幼虫の食性を考慮したオゼイトトンボの生息池創出のための環境条件に関する研究

A Study on the Environmental Factors of Nursery Ponds for Naiads of Rare Damselfly *Coenagrion terue* in Consideration of its Feeding Habit

黒澤 伸行* 半田真理子** 今井 一隆** 佐々木由佳*** 伊東 宏*** 裏戸 秀幸****
Nobuyuki KUROSAWA Mariko HANDA Kazutaka IMAI Yuka SASAKI
Hiroshi ITOH Hideyuki URATO

Abstract : Damselfly *Coenagrion terue* living in Sawada Springs in Hitachi Seaside Park is a rare population as its habitation is near the shore while most other populations of this species are distributed in high lands. Office of Hitachi Seaside Park has been trying to conserve this population by placing ponds and repairing existing ponds in this area. We thought that providing optimal food supply for the naiads, the larval stage of the damselfly, was one of the important means to maintain this population and the strength of sunlight was also an important environmental factor for nursery ponds for the naiads. In this study, to clarify which were actual species of prey for naiads and the relationship between food supply and the degree of sunlight, we examined gut contents of naiads, meiobenthos as prey in ponds, the strength of sunlight and the density of naiads. The main prey of naiads were benthic Arthropoda. Body widths of prey were limited to 100-500 μm and the maximum body widths of prey were proportional to the head widths of naiads. Not only the density of naiads, but also the number of species and the density of prey tended to be lower in dark ponds than those in bright ponds.

Keywords: spring, *Coenagrion terue*, naiad, food, Hitachi Seaside Park

キーワード: 湧水, オゼイトトンボ, 幼虫, 餌, ひたち海浜公園

1. はじめに

国営ひたち海浜公園の溪谷内にある沢田湧水地・湿地に生息するオゼイトトンボは、元来、高山性の種でありながら海岸近くの低地部に分布することから貴重な個体群として注目されてきた。近年、湿地群の水位の低下や池の埋没等により個体数の減少が懸念されたため、保全対策の立案と実施が急務とされている。

本種の沢田湧水地・湿地における生活史は、6～8月にふ化し、水中で脱皮をくり返しながらか越冬、翌年の6月頃に羽化して9月頃までに成熟・交尾・産卵を行うという1年1世代の生活史が推定されている¹⁾。一般にトンボ類の幼虫は池沼生態系の中でも高位の栄養段階に位置しているため、下位の栄養段階に変化が生じればその影響を受けやすいとされる²⁾。幼虫期はほぼ1年におよび、その生活場所が同地区に点在する池内にあることから、好適な池の条件を解明し、これを考慮した池の新設や既存池の改修を検討することとした。

幼虫の生息に適した池の施工にあたり、池の環境条件の中でも植栽などで調整が可能であるとともにさらにトンボの生息条件としても重要な日当たり、日照の重要性が指摘されている³⁾。そこで、本研究では、オゼイトトンボ幼虫の食性を明らかにするとともに日射量と幼虫の餌生物との関係を明らかにすることを目的とした。

2. 調査方法

調査は茨城県ひたちなか市に位置する国営ひたち海浜公園内の沢田湧水地・湿地において行った。湿地北側には沢田川、南側には細い水路が流れその間に造成池も含め約35個の池が点在している。

2002年から2004年にかけて、幼虫の餌生物を特定するための幼虫の消化管内容物とメイオベントス調査、日射量と幼虫の餌との関連性を調べるための日射量と幼虫密度およびメイオベントス

図-1 調査地点

調査を実施した。

(1) 幼虫の餌生物特定調査（メイオベントス調査および幼虫の消化管内容物調査）

調査は、幼虫が出現する夏から春にかけて、2002年3月19日、9月30日、11月29日、2003年2月10日の計4回、ただし、メイオベントス調査は2002年3月を除く3回、オゼイトトンボ幼虫が生息している3箇所の池C-1、C-8、D-5で行った（図-1）。C-1は夏季の平均水深が約19cmで浅く形状は不定形で容積は約1 m^3 、C-8とD-5は水深約20cm前後、容積はそれぞれ約3 m^3 、1 m^3 の長方形の池である。

