肉食性枝角類ノロ(Leptodora Kindtii)の湖沼生態系食物網中での役割とその意義(総説)

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	CHANG,KWANG-HYEON 花里,孝幸
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	54巻2号
掲載ページ	p. 99-110
発行年月	2007年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

Bull. Plankton Soc. Japan 54(2): 99–110, 2007

日本プランクトン
学会報
© The Plankton Society of Japan 2007

肉食性枝角類ノロ (*Leptodora kindtii*) の湖沼生態系食物網中での役割とその意義（総説）

張　光玹[1)]* • 花里孝幸[2)]

[1)] 愛媛大学沿岸環境科学研究センター　〒790–8577 松山市文京町 2–5
[2)] 信州大学山岳科学総合研究所　〒392–0027 諏訪市湖岸通り 5–2–4

Ecological role of predacious cladoceran *Leptodora kindtii* in a lake food web: A review

Kwang-Hyeon Chang[1)] and Takayuki Hanazato[2)]

[1)] *Center for Marine Environmental Studies, Ehime University, 2–5 Bunkyo-cho, Matsuyama 790–8577, Japan*
[2)] *Institute of Mountain Science, Shinshu University, 5–2–4 Kogandori, Suwa 392–0027, Japan*
* *Corresponding author: E-mail: changkwang38@hotmail.com*

Abstract　Zooplankton studies are one of the major research themes in limnological studies since they play an important role as secondary producers in freshwater ecosystems. In particular, studies on environmental factors governing seasonal dynamics and spatial distribution of zooplankton communities being conducted actively. Predation by invertebrate predators is considered to be an important factor controlling the population dynamics of zooplankton in lake ecosystems. *Leptodora kindtii* is a large cladoceran with a body size often exceeding 10 mm, and is a typical invertebrate predator in eutrophic lakes. However, its feeding behavior is affected by prey body size and morphology, and consequently, *Leptodora* shows strong prey selectivity. Selective predation is considered to be factor structuring the zooplankton community. On the other hand, *Leptodora* itself is a preferred prey item for many fish species, and supports their growth. *Leptodora* is a typical summer species that builds up high abundances during summer and is adapted to a eutrophic environment. In the present study, we summarized the ecological characteristics of *Leptodora* as predator and a prey, and discussed its role in lake ecosystems. We also discuss the environmental factors controlling temporal and spatial distribution of *Leptodora* in these habitats.

Key words: *Leptodora kindtii*, invertebrate predator, zooplankton, prey-predator interaction, eutrophic lake

はじめに

動物プランクトンは二次生産者として湖沼生態系における食物網の中で中心的な役割を担っている（花里ほか 2001）ことから，湖沼における動物プランクトン群集の動態とそれを支配する環境要因を把握することは，湖沼生態系を理解するために欠かせない研究テーマである．湖沼における動物プランクトンの個体群密度や群集の種組成を制御する生物的環境要因として最も注目されてきたのが捕食影響である．湖沼に生息する魚類などの脊椎捕食者，あるいはカイアシ類，ノロ，フサカ幼虫，アミ類などを含む無脊椎捕食者は，種特異的な餌選択性を示すことから，彼らによる捕食は動物プランクトン群集の種組成を決定する重要な要因と考えられている (Brooks & Dodson 1965, Hanazato & Yasuno 1989, Mc-

2007 年 1 月 15 日受付，2007 年 8 月 15 日受理

Naught et al. 1999).

捕食性枝角類のノロは魚が多い富栄養湖によく出現し(McNaught 1993), 魚と共存しながら湖沼の複雑な食物網を構成する典型的な無脊椎捕食者である．体長が1 cmを超える大型枝角類であるノロは，日本にも数多くの湖沼に生息する（水野・高橋 1991）．小型動物プランクトンのワムシから大型の *Daphnia* まで幅広い餌を捕食すると同時に，ワカサギなどのプランクトン食魚類にとって重要な餌資源である（山岸 1974，花里ほか 2001）．したがって，ノロは富栄養湖生態系の食物網中で，小型植食性動物プランクトンと上位捕食者の魚を結びつける重要な役割をもった存在といえよう．

ここでは，さまざまな湖沼におけるノロの，捕食者して他の動物プランクトンに及ぼす影響，また，被食者として捕食者の魚との関係を扱ったこれまでの研究を総括し，ノロの湖沼生態系における役割について考察する．

ノロの形態的特徴と生活史

ミジンコ目（枝角目），ノロ科(Leptodoridae)に属するノロ（*Leptodora kindtii*; 最近同意語として‘*kindti*’が混用されているが，国際動物命名規約による正しい種名は *Leptodora kindtii* (Focke 1844) (Olesen et al. 2003)である）は，他の枝角類と異なる特徴的な形態をもつ(Fig. 1)．すなわち甲殻が退化し胴部と胸部が露出している．この特徴はオオメミジンコ科(Polyphemidae)にも見られ，分類学的にノロは，オオメミジンコの近縁種と考えられる（水野・高橋 1991, Olesen et al. 2003）．また，約500個の個眼で構成されている大きな複眼が頭部の前端にある(Wolken & Gallik 1965)．複雑で大きな目をもつという特徴から，ノロは視覚に依存して餌を捕獲すると考えられたが，解剖学的見地から考えると物を識別するという視覚機能は果たしていないと思われる(Nilsson et al. 1983, Browman et al. 1989).

ノロは単為生殖を行うことで増殖する．誕生時の体長約2 mmの幼体は7回の脱皮を経て成体になり，最大でおよそ14〜18 mmの体長にまで成長する．水温17.5℃の場合，体長約2 mmの幼体が6 mmの成体に成長するまでには17日を要する(Vijverberg & Koelewijn 2004)．しかし，水温が下がる秋になると雄が出現し，有性生殖によって耐久卵（休眠卵）がつくられる．*Daphnia* などのミジンコが厚い甲殻に包まれた黒い耐久卵を生産するのに対し，ノロの耐久卵は無色透明で，うろこのような薄い皮におおわれている(Herzig 1985, Akeret 1995).

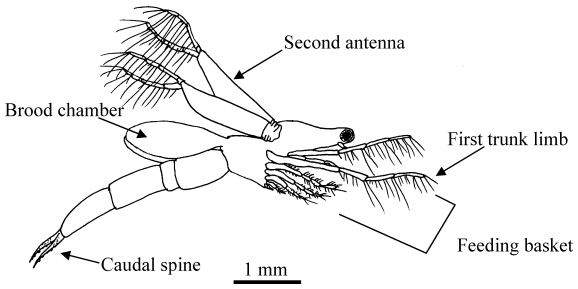

Fig. 1. Morphology of *Leptodora kindtii*.

