大槌湾潮下帯の粗砂底に生息するメイオベントス群集の季節変動 —特に線虫類を中心として—

金 東成・白山義久
東京大学海洋研究所

Seasonal Fluctuation of Meiobenthos Inhabiting Subtidal Coarse Sand in Otsuchi Bay, with Special Reference to Free-living Nematodes

Dong-Sung Kim and Yoshihisa Shirayama
Ocean Research Institute, University of Tokyo

ABSTRACT

The seasonal fluctuation of the meiobenthos was studied at a subtidal coarse sand area in Otsuchi Bay in July and November, 1993, and January and March, 1994. The highest density of meiobenthos was recorded in July (1.2×10^7 ind. m^{-2}) and the lowest in January (5.8×10^6 ind. m^{-2}). Biomass was highest in March (1.5×10^1 g m^{-2}) and lowest in January (5.1 g m^{-2}). For nematodes the highest density was observed in March (1.2×10^6 ind. m^{-2}) and the lowest in January (1.7×10^5 ind. m^{-2}), whereas biomass was maximal in July (0.49 g m^{-2}) and minimal in January (0.06 g m^{-2}). Meiobenthos aggregated in the surface layer of the sediment and decreased with depth in July and November; however, it was concentrated in the 2~3 cm layer in January and in the 1~2 cm layer in March. A few species of nematodes predominated in each season and the dominant species and their feeding types were different from season to season. In particular, a non-selective deposit feeder, *Theristus* sp., was extremely abundant in March, soon after the spring phytoplankton bloom. This species may have an *r*-strategic life history allowing it to respond quickly to the increased food supply.

Key words : coarse sand, meiobenthos, nematodes, seasonal fluctuation, feeding type.

はじめに

メイオベントスは、“1mmの篩を通過し32 μ mの篩にとらえられる底生生物”と定義されている(白山 1993)。このサイズ分画の底生生物は、その高い生息密度からマクロベントスの食物として(Hicks & Coull 1983; Gee 1989)、またバクテリアやデトリタスなどの消費者として(Wieser 1953; Giere 1975; Hicks & Coull 1983)、生態系

の中で重要なグループと考えられている。筆者らは、予備調査からメイオベントス群集の組成が比較的単純で、定量的研究が容易と思われる岩手県大槌湾の粗砂質潮下帯を調査地に選定し、そこに生息しているメイオベントスの年変動を研究した。

これまで、海産メイオベントスに関する生態学的研究は、大西洋でのものがほとんどで、日本周辺の浅海でのメイオベントスに関する研究は少なく(Kito 1982; アユタカ・菊池 1988; 松本ほか 1992; 板岡・玉井 1993)、特に粗砂底でのメイオベントスに関する研究例はIto

Received September 11, 1995 : Accepted November 30, 1995

(1978) 以外になかった。浅海のメイオベントスの分布に影響を与える重要な要素として、底質の粒子の大きさ、温度、および食物資源の三つがあげられる (Heip *et al.* 1985)。そこで本研究でも、メイオベントスの密度、現存量および堆積物内での鉛直分布と環境要因の変動との関連を調べた。

線虫類は、メイオベントスの中で常に最も優占する生物群で (Platt & Warwick 1980)、一般に後生動物全体の80%以上を占めている。この線虫類については、Wieser (1953) による口器の形態等による食性の分類以後、食性タイプと分布との関係に関する研究 (Jensen 1983; 鬼頭 1984; Ansari & Parulekar 1993) がいくつか行われてきた。そこで本研究でも、優占群である線虫類について種別および食性ごとの密度と鉛直分布を調べ、その変動と環境要因との関連についても研究を行った。

材料と方法

メイオベントスの年変動を調べるために、大槌湾 (Fig. 1) において、1993年7, 11月, 1994年1, 3月の4回サンプリングを行った。採集場所は湾内の東京大学大槌臨海研究センター前の水深4mの所で、採集には、スミスマッキンタイア型採泥器を用いた。採集試料から、内径34mmのサブコアを5本分取した。この内、3本を生物の定量用、また、2本を底質の粒度分析用に用いた。温度と塩分濃度は、STDを用いて現場で測定した。

