全国のアサリ漁場干潟における線虫類の現存量と形態的特徴

辻野 睦,^{1*} 内田 基晴,¹ 手塚 尚明,¹ 高田 宜武²

(2019年7月4日受付, 2019年12月12日受理, 2020年3月31日J-STAGE 早期公開)

¹(国研)水産研究・教育機構 瀬戸内海区水産研究所, ²同 日本海区水産研究所Biomass and morphological features of free-living marine nematodes in the Manila clam
Ruditapes philippinarum fishery tidal flats, throughout JapanMUTSUMI TSUJINO,^{1*} MOTOHARU UCHIDA,¹ NAOAKI TEZUKA¹
AND YOSHITAKE TAKADA²¹National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Japan Fisheries Research and Education Agency, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, ²Japan Sea National Fisheries Research Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Chuo, Niigata 951-8121, Japan

The density, size composition, body length and body width of free-living marine nematodes were investigated at sampling stations for the Manila clam *Ruditapes philippinarum* fishery on 12 tidal flats, throughout Japan. The distribution and morphological characteristics of nematodes were examined in relation to the sediment environment and macrobenthos abundance. The density of marine nematodes was high in flats where the concentrations of chlorophyll-*a* and organic matter in the sediments were high and oxidation-reduction potential was low. It was shown that morphological features such as the size composition of nematodes are closely related to the particle size composition and redox potential of the tidal flats. The correlation coefficient between nematode biomass and macrobenthos biomass was positive and highly significant. We conclude that the amount of macrobenthos including the Manila clam *Ruditapes philippinarum* showed a tendency to be high on the tidal flats where the biomass of nematodes was estimated to be high.

キーワード：アサリ, 線虫類, ベントス量, マクロベントス

海洋底泥中にはメイオベントスが 10^2 – 10^4 /10 cm² のオーダーで生息し, 多くの場合メイオベントスの中で線虫類が最も高い割合を占めている。¹⁾ 線虫類は干潟にも同程度の密度で生息し, 干潟のデトリタスやバクテリア, 附着珪藻および他のメイオベントスや底生生物の死骸を捕食し,²⁾ 干潟に生息するカニやエビなど泥を摂食する生物の餌となることで干潟における物質循環の中で大きな役割を担っていると考えられる。³⁾ 一方, 線虫類は多様性が高く, 海洋底泥中だけでなく陸域も含めて様々な環境に高密度に生息していること,⁴⁾ 採集が容易でマクロベントスよりも少量のサンプルで多数の個体を得られること, 種によって食性や繁殖戦略および化学物質に対する耐性が異なることなどの特徴があり, 指標生物として注目されている。⁴⁾ 欧米では陸上の農耕地におけ

る化学物質による土壌汚染や土地生産性などの変化を評価する指標として線虫群集を利用する研究が盛んに行なわれてきた。^{4–6)} 線虫類のような生物を用いたモニタリングは, 一時的ではなく長期的な環境変化を捉えることができる点で優れている。⁷⁾ 近年は, 海洋底泥中においても線虫類の定量的・定性的データを底質評価に使用する研究が広く行われるようになった。^{8,9)} その評価手法の一つとして線虫類の体長と体幅を測定してBiomassに換算しその分布を示した指標NBS (nematode biomass size spectra) がある。¹⁰⁾ 線虫類のBiomassは餌の供給量が高くなると増加し,¹⁰⁾ 有機物量が多い場所で高くなることが示されている。¹¹⁾ 底質を評価する際に種組成ではなく密度とサイズに着目することは, 線虫類の種の同定などの特定の技術を要しない者でも簡便に評価できると

いう利点がある。

我が国の干潟ではアサリ漁業が盛んであったが、アサリ生産量は1980年頃から主に西日本で急速に減少し始めた。¹²⁾ その原因として海水中の栄養塩の低下、乱獲、泥やアオサの堆積、ホトトギスマットの増殖による環境悪化、魚類による食害、水温の上昇等様々な要因が上げられている。¹²⁾ アサリの生産性を回復させるために覆砂を施したり、魚類による食害を防止するために網で被覆するなど、干潟を管理し手入れする事例が増えている。このような自然環境への働きかけの影響や効果を評価する上で、対象とする干潟についてアサリ漁場としての健全性を簡便かつ定量的に把握する技術が求められている。本研究ではアサリ漁場としての干潟の状態を把握し管理する技術開発に線虫を活用することを目指し、国内の複数のアサリ漁場干潟において底質環境を測定するとともに線虫類の生息密度、サイズ組成に関する基礎的知見を調べた。それらの結果から線虫類の生息密度、サイズおよび体型に影響を及ぼす底質環境因子を明らかにするとともに、アサリを含む干潟のマクロベントスと線虫類の湿重量の関係を解析した。

材料と方法

調査地および調査期間 2013年から2017年にかけて、熊本県の緑川河口、福岡県の加布里、大分県の中津、広島県廿日市市の前潟、兵庫県赤穂市の唐船、三重県松阪市の名瀬、愛知県三河の一色、静岡県浜名湖、神奈川県横浜市の公園、千葉県の盤洲、宮城県松島湾および北海道の厚岸の計12の干潟において調査を行った。一つの干潟において通常は3定点設定して4年間の間に1回調査したが、中津は3年間で計8定点、一色は2年間で計4定点調査した (Fig. 1)。個々の定点において、マクロベントスの現存量、線虫類の生息密度、サイズ組成および底質環境について調査した。本研究は、アサリ漁場としての干潟の状態を把握し管理する技術開発に線虫を活用することを目指し、全国のアサリ漁場干潟における線虫類の現存量と形態的特徴を調べることが目的であることから、アサリおよびメイオベントスの現存量が多いと考えられる7月から9月までの大潮の最干時に調査を実施した。

底質環境 現場において、pH酸化還元電位測定機器 (HORIBA D-72) を用いて、各定点の表層3 cmの間隙水の水温と酸化還元電位 (ORP) の測定を1回行った。

Fig. 1 Location of the sampling stations on the 12 tidal flats.

干潟の底質環境を測定するため、直径 2.9 cm のプラスチックシリンジを用いて表層 0–1 cm の砂泥を 3 回採取した。冷蔵して持ち帰った砂泥について、強熱減量 (ignition loss, IL), 全有機炭素量, (TOC: total organic carbon), 全窒素量 (total nitrogen, TN), クロロフィル *a* 濃度 (Chl-*a*) および生細菌数 (colony forming units/g soil, CFU) について測定した。粒度組成は各定点の表層 0–5 cm の底泥を用い湿重量 30 g 程度の砂泥を各篩でふるって砂の重量を測定し、粒度分布から砂泥の中央粒径値 (50 ϕ) を求めた。淘汰度 (So ϕ) および歪度 (Sk ϕ) は Folk & Ward の計算式¹³⁾ から算出し、63 μ m 以下の粒子の割合から泥分率 (MC) を求めた。強熱減量 (IL) は試料を乾燥後 550°C で 6 時間燃焼して測定した。¹⁴⁾ TOC, TN は凍結乾燥した泥試料を塩酸処理した後,¹⁵⁾ CHN コーダ (元素分析計) (FLASH EA1112 型 Thermo) を用いて測定した。Chl-*a* は採取した砂泥 1.0 g をジメチルホルムアミド 10 mL に攪拌後、室温 5°C の冷蔵庫内で一晩静置し、12 時間後に上澄を採取して分光光度計 (UV-1800 島津製作所) で 3 波長 (663.8, 646.8, 750 nm) の吸収度を測定し、Wellburn の式¹⁶⁾ を用いて Chl-*a* 濃度を計算した。

