

실잠자리 유충과 어류에서 분비된 카이로몬에 의한 물벼룩류의 생활사와 형태변화

라금환 · 조효너 · 최현주 · 김현우*

(순천대학교 환경교육학과)

The Life History and Morphological Changes of *Daphnia* (*D. pulex* and *D. galeata*) Induced by the Larval Damselfly (*Cercion* sp.) and Fish (*Micropterus salmoides*) Kairomones. La, Geung-Hwan, Hyo-Nyeo Jo, Hyeon-Ju Choe and Hyun-Woo Kim* (Department of Environmental Education, Suncheon National University, Suncheon 540-742, Korea)

We investigated the predation behavior of larval damselfly on *Daphnia pulex* and *D. galeata*, and compared the life history and morphological defenses in two *Daphnia* species against larval damselfly and fish kairomones. Larval damselflies showed size-dependent predation behavior and preyed upon smaller daphnids easily regardless light condition. Overall, small *D. galeata* juveniles were more vulnerable than *D. pulex* to the larval damselfly predation. *D. pulex* displayed life history and morphological changes as the anti-predator defenses against larval damselfly as well as large mouth bass, while *D. galeata* showed the anti-predator defenses to the large mouth bass. Thus, our results revealed that two *Daphnia* species exhibits different anti-predator defense strategy to increase survivorship.

Key words : larval damselfly, fish, *Daphnia*, morphology, kairomone

서 론

식물플랑크톤, 동물플랑크톤, 포식성 무척추동물 그리고 어류로 이어지는 수생태계의 먹이사슬에서 각 생물들은 포식의 위험을 최소화하고 생존율을 높이기 위하여 다양한 생존전략을 나타낸다 (Dawidowicz, 1990; Hessen and Van Donk, 1993; Poleo *et al.*, 1995). 동물플랑크톤과 포식자의 상호작용에 있어서 포식은 중요한 자연선택 인자로 포식자의 종류와 존재유무에 따라 동물플랑크톤 군집의 구성은 크게 변화하기도 한다 (Gliwicz, 1994). 물벼룩류 (*Daphnia* spp.)는 털모기류 유충 (*Chaoborus* larvae) 과 같이 촉각에 의존하는 포식성 무척추동물 뿐만 아니라 시각에 의존하는 어류가 선호하는 먹이원으로 (Dod-

son, 1972; Scott and Murdoch, 1983), 이들 포식자에 의한 포식압은 물벼룩의 방어반응을 유발하는 것으로 잘 알려져 있다 (Dodson, 1989a).

피식자는 포식자에게서 분비되는 화학물질의 농도에 의해 포식압을 간접적으로 인지하며, 이렇게 중간 신호전달의 역할을 하는 화학물질을 카이로몬 (Kairomone) 이라 한다 (Brown *et al.*, 1970). 털모기류 유충과 어류의 카이로몬은 분비된 후 수체에 확산되어 물벼룩의 방어반응을 일으키는 공통점을 가지나 일부 다른 화학적 특성을 가지는 것으로도 알려져 있다 (Parejko and Dodson, 1990; Von Elert and Loose, 1996). 물벼룩은 형태변화를 통한 방어의 한 종류로 포식자의 카이로몬에 노출되면 극장 (Tail spine length)이 길어지며, 이러한 반응은 털모기류 유충과 어류에 걸쳐 유사하다 (Dodson, 1989b). 물벼룩의

* Corresponding author: Tel: 061) 750-3384, Fax: 061) 750-3308, E-mail: hwkim@sunchon.ac.kr

길어진 극장으로 인해 포식자의 먹이 처리 시간이 증가되고 따라서 탈출의 기회 또한 증가한다 (Havel and Dodson, 1984). 그러나 생활사의 변화를 통한 방어는 포식자의 종류와 포식특성에 따라 상반된 모습으로 나타나기도 한다. 시각에 의존하는 포식자인 어류의 카이로몬에 노출된 물벼룩은 포식자의 눈에 펄 확률을 낮추기 위해 크기가 작아지는 대신 체성장애 사용될 에너지를 보다 많은 수의 알을 만들기 위해 사용한다 (Macháček, 1991; Stibor, 1992). 반면, 촉각에 의존하며 큰 물벼룩의 포식에 어려움을 겪는 포식자인 털모기류 유충에 대해서는 크기의 증가에 의한 포식회피를 위해 알보다는 체성장애 보다 많은 에너지를 사용하기도 한다 (Dodson, 1974).

