

海産枝角類の生活史

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	遠部,卓
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	25巻1号
掲載ページ	p. 41-54
発行年月	1978年6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



海産枝角類の生活史

遠 部 卓

広島大学水畜産学部附属水産実験所

The Life Cycle of Marine Cladocerans

Takashi ONBÉ

Fisheries Laboratory, Faculty of Fisheries and Animal Husbandry
Hiroshima University, Fukuyama, Japan

Abstract

Marine cladocerans are represented by only 8 species belonging to 3 genera: *Evadne*, *Podon* and *Penilia*. They often make up a predominant component of the coastal and estuarine zooplankton in certain warm and temperate waters. In such warm temperate regions as Japan, there is a marked seasonality in their planktonic occurrence, depending primarily on water temperature.

Each of these cladocerans owes its high reproductive potential to parthenogenesis, by which an "explosive" population increase is attained under optimum temperatures. Paedogenesis, a special type of parthenogenesis, is known in the species of marine Polyphemoidea: *Evadne* and *Podon*. The advanced embryos of these species which have developed parthenogenetically within the brood pouch already bear their own eggs in their embryonic brood space. The developmental stages of the parthenogenetic eggs within the brood pouch have been described in *Evadne nordmanni*, *Evadne tergestina*, *Podon leuckarti* and *Penilia avirostris*. In *Penilia avirostris*, the developmental processes are divided into 12 stages based principally on the formation of appendages. A parthenogenetic female of *Penilia avirostris* is reported to have 6 broods within 36-40 days; the egg in the brood pouch requires 3-4 days to hatch. Another report says that only 30 hours are needed for the egg to complete development within the brood pouch in the same species. In the Black Sea *Penilia*, it has been ascertained by laboratory experiments that there are at least 8 instars, a female bearing her first brood after the 3rd molt. In *Evadne nordmanni* and *Evadne tergestina*, the liberation of young parthenogenetic females is reported to occur only in complete darkness between 10.30 p.m. and 04.30 a.m. It has been assumed that the newly liberated young (strictly speaking, paedogenetic miniature adults) of *Evadne tergestina* liberate their own young within 48 hours in summer.

The fertility of parthenogenetic females is considered to vary with environmental conditions, especially with the amount and quality of food organisms. There has, however, been no experimental evidence on these problems in marine cladocerans. In general, the fertility is highest in the individuals at the incipient stage of population development. The positive correlation between the number of eggs or embryos per batch and the body length of parthenogenetic females is known in *Evadne nordmanni* and *Penilia avirostris*, while in *Podon polyphemoides* and *Podon schmackeri* no such correlation is found to exist between these two parameters.

The causes of the transition from parthenogenesis to sexual reproduction are still unknown for marine cladocerans. Sexual individuals, i.e., the male and the female carrying resting eggs, appear usually at the population maxima and the sexual reproduction becomes most intense when the population is going to disappear from the local planktonic community. The percentage of sexual individuals in a population varies greatly with seasons and localities within the same species. Some examples recorded are as follows: *Evadne nordmanni*, 60% (Clyde Sea), 70% (North Sea), 30% (Inland Sea of Japan); *Evadne tergestina*, 23% (Inland Sea of Japan); *Podon leuckarti*, 60-80% (North Sea); *Podon intermedius*, 50-70% (North Sea); *Podon polyphemoides*, 10% (Chesapeake Bay), 20% (Inland Sea of Japan); *Penilia avirostris*, ca. 15% (Black Sea), 50% (Inland Sea of Japan). There is a tendency for resting eggs to be formed in larger indi-

viduals. The resting egg formation has been described for *Evadne nordmanni*, *Evadne tergestina*, *Podon leuckarti*, *Podon intermedius* and *Penilia avirostris*. Nine stages have been distinguished in the process of resting egg formation of *Penilia avirostris*, in which the last 3 stages are the real formation of the egg within the brood pouch.

The resting egg of marine cladocerans had long been assumed to sink in sea water after release from the mother animal. However, it has only recently been recovered from bottom sediment in truly marine waters. The distribution and abundance of the resting eggs have been known in several localities of the central and south-western Japan. The maximum density hitherto recorded for a single species is 14.3×10^4 eggs of *Penilia avirostris*/m² of sea-bottom of a station in Ise Bay. It has been made clear by the 2-year field survey in the Inland Sea of Japan that the resting eggs of each species of marine cladocerans attain the maximum abundance in sea-bottom sediment shortly before the species disappears from the local planktonic community, followed by the considerable decrease to a minimum toward the period when the first planktonic population re-appears in the next season. This fact leads us to surmise that a major portion of the marine cladocerans in this warm temperate sea overwinters in the form of resting eggs in the bottom sediment and the planktonic population will be renewed by the parthenogenetic females to be hatched from these eggs in spring and early summer.

Recent information obtained on feeding habits of marine cladocerans has been briefly reviewed together with their predators. It is hoped that much of the biological aspects in the life cycle of marine cladocerans will be elucidated experimentally by future laboratory culture of these animals.

は し が き

海産枝角類は全世界の海洋から 8 種が知られているのみであるが、温暖な水域の沿岸や内湾などに多産し、動物プランクトンの優占種となる場合がしばしばみられる。わが国のような温帯域では、プランクトン中への出現に顕著な季節性があり、春から秋にかけてそれぞれの種に固有の比較的短かい時期に限ってみられるのが普通である。

枝角類はその生活史の中で単為生殖と有性生殖とを繰り返すが、これは他のプランクトン甲殻類と異なるもっとも著しい特長であろう。一般に枝角類はプランクトンとして出現したのち個体群が急速に増加する。このような“爆発的”発生は単為生殖世代のもつ高い繁殖能力にもとづくものである。

海洋動物プランクトン中における海産枝角類の重要性は、従来やや過小評価されてきたきらいがあると思われる。その原因として種がきわめて乏しいこと、出現の季節性により採集頻度が低いと多量に出現する時期を見逃すことが多いこと、などがあげられよう。しかし最近の 20 年間にそれらの生物学的、生態学的研究が次第に活発に行なわれるようになった。得られた知識はまだ不十分であるが以下に生活史をめぐるいくつかの知見を紹介し参考に供したい。

1. 分類・分布

現在知られている海産枝角類は次の 3 属 8 種である。このうちわが国沿岸からは *Podon intermedius* を除く 7 種が記録されている (上野, 1937)。

Class CRUSTACEA 甲殻綱

Subclass Branchiopoda 鰓脚亜綱

Order Cladocera 枝角目

Superfamily Sidoidea BROOKS シダ超科*

Family Sididae (BAIRD) シダ科

1. *Penilia avirostris* DANA ウスカワミジンコ

Superfamily Polyphemoidea BROOKS オオメミジンコ超科*

Family Podonidae MORDUKHAI-BOLTOVSKOI ウミオオメミジンコ科*

2. *Podon leuckarti* G. O. SARS オオウミオオメミジンコ

3. *Podon intermedius* LILLJEBORG
4. *Podon polyphemoides* (LEUCKART) コウミオオメミジンコ
5. *Podon schmackeri* POPPE ウミオオメミジンコ
6. *Evadne nordmanni* LOVÉN ノルドマンエボシミジンコ
7. *Evadne spinifera* P. E. MÜLLER トゲエボシミジンコ
8. *Evadne tergestina* CLAUS トゲナシエボシミジンコ (* は仮称)

