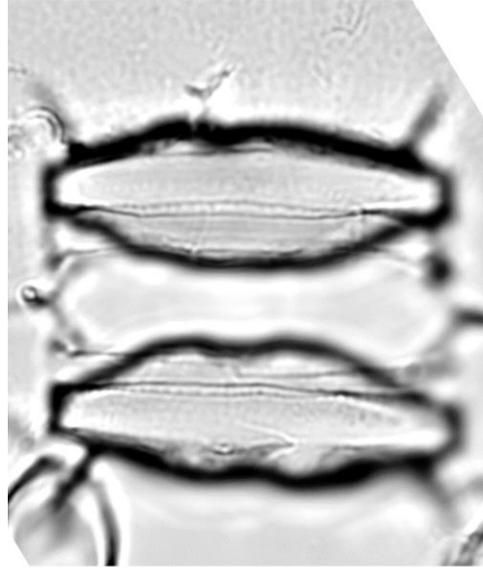


Plate 26.

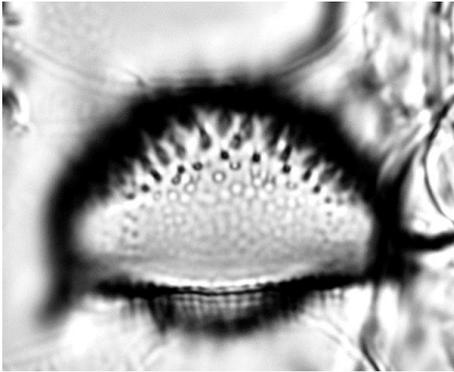
Fig. 1. *Thalassiosira angulata*, Fig. 2. *Thalassiosira minima*, Figs 3, 4. *Thalassiosira* sp. 1,
Fig. 5. *Thalassiosira* sp. 2, Fig. 6. *Thalassiosira* sp. 3.



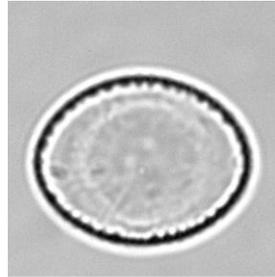
1



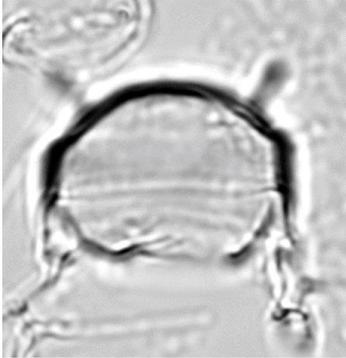
2



3



4



5



10 μm

Plate 27.
Figs 1-5. Cyst (*Chaetoceros* spp.).

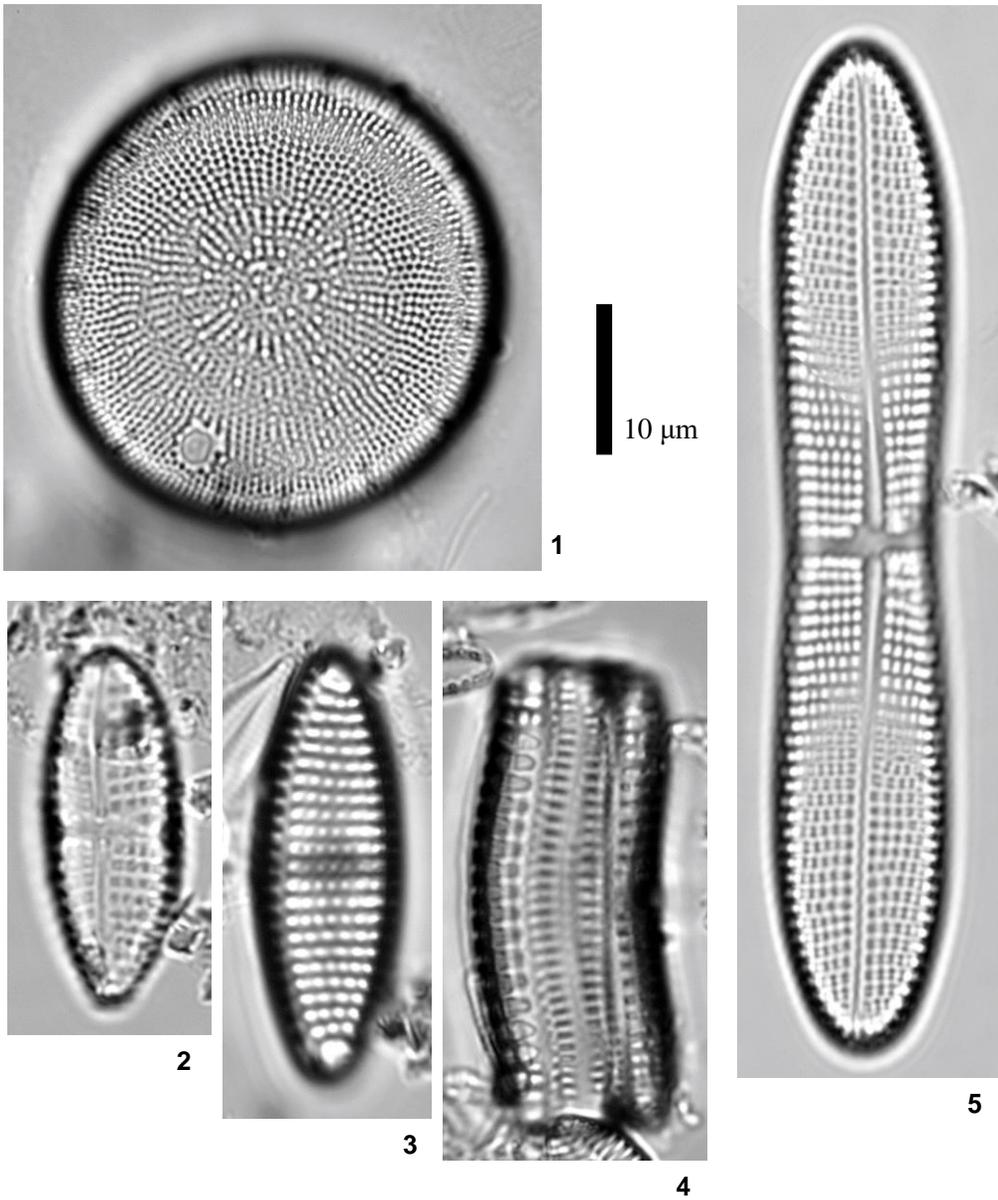


Plate 28.

Fig. 1. *Actinocyclus subtilis*, Figs 2-4. *Achnanthes* sp. 2, Fig. 5. *Achnanthes longipes*.

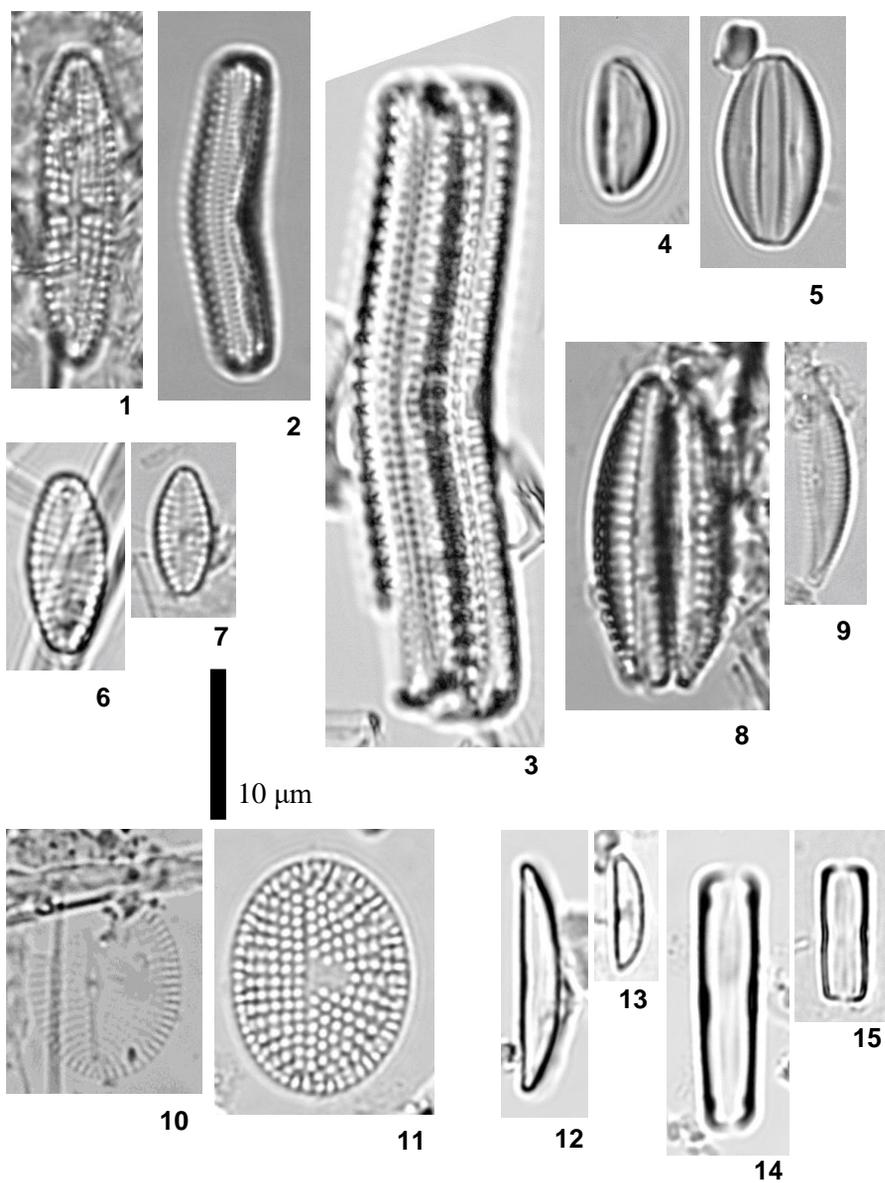


Plate 29.

Figs 1, 2. *Achnanthes pseudogroenlandica*, Fig. 3. *Achnanthes* sp. 1,

Figs 4, 5. *Amphora helensis*, Figs 6, 7. *Achnanthes* sp. 2, Fig. 8. *Amphora* sp. 1,

Fig. 9. *Amphora* sp. 2, Figs 10, 11. *Anorthoneis vortex*, Figs 12-15. *Catenula adhaerens*.

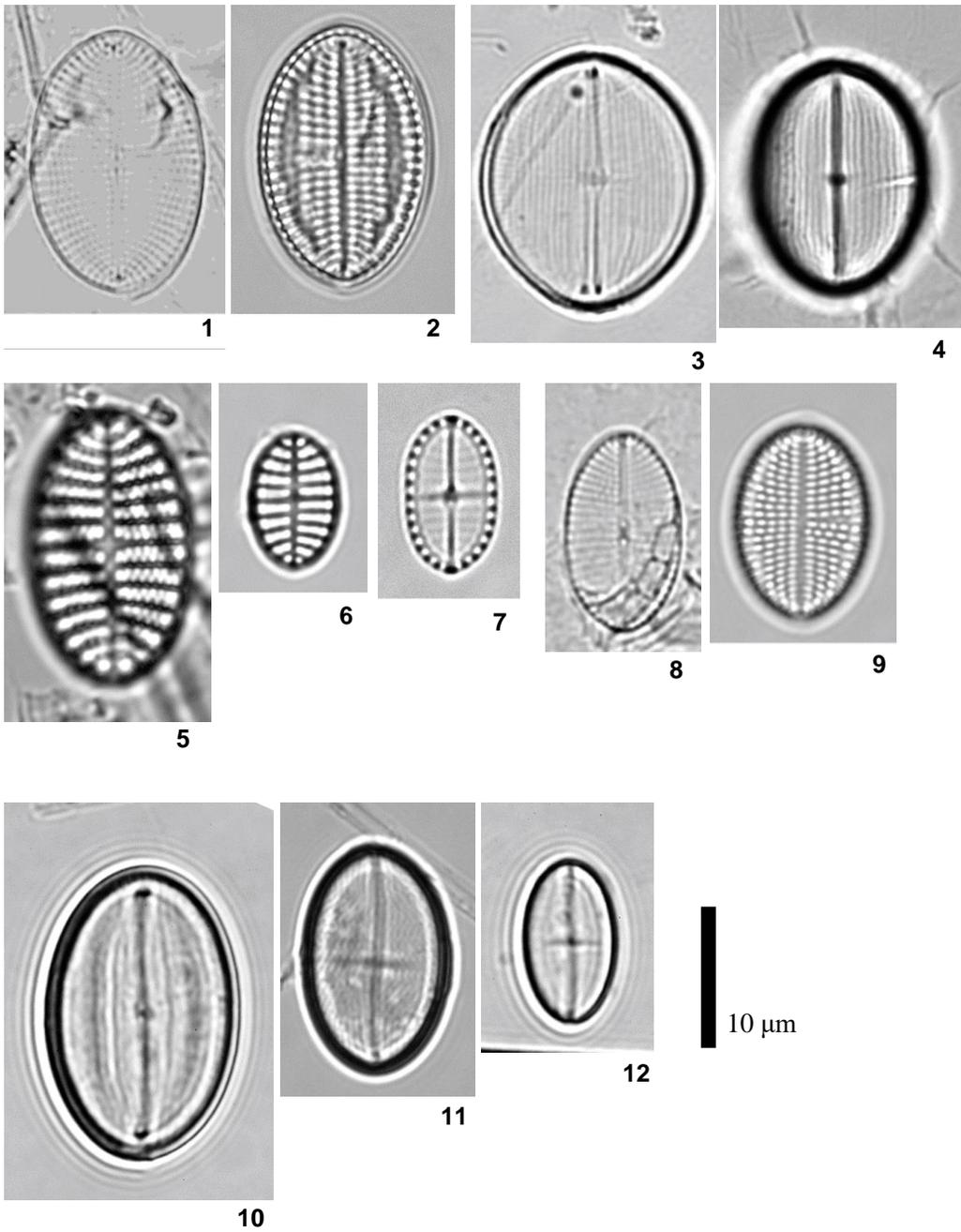


Plate 30.

Figs 1, 2. *Cocconeis californica*, Figs 3, 4. *Cocconeis convexa*, Figs 5-7. *Cocconeis costata*, Figs 8, 9. *Cocconeis neothumensis* var. *marina*, Figs 10-12. *Cocconeis dirupta*.