성체 시기를 육상에서 보내는 수서곤충일지라도 물 속에서 유생기를 보내며, 특히 포식성향을 띠는 실잠자리류 유충의 경우 수생식물 군락에서 서식하면서 물벼룩과 같은 동물플랑크톤을 섭식하는 것으로 알려져 있다 (Lombardo, 1997; Hirvonen, 1999). 그러므로 봄과 여름에 걸친 실잠자리류 유충의 출현 시기에는 이들이 물벼룩의 주된 포식자 중 하나로 작용하고 이에 따라 물벼룩은 실잠자리류 유충에 대응하는 생존전략을 나타내게 적응해왔을 가능성이 크다. 그럼에도 불구하고 다양한 어류, 송장헤엄치개류 (*Notonecta* spp.) 그리고 털모기류 유충 (*Chaoborus* spp.)과 같은 포식성 수서곤충에 대해 물벼룩이 보이는 방어반응은 활발하게 연구된 반면 (Dodson, 1989b; Spitze, 1992), 저수지 환경에서 보편적으로 관찰되는 실잠자리류의 포식성 유충과 (원 등, 2005) 물벼룩의 상호작용에 관한 연구는 미흡한 실정이다. 따라서 본 연구에서는 실잠자리류 (*Cercion* sp.) 유충의 물벼룩에 대한 포식특성을 평가하고, 두 종의 물벼룩 (*D. pulex*와 *D. galeata*) 이 실잠자리류 유충과 어류인 배스 (*Micropterus salmoides*)에 대해 나타내는 생활사 및 형태적 방어반응의 차이를 비교 분석하였다.

재료 및 방법

1. 채집 및 배양

두 종의 물벼룩은 경상남도 창원시에 위치하는 동판저수지 (N: 35°18'8.28", E: 128°41'11.90")에서 분리한 *D. pulex*와 *D. galeata*의 클론을 사용하였다. 각각의 클론은 20°C, 3,000 Lux 그리고 12L:12D의 광주기가 유지되는 배양기에서 Elendt M4 배지를 사용하여 녹조류인 클로렐라를 먹이원으로 배양하였다. 배지의 교환은 원칙적으로 1일 1회로 하였으며 클로렐라는 물벼룩류의 안정적인

성장과 번식을 위하여 초기 농도로써 2 mg CL⁻¹을 유지하였다. 모든 실험은 배양과 동일한 조건에서 수행하였다. 실잠자리류의 유충은 전라남도 순천시에 위치한 대동저수지 연변부에서 망목 1 mm의 채집망을 이용하여 수생식물인 말즘 (*Potamogeton crispus*) 군락에서 채집하였다. 화학물질에 의해 매개되는 포식자-피식자의 상호작용에서 피식자는 자신과 분류학적으로 근연관계가 먼 분류군을 포식한 포식자에게서 기원한 화학물질에는 반응을 나타내지 않는 경우도 있다 (Stabell et al., 2003). 따라서 실잠자리 유충은 실험실에서 물벼룩류의 배양조건과 동일한 환경에서 물벼룩과 브라인 시림프 유생 (*Artemia* sp. nauplii)을 먹이로 배양하였고 어류 포식자로 사용된 배스는 냉동 크릴을 먹이로 사육하였다.

2. 실잠자리 유충의 물벼룩 포식실험

물벼룩류의 크기와 빛 조건에 따른 실잠자리 유충의 섭식특성을 평가하기 위하여 포식실험을 수행하였다. 클로렐라가 혼합된 Elendt M4 배지 100 mL이 담긴 비이커에 실잠자리 유충 1개체 (평균 크기 1.3 cm, n=20)를 넣고 생후 0일, 4일 그리고 8일이 경과한 *D. pulex* 또는 *D. galeata* 10개체를 12시간에 걸쳐 명조건 또는 암조건 하에서 노출시켰다. 물벼룩의 종, 크기 및 빛 조건에 따라 5회의 반복실험을 하였으며, 2시간 간격으로 물벼룩의 생존율을 파악하여 물벼룩의 종과 상대적인 크기 그리고 낮과 밤에 따른 실잠자리의 포식특성을 간접적으로 평가하였다.

3. 포식자의 화학물질에 따른 물벼룩의 생활사 및 형태 변화

물벼룩류의 생활사 및 형태변화에 실잠자리 및 어류에서 기원한 화학물질이 미치는 영향을 측정하였다. 실잠자리 및 어류가 분비한 화학물질을 포함하는 배지 (실잠자리 유충 처리수, damselfly larvae medium: DM, 어류 처리수, fish medium: FM)를 준비하기 위하여 실잠자리 100개체 그리고 체장이 약 15 cm인 배스 1개체를 24시간 동안 금식시켰다. Elendt M4 배지에 금식시킨 실잠자리 유충 또는 배스를 24시간 동안 노출하여 DM과 FM을 준비하였다. 두 종류의 처리수는 사용 전에 0.45 µm 유리섬유 여지로 여과한 후 Elendt M4 배지를 사용하여 최종 농도를 각각 실잠자리 유충 10개체 L⁻¹ 그리고 배스 0.1개체 L⁻¹의 밀도로 희석하였다. 클로렐라 농도가 2 mg CL⁻¹로 조절된 DM과 FM을 100 mL 비커에 각각 담고 생후 0일의 *D. pulex* 10개체 또는 *D. galeata* 10개체를 비

