

特集：DAIpoを今こそ見つめ直す
-------------------

## 珪藻の環境指標研究と分類学の発展

辻 彰洋

〒305-0005 茨城県つくば市天久保4-1-1 国立科学博物館・植物研究部

E-mail: tuji@kahaku.go.jp

### The development of applied research on biological indicators and taxonomy of diatoms

Akihiro Tuji

*Department of Botany, National Museum of Nature and Science, 4-1-1, Amakubo, Tsukuba, Ibaraki, 305-0005, Japan.*

#### Abstract

The recent fast development of diatom taxonomy has caused confusion in the applied research on biological indicators. Here I discuss the history of diatom taxonomy and several topics related to biological indicators: SEM observation, new genera, cryptic species, endemic species, and molecular approach. The use of species complexes helps to avoid the confusion of taxonomy in applied research. The way to harmonize new taxonomy and applied research is also discussed.

**Key index words:** cryptic species, bioindicator, DAIpo, diatom, taxonomy

#### 1. 緒言

珪藻のように分類が難しく、発展途上にある分類群においては、その応用研究においても、分類学的研究の進捗の影響を直接的に受ける。特に、珪藻の各分類群の生態的特性を最大限利用する環境指標研究においては、分類学の不安定さは深刻な問題である。

日本では環境指標研究については、Watanabe *et al.* (1990) のDAIpoや小林ら (1985) の識別珪藻群 (Kobayasi & Mayama 1989) などの淡水産珪藻についての重要な研究が1980年代に行われてきた。これらの研究は、Hustedt (1937) などの各分類群の生態的特性を記載する定性的な研究を、定量的な方法へ発展させ、現在酸性雨研究などで用

いられている高度な統計学的手法 (Davis *et al.* 1994, Stevenson *et al.* 1989) に先駆けるものであったと考えられる。

しかし、一方で、日本の珪藻分類の歴史が浅いことが災いし、応用研究において必要かつ十分な珪藻分類についての情報が発表されていなかった。このような応用研究においては、個別分類群の原記載論文ではなく、まとまったその地域のモノグラフ、それも日本語で発表されているものが必要とされる。

この困難な状況は、近年の日本語でのモノグラフ (田中 2002, 小林ら 2006, 渡辺ら 2005) などの発表によって幾分緩和されてきたと考えられる。しかしながら、その同定には互いに違いが見られるなど、今後の課題とすべき事が多い。

本報では、珪藻指標研究と分類学の現在について概観すると共に、今後のあるべき姿について、考察したい。

Received 13 October 2009

Accepted 15 November 2009

## 2. 電子顕微鏡の発達と珪藻分類研究

珪藻の環境指標研究において重要とされる分類研究は基本的に属レベル以下の分類なので、ここでは議論を低次分類に絞りたい。

日本において、珪藻を用いた環境指標研究が発達した時代は、近年よく同定の参考書として用いられているKrammer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, b) が普及する以前であり、Hustedt (1930), Patrick & Reimer (1966, 1975) などが同定のために用いられてきた。光学顕微鏡を用いて発展してきたこうした分類体系はSimonsen (1979) によって体系化され、現在においても、環境指標研究や珪藻の解説のために幅広く用いられている。

Simonsen (1979) の体系化以前から、電子顕微鏡観察による分類学的検討も進んでいた。たとえば奥野春雄は、透過型電子顕微鏡 (TEM) によって、数多くの珪藻を観察し、胞紋などの珪藻被殻の微細構造を報告したパイオニアである (Okuno 1974)。その後、走査型電子顕微鏡 (SEM) の発達により、SEMによる珪藻の微細構造観察が主流となり、唇状突起などの微細構造の数や形態が珪藻の分類に極めて重要なことが分かってきた (Ross & Sims 1972)。

