

令和 5 年 5 月 19 日現在

機関番号：22604

研究種目：若手研究

研究期間：2020～2022

課題番号：20K15876

研究課題名(和文)植物の成長プロセスを考慮した血縁認識機構の進化理論

研究課題名(英文)A theoretical study for the kin discrimination of plants: the perspective of plant growth

研究代表者

立木 佑弥 (Tachiki, Yuuya)

東京都立大学・理学研究科・助教

研究者番号：40741799

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：これまで、植物が土壌資源競争時に過剰に根への資源分配を行う共有地の悲劇問題について、出生時に競争応答として、根への資源分配が確定する静的なゲーム理論による解析しか行われて来なかった。しかし、本研究期間全体を通して、植物の成長プロセスを考慮した数理モデルを構築することにより、動的な理論を達成し、これについては、論文出版を行った。また、血縁認識を取り入れた協調的ふるまいの進化理論については論文投稿準備にまで到達した。今後さらなる発展を望む重要な基盤づくりに成功したと評価できる。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物は周囲の物理/化学的な環境だけでなく、生物学的環境にも柔軟に応答することがわかってきました。植物が周囲の他個体と土壌中の資源をめぐる競争しているときには、自身の成長バランスを乱してでも根を大きくさせます。この応答を個体群のすべての個体が行うことで生産性が低下してしまうことから共有地の悲劇に例えられます。本研究では、植物の共有地の悲劇に関連して植物が成長しながら競争を行うプロセスや、植物が競争相手との血縁関係に応じて振る舞いを変える現象について、数理モデルを用いた理論研究を展開しました。この成果は植物の種多様性維持機構についての新たなプロセスの提案や、農作物の生産性向上に寄与します。

研究成果の概要(英文)：An increasing number of studies have focused on tragedy of the commons in belowground competition in plants. Game theoretic approaches has contributed to understand the condition in which plants exhibit the overproliferation of roots. In this study we incorporated the growth dynamics in the tragedy of the commons game in plants. As a result we demonstrated that the tragedy of the commons commonly occurred but the root overproliferation does not necessarily occur (Kim et al 2021). In addition to this, we consider the situation in which plants know the kinship with their competitor and change their rooting tactic depending on it. We derived the condition in which plants cooperate each other to achieve the highest fitness gain without the overproliferation of roots.

研究分野：生態学

キーワード：植物 ゲーム理論 数理モデル 競争 協力 進化

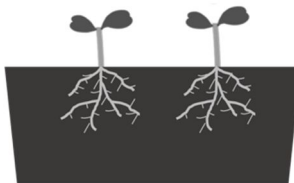
## 1. 研究開始当初の背景

植物の驚くべき認知能力とそれに対する適応的応答について多くの事柄が知られてきた。特に、根による血縁識別能と血縁者に対して競争を回避する反応は Dudley & File (2007 *Biol Lett*)によるエポックメイキングな報告以降、多くの注目を集めてきた(Novoplansky 2019 *Semin Cell Dev Biol*)。

植物は一般に、他個体と土壌資源をめぐる競争にさらされると、地下部の成長を増加させ、他個体より多くの制約資源を獲得しようと働きかける(Smyčka & Herben 2017 *Plant Soil*)。その結果、単独で生育した場合に比べて根(地下部)の割合が大きくなる。土壌から得られる窒素資源と光合成によって得られる炭素資源の最適配分の観点から、植物には最適な地上部/地下部比が存在するが、競争時には、このバランスを乱してでも他個体を排除しようと働きかけるのである。進化ゲーム理論によると、競争相手に比べて相対的により多くの地下資源を獲得できたほうが有利であるため、最適な地上部/地下部比を逸脱する成長分配が合理的(進化的に安定な戦略)となる(McNickle & Brown 2014 *J Ecol*)。この問題の数理的構造としてはタカ-ハトゲームと同一視できる(Smyčka & Herben 2017 *Plant Soil*)。植物の競争的応答(タカ戦略)は、競争応答への過剰な資源投資の結果として、最適成長(穏便(ハト)戦略)した場合に期待できる繁殖成功を下回ってしまうため、しばしば「共有地の悲劇(Hardin 1968 *Science*)」で喩えられる(Gersani et al. 2001 *J Ecol*)。

