

令和 6 年 5 月 26 日現在

機関番号：10101

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2021～2023

課題番号：21K20675

研究課題名（和文）花の病気の理論モデル：送粉者が広げる植物感染症が花形質の進化に及ぼす影響の解明

研究課題名（英文）Theoretical model of floral diseases: the influence of plant infections spread by pollinators on the evolution of floral traits

研究代表者

伊藤 公一 (Ito, Koichi)

北海道大学・地球環境科学研究所・特任助教

研究者番号：80768721

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 1,500,000円

研究成果の概要（和文）：本研究では、送粉者を介して花から花へと広がり、花に対して負の影響をもたらす微生物の持つ影響について注目した。こうした微生物を広義の「感染症」とみなし、その存在が植物の繁殖成功や花形質の進化に与える影響について研究を行った。媒介者を介して広がる感染症を扱う疫学理論モデルを拡張して、感染症と植物の繁殖成功を同時に推定可能な理論モデルを開発することに成功した。さらに、開発した理論モデルを用いた解析を通して、送粉者を介して広がる感染症が持つ代表的な特徴を明らかにするとともに、こうした広義の「感染症」が花の繁殖戦略にまで影響しうる可能性を明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

これまでの花の感染症の研究は農学的な側面からの研究が中心であり、花の生態学的側面への影響についての研究は不十分であった。また、送粉者が花の適応度に影響を及ぼしうる微生物を花から花へと広げていることが近年明らかにされつつあるが、そのことが持つ生態的な意味については十分明らかにされていなかった。本研究で開発した数理モデルは、花の感染症が植物の進化や生態的特徴にもたらす影響を定性的に解明する上で重要な基盤となるとともに、これまで見落とされてきた送粉者による微生物の運搬が植物にもたらす影響について明らかにするものである。更に、花の性表現の進化など植物生態学上の重要な課題の解決にも寄与するものである。

研究成果の概要（英文）：This study focused on the impact of microorganisms that spread from flower to flower via pollinators and have negative effects on flowers. By extending the epidemiological theoretical model, we successfully developed a theoretical model that can simultaneously estimate infectious diseases and plant reproductive success. Furthermore, through analysis using the model, we clarified the typical characteristics of infectious diseases spread via pollinators and the possibility that such infectious microorganisms potentially affect floral reproductive strategies.

研究分野：数理生態学

キーワード：送粉者 感染症 繁殖戦略

## 1. 研究開始当初の背景

自ら移動できない植物にとって、花粉を運搬する送粉者は植物にとって繁殖成功をもたらす重要な存在である。しかし、送粉者は花粉だけでなく物個体の適応度に悪影響を与えるような微生物、広い意味での「病原菌」をも運んでいることが報告されている(1-3)。これらの例では、病原菌は送粉者を介して花から花へと感染を広げていくため、送粉者を媒介者とした「感染症」の広がりともなすことができる。従来こうした感染症の研究は葯黒穂病(anther smut)のような顕著な病徴を示すものが中心であったが、近年は花蜜の質を変えたり日和見的に病徴を出す細菌など、広い意味での「感染症」が送粉者を介して花から花へと広がる現象は、様々な植物上で普遍的にみられる現象であることが報告されつつある(1, 4)。

植物にとって繁殖器官である花への感染は繁殖成功にも大きな影響を与えうるため、感染症の存在は花形質の進化に重要な影響を及ぼすと考えられている(1-5)。また、花から花へと広がる感染症は、1. 感染症の媒介者が、自身の繁殖成功をもたらす送粉者でもある、という点、2. 特に繁殖器官を犯す感染症の場合、雌雄間で感染コストの大きさが異なる点、3. 雌雄異株・雌花両性花同株・雌雄両全株など植物の多様な繁殖戦略によって感染症の影響が変わりうる点、の3点で大きな特異性を持っていると予想されるが、こうした特異性が感染症の広がりや植物の進化に影響については十分検討されていない。