現在の中心類珪藻の分類において、唇状突起の位置・数・形状は、重要な分類形質と見なされている。しかしながら、中心類珪藻 (特にタラシオシラ科) では、殻縁に近い唇状突起は、光学顕微鏡での観察は難しいことが多く、電子顕微鏡での観察が、種レベルの同定のためには不可欠である。本邦の淡水域では、富栄養化した水域を中心として、小型の *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos*, *Discostella* 属の珪藻が優占することが多く (辻・伯耆 2001), 光学顕微鏡下での同定の難しい物としてあげることが出来る。

## 3. 新属とその適用の問題点

Williams & Round (1986, 1987) は、この唇状突起の被殻あたりの数などの微細構造によって広義の *Synedra*, *Fragilaria* 属をそれぞれ6属に細分化した。一方、H. Lange-Bertalotらは胞紋や条線の微細構造を元にSimonsen (1979) において極めて大きかった *Navicula* 属を多くの属に細分化した (Lange-Bertalot 1997など)。

これらの新属は、電子顕微鏡的特徴を元に設立されているため、光学顕微鏡観察を元に属を推定することが困難である。光学顕微鏡を用いた観察においては、多くの場合、種を同定し、その種名と文献情報を元に、属を推定することが必要な

る。そのため、従来用いられてきた、*Navicula* sp. や *Synedra* spp. の様な分類の不確定な状態での属レベルの表記が、厳密な意味では難しくなった。また、現在は新属への移行の過渡期であるため、変種・品種レベルでは、新属への組み替えが行われていない場合も多く、同定や記述の際に混乱が生じやすくなっている。

実際に過去10年間の珪藻学会誌における環境指標研究やフロラ研究においては、最新の分類体系を取り込む動きはMayama (1999) に見られるが、最近発表されたモノグラフやフロラ報告においても、Simonsen (1979) の体系を用いている報告が多く見られる。また、環境指標研究に用いられることを目的とした渡辺ら (2005) のモノグラフは、基本的にSimonsen (1979) の体系を用い、文章中で新しく提唱された属を紹介する方法を採用している。

しかし、新しく区別された小さな属は、環境指標としては元の大きな属より多くの情報を持っている場合が多い。たとえば *Discostella* 属 (従来の *Cyclotella stelligera* species complex) であれば、ほとんどの種が富栄養状態を指標すると考えてよい (辻・伯耆 2001)。このように属の細分化には必ずしも否定的な面だけがあるのではない。属についての分類研究が一段落し、影響力のあるモノグラフが新しい属名を採用した段階で、応用研究での本格的な新属の採用が始まると考えられる。

## 4. 隠蔽種と地域固有種

形態的に区別が困難であるが、生物学的に種と認識される物を隠蔽種 (cryptic species) と呼ぶ。ここで、「形態的に区別が困難」であるとは、ある時点の科学的認識においてであることに注意が必要である。珪藻では、形態変異が大きな種が多く存在することから、隠蔽種が多く存在することが推定される。

D.G. Mannらのグループは、長年にわたり様々な形態の *Sellaphora pupula* (Kütz.) Mereschk. とされていた種群について、野外から分離した株を用いて、交配実験を行い、それらが地域交配集団 (deme) であり、形態的にも、生物学的にも種であることを示し、5種を新種記載した (Mann *et al.* 2004など)。この様な交配実験を繰り返し、生物学的種を明らかにする作業は、多大な時間と手間を要するため、珪藻の種概念を確立するには大きく役立つが、数多くの珪藻種を明らかにしていく作業には適用しにくい。

Mann *et al.* (2004) は上記の研究で、形態学的な違いを示すために、外形の計量形態学的分析を行っている。同様の計量形態学的分析は、北米

の五大湖の*Stephanodiscus niagarae* species complexの隠蔽種の検出にも用いられている (Theriot 1992)。

近年、この様な生物学的、あるいは形態学的な種認識の代替として良く用いられているのが、分子系統学的手法を用いた種の認識である。Sarno *et al.* (2005) は、海産プランクトンの汎布種である*Skeletonema costatum* (Grev.) CleveのSEMを用いた形態解析と遺伝子解析により、*S. costatum*種群が、4種の新種を含む5種からなることを示した。