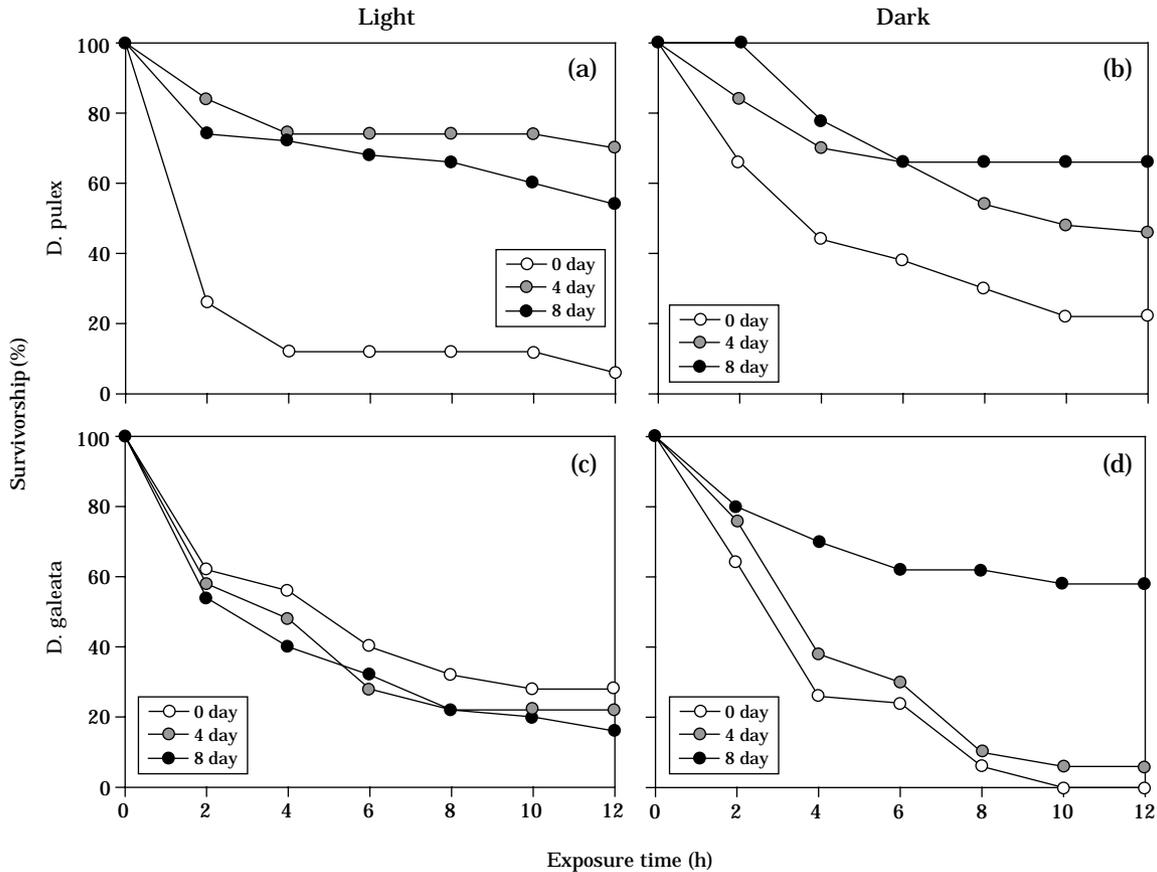


Fig. 1. The impact of larval damselfly (*Cercion* sp.) predation on the survivorship (%) of *D. pulex* and *D. galeata* under different light condition.

커에 옮긴 후 일일 간격으로 새로 준비한 DM과 FM으로 교환하였다. 대조구의 경우 클로렐라가 첨가된 Elendt M4 배지를 사용하였다(종에 따라 5회 반복 실험). DM, FM 그리고 대조구 조건에서 성장시킨 개체들 중 육낭에 무성생식란을 배란한 성체 암컷들을 수확한 후 알의 탈락과 갑각의 변형을 방지하기 위해 수크로스가 용해된 포르말린으로 고정하였다(Haney and Hall, 1972). 두 종의 고정된 물벼룩 성체 시료는 각각 현미경 하에서 육낭 내의 알 수를 측정하고, 화상분석 소프트웨어(Axio Vision 4.6, Germany)를 사용하여 체장(Body length: BL), 극장(Tail spine length: TL) 및 체장과 극장의 합에서 극장이 차지하는 비율인 상대 극장(Relative tail spine length: RTL)을 측정하였다.

4. 통계처리

포식실험의 경우 빛 조건과 물벼룩의 나이가 두 종의 물벼룩의 생존율에 미치는 영향을 two-way ANOVA를

이용하여 분석하였고, 생활사 및 형태변화 실험의 경우 실험군(대조구, 실잠자리 유충 처리구 그리고 어류 처리구)에 따라 각 종이 보이는 첫 번째 배의 알 수와 BL, TL 및 RTL의 변화를 one-way ANOVA를 통해 평가하였다(SPSS 16.0).

