

宮島干潟におけるメイオベントス動物群—特に線虫類の現存量について—

辻野 睦^{*1}, 吉田吾郎^{*1}, 内田卓志^{*2}

The meiobenthic community on the tidal flat of Miyajima in Hiroshima Bay, with special reference to the biomass of free-living nematodes

Mutsumi TSUJINO^{*1}, Goro YOSHIDA^{*1} and Takuji UCHIDA^{*2}

Abstract Meiobenthos communities were surveyed to clarify the composition of animal groups and to estimate the production of major taxa inhabiting the tidal flat of coarse substrate at Miyajima (Itsukushima Island) in Hiroshima Bay.

Nematoda formed the most major constituent of the meiobenthos in numerical abundance, accounting for 78% of the total meiobenthos on the annual average. The density of Nematoda was highest in April at $2,620 \pm 888 \times 10^3$ indiv./m², and lowest in October at $780 \pm 307 \times 10^3$ indiv./m². Copepoda was the next most important taxon; its density was low from spring to summer and highest in October at $218 \pm 114 \times 10^3$ indiv./m², showing converse seasonal pattern compared with Nematoda.

Dry weight of Nematoda ranged on average from 0.32 μ g/indiv. in December to 0.82 μ g/indiv. in May. The biomass of Nematoda, calculated from the average dry weight and the density, peaked in May, and ranged 0.28~1.33g dry wt./m² or 0.08~0.40gC/m² during the study period. The production of Nematoda was estimated to be 44.3g dry wt./m²·year or 13.5gC/m²·year.

Keywords: meiobenthos, Nematoda, biomass

一般的に、干潟は生物生産の活発な場所であり、近年その高い生産量に支えられた浄化能力の重要性が高まっている。にもかかわらず、全国的には干潟の35%が、大阪湾では100%、東京湾では90%が埋め立てられている(佐々木, 1994)。干潟のベントス現存量は沿岸部の浅海域と比較して明らかに多いが(佐々木, 1994)、この現存量の多さはマクロベントス(目合1mmの篩に残るベントス)によるところが大きく、メイオベントス(1mmの目合いを抜けるベントス)についてその現存量が明らかにされた例は少ない。近年、メイオベントスは海洋生態系における物質循環や生物生産に果たすその役割が注目され始めている(鬼頭, 2000)。これまで、日

本の浅海域で行われたメイオベントスの調査は少なく、干潟におけるメイオベントスの現存量および生産量に関する詳細な調査は数例に限られている(平川, 熊田, 1986; 平川ら, 1988)。瀬戸内海においては、潮下帯の泥場における調査が大部分で(酒井1984, 1985; 板岡, 玉井, 1993; 辻野, 玉井, 1996; 辻野ら, 2000)、干潟における調査は1例しかない(會澤, 1988)。メイオベントスの現存量および生産量に関するこれまでの報告によると、メイオベントスの現存量は場所によってはマクロベントス現存量の20%以上にもなり(Warwick and Price, 1979)、生産量ではマクロベントスを上回るとする報告もある(Kuipers *et. al.*, 1981)。これらのこと

2002年6月3日受理 (Received on June 3, 2002)

水産総合研究センター業績 A 第21号 (Contribution No. A 21 from the Fisheries Research Agency)

^{*1} 瀬戸内海区水産研究所 〒739-0452 広島県佐伯郡大野町丸石2-17-5 (National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, 2-17-5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739-0452, Japan).

^{*2} 北海道区水産研究所 〒085-0802 北海道釧路市桂恋116 (T. Uchida :Hokkaido National Research Institute, 116 Katsurakoi, Kushiro, Hokkaido 085-0802, Japan)

から、干潟域のベントス生産力を評価するためには、マクロベントスだけでなくメイオベントスの現存量を明らかにし、生産量を推定することが重要である。

瀬戸内海広島湾の宮島干潟は春～夏にかけて潮干狩りの人が訪れ、周辺の浜はアサリの増養殖漁場となっている等(大野町, 1989), 生物生産性の高い砂質の干潟と考えられる。我々は宮島の干潟のメイオベントスの生産構造を明らかにするため、この干潟においてメイオベントスの動物群組成および密度の季節変動を調べると同時に、メイオベントスの中で優占する動物群の一つである線虫類の出現属を調べ、乾燥重量を測定して年間生産量を推定した。

