

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 5 月 1 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2011～2013

課題番号：23570023

研究課題名(和文) 植物における対被食防衛の集団内多様性の進化機構に関する理論的研究

研究課題名(英文) Theoretical study of evolutionary mechanisms of polymorphism of anti-herbivore defense in plant

研究代表者

山内 淳(Yamauchi, Atsushi)

京都大学・生態学研究センター・教授

研究者番号：40270904

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 4,000,000円、(間接経費) 1,200,000円

研究成果の概要(和文)：植物の対被食防衛に見られる遺伝的多型現象を出発点として、対象を生物の相互作用の下で見られる多型現象全般に広げながら、それらの進化ダイナミクスを協力ゲームの観点から理論的に研究した。協力ゲームにおいては、個体が協力のために提供した投資に基づいて利益が決まる。本研究の結果、投資に対する利益や損失の関数の形によって、戦略的多型の発生条件が大きく変わることが明らかになった。例えば、「投資の総和が利益を決める場合」と「個々の投資が結果をもたらす、その総和が利益となる場合」を比較すると、前者では進化的分岐に伴う多型が生じうるのに対して、後者ではそれが決して起きないことなどが示された。

研究成果の概要(英文)：In anti-herbivore defenses in plant species, genetic polymorphism of defensive level is sometime observed within a single population. In order to understand mechanisms resulting in the polymorphism of trait that influences interaction among individuals, I analyzed its evolutionary process from a viewpoint of game theory. I focus on a cooperative game, in which an individual investment benefits members of the interacting group. According to the analysis, it is shown that a possibility of occurrence of polymorphism significantly depends on properties of benefit and cost functions of cooperation. For example, the benefit can be a function of the total investments, or a total of functions of each investment. Evolutionary branching and following polymorphism evolution are possible in the former, but impossible in the latter. The study successfully revealed evolutionary conditions of a class of cooperation, involving anti-herbivore defenses in plants.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学

キーワード：進化 植物防衛 協力ゲーム 多型 理論

1. 研究開始当初の背景

植物は、被食に対して運動をとまなう積極的な回避ができない代わりに、トゲなどの物理的防御や有毒なアルカロイドの蓄積などさまざまな対被食形質を進化させてきた。近年、そうした対被食防御のレベルに同一集団内でも個体によって遺伝的なバリエーションが存在する場合があることが分かってきた。

このことを背景として、近年、植物における防御レベルの多様性が、その植物を基盤として構築される生物群集の構造と生物多様性に大きな影響を与えることが明らかにされつつある。しかしながらそれらのいずれの研究においても、防御レベルの多様性が進化し維持されているメカニズムについては十分に考察されてはいない。種間交雑によって遺伝的な多様性が維持されている状況を対象としている研究もあるが、それは特殊な状況であろう。一般的な状況について防御レベルに関する多様性の重要性に言及するためには、同一種の集団の中で多様性が維持されるメカニズムを明らかにする必要がある。

2. 研究の目的

植物の対被食防御のレベルにおける遺伝的多様性を生み出し維持している機構を、理論的なアプローチによって解明することを目指す。

最適化の観点から見ると、植物が経験する植食圧に応じた最適な防御レベルというものが存在し、環境条件を共有する集団内では全メンバーがほぼ等しい防御戦略をとるはずだと期待される。にもかかわらず実際の防御レベルに多様性が現れるためには、何か特別な要因が作用しているはずである。理論的な研究から、個体間にゲーム的な相互作用が存在する場合には、戦略の多型が進化しうることが分かっている。そうした状況は、コストがともなう協力的行動に関する意思決定を個体間の相互作用を踏まえて考察する、「Snow drift ゲーム」に基づいてよく研究されている。

ある個体の防御形質が他個体の防御にも貢献する、一種の協力ゲームであると考えられる。本研究課題では、この視点に基づいて防御形質の進化を理論的に解析することで、防御レベルの多様性が進化する条件を明らかにし、また同時に、防御のレベルがどのような要因により決まるのかを解明する。そして、生物の相互作用に関する一般的な法則性を導くことを目指す。

3. 研究の方法

集団の構造をできるだけ単純化し、個体間の防御形質の相互作用を記述する基礎的な理論モデルを構築する。防御レベルの進化を考えるために、メンバー全員があるレベルの防御を行なう集団に、それらとは少し異なる防御レベルを持つ変異体が生じた状況での

変異体の適応度を定式化する。変異体の適応度が定式化できれば、適応ダイナミクス的手法を適用して変異体の侵入条件を評価することで、防御形質の進化動態が明らかになる。その方程式の性質を解析して、防御レベルの多様性をもたらす要因および条件を調べる。特に、防御(協力)への投資に伴う利益と損失の関数形に注目しながら、解析を進める。

その解析で得られた基本的な情報を一般化するため、理論モデルを拡張して空間構造や有性生殖などの要因を導入し、コンピュータシミュレーションによって防御レベルの進化を解析する。それにより、現実の植物集団で生じる防御レベルの多様性の進化要因を協力ゲームの観点から明らかにする。

4. 研究成果

本研究の解析の結果、協力(防御)への投資に対する利益や損失の関数の形が、戦略の多型の発生条件に大きな影響を及ぼすことが明らかになった。

例えば利益関数に注目した場合、「投資の総和に対して全体の利益が決まる場合」と「個々の投資が個別に利益をもたらす、その総和が全体の利益となる場合」がありえる。また、その「総和」が「加算的な場合」と「乗算的な場合」が考えられる。さらに、協力(防御)への投資がもたらす効果が、「利益の増大による場合」と「不利益の縮小による場合」があるだろう。こうした条件のそれぞれが、協力レベル(防御レベル)の多型の進化動態を左右することが理論的に示された。

