

博士論文

淡水動物プランクトンにおける

可塑的な防衛形質の多様性

(Variety of phenotypic plasticity in defensive traits of
freshwater zooplankton)

永野 真理子

目次

第1章 序論.....	1
第2章 深見池におけるフサカ幼虫の日周鉛直移動：季節性と誘導因子について.....	8
要旨	
はじめに	
方法	
結果	
考察	
第3章 サイズ効率仮説から予測されるミジンコの形態防衛の検証.....	24
要旨	
はじめに	
方法	
結果	
考察	
第4章 総合考察.....	45
引用文献.....	54
謝辞.....	64
論文目録.....	65

第 1 章

序論

進化生態学は、生態学の生物と環境の相互関係をあきらかにする学問と、進化学の生物の系統の起源や絶滅をあきらかにする学問を融合させたもので、150 年の歴史をもつ (Futuyma 2009)。いわゆるモデル生物のみならず、地球上に生息するあらゆる動植物がこの学問の対象となり、発展してきた (Mayhew 2006)。近年この分野において、水圏生態系におけるプランクトンをもちいためざましい研究成果があり、プランクトンをもちいた研究には今後もこの分野を牽引していくだろう。(Lampert and Sommer 2007)

本論文は、淡水天然湖沼に生息する動物プランクトンを対象に、その行動と形態の進化生態学の研究で、「適応」をキーワードとして考察している。本章では、はじめに表現型可塑性の研究の概要と、可塑性の適応性や変異、プランクトンの誘導防衛について説明し、最後に本論文の構成と内容について述べた。

表現型可塑性による生物の適応

生物の適応のしかたは多様である。適応とは、生物が繁殖や生存をより高めることである。何世代にもわたって、徐々に形質が進化する適応もあれば、学習によって適応的な形質を得る場合もある。同様に表現型可塑性は、生物の適応のひとつであり、変動する環境をすばやく察知して、一世代で表現型を適応的に変化させることができる生物の能力である (Agrawal 2001)。このとき変化する表現型は、たとえば形態・行動・生理・神経系など生物のあらゆる性質でおこる。これら表現型が、生態学的な様々な文脈、たとえば資源の取り方、生息地の選択、交配、社会性、寄生・共生関係、種内競争、捕食者からの回避などにおいて可塑的に変化する。一般的に、不確実な環境にいる生物にとって、可塑性の発現が大きい個体ほど環境によく適応しているとされる (Via et al. 1995)。また同様に、可塑性をもつ個体のほうが、もたない個体より繁殖や生存に

有利である。近年この表現型可塑性に関して、群集生態学と進化生態学を融合する試み (Ehlers 2010; Johnson and Stinchcombe 2007) に関心が集まっており、なかでも注目すべき興味深い議論はふたつある。一つは、可塑性が種多様性や種分化を促進したり抑制したりする可能性があること (Pfenning et al. 2010)、もう一つは可塑性が群集にどのような影響を与えるかや群集から個体の可塑性へのフィードバック機構 (Schoener 2011) であり、理論や実証研究によって明らかにされつつある。

表現型可塑性の変異

生物の表現型は多様である。可塑的に変化する表現型もまた多様性に富んでおり、その多様性も種間でみられるだけでなく、同一種内においても多様である。さらに分類群や種が異なれば、表現型の違いの差は当然大きくなるが、同じ種内であっても表現型には違いがあり、その差は必ずしも小さいわけではない。たとえば、サバクトビバッタは個体数が少ないとき短い翅と緑色をしている (孤独相) が、個体数が増えると長い翅と茶色 (群相) になる。また社会性をもつ蟻のように、女王個体とワーカーで、社会の役割によって変化する場合もある (表現型多型)。植物の被食応答においても形質の変異はみられ、アブラナ科のダイコンは、母親世代にモンシロチョウの食害を受けたか受けないかのちがいによって、次の世代の食害応答に違いがある (母性効果、Agrawal and Laforsch 1999)。また遺伝型が同じであると考えられる同種クローン間であっても、形質に違いがあることが知られている (Lively et al. 2000; Ferrari et al. 2001; Wiąckowski et al. 2003)。さらには、個体の発生段階によって、可塑性の発現のしかたは異なる (Beldade et al. 2011)。このように近年における実証研究は、同一個体群内に、可塑性の程度や誘導する形質にみられる変異の存在をあきらかにし、その重要性が理解されはじめている (reviewed by Auld et al. 2010, Bolnick et al. 2011)。以上のように、ある種の可塑性に同一個体群内で多様性がみられるのと同時に、異なる個体群間で受ける選択圧の違いによって、同一種でも可塑性の程度に違いがある (Stillwell and Fox 2009) ことも重要な種内多様性である。さまざまな種内

多様性があきらかにされつつあるが、どのように種内多様性が維持されているかについての理解は充分進んでいない。

生物の可塑性は多様であるがゆえに、可塑的にどのくらい変化したかを示す定量化には工夫が必要である。この定量的な可塑性の大きさは、自然選択に対してどのくらい適応しているかの重要な尺度となる。可塑的に変化する表現型には、ふつう質的なもの（色や形）と量的なもの（体長や行動）にわけられ、この表現型と環境との関連性をあらわした反応基準（リアクションノーム）によって、生物がどのように適応しているかを表す場合が多い（Schlichting and Pigliucci 1998）。たとえば、あるヘビの模様には、ストライプとドット柄の質的な2型があり（Brodie 1992）、オタマジャクシの尾の幅には量的な変異（Relyea and Auld 2004）がある。しかし問題なのは、生物がさまざまな形質の組み合わせで、適応していることにある。つまり、ひとつの形質だけ、または複数の形質を一つずつ評価すると、生物個体のもつ可塑性の大きさを正確に評価できないかもしれない。たとえばあるクローンやある個体単位で、どのくらい適応しているかを考えた時に、ある形質は別の形質と相補的になっている場合もある。そのとき、あるひとつの形質の比較だけでは、生物の適応性を説明できない。以上のことを考えると、可塑性の程度を、ある環境条件に対してあるひとつの形質の変化だけで表されたものに対して、適応的な解釈を与えるのには限界がある。可塑性の総合的な変化量（可塑性の大きさ）は、ある個体のさまざまな形質（行動、形態など）とその質的・量的な形質について多変量解析をもちいることで、評価することが可能になるのではないかと考えられる。

生物にとって適応的な可塑性を誘導するためには、環境の変化を正確に予測できる予兆（刺激、要因、キュー）を感知できることが重要である。環境を正確に予測できることは、生物が新しい環境に適応するために重要である。しかし、誘導因子は生物や環境によって、かならずしも決まっているわけではない。ミジンコ的一种である *Bythotrephes longimanus* は、捕食者の魚（*Perca flavescens*）に食われないように、体の後方に不釣り合いなほど長い棘をのばす（Miehls et al. 2013）。実はこの棘は、直接的な捕食者の存在は必要なく、水温の変化という間

接的な非生物的要因だけを利用して発現している。水温の変化は魚の捕食活動と関わっており、ミジンコの棘は魚カイロモン（捕食者の放出する化学物質）がなくても、温かい水温で発現される。また巻貝の一種は、捕食性の魚がいると殻の形態を丸く変化させるが、捕食される可能性のないプランクトン食性の魚のカイロモンに対しても同様の可塑性を発現してしまう (Langerhans and DeWitt 2002)。可塑性の誘導要因を何にするかによっては、変動環境を正確に予測できず、可塑的にふるまう個体群に負の影響を与えるかもしれない (Ecological trap, Schlaepfer et al. 2002)。近年、この巻貝の例にみられるような、一見すると適応的でない可塑性であっても、直接的・間接的に生物群集に影響を与えると示唆されている (Miner et al. 2005)。このことから、まずは生物が何を刺激として可塑性を発現しているのかをあきらかにすることは重要である。また誘導要因の適応性やそれを他個体群と比較することは、可塑性がもたらす生物の適応を詳しく理解するのに重要である。

淡水動物プランクトンの誘導防衛

プランクトンの可塑性は、さまざまな生態学的文脈においてみられる。たとえば、紫外線から身を守るために赤く着色したり (枝脚類、Hairston 1979; Hansson 2004)、メラニン色素で体表が黒くなったり (鰓脚類、Hebert and Emery 1990)、また溶存酸素濃度が低下するとヘモグロビンを生産して赤く着色したりする (鰓脚類、Landon and Stasiak 1983)。また、えさ条件など環境が悪化すると有性生殖により耐久卵をつくり、よい環境条件になるまで休眠する (鰓脚類、Alekseev and Lampert 2001)。また、えさの質が悪かったり量が少なかったりすると、えさを濾すための濾過器官が変化して、より多くの餌を食べるようになる (Bednaraska 2006)。数ある可塑性のなかでも、特に被食-捕食関係でみられるえさ生物の可塑性は、誘導防衛とよばれ、それが可塑性とわかる以前から研究対象として記録されている。誘導防衛は、無色透明な体表や甲冑状の甲羅など生得的に備わっている防衛形質 (恒常的防衛) とは異なり、捕食者の在不在や捕食圧の強さによって、防衛形質を可塑的に発現したりしなかったりすることが可能である。プ

ランクトンの誘導防衛は、さまざまな分類群で事例がある (Tollrian and Harvell 1999; Lass and Spaak 2003)。たとえば、原始的な生物である原生生物の有毛類の一種である *Colpidium kleini* (Protozoa, Ciliophora) は、捕食者の *Lambdion bullinum* に対して体サイズを大きくする可塑性をもつ (Fyda and Wiąckowski 1998)。また、ワムシ類のツボワムシ *Brachionus calyciflorus* (Aschelminthes, Brachionidae) は、おなじワムシ類でも肉食性のフクロワムシ *Asplanchna* に対して棘を発現して食われなくする誘導防衛をする (reviewed by Gilbert 2013)。誘導防衛を観察するのにもっとも適した動物プランクトンには、ミジンコ (Crustacea, *Daphnia*) 類が挙げられ (Miner et al. 2012)、いろいろなミジンコ種について研究されている。なかでも *D. pulex* はモデル生物のように扱われるもっとも一般的な種である。

プランクトンの誘導防衛は、行動、形態、生活史など複数の形質にわたって発現することが知られており、どれもミジンコを対象にした研究は圧倒的に多い (Boersma et al. 1998; Boeing et al. 2006)。生活史による誘導防衛は、もっともよく調べられている形質で、ミジンコにおける一般的な反応は、魚類の捕食に対しては早い成熟と少産、フサカ幼虫の捕食に対しては遅い成熟と多産という戦略をとることがわかっている (Riessen 1999)。つぎに行動による誘導防衛は、日周鉛直移動 (Diel vertical migration, DVM) が有名である (Ringelberg 2010)。これは視覚捕食者や紫外線を避けるために、昼間は暗い底層にいて、夜間に表層に浮上するというものだ。一般に底層は、水温が低くてエサも少なく、そのような場所にいるのは適応的でないようにみえるが、捕食者からみつきにくくまた紫外線も届かないので回避場所としてちょうど良い。夜間にはエサも豊富で温かい表層に移動するので、DVM 全体で見ると適応的である。鉛直的な湖の不均一な構造を誘導防衛に利用して、巧みに捕食を避けている例だ。さらに、行動の誘導防衛には、ミジンコがパッチ状 (集合している状態) になる場合も含まれ、この集合は *D. magna* が魚を感知したときにおこることがわかっている (Pijanowska and Kawalczewski 1997)。さいごに、形態による誘導防衛は、ミジンコの一種 *D. pulex* が無脊椎捕食者であるフサカ幼虫に対して、背側の首に当たる部分に、歯状の棘 (背首歯突起、Neckteeth) を発現する

(Tollrian 1995a) ことが最もよく知られている。詳しく説明すると、ミジンコはフサカ幼虫 (*Chaoborus crystallinus*) にもっとも食われやすい 2 齢の時期に突起の誘導率が高く、実際に突起のない個体と比べると食われにくいことがわかっていて、この突起はフサカに対して非常に高い防衛能力を有する。また、ミジンコの殻刺も捕食者がいると伸長し、この形態は複数の捕食者に対して発現することがわかっている (フサカに対して Spitze and Sadler 1996, 魚に対して Kolar and Wahl 1998, copepoda に対して Balseiro and Vega 1994)。殻刺を伸ばす機能的役割は、捕食者に捕獲されにくくなることである (Caramujo and Boavida 2000)。このように一つの形態パーツの変化が、複数の捕食者に対する防衛になる (つまり diffuse (co)evolution) 場合もある (Laforsch et al. 2004)。環境中に複数の捕食者に出会う可能性があるとき、ひとつの形質を複数の捕食者に対する防衛に使いまわす。一般に、可塑性にはコストがかかるとされているが、汎用性の高い防衛形態があれば、新奇な形態を生み出す必要がなくなるので、少ないコストで済むのかもしれない。逆に、背首歯突起のように、捕食者特異的な戦略をとって適応している場合もある。このようにプランクトンの誘導防衛は、種特異的、捕食者特異的、発生段階に特異的であるなど、その発現方法は複雑で多様であることがわかる。プランクトンがこのように可塑性の発現において、複雑で多様に進化していることについては、まだ不明な点も多く、このような可塑性がどのように適応しているのかは重要な問いである。

本研究の構成と内容

本研究では、湖沼生態系を代表する動物プランクトンを対象に、行動や形態による誘導防衛にかかわる変異について研究をおこなった。本論文は、全 4 章で構成されており、第 2 章で双翅目のフサカ幼虫の防衛行動の誘導要因と季節性について、第 3 章では甲殻類のミジンコの防衛形態の変異について、第 4 章では可塑性の変異の実態と程度とその適応性について総合考察した。

第 2 章では、フサカ幼虫の防衛行動について、通年にわたって詳細に調査した。そして捕食者である魚類からの捕食回避のための防衛行動が、捕食者の在不在にかかわらず光だけの

要因で起こることを、野外調査と室内実験によってあきらかにした。同種他個体群と文献から比較することによって、フサカ幼虫がこの行動を引き起こす要因には地理的な変異があることがわかった。第 3 章では、体サイズの異なる 2 種のミジンコがしめす防衛形態について、その発現のしかたを、捕食者である魚やフサカ幼虫の標的となるミジンコの体サイズから予測した。それを実験で検証し、ミジンコはどちらの種も食われやすい体サイズのときに、よく誘導形態を発現させていることをあきらかにした。また可塑性の大きさには、種内クローン間における変異や、その変異のしかたに種間で特徴があることがわかった。第 4 章では、プランクトンの誘導防衛にみられる変異について、その要因と異所的にも同所的にも種内の多様性があることの重要性と適応的意義について考察をおこなった。

第 2 章

深見池におけるフサカ幼虫の日周鉛直移動： 季節性と誘導因子について

*Seasonal pattern and induction cues of diel vertical migration of
Chaoborus flavicans in Lake Fukami-ike, Nagano, Japan*

要旨

プランクトンが示すよく知られた行動に日周鉛直移動 (diel vertical migration; DVM) がある。DVM には捕食者の存在や、紫外線、温度、えさなどいくつかの要因が影響している。あらゆる水域に生息するフサカ (双翅目) の幼虫もまた DVM を示すことが知られている。しかし、フサカの示す DVM の季節的变化や、その誘導因子についてはあまり知られていない。本研究では、富栄養の湖 (長野県深見池) に生息するフサカ幼虫が一年中 DVM することを示した。また実験によって、魚が放出する化学物質 (カイロモン) がなくても光の変化だけで DVM することがわかった。この反応は、水温を夏と冬に模した場合でも引き起こされることがわかった。このような結果は、DVM の誘導因子として光とカイロモンの両方が必要である、ほかのフサカ幼虫の個体群の結果とは DVM の誘導要因が異なる。よって局所個体群間で、DVM の誘導要因には変異があるのではないかと示唆された。また、深見池のフサカは、一年中魚による捕食にさらされており、カイロモンの変化は少ないことから、光の変化だけで DVM を誘導できることは、適応的であると考えられる。

はじめに

日周鉛直移動 (Diel vertical migration; DVM) は、湖沼や海洋に生息する多くの生物、すなわち鰓脚類、橈脚類、無脊椎生物の幼虫などを含む、が昼と夜で生息分布を変えることだ (Ringelberg, 2010)。昼間に水域の表層を避ける適応的理由は、捕食者 (Zaret and Suffern 1976; Gliwicz 1986; Lampert 1989, 1993) や紫外線 (UVR) (Leech and Williamson 2001; Rhode et al. 2001; Van Gool and Ringelberg 2002) であることが広く受け入れられている。動物プランクトンは視覚捕食者である魚類のえさになるために攻撃されやすく、また有害な UV によって透明な体が傷つきやすいために、表層を避ける必要がある。夜間においては、動物プランクトンはえさが豊富で水温が暖かい表層まで移動してくる。実験では、捕食者である魚の存在 (Ringelberg et al. 1991; Von Elert and Pohnert 2000) やその化学物質であるカイロモンがあること (Van Gool and Ringelberg 1998) によって、DVM による移動の幅が増幅することが知られている。また、透明度が高い水域 (たとえばアルプスにあるような高山湖沼や貧栄養の湖沼) では UV の透過率が高いために、UV の届かない深い層に分布するようになる (Rhode et al. 2001)。

