

学位論文題名

Defense strategies against herbivory and its relation to characteristics of life history in plant species

(植物の被食防衛戦略および防衛戦略に影響を与える生活史特性の解明)

学位論文内容の要旨

植物は自然界において昆虫や大型哺乳類などの動物による食害を受けている。そのような食害に対して植物は多様な防衛戦略を進化させてきた。植物の被食防衛戦略の進化・維持には生物学的・非生物学的にさまざまな要因が影響を及ぼしている。本研究では、2種の多年生植物の被食防衛戦略を解明すること、および、それらの防衛戦略に影響を及ぼす要因として植物の生活史特性に着目し、生活史特性が与える影響を明らかにすることを目的とした。

(1) 林床性多年生草本オクエゾサイシンの適応度にスペシャリスト植食者が与える影響

昆虫による食害は植物の成長、繁殖、生存に負の影響を与える可能性がある。そのため植物はさまざまな方法で食害の影響を最小限に抑えている。本研究の対象種であるオクエゾサイシンは落葉広葉樹林の林床に生育する多年生草本である。本研究では、スペシャリスト植食者であるヒメギフチョウの幼虫がオクエゾサイシンの種子繁殖および成長に与える影響について調べた。まず、1花2葉をつける開花個体を対象に、ヒメギフチョウの産卵前(5月上旬)または自然状態で幼虫が捕食する時期(6月上旬)に個体あたり0%、50%、100%の葉を人工的に摘葉する処理を行った。その結果、ヒメギフチョウの産卵前に摘葉した場合、摘葉率が大きいほど当年の結実率が低下した。また、それらの処理個体は、翌年、休眠や非繁殖段階に戻る個体の割合も高かった。一方、幼虫の捕食時期に摘葉した場合、結実率の低下は見られず、また翌年に生育段階が低下した個体の割合も少なかった。さらに、自然状態における食害率と結実率との間にも相関は認められなかった。従って、ヒメギフチョウによる食害はオクエゾサイシンの当年の種子繁殖および翌年の成長に関して影響を与えていないことが明らかになった。これは、林床性草本であるオクエゾサイシンは林冠が閉鎖される前の生育期間の初期に繁殖や成長に必要な資源の獲得を行うためと考えられる。

(2) セージブラッシにおける食害および植物間コミュニケーションに対する反応の季節変動

植物は食害を受けるとさまざまな反応を示し、適応度の低下を防ぐ。しかし、食害が植物の適応度に与える影響は、食害が起こる時期によって異なる。本研究では、北米の乾燥地帯に生育するセージブラッシを対象に、異なる時期の食害が植物の適応度に与える影響を明らかにした。セージブラッシは食害などで葉が傷つくと被食部位から匂い成分(揮発性物質)を放出する。食害

個体および近隣に生育する無傷の他個体は、被食部位から放出される匂い成分を受容することで防衛反応を誘導する（植物間コミュニケーション）。先行研究では、夏と春にコミュニケーションを行った場合、春に匂いを受容した個体のほうが防衛反応を強く誘導し被害が少なくなることが示されている。そこで、展葉期（5月）と花芽形成期（7月）に個体あたり25%の摘葉処理を行い、摘葉個体およびその隣に隣接し匂いを受容した個体（匂い暴露個体）の成長と種子生産量について調べた。その結果、展葉期の処理によって摘葉個体の成長および種子生産量が低下した。このことは、展葉期の食害はセージブラッシの資源獲得能力を低下させ、適応度に負の影響を与える可能性があることを示している。従って、展葉期には防衛反応を強く誘導することが重要であると考えられる。一方、花芽形成期に処理をした場合、匂い暴露個体の種子生産が増加した。これは、残りの生育期間が短いため、新たな防衛反応の誘導よりも種子生産に資源を配分するからだと考えられる。これらの結果から、セージブラッシは生育期間の初期に資源獲得を行っており、食害を受ける時期により異なる反応を示すことで適応度の低下を防ぐことが示唆された。

(3) 個体間の遺伝的近縁度がセージブラッシの植物間コミュニケーションに与える影響

個体間のコミュニケーションによる防衛反応の誘導は、複数の植物種で報告されている。この現象は他個体の適応度を増加させるため、その進化過程についてさまざまな説が存在する。本研究では、セージブラッシの植物間コミュニケーションが血縁選択によって進化・維持されているという仮説を検証した。セージブラッシでは、被害個体から60cm以内に生育する個体で防衛反応が誘導され、自分自身または人工的に株分けされた遺伝的に同じ個体から放出された匂いに対して最も強く防衛反応を誘導することが知られている。本研究では、マイクロサテライトマーカーを用いてセージブラッシの野外集団における遺伝的構造を調べた。その結果、地下茎のクローン成長によって遺伝的に同じ個体が隣接して生育することを確認した。また、集団内には遺伝的構造があり、近縁個体同士は近くに生育する可能性が高いことが明らかになった。さらに、食害部位から放出される匂いの組成についてガスクロマトグラフィーを用いて分析した。その結果、匂いの組成は、遺伝的に同じ個体間ではほぼ一致し、また近縁個体間でも類似することがわかった。また、異なる遺伝子型をもつ個体間でコミュニケーションを行った場合、匂い成分が類似する個体間では防衛反応が強く誘導され被害が少なくなることが明らかになった。以上の結果は、セージブラッシの野外集団では匂い成分が類似する近縁個体同士が近接して生育しており、近縁個体間でより頻繁にコミュニケーションが起こっていることを示唆している。また、このことから、セージブラッシの個体群構造は植物間コミュニケーションの進化・維持に影響を与えていることが示唆された。