生物の定量用サブコア内の砂は、実験室で1cmごとに7cmまで層別にとり、ローズベンガル入りの5%フォルマ

リンで固定した。粒度分析用のサンプルも1cmずつ分取し、冷凍保存した。

研究室では、固定した生物定量用堆積物を1, 0.5, 0.25, 0.125, 0.063, 0.037mmの篩を用いて処理し、生物を実体顕微鏡下で分別した。各グループの乾燥重量はShirayama (1983) の方法を用いて推定した。底質の粒度分析は、篩法を用いて行った。

メイオベントスの内で常に最も重要な線虫類については、特に、種レベルまでの同定を行った。試料はH-S slide (白山ほか 1993) にマウントし、両面から観察した。線虫の食性はWieser (1953) の口器の形態からの推定法に従って1A (selective deposit feeder), 1B (non-selective deposit feeder), 2A (epistrate feeder/herbivore), 2B (carnivore/omnivore) の4タイプに分けた。しかし、Wieserの分類には、問題点も指摘されているので (Jensen 1987)、重要な種については、消化管内容物を調査するとともに、実験室での飼育実験も合わせて行って食性を決定し、口器からの推定を一部変更した。

結 果

生息環境

採集時の水温は 7月に13.4°C, 11月に最も高い16.0°C, 1月に8.9°C, 3月に最も低い6.8°Cであった。水温の年変動パターンから見て1993年7月は初夏, 11月は初秋, 1994年1月は初冬, 3月は早春のサンプリングであると判断できた。塩分濃度は、33.5~33.8の間で、調査期間を通じほぼ一定であった (Fig. 2)。堆積物の粒度組成は、表層から7cm層まで大部分が2mmから0.5mmの間の粗い砂で、鉛直的に変化はなかった (Fig. 3)。また調査期間中を通じて、大きな季節変化も見られなかった。

メイオベントス

メイオベントスの密度と現存量： 予備調査から、メイオベントスは表層から7cmまでの間に90%以上が分布していることが明らかになっていたため、今回の研究では、7cm層までのサンプルを研究の対象とした。

メイオベントス全体の密度と現存量の季節変動を見ると (Fig. 4)、メイオベントス全体の密度は、夏に最も高く (1.2×10^7 ind. m^{-2})、秋から冬 (5.8×10^6 ind. m^{-2}) へと次第に減少し、春に再び増加した。一方、現存量は春に最も多く (1.5×10^1 g m^{-2})、夏から冬 (5.1 g m^{-2}) に向けてしだいに減少した。

各季節とも、線虫類 (Nematoda)、ソコミジンコ類 (Harpacticoida)、有孔虫類 (Foraminifera) の3動物群

Fig. 1. Location of the study site in Otsuchi Bay, north-eastern of Honshu, Japan.

Fig. 2. Seasonal fluctuation of temperature and salinity of the near bottom water in subtidal zone in Otsuchi Bay. Yearly data of water temperature and salinity are derived from Otake *et al.* (1993, 1995).

Fig. 3. Vertical pattern of grain size of the sediment collected from subtidal zone of Otsuchi Bay.

◆ Jul. 1993; ■ Nov. 1993; ▲ Jan. 1994; × Mar. 1994.

Fig. 4. Seasonal fluctuation of the density and the biomass of meiobenthos. Vertical bars denote standard deviations. ■ Nematodes; □ Harpacticoids; ▨ Foraminiferans; ▩ Others.