결 과

1. 실잠자리류 유충의 *D. pulex*와 *D. galeata*에 대한 포식율

실잠자리 유충은 *D. pulex*와 *D. galeata*의 포식자로서 포식을 통하여 두 종의 물벼룩의 생존율에 영향을 미쳤다. 명조건 하에서 *D. pulex*의 생존율은 포식실험이 시작되고 2시간 동안 가장 큰 폭의 변화를 보였으며, 지속적으로 감소하여 12시간에 후에 가장 낮았다. 암조건에서의 생존율은 4시간까지 비교적 큰 폭으로 감소한 후 10

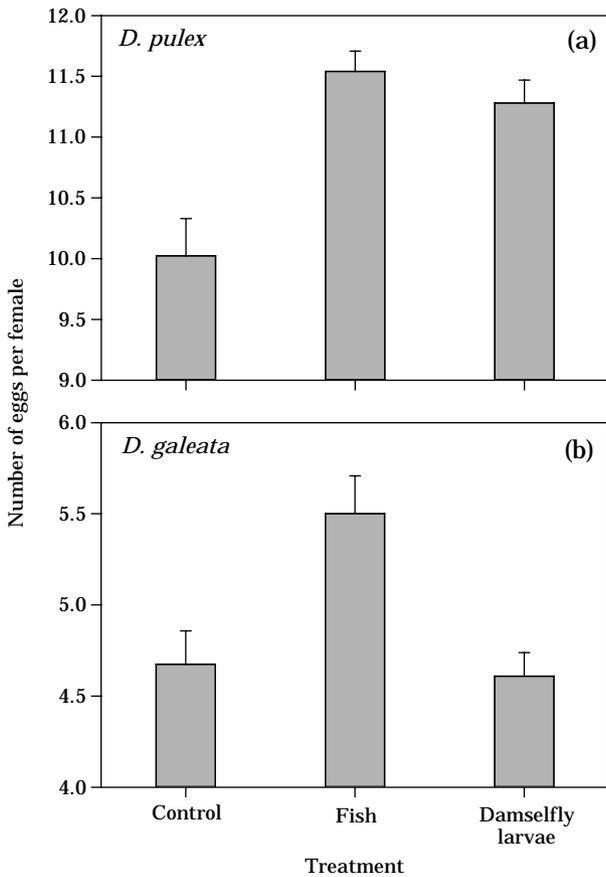


Fig. 2. The first clutch sizes of *D. pulex* and *D. galeata* against different predator kairomones.

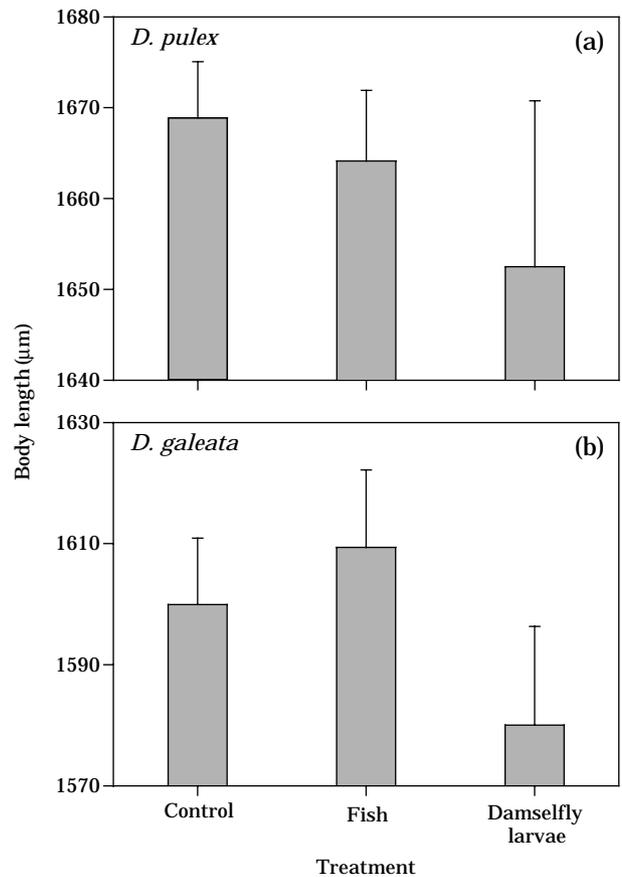


Fig. 3. The body length of *D. pulex* and *D. galeata* against different predator kairomones.

시간 이후 거의 감소하지 않았다. 전반적인 생존율은 암조건이 명조건에 비하여 높았으나 통계적 차이는 나타나지 않았다. 그러나 *D. pulex*의 크기 증가는 생존율에 차이를 유발하였으며 통계적으로도 유의성 ($F=12.715$, $p=0.000$)을 나타내었다. 크기가 가장 작은 0일의 *D. pulex*가 12시간 후의 생존율이 가장 낮았고(명조건에서 6%, 암조건에서 22%) 4일(명조건에서 70%, 암조건에서 46%)과 8일(명조건에서 54%, 암조건에서 66%)에는 상대적으로 높았다(Fig. 1a, b). 다중비교 결과 유의적인 차이는 0일과 4일($p=0.001$) 그리고 0일과 8일($p=0.000$) 사이에서만 나타났다.

*D. galeata*의 생존율은 *D. pulex*와 다른 경향성을 보였다. 명조건에서는 16~28%, 암조건의 경우 8일의 *D. galeata*를 제외하고는 0~6%의 낮은 생존율을 보였으며 통계적 유의성은 나타나지 않았다. 크기에 따른 생존율의 차이는 명조건의 경우 0일, 4일 그리고 8일 순으로 높았으나 암조건에서는 이와 반대로 나타났다(Fig. 1c, d).