上記の例それぞれにおいて、記載された種は、結果的にはいずれも光学顕微鏡やSEMによって、形態的に区別することが可能である。しかし、古典的な形態学的研究では、種の区別が明らかにされず、一般には大きな種内変異の範疇として扱われてきた。その意味でこれらの種は隠蔽種であったと言うことが出来る。

従来、珪藻は世界中に幅広く分布する世界普遍種が主であると考えられてきた (渡辺ら 2005:p. 16)。これは、作業仮説に近い物であったが、この作業仮説を用いることで、同定のためにHustedt (1930) などといった分類先進国のモノグラフを利用し、Shoeman (1973) などといった他国で研究された個生態の情報を利用することが可能になり、研究が前進した。この前提条件は、現在、大きく揺らいでいる。また、ヨーロッパのモノグラフ自体も大きく書き換えられつつあり、問題を拡大させている。実際に、H. Lange-Bertalotが編集する“Iconographia Diatomologica”やA. Witkowskiが編集する“Diatom Monographs”において、多数の新種を含む地域フロラ報告が相次いで発行されている。また、H. Lange-Bertalotが編集する“Diatoms of Europe”においても、数多くの新種が発表されている。これらの研究の特徴は、種の形態変異を小さくとらえ、従来一種と見なされていた分類群を細分化することに特徴がある。この事の妥当性については、Mann (1999) が、H. Lange-Bertalotのグループを“Frankfurt school”と呼んで批判したように、種概念という意味では曖昧である。しかしながら、彼らの研究が珪藻のフロラ研究において、地域固有種というテーマを与えたという意味で、評価してよいと筆者は考えている。

この種の形態変異を小さくとする種概念が正しいかどうかは、今後のさらなる研究が必要と思われる。

## 5. 新しい分類体系をどのようにして、珪藻指標研究に取り込むのか

### 5-1. 新しい名前を使うかどうか？

水質指標研究においては、同定が容易でその基

準が明確であることが求められる。

また、一つの種が細分化された場合、元の種の生態情報を新しい種に引き継ぐことは簡単ではなく、生態情報を構築した元の標本を再検討するなどの新しい研究が必要とされる。個生態情報の蓄積には、時間がかかるため、種が細分化された場合には、個生態情報の無い種が多くなる。この場合において、従前より用いられてきた学名を広義の意味で用いることもやむを得ない。ただし、その場合には、その旨を文章中に記載することが、さらなる混乱を避けるためには必要であろう。

研究の発展によって、種名が置き換わった場合は、比較的分かりやすい。筆者ら (Tuji & Williams 2007, Tuji 2009) は、Grunow in Van Heurck (1880-1885) と Meister (1914) のタイプ調査を行い、*Synedra delicatissima* var. *angustissima* Grunowと日本でされてきた種が*Ulnaria japonica* (F.Meister) Tuji (= *Synedra japonica* F.Meister) であることを明らかにした。Idei & Mayama (2001) は、日本で*Pinnularia braunii* var. *amphicephala*と同定されてきた分類群について、同種のタイプ調査を行なった結果、別分類群であることを明らかにし、強酸性域に生息する*Pinnularia acidojaponica* M. Idei et H.Kobayasiと中性の汚濁域に生息する*Pinnularia valdetolerans* Mayama et H.Kobayasiの2種の新種記載を行った。なおIdei & Mayama (2001) は、実験環境下では*P. valdetolerans*も酸性環境に耐えられるとしているが、実際のフィールドで、酸性水域に*P. valdetolerans*が出現している例は知られていない。これらの場合には、単に種名を置き換えるか、生息環境によって種名を選ぶだけでほぼ問題は無く、種情報も過去の物を継続して使うことが出来る。

一方、Kobayasi & Mayama (1982) は、汚濁域に生息する*Achnanthydium saprophilum* (H.Kobayasi et Mayama) Round et Bukhtiy. を、中汚濁域に幅広く分布する*Achnanthydium minutissimum* (Kütz.) Czarn. から分離し、別の分類群として記載した。この場合は、新しい学名を採用することで情報量が増加するため、積極的に新しい名前を採用する必要がある。