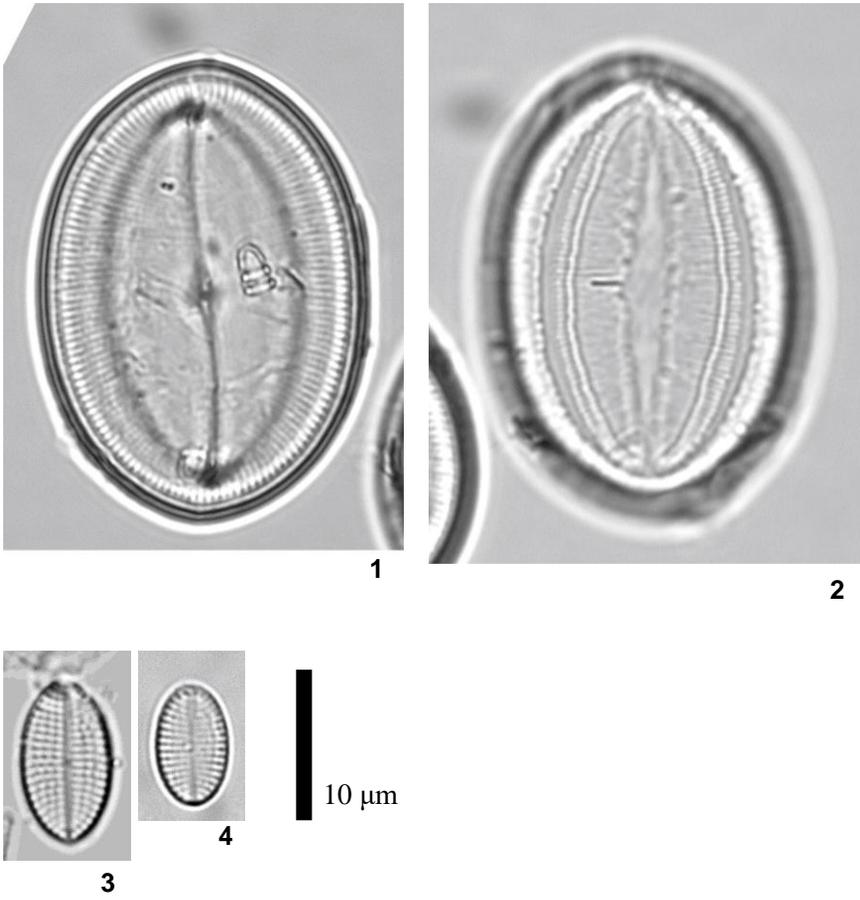


Plate 31.

Figs 1, 2. *Cocconeis pseudomarginata* var. *intermedia*, Figs 3, 4. *Cocconeis placentula*.

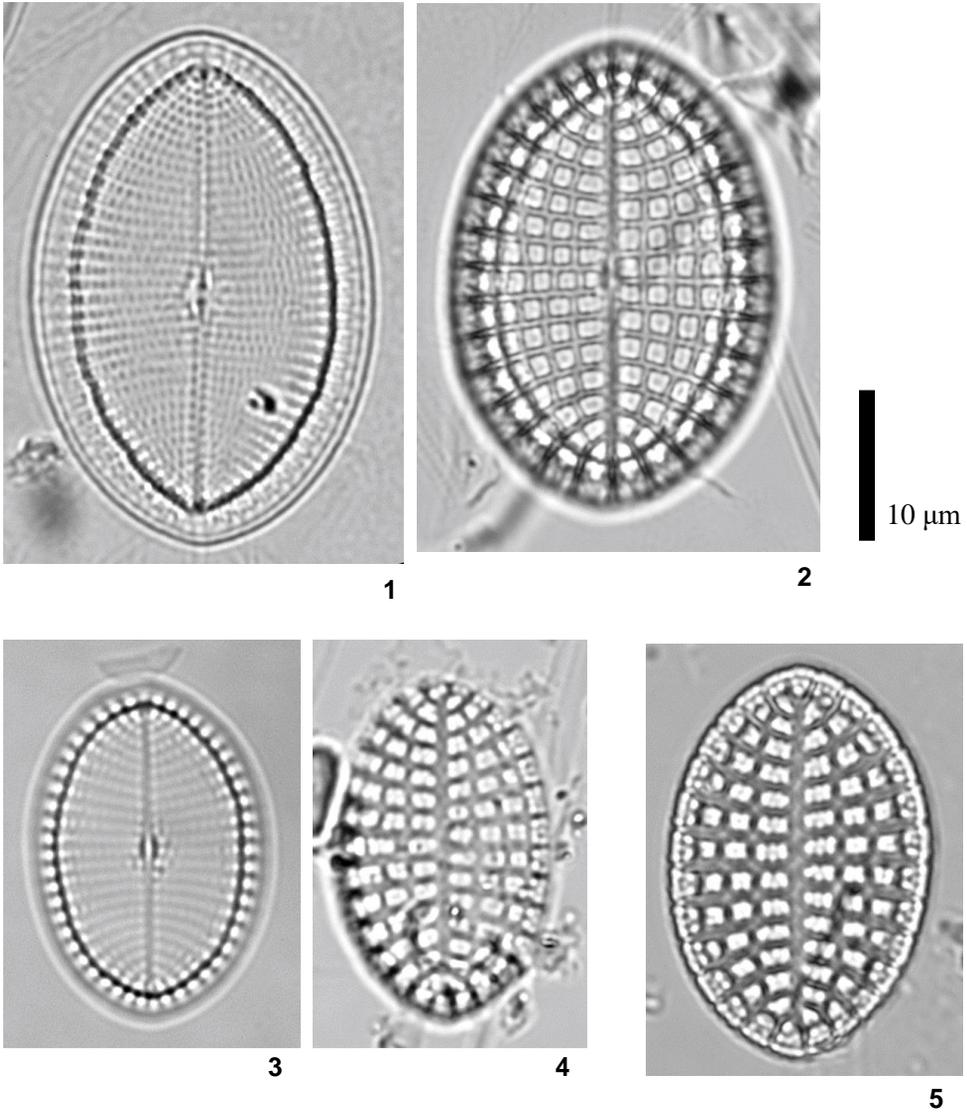


Plate 32.

Figs 1, 2. *Cocconeis scutellum* var. *scutellum*, Figs 3, 4. *Cocconeis scutellum* var. *parva*,
Fig. 5. *Cocconeis scutellum* var. *posidoniae*.

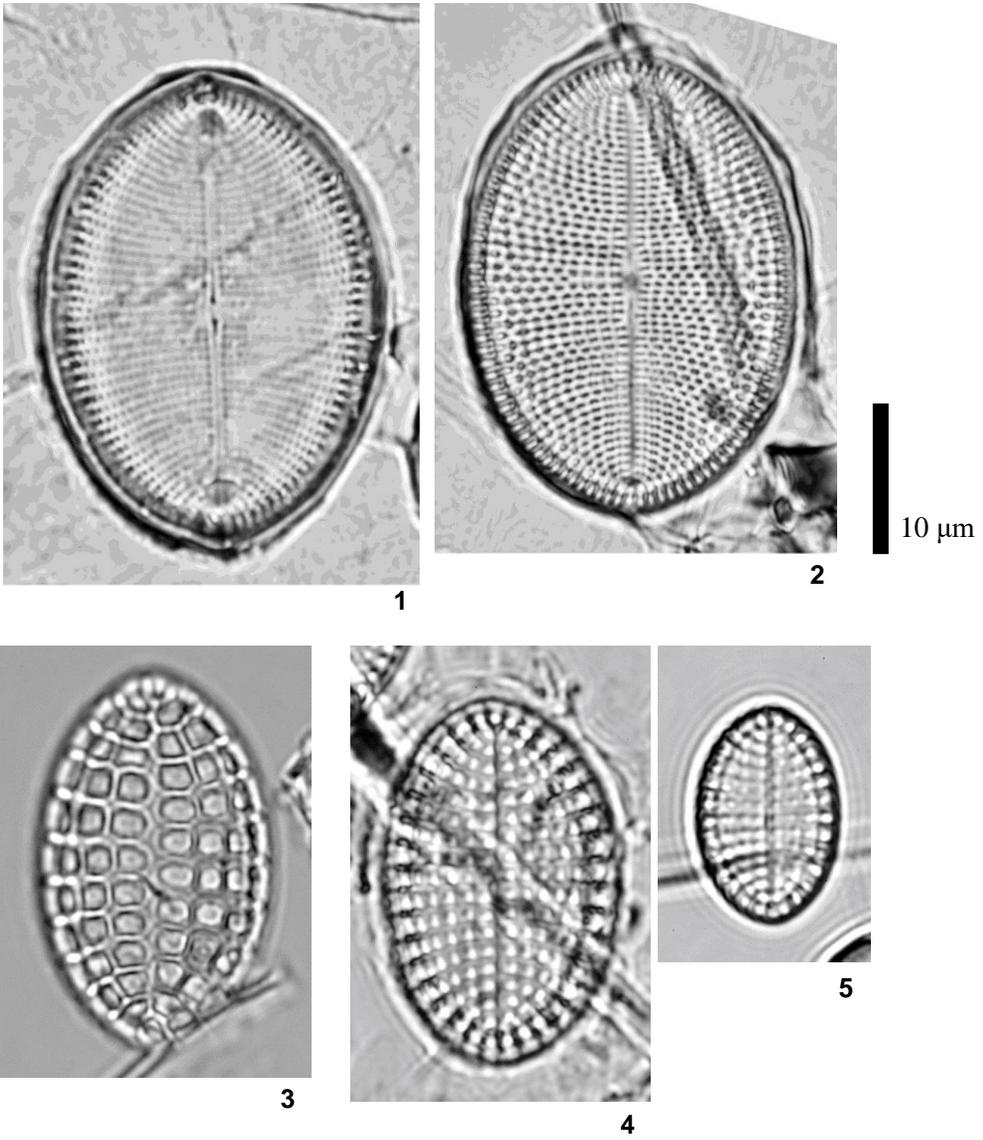
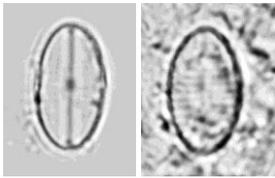


Plate 33.
Figs 1, 2. *Cocconeis skinensis*, Fig. 3. *Cocconeis stauroneiformis*,
Figs 4, 5. *Cocconeis* sp. 1.

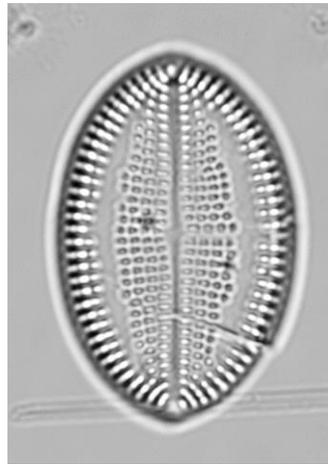


1

2



3



4



5

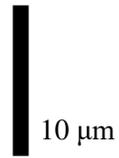


Plate 34.

Figs 1, 2. *Cocconeis* sp. 2, Fig. 3. *Cocconeis* sp. 3, Fig. 4. *Cocconeis* sp. 4,
Fig. 5. *Cocconeis* sp. 5.

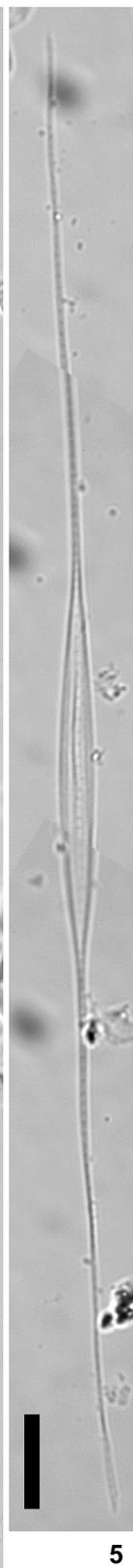
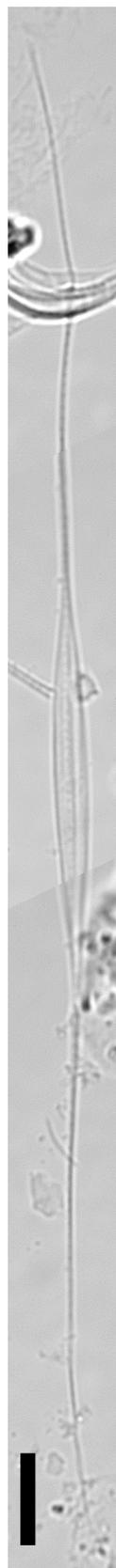
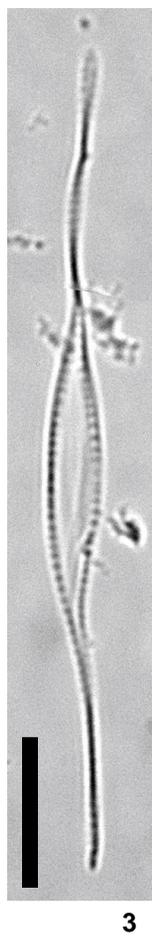
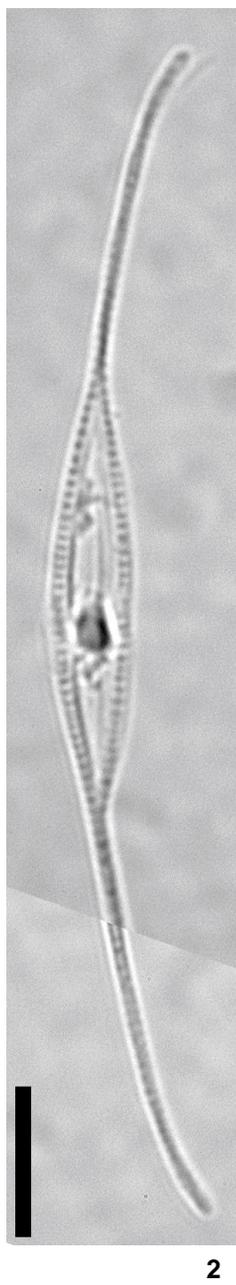
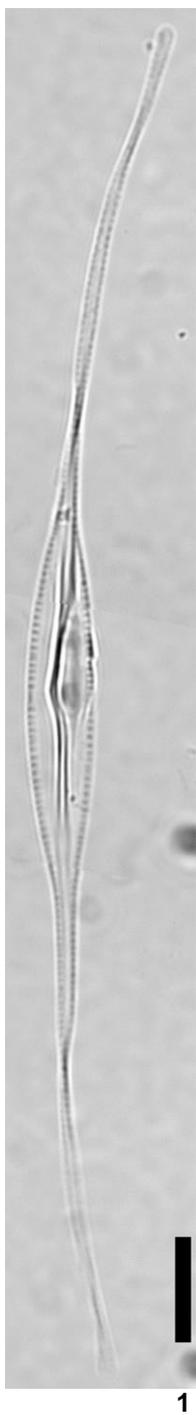