メイオベントスの採集は、各池の4箇所池底をかきまぜて300mlの広口ポリ瓶で採水し、直ちに中性ホルマリン溶液を5%程度に加えて固定した。

研究室に持ち帰った試料は、21メスシリンダーで体積を測定

*国土交通省国営常陸海浜公園事務所 **財団法人都市緑化技術開発機構 ***(株)水土舎 ****(株)地域環境計画

した後、網目幅約 330 μm と約 100 μm のネットを用いて 2 段階にわけて濾して細泥を取り除いた。それぞれのネットですり残ったものから一定量を取り出し、生物顕微鏡下で種の同定と計数を行い、各種最大 20 個体まで最大体幅を接眼マイクロメーターで測定した。分析後、100ml の沈澱管を用いて沈澱量を測定し、全体積から沈澱量を除いた水 1 l あたりの個体数密度を算出した。

消化管内容物分析用の幼虫の採集は、水草や底泥をタモ網（枠 15.5cm $\times$ 22cm）ですくいあげ、その場で幼虫を取り出して、毎調査時に各池最低 1 個体ずつ採集中性ホルマリン溶液を加えて直ちに幼虫を固定した。研究室に持ち帰った幼虫は実体顕微鏡の接眼マイクロメーターで頭幅長を測定した後、ピンセット、柄付き針、虫ピンを用いて消化管を取り出した。生物顕微鏡下で消化管の前部（図-2）の内容物について種の同定と計数および最大体幅の測定を行った。また、幼虫の餌生物に対する選択性を調べるにあたって、選択性指数⁴⁾を使って解析した。選択性指数 (Ei) は $Ei = (ri - pi) / (ri + pi)$ で表され、ri は各生物が消化管内容物に占める個体数の割合、pi はその生物が水中の生物全体に占める個体数の割合を示す。選択性指数は -1 から 1 までの値を取り、1 に近いほどその生物に対する選択性が高いことを示す。

図-2 オゼイトンボ幼虫の消化管と観察部位

(2) 日射量、幼虫密度およびメイオベントス調査

調査は 2002 年 3 月に造成または改修された 6 つの湧水池 A-3, B-11, C-3, E-1, E-2, E-3 において行った（図-1）。A-3 は夏季の水深約 50cm で容積約 2 m^3 、B-11 は水深約 50cm で約 4 m^3 、C-3 は水深約 20cm で浅く四角い池で約 1.7 m^3 、E-1~3 は水深約 40cm で深く容積はそれぞれ約 1.2 m^3 、2 m^3 、3 m^3 である。

日射量は、2003 年 7 月 17 日、25 日、8 月 7 日に照度計（日射センサー PMC-03（株）普利ート製）およびデータロガー KADEC-UP（コーナシステム（株）製）をそれぞれ 2 台を用いて測定した。1 台で直上に障害物がない状態の全天照度を測定しながら、もう 1 台で各池の草本層上（1.5~1.8m）の照度を池の大きさに応じて 1~3 回測定し、その全天照度に対する相対値（%）を日射量とした。

オゼイトンボ幼虫は 2004 年 4 月 6 日、7 日に、各池において 0.5m $\times$ 1 m（0.5 m^2 ）の範囲内の底泥をバットにすくい出し本種幼虫をすべて計数した後、池にもどした。

メイオベントスの採集は、2003 年 10 月 2 日、12 月 26 日、2004 年 2 月 6 日に実施した。各池で 2 箇所を選び、上述の餌生物特定調査と同様に試料を採集・固定し、研究室において一定量を取り出し節足動物の種の査定と計数を行った。日射量や調査時期による違いを比較するため、節足動物の種類数、個体数密度、現存量について統計ソフト⁵⁾を用いて平均値の差の検定または繰り返しのある二元分散分析を行った。

3. 調査結果

(1) 幼虫の餌生物特定調査

3 回の調査で確認されたメイオベントスは、原生動物、袋形動物、環形動物、軟体動物、緩歩動物、節足動物の 6 動物門で、種の特定ができなかった動物も含めて 72 種であった（表-1）。3 調査の平均個体数密度はいずれも原生動物が卓越して多かったが、

それ以外はワムシ類、線虫類、緩歩動物、カイムシ類、カイアシ類ノープリウス幼生が主要な出現種であった。

採集したオゼイトンボ幼虫は全 21 個体で、消化管内からは種の特定できなかった動物群も含めて袋形動物のワムシ類、節足動物のダニ類・甲殻類・ユスリカ科等昆虫類 18 種 96 個体を確認し、中でも甲殻類が種類数、個体数で卓越した（表-1）。出現頻度の高い動物（5 個体以上の幼虫が捕食）は *Chydorus sphaericus*（マルミジンコ）とユスリカ科であった。

