生物攪拌 : ベントスによる環境改変 (総説)

菊地永祐¹⁾・向井 宏²⁾

¹⁾ 東北大学理学部・²⁾ 北海道大学理学部

Bioturbation : Changes Produced by
Benthos in Sediment Environments

EISUKE KIKUCHI and HIROSHI MUKAI

Abstract

KIKUCHI, EISUKE (Faculty of Science, Tohoku University) and HIROSHI MUKAI (Faculty of Science, Hokkaido University). 1994. Bioturbation: Changes Produced by Benthos in Sediment Environments. *Benthos Reserch*, 46: 59-79.

In coastal and estuarine areas, infauna is known to affect physical, chemical and biological properties of sediment by 'bioturbation', namely its feeding, burrowing, tube building, defecation and ventilation activities. In this paper we briefly review studies of the effects of bioturbation on sediment properties in following aspects, 1) particle size distribution, 2) water content, 3) sediment stability (erodability, resuspension), 4) Eh profile, 5) transportation of solutes and particles, 6) microbial density and activity, 7) biogeochemical activity, and 8) interactions among benthic animals. It has become increasingly clear that physical parameters of sediment are strongly influenced by the lifestyles of resident organisms. Bioturbation has been implicated in both the stabilization and destabilization of sediments. Although biogeochemical activities in the sediments are stimulated by the bioturbation of benthic animals irrespective of their life styles, the mechanism of stimulation differs between construction of macrofaunal semipermanent burrows and mixing of sediment. We suggest the importance of lifestyle of infauna in understanding the effects of bioturbation.

1. はじめに

沿岸域のセジメント(海底表層堆積物)の中には環形動物、貝類、甲殻類、棘皮動物など様々な種類の底生動物が高密度で生息している。底生動物は堆積物中を移動し、巣穴を掘り、また堆積物や底泥を食べ糞

として排泄することによって、堆積物を活発に攪拌混合する。底生動物のこのような攪拌作用は、生物攪拌(バイオターベーション, bioturbation)と呼ばれている。底生動物の生物攪拌は、堆積物の物理的、化学的、微生物学的諸性質に大きな変化をあたえ、さらに直接または間接的に他の底生動物の生存にも影響を与えることによって、堆積物中の動物群集の構造をきめる大きな要因のひとつとなっている (RHOADS &

1993年10月8日受付 : 1994年1月17日受理

Table 1 Reworking rates of sediments by deposit-feeders.

Species	Reworking rate	Reference
Polychaeta		
<i>Pectinaria gouldii</i>	5g/ind/day	GORDON 1966
<i>Pectinaria californiensis</i>	8.6kg/m ² /yr	NICHOLS 1974
<i>Pectinaria koreni</i>	0.56~83mg/ind/hr	DOBBS & SCHOLLY 1986
<i>Clymenella torquata</i>	1ml/ind/day	MANGUM 1964
<i>Amphitrite ornata</i>	4.5g/ind/day	ALLER & YINGST 1978
<i>Axiiothella rubrocincta</i>	5g/ind/day	KUDENOV 1982
<i>Scoloplos robustus</i>	0.18g/ind/day	RICE 1986
<i>Praxillella pacifica</i>	84.3kg(wet)/m ² /yr	HARKANTRA <i>et al.</i> 1989
"	0.16~0.64g(wet)/ind/day	"
Bivalvia		
<i>Yoldia limatula</i>	257ml/ind/yr	RHOADS 1963
"	377ml/ind/yr	"
"	440g/ind/yr	BENDER & DAVIS 1984
<i>Nucula annulata</i>	365ml/ind/yr	YOUNG 1971
Crustacea		
<i>Callianassa kraussi</i>	12.14kg/m ² /day	BRANCH & PRINGLE 1987
"	4.5cm/week	"
<i>Callianassa</i>	6~7cm/week	ALLER & DODGE 1974
<i>Callianassa rathbunae</i>	2.59kg/m ² /day	SUCHANEK 1983
<i>Callianassa japonica</i>	5.1~9.8ml/ind/day	TAMAKI 1988
Holothuroidea		
<i>Leptosynapta tenuis</i>	20.5ml/ind/day	MYERS 1977

YOUNG, 1970; 玉置, 1981, 1982). 底生動物は比較的長い間固定した巣穴 (burrow) や棲管 (tube) に生息するものも多く、巣穴・棲管の回りには、後述するように、特徴的な構造が発達するため、巣穴・棲管の形成によっても、堆積物の物理的、化学的、生物学的性質は大きな影響を受ける。このような理由から、一般に生物攪拌 (バイオターベーション) の研究は、底生動物の攪拌の作用に関するもののほかに、巣穴・棲管の作用に関するものも含まれている。生物攪拌に関しては、いままでに多くの研究がなされてきており、ここで全体をまとめておくことは、今後の研究の方向を探る上にも重要なことと思われる。しかし、生物攪拌の研究は、堆積物の物理的、化学的、生物学的側面に広くおよび、その全体を詳しく解説することは難しい。この論文では埋性底生動物の生物攪拌研究の現状を、堆積物表層での有機物の分解にともなう生物地球化学

的な物質循環と生物間相互作用を中心として、物理的側面をも含め広く概説するようにつとめた。生物攪拌と堆積物表層の物理的、地質工学的 (geotechnical) な性質との関連については、巣穴の問題を中心として、最近 MEADOWS & MEADOWS (1991) が総説をまとめているので、それを参照されたい。

2. 摂食様式と堆積物の攪拌

堆積物攪拌の強さやその影響力は、攪拌を行なう底生生物の大きさと活性の他に、摂食様式、固定した巣穴や棲管形成の有無など、底生動物の生活様式と深く関連している。底生動物の内でも、堆積物中に潜って生活する埋性底生動物が一般に最もよく堆積物を攪拌するものと考えられる。とくに堆積物食者は、堆積物中の移動、巣穴の掘削のほかに、砂泥や堆積物の摂

食・排糞活動によっても堆積物を攪拌するので、その作用が大きい。堆積物食者には、やや深い場所の堆積物を食べて、堆積物表面に糞として堆積するもの(下層堆積物食者 deep-deposit feeder または subsurface-deposit feeder) と表層の堆積物を食べて表面に糞として堆積するもの(表層堆積物食者 surface-deposit feeder) があり、前者はイトミミズ類、タマシキゴカイ類、イトゴカイ類、ナマコ類などに多くみられ、後者は2枚貝類、ゴカイ類、端脚類などに多くみられる。

下層堆積物食者の摂食様式は、コンベヤー・ベルト型(conveyer belt type)と呼ばれ、深部の砂や泥を食べて堆積物表面に糞として排泄するので、堆積物の攪拌力は大きく、とくに上下攪拌力が高い(MYERS, 1977)。下層堆積物食者の堆積物の攪拌の様子は、砂粒子を染色することで、比較的簡単に調べることができる。ALLER & DODGE (1974) は、下層堆積物食者が生息するラグーン堆積物の表層部に、色素で染めた砂を薄く混合し、この色素粒子の分布が経時的にどのように変わるかをしらべた。最初表層にあった色素粒子は層状のまま下降して深さ3 cmの層に移行し、そこで堆積物食者に摂食され、糞として排泄されて表層に色素粒子の層が再び現れる。このようなサイクルを繰り返し、やがて3 cm以浅の全層にわたって均等に色素が分散していく。

堆積物食者による堆積物の攪拌速度をTable 1にまとめた。スナモグリ類は体サイズ・活動量が大きく、摂食排糞のほかにも巣穴形成などの活動も活発で、生息密度が比較的に高く、さらに堆積物深くもぐって生活するので、堆積物攪拌の効果が大きい。BRANCH & PRINGLE (1987) は、堆積物の10 cmと20 cmの深さに、5 cmの厚さの染色した砂をトレーサとして埋め、スナモグリ(*Callianassa kraussi*)による堆積物の攪拌速度を求めた。その結果、実験開始2日後には、染色された砂が表層でみられるようになり、染色砂は徐々に30 cmの堆積物全層に均一に分布するようになった。そして、スナモグリの攪拌により、30 cmの砂層が1ヶ月で59%より高い回転率で入れ替わっていることが分かった。また、大形の下層堆積物食者であるナマコの1種(*Leptosynapta tenuis*)の攪拌力は非常に大きく、堆積物の入れ替わる回転率が表層部では、0.7~4日に1回と極めて速い(MYERS, 1977)。

底生動物は堆積物の攪拌のほか、固定した巣穴を作ることもによっても底質環境に大きな変化を与えることが知られているが、ここではまず最初に攪拌による影響を中心に取り上げることにする。

3. 生物攪拌による堆積物の物理的变化

3.1. 下層堆積物食者による堆積物の粒度組成の垂直的变化

下層堆積物食者の堆積物攪拌の結果として、堆積物の粒度組成の垂直分布が変化する。それは、堆積物食者がある決まった粒径の堆積物を選択的に食べることによる。下層堆積物食者はやや深部の砂や泥を食べるが、その際に、礫や大形の植物遺骸などの口器のサイズより大きな粒子が食べ残されて、小さな粒子のみが摂食され、糞として排泄される(KIKUCHI & KURIHARA, 1977; RICE *et al.*, 1986)。その結果として大型の粒子が深部に埋め込まれ、細かな粒子が表層に蓄積する。また、多毛類(*Pectinaria koreni*)では、粒径の大きな堆積物粒子を選択的に食べ、そのため糞中の堆積物粒子が回りの堆積物より大きくなる例も知られている(DOBBS & SCHOLLY, 1986)。BRINKHURST *et al.* (1972) は湖の底土をイトミミズに餌として食べさせて、イトミミズの糞と底土の有機物含有率を測定し、前者の方が高くなることを示した。この結果はイトミミズが底土中の有機物含有率の高い部分を選択的に食べるために、表層に有機物含有率の高い糞の層が形成されることを示している。一般に粒径の細かな粘土粒子は粒径の粗い砂よりも有機物含有量が多いので、多毛類(*Scoloplos* spp.)では小さいもののほど粒径の細かい粒子を食べるため、有機物の多い糞をする傾向がみられた(RICE *et al.*, 1986)。

大形の粒子や比重の大きな粒子の下層への埋め込みは、摂食・排糞行動だけではなく、堆積物中を移動したり、巣穴を掘ることによってもおこる。スナモグリ類は巣穴から粒径が1~2 mmより細かな粒子のみを吹き出して、大きな礫や貝殻を埋め込むことが知られている(SUCHANEK, 1983; TUDHOPE & SCOFFIN, 1984)。RHODES & YOUNG (1970) は Massachusetts の Buzzards Bay の堆積物を垂直構造をこわさないように注意深く採取して、X線撮影したところ、表層より3~4 cmの深さに石英や長石のようなX線を通しにくい粒子の層をみとめた。底生動物の攪拌によって、比重の大きな粒子が埋め込まれたことがその原因として考えられている。

スナモグリ類などの底生動物は巣穴を掘り、巣穴開口部から堆積物を排出してマウンド(小丘)を作り、堆積物表面に凹凸をつくって微地形の変化をもたらす(DWORSCHAK, 1983; WARREN & UNDERWOOD, 1986)。マウンドは糞を堆積することによっても形成される。

深海底ではメガロ堆積物食者の作るマウンドが底面の10cmのオーダーの起伏の主要因になっている (SMITH *et al.*, 1986). マウンド形成と粒度組成の関係については、マウンド形成によって、砂の侵食や再懸濁が促進され (MURPHY, 1985), 粒径の細かな分画が流されてしまい堆積物表層の粒度が粗くなることも報告されている (TAMAKI, 1984).