Plate 35.
Figs 1-3. *Cylindrotheca closterium*,
Figs 4, 5. *Cylindrotheca* sp. . Scale bars = 10 μ m

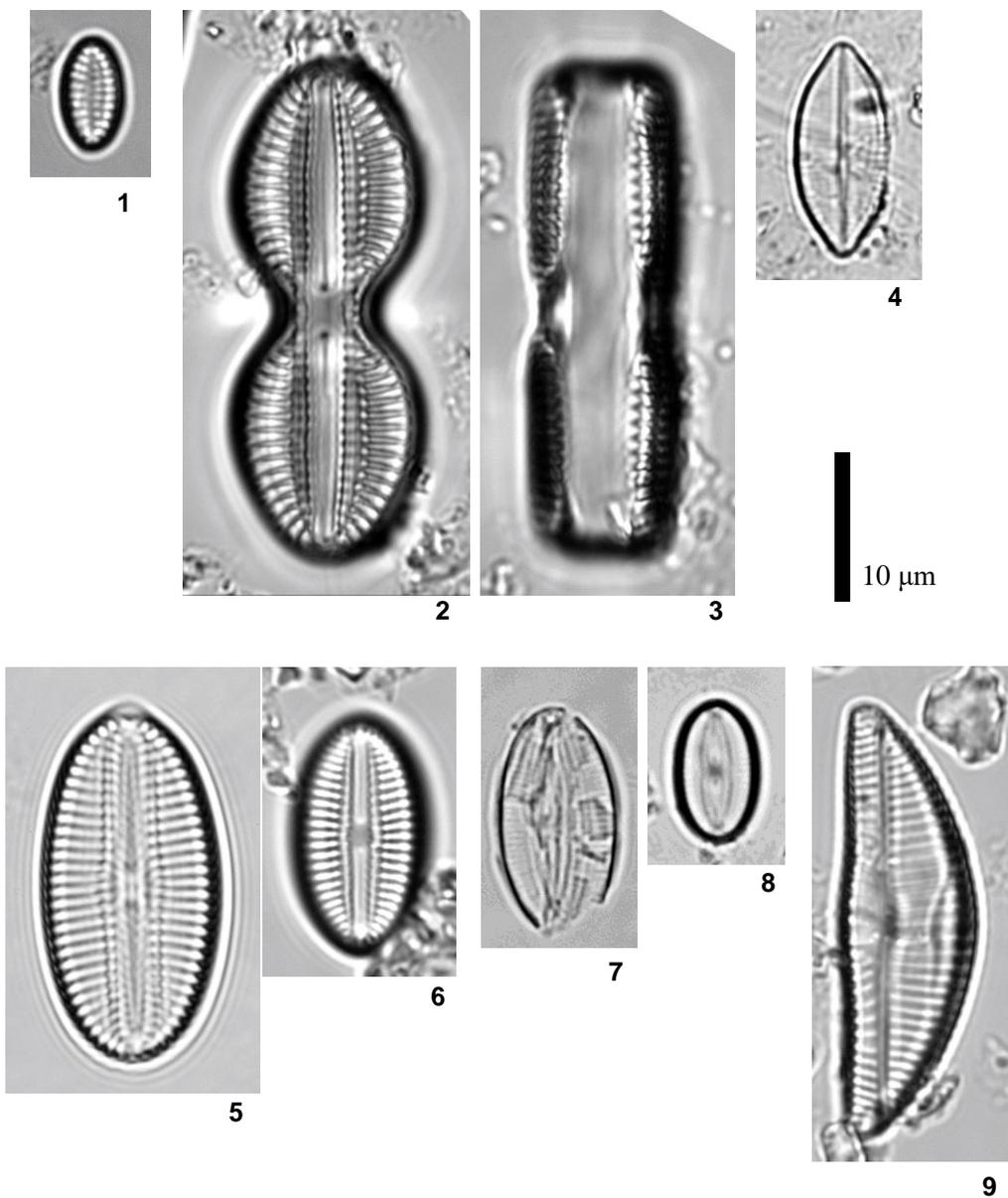
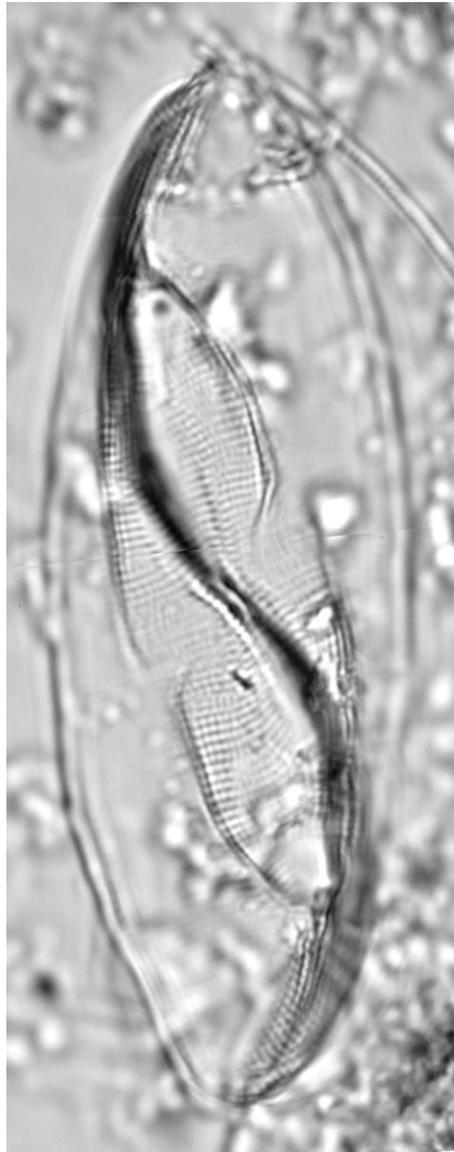


Plate 36.

Fig. 1. *Delphineis surella*, Figs 2, 3. *Diploneis crabro*, Fig. 4. *Diadesmis* sp. ,
 Figs 4-6. *Diploneis smithii*, Figs 7, 8. *Fallacia* sp. , Fig. 9. *Encypnema* sp. .



1



2



Plate 37.
Figs 1, 2. *Entomoneis* sp. .

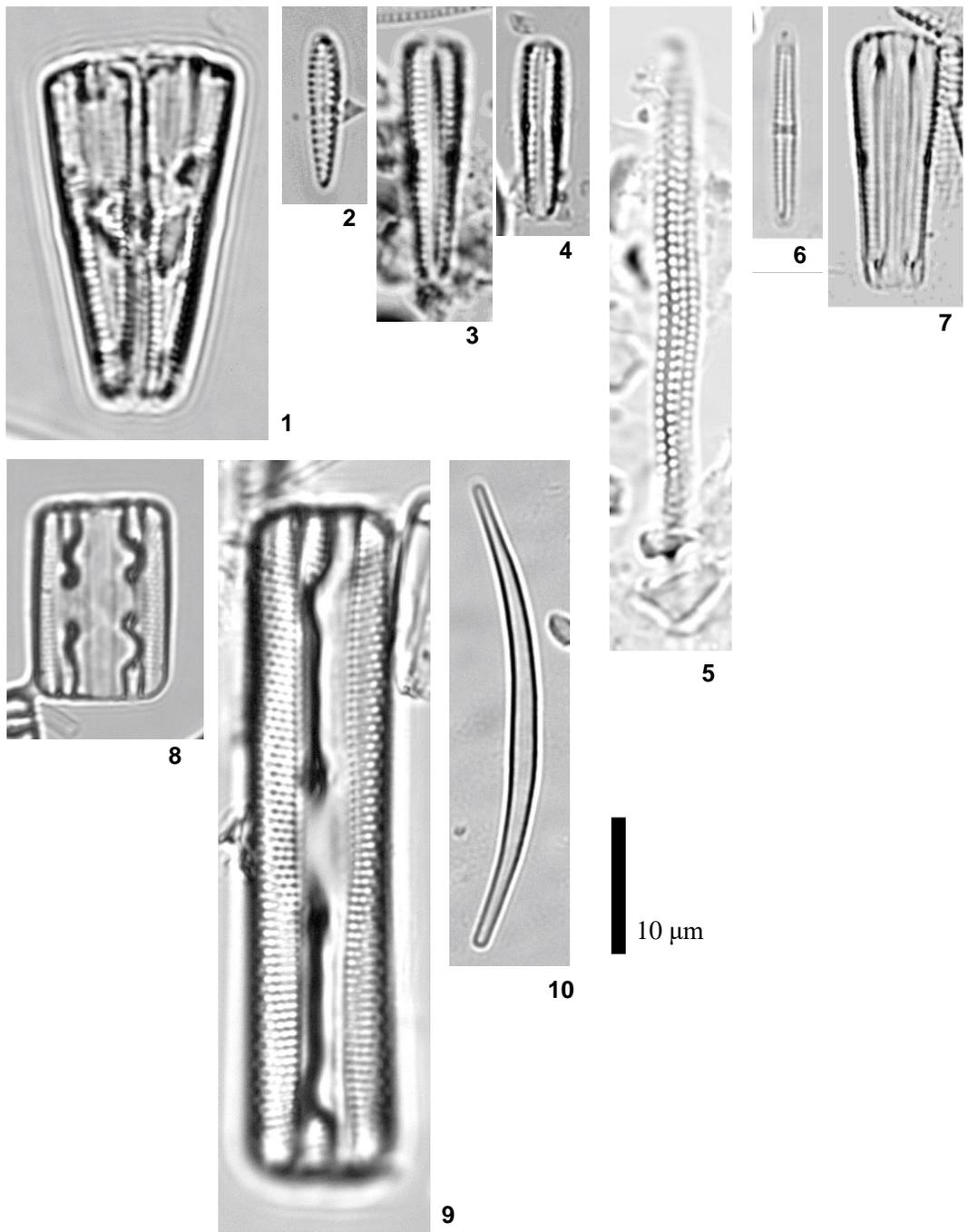


Plate 38.

Fig. 1. *Gomphonemopsis* sp. 1, Figs 2-4. *Gomphonemopsis* sp. 2,
 Fig. 5. *Gomphonemopsis* sp. 3, Figs 6, 7. *Gomphoseptatum aestuarii*,
 Fig. 8. *Grammatophora marina*, Fig. 9. *Grammatophora undulata* var. *japonica*,
 Fig. 10. *Eunotia* sp. .

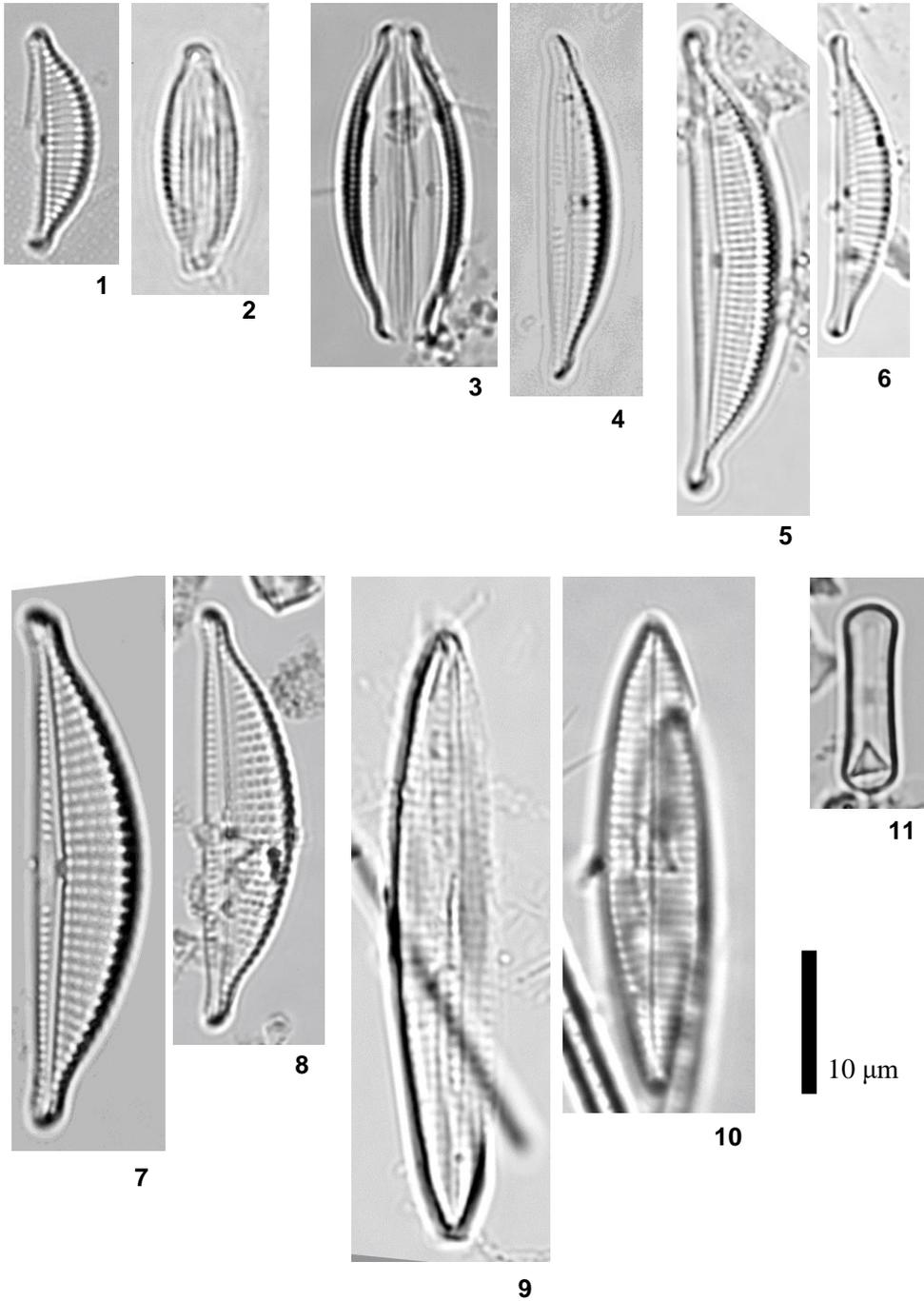


Plate 39.

Figs 1, 2. *H amphora exigua*, Figs 3, 4. *Halamphora borealis*,

Figs 5, 6. *Halamphora coffeiformis*, Figs 7, 8. *Halamphora* sp. ,

Figs 9, 10. *Haslea duerrenbergiana*, Fig. 11. *Humidophila contenta*.

