

# 水田に魚を放すと、生物間の関係が見えてくる

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者名	大塚,泰介 山崎,真嗣 西村,洋子
発行元	日本生態学会暫定事務局
巻/号	62巻2号
掲載ページ	p. 167-177
発行年月	2012年7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



**特集 1** 今こそ水田生物群集を捉えなおす—ミクロからマクロまで—

水田に魚を放すと、生物間の関係が見えてくる  
—多面的機能を解き明かすための基礎として—

大塚 泰介<sup>1</sup>・山崎 真嗣<sup>2</sup>・西村 洋子<sup>3</sup>

<sup>1</sup>滋賀県立琵琶湖博物館・<sup>2</sup>(財)岐阜県環境管理技術センター・<sup>3</sup>京都大学微生物科学寄付研究部門

Fish stock visualizes biological interactions of paddy field community — as a basis to clarify the multiple functions

Taisuke Ohtsuka<sup>1</sup>, Masatsugu Yamazaki<sup>2</sup> and Yoko Nishimura<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Lake Biwa Museum, <sup>2</sup>Gifu Environmental Management and Technology Center,

<sup>3</sup>Research Division of Microbial Sciences, Kyoto University

要旨：水田の多面的機能は、そこに生息する生物間の相互作用に負うところが大きい。水田にキーストーン捕食者である魚を放流して魚を放流しない水田と比較すれば、対照区つきの隔離水界実験（メソコスム実験）になり、水田の生物間相互作用を解明する上で有効である。水田にカダヤシを放流しても、カに対する抑制効果が見られないことがある。カダヤシはカの幼虫・蛹のほかに、その捕食者や競争者も食べるので、捕食による効果の総和が必ずしもカを減らす方向に働かないためである。メコン川デルタの水田に3種の魚を放し、魚を放さない水田と生物群集を比較した実験では、ミジンコ目が減少し、原生動物とワムシが増加し、水中のクロロフィル a 濃度が増加するという結果が得られている。水田にニゴロブナの孵化仔魚を放流した私たちの実験でも、これと類似の結果が得られた。ニゴロブナの後期仔魚および前期稚魚はミジンコ目を選択的に捕食し、ほぼ全滅させた。すると放流区では対照区よりも繊毛虫、ミドリムシなどが多くなった。また放流区では、ミジンコ目の餌サイズに対応する植物プランクトン、細菌、従属栄養性ナノ鞭毛虫などの数も増加した。メコン川デルタと私たちの結果は、ともに典型的なトップダウン栄養カスケードとして説明できる。また、魚の採食活動が、底泥からの栄養塩のくみ上げや底生性藻類の水中への懸濁を引き起こしたことも示唆される。これとは逆に、コイの採食活動によって生じた濁りが、水田の植物プランクトンの生産を抑制したと考えられる事例もある。こうした実験の前提となるのは、魚が強い捕食圧を受けていないことである。魚に対する捕食圧が大きい条件下での水田生物群集の動態は、今後研究すべき課題である。

キーワード：ギルド内捕食、魚、水田、トップダウン栄養カスケード、ミジンコ目

はじめに

水田の生物に関する研究のうち、群集レベルあるいは捕食-被食関係を扱ったものは驚くほど少ない (Kimura 2005)。そのため私たちは、水田における生物間の相互作用について、たいへん限られた知見しか持ちえていない。このことが有害生物管理と生物多様性保全を包括した総合的生物多様性管理 (IBM; Kiritani 2000; 桐谷 2004) を困難にしているだけでなく、水田がもつ多面的

な価値を適正に評価できない一因にもなっている。

水田生物群集の生物間相互作用を解明した研究例として、滅菌した水田土壌に微生物を再接種した操作実験と、特定の微生物に安定同位体を取りこませ、標識された核酸の同定によって食物連鎖を追跡した研究が挙げられる。前者では、未処理の水田土壌、 $\gamma$ 線殺菌した水田土壌に元の土壌に含まれる細菌群集を再接種したもの、これに加えて原生生物群集を再接種したものについて、それぞれに発達した微生物群集を比較することで、原生生物が原核生物に及ぼす影響を調べている (Murase et al. 2006)。後者では、メチロトローフ ( $C_1$  化合物資化性菌) と呼ば

2010年3月11日受付、2010年12月5日受理

<sup>1</sup>e-mail: ohtsuka@lbm.go.jp

れる細菌（と一部の酵母）だけがメタノールを rRNA や DNA の材料にできることを利用して、 $^{13}\text{C}$  で標識したメタノールを水田土壌に添加し、後に  $^{13}\text{C}$  で標識された原核生物および真核生物の rRNA および DNA を同定して、生息していたメチロトロフの分類群と、これを捕食あるいは分解して利用していた真核生物の分類群を推定している (Lueders et al. 2004)。しかしいずれも、微生物群集に限って適用可能な方法であり、より大型の生物にまで拡張することは困難である。

一方、土地利用の変化が水田地帯の節足動物群集に及ぼす影響を推測するために、節足動物間の捕食-被食関係および宿主-寄生者関係をモデル化し、シミュレーションによる検討を行った研究もある (Drechsler and Settele 2001)。しかし、このようなシミュレーションによる研究の結果は、モデルに含める要素とパラメータの設定に大きく左右されるため、その信憑性は結局のところ、実際の水田地帯における生物間相互作用の解明に負うところが大きい。

本特集で奥田 (2012) が解説しているように、安定同位体比を用いて水田の食物網構造を明らかにする方法も有効と考えられる。安定同位体比を用いた水田地帯における広域的な食物網と物質循環の研究としては、森ほか (2006)、森・柚山 (2006) などがある。しかし安定同位体比を水田内の食物網解明に用いた報告は、今のところ見当たらない。

水田の生物間相互作用を解明するために、野外観察だけでは曖昧な点が多く、一方で実験室での結果が野外に適用可能であるかどうか不明であるとすれば、両者をつなぐものとして野外操作実験が期待されることになる。その方法の1つとして、水田に魚を放流して、生物群集に及ぼす直接・間接の影響を解明することが有望である。

水田を繁殖の場とする、あるいは水田に放養される魚は、コイ *Cyprinus carpio* やフナ *Carassius* spp. に代表されるように雑食性のものが多い (松井 1948; Chapman and Fernando 1994)。またカダヤシ *Gambusia affinis* やナマズ *Silurus asotus* のように捕食性昆虫や魚までを食べる高次捕食者であることも少なくない (Bence 1988; 友田 1978)。さらに、カダヤシやニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* をはじめとして、水田の微小動物の中でも競争力が強いとされるミジンコ目 (枝角類) を選択的に食べる種が多いようである (Hurlbert and Mulla 1981; Yamazaki et al. 2010)。したがって魚は、水田の生物群集に大きな影響を及ぼすキーストーン捕食者 (Mills et al. 1993) となる可能性が高い。

現在、日本の大部分の水田では用水路と排水路が分離され、しかも排水路と田面の間に大きな水位差があるために、魚が進入して繁殖することは難しくなっている (Hata 2002; Fujimoto et al. 2008) しかしこのことは裏を返せば、水田から魚を排除することが比較的容易だということでもある。すなわち、水田に魚を放流して、魚を放流しない水田との比較を行えば、対照区つきの隔離水界実験 (メソコスム実験) が容易に成立するのである。