3. 2. 堆積物の含水率

RHOADS & YOUNG (1970) は、堆積物食者の密度が高い場所と低い場所の堆積物の含水率を比較し、堆積物食者が多い場所では含水率が高く、特に表層では著しいことをみている。しかも懸濁物食者が生息しているも、堆積物食者が少ない場所では含水率も低く、堆積物食者が含水率の増加をもたらすと考えられる。また、堆積物食者が多い場所でも、生物の活性が低下する冬期においては堆積物の含水率も低下することが知られており、一般に堆積物食者の攪拌作用により含水率が増加するものと考えられている。これに対して、MEADOWS & TAIT (1989) は巣穴を作るドロクダムシ (*Corophium volutator*) とゴカイ (*Nereis diversicolor*) が巣穴壁を粘液で固めることによって、堆積物表層部 (1 cm) の含水率を低下させると報告した。しかし、この場合、含水率の測定のために堆積物を採集する際に、巣穴を満たしている水の大部分は、重力水として失われてしまう可能性が高い。巣穴の中に保持されている水をも含めると、やはり含水率は増加するものと思われる。

3. 3. 堆積物の再懸濁化 (resuspension)

RHOADS (1973) は Buzzards Bay で水中濁度を詳細に測定し、湾の泥質域の低層水の濁度が高いことをまとめ、高濁度の海域と堆積物食者の高密度域とが一致することを報告している。さらに、RHOADS & YOUNG (1970) は、海水を張った泥中に二枚貝 (*Nucula proxima*) を入れ、水中濁度を測定し、底生動物の存在によって低層水の濁度が増加することを実験的に示している。このように底生動物はバイオターベクションによって底泥を不安定化し、堆積物の再懸濁化を促進するものと考えられる (RHOADS, 1967; 1974). 堆積物の再懸濁化は、底生動物の摂食・排泄活動や巣穴の穿掘活動を通して、堆積物を直接水中へ巻き上げ、再懸濁化することによっても行なわれる (TAMAKI, 1984; JUMARS & NOWELL 1984). とくに、埋性の下層堆積物食者である二枚貝の *Yoldia*

limatula では、泥を唇弁で集めて糞または偽糞として水中に吹き上げ、その中に含まれる微粒子が水中濁度を高めることになる (RHOADS, 1963; BENDER & DAVIS 1984).

このような再懸濁化促進の作用とは反対に、ある種の多毛類や端脚類は棲管 (tube) を形成することによって、堆積物の動きを抑え、再懸濁化を妨げ、堆積を促進するという報告もある。棲管に堆積物の動きを抑える安定化作用があることは、棲管により海底の波紋が減少するという現象 (FEATHERSTONE & RISK, 1977) や棲管の回りに細かな堆積物や糞塊が集積する現象 (MILLS, 1967; BAILEY-BROCK, 1979) から予想されており、また野外観察 (FAGER, 1964; YOUNG & RHOADS, 1971) や人工水路実験 (RHOADS *et al.*, 1978; YINGST & RHOADS, 1978) によっても確認されている。

棲管形成による物理的な作用のほかに、生物的作用も堆積物の安定化に大きな役割をはたしていることは古くから知られていた (GINSBERG & LOWENSTAM, 1958; SANDERS, 1958). 細菌や微小藻類、メイオファウナ、大型底生動物は堆積物粒子を、粘液物質を分泌する (WEBB, 1969; RIEMANN & SCHRAGE, 1978; GRENON & WALKER, 1980; BOER, 1981) ことによって凝集させ、安定化させる。ECKMAN *et al.* (1981) は水路実験によって、堆積物安定化の理由として微生物や底生動物の粘液物質による接着の可能性が高いことを示している。

以上のように棲管は一般には堆積物の動きを抑えるものと考えられているが、底生動物の棲管が水中に出ていると、そのまわりの砂泥がかえって動きやすくなることがある。つまり底生動物の棲管 (tube) は堆積物の安定化と不安定化の相反する作用があるというのである (RHOADS & YOUNG, 1971; ECKMAN *et al.*, 1981). 棲管の不安定化作用の例は、棲管の密度が低く、それぞれが孤立している場合に、棲管の回りが水流により削られることがあげられる (SCOFFIN, 1970; GAGE, 1977). ECKMAN *et al.* (1981) による水路実験によれば、棲管の密度が少ない時には、棲管が乱流をおこし、水の運動エネルギーを海底に伝達することによって、堆積物を不安定化させ、水中へ巻き上げるが、棲管の密度が多くなると、乱流を抑え堆積物を安定化させる。そして棲管の直径が大きいくほど、安定化が起こる棲管の密度は低くなる (ECKMAN *et al.*, 1981). これとは逆に、多毛類 *Diopatra cuprea* の棲管が多い方が堆積物が動きやすくなるという報告が

ある (LUCKENBACH, 1986). LUCKENBACH (1986) はこの棲管による堆積物不安定化の機構を水路実験により調べ、実験的に棲管を取り除いても堆積物の動きは変わらない、すなわち棲管の有無が直接堆積物の安定度に関係しないことを示し、また堆積物表面の小さな凹凸も安定度には無関係であることを実験的に示した。そして、LUCKENBACH (1986) は、*D. cuprea* による堆積物表面の不安定化は、棲管が水の流れを直接変化させる流体力学的な働きによっておきるのではなく、棲管の周りに生息するほかの生物の働き (底生動物による比重の軽い大形粒子の生成や表層微生物の除去など) によっておきる間接的なものであると予想している。

底生動物はその堆積物攪拌作用によって堆積物の巻き上げを促進し、また棲管の形成、粘着物質の分泌により堆積物の動きを抑えるなど、堆積物の安定化、不安定化の双方に働いており、この相反する2つの作用の差し引きとして、堆積物の安定化または再懸濁化がおこると考えられる (GRANT *et al.*, 1982). 堆積物の安定性と底生動物の関係は、生物攪拌が同時に相反する働きをしている例の顕著なものとしてあげることができる。

4. 生物攪拌による堆積物と上層水間の物質交換の促進

堆積物中では、有機物の分解にともなって、還元過程が進行し、酸素や硝酸は消失し、有機酸のような発酵産物や二価鉄、硫化物が蓄積し、またアンモニアやリン酸などが蓄積する (Fig. 1). そして、その結果蓄積した無機栄養塩類は再び堆積物表面から上層水に放出され、植物プランクトンに利用される。とくに、河口域や浅海域では堆積物からの栄養塩類の回帰が水圏の一次生産を決める重要な因子となっている (ROWE *et al.*, 1975; BILLEN, 1978; POLLEHNE, 1986).

底生動物は堆積物表層を攪拌しており、その結果として当然堆積物と上層水間の物質交換を促進する。HELDER & ANDERSEN (1987) は堆積物中に蓄積した珪酸 (silicate) をトレーサとして、底生動物の活性をホルマリン添加または無酸素条件にすることで抑え、対照と比較することによって、堆積物と上層水間の珪酸の交換への埋在性底生動物の影響を調べた。珪酸は、1) 堆積物と上層水との間の濃度勾配が急であるため、フラックスの測定が比較的簡単である、2) ホルマリンにより分析に影響を受けない、3) 酸化還

Fig. 1 Schematic representation of the Eh profile and the vertical distributions of some compounds and ions in sediments. RPD layer: redox potential discontinuity layer.

元反応がないなどの特徴をもち、上層水-堆積物間の物理的な交換を測定するための良いトレーサとなる。実験の結果底生動物は堆積物からの珪酸放出を2~6倍促進していた。

ALLER & YINGST (1985) は Cl^- をトレーサとして、堆積物食の底生動物（多毛類の *Heteromastus filiformis*, 二枚貝 *Macoma balthica* と *Tellina texana*）の堆積物中での溶存物質の移動に対する作用を調べた。 Cl^- は保存的な溶存物質で、堆積物中で酸化還元反応をしたり、生物に取り込まれたりしないので、溶存物質の物理的な移動のみを問題にできる。堆積物内の Cl^- の濃度プロファイルから1次元輸送モデルにより実効的な拡散係数を求めて比較すると、底生動物が存在すると堆積物表面から深さ8~12cmまでの拡散係数が2~5倍に増加した。このように底生動物は、溶存物質の移動を促進する。事実、底生動物による上層水-堆積物間の物質の移動の促進については、このほか堆積物中からの NH_4^+ や PO_4^{3-} , Fe^{2+} , Mn^{2+} , 糖類などの移動の促進 (EDWARDS, 1958; KIKUCHI & KURIHARA, 1977; 1982; HENRIKSEN *et al.*, 1980; ALLER & YINGST, 1985; KRISTENSEN & BLACKBURN, 1987), O_2 や NO_3^- , SO_4^{2-} の上層水より堆積物中への移動の促進 (EDWARDS, 1958; ANDERSON, 1976; MARTENS, 1976; KRISTENSEN, 1985; KIKUCHI, 1987; KRISTENSEN & BLACKBURN, 1987) など多くの研究がある。この中には巣穴を作る生物についての研究も含まれており、底生動物は単に堆積物を攪拌することによるばかりでなく、巣穴壁を通して溶存物質の移動を促進している。

このような物質移動の促進の結果として、堆積物中の溶存物質の濃度が変化することになる (GOLDHABER *et al.*, 1977; ALLER, 1978; HINES *et al.*, 1982)。例えば、堆積物中の NH_4^+ は、底生動物の作用によって上層水へ運ばれるために、堆積物中の濃度は低下し (ALLER & YINGST, 1985), また海水中に多量に存在する SO_4^{2-} は底生動物の作用により、堆積物のより深い部分にまで運ばれ、その部分の SO_4^{2-} の濃度は増加する (MARTENS, 1976)。

堆積物中の無機態窒素の垂直分布を調べると、 O_2 や NO_3^- は堆積物表層で濃度が高く、深さとともに減少する (Fig. 1) が、 O_2 や酸化型 N が堆積物中の深部で小さなピークを示すことがある (GRUNDMANIS & MURRAY, 1977; SORENSEN *et al.*, 1979; KRISTENSEN & BLACKBURN, 1987)。一方 NH_4^+ は一般に深度と共に増加するが、途中で低下する部位

がみられる例が報告されており、しかも、 NO_3^- のピークと NH_4^+ の低下部位がほぼ一致していた (GRUNDMANIS & MURRAY, 1977)。 O_2 は光の到達しない堆積物中で生成されることは考えられないので、堆積物深部での O_2 増加の原因としては、底生動物の活動によって表面水が堆積物中に引き入れられたことがあげられている。表面水を取り込んだ巣穴の水は、周りの間隙水にくらべて、 NO_3^- や O_2 の濃度が高く、 NH_4^+ が低いので、堆積物間隙水の垂直分布を調べると、巣穴水が多く入る場所で NO_3^- や O_2 の濃度が高く、 NH_4^+ が低くなるのである。