で全メイオベントスの個体数の80%以上を占めた。この3グループの内、ソコミジンコ類の密度は、メイオベントス全体と同じ季節変動のパターンを示した。また現存量も密度と同じパターンを示した。有孔虫類は、密度、現存量とも夏に最も高く、春に非常に低くなった。線虫類の密度は春に最も高く、冬に最も低かった。

一般に、メイオベントスの中では線虫類の方が、ソコミジンコ類よりも優占するが、本海域においては、むしろ後者の方が優占していた。ソコミジンコ類の内特に優占するのは *Diosaccidae*, *Parastenhelia* sp. の仲間であった。

密度は低い、他の動物群として、Amphipoda, Ciliophora, Cnidaria, Cumacea, Entoprocta, Gastrotricha, Halacaroida, Isopoda, Mollusca, Oligochaeta, Ostracoda, Radiolaria, Rotifera, Sipunculida, Tanaidacea, Turbellaria が見られた。

メイオベントスの鉛直分布：メイオベントスの鉛直分布は季節変動を示した。すなわち夏には0~1cm層で密度が最も高く、深くなるにしたがって急激に減少した。秋も同じパターンだったが、夏に比べ、表層への集中は緩やかであった。一方、冬は2~3cm層で、また春は1~2cm層での密度が最も高かった (Fig. 5)。線虫類は、夏には0~1cm層に集中していたが、秋・冬では鉛直的密度はあまり変わらなかった。一方、春には、0~1cm層での線虫類の密度は極端に低く、1cm以深の層で高くなった。ソコミジンコ類とノープリウスは、夏・秋には、0~1cm層の密度が高かったが、冬・春では1cm以深の層で密度が高かった。有孔虫類は、常に表層1cmの密度が最も高かった。

線虫類

線虫類の年変動：線虫類は全部で2687個体採集され、37種に分類された。線虫類の密度は、春が最も高く10cm²当たり1206個体で、夏(901個体)、秋(412個体)、冬(168個体)と次第に低くなった (Fig. 4)。一方、現存量は夏に最大値を示し(0.49 g m⁻²)、冬に最小(0.06 g m⁻²)となった。

優占する線虫類について、各種別に密度の年変動を見ると (Fig. 6)、種ごとに変動パターンが異なっていた。例えば、*Mesacanthion* sp., *Symplocostoma* sp., *Polygastrophora* sp., *Epsilonema* sp., *Odontophora* sp., および *Cobbia* sp. は夏に多く、他の季節にはほとんど見られなかった。一方、*Metachromadora* sp., *Rhyps* sp., *Anticoma* sp. は秋に多く、*Theristus* sp., *Rhynchonema* sp., *Monoposthia* sp. は春に多くの個体が見られた。ま

た、*Neochromadora* sp. は、秋にやや多いものの、調査期間を通じて密度に大きな変化が見られなかった。

各季節における優占種：本海域の線虫群集は、37種に分類されたが、全般的に種の多様性は低く、少数の種が優占していた (Fig. 7)。夏には、*Mesacanthion* sp. が最も多く (21.6%)、*Odontophora* sp., *Theristus* sp., *Polygastrophora* sp. などがつづいた。秋には、*Rhyps* sp. が多く (29.6%)、*Neochromadora* sp., *Anticoma* sp., *Theristus* sp., *Metachromadora* sp. の4種も10%以上を占めた。また、冬には、*Theristus* sp. が43%を占め、*Neochromadora* sp. (20%)、*Rhyps* sp. (13%) も多かった。春には、*Theristus* sp. が半数以上 (56%) を占め、*Monoposthia* sp. (32%) も多かった。

線虫類の鉛直分布：線虫類の鉛直分布 (Fig. 8) を種別に見ると、周年浅い層 (0~2cm) に分布している種と下層に分布している種に大別された。また、季節によって分布パターンが変化する種とそうでない種があった。たとえば、*Symplocostoma* sp., *Polygastrophora* sp., *Epsilonema* sp. は常に表層1cmに集中していた。一方、*Mesacanthion* sp., *Monoposthia* sp., および *Rhyps* sp. の密度は1~2cm層で高かった。また、*Rhynchonema* sp., *Odontophora* sp., *Anticoma* sp., および *Neochromadora* sp. は、2cmより深い層に分布の中心があった。特に、*Neochromadora* sp. と *Cobbia* sp. は、秋を除き深度の増加に伴って、密度が高くなる傾向を見せた。一方、*Theristus* sp. と *Metachromadora* sp. は、夏・秋では0~2cm層を中心に分布していたが、冬・春では、2cm以深の層に分布の中心が移動していた。

