

平成 21 年 5 月 26 日現在

研究種目: 基盤研究(C)

研究期間: 2006 ~ 2008

課題番号: 18570018

研究課題名(和文) 植物の防御戦略と動植相互作用動態:
数理モデルによる統合理論の構築研究課題名(和文) Defense strategies of plants and dynamics of animal-plant interaction:
Construction of the unified theory by mathematical modeling

研究代表者

山村 則男(YAMAMURA NORIO)

総合地球環境学研究所・研究部・教授

研究者番号: 70124815

研究成果の概要:

植物の被食防御戦略を分類し、評価した。植食者の発生確率と被食強度が予測可能なときは、あらかじめ防御方法を準備しておく恒常型が有利となり、それらの予測制が低いときは食われてから防御を始めるという誘導型が有利となる。化学物質を生産したり、物理的形狀を変化させたりという直接防御を用いるか、植食者の天敵を利用して防御する間接防御を用いるかは、それぞれの戦略のコストとベネフィットに依存することが分かった。

交付額

(金額単位: 円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	1,500,000	0	1,500,000
2007 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2008 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
年度			
年度			
総計	3,500,000	600,000	4,100,000

研究分野: 数理生態学

科研費の分科・細目: 基礎生物学・生態環境

キーワード: 植物の防御戦略、恒常防御、誘導防御、直接防御、間接防御、群集動態

1. 研究開始当初の背景

動物と動物の捕食関係や寄生関係(病原体を含む)については、その進化と動態について莫大な量の数理的的研究がなされ、生態学の教科書にも数理モデルにもとづく統合された理論として重要な章を構成しているのが普通である。一方、動物と植物の食うものと食われるものの関係は、その重要性が認識され、多くの野外研究や実験研究および概念の理論化がなされてきたも

の、因果関係を明確に記述する数理モデルの開発は、部分的・限定的な段階にとどまっていた。

2. 研究の目的

最近の生理学的・分子生物学的メカニズムを含めて急速に蓄積されつつある動植相互作用の知見に基づき、動物の攻撃に対する植物の反応を、植物の食われないための(もしくは食害

を軽減するための)戦略ととらえる立場から、植物の防御戦略の多様性と群集動態への影響を数理モデルによって多角的に解析し、統合理論を構築することである。

3. 研究の方法

植物の被食防御戦略に関する先行研究の文献を調査し、理論的側面から被食防御戦略の分類を行う。分類されたそれぞれの防御戦略の特徴を一般化する。分類された防御戦略について、その最適戦略と群集動態への影響を数理モデルを構築することによって評価する。数理モデルの結果を参照して実証研究の結果を分析し、防衛戦略と群集動態の実態を生態学理論の中に位置付ける。

4. 研究成果

文献検索から、植物が動物に食われまいとする被食防衛戦略は、恒常型か誘導型かというカテゴリーと、直接防御か間接防御かというカテゴリーに分類できることが分かった。それぞれのカテゴリーについて、防御をしないという戦略をセットにして考えなければいけないことも分かった。植食者の発生確率と被食強度が予測可能なときは、あらかじめ防御方法(毒や天敵)を準備しておく恒常型が有利となり、それらの予測性が低いときは食われてから防御を始めるという誘導型が有利となる。このような分析には、ポントリャーギンの最大値原理という数理的手法が威力を発揮する(発表論文(4))。化学物質を生産したり、物理的形状を変化させたりという直接防御を用いるか、植食者の天敵を利用して防御する間接防御を用いるかは、与えられた環境の元でそれぞれの戦略のコストとベネフィットに依存することが分かった。