ノロの遊泳・捕食行動と摂餌選択性

ノロは大きな第2触角をもち，それを利用して水中をゆっくりと遊泳する．その速度はおよそ5〜28 mm・s^{-1}である(Browman et al. 1989)．このような泳ぎ方は魚に見つかりにくいように適応した結果であると考えられる（花里 1998）．しかし，ノロの泳ぎを詳しく観察すると，その遊泳には二つの異なるパターンがある．ゆっくりと遊泳を続けるパターンと，前進と停止を繰り返すパターンである．後者は周辺の餌を発見するための遊泳パターンであると考えられている(Browman et al. 1989)．ノロはこのように水中を泳ぎ続け，遭遇した餌を獲得する．第1〜6胸脚は‘feeding basket’を形成し(Fig. 1)，それを用いて餌を捕獲する．第1胸脚には機械受容器をもち，近づいた餌生物が放つ振動を感じ取る．第1胸脚などを用いて認知した餌をfeeding basketに誘導し，その中に閉じ込める．ノロはfeeding basketに閉じ込めた餌から体液を吸い込む吸血型の捕食者であると言われている．ただし，ワムシのような小型の餌では，その全部が飲み込まれる場合がある(Browman et al. 1989, Herzig & Auer 1990)．ミジンコもろ過肢毛や尾爪のような細かい体の部分は摂食される(Branstrator & Lehman 1991)．このように，ノロは体液だけでなく固い甲殻を除いた他の柔らかい部分を捕食した後，残った部分を捨てるのである．

ノロの餌はワムシ類，枝角類，カイアシ類，仔魚など，幅広い．ノロの幼体はバクテリアや植物プランクトンなどを主な餌にするが(Moshiri et al. 1969)，生まれた直後の幼体や体長3 mmの小型個体はワムシ類や枝角類を攻撃し，捕食するとの報告もある(Mordukhai-Boltovskaia 1958, Herzig & Auer 1990)．つまり，小型のノロは雑食性であるが，体長が4〜5 mmに達すると主に肉食性となる．

ノロは強い餌選択性を示すが，ランダムに遭遇した餌

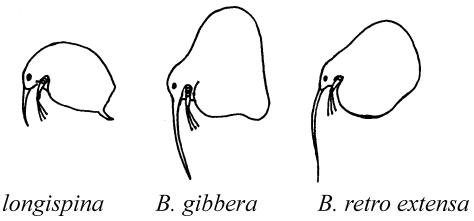

Fig. 2. Various morphology of *Bosmina* species in Swedish lakes (Redrawn from Hellsten et al. 1999).

生物の中からより捕獲や摂取しやすい餌が選択された結果である．すなわち，受動的選択性である (Browman et al. 1989)．ノロの餌選択性は餌を捕まえて摂食を行う器官である feeding basket のサイズの影響を受け，そのサイズは体長に依存する．Feeding basket のサイズは体長 2 mm のノロで約 0.4 mm だが，体長が 9 mm まで成長すると，1.4 mm に達する (Manca & Comoli 1995, Branstrator 1998)．Feeding basket のサイズは摂食可能な餌サイズを物理的に制限するため，小型のノロはより小型の餌を選択的に捕食し，体長が大きくなるにつれ捕食できる餌の最大サイズが大きくなる．したがって，餌生物の体長はノロに選択されるか否かを決定する重要な要因となる．たとえば *Daphnia* 属の場合，体長がノロの feeding basket のサイズの 3 分の 2 を超えると捕食される確率は急激に低下する (Havel 1985)．すなわち，体長が 1 mm を超えると，ノロに捕食される危険性は低くなる．

餌生物の体長だけでなく，餌生物の形態もノロの餌選択性に影響を及ぼす．ノロは捕まえた餌を feeding basket に閉じ込め，柔らかい部分を摂取できるよう餌を扱う．したがって，餌生物がより扱いにくい形態，または刺のように捕食を妨害する形態をもっていると，ノロの捕食率を効果的に下げることができる．このような形態によるノロに対する防御メカニズムは，ノロの主な餌生物である *Bosmina* 属でよく知られている．形態が異なる 3 種の *Bosmina* (Fig. 2) に対するノロの捕食成効率を比較すると，*B. longi-spina* に対する捕食成効率が最も高かった (Hellsten et al. 1999)．第 1 触角が長く，背中が突出した形態をもつ *B. gibbera* と *B. retro extensa* は，ノロに捕まっても途中で feeding basket から脱出できる確率が高くなり，その結果ノロの捕食成効率が低下する．ノロの餌選択性に影響を与えるもう一つの要因として，餌生物の遊泳速度がある．ノロは機械的受容器を用いて近距離で餌の存在を感知するため，ノロが感知できる範囲外に速い速度で逃げるという行動は最も効果的な防御手段である．カイアシ類は，速いスピードでジャンプしてノロの攻撃可能範囲から逃れることができる (Browman et al. 1989, Herzig & Auer 1990)．

上述した餌生物の重要な防御手段としての体長，形態および遊泳速度は，同一種の餌生物でも成長に伴って変化する．一般的に，成長とともに体長が増加し，泳ぐ速度も速くなる．したがって，ノロの捕食成功率，または餌選択性は，餌個体が幼体か成体かで異なる．*Daphnia* の場合，幼体より成体の遊泳速度（ノロの攻撃に反応した逃避時のスピード）が速いため，成体に対するノロの捕食成功率は著しく低下する (Browman et al. 1989)．湖沼の動物プランクトン群集に見られるように，競争関係にある複数の個体群が同一の捕食者による捕食影響を受けている場合には，より食べられにくくすることである生物種が他の生物種との競争関係で有利な立場になることができる (Jeffries 1988)．したがって，ノロの選択的な捕食によって生じる動物プランクトン個体群間の競争関係の変化は，動物プランクトン群集の種組成やその季節変動に大きな影響を及ぼすことになる．

一方，捕食者にとっては，どんな生物個体がより良い餌になるのかが重要なことである．餌生物の良し悪しは，ノロがその生物を捉えて食べるために費やす探索時間や処理時間に対し，食べた餌生物からどれだけのエネルギーを得るかによって決まる．Branstrator (1994, 1998) は，3 種の餌動物プランクトン (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia*) を用いて，ノロがそれらの餌生物を摂食して獲得するエネルギーの量と摂食にかかる時間を比較し餌の利益度 (prey profitability) を計算した．それは，餌生物の構成成分の中でリン濃度が比較的正確に測定できることに着目し，放射性同位元素で標識したリンを含んでいる各餌動物プランクトンに対してノロが単位時間当たりに取り込んだリンの量を摂取したエネルギー量として計算し比較したものである．その結果，調べた 3 種はすべてノロにとって有益な餌であった．餌のサイズが増大するにつれ摂食にかかる処理時間も増加したが，餌から摂取するエネルギー量は増加した．しかし，その利益度には単純に餌のサイズや処理時間の長さだけでは説明できない種特異性が存在した．たとえば，種間の利益度を比較すると *Bosmina* の場合が他生物種に比べて有意に高かった．

このように，餌選択性を考慮すれば実際のフィールドでどんな生物種がノロに選択的に捕食されるのか，また，どんな生物種がノロに捕食されにくいのか，が推測できる．しかし，その選択性は相対的であり，餌生物群集の種組成によって異なってくる．ノロのような泳ぎながら出会った餌を攻撃し，捕食するタイプ (cruise type)

の捕食者では，餌密度もその餌選択性に影響することになる (Herzig & Auer 1990).