各食性の割合：線虫類の食性は、口器の形態から1A (selective deposit feeder), 1B (non-selective deposit feeder), 2A (epistrate feeder), および2B (carnivore/omnivore) の4タイプに分類されてきた (Wieser 1953)。

本研究では、真の食性を調べるために、いくつかの種に関して消化管内容物の調査や飼育実験などを行い、従来の形態にもとづく食性の分類に対する確認や修正を行った。その結果、*Symplocostoma* sp. は、従来の形態分類 (Wieser 1953) では2Bに入るが、本研究では、珪藻類を食べていることが明らかになったので2Aに分類した。*Metachromadora* sp. は、従来の分類では2Aに入るが、飼育実験の結果、雑食者であることが明らかになったので2Bに分類を変更した。

線虫類の各食性の割合は、夏には2B (31%)、2A (21%)、1B (26%) が多かったが、秋には、2A (47%) が優占した。また、冬には、2A (33%) と1B (43%) が

Fig. 5. Vertical distribution of meiobenthos in each season.

■ Nematodes; □ Harpacticoids; ▨ Nauplii; ▩ Foraminiferans; ▪ Polychaetes; ▧ Others.

Fig. 6. Seasonal fluctuation of the density of dominant nematode species. Vertical bars denote standard deviations.
 (A) *Symplocostoma* sp.; (B) *Polygastrophora* sp.; (C) *Mesacanthion* sp.; (D) *Odontophora* sp.; (E) *Epsilonema* sp.;
 (F) *Cobbia* sp.; (G) *Rhips* sp.; (H) *Metachromadora* sp.; (I) *Anticomma* sp.; (J) *Rhynchonema* sp.;
 (K) *Monoposthia* sp.; (L) *Theristus* sp.; (M) *Neochromadora* sp.

Fig. 7. Percentages of dominant species of nematodes in each season.

大部分を占め、春には、1B (61%) と2A (32%) が全体の90%以上を占めた (Fig. 9). 各季節で最も優占する食性に注目すると、夏には2B, 秋には2A, 冬・春には、1Bと変化した.

各食性の鉛直分布: 各食性別に鉛直分布を調べたところ (Fig. 10), 夏には各食性タイプとも0~2cm層に多く分布していた. その中で1Bと2Bは、2cm以深で急激に減少したが2Aは、2~4cm層で少し減少するものの、全体的にはほぼ一定の分布であった. 秋には、1Aは不均一な分布パターンを見せた. 1Bは深度に伴って徐々に増加したが、2Bは逆に徐々に減少した. また、2Aは2~3cm層にピークをもつパターンを示した. 冬には、1Bは2~3cm層で多く、それ以深では急激に減少した. 2Aはより深い4~5cm層にピークがあった. 春には、2Aが1~3cm層に、また1Bが3~5cm層にピークを示した.

考 察

本海域のメイオベントスの密度は、夏から秋・冬へ移行するにしたがって徐々に減少し、春になってやや上昇した. また、線虫類、ソコミジンコ類もこれと同じパターンを示した. しかし、有孔虫類は異なるパターンを示し、

夏の個体数、現存量が多く、春は他の季節にくらべ非常に少なかった. メイオベントスはマクロベントスより、堆積物の粒度組成の変化に反応しやすいといわれている (Warwick & Buchanan 1970). しかし、粒度分析の結果 (Fig. 2), 本研究地点の堆積物は鉛直的にも季節的にもほとんど変化がないことが明らかであり、メイオベントス群集の時空間的变化は、温度や食物など底質の粒度組成以外の要素に起因していると考えられる. メイオベントスの温度に対する反応はよく知られている (McIntyre 1969; Coull 1970; Hulings & Gray 1976; Hicks & Coull 1983). しかし、水温がかなり低い早春に線虫類、ソコミジンコ類の個体数が増加していることから、温度はこれらの分類群の季節変動の主要な環境要因ではないだろう. 一方、夏にピークを示した有孔虫については、他の海域において、その季節変動は、種ごとに定まった期間に行われる繁殖行動によってひきおこされる (Gooday 1988) ことが知られており、大槌湾でも水温に反応して夏に繁殖を行う種が多いものと考えられる.

