

信州大学審査学位論文

冬季における *Daphnia* 属の個体群動態と
春の個体群形成

2022 年 9 月

帆 莉 信

冬季における *Daphnia* 属の個体群動態と春の個体群形成

目次

第1章 緒言	1
第2章 白駒池における <i>Daphnia dentifera</i> の越冬と春の個体群形成について	10
2-1 はじめに	10
2-2 方法	14
2-2-1 調査の概要	14
2-2-2 環境要因の測定	14
2-2-3 動物プランクトンの採集および計測	15
2-2-4 孵化トラップによる採集	17
2-2-5 休眠卵の採集	19
2-2-6 <i>Daphnia dentifera</i> 個体群の解析	19
2-2-7 休眠卵から孵化した個体数の推定	20
2-3 結果	21
2-3-1 環境要因	21
2-3-2 採集された動物プランクトン	32
2-3-3 <i>Daphnia dentifera</i> 個体群	32
2-3-4 休眠卵からの孵化	40
2-3-5 休眠卵の分布	40
2-3-6 <i>Daphnia dentifera</i> 個体群の解析	43
2-4 考察	45
2-4-1 白駒池における <i>Daphnia dentifera</i> 個体群の動態	45
2-4-2 白駒池における <i>Daphnia dentifera</i> 個体群の越冬戦略	45
2-4-3 白駒池における <i>Daphnia dentifera</i> の春の個体群形成	48
第3章 多雪地帯に位置する仙人池における <i>Daphnia</i> 属の越冬と春の個体群形成について	50
3-1 はじめに	50
3-2 方法	53
3-2-1 面積の測定ならびに湖盆図の作成	53
3-2-2 環境要因の測定	53
3-2-3 動物プランクトンの採集および計測	54
3-2-4 <i>Daphnia rosea</i> 個体群の解析	54
3-3 結果	55

3-3-1	仙人池の概要	55
3-3-2	環境要因	57
3-3-3	<i>Daphnia rosea</i> 個体群	63
3-3-4	<i>Daphnia rosea</i> 個体群の解析	71
3-4	考察	73
3-4-1	仙人池における <i>Daphnia rosea</i> 個体群の動態	73
3-4-2	仙人池における <i>Daphnia rosea</i> 個体群の越冬戦略	74
3-4-3	仙人池における <i>Daphnia rosea</i> 個体群の春の個体群形成	75
第4章	尾瀬ヶ原池澮における <i>Daphnia dentifera</i> の越冬と春の個体群形成について	77
4-1	はじめに	77
4-2	方法	82
4-2-1	環境要因の測定	82
4-2-2	動物プランクトンの採集	82
4-2-3	動物プランクトン群集の解析	83
4-3	結果	84
4-3-1	環境要因	84
4-3-2	採集された動物プランクトン	91
4-3-3	枝角類の個体群密度に対する洪水の影響	102
4-3-4	枝角類の個体群密度に対する捕食者の影響	104
4-4	考察	105
4-4-1	尾瀬ヶ原における枝角類	105
4-4-2	枝角類の季節変化	107
4-4-3	枝角類の餌環境	108
4-4-4	枝角類に対する洪水の影響	110
4-4-5	枝角類に対する無脊椎捕食者の影響	111
4-4-6	枝角類に対する魚類の影響	112
4-4-7	尾瀬ヶ原における <i>Daphnia dentifera</i> 個体群の越冬戦略	114
4-4-8	尾瀬ヶ原における <i>Daphnia dentifera</i> の春の個体群形成	115
第5章	冬季に結氷しない木崎湖における <i>Daphnia galeata</i> の越冬と春の個体群形成について	116
5-1	はじめに	116
5-2	方法	119
5-2-1	環境要因の測定	119
5-2-2	動物プランクトンの採集および計測	120
5-2-3	<i>Daphnia galeata</i> 個体群の解析	120

5-3	結果	121
5-3-1	環境要因	121
5-3-2	<i>Daphnia galeata</i> 個体群	131
5-3-3	<i>Daphnia galeata</i> 個体群の解析	136
5-4	考察	138
5-4-1	木崎湖における <i>Daphnia galeata</i> 個体群の動態	138
5-4-2	木崎湖における <i>Daphnia galeata</i> 個体群の越冬戦略	138
5-4-3	木崎湖における <i>Daphnia galeata</i> の春の個体群形成	139
第6章	低温培養下における <i>Daphnia</i> 属の挙動について	140
6-1	はじめに	140
6-2	方法	141
6-2-1	<i>Daphnia dentifera</i> の低温飼育実験	141
6-2-2	<i>Daphnia galeata</i> の成長速度測定実験	141
6-2-3	<i>Daphnia magna</i> の低温飼育実験	143
6-3	結果	144
6-3-1	<i>Daphnia dentifera</i> の低温条件下における成長速度ならびに 生存率	144
6-3-2	<i>Daphnia galeata</i> の低温条件下における成長速度	147
6-3-3	<i>Daphnia magna</i> の低温条件下における生存率	149
6-4	考察	151
6-4-1	<i>Daphnia dentifera</i> の低温条件下における耐性	151
6-4-2	<i>Daphnia galeata</i> の低温条件下における耐性	151
6-4-3	<i>Daphnia magna</i> の低温条件下における耐性	152
第7章	総合考察	153
7-1	<i>Daphnia</i> 属の越冬戦略と春の個体群形成	156
7-2	冬季における <i>Daphnia</i> 属の動態	160
7-3	休眠卵の役割	163
	謝辞	164
	引用文献	165

第1章 緒言

生物の代謝，呼吸，光合成などの生理学的な過程や様々な行動・活動様式は，多くは酵素反応系によるため温度に強く依存しているため，生物の生理的応答の速度が最大となる至適温度はそれぞれの生物によって異なっている。また，ある生物の生息可能な温度幅を考えると，生存のみならず最適な成長や繁殖を行うことができることを条件として加えれば，さらにその温度幅は限られたものになると考えられる (Knut, 1997 沼田・中嶋監訳 2007)。しかし生物は様々な工夫を行うことで，高温，低温環境あるいは非常に温度変化の激しい地域にも適応し，生息域を広げている。冬には厳しい低温にさらされる可能性がある温帯や冷帯に生息する生物は，生命を次代につなぐために冬の低温環境に対する適応が求められている (Begon et al., 1999 堀監訳 2003)。植物では葉などの弱い部分を枯死させることで越冬するものが多いが，その他，地下茎や種子などで越冬するものもいる。また，細胞構造や酵素活性の変化などで耐凍性を獲得している例もある (匂坂, 1986)。昆虫では生活史の中で越冬する段階を決めているものが多く，アキアカネでは卵で越冬し (上田, 1988)，モンシロチョウは蛹で越冬する (安藤ら, 2018)。移動能力が高い生物では，渡り鳥のように冬季は暖かい地域に移動するものもいる。南極の魚 *Trematomus* ではその血液に含まれる糖タンパク質 (凍結阻害物質) によって凍結を防ぐことが知られている (DeVries, 1970)。

温帯域の湖沼では、冬季に凍結する湖沼と凍結しない湖沼がある。それぞれの湖沼が全面結氷するか否かは、その湖沼が置かれている気象条件と湖沼自身の貯熱量変化の違いによって決められている（知北ら,2020）。冬季に確実に結氷する湖沼では氷で蓋をされる状態となるため氷の下では安定した水温環境が形成されるが、結氷するかどうかは確実にではない湖沼では冬季の水温環境は安定しない。Magnuson *et al.* (2000) は北半球の河川と湖沼について 150 年間にわたる結氷期間について調べ、全体として結氷期間は短縮傾向にあることを指摘している。これは冬季の湖沼における水温環境が長期的に温暖化の方向に変化していることを示しており、結氷するか否かの境界に位置する温帯の湖沼に生息する生物は、その湖沼にあわせた越冬戦略を採択する必要がある。

淡水の生物は陸上に比べれば比較的溫度変化の小さな環境に生活しているが、それでも水温の季節変化などに影響を受けながら生活をしている。冬季の水温低下は生息する上で不適な生息環境であるため、湖沼に生息する生物は様々な方法で越冬を行っている。コイやフナは、冬季になり水温が低下すると水深の深いところに越冬集合をして越冬し（Johnsen and Hasler, 1977）、ドジョウは湖底の泥に潜って越冬する（大友,2005）。水生昆虫でも恒久的水域である湖沼を越冬場所として活用している例が多い（田和ら,2016）。

植物プランクトンにとっても水温は生存ならびに繁殖を制御する重要な環境

要因であり、それぞれの植物プランクトンにおける最適温度が存在する。多くの淡水藻類は低温・高温・乾燥など生育条件が悪化すると耐性の強い厚膜の胞子を作って休眠状態に入り、環境が回復すると栄養体に戻るといった性質を持っている（McQuoid MR & Hobson LA, 1996; Graham *et al.*, 2008; 矢島ら, 2013）。

動物プランクトンでは冬季の水温低下などの不適な環境に対応するため、休眠卵をつくるものがある。この休眠卵は湖沼の底泥でエッグバンクのような役割を果たし、環境が回復すると孵化する。Hairston *et al.* (1995) はヒゲナガケンミジンコ類である *Diaptomus sanguineus* が少なくとも 332 年以上前に産卵した休眠卵を湖底から採取し、研究室内で孵化させることに成功している。これは休眠卵が単に 1 回の越冬のみならず、長期間にわたり種の保存に役立っていることを示している。

甲殻亜門鰓脚綱枝角亜目の動物プランクトンである *Daphnia* 属は、体長が最大で 3 mm 前後にもなる大型の動物プランクトンであり（図 1-1）、湖沼などに広く分布している。胸の胸脚にある濾過肢毛を使って湖水中の餌となる植物プランクトン等を濾過するとともに、血液のガス交換も同時に行っている。

Daphnia 属は外部環境の変化に適応して単為生殖と有性生殖を切り替える周期性単為生殖を行っている（Decaestecker *et al.*, 2009）。好適環境下で行われる単為生殖は、第一減数分裂がスキップされ親個体から子個体に同一の染色体の組

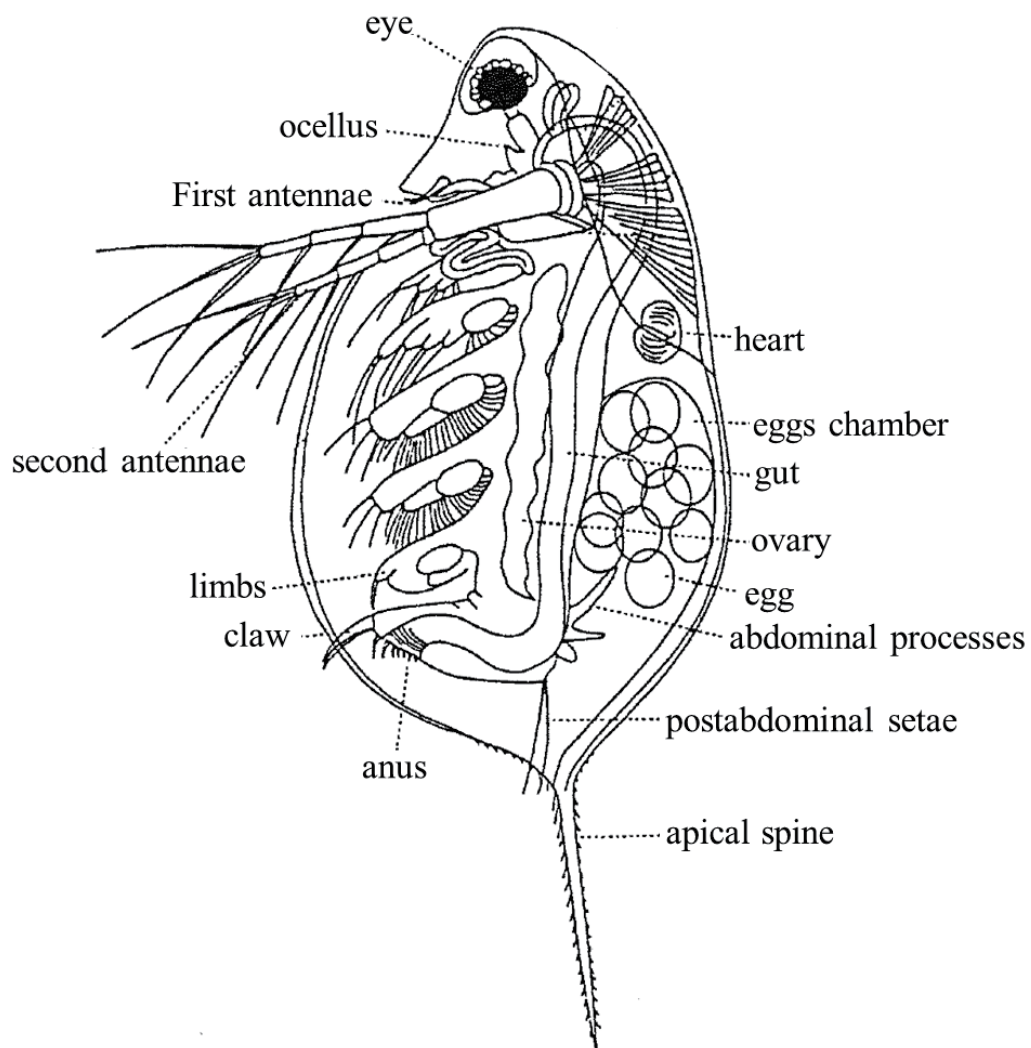


図 1-1 *Daphnia* の図
(田中, 1994 を一部改変した。)

み合わせが受け継がれるクローン生殖である (Hiruta *et al.*, 2010)。一方、有性生殖では低温・短日・餌条件の悪化などの環境シグナルをきっかけとして引き起こされることが知られている (Kleiven *et al.*, 1992)。環境シグナルを受け取った親個体は産生する子の雄分化決定遺伝子を発現させることにより、子の性を雌から雄に転換させる (Kato *et al.*, 2011)。環境シグナルを受け取った親個体による雄産生については、*Daphnia pulex* を使った実験において幼若ホルモンの暴露によって雄産生への誘導が確認され (Tatarazako *et al.*, 2003)、雄を産生する親個体において幼若ホルモン合成酵素 *Juvenile hormone acid O-methyltransferase (JHAMT)* 遺伝子の発現が上昇していることが確認されている (Toyota *et al.*, 2015)。成熟した雄は減数分裂によって精子を産生し、同様に減数分裂によって卵を産生した他の雌と有性生殖をおこなうことで、凍結や乾燥に高い耐性のある休眠卵を産生する (図 1-2)。*Daphnia* 属は休眠卵を産生することで生存に不利な環境を生き残り、再び生存に適した条件になると孵化し単為生殖を行う (Stross, 1987; Bunner & Halcrow, 1977; Ferari & Hebert, 1982; Hobaek & Larsson, 1990)。温帯の湖沼では晩秋になると水温の低下やそれに伴う餌である植物プランクトンの減少、短日条件などがみられ、それに伴う休眠卵の産生が確認されている。そのため、晩秋よりもさらに水温が低下する冬季間は休眠卵のみが越冬できると考えられ、冬季における *Daphnia* 個体群の報告例がほとんど無かったこ

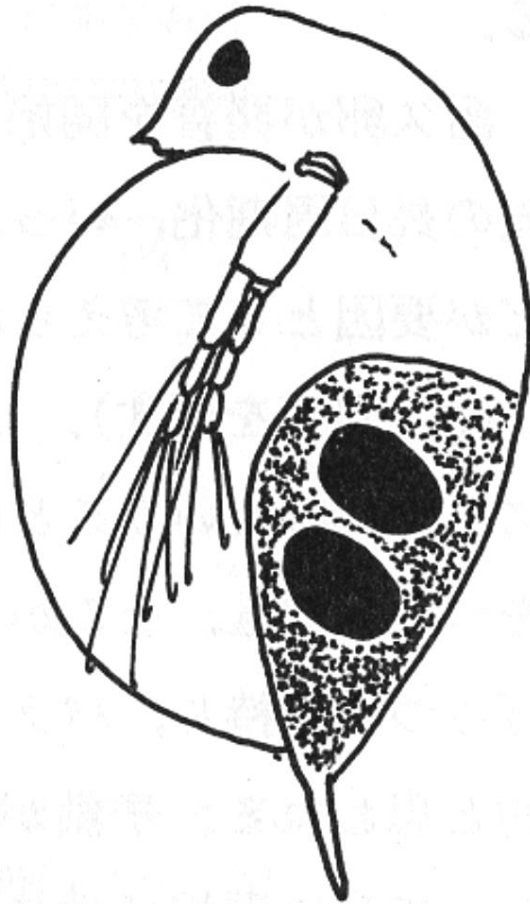


図 1-2 *Daphnia* の休眠卵
(花里, 1998b より)

ともあり、春の *Daphnia* 個体群に関しては、越冬した休眠卵から孵化した個体によって個体群形成が行われると考えられてきた (Stross, 1971; Sommer *et al.*, 1986)。

しかし、Elgmork (1959) や Hall (1964) により冬季において自由に遊泳する雌個体 (自由遊泳個体) として生存している個体が確認され、また、その後も一部の温帯および高山湖でも自由遊泳個体として越冬していることが報告されてきた (Chen & Folt, 1996; Horn, 2003; Mariash *et al.*, 2017)。これらの報告から、*Daphnia* 属が越冬するためには、休眠卵によるものと自由遊泳個体によるものの 2 つの選択肢があると考えられるようになった (Lampert *et al.*, 2010)。

休眠卵は低温に強い耐性を持つため確実に越冬することができるという利点がある一方、単為生殖に関与しない雄の産生や休眠卵の生産などといったエネルギー的なコストがかかるという欠点がある (Lynch *et al.*, 1986)。また、休眠卵の孵化には日長刺激が必要であり、水深の深いところにある耐久卵は孵化できない可能性が高いというリスクがある (Rellstab *et al.*, 2007)。一方、自由遊泳個体で越冬する場合は、まず水温低下などの厳しい環境に耐える必要がある (Bottrell, 1975)。また、結氷する湖沼では冬季間に光合成量が減少することから餌となる植物プランクトンが減少することが考えられ、越冬する自由遊泳個体が飢餓状態になることがある (Rellstab & Spaak, 2009)。

Daphnia 属の越冬戦略の違いは、春の単為生殖を開始する時期の差としても現

れる。休眠卵で越冬した場合は休眠卵から孵化し生殖可能な齢にまで成長する時間が必要であるのに対し、自由遊泳個体で越冬した場合は生存に適した環境になった場合、すぐに単為生殖を始めることができる。

Daphnia 属は動物プランクトンの中では体サイズが大型であるのに加え、濾過肢毛の間隔が細かく効率よく植物プランクトンなどを濾過することができるため（花里, 1998a）、植物プランクトンの現存量に大きな影響を与える種であると言われている。このことから、*Daphnia* 属の越冬戦略の違いは、春の *Daphnia* 個体群動態に影響を与えるだけにとどまらず、植物プランクトンの動態など湖沼生態系全体にも大きく影響を与える可能性がある。

冬季の湖沼における環境は、それぞれの立地条件や水深などにより一様ではない。冬季であっても凍結しない湖沼、冬季に表面が凍結してその下には約 4℃ の水温変化が少ない湖水がみられる湖沼、多量の積雪により湖底までアイスジャムの状態になってしまう湖沼などが存在する。それぞれの湖沼では冬季間の環境が大きく異なるため、*Daphnia* 属の越冬戦略も異なる可能性がある。

本研究では *Daphnia* 属の越冬戦略を決める上で湖沼におけるどの要因が重要であるかを明らかにすることを目標とし、冬季の *Daphnia* 属の個体群動態ならびに春の個体群形成について解析を試みた。本研究の目的を達するために、冬季に表面が凍結する湖沼として長野県にある白駒池、多雪地帯にある新潟県の仙

人池, 同じく多雪地帯にある尾瀬ヶ原の池澹, さらに冬季に凍結しない湖沼である長野県木崎湖の4つの調査地を選んだ。そしてそれぞれ *Daphnia* 属の越冬状態ならびに春の個体群形成について解析を試みるとともに, 低温条件下での飼育実験を行い, 野外調査での結果と比較検討を行った。

冬季の *Daphnia* 属の個体群動態ならびに越冬戦略についてはこれまでも報告例が少なく, 基礎的な知見も乏しい状況である。*Daphnia* 個体群は湖沼生態系で重要な位置を占めており, 湖沼生態系全体の食物連鎖や物質循環にも大きく影響を与える。今後 *Daphnia* の越冬状況を明らかになることで, 春の湖沼生態系全体の把握を行うことができると考えている。

第2章 白駒池における *Daphnia dentifera* の越冬と春の個体群形成について

2-1 はじめに

冬季間に湖沼表面が結氷する湖沼における *Daphnia* 属の個体群動態を把握するとともに、越冬状態、さらに春の個体群形成に関して調べるため、冬季間に結氷する白駒池において調査を行った。

白駒池は長野県八ヶ岳連峰北部の標高 2,115 m に位置する湖(北緯:36°03'4.02", 東経:108°21'40.5")で、面積 0.01143 km², 最大深度 8.55 m を有する腐食栄養湖である(図 2-1, 図 2-2)。八ヶ岳火山湖沼群中では最大・最深の湖であり、成因は堰き止めによると言われている(田中・上野, 1954)。池の周囲はシラビソを主とする針葉樹林帯によって覆われている。南西岸には増水時のみ流入がある河川跡があり、北東岸にある大型の岩塊の下には大石川に通じる排水口がある(倉沢ら, 1976)。湖水は腐植酸によって茶褐色を呈しており、pH は 5 前後である。例年 11 月中旬に結氷し始め、翌年 5 月中旬に解氷する。魚類は過去に何度か放流されたが、pH が低いため魚の再生産は困難であると考えられており、近年はその姿は確認されていない。

最高次捕食者として沖帯ではフサカ幼虫やミズダニ、沿岸帯ではトンボ幼虫などの無脊椎捕食者が多く存在している(吉田, 2000; 岡本, 2000; 小林・戸田, 2006)。水草帯は西岸から南西岸に広がっており、フトヒルムシロ (*Potamogeton*

fryeri), ホソバタマミクリ (*Sparganium glomeratum* var. *angustifolium*)がみられる。優占する動物プランクトンは年間を通じて *Acanthodiptomus pacificus* であるが、季節によっては *Daphnia* 属が優占することもあると言われる(門田, 1971; 森田, 1983)。なお、白駒池に生息する *Daphnia* 属に関しては従来 *Daphnia longispina* と言われてきたが(田中・上野, 1954; 門田, 1971; 森田, 1983; 吉田, 2000; 平野, 2013), 以前から形態的な特徴で同種と合わない部分があるとの指摘があった(田中晋氏私信)。その後, Ishida *et al.* (2011) はミトコンドリアの 12S rRNA, 核の ITS-1, ITS-2 配列の分析によって *Daphnia* 属の再検討を行った結果, 白駒池に生息する *Daphnia* 属は *D. dentifera* であることを示した。本稿では Ishida *et al.* (2011)に従い, 以前に白駒池で *D. longispina* として記録されたものは *D. dentifera* であったとして進めていく。

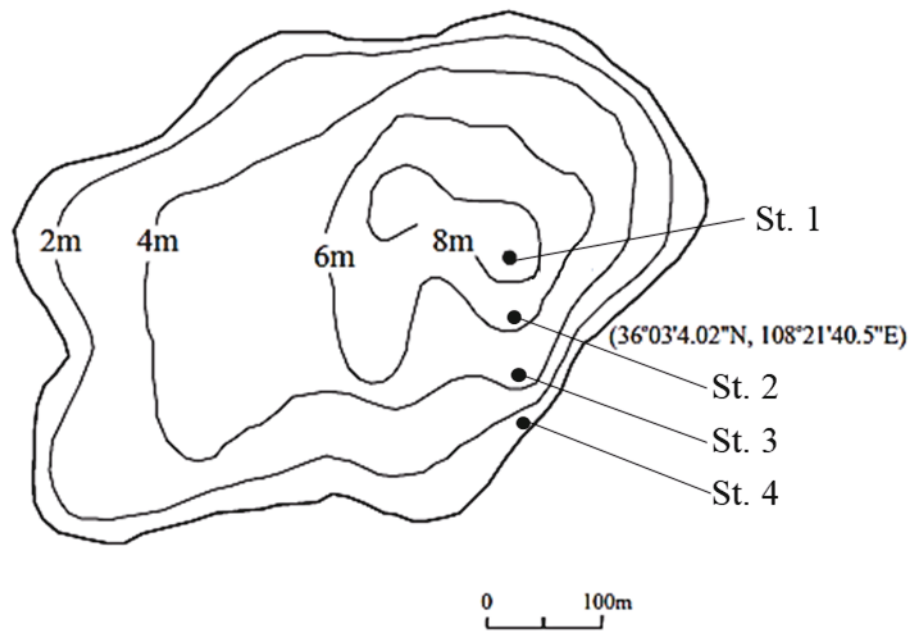
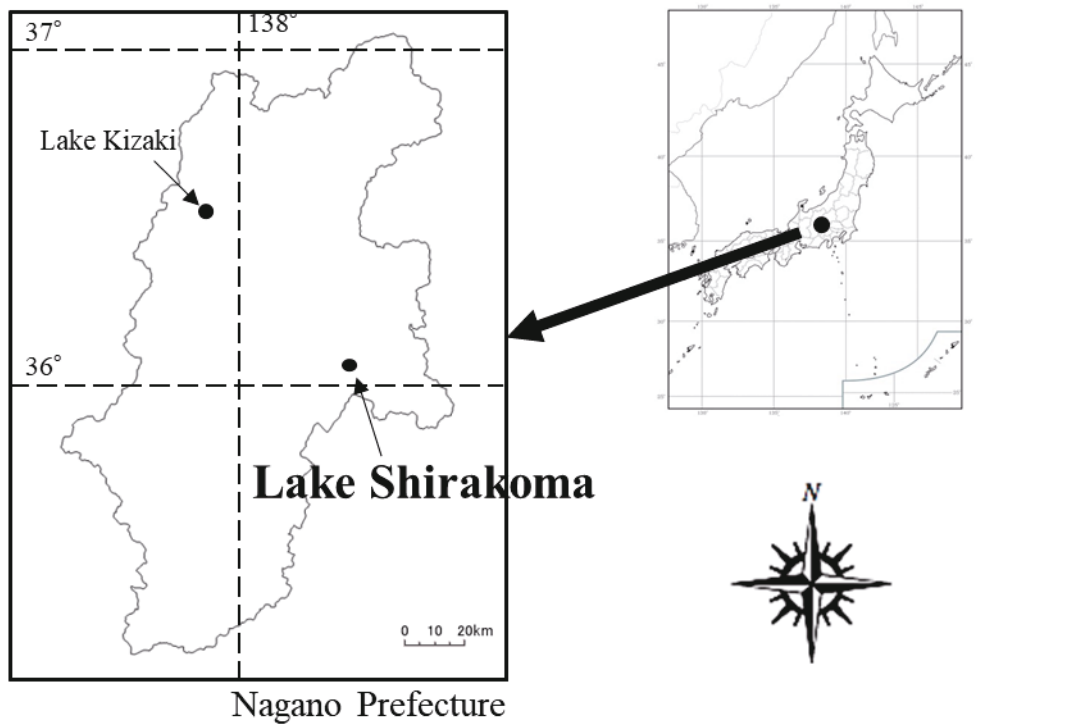


図 2-1 白駒池の地図



図 2-2 白駒池の写真（上：2006年11月，下：2000年2月）

2-2 方法

2-2-1 調査の概要

環境要因の測定と動物プランクトンの採集は、1999年5月から2000年7月と2006年5月から2006年10月にかけて行った。また、2004年10月から2006年5月にかけて湖心である St. 1 で水温ロガーによる水温測定を毎日行った。冬季の結氷期間中の調査は、湖心部に金属バールを用いて氷に穴を開け、その開口部から行った (図 2-3)。

2-2-2 環境要因の測定

水温ならびに溶存酸素は St. 1 において溶存酸素計 (1999~2000 年は YSI Model 55, 2006 年は HQ30d, 蛍光式溶存酸素メーター, HACH) を用い 1~2 m 間隔で測定した。pH は、St. 1 の 0, 2, 4, 6, 7 m 深よりバンドーン式採水器で湖水を採水し、pH メーター (1999~2000 年は Model pH 81 YOKOGAWA, 2006 年は HI 70004, HANNA Instruments, USA) で測定した。

クロロフィル *a* 濃度および懸濁態炭素量 (POC) を分析するため、バンドーン採水器を用いて St. 1 の水深 0, 2, 4, 6, 7 m からの湖水を採水した。クロロフィル *a* 分析用の試水は GF/F フィルター (Whatman) で濾過し、濾過後のフィルターを 100% エタノールに漬けて冷暗条件で 24 時間静置した。その抽出液の吸光度を分光光度計で測定し、Marker *et al.* (1980) の計算式よりクロロフィル *a* 濃

度を求めた。POC 分析用の試水は、目合い 40 μm のナイロンネットで濾過した後、GF/F フィルターで濾過した。濾過後のフィルターを分析サンプルとし、CHN コーダを使用して POC の測定を行った。

調査期間の水温変動を明らかにするため、2004 年 10 月~2006 年 5 月に St. 1 の水深 0, 2, 4, 6 m に水温ロガー (HOBO 社製 TBI32-20+50) を設置し、毎日測定を行った。

2-2-3 動物プランクトンの採集および計測

動物プランクトンの採集は、St. 1 の 0, 2, 4, 6, 7 m 深よりバンドーン式採水器で湖水を 6~18 L 採水し、それを水深ごとに目合い 40 μm のナイロンネットで試水中の動物プランクトンを濾し漉し集めた。その後 4% シュガーホルマリン (Haney & Hall, 1973) にて固定し、光学顕微鏡下で種の同定及び個体数を計数し、あわせて体長、抱卵個体数および抱卵数を計測した。



図 2-3 冬季調査時において調査を行った開口部 (2000 年 2 月 7 日)

2-2-4 孵化トラップによる採集

春における *Daphnia dentifera* の休眠卵からの孵化状況を調べるため、結氷前の1999年11月に St.1 に2個、St.3 に2個孵化トラップを設置し、2000年5月23日~6月12日にかけて週に1回、トラップの回収と再設置を行った。孵化トラップは Wolf & Carvalho (1989) が用いたトラップを参考にして作製し、湖底に接地する漏斗の部分と孵化した個体が採集される採集瓶の部分からなる (図 2-4)。漏斗の接地部分の内側 (直径 30 cm, 面積 $7.1 \times 10^{-2} \text{ m}^2$) で孵化した休眠卵由来の *D. dentifera* 個体は、自身の日周鉛直移動によって上部に設置した採集瓶に閉じ込められる仕組みになっている。漏斗内の湖水の交換ができるように、漏斗の側面には穴を開け、目合い 40 μm のナイロンネットを張った。回収時は採集瓶の中の湖水を目合い 40 μm のナイロンネットで試水中の動物プランクトンを漉し集め、その後 4% シュガーホルマリンにて固定した。試料の回収後は、回収した孵化トラップを湖底に再設置し、次回の回収に備えた。なお、孵化トラップ設置時ならびに回収時に、トラップ外の湖水中にいる *D. dentifera* 個体の混入は無いことを事前の予備実験で確認した。

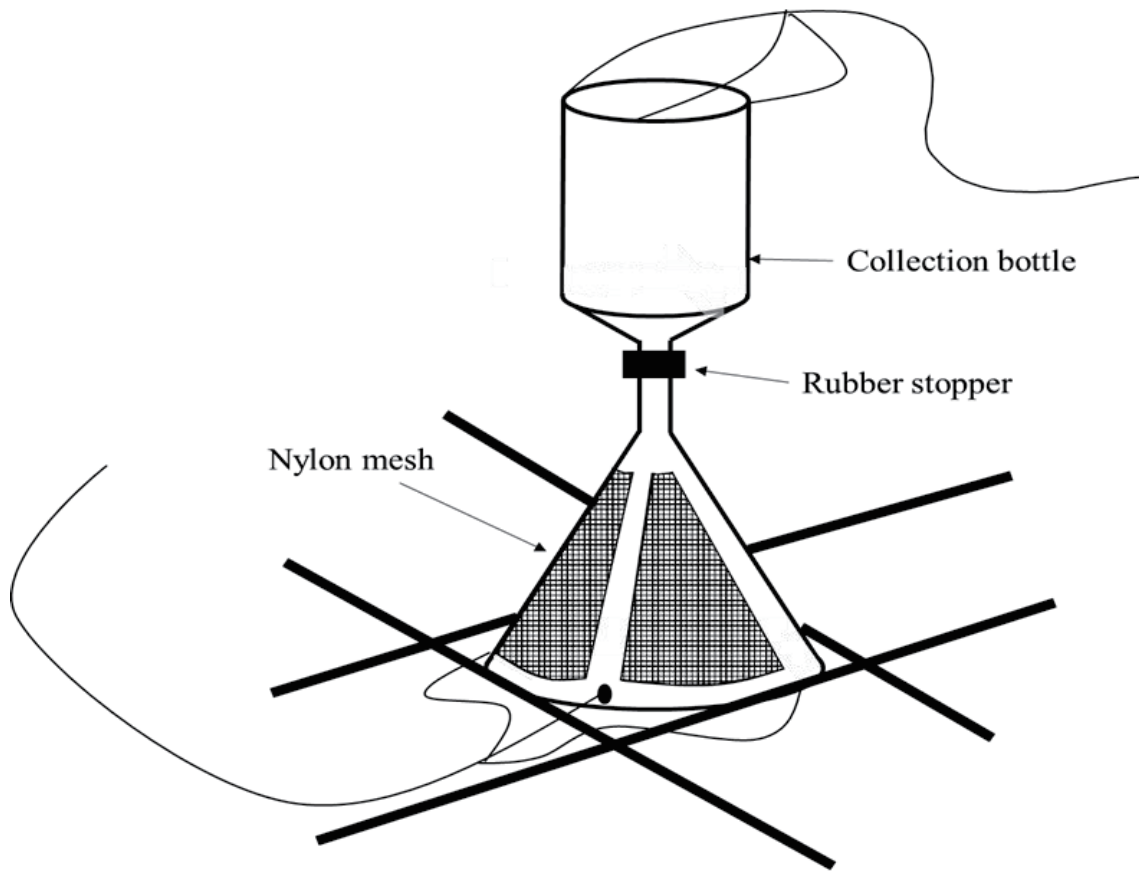


図 2-4 孵化トラップの概略

2-2-5 休眠卵の採集

湖底の休眠卵の採集は 2000 年 11 月 1 日に St. 1 (水深 8.5 m) と St. 2 (水深 6.1 m), St. 3 (水深 4.3 m), St. 4 (水深 1.8 m) において行った。採集はエクマン・バージ採泥器を用いて $2.25 \times 10^{-2} \text{ m}^2$ の範囲の底泥を採取し、目合い 100 μm のナイロンネットを使って泥を振るい落とした。ネット上の残渣をバット上に広げ、実体顕微鏡下で *D. dentifera* の休眠卵の数をカウントした。各定点において休眠卵の採集を 3 回実施し、そのカウントした値の平均値から湖底 1 m^2 あたりの休眠卵数を算出した。

2-2-6 *Daphnia dentifera* 個体群の解析

採集した *D. dentifera* のデータから瞬間的出生率と、瞬間的個体群増殖率を算出した。瞬間的出生率 (b) は以下の式で表される (Paloheimo, 1974)。

$$b = \frac{\ln(E + 1)}{D}$$

ここで E は 1 個体あたりの平均抱卵数、 D は胚の発育期間である。 D の値は Hanazato and Yasuno (1985) に基づき以下の式で求めた。

$$\ln D = 3.606 - 0.282 (\ln T)^2$$

但し T は採集時における採集地点における全層の水温 ($^{\circ}\text{C}$) の平均値である。瞬間的個体群増加率 r は以下の式を用いて算出した。

$$r = \frac{(\ln N_{t+1} - \ln N_t)}{\Delta t}$$

N_t および N_{t+1} はサンプリング時 t 日と $t+1$ 日 (次の採集日) おける個体群密度である。

2-2-7 休眠卵から孵化した個体数の推定

孵化トラップによる結果と池の面積から耐久卵から孵化した個体の数を推定した。まず孵化トラップから求めた 1 m^2 あたりの孵化数とその池全体の平均的な孵化数であると仮定した。そしてその孵化数と池の面積との積を耐久卵から孵化した個体数とした。またその面積について、孵化トラップ内で孵化が見られなかった水深の部分は全体の面積から除いて考えた。なお水深ごとの面積は田中, 上野 (1954) の図を使って求めた。

$$H_n = F_n \times (S - S_a)$$

但し、 H_n は n 週目において耐久卵から孵化した個体の数を、 F_n は n 週目における孵化トラップの結果から求めた 1 m^2 あたりの *Daphnia* の個体数を示す。また、 S は白駒池の面積を、 S_a は孵化がみられなかった水深の面積を示す。さらに上で求めた H_n を池の容積で割ることによって、 n 週目における耐久卵由来による *Daphnia* 個体群密度 (E_n) を推定した。

$$En = \sum_{i=1}^n \frac{Hi}{V}$$

なお池の容積(V)は沖野ら（1985）の値を使用した。

2-3 結果

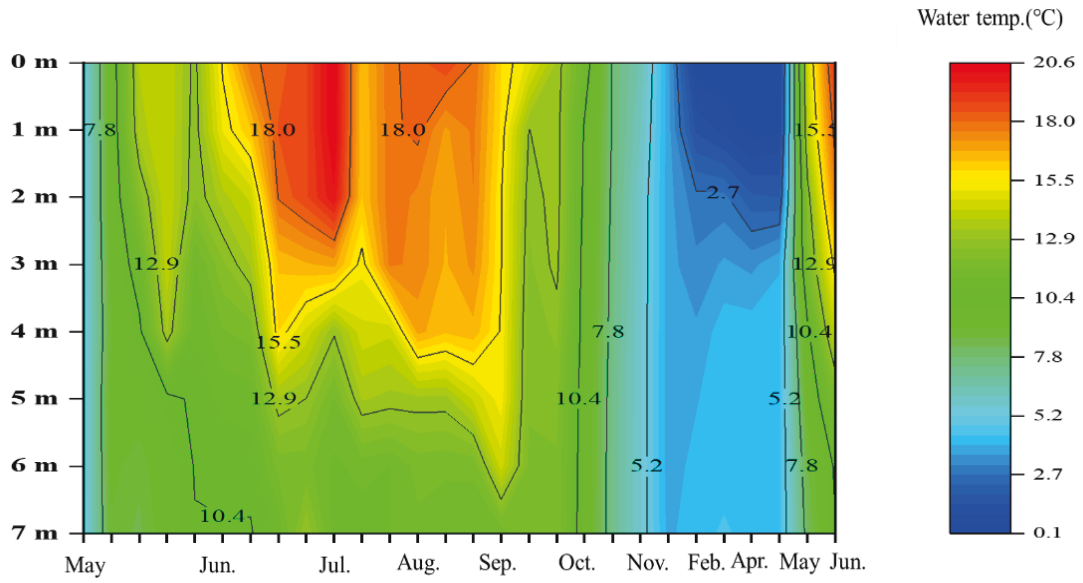
2-3-1 環境要因

1999年5月から2000年6月における各水深における水温の季節変化を図2-5に示す。1999年5月初旬の解氷より7月初旬までは全層にわたって水温が上昇した。その後気温の上昇に伴って表層付近で水温が高くなり、8月5日には最高の20.6°Cに達した。一方、8月においても水深4m以深は13°C以下であり、水深4m前後に水温躍層の形成が見られた。10月初旬になると温度成層は壊れて再び全層が均一な水温となり、11月中旬の結氷に至った。全面結氷下の2000年2月においては、水深の浅い湖水の方が深い湖水より水温が低いといういわゆる逆成層が形成され、氷の直下は0.2°Cなのに対し4m以深では4°C前後の水温を保っていた。解氷直前の5月上旬になると、水深2mの水温が4月上旬に比べて1°C程低下したのをはじめ、水深1m、3mにおいて若干の水温低下がみられ、その後解氷に至った。解氷後は1999年同様に全層均一に水温が上昇していくのが確認された。

