

論文の内容の要旨

論文題目 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)
氏名 永野 真理子

第1章 序論

生物の適応のしかたは多様である。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。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なものに変化させることができる生物の能力である。これまで生態学的なあらゆる文脈で、表現型可塑性による生物の適応があきらかになってきた。とくに、食う－食われるの関係でみられる可塑性は、誘導防衛とよばれ、おたまじゃくしの巨大化した頭やミジンコの頭の大きなとげは有名である。このような誘導防衛は、捕食者の存在環境下で個体群を維持するために適応的だと考えられるが、どんな形質を誘導するかは個体差があったり、発生段階による差があったりして、同一種内であっても一様ではないことがあきらかになりはじめている。誘導防衛にかかわる形質の変異は、食う－食われるの相互作用の強さを変化させるだろうと容易に予測できることから、まずはこの変異の実態と程度を明らかにすることは重要である。また誘導防衛の変異がなぜ引き起こされるのか、誘導される形質のちがいは帰結のちがいをもたらすか、変異がどのように生物に適応をもたらすのかの問いに、それぞれ対応する実証研究はまだないが、考察する必要がある。

本論文では、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。第2章では、双翅目の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。同種他個体群における同様の実験をおこなったいくつかの文献により、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、甲殻類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

日周鉛直移動 (diel vertical migration; DVM) は、プランクトンが紫外線や視覚捕食者の回避のために、昼間は暗い湖の深層にとどまり、夜間は採餌のために表層に浮上するという、24時間でおこる行動である。捕食者回避のため誘導防衛としてみられる DVM の場合は、えさとなる生物が、光の変化とカイロモン (捕食者の放出する化学物質) を感知し、季節的に変動する捕食者の密度や捕食活動にあわせて、移動の開始や移動する距離が決定されると知られている。とくにフサカの幼虫 (以降「フサカ」) は、プランクトンのなかでも顕著な DVM を示すが、その季節的な変化のしかたや DVM の誘導要因とその適応性については、あまり議論されてこなかった。そこで本章では、フサカ (*Chaoborus flavicans*) の DVM について、季節ごとに野外調査をおこない、フサカの昼夜における鉛直分布をあきらかにした。くわえて、室内実験において、季節的に変化する DVM の誘導要因を、捕食者と水温を操作することによってあきらかにした。調査は、長野県にある深見池 (最大水深 7.75m) でおこなった。この湖では、フサカが高密度に生息しており、一年中魚によるフサカの捕食が確認されている。野外調査からフサカの DVM は一年中確認され、移動のしかたは無酸素層が形成される春から秋と、無酸素層がない冬期で異なるパターンを示すことがわかった。また実験によって、夏期の水温を模した 22°C のときは、魚の在不在にかかわらず、昼間は底層に夜間は表層に分布する DVM を示した。同様に冬期の水温を模した 5°C のときは、すべての処理において DVM が認められた。以上のことから、深見池のフサカは魚の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。また水温間で DVM の平均移動距離を比較すると、野外では温かい水温のときに、より大きな鉛直移動をすることがわかった。室内実験でも同様に、移動幅は 5°C のときより 22°C のときに長くなり、カイロモンの有無では差はなかった。以上から、深見池のフサカの DVM の誘導因子は光の変化で、移動距離は水温に依存することがわかった。同様の実験をおこなった同種他個体群と、深見池のフサカ個体群の DVM を比較すると、深見池個体群では誘導要因が光であったのに対し、他個体群では光とカイロモンのふたつで、カイロモンがないと移動しなかった。このことから、DVM の誘導要因は局所個体群間で、変異があることがあきらかになった。この違いがおこる要因は、その個体群でどのような選択圧を受けているかで説明できるだろう。具体的には深見池のフサカ個体群は、少なくとも 1950 年代以降ずっと魚によるフサカの捕食が一年中あることがわかっている。すなわち、魚による捕食の年変動はなく、深見池のフサカにとっては、カイロモンに変化がないので光の変化で鉛直移動を誘導するようになったのだろう。一方他個体群では、フサカは捕食者の季節変動を感知し、捕食者がいる季節は DVM をして、捕食者がいない季節は移動しなくてもいいようにコストが抑えられていると示唆された。

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

ミジンコ (*Daphnia* 属) は、湖沼のプランクトン群集のなかで主要な分類群であり、さまざまな形質の表現型可塑性が知られている。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、つまりサイズによって変化する。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。しかし実際には、体の様々なパーツ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。そのためこれまでに、パーツごとに捕食されるサイズとの関係性が研究されてきたが、体サイズではすべてのパーツが適応的な発現をしていると説明できていない。そこで本章では、可塑性に変化する前後の形態の差を「可塑性の大きさ」とした全パーツの変化量をもとめ、それと成長段階によって細かく変化する体サイズとの関係性が、捕食の対象となるサイズから説明できると予測して実験的に検証した。実験には、体サイズが異なる2種のミジンコ (*D. ambigua*: 成虫 0.8mm と *D. pulex*: 成虫 1.3mm、深見池) を各 10 クローンと、異なる捕食様式をもつ2種類の捕食者 (フナ *Carassius* spp.: 大きいサイズのえさを選好、フサカ: 小さいえさを選好) をもちいて、ミジンコをそれぞれの捕食者カイロモン水で飼育した時の形態変化を観察した。検証の結果、主成分分析によって算出されたミジンコの可塑性の程度 (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、それに応じて、ミジンコの捕食防衛もサイズに関連して発現していることをあきらかにした。また、2種のカイロモンに対する可塑性の大きさの変異のパターンは、ミジンコ種間で異なっていることから、共存していても適応のしかたが種間で異なることが示唆された。

第4章 総合考察

本研究は、プランクトンの表現型可塑性が、さまざまなレベルで多様性をもつことをあきらかにした。具体的に、個体群間において防衛行動の誘導要因に変異があること、個体群内において防衛形態にクローン間で変異があることを各章であきらかにした。異所的にみられる種内変異については、同種であっても、生息環境の違いでうける自然選択が異なるために、異なる適応のしかたをみせるだろうと考えられる。また同所的にみられる種内変異については、それぞれのクローンのもつ可塑性の発現能力をばらつかせることで、個体群として広範囲の環境に適応しているのではないかと考えた。また、個体のもつ可塑性の大きさは、本研究では形態だけを扱ったが、実際には行動や生活史の可塑性も含まれる。総合的な可塑性の大きさは、本研究の手法をもちいればすべての形質を取り入れることができるし、またどんな生物でも定量できる。形質の変異は、通常生物間相互作用を変化させるが、可塑性の大きさや誘導要因に変異があることによっても、生物間相互作用の強さを変化させるだろうし、ひいては個体群や群集に波及する効果については今後の課題である。