原著 [Original article]

琵琶湖固有種アナンデールヨコエビ (*Jesogammarus annandalei*)
の代謝および水平分布に与える水温の影響

神戸道典^{1), 2)}・伴 修平¹⁾

Effect of temperature on metabolic rates and horizontal distribution of an endemic amphipod *Jesogammarus annandalei* in Lake Biwa

Michinori GODO^{1), 2)} and Syuhei BAN¹⁾

Abstract

Effects of temperature on survival, respiration and excretion rates of an endemic amphipod species, *Jesogammarus annandalei*, in Lake Biwa was examined in January, March, May, June and October 2004 in the laboratory. *J. annandalei*, a univoltine bottom-dweller is distributed in the basin at depths over 40 m and a temperature of 7-8°C in the daytime during the stratified period. In the laboratory, its survival rate declined to 50% within 24 hours when the ambient temperature rapidly changed from 8 to 20 or 25°C, though almost all animals were able to survive a change from 8 to 15°C. Respiration rates of *J. annandalei* increased with temperature in all seasons, being higher in May and June than in January, March and October. Its respiration rate (R) is expressed as a function of its body dry mass (W) and water temperature (T), $\log R = 0.695 \cdot \log W + 0.03 \cdot T - 0.34$. On the other hand, its excretion rates of ammonia and phosphorus also increased with the temperature in May and June, but rather decreased over 20°C in the other months, when it was still young. These negative effects of high temperature on survival and excretion rates may explain why the horizontal distribution of this amphipod was restricted to lake basin depths of over 40 m.

Keywords: *Jesogammarus annandalei*, temperature, respiration rates, excretion rates, horizontal distribution, Lake Biwa

摘 要

琵琶湖固有種であるアナンデールヨコエビ (*Jesogammarus annandalei*) について、8、15、20 および 25°C における生残率、呼吸速度、アンモニアおよびリン排出速度を測定し、その水平分布に与える水温の影響について考察した。本種は、年一世代で、日中 7 ~ 8°C の湖底に生息し、夜間温度躍層下部まで上昇する。飼育水温を 8 ~ 15°C に変化させても生残率に影響はみられないが、20 あるいは 25°C まで上昇させると 1 日以内に 50% が死亡した。呼吸速度はいずれの季節でも水温上昇に伴って増加する傾向を示し、また 1 ~ 3 月と 10 月に比べて 5 ~ 6 月に高かった。これは成長に伴う増加を示しており、呼吸速度 (R) は体乾燥重量 (W) と水温 (T) で、 $\log R = 0.695 \cdot \log W + 0.03 \cdot T - 0.34$ と表すことができた。一方、

¹⁾ 滋賀県立大学環境科学部 〒 522-8533 滋賀県彦根市八坂町 2500

School of Environmental Science, The University of Shiga Prefecture, 2500 Hassaka-cho, Hikone, Shiga 522-8533, Japan

²⁾ 現所属 三井共同建設コンサルタント株式会社 環境事業部 〒 169-0075 東京都新宿区高田馬場 1-4-15

Mitsui Consultants Co., Ltd. 1-4-15 Takadanobaba, Shinjuku, Tokyo 169-0075, Japan

(連絡先 伴 修平 E-mail: ban@ses.usp.ac.jp)

アンモニアおよびリン排出速度は5～6月には水温上昇に伴って増加傾向を示したものの、1～3月と10月には温度に伴う増加はみられず、20℃を上回る高水温ではむしろ低下する傾向を示し、その影響は若齢個体で顕著だった。琵琶湖北湖における本種の水平分布は、湖底水温が周年を通して10～15℃以下の地点に偏っていた。本研究は、このことをよく説明し、水温が本種の水平および鉛直分布を決定する重要な環境要因の一つであることを示唆した。

キーワード： *Jesogammarus annandalei*, 水温, 呼吸速度, 排出速度, 水平分布, 琵琶湖

(2007年6月10日受付；2007年7月25日受理)

はじめに

温度は生物の生活に影響を与える最も重要な環境要因であり (Begon et al., 1996), これは生体内における酵素活性が温度依存的に変化するためと説明される (Begon et al. 1996; Oberlin and Blin, 1997)。変温性である多くの水生生物は温度の影響を強く受けるが (Schmidt-Neilsen, 1991; Yurista, 1999), 動物プランクトンに関しても代謝や摂食, 成長, 再生産などの生理機能に与える水温の影響が調べられ, それらが生息する分布範囲をよく説明することがわかっている (Anraku, 1964; Pockl, 1992; Chipps, 1998; Hall and Burns, 2001; Lee et al., 2001; Iguchi and Ikeda, 2005)。

アナンデールヨコエビ (*Jesogammarus annandalei*) は琵琶湖沖帯に生息する固有種であり (Morino, 1985), 生活史環はおよそ1年, 産卵期は8～9月である (Narita, 1976)。本種は, 日中は湖底上や湖底泥中に生息するが, 夜間になると浮上し, 成層期には水温躍層下部まで上昇する日周鉛直移動を行う (Trevorrow and Tanaka, 1997)。ただし, ふ化後数ヶ月間の若齢期には, 日中でも水温躍層以深の水柱内に浮遊していることが分かっている (Ishikawa, 2003; Ishikawa and Urabe, 2005)。本種現存量は1985年を境に大きく変化し, 1965年から1984年の期間には $<1 \sim 94 \text{ ind. m}^{-2}$ 程度で推移していたが, 1985年以降は2～10倍に増加し, 現在まで $50 \sim 250 \text{ ind. m}^{-2}$ の高い現存量を維持している (Ishikawa et al., 2004)。

琵琶湖では表層水温が最も低下するのは1～3月であり, このとき全層が7～8℃となる (Gurung et al. 2001; 著者ら, 未発表データ)。その後, 湖水は4月以降表層から暖められることによって成層するようになる。特に, 6～11月の期間は, 10～20 mに明らかな水温躍層が形成される。表水層では, 水温は30℃まで上昇することもあるが, 深水層では周年を通して8～15℃である (Kawabata, 1987; Ishikawa and Urabe, 2005; 著者ら, 未発

表データ)。本種は日周鉛直移動を行うものの, 躍層以浅へは上昇しないため, 周年を通して比較的安定した温度環境に生息していることになる。水温躍層を超えられないのは, 本種が冷水性であるためと説明されてきたが (Morino, 1994), 水温に対する影響を実験的に確かめた研究はまだない。生息域を超えた水温での代謝機能を調べることによって, 水温が本種の分布および行動にどのような影響を与えているのか知ることができるだろう。

そこで本研究では, *J. annandalei* の代謝に与える水温の影響を明らかにするため, 実験室環境下で生息水温である8℃および15℃, そして分布域を超える水温である20℃および25℃での生残率, 呼吸および排出速度を測定した。本来分布しない温度域で実験を行うことにより, 各生理機能に与える影響の程度を確認することができ, 本種にとって水温が分布域を制限する要因であるかどうか確かめることができる。加えて, 琵琶湖北湖における本種の水平分布を調べ, この分布パターンに影響を与える環境要因としての水温の役割について考察した。

材料と方法

実験動物の採集

実験に用いた *Jesogammarus annandalei* は琵琶湖北湖のSt. S (水深, 約75 m) (Fig. 1) において, ノルパックネット (口径, 45 cm; 目合, 0.2 mm) による湖底直上から表面までの鉛直曳により, あるいはバイトトラップを湖底に1～数日間設置することにより採集した。実験室に持ち帰った採集試料から, *J. annandalei* をソートし, 脱塩素水を満たした500 mL広口ガラス瓶あるいは10 Lガラス水槽にて, 実験開始までの2週間から1ヶ月の期間飼育した。飼育条件は本種の生息環境に合わせ, 8℃, 24時間暗条件とし, 餌として実験室で培養した *Daphnia magna*, *Daphnia galeata* あるいはテトラミン (テトラジャパン株式会社) を与えた。

Fig. 1. Location of sampling sites in Lake Biwa.