## 2. 研究の目的

送粉者を介して広がる感染症は、耐病性などの花形質や性表現システムの進化に大きな影響を与えうると思われる。ところが、従来の理論研究は、主に疫学的側面、すなわち感染症の広がる過程に注目する研究が中心であり、植物の花形質の進化に与える影響についてはあまり注目されてこなかった。そこで本研究では、送粉者を介して広がる感染症が花形質の進化動態に及ぼす影響を理論的に明らかにする研究課題を提案する。既存の疫学モデルと植物の送粉モデルを組み合わせることで、感染症の広がりとそのもとでの植物の繁殖成功を計算する理論モデルが構築できる。この理論モデルに基づき、植物集団における感染確率や花形質が繁殖成功に及ぼす影響を調べることで、送粉者が媒介する感染症が持つ特徴と植物形質への進化的影響について、明らかにする。

## 3. 研究の方法

まず、植物の適応度と感染症の広がりを同時に考慮できる理論モデルの構築を行った。ベクター-宿主感染症モデルを拡張し、植物の状態に受粉の有無を、送粉者の状態に送粉中の花粉の有無を加えることで、花から花へと広がる感染症を表現するコンパートメントモデルを構築した。

次に、構築した理論モデルを用いて、感染症の広がりが定常状態に達した状況を仮定したうえで、花から花へと広がる感染症の感染率と適応度の計算を行った。感染症の広がりには感染症が花にもたらす影響によっても大きく異なる。そこで、解析においては、(i)感染によって必要となる追加の資源投資や感染による繁殖器官の喪失によって生じる種子生産量を減少、(ii)感染による匂いや見た目など花形質の棄損によって生じる送粉頻度の減少量、の2つによって感染症のタイプを表現し、それぞれにおける感染率と植物の適応度を計算した。

さらに、植物側の進化形質として、感染確率を下げる耐病性への投資量を検討した。耐病性への投資が種子生産量や花粉生産量への悪影響を与えると仮定し、植物個体間で協力ゲーム的な相互作用が生じる点、雌雄異花の場合には耐病性への投資量が雌雄で異なる可能性に注意しつつ、最適な耐病性投資量について適応ダイナミクス(6)を用いて解析した。

最後に、協力ゲームにおいて重要なファクターである血縁度の影響について解析可能な形に理論モデルを拡張し、植物個体間の血縁度が感染症の広がりや耐病性への投資量の進化にもたらす影響について、適応ダイナミクスと個体ベースシミュレーションを用いて解析した。

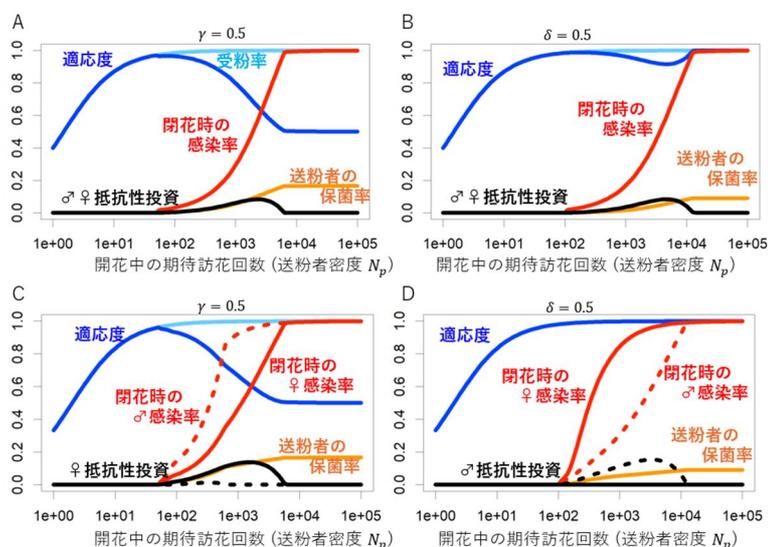
## 4. 研究成果

本研究の成果の一つは、植物個体の感染確率と繁殖成功を同時に計算可能な理論モデルを構築することに成功したこと自体にある。植物の感染率と送粉者の感染率は相互に依存する。通常の感染症モデルでは、定常状態に注目することで感染率を表現するが、本研究では花の開花という極めて短期的な現象において、その花の感染の有無を受粉成功の有無と関連付けて計算する必要があるため、計算可能な範囲で適応度を定義可能なだけの十分な現実的仮定を持つ理論モデルは一般に困難であった。この問題を、コンパートメントモデルの中に受粉状態や花粉保持状態を入れ込むことで、確率的な期待値を計算可能とすること、送粉者の感染状態は送粉中に変わらないことを仮定することで計算コストを大きく削減できることを着想し、植物側の適応度を妥当な仮定の下で計算可能な理論モデルの構築に成功した。このモデルは、今後花から花へと広がる感染症における植物・送粉者双方の利害の解析を目的とした研究において、広く基盤となりうる理論モデルであると言える。