実はこれまでも、水田に魚を放流して魚と他の生物との相互作用を研究した例は、湖沼でのメソコスム実験に比べれば圧倒的に少数ながら存在する。たとえば、カの防除を目的としてカダヤシを放流しても効果が上がらない場合があることから、カダヤシのカ以外の生物との相互作用が研究されている (Bence 1988; Blaustein 1990, 1992; Blaustein and Karban 1990)。また、水田養魚における天然餌料の実態解明、あるいは魚がイネに及ぼす間接効果の解明のために、群集レベルでの検討が行われている例もある (Vromant et al. 2001a; Kuwabara 2002; Vromant and Chau 2005)。さらに近年、私たちの研究グループは水田にニゴロブナ仔稚魚を放流して、その食性を調べるとともに、仔稚魚がプランクトンや微小生物群集に及ぼす影響を検討している (Yamazaki et al. 2010; Nishimura et al. 2011)。そこで本稿では、こうした研究事例に基づいて、魚を媒体として明らかにされた水田の生物間相互作用について検討していく。

### カダヤシはカを絶やせないことがある

カダヤシ *Gambusia affinis* は北米原産で、オスは全長約 3 cm、より大型のメスでも全長 5 cm ほどの小魚である。カダヤシという和名、あるいは英名 *mosquitofish* が示す通り、カの幼虫や蛹をよく食べるので、カの防除のために世界各地の水田に放流されてきた。しかし、カダヤシを十分な密度で放流しているにも関わらず、カがほとんど減らない、あるいはかえって増えるという事例が報告されるようになってきた (Hoy et al. 1972; Kramer et al. 1987; Ceck and Linden 1987)。このうち Ceck and Linden (1987) は、カダヤシを放流した水田では、カを捕食するアメンボ類とマツモムシ科が著しく減少したことを示しており、このことがカをほとんど減らせなかった原因であることが示唆される。その後、主として米国カリフォルニア州の水田を舞台として、カとカダヤシ以外の生物間相互作用を視野に入れた研究が進められるようになった。

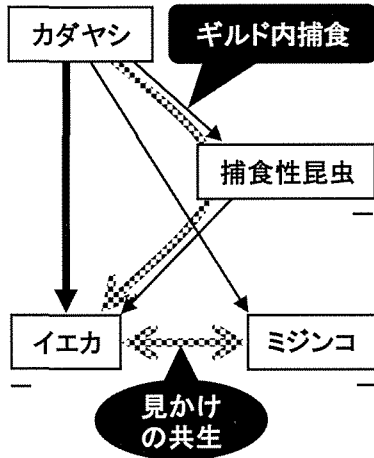


図1. Bence (1988) に見られる、カダヤシがイエカ幼虫に及ぼした直接的・間接的影響のまとめ。一方向の実線矢印は捕食を、双方向の網掛け矢印は見かけの競争を示す。生物名の下に付した符号は、カダヤシがその生物の増減に及ぼした総合効果を示す。

Bence (1988) が米国カリフォルニア州の水田で行った2年間にわたる長期実験では、水田に放流されたカダヤシは、イエカの一種 *Culex tarsalis* を有意に減少させた (図1)。しかし一方で、*Tropisternus lateralis* (ガムシのなかま) 幼虫やイトトンボ科幼虫などの捕食性昆虫、およびミジンコも減少させる結果となった。また、同じ時期に水田内に設置したコンテナで行われた短期実験では、ミジンコなどの動物プランクトンを加えると、カダヤシ1個体あたりが捕食するイエカ幼虫の個体数が減少する傾向が示された。この事例は、カダヤシはイエカを捕食して減らす一方で、イエカを捕食する他の捕食者も食べてしまったために、実際の捕食圧ほどにはイエカを減らす効果がなかったためと解釈される (ギルド内捕食; Polis et al. 1989)。また、ミジンコ目が多いと、カダヤシがイエカをあまり食べなくなったことは、ミジンコ目とイエカの間に見かけの共生関係 (Blaustein and Chase 2007) があったことを示唆する。

Blaustein and Karban (1990) は、水田内エンクロージャーにカダヤシを入れ、その中に設置した保護ケージにイエカの幼虫を入れて飼育した。するとエンクロージャーにカダヤシを入れない時よりもイエカ幼虫の成長がよくなった。この結果は、カダヤシがミジンコ目などの濾過捕食性動物プランクトンを食べて減らしたことにより、餌をめぐる搾取型競争が緩和され、イエカ幼虫に正の間接効果が及んだと解釈されている。この解釈は、イエカ

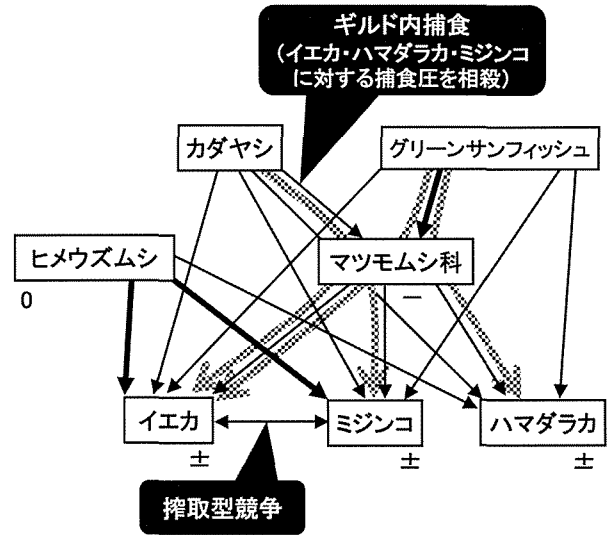


図2. Blaustein and Karvan (1990)、Blaustein (1990)、Blaustein (1992) に見られる、カダヤシおよびヒメウズムシがイエカ幼虫に及ぼした直接的・間接的影響のまとめ。実線の矢印のうち一方向の矢印は捕食を、双方向の矢印は競争を示す。網掛けの矢印は間接効果を示す。生物名の下に付した符号は、カダヤシがその生物の増減に及ぼした総合効果を示す。ただし±は複数の効果の相殺によってほとんど影響がなかったもの、0は影響を受けなかったと考えられるものである。

とミジンコ目がともに細菌・微細藻類・原生動物などを含む懸濁態有機物を濾過捕食し、濾過サイズも概ね同じ (Merritt 1992; Geller and Müller 1981) であるという事実によって支持される。

Blaustein (1992) は、米国カリフォルニア州の6筆の水田をそれぞれ4分割し、それぞれを対照区 (魚なし)、カダヤシ放流区、グリーンサンフィッシュ *Lepomis cyanellus* 放流区、カダヤシ+グリーンサンフィッシュ放流区として、カの抑制効果を調べるとともに、水田に発生する様々な水生生物の動態を調べた (図2)。すると、カダヤシを水田に入れても2か月以上の間、2種のカ (イエカの一種 *C. tarsalis* およびハマダラカの一種 *Anopheles freebornii*) に対する有意な抑制効果が見られず、一方で捕食性昆虫であるマツモムシ科の減少が見られた。さらにグリーンサンフィッシュ放流区では、同様にマツモムシ科昆虫の減少が見られただけでなく、ハマダラカの一種がかえって増加した。この結果は、カダヤシがマツモムシ科昆虫をギルド内捕食 (Polis et al. 1989) したことにより、マツモムシ科昆虫のカに対する捕食圧が減少し、その効果が魚によるカに対する捕食圧を相殺、あるいは上回ったためと解釈される。この実験では魚の放流によ