湖沼の動物プランクトン群集に対するノロの捕食影響

湖沼生態系における捕食者としてのノロの役割を理解するためには，まず，ノロが何をどのくらい食べ，その餌生物種の個体群の季節変動にどの程度影響を及ぼしているのかを把握しなければならない．しかし，実際にフィールドでノロによる捕食影響を調べることは困難である．前述したように，ノロは餌生物の硬組織を摂取しないので胃内容物が分析できないためである．ノロの現場での摂食率は，餌生物の生産量や死亡率の時間変動から間接的に推定するか，室内実験で得た摂食率を現場のノロ個体数に乗ずることによって推定するのが一般的である．ノロの摂食率を測定するため，Hillbricht-Ilkowska & Karabin (1970) は，湖に隔離水界を設置し，さまざまな個体群密度のノロを添加したときの餌生物種の現存量変化を解析した結果，ノロは 17℃では自身の生産量の 30%に相当する餌を 1 日当たり摂食することが示された．Herzig (1995) は摂食率が水温だけでなく餌生物の個体群密度によって変化することを考慮し，Herzig & Auer (1990) がさまざまな水温と餌生物個体密度を用意して行ったノロの捕食実験結果を分析し，次のようなノロの摂食率を推定する計算式を得た．

$$PR = -0.5005 + 0.352 \times WT + 0.016 \times PD$$

ここで，PR は摂食率 (predation rate; prey inds. *Leptodora*$^{-1}$d^{-1})，WT は水温 (℃)，PD は餌密度 (inds. l^{-1}) である．このように，間接的にでもノロの摂食率がわかれば，湖沼における動物プランクトン群集に対するノロの捕食影響を推定できる．これまで報告されたさまざまな湖沼における動物プランクトン分類群に対するノロの捕食影響を Table 1 にまとめた．ただし，多くの湖沼でノロの個体群密度は季節的に大きく変動するため，枝角類に強い捕食影響を与えるのはノロの密度がピークに達する夏に限られている．

枝角類個体群に対し，ノロは直接的な捕食影響を及ぼすと同時に，自らが放出する化学物質を介して間接的な影響も及ぼす．多くの動物プランクトン種は捕食者が放出する化学物質に反応し，その捕食者からの被食率を低下させるさまざまな防御形態を作り出す（花里 1994）．この捕食者の化学物質は，主にそれを受け取る側の被食者に被食率の低下という利益を与えることから，カイロモン (kairomone) と呼ばれている (Brown et al. 1970)．このように捕食者の存在に応じて季節的に形態を変化させる防御メカニズムは誘導防御形態戦略と呼ばれ，とくに *Daphnia* とフサカ幼虫，*Bosmina* とカイアシ類の間でよく知られている (Kerfoot 1987, Hanazato 1991)．枝角類がもつこの防御メカニズムは，ノロに対しても例外ではない．Lake Östersjön に生息する *Bosmina coregoni* はノロが出現する時期とそれ以外の時期で形態が著しく異なる (Hellsten & Stenson 1995). *B. coregoni* はノロを飼育していた水に反応し，第 1 触角を伸ばすと同時により突出した背中をもつ形態に変化する (Lagergren & Stenson 2000; Fig. 3)．その変化した形態は，ノロに捕獲され処理されている最中に *B. coregoni* の脱出可能性を高めることで捕食される確率を低下させる効果がある (Hellsten et al. 1999). *Daphnia* 属ではノロのカイロモンに反応した形態変化は知られていなかったが，Tanner & Branstrator (2006) は，*Daphnia mendotae* Birge を複数世代にわたってノロを飼育していた水にさらすことによって，より防御的な形態（より広い頭部面積）をもつ個体が生まれることを明らかにした．

諏訪湖に生息している *Bosmina fatalis* は季節的に形態を変化させるが，その形態変化はノロのカイロモンによって誘導されることが室内実験によって明らかにされた (Chang & Hanazato 2002, Sakamoto et al. 2006)．すなわち，*B. fatalis* は，ノロを飼育していた水で飼育されると吻と殻刺を伸ばし，その形を防御的なものに変えたのである (Fig. 3)．二つの形態タイプ（通常の形態，防御形態）の *B. fatalis* を室内実験でノロに曝した結果，長い吻と殻刺をもった形態はそうでない形態に比べ，より高い生存率を示した．したがって，*B. fatalis* はその形態変化によってノロの捕食を効果的に低下させることが明らかにされた．しかし，同じく諏訪湖に生息する *B. fatalis* の競争種である *B. longirostris* は，ノロに対して形態反応を示さない．諏訪湖におけるこれら 2 種の *Bosmina* 個体群の季節変動を観察すると，*B. fatalis* がノロの個体群密度が高い夏に優占するのに対し，*B. longirostris* はノロが出現しない春と秋に優占した (Chang & Hanazato 2003)．この 2 種の個体群変動に及ぼすノロの捕食影響を室内メソコスム実験を用いて群集レベルで確かめた結果，ノロの捕食は *B. longirostris* の個体群密度を選択的に抑制し，2 種の優占度の入れ替わりを促進するのに重要な役割を果たしていることが示された (Chang & Hanazato 2004a)．したがって，ノロが放出するカイロモンを介した種特異的な「被食者－捕食者」間のケミカルコミュニケーションが，諏訪湖における 2 種の *Bosmina* 個体群の季節変動を制御する重要な

Table 1. The density of *Leptodora* and its predation impact on zooplankton populations in various habitats.

Lakes	*Leptodora* density	Prey species	Predation rate	Method of predation rate calculation	References
Sulejow Reservoir (Poland)	2–6 inds. l^{-1}	*Daphnia cucullata*	Consumption of 2–10 inds. d^{-1} (10–51% *Daphnia* biomass)	Estimated based on field data	Wojtal et al. (2004)
Slapy Reservoir (Czech Republic)	Max. 10000 inds. m^{-2}	*Daphnia galeata* *Bosmina longirostris*	*Leptodora* predation accelerate the decline of both species	Estimated based on field data	Pichlová & Brandl (2003)
Lake Hiidenvesi (Finland)	Max. 803 inds. m^{-3}	*Daphnia cristata*	Consumption of 90% of cladoceran biomass	Estimated based on field data	Uusitalo et al. (2003)
Lake Donghu (China)	Max. 1.78 inds. l^{-1}	Various cladocerans	Consumption of 0.04–2.48% of cladoceran biomass	Estimated based on field data	Xie et al. (2000)
Lake Tjeukemeer (The Netherlands)	Max. 3.5 inds. l^{-1}	*Ceriodaphnia pulchella*	Selective predation on adult *Ceriodaphnia* induces lower birth rate	Field observation	Boersma & Vijverberg (1996)
Neusiedler See (Austria)	500–2000 inds. m^{-3}	*Diaphanosoma mongolianum* (juvenile)	Elimination of 25–45% of *Diaphanosoma* (juvenile) density	Field observation and experiment	Herzig (1995)
Lake Michigan (USA)	Max. 5000 inds. m^{-2}	*B. longirostris*	Major source for *Bosmina* mortality	Gut contents analysis	Branstrator & Lehman (1991)
Lake Vechten (The Netherlands)	Max. 0.5 inds. l^{-1}	*Daphnia hyalina* *D. cucullata*	Consumption of max. 5 inds. d^{-1} (accounted for most of mortality of juvenile *Daphnia*)	Estimated based on field data	Hovenkamp (1990)
Lake Taltowisko (Poland)	Mean 0.39 gm^{-3}, About 500 inds. m^{-3}	Various cladocerans	Maximum 50% elimination of the cladoceran production	Field experiment	Karabin (1974)
Lake Mikolajskie (Poland)	Max. 1200 inds. m^{-3}	Various cladocerans	15–43% of cladoceran production	Field experiment	Hillbricht-Ilkowska & Karabin (1970)
Sanctuary Lake (USA)	Max. 4.2 inds. l^{-1}	Various cladocerans	43% of cladoceran production	Estimated based on field data	Cummins et al. (1969)
Canyon Ferry Reservoir (USA)	Max. 45 inds. m^{-3}	*Daphnia schodleri* *D. galeata mendotae*	Removal rate 0.05 g C m^{-2} d^{-1} (33% of *Daphnia* net production)	Population model (based on field and laboratory data)	Wright (1965)