2006年は解氷が5月下旬と遅かったものの、その後は全層に渡って水温が上

昇し、8月27日には最高の20.45℃に達した。1999年同様に7月中旬より9月末まで温度成層が形成され、水深4m前後に水温躍層が確認された。

a)1999-2000



b)2006

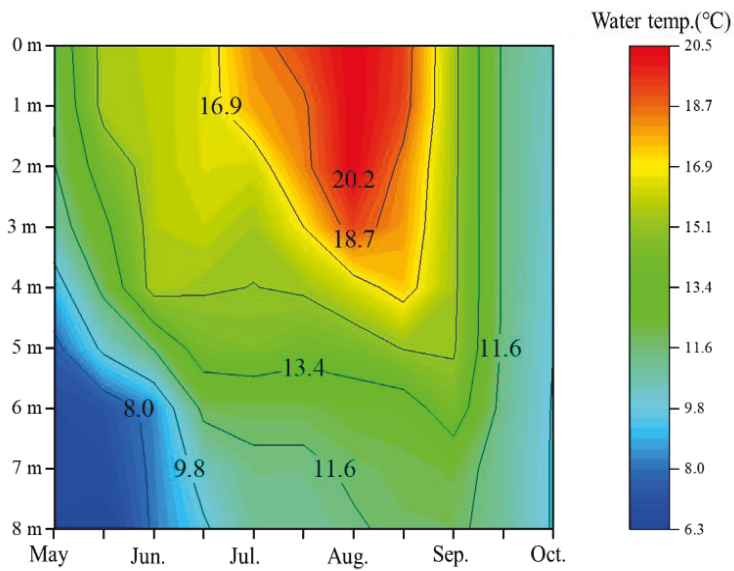


図 2-5 各水深における水温の季節変化

a) 1999-2000 年

b) 2006 年

2004年10月～2006年5月における水温ロガーによる測定結果を図2-6に示す。2004～2005年、2005～2006年ともに結氷時に急激な水温低下が観測され、一時的に1～2℃に達した。その後、2005～2006年は15日で4℃まで上昇したが、2004～2005年では4℃まで上昇するのに45日を要した。一方、解氷時に水温低下はほとんどみられなかった。

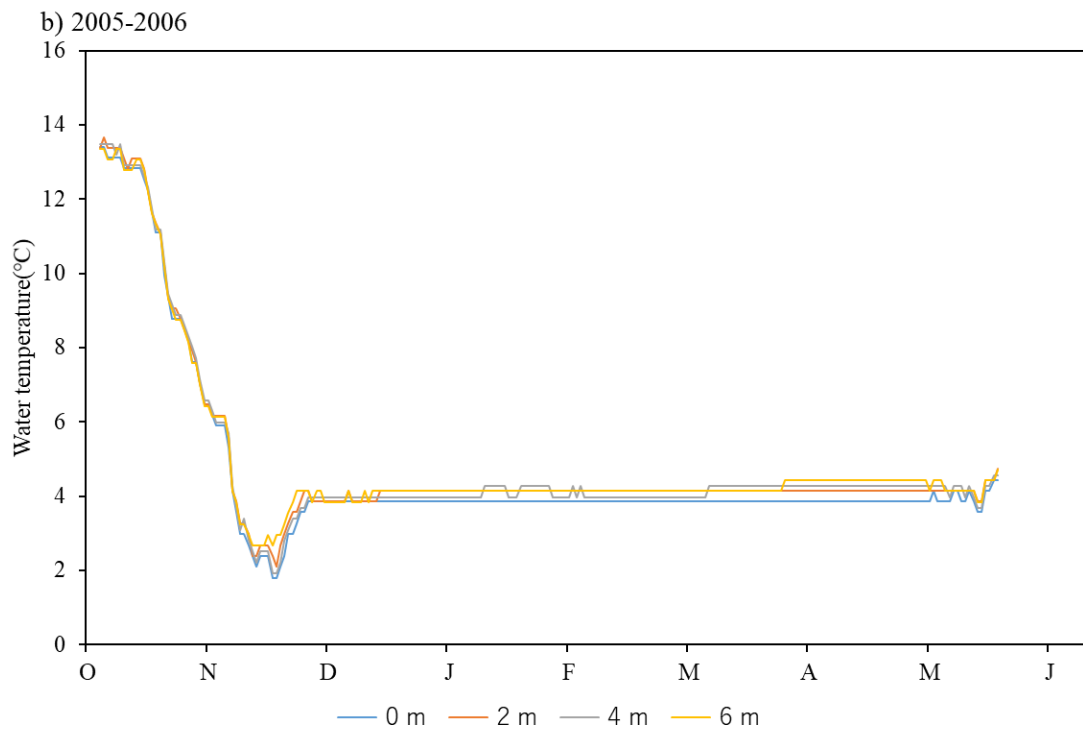
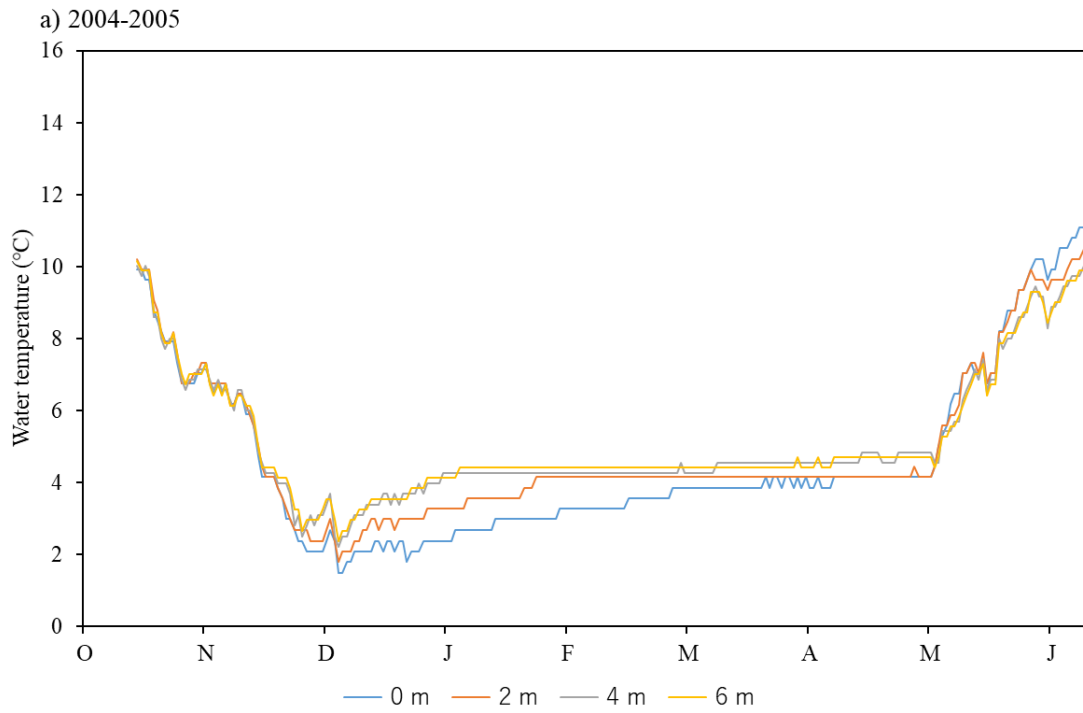


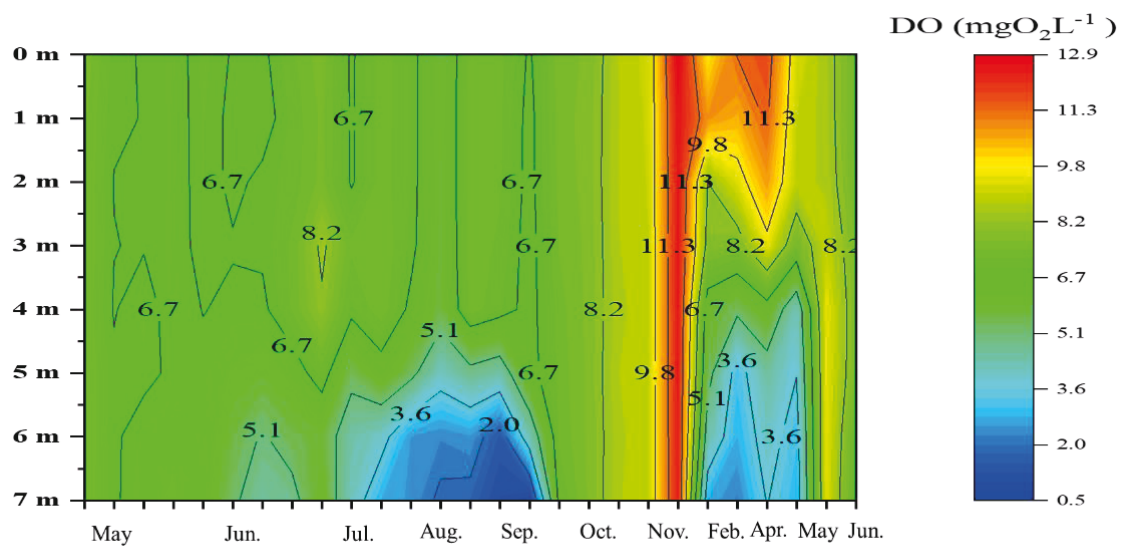
図 2-6 水温ロガーによる各水深における水温の変化

a) 2004-2005 年

b) 2005-2006 年

溶存酸素濃度の結果を図 2-7 に示す。8~9 月にかけては表層では $5\sim 8 \text{ mg O}^2 \text{ L}^{-1}$ であったが、底層付近で $3 \text{ mg O}^2 \text{ L}^{-1}$ 以下の貧酸素層がみられた。結氷下では 2 月に水深 7 m 層，4 月には水深 6 m 以深で貧酸素層がみられた。結氷下における貧酸素層は 5 月の解氷により消失した。

a) 1999-2000



b) 2006

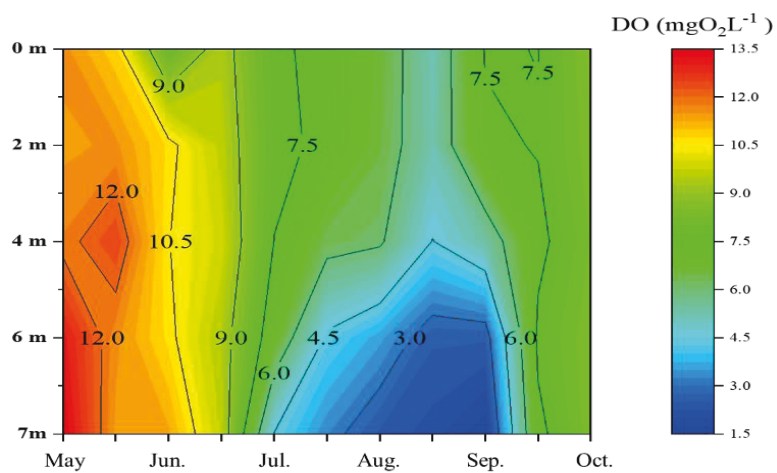


図 2-7 各水深における DO の変化

a) 1999-2000 年

b) 2006 年

pHの結果を表 2-1 で示す。春から秋にかけては 5 前後，結氷期間中は 6 前後であった。

クロロフィル-a 濃度の結果を表 2-1 で示す。クロロフィル-a 濃度は，解氷直後より上昇し，8 月には $2.06 \mu\text{g L}^{-1}$ に達するが，その後は減少し，結氷期間中である 2~3 月に $0.19\sim 0.25 \mu\text{g L}^{-1}$ と最も低くなった。

表 2-1 白駒池における pH, クロロフィル a 濃度の季節変化
(1999-2000, 2006)

1999															
	10 May	20 May	28 May	3 Jun.	8 Jun.	17 Jun.	1 Jul.	8 Jul	15 Jul.	22 Jul.	29 Jul.	5 Aug.	17 Aug.	27 Aug.	2 Sep.
pH															
LC 0 m	5.05	5.53	4.66	4.72	4.75	5.49	4.2	4.51	4.47	5.51	5.31	4.74	4.52	-	4.81
LC 2 m	5.46	5.55	4.59	4.97	4.83	5.48	4.53	4.56	4.31	5.39	5.4	4.94	4.5	4.36	5.33
LC 4 m	5.44	5.48	4.58	5.00	4.67	-	4.41	4.53	4.28	5.31	4.32	4.88	4.45	4.45	5.4
LC 6 m	5.44	5.45	4.04	4.61	4.75	-	4.6	4.37	4.37	5.19	4.37	4.72	4.31	4.4	5.1
LC 7 m	5.45	5.49	4.65	-	-	-	-	4.41	4.36	5.09	4.91	5.06	4.67	4.67	5.04
Chlorophyll-a concentrations ($\mu\text{g L}^{-1}$)															
LC 0 m	0.93	-	0.97	-	0.84	-	0.47	-	0.90	-	-	1.36	-	2.15	-
LC 2 m	0.85	-	0.76	-	0.62	-	0.64	-	1.14	-	-	0.89	-	0.76	-
LC 4 m	1.16	-	0.51	-	0.87	-	0.70	-	1.42	-	-	1.69	-	1.51	-
LC 6 m	1.03	-	0.65	-	0.90	-	0.77	-	1.04	-	-	2.34	-	2.57	-
LC 7 m	0.88	-	1.05	-	1.99	-	0.68	-	1.13	-	-	2.29	-	3.30	-

1999																2000					
	9 Sep.	20 Sep.	29 Sep.	12 Oct.	14 Oct.	21 Oct.	30 Oct.	6 Nov.	18 Nov.	7 Feb.	8 Apr.	25 Apr.	2 May	6 Jan.	20 Jul						
pH																					
LC 0 m	4.01	4.9	4.93	4.56	5.22	-	4.63	4.87	4.65	6.64	5.4	6.98	6	-	4.8						
LC 2 m	4.57	5.59	5.3	4.4	5.59	-	5.06	5.7	5.73	6.06	5.3	5.1	6	-	5.05						
LC 4 m	4	5.49	5.3	4.67	5.47	-	5.47	5.38	5.83	5.76	5.2	4.95	5.18	-	5.18						
LC 6 m	4.08	5.33	5.17	4.69	5.24	-	5.15	5.05	5.78	5.67	5	5.15	4.88	-	5.18						
LC 7 m	4.27	5.32	5.13	4.6	5.26	-	5.42	5.21	5.77	5.62	5	4.89	4.77	-	5.14						
Chlorophyll-a concentrations ($\mu\text{g L}^{-1}$)																					
LC 0 m	0.66	-	0.57	-	1.12	-	1.03	0.83	0.67	0.21	0.14	0.46	0.74	0.83	1.03						
LC 2 m	0.67	-	0.96	-	0.71	-	0.83	0.80	0.76	0.25	0.21	0.34	0.98	1.16	1.36						
LC 4 m	1.04	-	0.88	-	1.04	-	0.96	1.00	1.03	0.13	0.11	0.33	1.07	1.02	2.16						
LC 6 m	1.33	-	2.83	-	0.87	-	0.90	0.95	0.97	0.18	0.16	0.26	0.98	0.90	1.96						
LC 7 m	1.61	-	4.26	-	0.75	-	0.73	0.71	0.69	0.19	0.26	0.19	0.76	0.68	2.55						

2006												
	20 May	3 Jun.	18 Jun.	1 Jul.	17 Jul	31 Jul.	10 Aug.	27 Aug.	9 Sep.	23 Sep.	10 Oct.	23 Oct.
pH												
LC 0 m	5.40	5.79	5.53	5.47	5.77	5.49	5.62	5.61	5.44	5.79	5.76	5.72
LC 2 m	5.21	5.82	5.53	5.55	5.82	5.50	5.66	5.64	5.75	5.77	5.76	5.78
LC 4 m	5.52	5.75	5.49	5.52	5.52	5.43	5.28	5.42	5.59	5.65	5.55	5.61
LC 6 m	5.44	5.44	5.28	5.42	5.25	5.58	5.26	5.29	5.31	5.52	5.45	5.63
LC 7 m	-	5.38	5.38	5.46	5.27	5.56	5.52	5.25	5.36	5.38	5.44	5.71
Chlorophyll-a concentrations ($\mu\text{g L}^{-1}$)												
LC 0 m	0.32	1.53	1.89	1.32	0.96	1.51	1.86	2.15	1.57	1.32	1.11	0.81
LC 2 m	0.84	1.37	1.92	1.22	1.00	1.66	1.95	2.35	1.55	1.33	0.96	0.95
LC 4 m	0.82	1.62	1.42	1.12	1.00	1.34	1.89	2.53	1.12	1.62	0.92	1.00
LC 6 m	0.81	1.51	1.22	1.22	1.13	1.62	1.95	2.43	1.69	1.66	0.93	0.82
LC 7 m	0.71	1.36	1.62	1.42	0.95	1.82	1.88	2.13	1.67	1.37	1.02	0.72

懸濁態有機炭素（POC）量の結果は図 2-8 で示す。懸濁態有機炭素量は、1999 年 11 月は全層を通じてほぼ 0.4 mg C L^{-1} であった。また、結氷中の 2000 年 2 月では全層で減少傾向がみられ、 0.35 mg C L^{-1} 前後であった。

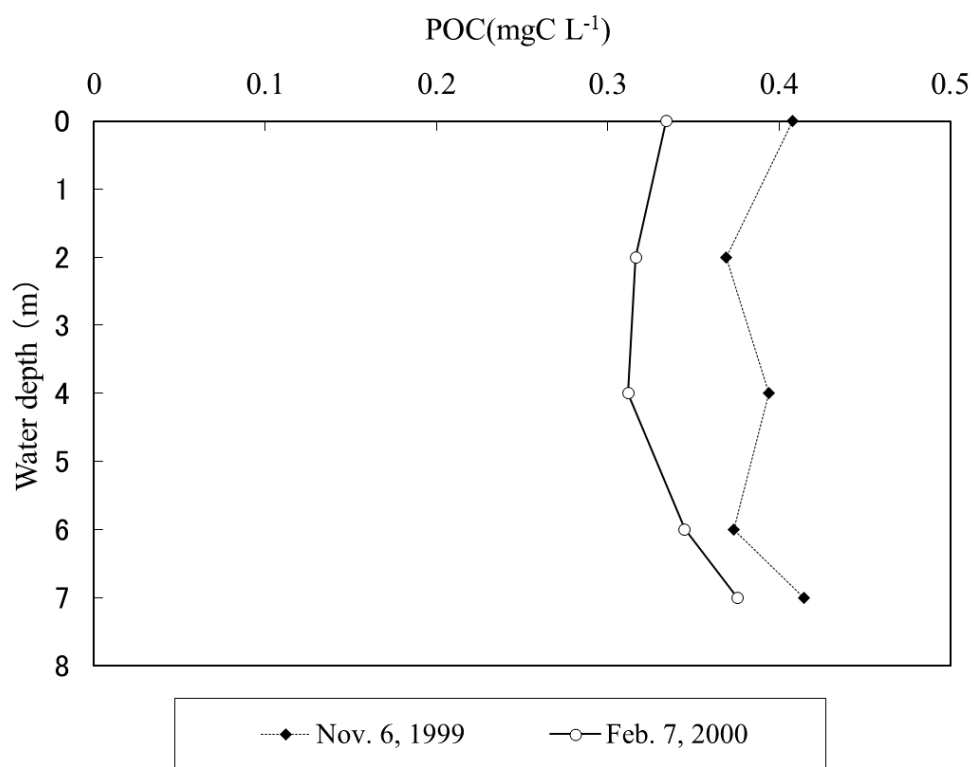


図 2-8 白駒池における POC (1999-2000)

2-3-2 採集された動物プランクトン

調査期間中に得られた動物プランクトンおよび無脊椎動物は 10 種で、甲殻類 4 種 (*Daphnia dentifera*, *Acanthodiaptomus pacificus*, *Alona affinis*, *Chydorus sphaericus*), ワムシ類 2 種 (*Polyarthra* sp., *Keratella quadrata*), 昆虫類 2 種 (*Chaoborus* sp., *Enallagma boreale circulatum*), ダニ類 2 種 (*Piona calnea*, *Arrenurus* sp.) であった。このうち年間を通して豊富なのは *D. dentifera* と *A. pacificus* であった。

2-3-3 *Daphnia dentifera* 個体群

D. dentifera の個体群密度を図 2-9 で示す。1999~2000 年, 2006 年ともに, 解氷直後より個体群密度は増加し, 6 月~7 月はじめに個体群密度は 18.3~23.3 ind. L⁻¹ に達した。その後夏季に向け減少するが再び 9 月~10 月にかけて増加し, 8.1~19.5 ind. L⁻¹ に達した。2006 年には 8 月上旬にもピークがあり, 11.7 ind. L⁻¹ に達した。10 月中旬以降は急激に減少し 11 月には 1.1~2.3 ind. L⁻¹ となった。結氷下で生息する自由遊泳個体は, 2000 年は 2 月に 0.12 ind. L⁻¹ で確認できたが 4 月には確認できなかった。

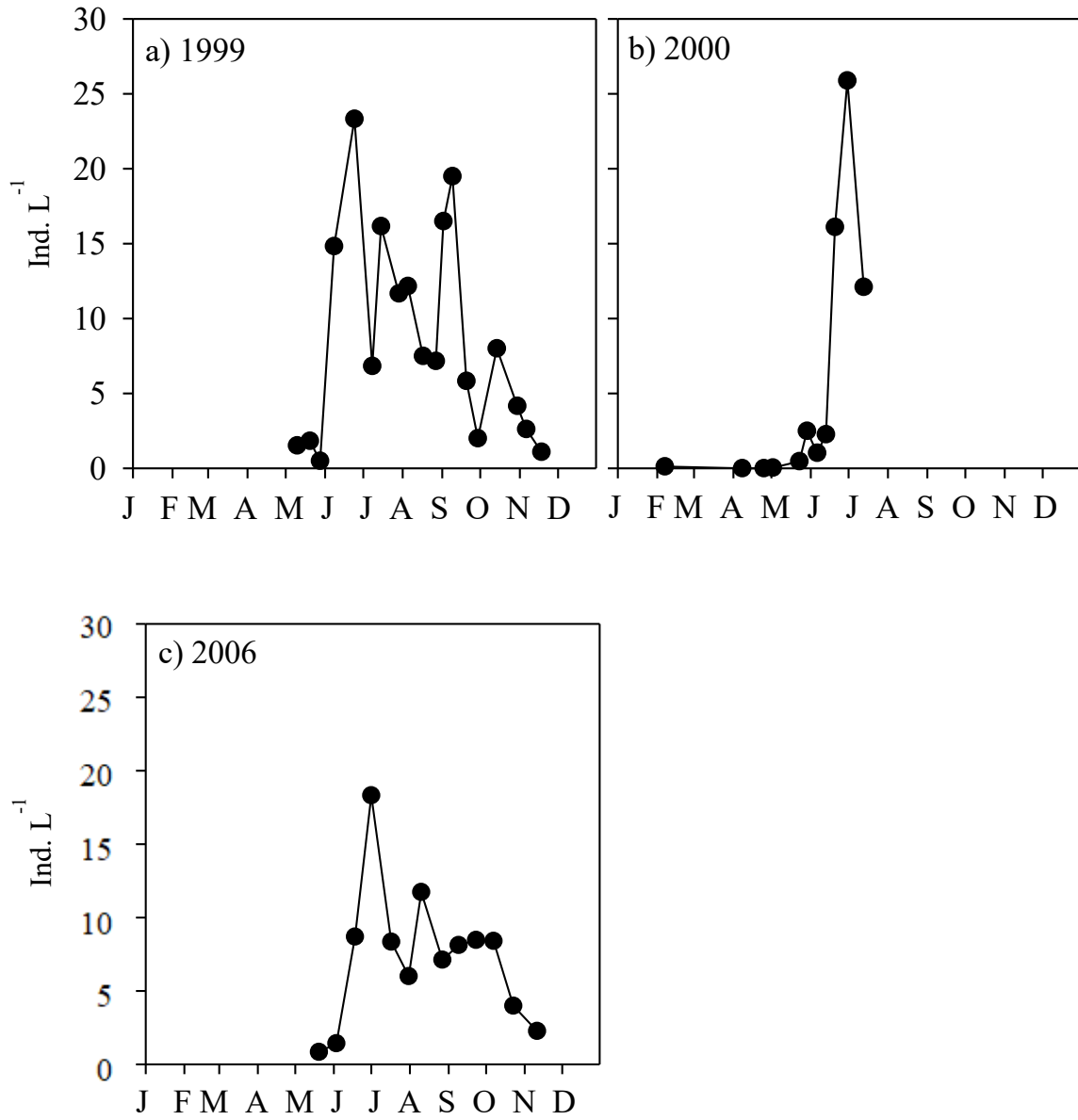


図 2-9 白駒池における *Daphnia dentifera* の個体群密度
 a) 1999 年 b) 2000 年 c) 2006 年

それぞれの時期に採集した *D. dentifera* 個体の体長を図 2-10 に示す。1999 年では解氷直後の 5 月上旬から幼体を中心に確認され、以降 5 月末にかけて順次体長が大きくなる様子が確認できた。5 月末から体長 2 mm を越える大型個体が確認されたが 6 月下旬にはみられなくなり、以降翌年の 5 月末までみられなかった。6 月初頭に再び幼体の個体群密度が高くなり、以降は秋にかけて何度か幼体が多い時期があり、繰り返し単為生殖をしている様子が確認できた。11 月中旬までは成体・幼体ともにみられるが、結氷期間中の 2000 年 2 月になると 1.4~1.6 mm の成体のみが確認できた。その後、4 月には確認できなかったが、解氷直前の 5 月 2 日には 1.2~1.4 mm の成体ならびに幼体を確認できた。解氷直後の 5 月末には幼体から成体まで様々な体長の個体が多くみられるようになった。5 月末から 6 月初頭にかけては 1999 年と同様に幼体が多くみられた。

2006 年は 5 月下旬に採集したものでは幼体が多く観察されたが、その後 6 月初めになるとそれが成長し成体のみが観察された。6 月中旬にはまた幼体の割合が高くなるため、以降再生産を繰り返していると考えられる。10 月になると幼体の割合が少なくなり、11 月中旬には成体のみとなった。また、成体でも体長 1.8 mm 以上の大型個体が見られるようになった。

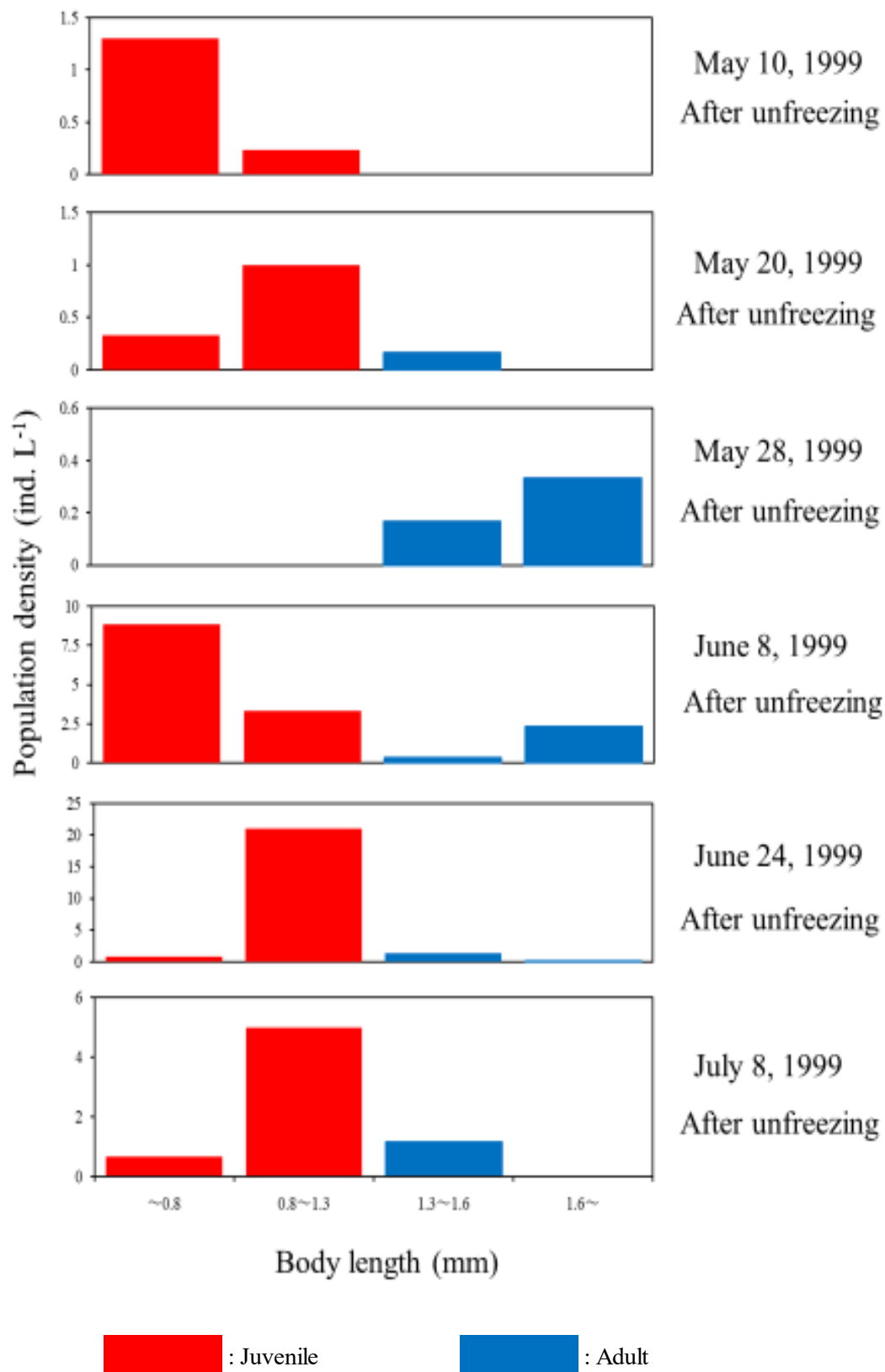


図 2-10a 白駒池における *Daphnia dentifera* 個体群の体長組成 (1999 年)

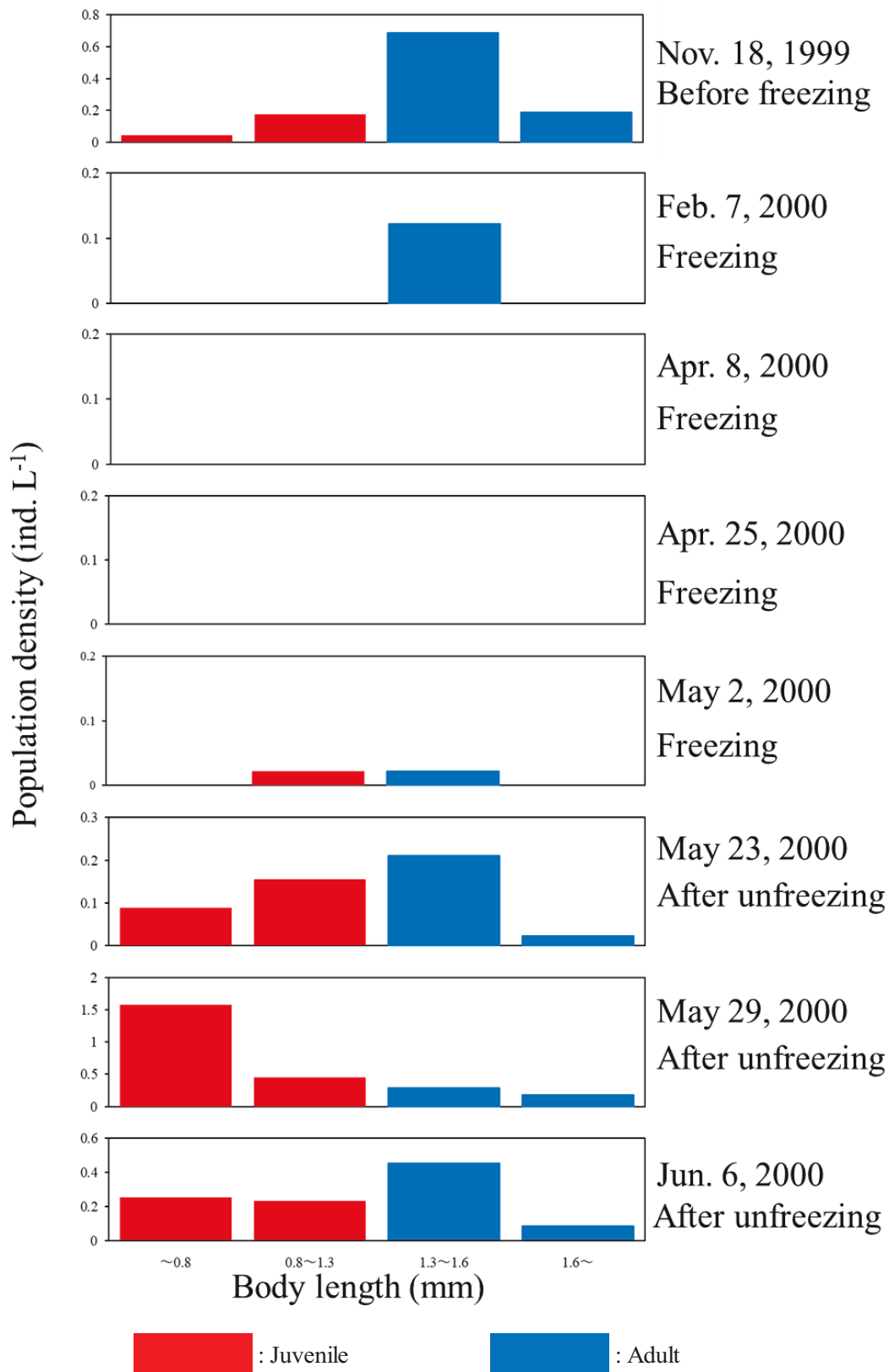


図 2-10b 白駒池における *Daphnia dentifera* 個体群の体長組成 (2000 年)

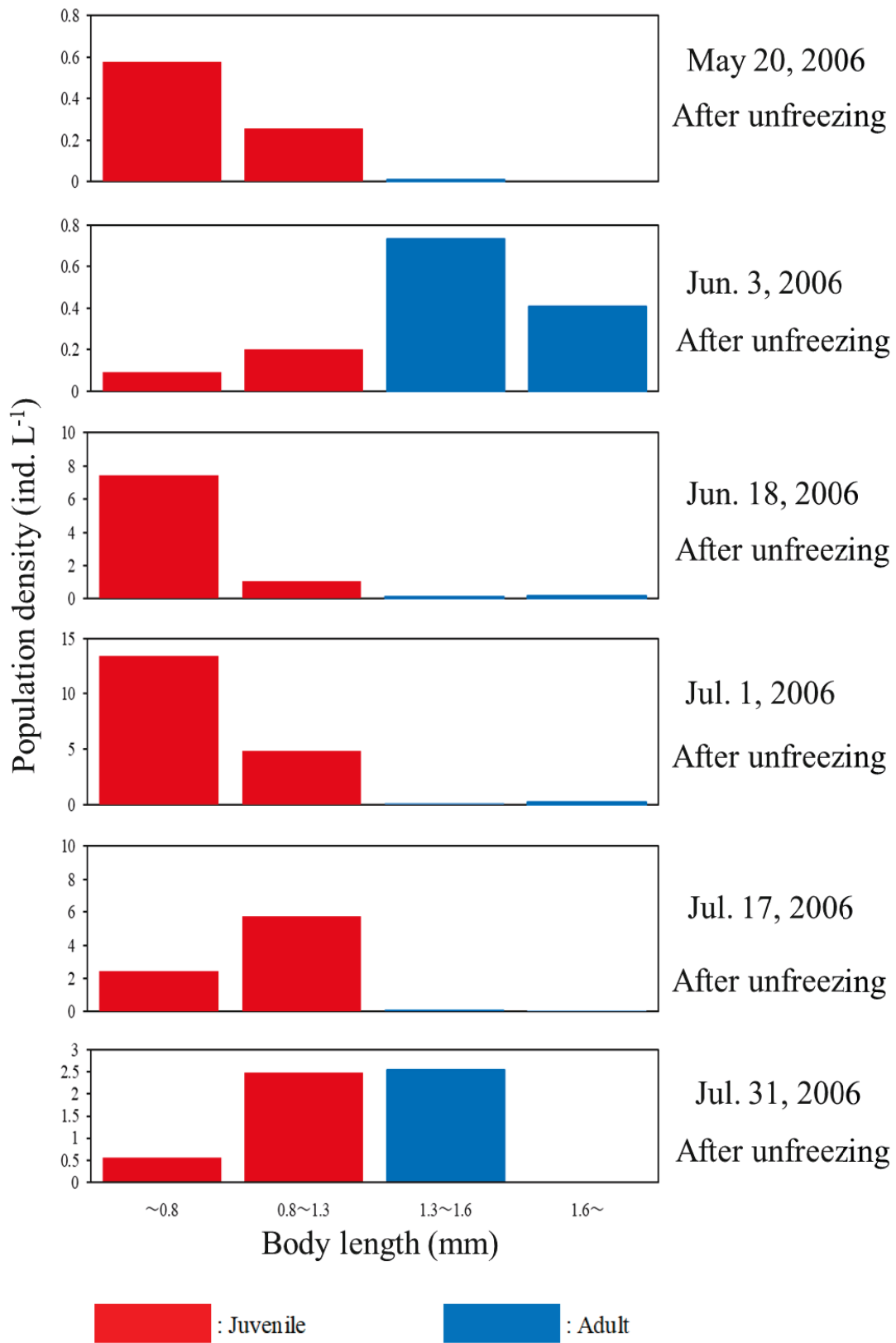
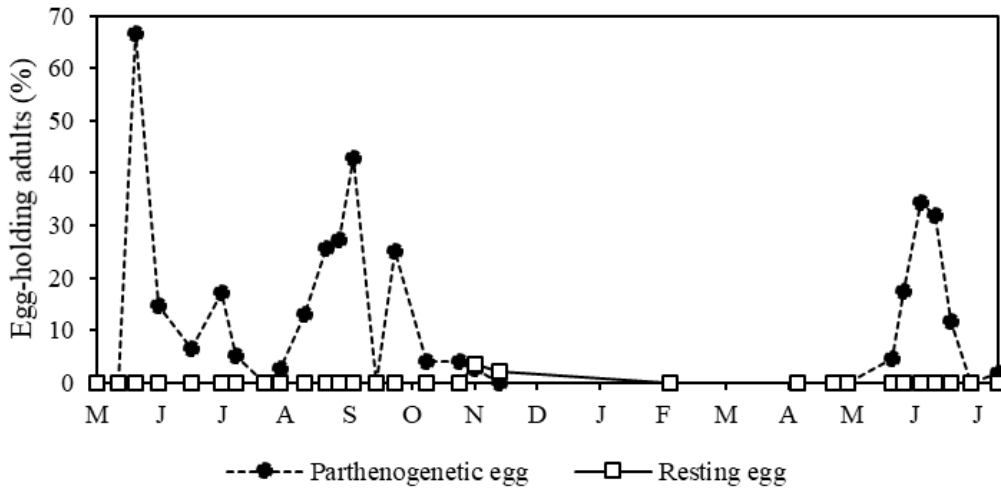


図 2-10c 白駒池における *Daphnia dentifera* 個体群の体長組成 (2006 年)

抱卵率を図 2-11 で示す。白駒池の *D. dentifera* では体長 1.3 mm 以上の個体で抱卵が確認された。単為生殖卵の抱卵率は、6 月~11 月にかけて 3~4 回高い値を示すことがあり、単為生殖を繰り返し行っている様子が確認できた。11 月になると休眠卵の抱卵が確認されたが、いずれの年も 2.6~3.9 % 程度であり、休眠卵を産生する個体は少なかった。結氷期間中に単為生殖卵ならびに休眠卵を抱卵している個体は確認できなかった。2000 年は解氷直後の 5 月下旬には単為生殖を開始しており、その抱卵率は 4.7 % であった。

2006 年は 5 月 20 日の段階で抱卵個体がわずかに観察され、すでに単為生殖が始まっていることが確認された。以降、6 月にかけて抱卵個体が多くなったが 7 月になると減少し、その後 8 月から 9 月にかけて再び抱卵個体が多くなった。10 月になると休眠卵を抱卵する個体がみられるようになったが、その割合は 5% 未満であった。

a) 1999~2000



b) 2006

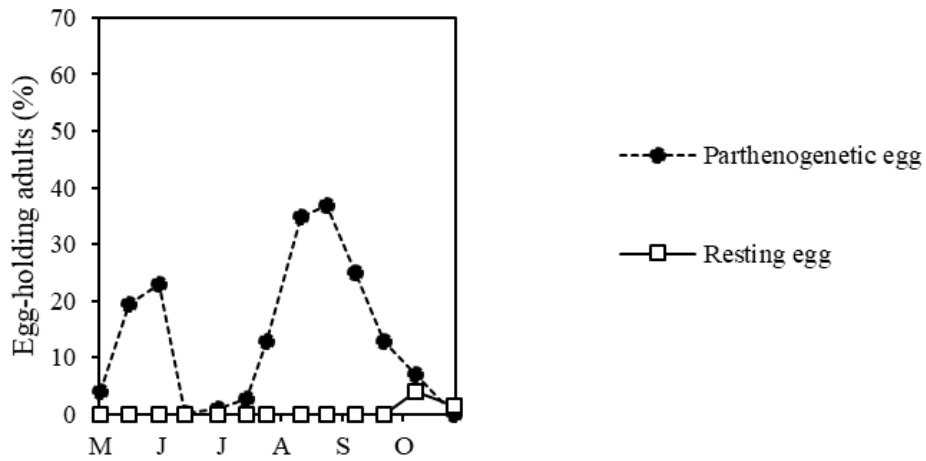


図 2-11 白駒池における *Daphnia dentifera* の抱卵率

a) 1999-2000 年

b) 2006 年

2-3-4 休眠卵からの孵化

孵化トラップで捕獲された *D. dentifera* 個体の個体数を図 2-12 に示す。図では個体数を湖泥表面積 1m² あたりの個体数に換算して示している。まず湖心に設置したトラップから *D. dentifera* 個体は 1 匹も捕獲されなかった。その他トラップ内には *Chaborus*(フサカ)の幼虫が 18 個体採集された。またその際、*Chaborus* 幼虫によって捕食された *D. dentifera* 個体も探したが、確認できなかった。それに対して沿岸部 St. 3 ではトラップを仕掛けた 1999 年 11 月から最初にトラップを引き上げた 5 月 23 日までにトラップに捕獲された *D. dentifera* は 2 個体で、これは 16.5 ind. L⁻¹ に相当した。6 日たった 5 月 29 日の捕獲数は最大の 12 個体に増え、これは 126.4 ind. L⁻¹ に相当した。その後捕獲された個体は順次減少していき、6 月 13 日には 0 個体となった。その他沿岸部 (St. 3) に設置したトラップ内には *Alona costata*, *Alona guttata*, *Chydorus sp.* が観察されたが、*Chaborus* 幼虫は観察されなかった。

