

## 学 位 論 文 要 旨

氏 名 山尾 僚

題 目 複数の防御形質を用いるアカメガシワ (トウダイグサ科) の資源配分戦略  
(Resource allocation strategy of *Mallotus japonicus* (Euphorbiaceae) using multiple defense traits)

植物は植食者に対して、毛などによる物理的防御や化学物質による化学的防御、植食者の天敵を誘引し、植食者を排除させる生物的防御といった多様な防御戦略を進化させてきた。多くの植物はこれらの防御形質を複数備えているが、これまでの研究はある特定の形質にのみ着目してきたものであった。そこで、物理的防御形質であるトリコーム、化学的防御形質である腺点および生物的防御形質である花外蜜腺と食物体を備えるアカメガシワを材料とし、複数の防御形質を用いた植物の防御戦略を解析した。

1) トリコーム密度と腺点密度の増加はアカメガシワの成長量を減少させたが、花外蜜腺数と食物体数の増加は成長量に影響を及ぼさなかった。このことから、トリコームと腺点の生産コストは、花外蜜腺と食物体の生産コストよりも高いことが示された。

2) アリの活動性が高い地域では、トリコームと腺点を若葉で発達させていたのに対し、花外蜜の分泌量、食物体数およびそれらに誘引されたアリ数は成熟葉で多く、葉齢に応じて直接防御から間接防御へと変化させていた。一方、アリの活動性の低い地域の植物体は、成熟葉においてもトリコームや腺点を発達させていたものの蜜分泌量は少なく、成長速度は遅かった。このように、アリの活動性が高い地域では、葉齢に応じてより価値の高い葉を高価な直接防御で防御し、価値の低下した葉をより安価な間接防御で防御することで、高い成長率を達成している事が明らかになった。

3) アカメガシワは、アリの活動性が高い地域においても、生育場所の光条件、土壌養分および土壌水分条件に応じて各防御形質への投資配分を変化させていた。明るい条件では、花外蜜腺を発達させ、暗い条件では食物体を多く生産した。また、貧栄養および乾燥条件では、トリコームと腺点を発達させた。このように、アカメガシワは環境条件に応じて直接防御と間接防御を使い分けることが判明した。

4) 異なる防御形質を発達させている3地域の個体群を、相互に移植した結果、いずれの個体群もそれぞれの生息地でもっとも成長がよかった。この結果から、それらの防御戦術がそれぞれの地域で適応的であることが判明した。

以上より、アカメガシワは利益-コストの異なる複数の防御形質を備え、守る葉の価値、生育場所の非生物的環境および生物的環境に応じて、異なる投資戦略をとることで最適な防御を行っていると考えられた。

## 学 位 論 文 要 旨

氏 名

Akira Yamawo

題 目

Resource allocation strategy of *Mallotus japonicus* (Euphorbiaceae) using multiple defense traits  
(複数の防御形質を用いるアカメガシワ (トウダイグサ科) の資源配分戦略)

Plants have evolved various defense strategies such as physical defence by trichomes and leaf toughness, chemical defense by alkaloids and phenolic substances, and biotic defense by extrafloral nectaries (EFNs) and food bodies attracting the natural enemies of herbivores. Although plant species generally have multiple defense traits, most previous studies focused on the development of one of them. In this study, I investigated the defense strategy in young *Mallotus japonicus* (Euphorbiaceae) plants that exhibit physical, chemical and biotic defense traits, in relation to leaf age, micro-habitat conditions, and organism community structures.

1) The increase of trichome and pellucid dot densities significantly reduced the plant growth, whereas that of EFN and pearl body numbers did not affect the plant growth. This result indicated that production costs of EFN and pearl body are lower than those of trichome and pellucid dot.

2) A 'shift in defense tactics' was demonstrated to occur through leaf ageing from high cost defenses using physical and chemical traits to the low cost biotic defense by EFN in area where ant activity is high. Thereby, plants can achieve a high growth rate. Actually, the growth rate of plants that invest more in EFNs than in trichomes and pellucid dots on mature leaves was higher than that of plants investing more in trichomes and pellucid dots than in EFNs. I revealed that *M. japonicus* plants can maximize their fitness by shifting in defense tactics.

3) Young plants of *M. japonicus* grow in various habitats such as open sites, the forest edges, and tree fallen gaps. They change the defense tactics in response to differences in abiotic environmental factors including light, soil moisture, and nutrient conditions. Patterns of variation in defense traits are consistent with the 'optimal defense theory', which holds that plants have evolved their defense traits to maximize their fitness both ecologically and physiologically. I suggested that the change in defense tactics in response to abiotic conditions is optimally.