方 法

宮島の大鳥居脇の干潟において真潮間帯下部に1定点を設定し (Fig. 1), 1999年4月16日, 5月13日, 8月11日, 10月12日, 12月6日の計5回, 干潮時にメイオベントスの採集調査を行った。泥温は棒状温度計で測定した。採泥については径3.7cmのコアを用いて1m×1mのコドラート内をランダムに3cm深まで8回行った。その内6本は5%中性ホルマリンで固定, ローゼベンガルで染色してメイオベントス計数, 同定試料とした。残り2本は底質分析用試料とし, 酸揮発性硫化物濃度 (AVS: acid volatile sulphide), 強熱減量 (IL: ignition loss), クロロフィル量, 粒度組成を分析した。

メイオベントスは固定した試料をかきまぜ法(山西, 1979)によって篩で分別し, 40 μ m以上1000 μ m以下の分画について, 線虫類, 多毛類, コペポダイト期と成体を含むカイアシ類, ノープリウス幼生およびその他の個体数を計数した。また, 4月と10月の線虫類の試料についてはプレパラートを作製し, それぞれ約200個体を検鏡して線虫類の属構成を調べ, その口形から食性型

(Wieser, 1953)を分類した。また, 各月のホルマリン固定したサンプル約300個体の乾燥重量を測定し, 1個体あたりの乾燥重量を換算した。さらに, 乾燥重量に0.3を乗じて炭素量を求めた(平川, 1988)。線虫類の年間生産量の推定はVranken and Heip (1986)の式, 年間世代数 $\times 3 \times$ 年間平均現存量, を用いて計算した。なお, 年間世代数は辻野ら(1997)の飼育実験をもとに18とした。

AVSは検知管法により, ILは乾燥した泥試料を550 $^{\circ}$ Cで6時間燃焼して測定した。クロロフィルaおよびフェオ色素は干潟の砂試料約1gをジメチルホルムアミドに懸濁, 静置した後, 上澄みをTURNERの蛍光計(10-AU型)で測定した。また, 試料40~50gをふるい振とう機にかけて粒度組成を測り中央粒径値 ϕ を求めた。

結 果

干潟環境 干潟の環境項目の測定結果をTable 1に示した。調査期間中の泥温は8月に30.2 $^{\circ}$ Cで最高となり, 12月に14.3 $^{\circ}$ Cで最低となった。干潟のAVSは4月, 5月, 8月には0.01mg/g dry sedimentを超えたものの, 他の月は検出されなかった。ILは4月が最も高く2.1%であったが, 徐々に減少し, 10月に1.0%で最低となった。クロロフィルaは8月に5.8mg/g dry sedimentで最も高く, 5月と10月に低かった。フェオ色素は8月に10.3mg/g dry sedimentで最高となり, 10月に4.0 mg/g dry sedimentで最低となった。クロロフィルaとフェオ色素の

Table 1. The values of environmental factors at each sampling month

	Sampling date in 1999				
	Apr.16	May13	Aug.11	Oct.12	Dec.6
Sediment temperature ($^{\circ}$ C)	16.9	24.0	30.2	25.2	14.3
AVS (mg/g dry sediment)	0.01	0.02	0.02	NS	NS
IL (%)	2.1	2.0	1.5	1.0	1.6
Chlorophyll-a (mg/g dry sediment)	3.4	1.4	5.8	2.5	4.8
Pheo-pigment (mg/g dry sediment)	8.5	7.8	10.3	4.0	6.0
Chlorophyll-a+Pheo (mg/g dry sediment)	11.9	9.2	16.1	6.5	10.8
Median diameter (ϕ 50)	0.6	-0.5	0.1	-1.0	-0.9