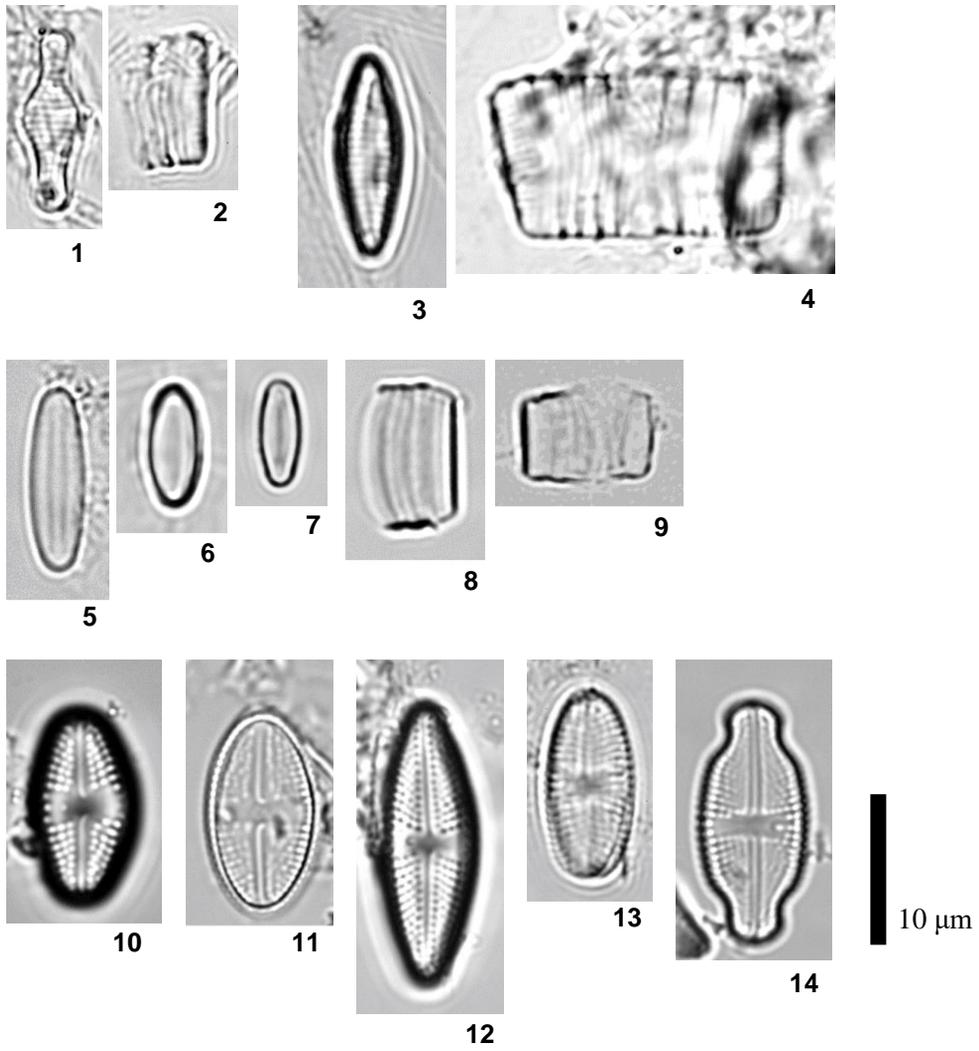
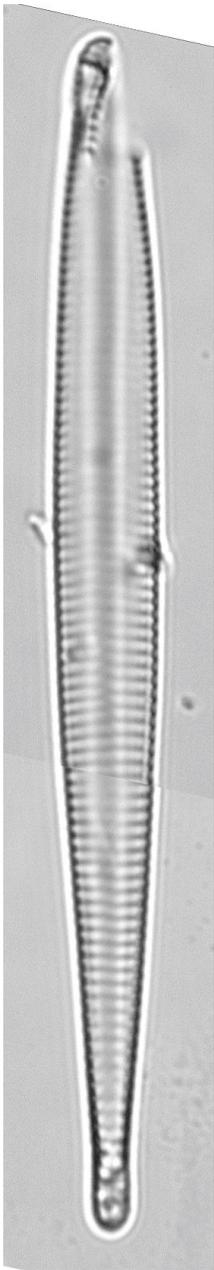
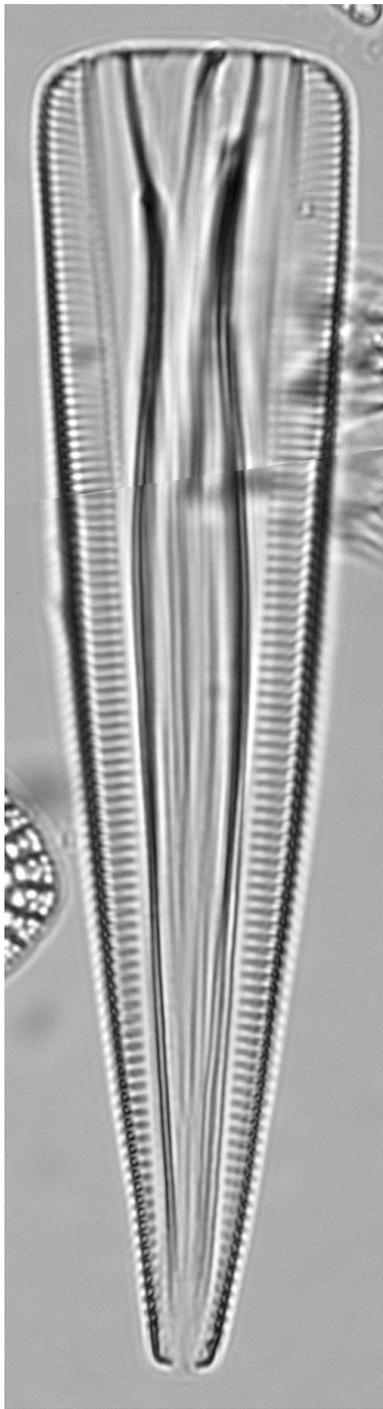


Plate 40.

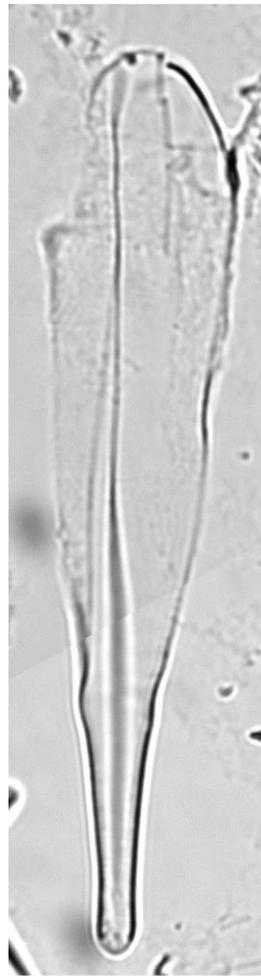
Figs 1, 2. *Hyalosira tropicalis*, Figs 3, 4. *Hyalosira obtusangula*,
 Figs 5-9. *Hyalosira* sp. , Fig. 10. *Luticola mutica*, Fig. 11. *Luticola* sp. 1,
 Fig. 12. *Luticola* sp. 2, Fig. 13. *Luticola* sp. 3, Fig. 14. *Luticola* sp. 4.



1



2

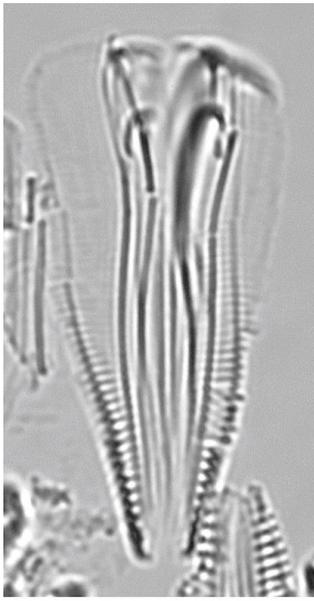


3



Plate 41.

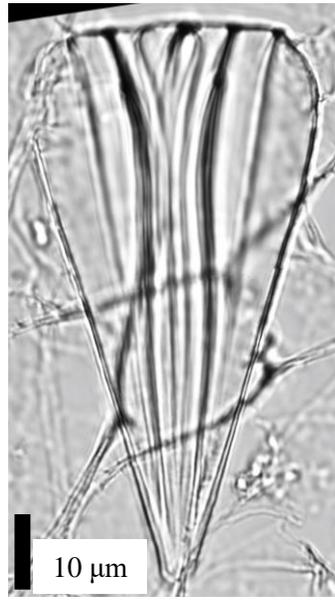
Figs 1, 2. *Licmophora californica*, Fig. 3. *Licmophora paradoxa*.



1

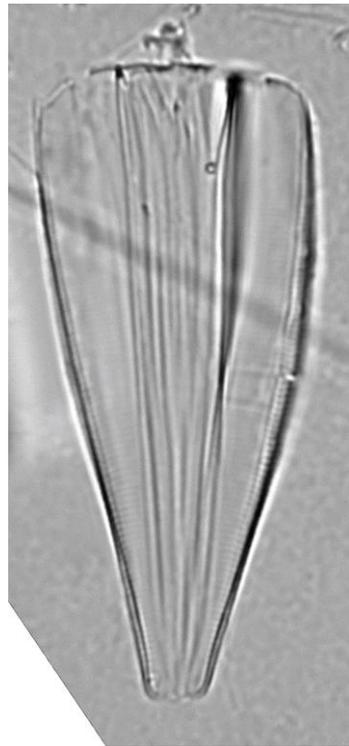


2



3

10 μ m



4

Plate 42.

Fig. 1. *Licmophora communis*, Fig. 2. *Licmophora gracilis*,

Fig. 3. *Licmophora* sp. 1, Fig. 4. *Licmophora* sp. 2.

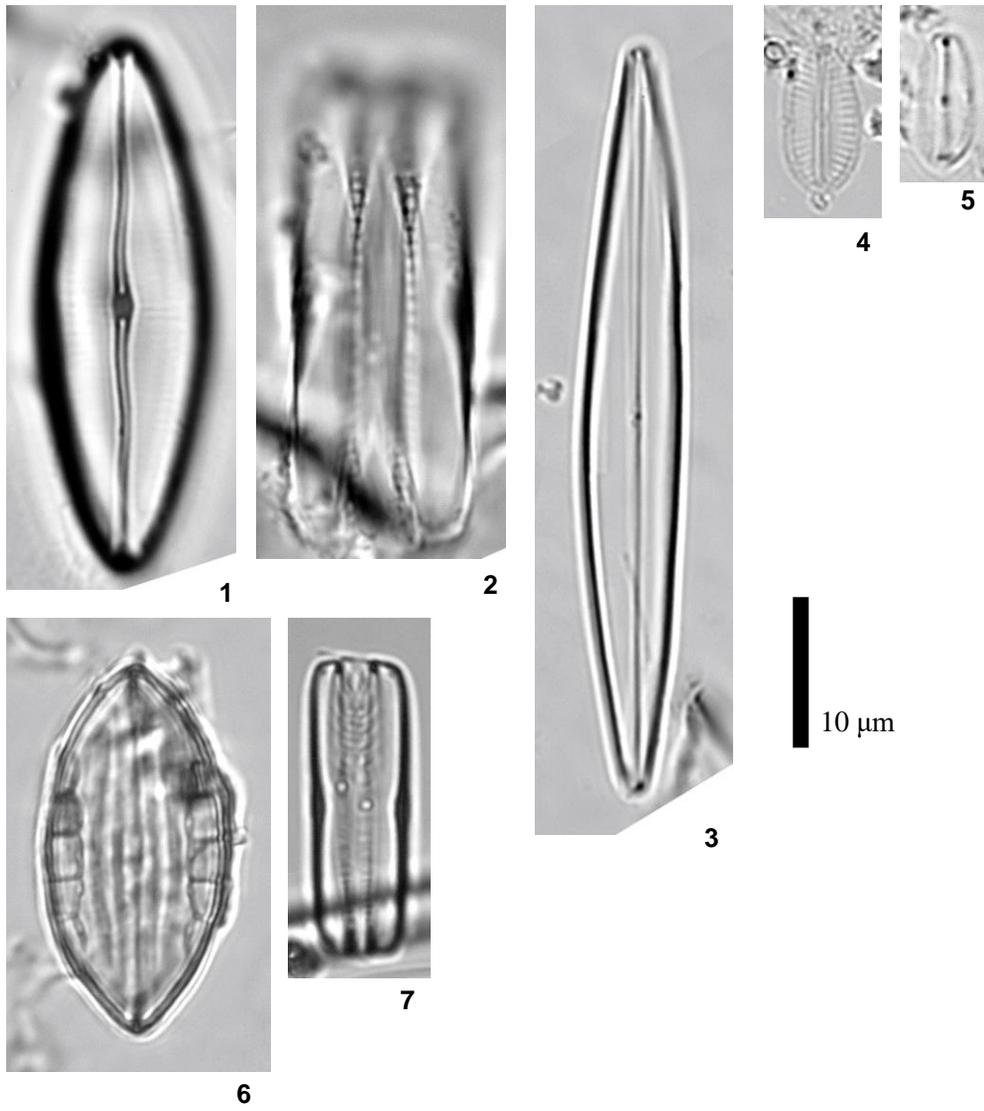


Plate 43.

Figs 1, 2. *Mastogloia cuneata*, Fig. 3. *Mastogloia* sp. 1,

Fig. 4. *Mayamaea recondita*, Fig. 5. *Mayamaea atomus*, Fig. 6, 7. *Mastogloia* sp. 2.