汽水性のバルト海にはカワリゾウミジンコの1亜種 *Bosmina coregoni maritima* (P. E. MÜLLER) が棲息している (PURASJOKI, 1958; ACKEFORS, 1969) がこれは真の海産種とはいえないと思われる。以下に各種の地理的分布をまとめておく (*Podon schmackeri* を除き DELLA CROCE (1974) による)。

1. *Penilia avirostris*: 熱帯, 暖温帯の沿岸。大洋中には稀。
2. *Podon leuckarti*: ほとんど 40°N 以北。バルト海・北海; 英国海峡; アイルランド海; アイランド・グリーンランド・北西大西洋; ノルウェー海域・白海・バレンツ海・カラ海・東シベリア海域; ペーリング海アジア側; 日本海域; 黒海。主として沿岸性。
3. *Podon intermedius*: 北半球のみから記録。バルト海・北海。ノルウェー海域; 英国海峡; アイルランド海; アイルランド-アイランド間の大西洋; 北西大西洋; 地中海・黒海。(最近南半球, 南米ラプラタ河沖合から記録された, RAMIREZ & DE VREESE (1974))。
4. *Podon polyphemoides*: 北半球, 主として 40°N 以北: バルト海・北海; 英国海峡, アイルランド海, ノルウェー水域; 北西大西洋; 東太平洋; 地中海・黒海。南半球, 20°~40°S 間: 東大西洋, 南アフリカ, ニュージーランド。主として沿岸性。
5. *Podon schmackeri*: 北半球: 香港 (POPPE, 1889), 中国山東省以南沿岸 (鄭・陳, 1966), 日本沿岸 (上野, 1937; 小久保, 1955) などの極東水域。南半球: マダガスカル北部 (FRONTIER, 1973)。
6. *Evadne nordmanni*: 北半球: 40°N 以北の大西洋; グリーンランド, 北海, バルト海, ノルウェー海域; バレンツ海, カラ海, 東シベリア海域; 地中海・黒海; 太平洋 (北半球南限記録 23°N—110°W)。南半球: オーストラリア南東・南西太平洋; 東・西大西洋 (南半球北限記録 18°S—12°E)。主として沿岸部, 北大西洋沖合部。
7. *Evadne spinifera*: 60°N~40°S 間の沿岸・沖合全域。
8. *Evadne tergestina*: 45°N~35°S 間の大洋暖水域, 温帯域全域。沿岸・沖合域。北限記録北海 52°~58°N 間。

2. 生殖

枝角類は環境条件が好適な場合はメスの育房内に単為生殖的に卵が産み出され、卵はその中で直達発生を行ない、特別の変態過程を経ないで自由遊泳性の幼虫として水中に放出される (淡水産ノロ *Leptodora* は顕著な例外としてナウプリウス幼生期をもつ)。単為生殖の繰り返しによって個体群の急速な増大がおこる。個体群密度がピークに達するころよりオスが現われ、一部のメスに受精した耐久卵が形成される。有性生殖の発現とともに個体群の減少がおこり、遂にはプランクトンから消滅するに至る。一般に次シーズンのプランクトン個体群の起源は耐久卵から孵化した幼虫(メス)であろうと考えられている。

(1) 単為生殖

a. 卵形成: 卵巣は左右1対あり腸管の下方に位置する。その前方が造卵細胞で、卵形成は後方で行なわれる。淡水産の Daphnoidea に属する種類では、一般に卵巣前方より出た卵母細胞が4個づつ集って卵群を形成 (tetrad formation) し、このうち前方から3番目の細胞が成長して卵となり、残り3個はいわゆる養卵細胞 (nurse cell) として働かし卵細胞に卵黄が蓄積されるにつれて次第に消滅する。このような事実は *Penilia avirostris* (SUDLER, 1899) や淡水産 Polyphemoidea (CLAUS, 1877) についても知られているが、*Evadne* や *Podon* などにおける観察はまだないようである。後述のように有性生殖の結果形成される耐久卵の場合には海産枝角類の各属についてこの過程が明瞭に認められる (CHENG, 1947; DELLA CROCE & BETTANIN, 1969; GIESKES,

1970)。

次いで卵は狭い輸卵管を通過し、しぼり出されるようにして育房内に入る。*Evadne* や *Podon* の単為生殖卵には卵黄がほとんどないので、卵は有房壁から分泌される栄養液を吸収しつつ発生・成長すると考えられている (KUTTNER, 1911; RAMMNER, 1930; BAINBRIDGE, 1958)。SUDLER (1899) は *Penilia avirostris* の単為生殖卵も *Polyphemoidea* のように卵黄に乏しいので同様なことがおこると考えている。卵黄の多い *Daphnoidea* の卵ではこのようなことはなく、例えば DAVIS (1968) は *Daphnia magna* の単為生殖卵は母虫の育房からとり出しても正常に発生が進行するので、その発生は母虫からの栄養供給によるのではないことを確かめている。

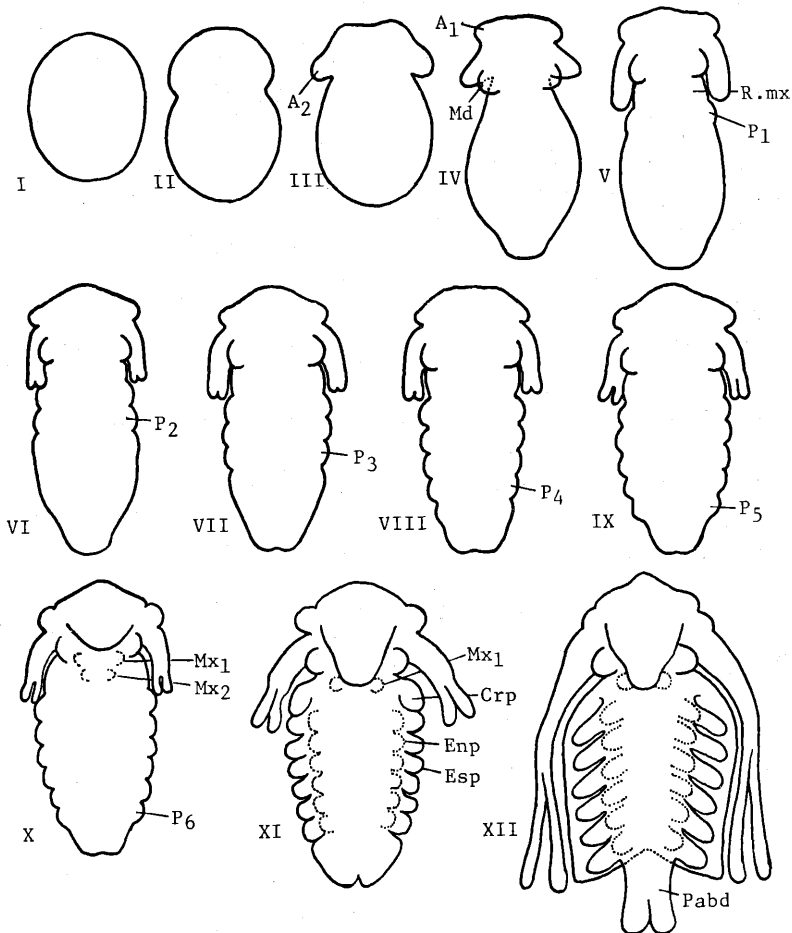


Fig. 1. Stages in the development of the parthenogenetic egg of *Penilia avirostris*.
(after DELLA CROCE and BETTANIN, 1965)