5. Eh垂直分布への生物攪拌の影響

堆積物は、上層水から供給される酸素の影響を受けているEhの高い酸化層と酸素の供給がないEhの低い還元層に分かれ、Ehは酸化層と還元層の界面付近で急激に低下する (Fig. 1)。底生動物は堆積物を攪拌し、上層水から堆積物への酸素の供給を増加させることによって、酸化層の厚さを増加させることが報告されている (EDWARDS, 1958; SCHMACHER, 1963; SORENSEN, 1978; HYLLEBERG & HENRIKSEN, 1980; FLINT & KALKE, 1986; TAMAKI & SUZUKAWA, 1991)。

底生動物は堆積物を上下に攪拌し、堆積物-上層水間の物質の移動を促進するので、堆積物中の物質やEh, pHの上下差をより均一化することが考えられる。GOLDHABER *et al.* (1977) は底生動物の作用によって海底の泥中の SO_4^{2-} や PO_4^{3-} , アルカリ度が表層から8cmの深さまで均一化されることを報告している。EhとpHの垂直分布に関しても、DAVIS (1974) は、イトミミズが表層土のEh, pHを低下させ、下層土のそれを上昇させて、Eh, pHの上下差をちぢめることを示した。したがって、底泥の還元力が極めて大きい場合には、生物攪拌により表層に運ばれた底泥の酸素消費活性が、上層水より運ばれる酸素の量を上まわるために、酸化層の厚さが減少することも考えられる。KIKUCHI & KURIHARA (1977) は有機物含有率の高い水田土壌においては、イトミミズが高密度になると酸化層が破壊されて消失し、Ehが表層まで低下するとともに、還元型の2価鉄が上層水中で大量に検出されることを報告している。イトミミズのような泥食者が還元層の堆積物を食べ地表に糞をすると、排泄された還元泥はすぐには酸化されずしばらく黒色のままなので、糞の堆積速度が速い場合には褐色の酸化層は形成されなくなる。還元泥を食べている底生動物の糞が還

元泥と同じ黒色を呈することは普通によく見られる現象である。

一般的には、堆積物表層はEhが高く、そこでは好氣的反応が起こる。しかし、JORGENSEN (1977) は底土の表層の酸化層でも、嫌氣的反応である硫酸還元が活発に進行すること、堆積物の表層には底生動物の糞塊が大量に存在すること、糞塊の内部には硫化鉄が存在することを示し、糞塊の内部にミクロな還元部位が形成されていることを示した。糞塊には、有機物がかなり残存しており、それが堆積物表面に置かれたとしても、酸素は糞塊の表層で消費されてしまい、その内部は還元的な場所として機能する。

6. 生物攪拌の細菌への影響

6.1. 生物攪拌の細菌数への影響

堆積物食者は堆積物中の微生物体を消化吸収するので、堆積物中の微生物は消化されて、減少すると考えられる (BAKER & BRADNAM, 1976; AUSTIN & BAKER, 1988)。WAVRE & BRINKHURST (1971) は、湖底泥をイトミミズに食べさせて、糞と食べ残した底土中の生細菌数を比較し、糞中の細菌数が40%~20%に減少していることを報告している。しかし、生細菌数の計数には培地による選択の問題があり、細菌が消化により減少することを示すには、全細菌数や細菌のバイオマスを測定する方がよい。GROSSMANN & REICHARDT (1991) は堆積物を摂食するタマシキゴカイ (*Arenicola marina*) の糞と回りの堆積物および消化管内の全細菌数とそのバイオマスを直接検鏡により測定し、*Arenicola* の体内を通過する際に、細菌のバイオマスの80~90%が消化されることを示した。また全細菌数は *Arenicola* の口部で最大となり、排出時に最低となる。口部で最大となるのは、細菌の多い場所を選択的に採食すること、排出時の低下は多毛類による消化の結果と考えられている。

また、WAVRE & BRINKHURST (1971) は数種のイトミミズの糞と食べ残した泥中の細菌相を比較した結果、糞と泥との細菌相は異なり、また糞中の細菌相はイトミミズの種類によって異なることを報告している。その原因として、イトミミズは種によって異なる細菌種を選択的に消化吸収することをあげている。

このような研究結果とは逆に糞中で細菌数が増加する例も知られている (NEWELL, 1965; HARGRAVE, 1970; JUNIPER, 1981; DEMING & COLWELL, 1982)。その理由としては、糞中では捕食者や競争相手が消化

除去されることがや消化管を通過する際に餌粒子が細くなり新たに微生物が付着する場所が増えることなどが指摘されているが、まだ明らかにはなっていない。PLANTE *et al.* (1989) はタマシキゴカイ科の多毛類の後腸で細菌の増殖が活発なことを示しており、また向井 (未発表) はガラスビーズ表面の細菌数を摂食前、ゴカイの消化管通過後に比較すると、細菌の数が排出後の方がむしろ多いことをみている。そして、実際にイトゴカイ科の多毛類 (*Heteromastus filiformis*) やスナモグリ類 (*Callianassa*) の存在により、堆積物の細菌数が増加することも報告されている (ALLER & YINGST, 1985; ALONGI, 1985a; BRANCH & PRINGLE, 1987)。また底生動物は堆積物の攪拌によって表層の新鮮な有機物を埋め込み深部の細菌を増殖させる可能性もある。スナモグリ類の場合には、スナモグリが堆積物中の酸素濃度を高く保つ働きをすること (KOIKE & MUKAI, 1983)、堆積物表面より巣穴内に表層の有機物に富む堆積物を取り込むこと (SUCHANEK, 1983) から、BRANCH & PRINGLE (1987) は巣穴への酸素と有機物の取り込みが細菌数の増加の原因と考えている。

6.2. 微生物の活性に対する生物攪拌の影響

前節では、堆積物食底生動物が堆積物の摂食・消化・排糞によって、堆積物中の細菌数、細菌相を変化させることを述べたが、バクテリアの密度に対する影響に関しては、増加させるという報告もあるが、堆積物の摂食・消化によって減少するとするデータも多く提出されており、常に増加するとは言えない。しかし、その活性、とくに生物地球化学的の反応に関与するバクテリアの活性は、ほとんど例外なく促進されている。底生動物による堆積物の攪拌は、新たに堆積した易分解性有機物を埋め込み、有機物の分解層の厚さを増加させる (ALLER & YINGST, 1980)。また同時に表層の酸化型物質を深部に運ぶことによってその還元を促進し、逆に深部の還元層から還元型物質を表層へ運ぶことによって還元物質の酸化を促進する (FENCHEL & RIEDL, 1970; RHOADS, 1974; HINES *et al.*, 1982)。その結果として、表層での窒素や鉄、硫黄化合物などの酸化・還元のサイクルを速めるものと考えられる。そして、堆積物中でのこれらの物質の酸化・還元反応のほとんどは微生物の触媒作用によって進行する。

硫黄化合物は、堆積物の表層で酸化され、下層で還元される。上層水中の SO_4^{2-} は還元層に運ばれ、硫酸還元細菌によって還元されて S^0 となり、 S^0 は酸化層

Table 2 Irrigation rates of burrows by benthic animals.

Species	Irrigation rate (ml/hr/ind)	Reference
Polychaeta		
<i>Eupolymnia heterobranchia</i>	19~130	DALES 1961
<i>Thelepus crispus</i>	12~95	"
<i>Neoamphitrite robusta</i>	20~90	"
<i>Clymenella torquata</i>	2.1~3.7	MANGUM 1964
<i>Amphitrite ornata</i>	91	ALLER & YINGST 1978
<i>Nereis virens</i>	34~420	KRISTENSEN 1981
<i>Nereis succinea</i>	18~360	"
<i>Nereis diversicolor</i>	30~180	"
"	~41	FOSTER-SMITH 1978
<i>Arenicola marina</i>	~51	"
Crustacea		
<i>Corophium volutator</i>	~60	FOSTER-SMITH 1978
<i>Alpheus machayi</i>	350	GAST & HARRISON 1981
<i>Upogebia pussilla</i>	5~900	DWORSCHAK 1981
<i>Upogebia major</i>	14~33	KOIKE & MUKAI 1983
<i>Callinassa japonica</i>	29~63	"
"	38~328	MUKAI & KOIKE 1984
Echinoidea		
<i>Echinocardium cordatum</i>	~90 (sand)	FOSTER-SMITH 1978
"	~13 (mud)	"

に拡散して、生物的（硫酸酸化細菌による）あるいは無機化学的に酸化され再び SO_4^{2-} となる。HINES & JONES (1985) は、底質がよく類似しているが、底生動物の密度が非常に異なる2地点を選び、各種の生物活性を比較した結果、底生動物の密度が高い場所、すなわち生物攪拌が活発な場所では、硫酸還元活性が4.5倍も高くなり、 $\text{SO}_4^{2-} \longleftrightarrow \text{S}^{2-}$ や $\text{Fe}^{3+} \longleftrightarrow \text{Fe}^{2+}$ のサイクルが速められ、栄養塩類やDOCの回転率が3~4倍に速められることを見いだした。

硝化反応も脱窒反応も細菌によって行われる反応であるが、硝化反応は好気性細菌による酸素を必要とする反応であり、好気的条件下でしか進行しない。一方、脱窒反応は嫌気的条件下でのみ進行し、基質として酸化型のN (NO_3^- , NO_2^-) を必要とする。硝化反応の基質となる NH_4^+ は普通還元層に蓄積しており、それが硝化されるためには好気的部位にまで運ばれる必要がある。また、脱窒反応には、硝化反応によって酸化部位で生成された NO_3^- が還元部位へ運ばれることが必

要である。そのため酸化層と還元層の界面は硝化反応と脱窒または硝酸還元反応がともに活発な場となっている。したがって、生物攪拌は基質の運搬供給を行うことによって、硝化と脱窒の反応を促進することになる。CHATARPAUL *et al.* (1980) はイトミミズを加えた底土とイトミミズのいない底土で、底土の硝化活性と脱窒活性を $^{15}\text{NO}_3^-$ をトレーサとして測定し、イトミミズによって硝化と脱窒が、ともに促進されることを報告している。硝化反応の促進に関しては、単に底生動物の排泄した NH_4^+ が寄与している場合も考えられている (SMITH *et al.*, 1986; REICHARDT, 1989)。また堆積物食者の糞が堆積物表層にミクロな酸化・還元界面をつくり出し、脱窒を促進する例も知られている。SAYAMA & KURIHARA (1983) はゴカイ (*Neanthes japonica*) の糞塊をガラス容器に入れて水をはり、水に空気を吹き込んで好気的に保っていても、脱窒が進行することを示した。とくに上層水にグルコースを添加すると、さらに高い活性がみとめられ