図 1. 琵琶湖における調査地点。

生残率の測定

温度変化が、*J. annandalei* の生残率に与える影響について調べるため、2003 年 8 月 21 日に採集した成体、および 2004 年 11 月 25 日に採集した若齢個体をそれぞれ用い、8、15、20、25℃の 4 つの温度で実験を行った。ここで 8℃と 15℃は *J. annandalei* の生息域の水温だが、20℃および 25℃は、*J. annandalei* が本来分布しない水温躍層以浅の水温である。成体の生残率については、8℃で飼育していたものを順化せずに直接 20℃あるいは 25℃に移した場合と、15℃で 3 時間順化した後に 20℃に移した場合、そして 15℃と 20℃で 3 時間ずつ段階的に順化した後に 25℃に移した場合とで比較した。若齢個体の生残率についても同様に、順化せず直接 8℃から 20℃あるいは 25℃に移した場合と、15℃で 3 時間順化した後に 20℃に移した場合、15℃と 20℃で 3 時間ずつ段階的に順化した後に 25℃に移した場合とで比較した。呼吸および排出速度の実験を勘案し、順化期間には給餌

を行わなかったため、順化時間は、実験動物が飢餓に陥らないよう、食物の消化管通過時間 (8℃でおよそ 9 時間) を考慮して設定した。*J. annandalei* は過密にならないよう、処理区毎に 10 個体ずつ、脱塩素水を満たした 500 mL あるいは 1 L の広口ガラス瓶に入れ、広口ピペットを用いて順次異なる温度の脱塩素水に移した。観察は 2 日目までは 1～3 時間毎、それ以降は 0.5～2 日毎に行い、死亡個体があるときはこれを計数した後、取り除いた。餌は実験前と同様に与え、換水は 20℃と 25℃では毎日、8℃と 15℃では 2～3 日毎に行い、食べ残しの餌は適宜取り除いた。水温以外の実験条件は実験までの飼育条件と同じとした。実験は、成体では繰り返さなかったが、若齢個体では 3 回繰り返し、結果はその平均値で示した。

呼吸および排出速度の測定

呼吸および排出速度測定のための室内実験は、2004 年 1 月 31 日、3 月 28 日、5 月 3 日、6 月 19 日、10 月 30 日のそれぞれの日に採集した個体を用いて、計 5 回 4 つの水温条件 (8、15、20、25℃) にて行った。上記生残率の結果を基に (結果参照)、20℃と 25℃での実験では、3 時間毎に、8℃、15℃、そして 20℃で段階的に順化した後に行った。なお、このとき餌は与えなかった。一方、8℃と 15℃の実験では、実験開始 9 時間前より無給餌で実験水温に順化させた。実験用試水にはガラス繊維濾紙 (Whatman, GF/F) で濾過した脱塩素水道水をオートクレーブ滅菌した後、24 時間曝気したものを用いた。実験個体はこの試水を満たした共栓ガラス瓶 (容量 50 mL または 100 mL) に体サイズによって 1～10 個体入れ、6～24 時間暗条件でインキュベートした。実験は全て 3 連で行い、それぞれの温度条件で動物を加えない脱塩素滅菌水のみを満たした対照区を 3 連用意した。実験終了後、試水は溶存酸素量測定のため、サイフォンを用いて、それぞれの実験瓶から 2.6 mL の酸素瓶に移した。残った試水は栄養塩測定用にポリエチレン瓶に採取し、分析まで -30℃で凍結保存した。

酸素瓶内の溶存酸素量はウインクラー法にて測定した。試水を満たした酸素瓶に 30 μL の塩化マンガ水溶液 ($\text{MnCl}_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$) およびヨウ化カリウム-水酸化ナトリウム水溶液 ($\text{KI}-\text{NaOH}$) をそれぞれ順次加え、空気を入れないように栓を閉め、よく振った後静置した。沈殿物を 10 分間 1,000 rpm で遠沈し、78 μL の 6N 塩酸を加えて沈殿物を溶解させた後、これを 100 mL ビーカーに移し、電極に浸るまで蒸留水を適量 (約 40 mL) 加え

た。測定は電位差自動滴定装置（京都電子工業株式会社, AT-400）により 0.01N チオ硫酸ナトリウム水溶液にて行った。

J. annandalei の呼吸速度 (R , $\mu\text{g-O}_2 \text{ ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$) は,

$$R = (C_c - C_a) \cdot V / (N \cdot t),$$

で求めた。ここで C_c および C_a は、それぞれ実験終了時の対照区および実験区の溶存酸素量 ($\text{mg-O}_2 \text{ L}^{-1}$)、 V は実験瓶の容量 (mL)、 N は実験瓶に入れた実験動物の個体数、 t は実験時間 (h) をそれぞれ示す。

栄養塩測定用試水については、窒素およびリン濃度の測定を行った。ヨコエビ亜目が排出する窒素は、90% 近くがアンモニア態窒素 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) によって占められることが分かっている (Sutcliffe, 1984)、アンモニア態窒素のみについて測定した。リンについてはバクテリアによる溶存反応性リン (SRP) の取り込みによってヨコエビの排出量が過小評価されるのを防ぐため、全リン (T-P) を測定した。アンモニア態窒素は Maruo et al. (2001) に従って、リン酸バッファー (pH, 11) 中で α -フタルアルデヒド、亜硫酸イオン、そしてアンモニアとの反応によって生じる蛍光物質をアンモニアアナライザー (紀本電子株式会社, MCF-100) にて測定した。リン分析用サンプルは、ペルオキシ二硫酸カリウム ($\text{K}_2\text{S}_2\text{O}_8$) を加えた後、高圧蒸気滅菌器にて 120°C で 30 分間加熱分解し、上澄み液中のリン酸態リン ($\text{PO}_4\text{-P}$) 濃度をモリブデン青法によりオートアナライザー (Bran-Luebbe, AACS II) で測定した。窒素およびリンの排出速度 (E , $\text{n mol ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$) は,

$$E = (C_a - C_c) \cdot V / (N \cdot t),$$

で求めた。ここで C_a および C_c は、それぞれ実験終了時の実験区および対照区のアンモニア態窒素又は全リン濃度 ($\mu\text{mol L}^{-1}$)、 V は実験瓶の容量 (mL)、 N は実験瓶に入れた実験動物の個体数、 t は実験時間 (h) をそれぞれ示す。