2-3-5 休眠卵の分布

湖底の底泥中にある *D. dentifera* 休眠卵の密度を図 2-13 で示す。休眠卵は水深の深いところに多く存在する傾向がみられ、最も多い湖心部では 68,000 個 m⁻²、最も少ない水深 1.8 m でも 13,000 個 m⁻² が採取された。

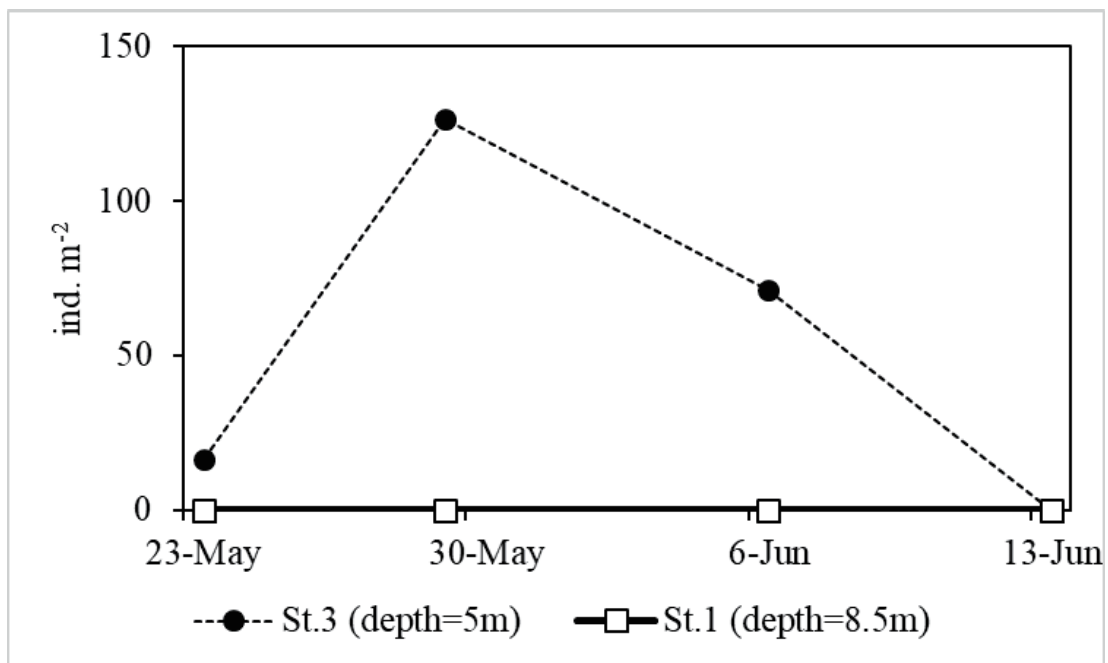


図 2-12 白駒池における孵化トラップの結果 (2000 年)

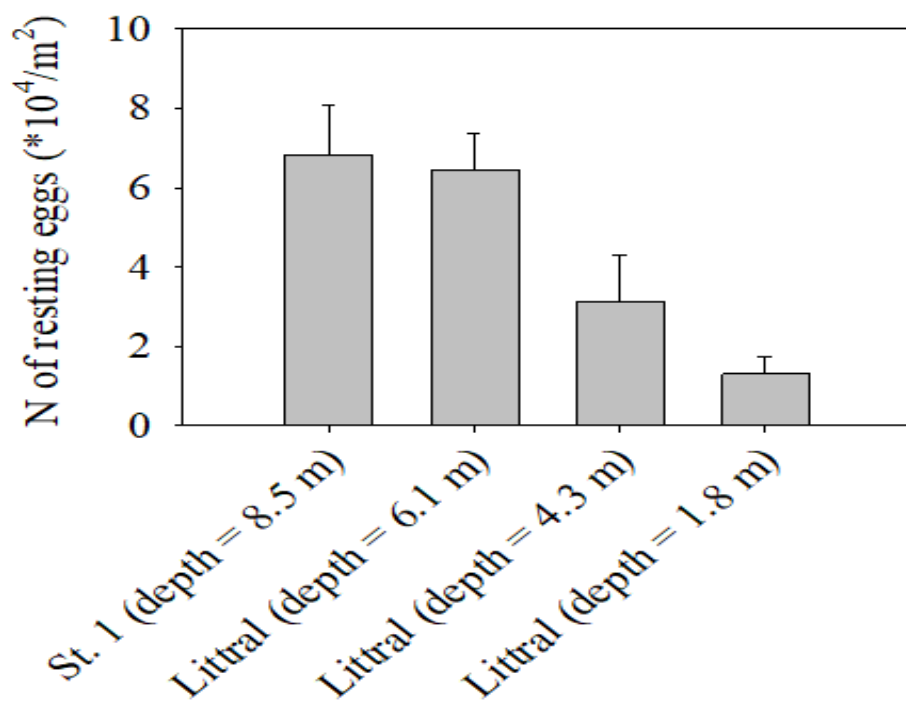


図 2-13 白駒池における *Daphnia dentifera* の休眠卵密度 (2000 年)

2-3-6 *Dapnnia dentifera* 個体群の解析

白駒池の *D. dentifera* 個体群の瞬間的出生率 (b) と瞬間的個体群増加率 (r) の季節変化を図 2-14 に示す。1999 年は b の値は 5 月末に 0.15 とピークに達した。一方、r の値は b の値に同調して増加したが、5 月末には 0.3 に達し、b の値よりも大きくなった。2000 年は b の値は 5 月末より増加し、6 月初旬に 0.1 に達した。一方、同時期の r の値は、b の値に同調して増加したが、6 月中旬には 0.15 に達し、b の値よりも大きくなった。2006 年は b の値は 6 月初旬より増加し 6 月中旬には 0.1 に達した。一方、r の値は 6 月初旬に 0.15 に達し、このときは r の値が b の値よりも大きくなった。

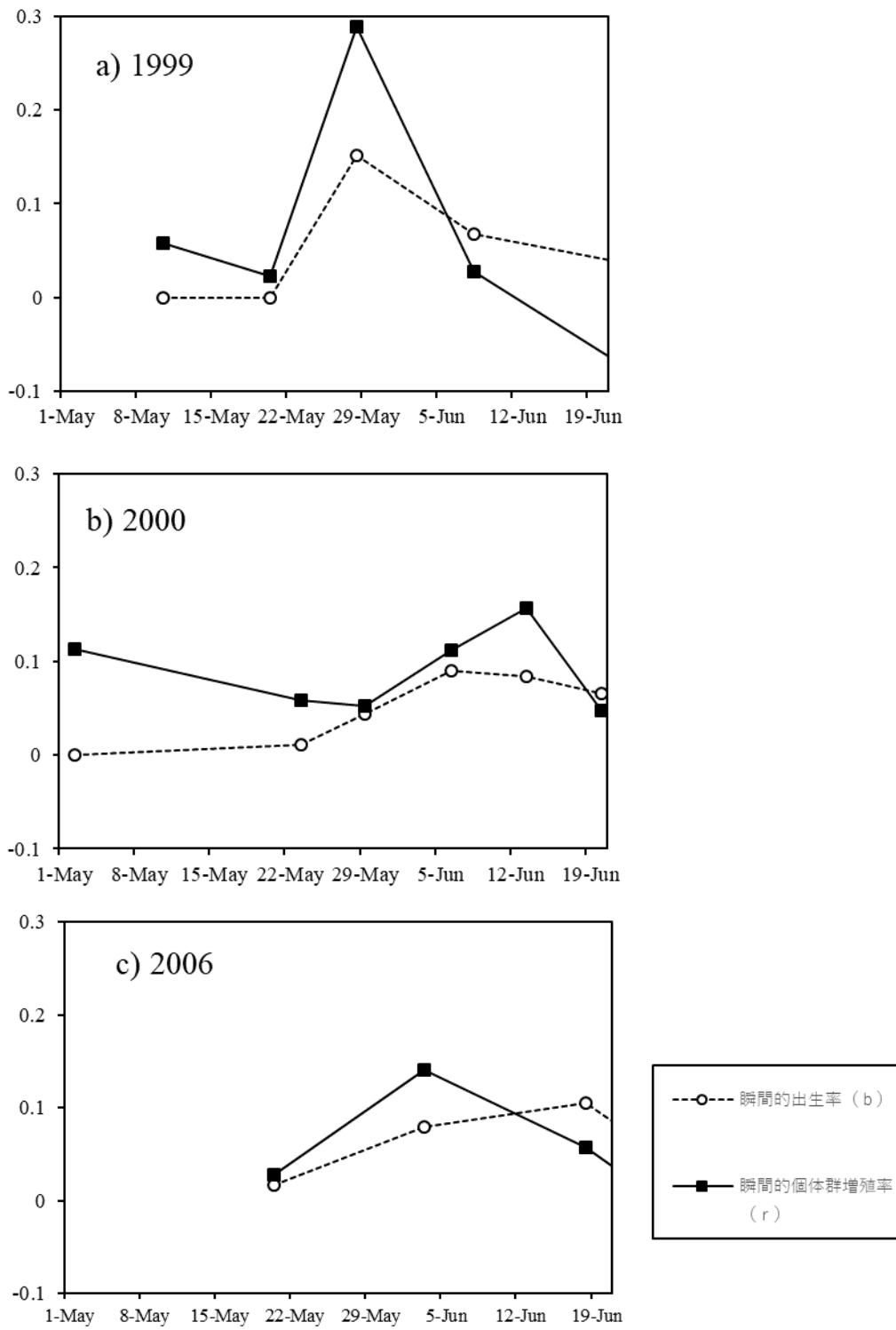


図 2-14 白駒池 *D. dentifera* 個体群の瞬間的出生率と瞬間的個体群増殖率
 a) 1999, b) 2000, c) 2006

2-4 考察

2-4-1 白駒池における *Daphnia dentifera* 個体群の動態

D. dentifera の個体群密度は6月~7月が年間を通して最も高く、18.3~23.3 ind. L⁻¹に達した。その後夏季に向け減少するが再び9月~10月にかけて増加し、8.1~19.5 ind. L⁻¹に達した。しかし体長ならびに抱卵率をみると7月~10月にかけて3~4回幼体の個体群密度が高い時期ならびに抱卵率が高い時期が確認されるため、単為生殖による再生産を何回か繰り返していると考えられる。

10月になると休眠卵を抱卵する個体がみられたが、その後の11月の結氷直前でも抱卵していない個体が多くみられた。門田 (1971) も白駒池の *Daphnia* 個体は休眠卵が極めて少ないことを指摘しており、今回も同様の結果が得られた。また、門田 (1971) は白駒池の *Daphnia* は12月に入ると単為生殖を止め、成体の多くは死滅することなく氷殻下で越冬すると考察しているが、今回は個体群密度が急激に減少する傾向がみられ、冬の水温低下は *D. dentifera* の生存にとって大きなリスクがあることが推察された。

2-4-2 白駒池における *Daphnia dentifera* 個体群の越冬戦略

Daphnia 属の越冬については、これまで水深の深い湖において自由遊泳個体が確認されており、Domos *et al.* (2007) は水深の深い湖では *Daphnia* 属が避難でき

る空間が広いために越冬しやすいと述べている。白駒池は最大水深が 8.5 m とこれまで自由遊泳個体が確認された湖沼と比較して水深が浅い。また、1999 年~2000 年、2004 年~2006 年における結氷下の水温をみると、4 m 以浅では 3°C 前後と低い状態が長期間にわたって継続することを確認された。結氷直前はさらに水温が低下する現象がみられ、全層で 3°C 未満になる日が 8~9 日続くことが確認された。溶存酸素濃度は 2000 年 2 月の水深 7m、2000 年 4 月の水深 6m 以深で貧酸素層が確認され、結氷下で *D. dentifera* が自由遊泳個体で生息可能な水域は限定されていることが示唆された。

門田 (1971)は結氷下の 1 月に採集を行い、自由遊泳個体を確認するとともに、晩秋に休眠卵を抱卵する個体が極めて少ないこと、解氷直後に 1.6 mm 以上の大型個体が採集されたことなどから白駒池の *Daphnia* 属が越冬している可能性があるとし示唆した。今回の調査では結氷下の 2000 年 2 月に低密度の自由遊泳個体を確認していることから、結氷下であっても 3 ヶ月程度は自由遊泳個体の状態で越冬できることが確認できた。しかしその後の 2000 年 4 月の採集では自由遊泳個体は確認できず、解氷する半月前の 2000 年 5 月 2 日になって自由遊泳個体が再び確認できた。この 5 月 2 日に採集した自由遊泳個体であるが、体長が 1.2~1.4 mm であり孵化直後の個体ではないこと、餌が十分にある環境下で行った 4°C の培養実験でも孵化直後の個体が体長 1.2~1.4 mm 程度に成長するためには

約 3~4 か月を要したことから、実際の湖沼ではそれ以上の期間が必要であると
考えられるため、採集された昨秋から越冬した個体であると推察される。門田
(1971)は結氷する際に成体はその多くが氷殻下で越冬すると考察しているが、今
回の 2000 年の調査では氷殻下で確認できた自由遊泳個体群は低密度であった。
これは採集時期が門田 (1971)より 1 ヶ月遅い 2 月であることもあるが、結氷時
には全層で 3 °C未満になる日が 8~9 日続くことが確認されたことから、水温低
下によるリスクは *D. dentifera* 個体は幼体でも成体でも非常に高いことが示唆さ
れる。

結氷した湖沼では *Daphnia* 属の餌が不足する可能性が高いことが指摘されて
おり、*D. hyalina* や *D. hyalina* × *galeata* では餌濃度が低い場合は平均 6 週間、
餌が全くない場合では 2 週間の飢餓に耐えられることが報告されている
(Rellstab & Spaak, 2009)。白駒池の結氷期間は半年近くにも及ぶため、結氷下で
餌濃度が低くなると自由遊泳個体としての越冬は難しいことが予想される。し
かし結氷下の 2 月の白駒池における懸濁態有機炭素 (POC) 量は 0.35 mg C L^{-1} 前
後であったことから餌不足である可能性は低いと考えられ、結氷下の白駒池は
餌環境においては十分に整っている可能性が高い。

白駒池は前述のように水深が浅く水温や溶存酸素濃度から自由遊泳個体とし
て生存可能な水域が限定される環境にあり、必ずしも自由遊泳個体として越冬

しやすい環境ではない。そのため *D. dentifera* 個体群は確実に越冬するために自由遊泳個体と休眠卵での越冬戦略を併用していると考えられる。

2-4-3 白駒池における *Daphnia dentifera* の春の個体群形成

D. dentifera は 2000 年春の解氷直前の 5 月 2 日には体長 1.2~1.4 mm の個体のみが 0.044 ind L⁻¹ 確認されたが、5 月 23 日の解氷直後には 0.40~1.6 mm の成体ならびに幼体が 0.48 ind L⁻¹ 確認され、再生産されたと思われる幼体を確認されたとともに個体群密度が約 11 倍に増加した。このことから解氷前に *D. dentifera* の再生産が既に開始されたと考えられる。一方、孵化トラップではの結果から 2000 年の白駒池における休眠卵からの孵化は解氷直後の 5 月 23 日にはほとんどみられず、その後の 5 月末から 6 月初旬に行われたと推察される。よって 5 月 2 日に確認された個体は越冬個体であると考えられ、さらに解氷時における再生産が休眠卵からの孵化によるとは考えにくい。また、白駒池の *D. dentifera* 個体の抱卵個体の中で最も小さな個体は体長 1.3 mm であった。5 月 2 日に確認された個体は体長 1.2~1.4 mm であったため、単為生殖を行うことができる体長サイズである。以上のことから解氷時における再生産は、休眠卵からの孵化ではなく越冬個体による単為生殖であった可能性が高いと考えられる。

2000 年 6 月 8 日に 0.8 mm 以下の幼体が増加したが、休眠卵からの孵化のピーク

である 5 月末にはこの時期は孵化トラップからの孵化のピークと重なるため、越冬個体による単為生殖の他に休眠卵由来の個体も加わった値だと考えられる。しかし孵化トラップから孵化が確認された個体は最大でも 120 ind. m⁻² であり個体群密度を大きく増加させるほどの量ではない。一方、単為生殖卵の抱卵率をみると 14.6~66.7 % と高い値を示しており、6 月 8 日の個体群密度の増加には単為生殖由来個体の割合が大きいことが示唆される。また、体長 2.0 mm 以上の大型個体は 1999 年、2000 年ともに 5 月下旬より 6 月上旬にかけてのみ確認され、6 月下旬以降は体長 1.8 mm 以下の成熟個体のみになった。越冬した自由遊泳個体は、環境が良くなった時期からいち早く単為生殖を開始して春の個体群形成に貢献し、6 月中旬には死滅したとみられる。

第3章 多雪地帯に位置する仙人池における *Daphnia rosea* の越冬と春の個体群形成について

3-1 はじめに

新潟県妙高市にある仙人池（北緯 36°51'13.544”， 東経 138°138'35.154”）は上信越高原国立公園妙高山の南麓，標高約 1,360 m の地点に位置する天然湖であり（図 3-1, 3-2），最大水深 6.8m，池の中での湧水は無く，融雪水と雨水や浅い伏流水によって涵養されていると考えられている（小島, 1986）。池の周囲はミズナラの天然林によって囲まれ，湖底には大量の落ち葉が堆積している。冬季には 4 m を越える積雪があり，雪で池全体が覆われてしまう。水収支は降雨・降雪で維持されていると思われ，流入流出河川ないし沢はない（帆苺・安部, 2008 ; 帆苺, 2010）。仙人池に関する報告としては，小島 (1986) が仙人池の水質を測定して大まかな湖盆図を作成している。第二次世界大戦直後に何度か魚類の放流を行ったが，定着はしなかったらしい。動物プランクトンでは *Daphnia rozea* が高密度で生息している（帆苺・安部, 2008 ; 帆苺, 2010）。

冬季間に多量の積雪がある池におけるダフニアの個体群動態を把握するとともに，越冬状態，さらに春の個体群形成に関して調べるために仙人池で調査を行った。

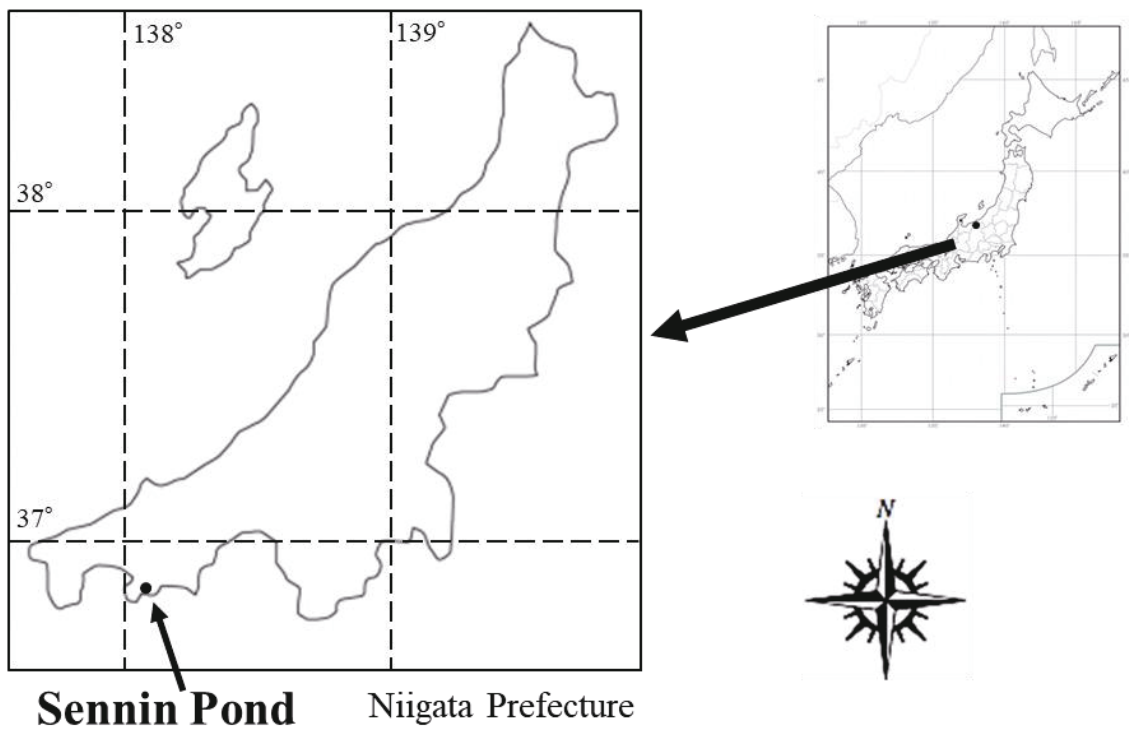


図 3-1 仙人池の場所



2008年4月26日



2010年6月22日

図 3-2 仙人池の写真
(上 : 2008 年 4 月 26 日, 下 : 2010 年 6 月 22 日)

3-2 方法

3-2-1 面積の測定ならびに湖盆図の作成

2005年8月に全地球測位システム(GPS)(ポケナビ mini, EMPEX)を用いて池の外周306地点の測量を行い、得られた緯度・経度からおおよその面積を測定した。また、GPSと測深機(ポータブル超音波測深機 PS-7, HONDEX)を用いて湖内31ヶ所で測深を行い、湖盆図を作成した。

3-2-2 環境要因の測定

サンプリングは2004年5月から2010年11月にかけて65回実施した(2004年2回, 2005年8回, 2006年13回, 2007年12回, 2008年11回, 2009年10回, 2010年9回)。

水温と溶存酸素濃度は、溶存酸素メーター(HQ30d, 蛍光式溶存酸素メーター, HACH)を用いて測定し、2004年から2007年は沿岸のみ、2008年から2010年は沿岸(St.1)と最深部(St.2)で測定を行った。St.2では1mおきに測定を行った。

pHはpHメーター(pHメーター, 堀場製作所)を用いて測定した。2004年～2007年はSt.1で、2008年から2010年はSt.1とSt.2で測定を行った。St.2では2mおきに測定を行った。

3-2-3 動物プランクトンの採集および計測

動物プランクトンの採集は、2004年～2007年は St. 1 の沿岸から NXXX25 (メッシュサイズ 41 μm , 離合社) のプランクトンネットを沖に向かって投げ、10m 水平曳きを行うことで得た。2008年～2010年は St. 2 にてバンドーン式採水器を使って水深 0m, 2m, 4m, 6m, の湖水をそれぞれ 18L 採水し、その湖水を NXXX25 (メッシュサイズ 41 μm , 離合社) のプランクトンネットを用いて濾過濃縮することによって行った。得られたサンプルは直ちにシュガーホルマリンで固定し、光学顕微鏡下で種の同定と体長測定、計数を行い、体長ごとの湖水 1L あたりの個体群密度を求めた。

3-2-4 *Daphnia* 個体群の解析

採集した *Daphnia* 個体群のデータから瞬間的出生率と、瞬間的個体群増殖率を算出した。瞬間的出生率 (b) は以下の式で表される (Paloheimo, 1974)。

$$b = \frac{\ln(E + 1)}{D}$$

ここで E は 1 個体あたりの平均抱卵数、 D は胚の発育期間である。 D の値は Hanazato and Yasuno (1985) に基づき以下の式で求めた。

$$\ln D = 3.606 - 0.282 (\ln T)^2$$

但し T は採集時における採集地点における全層の水温の平均値である。瞬間的

個体群増加率 r は以下の式を用いて算出した。

$$r = \frac{(\ln N_{t+1} - \ln N_t)}{\Delta t}$$

N_t および N_{t+1} はサンプリング時 t 日と $t+1$ 日 (次の採集日) おける個体群密度である。

3-3 結果

3-3-1 仙人池の概要

GPS による測量と超音波測深機による測深の 2005 年 8 月に行った結果、仙人池の最大水深は 6.1 m であった。また、仙人池の汀線 306 か所の GPS による測量を 2007 年 11 月 1 日に行った。その測量の結果から面積を 2.53253 ha と算出し、測深の結果と合わせて湖盆図を作成した (図 3-3)。水収支は小島 (1986) にあるように降雨・降雪で維持されていると思われ、流入流出河川はなかった。しかし仙人池はその 400 m 南方に流れる関川左岸の崖上に位置しており、降雨時などに池の南側で湖水が流出する音が聞こえるため、池の南側地下に流出口がある可能性がある。冬季は 4m を越える積雪によって池全体が雪に覆われ、今回の調査でも 2007 年 5 月 13 日、2008 年 5 月 17 日、2009 年 5 月 9 日、2010 年 5 月 12 日のサンプリング時は沿岸の一部を除きシャーベット状の雪に覆われていた。

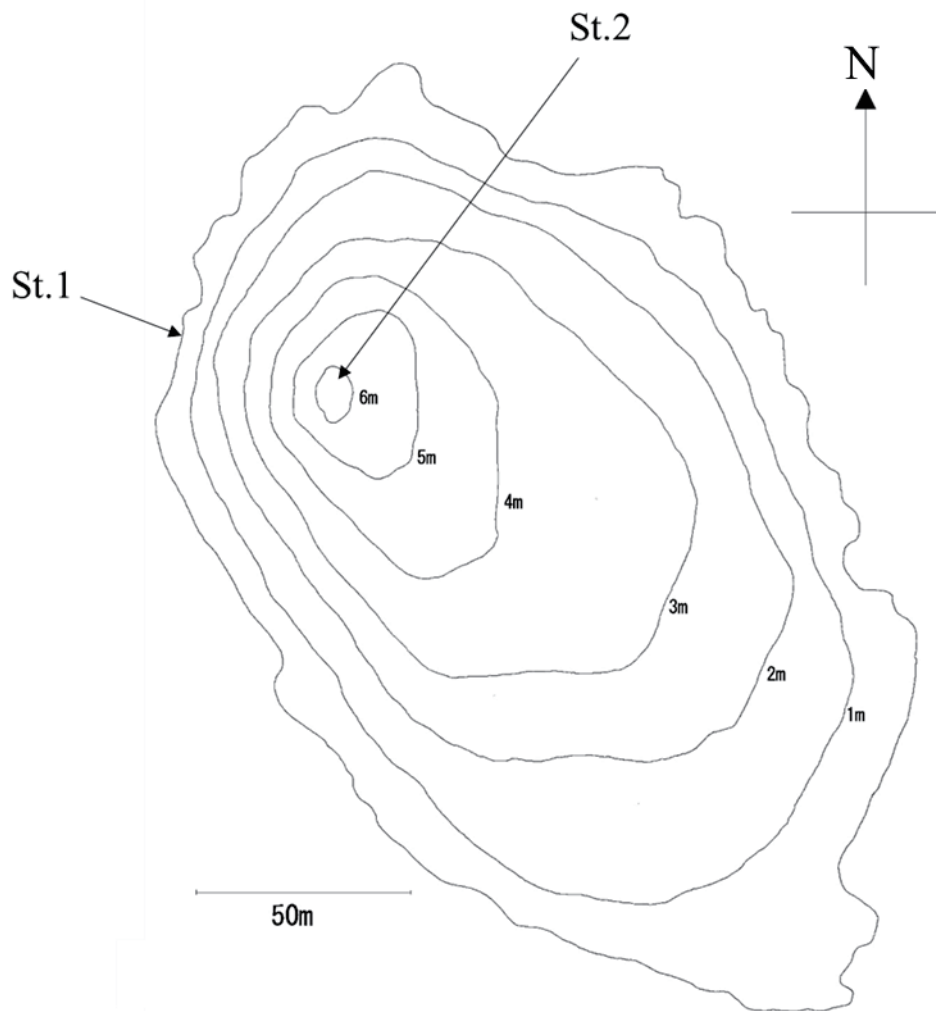


図 3-3 仙人池の湖盆図

Daphnia 以外の生物としては、フサカ幼虫が多くみられ、ヒトスジシマ蚊も池の周囲で多くみられた。約 50 年前に放流したという魚類の姿は確認できなかった。

3-3-2 環境要因

2008 年から 2009 年における水温の変化を図 3-4 に示す。沿岸である St.1 の水温は 0.3~27.4°C の間に収まった。湖上の雪が解けていなかった 2008 年 5 月 17 日は 6.2°C, 2009 年 5 月 19 日は 6.8°C, 2010 年 5 月 1 日は 0.3°C, 2010 年 5 月 12 日は 3.6°C であった。最深部である St. 2 の水温は 0m では 6.8~27.2°C の間、水深 7m では 4.3~23.9°C の間であった。表層と底層の水温差が一番大きい 8 月でも 3.3~5.0°C であり、それほど強い温度成層は確認できなかった。

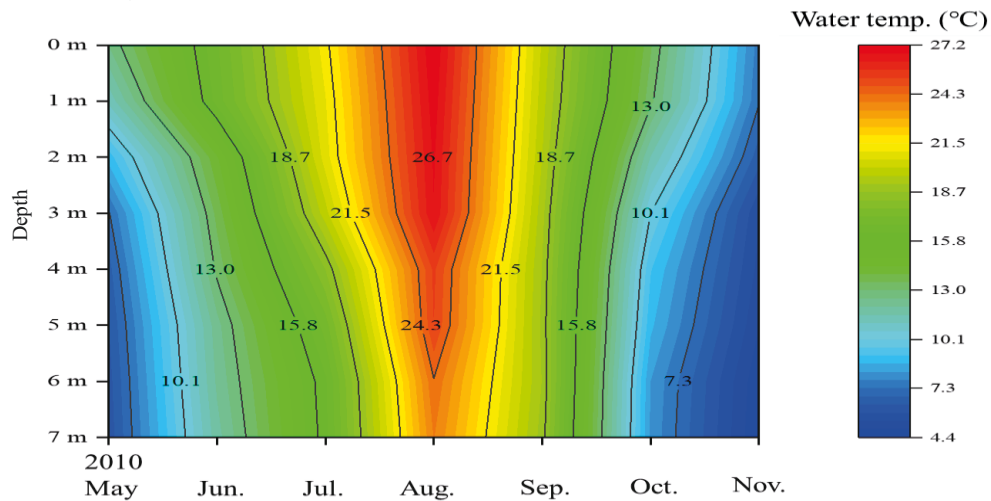
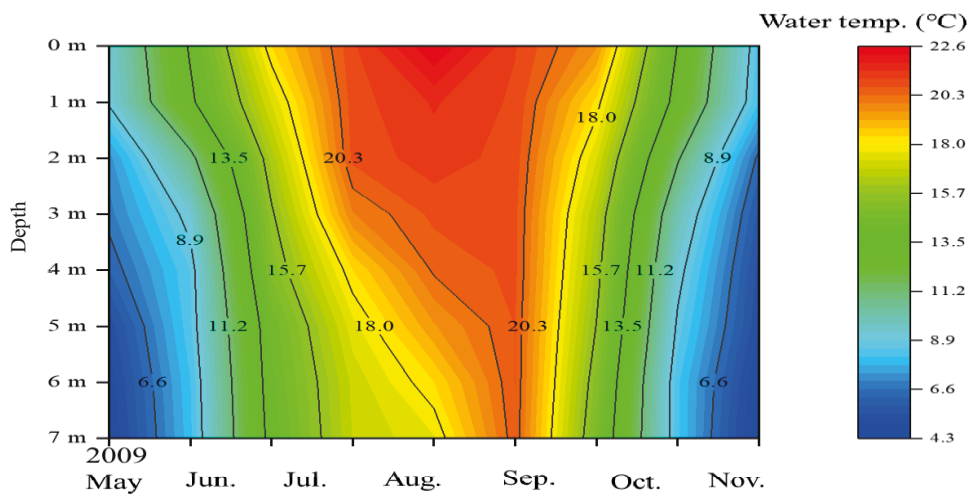
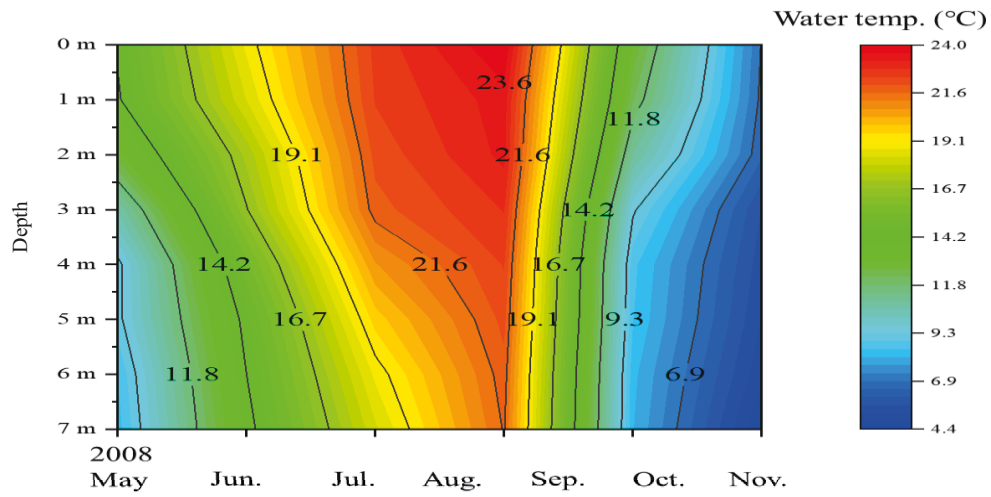


図 3-4 各水深における水温 (2008~2010 年)

2008年から2010年における溶存酸素濃度の結果を図3-5に示す。沿岸であるSt. 1の溶存酸素濃度は $6.98\sim 13.32\text{ mgO}_2\text{ L}^{-1}$ の間を示し、夏に低くなる傾向がみられた。最深部であるSt. 2の溶存酸素濃度は0mが $6.90\sim 12.39\text{ mgO}_2\text{ L}^{-1}$ 、湖底の6~7mが $5.52\sim 11.66\text{ mgO}_2\text{ L}^{-1}$ であり、毎年8~9月に最深部で低くなる傾向はみられたが、貧酸素の状態ではなかった。

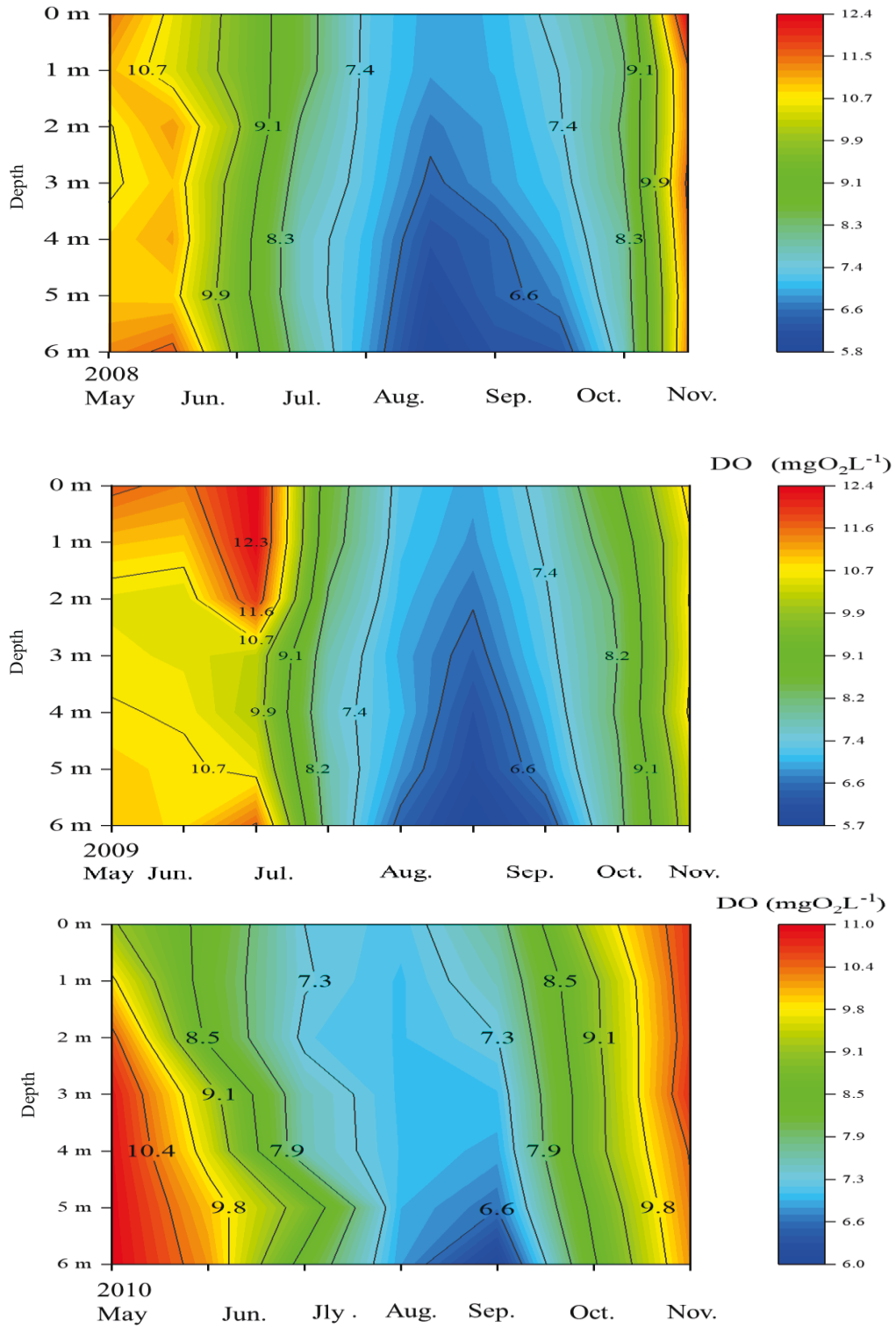


図 3-5 各水深における溶存酸素濃度 (2008~2010 年)

pHの結果は表 3-1 に示す。沿岸である St. 1 の pH は 4.91～6.87 の間を示し、季節変化はみられなかった。最深部である St. 2 の pH は 0m が 5.01～6.78、湖底の 6m が 4.65～6.59 の間であり、季節変化はみられなかったが、水深の深い方が pH は酸性になる傾向がみられた。湖水はわずかに茶褐色に着色していた。

表 3-1 仙人池における pH

沿岸における pH

2004/5/20	2004/10/23											
5.8	5.8											
2005/5/26	2005/6/5	2006/6/23	2005/7/31	2005/8/15	2005/9/25	2005/10/23	2005/11/9					
5.8	6.0	5.8	5.8	5.8	6.2	6.0	6.0					
2006/5/20	2006/6/3	2006/7/1	2006/7/17	2006/7/31	2006/8/15	2006/8/26	2006/9/9	2006/9/23	2006/10/7	2006/10/23	2006/11/11	2006/11/25
6.01	6.28	5.98	6.22	5.85	5.81	6.5	5.46	5.82	5.62	5.86	6.62	6.77
2007/5/13	2007/5/23	2007/6/1	2007/6/15	2007/7/14	2007/7/30	2007/8/20	2007/9/15	2007/10/20	2007/10/27	2007/11/10	2007/11/24	
6.03	6.21	5.89	6.12	6.05	5.98	5.87	5.86	5.96	5.87	6.24	6.87	
2008/5/17	2008/5/23	2008/6/1	2008/6/15	2008/7/12	2008/8/8	2008/8/29	2008/9/13	2008/9/27	2008/10/23	2008/11/15		
6.05	6.02	6.08	5.88	6.04	6.02	5.97	6.04	5.54	4.91	6.64		
2009/5/9	2009/5/16	2009/5/29	2009/6/13	2009/7/18	2009/8/1	2009/8/31	2009/9/26	2009/10/17	2009/11/7			
6.04	6.14	5.97	5.89	5.88	5.97	5.22	6.14	6.22	6.75			
2010/5/1	2010/5/8	2010/5/22	2010/6/12	2010/7/4	2010/8/4	2010/9/18	2010/10/23	2010/11/6				
6.05	6.03	5.97	5.88	5.89	5.61	6.01	6.12	6.78				