A₁: 1st antenna; A₂: 2nd antenna; Md: mandible; R. mx: maxillary region;
Mx₁: 1st maxilla; Mx₂: 2nd maxilla; P₁-P₆: 1st-6th thoracic legs; Enp: endopodite; Esp: exopodite; Pabd: postabdomen; Crp: carapace.

b. 胚発生: Figure 1 に *Penilia avirostris* の育房中の単為生殖卵の発生経過を示す (DELLA CROCE & BETTANIN, 1965)。12期が区分でき、第1期は卵割過程であり、第4期以降、胸部の分化がはじまり、第11期に形態発生のすべての分化が完了する。

Polyphemoidea については *Evadne nordmanni* (KUTTNER, 1911; JORGENSEN, 1933; BAINBRIDGE, 1958;

GIESKES, 1970; 遠部, 1974), *E. tergestina* (遠部, 1974), *Podon leuckarti* (GIESKES, 1970) などにおいて種々の発生段階が示されている。これらの単為生殖胚の発生において特異な点はいわゆる幼生生殖現象 (paedogenesis) の存在である。これは KUTTNER (1911) 以来よく知られているように、発生が進んで胚の眼に色素がみられる時代になると、胚体自身の育房内にすでに卵が産み出されるに至る現象である。母虫から胚体が放出されるまでには胚体内の卵は卵割を行ない胞胚期にまで到達している。

c. 抱卵数: 単為生殖卵の抱卵数は同一種でも時期・場所によって著しく変動する。特に餌料の量や質の影響を強く受けると考えられるが、海産種についての実験的検討はまだないようである。一般にプランクトンへの出現初期の個体において抱卵数が多い (遠部, 1968, 1974; DELLA CROCE & VENUGOPAL, 1973)。またメスの体長の増大に伴ない抱卵数が増加する傾向が *Evadne nordmanni* (CHENG, 1947; 遠部, 1974), *Podon intermedius* (CHENG, 1947), *Penilia avirostris* (遠部, 1968; DELLA CROCE & ANGELINO, 1968-1969) などで知られているが、*Podon polyphemoides* (遠部, 1974) や *Podon schmackeri* (遠部, 未発表) ではこのような傾向は認め難いようである。

(2) 有性生殖

単為生殖より有性生殖への移行原因、すなわち有性生殖の発現機構、についてはまだよくわかっていない。現象的には、有性生殖は個体群密度がピークに達する時期にすでにじまっており、それとともに個体群の減少がおこり、遂にはプランクトンから消えてしまう。また単為生殖より有性生殖への移行に先行して、単為生殖卵の抱卵数が減少してくることが各種に共通して認められている (PAVLOVA, 1959a; 遠部, 1968, 1974; DELLA CROCE & VENUGOPAL, 1973)。淡水産枝角類で実験的に確かめられているように、餌料の質と量、水温、溶存酸素量、群集密度などが単為生殖卵の生産に影響し、その条件が不適になると、有性生殖が誘発されることが、海産種についてもいえると思われる。

有性生殖個体 (オスと耐久卵をもつメス) の個体群全体に占める割合は、プランクトン個体群の消滅直前にもっとも高まるのが普通である。たとえば *Evadne nordmanni* では 60% (クライド海: BAINBRIDGE, 1958), 約 70% (北海: GIESKES, 1971), 30% (瀬戸内海: 遠部, 1974); *E. tergestina* で約 20% (瀬戸内海: 遠部, 未発表); *Podon leuckarti*, 60-80% (北海: GIESKES, 1970); *P. intermedius*, 50-70% (北海: GIESKES, 1970); *P. polyphemoides*, 10% (チェサピーク湾: BOSCH & TAYLOR, 1973), 20% (瀬戸内海: 遠部, 1974); *Penilia avirostris*, 約 15% (黒海: PAVLOVA, 1959a), 50% (瀬戸内海: 遠部, 1974), などの値に達することが記録されており、場所により変動が大きい。

a. 耐久卵形成: 耐久卵の形成過程は *Evadne nordmanni* (KUTTNER, 1911; JORGENSEN, 1933; CHENG, 1947), *E. tergestina* (遠部, 未発表), *Podon leuckarti* (GIESKES, 1970), *P. intermedius* (CHENG, 1947), *Penilia avirostris* (DELLA CROCE & BETTANIN, 1969) などについて知られている。CHENG (1947) によると *E. nordmanni* では 4 個の卵細胞のうち卵巣前端より数えて第 3 番目のものが大きくなりはじめ、卵黄球に満ちた耐久卵となるが、他の 3 個の卵細胞は吸収されて消滅する。耐久卵は通常 1 尾の母虫から 1 回に 1 個しか形成されない。これは、*Podon leuckarti* において観察されたところによると、形成初期に左右の卵巣に認められる 1 群ずつの 4 個の卵細胞のうちの一方が退化するためであるとされている (GIESKES, 1970)。次いでこの卵は育房に入るが育房内壁は栄養細胞に覆われており、卵はその中で成長する。卵の大きさが最大に達すると、厚いキチン質の卵膜が形成される。*P. avirostris* の耐久卵の形成過程は 9 期に区分されている (DELLA CROCE & BETTANIN, 1969)。そのうち 1~6 期が卵巣内での発生経過であり、7~9 期が育房内での形成過程である。

b. 耐久卵の発生と孵化: 海産種の耐久卵の発生と孵化過程は、実験室内で得られた材料と、後述のように海底底土中から採集された材料とをもちいて、現在まで 3 種について記載されているのみである (*Evadne tergestina* および *Penilia avirostris*: 遠部, 1974; *Podon polyphemoides*: ONBÉ *et al.*, 1977)。*P. avirostris* の耐久卵の発生経過を Figure 2 に示す。この経過は基本的には単為生殖卵の発生 (Figure 1) に類似していると思われる (Figure 2C-J)。孵化直前に厚い外膜中央に裂開線が生じ (Figure 2L)、胚体を包むうすい内膜が吸水によって膨れ、その膨圧のために裂開線から外膜が裂ける (Figure 2M)。ひき続く内膜の急速な膨出と胚体の増大に

よってうすい内膜が破れ孵化がおこる (Figure 2N)。耐久卵に最初の胚発生の徴候がみえてから孵化に至るまで 20°C で約 100 時間を要する。*E. tergestina* と *Podon polyphemoides* の耐久卵は球形である。その外膜がきわめて厚いこと、卵黄物質が濃厚であることなどの理由で外部から胚発生の詳細を追跡することは困難である。裂開線は胚体頭部附近の外膜の特定の部位に現われる。孵化は内膜の膨出により胚の頭部を覆う外膜を押し上げる