るミジンコ目の有意な減少は見られず、カダヤシ+グリーンサンフィッシュ放流区でカイミジンコ目の有意な減少が見られたのみだった。なお、この実験でカを最もよく抑制したのは、エンクロージャーに用いた 0.2 mm の網目を通す小さなヒメウズムシ (*Mesostoma* sp.) だった。ヒメウズムシは広食性の捕食者で、カの幼虫を含む様々な動物プランクトンを捕食する。ただし餌生物に対する選択性は明らかで、例えばヒゲナガケンミジンコ目よりもミジンコ目を多く捕食することが知られている (Maly et al. 1980; Schwartz and Hebert 1986)。この実験では、ヒメウズムシが多いほど、2 種のカの幼虫、ミジンコ目、およびカイミジンコ目が有意に少なくなった一方で、カイアシ類の個体数にはほとんど影響を及ぼさなかった (Blaustein 1990)。

以上の実験で特に注目されるのは、カダヤシなどの捕食者を媒介としたミジンコ目とイエカ幼虫の関係である。ミジンコ目はイエカ幼虫と餌をめぐる競争関係にあるだけでなく、ミジンコ目を食ってカダヤシが増えれば、イエカ幼虫に対する捕食圧も増加することになるので、その結果として見かけの競争が生じる可能性もある。しかし逆に、ミジンコ目が増えるとカダヤシがミジンコ目を選択的に捕食することによって、イエカ幼虫への捕食圧を下げる見かけの共生 (Blaustein and Chase 2007) が生じることも考えられる。水田に発生する「ただの虫」を保護して天敵の増加を促し、後から増えてくる害虫の発生を抑えるという図式 (Settle et al. 1996) が、ミジンコ目 (ただの虫) とイエカ (害虫) との間にも成立するかにについては、今後の水田における総合的生物多様性管理 (Kiritani 2000; 桐谷 2004) を考える上で重要な検討課題の 1 つである。

### 水田養魚が生物群集に及ぼす影響

水田養魚は東アジア圏を中心に各地で行われている (Halwart and Gupta 2004)。本邦でも戦後の食糧難の時代まで、長野県、群馬県、秋田県など本州内陸部を中心に盛んに行われていた (Ikuta and Yamaguchi 2005)。魚がとれるだけでなく、多くの場合、米の収量も増えることも知られており (松井 1948; Halwart and Gupta 2004)、さらにカの防除にも有効で一挙三得だという報告もある (Wu et al. 1991)。

水田養魚に関する研究の多くでは、魚が良く育つどうかに興味集中している。そのため Mustow (2002) が指摘した通り、他の生物との関係についてはせいぜい魚の

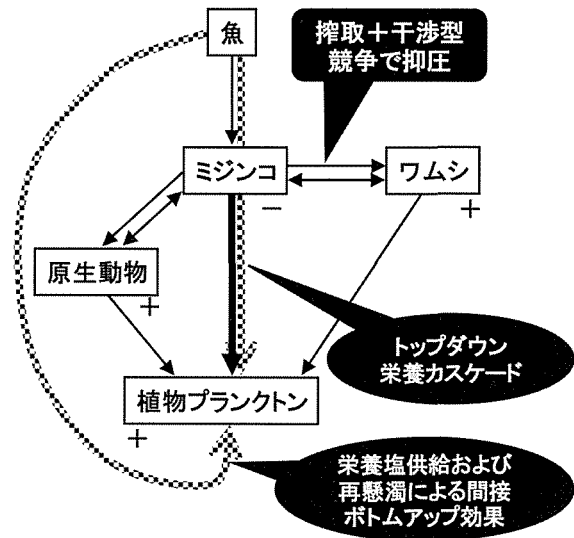


図3. Vromant et al. (2001a) の実験に見られる、魚 (シルバーバルブ、コイ、ナイルティラピア) が水田生物群集に及ぼした影響のまとめ。実線の矢印のうち一方の矢印は捕食を、双方の矢印は競争を示す。網掛けの矢印は間接効果を示す。生物名の下に付した符号は、魚がその生物の増減に及ぼした総合効果を示す。

餌生物までしか調べていないことが多く、生物群集全体にどのような影響が及ぶかについて調べたものは少ない。しかし米の収量増加の原因を探るという視点から、栄養塩濃度など水質とともに田面水中および土壌表層の生物群集を調べた研究例が、少ないながらもあ

Vromant et al. (2001a) は、メコン川デルタの水田に、シルバーバルブ *Barbodes gonionotus*、コイ *Cyprinus carpio*、ナイルティラピア *Oreochromis niloticus* を放し、魚を放さない水田と生物群集を比較した。それぞれの種の、この地域の養魚水田における主な消化管内容物は、シルバーバルブでは植物体とイネ種子、コイではデトリタスと節足動物 (カイアシ類、ミジンコ目、水棲昆虫など)、ナイルティラピアではデトリタス、植物体、糸状藻類などであることが知られている (Chapman and Fernando 1994; Rothuis et al. 1998)。実験の結果、イネを密植しない場合には、魚を放した水田でミジンコ目がやや少なくなり、原生動物とワムシが多くなり、水中のクロロフィル a 濃度が少なくなった (図3)。しかしイネを密植すると、ミジンコの差はより顕著になったのに対して、クロロフィル a の差は顕著でなくなり、原生動物とワムシは魚を放した水田でむしろやや少なくなった。

湖沼では、魚の捕食圧が増加するとミジンコ目が減り、原生動物やワムシなど小型の動物プランクトンが増えた

という報告が多い (Gliwicz and Pijanowska 1989)。そこで、上記実験のうちイネを密植しない場合の結果について、湖沼などで蓄積された研究成果に基づいた解釈を試みる。まず、魚を放流した水田でミジンコ目が減少した主な原因は、コイの捕食圧だったと考えられる。この地域の養魚水田のコイの消化管内容物に占めるミジンコ目の比率は1%以下のことが多く、コイの主要な餌だったと言いが難しい (Chapman and Fernando 1994; Rothuis et al. 1998)。しかし本実験で放流された20~30 gのコイ (体長約10 cmに相当) は、ミジンコ目に対する強い餌選択性を示すことが報告されている (Rahman et al. 2009) ので、コイの選択的捕食がミジンコ目を減少させたことはほぼ確実である。ワムシと原生動物が増えた理由としては、まず、餌をめぐる強力な競争相手であるミジンコ目 (Brooks and Dodson 1965) が減って、多くのワムシや原生動物の餌となる懸濁有機物 (小型の植物プランクトンなど) が増えたことが考えられる。また、湖沼で優占することが多いミジンコ *Daphnia* などと同様に、水田で優占することが多いタマミジンコ *Moina macrocopa* も小型の原生動物をよく捕食する (Kumar and Hwang 2008) ので、直接の捕食による効果も大きかったと考えられる。また、ミジンコはろ過捕食の際にワムシを吸い寄せ、捕食できなくとも物理的ダメージを与える場合があることが知られており (一種の干渉型競争; Gilbert 1988)、このことも魚を放流しなかった水田で、放流した水田よりもワムシが少なくなった一因かもしれない。