湖心における pH

水深	2005/5/17	2008/5/23	2008/6/1	2008/6/15	2008/7/12	2008/8/8	2008/8/29	2008/9/13	2008/9/27	2008/10/23	2008/11/15
0m	凍結中	6.01	6.12	5.88	6.05	6.02	5.96	6.04	6.02	5.01	6.62
2m		6.12	6.28	5.68	6.12	6.14	5.94	6.04	6.04	5.16	6.48
4m		6.04	6.31	6.02	6.21	6.23	5.84	6.12	6.01	5.11	6.47
6m		6.26	6.05	6.45	6.31	6.04	5.87	6.31	5.98	5.24	6.44
水深	2009/5/9	2009/5/16	2009/5/29	2009/6/13	2009/7/18	2009/8/1	2009/8/31	2009/9/26	2009/10/17	2009/11/7	
0m	凍結中	凍結中	5.94	5.88	5.84	5.95	5.01	6.12	6.19	6.78	
2m			5.92	5.74	5.78	5.98	5.18	5.98	6.18	6.74	
4m			5.89	5.68	5.87	5.99	5.28	5.99	6.16	6.68	
6m			5.88	5.88	5.69	5.74	5.96	5.97	6.24	6.59	
水深	2010/5/1	2010/5/8	2010/5/22	2010/6/12	2010/7/4	2010/8/4	2010/9/18	2010/10/23	2010/11/6		
0m	凍結中	6.02	5.99	5.88	5.84	5.75	5.94	6.10	6.74		
2m		5.98	5.43	5.68	5.00	5.66	5.86	6.11	6.65		
4m		5.87	5.15	5.24	4.80	5.49	5.45	5.95	6.24		
6m		5.89	5.18	5.36	4.65	4.95	5.16	5.68	6.38		

3-3-3 *Daphnia* 個体群

仙人池の *Daphnia* 属を観察した結果、単一種からなり、尾爪の基部に櫛状刺列がないこと、後腹部第一突起と第二突起がほぼ同じ長さであることなどから、田中（1996a）の検索表に従いカワリハリナガミジンコ *Daphnia rosea* であると同定した。

D. rosea 個体群密度を図3-6で示す。例年5月の中旬以降より確認されはじめ、6月以降ピークを迎えた。8月以降は減少し、積雪直前の11月にはほとんど確認できなかった。

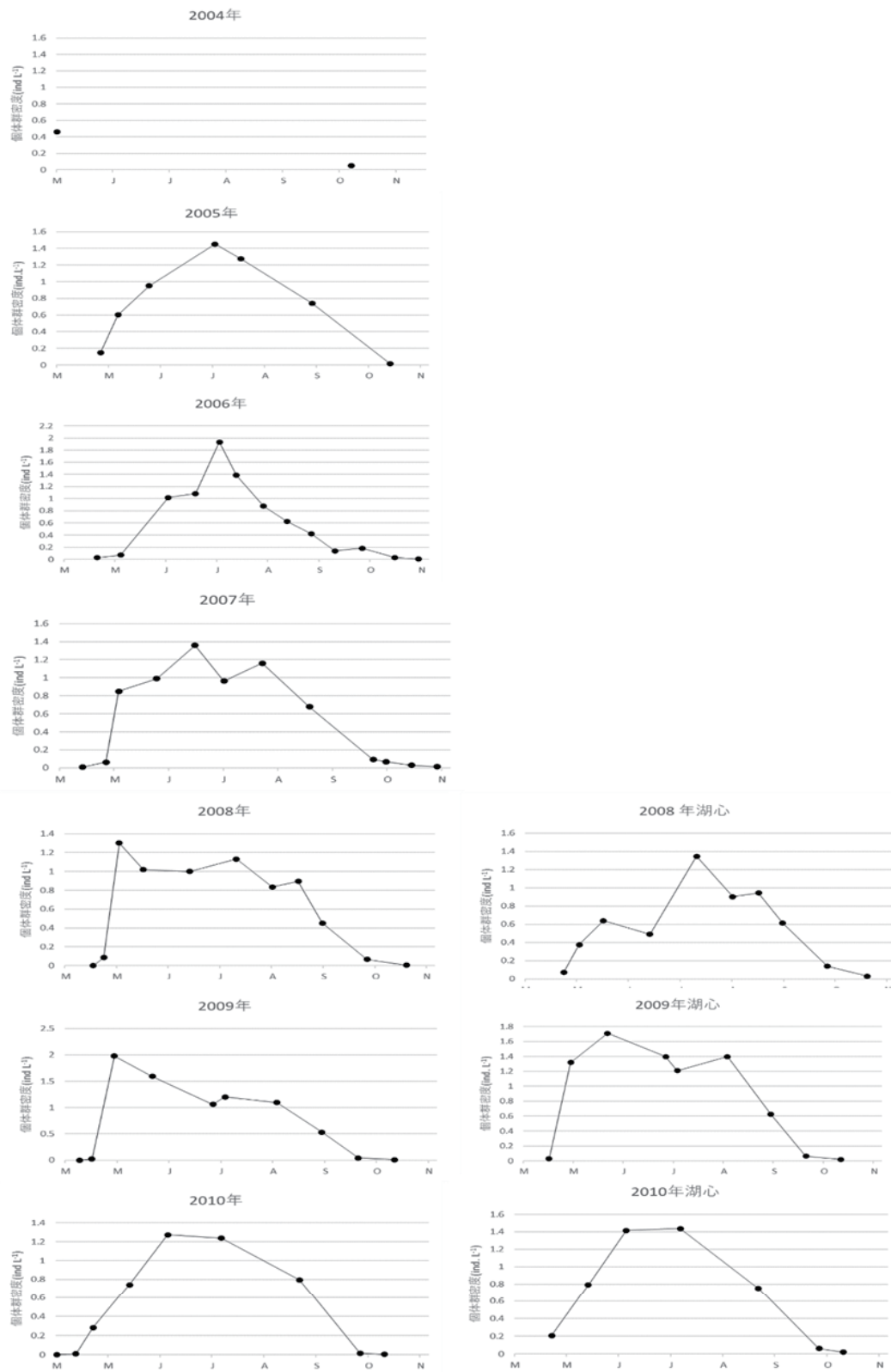


図 3-6 仙人池における *Daphnia rosea* の個体群密度

体長別の個体群密度を図 3-7 で示す。*D. rosea* は沿岸から採取を試みた 5 月初旬には確認することができず、5 月中旬では 2009 年 5 月 16 日に体長 1.0~1.3 mm の集団のみが 0.028 ind. L⁻¹ の密度で確認され、2010 年 5 月 12 日には体長 0.7 mm 未満の集団のみが 0.07 ind. L⁻¹ の密度で確認された。5 月下旬になると幼体を中心に全ての年で確認され、2007 年と 2009 年には体長 1.3 mm 以上の成体も確認された。その後順次体長の大きい集団の密度が増加していることから、個々の *D. rosea* 個体が成長していく様子が確認できた。5 月下旬から 6 月下旬にかけては体長 1.9 mm 以上の大型個体を確認される年があり（2005 年、2007~2009 年）、特に 2005 年は体長 1.0 mm 以下の集団と体長 1.6 mm 以上の抱卵個体を含む集団の 2 つのみが確認された。体長 0.7 mm 以下の個体群の出現をみると年間 3~4 回みられることから、単為生殖を少なくとも 3~4 回は行っていることが確認できた。10 月に入ると体長 0.7 mm 以下の集団が見られなくなった。10 月以降は順次個体群密度を下げながらも成長し、11 月には体長 1.3 mm 以上の成体のみが 0.020~0.155 ind. L⁻¹ の密度で確認できた。

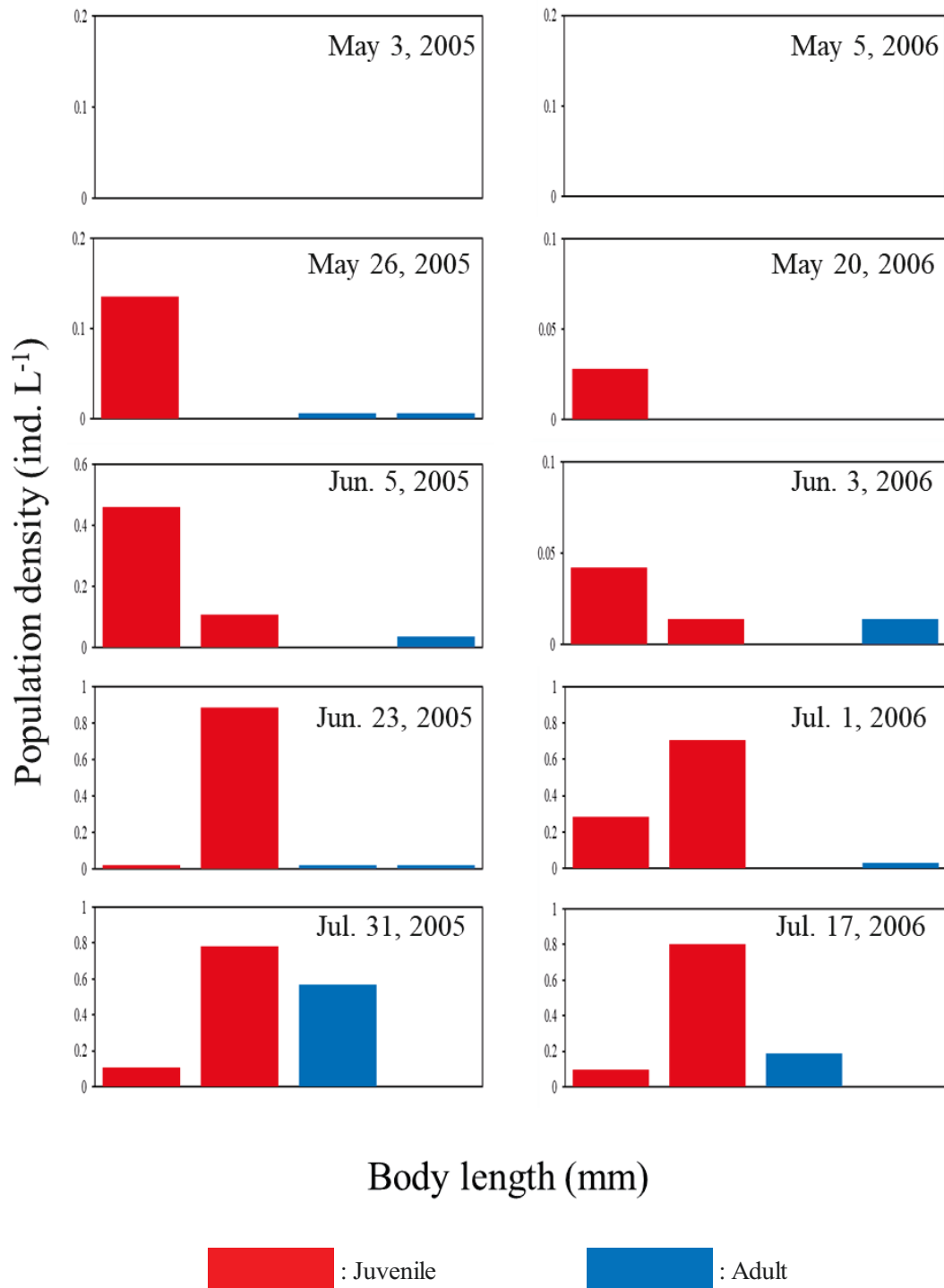


図 3-7a 仙人池における *Daphnia rosea* の体長別個体群密度 (2005-2006 年)

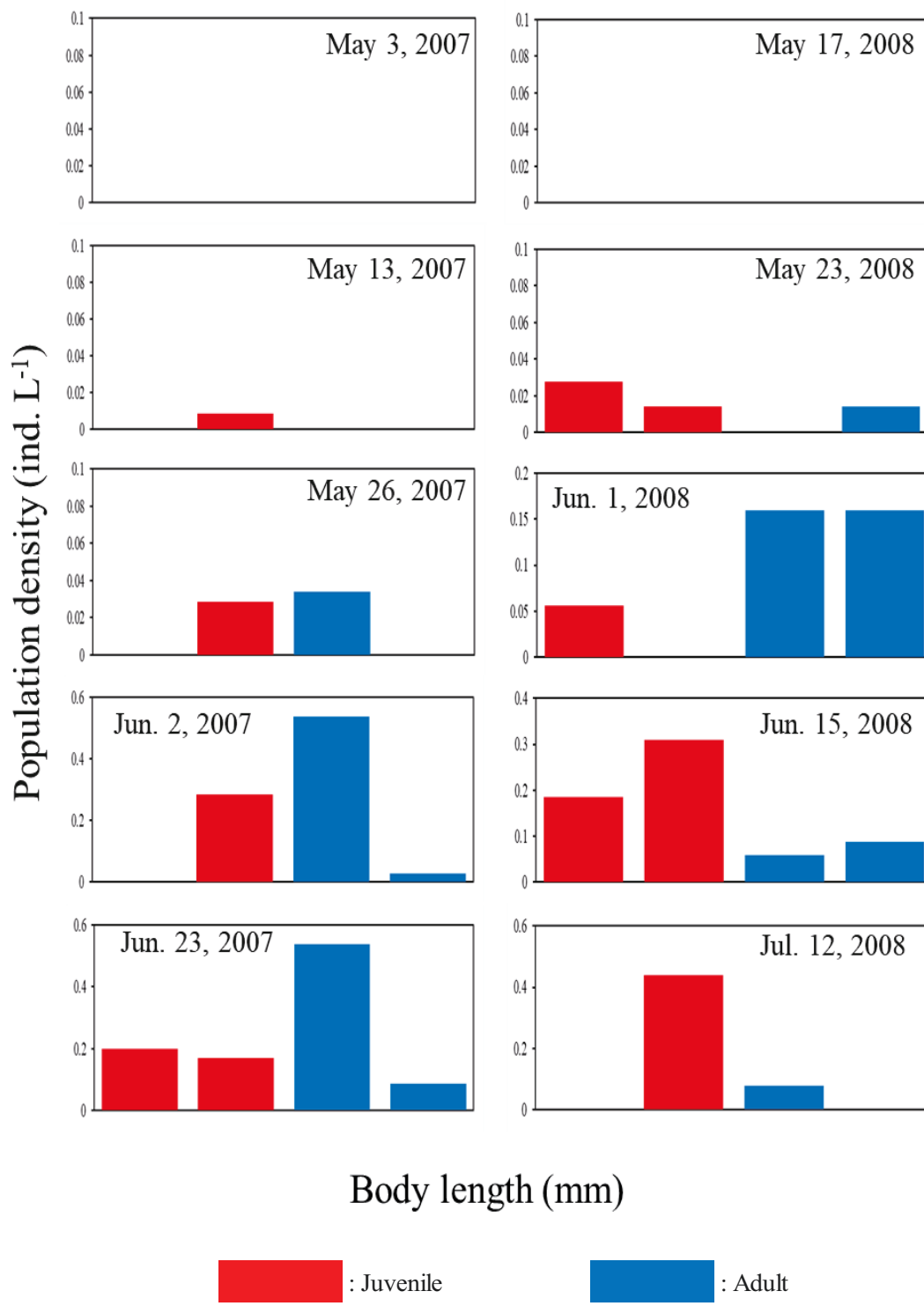


図 3-7b 仙人池における *Daphnia rosea* の体長別個体群密度 (2007-2008 年)

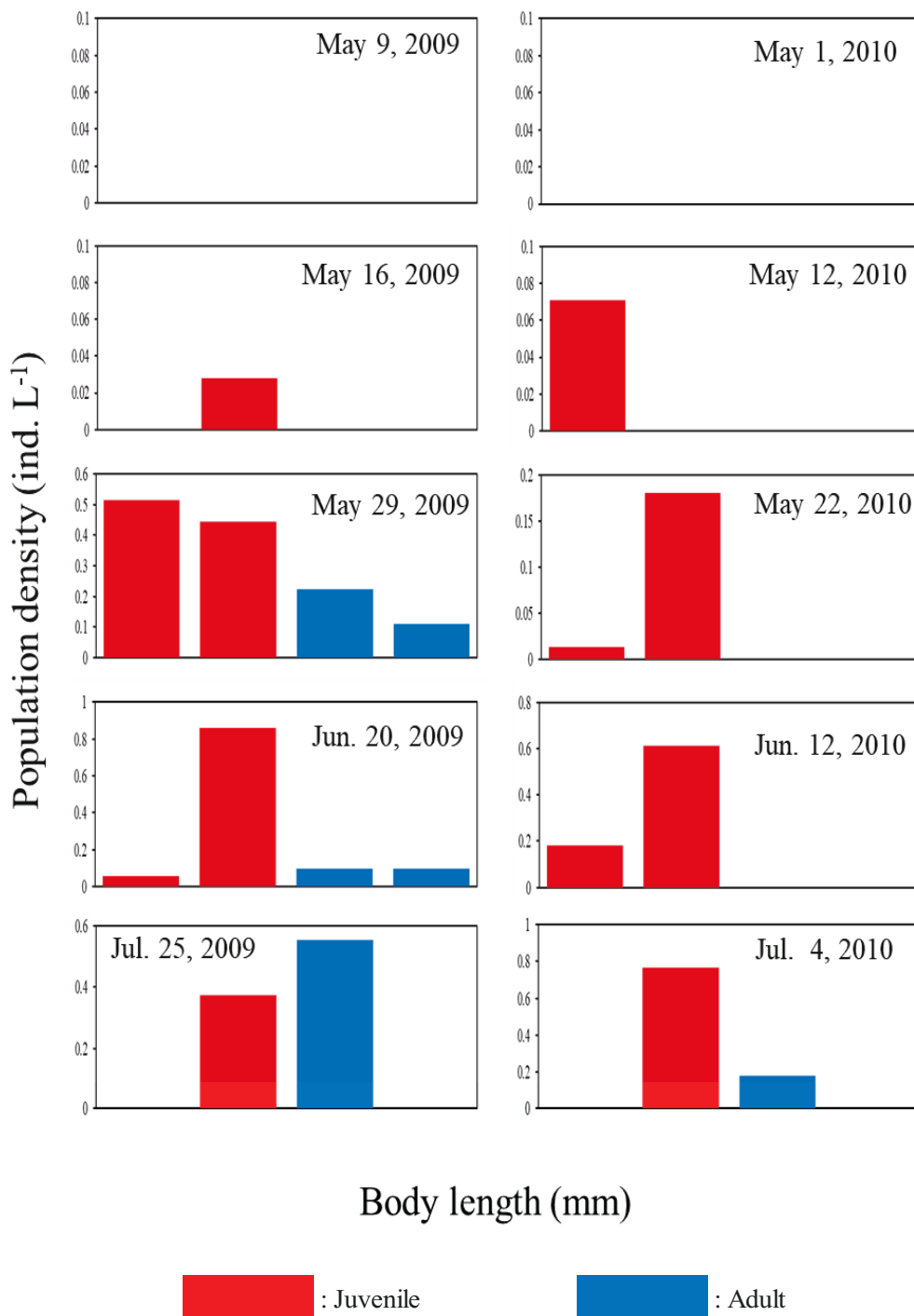


図 3-7c 仙人池における *Daphnia rosea* の体長別個体群密度 (2009-2010 年)

抱卵率の結果を図 3-8 で示す。5 月は抱卵個体がみられなかったが、6 月から単為生殖が始まり 9 月まで抱卵個体がみられた。10 月になると抱卵個体がみられなくなり、単為生殖を停止していることが確認できた。11 月の個体の 50～60% は休眠卵を抱卵していた。

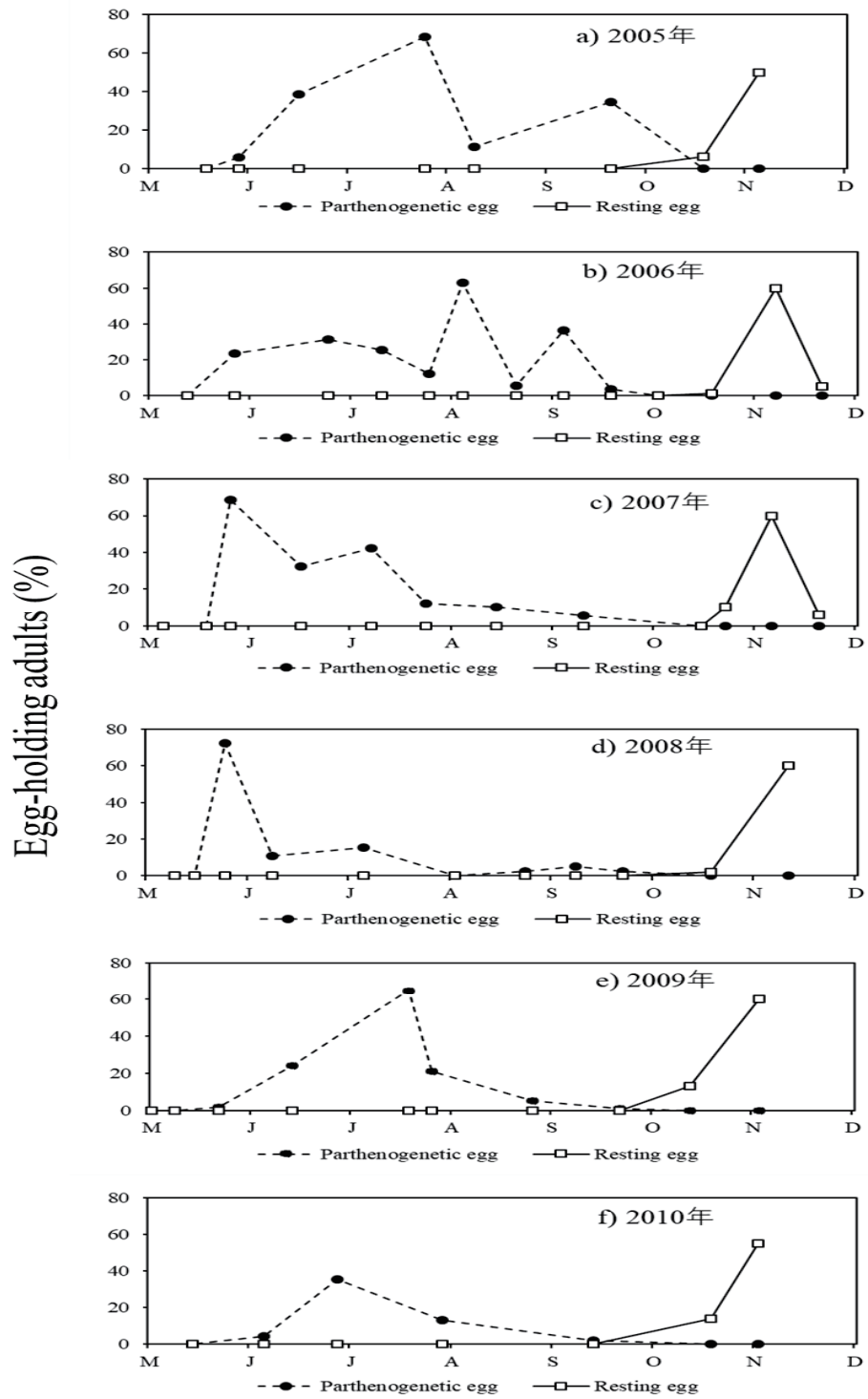


図 3-8 仙人池における抱卵率

a) 2005 年, b) 2006 年, c) 2007 年, d) 2008 年, e) 2009 年, f) 2010 年

3-3-4 *Daphnia rosea* 個体群の解析

仙人池の *Daphnia rosea* 個体群の瞬間個体群増殖率 (r) と瞬間的出生率 (b) を図 3-9 で示す。瞬間的出生率は 6 月初旬から 7 月にかけて高くなる傾向がみられた。一方、瞬間個体群増殖率は 5 月から 6 月初旬にかけて高くなり、その後は 0 前後の値を示す傾向がみられた。

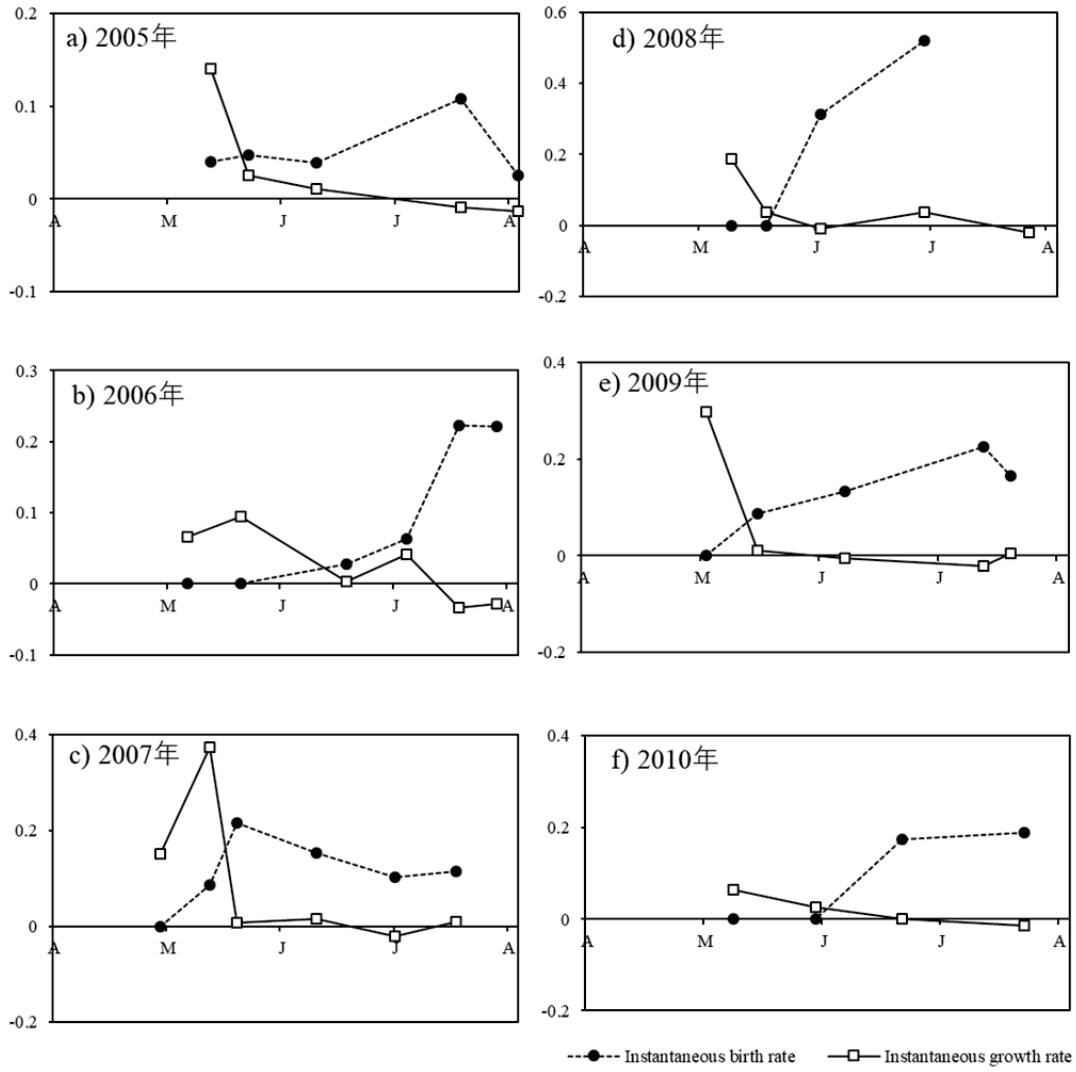


図 3-9 仙人池における *Daphnia rosea* 個体群の瞬間的出生率と瞬間個体群増殖率
 a) 2005 年, b) 2006 年, c) 2007 年, d) 2008 年, e) 2009 年, f) 2010 年

3-4 考察

3-4-1 仙人池における *Daphnia rosea* 個体群の動態

仙人池の *Daphnia* 属を観察した結果、単一種からなり、尾爪の基部に櫛状刺列がないこと、後腹部第一突起と第二突起がほぼ同じ長さであることなどから、田中（1996）の検索表に従いカワリハリナガミジンコ *Daphnia rosea* であると同定した。その後、Ishida *et al.* (2011) は仙人池の *Daphnia* 属についてもミトコンドリアの 12S rRNA, 核の ITS-1, ITS-2 配列の分析によって再検討を行っているが、種の特定には至らず未記載種である可能性が示唆された。本稿では形態的特徴から *D. rosea* として進めていく。

調査期間を通じて5月上旬は成体、幼体ともに確認できなかったが、5月中旬になると幼体が確認されはじめ、5月下旬～6月上旬にかけて体長が 2mm を越える大型個体も観察されるようになる。6～7月に個体群密度のピークがあり、その後は秋に向けて少しずつ減少していく傾向がみられた。単為生殖卵を抱卵している個体は7月以降にもピークがある年もあり、瞬間的出生率は7月以降も高くなることはあるが、個体群の成長には結び付いていない。このことから出生した個体が個体群の増殖に貢献せずに減少していると考えられる。仙人池には魚類はいないと考えられるが、フサカ幼虫は多くいるため、フサカによる捕食が影響を与えている可能性がある。

3-4-2 仙人池における *Daphnia rosea* 個体群の越冬戦略

仙人池の *D. rosea* 個体群は 10 月になると単為生殖卵の抱卵を止め、個体群密度も減少した。その後、11 月になると 50~60% の個体が休眠卵を抱卵するとともに、体長も 1.3 mm 以上の成体しかみられなくなった。このことから、仙人池の *D. rosea* 個体群では多くの個体が休眠卵を生産すること、また、晩秋になると幼体は見られず成体のみになっていることが明らかになった。一方、春の個体群密度をみると 5 月上旬はいずれの年も確認することができず、5 月中旬でも 2009 年は体長 1.0mm~1.3 mm の個体のみ、2010 年は 0.7 mm 未満の個体のみが採集され、その他の年は確認できなかった。いずれも春の初めに採集された個体は 11 月に採集された体長 1.3 mm よりは小さかったことから、冬季間自由遊泳個体として越冬してきた可能性は低いと考えられる。一方、5 月下旬から 6 月上旬になると体長 2 mm を越える個体が確認されるようになり、2005 年には体長 1.0mm 以下の個体と体長 1.6 mm 以上の個体の 2 つのグループが確認された。この時期は雪が解けてから一か月程度経過しており、その間に水温も 10~15°C と上昇していることから、春の初めに休眠卵から孵化した個体が比較的低い水温で成長した結果大型個体となっただけであり、5 月初旬、中旬には大型個体がみられないことから越冬個体である可能性は低い。

仙人池は冬季間大量の雪によって覆われており、池の上層部分はシャーベッ

ト状の雪や氷によって閉ざされてしまう。完全に凍結する湖沼では氷の下には水温的にも安定した液体の水が存在するが、雪の場合、雪と湖水との境界ははっきりしないため、完全に凍結する湖沼に比べ、より水深が深い部分まで冷やされる傾向がある。このことは *Daphnia* が自由遊泳個体で越冬する空間を狭める結果となり、自由遊泳個体での越冬をしにくくしている可能性がある。特に水深が 6.1m しかない浅い湖沼である仙人池ではその影響が大きい。11 月に休眠卵を持つ個体が 60% 近くになることから、仙人池の *D. rosea* 個体群は休眠卵で越冬する戦略を選択していると考えられる。

3-4-3 仙人池における *Daphnia rosea* 個体群の春の個体群形成

前述したように、5 月初旬には成体、幼体ともに確認することができず、5 月中旬でも 1.3 mm 以下の幼体のみが確認された。春の時期に関しては瞬間的出生率 (b) が瞬間個体群増殖率 (r) を大きく下回るため、5 月中旬以降にみられる幼体が単為生殖卵由来であるとは考えにくい。仙人池では晩秋に多くの個体が休眠卵を作っていることから、休眠卵由来の個体が春の個体群を形成していると考えられる。休眠卵からの孵化時期であるが、湖面の雪が解けた直後にはある程度の大きさ (2009 年は体長 1.0mm~1.3 mm の個体のみ、2010 年は 0.7 mm 未満の個体のみ) にまで成長していることから、完全に湖面の雪が解ける前にはふ

化している可能性がある。本調査でも湖面の雪が解けていなかった調査のうち、2008年5月17日の沿岸での水温が6.2℃、2009年5月19日の水温が6.8℃であったように比較的高い水温である場合があり、一部分雪が解けて湖面が出ている部分も観察された。このことから、雪解けの早い部分では休眠卵からの孵化が早い時期に行われたと考えられる。

第4章 尾瀬ヶ原池澮における *Daphnia dentifera* の越冬と春の個体群形成について

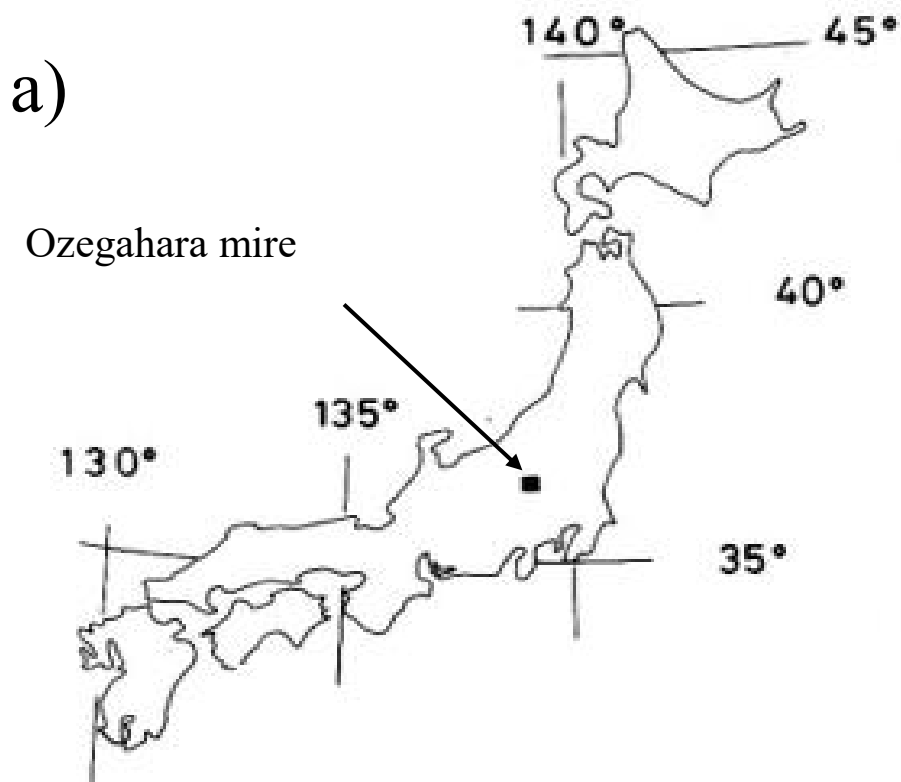
4-1 はじめに

尾瀬ヶ原は福島県檜枝岐村, 群馬県片品村, 新潟県魚沼市の3県の標高約1,400 mに位置する (図4-1, 4-2, 4-3), 東西6 km, 南北2 km, 面積7.2 km²の本州最大の泥炭地・高層湿原である (阪口, 1982)。西から東へかけて上田代, 中田代, 下田代, 赤田代と呼び, 猫又川と川上川とが上田代で合流してヨッピー川となって湿原の北縁を北東に流れ, 中田代・下田代・赤田代を通過して只見川となり日本海に注いでいる。尾瀬は多雪地域であり, 上田代近くの山ノ鼻では最大積雪量の平均が3 mを越え, 例年11月初旬から5月末まで雪に覆われる (野原, 2012)。金井 (1999) は尾瀬ヶ原の1,848 池澮について地図を作成し, その中で上田代は上流部から順にKA1, KA2, KA3, KA4と4つの地域に分けて記録した。

尾瀬ヶ原の動物プランクトン調査に関しては, 上野 (1936)をはじめ, 尾瀬ヶ原総合学術調査における動物プランクトン調査 (上野, 1954a, 1954b; Kurasawa *et al.*, 1982; 花里ら, 1999; 平, 2000) のほか, 片山 (1998, 2000, 2001, 2002, 2003, 2004, 2006, 2007, 2008a, 2008b, 2009, 2010, 2012), 栗田・峰村 (2005, 2006, 2007, 2011) がある。それらの調査では尾瀬ヶ原の上流部に位置する上田代やその下流部に位置する中田代の池澮を中心として定性的・定量的な採集が

行われ、動物プランクトンの出現種、餌環境の解析、池塘に生息するイモリによる捕食影響などが報告されてきた。しかし、季節変化となると花里（1999）が1池塘について、栗田・峰村（2006）が4池塘について報告しているが、いずれも池塘間の差が大きいことが指摘されており、尾瀬ヶ原の池塘全体としての把握はできていない。また、近年増加してきているといわれる洪水によって池塘内の動物プランクトン群集がどのような影響を受けているのかはよくわかっていない。

本研究は尾瀬ヶ原上田代地域の24池塘について、*Daphnia*属を含む枝角類の季節変化を明らかにすること、また、多雪地域における水深が浅い池塘における*Daphnia*属における越冬ならびに春の個体群形成について明らかにすることを目的とした。



b) Ozegahara mire

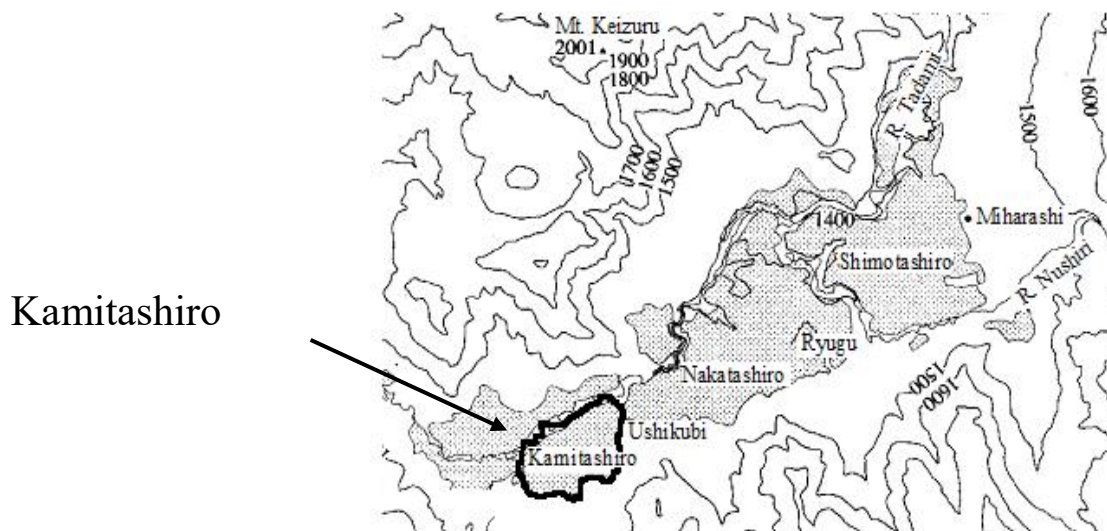


図 4-1 尾瀬ヶ原の位置

a) 尾瀬ヶ原の位置

b) 上田代の位置

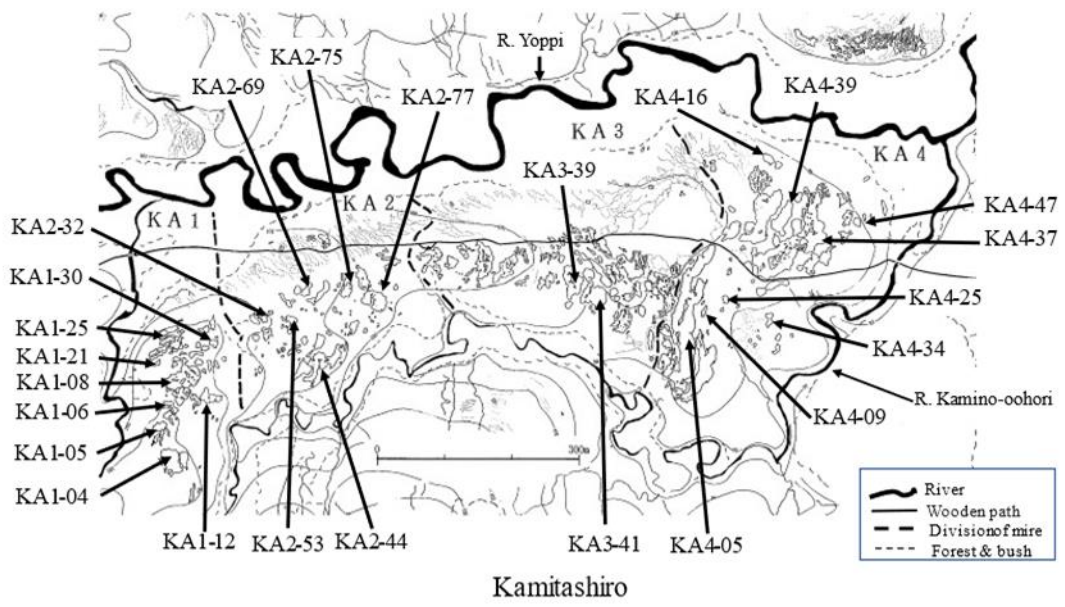


図 4-2 尾瀬ヶ原上田代における調査湖沼



2018年11月3日



2019年5月12日

図4-3 尾瀬ヶ原の写真

(上：2018年11月3日，下：2019年5月12日)