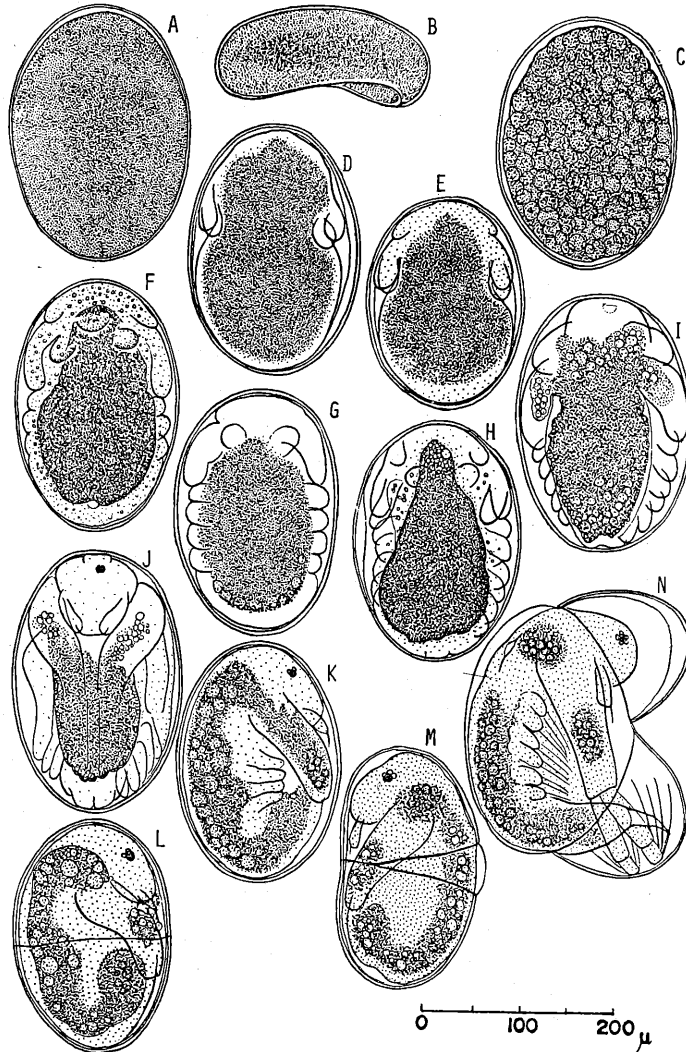


Fig. 2. Development and hatching of the resting egg of *Penilia avirostris*. (after ONBÉ, 1974)

A: resting egg, dorsal view; B: resting egg, side view; C: egg showing first sign of embryonic development; D: formation of 2nd antenna; E: formation of 1st antenna in front of the 2nd; F: formation of mandibles and 1st-3rd thoracic legs; G, H: formation of 4th and 5th legs, respectively; I: formation of all 6 pairs of thoracic legs completed, postabdomen becomes slightly bifurcated and the eye seen; J: eye pigmented, and almost all the morphogenesis completed; K: embryo turns sideways, which is the characteristic posture before hatching; L: dehiscent line becomes visible along the equator of outer membrane; M: rupture of outer membrane and swelling of inner membrane; N: embryo just before hatching, enveloped by much swelled inner membrane.

形でおこる。

孵化直後の幼虫は例外なくメスであり、また体内に多量の卵黄物質を残存している点は単為生殖の幼虫と著しく異なる。胚発生中の幼生生殖現象は観察されていないが、*Podon polyphemoides* では耐久卵から孵化後、少なくとも12時間経過した個体の育房中に単為生殖卵の存在が認められた (ONBÉ *et al.*, 1977)。

海産枝角類耐久卵の孵化は幅広い水温と低塩分条件下でおこる。*Penilia avirostris* では17°~20°Cで孵化率が高く、7.3‰Sの低塩分でも孵化する個体があった (遠部, 1974)。*Podon polyphemoides* は5°Cの低温でも孵化する (遠部・有吉, 未発表) が、13°~20°Cで孵化率が高く、淡水中での孵化も認められている (ONBÉ *et al.*, 1977)。これらの結果はそれぞれの種の生態的特性を反映していると考えられる。

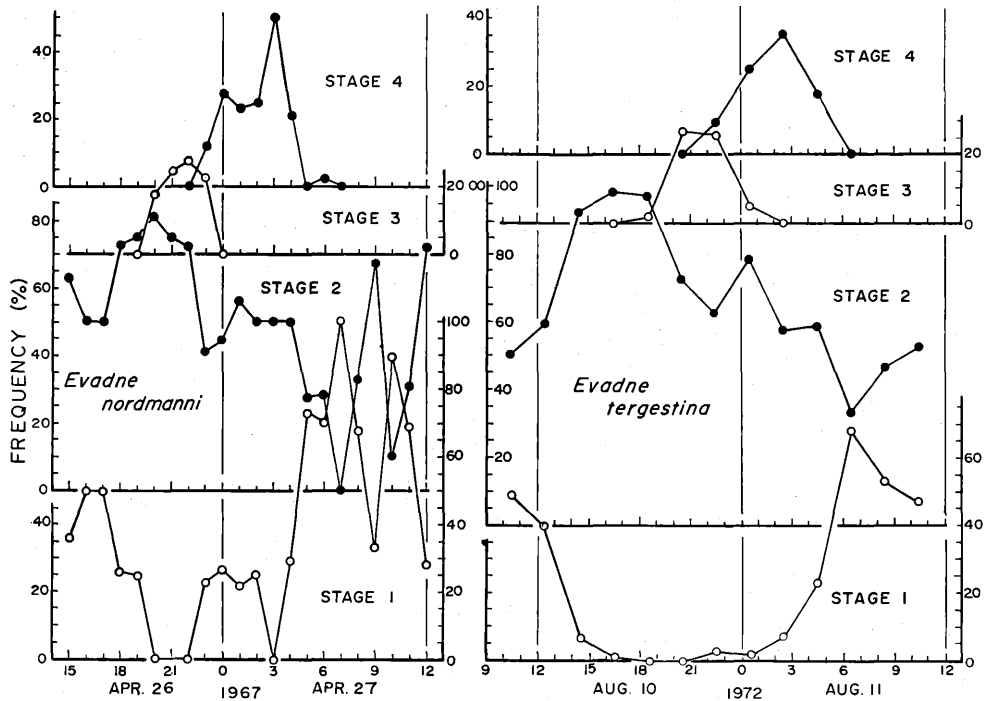


Fig. 3. Diel changes in the percentage abundance of the parthenogenetic females carrying embryos of different developmental stages in *Evadne nordmanni* (April, 1967) and *E. tergestina* (August, 1972). (after ONBÉ, 1974, modified; ONBÉ, in press)

Stage 1: the new-born primiparous female with blastulae, and the newly molted multiparous female with blastulae after release of young; Stage 2: the female with early, developing embryos in brood pouch; Stage 3: the female with those advanced embryos in which appendages and the eye completed; Stage 4: the female just before release of young.