2. 포식자의 종류에 따른 *D. pulex*와 *D. galeata*의 생활사 및 형태 변화

*D. pulex*와 *D. galeata*는 실험군에 따라 각기 다른 수의 알을 가지는 생활사의 변화를 보이는 것으로 나타났다(각각 $F=12.704$, $p=0.000$, $F=7.879$, $p=0.001$). *D. pulex*는 대조구에서 평균 10.02개의 알을 가진 반면 두 종류의 포식자 모두에 대하여 반응을 보여 배스에서 기원한 화학물질에 노출될 경우 11.54개($p=0.000$) 그리고 실잠자리류 유충의 화학물질에 대해서는 11.28개($p=0.000$)로 많은 알을 가졌다(Fig. 2a). *D. galeata*는 *D. pulex*의 절반 수준으로 적은 수의 알을 가졌다. 대조구와 실잠자리 유충 처리수에서는 각각 4.67개와 4.61개로 거의 같은 알 수를 보였으나 배스 처리수에서는 5.50개로 많은 알을 가지는 것으로 나타났다(Fig. 2b).

*D. pulex*의 체장은 대조구에서 평균 1,669 µm, 그리고 배스 처리수와 실잠자리 유충 처리수에서는 각각 1,664

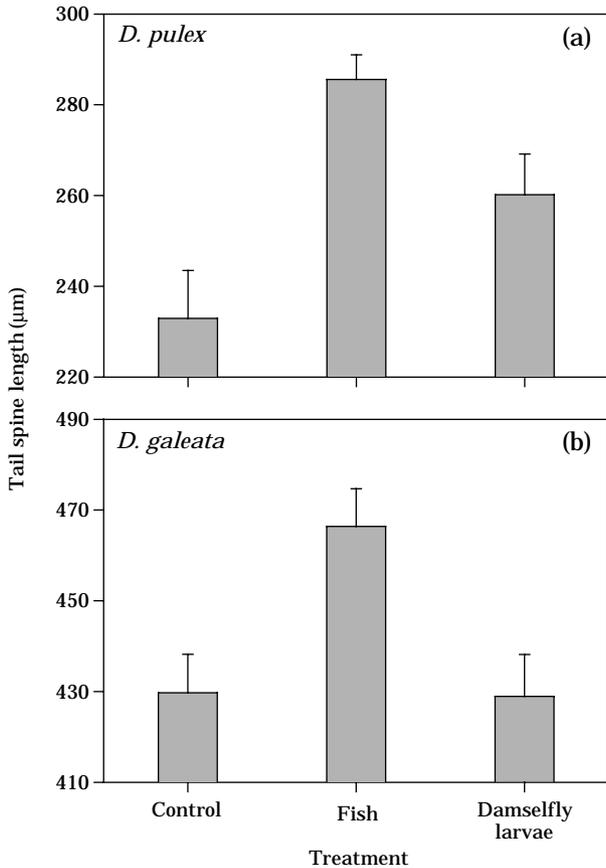


Fig. 4. The tail spine length of *D. pulex* and *D. galeata* against different predator kairomones.

µm와 1,652 µm로 다소 작았으나 개체에 따른 편차가 심하여 통계적인 유의성은 나타나지 않았다 (Fig. 3a). 이와 유사하게 *D. galeata*의 체장 또한 1,580 µm~1,609 µm의 변화를 보였으나 유의적인 차이는 관찰되지 않았다 (Fig. 3b).

*D. pulex*의 경우 실험군별로 유의적인 극장의 변화를 보여 ($F=9.486$, $p=0.000$) 대조구에서 평균 233 µm, 배스 처리수에서 286 µm로 크게 증가하였고 실잠자리 유충 처리수에서도 260 µm로 대조구에 비해 긴 극장을 나타내었다. 그러나 다중비교 결과 대조구와 어류 처리수 사이에만 유의적인 차이가 있었고 ($p=0.000$), 대조구와 실잠자리 유충 처리수 간에는 차이가 없었다 (Fig. 4a). *D. galeata*는 *D. pulex*에 비해 체장은 작았으나, 극장의 경우 실험군에 따라 1.6~1.8배 가량 긴 것으로 나타났다. *D. galeata*는 생활사의 변화와 마찬가지로 어류 처리수에서만 반응을 나타내어 대조구 (430 µm)에 비해 긴 극장 (466 µm)이 유도되었다 ($p=0.009$) (Fig. 4b).