4) The transplant experiment in three populations of *M. japonicus* that differently develop defense traits indicated that the defense strategy of each population is adaptive at its original site.

In conclusion, I considered that, by using multiple defense traits, young *M. japonicus* plants accomplish the optimal defense strategy in response to leaf age, abiotic factors of their habitat and the community structure of associated organisms.

## 学位論文審査結果の要旨

学位申請者 氏 名	山尾 僚
審査委員	主査 佐 賀 大学 教授 野間口 眞太郎
	副査 鹿児島 大学 教授 曾根 晃一
	副査 佐 賀 大学 教授 早川 洋一
	副査 鹿児島 大学 教授 津田 勝男
	副査 佐 賀 大学 准教授 吉賀 豊司
審査協力者	
題 目	Resource allocation strategy of <i>Mallotus japonicus</i> (Euphorbiaceae) using multiple defense traits (複数の防御形質を用いるアカメガシワ (トウダイグサ科) の資源配分戦略)
<p>植物は植食者に対して、刺などによる物理的防御や化学物質による化学的防御を発達させる一方、植食者の天敵を誘引し、植食者を排除させる生物的防御を採用するといった多様な防御戦略を進化させてきた。多くの植物種がこれらの複数の防御形質を同時に備えているが、これまでの研究は、ある特定の形質に注目したものばかりであり、総合的な防衛戦略を検討するものではなかった。そこで本研究では、物理的防御形質であるトリコーム、化学的防御形質である腺点および生物的防御形質である花外蜜腺と食物体を備えるアカメガシワを材料とし、この植物が複数の防御形質をどのように使い分けて利用しているのかを野外調査及び実験によって調べ、植物の複合的な防御戦略を解析することを目的とした。</p> <p>各防御形質の発達による成長量への影響を解析したところ、トリコーム密度と腺点密度の増加は成長量を減少させたが、花外蜜腺数と食物体数の発達は成長量に影響を及ぼさなかった。このことから、トリコームと腺点の生産コストは、花外蜜腺と食物体の生産コストよりも高いことが示された。さらに葉齢に応じた各防御形質の分布とその効果を野外調査と実験により検証した。その結果、アリの</p>	

活動性が高い地域では、トリコームと腺点を若葉で発達させていた。また花外蜜の分泌量、食物体数およびそれらに誘引されたアリ数は成熟葉で多かった。このようにアカメガシワは、葉齢に応じて自分自身による直接防御からアリを使う間接防御へ防御方法をシフトさせることが分かった。つまり、若く価値の高い葉では高価な直接防御形質で防御し、価値の低下した古い葉では安価な間接防御形質で防御することで、高い成長率を得ていることが明らかとなった。一方、アリの活動性が低い地域では、成熟葉において蜜分泌量が少なく、トリコームや腺点が発達しており、成長速度が遅かった。

生育場所の光環境や土壌環境に応じて、アカメガシワが複数の防御形質をどのように発達させるかを調べるために、アリの活動性が高い地域で野外調査と野外操作実験を行った。その結果、アカメガシワは生育場所の光条件、土壌養分および水分条件の違いに応じて、各防御形質への投資配分を変化させていた。明るい条件では花外蜜腺を発達させ、暗い条件では食物体を多く生産した。また貧栄養および乾燥条件では、トリコームと腺点を発達させた。このように、アカメガシワは生育場所の光条件、土壌養分および水分条件に応じて、直接防御形質と間接防御形質を使い分けることが分かった。

また生物環境の異なる地域の株を移植する実験の結果から、アカメガシワの地域株は生育地の植食者やアリ群集の違いに応じた防御形質を発達させており、自分の生育地域で最も生長速度が高く適応的であることが分かった。

本研究は、アカメガシワの幼木が、葉の価値に関連させて、植食者やその天敵などの生物群集と光、水分、土壌養分などの非生物的環境に応じて、効果や生産コストの異なる防御形質への投資量を変化させており、それが成長速度を最大化する最適防御戦略であることを明らかにした。植物の被食防御形質における生産コストと効果の変異性や、それらの生育環境との関係性を明らかにした研究はこれまでになく、本研究の成果は、植物の基本的な生存戦略である被食防御戦略の研究分野を大きく前進させるものと考えられる。また近年、効果的な害虫管理や環境保全のための低農薬や無農薬による総合的防除技術の開発が進められているが、本研究で得られた知見は、地域での栽培作物の選定において、各品種の防御形質と地域群集構造との関係に注目した選定基準策定の可能性とその方法を示唆するものである。以上のことにより、審査委員一同は、本論文が博士（農学）の学位論文として十分な価値のあるものと認定した。