本研究における解析の結果、花から花へと広がる感染症が持つ様々な特徴を明らかにするこ

とに成功した。感染症の広がり定常状態に達した場合、種子生産量の減少をもたらす感染症の場合は、適応度は期待訪花回数に対して山形となったが、感染が送粉頻度に悪影響を与える場合には、期待訪花回数に対して適応度は常に増加関数であった。このことは、感染症のタイプによって、過剰な送粉がむしろ適応度に負の影響をもたらす、との予測が正しいかどうかが変わることを意味する。一方で、花の繁殖戦略（両性花、雌雄異花同株、雌雄異株）は、これらの感染状態や適応度への影響はほとんどなかった。また、花が感染症への耐病性を投資可能な状況においては、花の性表現によって大きく変わることが明らかにした。両性花においては、感染症をもたらす悪影響のタイプに関わらず、期待訪花回数が中程度の場合に耐病性への投資が進化することを明らかにした（図 A,B）。これは、期待訪花回数が十分小さい場合は感染のリスクが無視できるため、十分大きい場合は耐病性へ投資しても感染リスクが高すぎるためと考えられる。投資に際しては、種子生産のための資源と花粉生産のための資源は常に同量が耐病性へと投資されていた。一方、雌雄異花の植物では、種子生産量への悪影響をもたらす感染症の場合は雌花の耐病性が卓越するのに対して、訪花速度への悪影響をもたらす感染症の場合は、雄花の耐病性が卓越していた。結果、雌雄の間で平衡状態における感染率も異なっていた。さらに、血縁度の影響について検討したところ、両性花では集団中での血縁度が高いと、種子生産は犠牲にせず、花粉量のみを犠牲にした抵抗性への投資が進化した。雌雄異花においてもこの傾向は類似していたが、雌雄の投資量の差は両性花の場合と比べて小さかった。

以上の成果は、いずれも本研究において構築した理論モデルを用いることで明らかにすることが出来た事実である。本研究の成果は、花から花へと広がる感染症と植物の関係が、感染症がもたらす悪影響のタイプ、花の性表現、花固体の集団分布パターンなどが密接にかかわりあって、様々な結果を引き起こしうる複雑な現象であることを強く示唆している。本研究の理論モデルを発展させることで、感染自体が定常状態ではなく時空間的な発展を見せる状況など、より現実的な状況における感染症の動態の解析や、花の繁殖戦略自体の進化における感染症の影響などについて、研究の発展が期待される。



図：解析結果の一例。両性花（A,B）と雌雄異花（C,D）における、感染が種子生産を50%毀損する場合（A,C）と感染が訪花頻度を50%低下させる場合（B,D）の感染率（赤とオレンジ）、適応度（青）、進化した耐病性への投資量（黒）を示したもの。横軸は開花期間中に期待される訪花頻度の回数。

1. S. H. McArt, H. Koch, R. E. Irwin, L. S. Adler, *Ecol. Lett.* 17, 624-636 (2014).
2. R. L. Vannette, *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 51, 363-386 (2020).
3. L. S. Adler, R. E. Irwin, S. H. McArt, R. L. Vannette, *Curr. Opin. Insect Sci.* 44, 1-7 (2021).
4. 牧野崇司, 横山潤, *日本生態学会誌* 64, 101-115 (2014).
5. J. A. Shykoff, E. Bucheli, *J. Ecol.* 83, 189-198 (1995).
6. M. Doebeli, Princeton University Press, "Adaptive Dynamics" (2011), ISBN 978-0-691-12894-8.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 伊藤公一、酒井章子
2. 発表標題 訪花者が媒介する花の感染症がもたらす植物の耐病性進化
3. 学会等名 第32回日本数理生物学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 伊藤公一
2. 発表標題 送粉者が広げる花の「感染症」の理論モデル
3. 学会等名 第69回日本生態学会
4. 発表年 2022年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

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
---------	---------