以上のように新しい種名を用いることで生じる問題は、名称の置き換えだけの場合にはほとんど何もない。1種とされてきた種を複数種に分ける場合のうち、分けられた種の生息環境が互いに似ている場合には、あえて新しい名称を用いることの意味は小さい。しかし、分けられた種間で環境応答性が異なる場合には、新しい名称の導入が不可欠になる。いずれの場合にも、新たな混乱を引き起こさないために、論文中で説明を加えることや、

種の参考文献を示すなどして、同定者がどの立場で同定したかを明確にすることが必要であろう。

### 5-2. 生態研究から分類研究へのフィードバック

分類学の発展は、応用研究に一時的な混乱を引き起こすものの、最終的には発展をもたらすと考えられる。隠蔽種の問題は、時に個生態研究の混乱を招いていた。前述した、強酸性域に生息する *P. acidojaponica* と中性の汚濁域に生息する *P. valdetolerans* の問題は、隠蔽種による個生態研究の混乱の代表的な例であった。渡辺ら (2005) が示す珪藻群集の好汚濁性種・広適応種・好清水性種と DAIpo の関係を示す図において、好汚濁性種が DAIpo 80 以上の清水に出現したり、好清水性種が DAIpo 20 以下の汚濁域に出現したりする例が、僅かながら見られる。これは、*Navicula seminulum* Grunow や *Achnanthydium convergens* (H.Kobayasi) H.Kobayasi 等の小型種の誤同定あるいは隠蔽種の影響を一定程度受けているのではないかと筆者は考えている。実際に、*A. saprophilum* が *A. minutissimum* から、あるいは *Navicula joubaudii* Germain が *N. seminulum* から種レベルで分離されてきたように、小型種で形態変異や分布域が大きい種の多くは隠蔽種の可能性があり、分布など生態学的研究を元にして、形態学的・分子生物学的分類研究に発展させることが可能であると考えられる。

ただし、このような本来と異なる環境への出現に関しては、上流からあるいは周辺の水田などからの移入の可能性も考慮する必要がある。

### 5-3. 分類学的研究の影響を受けにくい応用研究における単純なモデル

環境指標研究において、指標の正確性と簡便性は相反する。辻ら (2004) は、酸性雨指標研究において、高度な統計学的手法を用いたモデル (Davis *et al.* 1994, Stevenson *et al.* 1989) が、サンプルの追加などによる係数変化により、一般的に用いるのは困難であり、より簡単な5群にわけける方法の方が望ましいと述べている。このような単純なモデルの優位性は、学名の変更や細分化による影響を最小限にする場合でも存在する。学名が変更あるいは細分化されたときに、種ごとの統計値を用いる方法では、新しい種や細分化された種を含めた群集の再解析が統計値を得るために必要で、応用研究の現場レベルでの利便性に欠く。それにたいし、指標群を用いる方法では、新たに同定できるようになった種がどの指標群に入るかを、比較的容易に決定することが可能である。たとえば DAIpo では、新たに同定可能になった種が出現した試料について、その種を除いて DAIpo を計算し、その

DAIpo 値と出現頻度のグラフから判断する方法や、DAIpo 値について出現頻度の重み付け平均を求める方法が考えられる。ただし今のところ、このような指標性を決定するための手続きは提示されていないため、手続きの決定が急務である。

また、DAIpo のように指標群を大まかにまとめる方法では、種が細分化された場合や分類基準が変更になった場合でも、変更された種が全て同一の指標群に入る可能性が高くなる。その場合には厳密な同定をする必要がなく、種群として簡単に扱うことが可能になる。たとえば、*A. convergens* と *Achnanthydium japonicum* (H.Kobayasi) H.Kobayasi は極めて類似しており、光学顕微鏡下での計数時に区別することは困難であるが、DAIpo を用いる場合には指標性が同一なので、厳密な区別を必要とせず、種群として扱うことができる。ただしこのような場合、どのような種群を採用したかを明瞭にしておく必要がある。