3. 成長

PAVLOVA (1959a) は黒海産の *Penilia avirostris* を室内で飼育し、単為生殖メスは通常少なくとも8齢期を有し、第3回目の脱皮後はじめて抱卵することをみている。脱皮間期の長さは3回目までは約36時間であるが、その後長くなり全期を平均すると48時間であった。WICKSTEAD (1963) はこれらの知見を参考として、卵は3~4日で孵化し、産れた幼虫は2~3日のうちに抱卵するに至るものと推定し、また1尾のメスは36~40日の間に6回抱卵すると考えた。また DELLA CROCE & BETTANIN (1967) は本種の天然個体群の胚発生段階の推移からみて、育房中の胚が体外に放出されるまでには約30時間を要するのみであると推定している。

Polypheмоidea 各種は室内飼育がむづかしく、その成長を実験的に明らかにした例はまだないようである。

Evadne nordmanni と *E. tergestina* では Figure 3 (ONBÉ, in press) に示されるように、単為生殖メスの育房中の胚発生の経時的变化から、脱皮による幼虫の産出は夜間の暗黒時(夜半～夜明け前)に限っておこることが知られ、*E. tergestina* では夏期 26°C の水温では、水中に放出された幼虫、厳密には幼生生殖によりすでに自身の胚をもついわゆる“miniature adult”, は少なくとも48時間以内に次代の幼虫を産出するものと推定されている(遠部, 1974)。*Evadne* や *Podon* 各種の体長頻度分布にはいくつかのモードが認められ、正規確率紙による解析から4種について齢期数とそれに対応する体長とが推定された(遠部, 未発表)。たとえば *E. tergestina* では7期が、*P. polyphemoides* では6期が、認められたが、これらの値の当否は今後飼育により実験的に明らかにされねばならない。

4. 生態

(1) 分布

a. 季節的分布: 海産枝角類は一般にその出現に顕著な季節性が認められる。特にわが国沿岸水域のように温帯域にあって環境条件が季節的に規則正しく変化する場合においてそうである。瀬戸内海を例にとると、早春から秋まで出現するが、出現時期は各種に固有である。*Evadne nordmanni* や *Podon leuckarti* は低水温で、2、3

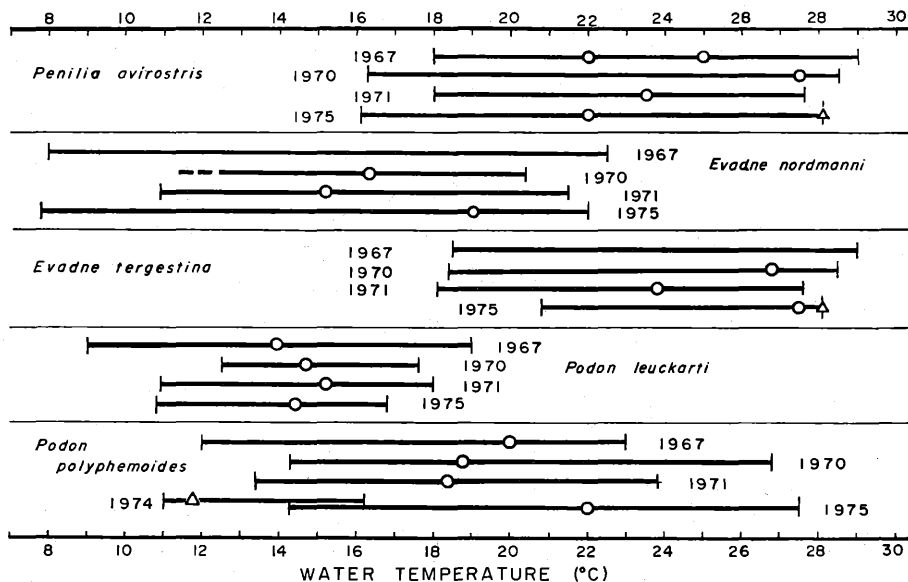


Fig. 4. Temperature characteristics of the five species of marine cladocerans in the Inland Sea of Japan. (after ONBÉ, in press)

Horizontal bar: range of water temperature during the occurrence of each species; circle: water temperature at the population maximum; triangle: water temperature at the second population maximum.

月から6月頃まで出現するが、量的に少なくその密度はせいぜい数 100~2,000 個体/m³ 程度である。これに対し *Evadne tergestina* や *Penilia avirostris* は高温の5月中旬以降に出現し、7~8月にピークに達し、11月ごろまでみられる暖水性の種である。その密度は最高数万個体/m³ に達する場合は屢々ある。*Podon polyphemoides* はこれら両者の中間の時期に出現するが、これもかなり高密度にみられる。

各種の出現時期はこのように主として水温によって規制をうけるようである。瀬戸内海における各種の出現と水温の関係を Figure 4 (ONBÉ, in press) にまとめて示しておく。

瀬戸内海ではプランクトン個体群の出現終期に有性生殖がおこり、単輪廻性の世代交替を示す。チェサピーク湾の *Podon polyphemoides* は春、秋2回出現し有性生殖も2回起ることが知られている (BOSCH & TAYLOR,

1973a)。最近(1974)瀬戸内海においても同種が通常の初夏の出現期のほか11月~12月に少量出現することがはじめて記録された(遠部,未発表)。この時にも耐久卵形成が観察されたので本種は年によっては、いわゆる複輪廻性の生活史を辿る場合のあることがわかった。

アルジェ沿岸やシエラレオネ水域では *Penilia avirostris* が周年出現する(CASANOVA, 1969)が、熱帯のインド・マドラス附近(RAJAGOPAL, 1962)と同じように単為生殖のみによって個体群が維持されていると考えられている。このような場所では環境条件が比較的安定していて *P. avirostris* の棲息に好適な条件が継続しているものと思われるが、有性生殖が全くおこっていないかどうかは今後再確認する必要がある。ちなみに南アフリカ・アグラスバンクでも同種が周年みられるが、単為生殖とともに有性生殖の存在が認められている(DELLA CROCE & ANGELINO, 1968-1969)。

b. 垂直分布・日周垂直移動: 海産枝角類は一般に表層性プランクトンとされているが、1,000~2,000 mの深層から採集された記録もみられる。日周垂直移動については *Penilia avirostris* で得られた結果はさまざまであり、明瞭な傾向は認められないようである(DELLA CROCE & VENUGOPAL, 1973)。Polyphemoidea では他のプランクトン甲殻類の一般的特性と異なり、夜間は下層に移動し、昼間に上層に浮上することが *Evadne* sp. (KIKUCHI, 1930), *E. nordmanni* (YAMAZI, 1957; LEE, 1974), *E. tergestina* (遠部, 1974), *Podon polyphemoides* (BOSCH & TAYLOR, 1973b; 遠部, 1974) について観察されている。

(2) 耐久卵の分布とその季節変動

耐久卵はメスの体をはなれたのち海底に沈むと考えられてきた(CAROLI, 1924; LOCHHEAD, 1954; BAINBRIDGE, 1958; WICKSTEAD, 1963)が、実際に海底におけるその所在が確認されたのは最近のことである*。現在のところ4種、*Penilia avirostris* (ONBÉ, 1972), *Evadne tergestina*, (遠部, 1973), *Podon polyphemoides* (ONBÉ *et al.*, 1977), *Evadne nordmanni* (遠部, 未発表), の卵が海底から採集・同定されている。本邦の二・三の水域におけるそれらの分布量をまとめて Table 1 に示す。いずれの場所においても *P. avirostris* の卵がもっとも多い。伊勢湾の一定点で同種の卵が 14.3 万個/m² の密度で記録された。分布量は場所によりまた種類により非常に異なるが、これはその場所の枝角類の出現量や有性生殖個体の出現頻度の多少を反映していると思われる。