Chl-*a* (μ g/mL)

$$= 12(A_{663.8} - A_{750}) - 3.11(A_{646.8} - A_{750})$$

生細菌数測定用として採取した砂泥 1 g を 2.5% 滅菌食塩水に懸濁段階希釈し、Marine agar を用いた寒天平板法により 23°C で 2 週間培養後コロニーを計数して生細菌数 (CFU: colony forming unit/g soil) を計算した。さらに、調査時の干潟海水中の全窒素量について、環境省の水環境総合情報サイトから抜粋した (<http://tenbounies.go.jp> 2018 年 5 月 30 日)。

マクロベントス 20 cm 方形枠を用いて、1 定点 3 回表層 0–10 cm の砂泥を採取し、2 mm の目合で篩って篩上に残ったベントスをエタノールで固定した。固定したサンプルのアサリとその他のマクロベントスの湿重量を測定した。

線虫類 線虫類の生息密度測定用として、直径 2.9 cm のプラスチックシリンジを用いて、表層 0–5 cm の砂泥を、1 定点 3 回採取し、ローズベンガル入りの 20% 中性ホルマリンで固定 (最終濃度 5%) した。線虫類の固定試料を 250, 125, 63 μ m の目合で篩い、各篩上に残った線虫類の個体数を計数した。篩の目合いを基準にした、63–125 μ m (小型サイズ), 125–250 μ m (中型サイズ), ≥ 250 μ m (大型サイズ) の個体数の割合からサイズ組成を、各篩の個体数の合計から生息密度を求めた。また、干潟毎の篩の目合サイズ別の線虫類の個体数から線虫類の湿重量を換算するために、それぞれの篩別のサンプルから 10–50 個体の線虫類の体長と体幅を測定して平均値を求めた。12 干潟における篩のサイズ別

の線虫類の体長および体幅の平均値と個体数から Andrassy が提案した換算式¹⁷⁾を用いて、各干潟における各定点の線虫類の湿重量を算出した。

解析方法 干潟の線虫類の生息密度、サイズ組成、体長/体幅および底質環境 (IL, TOC, TN, Chl-*a*, ORP, CFU, 中央粒径値 [50 ϕ], 淘汰度 [So ϕ], 歪度 [Sk ϕ], 泥分率 [MC]) について一元配置分散分析 (ANOVA) で、干潟毎の全定点の平均値の差の検定を行った後、差が認められたものについて Tukey 法で多重比較を行った。各環境変数間の相関係数を求め関係が有意であるか検定した。干潟の特徴を解析するための環境変数を絞って主成分分析を行った。各定点の線虫類の生息密度および線虫類の総個体数のうち大型サイズ (≥ 250 μ m) の個体が占める比率について環境変数との関係を解析するために一般化線形混合モデル (GLMM) を当てはめた。¹⁸⁾ 前者は負の二項分布を、後者は二項分布を仮定し、調査年と干潟ごとの調査定点が複数あるためこれらをランダム変数として扱った。独立変数として 10 の環境変数 (IL, TOC, TN, Chl-*a*, ORP, CFU, 中央粒径値 [50 ϕ], 淘汰度 [So ϕ], 歪度 [Sk ϕ], 泥分率 [MC]) のうち相関の小さいものを、分散拡大要因 (VIF) を用いて選択した。多重線型性を避けるため、10 の環境変数のうち VIF の値の大きい変数から順次削除し、十分に低い VIF となるように独立変数の組み合わせを調整した。そして TOC と So ϕ を除く 8 変数 (VIF = 2.5) を標準化して解析に用いた (Full model)。なお、環境変数の分布を正規分布に近づけるため、あらかじめ TN と MC には平方根変換を CFU には対数変換を行なった。解析にはフリーソフト R バージョン 3.5.1 (<http://cran.ismac.jp>) の lme4 パッケージ¹⁹⁾ に含まれる glmer.nb および glmer 関数を用いた。さらに、LMER ConvenienceFunctions パッケージ²⁰⁾ の fitLMER.func 関数を用い、t 値基準 (t 値が 2 未満の最も小さい変数から順に除去する方法) によって変数選択を行い、独立変数の少ないモデルを得た (reduced model)。干潟毎の線虫類の体長/体幅と底質環境の関係を解析するために線形重回帰分析を行った。独立変数として干潟ごとの環境変数の平均値から、VIF 値の大きな変数を順に除去し、残った 6 変数 (IL, Chl-*a*, CFU, 50 ϕ , Sk ϕ , MC; VIF = 3.7) を標準化して解析に用いた。なお、環境変数の分布を正規分布に近づけるため、あらかじめ CFU と MC は平方根変換した。その後、変数を順次削除して最小 AIC (赤池情報量基準) モデルを求めた。解析には同様 R の lm と step 関数を用いた。

結 果

干潟の底質環境 12 干潟における各定点の底質表層 3 cm の水温と ORP, 0–1 cm の IL, TOC, TN, Chl-*a*,

Table 1 Values of environmental factors in the surface layer of sediments at each sampling station on each tidal flat in each sampling year