本海域では、通常と異なり、ソコミジンコ類の方が、線虫類よりも優占していた. 本調査地点は、粗砂質で常に堆積物は攪乱されるので、定位のための遊泳力が生息には必要である. 一般的にソコミジンコ類には遊泳力があ

Fig. 8. Vertical distribution of dominant nematode species in each season.
 (A) *Symplocostoma* sp.; (B) *Polygastrophora* sp.; (C) *Mesacanthion* sp.; (D) *Odontophora* sp.; (E) *Epsilonema* sp.; (F) *Cobbia* sp.;
 (G) *Rhips* sp.; (H) *Metachromadora* sp.; (I) *Anticoma* sp.; (J) *Rhynchonema* sp.; (K) *Monoposthia* sp.; (L) *Theristus* sp.;
 (M) *Neochromadora* sp.;
 □ Jul. 1993; ▨ Nov. 1993; ▩ Jan. 1994; ■ Mar. 1994.

Fig. 9. Composition of the four feeding types of nematodes at each season.

1A (Selective deposit feeder) ;
 1B (Non-selective deposit feeder) ;
 2A (Epistrate feeder/Herbivore) ;
 2B (Carnivore/Omnivore) ;
 Unknown.

るが、線虫類にはないので、前者の方が本海域での生息には有利であろう。このことはソコミジンコ類のなかでは、遊泳性のDiosaccidae, *Parastenhelia* sp. が多く、また線虫類でも、運動能力が高い*Symplocostoma* sp. と*Polygastrophora* sp. が多かったことから支持される。

メイオベントスの鉛直分布では、夏・秋に表層0~1cm層の密度が最も高かったが、冬・春は1~2cm層より深いところに分布の極大が見られ、Le Guellec & Bodin (1992) の結果と同じ傾向を示した。Le Guellec & Bodin (1992) はその原因として溶存酸素との関係を示唆しているが、本海域の堆積物は粒子が大きく、間隙水の通りも良いので、今回の研究対象とした表層~7cm層の間では、溶存酸素濃度が鉛直的に大きく変化しないと考えられ、これが不均一分布の要因とは考えられない。稚魚、エビ、アミなどはメイオベントスの主な捕食者である (Coull 1988)。この海域では冬から春にかけて、大槌湾の主な魚であるイカナゴ、ギンボ、チカなどの産卵期であり (Yamashita & Aoyama 1980, 1984)、また、毎年サケの放流時期でもあるので、稚魚が増える時期である。これらのことから、魚類などによる捕食圧の増加が冬・春に表層のメイオベントスが少ない要因の一つとして考えられる。

線虫類の種組成を見ると、本海域では他の海域に比べ、長さ5~6mmに達する大型の線虫類の*Symplocostoma*

Fig. 10. Vertical pattern of four feeding types of nematodes in the sediment in each season.

○ 1A (Selective deposit feeder) ;
 ● 1B (Non-selective deposit feeder) ;
 □ 2A (Epistrate feeder/Herbivore) ;
 ■ 2B (Carnivore/Omnivore) .

sp., *Polygastrophora* sp., *Mesacanthion* sp. が多かったが、これは、本研究地点の粒度の大きさが2~0.5mmと非常に大きく、これに伴って間隙も大きいためと思われる。

線虫類の密度は種によって異なった季節変化が見られ、各季節とも少数の種類が優占し、また、それぞれの時期の優占種は異なっていた。上記の大型線虫3種は夏に多く、他の季節では非常に少なかった。このような季節変化のパターンは、これら大型線虫3種の生活史と関連があると考えられる。特に*Symplocostoma* sp. の成熟雌は春のみに見られるので、本種は春が繁殖時期であると考えられる。夏季には、その後成長した幼稚体を多数みることができるが、秋には大幅に減少した。本種の生息域は、限られたせまい範囲なので、成長に伴った移動は考えら

れず、この減少の原因は、高い死亡率であると推測される。このような生活史の推定は、飼育実験の結果から本種の寿命が長い（約6ヶ月～1年）ことが明らかになったことから支持される。それに比べ、*Theristus* sp. は春は非常に高く、他の季節も比較的高い密度を示した。また周年、成熟した雌が得られた。したがって、本種は小型で寿命が短く、年に何回も繁殖を行っていると思われる。