海底の耐久卵の分布量は枝角類の季節的遷移に重要な生態的意義をもち、プランクトン個体の変遷と密接に関連して変動するものと推定される。瀬戸内海中央部の1定点で2年間にわたってこれらの変動を追跡した結果、耐久卵は周年海底に存在し、当初推定されたとおりプランクトン個体が出現しはじめる時期にもっとも少なく、プランクトンから消える前にもっとも多い傾向が調査した4種に共通して認められた(ONBÉ, in press)。耐久卵の分布密度の季節変動のパターンは、同一場所で行なわれたカラノイダ橈脚類6種の卵についての同様の調査結果(KASAHARA *et al.*, 1975)ときわめてよく似ている。このような事実から、プランクトン個体群のピーク時以降次々に生産され、海底に蓄積された耐久卵は、そこで種々の要因の影響を受けて減耗しつつ越冬し、次シーズンのプランクトン個体群の主体は海底の耐久卵から孵化した幼虫によって補給されるという図式が想定できるとと思われる。

(3) 食 性

Polyphemoidea 各種は小動物を捕えて把握するのに適した脚をもつ捕食者(predator)である。*Evadne nordmanni* では左右の第2, 第3脚の内突起の間に種々の小型生物(*Peridinium* spp. や *Caratium furca* などの植物プランクトンや, *Tintinnopsis* spp., 橈脚類の卵・ナウプリウスなどの動物プランクトン)が捕えられ、あるいは口唇と口の間に押しつけられているのが観察された(BAINBRIDGE, 1958)。*Podon polyphemoides* においても、橈脚類やそのナウプリウス、ほうきむしや多毛類の幼生、などを把握しているのが観察され(BOSCH & TAYLOR, 1970), *P. intermedius* でも口のまわりから橈脚類ナウプリウスと思われるキチン質の殻が見出されている(GIESKES, 1970)。LEBOUR (1922) は *Evadne* の腸管内から黄色鞭毛藻 *Phaeocystis* の細胞と孢子

* 汽水性のバルト海、フィンランド湾において *Bosmina coregoni maritima* と淡水産 *Daphnia* の卵とともに、*Podon* と *Evadne* の卵が採集された記録がある(PURASJOKI, 1945)。

を見出したが、通常これらの腸管内容から捕食された生物を同定することは非常に困難である。これは Polyphemoidea 各種は捕えた餌生物の内容を吸いとることによると考えられている (MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, 1965)。また RAMMNER (1930) が示唆したようにこれらが有機デトライタスをも摂食することによるのかも知れない。BAINBRIDGE (1958) は *E. nordmanni* の捕食活動は昼間にのみ認められることを明らかにし、これらが大きい複眼を有することから、餌料生物は明るい場所で視覚によって積極的に捕えられるのであろうと考えた。

TABLE 1. DISTRIBUTION OF THE RESTING EGGS OF MARINE CLADOCERANS IN THE INLAND SEA OF JAPAN, TACHIBANA BAY, ISE BAY AND URAGAMI INLET (Number $\times 10^3/m^2$)

Location and Date	Station	<i>Penilia</i> <i>avirostris</i>	<i>Evadne</i> &/or <i>Podon</i>	<i>Evadne</i> <i>nordmanni</i>	<i>Evadne</i> <i>tergestina</i>	<i>Podon</i> <i>polyphemoides</i>
1. Bingo- and Hiuchi Nada, Inland Sea of Japan Sept. 16, 19, 1971	1	68.8	9.1	—	—	—
	2	104.7	12.1	—	—	—
	3	35.3	2.2	—	—	—
	4	122.4	15.3	—	—	—
	5	109.1	10.3	—	—	—
	6	65.0	48.8	—	—	—
	7	51.8	15.3	—	—	—
	8	87.3	19.1	—	—	—
	9	65.8	25.1	—	—	—
2. Tachibana Bay, Tokushima Pref. Mar. 16, 1972	1	0.0	0.8	—	—	—
	2	0.0	2.3	—	—	—
	3	1.1	3.0	—	—	—
	4	1.1	2.7	—	—	—
	5	1.1	5.7	—	—	—
	6	6.4	4.2	—	—	—
	7	3.0	3.0	—	—	—
	8	0.4	2.3	—	—	—
	9	1.1	3.4	—	—	—
	10	0.8	1.5	—	—	—
	11	0.8	1.5	—	—	—
3. Bisan-Seto, Inland Sea of Japan Mar. 24-27, 1975	1	6.7	—	1.9	0.8	1.3
	4	0.8	—	0.0	0.4	0.8
	5	2.4	—	0.6	0.6	1.3
	12	15.6	—	5.2	3.6	2.4
4. Ise Bay Sept. 8, 1975	1	9.2	—	0.2	1.2	3.1
	2	23.5	—	2.9	4.7	35.4
	11	74.4	—	11.1	14.7	20.7
	13	142.6	—	11.1	18.8	65.0
5. Uragami Inlet, Wakayama Pref. Dec. 11, 1976	1	16.3	—	0.0	0.5	0.0
	2	9.9	—	0.0	0.4	0.0
	3	21.7	—	0.0	0.4	0.0
	4	40.4	—	0.0	0.4	0.5
	5	67.0	—	0.4	0.6	0.7

Source: 1 and 2 (ONBÉ, 1974); 3, 4 and 5 (ONBÉ, unpublished).

一方、*Penilia avirostris* については LOCHHEAD (1936) がその摂餌機構を詳細に調べ、本種は汚過摂餌により正常には恐らく径 $5\ \mu\text{m}$ 以下 ($2\sim 5\ \mu\text{m}$) の大きさの粒子を摂取するものと推定した。PAVLOVA (1959b) は種々の餌料をもちいて本種の摂餌について実験を行ない、実際に $8\ \mu\text{m}$ 以下の粒子がとられるのを観察した。本種の餌に対する選択性はほとんどなく、非生物粒子、たとえばガラス粉末、でも大きさが適当であれば摂取される。

腸管内を餌が通過するに要する時間は粒子の大きさにより異なるが、平均 10~25 分であった。また餌として与えた無色鞭毛藻の減少速度から測定された濾水率は、水温 25°~27°C で成体メス 1 尾あたり 4.3 ml/h であり、餌料密度が高いと濾水率が低下した。1 日 1 尾当りの濾水量は 105~107 ml であり、濾水率の昼夜差は明らかでなかった。本種の天然個体群の 1 日の摂餌リズムを DELLA CROCE & GAINO (1968-1969) が調べているが、日中~夜半に摂餌個体が多く夜半~朝に腸管の空の個体がみられる例と、このようなりズムが明瞭でない場合とが認められた。本種においても腸管内容から餌の種類を知ることは困難であるが、黒海産 *Penilia* の餌料は無色鞭毛藻、バクテリア、デトリティスであろうと考えられている (PAVLOVA, 1959b)。

(4) 捕食者・寄生者

海産枝角類は仔稚魚の好適な餌料となることが多数の研究者によって報告されている (例えば LEBOUR, 1919, 1920, 1922; MARSHALL *et al.*, 1937; WICKSTEAD, 1963; 安楽・畔田, 1965; BRAIKO, 1965; SELVAKUMAR, 1970)。またヤムシや小型ヒドロ水母 (*Aglantha* spp.) によって *Evadne nordmanni* や *Podon intermedius* が捕食されること (GIESKES, 1970) や、ヤコウチュウによって *Penilia avirostris* (ENOMOTO, 1956), *Evadne* sp. (ENOMOTO, 1956; HATTORI, 1962), *Evadne nordmanni*, *Podon polyphemoides* (遠部, 未発表) が食害を受けることが観察された。ZELEZINSKAYA (1966) は黒海北西部の *P. avirostris* がカビの 1 種, *Hypochoytrium peniliae* (ARTEMCHUK & ZELEZINSKAYA, 1969) の寄生により大量斃死したことを報告した。これは枝角類の特異な減耗原因として注目される。