最終試験結果の要旨	
学位申請者 氏名	山尾 僚
審査委員	主査 佐賀大学 教授 野間口 眞太郎
	副査 鹿児島大学 教授 曾根 晃一
	副査 佐賀大学 教授 早川 洋一
	副査 鹿児島大学 教授 津田 勝男
	副査 佐賀大学 准教授 吉賀 豊司
審査協力者	
実施年月日	平成24年 1月24日
試験方法 (該当のものを○で囲むこと。) <input checked="" type="radio"/> 口答 <input type="radio"/> 筆答	
<p>主査及び副査は、平成24年 1月24日の公開審査会において学位申請者に対して、学位申請論文の内容について説明を求め、関連事項について試問を行った。具体的には別紙のような質疑応答がなされ、いずれも満足できる回答を得ることができた。</p> <p>以上の結果から、審査委員会は申請者が博士(農学)の学位を受けるに必要な十分な学力ならびに識見を有すると認めた。</p>	

学位申請者  
氏名

山尾 僚

[質問1] この研究では、防御形質の生産コストに着目しているが、防御形質の存在そのものが、光合成の妨げになるなどし、成長の邪魔になる事はないのか？例えば、トリコームを作ると、光があたらないなど。

[回答1] その可能性はゼロではないが、他種でトリコームによる光阻害を検証した研究では、トリコームの発達に大きな被陰効果は無いという報告がある。よってアカメガシワでも、ほとんど影響を及ぼしていないと考えている。実際にトリコームは光を遮るほどの高密度には分布していない。

[質問2] アカメガシワは南方起源だが、南のアカメガシワでは蜜腺が少ない。そもそもどこで、花外蜜腺を獲得したのか？

[回答2] 本研究の調査地よりも南方のフィリピンなどで、花外蜜腺を発達させているアカメガシワの近縁種が知られている。したがって、アカメガシワも始めは花外蜜を多く備え得ていて、その後、北上する中で、各地域の生物群集に応じて適応したのではないかと考えている。

[質問3] 生長量を樹高と生産葉数で評価するのは妥当か？

[回答3] 樹高も生産葉数も、成長量を測定する指標として一般的に用いられている。また乾燥重量と高い相関があり、成長量の指標として適切であると考えている。

[質問4] アカメガシワは、アリへの対応として、long-termな反応とshort-termな反応を分けている可能性があるか？

[回答4] アカメガシワは実際にそれを行っている。地域固有の傾向があると同時に、Short-termな反応として、アリが株に上ると、花外蜜を多く分泌するというデータがある。

[質問5] 植物はアリの活動性を感知できるのか？感知できるとしたらどういうメカニズムが考えられるか？

[回答5] 植物はアリ不在時に比べてアリ存在時に多く蜜を分泌することから、植物はアリの存在を感知できると考えられる。アリは符節先端部のパッドから分泌液を分泌し、植物などの基質に掴まっているが、植物はこの分泌液の成分を感受することで、アリの存在を認識しているものと考えられている。

[質問6] 葉齢に応じて防御への投資が変わるという表現はおかしいのでは？

[回答6] 葉齢に応じて防御への投資が変わるのではなく、葉齢に応じて機能する防御形質がシフトしているということが、実際のことになる。

[質問7] 腺点内部の防御物質はどのような物質か？赤い色と関係あるのか？

[回答7] アカメガシワの腺点の化学物質は、現在のところ分かっていない。しかし、近縁種のオオバギではフラバン類やフェノール類を含有することが報告されている。また殺菌性の高い物質が入っていることも同属種のクスノハガシワで報告されている。防御物質と葉の赤い色は、今のところ無関係であると考えている。

[質問8] 光環境や土壌養分への反応の実験では、野外調査と室内実験で一部で結果が食い違っている部分があるが、なぜか？

[回答8] 室内実験では、ある1つの要因のみを操作して実験しているが、野外では光環境と土壌環境が同時に変化しているために、その複合効果が検証され、結果に違いが出たのだと思う。

[質問9] アカメガシワ以外にも同じような戦略をもつ植物がいるか？

[回答9] アカメガシワの他にも、複数の防御形質を備える植物は多く報告されている。予備的な調査では、キリ、バルサなどのパイオニア植物でも葉齢や生育環境に応じて各防御形質への投資量を変えているという結果が得られている。したがって、少なくともパイオニア植物ではこのような防御戦略は一般的であると考えている。