線虫類の鉛直分布も種ごとに、季節変化が見られた。鉛直的な分布に影響を与える要因の一つとして堆積物の酸素の季節変動（Hendelberg & Jensen 1993）があげられているが、すでに述べたように、研究対象とした層内では溶存酸素の量の不均一はないものと考えられる。*Symplocostoma* sp. は、各季節とも常に表層1cmに集中していた。この種の主な餌は、飼育実験から珪藻であることが分っているが、表層には下層より珪藻が多いと思われる。餌の探索に有利であると考えられる。また、*Symplocostoma* sp. と共に*Polygastrophora* sp. も表層に分布していたが、これらの2種類は水中に活発に泳ぎ上がるほど運動性が大きい（白山・金 未発表）捕食者からの回避も容易であるので、表層に集中することは不利ではないと思われる。一方、同様に珪藻食者である*Theristus* sp. は、夏・秋では採餌に有利な表層を中心に（0～2cm）分布していたが、冬・春では2cm以下の層に集中していた。前述のように、この時期は大槌湾の稚魚がもっとも多いので（Yamashita & Aoyama 1980, 1984）、主要な捕食者である稚魚からの回避のため、または、稚魚による捕食の影響で、表層の密度が低下したものと考えられる。また、捕食性の*Mesacanthion* sp. と*Monoposthia* sp. も表層より1～2cm層に多く分布していた。これらの種の主な餌は、消化管内容物の観察から*Theristus* sp. であることが確認されているがこの種が表層下に分布するために捕食性の*Mesacanthion* sp. と*Monoposthia* sp. もこの層に集中していたものと思われる。また、運動性が低いため、稚魚などによる捕食を回避するために、表層下に潜ることが有効である可能性も指摘できる。

各季節での食性タイプの鉛直分布では、夏には、各食性タイプとも表層～2cm層で最も多く分布して、深度の増加に伴って急激に減少する現象をみせるが、春には、各食性タイプとも1～2cm層から4～5cm層に多く分布していた。このことは、前述したように、魚類などの捕食者との関係が深いものと考えられる。夏以外では、1B（non-selective deposit feeder）は2cm以深の層に多く分布している。この食性で優占する種は、*Theristus* sp. である。

メイオベントスの主な餌は、バクテリアと珪藻である。長い間考えられてきた（Coull 1973; Brown & Sibert 1977; Gerlach 1978; Tietjen 1980）。温帯地域では底生生物群集の主な有機物の供給源は植物プランクトンのブルームである（Graf *et al.* 1983, 1984）。メイオベントスのなかでも線虫類は、珪藻のブルームの後、増えることが（Montagna *et al.* 1983）知られている。大槌湾の線虫類は、時期によって食性の異なる種が優占していた。すなわち夏には2B（carnivore/omnivore）が多く、秋には2A（epistrate feeder）が、冬・春には、1B（non-selective deposit feeder）が多かった。大槌湾では、早春に、植物プランクトンのブルームが起これ、各種のベントスの生活史に大きな影響を与えることが知られている（Nakaoka 1992）。線虫類において、各時期に食性の異なる種が優占する現象もこのブルームに関係があると思われる。特に、春に最も多い*Theristus* sp. は、小型で珪藻を飲み込む種類であり、ブルームで珪藻が増殖した時に餌条件がよくなったのに呼応して密度が急速に高くなったものと思われる。このような急速な個体群の成長能力から見て、本種はいわゆるr-戦略者的な生活史特性をもつものと考えられる。そして、夏には増殖した小型の*Theristus* sp. を餌とする、carnivoreの*Mesacanthion* sp. などが増えたものと思われる。

本研究の結果、大槌湾の潮下帯に生息している線虫類各種は、主要な一次生産者である珪藻類の変動に、植食性の種が対応して変動し、さらに、高次の栄養段階の種が、食物連鎖関係を通じて、変動するという、飼料の供給量を中心とした海洋環境の年変動に対応した生活史特性を持つことが示唆された。このような特性は、エネルギー収支の側面から研究することによってより一層明確にすることができる。今後、各種の呼吸量、摂食量を通じて、さらに、各線虫類の特徴を明らかにして行く予定である。