(5) 生物量

すでに述べたように海産枝角類は、暖温帯水域の沿岸・内湾などで動物プランクトンの優占種となり、その場所の物質循環の過程で重要な役割を果していると考えられる場合が屢々認められている。

チェサピーク湾では 5 月に *Podon polyphemoides* が表層の動物プランクトンの排水量の 80% 以上 (最高 94%) を占めることが記録されている (BOSCH & TAYLOR, 1968)。また瀬戸内海でも 6 月に *Penilia avirostris* が単一種として動物プランクトン中個体数をもっとも多く、全動物プランクトン生物量 (乾重量) 170 mg/m³ の 20% 以上に達するという (弘田, 1971)。黒海では夏期の動物プランクトンのうち *P. avirostris* が個体数で 21%, 生物量で 70% を占める場所があるといわれる (PAVLOVA, 1967)。

む す び

以上海産枝角類の生活をめぐる問題を述べてきたが、得られた知見の多くは単なる固定材料の観察にもとづくものであって、生活史の全ぼうをとらえるにはまだきわめて不十分である。最近における動物プランクトンの飼育技術の進歩により、特に *Penilia avirostris* の室内飼育が試みられてきたが (ZILLIOUX & LACKIE, 1970; 古賀・大隈, 1976; 大森, 私信), 今後海産枝角類の生物学的パラメータを推定する実験的研究が進展することが強く望まれる。このことは、天然個体群の動態に影響する諸要因、再生産、成長、摂餌量、被捕食量など、を評価するうえで必要であるばかりでなく、応用面からは本邦において注目されてきた餌料生物としての海産枝角類の大量培養を完成させるうえでも基礎的に重要であろう。

文 献

- ACKEFORS, H., 1969: Ecological zooplankton investigations in the Baltic Proper 1963-1965. *Inst. of Mar. Res., Lysekil, Ser. Biol., Rep.* 18, 1-139.
- 安楽正照, 畔田正格, 1965: 流れ藻に付随するブリ稚仔魚の食性. 西海区水産研究所報告, 33, 15-45.
- ARTEMCHUK, N. Ya. & L. M. ZELEZINSKAYA, 1969: Morskoi grib *Hypochoytrium peniliae* n. sp. porazhayushchii zooplanktonogo rachka *Penilia avirostris* DANA. (Marine fungus *Hypochoytrium peniliae* n. sp. infecting the zooplankton water flea *Penilia avirostris* DANA). *Mikol. Fitopatol.*, 3, 356-358.
- BAINBRIDGE, V., 1958: Some observations on *Evadne nordmanni* LOVÉN. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, 37, 349-370.
- BOSCH, H. F. & W. R. TAYLOR, 1968: Marine cladocerans in the Chesapeake Bay estuary.

- Crustaceana*, **15**(2), 161-164.
- BOSCH, H. F. & W. R. TAYLOR, 1970: Ecology of *Podon polyphemoides* (Crustacea, Branchiopoda) in the Chesapeake Bay. *Chesapeake Bay Institute Technical Report* 66, 77 p.
- BOSCH, H. F. & W. R. TAYLOR, 1973a: Distribution of the cladoceran *Podon polyphemoides* in the Chesapeake Bay. *Mar. Biol.*, **19**, 161-171.
- BOSCH, H. F. & W. R. TAYLOR, 1973b: Diurnal vertical migration of an estuarine cladoceran, *Podon polyphemoides*, in the Chesapeake Bay. *Mar. Biol.*, **19**, 172-181.
- BRAIKO, V. D., 1965: K biologii zimuyushchikh yaits *Penilia avirostris* DANA. (Biology of the winter eggs of *Penilia avirostris* DANA). *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, **164**, 1187-1189.
- CAROLI, E., 1924: Sulla presenza di *Penilia schmackeri* RICH. nel Golfo di Napoli. *Boll. Soc. Natur.*, *Napoli*, **35**, 96-99.
- CASANOVA, J. P., 1968: *Penilia avirostris* DANA en Méditerranée occidentale, sa valeur d'indicateur écologique. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, **41**, 95-119. (Cited by DELLA CROCE & VENUGOPAL, 1973).
- CHENG, C., 1947: On the fertility of marine Cladocera with a note on the formation of the resting egg in *Evadne nordmanni* LOVÉN and *Podon intermedius* LILLJEBORG. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **26**, 551-561.
- 鄭重, 陳孝麟 (CHENG, C. & S. L. CHEN), 1966: 中国海洋枝角類の初步研究, I. 分類. 海洋与湖沼 (*Oceanologia et Limnologia Sinica*), **8**(2), 168-174, Pl. I-V.
- DAVIS, C. C., 1968: Mechanisms of hatching in aquatic invertebrate eggs. In: BARNES, H. (ed.), *Oceanogr. and Mar. Biol. Ann. Rev.*, **6**, 325-376. Allen and Unwin, London.
- DELLA CROCE, N., 1974: Cladocera. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer. Zooplankton*, Sheet 143, 1-4.
- DELLA CROCE, N. & M. I. ANGELINO, 1968-1968: *Penilia avirostris* DANA nelle acque del Banco Agulhas. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, **36** (234), 5-14.
- DELLA CROCE, N. & S. BETTANIN, 1965: Sviluppo embrionale della forma partenogenetica di *Penilia avirostris* DANA. *Cahiers de Biologie Marine*, **6**, 269-275.
- DELLA CROCE, N. & S. BETTANIN, 1967: Accrescimento embrionale in *Penilia avirostris* DANA. *Accademia Nazionale dei Lincei, Rendiconti della Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali*, Serie 8, **43**(6), 590-596.
- DELLA CROCE, N. & S. BETTANIN, 1969: Formazione delle uova durevoli in *Penilia avirostris* DANA. *Cahiers de Biologie Marine*, **10**, 95-102.
- DELLA CROCE, N. & E. GAINO, 1968-1969: Alcune osservazioni sul ritmo di alimentazione in *Penilia avirostris* DANA. *Bollettino dei Musei e degli Istituti Biologici dell'Università di Genova*, **36**(235), 15-21.
- DELLA CROCE, N. & P. VENUGOPAL, 1973: *Penilia avirostris* DANA in the Indian Ocean (Cladocera). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **58**(5), 713-721.
- ENOMOTO, Y., 1956: On the occurrence and the food of *Noctiluca scintillans* (MACARTNEY) in the waters adjacent to the west coast of Kyushu, with special reference to the possibility of the damage caused to the fish eggs by that plankton. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.* **22**(2), 82-88, Pl. I.
- FRONTIER, S., 1973: Zooplankton de la région de Nosy-Bé -V. Cladocères. Contribution à l'étude d'une baie eutrophique tropicale. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **11**(3), 259-272.
- GIESKES, W. W. C., 1970: The Cladocera of the North Atlantic and the North Sea: Biological and ecological studies. Ph. D. thesis, McGill University, Montreal, 204 p.
- GIESKES, W. W. C., 1971: Ecology of the Cladocera of the North Atlantic and the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **5**(3), 342-376.
- HATTORI, S., 1962: Predatory activity of *Noctiluca* on anchovy eggs. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* **9**, 211-220.
- 弘田礼一郎, 1971: 動物プランクトンからみた燧灘, 備後灘の海域特性. JIBP-PM: 内海性海域における生物群集の生産の動態に関する研究. 昭和45年度研究業績報告, 45-51.
- JORGENSEN, O. M., 1933: On the marine Cladocera from the Northumbrian plankton. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **19**(1), 177-226.