Tidal flat	Sampling year	Station	Temp ℃	ORP mV	IL %	TN mg/g dry sediment	TOC mg/g dry sediment	Chl- <i>a</i> μg/g	CFU colony forming unit/g sediment	Soφ	Skφ	50φ	MC %	TN mg/L sea water
KUMAMOTO	Sep 9, 2014	K1	32.9	121	2.7	0.08±0.08	1.26±0.48	13.15	770000	0.66	-0.04	1.8	1.2	
	Sep 9, 2014	K2	35.6	81	2.8	0.00±0.00	1.65±0.48	5.66	8833333	0.98	0.02	1.5	1.1	0.24
	Sep 9, 2014	K3	34.1	50	3.0	0.00±0.00	1.33±1.00	6.27	5166667	0.62	0.14	1.8	0.8	
KAFURI	Sep 29, 2015	KA1	27.2	106	2.0	0.21±0.18	2.53±0.98	5.40	4233333	0.76	-0.13	1.5	1.0	
	Sep 29, 2015	KA2	27.5	64	1.5	0.07±0.13	1.62±0.19	6.57	3366667	0.98	-0.14	1.8	1.8	0.17
	Sep 29, 2015	KA3	26.8	-20	2.8	0.28±0.04	3.48±0.43	2.71	1363333	1.03	-0.10	2.4	5.6	
NAKATSU	Jul 22, 2013	N3	34.8	151	3.9	0.33±0.06	3.54±0.55	8.16	4266667	1.58	0.16	1.1	6.4	0.17
	Jul 22, 2013		34.5	67	4.5	1.55±0.46	9.17±4.61	9.81	5400000	1.72	0.04	1.3	7.1	0.17
	Aug 11, 2014	N4	31.5	-166	2.1	0.23±0.04	1.69±0.36	6.28	3033333	1.15	-0.14	1.9	1.1	0.20
	Jul 28, 2015		31.2	15	1.7	0.38±0.04	3.24±0.58	10.18	3800000	1.29	0.08	-0.1	0.7	0.17
	Jul 22, 2013	N5	35.4	206	2.4	0.00±0.00	1.79±0.52	9.55	1933333	1.23	0.03	0.8	2.6	0.17
	Aug 11, 2014	N9	30.5	13	2.1	0.22±0.25	2.75±2.32	9.05	3033333	1.32	-0.11	0.8	0.2	0.20
	Aug 12, 2014	N10	33.3	19	2.7	0.21±0.18	3.33±1.09	3.15	5933333	1.56	-0.06	1.9	7.2	0.20
	Jul 28, 2015	N11	32.3	-141	2.2	0.35±0.02	2.19±0.09	14.52	776667	1.29	-0.04	1.4	3.9	0.17
	Jul 28, 2015	N12	33.7	-36	2.2	0.32±0.03	2.39±0.66	10.29	9666667	1.31	-0.28	1.8	0.7	0.17
	Jul 28, 2015	N13	34.4	-60	3.0	0.33±0.04	2.88±0.54	9.49	3866667	0.74	-0.11	2.3	3.2	0.17
HATSUKAICHI	Jul 24, 2013	H1	30.1	221	1.4	0.16±0.15	3.27±1.12	6.87	14500000	1.66	0.15	-0.6	2.2	
	Jul 24, 2013	H2	30.8	210	1.2	1.61±0.83	15.04±6.27	9.12	18000000	1.99	0.47	-1.2	6.5	0.25
	Jul 24, 2013	H3	31.8	136	0.9	2.07±0.75	13.04±6.53	7.93	4333333	1.26	0.30	-1.6	2.1	
AKO	Aug 7, 2013	A1	29.9	-391	2.6	0.53±0.03	1.25±0.29	4.75	400000	1.22	0.01	0	0.1	0.18
	Jul 22, 2014		30.9	-221	3.1	0.94±0.16	10.03±2.01	14.04	16833333	2.19	0.15	-1.1	4.5	0.18
	Aug 7, 2013	A2	29.2	-153	2.8	0.48±0.00	1.05±0.05	3.88	733333	0.94	-0.15	1.8	2.4	0.18
	Jul 22, 2014		30.3	77	1.6	0.04±0.07	0.80±0.16	6.49	710000	1.02	-0.07	0.8	0.5	0.18
	Aug 7, 2013	A3	28.6	-533	2.3	0.00±0.00	1.02±0.09	8.00	400000	N	N	N	N	0.18
	Jul 22, 2014		32.1	-152	1.8	0.04±0.07	0.91±0.13	4.86	2066667	1.63	0.63	0.7	9.8	0.18
MATSUZAKA	Sep 15, 2015	M1	29.5	71	1.9	0.08±0.13	1.87±0.48	2.76	750000	1.11	0.05	0.8	0.8	0.23
	Sep 15, 2015	M2	30.7	64	2.2	0.07±0.12	1.79±0.09	3.81	2066667	0.70	-0.09	1.1	0.3	0.23
	Sep 15, 2015	M3	23.8	168	2.6	0.20±0.01	1.73±0.14	1.16	2366667	1.06	-0.42	2.1	1.0	0.23
ISSIKI	Sep 3, 2013	I1	27.6	-430	0.8	0.00±0.00	1.31±0.45	5.57	2000000	1.32	-0.05	0.7	1.8	0.29
	Jul 29, 2014		32.1	82	0.6	0.04±0.08	1.19±0.14	4.47	6000000	1.34	-0.18	0.8	0.6	0.29
	Sep 3, 2013	I2	30.1	-155	0.5	0.00±0.00	1.14±0.11	10.78	1166667	1.49	-0.02	1	5.3	0.29
	Sep 3, 2013	I3	31.2	-184	1.2	0.00±0.00	1.68±0.14	12.41	536667	0.58	-0.36	2.2	1.3	0.29
	Jul 29, 2014		32.9	32	1.0	0.00±0.00	1.33±0.02	9.26	4500000	0.93	-0.42	2.1	0.4	0.29
	Jul 29, 2014	I7	32.2	-290	0.6	0.08±0.07	1.07±0.31	9.43	5500000	0.97	-0.02	0.3	0.7	0.29
HAMANAOKO	Aug 3, 2016	HA1	30.4	-160	1.3	0.45±0.06	2.06±0.47	6.00	20500000	0.65	0.26	1.8	2.0	
	Aug 3, 2016	HA2	29.7	-122	0.8	0.30±0.00	1.09±0.15	3.44	3133333	0.57	0.12	1.8	0.6	0.19
	Aug 3, 2016	HA3	30.9	-28	0.8	0.28±0.03	1.24±0.23	4.13	2566667	0.67	0.14	1.9	1.6	
YOKOHAMA	Aug 20, 2013	Y1	29.4	-239	1.2	0.00±0.00	1.08±0.07	5.01	2300000	N	N	N	N	
	Aug 20, 2013	Y2	25.0	-475	1.0	0.00±0.00	0.85±0.17	2.87	1266667	0.60	-0.14	2.2	1.1	0.62
	Aug 20, 2013	Y3	27.5	-664	1.4	0.45±0.12	0.93±0.24	3.77	3566667	0.64	-0.07	2	0.9	
BANZU	Aug 26, 2014	B1	27.7	144	2.8	0.00±0.00	0.79±0.16	3.15	486667	0.52	0.21	1.7	0.2	
	Aug 26, 2014	B2	29.7	11	2.5	0.00±0.00	0.79±0.06	4.93	353333	0.59	0.12	1.9	0.2	0.55
	Aug 26, 2014	B3	30.0	56	2.4	0.00±0.00	0.83±0.21	4.33	380000	0.60	0.14	1.8	0.1	
MATSUSHIMA	Jul 25, 2017	MA1	27.5	-166	2.4	0.77±0.03	3.72±0.54	15.28	29900000	1.65	-0.11	1.30	6.3	
	Jul 25, 2017	MA2	31.1	-126	3.8	1.02±0.18	6.76±1.50	13.89	12533333	1.66	-0.42	1.98	5.0	0.22
	Jul 25, 2017	MA3	28.5	70	1.9	0.45±0.14	6.19±2.81	4.67	24300000	1.55	-0.18	0.50	1.9	
AKKESHI	Jul 20, 2016	AK1	18.1	-76	5.5	1.49±0.51	10.56±3.09	8.46	16366667	2.31	0.64	-1.6	11.7	
	Jul 20, 2016	AK2	18.3	-96	3.8	1.25±0.10	8.38±0.76	5.91	9633333	1.72	0.53	-1.1	7.4	0.36
	Jul 20, 2016	AK3	23.3	-38	2.1	0.52±0.03	2.99±0.37	6.63	7466667	1.26	-0.22	1	2.6	