これに対して、植物が自身の競争相手が血縁者であることを認識した場合を考える。根への資源分配を増やして競争するよりは、競争を避けて最適成長を達成した場合に包括適応度が高くなると思われる。このアイデアは血縁淘汰(Hamilton 1964 *J Theor Biol*)の観点から正当化され、近年、次々とこのアイデアをサポートする実証研究の成果が報告されている(例えば Dudley & File 2007 *Biol Lett*; Yamawo et al. 2017 *AoB PLANTS*)。

血縁者間の競争



無駄な競争を回避し、  
地上部/地下部の最適配分を実現

非血縁者間の競争



(共有地の悲劇)  
競争相手より多くの制約資源を得る為に  
地上部/地下部の最適配分が破れる

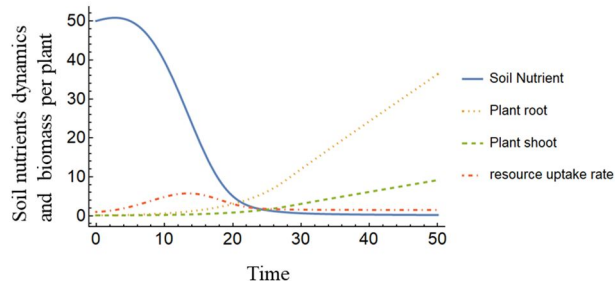
## 2. 研究の目的

植物の競争応答に関する実証研究は Gersani et al. (2001 *J Ecol*)による実験系の確立以降、ほとんどの場合で少数の個体(2個体など)を一定期間生育させ、単独で栽培した場合や、仕切りを設けて競争相手を認識できない場合と根の量や生物量もしくは繁殖投資量を統計的に比較するという方法を行っている。その結果として、植物は種によって共有地の悲劇的な応答を示す場合と示さない場合があることが明らかにされてきた。そして、反応を示さない種は統計的に有意な根の肥大化が起こらないことによって判定され、このような種は、競争相手がいてもいなくても同様に与えられた資源に応じて最適に反応する理想自由分布(Ideal Free Distribution: Fretwell & Lucas 1970 *Acta Biotheoretica*)に従うと考えられてきた(McNickle & Brown 2014 *J Ecol*)。

これまでの理論研究では、各植物個体が生産する根の量が戦略として定義され、静的なゲーム理論によって理論が構築されてきた(Gersani et al. 2001 *J Ecol*)。この場合、便宜上ではあるが、植物は育成初期に一定量の根を保持し、それが変化しないという状況で資源獲得量が定められてきた。また、簡単化の為に、植物の適応度を規定するのは土壌資源の獲得量であり、ここから、根を生産するコストが引かれたものが、適応度と定義されてきた。しかしながら、根の量は実のところ、単に戦略として定められた量が存在するというよりも、植物が成長に対して地下部への資源投資を行なった結果として見るべきである。つまり、植物は成長時に、保持している資源を地上、地下、繁殖期間などに投資することにより、成長していると考えられるため、根の量を単独で考えるのではなく、資源分配の問題として捉えるべきである(Aikio and Markkola, 2002 *Evol Ecol*)。また、生育を律速するのは、土壌資源に限らず、地上部の光資源により律速されることもあり得る。植物は地下部に過剰に資源投資を行うと、十分な土壌資源は獲得できるが、十分な地上部を構築できず、光合成を介した炭素資源獲得が達成できず、むしろ生育を律速することになる。このため、地上部:地下部比として獲得した資源を分配する分配様式の進化の観点を導入することが望まれる。本研究では、2種類の資源が地上部と地下部により獲得される状況において、資源分配の進化として、植物の成長を考慮した共有地の悲劇ゲームモデルを構築し、植物の資源競争における共有地の悲劇の一般性について議論することを目的とした。さらに投稿準備中のため、本報告書では省略するが、植物が血縁認識できる状況において協力的ふるまいの進化条件の導出を行なった。