AVS : Acid volatile sulphide IL : Ignition loss

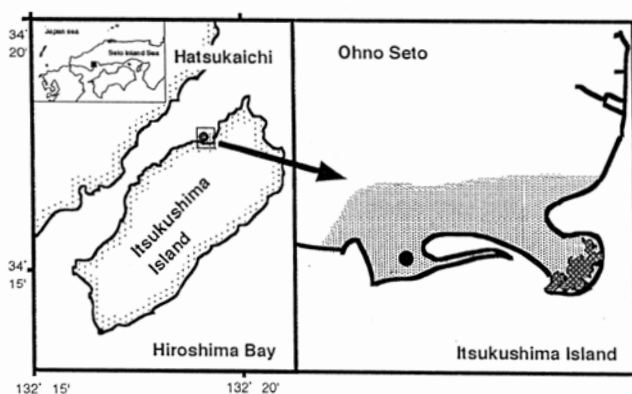


Fig. 1. Location of the sampling station in the tidal flat of Miyajima (Itsukushima Island) in Hiroshima Bay.

合計値は春季～夏季にかけて高く8月に最高となり、10月に減少したが、12月には回復した。中央粒径値 ϕ は0.6～1.0で粗い砂地であった。

生息密度の変化 干潟の主要なメイオベントス動物群の個体数組成の変化をFig. 2に示した。調査期間を通じて線虫類が優勢し、4月の調査では92%に達した。その後線虫類の割合は徐々に低下し、10月の調査では48%を示し、代わってカイアシ類とノープリウス幼生を合わせた割合が40%に増加した。しかし、12月には線虫類の割合は82%にまで回復した。調査期間中の線虫類の個体数の平均割合は78%であった。各動物群の干潟における生息密度の変化をFig. 3に示した。線虫類の生息密度は4月に最も高く、 $2,620 \pm 888 \times 10^3$ indiv./m²

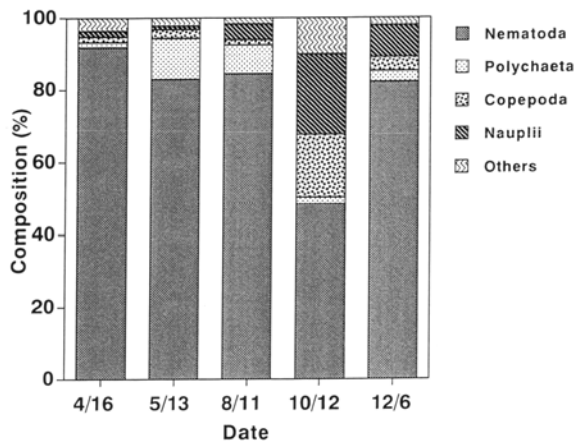


Fig. 2. Seasonal changes in the percentage composition of meiobenthic organisms in the tidal flat of Miyajima (Itsukushima Island) in Hiroshima Bay.

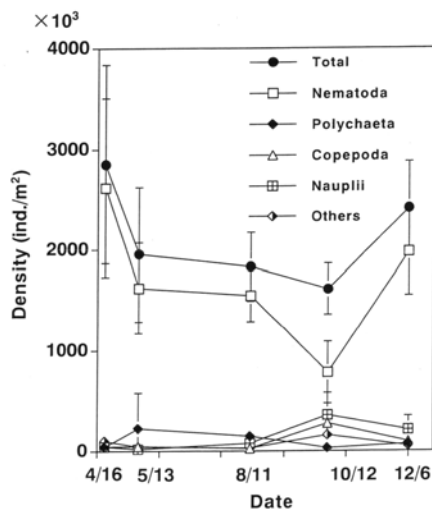


Fig. 3. Seasonal changes in the mean densities of meiobenthic organisms in the tidal flat of Miyajima (Itsukushima Island) in Hiroshima Bay.