特に「投資の総和に対して全体の利益が決まる場合」と「個々の投資が個別に利益をもたらす、その総和が全体の利益となる場合」を比較すると、前者では進化的分岐に伴う多型が生じうるのに対して、後者ではそれが決して起きないことなどが示された。また、投資に対する利益関数や損失関数が多型の進化に与える影響について、関数形(特に、関数が上に凸の形状か凹かの形状か)との関係についても詳細に調べた。

これらの成果は植物の防御の進化に関する理解を進めるのみならず、生物のゲーム的な相互作用全般の理解にも資するものである。その成果はいくつもの学会で発表される一方、論文としても取りまとめられつつあり近日中に学術誌に投稿される予定である。

また、この研究の到達点をさらに発展させる研究を、イギリスのブリストル大学のグループと進めつつある。上記の解析では投資量そのものを進化形質と考えていた。それに対しこの共同研究では、自分の投資量は相手が示した投資量を参照した上での「折衝」により決定されるとし、進化するのは相手の投資から自分の投資を算出する関数であると考えている。まだその解析は予備段階であるが、そのシステムにおける協力の進化は、投資量そのものを進化形質として扱う場合とは異なるっていることが明らかになりつつある。

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 6 件)

- (1) Yamauchi, A. and T. Namba. 2014. Dynamics of predator and modular prey: Effects of module consumption on stability of prey-predator system. *Oikos*, 123:161-172.
- (2) Takahashi, D., Å. Brännström, R. Mazzucco, A. Yamauchi and U. Dieckmann. 2013. Abrupt community transitions and cyclic 1 evolutionary dynamics in complex food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 337:181-189.
- (3) Yamauchi, A., Y. Shirahama and Y. Kobayashi. 2013. Evolution of masting with intermittence and synchronization under the enhancements of fertility and survival. *Theoretical Ecology*, 6:505-518.
- (4) Yamauchi, A. and A. Telschow. 2012. Bistability of endosymbiont evolution of genome size and host sex control. *Journal of Theoretical Biology*, 309:58-66.
- (5) Yamauchi, A., T. Nishida and T. Ohgushi. 2011. Mathematical model of colonization process of mycorrhizal plants: Effect of interaction between plants with fungi. *Journal of Plant Interactions*, 6:129-132.
- (6) Yamauchi, A. and Y. Kobayashi. 2011. Joint evolution of sex ratio and reproductive group size under local mate competition with inbreeding depression. *Journal of Theoretical Biology*, 270:127-133.

〔学会発表〕(計 33 件)

- (1) 伊藤公一, J. McNamara, 山内淳, B. Fellenstein, A. Higginson. 行動的な反応を基盤とする協力ゲームにおける意思決定様式の進化. 日本生態学会, 2014, 広島.
- (2) 山内淳, M. Sabelis, M. van Baalen, 小林豊, 高林純示, 塩尻かおり. 植物-植食者-捕食者の共進化に基づく信号システムの進化に関する理論モデル. 日本生態学会, 2014, 広島.
- (3) Yamauchi, A. and T. Namba. Dynamics of predator and modular prey: Effects of module consumption on stability of prey-predator system. Society for Mathematical Biology Annual Meeting and Conference 2013, Tempe, USA.
- (4) 伊藤公一, 山内淳. 遺伝的基盤が協力の進化動態に与える影響. 日本生態学会, 2013, 静岡.
- (5) 山内淳, 高橋大輔. 最適リアクションノルム: 環境変動は必ずしも表現型可塑性を

促進しない. 日本生態学会, 2013, 静岡.

- (6) Yamauchi, A., M. W. Sabelis, M. van Baalen, Y. Kobayashi. Evolutionary process of "Cry Wolf" signal: Can a constitutive signal be an honest signal? Studies on ecological interaction networks that promote biodiversity -From gene to ecosystem-, 2012, Jena, Germany.
- (7) 伊藤公一, 山内淳. 相互作用における関数型が協力の進化に及ぼす影響. 日本数理生物学会, 2012, 岡山.
- (8) Ito, K., A. Yamauchi. Effect of functional form of interaction on evolution of cooperation. The Society for Mathematical Biology Annual Meeting and Conference 2012, Knoxville, USA
- (9) Yamauchi, A. Optimal reaction norm for varying environmental states. The Society for Mathematical Biology Annual Meeting and Conference 2012, Knoxville, USA.
- (10) Yamauchi, A. and T. Namba. Dynamics of predator and modular prey: Effects of module consumption on stability of prey-predator system. 2012 China-Japan-Korea International Conference of Mathematical Biology, Pusan, Korea.
- (11) 伊藤公一, 山内淳. Cooperative game and polymorphism in investment on antiherbivore defense in plant. 日本生態学会・EAFES 合同大会, 2012, 大津.
- (12) 伊藤公一, 山内淳. 植物の被食防衛レベルにおける種内多型の進化. 日本数理生物学会, 2011, 東京.
- (13) Yamauchi, A. and Y. Kobayashi. Joint evolution of sex ratio and reproductive group size under local mate competition with inbreeding depression. European Conference on Mathematical and Theoretical Biology 2011, Krakow, Poland.

〔図書〕(計 1 件)

山内 淳. 2013. 進化生態学入門 -数式で見る生物進化-. 共立出版, pp.196.

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称 :
発明者 :
権利者 :
種類 :
番号 :
出願年月日 :
国内外の別 :

取得状況 (計 0 件)

名称 :
発明者 :

権利者：
種類：
番号：
取得年月日：
国内外の別：

〔その他〕
ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者
山内 淳 (Atsushi Yamauchi) (京都
大学・生態学研究センター・教授)

研究者番号：40270904

(2) 研究分担者
()

研究者番号：

(3) 連携研究者
()

研究者番号：