採集したオゼイトンボ幼虫の頭幅は 1.0~3.3mm であり長野県産のオゼイトンボ幼虫の齢期⁶⁾にあてはめると 5~13 齢であった。消化管内の動物の体幅は主として 100~500 μm で、餌生物の体幅の最大値には幼虫の頭幅に比例した上限がみられた（図-3）。

選択性指数の高い動物 ($Ei > 0.9$) は、*Brachionus quadridentatus*（カドツボワムシ）、*Macrocyclus fuscus*（オオケンミジンコ）、*Eucyclops* sp.（ノコギリケンミジンコ属）、ユスリカ科でいずれも体幅 500 μm 以下であった（表-1）。

表-1 2002 年 9 月、11 月、2003 年 2 月に 3 池で出現したメイオベントスの平均個体数密度およびオゼイトンボ幼虫消化管から出現した各動物の摂餌していた幼虫数、消化管内の個体数および選択性指数。

種 名	平均個体数密度 (個体数/l)			摂餌した 幼虫数	消化管内 の出現数	選択性 指数
	C-1	C-8	D-5			
Protozoa (原生動物)						
Amoebida (アモイ目)		377.4	176.0			
Arcellidae (アケル科)	4,483.3	3,724.0	3,117.4			
Leptocercaria spiralis (ヒメスズメバチ科)	3,974.3	32.2	3,437.5			
Diffugia spp. (デフギア属)	63,957.3	1,499.0	20,430.0			
Centropneustes spp. (セントロプネステス属)	58,328.8	1,695.6	81,454.4			
Chydoridae (キダリ目)	182.2		145.3			
Euslyphidae (ユスリカ科)	1,098.0	116.4	56.2			
Forficula spp. (フシキ科)		49.1	84.3			
Ciliophora (繊毛虫亜門)	398.9	1,432.8	601.1			
Aschelminthes (袋形動物)						
Chaetonoidea (イナズマ目)		49.1	21.6			
Brachionus quadridentatus (カドツボワムシ)		8.3		1	1	1.000
Mytilina sp. (ミティナ属)	1.6		54.3			
Euchlanis dilatata (ユリカ)		1.2				
Trichina teracris (トリキナ)		34.4				
Monostyla lunaris (モノスタラ属)		6.3				
Monostyla sp. (モノスタラ属)	49.1					
Cephalodella sp. (セファロデラ属)	19.6	1.1				
Testudinella patina (テスチンデラ)	44.9	285.0	220.8	1	3	0.192
Testudinella sp. (テスチンデラ属)	15.8		121.1			
Rotatoria (輪虫綱)	948.8	1,125.6	3,534.3			
Nematoda (線虫綱)	2,163.2	81.6	3,033.3			
Mollusca (軟体動物)						
Ferrissidae (フリスダ科)			17.4			
Gastropoda (腹足綱)	6.5		13.3			
Annelida (環形動物)						
Oligochaeta (貧毛綱)	591.1	27.1	377.8			
Hirudinea (ヒルメ)			0.3			
Tardigrada (緩歩動物)	2,205.4	143.2	810.4			
Arthropoda (節足動物)						
Acarina (アカリ目)	243.8	40.9	70.1	2	2	-
Araneae (クモ目)	0.4					
Simocypella vetulus (シモシペラ)	0.6	5.2				
Ceriodaphnia quadrangula (セリオダフィナ)			3.7			
Hyocorynus soridus (ヒヨコリヌ)		1.3	52.8			
Alona costata (アロナ)	90.8		145.3	1	1	0.556
Oxyurella tenuicauda (オキユレラ)	40.5					
Chydorus sphaericus (マルミジンコ)	247.8	106.5	1.8	5	62	0.664
Chydoridae (キダリ目)				1	3	-
Ostracoda (ナガシ目)	873.3	28.7	404.5	2	3	0.446
Macrocyclus fuscus (マクロシクル)	14.7	14.8	60.3	1	1	0.940
Eucyclops phaleratus (ユスリカ科)	15.4	0.8	1.9			
Eucyclops sp. (ユスリカ科)	11.4	13.3	2.6	2	2	0.999
Tropocyclops prasinus (ヒメシジメ)		9.6				
Mesocyclops pepeiensis (メソシクル)	4.1	1.4		1	1	0.881
Microcyclops sp. (ミクロシクル)	39.1	1.3	3.0	1	1	0.275
copepodid of Cyclopoida (シジメ科の幼生)	474.4	91.3	255.8	2	2	0.456
Elaphoidella bidens (エラフィデラ)			0.8			
Elaphoidella spp. (エラフィデラ属)	135.7	1.1	23.3			
Canthocamptus macrosetifer (カンサウ)		181.5	127.9			
Attheyella orientalis (アッティエラ)			0.3			
Attheyella spp. (アッティエラ属)			1.1			
Canthocamptidae (カンサウ科)						
Harpacticoida (ハルパクティコイダ)	4.4	2.1				
copepodid of Harpacticoida (ハルパクティコイダ科の幼生)	182.4	4.3	181.9	2	3	-
nauplius of Copepoda (コペポダ目の幼生)	598.0	1,601.9	509.9			
Copepoda (コペポダ目)				1	1	-
Asellus hilgendorffii (アセル)	11.3		19.0			
Baetidae (バエタ科)	2.7	0.8				
Ephemeroptera (エフェメロプテラ)	0.3					
Coenagrion terne (コエナグリオン)	1.8	0.8	1.1			
Orithidium albistylum (オリソウ)	1.1		0.5			
Odonata (トンボ目)						
Plecoptera (カゲロウ目)	7.8	1.9	0.8			
Aphididae (アフィダ科)	17.8	0.6				
Pleidae (プレイダ科)			0.8			
Nymphulidae (ニムフルダ科)	0.3					
Pyralidae (パイラダ科)	0.4					
Halipidae (ハリパダ科)			0.2			
Halipidae (ハリパダ科)			0.2			
Adephaga (食肉目)			3.3			
Psychodidae (フシバエ科)	0.4					
Dixidae (ディキダ科)	0.4	0.5	0.3			
Culicinae (フシバエ科)	0.8					
Tanyptodinae (タニプティナ)	2.4					
Orthocladinae (オソクラダ)	0.8	1.8	1.1			
Chironominae (シロノミ)	11.5	13.0	2.4	2	2	-
Chironomidae (シロノミ科)	45.6	20.4	3.2	4	5	0.922
Diptera (ハエ目)	30.4		0.2			
Arthropoda (節足動物)				1	2	-