### 5-4. 簡易同定としての種群の採用

現在の分類学では、SEM による微細構造の観察が非常に重要になりつつある。一方で、応用研究では、SEM による計数は困難な場合が多く、SEM そのものの日常的な利用も応用研究者には困難な場合が多い。一方、一般的に形態的に類似した種は、類似した生態 (環境指標性) を持つ場合が多く、実際に同定困難な種をまとめたり (Kelly & Whitton 1995)、属レベルで環境解析を行う場合もある (辻ら 1999, Wu & Kow 2002)。

光学顕微鏡による分類が困難で、環境指標性の同一な分類群に関しては、無理に学名を当てるのではなく、複数の種が含まれる種群を柔軟に採用することが、応用研究の利便性のために必要と考えられる。どのような分類群を種群として扱えば、得られる指標性の精度を下げずに、応用研究の作業効率が高まるかについては今後の検討が必要である。

### 5-5. 形態変異

上記した種群と逆のケースとして、従来形態的に別分類群として分けられてきたものが、分類学の知見から、同一種として扱われるケースがある。*Aulacoseira ambigua* と *Melosira japonica* は、直線状の群体と螺旋状の群体という、外部形態から明瞭に分けることが出来、また、生態的にも *M. japonica* タイプのものは、*A. ambigua* の直線状群体のものに比べて富栄養化した浅水域に出現する (Tuji & Williams 2007)。これら2つのタイプは、微細構造が同一のため、近年同一種として扱われる様になった。しかし、明らかに分けられ、生態が異なる

るものを同一のものとして統合して扱うことは、本来得られるはずの生態情報を隠蔽することになる。筆者はこのような問題意識から、辻・伯耆(2001)において、“morphotype”として両者を区別した。しかしその後、一般に“morphotype”は遺伝的に同一な分類群内の形態変異に使われることが多く、遺伝的同一性の明確でないものに対して設定するのは適切ではないと考えられたため、Tuji & Williams (2007)では、*Melosira japonica* F.Meisterとされてきた分類群について、*Aulacoseira ambigua* f. *japonica* (F.Meister) Tuji et D.M.Williamsと品種レベルに組み替えを行った。このような、種内の環境変異の可能性のあるものについての形態情報を活かすための記述については、標準的な方法はなく、様々な試行が今後とも必要とされる。

#### 5-6. 応用研究のための分類学的サポート

北米では米国地質調査所の全米水質アセスメント(The National Water-Quality Assessment Program: NAWQA)の一環として、珪藻を中心とした藻類のモニタリングが行われている(Berkman & Porter 2004)。このモニタリングにおける分類学的課題を解決するため、フィラデルフィア科学アカデミー(博物館)の環境研究パトリックセンターを中心に、「珪藻分類との調和のためのワークショップ(Diatom Taxonomy Harmonization Workshop)」が、1999年からほぼ毎年3日程度開催され、モニタリングを行う上で問題となる種についての検討が行われている。2008年末に発表された第13回までの記録は、ホームページから閲覧が可能であり、このワークショップで採用された種について、コードが割り振られ、NAWQAのモニタリングで活用されている。地域固有種が重要視されている現在の珪藻学においては、日本においても、このような分類学と応用研究の調和を保つための実践が求められる。

#### 6. 結論

分類学的发展それ自体は必然的なものであるが、同時に急激な発展はその成果を利用する環境指標研究などの応用研究に混乱をもたらす。本報ではその現状について概観すると共に、どうすれば、その混乱を小さくできるかについて考察した。ここで議論した種群の記述の方法や形態変異の利用などについては、今後とも検討が必要である。

#### 謝 辞

故渡辺仁治氏は、私が滋賀大学の修士の時に最初に珪藻を教えて頂いた方である。その後も、折に触れて

様々なご指導を頂いた。私が現在の職に就き、分類学的な面から、環境指標研究との両立をいかに図るかを氏と議論したことが本報の土台となっている。渡辺先生には心から感謝申し上げますと共に、哀悼の意を表したい。