魚の放流が田面水中のクロロフィル a 量を増加させた原因として、まず魚がミジンコ目などの濾過捕食者を捕食したために、植物プランクトンに対する捕食圧が低下したことが考えられる (トップダウン栄養カスケード; Carpenter et al. 1985)。Vromant and Chau (2005) も魚の放流で田面水中のクロロフィル a 濃度が増えたことを報告し、その原因をトップダウン栄養カスケードに求めている。しかしこの実験では、放流した魚のうち少なくともコイとナイルティラピアは主として水底のデトリタスを摂食していたと考えられる (Chapman and Fernando 1994; Rothuis et al. 1998)。したがって、魚が摂食活動の際に底泥を巻き上げたり、底生動物を食べて消化・排泄したりしたために、底泥中の栄養塩が水中に移動したこと (栄養ポンプ: LaMarra 1975; Havens 1993)、および底生藻類や沈殿した植物プランクトンが水中に巻き上げられて (再) 懸濁したこと (Roozen et al. 2007) も、クロロフィル a 量の増加に寄与した可能性が大きい。

以上の解釈をまとめると図3のようになる。一方、イ

ネを密植した実験では魚の放流による変化は、ミジンコ目の有意な減少を除いて明瞭でなかった。イネの密植によって田面に届く光量が不足し、このことが藻類生産の制限要因になったために、魚の影響が見えにくくなったのかもしれない。

さらにコイを放流した水田でミジンコ目だけでなく、ワムシも植物プランクトンも減ってしまったという報告もある (Kuwabara 2002)。これは Kuwabara (2002) の解釈通り、イネが成長して田面を遮蔽した (Mustow 2002) 上に、コイが田面水を濁らせた (Vromant et al. 2001b) ために、光量不足により藻類の生産力が低下した結果と思われる。ただしこの実験では0.1 mm目のプランクトンネット上に残ったプランクトンだけを観察対象としているので、ミジンコ目に捕食されやすい小型植物プランクトンの増減については不明である。一方で、コペポデイド期以降のカイアシ類だけは、むしろ増加した。これは、コイのように餌を吸い込んで捕食する魚に食われにくいカイアシ類 (Drenner and McComas 1980) が、ワムシや大型植物プランクトンを捕食した結果とも解釈できる。この実験には反復がなく、放流区、対照区ともに1田面みの結果なので、今後の追試が必要である。

既に述べたように、農学の視点からは、水田養魚を行った際に魚がイネに与える直接的・間接的な影響、特に水田養魚を行うと一般に米の収量も増える (松井 1948; Halwart and Gupta 2004) ことの仕組みが大きな関心事である。しかしその仕組みについて提起されてきた従来の仮説のいずれも、データによって十分に支持されておらず (Vromant and Chau 2005)、今後に残された大きな検討課題となっている。

### 小さなニゴロブナ仔稚魚の大きなインパクト

ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* は琵琶湖の固有亜種で、環境省版レッドリストで絶滅危惧IB類に位置付けられている。しかも滋賀県の伝統食である「フナズシ」の材料として、水産資源としても重要性が高い。

ニゴロブナ仔稚魚の主な生育場所は湖岸や内湖の抽水植物群落内部である (藤原ほか 1995)。しかし、内湖は既にその多くが干拓事業などによって消滅している (Hanafusa 2000)。また湖岸の抽水植物群落についても、湖岸堤の建設による面積の減少 (大塚ほか 1996)、オオクチバス *Micropterus salmoides* およびブルーギル *Lepomis macrochirus* の蔓延 (前畑 1993)、自然状態と大きく異なる水位調整 (Yamamoto et al. 2006) などによって、ニゴ

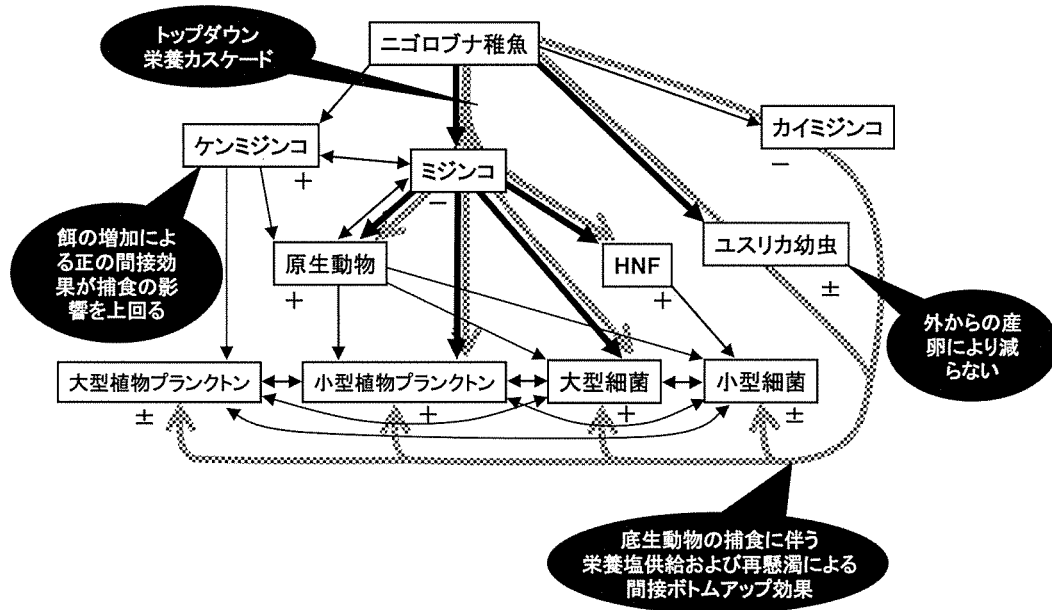


図4. Yamazaki et al. (2010)、Nishimura et al. (2011)に見られる、ニゴロブナ稚魚が田面水中の生物群集に及ぼした影響のまとめ。実線の矢印のうち一方の矢印は捕食を、双方向の矢印は競争を示す。網掛けの矢印は間接効果を示す。生物名の下に付した符号は、魚がその生物の増減に及ぼした総合効果を示す。ただし±は複数の効果の相殺によってほとんど影響がなかったものである。

ロブナの繁殖場所としての価値を大きく低下させている。

一方で、水田がニゴロブナの初期成長の場として有効なことが明らかになってきた(金尾ほか 2009)。そのため滋賀県では、水田へ仔魚を放流する、水田に親魚を放流して卵を産ませる、農業排水路を嵩上げてニゴロブナ親魚が水田に遡上できるようにする(魚のゆりかご水田; 田中 2006)などの方法で、水田でのニゴロブナ仔魚の育成に努めている。

しかし、ニゴロブナ仔魚が水田の生物群集に及ぼす影響については、これまでほとんど検討されていない。すなわち、水田をニゴロブナの初期成長の場とすることが、水田の生物多様性保全に寄与するかどうかについては、未だ不明である。そこで私たちは、ニゴロブナ仔魚が育つ水田で生物群集にどのような変化が生じるのかを調べることにした。なお、以下で示す研究結果の大部分は Yamazaki et al. (2010)、Nishimura et al. (2011)によるものである。