図-3 オゼイトンボ幼虫の頭幅と消化管内で確認された動物の体幅との関係

(2) 日射量、幼虫密度およびメイオベントス調査

日射量の測定結果から、6つの池は日射量80%以上で多い池(A-3, B-11), 40%前後で中程度の池(C-3, E-1), 12%で少ない池(E-2, E-3)の3グループに分けられた(図-4)。

0.5㎡あたりの本種幼虫の個体数は、C-3が24個体、E-1が9個体、A-3が8個体、B-11が6個体、そのほかは1~2個体で、日射量中程度の池で幼虫密度が高かった(図-4)。事例が少ないが統計的な有意差は日射量の高い池と低い池間で認められた($T=4.92$, $P<0.05$)。

図-4 6池のオゼイトンボ幼虫の個体数密度と日射量の比較

メイオベントス調査で出現した節足動物は、種の特定できなかった20動物群を含む34種であった(表-2)。6池とも*Chydorus sphaericus* (マルミジンコ), ケンミジンコ科のコペポディド幼生, カイアシ類のノープリウス幼生のいずれかが優占していたが、E-1ではこれらに加えて*Simocephalus vetulus* (オカメミジンコ)も多かった。また、E-2, E-3においては他池に比べてミジンコ類と昆虫類の種数の少なさが顕著であった。

節足動物の種類数については、C-3が22種で最も多く、A-3が20種、E-1, B-11が16種、15種であり、E-2とE-3は7種と9種で10種に満たなかった(図-5A)。分散分析の結果、日射量の3グループ間で有意な差が認められた($F=7.49$, $P<0.05$)。

節足動物の3調査の平均個体数密度は、E-1が1,606個体/l, C-3, A-3が1,060個体/l, B-11, E-2で500個体/l台であったが、E-3は222個体/lで他池と比較して低かった(図-5B)。分散分析の結果、日射量の3グループ間および調査月の両方で有意差が認められたが($F=5.68$, $F=4.94$, $P<0.05$), 両者の交互作用も有意であった($F=3.16$, $P<0.05$)。