### 3. 研究の方法

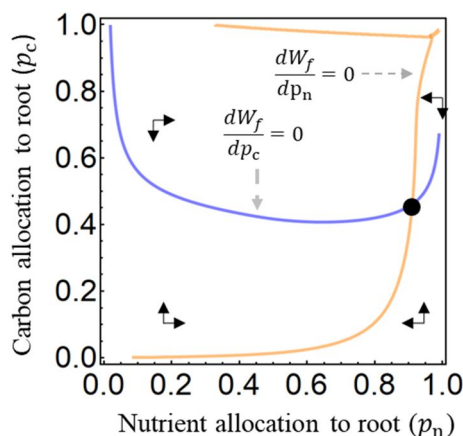
本研究では、植物の成長プロセスを考慮した数理モデルを構築し、生活史戦略としての地上部地下部への資源分配の進化的理論(Iwasa and Cohen, 1989 *Am Nat*)と、植物の競争応答の進化的理論(Gersani et al. 2001 *J Ecol*)を組み合わせることによって進化的に安定な資源分配を導出した。地上部、地下部の各器官は成長しながら、資源獲得を行う(右図 緑線, 黄線)。成長はそれぞれ、光合成産物と土壌資源のうち律速される方の資源によって制限されるとした(Aikio and Markkola, 2002 *Evol Ecol*)。無制限の光資源に対して、土壌資源は有限であるとし、時間あたり一定の流入があると考えた(右図 青線)。植物の戦略として、地上部への投資によって獲得される光合成産物の資源分配率と、地下部への投資によって獲得される土壌資源の資源分配の二つの戦略の量的進化を同時に考慮する joint-evolution を考えた。



### 4. 研究成果

光合成産物と、土壌資源それぞれの資源分配率を変数とした適応度関数の導出を行い、進化的に安定な戦略の分析を行なった。その結果、形質空間内に進化的に安定な戦略がただ一つ存在し、それは収束安定であることが証明された(右図)。

進化的帰結のパラメータ依存性を検討した結果。これらの進化的に安定な戦略のもとでは、常に共有地の悲劇が引き起こされることがわかった。つまり、競争応答をしない場合に比べて繁殖成功度が常に小さくなった。一方で、その指標と考えられてきた根の過剰な肥大成長については、状況により、ほとんど見られない場合や、むしろ根が小さくなる条件も存在した。このことから、根の肥大成長のみを検出する実験系では、これまで、統計的な有意差の有無に基づいて、競争応答の有無を判断してきたが、それだけではない可能性が指摘できた。特に、無制限な光資源を仮定された本数理モデルからでも地上部のサイズが小さいことにより、光資源が繁殖成功度を規定する場合には、根はむしろ小さくなった。しかしながら、競争がない場合に比べると繁殖成功度は小さくなった。これは資源動態と成長動態の非線形性がもたらす複雑な応答に起因していた。



### 主な研究成果

Kim, B. M., Horita, J., Suzuki, J. I., & Tachiki, Y. (2021). Resource allocation in tragedy of the commons game in plants for belowground competition. *Journal of Theoretical Biology*, 529, 110858.

### Reference

- Aikio, S., & Markkola, A. M. 2002. Optimality and phenotypic plasticity of shoot-to-root ratio under variable light and nutrient availabilities. *Evolutionary Ecology*, 16(1), 67-76.
- Dudley, S. A., & File, A. L. 2007. Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3(4), 435-438.
- Fretwell, S. D. & Lucas, H. L., Jr. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical Development. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36.
- Gersani, M., Brown, J. S., O'Brien, E. E., Maina, G. M., & Abramsky, Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89(4), 660-669.
- Hardin, G. (1968) The Tragedy of the Commons. *Science*, 162, 1243-1248.
- Iwasa, Y., & Cohen, D. 1989. Optimal growth schedule of a perennial plant. *The American Naturalist*, 133(4), 480-505.
- McNickle, G. G., & Brown, J. S. 2014. An ideal free distribution explains the root production of plants that do not engage in a tragedy of the commons game. *Journal of Ecology*, 102(4), 963-971.
- Novoplansky, A. 2019. What plant roots know?. In *Seminars in cell & developmental biology* (Vol. 92, pp. 126-133). Academic Press.
- Smyčka, J., & Herben, T. 2017. Phylogenetic patterns of tragedy of commons in intraspecific root competition. *Plant and Soil*, 417(1), 87-97.
- Yamawo, A., Sato, M., & Mukai, H. 2017. Experimental evidence for benefit of self discrimination in roots of a clonal plant. *AoB Plants*, 9(6), plx049.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計7件（うち査読付論文 7件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 3件）