- KASAHARA, S., S. UYE & T. ONBÉ, 1975: Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. II. Seasonal cycles of abundance in the populations of several species of copepods and their eggs in the Inland Sea of Japan. *Mar. Biol.*, **31**, 25-29.
- KIKUCHI, K., 1930: A comparison of the diurnal migration of plankton in eight Japanese lakes. *Memoirs of College of Science, Kyoto Univ.*, (Series B), **5**, 27-46.
- 古賀文洋. 大隈 迪, 1976: 魚類の初期餌料としての動物プランクトンの探索と大量培養研究—IV. 昭和50年度指定調査研究報告書, 福岡県福岡水産試験場, 22 p.
- 小久保清治, 1955: 浮遊生物分類学, v+439 p., Pl. I-XXXIV, 恒星社厚生閣, 東京.
- KUTTNER, O., 1911: Mitteilungen über marine Cladoceren. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freude zu Berlin*, **2**, 84-93.
- LEBOUR, M. V., 1919: Feeding habits of some young fish. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **12**, 9-47.
- LEBOUR, M. V., 1920: The food of young fish. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **12**, 261-324.
- LEBOUR, M. V., 1922: The food of planktonic organisms. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **644-677**.
- LEE, J. W., 1974: The vertical distribution and diurnal migration of Cladocera, *Evadne nordmanni* LOVÉN, at different stations in the Irish Sea. *Journal of the Oceanological Society of Korea*, **9**(1-2), 1-9.
- LOCHHEAD, J. H., 1936: On the feeding mechanism of a ctenopod cladoceran: *Penilia avirostris* DANA. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **2**, 335-355.
- LOCHHEAD, J. H., 1954: On the distribution of a marine cladoceran, *Penilia avirostris* DANA (Crustacea, Branchiopoda), with a note on its reported bioluminescence. *Biol. Bull.*, **107**, 92-105.
- MARSHALL, S. M., A. G. NICHOLLS & A. P. ORR, 1937: On the growth and feeding of the larval and post-larval stages of the Clyde herring. *J. Mar. Biol. Ass. United Kingdom*, **22**, 245-267.
- 遠部 卓, 1968: 海産枝角類に関する研究—I. *Penilia* の生態について. 広島大学水畜産学部紀要, **7**(2), 269-279.
- ONBÉ, T., 1972: Occurrence of the resting eggs of a marine cladoceran, *Penilia avirostris* DANA, on the sea bottom. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, **38**, 305.
- 遠部 卓, 1973: 海産枝角類耐久卵の生態に関する二・三の知見. 日本プランクトン学会報, **20**, 74-77.
- 遠部 卓, 1974: 海産枝角類の生態に関する研究. 広島大学水畜産学部紀要, **13**(1), 83-179.
- ONBÉ, T., in press: The biology of marine cladocerans in a warm temperate water. *Proceedings of the Symposium on Warm Water Zooplankton, Goa, India* (October, 1976).
- ONBÉ, T., T. MITSUDA & Y. MURAKAMI, 1977: Some notes on the resting eggs of the marine cladoceran *Podon polyphemoides*. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **24**, 85-93.
- PAVLOVA, E. V., 1959a: Development cycle and some data on the growth of *Penilia avirostris* DANA in the Sevastopol Bay. *Trudy sevastopol. Biol. Sta. Akad. Nauk SSSR*, **2**, 54-62. (Fisheries Research Board of Canada, Translation Series 966, 1968.)
- PAVLOVA, E. V., 1959b: On grazing by *Penilia avirostris* DANA. *Trudy sebastopol. Biol. Sta. Akad. Nauk SSSR*, **2**, 63-71. (Fisheries Research Board of Canada, Translation Series 967, 1968.)
- PAVLOVA, E. V., 1967: Food utilization and energy conversion by Black Sea Cladocera populations. In: Structure and dynamics of aquatic communities and populations, 66-85. (Fisheries Research Board of Canada, Translation Series 974, 1968.)
- POPPE, S. A., 1899: Ein neuer *Podon* aus China nebst Bemerkungen zur Synonymie der bisher bekannten *Podon*-Arten. *Naturwissenschaftlicher Verein zu Bremen*, **10**(2), 295-300.
- PURASJOKI, K. J., 1945: Quantitative Untersuchungen über die Mikrofauna des Meeresbodens in der Umgebung der Zoologischen Station Tvärminne an der Südküste Finlands. *Soc. Scient. Fenn., Comm. Biol.*, **9**(14), 1-24.
- PURASJOKI, K. J., 1958: Zur Biologie der Brackwasserkladozere *Bosmina coregoni maritima* (P. E. MÜLLER). *Annales Zoologici Societatis Zoologicae Botanicae 'Vanamo'*, **19**(2), 1-117.
- RAJAGOPAL, P. K., 1962: Notes on the occurrence of Cladocera in the Madras coastal waters.

- Current Science*, **31**, 467-468.
- RAMIREZ, F. C. & P. DE VREESE, 1974: Taxonomia y distribucion de los cladoceros (Crustacea, Phyllopoda) de un sector de la plataforma bonaerense y adyacencias. *Physis, Seccion A, Buenos Aires*, **33**(87), 511-526.
- RAMMNER, W., 1930: Phyllopoda. *Tierwelt der Nord- und Ostsee*, **18**, 1-32.
- SELVAKUMAR, R. A., 1970: Cladoceran swarm in relation to mackerel fishery along the west coast of India. *Current Science*, **39**, 481-482.
- SUDLER, M. T., 1899: The development of *Penilia schmackeri* RICHARD. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, **29**, 109-132. (Cited by DAVIS, 1968)
- 上野益三, 1937: 日本動物分類, 鰓脚目 (甲殻綱), viii+135 p., 101 figs., 三省堂, 東京.
- WICKSTEAD, J. H., 1963: The Cladocera of the Zanzibar area of the Indian Ocean, with a note on the comparative catches of two plankton nets. *East African Agricultural and Forestry Journal*, **29**, 164-172.
- YAMAZI, I., 1957: Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan. XX. Diurnal change of plankton animals at an innermost station in Wakayama Harbour. *Publications of Seto Mar. Biol. Lab.*, **6**, 209-224.
- ZELEZINSKAYA, L. M., 1966: O massovoi gibeli vetvistousogo rechka *Penilia avirostris* DANA v severozapadnoi chasti Chernogo morya. (Mass death of the cladoceran water flea *Penilia avirostris* DANA in the northwestern part of the Black Sea.) *Gidrobiol. Zh.*, **2**, 53-55.
- ZILLIOUX, E. J. & N. F. LACKIE, 1970: Advances in the continuous culture of planktonic copepods. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **20**, 325-332.