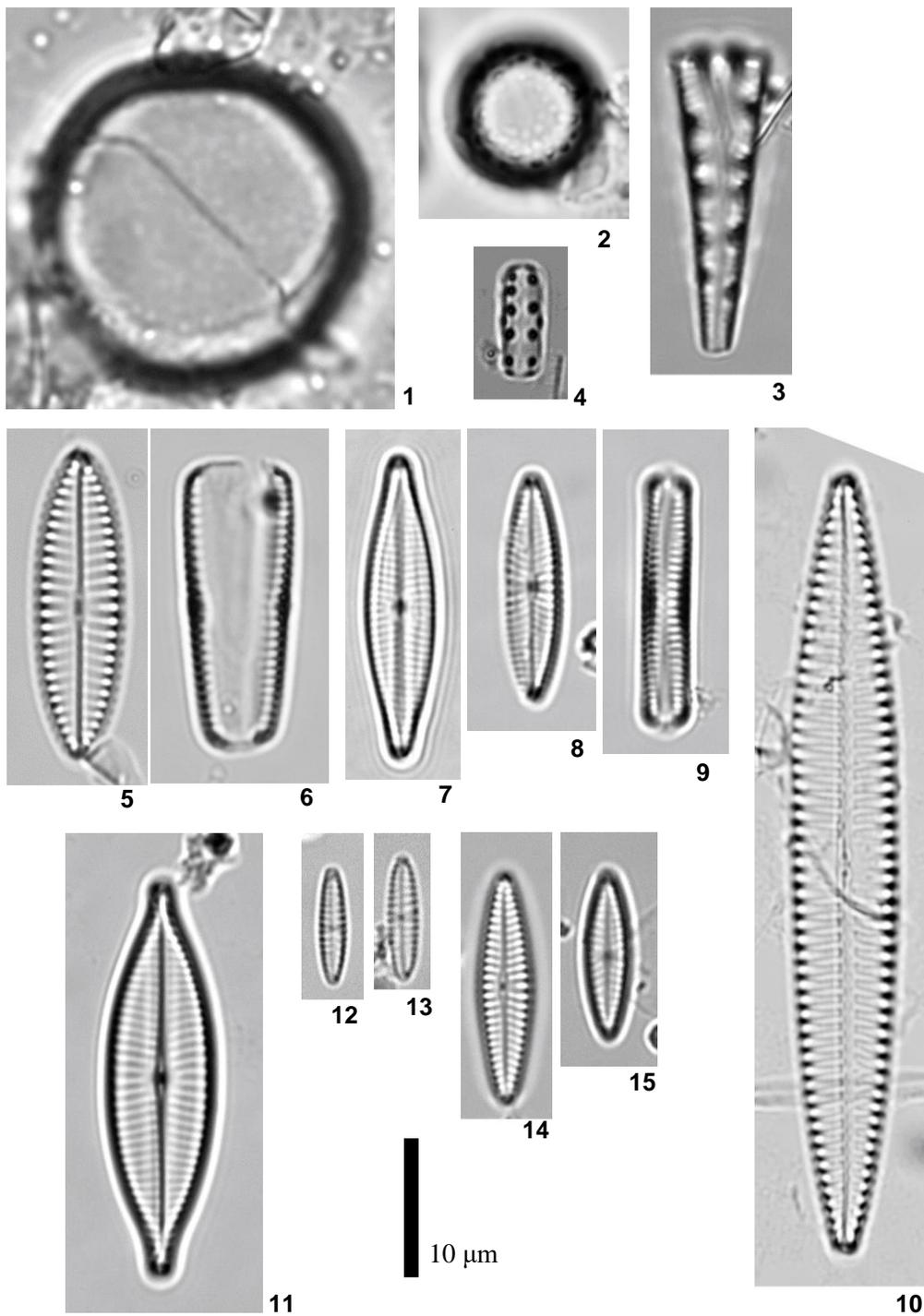


Plate 44.

Fig. 1. *Melosira varians*, Fig. 2. *Melosira* sp. , Fig. 3. *Meridion* sp. , Fig. 4. *Nagumoea* sp. ,
 Figs 5, 6. *Navicula agnita*, Figs 7-9. *Navicula canalis* , Fig. 10. *Navicula directa*,
 Fig. 11. *Navicula gregaria*, Figs 12, 13. *Navicula salinicola*, Figs 14, 15. *Navicula tenelloides*.

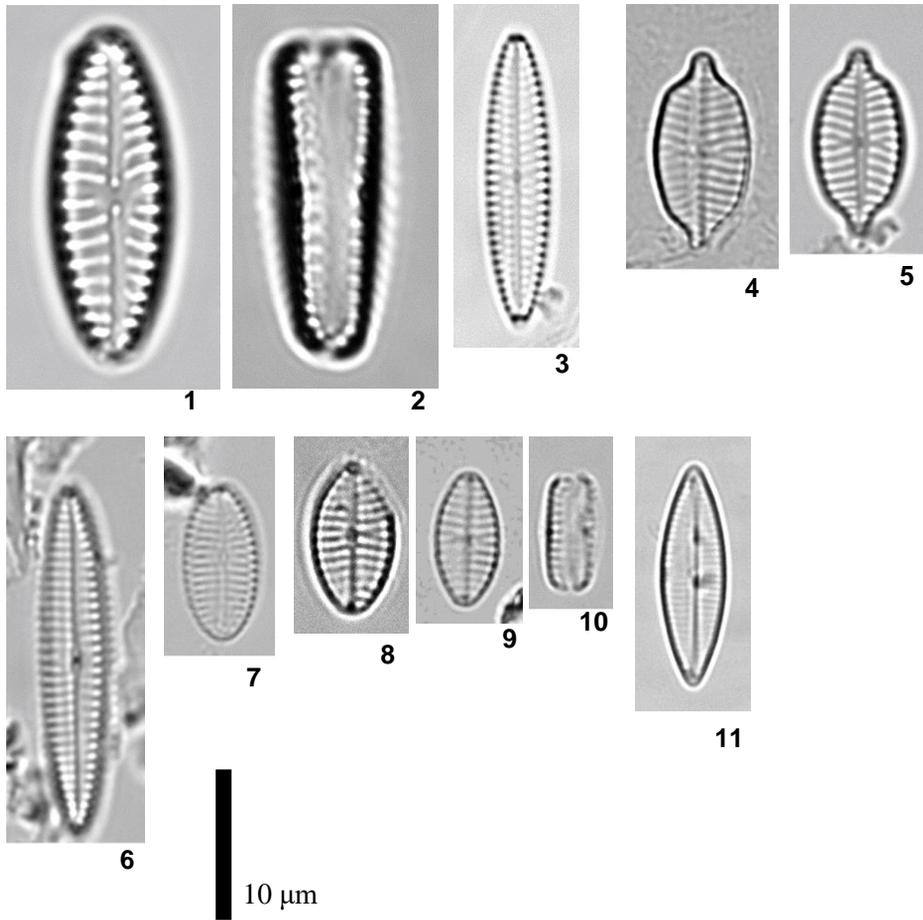


Plate 45.

Figs 1, 2. *Navicula* sp. 1, Fig. 3. *Navicula* sp. 2, Figs 4, 5. *Navicula pseudanglica*, Fig. 6. *Navicula* sp. 3, Fig. 7. *Navicula* sp. 4, Figs 8-10. *Navicula* sp. 5, Fig. 11. *Navicula* sp. 7.

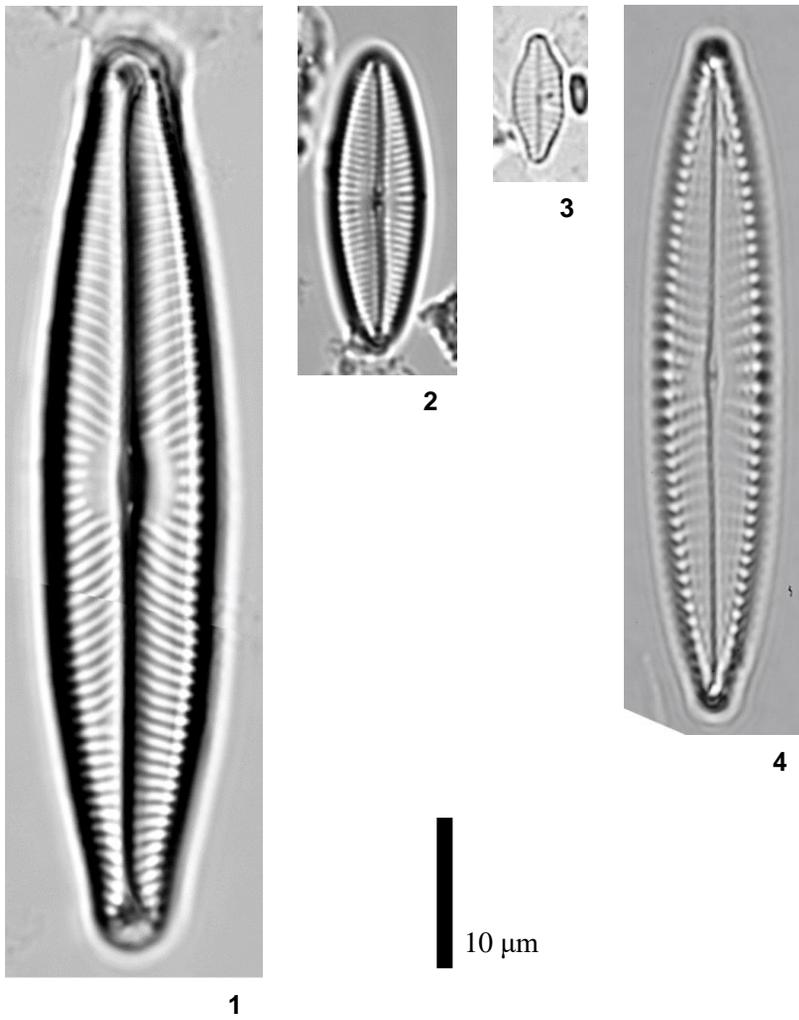


Plate 46.

Fig. 1. *Navicula* sp. 6, Fig. 2. *Navicula* sp. 8, Fig. 3. *Navicula* sp. 9,
Fig. 4. *Navicula* sp. 10.

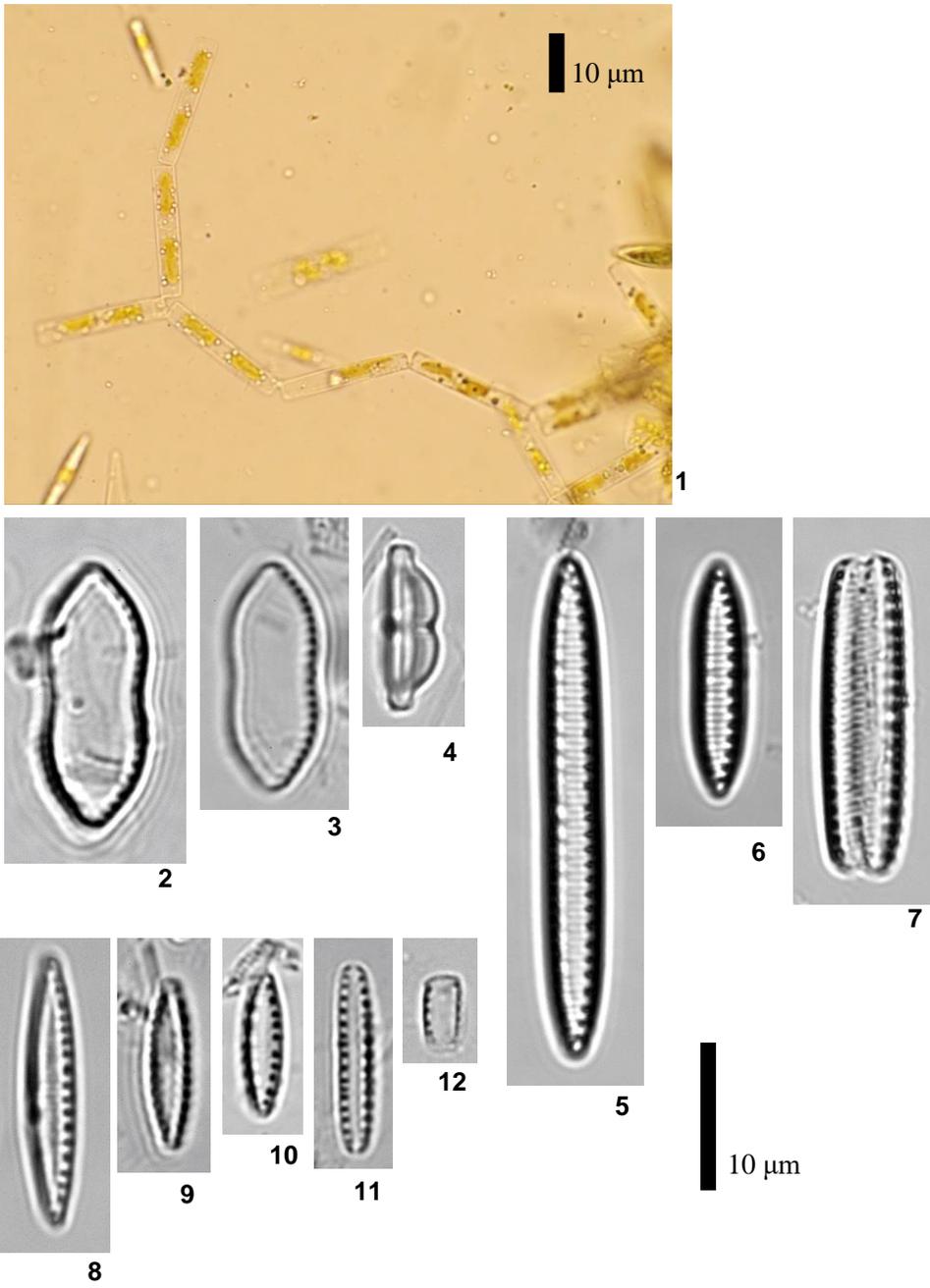


Plate 47.

Fig. 1. *Neosynedra provincialis*, Figs 2-4. *Nitzschia amabilis*,
 Figs 5-7. *Nitzschia frustulum*, Figs 8-12. *Nitzschia perindistincta*.