実験に用いた *J. annandalei* は乾燥重量および炭素、窒素、およびリン含量測定のため、実験終了後、あらかじめ 550°C で 1 時間焼いて秤量済みのアルミパンに移し、 60°C で 24 時間乾燥した。乾燥後デシケーター内で保存し、電子天秤 (Mettler, MT5; 精度 $1 \mu\text{g}$) にて乾燥重量を測定した。実験個体の炭素および窒素含量は実験ビン毎に CHN コーダー (ヤナコ分析工業株式会社, MT-5) にて測定した。リン含量測定用乾燥試料は、実験ビン毎に適当量を 1.5 mL のエッペンチューブに取り、ペッスルで粉碎した後、10 mL の純水でチューブ内部を洗い出し、ペルオキシ二硫酸カリウム ($\text{K}_2\text{S}_2\text{O}_8$) を加えて、高圧蒸

気滅菌器にて 120°C で 30 分間加熱して分解した。放冷後、上澄み液中の $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度をモリブデン青法 (Murphy and Riley, 1962) にてオートアナライザーで測定した。

呼吸および排出速度に与える水温の影響評価

水温が呼吸、アンモニアおよびリン排出速度に与える影響を評価するため、共分散分析を行った。ただし、動物の代謝速度 (M) はそれ自身の体重 (W) の関数であることが知られており、以下の式で表される。

$$M = a \cdot W^b \quad (\text{Ikeda, 1974})$$

そこで、これを対数式に変換し、

$$\log M = b \cdot \log W + \log a$$

として、それぞれの水温で回帰分析を行った。次に、これら得られた回帰直線の傾きについて、温度間で有意差検定を行い、有意差が認められなかった場合について共分散分析を行った。また、これら排出物の N/P 比 (実際には、 $\text{NH}_4^+\text{-N} / \text{T-P}$ 比) にも体乾燥重量に依存した変化が認められたため (結果参照)、これについても共分散分析を行って、温度間の有意差検定を行った。

水平分布を知るための *J. annandalei* の採集

J. annandalei は孵化後数ヶ月間の若齢期には、日中も着底せずに浮遊しているため (Ishikawa, 2003; Ishikawa and Urabe, 2005)、プランクトンネットで採集することが可能である。そこで、これらの水平分布を知るための調査を、2003 年 11 月 19 日、2004 年 10 月 28 日および 11 月 17 日の日中 (10:00 ~ 16:00) に行った。これに加えて、2004 年 8 月 12 ~ 13 日には成体を採集するため、夜間 (19:30 ~ 3:50) に調査を行った。*J. annandalei* の採集は、2004 年 11 月 17 日を除く調査日には琵琶湖北湖北部に設定した 3 観測線の 20 定点にて、2004 年 11 月 17 日には北湖南部に設けた 2 観測線 11 定点にてそれぞれ行った (Fig. 1)。*J. annandalei* は、フローメーターを装着したノルパックネット (口径, 45 cm; 目合, 0.2 mm) を湖底直上から表面まで鉛直曳する事により採集した。採集したサンプルはプラスチック容器に移し、アルカリルゴール溶液数滴を加えた後、50% シュガーホルマリンをサンプル量に対し約 10% になるように加えて固定した。なお、それぞれの観測線の最深点 (2, 9, 17, 23, 28) では (Fig. 1)、CTD 装置 (アレック電子, ACL220-DK) にて水温の鉛直プロファイルを得た。

実験室に持ち帰った固定サンプルは、地点毎に *J. annandalei* 個体数を計数し、ネットの濾水量から水柱当たりの個体数を算出した。本種個体数と水深の関係をみ

るため、相対出現量 (RA) を以下の式にて求めた。

$$RA = (N - N_{\text{mean}}) / N_{\text{mean}}$$

ここで、 N はそれぞれの定点における *J. annandalei* の個体数を、 N_{mean} は観測日毎の平均個体数をそれぞれ示す。なお、2004 年 8 月には成体の他に孵化直後の個体も採集されたので (結果参照)、このとき RA は成体と若齢個体に分けて算出した。そして、RA と水深について相関分析を行った。

結 果

生残率に与える温度変化の影響

2003 年 8 月 21 日採集の *J. annandalei* 成体では、順化せずに 8℃ から 20℃ あるいは 25℃ に直接移した場合に、数時間以内に実験個体の約 20% が死亡し、24 時間後の生残率は、20℃ および 25℃ 共に 50% まで低下した (Fig. 2A)。これに対して、3 時間毎に順化した場合には、25℃ での生残率は 80% 以上に向上した。

2004 年 11 月 25 日採集の若齢個体では、25℃ での 24 時間後の生残率は順化しないと 50% に満たなかったのに対して、順化するとおよそ 80% にまで向上した (Fig. 2B)。20℃ での 24 時間後の生残率は、順化の有無によ

らず、いずれも 95% 以上であり、48 時間後でも 90% 以上だった。ただし、これら順化した場合でも長期的にみると、生残率は低下する傾向を示し、15℃ で継続飼育した場合には、16 日後も 87% が生残したのに対して、20℃ では 40% 以下に減少した (Fig. 2B)。25℃ の場合はさらに悪く、順化したにも関わらず、8 日目までに全ての実験個体が死亡した (Fig. 2B)。

呼吸および排出速度に与える水温の影響

それぞれの実験に用いた *J. annandalei* の平均体乾燥重量は採集日によって異なり、0.114 ~ 3.516 mg の範囲にあった (Table 1)。これらの違いは成長段階の違いを表しており、本種は年一世代で 8 ~ 9 月が産卵期なので (Narita, 1976)、1 月は 2003 年生まれ、10 月は 2004 年生まれのそれぞれ若齢個体である。2004 年 1 月および 10 月の実験に用いた実験個体の平均体乾燥重量は、それぞれ 0.114 および 0.142 mg であり、この差は統計学的に有意ではなかったが (t -test, $df=14$, $t=-1.94$, $p>0.05$)、10 月の方が若干重かった。炭素、窒素、リン含量は、それぞれ体乾燥重量の 35.4 ~ 44.4%, 7.4 ~ 9.3%, 0.2 ~ 1.4% であり、いずれも体重との間に有意な相関関係は認められなかった ($n=52$, $r=0.077$ for C, $r=0.041$ for N, and

Fig. 2. Survival curves of *Jesogammarus annandalei* adults collected on 21 August 2003 (A) and juveniles collected on 25 November 2004 (B) for six different temperature treatments.

図 2. 6 段階の温度処理における、2003 年 8 月 21 日採集の *Jesogammarus annandalei* 成体と 2004 年 11 月 25 日採集の若齢個体による生残率曲線。

Table 1. Body dry weight and composition of major elements (C, N and P) in *Jesogammarus annandalei* used in experiments. Numbers in parentheses denote standard deviations.