4-2 方法

4-2-1 環境要因の測定

尾瀬ヶ原上田代にある池澮のうち24ヶ所 (図4-2) を選び、それぞれの池澮で枝角類の採集ならびに環境要因の測定を行った。調査は2018年5月から11月にかけて6回実施した。環境要因としては、池澮の岸から表層における水温と溶存酸素濃度を溶存酸素計 (HQ30d, 蛍光式溶存酸素メーター, HACH) を用いて、pHはpHメーター (HI 70004, HANNA Instruments, USA) , 透視度は透視度メーター (PP-M100, OPTEX) を用いて測定した。また、湖水をGF/Cフィルターで吸引濾過し、その濾紙ごと99.5%エタノールに入れてクロロフィルを抽出した。その後、分光光度計 (VS-721N, 東京光電) を用いて波長750 nm, 663 nm, 645 nm, 630 nmの吸光度を測定し、SCOR-UNESCO法 (SCOR-UNESCO Working Group 17, 1966) でクロロフィル濃度を算出した。なお、水温と溶存酸素濃度は2018年と2019年に測定したが、pH, 透視度, クロロフィル濃度は2019年のみ測定した。測定した。

4-3-2 動物プランクトンの採集

動物プランクトンの採集は、池澮の岸の1定点から長さ1 m (直径 5 cm) のカラム式採水器を使って底質直上までの湖水を50 Lまたは75 L採水し、それを

NXX13のプランクトンネット (メッシュサイズ100 μm , 離合社) を用いて濾過濃縮することによって行った。得られたサンプルは90 %エタノールで固定し, 光学顕微鏡下で種の同定と計数を行い, 湖水1 Lあたりの個体群密度を求めた。枝角類の同定は田中 (1994, 1995, 1996, 1997, 1998, 2001) に従って行った。*Daphnia* 属に関してはさらにIshida *et al.* (2011) を参考にした。

4-2-3 動物プランクトン群集の解析

調査した池澮について洪水影響の大小ならびに魚の有無で分類し, それぞれの池澮における動物プランクトンの個体群密度の差を, t検定で解析した。洪水影響の大小の区分は福原ら (2021) による洪水影響の区分を採用した。これは, 1) 濁水による池澮の濁り具合の目視観察とドローン映像による濁りの確認, 2) 池澮の標高からの検討, 3) 魚類の侵入の3点を検討し, 洪水影響大池澮と洪水影響小池澮に区分したものである。これにより, 洪水影響大池澮 (15池澮 : KA1-08, KA1-12, KA1-21, KA1-25, KA1-30, KA2-53, KA2-69, KA2-75, KA2-77, KA3-41, KA4-05, KA4-16, KA4-37, KA4-39, KA4-47) と洪水影響小池澮 (9池澮 : KA1-04, KA1-05, KA1-06, KA2-32, KA2-44, KA3-39, KA4-09, KA4-25, KA4-34) として, それぞれの得られた枝角類の個体群密度を比較した。一方, 野原ら (2022) によるもんどり法と釣りによる2018年7

月と8月の池澹の魚類調査の結果から、魚の生息が確認できた池澹（7月は5池澹：KA1-08， KA1-25， KA2-69， KA2-77， KA3-41， 8月は2池澹：KA2-53， KA4-37）とそれ以外の池澹（7月は魚が確認できなかった5池澹と調査を行っていない14池澹，8月は魚が確認できなかった18池澹と調査を行っていない4池澹）に区分し，7月と8月における動物プランクトンの個体群密度を比較した。

4-3 結果

4-3-1 環境要因

各池澹における環境要因（水温，溶存酸素濃度，pH，透視度）の計測結果を表4-1,4-2,4-3に示す。

水温は2018年，2019年ともに雪解け以降に上昇し，2018年では7～8月に21.7～26.6℃，2019年では8月に28.2～29.4℃に達した。その後水温は低下し，2018年11月には6.7～7.9℃，2019年11月には7.5～9.0℃となった。各池澹間の水温の差は小さかったが，KA2-77では2018年7月～9月において他の池澹と比較して水温が1.7～4.4℃低く，KA1-04では2019年5月に水温が6.6～8.5℃低くなった。2019年の5月12日は池澹上の積雪は残っていたが，5月21日には融雪洪水があり，5月22日には調査した4つの池澹上の雪は解けていたのを確認した。

溶存酸素濃度はKA4-05とKA4-37では2018年，2019年の調査期間では5.90～

9.67 mgO₂ L⁻¹ の間で推移し、7、8月に値が低くなった後、11月にかけて値が高くなった。KA1-04でも上の2池澹とほぼ同様の傾向がみられたが、2018年10月に5.09 mgO₂ L⁻¹ と一時的に低くなった。一方KA2-77では夏以降に溶存酸素濃度が低くなり、2018年8～9月に3.53～4.19 mgO₂ L⁻¹、2019年9月～10月に4.15～4.48 mgO₂ L⁻¹ となった。その後、溶存酸素濃度は上昇するが他の池澹に比べて値は低く、2019年11月は6.14 mgO₂ L⁻¹ であった。

pHは4池澹とも4.42～5.89の範囲にあり、明確な季節変化はみられなかった。

2019年の透視度は、KA2-77とKA4-05では48.8～72.7 cm の範囲であった。KA1-04では先の2池澹よりやや高い値となり、7月には90.4 cm に達した。KA4-37では透視度の変動が大きく、2019年6月には94.0 cmであったが7月には27.4 cm となり、続く8月には76.0 cmとなった。

表4-1 尾瀬ヶ原池澁における水温（2018年）

池塘名	2018/5/20	2018/7/14-15	2018/8/13	2018/9/16	2018/10/13	2018/11/3
KA1-04	16.2	25.9	23.0	18.3	14.3	6.7
KA1-05		25.7	23.8	18.2	12.8	
KA1-06		24.9	24.2	18.5	14.4	
KA1-08		24.0	23.5	19.4	13.3	
KA1-12		24.6	24.2	20.0	15.5	
KA1-21		27.3	25.4	20.5	17.4	
KA1-25		28.2	25.3	20.6	15.4	
KA1-30		28.8	24.2	19.9	14.6	
KA2-32		24.7	24.4	20.3	14.9	
KA2-44		24.9	24.7	20.7	16.6	7.9
KA2-53		23.1	21.7	18.6	15.6	
KA2-69		22.7	24.8	21.3	15.1	
KA2-75		22.2	25.0	20.7	13.9	
KA2-77	15.1	22.2	25.0	20.3	14.6	
KA3-39		26.2	25.0	20.8	16.1	
KA3-41		27.0	24.9	20.8	14.8	6.9
KA4-05	14.9	25.8	24.2	20.3	15.2	
KA4-09		26.5	25.0	20.9	15.7	
KA4-16		26.1	24.2	19.5	15.8	
KA4-25		25.3	23.9	19.7	14.8	
KA4-34		26.3	24.3	19.7	15.1	
KA4-37	13.5	26.6	24.9	21.9	14.8	7.6
KA4-39		26.8	24.9	21.2	14.9	
KA4-47		27.1	24.7	21.6	15.3	

単位：℃

表4-2 尾瀬ヶ原池塘における溶存酸素濃度（2018年）

池塘名	2018/5/20	2018/7/14-15	2018/8/13	2018/9/16	2018/10/13	2018/11/3
KA1-04	8.20	6.99	6.71	6.57	5.09	9.40
KA1-05		6.16	6.59	6.71	5.74	
KA1-06		6.47	6.06	4.90	7.34	
KA1-08		7.32	3.69	3.77	3.31	
KA1-12		6.55	6.25	6.65	6.88	
KA1-21		4.08	5.97	6.43	6.64	
KA1-25		6.77	7.34	6.99	5.46	
KA1-30		6.44	6.53	7.07	5.20	
KA2-32		5.21	3.97	5.96	8.38	
KA2-44		6.47	6.60	6.20	5.19	
KA2-53		5.84	3.50	6.08	6.38	
KA2-69		6.61	4.23	4.77	7.79	
KA2-75		6.63	4.61	5.05	6.93	
KA2-77	7.33	6.20	3.53	4.19	7.14	7.6
KA3-39		6.65	6.54	6.76	5.40	
KA3-41		6.93	7.02	7.03	7.95	
KA4-05	8.03	8.15	6.86	7.25	7.79	9.07
KA4-09		6.39	6.00	6.14	6.83	
KA4-16		6.49	6.34	6.93	7.29	
KA4-25		6.93	5.08	5.00	5.31	
KA4-34		5.70	5.37	6.45	7.74	
KA4-37	8.26	6.40	6.77	7.50	8.54	9.67
KA4-39		7.47	7.84	8.21	6.70	
KA4-47		6.21	7.16	6.93	7.66	

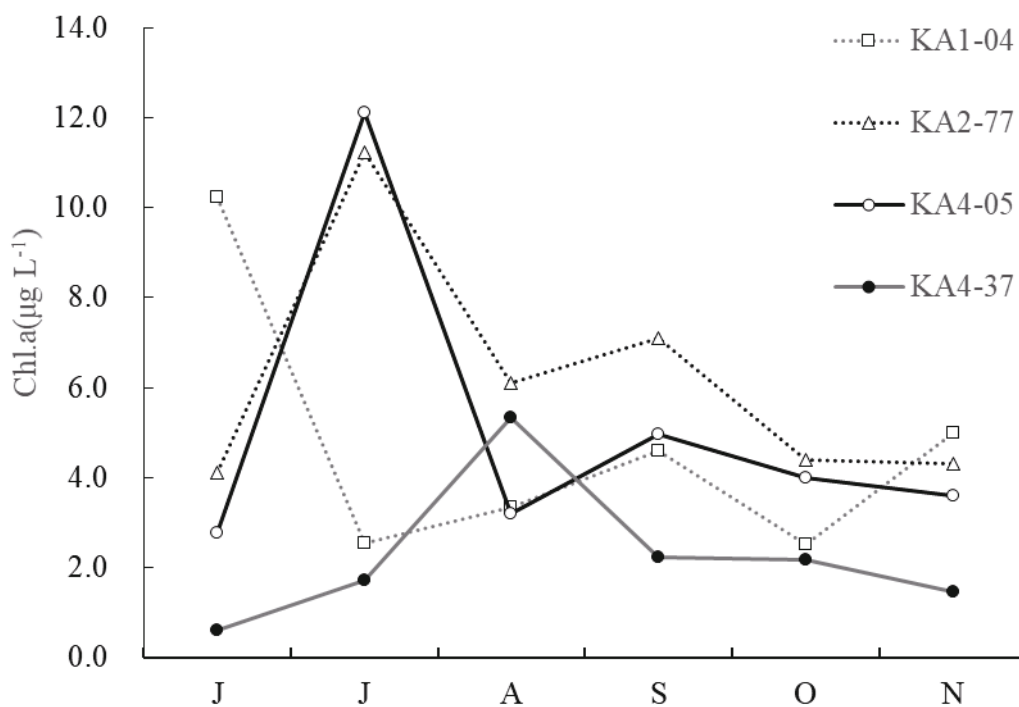
単位：mgO₂ L⁻¹

表4-3 尾瀬ヶ原池澮における環境条件 (2019年)

	2019						
	22 May	6 Jun.	5 Jul.	13 Aug.	1 Sep.	5 Oct.	4 Nov.
Water temperatures (°C)							
KA4-37	14.3	19.3	21.6	29.3	21.9	16.7	8.3
KA4-05	13.0	18.8	22.3	29.4	21.9	17.1	8.3
KA2-77	12.4	17.6	22.2	28.2	20.5	15.5	7.5
KA1-04	5.8	18.0	23.3	29.0	22.3	17.5	9.0
Dissolved oxygen concentration (mgO ₂ L ⁻¹)							
KA4-37	-	7.10	6.87	6.37	6.70	7.63	9.16
KA4-05	-	7.33	7.38	5.90	6.71	7.50	9.02
KA2-77	-	6.44	6.22	5.79	4.15	4.48	6.14
KA1-04	-	8.12	7.27	6.35	6.9	7.85	8.72
pH							
KA4-37	-	4.42	5.23	4.92	4.79	5.83	5.4
KA4-05	-	5.51	5.45	5.45	4.8	5.29	5.37
KA2-77	-	5.65	5.74	5.89	4.74	5.33	5.54
KA1-04	-	4.66	5.34	4.90	4.54	4.83	4.47
Transparency (cm)							
KA4-37	-	94.0	27.4	76.0	83.2	64.4	54.3
KA4-05	-	72.7	55.3	71.6	62.5	53.0	54.9
KA2-77	-	69.0	60.5	61.2	67.7	48.8	51.2
KA1-04	-	73.3	90.4	81.4	78.7	64.2	59.2

- : not measured

2019年のクロロフィル-a濃度の結果を図4-4に示す。KA2-77とKA4-05のクロロフィル-a濃度は6月以降上昇して7月に11.2～12.1 $\mu\text{g L}^{-1}$ に達し、その後は下降した。KA1-04のクロロフィル-a濃度は6月に10.2 $\mu\text{g L}^{-1}$ であったが7月には2.5 $\mu\text{g L}^{-1}$ に低下した。その後は2.5～5.0 $\mu\text{g L}^{-1}$ の間を推移した。KA4-37のクロロフィル-a濃度は6月に0.6 $\mu\text{g L}^{-1}$ と低い値であった。その後上昇し8月には5.3 $\mu\text{g L}^{-1}$ に達するが、その後は下降した。



2019						
	6 Jun.	5 Jul.	13 Aug.	1 Sep.	5 Oct.	4 Nov.
Chlorophyll-b concentrations ($\mu\text{g L}^{-1}$)						
KA1-04	0.0	1.4	0.4	0.5	0.0	2.1
KA2-77	0.8	3.2	0.6	1.8	2.3	1.1
KA4-05	0.3	4.0	3.4	1.0	1.1	1.7
KA4-37	0.1	1.5	2.3	0.8	0.8	0.7
Chlorophyll-c concentrations ($\mu\text{g L}^{-1}$)						
KA1-04	4.9	1.8	0.9	0.1	0.0	5.1
KA2-77	0.9	7.3	0.8	3.9	8.4	3.6
KA4-05	0.5	7.3	7.8	1.4	2.5	6.3
KA4-37	0.4	6.3	4.5	2.6	2.5	4.5

図 4-4 尾瀬ヶ原湿原上田代の池澁における 2019 年のクロロフィル a, b, c 濃度の季節変化

4-3-2 採集された動物プランクトン

今回の調査では、8属8種の枝角類を採集することができた。その一覧は表4-4で示す。また、フサカ幼虫 (*Chaoborus* sp.) が生息していることを確認し、2019年には調査した4つ全ての池塘 (KA1-04, KA2-77, KA4-05, KA4-37) で確認した。

表4-4a 尾瀬ヶ原の各池澆における枝角類の個体群密度

2018/5/20	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0.40	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0.40	-	-	-	0.66	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	-
2018/7/14-15	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	1	0	0.60	0	1.44	0.20	0	0	1.00	0	0	0
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0.40	0	0	0	3.60	0	0	1.92	0	0	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	4.80	11.40	9.60	14.40	20.16	17.80	2.3	6	3.00	2.40	6.80	8.20
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	4.80	0.60	0	0	0.80	0	0.80	0.20	0.60	0
<i>Alona guttata</i>	0	0.20	0.20	0	0	0.20	0	0	0	0	0	0
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	0	0.20	0	0.48	0	0	0	0	0.80	0.20	0
<i>Acroperus harpae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bosmina longirostris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2018/8/13	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0	0	0.20	0	0.96	0	0	1.80	0	0	0	0
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	0	0	0	8.16	0	0	2.00	0	0	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	96.30	12.40	12.00	13.80	36.48	13.20	9.60	12.00	86.80	2.80	32.40	25.00
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	1.20	0.30	0	0	0.20	0	0	0.80	0.20	0
<i>Alona guttata</i>	0	0.60	0	2.10	0	0	0.60	0	0	0	0	0
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	3.60	0	0	0	0.80	0	0	0	0.20	0	0.20
<i>Acroperus harpae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Streblocerus serricaudatus</i>	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2018/9/16	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0.40	0.60	0.24	0	1.00	0.30	0	7.26	5.20	0	0.20	6.50
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	0	0.48	0	0	0	0.60	0	0	0	0	0.10
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0.20	0	0	0	0	0.30	0	0	0	3.40	0.60	0.20
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.20	0	0	0.10	0	0.10	0	0	0	0.20	0	0.30
<i>Alona guttata</i>	0	0	0.72	0	0.20	0	0.60	0	0.20	0	0.20	0.10
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	0.20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scapholeberis kingi</i>	0.10	0	0.12	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2018/10/13	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0.40	8.80	2.44	0	0.20	10.80	0.40	4.40	4.00	0.20	0	2.60
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.04
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	0	0	0	0	0	0.20	0	0	1.20	0	0.08
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	0	0	0.20	0	0	0	0	2.60	0.60	0.12
<i>Alona guttata</i>	0.20	0	0.02	0	0.20	0	0.40	0.40	0.40	0.60	0	0.04
2018/11/3	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alona guttata</i>	0.27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2019/5/22	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0.05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2019/6/7	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	3.22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	4.20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alona guttata</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2019/7/5	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0.47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	0.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2019/8/13	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.96	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alona guttata</i>	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	0.47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2019/9/1	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	4.85	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2019/10/5	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alona guttata</i>	0.19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2019/11/4	KA1-04	KA1-05	KA1-06	KA2-32	KA2-44	KA3-39	KA4-09	KA4-25	KA4-34	KA4-39	KA4-47	KA1-12
<i>Daphnia dentifera</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Alona guttata</i>	0.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

表4-4b 尾瀬ヶ原の各池澮における枝角類の個体群密度

2018/5/20	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	-	-	-	0.60	-	1.40	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	-	-	0	-	3.80	-	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	-	-	0	-	30.60	-	-	-	-	-	-
2018/7/14-15	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	0	0.20	0.20	0.40	0.60	0.20	0	0	0.00	0.00	0.22	0.20
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	0	0	3.60	0	1.80	0	0.22	0	0	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	53.80	2.00	3.60	11.60	9.60	4.00	0.30	0.22	1.10	1.00	0	0.20
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	1.60	0.40	6.80	0.20	0	0.20	0.32	0.20	0.20	0	0
<i>Alona guttata</i>	0	0.20	0.20	0	0.20	0	0	0	0	1.20	0	0
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	0	0	0	0.60	0	0	0	0.20	0	0	0.80
<i>Acroperus harpae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.00	0.2	0	0
<i>Bosmina longirostris</i>	0	0	0	0.2	0	0	0	0	0.00	0	0	0
2018/8/13	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	0.40	0	0.40	0	0.20	0	0.10	0	0	0.40	0	0
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	0	0	0	0	6.80	0	0	0	0	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	71.00	18.40	11.00	6.80	4.00	11.20	1.10	63.80	5.20	30.40	0.22	10.60
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	2.60	0.40	2.40	0.20	0	0.20	0	0	1.20	0	0
<i>Alona guttata</i>	0.60	0	0.20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	0	0	0.20	0	0	0	0	0.20	0	0	0.60
<i>Acroperus harpae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.4	0	0
<i>Streblocerus serricaudatus</i>	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0	0
2018/9/16	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	0.60	4.00	0.40	1.00	0.80	0.40	0.60	0	2.20	0.40	0	0
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	0.60	0	0	0	1.80	0	0	0.20	0.40	0.60	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.00	0	3.60	0	1.00	4.60	2.40	12.32	0	2.00	0	1.40
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0.40	0.80	0	0	0	0.60	0	0	2.20	0	0.20
<i>Alona guttata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.20
<i>Polyphemus pediculus</i>	0	0	0	0	0.20	0	0	0	0.40	0	0	0.20
<i>Scapholeberis kingi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2018/10/13	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	5.20	4.60	0.40	2.60	1.80	0.96	0	0.20	6.00	8.40	0	4.20
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0	0.20	0	0	0	0	0	0	0.20	0.20	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	0	0	0	1.40	0	0	1.00	0	0.40	0	0.80
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0.20	0.20	0	0.40	0	0	3.40	0.60	0.60	0.20	0
<i>Alona guttata</i>	0	0.20	0	0	0.40	0	0	0	0.20	0	0	0.20
2018/11/3	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	-	-	-	0.85	-	0.65	-	-	-	-	0	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0	-
<i>Alona guttata</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0	-
2019/5/22	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	-	-	-	0.05	-	1.40	-	-	-	-	0	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	-	-	0.0	-	3.80	-	-	-	-	0	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	-	-	0	-	30.60	-	-	-	-	0	-
2019/6/7	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	-	-	-	0	-	1.68	-	-	-	-	0	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	-	-	0	-	2.52	-	-	-	-	0	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	-	0.14	-	0.98	-	-	-	-	0.14	-
<i>Alona guttata</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0.14	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	-	-	-	0.42	-	4.34	-	-	-	-	0	-
2019/7/5	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	-	-	-	0.37	-	0	-	-	-	-	0	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0.47	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	-	-	3.64	-	0.75	-	-	-	-	0	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	-	0.47	-	0	-	-	-	-	0.09	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	-	-	-	0.09	-	0.47	-	-	-	-	0	-
2019/8/13	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	-	-	2.80	-	5.88	-	-	-	-	28.35	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	-	0.28	-	0	-	-	-	-	0.35	-
<i>Alona guttata</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	-	-	-	1.68	-	0.65	-	-	-	-	0	-
2019/9/1	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0.09	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	-	-	0.56	-	4.01	-	-	-	-	1.4	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	-	0.28	-	0.19	-	-	-	-	0	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	-	-	-	0	-	0.93	-	-	-	-	0	-
2019/10/5	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0.09	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	-	-	1.21	-	1.31	-	-	-	-	0	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	-	0.09	-	0	-	-	-	-	0.19	-
<i>Alona guttata</i>	-	-	-	0	-	0.09	-	-	-	-	0	-
<i>Polyphemus pediculus</i>	-	-	-	0.19	-	0.28	-	-	-	-	0	-
2019/11/4	KA1-21	KA1-30	KA2-75	KA4-05	KA4-16	KA4-37	KA2-53	KA1-08	KA1-25	KA2-69	KA2-77	KA3-41
<i>Daphnia dentifera</i>	-	-	-	0.75	-	0.09	-	-	-	-	0	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	-	-	0	-	0.84	-	-	-	-	0	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	-	0.28	-	0.19	-	-	-	-	0	-
<i>Alona guttata</i>	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-	0	-

KA1-04における枝角類の季節変化を図4-5に示す。2018年は*Diaphanosoma brachyurum*が7月～8月にかけて優占し、8月には96.3 ind. L⁻¹ に達した。その他の種は期間を通じて0.4 ind. L⁻¹ 以下であった。2019年は*D. brachyurum*の個体群密度のピークが6月と9月の2回みられ、6月に4.2 ind. L⁻¹, 9月に4.9 ind. L⁻¹となった。また、6月には*Daphnia dentifera*の個体群密度も3.2 ind. L⁻¹に達した。しかし、2019年の*D. dentifera*の個体群密度は2018年の約5%程度にとどまり、年による変動が大きかった。また、融雪直後の2019年5月22日には枝角類を確認することはできなかった。

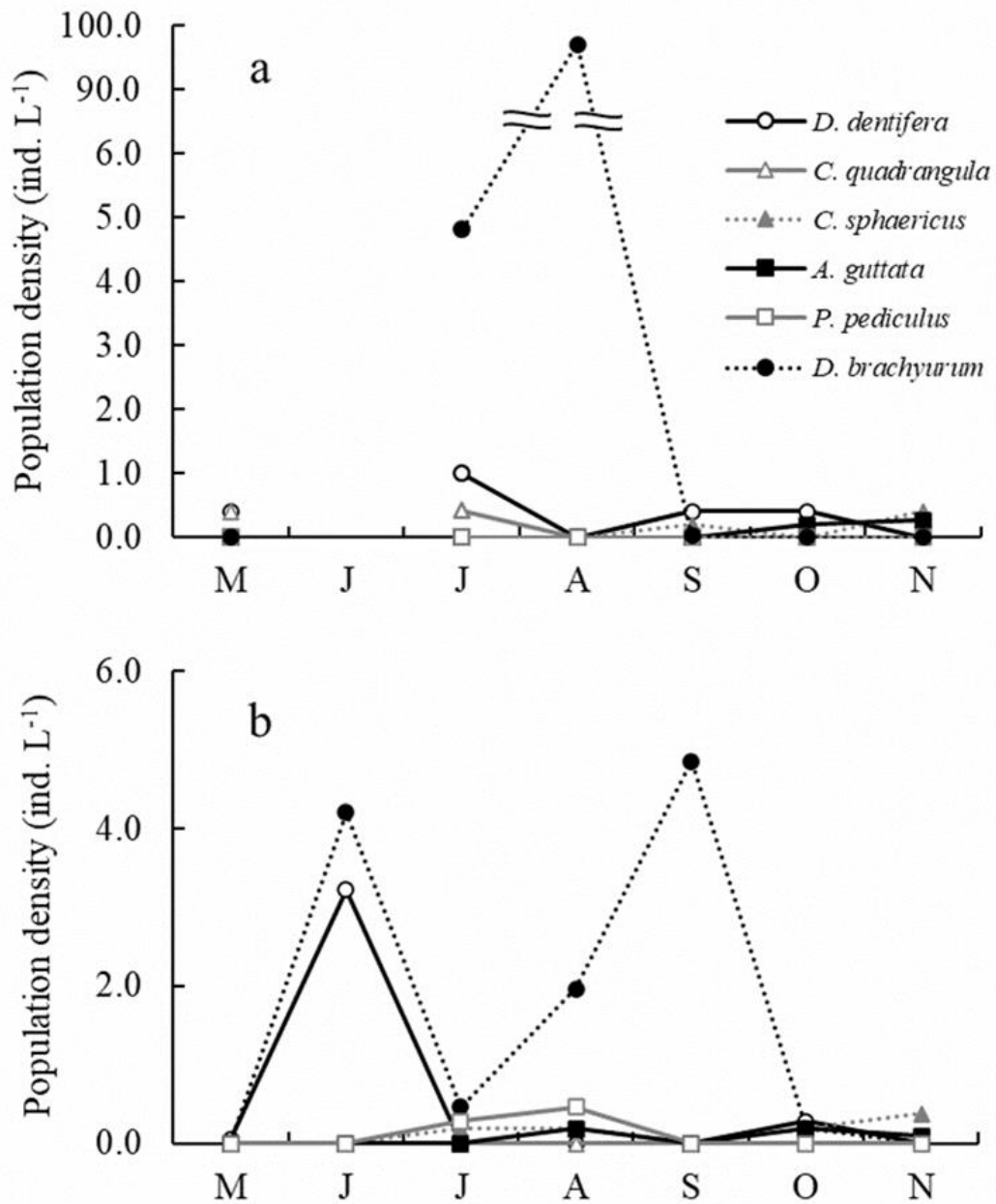


図 4-5 尾瀬ヶ原上田代の池塘 KA1-04 における枝角類の個体群密度の季節変化
 a: 2018 年 (6 月はデータなし) b: 2019 年

KA2-77における枝角類の季節変化を図4-6に示す。2018年は全ての種で個体群密度が低く、最大でも9月に*Ceriodaphnia quadrangula*の個体群密度が0.6 ind. L⁻¹であった。一方、2019年は8月に*D. brachyurum*の個体群密度が28.4 ind. L⁻¹に達した。また、融雪直後の2019年5月22日には枝角類を確認することはできなかった。

なお、2019年の調査時には魚類の確認はできなかった。

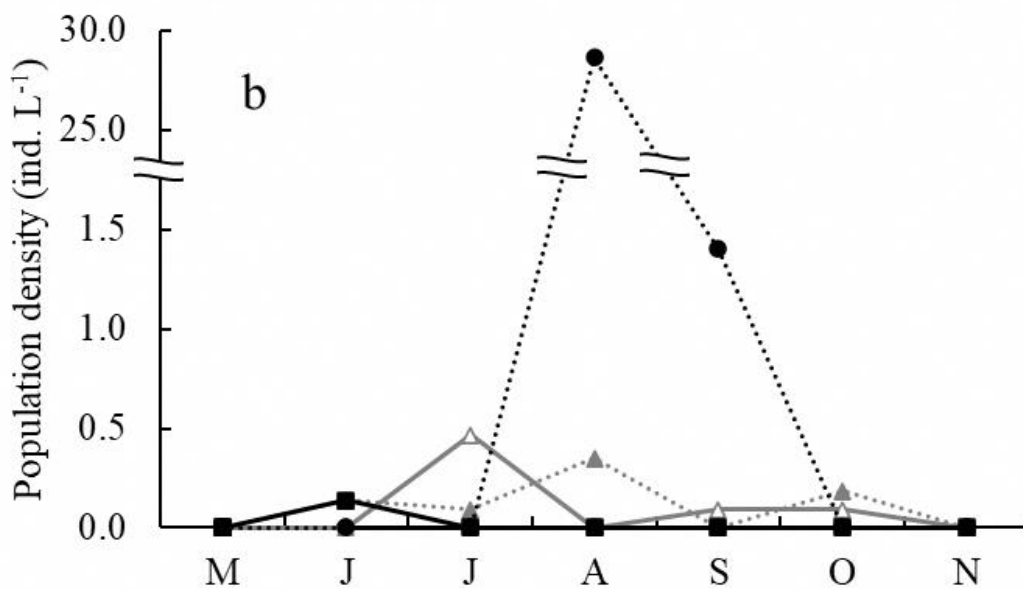
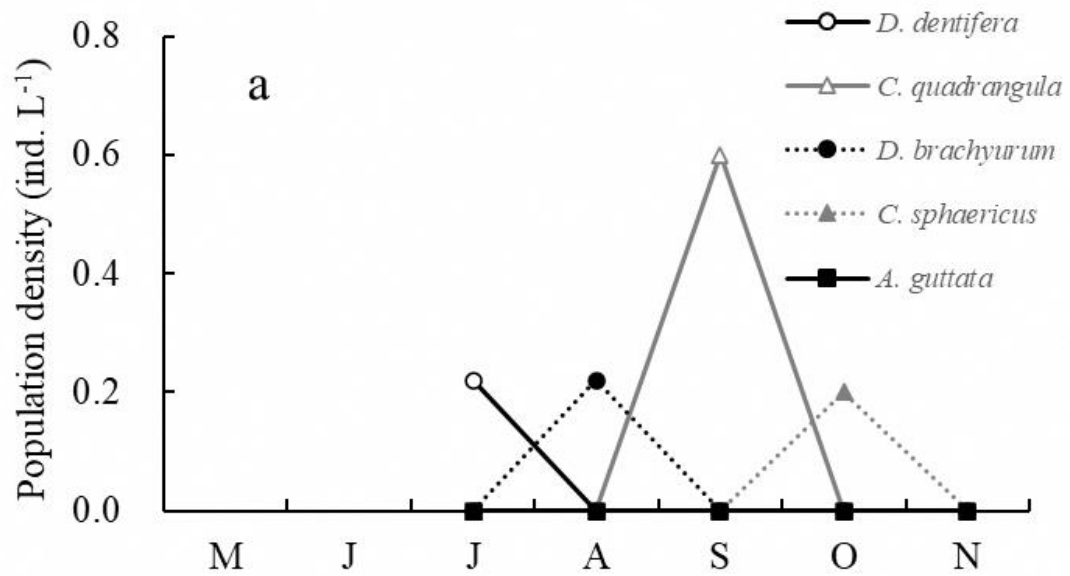


図 4-6 尾瀬ヶ原上田代の池塘 KA2-77 における枝角類の個体群密度の季節変化
 a: 2018 年 (5~6 月はデータなし) b: 2019 年

KA4-05における枝角類の季節変化を図4-7に示す。2018年7月は*D. brachyurum*が11.6 ind. L⁻¹、*Chydorus sphaericus*は7月に6.8 ind. L⁻¹、*C. quadrangula* は7月に3.6 ind. L⁻¹であったが、その後減少に転じた。9月になると*D. dentifera*が出現し、10月には2.6 ind. L⁻¹に達した。2019年は7月に*D. brachyurum*が3.6 ind. L⁻¹に達したが、8月には*Polyphemus pediculus*は1.7 ind. L⁻¹となった。11月には*D. dentifera*が出現し0.8 ind. L⁻¹となったまた、融雪直後の2019年5月22日には枝角類を確認することはできなかった。

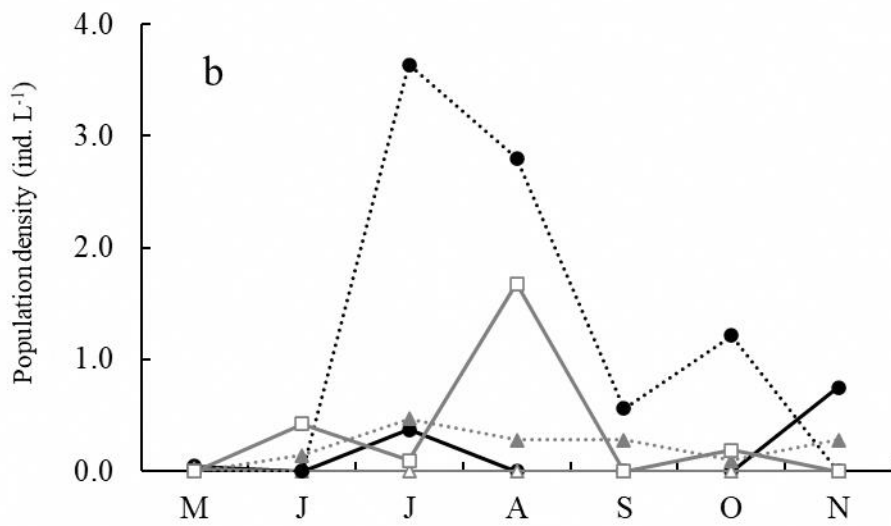
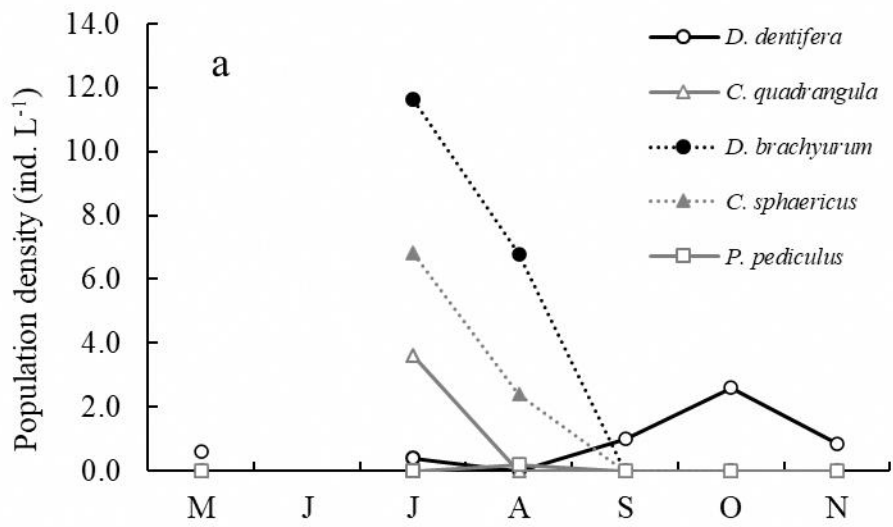


図 4-7 尾瀬ヶ原上田代の池塘 KA4-05 における枝角類の個体群密度の季節変化
 a: 2018 年 (6 月はデータなし) b: 2019 年

KA4-37における枝角類の季節変化を図4-8に示す。2018年は5月に*D. brachyurum*が30.6 ind. L⁻¹と高かった。その後も*D. brachyurum*が優占したが、8月に*C. quadrangula*が増加し、6.8 ind. L⁻¹に達した。2019年は6月に*P. pediculus*が増加し4.3 ind. L⁻¹に達したほか、*D. brachyurum*、*D. dentifera*、*C. sphaericus*が共存する状態がみられたが、8月以降は*D. brachyurum*が優占する状況となった。また、融雪直後の2019年5月22日には枝角類を確認することはできなかった。

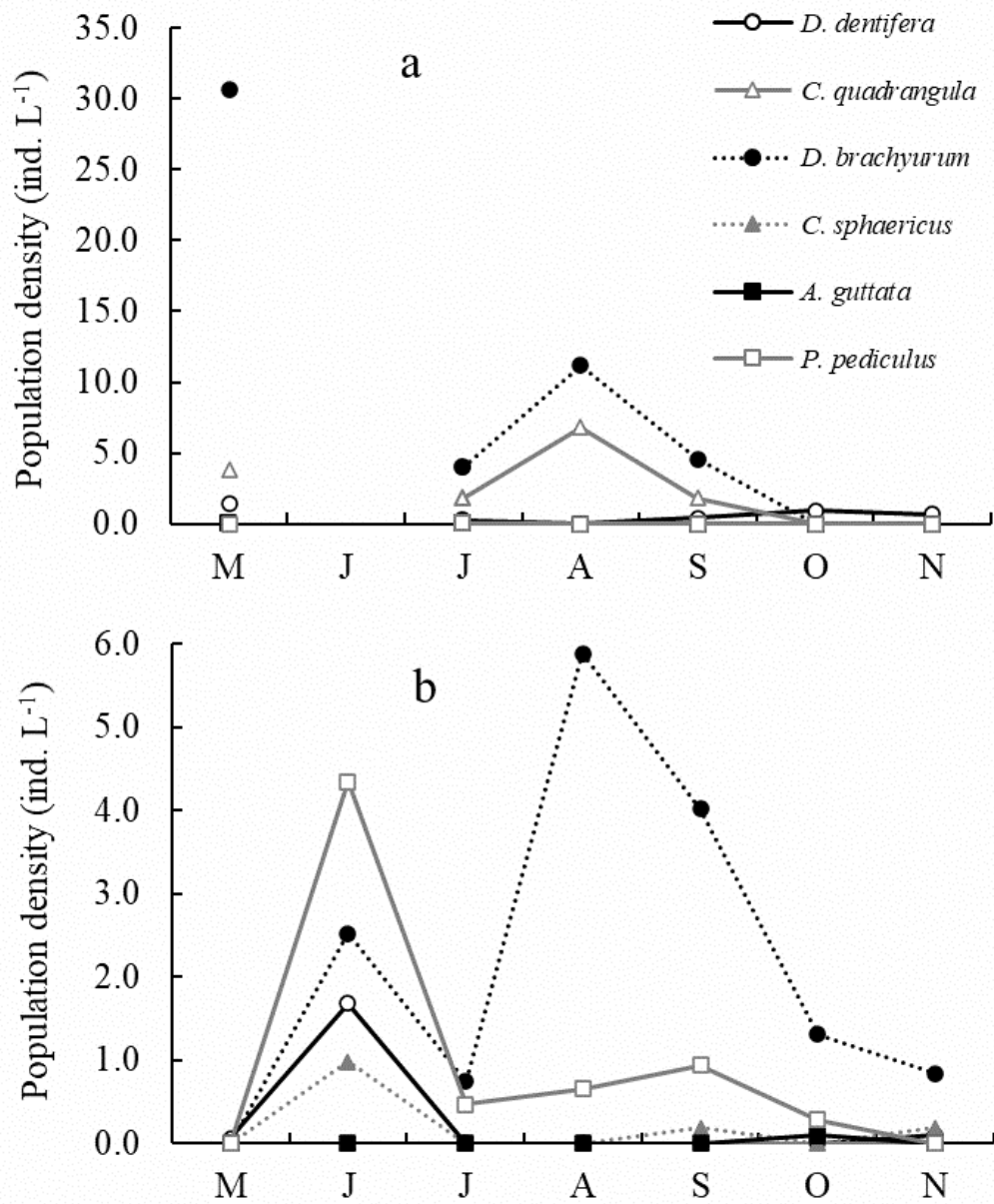


図 4-8 尾瀬ヶ原上田代の池塘 KA4-37 における枝角類の個体群密度の季節変化
 a: 2018 年 (6 月はデータなし) b: 2019 年

今回の調査では、雪解けから初夏にかけて枝角類の個体群密度が上昇し、一旦夏に低下した後、秋に再び上昇するという季節変化がみられた。このうち、雪解けから初夏までは*D. brachyurum*, *D. dentifera*, *P. pediculus*が多く出現し、秋には*D. brachyurum*が多く出現した。また、年間を通じてどの池澮でも*D. brachyurum*が多く出現した。今回2年間調査を実施したが、年による出現時期の差や個体群密度の差が大きかった。特にKA2-77では出現した枝角類の個体群密度の差が大きく、2018年と2019年では47倍の差がみられた。

4-3-3 枝角類の個体群密度に対する洪水の影響

今回の調査期間中の2018年10月1日に川の水が湿原内に流入し洪水となった(大山, 2019)。洪水前の9月の枝角類全体の個体群密度が3.27 ind L⁻¹ (SD=2.96)であったのに対し、洪水後の10月の枝角類全体の個体群密度は3.61 ind L⁻¹ (SD=3.15)と増加した。尾瀬ヶ原の枝角類と環境要因との相関を図25で示した。