滋賀県安土町大中にある、農業技術振興センターの実験水田で実験を行った。水田内の側に6つのエンクロージャーを設置し、それぞれ2区画ずつを稲藁春施用、秋施用、施用なしとした。湛水の13日後、田植えの1週間後に、それぞれ的一方にニゴロブナの孵化後3日の仔魚

を20個体  $m^{-2}$  になるように放流し、もう一方には放流せず対照区として実験を行った。

実験結果のうち、ニゴロブナ仔魚が田面水中の生物に及ぼした直接・間接の影響をまとめると図4のようになる。以下でその内容を検討する。

ニゴロブナ仔魚は甲殻類をよく食べていた。稚魚の消化管内からは底生ワムシの *Lecane* やミカヅキモ *Closterium* など数多く見出されたが、量的には甲殻類に比べてはるかに少なかった。10日齢の後期仔魚の消化管は、主にミジンコ目に占められていた。16日齢からはケンミジンコ目、カイミジンコ目、ユスリカ科幼虫を多く食うようになり、31日齢になるとユスリカ科幼虫が主な餌となった。

ニゴロブナ仔魚放流の13日後(16日齢)から、水中あるいは土壌表面の甲殻類が放流区と対照区で大きく異なってきた。対照区・放流区ともに、ミジンコ目のうちゾウムジンコ *Bosmina* およびタマミジンコ *Moina* は先駆種として出現し、実験の後半には減少した。しかし放流区では、両属とも対照区よりも先に減少し、ニゴロブナが16日齢の時点でほぼ全滅した。また、この頃から対照区ではミジンコ *Daphnia*、ケブカミジンコ科、ネコゼミジンコ *Ceriodaphnia* などが増えてきたが、放流区ではほ

は完全に発生が抑えられた。これに対して、水面付近で生活するアオムキミジンコ *Scapholeberis* および底生のカイミジンコ目は、やはり減少したものの全減には至らなかった。さらにケンミジンコ目では、対照区では実験後半にやや減少したのに対して、放流区では逆にやや増加した。こうした変化は、ミジンコ目>カイミジンコ目>ケンミジンコ目の順に選択性が高い、ニゴロブナ稚魚の餌選択性とほぼ対応したものである(図4;ただし後期仔魚はケンミジンコ目のノープリウス幼生をやや多く捕食し、カイミジンコ目を全く捕食できないため、餌選択性がミジンコ目>ケンミジンコ目>カイミジンコ目の順になる)。一方、ユスリカ科幼虫の数は、放流区でも最後まで減少することがなかった。その理由として、ユスリカは主に実験水田の外からやってきて産卵するために捕食の影響が一代限りだったこと、そして主として底泥中に生息するユスリカ科幼虫はミジンコ目ほど効率的に捕食されなかったことが考えられる。

一方、原生動物には放流区でより多くなるものが多かった。シオカメウムシ目(主に *Coleps*)は、放流区でのみ大きく増加した。また、ミドリムシ目(主に *Euglena* と *Tracheromonas*)、ハルテリア目(主に *Halteria*)は、放流区で対照区よりも有意に多くなった。以上の種は比較的小型で、この水田で多く発生したタイリクミジンコ *Daphnia similis* やタマミジンコ *Moina macrocopa* などが捕食できるサイズ(Burns 1968; Kumar and Hwang 2008)なので、ミジンコによる捕食圧の減少が増加の一因となったと考えられる。なお *Halteria* は、捕食者から「跳躍」して逃げるができるため、他の繊毛虫よりもミジンコの捕食を免れやすいことが知られている(Wiackowski et al. 1994)。しかしミジンコには *Halteria* を十分に捕食できるものがある(Archbold and Berger 1985)。また *Halteria* がろ過捕食する餌サイズ(0.5~5  $\mu\text{m}$ ; Jürgens and Šimek 2000)は多くのミジンコの餌サイズの範疇にある(Geller and Müller 1981)ために、餌をめぐる競争があったと考えられる。すなわち、ミジンコの *Halteria* に対するギルド内捕食(Polis et al. 1989)の結果として、このような明瞭な影響が表れたものと思われる。

出現した動物プランクトン(原生動物を含む)の分類群数を概ね目レベルで見ると、対照区では湛水後20日目あたりから徐々に分類群数が減る傾向が見られた。一方、放流区では逆に、分類群数がやや増える傾向が見られた。すなわち、フナを放流した水田の方が動物群集の多様性がより大きくなる傾向が見られた。これは小型の分類群に対するミジンコの捕食圧が低下しただけでなく、競争

力が強いミジンコ(Brooks and Dodson 1965)の減少によって競争排除が起こりにくくなったためと考えられる。

湖沼では動物プランクトン食魚類が大型のミジンコを捕食して減少させると、大型のミジンコによる餌の独占が起こらなくなるため、搾取型競争には弱い魚には捕食されにくい小型の動物プランクトンが増加することが多い(Gliwicz and Pijanowska 1989)。一方でケンミジンコ目などのカイアシ類は魚による捕食の影響を比較的受けにくいいため、餌となる小型の動物プランクトンの増加が有利に働いてむしろ増加することがある(Kerfoot 1987)。ニゴロブナ仔稚魚が水田の動物プランクトン群集に及ぼした影響も、こうした湖沼における観察結果と概ね一致している。

水中のクロロフィル a 量(植物プランクトン量の指標)は、実験後半になると放流区でやや多くなった。この傾向を顕著なものにしたのは15  $\mu\text{m}$  以下の小さな分画の植物プランクトンで、大型のものはあまりはっきりとした違いを示さなかった。

属レベルでの組成で見た場合、放流区では実験の後半に *Chodatella*(ほとんどが *Scenedesmus* の単細胞型と思われる)、*Kirchneriella*、*Merismopedia*、*Nostoc*、*Monoraphidium*、*Tracheromonas*、緑藻の遊走子などが多くなった。以上のうち *Nostoc* 以外はいずれも小型で、ミジンコの濾過捕食を受けやすいと考えられる。これに対して *Nostoc* は本来、底泥上で生育しているので、稚魚の採食活動によって水中に巻き上げられたと考えられる。すなわち、ニゴロブナ→ミジンコ→小型藻類というトップダウン栄養カスケード(Carpenter et al. 1985)とともに、捕食活動による底生藻類の水中への懸濁(Roozen et al. 2007)も、クロロフィル a の増加に寄与したと考えられる。さらに全リン濃度も、放流区で対照区よりも高くなる傾向があった。全リンの挙動がクロロフィル a 量の挙動とよく似ていたこと、溶存反応性リンの濃度には顕著な違いが見られなかった(大林博幸ら 未発表)ことから、稚魚の摂食活動で水中に汲み上げられたリン(LaMarra 1975; Havens 1993)は、速やかに植物プランクトンなどに利用されたと考えられる。

水中に浮遊している糸状細菌も放流区でより多くなる傾向が見られた。また、湛水初期に多く見られた従属栄養性ナノ鞭毛虫(HNF)は、対照区では時間とともにほぼ一方的に減っていったのに対して、放流区では実験後半にやや回復した。こうした藻類以外の微小生物に対しても、ミジンコを介したトップダウン栄養カスケードが働いていたことが示唆される(Jürgens et al. 1999; Zöllner



et al. 2003)。一方で、ミジンコのろ過サイズの範疇にある  $0.8 \sim 3 \mu\text{m}$  の分画にあるバクテリアに対する量的な影響は小さかった。これはミジンコが減った際に、このサイズの餌を効率的に捕食する *Halteria* (Jürgens and Šimek 2000) などの繊毛虫が増加して、ミジンコによる捕食圧の減少を補償したためかもしれない。