節足動物の現存量はC-3で比較的高く、E-2, E-3で少なかった(図-5C)。日射量の3グループ間と調査月で有意差が認められた($F=8.73$, $F=5.23$, $P<0.05$)。

表-2 2003年10月, 12月, 2004年2月に6池で出現したメイオベントスの平均個体数密度。

動物名	3回の調査の平均個体数密度 (個体数/l)					
	A-3	B-11	C-3	E-1	E-2	E-3
Acarina (ダニ目)	8					
Aranea (クモ目)			1			
Crustacea (甲殻綱)						
<i>Simocephalus vetulus</i> (オカメミジンコ)	49		4	435		
<i>Alona costata</i> (オオミジンコ)		5				
<i>Alona</i> sp. (シカミジンコ属)	2					
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (オキシウレラ属)		7				
<i>Chydorus sphaericus</i> (マルミジンコ)	561	25	60	10	220	30
Ostracoda (カキ目)	62		21	254		
<i>Macrocyclus fuscus</i> (オオケンミジンコ)	14	10	32	12		1
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (エクトクロプス属)			4			
<i>Eucyclops</i> sp. (ノキリケンミジンコ属)	1	25	34			4
<i>Tropocyclops prasinus</i> (ヒメケンミジンコ)	15	12	1	150	79	20
<i>Microcyclops</i> sp. (コガタケンミジンコ属)			25			
copepodid of Cyclopoida (ケンミジンコ科の幼生)	102	176	244	406	63	31
<i>Phylognathopus viguieri</i> (コノハゴソミジンコ)	6					
<i>Elaphoidella bidens</i> (エラホイデラ属)				3		
<i>Elaphoidella superpedalis</i> (エラホイデラ属)			1			
<i>Canthocamptus macrosetifer</i> (カントカンパタス属)					1	
Harpacticoida (ソコミジンコ科)	6					
copepodid of Harpacticoida (ソコミジンコ科の幼生)			16	34		4
nauplius of Copepoda (カイアシ目の幼生)	201	297	696	270	144	116
<i>Asellus hilgendorffii</i> (ミズムシ)	1		9			
Insecta (昆虫綱)	2	2	2			
Ephemeroptera (カゲロウ目)	1	1	1			
<i>Coenagrion teruei</i> (オゼイトンボ)			2			
Coenagrionidae (イトトンボ科)	2					
<i>Crocothemis servilia mariannae</i> (ショウジョウトンボ)				1		
Plecoptera (カワゲラ目)	13	2		1		
Pyralidae (メイガ科)		1	1			
Culicidae (カ科)		1	8			
Orthocladinae (エリユスカ亜科)	2	1		1		
Chironominae (ユスリカ亜科)	2	19		17	1	
Chironomidae (ユスリカ科)	13	3	1	12		14
Diptera (ハエ目)			1

図-5 6池で出現した節足動物の全種類数(A), 平均個体数密度(B), 現存量(C)の比較。平均個体数密度の縦棒は95%信頼区間を示す。

4. 考察

トンボ類の幼虫は全て肉食で動きに反応して自分より小さい動物を捕獲することが知られる⁷⁾。こうした行動は室内水槽での観察などでも確認することができるが、幼虫の消化管内内容物あるいは排出物から、野外において実際に幼虫が摂餌した動物を調べた研究は少ない^{8),9)}。本研究では、沢田湧水地・湿地に生息するオゼイトンボ幼虫の主な餌動物が、ケンミジンコやミジンコなどの小型の甲殻類やユスリカ類など節足動物であり、餌の体幅は

100~500 μm の範囲内で頭幅に比例して餌を選択していることが明らかになった。これらの餌動物は水中で泳ぐこともできるが浮遊性というよりはむしろ堆積物や植物の上を動きまわる底生性の動物であった。また、餌の大きさに上限と下限があることから、貝類のように大きすぎる動物や、個体数は多くてもクマムシ（緩歩動物）や線虫のように小さすぎる動物は餌として適さず、また、一部の水生昆虫のように大きさは適していても個体数密度が小さすぎる動物は餌として利用されにくかったものと考えられる（図-6）。ただし貧毛類は大きさも適し個体数密度も高かったが消化管内で確認されなかった（図-6）。貧毛類は底泥に穿孔し常に水中に体をのばして酸素をとりこむ行動をとっているが¹⁰⁾、おそらくこうした貧毛類の水底に依存した微小な生息空間とオゼイトトンボ幼虫の生息空間とが異なっているために摂餌対象となりにくかったことが予想される。