福原ら(2021)により調査をした24池澮を洪水影響大池澮の15池澮と、洪水影響小池澮の9池澮に分類し、種ごとに個体群密度に対する洪水影響を評価した。その結果、9月の*D. brachyurum*個体群密度 ($t(14)=2.57$, $p=0.011$, $r=0.57$)と*Chydorus sphaericus*個体群密度 ($t(15)=1.77$, $p=0.048$, $r=0.42$)、10月の*D. brachyurum*個体群密度 ($t(15)=2.28$, $p=0.019$, $r=0.51$)と*C. sphaericus*個体群密

度 ($t(14)=2.18$, $p=0.023$, $r=0.5$), *Ceriodaphnia quadrangula* 個体群密度 ($t(14)=2.01$, $p=0.032$, $r=0.47$) に有意な差が検出された。9月の*D. brachyurum* 個体群密度は 1.38 ind L^{-1} ($SD=2.68$) で9月における全枝角類の個体群密度 (その月の各個体群密度の合計) の42.1%, *C. sphaericus* 個体群密度は 0.21 ind L^{-1} ($SD=0.47$) で全枝角類の個体群密度の6.5%であった。10月の*D. brachyurum* 個体群密度は 0.21 ind L^{-1} ($SD=0.43$) で10月における全枝角類の個体群密度の5.9%, *C. sphaericus* 個体群密度は 0.38 ind L^{-1} ($SD=0.84$) で全枝角類の個体群密度の10.5%, *C. quadrangula* 個体群密度は 0.027 ind L^{-1} ($SD=0.067$) で全枝角類の個体群密度の0.74%に相当した。

4-3-4 枝角類の個体群密度に対する捕食者の影響

2018年7月ならびに8月の魚類調査(野原ら, 2022)を基に魚類の確認できた池澁(7月はKA1-08, KA1-25, KA2-69, KA2-77, KA3-41の5池澁, 8月はKA2-53とKA4-37の2池澁)と, それ以外の池澁の個体群密度を比較して, 枝角類の個体群密度に対する魚類の影響を評価した。その結果, 7月は*D. dentifera*個体群密度($t(22)=2.01$, $p=0.028$, $r=0.39$), *C. quadrangula*個体群密度($t(19)=1.97$, $p=0.032$, $r=0.41$), *D. brachyurum*個体群密度($t(18)=3.49$, $p=0.001$, $r=0.64$), *C. sphaericus*個体群密度($t(19)=1.79$, $p=0.045$, $r=0.38$)と全枝角類の個体群密度($t(22)=1.95$, $p=0.032$, $r=0.38$)で有意な差が検出された。また, 8月は*D. brachyurum*個体群密度($t(5)=2.55$, $p=0.026$, $r=0.75$), *Alona guttata*個体群密度($t(21)=1.83$, $p=0.040$, $r=0.37$)で有意な差が検出された。7月の*D. dentifera*個体群密度は 0.26 ind L^{-1} ($SD=0.39$)で同月における全枝角類の個体群密度の2.7%, *C. quadrangula*個体群密度は 0.48 ind L^{-1} ($SD=1.09$)で全枝角類の個体群密度の4.9%, *D. brachyurum*個体群密度は 8.10 ind L^{-1} ($SD=11.29$)で全枝角類の個体群密度の82.4%, *C. sphaericus*個体群密度は 0.74 ind L^{-1} ($SD=1.63$)で全枝角類の個体群密度の7.5%に相当した。また, 8月の*D. brachyurum*個体群密度は 24.44 ind L^{-1} ($SD=27.36$)で全枝角類の個体群密度の93.4%, *A. guttata*個体群密度は 0.17 ind L^{-1} ($SD=0.46$)で全枝角類の個体群密度の0.65%に相当した。

7月に魚がいた5池澁では全枝角類の平均個体群密度は1.26 ind L⁻¹ (SD=0.89)であったが、8月も0.22 ind L⁻¹であったKA2-77を除くと残りの4池澁の全枝角類の平均個体群密度は28.2 ind L⁻¹ (SD=26.42) と7月の22.4倍に増加した。

4-4 考察

4-4-1 尾瀬ヶ原における枝角類

尾瀬ヶ原池澁における枝角類調査は、上野 (1936) 以降、数多くの報告が行われており、これまでに13属22種が知られている (表4)。今回の調査では8属8種の枝角類が確認された。

池澁ごとの出現種に関しては4つの池澁で共通する種が4種 (*Diaphanosoma brachyrum*, *Daphnia dentifera*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus sphaericus*) あり、池澁間における出現種の違いは小さかった。これは過去の報告でも同様な傾向がみられ、1年間に複数回サンプリングを行った栗田・峰村 (2006) の報告でも同様の結果がみられる。Coronel *et al.* (2007) は南アメリカのボリビアのいくつかの池澁でも池澁間における出現種の違いが小さいことを指摘しており、その原因としてCoronel *et al.* (2009) は休眠卵が池澁における枝角類の種の多様性を維持するとしている。

尾瀬ヶ原の枝角類では*Diaphanosoma brachyrum*が主要種であることがこれま

で3回の尾瀬総合学術調査でも報告されている (上野, 1954b; Kurasawa *et al.* 1982; 花里ら, 1999; 平, 2000)。今回の調査でも4つの池澮すべてで*D. brachyurum*が主要種となっており, 前回までの調査と比べて大きな違いはみられなかった。田中 (1995) によれば, *D. brachyurum*は雌が体長0.8~1.3 mm, 雄が体長0.7~0.9 mmと枝角類の中では中型種であり, 頑丈で強力な第2触角をもつ遊泳に適した構造をもつ種である。*D. brachyurum*は井田 (2019) が尾瀬ヶ原・尾瀬沼ならびに群馬県北部山岳地域の湖沼において, 平 (1989) が新潟県苗場山頂付近の池澮での出現を報告しており, 尾瀬ヶ原周辺地域では広く分布が確認されている種である。

尾瀬ヶ原の池澮は総じて浅く, 今回調査した4池澮も水深は31 cm~141 cmである (福原氏私信)。そのため, 夏季は一時的に水温が高くなりやすい傾向があり, 今回も29.4 °Cを記録した。過去の調査でも上野 (1954) が29.6 °C, 栗田・峰村 (2011) で30.5 °C, 片山 (2012) で29.3 °Cを記録している。この30 °C近い水温では*D. dentifera*は繁殖することができない可能性が高い (Xie *et al.*, 2000)。一方, *D. brachyurum*は30 °Cになっても繁殖速度が衰えない高温に適応した種であるため (Hanazato and Yasuno, 1985; Han *et al.*, 2011), 夏季の温度上昇により同種にとって適した環境になることが予想される。

尾瀬ヶ原に生息する体長サイズが大型の枝角類である*Daphnia*属は, これまで主に*D. longispina*として報告されており, 平 (2000) では*D. rosea*と報告している。

Ishida *et al.* (2011) はミトコンドリアの12S rRNA, 核のITS-1, ITS-2配列の分析によって*Daphnia*属の再検討を行い, 日本に生息する*D. longispina*や*D. rosea*は*D. dentifera*であることを示した。また, KA1-04における*Daphnia*属のサンプルを占部らがミトコンドリアの12S rRNA分析を行った結果, *D. dentifera*であると確認(占部ら, 2022) できたことから, 尾瀬ヶ原でこれまで*D. longispina*や*D. rosea*と報告されてきた種は, *D. dentifera*であった可能性が高いと考えられる。

4-4-2 枝角類の季節変化

尾瀬ヶ原池澮の枝角類は, 雪解けから初夏にかけての個体群密度が上昇し, 一旦夏に低下した後, 秋に再び上昇するという季節変化がみられた。このうち, 雪解けから初夏までは*D. brachyurum*, *D. dentifera*, *P. pediculus*が多く出現し, 秋には*D. brachyurum*のみが多く出現した。出現する枝角類の多様性が秋に低くなるという特徴は, Vad (2012) によるハンガリーの泥炭地における結果とよく似ている。秋以降に*D. brachyurum*のみが優占することについては, 前述のとおり夏季の池澮の水温上昇が*D. brachyurum*にとって有利に働き, *D. dentifera*, *P. pediculus*には不利に働くためであると考えられる。

栗田・峰村 (2006) が2005年7月～10月における季節変化を報告しているが, KA4-37では*D. brachyurum*と*Chydorus sphaericus*の個体群密度が高く, 今回の2018

年の結果と似た季節変化を示した。しかし同じKA4-37でも2019年は*D. brachyurum*の他に*P. pediculus*の個体群密度が高くなった。Leppänen *et al.* (2019) は、フィンランドの泥炭地のミジンコの化石を調べ、泥炭地の池澮は環境が変化しやすく出現種も変動しやすいことを述べている。このことから尾瀬ヶ原の池澮も年による出現種の変動が激しく、池澮内の環境が安定していないことが示唆された。

今回の調査では季節変化に関して池澮間の差が大きく、出現種・出現時期に違いがあった。これは栗田・峰村 (2006) でも同様であり、尾瀬ヶ原では池澮ごとに環境が大きく違っていることが示唆される。このうち水温は池澮ごとの差の平均が2.7℃、pHは池澮ごとの差の平均が0.77、溶存酸素濃度は池澮ごとの差の平均が2.3 mgO₂ L⁻¹で大きな違いが無いことから、池澮ごとの餌環境や捕食者の有無が大きく作用していると推察される。

4-4-3 枝角類の餌環境

枝角類の餌環境を示す指標の1つとして考えられるクロロフィル*a*濃度については、栗田・峰村 (2006) の2005年7月～10月における調査によれば、7月から上昇し8月にピークを迎え、その後10月に向けて減少するという報告がある。しかし、今回の2019年6月～11月の調査では池澮によってクロロフィル*a*濃度の値や

ピークの時期に違いがあり、植物プランクトンの量も池澮ごとに大きく異なることが分かった。これは池澮による水草の種組成や水草による被度の違いが要因である可能性が考えられる。

KA2-77とKA4-05では7月にクロロフィルa濃度のピークがあり、それにあわせて*D. brachyurum*の個体群密度も増加していた。また、KA1-04では6月にクロロフィル-a濃度のピークがあり、同じ時期に*D. brachyurum*と*D. dentifera*の個体群密度がそれぞれ増加しており、いずれも植物プランクトンを餌として利用していることが示唆された。

一方、*D. brachyurum*は9月にもピークを迎えるがクロロフィルa濃度は低いままであり、また、KA4-37は他の池澮と比較してクロロフィルa濃度の値が低くなった。KA4-37では、6月に*Polyphemus pediculus*や*D. brachyurum*、*D. dentifera*の個体群密度が高くなるが、クロロフィルa濃度は低いままであった。これらのことからこれらの枝角類は植物プランクトン以外の有機物を利用している可能性が考えられる (Karlsson *et al.*, 2003; Cole *et al.*, 2011)。しかし、Wenzel *et al.* (2012) は*Daphnia galeata*のバイオマスを維持するには植物プランクトンが必要であると述べており、Urai *et al.* (2019) は腐食栄養湖でクロロフィルa濃度が極端に低い長野県白駒池の*Daphnia*属でも植物プランクトンを餌資源として利用していると述べている。今回の調査では尾瀬ヶ原の枝角類の餌資源に関してはクロロ

フィル-a濃度だけでは説明できない部分があった。これは*D. dentifera*は胸脚にある濾過肢毛の間隔が1 μm 以下と細かく口器も大きいため、幅広いサイズの植物プランクトンを摂食できるのに対し、*D. brachyurum*は濾過肢毛の間隔は細かいものの口器が小さいため、大きな植物プランクトンを摂食できず、小さな植物プランクトンや細菌類を効率よく摂食できること (Geller and Müller, 1981; Hessen, 1985) に要因があると考えられる。尾瀬ヶ原の枝角類の餌資源を調べるためには、原生動物やバクテリアなどの微生物も同時に調べる必要がある。

4-4-4 枝角類に対する洪水の影響

大雨等による洪水としては、尾瀬ヶ原上田代では2017年10月から2018年12月の期間では、2017年10月23日と2018年10月1日に川の水が湿原内に流入したことが記録されている (大山, 2019)。その他に、毎年5月の融雪期に湿原全体が融雪水に覆われる。今回洪水前の2018年9月16日と洪水後の同年10月13日に採集を行った。9月の枝角類全体の個体群密度が78.4 ind L⁻¹であったのに対し、洪水後の10月の枝角類全体の個体群密度は86.7 ind L⁻¹と増加した。また、9月~10月にかけて出現する種の構成も変化がなかった。よって2018年10月1日の洪水に関しては、池塘内の枝角類への直接的な洪水影響はほとんどないか、あっても短時間で解消されたと考えられる。

福原ら（2021）による洪水区の池塘と非洪水区のそれぞれの個体群密度を比較したところ、9月と10月の *D. brachyurum* 個体群密度と *C. sphaericus* 個体群密度、10月の *C. quadrangula* 個体群密度で有意差が検出された。しかし、9月の *D. brachyurum* 個体群以外はその月の枝角類全体に占める割合も少ないため、洪水が池塘の枝角類全体に大きな影響を与えたとは考えにくい。一方9月の *D. brachyurum* 個体群密度は、その月の枝角類全体の個体群密度の42.1%を占めているため、洪水によって9月の枝角類の個体群密度を減少させられた可能性があると言える。ただし9月は大雨による洪水から11か月、融雪浸水からも4か月経過している。前述のように2018年10月1日の洪水では個体群密度や種組成の変化がみられなかったことから、洪水による直接的な影響ではなく、洪水によって侵入したと考えられる強力な捕食者（魚類）の影響と考えるべきであろう。魚類の影響に関しては後述する。

4-4-5 枝角類に対する無脊椎捕食者の影響

尾瀬ヶ原池塘における枝角類の捕食者として、イモリやフサカ幼虫、エゾイトトンボ属のヤゴ (*Coenagiron* spp.) の存在が指摘されている（上野，1954；花里，1999；栗田・峰村，2007）。今回の調査でも2019年には全ての池塘でフサカ幼虫を確認しており、野原らによればKA1-04，KA2-77で2018年にアカハライモリ

を確認している(野原ら, 2022)。Langeland (1982) は魚が存在せず無脊椎捕食者のみが存在するノルウェーの湖において, *D. brachyurum* の個体群密度が高くなったと報告している。Hanazato and Yasuno (1989) はそれぞれ大型, 中型, 小型の枝角類である *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina fatalis* の3種を使った野外実験水槽を行い, フサカ幼虫を入れた水槽では大型の *D. galeata* と中型の *D. brachyurum* が優占し, 魚類を入れた水槽では中型の *D. brachyurum* と小型の *B. fatalis* が優占することを示した。また, 花里 (1999) は野外実験水槽を使ってイモリによる枝角類群集への捕食影響について調べ, イモリの捕食は大型の枝角類である *Daphnia* 属に大きな影響を与えることを明らかにした。尾瀬ヶ原の池塘では大型の枝角類を主に捕食するイモリと小型の枝角類を主に捕食するフサカ幼虫が共存しているため, その両者の影響を比較的受けにくい *D. brachyurum* が優占しやすい環境になり, 個体群密度が高くなったと考えられる。

4-4-6 枝角類に対する魚類の影響

従来, 尾瀬ヶ原池塘の動物プランクトン群集を決定する特徴の1つとして, 魚が生息せずその代わりにイモリが捕食性脊椎動物として存在していることだと言われてきた(花里, 1999)。しかし, 大雨等による河川の洪水により, 河川に生息する魚類が池塘内に侵入することが報告されており, Maruyama *et al.* (1982)

は上田代の池澮でアブラハヤ (*Rhynchocypris lagowskii steindachneri*) を、ヨッピー川へつながる源五郎堀でギンブナ (*Carassius auratus langsdorfi*) を確認している。また、齋藤 (1993) はヨッピー川左岸の泉水池にてギンブナを確認している。2018 年にも上田代の池澮でアブラハヤ、ドジョウ、ギンブナを確認した (野原ら, 2022)。

花里ら (1999) は野外実験水槽の実験から無脊椎捕食者より魚類の影響が大きいことを指摘している。そこで 2018 年の魚類調査 (野原ら, 2022) を基にそれぞれ魚のいる池澮、魚のいない池澮に分け、それぞれ比較検討を行った。その結果、7 月は *D. dentifera*, *C. quadrangula*, *D. brachyurum*, *C. sphaericus* の個体群密度と枝角類全体の個体群密度に、8 月は *D. brachyurum*, *A. guttata* の個体群密度に有意な差が検出された。また、その中でも 7, 8 月の *D. brachyurum* 個体群と 7 月の枝角類全体では効果量: r が 0.64~0.75 と大きな違いがみられた。7, 8 月の *D. brachyurum* 個体群は枝角類全体の 8~9 割を占めることから、池澮の枝角類にとっては魚類の影響が大きいことが明らかになった。池澮内の魚類は坂口・相馬 (1999) が指摘するように融雪期の溢水、大雨による洪水によって池澮と河川がつながることにより、侵入したものと考えられ、洪水における間接的な影響と考えることができるだろう。

一方、今回の枝角類の個体群密度をみると、7 月に魚類が確認された 5 池澮の

うち、KA2-77を除く4池澮で枝角類の個体群密度が22.4倍に増加した。このことから、KA2-77を除く4池澮においては、8月には強力な捕食者である魚類は存在していないことが示唆される。2018年の魚類調査でも7月に魚類が確認された池澮の全てで、8月には魚類が確認されていない(野原ら, 2022)。7月から8月にかけては、池澮全体の枝角類の平均個体群密度も 9.83 ind L^{-1} から 26.18 ind L^{-1} と約2.7倍に増加した時期であり、侵入した魚類が餌不足で死滅したとは考えにくい。また、池澮内に確認された魚種は動物プランクトンのみならず、藻類、泥中の有機物なども摂食する生態をもっており(宮地ら, 1976)、この点からも餌不足で死滅したとは考えにくい。なぜ7月に魚類が確認された池澮では枝角類の個体群密度が増加するほど魚類が減少したのか不明であるが、KA1-08やKA1-25では池澮の一部が他の池澮とつながっており、魚類が他の池澮に移動した可能性も考えられる。今後、池澮間のつながりや水の流れにともなった魚類の移動にも注目して調査を進めていく必要があるだろう。

4-4-7 尾瀬ヶ原における *Daphnia dentifera* 個体群の越冬戦略

尾瀬ヶ原の*D. dentifera*個体群は、11月になると大きく個体群密度を低下させた。また、耐久卵を抱卵するものも多くみられた。5月の融雪直後の採集では採集できなかったことから、自由遊泳個体の形態で越冬している可能性は低いと考え

られる。また、春の初めに越冬したと思われる大型個体は採取することができなかった。野原 (2012) は尾瀬ヶ原が例年11月初旬から5月末まで最大3mを越える雪に覆われることと、積雪下における中田代の池澮の水温が一か月以上にわたって0°Cであることを示している。尾瀬ヶ原の池澮は水深が1.5m程度と浅いため、積雪の影響が底近くまで及ぶのだと考えられる。そのため尾瀬ヶ原の池澮においては枝角類の自由遊泳個体での越冬は難しいと考えられる。

4-4-8 尾瀬ヶ原における *Daphnia dentifera* の春の個体群形成

前述の通り、尾瀬ヶ原では自由遊泳個体での越冬は難しいため、休眠卵が春以降の個体群形成に大きな役割を果たしていると推察される。また、融雪時には湿原全体が融雪洪水によって覆われ、2019年5月21日にも融雪洪水が観察された。融雪洪水の流れは池澮上でも強く、自由遊泳個体がいたとしても流されてしまう可能性も高い。各池澮の環境条件は様々であるが、出現種の差が小さい。これは池澮間で何らかの行き来があるためであると考えられ、各池澮の休眠卵が融雪時の浸水・溢水によって拡散し、池澮間の出現種の差を小さくしている可能性が考えられる。

第5章 冬季に結氷しない木崎湖における *Daphnia galeata* の越冬と春の個体群形成について

5.1 はじめに

木崎湖は長野県大町市北方に位置する湖（北緯：36°33'東経：137°50'）であり、標高 764m、面積 140ha、最大水深 29.5m、pHは 7 前後である（図 5-1, 5-2）。魚類はプランクトン食魚であるワカサギが毎年放流されており、また魚食魚のブラックバスも多く確認されている。優占する動物プランクトンは個体数では通年ワムシ類の *Kellicottia longispina* である。また乾燥重量で比較すると4月から5月にかけてワムシ類、6月から7月にかけてと10月から翌1月までは枝角類の *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris*, 7月はカイアシ類の *Cyclops vicinus* と *Eodiaptomus japonicus* である。(Tanaka, 1992; 味澤, 1995; 三宝, 1997)。1928年頃までは全面凍結、もしくはほぼ全面凍結することが多かったが(田中阿歌麿, 1930), 近年はほとんど全面結氷せず、本研究を行なった1999年から2000年にかけての冬も全面結氷せず、湖心部の結氷も見られなかった。

冬季間に結氷しない湖におけるダフニアの個体群動態を把握するとともに、越冬状態、さらに春の個体群形成に関して調べるために木崎湖で調査を行った。

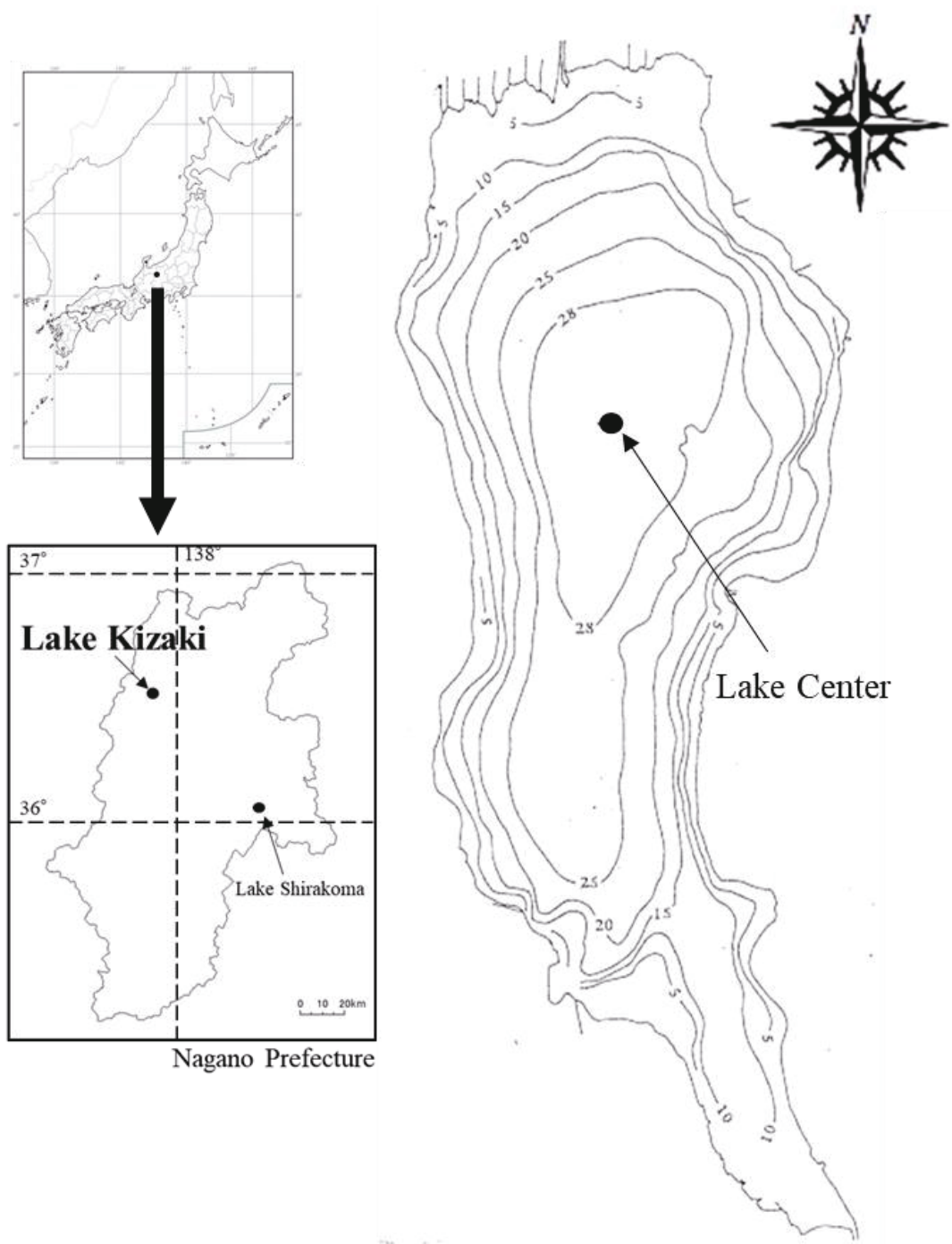


図 5-1 木崎湖の図



図 5-2 木崎湖の写真

(上：1999年11月，下：2000年1月)

5-2 方法

5-2-1 環境要因の測定

環境要因の測定および採水は湖心部（水深：29.5 m）（図 5-1）において 1999 年 10 月から 2000 年 8 月まで月 1 回の頻度で行った。調査時間は湖の全期間を通じ、昼間の 10 時～13 時であった。

1999 年 4 月から 10 月，2000 年 6 月から 10 月までは水温はサーミスター水温計(東邦電探 ET-3 型)，溶存酸素量はウインクラー法（西條，三田村，1995）によって表層から底泥直上まで 1 m おきに計測した。また 1999 年 11 月から 2000 年 5 月までは水温，溶存酸素量ともに DO メーター（HORIBA）を用いて同様に計測した。

採水は 6 L のバンドーン式採水器を用い，水深 0，2，4，6，8，10，14，18，22，26m 深の湖水を採水した。採水した水はクロロフィル a 濃度，POC の測定に用いた。また採水した水の一部を使い，pH メーター（METTLER TOLEDO MP120BE pH Meter），EC メーター（METTLER TOLEPO MC126 Conductive Meter）を用いてそれぞれ pH，EC を測定した。

クロロフィル a 分析用の試水は GF/F フィルター（Whatman）で濾過し，濾過後のフィルターを 100% エタノールに漬けて冷暗条件で 24 時間静置した。その抽出液の吸光度を分光光度計で測定し，Marker *et al.* (1980) の計算式よりクロロ

フィル a 濃度を求めた。POC 分析用の試水は、目合い 40 μm のナイロンネットで濾過した後に、GF/F フィルターで濾過した。濾過後のフィルターを分析サンプルとし、CHN コーダを使用して POC の測定を行った。

5-2-2 動物プランクトンの採集および計測

動物プランクトンの採集は湖心 (L.C.) において水深 0, 2, 4, 6, 8, 10, 14, 18, 22, 26m の各層で容量 6L のバンドーン式採水器を用い 18L 採水し、それをメッシュサイズ 40 μm のネットで濾して試水中の *D. galeata* を濃縮した。さらに 4%シュガーホルマリン(Haney and Hall, 1973)にて固定し、実験室に持ち帰った後、顕微鏡下で同定及び個体数、体長、抱卵個体数および抱卵数を計測した。

5-2-3 *Daphnia galeata* 個体群の解析

採集した *D. galeata* のデータから瞬間的出生率と、瞬間的個体群増殖率を算出した。瞬間的出生率 (b) は以下の式で表される (Paloheimo, 1974)。

$$b = \frac{\ln(E + 1)}{D}$$

ここで E は 1 個体あたりの平均抱卵数、 D は胚の発育期間である。 D の値は Hall(1964)に基づき以下の式で求めた。

$$\ln D = 3.6961 - 0.2923 (\ln T)^2$$

但し T は採集時における採集地点における全層の水温の平均値である。瞬時的
個体群増加率 r は以下の式を用いて算出した。

$$r = \frac{(\ln N_{t+1} - \ln N_t)}{\Delta t}$$

N_t および N_{t+1} はサンプリング時 t 日と $t+1$ 日 (次の採集日) おける個体群密度
である。

5-3 結果

5-3-1 環境要因

1999 年 4 月から 2000 年 7 月にかけての水温の季節変動を図 5-3 に示す。1999
年 4 月から気温の上昇に伴って表層付近で水温が高くなり、8 月には最高の
27.4°C に達した。一方水深 14m 以深は 12°C 以下で維持され、水深 14m 前後の層
に水温躍層の形成が見られた。11 月になると温度成層は壊れて再び表層から底
層まで均一な水温となった。2000 年 1 月になると表水層 (水深 0m) で最低水温
3.5°C に達し、2 月も同様に 4°C 前後の値となった。3 月になると増加に転じ、4
月には温度成層が形成され始め、5 月にはそれが完了した。

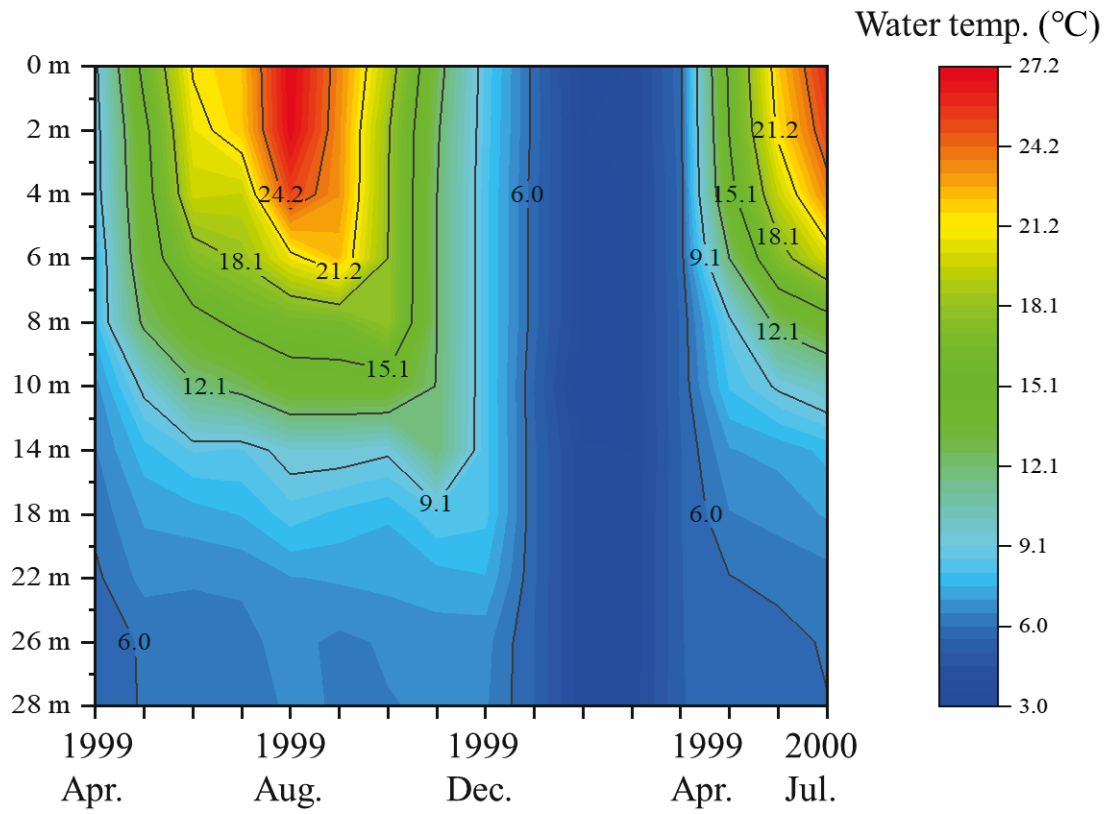


図 5-3 木崎湖における水温（1999－2000）

1999年4月から2000年7月にかけての溶存酸素濃度の季節変動を図5-4に示す。湖心部における溶存酸素濃度(DO)は、最高値が1999年10月の表層水(水深0m)で $12.34 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ であり、最低値は8月の深水層(水深26m)で $0.32 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ であった。水温躍層の発達した時期には水深の深いところで溶存酸素濃度の低下が見られ、7月から11月にかけて貧酸素層($<3 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ の層)が形成された。しかし12月の水温躍層の崩壊に伴い、貧酸素層も完全に消失した。冬期間(2000年1月~3月)、溶存酸素濃度は $11 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ 前後と全層均一な値を示した。

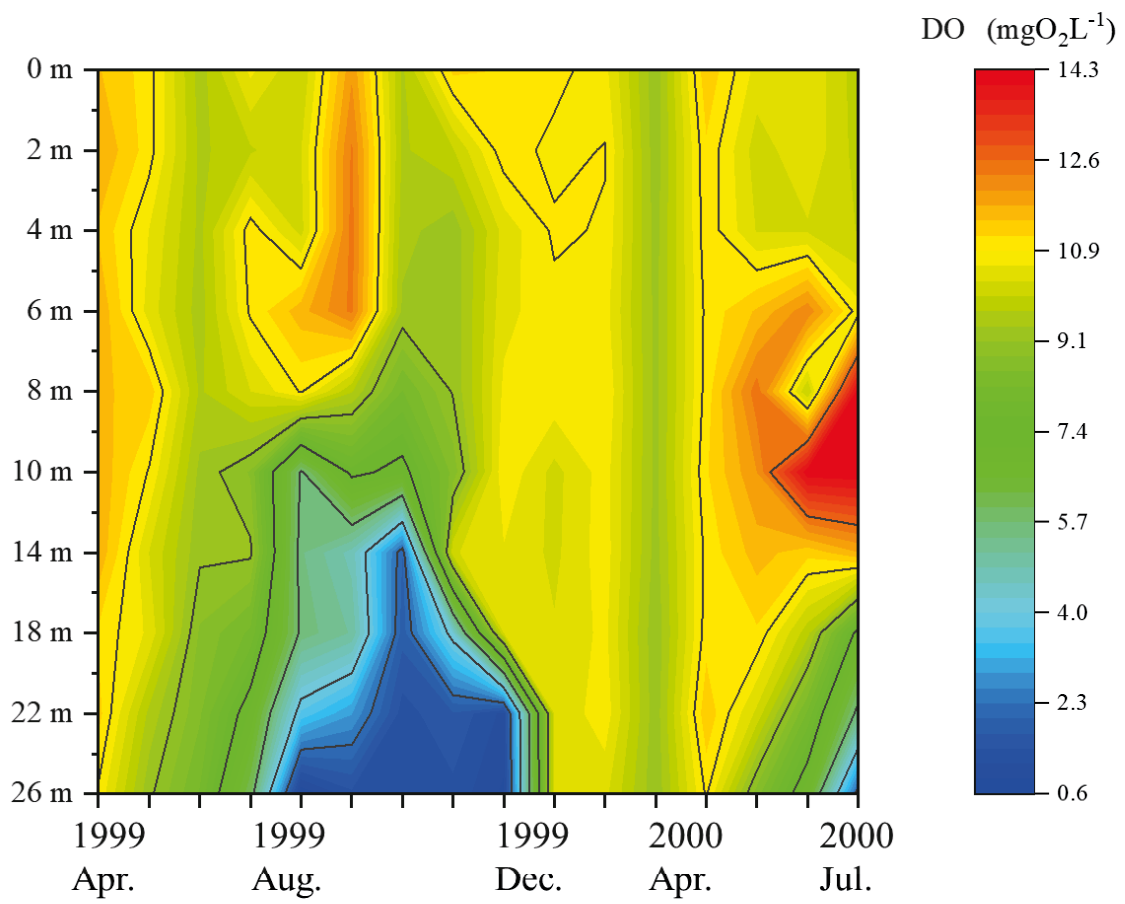


図 5-4 木崎湖における溶存酸素濃度 (1999-2000)

図中の数字は溶存酸素濃度 (mg O₂ L⁻¹)を示す。

1999年4月から2000年7月にかけてのpHの季節変動を図5-5に示す。pHは春から秋までの間、水深10mより浅い区域では7.5から9までとアルカリ性を示し、最高値は1999年7月の8.9であった。逆に14m以深の区域では6.5前後と酸性を示し、最低値は11月の5.3であった。しかし12月の湖水の循環により全層が7前後に均一化され、冬期間（2000年1月～3月）は6.5前後と酸性の値を示した。

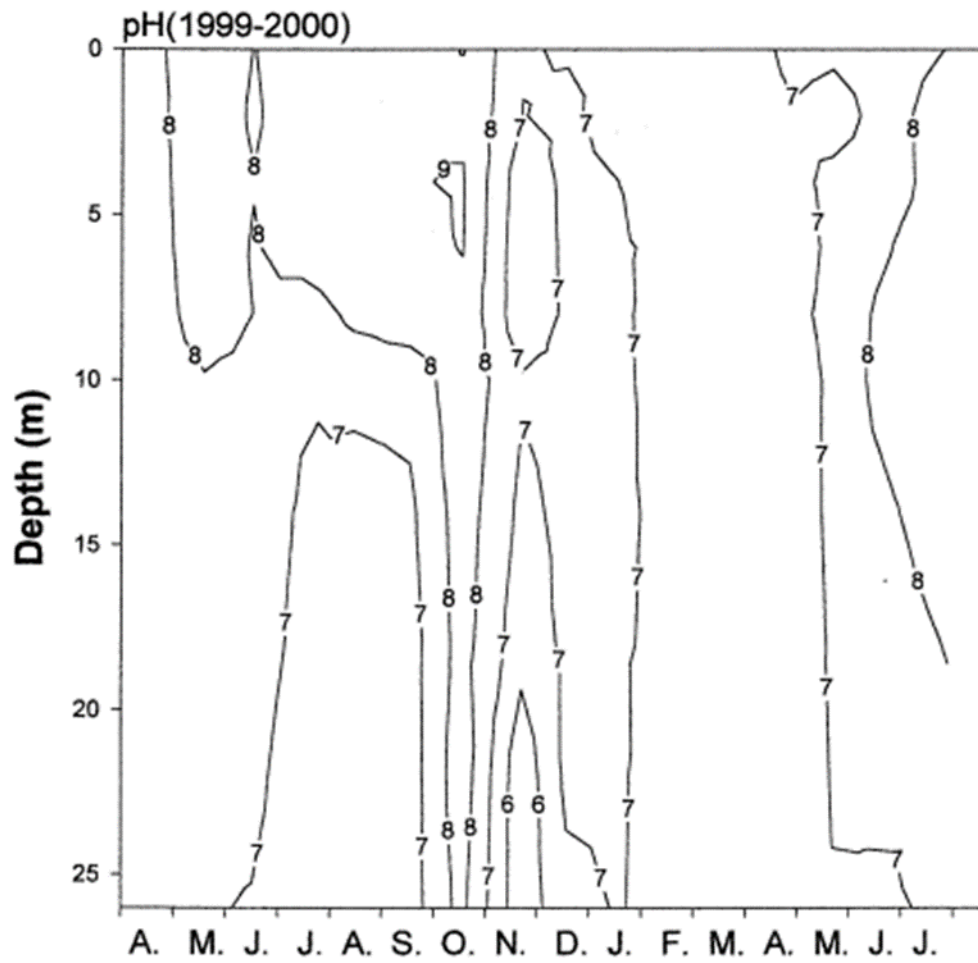


図 5-5 木崎湖における pH (1999 - 2000)

図中の数字は pH を示す。

1999年4月から2000年7月にかけてのクロロフィル a 濃度の季節変動を図 5-6 に示す。7月から10月にかけて10 m のところで40~60 mg m⁻² と高い値を示すが、その他はおよそ10 mg m⁻² 以下の値であった。11月に4 m より浅いところで30 mg m⁻² と高くなるが、12~1月にかけては全層で10 mg m⁻² 前後、2月には8 mg m⁻² 前後と緩やかな減少がみられる。4月になると水深の浅い所では20 mg m⁻² 前後、深いところでは3 mg m⁻² 前後と水深が深くなるほどクロロフィル a 濃度が減るという傾向がみられた。