表 1. 実験に用いた *Jesogammarus annandalei* の体乾燥重量および生元素組成 (C, N, P)。カッコ内は標準偏差を示す。

Date	No. of animals tested	Body dry weight (mg)	% of body weight			C/N	C/P	N/P
			C	N	P			
31 Jan 2004	4	0.11 (0.01)	41.57 (1.11)	9.07 (0.20)	0.59 (0.27)	4.6	70.6	15.4
28 Mar 2004	12	0.72 (0.11)	41.95 (1.66)	7.82 (0.41)	0.64 (0.33)	5.4	65.5	12.2
3 May 2004	12	1.48 (0.22)	38.43 (1.98)	8.41 (0.42)	0.64 (0.23)	4.6	59.9	13.1
19 Jun 2004	12	3.52 (0.29)	39.35 (2.02)	8.49 (0.38)	0.51 (0.08)	4.6	76.6	16.5
30 Oct 2004	12	0.14 (0.03)	38.09 (0.75)	8.44 (0.49)	0.67 (0.26)	4.5	56.6	12.5

0.218 for P, $p > 0.05$) (Table 1). C/N 比, C/P 比, N/P 比は、いずれも採集時期、あるいは体乾燥重量にかかわらず、それぞれ 4.5 ~ 5.4, 56.6 ~ 76.6, 12.2 ~ 16.5 と安定した値を示した。

J. annandalei の呼吸速度は採集時期により大きく異なったが、全ての実験において水温に伴って高くなる傾向を示した (Fig. 3A)。呼吸速度は体サイズの大きい 5 月と 6 月に高く、それぞれ 1.08 ~ 3.62 と 2.25 ~ 9.37 $\mu\text{g-O}_2 \text{ ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ であり、体サイズの小さい若齢期の 1 月、

3 月, 10 月にはそれぞれ 0.25 ~ 1.03, 0.53 ~ 1.42, 0.16 ~ 0.54 $\mu\text{g-O}_2 \text{ ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ であった。

アンモニアおよびリン排出速度は、呼吸速度と同様に、成長段階によって異なったが、若齢期にはあまり温度依存性が認められなかった (Fig. 3B, C)。アンモニア排出速度は、5 月には 8 から 25°C まで水温が高くなるのに伴って、1.12 から 4.08 n mol-N $\text{ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ まで増加した。6 月にはさらに高く、7.32 ~ 28.93 n mol-N $\text{ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ に達したが、最も高くなったのは 20°C であり、25°C では 26.26 n

Fig. 3. Respiration, ammonia and phosphorus excretion rates in *Jesogammarus annandalei* collected in five different seasons at 8, 15, 20 and 25°C. Vertical bars denote standard deviation.

図 3. 異なる 5 つの季節に採集された *Jesogammarus annandalei* における 8, 15, 20 and 25°C での呼吸速度、アンモニアおよびリン排出速度。縦線は標準偏差を示す。

mol-N ind.⁻¹ h⁻¹ まで低下した。一方, 1 月には 0.05 ~ 0.06 n mol-N ind.⁻¹ h⁻¹ であり, 温度依存性はなく, 3 月と 10 月には 20℃以上で低下傾向が認められた。

リン排出速度は, ほとんど 0.8 n mol-P ind.⁻¹ h⁻¹ 以下で, どの水温でも極めて大きく変動したが, 5 月と 6 月には水温上昇に伴う増加がみられた (Fig. 3C)。しかし, 3 月には温度に伴って減少し, 1 月および 10 月には温度依存的な変化は認められなかった。

実験温度毎にみると, 採集時期による呼吸速度, アンモニアおよびリン排出速度の違いは成長に伴う個体重量の変化に依存していたことが分かる (Fig. 4)。各実験温度における呼吸速度 (R , $\mu\text{g-O}_2 \text{ ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$) は体重 (W , mg) に依存して増加する傾向を示し, 両対数軸で表すと直線回帰することができ,

$$\begin{aligned} \log R &= 0.678 \cdot \log W - 0.085 \\ (n &= 15, r = 0.986, p < 0.001) \quad (8^\circ\text{C}) \\ \log R &= 0.673 \cdot \log W + 0.105 \\ (n &= 15, r = 0.980, p < 0.001) \quad (15^\circ\text{C}) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \log R &= 0.746 \cdot \log W + 0.235 \\ (n &= 15, r = 0.968, p < 0.001) \quad (20^\circ\text{C}) \\ \log R &= 0.679 \cdot \log W + 0.450 \\ (n &= 15, r = 0.968, p < 0.001) \quad (25^\circ\text{C}) \end{aligned}$$

と表すことができた。これら直線の傾きに有意差は認められず, 共分散分析の結果は, 呼吸速度が水温によって有意に異なることを示した (Table 2)。それぞれの直線の傾きに有意差が認められなかったため, これらについて平均値を求めると 0.695 となる。これより求めた回帰直線の y 切片 ($\log a$) の平均値は, 8, 15, 20, 25℃で, それぞれ -0.081, 0.111, 0.224, 0.454 と計算できるので, $\log a$ は水温 (T , °C) の一次関数として,

$$\log a = 0.03 \cdot T - 0.34 \quad (n = 4, r = 0.989, p < 0.001)$$

で直線回帰することができる。結局, 本種の呼吸速度は, 体量と水温によって,

$$\log R = 0.695 \cdot \log W + 0.03 \cdot T - 0.34 \quad (1)$$

と表すことができた。この (1) 式より Q_{10} 値 (Prosser, 1991) を計算すると 2.00 となる。

Table 2. Results of ANCOVA for respiration rate, N- and P-excretion rates, and N/P ratio of excretion against body dry weight in *Jesogammarus annandalei* at four different temperatures, 8, 15, 20 and 25°C.

表 2. 4 つの異なる温度, 8, 15, 20, 25℃において, *Jesogammarus annandalei* の体乾燥重量を共分散としたときの呼吸速度, 窒素およびリン排出速度そして排出物の N/P 比に関する共分散分析結果。

Metabolic rate	Source of variation	df	SS	MS	F	p
Respiration	Temperature	3	1.937	0.646	38.539	< 0.0001
	Body weight	1	9.712	9.712	579.689	< 0.0001
	Temp x weight	3	0.017	0.006	0.329	0.8045
	Residual	52	0.871	0.017		
N-excretion	Temperature	3	0.126	0.042	0.287	0.8344
	Body weight	1	62.494	62.494	427.908	< 0.0001
	Temp x weight	3	5.491	1.83	12.533	< 0.0001
	Residual	48	7.01	0.146		
P-excretion	Temperature	3	0.225	0.075	0.484	0.695
	Body weight	1	11.163	11.163	72.171	< 0.0001
	Temp x weight	3	0.064	0.021	0.137	0.9372
	Residual	41	6.341	0.155		
N/P-excretion*	Temperature	3	158.288	52.765	1.032	0.3898
	Body weight	1	6230.81	6230.81	121.83	< 0.0001
	Temp x weight	3	376.436	125.479	2.453	0.0785
	Residual	39	1892.311	51.144		

*) excluding two extreme data (see Fig. 4D).