魚のえさとなるようなプランクトンは、たとえば夏は DVM を示すが冬は DVM を示さないというように、季節によって DVM のしかたが変わる (Stich and Lampert 1981; Spaak and Ringelberg 1997; Van Gool and Ringelberg 2002)。捕食者回避仮説 (predator-avoidance hypothesis) によると、DVM の季節性は魚による捕食圧が季節的に変化することによっておこると考えられている (Ringelberg et al. 1997)。魚による採餌行動は、一般的に水温に依存し、暖かい水温のときには活発で冷たい水温のときには不活発になる (たとえば Elliot 1981)。また、魚の密度は夏に高く冬に低い (たとえば Luecke et al. 1990; Fischer and Eckmann 1997)。Ringelberg ら (1991) は、Maarsseveen 湖 (オランダ) におけるミジンコは、魚の密度が高い春に、魚の密度が低い秋よりも、DVM による移動距離が長くなることを明らかにした。動物プランクトンの DVM は、季節的に変化する UV によってもまた影響を

受ける。Alonso ら (2004) によれば、動物プランクトンは、UV が秋や冬の低いときより、春や夏の高いときの方が表層をよく避けることを明らかにしている。

季節的に変化する水温もまた、プランクトンの DVM に直接影響を与えるかもしれない。水温が DVM に与える影響を明らかにした実験はまだないが、通常動物プランクトンの代謝活性は低温で低下する (たとえば Simčič and Brancelj 1997)。この理論で DVM への影響を考えれば、低温のとき移動距離は短くなるだろう。とくに、低温のときのプランクトンのカイロモンへの応答は、よく知られていない。温帯湖では水温は冬に低下するが、多くの研究は暖かい季節におこなわれ、冬の低温環境でのプランクトンの DVM の研究は、生物がはっきりとした移動を示さないの少ない。

フサカ (Diptera; Chaoboridae) の幼虫 (以降フサカ) は、世界中のあらゆる湖沼に分布する。フサカは、プランクトン食者のえさになり、動物プランクトンを捕食する (e.g., Sæther 1972)。フサカはときに大量発生するので、湖沼生態系のなかで重要な役割を担う (Fedorenko 1975; Neill 1981)。フサカは興味深いことに、低酸素に対して耐性が高く、また湖の底層に硫化水素が発生しているなかで生存できる (Sæther 1972)。そのため、捕食者を回避するために、湖の無酸素層や硫化水素が発生しているような底泥に潜むことができる。加えて、フサカの DVM は、視覚捕食者である魚類から逃れる行動としてよく研究されている。また、フサカはミジンコのように耐久卵を作らずに、3 齢か 4 齢で底泥にて越冬する。フサカの鉛直的な分布は、季節で変化する：冬は底泥にいて夏は多くがプランクトン性になる (Sæther 1972; Xie et al. 1998)。フサカのなかでも *C. flavicans* (Meigen, 1830) の DVM に関しては多くの研究がある (Teraguchi and Northcote 1966; Voss and Mumm 1999; Liljendahl-Nurminen et al. 2002; Lagergren et al. 2008)。誘導因子は不明であるが、おもしろいことにフサカが一年中 DVM をする場合 (Goldspink and Scott 1971; Lorke et al. 2004) と、温かい季節に DVM をし、寒い季節には底泥で越冬するために DVM しない (Voss and Mumm 1999; Gliwicz et al. 2000) という 2 つの季節的パターンの報告がある。

本研究では、温帯湖である深見池（長野県下伊那郡阿南町）に生息するフサカ（*C. flavicans*）の季節的 DVM を野外観察した。深見池では魚による捕食が一年中みられる（川之辺氏による未発表データ）。この湖の夏と冬の水温を模した異なる水温と捕食者のカイロモンの有無によって、フサカの季節的な DVM の要因の探索を室内実験でおこなった。季節的に持続するフサカの DVM がどう維持されているか示した最初の論文である。

方法

野外調査

深見池（長野県下伊那郡阿南町、35° 32'N, 137° 81'E; 最大深度 7.75 m、表面積 2.1 ha; Yagi et al. 1983; Ishihara et al. 2003）は富栄養化した小湖である。本湖における魚類の優占種は、外来のブルーギル（*Lepomis macrochirus*）とオオクチバス（*Micropterus salmoides*）である（川之辺と細江 2010）。しかしかつてはワカサギ（*Hypomesus nipponensis*）やコイ（*Cyprinus carpio*）が優占種であった（上野 1952）。

フサカの鉛直分布は、2004 年 3 月から 2009 年の 2 月まで不定期で野外調査をおこなった。フサカの採集は、バンドーン採水器（6 L, Rigo co., Ltd., Tokyo, Japan）をもちいて表層から 1m ごと 8 層（0m-7m）採水し、船上でプランクトンネット（200- μ m mesh, Rigo co., Ltd., Tokyo, Japan）で濾したものをサンプルとした。採集時間の間隔は、サンプリング時期によりさまざまに 2 時間から 9 時間間隔で行われたが、2004 年 12 月と 2006 年 3 月、11 月、2007 年 12 月は昼の 10:00 と日没後の 2 回行われた。フサカ採集と同時に、水温と溶存酸素の鉛直分布を DO メータ（OM-12, Horiba Ltd., Kyoto, Japan）にて計測した。底泥のフサカについては、昼間と夜間（不定期）にエックマンバージ採泥器（15 × 15 cm, Rigo co., Ltd., Tokyo, Japan）にて採集しふるいにかけてサンプルにした（2004 年 3 月 31 日；2006 年 3 月 29 日；2009 年 2 月 2 日）。サンプルは現地でホルマリン固定またはエタノール固定し、実験室に持ち

帰り計数した。

野外観察で得られたフサカの鉛直分布を、以下に示す室内実験の結果と比較するために、平均移動距離をもとめた。室内実験では 4 齢幼虫をもちいたため、野外でも 4 齢幼虫が優占する季節（すなわち 2004 年 3 月 31 日；2006 年 3 月 29 日と 4 月 22 日；2009 年 2 月 2 日の 4 回分）のサンプルをもちいて求め比較した。これら以外の調査日では、いくつかの齢が混在していて 4 齢が優占ではないので対象にしなかった。これらサンプリングした季節は、水温の鉛直分布によって便宜的に 2 つにわけた。ひとつは、表層が 10°C 以下で底層が 5°C のときの冷水期（2009 年 2 月 2 日）、もうひとつは、表層が 10°C 以上で底層が 6°C 以上のときの温水期（2004 年 3 月 31 日；2006 年 3 月 29 日と 4 月 22 日）である。移動距離の算出方法は、重みづけ平均深度（WMD）の最大と最少の差とした（Worthington, 1931）。それぞれの調査日によって、計算に用いた時間帯は異なる（最大平均深度；10 時または 12 時、最小平均深度；0 時または 1 時）ので、計算された野外の WMD は正確ではないかもしれない。

フサカの DVM 誘導実験

実験には 4 齢幼虫のみを用いた。フサカは、2009 年 6 月に深見池において、プランクトンネット（100- μ m メッシュ）を底層から鉛直曳きすることによって採集した。採集したフサカは、実験室に持ち帰り 4 齢をソートした。実験をする前に、フサカは暗所 6°C で 2 週間維持して（Dawidowicz et al. 1990）、野外での記憶を取り除いた。この前実験でフサカは、濾過した湖水が入った 500ml のプラスチックボトルに約 20 個体ずついれてあり、エサの追加や水の交換はしなかったが、いくつかの動物プランクトンは入っている。すべてのフサカは、前実験によってダメージを受けたりすることなく生存していた。実験は、透明なアクリルシリンダー（直径 5 cm、長さ 100 cm）に曝気した水道水を入れた中にフサカ 5 匹をいれ鉛直分布を観察した。このシリンダーは、表層の光の強さは $2.3 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で、底層は $0 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ になるように下半分に黒い画用紙を張り底辺を暗くした。光源は、シリンダーの横からあてた。実験の明暗条件は

14:10 で、水温条件は 5°C または 22°C で、インキュベータ内で行われた。魚カイロモン処理の方法は、シリンダーの上方に、メッシュゲージをもうけてその中に小型のフナ (*Carassius auratus*, ca. 5 cm) を実験開始 3 日前まで飼育した。実験が始まってからは、フナは取りだした。本来はフサカと共存しているブルーギルを用いるのが望ましいが、「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律 (2004)」によって指定外来種に指定されているために実験に用いなかった。現在の深見池は、外来種によって在来種は見かけなくなったが (長野県水産試験場私信)、かつてフナが生息していた記録がある (上野 1952) ため用いた。また、魚カイロモンは魚種によって違いがないことも明らかにされている (Von Elert and Loose 1996; Von Elert and Pohnet 2000)。実験前に、われわれは実験に用いるフナについて、フサカに対して捕食行動をとるかを確認し実際に捕食がみられた。実験中のフサカには、暗条件の前に小さいミジンコを餌としてやった (Dawidowicz et al. 1990; Oda and Hanazato 2008)。エサをやる手順については、先行研究ではコントロールで DVM はみられなかったによることから、DVM への影響はないと考えられる。10 層 (各 8cm) 間隔のフサカの鉛直的分布は、1 日に 2 回の真昼と真夜中にあたる時間帯に観測し、4 日間つづけた。暗いところでの観察と計測は、フサカに影響を与えない赤いライトをもちいておこなった (Swift and Forward 1980)。平均鉛直分布 (MVD) は Boeing et al. (2006) により求めた: $MDV = \sum(D_i \times i) / \sum D_i$ D_i は各層のフサカの個体数、 i は深さ間隔の中央値である。平均移動距離は、フサカ幼虫が移動しているか移動していないかの判定には、t 検定をもちいた。また平均移動距離については、分散分析をおこなってから多重比較検定 (Turkey-Kramer multiple comparison) をおこなった。すべての統計テストは R2.13.1 (R Development Core Team 2011) をもちいて統計解析をおこなった。

結果

野外におけるフサカの鉛直分布と季節的变化について

フサカの鉛直分布と水温（WT）と溶存酸素（DO）鉛直分布を季節間で比較するために、西暦にかかわらず2月から12月の順になるように示した（図 2-1）。湖は3月から10月まで水温成層しており、深水層には無酸素層が発達していた（図 2-1）。11月から2月まで、水温は鉛直的に一様で成層は形成していなかった。サンプリング期間の水温と溶存酸素は、昼と夜で明らかな変化はなかった。

一年を通じてフサカは、昼間は底層か底泥にいて夜に表層と全層に分布を広がるという、典型的な DVM をしていることがわかった（図 2-1）。春から秋（3月の終わりから11月まで）のフサカの移動は、底層から上層に移動するものだった。一方冬期のフサカの移動は、底泥から水中への移動であると考えられた。なぜなら、このときの底泥のフサカ密度は、サンプリング日によって変動が大きい、平均密度は昼間に高く（ $1,467 \pm 3,057$ SD ind. m^{-2} ）夜に低い（ $889 \pm 1,064$ SD ind. m^{-2} ）からである。最大 WMD と最小 WMD の差から移動距離を2つの水温で比較すると、冷水期は2.0m（2009年2月）で、温水期2.59m（2006年3月）、3.04m（2004年3月）、3.09m（2006年4月）であった。平均移動距離の野外サンプルの計算は4回のみであるため参考程度ではあるが、移動距離は温水期のほうが冷水期よりよく移動している傾向があった。

フサカの DVM 誘導実験

フサカはどの処理区においても野外と同じような移動パターンを示すことがわかった（図 2-2）。また移動距離も全ての処理区において、移動なしを0とした時より有意に移動していることがわかった（図 2-3, t-test, without fish at 22°C: $t = 6.63$, $df = 3$, $P = 0.007$, with fish at 22°C: $t = 4.48$, $df = 2$, $P = 0.046$, without fish at 5°C: $t = 4.81$, $df = 3$, $P = 0.017$, with fish at 5°C: $t =$

5.28, $df = 3$, $P = 0.013$)。どちらの水温 (5°C または 22°C) でも、魚のあり・なしでも、フサカの移動距離には影響を与えず、水温だけが移動距離に影響を与えることがわかった (図 2-3, temperature: $F_{1,11} = 9.24$, $P = 0.01$)。移動距離は、22°C のほうが 5°C より有意に長いことがわかった。魚のあり・なしは、移動距離に影響せず、魚と水温の交互作用もなかった (図 2-3, fish kairomone: $F_{1,11} = 0.01$, $P = 0.911$, interaction: $F_{1,11} = 2.98$, $P = 0.11$)。

考察

DVM に影響を与えるいくつかの要因—紫外線、温度、捕食者、えさが知られている (Ringelberg 2010; Williamson et al. 2011)。順に要因を検証する。まずはじめに UV が DVM の要因になるには、高山湖沼のような高い透明度をもつ貧栄養湖の場合で、そこに生息するプランクトンにとっては UV は危険である (e.g., Rhode et al. 2001)。Ringelberg (2010) と Williamson et al. (2011) は、低い透明度の湖沼では、表層で UV は減衰するので、DVM に影響しないと考察している。Dodson (1990) は、ミジンコの移動距離が透明度の減少に伴って減ることを示し、透明度が 2m 以下のとき DVM はとても制限的なものになると示した。深見池は低い透明度の富栄養湖である (透明度 0.5-1.0m ; Yagi et al. 1983) ので、フサカの DVM は UV の影響をあまり受けないだろうと考えられる。つぎに鉛直的な水温分布もまた DVM になりうるが、高い水温は動物プランクトンの個体群の適応度を上げる (e.g., Orcutt and Porter 1983; Stich and Lampert 1984)。水温が鉛直分布と行動に強く影響するとき、動物プランクトンは昼夜同じ深度にとどまり DVM しないことが知られている (Williamson et al. 2011)。本研究では、水温の鉛直勾配が急であるときでも、フサカは DVM をしており、昼夜で異なる水温範囲に分布した (図 2-1)。加えて夜間のフサカの分布は、水温が温かい表層に集まっているというわけではなかった (図 2-1)。鉛直的な水温の勾配もまた、この湖のフサカの DVM にとって影響していないようである。しかし水温それ自体は、DVM の大きさに影響する (後述)。またフサカは、えさである動物プランクトンを追って、その鉛直分布を変えるかもしれない。ところが、ミジンコ

は捕食者を避けるために逆の DVM（昼間は表層、夜間は底層）を示すのに対し、フサカは普通の DVM を示す (Lagergren et al. 2008)。フサカがエサを追って DVM しない理由は、エサ資源の一部を失う（すなわち弱い選択圧）よりも、捕食者から逃れる（すなわち強い選択圧）ことを優先にしているのだろう（命ごちそう理論、Dawkins and Krebs 1979）。われわれはエサである動物プランクトンの鉛直分布を調査していないが、Lagergren ら（2008）はフサカがエサを追って鉛直的に移動しないことを明らかにしている。さいごに捕食者が DVM の要因である可能性だが、深見池では近年プランクトン食魚の優占種となったブルーギル（川之辺と細江 2010）が、フサカを温かい季節だけでなく冬もまた捕食していた（川之辺、未発表データ）ことがわかっている。よって、われわれは魚の捕食が、深見池に生息するフサカの DVM に影響を与える主要な要因であると考えた。上野（1952）によれば、ブルーギルが侵入する以前の魚類相は、ワカサギ (*Hypomesus nipponensis*, 冷水魚) やコイ科の魚 (*Carassius* spp. や *Cyprinus carpio*, 温水魚) であったとしており、両魚種はフサカを含むプランクトン食魚である。つまり、この湖のフサカは、何年も一年中魚の捕食圧にさらされており、季節にかかわらずずっと DVM をすることが捕食者を一年中避けるために適応的だったと考えられる。

深見池に生息するフサカは、一年を通して典型的な DVM をしていて、それには季節的なパターンがみられた。春から秋のフサカの分布は、昼間は深層の無酸素層に分布していて夜間は表層を含む全層に分布を広げた。明らかな密度のピークは、昼間にみつけられるが、夜間に認められないか亜表層にあった。夜間の分布の異なる 2 つのパターンは、先行研究でも観察されている。夜間のフサカの密度が表層にある (Lagergren et al. 2008)、または我々の研究と一致するような亜表層にある (Stahl 1966; Teraguchi and Northcote 1966; Lagergren et al. 2008; Oda and Hanazato 2008)。Lagergren ら（2008）は、夜間の季節的な分布の違いをみつけ、光のわずかな違いであると議論している。われわれは光強度を測定していないが、湖の周囲に自然光またはわずかな人工照明が夜の分布に影響を与えたのかもしれない。

温かい季節に対して、冬期のフサカの分布は、昼間は底泥に分布していて、夜間は深

水層の水柱に分布を移動させた。夏に底層に到達する無酸素層は、魚の捕食を避けるために有効だ (Irvine 1997; Voss and Mumm 1999) が、冬はその代替として底泥が役立つだろう。このときの移動距離は、水温が温かい時期と比較して短いことがわかった。冬期を含むフサカの DVM のいくつかの先行研究 (Goldspink and Scott 1971; Haney et al. 1990; Gliwicz et al. 2000; Lorke et al. 2004) では、その適応的意義はほとんど議論されてこなかった。Voss and Mumm (1999) と Gliwicz ら (2000) は冬に水中ではなく底泥に一日中いる (すなわち越冬のため) ことを明らかにした。

実験では、カイロモンではなく水温の変化がフサカの 1 回にする移動幅をかえていた。このことは、野外でも同様の結果がえられており、水温が低いときよりも (冷水期 1.46m) 高いとき (温水期 2.90m) のほうがよりながく移動していた。Gliwicz et al. (2000) は DVM の移動幅が捕食者の密度に依存することを明らかにしたが、本研究ではフサカの DVM に魚カイロモンは影響を与えなかった。この湖のフサカの移動距離は、水温に依存していたが、このときどんなメカニズム (生理的な制約や行動の活性化) が働いているかは不明である。