* N, No. of samples; IL, ignition loss; TN, total nitrogen; TOC, total organic carbon; Chl-*a*, chlorophyll-*a*; CFU, number of viable bacteria; ORP, oxidation-reduction potential; Soφ, sorting; Skφ, skewness; 50φ, median; MC, mud content

Table 2 Correlation matrix between the environmental parameters of sediments investigated at each of the sampling stations on the 12 tidal flats

	IL	TN	TOC	Chl- <i>a</i>	CFU	ORP	So ϕ	Sk ϕ	50 ϕ	MC
IL	1.000	0.369*	0.338*	0.148	0.160	0.182	0.375**	0.213	-0.094	0.523***
TN		1.000	0.918***	0.286*	0.457**	0.042	0.590***	0.402**	-0.613***	0.537***
TOC			1.000	0.315*	0.519**	0.213	0.688***	0.423**	-0.694***	0.553***
Chl- <i>a</i>				1.000	0.333*	-0.018	0.387**	-0.093	-0.192	0.249
CFU					1.000	0.045	0.542***	0.167	-0.367	0.371*
ORP						1.000	0.093	0.090	-0.121	-0.016
So ϕ							1.000	0.327*	-0.688	0.738***
Sk ϕ								1.000	-0.618***	0.513***
50 ϕ									1.000	-0.372*
MC										1.000

IL, ignition loss; TN, total nitrogen; TOC, total organic carbon; Chl-*a*, chlorophyll-*a*; CFU, number of viable bacteria; ORP, oxidation-reduction potential; So ϕ , sorting; Sk ϕ , skewness; 50 ϕ , median; MC, mud content.

* Significant $p=0.05$ (*), 0.01 (**), 0.001 (***) level

CFU, 0–5 cm の粒度組成 (50 ϕ , So ϕ , Sk ϕ , MC) および干潟周辺の海水中的全窒素量(TN)を示した (Table 1)。泥温は厚岸以外では 25℃ から 35℃ の範囲にあり西日本の方が高い傾向を示した。各調査干潟周辺の海水中的 TN は横浜、盤洲で 0.5 mg/L および厚岸で 0.3 mg/L 以上と高かった。泥温と海水中的 TN を除く各干潟における底質環境要因間の相関係数を示した (Table 2)。IL, TN, TOC 相互の相関係数が高いため有機物量の数値を TN に代表させ、ORP 以外の環境要因と相関の高かった So ϕ を省いて、年別の各調査定点の底質環境 TN, Chl-*a*, CFU, ORP, Sk, 50 ϕ および MC の数値を用いて主成分分析を行い、第一主成分と第二主成分からなる軸上に、各定点の第一主成分得点と第二主成分得点を示した (Fig. 2)。第一主成分の寄与率は 40.30%, 第二主成分の寄与率は 17.77% で表された。第一主成分の各変数の因子負荷量は TN (0.485), Chl-*a* (0.232), CFU (0.401), ORP (0.053), Sk ϕ (0.364), 50 ϕ (−0.461), MC (0.451), 第二主成分の各変数の因子負荷量は TN (−0.140), Chl-*a* (−0.597), CFU (−0.272), ORP (0.333), Sk ϕ (0.582), 50 ϕ (−0.296), MC (−0.111) であった。廿日市の 2 定点と厚岸の干潟の二つの定点は底泥の TN が 1 mg/g dry sediment 以上と高く、50 ϕ が −1 以下で底質粒径が大きく、かつ MC が 2 から 10% と高い特徴があった。松島干潟の二つの定点は Chl-*a* が 13 μ g/g 以上で、CFU の値が特に高かった。松阪、盤洲の干潟の定点は TN が 0.2 mg/g dry sediment 以下、Chl-*a* も 5 μ g/g 以下であった。横浜の二つの定点と一色干潟の定点は 50 ϕ が 2 以上で底質粒径が小さいが、TN は 0.5 mg/g dry sediment 以下の有機物量の少ない底質であった。

線虫類の生息密度 一色干潟以西の西日本の干潟における線虫類の密度は、干潟平均が 500 ind./10 cm² 前後

Fig. 2 Principal component analysis: spatial presentation of all stations on the 12 tidal flats in Japan. Arrows indicate environmental variables. TN, total nitrogen; CFU, colony forming unit; ORP, oxidation-reduction potential; Chl-*a*, chlorophyll-*a*; Sk ϕ , skewness of sediment particle size; 50 ϕ , median of sediment particle size; MC, mud content of sediment.

と低く、1,000 ind./10 cm² 以上であったのは、2014 年の中津の定点 N9 および 2014 年の赤穂の定点 A1 と A3 で、A1 の密度は 2,203 ± 1000 ind./10 cm² であった (Fig. 3)。最も線虫類の密度が低い干潟は松阪で 3 定点の平均が 146 ind./10 cm² であった。浜名湖より東では干潟平均の密度が 1,000 ind./10 cm² 以上の干潟が多く、最も高密度な干潟は、同緯度域にある 10 干潟の中では盤洲干潟で 3 定点平均が 1,642 ind./10 cm² であった。全干潟の中では北海道の厚岸干潟が最も高く 3 定点平均が 2,062 ind./10 cm² であった。厚岸干潟の線虫類の生息密度は一色干潟より西の干潟で、2013 年の赤

Fig. 3 Average density of nematodes (a) and size composition of nematodes in three size ranges at each station on the 12 tidal flats in each sampling year (b). Nematode size was divided into three ranges: 63–125 μm , nematodes passing through a 125- μm -size mesh and remaining on a 63- μm -size mesh; 125–250 μm , nematodes passing through a 250- μm -size mesh and remaining on a 125- μm -size mesh; ≥ 250 μm , nematodes remaining on a 250- μm -size mesh.

穂, 2015 年の中津および松阪の干潟の生息密度に対して有意に高かった ($p < 0.05$)。

線虫類の篩別のサイズ組成 各干潟における定点平均による線虫類の 3 つの篩別サイズ組成を干潟間で比較した (Fig. 3)。 ≥ 250 μm の大型サイズの割合は、熊本で最も低く、横浜で最も高かった。熊本から盤洲までの同緯度海域にある干潟で赤穂より西の干潟では、 ≥ 250 μm の大型サイズの割合は 10% 前後で 20% を超える定点は少なかった。松阪より東の干潟では、横浜で定点平均 48%, 盤洲干潟では 33%, 浜名湖では 25% であった。横浜の大型サイズの割合は、熊本、中津、赤穂、松島、厚岸および廿日市の干潟に対し有意に高かった ($p < 0.05$)。対して 63–125 μm の小型サイズの割合は赤穂より西の西日本で高い傾向があり、熊本の定点 K3 で 47%, 中津の 2014 年の定点 N4 で 64%, N9 で 60%, N10 で 45%, 2015 年の N4 で 42%, 赤穂の 2014 年の定点 A2 で 44% と高く、干潟別の定点平均でも熊本が 36%, 中津が 32%, 赤穂が 28% であった。赤穂より東の東日本ではそれより低い傾向があり、横浜では干潟平均で 6.5% であった。東西にわたる同緯度域の干潟から北側にある松島と厚岸では、小型サイズの割合が干潟平均で松島では 39%, 厚岸では 44% で、大型サイズよりも小型サイズの割合が高かった。125–250 μm の中型サイズの割合は、各干潟における定点平均で 46% から 60% と差が小さく、干潟間で有意な差は認められなかった。

篩サイズ別の線虫類の体長と体幅 各干潟における線虫類の体長の平均は、250 μm の篩では 1,372–1,830 μm , 125 μm の篩では 640–1,244 μm , 63 μm の篩では 406–600 μm であった (Fig. 4)。熊本、中津、赤穂、松

Fig. 4 Average of body length, body width and length/width of nematodes in the three size ranges on the 12 tidal flats.