Fig. 4. Respiration (A), ammonia (B) and phosphorus (C) excretion rates and N/P ratio of excretion (D) in *Jesogammarus annandalei* against its body dry weight at 8, 15, 20 and 25°C. Lines represent regression line. Data indicated by arrows in panel D were excluded from further analysis.

図 4. *Jesogammarus annandalei* における 8, 15, 20 及び 25°C での体乾燥重量に対する呼吸速度 (A), アンモニア (B) およびリン排出速度 (C), そして排出物の N/P 比 (D)。それぞれの直線は回帰直線を示し、図 D の矢印は以後の分析から除外したデータを示す。

アンモニア排出速度 (E_N , n mol-N ind.⁻¹ h⁻¹) も呼吸速度と同様に体重の関数であり、

$$\log E_N = 1.203 \cdot \log W + 0.059$$

$$(n = 15, r = 0.955, p < 0.001) (8^\circ\text{C})$$

$$\log E_N = 1.473 \cdot \log W + 0.111$$

$$(n = 15, r = 0.979, p < 0.001) (15^\circ\text{C})$$

$$\log E_N = 2.419 \cdot \log W - 0.029$$

$$(n = 14, r = 0.936, p < 0.001) (20^\circ\text{C})$$

$$\log E_N = 2.453 \cdot \log W + 0.055$$

$$(n = 12, r = 0.990, p < 0.001) (25^\circ\text{C})$$

と表すことができた (Fig. 4B)。ただし、水温と体重の間には交互作用がみられ、これら直線の傾きには有意差が認められた (Table 2)。アンモニア排出速度は、8 ~ 15°C と 20 ~ 25°C で大きく異なったが、それぞれ 8 と 15°C (ANCOVA, $df=1,1$, $F = 0.172$, $p = 0.682$), および 20

と 25°C (ANCOVA, $df=1,1$, $F = 0.213$, $p = 0.649$) では水温による有意差は認められなかった。これは、20 ~ 25°C では 8 ~ 15°C に比べて、体サイズが小さいときにはアンモニア排出速度がより小さく、体サイズが大きときにはより大きくなることに関係していた。

リン排出速度 (E_P , n mol-P ind.⁻¹ h⁻¹) も体重の関数として、

$$\log E_P = 0.929 \cdot \log W - 0.918$$

$$(n = 12, r = 0.794, p < 0.001) (8^\circ\text{C})$$

$$\log E_P = 0.792 \cdot \log W - 0.910$$

$$(n = 15, r = 0.818, p < 0.01) (15^\circ\text{C})$$

$$\log E_P = 0.871 \cdot \log W - 0.798$$

$$(n = 13, r = 0.767, p < 0.05) (20^\circ\text{C})$$

$$\log E_P = 0.767 \cdot \log W - 0.748$$

$$(n = 9, r = 0.675, p < 0.001) (25^\circ\text{C})$$

と表すことができたが (Fig. 4C), 極めて大きい分散のため, これらの間に統計学的な有意差は認められなかった (Table 2)。

これら排出されたアンモニア態窒素とリンの比 (N/P 比) をとってみると, 体重に伴って増加する傾向が認められた (Fig. 4D)。温度別に回帰分析を行ったところ, N/P 比の変動は, 15℃で 65.3%, 20℃で 85.1%, 25℃で 95.6% が体重で説明できたのに対して, 8℃では 2.8% しか説明できなかった。これは, 突出した 2 つの高い値に

よるためであり, これらを除くと, N/P 比の変動はやはり体重でその 70.3% を説明することができた。そこで, この高い値を除いて共分散分析を行ったところ, 交互作用は認められず, 排出物の N/P 比に温度間で有意差は認められなかった (Table 2)。

琵琶湖北湖における *J. annandalei* の水平分布

J. annandalei 若齢個体の水平分布は, 2003 年および 2004 年共に 40 m 等深線に沿って湖盆西側に偏る傾向を

Fig. 5. Horizontal distribution of juveniles in *Jesogammarus annandalei* collected in November 2003 (A), October and November 2004 (B) and August 2004 (C), and that of the adults in August 2004 (D) in northern basin of Lake Biwa. Open circles denote no occurrence.

図 5. 琵琶湖北湖における, *Jesogammarus annandalei* の若齢個体および成体の水平分布。2003 年 11 月 (A), 2004 年 10 ~ 11 月 (B), 同年 8 月採集の若齢個体 (C), および成体 (D) の水平分布。○印は *J. annandalei* が出現しなかったことを示す。

示した (Fig. 5A, B)。2003 年 11 月には、観測線 1 の最深部 St. 2 (水深, 89 m) でみられた $1,860 \text{ ind. m}^{-2}$ が最も多かったのに対して、St. 6 (水深, 20 m) では 25 ind. m^{-2} のみであり、観測線 2 や 3 の水深 20 m 以浅の定点ではまったく採集されなかった (Fig. 5A)。どの観測線でも *J. annandalei* の個体数密度は 40 m 以浅の地点では 100 ind. m^{-2} 以下と低いのにに対し、40 m 以深では $430 \sim 1,860 \text{ ind. m}^{-2}$ であり、40 m 以浅の 4 ～ 20 倍に達した。40 m 以浅の定点における平均個体数は 30 ind. m^{-2} 、そして 40 m 以深でのそれは $1,160 \text{ ind. m}^{-2}$ であり、この差は統計学的に有意であった (t -test, $n=18$, $t=-9.70$, $p<0.01$)。

一方、2004 年 10 月に最も個体数が多かったのは、観測線 1 の St. 1 (水深, 81 m) と観測線 2 の St. 8 (水深, 82 m) で、それぞれ $8,320 \text{ ind. m}^{-2}$ と $7,690 \text{ ind. m}^{-2}$ であった (Fig. 5B)。これらは前年の同時期に比べて 4 倍程度高い値である。また前年の調査と同様に、40 m 以深の平均個体数 ($3,300 \text{ ind. m}^{-2}$) は 40 m 以浅のそれ ($<10 \text{ ind. m}^{-2}$) より明らかに高いことが分かる (t -test, $n=19$, $t=4.97$, $p<0.01$)。

2004 年 11 月 17 日には、北湖南部に設定した観測線 4 と 5 でも調査を行った。本種は年 1 世代なので 10 月の分布図に追加して示したが、やはり 40 m 以浅には出現しなかった (Fig. 5B)。個体数は観測線 4 と 5 でそれぞれ $50 \sim 1,580 \text{ ind. m}^{-2}$ および $140 \sim 2,330 \text{ ind. m}^{-2}$ であり、

Fig. 6. Relationship between relative abundance of *Jesogammarus annandalei* and bottom depth at each sampling site in Lake Biwa.