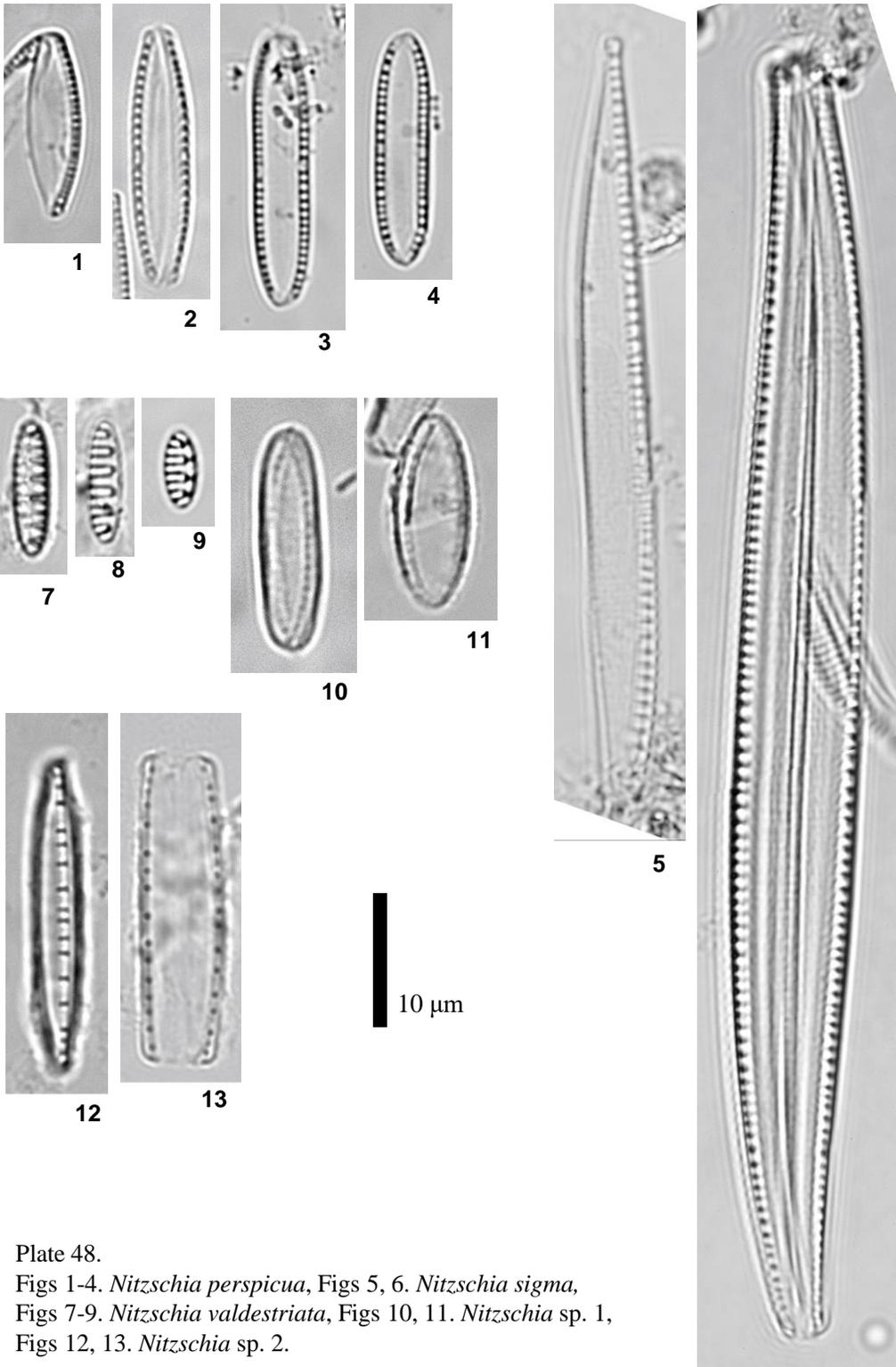


Plate 48.

Figs 1-4. *Nitzschia perspicua*, Figs 5, 6. *Nitzschia sigma*,
 Figs 7-9. *Nitzschia valdestriata*, Figs 10, 11. *Nitzschia* sp. 1,
 Figs 12, 13. *Nitzschia* sp. 2.

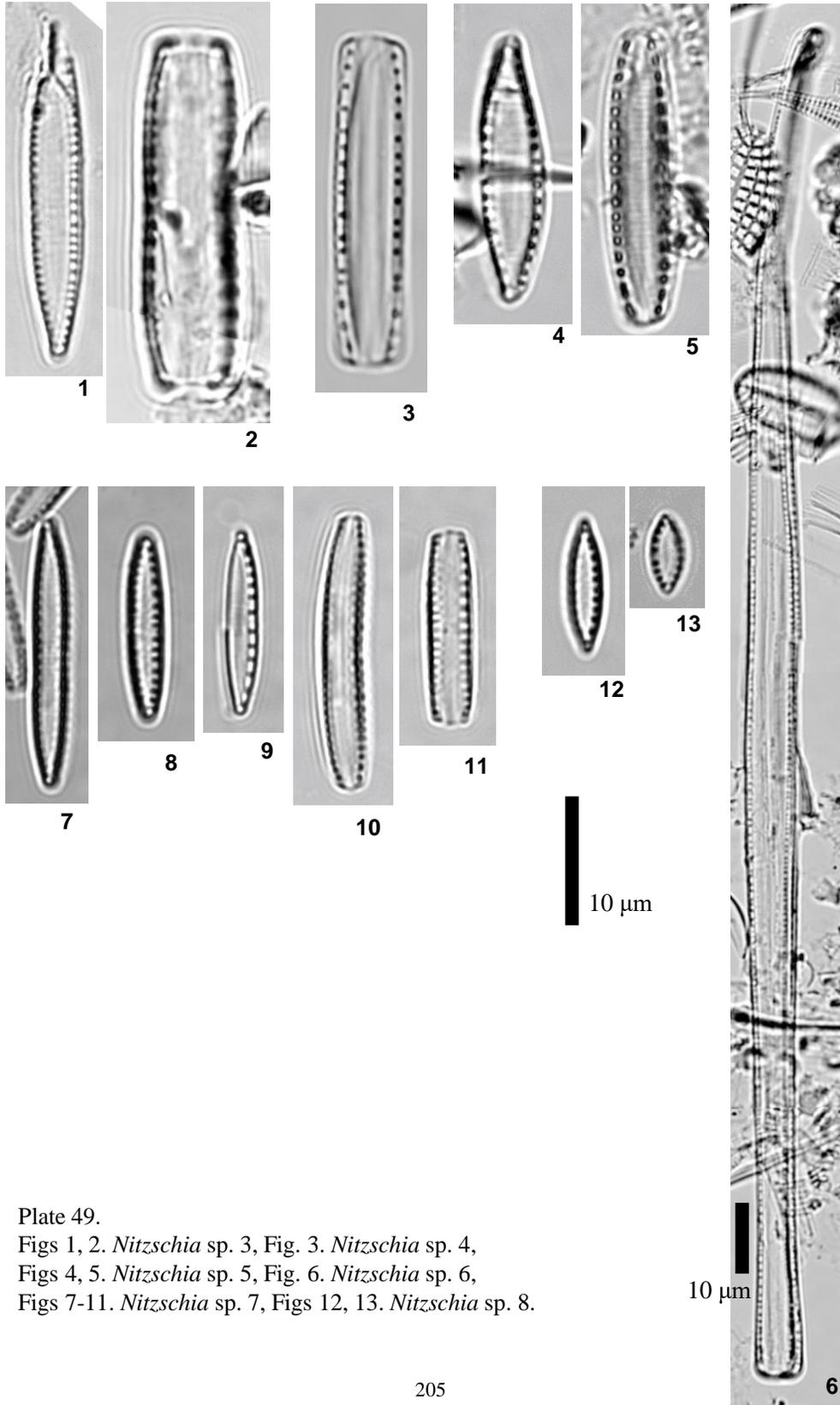


Plate 49.
 Figs 1, 2. *Nitzschia* sp. 3, Fig. 3. *Nitzschia* sp. 4,
 Figs 4, 5. *Nitzschia* sp. 5, Fig. 6. *Nitzschia* sp. 6,
 Figs 7-11. *Nitzschia* sp. 7, Figs 12, 13. *Nitzschia* sp. 8.

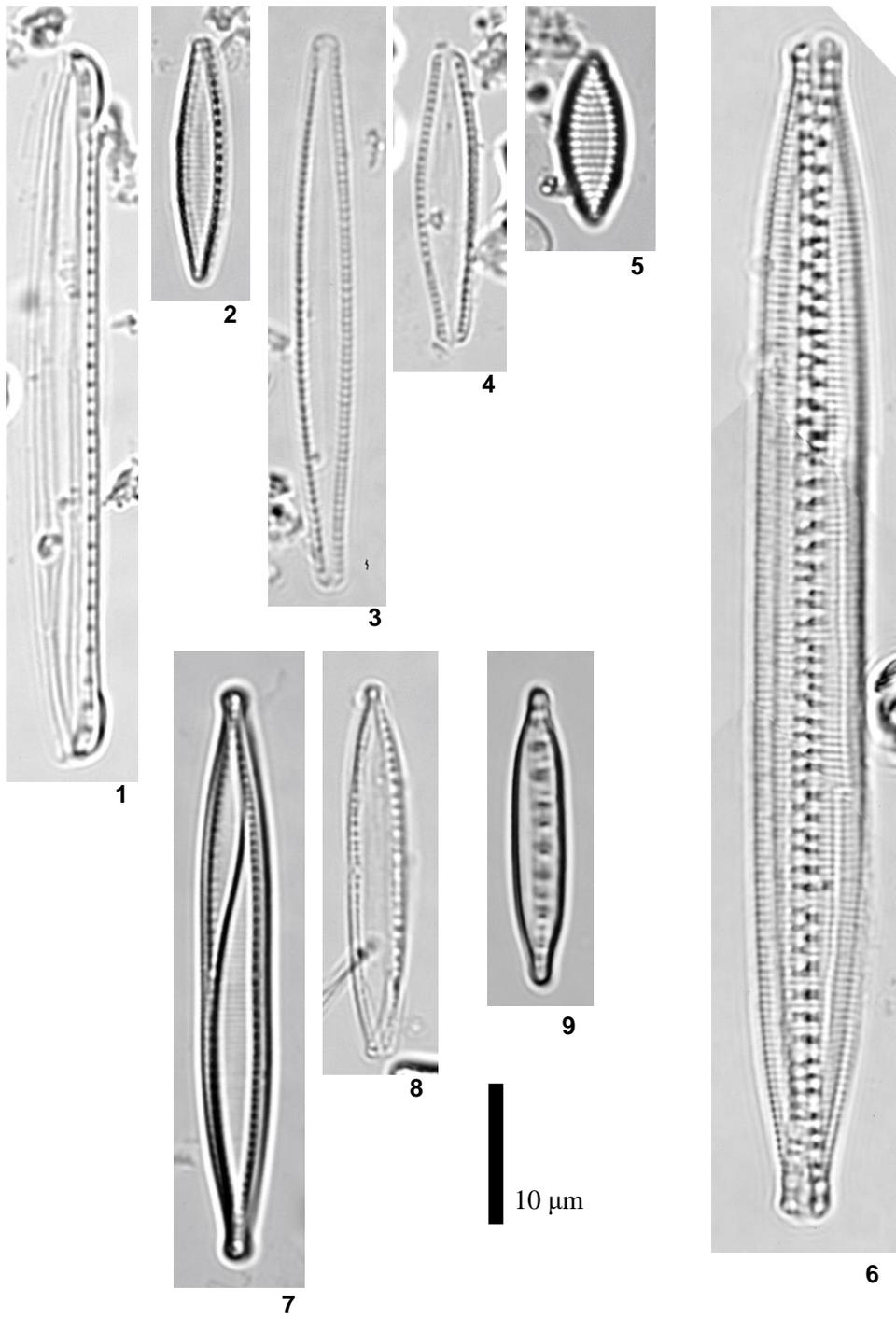


Plate 50.

Fig. 1. *Nitzschia* sp. 9, Figs 2-4. *Nitzschia* sp. 10, Fig. 5. *Nitzschia* sp. 11,
 Fig. 6. *Nitzschia* sp. 13, Figs 7, 8. *Nitzschia* sp. 12, Fig. 9. *Nitzschia* sp. 14.

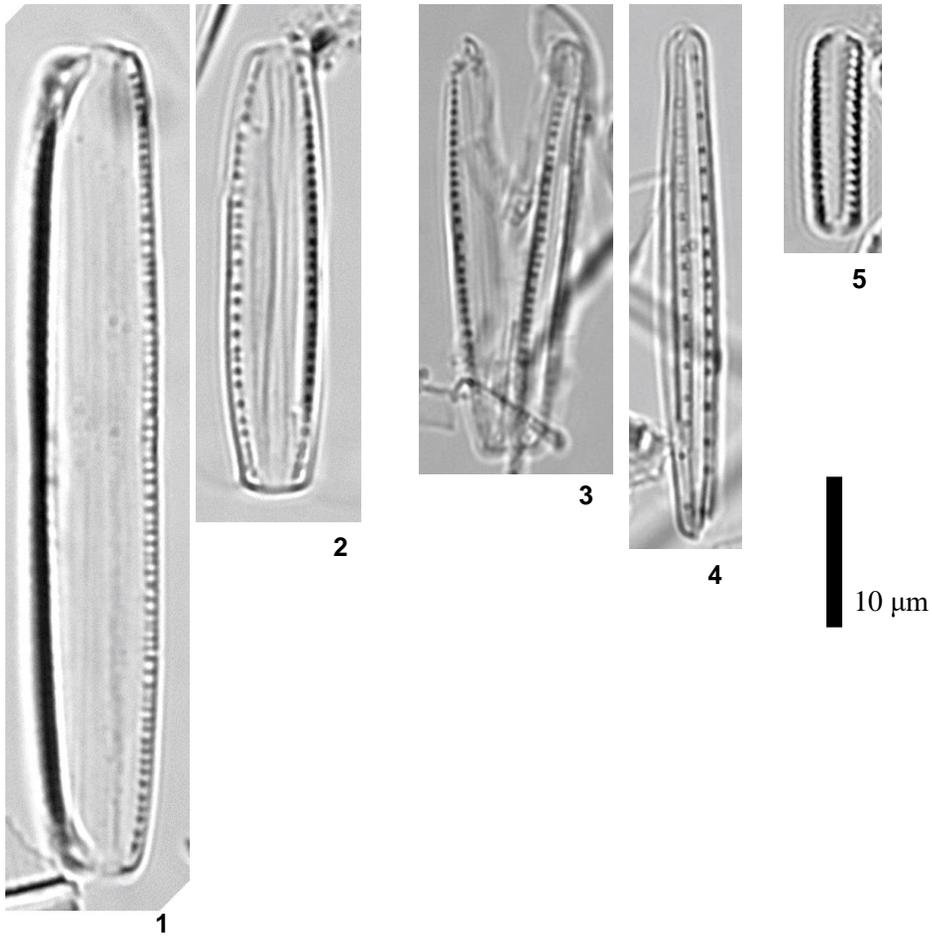


Plate 51.

Figs 1, 2. *Nitzschia* sp. 15, Figs 3, 4. *Nitzschia* sp. 16, Fig. 5. *Opephora mutabilis*.