た。

還元層でのメタンの生産も生物攪拌の影響をうける。MARTENS (1976) は、底生動物が豊富な海底泥と底生動物のみられない海底泥とを調査し、後者からメタンの気泡がよく発生することを見いだした。硫酸還元細菌とメタン生成細菌との間には、共通の基質をめぐって競争関係があることは多くの研究から明らかになっており (左山・栗原, 1988), SO_4^{2-} 濃度が高い場所では競争の結果、メタン生成細菌の活性は抑えられ、有機炭素は硫酸還元反応により分解されて CO_2 となり、メタンはほとんど発生しない。底生動物が SO_4^{2-} の堆積物中への供給を増加させることによって、硫酸還元細菌の活性を高め、その結果としてメタン生成を抑えるものと考えられている (MARTENS, 1976)。

7. 巣穴の形成と堆積物の微生物学的、生物地球化学的变化

ある程度固定した巣穴を形成する大型の底生動物に関しては、巣穴壁を実際に採取して、巣穴から離れた堆積物と比較することができるので、巣穴壁面の微生物学的、生物地球化学的な特徴は比較的良好に研究されてきている (ALLER & YINGST, 1978; 1985)。その結果、巣穴を中心とした特異的な構造が見られることが明らかとなってきた。

固定したU字形の巣穴に生息するゴカイなどの表層堆積物食者は、呼吸をするために、ぜん動運動によって一方の穴から水を呼びこんで他方の穴より出し、上層水を巣穴の中に循環させて換水を行っている。その換水の速度は一般に大きな個体ほど大きく (KRISTENSEN, 1981)、また水温、溶存酸素濃度によっても変化する (INAMORI & KURIHARA, 1979)。またスナモグリ類も巣穴を換水することによって、巣穴の酸素濃度を呼吸に必要なレベルに維持している (KOIKE & MUKAI, 1983)。今まで発表されている多毛類や甲殻類の巣穴の換水速度のデータをみてみると、1個体当たりだいたい $10 \sim 400 \text{ ml/hr}$ の値をとっている (Table 2)。

このようにして巣穴内壁は絶えず上層水からの酸素の補給があるので酸化的状態を維持し、堆積物最表層部と同様に酸化層が形成されるので、巣穴を形成することはそれだけ表層部位を深部にまで拡大することになる。KRISTENSEN (1985) はゴカイ (*Nereis virens*) の巣穴によって表層部位が150%増加することになることを示し、HYLLEBERG & HENRIKSEN

(1980) もゴカイ (*N. virens*)、ドロクダムシ (*Corophium volutator*) の巣穴の存在によって、表層部位がそれぞれ30~50%、100~150%増加している。この様に巣穴によって上層水と堆積物の界面が広がり、しかも底生動物は活発に巣穴を換水するので、堆積物と上層水の間の NH_4^+ 、 O_2 、 NO_3^- などの溶存物質の拡散が促進される (ALLER, 1978; HENRIKSEN *et al.*, 1980; KRISTENSEN, 1985; KIKUCHI, 1986; KRISTENSEN & BLACKBURN, 1987)。

一般に巣穴の酸化層の厚さは堆積物表層部より薄い (ANDERSEN & KRISTENSEN, 1988a; 1991)。これは巣穴の壁面に、堆積物表層部よりも酸化物質や還元物質の濃度勾配が急で、Ehが急激に変化する層が形成されていることを意味する。このように、酸化・還元物質の濃度勾配が急な場所は、その酸化・還元物質の反応に関与する微生物活性が高いことを反映しているものと考えられる。

巣穴壁は堆積物表層部と同様に硝化・脱窒の場となっている。巣穴壁の酸化層は、回りの堆積物からの NH_4^+ の供給だけでなく底生動物自身の NH_4^+ 排泄によっても NH_4^+ 濃度が高くなるので (KOIKE & MUKAI, 1983; KRISTENSEN, 1985)、硝化細菌の増殖にとって極めて良い条件となっている。堆積物中での NO_3^- 生成は硝化細菌によるもの以外は考えられないので、巣穴の中やその壁面で NO_3^- 濃度が高く維持されていることは巣穴が硝化活性の高い場となっていることを示している。また巣穴の酸化層を取り出して、 NH_4^+ を添加すると高い硝化活性を示すこと (HENRIKSEN *et al.*, 1983; KRISTENSEN *et al.*, 1985)、さらに底生動物の存在により底土からの NO_3^- 放出が増加する例 (HENRIKSEN *et al.*, 1980; 1983) も知られており、巣穴内で硝化反応が活発に起こっていることは明らかである。そして、巣穴で作られた NO_3^- が外側の還元層へ拡散し、そこでの脱窒活性が高めることになる (HENRIKSEN *et al.*, 1980; KRISTENSEN, 1985)。KRISTENSEN & BLACKBURN (1987) はあらかじめ -21°C で凍結処理をして大型底生動物とメイオファウナを除いた堆積物のコアをつくり、ゴカイ科の多毛類 (*Nereis virens*) を移植することによって、ゴカイの存否による堆積物の硝化・脱窒活性を比較した。その結果、ゴカイの存在によって、硝化と脱窒の活性は2倍に増加した。

しかし、巣穴壁は単に堆積物の表層部を拡大したものではない (ALLER & YINGST, 1978; 1985; ALLER *et al.*, 1983; KOIKE & MUKAI, 1983)。ALLER & YINGST

(1978) は巣穴の内壁とその周辺の層さらにその周辺の層というように、巣穴を中心に3層の土を採取して、各層における物質の濃度を測定した。その結果、有機物とATP量、 NH_4^+ 、Fe、Mnは内壁で多く、FeSと FeS_2 は内壁のすぐ外側の層で多く、その外側ではこれらの物質の濃度は低いことを示した。巣穴内壁で有機物、ATP、 NH_4^+ が多いことは、有機物が巣穴の壁に供給されており、そのために微生物による有機物分解活性が高いことを示唆している。また、巣穴を取り巻くように、FeSが集積した部位がみられていることは巣穴壁の酸化層の外側に硫酸還元活性の高い層が形成されていることを示している。また、ゴカイ科の多毛類 (*Nereis diversicolor*) の巣穴壁では CO_2 の暗固定活性が高く、それは硫黄酸化細菌の働きによるものと考えられた (REICHARDT, 1988)。したがって、巣穴壁では硫酸還元、硫黄酸化のサイクルも非常に速く回転していることが分かる。すなわち、巣穴壁は周りの堆積物に比べて、各種微生物活性の高いホット・スポットとなっているのである。

巣穴壁の物質の微細な濃度分布を調べる方法のほかに、堆積物全体の有機物分解活性を底生動物の存否の間で比較することによっても、有機物分解活性に対する底生動物の寄与を推定することができる。堆積物の総有機物分解活性を表すものとして、堆積物表面での酸素消費や炭酸ガスの放出が測定される。嫌氣的な有機物分解の結果生成された還元型Sなどの還元型物質は、堆積物の表層に運ばれて酸素により酸化されるので、堆積物表面の酸素消費は酸素呼吸 (好氣的分解) ばかりでなく嫌氣的分解活性をも加えたものとなり、有機物の好氣的および嫌氣的分解の総合的な指標となる。

KRISTENSEN (1985) は、堆積物の酸素消費をゴカイ (*Nereis virens*) のいる場合といない場合で比較し、またプラスチック管を人工巣穴として用いてその中のゴカイ自身の呼吸を測定し、さらに個々のゴカイの巣穴の酸素消費を測定した。その結果、ゴカイの存在によって、酸素消費がゴカイがいない場合と比較して75%増加すること、またゴカイがいる場合には、全酸素消費の58%が堆積物表面の酸素消費となり、31%がゴカイの巣穴壁面、11%がゴカイ自身の呼吸となることを示した。また、KIKUCHI (1986) は河口域の堆積物と上層水との間の酸素と炭酸ガスのフラックスを同時に測定した結果、堆積物の酸素消費および炭酸ガス放出とその中に存在するゴカイ (*Neanthes japonica*) のバイオマスとの間に強い正の相関を見い

だし、フラックスの増加がゴカイ自身の呼吸のみでは説明できないことを示した。堆積物の酸素消費、炭酸ガス放出のそれぞれ53%、36%がゴカイ自身の呼吸によるものであり、それぞれ26%、37%がゴカイの存在による微生物活性の増加によるものと推定されている。KRISTENSEN & BLACKBURN (1987) や ANDERSEN & KRISTENSEN (1988b) もゴカイ (*Nereis virens*) が堆積物の酸素消費と炭酸ガス放出活性を2.0~3.5倍に高めることを報告しており、さらに ANDERSEN & KRISTENSEN (1988b) はゴカイのほかに表在性の腹足類 *Hydrobia* sp. の影響をもらべ、堆積物の表層部のみを攪拌する *Hydrobia* でも堆積物の酸素消費活性を1.6倍に増加させることを報告している。

一般に、底生動物は巣穴に表層の有機物を引き入れたり、巣穴壁に粘液物質などの有機物を分泌することが知られている (JOHANNES, 1964; ZOLA, 1967; DALY, 1973; SUCHANEK, 1983; BRANCH & PRINGLE, 1987)。また、多毛類 (*Arenicola*) の巣穴壁面では、バクテリアの有機物分解活性が高く維持されているが、巣穴壁の有機物の現存量はそれほど大きくないので、易分解性有機物の持続的な供給があるものと考えられている (ALONGI, 1985a; REICHARDT, 1988; GROSSMANN & REICHARDT, 1991)。

このように底生動物によって巣穴壁面に供給された有機物が、バクテリアの活性を高めているという報告は多いが、底生動物が巣穴壁に分泌する粘液が酸化層の好気性菌の活性を阻害するという例も報告されている。半索動物の1種 (*Saccoglossus kowalewskii*) が分泌する粘液の中にブロムフェノール (2,4-dibromophenol) が含まれており、それが好気性細菌の呼吸系 (電子伝達系) を阻害する (KING, 1986)。KING (1986) は、ブロムフェノールの働きとして、好気性菌による粘液の分解を抑えて、粘液の作用を長引かせること、また巣穴壁に供給された酸素が好気性菌に使われずに二価鉄などの還元物質の酸化に使われることになるので、その結果として巣穴の回りに厚い酸化鉄の層が形成され、それが有毒な H_2S の巣穴への侵入を阻止するとともに、巣穴壁を固めて巣穴の構造を安定化させることを考えている。実際、*S. kowalewskii* の巣穴の回りには2mmの厚さの酸化鉄の層がみられる (KING, 1986)。

巣穴壁でバクテリアの活性が高いことは、そこでバクテリアの増殖が速いことを示唆しており、その結果としてバクテリアの数が増える可能性が高い。しかし、実際にバクテリアが巣穴壁で多くなる (BRANCH &

PRINGLE, 1987) というデータもあるが、巣穴壁でバクテリアが増加しているというデータはそれほど多くはない。その理由として、REICHARDT (1988) は巣穴にみられる有機物片上にはバクテリアが凝集しており、凝集したバクテリアは計数できていない可能性があること、また多毛類の巣穴ではバクテリア食のメيوفォウナや原生動物が多いという報告があるので (REISE, 1981; ALONGI, 1985a; ALONGI & HANSON, 1985), そのグレイジングによってバクテリア数の増加が抑えられる可能性をあげている。