であった。その後減少して10月には $780 \pm 307 \times 10^3$ indiv./m²で最低密度となったが、12月には再び増加した。カイアシ類は線虫類と逆の傾向を示し、4月、5月、8月は $44 \pm 29 \sim 27 \pm 13 \times 10^3$ indiv./m²で推移し低密度であったが、10月には $218 \pm 114 \times 10^3$ indiv./m²で最高密度を示した。カイアシ類等の幼生であるノープリウスはカイアシ類と全く同様の傾向を示し、10月に $360 \pm 218 \times 10^3$ indiv./m²で最高密度となった。多毛類は5月に $226 \pm 352 \times 10^3$ indiv./m²、8月に $149 \pm 28 \times 10^3$ indiv./m²でいずれも高密度であったが、5月には多毛類の幼生が個体数の80%を占めた。10月には $71 \pm 9 \times 10^3$ indiv./m²で最低密度を示した。

線虫類の乾燥重量と年間生産量の推定 宮島干潟の各調査月毎の線虫類1個体あたりの平均乾燥重量を算出し、その値を基に1平方メートルあたりの現存量を乾燥重量と炭素量で示した (Table 2)。1個体あたりの平均乾燥重量は $0.32 \sim 0.82 \mu\text{g}$ で5月の最高値を除けば月別の差は小さかった。この値に生息密度を乗じて求めた各月の現存量は乾燥重量で $0.28 \sim 1.33 \text{g dry wt./m}^2$ 、炭素量で $0.08 \sim 0.40 \text{g C/m}^2$ となり、4月、5月に高くなった。本調査期間中における現存量の平均は乾燥重量で $0.82 \text{g dry wt./m}^2$ 、炭素量では 0.25g C/m^2 となった。これらの値を年平均と仮定し、各々に世代単位のP/B比3と年間世代数18を乗じて年間生産量を推定した。宮島干潟における線虫類の年間生産量は $44.3 \text{g dry wt./m}^2$ 、 13.5g C/m^2 と推定された。

線虫類の属組成 最高密度を示した4月と最低密度を示した10月の線虫類の食性型に基づく属構成についてTable 3に示した。4月のサンプルでは27属、10月のサンプルでは22属がそれぞれ認められた。4月と10月に共通して出現した属は11属であった。4月の優占属は*Microloaimus*属で同定した線虫類個体数の27.3%を占

Table 2. Mean dry weight and biomass of Nematoda at each sampling month

Date	Mean dry wt./indiv.* (μg)	Biomass	
		g dry wt./m ²	gC/m ²
Apr.16	0.48	1.26	0.38
May.13	0.82	1.33	0.40
Aug.11	0.39	0.60	0.18
Oct.12	0.36	0.28	0.08
Dec.6	0.32	0.63	0.19
Annual mean	0.47	0.82	0.25

* Mean of 250~300 individuals

Table 3. Composition of the Nematoda genera based on their feeding types

Feeding type Genus	Apr.16		Oct.12	
	No.of indiv.	%	No.of indiv.	%
Selective Deposit feeder(1A)	31	14.1	7	3.8
<i>Halalaimus</i>	26		7	
<i>Nemanema</i>	1			
<i>Platycoma</i>	4			
Non-selective Deposit feeder(1B)	45	20.5	56	30.4
<i>Anoplostoma</i>	3		6	
<i>Axonolaimus</i>	12			
<i>Aegialoalaimus</i>	1			
<i>Daptonema</i>	2		18	
<i>Gnomoxyala</i>	6			
<i>Metalinhomoeus</i>	16			
Monhysteridae			32	
<i>Parodontophora</i>	5			
Epigrowth feeder(2A)	126	57.2	76	41.3
<i>Atchromadora</i>			1	
<i>Camacolaimus</i>	5		1	
<i>Chromadora</i>	13		20	
<i>Chromadorella</i>	1		4	
<i>Chromadorina</i>			2	
<i>Chromadorita</i>			19	
<i>Desmodora</i>	4		1	
<i>Desmolaimus</i>	3			
<i>Eurystomina</i>	4			
<i>Leptolaimus</i>			1	
<i>Microlaimus</i>	60		3	
<i>Molgolaimus</i>	2		21	
<i>Onchium</i>			1	
<i>Oncholaimellus</i>	1			
<i>Pareurystomina</i>	3			
<i>Rhynchonema</i>	1			
<i>Synonchus</i>	7			
<i>Spirinia</i>	22		2	
Omnivore/predators(2B)	16	7.3	26	14.1
<i>Enoploaimus</i>			24	
<i>Halichoanolaimus</i>	2			
<i>Viscosia</i>	11		2	
<i>Vasostoma</i>	3			
Unidentification	2	0.9	19	10.3
Total	220	100	184	100