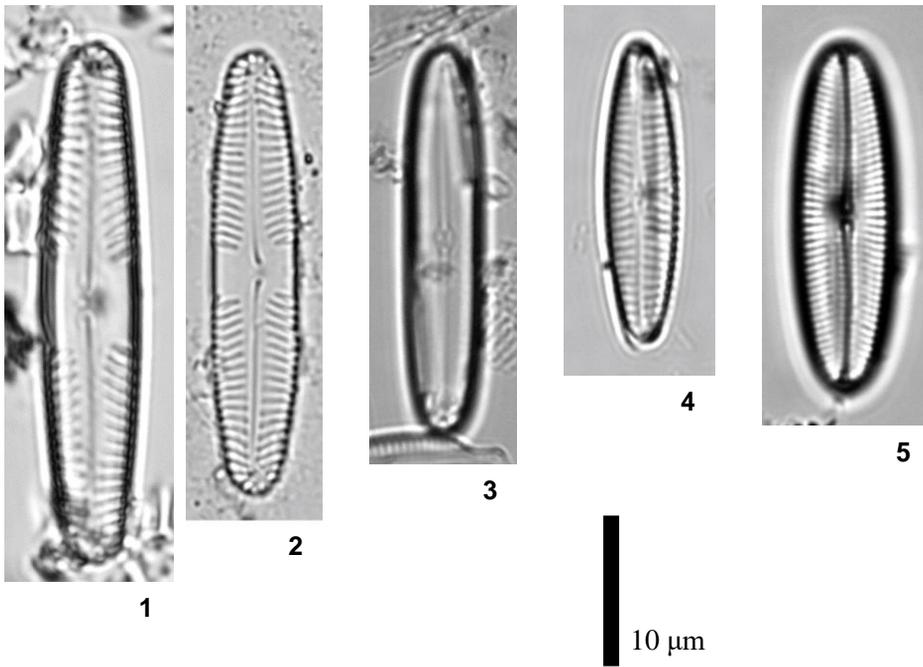


Plate 52.

Figs 1, 2. *Pinnularia* sp. 1, Fig 3. *Pinnularia* sp. 2, Fig. 4. *Pinnularia* sp. 3,
Fig. 5. *Pinnularia* sp. 4.

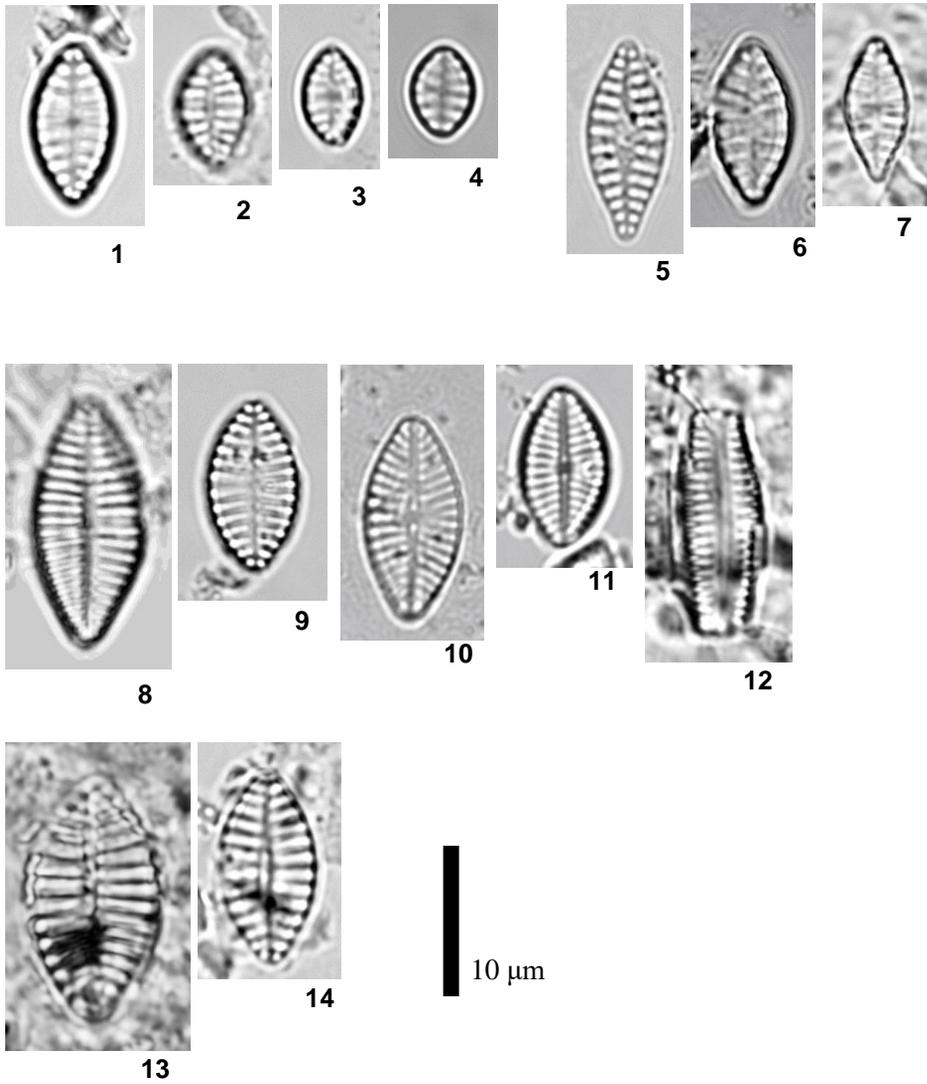
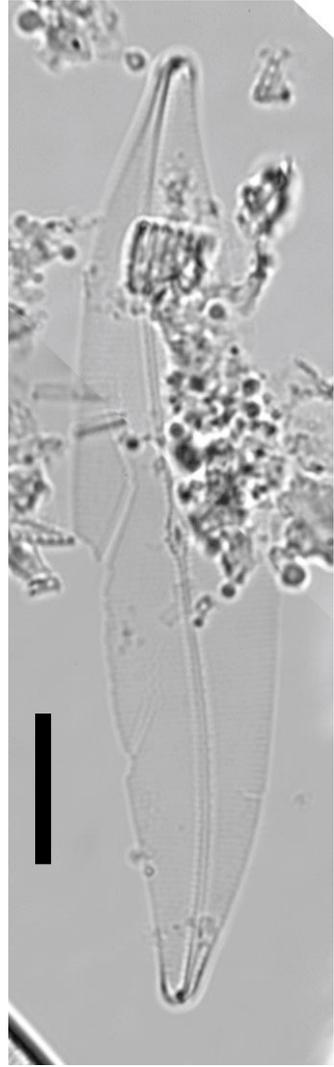
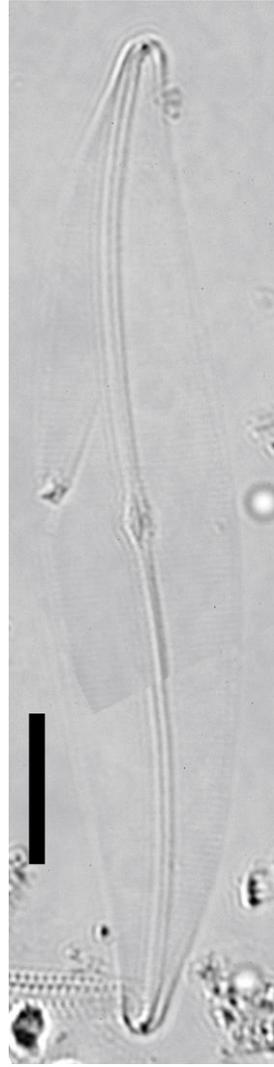
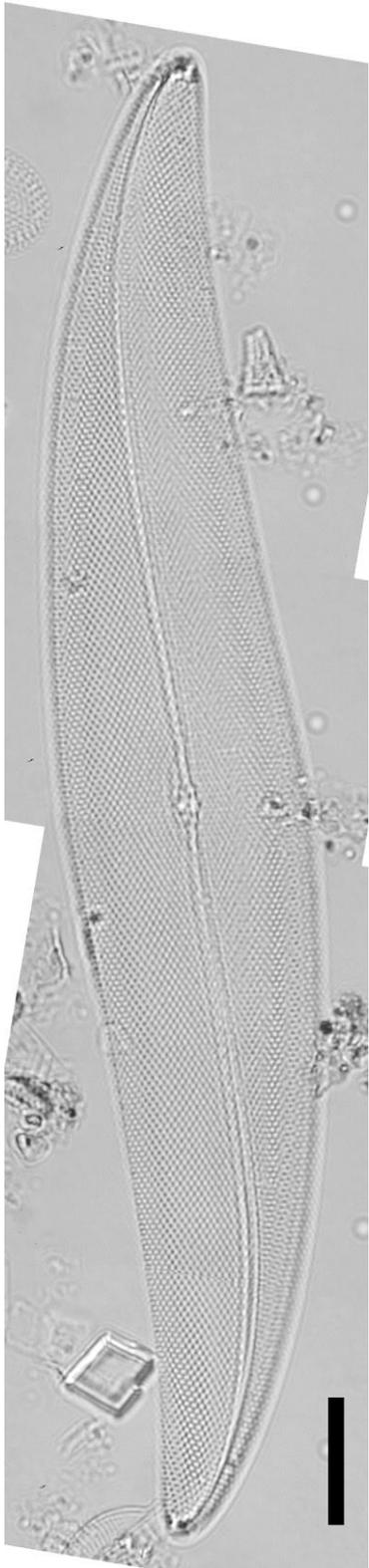


Plate 53.

Figs 1-4. *Planothidium delicatulum*, Figs 5-7. *Planothidium lilljeborgei*,
Figs 8-12. *Planothidium septentrionale*, Figs 13, 14. *Planothidium* sp. .



2

3

Plate 54.
Figs 1. *Pleurosigma normanii*,
Figs 2, 3. *Pleurosigma* sp. . Scale bars = 10 μ m.

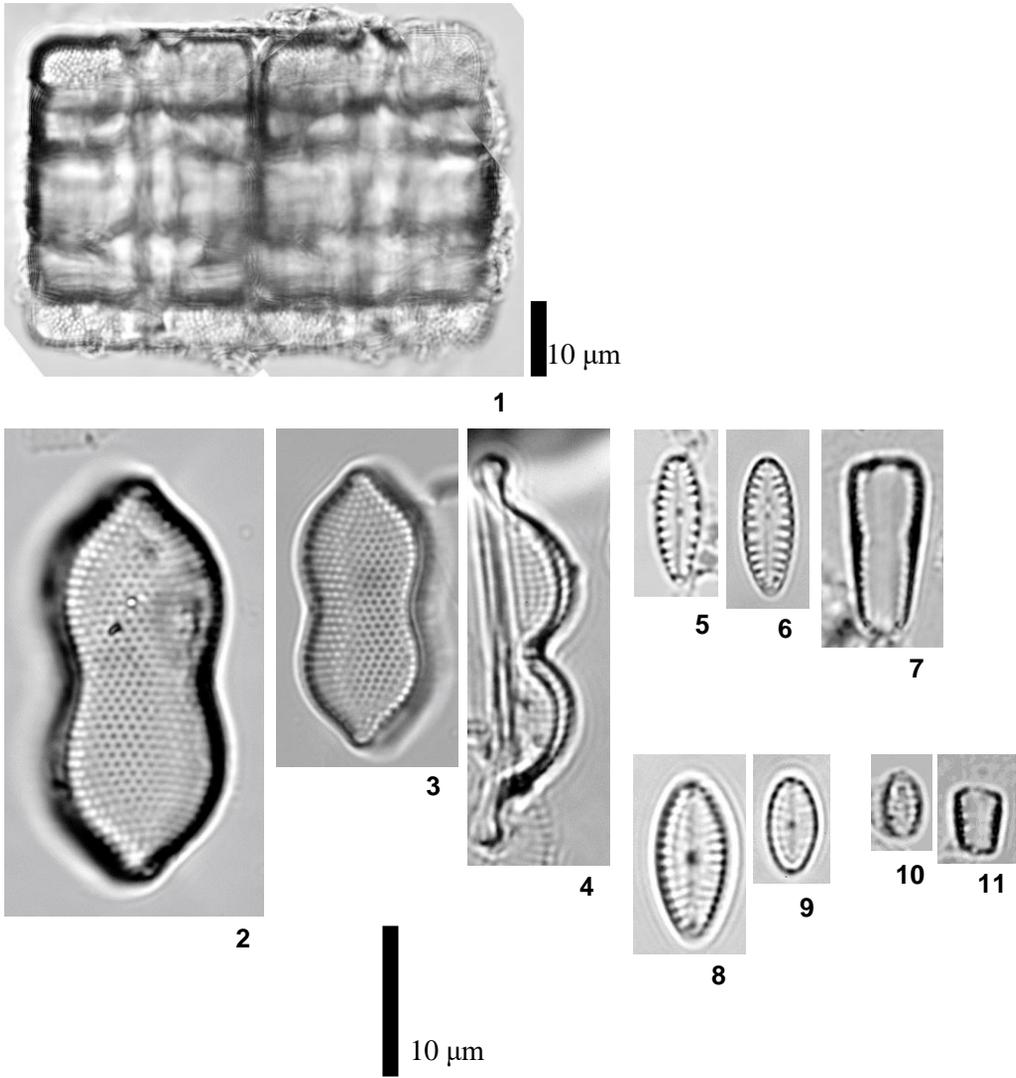


Plate 55.

Fig. 1. *Pleurosira* sp. , Figs 2-4. *Psammodictyon constrictum*,
 Figs 5-7. *Pseudogomphonema plinskii*, Figs 8, 9. *Pseudogomphonema* sp. ,
 Figs 10, 11. *Pseudostaurosira altiplanensis*.

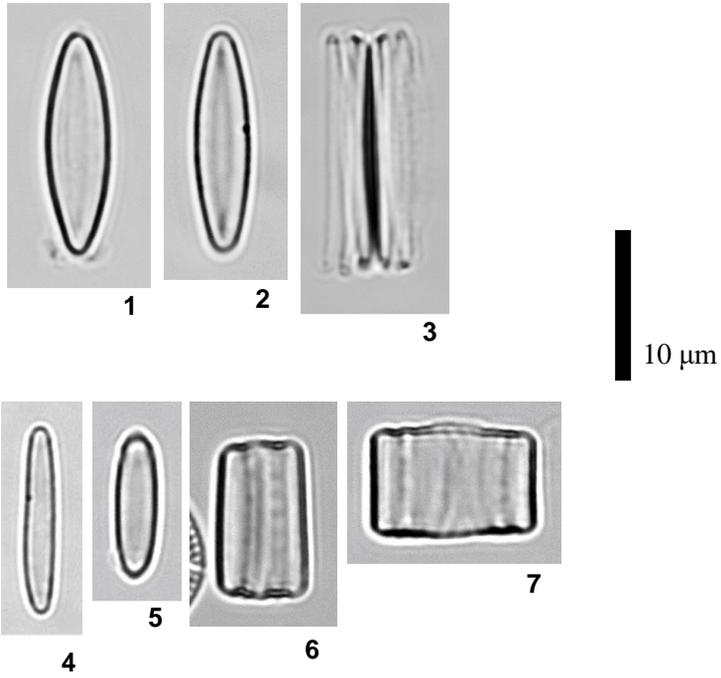


Plate 56.
Figs 1-3. *Pseudostriatella* sp. , Figs 4-7. *Pteroncola inane*.