동일한 조건에서 배양되어도 각 개체가 나타내는 체장

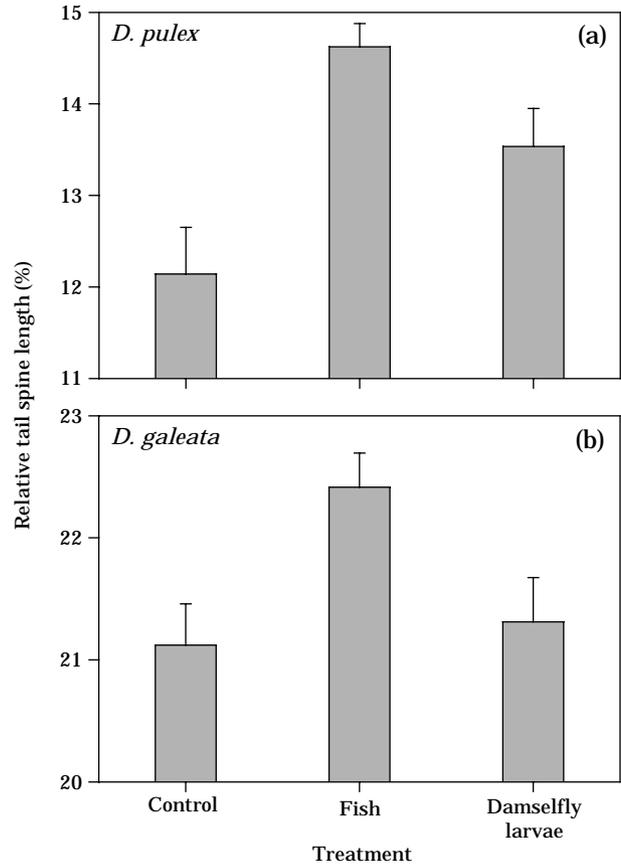


Fig. 5. The relative tail spine length (%) of *D. pulex* and *D. galeata* against different predator kairomones.

과 극장의 차이를 절대적으로 평가하기 위하여 사용된 상대 극장은 *D. pulex*의 경우 대조구 (12.1%)에 비해 배스 처리수 (14.6%)와 실잠자리 유충 처리수 (13.5%) 모두에서 높게 나타났다 (각각 $p=0.000$, $p=0.041$) (Fig. 5a). *D. galeata*는 극장의 측정 결과와 동일하게 대조구 (21.1%)에 비해 어류 처리수 (22.4%)에서만 높은 값을 나타내었다 ($p=0.015$) (Fig. 5b).

고 찰

호소환경에서 포식성 무척추동물은 경우에 따라 어류보다 많은 동물플랑크톤을 포식하여 군집구조에 더 큰 영향을 미치기도 한다 (Lane, 1979). 많은 연구가 진행된 주요 포식성 무척추동물 중 털모기류 유충의 경우 종과령 (Instar)에 따라 선호하는 물벼룩의 크기가 다르고, 기계수용기 (Mechanoreceptor)를 통한 포식활동으로 완전한 암조건에서도 포식활동을 할 수 있는 것으로 알려져

있다 (Stahl, 1966; Giguere and Dill, 1979; Kvam and Kleiven, 1995). 실험 결과에 의하면 실잠자리류 유충 또한 전형적으로 촉각에 의존하는 포식자의 특성을 보여 빛 조건과 상관없이 물벼룩류를 포식하는 것으로 나타났다. 따라서 실잠자리류의 유충은 부영양화된 환경에서 보편적으로 분포하는 연변부의 수초대를 선호하는 물벼룩류의 동태에 큰 영향을 미칠 것으로 보인다.

실험에 사용된 *D. pulex*와 *D. galeata*는 체장의 경우 *D. pulex*가 다소 컸으나 극장은 *D. galeata*가 더 길어 결과적으로 전체 체장의 경우 두 종이 유사하였다. 그럼에도 불구하고 포식실험의 생존율은 *D. pulex*에서 다소 높게 나타났는데, 이는 털모기류 유충과 물벼룩의 상호작용 (Dodson, 1974)에서 보여진 바와 같이 *D. pulex*의 상대적으로 넓은 체폭이 생존율에 영향을 미친 것으로 판단된다. 그 밖에도 실험용 비커의 전체에 걸쳐 분포하는 *D. pulex*와 달리 잠자리 유충이 존재하는 바닥 부근을 선호하는 *D. galeata*의 유영행동 또한 낮은 생존율의 원인이 된 것으로 사료된다.

물벼룩은 각 환경에서 자신을 포식하였던 포식자의 카이로몬에 대한 기억을 통해 포식자의 종류를 구분하고 각기 다른 반응을 나타내기도 하며 (Black, 1993) 이렇게 획득된 경험은 새대를 통해 전달되기도 한다 (Agrawal *et al.*, 1999). 실험에 사용된 두 종의 물벼룩은 동일한 저수지에서 서식하였고, 두 종 모두 실잠자리류 유충과 어류의 카이로몬을 경험하였을 것으로 보여지나, *D. pulex*만이 두 종류의 포식자로부터 기원한 카이로몬에 반응하였고 *D. galeata*는 어류 카이로몬에만 생활사 및 형태적 변화를 나타냈다. 직접적인 피식-포식 관계에 있지 않은 어식성 어류인 배스에 대해 두 종의 물벼룩이 나타낸 방어 반응은, 어류가 중 또는 식성과 상관없이 동일한 효과를 가지는 카이로몬을 분비하는 특성에서 그 원인을 찾아볼 수 있다 (Loose *et al.*, 1993).