めた。次いで*Halalaimus*属が多く出現した。10月の優占属はMonhysteridae科の属で17.3%出現した。線虫類の口形から分けた4つの食性型 1A: selective deposit feeder, 1B: non-selective deposit feeder, 2A: epigrowth feeder, 2B: omnivore/predator分類では (Wieser, 1953), 4月のサンプルは1A: 14.1%, 1B: 20.5%, 2A: 57.2%, 2B: 7.3%, 10月は1A: 7.8%, 1B: 30.4%, 2A: 41.3%, 2B: 14.1%の食性構成となった。両月ともにEpigrowth feeder (2A) が卓越したが、その割合は4月の方が高く、10月にはnon-selective

deposit feeder (1B) の割合が4月に比べ高くなった。

考 察

宮島干潟におけるメイオバントスの生息密度は、春に最も高くその後次第に減少し、秋に最も低下した後、冬に向かって増加に転じた。この季節的変動パターンはメイオバントス全体の78%を占める線虫類の密度変動と連動していた。一般的に干潟に生息する線虫類の生息密度は春季から夏季にかけて高く冬季に低い傾向

にある (Heip *et al.*, 1985)。線虫類は世代時間が短く年中繁殖が可能であり、1 個体の線虫が長期にわたって産卵を続ける (辻野ら, 1997)。水温が高くなると線虫類の成長は早くなり (Vranken *et al.*, 1988)、産卵可能な個体数が増えるため、春から夏にかけて昇温に伴い線虫類の個体数は増加すると考えられる。底生性カイアシ類の現存量を左右する基本的な要因も水温であることから (Giere, 1993)、線虫類と同様に水温の上昇とともにその生息密度は高くなると考えられる (Hicks and Coull, 1983)。しかし、高い現存量を維持するには餌料が必要であり、メイオベントスの現存量は底泥に蓄積された植物プランクトン由来のデトライタスの量に影響され、餌としてのデトライタスが豊富なときは水温の上昇とともに増加するが、デトライタスが枯渇すると減少することが示唆されている (Rudnick *et al.*, 1985)。

宮島干潟の底質は粒度組成の中央粒径値 ϕ が 0.6 ~ -1.0 の粗い砂質で、強熱減量は 4 月に、植物色素量 (クロロフィル a とフェオ色素) は 4 月と 8 月に高く、いずれも 10 月に最低値を示し、4 月の値の約 1/2 であった。強熱減量は有機物量の指標、植物色素量は付着珪藻とその死骸および浮遊性植物プランクトンの死骸等の総量の指標であり、強熱減量と植物色素量は宮島干潟に生息している線虫類の餌量の指標と考えられる。

宮島干潟に生息する線虫類の 4 月と 10 月の出現属から食性を調べた結果、出現属のほとんどは、付着珪藻や細菌をかきとって食べる Epigrowth feeder (2A) と、デトライタスなどの有機物を非選択的に吸って食べる non-selective deposit feeder (1B) に分類された。すなわち、これらの線虫類の餌は、一つは干潟の砂粒表面に増殖する細菌や付着珪藻、もう一つは付着珪藻の死骸やその他の細かな有機物からなるデトライタスであると考えられる。これらのことから線虫類の餌料は 4 月と 8 月に多く、10 月に最も少なかったと考えられる。

メイオベントスの現存量を左右するその他の要因としては、干潟に生息するマクロベントスの活動による攪拌や捕食の影響が上げられる。この関係についてはマクロベントスの多毛類や二枚貝に関する研究があり、多毛類の捕食によって線虫類、カイアシ類ともに有意に減少すると報告されている (Tita *et al.*, 2000)。環境庁の調査 (1993) によると、宮島干潟におけるマクロベントスの年平均生息密度は 6,400 indiv./m² で、そのうち多毛類が最も多く、次いで二枚貝のアサリ等が多く出現する。したがって、本干潟におけるメイオベントスにとって必要な餌料が満たされていたとすれば、春から夏にかけて高水温にかかわらずメイオベントスが減少した要因として、マクロベントスによる捕食の影響を考慮する必要がある。