1. 著者名 Kim Bo-Moon, Horita Junnosuke, Suzuki Jun-Ichirou, Tachiki Yuuya	4. 巻 529
2. 論文標題 Resource allocation in tragedy of the commons game in plants for belowground competition	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Theoretical Biology	6. 最初と最後の頁 110858 ~ 110858
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.jtbi.2021.110858	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Yamaguchi Ryo, Iwasa Yoh, Tachiki Yuuya	4. 巻 288
2. 論文標題 Recurrent speciation rates on islands decline with species number	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences	6. 最初と最後の頁 20210255
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rspb.2021.0255	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Katsuhara Koki R., Tachiki Yuuya, Iritani Ryosuke, Ushimaru Atushi	4. 巻 109
2. 論文標題 The eco evolutionary dynamics of prior selfing rates promote coexistence without niche partitioning under conditions of reproductive interference	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Journal of Ecology	6. 最初と最後の頁 3916 ~ 3928
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2745.13768	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Fukano Yuya, Tachiki Yuuya	4. 巻 17
2. 論文標題 Evolutionary ecology of climacteric and non-climacteric fruits	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biology Letters	6. 最初と最後の頁 20210352
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsbl.2021.0352	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Horita Junnosuke, Iwasa Yoh, Tachiki Yuuya	4. 巻 -
2. 論文標題 Eco-evolutionary dynamics may show an irreversible regime shift, illustrated by salmonids facing climate change	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Theoretical Ecology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s12080-021-00502-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Horita Junnosuke, Iwasa Yoh, Tachiki Yuuya	4. 巻 196
2. 論文標題 Positive Feedback between Behavioral and Hormonal Dynamics Leads to Differentiation of Life-History Tactics	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 The American Naturalist	6. 最初と最後の頁 679 ~ 689
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1086/711414	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Fukano Yuya, Guo Wei, Uchida Kei, Tachiki Yuuya	4. 巻 108
2. 論文標題 Contemporary adaptive divergence of plant competitive traits in urban and rural populations and its implication for weed management	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Ecology	6. 最初と最後の頁 2521 ~ 2530
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2745.13472	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計5件 (うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件)

1. 発表者名 立木佑弥
2. 発表標題 植物の血縁認識による共有地の悲劇の回避と自己組織化
3. 学会等名 ゲーム理論ワークショップ2022 (招待講演)
4. 発表年 2021年 ~ 2022年

1. 発表者名 立木佑弥、入江遥、深野祐也
2. 発表標題 都市化への適応速度に影響を与えるメタ個体群構造
3. 学会等名 2021年度日本数理生物学会年会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 Bo-Moon Kim, Kaoru Muramoto, Jun-Ichirou Suzuki, Akira Yamawo, Yuuya Tachiki
2. 発表標題 Cooperative behavior through kin recognition under tragedy of the common games in plants
3. 学会等名 2021年度日本数理生物学会年会
4. 発表年 2021年～2022年

1. 発表者名 立木佑弥
2. 発表標題 血縁認識による、草本群集の多種共存促進機構
3. 学会等名 2020年度日本数理生物学会年会
4. 発表年 2020年～2021年

1. 発表者名 立木佑弥、早野莉佳子
2. 発表標題 タケササ類一斉開花枯死と地下 茎構造の進化モデル
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2020年～2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

リサーチマップ  
[https://researchmap.jp/yuuya\\_tachiki](https://researchmap.jp/yuuya_tachiki)

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------