本研究で対象とした2種の植物はそれぞれ異なる環境に生育し、異なる防衛戦略を示した。しかし、両種の防衛戦略はそれぞれの生活史特性（資源獲得時期や個体群構造）の影響を受けており、防衛戦略は植物の生活史の制約の中で進化・維持されていると考えられる。従って、植物における被食防衛戦略の進化や生態学的な役割を解明するためには、それぞれの植物の適応度に関わるさまざまな生活史特性を十分に考慮することが重要であると考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 大 原 雅

副 査 教 授 木 村 正 人

副 査 准教授 工 藤 岳

学 位 論 文 題 名

Defense strategies against herbivory and its relation to characteristics of life history in plant species

(植物の被食防衛戦略および防衛戦略に影響を与える生活史特性の解明)

植物は自然界において昆虫や大型哺乳類などの動物による食害を受け、その食害に対して植物は多様な防衛戦略を進化させてきた。植物の被食防衛戦略の進化・維持には生物学的・非生物学的にさまざまな要因が影響を及ぼしている。本研究は、2種の多年生植物の被食防衛戦略を解明すること、およびそれらの防衛戦略に影響を及ぼす生活史特性を明らかにすることを目的として行ったものである。以下に、学位論文の内容を要約する。

(1) 林床性多年生草本オクエゾサイシンの適応度にスペシャリスト植食者が与える影響

オクエゾサイシンは落葉広葉樹林の林床に生育する多年生草本である。本研究では、スペシャリスト植食者であるヒメギフチョウの幼虫がオクエゾサイシンの当年の繁殖および成長に与える影響について調べた。まず、開花個体を対象に、ヒメギフチョウの産卵前（5月上旬）または自然状態で幼虫が捕食する時期（6月上旬）に人工的に摘葉処理を行った。その結果、ヒメギフチョウの産卵前に摘葉した場合、摘葉率が大きいほど当年の結実率が低下した。また、それらの処理個体は、翌年、休眠や非繁殖段階に戻る個体の割合も高かった。一方、幼虫の捕食時期に摘葉した場合、結実率の低下は見られず、また翌年に生育段階が低下した個体の割合も少なかった。さらに、自然状態における食害率と結実率との間にも相関は認められなかった。従って、ヒメギフチョウによる食害はオクエゾサイシンの当年の種子繁殖および翌年の成長に関して影響を与えていないことが明らかになった。これより、林床性草本であるオクエゾサイシンは林冠が閉鎖される前の生育期間の初期に繁殖や成長に必要な資源の獲得を行うという、時間的逃避戦略をとっていることが示唆された。

(2) セージブラッシにおける食害および植物間コミュニケーションに対する反応の季節変動

北米の乾燥地帯に生育するセージブラッシを対象に、異なる時期の食害が植物の適応度に与える影響を明らかにした。セージブラッシは食害などで葉が傷つくと被食部位から匂い成分（揮発性物質）を放出する。食害個体および近隣に生育する無傷の他個体は、被食部位から放出される匂い成分を受容することで防衛反応を誘導する（植物間コミュニケーション）。そこで、展葉期（5月）と花芽形成期（7月）に個体あたり25%の摘葉処理を行い、摘葉個体およびその隣に隣接し匂いを受容した個体（匂い暴露個体）の成長と種子生産量について調べた。その結果、展葉期の処理によって摘葉個体の成長および種子生産量が低下した。このことは、展葉期の食害はセージブラッシの資源獲得能力を低下させ、適応度に負の影響を与える可能性があることを示している。一方、花芽形成期の処理では、匂い暴露個体の種子生産が増加した。これは、残りの生育期間が短いため、新たな防衛反応の誘導よりも種子生産に資源を配分するからだと考えられる。これらの結果から、セージブラッシは生育期間の初期に資源獲得を行っており、食害を受ける時期により異なる反応を示すことで適応度の低下を防ぐことが示唆された。

(3) 個体間の遺伝的近縁度がセージブラッシの植物間コミュニケーションに与える影響

セージブラッシでは、被害個体から60cm以内に生育する個体で防衛反応が誘導され、自分自身または人工的に株分けされた遺伝的に同じ個体から放出された匂いに対して最も強く防衛反応を誘導する。本研究では、マイクロサテライトマーカーを用いてセージブラッシの野外集団における遺伝的構造を調べた。その結果、地下茎のクローン成長によって遺伝的に同じ個体が隣接して生育することを確認した。また、集団内には遺伝的構造があり、近縁個体同士は近くに生育する可能性が高いことが明らかになった。さらに、食害部位から放出される匂いの組成についてガスクロマトグラフィーを用いて分析した。その結果、匂いの組成は、遺伝的に同じ個体間でほぼ一致し、また近縁個体間でも類似することがわかった。また、匂い成分が類似する個体間では防衛反応が強く誘導され被害が少なくなることが明らかになった。以上の結果から、セージブラッシの野外集団では匂い成分が類似する近縁個体同士が近接して生育しており、近縁個体間でより頻繁にコミュニケーションが生じていることが示唆された。

本学位論文における、多様な環境に生育する植物群が食害に対して様々な防衛戦略、および、その防衛戦略はそれぞれの種の生活史特性（資源獲得時期や個体群構造）の影響を受けているという知見は、地球上の複雑な生物間相互作用を理解する上でも非常に有意義であると考えられる。審査委員一同は、これらの成果を高く評価し、また研究者として誠実かつ熱心であり、大学院博士課程における研鑽や取得単位などもあわせ、申請者が博士（環境科学）の学位を受けるのに十分な資格を有するものと判定した。