謝 辞

東京大学海洋研究所大槌臨海実験センターの竹内一郎博士ほか職員の皆様にはセンター利用のことでお世話になった。特に、生物採集には、盛田孝一技官をはじめ船舶掛の方々にご協力をいただいた。また、東京大学海洋研究所の海洋生物生態部門の方々やプランクトン部門の広瀬太朗氏にも助言やご協力をいただいた。この場を借りて感謝します。

引用文献

- アユタカ チッティマ・菊池泰二 1988 アマモ葉上のメイオベントス群集, 特に自由生活線虫類を中心に. 日本ベントス研究会誌, 33/34: 53-60.
- Ansari, Z.A. and A.H.Parulekar 1993 Distribution, abundance and ecology of the meiofauna in a tropical estuary along the west coast of India. *Hydrobiologia*, 262: 115-126.
- Blome, D. 1983 Okologie der Nematoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt. *Mikrofauna Meeresbodens*, 88: 1-76.
- Brown, T.J. and J. Sibert 1977 The food of some benthic harpacticoid copepods. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 34: 1028-1031.
- Coull, B.C. 1970 Shallow water meiobenthos of the Bermuda platform. *Oecologia*, 4: 325-357.
- Coull, B.C. 1973 Estuarine meiofauna: a review: trophic relationships and microbial interactions. In, *Estuarine Microbial Ecology*, L.H. Stevenson and R.R. Colwell (eds.), University of South Carolina Press, Columbia, South Carolina, pp. 499-511.
- Coull, B.C. 1988 Ecology of marine meiofauna. In, *Introduction to the Study of Meiofauna*. R.P. Higgins and H.Thiel (eds.), Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 18-34.
- Gee, J.M. 1989 An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 96: 243-261.
- Gerlach, S.A. 1978 Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial production. *Oecologia*, 6: 176-190.
- Giere, O. 1975 Population structure, food relations and ecological role of marine oligochaetes, with special reference to meiobenthic species. *Marine Biology*, 93: 181-188.
- Gooday, A. J. 1988 Sarcomastigophora In, *Introduction to the Study of Meiofauna*. R. P. Higgins and H. Thiel (eds.), Smithsonian Institution Press, Washington D.C., pp. 243-257.
- Graf, G., R. Schulz, R. Peinert and L. A. Meyer-Reil 1983 Benthic responses to sedimentation events during autumn to spring at a shallow water station in the western Kiel Bight. I. Analysis of processes on a community level. *Marine Biology*, 77: 235-246.
- Graf, G., W. Bengtsson, A. Faubel, L. A. Meyer-Reil, R. Schulz, H. Theide and H. Thiel 1984 The importance of the spring phytoplankton bloom for the entire benthic system of the Kiel Bight. *Rapport et Procès-verbaux des reunions. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*, 183: 138-143.
- Heip, C., M. Vincx and G. Vranken 1985 The ecology of marine nematodes. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*, 23: 399-489.
- Hendelberg, M. and P. Jensen 1993 Vertical distribution of the nematode fauna in a coastal sediment influenced by seasonal hypoxia in the bottom water. *Ophelia*, 37 (2): 83-94.
- Hicks, G. R. F. and B. C. Coull 1983 The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*, 21: 67-175.
- Hulings N. C. and J. S. Gray 1976 Physical factors controlling abundance of meiofauna on tidal and atidal beaches. *Marine Biology*, 34: 77-83.
- 板岡 睦・玉井恭一 1993 広島湾におけるメイオベントスの群集構造と富栄養化. 日本ベントス学会誌, 45: 19-28.
- Ito, T. 1978 Meiobenthos of a shallow-water sandy bottom in Ishikari Bay, Hokkaido: A general account. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology*, 21: 287-294.
- Jensen, P. 1983 Meiofaunal abundance and vertical zonation in a sublittoral soft bottom, with a test of the Haps corer. *Marine Biology*, 74: 319-326.
- Jensen, P. 1987 Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Marine Ecology Progress Series*, 35: 187-196.
- Kito, K. 1982 Phytal marine nematode assemblage on *Sargassum confusum* Agardh, with reference to the structure and seasonal fluctuations. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University, Series VI, Zoology*, 23: 143-161.
- 鬼頭研二 1984 海産自由生活性線虫類の食性型と群集解析. 日本ベントス研究会誌, 26: 23-30.
- Le Guellec, C. and P. Bodin 1992 Meiobenthos of the Bay of Saint-Brieuc (North Brittany, France). I: Quantitative distribution in subtidal and intertidal zones. *Oceanologica Acta*, 15: 661-671.
- 松本光秀・石橋信義・近藤栄造 1992 有明海の河口域及び海岸域の線虫相とムツゴロウ生息地との関連. 浅海干潟総合実験施設研究紀要, 6: 19-26.
- McIntyre, A.D. 1969 Ecology of marine meiobenthos. *Biological Review*, 44: 245-290.
- Montagna, P.A., B.C. Coull, T.L. Herring and B.W. Dudley 1983 The relationship between abundances of meiofauna and their suspected microbial food (diatoms and bacteria). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 17: 381-394.
- Nakaoka, M. 1992 Spatial and seasonal variation in growth rate and secondary production of *Yoldia notabilis* in Otsuchi Bay, Japan, with reference to the influence of food supply from the water column. *Marine*