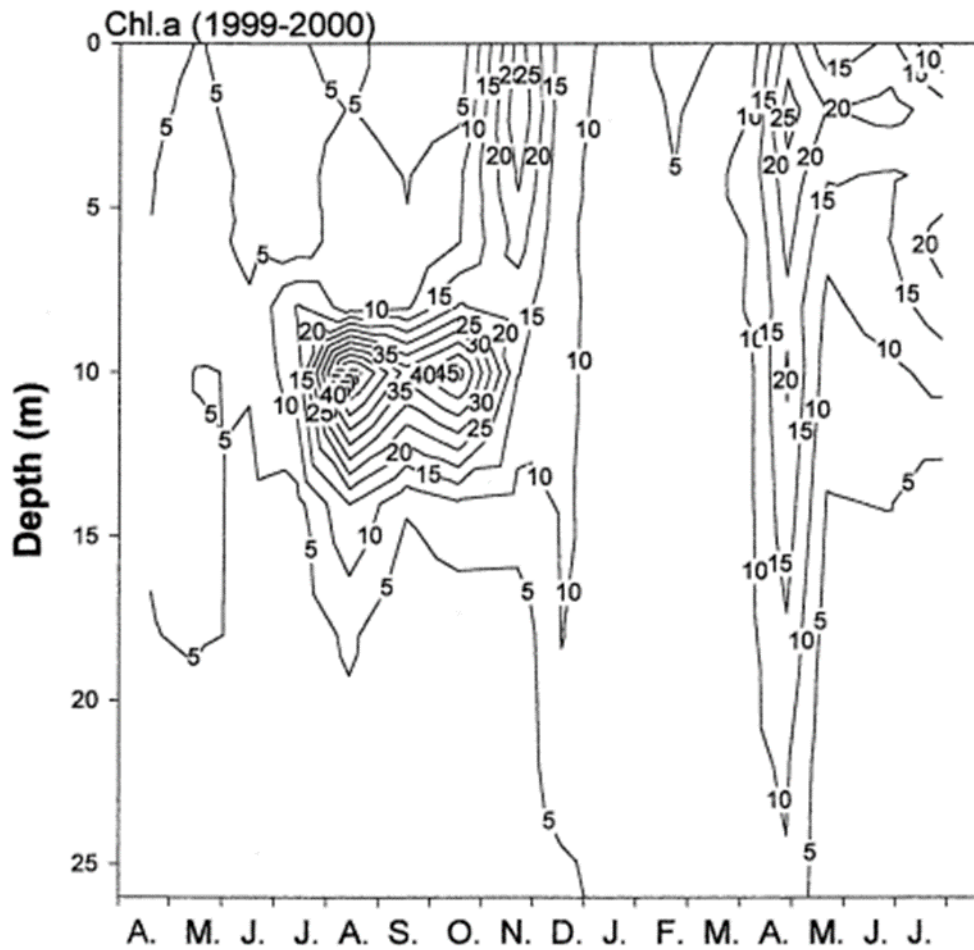


図 5-6 木崎湖におけるクロロフィル a 濃度

図中の数字はクロロフィル a 濃度 (mg m^{-2}) を示す。

1999年12月から2000年2月にかけての懸濁態有機炭素量（POC）の季節変動を図5-7に示す。12月は水深26mの層に多く0.54 mg C L⁻¹であるが、水深22mより浅い層では0.3 mg C L⁻¹前後である。1月になると水深14mより浅い層では増加し、0.4~0.5 mg C L⁻¹となる一方、水深22m以深の層では減少し、0.16~0.31 mg C L⁻¹となる。2月では水深6mの層に極大があり、0.63 mg C L⁻¹となる。しかし他は水深14mより浅い層では減少し、水深26mの層では増加を示し、0.28 mg C L⁻¹前後の値になった。

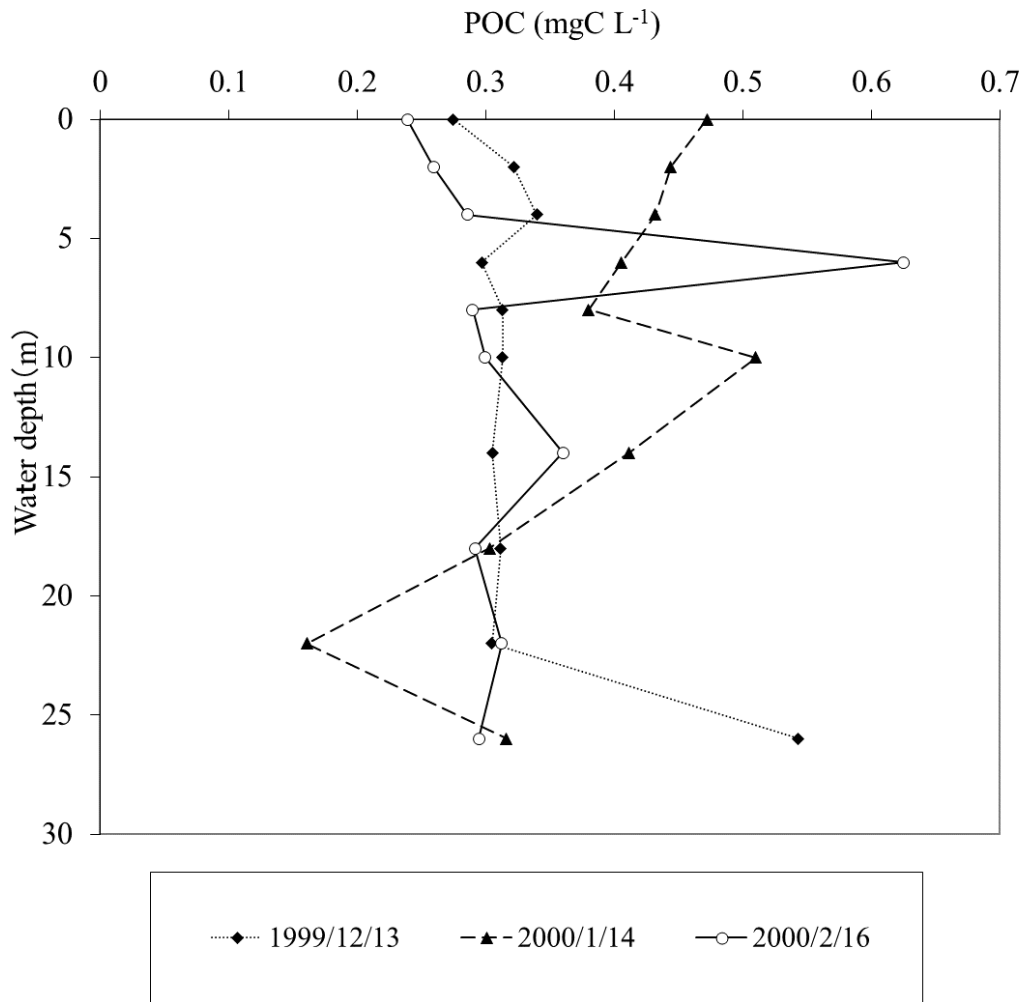


図 5-7 木崎湖における POC

5-3-2 *Daphnia galeata* 個体群

1999年10月から2000年6月までの木崎湖における *D. galeata* の個体群密度を図5-8で示す。*D. galeata* 個体群密度は1999年10月には1.24 ind L⁻¹であったが、その後11月に0.83 ind L⁻¹、12月に0.53 ind L⁻¹と減少した。翌2000年1月は12月とほぼ同程度を保ったが再び2月に0.18 ind L⁻¹にまで減少した。3月になると増加に転じて、4月には1.4 ind L⁻¹となり、前年の秋の水準に回復した。

木崎湖における1999年11月から2000年5月までの *D. galeata* 個体群の体長組成を図5-9に示す。図では *D. galeata* の体長を0.9mm以下、0.9~1.4mm、1.4~2.0mm、2.0mm以上の4つの群に分けて表している。なお1.4mmという値は、今回抱卵が確認された *D. galeata* 個体の中で最も小さい個体の体長である。11月の段階では、体長0.5~0.9 mmの個体から体長2.0 mm以上の個体まで採集された。12月には体長2.0 mm以上の個体は採集されなかったが、1月になるとまた採集されはじめ、1月から3月にかけては0.1 ind L⁻¹前後であった。2月、3月は体長0.9mm以下の個体が採集されず、4月になると再び採集され始めた。3月、4月に採集された個体の体長組成では、体長2.0mm以上の大型個体が割合的に多いのが特徴である。5月になると体長2.0mm以上の大型個体は減少し始め、その傾向は6月も同じであった。

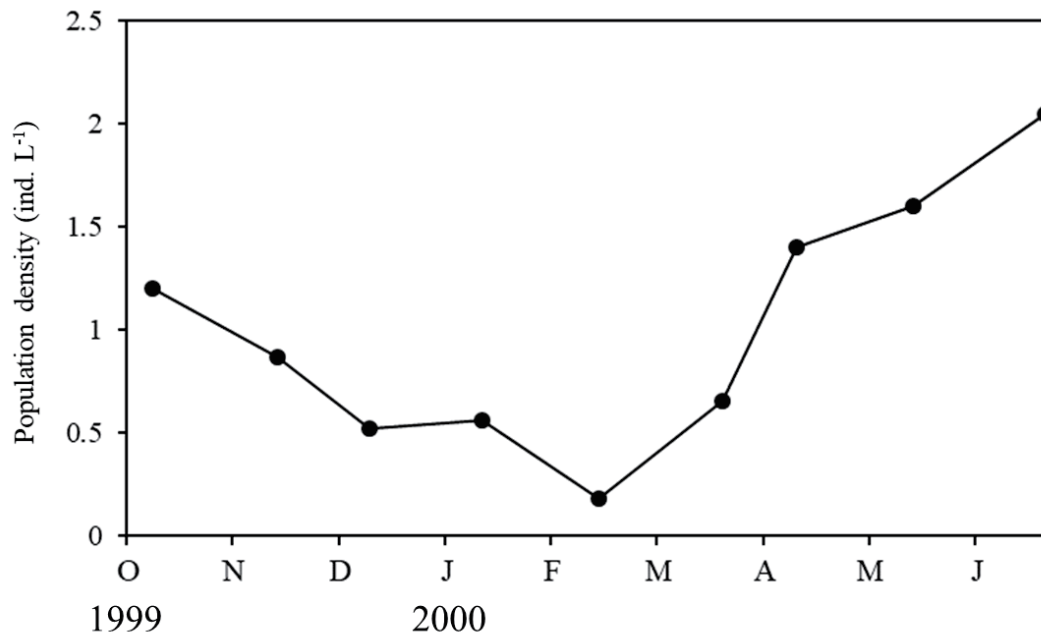


図 5-8 木崎湖の *D. galeata* 個体群密度

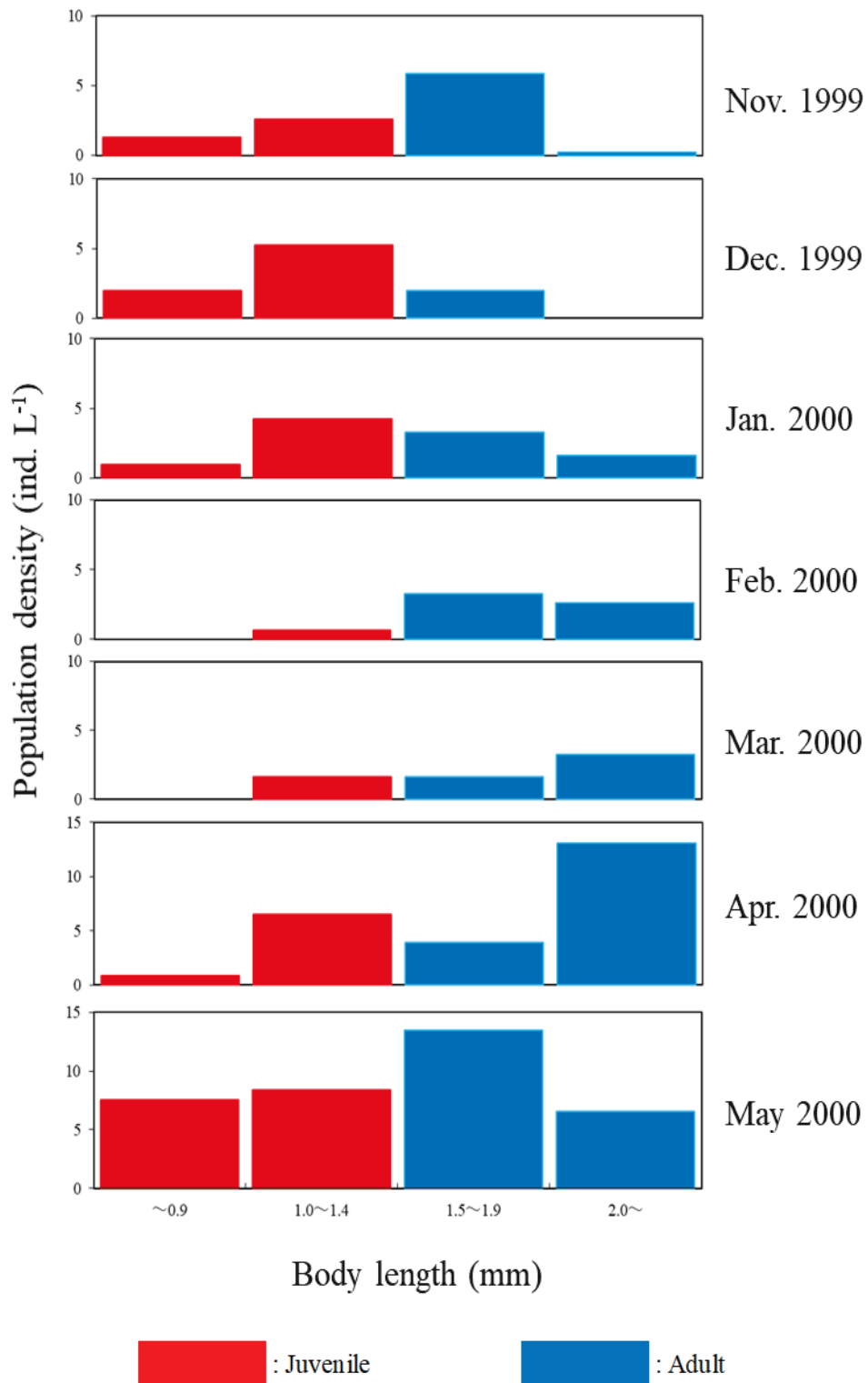


図 5-9 木崎湖における *D. galeata* 個体群の体長組成

1999年11月から2000年5月において採集された *D. galeata* 個体の抱卵率を図5-10に示す。木崎湖の *D. galeata* 個体群は1999年11月の段階では個体群全体の6%以上の個体が耐久卵を持っていたが12月になると耐久卵を持つ個体は2%にまで減少し、翌2000年1月のサンプルでは耐久卵を持っているものは観察されなかった。逆に単為生殖卵を持っている個体は調査期間中常に観察され、2000年2月は抱卵個体数が減少したが、それでも個体群全体の3%の個体が単為生殖卵を持っていた。

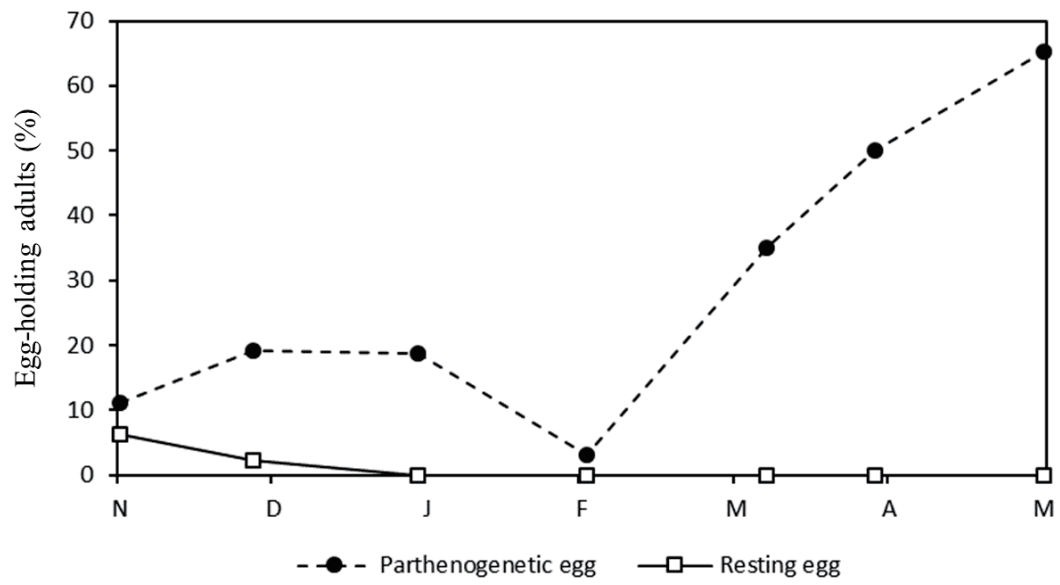


図 5-10 木崎湖の *D. galeata* の抱卵率と平均抱卵数の変化

5-3-3 *Daphnia galeata* 個体群の解析

1999年11月から2000年5月における木崎湖の *D. galeata* 個体群の瞬時的個体群増加率 (r) と瞬時的出生率 (b) を図 5-11 に示す。 r は2月に増加し、その後 0.04 ほどで安定していたが5月には減少した。逆に b は3月から5月まで増加し続けた。このことから3月の r の増加の要因は b の増加であると考えられ、4月、5月の r の増加の要因には、 b の増加以外の要因もあると考えられる。

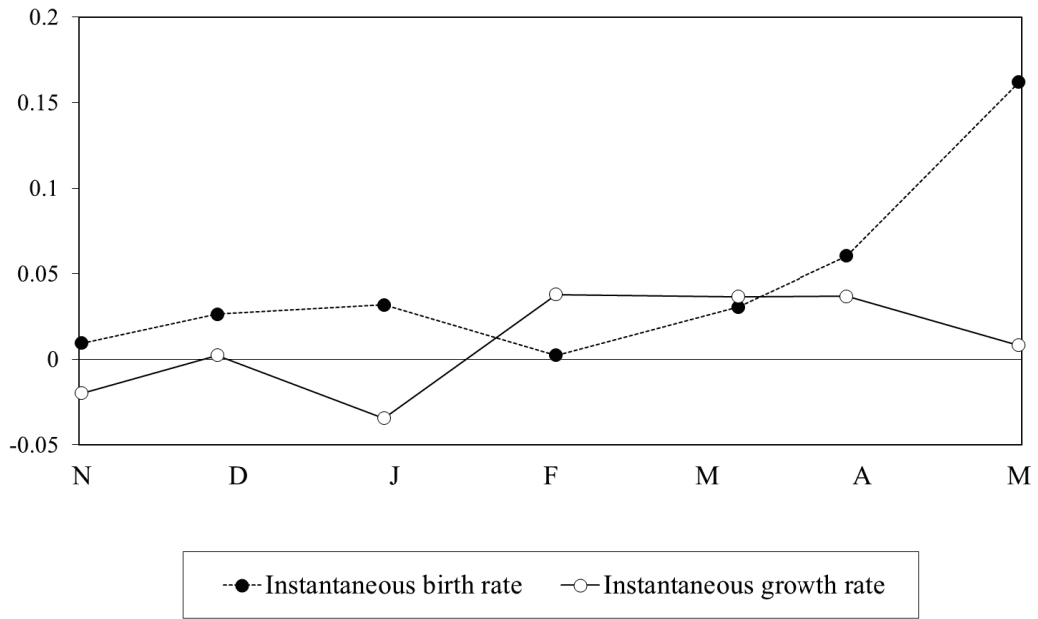


図 5-11 木崎湖の *D. galeata* 個体群の瞬間的出生率と瞬間個体群増加率

5-4 考察

5-4-1 木崎湖の *Daphnia galeata* 個体群の動態

木崎湖における *D. galeata* 個体群は，1999 年 11 月に水温が全層に渡って低下し，個体群密度は 11 月上旬から 2 月にかけて減少した。この時期の溶存酸素濃度が高い値を示しており，Chl.*a* 濃度が 11 月の時とほとんど変わらず，懸濁態炭素量（POC）は 0.3 mg C L^{-1} であり，餌としては十分な密度であったと考えられることから（Gliwicz, 1990），水温以外の環境条件は *D. galeata* にとって好適であったとみられる。11 月から 2 月における個体群密度の減少には，低水温が影響を与えていると推察される。

5-4-2 木崎湖の *Daphnia galeata* 個体群の越冬戦略

木崎湖では，冬期間も常に単為生殖卵を持つ *D. galeata* 個体が採集された。そのため *D. galeata* 個体群は一年中単為生殖を停止していないことがわかった。しかし採集した *D. galeata* 個体群の体長組成を見てみると，2 月，3 月と体長 0.9 mm 以下の小型個体はみられなかった。このことから，この時期 *D. galeata* 個体群は抱卵を行うが実際にはほとんど出産はしていなかった，又は幼体の死亡率が高かったものと推察される。以上のことから，木崎湖の *D. galeata* 個体群は個体数こそ減少させるものの，自由遊泳個体の状態で越冬していることが明らかにな

った。

5-4-3 木崎湖の *Daphnia galeata* の春の個体群形成

4月になると体長 0.5~0.9 mm の小型個体が採集されるようになり，再び単為生殖による再生産が活発になってきたことが推察される。*D. galeata* 個体群の3月における瞬時的個体群増殖率 (r) と瞬時的出生率 (b) の変化についてみると，ほぼ同調して増加しており， r の増加は b によって説明される。すなわち特に春の始めの個体群形成には，越冬した自由遊泳個体が大きく貢献していると考えることができる。

しかしこの結果は，直ちに耐久卵からの孵化による個体が春の個体群形成に寄与しないことを示しているのではない。本研究では春の比較的早い時期における *Daphnia* 個体群の形成に注目しているため，越冬した自由遊泳個体由来の個体が重要だと考えられるが，個体群が増加していくにつれ，次第に耐久卵由来の個体が取って代わるという可能性も考えられるだろう。

第6章 低温培養下における *Daphnia* 属の挙動について

6-1 はじめに

Daphnia 属が自由遊泳個体として越冬するためには、数ヶ月の間 4°C に近い水温の中で生存する必要がある。そこで *Daphnia* 属が低温に対してどの程度耐性があるのかを調べるために、低温条件下での培養実験を行った。

日本に生息する *Daphnia* 属については、時代によってその扱いが変わり、DNA による再整理が行われている最中ではあるが、15 種が知られている (田中, 1996a, 1996b ; 水野・高橋, 2000 ; 田中・牧田, 2017)。そのうち、多くの湖沼で報告されてきた *D. longispina* や一部の湖沼で報告されていた *D. rosea* に関しては Ishida *et al.* (2011) によってミトコンドリアの 12S rRNA, 核の ITS-1, ITS-2 配列の分析によって再検討が行われ、そのうちの多くが *D. dentifera* であることが明らかにされている。

本実験では国内でも多くみられる *D. dentifera* ならびに *D. galeata* について、さらに国内外で様々な室内実験に使用される *D. magna* について低温下での飼育実験を行った。なお、白駒池と尾瀬ヶ原の池塘には *D. dentifera* が、木崎湖には *D. galeata* が生息している。

6-2 方法

6-2-1 *Daphnia dentifera* の低温飼育実験

低温条件下における *D. dentifera* の生存率ならびに成長速度を求めるため、白駒池で採集した *D. dentifera* 個体を実験室内で 20 °C で培養し、成体はその後約 1~2 ヶ月をかけて水温を 5 °C まで下げてから実験を行い、幼体は水温 5 °C で生まれて 24~48 時間以内の個体を使って行った。温度条件は 2±1°C, 4±1°C, 5±1°C で行い、エサはクロレラを用い、クロレラ濃度 2×10^6 chlorella cells mL⁻¹ の飼育水が入った 50 mL ビーカーに 1 個体ずつ入れ、乾燥を防ぐためにアルミホイルで上部を覆った。それぞれ成体 10 個体ととも個体 10 個体で実験を開始し、光条件は 16 時間明期 8 時間暗期で 3~4 日ごとに体長を測定し、その際に飼育水も交換した。

6-2-2 *Daphnia galeata* の低温飼育実験

実験では木崎湖から採集して実験室内で飼育した *D. galeata* 個体の子どもを使用した。野外で採集してきた *D. galeata* 個体を汲み置き上水に緑藻 *Selenastrum capricornutum* を加えた飼育水の中に入れ、温度条件は 20±3°C, 光条件は 16 時間明期 8 時間暗期の周期で継代飼育した。汲み置き上水は活性炭を通した上水を 5 日以上曝気させたものであり、緑藻 *Selenastrum capricornutum* は国立環境研究所で継代培養された株を C 培地 (The National Institute For

Environmental Studies 1988), 温度条件 20°C, 光条件は 12 時間明期 12 時間暗期の周期で純粋培養したものである。また培地にはフィルター (MILLIPORE 0.22µm Filter Unit) を通したエアーポンプからの空気を常に供給した。緑藻 *Selenastrum capricornutum* は増殖期に回収し, 遠心分離機で濃縮した後冷蔵庫に保存し, 実験では必要な密度まで希釈して用いた。

低温条件下 (5°C) での *Daphnia* 個体の成長を観察するため, 野外で採集してきた *Daphnia* 個体を実験室内で培養し, その体長を測ることによって成長速度を求めた。

実験開始前, 6~8 個体の *Daphnia* 個体をストックから分離し, 十分な密度のえさを含んだ飼育水 50ml の入った 50ml ビーカーに 1 個体ずつ入れ, 乾燥を防ぐためにアルミホイルで上部を覆った。その後ビーカーを温度勾配恒温器 (TG-100-A-D Type AO2-DIP Model 日本医化器械製作所) に入れ, 温度条件 $5\pm 1^\circ\text{C}$, 光条件 16 時間明期 8 時間暗期の周期で培養した。飼育水は沈降した緑藻を再懸濁させるために 1 日 1 回バブリングを行い, 3 日に 1 回新しい飼育水と交換した。以上の条件下で 2 週間以上培養し, そこで得た生後 24 時間以内の子どもを試験個体とした。

実験は温度条件 $5\pm 1^\circ\text{C}$, 光条件 16 時間明期 8 時間暗期の周期の条件下で行い, 飼育水に含まれるえさ濃度は 2×10^5 *Selenastrum capricornutum* cells/ml とした。こ

れは *Daphnia* 個体にとって十分なえさ密度であると考えられる (笛木,1999)。飼育水は 1 日 1 回バブリングを行い、3 日に 1 回新しい飼育水と交換し、その際 *Daphnia* 個体の体長、抱卵数を測定した。体長は頭長から殻刺の付け根までの長さとし、双眼実体顕微鏡下で接眼マイクロメーターを使って測定した。この際同時に抱卵数も測定した。

6-2-3 *Daphnia magna* の低温飼育実験

Daphnia 個体が低温条件下において寿命はどれくらいあるのかということを知るために、*Daphnia magna* を使って、長期間の培養実験を行った。

D. magna 個体をストックから分離し、えさ濃度 2×10^5 *Selenastrum capricornutum* cells/ml の飼育水の入った 50ml ビーカーに 1 個体ずつ入れ、乾燥を防ぐためにアルミホイルで上部を覆った。そしてビーカーを温度勾配恒温器 (TG-100-A-D Type AO2-D1P Model 日本医化器械製作所) に入れ、 $15 \pm 1^\circ\text{C}$ に 3 日、 $10 \pm 1^\circ\text{C}$ に 3 日、 $8 \pm 1^\circ\text{C}$ に 3 日と順次水温を下げていき、温度条件 $5 \pm 1^\circ\text{C}$ で実験を行なった。実験個体はそれぞれ 10 個体、光条件は 16 時間明期 8 時間暗期の周期であった。飼育水は 1 日 1 回バブリングを行い、3 日に 1 回新しい飼育水と交換し、毎日 *Daphnia* 個体の生死を確認した。また得た子どものうち 10 個体を別のビーカーに移し、それも試験個体とした。実験は親 10 個体、子ども 10 個体が全て死亡

するまで続け、その死亡率、寿命を測定した。

6-3 結果

6-3-1 *Daphnia dentifera* の低温条件下における成長速度ならびに生存率

*D. dentifera*の成体と幼体を4℃と2℃条件下で培養した際の体長と生存率の結果をそれぞれ図6-1, 6-2で示す。

4℃条件下では成体は緩やかに減少するものの220日後でも60%の個体が生存しており、体長も220日後で2.2 mmまで成長した。5℃条件下における幼体は5℃条件にした直後の死亡率が高く、36日後には60%が死滅した。しかしその後は減少のペースは緩やかになり、220日後でも20%の個体が生存していた。220日後の体長は2.2 mmまで成長した。

2℃条件下では成体は2℃条件にした直後の死亡率が高く、17日後には50%が死滅した。その後は減少のペースは緩やかになり、220日後でも40%の個体が生存していた。しかし体長の成長はまったくみられなかった。2℃条件下における幼体は低温条件にした直後の死亡率が高く、17日後には全滅した。体長の成長もみられなかった。成体も幼体も2℃条件下では実験中はビーカーの底に横たわり、わずかに鰓脚を動かしているだけの個体が多く、水中を泳ぐ姿はほとんど観察されなかった。

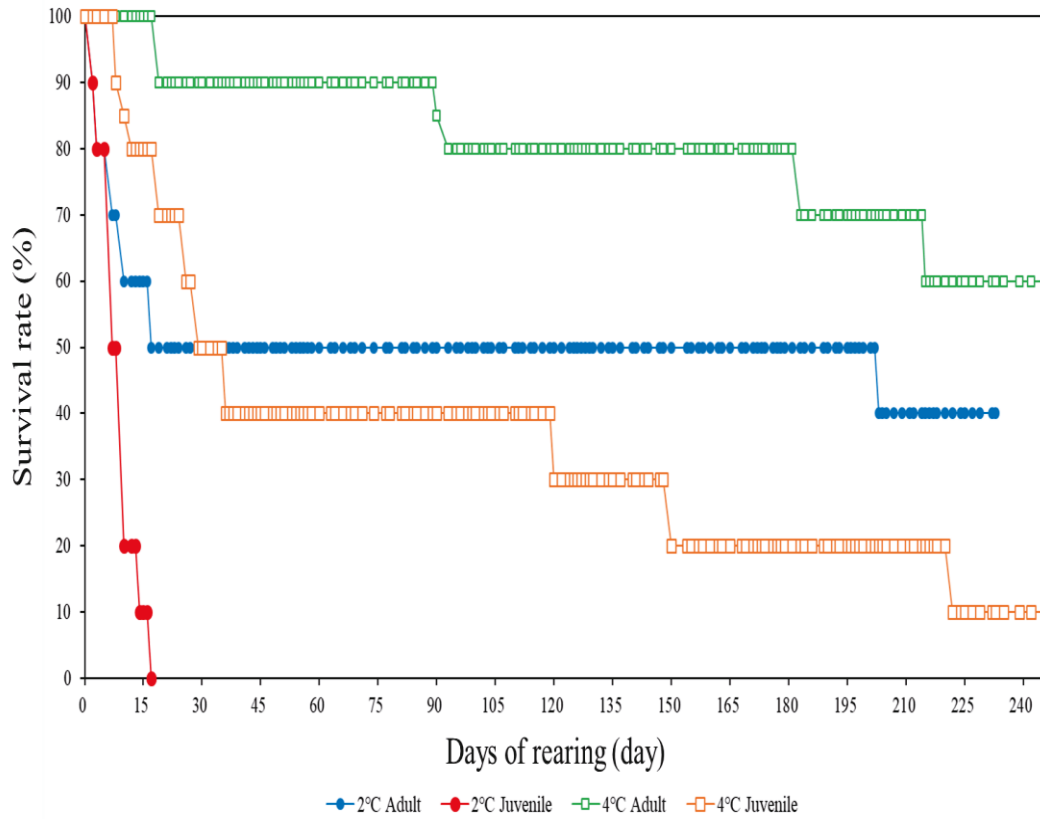


図 6-1 低温飼育実験における生存率 (*D. dentifera*)

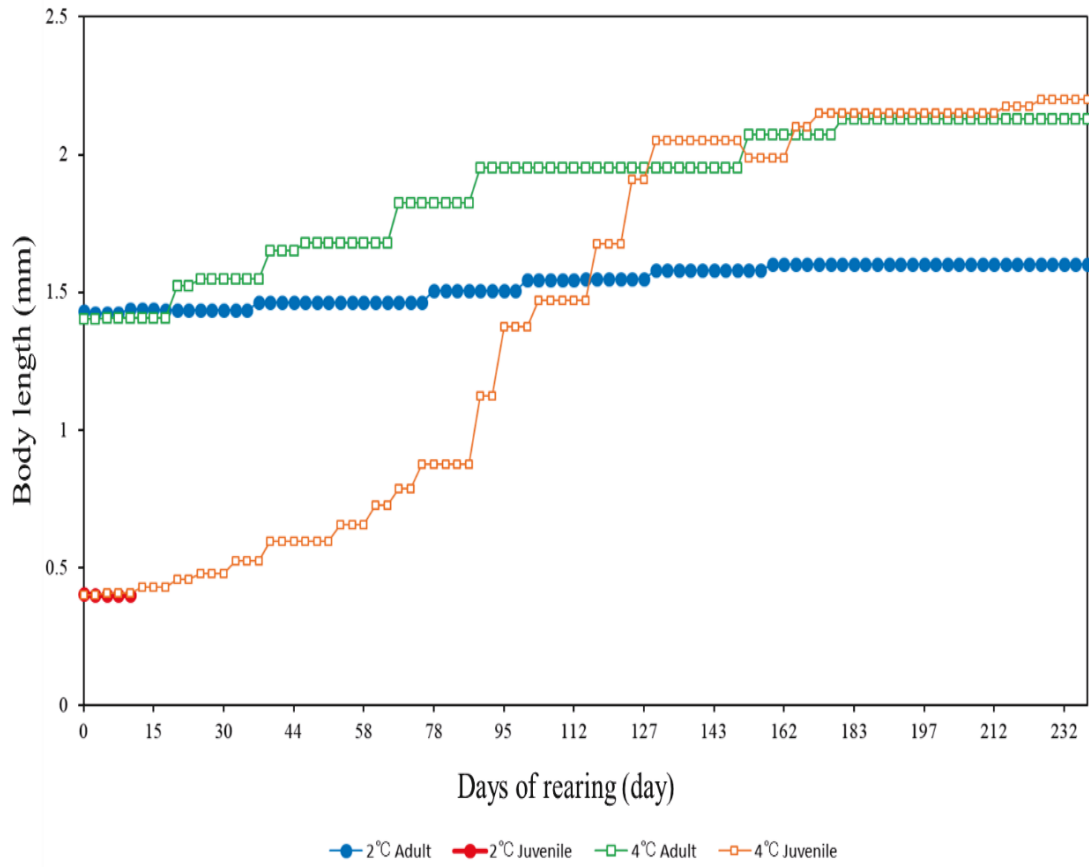


図 6-2 低温飼育実験における体長 (*D. dentifera*)

6-3-2 *Daphnia galeata* の低温条件下における成長速度

D. galeata の成長速度を図 6-3 に示す。*D. galeata* は 5°C 条件下では緩やかな成長曲線を描き、初めの抱卵が確認されたのが生まれてから 64.2 日目、最初の出産は生まれてから 81.3 日目に観察された。なお抱卵が確認された個体は 5 個体（全個体の 50%）、出産した個体は 3 個体（全個体の 30%）であった。

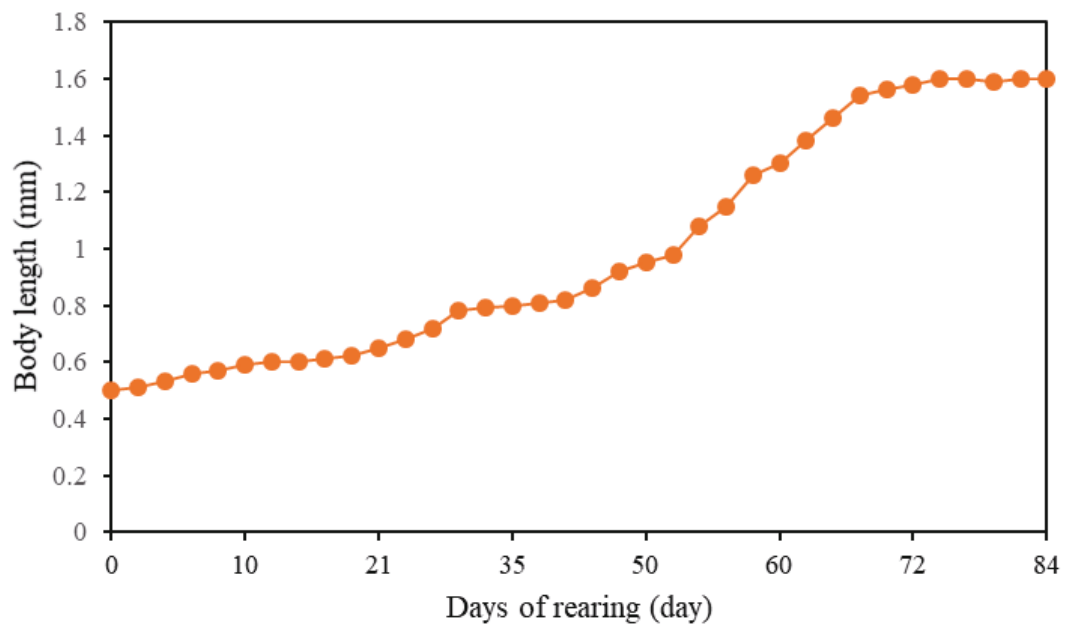


図 6-3 *D. galeata* の成長速度

6-3-3 *Daphnia magna* の低温条件下における生存率

Daphnia magna の 5°C 条件下での長期培養実験の結果を図 6-4 に示す。成体、幼体とも 5°C 条件下では低い生存率を示した。成体と比べて幼体の方が生存率は低く、実験開始後 30 日で 80% の個体（8 個体）が死亡した。しかし残りの 20% の個体（2 個体）は成長し続け、全ての個体が死亡したのは実験開始後 174 日目であった。成体はほぼ一定の傾きで生存率が減少し、全ての個体が死亡したのは実験開始後 84 日目であった。

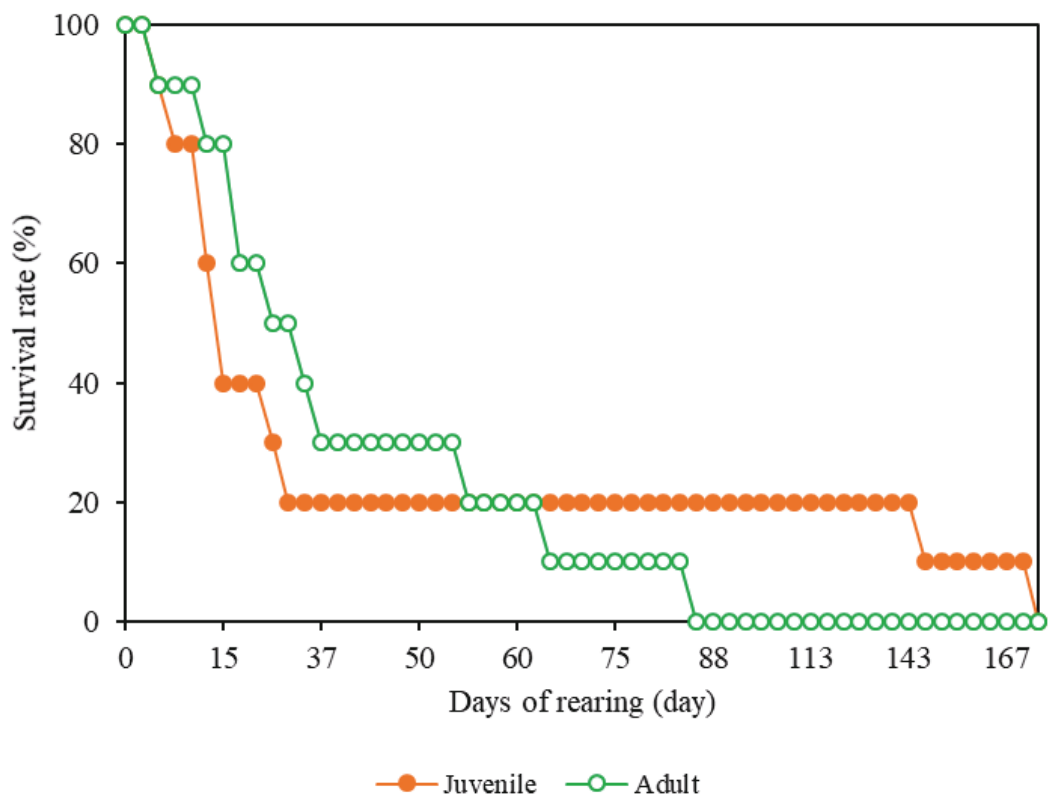


図 6-4 *D. magna* の幼体と成体を 5°Cで飼育した時の生存率の変化

6-4 考察

6-4-1 *Daphnia dentifera* の低温条件下における耐性

低温条件下における長期培養実験では、餌が豊富にある条件下においては4°C条件の成体は培養180日後、培養210日後でともに70%が生存していたのに対し、4°C条件の幼体は培養180日後、培養210日後でともに2%が生存していた。また、2°C条件の成体は培養180日後で50%、210日後で40%が生存していたのに対し、2°C条件の幼体は17日後までに全て死滅した。このことから、餌が不足しなければ約6ヶ月にわたる結氷条件下であっても*D. dentifera* 個体は生存し続けること、また、3°C未満の水温環境は、成体では生存可能であるが、幼体にとっては生存に極めて厳しい環境であることが明らかになった。また、2°C条件の実験では成体も幼体もほとんど遊泳していなかったことから、3°C未満の水温環境は*D. dentifera* にとって極めて厳しい環境であることが示唆された。また、低温条件下における体長の成長をみると、2°C条件下ではほとんど摂食している様子は確認されず、成体、幼体ともに成長はみられなかった。一方4°C条件下では体長の成長が確認され、幼体は4~5ヶ月以上かけて体長2 mm以上にまで成長することが確認された。

6-4-2 *Daphnia galeata* の低温条件下における耐性

5°C条件下 *Daphnia galeata* が成体、幼体ともに50~80%という非常に高い

死亡率であったことから、水温低下は *Daphnia galeata* にとって大きなストレスになっていることが示唆された。一方、5°C条件下でも緩やかな成長曲線を描き、初めの抱卵が確認されたのが生まれてから 64.2 日目、最初の出産は生まれてから 81.3 日目に観察されたことから、5°C条件下でも抱卵し、単為生殖を行うことが確認できた。このことから結氷している湖沼であっても解氷前後の春の早い時期に単為生殖をしている可能性が示唆された。