宮島干潟における線虫類の現存量は密度と同様に 4 月、5 月に高く、夏から秋にかけて低下する傾向を示した。平均現存量は 0.82g dry wt./m²、炭素量に換算すると 0.25g C/m² であった。平川ら (1988) が三河湾の砂泥干潟で測定した線虫類の現存量は 1.07g dry wt./m²、0.38g C/m²、Witte and Zijlstra (1984) の Wadden Sea における Balgzand の干潟 (砂質) 調査における線虫類現存量は 0.6g dry wt./m² であることから、宮島干潟の線虫類現存量はこれらの干潟域と同程度と考えられる。また、線虫類はメイオベントス年間平均個体数の 78% を占めること、線虫類以外のメイオベントス動物群の乾重量は線虫類よりも大きい (Sirayama, 1983) ことから、宮島干潟のメイオベントス現存量は少なくとも約 1.05g dry wt./m² と見積もられた。環境庁の調査 (1993) によると宮島干潟におけるマクロベントスの年間平均現存量は 820g wet wt./m² であり、そのほとんどは二枚貝で占められている。乾燥重量は殻等を持たない多毛類や甲殻類では湿重量の 20%、軟体類のように石灰質を持つものでは 36~39% であるが (玉井, 1988)、仮に 20% とすると乾重量は約 164g dry wt./m² となり、メイオベントスの現存量はマクロベントスの約 0.6% と推定された。

本調査干潟における線虫類の年間生産量は、年間世代数 18 を用いて計算し、44.3g dry wt./m²、炭素量で 13.5g C/m² と算出した。この年間世代数は、1 mm 前後の線虫類の世代時間が水温 20°C では 10~20 日前後であること (辻野ら, 1997)、調査期間中の干潟泥温が 14~30°C で、年平均泥温は 20°C よりもやや低めと推定されることから、線虫類の平均世代時間を 20°C における長めの世代時間 20 日として求めたものである。少なくとも従来よく用いられていた年間世代数 3 (Gerlach, 1971) では明らかに過小評価であると考えた。この値を基に現存量と同様にメイオベントスの生産量を推定すると 56.8g dry wt./m² となる。宮島干潟のマクロベントス生産量を、マクロベントスの現存量にマクロベントスの現存量と生産量の平均的な比率 3 (玉井, 1989) を乗じて求めると、492g dry wt./m² となり、宮島干潟のマクロベントスに対するメイオベントス生産量の割合は約 11.5% と推定された。

このようにマクロベントス生産量に対するメイオベントス生産量の割合は、マクロベントス現存量に対するメイオベントス現存量の割合に比べ高い割合となる。この比率は底質環境によって変わり、泥質ではマクロベントスの現存量は低い傾向がある (Ankar and Elmgren, 1976) ため、場合によってはメイオベントスの生産量がマクロベントスの生産量を上回る可能性がある。干潟の機能が見直されている今、干潟の生産力の

高さにおけるメイオベントスの役割を評価するため、日本沿岸干潟域、特に泥質干潟におけるマクロベントスおよびメイオベントス調査が望まれる。

謝 辞

宮島干潟調査にあたりご協力いただいた、元宮島町商工会、濱岡寛次氏に深く感謝申し上げます。また、本文を校閲していただいた、赤潮環境部部長玉井恭一博士に厚くお礼申し上げます。