フサカが DVM をするのに、どのような場合でも魚カイロモンが重要な要因となっているのだろうか。本研究では、他個体群と DVM の要因を比較することで、同種であっても地理的に個体群が違くと誘導因子も異なることをあきらかにした。 *Chaoborus flavicans* の他個体群は、本研究と同じような実験系において、魚カイロモンがあると移動する有意な反応をしめしている (Dawidowicz et al. 1990; Tjossem 1990; Oda and Hanazato 2008) (表2-1)。これら先行研究のいくつかのフサカ個体群と、本研究の深見池に生息するフサカ個体群とは、結果が矛盾している。先行研究のフサカ個体群は、DVM は魚カイロモンと光で誘導されるが、深見池の個体群はカイロモンでなく光だけで DVM を誘導した。この誘導因子のあきらかな違いは、カイロモンの効果が局所的に違うためだろうと考えられる。Dawidowicz ら (1990) と Oda and Hanazato (2008) は、野外で魚と共存しているフサカは、実験で魚カイロモンがない処理のときには DVM せず、カイロモンが処理では DVM をすることをあきらかにしている。また Oda

and Hanazato (2008) と Tjossem (1990) は、野外で魚と共存していないフサカは、魚カイロモンに反応しないこともあきらかにした。さらに Tjossem (1990) は、野外で魚と共存しているフサカが、実験で魚がいてもいなくてもフサカが移動することを示している。誘導因子の湖沼間における個体群間の違いについて、これまでほとんど議論されてこなかった。フサカの行動、ここではDVM、はフサカが生息する生態系によって局所適応しているだろうと考えられた。

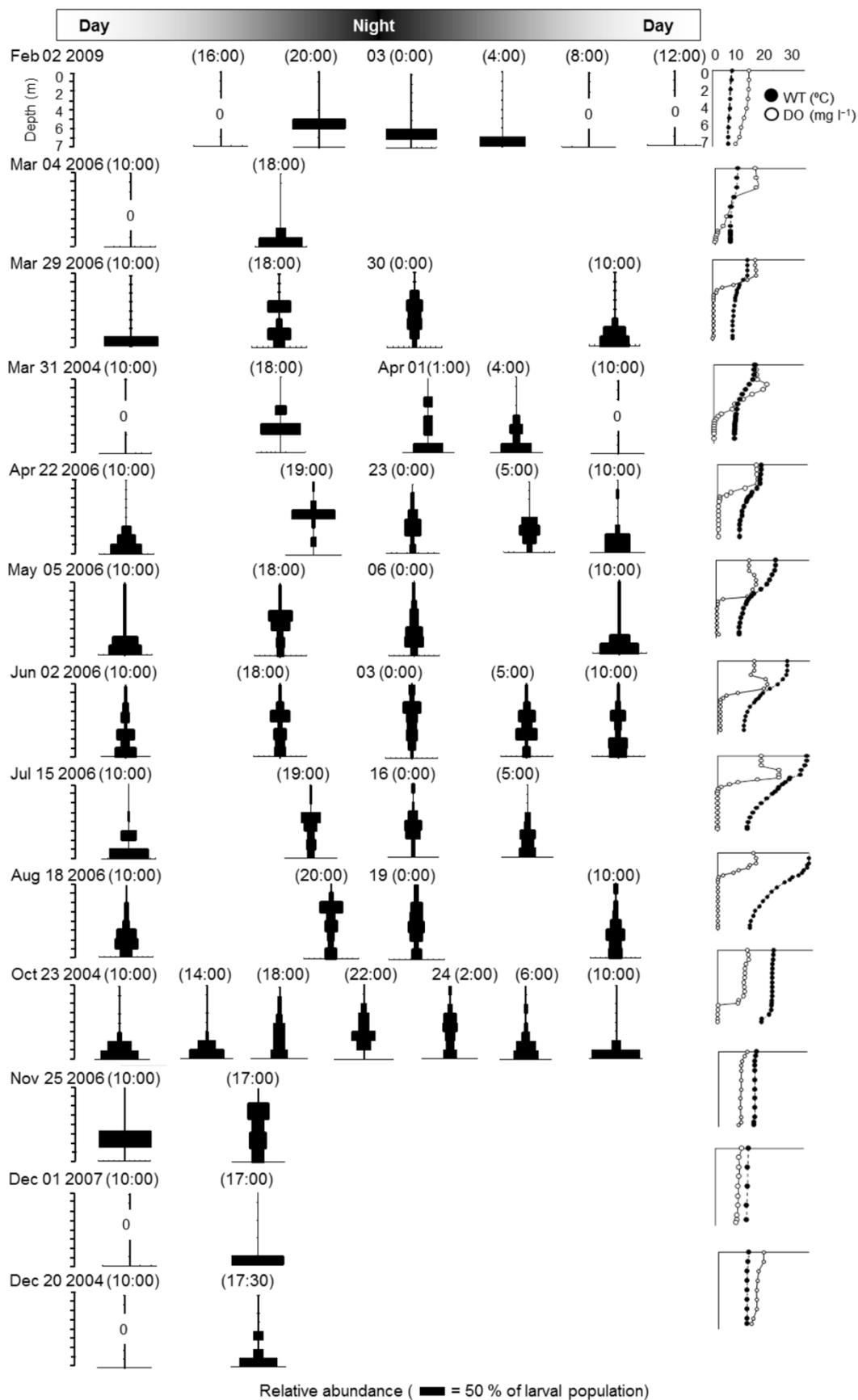


図 2-1 深見池におけるフサカ幼虫の鉛直分布について

黒いバーは各サンプリングごと相対的なフサカ密度(%)を示している。水温(WT)と溶存酸素(DO)の鉛直分布を左の折れ線グラフで示した。

Figure 2-1 Vertical distribution of *Chaoborus flavicans* larvae in Lake Fukami-ike observed in different seasons. *Chaoborus* abundance is expressed as the percentage (%) of the total individuals collected at each sampling date. Vertical profiles of water temperature (WT) and dissolved oxygen concentration (DO) are also shown

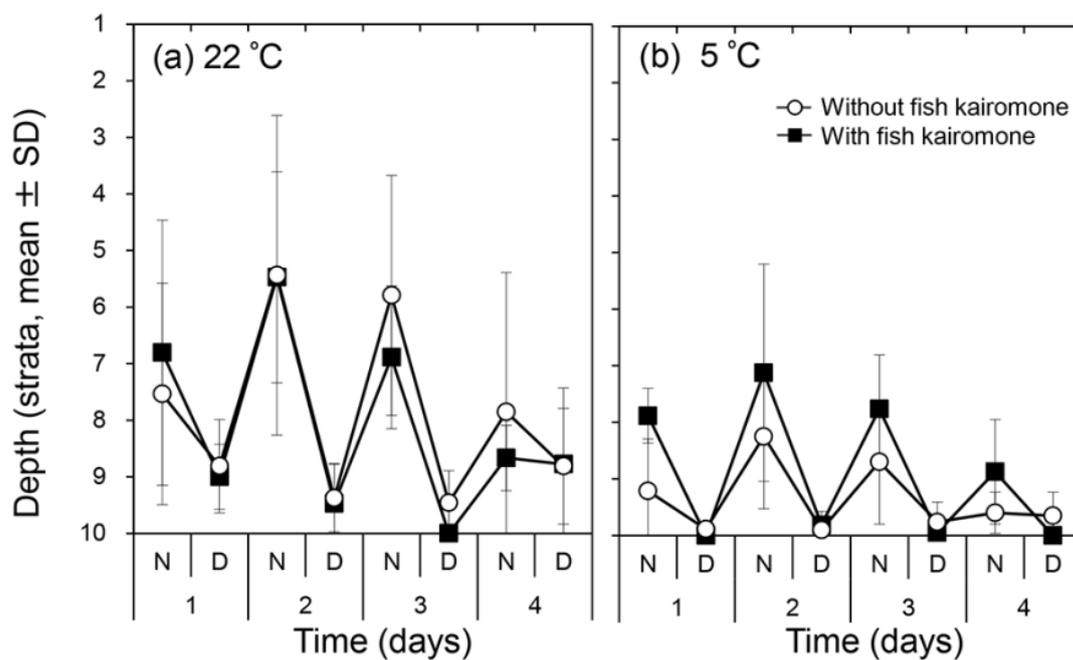


図2-2 アクリルパイプにいたフサカ幼虫の昼間と夜間の異なる水温での平均鉛直分布 (\pm SD) について

(a) 22°C (b) 5°C、○魚なし、■魚ありで示した。また横軸は観察時間で D は昼間の、N は夜間を示している。

Figure 2-2 Day and night distributions of *Chaoborus flavicans* larvae in experimental cylinders at different temperatures, (a) 22 °C and (b) 5 °C, with or without fish kairomone. D: midday distribution, N: midnight distribution (mean \pm SD).

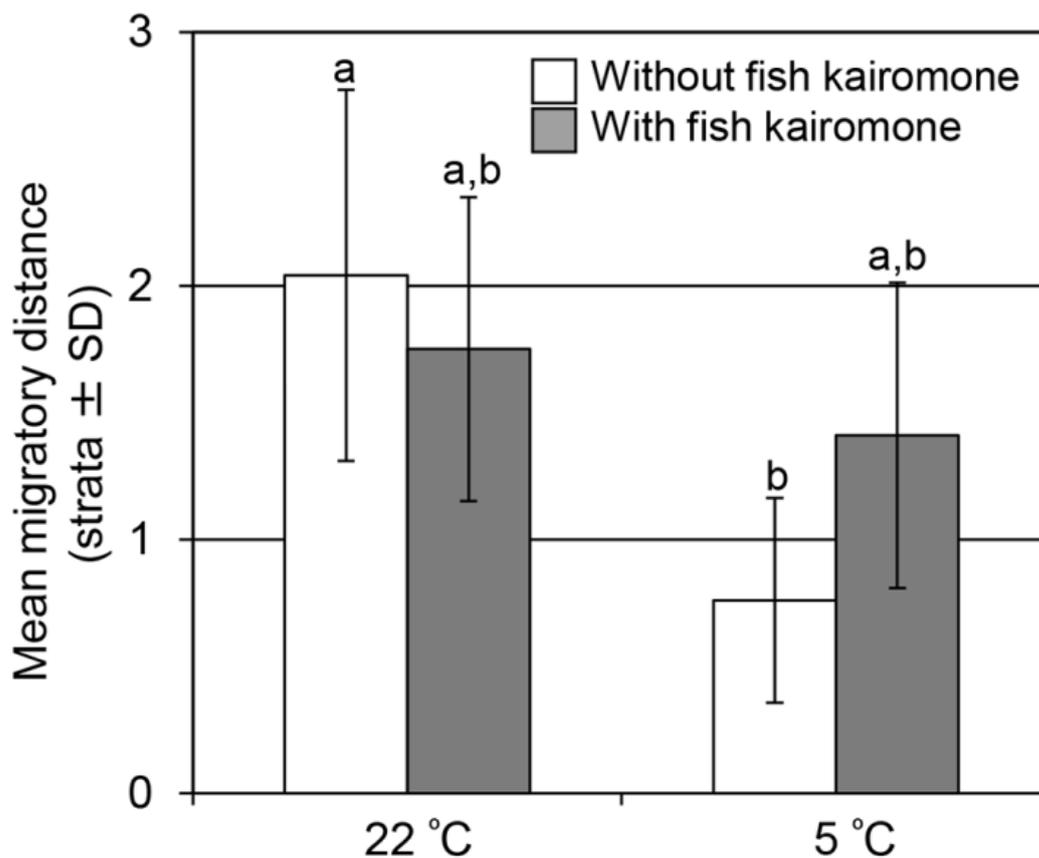


図 2-3 アクリルパイプにいたフサカの平均移動距離について水温間の two-way ANOVA
 魚なしは白、魚ありは黒で示した。異なるアルファベットは、多重比較検定の結果を示している

Figure 2-3 The mean migratory distance (\pm SD) of *Chaoborus flavicans* larvae with or without fish kairomone at different temperatures (22 °C and 5 °C) in the laboratory experiment. Different letters indicate significant differences (two-way ANOVA, Turkey-Kramer multiple comparison).

表 2-1 フサカ幼虫 *Chaoborus flavicans* の日周鉛直移動に関する本研究と先行研究との比較Table 2-11 Comparison of diel vertical migration of *Chaoborus flavicans* larvae from different locations

Population	Lake		Fishless pond**	Fish pond**	NIES***	Lake
	Fukami-ike †	Lake Roś *				Nakanuma ***
Coexistence with fish or no fish in the habitat	Fish	Fish	No fish	Fish	No fish	Fish
Experimental results (presence or absence of DVM)						
With fish kairomone	DVM	DVM	No DVM	DVM	No DVM	DVM
Without fish kairomone	DVM	No DVM	No DVM	DVM (Less extent)	No DVM	No DVM
Driver of DVM	Light change	Light change and kairomone	None	Light change and kairomone	None	Light change and kairomone

DVM: diel vertical migration. † : present study. *: Dawidowicz, Pijanowska and Ciechomski (1990). **: Tjossem (1990), the fishless and fish ponds in the Cornell University Experimental Pond Facility. ***: Oda and Hanazato (2008), NIES: experimental pond at the National Institute for Environmental Studies, Japan.

第3章

サイズ効率仮説から予測されるミジンコの形態防衛の検証

Morphological defenses of two Daphnia species against two different predators predicted by the size-efficiency hypothesis

要旨

表現型可塑性は、変動する環境に適応するための生物の能力のひとつであり、捕食者に食われないように棘などを発現する可塑性は誘導防衛という。湖沼の群集構造を決定する重要な理論にサイズ効率仮説（SEH, size-efficiency hypothesis）があり、捕食者がサイズ選択的に捕食するために、そのえさである動物プランクトン群集の体サイズの分布が捕食のされかた、つまりサイズに依存して変化する。プランクトンの体サイズは誘導防衛の予測に関しても重要であるにもかかわらず、これまで SEH から予測されるプランクトンのサイズに依存した可塑性は明らかにされていない。誘導防衛の適応的な発現方法の単純な予測は、えさの成長段階によって捕食されやすいサイズで大きく、捕食されにくいサイズで小さくなるはずであるが、体の様々な部位が同時に変化することや種内変異が多いために実際の発現のしかたは非常に複雑である。本研究では、サイズの異なる 2 種のミジンコ（*Daphnia*）；小さいサイズの *D. ambigua* と大きいサイズの *D. pulex*、10 クローンをもちいて、異なる捕食様式をもつ 2 種類の捕食者；大きいサイズのエサを好む魚（フナ）と小さいサイズを好むフサカ幼虫（*Chaoborus flavicans*）、に対し、成長段階でサイズが変化するとき形態的防衛の最適な発現方法を予測し実験的に検証した。主成分分析によって算出された可塑性の程度（コントロール処理からカイロモン処理をしたときの形態変化の差の総和）は、成長に伴って食われやすさが増すと大きくなり（*D. ambigua* vs. 魚）、成

長に伴って食われやすさが減少すると小さくなる (*D. pulex* vs. フサカ) ことがわかった。またサイズがかわっても食われやすさに変化がないときは、可塑性の大きさは一定で (*D. ambigua* vs. フサカ、*D. pulex* vs. 魚)、予測通り体サイズに沿って可塑性が発現していることがわかった。SEH では、サイズ選択的捕食がプランクトン群集構造に強い選択圧があることをあきらかにしているが、本研究ではサイズ選択捕食に応じたミジンコのサイズ依存の捕食防衛がおこっていることを示唆した。

はじめに

生物は、個体の一生の間に表現型を環境に合わせて可塑的に変えることができ、このことを表現型可塑性という (West-Eberhard 1989; Agrawal 2001)。近年では、可塑性が種の多様性や種分化にかかわる要因のひとつとして、進化学や生態学の分野で注目されている (Pfennig et al. 2010)。とくに、環境中に捕食者がいるときにだけ、食われる対象となる生物が食われないような形質を発現する場合は誘導防衛とよばれる。なかでも水圏生物は、捕食者の在不在でえさは劇的にその形態を変化させる (reviewed by Lass and Spaak 2003)。生物によっては、防衛形態を誘導させることで、防衛形態をもたないものより繁殖時期が遅延するようなコストがあるが (Boeing et al. 2005)、この形質によって食われやすさが減少するベネフィットがあり (Parejko 1991; Tollrian 1995b)、誘導防衛は捕食のある環境に適応的である (Via et al. 1995)。適応的な防衛には、まず正確に捕食者を見分けることが重要であり、えさとなる生物はカイロモン (捕食者由来の化学物質) の違いだけで捕食者の種類を巧みに見分けることができると実験的にわかっている (Dodson 1988,1989; Black 1993; Nesbitt et al. 1996)。

捕食は強い選択圧となるため、生物群集を決定する重要なメカニズムのひとつと考えられている。サイズ効率仮説 (SEH, Brooks and Dodson 1965) は、捕食者の捕食様式の違いが湖沼の群集構造に影響を与える理論である。具体的には、以下のことがわかっている。湖沼に視覚捕食者がいると、サイズの大きいプランクトンが食い尽くされてしまい、サイズの小さいプ

ランクトンが優占するようになる。逆に口器サイズ依存型の捕食者がいると、小さいサイズのプランクトンが食われやすいために、食われにくい大きいサイズのプランクトンが優占するようになる。これらのことから、えさであるプランクトンのサイズ（体サイズ）は、捕食者の捕食様式がサイズ依存であるために、捕食される基準となる最も重要なファクターである（reviewed by Hart and Bychek 2010）。サイズ効率仮説は、群集構造を決定する仮説であるが、この仮説から生物の体サイズに依存した誘導防衛の程度を予測することはできないだろうか。単純な予測では、視覚捕食者である魚に対してはサイズの大きいプランクトンが食われやすいので、よく防衛形態を発現し、口器依存捕食のフサカに対しては小さいプランクトンが防衛形態を発現するだろう。この予測はラフすぎるかもしれないが、捕食者の食うサイズと、えさとする生物の体サイズの関係が、誘導防衛に関係すると予測されるだろう。誘導防衛が適応的であれば、両方のサイズが重なるときに、もっとも可塑性が発現されるだろう。