6-4-3 *Daphnia magna* の低温条件下における耐性

成体、幼体とも 5°C条件下では低い生存率を示したことから、*D. magna* に対しても水温低下は大きなストレスであることが明らかになった。一方、成体と比べて幼体の方が生存率は低く、実験開始後 30 日で 80%の個体（8 個体）が死亡したことから、水温低下のストレスは幼体の方により強く作用する傾向がみられた。一方、水温低下に耐えた個体はその後 6 ヶ月近い日数を生存した。このことは、結氷下で自由遊泳個体の形で生き残った *D. magna* が十分に越冬することができることを示唆している。

第7章 総合考察

Daphnia 属は湖沼に生息する動物プランクトンの中では大きな体をもつため、魚類や無脊椎捕食者からは良い餌資源として狙われやすい。一方、胸脚にある濾過肢毛の間隔が $1\ \mu\text{m}$ 以下と細かく口器も大きいため、幅広いサイズの植物プランクトンを摂食でき、植物プランクトンに強い捕食圧を掛けることができるグループでもある(花里, 1998)。このため、湖沼や池塘内での *Daphnia* 属の個体群動態は、他の生物に大きな影響を与えることが知られている(Hanazato and Yasuno, 1989)。

Daphnia 属は生存に適している環境下では単為生殖を、生存に不利な環境になると単為生殖によって雄個体を産生し、有性生殖を行うことで凍結や乾燥に高い耐性のある休眠卵を産生することによって増殖することが知られている(Stross, 1987; Bunner & Halcrow, 1977; Ferari & Hebert, 1982; Hobæk & Larsson, 1990)。従来、温帯の湖沼では晩秋に休眠卵を産生し、水温が低下する冬季間は休眠卵で越冬すると考えられてきたが(Stross, 1971; Sommer *et al.*, 1986)、一部の温帯および高山湖でも自由遊泳個体として越冬していることが報告されてきた(Chen & Folt, 1996; Horn, 2003; Mariash *et al.*, 2017)。これらの報告から、*Daphnia* 属が越冬するためには、休眠卵によるものと自由遊泳個体によるものの2つの選択肢があると考えられるようになった(Lampert *et al.*, 2010)。

国内では Tsugeki *et al.* (2009) が 1980 年代以降の琵琶湖の *Daphnia* 属では休眠卵を産出していないことを報告しており、その理由として温暖化の影響を挙げている。しかし国内の湖沼でも冬季における環境は、それぞれの立地条件や水深などにより一様ではない。冬季であっても凍結しない湖沼、冬季に表面が凍結してその下には約 4 °C の水温変化が少ない湖水がみられる湖沼、多量の積雪により湖底までアイスジャムの状態になってしまう湖沼などが存在する。それぞれの湖沼では冬季間の環境が大きく異なるため、*Daphnia* 属の越冬戦略も異なる可能性がある。

そこで本研究では、冬季の状態が異なる白駒池、仙人池、尾瀬ヶ原の池澹、木崎湖と *Daphnia* 属の飼育実験から、*Daphnia* 属の越冬戦略と冬季の動態、春の個体群形成と休眠卵について比較を行った。表 7-1 にその結果を示す。

表 7-1 調査湖沼の比較

	白駒池	仙人池	尾瀬ヶ原池澁	木崎湖
水深	8.55 m	6.8 m	1.5 m未満	29.5 m
冬季の状況	全面結氷 (11～5月)	雪に覆われる (12～5月)	雪に覆われる (12～5月)	結氷しない
生息している <i>Daphnia</i> 種	<i>D. dentifera</i>	<i>D. rosea</i>	<i>D. dentifera</i>	<i>D. galeata</i>
魚の生息	なし	なし	なし (一部あり)	あり
越冬戦略	自由遊泳個体 (休眠卵を併用)	休眠卵	休眠卵	自由遊泳個体 (休眠卵を併用)

7-1 *Daphnia* 属の越冬戦略と春の個体群形成

本研究で調査を実施した湖沼は、水深が 29.5 m の木崎湖を除き、水深 10 m 未満の浅い湖沼であった。Machacek & Seda (2013) は *Daphnia* 属の自由遊泳個体で越冬する方法として、ある程度の深さがある湖沼の湖底にとどまることを挙げており、Seda *et al.* (2007) では *D. galeata* 個体群の一部が湖底近くにとどまって越冬していることを示した。Lisette, *et al.* (2007) も温帯にある 36 の湖沼での *Daphnia* 属の越冬を調べた結果、水深が浅くなるほど越冬がしにくい傾向にあることを示している。このことから今回調査した湖沼は、木崎湖を除き *Daphnia* 属が自由遊泳個体としては越冬しにくい環境であった可能性がある。

本研究では全ての湖沼で *Daphnia* 属は休眠卵を産生していた。このことから、4 つの湖沼全てにおいて、*Daphnia* 属は越冬戦略として休眠卵を産生するという方法を選択していることがわかった。これは Tsugeki *et al.* (2009) が調べた琵琶湖の *Daphnia* 属は 1980 年代から休眠卵を産生していないという結果とは異なる。これは今回調査した湖沼が木崎湖を比べて水深が浅かったことに加え、冬季の水温が 6°C を下回るものがほとんどない琵琶湖よりも水温が低く、結氷しない木崎湖であっても 4°C 以下になることもあるという環境の違いに起因すると考えられる。

今回調査した湖沼の *Daphnia* 属では、*D. dentifera*, *D. rosea*, *D. galeata* の 3

種の生息がみられた。*Daphnia* 属の越冬戦略を考えると、環境の他に種による戦略の違いという可能性がある。Lisette *et al.* (2007) は *Daphnia* 種による越冬状況の違いを調べ、*D. dentifera*, *D. galeata*, *D. longispina* の3種はともに自由遊泳個体や休眠卵のどちらかを選択していると報告しており、Zeis *et al.* (2010) は *D. galeata* は自由遊泳個体で越冬することがあると報告している。*D. catawba* や *D. ephemeralis* では休眠卵のみがみられたと報告している。*D. rosea* は *D. longispina* と同じく *Daphnia* 属では p-群に分類され (田中, 1996b), また、*D. dentifera* と遺伝的に近縁であることから (Ishida *et al.*, 2011), *D. dentifera* や *D. longispina* と似た挙動を示すと考えられ、自由遊泳個体もしくは休眠卵のどちらも選択しうると考えられる。以上のことから、今回調査した湖沼でみられた越冬戦略の差は種の違いである可能性は低いと考えることができる。

Daphnia 属の生態に大きな影響を与える強力な捕食者である魚類であるが、今回の調査湖沼では木崎湖と尾瀬ヶ原の一部の池塘のみで確認され、白駒池と仙人池では確認されなかった。しかし、そのうち尾瀬ヶ原の池塘では魚類は越冬することができないと推察され、木崎湖では *Daphnia* 類の挙動に影響を与えているような傾向はみられなかった。冬季の魚類は積極的に採餌行動を行っていないと考えられており (Shiter *et al.*, 2012), 冬季の *Daphnia* 属の越冬には大きな影響を与えていないと考えられる。

Daphnia 属が自由遊泳個体として越冬していることが確認されたのは、白駒池と木崎湖の2つであった。このうち木崎湖では調査期間中は結氷しなかったが、白駒池では11月～5月に至る半年の間全面結氷していることが観察された。このうち白駒池では、晩秋において個体群密度を減少させ、冬季の2000年2月には氷の下で自由遊泳個体として越冬していることを確認した。解氷前の2000年4月には自由遊泳個体は確認できなかったものの、解氷直前の2000年5月に成体を含む自由遊泳個体を確認した。孵化トラップの結果から白駒池の2000年における休眠卵からの孵化のピークは5月末であると判断され、飼育実験の結果から4°C条件下において210日後で成体が70%、幼体でも20%は生存することが確認されたため、1999年末から2000年にかけて白駒池では自由遊泳個体でも越冬していたと考えられる。一方、晩秋にも休眠卵を2.6～3.9%の割合で抱卵していた。平野（2013）も白駒池で冬季の*Daphnia* 類の採集を行っているが、そのときは自由遊泳個体を確認することができなかった。本調査でも2000年4月の採集では自由遊泳個体を確認することができなかった。以上のことから、冬季に完全に凍結する比較的水深が浅い湖沼では、自由遊泳個体での越冬が確実でなく、休眠卵による越冬も併用しているということが考えられる。越冬した自由遊泳個体群は、休眠卵の孵化する前に単為生殖を開始し、より早く春の個体群形成が行われていると判断された。結氷下の環境ならびに *Daphnia* 属の動態について

ては後述する。調査期間中に凍結することが無かった木崎湖（水深 29.5 m）では、晩秋において個体群密度を減少させたものの、冬季も自由遊泳個体の形態で越冬していることを確認し、2000 年 2 月でも全体の 3%の個体が単為生殖卵を抱卵していた。一方、1999 年 11 月には休眠卵を持つ個体が全体の 6%と、休眠卵を形成していることも確認した。冬季氷で蓋をされ氷の下の水温が安定する白駒池と違い、木崎湖では結氷しないため水温が白駒池よりも低くなる場合があった。それらのことから、木崎湖も自由遊泳個体として確実に越冬できる環境ではないため、わずかではあるが休眠卵も産生しているのだと考えられた。

一方、仙人池（水深 6.8m）や尾瀬ヶ原の池澮（水深 1.5 m 以下）では、自由遊泳個体は確認できなかった。これらの湖沼は水深が浅い上に、冬季間は結氷するのではなく、大量の雪によって覆われ、雪が湖水の中まで浸み込みスノージャムを形成する。結氷する場合は氷の影響は氷に近い表層部に限られるが、雪がしみこむ場合、その影響はさらに水深の深い部分にまで及ぶことが予想され、自由遊泳個体として生存できる水域がさらに狭くなることが予想される。野原 (2012) は尾瀬ヶ原が例年 11 月初旬から 5 月末まで最大 3mを越える雪に覆われることと、積雪下における中田代の池澮の水温が一か月以上にわたって 0°Cであることを示している。尾瀬ヶ原の池澮は水深が 1.5m 程度と浅いため、積雪の影響が底近くまで及ぶのだと考えられる。そのため尾瀬ヶ原の池澮においては枝角類の

自由遊泳個体での越冬は難しいと考えられる。そのため尾瀬ヶ原の *D. dentifera* 個体群は 11 月になると大きく個体群密度を低下させ、耐久卵を抱卵するものも多くみられたのであろう。仙人池も水深が 6.8m と深いわけではなく、その上雪による影響が水深の深い部分にまで及ぶと考えるならば自由遊泳個体が生存できる空間は少なく、自由遊泳個体での越冬は難しいと考えられる。仙人池でも 10 月になると単為生殖卵の抱卵を止め個体群密度も減少し、11 月になると 50～60% 程度の個体が休眠卵を抱卵した。この休眠卵を抱卵する割合が高いことが、休眠卵による越冬を重視する越冬戦略を示している。よって、水深が浅く、多くの雪に覆われる湖沼では自由遊泳個体での越冬戦略は採用せず、休眠卵のみでの越冬を選択していると考えられる。そして春の個体群は休眠卵から孵化した個体によって形成されていると考えられる。

7-2 冬季における *Daphnia* 属の動態

白駒池における 1999 年～2000 年、2004 年～2006 年における結氷下の水温をみると、4m 以浅では 3℃前後と低い状態が長期間にわたって継続することを確認された。結氷直前はさらに水温が低下する現象がみられ、全層で 3℃未満になる日が 8～9 日続くことが確認された。溶存酸素濃度は 2000 年 2 月の水深 7m、2000 年 4 月の水深 6m 以深で貧酸素層が確認され、結氷下で *D. dentifera* が自由遊泳個体で生息可能な水域は限定されていることが示唆された。また、結氷下で

は2月に水深7m層、4月には水深6m以深で貧酸素層がみられた。結氷下における貧酸素層は5月の解氷により消失した。以上のことから、水深の浅い白駒池では結氷した氷によって上層部が水温低下し、湖底付近は貧酸素状態になるため、自由遊泳個体として生存しやすい水域が制限されていることがわかった。

結氷した湖沼では *Daphnia* 属の餌が不足する可能性が高いことが指摘されており、*D. hyalina* や *D. hyalina* × *galeata* では餌濃度が低い場合は平均6週間、餌が全くない場合では2週間の飢餓に耐えられることが報告されている (Rellstab & Spaak, 2009)。白駒池の結氷期間は半年近くにも及ぶため、結氷下で餌濃度が低くなると自由遊泳個体としての越冬は難しいことが予想される。しかし結氷下の2月の白駒池における懸濁態有機炭素 (POC) 量は 0.35 mg C L^{-1} 前後であったことから餌不足である可能性は低いと考えられ、結氷下の白駒池は餌環境においては十分に整っている可能性が高い。

白駒池は前述のように水深が浅いため、水温や溶存酸素濃度から自由遊泳個体として生存可能な水域が限定される環境にあり、必ずしも自由遊泳個体として越冬しやすい環境ではない。そのため *D. dentifera* 個体群は確実に越冬するために自由遊泳個体と休眠卵での越冬戦略を併用していると考えられる (図 7-1)。

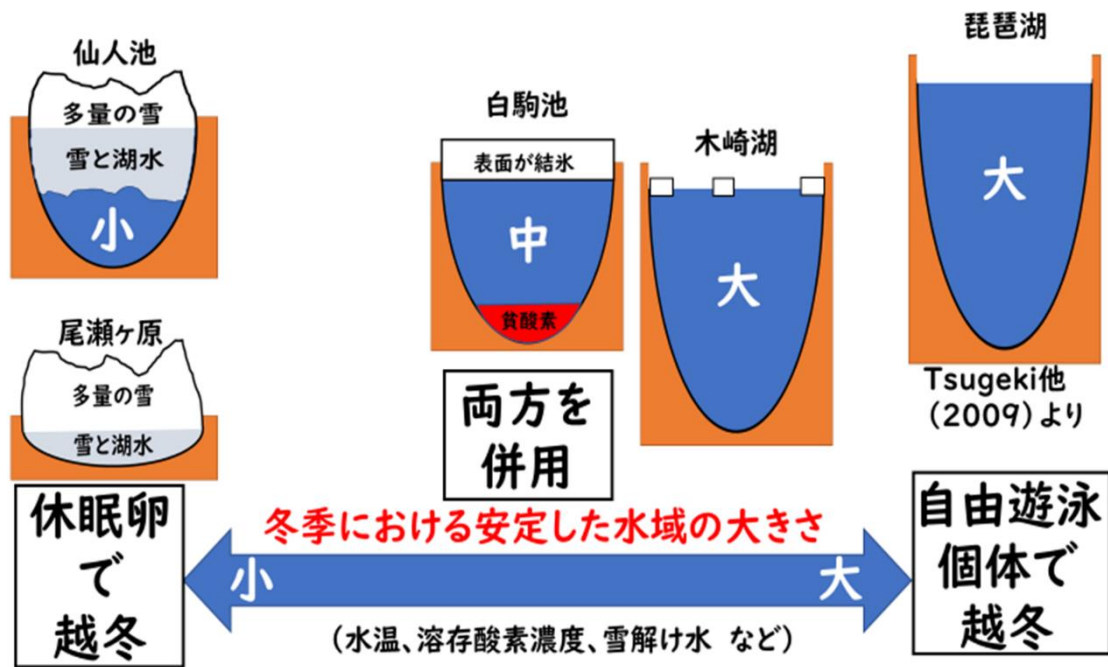


図 7-1 *Daphnia* の越冬戦略を決定する湖沼の環境要因

7-3 休眠卵の役割

休眠卵は凍結や乾燥に高い耐性のあり、生存に不利な環境であっても確実に子孫をつなぐことができる役割があるといわれており (Stross, 1987; Bunner & Halcrow, 1977; Ferari & Hebert, 1982; Hoback & Larsson, 1990), 木崎湖や白駒池など自由遊泳個体として越冬している湖沼であっても晩秋には休眠卵をもつ個体が出現した。子孫を確実に残すという役割は本調査でも再確認されたと言える。

尾瀬ヶ原では毎年融雪期に湿原全体を覆う洪水が起こることが知られており、2019年5月にその現象を確認した。その結果、池塘間での動物プランクトン種の均一化が図られたと考えられる。このことから休眠卵を形成することは、種の分布域の拡大にも関与していることが示唆された。今回は実際に休眠卵の移動を確かめていないので、今後さらなる検討が必要であると思われる。

謝辞

本研究を進めるにあたり、多くの御指導と温かい御支援をいただきました朴虎東教授、花里 孝幸教授に深く感謝いたします。

サンプリングを始めとする多くのご支援をいただいた信州大学理学部戸田任重元教授、信州大学理学部附属諏訪臨湖実験所の学生だった吉田政隆氏、岡本直樹氏、斎藤豊氏、小林浩士氏、佐久間昌孝氏、森田美佳子氏椎名威仁氏、笛木香氏、渡辺次郎氏、木村牧子氏、伊藤暢宏氏、廣川春香氏、森山豊氏、山川圭介氏に厚く御礼申し上げます。

尾瀬ヶ原の調査ならびに論文執筆では新潟大学福原晴夫名誉教授には懇切丁寧な御指導をいただき、心より感謝申し上げます。

学位論文審査に際し、宮原裕一教授、國頭 恭教授、牧田直樹准教授、富山県立大学 坂本正樹准教授には大変多くの貴重なご助言をいただきました。深く感謝いたします。

その他、高校教員と調査研究活動を両立する上において様々なご助言、ご協力をいただき、一緒に調査等にもご同行いただいた新潟河川生態研究グループの皆様に感謝申し上げます。

引用文献

- 味澤伸輔 (1995) 木崎湖における *Daphnia galeata* の個体群動態と捕食圧低減機構. 信州大学大学院理学研究科生物学専攻 生態学 修士論文
- 安藤秀俊, 小林瑞樹, 永盛俊行 (2018) モンキチョウの教材化に向けての越冬に関する基礎的研究. 北海道教育大学紀要. 教育科学編
- Begon. M., J.L. Harper and C. R. Townsend (1999) Ecology: Individuals, Populations and Communities (3rd edition), Blackwell Science Ltd.
- (堀道雄(監訳)(2003) 生態学 - 個体・個体群・群集の科学(第3版), 京都大学学術出版会)
- Bottrell, H. H. (1975) Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of Cladocera from the River Thames, Reading. *Oecologia*, 19(2), 129-140.
- Bunner H.C. and K. Halcrow (1977) Experimental induction of the production of ehippia by *Daphnia magna* Straus (Cladocera). *Crustacea* 32, 77-86.
- Chen, C. Y., & Folt, C. L. (1996) Consequences of fall warming for zooplankton over wintering success. *Limnology and oceanography*, 41(5), 1077-1086.
- Cole J. J., Carpenter S. R., Kitchell J., Pace M. L., Solomon, C. T. and Brian W. (2011) Strong evidencen for terrestrial support of zooplankton in small lakes based on stable isotopes of carbon, nitrogen, and hydrogen. 108: 1975-1980.
- Coronel, J. S., Declerck, S., and Brendonck, L. (2007) High-altitude peatland temporary pools in Bolivia house a high cladoceran diversity. *Wetlands* 27: 1166.
- Coronel, J. S, X. Aguilera, S. Decleck and L. Brendonck (2009) Resting egg bank reveals

high cladoceran species richness in high-altitude temporary peat land pools.

Rev. Bol. Ecol. y Cons. Amb. 25: 51-67.

Decaestecker, E., Meester, L. D., & Mergeay, J. (2009) Cyclical parthenogenesis in *Daphnia*: sexual versus asexual reproduction. In Lost sex. Springer, Dordrecht, pp. 295-316.

Dumont, H. J. and J. Pensaert (1983) A revision of the Scapholeberinae (Crustacea: Cladocera). Hydrobiologia, 100: 3-45.

Elgmork, K. (1959) Seasonal occurrence of *Cyclops strenuus strenuus*. Folia limnol. scand., 11, 1-196.

Ferari D.C. and P. D. N. Hebert (1982) The induction of sexual reproduction in *Daphnia magna* genetic difference between arctic and temperate populations. *Can. J. Zool.* 60, 2143-2148.

福原晴夫・木村直哉・永坂正夫・野原精一 (2021) 尾瀬ヶ原上田代池澮の岸辺水生動物に与える洪水の影響. 陸水学雑誌, 82:171-187

Graham, J.E., Wilcox, L.W. & Graham, L.E. (2008) Algae. Benjamin Cummings. pp. 353-485.

Geller, W. and H. Müller (1981) The Filtration Apparatus of Cladocera: Filter Mesh-Sizes and their Implications on Food Selectivity. *Oecologia*, 49: 316-321

笛木香 (1999) *Daphnia pulex* (ミジンコ) に及ぼす魚カイロモンとえさ不足の複

合影響.信州大学理学部物質循環学科 卒業研究

Gliwicz Z. M. (1990) Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature Vol* 343,638-640.

阪口豊 (1982) 尾瀬ヶ原盆地の成因と湿原の発達. 生物科学, 34:36-43

阪口豊・相馬秀廣 (1999) 尾瀬ヶ原の地学的諸問題. 尾瀬の総合研究, 尾瀬総合学術調査団 (編): 85-106. 尾瀬総合調査団, 東京

Han, B., J. Yin, X. Lin and H. J. Dumont (2011) Why is *Diphanosoma* (Crustacea: Ctenopoda) so common in the tropics? Influence of temperature and food on the population parameters of *Diaphanosoma dubium*, and a hypothesis on the nature of tropical cladocerans. *Hydrobiologia*, 668: 109-115.

Hall.D.J. (1964) An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology* 45, 94-112.

Hanazato T. and M. Yasuno (1989) Influence of Overwintering *Daphnia* on spring zooplankton communities: An experimental study.*Ecol.Res.*4, 323-338.

Hanazato T. and M. Yasuno (1985) Effect of temperature in the laboratory studies on growth, egg development and first parturition of five species of Cladocera.*Jpn.J. Limnol.* 46: 3, 185-191.

花里孝幸 (1998a) 淡水産プランクトン枝角類の形態変化とその意義. *Bull PlanktonSoc. Japan* 45 (2): 107-121

花里孝幸 (1998b) ミジンコ - その生態と湖沼環境問題 -, 名古屋大学出版会

花里孝幸・林秀剛・岩熊敏夫・大高明史・酒井周・森正幸・河村一孝・森尚仁・

野原精一・笠井文絵 (1999) 尾瀬ヶ原池塘の動物プランクトン群集構造と、それに影響を与える要因. 尾瀬の総合研究, 尾瀬総合学術調査団 (編): 845-861. 尾瀬総合学術調査団, 東京

Haney J. F., D. J. Hall (1973) Sugar coated Daphnia: A preservation technique for Cladocera. *Limnol.Oceanogr.*18, 331-333

Hessen, D. O. (1985) Filtering structures and particle size selection in coexisting Cladocera.*Oecologia*, 66: 368-372.

平野真聡 (2013) 2種の動物プランクトンにおける高山腐食栄養湖での共存メカニズム. 信州大学大学院工学系研究科地球生物圏科学専攻. 修士論文

Hobaek A. and P. Lasson (1990) Sex determination in *Daphnia magna*. *Ecology* 71, 2255-2268.

帆苺信・安部信之 (2008) 妙高山麓仙人池における *Daphnia rosea* の個体群動態 (予報). 新潟県生物教育研究会誌, 43 : 5-8

帆苺信 (2010) 仙人池 (妙高山麓) におけるカワリハリナガミジンコ *Daphnia rosea* の個体群動態. 新潟県生物教育研究会誌, 45 : 37-39

Horn, W. (2003) Long-term development of the crustacean plankton in the Saidenbach Reservoir (Germany) –changes, causes, consequences. *Hydrobiologia*, 504 (1), 185-192.

井田宏一 (2019) 群馬県に産するオナガミジンコ (*Diaphanosoma*) 属3種の1956年からの出現状況とその分布について. *Cancer*, 28: 108–117

Ishida, S., Takahashi, A., Matsushima, N. *et al.* (2011) The long-term consequences of

hybridization between the two *Daphnia* species, *D. galeata* and *D. dentifera*, in mature habitats. BMC Evolutionary Biology 2011, 11: 209.

Johnsen P.B. & Hasler A.D (1977) Winter aggregations of carp (*Cyprinus carpio*) as revealed by ultrasonic tracking. Transactions of the American Fisheries Society 106, 556- 559.

門田定美 (1971) 高山湖沼における主要甲殻類プランクトンの生態に関する研究. Jpn. J. Limnol. 32-3,47-84

Karlsson J. and Jonsson A. (2003) Control of zooplankton dependence on allochthonous organic carbon in humic and clear-water lakes in northern Sweden. Limnol. Oceanogr, 48: 269-276.

金井弘夫 (1999) 尾瀬ヶ原の池澹地図と水生植物5種の分布消長. 尾瀬の総合研究,尾瀬総合学術調査団(編): 377-382. 尾瀬総合学術調査団, 東京

片山満秋 (1998) 尾瀬山ノ鼻 見本園池塘の甲殻類プランクトン. 尾瀬の自然保護, 22: 60-63

片山満秋 (2000) 尾瀬ヶ原池塘の動物プランクトン(I). 尾瀬の自然保護, 23: 43-46

片山満秋 (2001) 尾瀬ヶ原池塘の動物プランクトン(II). 尾瀬の自然保護, 24:35-38

片山満秋 (2002) 尾瀬ヶ原池塘の動物プランクトン(第3報). 尾瀬の自然保護, 25:

48-51

片山満秋 (2003) 尾瀬ヶ原池塘の動物プランクトン(第4報). 尾瀬の自然保護, 26:

60-64

片山満秋 (2004) 尾瀬ヶ原池塘の動物プランクトン(第5報). 尾瀬の自然保護, 27:

48-51

片山満秋 (2006) 尾瀬ヶ原池塘の動物プランクトン(第7報). 尾瀬の自然保護, 29:

31-36

片山満秋 (2007) 尾瀬ヶ原池塘岸縁の甲殻類プランクトン(I). 尾瀬の自然保護,

30: 63-66

片山満秋 (2008a) 尾瀬ヶ原及びアヤマメ平などの池塘の甲殻類プランクトン相.

尾瀬の自然保護尾瀬国立公園誕生記念号: 125-130

片山満秋 (2008b) 尾瀬ヶ原池塘岸縁の甲殻類プランクトン(2). 尾瀬の自然保護,

31: 29-32

片山満秋 (2009) 尾瀬ヶ原池塘岸縁の甲殻類プランクトン(3). 尾瀬の自然保護

32: 65-68

片山満秋 (2010) 尾瀬ヶ原池塘岸縁の甲殻類プランクトン(4). 尾瀬の自然保護

33: 45-48

片山満秋 (2012) 尾瀬ヶ原池塘岸縁の甲殻類プランクトン(5). 尾瀬の自然保護

34: 43-46

Kato, Y., Kobayashi, K., Watanabe, H., & Iguchi, T. (2011) Environmental sex determination in the branchiopod crustacean *Daphnia magna*: deep conservation of a Doublesex gene in the sex-determining pathway. PLoS Genetics, 7(3), e1001345.

Kleiven, O. T., Larsson, P., & Hobæk, A. (1992) Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli. Oikos, 197-206.

Knut Schmidt-Nielsen (1997) Animal Physiology: Adaptation and Environment Fifth edition, Cambridge University Press.

(沼田英治・中嶋康裕 (監訳) (2007) 動物生理学 環境への適応 (第5版), 東京大学出版会)

小島昭男 (1986) 第1編自然第3章水質. 妙高高原町史 : 61-76

小林浩士, 戸田任重 (2005) ハヶ岳白駒池におけるミズダニ (*Piona carnea*) の生活史. 信州大学山地水環境教育研究センター研究報告, 4, 11-15

匂坂勝之助 (1986) 環境温度と生物の反応性. 食品と低温, 12(1), 3-15

倉沢秀夫, 青山莞爾, 磯部吉章 (1976) 高標高湖沼の生態学的研究 第一報 北ハヶ岳白駒の池におけるプランクトン垂直分布の季節変化. 生理生態 17, 59-68.

Kurasawa, H., Hayasi, T., Okino, Y., Watanabe, M., Ogawa, T., Morita, Y., Isobe, H.

Fukuhara, and A. Ootaka (1982) Ecological studies on zooplankton and zoobenthos in the pools of the ozegahara moor. Ozegahara; Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan, H. Hara, S. Asahina, Y. Sakaguti, K. Hogetsu and N. Yamagata (eds.): 277-298. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.

栗田秀男・峰村宏 (2005) 尾瀬ヶ原池塘における生物生産の研究.二次生産 -浮遊動物(動物プランクトン)- (第8報). 尾瀬の自然保護, 28: 80-87

栗田秀男・峰村宏 (2006) 尾瀬ヶ原池塘における生物生産の研究.二次生産-浮遊動物(動物プランクトン2) - (第9報). 尾瀬の自然保護, 29: 37-54

栗田秀男・峰村宏 (2007) 尾瀬ヶ原池塘における生物生産の研究(第10報)二次生産-浮遊動物(動物プランクトン3)-横田代,アヤマ平の動物プランクトン. 尾瀬の自然保護, 30: 67-70

栗田秀男・峰村宏 (2011) 尾瀬ヶ原池塘における生物生産の研究(第15報)尾瀬ヶ原池塘における水質と生体量について(1). 尾瀬の自然保護, 34: 45-65

Lampert, W., Lampert, K. P., & Larssona, P. (2010) Coexisting overwintering strategies in *Daphnia pulex*: A test of genetic differences and growth responses. Limnology and Oceanography, 55 (5), 1893-1900.

Langeland, A. (1982) Interactions between zooplankton and fish in a fertilized lake. Holarc. Ecol., 5: 273-310.

- Leppänen, J. J., Piilo, S., Li, Y., Zhang, H. and Väiliranta, M. (2019) Paleocological assessment of cladoceran community dynamics in two subarctic peatlands. *Wetlands* 39: 831–839.
- Lisette N. de Senerpont Domis, Mooij, W. M., Hülsmann, S., Van Nes, E. H., & Scheffer, M. (2007) Can overwintering versus diapausing strategy in *Daphnia* determine match–mismatch events in zooplankton–algae interactions ? *Oecologia*, 150(4), 682-698.
- Lynch, M., Weider, L. J., & Lampert, W. (1986) Measurement of the carbon balance in *Daphnia* 1. *Limnology and Oceanography*, 31(1), 17-34.
- Macháček, J., & Seda, J. (2013) Over-wintering *Daphnia*: uncoupling the effects of temperature and food on offspring size and filtering screen morphology in *D. galeata*. *Journal of Plankton Research*, 35(5), 1069-1079.
- Magnuson JJ, Robertson DM, Benson BJ, Wynne RH, Livingstone DM, Arai T, Assel RA, Barry RG, Card V, Kuusisto E, Granin NG, Prowse TD, Stewart KM, Vuglinski VS (2000) Historical trends in lake and river ice cover in the Northern Hemisphere. *Science* 289: 1743-1746.
- Mariash, H. L., Cusson, M., & Rautio, M. (2017) Fall composition of storage lipids is associated with the overwintering strategy of *Daphnia*. *Lipids*, 52 (1), 83-91.
- Marker, A. F. H., E. A. Nusch., H. RAI., B. Rieman. (1980) The measurement of

Photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: Conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 14: 91-106.

Maruyama T, Y. Saito and K. Tanida (1982) Preliminary studies on the fishes in the Ozegahara moor and the adjacent streams. Ozegahara; Scientific Researches of the Highmoor in Central Japan, H. Hara, S. Asahina, Y. Sakaguti, K. Hogetsu and N. Yamagata (eds.) 439-442. Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo.

McQuoid MR, Hobson LA (1996) Diatom resting stages. *J Phycol* 32: 889–902

水野寿彦・高橋永治 (2000) 日本淡水動物プランクトン検索図説. 東海大学出版会. 東京

宮地傳三郎・川那部浩哉・水野信彦 (1976) 原色日本淡水魚類図鑑. 保育社, 大阪

森田尚 (1983) 陸水産甲殻類プランクトン *Acanthodiatomus pacificus* の生活史. 信州大学大学院理学研究科生物学専攻 生態学 修士論文

野原精一 (2012) 尾瀬の自然環境の概要. *低温科学*, 70: 9-20

野原精一, 村田智吉, 藤原英史, 福原晴夫, 萩原富司, & 千賀有希子 (2022) 尾瀬ヶ原における河川と池澮の水文地形学. *低温科学*, 80, 95-122

岡本直樹. (2000) 白駒池におけるトンボ幼虫 2 種の個体群動態と食性. 信州大学大学院地球生物圏科学専攻 修士論文

沖野外輝夫, 渡辺雄二, 佐藤久憲, 丹羽由美 (1985) 長野県高地湖沼の動物プラ

ンク トン相.昭和 59 年度文部省特定研究「鉛直分布にともなう生物の生理,
生態学的研究」

大友芳成 (2005) 農業水路を想定したドジョウ越冬時の環境条件と生残率の関係
について. 埼玉県農林総合研究センター研究報告, 5:44-46

大山昌克 (2019) 尾瀬の豪雨とそのリスク. 尾瀬ネットワーク通信, 22-3:1-2.

尾瀬保護財団 (2019) 尾瀬だより. URL: [https://www.oze-
fnd.or.jp/archives/category/blog/](https://www.oze-fnd.or.jp/archives/category/blog/) (2021年5月20日時点)

Paloheimo, J. E. (1974) Calculation of instantaneous birth rate. *Limnol. Oceanogr.*, 19:
692-694.

Rellstab, C., Maurer, V., Zeh, M., Bürgi, H. R., & Spaak, P. (2007) Temporary collapse
of the *Daphnia* population in turbid and ultra-oligotrophic Lake Brienz. *Aquatic
Sciences*, 69 (2), 257-270.

Rellstab, C., & Spaak, P. (2009) Lake origin determines *Daphnia* population growth
under winter conditions. *Journal of Plankton Research*, 31 (3), 261-271.

西條八束, 三田村緒佐武 (1995) 「新編 湖沼調査法」講談社

三宝伸一郎 (1997) 木崎湖におけるカブトミジンコの成長に伴う日周期鉛直移動
パターンの変化.信州大学理学部生物学科 卒業研究

齋藤晋 (1993) 尾瀬ヶ原の魚類相とギンブナ個体群. 尾瀬の自然保護—群馬県特
殊植物等保全事業報告書—, 第16号: 1-4

SCOR-UNESCO Working Group 17 (1966) Determination of photosynthetic pigments.
In Determination of photosynthetic pigments in sea-water. UNESCO, 8ed: 11-

Seda, J., Kolarova, K., Petrusek, A., & Machacek, J. (2007). *Daphnia galeata* in the deep hypolimnion: spatial differentiation of a “typical epilimnetic” species. *Hydrobiologia*, 594(1), 47-57.

Shuter, B. J., Finstad, A. G., Helland, I. P., Zweimüller, I., & Hölker, F. (2012). The role of winter phenology in shaping the ecology of freshwater fish and their sensitivities to climate change. *Aquatic Sciences*, 74(4), 637-657.

Sommer U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert and A. Duncan (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106, 433-471.

Stross R.G. (1971) photoperiodism and diapause in *Daphnia*: A strategy for All seasons. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 90(1). 110-112.

Stross R.G. (1987) Photoperiodism and phase growth in *Daphnia* populations: Coactions in perspective. *Mem. Ist. Ital. Indrobiol.* 45,415-437.

平誠 (1989) 高層湿原の池塘における甲殻類プランクトン群集の種組成と食性. 陸水学雑誌, 50: 333-339

平誠 (2000) 尾瀬ヶ原の池塘における甲殻類プランクトン群集の種組成と現存量. 陸水学雑誌, 61: 233-239

田中阿歌麿 (1930) 「日本北アルプス湖沼の研究」 古今書院

田中阿歌麿, 上野益三 (1954) 「松原湖群の湖沼」 南佐久教育会, 長野県

- 田中正明・牧田直子 (2017) 日本産ミジンコ図鑑. 共立出版, 東京都
- Tanaka S. (1992) Morphology and variation of *Daphnia galeata* Sars from Lake Biwa and Lake Kizaki in Japan. *Jpn. J. Limnol.* 53-1, 47-54.
- 田中晋 (1994) 日本産Cladocera(甲殻類ミジンコ目)に関するノート-1.富山大学
教育学部紀要(理科系), 45: 75-80
- 田中晋 (1995) 日本産Cladocera(甲殻類ミジンコ目)に関するノート-2.富山大学
教育学部紀要(理科系), 47: 35-42
- 田中晋 (1996a) 日本産Cladocera(甲殻類ミジンコ目)に関するノート-3富山大学
教育学部紀要(理科系), 48: 37-42
- 田中晋 (1996b) 日本産 Cladocera(甲殻類ミジンコ目)に関するノート-4.富山大学
教育学部紀要 B(理科系) No. 49, 55-66
- 田中晋 (1998): 日本産Cladocera(甲殻類ミジンコ目)に関するノート-6.富山大学
教育学部紀要(理科系), 51: 9-18
- 田中晋 (2001) 日本に出現するマルミジンコ科 (鯀脚類ミジンコ目) の属と種の
検索. 富山の生物, 40: 9-14
- Tatarazako, N., Oda, S., Watanabe, H., Morita, M., & Iguchi, T. (2003) Juvenile hormone
agonists affect the occurrence of male *Daphnia*. *Chemosphere*, 53(8), 827-833.
- 田和康太・佐川志朗, 丸山勇氣, 日和佳政, 水谷瑞希 (2016) 兵庫県豊岡市の水
田ビオトープにおける水生動物群集の越冬状況. 野生復帰, 4, 87-93
- The National Institute For Environmental Studies (1988) LIST OF STRAINS second

edition. *The national institute for environment agency* 148pp.

知北和久, 大八木英夫, 牧野昌, 漢那直也, 刀根賢太, 坂元秀行, 白井裕子

(2020) 山岳湖沼における結氷現象と気候変動との関係. 陸水物理学会誌, 2(1), 3-13

Tsugeki, N. K., Ishida, S., and Urabe, J. (2009) Sedimentary records of reduction in resting egg production of *Daphnia galeata* in Lake Biwa during the 20th century: a possible effect of winter warming. *Journal of Paleolimnology*, 42 (2), 155-165.

Toyota, K., Miyakawa, H., Hiruta, C., Furuta, K., Ogino, Y., Shinoda, T., Tatarazako N, Miyagawa S, Shaw JR, Iguchi T (2015) Methyl farnesoate synthesis is necessary for the environmental sex determination in the water flea *Daphnia pulex*. *Journal of insect physiology*, 80, 22-30.

上田哲行 (1988) アキアカネの生活史の多様性. 石川県農業短期大学研究報告, 18, 98-110

上野益三 (1936) 日光の湖沼のプランクトン. 日光の植物と動物, 577-620. 東照宮, 日光

上野益三 (1954a) 尾瀬ヶ原池沼の甲殻類. 尾瀬ヶ原: 684-689. 日本学術振興会, 東京

上野益三 (1954b) 尾瀬ヶ原池沼並に尾瀬沼の動物性プランクトン. 尾瀬ヶ原: 690-701. 日本学術振興会, 東京

- Urai, A. and H. Park (2019) Difference in the foraging strategy between *Daphnia* and copepods in Shirakoma-ike: evidence from $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ of amino acids. Res. Org. Geochem. 35: 37-43.
- Vad, C.F., Horváth, Z., Kiss, K.T., Ács, É., Török, J.K. and Forró, L. (2012) Seasonal dynamics and composition of cladoceran and copepod assemblages in ponds of a Hungarian cutaway peatland. International Review of Hydrobiology, 97: 420-434.
- Wenzel, A., Bergström, A.-K., Jansson, M., and Vrede, T. (2012) Poor direct exploitation of terrestrial particulate organic material from peat layers by *Daphnia galeata*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 69(11): 1870–1880.
- Wolf H.G. and Carvalho G.R. (1989) Resting eggs of lake-*Daphnia*II. In situ observations on the hatching of eggs and their contribution to population and community structure. *Freshwater Biology*, 22, 471-478.
- Xie, P., T. Iwakuma and K. Fujii (2000) Effect of available food and temperature on the growth and reproduction of *Daphnia rosea*. Journal of Freshwater Ecology, 15:3, 379-388
- 矢島悠一, 野村宗弘, 一瀬諭, 鈴木有咲海, & 西村修. (2013). *Anabaena* 休眠細胞の大量形成・回収および発芽評価方法. 日本水処理生物学会誌, 49(3), 103-108
- 吉田政隆 (2000) 白駒池における甲殻類プランクトンの鉛直分布と水平分布. 信州大学大学院工学研究科地球生物圏科学専攻 修士論文

Zeis, B., Horn, W., Gigengack, U., Koch, M., & Paul, R. J. (2010). A major shift in *Daphnia* genetic structure after the first ice-free winter in a German reservoir. *Freshwater Biology*, 55(11), 2296-2304.