

	カウ テイコウ
氏 名	加藤 禎孝
本籍（国籍）	奈良県
学位の種類	博士（農学）
学位記番号	連論第176号
学位授与年月日	平成29年9月25日
学位授与の要件	学位規則第5条第2項該当課程博士
研究科及び専攻	連合農学研究科
学位論文題目	多年生草本イラクサの被食応答における表現型可塑性（Phenotypic plasticity in response to browsing in perennial herbaceous plant, <i>Urtica thunbergiana</i>）
学位審査委員	主査 弘前大学 准教授 石田 清 副査 杉山 修一（弘前 教授）, 森 茂太（山形 教授）, 東 淳樹（岩手 講師）

論文の内容の要旨

多年生草本イラクサ *Urtica thunbergiana* の被食応答における表現型可塑性の適応的意義を明らかにするため、刺毛形質における（1）年度をまたぐ誘導防御の継続、（2）世代をまたぐ誘導防御の継続（継代防衛誘導）、（3）採食体制が異なる集団間の誘導防御の差違、に注目して研究を行った。まず、年度をまたぐ誘導防御の実態を明らかにするため、奈良県奈良市に位置する奈良公園（排除区）において自然条件下で生育する当年生実生を対象に2年間にわたる茎頂切除実験を行い、切除回数と個葉面積・刺毛形質（葉の表面・裏面の刺毛数、刺毛密度、刺毛長）及び器官重（葉重、茎重、根重）との関係を調べた。その結果、春に茎頂を切除された個体において、切除後に形成された夏の葉の裏面の刺毛数と刺毛長が増加することを明らかにした。イラクサ属の刺毛は草食獣に対する防御機能を持つことから、このような刺毛形質の表現型可塑性は誘導防御とみなすことができる。切除にともなう刺毛形質のこのような変化は少なくとも翌年まで維持され、切除が2年間にわたって繰り返される場合には、2年目の夏の葉における誘導防御の程度（切除にともなう形質値の増加量）がさらに増加する傾向が認められた。このような年度をまたぐ誘導防御の継続と増加は、採食圧が時空間的に変動する環境下において効率良く防御力を高めることを可能にすると考えられる。茎頂切除実験では、茎頂を切除されない個体の刺毛が経年的に短くなることも明らかとなった。この結果は、長い刺毛が維持されるためには毎年連続して切除される必要があることを示唆している。このような刺毛長の経年的な減少は、被食頻度が低い環境下で刺毛形成にかかるコストを減らすことに貢献すると考えられる。一方、茎頂切除実験に供したイラクサでは、器官重に及ぼす茎頂切除の明瞭な影響は認められなかった。茎頂を切除された個体において、切除に伴う補償成長によって誘導防御にかかるコストが相殺されているのかどうかを今後検討する必要がある。

次に、刺毛形質における継代防衛誘導の実態を明らかにするため、茎頂を切除したイラクサから得られた子植物を用いた栽培実験を温室で行い、親世代における茎頂切除が子世代の刺毛形質に及ぼす影響を調べた。その結果、親植物での切除回数と子植物の葉の裏面の刺毛長との

間に正の相関があることを明らかにした。この結果は、シュートが損傷したイラクサの刺毛形質に継代防衛誘導が生じること、すなわち、親世代において現れた誘導防御が世代間エピジェネティック遺伝などのメカニズムによって子世代に伝達されることを示している。イラクサでは親植物と子植物で採食圧が相関する可能性が高いことから、刺毛形質における継代防衛誘導は子植物の生存率を高めると考えられる。さらに、親世代におけるシカ（ニホンジカ）による被食が子世代の刺毛形質に及ぼす影響を明らかにするため、シカによる採食圧が高い奈良公園（採食区）に設置した防鹿柵内と防鹿柵外に生育するイラクサから得られた果実を用いた栽培実験を行った。その結果、夏の葉の裏面の刺毛数と表・裏両面の刺毛長については、防鹿柵外由来の子植物の方が防鹿柵内の子植物よりも大きな値を示すことが明らかとなった。この結果も、シカによる被食によってイラクサの刺毛形質に継代防衛誘導が現れることを示している。