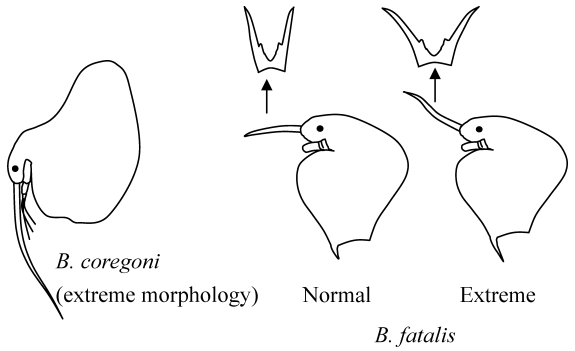

Fig. 3. Two *Bosmina* species which change their morphologies in response to the presence of *L. kindtii*. Antennules of *B. fatalis* were drawn as view from top.

要因として働いているものといえる（張・花里 2003）．

ノロが餌生物に形態変化を誘導するのとは逆に，餌生物のサイズに依存してノロの形態が変化するとの報告もある．ノロの餌選択性に関わる最も重要な要因は feeding basket のサイズである．Abrusán (2003) は，潜在的な餌である枝角類の平均サイズが大きくなるのに伴って，ノロの feeding basket も大きくなると報告した．しかし，その変化が遺伝的差異から生じるのか，あるいは環境の変化に反応した表現型の可塑性なのか，詳しいメカニズムについてはまだ不明である．

被食者としてのノロ

ノロは湖沼生態系における食物網の中の重要な捕食者であると同時に，プランクトン食魚にとっての重要な餌資源でもある．多くの魚は視覚で餌生物をとらえ，より大きな餌を選択的に捕食する傾向がある (O'Brien 1979)．大きな体をもつプランクトンであるノロにとって，その透明な体は魚の捕食を避ける防御手段であると考えられる．しかし，巨大な複眼をもっているため魚の捕食圧から完全に逃れることはできない．その複眼は魚に目立つため，ブルーギル (*Lepomis macrochirus*) は *Daphnia* よりもノロを優先的に選択することが知られている (Branstrator & Holl 2000)．キュウリウオ科 (*Osmerus eperlanus*)，コレゴヌス科 (*Coregonus* spp.)，シラウオ科 (*Neosalanx pseudotaihuensis* Zhang)，コイ科 (*Pelecus cultratus*)，ペルカ科 *Stizostedion lucioperca* の稚魚なども優先的にノロを選択する (De Bernardi & Giussani 1975, Boersma et al. 1996, Liu & Herzig 1996, Branstrator & Holl 2000, Palmer et al. 2001, Liu 2001, Peterka et al. 2003)．日本に広く分布するワカサギ (*Hypomesus transpacificus*) もノロを選択的に捕食する (Chang et al. 2005)．また，ノロは餌資源として稚魚の成長に不可欠な存在である．諏訪湖のワカサギの場合，体長 2 cm 以下の稚魚の胃内容物は，その 40%がノロで占められている (Chang et al. 2005)．ペルカ科の魚の稚魚にとっても，ノロは胃内容物の 40%を占める重要な餌資源である (Frankiewicz et al. 1997, Uusitalo et al. 2003)．

ノロは魚に積極的に捕食されるにもかかわらず，多くの湖沼で魚と共存している．魚の捕食はノロの個体群密度を制限する要因にはなるが，その生息地からノロを完全に排除することはできないようだ．それは，ノロが発達させた魚の捕食に対抗するさまざまな戦略に起因する．まず，1 cm にも達する大きなサイズにもかかわらず透明な体をもつことである．色のついた甲殻で全身を包んでいる他の枝角類とは対照的に，ノロはその甲殻を退化させることで透明な体を維持している．次に，ノロが生息地内の空間分布を変えることで魚の捕食による死亡率を軽減することである．魚の高い捕食圧を受けている枝角類に一般的に見られる生存戦略として，日周鉛直移動 (diel vertical migration) がある．これは，魚の捕食圧が高い昼間は，魚が捕食行動を行うために必要な光や酸素条件が不十分な深層に分布し，魚の捕食活性が低くなる夜に摂食活動を行うために餌生物の多い表層に上昇するという行動である (Lampert 1989)．ノロもまた昼間は湖の表層を避けて深層に分布し，夜間に表層へ上昇する (Wells 1960)．とくに，より魚に捕食される危険性が高い大型のノロほど昼間により深く潜る．深い湖では，昼間は主に 10〜20 m の水深に分布することが報告されている (Enz et al. 2001, Palmer et al. 2001)．魚から逃げる場所が少ない浅い湖では，昼間は湖底近くに分布している (De Nie et al. 1980, Branstrator & Holl 2000, Chang & Hanazato 2004b)．

水平的に見ると，沿岸帯ではノロ個体群密度が低く，沖帯に高密度で分布することが多い (Smiley & Tessier 1998, Xie et al. 2000, Wojtal et al. 2003)．それは，沿岸の水草帯に生息する稚魚や無脊椎捕食者による高い捕食圧から逃れるためと考えられる．しかし，沖帯に生息するプランクトン食魚の個体群密度が高くなることによって沿岸より沖帯における捕食圧が高く，しかも鉛直移動によってその捕食圧を避けることができない浅い湖沼では，ノロは昼間は沖帯から沿岸の水草帯に逃げこみ，夜にはまた沖帯に出る日周水平移動 (diel horizontal migration) を行う場合もある (Alajärvi & Horppila 2004)．このようなノロの日周鉛直移動や日周水平移動は，沖帯におけるノロの個体群密度を日周期で変動させ

る．とくに浅い湖沼では，ノロは昼間は湖底直上に分布し，夜間に水中に出現するため，昼間の水中のノロの密度は実際の個体群密度より過小評価されることになる．一般的に，動物プランクトンの調査は昼間行われることが多い．また，プランクトンネットや採水器で湖底直上に存在する動物プランクトンを採ることはきわめて困難である．したがって，浅い湖では昼間採集したサンプルからノロの個体群密度を推定した場合，捕食者としてのノロの役割を過小評価してしまう可能性が高い．諏訪湖においてノロの個体群密度の昼夜差を 2 年間調査した結果，夜の個体群密度は昼間のそれに比べ 2 倍近く高いことがわかった (Chang & Hanazato 2004b)．したがって，昼間のサンプルに基づいてノロの捕食影響を考えると，実際の捕食影響の半分になってしまうことになる．

湖沼に生息する動物プランクトンにとってノロは捕食者であり，その分布パターンは他の動物プランクトンの分布に大きな影響を与える．すなわち，ノロの存在が他の動物プランクトンの鉛直移動や水平移動を起こす原因となる場合もある．湖におけるノロの水平分布パターンに依存して，ミジンコ (*Daphnia*) が昼夜の分布パターンを変えることが報告されている (Wojtal et al. 2003, Alajärvi & Horppila 2004)．しかし，ノロや枝角類の分布がいつも「捕食―被食関係」によって決定されているわけではない．魚とノロは同一の生息地において，同様な分布パターンを示す場合もある (Urabe 1990)．また，ノロとミジンコが同じ分布パターンを見せるという報告もある (Żurek 1989)．このように湖によって異なる分布パターンが見られる理由は，生息地における餌生物の密度と分布，光や酸素条件など，さまざまな環境条件が総合的に関わっているからである (Burks et al. 2002)．