阪、一色、横浜、盤洲および松島では 250 μm の篩上の線虫類の体長平均が 1,600 μm 以上であった。各篩上に残った線虫類の体幅の平均は、250 μm の篩では 31–60 μm , 125 μm の篩では 23–38 μm , 63 μm の篩では 17–28 μm

Fig. 5 Biomass of nematodes at each station on the 12 tidal flats in each sampling year.

Fig. 6 Biomass of macrobenthos and *Ruditapes philippinarum* at each station on the 12 tidal flats in each sampling year.

であった。中津では篩別の線虫類の体幅サイズの平均が $28\text{--}38\text{ }\mu\text{m}$ で差が少なく、浜名湖ではどの篩サイズの線虫類も他の干潟に比べて体幅が小さい傾向があり、厚岸では、 $250\text{ }\mu\text{m}$ の篩上の線虫類の体幅が他の干潟に対して大きかった。浜名湖、横浜、盤洲における線虫類の体長/体幅は他の干潟の平均に比べ値が大きく細長い体型であった。厚岸干潟の線虫類は、全ての篩サイズで線虫類の体長の平均が最も小さく、体長/体幅の値は全ての篩サイズで小さくなった (Fig. 4)。

線虫類の現存量 12の干潟における各サイズの篩に残った線虫類の体長および体幅の平均値を用いて Andrassy の式より各干潟の定点別の線虫類の湿重量を求めた (Fig. 5)。松阪より西の干潟では線虫類の現存量が $500\text{ }\mu\text{g}/10\text{ cm}^2$ 以下あるいはその前後の定点が多く、 $500\text{ }\mu\text{g}/10\text{ cm}^2$ を大きく上回ったのは赤穂の2014年の定点 A1 および A3 のみであった。対して、一色干潟より東の干潟では $500\text{ }\mu\text{g}/10\text{ cm}^2$ 以上になることが多く、中でも横浜海の公園では3定点全てで、 $1,000\text{ }\mu\text{g}/10\text{ cm}^2$ 以上の現存量であった。盤洲干潟の線虫類の湿重量は中津および松阪干潟に対して、横浜干潟の湿重量は熊本、中津および松阪干潟に対し有意に高かった ($p < 0.05$)。

マクロベントス現存量 全干潟における各定点のアサリを含むマクロベントス湿重量を示した (Fig. 6)。浜名湖より西の干潟では、マクロベントス湿重量が低い傾

向があり、中でもアサリ湿重量が低かった。浜名湖より東の横浜海の公園干潟と盤洲干潟および東西の同緯度海域の干潟より北に位置する松島と厚岸干潟では、マクロベントスの湿重量は高くなる傾向があり、アサリの湿重量も増加した。干潟における定点平均のマクロベントス湿重量は厚岸干潟で最も高く、中津干潟に対しては有意に高かった ($p < 0.04$)。

線虫類の湿重量とマクロベントス湿重量の関係 12干潟における線虫類の湿重量とマクロベントス湿重量の関係を示した。採泥年別の各定点平均のマクロベントス湿重量と線虫類の湿重量の間には有意な正の相関関係が認められた ($p < 0.001$, Fig. 7a)。さらに採泥年別の干潟平均による線虫類の湿重量とマクロベントス湿重量の間でも高い正の相関関係が認められた ($p < 0.01$, Fig. 7b)。

線虫類の生息密度と底質環境の関係 全干潟の線虫類の生息密度について環境要因を説明変数とした負の二項分布の一般化線形混合モデル (GLMM) 解析を行い、フルモデルのときの係数と重要と思われる少数の説明変数のみを用いたモデル (reduced model) の説明変数の係数を表に示した (Table 3)。線虫類の生息密度を目的変数とした reduced model では説明変数として Chl- α , ORP および Sk ϕ が残った。線虫類の生息密度は Chl- α 量が多く、ORP が低く還元的で粒径が細粒部に偏った底質で密度が高いと言えた。

Fig. 7 Scatterplots of macrobenthic biomass with nematode biomass at all stations on the 12 tidal flats in each year (a) and of the average of each of the 12 tidal flats in each year (b).

Table 3 Results of generalized linear mixed model (GLMM) analyses, by the full model and the reduced model, for the nematode density explained by the environmental parameters of sediments for each of the sampling stations on the 12 tidal flats

Parameters	0–5 cm nematode density			
	Full model		Reduced model	
	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>
Intercept	7.304	<0.001	7.325	<0.001
Environmental variables (Fixed factors)				
IL	-0.045	0.761		
TN	-0.110	0.491		
Chl- <i>a</i>	0.231	0.077	0.228	0.041
CFU (0–1 cm)	0.172	0.266		
ORP	-0.218	0.073	-0.224	0.045
Sk ϕ	0.281	0.129	0.288	0.007
50 ϕ	0.021	0.918		
MC	0.062	0.697		
Random factors				
Site	0.178		0.134	
Year	0.077		0.106	
Residual deviance	769.9		771.7	
Residual df	35		40	
AIC	793.9		785.7	

IL, ignition loss; TN, total nitrogen; Chl-*a*, chlorophyll-*a*; CFU, number of viable bacteria; ORP, oxidation-reduction potential; Sk ϕ , skewness; 50 ϕ , median; MC, mud content

Table 4 Results of generalized linear mixed model (GLMM) analyses for the percentage of large-size nematodes, by the full model and the reduced model, explained by the environmental parameters at the surface layer of sediment for each of the sampling stations on the 12 tidal flats

Parameters	Large size percentage			
	Full model		Reduced model	
	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>
Intercept	-1.193	0.002	-1.196	0.001
Environmental variables				
IL	0.299	<0.001	0.307	<0.001
TN	-0.096	<0.001	-0.090	<0.001
Chl- <i>a</i>	0.156	<0.001	0.174	<0.001
CFU (0–1 cm)	0.051	0.014	0.055	0.008
ORP	0.094	<0.001	0.101	<0.001
Sk ϕ	-0.053	0.079		
50 ϕ	-0.302	<0.001	-0.262	<0.001
MC	0.088	0.003	0.046	0.007
Random factors				
Site	1.409		1.389	
Year	0.119		0.110	
Residual deviance	1613.8		1616.9	
Residual df	36		37	
AIC	1635.8		1636.9	