- Ecology Progress Series*, 88: 215-223.
- 乙部弘隆・都木靖彰・阿部千昭・盛田孝一・川村忠・多田あつみ 1993 海象・気象観測結果. 大槌臨研究センター報告, 19: 137-152.
- 乙部弘隆・佐々木千昭・盛田孝一・川村忠・平野健一 1995 海象・気象観測結果. 大槌臨研究センター報告, 20: 91-107.
- Platt, H.M. and R.M. Warwick 1980 The significance of the free-living nematodes to the littoral ecosystem. In: *The Shore Environment, Vol. 2: Ecosystems*, J.H. Price, D.E.G. Irvine and W.F. Farnham (eds.), Academic Press, London, pp. 729-759.
- Shirayama, Y. 1983 Size-structure of deep-sea meio-benthos in the Western Pacific. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, 68: 799-810.
- 白山義久 1993 深海産線虫の生態的特徴. 日本線虫学会誌, 23: 116-122.
- 白山義久・加来照明・R.P. Higgins 1993 HS-スライドを利用した, メイオファウナの表裏両面からの顕微鏡観察. 日本ベントス学会誌, 44: 41-44.
- Tietjen, J.H. 1980 Microbial-meiofaunal interrelationships: a review. *Microbiology*, 1980: 335-338.
- Warwick, R.M. and J.B. Buchanan 1970 The meiofauna off the coast of Northumberland-I. The structure of the nematode population. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50: 129-146.
- Wieser, W. 1953 Die Beziehung zwischen Muschelgestalt, Ernährungsweise und Vorkommen geifreilebenden marinen Nematoden. Eine ökologisch-morphologische Studie. *Arkiv für Zoologi, ser. II*, 4: 439-484.
- Yamashita, Y. and T. Aoyama 1980 Larval fishes in Otsuchi Bay. *Otsuchi Marine Research Center Reports*, 6: 13-20.
- Yamashita, Y. and T. Aoyama 1984 Ichthyoplankton in Otsuchi Bay on north-eastern Honshu with reference to the time-space segregation of their habitats. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 50: 189-198.

連絡先

金 東成, 白山義久: 東京大学海洋研究所, 〒164 東京都中野区南台1-15-1

Address

Dong-Sung Kim and Yoshihisa Shirayama: Ocean Research Institute, University Tokyo, Minamidai 1-15-1 Nakano-ku, Tokyo 164, Japan.

(Present Address)

Dong-Sung Kim (Reprint request): Biological Oceanography Division, Korea Ocean Research and Development Institute (KORDI), Ansan P.O.Box 29, Seoul 425-600, KOREA