ノロの地理的分布と生息地における個体群密度の季節変動およびその制限要因

ノロの地理的分布を制御する環境要因には，魚の存在，他の無脊椎捕食者（フサカ幼虫）の存在，餌となる動物プランクトン種の個体群密度（ノロの密度と正の相関をもつ）などがある (Campbell & Knoechel 1990, McNaught 1993)．これまで報告された結果を総合的に考えると，ノロはプランクトン食魚の個体群密度が高い富栄養湖によく生息している．富栄養湖では，高い一次生産力によって魚の密度が高い場合が多い．魚の捕食によって大型ミジンコの増殖が抑制され，ノロが効率よく捕食できる小型ミジンコが優占することになる．また，高い魚の捕食圧によって，フサカなど他の無脊椎捕食者の個体群が制限される．つまり，ノロにとって富栄養湖という生息環境は，魚からの捕食リスクを豊かな餌条件が補償しており，さらに他の無脊椎捕食者が少ないことによって捕食や競争が緩和され，結果的にノロ個体群を維持させていると考えられる．

湖沼の富栄養化がもたらすノロの生存にとっての好条件には，高密度の植物プランクトンによる透明度の低下と底層における貧酸素層の発達もある．すなわち，湖沼の富栄養化によって，魚の摂食活動に欠かせない十分な光量と高い酸素濃度という条件が満たされない場所が生じるということである．この条件は，富栄養化が進み，夏に大量のアオコが発生している諏訪湖における光条件とノロの鉛直分布パターンの相互関係から類推することができる．Fig. 4 に，諏訪湖の光条件を示す透明度（セッキ深度）とノロの平均分布水深の関係を示す．アオコを中心とした植物プランクトン密度の上昇は，湖の透明度を下げる．透明度が低くなるほど，ノロの分布水深は浅くなる．すなわち，より水面近くに分布することになる．逆に，透明度が上がって，より深い水深まで光が届くようになると，ノロの分布は湖底近くに制限されることになる．このことから，湖沼における光条件がノロの水中の活動範囲を強く制限すると考えられる．このような光量に依存したノロの分布水深の変化は，魚の捕食から逃げるために適応したノロの生存戦略と考えられる．

ノロは「夏の種」といえる．それは，ノロが出現する時期がおよそ夏の 6 月頃から秋が始まる 9 月，10 月頃までだからである．ノロは，夏の高水温 (20～25℃) に適

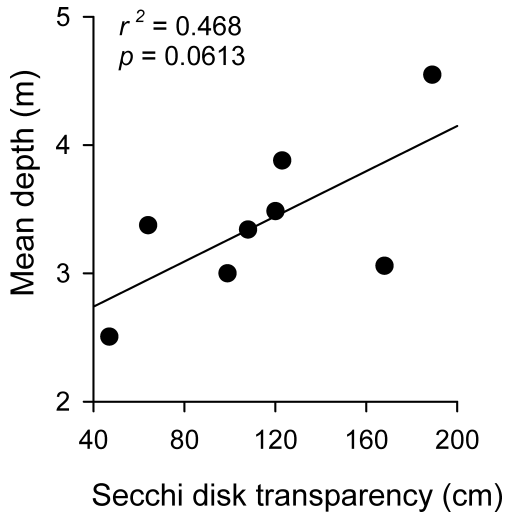

Fig. 4. The relationship between mean depth (m) of *L. kindtii* and the Secchi disk transparency (cm) (Data from Chang & Hanazato 2004b).

応している反面，低水温 (5〜15℃) はノロの個体群増殖に適切ではないと考えられる．その根拠としては，1) 室内実験で示された水温 15℃以下での高い死亡率 (Garton et al. 1990)，2) 室内実験で示された高温 (25℃) での短い卵発生時間と速い成長速度 (Vijverberg & Koelewijn 2004), 3) フィールドで見られた現象として，水温が 20℃以下に下がると雄の割合が増加し，耐久卵を作ること (Karabin 1974)，などが挙げられる．したがって，水温の変動は，ノロの出現時期をコントロールする重要な要因の一つである．

もう一つの要因として無脊椎捕食者による捕食影響が考えられる．Campbell & Knoechel (1990) と McNaught (1993) の北アメリカにおけるノロの地理的分布調査によって，フサカ幼虫の存在がノロの分布を強く制限していることが示された．ノロは固い甲殻が退化し，柔らかい体をもつ．そのため，無脊椎捕食者に対する防御能力は，固い甲殻をもつ *Bosmina* や *Daphnia* など他の枝角類に比べ，顕著に低いと思われる．したがって，無脊椎捕食者の存在はノロの季節変動に大きな影響を及ぼす可能性がある．同一の生息地に共存し，ノロ個体群の季節変動に影響を及ぼす可能性がある無脊椎捕食者には捕食性カイアシ類がいる．ノロとカイアシ類が共存している湖沼の場合，その 2 種が優占する時期が異なり，ノロが夏に出現するのに対しカイアシ類は春や秋に出現する傾向のあることが多く報告されている (Branstrator & Lehman 1991, Chang & Hanazato 2003, Uusitalo et al. 2003)．Mordukhai-Boltovskaia(1958) は，カイアシ類がノロを捕食することを室内実験で確認し，ノロ成体（体長 4〜6 mm）に対する *Macrocyclops albidus* の摂食率が 5 inds. d^{-1} に達することを示した．一方，*M. albidus* に対するノロの捕食は確認されず，これらのことから *M. albidus* がノロの重要な捕食者であり，その捕食が湖沼におけるノロの水平分布を制限する重要な要因になっている可能性が示唆された．しかし，その後，湖沼における「カイアシ類—ノロ」の捕食—被食関係に関する詳しい研究結果はまだ報告されていない．その理由の一つは，ノロもカイアシ類も餌生物の体液や体の柔らかい部分を食べる捕食者であり，捕食した後の痕跡を胃内容物の解析などによって確認することが難しいことによる．Chang & Hanazato (2005) は室内捕食実験でカイアシ類 (*Mesocyclops* sp.) のノロに対する捕食行動を調べ，*Mesocyclops* sp. は体長 4 mm 以下の小型のノロ，とくに幼体のノロに対して高い捕食効率をもつことを示した．ノロの摂食に要した餌処理時間や捕食成功率を考慮すると，*Mesocyclops* sp. は *Bosmina* や *Daphnia* と同等の効率でノロを捕食すると考えられる．しかし，制約された室内空間で見られたカイアシ類の捕食行動がさまざまな餌生物種が混雑している実際のフィールド条件でも見られるものか，今後の検討課題である．

以上のことを総括すると，さまざまな生息地におけるノロの季節変動パターンには，出現および高密度を示す時期が夏に限られているという強い季節性が認められる．これは，夏がもたらす高餌密度，低い無脊椎捕食者の捕食圧，魚の捕食からの避難所 (refuge) の存在などの好条件期に出現しようとする，ノロによる進化的に安定した周期性の創造の結果であるのかもしれない．