### 魚の捕食者を含めた相互作用 —今後の研究に向けて

これまで見てきたように、水田に魚を放流する野外操作実験は、間接効果を含む生物間相互作用の諸相を明らかにし、水田の生物群集に対する理解を大きく前進させてきた。ただし、このような実験が成立するためには、放流した魚への捕食圧による実験条件の攪乱が強くないことが前提条件になる。前章の実験と同時に測定された安定同位体比の測定結果 (大塚泰介ほか 未発表) は、ニゴロブナ仔稚魚がこの水田における最高次の捕食者の1つだったことを示している。また、ニゴロブナ幼魚の水田中干し時 (約 30 日齢、平均全長  $25 \sim 28 \text{ mm}$  程度) までの生残率は  $22 \sim 91\%$  と著しく高かったことが報告されている (金尾ほか 2009)。この2つの結果は、少なくとも実験を行った水田には、ニゴロブナ仔稚魚に対する強力な捕食者がいなかったことを意味する。しかし、琵琶湖周辺の水田でニゴロブナ仔稚魚を捕食しうる潜在的な捕食者は少なくない。そこで以下、潜在的な捕食者をいくつか挙げ、ニゴロブナ仔稚魚および他の水田の生物に及ぼしうる影響を推察する。

ニゴロブナ稚魚が生育する時期の琵琶湖周辺の水田には、コサギ *Egretta garzetta*、チュウサギ *Mesophoyx intermedia* などの鳥類が、しばしば摂餌のために飛来しており、その食性 (小杉 1960) から多少ともニゴロブナの稚魚・幼魚を捕食していると推測される。にもかかわらず、鳥の捕食がニゴロブナの生残率を決定的に引き下げなかった原因として、まずアメリカザリガニ *Scapulicambarus clarkii* やカエル類 (オタマジャクシを含む) など、より大型の、しかも鳥類にとってより捕食が容易な動物が多く生息していたため (Lane and Fujioka 1998)、鳥類がニゴロブナ稚魚を餌として選択しなかったことが考えられる。また、ニゴロブナが鳥類に食べられやすい大きさにまで成長する時期にはイネも成長し、鳥類による稚魚の捕食を妨げたことも一因であろう。

前章の実験を行った水田には、ニゴロブナ仔稚魚を捕食しうる大型の水棲昆虫として、コガムシ *Hydrochara*

*affinis* 幼虫、タイコウチ *Laccotrephes japonensis*、コオイムシ *Appasus japonicas* が生息していた。この3種は、琵琶湖周辺の他の水田でもしばしば見られる。しかし、このうちで最も多かったコガムシ幼虫については、 $\delta^{15}\text{N}$  値がニゴロブナ仔稚魚より低かったため、ニゴロブナ仔稚魚を主な餌にしていなかったことが明らかである (大塚泰介ほか 未発表)。タイコウチとコオイムシも、水田におけるニゴロブナ仔稚魚に対する強力な捕食者とは考えにくい。Ohba and Nakasuji (2006) の観察結果によれば、水田地帯でタガメ *Lethocerus deyrollei* の幼虫が魚を捕食していたのに対して、同じ調査でタイコウチとコオイムシは魚を捕食していなかったからである。

一方で、かつて琵琶湖周辺の水田にも生息していたタガメは、ニゴロブナ仔稚魚に対する強力な捕食者になりえる。松井 (1948) は、水田でのコイなどの種苗育成において「水棲昆虫類の幼虫は、生長すると稚魚を捕食して大害を興へるものである。」として、水棲昆虫の徹底駆除を勧めている。ここでは具体的な水棲昆虫の種は示されていない。しかし、「成虫及び卵は、見付け次第駆除し」と記していることから、この記述は主に、卵を見つけて駆除することが可能なタガメを指していると考えられる。タガメの主食は、成虫ではカエル、幼虫はオタマジャクシであることが知られている (例えば Hirai and Hidaka 2002; Ohba and Nakasuji 2006)。しかし Ohba et al. (2008) は、多くのメダカ *Oryzias latipes* が生息する水田では、タガメの幼虫の成長につれて主な餌生物がオタマジャクシからメダカに移行したことを報告している。この結果から、水田に魚類が多く生息する場合には、タガメの老齢幼虫は餌としてオタマジャクシよりも魚類を選好することが示唆される。現在、琵琶湖周辺の水田地帯でタガメは全く見られないが、もし再び生息するようになれば、ニゴロブナが入った水田にタガメが誘引されることでオタマジャクシの生残率を低下させる「見かけの競争」、あるいはタガメが成長段階とともに餌を変えることによってニゴロブナ・オタマジャクシともに著しい減少を免れる「見かけの共生」のいずれかが観察されるかもしれない。

現在の琵琶湖周辺の水田で、ニゴロブナ仔稚魚に対する最も強力な捕食者であると推測されるのはナマズ *Silurus asotus* の稚魚である。ナマズもニゴロブナと同様、排水路と水田の落差が小さければ、しばしば水田に進入して繁殖する (Maehata 2007)。飼育下での観察では、ナマズの体長  $6 \sim 9 \text{ mm}$  の仔魚は原生動物やワムシを、 $9 \sim 15 \text{ mm}$  の後期仔魚はミジンコやボウフラを、 $14 \sim 20 \text{ mm}$  の初期稚魚はイトミミズやユスリカ幼生を捕食する (友

田 1978) ので、この段階まではニゴロブナ仔稚魚と餌をめぐる競争関係にあると推測される。しかし 18 mm を超えた稚魚は魚をも捕食するようになり、フナ仔稚魚も捕食の対象となる (友田 1978)。水田におけるナマズの初期成長はニゴロブナ以上に速い。農業排水路を嵩上げして魚が水田に遡上できるようにする「ゆりかご水田」(田中 2006) で、田植えから約 40 日後の中干し時に水田からの降下魚類を観察すると、ニゴロブナは体長 30 mm 以下のことが多いのに対して、ナマズはしばしば体長 70 mm を超えており (裕登志之ほか 未発表)、同時期のニゴロブナ稚魚を捕食するのに十分な大きさである。すなわち、ニゴロブナとナマズがともに繁殖した水田では、ナマズの急激な成長に伴う餌の変化によってギルド内捕食 (Polis et al. 1989) が起こっていることになる。すると、カダヤシによる捕食性昆虫への捕食がカをかえて増加させることがあるのと同様に、ナマズがいることでニゴロブナ単独の場合よりも両者の共通の餌であるミジンコへの捕食圧がかえて緩和され、ミジンコの著しい減少が起こりにくくなっている可能性がある。しかし、ナマズとニゴロブナがともに繁殖した水田における生物群集の動態については、今のところ全く研究されておらず、今後の解明すべき課題である。

以上で見てきたように、琵琶湖周辺の水田で育つニゴロブナ仔稚魚の潜在的な捕食者がタガメとナマズであるとするれば、琵琶湖周辺の水田でこうした高次捕食者を排除することはさほど難しくない。そして、水田の魚に対する捕食圧を低く保つことが容易な状況は、本稿でこれまでに示してきた研究成果が世界の様々な地域・様々な魚種にわたることから、世界の多くの地域の水田、多くの魚種に共通であると推察される。この現状が大きく変化しない限り、水田に魚を放流する野外操作実験は、水田の生物間相互作用に関する多くの知識を私たちにもたらし続けるであろう。