図 6. 琵琶湖の各観測点における *Jesogammarus annandalei* の相対出現量と水深の関係。

観測線 1 ～ 3 での個体数に比べて少ない。

2004 年 8 月 12 日には、成体の水平分布を調べたが、若齢個体とほぼ同じ分布パターンを示した (Fig. 5D)。個体数は若齢個体より一桁少ないが、観測線 3 の St. 18 (水深, 63m) で最も高く 220 ind. m^{-2} であった。8 月には成体と一緒に体長 2 ～ 3 mm の孵化直後の個体が採集された。これら若齢個体の水平分布は成体のそれに重なって、やはり水深に沿って西側に偏っていた (Fig. 5C)。個体数はそれぞれの観測線の最深点で最も多く、観測線 3 の最深部 St. 17 (水深, 78 m) では $4,970 \text{ ind. m}^{-2}$ に達した。成体も若齢個体も 10 ～ 11 月と同様に 40 m 以浅の地点では個体数は極端に少なく、若齢個体の平均個体数は 160 ind. m^{-2} であり、成体は採集されなかった。これに対して、40 m 以深の平均個体数は若齢個体で $2,910 \text{ ind. m}^{-2}$ 、成体で 80 ind. m^{-2} であり、この若齢個体に見られた深度による個体数の差は統計学的に有意であった (t -test, $n=17$, $t=-6.79$, $p<0.01$)。

J. annandalei の相対出現量 (RA) と水深の関係をみると、RA は深度に伴って増加し、正の相関関係を示すことが分かる ($n=82$, $r=0.759$, $p<0.01$) (Fig. 6)。各観測日に得た最も深い観測点 (St. 17) における水温の鉛直プロファイルを重ねてみると、8 月も 10 ～ 11 月も温度躍層下部は 20 ～ 30 m 付近にあり、40 m 以深の水温はすべての観測日において 10°C 以下であった (Fig. 7)。こ

Fig. 7. Vertical profiles of water temperature at deepest sampling site (St. 17) on November 2003, August and October 2004.

図 7. 2003 年 11 月、2004 年 8 月および 10 月における最深観測点 (St. 17) での水温の鉛直プロファイル。

れは RA が急増する深度に良く一致していた。

考 察

一般に、代謝速度は、生物が通常体験する温度範囲内であれば、温度と共に指数関数的に増大することが知られている (Schmidt-Neilsen, 1991; Begon et al., 1996)。本研究でも、*Jesogammarus annandalei* の呼吸速度は 25℃ まで水温に伴って指数関数的に増加し、van't Hoff 則 (例えば, Ikeda et al., 2000 参照) でよく説明できた。(1) 式より計算された呼吸速度の Q_{10} 値は 2.00 で、一般的に知られる Q_{10} 値 (2 ~ 3) (Valiela, 1995), 寒帯から温帯の動物プランクトンあるいはベントスで知られている Q_{10} 値 (1 ~ 4) の範囲内にあり (Table 3), Ikeda (1985) によって 143 種の動物プランクトンの平均値として求められた Q_{10} 値 (1.63) より若干高い程度だった。しかし、このことは本種が生息水温を遙かに上回る 25℃ まで生息可能であることを必ずしも示さない。

実際に、生残率に与える温度変化の影響を調べると、*J. annandalei* は 15℃ 以下では実験室内で長期間にわたって飼育することが可能だったのに対して、20℃ を超えるとその死亡率は、たとえ順化しても極端に高くなり、継続して飼育することができなかった。そして、順化せずに 25℃ まで飼育水温を上げると 1 日以内に半数以上が死亡してしまった。*Hyalella montezuma* は 20℃ 付近の安定した温度環境に生息している淡水産端脚類だが、若齢個体では本種と同様に、飼育水温が 30℃ になると生残率が 54% まで低下するにもかかわらず、呼吸速度は 30℃ まで直線的に増加することが知られている (Oberlin and Blinn, 1997)。一般に、代謝速度は温度に伴って増加するが、ある閾値を超えると逆に減少することが分かっており、この水温がその生物の生理学的耐性限界と考えられている (Anraku, 1964; Prosser, 1991)。しかし、*J. annandalei* や *H. montezuma* では、呼吸速度の生理的な閾値は生存限界より高水温側に存在するのかもしれない。従って、このような場合には、呼吸速度はその生物の生理的耐性限界を知るための指標としてはあまり適さないことになる。

水温と生残率の関係をみる限り、*J. annandalei* の耐性限界は 15℃ と 20℃ の間にあると考えられる。これは、アンモニアおよびリン排出速度の温度に対する応答に良く現れていた。アンモニア排出速度は、8 ~ 15℃ と 20 ~ 25℃ では発育段階による温度に対する応答が極端に異なり、20 ~ 25℃ では 8 ~ 15℃ に比べて、体サイズの

小さいときにはアンモニア排出速度がより低く、体サイズが大きくなるとより高くなる傾向を示した。リン排出速度でも同様に温度依存的な増加は認められず、多くの場合、20℃ 以上では低下する傾向がみられ、この傾向は体サイズの小さい若齢個体ほど顕著であった。このような若齢個体での水温変化に対する低い耐性は、上述の *H. montezuma* でも知られている (Oberlin and Blinn, 1997)。おそらく 20℃ 以上の高水温では、特に若齢個体にとって、何らかの生理的な機能障害を引き起こすのであろう。本種にとって 20℃ 以上の水温は、生理機能に致命的な影響を及ぼし、それによる機能低下が生残率に影響をおよぼしている可能性が考えられる。

このように、ある種の端脚類では、高水温に対する生理的耐性に関する指標としては、呼吸速度より排出速度の方が有効のようなのだが、枝角類やカイアシ類では、摂食速度もまた高水温に対する感受性は呼吸速度より相対的に高いことが知られている。海産カイアシ類 *Calanus finmarchicus* および *Pseudocalanus minutus* では、呼吸速度は最適水温の上限まで温度上昇に伴って増加するのに対して、摂食速度はより低温側でピークを示す (Anraku, 1964)。枝角類 *Daphnia middendorffiana* でも、摂食速度のピークが呼吸速度のそれより低温側にあることが知られている (Yurista, 1999)。そして、摂食速度のピークがみられる水温は、*D. middendorffiana* にとって成長および再生産を行うにあたって最適の温度範囲であるらしい。

本研究では、リンの排出速度には、体重に伴う増加は認められたものの、実験温度間に有意差は認められなかった。これは、一つにはリンの排出量が絶対的に低かったために測定誤差が大きくなったことによる。Ishikawa (2003) は、*J. annandalei* のリン排出速度が 5 月に $2 \text{ n mol-P ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ を上回ると報告している。しかし、本研究では 20℃ でも $1 \text{ n mol-P ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ を上回ることにはなかった。この違いには、本研究において無給餌で本種を実験温度に順化したことが影響しているのかもしれない。本研究では、生息域より高水温での実験を行う場合は 5℃ 毎に 3 時間おきに順化しながら昇温したため、無給餌での飼育期間は 9 時間におよんだ。動物プランクトンの代謝速度は、無給餌で飼育する期間が延長するほど負の影響を受けやすい (Ikeda et al., 2000)。実際、室内実験と並行して行った擬似現場実験では、*J. annandalei* を採集直後に実験に用いたが、この場合のリン排出速度は本研究の 2 ~ 3 倍に相当し、Ishikawa (2003) の値に近かった (著者ら、未発表データ)。