8. 堆積物攪拌にともなう底生動物の相互作用

8.1. 大型底生動物間の相互作用

堆積物中の底生動物群集の構造や動態を支配する因子として、堆積物の物理的特性が重要であることは古くからよく知られている。今までの研究によれば、底生動物群集の大きなスケールの分布は堆積物の粒度組成やその淘汰度 (sorting) に依存することが多い (GRAY, 1981)。動物群集の分布を決める因子としては、水の流動に影響された幼生の定着量が重要であることも報告されている (ECKMAN, 1983)。そして、堆積物の物理的特性はこれまで述べたようにそこに生息する底生動物の生物攪拌によって変化する。このことは生物攪拌を通じて、底生動物間に相互作用があることを示唆している。事実、ある種の底生動物が増加すると、ほかの種が減少することが知られている。たとえば、堆積物食者が多い場所には懸濁物食者が少ないという現象がとくに浅海域の泥質地でみられ (RHODS & YOUNG, 1970; YOUNG & RHODS, 1971), 下層堆積物食者がいると表層堆積物食者であるスピオ科の多毛類が減少することも報告されている (WILSON, 1981; FLINT & KALKE, 1986)。

このような大型底生動物の間の相互作用は、摂食の方式や巣穴形成の有無などの生活様式の異なるグループ、いわゆる機能群 (functional group) の間の関係として議論されてきた (玉置, 1981, 1982; POSEY, 1987)。機能群仮説 (functional group hypotheses) によれば、ある生活様式をもつグループがほかのグループを排除する。たとえば、ある種の堆積物食者は再懸濁によって底層の懸濁粒子の濃度を大幅に上げ、懸濁物食者の生存を阻害することがある (RHODS & YOUNG, 1970)。懸濁物の極端な増加が懸濁物食者の濾過器官を詰まらせることになり、その結果懸濁物食者の分布は粗い粒径の砂の場所に限られることになる。

WOODIN (1976) は機能群の考えを拡張して、穴を掘る埋在性の堆積物食者と棲管 (tube) を形成する底生動物、懸濁物食二枚貝を異なる群集ととらえ、それぞれが他の機能群の幼生の生存に不適な環境を作ること指摘した (成体と幼生の間の相互作用, adult-larval interaction)。堆積物食者は、巣穴を掘ることによって堆積物をかきまぜ、また糞を堆積することによって新たに加入・定着しようとする他のグループの幼生を堆積物中に深く埋め込み、その侵入を妨げたり、高密度に生息する懸濁物食者の群集は水中に浮遊する幼生を濾過摂食し、棲管を形成して堆積物を固め、幼生の侵入を阻害すると考えられている (POSEY, 1986; 1987)。BREY (1991) は下層堆積物食者の多毛類 (*Arenicola*) の堆積物攪拌の影響を調べ、とくに糞塊のマウンド中で大型底生動物の密度、種類数が低下し、その阻害効果は棲管形成動物 (tube-builder) に対して大きいことを報告している。このような堆積物食者と棲管形成動物との関係については他にも報告がある (BRECHLEY, 1981; WILSON, 1981; WOODIN, 1981)。また、動物の運動力もまた重要な因子である (BRECHLEY, 1981, 1982)。移動性の高い種類 (mobile) は堆積物をかき混ぜることによって、定在性 (sedentary) の動物群集の成立を阻止し、定在性動物は堆積物を固める傾向があり、堆積物の中を移動する性質をもつ動物の生息を妨げる。これに関連して POSEY (1986) は定在性の動物のほうが、移動性の動物よりも、スナモグリの堆積物攪拌の影響を強く受けると結論づけている。これとは逆に、棲管 (tube) を作る底生動物が多くなると、堆積物が安定化し、または捕食者からの避難場所が提供されるために、他の底生動物が増えることも報告されている (NEUMANN & SCOFFIN, 1970; RHODS *et al.*, 1978; WOODIN, 1978, 1981; REISE, 1981; GALLAGHER *et al.*, 1983)。

さらに底生動物の生物攪拌が堆積物を軟化させて他の底生動物の侵入を容易にし、その定着を助けることがある (PETERSON, 1977; DAYTON & OLIVER, 1980; BRECHLEY, 1982)。FLINT & KALKE (1986) によると大形の下層堆積物食者であるギボシムシの一種 (*Schizocardium* sp.) がある時期に多量に定着すると、今まで優占していた表層堆積物食者であるスピオ科の多毛類は消滅するが、下層堆積物食者であるイトゴカイの一種 (*Mediomastus californiensis*) をはじめ多くの底生動物が侵入した。この場所では底生動物は酸素の供給のある表層部 3~4 cm までの軟らかい堆積物層に集中して分布するので、彼らはギボシムシ

の定着にともなう、酸化層の厚さが増大し、底生動物の生息域が深部へ広がったことが、下層堆積物食者の増加の原因と考えている。TAMAKI & SUZUKAWA (1991) はニホンスナモグリ (*Callianassa japonica*) が等脚類の *Eurydice nipponica* の砂質干潟への侵入を助けることを報告している。*Eurydice* は本来波あたりの強い砂浜に見られる種である。スナモグリは堆積物を攪拌することによって堆積物を粘着度が弱く、軟らかい、動き易い状態に保ち、そのことが砂浜の堆積物の状況に類似しているため、*Eurydice* の侵入が起ったと考えられている (TAMAKI & SUZUKAWA, 1991)。

8.2. メイオファウナに対する大型底生動物の影響

BELL & COULL (1978) はエビ類の *Palaemonetes pugio* がメイオファウナ (線虫類, 多毛類, 貧毛類) を減少させることを示している。ほかにも堆積物食者がメイオファウナを減少させるという報告がある (ALONGI & TENORE, 1985; MORIARTY *et al.*, 1985; BRANCH & PRINGLE, 1987)。この大型の堆積物食者の存在によってメイオファウナが減少する原因として、次の三種類の関係、1) 大型底生動物による捕食、2) 堆積物攪乱の影響、3) 餌の競争、が考えられる (BRANCH & PRINGLE, 1987)。

BELL (1980) と BELL & WOODIN (1984) は表層部に生息する捕食者を取り除くと、メイオファウナ (多毛類, 線虫類, かいあし類とくに卵をもったかいあし類) が増加することを示した。COULL & BELL (1979) はメイオファウナは泥質の場所では表層に集中して分布するので、表層部を食べる捕食者の餌となる可能性が高いことを指摘している。しかし、現在のところ堆積物食者がメイオファウナを直接捕食しているという証拠は少ない (BRANCH & PRINGLE, 1987)。スナモグリの一種 (*Callianassa kraussi*) の密度が増加すると、メイオファウナは減少するが、スナモグリの腸内容物にはメイオファウナは見られていない (BRANCH & PRINGLE, 1987)。

堆積物攪乱の影響については、堆積物を実験的に攪拌してもその中のメイオファウナの数は減らないこと (ALONGI, 1985b)、イトゴカイ科の *Capitella capitata* の堆積物攪拌によるメイオファウナへの影響は少ないこと (ALONGI & TENORE, 1985) が報告されている。また、実験的に表層部の堆積物を攪乱すると、メイオファウナは一時的に減少するがすぐに

(12~72時間後) 回復する (SHERMAN & COULL, 1980; SHERMAN *et al.*, 1983) というデータもあるが、これらのケースは表層部だけの攪乱であり、スナモグリ類などの堆積物深部までの、持続的な攪拌についての研究ではない。活発に巣穴を掘り堆積物を攪拌するスナモグリ類 (*Upogebia pugettensis* や *Callianassa californiensis*) については、BRECHLEY (1981) が棲管をつくる表在性底生動物を阻害すること、とくにより小さいものがその影響を強く受けることを指摘している。これはスナモグリによる堆積物の攪拌が、メイオファウナに悪影響を与えうることを示唆している。

餌をめぐる競争がメイオファウナ減少の理由とする研究も古くから見られる (MCINTYRE, 1964; MARSHALL, 1970; ALONGI & TENORE, 1985; MORIARTY *et al.*, 1985)。MONTAGNA (1984) によれば、メイオファウナはかなりの量の微生物 (一時間にバクテリアの3%, ケイソウの1%を食べる) を食べており、大型底生動物が微生物を食べるとすると、メイオファウナの食物は減り、メイオファウナの要求量を満たせなくなる。しかし、スナモグリの一種 *Callianassa kraussi* の存在によって、バクテリアは増えるがメイオファウナは減っており (BRANCH & PRINGLE, 1987)、またイトゴカイ科多毛類 (*Capitella capitata*) の例でも、バクテリア、原生動物の数は増えているのに、メイオファウナは逆に減っていた (ALONGI, 1985a)。

このように、底生動物のメイオファウナへの阻害効果の原因については、現在のところ、統一的なよい説明はなく、いくつかの関係が複合して作用している可能性が高い。また、これとは逆に、ALLER & YINGST (1978) は多毛類の *Amphitrite ornata* の巣穴の内壁面にハルバクテクス類のミジンコや線虫などのメイオファウナが堆積物表層の酸化層よりも高密度に生息していることを報告している。堆積物食多毛類 (*Arenicola marina*) においては、巣穴内に特異的なメイオファウナ群集が見られるという報告もあり (REISE, 1981, 1985)、大型底生動物とメイオファウナとの関係についてはさらなる研究が望まれる。

8.3. 大型底生動物の生物攪拌とプランクトン

堆積物中にはプランクトンの休眠卵やシストが多く存在することが知られている (DALE, 1976; ONBE, 1978; PARANJAPPE, 1980; GRICE & MARCUS, 1981)。そしてかいあし類プランクトンの季節消長や渦鞭毛藻

類のブルームは卵やシストの孵化や発芽に依存することが示唆されている (DALE & YENTSCH, 1978; KASAHARA & UYE, 1979; TYLER *et al.*, 1982). 卵やシストは普通堆積物表層部に多いが、しばしば数cmの深さに最も密度が高くなることもある (ANDERSON *et al.*, 1982; MARCUS, 1984). かいあし類プランクトンの卵は堆積物中に埋め込まれると孵化はできなくなる (KASAHARA *et al.*, 1975; UYE *et al.*, 1979) ので、その卵が表層部に運ばなければ、孵化してプランクトンになることはない。3種の多毛類 (*Nephtys incisa*, *Cistenides gouldii*, *Clymenella torquata*) は卵を生物攪拌によって埋め込むが、コンベヤー・ベルト型の摂食様式をもつ *C. gouldii* と *C. torquata* は摂食、排糞にともなって、深部より再び卵を水中または堆積物表面に運搬する (MARCUS & GENGEBACH, 1986). この過程は卵の生存には影響がなく、卵は新しい場所で孵化する。また、沿岸性プランクトンのある種ヒゲナガケンミジンコ *Labidocera aestiva* の休眠卵は堆積物に埋もれている間は孵化しないが、下層堆積物食者の多毛類に摂食され、腸管を通過して表面に排出された後に孵化するという性質をもっている (MARCUS & GENGEBACH, 1986). このようにして、底生動物は堆積物の摂食・排糞活動を通して、直接にプランクトン群集の新規加入を持続させ、促進する場合がある。