可塑性は、個体群全体が同じ形質を ON/OFF するような単純なものではないことがわかっていて、可塑性の発現は、エサ種特異的、捕食者特異的、成長段階に特異的であり、種内変異もある（Boersma et al. 1998）ために、総合的な評価よりも細分化された個々の可塑性の評価はすでに十分なほど実証研究が進んでいる。とくにプランクトンのなかでもミジンコ属（*Daphnia*, Crustacea, Cladocera）の誘導防衛の研究は数多く、捕食者として対象となるのは、無脊椎動物から脊椎動物まで幅広い（魚類 Hanazato 1995; Boersma et al. 1998; Sakwinska 2002; Stibor 1992; Walsh and Post 2012, フサカ幼虫 Hanazato and Ooi 1992; Spitze 1992; Tollrian 1995a, b; Laforsch et al. 2004, その両方 Weber and Declerck 1997; Dzialowski et al. 2003; Boeing et al. 2006; Dennis et al. 2011）。またミジンコは種によって体サイズに幅があり（0.89 - 2.38 mm、6day-old 日齢で比較、Gliwicz 1990）、あらゆる体サイズのみジンコを対象にしてどのような可塑性を発現するか調べられている（Krueger and Dodson 1981; Dodson 1989; Barry 2000）。またミジンコの体長は成長（齢）で段階的に大きくなり、興味深いことに齢によって防衛形態を発現させたり消失させたりする（Hebert and

Grewe1985; Tollrian 1995a; Laforsch and Tollrian 2004; Riessen and Trevett-Smith 2009)。さらに、ミジンコの防衛形態の発現は、複数に及ぶ体の部分の変化が同時におこることがわかっている (Boersoma et al. 1998; Beckerman et al. 2010)。また若齢のときから、捕食者に対する誘導防衛を発現するためには、初期の胚の段階で捕食者カイロモンを母親である個体が暴露されていることが必要であることも、詳細な発生学的アプローチによって明らかにされた (Imai et al. 2009; Miyakawa et al. 2010)。このように、ミジンコの誘導防衛の発現のしかたは非常に複雑である。総合的な可塑的变化の定量には、ある体サイズとそのときにおこる複数の形態変化を同時に解析できれば、ミジンコの形態の可塑性と捕食者の捕食サイズの関係、つまり SEH がミジンコの可塑性に与える影響を明らかにできるのではないか。

ミジンコの防衛形態の総合的な可塑性の程度は、SEH によるサイズ選択捕食をもとにかんがえると、サイズに依存しているのではないかということを検証する。これを検証するために、湖に共存する体サイズの異なるミジンコ 2 種、*D. ambigua* (小さい体サイズ、成虫 0.8mm) と *D. pulex* (大きい体サイズ、成虫 1.2mm) をもちいて、捕食様式の異なるフサカ幼虫 (*Chaoborus flavicans*) と魚のカイロモンに曝したときの可塑性の大きさをミジンコのサイズと比較した。予測では、フサカの口器サイズは 0.6mm 程度 (Sell 2000) で、それ以下の小さいサイズは食われやすく捕食圧がかかりやすい (図 3-1)。また魚 (フナ、体長 > 50mm) の捕食サイズは、Scott (1987) を参考にすると、体長 30mm のフナでは 0.3mm 以下のサイズの小さいエサはほとんど食わず、大きい餌サイズに選択がかかる (図 3-1)。以上から、サイズ選択的捕食によって、ミジンコの可塑性の大きさをミジンコの成長段階による体サイズに沿って予測すると図 3-2 のようになった。まずサイズの小さい *D. ambigua* は、フサカに対して 1 齢から 6 齢まで、魚に対しては老齢のほうが若齢より食われやすいので、可塑性の大きさはフサカに対して一定で魚に対して成長段階に沿って増加するだろう (図 3-2a)。一方サイズの大きい *D. pulex* は、フサカに対して 1-2 齢で、魚に対しては 1 から 6 齢まで食われやすいサイズであるので、可塑性の大きさはフサカに対しては成長段階に沿って減少し、魚に対してはサイズにか

関わらず一定だろう。(図 3-2b)。この予測に重要な表現型可塑性の程度(大きさ)の算出は、カイロモンなしとありでの形態変化の差の総和を求め定量化した。定量化には、主成分分析の主成分得点を利用する新たな手法を導入し評価した。これにより、複数の形態が同時に変化する可塑的な変化について、量的に比較することを可能にした。以上の分析の結果、ミジンコの体サイズと可塑性の大きさに、SEH で予測されるような関係性を見つけた。さらにミジンコの形態変化は、表現型軌道分析(Adams and Collyer 2009)をおこなうことで、種独自の形態の変化をもつことや、種内の可塑性の変異には種特異性があることを見出した。

方法

ミジンコの実験個体

実験にもちいたミジンコは、深見池(長野県下伊那郡阿南町; 35° 32' N, 137° 81' E; 最大深度 7.75 m、表面積 2.1 ha)にて採集した。深見池は富栄養化した小湖で、魚類相は外来種のブルーギルやブラックバスが多く、水生昆虫としてはフサカ(*Chaoborus flavicans* (Meigen, 1830))が生息している。本湖には、2種のミジンコ *Daphnia pulex* と *D. ambigua* が共存しており、本研究では2種についてそれぞれ10クローンを単離した。ミジンコの採集は、プランクトンネット(100 μm, φ20 cm)を湖底から鉛直曳きして生きたまま持ち帰った。また同時に、耐久卵からクローンの単離を行うために、エクマンバージ採泥器(15 × 15 cm)により底泥を採泥した。ミジンコは塩素を抜いた水道水で、22°Cの16:8のLDサイクルのインキュベータで継代飼育し、エサとして *Scenedesmus* spp.を与えた。

誘導実験について

各ミジンコクローンは、フサカ幼虫または魚から出た化学物質を含む水(捕食者飼育水)をカイロモン水として実験に用いた。ミジンコの形態変化の試験は、これらカイロモン水とコントロー

ル水で得られたものを比較した。コントロール水とカイロモン水を作成するものになる水は、水道水を室温で 2 日間曝気して塩素を抜く処理をしたものを持ちいた。ミジンコの齢の判別は、コントロール実験でえられた体長をもとに体長がジャンプするところで分けた；*D. ambigua*, 1 齢 380-440 μm , 2 齢 441-490 μm , 3 齢 491-540 μm , 4 齢 541-630 μm , 5 齢 631-800 μm , 6 齢 801-900 μm ; *D. pulex*, 1 齢 500-599 μm , 2 齢 600-799 μm , 3 齢 800-1029 μm , 4 齢 1030-1699 μm , 5 齢 1301-1699 μm , 6 齢 1700-2000 μm 。以下、齢はコントロールでえられたこれらの体サイズを基準にしている。

フサカカイロモンの作成は、Hanazato (1991) をもとにした。フサカ幼虫は、深見池にて 2010 年 6 月と 10 月にプランクトンネットで採集したものを研究室に持ち帰った。カイロモン水は、1L のコントロール水に、30 匹のフサカ 4 齢幼虫をいれ 2 日間 22°C で暗所のインキュベータにて飼育した。フサカのエサは、「小さいミジンコ類 3 匹／フサカ 1 匹」になるように毎日与えた。飼育後、カイロモン水は濾過して (Whatman, GF/C)、-30°C で冷凍保存した。実験前に、冷凍したカイロモン水は室温で解凍し、コントロール水で 1/3 に希釈して用いた。

魚カイロモンの作成は、おもに Reede 1995 を参考にして作成した。深見池の在来種でもあるフナ (*Carassius auratus*) は体長約 5 cm の小型の個体を用い、室温にて 2 匹を 4 L で飼育した。深見池に生息する主な魚類のブルーギルは外来魚に指定されており、簡単には飼育できないので、実験にはフナを持ちいた。魚種の違いによる可塑性への影響はないと考えられている (Von Elert and Loose 1996; Von Elert and Phonert 2000)。魚のエサは、冷凍したミジンコをやり、24 時間飼育した水を魚カイロモン水とした。このカイロモン水は、濾過し (Whatman, GF/C)、コントロール水で 1/3 に薄めてから実験に用いた。

各処理の飼育実験は 200ml のマヨネーズ瓶に、処理水と餌(約 2×10^5 cells ml^{-1} algae) とミジンコを 1-3 匹を入れた。ミジンコの飼育水の交換は、1 日おきに半量 (100ml) を新しい飼育水に交換した。十分に防衛形態を發揮させるために、1 世代から 2 世代目までずっと同じカイロモン水 (飼育水) で飼い、3 世代目から実験個体とした。実験個体は、産仔後から毎日形態

の各部位を生きたまま計測した。計測したミジンコの形態は5形態;体長(μm)、頭長(μm)、殻刺長(μm) (Pijanowska et al. 2007)、ネックティースの有無 (*D. pulex*のみ)、尖頭の有無 (*D. ambigua*のみ)である。ミジンコ1個体ずつ毎日顕微鏡写真を撮って計測した。計測は、実験個体が産仔されてから、成長して産卵し産仔する前まで(7日-10日間)継続した。繰り返しは各クローン3回以上おこなった。

分析方法

主成分分析(PCA)は、2種20クローンのミジンコの3処理について、ミジンコの5つの形態形質;体長(BL: μm)、頭長(HL: μm)、殻刺長(TL: μm)、とネックティースの有無(NT:0,1)、尖頭の有無(HS:0,1)、の全7項目を元データに標準化して分析をおこなった。またPCAをもとに、種ごと処理間で成長段階である齢に沿った表現型軌道分析(Phenotypic trajectory analysis, PTA) (Adams and Collyer 2009)をおこなった。このPTAにより、表現型の変化を始点(1齢)・中点(2-5齢の各齢)・終点(6齢)によって成長段階に沿って追うことができる。本研究では、主成分得点の重心平均値を、それぞれの種において3つの処理水(コントロール、フサカカイロモン水、魚カイロモン水)ごと齢段階に応じてプロットした。PTAは、方向(direction, θ)、形(shape)、変化の大きさ(magnitude)を repeatedly randomizing residuals によって求めた。すべての統計はR (R Development Core Team 2011)で行った。PTAに関するRの関数はAdams and Collyer (2009)を参考にした。

可塑性の大きさは、PCAから得られた主成分得点(principal component score)からもとめた。コントロール処理においてある種のあるクローンのある齢において、主成分得点を第一主成分から第三主成分でそれぞれ平均したものを、その種そのクローンのその令のコントロールの座標となる。これをカイロモン処理でも同様におこない座標をもとめ(あるカイロモン座標)、コントロール座標とあるカイロモン座標のユークリッド距離を求め、その種そのクローンのその齢の可塑性の大きさと定義した。

可塑性の大きさ ($|\overline{kairomone - control}|$) =

$$\sqrt{(PC1_{kairomone} - PC1_{control})^2 + (PC2_{kairomone} - PC2_{control})^2 + (PC3_{kairomone} - PC3_{control})^2}$$

これにより得られた可塑性の大きさを、2種類のカイロモン処理について、2種 10 クローンで 1 齢から 6 齢まで計算した。あるクローンの可塑性の大きさをえるには、求めたいクローンの 1-6 齢までの可塑性の大きさを合計した。可塑性の大きさが大きいと、この数値は 0 より大きくなるし、可塑性がほとんどない場合はコントロールと同じとみなされるので 0 に近くなる。*D. ambigua* については、1 クローンをロストしたために全部で 9 クローンを分析した。

体サイズから可塑性の大きさの傾向をみるために、ある種の体サイズに沿った可塑性の大きさを解析に用いた。ある種のある処理での可塑性の大きさを目的変数として、体サイズ (BL) とクローン (CL) を説明変数にして重回帰分析をおこなった。また、一般化線形モデル (GLM) から、ミジンコの可塑性の大きさと成長段階による体サイズの変化の関係性について、各カイロモン処理ごとにもっとも当てはまりの良いモデルを検討した。採用したモデルは、説明力のある回帰式 (回帰モデル) を赤池情報量 (AIC) でもっとも説明力の高いものを採用した (R 関数 glm)。回帰式に利用した説明変数を比較するために、標準偏回帰係数 (bi) をもとめ、絶対値の大きさを比較した。

またミジンコ 2 種のクローンの可塑性の大きさの変異を比較するために、相関係数 (R 関数 cor) をもとめた。魚カイロモンに対する可塑性の大きさと、フサカカイロモンに対する可塑性の大きさから相関分析をおこなった。*D. ambigua* については、1 クローンをロストしたために全部で 9 クローンを分析した。

結果

主成分分析と軌道分析による種間・処理間の形態変化の比較

主成分分析より、第 1 主成分の寄与率は 42.8% で、因子負荷量は尾刺長で 0.92、体長で 0.89

あった。第2主成分の寄与率は23.0%で、因子負荷量は背首歯突起の有無で0.64、頭長で-0.67、尖頭の有無で-0.53であった。さらに第3主成分の寄与率は18.6%で、因子負荷量は背首歯突起の有無で-0.78、頭長で-0.5であった。これら3つの主成分で84.4%となり十分な説明力をもつ。表現型軌道分析の結果を、PCAを背景にして図3-3に示した。コントロール、フサカ処理、魚処理での軌道が種ごとに3つある。それぞれの種が独自のクラスタを形成しているのがみられた(図3-3a)。よって形態変化のしかたは、*D. ambigua*と*D. pulex*で異なることがわかった($\theta_{AM,PL} = 72.63$, $P_{\theta} = 0.016$, $\Delta\text{length} = 0.25$, $P_{\Delta} = 0.01$, $\text{shape} = 1.18$, $P_{\text{shape}} = 0.001$; 図3-3a)。

齢段階に沿った形態変化を処理ごとで比較した場合、*D. ambigua*は処理間で発散した軌道を描くことから(フサカカイロモン vs. コントロール $\theta_{C,CH} = 17.70$, $P_{\theta} = 0.0025$, $\Delta\text{length} = 0.07$, $P_{\Delta} = 0.83$, $\text{shape} = 0.493$, $P_{\text{shape}} = 0.0025$; 魚カイロモン vs. コントロール $\theta_{F,C} = 34.17$, $P_{\theta} = 0.0025$, $\Delta\text{length} = 0.73$, $P_{\Delta} = 0.038$, $\text{shape} = 0.38$, $P_{\text{shape}} = 0.05$; 図3-3b)、それぞれの飼育水に依存した形態変化をしていることがわかった。

対して*D. pulex*は、どの処理間においても、*D. ambigua*より第1主成分の軸に沿う大きな軌道を描くことが明らかになった(Fig. 3-3c)。くわえて*D. pulex*は、魚カイロモン処理とコントロールの間に有意な形態変化はみられない($\theta_{F,C} = 4.86$, $P_{\theta} = 0.668$, $\Delta\text{length} = 0.125$, $P_{\Delta} = 0.653$, $\text{shape} = 0.107$, $P_{\text{shape}} = 0.983$; Fig. 3-3c)が、フサカカイロモン処理ではコントロールとも魚処理とも異なる形態変化を示すことがわかった(フサカカイロモン vs. コントロール $\theta_{C,CH} = 23.80$, $P_{\theta} = 0.0125$, $\Delta\text{length} = 3.08$, $P_{\Delta} = 0.0025$, $\text{shape} = 0.36$, $P_{\text{shape}} = 0.0025$; 魚カイロモン vs. コントロール $\theta_{F,CH} = 26.48$, $P_{\theta} = 0.005$, $\Delta\text{length} = 2.95$, $P_{\Delta} = 0.0025$, $\text{shape} = 0.38$, $P_{\text{shape}} = 0.0025$; Fig. 3-3c)。よって*D. pulex*の形態変化は、フサカ処理では2齢の部分で軌道が発散傾向にあるが、魚処理とコントロール処理では処理水とは独立で、個体発生にロバストであった。

体サイズに沿った可塑性の大きさの変化

ミジンコの各クローンの体サイズ（齢）に沿った可塑性の大きさをもとめた（図 3-4）。また重回帰分析から得られる AIC の結果は表 3-2 のようになった。これは、それぞれの可塑性の大きさが、どの説明変数でよく説明できるかを示している。まず *D. ambigua* のフサカ処理のとき、 ΔAIC に差がないため（ $\Delta AIC=1.9$ ）体サイズと切片のみの 2 つの回帰式が選択されるが、体サイズの回帰式における標準化偏回帰係数は体サイズ（ $b_i = 0.0006$ ）より切片の係数（ $b_i = 2.63$ ）のほうが大きいので、体サイズにかかわらず可塑性の大きさは一定の傾向があることがわかった。また魚処理のときは、AIC より可塑性の大きさが体サイズに依存して大きくなることわかった。一方 *D. pulex* のフサカ処理のときは、クローンと体サイズに可塑性が依存することがわかった。また魚処理のときは、 ΔAIC に差がないため（ $\Delta AIC < 2$ ）切片のみと体サイズのモデルが選択されるが、体サイズの回帰式における標準化偏回帰係数は体サイズ（ $b_i = 0.001$ ）より切片（ $b_i = 2.04$ ）が大きいので、可塑性の大きさは体サイズにかかわらず一定であるということがわかった。

可塑性の大きさのクローン間比較

D. ambigua と *D. pulex* の可塑性の大きさの種内変異を明らかにするために、クローンごとに魚に対する可塑性と、フサカに対する可塑性の大きさの関係性を比較した（図 3-5）。*D. ambigua* のクローン（ $n = 9, r = 0.36$, 図 3-5a）と、*D. pulex* のクローン（ $n = 10, r = 0.79$, 図 3-5b）では、両捕食者に対する可塑性の大きさにクローン間変異のしかたに種間で違いがあることがわかった。