IL, ignition loss; TN, total nitrogen; TOC, total organic carbon; Chl-*a*, chlorophyll-*a*; CFU, number of viable bacteria; ORP, oxidation-reduction potential; So ϕ , sorting; Sk ϕ , skewness; 50 ϕ , median; MC, mud content

線虫類のサイズ組成および体長/体幅と底質環境の関係 干潟間の差が大きかった 250 μm の篩に残る大型サイズの線虫類の割合と底質環境要因の関係について、環境要因を説明変数とした一般化線形混合モデル (GLMM) の解析結果と少数の説明変数のみを用いたモデル (reduced model) の係数を表に示した (Table 4)。大型サイズの線虫類の割合と底質環境の reduced モデルでは説明変数の IL, TN, Chl-*a*, CFU, ORP, 50 ϕ および MC が残った。IL, 50 ϕ ついで Chl-*a* の係数が大きいことから有機物量および Chl-*a* が多く、底泥の中央粒径値が大きい干潟では大型サイズの割合が高くなると推察された。環境要因と線虫類の体長/体幅の関係について線

形回帰分析を行って最小 AIC モデルの選択を行った結果 50 ϕ のみが残った (Table 5)。モデル式の係数から底質の中央粒径値が小さい干潟では体長/体幅が大きくなると考えられた。

考 察

干潟における線虫類の分布は、生物間相互の関係や、²¹⁾ 餌料となる付着珪藻および細菌の分布の影響が大きいことが報告されており、^{22–24)} 干潟の微細藻類の現存量と線虫類の個体数には正の相関関係が認められている。²⁴⁾ また、線虫類の密度が有機物量の多い場所で高い

Table 5 Results of linear model analyses for the length/width of nematodes, by the full model and the reduced model, explained by the environmental parameters at the surface layer of sediment for each of the sampling stations on the 12 tidal flats

Parameters	Length/width			
	Full model		Minimum AIC model	
	Coefficient	<i>p</i>	Coefficient	<i>p</i>
Intercept	43.687	4.25×10^{-6}	43.687	2.62×10^{-10}
Environmental variables				
IL	-2.230	0.406		
Chl- <i>a</i>	3.508	0.317		
CFU (0–1 cm)	-2.093	0.576		
Sk ϕ	2.440	0.476		
50 ϕ	6.713	0.149	6.087	0.008
MC	-1.027	0.812		
Residual SE	7.113		6.107	
df	5		10	
Adjusted r ²	0.287		0.474	
AIC	50.6		45.2	

IL, ignition loss; Chl-*a*, chlorophyll-*a*; CFU, number of viable bacteria; Sk ϕ , skewness; 50 ϕ , median; MC, mud content

ことはこれまでに多く報告されている。^{3,25,26)} 日本の干潟における線虫類の生息密度についてはいくつか報告がある。^{27–29)} 1999年に広島県の宮島の干潟で行った調査では、線虫類の生息密度は 800–2,800 ind./10 cm² で 8 月の中甸の密度は 1,500 ind./10 cm² 程度であった。²⁷⁾ その対岸の廿日市市浜毛保の永慶寺川河口に広がるアサリ漁場である前潟で、干潟全体に 55 定点を設定して 9 月に行った調査では、線虫類の生息密度は 100–1,100 ind./10 cm² の範囲で、干潟下部よりも上部が高く、その分布には生菌数や有機物の指標である IL との関係が認められた。²⁸⁾ 三重県田中川の潟湖干潟における線虫類の生息密度は 600–7,500 ind./10 cm² で、有機物量が多くシルト分の高い底質で密度が高かった。²⁹⁾ 北海道厚岸の火散布沼の干潟における線虫類の生息密度は 5 定点平均で 300–1,000 ind./10 cm² の範囲で季節的に変動し、底質の泥温と Chl-*a* との関係が示唆された。²²⁾

2013–2017 年にかけて全国 12 のアサリ漁場干潟において調査した線虫類の生息密度は、松阪より西の干潟では 500 ind./10 cm² 前後と低く、東の干潟では 1,000 ind./10 cm² 以上になる傾向があった。線虫類の生息密度と関係のある最も重要な変数のみを選択したモデルでは Chl-*a*, ORP および Sk ϕ が残った。底質の粒度組成が細粒部に偏り、Chl-*a* が多く ORP が低い還元的な干潟で線虫類の密度が高いと言えた。環境要因相互の関係を見ると Chl-*a* は TN, TOC, CFU と高い正の相関がある他、Sk ϕ も TN, TOC と高い正の相関が認められた。したがって線虫類の密度は、泥分が混じったやや還元的な底質で餌料となる有機物量、生細菌数および Chl-*a* が多

い干潟で高いと考えられ、本研究の結果は干潟における線虫類の分布と底質環境に関するこれまでの報告を支持するものであった。本研究の調査干潟の中で、線虫の生息密度が最も高かった厚岸の干潟は、粒度組成の細粒部への偏りが大きく、ORP は 3 定点平均で -70 mV, Chl-*a* 量は $7 \mu\text{g/g}$ 程度で、調査定点の中では有機物量が多く、Chl-*a* は平均的であったが泥分率が高い底質であった。線虫類の密度が低い傾向にある西日本の赤穂干潟において 2014 年の定点 A1 の線虫類密度が、他の定点に対し特に高くなった要因は、同じ干潟であっても他の定点に対して有意に Chl-*a* および生細菌数が多い (Fig. 2) ことによる影響と推察された。

大型サイズの線虫類の割合と底質環境の関係の解析結果では多くの変数が残った。さらに変数の絞りこみを行った Reduced model でも多くの変数残り AIC 値も減少しなかった。したがって今回用いた一般化線形混合モデル (GLMM) では、大型サイズの線虫類の割合と解析に用いた底質環境との間には明瞭な関係が見出されなかった。大型線虫類の割合と底質環境要因との関係については、非線形の関係や交互作用を含め、測定された環境要因以外の要因について考慮する必要があるかもしれない。線虫類の体長/体幅値と干潟の環境要因の関係を解析した線形重回帰分析では変数選択によって 50 ϕ だけが残った、中央粒径値が小さくなると体長/体幅の比が大きく細長い体型になると考えられた。線虫類の体型に関するこれまでの報告では、線虫類の体表面積や体型の違いは生物サイズによって代謝機能やケミカルストレスに対する耐性、運動性および捕食の受けやすさ等が異なることによるとされている。³⁰⁾ そのために線虫類の形態は底質の間隙水中の溶存酸素濃度、食物の利用性、有機物量、粒度組成の変化および、本研究では測定していないが硫化物等の化学物質の濃度変化に影響されると考えられる。³¹⁾ したがって、線虫類の体長は、底泥が深くなるにつれて還元的な環境になると、還元的な場所と酸化的な場所を移動する運動性が高まるために結果として体長が長くなることが示されている。³²⁾ また、硫化物の多い還元的環境を好む多くのメイオセントスは体表を通じた有機物の取り込みを補うために体長/体幅値および体表面積が大きくなる。³³⁾ 線虫類も同様の傾向があり、浅い表層でも硫化物が豊富で還元的な底質ではより大型種の線虫類が多くなる。還元的な環境を好む種は細長い傾向があり、酸化的環境を好む種は太く短くなる傾向があることが報告されている。³⁴⁾