9. ま と め

ここでは生物攪拌(バイオターベーション)を、単なる底質の攪拌のみではなく、堆積物の摂食や巣穴形成、粘液の分泌などの影響をも含めた広い意味での底生動物の環境に対する作用としてとらえ、その研究を紹介してきた。底生動物が単に攪拌するだけであれば、底生動物の存在によって、泥質域では堆積物の含水率が増加し、堆積物が軟らかくなって、不安定になると考えられる。しかし、広い意味でのバイオターベーション(生物攪拌)の面からみると、底生動物が底質の安定化・不安定化の双方に関与する。この例にも見られるように、広い意味での生物攪拌の効果については、底生動物の種類によって、相反する結果が得られることも多い。したがって、生物攪拌を総合的に理解するには、底生動物の作用を、摂食様式や移動形式、巣穴・棲管の形成の有無などの底生動物の生活様式との関係でとらえることが有効になる。生活様式との関係でとらえる見方は、底生動物の種間関係の研究では従来か

らよく用いられ、種間関係を記述する上で、ある程度有効であることはすでに明かとなっている(玉置, 1981, 1982)。しかし、生物攪拌と堆積物表層部での物質変化(生物地球化学的物質循環)や微生物活性との関係に関する研究では、固定した巣穴の構造の研究を除けば、底生動物の生活様式はあまり意識されてこなかったように思われる。現在までの研究をみても、堆積物表層部での物質交換、生物地球化学的物質循環(有機物分解にともなう炭素、窒素、硫黄の循環)にかかわる細菌の活性は、埋性底生動物の存在によって、ほとんど例外なく促進されており、定性的な意味では底生動物の生活様式による差がないことが、生活様式との関連性を明確にした研究が少ない原因となっている。本論文では、堆積物の物質変化に対する底泥の攪拌の作用と巣穴の形成の作用との比較を中心にまとめてみた。底泥の攪拌と巣穴形成は、細菌の活性を高め、物質変化の速度を増加させるという効果の面では同じであっても、そのメカニズムは異なっていた。今後、生物攪拌のメカニズムの研究、またその効果の定量的な評価を進めていく上で、巣穴形成の有無だけでなく、底生動物の移動形式、攪拌の様式、棲管の効果など生活様式との関係や環境の違いの面から解析していくことが必要となろう。

堆積物食の大型底生動物によって作られる微環境が、バクテリアの増殖を促進して、'gardening'と呼ばれている正のフィードバックが起こることが示唆されている (HYLLEBERG, 1975; DOBBS & WHITLATCH, 1982)。しかし、生物攪拌によって堆積物中の細菌の活性は確かに促進されているが、細菌の密度に対する影響については、まだ明かになっていない。堆積物が摂食されれば、堆積物中の微生物のバイオマスは消化されて、減少すると考えられる。少なくとも堆積物中の有機物量は消化吸収されて、減少してしまうはずである。動物の消化酵素によって分解される有機物は、易分解性の有機物であり、細菌にとっても利用しやすい基質である。そのため堆積物食者は、堆積物を消化することによって、細菌の基質の量を減少させているはずである。しかし、動物の腸管内を通過する時に、逆に細菌の増殖が促進されることも報告されており (PLANTE *et al.*, 1989)、腸管内での細菌の増殖の機構を含め、'gardening'が実際に成立しうるか否かについての検討が必要である。

いままでの生物攪拌の研究のほとんどは、大型底生動物に関するもので、メイオファウナに関する研究はきわめて少ない (REICHEL, 1991)。とくに堆積物中

の物質変化に関する研究は、ごく最近論文が出始めてはいるが (ALLER & ALLER, 1992; ALKEMADE *et al.*, 1992), ほとんどないといってよい。大型底生動物と比較して、攪拌力は小さく、物質変化に対する作用は小さいと予想されるにしても、メイオフauナの影響の評価をしておく必要がある。生物攪拌の研究においては、メイオフauナの評価が今後の重要な課題のひとつである。

文 献

- ALKEMADE, R., A. WIELEMAKER, S. A. de JONG and A. J. J. SANDEE. 1992. Experimental evidence for the role of bioturbation by the marine nematode *Diplolaimella dievengatensis* in stimulating the mineralization of *Spartina anglica* detritus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 90:149-155.
- ALLER, R. C., 1978. Experimental studies of changes produced by deposit feeders on pore water, sediment, and overlying water chemistry. *Amer. J. Sci.*, 278: 1185-1234.
- ALLER, R. C. and J. Y. ALLER, 1992. Meiofauna and solute transport in marine muds. *Limnol. Oceanogr.*, 37: 1018-1033.
- ALLER, R. C. and R. E. DODGE, 1974. Animal-sediment relations in a tropical lagoon, Discovery Bay, Jamaica. *J. Mar. Res.*, 32: 209-232.
- ALLER, R. C. and J. Y. YINGST, 1978. Biogeochemistry of tube dwellings: a study of the sedentary polychaete *Amphitrite ornata* (LEIDY). *J. Mar. Res.*, 36: 201-254.
- ALLER, R. C. and J. Y. YINGST, 1980. Relationships between microbial distributions and the anaerobic decomposition of organic matter in surface sediments of Long Island Sound, USA. *Mar. Biol.*, 56: 29-42.
- ALLER, R. C. and J. Y. YINGST, 1985. Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma baltica* (Bivalvia) and *Tellina texana* (Bivalvia) on aerated sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *J. Mar. Res.*, 43: 615-645.
- ALLER, R. C., J. Y. YINGST and W. J. ULLMAN, 1983. Comparative biogeochemistry of water in intertidal *Onuphis* (polychaeta) and *Upogebia* (crustacea) burrows: temporal patterns and causes. *J. Mar. Res.*, 41: 571-604.
- ALONGI, D. M., 1985a. Microbes, meiofauna, and bacterial productivity on tubes constructed by the polychaete *Capitella capitata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23: 207-208.
- ALONGI, D. M., 1985b. Effect of physical disturbance on population dynamics and trophic interactions among microbes and meiofauna. *J. Mar. Res.*, 43: 351-364.
- ALONGI, D. M. and R. B. HANSON, 1985. Effect of detritus supply on trophic relationships within experimental benthic food webs. II. Microbial responses, fate and composition of decomposing detritus. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 88: 167-182.
- ALONGI, D. M. and K. R. TENORE, 1985. Effect of detritus supply on trophic relationships within experimental benthic food webs. I. Meiofauna-polychaete (*Capitella capitata* (Type 1) FABRICIUS) interactions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 88: 153-166.
- ANDERSEN, F. O. and E. KRISTENSEN, 1988a. Oxygen microgradients in the rhizosphere of the mangrove *Avicennia marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44: 201-204.
- ANDERSEN, F. O. and E. KRISTENSEN, 1988b. The influence of macrofauna on estuarine benthic community metabolism: a microcosm study. *Mar. Biol.*, 99: 591-603.
- ANDERSEN, F. O. and E. KRISTENSEN, 1991. Effects of burrowing macrofauna on organic matter decomposition in coastal marine sediments. In, *The environmental impact of burrowing animals and animal burrows*, ed. by P. S. MEADOWS & A. MEADOWS, Clarendon Press, Oxford, pp. 69-88.
- ANDERSON, J. M., 1976. Importance of the denitrification process for the rate of degradation of organic matter in lake sediments. In, *Interactions between sediments*

- and fresh water, ed. by H. L. GOLTERMAN, Junk Puddoc, Hague, pp. 357-362.
- ANDERSON, D., D. AUBREY, M. A. TYLER, and D. WAYNE-COATS, 1982. Vertical and horizontal distributions of dinoflagellate cysts in sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 757-765.
- AUSTIN, D. A. and J. H. BAKER, 1988. Fate of bacteria ingested by larvae of the freshwater mayfly *Ephemera danica*. *Microbial. Ecol.*, 15: 321-332.
- BAILEY-BROCK, J. H., 1979. Sediment trapping by chaetopterid polychaetes on a Hawaiian fringing reef. *J. Mar. Res.*, 37: 643-656.
- BAKER, J. H. and L. A. BRADNAM, 1976. The role of bacteria in the nutrition of aquatic invertebrates. *Oecologia*, 24: 95-104.
- BELL, S. S., 1980. Meiofauna-macrofauna interactions in a high salt marsh habitat. *Ecol. Monogr.*, 50: 487-505.
- BELL, S. S. and B. C. COULL, 1978. Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia*, 35: 141-148.
- BELL, S. S. and S. A. WOODIN, 1984. Community unity: experimental evidence for meiofauna and macrofauna. *J. Mar. Res.*, 42: 605-632.
- BENDER, K. and W. R. DAVIS, 1984. The effect of feeding by *Yoldia limatula* on bioturbation. *Ophelia*, 23: 91-100.
- BILLEN, G., 1978. Budget of nitrogen cycling in North Sea sediments off the Belgian Coast. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7: 127-146.
- BOER, P. L. DE, 1981. Mechanical effects of microorganisms on intertidal bedform migration. *Sedimentology*, 28: 129-132.
- BRANCH, G. M. and A. PRINGLE, 1987. The impact of the sand prawn *Callinassa kraussi* STEBBING on sediment turnover and on bacteria, meiofauna, and benthic microflora. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 107: 219-235.
- BRENCHLEY, G. A., 1981. Disturbance and community structure: an experimental study of bioturbation in marine soft-bottom environments. *J. Mar. Res.*, 39: 767-790.
- BRENCHLEY, G. A., 1982. Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 60: 17-33.
- BREY, T., 1991. The relative significance of biological and physical disturbance: an example from intertidal and subtidal sandy bottom communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 33: 339-360.
- BRINKHURST, R. O., K. E. CHUA and N. K. KAUSHIK, 1972. Interspecific interactions and selective feeding by tubificid oligochaetes. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 122-133.
- CHATARPAUL, L., J. B. ROBINSON and N. K. KAUSHIK, 1980. Effects of tubificid worms on denitrification and nitrification in stream sediment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 565-663.
- COULL, B. C. and S. S. BELL, 1979. Perspectives of marine meiofaunal ecology. In, *Ecological processes in coastal and marine systems*, ed. by R. J. LIVINGSTONE, Plenum Publ. Corp., New York, pp. 189-216.
- DALE, B., 1976. Cyst formation, sedimentation, and preservation: Factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfiord, Norway. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 22: 39-60.
- DALE, B. and C. YENTSCH, 1978. Toxicity in resting cysts of the red tide dinoflagellate, *Gonyaulax excavata* from deeper water coastal sediments. *Science*, 201: 1223-1225.
- DALES, R. P., 1961. Oxygen uptake and irrigation of the burrow by three terebellid polychaetes: *Eupolymnia*, *Thelepus*, and *Neoamphitrite*. *Physiol. Zool.*, 34: 306-311.
- DALY, J. M., 1973. Behavioural and secretory activity during tube construction by *Platynereis dumerilii* AUD. M. EDW. (Polychaeta: Nereidae). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 53: 521-529.
- DAYTON, P. K. and J. S. OLIVER, 1980. An evaluation of experimental analyses of population and community patterns in benthic marine environments. In, *Marine Benthic Dynamics*, ed. by K. R. TENORE & B. C. COULL, Univ. South Carolina Press,