시각에 의존하고 상대적으로 큰 물벼룩을 선호하는 어류의 포식성향을 미루어볼 때 (Brooks and Dodson, 1965) *D. galeata*에 비해 상대적으로 큰 체적을 가지며, 갑각의 멜라닌 색소에 의해 시각적으로 노출이 심한 *D. pulex*는 더 높은 포식압을 경험하고, Moss *et al.* (1998)의 연구결과와 같이 포식압을 낮추기 위해 연변부의 수생식물 군락으로 이동하여 분포할 것으로 예상할 수 있다. 그러나 어류의 포식을 피하기 위해 수생식물 군락 내에 머무는 시기에는 실잠자리 유충에 의한 포식압에 노출된다 (Lombardo, 1997). 마찬가지로, 밀집된 수생식물 군락 내에 분포할 경우 상대적으로 어류의 포식압은 감소 (Engels, 1988) 하지만 피난처는 계절에 따라 생성과 소멸을

반복하여 봄과 여름을 제외한 이른 봄과 가을에는 어류 포식자를 경험하게 되므로 (Jeppesen *et al.*, 1998) *D. pulex*는 두 종류의 포식자 모두에 대한 반응성을 가지도록 적응한 것으로 판단된다.

포식자에 의해 유도되는 물벼룩의 방어반응은 소모되는 에너지와 생존율 증가와 같은 이점이 적절히 균형 잡혀 발현된다 (Loose and Dawidowicz, 1994). *D. galeata*는 어류의 카이로몬에 반응하여 낮에는 수심이 깊고 어두운 저층으로 이동하고, 밤이 되면 표층으로 이동하는 일주기 수직이동을 나타내는 종으로 알려져 있다 (Spaak and Boersma, 2001). *D. galeata*는 포식실험의 결과와 같이 실잠자리 유충의 포식에 취약하므로, 어류를 회피하기 위하여 저수지 연변부의 수생식물 군락 내에 분포하여도 *D. pulex*보다 큰 이점이 제공되지 않는다. 오히려 연변부의 낮은 수심으로 인하여 일주기 수직이동이 제한될 수 있으므로 저수지 중심부에서 어류에 반응하여 생활사 및 형태적 변화 또는 일주기 수직이동을 하도록 적응되어, 연변부의 수생식물 군락에 서식하는 실잠자리류에 대한 반응은 나타내지 않는 것으로 사료된다. 포식자에 대하여 두 종의 물벼룩이 나타내는 종 특이적 방어반응의 명확한 원인을 파악하기 위해서는 서식처에서 보여지는 두 종의 물벼룩의 분포, 어류 및 실잠자리 유충의 연간 밀도 변화 그리고 물벼룩류의 항포식자 방어반응에 큰 영향을 미칠 수 있는 먹이조건 (Johnsen and Jakobsen, 1987; Spaak and Boersma, 1997) 등에 관한 현장연구가 수행되어야 할 것으로 판단된다.

적 요

*Daphnia pulex*와 *D. galeata*에 대한 실잠자리류 유충의 포식 특성과 이들이 포식자로서 분비하는 화학물질에 의해 유도되는 두 종의 물벼룩의 생활사 및 형태적 방어 반응을 어류 포식자인 배스에 대해 나타내는 반응과 비교분석 하였다. 실잠자리류의 유충은 낮과 밤에 관계없이 섭식활동을 하며 상대적으로 작은 크기의 물벼룩을 주로 포식하였고, 소형의 *D. galeata*에 대한 포식율이 높았다. *D. pulex*는 실잠자리류 유충과 배스가 분비한 카이로몬에 대하여 생활사 및 형태적 변화를 나타내었다. *D. galeata*는 실잠자리류 유충에 상대적으로 높은 포식압에도 불구하고 배스의 카이로몬에 대한 반응만을 나타냈다. 본 실험의 결과는 다양한 포식자에 대응하는 생존전략이 물벼룩 종에 따라 다를 수 있음을 보여주었다.

사 사

본 연구는 2008년 환경부 국가장기생태연구사업의 지원으로 수행되었음.