直接防御の手法としては、モンゴルの草原生態系で見られるように毒を生産したり、トゲを作ったり、背丈を低くしたりという多様な戦略があるが

(発表論文(1))、それらは理論的には同じスキームで扱える。間接防御は、植食者の天敵を利用するもので、恒常的防御として、植食性ダニの天敵の肉食性ダニを利用する巧妙なシステムについてその戦略が進化できる条件を詳しく解析できた(発表論文(5))。誘導間接防御の例として、食われた植物が天敵を呼び寄せるための揮発性SOS物質を出す現象を詳しく解析した(発表論文(7), (8))。血縁者である近傍の他個体に危険を知らせるといふ仮説やさらなる攻撃に備えるためといふ仮説が成立するための条件が明らかになった。

植物の防御戦略やそれへの植食者の対抗戦略の存在は、植物と被食者さらにはそれに関与する種の個体群動態を大きく変える。それらは、システムを不安定化する場合もあるが、おおむね安定化に寄与することが分かった。食う側の餌条件に依存した繁殖や繁殖のための適応的な移動はシステムを安定化する(発表論文(2), (6))。植物と植食者の関係は植食者の共生微生物の動態にも大きく影響することも分かった(発表論文(3))。

ポントリャーギンの最大値原理を使った論文(4)は、動物の植食圧のもとでの1年生植物の最適フェノロジーを計算したものである。植物は、光合成した生産物を栄養器官(茎や葉)の生産か繁殖器官(花や種子)の生産に配分することができる。生産量が栄養器官のサイズに比例する場合(線形関数)と、サイズが大きくなるにつれてサイズあたりの生産量が減少する場合(非線形関数)を扱った。線形関数の場合は、最適フェノロジーは栄養器官の生産から繁殖器官の生産への急激な切り替え(bang-bang control)であり、その切り替えタイミングは植食圧が2つの器官に対して同じ強さの場合には、植食圧の強さによらなかった。栄養器官が繁殖器官よりもより強く食われる場合には、切り替えタイミングは早くなり、逆の場合は遅くなった。非線形の場合は、条件

によって、栄養器官への投資と繁殖器官への投資が同時に表れる期間が存在し(singular control)、植食圧の増加は切り替えタイミングの遅れをもたらした。これらの理論的結果は、モンゴル草原で観察された植物の開花フェノロジーとよく一致した。

発表論文(1)は、モンゴル草原における家畜防御柵の設置によって、植物種多様性の植食圧による影響を見たものである。水分条件の良いところでは、植食圧は背丈の高い優占種を排除することによって競争に弱い種を増やすが、水分条件の悪いところでは、植物種のいくつかを食い尽くすことによって多様性を減らすことが分かった。このことから、従来提唱されていた「中規模の攪乱においてもっとも多様性が高くなる」と言う中規模攪乱仮説の実態が、土壌水分と植食圧について実証された。植食圧の高い場所では、被食に適応した様々な形質を持つ種が見られた。

発表論文(5)は、多くの植物が葉の上に自ら作るダニが住める空間(ダニの家)についてのものである。ダニの家は、通常、植食性ダニを食う肉食性ダニをボデーガードとして常駐させるために植物が作っていると解釈されてきた。しかし、植物の敵である植食性ダニが住むダニの家が発見され、議論の対象となった。このようなダニの家は、「他の強力な植食性ダニを撃退するために肉食性のダニの餌を確保するため」という仮説を検証するために、数理モデルを作成した。植物にとってダニの家を作ることが有利になるためには、餌になるダニの特徴として、1匹あたりの栄養価が高いこと、増殖率が高いことが必要条件であることが分かった。実際に発見されたダニの家の住人はそのような形質を持っていた。

発表論文(7), (8)は、間接防衛を介した「植物の会話」についてのトピックである。節足動物に食害された植物は、肉食性ダニや寄生バチなどの天敵を呼び寄せる揮発性物質(SOS物質)を

発する。さらに、このSOS物質を感知した近傍の同種植物個体も同じSOS物質を発するので、「植物の会話」と呼ばれている。数理モデルを作成して検討した結果、SOS物質が進化するためには、天敵誘因の効果がSOS物質の濃度に強く依存していること、植物の種子分散の範囲が親子個体の近傍に限られていることなどが必要であることが分かった。