本種には、排出物中の N/P 比にも体重に依存して増加する傾向が認められた。しかし、動物体の N/P 比は体重とは何の関係も示さなかったため、この変化は環境要因の変化に依存している可能性が高い。一般的に、動物体の N/P 比が餌のそれより低いとき、動物は体成分構成比を一定に保つためにリンを溜めようとするので、排出物中の N/P 比は餌のそれよりさらに高くなることが予測される (Sterner and Elser, 2002)。琵琶湖では、リンが常に不足気味であるため、中型動物プランクトンがリンシンクとして働くことによって、植物プランクトンのリン不足を促進しているとの報告もある (Urabe et al., 1995)。本種の場合、体乾燥重量が 2 mg を下回っていると、排出物中の N/P 比はほとんど 15 以下で、動物体のそれと同じか低い値だったが、体乾燥重量が 3 mg を超えると、動物体の N/P 比をはるかに上回る値を示した。3 mg 以上の個体は 6 月下旬に採集されたものであり、ちょうど湖水が成層構造を示す時期に相当した。成層構造が発達した湖では表水層で栄養塩、特にリンが枯渇するため、新たに生産される植物プランクトンあるいは植物プラン

クトン由来のデトリタスの N/P 比はレッドフィールド比で期待されるより高くなると予測できる。Tezuka (1985) は、琵琶湖北湖における 8 月のセストン N/P 比が 18 を上回ると報告している。おそらく、表水層でのリンの枯渇が本種排出物中の N/P 比と関係しており、本研究では見かけ上、体重と相関関係がみられたものと考えられる。

これまでの研究では、本種が水温 12°C を上回る温度躍層以浅へ上昇しないことが明らかとなっているが (Ishikawa and Urabe, 2005)、同様の傾向は水平分布にも認められた。琵琶湖北湖における本種の水平分布を調べたところ、*J. annandalei* は北湖全域に渡って水深 40 m の等深線から西岸域に偏って分布していることが明らかとなった。そして、これらの地点の湖底付近は、いずれも周年に渡って水温が 10 ~ 15°C 以下の場所に良く一致していた。すでに説明したように、本種の生理機能は 15°C を上回ると何らかの機能障害を引き起こす。本種はこの生理的耐性限界を超える水温になるような場所を避けるために、40 m 以深の沖帯に分布しているも

Table 3. List of Q_{10} values estimated from several kinds of planktonic and benthic crustacean species from previous literature.

表 3. 既存の文献から得られたプランクトンおよびベントス甲殻類の Q_{10} 値リスト.

Taxa	Species name	Stage or sex	Temp tested (°C)	Q_{10}	Reference
Calanoida	<i>Pseudocalanus newmani</i>		3-6	2.41	Lee et al. (2001)
			6-10	1.96	
			10-15	1.68	
	<i>Pseudodiaptomus hessei</i>	female	10-30	2.81	Isla and Perissinotto (2004)
		male		2.76	
Cyclopoida	<i>Oithona similis</i>		4-25	3.1	Castellani et al. (2005)
Euphausiacea	<i>Euphausia pacifica</i>		1-20	2.22	Iguchi and Ikeda (1995)
Decapoda	<i>Xiphopenaeus kroyeri</i>		20-30	2.49	Carvalho and Phan (1997)
	<i>Pandalus borealis</i>	Stage 1	3-8	3.9	Chabot and Ouellet (2005)
		Stage 2		2.9	
		Stage 3		1.6	
		Stage 4		1.6	
Amphipoda	<i>Themisto japonica</i>		1-4	1.09*	Ikeda (1991)
			4-8	2.92*	
			8-12	4.33*	
	<i>Hyalella montezuma</i>	Juvenile	20-30	1.43*	Oberlin and Blinn (1997)
		adult		1.3*	
	<i>Jesogammarus annandalei</i>		8-25	2.00	This study

*) estimated from the data in literature.

のと考えられた。これまでの報告によると、秋から冬になると本種個体群の一部が沖帯から沿岸帯へ移動することが知られているが (Narita, 1976; Morino, 1994), これも沿岸帯の水温低下で説明できるのかもしれない。Morino (1994) はこの行動を沿岸での潤沢な餌環境で説明したが, Ishikawa and Urabe (2002) は本種の瞬間成長率が沖帯と沿岸帯でほぼ等しいことを理由にこれを否定している。おそらく, 水温が 12℃あるいは 15℃を下回ると, 本種は沿岸帯へ拡散することができるのだろう。冬から春にかけて水温が上昇するのに伴って, 冬の間, 沿岸帯に分布していた本種個体数が減少するのは, 高水温を避けて沖帯へ移動するためと考えられる (Ishikawa and Urabe, 2002; 著者ら, 未発表データ)。結局, 本種の生息地選択とそれに伴う水平的および鉛直的な移動行動は温度変化で説明できるだろう。米国モンタナ州の池に生息する固有種のヨコエビ *H. montezuma* では, 生存限界を上回る高水温にまで上昇する日中には, 沿岸帯の浅瀬から沖帯の深層へ移動することによって, この致命的な高水温を避けていることが分かっている (Oberlin and Blinn, 1997)。また, 海産かいあし類の *Pseudocalanus newmanii* は 15℃以上の水温では生息できないが (Lee et al., 2003), 表層水温が 15℃を上回る季節にはこれを避けてより深い層へ移動することが知られている (Yamaguchi and Shiga, 1997)。

本研究によって, 琵琶湖における本種の分布は, 鉛直的にも水平的にも, 水温に対する本種の生理的特徴によって説明することができ, 水温が本種の分布を制限する重要な環境要因の一つであることを示すことができた。ただし, 60 m 以深においても生息数に大きなばらつきが存在するのは, 湖底の溶存酸素量や堆積物の状態, あるいは餌量など水温以外の環境要因に影響されているためと考えられ (Ishikawa, 2003), 今後の更なる研究が必要である。

謝 辞

実験個体の採集に協力してくださった滋賀県立大学環境科学部水圏環境大講座の学生諸氏と実習調査船「はっさか」の運行にご協力いただいた海外文一郎氏に感謝いたします。なお, 本研究の一部は科学研究費補助金基盤研究 B (課題番号 16310011) によって行われた。