これからのノロ研究：湖沼食物網動態における ノロの役割と環境問題

ノロの幼体は雑食性であり，動物プランクトンだけではなく植物プランクトンも餌として利用するギルド内捕食者である．また，ノロと魚の関係も，捕食者と被食者が同じ資源を利用するギルド内捕食関係である (Hart 2002)．このようなギルド内捕食の食物網中における役割や食物網の動態に及ぼす影響についてはまだ議論が続いている．とくに食物網の動態や安定性に対するギルド内捕食の影響—系を不安定化させるか，または安定化させるか—については結論が出されていない（難波 2001）．ただし，ノロの場合，富栄養湖の食物網の安定性に寄与していることが報告されている．Lunte & Luecke (1990) は野外隔離水界で行った実験結果を基に，魚の密度変化による「魚—ノロ—*Daphnia*」の変動を食物網モデルで予想した．その結果，ノロは魚によって *Daphnia* よりも選択的に捕食されると同時に *Daphnia* を捕食しているため，*Daphnia* の個体群密度は魚個体群密度の変動にかかわらず安定化すると予想された．すなわち，魚の個体群密度が高いとノロに対する捕食圧が増大し，これによって相対的に *Daphnia* に対する捕食圧が緩和される．逆に，魚の個体群密度が減るとノロの個体群が増加し，*Daphnia* 個体群を制限することになる．したがって，ノロは魚類捕食者の植食性動物プランクトンに対する捕食圧を緩衝し，植食性動物プランクトンの個体群動態を安定化させていると考えられる．

これまでの捕食者および被食者としてノロと他の生物種とのさまざまな相互作用のメカニズムに関する研究は，フィールド観察から類推されたものが多く，詳しい室内および野外実験結果は少ない．それは，ノロの飼育が難しく，飼育によって実験に十分なノロ個体群を確保

することが困難だからである．ノロの小型メソコスム水槽 (20 l) を用いた動物プランクトン群集に対するノロの捕食影響実験 (Chang & Hanazato 2004a) や飼育個体を用いたノロの基本的な生態に関する研究 (Pichlová et al. 2004, Vijverberg & Koelewijn 2004) の成果が出たのは，ごく最近のことである．したがって，食物網の中のノロの役割や他生物種との相互関係については，これから実験的な解析を含めた詳しい検討がなされるものと期待される．

最近，安定同位体比を測定することによって食物網の構造を解析する研究が水圏生態系において盛んに行われている．「食う–食われる」関係で窒素・炭素の同位体比が変動することから，捕食者の栄養段階の推定や生物種間の「食う–食われる」関係を定性的に判断することができる（土居 2003，吉岡 2006）．ノロは，その安定同位体比から湖沼生態系における食物網の中での二次消費者としての位置が確認されている (Yoshioka, et al. 1994, Doi et al. 2006)．しかし，動物プランクトンの餌だけでなく魚の排泄物なども餌として利用していることも報告されていることから (Grey et al. 2004)，生息地によってはその位置が異なる可能性もある．ノロの餌選択性の定量的な分析が難しいという問題はあるが，安定同位体分析方法は，ノロのように胃内容物の解析が困難である無脊椎捕食者の食性や食物網の中での役割とその季節的変動をより詳しく理解するための重要な情報を提供してくれると期待される．

湖沼生態系に関わる大きな環境問題として，富栄養化と地球温暖化がある．富栄養化は 1960～1970 年代に多くの湖で著しく進み，今でも多くのところでその問題は解決されていない．富栄養化による植物プランクトン生産量の増加は，湖沼生態系の食物網構造に大きな変化をもたらす（花里 2004）．前述したように，富栄養化による湖沼生態系の変化はノロに適した環境を提供することになる．一方，地球温暖化がもたらす大きな環境変化に水温の上昇がある．それは，湖の平均水温を上昇させるとともに最低水温も上昇させ，水温の高い期間を延長させる．すなわち，早い春や遅い秋の訪れを招く．地理的には寒い地域が縮小され，暖かい地域が広がる．その温度の変化は，さまざまな生物個体群の季節変動や地理的分布に大きな影響を及ぼすと考えられている (McCarty 2001, Walther et al. 2002)．富栄養湖に主に生息し，夏の高水温に適応しているノロの生態を考えると，富栄養化や温暖化による環境変化はノロの分布域を拡大させる可能性が高い．

ノロを含むミジンコが生息地を拡大させるメカニズムはまだ明瞭に知られていないが，生産された耐久卵が水鳥や人間，あるいは魚を介して新たな水域に移動すると考えられている（花里 1998）．北アメリカにおけるノロの地理的分布パターンから考えると，現在の生息地から新しい生息地へのノロの拡散率は高くはないが，いったん新しい生息地に侵入するとすばやく定着する．安定した後は，生息地の動物プランクトン群集に大きな影響を及ぼす．事実，侵入したノロの選択的捕食影響によって動物プランクトン群集の種組成や季節変動が大きく変わったことが報告されている (McNaught et al. 2004)．したがって，富栄養化と地球温暖化という環境変動はノロが地理的な分布域を広げ，生息地内での出現期間を長くするものと予想される．人間活動に伴うさまざまな環境変化は，ノロを介した生物間相互作用を通じて湖沼生態系における食物網の構造や季節変動に大きな影響を及ぼすだろう．

謝　　辞

原稿にコメントをいただいた坂本正樹氏，西部裕一郎氏に感謝いたします．また， 本稿に有益なご助言をいただいた 2 名の査読者に心よりお礼申しあげます．

引 用 文 献

Abrusán, G. 2003. Morphological variation of the predatory cladoceran *Leptodora kindtii* in relation to prey characteristics. *Oecologia* **134**: 278–283.

Akeret, B. 1995. Specific density of resting eggs and adult morphology of *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (Cladocera). *Crustaceana* **68**: 751–758.

Alajärvi, E. & J. Horppila 2004. Diel variations in the vertical distribution of crustacean zooplankton and food selection by planktivorous fish in a shallow turbid lake. *Int. Rev. Hydrobiol.* **89**: 238–249.

Boersma, M. & J. Vijverberg 1996. Food effects on life history traits and seasonal dynamics of *Ceriodaphnia pulchella*. *Freshwat. Biol.* **35**: 25–34.

Boersma, M., O. F. R. van Tongeren & W. M. Mooij 1996. Seasonal patterns in the mortality of *Daphnia* species in a shallow lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 18–28.

Branstrator, D. K. 1994. Profitability of cladoceran prey for *Leptodora kindtii*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 2413–2417.

Branstrator, D. K. 1998. Predicting diet composition from body length in the zooplankton predator *Leptodora kindti*. *Limnol. Oceanogr.* **43**: 530–535.

Branstrator, D. K. & C. M. Holl 2000. Planktivory by bluegill (*Lepomis macrochirus*) on *Leptodora kindti* in a small North American lake. *Hydrobiologia* **437**: 101–106.

Branstrator, D. K. & J. T. Lehman 1991. Invertebrate predation in Lake Michigan: regulation of *Bosmina longirostris* by *Leptodora kindtii*. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 483–495.

Brooks, J. L. & S. I. Dodson 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* **150**: 28–35.

Browman, H. I., S. Kruse & W. J. O'Brien 1989. Foraging behavior of the predaceous cladoceran, *Leptodora kindti*, and escape responses of their prey. *J. Plankton Res.* **11**: 1075–1088.