- Columbia, South Carolina, pp. 93-120.
- DAVIS, R. B., 1974. Tubificids alter profiles of redox potential and pH in profundal lake sediment. *Limnol. Oceanogr.*, 19: 342-346.
- DEMING, J. W. and R. R. COLWELL, 1982. Barophilic bacteria associated with digestive tracts of abyssal holothurians. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44: 1222-1230.
- DOBBS, F. C. and T. A. SCHOLLY, 1986. Sediment processing and selective feeding by *Pectinaria koreni* (Polychaeta: Pectinariidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29: 165-176.
- DOBBS, F. C. and R. B. WHITLATCH, 1982. Aspects of deposit feeding by the polychaete *Clymenella torquata*. *Ophelia*, 21: 159-166.
- DWORSCHAK, P. C., 1981. The pumping rates of the burrowing shrimp *Upogebia pusilla* (PETAGNA) (Decapoda:Thalassinidea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 52: 25-35.
- DWORSCHAK, P. C., 1983. The biology of *Upogebia pusilla* (PETAGNA) (Decapoda, Thalassinidea). I. The burrows. *P. S. Z. N. I. Mar. Ecol.*, 4: 19-34.
- ECKMAN, J. E., 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 241-257.
- ECKMAN, J. E., A. R. M. NOWELL and P. A. JUMARS, 1981. Sediment destabilization by animal tubes. *J. Mar. Res.*, 39: 361-374.
- EDWARDS, R. W., 1958. The effect of larvae of *Chironomus riparius* MEIGEN on the redox potentials of settled activated sludge. *Ann. Appl. Biol.*, 46: 457-464.
- FAGER, E. W., 1964. Marine sediments: Effects of a tube-building polychaete. *Science*, 143, 356-359.
- FEATHERSTONE, R. P. and M. J. RISK, 1977. Effects of tube-building polychaetes on intertidal sediments of the Minas Basin, Bay of Fundy. *J. Sediment. Petrol.*, 47: 446-450.
- FENCHEL, T. M. and R. J. RIEDL, 1970. The sulphide system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.*, 7: 255-268.
- FLINT, R. W. and R. D. KALKE, 1986. Biological enhancement of estuarine benthic community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31: 23-33.
- FOSTER-SMITH, R. L., 1978. An analysis of water flow in tube-living animals. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 34: 73-95.
- GAGE, J. D., 1977. Structure of the abyssal macrobenthic community in the Rockall trough. In, *Biology of benthic organisms*, ed. by B. R. KEEGAN, Pergamon, pp. 247-260.
- GALLAGHER, E. D., P. A. JUMARS and D. D. TRUEBLOOD, 1983. Facilitation of soft-bottom benthic succession by tube builders. *Ecology*, 64: 1200-1216.
- GAST, G. and J. T. HARRISON, 1981. Biological pumps at the sediment-water interface: mechanistic evaluation of the alpheid shrimp *Alpheus mackayi* and its irrigation pattern. *Mar. Biol.*, 64: 71-78.
- GINSBERG, R. N. and H. A. LOWENSTAM, 1958. The influence of marine bottom communities on the depositional environment of sediments. *J. Geol.*, 66: 310-318.
- GOLDHABER, M. B., R. C. ALLER, J. K. COCHRAN, J. K. ROSENFELD, C. S. MARTENS and R. A. BERNER, 1977. Sulphate reduction, diffusion, and bioturbation in Long Island Sound sediments: report of the FOAM group. *Amer. J. Sci.*, 277: 193-237.
- GORDON, D. C., 1966. The effects of the deposit feeding polychaete *Pectinaria gouldii* on the intertidal sediments of Barnstable Harbor. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 327-332.
- GRANT, W. D., L. F. BAYER and L. P. SANFORD, 1982. The effects of bioturbation on the initiation of motion of intertidal sands. *J. Mar. Res.*, 40: 659-677.
- GRAY, J. S., 1981. *The ecology of marine sediments*. Cambridge University Press, Cambridge, 185pp.
- GRENON, J.-F. and G. WALKER, 1980. Biochemical and rheological properties of pedal mucus of the limpet, *Patella vulgata* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, 66B: 451-458.
- GRICE, G. and N. H. MARCUS, 1981. Dormant

- eggs of marine copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 19: 125-140.
- GROSSMANN, S. and W. REICHARDT, 1991. Impact of *Arenicola marina* on bacteria in intertidal sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 77: 85-93.
- GRUNDMANIS, V. and J. W. MURRAY, 1977. Nitrification and denitrification in marine sediments from Puget Sound. *Limnol. Oceanogr.* 22: 804-813.
- HARGRAVE, B. T., 1970. The effect of a deposit-feeding amphipod on the metabolism of benthic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 21-30.
- HARKANTRA, S. N., S. G. YUN and T. KIKUCHI, 1989. Bioturbation by *Praxillella pacifica* (Polychaeta:Maladanidae) and its effect on *Chone* sp. (Polychaeta:Sabellidae) in Tomioka Bay, Amakusa, Japan. *Indian J. Mar. Sci.*, 18: 276-279.
- HELDER, W. and F. O. ANDERSEN, 1987. An experimental approach to quantify biologically mediated dissolved silicate transport at the sediment-water interface. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39: 305-311.
- HENRIKSEN, K., J. I. HANSEN and T. H. BLACKBURN, 1980. The influence of benthic infauna on exchange rates of inorganic nitrogen between sediment and water. *Ophelia* Suppl., 1: 249-256.
- HENRIKSEN, K., M. B. RASMUSSEN and A. JENSEN, 1983. Effect of bioturbation on microbial nitrogen transformations in the sediment and fluxes of ammonium and nitrate to the overlying water. *Ecol. Bull.*, 35:193-205.
- HINES, M. E. and G. E. JONES, 1985. Microbial biogeochemistry and bioturbation in the sediments of Great Bay, New Hampshire. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 20: 729-742.
- HINES, M. E., W. H. OREM, W. B. LYONS and G. E. JONES, 1982. Microbial activity and bioturbation-induced oscillations in pore water chemistry of estuarine sediments in spring. *Nature*, 299: 433-435.
- HYLLEBERG, J., 1975. Selective feeding by *Abrenicola pacifica* with notes on *Abarenicola vagabunda* and a concept of gardening in lugworms. *Ophelia*, 14: 113-137.
- HYLLEBERG, J. and K. HENRIKSEN, 1980. The central role of bioturbation in sediment mineralization and element re-cycling. *Ophelia*, Suppl., 1: 1-16.
- INAMORI, Y. and Y. KURIHARA, 1979. Analysis of the environmental factors affecting the life of the brackish polychaete, *Neanthes japonica* (IZUKA) . IV. Effects of environmental factors on peristaltic movement in burrow. *Bull. Mar. Biol. St. Asamushi, Tohoku Univ.*, 16: 123-127.
- JOHANNES, R. E., 1964. Uptake and release of dissolved organic phosphorus by representatives of a coastal marine ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 9: 224-234.
- JORGENSEN, B. B., 1977. Bacterial sulfate reduction within reduced microniches of oxidized marine sediments. *Mar. Biol.*, 41: 7-17.
- JUMARS, P. A. and A. R. NOWELL, 1984. Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping. *Continental Shelf Res.*, 3: 115-130.
- JUNIPER, S. K., 1981. Stimulation of bacterial activity by a deposit feeder in two New Zealand intertidal inlets. *Bull. Mar. Sci.*, 31: 691-701.
- KASAHARA, S., T. ONBE and M. KAMIGAKI, 1975. Calanoid copepod eggs in sea bottom muds. 3. Effects of temperature, salinity, and other factors on the hatching of resting eggs of *Tortanus forcipatus*. *Mar. Biol.*, 31: 31-35.
- KASAHARA, S. and S. UYE, 1979. Calanoid copepod eggs in sea bottom muds. 5. Seasonal changes in hatching of subitaneous and diapause eggs. *Mar. Biol.*, 55: 63-68.
- KIKUCHI, E., 1986. Contribution of the polychaete, *Neanthes japonica* (IZUKA), to the oxygen uptake and carbon dioxide production of an intertidal mud-flat of the Nanakita River estuary, Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 97: 81-93.

- KIKUCHI, E., 1987. Effects of the brackish deposit-feeding polychaetes *Notomastus* sp. (Capitellidae) and *Neanthes japonica* (IZUKA) (Nereidae) on sedimentary O₂ consumption and CO₂ production rates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 114: 15-25.
- KIKUCHI, E. and Y. KURIHARA, 1977. In vitro studies on the effects of tubificids on the biological, chemical and physical characteristics of submerged ricefield soil and overlying water. *Oikos*, 29: 348-356.
- KIKUCHI, E. and Y. KURIHARA, 1982. The effects of the oligochaete *Branchiura sowerbyi* BEDDARD (Tubificidae) on the biological and chemical characteristics of overlying water and soil in a submerged ricefield soil system. *Hydrobiologia*, 97: 203-208.
- KING, G. M., 1986. Inhibition of microbial activity in marine sediments by a bromophenol from a hemichordate. *Nature*, 323: 257-259.
- KOIKE, I. and H. MUKAI, 1983. Oxygen and inorganic nitrogen contents and fluxes in burrows of the shrimps *Callinassa japonica* and *Upogebia major*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 12: 185-190.
- KRISTENSEN, E., 1981. Direct measurement of ventilation and oxygen uptake in three species of tubicolous polychaetes (*Nereis* spp.). *J. Comp. Physiol.*, 145: 45-50.
- KRISTENSEN, E., 1985. Oxygen and inorganic nitrogen exchange in a *Nereis virens* (Polychaeta) bioturbated sediment-water system. *J. Coastal Res.*, 1: 109-116.
- KRISTENSEN, E. and T. H. BLACKBURN, 1987. The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: Influence of bioturbation and anoxia. *J. Mar. Res.*, 45: 231-257.
- KRISTENSEN, E., M. H. JENSEN and T. K. ANDERSEN, 1985. The impact of polychaete (*Nereis virens* SARS) burrows on nitrification and nitrate reduction in estuarine sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 85: 75-91.
- KUDENOV, J. D., 1982. Rates of seasonal sediment reworking in *Axiothella rubrocincta* (Polychaeta: Maldanidae). *Mar. Biol.*, 70: 181-186.
- LUCKENBACH, M. M., 1986. Sediment stability around animal tubes: The roles of hydrodynamic processes and biotic activity. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 779-787.
- MANGUM, C. P., 1964. Activity patterns in metabolism and ecology of polychaetes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 11: 239-256.
- MARCUS, N. H., 1984. Recruitment of copepod nauplii into the plankton: Importance of diapause eggs and benthic processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 47-54.
- MARCUS, N. H. and J. S. GENGENBACH, 1986. Recruitment individuals into the plankton: The importance of bioturbation. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 206-210.
- MARSHALL, N., 1970. Food transfer through the lower trophic levels of the benthic environment. In, *Marine food chains*, ed. by J. H. STEELE, Oliver Boyd, Edinburgh, pp. 43-54.
- MARTENS, C. S., 1976. Control of methane sediment-water bubble transport by macroinfaunal irrigation in Cape Lookout Bight, North Carolina. *Science*, 192: 998-999.
- MCINTYRE, A. D., 1964. Meiobenthos of sublittoral muds. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 44: 665-674.
- MEADOWS, P. S. and A. MEADOWS, 1991. The geotechnical and geochemical implications of bioturbation in marine sedimentary ecosystems. In, *The environmental impact of burrowing animals and animal burrows*, ed. by P. S. MEADOWS & A. MEADOWS, Clarendon Press, Oxford, pp. 157-181.
- MEADOWS, P. S. and J. TAIT, 1989. Modification of sediment permeability and shear strength by two burrowing invertebrates. *Mar. Biol.*, 101: 75-82.
- MYERS, A. C., 1977. Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community: II. Biological consequences. *J. Mar. Res.*, 35: 633-647.
- MILLS, E. L., 1967. The biology of an ampeliscid crustacean sibling species pair. *J. Fish.*