本研究で調査した全国 12 のアサリ漁場干潟の中で、大型サイズの割合が 50% を超えた 2015 年の松阪の M2, 2014 年の一色干潟の I7, 2013 年の横浜干潟の Y2, Y3 の内、松阪の M2 を除いた 3 定点は ORP が特に低く還元的な環境であった。他の干潟に比べ有意に線虫類

の体長が短く体長/体幅の値が小さかった厚岸の底質は、50 ϕ が特に大きい粗い底質であった (Fig. 2)。逆に 50 ϕ が小さかった横浜では体長/体幅の値が大きかった (Fig. 4)。粒径が小さく目の揃った細かい底質では、細長い体型の方が動きやすく、さらに横浜の干潟は還元的な環境であったことから、大型サイズの割合が高まったと推察された。本研究による解析結果とこれまでの知見から、50 ϕ に代表される底質の粒度組成の変化や酸素濃度および硫化物濃度といった化学的な物質の濃度変化が線虫類の体型やサイズ組成に影響すると考えられた。

線虫類の密度や形態的特徴が底質環境と関係することを利用し、個々の線虫類の体長および体幅から得られる湿重量の分布を表した Nematode biomass spectra (NBS) は環境指標として注目されている。¹¹⁾ Losi がイタリアの内湾で行った調査では、NBS の最も高いピークは調査定点の中で有機物量が最も多く酸素が不足する定点で観察され、その定点では、他の定点に比べ線虫類の体長の分布範囲が狭く大型の線虫類の割合が高く線虫類の多様性が低かった。NBS と同じように各調査干潟における線虫類の体長および体幅の分布の違いに着目し、12 の干潟毎に得られた線虫類の体長・体幅の平均値および生息密度から、各干潟の線虫類の湿重量を算出して比較すると、横浜で最も高く盤洲、厚岸および松島などの東日本の干潟で多かった。これらの干潟のうち松島および厚岸干潟は、有機物量、Chl-*a* および細菌量が多い干潟で、そのことから線虫類の密度が高くなったために湿重量も高くなったと考えられた。

一方、横浜や盤洲干潟は、環境要因による主成分分析では、泥分率が低く粒径が小さい目の揃った有機物量が少ない底質で、底質環境条件からは線虫類の生息密度は低いことが予測されたが、厚岸、松島に次いで生息密度が高く、特に横浜の干潟は還元的な環境であったことから、大型サイズの割合が高くなったために湿重量が高くなった。横浜および盤洲の干潟は底質中の泥分率が低いために乾泥あたりの有機物量は多くなかった。しかし、両干潟は東京湾に面しているため、干潟が属する海水中の有機物量を示す全窒素量 (TN) は他の干潟に比べて高かった。TN は無機態窒素と溶存態窒素および粒状態窒素の総計からなる。東京湾の湾奥部では無機態窒素の割合が高いが、湾中央部では溶存態窒素および粒状態窒素の割合が高くなる。³⁵⁾ 湾奥で河川から供給された栄養塩により増殖した植物プランクトンが湾中央部で分解された結果と考えられ、³⁵⁾ 湾中央部に近い横浜や盤洲干潟は、粒状態窒素を構成する植物プランクトン由来のデトリタスの供給が多い干潟と推察される。

横浜および盤洲の両干潟はいずれもマクロベントスの湿重量が多かった。12 干潟の主要なマクロベントスはアサリと多毛類で、マクロベントスの湿重量の多い干潟

ではその大部分がアサリで占められた (Fig. 6)。横浜および盤洲干潟における底質の有機物量や Chl-*a* は低かったが、東京湾に供給された栄養塩により増殖した植物プランクトンや植物プランクトンが分解されることで生産されたデトリタスを餌料として、濾過食者であるアサリが増殖したと考えられる。

本研究では、横浜および盤洲に限らず厚岸、松島などアサリを主体としたマクロベントス湿重量が高い干潟で線虫類の湿重量が高く、アサリ漁場干潟における線虫類の湿重量は同所に生息するマクロベントスの湿重量との間に高い正の相関関係が見出された。マクロベントス湿重量の高い割合を占めるアサリと線虫類の定量的な関係について報告はないが、海外の研究ではマクロベントスの中の多毛類および二枚貝とメイオベントスの動物群について実験的に検討した報告がある。底泥から篩を用いてマクロベントスを取り除いた対照区と *Abra alba* (リュウグウザクラと同じ属) の二枚貝や *Lanice conchilega* (ガンゼキフサゴカイと同じ属) の多毛類を加えた実験区を設定して 14 日間飼育した実験では、対照区では底質の線虫類の密度や多様性は低下したのに対し、実験区では加えたマクロベントスの生物攪拌により線虫類の密度や多様性が高くなり分布が下層まで広がった。³⁶⁾ このことからマクロベントスが生息することで線虫類の密度が増加し、マクロベントスが減少すると線虫類の密度も低下すると考えられ、マクロベントスが食物網のより小さな構成者の現存量を支えるために重要であることが示唆された。³⁶⁾ 他の実験では、対照区の底泥に対しオオノガイ *Mya arenaria* を加え (170–280 ind./m²) 1 か月飼育したところ、メイオベントスの密度は有意に増加したが *Cerastoderma glaucum* (ザルガイ科の貝) を加えて (450–610 ind./m²) 同様に実験した結果では有意な増加は認められなかった。³⁷⁾ また、エビ養殖場の底泥にハイガイ *Tegillarca granosa* を加えて飼育した実験では、底泥の環境が改善されメイオベントスの密度が高くなったことが報告されている。³⁸⁾ 線虫類の密度に関係するマクロベントスの生物攪拌以外の要因としては、アサリを含むマクロベントスによる排泄物や死んだマクロベントスがバクテリアによって分解されて生産された有機物の中には、線虫類に対して誘引作用がある物質があることが報告されており、³⁹⁾ 有機物によって誘引された線虫類は細菌やデトリタスを餌料として増殖すると考えられる。これらのことから、アサリ漁場干潟ではアサリを含むマクロベントスが活動することによって線虫類の増殖が促進されていると推察される。

日本全国の主要なアサリ漁場干潟において同時期に線虫類とマクロベントスを同時に調査した研究から、線虫類の生息密度と線虫類の形態的特徴に関係する底質環境が明らかとなり、有機物量および Chl-*a*、細菌量が多い

底質で線虫類の密度が高く、加えて粒度組成や ORP と
 言った物理的・化学的な環境の変化が線虫類の種組成に影
 響を与えるために体型組成が変化すると考えられた。さ
 らに、干潟の底質環境の違いによる線虫類の密度と形態
 の違いが反映された、線虫の体長・体幅および線虫類の
 密度から得られる線虫類の湿重量は、同じ干潟に生息す
 るアサリを主体とするマクロベントス湿重量と正の相関
 関係が認められた。アサリ等のマクロベントスによる生
 物攪拌などが線虫類の密度増加に寄与している可能性が
 示唆された。マクロベントスと線虫類相互の関係を検討
 することが今後の課題であるが、線虫類の現存量が高い
 と予測されるアサリ漁場干潟では、アサリを含むマク
 ロベントス現存量も高い可能性が示唆された。