Brown, W. L. Jr., T. Eisner & R. H. Whittaker 1970. Allomones and kairomones: transspecific chemical messengers. *BioScience* **20**: 21–22.

Burks, R. L., D. M. Lodge, E. Jeppesen & T. L. Lauridsen 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwat. Biol.* **47**: 343–365.

Campbell, C. E. & R. Knoechel 1990. Distribution patterns of vertebrate and invertebrate planktivores in Newfoundland lakes with evidence of predator-prey and competitive interactions. *Can. J. Zool.* **68**: 1559–1567.

Chang, K. H. & T. Hanazato 2002. Morphological defense of *Bosmina fatalis* against invertebrate predators in Lake Suwa. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **28**: 1279–1283.

張 光玹・花里孝幸 2003. 諏訪湖におけるゾウミジンコ属2種の季節変動と捕食者との関わり. 日本プランクトン学会報 **50**: 120–123.

Chang, K. H. & T. Hanazato 2003. Seasonal and reciprocal succession and cyclomorphosis of two *Bosmina* species (Cladocera, Crustacea)co-existing in a lake: their relationship with invertebrate predators. *J. Plankton Res.* **25**: 141–150.

Chang, K. H. & T. Hanazato 2004a. Predation impact of *Leptodora kindtii* on population dynamics and morphology of *Bosmina fatalis* and *B. longirostris* in mesocosms. *Freshwat. Biol.* **49**: 253–264.

Chang, K. H. & T. Hanazato 2004b. Diel vertical migrations of invertebrate predators (*Leptodora kindtii, Thermocyclops taihokuensis*, and *Mesocyclops* sp.) in a shallow, eutrophic lake. *Hydrobiologia* **528**: 249–259.

Chang, K. H. & T. Hanazato 2005. The predacious cladoceran *Leptodora kindtii* as a prey for the cyclopoid copepod *Mesocyclops* sp. : laboratory observations of predator-prey interaction. *J. Freshwat. Ecol.* **20**: 655–660.

Chang, K. H., T. Hanazato, G. Ueshima & H. Tahara 2005. Feeding habit of pond smelt (*Hypomesus transpacificus nipponenesis*) and its impact on the zooplankton community in Lake Suwa, Japan. *J. Freshwat. Ecol.* **20**: 129–138.

Cummins, K. W., R. R. Costa, R. E. Rowe, G. A. Moshiri, R. M. Scanlon & R. K. Zajdei 1969. Ecological energetics of a natural population of the predaceous zooplankter *Leptodora kindtii* Focke (Cladocera). *Oikos* **20**: 189–223.

De Bernardi, R. & G. Giussani 1975. Population dynamics of three cladocerans of Lago Maggiore related to predation pressure by a planktophagous fish. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **19**: 2906–2912.

De Nie, H. W., H. J. Bromley & J. Vijverberg 1980. Distribution patterns of zooplankton in Tjeukemeer, the Netherlands. *J. Plankton Res.* **2**: 317–334.

土居秀幸 2003. 安定同位体比を使って水域の生態系を調べる. 水文・水資源学会誌 **16**: 667

Doi, H., E. I. Zuykova, E. Kikuchi, S. Shikano, K. Kanou, N. Yurlova & E. Yadrenkina 2006. Spatial changes in carbon and nitrogen stable isotopes of the plankton food web in a saline lake ecosystem. *Hydrobiologia* **571**: 395–400.

Enz, C. A., C. Heller, R. Müller & H.-R. Bürgi 2001. Investigations on fecundity of *Bythotrephes longimanus* in Lake Lucerne (Switzerland) and on Niche Segregation of *Leptodora kindti* and *Bythotrephes longimanus* in Swiss lakes. *Hydrobiologia* **464**: 143–151.

Frankiewicz, P., M. Zalewski, F. Schiemer & K. Dabrowski 1997. Vertical distribution of planktivorous 0+ pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in relation to particulate or filter feeding. *Fish. Mgmt. Ecol.* **4**: 93–101.

Garton, D. W., D. J. Berg & R. J. Fletcher 1990. Thermal tolerances of the predatory cladocerans *Bythotrephes cederstroemi* and *Leptodora kindti*: relationship to seasonal abundance in western Lake Erie. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 731–738.

Grey, J., S. Waldron & R. Hutchinson 2004. The utility of carbon and nitrogen isotope analyses to trace contributions from fish farms to the receiving communities of freshwater lakes: a pilot study in Esthwaite Water, UK. *Hydrobiologia* **524**: 253–262.

Hanazato, T. 1991. Induction of development of high helmets by a *Chaoborus*-released chemical in *Daphnia galeata*. *Arch. Hydrobiol.* **122**: 167–175.

花里孝幸 1994. 湖沼の動物プランクトン群集におけるカイロモンを介した捕食者－被食者関係. 日本生態学会誌 **44**: 61–77.

花里孝幸 1998. ミジンコ：その生態と湖沼環境問題. 名古屋大学出版会. 名古屋. 230 pp.

花里孝幸 2004. 湖の水質と生態系との関わり. 水環境学会誌 **27**: 509–513.

Hanazato, T. & M. Yasuno 1989. Zooplankton community structure driven by vertebrate and invertebrate predation. *Oecologia* **81**: 450–458.

花里孝幸・荒河 尚・佐久間昌孝・張 光玹・沖野外輝夫 2001. 諏訪湖の動物プランクトン群集：群集構造と生態系における役割. 陸水学雑誌 **62**: 151–167.

Hart, D. R. 2002. Intraguild predation, invertebrate predators, and trophic cascades in lake food webs. *J. Theor. Biol.* **218**: 111–128.

Havel, J. E. 1985. Predation of common invertebrate predators on long- and short-featured *Daphnia retrocurva*. *Hydrobiologia* **124**: 141–149.

Hellsten, M. & J. A. E. Stenson 1995. Cyclomorphosis in a population of *Bosmina coregoni*. *Hydrobiologia* **312**: 1–9.

Hellsten, M., R. Lagergren & J. Stenson 1999. Can extreme morphology in *Bosmina* reduce predation risk from *Leptodora*? An experimental test. *Oecologia* **118**: 23–28.

Herzig, A. 1985. Resting eggs-a significant stage in the life cycle of crustaceans *Leptodora kindti* and *Bythotrephes longimanus*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22**: 3088–3098.

Herzig, A. 1995. *Leptodora kindti*: efficient predator and preferred prey item in Neusiedler See, Austria. *Hydrobiologia* **307**: 273–282.

Herzig, A. & B. Auer 1990. The feeding behaviour of *Leptodora kindti* and its impact on the zooplankton community of Neusiedler See (Austria). *Hydrobiologia* **198**: 107–117.

Hillbricht-Ilkowska, A. & A. Karabin 1970. An attempt to estimate consumption, respiration and production of *Leptodora kindtii* (Focke) in field and laboratory experiments. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **17**: 81–86.

Hovenkamp, W. 1990. Instar-specific mortalities of coexisting *Daphnia* species in relation to food and invertebrate

predation. *J. Plankton Res.* **12**: 483–495.

Jeffries, M. 1988. Individual vulnerability to predation: the effect of alternative prey types. *Freshwat. Biol.* **19**: 49–56.

Karabin, A. 1974. Studies on the predatory role of the cladoceran, *Leptodora kindtii* (Focke), in secondary production of two lakes with different trophy. *Ekol. Pol.* **22**: 295–310.