- Res. Bd. Can.*, 24: 305-355.
- MONTAGNA, P. A., 1984. In situ measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18: 119-130.
- MORIARTY, D. J. W., P. C. POLLARD, W. G. JUNT, C. M. MORIARTY and T. J. WASSENBERG, 1985. Productivity of bacteria and microalgae and the effect of grazing by holothurians in sediments and a coral reef flat. *Mar. Biol.*, 85: 293-300.
- MURPHY, R. C., 1985. Factors affecting the distribution of the introduced bivalve, *Mercenaria mercenaria*, in a California lagoon - the importance of bioturbation. *J. Mar. Res.*, 43: 673-692.
- NEUMANN, A. C. and T. P. SCOFFIN, 1970. The composition, structure and erodability of subtidal mats, Abaco, Bahamas. *J. sediment. Petrol.*, 40: 274-297.
- NEWELL, R. C., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 144: 25-45.
- NICHOLS, F. H., 1974. Sediment turnover by a deposit-feeding polychaete. *Limnol. Oceanogr.*, 19: 945-950.
- ONBE, T., 1978. Distribution of the resting eggs of marine cladocerans in the bottom sediment of Ise Bay and Uragami Inlet, Central Japan. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 44: 1053.
- PARANJAPE, M., 1980. Occurrence and significance of resting cysts in a hyaline tintinnid, *Helicostomella subulata* (EHRE.) JORGENSEN. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48: 23-34.
- PETERSON, C. H., 1977. Competitive organization of the soft-bottom macrobenthic communities of southern California lagoons. *Mar. Biol.*, 43: 343-359.
- PLANTE, D. J., P. A. JUMARS and J. A. BAROSS, 1989. Rapid bacterial growth in the hindgut of a marine deposit feeder. *Microb. Ecol.*, 18: 29-44.
- POLLEHNE, F., 1986. Benthic nutrient regeneration processes in different sediment types of Kiel Bight. *Ophelia*, 26: 359-368.
- POSEY, M. H., 1986. Changes in a benthic community associated with dense beds of a burrowing deposit feeder, *Callianassa californiensis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31: 15-22.
- POSEY, M. H., 1987. Influence of relative mobilities on the composition of benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39: 99-104.
- REICHARDT, W., 1988. Impact of bioturbation by *Arenicola marina* on microbiological parameters in intertidal sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44: 149-158.
- REICHARDT, W., 1989. Microbiological aspects of bioturbation. *Scient. Mar.*, 53: 301-306.
- REICHEL, A. C., 1991. Environmental effects of meiofaunal burrowing. In, *The environmental impact of burrowing animals and animal burrows*, ed. by P. S. MEADOWS & A. MEADOWS, Clarendon Press, Oxford, pp. 33-52.
- REISE, K., 1981. Gnathostomulida abundant alongside polychaete burrows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 6: 329-333.
- REISE, K., 1985. *Tidal flat ecology. Ecological studies 54*, Springer Verlag, Berlin.
- RHOADS, D. C., 1963. Rates of sediment reworking by *Yoldia limatula* in Bussards Bay, Massachusetts, and Long Island Sound. *J. Sedim. Petrol.*, 33: 723-727.
- RHOADS, D. C., 1967. Biogenic reworking of intertidal sediments in Barnstable Harbor and Buzzards Bays, Massachusetts. *J. Geol.*, 75: 461-476.
- RHOADS, D. C., 1973. The influence of deposit-feeding benthos on water turbidity and nutrient recycling. *Amer. J. Sci.* 273:1-22.
- RHOADS, D. C., 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12: 263-300.
- RHOADS, D. C., J. Y. YINGST, and W. J. ULLMAN, 1978. Sea-floor stability in central Long Island Sound, 1. Seasonal changes in

- erodibility of fine-grained sediments, In, *Estuarine interactions*, ed. by M. L. WILEY, Academic Press, pp. 221-244.
- RHOADS, D. C. and D. K. YOUNG, 1970. The influences of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28: 150-178.
- RHOADS, D. C. and D. K. YOUNG, 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts II. Reworking by *Molpadia oolitica* (Holothuroidea). *Mar. Biol.*, 11: 255-261.
- RICE, D. L., 1986. Early diagenesis in bioadvective sediment: Relationships between the diagenesis of beryllium-7, sediment reworking rates, and the abundance of conveyor-belt deposit-feeders. *J. Mar. Res.*, 44: 149-184.
- RICE, D. L., T. S. BIANCHI and E. H. ROPER, 1986. Experimental studies of sediment reworking and growth of *Scoloplos* spp. (Orbiniidae: Polychaeta). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 30: 9-19.
- RIEMANN, F. and M. SCHRAGE, 1978. The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment texture. *Oecologia*, 34: 75-88.
- ROWE, G. T., C. H. CLIFFORD, K. L. SMITH and P. L. HAMILTON, 1975. Benthic nutrient regeneration and its coupling to primary productivity in coastal water. *Nature*, 255: 215-217.
- SANDERS, H. L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. 1. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3: 245-258.
- SANDERS, H. L., E. M. GOUDSMIT, E. L. MILLS and G. E. HAMPSON, 1962. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, 7: 63-79.
- SAYAMA, M. and Y. KURIHARA, 1983. Relationship between burrowing activity of the polychaetous annelid *Neanthes japonica* (IZUKA) and nitrification-denitrification processes in the sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 72: 233-241.
- 左山幹雄・栗原康, 1988. 底泥の微生物の物質代謝.
- 栗原康編, 河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー, 東海大学出版会, pp. 32-42.
- SCHMACHER, A., 1963. Quantitative Aspekte der Beziehung zwischen Starke der Tubificidenbesiedlung und Schichtdicke der Oxydationszone in den Susswasserswattender Unterelbe. *Arch. Fischwiss.*, 14: 48-51.
- SCOFFIN, T. P., 1970. The trapping and binding of subtidal carbonate sediments by marine vegetation in Binimi Lagoon, Bahamas. *J. Sediment. Petrol.*, 40: 249-273.
- SHERMAN, K. M. and B. C. COULL, 1980. The response of meiofauna to sediment disturbance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 46: 59-71.
- SHERMAN, K. M., J. A. REIDENAUER, and D. THISTLE and D. A. MEETER, 1983. The response of a marine nematode community to a small-scale natural disturbance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 23-30.
- SMITH, C. R., P. A. JUMARS and D. J. DEMASTER, 1986. *In situ* studies of megafaunal mounds indicate rapid sediment turnover and community response at the deep-sea floor. *Nature*, 323: 251-253.
- SORENSEN, J., 1978. Occurrence of nitric and nitrous oxides in a coastal marine sediment. *Appl. Environ. Microbiol.*, 36: 809-813.
- SORENSEN, J., B. B. JORGENSEN and N. P. REVSBECH, 1979. A comparison of oxygen, nitrate, and sulfate respiration in coastal marine sediments. *Microbial. Ecol.*, 5: 105-115.
- SUCHANEK, T. H., 1983. Control of seagrass communities and sediment distribution by *Callianassa* (Crustacea, Thalassinidea) bioturbation. *J. Mar. Res.*, 41: 281-298.
- 玉置昭夫, 1981. 砂底泥ベントス群集の形成機構として生物学的要因を強調する最近の研究の傾向とその問題点(総説) I. ベントス研会誌, 21/22: 28-47.
- 玉置昭夫, 1982. 砂底泥ベントス群集の形成機構として生物学的要因を強調する最近の研究の傾向とその問題点(総説) II. ベントス研会誌, 23: 1-13.
- TAMAKI, A., 1984. Structural characteristics of an intertidal sand flat in Tomioka Bay,

- Amakusa, west Kyushu. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab. Kyushu Univ.*, 7: 125-150.
- TAMAKI, A., 1988. Effects of the bioturbating activity of the ghost shrimp *Callianassa japonica* ORTMANN on migration of a mobile polychaete. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 120: 81-95.
- TAMAKI, A. and K. SUZUKAWA, 1991. Co-occurrence of the cirrolanid isopod *Eurydice nipponica* BRUCE & JONES and the ghost shrimp *Callianassa japonica* ORTMANN on an intertidal sand flat. *Ecol. Res.*, 6: 87-100.
- TUDHOPE, A. W. and T. P. SCOFFIN, 1984. The effects of *Callianassa* bioturbation on the preservation of carbonate grains in Davies Reef Lagoon, Great Barrier Reef Australia. *J. Sediment. Petrol.*, 54: 1091-1096.
- TYLER, M. A., D. WAYNE-COATS and D. ANDERSON, 1982. Encystment in dynamic environment: Deposition of dinoflagellate cysts by a frontal convergence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7: 163-178.
- UYE, S., S. KASAHARA and T. ONBE, 1979. Calanoid copepod eggs in sea bottom muds. 4. Effects of some environmental factors on the hatching of resting eggs. *Mar. Biol.*, 51: 151-156.
- WARREN, J. H. and A. J. UNDERWOOD, 1986. Effects of burrowing crabs on the topography of mangrove swamps in New South Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 102: 223-235.
- WAVRE, M. and R. O. BRINKHURST, 1971. Interactions between some tubificid oligochaetes and bacteria found in the sediments of Toronto Harbour, Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28: 335-341.
- WEBB, J. E., 1969. Biologically significant properties of submerged marine sands. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B*, 174: 355-402.
- WILSON, W. H., 1981. Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: the effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. *J. Mar. Res.*, 39: 735-748.
- WOODIN, S. A., 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *J. Mar. Res.*, 34: 25-41.
- WOODIN, S. A., 1978. Refuges, disturbance and community structure: A marine soft-bottom example. *Ecology*, 59: 273-284.
- WOODIN, S. A., 1981. Disturbance and community structure in a shallow water sand flat. *Ecology*, 62: 1052-1066.
- YINGST, J. Y. and D. C. RHOADS, 1978. Seafloor stability in central Long Island Sound: Part II. Biological interactions and their potential importance for seafloor erodibility. In, *Estuarine interactions*, ed. by M. L. WILEY, Academic Press, pp. 245-260.
- YOUNG, D. K. and D. C. RHOADS, 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts I. A transect study. *Mar. Biol.*, 11: 242-254.
- ZOLA, H., 1967. Sugar phosphate polymers in polychaete tubes and in mineralized animal tissues. *Comp. Biochem. Physiol.*, 21: 179-183.

〒980 仙台市青葉区荒巻字青葉
東北大学理学部生物学科
菊地永祐