一方で将来、水田地帯の高次捕食者が増加し、水田の魚に対する捕食圧が高まるとすれば、水田に魚を放流する野外操作実験は、これまでのような明快な結果を生まなくなるだろう。しかしそうなった場合にも、一筆水田の外からやってくる捕食者をコントロールし、あるいはその影響を定量化することにより、水田の生物間相互作用の新たな側面を見いだせる可能性がある。そして、その際の結果の解釈に対しても、高次捕食者が少ない現状の水田で得られた知見が極めて有効に働くことが期待される。

## 謝 辞

本稿を執筆する上で重要な文献、データ、アイデアなどをご紹介くださった奥田昇、金尾滋史、亀田佳代子、楠岡泰、桑原連、都野展子、裕登志之、日鷹一雅、前畑政善、吉山浩平、渡辺仁治 (故人) の諸氏に御礼を申し上げる。本稿は、琵琶湖博物館総合研究 06-01、科学研究費基盤研究 (C) 21580243、および環境総合研究推進費 D-0906 による研究成果を含む。

## 引用文献

- Archbold JHG, Berger J (1985) A qualitative assessment of some metazoan predators of *Halteria gradinella*, a common freshwater ciliate. *Hydrobiologia*, 126:97-102
- Bence JR (1988) Indirect effects and biological control of mosquitoes by mosquitofish. *Journal of Applied Ecology*, 25:505-521
- Blaustein L (1990) Evidence for predatory flatworms as organizers of zooplankton and mosquito community structure in rice fields. *Hydrobiologia*, 199:179-191
- Blaustein L (1992) Larvivorous fishes fail to control mosquitoes in experimental rice plots. *Hydrobiologia*, 232:219-232
- Blaustein L, Chase JM (2007) Interactions between mosquito larvae and species that share the same trophic level. *Annual Review of Entomology*, 52:489-507
- Blaustein L, Karban R (1990) Indirect effects of the mosquitofish *Gambusia affinis* on the mosquito *Culex tarsalis*. *Limnology and Oceanography*, 35:767-771
- Brooks JL, Dodson SI (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150:28-35
- Burns D (1968) The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography*, 13:675-678
- Carpenter SR, Kitchell JF, Hodgson JR (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35:634-639
- Cech JJ Jr., Linden AL (1987) Comparative larvivorous performances of mosquitofish, *Gambusia affinis*, and juvenile Sacramento blackfish, *Orthodon microlepidotus*, in experimental rice paddies. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 3:35-41
- Chapman G, Fernando CH (1994) The diets and related aspects of feeding of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rice fields in northeast Thailand. *Aquaculture*, 123:281-307
- Drechsler M, Settele J (2001) Predator-Prey interaction in rice ecosystems: effects of guild composition, trophic relationships, and land use changes - a model study exemplified for Philippine rice terraces. *Ecological Modelling*, 137:135-159

- Drenner RW, McComas SR (1980) The roles of zooplankton escape ability and fish size selectivity in the selective feeding and impact of planktivorous fish. In: Kerfoot WC (ed), Evolution and ecology of zooplankton communities, 587-593. University Press of New England, Hanover
- Fujimoto Y, Ouchi Y, Hakuba T, Chiba H, Iwata M (2008) Influence of modern irrigation, drainage system and water management on spawning migration of mud loach, *Misgurnus anguillicaudatus* C. Environmental Biology of Fishes, 81:185-194
- 藤原 公一, 臼杵 崇広, 小林 徹, 水谷 英志 (1995) 琵琶湖の固有種ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* を育む場としてのヨシ等植物群落の重要性. 環境システム研究, 23:414-419
- Geller W, Müller H (1981) The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh sizes and their ecological implications. Oecologia, 49:316-321
- Gilbert JJ (1988) Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: a review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. Limnology and Oceanography, 33:1286-1303
- Gliwicz ZM, Pijanowska J (1989) The role of predation in zooplankton succession. In: Sommer U (ed), Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities, 253-296. Springer, Berlin
- Halwart M, Gupta MV (eds) (2004) Culture of fish in rice fields. WorldFish Center, Penang
- Hanafusa Y (2000) Wetlands of Lake Biwa: their history, significance and fate. Lakes & Reservoirs: Research & Management, 5:1-3
- Hata K (2002) Perspectives for fish protection in Japanese paddy field irrigation system. Japan Agricultural Research Quarterly, 36:211-218
- Havens KE (1993) Response to experimental fish manipulations in a shallow, hypereutrophic lake: the relative importance of benthic nutrient recycling and trophic cascade. Hydrobiologia, 254:73-80
- Hirai T, Hidaka K (2002) Anuran-dependent predation by the giant water bug, *Lethocerus deyrollei* (Hemiptera: Belostomatidae), in rice fields of Japan. Ecological Research, 17:655-661
- Hoy JB, Kauffman EE, O'Berg AG (1972) A large scale field test of *Gambusia affinis* and chlorpyrifos for mosquito control. Mosquito News, 32:162-171
- Hurlbert DH, Mulla MS (1981) Impacts of mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation on plankton communities. Hydrobiologia, 83:125-151
- Ikuta K, Yamaguchi M (2005) The present state of carp fisheries and aquaculture in Japan. Bulletin of Fisheries Research Agency Supplement, 2:55-58
- Jürgens K, Perntaler J, Schalla S, Amann R (1999) Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing. Applied and Environmental Microbiology, 65:1241-1250
- Jürgens K, Šimek K (2000) Functional response and particle size selection of *Halteria* cf. *grandinella*, a common freshwater, oligotrichous ciliate. Aquatic Microbial Ecology, 22:57-68
- 金尾 滋史, 大塚 泰介, 前畑 政善, 鈴木 規慈, 沢田 裕一 (2009) ニゴロブナ *Carassius auratus grandoculis* の初期成長の場としての水田の有効性. 日本水産学会誌, 75:191-197
- Kimura M (2005) Populations, community composition and biomass of aquatic organisms in the floodwater of rice fields and effects of field management. Soil Science and Plant Nutrition, 51:159-181
- Kiritani K (2000) Integrated biodiversity management in paddy fields: shift of paradigm from IPM toward IBM. Integrated Pest Management Reviews, 5:175-183
- 桐谷 圭治 (2004) 「ただの虫」を無視しない農業—生物多様性管理—. 築地書店, 東京
- Kerfoot WC (1987) Cascading effects and indirect pathways. In: Kerfoot C, Shi A (eds), Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities, 57-70. University Press of New England, Hanover & London
- 小杉 昭光 (1960) 数種のサギ科の鳥類の食性について. 山階鳥類研究所研究報告, 2:89-98
- Kramer VL, Garcia R, Colwell AE (1987) An evaluation of the mosquitofish, *Gambusia affinis*, and the inland silverside, *Menidia beryllina*, as mosquito control agents in California wild rice fields. Journal of American Mosquito Control Association, 3:626-632
- Kumar R, Hwang JS (2008) Ontogenetic shifts in the ability of the Cladoceran, *Moina macrocopa* Straus and *Ceriodaphnia cornuta* Sars to utilize ciliated protists as food source. International Review of Hydrobiology, 93:284-296
- Kuwabara R (2002) Succession of the plankton community and water quality conditions during the wet period in an experimental rice-fish culture plot in paddy fields in Tokamachi, Niigata, Japan. In: Ali A, Rawi CSM, Mansor M, Nakamura R, Ramakrishna S, Mundkur T (eds), Proceedings of the Asian Wetland Symposium 2001 "Bringing Partnerships into Good Wetland Practices," August 27-30, 2001, Penang, Malaysia, 1-15. Penerbit Universiti Sains Malaysia, Pulau Pinang, Malaysia
- Lane SJ, Fujioka M (1998) The impact of changes in irrigation practices on the distribution of foraging egrets and herons (Ardeidae) in the rice fields of central Japan. Biological Conservation, 83:221-230
- LaMarra VA (1975) Digestive activities of carp as a major contributor to the nutrient loading of lakes. Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und Angewandte Limnologie, 19:2461-2468
- Lueders T, Wagner B, Claus P, Friedrich MW (2004) Stable isotope probing of rRNA and DNA reveals a dynamic methylotroph community and trophic interactions with fungi and protozoa in oxic rice field soil. Environmental