考察

可塑性の大きさとサイズ選択捕食

ミジンコの形態による可塑性の大きさは、サイズ選択捕食とミジンコの体サイズが相互に関係していることがあきらかになった (図 3-4、表 3-2)。サイズ選択捕食がプランクトン群集を構成するサイズを変えるが、プランクトンは、捕食サイズに自身のサイズが重なるときにあわせて防衛形態を発現していた。フサカは小さい餌を選択的に捕食することはすでに確かめられている (Pastorok 1981; Brett 1992; Sell 2000)。また、食べる餌のサイズは口のサイズより少し大きくても捕食範囲に入る (Swift 1992)。具体的な口器サイズはフサカの種によって異なるが、本研究で用いた *C. flavicans* の 4 齢の口器サイズは、具体的には $568 \pm 58 \mu\text{m}$ (mean \pm SD, $n=137$, Sell 2000) である。よって本研究では、*D. ambigua* は、1-6 齢までのすべての成長段階において防衛をする必要があり、得られた可塑性の大きさもサイズとは独立に一定であった。また *D. pulex* は、1 と 2 齢のときだけ防衛すれば、3 齢以降の体サイズは食われるサイズではないので防衛しないと考えられる。予測通り、*D. pulex* のフサカに対する可塑性の大きさは、成長とともに減少する傾向がえられた。しかし図 2 や図 3 の可塑性の大きさをみると *D. pulex* は 1 齢のとき、2 齢ほど可塑性が大きくないことがわかる。サイズから可塑性を予測すると、小さい 1 齢のほうが大きな可塑性を示しそうだ。しかし、ミジンコは体サイズと遊泳スピードに相関があることがわかっており (Dodson and Ramcharan 1991)、*D. pulex* の 1 齢はフサカ幼虫との遭遇確率が低い。そのため、フサカの大あごによって捕獲されたあとに役立つネクテース (二次的防衛、Tollrian and Dodson 1999) やそのほかの形態の防衛は、体サイズが大きくなって、遭遇確率が高くなったときに効果的であると考えられる。すでに実験的に、1 齢は他の齢に比べてくわれにくく、ネクテースについては、もっていてもいなくても、そもそも低い捕食率であることもわかっている (Tollrian 1995a,b)。フサカ口器サイズによるエサ生物の食われるエササイズの範囲は、狭い範囲に限定されているので、老齢まで防衛形態を有する必要は

ないだろう。逆に *D. ambigua* は、成熟してもフサカの捕食範囲に体サイズが含まれるので、ずっと形態防衛をして食われないようにしているのかもしれない。以上から、どちらのミジンコも、フサカに対して有効な形態防衛をおこなっていると示唆された。

一方、魚は視覚捕食者であるので、みつけやすいサイズの大きい餌を捕食対象にする (Drenner and McComas 1982; O'Brien 1987)。Scotto (1987) の実験によると、プランクトンを捕食する小さな魚 (フナ、体長 30mm) は、1.2mm をピークによく捕食し 0.3mm のプランクトンはほとんど食わないことがわかった。つまり、*D. ambigua* の 1 齢をのぞいて、研究に用いたすべてのミジンコのサイズが捕食の対象となる。*D. ambigua* は、予測された通りサイズが大きくなるにしたがって、可塑性も大きくなることがわかった。また *D. pulex* は、サイズにかかわらず一定の可塑性の大きさを示した。*D. pulex* の可塑性の大きさを、フサカと魚のときと比較すると、フサカのときの可塑性の程度より魚に対してのほうが低く抑えられていて、防衛形態の誘導は少ないようだ。たしかに魚に対しては、ネックティースのような特殊な形態変化は誘導されないので、低く見積もられるのかもしれない。しかし Dodson (1988) が明らかにしているように、neonate や adult では体サイズが小さくなり、また老齢で尾刺長/体長が高くなるような形態の変化がある。本研究ではこのようなわずかではあるが可塑的な形態変化を、10 クローンを扱うことで、サイズに依らない一定の可塑性の程度として評価できていると考えられる。可塑性の大きさが小さいときに、単一の形質や単一のクローンに注目しただけでは、形態の変化がわずかである場合に正確に評価できないだろう。また、形態の可塑性が予測より小さい理由としては、魚に対する防衛が、形態での対処ではそれほど有効でないのかもしれない。たとえば、日周鉛直移動のような行動や産仔数を増やすなどの生活史形質の可塑的変化のほうが、形態を変化させるよりも有効である可能性がある。これら 3 つの形質は、時空間的に異なる防衛の手段である (Tollrian and Dodson 1999)。今後は、個体がみせる複数の可塑的形質の程度を総合的に定量化すれば、より正確な誘導防衛の発現パターンをみつけられるだろう。

可塑的形態変化の種間差

ミジンコの形態の変化の仕方は、種によってそれぞれ異なることがあきらかになった。体サイズの小さい *D. ambigua* については、環境にあわせて異なる誘導形態をもち (図 3-3 b)、成長における形態の変化をなぞらずに、可塑性によって独自の形態で環境に適応していると示唆された。つまり、頭長の長さや尖頭の有無、尾刺長の長さなどが、処理間でさまざまに変化することがわかった。一方、体サイズの大きい *D. pulex* は、コントロールと魚処理間で同じ形態変化を示したが、フサカ処理のときだけ異なる形態変化を示した (図 3-3 c)。フサカ処理において軌道が外に発散することは、このときにだけ特定の防衛形態を誘導させていることがわかる。具体的には、フサカ処理のときネックティースを誘導することがわかっている。先行研究において 2-3 齢で最も高い発現率を有することが知られており (Tollrian and Dodson 1999 など)、本研究と一致している。また、魚に対しては体サイズを小さくしたり、殻刺長を伸ばす形態防衛をするが (Dodson 1988; Weber and Declerck 1997; Riessen 1999)、それら個々の変化は成長の軌道 (コントロール処理) からそれほど逸脱しない。以上から *D. pulex* は、フサカ処理の一部の齢を除いて、環境が変化しても、形態は成長に伴う変化を大きく逸脱することはなく、成長を優先にしていることがわかった。このような形態変化の種特異性は、1 形質ずつを観察した先行研究でも知られていたが、PTA で種が成長段階でどのような違いがあるのかが判明した。PTA による形態変化の比較は、今後いろいろな形質値を組み込むことでもっと深い理解がえられるかもしれない。

種内にみられる可塑性の変異

可塑性の発現能力には種内変異がある (Weider 1985; De Barro et al. 1995; Declerck and Weber 2003)。興味深いことに、本研究では形態防衛に関する遺伝的多様性のパターンが種間で異なることがわかった。*D. ambigua* は、処理間でクローンの相関がみられず、どのクローン

も可塑性の程度に違いはなかった。一方 *D. pulex* は、どちらの捕食者に対しても可塑性が大きいクローンと、どちらの捕食者に対しても可塑性が小さいクローンの存在が明らかになった。So et al. (2015) によると、日本の *D. pulex* は、絶対単為生殖の系統しかおらず、4 系統 21 ハプロタイプが生息することを発見し、深見池にはわかっているだけでそのうちの 2 系統 4 ハプロタイプが生息している。実験にもちいた 10 クローンのうち、遺伝型が調べられたクローンは 6 クローンあり、それらは 2 つの系統に分けられることがわかった (JPN1, JPN2, personal discussion with Dr. Urabe)。JPN1 は 1 クローンが該当し、フサカに対して最も高い可塑性の程度を示した。また JPN2 は 3 ハプロタイプが共存していたが、それらは同程度の可塑性のパターンを示した。どちらもクローン数が少ないので正確な比較は本研究ではできない。しかし系統間でこのような防衛形態の種内変異のパターンが異なる傾向が確認でき、その理由としては *D. pulex* は捕食者に対して可塑性をあまり持たないクローンも、繁殖や採餌における種内競争では有利な形質をもつのではないかと考えられる。日本においては *D. pulex* しか遺伝子型の研究は進んでいないが、このような分析は、実験に用いるクローン数を増やしたり、他湖沼でのミジンコ個体群と比較したりすることが今後の課題となってくるだろう。

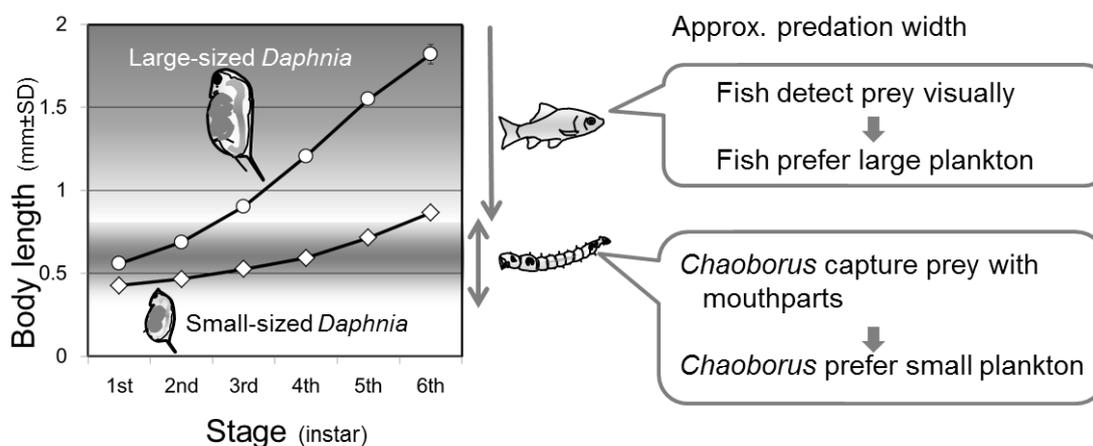


図 3-1 サイズ選択的捕食による捕食者の捕食サイズとミジンコ (*Daphnia*) の成長段階による体サイズの変化

ミジンコ 2 種 (*D. ambigua* and *D. pulex*) の成長段階による体サイズの変化 (◇は *D. ambigua*, ○は *D. pulex*) とフサカ幼虫に捕食されるサイズ幅 (Sell 2000) とフナに捕食されるサイズ幅 (Scott 1987)。

Figure 3-1 Hypothesis of the relationship between body size of *Daphnia* and size selective predation by different predators. Body size of two daphnia species (*D. ambigua* and *D. pulex*) and *Chaoborus* larva (Sell 2000) and fish (Scott 1987) predation width.

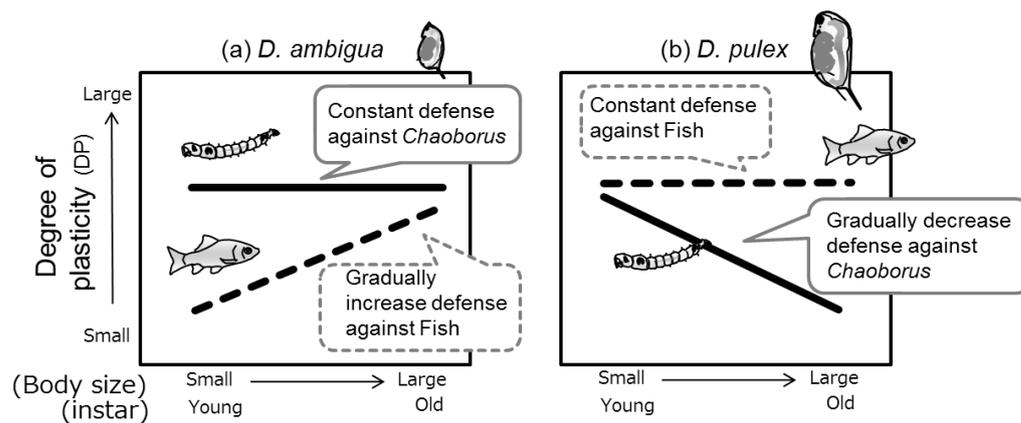


図 3-2 ミジンコの可塑性の大きさの予測図

(a) *Daphnia ambigua*、(b) *D. pulex* (フサカに対しては直線、魚に対しては破線)

Figure 3-2 Prediction of plasticity degree of *Daphnia* species

(a) *Daphnia ambigua*, (b) *D. pulex* (against *Chaoborus* larva predation, straight line; against Fish predation, dash line)

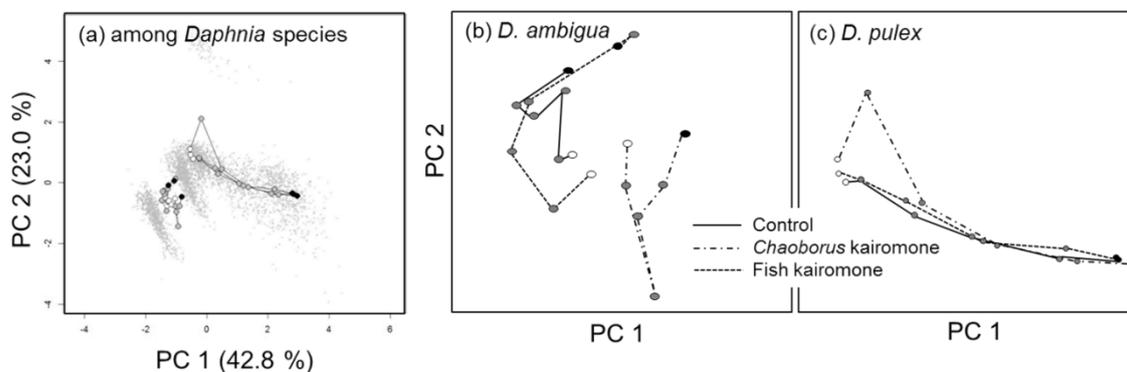


図 3-3 表現型軌道分析による2種のミジンコ (*Daphnia*) の処理間の形態比較 (○は始点で1 齢、●は終点で6 齢、●は中間で2-5 齢を示す) (a) 種間比較、(b) *D. ambigua* の処理間比較、(c) *D. pulex* の処理間比較で、(a) のグラフを種ごとに処理による軌道の違いがあきらかになるように拡大した。

Figure 3-3 Differences in morphological change and *Daphnia* species among treatments. PCA plots showing the relationship between traits (small plots) with overlaid phenotypic trajectories between species with each species. (a) *D. pulex* and *D. ambigua*; total mean of traits value. (b) *D. ambigua*, (c) *D. pulex*. Each line shows treatment, control, *Chaoborus* kairomone and fish kairomone. Shaded circles indicate each stage of daphnids. White, first instar; grey, intermediate instars (2nd – 5th); black, 6th instar.

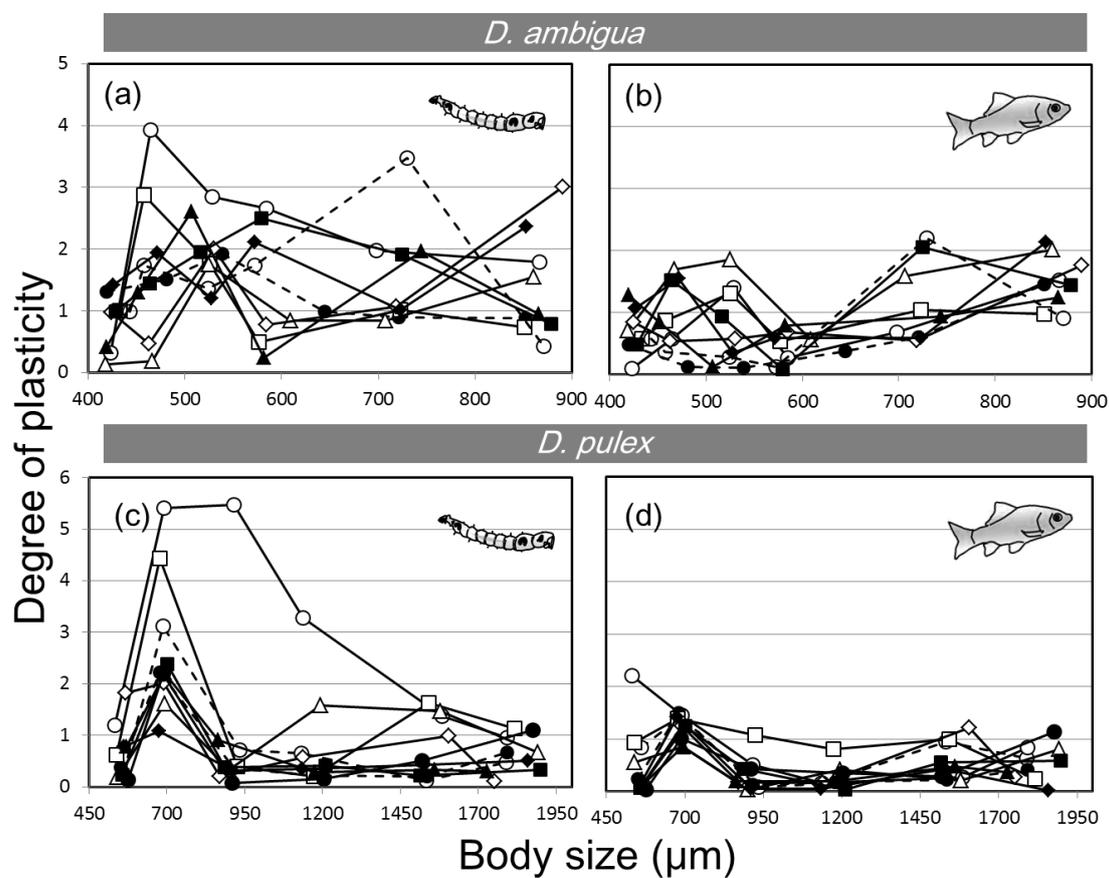


図 3-4 ミジンコ (*Daphnia*) 2 種の体サイズと可塑性の大きさ

D. ambigua のフサカ処理 (a) と魚処理 (b)、*D. pulex* のフサカ処理 (c) と魚処理 (d) で、各マーカーはクローンのちがいを示す

Figure 3-4 Degree of plasticity along body size of two *Daphnia* species. Each indicator shows different clone.