Kerfoot, W. C. 1987. Translocation experiments: *Bosmina* responses to copepod predation. *Ecology* **68**: 596–610.

Lagergren, R. & J. A. E. Stenson 2000. Chemical cues from invertebrate predator *Leptodora kindtii* affect the development of cyclomorphic traits in *Eubosmina coregoni gibbera*. *J. Plankton Res.* **22**: 1213–1219.

Lampert, W. 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.* **3**: 21–27.

Liu, Z. 2001. Diet of the zooplanktivorous icefish *Neosalanx pseudotaihuensis* Zhang. *Hydrobiologia* **459**: 51–56.

Liu, Z. & A. Herzig, 1996. Food and feeding behaviour of a planktivorous cyprinid, *Pelecus cultratus* (L.), in a shallow eutrophic lake, Neusiedler See (Austria). *Hydrobiologia* **333**: 71–77.

Lunte, C. C. & C. Luecke 1990. Trophic interactions of *Leptodora* in Lake Mendota. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 1091–1100.

Manca, M. & P. Comoli 1995. Seasonal changes in size of the feeding basket of *Leptodora kindtii* (Focke) in Lago Maggiore as related to variations in prey size selection. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 834–838.

McCarty, J. P. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conserv. Biol.* **15**: 320–331.

McNaught, S. 1993. Suggestions of biotic niche constraints from the distribution of *Leptodora kindti*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 312–317.

McNaught, A. S., R. L. Kiesling & A. Ghadouani 2004. Changes to zooplankton community structure following colonization of a small lake by *Leptodora kindti*. *Limnol. Oceanogr.* **49**: 1239–1249.

McNaught, A. S., D. W. Schindler, B. M. Parker, A. J. Paul, R. S. Anderson, D. B. Donald & M. Agbeti 1999. The restoration of the food web of an alpine lake following fish stocking. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 127–136.

水野寿彦・高橋永治　1991．日本淡水動物プランクトン検索図説　東海大学出版会．東京．532 pp.

Mordukhai–Boltovskaia, E. D. 1958. Preliminary notes on the feeding of the carnivorous cladocerans *Leptodora kindtii* and *Bythotrephes*. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR. Biol. Sci. Sect.* **122**: 828–830.

Moshiri, G. A., K. W. Cummins & R. R. Costa 1969. Respiratory energy expenditure by the predaceous zooplankter *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea: Cladocera). *Limnol. Oceanogr.* **14**: 475–484.

難波利幸　2001．“第６章　種間相互作用と群集動態の理論”．群集生態学の現在（佐藤宏明・山本智子・安田弘法編），pp. 125–146．京都大学学術出版会，京都．

Nilsson, D. -E., R. Odselius & R. Elofsson 1983. The compound eye of *Leptodora kindtii* (Cladocera). *Cell Tissue Res.* **230**: 401–410.

O'Brien, W. J. 1979. The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton. *Am. Sci.* **67**: 572–581.

Olesen, J., S. Richter & G. Scholtz 2003. On the ontogeny of *Leptodora kindtii* (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera), with notes on the phylogeny of the Cladocera. *J. Morphol.* **256**: 235–259.

Palmer, A., H.-B. Stich & G. Maier 2001. Distribution patterns and predation risk of the coexisting cladocerans *Bythotrephes longimanus* and *Leptodora kindtii* in a large lake-Lake Constance. *Hydrobiologia* **442**: 301–307.

Peterka, J., J. Matěna & J. Lipka 2003. The diet and growth of larval and juvenile pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)): a comparative study of fishponds and a reservoir. *Aquacult. Int.* **11**: 337–348.

Pichlová, R. & Z. Brandl 2003. Predatory impact of *Leptodora kindtii* on zooplankton community in the Slapy Reservoir. *Hydrobiologia* **504**: 177–184.

Pichlová, R., A. Weber & B. Gosser 2004. *Leptodora kindtii* survival in the laboratory. *Aquat. Ecol.* **38**: 537–546.

Sakamoto, M., K. H. Chang & T. Hanazato 2006. Inhibition of development of anti-predator morphology in the small cladoceran *Bosmina* by an insecticide: impact of an anthropogenic chemical on prey-predator interactions. *Freshwat. Biol.* **51**: 1974–1983.

Smiley, E. A. & A. J. Tessier 1998. Environmental gradients and the horizontal distribution of microcrustaceans in lakes. *Freshwat. Biol.* **39**: 397–409.

Tanner, C. J. & D. K. Branstrator 2006. Generational and dual-species exposures to invertebrate predators influence relative head size in *Daphnia mendotae*. *J. Plankton Res.* **28**: 793–802.

Urabe, J. 1990. Stable horizontal variation in the zooplankton community structure of a reservoir maintained by predation and competition. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 1703–1717.

Uusitalo, L., J. Horppila, P. Eloranta, A. Liljendahl-Nurminen, T. Malinen, M. Salonen & M. Vinni 2003. *Leptodora kindti* and flexible foraging behaviour of fish-factors behind the delayed biomass peak of cladocerans in Lake Hiidenvesi. *Int. Rev. Hydrobiol.* **88**: 34–48.

Vijverberg, J. & H. P. Koelewijn 2004. Effect of temperature on development and growth of the raptorial cladoceran *Leptodora kindtii* under laboratory conditions. *Freshwat. Biol.* **49**: 1415–1422.

Walther, G.-R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T. J. C. Beebee, J.-M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg & F. Bairlein 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**: 389–395.

Wells, L. 1960. Seasonal abundance and vertical movements of planktonic Crustacea in Lake Michigan. *U.S. Fish and Wildlife Ser. Bull.* **60**: 343–369.

Wojtal, A., P. Frankiewicz, K. Izydorczyk & M. Zalewski, 2003. Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia* **506–509**: 339–346.

Wojtal, A., P. Frankiewicz, I. Wagner-Lotkowska & M. Zalewski, 2004. The evaluation of the role of pelagic invertebrate versus vertebrate predators on the seasonal dynamics of filtering Cladocera in a shallow, eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* **515**: 123–135.

Wolken, J. J. & G. J. Gallik 1965. The compound eye of a crustacean, *Leptodora kindtii*. *J. Cell Biol.* **26**: 968–973.

Wright, J. C. 1965. The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry Reservoir, Montana. *Limnol. Oceanogr.* **10**: 583–590.

Xie, P., X. Huang & N. Takamura 2000. Changes of *Leptodora kindti* abundance (1957–1996) in a planktivorous fishes-dominated subtropical Chinese lake (Lake Donghu). *Arch. Hydrobiol.* **147**: 351–372.

山岸 宏 1974. 諏訪湖におけるワカサギ稚魚の生態について. 付. 諏訪湖の富栄養化の進行とワカサギ漁獲量の関係. 日本生態学会誌 **24**: 10–21.

吉岡崇仁 2006. “水圏生態系の安定同位体解析”. 環境循環系診断のための同位体トレーサー技術, 電子モノグラフ No. 2（山中勤編）, pp. 28–38. 筑波大学陸域環境研究センター, 筑波.

Yoshioka, T., E. Wada & H. Hayashi 1994. A stable isotope study on seasonal food web dynamics in a eutrophic lake. *Ecology* **75**: 835–846.

Żurek, R. 1989. Horizontal distribution of zooplankton in the Rożnów Reservoir (Southern Poland). *Pol. Arch. Hydrobiol.* **36**: 195–206.