文 献

- 會澤安志, 1988: 大海湾干潟域におけるメイオベントスの動態。潮間帯周辺海域における浄化能力と生物生産に関する研究。農林水産技術会議事務局, 106-110.
- Ankar S. and Elmgren S., 1976: The benthic macro- and meiofauna of the Askö-Landsort area (Northern Baltic proper). A stratified sampling survey. *Contr. Askö Lab. Univ. Stockholm*, **11**, 115.
- Giere O., 1993: *Meiobenthology*, Springer-Verlag, Berlin, 328pp.
- Gerlach S. A., 1971: On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia (Berl.)*, **6**, 176-190.
- Heip C., Vincx M., and Vranken G., 1985: The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **23**, 399-489.
- Hicks G. R. F. and Coull B. C., 1983: The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **21**, 67-175.
- 平川和正, 熊田 弘, 1986: 1985年春季の三河湾干潟域におけるメイオベントスの分布性状。東海水研研報, **119**, 57-64.
- 平川和正, 熊田 弘, 佐々木克之, 1988: 三河湾干潟域における自由生活線虫類の生産量推定。東海水研研報, **125**, 83-88.
- 板岡 睦, 玉井恭一, 1993: 広島湾におけるメイオベントス群集構造と富栄養化。日本ベントス学会誌, **45**, 19-28.
- 環境庁, 1993: 瀬戸内海の環境構成要素としての干潟の保全に関する研究。平成4年度環境庁委託業務報告書, 80p.
- 鬼頭研二, 2000: 海浜域のメイオベントス。海洋, **32(10)**, 665-670.
- Kuipers B. R., Wilde P.A.W.J. de, and Creutzberg F., 1981: Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **5**, 215-221.
- 大野町, 1989: 大野瀬戸水産資源量調査。昭和63年度報告書, 1-94.
- Rudnick D.T., Elmgren R., and Frithsen J. B., 1985: Meiofaunal prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia*, **67**, 157-168.
- 酒井保次, 1984: 浅海砂泥域におけるメイオベントスの定量的研究—瀬戸内海中, 西部のメイオベントス現存量について。日本ベントス研究会誌, **27**, 14-21.
- 酒井保次, 1985: 周防灘におけるメイオベントスの生態学的研究, 南西水研研報, **19**, 53-85.
- 佐々木克之, 1994: 内湾および干潟における物質循環と生物生産(8)。干潟域の物質循環。海洋と生物, **91**, 122-128.
- Sirayama Y., 1983: Size-structure of deep-sea meio- and macrobenthos in the Western Pacific. *Int. Rev. Ges. Hydrobio.*, **68**, 799-810.
- 玉井恭一, 1988: ベントスの生産量とその推定法, ③—生産量推定にかかわる諸項目。海洋と生物, **60**, 49-53.
- 玉井恭一, 1989: ベントスの生産量とその推定法, ⑤—便宜法による種個体群の生産量推定〔その1〕。海洋と生物, **62**, 217-221.
- 辻野 睦, 玉井恭一, 1996: 大阪湾の底質環境とメイオベントスの分布。南西水研研報, **29**, 87-100.
- Tita G., Desrosiers G., Vincx M., and Nozais C., 2000: Predation and sediment disturbance effects of the intertidal polychaete *Nereis virens* (Sars) on associated meiofaunal assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **243**, 261-282.
- 辻野 睦, 内田卓志, 玉井恭一, 1997: 海産自由生活性線虫類 *Microlaimus* sp. (Chromadorida: Micro-laimidae) の培養方法と生活史。 *Benthos Res.*, **52**, 9-14.
- 辻野 睦, 有馬郷司, 神山孝史, 内田卓志, 2000: 呉湾のマクロベントス・メイオベントスと底質環境。瀬戸内水研研報, **2**, 49-56.
- Vranken G. P. and Heip C., 1986: The productivity of marine nematodes. *Ophelia*, **26**, 429-442.
- Vranken G. P., Herman M. J., and Heip C., 1988: Studies of the life-history and energetics of marine and brackish-water nematodes. I. Demography of *Monhystera disjuncta* at different

- temperature and feeding conditions. *Oecologia*, **77**, 296-301.
- Warwick R. M. and Price R., 1979: Ecological and metabolic studies on free-living neamtodes from an estuarine mud-flat. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, **9**, 257-271.
- Witte J. I. J. and Zijlstra J. J., 1984: The meiofauna of a tidal flat in the western part of the Wadden Sea and its role in the benthic ecosystem. *Mar.Ecol. Prog. Ser.*, **14**, 129-138.
- Wieser W., 1953: Die beziehungen zwischen mundhöhlengestalt ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen nematoden. *Arkiv zoologi* (Ser.2), **4**, 439-484.
- 山西良平, 1979: かきまぜ法によるメイオベントス抽出効率. ベントス研究会誌, **17/18**, 52-58.