- Microbiology, 6:60-72
- 前畑 政善 (1993) 琵琶湖文化館周辺水域 (南湖) における魚類の動向. 滋賀県立琵琶湖文化館研究紀要, 11:43-49
- Maehata M (2007) Reproductive ecology of the Far Eastern Catfish, *Silurus asotus* (Siluridae), with a comparison to its two congeners in Lake Biwa, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 78:135-146
- 松井 佳一 (1948) 水田養魚. 富書店, 京都
- Maly EJ, Schoenholtz S, Arts MT (1980) The influence of flatworm predation on zooplankton inhabiting small ponds. *Hydrobiologia*, 76:233-240
- Merritt RW, Dadd RH, Walker ED (1992) Feeding behavior, natural food, and nutritional relationships of larval mosquitoes. *Annual Review of Entomology*, 37:349-376
- Mills SL, Soule ME, Doak DF (1993) The keystone-species concept in ecology and conservation. *Bioscience*, 43:219-224
- 森 淳, 水谷 正一, 松澤 真一 (2006) 里山から谷津田水路に供給される陸起源有機物の炭素・窒素安定同位体比の変化. 農業土木学会論文集, 243:121-126
- 森 淳, 柚山 義人 (2006) 水田生態系における食物網構造と物質循環—原川排水路と西風堤 (国営いさわ南部地区) を事例として—. 農業工学研究所技報, 204:105-114
- Murase J, Noll M, Frenzel P (2006) Impact of protists on the activity and structure of a bacterial community in a rice field soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 72:5436-5444
- Mustow SE (2002) The effects of shading on phytoplankton photosynthesis in rice-fish fields in Bangladesh. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 90:89-96
- Nishimura Y, Ohtsuka T, Yoshiyama K, Nakai D, Shibahara F, Maehata M (2011) Cascading effects of larval crucian carp introduction on phytoplankton and microbial communities in a paddy field: top-down and bottom-up controls. *Ecological Research*, 26:615-626
- Ohba S, Miyasaka H, Nakasuji F (2008) The role of amphibian prey in the diet and growth of giant water bug nymphs in Japanese rice fields. *Population Ecology*, 50:9-16
- Ohba S, Nakasuji F (2006) Dietary items of predacious aquatic bugs (Nepoidea: Heteroptera) in Japanese wetlands. *Limnology*, 7:41-43
- 大塚 泰介, 岩崎 敬二, 熊谷 明生, 小西 民人 (1996) 琵琶湖南湖東岸における抽水植物帯面積の減少について. 陸水学雑誌, 57:261-266
- 奥田 昇 (2012) 安定同位体を用いた水田生態系の構造と機能の評価手法. 日本生態学会誌, 62:207-215
- Polis GA, Myers CA, Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20:297-330
- Rahman MM, Hossain MY, Jo Q, Kim S-K, Ohtomi J, Meyer C (2009) Ontogenetic shift in dietary preference and low dietary overlap in rohu (*Labeo rohita*) and common carp (*Cyprinus carpio*) in semi-intensive polyculture ponds. *Ichthyological Research*, 56:28-36
- Roosen FCJM, Lüring M, Vlek H, Kraan EAJVP, Ibelings BW, Scheffer M (2007) Resuspension of algal cells by benthivorous fish boosts phytoplankton biomass and alters community structure in shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52:977-987
- Rothuis AJ, Duong LT, Richter CJJ, Ollevier F (1998) Polyculture of silver barb, *Puntius gonionotus* (Bleeker), Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (L.), and common carp, *Cyprinus carpio* L., in Vietnamese ricefields: feeding ecology and impact on rice and ricefield environment. *Aquaculture Research*, 29:649-660
- Schwartz SS, Hebert PDN (1986) Prey preference and utilization by *Mesostoma lingua* (Turbellaria, Rhadocoela) at a low arctic site. *Hydrobiologia*, 135:251-257
- Settle WH, Ariawan H, Astuti ET, Cahyana W, Hakim AL, Hindayana D, Lestari AS, Sartanto P (1996) Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology*, 77:1975-1988
- 田中 茂穂 (2006) 魚のゆりかご水田プロジェクト. (鷺谷 いづみ編) 地域と環境が蘇る水田再生, 104-124. 家の光協会, 東京
- 友田 淑郎 (1978) 日本の野生動物10. 琵琶湖とナマズ—進化の秘密をさぐる—. 汐文社, 東京
- Vromant N, Chau NTH (2005) Overall effect of rice biomass and fish on the aquatic ecology of experimental rice plot. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 111:153-165
- Vromant N, Chau NTH, Ollevier F (2001a) The effect of rice seeding rate and fish stocking on the floodwater ecology of the rice field in direct-seeded, concurrent rice-fish systems. *Hydrobiologia* 445:151-164
- Vromant N, Chau NTH, Ollevier F (2001b) The effect of rice seeding rate and fish stocking on the floodwater ecology of the trench of a concurrent, direct seeded rice-fish system. *Hydrobiologia*, 457:105-117
- Wiackowski K, Brett MT, Goldman CR (1994) Differential effects of zooplankton species on ciliate community structure. *Limnology and Oceanography*, 39:486-492
- Wu N, Liao G, Li D, Luo Y, Zhong G (1991) The advantages of mosquito biocontrol by stocking edible fish in rice paddies. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 22:436-442
- Yamamoto T, Kohmatsu Y, Yuma M (2006) Effects of summer drawdown on cyprinid fish larvae in Lake Biwa, Japan. *Limnology*, 7:75-82
- Yamazaki M, Ohtsuka T, Kusuoka Y, Maehata M, Obayashi H, Imai K, Shibahara F, Kimura M (2010) The impact of nigorobuna crucian carp larvae/fry stocking and rice-straw application on the community structure of aquatic organisms in Japanese rice fields. *Fishery Science*, 76:207-217
- Zöllner E, Santer B, Boersma M, Hoppe H-G, Jürgens K (2003) Cascading predation effects of *Daphnia* and copepods on microbial food web components. *Freshwater Biology*, 48:2174-2193