文 献

- Anraku, M. (1964): Influence of the Cape Cod Canal on the hydrography and on the copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Respiration and feeding. *Limnology and Oceanography*, 9: 195-206.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend (1996): *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, 3rd ed. Blackwell Science, London.
- Carvalho, P. S. M. and V. N. Phan (1997): Oxygen consumption and ammonia excretion of *Xiphopenaeus kroyeri* Heller (Penaeidae) in relation to mass temperature and experimental procedures shrimp oxygen uptake and ammonia excretion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 209: 143-156.
- Castellani, C., C. Robinson, T. Smith and R. S. Lampitt (2005): Temperature affects respiration rate of *Oithona similis*. *Marine Ecology Progress Series*, 285: 129-135.
- Chabot, D. and P. Ouellet (2005): Rearing *Pandalus borealis* larvae in the laboratory. II. Routine oxygen consumption, maximum oxygen consumption and metabolic scope at three temperatures. *Marine Biology*, 147: 881-894.
- Chippis, S. R. (1998): Temperature-dependent consumption and gut-residence time in the opossum shrimp *Mysis relicta*. *Journal of Plankton Research*, 20: 2401-2411.
- Gurung, T. B., M. Kagami, T. Yoshida and J. Urabe (2001): Relative importance of biotic and abiotic factors affecting bacterial abundance in Lake Biwa: An empirical analysis. *Limnology*, 2: 19-28.
- Hall, C. J. and C. W. Burns (2001): Effects of salinity and temperature on survival and reproduction of *Boeckella hamata* (Copepoda: Calanoida) from a periodically brackish lake. *Journal of Plankton Research*, 23: 97-103.
- Iguchi, N. and T. Ikeda (1995): Growth, metabolism and growth efficiency of a euphausiid crustacean *Euphausia pacifica* in the southern Japan Sea, as influenced by temperature. *Journal of Plankton Research*, 17: 1757-1769.
- Iguchi, N. and T. Ikeda (2005): Effects of temperature on metabolism, growth and gross growth efficiency of *Thysanoessa longipes* (Crustacea: Euphausiacea) in the Japan Sea. *Journal of Plankton Research*, 27: 1-10.
- Ikeda, T. (1974): Nutritional ecology of marine zooplankton. *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, 22: 1-97.

- Ikeda, T. (1985): Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Marine Biology*, 85: 1-11.
- Ikeda, T. (1991): Assimilated carbon budget for the hyperiid amphipod *Themisto japonica* (Bovallius) from the Japan Sea as influenced by temperature. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 47: 7-16.
- Ikeda, T., J. J. Torres, S. Hernandez-Leon and S. P. Geiger (2000): Metabolism. In *Zooplankton Methodology Manual*, R.P. Harris, P.H. Wiebe, J. Lenz, H.R. Skjoldal and M. Huntley (ed.): 455-532. Academic Press, London.
- Ishikawa T. and J. Urabe (2002): Population dynamics and production of *Jesogammarus annandalei*, an endemic amphipod, in Lake Biwa, Japan. *Freshwater Biology*, 47: 1935-1943.
- Ishikawa, T. (2003): Population dynamics and functional roles of an endemic amphipod, *Jesogammarus annandalei*, in Lake Biwa. Doctoral thesis, Kyoto University.
- Ishikawa T., T. Narita and J. Urabe (2004): Long-term changes in the abundance of *Jesogammarus annandalei* (Tattersall) in Lake Biwa. *Limnology and Oceanography* 49: 1840-1847.
- Ishikawa, T. and J. Urabe (2005): Ontogenetic changes in vertical distribution of an endemic amphipod, *Jesogammarus annandalei*, in Lake Biwa, Japan. *Archiv für Hydrobiologie*, 164: 465-478.
- Isla, J. A. and R. Perissinotto (2004): Effect of temperature, salinity and sex on the basal metabolic rate of the estuarine copepod *Pseudodiaptomus hessei*. *Journal of Plankton Research*, 26: 579-583.
- Kawabata, K. (1987): Abundance and distribution of *Eodiaptomus japonicus* (Copepoda: Calanoida) in Lake Biwa. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, 34: 173-183.
- Lee, H. -W., T. Ikeda and S. Ban (2001): Metabolism, body composition (C and N) and estimated net growth efficiency of a calanoid copepod *Pseudocalanus newmani* raised at different temperatures in the laboratory. *Plankton Biology and Ecology*, 48: 114-120.
- Lee, H. -W., S. Ban, T. Ikeda and T. Matsuishi (2003): Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition. *Journal of Plankton Research*, 25: 261-271.
- Maruo, M., E. Nakayama, H. Obata, K. Kamiyama and T. Kimoto (2001): Application of the flow-through analyses of ammonia and calcium in ice core and fresh water by fluorometric detection. *Field Analytical Chemistry and Technology*, 5: 29-36.
- Morino, H. (1985): Revisional studies of *Jesogammarus-Annanogammarus* group (Amphipoda: Gammaroidea) with descriptions of four new species from Japan. *Publication of Itako Hydrobiological Station*, 2: 9-55.
- Morino, H. (1994): The phylogeny of *Jesogammarus* species (Amphipoda: Anisogammaridae) and life history features of two species endemic to Lake Biwa, Japan. *Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 44: 257-266.
- Murphy, J. and J. P. Riley (1962): A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*, 27: 31-36.
- Narita, T. (1976): Occurrence of two ecological form of *Anisogammarus annandalei* (Tattersall) (Crustacea: Amphipoda) in Lake Biwa. *Physiology and Ecology Japan*, 17: 551-556.
- Oberlin, G. E. and D. W. Blinn (1997): The affect of temperature on the metabolism and behaviour of an endemic amphipod, *Hyalella montezuma*, from Montezuma Well, Arizona, U.S.A. *Freshwater Biology*, 37: 55-59.
- Pockl, M. (1992): Effect of temperature, age and body size on moulting and growth in the freshwater amphipods *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. *Freshwater Biology*, 27: 211-225.
- Prosser, C. L. (1991): *Environmental and Metabolic Animal Physiology*. Wiley-Liss, New York.
- Schmidt-Nielsen, K. (1991): *Animal Physiology: Adaptation and Environment*, 4th ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sterner, R. W. and J. J. Elser (2002): *Ecological Stoichiometry*. Princeton University Press, Princeton.
- Sutcliffe, D. W. (1984): Quantitative aspect of oxygen uptake by *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): A critical review. *Freshwater Biology*, 14: 443-489.
- Tezuka Y. (1985): C:N:P ratios of seston in Lake Biwa as indicators of nutrient deficiency in phytoplankton and decomposition process of hypolimnetic particulate matter. *Japanese Journal of Limnology*, 46: 239-246.
- Trevorrow, M. V. and Y. Tanaka (1997): Acoustic and in situ measurements of freshwater amphipods (*Jesogammarus annandalei*) in Lake Biwa, Japan. *Limnology and*

Oceanography, 42: 121-132.

Urabe J., M. Nakanishi and K. Kawabata (1995):

Contribution of metazoan plankton to the cycling of nitrogen and phosphorus in Lake Biwa. Limnology and Oceanography, 40: 232-241.

Valiela, I. (1995): Marine Ecological Processes, 2nd ed. Springer-Verlag, New York.

Yamaguchi, A. and N. Shiga (1997): Vertical distributions and life cycles of *Pseudocalanus minutus* and *P. newmani* (Copepoda; Calanoida) off Cape Esan, southwestern Hokkaido. (In Japanese). Bulletin of Plankton Society of Japan, 44: 11-20.

Yurista, P. M. (1999): Temperature-dependent energy budget of an Arctic Cladoceran, *Daphnia middendorffiana*. Freshwater Biology, 42: 21-3