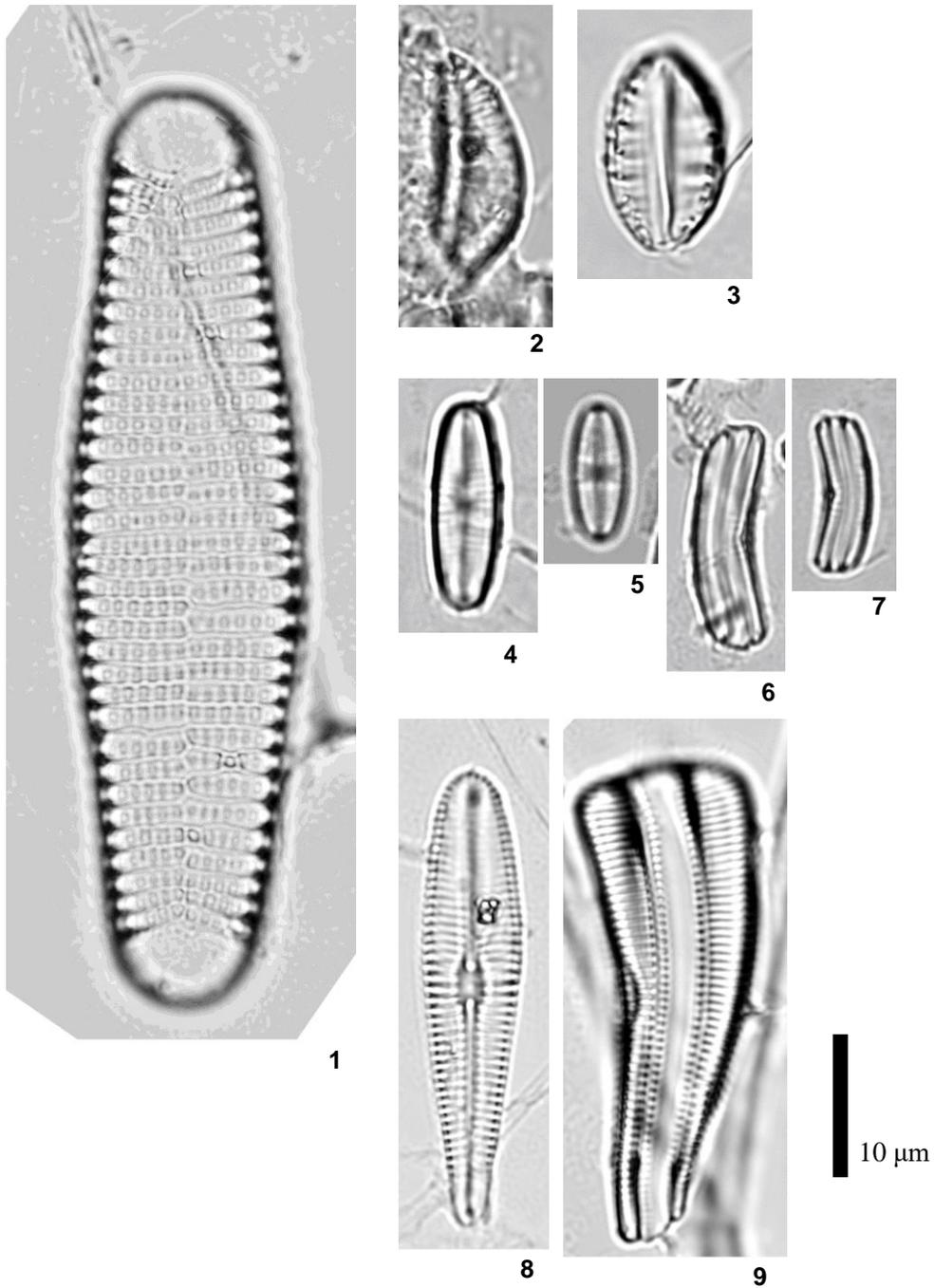


Plate 57.

Fig. 1. *Rhabdonema arcuatum*, Fig. 2. *Rhopalodia* sp. 1, Fig. 3. *Rhopalodia* sp. 2,
 Figs 4-7. *Rhoicosphenia genuiflexa*, Figs 8, 9. *Rhoicosphenia marina*.

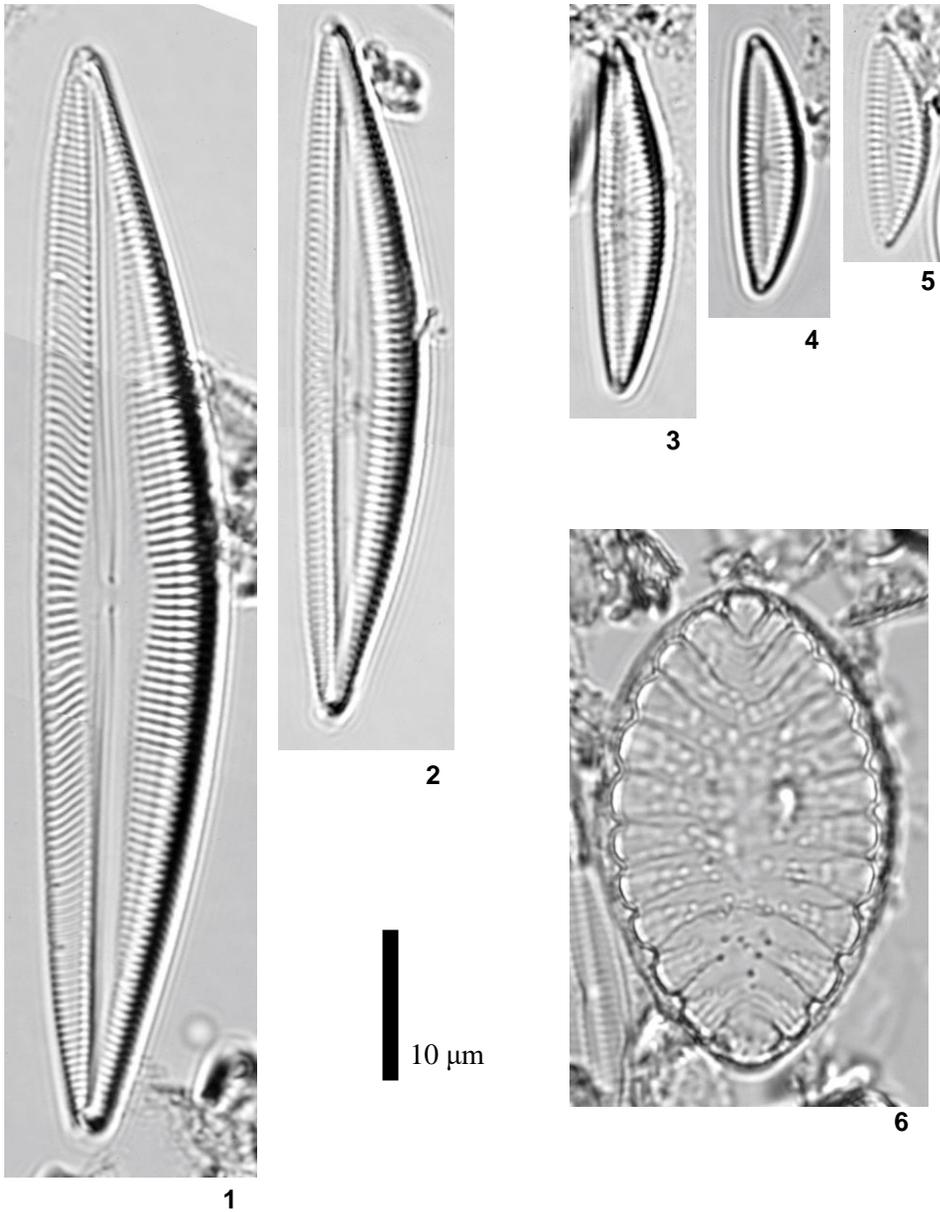


Plate 58.

Figs 1, 2. *Seminavis recta*, Figs 3-5. *Seminavis robusta*, Fig. 6. *Surirella* sp. .

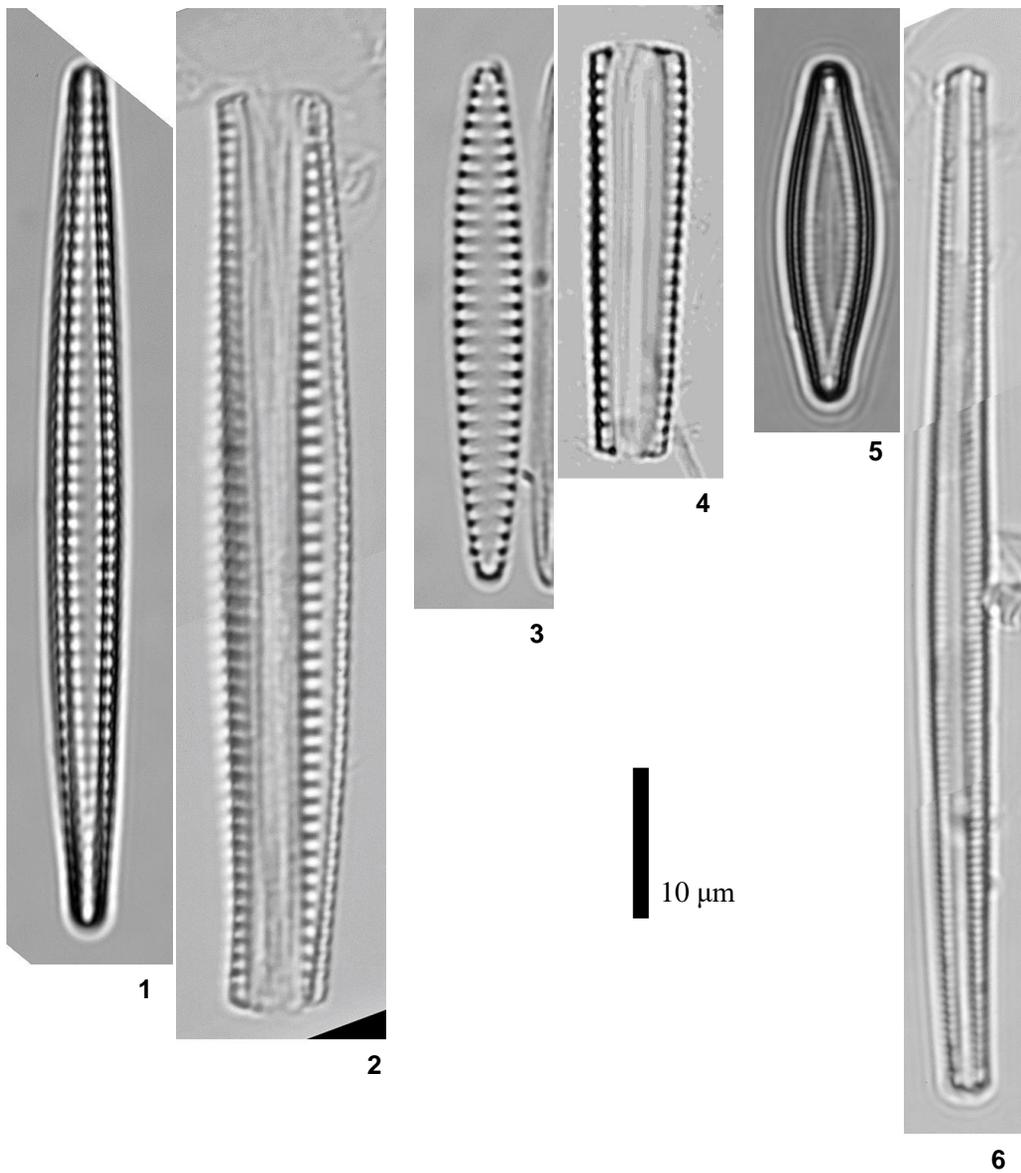


Plate 59.
Figs 1, 2. *Tabularia fasciculata*, Figs 3, 4. *Tabularia investiens*,
Figs 5, 6. *Tabularia parva*.

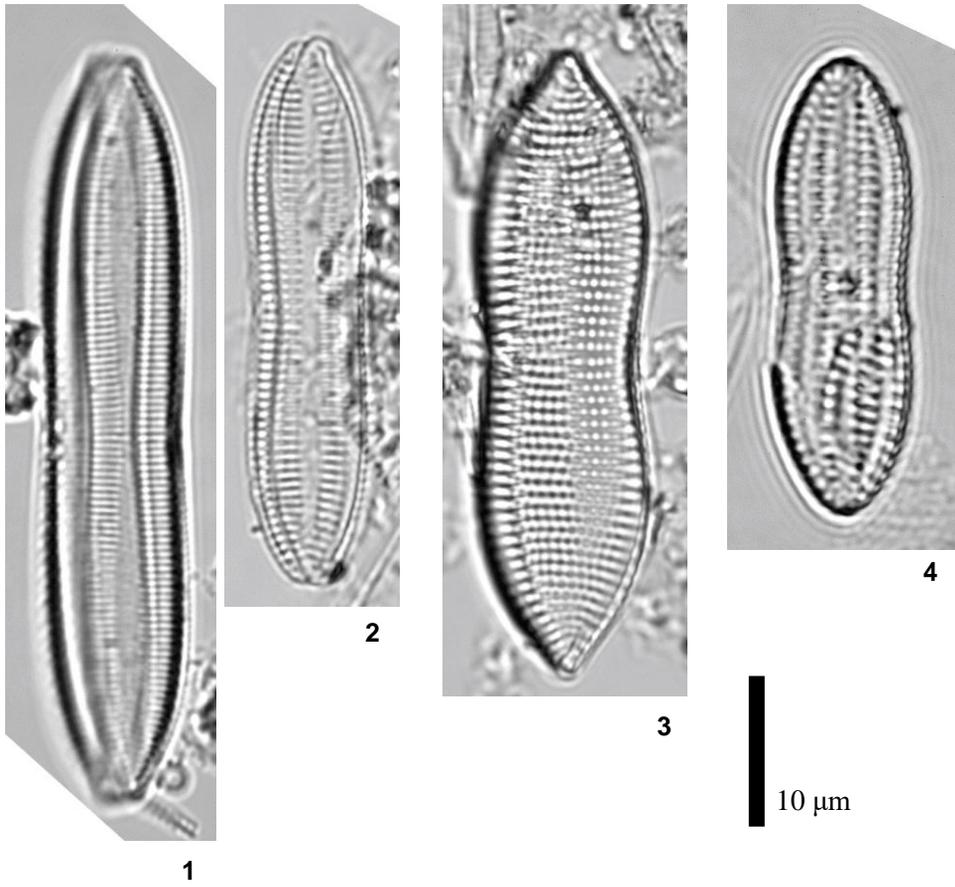


Plate 60.

Figs 1, 2. *Tryblionella apiculata*, Fig. 3. *Tryblionella* sp. 1, Fig. 4. *Tryblionella* sp. 2.