

( 続紙 1 )

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |                                                                                                                                      |    |       |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|-------|
| 京都大学                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 博 士 ( 理 学 )                                                                                                                          | 氏名 | 佐藤 安弘 |
| 論文題目                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | Associational anti-herbivore defense in the trichome dimorphism of <i>Arabidopsis halleri</i> subsp. <i>gemmifera</i> (Brassicaceae) |    |       |
| (論文内容の要旨)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |                                                                                                                                      |    |       |
| <p>本論文は、植物種内の防御形質の二型に着目し、頻度依存的な連合効果によって、食害や成長が変化することを介して二型が植物集団内に維持されるかどうかについて検証を行った研究である。</p> <p>植物は自ら動くことができないため、植食者に対して巧みな防御形質を発達させている。植物の個体が受ける食害が自身の形質だけでなく周りの他の植物にも影響される現象は連合効果とよばれ、これまでに数多く報告されている。連合効果は、植物の食害や成長に対して頻度依存性をもたらすことで複数の植物種の共存に影響する可能性がある。しかし、植物種間での連合効果はよく研究されてきた一方で、植物種内での連合効果はほとんど着目されてこなかった。本論文では、ハクサンハタザオ(<i>Arabidopsis halleri</i> subsp. <i>gemmifera</i>)の有毛型と無毛型を対象に、連合効果が二型の食害や成長に対して頻度依存性をもたらすかを検証した。ハクサンハタザオではトライコームの有無が1遺伝子の変異と対応していることが分かっており、自然集団ではハムシやチョウなどの植食性昆虫が観察される。</p> <p>本論文では、植物種内の連合効果について以下4つの研究を行った。まず、ダイコンサルハムシ<i>Phaedon brassicae</i>について、シャーレ内のハクサンハタザオの葉片数を操作する実験により、有毛葉が少ない時のみ成虫が無毛葉を選好することを発見した(第2章)。また、同様のハムシの応答がシロイヌナズナの野生型とトライコーム形成遺伝子の欠損突然変異を使っても見られることを明らかにした(第2章)。次に、ハクサンハタザオの株を用いた室内実験では、ハムシに対する連合効果が有毛・無毛型の食害率と成長に頻度依存性をもたらすことで少数派有利な状況を創出することを明らかにした(第3章)。連合効果が有毛・無毛型の共存機構となりえるかを検証するために、野外調査と圃場実験を行った。野外ではハクサンハタザオのパッチあたりの少数派の頻度が時間とともに復帰することを、3年間にわたって示した。圃場実験では、ハムシの存在下でのみ、ハクサンハタザオのクローン繁殖と種子繁殖の両方を介して、トライコーム二型に負の頻度依存選択が働くことを見出した。これらのことから、連合効果が二型の維持機構となる可能性が示唆された(第4章)。さらに、ハムシ以外の複数の植食者が出現する状況で連合効果を検証した。野外調査と圃場実験を行った結果、チョウなど特定の植食者に対してトライコームが防御形質となりえることが示唆されたものの、食害に頻度依存性は見られなかった。また、ノミハムシのような小型の植食者に対しては、トライコームが防御形質として働かないことも示された。(第5章)。以上の結果から、連合効果は食害における頻度依存性の有無を介して、ハクサンハタザオ集団における、トライコーム二型の維持や喪失をもたらす可能性が示唆された。</p> <p>本論文により、植物の防御形質の種内多型に対しても連合効果が働き得ることが示されるとともに、植食者の行動タイプによって、多型の維持に対する、その帰結が異なることが示唆された。</p> |                                                                                                                                      |    |       |

(論文審査の結果の要旨)

佐藤安弘氏が研究対象とした、防御形質の種内多型は、多くの植物種で観察される。しかしながら、それが安定して維持される機構が見出されない場合は、多型が長期に存続し得るものなのか、確率論的な過程により存立する一過的な状態であるのかを判別するのは難しい。本論文では、従来、主に植物種間の関係として解析されてきた連合効果に着目し、それを種内の防御形質の二型にあてはめることにより、種内多型の維持のメカニズムとして検証することを主眼に置いた実証的研究がなされた。

対象としたハクサンハタザオには、植物表面の毛（トライコーム）の有無についての集団内多型があり、これが単一遺伝子の欠損変異に基づく遺伝的多型であることを利用して研究がおこなわれた。通常、植物が持つ防御形質の発現は、遺伝的変異と環境の交互作用が卓越していることが多く、今回のような多型の頻度として研究可能な系はそれほど多くない。また、当該植物が種子繁殖に加えて旺盛なクローン繁殖を行うことも重要な点であり、比較的短期間で、トライコーム二型の頻度が野外集団において局所的に変化し得ることも研究対象の系として重要な点である。研究は主に、兵庫県中部のトライコーム多型が観察される野外集団の植物とその主要な食害者であるダイコンサルハムシを対象として進められた。

第1章では、総合序論として、研究の背景と研究システムが記述されている。第2章において、ダイコンサルハムシについて、シャーレ内のハクサンハタザオの葉片数を操作する実験により、有毛葉が少ない時のみ成虫が無毛葉を選好することを報告している。第3章では、ハクサンハタザオの株を用いた室内実験を実施し、有毛・無毛型の頻度が、ハムシに対する連合効果として作用し、食害率と成長に少数者有利の頻度依存性をもたらすことを明らかにしている。第4章では、連合効果が有毛・無毛型の共存機構となりえるかを検証するために、野外調査とより長期の圃場実験を行っている。ハクサンハタザオのパッチあたりの少数派の頻度が時間とともに復帰することを、3年間にわたる野外調査で示している。圃場実験では、ハムシの存在下でのみ、ハクサンハタザオのクローン繁殖と種子繁殖の両方を介して、トライコーム二型に負の頻度依存選択が働くことを見出した。これらのことから、連合効果が二型の維持機構となる可能性が示唆された。さらに、第5章では、この連合効果による負の頻度依存的な多型維持機構の一般性を確かめるために、ハムシ以外の複数の植食者が出現する状況で連合効果を検証している。野外調査と圃場実験を行った結果、チョウなど特定の植食者に対してトライコームが防御形質となりえることが示唆されたものの、食害に頻度依存性は見られなかった。また、ノミハムシのような小型の植食者に対しては、トライコームが防御形質として働かないことも示された。第6章では、以上の結果に基づいて、連合効果は食害における頻度依存性の有無を介して、植物の防衛形質における多型の維持や喪失をもたらすことについて議論をしている。

本論文により、植物の防御形質の種内多型に対しても連合効果が働き得ることが示されるとともに、植食者の行動タイプによって、多型の維持に対する帰結が異なることが示唆された。その結果は、種内多型の維持機構のメカニズムの実証的研究として高く評価できる。よって、本論文は博士（理学）の学位論文として価値あるものと認める。また、平成28年1月28日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行った結果、合格と認めた。