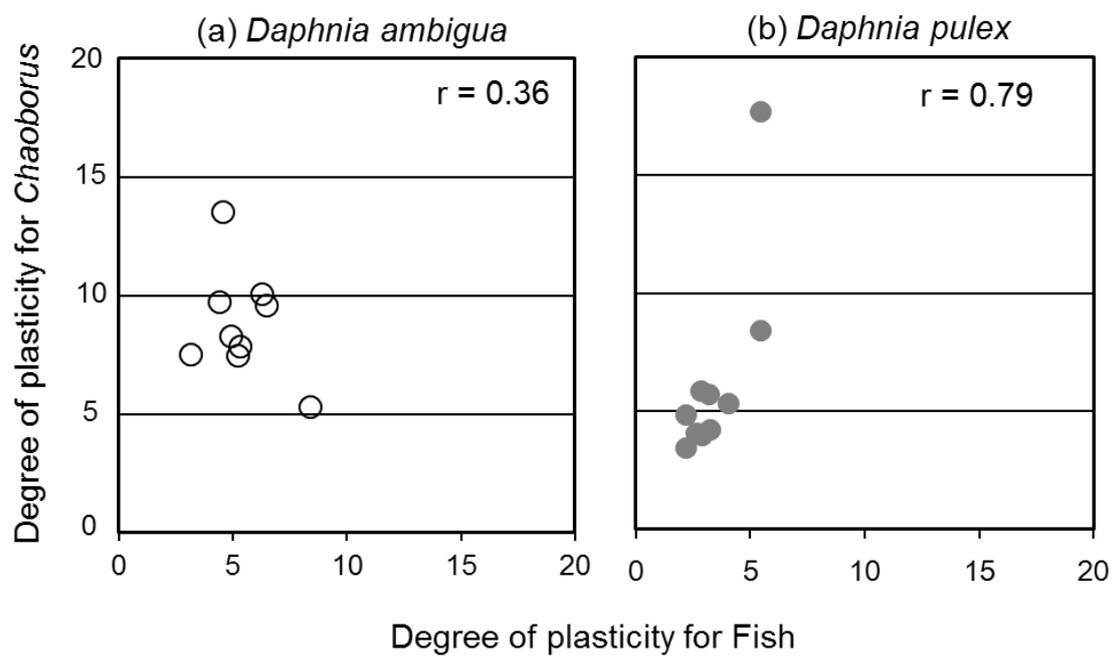


図 3-5 ミジンコ (*Daphnia*) の 2 捕食者に対する可塑性の大きさのクローン間変異
(a) *D. ambigua*, (b) *D. pulex*

Figure 3-5 Clonal variation of degree of plasticity for two predators of each *Daphnia*.
(a) *D. ambigua*, (b) *D. pulex*

表 3-1 処理間における表現型軌道分析の比較

θ 、size、shape はそれぞれ軌道の角度、サイズ、形をあらわす。 $P < 0.05$ は太字

Table 3-1 Comparisons of phenotypic trajectories between treatments. θ is the angular difference between trajectories, size is the difference in size of each trajectory and shape reflects differences in shape of the trajectories.

	θ	P	size	P	shape	P
<i>D. ambigua</i>						
Control vs. <i>Chaoborus</i>	17.702	0.0025	0.067	0.83	0.493	0.0025
Control vs. Fish	34.165	0.0025	0.728	0.038	0.381	0.005
<i>D. pulex</i>						
Control vs. <i>Chaoborus</i>	23.799	0.0125	3.078	0.0025	0.358	0.0025
Control vs. Fish	4.859	0.6675	0.125	0.6525	0.107	0.983

表 3-2 可塑性の大きさの重回帰分析と各処理に対し 5 つのモデル式について各係数と AIC の比較

最小 AIC ($\Delta AIC = 0$) とその差が 2 以下は太字

Table 3-2 Value of AIC computed in the five models for the two *Daphnia* species. The smaller AIC showed bold.

Model	Terms	Coefficients				AIC	ΔAIC
		intercept	P	Body length	P		
Degree of plasticity of <i>D. ambigua</i> against <i>Chaoborus</i>							
1	Intercept	1.47	<0.0001	-	-	139.6	0
2	Body length	1.32	0.007	0.0002	0.75	141.5	1.9
3	Clone	2.25	<0.0001	-	-	144.8	5.2
4	Body length + Clone	2.1	<0.0001	0.0002	0.72	146.6	7
5	Body length + Clone + Body length * Clone	2.63	0.08	-0.0006	0.79	153.9	14.3
Degree of plasticity of <i>D. ambigua</i> against Fish							
1	Intercept	0.9	<0.0001	-	-	98.5	10.4
2	Body length	-0.13	0.66	0.002	<0.0001	88.1	0
3	Clone	0.75	0.003	-	-	104.7	16.6
4	Body length + Clone	-0.28	0.41	0.02	<0.0001	90.9	2.8
5	Body length + Clone + Body length * Clone	-0.57	0.54	0.002	0.14	104.1	16
Degree of plasticity of <i>D. pulex</i> against <i>Chaoborus</i>							
1	Intercept	1.06	<0.0001	-	-	196	8.9
2	Body length	1.85	<0.0001	-0.0007	0.04	193.5	6.4
3	Clone	2.95	<0.0001	-	-	191.6	4.5
4	Body length + Clone	3.37	<0.0001	-0.007	0.02	187.1	0
5	Body length + Clone + Body length * Clone	5.29	<0.0001	-0.002	0.04	199.3	12.2
Degree of plasticity of <i>D. pulex</i> against Fish							
1	Intercept	0.57	<0.0001	-	-	88.6	0.4
2	Body length	0.8	<0.0001	-0.0002	0.14	88.2	0
3	Clone	0.91	<0.0001	-	-	96.98	8.78
4	Body length + Clone	1.14	<0.0001	-0.0002	0.14	96.3	8.1
5	Body length + Clone + Body length * Clone	2.04	<0.0001	-0.001	0.03	104.8	16.6

第 4 章

総合考察

本研究では、淡水動物プランクトンの被食-捕食系でおこる可塑的な行動と形態についての実験から、可塑的な防衛形質に関していくつかの一般性のある新しい知見を得た。本章では、各章であきらかになったことを簡潔にまとめ、表現型可塑性の変異がどのような理由で起こりうるのかなどを考察した。

防衛行動の誘導要因とその地理的変異

第 2 章では、野外調査と室内実験から、フサカ幼虫が一年中 DVM することを明らかにし、その行動が光の変化だけで誘引されることがわかった。同様の実験による先行研究では、*Chaoborus flavicans* の DVM の誘導要因には 2 つの要因、つまり光の変化と捕食者のカイロモンが同時に必要だと考えられていた。それらの結果は、DVM が捕食者を回避するための行動であることを裏付けていた。しかし本研究ではカイロモンの DVM への影響はなかったことから、誘導要因には地理的な変異があることが予測された。フサカの特長として、成虫の飛翔距離は他の双翅目と比較して短いことが知られている (Berendonk and Bonsall 2002)。さらに、ヨーロッパの *C. flavicans* では、狭い範囲に位置する湖沼群内では遺伝子流動が起きていることがわかっている (Berendonk and Spitze 2006)。このことから本研究の調査地である深見池は、フサカ幼虫の生息する水域が周辺になく、深見池だけでフサカは世代交代していると考えられる。深見池では少なくとも 50 年以上にわたって、一年を通して魚が存在している (上野 1952; 川之辺と細江 2010) ことから、フサカ幼虫は魚捕食による選択を長期間受けている個体群であると考えられる。このような個体群は、捕食者カイロモンに一年を通して暴露されており、カイロモンが季節的に変動しない環境を、何世代も経験していることになる。よって深見池のフサカは、

捕食圧の変動を示すカイロモンの情報を必要とせず、捕食圧の日内変動を示す光の変化のみによって、捕食される危険性を感知しているのかもしれない。深見池のフサカがカイロモンに頼らず光の変化だけで DVM できるのは、有用な情報をもたらさないカイロモンへの応答に無駄なコストを使わないという意味で適応的だと考えられる。一方、捕食者が季節変動や年変動を示すような湖沼の個体群では、フサカ幼虫は、カイロモンが存在する状況と存在しない状況の両方を感知できるのである。カイロモンが存在しないときに、大きなエネルギーをつかって鉛直移動することは、フサカ幼虫にとってはコストがかかるだけで、捕食を避けるベネフィットは得られない。よって、比較した他湖沼のフサカが、カイロモンが存在しているときにだけ光の変化で DVM できることは、適応的であると考えられる。フサカ幼虫の他にも、ミジンコ (*Daphnia carinata*) では、可塑的防衛形態の発現能力は局所適応しており、捕食圧に依存した発現をすることがわかっている (Barry and Bayly 1985)。またプランクトン以外の生物でも、可塑性の局所適応については明らかにされている (二枚貝、Luttikhuisen et al. 2003; トビムシ、Liefing and Ellers 2008)。DVM は幅広い生物群が行っている行動のひとつであるが、その誘導要因は同じ生物種であっても個体群によって地理的な変異があることがわかった。

可塑性にはいくつかのコストが考えられているが、正確に環境を予測できる誘導要因 (キュー) を獲得するにもコストがあるとされている (DeWitt et al. 1998)。たとえば、キューを受容するための感覚器官の発達やそれを維持するためには、エネルギーコストがかかっている。よって誘導防衛をするきっかけとなるキューの組み合わせは、少ないほど適応しているように見える。ある誘導防衛をするために、複数の要因が必要になるより、ひとつの要因だけで発現できれば、より適応的だ。本研究で扱った DVM の例を取り上げて考えてみると、DVM の誘導要因は、①光とカイロモンの両方②光だけという 2 つのパターンがある。深見池のフサカ個体群は、光の変化だけで DVM を誘導し、その移動幅はカイロモンがなくてもあるときと変わらない程度に移動ができることから、カイロモンを認識していないか、認識してもコストがないのかもしれない。ほかの個体群が示した①の場合は、カイロモンが移動距離も長くする効果ももつ。

つまり、カイロモンを感受するコストの分、より移動できる利益もえている。捕食者の存在を直接的に伝えるキューがないのにも関わらず、光だけで防衛行動が起きてしまうことは理解しがたいかもしれない。しかし、対象とする個体群が過去に受けてきた選択圧や環境条件を考慮することで、可塑性の誘導率や誘導要因の適応性は説明できると考えられる。また本研究では追求できなかったが、深見池のフサカが、カイロモンを認識しているかどうかをあきらかにすることは、可塑性のコストをはかるのに重要だと考えられる。

可塑性の程度の定量化

可塑性の量的な見積もりは、リアクションノームによってあらわされるのが一般的であるが、そのほかにも、扱う生物種や形質によって個々の研究でさまざまな手法が考えられている (Valladeres et al. 2006)。本研究では、主成分分析の主成分得点から「可塑性の大きさ」をもとめることができたのは初めての事例である。しかし、この手法にも欠点があり、コントロール処理における変異、つまり生物が生得的に持っている形態のばらつきについては評価できない。ミジンコのクローンが生得的にもっている形質値の変異は、Weber and Declerck (1997) などが生活史の分析であきらかにしているように、リアクションノームはクローン内個体間にも変異がある。たとえば捕食者カイロモンがない条件において尖頭を生得的にもっている個体は、捕食者に対する防衛能力は可塑性がなくても高く、たとえカイロモンを与えても尖頭はあまり変化しないかもしれない。その場合、可塑性の大きさは 0 に近くなり、あたかも防衛能力が低いように評価されてしまう。よって、可塑性の程度を見積もる場合は、本研究の手法は使えるが、防衛能力の評価としては扱えない。しかし、クローンのもつ形質の変化量を定量化できることで、クローン間で形態の変化に変異があることがわかったことは、意義がある。くわえて、表現型軌道分析 (PTA) は、主にモルフメトリーで使われる手法であって、可塑性の評価方法としてはまだ数例しか使用されていないが、本研究によってもその有効性は明らかとなった。

第3章では、餌生物であるミジンコ2種が2種類の捕食者カイロモン（魚とフサカ幼虫）に対し応答し、発生段階によって可塑性に変異があることを明らかにした。一般的に形態防衛は同時に複数の部分に変化する。たとえば、コガネタマキビ（貝、*Littorina obtusata*）では殻の肥厚と体重増加は同時におこる（Trussel and Smith 2000）し、ミジンコの体長と体幅の変化も同時におこる（Tollrian 1995a）。さらに第3章でも述べているように、誘導防衛は形態だけでなく、さまざまな形質にわたって発現される。タイプの異なる可塑性が組み合わせることで、全体としてどのような適応的な意義があるかはまだわかっていない。形態防衛に伴って他形質がどう変化するのかについては、Bourdeau and Johansson（2012）もあらゆる生物についてその重要性を指摘しており、*Daphnia*の研究では形態と行動を同時にみた研究はまだない。しかし防衛形態と生活史を同時に評価した研究は数例あり、なかでもオオミジンコ（*D. magna*の16クローン）の12形質（形態、生活史を含む）に注目した研究では、すべての防衛形質を発現するクローンはおらず、多くのクローンが1~2形質しか同時に発現しないことがわかっている（Boersma et al. 1998）。可塑性の発現には、コストがかかると考えられているので、複数の可塑性を同時に発現するにはコストがかかりすぎるだろうと予測されている（Boersma et al. 1998）。Boersmaら（1998）では発生段階を考慮していないが、Lüning（1992）やSpitze（1992）は、ネックティースをもつ *D. pulex* 個体は成熟が遅れるといった、形態変化による防衛と生活史形質による防衛が異なる齢で起こることを明らかにした。誘導防衛として変化する形質（主に、形態や行動や生活史）によって、発現するまでの時間の違いや捕食のどのタイミング（攻撃を受ける前か後か）で発現するのが効果的であるかが異なる。防衛形態の最適な発現は、捕食者のサイズ選択捕食によって、ミジンコの齢段階による体サイズに依存していることが本研究でわかったことから、他の防衛形質における適応的な発現についても、発生段階によるサイズを考慮する必要がありそうだ。えさ生物の適応的な可塑性を明らかにするためには、えさ生物の成長段階によるサイズとサイズにより異なる捕食圧を厳密に組み合わせる必要があることを、本研究の結果は示している。

ミジンコの形質以外の誘導防衛については、生活史の変化がよく研究されている。生活史形質には、成熟までの日数、成熟サイズ、卵数と卵の大きさなどがある (Dodson and Havel 1988; Tollrian 1995)。生活史によるミジンコの誘導防衛は、フサカに対しては成熟の遅れや大きい卵を少数産む傾向がみられ、魚に対しては早い成熟や小さい卵を多数産む傾向がある (Riessen 1999)。主成分得点を使って算出する可塑性の大きさは、生活史のデータを用いても求めることが可能である。この手法であれば、ミジンコのクローンのもつ可塑性の大きさを、形態と生活史の両方で総合的に定量化することができる。形態と生活史を合わせた可塑性の大きさも、サイズ選択的捕食からの予測に沿うのかどうかは興味深い質問である。またミジンコが、形態と生活史の誘導防衛を、成長段階でどのように分配しているのかを知ることも可能かもしれない。

可塑性と群集

第3章ではSEHの検証をおこなったが、当然のことながらSEHの一般的な検証は局所個体群レベルでおこなわれてきた。そしてこの仮説をもとに、湖沼のバイオマニピュレーション (biomanipulation) という湖沼の浄化活動がおこなわれた。これは人為的に魚食魚を増やすことで、プランクトン食魚 (視覚捕食者) が減り、そのため体サイズの大きい動物プランクトンが増加し、プランクトンの餌である藻類が減少し、最終的には湖の透明度を増加させたという事例である (Shapiro and Wright 1984)。このように、実際の湖沼においてSEHは群集構造や食物網を変化させることを証明している。しかし本研究によって、SEHによるサイズ選択的捕食から、ミジンコの可塑性の発現のしかたが予測できる可能性がある。さらに、可塑性の発現には種内変異がみられた。以上のことから、餌となる生物のサイズと可塑性の変異が群集にどのような影響を与えるかを考える必要がある。Verschoor et al. (2004) は、藻類の誘導防衛があるときとないときで、藻類-ワムシの個体群変動がかわることをあきらかにした。藻類に誘導防衛があるときは、個体数の変動はおこらず両者は共存できるが、誘導防衛がない藻類のときは個体数

に振動が起こり不安定的になる。この実験には可塑性に変異があることが組み込まれておらず、今後は可塑性の変異を組み込んだ個体群ダイナミクスができるかもしれない。

誘導防衛の変異の種内・種間パターン

可塑性の大きさの種内・種間比較や、種間での変異のパターンを明らかにすることは、進化や群集のなかで可塑性のもつ役割を評価するために重要である。また可塑性の変異は、生物が自然選択を受けた程度や、選択に対する生物の適応能力に違いがあることを示唆している。野外で測定されている可塑性の大きさには、ある程度の種内変異があり、その変異が遺伝的に離れている種間変異と比較した時に、同程度になる場合がある (Berg and Ellers 2010)。たとえば植物のアカネ科サイコトリア属 16 種において、3 つの光強度に対する可塑的応答の形質の変異を調べたところ、可塑性の大きさは種間 (系統間) よりももとの生息地と相関があり、種間と種内で同じ程度になる形質があることがわかっている (Valladeres et al. 2000)。しかしながら、このような研究事例はまだ少ない。本研究では、プランクトンの可塑性の程度に種内変異があることを明らかにしたが、今後は種間の比較や地理的に離れた同種個体群との可塑性の大きさを比較することで、種内変異の適応的意義について考察できるようになるだろう。