トンボ類の生息条件としての日射量的重要性については以前から指摘がされていたが³⁾、今回、日射量が少ない場合に餌生物の種類数や密度も低くなる傾向が認められたことから、トンボ類と日射量の関係に餌生物の密度や種類が介在している可能性が示唆された。日射量の低い池で餌生物の種や密度が低下するのは、光エネルギーの低下がその池の水生生態系全体の生物生産を低下させていることが原因と考えられる。他の水生昆虫では餌の量が終齢幼虫や成体の体サイズに影響し、餌が少ないと小型化することが知られており¹¹⁾、餌生物の減少はオゼイトトンボ幼虫の成長にも悪影響を与えると考えられる。オゼイトトンボ成虫は比較的明るい池に飛来するが¹²⁾、幼虫の成長に適した池を選択していることが考えられる。

オゼイトトンボの保全対策としては、餌生物の観点から明るい場所に池を造成することが重要と考えられる。しかし、幼虫密度調査の結果が示すように必ずしも日当たりがよければ幼虫が多いとはいえない。これは夏季の日射による昇温が元来高山性のオゼイトトンボの生息に負の要素として働いた可能性が考えられ、今後、ひたち海浜公園の場合では、植栽による日射量の調節等についても詳細な検討が必要であろう。

本種が生息する湿地の小池は造成から数年もたつと植生も増え、堆積物が増加し池環境は変化する。今後は経過年数や植生の遷移による環境諸条件の変化に着目し、造成池の管理手法を明らかにしていくことが必要と思われる。

謝辞

本研究を進めるにあたり、多くの有益なご教示とご助言を賜りました東京農工大学亀山章教授に厚くお礼申し上げます。また、本研究の実施にあたり協力していただきました関係各位に深く感謝の意を表します。

補注及び引用文献

- 1) 茨城県常陸那珂港湾・都市建設事務所（1997）：沢田湧水自然環境保全対策調査報告，40
- 2) 川上由弥子・松良俊明（1998）：ビオトープ（いのちの森）の池に発生したトンボ目幼虫の生態学的研究：いのちの森2，

図-6 2002年9月，11月，2003年2月にメイオベントス調査で出現した餌動物（○）と餌動物以外の動物群（●）の平均体幅と平均個体数密度

- 16-23
- 3) 高崎安郎（1994）：トンボ：身近な水辺 ため池の自然学入門：合同出版，62-73
- 4) B.C.イヴレフ（1965）：魚類の栄養生態学 児玉康雄・吉原友吉（訳）：たたら書房，261pp
- 5) 小椋将弘（2001）：Excelで簡単統計：講談社，190pp
- 6) 曾根原今人・生方秀紀（1997）：オゼイトトンボの生活史（2）：TOMBO 40，6-11
- 7) 清水研助（2002）：プールのヤゴを調べる：しらべてまなぶ身近な生きもの第①巻 水とビオトープの生きものたち：合同出版，70-89
- 8) Breen, R. G., Sweet, M. H. & Olson, J. K. (1990): Analysis of the gut contents of naiads of *Enallagma civile* (Odonata: Coenagrionidae) from a Texas (USA) pond: J. of the American Mosquito Control Association 6 (3), 547-548
- 9) 松良俊明・野村一眞・小松清弘（1998）：都市の人工水域に生息するトンボ目幼虫の生態学的研究：小学校プールにおけるタイリクアカネ幼虫の発生状況およびその生活史：日本生態学会誌 48，27-36
- 10) 森下依理子（1996）：川と湖の博物館 4 水環境カルテ：山海堂，160
- 11) Hayashi, F. (1994): Life-history patterns in 15 populations of *Protohermes* (Megaloptera: Corydalidae): effects of prey size and temperature. In Insect Life-cycle Polymorphism: Theory Evolution and Ecological Consequences for Seasonality and Diapause, H. V. Danks (ed.): Kluwer Academic Publishers, 227-243
- 12) 井上清・谷幸三（1999）：トンボのすべて：トンボ出版，167