#### 引用文献

- Berkman, J.A.H. & Porter, S.D. 2004. An overview of algal monitoring and research in the U.S. Geological Survey's National Water Quality Assessment (NAWQA) Program. *Diatom* **20**: 13-22.
- Davis, R.B., Anderson, D.S., Norton, S.A., Ford, J., Sweets, P.R. & Kahl, J.S. 1994. Sedimented diatoms in northern New England lakes and their use as pH and alkalinity indicators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 1855-1876.
- Hustedt, F. 1930. *Bacillariophyta* (Diatomeae). Zweite Auflage. 466 pp. 875 figs. *In*: Pascher, A. (ed) *Die Süsswasser Flora Mitteleuropas*. Gustav Fischer, Jena.
- Hustedt, F. 1937. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen Flora von Java, Bali und Sumatra nach dem Material der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* **15**: 133-177, pls 9-12.
- Idei, M. & Mayama, S. 2001. *Pinnularia acidojaponica* M. Idei et H. Kobayasi sp. nov. and *P. valdetolerans* Mayama et H. Kobayasi sp. nov. - new diatom taxa from Japanese extreme environments. *In*: Jahn, R., Kociolek, J.P., Witkowski, A., & Compère, P. (eds) *Lange-Bertalot-Festschrift*. pp. 265-277. A.R. G. Gantner, Ruggell.
- Kelly, M.G. & Whitton, B.A. 1995. The Trophic Diatom Index. *Journal of Applied Phycology* **7**: 433-444.
- Kobayasi, H. & Mayama, S. 1982. Most polluton-tolerant diatoms of severely polluted rivers in the vicinity of Tokyo. *Japanese Journal of Phycology* **30**: 188-196.
- Kobayasi, H. & Mayama, S. 1989. Evaluation of river water quality by diatoms. *Korean Journal of Phycology* **4**: 121-133.
- 小林弘・真山茂樹・浅井一視・中村真一. 1985. 東京およびその近郊の各種汚濁河川から採集した珪藻の出現様式、特に相対出現頻度とBOD<sub>5</sub>との関係について. *東京学芸大学紀要 4部門* **37**: 21-46.
- 小林弘・出井雅彦・真山茂樹・南雲保・長田敬五. 2006. *小林弘珪藻図鑑 第1巻*. 596 pp. 内田老鶴圃, 東京.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1986. *Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae*. 876 pp. *In*: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (eds) *Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/1*. Gustav Fischer, Jena.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1988. *Bacillariophyceae 2. Teil: Bacillariaceae, Epthemiaceae, Surirellaceae*. 596 pp. *In*: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (eds) *Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/2*. Gustav Fischer, Jena.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1991a. *Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. 576 pp. *In*: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (eds) *Süßwasserflora von Mit-*