謝 辞

本研究は水産庁委託事業「漁場環境生物多様性評価手法
 実証調査事業」において実施した。干潟調査にご協力いた
 だいた、瀬戸内海区水産研究所の重田利拓氏、中央水産
 研究所の澤山周平氏、黒木洋明氏、丹羽健太郎氏、増養
 殖研究所の石樋由香氏、渡部論史氏および茨城大学の阿
 部信一郎氏に厚く御礼申し上げます。

文 献

- Giere O. Meiobenthology. Springer-Verlag, Berlin, 1993; 328 pp.
- Wieser W. Die Beziehungen zwischen Mundhöhlen-gestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Arkiv for Zoology* (Ser. 2), 1953; 4: 439-484.
- Gee JM. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zool. J. Linn. Soc.-Lond.* 1989; 96: 243-261.
- 岡田浩明. 線虫類群集を利用して土壌の健康度を評価する. 化学と生物 2007; 45: 43-50.
- Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 1990; 83: 14-19.
- Okada H, Oba H. Comparison of nematode community similarities assessed by polymerase chain reaction denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) and by morphological identification. *Nematology* 2008; 10: 689-700.
- 玉井恭一. 第9節マクロベントスの分布と生産. 沿岸の環境圏, フジ・テクノシステム, 東京都. 1998; 244-250.
- Alves AS, Adao H, Ferrero TJ, Marques JC, Costa MJ, Patricio J. Benthic meiofauna as indicator of ecological changes in estuarine ecosystem: The use of nematodes in ecological quality assessment. *Ecol. Indic.* 2013; 24: 462-475.
- Semprucci F, Losi V, Moreno M. A review of Italian research on free-living marine nematodes and the future perspectives on their use as Ecological Indicators (EcoInds). *Mediterr. Mar. Sci.* 2015; 16: 352-365.
- Vanaverbeke J, Steyaert M, Vanreusel A, Vincx M. Nematode biomass spectra as descriptors of functional changes due to human and natural impact. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2003; 249: 157-170.
- Losi V, Moreno M, Gaozza L, Vezzulli L, Fabiano M, Albertelli G. Nematode biomass and allometric attributes as indicators of environmental quality in a Mediterranean harbor (Ligurian Sea, Italy). *Ecol. Indic.* 2013; 30: 80-89.
- 鳥羽光晴. アサリ資源の減少に関する議論への再訪. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2017; 83: 914-941.
- Folk RL, Ward WC. Brazos river bar: A study in the significance of grain size parameters. *J. Sediment. Petrol.* 1957; 27: 3-26.
- 佐藤善徳, 捧 一夫, 木全裕昭. 浅海の底質の強熱減量測定法の改善. 東海区水産研究所研究報告 1984; 123: 1-13.
- Hedges JI, Stern JH. Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids1. *Limnol. Oceanogr.* 1984; 29: 657-663.
- Wellburn AR. The spectral determination of chlorophyll-a and chlorophyll-b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *J. Plant Physiol.* 1994; 144: 307-313.
- Andrassy I. Die Rauminhalts und Gewichtsbestimmung der fadenwürmer (Nematoden). *Acta Zool. Hung.* 1956; 2: 1-15.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. Mixed effect models and extensions in ecology with R. Springer, New York, 2009; 574 pp.
- Bates D, Machler M, Bolker B, Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 2015; 67: 1-48.
- Tremblay A, Dalhousie University, Ransijn J, University of Copenhagen LMER Convenience Functions: Model Selection and Post hoc Analysis for (G) LMER Models. 2015.
- Ott JA. Determination of fauna boundaries of nematodes in an intertidal sand flat. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 1972; 57: 645-663.
- Yodnarsri S, Montani S, Tada K, Shibamura S, Yamada T. Is there any seasonal variation in marine nematodes within the sediments of the intertidal zone? *Mar. Pollut. Bull.* 2008; 57: 149-154.
- Blanchard GF. Overlapping microscale dispersion pattern of meiofauna and microphytobenthos. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1990; 68: 101-111.
- Pinckney J, Sandulli R. Spatial autocorrelation analysis of meiofaunal and microalgal populations on an intertidal sandflat: Scale linkage between consumers and resources. *Estuar. Coast. Shelf S.* 1990; 30: 341-353.
- Sandulli R, Nicola-Giudici MD. Pollution effects on the structure of meiofaunal communities in the Bay of Naples. *Mar. Pollut. Bull.* 1990; 21: 144-153.
- 板岡 睦, 玉井恭一. 広島湾におけるメイオベントスの群衆構造と富栄養化. 日本ベントス学会誌 1993; 45: 19-28.
- 辻野 睦, 吉田吾郎, 内田卓志. 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. 水産総合研究センター研究報告 2009; 4: 33-39.
- 辻野 睦, 内田基晴, 手塚尚明, 高田宜武, 阿部信一郎. アサリ漁場廿日市市前湾に生息する海産自由生活性線虫類の分布とサイズ組成. 日本ベントス学会誌 2017; 72: 1-11.
- 梅本祥平, 木村妙子. 三重県田中川干潟における自由生活性線虫類の組成と分布. 日本ベントス学会誌 2016; 70: 65-74.

- 30) Schratzberger M, Warr K, Rogers SI. Functional diversity of nematode communities in the southwestern North Sea. *Mar. Environ. Res.* 2007; **63**: 368–389.
- 31) Fleege JW, Grippo MA, Pastorick ST. What is the relative importance of sediment granulometry and vertical gradients to nematode morphometrics? *Mar. Biol. Res.* 2011; **7**: 122–134.
- 32) Soetaert K, Muthumbi A, Heip C. Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth related patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002; **242**: 179–193.
- 33) Jensen P. Nematode fauna in the sulphide-rich brine seep and adjacent bottoms of the East Flower Garden, NW Gulf of Mexico. IV. Ecological aspects. *Mar. Biol.* 1986; **92**: 489–503.
- 34) Jensen P. Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic free-living marine nematodes. *Oecologia* 1987; **71**: 564–567.
- 35) 鈴木昌弘, 小川浩史. 東京湾における夏季表層水中の有機態炭素・窒素・リンの分布. 沿岸海洋研究 2001; **38**: 119–129.
- 36) Braeckman U, Colen CV, Soetaert K, Vincx M, Vanaverbeke J. Contrasting microbenthic activities differentially affect nematode density and diversity in a shallow subtidal marine sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2011; **422**: 179–191.
- 37) Urban-Malinga B, Drgas A, Gromisz S, Barnes N. Species-specific effect of macrobenthic assemblages on meiobenthos and nematode community structure in shallow sandy sediments. *Mar. Biol.* 2014; **161**: 195–212.
- 38) Jikang S, Xia L, YaBo Z, Yongjian X. Effects of bivalve on meiofauna in the shrimp culture pond. *J. Fisheries of China* 2017; **41**: 1434–1442.
- 39) 松浦哲也. 線虫類の化学感覚と行動. 比較生理生化学 2006; **23**: 10–19.