発表論文(2)は、動物が植物を餌としているとき食った餌量に依存して繁殖努力量を変えるという現象をモデル化したものである。餌量が少ないときに繁殖を控えるという戦略は、餌植物と動物の個体数動態を安定化することが示された。

発表論文(6)は、渡り鳥のように繁殖のために場所を移動する場合、その移動のタイミングがその動物と餌との個体群動態に与える影響を数理モデルによって調べたものである。移動タイミングが固定時間である場合や、一定の体重に達したときに移動する場合には、個体群動態は常に不安定であるが、期待繁殖成功を最大にするようタイミングを調整すれば個体群動態が安定化されることが分かった。

発表論文(3)は、節足動物に広く細胞内共生をしている最近のボルバキアの動態を解析したものである。細胞内不和合成を引き起こすボルバキアとオス殺戮バクテリアは1つの寄主個体群に共存できなと言われていたが、それらが共存できる新しいメカニズムを提唱することができた。

この研究課題の範囲を超えるものではあるが、人間活動の生態系へのインパクトを考えると、植物の防御戦略が重要な役割を果たしていることも分かってきた(学会発表(1),(2),(3))。今後はこの方向に研究を発展させていきたい。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 8 件) (すべて査読有り)

- (1) Fujita, N., Amartuvshin, N., Yamada, Y., Matsui, K., Sakai, S. and Yamamura, N. (2009) Positive and negative effects of livestock grazing on plant diversity of Mongolian nomadic pasturelands along a slope with soil moisture gradient. *Grassland Science* (in press).
- (2) Nakazawa, T., Ohgushi, T. and Yamamura, N. (2009) Food-dependent reproductive adjustment and stability of consumer-resource dynamics. *Population Ecology* 51: 105-113.
- (3) Engelstädter J., Telschow A., and Yamamura, N. (2008) Coexistence of cytoplasmic incompatibility and male-killing inducing endosymbionts, and their impact on host gene flow. *Theoretical Population Biology* 73:125-133.
- (4) Yamamura, N., Fujita N., Hayashi M., Nakamura Y., and Yamauchi, A. (2007) Optimal phenology of annual plants under grazing pressure. *Journal of Theoretical Biology* 246: 530-537.
- (5) Yamamura, N. (2007) Conditions under which plants help herbivores and benefit from predators through apparent competition. *Ecology* 88: 1593-1599.
- (6) Nakazawa, T. and Yamamura, N. (2007) Breeding migration and population stability. *Population Ecology* 49: 101-113.
- (7) Kobayashi, Y. and Yamamura, N. (2007) Evolution of signal emission by uninfested plants to help nearby infested relatives. *Evolutionary Ecology* 21:281-294.
- (8) Kobayashi, Y., Yamamura, N. and Sabelis, M. W. (2006) Evolution of talking plants in a tritrophic context: Conditions for uninfested plants to attract predators prior to herbivore attack. *Journal of Theoretical Biology*. 243:

361-374.

[学会発表] (計 3 件)

- (1) 山村則男 (2009/03/18). "変動環境下の土地利用: 私有か共有か?" 第56回日本生態学会 (岩手県立大学)
- (2) 山村則男 (2008/09/16). "土地利用の数理モデル: 私有か共有か" 第 18 回日本数理生物学会 (同志社大学寒梅館)
- (3) 山村則男 (2008/03/17). "人間移動の数理モデル: 都市と田舎" 第 55 回日本生態学会 (福岡国際会議場)

[図書] (計 1 件)

- 関村利朗・竹内康博・梯正之・山村則男 (2007) 「理論生物学入門」 319 ページ (p. 183 - p. 244) 現代図書.

[産業財産権]

○出願状況 (計 0 件)
なし

○取得状況 (計 0 件)
なし

[その他]

なし

6. 研究組織

(1) 研究代表者

山村 則男 (YAMAMURA NORIO)
総合地球環境学研究所・研究部・教授
研究者番号: 70124815