인 용 문 헌

- 원두희, 권순직, 전영철. 2005. 한국의 수서곤충. 생태조사단, 서울.
- Agrawal, A.A., C. Laforsch and R. Tollrian. 1999. Transgenerational induction of defenses in animals and plants. *Nature* **401**: 60-63.
- Black, A.R. 1993. Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*-life history and morphological responses to *Notonecta* and *Chaoborus*. *Limnol. Oceanogr.* **38**: 986-996.
- Brooks, J.L. and S.I. Dodson. 1965. Predation body size, and composition of plankton. *Science* **150**: 28-35.
- Brown, W.L. Jr., T. Eisner and R.H. Whittaker. 1970. Allomones and kairomones: Transspecific chemical messengers. *Bio. Sci.* **20**: 21-22.
- Dawidowicz, P. 1990. Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 1631-1637.
- Dodson, S.I. 1972. Mortality in a population of *Daphnia rosea*. *Ecology* **53**: 1011-1023.
- Dodson, S.I. 1974. Adaptive change in plankton morphology in response to size selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis. *Limnol. Oceanogr.* **19**: 721-729.
- Dodson, S.I. 1989a. Predator-induced reaction norms. *Bio-science* **39**: 447-453.
- Dodson, S.I. 1989b. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: Predator-induced morphology in *Daphnia*. *Oecologia* **78**: 361-367.
- Engels, S. 1988. The role and interactions of submersed macrophytes in a shallow Wisconsin lake. *J. Freshwat. Ecol.* **4**: 329-240.
- Giguere, L.A. and L.M. Dill. 1979. The predatory response of *Chaoborus* larvae to acoustic stimuli and the acoustic characteristics of their prey. *Z. Tierpsychol.* **50**: 113-123.
- Gliwicz, Z.M. 1994. Relative significance of direct and indirect effects of predation by planktivorous fish on zooplankton. *Hydrobiologia* **272**: 201-210.
- Haney, J.F. and D.J. Hall. 1972. Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for cladocera. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 331-333.
- Havel, J.E. and S.I. Dodson. 1984. *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*: Behavioral observations. *Limnol. Oceanogr.* **29**: 487-494.
- Hessen, D.O. and E. Van Donk. 1993. Morphological changes in *Scenedesmus* induced by substances released from *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.* **127**: 129-140.
- Hirvonen, H. 1999. Shifts in foraging tactics of larval damselflies: effects of prey density. *Oikos* **86**: 443-452.
- Jeppesen, E., T.L. Lauridsen, T. Kairesalo and M.R. Perrow. 1998. Impact of submerged macrophytes on fish zooplankton interactions in lakes, p. 91-114. *In: The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes* (Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard and K. Christoffersen, eds.). Springer Verlag, New York.
- Johnsen, G.H. and P.K. Jakobsen. 1987. The effect of food limitation on vertical migration in *Daphnia longispina*. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 873-880.
- Kvam, O.V. and O.T. Kleiven. 1995. Diel horizontal migration and swarm formation in *Daphnia* in response to *Chaoborus*. *Hydrobiologia* **307**: 177-184.
- Lane, P.A. 1979. Vertebrate and invertebrate predation intensity on freshwater zooplankton communities. *Nature* **280**: 391-393.
- Lombardo, P. 1997. Predation by *Enallagma* nymphs (Odonata, Zygoptera) under different conditions of spatial heterogeneity. *Hydrobiologia* **356**: 1-9.
- Loose, C.J., E. Von Elert and P. Dawidowicz. 1993. Chemically-induced diel vertical migration in *Daphnia*: A new bioassay for kairomones exuded by fish. *Arch. Hydrobiol.* **126**: 329-337.
- Loose, C.J. and P. Dawidowicz. 1994. Trade-off in diel vertical migration by zooplankton: The cost of predator avoidance. *Ecology* **75**: 2255-2263.
- Macháček, J. 1991. Indirect effect of planktivorous fish on the growth and reproduction of *Daphnia galeata*. *Hydrobiologia* **225**: 193-197.
- Moss, B., R. Kornijów and G.J. Measey. 1998. The effects of nymphaeid (*Nuphar lutea*) density and predation by perch (*Perca fluviatilis*) on the zooplankton communities in a shallow lake. *Freshwater. Biol.* **39**: 689-697.
- Parejko, K. and S.I. Dodson. 1990. Progress towards characterization of a predator/prey kairomone: *Daphnia pulex* and *Chaoborus americanus*. *Hydrobiologia* **198**: 51-59.
- Poleo, A.B.S., S.A. Øxnevad, K. Østbye, E. Heibo, R.A. Anderson and L.A. Vøllestad. 1995. Body morphology of crucian carp *Carassius carassius* in lakes with and without piscivorous fish. *Ecography* **18**: 225-229.

- Scott, M.A. and W.W. Murdoch. 1983. Selective predation by the back swimmer, *Notonecta*. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 352-366.
- Spaak, P. and M. Boersma. 1997. Tail spine length in *Daphnia galeata* complex: cost and benefits of induction by fish. *Aquat. Ecol.* **31**: 89-98.
- Spaak, P. and M. Boersma. 2001. The influence of fish kairomones on the induction and vertical distribution of sexual individuals of the *Daphnia galeata* species complex. *Hydrobiologia* **442**: 185-193.
- Spitze, K. 1992. Predator-mediated plasticity of prey life history and morphology; *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *Am. Nat.* **139**: 229-247.
- Stabell, O.B., F. Ogbebo and R. Primicerio. 2003. Inducible defences in *Daphnia* depend on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators. *Chem. Senses.* **28**: 141-153.
- Stahl, J.B. 1966. The ecology of *Chaoborus* in Mayers Lake, Indiana. *Limnol. Oceanogr.* **11**: 177-183.
- Stibor, H. 1992. Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran. *Oecologia* **92**: 162-165.
- Von Elert, E. and C.J. Loose. 1996. Predator-induced diel vertical migration in *Daphnia*: Enrichment and preliminary chemical characterization of a kairomone exuded by fish. *J. Chem. Ecol.* **22**: 885-895.

(Manuscript received 5 February 2009,
Revision accepted 4 March 2009)