

京都大学	博士 (理学)	氏名	湯本 原樹
論文題目	<p>Molecular ecology of season/altitude-specific longevity and function of leaves of an evergreen perennial, <i>Arabidopsis halleri</i> subsp. <i>gemmifera</i> (常緑多年草ハクサンハタザオにおける季節・標高特異的な葉の寿命と機能に関する分子生態学的研究)</p>		
<p>(論文内容の要旨)</p> <p>葉は植物の中心的な生産器官であるため、その寿命は季節依存的に精密にコントロールされる必要がある。また、葉の持つストレス耐性や貯蔵の機能も温度環境に依存して変化すると考えられる。本論文では、変動する温度環境下における葉の機能を明らかにするために、アブラナ科の常緑多年草であるハクサンハタザオ (<i>Arabidopsis halleri</i> subsp. <i>gemmifera</i>) を対象に、葉寿命の季節的表現型可塑性および凍結耐性の標高適応に関する研究を行った。</p> <p>第1章では、葉寿命と凍結耐性の関する温度応答と先行研究を概観するとともに、ハクサンハタザオの自然生育地における研究系について説明した。第2章では、葉寿命の季節依存的な変化および植物全体の葉動態に関して、全葉を2週間毎のコホート (同齢葉集団) に分けて3年間にわたって追跡した。その結果、生育期に展葉したコホート (GSコホート) は短寿命で、平均的にはコホート順に枯死すること、その一方で、コホート内での寿命のばらつきは大きいことが示された。この時期は、展葉・枯死の回転率が高く、植物全体では若い葉からなる葉齢構成となった。越冬期前と越冬中に展葉したコホート (OWコホート) では寿命が延長され、どの葉も春の繁殖期に同調枯死するまで維持された。枯死のタイミングはコホート間・コホート内ともに、繁殖に対して強く同調していた。越冬期には展葉速度は低下するが、その一方で枯死が少なく、植物全体では幅広い齢構成を示した。環境要因の解析では、展開中の日長が、GSコホートでは11.2時間より長く、OWコホートでは短かった。第3章では、葉枯死タイミングの促進要因を明らかにするために操作実験を行った。GSコホートでは自己被陰により、暗黒誘導性老化遺伝子が発現し、個葉の光環境に依存して葉が老化した。そのため、被陰の有無がコホート内の寿命のばらつきを生み出していると考えられた。OWコホートでは、自己被陰には応答しなくなっており、繁殖期のシンク需要により枯死が同調したと考えられた。この時、葉の老化と共にリン酸飢餓応答遺伝子の発現が上昇していた。また、この越冬葉からの貯蔵物質の転流を制限すると種子の質が低下することが明らかとなった。このように、季節依存的な個葉寿命の制御が、季節環境下における資源獲得と資源の貯蔵・転流を全植物体レベルで最適化していることが明らかとなった。</p> <p>第4、5章では、伊吹山の標高傾度に沿って生育する2つの標高生態型を用いて、凍結耐性における遺伝的分化を解析した。第4章では、高標高型個体の葉が低標高型個体の葉に比べて高い凍結耐性を持つことだけでなく、より長期にわたり低温順化応答をすることを示した。その一方で、植物が開花結実期に入ると、標高型に関わらず凍結耐性が低くなることも示した。第5章では、この開花結実期における新規の凍結耐性メカニズムを報告した。花芽を包む茎葉の葉面のクチクラワックスを解析したところ、高標高型個体では低標高型個体よりも多い量のC29-33奇数アルカンを蓄積していた。撥水性を高く保つことにより、茎葉およびそれに包まれる花芽の表面を乾いた状態に保つことを介して、凍結ダメージを防いでいることを明らかにした。葉面撥水性による標高分化は、植物がステージ依存的に異なる方法で高標高の凍結に適応していることを示している。</p> <p>以上のことから、葉の形質が示す季節的な表現型可塑性と局所的適応は、葉が日長・温度・光環境を統合しつつ、植物の発育ステージ依存的に多面的な役割を果たすことに機能していることが示された。</p>			

(続紙 2)

(論文審査の結果の要旨)

湯本原樹氏が研究対象とした、葉寿命の季節的な表現型可塑性や葉の凍結耐性の標高分化は、変動環境下での植物の環境応答戦略として重要であると考えられる。葉の性質は季節的な表現型可塑性によって変化するが、その可塑的応答自体が局所適応として温度環境の異なる生育地間で分化することが予想される。これまで温度応答や温度適応の研究は植物において多くなされてきたが、自然条件における温度は変動の激しい環境要因であり、詳細な時系列解析や操作実験による検証を野外の変動環境下で行う必要があった。

本論文では、ハクサンハタザオを対象に、葉寿命の季節的な表現型可塑性が全葉の追跡により解析された(第二章)。常緑植物の葉寿命の長期動態データとしては、3年間という長期間にわたること、全草の葉を調査するという網羅性で他に類を見ないものである。その結果、生育期と越冬期の葉の性質の変化が、むしろスイッチングのような形で、日長と対応して起こっていることを明らかにした。また、このスイッチングが植物全体レベルの葉群の齢構成を変え、その構成がそれぞれの季節に対応した生産・貯蔵機能に適する構成となることを示した。さらに、野外操作実験とRNA-Seq解析を組み合わせることにより(第三章)、老化の環境応答性が季節依存的に変化することも明らかにした。暗黒誘導性の老化が、野外で実際に自己被陰による葉の置換えに働いていることが示されると共に、越冬期にはこの暗黒老化応答が不感とすることを示唆する結果を得ている。これは、今後の植物の老化誘導メカニズム研究において重要な新規の発見である。加えて、植物の繁殖期における葉からの転流が同調した葉の老化を引き起こすことを明らかにし、遺伝子発現応答から見ても越冬葉がリンの貯蔵・供給源となっていることを示唆した。さらに、越冬葉の貯蔵物質が、次世代の種子の質に重要であることを示した。

葉の凍結耐性の標高分化の研究においては、葉の凍結耐性とその低温順化応答(第四章)と葉面撥水性を介した花芽の凍結防御機構(第五章)の二つの側面から温度環境に対する植物の適応が研究された。伊吹山に生育する2つの標高生態型を用いて、生活史を通した凍結耐性の表現型可塑性と標高分化を明らかにした。その結果、栄養生長時期にあたるロゼット葉では、葉自身の凍結耐性と低温順化能を高めることで、高標高環境に適応していることを明らかにした。さらに、この凍結耐性が開花後には機能低下してしまうことを明らかにするとともに、その時期には花芽を包む茎葉において葉面クチクラ層にアルカン蓄積させることで、高撥水性により花芽への凍結ダメージを低下させることを明らかにした。これは、種内の遺伝的分化をとまなう標高適応としては、初めての報告である。

本論文により、年間を通した植物の生産・貯蔵・繁殖スケジュールの中に位置づけることで、葉寿命および凍結耐性の制御の役割に統合的理解がもたらされた。特に越冬時に生産の優先度を下げても自己被陰に非応答的になることで貯蔵器官として機能すること、繁殖期には繁殖器官に投資するため越冬葉の同調枯死や凍結耐性の低下という現象の発見は、季節的な変動環境下での植物の戦略について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、令和4年2月2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。

要旨公表可能日： 年 月 日以降