ミジンコのいくつかの種の誘導防衛は、クローン間に変異があることがわかっており (*D. ambigua* Michels and De Meester 2004, *D. galeata* Weber and Declerck 1997, *D. pulex* Spitze 1992; Beckerman et al. 2010; Riessen 2012)、本研究においても、2 種 10 クロオンを実験に用いることで、可塑性の変異の詳細を明らかにすることができた。サイズの異なる 2 種のミジンコクローンの可塑性の変異のしかたには、種間で違いがあることが判明した。この理由として、防衛形態の発現に影響する環境と個体成長の総体的重要性が、種間で違いがあることに由来すると考えられる。サイズの小さい *D. ambigua* は、PTA で示したように環境に依存して形態が変化する。具体的には、質的な形態変化 (尖頭の有無) と量的な形態変化 (尖頭の長さ、殻刺長の長さ、体サイズ) を組み合わせて環境に対応している。一方、サイズの大きい *D. pulex*

は、環境よりも個体成長に伴う形態変化に依存することが PTA でわかったことから、形態変化は量的な変化が主体で、質的变化はサカ処理で 2 齢のときにおこる背首歯突起の発現だけである。*D. pulex* にみられるクローン変異は、このフサカ処理における可塑性の大きさの差から生じているので、クローン内に背首歯突起の発現能力に差があることが原因と思われる。背首歯突起の誘導率の高いクローンと、低いクローンが共存できているのは、クローン間の競争には、防衛能力だけでなくエサ資源を得る能力が関係するのかもしれない。*D. ambigua* は、このようなクローン間での防衛能力と競争能力のトレードオフがないために、クローン間変異がみられないのかもしれない。深見池と同様にフサカと魚が生息している中沼（茨城県）では、*D. ambigua* と *D. galeata*（大きいサイズ）が共存している（Oda et al. 2007）。両種は同じ防衛形態（尖頭と殻刺の伸長）を持つことがわかっているが、この 2 種で可塑性の大きさを比較した場合に、種間でクローン間変異に違いがみられるだろうか。同じ防衛形態をもつ 2 種は、どちらも同じ傾向のクローン間変異を示すかもしれない。他個体群との比較は、ミジンコの防衛方法が種間で違うことやクローン変異が維持される理由について理解することにつながるだろう。

本研究では、プランクトンの可塑性に種内変異がさまざまなレベルで存在することがわかった。具体的には、第 2 章では個体群間の誘導要因に変異があること、第 3 章では個体群内の誘導形態に変異があることが見つかった。種内の形質の変異（ばらつき）は、同所的・異所的という異なるレベルであることがどのくらい重要なのだろうか。可塑性の変異は、生物多様性の起源（West-Eberhard 1989）や、生物間相互作用を直接的または間接的にかえる効果がある（Miner et al. 2005）とされていて、生態学的にも進化的にも重要である。異所的な種内変異については、ミジンコでは個体群間の防衛形態に変異があることがあきらかされている（*D. ambigua* Hebert and Grewe 1985; Walsh and Post 2011, *D. galeata* Zuykova and Bochkarev 2010, *D. magna* Boersoma et al. 1998, *D. pulex* Miyakawa et al. 2015）。同種であっても、局所適応の結果、形質に変異があることは想像しやすいが、それが量的にどのくらいあるのかや生物間相互作用に与える影響については不明である。また同一個体群内であっても、

形質には個体間より個体内のばらつきが大きいことがあり (Bolnic et al. 2003)、さらには発生段階によっても個体がうけた選択圧によって多様になる (Beldade et al. 2011)。形質の変異は、同所的にも異所的にも普遍的に存在することから、これらが群集中でどのように生物間相互作用を変化させるのかや、種多様性や種分化にどうかかわっていくのかは今後の課題である。

同一個体群内にみられる変異

個体のもつ可塑的な形質は複数にまたがり、クローン間で変異が大きいことがわかった。しかし、その変異の適応性については、あまり考えられていない。行動の可塑性では、つねに環境に合わせて適応的なふるまいができると信じられている。しかし、個体のもつパーソナリティによって、行動が規定され、いかなる状況 (contexts と situations, sensu Sih et al. 2004) や時間の経過においても変化が少なく (Reale et al. 2010; Wolf and Weissing 2012)、そのため状況によっては適応的だったり不適応だったりすることがあきらかになっている (Sih et al. 2004)。このパーソナリティを誘導防衛において考慮すると、個体の可塑性の変異について違った角度から説明できるかもしれない。つまり、ある個体 (大胆さ) は防衛行動では、あきらかに捕食者に見つかりやすいような行動パターンをしめすが逃げるのも早い。そして、防衛形態では食われやすい形態 (可塑性がないかもしれない) をしているが、生活史形質において他より抜きんでて早熟で産仔数が多い形質をもっているかもしれない。現在パーソナリティ研究では、行動形質にのみ言及しているが、今後はほかの形質 (形態や生活史など) まで分析が進むだろうと考えられる。近年発表された、フナのパーソナリティの研究では、はじめてパーソナリティと可塑的形態変化を同時に扱っている。フナでは、bold 個体 (早く新奇環境に慣れる、危険を冒しやすい) のほうが、shy 個体 (リスク回避型) より、誘導防衛形態を有意に大きく発現させるが、防衛行動は変化がなかった (Hulthén et al. 2014)。反対に Shy 個体は、防衛行動をはっきりと示す大きな変化がみられた。このようなパーソナリティと誘導防衛を同時に考慮した研究が明らかにしたように、もしミジンコにも trait syndrom (TS) があつたら、どのような予測ができるのだろうか。

具体的に、Bold 個体と Shy 個体という 2 つのパーソナリティについて考えてみると次のようになる。Bold 個体はつねに行動範囲が広く活発であることから、捕食者との遭遇率は高く、死亡率も高い。そのため Bold 個体は、捕食者の存在を示すキューをすばやく感知し、防衛形態を発現させて、捕食者との高い遭遇率に対応しているかもしれない。反対に Shy 個体では、行動範囲が狭く、捕食者との遭遇率も低く、死亡率も低い。そのため Shy 個体は、環境変化も予測しづらいので、わずかな環境変化があれば、発現までに時間のかかる形態変化より、行動によって捕食との遭遇ごとにすばやく対応しているのかもしれない。TS と似たような現象を、DeWitt ら (1999) は Trait compensation という語句で表していて、形態と行動などの防衛が、ほかの防衛を制約していることを挙げている。TS を明らかにするためには問題点がいくつかある(客観的な bold と shy の判別が難しいことや個体識別ができるか、など) が、なぜ種内変異みられるのかを考えることは種間相互作用を理解するうえでも重要で、個体に視点をおき、あらたな生物の適応のしくみを今後解明することが期待される。

引用文献

- Adams DC, Collyer ML (2009) A general framework for the analysis of phenotypic trajectories in evolutionary studies. *Evolution* 63:1143-1154
- Agrawal AA (2001) Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* 294:321-326
- Agrawal AA, Laforsch C, Tollrian (1999) Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* 401:60-63
- Alekseev VR, Lampert W (2001) Maternal control of resting-egg production in *Daphnia*. *Nature* 414:899-901
- Alonso C, Rocco V, Barriga JP, Battini MA, Zagarese H (2004) Surface avoidance by freshwater zooplankton: field evidence on the role of ultraviolet radiation. *Limnol Oceanogr* 49:225-232
- Auld JR, Agrawal AA, Relyea RA (2010) Re-evaluation the costs and limits of adaptive phenotypic plasticity. *Proc R Soc B* 277:503-511
- Balseiro EG, Vega M (1994) Vulnerability of *Daphnia middendorffiana* to *Parabroteas sarsi* predation: the role of the tail spine. *J Plankton Res* 16:783-793
- Barry MJ (2000) Inducible defences in *Daphnia*: responses to two closely related predator species. *Oecologia* 124:396-401
- Barry MJ, Bayly IAE (1985) Further studies on predator induction of crests in Australian *Daphnia* and the effects of crests on predation. *Aust J Mar Freshw Res* 36:519-535
- Beckerman AP, Rodgers GM, Dennis S (2010) The reaction norm of size and age at maturity under multiple predator risk. *J Anim Ecol* 79:1069-1076
- Bednaraska A (2006) Adaptive change in morphology of *Daphnia* filter appendages in response to food stress. *Pol J Ecol* 54:663-668
- Beldade P, Mateus ARA, Keller RA (2011) Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. *Mole Ecol* 20:1347-1363
- Berendonk TU, Bonsall MB (2002) The phantom midge and a comparison of metapopulation structures. *Ecol* 83: 116-128
- Berendonk TU, Spitze K (2006) Linking lakes? The population genetic structure of *Chaoborus flavicans*. *J Plankt Res* 28:1015-1025
- Berg MP, Ellers J (2010) Trait plasticity in species interactions: a driving force of community dynamics. *Evol Ecol* 24:617-629
- Black AR (1993) Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*: life history and morphological responses to *Notonecta* and *Chaoborus*. *Limnol Oceanogr* 38:986-996
- Boeing JW, Ramcharan WC, Riessen HP (2006) Multiple predator defence strategies in *Daphnia pulex* and their relation to native habitat. *J Plankton Res* 28:571-584

- Boeing WJ, Wissel B, Ramcharan CW (2005) Costs and benefits of *Daphnia* defense against *Chaoborus* in nature. *Can J Fish Aquat Sci* 62:1286-1294
- Boersma M, Spaak P, De Meester L (1998) Predator-mediated plasticity in morphology, life-history, and behavior of *Daphnia*: the uncoupling of responses. *Am Nat* 152: 237-248
- Bolnic DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulseley CD, Forister ML (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am Nat* 161:1-28
- Bolnick DI, Amarasekare P, Araujo MS, Burger R, Levine JM, Novak M, Rudolf VHW, Schreiber SJ, Urban MC, Vasseur DA (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol* 25, 183-192
- Bourdeau PE, Johansson (2012) Predator-induced morphological defences as by-products of prey behavior: a review and prospectus. *Oikos* 121:1175-1190
- Brett MT (1992) *Chaoborus* and fish-mediated influences on *Daphnia longispina* population structure, dynamics and life history strategies. *Oecologia* 89:69-77
- Brodie ED (1992) Correlational selection for color pattern and antipredator behavior in the garter snake *Thamnophis ordinoides*. *Evolution* 46:1284-1298
- Brooks JL, Dodson SI (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35
- Caramujo M, Boavida M (2000) Induction and cost of tail spine elongation in *Daphnia hyaline* x *galeata*: reduction of susceptibility to copepod predation. *Freshwat Biol* 45:413-423
- Dawidowicz P, Pijanowska J, Ciechomski K (1990) Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish. *Limnol Oceanogr* 35:1631-1637
- Dawkins R and Krebs JR (1979) Arms races between and within species. *Proc R Soc Lond B* 205:489-511
- De Barro PJ, Sherratt TN, David O, Maclean N (1995) An investigation of the differential performance of clones of the aphid *Sitobion avenae* on two host species. *Oecologia* 104:379-385
- DeWitt TJ, Scheiner SM (2004) Phenotypic plasticity. Oxford university press, pp247.
- DeWitt TJ, Sih A, Hucko JA (1999) Trait compensation and cospecialization: size, shape and antipredator behavior. *Anim Behav* 58:397-407
- DeWitt TJ, Sih A, Wilson DS (1998) Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Evo Eco* 13:77-81
- Declerck S, Weber A (2003) Genetic differentiation in life history between *Daphnia galeata* populations: an adaptation to local predation regimes? *J Plankt Res* 25:93-102
- Dennis SR, Carter MJ, Hentley WT, Beckerman AP (2011) Phenotypic convergence along a gradient of predation risk. *Proc R Soc B* 278:1687-1696
- Dodson S (1988) The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance

- behavior in *Daphnia*. *Limnol Oceanogr* 33:1431-1439
- Dodson SI (1989) The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-induced morphology in *Daphnia*. *Oecologia* 78: 361-367
- Dodson SI (1990) Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnol Oceanogr* 35:1195-1200
- Dodson S, Ramcharan C (1991) Size-specific swimming behavior of *Daphnia pulex*. *J Plankton Res* 13:1367-1379
- Drenner RW, de Noyelles Jr F, Kettle D (1982) Selective impact of filter-feeding gizzard shad on zooplankton community structure. *Limnol Oceanogr* 27:965-968
- Ellers J (2010) Evolutionary processes in community ecology. In: Verhoef HA, Morin PJ. (Eds) *Community ecology. Processes, models, and applications*. Oxford university press
- Elliot JM (1981) Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. In: Pickering A D (ed) *Stress and fish*. Academic Press, London, pp 209-245
- Fedorenko AY (1975) Feeding characteristics and predation impact of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) larvae in a small lake. *Limnol Oceanogr* 20:250-258
- Ferrari J, Müller CB, Karaaijeveld AR, Godfray HCJ (2001) Clonal variation and covariation in aphid resistance to parasitoids and pathogen. *Evolution* 55:1805-1814
- Fischer P, Eckmann R (1997) Seasonal changes in fish abundance, biomass and species richness in the littoral zone of a large European lake, Lake Constance, Germany. *Arch Hydrobiol* 139:433-448
- Futuyma DJ (2009) *Evolution*. 2nd Ed. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts U.S.A.
- Fyda J, Wiąckowski K (1998) Benefits and costs of predator-induced morphological changes in the ciliate *Colpidium kleini* (Protozoa, Ciliophora). *Euro J Protistol* 34:118-123
- Gilbert JJ (2013) The cost of predator-induced morphological defense in rotifers: experimental studies and synthesis. *J Plankton Res* 35:461-472
- Gliwicz MZ (1986) Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320:746-748
- Gliwicz MZ, Biernacka A, Pijanowska J, Korsak R (2000) Ontogenetic shifts in the migratory behavior of *Chaoborus flavicans* Meigen: field and experimental evidence. *Arch Hydrobiol* 149:193-212
- Gliwicz ZM (1990) Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature* 343:638-640
- Goldspink CR, Scott DBC (1971) Vertical migration of *Chaoborus flavicans* in a Scottish loch. *Freshw Biol* 1:411-421
- Hairston NG Jr (1979) The relationship between pigmentation and reproduction in two species of *Diaptomus* (Copepoda). *Limnol Oceanogr* 24:38-44
- Hanzato T (1991) Effects of a *Chaoborus*-released chemical on *Daphnia ambigua*: reduction in

- the tolerance of the *Daphnia* to summer water temperature. *Limnol Oceanogr* 36: 165-171
- Hanazato T (1995) Life history responses to two *Daphnia* species of different sizes against a fish kairomone. *Jpn J Limnol* 56:27-32
- Hanazato T, Ooi T (1992) Morphological responses of *Daphnia ambigua* to different concentrations of a chemical extract from *Chaoborus flavicans*. *Freshwat Biol* 27:379-385
- Haney FJ, Craggy A, Kimball K, Weeks F (1990) Light control of evening vertical migrations by *Chaoborus punctipennis* larvae. *Limnol Oceanogr* 35:1068-1078
- Hansson L-A (2004) Plasticity in pigmentation induced by conflicting threats from predation and UV radiation. *Ecology* 85:1005-1016
- Hart RC, Bychek EA (2010) Body size in freshwater planktonic crustaceans: an overview of extrinsic determinants and modifying influences of biotic interactions. *Hydrobiol* 668: 61-108
- Hebert PDN, Emery CJ (1990) The adaptive significance of cuticular pigmentation in *Daphnia*. *Funct Ecol* 4:703-710
- Hebert PDN, Grewe P (1985) Chaoborus-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua*. *Limnol Oceanogr* 30:1291-1297
- Hulthén K, Chapman BB, Nilsson PA, Hollander J, Brönmark C (2014) Express yourself: bold individuals induce enhanced morphological defences. *Proc. R. Soc. B* 281:2012703
- Imai M, Naraki Y, Tochinali S, Miura T (2009) Elaborate regulations of the predator-induced polyphenism in the water flea *Daphnia pulex*: kairomone-sensitive periods and life-history tradeoffs. *J Exp Zool* 311A: 788-795
- Irvine K (1997) Food selectivity and diel vertical distribution of *Chaoborus edulis* (Diptera, Chaoboridae) in Lake Malawi. *Freshwat Biol* 37:605-620
- Ishihara S, Kato M, Tanimura Y, Fukusawa H (2003) Varved lacustrine sediments and diatom assemblages of Lake Fukami, central Japan. *Quatern Int* 105:21-24
- Johnson MTJ, Stinchcombe JR (2007) An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol Evol* 22:250 -256
- Kawanobe M, Hosoe A (2010) Extermination of the alien fishes in the Fukami pond. Annual Report of Nagano prefectural fisheries experimental station 2008:15 (in Japanese, 川之辺, 細江. 深見池における外来魚駆除. 平成 20 年度長野県水産試験場報告. 長野県水産試験場)
- Kolar CS, Wahl DH (1998) Daphnid morphology deters fish predators. *Oecologia* 116:556-564
- Krueger DA, Dodson SI (1981) Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnol Oceanogr* 26: 219-223
- Laforsch C, Ngwa W, Grill W, Tollrian R (2004) An acoustic microscopy technique reveals hidden morphological defenses in *Daphnia*. *Pnas* 101:15911-15914
- Laforsch C, Tollrian R (2004) Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecol* 85:2302-2311