- teleuropa 2/3. Gustav Fischer, Jena.
- Krammer, K. & Lange-Bertalot, H. 1991b. Bacillariophyceae 4. Teil: Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. 437 pp. In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (eds) Süßwasserflora von Mitteleuropa 2/4. Gustav Fischer, Jena.
- Lange-Bertalot, H. 1997. *Frankophila*, *Mayamaea* und *Fistulifera*: drei neue Gattungen der Klasse Bacillariophyceae. Archiv für Protistenkunde 148: 65-76.
- Mann, D.G. 1999. The species concept in diatoms. Phycologia 38: 437-495.
- Mann, D.G., McDonald, S.M., Bayer, M.M., Droop, S. J.M., Chepurinov, V.A. Loke, R.E., Ciobanu, A. & du Buf, J.M.H. 2004. The *Sellaphora pupula* species complex (Bacillariophyceae): morphometric analysis, ultrastructure and mating data provide evidence for five new species. Phycologia 43: 459-482.
- Mayama, S. 1999. Taxonomic revisions to the differentiating diatom groups for water quality evaluation and some comments for taxa with new designations. Diatom 15: 1-10.
- Meister, F. 1914. Beiträge zur Bacillariaceenflora Japan. Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde 9: 226-32.
- Okuno, H. 1974. Freshwater diatoms. Diatomeenschalen im Elektronenmikroskopischen Bild 9: 1-45, pls 825-923.
- Patrick, R.M. & Reimer, C.W. 1966. The Diatoms of the United States, exclusive of Alasuka and Hawaii. Volume 1. 688 pp. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Pennsylvania.
- Patrick, R.M. & Reimer, C.W. 1975. The Diatoms of the United States, exclusive of Alasuka and Hawaii. Volume 2, Part 1. 213 pp. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Pennsylvania.
- Ross, R. and Sims P.A. 1972. The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. British Phycological Journal 7: 139-163.
- Sarno D., Kooistra W.C.H.F., Medlin L.K., Percopo, I. & Zingone, A. 2005. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae). II. An assessment of the taxonomy *S. costatum*-like species, with the description of four new species. Journal of Phycology 41: 151-176.
- Schoeman, F.R. 1973. A Systematical and ecological study of the diatom flora of Lesotho with special reference to the water quality. 355 pp. 10 pls. National Institute of Water Research, Council for Scientific and Industrial Research. V&R Printers, Pretoria.
- Simonsen, R. 1979. The diatom system: Ideas on phylogeny. Bacillaria 2: 9-72.
- Stevenson, A.C., Birks, H.J.B., Flower, R.J. & Battarbee, R.W. 1989. Diatom-based pH reconstruction of lake acidification using canonical correspondence analysis. Ambio 18: 228-233.
- 田中正明. 2002. 日本淡水動物植物プランクトン図鑑. 584 pp. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- Theriot, E. 1992. Clusters, species concepts, and morphological evolution of diatoms. Systematic biology 41: 141-157.
- Tuji, A. 2009. The transfer of two Japanese *Synedra* species (Bacillariophyceae) to the genus *Ulnaria* Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series B, Botany 34: 11-16.
- 辻彰洋・唐崎千春・神松幸弘・山本敏哉・村山恵子・野崎健太郎. 1999. 中池見湿地(福井県敦賀市)における水質環境と生物群集. 陸水学会誌 60: 201-203.
- 辻彰洋・小倉紀雄・村上哲生・渡辺仁治・吉川俊一・中島拓男. 2004. 珪藻試料を用いた酸性雨による陸水影響モニタリング. Diatom 20: 207-222.
- 辻彰洋・伯耆晶子. 2001. 琵琶湖の中心目珪藻. Lake Biwa Study Monographs 7: 1-90.
- Tuji, A. & Williams, D.M. 2007. Type examination of Japanese diatoms described by Friedrich Meister (1913) from Lake Suwa. Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series B, Botany 33: 69-79.
- Van Heurck, H. 1880-1885. Synopsis des Diatomees de Belgique. 235 pp. Table Alphabétique 120 pp. 132 pls. Edite Par L'auteur. Anvers.
- Watanabe, T., Asai K., & Houki, A. 1990. Numerical simulation of organic pollution in flowing waters. In: Cheremisinoff, P.N. (ed.) Encyclopedia of Environmental Control Technology 4: 251-281. Gulf Publishing, Houston, Texas.
- 渡辺仁治・浅井一視・大塚泰介・辻彰洋・伯耆晶子. 2005. 淡水珪藻生態図鑑. 784 pp. 内田老鶴圃, 東京.
- Williams, D.M. & Round, F.E. 1986. Revision of the genus *Synedra* Ehrenb. Diatom Research 1: 313-339.
- Williams, D.M. & Round, F.E. 1987. Revision of the genus *Fragilaria*. Diatom Research 2: 267-288.
- Wu, J-T & Kow, L-T. 2002. Applicability of a generic index for diatom assemblages to monitor pollution in the tropical river Tsanwun, Taiwan. Journal of Applied Phycology 14: 63-69.