さらに、シカによる採食体制が異なるイラクサ集団間の刺毛形質と誘導防御の差違を明らかにするため、シカの個体密度もしくは採食頻度が異なる集団間で（1）未被食個体の刺毛形質、及び（2）茎頂切除によって生じる誘導防御の程度を比較した。まず、奈良県内においてシカの個体密度が異なる3地域（奈良公園（採食区）、桜井市、高市郡高取町）の集団を対象に、自然条件下で生育する未被食個体と栽培個体の刺毛形質を分析し、個体密度が高い地域（奈良公園）の集団の方が、低い地域（桜井市と高取町）の集団よりも大きな刺毛形質値を持つことを明らかにした。この結果は、「未被食個体の防御形質値は、その生育地の採食体制への適応進化によって遺伝的に異なる」とする理論的予想と矛盾しない。さらに、奈良公園においてシカの採食頻度が異なる2地点の集団を対象に、自然条件下で生育する当年生実生を用いた茎頂切除実験を行い、高頻度に絶え間なく被食される場所の実生は、低頻度で断続的に被食される場所の実生よりも葉の表面の刺毛数と裏面の刺毛長に見られる誘導防御の程度（シュート損傷後の形質値の増加量）が小さいことを明らかにした。この誘導防御の集団間変異も「誘導防御の程度は採食頻度の異なる場所間で遺伝的に異なる」とする予想と矛盾しない。誘導防御の程度の集団間変異は継代防衛誘導によって生じている可能性も考えられることから、今後のさらなる検討が必要である。

論文審査の結果の要旨

本研究は、多年生草本における誘導防御の適応的意義とその進化に影響する要因についての理解を深めるため、イラクサの刺毛形質を対象として（1）被食履歴と誘導防御の関係、（2）継続防衛誘導（世代をまたぐ誘導防御）の実態、及び（3）シカの採食体制と誘導防御の程度との関係を解明することを目的として行われた。

まず、被食履歴と誘導防御との関係を明らかにするため、自然条件下で生育する当年生実生を対象に2年にわたる茎頂切除実験を行い、切除回数と刺毛形質及び器官重との関係を調べた。その結果、切除による刺毛形質の変化は翌年まで維持され、切除が2年間にわたって繰り返される場合は、2年目の夏の刺毛形質に現れる誘導防御の程度が増加する傾向が認められた。このような誘導防御の経年変化は、採食圧が時空間的に変動する環境下において効率良く防御力を高めることに寄与すると考えられる。一方、器官重に及ぼす茎頂切除の明瞭な影響は認められなかった。春の茎頂切除とそれに伴う誘導防御はイラクサの成長に大きく影響しないことが示唆される。

次に、刺毛形質における継代防衛誘導の実態を明らかにするため、茎頂を切除したイラクサ

から得られた果実を用いた栽培実験を行った。その結果、シュートが損傷したイラクサについて、その次世代の刺毛数と刺毛長に継代防衛誘導が生じることを明らかにした。この継代防衛誘導は、採食圧が高い罰所で子植物の生存率を高めると考えられる。さらに、シカによる採食圧が高い奈良公園に設置した防鹿柵内・柵外に生育するイラクサから得られた果実を用いた栽培実験も行い、シカによる被食によってイラクサの刺毛形質に継代防衛誘導が現れることが示唆された。

さらに、シカの採食体制と誘導防御の程度との関係を明らかにするため、シカの採食頻度が異なる2地点の集団を対象に、自然条件下で生育する当年生実生を用いた茎頂切除実験を行い、高頻度に絶え間なく被食される場所の実生は、低頻度で断続的に被食される場所の実生よりも刺毛数と裏面の刺毛長に現れる誘導防御の程度が小さいことを明らかにした。この集団間変異は「誘導防御の程度は採食頻度の異なる場所間で遺伝的に異なる」とする理論的予想と矛盾しない。

以上のように、本研究では多年生草本における誘導防御の実態とその適応的意義に関する重要な知見が得られており、植物の被食防御戦略に関わる生態学の発展に貢献するものといえる。

このことから、本審査委員会は、「岩手大学大学院連合農学研究科博士学位論文審査基準」に

則り審査した結果、本論文を博士（農学）の学位論文としての価値が十分にあるものと認める。

学位論文の基礎となる学術論文

主論文

1. Kato T., Ishida K., Kikuchi J. and Torii H. (2017) Induced response to herbivory in stinging hair traits of Japanese nettle (*Urtica thunbergiana*) seedlings in two subpopulation with different browsing pressures by sika deer. *Plant Species Biology* (掲載証明)

参考論文

1. 加藤 禎孝 (2001) 奈良公園に分布するイラクサ 奈良植物研究 **23**:11-14
2. Kato T., Ishida K., and Sato H. (2008) The evolution of nettle resistance to heavy browsing. *Ecological Research* **23**:339-345