- Lagergren R, Leberfinger K, Stenson AEJ (2008) Seasonal and ontogenetic variation in diel vertical migration of *Chaoborus flavicans* and its effect on depth-selection behavior of other zooplankton. *Limnol Oceanogr* 53:1083-1092
- Lampert W (1989) The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct Ecol* 3:21-27
- Lampert W (1993) Ultimate cause of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Arch Hydrobiol Beih Ergeb Limnol* 39:79-88
- Lampert W, Sommer U (2007) *Limnoecology. The ecology of lakes and streams*. 2nd Edition. Oxford university press, New York, pp324
- Landon MS, Stasiak RH (1983) *Daphnia* hemoglobin concentration as a function of depth and oxygen availability in Arco Lake, Minnesota. *Limnol Oceanogr* 28:731-737
- Langerhans RB, DeWitt TJ (2002) Plasticity constrained: over-generalized induction cues cause maladaptive phenotypes. *Evol Ecol Res* 4:857-870
- Lass S, Spaak P (2003) Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiol* 491: 221-239
- Leech DM, Williamson CE (2001) In situ exposure to ultraviolet radiation alters the depth distribution of *Daphnia*. *Limnol Oceanogr* 46:416-420
- Liefting M, Eilers J (2008) Habitat-specific differences in thermal plasticity in natural populations of a soil arthropod. *Biol J Linne Soc* 94:265-271
- Liljendahl-Nurminen A, Horppila J, Eloranta P, Malinen T, Uusitalo L (2002) The seasonal dynamics and distribution of *Chaoborus flavicans* larvae in adjacent lake basins of different morphometry and degree of eutrophication. *Freshw Biol* 47:1283-1295
- Lively CM, Hazel WN, Schellenberger MJ, Michelson KS (2000) Predator-induced defense: variation for incubability in an intertidal barnacle. *Ecology* 81:1240-1247
- Lorke A, McGinnis DF, Spaak P, Wüest A (2004) Acoustic observations of zooplankton in lakes using a Dropper current profiler. *Freshw Biol* 49:1280-1292
- Luecke C, Vanni MJ, Magnuson JJ (1990) Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: implications for the spring clear-water phase. *Limnol Oceanogr* 35:1718-1733
- Luttikhuisen PC, Drent J, Van Delden W, Piersma T (2003) Spatially structured genetic variation in a broadcast spawning bivalve: quantitative vs. molecular traits. *J Evol Biol* 16:260-272
- Lüning J (1992) Phenotypic plasticity of *Daphnia pulex* in the presence of invertebrate predators: morphological and life history responses. *Oecologia* 92:383-390
- Mayhew PJ (2006) *Discovering evolutionary ecology: bringing together ecology and evolution*. Oxford University Press
- Michels E, De Meester L (2004) Inter-clonal variation in phototactic behavior and key life-history

- traits in a metapopulation of the cyclical parthenogen *Daphnia ambigua*: the effect of fish kairomones. *Hydrobiol* 522:221-233
- Miehles ALJ, McAdam AG, Bourdeau PE, Peacor SD (2013) Plastic response to a proxy cue of predation risk when direct cues are unreliable. *Ecology* 94:2237-2248
- Miner BE, DeMeester L, Pfrender ME, Lampert W, Hairston NGJr (2012) Linking genes to communities and ecosystems: *Daphnia* as an ecogenomic model. *Proc R Soc B* 279:1873-1882
- Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Ralyea RA (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol Evol* 20:687-692
- Miyakawa H, Imai M, Sugimoto N, Ishikawa A, Ishigaki H, Okada Y, Miyazaki S, Koshikawa S, Cornette R, Miura T (2010) Gene up-regulation in response to predator kairomones in the water flea, *Daphnia pulex*. *BMC Developmental Biology* 10: 45
- Miyakawa H, Sugimoto N, Kohyama TI, Iguchi T, Miura T (2015) Intra-specific variations in reaction norms of predator-induced polyphenism in the water flea *Daphnia pulex*. *Ecol Res* 30:705-713
- Neill WE (1981) Impact of *Chaoborus* predation upon the structure and dynamics of a crustacean zooplankton community. *Oecologia* 48:164-177
- Nesbitt LM, Riessen HP, Ramcharan CW (1996) Opposing predation pressures and induced vertical migration responses in *Daphnia*. *Limnol Oceanogr* 41:1306-1311
- O'Brien WJ (1987) Planktivory by freshwater fish. In *Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities*. New England Eds Kerfoot WC, Sih A
- Oda S, Hanazato T (2008) Diel vertical migration patterns in two populations of *Chaoborus flavicans* larvae (Diptera: Chaoboridae) in response to fish kairomones. *J Limnol* 67:93-99
- Oda S, Hanazato T, Fujii K (2007) Change in phenotypic plasticity of a morphological defence in *Daphnia galeata* (Crustacea: Cladocera) in a selection experiment. *J Limnol* 66:142-152
- Orcutt JD, Porter KG (1983) Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. *Limnol Oceanogr* 28: 720-730
- Parejko K (1991) Predation by chaoborids on typical and spined *Daphnia pulex*. *Freshwat Biol* 25:211-217
- Pastrok RA (1981) Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology* 62: 1311-1324
- Pfenning DW, Wund MA, Snell-Rood EC, Cruickshank T, Schlichting CD, Moczek AP (2010) Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *Trends Ecol Evol* 25:459-467
- Pijanowska J, Bernatowicz P, Fronk J (2007) Phenotypic plasticity within *Daphnia longispina* complex: differences between parental and hybrid clones. *Pol J Ecol* 55:761-769
- Pijanowska J, Kowalczewski (1997) Predators can induce swarming behavior and locomotory responses in *Daphnia*. *Freshwat Biol* 37:649-656

- R Development Core Team (2011) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Reede T (1995) Life history shifts in response to different levels of fish kairomones in *Daphnia*. *J Plankt Res* 17: 1661-1667
- Relyea RA, Auld JR (2004) Having the guts to compete: how intestinal plasticity explains costs of inducible defenses. *Ecol Lett* 7:869–875
- Rhode SC, Pawlowski M, Tollrian R (2001) The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature* 412:69-71
- Riessen HP (1999) Predator-induced life history shifts in *Daphnia*: a synthesis of studies using meta-analysis. *Can J Fish Aquat Sci* 56: 2487-2494
- Riessen HP (2012) Costs of predator-induced morphological defences in *Daphnia*. *Freshwat Biol* 57:1422-1433
- Riessen HP, Trevett-Smith JB (2009) Turning inducible defenses on and off: adaptive responses of *Daphnia* to a gape-limited predator. *Ecol* 90:3455-3469
- Ringelberg J (2010) *Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans*. Springer Science+Business Media B. V.
- Ringelberg J, Flik BJK, Aanen DK, van Gool E (1997) Amplitude of vertical migration (DVM) is a function of fish biomass, a hypothesis. *Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol* 49:71-78
- Ringelberg J, Flik BJK, Lindenaar D, Royackers K (1991) Diel vertical migration of *Daphnia hyalina* (sensu latiori) in Lake Maarsseveen: Part 1. Aspects of seasonal and daily timing. *Arch Hydrobiol* 121:129-145
- Sakwinska O (2002) Response to fish kairomone in *Daphnia galeata* life history traits relies on shift to earlier instar at maturation. *Oecologia* 131:409-417
- Schlaepfer MA, Runge MC, Sherman PW (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends Ecol Evol* 17:474-480
- Schlichting CD (1986) Phenotypic plasticity in *Phlox* II. Plasticity of character correlations. *Oecologia* 78:496-501
- Schlichting CD, Pigliucci M (1998) *Phenotypic Evolution. A reaction norm perspective*. Sinauer Associates Inc, Sunderland
- Schoener TW (2011) The newest synthesis: understanding the interplay on evolutionary and ecological dynamics. *Science* 331:426-429
- Scott A (1987) Prey selection by juvenile cyprinids from running water. *Freshwat Biol* 17:129-142
- Sell AF (2000) Morphological defenses induced in situ by the invertebrate predator *Chaoborus*: comparison of responses between *Daphnia pulex* and *D. rosea*. *Oecologia* 125: 150-160
- Shapiro J, Wright DI (1984) Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwat Biol* 14:371-383

- Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE (2004) Behavioral syndromes: an integrative overview. *Q Rev Biol* 79: 241-277
- Simčič T, Brancelj A (1997) Electron transport system (ETS) activity and respiration rate in five *Daphnia* species at different temperatures. *Hydrobiol* 360:117-125
- So M, Ohtsuki H, Makino M, Ishida S, Kumagai H, Yamaki KG, Urabe J (2015) Invasion and molecular evolution of *Daphnia pulex* in Japan. *Limnol Oceanogr* 60:1129-1138
- Spaak P, Ringelberg J (1997) Differential behavior and shifts in genotype composition during the beginning of a seasonal period of diel vertical migration. *Hydrobiol* 360: 177-185
- Spitze K (1992) Predator-mediated plasticity of prey life history and morphology: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *Am Nat* 139:229-247
- Spitze K, Sadler TD (1996) Evolution of a generalist genotype: multivariate analysis of the adaptiveness of phenotypic plasticity. *Am Nat* 148:108-123
- Stahl JB (1966) The ecology of *Chaoborus* in Myers Lake, Indiana. *Limnol Oceanogr* 11:177-183
- Stibor H (1992) Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran. *Oecologia* 92:162-165
- Stich HB, Lampert W (1981) Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration. *Nature* 293:396-398
- Stich HB, Lampert W (1984) Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. *Oecologia* 61:192-196
- Stillwell RC, Fox CW (2009) Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Oikos* 118:703-712
- Swift MC (1992) Prey capture by the four larval instars of *Chaoborus crystallinus*. *Limnol Oceanogr* 37:14-24
- Swift MC, Forward RB (1980) Photoresponses of *Chaoborus* larvae. *J Insect Physiol* 26:365-371
- Sæther OA (1972) VI Chaoboridae. In: Elster HJ, Ohle W (eds) *Das zooplankton der Binnengewässer*. 1 Teil, Binnengewässer 26, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, pp 257-280
- Teraguchi M, Northcote TG (1966) Vertical distribution and migration of *Chaoborus flavicans* larvae in Corbett Lake, British Columbia. *Limnol Oceanogr* 11:164-176
- Tjossem SF (1990) Effects of fish chemical cues on vertical migration behavior of *Chaoborus*. *Limnol Oceanogr* 35:1456-1468
- Tollrian R (1993) Neckteeth formation in *Daphnia pulex* as an example of continuous phenotypic plasticity: morphological effects of *Chaoborus* kairomone concentration and their quantification. *J Plankt Res* 15:1309-1318
- Tollrian R (1995a) *Chaoborus crystallinus* predation on *Daphnia pulex*: can induced morphological

- changes balance effects of body size on vulnerability? *Oecologia* 101:151-155
- Tollrian R (1995b) Predator-induced morphological defenses: Costs, life-history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. *Ecology* 76:1691-1705
- Tollrian R, Dodson SI (1999) Inducible defenses in Cladocera: Constraints, cost, and multipredator environments. In: Tollrian R Harvell CD (Eds) *The ecology and evolution of inducible defenses* Princeton university press.
- Tollrian R Harvell CD (1999) *The ecology and evolution of inducible defenses* Princeton university press.
- Trussell GC, Smith LD (2000) Induced defenses in response to an invading crab predator: an explanation of historical and geographic phenotypic change. *Proc Natl Acad Sci* 97:2123-2127
- Uéno M (1952) Fukami-ike. Shimoina Ward, Nagano Prefecture. Shimoinakyouikusya, Japan. (in Japanese, 上野. 深見池. 下伊那郡教育叢書第9輯. 下伊那教育会)
- Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol* 94:1103-1116
- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecol* 81:1925-1936
- Van Gool E, Ringelberg J (1998) Light-induced migration behavior of *Daphnia* modified by food and predator kairomones. *Anim Behav* 56:741-747
- Van Gool E, Ringelberg J (2002) Relation between fish kairomone concentration in a lake and phototactic swimming by *Daphnia*. *J Plankton Res* 24:713-721
- Verschoor AM (2004) Inducible defences prevent strong population fluctuations in bi- and tri-trophic food chains. *Ecol Lett* 7:1143-1148
- Via S, Gomulkiewicz R, De Jong G, Scheiner SM, Schlichting CD, Van Tienderen PH (1995) Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends Ecol Evol* 10:212-217
- Von Elert E, Loose CJ (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
- Von Elert E, Pohnert G (2000) Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach. *Oikos* 88:119-128
- Voss S, Mumm H (1999) Where to stay by night and day: Size-specific and seasonal differences in horizontal and vertical distribution of *Chaoborus flavicans* larvae. *Freshw Biol* 42:201-213
- Walsh MR, Post DM (2011) Interpopulation variation in a fish predator drivers evolutionary divergence in prey in lakes. *Proc R Soc B* 278:2628-2637
- Weber A, Declerck S (1997) Phenotypic plasticity of *Daphnia* life history traits in response to predator kairomones: genetic variability and evolution potential. *Hydrobiol* 360: 89-99
- Weider LJ(1985) Spatial and temporal genetic heterogeneity in a natural *Daphnia* population. *J*

- Plankt Res 7:101-123
- West-Eberhard MJ (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 20:249-278
- Williamson CE, Fisher JM, Bollens SM, Overholt EP, Breckenridge JK (2011) Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnol Oceanogr* 56:1603-1623
- Wiąckowski K, Fyda J, Pajdak-Stós A, Adamus K (2003) Predator-induced morphological defence in ciliates: interclonal variation for sensitivity to the inducing factors. *Oikos* 100:534-540
- Wolf M, Weissing FJ (2012) Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol Evol* 27: 452-461
- Wolinska J, Löffler A, Spaak P (2007) Taxon-specific reaction norms to predator cues in a hybrid *Daphnia* complex. *Freshwat Biol* 52:1198-1209
- Worthington EB (1931) Vertical movements of freshwater macroplankton. *Int Rev Gesamten Hydrobiol Hydrogr* 25:394-436
- Xie P, Iwakuma T, Fujii K (1998) Studies on the biology of *Chaoborus flavicans* (Meigen) (Diptera: Chaoboridae) in a fish-fee eutrophic pond, Japan. *Hydrobiol* 368:83-90
- Yagi A, Shimodaira I, Terai H, Saijyo Y (1983) Seasonal change of chlorophyll-a and bacteriochlorophyll in Lake Fukami-ike. *Jpn J Limnol* 44:283-292
- Yoshida T, Jones LE, Ellner SP, Fussmann GF, Hairston NGJr (2003) Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system. *Nature* 424:303-306
- Zaret TM, Suffern JS (1976) Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol Oceanogr* 21:804-813
- Zuykova EI, Bochkarev NA (2010) Postembryonal morphological variation of *Daphnia galeata* in water bodies of different types. *Contemp Probl Ecol* 3:28-40

謝 辞

本研究は、著者が8年間という長きにわたって、東京大学大学院総合文化研究科広域科学専攻を在学中に、同広域科学専攻吉田丈人准教授の指導の下におこないました。吉田先生の熱意のある指導がなければ、学位は取得できなかったことは言うまでもありません。また本研究の審査には、副査の先生方（滋賀県立大環境科学部の伴修平教授、東北大学生命科学研究科の占部城太郎教授、東大総合文化の伊藤元己教授と嶋田正和教授）に審査をいただきました。諸先生方のご指導と、また共著者である八木明彦教授（愛知工業大学）に感謝いたします。

吉田研のメンバーの方々には、おもに15号館509号室（通称マルキュー）において、日常的にお世話になりましたことを感謝いたします。研究室の運営や、野外調査の手配などでは、座光寺ちなつさんにお世話になりました。

セミナーを合同開催している、嶋田研のみなさまには、いろいろなことを勉強させてもらいました。加えて、分野や興味が違うのにもかかわらず、長野県への泊りがけの24時間野外調査を手伝っていただきました。内海俊介氏（現・北海道大学）には、研究にかかわる初歩的なことから論文の書き方まで、懇切丁寧に教えていただきましたことを感謝します。吉田研の所属から離れても体調や進捗具合を案ずるメールをしていただけたりは、私にとって頼もしい存在でした。柴尾晴信氏には、東大駒場フサカ池を見学させていただいたことが、すべてのきっかけとなりました。あの見学ができていなかったら、いまの自分はいないと思います。

またアシスタントアルバイトの皆さまには、フサカやミジンコ、魚といった気持ち悪く(!?)慣れない生物相手に、データをとったり飼育したりしていただきました。また本論文執筆は東北大占部研の学生部屋においても行い、学生の皆さまにはお世話になりました。

衣食住における金銭的支援と、精神的支えをしていただきました、源治尚久氏（現・(株)chromocenter）には感謝します。家族にはさまざま心配を掛けましたが、自由な人生を選ばせてくれて感謝しています。深見の池を愛する会の皆さま（松沢易会長）や阿南町の壮年会の皆さまには、ボートを貸してくださるなど、調査を手伝っていただきましたことをここに感謝いたします。故・下平勇氏は、ご存命中は何度も親切にいただきました。

以上、ここに挙げられなかったお世話になった方々には、あらためて感謝の意を表します。

また本研究は、日本科学財団笹川研究助成（No.21-508）とGCOEアジア保全生態学からは、研究助成をいただきまして本研究を遂行することができました、感謝いたします。

最後に、実験や調査で失った尊い生物の命の数々がなければ、深見池の自然がなかったら、この研究はそもそも成り立ちませんでした。ありがとうございました。

2015年11月

論文目録

Mariko Nagano, Akihiko Yagi, Takehito Yoshida (2015) Seasonal pattern and induction cues of diel vertical migration of *Chaoborus flavicans* in Lake Fukami-ike, Nagano, Japan. *Ecol Res* 30:145-152